

非根际土壤中丛枝菌根网和碳酸钙互作对 香樟幼苗氮磷养分的影响*

高露¹, 何跃军¹, 徐鑫洋¹, 谢佩耘^{1,2}, 郭云^{1,3}, 胡小润¹, 王丽¹, 李锦婷¹, 申开平¹, 夏婷婷¹, 吴邦利¹
(1. 贵州大学林学院森林生态研究中心, 贵阳 550025; 2. 贵州轻工职业技术学院轻工化工系, 贵阳 550025;
3. 贵州民族大学生态环境工程学院, 贵阳 550025)

摘要:为考察非根际土壤中丛枝菌根网(后简称菌根网)和碳酸钙互作对香樟(*Cinnamomum camphora*)幼苗氮磷养分的影响,模拟构建了植物根际和非根际隔室装置,采用尼龙网隔离实现根际与非根际隔室菌根网互联,在根际隔室中种植香樟幼苗并接种丛枝菌根真菌,在非根际隔室施加或未施加外源碳酸钙,培养期结束后测定植物生物量和氮、磷含量。结果显示:菌根网对香樟幼苗植株生物量、氮、磷摄取量及氮磷比有明显影响;施加碳酸钙对幼苗植株氮含量、氮摄取量及氮磷比有明显的提升;在施加碳酸钙后菌根网明显提升了幼苗植株生物量、氮含量及氮、磷摄取量,叶片氮、磷摄取量和根的氮磷比;在菌根网存在时施加碳酸钙可明显提高植株氮含量、根和叶的氮摄取量以及根的氮磷比;菌根网与碳酸钙的交互作用明显影响了幼苗植株氮含量、氮、磷摄取量和氮磷比,但对幼苗植株生物量无明显影响。研究结果提示非根际喀斯特土壤中互联菌根网和碳酸钙相互作用能够促进植物对氮磷养分的吸收利用。

关键词:丛枝菌根;菌根网络;根际/非根际;养分;碳酸钙;喀斯特

中图分类号:Q948

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2023)04-0154-09

由碳酸盐岩发育而来的喀斯特地貌区土层浅薄、土被不连续、基岩裸露^[1],且区域内形成的石沟、石缝、石面等异质性小生境对物种的空间分布有着极大影响^[2]。中国西南喀斯特地区有着世界上最大的喀斯特生态系统^[3],区域内的植物根系通常会受岩石机械阻力^[4]或风化石砾颗粒的影响而生长受限,但仍然维持着强大的生命力,其中原因可能与土壤微生物如菌根真菌有关。例如,丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal)真菌在通过根系外延菌丝体从与之共生的植物体中获取碳水化合物同时也从土壤中摄取养分供应植物生长^[5],而且丛枝菌根真菌的菌丝体也可能超过植物根际范围从非根际土壤中为与之共生的植物摄取养分。根际是植物生长和养分利用的重要场所^[6],植物也可以通过根系分泌物驱动土壤生化过程并反过来影响自身的生长^[7]。Li等人^[8]认为非根际土壤对植物的生长也是非常必要的部分。当根际土壤养分不能满足植物生长需求时,非根际土壤具有对土壤维持团聚体稳定性的抵抗力^[9],这其中就可能通过丛枝菌根真菌的菌丝体在根际或者非根际土壤中自由生长来调控^[10],例如He等人^[11]用标记同位素模拟实验发现:丛枝菌根真菌的菌丝体从非根际土壤中转移凋落物的¹⁵N供应给与之共生的植物利用,并进一步验证了丛枝菌根网(后简称菌根网)对不同物种之间的养分传递^[12]。因此,作为一种重要的功能微生物,丛枝菌根真菌通过外延菌丝超出根际范围到达非根际土壤,在喀斯特生境中穿过土壤岩石界面接触碳酸盐岩或它的碎屑石砾,进而调节岩溶过程影响植物生长^[13],Hinsinger^[14]认为碳酸钙可改变土壤中的钙离子库影响土壤磷有效性及植物养分利用,Xue等人^[15]也认为碳酸钙可改变植株氮磷比而影响植株表型可塑性。宋贤威等人^[16]发现喀斯特生境中碳酸钙可为植物固碳提供补偿作用,碳酸盐岩通过风化作用分解出碳酸氢根离子被植物吸收用于光合作用,且这一过程可通过土壤微生物等生物因素或非生物因素驱动^[17-18]。然而生物因素中如菌根真菌是否也能影响上述过程并进而影响植物的生长及植物对养分的利用,已有研究尚未对此深入探讨。有鉴于此,本研究考察了非根际土壤中丛枝菌根真菌如何通过菌根网与碳酸钙的

* 收稿日期:2022-12-27 修回日期:2023-02-23 网络出版时间:2023-06-25T17:18

资助项目:国家自然科学基金地区科学基金项目(No. 32260268);贵州省科技计划项目(黔科合支撑[2021]一般455);贵州省高层次创新型人才项目(No. [2020]6004)

第一作者简介:高露,女,研究方向为菌根生理生态,E-mail: gl19970802@163.com;通信作者:何跃军,男,教授,博士生导师,E-mail: hyj1358@163.com

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/50.1165.N.20230625.1135.006

交互作用影响香樟幼苗的氮磷养分利用,以便为深入探索喀斯特植物生长维持机制提供基础资料,并为菌根生物技术在喀斯特植被恢复工作中的应用和推广提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验装置与实验处理

构建根际(rhizosphere compartment, R)和非根际(non-rhizosphere compartment, N)相邻隔室装置,隔室由聚乙烯材料制成,每个隔室的长×宽×高为110 mm×110 mm×118 mm,相邻隔室隔板对角线钻5个直径为1 cm的孔,孔间距3 cm,隔板两侧张贴尼龙网,每隔室底部留直径为0.5 cm的孔渗透水分。在R隔室种植香樟(*Cinnamomum camphora*)幼苗并接种丛枝菌根真菌。

在实验中设置菌根网处理和外源碳酸钙处理。菌根网处理分为M+和M-处理,其中:M+处理是在R、N隔室之间的隔板两侧采用网孔径为20 μm的尼龙网,这样可使R隔室中的根外菌丝自由通过尼龙网到达N隔室但植物根系不能通过,并在R、N隔室之间形成互联的菌根网);M-处理是在R、N隔室之间的隔板两侧采用网孔径为0.45 μm的尼龙网,从而阻止R隔室中的根外菌丝和根系向N隔室生长。外源碳酸钙处理分为C+和C-处理,前者为在N隔室中施加4 g外源碳酸钙粉末,后者则是在N隔室中不加外源碳酸钙粉末。每个实验处理组合(如M+、C+组合,以此类推)设置6个重复,所有实验处理组合共有24个重复。由于丛枝菌根真菌对植物的生长及养分利用已被前期多次实验验证^[19-21],故本研究仅考虑菌根网的功能,而不再涉及丛枝菌根真菌接种与否对植物生长的影响。在进行菌根网连接性处理和外源碳酸钙处理前,于R、N隔室中分别放入1.45 kg用石灰土与河沙按3:1的体积比充分混匀制成的灭菌土壤基质,它的pH为6.92,全氮、碱解氮、全磷和速效磷的质量分数分别为2160、137.43、170和19.58 mg·kg⁻¹。R隔室中播种6粒香樟种子并放入50 g购于北京农林科学院营养资源研究所的幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)(国家微生物资源平台编号:1511C0001BGCAM 0046)作为供试菌剂,其中:供试菌剂用三叶草(*Trifolium repens*)扩繁120 d;香樟种子采集于贵阳市花溪区典型喀斯特地段,用高锰酸钾溶液($w(\text{KMnO}_4)=0.1\%$)消毒10 min,无菌水冲洗3次后使用,出苗后留苗3株,苗木生长35 d后施加碳酸钙。所有苗木在大棚内培养140 d后收获并测定根、茎、叶的生物量和氮、磷含量。

1.2 测定指标和方法

生物量测定采用烘干测量法,即将香樟幼苗植株分为根、茎、叶等3部分并在65℃下烘干24 h至质量恒定后,分别测量这3部分的质量。氮、磷含量(均以质量分数计)测定方法分别为凯氏定氮法、钼锑抗比色法^[22],幼苗侵染率的测定采用染色法^[23],孢子密度的测定采用湿筛倾析法^[24],菌丝密度的测定采用微孔滤膜抽滤法,通过网格交叉法估算菌丝长度,并换算菌丝密度^[25]。氮、磷摄取量为植株及各部分的生物量与所对应氮、磷含量的乘积。

1.3 数据处理及分析

实验数据以“平均值±标准误”形式表示。统计分析采用SPSS 13.0软件,通过双因素方差分析菌根网处理和外源碳酸钙处理对香樟幼苗根、茎、叶及植株的生物量,氮、磷含量,氮、磷摄取量及氮磷比的影响,采用多重比较LSD法比较某种处理固定而另一种处理可变时有关处理组合的数据差异;当 $p<0.05$ 时,上述统计结果有统计学意义。统计制图采用Origin 8.0软件。

2 结果与分析

2.1 丛枝菌根真菌的侵染率、孢子密度和菌丝密度

表1显示:在R隔室中,菌根侵染率在32.12%~34.00%之间,但4个处理组合这一指标差异无统计学意义。土壤孢子密度在C+处理下的表现为M+处理大于M-处理,两者差异具有统计学意义($p<0.05$)。菌丝密度在1.45~1.70 m·g⁻¹之间,且在C+处理下表现为M+处理高于M-处理,在M+处理下表现为C+处理高于C-处理,上述差异均具有统计学意义($p<0.05$)。N隔室中在M-处理下孢子密度、菌丝密度为0,孢子及菌丝只存在于M+处理下,但在M+处理下经C+处理与C-处理的孢子密度和菌丝密度差异并无统计学意义。上述结果表明R隔室中的丛枝菌根真菌的菌丝体能够通过尼龙网进入N隔室进行菌丝生长和孢子繁殖,并可能改变N隔室土壤的理化性质。

表 1 香樟幼苗根系侵染率、根际土壤孢子密度和菌丝密度

Tab.1 The mycorrhizal colonized rate, pore density, and hyphae length of *C. camphora* seedling

| 隔室 | 处理 | 侵染率/% | | 孢子密度/(个·g ⁻¹) | | 菌丝密度/(m·g ⁻¹) | |
|------|----|--------------------------|--------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|-------------------------|
| | | C+ | C- | C+ | C- | C+ | C- |
| R 隔室 | M+ | 32.48±0.85 ^{aa} | 34.00±0.15 ^{aa} | 2.200±0.179 ^{aa} | 2.133±0.229 ^{aa} | 1.70±0.12 ^{aa} | 1.51±0.10 ^{ab} |
| | M- | 32.12±0.97 ^{aa} | 32.32±0.65 ^{aa} | 2.000±0.223 ^{ba} | 2.133±0.223 ^{aa} | 1.45±0.15 ^{ba} | 1.60±0.16 ^{aa} |
| N 隔室 | M+ | — | — | 1.633±0.096 ^{aa} | 1.600±0.213 ^{aa} | 1.19±0.15 ^{aa} | 1.29±0.10 ^{aa} |
| | M- | — | — | 0 ^{ba} | 0 ^{ba} | 0 ^{ba} | 0 ^{ba} |

注:同列中不同小写英文字母表示不同菌根网处理(M+、M-)之间数据差异具有统计学意义($p < 0.05$);同行中不同希腊字母表示不同碳酸钙处理(C+、C-)之间数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)。

2.2 香樟幼苗生物量及它在根、茎、叶中的分配

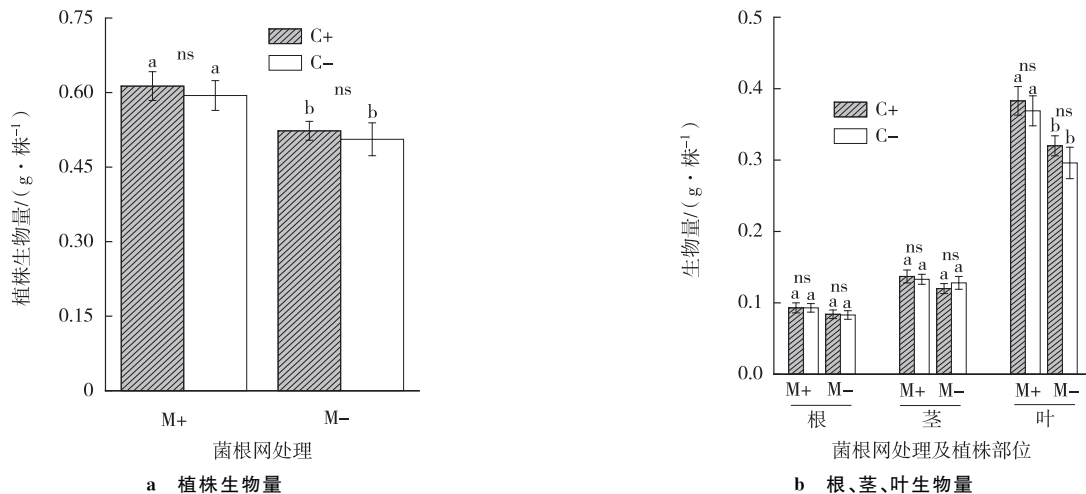
从表 2 可知,菌根网处理对香樟幼苗植株生物量的影响具有统计学意义($p < 0.01$)。在 C+ 处理或 C- 处理下, M+ 处理的植株生物量均比 M- 处理的植株生物量更高,数据差异均具有统计学意义($p < 0.05$)(图 1a);菌根网处理对叶生物量的影响在 $p < 0.01$ 水平上有统计学意义。叶生物量在 C+ 处理或 C- 处理下均表现为 M+ 处理高于 M- 处理,数据差异均具有统计学意义($p < 0.05$),而且相同处理下叶生物量最高,茎生物量次之,根生物量最低(图 1b)。这些结果表明菌根网处理明显提高了幼苗叶片及植株总生物量,而碳酸钙处理以及菌根网和碳酸钙处理的交互作用对幼苗总生物量及它在根茎叶中的分配没有明显影响。

表 2 菌根网和碳酸钙对香樟幼苗及其的根、茎、叶生物量影响的双因素方差分析

Tab.2 Two-way ANOVAs analysis for the effects of arbuscular mycorrhizal networks and calcium carbonate on the biomass of *C. camphora* seedling and its root, stem, and leaf

| 因素 | 指标 | F | p | 因素 | 指标 | F | p | 因素 | 指标 | F | p |
|-----|-------|--------|---------|-----|-------|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|
| 菌根网 | 植株生物量 | 9.303 | 0.003** | 碳酸钙 | 植株生物量 | 0.300 | 0.586 | 菌根网 × 碳酸钙 | 植株生物量 | 0.019 | 0.890 |
| | 根生物量 | 1.426 | 0.237 | | 根生物量 | 0.006 | 0.937 | | 根生物量 | 0.068 | 0.796 |
| | 茎生物量 | 1.634 | 0.206 | | 茎生物量 | 0.088 | 0.767 | | 茎生物量 | 0.810 | 0.371 |
| | 叶生物量 | 12.414 | 0.001** | | 叶生物量 | 0.789 | 0.377 | | 叶生物量 | 0.060 | 0.807 |

注:各指标项对应的自由度均为 1,“**”表示方差分析结果在 $p < 0.01$ 水平上有统计学意义。



注:不同小写字母表示不同菌根网处理(M+、M-)之间数据差异有统计学意义($p < 0.05$), ns 表示不同碳酸钙处理(C+、C-)之间数据差异无统计学意义。

图 1 香樟幼苗植株及它的根、茎、叶生物量

Fig.1 The biomass of *C. camphora* seedling and its root, stem, and leaf

2.3 香樟幼苗根、茎、叶的氮、磷含量

由表 3 可知:菌根网处理对香樟幼苗根、茎的氮含量的影响在 $p < 0.01$ 水平上具有统计学意义,碳酸钙处理

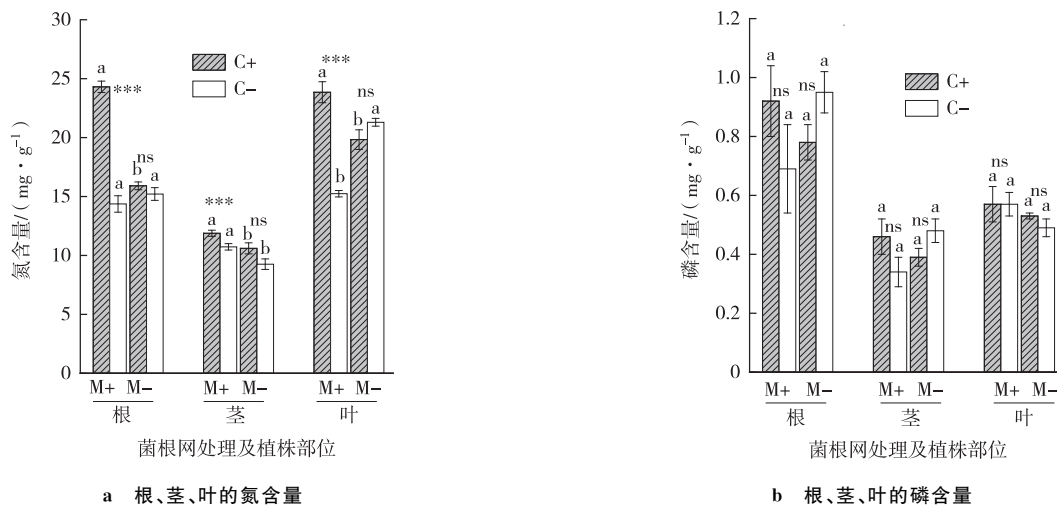
对香樟幼苗根、茎、叶的氮含量的影响在 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义。根、茎、叶的氮含量在 C+ 处理下均表现为 M+ 处理高于 M- 处理,数据差异均具有统计学意义 ($p < 0.05$);茎的氮含量在 C- 处理下表现为 M+ 处理高于 M- 处理,而叶的氮含量则表现为 M+ 处理低于 M- 处理,数据差异均具有统计学意义 ($p < 0.05$);而在 M+ 处理下根、茎、叶的氮含量均表现为 C+ 处理高于 C- 处理,数据差异均具有统计学意义 ($p < 0.05$) (图 2a)。图 2b 则显示,香樟幼苗根、茎、叶的磷含量在所有处理组合中均无统计学意义上的差异。此外,菌根网与碳酸钙处理的交互作用对根、叶的氮含量的影响在 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义,对根、茎的磷含量的影响在 $p < 0.05$ 水平上有统计学意义 (表 3)。对于同一处理而言,叶的氮含量最高,根的氮含量次之,茎的氮含量最低;而根的磷含量最高,叶的磷含量次之,茎的磷含量最低。总的来看,菌根网或碳酸钙处理对幼苗各部位氮含量的影响较为明显,而菌根网和碳酸钙处理的交互作用对根部氮、磷含量的影响更明显。

表 3 菌根网和碳酸钙对香樟幼苗根、茎、叶的氮、磷含量影响的双因素方差分析

Tab. 3 Two-way ANOVAs analysis for the effects of arbuscular mycorrhizal networks and calcium carbonate on the nitrogen and phosphorus concentrations of root, stem, and leaf of *C. camphora* seedling

| 因素 | 部位 | 氮含量 | | 磷含量 | | 因素 | 部位 | 氮含量 | | 磷含量 | |
|-----|----|---------|-----------|-------|-------|-----|----|--------|-----------|-------|--------|
| | | F | p | F | p | | | F | p | F | p |
| 菌根网 | 根 | 49.854 | <0.001*** | 0.480 | 0.491 | 碳酸钙 | 叶 | 31.218 | <0.001*** | 0.379 | 0.540 |
| | 茎 | 9.964 | 0.002** | 0.480 | 0.491 | 菌根网 | 根 | 78.201 | <0.001*** | 5.513 | 0.022* |
| | 叶 | 1.753 | 0.190 | 3.376 | 0.071 | × | 茎 | 0.046 | 0.832 | 5.513 | 0.022* |
| 碳酸钙 | 根 | 102.454 | <0.001*** | 0.258 | 0.613 | 碳酸钙 | 叶 | 53.796 | <0.001*** | 0.291 | 0.592 |
| | 茎 | 16.612 | <0.001*** | 0.258 | 0.613 | | | | | | |

注:各部位指标项对应的自由度均为 1,“**”“***”分别表示方差分析结果在 $p < 0.01$ 和 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义。



注:不同小写字母表示不同菌根网处理(M+、M-)之间数据差异有统计学意义 ($p < 0.05$), ns 表示不同碳酸钙处理(C+、C-)之间数据差异无统计学意义,“***”表示 C+、C- 处理之间数据差异在 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义。

图 2 香樟幼苗根、茎、叶的氮、磷含量

Fig. 2 The nitrogen and phosphorus concentration of root, stem, and leaf of *C. camphora* seedling

2.4 香樟幼苗植株及它的根、茎、叶的氮、磷摄取量

菌根网处理对香樟幼苗植株氮、磷摄取量的影响具有统计学意义 ($p < 0.05$) (表 4), 在 C+ 处理下植株氮、磷摄取量均表现为 M+ 处理高于 M- 处理, 数据差异均具有统计学意义 ($p < 0.05$) (图 3a、b)。菌根网处理对幼苗根、茎、叶的氮摄取量以及叶磷摄取量的影响具有统计学意义上的影响 ($p < 0.05$) (表 4), 在 C+ 处理下根、茎、叶的氮摄取量均表现为 M+ 处理高于 M- 处理, 数据差异均具有统计学意义 ($p < 0.05$) (图 3c); 在 C+ 或 C- 处理下叶磷摄取量表现为 M+ 处理高于 M- 处理, 数据差异具有统计学意义 ($p < 0.05$) (图 3d)。碳酸钙处理对植株氮摄取量的影响在 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义 (表 4), 在 M+ 处理下植株氮摄取量表现为 C+ 处理高于 C-

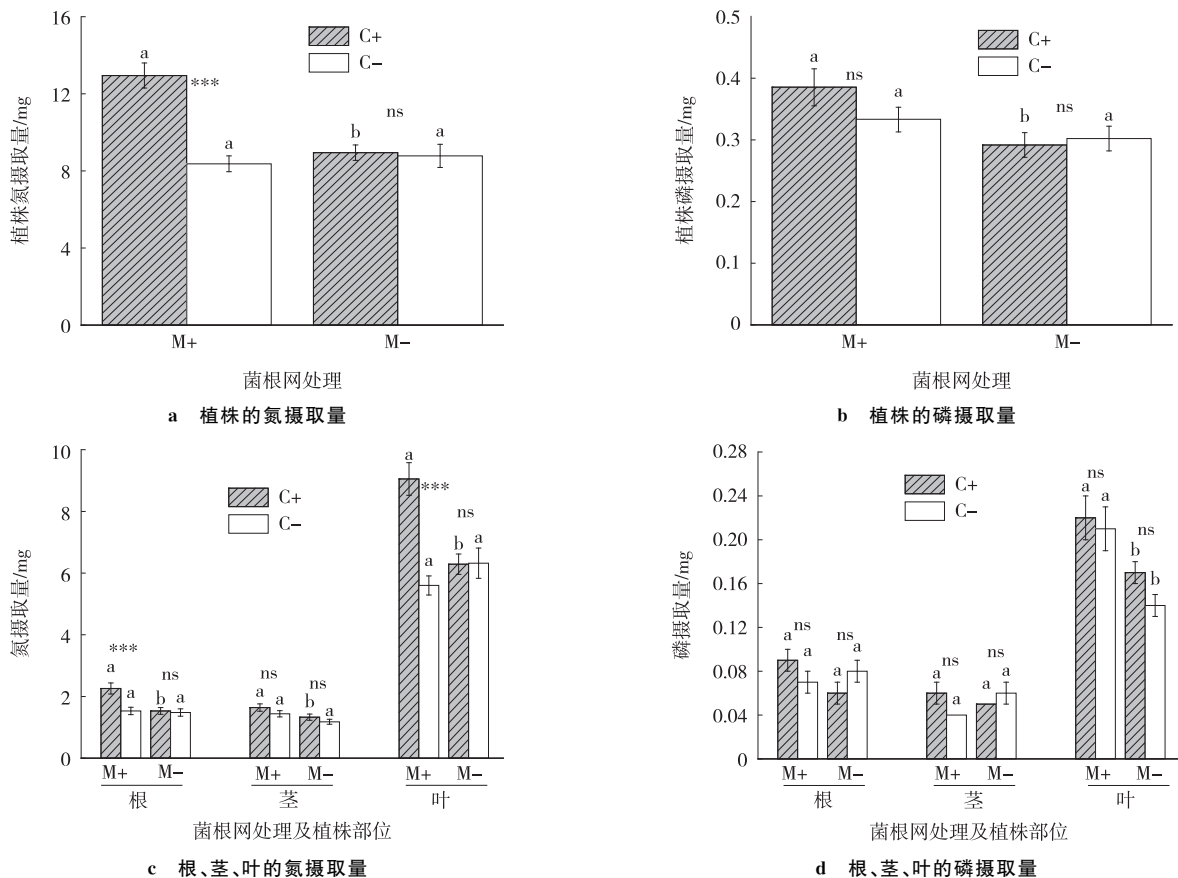
处理,数据之间具有统计学意义的差异($p < 0.05$)(图 3a);碳酸钙处理对根、叶氮摄取量的影响在 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义(表 4),在 M+处理下根、叶氮摄取量表现为 C+处理高于 C-处理,数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)(图 3c)。菌根网与碳酸钙处理的交互作用对植株总氮、磷摄取量及根氮、磷摄取量的影响具有统计学意义($p < 0.05$)(表 4)。在同一处理中,叶对氮、磷摄取量最高,根对氮、磷摄取量次之,茎对氮、磷摄取量最低。总体上看,菌根网和碳酸钙共同作用在一定程度上对香樟幼苗的氮、磷摄取量存在较为明显的影响,有关差异主要体现在根、叶的氮摄取量以及根、茎的磷摄取量方面。

表 4 菌根网和碳酸钙对香樟幼苗及它的根、茎、叶氮、磷摄取量影响的双因素方差分析

Tab. 4 Two-way ANOVAs analysis for the effects of arbuscular mycorrhizal and calcium carbonate on the nitrogen and phosphorus acquisitions of *C. camphora* seedling and its root, stem, and leaf

| 因素 | 部位 | 氮摄取量 | | 磷摄取量 | | 因素 | 部位 | 氮摄取量 | | 磷摄取量 | |
|-----|----|--------|-----------|--------|-----------|-----------|--------|-----------|-----------|--------|--------|
| | | F | p | F | p | | | F | p | F | p |
| 菌根网 | 植株 | 11.276 | 0.001** | 7.109 | 0.010* | 碳酸钙 | 茎 | 2.829 | 0.097 | 0.130 | 0.719 |
| | 根 | 11.746 | 0.001** | 0.065 | 0.799 | | 叶 | 16.319 | <0.001*** | 1.401 | 0.241 |
| | 茎 | 6.064 | 0.016* | 0.014 | 0.908 | 菌根网 × 碳酸钙 | 植株 | 17.939 | <0.001*** | 4.017 | 0.042* |
| | 叶 | 6.163 | 0.016* | 15.168 | <0.001*** | | 根 | 12.643 | 0.001** | 4.203 | 0.049* |
| 碳酸钙 | 植株 | 20.549 | <0.001*** | 1.027 | 0.314 | 茎 | 0.357 | 0.552 | 5.628 | 0.021* | |
| | 根 | 13.459 | <0.001*** | 0.067 | 0.796 | 叶 | 15.729 | <0.001*** | 0.229 | 0.634 | |

注:各部位指标项对应的自由度均为 1,“*”“**”“***”分别表示方差分析结果在 $p < 0.05$ 、 $p < 0.01$ 和 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义。



注:不同小写字母表示不同菌根网处理(M+、M-)之间数据差异有统计学意义($p < 0.05$),ns 表示不同碳酸钙处理(C+、C-)之间数据差异无统计学意义,“***”表示 C+、C-处理之间数据差异分别在 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义。

图 3 香樟幼苗植株及它的根、茎、叶氮、磷摄取量

Fig. 3 The nitrogen and phosphorus acquisition of *C. camphora* seedling and its root, stem, and leaf

2.5 香樟幼苗植株及它的根、茎、叶的氮磷比

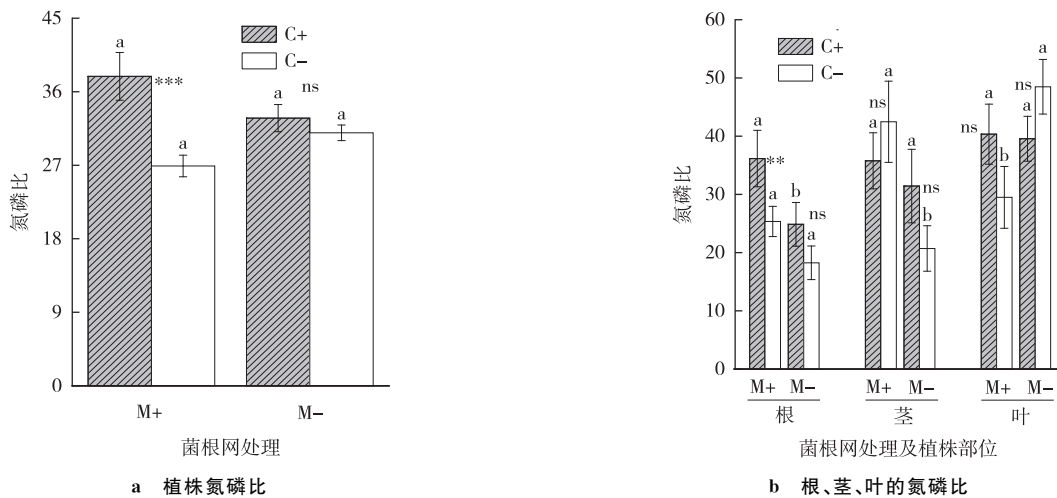
菌根网处理对根、茎、叶的氮磷比的影响以及碳酸钙处理对植株和根的氮磷比的影响均具有统计学意义 ($p < 0.05$) (表 5)。在 M+ 处理下植株的氮/磷比表现为 C+ 处理高于 C- 处理, 数据差异具有统计学意义 ($p < 0.05$) (图 4a)。在 C+ 处理下根的氮磷比表现为 M+ 处理高于 M- 处理, 数据差异具有统计学意义 ($p < 0.05$); 在 C- 处理下茎的氮磷比表现为 M+ 处理高于 M- 处理, 而叶的氮磷比表现为 M+ 处理低于 M- 处理, 数据差异均具有统计学意义 ($p < 0.05$); 在 M+ 处理下根的氮磷比表现为 C+ 处理高于 C- 处理, 数据差异具有统计学意义 ($p < 0.05$) (图 4b)。菌根网与碳酸钙处理的交互作用对幼苗植株以及叶的氮磷比的影响也有统计学意义 ($p < 0.05$) (表 5)。上述结果表明, 菌根网和外源性碳酸钙共同作用对植株和叶的氮磷比影响较为明显。

表 5 菌根网和碳酸钙对香樟幼苗及它的根、茎、叶的氮磷比影响的双因素方差分析

Tab. 5 Two-way ANOVAs analysis for the effects of arbuscular mycorrhizal networks and calcium carbonate on the N/P ratio of *C. camphora* seedling and its root, stem, and leaf

| 因素 | 指标 | F | p | 因素 | 指标 | F | p | 因素 | 指标 | F | p |
|-----|-------|-------|---------|-----|-------|--------|---------|-----------------|-------|--------|-----------|
| 菌根网 | 植株氮磷比 | 0.159 | 0.692 | 碳酸钙 | 植株氮磷比 | 12.015 | 0.001** | 菌根网 × 碳酸钙 | 植株氮磷比 | 5.435 | 0.023* |
| | 根氮磷比 | 8.870 | 0.004** | | 根氮磷比 | 7.600 | 0.007** | | 根氮磷比 | 0.215 | 0.645 |
| | 茎氮磷比 | 4.748 | 0.033* | | 茎氮磷比 | 0.086 | 0.770 | | 茎氮磷比 | 2.930 | 0.092 |
| | 叶氮磷比 | 3.522 | 0.041* | | 叶氮磷比 | 1.641 | 0.172 | | 叶氮磷比 | 17.172 | <0.001*** |

注:各指标项对应的自由度均为 1, “*” “**” “***” 分别表示方差分析结果在 $p < 0.05$ 、 $p < 0.01$ 和 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义。



注:不同小写字母表示 M+、M- 处理之间数据差异有统计学意义 ($p < 0.05$), ns 表示 C+、C- 处理之间数据差异无统计学意义, “**” “***” 分别表示 C+、C- 处理之间数据差异分别在 $p < 0.01$ 和 $p < 0.001$ 水平上有统计学意义。

图 4 香樟幼苗植株及它的根、茎、叶氮磷比

Fig. 4 The N/P ratio of *C. camphora* seedling and its root, stem, and leaf

3 讨论

有研究表明, 添加外源性碳酸钙有利于丛枝菌根真菌的菌丝体极性生长并改变土壤理化性质^[26], 从而提高植物对远距离土壤养分资源的利用能力; 也有研究发现植物与菌根共生可能增强从磷矿物中吸收钙的能力, 同时有助于促进在高钙区域外围有效吸收磷^[27]。这些研究与本研究中菌根网和碳酸钙处理的交互作用影响了香樟幼苗根部氮、磷含量的结果一致: 在 C+ 处理下 M+ 处理的幼苗根部氮、磷含量与 M- 处理相比均更高, 这一方面说明幼苗可能通过菌根网提升了氮磷养分的吸收和利用, 另一方面也说明外源碳酸钙与丛枝菌根真菌的菌丝体联合而共同提升了根系对氮磷养分吸收的能力。Ortiz-Berrocal 等人^[28]认为外源碳酸钙解离形成钙离子可作为菌根信号物质被丛枝菌根真菌钙调素受体识别, 进而激发引导丛枝菌根真菌的菌丝体极性生长并促进它对

养分的吸收以供应给与之共生的植物;而具有丛枝菌根的植物可通过非根际土壤中的菌丝体活化有机磷^[29],并产生“以磷促氮”效应增加植物根部对磷的利用,进一步调节植物氮磷养分平衡^[30]。本研究结果发现菌根网和施加外源性碳酸钙处理共同作用促进了香樟幼苗对氮、磷的吸收,这在叶片部位体现得较为明显——在 C+ 处理下幼苗植株和叶片氮、磷摄取量均表现为 M+ 处理明显高于 M- 处理。叶片养分含量可反映植株营养特征和它生长环境的养分状况^[31],菌根网能够促进叶片养分积累并进而增强植株光合作用,最终提高生物量;外源性碳酸钙也可能增强非根际土壤微生物活性,并加速有机物矿化过程,进而提升植物对矿质养分的利用和促进植物叶片光合生产^[32]。此外,外源性碳酸钙通过增加土壤钙离子浓度来促进非根际土壤中菌丝体的极性生长^[33];钙离子还可与土壤有机碳结合形成稳定的钙键复合体^[34],进而增强土壤稳定性并维持植物生长。

植物氮磷比可表征植物对养分的利用效率、生长环境条件差异及不同生长阶段,且还可界定对植物的养分限制类型^[35],陆生植物氮磷比的临界阈值为 10 和 20,当氮磷比小于 10 时植物主要受氮的限制,当氮磷比大于 20 时植物主要受磷的限制^[36]。本研究结果显示在 C-、M- 处理组合下的香樟幼苗氮磷比为 30.97,在 C+、M+ 处理组合下的幼苗氮磷比值为 26.91。这表明香樟幼苗生长受到磷元素的限制,而 M+ 处理降低了香樟幼苗的氮磷比。其中原因一方面可能是由于实验土壤基质磷元素极度亏缺限制,另一方面也说明菌根网的作用能够有效提高土壤磷的转化而促进植物对磷的利用,从而缓解磷元素对植物的限制^[37]。本研究还发现非根际土壤中菌根网和碳酸钙处理的交互作用明显影响了植株的氮磷比,在 M+ 处理下植株的氮磷比、氮摄取量均表现为 C+ 处理明显高于 C- 处理,而在 M+ 处理下植株磷摄取量虽表现为 C+ 处理高于 C- 处理但差异并不明显,表明碳酸钙和菌根网处理共同作用在促进植物对氮素吸收方面的影响更加明显。

总之,本研究结果表明非根际土壤中丛枝菌根真菌的菌丝网络和土壤碳酸钙相互作用能够促进植物对氮磷养分的利用和转化,这对高钙含量的喀斯特生境中植物的生长维持具有重要意义。而进一步通过分子生物学技术探索土壤钙元素对丛枝菌根共生体信号识别及其中养分作用机理,以及通过同位素示踪技术探索高钙异质的喀斯特生境物种多样性维持的菌根维持机制等进行研究,对采用菌根生物技术在喀斯特石漠化区进行植被修复而言都有着重要的理论和实践意义。

参考文献:

- [1] DAI Q H, PENG X D, YANG Z, et al. Runoff and erosion processes on bare slopes in the karst rocky desertification area[J]. *Catena*, 2017, 152: 218-226.
- [2] ZHANG Z H, HU B Q, HU G. Spatial heterogeneity of soil chemical properties in a subtropical karst forest, Southwest China [J]. *The Scientific World Journal*, 2014, 2014: 473651.
- [3] JIANG Z C, LIAN Y Q, QIN X Q. Rocky desertification in Southwest China: impacts, causes, and restoration[J]. *Earth-Science Reviews*, 2014, 132: 1-12.
- [4] MALIK I, PAWLIK Ł, ŚLEZAK A, et al. A study of the wood anatomy of *Picea abies* roots and their role in biomechanical weathering of rock cracks[J]. *Catena*, 2019, 173: 264-275.
- [5] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. 3rd edition. London: Academic Press, 2008.
- [6] FINZI A C, ABRAMOFF R Z, SPILLER K S, et al. Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles[J]. *Global Change Biology*, 2015, 21(5): 2082-2094.
- [7] ZHAO Y P, WU L K, CHU L X, et al. Interaction of *Pseudostellaria heterophylla* with *Fusarium oxysporum* f. sp. *heterophylla* mediated by its root exudates in a consecutive monoculture system[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8197.
- [8] LI Z G, ZU C, WANG C, et al. Different responses of rhizosphere and non-rhizosphere soil microbial communities to consecutive *Piper nigrum* L. monoculture[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 35825.
- [9] RENGEL Z, MARSCHNER P. Nutrient availability and management in the rhizosphere: exploiting genotypic differences[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 305-312.
- [10] VICTOR T W. Understanding nitrogen uptake in the rhizosphere of a mycorrhizal fungus and plant system[D]. New York: State University of New York at Stony Brook, 2018.
- [11] HE Y J, CORNELISSEN J H C, ZHONG Z C, et al. How interacting fungal species and mineral nitrogen inputs affect transfer of nitrogen from litter via arbuscular mycorrhizal mycelium[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(10): 9791-9801.
- [12] HE Y J, CORNELISSEN J H C, WANG P P, et al. Nitrogen transfer from one plant to another depends on plant biomass

- production between conspecific and heterospecific species via a common arbuscular mycorrhizal network[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(9): 8828-8837.
- [13] PENG X D, DAI Q H, DING G J, et al. Distribution and accumulation of trace elements in rhizosphere and non-rhizosphere soils on a karst plateau after vegetation restoration[J]. *Plant and Soil*, 2017, 420(1/2): 49-60.
- [14] HINSINGER P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review[J]. *Plant and Soil*, 2001, 237(2): 173-195.
- [15] XUE P P, ZHAO X L, GAO Y B, et al. Phenotypic plasticity of *Artemisia ordosica* seedlings in response to different levels of calcium carbonate in soil[J]. *Journal of Arid Land*, 2019, 11(1): 58-65.
- [16] 宋贤威, 高扬, 温学发, 等. 中国喀斯特关键带岩石风化碳汇评估及其生态服务功能[J]. *地理学报*, 2016, 71(11): 1926-1938.
Song X W, GAO Y, WEN X F, et al. Rock-weathering-related carbon sinks and associated ecosystem service functions in the karst critical zone in China[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2016, 71(11): 1926-1938.
- [17] LI W, ZHOU P P, JIA L P, et al. Limestone dissolution induced by fungal mycelia, acidic materials, and carbonic anhydrase from fungi[J]. *Mycopathologia*, 2009, 167(1): 37-46.
- [18] RAO S, WU Y Y. Root-derived bicarbonate assimilation in response to variable water deficit in *Camptotheca acuminata* seedlings[J]. *Photosynthesis Research*, 2017, 134(1): 59-70.
- [19] 何跃军, 钟章成, 刘济明, 等. 构树(*Broussonetia papyrifera*)幼苗氮、磷吸收对接种 AM 真菌的响应[J]. *生态学报*, 2007, 27(11): 4840-4847.
HE Y J, ZHONG Z C, LIU J M, et al. Response of N and P absorption on *Broussonetia papyrifera* seedlings to inoculate vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(11): 4840-4847.
- [20] 何跃军, 钟章成. 水分胁迫和接种丛枝菌根对香樟幼苗根系形态特征的影响[J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2012, 34(4): 33-39.
HE Y J, ZHONG Z C. Effects of water stress and arbuscular mycorrhiza inoculation on root morphology of *Cinnamomum camphora* seedlings[J]. *Journal of Southwest University (Natural Science)*, 2012, 34(4): 33-39.
- [21] 韩勛, 蒋长洪, 何跃军, 等. 喀斯特自然土壤中 AM 真菌对先锋植物根系的影响[J]. *重庆师范大学学报(自然科学版)*, 2020, 37(4): 132-139.
HAN X, JIANG C H, HE Y J, et al. Effect of AM fungi in karst natural soil on root of pioneer plants[J]. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science)*, 2020, 37(4): 132-139.
- [22] 张韞. 土壤·水·植物理化分析教程[M]. 北京: 中国林业出版社, 2011.
ZHANG Y. *Physicochemical analysis of soil, water and plant*[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2011.
- [23] BRUNDRETT M C, PICHE Y, PETERSON R L. A new method for observing the morphology of vesicular-arbuscular mycorrhizae[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1984, 62(10): 2128-2134.
- [24] BIERMAN B, LINDERMAN R G. Quantifying vesicular-arbuscular mycorrhizas: a proposed method towards standardization[J]. *New Phytologist*, 1981, 87(1): 63-67.
- [25] 王幼珊. 中国丛枝菌根真菌资源与种质资源[M]. 北京: 中国农业出版社, 2012.
WANG Y S. *Arbuscular mycorrhizal fungi resources and germplasm resources in China*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2012.
- [26] GAI J P, CHRISTIE P, FENG G, et al. Twenty years of research on community composition and species distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in China: a review[J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16(4): 229-239.
- [27] MAHANTA D, RAI R K, DHAR S, et al. Modification of root properties with phosphate solubilizing bacteria and arbuscular mycorrhiza to reduce rock phosphate application in soybean-wheat cropping system[J]. *Ecological Engineering*, 2018, 111: 31-43.
- [28] ORTIZ-BERROCAL M, LOZANO L, SANCHEZ-FLORES A, et al. Expression in rice of an autoactive variant of *Medicago truncatula* DMI3, the Ca^{+2} /calmodulin-dependent protein kinase from the common symbiotic pathway modifies root transcriptome and improves mycorrhizal colonization[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2017, 11(5): 271-287.
- [29] 孙向伟, 王晓娟, 陈牧, 等. 生态环境因子对 AM 真菌孢子形成与分布的作用机制[J]. *草业学报*, 2011, 20(1): 214-221.
SUN X W, WANG X J, CHEN M, et al. Effects of eco-environmental factors on the production and distribution of arbuscular mycorrhizal fungal spores[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(1): 214-221.
- [30] 石伟琦, 丁效东, 张士荣. 丛枝菌根真菌对羊草生物量和氮磷吸收及土壤碳的影响[J]. *西北植物学报*, 2011, 31(2): 357-362.
SHI W Q, DING X D, ZHANG S R. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on *Leymus chinensis* growth and soil carbon[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, 31(2): 357-362.

- [31] 王希华,黄建军,闫恩荣. 天童国家森林公园常见植物凋落叶分解的研究[J]. 植物生态学报,2004,28(4):457-467.
WANG X H, HUANG J J, YAN E R. Leaf litter decomposition of common trees in Tiantong[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2004, 28(4): 457-467.
- [32] FENG S Z, HUANG Y, GE Y H, et al. Variations in the patterns of soil organic carbon mineralization and microbial communities in response to exogenous application of rice straw and calcium carbonate[J]. Science of the Total Environment, 2016, 571: 615-623.
- [33] CORRÉA A, CRUZ C, FERROL N. Nitrogen and carbon / nitrogen dynamics in arbuscular mycorrhiza: the great unknown[J]. Mycorrhiza, 2015, 25(7): 499-515.
- [34] ROWLEY M C, GRAND S, VERRECCHIA E P. Calcium-mediated stabilisation of soil organic carbon[J]. Biogeochemistry, 2018, 137(1/2): 27-49.
- [35] 孔红梅,刘天星,段靖,等. 岷江干旱河谷灌木幼苗的土壤养分适应性研究[J]. 生态环境学报,2012,21(6):1016-1023.
KONG H M, LIU T X, DUAN J, et al. Study on nutrition limitation type of *Bauhinia faberi* var. *microphylla* seedlings[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2012, 21(6): 1016-1023.
- [36] GUSEWELL S. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. New phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [37] 景新新,王发园. 丛枝菌根真菌对改善植物磷素营养机制的研究进展[J]. 湖北农业科学, 2016, 55(8): 1908-1912.
JING X X, WANG F Y. Advances in mechanisms underlying improved plant phosphorus nutrition by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2016, 55(8): 1908-1912.

Effects of *Cirtnamomum camphora* Seedlings on Nutrients of Nitrogen and Phosphorus via Arbuscular Mycorrhizal Networks Interacting Calcium Carbonate in Non-Rhizosphere Soil

GAO Lu¹, HE Yuejun¹, XU Xinyang¹, XIE Peiyun^{1,2}, GUO Yun^{1,3}, HU Xiaorun¹,
WANG Li¹, LI Jinting¹, SHEN Kaiping¹, XIA Tingting¹, WU Bangli¹

(1. Forest Ecology Research Center, Forestry College, Guizhou University, Guiyang 550025; 2. Department of Light Industry and Chemical Engineering, Guizhou Light Industry Vocational and Technical College, Guiyang 550025; 3. College of Eco-Environmental Engineering, Guizhou Minzu University, Guiyang 550025, China)

Abstract: To investigate the effects of the interaction of arbuscular mycorrhizal networks and calcium carbonate on the nitrogen and phosphorus nutrients of *Cirtnamomum camphora* seedlings in non-rhizosphere soil. The plant rhizosphere and non-rhizosphere compartment devices were simulated and constructed, the nylon meshes isolation was used to realize the interconnection of mycorrhizal networks between rhizosphere and non-rhizosphere compartments, the rhizosphere compartment was planted with *Cirtnamomum camphora* seedlings with arbuscular mycorrhizal fungi, the non-rhizosphere compartment was applied to add or not add calcium carbonate. After the cultivation period, the biomass, the nutrient content of nitrogen and phosphorus of the plant were determined. The results showed that mycorrhizal networks had a significant impact on the biomass, the nitrogen and phosphorus acquisition, and the nitrogen/phosphorus ratio of camphor tree seedlings; the application of calcium carbonate had a significant impact on the nitrogen content, nitrogen acquisition, and nitrogen/phosphorus ratio of seedling plants; after adding calcium carbonate, the mycorrhizal networks significantly increased the biomass, nitrogen content, nitrogen and phosphorus acquisition of seedling plants, the nitrogen and phosphorus acquisition of leaves, and the nitrogen/phosphorus ratio of roots; applying calcium carbonate in the presence of mycorrhizal networks can significantly increase the nitrogen content of seedling plants, the nitrogen acquisition of roots and leaves, and nitrogen/phosphorus ratio of roots. The interaction of mycorrhizal networks and calcium carbonate significantly affected the nitrogen content, the nitrogen and phosphorus acquisition, the nitrogen/phosphorus ratio of seedlings but did not for the biomass of seedling plants. The results suggest that the interaction of arbuscular mycorrhizal networks and calcium carbonate can promote the absorption and utilization of nitrogen and phosphorus by plants in karst non-rhizosphere soil.

Keywords: arbuscular mycorrhiza; mycorrhizal networks; rhizosphere/non-rhizosphere; nutrients; calcium carbonate; karst

(责任编辑 方 兴)