

不同施磷水平下外生菌根真菌对薄壳山核桃 幼苗生长和磷吸收的影响

陈婷¹, 陈于¹, 朱灿灿^{1,①}, 王磊彬², 赵玉强¹, 王武¹, 章钰晨³,
朱汤军⁴, 王敏⁵, 张仕杰^{1,①}

[1. 江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园)江苏省植物资源研究与利用重点实验室, 江苏南京 210014;
2. 安徽佳桦农业有限公司, 安徽合肥 231261; 3. 盱眙县铁山寺林场, 江苏淮安 211700; 4. 浙江省林业科学研究院, 浙江杭州 310023;
5. 上海市农业科学院设施园艺研究所, 上海 201403]

摘要: 采用盆栽实验, 比较了低磷(0.05 mmol · L⁻¹)和正常施磷(0.50 mmol · L⁻¹)下接种土生空团菌(*Cenococcum geophilum* Fries)和豆马勃属菌(*Pisolithus* sp.)以及未接种的薄壳山核桃[*Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch]幼苗在净光合速率、干质量、营养元素吸收以及土壤酶活性的差异。结果显示: 低磷条件下, 土生空团菌和豆马勃属菌的幼苗菌根感染率分别为 39.9% 和 35.5%; 正常施磷条件下, 这 2 种真菌的幼苗菌根感染率分别为 41.4% 和 31.9%。总体上看, 缺磷会抑制幼苗光合作用, 减少干质量以及叶中全氮、全磷和全钾含量; 接种处理促进了幼苗光合作用, 增加了干质量以及根、茎、叶中全氮、全磷和全钾含量。低磷条件下, 接种豆马勃属菌对幼苗光合作用和干质量增加的提升效果显著优于接种土生空团菌, 接种土生空团菌对幼苗营养元素吸收的提升效果总体优于接种豆马勃属菌。低磷条件下, 接种处理提高了土壤中 β -葡萄糖苷酶、N-乙酰- β -葡萄糖苷酶和碱性磷酸酶活性, 降低了亮氨酸氨基酶活性, 且接种豆马勃属菌对土壤酶活性的提升效果优于接种土生空团菌。综合分析认为, 外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗在低磷条件下的磷吸收和生长具有明显促进作用, 不同菌种对薄壳山核桃幼苗生长和土壤酶活性的影响存在差异, 在提高磷利用效率和宿主植株干质量方面表现出不同的优势。

关键词: 薄壳山核桃; 外生菌根真菌; 施磷水平; 生长特性; 土壤酶活性

中图分类号: Q945.78; Q939.11; S662.1 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2024)03-0027-09
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2024.03.03

Effects of ectomycorrhizal fungi on the growth and phosphorus uptake of *Carya illinoensis* seedlings under different phosphorus application levels

CHEN Ting¹, CHEN Yu¹, ZHU Cancan^{1,①}, WANG Lebin², ZHAO Yuqiang¹, WANG Wu¹, ZHANG Yuchen³, ZHU Tangjun⁴, WANG Min⁵, ZHANG Shijie^{1,①} [1. Jiangsu Key Laboratory for the Research and Utilization of Plant Resources, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-Sen), Nanjing 210014, China; 2. Anhui Jiaye Agriculture Co., Ltd., Hefei 231261, China; 3. Tieshansi Forest Farm of Xuyi County, Huai'an 211700, China; 4. Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, China; 5. Protected Horticultural Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403, China], *J. Plant Resour. & Environ.*, 2024, 33(3): 27-35, 49

Abstract: The differences in net photosynthetic rate, dry mass, nutrient element uptake, and soil enzyme activity of *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch seedlings inoculated with or without

收稿日期: 2023-08-22

基金项目: 江苏省自然科学基金资助项目(BK20210166); 江苏省“双创博士”基金项目(JSSCBS20211313); 江苏省植物资源研究与利用重点实验室基金项目(JSPKLB202204; JSPKLB202208); 江苏省林业科技创新与推广项目(LYKJ[2020]04); 国家自然科学基金项目(32001350)

作者简介: 陈婷(2000—), 女, 江苏扬州人, 硕士研究生, 主要从事植物菌根共生生物学研究。

①通信作者 E-mail: zhucancan858@163.com; zsjtd310@126.com

引用格式: 陈婷, 陈于, 朱灿灿, 等. 不同施磷水平下外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗生长和磷吸收的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2024, 33(3): 27-35, 49.

Cenococcum geophilum Fries and *Pisolithus* sp. under low phosphorus ($0.05 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) and normal phosphorus application ($0.50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) were compared by pot experiment. The results show that under low phosphorus condition, the mycorrhizal colonization rates of seedlings inoculated with *C. geophilum* and *Pisolithus* sp. are 39.9% and 35.5% respectively; under normal phosphorus application condition, the mycorrhizal colonization rates of seedlings inoculated with these two fungi are 41.4% and 31.9% respectively. Overall, phosphorus deficiency inhibits photosynthesis of seedlings, decreases dry mass and contents of total nitrogen, total phosphorus and total potassium in leaves, and the inoculation treatment promotes photosynthesis of seedlings, and increases dry mass and contents of total nitrogen, total phosphorus and total potassium in roots, stems and leaves of seedlings. Under low phosphorus condition, inoculation with *Pisolithus* sp. has a significantly higher promoting effect on photosynthesis and dry mass increment of seedlings than inoculation with *C. geophilum*, but inoculation with *C. geophilum* has a higher promoting effect on nutrient element uptake of seedlings than inoculation with *Pisolithus* sp. in general. Under low phosphorus condition, inoculation treatment increases the activities of β -glucosidase, N-acetyl- β -glucosidase, and alkaline phosphatase in soil, but reduces the leucine aminopeptidase activity, and inoculation with *Pisolithus* sp. has a higher promotion effect on soil enzyme activity than inoculation with *C. geophilum*. The comprehensive analysis suggests that ectomycorrhizal fungi have an evidently promoting effect on phosphorus uptake and growth of *C. illinoensis* seedlings under low phosphorus condition, different fungal species exhibit distinct effects on growth of *C. illinoensis* seedlings and soil enzyme activity, and show different advantages in improving phosphorus utilization efficiency and dry mass of host plant.

Key words: *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch; ectomycorrhizal fungus; phosphorus application level; growth characteristic; soil enzyme activity

薄壳山核桃 [*Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch] 原产于北美, 20 世纪引入中国^[1]。目前, 主要分布在江苏、浙江、安徽、湖南、江西和云南等地, 因其果实具有较高的营养与保健价值而受消费者喜爱^[2]。中国目前虽然形成了较为可观的种植规模, 但在种植过程中还存在由于缺乏科学管理而导致的植株存活率低、产量不稳定以及化学肥料不合理使用等问题^[3]。科学合理施肥是提高薄壳山核桃产量的重要手段, 既可以提高土壤肥力、促进植物生长, 又可以降低经济成本^[4]。

外生菌根真菌 (EMF) 能够与宿主植物根系形成菌根共生体, 促进宿主对土壤中营养元素的吸收, 尤其是在根际磷循环过程中发挥重要作用^[5]。在低磷 (P) 条件下, 通过菌根吸收磷资源是植物吸收磷的主要方式之一, 菌根吸收多聚磷盐是植物获得磷的最主要方式^[6]。外生菌根真菌通过多种途径促进土壤有机磷和无机磷的活化^[7], 调节胞外酶活性是其中一个关键策略。已有研究报道了不同磷供应水平下外生菌根真菌对 β -葡萄糖苷酶 (BG)、N-乙酰- β -葡萄糖苷酶 (NAG)、亮氨酸氨基肽酶 (LAP) 和碱性磷酸酶 (ALP) 活性的影响^[8-10]。其中, β -葡萄糖苷酶是土壤碳循环的关键酶, N-乙酰- β -葡萄糖苷酶和亮氨酸氨基肽酶是土壤氮循环的关键酶, 碱性磷酸酶是土壤磷循环的关键酶, 这 4 种酶对土壤磷循环有直接或

间接的影响^[11]。而薄壳山核桃可与多种外生菌根真菌建立共生关系^[12-13], 研究土壤酶活性能够反映薄壳山核桃与外生菌根真菌在缺磷环境下的适应机制以及对土壤养分循环的影响。

目前, 关于薄壳山核桃的研究多集中在品种引种^[14]、病虫害防治^[15] 和丰产栽培^[16] 等方面。姜宗庆等^[17] 研究了薄壳山核桃对不同施磷水平的响应, 发现当施磷水平为 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ P}_2\text{O}_5$ 时即可满足薄壳山核桃幼苗对磷的需求, 促进幼苗的光合作用, 这与徐舰航等^[18] 推荐的最适磷浓度 ($0.5 \sim 1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ P}_2\text{O}_5$) 基本一致。但不同施磷水平下, 薄壳山核桃对其他关键营养元素 (如氮、钾) 吸收以及土壤关键元素循环相关酶活性的研究尚有待完善。作者所在课题组前期研究了外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗生长的影响^[4], 但不同施磷水平下外生菌根真菌对薄壳山核桃的影响尚无系统报道, 不利于揭示缺磷环境下外生菌根真菌与薄壳山核桃之间的互作机制。鉴于此, 本文探究了在低磷和正常施磷处理下接种外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗生长和营养元素吸收的影响, 并分析了接种外生菌根真菌对土壤酶活性的调节作用, 以期明确外生菌根真菌促进薄壳山核桃抗低磷胁迫的机制, 为薄壳山核桃种植过程中科学合理施肥提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料为薄壳山核桃主栽品种‘波尼’(‘Pawnee’)。薄壳山核桃种子(由安徽佳焯农业有限公司提供)经萌发后,生长至子叶期(苗龄45 d),选取长势基本一致的幼苗接种外生菌根真菌,同时将其根系长度剪至10 cm左右。接种方法参考Zhang^[19]的方法,将新鲜并具有活力的菌丝块(面积2 cm×2 cm)移至根际盒(长23 cm、宽17 cm、高3 cm)中,贴于薄壳山核桃幼苗根系进行接种培养。对照苗(Con)采用无菌琼脂块代替菌丝块进行贴根处理。培养基质(蛭石和珍珠岩的混合物、田园土、草炭按体积比3:2:1混匀)经121℃、100 kPa灭菌3 h后移至根际盒中,用于接菌苗培养。所有幼苗均在培养室中培养,培养条件为光照时间16 h·d⁻¹、光照度8 000~10 000 lx、日温25℃、夜温23℃。供试外生菌根真菌菌株为本实验室保存的土生空团菌(*Cenococcum geophilum* Fries, Cg)和豆马勃属菌(*Pisolithus* sp., PS),均保存于MMN培养基(modified Melin-Norkrans medium)中,25℃黑暗培养30 d后用于接种^[15]。

1.2 方法

1.2.1 实验设计 接菌后的薄壳山核桃幼苗在根际盒中生长3个月,使用OLYMPUS SZ61体式显微镜(日本Olympus公司)检查土生空团菌和豆马勃属菌的菌根侵染率,2种成功接菌苗外生菌根形态特征见图1。



A: 接种土生空团菌 Inoculation with *Cenococcum geophilum* Fries; B: 接种豆马勃属菌 Inoculation with *Pisolithus* sp.

图1 薄壳山核桃幼苗外生菌根形态特征
Fig. 1 Morphological characteristics of ectomycorrhiza of *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch seedlings

将接菌苗和对照苗移至培养盆(高16 cm、直径18 cm)中进行双因素试验,每盆1株,设置低磷(0.05 mmol·L⁻¹, P1)和正常施磷(0.50 mmol·L⁻¹, P2)2个施磷水平。每个磷水平1株苗(未接种以及接种土生空团菌和豆马勃属菌的幼苗),共6个处理,各处理重复3次。

培养基质为轻石和蛭石(体积比2:1)的混合物,每盆860 g;培养基质搅拌均匀,称取50 g鲜样,过筛(孔径2 mm)去除大块碎屑,磨碎并自然风干后备用。采用凯氏定氮法^{[20]42-49}测定土壤全氮含量,采用NaOH碱熔-钼锑抗分光光度法^{[20]76-78}测定土壤全磷含量,采用NaOH熔融法^{[20]101-103}测定土壤全钾含量,采用碱解扩散法^{[20]56-58}测定土壤碱解氮含量,采用分光光度法^{[20]83-86}测定土壤有效磷含量,采用乙酸铵浸提法^{[20]106-107}测定土壤速效钾含量,采用重铬酸钾容量法^{[20]30-34}测定土壤有机质含量;采用雷磁PHS-3E pH计(上海仪电科学仪器股份有限公司)测定土壤pH值。基质中全氮、全磷、全钾、碱解氮、有效磷、速效钾和有机碳含量分别为1.39 g·kg⁻¹、0.23 g·kg⁻¹、40.07 g·kg⁻¹、20.08 mg·kg⁻¹、7.08 mg·kg⁻¹、69.45 mg·kg⁻¹和23.72 g·kg⁻¹, pH 5.8至pH 6.1。

薄壳山核桃幼苗移栽后第1周用蒸馏水浇灌(达到田间最大持水量的80%左右,以每盆基质的质量计),随后每隔2周添加1次200 mL不同浓度磷营养液,共添加9次。不同浓度磷营养液通过KH₂PO₄和Hoagland基础营养液[6.0 mmol·L⁻¹ KNO₃、0.5 mmol·L⁻¹ NH₄NO₃、5.8 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂、2.0 mmol·L⁻¹ MgSO₄、0.1 mmol·L⁻¹ KI、0.1 mol·L⁻¹ FeNaEDTA、0.1 mmol·L⁻¹ H₃BO₃、0.15 mmol·L⁻¹ MnSO₄、53.0 μmol·L⁻¹ ZnSO₄、1.2 μmol·L⁻¹ Na₂MoO₄、0.1 μmol·L⁻¹ CuSO₄和0.2 μmol·L⁻¹ CoCl₂, pH 6.5至pH 7.0]调配而成。磷营养液中缺少钾离子(K⁺)用等量的KCl代替,确保整个实验期间所有处理的K⁺浓度一致。每隔3~4 d用蒸馏水浇灌1次(达到田间最大持水量的80%左右,以每盆基质的质量计),每隔2周交换1次培养盆位置以减小边际效应。期间尽量避免营养液渗漏,若有渗漏,将渗漏液体重新回收至栽培盆中。培养6个月后先测定光合指标,之后收获植株用于相关指标测定。

1.2.2 光合指标测定 选取薄壳山核桃幼苗枝条中

部3枚大小及嫩度基本一致的叶片,使用LI-6800便携式光合仪(美国LI-COR公司)测定净光合速率(P_n),结果取平均值。

1.2.3 干质量和地径测定 使用游标卡尺(精度0.1 mm)测量地径。测定薄壳山核桃根的菌根侵染率后,将幼苗根、茎、叶分开,放入60℃烘箱干燥48 h,采用万分之一电子天平称量根、茎、叶干质量,三者的总和为植株干质量。

1.2.4 各组织元素含量测定 取上述干样0.2 g,采用凯氏定氮法^{[20]264-267}测定薄壳山核桃幼苗根、茎、叶中全氮含量;取干样0.1~0.5 g,采用压力罐消解法^[21]测定根、茎、叶中全磷和全钾含量,并根据文献^[22]中的方法计算植株全磷含量。

1.2.5 菌根侵染率、干质量依赖性和磷贡献率测定 分别随机选取不同的对照苗和接菌苗的10条侧根,使用OLYMPUS SZ61体式显微镜进行菌根的观察计数(计数根尖1200个左右),并使用Mshot MDX10高清成像系统(广州市明美光电技术有限公司)拍照。菌根的侵染率、干质量依赖性和磷贡献率根据文献^[22-23]中的方法计算,公式分别为菌根侵染率=(计数菌根的根尖数/计数根尖总数)×100%、菌根干质量依赖性=(接菌植株干质量/对照植株干质量)×100%和菌根磷贡献率=[(接菌植株全磷含量-对照植株全磷含量)/接菌植株全磷含量]×100%。

1.2.6 土壤酶活性测定 培养基质搅拌均匀,称取

50 g鲜样,自然风干,过30~50目筛后备用。采用β-葡萄糖苷酶试剂盒(BC0165,北京索莱宝科技有限公司)测定土壤β-葡萄糖苷酶活性,采用N-乙酰-β-葡萄糖苷酶试剂盒(BC4295,北京索莱宝科技有限公司)测定土壤N-乙酰-β-葡萄糖苷酶活性,采用亮氨酸氨基肽酶试剂盒(BC4025,北京索莱宝科技有限公司)测定土壤亮氨酸氨基肽酶活性,采用磷酸苯二钠比色法^[24]测定土壤碱性磷酸酶活性。

1.3 数据处理和分析

采用IBM SPSS 22.0软件对数据进行处理、双因素方差分析和Tukey差异显著性检验。

2 结果和分析

2.1 不同施磷水平下外生菌根真菌对幼苗生长和各组织元素含量的影响

2.1.1 对幼苗生长指标的影响 不同施磷水平下接种土生空团菌(Cg)和豆马勃属菌(PS)对薄壳山核桃幼苗生长指标的影响及双因素方差分析见表1。结果显示:低磷(P1)条件下,P1-PS组幼苗净光合速率、地径、叶干质量、茎干质量和根干质量均显著($P<0.05$)高于P1-Cg和对照(P1-Con)组,其中,P1-Cg组幼苗净光合速率和根干质量还显著高于P1-Con组。正常施磷(P2)条件下,P2-PS组幼苗净光合速率和地径高于P2-Cg和对照(P2-Con)组,但3组间

表1 不同施磷水平下外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗生长的影响及双因素方差分析($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

Table 1 Effect of ectomycorrhizal fungi on growth of *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch seedlings under different phosphorus application levels and two-way ANOVA ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	净光合速率/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Net photosynthetic rate	地径/mm Ground diameter	叶干质量/g Leaf dry mass	茎干质量/g Stem dry mass	根干质量/g Root dry mass
P1-Con	3.15±0.58Ac	5.59±0.35Ab	0.42±0.20Bb	0.61±0.04Ab	1.51±0.04Bc
P1-Cg	4.39±0.15Ab	6.14±0.22Ab	0.65±0.16Bb	0.61±0.03Bb	2.30±0.06Bb
P1-PS	5.50±0.35Aa	8.72±1.58Aa	1.47±0.24Aa	0.79±0.10Aa	5.74±0.04Aa
P2-Con	4.43±0.58Aa	6.46±0.62Aa	1.29±0.19Ab	0.69±0.06Ab	3.97±0.68Ab
P2-Cg	5.11±0.96Aa	6.97±0.70Aa	2.38±0.27Aa	1.12±0.25Aa	6.72±1.24Aa
P2-PS	5.84±0.86Aa	7.57±0.64Aa	1.63±0.32Ab	0.70±0.07Ab	3.81±0.36Bb
P_{EMF}	<0.01	<0.01	<0.01	<0.05	<0.01
P_P	<0.05	0.642	<0.01	<0.05	<0.01
$P_{EMF\times P}$	0.472	0.086	<0.01	<0.01	<0.01

1) 同列中不同大写字母表示同一接菌条件不同施磷组间差异显著($P<0.05$) Different uppercases in the same column indicate the significant ($P<0.05$) differences between different phosphorus application groups under the same inoculation condition; 同列中不同小写字母表示同一施磷条件不同接菌组间差异显著($P<0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P<0.05$) differences between different inoculation groups under the same phosphorus application condition.

2) P1: 低磷 Low phosphorus; P2: 正常施磷 Normal phosphorus application; Con: 未接菌 Non-inoculation; Cg: 接种土生空团菌 Inoculation with *Cenococcum geophilum* Fries; PS: 接种豆马勃属菌 Inoculation with *Pisolithus* sp. P_{EMF} : 接菌处理的P值 P value of inoculation treatment; P_P : 施磷处理的P值 P value of phosphorus application treatment; $P_{EMF\times P}$: 接菌和施磷交互作用的P值 P value of interaction between inoculation and phosphorus application.

差异均不显著;P2-Cg组幼苗叶干质量、茎干质量和根干质量均显著高于P2-PS和P2-Con组,后二者间差异不显著。随着磷浓度降低,除接种豆马勃属菌组幼苗的地径、茎干质量和根干质量升高外,其余处理组幼苗的净光合速率、地径、叶干质量、茎干质量和根干质量均降低,但多数处理组间差异不显著。总体上看,缺磷会抑制薄壳山核桃幼苗的光合作用和干质量积累;但接菌处理促进了幼苗的光合作用和干质量积累,其中,低磷条件下接种豆马勃属菌对幼苗的光合作用和干质量积累的提升效果显著优于接种土生空团菌。

双因素方差分析结果(表1)显示:接菌处理对薄壳山核桃幼苗的净光合速率和地径有极显著($P < 0.01$)影响;施磷处理对净光合速率有显著影响,但二者的交互作用对净光合速率和地径的影响均不显著。施磷处理、接菌处理及二者的交互作用对叶干质量、茎干质量和根干质量均有显著或极显著影响。

2.1.2 对幼苗各组织元素含量的影响 不同施磷水平下接种土生空团菌和豆马勃属菌对薄壳山核桃幼苗各组织营养元素含量的影响及双因素方差分析见表2。结果显示:同一施磷水平下,接种土生空团菌和豆马勃属菌幼苗根、茎、叶中全氮、全磷和全钾含量大多高于对照组,且除了P1-Cg组幼苗根中全氮含量显著高于P1-PS组外,全氮和全钾含量在3组间差异均不显著。低磷条件下,P1-Cg组幼苗根、茎、叶中全磷含量总体显著高于P1-PS和P1-Con组;正常施磷条件下,P2-Cg和P2-PS组幼苗根、茎、叶中全磷含量总体显著高于P2-Con组,前二者间仅茎中全磷含量差异显著。随着磷浓度降低,幼苗叶中全氮、全磷和全钾含量均降低,且在未接菌条件下差异均显著;根、茎中全氮、全磷和全钾含量变化各异,但多数处理组间差异不显著。总体上看,缺磷会抑制薄壳山核桃幼苗叶中全氮、全磷和全钾含量的积累;但接菌处理促进了幼苗根、茎、叶中全氮、全磷和全钾含量积累,其中,低磷条件下接种土生空团菌对幼苗根、茎、叶中营养元素吸收的提升效果优于接种豆马勃属菌。

双因素方差分析结果(表2)显示:接菌处理对薄壳山核桃幼苗根、茎、叶中全磷含量以及叶中全钾含量有显著或极显著影响;施磷处理对根、茎和叶中全磷含量以及叶中全氮和全钾含量有显著或极显著影响;二者的交互作用对根和茎中全氮和全磷含量有显著或极显著影响。

表2 不同施磷水平下外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗根、茎、叶中营养元素含量的影响及双因素方差分析($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 2 Effects of ectomycorrhizal fungi on nutrient element contents in root, stem, and leaf of *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch seedlings under different phosphorus application levels and two-way ANOVA ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同组织全氮含量/(g · kg ⁻¹) Total nitrogen content in different tissues		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
P1-Con	11.52±2.04Aab	9.81±2.04Aa	21.72±2.34Ba
P1-Cg	14.96±1.74Aa	10.05±0.80Aa	26.38±4.49Aa
P1-PS	10.96±0.27Bb	12.39±1.49Aa	25.25±2.04Aa
P2-Con	12.44±0.69Aa	11.75±1.94Aa	29.67±2.07Aa
P2-Cg	11.93±0.54Ba	12.02±2.60Aa	27.12±1.70Aa
P2-PS	12.99±0.97Aa	9.04±0.33Ba	27.86±1.60Aa
P_{EMF}	0.096	0.944	0.756
P_P	0.959	0.823	<0.01
$P_{EMF \times P}$	<0.01	<0.05	0.078

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同组织全磷含量/(mg · kg ⁻¹) Total phosphorus content in different tissues		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
P1-Con	0.65±0.13Ac	0.70±0.26Ab	1.21±0.06Bb
P1-Cg	1.92±0.19Aa	1.58±0.08Aa	1.71±0.07Ba
P1-PS	1.00±0.09Bb	1.07±0.02Bb	1.63±0.04Aa
P2-Con	1.00±0.20Ab	0.82±0.09Ac	1.58±0.04Ab
P2-Cg	1.48±0.22Aab	1.37±0.06Bb	2.13±0.12Aa
P2-PS	1.65±0.15Aa	1.61±0.11Aa	1.95±0.22Aab
P_{EMF}	<0.01	<0.01	<0.01
P_P	<0.05	<0.05	<0.01
$P_{EMF \times P}$	<0.01	<0.01	0.748

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同组织全钾含量/(mg · kg ⁻¹) Total potassium content in different tissues		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
P1-Con	5.81±0.26Aa	4.86±1.12Aa	7.42±0.56Ba
P1-Cg	7.10±0.84Aa	5.37±0.26Aa	11.41±2.66Aa
P1-PS	6.89±0.26Aa	5.47±1.00Aa	11.09±0.62Ba
P2-Con	6.06±0.52Aa	4.02±0.07Aa	12.09±0.45Aa
P2-Cg	6.47±0.50Aa	4.75±0.12Ba	12.46±0.68Aa
P2-PS	6.63±1.03Aa	4.93±0.74Aa	13.05±0.76Aa
P_{EMF}	0.065	0.172	<0.05
P_P	0.487	0.064	<0.01
$P_{EMF \times P}$	0.505	0.926	0.062

¹⁾ 同列中不同大写字母表示同一接菌条件不同施磷组间差异显著($P < 0.05$)。Different uppercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different phosphorus application groups under the same inoculation condition; 同列中不同小写字母表示同一施磷条件不同接菌组间差异显著($P < 0.05$)。Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different inoculation groups under the same phosphorus application condition.

²⁾ P1: 低磷 Low phosphorus; P2: 正常施磷 Normal phosphorus application; Con: 未接菌 Non-inoculation; Cg: 接种土生空团菌 Inoculation with *Cenococcum geophilum* Fries; PS: 接种豆马勃属菌 Inoculation with *Pisolithus* sp. P_{EMF} : 接菌处理的P值 P value of inoculation treatment; P_P : 施磷处理的P值 P value of phosphorus application treatment; $P_{EMF \times P}$: 接菌和施磷交互作用的P值 P value of interaction between inoculation and phosphorus application.

2.2 不同施磷水平下外生菌根真菌对幼苗菌根的侵染率、干质量依赖性和磷贡献率的影响

不同施磷水平下接种土生空团菌(Cg)和豆马勃属菌(PS)对薄壳山核桃幼苗菌根的侵染率、干质量依赖性和磷贡献率的影响及双因素方差分析见表3。结果显示:低磷(P1)条件下,P1-Cg组幼苗菌根的侵染率和磷贡献率均高于P1-PS组,但差异均不显著;而菌根干质量依赖性显著($P < 0.05$)低于P1-PS组。正常施磷(P2)条件下,P1-Cg组幼苗菌根的侵染率和干质量依赖性均显著高于P2-PS组,菌根磷贡献率在二组间差异不显著。随着磷浓度降低,幼苗菌根的侵染率和磷贡献率无显著差异,接种土生空团菌的幼苗菌根干质量依赖性显著降低,接种豆马勃属菌的幼苗菌根干质量依赖性显著升高。菌根侵染率从高至低依次为P2-Cg组(41.4%)、P1-Cg组(39.9%)、P1-PS组(35.5%)、P2-PS组(31.9%);菌根干质量依赖性从高至低依次为P1-PS组(68.24%)、P2-Cg组(41.55%)、P1-Cg组(28.55%)、P2-PS组(6.48%);菌根磷贡献率从高至低依次为P1-Cg组(41.79%)、P2-PS组(31.98%)、P2-Cg组(31.39%)、

表3 不同施磷水平下外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗菌根的侵染率、干质量依赖性和磷贡献率的影响及双因素方差分析($\bar{X} \pm SD$)¹⁾
Table 3 Effects of ectomycorrhizal fungi on mycorrhizal colonization rate, dry mass dependence and phosphorus contribution rate of *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch seedlings under different phosphorus application levels and two-way ANOVA ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	菌根侵染率/% Mycorrhizal colonization rate	菌根干质量依赖性/% Mycorrhizal dry mass dependence	菌根磷贡献率/% Mycorrhizal phosphorus contribution rate
P1-Cg	39.9±8.1Aa	28.55±5.12Bb	41.79±6.50Aa
P1-PS	35.5±6.6Aa	68.24±1.36Aa	29.13±8.48Aa
P2-Cg	41.4±2.8Aa	41.55±3.98Aa	31.39±4.40Aa
P2-PS	31.9±3.6Ab	6.48±14.59Bb	31.98±8.80Aa
P_{EMF}	<0.01	0.631	0.188
P_P	0.758	<0.01	0.394
$P_{EMF \times P}$	0.625	<0.01	0.153

1) 同列中不同大写字母表示同一接种条件下不同施磷组间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different phosphorus application groups under the same inoculation condition; 同列中不同小写字母表示同一施磷条件下不同接种组间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different inoculation groups under the same phosphorus application condition.

2) P1: 低磷 Low phosphorus; P2: 正常施磷 Normal phosphorus application; Cg: 接种土生空团菌 Inoculation with *Cenococcum geophilum* Fries; PS: 接种豆马勃属菌 Inoculation with *Pisolithus* sp. P_{EMF} : 接种处理的P值 P value of inoculation treatment; P_P : 施磷处理的P值 P value of phosphorus application treatment; $P_{EMF \times P}$: 接种和施磷交互作用的P值 P value of interaction between inoculation and phosphorus application.

P1-PS组(29.13%)。总体上看,土生空团菌对薄壳山核桃幼苗的菌根侵染能力较豆马勃属菌强,且施磷水平的改变不会对其菌根侵染率产生明显影响;低磷条件下接种土生空团菌可明显促进植株对磷元素的吸收,植株干质量对土生空团菌的依赖性显著低于豆马勃属菌。

双因素方差分析结果(表3)显示:接种处理对薄壳山核桃幼苗菌根侵染率有极显著($P < 0.01$)影响,施磷处理以及二者的交互作用对菌根干质量依赖性有极显著影响。

2.3 不同施磷水平下外生菌根真菌对土壤酶活性的影响

不同施磷水平下接种土生空团菌(Cg)和豆马勃属菌(PS)对薄壳山核桃幼苗土壤中 β -葡萄糖苷酶(BG)、N-乙酰- β -葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)和碱性磷酸酶(ALP)活性的影响及双因素方差分析见表4。结果显示:低磷(P1)条件下,P1-Cg和P1-PS组土壤中BG、NAG和ALP活性高

表4 不同施磷水平下外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗土壤酶活性的影响及双因素方差分析($\bar{X} \pm SD$)
Table 4 Effect of ectomycorrhizal fungi on soil enzyme activity of *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch seedlings under different phosphorus application levels and two-way ANOVA ($\bar{X} \pm SD$)

处理 ¹⁾ Treatment ¹⁾	酶活性/($U \cdot g^{-1}$) ²⁾ Enzyme activity ²⁾			
	BG	NAG	LAP	ALP
P1-Con	16.23±1.56Ba	27.44±2.15Bb	0.41±0.01Aa	2.01±0.02Aa
P1-Cg	18.54±2.10Ba	30.24±2.25Bab	0.35±0.03Ba	2.05±0.04Aa
P1-PS	19.68±1.68Aa	33.51±2.11Ba	0.39±0.03Aa	2.07±0.04Aa
P2-Con	77.84±2.15Aa	45.13±2.41Aa	0.28±0.01Bc	1.76±0.06Ba
P2-Cg	60.02±2.00Ab	39.42±1.69Ab	0.62±0.03Aa	1.53±0.10Bb
P2-PS	20.44±2.11Ac	36.96±0.26Ab	0.43±0.02Ab	1.48±0.08Bb
P_{EMF}	<0.01	0.439	<0.01	<0.05
P_P	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
$P_{EMF \times P}$	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01

1) P1: 低磷 Low phosphorus; P2: 正常施磷 Normal phosphorus application; Con: 未接种 Non-inoculation; Cg: 接种土生空团菌 Inoculation with *Cenococcum geophilum* Fries; PS: 接种豆马勃属菌 Inoculation with *Pisolithus* sp. P_{EMF} : 接种处理的P值 P value of inoculation treatment; P_P : 施磷处理的P值 P value of phosphorus application treatment.

2) BG: β -葡萄糖苷酶 β -glucosidase; NAG: N-乙酰- β -葡萄糖苷酶 N-acetyl- β -glucosidase; LAP: 亮氨酸氨基肽酶 Leucine aminopeptidase; ALP: 碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase. 同列中不同大写字母表示同一接种条件下不同施磷组间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different phosphorus application groups under the same inoculation condition; 同列中不同小写字母表示同一施磷条件下不同接种组间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different inoculation groups under the same phosphorus application condition; $P_{EMF \times P}$: 接种和施磷交互作用的P值 P value of interaction between inoculation and phosphorus application.

于对照组(P1-Con),LAP活性低于P1-Con组,但仅P1-PS组土壤中NAG活性与P1-Con组差异显著($P<0.05$)。正常施磷(P2)条件下,P2-Cg和P2-PS组土壤中BG、NAG和ALP活性显著低于对照(P2-Con)组,LAP活性显著高于P2-Con组。随着磷浓度降低,土壤中BG和NAG活性总体显著降低,ALP活性显著升高。总体上看,缺磷处理会导致BG和NAG活性显著降低,ALP活性显著升高;低磷条件下,接菌处理提高了土壤中BG、NAG和ALP活性,降低了LAP活性,其中,接种豆马勃属菌对土壤酶活性的提升效果优于接种土生空团菌。

双因素方差分析结果(表4)表明:接菌处理对土壤中BG和LAP活性有极显著($P<0.01$)影响,对土壤中ALP活性有显著影响;施磷处理以及二者的交互作用对土壤中BG、NAG、LAP和ALP活性均有极显著影响。

3 讨论和结论

植物在面对磷限制时表现出多种形态、生理和生态适应反应^[25]。本研究中,缺磷抑制了未接菌(对照)薄壳山核桃幼苗的光合作用和干质量积累。这可能是由于供磷水平降低使未接菌处理组幼苗叶片内外气体交换受阻,影响气孔开闭程度,从而导致净光合速率下降、光合能力减弱^[17],也可能是由于植物体内参与光合作用的各组分含量和酶活性改变引起光合速率下降^[26],进而影响了干物质积累。外生菌根共生体通过形成菌丝套与外延菌丝,能够增强宿主植物的养分吸收效率,促进宿主植物的生长和发育^[27]。本研究结果表明:低磷条件下接种土生空团菌和豆马勃属菌2种外生菌根真菌可使薄壳山核桃幼苗净光合速率、地径、叶干质量、茎干质量和根干质量总体提高,有效减轻缺磷对薄壳山核桃幼苗生长的抑制作用,这与缺磷条件下外生菌根真菌对马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)幼苗生长的影响相似^[28]。本研究中,在接种外生菌根真菌的情况下,薄壳山核桃干质量的积累差异主要体现在根干质量方面。磷元素缺乏通常会造成植物根部干质量的变化。在接菌植物中,增加地下部糖类的分配可能有利于宿主植物的生长,这是因为糖类的增加可以促进菌根共生体更有效地在土壤中寻找养分资源^[29-30]。因此,推测增加根干质量积累,可能是外生菌根真菌提高宿主应

对低磷胁迫的策略之一。此外,本研究发现,低磷条件下接种豆马勃属菌对薄壳山核桃幼苗的光合作用和干质量积累的提升效果显著高于接种土生空团菌,表明不同外生菌根真菌的促生特性各不相同。这些差异可能主要是由于不同外生菌根真菌的功能多样性存在差异所致,例如在增加宿主细根密度以及为宿主提供营养的能力上表现不同^[31]。

氮、磷和钾作为植物生长所必需的营养元素,在植物生理代谢及生长和发育过程中发挥关键作用,其含量变化可反映植物对胁迫的适应机制^[32]。本研究中,薄壳山核桃幼苗叶中全氮、全磷和全钾含量随着磷浓度降低均降低,说明低磷环境会减少叶片对必需营养元素的吸收,这与已报道的研究结果相符^[18]。低磷条件下接种土生空团菌对薄壳山核桃幼苗根、茎、叶中营养元素积累的提升效果总体优于接种豆马勃属菌,说明低磷条件下,不同外生菌根真菌为宿主提供营养的能力不同,目前已有研究发现外生菌根真菌在吸收氮和磷等元素的能力上有很大差异^[33]。说明2种外生菌根真菌在不同施磷水平下对薄壳山核桃的营养元素吸收存在不同的吸收利用策略,也从一方面解释了低磷条件下接种土生空团菌后幼苗根中全氮、全磷和全钾含量升高的原因,并体现出外生菌根真菌群落多样性在影响宿主营养元素吸收潜力方面的功能多样性^[31]。本研究结果显示:不同处理(低磷和正常施磷,接种2种外生菌根真菌)间的菌根磷贡献率没有统计学上的差异,但低磷条件下接种土生空团菌和豆马勃属菌均使薄壳山核桃幼苗叶和根中全磷含量显著升高。同时,低磷条件下土生空团菌的菌根磷贡献率明显高于正常施磷条件下,而豆马勃属菌的菌根磷贡献率在2种施磷水平下差异不大,2种外生菌根真菌菌根对宿主磷吸收的贡献率并没有随着施磷水平的提高而增加。前人研究组织磷吸收动力时发现,外生菌根真菌 *Paxillus involutus* (Batsch) Fr.、*Suillus bovinus* (Linn.) Roussel 和 *Thelephora terrestris* Ehrh.对欧洲赤松(*Pinus sylvestris* Linn.)的低浓度磷吸收具有更高的亲和力^[34]。这意味着在低磷条件下,接菌植物较未接菌植物具有更高的磷吸收能力,有助于宿主有效获取磷元素。另一项类似研究表明:随着磷浓度升高,颤杨(*Populus tremuloides* Michx.)的接菌和未接菌幼苗对磷的亲和力趋于一致,这暗示在高磷条件下,外生菌根真菌并未表现出对宿主植物磷吸收的优势^[25]。更深入的研究发现,

宿主磷吸收受外生菌根真菌的影响主要源于宿主植物和外生菌根真菌中磷转运蛋白的复杂互作表达调控^[35-36]。然而,关于外生菌根共生体在分子水平上如何调控宿主磷吸收的机制仍需要进一步深入研究。

不同的外生菌根真菌可以分泌不同类型的胞外水解酶(胞外酶),从而活化土壤中的难溶性磷,同时促进土壤可利用无机磷的吸收和转运^[8,37-39]。本研究结果显示:总体上看,缺磷处理会使薄壳山核桃幼苗土壤中 β -葡萄糖苷酶和N-乙酰- β -葡萄糖苷酶活性显著降低,亮氨酸氨基肽酶活性降低,碱性磷酸酶活性显著升高。前人研究结果表明:土壤缺磷会引起外生菌根真菌对胞外酶的最佳分配,植物和外生菌根真菌会分配更多的能量给能获取更多限制性养分的酶分泌^[8]。因此,在土壤环境中磷含量低于一定阈值时,资源会集中于磷的获取而产生更多的(碱性)磷酸酶以吸收更多的磷元素,但超过这个阈值后,其他元素的限制会等于甚至超过磷的限制,外生菌根真菌又会调节胞外酶的分配以适应新的环境变化^[8]。本研究发现,未接菌的薄壳山核桃幼苗土壤中,随着磷浓度的增加,土壤碳循环关键酶(β -葡萄糖苷酶)和氮循环关键酶(N-乙酰- β -葡萄糖苷酶)的活性显著提高。同样,接菌后的薄壳山核桃幼苗土壤中这2种酶活性表现出相似的变化趋势。产生这一现象的原因可能是在正常施磷条件下,薄壳山核桃幼苗土壤中碳、氮的循环增强^[38-40]。在低磷条件下,未接菌的薄壳山核桃幼苗土壤中亮氨酸氨基肽酶和碱性磷酸酶的活性显著高于正常施磷条件。表明在未接菌情况下,薄壳山核桃幼苗根系可能通过大量分泌亮氨酸氨基肽酶和碱性磷酸酶来缓解低磷胁迫以及低磷导致的间接氮限制。本研究中,外生菌根真菌改变了薄壳山核桃幼苗土壤酶活性对低磷胁迫的响应,接种土生空团菌和豆马勃属菌可提高土壤中 β -葡萄糖苷酶、N-乙酰- β -葡萄糖苷酶和碱性磷酸酶活性,同时降低土壤中亮氨酸氨基肽酶活性以适应低磷环境。此外,低磷条件下,接种豆马勃属菌促进幼苗生长的效果优于接种土生空团菌,且接种豆马勃属菌对土壤中碳、氮和磷循环相关酶活性的提升效果也优于接种土生空团菌,因此,推测豆马勃属菌对碳源、氮源和磷源的利用能力强于土生空团菌,对植株生长的促进作用更强。需要注意的是土壤中的磷限制和可利用磷含量的增加会影响土壤pH值,进而影响微生物群落及其对土壤碳、氮、磷循环相关酶活性的调节

作用^[41-42]。这些内在调控机制仍需要进一步探讨。

本文仅研究接种单一外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗生长的影响,土壤菌群较单一,增加土壤微生物多样性有利于土壤养分循环^[43],薄壳山核桃可与多种外生菌根真菌形成共生关系,后续应进一步研究外生菌根真菌之间的互作关系对薄壳山核桃生长的作用。有研究表明:接种外生菌根真菌结合磷肥施用只能在蓝桉(*Eucalyptus globulus* Labill.)幼林期促进树木生长,3年后促进作用不显著^[44]。本研究是在培养室中进行,且在重复数量与时间等方面存在限制,因此,后续有必要进行多样本、综合性的大田试验。此外,有研究表明外生菌根真菌在磷浓度降低时分泌解磷酶的速率增加^[33],还可以通过改变宿主根系分泌物^[45]和土壤微生物群落^[46]改变土壤酶活性,这些变化是否也是外生菌根真菌-薄壳山核桃共生体系对低磷胁迫的响应机制还有待进一步研究。

综上所述,缺磷会抑制薄壳山核桃幼苗的光合作用,减少干质量以及叶中全氮、全磷和全钾含量,并使土壤碳循环关键酶活性显著降低,土壤磷循环关键酶活性显著升高;但接菌处理促进了幼苗的光合作用,增加了干质量以及根、茎、叶中全氮、全磷和全钾含量,改变了土壤酶活性以适应低磷环境。其中,低磷条件下接种豆马勃属菌对幼苗的光合作用和干质量增加的提升效果显著优于接种土生空团菌,对土壤中碳、氮和磷循环关键酶活性的提高效果也优于接种土生空团菌。二者的交互作用对植株干质量、根和茎中全氮和全磷含量、菌根干质量依赖性及其土壤中碳、氮和磷循环关键酶活性有显著或极显著影响。因此,不同施磷水平下接种外生菌根真菌对薄壳山核桃的磷吸收存在不同的共生促进策略,低磷条件下以接种豆马勃属菌对薄壳山核桃幼苗生长的促进效果较好。

参考文献:

- [1] ZHANG R, PENG F R, LI Y R. Pecan production in China [J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 197: 719-727.
- [2] TANG Y J, LIU J P, BAO J S, et al. Soil type influences rhizosphere bacterial community assemblies of pecan plantations, a case study of eastern China [J]. *Forests*, 2022, 13: 363.
- [3] 游世宏, 戴 羚, 张诗峰, 等. 浅析薄壳山核桃低产林成因及改造技术 [J]. *安徽农学通报*, 2022, 28(11): 51-53.
- [4] 张仕杰, 陈鑫林, 陈 于, 等. 外生菌根真菌对薄壳山核桃幼苗生长的影响 [J]. *现代农业科技*, 2022(18): 22-25, 31.
- [5] GENRE A, LANFRANCO L, PEROTTO S, et al. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses [J]. *Nature Reviews*

- Microbiology, 2020, 18(11): 649–660.
- [6] 曹庆芹, 冯永庆, 刘玉芬, 等. 菌根真菌促进植物磷吸收研究进展[J]. 生命科学, 2011, 23(4): 407–413.
- [7] HODGE A. Accessibility of inorganic and organic nutrients for mycorrhizas [M] // JOHNSON N C, GEHRING C, JANSÁ J. Mycorrhizal Mediation of Soil. Amsterdam: Elsevier, 2017: 129–148.
- [8] MEEDS J A, KRANABETTER J M, ZIGG I, et al. Phosphorus deficiencies invoke optimal allocation of exoenzymes by ectomycorrhizas[J]. The ISME Journal, 2021, 15: 1478–1489.
- [9] NING C, XIANG W H, MUELLER G M, et al. Differences in ectomycorrhizal community assembly between native and exotic pines are reflected in their enzymatic functional capacities[J]. Plant and Soil, 2020, 446(1): 179–193.
- [10] PLASSARD C, LOUCHE J, ALI M A, et al. Diversity in phosphorus mobilisation and uptake in ectomycorrhizal fungi[J]. Annals of Forest Science, 2011, 68: 33–43.
- [11] SINSABAUGH R L, SHAH J J F. Ecoenzymatic stoichiometry and ecological theory[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2012, 43: 313–343.
- [12] MAROZZI G, SÁNCHEZ S, BENUCCI G M N, et al. Mycorrhization of pecan (*Carya illinoensis*) with black truffles: *Tuber melanosporum* and *Tuber brumale*[J]. Mycorrhiza, 2017, 27(3): 303–309.
- [13] GE Z W, BRENNEMAN T, BONITO G, et al. Soil pH and mineral nutrients strongly influence truffles and other ectomycorrhizal fungi associated with commercial pecans (*Carya illinoensis*) [J]. Plant and Soil, 2017, 418: 493–505.
- [14] 龙成根, 苏杰, 赵灿, 等. 薄壳山核桃优良品种‘肖尼’引种试验[J]. 林业科技通讯, 2023(6): 92–94.
- [15] 陈鑫林, 朱灿灿, 张仕杰, 等. 黑斑病胁迫下不同抗性薄壳山核桃品种光合作用的研究[J]. 北方园艺, 2023(7): 34–40.
- [16] 张计育, 李永荣, 陈智坤, 等. 薄壳山核桃产业发展中存在的问题及其对策[J]. 中国果业信息, 2021, 38(11): 21–23.
- [17] 姜宗庆, 李成忠, 汤庚国. 薄壳山核桃光合生理特性对磷素响应的研究[J]. 北方园艺, 2018(1): 19–22.
- [18] 徐舰航, 钱思源, 王舒哲, 等. 低磷胁迫对薄壳山核桃幼苗生长发育的影响[J]. 果树学报, 2022, 39(8): 1432–1442.
- [19] ZHANG S J, VAARIO L M, XIA Y, et al. The effects of co-colonising ectomycorrhizal fungi on mycorrhizal colonisation and sporocarp formation in *Laccaria japonica* colonising seedlings of *Pinus densiflora* [J]. Mycorrhiza, 2019, 29: 207–218.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [21] 毛祖青, 许太基, 甘利, 等. 压力罐消解-ICP-MS法测定辣椒及制品中15种重金属元素[J]. 食品安全导刊, 2022(10): 119–124.
- [22] 冯固, 徐冰, 秦岭, 等. 外生菌根真菌对板栗生长及养分吸收的影响[J]. 园艺学报, 2003, 30(3): 311–313.
- [23] 郭洋楠, 屈永安, 贺安民, 等. 外生菌根真菌对排土场油松幼苗生长和根际土壤酶活性的影响[J]. 微生物前沿, 2020, 9(2): 35–41.
- [24] 林先贵. 土壤微生物研究原理与方法 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2010: 252–253.
- [25] DESAI S, NAIK D, CUMMING J R. The influence of phosphorus availability and *Laccaria bicolor* symbiosis on phosphate acquisition, antioxidant enzyme activity, and rhizospheric carbon flux in *Populus tremuloides* [J]. Mycorrhiza, 2014, 24(5): 369–382.
- [26] FOYER C, SPENCER C. The relationship between phosphate status and photosynthesis in leaves [J]. Planta, 1986, 167: 369–375.
- [27] WEN Z H, WHITE P J, SHEN J B, et al. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition [J]. New Phytologist, 2021, 233(4): 1620–1635.
- [28] CHEN H Y, QUAN W X, LIU H Y, et al. Effects of *Suillus luteus* and *S. bovinus* on the physiological response and nutrient absorption of *Pinus massoniana* seedlings under phosphorus deficiency [J]. Plant and Soil, 2022, 471: 577–590.
- [29] PÉREZ-TORRES C-A, LÓPEZ-BUCIO J, CRUZ-RAMÍREZ A, et al. Phosphate availability alters lateral root development in *Arabidopsis* by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor [J]. The Plant Cell, 2008, 20: 3258–3272.
- [30] HOBBIÉ E A. Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies [J]. Ecology, 2006, 87(3): 563–569.
- [31] VELMALA S M, RAJALA T, HEINONSALO J, et al. Profiling functions of ectomycorrhizal diversity and root structuring in seedlings of Norway spruce (*Picea abies*) with fast- and slow-growing phenotypes [J]. New Phytologist, 2014, 201(2): 610–622.
- [32] KUMARI V V, BANERJEE P, VERMA V C, et al. Plant nutrition: an effective way to alleviate abiotic stress in agricultural crops [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(15): 8519.
- [33] KOIDE R T. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection [J]. New Phytologist, 1991, 117(3): 365–386.
- [34] VAN TICHELEN K K, COLPAERT J V. Kinetics of phosphate absorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal Scots pine seedlings [J]. Physiologia Plantarum, 2000, 110: 96–103.
- [35] PLASSARD C, BECQUER A, GARCIA K. Phosphorus transport in mycorrhiza: how far are we? [J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(9): 794–801.
- [36] LOTH-PEREDA V, ORSINI E, COURTY P-E, et al. Structure and expression profile of the phosphate Pht1 transporter gene family in mycorrhizal *Populus trichocarpa* [J]. Plant Physiology, 2011, 156: 2141–2154.

- limitation of soil microbes[J]. *Geoderma*, 2020, 363: 114148.
- [41] CUI Y, FANG L, GUO X, et al. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial nutrient limitation in rhizosphere soil in the arid area of the northern Loess Plateau, China [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 11-21.
- [42] ZHAO F Z, REN C J, HAN X H, et al. Changes of soil microbial and enzyme activities are linked to soil C, N and P stoichiometry in afforested ecosystems[J]. *Forest Ecology and Management*, 2018, 427: 289-295.
- [43] STONE M M, WEISS M S, GOODALE C L, et al. Temperature sensitivity of soil enzyme kinetics under N-fertilization in two temperate forests [J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(3): 1173-1184.
- [44] 张 茜, 赵成章, 董小刚, 等. 高寒退化草地不同海拔狼毒种群花大小与叶大小、叶数量的关系[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(1): 40-46.
- [45] YE X, BU W, HU X, et al. Species divergence in seedling leaf traits and tree growth response to nitrogen and phosphorus additions in an evergreen broadleaved forest of subtropical China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2023, 34(1): 137-150.
- [46] 张 璐, 孙向阳, 田 赞. 园林废弃物堆肥用于青苹果竹芋栽培研究[J]. *北京林业大学学报*, 2011, 33(5): 109-114.
- (责任编辑: 张明霞)

(上接第35页 Continued from page 35)

- [37] TAYLOR J H, PETERSON C A. Ectomycorrhizal impacts on nutrient uptake pathways in woody roots[J]. *New Forests*, 2005, 30: 203-214.
- [38] 薛小平, 张 深, 李海涛, 等. 磷对外生菌根真菌松乳菇和双色蜡蘑草酸、氢离子和磷酸酶分泌的影响[J]. *菌物学报*, 2008, 27(2): 193-200.
- [39] 杨红军, 李 勇, 黄建国. 磷与信号抑制剂对外生菌根真菌分泌草酸的调控作用[J]. *微生物学报*, 2015, 55(6): 788-794.
- [40] ZHOU J, GUBE M, HOLZ M, et al. Ectomycorrhizal and non-mycorrhizal rhizosphere fungi increase root-derived C input to soil and modify enzyme activities: a ¹⁴C pulse labelling of *Picea abies* seedlings[J]. *Plant Cell and Environment*, 2022, 45: 3122-3133.
- [41] CHEN X, FENG J, DING Z, et al. Changes in soil total, microbial and enzymatic C-N-P contents and stoichiometry with depth and latitude in forest ecosystems [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 816: 151583.
- [42] 闵凯凯, 何向阳, 吴倩怡, 等. 参与碳氮磷转化的水解酶对不同施肥响应的差异[J]. *土壤*, 2020, 52(4): 718-727.
- [43] DELGADO-BAQUERIZO M, MAESTRE F T, REICH P B, et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems [J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 10541.
- [44] 徐大平, BERNIE D, 弓明倾, 等. 施P肥和外生菌根菌接种对蓝桉林产量和养分积累的影响[J]. *林业科学研究*, 2004, 17(1): 26-35.
- [45] 李 敏, 赵熙州, 王好运, 等. 干旱胁迫及外生菌根菌对马尾松幼苗根系形态及分泌物的影响[J]. *林业科学*, 2022, 58(7): 63-72.
- [46] 罗晓蔓, 丁贵杰, 翟帅帅, 等. 褐环乳牛肝菌对马尾松幼苗根际土壤微环境的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2016, 36(10): 60-64.
- (责任编辑: 郭严冬)