

研究报告

3种丛枝菌根真菌与3种寄主植物的共生关系

祝英^{1,2} 刘英霞¹ 巩晓芳² 陈应龙³ 任爱天¹ 刘润进⁴ 金樑⁵ 熊友才^{1*}

(1. 兰州大学生命科学学院 干旱农业生态研究所草地农业生态系统国家重点实验室
甘肃 兰州 730000)

(2. 甘肃省科学院生物研究所 甘肃 兰州 730000)

(3. School of Earth and Environment, and UWA Institute of Agriculture, University of Western Australia,
Perth WA 6009, Australia)

(4. 青岛农业大学菌根生物技术研究所 山东 青岛 266109)

(5. 兰州大学 草地农业科技学院草地农业生态系统国家重点实验室 甘肃 兰州 730020)

摘要:【目的】利用丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)真菌对寄主植物的偏好性和不同寄主植物的功能互补作用,建立AM真菌的高效繁殖体系。【方法】以玉米(*Zea may* L.)、高粱[*Sorghum bicolor* (L.) Moench]和白车轴草(*Trifolium repens* L.)为寄主植物,采用寄主植物单作和间作的盆栽培养法,研究不同栽培模式对光壁无梗囊霉(*Acaulospora laevis*)、单孢球囊霉(*Glomus monosporum*)和根内球囊霉(*G. intraradices*)3种AM真菌繁殖能力的影响,通过地上部分生物量的分配分析,探索C₃和C₄植物对AM真菌共生关系的“功能互补”效应及机制。【结果】间作模式下,寄主植物地上部分总生物量和3种AM真菌的孢子密度均显著高于单作($P<0.05$);单作和间作栽培模式下,3种AM真菌对玉米地上部分生物量响应无显著差异($P>0.05$),但单孢球囊霉和根内球囊霉对高粱地上部分生物量产生显著影响($P<0.05$);两种间作栽培模式下,根内球囊霉对白车轴草地上部分生物量也产生了显著影响($P<0.05$)。【结论】3种AM真菌对3种寄主植物的共生偏好性不同,且C₃和C₄植物对AM真菌共生关系存在一定的“功能互补”效应,利用AM真菌的寄主植物偏好性和不同植物间的功能互补关系,增加AM真菌的孢子产量,有利于AM真菌高效繁殖体系的建立。

关键词: 寄主植物, AM真菌, 间作, 单作, 共生机制

Foundation item: International Science & Technology Cooperation Program of China (No. 2015DFG31840, 2013DFA30950, 2012DFG31450); National Natural Science Foundation of China (No. 31570415); Key Technologies R&D Program of China (No. 2012BAD14B10); Key Project of National Spark Program (No. 2012GA860003); Youth Science and Technology of Gansu Academy of Sciences Fund (No. 2013QN-03); Development & Application of Gansu Academy of Sciences Fund (No. 2012JK-03, 2015JK-06)

*Corresponding author: Tel: 86-931-8914500; E-mail: xiongye@lzu.edu.cn

Received: June 12, 2015; **Accepted:** September 22, 2015; **Published online** (www.cnki.net): September 28, 2015

基金项目: 科技部国际合作项目(No. 2015DFG31840, 2013DFA30950, 2012DFG31450); 国家自然科学基金项目(No. 31570415); 国家科技支撑计划项目(No. 2012BAD14B10); 国家星火计划项目(No. 2012GA860003); 甘肃省科学院青年基金项目(No. 2013QN-03); 甘肃省科学院应用开发研究项目(No. 2012JK-03, 2015JK-06)

*通讯作者: Tel: 86-931-8914500; E-mail: xiongye@lzu.edu.cn

收稿日期: 2015-06-12; **接受日期:** 2015-09-22; **优先数字出版日期**(www.cnki.net): 2015-09-28

Symbiosis between three arbuscular mycorrhizal fungi and three host plants

ZHU Ying^{1,2} LIU Ying-Xia¹ GONG Xiao-Fang² CHEN Ying-Long³ REN Ai-Tian¹
LIU Run-Jin⁴ JIN Liang⁵ XIONG You-Cai^{1*}

(1. State Key Laboratory of Grassland and Agro-Ecosystems, Institute of Arid Agroecology, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou, Gansu 730000, China)

(2. Institute of Biology, Gansu Academy of Sciences, Lanzhou, Gansu 730000, China)

(3. School of Earth and Environment, and UWA Institute of Agriculture, University of Western Australia, Perth WA 6009, Australia)

(4. Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China)

(5. State Key Laboratory of Grassland and Agro-Ecosystems, School of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou, Gansu 730020, China)

Abstract: [Objective] In order to establish an efficient arbuscular mycorrhiza (AM) fungi propagation system, three AM fungi were selected to test their compatibility with three different host plants and the effects of planting modes on fungal propagation. [Methods] Three selected AM fungi (*Acaulospora laevis*, *Glomus monosporum* and *G. intraradices*) were used to inoculate three crop species, namely maize (*Zea mays* L., C₄ broad-leaf plant), sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench, C₄ narrow-leaf plant) and white clover (*Trifolium repens* L., C₃ plant). The three crops were planted as intercropping or monocropping modes. [Results] The aboveground biomasses of the host plants and their rhizosphere AM fungi spore density in the intercropping mode of the three crop species were significantly higher than those in monocropping mode, respectively ($P < 0.05$). The aboveground biomass of maize was not significantly affected by the AM fungal species regardless planting modes ($P > 0.05$), while reduced aboveground biomass was observed in sorghum under intercropping mode inoculated with *G. monosporum* or *G. intraradices*, respectively ($P < 0.05$). The aboveground biomass of intercropped white clover was significantly improved by the inoculation of *G. intraradices* ($P < 0.05$). [Conclusion] Our studies suggest that host preference of the three AM fungi and their host plants exists, and the possible so-called “symbiotic complementary functions” between the tested C₃ and C₄ plants to AM fungi could be used for AM fungi propagation and their potential applications in crop production.

Keywords: Host plant, AM fungi, Intercropping, Monocropping, Symbiotic mechanism

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是土壤中广泛存在的一类功能菌, AM真菌与寄主植物是专性营养共生关系^[1]。虽然其共生寄主特异性不强,即同一种AM真菌可以浸染多种植物,一种植物也可以同时被多种AM真菌侵染,但是AM真菌对植物的种间竞争和土壤营养循环具有重要的调控作用^[2-3],表明AM真菌对寄主植物有一定的偏好性。李媛媛等^[4]、Klironomas^[5]和Raju等^[6]研究均表明,同一种植物接种不同AM真菌,或同一种AM真菌接种于不同寄主植物,它们的共生能力各不相同。但是这种共生关系是不对称的^[7]:AM真菌生长必需的碳源来自寄主植物的光合作用,离开寄主植物,AM真菌不能存活;而没有AM真菌,

植物也可以生存并完成其生活史,因此植物的选择对AM真菌的存活和繁殖具有重要的影响。

根据光合途径的不同,植物可以分为C₃和C₄两类。研究表明^[8],C₃植物辨别共生AM真菌的能力优于C₄植物,在应急情况下能够迅速减少对AM真菌的碳源供给;而C₄植物对磷的直接吸收能力很弱,对AM真菌磷的供应具有一定的依赖性。因此,AM真菌对能提供更多碳源的C₄植物偏好性强于C₃植物^[9-11]。本研究以玉米(*Zea mays* L.)、高粱[*Sorghum bicolor* (L.) Moench]和白车轴草(*Trifolium repens* L.)为寄主植物,通过不同栽培模式,研究对3种AM真菌繁殖能力的影响,通过地上部分生物量的分配差异,进一步探索C₃和C₄植物对AM真

菌的共生关系是否存在“功能互补”效应, 并对其共生机制进一步探讨, 以期 AM 真菌菌剂制备和应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 菌种

光壁无梗囊霉(*Acaulospora laevis*)和单孢球囊霉(*Glomus monosporum*)由 University of Western Australia 提供, 根内球囊霉(*Glomus intraradices*)由青岛农业大学提供, 接种物均为含孢子、根外菌丝以及侵染根段的沙土混合物。

1.2 供试植物

玉米(*Zea mays* L.), 品种为九单 2 号, 一年生禾本科草本植物, 须根系单子叶 C₄ 植物, 市场购买; 高粱[*Sorghum bicolor* (L.) Moench]品种为雅津 4 号, 属一年生禾本科草本植物, 须根系单子叶 C₄ 植物, 种子由甘肃省科学院生物所提供; 白车轴草(*Trifolium repens* L.), 又名白三叶, 多年生豆科草本植物, 直根系双子叶 C₃ 植物, 市场购买。

1.3 栽培基质

栽培基质为河沙与黄绵土的混合物, 其中黄绵土来源于兰州大学榆中校区试验田, 河沙于市场购买。过筛后, 按照 3:1 体积比混合均匀, 于 160 °C 干热灭菌 4 h。栽培基质的基本理化性状如下: pH 7.8, 全氮 65 mg/kg, 全磷 356.4 mg/kg, 速效氮 96.5 mg/kg。

1.4 实验设计

采用直径为 21 cm、高 16 cm 的塑料盆作为培养容器, 巴氏消毒液消毒后, 装 4.0 kg 灭菌基质, 距离培养容器表层土 3 cm 处平铺 15 g 接种剂。挑选健康、饱满、均一的寄主植物种子, 采用浓度为 0.1% 的升汞浸泡 1 min, 然后用无菌水冲洗干净。采用玉米、高粱单作和玉米与白车轴草、高粱与白车轴草混作的栽培模式, 玉米单作用“Maize”表示; 高粱单作用“Sorghum”表示; 玉米与白车轴草间作用“M+T”表示; 高粱与白车轴草间作用“S+T”表示。每个处理设 4 个重复, 每个 AM 菌剂 16 盆, 3 个菌

剂 48 盆; 4 个不接菌对照(CK) 16 盆, 共计 64 盆。播种前, 每盆浇施 100 mL 的 Hoagland 营养液和 400 mL 蒸馏水, 过夜后分别播种 20 粒/盆高粱和玉米种子, 出苗 1 周后定苗, 保留 10 株/盆。然后, 在混作模式组中, 每盆播种 40 粒消毒的白车轴草种子, 出苗后保留 30 株/盆。在兰州大学榆中校区人工智能温室进行培养, 试验期间, 采用自然光照空调控温的方式, 温度控制在白天为 25±2 °C, 夜间 19±2 °C, 相对湿度 65%。生育期内根据需要浇水, 在播种后 50 d 每盆分别补施 100 mL 的 Hoagland 营养液。

1.5 测定指标

生长 4 个月后进行样品收获, 获取地上部分生物量。混作培养的高粱、玉米和白车轴草分开装到样品袋中, 分别置于 55 °C 的烘箱中 72 h 烘干后测定其地上部分生物量, 计算地上部分生物量分配比例, 具体如下:

$$MT_p/M = \frac{\text{玉米与白车轴草间作时玉米地上部分生物量}}{\text{玉米单作地上部分生物量}} \times 100\%;$$

$$MT_p/MT = \frac{\text{玉米与白车轴草间作时玉米地上部分生物量}}{\text{玉米与白车轴草间作时地上部分总生物量}} \times 100\%;$$

$$ST_p/S = \frac{\text{高粱与白车轴草间作时高粱地上部分生物量}}{\text{高粱单作地上部分生物量}} \times 100\%;$$

$$ST_p/ST = \frac{\text{高粱与白车轴草间作时高粱地上部分生物量}}{\text{高粱与白车轴草间作时地上部分总生物量}} \times 100\%;$$

$$T_p/MT = \frac{\text{玉米与白车轴草间作时白车轴草地上部分生物量}}{\text{玉米与白车轴草间作时地上部分总生物量}} \times 100\%;$$

$$T_p/ST = \frac{\text{高粱与白车轴草间作时白车轴草地上部分生物量}}{\text{高粱与白车轴草间作时地上部分总生物量}} \times 100\%。$$

另外, 将含有孢子、根段和根外菌丝的土壤栽培基质阴干后, 充分混合均匀后取 10 g 样品采用湿筛-倾注-蔗糖离心法分离孢子, 在体式镜下观察计数^[12]。

1.6 数据处理

实验数据采用 SPSS 17.0 软件的双因素方差分析(Two-way ANOVA)方法进行统计分析,显著水平为 $P=0.05$ 。采用 Origin 8.0 软件制图。

2 结果与分析

2.1 植物对真菌孢子密度的影响

根内球囊霉是少数几个可以在寄主根内产孢子的 AM 真菌,研究观察到在寄主根内成串出现的根内球囊霉孢子,但未观察到光壁无梗囊霉和单孢球囊霉的根内孢子。为了统一比较,研究统计了 10 g 样品湿筛后分离到的总孢子数目。由图 1 可知,3 种 AM 真菌对玉米和高粱单作时的繁殖孢子密度均有显著性影响($P<0.05$)。单孢球囊霉和根内球囊霉两种 AM 真菌以玉米为寄主时的孢子繁殖密度显著高于以高粱为寄主的孢子密度;而高粱和玉米单作对光壁无梗囊霉的孢子繁殖密度没有显著影响($P>0.05$)。与玉米单作相比,玉米和白车轴草间作栽培模式(M+T)显著提高 3 种 AM 真菌的孢子密度($P<0.05$);与高粱单作相比,和白车轴草间作(S+T)也显著提高了 3 种 AM 真菌的孢子密度($P<0.05$),表明 C_4 植物和 C_3 植物间作对 AM 真菌孢子的扩繁具有功能互补作用。玉米和 C_3 白车轴草间作栽培模式是本实验所有处理中 3 种 AM 真菌产孢量最高的,表明玉米和 C_3 白车轴草间作是 3 种 AM 真菌

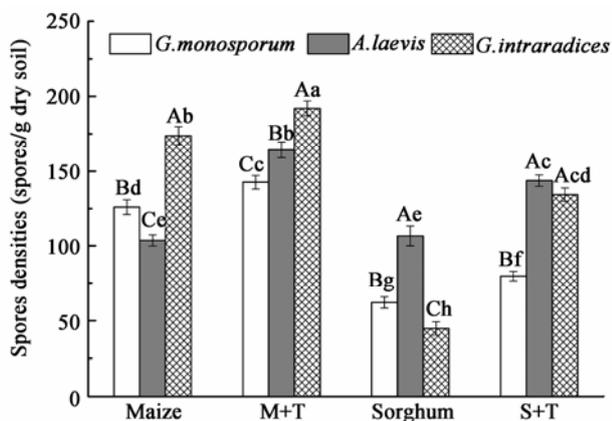


图 1 不同栽培模式下 3 种丛枝菌根真菌扩繁的孢子密度
Figure 1 Spore densities of three kinds of AMF under different cultivated patterns

扩繁较理想的寄主。

2.2 真菌对寄主植物地上生物量的影响

由于玉米、高粱和白车轴草 3 种寄主植物自身的生物学特性差异,3 种 AM 真菌对高粱和玉米单作时地上部分生物量的影响存在显著差异($P<0.05$)。由图 2A 可知,玉米单作时,3 种 AM 真菌对其地上部分生物量的响应也存在显著性差异($P<0.05$),接种单孢球囊霉的玉米地上部分生物量与 CK 相当,接种光壁无梗囊霉次之,接种根内球囊霉最小;而在玉米和白车轴草间作栽培模式下,CK 与接种 3 种 AM 真菌的地上部分总生物量无显著差异($P>0.05$),并且接种 AM 真菌均显著高于玉米单作时的地上部分生物量。3 种 AM 真菌对高粱单作时地上部分生物量的响应也存在显著差异($P<0.05$),接种单孢球囊霉的高粱地上部分生物量最大,且与 CK 相当;接种根内球囊霉次之,接种光壁无梗囊霉最小;而在高粱和白车轴草间作栽培模式下,接种 3 种 AM 真菌的地上部分总生物量不但高于高粱单作时地上部分生物量,而且 3 种 AM 真菌对地上部分生物量响应也存在显著差异($P<0.05$)。由此可见,间作栽培模式下,3 种 AM 真菌均能提高地上部分生物量;而单作模式下,接种光壁无梗囊霉和根内球囊霉显著降低地上生物量($P<0.05$)。

玉米单作和与白车轴草间作时,CK 和 3 种 AM 真菌对玉米地上部分生物量的影响无显著差异($P>0.05$)(图 2B)。而高粱与白车轴草间作时,接种根内球囊霉和单孢球囊霉显著降低高粱地上部分生物量($P<0.05$);接种光壁无梗囊霉在两种栽培模式下,对高粱地上部分生物量无显著影响(图 2C)。在两种间作模式下,接种单孢球囊霉和光壁无梗囊霉对白车轴草地上部分生物量无显著影响,而在高粱与白车轴草间作栽培模式下,CK 和接种根内球囊霉能显著提高三叶草的地上部分生物量($P<0.05$)(图 2D)。

2.3 寄主植物生物量分配

单作栽培模式下,CK 和 3 种 AM 真菌对玉米

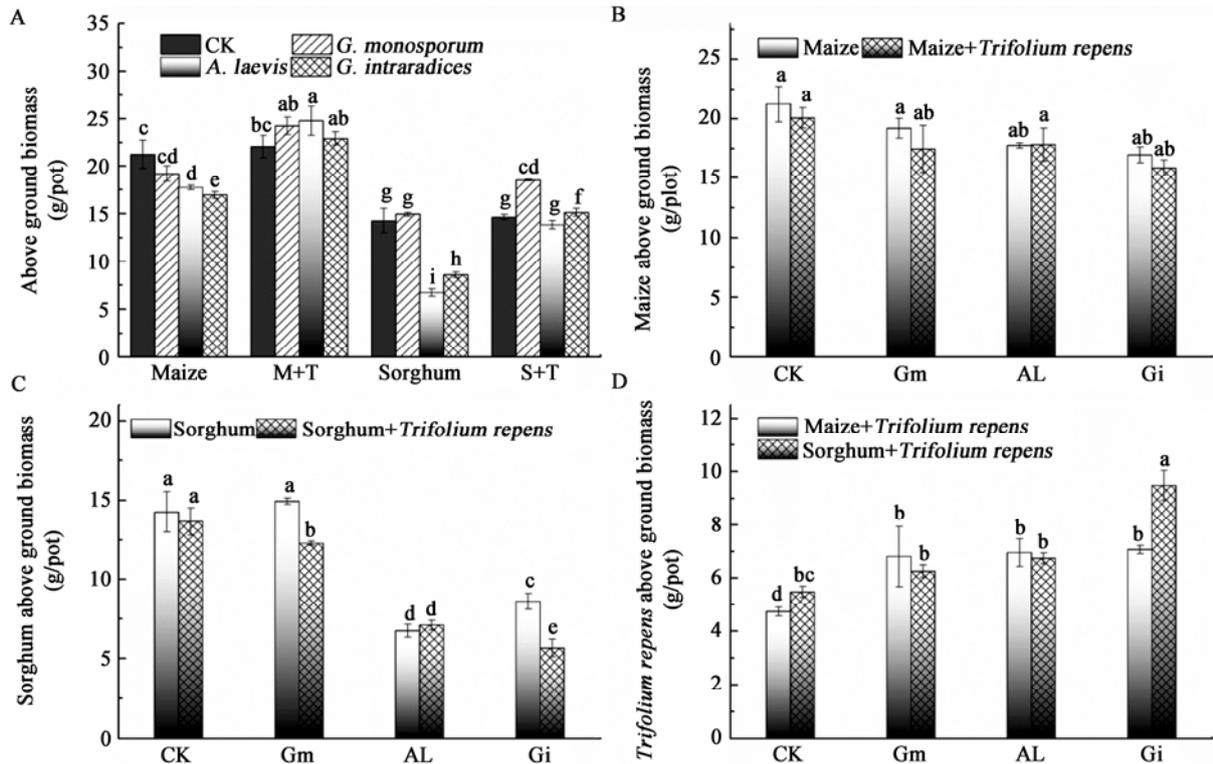


图2 3种丛枝菌根真菌对不同栽培模式寄主植物地上部分生物量的影响

Figure 2 The effects of three kinds of AMF on the aboveground biomass of their host plants under different cultivated patterns

Note: AL: *Acaulospora laevis*; Gm: *Glomus monosporum*; Gi: *Glomus intraradices*; CK: Control; M+T: Maize+*Trifolium repens*; S+T: Sorghum+*Trifolium repens*.

地上部分生物量分配比例无显著差异(图 3A), 表明宽叶生物量较大的 C_4 植物玉米受生物量较小的白车轴草的影响较少; 而间作栽培模式下, 接种 3 种 AM 真菌均显著降低玉米地上部分生物量的分配比例, 表明 AM 真菌利用玉米的光合产物。在高粱和白车轴草间作模式下, 接种光壁无梗囊霉提高了高粱和白车轴草地上部分生物量分配比例(图 3B 和 3C); 接种根内球囊霉的高粱地上部分生物量分配比例显著降低(图 3B), 白车轴草地上部分生物量比例显著升高(图 3C); 而接种单孢球囊霉的高粱地上部分生物量分配比例显著降低(图 3B), 而接种 3 种 AM 真菌显著提高白车轴草地上部分生物量比例(图 3C)。

在两种间作模式下, 白车轴草地上部分生物量分配比例存在显著差异(图 3C), 在玉米和白车轴草间作模式下, 3 种 AM 真菌对白车轴草地上部分生

物量分配比例无显著性变化; 而在高粱和白车轴草间作模式下, 不同 AM 真菌对白车轴草地上部分生物量分配比例产生显著变化, 表明宽叶 C_4 植物玉米有足够光合作用产物供给自身和共生 AM 真菌, 不易受白车轴草间作和 AM 真菌的影响; 而窄叶高粱和白车轴草由于光合产物有限, 容易受共生 AM 真菌的影响。

3 讨论

因为 AM 真菌生长繁殖所需的碳源直接来源于寄主植物, 所以植物的光合性能直接影响 AM 真菌与寄主植物的共生关系和自身的生长繁殖^[13]。研究表明, 孢子密度和菌根侵染率呈正相关关系, 而菌根侵染率体现了 AM 真菌与寄主植物的共生关系^[14]。本实验结果表明, 以玉米为寄主, 单孢球囊霉和根内球囊霉的孢子密度显著高于以高粱为寄

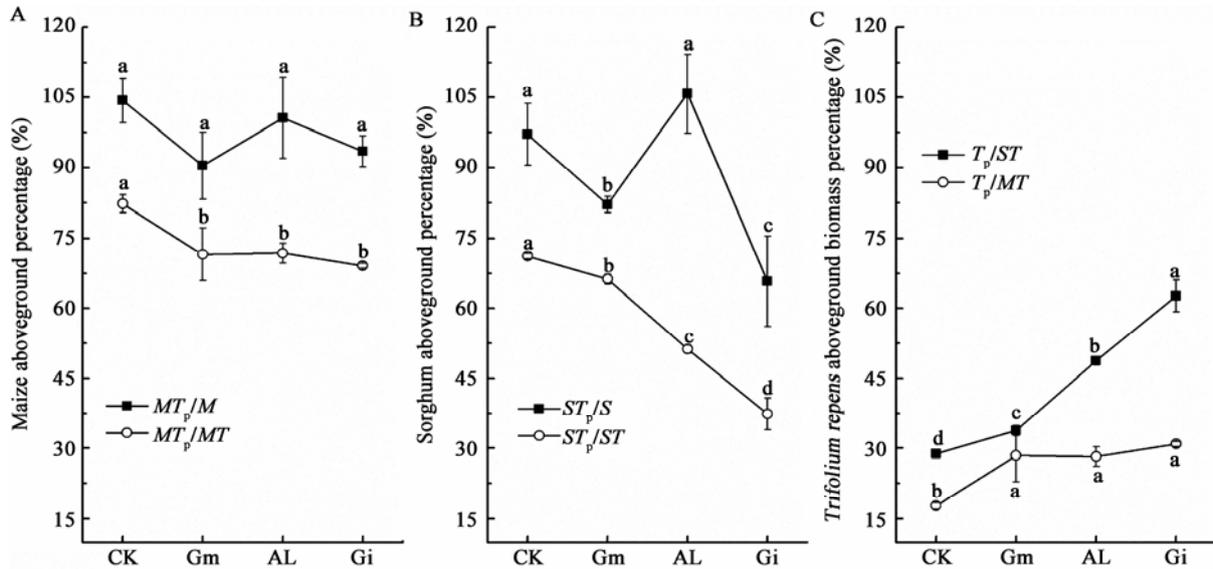


图3 3种丛枝菌根真菌对不同栽培模式下寄主植物地上部分生物量分配的影响

Figure 3 The effects of three kinds of AMF on the aboveground biomass allocation of their host plants under different cultivated patterns

Note: AL: *Acaulospora laevis*; Gm: *Glomus monosporum*; Gi: *Glomus intraradices*; CK: Control; M+T: Maize+*Trifolium repens*; S+T: Sorghum+*Trifolium repens*.

主的孢子密度；而 C_3 植物和 C_4 植物间作模式，3 种 AM 真菌的孢子密度均显著高于单作，表明寄主植物的功能特性直接影响 AM 真菌的共生功能， C_3 植物和 C_4 植物对 AM 真菌的共生关系存在一定的功能互补作用。本实验结果还表明，3 种不同的 AM 真菌对寄主植物的共生能力不同，而光壁无梗囊霉分别以玉米和高粱为寄主时，其孢子密度无明显差异，揭示光壁无梗囊霉对高粱具有一定偏好性；根内球囊霉以高粱和白车轴草为共同寄主时，孢子密度比单独以高粱为寄主时提高了约 3 倍，表明根内球囊霉对白车轴草具有寄主偏好性；单孢球囊霉以玉米为寄主时，孢子密度比以高粱为寄主时提高了约 2 倍，而在间作栽培模式下孢子密度只有少量提高，表明单孢球囊霉对玉米有一定寄主偏好性。van der Gast 等指出 AM 真菌具有种-面积关系和距离衰减关系^[15]，表明 AM 真菌的这种寄主偏好性确实存在，并在长期进化过程中能改变植物的进化过程和群落结构，对植物生态系统发挥重要调控作用^[2,16]。

AM 真菌与寄主植物共生，可以促进寄主植物根系对营养元素的吸收^[17-19]，提高植物对逆境胁迫

的抗性^[20-21]和土传病害的耐受性^[22]，调节植物激素的合成和分配^[23]，从而改善寄主植物的生长。本实验发现 3 种 AM 真菌的孢子密度(图 1)与寄主植物地上部分总生物量(图 2A)之间存在一定的正相关关系，反映了 3 种 AM 真菌与寄主植物的互惠共生关系。在单作和间作模式下，3 种 AM 真菌对玉米地上部分生物量无显著影响(图 2B)，而高粱地上部分生物量变化显著(图 2C)，说明寄主植物的生物学特性，尤其是光合能力对 AM 真菌共生关系影响较大。高粱与白车轴草间作模式下，根内球囊霉显著提高了白车轴草地上部分生物量(图 2D)和孢子密度(图 1)，而高粱地上部分生物量显著降低(图 2C)，表明高粱和相对生物量较小的 C_3 植物白车轴草容易受 AM 真菌的影响。两种间作模式下，CK 地上部分生物量无显著差异；而接种 3 种 AM 真菌地上部分总生物量分别均高于单作地上部分生物量(图 2A)，也表明 C_4 植物和 C_3 植物间作对 AM 真菌的共生关系存在功能互补作用，利用这种功能可以提高 AM 真菌孢子的扩繁密度，为 AM 菌剂生产获得高密度菌剂提供参考。

AM 真菌和寄主植物之间不存在严格的寄主专

一性,表现在不同寄主植物对同一 AM 真菌和不同的 AM 真菌与同一寄主植物的依赖性不同^[5,24]。本实验通过单作和间作模式下,3种 AM 真菌对3种寄主植物地上部分生物量分配比例的变化,揭示了3种 AM 真菌对3种寄主植物的依赖程度和共生特性。在间作模式下,接种光壁无梗囊霉显著提高了高粱的地上部分生物量分配比例(图 3B)和白车轴草地上部分生物量分配比例(图 3C),而且光壁无梗囊霉的孢子繁殖量也高于高粱单作(图 1),表明 AM 真菌 *A. laevis* 对高粱和白车轴草具有较好的互惠共生关系。而在间作模式下,接种根内球囊霉对高粱地上部分生物量分配比例显著降低(图 3B),而白车轴草地上部分生物量比例显著升高(图 3C),可能与 C_3 植物辨别共生 AM 真菌的能力优于 C_4 植物有关^[11],也反映了根内球囊霉对白车轴草互惠共生的偏好性。而高粱和白车轴草间作模式下,接种单孢球囊霉虽然也能促使物质分配从高粱向白车轴草转移,但更多的体现在单孢球囊霉利用寄主植物提供的光合产物完成自身生长繁殖功能上,因为间作时单孢球囊霉产孢量提高了将近3倍(图 1)。通过研究3种 AM 真菌与3种常用寄主植物的依赖特性,有利于3种 AM 真菌孢子的扩繁和应用。

综上所述, C_3 和 C_4 植物对 AM 真菌的共生关系存在一定的功能互补效应,利用 AM 真菌对寄主植物的偏好性和不同寄主植物的这种功能互补效应,提高 AM 真菌孢子的扩繁密度和质量,有利于 AM 真菌菌剂生产和推广应用。

致谢:感谢兰州大学的王兆滨老师,王建永博士研究生、孙晓光和李媛媛硕士研究生在实验过程中给予的帮助!

参考文献

- [1] Declerck S, Strullu DG, Fortin JA. *In vitro* Culture of Mycorrhizas[M]. Berlin Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, 2005: 3-15
- [2] Sun Y. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant ecosystems[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2011(8): 128-131 (in Chinese)
孙羽. 丛枝菌根真菌在植物生态系统中的调控作用[J]. 黑龙江农业科学, 2011(8): 128-131
- [3] He XH, Duan YH, Chen YL, et al. A 60-year journey of mycorrhizal research in China: Past, present and future directions[J]. Science China Life Sciences, 2010, 53(12): 1374-1398
- [4] Li YY, Wang XJ, Dou CY, et al. Effects of four host plants and different cultivation densities on the propagation of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(5): 128-135 (in Chinese)
李媛媛, 王晓娟, 豆存艳, 等. 四种宿主植物及其不同栽培密度对 AM 真菌扩繁的影响[J]. 草业学报, 2013, 22(5): 128-135
- [5] Klironomas JN. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Ecology, 2003, 84(9): 2292-2301
- [6] Raju PS, Clark RB, Ellis JR, et al. Effects of species of VA-mycorrhizal fungi on growth and mineral uptake of sorghum at different temperatures[J]. Plant and Soil, 1990, 121(2): 165-170
- [7] Smith SE, Read DJ. Mycorrhizal Symbiosis[M]. 3rd Edition. San Diego: Academic Press, Inc., 2008
- [8] Grman E. Plant species differ in their ability to reduce allocation to non-beneficial arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Ecology, 2012, 93(4): 711-718
- [9] Lugo MA, Maza MEG, Cabello MN. Arbuscular mycorrhizal fungi in a mountain grassland II: Seasonal variation of colonization studied, along with its relation to grazing and metabolic host type[J]. Mycologia, 2003, 95(3): 407-415
- [10] Edwards EJ, McCaffery S, Evans JR. Phosphorus status determines biomass response to elevated CO_2 in a legume: C_4 grass community[J]. Global Change Biology, 2005, 11(11): 1968-1981
- [11] Tang JJ, Xu LM, Chen X, et al. Interaction between C_4 barnyard grass and C_3 upland rice under elevated CO_2 : impact of mycorrhizae[J]. Acta Oecologica, 2009, 35(2): 227-235
- [12] Bi YL, Wu WY. Dyeing method—a kind of the method for mycorrhizal spore density quick improved measurement[J]. Energy Environmental Protection, 2007, 21(2): 9-11 (in Chinese)
毕银丽, 吴王燕. 染色法——一种改进的丛枝菌根孢子密度快速测定方法[J]. 能源环境保护, 2007, 21(2): 9-11
- [13] Hoeksema JD, Chaudhary VB, Gehring CA, et al. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi[J]. Ecology Letters, 2010, 13(3): 394-407
- [14] Douds DD Jr, Schenck NC. Increased sporulation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi by manipulation of nutrient regimens[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1990, 56(2): 413-418
- [15] van der Gast CJ, Gosling P, Tiwari B, et al. Spatial scaling of arbuscular mycorrhizal fungal diversity is affected by farming practice[J]. Environmental Microbiology, 2011, 13(1): 241-249
- [16] van der Heijden MGA, Scheublin TR, Brader A. Taxonomic and functional diversity in arbuscular mycorrhizal fungi: is there any relationship?[J]. New Phytologist, 2004, 164(2): 201-204
- [17] Baird JM, Walley FL, Shirliff SJ. Arbuscular mycorrhizal fungi colonization and phosphorus nutrition in organic field pea and lentil[J]. Mycorrhiza, 2010, 20(8): 541-549
- [18] Atul-Nayyar A, Hamel C, Hanson K, et al. The arbuscular mycorrhizal symbiosis links N mineralization to plant demand[J]. Mycorrhiza, 2009, 19(4): 239-246
- [19] Liu A, Hamel C, Hamilton RI, et al. Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels[J]. Mycorrhiza, 2000, 9(6): 331-336
- [20] García IV, Mendoza RE. Arbuscular mycorrhizal fungi and plant symbiosis in a saline-sodic soil[J]. Mycorrhiza, 2007, 17(3): 167-174
- [21] Zhu Y, Xiong JL, Lü GC, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and plant symbiosis on plant water relation and its mechanism[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2419-2427 (in Chinese)
祝英, 熊俊兰, 吕广超, 等. 丛枝菌根真菌与植物共生对植物水分关系的影响及机理[J]. 生态学报, 2015, 35(8): 2419-2427
- [22] Elsen A, Gervacio D, Swennen R, et al. AMF-induced biocontrol against plant parasitic nematodes in *Musa* sp.: a systemic effect[J]. Mycorrhiza, 2008, 18(5): 251-256
- [23] Barker SJ, Tagu D. The roles of auxins and cytokinins in mycorrhizal symbioses[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2000, 19(2): 144-154
- [24] Tawarayama K, Tokairin K, Wagatsuma T. Dependence of *Allium fistulosum* cultivars on the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum*[J]. Applied Soil Ecology, 2001, 17(2): 119-124