

DOI:10.11686/cyxb2025145

http://cyxb.magtech.com.cn

杨梦慧, 刘雅洁, 李娜, 等. 不同种植模式下的菌根网络对狼尾草生长与耐碱性的影响. 草业学报, 2026, 35(2): 179—194.

YANG Meng-hui, LIU Ya-jie, LI Na, *et al.* Effects of common mycorrhizal networks on the growth and alkali tolerance of *Pennisetum alopecuroides* under different planting patterns. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(2): 179—194.

## 不同种植模式下的菌根网络对狼尾草生长与耐碱性的影响

杨梦慧, 刘雅洁, 李娜, 杨春雪\*

(东北林业大学园林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

**摘要:**土壤丛枝菌根(AM)真菌可以通过公共菌根网络(CMNs)连接不同植物根系介导植物之间养分传递和资源分配影响植物间互作。然而,在土壤盐碱化严重威胁草地生态系统可持续性的背景下,CMNs在碱环境下对供体植物生长和耐碱性的影响仍不明确。本研究以接种AM真菌的狼尾草为供体植物,采用不同的种植模式:分隔网另一侧无相邻受体植物(无邻体植物种植)、相邻受体植物分别为未接菌的狼尾草(同种植物种植)和未接菌的车前(异种植物种植),通过分室盆栽试验,探究碱胁迫下CMNs对供体植物狼尾草的作用。结果表明:1)碱胁迫下邻体植物(尤其同种植物)显著提高了狼尾草的定殖率和定殖强度;2)碱胁迫下接菌处理中邻体植物为同种植物的处理组狼尾草菌根依赖性和易提取球囊霉素相关土壤蛋白(EE-GRSP)含量显著高于无邻体植物处理组和异种邻体植物处理组;3)碱胁迫显著抑制狼尾草生长,CMNs的建立缓解了该胁迫效应;4)碱胁迫下CMNs显著提高狼尾草的光合能力、渗透调节物质及抗氧化酶活性,降低丙二醛和超氧阴离子自由基含量;5)隶属函数分析表明,碱胁迫下接菌处理中邻体植物为同种植物的处理组耐碱性最强。研究表明AM真菌驱动的CMNs可能通过介导植物互作促进供体植物狼尾草生长并增强其耐碱能力,特别是与同种植物形成的CMNs对狼尾草的促进作用更显著。

**关键词:**狼尾草;AM真菌;分室盆栽;公共菌根网络;碱胁迫

## Effects of common mycorrhizal networks on the growth and alkali tolerance of *Pennisetum alopecuroides* under different planting patterns

YANG Meng-hui, LIU Ya-jie, LI Na, YANG Chun-xue\*

College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi connect the roots of different plants *via* common mycorrhizal networks (CMNs), mediating nutrient transfer and resource allocation among plants and influencing plant interactions. Soil salinization threatens the sustainability of grassland ecosystems, but the impact of CMNs on donor plant growth and alkali stress tolerance in alkaline environments remains unclear. In this study, *Pennisetum alopecuroides* inoculated with AM fungi served as the donor plant. Different transplanting patterns were established using compartmentalized pot experiments: no adjacent receiver plant on the other side of the root barrier mesh (neighborless plants), an adjacent uninoculated *P. alopecuroides* receiver plant (conspecific planting), and an adjacent uninoculated *Plantago asiatica* receiver plant (heterospecific planting). This experiment was designed to investigate the role of CMNs

收稿日期:2025-04-24;改回日期:2025-06-16

基金项目:国家自然科学基金面上项目(62471123)资助。

作者简介:杨梦慧(2001—),女,河南周口人,在读硕士。E-mail: yangmenghui0802@163.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: senxiu99@163.com

under alkali stress on the donor plant *P. alopecuroides*. The results demonstrate that: 1) Under alkali stress, the presence of neighboring plants (particularly conspecific neighbors) significantly increased the mycorrhizal colonization rate and colonization intensity in *P. alopecuroides*. 2) Under alkali stress and AM inoculation, *P. alopecuroides* in the conspecific neighbor treatment exhibited significantly higher mycorrhizal dependency and soil easily extractable glomalin-related soil protein content compared with both the neighborless and heterospecific neighbor treatments. 3) Alkali stress significantly inhibited the growth of *P. alopecuroides*, but the establishment of CMNs alleviated this effect. 4) Under alkali stress, CMNs significantly enhanced the photosynthetic capacity, levels of osmotic adjustment substances, and antioxidant enzyme activities in *P. alopecuroides*, while reducing malondialdehyde and superoxide anion radical contents. 5) A subordinate function analysis indicated that under alkali stress and AM inoculation, the conspecific neighbor treatment conferred the strongest alkali tolerance upon *P. alopecuroides*. The results of this study demonstrate that AM fungus-driven CMNs can promote the growth of *P. alopecuroides* and enhance its alkali tolerance by mediating plant—plant interactions. Notably, CMNs formed with conspecific neighbors had the most pronounced beneficial effect on *P. alopecuroides*.

**Key words:** *Pennisetum alopecuroides*; arbuscular mycorrhizal fungi; separated pot; common mycorrhizal networks; alkali stress

土壤盐渍化制约着农牧业的发展,是全球面临的重要环境问题,也是造成草地退化的主要原因<sup>[1-2]</sup>。中国松嫩平原是世界上主要的盐碱土分布区之一,随着全球气候变化以及人类活动干扰,该地区草地盐碱化程度呈上升趋势,严重抑制了草地生产力的提升,不利于该区域草原生态可持续利用和经济社会的可持续发展<sup>[3-4]</sup>。

通常采用物理、化学和生物方法进行盐碱地改良<sup>[5-7]</sup>。其中生物方法中的微生物修复具有适应性强和可持续性等特点,是一种有效的改良方式,在盐碱地改良上极具应用前景<sup>[8-10]</sup>。在盐碱胁迫下,植物会通过土壤中的有益微生物如丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌等建立共生关系以减轻盐碱逆境对植物的危害<sup>[11]</sup>。AM真菌可以与自然界中90%以上的维管束植物建立共生关系,广泛存在于盐渍化环境中<sup>[12-13]</sup>。

狼尾草(*Pennisetum alopecuroides*)须根发达,再生性优良,产量高,可在盐渍地种植,具有抗逆性强和环境适应性广等特点,作为优质草资源被广泛应用于畜牧业和园林等领域<sup>[14]</sup>。车前(*Plantago asiatica*)具有较好的综合适应盐碱能力,在盐碱地恢复上具有较好应用前景,对改善区域生态环境具有重要意义<sup>[15]</sup>。狼尾草和车前都是草本植物,在课题组前期调研中发现两种植物在松嫩平原上均有分布,生长位置邻近,且均能与其根际的AM真菌建立共生关系。菌根可以从植物中获取养分如脂类和光合产物,植物可以借助根外菌丝从土壤中获得更多的水分和矿质元素,提高植物的经济价值和产量<sup>[16]</sup>。此外,AM真菌还可以作用于植物间竞争和互惠过程,AM真菌定殖植物后不断产生根外菌丝并向外扩展侵染邻近植物,在相同或不同植物的根系之间形成复杂的公共菌根网络(common mycorrhizal networks, CMNs),已将营养物质从一种植物转移到另一种植物<sup>[17-18]</sup>。此外,CMNs在调节植物个体间竞争、养分资源再分配及传递地下化学信号等方面具有不可替代的作用<sup>[19-20]</sup>。

植物可以利用CMNs作为竞争途径,通过资源的不对称分配来抑制其他植物,CMNs共生体建立的互惠奖励机制对植物之间的竞争的影响,直接关系到植物的建立、生存、营养和生长<sup>[21]</sup>。由AM真菌和不同邻近植物的根同时相互作用产生的CMNs的普遍和潜在功能越来越引起科学和社会的关注<sup>[22]</sup>。相关菌丝网络研究中常把已侵染的植物称为“供体”植物,邻近未侵染的植物称为“受体”植物<sup>[18,21,23]</sup>。先前的研究多关注正常生长条件下CMNs对受体植物的影响,关于CMNs对供体植物生长的影响特别是逆境中CMNs的相关作用研究较少。因此,本研究以接种AM真菌的狼尾草为供体植物,采用不同的种植模式:供体植物狼尾草分隔网另一侧无相邻受体植物(无邻体植物种植),相邻受体植物分别为未接菌的狼尾草(同种植物种植)和未接菌的车前(异种植物种植),开展分室盆栽试验,探究碱胁迫下CMNs可能通过介导植物互作对供体植物狼尾草产生的影响,并比较供体植物狼尾

草与同种植物(种内)和不同种植物(种间)形成的 CMNs 介导植物互作的差异,通过研究在碱环境下由 CMNs 可能介导的植物间养分传递和资源分配如何影响植物个体的适应性及种间关系,以期揭示 CMNs 在逆境中介导植物种内和种间互作新机制,旨在为进一步理解 CMNs 在植物互作中的生态学功能提供参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

试验使用无盐碱营养土及方形盆(长 50 cm×宽 19 cm×高 16 cm)种植植物,狼尾草和车前植株均为播种苗。原位采集的狼尾草根围土作为本试验的接菌剂,于 2024 年 9 月采自黑龙江省西南部松嫩平原的安达地区,在该地区随机选取 3 块狼尾草生长样地作为取样点,根据“多点平行采样法”和“五点采样法”,收集根围土 1.5 kg,带回实验室过 0.85 mm 孔径的筛网去除碎石、植物残留物等杂质,之后混匀作为原位土菌剂并将其保存于 4 °C 冰箱中以备后期使用。用蔗糖密度梯度离心法<sup>[24]</sup>测得菌剂孢子密度为 40 个孢子·g<sup>-1</sup>。将土壤样品和超纯水的 1:5 混合物摇动 2 h<sup>[25]</sup>,然后用 pH 仪器(PHS-3C,中国上海)测得土壤样品的 pH 为 9.16,可知狼尾草生长地的盐碱状况。

### 1.2 试验设计

试验以狼尾草为供体植物,本研究的试验设计包括 3 个试验因素:AM 真菌、种植模式和碱胁迫。AM 真菌处理包括接种 AM 真菌(AM)和不接种 AM 真菌(NM),不同种植模式包括供体植物狼尾草分隔网另一侧隔室中无邻体植物(NP)和邻体植物分别为狼尾草(PE)、车前(PL),试验设计示意图如图 1 所示。碱胁迫处理包括添加碱胁迫处理(ST)和未添加胁迫(CK)。共计 12 个处理组合,每个处理 3 次重复,共 36 盆。栽培盆中间用 38 μm 孔径的分隔网隔开分成两个隔室,每个隔室大小为 25 cm×19 cm×16 cm,38 μm 孔径的分隔网可以阻隔根系穿透及侧根竞争,有利于菌根网络形成<sup>[26]</sup>。两个隔室有邻体植物的处理组分别种植狼尾草和邻体植物各 40 株,无邻体植物的处理组另一侧不种植植物,进行分室盆栽试验。下文将接菌的狼尾草称为供体植物,分隔网另一侧未接菌的邻体植物为受体植物。

将灭菌的营养土装入栽培盆中。接种在有狼尾草的一个隔室内进行,将 25 g 原位土菌剂添加到土壤表面下方 2 cm 左右深的土层处进行接种,分隔网另一侧隔室不接种。不接种 AM 真菌的处理组中,每个隔室中加入 25 g 灭菌的原位土菌剂,作为非菌根对照,并且在以上添加的灭菌原位土中施加等量的滤液,滤液为原位土菌剂和蒸馏水(土:水=1:2)混匀后过 0.038 mm 孔径的筛网(以去除 AM 真菌保留细菌等其他微生物类群)所得到的溶液,以平衡对照组和接菌组的微生物群落,研究 AM 真菌形成的菌丝网络的实际效果。狼尾草和车前种子同时在人工气候培养箱里萌发,待种子发芽长至 2~3 cm 移栽到栽培盆内。

盆栽试验在东北林业大学的温室内进行,整个试验过程中定期浇灌蒸馏水使土壤保持一定湿度,补充植物生长过程中所需的水分,平均生长温度为 20~

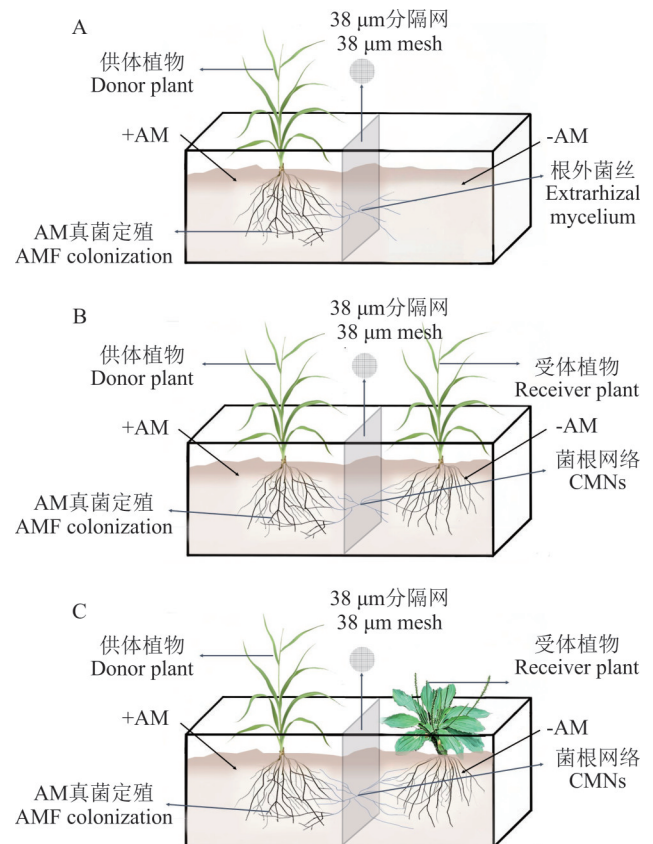


图 1 不同种植模式设计示意图(接菌处理)

Fig. 1 Design diagram of different planting modes (inoculation)

A: 无邻体植物 Neighborless plants (NP); B: 邻体植物为狼尾草 Neighboring plants are *P. alopecuroides* (PE); C: 邻体植物为车前 Neighboring plants are *P. asiatica* (PL); +AM: 施加 AM 菌剂 Apply AM inoculants; -AM (NM): 不施加 AM 菌剂 No AM inoculants are applied.

30 ℃,光照强度为 5000 lx,空气相对湿度 60%~70%,保证光照时长 14 h,为植物正常生长提供适宜的环境。植物移栽后生长 60 d 后进行碱胁迫处理,根据 1.1 中狼尾草生长地的盐碱状况用  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  与  $\text{NaHCO}_3$  (摩尔比 1:9)<sup>[27]</sup> 配制 pH 为 9.16 的碱溶液,进行 7 d 碱胁迫处理。施加碱胁迫时用碱溶液将盆土灌透并测托盘渗出液 pH,保证渗出液的盐碱度稳定,模拟植物原生长地的碱性环境,胁迫结束后收获植株进行后续试验。

### 1.3 指标测定及方法

**1.3.1 狼尾草生长指标测定** 胁迫 7 d 后,观察狼尾草的形态和生长指标。取样时不同处理每盆随机选取 3 株狼尾草植株,每株植株另设 3 个重复。对于地上部分生长指标,使用叶面积仪(LI-3000A,美国)测量狼尾草叶片长度、宽度和面积,利用游标卡尺测量植株高度、茎直径,并对分蘖数进行计数。称重记录植株鲜重和干重,根据植株鲜重和干重计算组织含水量(占鲜重),计算如公式(1)。根系扫描仪(Epson Perfection V700,印度尼西亚)扫描植物根系,并使用 Win-Rhizo 系统(Regent Instruments Inc,加拿大)进行数据分析,获得总根长、表面积、体积、平均直径和分支数等相关根系参数。

$$\text{组织含水量(占鲜重)} = \frac{\text{鲜重} - \text{干重}}{\text{鲜重}} \times 100\% \quad (1)$$

**1.3.2 狼尾草生理指标测定** 使用光合仪(LI-6400,美国)测定光合参数,得到狼尾草叶片的净光合速率(net photosynthetic rate,  $P_n$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度(intercellular  $\text{CO}_2$  concentration,  $C_i$ )、蒸腾速率(transpiration rate,  $T_r$ )和气孔导度(stomatal conductance,  $G_s$ )。采用酸性萘酚比色法、考马斯亮蓝 G-250 法和萘酚法分别测定植株叶片脯氨酸(proline)、可溶性蛋白质(soluble protein)和可溶性糖(soluble sugar)含量。采用硫代巴比妥酸、氮蓝四唑还原法、愈创木酚法和高锰酸钾滴定法分别测定植株叶片丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性<sup>[28]</sup>。利用乙醇提取法测定植株叶片色素(叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素)含量,使用分光光度法测定植株叶片苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)活性和超氧阴离子自由基(superoxide anion radical)含量,利用高温灼烧法测定植株叶片灰分(ash)含量。

**1.3.3 狼尾草根系侵染率和根际土壤球囊霉素(glomalin-related soil protein, GRSP)的测定** AM 真菌定殖率使用改良台盼蓝染色法测定,将 1.3.1 中根系扫描后的根系样品剪成 1 cm 左右长的根段,为了确定 AM 真菌定殖,参考 Qiu 等<sup>[29]</sup>的方法将根段制片后在光学显微镜(ZEISS Axio Scope A1,德国)下观察并记录菌根侵染等级,使用 MYCOCALC 软件计算不同处理组的定殖率(%)、定殖强度(%)、泡囊丰度(%)和丛枝丰度(%)。菌根依赖性(mycorrhizal dependence, MD)计算如公式(2)<sup>[30]</sup>。狼尾草根际土壤 GRSP 质量分数采用柠檬酸钠浸提法<sup>[31]</sup>提取,获得易提取球囊霉素相关土壤蛋白含量(easily extractable glomalin-related soil protein, EE-GRSP)和总提取球囊霉素相关土壤蛋白含量(total glomalin-related soil protein, T-GRSP),难提取球囊霉素相关土壤蛋白含量(difficultly extractable glomalin-related soil protein, DE-GRSP)为二者之差。

$$\text{菌根依赖性(MD)} = \frac{\text{接种组植物干重}}{\text{无菌根组植物干重}} \quad (2)$$

### 1.4 数据分析

使用 SPSS 27.0 进行数据的单因素方差分析(ANOVA)和多重检验(Duncan),Origin 2024 用于绘制柱状图、生长数据标准化处理后的雷达图和数据标准化处理后按功能类别取平均值的主成分分析图,利用派森诺基因云平台绘制箱线图,使用 Photoshop CC 2024 进行图像处理和编辑。各指标隶属函数值参照李亚莉等<sup>[32]</sup>的方法,计算公式为:

$$X_{\mu} = \frac{X - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad (3)$$

$$X_{\mu} = 1 - \frac{X - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad (4)$$

式中: $X_{\mu}$ 为隶属函数值; $X$ 为某一指标测定值; $X_{\min}$ 为所有处理组中该指标的最小值; $X_{\max}$ 为所有处理组中该指标的

最大值。若某一指标与耐碱能力为正相关,采用式(3)计算;若为负相关,则采用式(4)计算。将某一处理组的隶属函数值进行累加并计算平均值代表每个处理组的耐碱能力综合评价值。

## 2 结果与分析

### 2.1 AM真菌定殖和CMNs的建立

未接菌的植株未观察到定殖,接菌的狼尾草被AM真菌定殖,在供体植物狼尾草根系中可清晰地观察到菌丝、泡囊、丛枝等定殖特征(图2)。在受体植物根内也可以观察到明显的菌丝定殖结构,说明接菌的供体植物狼尾草与未接菌受体植物之间成功建立了CMNs。接种处理组的定殖率、定殖强度、泡囊丰度和丛枝丰度如图3所示。相比于CK,在碱环境下,接菌狼尾草的相关定殖指标均显著提高( $P < 0.05$ )。无论CK还是碱环境中,有邻体植物的处理组(AM-PE和AM-PL)接菌狼尾草的相关定殖指标高于无邻体植物处理组(AM-NP),特别是在碱环境中有邻体植物的处理组接菌狼尾草定殖的提高更加明显,碱环境中,AM-PE和AM-PL组的定殖率和定殖强度均显著高于AM-NP组( $P < 0.05$ )。对于有邻体植物的处理组,与供体植物狼尾草相比,其相对应的受体植物(邻体植物)菌根定殖量均低于供体植物,在碱胁迫下受体植物的定殖率和定殖强度显著高于CK( $P < 0.05$ )。这些研究结果表明碱胁迫对于接菌狼尾草及其受体植物的定殖具有显著的影响,且碱胁迫在一定程度上促进了供体植物与受体植物之间CMNs的建立。

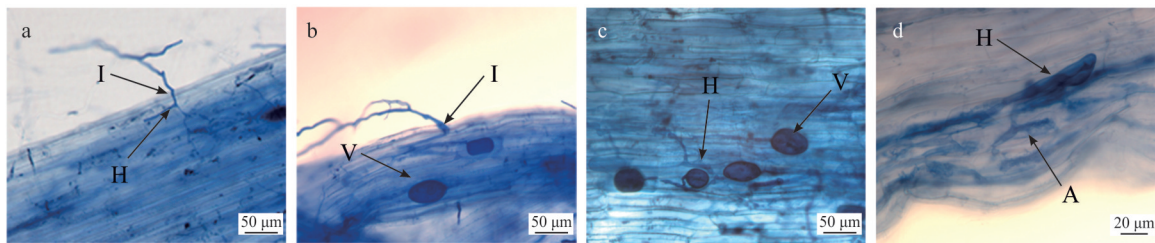


图2 AM真菌对狼尾草根系定殖情况

Fig. 2 Colonization of AM fungi in root system of *P. alopecuroides*

I: 感染点 Infection site; H: 菌丝 Hyphae; V: 泡囊 Vesicle; A: 丛枝 Arbuscular.

### 2.2 CMNs对狼尾草菌根依赖性和根际球囊霉素相关土壤蛋白含量的影响

不同处理下狼尾草菌根依赖性和根际球囊霉素相关土壤蛋白含量如表1所示。相比CK,在碱胁迫(ST)下,接菌处理狼尾草的菌根依赖性均增大,在ST处理下AM-PE组菌根依赖性达到最高值,为1.63。接菌处理总体上提高了土壤中EE-GRSP、T-GRSP和D-GRSP的含量,不接菌处理GRSP含量均最低。无论是否施加碱胁迫处理,AM-PE组EE-GRSP和T-GRSP的含量相比另外两组(AM-NP和AM-PL组)最高。特别是在ST中,接菌处理中AM-PE组土壤EE-GRSP含量显著高于另外两组( $P < 0.05$ ),土壤D-GRSP含量各组之间差异显著( $P < 0.05$ ),土壤T-GRSP的含量各组之间差异不显著( $P > 0.05$ )。

### 2.3 CMNs对狼尾草生长的影响

不同处理下体现狼尾草生长状况的形态指标如图4。对于地上部分的生长指标,与CK相比,除分蘖数外,碱胁迫环境(ST)会抑制狼尾草植株的株高、茎粗、叶长、叶宽和叶面积,其中株高、叶长、叶宽和叶面积下降显著( $P < 0.05$ )。接菌提高了植物地上部分的各项形态指标,其中接菌组狼尾草的茎粗、叶宽、叶面积和分蘖数相比不接菌组上升明显。无论在CK还是ST中,接菌处理下AM-PE组株高、茎粗、叶长和叶面积高于AM-PL和AM-NP组。地下部分的生长指标与地上部分变化类似,接菌促进了狼尾草根系发育,提高了植物地下部分各项形态指标,数据表明其总根长、根体积和平均直径等指标均明显增加。在ST中,接菌处理下AM-PE组的狼尾草总根长、表面积和分支数相比未接菌处理增幅最大,体积和平均直径增幅最大的为AM-PL组。

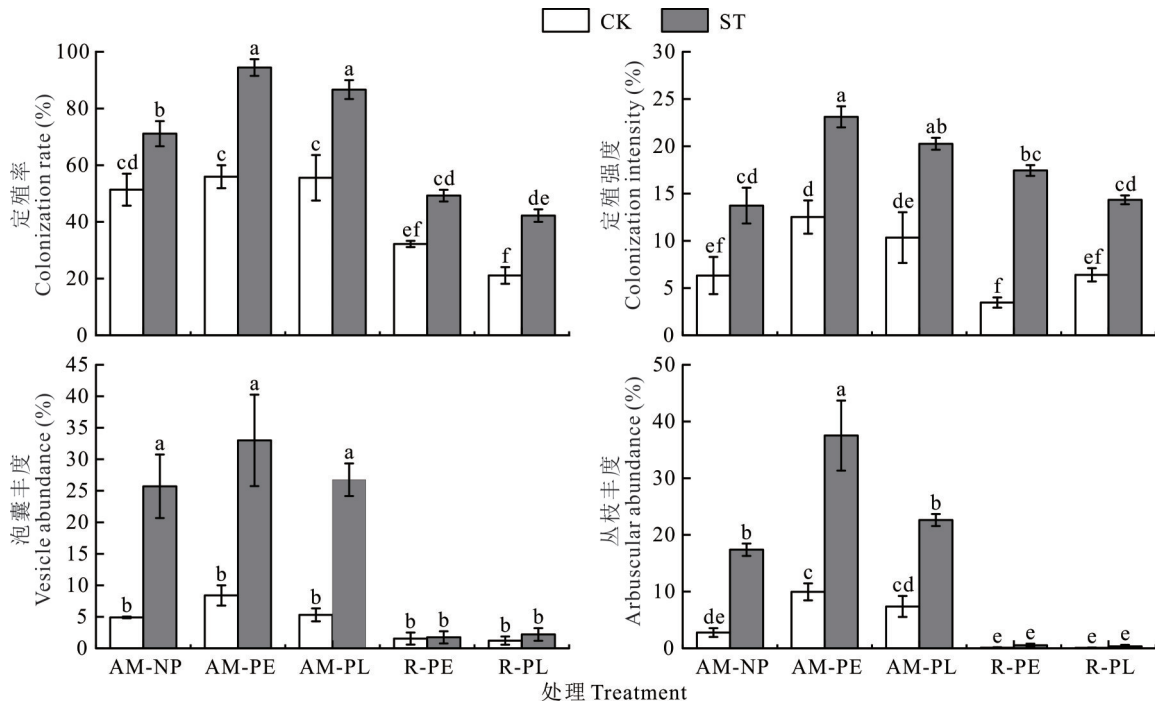


图3 不同处理之间的菌根定殖

Fig. 3 Mycorrhizal colonization under different treatments

不同小写字母表示不同处理间在0.05水平差异显著。CK:未施加碱胁迫;ST:施加碱胁迫;AM:接种AM真菌处理;NP:无邻体植物;PE:邻体植物为狼尾草;PL:邻体植物为车前;R:受体植物。下同。The different lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 level among different treatments. CK: No alkali stress; ST: Alkali stress. AM: Inoculation with AM fungi; NP: Neighborless plants; PE: The neighbor plant is *P. alopecuroides*; PL: The neighbor plant is *P. asiatica*. R: Receiver plant. The same below.

表1 不同处理下狼尾草菌根依赖性和根际球囊霉素相关土壤蛋白含量

Table 1 Mycorrhizal dependence and glomycin-related soil protein content in rhizosphere of *P. alopecuroides* under different treatments

胁迫 Stress	接菌 Inoculation	邻体植物 Neighboring plants	菌根依赖性 Mycorrhizal dependence	易提取球囊霉素相关土壤蛋白 EE-GRSP ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	总提取球囊霉素相关土壤蛋白 T-GRSP ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	难提取球囊霉素相关土壤蛋白 D-GRSP ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )
CK	NM	NP	—	0.34±0.01f	0.79±0.02e	0.45±0.02f
		PE	—	0.33±0.01f	0.81±0.02e	0.47±0.01f
		PL	—	0.34±0.02f	0.79±0.01e	0.45±0.01f
CK	AM	NP	1.12±0.06d	1.06±0.03b	2.28±0.05c	1.22±0.06e
		PE	1.23±0.03c	1.14±0.03a	2.82±0.09a	1.67±0.07a
		PL	1.15±0.02d	0.95±0.08c	2.54±0.03b	1.59±0.05bc
ST	AM	NP	1.48±0.01b	0.56±0.02e	2.09±0.02d	1.53±0.01c
		PE	1.63±0.01a	0.76±0.02d	2.15±0.04d	1.39±0.02d
		PL	1.49±0.02b	0.54±0.02e	2.15±0.01d	1.60±0.03b

注: 同列不同小写字母表示不同处理间在0.05水平差异显著。CK:未施加碱胁迫;ST:施加碱胁迫;AM:接种AM真菌处理;NM:未接种AM真菌处理;NP:无邻体植物;PE:邻体植物为狼尾草;PL:邻体植物为车前;“—”代表无数据。下同。

Note: The different lowercase letters in the same column indicate significant differences at the 0.05 level among different treatments. CK: No alkali stress; ST: Alkali stress; AM: Inoculation with AM fungi; NM: Uninoculated AM fungi. NP: Neighborless plants; PE: The neighbor plant is *P. alopecuroides*; PL: The neighbor plant is *P. asiatica*. R: Receiver plant; “—”: Represents no data. The same below.

接种和碱胁迫对狼尾草的干重、鲜重和组织含水量影响显著( $P<0.05$ )。无论是否施加碱胁迫,接种处理组中AM-PE组狼尾草鲜重和干重显著高于另外两组( $P<0.05$ ),但是组织含水量在接种处理组之间差异不显著(表2)。

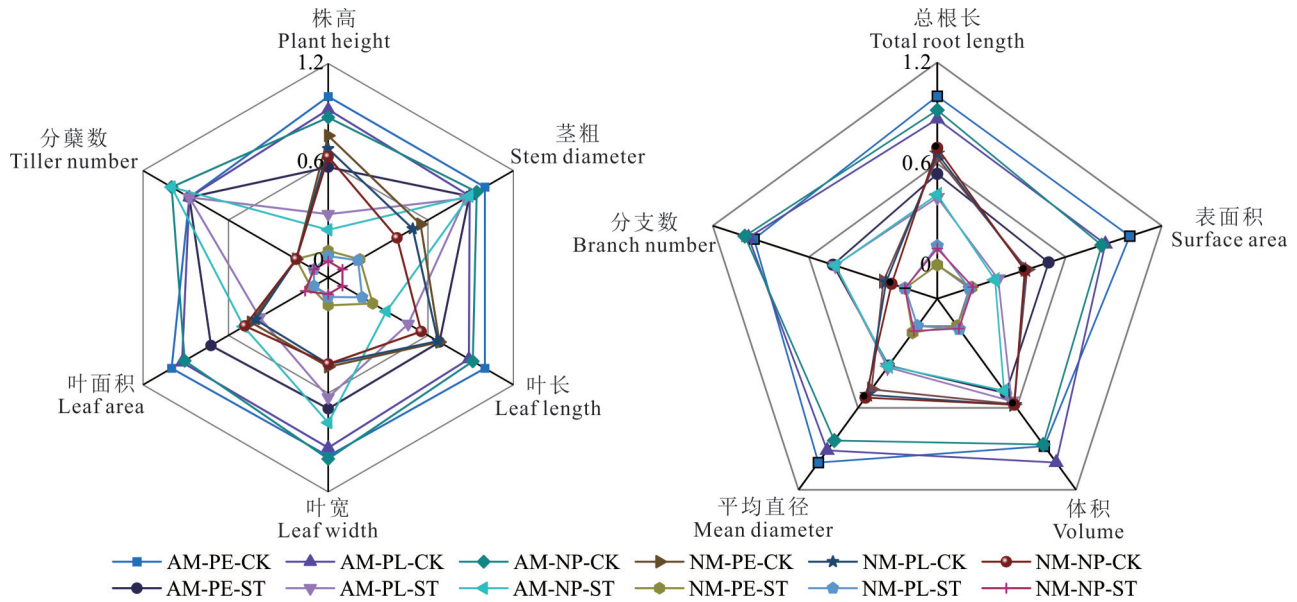


图 4 不同处理下狼尾草生长状况

Fig. 4 The growth status of *P. alopecuroides* under different treatments

AM: 接种 AM 真菌处理; NM: 未接种 AM 真菌处理; NP: 无邻体植物; PE: 邻体植物为狼尾草; PL: 邻体植物为车前; CK: 未施加碱胁迫; ST: 施加碱胁迫; 下同。AM: Inoculation with AM fungi; NM: Uninoculated AM fungi. NP: Neighborless plants; PE: The neighbor plant is *P. alopecuroides*; PL: The neighbor plant is *P. asiatica*. CK: No alkali stress; ST: Alkali stress. The same below.

表 2 不同处理下狼尾草的生物量

Table 2 The biomass of *P. alopecuroides* under different treatments

胁迫 Stress	接菌 Inoculation	邻体植物 Neighboring plants	鲜重 Fresh weight (g·plant <sup>-1</sup> )	干重 Dry weight (g·plant <sup>-1</sup> )	组织含水量(占鲜重) Tissue water content (% fresh weight)
CK	NM	NP	0.830±0.025c	0.174±0.004d	79.04±0.612b
		PE	0.846±0.034c	0.172±0.001d	79.60±0.812b
		PL	0.846±0.031c	0.174±0.004d	79.42±0.589b
	AM	NP	1.130±0.028b	0.195±0.006c	82.75±0.908a
		PE	1.204±0.044a	0.212±0.005a	82.41±0.372a
		PL	1.132±0.050b	0.200±0.001b	82.31±0.811a
ST	NM	NP	0.353±0.027e	0.104±0.001f	70.37±2.371c
		PE	0.358±0.018e	0.103±0.001f	71.03±1.431c
		PL	0.350±0.042e	0.104±0.002f	69.90±3.492c
	AM	NP	0.731±0.027d	0.154±0.001e	78.92±0.956b
		PE	0.827±0.024c	0.169±0.001d	79.59±0.674b
		PL	0.729±0.027d	0.155±0.001e	78.73±0.780b

2.4 CMNs 对狼尾草叶绿素和光合作用的影响

碱胁迫会显著降低狼尾草的叶绿素 a、叶绿素 b 含量(表 3)。无论是否施加碱胁迫,接菌中 AM-PE 组狼尾草叶绿素 a 和叶绿素 b 含量要高于 AM-PL 和 AM-NP 组,并且在碱胁迫下达到显著水平( $P < 0.05$ )。碱胁迫会显著降低狼尾草叶片净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $T_r$ )( $P < 0.05$ )。接菌能提高狼尾草  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$ ,其中对  $T_r$  提高显著( $P < 0.05$ ),特别是在碱胁迫处理下,接菌处理中 AM-PE 组的  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  增幅最大,相比未接菌分别显著提高了 90.68%、68.89% 和 53.97% ( $P < 0.05$ )。

表3 不同处理下狼尾草叶绿素和光合参数

Table 3 Chlorophyll and photosynthetic parameters of *P. alopecuroides* under different treatments

胁迫	接菌	邻体植物	叶绿素 a	叶绿素 b	净光合速率	叶片气孔导度	胞间二氧化碳浓度	蒸腾速率
Stress	Inoculation	Neighboring plants	Chlorophyll a ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	Chlorophyll b ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	$P_n$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	$G_s$ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	$C_i$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )	$T_r$ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )
CK	NM	NP	10.32±0.32b	2.91±0.11b	2.76±0.20b	24.40±2.90b	392.67±32.88ab	1.14±0.08b
		PE	10.30±0.29b	2.97±0.13b	2.74±0.26b	23.85±3.25b	389.33±23.35ab	1.18±0.02b
		PL	10.30±0.33b	3.04±0.09b	2.76±0.27b	24.16±3.01b	390.67±32.53ab	1.16±0.05b
	AM	NP	12.64±0.23a	3.27±0.10a	2.94±0.43ab	30.68±4.57a	286.00±107.53b	1.31±0.03a
		PE	12.74±0.18a	3.39±0.16a	3.38±0.32a	31.25±5.74a	289.00±132.73b	1.33±0.04a
		PL	12.72±0.23a	3.34±0.23a	3.04±0.41ab	30.45±5.83a	383.33±45.35ab	1.33±0.03a
ST	NM	NP	4.88±0.11e	1.61±0.12e	1.23±0.18e	9.77±1.29d	408.00±14.73a	0.63±0.06d
		PE	4.79±0.13e	1.57±0.16e	1.18±0.18e	10.64±1.05d	407.67±45.79a	0.63±0.05d
		PL	4.85±0.14e	1.40±0.19e	1.21±0.19e	10.20±0.97d	404.00±8.89a	0.63±0.06d
	AM	NP	7.28±0.10d	2.08±0.03d	1.53±0.40de	12.78±0.87cd	392.67±27.50ab	0.90±0.15c
		PE	9.08±0.06c	2.67±0.07c	2.25±0.10c	17.97±1.21c	401.00±7.00a	0.97±0.07c
		PL	7.42±0.02d	2.18±0.06d	1.84±0.11cd	14.63±0.64cd	402.33±33.08a	0.96±0.08c

## 2.5 CMNs对狼尾草生理和矿质营养状况的影响

由图5得知,碱胁迫会显著降低狼尾草总叶绿素和类胡萝卜素含量,在CK中总叶绿素含量最高的是AM-PE组,类胡萝卜素含量最高的是AM-PL组,而碱胁迫中接菌处理下AM-PE组类胡萝卜素最高,并且显著高于AM-NP组( $P<0.05$ )。

碱胁迫下,各处理组MDA含量显著上升( $P<0.05$ ),未接菌处理组上升幅度均比接菌组大,在CK中,接菌对植物MDA含量影响不显著,在碱环境中,接菌能显著降低植物叶片MDA含量,并且在碱环境中接菌处理中AM-PE组含量最低,但相比CK升高了263.41%,未接菌处理组之间MDA含量差异不显著。在CK中,接菌对狼尾草脯氨酸含量的影响与MDA类似,但不同的是在碱环境中,接菌处理中AM-NP组植物脯氨酸含量最高,为 $0.3265\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。接菌能提高狼尾草可溶性糖和可溶性蛋白含量,在碱胁迫下提高显著( $P<0.05$ )。碱胁迫中,接菌处理组可溶性糖含量为AM-PL组>AM-NP组>AM-PE组,可溶性蛋白含量为AM-PL组>AM-PE组>AM-NP组,AM-PL组含量均为最高。

在CK中,接菌对植物叶片POD、SOD活性影响不显著,CAT活性显著下降,而碱胁迫下植物抗氧化酶活性显著提高( $P<0.05$ ),其中POD和SOD活性以碱胁迫环境中接菌处理AM-PE组最高,相比CK分别提高了93.57%和94.96%,CAT活性以碱胁迫环境中接菌处理AM-PL组最高,相比CK提高了39.39%。碱胁迫环境中接菌处理组中AM-PE组和AM-PL组CAT、POD和SOD活性高于AM-NP组,特别是CAT活性和POD活性要显著高于AM-NP组( $P<0.05$ )。而PAL活性的变化有所不同,接菌显著提高了植物PAL活性( $P<0.05$ ),在CK中,接菌处理中AM-PE组PAL活性最高。

接菌处理下植物超氧阴离子自由基含量有所下降,碱胁迫能显著提高植物叶片内超氧阴离子自由基含量( $P<0.05$ ),在碱胁迫环境中,接菌处理组超氧阴离子自由基含量排序为AM-PE组<AM-PL组<AM-NP组。灰分可以反映植物矿质营养状况,接菌能提高植物灰分含量,在CK中,接菌组AM-PE、AM-PL和AM-NP相比于未接菌灰分含量分别提高了77.18%、65.51%和42.83%,碱胁迫下植物灰分含量相比CK显著提高,碱环境中AM-PE组灰分含量显著高于另外两组( $P<0.05$ )。

## 2.6 主成分分析

狼尾草各项综合指标主成分分析(PCA)得分见图6,表明了不同样本在两个主成分(PC1和PC2)上的分布情况,以及变量(Loadings)在这两个主成分上的载荷。PC1是数据中最主要的变异来源,解释了数据总变异的

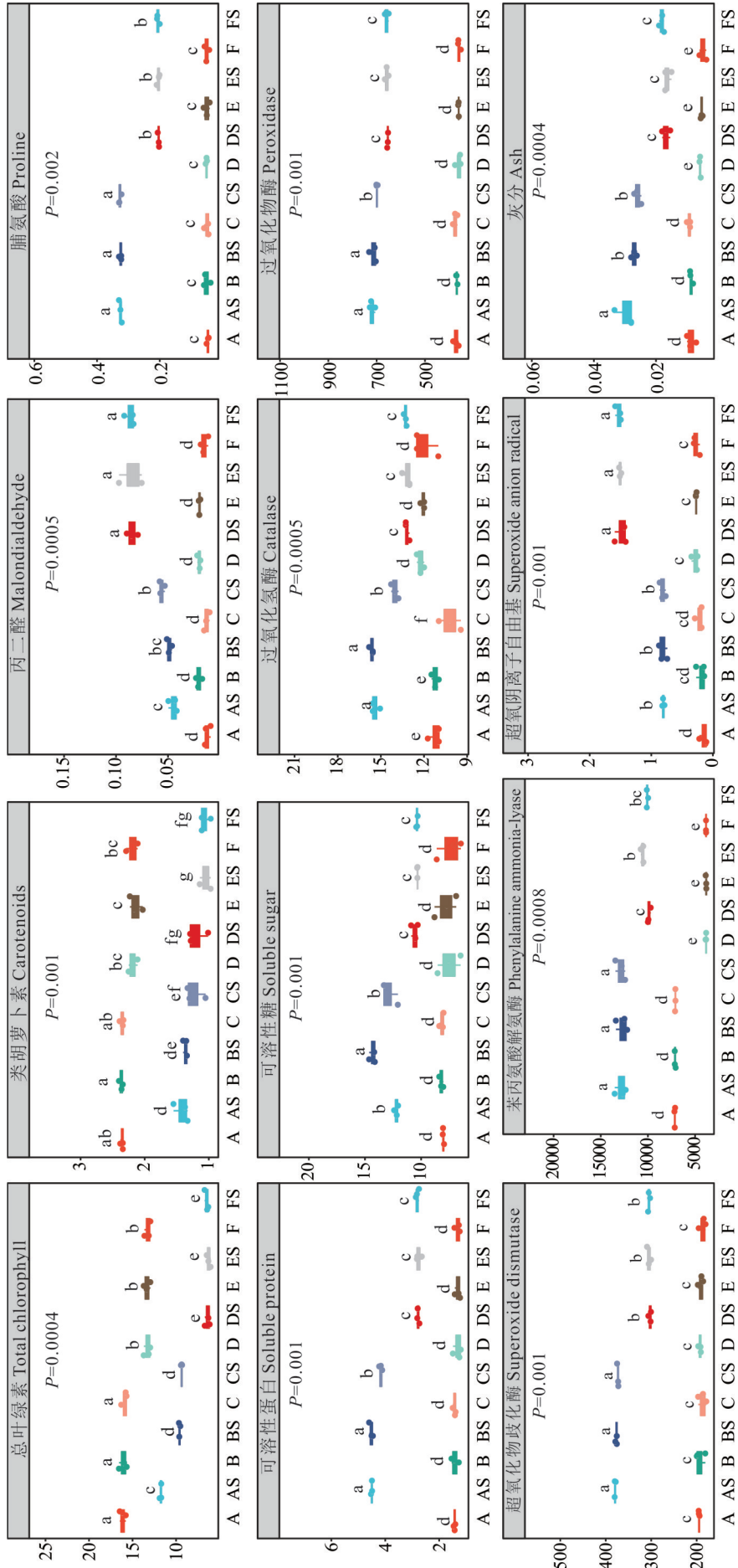


图 5 不同处理下狼尾草生理和矿物质营养状况

Fig. 5 Physiological and mineral nutrition status of *P. alopecuroides* under different treatments

Total Chl ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ); 总叶绿素 Total chlorophyll; Car ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ); 类胡萝卜素 Carotenoids; MDA ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ); 丙二醛 Malondialdehyde; Pro ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ); 脯氨酸 Proline; SP ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ); 可溶性蛋白 Soluble protein; SS ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ); 可溶性糖 Soluble sugar; CAT ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ); 过氧化氢酶 Catalase; POD ( $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ); 过氧化氢酶 Peroxidase; SOD ( $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ ); 超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase;  $\text{O}_2^-$  ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ); 超氧阴离子自由基 Superoxide anion radical; PAL ( $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ); 苯丙氨酸解氨酶 Phenylalanine ammonia-lyase; Ash (g); 灰分 Ash. A: AM-PE-ST; B: AM-PL-CK; AS: AM-PE-ST; C: AM-NP-CK; CS: AM-NP-ST; D: NM-PE-CK; DS: NM-PL-CK; ES: NM-PL-ST; F: NM-NP-CK; FS: NM-NP-ST.

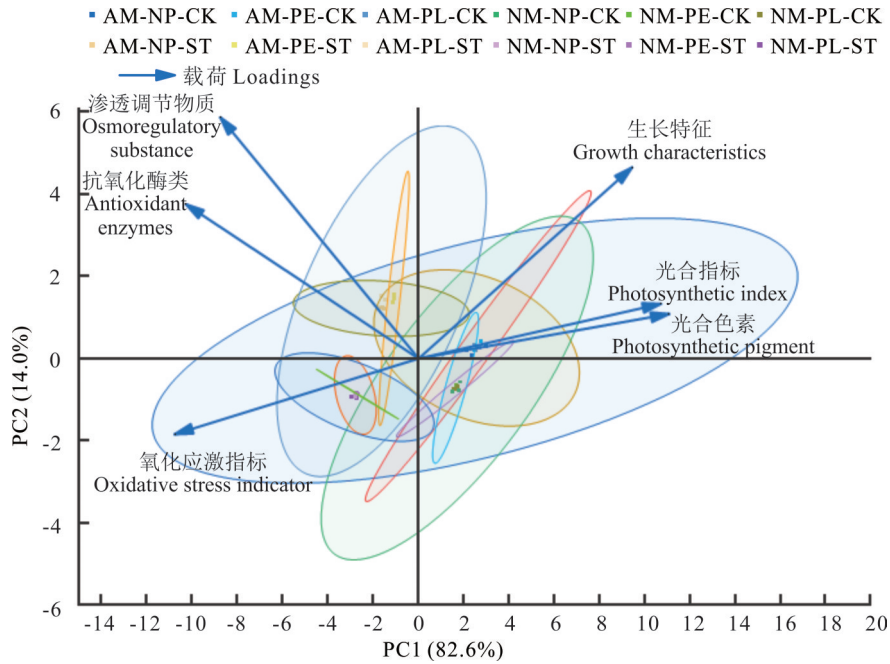


图6 狼尾草各项综合指标主成分分析

Fig. 6 Principal component analysis of comprehensive indexes of *P. alopecuroides*

82.6%, PC2解释了剩余变异中的14.0%, 累计解释量达96.6%, 总体变异解释率较高。不同处理(特别是接菌与未接菌或碱胁迫与未胁迫)样本点在图中的位置较远, 表示这些样本在主成分上的得分不同, 即它们在原始变量上的表现有差异性。生长特征、光合色素和光合指标均在PC1上也有正载荷, 特别是生长特征有较高的正载荷, 表明它对PC1的贡献较大。尽管抗氧化酶类方向与渗透调节物质略有不同, 但它们在PC2上有正载荷, 而且抗氧化酶类对PC2的贡献较大。氧化应激指标在PC2上有负载荷, 表明它对PC2的贡献方向与其他变量相反。

### 2.7 狼尾草耐碱性综合评价

当涉及多个指标时, 为避免单一指标评价的片面性, 利用隶属函数对不同处理进行综合评价是一种有效的方法<sup>[33]</sup>。平均隶属函数值越高, 其处理下植物耐性越强<sup>[34]</sup>。由表4可以看出, 接菌处理组狼尾草耐碱性均高于未接菌处理组, 在CK中, 接菌处理组耐碱性大小排序是AM-PE组>AM-NP组>AM-PL组, 其中AM-NP组与AM-PL组隶属函数平均值接近, 在ST中, 接菌处理组耐碱性大小排序是AM-PE组>AM-PL组>AM-NP组。综上所述可以看出碱环境中存在邻体植物的接菌处理组耐碱性要高于无邻体植物, 这表明碱胁迫下接菌狼尾草与邻体植物形成的菌丝网络能帮助狼尾草抵抗胁迫并提高其耐碱性。

### 3 讨论

菌根侵染状况是衡量AM真菌与宿主植物共生关系强弱的重要指标。本试验结果表明, 未接菌的植株未观察到AM真菌的侵染, 而接菌的植株则成功被AM真菌侵染, 这表明AM真菌能够有效地与狼尾草建立共生关系。接菌处理组的各项侵染指标在盐碱环境下均有所提高, 这表明盐碱胁迫可能促进了AM真菌与植物的共生关系, 这与前人研究结果相似<sup>[35]</sup>。与AM-NP相比, 接菌处理AM-PE和AM-PL组狼尾草的各项侵染指标均提高, 说明邻体植物与供体植物形成的CMNs促进了AM真菌与狼尾草的共生关系, 这是因为庞大的菌丝网络扩大了植物与AM真菌的接触面积<sup>[36]</sup>, 利于AM真菌与植物进行信号交换, 进而诱导宿主植物与AM真菌共生<sup>[37]</sup>。本研究接菌处理组中供体植物的侵染状况均明显优于受体植物, 推测供体植物与AM真菌共生后形成的菌丝透过分隔网外延至邻体植物并成功定殖需要时间。AM真菌对植物的侵染状况会因植物种类以及菌剂的不同而有差异<sup>[38-39]</sup>, 整体来看受体植物狼尾草的侵染状况好于受体植物车前, 可能菌剂的来源与受体植物存在适配性, 即菌剂更适合与原生植物(狼尾草)建立共生关系, 从而促进了菌根侵染。

表 4 不同处理下狼尾草各项指标的隶属函数值及耐碱性综合评价

Table 4 Subordinative function values and comprehensive evaluation of the various indicators of *P. alopecuroides* under different treatments

指标 Index	CK						ST					
	AM			NM			AM			NM		
	PE	PL	NP	PE	PL	NP	PE	PL	NP	PE	PL	NP
叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content	0.973	0.971	0.962	0.678	0.679	0.682	0.531	0.330	0.313	0.013	0.019	0.023
叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content	0.914	0.890	0.862	0.732	0.759	0.706	0.600	0.386	0.345	0.123	0.051	0.138
类胡萝卜素含量 Carotenoids content	0.967	0.977	0.967	0.851	0.818	0.853	0.312	0.275	0.179	0.156	0.056	0.065
净光合速率 Net Photosynthesis rate	0.916	0.785	0.745	0.668	0.677	0.676	0.480	0.320	0.199	0.064	0.076	0.084
叶片气孔导度 Stomatal conductance	0.807	0.778	0.787	0.547	0.558	0.566	0.340	0.222	0.158	0.082	0.067	0.052
叶长 Leaf length	0.864	0.831	0.944	0.703	0.582	0.669	0.483	0.342	0.675	0.195	0.056	0.319
叶宽 Leaf width	0.909	0.864	0.924	0.424	0.409	0.409	0.652	0.591	0.727	0.091	0.045	0.030
叶面积 Leaf area	0.884	0.900	0.964	0.515	0.450	0.478	0.523	0.426	0.723	0.146	0.092	0.109
株高 Plant height	0.854	0.833	0.917	0.667	0.646	0.729	0.375	0.313	0.563	0.125	0.146	0.146
茎粗 Stem diameter	0.785	0.788	0.885	0.448	0.417	0.538	0.729	0.809	0.781	0.208	0.122	0.052
总根长 Total root length	0.862	0.756	0.797	0.575	0.596	0.622	0.501	0.391	0.405	0.079	0.167	0.155
表面积 Surface area	0.854	0.732	0.714	0.341	0.333	0.329	0.448	0.196	0.180	0.063	0.051	0.069
体积 Volume	0.705	0.794	0.696	0.477	0.482	0.480	0.417	0.460	0.404	0.054	0.070	0.067
平均直径 Mean diameter	0.775	0.714	0.664	0.406	0.433	0.447	0.286	0.294	0.289	0.119	0.086	0.111
鲜重 Fresh weight	0.951	0.874	0.874	0.572	0.575	0.558	0.554	0.453	0.456	0.063	0.053	0.056
干重 Dry weight	0.944	0.833	0.778	0.583	0.611	0.611	0.583	0.472	0.444	0.000	0.028	0.000
CAT 活性 CAT activity	0.280	0.280	0.120	0.440	0.413	0.402	0.934	0.974	0.720	0.587	0.587	0.605
POD 活性 POD activity	0.053	0.044	0.062	0.025	0.024	0.020	0.968	0.955	0.916	0.797	0.808	0.810
SOD 活性 SOD activity	0.079	0.070	0.042	0.070	0.060	0.041	0.995	0.982	0.965	0.615	0.626	0.627
PAL 活性 PAL activity	0.344	0.341	0.338	0.004	0.003	0.004	0.931	0.915	0.934	0.625	0.697	0.645
脯氨酸含量 Proline content	0.031	0.045	0.041	0.046	0.043	0.044	0.984	0.983	0.989	0.569	0.570	0.575
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	0.070	0.067	0.071	0.035	0.034	0.037	0.974	0.978	0.875	0.467	0.461	0.477
可溶性糖含量 Soluble sugars content	0.191	0.214	0.207	0.129	0.163	0.114	0.703	0.961	0.788	0.503	0.474	0.479
超氧阴离子自由基含量 Superoxide anion radical content	0.969	0.942	0.922	0.875	0.886	0.884	0.528	0.521	0.521	0.074	0.056	0.043
丙二醛含量 MDA content	0.961	0.871	0.956	0.875	0.878	0.927	0.594	0.548	0.465	0.143	0.144	0.122
隶属函数平均值 Subjection average value	0.678	0.648	0.650	0.467	0.461	0.473	0.617	0.564	0.561	0.238	0.224	0.234
排序 Rank	1	3	2	8	9	7	4	5	6	10	12	11

球囊霉素 (GRSP) 是由 AM 真菌产生在土壤中普遍存在的一种特殊蛋白。在促进土壤团聚体形成和稳定、增加土壤有机碳以及提高植物抗逆能力等方面有重要作用<sup>[40-42]</sup>。接菌处理组 GRSP 含量均高于未接菌处理组<sup>[43]</sup>, 在 CK 条件下, 有邻体植物的处理组 T-GRSP 含量显著高于无邻体植物组, 这些结果表明, AM 真菌和邻体植物的存在对提高土壤中 GRSP 含量具有重要作用。然而, 碱胁迫环境下有邻体植物的处理组 T-GRSP 含量高于无邻体植物组但差异不显著, 这可能是因为碱环境中 pH 过高, 植物碳分配优先自身抗逆, 减少对真菌的供应, 不利于 AM 真菌的生长发育, 进而导致 T-GRSP 合成受限<sup>[44-45]</sup>。菌根依赖性是指植物对菌根真菌的依赖程度, 它反映了植物通过菌根真菌获取养分和水分的能力, 施加碱胁迫后植株为了维持自身的正常生理代谢, 菌根依赖性提高<sup>[46]</sup>。

接种 AM 真菌对狼尾草的生长有多方面的积极影响,随着碱胁迫的施加,狼尾草地上和地下部分的生物量以及干重、鲜重和含水量均逐渐降低,而接种 AM 真菌可显著促进狼尾草生长,说明接种 AM 真菌能缓解  $\text{Na}^+$  对植株的伤害,促进植株幼苗的生长发育<sup>[47-48]</sup>。狼尾草生长指标在各个处理组最佳的均为接菌处理组中有邻体植物的处理组,特别是在碱胁迫环境中接菌处理组中有邻体植物的处理组生长好于无邻体植物处理组。证实了 CMNs 作为植物间养分交换的重要途径,不仅帮助植物共享水分和营养等资源,还通过促进物质流动和信息传递增强了植物间的相互作用,且这种促进作用随着胁迫的增加而增加<sup>[49-51]</sup>。此外,总体上 AM-PE 组狼尾草的生长好于 AM-PL 组,推测尽管 CMNs 促进了植物间的资源共享,但植物之间仍然存在竞争关系,且种间竞争要大于种内竞争。

灰分含量经常被作为衡量植物矿物养分水平的综合指标。接种处理中碱胁迫使植物体内灰分含量显著增加,说明胁迫环境下,植物会吸收更多的无机离子(如  $\text{Na}^+$  等)来维持细胞内的渗透压平衡,这些离子最终会以灰分的形式存在于植物体内<sup>[52]</sup>。叶绿素作为光合作用中不可或缺的色素,其含量和活性直接影响着植物的光合速率、蒸腾速率和气孔导度等重要光合性能。本研究中接种 AM 真菌能够显著提高狼尾草在碱胁迫下的叶绿素含量和光合参数,使狼尾草的光合作用增强<sup>[53]</sup>,特别是 AM-PE 组狼尾草  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  增幅最大,这些光合参数的增加可能是通过促进 CMNs 中养分和水分的传递来实现的,CMNs 的建立似乎促进了供体和受体植物的相互作用<sup>[54]</sup>。

丙二醛(MDA)含量直接反映受胁迫植物细胞膜受损程度,在碱胁迫下,狼尾草叶片 MDA 含量显著升高<sup>[55]</sup>,接菌对植物 MDA 降低更加显著,其中 AM-PE 组含量最低。植物在逆境中积累的可溶性糖、丙二醛、脯氨酸等渗透调节物质,对维持细胞水分和渗透压及细胞膜的完整性具有重要作用,是植物抵御干旱胁迫、保持渗透平衡的重要机制<sup>[56]</sup>。本研究发现,碱胁迫下狼尾草叶片的可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量均显著上升,而接菌以及邻体植物的存在进一步加强了这种上升趋势。超氧阴离子自由基是一种重要的活性氧(reactive oxygen species, ROS),会引发脂质过氧化,破坏细胞结构。本研究中,在碱胁迫下,狼尾草叶片内超氧阴离子自由基含量显著升高,而碱环境中接菌能降低超氧阴离子自由基含量。CAT、POD 和 SOD 活性变化则与之相同,碱胁迫使狼尾草叶片中 CAT、POD 和 SOD 活性升高,表明植物自身存在一定的胁迫抵御能力,通过增强 CAT、POD 和 SOD 的活性来清除过量的 ROS,以促进植物生长发育<sup>[57]</sup>。本研究结果显示,碱胁迫环境中未接菌处理组之间抗氧化酶活性差异不显著,而接菌处理组中 AM-PE 和 AM-PL 组狼尾草的 CAT、POD 活性显著高于 AM-NP 组,接菌处理中邻体植物的存在会提高狼尾草部分抗氧化酶活性,进而增强狼尾草抵御胁迫的能力。PAL 活性也是衡量植物抗逆性强弱的重要生理指标,本研究结果表明接菌显著提高了 PAL 活性,增强植物的抗逆性<sup>[58]</sup>,然而接菌处理组之间差异不大。

通过计算隶属函数平均值对狼尾草耐碱性进行综合评价,结果表明,在碱胁迫下接菌处理中邻体植物的存在(即能形成 CMNs)能提高供体植物狼尾草的耐碱性,说明在逆境中,CMNs 可能通过介导植物间的互作功能使其发挥重要作用以帮助植物在不利环境中生存,这与干旱胁迫逆境下菌根网络改善幼苗生长并促进植物间相互作用的研究结果<sup>[51]</sup>相似。此外,邻体植物为狼尾草的处理组耐碱性要高于邻体植物为车前的处理组,表明在本试验中对于供体植物狼尾草来说,CMNs 通过介导种内互作对植物耐碱性的提高可能要优于种间互作。

#### 4 结论

综上所述,接种 AM 真菌可改善狼尾草的生长发育,特别是在碱胁迫环境下,可以有效缓解碱胁迫对狼尾草的不利影响,促进其生长发育及生理代谢过程。AM 真菌的接种不仅提高了狼尾草的生长指标(株高、茎粗、叶长、叶面积、总根长、表面积、平均直径、分支数、干重、鲜重和组织含水量),还显著改善了其生理状态,包括提高叶绿素含量、光合参数、渗透调节物质、抗氧化酶活性(POD、SOD)以及 PAL 的活性,降低 MDA 和超氧阴离子自由基含量。碱胁迫环境下狼尾草与邻体植物形成的 CMNs 进一步增强了以上 AM 真菌对狼尾草的积极作用,特别是与同种植物形成的 CMNs 对狼尾草的作用更显著。碱胁迫下 CMNs 的介导提高了狼尾草的耐碱性,通过隶属函数分析得出,碱胁迫下接菌处理狼尾草耐受性排序:邻体植物为狼尾草的处理组 > 邻体植物为车前的处理组 > 无邻体植物处理组。

**参考文献 References:**

- [1] Hamoud Y A, Saleem T, Zia-ur-Rehman M, *et al.* Synergistic effect of biochar with gypsum, lime, and farm manure on the growth and tolerance in rice plants under different salt-affected soils. *Chemosphere*, 2024, 360: 142357.
- [2] Jaffar M T, Chang W, Zhang J, *et al.* Sugarcane bagasse biochar boosts maize growth and yield in salt-affected soil by improving soil enzymatic activities. *Journal of Environmental Management*, 2024, 363: 121418.
- [3] Zhang K Y. Effects of saline-alkali stress on ecological stoichiometric characteristics of manganese and zinc in *Leymus chinensis* and implications for ecological restoration. Changchun: Jinlin University, 2024.  
张可依. 盐碱胁迫对羊草锰锌生态化学计量特征的影响及生态修复启示. 长春: 吉林大学, 2024.
- [4] Cong S. Effects of different amelioration techniques on soil saline-alkali characteristics in Songnen Plain. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2022.  
丛山. 不同改良技术对松嫩平原盐碱地土壤盐碱特征的影响. 北京: 中国科学院大学, 2022.
- [5] Chebotar V K, Chizhevskaya E P, Khonina O V, *et al.* Biotechnological potential of galophytes and their microbiomes for agriculture in Russia and Kazakhstan. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2023, 70(8): 183.
- [6] Elmeknassi M, Elghali A, de Carvalho H W P, *et al.* A review of organic and inorganic amendments to treat saline-sodic soils: Emphasis on waste valorization for a circular economy approach. *Science of The Total Environment*, 2024, 921: 171087.
- [7] Zriba Z, Karbout N, Azaiez F E B, *et al.* Effect of different soil amendments on irrigation and crop yields in the oases of southern Tunisia. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 2023, 35(4): 297–304.
- [8] Yuan X L, Gao H, Li L, *et al.* Effects of microbial inoculants on crop yield and quality in saline-alkali land. *New Farmer*, 2024(1): 87–89.  
袁喜丽, 高慧, 李磊, 等. 微生物菌剂对盐碱地农作物产量与品质的影响研究. *新农民*, 2024(1): 87–89.
- [9] Zhang M X, Xu Y L. Screening of saline-alkali tolerant rhizosphere promoting bacteria. *Agriculture and Technology*, 2025, 45(1): 113–117.  
张梦雪, 许永利. 耐盐碱根际促生菌的筛选. *农业与技术*, 2025, 45(1): 113–117.
- [10] Zhang X L, Wang G L, Chang F D, *et al.* Effects of biological inoculants on physicochemical properties and microbial flora of rhizosphere saline soil. *Journal of Ecological Environment*, 2022, 31(10): 1984–1992.  
张晓丽, 王国丽, 常芳弟, 等. 生物菌剂对根际盐碱土壤理化性质和微生物区系的影响. *生态环境学报*, 2022, 31(10): 1984–1992.
- [11] Dong F X. The mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi enhancing saline-alkali tolerance of *Populus×xiaohai*. Yangling: Northwest A & F University, 2023.  
董奉鑫. 丛枝菌根真菌增强小黑杨盐碱耐受性机制研究. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
- [12] Wang Z H, Liu Y J, Jin Y, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation and association with *Chloris virgata* on growth and physiological characteristics of *Leymus chinensis* under salt stress. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(6): 22–35.  
王子贺, 刘雅洁, 金蕴, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌接种和虎尾草伴生对羊草生长和生理特性的影响. *中国草地学报*, 2024, 46(6): 22–35.
- [13] Zhang C N, Zhang R F, Wang H, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on abiotic stress tolerance in crops: a review. *Bulletin of Microbiology*, 2020, 47(11): 3880–3891.  
张春楠, 张瑞芳, 王红, 等. 丛枝菌根真菌影响作物非生物胁迫耐受性的研究进展. *微生物学通报*, 2020, 47(11): 3880–3891.
- [14] Pan Y, Zhang H, Li X, *et al.* Effects of salt-tolerant probiotic bacteria and their compound insects on growth, physiology and biochemistry of *Pennisetum chinensis* under salt stress. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2023, 51(7): 39–49.  
潘宇, 张昊, 李湘, 等. 耐盐促生菌与其复合菌剂对盐胁迫狼尾草生长及生理生化的影响. *贵州农业科学*, 2023, 51(7): 39–49.
- [15] Wang S R. A study on the adaptability of fourteen economic plants to soil salinization in the Songnen Plain. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 2024.  
王世睿. 十四种经济植物对松嫩平原土壤盐碱化的适应性研究. 北京: 中国科学院大学, 2024.
- [16] Kong L, Gong X W, Zhang X L, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis, ion balance of tomato plants under saline-alkali soil condition. *Journal of Plant Nutrition*, 2020, 43(5): 682–698.
- [17] Li X J, Gong J C, Li X X, *et al.* Effects of legume-grass mixtures on soil arbuscular mycorrhizal fungi community and plant

- nitrogen uptake. *Chinese Journal of Grassland*, 2023, 45(7): 71–80.
- 李香君, 弓晋超, 李旭旭, 等. 豆禾混播对丛枝菌根真菌群落及氮素吸收的影响. *中国草地学报*, 2023, 45(7): 71–80.
- [18] Muneer M A, Chen X, Munir M Z, *et al.* Interplant transfer of nitrogen between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants through common mycorrhizal networks under different nitrogen availability. *Journal of Plant Ecology*, 2023, 16(2): 763–775.
- [19] Wipf D, Krajinski F, Van T D, *et al.* Trading on the arbuscular mycorrhiza market: From arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 2019, 223: 1127–1142.
- [20] Yang G W, Liu N, Yang X, *et al.* Relationship between arbuscular mycorrhizal fungi and individual plant and their effects on plant productivity and species diversity of plant community. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(6): 188–203.
- 杨高文, 刘楠, 杨鑫, 等. 丛枝菌根真菌与个体植物的关系及其对群落生产力和物种多样性的影响. *草业学报*, 2015, 24(6): 188–203.
- [21] Ding C, Zhao Y, Zhang Q, *et al.* Cadmium transfer between maize and soybean plants via common mycorrhizal networks. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, 232: 113273.
- [22] Merckx V S F T, Gomes S I F, Wang D, *et al.* Mycoheterotrophy in the wood-wide web. *Nature Plants*, 2024, 10(5): 710–718.
- [23] Cao B F, Jiang H X, Liu L, *et al.* Research progress on mechanism of arbuscular common mycorrhizal networks in plant–plant interactions. *Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(9): 3385–3396.
- 曹本福, 姜海霞, 刘丽, 等. 丛枝菌根菌丝网络在植物互作中的作用机制研究进展. *应用生态学报*, 2021, 32(9): 3385–3396.
- [24] MacColl K A, Tosi M, Chagnon P L, *et al.* Prairie restoration promotes the abundance and diversity of mutualistic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecological Applications*, 2024, 34(5): e2981.
- [25] Arai M, Ikazaki K, Terajima Y, *et al.* Effects of organic amendment on earthworm density and biomass in sugarcane fields with different soil pH. *European Journal of Soil Biology*, 2024, 122: 103645.
- [26] Bertagnoli B G P, Pimenta J A, Colozzi Filho A, *et al.* Occurrence of plant suppression gradients through common mycorrhizal networks across ecological groups during successional dynamics. *Pedobiologia*, 2024, 107: 151006.
- [27] Ma Q, Wang H, Wu E, *et al.* Comprehensive physiological, transcriptomic, and metabolomic analysis of the response of *Panicum miliaceum* L. roots to alkaline stress. *Land Degradation & Development*, 2023, 34(10): 2912–2930.
- [28] Lu X Y, Liu Y J, Bai C X, *et al.* Effects of *Chloris virgata* and arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of *Leymus chinensis* under alkali stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(11): 69–83.
- 卢晓瑜, 刘雅洁, 白彩霞, 等. 虎尾草伴生和丛枝菌根真菌对碱胁迫下羊草生长的影响. *草业学报*, 2024, 33(11): 69–83.
- [29] Qiu L X, Xu K X, Guan D X, *et al.* Contrasting effects of arsenic on mycorrhizal-mediated silicon and phosphorus uptake by rice. *Journal of Environmental Management*, 2025, 373: 124005.
- [30] Gong M Q, Wang F Z, Chen Y, *et al.* Mycorrhizal dependency and inoculant effects on the growth of *Betula alnoides* seedlings. *Journal of Forestry Research*, 2000, 18(2): 101–104.
- [31] Li Y, Xu J, Hu J, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin play a crucial role in soil aggregate stability in Pb-contaminated soil. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2022, 19(9): 5029.
- [32] Li Y L, Ma R, Ma Y J, *et al.* Effects of salt and drought stresses on seeds germination and seedlings growth of *Kalidium foliatum*. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(12): 3715–3723.
- 李亚莉, 马瑞, 马彦军, 等. 盐旱胁迫对盐爪爪种子萌发及幼苗生长的影响. *草地学报*, 2023, 31(12): 3715–3723.
- [33] Deng Y F, Xiao S P, Liu X W, *et al.* Comprehensive evaluation of early-maturing cotton F<sub>1</sub> materials by principal component analysis and membership function method. *Subtropical Agriculture Research*, 2022, 18(1): 1–6.
- 邓艳凤, 肖水平, 刘新稳, 等. 主成分分析和隶属函数法对早熟棉 F<sub>1</sub> 代材料的综合评价. *亚热带农业研究*, 2022, 18(1): 1–6.
- [34] Lu J Y, Tian H, Xiong J B, *et al.* A multi-trait evaluation of cold resistance of 14 native *Pennisetum alopecuroides* germplasm lines at the seedling stage. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(8): 98–111.
- 陆皎云, 田宏, 熊军波, 等. 14份乡土狼尾草材料幼苗的耐冷性综合评价. *草业学报*, 2024, 33(8): 98–111.
- [35] Xu J M, Zhou Y H, Gao R M, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on absorption of mineral elements of *Taraxacum mongolicum* under salt stress. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2022, 50(2): 206–212.
- 徐嘉美, 周昀晖, 高璿濛, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对蒲公英矿质元素吸收的影响. *山西农业科学*, 2022, 50(2): 206–212.

- [36] Liu R J, Chen Y L. Mycorrhizology. Beijing: Science Press, 2007.  
刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007.
- [37] Duan H X, Luo C L, Shi Q, *et al.* Research progress in the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant-soil systems. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(1): 475–491.  
段海霞, 罗崇亮, 师茜, 等. 丛枝菌根真菌对植物-土壤系统的影响研究进展. *生态学报*, 2025, 45(1): 475–491.
- [38] Lu J N. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of three grassland plants. Baoding: Hebei Agricultural University, 2023.  
鲁佳男. 丛枝菌根真菌对 3 种草地植物生长的影响. 保定: 河北农业大学, 2023.
- [39] Zhang H, Zhong X, Li S Z, *et al.* Responses of genes involved in mycorrhizal symbiosis to arbuscular mycorrhizal colonization in different wheat cultivars. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2022(11): 199–211.  
张慧, 钟雄, 李素珍, 等. 菌根共生参与基因对不同品种小麦菌根侵染的响应. *中国土壤与肥料*, 2022(11): 199–211.
- [40] Holátko J, Brtnický M, Kučerik J, *et al.* Glomalin truths, myths, and the future of this elusive soil glycoprotein. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 153: 108116.
- [41] Gispert M, Phang C, Carrasco-Barea L. The role of soil as a carbon sink in coastal salt-marsh and agropastoral systems at La Pletera, NE Spain. *Catena*, 2020, 185: 104331.
- [42] Liu Y L, Wang P, Wang J K. Formation and stability mechanism of soil aggregates: Progress and prospect. *Acta Pedologica Sinica*, 2023, 60(3): 627–643.  
刘亚龙, 王萍, 汪景宽. 土壤团聚体的形成和稳定机制: 研究进展与展望. *土壤学报*, 2023, 60(3): 627–643.
- [43] Zhang S J, Chen X L, Qi J F, *et al.* Remediation of vanadium contaminated soil based on arbuscular mycorrhiza. *Ecology and Environmental Sciences*, 2025, 34(4): 631–641.  
张淑娟, 陈昕龙, 亓静凡, 等. 基于丛枝菌根的钒污染土壤修复. *生态环境学报*, 2025, 34(4): 631–641.
- [44] Yang X X, Li R J, Cui Z L, *et al.* Study on the characteristics of changes in glomalin-related soil proteins during the degradation and restoration of alpine meadow. *Qinghai Technology*, 2025, 32(1): 20–29.  
杨晓璇, 李润杰, 崔子龙, 等. 高寒草甸退化与恢复过程球囊霉素相关土壤蛋白变化特征研究. *青海科技*, 2025, 32(1): 20–29.
- [45] Kiers E T, Duhamel M, Beesetty Y, *et al.* Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 2011, 333(6044): 880–882.
- [46] Gong Y B, Hu J H, Hu D M, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and physiological traits of *Pyrus betulifolia* under salt-alkali stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(8): 1320–1329.  
龚远博, 胡吉怀, 胡丁猛, 等. 丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下杜梨幼苗生长和生理特性的影响. *西北植物学报*, 2022, 42(8): 1320–1329.
- [47] Peng Z C, Du H L, Wang M, *et al.* Research on AMF regulation of cotton growth and ion balance under salt alkali stress. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2025, 27(2): 33–41.  
彭梓程, 杜洪力, 王铭, 等. 丛枝菌根真菌调控盐碱胁迫下棉花生长及离子平衡的研究. *中国农业科技导报*, 2025, 27(2): 33–41.
- [48] Liu Z N, Guo S X, Li W. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiological characteristics of *Lilium brownii*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, 26(11): 85–93.  
刘兆娜, 郭绍霞, 李伟. AM 真菌对百合生长和生理特性的影响. *草业学报*, 2017, 26(11): 85–93.
- [49] Awaydul A, Zhu W, Yuan Y, *et al.* Common mycorrhizal networks influence the distribution of mineral nutrients between an invasive plant, *Solidago canadensis*, and a native plant, *Kummerowia striata*. *Mycorrhiza*, 2019, 29: 29–38.
- [50] Zhang H, Wang X, Gao Y, *et al.* Short-term N transfer from alfalfa to maize is dependent more on arbuscular mycorrhizal fungi than root exudates in N deficient soil. *Plant and Soil*, 2020, 446: 23–41.
- [51] Russell M, Řezáčová V, Miller K S, *et al.* Common mycorrhizal networks improve survival and mediate facilitative plant interactions among *Andropogon gerardii* seedlings under drought stress. *Mycorrhiza*, 2025, 35(1): 1–14.
- [52] Bian A N, Lin M, Wang W Q, *et al.* Effects of root salt stress on growth and allocation of mineral elements in halophyte and glycophyte seedlings. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2015, 23(4): 405–412.
- [53] Chen X, Wu X L, Liu S R, *et al.* Effects of AMF on photosynthetic characteristics and gene expressions of tea plants under drought stress. *Horticultural Plant Journal*, 2024, 51(10): 2358–2370.  
陈鑫, 邬晓龙, 刘升锐, 等. 干旱胁迫下 AMF 对茶树光合特性及其基因表达的影响. *园艺学报*, 2024, 51(10): 2358–

2370.

- [54] Qiao X, Guo X, Li A. Common mycorrhizal networks contribute to overyielding in faba bean/coix intercropping systems. *Agronomy Journal*, 2020, 112(4): 2598–2607.
- [55] Zhang X. Physiological effects of boron deficiency and alkali stress on *Pyrus calleryana* and *Pyrus betulifolia*. Yangling: Northwest A & F University, 2024.  
张旭. 缺硼及碱胁迫对豆梨和杜梨的生理影响. 杨凌: 西北农林科技大学, 2024.
- [56] Fahad S, Bajwa A A, Nazir U, *et al.* Crop production under drought and heat stress: Plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1147.
- [57] Wang Z H, Huang S Q, Zou F, *et al.* Effects of temperature and NaCl on seed germination and seedling antioxidant enzyme activities of sweet sorghum. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2020, 22(9): 42–51.  
王志恒, 黄思麒, 邹芳, 等. 温度与NaCl处理对甜高粱种子萌发及幼苗抗氧化酶活性的影响. *中国农业科技导报*, 2020, 22(9): 42–51.
- [58] Zhang W Z, Gu L J, Duan T Y. Research progress on the mechanism of AM fungi for improving plant stress resistance. *Pratacultural Science*, 2018, 35(3): 491–507.  
张伟珍, 古丽君, 段廷玉. AM真菌提高植物抗逆性的机制. *草业科学*, 2018, 35(3): 491–507.