

DOI: 10.5846/stxb202003090456

谭淇毓, 吴长榜, 何跃军, 欧静, 申开平, 亢丽玲, 夏婷婷, 方正圆, 韩勛, 徐鑫洋. 丛枝菌根对紫茎泽兰和黄花蒿地上地下养分分配的竞争调控策略. 生态学报, 2021, 41(14): 5804-5813.

Tan Q Y, Wu C B, He Y J, Ou J, Shen K P, Kang L L, Xia T T, Fang Z Y, Han X, Xu X Y. Competition regulating strategy of nutrient allocation by arbuscular mycorrhizae affecting *Eupatorium adenophorum* and *Artemisia annua* seedlings on the aboveground and the belowground. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14): 5804-5813.

## 丛枝菌根对紫茎泽兰和黄花蒿地上地下养分分配的竞争调控策略

谭淇毓<sup>1,2</sup>, 吴长榜<sup>3</sup>, 何跃军<sup>1,2,\*</sup>, 欧静<sup>1</sup>, 申开平<sup>1,2</sup>, 亢丽玲<sup>1,2</sup>, 夏婷婷<sup>1,2</sup>, 方正圆<sup>1,2</sup>, 韩勛<sup>1,2</sup>, 徐鑫洋<sup>1,2</sup>

1 贵州大学林学院, 贵阳 550025

2 贵州大学森林生态研究中心, 贵阳 550025

3 贵州林业勘察设计院, 贵阳 550014

**摘要:**紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)入侵喀斯特生态系统导致群落多样性和稳定性降低是该区域面临的重要生态问题, 丛枝菌根(Arbuscular mycorrhizae, AM)通过根系外延菌丝互联不同物种个体影响植物养分竞争, 但如何调控入侵种与乡土种地上地下资源竞争分配尚不清楚。以入侵种紫茎泽兰和乡土种黄花蒿(*Artemisia annua*)为研究对象, 使用由 1 个竞争室和 2 个种植室所组成的微生态系装置。针对两物种对竞争室养分资源利用, 采用 20 μm 和 0.45 μm 尼龙网设置共同竞争(CC)、单一利用(SU)和对照(CK)处理, 并对上述处理进行 AM 真菌接种(M<sup>+</sup>)与不接种(M<sup>-</sup>), 分析不同处理下紫茎泽兰与黄花蒿地上生物量及氮磷养分分配。结果表明:就地上部分而言, 比较 M<sup>+</sup>与 M<sup>-</sup>, 三种竞争方式的紫茎泽兰磷吸收量均显著表现为 M<sup>+</sup>>M<sup>-</sup>, 但黄花蒿在 M<sup>+</sup>与 M<sup>-</sup>间无显著差异; 比较 3 种竞争方式, M<sup>+</sup>下紫茎泽兰氮吸收量和黄花蒿生物量及氮磷吸收量表现为 SU>CK, 黄花蒿地上生物量、氮磷吸收量则表现为 CC<SU, 而紫茎泽兰磷吸收量表现为 CC>SU; M<sup>+</sup>下 CC 处理紫茎泽兰地上氮吸收量显著高于黄花蒿; M<sup>-</sup>下黄花蒿氮磷吸收量显著表现为 CC 和 SU>CK, 但紫茎泽兰在 CC、SU 和 CK 间无显著差异。就地下部分而言, 三种竞争方式的紫茎泽兰地下生物量、氮磷吸收量显著表现为 M<sup>+</sup>>M<sup>-</sup>, 但黄花蒿在 M<sup>+</sup>与 M<sup>-</sup>间无显著差异; 比较三种竞争方式, M<sup>+</sup>下紫茎泽兰氮吸收量在 CC 与 SU 间无显著差异, 但 SU>CK; 比较植物间, M<sup>+</sup>条件下, CC 和 SU 处理的紫茎泽兰氮磷吸收量均显著高于黄花蒿, 而 M<sup>-</sup>条件下紫茎泽兰与黄花蒿生物量和氮磷吸收量在三种竞争方式间均无显著差异。研究表明, AM 真菌通过菌根网络调控入侵种和乡土种的竞争能力, 影响公用土壤养分资源在植株地上地下的资源分配并提高入侵植物从菌根共生体中获得收益促进其入侵。

**关键词:**喀斯特; 丛枝菌根; 入侵植物; 乡土植物; 竞争; 养分

## Competition regulating strategy of nutrient allocation by arbuscular mycorrhizae affecting *Eupatorium adenophorum* and *Artemisia annua* seedlings on the aboveground and the belowground

TAN Qiyu<sup>1,2</sup>, WU Changbang<sup>3</sup>, HE Yuejun<sup>1,2,\*</sup>, OU Jing<sup>1</sup>, SHEN Kaiping<sup>1,2</sup>, KANG Liling<sup>1,2</sup>, XIA Tingting<sup>1,2</sup>, FANG Zhengyuan<sup>1,2</sup>, HAN Xu<sup>1,2</sup>, XU Xinyang<sup>1,2</sup>

1 Forestry College, Guizhou University, Guiyang 550025, China

**基金项目:**国家自然科学基金项目(31660156); 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([2020]6004); 贵州省生态学重点学科建设项目(黔学位合字 ZDXK[2016]7 号)

收稿日期: 2020-03-09; 网络出版日期: 2021-05-14

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hyj1358@163.com

2 Research Center of Forest Ecology, Guizhou University, Guiyang 550025, China

3 Forestry Investigation Planning and Design Institute, Guiyang 550014, China

**Abstract:** It is an essentially ecological problem that *Eupatorium adenophorum* invades the karst ecosystem, which reduces community diversity and stability. Arbuscular mycorrhizae (AM) plays an important role in regulating different plant species on the soil nutrient competition. However, it is less clear how AM fungus regulates the allocation between aboveground and belowground resources of invasive and native species via root external mycelia in karst habitat. An experiment was conducted in a microcosm composed of two planting compartments and a competition compartment. The invasive plant *E. adenophorum* and native plant *Artemisia annua* were each placed in one of the two planting compartments. The experiment contained the AM fungus treatments, with AM fungus ( $M^+$ ) and without AM fungus ( $M^-$ ), and the nutrient utilization treatments using nylon mesh to interconnective mycorrhizal networks, including common competition (CC), single utilization (SU) and control (CK). Biomass, nitrogen (N) and phosphorus (P) acquisition of the two species were analyzed. The results showed as follows. For aboveground parts of both invasive and native plant species, a significantly  $M^+ > M^-$  effect was observed in P acquisition of *E. adenophorum* under CC, SU and CK treatments, while no significant differences were observed for *A. annua*. Under  $M^+$ , the N acquisition of *E. adenophorum* and the biomass, N and P acquisition of *A. annua* were presented as  $SU > CK$ , and the biomass, N and P acquisition of *A. annua* were showed as  $CC < SU$ . Under CC, the P acquisition of *E. adenophorum* was significantly higher than that of *A. annua*. Under  $M^-$ , the P acquisition of *A. annua* was showed significantly as  $CC, SU > CK$ , but did not for *E. adenophorum*. For belowground parts of both species, a significantly  $M^+ > M^-$  effect was observed in biomass, N and P acquisition of *E. adenophorum* under CC, SU and CK treatments, but did not for *A. annua*; the N acquisition of *E. adenophorum* had no significant differences between CC and SU, but the N acquisition of *E. adenophorum* was showed as  $SU > CK$ . Under  $M^+$ , the N and P acquisition of *E. adenophorum* under CC and SU treatments were significantly higher than those of *A. annua*. Under  $M^-$ , there was no significant difference between *E. adenophorum* and *A. annua*. In conclusion, the AM fungus regulates the competition ability of invasive species with native species through the mycorrhizal network, affects the resource allocation between aboveground and belowground of plant, and improves the benefit of invasive plants from mycorrhizal symbiosis thereby promoting their invasion.

**Key Words:** karst; arbuscular mycorrhizae; invasive plants; native plants; competition; nutrients

外来植物通过地上资源和地下资源的优化分配以实现对不同环境的适应,从而对土壤中矿质营养和水分等资源最大化利用<sup>[1]</sup>以提高其生存和竞争能力。植物地上地下生物量及养分分配与植物生长对策及其资源利用能力密切相关,如植物将更多资源投入到地上部分以便获取更多的光照资源以增加同化产物的合成<sup>[2]</sup>,并通过生理过程调节氮、磷营养物质在生物体的分配格局从而促进生长<sup>[3]</sup>。氮和磷元素是形成植物体各类酶和蛋白质等物质组成元素<sup>[4]</sup>,在植株发育和各类生理活动中发挥重要作用。植物对养分资源的摄取效率及对营养物质分配策略也是其资源竞争的优势特征。

外来植物入侵一个新的生境时,在生理和生长上具有与乡土植物非对称竞争优势获得资源<sup>[5]</sup>。入侵种与乡土种之间的竞争首先是对土壤养分如氮、磷资源的竞争<sup>[6]</sup>,二者对养分资源的吸收利用能力差异导致物种的优胜劣汰,即相对竞争能力强的入侵种逐渐取代乡土种或抑制其生长<sup>[7]</sup>。研究发现,土壤微生物如菌根真菌与外来入侵植物互作在入侵植物竞争替代乡土植物的群落演替中发挥着重要作用<sup>[8-9]</sup>。申开平等<sup>[10]</sup>发现 AM 真菌通过菌根网络提高入侵植物养分竞争能力并缓解了磷限制,这对我们解决外来物种与乡土植物竞争入侵机制提供了新的思路。丛枝菌根真菌是一类能与大约 80% 的陆生植物形成互利共生关系的土壤功能微生物<sup>[11]</sup>,AM 吸收土壤养分供应宿主植物所需的氮、磷等营养物质并交换植物碳水化合物实现互利共生<sup>[12]</sup>。根系外延菌丝长度可达根长的 13 倍<sup>[13]</sup>,可侵染不同植物根系而形成公共菌根网络<sup>[14]</sup>。AM 菌根网可作为养分交换的通道使不同物种个体在营养吸收<sup>[15]</sup>和养分转移<sup>[16]</sup>产生差异改变植物的营养竞争力,因而

可能进一步影响入侵植物和乡土植物资源竞争。

由碳酸岩发育的喀斯特地貌在世界上广泛分布,中国西南地区是世界三大集中连片喀斯特分布中心<sup>[17]</sup>。喀斯特山区岩石渗透性强,强烈的土壤侵蚀等因素易导致养分流失,土壤养分在空间分布上具有强烈的非均质性呈现异质性斑块格局<sup>[18]</sup>。植物根系生长空间受限制时,为了最大限度获取养分,因此依赖根际外延菌丝体摄取土壤中养分富集区域的资源,从而实现土壤养分资源的再分配。因此,AM 真菌可能通过根系外延菌丝体及其庞大的菌根网调控喀斯特土壤异质性生境资源,并在不同的喀斯特植物间实现资源差异化配置而改变种间关系,如有研究者发现 AM 公用菌根网影响同种或异种植物个体间的养分转移与分配并调控物种个体功能性状<sup>[19-20]</sup>,也有研究发现 AM 真菌能够显著促进紫茎泽兰对氮、磷的吸收且优于乡土植物<sup>[21]</sup>。虽然这些研究阐述了 AM 真菌在植物个体间资源竞争的重要性,但还缺乏在养分亏缺的喀斯特生境中,面对外来物种如紫茎泽兰的入侵扩张,AM 如何通过根系外延菌丝体互联影响入侵植物与乡土植物资源竞争利用策略尚不清楚。因此,采用模拟竞争实验研究喀斯特土壤中 AM 对紫茎泽兰和入侵植物地上地下养分分配的竞争调控策略,对深入诠释 AM 真菌介导的植物入侵过程及其与乡土植物之间的养分竞争调节具有理论和实践意义。

## 1 研究方法

### 1.1 实验装置与处理

本实验模拟构建连体的 1 个竞争室和 2 个种植室微生态系装置,两侧为种植室分别种植紫茎泽兰与黄花蒿,种植室与竞争室均由 10 cm×10 cm×10 cm(长×宽×高)的隔室组成,各隔室间为 2 mm 的聚丙烯塑料隔板,钻有 0.5 cm 直径圆孔,孔间距 1 cm,隔板两侧粘附 20 μm(允许菌丝通过并阻碍根系)或 0.45 μm 的尼龙网(菌丝和根系均不通过)<sup>[18]</sup>。所有隔室均装入 2.5 kg 灭菌土壤基质,两侧种植室分别播入 5 粒用 10% 的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 灭菌紫茎泽兰与黄花蒿种子。实验采用幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)作为供试菌种(购于北京农林科学院营养资源研究所,编号为 BGA0046),实验前将该菌种通过已灭菌的土壤种植白三叶草(*Trifolium repens*)扩繁,种植 3 个月后收获实验菌剂备用(实验菌剂孢子密度约 10 个/g),包含菌丝片段及侵染根段。实验处理包括养分竞争方式处理和 AM 真菌接种处理。【1】养分竞争方式处理:针对两物种对中央竞争室养分资源利用采用 20 μm 和 0.45 μm 尼龙网设置①共同竞争(Common competition treatment, CC):竞争室和两个种植室间的隔板采用 20 μm 的尼龙网隔离,使两侧植株根系菌丝体从两个种植室到达竞争室并形成互联菌根网;②单一利用处理(Single utilization treatment, SU):对其中一个种植室一侧隔板采用 20 μm 尼龙网,另一侧用 0.45 μm 尼龙网,使其中一个种植室植物仅能通过菌丝体利用竞争室养分,但另一侧植物不能利用;③未利用对照处理(Non-utilization treatment, CK):两个隔板均采用 0.45 μm 尼龙网实现两侧菌丝体均不能到达竞争室,实现竞争室养分不能被两个植物种所利用。【2】AM 真菌接种处理:①对上述【1】中所有处理的种植室中接种 50 g 幼套球囊霉菌剂,记为 M<sup>+</sup>;②非接种处理:对上述【1】中所有处理均不接种 AM 真菌,但添加 50 g AM 菌剂灭菌物,再加入菌剂双层过滤液 10 ml,以保证除目的菌以外的其他微生物区系一致,记为 M<sup>-</sup>。【1】和【2】处理完毕后浇足水分移置大棚培养,幼苗出土后留苗 2 株。生长 12 周对植株进行生长指标测定,实验培养基质采用过筛石灰土与河沙按 3:1 体积比充分混合后在 124—126℃、0.14 MPa 下连续湿热灭菌 1 h,石灰土采于贵阳市花溪区典型喀斯特地段,土壤 pH 7.45,速效磷 11.48 mg/kg,速效钾 287.30 mg/kg,碱解氮 127.48 mg/kg,全磷 0.9 g/kg,全钾 4.99 g/kg,全氮 2.27 g/kg。

### 1.2 指标测定

菌根侵染率依据 Brundrett<sup>[22]</sup>等的染色观察方法测定。分根、茎、叶测定植物生物量和氮磷浓度。植物生物量测定采用烘干称量法,植物氮含量采用半微量凯氏定氮法,磷含量采用钼锑抗比色法测定<sup>[23]</sup>。通过生物量与养分浓度相乘获得养分吸收量,再将根系作为地下部分,茎和叶作为地上部分分别获得地上地下生物量和养分吸收量。

### 1.3 数据处理及分析

实验数据分析采用 SPSS 25.0 软件,在 5% 显著水平通过 LSD 方差方法分析 CC、SU 和 CK 之间的差异性,并采用  $t$ -Test 比较  $M^+$  与  $M^-$  间差异,并采用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 分析养分竞争方式 (CC; SU; CK) 和 AM 真菌 ( $M^+$ ;  $M^-$ ) 以及地上地下生物量、氮磷摄取量分配之间的差异。采用 Origin 2018 版本软件制图。

## 2 结果与分析

### 2.1 丛枝菌根对紫茎泽兰和黄花蒿菌根侵染率及地上地下生物量分配的影响

实验中在  $M^-$  条件下未发现菌根真菌侵染,也未发现菌丝体片段或者 AM 孢子。在  $M^+$  条件下,CC、SU、CK 处理的紫茎泽兰侵染率分别为 72.1%、72.5%、71.9%,黄花蒿分别为 63.0%、65.2%、62.3%。就地上生物量而言,AM 真菌对紫茎泽兰与黄花蒿地上生物量影响不显著 ( $P>0.05$ , 表 1); 养分竞争方式显著影响黄花蒿地上生物量 ( $P<0.05$ , 表 1),  $M^+$  条件下,黄花蒿地上生物量在 CC 和 CK 间无显著差异,但二者均显著低于 SU, 表现为  $SU>CK>CC$  (图 1)。就地下生物量而言,AM 真菌处理对紫茎泽兰地下生物量影响显著 ( $P<0.05$ , 表 2),  $M^+$  紫茎泽兰地下生物量显著高于  $M^-$ ; 养分竞争方式未显著影响紫茎泽兰与黄花蒿地下生物量 ( $P>0.05$ , 表 2)。AM 真菌与养分竞争方式的交互作用对紫茎泽兰与黄花蒿地上地下生物量的影响不显著 ( $P>0.05$ , 表 1, 表 2)。结果表明,接种 AM 真菌提高了紫茎泽兰地下生物量,在共同竞争条件下限制了黄花蒿地上生物量积累。

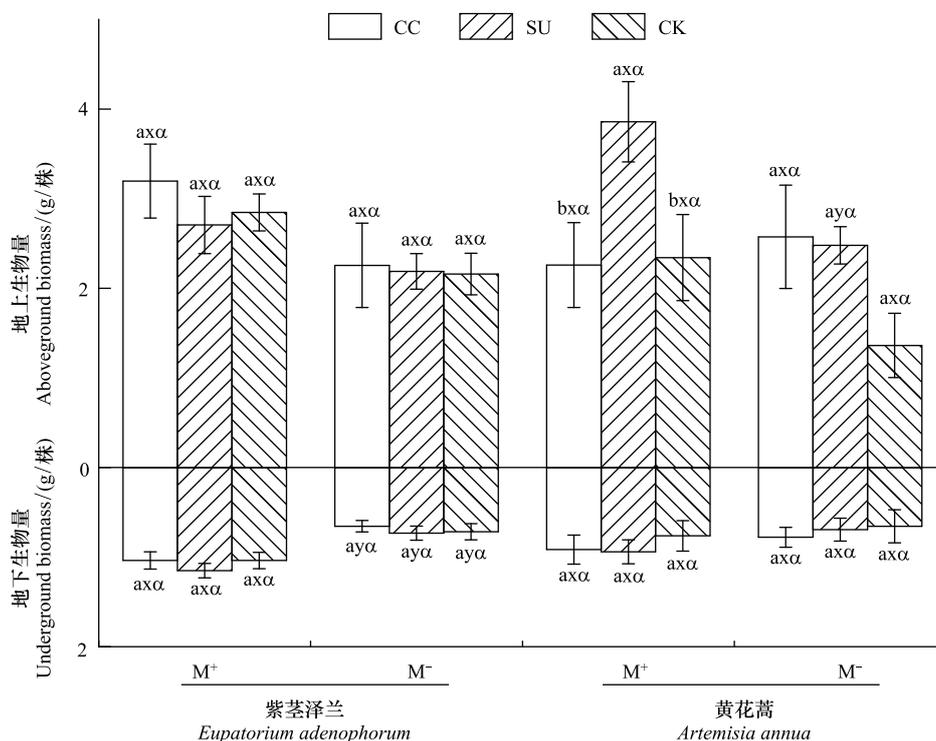


图 1 不同处理下紫茎泽兰与黄花蒿地上地下生物量分配

Fig.1 The allocation of biomass in the aboveground and the belowground of *Eupatorium adenophorum* and *Artemisia annua* under different treatments

CC: 共同竞争处理 common competition treatment; SU: 单一利用处理 single utilization treatment; CK: 未利用对照处理 non-utilization treatment;  $M^+$ : 接种 AM 真菌 inoculation with AM fungi;  $M^-$ : 未接种 AM 真菌 no inoculation。英文字母 (a, b, c) 表示紫茎泽兰或黄花蒿在 CC、SU、CK 之间差异显著 ( $P<0.05$ ); 英文字母 (x, y) 表示紫茎泽兰或黄花蒿在  $M^+$  与  $M^-$  之间差异显著 ( $P<0.05$ ); 希腊字母 ( $\alpha, \beta$ ) 表示紫茎泽兰与黄花蒿间差异显著 ( $P<0.05$ )。图中数据为平均值  $\pm$  标准差 ( $n=3$ )

表 1 AM 真菌接种与养分竞争方式对紫茎泽兰和黄花蒿地上部分指标影响的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVAs for the effects of mycorrhizal fungus and competition-style on the aboveground indexes of *E. adenophorum* and *A. annua*

地上部分 Aboveground parts		AM 真菌 (M) Mycorrhizal fungus		竞争方式 (C) Competition-style		M×C	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
		紫茎泽兰 <i>Eupatorium adenophorum</i>	生物量/g	3.311	0.051	0.414	0.665
	氮吸收量/mg	1.952	0.173	8.423	0.001***	0.518	0.601
	磷吸收量/mg	52.683	0.000***	11.858	0.000***	3.338	0.049*
	N/P	16.060	0.000***	307.602	0.000***	0.020	0.888
黄花蒿 <i>Artemisia annua</i>	生物量/g	3.445	0.075	4.508	0.021*	1.864	0.175
	氮吸收量/mg	3.653	0.068	13.071	0.000***	1.644	0.213
	地上磷吸收量/mg	7.137	0.013*	7.240	0.003**	1.073	0.357
	N/P	126.723	0.000***	34.193	0.000***	0.764	0.476

\*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ 

表 2 AM 真菌接种与养分竞争方式对紫茎泽兰和黄花蒿地下部分指标影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVAs for the effects of mycorrhizal fungus and competition-style on the belowground indexes of *E. adenophorum* and *A. annua*

地下部分 Belowground parts		AM 真菌 (M) Mycorrhizal fungus		竞争方式 (C) Competition-style		M×C	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
		紫茎泽兰 <i>Eupatorium adenophorum</i>	生物量/g	29.402	0.000***	0.675	0.517
	氮吸收量/mg	13.999	0.001***	5.335	0.010**	0.204	0.816
	磷吸收量/mg	105.758	0.000***	0.397	0.676	0.582	0.565
	N/P	60.401	0.000***	4.582	0.033*	1.810	0.206
黄花蒿 <i>Artemisia annua</i>	生物量/g	1.816	0.189	0.158	0.854	1.123	0.340
	氮吸收量/mg	0.247	0.624	1.054	0.364	0.819	0.452
	磷吸收量/mg	1.483	0.234	0.320	0.729	1.800	0.185
	N/P	1.874	0.198	1.350	0.299	1.359	0.297

\*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ .

## 2.2 丛枝菌根对紫茎泽兰和黄花蒿地上地下氮吸收量的影响

就地上氮吸收量而言,AM 真菌处理对紫茎泽兰与黄花蒿地上氮吸收量影响不显著( $P > 0.05$ ,表 1);养分竞争方式显著影响紫茎泽兰与黄花蒿地上氮吸收量( $P < 0.05$ ,表 1), $M^+$ 条件下,SU 处理紫茎泽兰地上氮吸收量显著高于 CK 处理,紫茎泽兰地上氮吸收量在 CC 与 SU 处理间无显著差异,表现为  $SU > CC > CK$ ,黄花蒿地上氮吸收量在 CC 与 CK 间差异未达到显著水平,但二者均显著低于 SU 处理,表现为  $SU > CC > CK$ (图 2)。就地下氮吸收量而言,AM 真菌处理显著影响紫茎泽兰地下氮吸收量( $P < 0.05$ ,表 2), $M^+$ 紫茎泽兰地下氮吸收量显著高于  $M^-$ (图 2);养分竞争方式显著影响紫茎泽兰地下氮吸收量( $P < 0.05$ ,表 2), $M^+$ 条件下,SU 处理紫茎泽兰地下氮吸收量显著高于 CK 处理,紫茎泽兰地下氮吸收量在 CC 与 SU 处理间无显著差异,表现为  $SU > CC > CK$ (图 2)。 $M^+$ 条件下,CC 处理紫茎泽兰地下氮吸收量显著高于黄花蒿(图 2)。结果表明,AM 改变了养分资源在植物体内的分配格局,显著提高紫茎泽兰地下氮吸收量,在共同竞争条件下抑制了黄花蒿地上氮养分吸收。

## 2.3 丛枝菌根对紫茎泽兰和黄花蒿地上地下磷吸收量的影响

就地上磷吸收量而言,AM 真菌显著影响紫茎泽兰地上磷吸收量( $P < 0.05$ ,表 1), $M^+$ 紫茎泽兰地上磷吸收量显著高于  $M^-$ (图 3);养分竞争方式对紫茎泽兰和黄花蒿地上磷吸收量影响显著( $P < 0.05$ ,表 1), $M^+$ 条件下,CC 处理紫茎泽兰地上磷吸收量显著高于 SU 处理与 CK 处理,表现为  $CC > SU > CK$ ,黄花蒿地上磷吸收量在 CC 与 CK 处理间差异未达到显著水平,但两者处理均显著低于 SU 处理,表现为  $SU > CC > CK$ (图 3); $M^+$ 条件下,

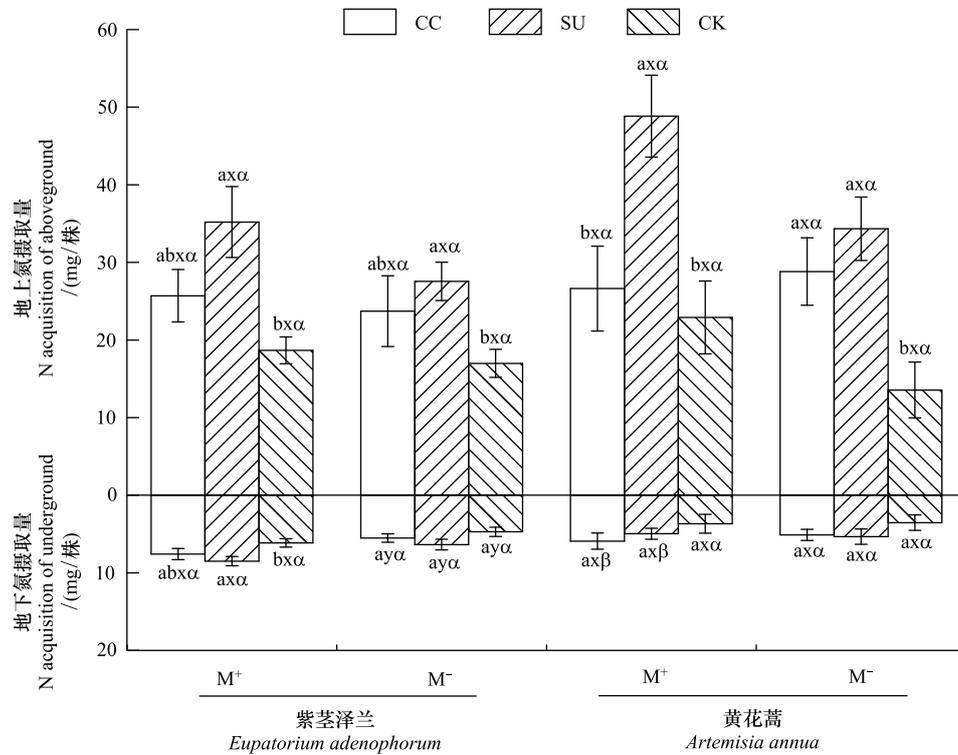


图 2 不同处理下紫茎泽兰和黄花蒿地上地下氮分配

Fig.2 The allocation of nitrogen in the aboveground and the belowground of *Eupatorium adenophorum* and *Artemisia annua* under different treatments

英文字母(a,b,c)表示紫茎泽兰或黄花蒿在CC,SU,CK之间差异显著( $P<0.05$ );英文字母(x,y)表示紫茎泽兰或黄花蒿在 $M^+$ 与 $M^-$ 之间差异显著( $P<0.05$ );希腊字母( $\alpha,\beta$ )表示紫茎泽兰与黄花蒿间差异显著( $P<0.05$ );图中数据为平均值 $\pm$ 标准差( $n=3$ )

CC处理下的紫茎泽兰地上磷吸收量显著高于黄花蒿。AM真菌和养分竞争方式的交互作用对紫茎泽兰地上磷吸收量影响显著( $P<0.05$ ,表1)。就地下磷吸收量而言,AM真菌显著影响紫茎泽兰地下磷吸收量( $P<0.05$ ,表2),紫茎泽兰地下磷吸收量 $M^+$ 显著高于 $M^-$ 处理;养分竞争方式对紫茎泽兰与黄花蒿的地下磷吸收量影响不显著( $P>0.05$ ,表2), $M^+$ 条件下,CC处理下的紫茎泽兰地下磷吸收量显著高于黄花蒿(图3)。结果表明,在菌根网互联条件下抑制了黄花蒿地上磷养分摄取,提高了紫茎泽兰地上地下磷吸收。

#### 2.4 丛枝菌根对紫茎泽兰和黄花蒿地上地下 N/P 比的影响

就地上 N/P 而言,AM真菌处理对紫茎泽兰地上 N/P 及黄花蒿地上 N/P 影响显著( $P<0.05$ ,表1),紫茎泽兰与黄花蒿地上 N/P 在 $M^-$ 分别显著高于 $M^+$ ;养分竞争方式显著影响紫茎泽兰地上地下 N/P 及黄花蒿地上 N/P( $P<0.05$ ,表1), $M^+$ 处理下,紫茎泽兰地上 N/P 在CC,SU和CK处理彼此间差异显著,表现为SU>CK>CC,黄花蒿 N/P 在不同竞争处理间彼此差异显著表现为SU>CC>CK处理(图4)。就地下 N/P 而言,AM真菌显著影响紫茎泽兰地下 N/P( $P<0.05$ ,表2), $M^+$ 紫茎泽兰地下 N/P 显著低于 $M^-$ (图4);养分竞争方式显著影响紫茎泽兰地下 N/P( $P<0.05$ ,表2), $M^+$ 处理下,紫茎泽兰SU的地下 N/P 显著高于CK处理,黄花蒿各竞争处理彼此间无显著差异(图4);CC和SU下黄花蒿地下 N/P 显著高于紫茎泽兰。 $M^-$ 处理下,紫茎泽兰和黄花蒿地下 N/P 在不同竞争间无显著差异(图4)。AM真菌与养分竞争方式的交互作用对紫茎泽兰与黄花蒿地下 N/P 影响不显著(表1,表2)。

### 3 讨论

喀斯特地区土壤中氮、磷养分含量相对较低,且植物根系细胞中氮、磷浓度高于根际土壤,阻碍了植株对

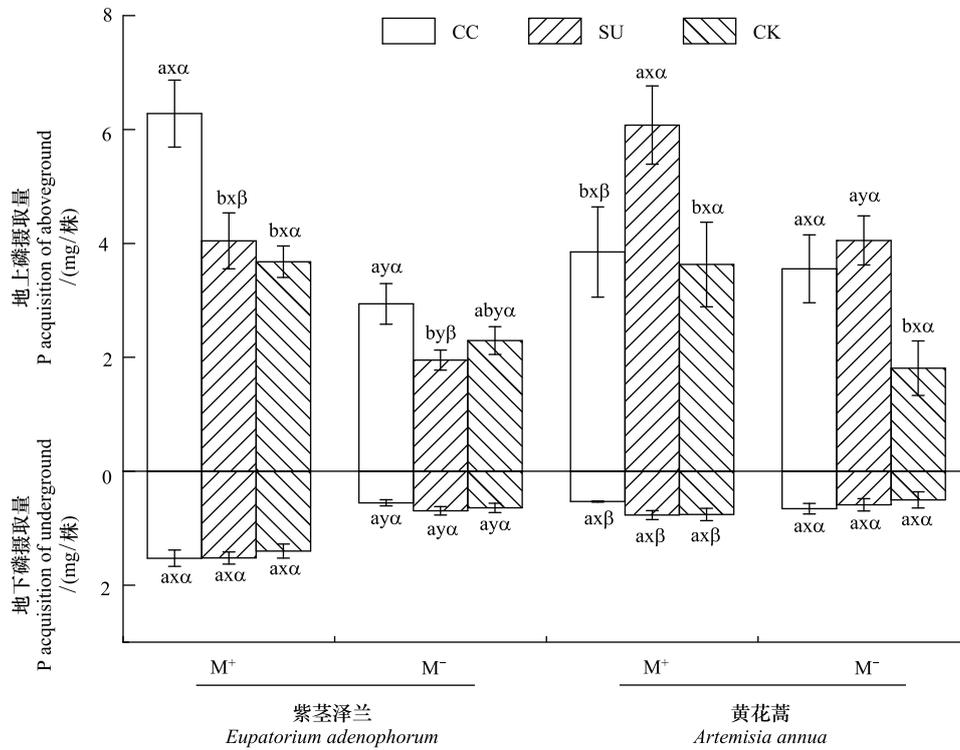


图3 不同处理下紫茎泽兰和黄花蒿地上地下磷分配

Fig.3 The allocation of phosphorus in the aboveground and the belowground of *Eupatorium adenophorum* and *Artemisia annua* under different treatments

英文字母(a,b,c)表示紫茎泽兰或黄花蒿在CC,SU,CK之间差异显著( $P<0.05$ );英文字母(x,y)表示紫茎泽兰或黄花蒿在M<sup>+</sup>与M<sup>-</sup>之间差异显著( $P<0.05$ );希腊字母(α,β)表示紫茎泽兰与黄花蒿间差异显著( $P<0.05$ );图中数据为平均值±标准差( $n=3$ )

有效养分元素进一步的吸收利用。在这低资源水平生境中,入侵种对维持自身生长和繁育的必需资源摄取是其能否适应新入侵生境并获得竞争优势的重要因素。AM 共生体系形成特殊的适应机制以协助寄主植物高效获取土壤中的养分元素<sup>[24]</sup>。如根际外延菌丝可加快有机磷矿化和难融态磷解离且菌丝吸收磷的速率远高于通过根系吸收速率<sup>[25]</sup>,以提高宿主植物对营养元素的吸收。本研究中接种 AM 真菌显著提高了紫茎泽兰地上磷吸收及地下部分生物量积累、氮磷养分吸收(图1,图2,图3)。可见,AM 真菌能够改善紫茎泽兰生长可能是通过促进寄主植物对土壤氮、磷养分的摄取及养分吸收器官生物量积累来实现。而接种 AM 真菌处理对乡土种黄花蒿地上与地下生物量及氮养分吸收影响不显著(表1,表2),表现出入侵种与乡土种资源分配特征对 AM 真菌处理响应的差异性。幼套球囊霉与紫茎泽兰形成共生体相较乡土种黄花蒿表现出明显的养分资源获取和生长优势也支持了 Burke<sup>[26]</sup>的 AM 真菌的寄主偏好性导致菌根功能贡献差异观点。Yang<sup>[27]</sup>等研究也发现中国西南地区入侵植物加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis L.*)在接种 AM 真菌后生长显著,而与之共存的乡土植物生长无显著促进作用。植物氮、磷化学计量比特征反应所在地区氮、磷养分限制格局<sup>[28]</sup>,植物受氮和磷限制的 N/P 临界值为 14 和 16,氮磷比大于 16 的植物生长繁殖主要受磷元素的限制,氮磷比小于 14 的植物主要受氮元素的限制作用。本研究中,在 CK 下接种 AM 真菌的紫茎泽兰地上与地下氮磷比分别为 5.0、4.4,黄花蒿地上与地下氮磷比分别是 6.4、5.3(图4),表明西南喀斯特地区入侵植物紫茎泽兰与乡土植物黄花蒿生长主要受到氮素的限制,且接种 AM 真菌后显著降低了紫茎泽兰地上地下氮磷比及黄花蒿地上氮磷比,表明接种 AM 真菌对磷的吸收促进作用比氮更大,有利缓解入侵植物生长发育受磷素的限制作用。根据生长速率假说(growth rate hypothesis)<sup>[29]</sup>,植物体内营养元素在物种间存在差异,生长快速的植物会增加磷摄入量以便满足核糖体能够快速合成蛋白质,植物体内营养元素氮磷比较低反映植物有较快的生长速

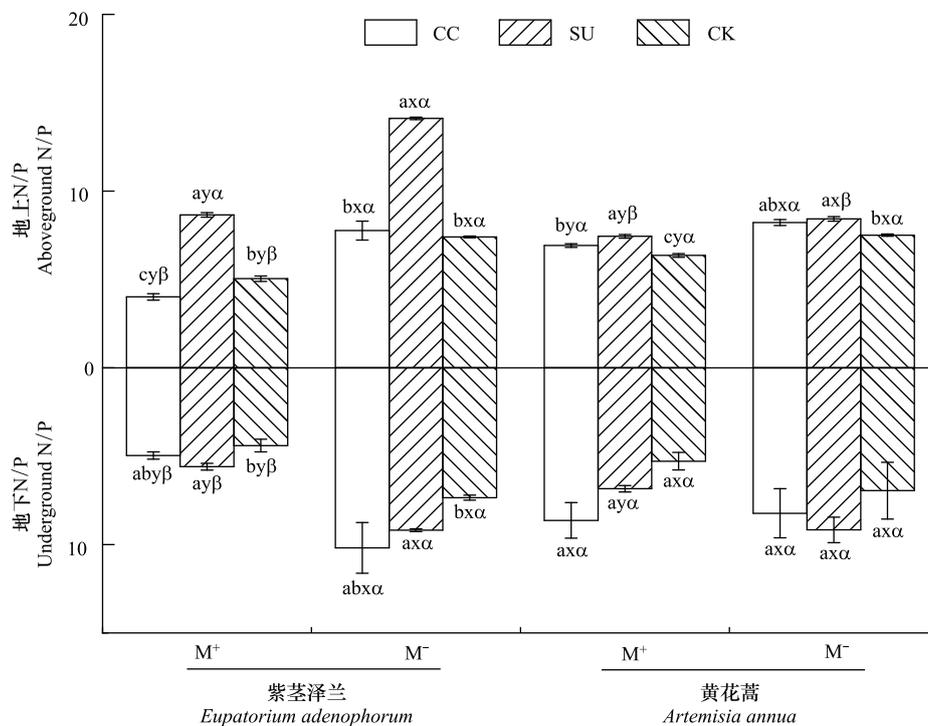


图 4 不同处理下紫茎泽兰和黄花蒿地上地下氮磷比

Fig. 4 The N : P ratio in the aboveground and the belowground of *Eupatorium adenophorum* and *Artemisia annua* under different treatments

英文字母(a, b, c)表示紫茎泽兰或黄花蒿在 CC、SU、CK 之间差异显著 ( $P < 0.05$ ); 英文字母(x, y)表示紫茎泽兰或黄花蒿在 M<sup>+</sup>与 M<sup>-</sup>之间差异显著 ( $P < 0.05$ ); 希腊字母(α, β)表示紫茎泽兰与黄花蒿间差异显著 ( $P < 0.05$ ); 图中数据为平均值 ± 标准差 ( $n = 3$ )

率<sup>[30]</sup>, 因此 AM 真菌可能提高入侵植物紫茎泽兰与乡土植物黄花蒿生长速率, 这一方面机制研究还需进一步验证。

AM 为不同植物提供不同程度的效益是 AM 真菌对种间竞争影响机制之一。而寄主植物可通过感应 AM 养分传输效率以调整地上地下的营养状况作出应答<sup>[31]</sup>, 使得资源分配格局发生改变。植株营养物质在地下和地上器官之间的分配是获取最大化资源以及生存策略的具体体现。本研究中, 养分竞争方式显著影响紫茎泽兰与黄花蒿地上部分氮磷营养吸收(表 1, 表 2), 其中 SU 处理下黄花蒿地上生物量、氮磷吸收量均高于 CK(图 1, 图 2, 图 3)。表明黄花蒿可利用根系外延菌丝摄取竞争室土壤养分, 显著促进黄花蒿地上部分生物量积累及氮磷养分吸收。进一步证实了 AM 具有吸收宿主植物根系吸收范围以外的土壤养分及调节资源分配等功能<sup>[19]</sup>。植物地上部分是其繁殖、获取养分资源进行同化的主要场所其生物量和营养物质的积累体现根系/菌丝体养分觅食功能的动态性。提高增加植株地上部分资源的积累, 满足叶片光合作用和茎生长所需, 可获更多有效光能产生碳水化合物以促进整株的营养生长<sup>[32]</sup>。本研究中, 互联菌根网介导的 CC 较 SU 处理, 显著促进紫茎泽兰地上磷吸收并抑制乡土种地上生物量积累与氮磷吸收, 对两植物地下部分生物量积累及氮磷养分吸收无显著影响(图 1, 图 2, 图 3)。互联菌根网可能对处于竞争状态的植物间不均衡分配资源, 降低乡土植物地上部分从菌根共生体中获得收益, 从而导致入侵种和本地种的竞争平衡, 使竞争有利于入侵植物紫茎泽兰。Awaydul<sup>[33]</sup>等采用稳定同位素研究发现公共菌丝网络优先向入侵植物加拿大一枝黄花转移矿质养分, 并抑制了乡土植物鸡眼草(*Kummerowia striata*)对氮、磷元素吸收, 这与本文研究结果基本一致。本研究中, 根系外延互联菌丝调控下紫茎泽兰地上磷吸收量和地下氮、磷吸收量均高于黄花蒿(图 1, 图 2)。植物的竞争表现与对资源的获取能力有着紧密联系, 互联菌丝对生境资源进行非平衡再分配改变了植物个体地上地下资源分配格局, 并导致植物种间营养竞争力的改变。Weremijewicz<sup>[15]</sup>等研究认为种间竞争加剧是由于 AM

菌丝体调控生境资源优先向富含碳的宿主植物提供养分; Fellbaum<sup>[34]</sup> 等认为宿主植物光合性能直接影响含碳化合物的库源关系和能量消耗水平从而调节 AM 真菌与寄主植物之间的物质交流, 因而 AM 对养分的吸收会依据宿主植物对碳源强度的调节来进行; Brundrett<sup>[35]</sup> 等则认为 AM 对生境资源的非平衡再分配是由于寄主植物性状差异, 植株功能性状影响植物依赖 AM 从土壤中获得矿质养分资源的程度。根系外延互联菌丝表现出促成植物种间不平等资源分配功能, 使紫茎泽兰在养分资源的获取和利用方面获得优势, 并在一定程度增加对资源的消耗, 导致地下养分资源竞争渐趋激烈。通过根系外延互联菌丝改变植物种间的营养竞争关系, 降低乡土种地上部分在菌根共生体中获得收益, 并提高紫茎泽兰养分竞争优势实现入侵是其菌根作用机制之一。本研究中, 将植物根系与外延菌丝视作整体进行考虑, 缺乏进一步辨别植株根系与菌丝途径对养分资源的摄取和个体间营养平衡作用, 下一步需要使用稳定同位素技术量化入侵植物与乡土植物通过外延菌丝/根系途径对土壤矿质资源分配及植株地上地下养分转运、交换与代谢调控的相对贡献大小, 并结合化感作用深入探讨紫茎泽兰的入侵机制。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 严月, 朱建军, 张彬, 张艳杰, 鲁顺保, 潘庆民. 草原生态系统植物地下生物量分配及对全球变化的响应. 植物生态学报, 2017, 41(5): 585-596.
- [ 2 ] Hoeksema J D, Chaudhary V B, Gehring C A, Johnson N C, Karst J, Koide R T, Pringle A, Zabinski C, Bever J D, Moore J C, Wilson G W T, Klironomos J N, Umbanhowar J. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. Ecology Letters, 2010, 13(3): 394-407.
- [ 3 ] 陈静, 李玉霖, 崔夺, 毛伟, 赵学勇. 氮素及水分添加对科尔沁沙地 4 种优势植物地上生物量分配的影响. 中国沙漠, 2014, 34(3): 696-703.
- [ 4 ] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [ 5 ] Levine J M, D'Antonio C M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. Oikos, 1999, 87(1): 15-26.
- [ 6 ] Blair B. Effect of soil nutrient heterogeneity on the symmetry of belowground competition. Plant Ecology, 2001, 156(2): 199-203.
- [ 7 ] 蔡崇法, 王峰, 丁树文, 黄丽, 史志华. 间作及农林复合系统中植物组间养分竞争机理分析. 水土保持研究, 2000, 7(3): 219-221, 252-252.
- [ 8 ] Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A, Holben W E. Soil biota and exotic plant invasion. Nature, 2004, 427(6976): 731-733.
- [ 9 ] Dickie I A, Bufford J L, Cobb R C, Desprez-Loustau M L, Grelet G, Hulme P E, Klironomos J, Makiola A, Nuñez M A, Pringle A, Thrall P H, Tourtellot S G, Waller L, Williams N M. The emerging science of linked plant-fungal invasions. New Phytologist, 2017, 215(4): 1314-1332.
- [ 10 ] Shen K P, Cornelissen J H C, Wang Y J, Wu C B, He Y J, Ou J, Tan Q Y, Xia T T, Kang L L, Guo Y, Wu B L. AM Fungi alleviate phosphorus limitation and enhance nutrient competitiveness of invasive plants via mycorrhizal networks in karst areas. Frontiers in Ecology and Evolution, 2020, 8: 125.
- [ 11 ] Smith S E, Smith F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. Annual Review of Plant Biology, 2011, 62: 227-250.
- [ 12 ] Smith F A, Smith S E. What is the significance of the arbuscular mycorrhizal colonisation of many economically important crop plants? Plant and Soil, 2011, 348: 63-79.
- [ 13 ] Camenzind T, Rillig M C. Extraradical arbuscular mycorrhizal fungal hyphae in an organic tropical montane forest soil. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 64: 96-102.
- [ 14 ] He X H, Critchley C, Bledsoe C. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). Critical Reviews in Plant Sciences, 2003, 22(6): 531-567.
- [ 15 ] Majewska M L, Rola K, Zubek S. The growth and phosphorus acquisition of invasive plants *Rudbeckia laciniata* and *Solidago gigantea* are enhanced by arbuscular mycorrhizal fungi. Mycorrhiza, 2017, 27(2): 83-94.
- [ 16 ] Weremijewicz J, da Silveira Lobo O'Reilly Sternberg L, Janos D P. Common mycorrhizal networks amplify competition by preferential mineral nutrient allocation to large host plants. New Phytologist, 2016, 212(2): 461-471.
- [ 17 ] 盛茂银, 熊康宁, 崔高仰, 刘洋. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质. 生态学报, 2015, 35(2): 434-448.
- [ 18 ] 王霖娇, 汪攀, 盛茂银. 西南喀斯特典型石漠化生态系统土壤养分生态化学计量特征及其影响因素. 生态学报, 2018, 38(18):

- 6580-6593.
- [19] He Y J, Cornelissen J H C, Wang P P, Dong M, Ou J. Nitrogen transfer from one plant to another depends on plant biomass production between conspecific and heterospecific species via a common arbuscular mycorrhizal network. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(9): 8828-8837.
- [20] 杨应, 何跃军, 董鸣, 王鹏鹏, 司建朋, 谢佩耘. 丛枝菌根网络对不同喀斯特适生植物生长及氮摄取的影响. *生态学报*, 2017, 37(24): 8477-8485.
- [21] 李立青, 张明生, 梁作盼, 肖博, 万方浩, 刘万学. 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. *生态学杂志*, 2016, 35(1): 79-86.
- [22] Brundrett M C, Piché Y, Peterson R L. A new method for observing the morphology of vesiculararbuscular mycorrhizae. *Canadian Journal of Botany*, 1984, 62(10): 2128-2134.
- [23] 张韫. 土壤·水·植物理化分析教程. 北京: 中国林业出版社, 2011: 132-139.
- [24] Řezáčová V, Slavíková R, Konvalinková T, Hujšlová M, Gryndlerová H, Gryndler M, Püschel D, Jansa J. Imbalanced carbon-for-phosphorus exchange between European arbuscular mycorrhizal fungi and non-native *Panicum* grasses—A case of dysfunctional symbiosis. *Pedobiologia*, 2017, 62: 48-55.
- [25] Schnepf A, Jones D, Roose T. Modelling nutrient uptake by individual hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi: temporal and spatial scales for an experimental design. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2011, 73(9): 2175-2200.
- [26] Burke D J. Shared mycorrhizal networks of forest herbs: does the presence of conspecific and heterospecific adult plants affect seedling growth and nutrient acquisition? *Botany*, 2012, 90(10): 1048-1057.
- [27] Yang R Y, Zhou G, Zan S T, Guo F Y, Su N N, Li J. Arbuscular mycorrhizal fungi facilitate the invasion of *Solidago canadensis* L. in southeastern China. *Acta Oecologica*, 2014, 61: 71-77.
- [28] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [29] Elser J J, Dobberfuhl D R, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *Bioscience*, 1996, 46(9): 674-684.
- [30] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [31] Nouri E, Breuillin-Sessoms F, Feller U, Reinhardt D. Phosphorus and nitrogen regulate arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Petunia hybrida*. *PLoS One*, 2014, 9(3): e90841.
- [32] 尹丽, 胡庭兴, 刘永安, 姚史飞, 马娟, 刘文婷, 何操. 干旱胁迫对不同施氮水平麻疯树幼苗光合特性及生长的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(3): 569-576.
- [33] Awaydul A, Zhu W Y, Yuan Y G, Xiao J, Hu H, Chen X, Koide R T, Cheng L. Common mycorrhizal networks influence the distribution of mineral nutrients between an invasive plant, *Solidago canadensis*, and a native plant, *Kummerowia striata*. *Mycorrhiza*, 2019, 29(1): 29-38.
- [34] Fellbaum C R, Mensah J A, Cloos A J, Strahan G E, Pfeffer P E, Kiers E T, Bücking H. Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. *New Phytologist*, 2014, 203(2): 646-656.
- [35] Brundrett M C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 2002, 154(2): 275-304.