

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

张玉曼¹, 王月¹, 李乔¹, 张凤娟^{2*}, 万方浩³

(1 河北科技师范学院 生命科技学院, 河北昌黎 066600; 2 河北大学 生命科学学院, 河北保定 071002; 3 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193)

摘要: 该研究以入侵植物黄顶菊 [*Flaveria bidentis* (L.) Kunt] 和本土伴生植物狗尾草为材料, 通过筛选出黄顶菊单一优势群落 AM 真菌, 于温室盆栽条件下, 采用 2 物种单播、混播以及接种 AM 真菌和不接种共 6 个处理, 分析 AM 真菌对黄顶菊和狗尾草的根系侵染率、相对竞争强度、植株氮磷钾光合利用率、以及丙二醛含量和保护酶活性的影响, 探讨 AM 真菌对黄顶菊与狗尾草竞争生长的机理。结果显示: (1) 黄顶菊根际土壤 AM 真菌共包括 4 属 10 种, 其中优势种为 *Glomus constrictum*、*Glomus perpusillum*、*Glomus reticulatum*; 盆栽接种 AM 真菌后, 黄顶菊的根系侵染率显著高于本土伴生植物狗尾草, 但接种 AM 真菌后黄顶菊相对竞争强度显著降低了 29.57%, 却对狗尾草相对竞争强度无显著影响。(2) 接种 AM 真菌使黄顶菊植株光合氮、磷、钾利用率显著升高, 但对伴生植物狗尾草的光合氮、磷、钾利用率均无显著影响。(3) 接种 AM 真菌对黄顶菊植株 POD 和 CAT 活性以及 MDA 含量无显著影响, 但显著增加了 SOD 和 APX 活性, 而对伴生植物狗尾草的 POD、CAT 和 APX 活性均显著降低, MDA 含量显著提高。研究表明, AM 真菌对黄顶菊和狗尾草具有不同的选择性, AM 真菌的定植促进了黄顶菊的竞争生长, 增加了植株 N、P 含量、光合养分利用率以及抗氧化酶活性; 但显著降低了本土伴生植物狗尾草的 N、P 吸收以及抗氧化酶活性。因此, AM 真菌在竞争生长中对黄顶菊产生了偏利反馈, 有助于黄顶菊的入侵。

关键词: 丛枝菌根真菌; 黄顶菊; 竞争生长; 偏利反馈

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Mechanism of AM Fungi on Competitive Growth between Invasive Plant *Flaveria bidentis* and Native Plant *Setaria viridis*

ZHANG Yuman¹, WANG Yue¹, LI Qiao¹, ZHANG Fengjuan^{2*}, WAN Fanghao³

(1 School of Life Sciences, Hebei Normal University of Science & Technology, Changli, Hebei 066600, China; 2 College of Life Science, Hebei University, Baoding, Hebei 071002, China; 3 Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Science, Beijing 100193, China)

Abstract: *Flaveria bidentis* was an invasive plant and *Setaria viridis* was its associated native plant species. The arbuscular mycorrhizal fungi gathered in the rhizosphere soil of *F. bidentis* during its invasion was selected. And then the effect of AM fungi on the root colonization rate, relative competition intensity, photosynthetic nutrient use efficiency, malonaldehyde content and antioxidant enzyme activities of *F. bidentis* and *S. viridis* were carried out in greenhouse pot. In the experiment there were 3 treatments: monoculture and mixture treatment of the two species, and each treatment including two levels: AM fungal inoculated and no

收稿日期: 2014-11-30; 修改稿收到日期: 2015-05-21

基金项目: 国家自然科学基金(31040066, 31171906); 河北省自然科学基金(C2015201021); 生物学强势特色学科(植物学)

作者简介: 张玉曼(1987-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事入侵生物学研究。E-mail: sjzmm0108@126.com

* 通信作者: 张凤娟, 教授, 硕士生导师, 主要从事入侵生物学与生物安全研究。E-mail: fengjuanzhang@126.com

AM fungi inoculated. The results showed that: (1) there were 4 genera and 10 species AM fungi in the rhizosphere soil of *F. bidentis*. Among them *Glomus constrictum*, *Glomus perpusillum*, *Glomus reticulatum* were the dominant species. The root colonization rate of *F. bidentis* was significantly higher than that of *S. viridis*. The relative competition intensity of *F. bidentis* was significantly reduced 29.57% after it was inoculated with AM fungi, while competition had no significant effect on *S. viridis*. (2) The AM fungi increased the nitrogen, phosphorus, photosynthetic nutrient use efficiency of *F. bidentis*, and then promoted the competitive growth of *F. bidentis*, while it had no significant effect on the growth of *S. viridis*. (3) The AM fungi has no significant effect on POD, CAT activities and MDA content of *F. bidentis*. The AM fungi significantly increased the activities of SOD and APX and the content of MDA, while the activities of POD, CAT and APX of *S. viridis* were significantly decreased. The results showed that AM fungi had different selectivity between *F. bidentis* and *S. viridis*. The colonization of AM fungi promoted the competitive growth of *F. bidentis*, increased the absorption of nitrogen and phosphorus, photosynthetic nutrient use efficiency, enhanced the activities of antioxidant enzymes in leaves and reduced the content of malondialdehyde of *F. bidentis*. AM fungi reduced the absorption of phosphorus, photosynthetic nutrient use efficiency and antioxidant enzyme activities of *S. viridis*. Thus the AM fungi produced laterality feedback on *F. bidentis* than *S. viridis*, which promoted the invasion of *F. bidentis*.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi; *Flaveria bidentis*; competitive growth; laterality feedback

当外来植物在入侵地建立种群, 威胁并改变入侵地生物多样性时, 就构成了外来植物的入侵。外来入侵植物常常凭借自身生存优势, 压制或排挤本地物种, 形成单一优势群落, 严重影响生态系统的生物多样性^[1]。入侵中国的黄顶菊 [*Flaveria bidentis* (L.) Kunt] 给农、林、畜牧业生产造成了严重的经济损失和生态环境的“绿色灾害”, 因而有“生态杀手”之称。

黄顶菊隶属菊科堆心菊族黄菊属, 一年生草本植物, 原产南美洲, 2000 年先后在河北、天津等地大量发现, 成为入侵中国的一种重要外来植物^[2]。黄顶菊有极强的适应性和竞争能力, 根系发达, 能产生化感物质抑制邻近植物的生长。现有研究认为黄顶菊的化感物质一方面直接抑制本地植物的生长^[3-4], 另一方面通过改变土壤微生物群落结构和功能, 间接抑制本地植物的生长^[5]。

丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AM 真菌) 是陆地生态系统中的一类关键微生物, 能与 80%~90% 以上的陆生植物形成菌根共生联合体^[6]。研究表明, AM 真菌通过调节土壤养分的吸收, 影响入侵植物与本地植物之间的营养分配, 进而调节种间竞争关系^[7], 促进外来植物的入侵。黄顶菊能与 AM 真菌形成良好的丛枝菌根^[8], 而有关 AM 真菌与黄顶菊共生是否增强了黄顶菊对本地植物竞争效应的研究还相对较少。因此, 本试验通过筛选出黄顶菊单一优势群落 AM 真菌, 研究黄顶菊根际土壤 AM 真菌对黄顶菊与本地伴生植物狗尾草的竞争反馈, 有助于支持和丰富土壤微生物反馈

机制^[9], 为入侵地土壤微生物修复提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

黄顶菊、狗尾草种子采自中国农业科学院廊坊中试基地。种子用 75% 乙醇浸泡 5 min, 冲洗干净后播种于高 13 cm、盆口直径 15 cm、盆底直径 12 cm 的塑料花盆中, 待幼苗出土后定植。培养基质为经高温灭菌 (120 °C, 3 h) 的普通园土、蛭石混合物 (1:1, V/V), 取自中国农业科学院廊坊中试基地。

AM 真菌菌剂取自黄顶菊单一优势群落小区土壤, 采用湿筛倾注-蔗糖离心法^[10]分离 40 g (孢子密度为 22.1 个/g) 土壤中 AM 真菌孢子。将蛭石过 20 目筛, 经 120 °C 高温灭菌 3 h 后作为 AM 真菌孢子载体, 将孢子液与蛭石充分混匀并风干作为接菌剂备用。

1.2 试验设计

试验于 2013 年 5 月在中国农业科学院廊坊中试基地进行。采用温室盆栽试验, 设置黄顶菊单播、狗尾草单播、黄顶菊与伴生植物狗尾草混播 3 种植方式, 每个种植方式包括接菌和未接菌 2 个处理水平。每个处理 10 盆, 每盆 4 株植物 (单播 4 株, 混播各 2 株), 随机摆放。温室温度保持在 22~30 °C, 3 d 浇 1 次水, 每天平均光照 10 h, 植物种植 90 d 后收获。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 AM 真菌孢子的分离鉴定和定植率 2013 年 5 月在中国农业科学院廊坊中试基地黄顶菊单播

小区采用对角线法进行土样采集,将粘在根系上的土装入聚乙烯袋中带回实验室。采用湿筛倾注-蔗糖离心法^[10-11]分离 40 g 土壤中 AM 真菌孢子,5 次重复。参考最新分类标准(<http://invam.caf.wvu.edu/>)进行孢子形态鉴定,同时参考 Morton 等^[12]、刘润进等^[13]描述的分类细节进行鉴定。丛枝菌根真菌的定植率按照 Phillips 等^[10]方法测定。

1.3.2 相对竞争强度 将收获的植株置于 70 °C 烘箱,烘至恒重,测量植株干重。植物竞争能力大小用相对竞争强度(RCI)来表示^[14],其计算方法为:

$$RCI = (P_{\text{mono}} - P_{\text{mix}}) / P_{\text{mono}}$$

式中, P_{mono} 为单播的生物量, P_{mix} 为混播的生物量。 $RCI=0$ 表示两物种间不存在竞争, $RCI>0$ 表明植物之间的竞争生长抑制该植物的生长, $RCI<0$ 表明植物之间的竞争生长促进该植物的生长。

1.3.3 最大净光合速率 在植株收获之前,采用 Li-6400 光合仪测定植物的最大净光合速率(CO_2 浓度设为 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$;Block 设为 28 °C;Lamp 设为 2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),测定时间在上午 9:00~12:00。

1.3.4 植株氮磷钾含量 选取待测植株,70 °C 下烘至恒重,磨碎,经 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮后,用凯氏定氮法测定全氮,钒钼黄吸光度法测定全磷,火焰光度计法测定全钾^[15]。

1.3.5 丙二醛含量和保护酶活性 丙二醛含量测定采用硫代巴比妥酸法,POD 活性测定采用愈创木酚法,SOD 活性测定采用氮蓝四唑法,CAT 活性测定采用紫外分光光度法^[16],APX 活性测定参照沈文飏^[17]的方法。

1.4 数据处理

采用 SPSS 19.0 统计分析软件对数据进行单因素方差分析法(One-way ANOVA),并用 Duncan 多重比较法分析各处理间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 盆栽土壤中 AM 真菌种类鉴定结果

盆栽试验共接种 AM 真菌 10 种(表 1),其中 3 种优势菌分别为 *G. constrictum*、*G. perpusillum* 和 *G. reticulatum*。盆栽中孢子密度为 89 个/100g,Shannon-Weiner 指数为 1.693。

2.2 AM 真菌对黄顶菊与狗尾草相对竞争强度的影响

2.2.1 黄顶菊与狗尾草竞争效应 图 1 显示,黄顶菊与伴生植物狗尾草混播对黄顶菊的生长产生抑制

作用($RCI>0$),对狗尾草生长产生促进作用($RCI<0$)。接菌对黄顶菊相对竞争强度具有显著影响($P<0.05$),接菌后黄顶菊相对竞争强度显著降低了 29.57%,说明丛枝菌根真菌的定植显著降低了混播对黄顶菊生长的抑制作用;而接菌对伴生植物狗尾草相对竞争强度无显著影响,即混播对狗尾草生长的促进作用没有因接种 AM 真菌而明显变化。

2.2.2 黄顶菊与狗尾草的根系侵染率 如表 2 所示,未接菌的黄顶菊与狗尾草均未被丛枝菌根真菌侵染;接菌处理下,黄顶菊与伴生植物狗尾草均被丛枝菌根真菌侵染,且黄顶菊的根系侵染率显著高于伴生植物狗尾草($P<0.05$);黄顶菊和狗尾草根系侵染率在单播方式下稍高于混播方式,但两种种植方式间差异未达到显著水平($P>0.05$)。这说明黄

表 1 盆栽土壤中 AM 真菌种类汇总

Table 1 Summary of AM fungi species in soil of pot

AM 真菌 AM fungus	孢子密度 Spore density/(个/100g)
网状球囊霉 <i>Glomus reticulatum</i>	32
粘质球囊霉 <i>Glomus viscosum</i>	2
缩球囊霉 <i>Glomus constrictum</i>	14
褐色球囊霉 <i>Glomus badium</i>	3
<i>Glomus proliferum</i>	1
<i>Glomus perpusillum</i>	14
<i>Glomus iranicum</i>	6
根内球囊霉 <i>Rhizophagus intraradices</i>	9
摩西球囊霉 <i>Funneliformis mosseae</i>	2
双网无梗囊霉 <i>Acaulospora bireticulata</i>	6

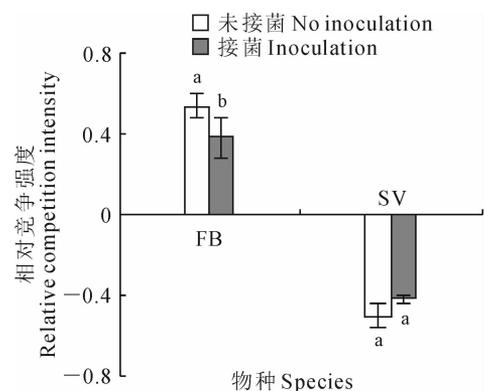


图 1 接菌条件下对黄顶菊及狗尾草相对竞争强度的变化
FB. 黄顶菊;SV. 狗尾草;不同小写字母表示接菌和未接菌处理在 0.05 水平存在显著性差异;下同

Fig. 1 Effect of add AM fungi on relative competitive intensity of *F. bidentis* and *S. viridis*
FB. *F. bidentis*;SV. *S. viridis*; The different normal letters indicate significant difference between no-inoculation and inoculation treatments at 0.05 level; The same as below

表 2 接种 AM 处理下黄顶菊与伴生植物狗尾草根系侵染率

Table 2 Root colonization of *F. bidentis* and *S. viridis* rate in the inoculation treatment

处理 Treatment	泡囊定植率 Vesicule/%	丛枝定植率 Arbuscule/%	菌丝定植率 Hypha/%	总定植率 Total/%
FB _S	0.00	0.00	0.00	0.00c
FB _M	0.00	0.00	0.00	0.00c
SV _S	0.00	0.00	0.00	0.00c
SV _M	0.00	0.00	0.00	0.00c
FB _S ⁺	1.25	6.25	87.50	31.25a
FB _M ⁺	3.23	0.00	84.95	28.60a
SV _S ⁺	4.57	0.00	84.21	22.89b
SV _M ⁺	2.50	0.00	72.50	20.00b

注: M. 混播; S. 单播; +. 接种; 同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著; 下同。

Note: M. Mix-planting; S. Single-planting; +. Inoculation; The different normal letters within same column indicate significant difference among treatments at 0.05 level; The same as below.

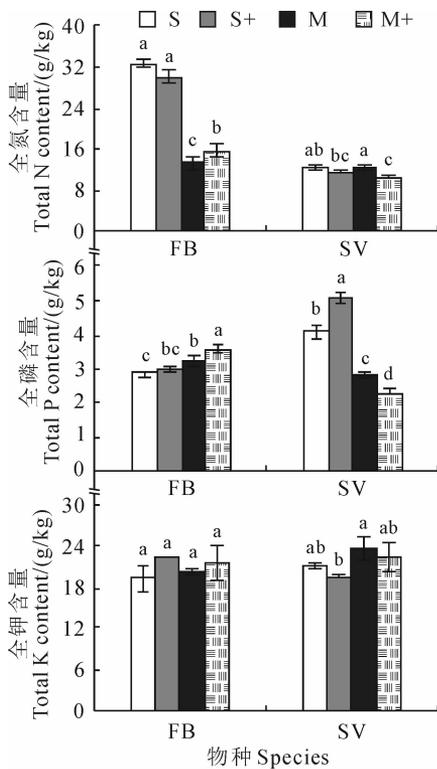


图 2 接种对黄顶菊及伴生植物狗尾草全氮磷钾吸收能力的影响
同种植物内不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著; 下同

Fig. 2 Effect of inoculated AM fungi on nitrogen, phosphorus and potassium absorption capacity of *F. bidentis* and *S. viridis*

The different normal letters within same species indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same as below

顶菊根际土壤 AM 真菌对黄顶菊具有选择偏好性, 更倾向于与黄顶菊形成菌根共生体。

2.3 AM 真菌对植株氮、磷、钾吸收的影响

图 2 显示, 单播条件下, 接种 AM 真菌对黄顶菊植株氮、磷、钾含量大多无显著影响, 仅使狗尾草植株的全磷含量显著升高; 混播条件下, 黄顶菊的全氮含量比单播显著降低, 全磷含量显著升高, 而全钾含量无显著变化, 狗尾草仅全磷含量比单播显著降低, 全氮和全钾含量无显著变化; 混播条件下, 接种 AM 真菌使黄顶菊植株全氮和全磷含量显著升高, 但都使伴生狗尾草全氮和全磷含量显著降低, 接种 AM 真菌对 2 种植物全钾含量均无显著影响。这说明 AM 真菌有利于混播黄顶菊对氮、磷的吸收, 对伴生植物狗尾草氮、磷的吸收产生不利影响, 而对黄顶菊与伴生植物狗尾草对钾的吸收没有任何影响。

2.4 AM 真菌对光合养分利用率的影响

光合养分利用率是指叶片平均单位养分含量上能被光合作用所利用的效率。如图 3 所示, 单播条件下, 黄顶菊的光合氮、磷、钾利用率在接种 AM 真菌后均显著降低, 而狗尾草光合氮、钾的利用率在接

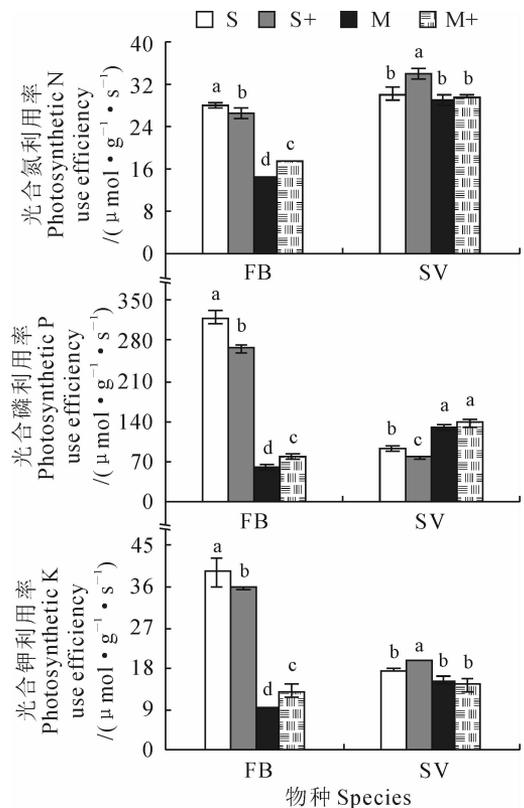


图 3 接种对黄顶菊及伴生植物狗尾草光合养分利用率的影响

Fig. 3 Effect of inoculated AM fungi on photosynthetic nutrient use efficiency of *F. bidentis* and *S. viridis*

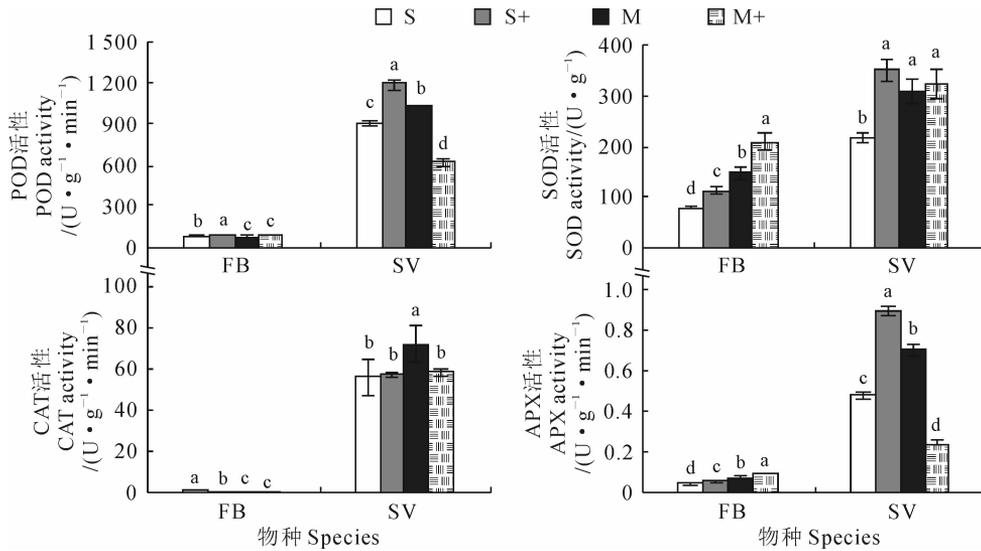


图5 接种对黄顶菊及伴生植物狗尾草抗氧化酶活性的影响

Fig. 5 Effect of inoculated AM fungi on antioxidant enzyme activities of *F. bidentis* and *S. viridis*

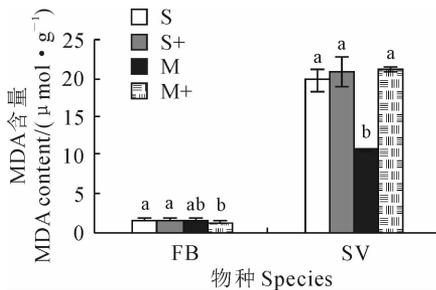


图4 接种对黄顶菊及伴生植物狗尾草体内丙二醛含量的影响

Fig. 4 Effect of inoculated AM fungi on malonaldehyde content of *F. bidentis* and *S. viridis*

种 AM 真菌后显著增加,其光合磷利用率却显著降低;混播条件下,黄顶菊的光合氮、磷、钾利用率均比单播时显著降低,而狗尾草的光合磷利用率显著增加,光合氮、钾利用率在未接种 AM 真菌时无变化,添加 AM 真菌后则显著降低;混播条件下,接种 AM 真菌使黄顶菊植株光合氮、磷、钾利用率显著升高,但对狗尾草的光合氮、磷、钾利用率都无显著影响。说明 AM 真菌能够提高混播处理下黄顶菊的光合养分利用率,但对伴生植物狗尾草无显著影响。

2.5 AM 真菌对膜质过氧化物的影响

丙二醛(MDA)是常用的膜脂过氧化指标。如图4所示,在单播条件下,接种 AM 真菌没有显著改变黄顶菊和狗尾草植株体内的 MDA 含量;混播条件下,黄顶菊植株体内 MDA 含量与单播相比无显著变化,而狗尾草植株体内的 MDA 含量则显著降低;混播条件下,接种 AM 对黄顶菊丙二醛含量无显著影响,但是却显著提高了狗尾草植株的

MDA 含量。这说明 AM 真菌对黄顶菊植株体内的丙二醛含量无影响,而对狗尾草产生不利影响。

2.6 AM 真菌对抗氧化酶活性的影响

如图5所示,单播条件下,接种 AM 真菌使黄顶菊植株 POD、SOD、CAT 和 APX 活性都显著增加,也使除 CAT 外的狗尾草抗氧化酶活性增加;混播条件下,黄顶菊的 POD 和 CAT 活性降低,SOD 和 APX 活性增加,而未接种 AM 真菌的狗尾草 POD、SOD、CAT 和 APX 活性均显著增加,接种 AM 真菌后 POD 和 APX 活性降低,SOD 和 CAT 活性不变;混播条件下,接种 AM 真菌对黄顶菊植株 POD 和 CAT 活性无显著影响,但是显著增加了 SOD 和 APX 活性,而狗尾草除 SOD 活性不变外,POD、CAT 和 APX 活性均显著降低。说明 AM 真菌能够提高混播黄顶菊的 SOD 和 APX 活性,对伴生植物狗尾草的抗氧化酶活除 SOD 外均产生不利影响。

3 讨论

外来植物凭借自身的生存优势压制或排挤本地物种,占据本地物种生态位而形成单一优势群落,而造成生物多样性的丧失和生态系统的严重破坏。入侵植物不仅导致地上植物群落结构的改变,也影响地下土壤微生物群落结构的组成^[18]。反过来,改变了土壤微生物对入侵植物的生长发育产生反馈作用,协助入侵植物在与本地植物竞争中取得优势,从而改变植物种间竞争关系^[19]。AM 真菌可能是造成这一反馈的原因之一^[20]。

AM真菌能够通过根外菌丝扩大植物根系的吸收范围,提高寄主植物对水分、养分的吸收,促进植物生长,提高寄主植物对外界不利环境的抗逆性^[21]。AM真菌能够促进植物养分吸收,特别是对P的吸收^[22],如*G. constrictum*能促进玉米对P的吸收^[23],*R. intraradices*和*F. mosseae*能够促进烟草植株的生长,增加植株生物量及P吸收^[24],AM真菌能明显提高水分胁迫下黄顶菊对N、P的吸收,尤其促进P的吸收^[25]。本试验中AM真菌显著增加了单播狗尾草的P含量以及混播黄顶菊的N、P含量,但是却降低了混播狗尾草的N、P吸收,这是由于竞争生长中黄顶菊的根系侵染率显著高于狗尾草而造成的养分吸收差异,可见AM真菌更易促进竞争生长中黄顶菊的营养吸收。这也能够从光合养分利用表现中得到验证,光合速率与叶片养分含量的比值就是光合养分利用率,它表示单位养分含量上能被光合作用所利用的效率。AM真菌显著增加了单播狗尾草的光合氮、钾利用率以及混播黄顶菊的光合氮、磷、钾利用率,而混播狗尾草的光合氮、磷、钾利用率则无显著变化,这是由于狗尾草在竞争生长中处于劣势而养分供应不充足造成的,AM真菌同样对竞争生长中黄顶菊的光合养分利用产生促进作用。

POD、SOD、CAT和APX是细胞抵御活性氧伤害的重要保护酶系统。AM真菌能够降低干旱胁迫下黄顶菊植株的MDA含量,并且提高POD、SOD和CAT活性,增强植株抗旱性^[25],*F. mosseae*提高了干旱胁迫下三叶鬼针草的POD、SOD、CAT和ASP活性,有效降低了干旱胁迫对其造成的伤害^[26],AM真菌还能够提高盐胁迫下玉米的POD和CAT的活性^[27]。本研究中黄顶菊和狗尾草的POD、SOD和APX活性在接种AM真菌后都显著提高,MDA含量无显著变化,但是混播处理下黄顶菊植株的SOD和APX活性依然提高,MDA含量

无显著变化,而狗尾草植株的POD、CAT和APX活性却显著降低,MDA含量增加,其原因是由于混播后黄顶菊的根系侵染率显著大于狗尾草,导致狗尾草水分、养分吸收受到阻碍,抗氧化酶活降低,造成了细胞膜质过氧化伤害,增加了MDA的含量。可见,AM真菌并不利于狗尾草的竞争生长,并且通过提高竞争生长中黄顶菊的抗氧化酶活性,使黄顶菊具有比伴生植物狗尾草更强的耐胁迫能力。

本课题组^[28]前期研究不同入侵进程中黄顶菊和狗尾草根系侵染率情况,发现黄顶菊入侵改变了黄顶菊和狗尾草根系AM真菌的种类和相对多度,显著降低了狗尾草根内优势种的定植率。在本试验中,黄顶菊与伴生植物狗尾草的竞争生长对黄顶菊产生抑制作用,这是由于黄顶菊与伴生植物狗尾草同时播种,黄顶菊苗期生长缓慢^[29],而本地植物狗尾草生长较快,故黄顶菊早期资源获得能力比本地植物弱。黄顶菊的根系侵染率显著高于狗尾草,由此可见AM真菌对黄顶菊和狗尾草两个寄主具有不同的选择性,这种选择性对黄顶菊与伴生植物狗尾草的竞争生长产生影响。接种AM真菌后,混播对黄顶菊的抑制作用显著减弱,其N、P含量和光合养分利用率均显著增加,叶片中抗氧化酶活性有所提高;对于狗尾草而言,由于其菌根侵染率显著低于黄顶菊,因此AM真菌对狗尾草的促进作用无任何显著影响,并且降低了狗尾草的N、P含量和抗氧化酶活性,导致膜质过氧化物程度增加。

综上所述,AM真菌的定植促进了黄顶菊的竞争生长,增加了植株N、P含量、光合养分利用率以及抗氧化酶活性;对伴生植物狗尾草的相对竞争能力则无显著影响,但是显著降低了狗尾草的N、P吸收以及抗氧化酶活性。因此,黄顶菊根际土壤AM真菌在黄顶菊与伴生植物狗尾草的竞争生长中对黄顶菊产生偏利反馈作用,从而有助于黄顶菊的入侵。

参考文献:

- [1] 万方浩,郭建英,张峰,等. 中国生物入侵研究[M]. 北京:科学出版社,2009:2-23.
- [2] 国家环境保护部,中国科学院. 中国第二批外来入侵物种名单:关于发布中国第二批外来入侵物种名单的通知(环发[2010]4号)[EB/OL]. 2010-01-07. http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bwj/201001/t20100126_184831.htm
- [3] ZHANG F J(张凤娟), XU X Y(徐兴友), CHENG F M(陈凤敏), et al. Allelopathic effect of aqueous extract of *Flavera bidentis* (L.) Kunt on Chinese cabbage and rice seedlings growth[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2008, 28(8): 1 669-1 674 (in Chinese).
- [4] LI X J(李香菊), ZHANG M R(张米茹), LI Y J(李咏军). Allelopathic effect of aqueous extract of *Flavera bidentis* (L.) Kunt on the

- seed germination and radicle growth[J]. *Weed Science*(杂草科学),2007,4:15—19(in Chinese).
- [5] LI H N(李会娜),LIU W X(刘万学),DAI L(戴莲),*et al.* Invasive impacts of *Ageratina adenophora* (Asteraceae) on the changes of microbial community structure,enzyme activity and fertility in soil ecosystem[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学),2009,42(11):3 964—3 971(in Chinese).
- [6] WANG B,QUI Y L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants[J]. *Mycorrhiza*,2006,16(5):299—363.
- [7] SCHEUBLIN T R,VAN LOGTESTIJN R S P,VAN DER HEIJDEN M G A. Presence and identity of arbuscular mycorrhizal fungi influence competitive interactions between plant species[J]. *Journal of Ecology*,2007,95(4):631—638.
- [8] HE B(何 博),HE X L(贺学礼). Study on correlations between AM fungi and soil factors in the rhizosphere of *Flaveria bidentis*[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*(河北农业大学学报),2010,33(1):34—38(in Chinese).
- [9] KLIRONOMOS J N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities[J]. *Nature*,2002,417(6 884):67—70.
- [10] PHILLIPS J M,HAYMAN D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection[J]. *Transactions of the British Mycological Society*,1970,55(1):158—161.
- [11] 郭秀珍,毕国昌. 林木菌根及应用技术[M]. 北京:中国林业出版社,1989:216—218.
- [12] MORTON J B,BENNY G L. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi(Zygomycetes): a new order,Glomales,two new sub-orders,Glomineae and Gigasporineae,and two new families,Acaulosporaceae and Gigasporaceae,with an emendation of Glomaceae[J]. *Mycotaxon*,1990,37:471—491.
- [13] 刘润进,陈应龙. 菌根学[M]. 北京:科学出版社,2007:91—15.
- [14] DANIELS B A,SKIPPER H D. Methods for the Recovery and Quantitative Estimation of Propagules from Soil[M]//SCHENCK N. Methods and principles of mycorrhizal research. American Phytopathological Society,1982:29—35.
- [15] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京:中国农业科技出版社,2000:25—110.
- [16] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2006:167—282.
- [17] SHEN W B(沈文飏),XU L L(徐朗莱),YE M B(叶茂炳),*et al.* Study on determination of ASP activity[J]. *Plant Physiology Communications*(植物生理学通讯),1996,32(3):203—205(in Chinese).
- [18] ALLADARES F,WRIGHT S J,LASSO E,*et al.* Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest[J]. *Ecology*,2000,81(7):1 925—1 936.
- [19] WOLFE B E,KLIRONOMOS J N. Breaking new ground:Soil communities and exotic plant invasion[J]. *Bioscience*,2005,55(6):477—487.
- [20] JEFFRIES P,GIANINAZZI S,PEROTTO S,*et al.* The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility[J]. *Biology and Fertility of Soils*,2003,37:1—16.
- [21] 刘润进,陈应龙. 菌根学[M]. 北京:科学出版社,2007.
- [22] BOLAN N S. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants[J]. *Plant and Soil*,1991,134(2):189—207.
- [23] OMAR S A. Growth effects of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus constrictum* on maize plants in pot trials[J]. *Folia Microbiologica*,1995,40(5):503—507.
- [24] LIU X L(刘先良),XI X Y(习向银),SHEN H(申 鸿),*et al.* Influences of arbuscular mycorrhizal(AM) fungi inoculation on resistance of tobacco to bacterial wilt[J]. *Tobacco Science & Technology*(烟草科技),2014,5:94—98(in Chinese).
- [25] CHEN D Q(陈冬青),HUANGFU CH H(皇甫超河),LIU H M(刘红梅),*et al.* Effects of water stress and fungicide on the growth and drought resistance of *Flaveria bidentis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*,2013,33(7):2 113—2 120(in Chinese).
- [26] SONG H X(宋会兴),ZHONG ZH CH(钟章成),YANG W Q(杨万勤),*et al.* Analysis of the activities of protective enzymes in *Bidens pilosa* L. inoculated with *Glomus mosseae* under drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报),2011,31(9):2 471—2 477(in Chinese).
- [27] CHEN X,SONG F,LIU F,*et al.* Effect of different arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiology of maize at ambient and low temperature regimes[J]. *The Scientific World Journal*,2014,956141.
- [28] 李 乔. 不同 AM 真菌在棉花与黄顶菊竞争中的作用[D]. 河北昌黎:河北科技师范学院,2014.
- [29] FAN C Q(樊翠芹),WANG G Q(王贵启),LI B H(李乘华),*et al.* Study the growth characteristics of *Flaveria bidentis*[J]. *Weed Science*(杂草科学),2008,(3):37—39(in Chinese).

(编辑:裴阿卫)