

DOI:10.11686/cyxb2024362

http://cyxb.magtech.com.cn

郭亮, 胡雨彤, 廖雨, 等. 磷添加和丛枝菌根真菌对羊草根系构型以及植株养分吸收利用的影响. 草业学报, 2025, 34(8): 165-178.

GUO Liang, HU Yu-tong, LIAO Yu, et al. The impact of phosphorus addition and arbuscular mycorrhizal fungi on root architecture and nutrient utilization in *Leymus chinensis*. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(8): 165-178.

磷添加和丛枝菌根真菌对羊草根系构型 以及植株养分吸收利用的影响

郭亮¹, 胡雨彤^{1,2,3*}, 廖雨¹, 龚成毓¹, 杨晓燕¹, 管上淇¹, 鞠成琦¹

(1. 新疆农业大学资源与环境学院, 新疆 乌鲁木齐 830052; 2. 新疆土壤与植物生态过程重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830052; 3. 新疆种植业绿色生产工程技术研究中心, 新疆 乌鲁木齐 830052)

摘要:本研究探讨了磷添加和丛枝菌根真菌(AMF)侵染对羊草根系构型及养分吸收利用的影响。试验采用根袋盆栽方法, 设置4个磷水平处理(P_0 : $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, P_1 : $11.32 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, P_2 : $22.63 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, P_3 : $33.95 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)和两种AMF处理(接种与未接种)交互作用共8个处理, 每个处理重复5次。结果表明, 磷和AMF处理显著影响羊草的根系生物量, 接种AMF显著提高 P_1 和 P_2 处理下的根系生物量。AMF处理提高了总根长和总生物量, 但对根平均直径、总根体积和分枝数有降低趋势。土壤理化性质分析表明, AMF处理提高了碱性磷酸酶活性和速效磷含量。养分分析表明AMF接种和磷处理显著影响植株P含量, 降低了氮磷比, 且AMF在高磷处理下提高了磷利用效率。此外, 磷和AMF的交互作用对分形维数、分形丰度、根袋内pH、土壤速效磷和羊草地上部分磷含量均表现出显著影响。总体而言, P_1 施磷和AMF接种显著改善了羊草的根系生物量和构型, 提高了养分吸收与利用效率。

关键词:羊草; 丛枝菌根真菌; 根系构型; 养分吸收; 养分利用

The impact of phosphorus addition and arbuscular mycorrhizal fungi on root architecture and nutrient utilization in *Leymus chinensis*

GUO Liang¹, HU Yu-tong^{1,2,3*}, LIAO Yu¹, GONG Cheng-yu¹, YANG Xiao-yan¹, GUAN Shang-qi¹, JU Cheng-qi¹

1. College of Resources and Environment, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China; 2. Key Laboratory of Soil and Plant Ecological Processes, Urumqi 830052, China; 3. Xinjiang Green Production Engineering Research Center of Crop Industry, Urumqi 830052, China

Abstract: This study investigated the effects of phosphorus addition and arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) inoculation on the root architecture and nutrient absorption of *Leymus chinensis*. A pot experiment was conducted with four phosphorus levels (P_0 : $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; P_1 : $11.32 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; P_2 : $22.63 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; P_3 : $33.95 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) and two AMF treatments (inoculated and uninoculated), resulting in a total of eight treatments, each with five replicates. It was found that phosphorus and AMF treatments significantly affected root biomass of *L. chinensis*. Root biomass was significantly increased under P_1 and P_2 treatments, while AMF treatment increased total root length and total biomass but tended to decrease root average diameter, root volume, and number of branches. Soil physicochemical analysis indicated that AMF treatment enhanced alkaline phosphatase activity and soil available phosphorus content. Nutrient analysis revealed that AMF inoculation and phosphorus treatment significantly

收稿日期: 2024-09-24; 改回日期: 2024-11-11

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金(2022D01A187, 2019D01B19)资助。

作者简介: 郭亮(1998-), 男, 新疆和田人, 在读硕士。E-mail: 18197778366@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: hyt_533@163.com

increased plant phosphorus content, reduced the nitrogen to phosphorus ratio, and increased phosphorus utilization efficiency (PUE) under high phosphorus conditions. Moreover, a significant interaction was observed between phosphorus and AMF, characterized by significant change in fractal dimension, fractal abundance, pH inside root bags, soil available phosphorus, and phosphorus content in the aboveground parts of *L. chinensis*. In summary, appropriate phosphorus application and P₁ AMF inoculation significantly improved root biomass and architecture of *L. chinensis*, enhancing nutrient absorption and utilization efficiency.

Key words: *Leymus chinensis*; arbuscular mycorrhizal fungi; root architecture; nutrient absorption; nutrient utilization

磷对植物生长至关重要,约占干重的0.2%,在土壤中容易被阴离子吸附,同时与铁、铝、钙、镁发生反应,被固定下来。这会导致根际土壤的速效磷降低,而植物也会采取一系列的措施来改善这种情况,例如:植物通过根系分泌有机酸、磷酸酶和其他化合物,这些分泌物可以溶解土壤中的磷酸盐,提高磷的可利用性^[1];与丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)建立共生关系,通过磷(phosphorus, P)与碳(carbon, C)交换的菌丝途径来进行磷的吸收^[2-3];植物可以通过改变根系形态,如增加根毛的数量和长度,生成密集的“簇状”根,来提高土壤中磷的吸收能力^[4]。丛枝菌根真菌是一类广泛存在于土壤中的重要微生物,与超过2/3的陆生植物根系会形成共生关系。AMF通过其菌丝网络扩展根系的吸收范围,提高植物对土壤中养分,特别是磷的吸收,减少土壤氮磷流失^[5-7]。

先前的研究表明,在磷受限的条件下AMF对植物生长和养分吸收的促进效果尤为显著^[8]。而当磷不受限时,AMF对植物的促进作用会逐渐减弱甚至出现负面影响,如寄生或抑制植物生长的现象^[9]。而最近的一项研究使用³²P、¹³C同位素进一步探究了植物群落与AMF之间的磷和碳交换^[10]。在高磷土壤的群落中,尽管AMF在根系和土壤中的¹³C分配与低磷AMF相似,但AMF在高磷土壤群落中提供了更大比例的总磷,这表明在高磷土壤环境中,AMF的菌丝途径向植物转移更多的磷。这些研究揭示了环境背景对AMF共生关系中磷和碳交换的重要影响,而根则是理解这些交换差异的关键因素^[11]。在高磷供应的土壤环境中,植物通过调节根系的结构和活性来优化与AMF的互动,从而更有效地获取磷资源。例如,一些植物通过增加AMF囊泡的数量来增强磷的存储和交换能力^[12],而减少丛枝的形成则可能表明它们更依赖于其他磷获取途径^[13]。这种根系的适应性变化不仅反映了植物在不同土壤条件下的生存策略,还揭示了AMF在磷和碳交换过程中的复杂调节机制^[14-15]。

羊草(*Leymus chinensis*)是中国北方草原地区的重要牧草,其生长状况直接影响草原生态系统的稳定性和生产力^[16-18],并且其对盐碱和干旱有很强的适应能力,在中国北方有广泛的种植^[19]。有研究表明AMF能够促进羊草的生长发育以及养分吸收^[20]。但关于AMF对羊草根系构型的影响研究较少,本研究旨在探讨磷添加条件下丛枝菌根真菌对羊草根系构型及植株养分吸收利用的影响。通过控制试验条件,系统研究不同磷添加水平和AMF接种处理对羊草根系生长特征、根系形态及其对磷的养分吸收利用的影响,揭示其相互作用机制,可以帮助优化羊草种植管理策略,提高磷素养分利用效率。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验以“中科羊草”为供试植物,以摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*, BGC XJ01),幼套近明球囊霉(*Claroideoglossum etunicatum*, BGC GZ03C)两种AMF混合接种[AMF菌种均由北京市农林科学院植物营养与资源环境研究所“丛枝菌根真菌种质资源库”(BGC)提供,使用灭菌基质与三叶草(*Trifolium repens*)进行扩繁3个月]为供试AMF接种剂,试验用土于2023年6月取自新疆昌吉回族自治州呼图壁县独山子村锦芳园人工羊草地未种植羊草土壤,土壤全氮含量1.92 g·kg⁻¹,pH 8.74,有机质含量10.42 g·kg⁻¹,速效磷含量11.52 mg·kg⁻¹。

试验用盆高20 cm,宽24 cm。

1.2 试验设计

试验于2023年7—10月在新疆农业大学资源与环境学院盆栽场完成,采用双因素试验设计,不同磷素处理(按 P_2O_5): P_0 (P : $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)、 P_1 (P : $11.32\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)、 P_2 (P : $22.63\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)、 P_3 (P : $33.95\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$),不同丛枝菌根真菌(AMF)处理: +AMF(接种处理)、-AMF(未接种处理),盆栽试验共8个处理每个处理重复5次,共40盆。

盆栽试验用土于2023年6月取自新疆昌吉回族自治州呼图壁县独山子村锦芳园人工羊草地未种植羊草土壤,土壤过5 mm筛后,经 $121\text{ }^\circ\text{C}$ 灭菌2 h。采用网袋法进行试验^[21],试验盆栽内外由 $30\text{ }\mu\text{m}$ 根袋隔开,只有水分和AMF菌丝能够通过,植物根系不能通过,以消除植物根系影响。将4.5 kg灭菌土壤装入盆栽花盆,拌入相应的磷肥(重过磷酸钙,46% P_2O_5),根袋内2 kg土壤,根袋外2.5 kg土壤(土壤高度保持一致),取接种剂20 g(1000个左右孢子),在不接种处理中同样加入20 g灭菌后的接种剂。播种时羊草种子用10%过氧化氢表面消毒,无菌水冲洗干净后播种。为保持与自然环境中土壤细菌一致,向根袋内外各加入20 mL土壤细菌滤液,将100 g新鲜土壤悬浮在1 L无菌水中并通过5层滤纸(类似于Whatman 43级)过滤,获得土壤细菌滤液^[3]。在播种后覆保鲜膜保温,保证羊草发芽率。在完全发芽后进行间苗,保证每盆有25株。定时定量浇水,保持土壤含水量在田间持水量的75%左右。

在发芽后90 d采集羊草根系与地上部分,用蒸馏水冲洗干净,每盆选取长势均匀且生长健康的3株测定根系形态,根系样品一部分放入FAA(福尔马林5 mL,冰醋酸5 mL,70%乙醇90 mL)溶液中保存用于测定侵染率,羊草植株样品采集后在 $105\text{ }^\circ\text{C}$ 杀青0.5 h,最后在 $75\text{ }^\circ\text{C}$ 下烘干至恒重并且称重,粉碎后用于测定植株碳(C)和磷(P)。

1.3 测定方法

1.3.1 根参数测量

将清洗过用吸水纸吸干水的根系用台式扫描仪(Epson Expression 1200XL,中国上海)对各根型羊草根系进行扫描并将图像存入电脑,用WinRHIZO根系分析系统软件分析根系总体积(root volume, RV)、平均直径(average diameter, AD)、总表面积(total root surface area, TRSA)、总根长(total root length, TRL)、分枝数(number of branches, NF)和根尖数(number of root tips, NT)等根系平面几何构型参数。另外比表面积(specific surface area, SSA)=根系的总表面积/根重,分枝密度(branching density, BD)=分枝数/根的总长度^[22]。

本研究通过盒维数法来估算分形维数^[23]。首先,在根系的顶视图中画出一个边长为18.4 cm的正方形,并逐步将其划分为边长为 $r=18.4/2^n$ (n 取值范围为0至5)的小正方形。随后记录每种尺寸下,被根系交叉的小正方形的数量 N_r 。通过绘制 $\lg N_r$ (纵轴)与 $\lg r$ (横轴)的散点图,可以用来分析 N_r 和 r 之间的关系,该关系通过回归分析表达为 $\lg N_r = -D \lg r + \lg K$ 。此处 $-D$ 值指代分形维数(fractal dimension, FD),其值为1~2,FD值越高表明根系结构越复杂;而 $\lg K$ 值代表分形丰度(fractal abundance, FA),该值越大,说明根系在土壤中的扩散体积越大。

将收集的根部切割为大约1 cm的段,将根段浸泡在10%的氢氧化钾溶液中,并在 $90\text{ }^\circ\text{C}$ 的热水浴中加热20 min,然后使用自来水清洗。随后,将根段置于2%盐酸中酸化处理5 min,接着转移至0.05%的曲利苯蓝染料溶液中,同样在 $90\text{ }^\circ\text{C}$ 的水浴中处理15 min。之后,使用1:1的乳酸甘油溶液,常温褪色2~3 d,最终通过显微镜(CX23LEDRFS1C,中国广州)进行观察。根据根段频率标准法^[24],确定根系的侵染频率(mycorrhizal colonization frequency, MCF)以及侵染强度(mycorrhizal colonization intensity, MCI)。

$$\text{侵染频率}(MCF) = \frac{\text{侵染根段数}}{\text{镜检的总根段数}} \times 100\%$$

$$\text{侵染强度}(MCI) = \frac{90n_5 + 50n_4 + 30n_3 + 5n_2 + n_1}{\text{镜检的总根段数}} \times 100\%$$

式中: n_5 表示5级侵染的根段数(侵染比例 $>90\%$); n_4 表示4级侵染的根段数($90\% >$ 侵染比例 $>50\%$); n_3 表示3

级侵染的根段数($50\% > \text{侵染比例} > 10\%$); n_2 表示2级侵染的根段数($10\% > \text{侵染比例} > 1\%$); n_1 表示1级侵染的根段数(侵染比例 $< 1\%$)。

1.3.2 植物与土壤指标 将烘干后的羊草地上部和地下部称重,计算生物量(total biomass, TB)后进行粉碎,采用浓 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮测定羊草植株全磷(total phosphorus, TP)、全氮(total nitrogen, TN)含量;采用外加热重铬酸钾氧化-滴定法测定植物全碳(total carbon, C)含量;采用碳酸氢钠浸提-硫酸钼锑抗比色法测定根袋内外土壤速效磷含量^[25]。采用微孔板荧光法(伯腾 BioTek SynergyH1 多功能酶标仪,美国)测定根袋内外土壤碱性磷酸酶活性。植物根磷吸收效率(phosphorus acquisition efficiency, PAE)是指植物从土壤中获得磷的能力,植物磷利用效率(phosphorus utilization efficiency, PUE)是指植物利用磷产生生物量的能力^[26]。计算公式如下:

$$\text{植物磷积累量 (phosphorus uptake, PU)} = \text{植株磷含量} \times \text{生物量}$$

$$\text{PAE} = \text{植物磷积累量} / \text{总根长}$$

$$\text{PUE} = \text{总生物量} / \text{植物磷积累量}$$

1.4 统计分析

采用双因素方差分析和最小显著差异法(least significant difference, LSD)进行多重比较,采用偏最小二乘路径模型(PLS-PM)对土壤理化性质(soil)、根系构型(root)、氮磷比(N/P)、磷吸收效率、磷利用效率、总生物量和丛枝菌根真菌与施磷量之间的关系进行评价。利用拟合优度指标对模型的整体预测性能进行评价,PLS-PM在R软件包“plsrm”中完成,以上所有分析及制图在R 4.3.1软件中完成。

2 结果与分析

2.1 磷添加和 AMF 处理对羊草生物量、根系结构以及菌根侵染率的影响

与 -AMF 相比, +AMF 显著提升了 P_0 处理中地上部生物量,增幅为 19.18% (图 1)。此外, +AMF 显著增加了中等磷添加下 (P_1 和 P_2) 地下生物量和总生物量 (图 1), 但 +AMF 和 P_1 处理下的地下生物量和总生物量均最

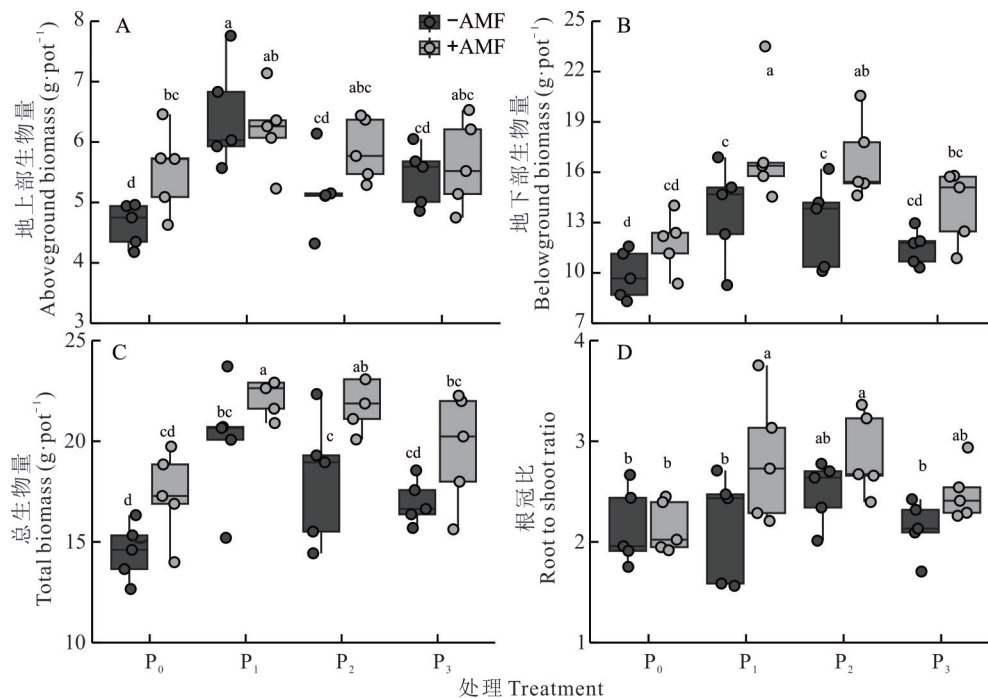


图 1 不同磷梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草的地上、地下、总生物量及根冠比的影响

Fig. 1 Effects of different phosphorus gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on aboveground biomass, belowground biomass, total biomass, and root to shoot ratio of *L. chinensis*

不同小写字母表示不同处理之间在 $P < 0.05$ 水平差异显著。下同。Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments at the $P < 0.05$ level. The same below.

大,分别是一-AMF 和 P₁处理下的 1.27 和 1.17 倍(图 1)。根冠比方面,+AMF 显著提升了中等磷添加(P₁和 P₂)下的根冠比,增幅分别为 31.16% 和 14.86%,上述结果表明,与-AMF 相比,+AMF 对羊草生物量的影响依赖于 P 施肥水平。双因素方差分析结果(表 1)显示,AMF 显著影响地上、地下和总生物量及根冠比,而磷处理显著影响地下部、总生物量及根冠比,AMF 和磷的交互作用在地上、地下、总生物量及根冠比中均未达到显著水平。

羊草根系平面几何构造在磷和 AMF 处理下表现出差异(图 2),在不同磷处理下羊草根系各指标均呈先增加后降低的趋势(图 2)。此外,与-AMF 相比,+AMF 显著提升了 P₂处理下的总根长,增加幅度为 31.40%,而根平均直径在 P₁、P₂、P₃处理下,总根体积在 P₂、P₃处理下,分别显著下降了 12.20%、29.79%、23.81% 和 31.58%、42.59%。虽然与-AMF 相比较,+AMF 的根尖数与分枝数没有显著性差异,但在总体上还是下降了 6.74%~9.49% 和 3.72%~35.80%。双因素方差分析结果(表 2)显示,AMF 显著影响根平均直径、总体积、总根长,而磷处理显著影响总根长、总根表面积、总根体积、根尖数、分枝数,但对根平均直径无显著影响。AMF 和磷的交互作用对根系平面几何测量指标的影响均未达到显著水平。

羊草立体几何构型同样受到磷和 AMF 的影响(图 3),接种(+AMF)显著增加了 P₀的分形维数(7.04%)和 P₃的分形丰度(51.99%),但 P₃处理比表面积、所有磷处理的分枝密度、P₀和 P₁处理分形丰度,分别显著下降

表 1 不同磷(P)梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草生物量和根冠比的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA of the effects of different phosphorus (P) gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on the *L. chinensis* biomass and root to shoot ratio

因子 Factor	生物量 Biomass			根冠比 Root/ shoot
	地上	地下	总计	
	Above ground	Below ground	Total	
AMF	6.383**	7.930***	9.503***	3.151*
P	3.709	15.810***	16.496***	7.266*
AMF×P	1.500	0.377	0.254	1.115

AMF: 丛枝菌根真菌处理 The arbuscular mycorrhizal fungi treatment; P: 磷处理 The phosphorus treatment; 表中数据显示为 F 值和相应的显著性标志 The data in the Table represent F-values and their corresponding significance levels; *** : P<0.001; ** : P<0.01; * : P<0.05; 下同 The same below.

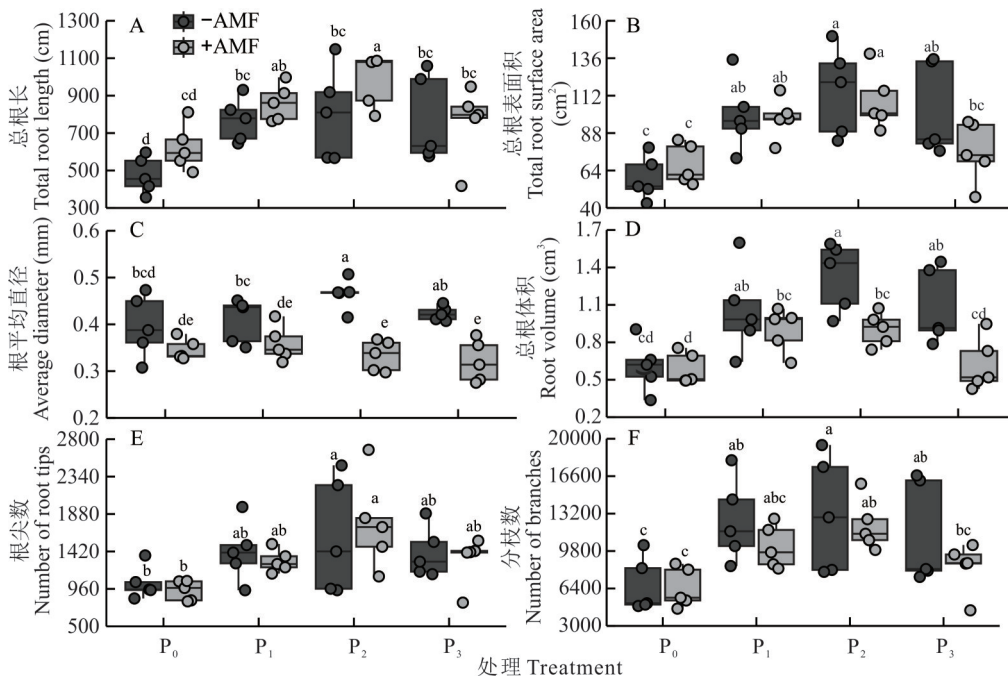


图 2 不同磷梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草的总根长、总根表面积、根平均直径、总根体积、根尖数和分枝数的影响
Fig. 2 Effects of different phosphorus gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on total root length, total surface area, average root diameter, total root volume, number of root tips, and number of branches of *L. chinensis*

38.56%、30.51%~38.05%、59.58%和42.48%。双因素方差分析结果(表3)显示,AMF显著影响比表面积、分枝密度、分形维数、分形丰度,而磷只显著影响分形维数,AMF和磷的交互作用显著影响分形维数和分形丰度。

表2 不同磷(P)梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草根系平面几何构型参数的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA of the effects of different phosphorus (P) gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on the root architectural parameters of *L. chinensis*

因子 Factor	总根长 Total root length	总根表面积 Total root surface area	根平均直径 Root average diameter	总根体积 Root volume	根尖数 Number of root tips	分枝数 Number of branches
AMF	4.307*	0.981	42.882***	12.547**	0.078	2.472
P	7.596***	9.542***	1.081	8.692***	5.250**	6.261**
AMF×P	0.916	1.210	2.529	2.032	0.258	0.355

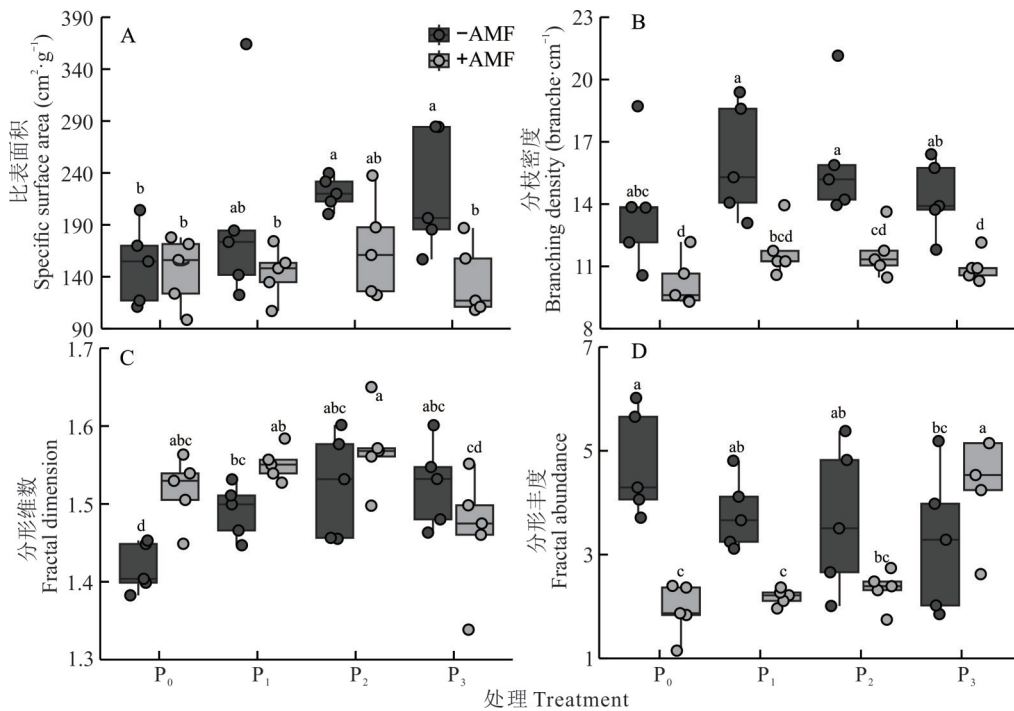


图3 不同磷梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草的比表面积、分枝密度、分形维数和分形丰度的影响

Fig. 3 Effects of different phosphorus gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on the specific root surface area, branching density, fractal dimension, and fractal abundance of *L. chinensis*

接种后在P₁处理下,侵染强度达到最大,之后随着施磷量的增加(从P₁到P₃)侵染强度逐渐降低(表4)。而侵染频率在不同施磷强度下都是100%。

2.2 不同磷水平和AMF处理对土壤pH、速效磷及碱性磷酸酶的影响

土壤理化性质在磷和AMF处理下表现出差异(图4)。在不同磷处理下碱性磷酸酶活性随着磷水平的增加而降低,速效磷含量随着磷水平的增加而增加。相较于-AMF,+AMF显著降低了根袋内P₀、P₂处理,根袋外P₀、P₂、P₃处理的pH,分别降低了0.69%、

表3 不同磷(P)梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草立体几何构型参数的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA of the effects of different phosphorus (P) gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on the spatial geometric parameters of *L. chinensis*

因子 Factor	比表面积 Specific surface area	分枝密度 Branching density	分形维数 Fractal dimension	分形丰度 Fractal abundance
AMF	10.029**	36.231***	5.014*	8.025**
P	1.456	2.053	4.436*	2.188
AMF×P	1.091	0.168	4.404*	7.236***

0.93%、1.70%、1.48% 和 2.28%；显著增加了 P_2 、 P_3 处理的根袋内碱性磷酸酶活性，增幅为 51.87% 和 52.18%，根袋外碱性磷酸酶活性增加了 25.0%、29.39%；根袋内速效磷含量显著增加了 12.59%~83.48%， P_1 处理根袋外的速效磷含量显著增加了 25.72%。双因素方差分析结果(表 5)显示，AMF 显著影响根袋内外的 pH、碱性磷酸酶活性、速效磷含量，而磷处理显著影响根袋外 pH、碱性磷酸酶活性和根袋内外的速效磷含量。AMF 和磷的交互作用显著影响根袋内 pH 与根袋内外的速效磷含量。

表 4 不同施磷处理下菌根侵染频率和侵染强度

Table 4 Mycorrhizal colonization frequency (MCF) and mycorrhizal colonization intensity (MCI) under different phosphorus treatments (%)

菌处理	处理	侵染频率	侵染强度
Fungal treatment	Treatment	MCF (%)	MCI (%)
+AMF	P_0	100a	38.27±1.93a
	P_1	100a	40.13±1.45a
	P_2	100a	34.50±3.56b
	P_3	100a	27.04±1.19c

不同小写字母表示不同处理之间在 $P < 0.05$ 水平差异显著。Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at the $P < 0.05$ level.

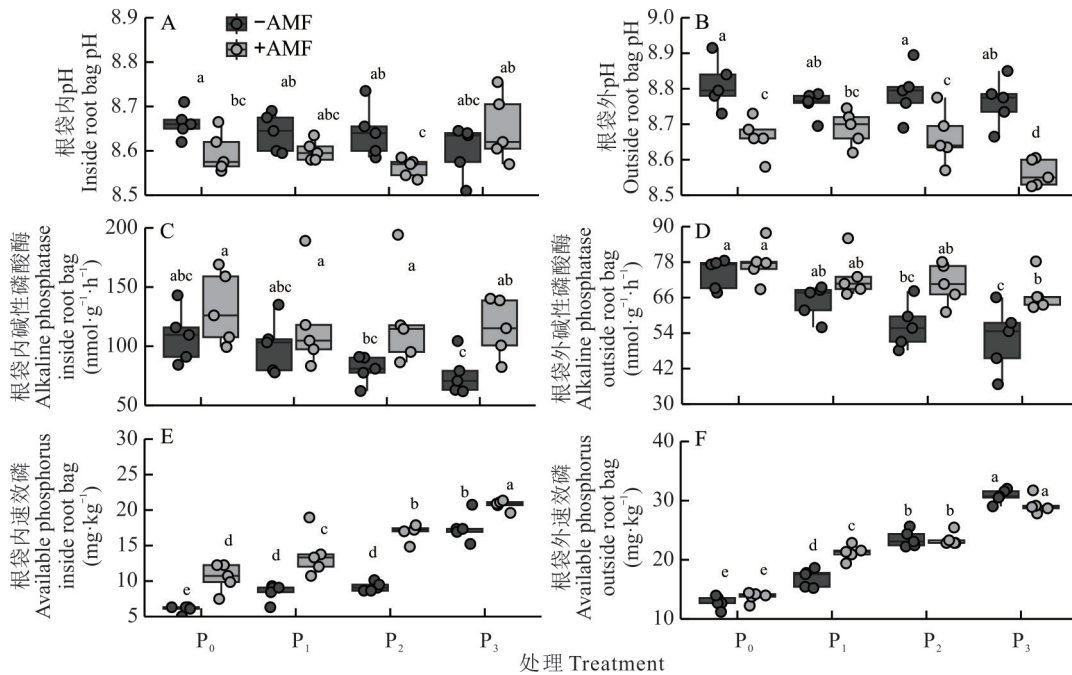


图 4 不同磷梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草的根袋内外 pH、碱性磷酸酶和速效磷的影响

Fig. 4 Effects of different phosphorus gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on the pH, alkaline phosphatase, and soil available phosphorus inside and outside the root bag of *L. chinensis*

表 5 不同磷(P)梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对土壤 pH、碱性磷酸酶活性和土壤速效磷含量的双因素方差分析

Table 5 Two-way ANOVA of the effects of different phosphorus (P) gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on soil pH, alkaline phosphatase activity, and soil available phosphorus content

因子 Factor	pH		碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase		速效磷 Soil available phosphorus	
	根袋内	根袋外	根袋内	根袋外	根袋内	根袋外
	Inside root bag	Outside root bag	Inside root bag	Outside root bag	Inside root bag	Outside root bag
AMF	5.094*	50.631***	11.273**	19.580***	98.149***	5.166*
P	0.603	3.175*	1.390	8.869**	77.561***	321.517***
AMF×P	3.687*	2.058	0.407	1.284	3.230*	9.735***

2.3 不同磷水平和 AMF 处理对羊草养分(C、N、P)含量和磷吸收、利用效率的影响

羊草养分(C、N、P)在磷和 AMF 处理下表现出差异(图 5)，接种 AMF 显著增加了地下部 C 的含量，增加幅度

为 15.07%~22.77%，而地上部 C 含量差异并不显著；接种 AMF 显著增加了 P₀ 和 P₁ 处理地上部 P 含量，增加幅度为 11.87% 和 12.06%，而 P₂ 处理地上、地下部 P 含量显著降低了 11.31%、15.53%，P₃ 处理则显著降低了 10.55%、14.29%，接种 AMF 显著增加了 P₂、P₃ 处理地下部氮含量，而减少了地上部的氮含量。双因素方差分析结果(表 6)显示，AMF 显著影响地下部 C 含量、地上部 P 含量、地下部 P 含量、地下部 N 含量，而磷处理显著影响地上部 P 含量、地下部 P 含量、地上部 N 含量，AMF 和磷的交互作用显著影响地上部 P 含量。

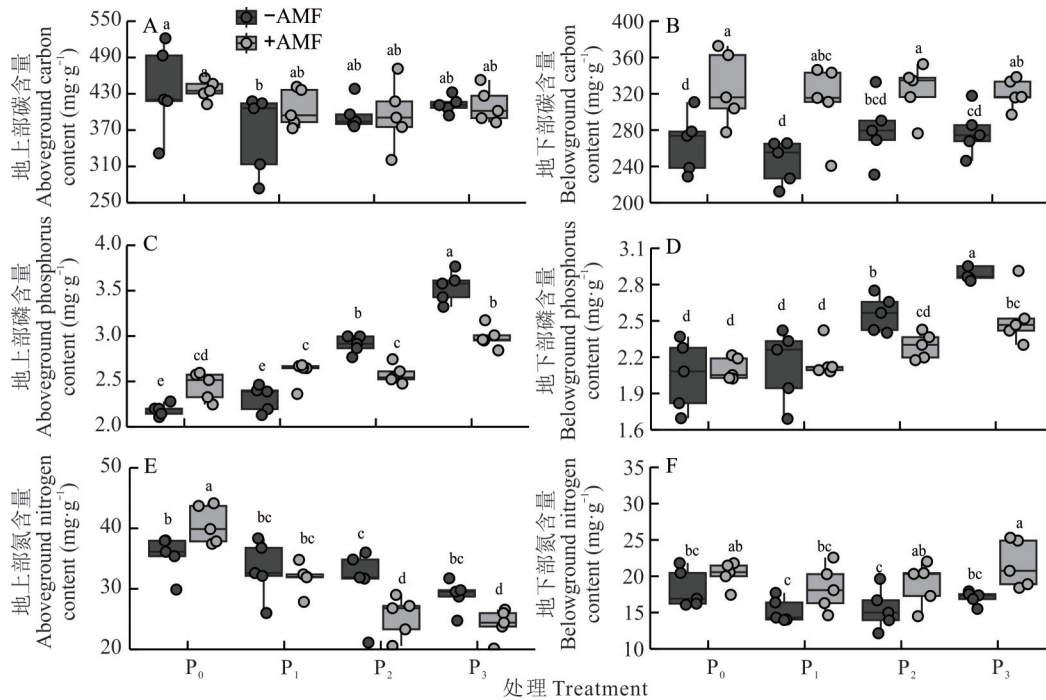


图 5 不同磷梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草的地上地下部碳、磷、氮含量的影响

Fig. 5 Effects of different phosphorus gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on the carbon, phosphorus, and nitrogen contents of the aboveground and belowground parts of *L. chinensis*

表 6 不同磷(P)梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草的地上地下部碳、磷、氮含量双因素方差分析

Table 6 Two-way ANOVA of the effects of different phosphorus (P) gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on the carbon, phosphorus, and nitrogen contents of the aboveground and belowground parts of *L. chinensis*

因子 Factor	碳含量 Carbon content		磷含量 Phosphorus content		氮含量 Nitrogen content	
	地上 Aboveground	地下 Belowground	地上 Aboveground	地下 Belowground	地上 Aboveground	地下 Belowground
AMF	0.466	27.113***	4.164*	5.542**	2.063	16.627***
P	2.516	1.125	106.267***	22.699***	19.191***	2.771
AMF×P	0.539	0.368	27.343***	1.490	0.298	0.465

氮磷比随着施磷浓度的升高而降低，接种后降低的幅度比未接种更大(图 6)；随着施磷强度的增加，磷吸收量呈逐渐上升的趋势，P₀、P₁ 处理下接种 AMF 磷吸收量显著大于未接种，P₂、P₃ 处理下，未接种与接种处理间无显著性差异。随着施磷强度的增加，磷吸收效率呈先减少后增加的趋势，在 P₃ 处理下羊草的磷吸收效率达到最大值，接种与未接种处理相比并没有显著性差异。随着施磷强度的增加，磷利用效率呈逐渐下降的趋势。P₀、P₁ 处理下接种与不接种之间没有显著性差异，而 P₂、P₃ 处理下有显著性差异，且接种比未接种要高。双因素方差分析结果(表 7)显示，AMF 显著影响磷吸收量、磷吸收效率和磷利用效率，而磷处理显著影响氮磷比和磷吸收量，

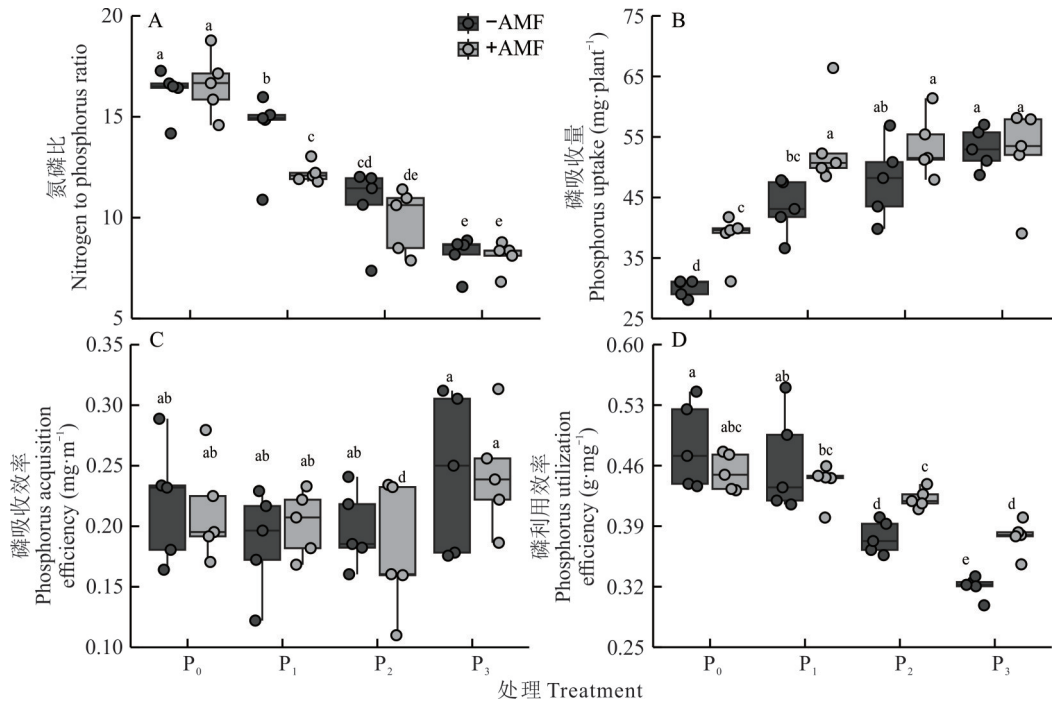


图 6 不同磷梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草的氮磷比、磷吸收量、磷吸收效率和磷利用效率的影响
Fig. 6 Effects of different phosphorus gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on the nitrogen to phosphorus ratio, phosphorus uptake, phosphorus acquisition efficiency, and phosphorus utilization efficiency of *L. chinensis*

AMF 和磷的交互作用显著影响磷利用效率。

2.4 不同磷梯度和 AMF 处理对土壤、根系构型、氮磷比、磷吸收效率、磷利用效率和总生物量的影响

根据 PLS-PM(图 7)结果,AMF 对羊草的土壤(soil)、磷吸收效率(PAE)、根系构型(root)有显著影响($P < 0.05$),路径系数分别为 -0.29 、 -0.72 、 -0.42 ;磷添加对羊草的生物量(TB)、土壤(soil)、氮磷比(N/P)有显著影响($P < 0.05$),路径系数分别为 0.8 、 -0.92 、 -0.63 ;根系构型(root)对磷吸收效率(PAE)、磷利用效率(PUE)有显著影响($P < 0.05$),路径系数分别为 -0.87 、 -0.71 ;羊草的磷吸收效率对磷利用效率(PUE)有显著影响($P < 0.05$),路径系数为 -0.42 ;羊草的磷利用效率对羊草生物量有显著影响($P < 0.05$),路径系数为 0.55 。

而进一步分析各因素与 AMF 和 P 的直接效应与间接效应(图 8)发现,AMF 对于生物量的直接效应和间接效应均为正;对氮磷比的直接效应和间接效应均为负;对磷吸收效率的直接效应和间接效应均为负且以间接效应为主;对磷利用效率的直接效应为负而间接效应为正;对根系构型的直接效应和间接效应均为负;对土壤只有直接效应且为负。磷对于总生物量的直接效应和间接效应均为正;对氮磷比的直接效应和间接效应均为负且以直接效应为主;对磷吸收效率的直接效应为负而间接效应为正;对磷利用效率的直接效应和间接效应均为负;对根系构型的直接效应和间接效应均为正;对土壤只有直接效应且为负。

表 7 不同磷(P)梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对羊草的氮磷比、磷吸收量、磷吸收效率和磷利用效率的双因素方差分析

Table 7 Two-way ANOVA of the effects of different phosphorus (P) gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on the nitrogen to phosphorus ratio, phosphorus uptake, phosphorus acquisition efficiency, and phosphorus utilization efficiency of *L. chinensis*

因子 Factor	氮磷比 N/P	磷吸收量 Phosphorus uptake	磷吸收效率 Phosphorus acquisition efficiency	磷利用效率 Phosphorus utilization efficiency
AMF	2.240	23.806***	2.910*	29.650***
P	66.151***	11.322**	0.038	1.504
AMF × P	1.547	2.009	0.226	5.288**

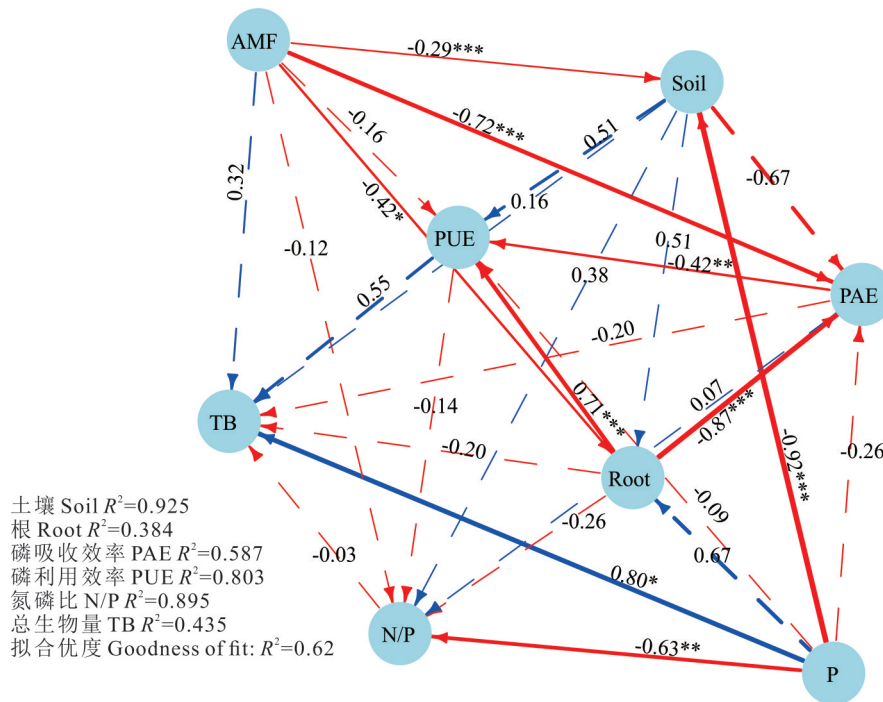


图7 不同磷(P)梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对土壤、根系构型、氮磷比、磷吸收效率、磷利用效率和总生物量影响的偏最小二乘法通路模型(PLS-PM)分析

Fig. 7 Partial least squares path modeling (PLS-PM) analysis of the effects of different phosphorus (P) gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on soil, root configuration (Root), nitrogen to phosphorus ratio (N/P), phosphorus absorption efficiency (PAE), phosphorus use efficiency (PUE), and total biomass (TB)

土壤包括速效磷与碱性磷酸酶;根系构型包括比表面积、平均直径、比根长、分枝密度。路径系数显示了各变量之间的直接影响程度及其显著性水平,虚线表示不存在显著性关系,实线表示存在显著关系,红色表示负影响,蓝色表示正影响,箭头粗细表示影响程度大小。*: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$; Soil includes available phosphorus and alkaline phosphatase; Root morphology (root) includes specific surface area, average diameter, specific root length, and branching density. Path coefficients indicate the direct effects between variables and their significance levels. Dashed lines represent non-significant relationships, while solid lines represent significant relationships. Red indicates a negative effect, blue indicates a positive effect, and the thickness of the arrows indicates the magnitude of the effect.

3 讨论

3.1 生物量

本研究表明无论是否接种 AMF,磷肥都对羊草根系生物量有促进作用,随着施磷强度的增加,对羊草总生物量的影响呈明显的先增后减趋势。根系不仅是植物固定和吸收养分的关键结构,其生物量的积累和形态变化更直接反映了植物对环境胁迫和资源利用的适应能力^[27]。磷作为一种关键养分,不仅促进植物根系生物量的积累,还显著提高根系对环境胁迫的适应能力和养分吸收效率^[28]。本研究中羊草生物量先增后减的趋势可能与适量磷肥施用促进植物生长,而过量施用可能导致土壤养分失衡和植物生长抑制有关^[29]。AMF 的接种对羊草的根生物量也有一定的影响。在相同磷处理条件下,接种 AMF 的羊草根系生物量普遍高于未接种的羊草,这可能是由于 AMF 能够增强植物根系对土壤中水分与养分的吸收能力^[30]。

3.2 根系构型

在本研究中,与不施磷相比,磷的加入,使根系的总根长、总表面积、总体积、根尖数、分枝数都有不同程度的增加。根系会根据土壤养分的丰富程度适时调整自身的形态结构,以形成最有利于吸收和利用有限资源的空间分布策略^[31]。这可能是由于磷作为植物生长的关键养分之一,能够促进根系的生长和发育。磷参与了植物的能量转移和代谢过程,有助于增强根系的吸收能力和养分运输效率^[32-33]。充足的磷供应可以促进根系的分裂和伸长,从而增加根系的总长度和表面积^[34]。此外,磷肥的施用还可能增强根系的分枝和根尖的形成,这进一步增加

了根系的吸收表面积和养分吸收能力,从而提高了植物整体的生长和生产力^[35]。在一项菌根关联改变根功能的研究中表明,在没有 AMF 的情况下,植物依靠细而高度分枝的根来吸收养分;然而,AMF 的存在促进了厚实的、不分枝的根系作为吸收固定磷的替代策略^[36]。本研究中羊草接种 AMF 后所表现的结果与其一致,在相同施磷强度下接种 AMF 后减少了根系的根直径、总根体积、根尖数、分枝数,改变了根系构型,进而影响了根系的比表面积与分枝密度。根系形态的分形维数(fractal dimension, FD)直接反映了根系在不同环境影响下发育程度的差异。FD 越高,意味着根系越发达,分枝更多;相对较低的 FD 则表示根系的分生能力较弱。而根系分形丰度(fractal abundance, FA)则反映了植物根系在土壤中的扩展体积^[37]。而在本研究中,AMF 接种后 FD 略微增加、FA 有所降低,表明根系在土壤中叉状分枝发展的趋势,通过增加次级分枝提高空间占有能力,而所占体积范围降低。这与杨孟晴等^[37]的研究一致,这可能与接种 AMF 之后,植物根系吸收营养的一部分功能被 AMF 菌丝所代替有关。而接种 AMF 后,AMF 菌丝可以更有效地占据土壤中的位置,扩展吸收范围,植物根系不再需要通过增加根体积、根直径来吸收营养,使植物根系可以将更多的能量用于生长和繁殖,接种 AMF 后促使植物改变了根系构型从而改变植物吸收营养的策略^[12]。

3.3 磷营养吸收与利用

在本研究中随着施磷量的增加羊草地上地下所吸收的磷量也跟着增加。作物吸收磷直接影响植物的生长、代谢功能和产量,磷是植物进行能量转换、核酸合成和细胞分裂所必需的关键营养元素^[39]。之前众多研究都表明 AMF 对土壤酶活性、土壤有效养分具有明显的促进作用^[40-41]。本研究结果与其一致,AMF 增加了碱性磷酸酶的活性,也增加了土壤速效磷的含量、降低了土壤 pH,增加了土壤磷的可用性。在一些 AMF 研究中发现,AMF 所吸收的额外 P,大部分都是与植株本体进行贸易,换取所需的 C 和 N^[42],本研究中在接种 AMF 后羊草所吸收的总量除不施磷(P_0)和低施磷(P_1)外,施磷处理(P_2 、 P_3)均小于不接种处理,其原因可能是 AMF 对 N 的需求可能增加了植物的 N 消耗,加速了氮磷平衡的破坏,使得羊草生长限制因素转为 N 限制^[40],这一点可以从本研究中的 N 含量与氮磷比看出。从吸收效率上看,接种与不接种整体没有显著差异,这可能与植物的选择性吸收有关。而与之相对应的是接种后磷利用率除不施磷(P_0)和低施磷(P_1)外,高磷处理(P_2 、 P_3)接种均大于不接种处理。

4 结论

研究发现,无论是否接种 AMF,施用磷肥均能提高羊草根系的生物量。随着施磷量的增加,羊草的总生物量呈先增加后减少的趋势,这表明适量施磷有助于植物生长,而过量施磷可能导致土壤养分失衡,进而抑制植物生长。磷的加入明显增加了根系的总长度、总表面积、总体积、根尖数量和分枝数量,说明磷作为关键养分促进了根系的生长和发育。施磷还明显增加了羊草对磷的吸收量,但降低了 AMF 的侵染强度。接种 AMF 后,羊草根系的平均直径、总体积、根尖数量和分枝数量有所减少,改变了根系的构型,并降低了比表面积和分枝密度。同时,

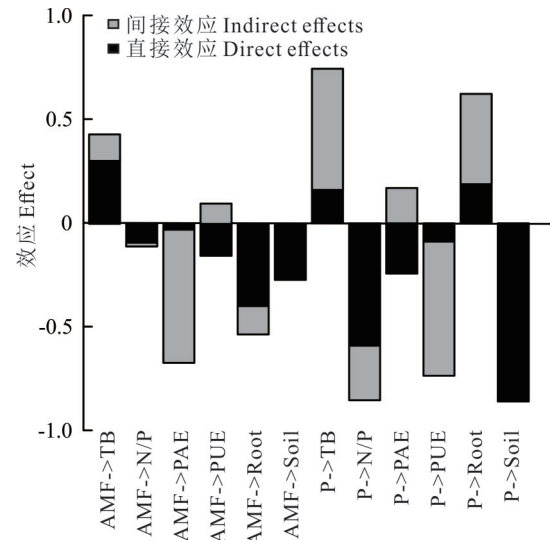


图 8 不同磷(P)梯度和丛枝菌根真菌(AMF)处理对土壤、根系构型、氮磷比、磷吸收效率、磷利用效率和总生物量影响的直接和间接效应

Fig. 8 Direct and indirect effects of different phosphorus (P) gradients and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) treatments on soil, root morphology, nitrogen to phosphorus ratio, phosphorus uptake efficiency, phosphorus utilization efficiency, and total biomass

AMF 接种使根系形态的分形维数略有增加、分形丰度降低,显示出根系在土壤中更具分枝发展的趋势。此外,磷和 AMF 的交互作用对分形维数、分形丰度、根袋内 pH、土壤速效磷以及羊草地上部分的磷含量均产生了显著影响。

综上所述,羊草通过改变根系构型、吸收策略,应对不同的供磷变化,在 AMF 参与下,AMF 承担了一部分根对磷吸收的功能,改变了羊草的吸收策略,使得根系构型产生变化,从而提高了作物对于磷的吸收、利用效率。适量施磷和 AMF 接种显著改善羊草的根系生物量和构型,提高养分利用效率。

参考文献 References:

- [1] Tilman D, Balzer C, Hill J, *et al.* Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(50): 20260–20264.
- [2] Shen J, Yuan L, Zhang J, *et al.* Phosphorus dynamics: from soil to plant. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 997–1005.
- [3] Wang L, Zhang L, George T S, *et al.* A core microbiome in the hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi has functional significance in organic phosphorus mineralization. *New Phytologist*, 2023, 238(2): 859–873.
- [4] Lynch J P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1041–1049.
- [5] Begum N, Qin C, Ahanger M A, *et al.* Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1068.
- [6] Qiu Q, Bender S F, Mgelwa A S, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi mitigate soil nitrogen and phosphorus losses: a Meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 2022, 807(1): 150857.
- [7] Chandrasekaran M. A Meta-analytical approach on arbuscular mycorrhizal fungi inoculation efficiency on plant growth and nutrient uptake. *Agriculture*, 2020, 10(9): 370.
- [8] Qi S, Wang J, Wan L, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorous uptake and allocation strategies of *Solidago canadensis* in a phosphorous-deficient environment. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13(2): 831654.
- [9] Bruce A, Smith S E, Tester M. The development of mycorrhizal infection in cucumber: effects of P supply on root growth, formation of entry points and growth of infection units. *New Phytologist*, 1994, 127(3): 507–514.
- [10] Lekberg Y, Jansa J, McLeod M, *et al.* Carbon and phosphorus exchange rates in arbuscular mycorrhizas depend on environmental context and differ among co-occurring plants. *New Phytologist*, 2024, 242(4): 1576–1588.
- [11] Zhang D, Lyu Y, Li H, *et al.* Neighbouring plants modify maize root foraging for phosphorus: coupling nutrients and neighbours for improved nutrient-use efficiency. *New Phytologist*, 2020, 226(1): 244–253.
- [12] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal symbiosis* (the third edition). San Diego: Academic Press, 2008.
- [13] Plassard C, Dell B. Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiology*, 2010, 30(9): 1129–1139.
- [14] Javot H, Penmetsa R V, Terzaghi N, *et al.* A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(5): 1720–1725.
- [15] Smith F A, Jakobsen I, Grønlund M, *et al.* Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1050–1057.
- [16] Xu H B, Xin X P, Baoyintaogetao, *et al.* Effects of grazing on biomass distribution in *Leymus chinensis* meadow steppe of Hulunbuir. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(3): 768–774.
许宏斌, 辛晓平, 宝音陶格涛, 等. 放牧对呼伦贝尔羊草草甸草原生物量分布的影响. *草地学报*, 2020, 28(3): 768–774.
- [17] Li Y, Gong J R, Liu M, *et al.* Defense strategies of dominant plants under different grazing intensity in the typical temperate steppe of Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(6): 642–653.
李颖, 龚吉蕊, 刘敏, 等. 不同放牧强度下内蒙古温带典型草原优势种植物防御策略. *植物生态学报*, 2020, 44(6): 642–653.
- [18] Qi Y C, Dong Y S, Geng Y B, *et al.* The progress in the carbon cycle researches in grassland ecosystem in China. *Progress in*

- Geography, 2003, 22(4): 342–352.
- 齐玉春, 董云社, 耿元波, 等. 我国草地生态系统碳循环研究进展. 地理科学进展, 2003, 22(4): 342–352.
- [19] Balei. Competition and coexistence of *Leymus chinensis* and its main companion species in the Songnen grasslands. Changchun: Northeast Normal University, 2005.
- 巴雷. 松嫩草地羊草与其主要伴生种竞争与共存研究. 长春: 东北师范大学, 2005.
- [20] Zhen L N, Wang R M, Zhou F, *et al.* Influence of AM fungi on the growth of *Leymus chinensis* under phosphorus applying at different rate. Chinese Journal of Grassland, 2015, 37(6): 56–61.
- 甄莉娜, 王润梅, 周凤, 等. 不同施磷水平下AM真菌对羊草生长的影响. 中国草地学报, 2015, 37(6): 56–61.
- [21] Shan L W, Zhang Q, Zhu R F, *et al.* Effects of AMF on growth and photosynthetic physiological characteristics of *Leymus chinensis* and *Medicago sativa* with and without nitrogen and phosphorus application. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(8): 46–57.
- 单立文, 张强, 朱瑞芬, 等. 氮、磷添加下AMF对羊草和苜蓿生长与光合生理特性的影响. 草业学报, 2020, 29(8): 46–57.
- [22] Shan L S. Studies on morphology and function of root of typical desert plant and its drought-resistant physiology characteristics on northwest China. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2013.
- 单立山. 西北典型荒漠植物根系形态结构和功能及抗旱生理研究. 兰州: 甘肃农业大学, 2013.
- [23] Ketipearachchi K W, Tatsumi J. Local fractal dimensions and multifractal analysis of the root system of legumes. Plant Production Science, 2000, 3(3): 289–295.
- [24] Liu R J, Luo X S. A new method to quantify the inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, 1994, 128(1): 89–92.
- [25] Bao S D. Soil agrochemical analysis (the third edition). Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- 鲍士旦. 土壤农化分析(第3版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [26] Lyu Y, Tang H L, Li H G, *et al.* Major crop species show differential balance between root morphological and physiological responses to variable phosphorus supply. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1939–1954.
- [27] Karlova R, Boer D, Hayes S, *et al.* Root plasticity under abiotic stress. Plant Physiology, 2021, 187(3): 1057–1070.
- [28] Razaq M, Zhang P, Shen H, *et al.* Influence of nitrogen and phosphorous on the growth and root morphology of *Acer mono.* PLoS One, 2017, 12(2): e0171321.
- [29] Vain S, Tamm I, Tamm Ü, *et al.* Negative relationship between topsoil root production and grain yield in oat and barley. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2023, 349(2): 108467.
- [30] Sun J, Rong Z, Yang L, *et al.* Effects of AMF inoculation on the growth, photosynthesis and root physiological morphology of root-pruned *Robinia pseudoacacia* seedlings. Tree Physiology, 2024, 44(1): tpad130.
- [31] Zhang T, Zou X H, Li L X, *et al.* Research progress on the cost and benefit of root acquisition metabolism from plant resources. Journal of Northwest Forestry University, 2023, 38(4): 149–155.
- 张婷, 邹显花, 李林鑫, 等. 根系获取资源过程中的代谢成本权衡策略研究进展. 西北林学院学报, 2023, 38(4): 149–155.
- [32] Liu D. Root developmental responses to phosphorus nutrition. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(6): 1065–1090.
- [33] de Souza Kulmann M S, Aguilar M V M, Tassinari A, *et al.* Effects of increasing soil phosphorus and association with ectomycorrhizal fungi (*Pisolithus microcarpus*) on morphological, nutritional, biochemical, and physiological parameters of *Pinus taeda* L. Forest Ecology and Management, 2023, 544: 121207.
- [34] Gruber B D, Giehl R F H, Friedel S, *et al.* Plasticity of the *Arabidopsis* root system under nutrient deficiencies. Plant Physiology, 2013, 163(1): 161–179.
- [35] de Vries J, Evers J B, Kuyper T W, *et al.* Mycorrhizal associations change root functionality: a 3D modelling study on competitive interactions between plants for light and nutrients. New Phytologist, 2021, 231(3): 1171–1182.
- [36] Walk T C, Van Erp E, Lynch J P. Modelling applicability of fractal analysis to efficiency of soil exploration by roots. Annals of Botany, 2004, 94(1): 119–128.
- [37] Yang M Q, Wu R C, Wang X H, *et al.* Effects of slow-release fertilizer and mycorrhizal fungi on the root growth and

architecture of *Cyclobalanopsis gilva* container seedlings. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2023, 29(9): 1761–1770.

杨孟晴, 吴仁超, 王秀花, 等. 赤皮青冈容器苗根系生长和构型对缓释肥和菌根菌的响应. *植物营养与肥料学报*, 2023, 29(9): 1761–1770.

- [38] Vance C P, Uhde-Stone C, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 423–447.
- [39] Qin M, Zhang Q, Pan J, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on soil enzyme activity is coupled with increased plant biomass. *European Journal of Soil Science*, 2020, 71(1): 84–92.
- [40] Yu L, Zhang H, Zhang W, *et al.* Cooperation between arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting bacteria and their effects on plant growth and soil quality. *PeerJ*, 2022, 10(1): e13080.
- [41] Delavaux C S, Smith-Ramesh L M, Kuebbing S E. Beyond nutrients: a Meta-analysis of the diverse effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants and soils. *Ecology*, 2017, 98(8): 2111–2119.
- [42] Li Y L, Mao W, Zhao X Y, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, North China. *Environmental Science*, 2010, 31(8): 1716–1725.
- 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 等. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. *环境科学*, 2010, 31(8): 1716–1725.