

广州地区7种菊科入侵植物丛枝菌根侵染和根际土壤孢子密度的生境差异性分析

胡文武, 辛国荣*, 郭健桦, 彭雪

(广东省热带亚热带植物资源与利用重点实验室, 生物多样性演化与保护广东普通高校重点实验室, 中山大学生命科学院, 广州 510275)

摘要: 为了解广州地区 7 种菊科(Compositae)入侵植物与丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)的互作共生关系, 调查了这 7 种菊科入侵植物在 4 种生境中的 AMF 侵染和根际土壤孢子密度, 并分析土壤因子对 AMF 的影响。结果表明, 7 种入侵植物根内均受到 AMF 侵染, 根际土壤中均检测到 AMF 孢子; AMF 侵染在宿主间差异显著, 生境间的差异不显著; 孢子密度在生境和宿主间的差异均显著, 人工绿地、农田果园的 AMF 孢子密度均显著高于森林周边和滨海地带。相关性分析表明, 农田果园生境的根际土壤孢子密度与土壤有机质含量呈显著负相关关系; 森林周边生境的 AMF 总侵染率与土壤全氮呈极显著正相关关系; 人工绿地的 AMF 总侵染率与土壤速效氮含量呈显著负相关关系; 滨海地带的 AMF 总侵染率与土壤有效磷含量呈显著负相关关系。这些对理解菊科植物入侵机理具有非常重要的作用。

关键词: 丛枝菌根真菌; 侵染率; 孢子密度; 菊科; 入侵植物; 生境

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.02.010

Habitat Difference Analysis of Arbuscular Mycorrhizal Colonization and Spore Density for Seven Compositae Invasive Species in Guangzhou

HU Wen-wu, XIN Guo-rong*, GUO Jian-hua, PENG Xue

(Guangdong Key Laboratory of Plant Resources, Key Laboratory of Biodiversity Dynamics and Conservation of Guangdong Higher Education Institutes, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: In order to understand the symbiosis of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) with Compositae invasive plants in Guangzhou, the AMF colonization rate and spore density of 7 Compositae invasive plant species in four habitats were studied, and the effect of soil factors on AMF was also analyzed. The results showed that all the investigated plants were colonized by AMF, AMF spores were detected from all soil samples. AMF colonization rate showed significant difference among hosts, but not among habitats. AMF spore density was significantly different both among hosts and habitats, among which, spore density was significantly higher in artificial green land, farmland and orchard than that in forest surround and coastal area. Correlation analysis showed that spore density was negatively correlated with soil organic matter content in farmland and orchard, AMF colonization rate was positively correlated with total N content in forest surround, AMF colonization rate was negatively correlated with available N content and available P content in artificial green land and coastal area, respectively. These could play an important role in understanding the invasion mechanisms of Compositae species.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi; Colonization rate; Spore density; Compositae; Invasive plant; Habitat

收稿日期: 2014-05-08

接受日期: 2014-09-06

基金项目: 广东省自然科学基金项目(S2013010012346)资助

作者简介: 胡文武(1989~), 男, 硕士。E-mail: huwenwu55@126.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: lssxgr@mail.sysu.edu.cn

长期以来,外来植物入侵的相关研究一直备受关注。入侵植物不仅会破坏生态系统结构和功能的稳定性,还会对人类健康等带来威胁^[1],随着经济全球化发展和人类活动对自然影响的加剧^[2],外来植物入侵所带来的问题日益严峻。

据Li等^[3]统计,中国约有陆生外来入侵植物277种,其中以菊科(Compositae)、豆科(Leguminosae)、禾本科(Gramineae)最多。华南地区处于我国对外开放的前沿地带,外来植物入侵较为严重,目前已报道的恶性外来物种包括加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)、凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)、互花米草(*Spartina alterni*)、薇甘菊(*Mikania micrantha*)等^[4-5],其中以菊科种类最多。王忠等^[6]的调查表明,广州市现有73种外来入侵植物,菊科植物就有19种。

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)能够与许多陆生植物形成共生关系^[7],这种共生结构具有很高的营养和水分吸收效率^[8],对植物抗病性^[9]、耐旱性^[10]等都具有很大帮助。入侵植物可以通过改变入侵地AMF群落结构,从而获得对本地植物的竞争优势^[11]。菌根植物入侵后可以增

加入入侵地AMF多样性和丰富度^[12-13],也可以降低自身AMF侵染,达到在入侵地的繁殖优势^[14]。

可见,探究外来入侵植物根际AMF,对于理解其入侵机理具有非常重要的作用。由于菊科入侵植物种类繁多,且菊科植物一般为菌根植物,了解菊科入侵植物的AMF共生状况,成为了入侵植物与AMF共生关系研究中不可或缺的一部分。本研究选择7种广州地区常见的菊科入侵植物为研究对象,通过调查不同生境菊科入侵植物根内AMF侵染情况、测定根际土壤AMF孢子密度,以揭示广州地区菊科入侵植物的AMF共生状况和生境差异;并分析AMF侵染和孢子密度与土壤理化因子的相关性,探讨菊科入侵植物与AMF共生的影响因素,为进一步研究入侵植物与AMF关系提供基础。

1 采样和方法

1.1 采样地点

在广州地区选取4个采样点(图1),分别为上涌果树公园(23°5' N; 113°18' E)、火炉山森林公园

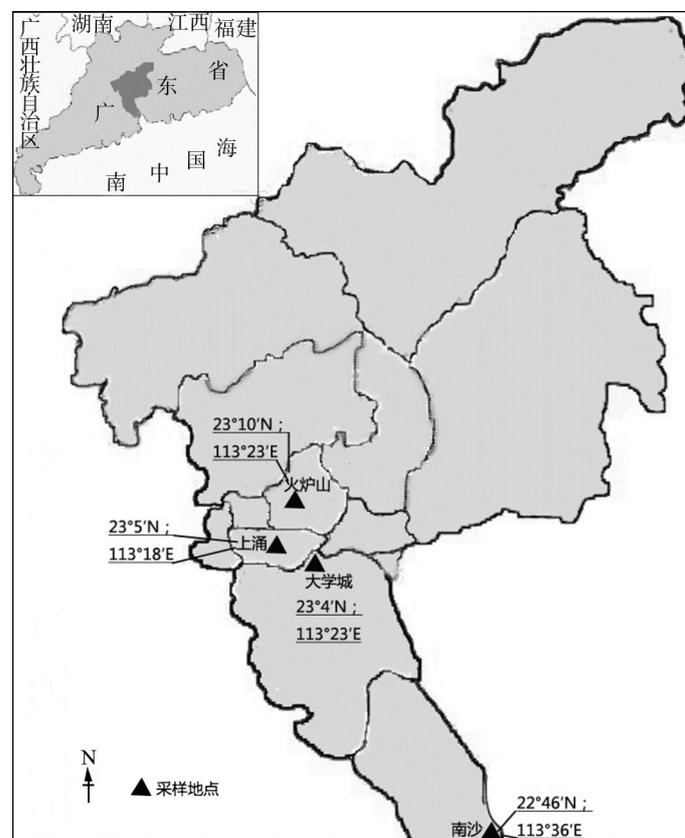


图1 采样点分布情况

Fig. 1 Distribution map of sample sites

(23°10' N; 113°23' E)、大学城外环草地(23°4' N; 113°23' E)和南沙天后宫周边(22°46' N; 113°36' E), 分别代表4种生境类型: 农田果园、森林周边、人工绿地和滨海地带。

1.2 植物和土壤样品采集

根据王忠等^[6]的调查结果和前期调查情况, 本研究选取鬼针草(*Bidens pilosa*)、薇甘菊(*Mikania micrantha*)、三裂叶蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)、钻叶紫菀(*Aster subulatus*)、一年蓬(*Erigeron annuus*)、假臭草(*Eupatorium catarium*)和野茼蒿(*Gynura crepidioides*)共7种在4种生境中均有分布的菊科入侵植物为研究对象, 采样时间为2013年4-5月。

每种植物分别采集植物根样和土样, 每个生境选取4个1 m×1 m样方进行采样, 即采样重复次数为4次。样方在入侵植物具有较多范围分布的地点随机选取, 为采够足量样本用于分析, 每个样方内选择3~5株植物采集根样和土样混合后作为一个样品。采样时, 先用小铲除去土壤表层的枯枝落叶, 再沿植物地上部采集根样, 并收集根际土壤, 将每个样方内的根样和土样混合作为一个样品, 装入样品袋写好标签, 当天带回实验室处理。

1.3 方法

AMF 侵染率统计 AMF染色参考《中国丛枝菌根真菌资源与种质资源》^[15]的步骤, 脱色软化处理用2% HCl室温浸泡5 min, 染色剂使用台盼蓝溶液。在40倍光镜下观察菌丝、丛枝和泡囊结构, 每个视野出现菌丝、丛枝或泡囊中的任何一种形态, 即为相应形态计数加1, 同时为总侵染率计数加1。若每个视野中出现2种或以上结构, 则每种结构分别计数加1, 同时总侵染率计数加1。每个样品制作2块玻片, 每块玻片观察100个视野, 以计算样品AMF侵染率。

土壤理化性质测定 风干土样含水率和电导率、土壤pH、全氮、速效氮、有效磷和有机质等的测定参照《土壤农业化学分析方法》^[16]。

AMF 孢子密度测定 采用湿筛倾析-蔗糖离心法^[17]测定。称取25 g风干土样, 500 mL清水浸泡30 min后, 用孔径20、80和325目洁净的土壤筛重叠放置并过滤, 然后用清水冲洗325目筛出物, 在1270×g下离心5 min, 下部沉淀物加50%的

蔗糖溶液于254×g离心1 min, 马上过325目筛, 用水冲洗干净后收集孢子于体视镜下观察并计数^[18]。

1.4 数据分析

所有数据均使用SPSS 18.0软件进行处理, 数据以平均值±标准误(SE)表示并绘制图表。采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)结合最小显著差法(Least significant difference)在0.05水平上比较AMF侵染率、根际土壤AMF孢子密度和土壤理化性质的均值差异, 采用Pearson相关系数评价土壤理化性质与AMF总侵染率和孢子密度的相关性。采用双因素方差分析(Two-Way ANOVA)评价生境和宿主对AMF侵染率和孢子密度的影响。

2 结果和分析

2.1 AMF侵染率

从图2可以看出, 7种菊科植物均具有比较高的AMF侵染率(平均总侵染率为51.2%), 其中菌丝是最主要的侵染形式, 泡囊和丛枝结构较少观察到。农田果园生境中所有植物的AMF总侵染率显著低于森林生境($F=-13.69$, $df=27$, $P=0.030$), 其他生境中的AMF总侵染率没有显著差异。从植物种类来看, 薇甘菊在4种生境中的侵染率都相对较低。不同植物的AMF总侵染率依次为鬼针草>三裂叶蟛蜞菊>假臭草>钻叶紫菀>野茼蒿>一年蓬>薇甘菊, 其中鬼针草的最高, 为61.2%, 而薇甘菊的最低, 仅为37.7%。

2.2 AMF孢子密度

7种植物根际土壤的AMF孢子密度总体平均值为 $(14.5±6.8) g^{-1}$, 表明入侵植物根际土壤中AMF孢子密度较高。4种生境中的孢子密度变化较大, 以人工绿地的最高 $[(16.9±1.8) g^{-1}]$, 农田果园的次之 $[(15.6±2.0) g^{-1}]$, 方差分析表明人工绿地土壤孢子密度显著高于森林周边($F=103.6$, $df=27$, $P=0.000$)和滨海地带($F=110.7$, $df=27$, $P=0.000$), 农田果园土壤孢子密度也显著高于森林周边($F=71.0$, $df=27$, $P=0.010$)和滨海地带($F=78.1$, $df=27$, $P=0.005$)。不同入侵植物根际土壤的AMF孢子密度最大的一年蓬, 达 $(17.4±2.1) g^{-1}$, 最小的是钻叶紫菀, 为 $(9.2±1.8) g^{-1}$ 。

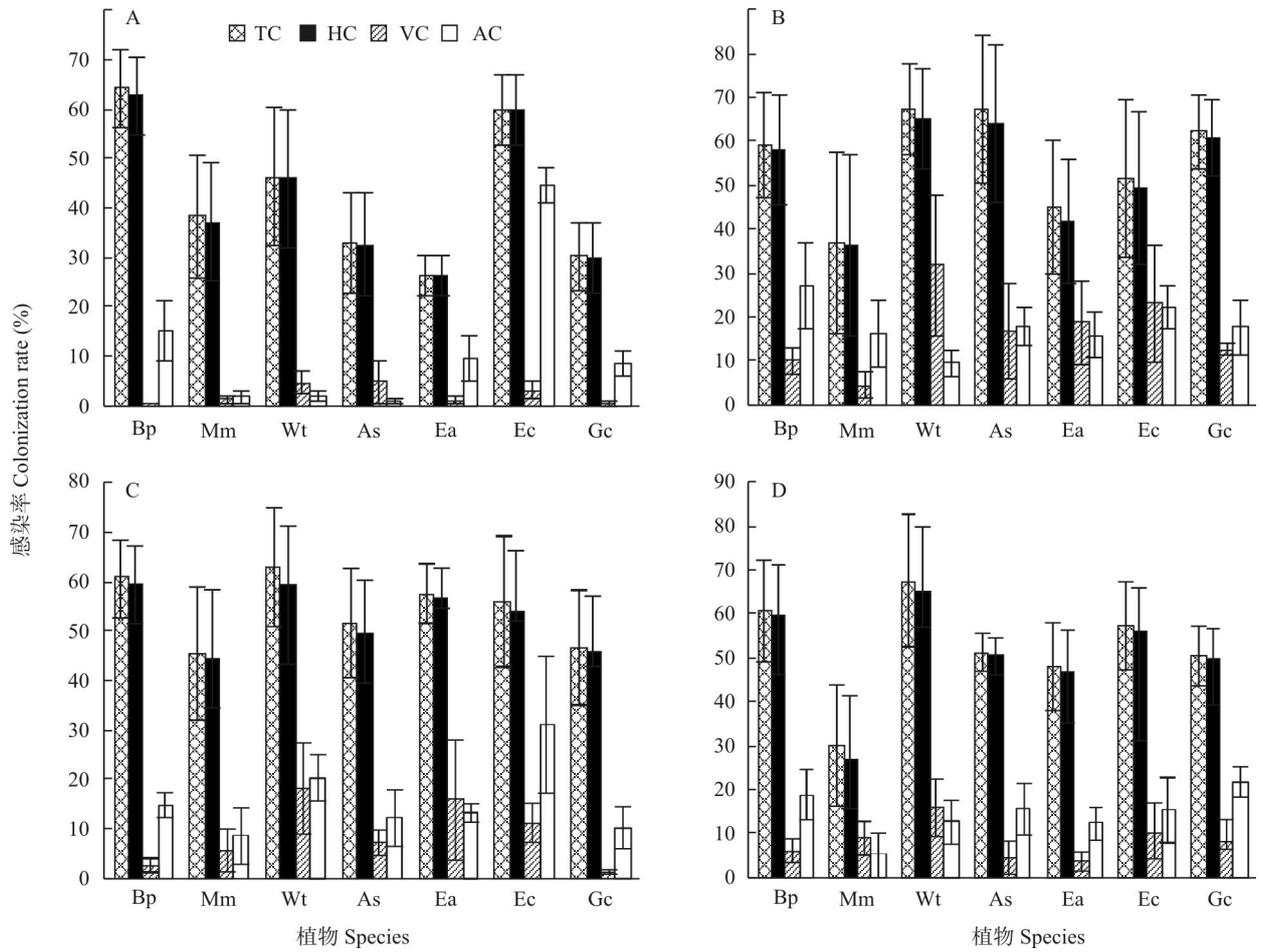


图2 不同生境入侵植物的AMF 侵染率。A: 农田果园; B: 森林周边; C: 人工绿地; D: 滨海地带; TC: 总和; HC: 菌丝; VC: 泡囊; AC: 丛枝; Bp: 鬼针草; Mm: 薇甘菊; Wt: 三裂叶蟛蜞菊; As: 钻叶紫菀; Ea: 一年蓬; Ec: 假臭草; Gc: 野高蒿。以下图表同。

Fig. 2 AMF colonization rate of invasive plants under different habitats. A: Farmland and orchard; B: Forest surround; C: Artificial green land; D: Coastal area; TC: Total; HC: Hyphae; VC: Vesicles; AC: Arbuscules; Bp: *Bidens pilosa*; Mm: *Mikania micrantha*; Wt: *Wedelia trilobata*; As: *Aster subulatus*; Ea: *Erigeron annuus*; Ec: *Eupatorium catarium*; Gc: *Gynura crepidioides*. The same is following Tables and Figures.

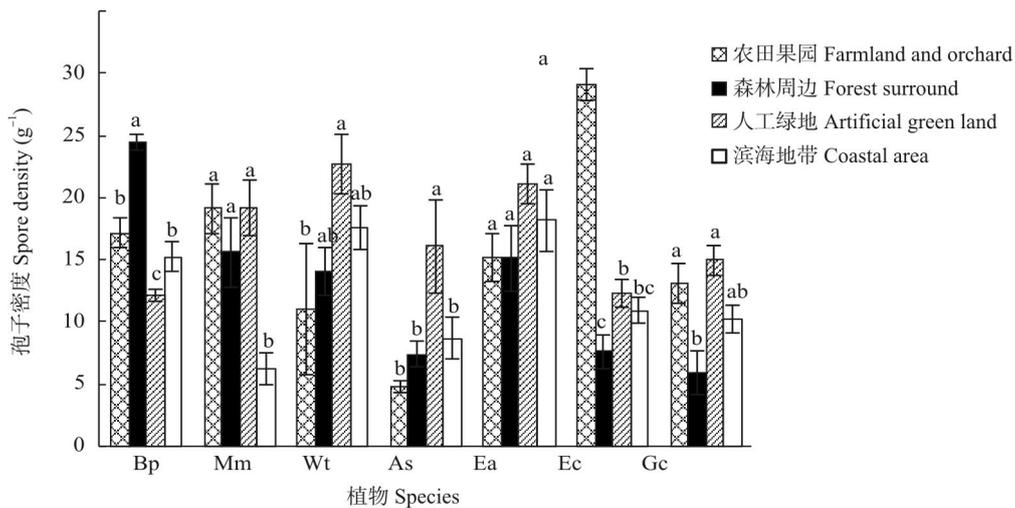


图3 不同生境入侵植物的AMF 孢子密度。同种植物柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 3 AMF spore density of invasive species under different habitats. Different letters above column within the same species mean significant difference at 0.05 level.

2.3 土壤理化性质

从生境类型来看,农田果园的风干土样含水率为(2.94±0.27)%,显著高于其他生境类型;从植物种类来看,鬼针草的根际土壤含水率最高,为(1.92±0.25)%。土壤 pH 为 5.51~7.86,呈微酸性或中性,以农田果园的 pH 最低。土壤电导率变化较大,农田果园的[(143.5±40.1) $\mu\text{s cm}^{-1}$]约为森林周边[(71.6±10.8) $\mu\text{s cm}^{-1}$]的 2 倍。土壤有机质含量为

1%~4.62%,除森林周边较低外,其他 3 种生境的变化不大。土壤速效氮与全氮含量的变化趋势基本一致,均以农田果园的最高;土壤有效磷含量为(5.31~46.02 mg kg^{-1}),在不同生境中的变化较大。

2.4 AMF与土壤理化性质的相关性

分析 AMF 总侵染率、孢子密度与土壤理化性质的相关性,结果表明,不同生境中起作用的因素

表 1 各采样点土壤理化性质

Table 1 Soil physicochemical properties at different sample sites

植物 Species	生境 Habitat	含水率(%) Moisture content	pH	电导率 Conductivity ($\mu\text{s cm}^{-1}$)	有机质(%) Organic matter	速效氮 Available N (mg kg^{-1})	全氮 Total N (g kg^{-1})	有效磷 Available P (mg kg^{-1})
Bp	FO	3.82±0.35a	5.77±0.44c	217.9±96.7a	3.91±0.46a	972.1±199a	2.63±0.16a	23.42±9.79a
	FS	1.70±0.43b	7.16±0.27ab	81.4±11.0ab	2.31±0.76a	149.1±38.5b	0.95±0.52b	46.02±35.4a
	AG	1.12±0.10b	7.48±0.14a	81.1±9.3ab	2.90±0.73a	52.8±21.1b	1.20±0.25b	11.62±1.67a
	CA	1.12±0.23b	6.44±0.36bc	34.9±6.1b	2.76±0.48a	94.7±35.9b	1.35±0.33b	22.65±12.9a
Mm	FO	3.47±0.46a	5.51±0.34b	195.5±87.0a	3.52±0.35a	835.9±89.0a	2.24±0.17a	27.31±10.9a
	FS	0.69±0.09b	7.54±0.13a	82.8±8.8a	3.40±2.05a	45.1±12.6b	0.32±0.11c	12.18±1.46a
	AG	1.38±0.50b	7.17±0.32a	76.6±12.3a	3.19±0.23a	178.5±113b	1.13±0.34b	5.305±1.45a
	CA	0.80±0.15b	7.22±0.12a	73.5±16.9a	2.62±0.37a	46.1±10.0b	1.43±0.18b	35.06±24.6a
Wt	FO	2.17±0.05a	7.01±0.17b	148.7±24.6a	3.84±0.35a	588.9±249a	1.92±0.04a	13.19±5.76a
	FS	1.13±0.27b	7.79±0.24a	76.5±11.2b	1.55±0.22b	49.7±14.8b	0.50±0.29b	11.79±5.34a
	AG	1.40±0.04b	7.10±0.27ab	110.1±22.0ab	4.62±0.65a	85.0±26.2b	2.00±0.49a	12.98±1.84a
	CA	1.02±0.37b	6.79±0.20b	73.1±28.4b	3.41±0.83a	67.5±21.0b	2.06±0.62a	9.83±2.24a
As	FO	1.81±0.43a	6.13±0.49c	133.2±23.0a	4.29±1.20a	993.8±563a	2.62±1.39a	29.49±15.4a
	FS	0.89±0.04a	7.86±0.12a	70.4±10.6b	2.43±0.66a	142.1±57.4ab	1.33±0.43a	9.80±2.54a
	AG	1.65±0.35a	7.08±0.13ab	73.7±4.0b	3.34±0.43a	99.1±20.4b	1.48±0.40a	11.49±1.86a
	CA	1.36±0.31a	6.46±0.25bc	67.7±18.6b	3.44±0.67a	82.4±16.0b	1.82±0.50a	26.04±7.76a
Ea	FO	2.65±0.19a	5.34±0.23b	90.7±16.7a	3.16±0.43a	424.2±206a	1.49±0.19a	22.37±12.1a
	FS	0.59±0.08c	7.65±0.07a	82.0±8.7a	1.48±0.29b	44.2±4.9b	0.26±0.06b	11.61±4.65a
	AG	1.52±0.28b	6.96±0.26a	82.8±19.1a	3.22±0.38a	78.4±30.1b	1.57±0.45a	8.69±2.32a
	CA	0.95±0.17bc	6.00±0.29b	55.3±15.9a	2.75±0.41a	83.1±21.4b	1.57±0.41a	22.41±12.1a
Ec	FO	2.44±0.11a	5.82±0.57a	89.0±27.8a	2.50±0.32ab	161.2±42.2a	1.72±0.41a	12.69±3.33a
	FS	1.37±0.30b	6.77±0.63a	57.9±15.0a	1.89±0.35b	54.1±17.2b	0.46±0.17b	10.02±4.15a
	AG	1.15±0.30b	6.29±0.26a	52.1±8.8a	2.82±0.36ab	56.0±16.6b	0.82±0.25ab	8.12±2.91a
	CA	1.88±0.48ab	5.92±0.27a	50.7±6.5a	3.40±0.58a	109.2±36.0ab	1.86±0.60a	17.73±4.72a
Gc	FO	3.40±0.41a	5.56±0.56c	146.3±11.7a	3.49±0.67a	451.6±160a	2.01±0.32a	14.14±4.71a
	FS	0.76±0.17b	7.69±0.10a	63.4±7.1c	1.00±0.16b	106.9±66.7b	0.60±0.27b	30.43±9.38a
	AG	1.17±0.17b	7.01±0.12ab	96.1±5.5b	4.21±0.33a	187.9±38.9ab	2.49±0.23a	30.21±8.82a
	CA	1.10±0.17b	6.36±0.50bc	88.6±14.3bc	3.83±0.52a	259.6±98.1ab	1.69±0.35a	14.76±2.98a

FO: 农田果园; FS: 森林周边; AG: 人工绿地; CA: 滨海地带; 数据后不同字母表示不同采样点间差异显著($P<0.05$)。

FO: Farmland and orchard; FS: Forest surround; AG: Artificial green land; CA: Coastal area; Data followed different letters among habitats indicate significant difference at 0.05 level.

并不同(图 4)。农田果园生境中,根际土壤 AMF 孢子密度与土壤有机质含量呈显著负相关;森林周边生境中,AMF 总侵染率与土壤全氮含量呈极显著正相关关系;在人工绿地,AMF 总侵染率与土壤速效氮含量呈显著负相关;在滨海地带,AMF 总侵染率与土壤有效磷含量呈显著负相关。除此之外,其他因子与 AMF 总侵染率和孢子密度没有显著相关性。

2.5 宿主和生境对AMF侵染率和孢子密度的影响

对 AMF 侵染率和孢子密度在不同宿主植物和生境类型进行双因素方差分析(表 2),结果表明除孢囊侵染率外,其他侵染形式在不同宿主间均差异显著($P<0.05$),而侵染率在生境间基本没有差异,宿主和生境综合作用下也基本对 AMF 侵染率没有影响。土壤中孢子密度在宿主和生境间均具有极显著差异($P<0.01$)。

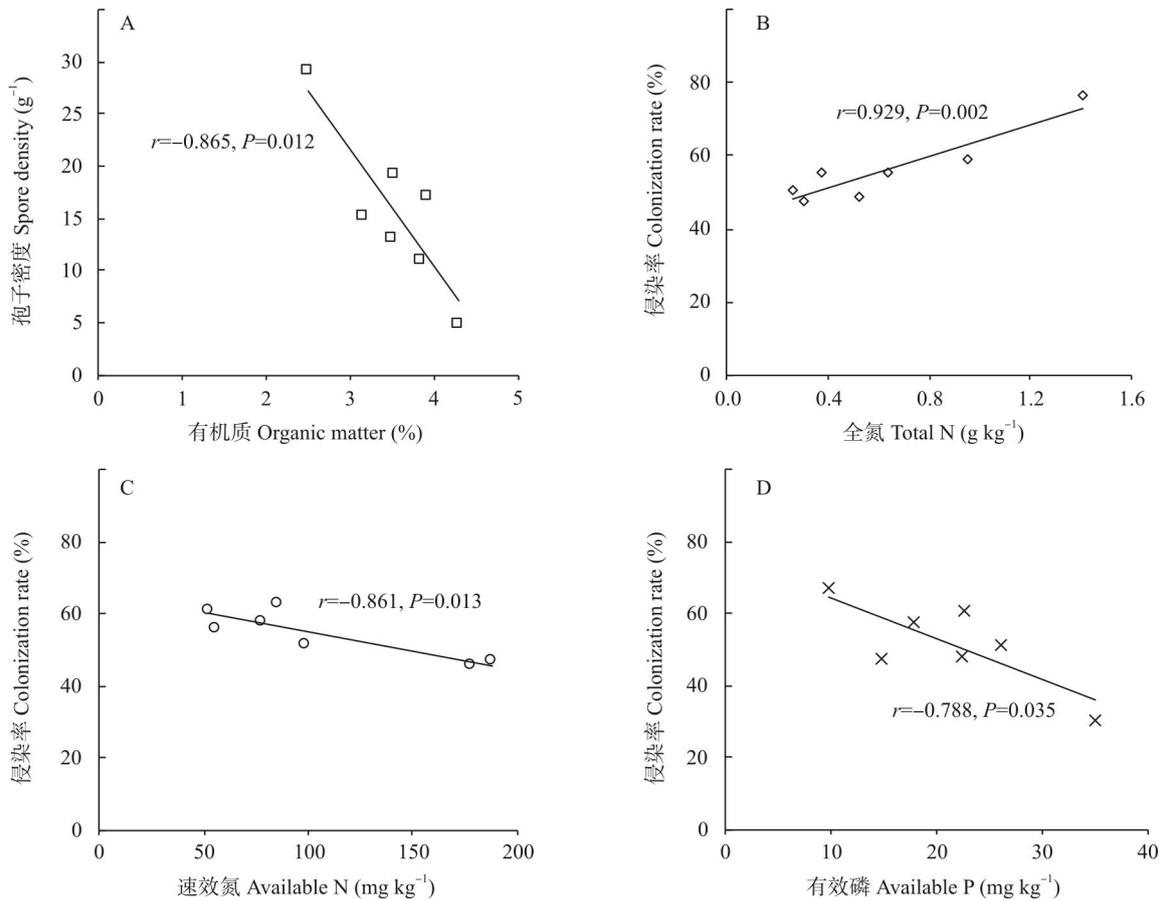


图 4 AMF 与土壤理化性质的相关性。A: 农田果园; B: 森林周边; C: 人工绿地; D: 滨海地带。

Fig. 4 Relationships between AMF and soil physicochemical properties. A: Farmland and orchard; B: Forest surround; C: Artificial green land; D: Coastal area.

表 2 宿主和生境对 AMF 影响的双因素方差分析

Table 2 Two-Way ANOVA of impacts of host and habitat on AMF

变量 Variance	侵染率 Colonization rate								孢子密度 Spore density	
	TC		HC		VC		AC		F	Sig.
	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.		
宿主 Host	2.30	*	2.22	*	2.20	ns	6.07	**	9.66	**
生境 Habitat	1.81	ns	1.44	ns	6.12	**	1.61	ns	7.96	**
宿主 × 生境 Host × Habitat	0.57	ns	0.56	ns	0.43	ns	1.81	*	8.10	**

ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$.

3 讨论

本研究结果表明,广州地区7种菊科入侵植物均具有较高的AMF侵染率,植物根际土壤中的AMF孢子密度也较高,说明这7种入侵植物被AMF侵染共生的现象比较普遍,与前人的研究结果^[19-21]一致,较高的侵染率和孢子密度可能也预示AMF在这些植物的入侵过程中具有比较重要的作用。不同植物的AMF侵染率差别较大,可能与AMF对宿主植物的偏好性、采样时间和宿主植物生长期等因素有关。AMF的宿主偏好性对研究入侵植物与AMF的关系具有重要意义,Zhang等^[22]报道入侵植物*Solidago canadensis*可以通过AMF对宿主的偏好性改变入侵地AMF群落,从而增强其对本地物种的竞争排斥能力。

本研究结果表明,土壤有机质、全氮、速效氮和有效磷含量都与AMF相关(图4),但不同生境的影响因子各不相同。前人的研究表明,土壤磷含量^[23]、有机质^[24]和氮含量^[25]等都是影响AMF侵染的因素。但土壤中影响AMF分布的生物和非生物因子较多,入侵植物根际AMF状况更可能是多种因素综合作用^[26-27]的结果。

本研究调查的4种生境中,除农田果园的部分植物侵染率较其他3种生境偏低外,同一入侵植物在4种生境中AMF侵染情况并无显著差异(图2),但不同生境中的AMF孢子密度变化较大(图3)。宿主和生境对AMF影响的双因素分析结果(表2)进一步表明,在AMF与入侵植物共生关系中,根内AMF侵染主要受到宿主植物影响,不同生境的侵染情况相差不大;而土壤中AMF孢子密度则与宿主植物和所处生境均有一定关系,二者综合作用影响入侵植物根际土壤中的AMF孢子密度。

在AMF与植物的共生关系中,AMF通过在植物根际形成菌丝网,从而促进植物根系对养分的吸收,这种共生在逆境下作用更为显著^[28]。农田果园中的土壤有机质、速效氮与全氮含量均较高(表1),但AMF侵染率却较低,这可能是农田果园生境施肥与浇灌等人工管理能较为明显地提高土壤养分含量,对植物生长有利,从而降低了植物与AMF共生的必要,导致植物根内AMF侵染率下降。Johnson^[29]的研究也表明土壤养分对AMF结构和功能具有显著影响,进一步说明在农田果园生境中,施肥与浇灌等人为活动能够影响植物的AMF

侵染情况。

参考文献

- [1] Huang H J, Ye W H. The diversity of alien invasive plants [J]. Chin J Ecol, 2004, 23(2): 121-126.
黄红娟, 叶万辉. 外来种入侵与物种多样性研究 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(2): 121-126.
- [2] Niu H Y, Shen H, Ye W H. Whole-range studies on alien plant invasion: Recent progress and future prospects [J]. Biodiv Sci, 2010, 18(6): 559-568.
牛红玉, 沈浩, 叶万辉. 外来植物入侵的全境性研究进展与展望 [J]. 生物多样性, 2010, 18(6): 559-568.
- [3] Li Z H, Zhu S F, Wan F H. Domestic regulatory framework and invasive alien species in China [M]// Gordh G, McKirdy S. The Handbook of Plant Biosecurity. Netherlands: Springer, 2014: 45-72.
- [4] Wu H R, Qiang S. Ecological characteristics and prevention of *Solidago canadensis* [J]. Weed Sci, 2005(1): 52-56.
吴海荣, 强胜. 加拿大一枝黄花生物生态学特性及防治 [J]. 杂草科学, 2005(1): 52-56.
- [5] Wang P, Liang W J, Kong C H, et al. Chemical mechanism of exotic invasion [J]. Chin J Appl Ecol, 2004, 15(4): 707-711.
王朋, 梁文举, 孔垂华, 等. 外来杂草入侵的化学机制 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(4): 707-711.
- [6] Wang Z, Dong S Y, Luo Y Y, et al. Invasive plants in Guangzhou, China [J]. J Trop Subtrop Bot, 2008, 16(1): 29-38.
王忠, 董仕勇, 罗燕燕, 等. 广州外来入侵植物 [J]. 热带亚热带植物学报, 2008, 16(1): 29-38.
- [7] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal symbiosis [M]. Cambridge, UK: Academic Press, 2008: 13-15.
- [8] Orłowska E, Zubek S, Jurkiewicz A, et al. Influence of restoration on arbuscular mycorrhiza of *Biscutella laevigata* L. (Brassicaceae) and *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) from calamine spoil mounds [J]. Mycorrhiza, 2002, 12(3): 153-159.
- [9] Campos-Soriano L, García-Martínez J, Segundo B S. The arbuscular mycorrhizal symbiosis promotes the systemic induction of regulatory defence-related genes in rice leaves and confers resistance to pathogen infection [J]. Mol Plant Pathol, 2012, 13(6): 579-592.
- [10] Li T, Hu Y J, Hao Z P, et al. Aquaporin genes *GintAQPF1* and *GintAQPF2* from *Glomus intraradices* contribute to plant drought tolerance [J]. Plant Sig Beh, 2013, 8(5): e24030.
- [11] Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A, et al. Soil biota and exotic plant invasion [J]. Nature, 2004, 427(6976): 731-733.
- [12] Lekberg Y, Gibbons S M, Rosendahl S, et al. Severe plant invasions can increase mycorrhizal fungal abundance and diversity [J]. ISME J, 2013, 7(7): 1424-1433.
- [13] Paudel S, Baer S G, Battaglia L L. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and success of *Triadica sebifera* invasion in coastal

- transition ecosystems along the northern Gulf of Mexico [J]. *Plant Soil*, 2014, 378(1/2): 337–349.
- [14] Seifert E K, Bever J D, Maron J L. Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion [J]. *Ecology*, 2009, 90(4): 1055–1062.
- [15] Wang Y S, Zhang S B, Zhang M Q. Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Germplasm Resources in China [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2012: 166–168.
王幼珊, 张淑彬, 张美庆. 中国丛枝菌根真菌资源与种质资源 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2012: 166–168.
- [16] Lu R K. Soil Agricultural Chemical Analysis Methods [M]. Beijing: China Agricultural Science Technology Press, 2000: 12–185.
鲁如坤. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 12–185.
- [17] An Z Q, Hendrix J W, Hershman D E, et al. Evaluation of the most probable number (MPN) and wet sieving methods for determining soil-borne populations of endogonaceous mycorrhizal fungi [J]. *Mycologia*, 1990, 82(5): 516–518.
- [18] Liu R J, Chen Y L. Mycorrhizology [M]. Beijing: Science Press, 2007: 1–388.
刘润进, 陈应龙. 菌根学 [M]. 北京: 科学出版社, 2007: 1–388.
- [19] Fumanal B, Plenchette C, Chauvel B, et al. Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France? [J] *Mycorrhiza*, 2006, 17(1): 25–35.
- [20] Yu W Q, Liu W X, Gui F R, et al. Invasion of exotic *Ageratina adenophora* Sprengel. alters soil physical and chemical characteristics and arbuscular mycorrhizal fungus community [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, 32(22): 7027–7035.
于文清, 刘万学, 桂福荣, 等. 外来植物紫茎泽兰入侵对土壤理化性质及丛枝菌根真菌(AMF)群落的影响 [J]. *生态学报*, 2012, 32(22): 7027–7035.
- [21] Kempel A, Nater P, Fischer M, et al. Plant-microbe-herbivore interactions in invasive and non-invasive alien plant species [J]. *Funct Ecol*, 2013, 27(2): 498–508.
- [22] Zhang Q, Yang R Y, Tang J J, et al. Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion [J]. *PLoS One*, 2010, 5(8): e12380.
- [23] Chen Y, Yuan J G, Yang Z Y, et al. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhynchrelyrum repens* in abandoned quarries in southern China [J]. *Plant Soil*, 2008, 304(1/2): 257–266.
- [24] Albertsen A, Ravnskov S, Green H, et al. Interactions between the external mycelium of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and other soil microorganisms as affected by organic matter [J]. *Soil Biol Biochem*, 2006, 38(5): 1008–1014.
- [25] Veresoglou S D, Chen B D, Rillig M C. Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling [J]. *Soil Biol Biochem*, 2012, 46: 53–62.
- [26] Brown A M, Bledsoe C. Spatial and temporal dynamics of mycorrhizas in *Jaumea carnosa*, a tidal saltmarsh halophyte [J]. *J Ecol*, 1996, 84(5): 703–715.
- [27] Miller S P, Bever J D. Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in stands of the wetland grass *Panicum hemitomon* along a wide hydrologic gradient [J]. *Oecologia*, 1999, 119(4): 586–592.
- [28] Antunes P M, Lehmann A, Hart M M, et al. Long-term effects of soil nutrient deficiency on arbuscular mycorrhizal communities [J]. *Funct Ecol*, 2012, 26(2): 532–540.
- [29] Johnson N C. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales [J]. *New Phytol*, 2010, 185(3): 631–647.