

AM真菌对加拿大一枝黄花与菌根植物 和非菌根植物种间作用的影响



吴沛鸿 邱雅静 张欣磊 苏 秀 王小赛 王艳红*

(浙江农林大学, 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 杭州 311300)

摘要: 为明确丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌对加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* 与本地菌根植物和非菌根植物种间竞争格局的调控作用, 采用温室盆栽试验, 通过接种摩西球囊霉 *Glomus mosseae* (GM)、根内球囊霉 *G. intraradices* (GI) 及其混合菌种 (GM+GI) 3种处理, 分析AM真菌对加拿大一枝黄花与本地菌根植物玉米 *Zea mays* 和非菌根植物油菜 *Brassica campestris* 种间作用的影响。结果表明: 与对照相比, 接种AM真菌均显著提高了加拿大一枝黄花和玉米的菌根侵染率, 菌根侵染率为13.720%~50.015%, 且前者的菌根侵染率明显高于后者。单独种植时, 与对照相比, 接种AM真菌尤其是接种混合菌种显著提高了加拿大一枝黄花的株高、叶片数和总干重。在加拿大一枝黄花与玉米混合种植时, 与单独种植相比, 加拿大一枝黄花的株高、叶片数、根长和总干重均较低; 同时, 与对照相比, 接种AM真菌显著提高了玉米的相对竞争强度而对加拿大一枝黄花的相对竞争强度没有显著影响。在加拿大一枝黄花和油菜混合种植时, 与对照相比, 接种AM真菌则显著提高了加拿大一枝黄花的株高、叶片数、净光合速率和总干重; 同时, 接种AM真菌促进了入侵种的竞争优势而抑制了非菌根植物油菜的生长。说明加拿大一枝黄花与本地种的竞争格局受到与之混生物种的菌根依赖性强度以及AM真菌的种类差异影响。

关键词: 加拿大一枝黄花; AM真菌; 菌根依赖性; 种间竞争

Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the interspecific interactions between invasive plant species *Solidago canadensis* and native mycorrhizal and non-mycorrhizal plants

WU Peihong QIU Yajing ZHANG Xinlei SU Xiu WANG Xiaosai WANG Yanhong*

(State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300,
Zhejiang Province, China)

Abstract: To address the modulation effects of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on the interspecific interaction between invasive species *Solidago canadensis* and native mycorrhizal plant *Zea mays* and non-mycorrhizal plant *Brassica campestris*, a greenhouse experiment was conducted by inoculating with *Glomus mosseae*, *G. intraradices* and their mixtures. The results showed that AM fungi significantly increased the colonization rate of *S. canadensis* and *Z. mays* (13.720%–50.015%), and the mycorrhizal colonization rate of the former was higher than that of the latter. Growing in monoculture, the height, the leaf number and the total dry weight of *S. canadensis* were significantly increased by AM fungi inoculation, especially by mixture inoculation. Under the two-species mixture with *Z. mays*, compared to

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB31000000), 国家自然科学基金(31400366), 浙江农林大学大学生科研训练项目(kx20180055)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: wangyanhong@zafu.edu.cn

收稿日期: 2019-05-27

under monoculture, the height, the leaf number, the root length and the total dry weight of *S. canadensis* were significantly decreased; meanwhile, AM fungi inoculation significantly increased the relative competition intensity of *Z. mays* but had no significant effects on *S. canadensis* with comparison to the control. However, under the two-species mixture with *B. campestris*, AM fungi inoculation significantly increased the height, the leaf number and net photosynthetic rate of *S. canadensis* in relative to the control; also, inoculation with AM fungi increased the competition intensity of invasive species and decreased that of *B. campestris*. The results indicated that the competition patterns between *S. canadensis* and the native species were affected by the intensity of mycorrhizal dependency and the AM fungal species.

Key words: *Solidago canadensis*; arbuscular mycorrhizal fungi; mycorrhizal dependency; interspecific competition

加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* 原产北美隶属菊科一枝黄花属,是一种繁殖生存能力极强的世界性入侵植物,目前在我国境内,尤其是东部地区迅速扩散,对当地的社会经济、自然生态系统和生物多样性构成了严重威胁(李丽鹤等,2017)。近几年随着微生物生态学的发展,土壤微生物在外来植物入侵过程中的作用逐渐受到重视(于文清等,2012;付伟等,2017),研究表明,根际微生物可能是植物入侵的重要调控因子(Callaway et al., 2004; Rudgers & Orr, 2009; Dickie et al., 2017)。

丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌是一种重要的土壤微生物组分,例如,摩西球囊霉 *Glomus mosseae*、黏质球囊霉 *G. viscosum* 和根内球囊霉 *G. intraradices* 等均为广谱型AM真菌,能与大多数植物形成良好的共生关系(郭涛等,2015; Wang et al., 2018; 李芳等,2019),提高植物对水分和养分的吸收(Leigh et al., 2009; 黄栋等,2010)、加强光合能力(Akhzari et al., 2016; Zhu et al., 2017)及生物量积累(Harner et al., 2010; 王鹏鹏等,2015)等,进而增强植物抗逆性(Yang et al., 2014; Zhang et al., 2016)。此外,AM真菌可显著影响植物种间作用,但其效应大小存在宿主植物种间差异,这可能与宿主植物的菌根依赖性强弱相关,对菌根依赖性较强的植株获得较大的竞争优势,而入侵植物一般均具有较强的菌根依赖性,从而在与本地种的竞争中获得优势(于文清等,2010; 张玉曼等,2015; Ba et al., 2018)。如金樑(2005)研究结果表明,菌根共生体的存在与否对加拿大一枝黄花相对竞争力的影响要显著高于野艾蒿 *Artemisia lavandulaefolia*, 菌根的存在显著提高了加拿大一枝黄花的生物量,进而提高其相对竞争能力。李立青等(2016)对入侵植物紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* 的研究发现,接种AM真菌显著提高了紫茎泽兰的生长,同时降低了混合种植中本

地植物香茶菜 *Rabdosia amethystoides* 的菌根依赖性,提高了紫茎泽兰对香茶菜的竞争优势度。同时,AM真菌在调控植物种间作用中存在菌根植物和非菌根植物的响应差异。例如,张宇亭等(2012)研究结果表明,接种AM真菌显著降低间作体系中非菌根植物油菜 *Brassica napus* 的磷营养状况及生物量,使得菌根植物玉米 *Zea mays* 的相对竞争力明显提高。另外,李乔(2014)在对入侵种黄顶菊 *Flaveria bidentis* 和本地种棉花竞争的研究中发现,接种摩西球囊霉提高了棉花的相对竞争力而降低了入侵种黄顶菊的竞争优势;接种黏质球囊霉则是增加了黄顶菊的株高及其光合作用,从而增强其竞争优势。由此可见,AM真菌对种间竞争的调控效应依赖于AM真菌的种类及其宿主植物的菌根依赖性(张宇亭等,2012; Veiga et al., 2013; 张义飞等,2016)。

目前,有关AM真菌对入侵种加拿大一枝黄花与本地菌根植物和非菌根植物竞争格局的调控作用研究相对较少(金樑,2005)。本研究通过大棚控制试验来研究不同AM真菌作用下,加拿大一枝黄花与2种菌根依赖性存在差异的本地植物种间作用的响应格局,并从植物生长、光合及AM真菌侵染特性等几个方面深入探讨其作用机理,揭示AM真菌在其种间竞争中的反馈作用,以为加强加拿大一枝黄花入侵的防控和管理提供重要理论和实践意义。

1 材料与方法

1.1 材料

研究区概况:本试验在浙江省杭州市临安区平山实验基地(119°43'E, 30°15'N)进行。临安区位于浙江省西北部,属亚热带季风气候,年平均气温为16.4℃,极端最高气温为41.9℃,极端最低气温

为 -9.2°C ,全年日照时数为1 847.3 h,年平均降水量为1 628.6 mm,无霜期为237 d,土壤为红黄壤(刘星宇等,2017)。

供试植物材料及作物:在浙江农林大学校园内及周边野外采集加拿大一枝黄花的根茎分蘖芽(分蘖芽左右各留一小段根茎)经过标准化及灭菌处理后,种植于大小为 $16.5\text{ cm}\times 18\text{ cm}\times 12\text{ cm}$ 的花盆中,栽培基质为当地红黄壤和进口泥炭土按体积比3:1混合均匀后过2 mm土壤筛,25 kGy剂量辐照灭菌处理(McNamara et al., 2003),以消除基质中的真菌孢子和其它土壤微生物,每盆装混合基质2 kg。供试玉米品种为郑单958;河南省豫玉种业有限公司;油菜品种为杨油9号,江苏金土地种业有限公司。选取玉米和油菜,挑选颗粒饱满、大小一致的两作物种子,经过1% NaClO灭菌消毒处理后,分别播种于相应的花盆内。

供试菌种:选取AM真菌摩西球囊霉和根内球囊霉,其中摩西球囊霉由北京市农林科学研究院植物营养与资源研究所丛枝菌根真菌种质资源库(BGC)提供(编号为BGC HUN03B),根内球囊霉由中国农业科学研究院植物保护研究所提供。

试剂及仪器:1% NaClO消毒液,永华化学科技有限公司;0.05%酸性品红染色剂,上海源叶生物科技有限公司;10% KOH,西陇化工股份有限公司;1% HCl,上海凌峰化学试剂有限公司;其它试剂均为国内分析纯。DS1923 iButton纽扣式温湿度记录仪,美国MAXI公司;LI-COR Li-6400便携式光合测定仪,美国Lincoln公司。

1.2 方法

1.2.1 试验设计

在试验处理开始前,进行AM真菌接种菌剂的扩繁,本试验所用摩西球囊霉和根内球囊霉接种菌剂为经高粱扩繁后获得含孢子、菌丝和侵染根段的接种物;混合菌种为将摩西球囊霉和根内球囊霉菌剂按1:1比例混合后制得;试验所需的对照灭菌菌种为将摩西球囊霉和根内球囊霉菌剂按1:1比例混合,经 121°C 、0.11 MPa高压蒸汽灭菌2 h,共2次,2次间隔24 h,放置1周后备用。同时,取381 g摩西球囊霉和根内球囊霉菌剂按1:1比例混合的混合菌种,加入2.12 L蒸馏水,过400目筛获得菌剂滤液备用。

采用双因素完全随机试验设计,因素1为种植模式,因素2为AM真菌接种处理。种植方式设置5种植植方式,分别为加拿大一枝黄花单一种植、玉

米单一种植、油菜单一种植、加拿大一枝黄花与玉米混合种植、加拿大一枝黄花与油菜混合种植,其中单一种植简称为单种,两物种混合种植简称为混种。每盆播种玉米(或油菜)种子10粒或加拿大一枝黄花分蘖芽4个,待幼苗长出,培养约2周后,将加拿大一枝黄花、玉米或油菜单独种植的植株剔除至每盆2株,而混合种植的花盆每种植物剔除至各1株。AM真菌接种处理设置对照(接种灭菌混合菌种)、接种摩西球囊霉、接种根内球囊霉和接种摩西球囊霉和根内球囊霉的混合菌种4个处理。AM真菌接种处理是在播种开始前,在土壤基质表层1~2 cm深处将各菌种平铺一层,然后覆上1~2 cm的基质。每盆加入菌种30 g,每10 g土中含有 217 ± 50 个真菌孢子。接种后,所有花盆浇入40 mL菌剂滤液,以保持微生物区系的一致性(van der Heijden et al., 2003)。AM真菌接种处理和种植方式处理共计20个处理组合,每个处理重复8次,共160盆。试验期间适时浇水,并进行适当补光补湿,大棚内平均温度和相对湿度分别为 31.4°C 和72.4%。

1.2.2 植物生理生长指标测定

在2018年8月18日植株收获之前,每个处理随机选取4株长势一致的健壮植物,采用Li-6400便携式光合测定仪进行光合速率的测定。为了保证在近似于理想光合作用状态下进行测量,将叶面温度控制为 25°C ,叶室相对湿度控制为50%~75%,气体流速控制为 $500\text{ }\mu\text{mol/s}$, CO_2 浓度控制为 $400\text{ }\mu\text{mol/mol}$,光照强度控制为 $1\ 200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,测定时间选择晴朗的天气8:00~11:00进行。收获前测量每株加拿大一枝黄花的株高和总叶片数。收获时,将各处理组植株用蒸馏水洗净,吸干表面水分,测量根长,同时随机选取植株中间部位的成熟叶片进行相对含水率的测定。叶片相对含水率(relative water content, RWC)的测定参照Flexas et al.(2006)的方法, $RWC=(W_f-W_d)/(W_f-W_d)$,其中, W_f 为叶鲜重, W_d 为叶干重, W_t 为叶饱和鲜重。

各植物每个处理随机选取4株植物根样,每株选取0.2 g细根(直径 $<1\text{ mm}$),剪成1~2 cm左右的小段,采用改进的Phillips & Hayman(1970)方法染色,将植物根系置于10% KOH溶液中,于 90°C 水浴条件下处理5~10 min,然后弃去KOH溶液,用自来水冲洗干净后,置于1% HCl中酸化2 min,再将植物根系移至酸性品红染色剂中,室温染色30 min,然后采用网格交叉法(Giovannetti & Mosse, 1980)测定菌根侵染率,菌根侵染率=含有侵染菌根的交叉点数/

总交叉点数 $\times 100\%$ 。最后,将所有植物其它部分和剩余根系分为根、茎和叶3个部分,于70℃烘干72 h至恒重,并称其干重。

1.2.3 植物的菌根生长效应及相对竞争强度的测定

AM真菌能与大多数植物共生形成菌根,促进植物的生长。但是不同种类的植物在菌根效应上的响应不同,由此提出了菌根生长效应(mycorrhizal growth response, MGR),用来衡量不同植物对菌根真菌依赖性的大小(张义飞等,2016): $MGR = (\text{菌根接种处理的植物平均干重} - \text{未接种菌根的植物平均干重}) / \text{未接种菌根的植物平均干重} \times 100\%$ 。MGR>0,说明AM真菌接种对植物生长起促进作用;MGR<0,说明AM真菌接种对植物生长起抑制作用;MGR=0,说明AM真菌接种对植物生长不产生作用。本试验中,油菜为非菌根植物,没有菌根侵染出现,故不计算菌根生长效应。

植物的资源利用特性在不同的生长期有所不同。因此,植物的竞争效应对个体生长、繁殖和存活的影响也是一个动态过程。这一动态过程可用个体的相对竞争强度指数(relative competition intensity index, RCI)表示(Grace, 1995), $RCI = (B_{\text{Mono}} - B_{\text{Mix}})$,其中, B_{Mono} 和 B_{Mix} 分别是单种和混种竞争生长时的植

物生物量;RCI>0,说明植物间存在竞争,且值越大,相对竞争力越弱;RCI<0,说明目标植物与其它植物共存。

1.3 数据分析

采用SPSS 22.0软件对所测指标进行二元方差分析,数据分析前根冠比经ln转换后符合齐性检验,其它指标均符合正态性和齐性检验,在交互作用显著情况下,用最小差数(LSD)法来分析不同处理组合间植物生理生长指标的差异显著性,采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)来分析AM真菌处理对各物种相对竞争强度的影响。

2 结果与分析

2.1 AM真菌和种植方式交互作用分析

在加拿大一枝黄花与玉米种对组合中,AM真菌对加拿大一枝黄花的株高、叶片数、根长、相对含水率、净光合速率、总干重、侵染率和菌根生长效应均有显著影响,仅对根冠比没有显著影响;除侵染率和菌根生长效应外,种植方式对各个生长指标均具有显著影响;除株高和侵染率外,两者交互作用对其它生长指标均有显著或极显著影响(表1)。

表1 AM真菌、种植方式及两者交互作用对加拿大一枝黄花相应参数的二元方差分析F值及其自由度

Table 1 F-values and degree of freedom (in parenthesis) of two-way ANOVA for the effects of AM fungi, planting patterns and their interactions on response variables of *Solidago canadensis*

种对组合 Species pair	指标 Variable	AM真菌 AM fungi	种植方式 Planting pattern	AM真菌 \times 种植方式 AM fungi \times planting pattern
加拿大一枝 黄花与玉米 <i>S. canadensis</i> and <i>Z. mays</i>	侵染率 Colonization percent	106.923*** (3, 24)	0.745 ^{ns} (1, 24)	1.853 ^{ns} (3, 24)
	株高 Plant height	4.313** (3, 56)	36.730*** (1, 56)	1.501 ^{ns} (3, 56)
	叶片数 Leaf number	5.957** (3, 56)	425.491*** (1, 56)	6.347** (3, 56)
	根长 Root length	3.291* (3, 56)	28.608*** (1, 56)	4.983** (3, 56)
	净光合速率 Net photosynthetic rate	6.965** (3, 24)	28.693*** (1, 24)	8.649*** (3, 24)
	相对含水率 Relative water content	9.605 ^{ns} (3, 56)	5.635* (1, 56)	5.710** (3, 56)
	总干重 Total dry weight	3.002* (3, 56)	59.835*** (1, 56)	4.360** (3, 56)
	根冠比 ^a Root/shoot ratio	0.648 ^{ns} (3, 56)	104.011*** (1, 56)	3.297* (3, 56)
	菌根生长效应 Mycorrhizal growth response	3.785* (2, 42)	1.310 ^{ns} (1, 42)	5.277** (2, 42)
加拿大一枝 黄花与油菜 <i>S. canadensis</i> and <i>B. camp-</i> <i>estris</i>	侵染率 Colonization rate	96.246*** (3, 24)	48.720*** (1, 24)	14.688*** (3, 24)
	株高 Plant height	10.242*** (3, 56)	1.288 ^{ns} (1, 56)	1.953 ^{ns} (3, 56)
	叶片数 Leaf number	14.081*** (3, 56)	9.985** (1, 56)	5.994** (3, 56)
	根长 Root length	8.349*** (3, 56)	0.323 ^{ns} (1, 56)	0.509 ^{ns} (3, 56)
	相对含水率 Relative water content	2.693 ^{ns} (3, 56)	15.213** (1, 56)	4.160* (3, 56)
	净光合速率 Net photosynthetic rate	1.369 ^{ns} (3, 24)	180.382*** (1, 24)	1.779 ^{ns} (3, 24)
	总干重 Total dry weight	20.018*** (3, 56)	38.049*** (1, 56)	2.939* (3, 56)
	根冠比 ^a Root/shoot ratio	3.192* (3, 56)	0.155 ^{ns} (1, 56)	1.087 ^{ns} (3, 56)

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$ 。a表示数据经过ln转换。*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$ 。a means the data transformed by ln.

在加拿大一枝黄花与油菜种对组合中,除相对含水率和净光合速率外,AM真菌对其它生长指标均具有显著影响;种植方式对叶片数、净光合速率、相对含水率、总干重和侵染率均有极显著影响,但对其它生长指标没有显著影响;两者交互作用对叶片数、相对含水率、总干重和侵染率均有显著或极显著影响,但对其它生长指标没有显著影响(表1)。

2.2 菌根侵染率

在加拿大一枝黄花和玉米组合时,无论是单种还是混种,与对照相比,接种AM真菌显著提高了加拿大一枝黄花和玉米的菌根侵染率,为13.720%~50.015%,且前者的菌根侵染率明显高于后者。单种或混种时,加拿大一枝黄花接种根内球囊霉菌种

的菌根侵染率均最高,分别为45.948%和50.015%,二者间无显著差异,但均显著高于其它菌种处理的菌根侵染率;而玉米在混合种植下接种根内球囊霉菌种的菌根侵染率最高,为25.844%,要显著高于其它菌种处理(表2)。

在加拿大一枝黄花和油菜组合中,加拿大一枝黄花单种时接种根内球囊霉菌种的菌根侵染率最高,为45.948%,且显著高于其它菌种处理;无论是单种或混种,油菜根系均未观察到AM真菌侵染结构。显然,无论是在哪种组合种植模式下,接种AM真菌后,加拿大一枝黄花的菌根侵染率均要高于本地种的菌根侵染率,且以接种根内球囊霉菌种的菌根侵染率最高(表2)。

表2 不同种对组合中种植模式和AM真菌处理下加拿大一枝黄花、玉米和油菜的菌根侵染率

Table 2 Mycorrhizal colonization of *Solidago canadensis*, *Zea mays* and *Brassica campestris* under the combinations of different planting patterns and AM fungi treatment with different species pair %

种植方式 Planting pattern	AM真菌处理 AM fungal inoculation	加拿大一枝黄花与玉米组合 Species pair of <i>S. canadensis</i> and <i>Z. mays</i>		加拿大一枝黄花与油菜组合 Species pair of <i>S. canadensis</i> and <i>B. campestris</i>	
		加拿大一枝黄花 <i>S. canadensis</i>	玉米 <i>Z. mays</i>	加拿大一枝黄花 <i>S. canadensis</i>	油菜 <i>B. campestris</i>
单种 Monoculture	CK	1.095±0.370 c	ND d	1.095±0.370 e	ND
	GM	32.296±4.119 b	13.720±1.087 c	32.296±4.119 b	ND
	GI	45.948±3.657 a	14.868±0.850 bc	45.948±3.657 a	ND
混种 Two-species mixture	GI+GM	35.991±2.752 b	17.577±1.483 b	35.991±2.752 b	ND
	CK	2.431±0.995 c	2.190±0.408 d	1.095±0.370 e	ND
	GM	32.409±2.311 b	16.212±0.633 bc	28.492±1.590 c	ND
	GI	50.015±3.161 a	25.844±1.475 a	17.667±1.890 d	ND
	GI+GM	28.348±2.937 b	17.420±0.473 b	28.699±1.403 c	ND

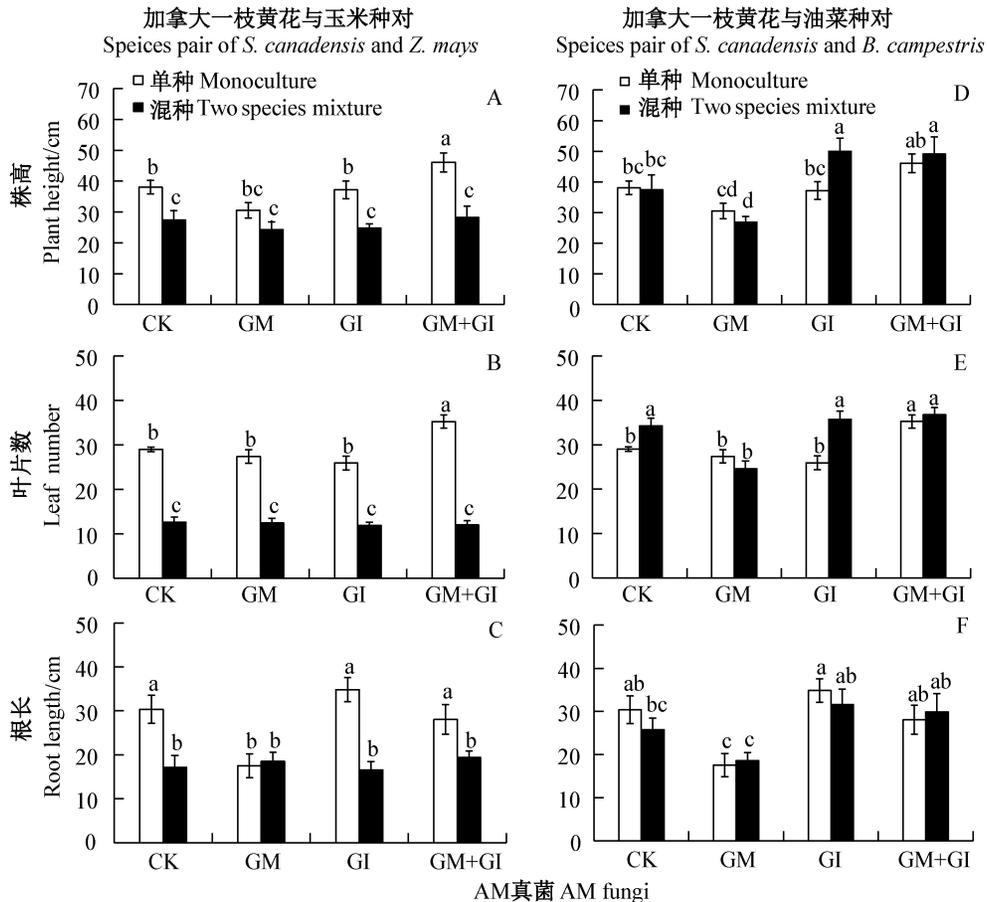
CK: 接种灭菌菌种; GM: 接种摩西球囊霉; GI: 接种根内球囊霉; GM+GI: 接种摩西球囊霉和根内球囊霉混合菌种; ND: 无菌根真菌侵染。表中数据为平均数±标准误。同列后不同字母表示不同处理间经LSD法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。CK: Non-AM fungi; GM: *G. mosseae*; GI: *G. intraradices*; GM+GI: mixtures of *G. mosseae* and *G. intraradices*; ND: no mycorrhizal colonization. Data are the mean±SE. Different letters in the same column indicate significant difference among different treatments at $P<0.05$ level by LSD test.

2.3 加拿大一枝黄花生理生长指标的响应

在加拿大一枝黄花与玉米组合中,与单种模式相比,混种模式下的加拿大一枝黄花的株高(图1-A)、叶片数(图1-B)和根长(图1-C)总体表现为显著下降的趋势。在单种模式下,接种混合菌种的加拿大一枝黄花的株高和叶片数均显著大于其它处理,接种根内球囊霉菌种和混合菌种时的加拿大一枝黄花根长与对照无显著差异;在混种模式下,接种AM真菌对加拿大一枝黄花的株高、叶片数和根长均无显著作用。

在加拿大一枝黄花与油菜组合中,与单种模

式相比,混种模式下接种根内球囊霉和混合菌种处理的加拿大一枝黄花株高(图1-D)和叶片数(图1-E)总体表现为升高趋势,而其根长(图1-F)在混种模式与单种模式间差异均不显著。在单种模式下,与对照相比,接种AM真菌对加拿大一枝黄花株高的促进作用并不显著,但以接种混合菌种植株的叶片数最高,为46.063片,而以接种根内球囊霉菌种的根长最长,为34.844 cm;在混种模式下,与对照相比,接种根内球囊霉和混合菌种均显著提高了加拿大一枝黄花的株高,但接种AM真菌对加拿大一枝黄花的叶片数和根长的促进作用均不明显。



CK: 接种灭菌菌种; GM: 接种摩西球囊霉; GI: 接种根内球囊霉; GM+GI: 接种摩西球囊霉和根内球囊霉混合菌种。
 CK: Non-AM fungi; GM: *G. mosseae*; GI: *G. intraradices*; GM+GI: mixtures of *G. mosseae* and *G. intraradices*.

图1 AM真菌和种植方式处理对加拿大一枝黄花株高(A、D)、叶片数(B、E)和根长(C、F)的影响

Fig. 1 Effects of AM fungal inoculation and planting patterns on plant height (A, D), leaf number (B, E) and root length (C, F) of *Solidago canadensis*

图中数据为平均数±标准误。不同字母表示不同处理间经LSD法检验在 $P < 0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters indicate significant difference among different treatments at $P < 0.05$ level by LSD test.

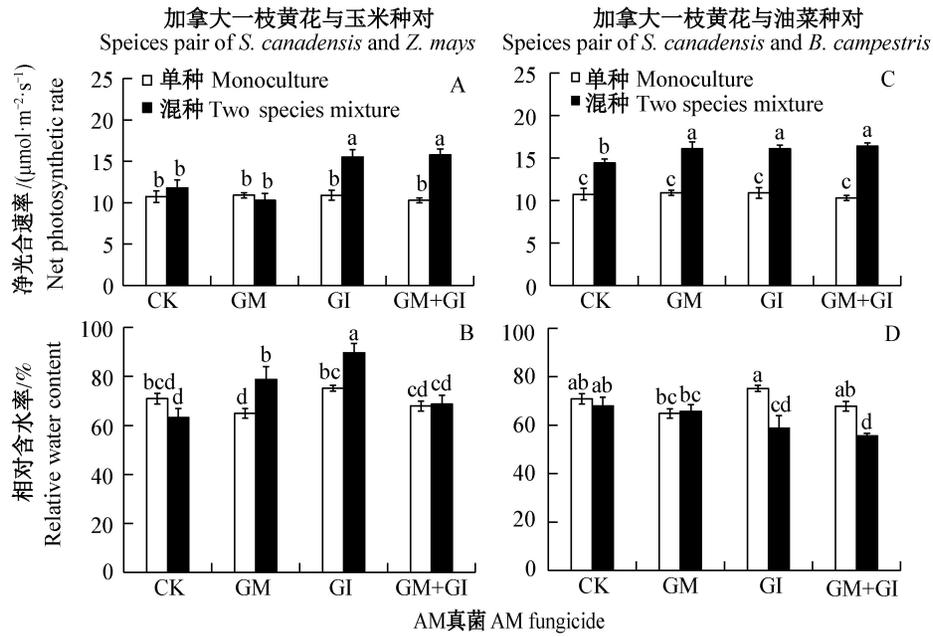
在加拿大一枝黄花与玉米组合中,与单种模式相比,混种模式下加拿大一枝黄花的净光合速率(图2-A)和叶片的相对含水率(图2-B)总体表现为升高趋势。在单种模式下,与对照相比,接种AM真菌对加拿大一枝黄花的净光合速率和叶片的相对含水率均无显著作用;在混种模式下,与对照相比,接种根内球囊霉菌种和混合菌种的加拿大一枝黄花的净光合速率均最高,显著高于其它处理,分别为 15.533 、 $15.775 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而接种根内球囊霉菌种植株的相对含水率最高,为 75.182% 。

在加拿大一枝黄花与油菜组合中,与单种模式相比,混种模式下加拿大一枝黄花的净光合速率(图2-C)表现为升高趋势,而叶片相对含水率(图2-D)表现为下降趋势。在单种模式下,与对照相比,接种AM真菌对加拿大一枝黄花的净光合速率和叶片相对含水率均无显著作用;在混种模式下,与对照相

比,接种AM真菌均显著提高了加拿大一枝黄花的净光合速率,且各菌种处理间差异不显著;接种摩西球囊霉菌种的相对含水率与对照间无显著差异,其它菌种处理均显著低于对照。

2.4 生物量积累及其分配格局的响应

与单种模式相比,在加拿大一枝黄花和玉米混种模式下加拿大一枝黄花的总干重显著下降,而在加拿大一枝黄花和油菜混种模式下加拿大一枝黄花的总干重显著上升;在单种模式下,与对照相比,接种混合菌种的加拿大一枝黄花总干重最高,为 3.268 g ,显著高于接种其它菌种处理;在加拿大一枝黄花和玉米混种模式下,与对照相比,接种AM真菌的作用不显著;在加拿大一枝黄花和油菜混种模式下,接种摩西球囊霉菌种明显抑制加拿大一枝黄花的生长,而接种其它AM真菌的促进作用也不显著(图3-A)。



CK: 接种灭菌菌种; GM: 接种摩西球囊霉; GI: 接种根内球囊霉; GM+GI: 接种摩西球囊霉和根内球囊霉混合菌种。
 CK: Non-AM fungi; GM: *G. mosseae*; GI: *G. intraradices*; GM+GI: mixtures of *G. mosseae* and *G. intraradices*.

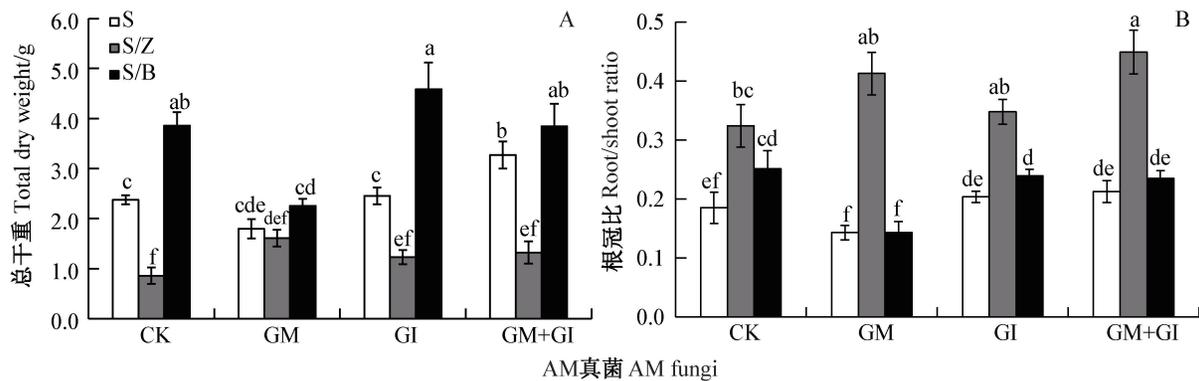
图2 AM真菌和种植方式处理对加拿大一枝黄花净光合速率(A、C)和相对含水率(B、D)的影响

Fig. 2 Effects of AM fungal inoculation and planting patterns on net photosynthetic rate (A, C) and relative water content (B, D) of *Solidago canadensis*

图中数据为平均数±标准误。不同字母表示不同处理间经LSD法检验在 $P < 0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters indicate significant difference among different treatments at $P < 0.05$ level by LSD test.

在生物量分配方面,与单种模式相比,在加拿大一枝黄花和玉米混种模式下,加拿大一枝黄花的根冠比总体均表现为显著上升趋势,而在和油菜混种模式下,加拿大一枝黄花的根冠比变化不显著;在单种模式下,与对照相比,接种AM真菌作用不显著;

在加拿大一枝黄花和玉米混种模式下,接种混合菌种的加拿大一枝黄花根冠比为0.450,显著高于其它菌种处理;在加拿大一枝黄花和油菜混种模式下,接种摩西球囊霉菌种显著抑制加拿大一枝花的根冠比,接种其它AM真菌的作用不显著(图3-B)。



S为加拿大一枝黄花单独种植, S/Z表示加拿大一枝黄花与玉米混合种植, S/B表示加拿大一枝黄花与油菜混合种植。CK: 接种灭菌菌种; GM: 接种摩西球囊霉; GI: 接种根内球囊霉; GM+GI: 接种摩西球囊霉和根内球囊霉混合菌种。S, S/Z, S/B represent monoculture of *S. canadensis*, mixture of *S. canadensis* and *Z. mays*, mixtures of *S. canadensis* and *B. campestris*, respectively. CK: non-AM fungi; GM: *G. mosseae*; GI: *G. intraradices*; GM+GI: mixtures of *G. mosseae* and *G. intraradices*.

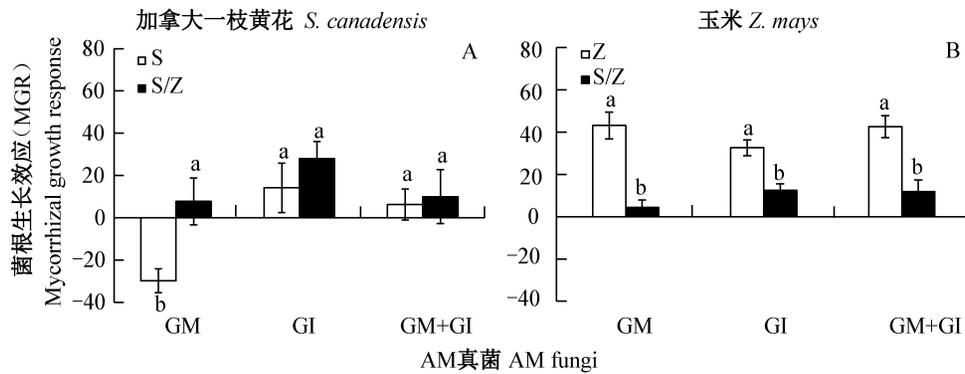
图3 AM真菌和种植方式处理对加拿大一枝黄花总干重(A)和根冠比(B)的影响

Fig. 3 Effects of AM fungal inoculation and planting patterns on total dry weight (A) and root/shoot ratio (B) of *Solidago canadensis*

图中数据为平均数±标准误。不同字母表示不同处理间经LSD法检验在 $P < 0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters indicate significant difference among different treatments at $P < 0.05$ level by LSD test.

通过分析菌根植物加拿大一枝黄花与玉米的菌根生长效应发现,单种模式下,接种不同AM真菌对加拿大一枝黄花生长的作用存在差异,其中,接种根内球囊霉菌种和混合菌种对加拿大一枝黄花的生长均起到促进作用(MGR>0),且两者间差异不显著,而接种摩西球囊霉菌种对其起抑制作用(MGR<0);混种模式下,接种AM真菌对加拿大

一枝黄花的生长均起到促进作用(MGR>0),3种AM真菌处理的效应间没有显著差异(图4-A)。同样是菌根植物,无论单种或混种模式下,AM真菌对玉米均能起到促进作用(MGR>0),但同一种植方式下AM真菌间的菌根效应没有显著差异,另外,与其单独种植相比,混种模式下的MGR值显著下降(图4-B)。



S为加拿大一枝黄花单独种植,S/Z表示加拿大一枝黄花与玉米混合种植,Z表示玉米单独种植。GM: 接种摩西球囊霉; GI: 接种根内球囊霉; GM+GI: 接种摩西球囊霉和根内球囊霉的混合菌种。GM: *G. mosseae*; GI: *G. intraradices*; GM+GI: mixtures of *G. mosseae* and *G. intraradices*.

图4 不同种植方式下AM真菌对加拿大一枝黄花(A)和玉米(B)的菌根生长效应的影响

Fig. 4 The effects of AM fungi on mycorrhizal growth response of *Solidago canadensis* (A) and *Zea mays* (B) under different planting patterns

图中数据为平均数±标准误。不同字母表示不同处理间经LSD法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters indicate significant difference among different treatments at $P<0.05$ level by LSD test.

2.5 加拿大一枝黄花与本地种的相对竞争强度

单因素方差分析结果显示,AM真菌处理对加拿大一枝黄花和玉米竞争组合中的加拿大一枝黄花($F_{3,31}=1.816, P=0.167$)的RCI值均无显著影响,而对玉米($F_{3,31}=8.420, P=0.000$)的RCI值具有极显著的影响。在加拿大一枝黄花和玉米组合中,加拿大一枝黄花的生长均受到抑制作用(RCI>0);另外,与对照相比,接种AM真菌对加拿大一枝黄花的相对竞争强度无显著影响,但相对来说,接种摩西球囊霉菌种后加拿大一枝黄花的RCI值最小,说明在接种摩西球囊霉菌种后加拿大一枝黄花的竞争力最强;混种模式下,玉米的生长受到促进作用(RCI<0),其中接种摩西球囊霉菌种后玉米的RCI值最小,说明在接种摩西球囊霉菌种后玉米的相对竞争力最强(图5-A)。AM真菌处理对加拿大一枝黄花和油菜竞争组合中的加拿大一枝黄花($F_{3,31}=0.229, P=0.876$)和油菜($F_{3,19}=0.749, P=0.538$)的RCI值均无显著影响。在加拿大一枝黄花和油菜组合中,加拿大一枝黄花的生长均受到促进作用(RCI<0),而油菜生长则受

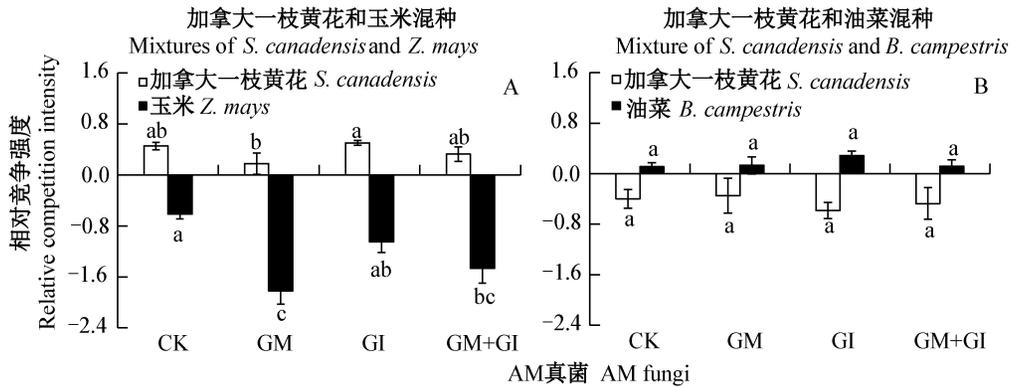
到抑制(RCI>0);与对照相比,接种AM真菌对两者的相对竞争强度均没有显著影响(图5-B)。

3 讨论

Kisa et al.(2007)提出了共生抵抗假说,认为AM真菌与本地植物共生有助于抵御外来植物的入侵。这与本试验中,在加拿大一枝黄花和玉米的混种模式下,与对照相比,接种AM真菌对加拿大一枝黄花的相对竞争强度无显著影响,而显著增强了本地菌根植物玉米的相对竞争强度的研究结果一致。然而,在加拿大一枝黄花和本地非菌根植物油菜的混种模式下,与对照相比,接种AM真菌促进了入侵种的竞争优势而抑制了非菌根植物的生长,这与大多数研究即接种AM真菌能显著促进入侵植物的生长(Callaway et al., 2004; Harner et al., 2010),并进而有助于其入侵(张玉曼等, 2015; 李立青等, 2016)的结论相符。由此可见,AM真菌对入侵植物的入侵性的调控作用依赖于各物种菌根依赖程度的差异。Weremijewicz et al.(2018)研究了2种菌根依赖性不

同的植物之间的种间作用,发现菌根依赖性高的植物受益更多。玉米作为C4植物具有较高的菌根依赖性(冯固等,2000),从菌根生长效应即菌根依赖指数可以看出,玉米的菌根依赖性显著高于加拿大一

枝黄花,尤其是接种摩西球囊霉真菌时,由此推测接种AM真菌可能更利于玉米获取更多的养分或资源从而抑制加拿大一枝黄花的入侵。



CK: 接种灭菌菌种; GM: 接种摩西球囊霉; GI: 接种根内球囊霉; GM+GI: 接种摩西球囊霉和根内球囊霉混合菌种。

CK: Non-AM fungi; GM: *G. mosseae*; GI: *G. intraradices*; GM+GI: mixtures of *G. mosseae* and *G. intraradices*.

图5 不同种植模式下AM真菌接种处理对各物种相对竞争强度的影响

Fig. 5 The effects of AM fungi on relative competition intensity of plants under different planting patterns

图中数据为平均数±标准误。不同字母表示不同处理间经LSD法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters indicate significant difference among different treatments at $P<0.05$ level by LSD test.

本试验结果显示,入侵种加拿大一枝黄花的菌根侵染率要显著高于玉米,但尚未有研究表明AM真菌对植物生长的效应大小与其侵染率有直接关系(段廷玉,2010)。油菜作为十字花科的植物一般不具有菌根依赖性(Brundrett,2009),非菌根植物的自我保护机制或者AM真菌菌丝体释放的化感物质均有可能对非菌根植物产生负面影响(Francis & Read,1994; Veiga et al.,2013)。因此,具有较强菌根依赖性的加拿大一枝黄花和非菌根植物油菜混合生长时,AM真菌的存在反而加剧了竞争的不平衡性,导致两物种无法共存。另外,与单独种植相比,加拿大一枝黄花和油菜混种模式下,加拿大一枝黄花的菌根侵染率显著降低,这可能与非菌根植物根系分泌物的作用有关(张宇亭等,2012),如陈伟和薛立(2003)研究结果表明大豆与非菌根植物混种时,AM真菌对大豆根系侵染过程会受到抑制。

本研究中,在加拿大一枝黄花和玉米组合中,在单种模式下,与对照相比,接种摩西球囊霉和根内球囊霉对加拿大一枝黄花生长的作用不显著而接种混合菌种则显著促进了加拿大一枝黄花的株高、叶片数、根长和总干重的生长。显然,接种混合菌种比接种单孢菌种对加拿大一枝黄花的正反馈作用更为明显。Harner et al.(2010)的研究也发现不同来源AM真菌对入侵植物斑点矢车菊 *Centaurea maculosa* 生

长的促进作用存在显著差异。另外,Bray et al.(2003)研究结果则表明,来源于入侵植物 *Ardisia crenata* 根际AM真菌对其生长的促进作用较为显著,而接种幼套球囊霉 *G. etunicatum* 和集球囊霉 *G. fasciculatum* 对其则没有显著的正反馈作用。Jansa et al.(2008)对非入侵植物的研究也进一步证实,接种混合菌种比单孢菌种对植物养分吸收和生长的促进作用更为明显。由此可见,不同来源或物种组成的AM真菌对宿主植物的效应存在差异。这可能是由于不同AM真菌的碳消耗存在较大差异,有研究表明,AM真菌可消耗宿主植物固定的高达20%的碳物质(Smith & Read,2008)。但相对来说,有不少研究者认为,接种来源于野外的宿主植物根际的AM真菌或混合菌种可实现不同单孢菌种功能上的互补,从而调控接种单孢菌种所导致的效应上的差异,且更有利于促进宿主植物生产力的提高(van der Heijden et al.,1998; Bray et al.,2003; Jansa et al.,2008)。

已有大量的研究证明,AM真菌影响植物的种间关系(Callaway et al.,2004; 于文清等,2012)。然而,关于AM真菌对入侵植物与本地植物竞争关系的调控作用机理尚不明确。一般认为,由于AM真菌的宿主偏好性,其形成的菌根网络可以通过宿主植物在营养吸收和转化上的差异,以及资源转移(如

碳、氮)等改变植物间的竞争关系(于文清等, 2012)。目前,主要的调控机理有如下几种:一是共生促进假说(Richardson et al., 2000; Shah et al., 2010)。其主要机制认为外来入侵植物与本地AM真菌建立的互利共生关系优于土著植物,从而有利于入侵植物的竞争优势。二是资源转移理论(Marler et al., 1999; Carey et al., 2004; 金樑, 2005)。这个理论认为菌根可调节碳或氮的转移,使竞争平衡偏向入侵植物。三是竞争提高进化假说(于文清等, 2012)。该假说被认为是外来植物成功入侵的独特政策,但入侵植物这种竞争力的增强是由于生长和防护平衡的改变或本地与入侵植物对地理资源和菌根利用差异所引起,目前尚没有定论。本试验中,在加拿大一枝黄花与玉米种对组合中,加拿大一枝黄花的生长受到抑制而玉米的生长受到促进;而在加拿大一枝黄花与油菜种对组合中,接种AM真菌促进了入侵种的生长而抑制了油菜的生长。这说明共生促进假说的适应范围依赖于入侵植物与本地植物菌根依赖性的差异。在种间竞争条件下,AM真菌与加拿大一枝黄花的关系较为复杂,其效应与共存物种的菌根依赖性强弱及其AM真菌的种类均具有较强的联系。另外,正如Richardson et al.(2000)所指出的,入侵植物与AM真菌的共生并不一定在外来入侵物种成功入侵新栖息地的过程中扮演重要角色,因为复杂的新环境也会干扰AM真菌共生的效果。因此,AM真菌对入侵种加拿大一枝黄花入侵性的调控作用是否也会受到其它环境条件的影响,还需要进一步深入研究。

参 考 文 献 (References)

- AKHZARI D, MAHDAVI S, PESSARAKLI M, EBRAHIMI M. 2016. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on seedling growth and physiological traits of *Melilotus officinalis* L. grown under salinity stress conditions. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 47(7): 822-831
- BA L, FACELLI E, FACELLI JM. 2018. Plant-mycorrhizal fungi feedbacks: potential accomplices of *Avena barbata*'s high invasiveness. *Plant Ecology*, 219(9): 1045-1052
- BRAY SR, KITAJIMA K, SYLVIA DM. 2003. Mycorrhizae differentially alter growth, physiology, and competitive ability of an invasive shrub. *Ecological Applications*, 13(3): 565-574
- BRUNDRETT MC. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 320(12): 37-77
- CALLAWAY RM, THELEN GC, RODRIGUEZ A, HOLBEN WE. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427(6976): 731-733
- CAREY EV, MARLER MJ, CALLAWAY RM. 2004. Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology*, 172(1): 133-141
- CHEN W, XUE L. 2003. Root interactions: competition and facilitation. *Acta Ecologica Sinica*, 24(6): 1243-1251 (in Chinese) [陈伟, 薛立. 2003. 根系间的相互作用——竞争与互利. *生态学报*, 24(6): 1243-1251]
- DICKIE IA, BUFFORD JL, COBB RC, DESPREZ-LOUSTAU ML, GRELET G, HULME PE, KLIRONOMOS J, MAKIOLA A, NUÑEZ MA, PRINGLE A, et al. 2017. The emerging science of linked plant-fungal invasions. *New Phytologist*, 215(4): 1314-1332
- DUAN TY. 2010. Interactions of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and several crop species under disturbance and competition. Ph. D Thesis. Lanzhou: Lanzhou University (in Chinese) [段廷玉. 干扰与竞争条件下丛枝菌根菌和数种作物的互作. 博士学位论文. 兰州: 兰州大学]
- FENG G, BAI DS, YANG MQ, LI XL, ZHANG FS, LI SX. 2000. Influence of inoculating arbuscular mycorrhizal fungi on growth and salinity tolerance parameters of maize plants. *Acta Agronomica Sinica*, 26(6): 743-750 (in Chinese) [冯固, 白灯莎, 杨茂秋, 李晓林, 张福锁, 李生秀. 2000. 盐胁迫下AM真菌对玉米生长及耐盐生理指标的影响. *作物学报*, 26(6): 743-750]
- FLEXAS J, RIBAS-CARBÓ M, BOTA J, GALMÉS J, HENKLE M, MARTÍNEZ-CAÑELLAS S, MEDRANO H. 2006. Decreased rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytologist*, 172(1): 73-82
- FRANCIS R, READ DJ. 1994. The contribution of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil*, 159(1): 11-25
- FU W, WANG N, PANG F, HUANG YL, WU J, QI SS, DAI ZC, DU DL. 2017. Soil microbiota and plant invasions: current and future. *Biodiversity Science*, 25(12): 1295-1302 (in Chinese) [付伟, 王宁, 庞芳, 黄玉龙, 吴俊, 祁珊珊, 戴志聪, 杜道林. 2017. 土壤微生物与植物入侵: 研究现状与展望生物多样性. *生物多样性*, 25(12): 1295-1302]
- GIOVANNETTI M, MOSSE B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of roots. *New Phytologist*, 84(3): 489-500
- GRACE JB. 1995. On the measurement of plant competition intensity. *Ecology*, 76(1): 305-308
- GUO T, LIU XL, SHEN H. 2015. The effect of transfer between roots of different tobacco plants through common arbuscular mycorrhizal networks on enzyme activities related to disease resistance. *Journal of Plant Protection*, 42(3): 390-395 (in Chinese) [郭涛, 刘

- 先良, 申鸿. 2015. 丛枝菌根菌丝桥传递作用对烟草抗病性相关酶活性的影响. 植物保护学报, 42(3): 390-395]
- HARNER MJ, MUMMEY DL, STANFORD JA, RILLIG MC. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance spotted knapweed growth across a riparian chronosequence. *Biological Invasions*, 12(6): 1481-1490
- HUANG D, SANG WG, ZHU L, SONG YY, WANG JP. 2010. Effects of nitrogen and carbon addition and arbuscular mycorrhiza on alien invasive plant *Ambrosia artemisiifolia*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21(12): 60-66 (in Chinese) [黄栋, 桑卫国, 朱丽, 宋迎迎, 王晋萍. 2010. 氮碳添加和丛枝菌根对外来入侵植物豚草的影响. 应用生态学报, 21(12): 60-66]
- JANSA J, SMITH FA, SMITH SE. 2008. Are there benefits of simultaneous root colonization by different arbuscular mycorrhizal fungi? *New Phytologist*, 177(3): 779-789
- JIN L. 2005. Ecology of arbuscular mycorrhizal associations in *Solidago canadensis*, an invasive alien plant. Ph. D Thesis. Shanghai: Fudan University (in Chinese) [金樑. 2005. 外来入侵种加拿大一枝黄花的菌根生态学研究. 博士学位论文. 上海: 复旦大学]
- KISA M, SANON A, THIOULOUSE J, ASSIGBETSE K, SYLLA S, SPICHIGER R, DIENG L, BERTHELIN J, PRIN Y, GALIANA A, ET AL. 2007. Arbuscular mycorrhizal symbiosis can counter balance the negative influence of the exotictree species *Eucalyptus camaldulensis* on the structure and functioning of soil microbial communities in a sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 62(1): 32-44
- LEIGH J, HODGE A, FITTER AH. 2009. Arbuscular mycorrhizalfungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*, 181(1): 199-207
- LI F, DENG J, GUO YE, GAO P, LI YZ, DUAN TY. 2019. Influence of interactions between grass endophyte and arbuscular mycorrhizal fungi on growth and leaf spot disease of perennial ryegrass. *Journal of Plant Protection*, 46(2): 352-361 (in Chinese) [李芳, 邓杰, 郭艳娥, 高萍, 李彦忠, 段廷玉. 2019. 禾草内生真菌与丛枝菌根互作对多年生黑麦草生长及叶斑病的影响. 植物保护学报, 46(2): 352-361]
- LI LH, LIU HY, LIN ZS, JIA JH, LIU X. 2017. Identifying priority areas for monitoring the invasion of *Solidago canadensis* based on Maxent and Zonation. *Acta Ecologica Sinica*, 37(9): 3124-3132 (in Chinese) [李丽鹤, 刘会玉, 林振山, 贾俊鹤, 刘翔. 2017. 基于Maxent和Zonation的加拿大一枝黄花入侵重点监控区确定. 生态学报, 37(9): 3124-3132]
- LI LQ, ZHANG MS, LIANG ZP, XIAO B, WAN FH, LIU WX. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance invasive plant, *Ageratina adenophora* growth and competition with native plants. *Chinese Journal of Ecology*, 35(1): 79-86 (in Chinese) [李立青, 张明生, 梁作盼, 肖博, 万方浩, 刘万学. 2016. 丛枝菌根真菌促进入侵植物紫茎泽兰的生长和对本地植物竞争效应. 生态学报, 35(1): 79-86]
- LI Q. 2014. The Function of different am fungi on the competition between cotton and *Flaveria bidentis*. Master Thesis. Qinhuangdao: Hebei Normal University of Science & Technology (in Chinese) [李乔. 2014. 不同AM真菌在棉花与黄顶菊竞争中的作用. 硕士学位论文. 秦皇岛: 河北科技师范学院]
- LIU XY, WANG YH, XU YR. 2017. Effects of Hg stress on the physiological characteristics of *Cinnamomum camphora* seedlings under simulated acid rain. *Chinese Journal of Ecology*, 36(3): 670-675 (in Chinese) [刘星宇, 王艳红, 许益燃. 2017. 模拟酸沉降下汞胁迫对香樟幼苗生理生态特性的影响. 生态学杂志, 36(3): 670-675]
- MARLER MJ, ZABINSKI CA, CALLAWAY RM. 1999. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. *Ecology*, 80(4): 1180-1186
- MCNAMARA NP, BLACK HIJ, BERESFORD NA, PAREKH NR. 2003. Effects of acute gamma irradiation on chemical, physical and biological properties of soils. *Applied Soil Ecology*, 24(2): 117-132
- PHILLIPS JM, HAYMAN DS. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55(1): 158-161
- RICHARDSON DM, ALLSOPP N, D'ANTONIO CM, MILTON SJ, REJMÁNEK M. 2000. Plant invasions: the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75(1): 65-93
- RUDGERS JA, ORR S. 2009. Non-native grass alters growth of native tree species via leaf and soil microbes. *Journal of Ecology*, 97(2): 247-255
- SHAH MA, RESHI ZA, RASOOL N. 2010. Plant invasions induce a shift in Glomalean spore diversity. *Tropical Ecology*, 51(S2): 317-323
- SMITH SE, READ DJ. 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3rd edition. New York: Academic Press
- VAN DER HEIJDEN MGA, KLIRONOMOS JN, URSIC M, MOUTOGLIS P, STREITWOLF-ENGEL R, BOLLER T, WIEMKEN A, SANDERS IR. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396(6706): 69-72
- VAN DER HEIJDEN MGA, WIEMKEN A, SANDERS IR. 2003. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist*, 157(3): 569-578
- VEIGA RSL, FACCIO A, GENRE A, PIETERSE CM, BONFANTE P, VAN DER HEIJDEN MG. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell & Environment*, 36(11): 1926-1937
- WANG PP, HE YJ, WU CB, JIANG CH, WU CY, XIE PY. 2015. Effects of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on growth and nitrogen phosphorus nutrition of *Eupatorium adenophorum*. *Journal of West China Forestry Science*, 44(5): 85-89 (in Chinese) [王鹏鹏, 何跃军, 吴长榜, 蒋长洪, 吴春玉, 谢佩耘. 2015. 接种丛枝菌根真菌对紫茎泽兰生长及氮磷营养的影响. 西部林业科学, 44(5): 85-89]

- WANG YH, WANG MQ, LI Y, WU AP, HUANG JY. 2018. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nitrogen uptake of *Chrysanthemum morifolium* under salt stress. PLoS ONE, 13(4): e0196408
- WEREMIJEWICZ J, DA SILVEIRA LOSL, JANOS DP. 2018. Arbuscular common mycorrhizal networks mediate intra- and interspecific interactions of two prairie grasses. Mycorrhiza, 28(1): 71–83
- YANG RY, ZHOU G, ZAN ST, GUO FY, SU NN, LI J. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungi facilitate the invasion of *Solidago canadensis* L. in southeastern China. Acta Oecologica, 61: 71–77
- YU WQ, ZHANG LL, LIU WX, WAN FH. 2010. Soil fungi differentially affect the growth of and interaction between invasive weed *Ambrosin artemisiifolia* and native plants. Chinese Journal of Ecology, 29(3): 523–528 (in Chinese) [于文清, 张利莉, 刘万学, 万方浩. 2010. 土壤真菌差异影响入侵豚草与本地植物生长及互作. 生态学杂志, 29(3): 523–258]
- YU WQ, ZHOU W, WAN FH, LIU WX. 2012. Current understanding of the role of arbuscular mycorrhizal fungi in exotic plant invasions. Journal of Biosafety, 21(1): 1–8 (in Chinese) [于文清, 周文, 万方浩, 刘万学. 2012. 丛枝菌根真菌(AMF)对外来植物入侵反馈机制的研究进展. 生物安全学报, 21(1): 1–8]
- ZHANG YC, WANG P, WU QH, ZOU YN, BAO Q, WU QS. 2016. Arbuscular mycorrhizas improve plant growth and soil structure in *Trifoliate orange* under salt stress. Archives of Agronomy and Soil Science, 63(4): 491–500
- ZHANG YF, WANG P, BI Q, ZHANG ZH, YANG YF. 2016. The effect of the arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of *Leymus chirwrsis* under saline stress of different intensities. Acta Ecologica Sinica, 36(17): 5467–5476 (in Chinese) [张义飞, 王平, 毕琪, 张忠辉, 杨允菲. 2016. 不同强度盐胁迫下AM真菌对羊草生长的影响. 生态学报, 36(17): 5467–5476]
- ZHANG YM, WANG Y, LI Q, ZHANG FJ, WAN FH. 2015. Mechanism of AM fungi on competitive growth between invasive plant *Flaveria bidentis* and native plant *Setaria viridis*. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 35(6): 1215–1221 (in Chinese) [张玉曼, 王月, 李乔, 张凤娟, 万方浩. 2015. AM真菌影响入侵植物黄顶菊与本土物种狗尾草竞争生长的机理研究. 西北植物学报, 35(6): 1215–1221]
- ZHANG YT, WANG WH, SHENG H, GUO T. 2012. Influence of arbuscular mycorrhizal associations on the interspecific competition between mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. Acta Ecologica Sinica, 32(5): 1428–1435 (in Chinese) [张宇亭, 王文华, 申鸿, 郭涛. 2012. 接种AMF对菌根植物和非菌根植物竞争的影响. 生态学报, 32(5): 1428–1435]
- ZHU XQ, TANG M, ZHANG HQ. 2017. Arbuscular mycorrhizal fungi enhanced the growth, photosynthesis, and calorific value of black locust under salt stress. Photosynthetica, 55(2): 378–385

(责任编辑:王璇)