

引用格式:陈书羽,杨淑雅,伊力塔,等.模拟氮沉降和接种丛枝菌根真菌对杉木幼苗生长和光合作用的影响[J].福建农林大学学报(自然科学版),2025,54(1):47-58.

CHEN S Y, YANG S Y, YI L T, et al. Effect of simulated nitrogen deposition and inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on growth and photosynthesis of *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2025, 54(1): 47-58.

模拟氮沉降和接种丛枝菌根真菌对杉木幼苗生长和光合作用的影响

陈书羽, 杨淑雅, 伊力塔, 刘美华

(浙江农林大学林业与生物技术学院,浙江 杭州 311300)

摘要:【目的】探究根系共生真菌对杉木响应氮沉降的调节作用,为全球氮沉降增加背景下提高杉木人工林生产力提供参考。【方法】以温室盆栽杉木幼苗为研究对象,采用不加氮(N_0 , $0 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)、低氮(N_{30} , $30 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)、高氮(N_{60} , $60 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)3个模拟氮沉降水平和不接种、接种根内球囊霉(*Glomus intradices*)、接种摩西球囊霉(*G. mosseae*)3个接种处理的交互试验,研究模拟氮沉降下接种丛枝菌根真菌对杉木的生长以及光合作用的影响。【结果】模拟氮沉降条件下,两种丛枝菌根真菌对杉木根系的侵染率均较高。模拟低氮沉降和接种丛枝菌根真菌对杉木的生长均有一定的促进作用,且摩西球囊霉的促进作用更强;模拟高氮沉降使得杉木地下生物量降低,而接种摩西球囊霉显著增加了高氮下杉木的地上生物量和总生物量的积累($P<0.05$)。植株根冠比在模拟氮沉降下表现出下降的趋势,但接种降低了高氮对杉木根系的影响,其交互组根冠比的变化不显著($P>0.05$)。在模拟氮沉降下接种丛枝菌根真菌的杉木幼苗叶绿素含量、叶绿素相对含量(SPAD值)、净光合速率、气孔导度以及电子传递速率均得到显著提高($P<0.05$),其中,低氮和接种丛枝菌根真菌共同处理使杉木净光合速率和叶绿素含量达到最大。【结论】丛枝菌根真菌能有效侵染杉木根系;接种丛枝菌根真菌促进了氮沉降下杉木幼苗的生长,其中,摩西球囊霉的促进作用更强;且接种丛枝菌根真菌能够缓解高氮沉降对植株的影响,提高植株的光合作用。

关键词: 氮沉降; 丛枝菌根真菌; 生长; 光合作用; 杉木

中图分类号: S791.27

文献标识码: A

文章编号: 1671-5470(2025)01-0047-12

DOI: 10.13323/j.cnki.j.fafu(nat.sci.).202403027



开放科学(资源服务)
标识码(OSID)

Effect of simulated nitrogen deposition and inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on growth and photosynthesis of *Cunninghamia lanceolata* seedlings

CHEN Shuyu, YANG Shuya, YI Lita, LIU Meihua

(College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou, Zhejiang 311300, China)

Abstract:【Objective】The regulation of root symbiotic fungi of *Cunninghamia lanceolata* in response to nitrogen (N) deposition was investigated to provide reference for enhancing the productivity of *C. lanceolata* plantations in the context of elevated global N deposition.【Method】A factorial experiment design, which included 3 levels of simulated nitrogen (N) deposition (N_0 for $0 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, low N_{30} for $30 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ and high N_{60} for $60 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) and 3 inoculation treatments (no inoculation, inoculation with *Glomus intradices*, and inoculation with *G. mosseae*), was conducted on potted *C. lanceolata* seedlings in greenhouse, to study the effect of inoculating arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on the growth and photosynthesis of *C. lanceolata* under simulated N deposition.【Result】Both types of AMF led to high infection rates on *C. lanceolata* roots under simulated N depo-

收稿日期:2024-03-14 修回日期:2024-05-13

基金项目:国家自然科学基金项目(31971623)。

通信作者:刘美华(1978—),女,副教授,博士。研究方向:森林生态学。Email:mhliu@zafu.edu.cn。

sition, and N simulation at low level and inoculation with AMF improved the growth of seedlings, with greater promotive effect being from *G. mosseae*. Under high simulated N deposition, the underground biomass of seedlings was decreased, while the accumulation of aboveground biomass and total biomass were significantly increased after inoculation with *G. mosseae* ($P<0.05$). The root-shoot ratio followed a downtrend under simulated N deposition, while was mitigated after the inoculation with AMF, and the variations in root-shoot ratio were not significant in the interaction groups ($P>0.05$). Under simulated N deposition, AMF inoculation significantly improved the chlorophyll content, leaf color value, net photosynthetic rate, stomatal conductance and electron transport rate ($P<0.05$), and the combination of low N deposition and AMF inoculation led to the highest net photosynthetic rate and chlorophyll content of *C. lanceolata*. 【Conclusion】AMF can effectively infect the roots of *C. lanceolata*, which resulted in improved seedling growth at simulated N deposition, with the optimum promotive effect coming from *G. mosseae*; AMF inoculation also mitigates the adverse effect of high N deposition on plants, and increases photosynthesis overall.

Key words: nitrogen deposition; arbuscular mycorrhizal fungi; growth; photosynthesis; *Cunninghamia lanceolata*

近年来,随着化石燃料的燃烧和氮(N)肥的过度使用,大气中氮化合物排放剧增,导致全球大气氮沉降不断增加^[1-2]。在过去 40 年中,全球氮沉积量已从 86.6 Tg · a⁻¹增加至 93.6 Tg · a⁻¹^[3]。氮沉降改变了全球氮循环,使土壤氮元素含量增加,改变土壤理化性质和土壤微生物多样性^[4-5],从而影响植物生长^[6]。适量的氮沉降会改善植物的生长^[7-8],但过量的氮沉降会引起植物的元素分配失衡、植物叶损伤、光合能力下降,限制人工林生产力的提高^[9-12]。杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.] 是我国南方地区最重要的造林用材树种,具有生长快、经济效益高等特点。近年来,经营方式不合理导致杉木林土壤地力衰退,生产力降低。在全球氮沉降日益严重的背景下,土壤酸化、养分失衡导致杉木根系对土壤养分吸收差,加剧了杉木人工林土壤地力衰退和生产力下降^[13-14]。因此,在当前氮沉降背景下,亟需提高杉木人工林生产力、促进杉木林可持续经营。

丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是土壤中广泛分布的一类微生物,能与大多数陆生植物共生,通过根外菌丝网络扩大植物与土壤的接触面积,促进植物对土壤矿质养分的吸收、转化和利用^[15-18], 提高植物对逆境的适应能力^[19-22], 增强植物光合呼吸作用^[23], 促进植物生长。研究发现,不同类型的菌根真菌对宿主植物生长的影响能力不同^[24], 根内球囊霉 (*Glomus intradices*) 和摩西球囊霉 (*G. mosseae*) 是自然条件下两种常见的菌根真菌,常与杉木^[25]、小麦 (*Triticum aestivum*)^[26]、水稻 (*Oryza sativa*)^[27]、柑橘 (*Citrus reticulata*)^[28]等多种植物共生,但其与宿主之间的共生能力不同^[29], 对宿主植物养分吸收、生长以及逆境

适应性的调节能力也不同。已有研究发现,摩西球囊霉对外源氮的耐受能力强于根内球囊霉^[30];适量的氮沉降可以促进菌根与植物共生^[31],使得共生关系向正向变化。也有研究表明,适量的氮沉降能促进杉木生长^[32],但模拟高氮沉降会抑制杉木生长^[33],那么人为添加丛枝菌根真菌是否能够帮助杉木抵御这种抑制,模拟氮沉降背景下杉木与丛枝菌根真菌之间的共生关系是否会发生变化,以及二者对杉木生长的影响如何,这些问题均需要进一步研究。

基于此,本研究以 2 年生杉木幼苗为试验对象,通过模拟氮沉降和接种丛枝菌根真菌,分析杉木幼苗的生长指标、光合特征参数、叶绿素相对含量 (soil and plant analyzer development value, SPAD 值)、叶绿素含量及叶绿素荧光参数等变化,探讨氮沉降条件下接种丛枝菌根真菌对杉木生长的影响,旨在探究以下科学问题:模拟氮沉降是否影响了杉木与丛枝菌根真菌间的共生关系,模拟氮沉降下接种根内球囊霉和摩西球囊霉对杉木幼苗生长和光合作用有什么影响和差异,两种真菌能否帮助杉木抵御模拟氮沉降的影响。本研究将有助于深入认识杉木与丛枝菌根真菌相互作用的机制,为全球氮沉降增加背景下提高杉木生产力提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试的杉木幼苗来自福建省洋口国有林场 (26°49'N, 117°54'E) 2 年生无性系组培苗。将幼苗种植于 27 cm×21 cm×31 cm 的塑料盆栽容器内,用试验地附近杉木林下的壤土与珍珠岩、蛭石按 1 : 1 : 1 (体积比) 混匀后灭菌作培养基质。初始土壤总氮质量分数为 0.7 g · kg⁻¹, 总磷质量分数为

0.38 g · kg⁻¹,速效氮质量分数为 40.02 mg · kg⁻¹,速效磷质量分数为 27.1 mg · kg⁻¹。试验用菌剂为根内球囊霉和摩西球囊霉,均由北京市农林科学院植物营养与资源研究所提供,接种物为含有菌丝、孢子和侵染根段的根际土,约 50 g(约接种 100 个真菌孢子)。

1.2 试验设计

试验于浙江省杭州市临安区浙江农林大学果木园温室大棚基地($30^{\circ}16'N$, $119^{\circ}44'E$)进行,该地属于中亚热带季风气候区。选取长势一致的 2 年生杉木幼苗进行温室大棚盆栽试验,参考亚热带地区氮沉降数值和未来氮沉降趋势设置 3 个模拟氮沉降处理水平(不加氮, N0, 0 kg · hm⁻² · a⁻¹; 低氮, N30, 30 kg · hm⁻² · a⁻¹; 高氮, N60, 60 kg · hm⁻² · a⁻¹),设置 3 个接种处理水平(不接种, NM; 接种根内球囊霉, AM1; 接种摩西球囊霉, AM2),模拟氮沉降和接种交互处理,共有 9 个处理,分别为:N0×NM、N30×NM、N60×NM、N0×AM1、N0×AM2、N30×AM1、N30×AM2、N60×AM1、N60×AM2,每个处理 10 株。

试验从 2021 年 8 月 1 日开始,2022 年 8 月 5 日收获植株,其间,每月月初模拟大气氮沉降一次,除此之外不再施肥,仅进行日常浇灌管理。模拟氮沉降处理是将配制的 NH₄NO₃ 母液 100 mL 溶于超纯水,配成不同氮浓度后用喷雾器从杉木幼苗上方分别对 N30、N60 组全株均匀喷洒;N0 组则用等量超纯水喷洒,以免因水分不同产生差异。同时,将托盘放置在盆栽底部收集下渗液,并将下渗液及时倒回盆中,确保土壤氮素不被淋溶。接种时,先将杉木幼苗放在铺有 1/3 盆栽高的培养基质表层,将接种土均匀撒施在苗木根系上,再覆盖上其余 2/3 的培养基质;并在 NM、AM1、AM2 处理组间用 400 目(孔径 38 μm)网纱隔开,避免不同菌种相互影响。接种 3 个月后检测是否接种成功(根系侵染率 >30%),接种 1 a 后检测侵染率。为排除植株个体间的时空差异,植株种植时间和个体侵染时间相同。处理 1 a 后测量其叶绿素含量、SPAD 值、光合荧光参数等指标,然后收获植株,测定生物量。

1.3 指标测定方法

1.3.1 侵染率测定 接种组每个处理随机选取 3 盆,取 1~2 cm 的幼嫩细根段于容器中,用台盼蓝

将根段染色后采用网格交叉法^[34] 测定根系侵染率。将染好色的根段倒入划线培养皿中,用解剖针挑铺平整(使根段与网格至少有 200 个交叉点),根段不相互重叠,然后将培养皿置于 Leica DM 2500 型体式显微镜(徕卡显微系统公司)下观测。菌根侵染率/% = 含有侵染菌根的交叉点数/总交叉点数 × 100。

1.3.2 叶绿素含量测定 在收获植株前,从每个处理组中取 3 株新鲜杉木幼苗的叶片共 10~15 片,剪碎混匀后随机称取 3 份新鲜样品,采用乙醇提取法^[35] 测定叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量。

1.3.3 叶绿素荧光参数测定 幼苗收获前,于晴朗无风的上午 8:30—11:00,使用便携式 PAM-2500 型叶绿素荧光仪(德国 WALZ 公司)进行叶绿素荧光参数测定。每个处理随机选取 3 株植株,取幼苗顶部当年生长势良好、完全展开的功能叶片 3 片分别测量单叶。将杉木幼苗叶片先经过 30 min 的暗适应,测量初始荧光值(initial fluorescence value, F_0)、最大荧光值(maximum fluorescence value, F_m),计算出可变荧光值(variable fluorescence value, F_v),在叶片进行充分光适应后测量、记录 PS II 最大光化学效率(maximum photochemical efficiency of PS II, F_v/F_m)、PS II 实际光化学量子产额[actual quantum yield of photosynthesis, $Y_{(II)}$]、PS II 光化学猝灭系数(photochemical quenching coefficient, q_p)、PS II 非光化学猝灭系数(non-photochemical quenching coefficient, q_N)和电子传递速率(electron transport rate, ETR),再计算得出 PS II 潜在光化学活性(potential photochemical activity of PS II, F_v/F_0)。

1.3.4 光合参数测定 测定叶绿素荧光参数的同时,使用 LI-6400XT 型光合作用测定仪(北京莱阔生物科技有限公司)测定光合作用气体交换参数。在每组 3 株测定叶绿素荧光参数的幼苗顶部,选取 3 片当年生长势良好、完全展开的功能叶片,选择仪器内置红蓝光源,校正仪器后设置光强度为室外自然光照强度(大于 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),气体流速为 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,测定杉木幼苗净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)、胞间 CO₂ 浓度(intercellular CO₂

concentration, C_i) 和蒸腾速率 (transpiration rate, T_r) , 并计算出水分利用效率 (water use efficiency, WUE)。测量过程尽量保持叶片原位状态, 每个叶片重复测定 3 次。

1.3.5 SPAD 值测定 选择和光合荧光参数测定相同的活体叶片 3 片, 将叶片擦洗干净, 避开叶脉在叶片中部均匀选取 5 个点, 使用 SPAD-502 Plus 型叶绿素仪(柯尼卡美能达有限公司)测定叶片的 SPAD 值, 取平均值作为该叶片的 SPAD 值。

1.3.6 生长指标与生物量测定 分别于施氮接种前和收获植株前, 测量所有植株株高、冠幅和地径。计算植株的株高、冠幅和地径的增长率: 增长率/% = (期末测量值 - 期初测量值)/期初测量值 × 100。之后每个处理收获 3 株。收获后将植株冲洗干净并分离其根、茎、叶, 装入信封袋中, 放入烘箱中于 105 ℃ 杀青 30 min 后, 再于 80 ℃ 烘干至恒定质量, 称量根、茎、叶各部分干质量, 并分别计算地上、地下生物量和总生物量。

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2018 软件对试验数据进行整理, 采用 IBM SPSS Statistics 27 和 Origin 2022

软件对试验数据进行处理和统计分析。采用单因素方差分析法(One-Way ANOVA)分析模拟氮沉降和接种对各指标的影响; 用最小显著差异法(LSD)检验不同模拟氮沉降处理和接种处理间的差异显著性; 采用双因素方差分析计算模拟氮沉降、接种以及两者交互作用的显著性, 分别表示为模拟氮沉降处理效应(N)、接种处理效应(AMF)、氮与接种的交互效应($N \times AMF$); 采用 Spearman 相关性分析方法分析杉木幼苗生物量、叶绿素含量、SPAD 值、叶绿素荧光参数以及光合参数之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 模拟氮沉降对杉木幼苗根系丛枝菌根真菌侵染率的影响

接种组杉木在未接种前, 菌根侵染率为 0。在接种处理 1 a 后, 两种菌均成功侵染, 且侵染率均超过 60%。同一模拟氮沉降水平下, 接种组与不接种组之间的根系侵染率差异显著 ($P < 0.05$), 但 2 个菌种之间显著不差异 ($P > 0.05$); 同一接种水平下, 不同模拟氮沉降处理之间杉木根系侵染率没有显著变化 ($P > 0.05$), 表明氮沉降对植株根系菌根侵染率无明显影响(表 1)。

表 1 接种根内球囊霉和摩西球囊霉的杉木根系侵染率¹⁾

Table 1 Mycorrhizal infection rates of *C. lanceolata* roots inoculated with *G. intradices* and *G. mosseae*

模拟氮沉降处理 Simulated N deposition treatment	杉木根系侵染率 Mycorrhizal infection rates of <i>C. lanceolata</i> root/%		
	不接种 No inoculation	接种根内球囊霉 Inoculation with <i>G. intradices</i>	接种摩西球囊霉 Inoculation with <i>G. mosseae</i>
N0	0±0.00Aa	74.00±5.29Ab	75.33±4.06Ab
N30	0±0.00Aa	79.33±4.06Ab	83.33±8.35Ab
N60	0±0.00Aa	70.00±5.03Ab	66.67±4.06Ab

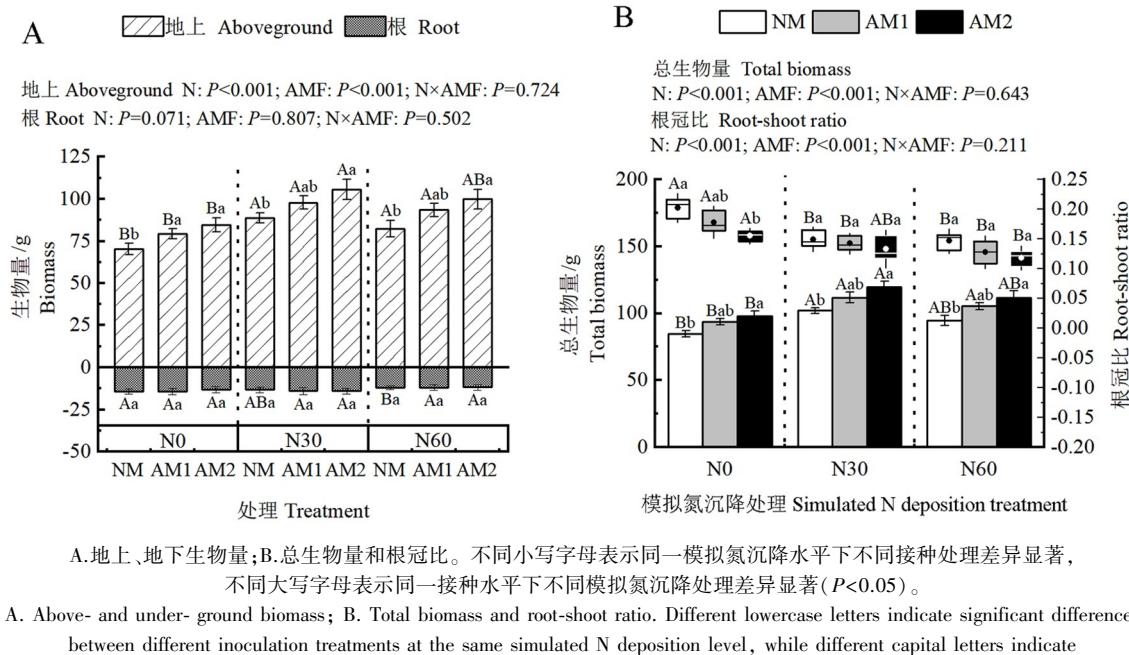
¹⁾ 表中数据为平均值±标准误; 同行不同小写字母表示同一模拟氮沉降水平下不同接种处理差异显著, 同列不同大写字母表示同一接种水平下不同模拟氮沉降处理差异显著 ($P < 0.05$)。

Data in the table are means ± standard errors. Different lowercase letters in the same line indicate significant differences between different inoculation treatments at the same simulated N deposition level, while different capital letters in the same row indicate significant differences between different simulated N deposition under the same inoculation treatment ($P < 0.05$)。

2.2 模拟氮沉降下丛枝菌根真菌对杉木幼苗生物量的影响

由图 1 可知, 模拟氮沉降和接种两种 AMF 均不同程度地增加了杉木幼苗生物量的积累。在同一模拟氮沉降水平下, 接种显著改变了模拟氮沉降对杉木幼苗生物量的影响 ($P < 0.05$)。与不接种 AMF 相比, 在 N0 和 N30 水平下, 接种 AM1、AM2 均提高了植株地上生物量, 接种 AM2 显著提高植株总生物量 ($P < 0.05$), 且在 N30 水平下, 接种 AM2

植株总生物量最大; 在 N60 水平下, 接种 AM2 显著提高植株地上生物量和总生物量 ($P < 0.05$)。与 N0 处理相比, 经 N30 处理后, NM、AM1、AM2 处理均使植株地上生物量、总生物量显著提高 ($P < 0.05$); 而植株地下生物量在 NM 处理下经 N60 处理后显著降低 ($P < 0.05$)。此外, 在 N0 处理下, 与不接种 AMF 相比, 仅接种 AM2 显著降低了植株根冠比 ($P < 0.05$), 而在 N30、N60 处理下, 接种 AMF 根冠比的变化不显著 ($P > 0.05$)。



A.地上、地下生物量;B.总生物量和根冠比。不同小写字母表示同一模拟氮沉降水平下不同接种处理差异显著,不同大写字母表示同一接种水平下不同模拟氮沉降处理差异显著($P<0.05$)。

A. Above- and under-ground biomass; B. Total biomass and root-shoot ratio. Different lowercase letters indicate significant differences between different inoculation treatments at the same simulated N deposition level, while different capital letters indicate significant differences between different simulated N deposition under the same inoculation treatment ($P<0.05$).

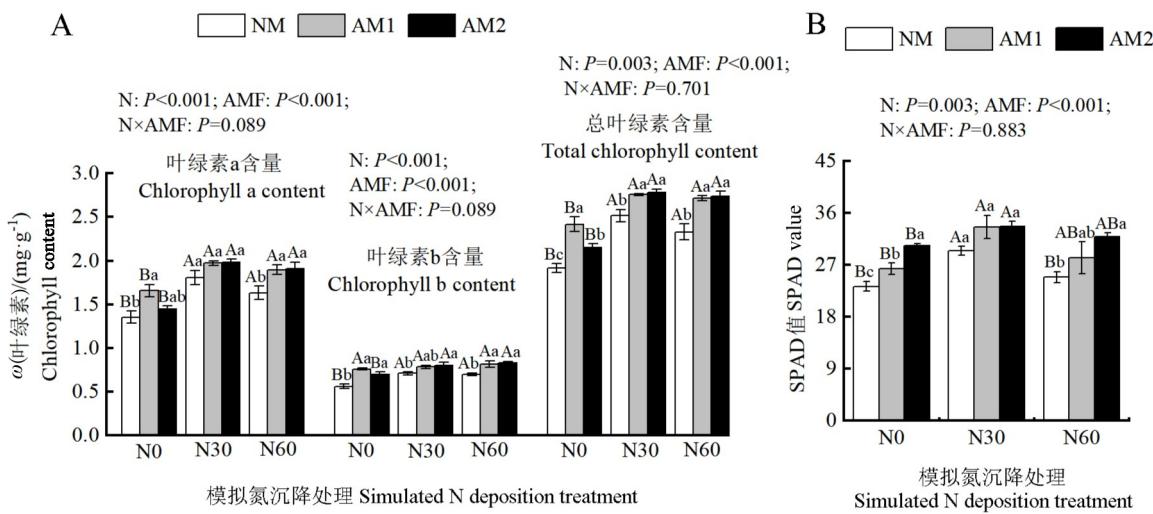
图1 模拟氮沉降和接种AMF对杉木幼苗生物量和根冠比的影响

Fig.1 Effects of simulated nitrogen deposition and inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on the biomass and root-shoot ratio of *C. lanceolata* seedlings

2.3 模拟氮沉降下丛枝菌根真菌对杉木幼苗叶绿素含量和SPAD值的影响

在N0水平下分别接种AM1、AM2使植株叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素含量,SPAD值显著增加($P<0.05$);在N30、N60水平下分别接种AM1、

AM2,植株总叶绿素含量均显著增加($P<0.05$),在N60水平下接种AM2使其SPAD值显著增加($P<0.05$)。在同一接种水平时,N30、N60处理也均显著增加植株总叶绿素含量($P<0.05$),而SPAD值在不同模拟氮沉降下的变化不同(图2)。



A.叶绿素含量;B.SPAD值。不同小写字母表示同一模拟氮沉降水平下不同接种处理差异显著,不同大写字母表示同一接种水平下不同模拟氮沉降处理差异显著($P<0.05$)。

A. Chlorophyll content; B. SPAD value. Different lowercase letters indicate significant differences between different inoculation treatments at the same simulated N deposition level, while different capital letters indicate significant differences between different simulated N deposition under the same inoculation treatment ($P<0.05$).

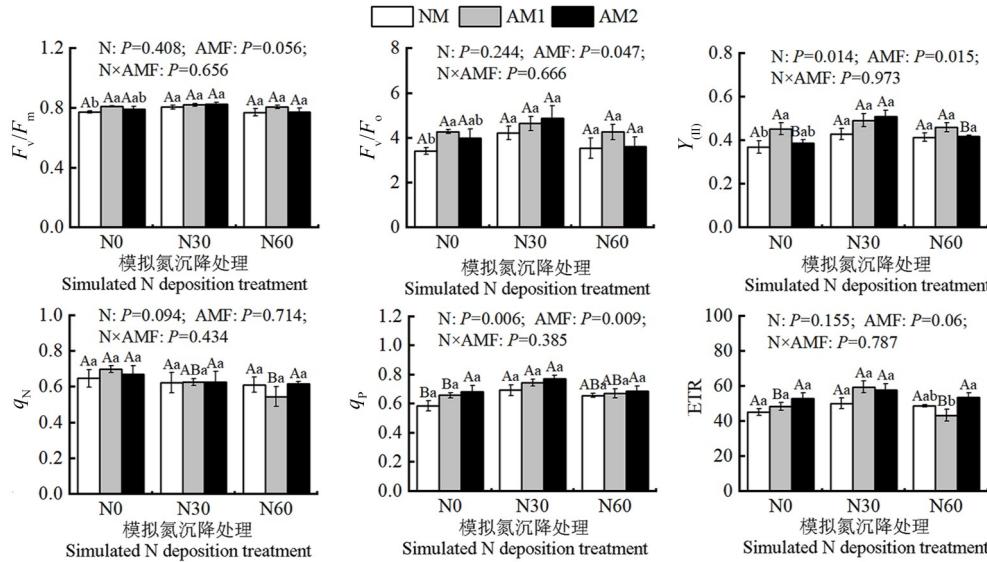
图2 模拟氮沉降和接种AMF对杉木幼苗叶绿素含量和SPAD值的影响

Fig.2 Effects of simulated nitrogen deposition and inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on chlorophyll content and SPAD of *C. lanceolata* seedlings

2.4 模拟氮沉降下丛枝菌根真菌对杉木幼苗叶绿素荧光参数的影响

由图 3 可知,在 N0 水平下接种 AM1, 杉木幼苗的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 $Y_{(II)}$ 显著提高 ($P<0.05$)。在 NM

水平下,N30 处理相较于 N0 显著提高了杉木的 q_p ($P<0.05$); 在接种 AM1 下, 相较于 N0 处理, N30 处理显著提高了植株的 q_p 、ETR ($P<0.05$), N60 处理则显著降低了 q_N ($P<0.05$)。



不同小写字母表示同一模拟氮沉降水平下不同接种处理差异显著, 不同大写字母

表示同一接种水平下不同模拟氮沉降处理差异显著 ($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences between different inoculation treatments at the same simulated N deposition level, while different capital letters indicate significant differences between different simulated N deposition under the same inoculation treatment ($P<0.05$)。

图 3 模拟氮沉降和接种 AMF 对杉木幼苗叶绿素荧光参数的影响

Fig.3 Effects of simulated nitrogen deposition and inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on chlorophyll fluorescence of *C. lanceolata* seedlings

2.5 模拟氮沉降下丛枝菌根真菌对杉木幼苗光合参数的影响

如图 4 所示, 在 N0 水平下, 接种两种 AMF 后, 杉木幼苗的 G_s 、 C_i 显著提高 ($P<0.05$); 在 N30 和 N60 水平下, 接种 AM1、AM2 均显著提高了其 P_n 、 G_s ($P<0.05$), 且植株的 WUE 在 N60 下接种 AM1、AM2 后显著提高 ($P<0.05$)。在 NM 和 AM1 水平下, N30 处理均能使植株的 P_n 、 G_s 、 C_i 显著提高 ($P<0.05$), 且 N30 和 AM1 共同处理时其 P_n 达到最大值。

2.6 各参数间的相关性

由图 5 可知, 地上生物量、总生物量与光合参数、叶绿素含量、SPAD 值有显著正相关关系 ($P<0.05$), 而根冠比与地上部生物量、总生物量、光合参数、叶绿素含量、SPAD 值均呈显著负相关关系 ($P<0.05$)。叶绿素含量与 $Y_{(II)}$ 、 q_p 、SPAD 值以及光合参数均呈显著正相关关系 ($P<0.05$)。 $Y_{(II)}$ 、 q_p 与地上部生物量、总生物量、 q_p 、ETR、 G_s 、 C_i 、 T_r 、SPAD 值以及叶绿素含量之间均表现出显著正相关关系 ($P<0.05$)。此外, 光合参数之间也表现出显著正相关关系 ($P<0.05$), 但净光合速率与荧光参数之

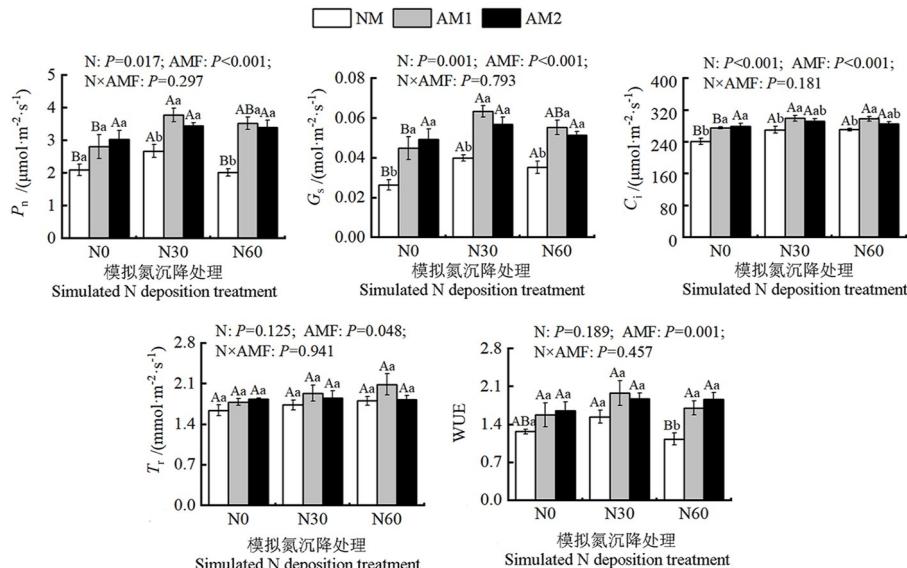
间未表现出显著的相关性 ($P>0.05$)。

3 讨论

在植物碳同化物质积累与分配中, 氮素是最重要的影响因素之一^[36]。在土壤养分改变的条件下, 菌根真菌可通过改善植物养分吸收状况来影响植物生长^[37]。研究发现, 丛枝菌根真菌与植物共生可以促进氮添加下植物的生长, 通过增加株高和地径提高植物的生物量积累^[7,38], 这与本研究结果一致, 且接种显著促进了模拟氮沉降下杉木的生长, 可能是由于氮肥为丛枝菌根真菌提供了丰富的生长养分^[39], 更有利于菌根定殖和菌丝生长, 帮助植物吸收养分供其生长。因此, 氮沉降下 AMF 促进植物生长的潜在机制可能是土壤养分变化促使植物更依赖菌根真菌来吸收营养^[40]。尽管接种根内球囊霉和摩西球囊霉之后, 杉木菌根侵染率之间没有显著差异 ($P>0.05$), 但接种摩西球囊霉后杉木地上生物量、总生物量的均值大于接种根内球囊霉, 说明摩西球囊霉与杉木的共生更容易促进杉木生产力的提高。然而, 本研究发现, 模拟氮沉降未影响杉木菌根侵染率, 与刘媞等^[31]的研究结果

不一致,说明模拟氮沉降对菌根侵染率存在不同程度的影响。但是与未接种组相比,接种摩西球囊霉后,N30、N60 处理下杉木的生物量显著增加

($P<0.05$),说明了人为添加丛枝菌根真菌可以帮助植物抵御高氮的抑制^[30]。

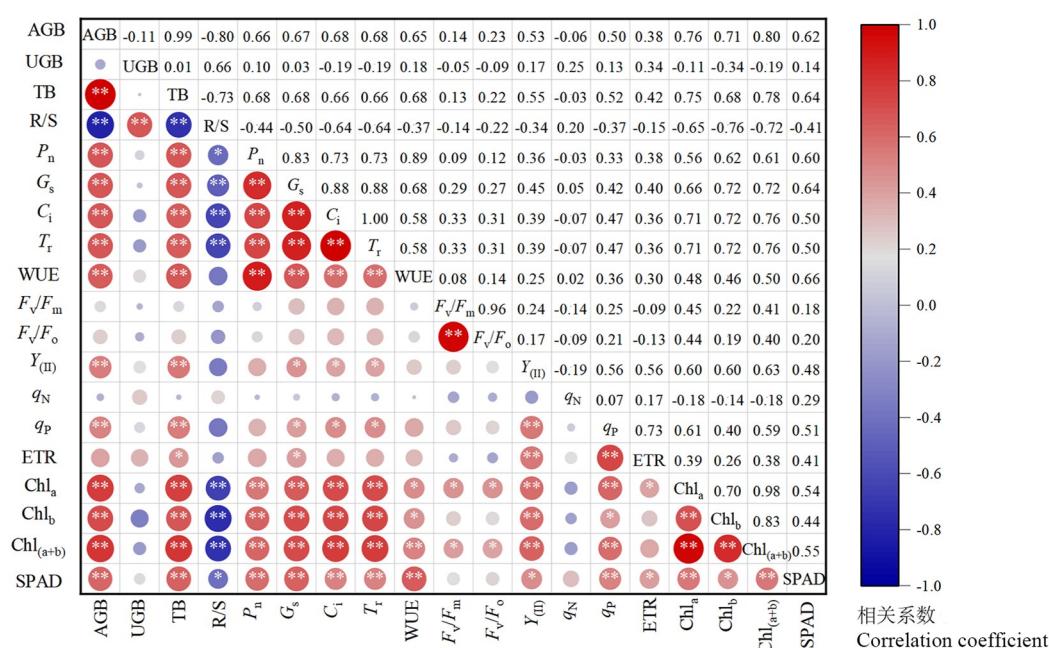


不同小写字母表示同一模拟氮沉降水平下不同接种处理差异显著,不同大写字母表示同一接种水平下不同模拟氮沉降处理差异显著($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences between different inoculation treatments at the same simulated nitrogen deposition level, while different capital letters indicate significant differences between different simulated nitrogen deposition at the same inoculation level ($P<0.05$)。

图 4 模拟氮沉降和接种 AMF 对杉木幼苗光合作用气体交换参数的影响

Fig.4 Effects of simulated nitrogen deposition and inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic gas exchange of *C. lanceolata* seedlings



AGB.地上生物量;UGB.地下生物量;TB.总生物量;R/S.根冠比;Chl_a.叶绿素 a 含量;

Chl_b.叶绿素 b 含量;Chl_(a+b).总叶绿素含量。* $P<0.05$, ** $P<0.01$ 。

AGB. Aboveground biomass; UGB. Underground biomass; TB. Total biomass; R/S. Root-shoot ratio; Chl_a. Chlorophyll a content; Chl_b. Chlorophyll b content; Chl_(a+b). Total chlorophyll content. * $P<0.05$, ** $P<0.01$.

图 5 杉木幼苗生物量、光合参数、叶绿素荧光参数、叶绿素含量及 SPAD 值的相关性

Fig.5 Correlation of biomass, photosynthetic parameters, chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll contents and SPAD value of *C. lanceolata* seedlings

研究表明,高氮添加会抑制植物根系的生长^[32,41]。杉木地下生物量在高氮下显著降低,其根冠比在低氮和高氮下均显著下降,可能是由于氮沉降使得氮素更多地从植株叶片进入植物体内,促进了植株叶片光合作用和非结构性碳水化合物的积累^[42],因而对地上部的促进作用更明显;同时,模拟高氮沉降使土壤中的氮含量增加,当土壤中的养分过于充足时,杉木更倾向于将额外的养分分配给地上部来争夺地上资源^[43],因而出现根冠比下降的现象。但是,本研究在同一低氮或高氮条件下,接种根内球囊霉和摩西球囊霉后,杉木根冠比的下降不显著($P>0.05$),说明在模拟氮沉降下,接种会影响生物量的分配。此外,在本研究中,植株的地上生物量、总生物量与植株的净光合速率、叶绿素含量呈显著正相关关系($P<0.05$),表明杉木幼苗主要通过叶片的光合作用促进植物的地上部生长,从而促进植物光合产物的积累。

光合作用是绿色植物新陈代谢时必要的能量来源。叶绿素是植物进行光合作用的关键因素,其含量与光合特性,如净光合速率、气孔导度、胞间CO₂浓度以及水分利用效率有关,反映了植物的光合作用能力^[44]。SPAD 值间接反映了植株的生长和营养状况,且 SPAD 值的变化通常与植株的碳、氮代谢密切相关^[45];很多研究表明,植株叶绿素含量与 SPAD 值有良好的一致性^[46-47];本研究也证实了 SPAD 值与叶绿素含量呈显著正相关($P<0.05$)。此外,丛枝菌根真菌分泌细胞分裂素等物质,可以促进叶绿体发育并提高叶绿素水平^[48],在本研究中,氮沉降和接种根内球囊霉、摩西球囊霉显著增加了杉木幼苗叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量,且在低氮和接种交互作用时促进作用达到最大。而植物净光合速率与叶绿素含量呈显著正相关关系($P<0.05$),说明由 AMF 和氮素添加引起的更强的光合作用是由于植物叶绿素含量的提高^[49]。

叶绿素荧光与光合作用过程密切相关,大量研究表明,丛枝菌根真菌和氮元素显著影响植物叶片的光合荧光特性^[50-53]。 q_P 反映了光系统反应中心吸收的光能用于光化学电子传递的部分。在本研究中,模拟低氮沉降增加了植株的 q_P ,接种根内球囊霉后 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 $Y_{(II)}$ 显著增加($P<0.05$),在低氮和根内球囊霉的共同作用下,杉木表现为 q_P 、

ETR 显著增加($P<0.05$),说明模拟低氮沉降使植物光系统反应中心开放部分发生变化,使植物叶片所吸收的光可以较充分地用于光合作用,接种根内球囊霉增强了氮沉降下杉木 PS II 活性以及加快了光合电子传递进程,提高了光能的利用和转化效率,进而促进植株光合作用。

植物叶片在进行光合作用的过程中,矿物质营养起着重要的调节作用。已有研究表明,氮沉降可以增加土壤中速效氮的含量^[54],改变植物的光合作用,从而影响植物从土壤中吸水的过程^[55],氮元素还可以通过改变植物的光子通量密度、光合 CO₂ 同化量来促进植物光合作用^[56]。但在高氮下,由于植物的元素分配失衡,其光合能力有所下降^[10]。丛枝菌根真菌与植物共生可以改善植物对土壤养分的吸收状况,增强植物光合作用,通过增加粗根生物量使植物可以储存更多水分^[57],更好地保持叶片气孔开放。本研究中,模拟低氮沉降增加了植株的 P_n 、 G_s 、 C_i ,且接种两种菌根真菌后进一步提高了植株光合能力,与 Wu et al^[58] 的研究结果一致,可能是因为菌根影响植物对磷的吸收,改善了植物的整体营养状况^[59],进而影响植物的生理特性和对环境的适应性。此外,植物叶片的磷元素可以影响气孔行为^[60-62],因此在本研究中,模拟高氮沉降下接种这两种 AMF 可以改善气孔导度和光合效率,增加植物水分传递和水分利用效率^[63]。

4 结论

本研究结果表明,模拟低氮沉降和接种两种不同类型的丛枝菌根真菌均有利于杉木幼苗的生长和光合作用。在模拟低氮沉降下,杉木-菌根共生可以进一步促进植株光合作用从而促进植物生长;在模拟高氮沉降下,接种丛枝菌根真菌能减轻轻过高的氮对杉木的影响,显著提高其生物量和光合作用水平,且摩西球囊霉更容易促进杉木生长。

参考文献(References)

- [1] ERISMAN J W, GALLOWAY J N, SEITZINGER S, et al. Consequences of human modification of the global nitrogen cycle[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, 2013, 368:20130116. DOI: 10.1098/rstb.2013.0116.
- [2] GALLOWAY J N, TOWNSEND A R, ERISMAN J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends,

- questions, and potential solutions [J]. Science, 2008, 320:889–892. DOI: 10.1126/science.1136674.
- [3] ACKERMAN D, MILLET D B, CHEN X. Global estimates of inorganic nitrogen deposition across four decades [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2019, 33(1):100–107. DOI: 10.1029/2018GB005990.
- [4] ULLAH S, AI C, HUANG S H, et al. The responses of extracellular enzyme activities and microbial community composition under nitrogen addition in an upland soil [J]. PLoS ONE, 2019, 14(9):e0223026. DOI: 10.1371/journal.pone.0223026.
- [5] TU L H, CHEN G, PENG Y, et al. Soil biochemical responses to nitrogen addition in a bamboo forest [J]. PLoS ONE, 2014, 9(7):e102315. DOI: 10.1371/journal.pone.0102315.
- [6] 甘秉平.氮磷添加和接种 AMF 对杉木幼苗根际生态的影响 [D]. 杭州:浙江农林大学, 2022. DOI: 10.27756/d.cnki.gzjlx.2022.000059.
GAN B P. Effects of nitrogen and phosphorus addition and AMF inoculation on rhizosphere ecology of Chinese fir seedlings [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2022. DOI: 10.27756/d.cnki.gzjlx.2022.000059.
- [7] YANG Y, GUO J Y, WANG G X, et al. Effects of drought and nitrogen addition on photosynthetic characteristics and resource allocation of *Abies fabri* seedlings in eastern Tibetan Plateau [J]. New Forests, 2012, 43(4): 505–518. DOI: 10.1007/s11056-011-9295-3.
- [8] 毛晋花, 邢亚娟, 马宏宇, 等. 氮沉降对植物生长的影响研究进展 [J]. 中国农学通报, 2017, 33(29): 42–48. DOI: 10.11924/j.issn.1000-6850.casb16110061.
MAO J H, XING Y J, MA H Y, et al. Research progress of nitrogen deposition effect on plant growth [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2017, 33(29): 42–48. DOI: 10.11924/j.issn.1000-6850.casb16110061.
- [9] CHEN W, MOU X L, MENG P P, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus inoculation on the growth and nitrogen metabolism of *Catalpa bungei* C. A. Mey. under different nitrogen levels [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1138184. DOI: 10.3389/fpls.2023.1138184.
- [10] 于雪, 黄嘉鑫, 王玉波, 等. 氮肥对甜菜叶片叶绿素荧光动力学参数的影响 [J]. 核农学报, 2014, 28(10): 1918–1923. DOI: 10.11869/j.issn.100-8551.2014.10.1918.
YU X, HUANG J X, WANG Y B, et al. Effect of nitrogen on chlorophyll fluorescence of blade of sugar beet [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2014, 28(10): 1918–1923. DOI: 10.11869/j.issn.100-8551.2014.10.1918.
- [11] 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 氮沉降对森林植物的影响 [J]. 生态学报, 2003, 23(9): 1891–1900. DOI: 10.3321/j.issn:1000-0933.2003.09.022.
LI D J, MO J M, FANG Y T, et al. Impact of nitrogen deposition on forest plants [J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(9): 1891–1900. DOI: 10.3321/j.issn:1000-0933.2003.09.022.
- [12] YAN G Y, CHEN F, ZHANG X, et al. Spatial and temporal effects of nitrogen addition on root morphology and growth in a boreal forest [J]. Geoderma, 2017, 303: 178–187. DOI: 10.1016/j.geoderma.2017.05.030.
- [13] ZHANG H, VORONEY R P, PRICE G W. Effects of biochar amendments on soil microbial biomass and activity [J]. Journal of Environmental Quality, 2014, 43(6): 2104–2114. DOI: 10.2134/jeq2014.03.0132.
- [14] 刘欢, 王超琦, 吴家森, 等. 氮素指数施肥对杉木无性系苗生长及养分含量的影响 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(10): 3123–3128. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201610.027.
LIU H, WANG C Q, WU J S, et al. Effects of exponential N fertilization on the growth and nutrient content in clonal *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(10): 3123–3128. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201610.027.
- [15] 薛松. 菌根学及其在林业上的应用研究进展 [J]. 贵州林业科技, 2017, 45(1): 51–55. DOI: 10.16709/j.cnki.gzlykj.2017.01.010.
XUE S. Mycorrhizology and its application research progress in forestry [J]. Guizhou Forestry Science and Technology, 2017, 45(1): 51–55. DOI: 10.16709/j.cnki.gzlykj.2017.01.010.
- [16] GIOVANNETTI M, FORTUNA P, CITERNESI A S, et al. The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks [J]. New Phytologist, 2001, 151(3): 717–724. DOI: 10.1046/j.0028-646x.2001.00216.x.
- [17] SAWERS R J H, SVANE S F, QUAN C, et al. Phosphorus acquisition efficiency in arbuscular mycorrhizal maize is correlated with the abundance of root-external hyphae and the accumulation of transcripts encoding PHT1 phosphate transporters [J]. New Phytologist, 2017, 214(2): 632–643. DOI: 10.1111/nph.14403.
- [18] TIAN H, YUAN X L, DUAN J F, et al. Influence of nutrient signals and carbon allocation on the expression of phosphate and nitrogen transporter genes in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi [J]. PLoS ONE, 2017, 12(2): e0172154.

- DOI: 10.1371/journal.pone.0172154.
- [19] ROUPHAEL Y, FRANKEN P, SCHNEIDER C, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops [J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 196: 91–108. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.09.002.
- [20] JAYNE B, QUIGLEY M. Influence of arbuscular mycorrhiza on growth and reproductive response of plants under water deficit: a meta-analysis [J]. *Mycorrhiza*, 2014, 24 (2): 109–119. DOI: 10.1007/s00572-013-0515-x.
- [21] ABDELHAMID M T, EL-MASRY R R, DARWISH D S, et al. The mechanisms involved in improving the tolerance of plants to salt stress using arbuscular mycorrhizal fungi [M] // GIRI B, VARMA A. *Microorganisms in saline environments: strategies and functions*. Cham, Switzerland: Springer, 2019: 303–327. DOI: 10.1007/978-3-030-18975-4_13.
- [22] GARG N, CHANDEL S. Arbuscular mycorrhizal networks: process and functions. A review [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2010, 30 (3): 581–599. DOI: 10.1051/agro/2009054.
- [23] 李娇娇,曾明.丛枝菌根对植物根际逆境的生态学意义[J].*应用生态学报*,2020,31(9):3216–3226. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202009.039.
- LI J J, ZENG M. Ecological significance of arbuscular mycorrhiza on plant rhizosphere stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(9): 3216–3226. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202009.039.
- [24] LUMINI E, PAN J, MAGURNO F, et al. Native arbuscular mycorrhizal fungi characterization from saline lands in arid oases, Northwest China [J]. *Journal of Fungi*, 2020, 6(2): 80. DOI: 10.3390/jof6020080.
- [25] LI L, ZHOU G Y, LIU J A, et al. The resource investigation and community structure characteristics of mycorrhizal fungi associated with Chinese fir [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2011, 10 (30): 5719–5724. DOI: 10.5897/AJB10.2123.
- [26] 马放,苏蒙,王立,等.丛枝菌根真菌对小麦生长的影响[J].*生态学报*,2014,34(21):6107–6114. DOI: 10.5846/stxb201301280181.
- MA F, SU M, WANG L, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on the growth of wheat [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34 (21): 6107–6114. DOI: 10.5846/stxb201301280181.
- [27] 张淑娟,王立,马放,等.丛枝菌根(AM)对水稻生长促进及化肥减量研究[J].*哈尔滨工业大学学报*,2010, 42(6): 958–962. DOI: 10.11918/j.issn.0367–6234.2010.06.028.
- ZHANG S J, WANG L, MA F, et al. Application of arbuscular mycorrhiza on promoting the growth of rice and reducing the usage of chemical fertilizer [J]. *Journal of Harbin Institute of Technology*, 2010, 42 (6): 958–962. DOI: 10.11918/j.issn.0367–6234.2010.06.028.
- [28] GRAHAM J H, SYVERTSEN J P. Host determinants of mycorrhizal dependency of *Citrus rootstock* seedlings [J]. *New Phytologist*, 1985, 101 (4): 667–676. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1985.tb02872.x.
- [29] 李侠,叶诚诚,张俊伶,等.丛枝菌根真菌侵染指标与植物促生效应相关性分析[J].*中国农业大学学报*,2021,26(10):41–53. DOI: 10.11841/j.issn.1007–4333.2021.10.05.
- LI X, YE C C, ZHANG J L, et al. Correlation analysis between arbuscular mycorrhizal fungi colonization indices and plant growth promoting effect [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2021, 26 (10): 41–53. DOI: 10.11841/j.issn.1007–4333.2021.10.05.
- [30] 刘婷岩,张之月,郝龙飞,等.接种丛枝菌根真菌和氮沉降处理对灌木铁线莲根际微生态环境的影响[J].*东北林业大学学报*,2022,50(8):55–60,116. DOI: 10.13759/j.cnki.dlx.2022.08.018.
- LIU T Y, ZHANG Z Y, HAO L F, et al. Effect of AMF inoculation and nitrogen deposition on rhizosphere micro-ecological environment of *Clematis fruticosa* seedling [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2022, 50 (8): 55–60, 116. DOI: 10.13759/j.cnki.dlx.2022.08.018.
- [31] 刘媞,贺学礼,路丹.施N量和AM真菌对黄芪生长和生理学特性的影响[J].*河北农业大学学报*,2008,31(3): 37–41. DOI: 10.3969/j.issn.1000–1573.2008.03.008.
- LIU T, HE X L, LU D. Effects of AM fungi on the growth and physiological characters of *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge under different N-applied levels [J]. *Journal of Hebei Agricultural University*, 2008, 31 (3): 37–41. DOI: 10.3969/j.issn.1000–1573.2008.03.008.
- [32] 樊后保,刘文飞,李燕燕,等.亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林生长与土壤养分对氮沉降的响应[J].*生态学报*,2007,27(11):4630–4642. DOI: 10.3321/j.issn:1000–0933.2007.11.031.
- FAN H B, LIU W F, LI Y Y, et al. Tree growth and soil nutrients in response to nitrogen deposition in a subtropical Chinese fir plantation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (11): 4630–4642. DOI: 10.3321/j.issn:1000–0933.2007.11.031.
- [33] 黄玉梓,樊后保,李燕燕,等.氮沉降对杉木人工林生长及林下植被碳库的影响[J].*生态环境学报*,2009, 18(4): 1407–1412. DOI: 10.16258/j.cnki.1674–5906.

- 2009.04.059.
- HUANG Y Z, FAN H B, LI Y Y, et al. Effects of nitrogen deposition on tree growth and understory carbon pools in Chinese fir plantation [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(4): 1407–1412. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2009.04.059.
- [34] GIOVANNETTI M, MOSSE B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots [J]. *New Phytologist*, 1980, 84(3): 489–500. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1980.tb04556.x.
- [35] 杨敏文.快速测定植物叶片叶绿素含量方法的探讨[J].光谱实验室, 2002, 19(4): 478–481. DOI: 10.3969/j.issn.1004-8138.2002.04.015.
- YANG M W. Study on rapid determination of chlorophyll content of leaves [J]. *Chinese Journal of Spectroscopy Laboratory*, 2022, 19(4): 478–481. DOI: 10.3969/j.issn.1004-8138.2002.04.015.
- [36] BEKELE A, HEDNALL W H, TIARKS A E. Response of densely stocked loblolly pine (*Pinus taeda* L.) to applied nitrogen and phosphorus [J]. *Southern Journal of Applied Forestry*, 2003, 27(3): 180–189. DOI: 10.1093/sjaf/27.3.180.
- [37] KHAN Y, YANG X, ZHANG X L, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi promote plant growth of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev by increasing the metabolomics activity under nitrogen addition [J]. *Grassland Science*, 2021, 67(2): 128–138. DOI: 10.1111/grs.12299.
- [38] 贺学礼, 刘媞, 赵丽莉. 接种丛枝菌根对不同施氮水平下黄芪生理特性和营养成分的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(9): 2118–2122.
- HE X L, LIU T, ZHAO L L. Effects of inoculating AM fungi on physiological characters and nutritional components of *Astragalus membranaceus* under different N application levels [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(9): 2118–2122.
- [39] WU F, ZHANG H Q, FANG F R, et al. Effects of nitrogen and exogenous *Rhizophagus irregularis* on the nutrient status, photosynthesis and leaf anatomy of *Populus×canadensis* ‘Neva’ [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2017, 36(4): 824–835. DOI: 10.1007/s00344-017-9686-6.
- [40] SMITH S E, READ D. Mycorrhizal symbiosis [M]. 3rd ed. New York: Academic Press, 2008.
- [41] 姚玉珊, 林珍珍, 李媛, 等. 丛枝菌根真菌侵染对高粱生长及光合特性的影响[J]. 山西大学学报(自然科学版), 2022, 45(5): 1377–1384. DOI: 10.13451/j.sxu.ns.2021053.
- YAO Y S, LIN Z Z, LI Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and photosynthetic characteristics of *Sorghum bicolor* [J]. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 2022, 45(5): 1377–1384. DOI: 10.13451/j.sxu.ns.2021053.
- [42] 潘俊彬, 刘远生, 张露, 等. 施肥对毛红椿幼林生长及叶片生理特征的影响[J]. 广西植物, 2024, 44(1): 147–156. DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202211064.
- PAN J B, LIU Y S, ZHANG L, et al. Effects of fertilization on young forest growth and leaf physiological characteristics of *Toona ciliata* var. *pubescens* [J]. *Guihaia*, 2024, 44(1): 147–156. DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202211064.
- [43] PERSSON H, AHLSTRÖM K, CLEMENSSON-LINDELL A. Nitrogen addition and removal at gårdsjön—effects on fine-root growth and fine-root chemistry [J]. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101(1/2/3): 199–205. DOI: 10.1016/S0378-1127(97)00136-9.
- [44] TAKAI T, KONDO M, YANO M, et al. A quantitative trait locus for chlorophyll content and its association with leaf photosynthesis in rice [J]. *Rice*, 2010, 3(2): 172–180. DOI: 10.1007/s12284-010-9047-6.
- [45] 赵全志, 丁艳锋, 王强盛, 等. 水稻叶色变化与氮素吸收的关系[J]. 中国农业科学, 2006, 39(5): 916–921. DOI: 10.3321/j.issn:0578-1752.2006.05.008.
- ZHAO Q Z, DING Y F, WANG Q S, et al. Relationship between leaf color and nitrogen uptake of rice [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(5): 916–921. DOI: 10.3321/j.issn:0578-1752.2006.05.008.
- [46] 薛香, 吴玉娥. 小麦叶片叶绿素含量测定及其与 SPAD 值的关系 [J]. 湖北农业科学, 2010, 49(11): 2701–2702, 2751. DOI: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2010.11.040.
- XUE X, WU Y E. Chlorophyll content determination and its relationship with SPAD value in wheat [J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2010, 49(11): 2701–2702, 2751. DOI: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2010.11.040.
- [47] 艾天成, 李方敏, 周治安, 等. 作物叶片叶绿素含量与 SPAD 值相关性研究 [J]. 湖北农学院学报, 2000, 20(1): 6–8.
- AI T C, LI F M, ZHOU Z A, et al. Relationship between chlorophyll meter readings (SPAD readings) and chlorophyll content of crop leaves [J]. *Journal of Hubei Agricultural College*, 2000, 20(1): 6–8.
- [48] 王浩, 孙丽英. 植物激素调控丛枝菌根发育的作用机制研究进展 [J]. 微生物学通报, 2022, 49(10): 4448–4466. DOI: 10.13344/j.microbiol.china.220240.

- WANG H, SUN L Y. Mechanisms of phytohormones in regulating arbuscular mycorrhiza development [J]. *Microbiology China*, 2022, 49 (10) : 4448–4466. DOI: 10.13344/j.microbiol.china.220240.
- [49] TALHELM A F, PREGITZER K S, BURTON A J. No evidence that chronic nitrogen additions increase photosynthesis in mature sugar maple forests [J]. *Ecological Applications*, 2011, 21(7) : 2413–2424. DOI: 10.1890/10-2076.1.
- [50] WEISS S, WANG X Y, SHI D Y, et al. The mechanisms of low nitrogen induced weakened photosynthesis in summer maize (*Zea mays* L.) under field conditions [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 105:118–128. DOI: 10.1016/j.plaphy.2016.04.007.
- [51] LIN J X, WANG Y N, SUN S N, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, photosynthesis and photosynthetic pigments of *Leymus chinensis* seedlings under salt-alkali stress and nitrogen deposition [J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 576:234–241. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.10.091.
- [52] MATHUR S, SHARMA M P, JAJOO A. Improved photosynthetic efficacy of maize (*Zea mays*) plants with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) under high temperature stress [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2018, 180: 149–154. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2018.02.002.
- [53] WANG Y N, WANG J H, YAN X F, et al. The effect of arbuscular mycorrhizal fungi on photosystem II of the host plant under salt stress: a meta-analysis [J]. *Agronomy*, 2019, 9(12) : 806. DOI: 10.3390/agronomy9120806.
- [54] WANG H L, LIU G C, HUANG B B, et al. Long-term nitrogen addition and precipitation reduction decrease soil nematode community diversity in a temperate forest [J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 162: 103895. DOI: 10.1016/j.apsoil.2021.103895.
- [55] CHOMEL M, LAVALLEE J M, ALVAREZ-SEGURA N, et al. Drought decreases incorporation of recent plant photosynthate into soil food webs regardless of their trophic complexity [J]. *Global Change Biology*, 2019, 25 (10) : 3549–3561. DOI: 10.1111/gcb.14754.
- [56] PASQUINI S C, SANTIAGO L S. Nutrients limit photosynthesis in seedlings of a lowland tropical forest tree species [J]. *Oecologia*, 2012, 168 (2) : 311–319. DOI: 10.1007/s00442-011-2099-5.
- [57] ROUMET C, URCELAY C, DÍAZ S. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field [J]. *New Phytologist*, 2006, 170 (2) : 357–368. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01667.x.
- [58] WU N, LI Z, LIU H G, et al. Influence of arbuscular mycorrhiza on photosynthesis and water status of *Populus cathayana* Rehder males and females under salt stress [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37 (9) : 183. DOI: 10.1007/s11738-015-1932-6.
- [59] RADIN J W. Stomatal responses to water stress and to abscisic acid in phosphorus-deficient cotton plants [J]. *Plant Physiology*, 1984, 76 (2) : 392–394. DOI: 10.1104/pp.76.2.392.
- [60] VERLINDEN M S, ABDELGAWAD H, VEN A, et al. Phosphorus stress strongly reduced plant physiological activity, but only temporarily, in a mesocosm experiment with *Zea mays* colonized by arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Biogeosciences*, 2022, 19 (9) : 2353–2364. DOI: 10.5194/bg-19-2353-2022.
- [61] AUGÉ R M, TOLER H D, MOORE J L, et al. Comparing contributions of soil versus root colonization to variations in stomatal behavior and soil drying in mycorrhizal *Sorghum bicolor* and *Cucurbita pepo* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164 (10) : 1289–1299. DOI: 10.1016/j.jplph.2006.08.005.
- [62] JIA Y Y, VAN DER HEIJDEN M G A, WAGG C, et al. Symbiotic soil fungi enhance resistance and resilience of an experimental grassland to drought and nitrogen deposition [J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109 (9) : 3171–3181. DOI: 10.1111/1365-2745.13521.
- [63] QUEREJETA J I, BAREA J M, ALLEN M F, et al. Differential response of $\delta^{13}\text{C}$ and water use efficiency to arbuscular mycorrhizal infection in two arid land woody plant species [J]. *Oecologia*, 2003, 135 (4) : 510–515. DOI: 10.1007/s00442-003-1209-4.

(责任编辑:郑姗姗)