

DOI: 10.5846/stxb202105181301

高文礼,陈晓楠,伊力努尔·艾力,马晓东.不同水分处理下双接种丛枝菌根真菌和根瘤菌对疏叶骆驼刺生长及氮素转移的影响.生态学报,2022,42(16):6816-6826.

Gao W L, Chen X N, Yiliner · Aili, Ma X D. Effects of double inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia under different water treatments on growth and nitrogen transfer of *Alhagi sparsifolia*. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(16): 6816-6826.

不同水分处理下双接种丛枝菌根真菌和根瘤菌对疏叶骆驼刺生长及氮素转移的影响

高文礼,陈晓楠,伊力努尔·艾力,马晓东*

新疆师范大学生命科学学院 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室,乌鲁木齐 830054

摘要:以疏叶骆驼刺为研究对象,设定 3 个水分梯度正常水分(土壤相对含水量 $(70\pm 5)\%$)、干旱胁迫(土壤相对含水量 $(20\pm 5)\%$)和复水处理(干旱胁迫 60 天后恢复至正常水分)与四组接种处理(单接种丛枝菌根真菌(AMF)、单接种根瘤菌、双接种 AMF+根瘤菌和不接种),分析不同水分条件下双接种丛枝菌根真菌和根瘤菌对疏叶骆驼刺的生长以及供、受体疏叶骆驼刺之间氮素转移的影响。结果表明,正常水分处理时,双接种疏叶骆驼刺的 AMF 侵染率、地上生物量、地下生物量、总生物量以及氮含量均要高于单接种处理;根瘤数量、最大荧光(F_m)、初始荧光(F_o)、最大光化学效率(F_v/F_m)与单接种处理之间无差异;在遭遇干旱胁迫时,双接种疏叶骆驼刺的 AMF 侵染率、总生物量、 F_v/F_m 均小于单接种处理;地上生物量、地下生物量、根瘤数、 F_m 、 F_o 以及氮含量与单接种之间无差异。复水后,双接种疏叶骆驼刺的地上生物量、地下生物量、总生物量、根瘤数均优于单接种;AMF 侵染率、氮含量低于单接种; F_m 、 F_o 、 F_v/F_m 均与单接种之间无差异。在氮素转移方面,正常水分时,双接种与单接种的氮素转移率无差异,在遭遇干旱胁迫时,双接种疏叶骆驼刺的氮素转移率显著降低,即使复水后,仍得不到恢复。可见,与单接种 AMF 或单接种根瘤菌相比,双接种 AMF 和根瘤菌在正常水分时更具有优势,干旱胁迫会导致 AMF 和根瘤菌协同促生优势的减弱,复水后双接种疏叶骆驼刺能及早的对水分变化做出响应,对其生长具有一定的补偿作用,但仍不能抵消干旱胁迫所带来的损伤。丛枝菌根网络促进氮素转移一定程度上提高了疏叶骆驼刺幼苗耐旱性,但是在干旱条件下双接种疏叶骆驼刺的氮素转移率要低于单接种 AMF,复水后仍得不到恢复。

关键词:疏叶骆驼刺;丛枝菌根真菌;根瘤菌;菌根网络;氮素转移

Effects of double inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia under different water treatments on growth and nitrogen transfer of *Alhagi sparsifolia*

GAO Wenli, CHEN Xiaonan, YILINUER · Aili, MA Xiaodong*

Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, College of life science, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China

Abstract: In this study, three water gradients and four inoculation treatments were established to analyze the effects of a double inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and rhizobia on the growth of *Alhagi sparsifolia* and nitrogen between the donor and recipient plants. The water gradient included normal water (soil relative water content $(70\pm 5)\%$), drought stress (soil relative water content $(20\pm 5)\%$) and rewatered treatment (return to the water content after 60 days of drought stress). The plants were inoculated singly with AMF or rhizobia. In addition, other plants were inoculated with both organisms (double AMF+rhizobia inoculation), and there was a control of no inoculation. The infection rate of AMF, the

基金项目:国家自然科学基金项目(42067067);新疆维吾尔自治区自然科学基金项目(2020D01A74)

收稿日期:2021-05-18; 网络出版日期:2022-04-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mxdl1107@126.com

aboveground, belowground total biomass and the nitrogen content of double inoculation treatment was higher than that of the single inoculation when there was a normal amount of water. The nodule number, Fm , Fo and Fv/Fm did not differ from those of the single inoculation treatment. However, the AMF infection rate, total biomass and Fv/Fm rate of the double inoculation treatment were all lower than those of single inoculation under drought stress. There was no difference in the aboveground and belowground biomass, nodule number, Fm , Fo and nitrogen content compared with the single inoculation under drought stress. After rehydration, the aboveground, belowground and total biomass and the number of nodules on *A. sparsifolia* that had been treated with both AMF and rhizobia were higher than those inoculated singly. The rates of infection and nitrogen content rate of AMF after rehydration were lower than those that followed a single inoculation. The values of Fm , Fo , Fv/Fm did not differ from those of the single inoculation. An analysis of the amount of nitrogen transfer indicated that there was no difference between double and single inoculation under normal water conditions. However, the growth of *A. sparsifolia* that had been double inoculated decreased significantly under drought stress and could not be restored even after rehydration. It was apparent that the double inoculation of AMF and rhizobia compared with their single inoculation provides more benefits when the water content is normal and that drought stress will weaken the ability of AMF and rhizobia to synergistically enhance plant growth. After rehydration, *A. sparsifolia* that had been treated with both species quickly responded to changes in the water content. This ability can somewhat compensate for the effects of drought stress. However, it still cannot offset the damage. Arbuscular mycorrhizal network promoted nitrogen transfer and increased drought tolerance of *A. sparsifolia* seedlings to a certain extent. However, the nitrogen transfer rate of double inoculation was lower than that of the single inoculation of AMF under drought conditions, which could not be reversed after rehydration.

Key Words: *Alhagi sparsifolia*; arbuscular mycorrhizal fungi; rhizobia; mycorrhizal network; nitrogen transfer

疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)是豆科骆驼刺属的多年生草本植物,生长于干旱、半干旱荒漠地区,凭借自身极强的抗干旱、抗盐碱、适应性强等特点,在塔里木盆地南缘的绿洲—荒漠过渡带上大面积分布^[1]。成年骆驼刺的根系可达地下数十米吸收水分和养分^[2],因此可在蒸发强烈的塔里木河流域自然生长,对于防风固沙及涵养水源等方面具有非常重要的作用;同时,疏叶骆驼刺含有丰富的蛋白质,是一种优良的饲料,在畜牧生产中占有一定的地位^[3];另外,疏叶骆驼刺与根瘤菌共生形成根瘤,使疏叶骆驼刺可以直接将大气中游离的氮固定下来,是干旱区生态系统中氮素循环的关键环节。所以,疏叶骆驼刺具有极高的经济价值和生态价值。

土壤微生物是植物生长过程中重要的影响因子。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)可以与陆地绝大多数的维管植物形成互利共生的丛枝菌根共生体^[4-5],其根外菌丝能扩大根系吸收范围,促进寄主植物对水分、养分的吸收,增加寄主植物的抗逆性^[6]。丛枝菌根真菌的根外菌丝可以同时侵染不同植物,在土壤生态群落中形成庞大的地下菌根网络,通过丛枝菌根网络的介导,不同植物之间可以进行氮、磷等养分以及水分的交流,调节植物之间的营养流动^[7]。根瘤菌(*Rhizobium*)是土壤中普遍存在的一种革兰氏阴性细菌,可与豆科植物根系形成互利共生结构—根瘤,帮助植物将空气中游离的氮转化为可以吸收利用的铵态氮^[8],对于植物初期定植以及整个生态系统的氮素循环来说,都具有重要的意义。

疏叶骆驼刺可同时被丛枝菌根真菌和根瘤菌侵染,形成 AMF-疏叶骆驼刺-根瘤的三重共生体。三重共生体结构中,三者相互作用又相互影响。AMF 的根外菌丝,可以深入根系到达不了的土壤缝隙,帮助植物扩大养分及水分的吸收范围,从而提高植物的抗逆性;根瘤的固氮效应,减少氮营养对疏叶骆驼刺生长的限制作用;作为寄主植物的疏叶骆驼刺,其发达的根系,为 AMF 和根瘤菌提供了生长的立地条件,同时作为回报,将光合作用产生的碳传递给 AMF 和根瘤,以供 AMF 和根瘤的生长。有研究发现,同时双接种 AMF 和根瘤菌时,可以增加 AMF 的侵染率以及根瘤的数量,促进植物的生长发育,提高植物的抗逆性^[9]。但是双接种的正效应具有一定的局限性,受到 AMF、根瘤菌以及植物之间不同种类组合的匹配关系以及土壤条件的影响^[10]。

以往关于 AMF 和根瘤菌双接种的研究多在农业生态系统中,系统内营养条件相对丰富,而关于双接种在荒漠生态系统这样资源匮乏地区的研究鲜有报道。因此,本研究在塔里木河实施间歇性生态输水的大背景下,以恢复生态学的理论为指导,着重探讨塔河下游优势物种疏叶骆驼刺在幼苗期双接种 AMF 和根瘤菌处理下对干旱胁迫及复水之后的生长、生理响应以及双接种处理下基于丛枝菌根网络介导的氮素转移情况,为塔里木河流域的生态恢复提供科学的理论支撑。

1 材料与方法

1.1 实验材料

供试植物疏叶骆驼刺种子及实验用土均采集于塔里木河下游骆驼刺群落分布区,沙土过 2 mm 筛去除杂质后经流水冲洗 2 次,然后在 110℃、0.14 MPa 下连续湿热灭菌 1 h 备用,育苗期在每个分室内添加 500 mL 的 1/8 MS 营养液,以求每个实验装置内的土壤初始理化性质一致。控制实验开始前测得供试沙土土壤的田间持水量为 22.75%,平均全磷含量为 0.69 g/kg,有效磷含量为 17.2 mg/kg,全钾含量为 22 g/kg,全氮含量为 0.64 g/kg,有效氮含量为 13.2 mg/kg,pH 为 7.7。供试丛枝菌根真菌采用比例为 1:1 幼套球囊霉 (*Glomus etunicatum*) 和摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*) 的混合菌

种,来源于新疆农科院微生物研究所,菌剂孢子密度 25 个/mL;根瘤菌为天山中慢生根瘤菌 (*Mesorhizobium tianshanense*),购于中国微生物菌种查询网,网址为 <https://www.biobw.org/>,菌种编号为 bio-03285。

1.2 实验装置

实验装置如图 1 所示,将两个高 30 cm,直径 15 cm 的 PVC 三通管中间用 PVC 管道相连,连接部分由两层 20 μm 滤膜(20 μm 滤膜允许根外菌丝通过,阻止根系通过)分隔成两分室,左面为供体室,作接种处理及同位素注射处理。供体室底部内嵌高 5 cm 的同位素注射室,注射室顶部用 20 μm 滤膜封盖,允许 AMF 根外菌丝进入,阻挡植物根系进入。供体室与受体室之间为双层 20 μm 滤膜阻挡,中间有 2 mm 的空隙,此空气隔层可阻挡根系的通过。因水分流动所产生的氮素转移误差,后续菌丝氮素转移量均通过差减法(减去无菌丝网络装置受体室内¹⁵N 含量)计算获得,尽量将误差减至最小。

1.3 实验方法

选取颗粒饱满、大小基本一致的疏叶骆驼刺种子分别播种于供体室、受体室。实验共设 4 种接种处理,分别为单接种 AMF(A)、单接种根瘤菌(R)、双接种 AMF+根瘤菌(双接种)以及不接种(CK);3 个水分处理,分别为正常水分处理(土壤相对含水量(70±5)%,D0),干旱胁迫处理(土壤相对含水量(20±5)%,D1)以及复水处理(干旱胁迫 60 d 后复水至正常水分,5 d 后收获,D2),用 WET 水分测定仪测定土壤水分,并用称重法控制水分。每组实验装置内装入 8 kg 经过湿热灭菌的沙土,每个分室(供体室、受体室)各有 4 kg 土样;接种 AMF 的方法为在供体室土壤表层均匀接种 40 g AMF 菌剂(菌剂为包含孢子和菌丝的土壤混合物),对照组加入等量的灭活菌土;接种根瘤菌的方法为将根瘤菌剂在 YMA 培养基上 25℃ 活化培养 3 d,然后转入盛有 1000 mL YMA 培养液的三角瓶中震荡培养 30 h 后,配成根瘤菌悬液 10⁴ CFU/mL,每盆接种 100 mL,对照组添加 100 mL 的蒸馏水。育苗 1 个月后,进行齐苗和间苗,留下两株健康生长、长势一样的幼苗进行室内控制实验。待植株收获的前 5 d,在同位素注射室内进行同位素的注射。将自然丰度为 99.01%的¹⁵NH₄Cl 配置成 0.1 mol/L 的溶液,每盆以环形等位选取 10 个位点,在土壤中均匀注射 10 mL,让同位素在同位素注射室的土壤中充分扩散,5 d 后收获植株进行指标检测。将每个处理的供体、受体植株分别剪成细碎小块,置于研钵中,在干燥箱中

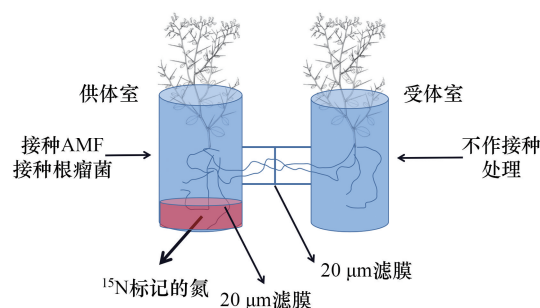


图1 实验装置模式图

Fig.1 Schematic diagram of experimental equipment

AMF:丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi

105℃杀青 15 min,然后 80℃烘干至恒重,将烘干的样品研磨粉碎后,称取不少于 0.5 g 样品,装进离心管中,用封口膜密封,用于测定全氮含量和氮转移率,样品测定由北京中科院植物所同位素分析测试中心完成。

1.4 指标测定

1.4.1 共生体生长指标

(1)AMF 侵染率测定:干旱胁迫培养 60 d 后,收获疏叶骆驼刺,将根系洗净后剪成 1—2 cm,进行固定、碱解离、酸化、染色的步骤,具体如下:①固定:按 70%乙醇:6 mol/L 乙酸 = 6:1 的比例配置成固定液,将剪好的根段放入固定液中固定 12 h。②碱解离:用蒸馏水冲洗掉固定液,加入 1 mol/L KOH 溶液,没过根系,解离 15 min。③酸化:用蒸馏水冲洗掉碱液,加入 0.1 mol/L HCl 溶液,没过根系,3—5 min 后,蒸馏水洗去酸液。④染色:将水洗后的根样置于试管中,加入 0.25 g 台盼蓝+250 mL 甘油+250 mL 乳酸配制而成的染色液,没过样品,室温下染色 1 h。水洗一遍后,将样品放入塑料小瓶中,加入等量甘油和乳酸混合的贮存液,没过样品,室温下放置,于光学显微镜下观察。将染好色的根样平铺在载玻片上,轻轻盖上盖玻片,制成装片,先用 4×物镜观察,发现可疑现象后,再用 10×物镜观察。观察根系内是否有菌丝、丛枝和泡囊等典型菌根结构。

侵染率的计算:根据网格交叉法,先统计 AMF 侵染根段数,将染色后的根系置于直径 9 cm 带有网格的培养皿中,10×10 倍镜下观察根系与网格交叉部位是否有菌根结构^[11-12]。AMF 侵染率的计算公式如下:

$$\text{AMF 侵染率}(\%) = \text{侵染根段数} / \text{全部根段数} \times 100\%$$

(2)根瘤数量:在解剖镜下进行形态学观察,记录每株的根瘤数量及生长部位。

1.4.2 骆驼刺生长及生理指标

(1)生物量测定:将植株从基径处分为地上、地下两部分,105℃杀青 15 min,然后置于 80℃的恒温干燥箱中烘干至恒重,称其干重,计算根冠比。

$$\text{根冠比} = \text{地下部分干重} / \text{地上部分干重}$$

(2)叶绿素荧光相关指标:于干旱胁迫后第 10 天、15 天和 20 天以及复水后的第 5 天分别测定荧光参数。选取晴朗天气,使用 Junior-Pam 便携式调制叶绿素荧光仪,于 10:00—18:00 之间,每隔 2 h 测定一次光适应状态下植物的叶绿素荧光反应,测定植株叶片的初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)和最大光化学效率(F_v/F_m),测定时选取同一植株不同的叶片和不同的位点进行,每个处理重复 6 次。

1.4.3 氮素吸收转移指标

$$\text{总氮量}(\text{mg/g}) = \text{干物质质量}(\text{g}) \times \text{全氮百分含量}\%$$

$$\text{N 转移}(\%) = [^{15}\text{N 受体} / (^{15}\text{N 供体} + ^{15}\text{N 受体})] \times 100$$

1.5 数据处理

采用 SPSS 21.0 软件进行多因素方差分析,用 Duncan 法在 0.05 水平进行多重比较,用 Origin 9.0 作图。

2 结果与分析

2.1 不同水分及接种处理对共生体的影响

2.1.1 不同水分及接种处理下 AMF 侵染率的变化

R 处理和不接种的对照组的疏叶骆驼刺根系均未发现泡囊和丛枝等典型的丛枝菌根真菌结构,而 A 处理和双接种处理的疏叶骆驼刺根系发现大量泡囊、根外菌丝和丛枝等,且侵染率较高(图 2),说明土壤、种子灭菌效果以及 AMF 接种效果良好,符合预期。不同水分及接种条件下丛枝菌根真菌的侵染率如表 1 所示,不同接种处理对疏叶骆驼刺 AMF 侵染率产生不同的影响。在 D0 水分条件下,双接种疏叶骆驼刺的 AMF 侵染率要比 A 处理的高 9.20%,且差异性显著($P < 0.05$),而 D1 和 D2 水分条件下双接种疏叶骆驼刺的 AMF 侵染率显著低于 A 处理,分别比 AMF 处理的低 32.86%和 29.14%。A 处理和双接种处理的疏叶骆驼刺在 D1 水分条件下均显著降低了 AMF 的侵染率($P < 0.05$),D2 水分条件下的 AMF 侵染率与 D1 水分条件下无显著性差异($P > 0.05$),表明干旱降低了疏叶骆驼刺 AMF 的侵染率且复水对 AMF 侵染率无明显的补偿效应。

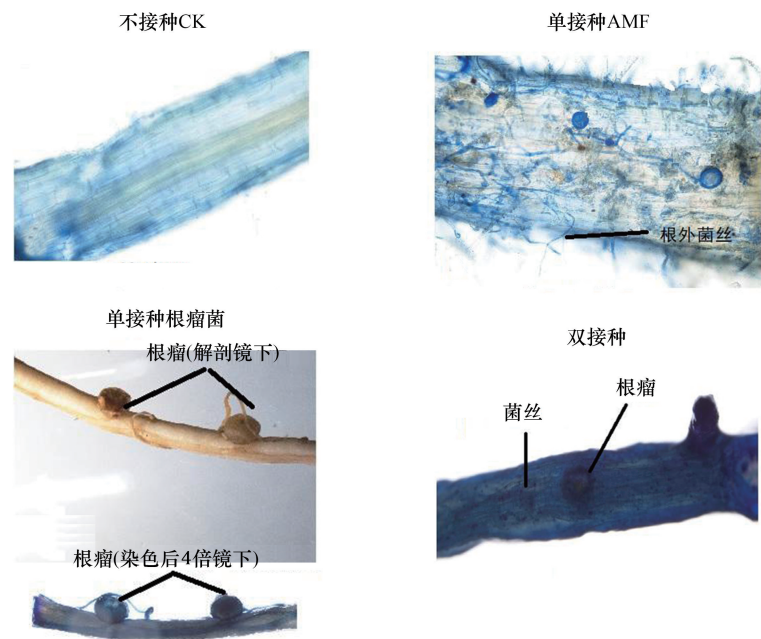


图 2 不同接种处理下 AMF 侵染及根瘤生长的变化

Fig.2 Changes of AMF infection and nodule growth under different inoculation treatments

表 1 不同水分及接种处理对疏叶骆驼刺 AMF 侵染率的影响

水分条件 Moisture regime	AMF 侵染率 Arbuscular mycorrhizal fungi infection rate/%			
	A Single inoculation of AMF	R Single inoculation of Rhizobia	双接种 Double inoculation of AMF+Rhizobia	CK No inoculation
D0	83.33±1.53bA	0cA	91.00±1.00aA	0cA
D1	69.00±8.00aB	0cA	46.33±2.08bB	0cA
D2	66.33±4.16aB	0cA	47.00±4.00bB	0cA

同列不同大写字母表示相同接种处理下,不同水分条件间差异显著($P<0.05$),同行不同小写字母表示相同水分条件下,不同接种处理间差异显著($P<0.05$);AMF:丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi;D0:土壤相对含水量(70±5)%soil relative water content (70±5)%;D1:土壤相对含水量(20±5)%soil relative water content(20±5)%;D2:干旱胁迫 60 d 后复水至正常水分,5 d 后收获 drought stress 60 days after rehydration 5 days

2.1.2 不同水分及接种处理下根瘤数量的变化

单接种 A 和不接种的对照组均未发现根瘤,而在单接种根瘤菌与双接种处理中均有根瘤的生长,说明土壤、种子灭菌处理以及根瘤菌的接种效果良好,与预期结果一致。水分对根瘤数量无显著性的影响($P>0.05$)。不同水分及接种处理下根瘤数量变化如表 2 所示,接种条件对根瘤数量无显著性的影响,三组水分条件下(D0、D1、D2)的 R 处理的骆驼刺和双接种处理的骆驼刺的根瘤数量均无显著性差别($P>0.05$)。干旱胁迫处理时两组接种处理的根瘤数无显著差异($P>0.05$),但在复水处理后,R 处理的疏叶骆驼刺的根瘤数要显著低于双接种处理的骆驼刺的根瘤数($P<0.05$)

2.2 不同水分及接种处理对疏叶骆驼刺生长的影响

2.2.1 不同水分及接种处理对疏叶骆驼刺生物量的影响

如表 3 所示,三组接种(A、R、双接种)处理与不接种相比均显著提高了疏叶骆驼刺的生物量(地上、地下、总生物量)($P<0.05$)。D0 水分条件下,双接种 A 和 R 处理的疏叶骆驼刺的地上生物量分别比不接种的对照组高 143.59%、76.92%、84.62%,对于地上生物量的促进作用,双接种显著优于两组单接种(A、R);D1 水分

条件下,双接种、A 和 R 处理的疏叶骆驼刺的地上生物量分别比不接种的对照组高 191.30%、191.30%和 169.57%,双接种与两组单接种之间无显著性差异($P>0.05$);D2 水分条件下的疏叶骆驼刺的地上生物量与 D0 水分条件下的疏叶骆驼刺地上生物量变化趋势一致,双接种优于两组单接种处理。地下生物量与总生物量的变化特点与地上生物量变化趋势一致,均为 D0 和 D2 水分处理时,双接种优于单接种,而 D1 水分条件下,单接种优于双接种。

表 2 不同水分及接种处理下根瘤数量的变化

Table 2 Changes of nodule number under different water and inoculation treatments				
水分条件 Moisture regime	根瘤数量 Nodule number			
	A	R	双接种	CK
D0	0bA	2.33±1.15aA	3.00±1.00aA	0bA
D1	0bA	2.00±1.00aA	1.67±0.58aA	0bA
D2	0bA	1.00±0.00bA	3.33±1.15aA	0bA

表 3 不同水分及接种处理下生物量的变化

Table 3 The changes of nodule number under different water and inoculation treatments				
水分条件 Moisture regime	接种处理 Inoculation mode	地上干重 Dry shoot weight/g	地下干重 Dry root weight/g	总生物量 Total biomass/g
D0	A	0.0072±0.0019bc	0.0347±0.0065bc	0.0419±0.005bc
	R	0.0069±0.0008bc	0.0313±0.004bcd	0.0382±0.0072bcd
	双接种	0.0095±0.001a	0.0652±0.0031a	0.0747±0.0049a
	CK	0.0039±0.0008d	0.0209±0.0018de	0.0248±0.0014def
D1	A	0.0067±0.0011c	0.0251±0.003cde	0.0381±0.0034cd
	R	0.0062±0.0008c	0.0233±0.0071cde	0.0295±0.008cde
	双接种	0.0067±0.0006c	0.0186±0.0023def	0.0253±0.0022de
	CK	0.0023±0.0014d	0.0142±0.0025ef	0.0165±0.0017ef
D2	A	0.0071±0.0023bc	0.0347±0.0042bc	0.0415±0.0054bc
	R	0.0066±0.0022c	0.0359±0.0021bc	0.0425±0.0032bc
	双接种	0.0086±0.0014ab	0.0431±0.0215b	0.0517±0.0228b
	CK	0.0038±0.001d	0.0076±0.0024f	0.0114±0.0033f
A		*	*	*
R		*	*	*
A×R		**	**	**
D1		ns	ns	ns
D2		ns	*	*
A×D1		*	*	*
A×D2		*	*	*
R×D1		*	*	*
R×D2		ns	ns	ns
A×R×D1		*	*	*
A×R×D2		*	*	*

同列不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$);*表示差异显著($P<0.05$),**表示差异极显著($P<0.01$),ns表示无显著性差异($P>0.05$)

相同接种处理,不同水分条件下的疏叶骆驼刺生物量(地上、地下和总生物量)比较,随着 D0—D1—D2 的水分变化,三组接种处理与对照组均呈现先下降再上升的生长趋势。两组单接种处理的疏叶骆驼刺在 D1 水分条件下的地上、地下和总生物量均低于 D0 水分条件下的疏叶骆驼刺,D2 条件下虽有一定的补偿效应,但地上、地下和总生物量仍低于 D0 水分条件,且差异性不显著($P>0.05$);双接种疏叶骆驼刺的地上、地下和

总生物量在 D1 水分条件下显著降低,分别比 D0 水分条件低 41.79%、250.54%、195.25%,D2 水分条件对双接种疏叶骆驼刺的地上、地下和总生物量有一定的补偿作用,但仍然低于 D0 水分条件,分别比 D0 水分条件低 10.47%、51.27%、44.49%。结果说明,无论是否接种,水分胁迫仍是降低疏叶骆驼刺生物量积累的主要原因,而三种接种处理均可以显著增加疏叶骆驼刺生物量的积累,在正常水分和复水条件下,双接种对于疏叶骆驼刺生物量积累的促进作用要优于单接种,但干旱胁迫条件下双接种的促生作用低于单接种处理。

2.2.2 不同水分及接种处理对疏叶骆驼刺叶绿素荧光的影响

如表 4 所示,在相同水分条件下,不同接种处理间比较,三种水分(D0、D1、D2)条件下 A 和双接种处理虽然提高了疏叶骆驼刺的最大荧光产量(F_m),但与不接种的对照组无显著差异($P>0.05$),而 R 处理的疏叶骆驼刺 F_m 在 D1 水分条件下比对照组低 23.81%,差异性显著($P<0.05$)。三组接种(A、R、双接种)处理的疏叶骆驼刺 F_o 均小于对照组,但在 D0 水分条件下,差异性不显著($P>0.05$);在 D1 水分条件下,两组单接种处理的疏叶骆驼刺 F_o 分别比对照组小 22.73%、28.26%,差异性显著($P<0.05$),双接种处理的疏叶骆驼刺 F_o 比对照组小 7.91%,未达到显著性差异;在 D2 水分条件下,三组接种(A、R、双接种)处理的疏叶骆驼刺 F_o 分别比对照组小 21.41%、14.35%、29.98%,但单接种 R 处理下 F_o 与对照组差异性不显著。

表 4 不同水分及接种处理对疏叶骆驼刺叶绿素荧光的影响

Table.4 Effects of different water content and inoculation on green fluorescence in the leaves of *Alhagi sparsifolia*

水分条件 Moisture regime	接种处理 Inoculation mode	最大荧光产量(F_m) Maximal fluorescence	初始荧光(F_o) Minimal fluorescence	最大光化学效率(F_v/F_m) Maximum photochemical efficiency of PSII
D0	A	533.00±12.76a	139.33±9.94bcd	0.74±0.182ab
	R	461.00±32.23ab	127.00±10.02cde	0.72±0.006ab
	双接种	536.33±50.63a	126.00±10.26cde	0.76±0.04a
	CK	504.67±18.44ab	151.67±9.13abc	0.70±0.007bc
D1	A	499.33±39.25ab	130.33±8.33bcde	0.73±0.010ab
	R	336.33±24.83c	121.00±9.64de	0.64±0.003d
	双接种	453.67±17.07ab	155.33±4.67ab	0.66±0.020cd
	CK	441.33±2.72ab	168.67±2.85a	0.62±0.004d
D2	A	453.00±25.42ab	122.33±0.88cde	0.73±0.016ab
	R	448.33±55.31ab	133.33±10.17bcde	0.70±0.024bc
	双接种	413.67±33.12bc	109.00±6.11e	0.73±0.024ab
	CK	524.33±27.51a	155.67±15.41ab	0.70±0.019b
A		ns	*	*
R		ns	*	ns
A×R		ns	*	*
D1		ns	*	*
D2		ns	ns	ns
A×D1		ns	ns	ns
A×D2		ns	ns	ns
R×D1		*	ns	*
R×D2		ns	ns	ns
A×R×D1		ns	*	*
A×R×D2		ns	ns	ns

最大光化学量子产量 F_v/F_m 表示 PSII 原初光能转化效率,在 D0 水分条件下,三组接种(A、R、双接种)处理均能提高疏叶骆驼刺的 F_v/F_m ,分别比对照组高 5.71%、2.86%、8.57%,但仅双接种的差异性显著($P<0.05$);D1 水分条件下,仅 A 处理的 F_v/F_m 显著高出对照组 17.74%,R 和双接种处理的 F_v/F_m 均与对照组无显著性差异($P>0.05$);D2 水分条件下,三组接种处理的 F_v/F_m 虽比对照组高,但是均未达到显著性差异。

相同接种处理,不同水分条件下比较:A、双接种和不接种的对照组的最大荧光产量 F_m 在三种水分(D0、D1、D2)条件下均无显著性的差异,仅 R 处理的疏叶骆驼刺 F_m 在 D1 水分条件下显低于 D0 水分时($P < 0.05$),复水(D2)后又恢复至 D0 水分时大小。两组单接种与对照组处理的疏叶骆驼刺的初始荧光 F_o 在三种水分(D0、D1、D2)条件之间均无显著性的差异,仅双接种处理时,随着 D0→D1→D2 的水分变化, F_o 值呈先上升后下降的趋势,且差异性显著($P < 0.05$)。A 处理的疏叶骆驼刺的 F_v/F_m 在三种水分条件下无显著性差异($P > 0.05$),而 R、双接种和对照组的 F_v/F_m 随着 D0→D1→D2 的水分变化,均为先下降再上升,且差异性显著($P < 0.05$)。

2.3 不同水分及接种处理对疏叶骆驼刺氮素吸收传递的影响

2.3.1 不同水分及接种处理下供、受体骆驼刺全氮含量的变化

三组接种处理在不同水分条件时均能提高疏叶骆驼刺氮素的积累。如表 5 所示,在 D0 水分时,A、R 和双接种处理的疏叶骆驼刺氮含量分别比不接种的对照组高 48.06%、52.66%、61.60%,双接种显著优于 A 和 R 两组单接种处理($P < 0.05$);在 D1 水分条件下,双接种与 A 和 R 两组单接种之间氮含量的无显著性的差异($P > 0.05$);D1 水分条件下,A、R 和双接种处理的疏叶骆驼刺氮含量分别比不接种的对照组高 30.03%、35.94%、43.27%,三组接种处理之间无显著性差异;D2 水分条件下,A、R 和双接种处理的疏叶骆驼刺氮含量分别比不接种的对照组高 61.43%、51.73%、44.78%,双接种处理与两组单接种之间无差异。三组接种处理及不接种对照组的疏叶骆驼刺氮含量在 D1 水分条件下均要小于 D0,且差异性显著($P < 0.05$);A 和 R 两组单接种处理的疏叶骆驼刺氮含量在 D2 水分条件下显著高于 D1,而双接种和对照组的氮含量在 D2 水分条件下与 D1 之间无显著差异($P > 0.05$)。说明,说明干旱导致了氮含量的降低,复水对两组单接种具有一定的补偿作用,而对于双接种而言,复水后仍然不能缓解干旱对氮含量所带来的负效应。

表 5 不同水分及接种处理对疏叶骆驼刺氮含量的影响

Table 5 Effects of different water and inoculation treatments on nitrogen content of *Alhagi sparsifolia*

植株 Plant	水分条件 Moisture regime	氮含量 Nitrogen content/(mg/g)			
		A	R	双接种	CK
供体植物 Donor plant	D0	3.3520±0.0164cB	3.4563±0.0178bA	3.6587±0.0261aA	2.2640±0.0268dA
	D1	2.8087±0.0207aD	2.9363±0.0218aC	3.0947±0.0182aB	2.1600±0.0361bBC
	D2	3.4917±0.0165aA	3.2820±0.0253aB	3.1317±0.0164aB	2.1630±0.0179bBC
受体植物 Receiver plant	D0	3.0200±0.0312aC	2.1550±0.0241bD	3.0703±0.0182aB	2.2273±0.0137bAB
	D1	2.6247±0.0115aE	1.9233±0.019bEF	2.6080±0.0247aD	2.1463±0.0195bC
	D2	2.8167±0.0147aD	2.0180±0.0269bE	2.8070±0.0168aC	2.0023±0.0229bCD

R 处理的受体骆驼刺无从枝菌根网络介导,且无根瘤菌侵染,因此与对照组的受体骆驼刺的处理相同,表 5 中 R 处理的受体骆驼刺与对照组的受体骆驼刺之间氮含量无显著性的差异($P < 0.05$),也符合实验预期。受体骆驼刺氮含量如表 5 所示,A 与双接种处理的受体疏叶骆驼刺的氮含量均显著高于对照组,分别比对照组高 35.59%、37.85%(D0),22.29%、21.51%(D1),39.64%、40.19%(D2),A 与双接种处理之间氮含量无显著性差异。水分对于疏叶骆驼刺氮含量影响显著($P < 0.05$),R 处理与不接种的对照组的受体疏叶骆驼刺在 D1 水分条件下的氮含量显著低于 D0 水分条件下,D1 与 D2 水分条件之间无显著性差别($P > 0.05$)。A 处理和双接种处理的受体疏叶骆驼刺在 D0 水分条件下氮含量最大,D1 水分条件下最低,D2 水分条件下的氮含量虽然高于 D1,但是低于 D0,且差异性显著($P < 0.05$)。

2.3.2 不同水分及接种处理对微系统中氮素转移的影响

在无丛枝菌根网络介导的疏叶骆驼刺受体(R 处理及对照组处理)中检测到 ^{15}N 的含量平均值为 0.77%,此值减去 ^{15}N 自然丰度 0.368%,得出的 0.402%为水分流动所带来的氮转移率误差,图中所得氮转移率,均为减去误差后的值。丛枝菌根真菌网络介导的微生态系统中,对于氮素转移率的影响如图 3 所示,D0 水分条件下,双接种与 A 处理之间氮转移率无显著差异($P > 0.05$),而在 D1 和 D2 水分条件下,A 处理的氮转移率均要

优于双接种处理,分别比双接种高 91.19% (D1) 和 261.75% (D2),且差异性显著 ($P < 0.05$)。A 处理和双接种处理的疏叶骆驼刺通过丛枝菌根网络进行的氮素传递对水分有不同的响应。A 处理的疏叶骆驼刺的氮素转移率在 D1 水分条件下与 D0 无显著差异,在 D2 水分条件下的氮转移率显著高于 D0 与 D1;而双接种处理与 A 处理的氮转移率正好相反,D1 与 D2 两种水分条件之间氮转移率无显著差异,但 D0 水分条件下氮转移率要显著高于 D1 和 D2。

3 讨论

3.1 双接种对共生体的影响

有研究表明,双接种 AMF 和根瘤菌时,根瘤菌促使寄主植物根系类黄酮的排出,同时为 AMF 提供一部分的氮营养,有利于 AMF 孢子的萌发以及根外菌丝的生长,从而提高 AMF 的侵染^[13];AMF 的存在,又可以为根瘤的生长提供磷营养,并且 AMF 可以刺激结瘤因子 (Nod) 的表达^[14],促进根瘤的生长,因此同时接种 AMF 和根瘤菌产生协同促生效应。本研究结果中,正常水分情况下,双接种的疏叶骆驼刺 AMF 侵染率显著高于单接种 AMF,与前人研究结果一致^[15],但是在干旱胁迫以及复水条件下,双接种疏叶骆驼刺的 AMF 侵染率却显著低于单接种 AMF,AMF 和根瘤菌之间表现出拮抗效应,初步分析原因是水分条件的改变,致使 AMF 和根瘤菌之间的关系发生转变。疏叶骆驼刺遭遇干旱胁迫时,生长受到抑制^[2],降低了对共生体的碳投资,而 AMF 和根瘤菌共同着生在疏叶骆驼刺的根系,生态位重叠,当根系营养贫乏时,二者表现出竞争关系^[16-17]。

生物量是植物生长的主要参数,反映了植物碳固定的能力^[18]。在遭遇干旱胁迫时,植物的各种生化反应降低,导致生物量积累缓慢,而双接种 AMF 和根瘤菌能提高植物生物量的积累,缓解干旱胁迫带来的负效应^[19],本研究也发现,双接种疏叶骆驼刺的生物量(地上、地下生物量)显著高于未接种的对照组,但是 AMF 和根瘤菌对疏叶骆驼刺生物量的协同促生作用,随着水分的变化而变化。在正常水分条件下双接种的促生作用显著优于两组单接种,但在遭遇干旱胁迫时双接种与两组单接种处理之间的生物量无差异,复水后双接种的促生优势又得到恢复,因此分析干旱胁迫是造成 AMF 和根瘤菌协同促进作用受到限制的主要原因^[20]。

叶绿素荧光技术具有反应光合作用“内在性”的特点,对于植物光合作用的测定具有快速、准确、无损伤的优势,近年来这一技术被广泛应用于监测植物对于各种环境胁迫的响应。植物的 F_v/F_m 值一般在 0.7—0.8 之间,正常环境下基本稳定^[21],植物受到干旱胁迫常常会导致 PS II 光能捕获效率降低,最大荧光 F_m 降低,而初始荧光 F_o 升高,从而导致原初光能转化效率 F_v/F_m 降低^[22]。本研究表明,水分与接种处理对疏叶骆驼刺的 F_m 无显著影响,但疏叶骆驼刺在遭遇干旱胁迫时, F_o 显著升高,从而导致 F_v/F_m 降低。单接种根瘤菌对于疏叶骆驼刺光能捕获效率无影响,而接种 AMF 可以缓解因干旱胁迫导致的 F_v/F_m 降低^[23-24],还发现双接种的疏叶骆驼刺在正常水分时提高了其光能捕获效率,但在干旱胁迫下不仅没有协同促进的效果,反而比单接种时还要低,复水后可恢复至正常水分处理的水平,表明复水对双接种疏叶骆驼刺的光能捕获效率具有明显的补偿效应^[25]。

综合以上研究结果,发现双接种 AMF 和根瘤菌可以促进疏叶骆驼刺生物量以及光合作用的提高,但水分是二者是否表现出促生效果的限制因素。初步分析原因为水分是土壤营养流动的载体^[26],干旱时,土壤中营养流动性较差^[27],尤其是氮磷元素,导致根系营养贫乏,且疏叶骆驼刺遭受干旱胁迫的影响,生物量降低^[28],对共生体的碳投资减少^[29],从而在双接种 AMF 和根瘤菌时,二者因生态位的重叠,共同竞争根系营养,导致

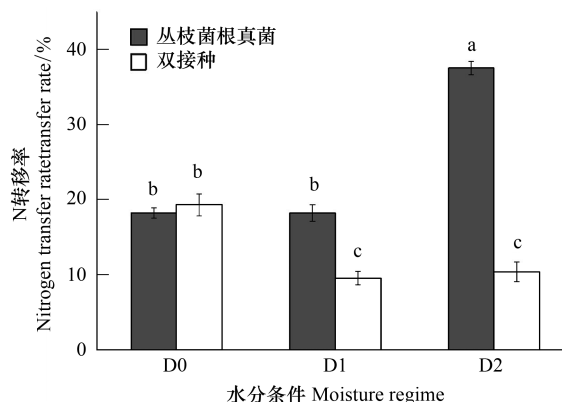


图3 不同水分及接种条件下氮素转移率的变化

Fig.3 Changes of nitrogen transfer rate under different water and inoculation conditions

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

双接种的促生效果降低,甚至不如单接种,复水后水分条件得到一定的改善,AMF 和根瘤菌又表现出协同促生作用,表明复水对双接种疏叶骆驼刺的生物量及光合作用具有明显的补偿效应。

3.2 双接种对氮素吸收转移的影响

氮素是植物生长发育必不可少的关键营养物质,受干旱胁迫的影响,氮有效性降低,难以被植物吸收利用,从而导致植物含氮量降低,致使植物生长迟缓^[30]。前人研究表明,在贫瘠土壤中,限制豆科固氮能力的主要为磷的吸收,双接种 AMF 和根瘤菌时,AMF 为根瘤提供固氮所需的磷,提高豆科植物的固氮能力,进而植物提供良好的氮营养供 AMF 生长,AMF 和根瘤菌表现出协同促进的作用^[31-32]。本研究结果也表明,在正常水分条件下,双接种疏叶骆驼刺显著提高了氮含量,且优于两组单接种处理,但是当遭遇干旱胁迫时,双接种对于氮素吸收的促进作用与两组单接种处理无差异,AMF 和根瘤菌并没有表现出协同促进的作用,在复水后,双接种处理的疏叶骆驼刺的氮含量与单接种仍无差异,这与 Tsimilli-Michael 等^[33]提出的资源匮乏的荒地上 AMF 和根瘤菌存在不同程度的拮抗性的结论一致。分析原因是 AMF 和根瘤菌共同生长在植物根系,同时竞争植物提供的碳水化合物及其他光合产物,当植物向共生体提供充足碳源时,AMF 和根瘤菌能够同时生长,表现为协同促进作用,当植物遭遇干旱胁迫时,光合作用降低,且根系营养条件较差,植物的碳固定能力较弱,因此对共生体的碳投资减少,AMF 和根瘤菌开始竞争根系的碳源,进而由正常水分时的协同促生作用,改变成干旱胁迫时的竞争作用。复水后,双接种疏叶骆驼刺的根瘤数量增多,但是 AMF 侵染率显著降低,因此即使复水恢复了一定的水分条件,但双接种疏叶骆驼刺的氮含量仍与单接种无差异。

AMF 侵染植物之后与植物形成丛枝菌根共生体,其根外菌丝不断扩展延伸,又可侵染其他植物,从而形成庞大的地下网络^[34]。桑钰等^[30]利用三分室培养箱种植怪柳和骆驼刺时研究发现,受体植物均有来自于供体植物的¹⁵N,说明通过丛枝菌根网络的介导,氮素可以在供体植物与受体植物之间进行传递。本研究同样在受体中发现了¹⁵N 的存在,但是由于实验装置中间未设置较宽的空气隔层,因此供、受体室之间仍存在非菌丝间的氮素交流产生的误差,经无菌根网络介导的对照组计算得出,水分流动等非菌丝间的氮素交流仅为 0.402%,这与实验所得丛枝菌根网络介导的 9.537%—37.550%氮素转移率相比,对结果未形成显著性的影响,因此研究结果证明了丛枝菌根网络可以介导两株植物之间的氮素转移,与前人研究结果一致。研究还发现干旱胁迫时,单接种 AMF 的疏叶骆驼刺氮素转移率与正常水分时无显著性的差异,表明丛枝菌根网络介导的氮传递具有一定的耐旱性,但是双接种疏叶骆驼刺在遭遇干旱胁迫时,氮转移率显著降低,即使复水后,仍得不到恢复。在干旱胁迫时,对于供体而言,双接种的骆驼刺氮含量与单接种 AMF 的氮含量无差异(表 5),而 AMF 侵染率却显著降低(表 1),在排除供体骆驼刺氮含量不足导致氮转移率降低的情况下,初步推测干旱胁迫导致的 AMF 侵染率降低是氮转移率降低的主要原因^[35]。

综上所述,三组接种处理(A、R 和双接种)均能促进疏叶骆驼刺的生长发育,正常水分条件下,AMF 和根瘤菌表现出协同促进的作用,促生优势明显高于两组单接种;在遭遇干旱胁迫时,虽然双接种与不接种的对照组相比也能促进疏叶骆驼刺的生长,但是与两组单接种的促生效果无差异,复水后,双接种的促生优势又得到恢复。可见,水分条件是导致 AMF 与根瘤菌协同还是竞争关系的关键因素,复水对双接种疏叶骆驼刺的生长发育具有明显的补偿作用。

4 结论

(1) 正常水分条件(D0)下,双接种疏叶骆驼刺的 AMF 侵染率、地上生物量、地下生物量、总生物量以及氮含量均要高于单接种处理;根瘤数量、 F_m 、 F_o 、 F_v/F_m 与单接种处理之间无差异。

(2) 在干旱胁迫条件下(D1),双接种疏叶骆驼刺的 AMF 侵染率、总生物量、 F_v/F_m 均小于单接种处理;地上生物量、地下生物量、根瘤数、 F_m 、 F_o 以及氮含量与单接种之间无差异。

(3) 复水(D2)后,双接种疏叶骆驼刺的地上生物量、地下生物量、总生物量、根瘤数均优于单接种;AMF 侵染率、氮含量低于单接种; F_m 、 F_o 、 F_v/F_m 均与单接种根瘤菌之间无差异,但要小于单接种 AMF 处理。

(4)在氮素转移方面,正常水分(D0)时,双接种处理与单接种处理的疏叶骆驼刺氮素转移率无差异,而干旱胁迫水分条件(D1)时,双接种疏叶骆驼刺的氮素转移率显著降低,即使复水(D2)后,仍得不到恢复。

参考文献(References):

- [1] 新疆植物志编辑委员会. 新疆植物志: 第三卷. 乌鲁木齐: 新疆科学技术出版社, 2011: 411-420.
- [2] 曾凡江, 郭海峰, 刘波, 曾杰, 邢文娟, 张晓蕾. 多枝怪柳和疏叶骆驼刺幼苗生物量分配及根系分布特征. 干旱区地理, 2010, 33(1): 59-64.
- [3] 贾恢先, 赵曼容. 西北盐生草甸上几种主要牧草的化学成份分析. 中国草原, 1988, (3): 57-60.
- [4] Lanfranco L, Young J P W. Genetic and genomic glimpses of the elusive arbuscular mycorrhizal fungi. Current Opinion in Plant Biology, 2012, 15(4): 454-461.
- [5] 邓胤, 申鸿, 郭涛. 丛枝菌根利用氮素研究进展. 生态学报, 2009, 29(10): 5627-5635.
- [6] 彭琪, 何红花, 张兴昌. 低磷环境下接种丛枝菌根真菌促进紫花苜蓿生长和磷素吸收的机理. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(2): 293-300.
- [7] 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.
- [8] 江木兰, 张学江, 徐巧珍, 胡小加, 张银波. 大豆-根瘤菌的固氮作用. 中国油料作物学报, 2003, 25(1): 50-53, 58-58.
- [9] 刘忆, 袁玲. 根瘤菌和 AM 真菌对紫花苜蓿结瘤和产质量的影响. 土壤学报, 2020, 57(5): 1292-1298.
- [10] 王华. 沙冬青与根瘤菌和丛枝菌根真菌(AMF)共生关系影响因素的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
- [11] Megonigle T P, Miller M H, Evans D G, Fairchild G L, Swan J A. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, 1990, 115(3): 495-501.
- [12] 盛萍萍, 刘润进, 李敏. 丛枝菌根观察与侵染率测定方法的比较. 菌物学报, 2011, 30(4): 519-525.
- [13] Abdel-Lateif K, Bogusz D, Hoche V. The role of flavonoids in the establishment of plant roots endosymbioses with arbuscular mycorrhiza fungi, rhizobia and Frankia bacteria. Plant Signaling & Behavior, 2012, 7(6): 636-641.
- [14] Xie Z P, Staehelin C, Vierheilig H, Wiemken A, Jabbouri S, Broughton W J, Vogeli-Lange R, Boller T. Rhizobial nodulation factors stimulate mycorrhizal colonization of nodulating and nonnodulating soybeans. Plant Physiology, 1995, 108(4): 1519-1525.
- [15] 李淑敏, 武帆. 大豆/玉米间作体系中接种 AM 真菌和根瘤菌对氮素吸收的促进作用. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(1): 110-116.
- [16] Dubova L, Šenberga A, Alsina I. The effect of double inoculation on the broad beans (*Vicia faba* L.) yield quality. Research for Rural Development, 2015, 1: 34-39.
- [17] Jia Y S, Gray V M, Straker C J. The influence of Rhizobium and arbuscular mycorrhizal fungi on nitrogen and phosphorus accumulation by *Vicia faba*. Annals of Botany, 2004, 94(2): 251-258.
- [18] 宇万太, 于永强. 植物地下生物量研究进展. 应用生态学报, 2001, 12(6): 927-932.
- [19] 刘小光, 李雅慧, 李志芳. 间作和双接种对玉米和菜豆生长的影响. 中国农学通报, 2014, 30(28): 182-188.
- [20] Bethlenfalvay G J, Brown M S, Stafford A E. Glycine-Glomus-Rhizobium symbiosis; II. Antagonistic effects between mycorrhizal colonization and nodulation. Plant Physiology, 1985, 79(4): 1054-1058.
- [21] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.
- [22] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. 生态学报, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [23] 高雁琳, 李钧敏, 闫明. 接种 AMF 对煤矿废弃物上高丹草的生长和叶绿素荧光的影响. 广西植物, 2016, 36(5): 539-547.
- [24] 马坤, 王彦洪, 杨建军, 李璐, 王颖, 马焕成. 不同干旱胁迫条件下丛枝菌根真菌对木棉叶绿素荧光参数的影响. 植物资源与环境学报, 2017, 26(3): 35-43.
- [25] 张玉玉, 王进鑫, 马戎, 吕国利, 冯树林. 土壤干旱及复水对侧柏叶绿素荧光参数的影响. 水土保持研究, 2021, 28(2): 242-247, 255-255.
- [26] 邹慧, 高光耀, 傅伯杰. 干旱半干旱草地生态系统与土壤水分关系研究进展. 生态学报, 2016, 36(11): 3127-3136.
- [27] 孟庆华, 傅伯杰. 景观格局与土壤养分流动. 水土保持学报, 2000, 14(3): 116-121.
- [28] 王明慧. 多枝怪柳幼苗生长和光合生理特性对水分胁迫的响应[D]. 乌鲁木齐: 新疆师范大学, 2015.
- [29] 李元敬, 刘智蕾, 何兴元, 田春杰. 丛枝菌根共生体中碳、氮代谢及其相互关系. 应用生态学报, 2014, 25(3): 903-910.
- [30] 桑钰, 高文礼, 再努尔·吐尔逊, 范雪, 马晓东. 干旱胁迫下 AMF 对多枝怪柳幼苗和疏叶骆驼刺根系生长和氮素吸收分配的影响. 干旱区研究, 2021, 38(1): 247-256.
- [31] Benbrahim K F, Ismaili M. Interactions in the symbiosis of acaciasaligna with glomusmosseae and rhizobium in a fumigated and unfumigated soil. Arid Land Research and Management, 2002, 16(4): 365-376.
- [32] 丁效东, 张林, 李淑仪, 冯固. 丛枝菌根真菌与根瘤菌接种对大豆根瘤分布及磷素吸收的影响. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(3): 662-669.
- [33] Tsimilli-Michael M, Eggenberg P, Biro B, Köves-Pechy K, Vörös I, Strasser R J. Synergistic and antagonistic effects of arbuscular mycorrhizal fungi and Azospirillum and Rhizobium nitrogen-fixers on the photosynthetic activity of alfalfa, probed by the polyphasic chlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P. Applied Soil Ecology, 2000, 15(2): 169-182.
- [34] 杨应, 蒋长洪, 何跃军, 欧静, 王鹏鹏, 司建朋, 何敏红, 林艳. 丛枝菌根网对喀斯特适生植物氮、磷化学计量特征的影响. 植物生理学报, 2017, 53(12): 2078-2090.
- [35] 罗园. 干旱胁迫下 AMF 对柑橘细胞膜、内源多胺和水杨酸的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2009.