

# 丛枝菌根真菌对羊草 $\delta^{13}\text{C}$ 组成和气体交换的影响

石伟琦, 王国安, 张俊伶\*, 李晓林

(农业部植物营养与养分循环重点实验室, 教育部植物—土壤相互作用重点实验室, 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094)

**摘要:** 采用盆栽方法研究接种丛枝菌根真菌 *Glomus intraradices* 和 *Glomus claroidum* 对内蒙古典型草原优势种羊草 (*Leymus chinensis*)  $\delta^{13}\text{C}$  组成和气体交换的影响。羊草生长 45、60 和 75 d 的测定结果表明, 接种菌根真菌能提高羊草的含磷量和植株叶片气孔导度及光合速率, 但对植株内在水分利用效率和  $\delta^{13}\text{C}$  值无显著影响。

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 羊草;  $\delta^{13}\text{C}$ ; 气孔导度; 光合速率

中图分类号: S154.3; S812.4 文献标识码: A 文章编号: 1008-505X(2008)03-0570-06

## Effects of inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi on $\delta^{13}\text{C}$ value and gas exchange parameters of *Leymus Chinensis*

SHI Wei-qi, WANG Guo-an, ZHANG Jun-ling\*, LI Xiao-lin

(Key Laboratory of Plant Nutrition and Nutrition Cycling, MOA, Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, MOE; College of Resource and Environment Sciences, CAU, Beijing 100094, China)

**Abstract:** A pot-culture experiment was conducted to investigate the effect of inoculation of two arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices* and *Glomus claroidum*) on  $\delta^{13}\text{C}$  value and gas exchange parameters of *Leymus chinensis*, one of the dominant grass species in Inner Mongolia grassland. The parameters were measured at 45, 60 and 75 days after sowing. Results showed that colonization of the two fungi increased phosphorus concentration, stomatal conductance and photosynthetic rate of *Leymus chinensis*. However, intrinsic water use efficiency and  $\delta^{13}\text{C}$  values of the plants were not significantly affected.

**Key words:** arbuscular mycorrhizal fungi; *Leymus chinensis*;  $\delta^{13}\text{C}$ ; stomatal conductance; photosynthetic rate

陆地上大部分植物均为菌根植物<sup>[1]</sup>。丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza, 简称 AM) 作为自然界最广泛的共生进化形式, 已有 4.6 亿年的历史<sup>[2]</sup>。共生体中丛枝菌根真菌 (Arbuscular mycorrhizal fungi, 简称 AMF) 由于自身不能进行光合作用, 需要依赖宿主植物提供光合产物进行生长和代谢。AMF 消耗植物光合产物净碳的量达 10%~20%<sup>[3]</sup>。另一方面, 菌根真菌能改善宿主植物的营养状况, 特别是磷; 菌丝还能促进植物对水分的吸收, 影响植物的生理代谢活动。研究表明, AMF 侵染植物后会导致宿主植

物的碳流变化, 影响植物的气体交换参数, 如叶面气孔导度、光合速率、叶内细胞中  $\text{CO}_2$  的浓度及水分利用效率等<sup>[4-5]</sup>; 而植物气体交换参数的变化常引起植物的碳同位素分馏。根据植物碳同位素分馏模型, 植物碳同位素分馏取决于叶内细胞间  $\text{CO}_2$  浓度<sup>[6]</sup>, 而胞间  $\text{CO}_2$  浓度的变化与叶面气孔导度有关。植物的碳同位素值也与植物的光合速率显著相关, 植物光合速率的提高会增大植物  $\delta^{13}\text{C}$  值<sup>[7-8]</sup>。因此, AMF 侵染植物后可通过改变植物叶片气体交换参数影响宿主植物的碳同位素分馏。其中  $\delta^{13}\text{C}$  值

收稿日期: 2007-04-17 接受日期: 2007-07-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(40571078); 中英项目 Delphe64 资助。

作者简介: 石伟琦(1974—), 男, 陕西商洛人, 博士研究生, 主要从事菌根和碳固持研究。Tel: 010-62731458, E-mail: weiqishi@126.com

\* 通讯作者 Tel: 010-62733406, E-mail: junlingz@cau.edu.cn

作为调节植物和菌根侵染有关;而 Davies 等<sup>[10]</sup>则认为菌根侵染未影响辣椒的  $\delta^{13}\text{C}$  值。Querejeta 等<sup>[11-12]</sup>研究了 2 种乔木的  $\delta^{13}\text{C}$  值和 AM 真菌的相互关系,发现 AM 侵染后,不同植物的反应不同。其中一种乔木(*Oclea europaea*)的  $\delta^{13}\text{C}$  值增加,而另一种乔木(*Rhamnus lycioides*)的  $\delta^{13}\text{C}$  值却未发生变化。以上研究中,植物  $\delta^{13}\text{C}$  的测定值均为一次测量的结果,而植物  $\delta^{13}\text{C}$  值可能随植物生长而变化;同时,由于大部分研究未能测量植物的气体交换,而从植物光合机理上对 AM 侵染影响植物  $\delta^{13}\text{C}$  的研究较少。本试验将接种 AMF 对植物气体交换参数与  $\delta^{13}\text{C}$  值影响结合起来研究,通过对羊草接种 AMF 处理,在不同生长期动态监测菌根和无菌根植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值和气体交换参数,探讨二者间的相互联系,为了解 AM 在植物碳循环和水分循环中的作用提供理论参考,并为探明草原优势种在全球变化中的适应性积累资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

试验选用 2 种 AMF 菌种,分别为根内球囊霉(*Glomus intraradices*, BEG142, 简称 G.i)和近明球囊霉(*Glomus claroidum*, BEG180, 简称 G.c)。原种以玉米和三叶草为宿主植物,盆栽扩繁 3 个月后,用含有宿主植物根段、菌根真菌孢子及含有根外菌丝体的根际土壤作为接种剂。

供试植物为羊草(*Leymus chinensis*),具有  $\text{C}_3$  途径的碳同化方式,多年生,是一种优良天然牧草,系根茎禾草草甸草原的建群种,是草地学和生态学研究的重点草种<sup>[13]</sup>。试验用羊草种子采自内蒙古锡林格勒草原。

盆栽用土壤为砂壤土,基本理化性状(风干土)为:pH(水土比为 2.5:1)8.15;有机质含量 8.8 g/kg;全氮 0.5 g/kg;速效磷(Olsen-P)含量 4.4 mg/kg;速效钾( $\text{NH}_4\text{OAc-K}$ )含量 81.4 mg/kg。土壤风干后过 1 mm 筛,在 121℃ 下高压蒸汽灭菌 2 h,室内晾置 1 周后备用。

### 1.2 试验设计

试验设接种 G.i、G.c 和不接种对照(CK)3 个处理,每个处理设 4 次重复。土壤中底肥 N、P、K 的施入量分别为 100、20、100 mg/kg,施入肥料为  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ 、 $\text{KH}_2\text{PO}_4$  和  $\text{K}_2\text{SO}_4$ 。肥料用水溶解后,洒入土壤,充分拌匀,每盆装土 1.2 kg。接种处理每盆加入接种剂 100 g,接种剂集中施于种子下层,不接种

处理每盆则加入经过灭菌处理的混合接种剂 100 g 和接种剂的滤液 20 mL。

将羊草种子在 10%  $\text{H}_2\text{O}_2$  中浸泡 10 min 进行表面消毒后,置于湿润的滤纸上催芽。发芽后,每盆播 10 粒,出苗 3 周后间苗留 5 株。试验在中国农业大学植物营养系温室中进行。自然光照,温室气温为 22~28℃(昼)/15~20℃(夜)。植物生长 11 周后收获。整个试验过程中浇去离子水,采用称重法将土壤含水量控制在 20% 左右。

### 1.3 测试项目与方法

植株生长 40 d 后,选择晴朗、微风、少云的天气,在上午 10:00~11:00 时,从植物顶部自上而下选择第三叶用 LI-6400(LiCOR, Lincoln, NE, USA)测定气体交换参数。采用内置光源,红光光合有效辐射通量密度 1000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,温度为 25℃,湿度为 50%,每隔 15 d 测定一次。次日上午 10:00~11:00 收获植物叶片样品,每盆采取与光合作用测定相似的叶片 5 片,将采集的样品用清水洗净,晾干后放入烘箱,70℃ 烘干至恒重,混匀磨细后,利用稳定性同位素质谱仪 Delta<sup>plus</sup> XP(Thermo Finnigan, Germany)测定  $\delta^{13}\text{C}$  值。同位素表达式为:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [(R_{\text{样品}} - R_{\text{标准}}) / R_{\text{标准}}] \times 1000$$

其中  $R_{\text{样品}}$  和  $R_{\text{标准}}$  分别为样品和标准的  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  的比值,  $\delta^{13}\text{C}$  的测量精度为 0.15‰。

植物内在水分利用效率(Intrinsic water use efficiency, 简称 WUE)的计算参照 Farquhar 等<sup>[14]</sup>的方法,即:植物内在水分利用效率是净光合速率(Net photosynthetic rate, 简称 Pn)和气孔导度(Stomatal conductance, 简称 Gs)的比值,计算公式:

$$\text{WUE} = \text{Pn}/\text{Gs}$$

收获时植株按地上部和地下部分别用称重法测量植物干重。植株含 P 量测定采用钒钼黄吸光光度法<sup>[15]</sup>;网格交叉法测定根系菌根侵染率<sup>[16]</sup>;抽滤法测定菌丝密度<sup>[17]</sup>。菌根效应(Mycorrhizal responsiveness)的计算公式<sup>[18]</sup>:

$$\text{菌根效应(MR)\%} = [( \text{菌根植物干重} - \text{对照植物干重} ) / \text{菌根植物干重}] \times 100$$

试验数据用 SAS 8.0 系统的 ANOVA 进行方差分析, LSD 多重比较检验处理间的差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 菌根侵染率和菌丝密度

接种 G.c 植株菌根侵染率和菌丝密度略高于接种 G.i 植株,但菌种间的差异未达显著水平,两者

平均值分别为 48% 和 3.63 m/g, 表明两个菌种 G.i 和 G.c 对羊草的侵染能力接近。不接种植株根系未观察到 AMF 的侵染(表 1)。

表 1 根系菌根侵染率和菌丝密度

Table 1 Root length colonization rate and hyphal length density

处理 Treatments	菌根侵染率(%) Root length colonization rate	菌丝密度(m/g) Hyphal length density
CK	—	—
G.i	46.17 ± 0.03 a	3.08 ± 0.63 a
G.c	49.31 ± 0.02 a	4.19 ± 0.74 a

注( Note ):表中数据为 4 次重复的平均值;同一列中不同字母表示差异达 5% 显著水平;下同。Data in table are the means of 4 replications; Different letters between treatments mean significant at 5% level and the same symbol is used for other tables.

表 2 羊草植株地上部、根系干重和植株总干重

Table 2 Dry weights of shoots, roots and total dry weights of *Leymus chinensis*

处理 Treatments	地上部干重 Shoot dry weight (g/pot)	根部干重 Root dry weight (g/pot)	总干重 Total dry weight (g/pot)	菌根效应 Mycorrhizal responsiveness (%)
CK	5.23 ± 0.39 a	3.23 ± 0.26 a	8.46 ± 0.65 a	—
G.i	6.45 ± 0.42 a	3.80 ± 0.17 a	10.25 ± 0.9 a	17.07 ± 0.05 a
G.c	6.12 ± 0.28 a	3.64 ± 0.26 a	9.76 ± 0.52 a	12.69 ± 0.06 a

表 3 羊草植株地上部和根系含磷量和吸磷量

Table 3 Phosphorus concentration and content in shoots and roots of *Leymus chinensis*

处理 Treat.	含磷量(mg/g) P concentration		吸磷量(mg/pot) Total P uptake	
	地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root
CK	0.80 ± 0.05c	1.11 ± 0.09c	4.19 ± 0.48b	3.64 ± 0.52b
G.i	0.95 ± 0.05b	1.49 ± 0.04b	6.13 ± 0.57a	5.64 ± 0.35a
G.c	1.12 ± 0.07a	1.72 ± 0.05a	6.84 ± 0.36a	6.28 ± 0.64a

## 2.4 植株叶片气体交换参数

接种对植株叶片气体交换参数( $G_s$ )的影响因测定时期而异(图 1a)。播后 45 d, 接种和对照植株的  $G_s$  值差异不显著, 平均为  $H_2O$  0.25 mol/( $m^2 \cdot s$ ); 播后 60 d, 接种 G.c 植株叶片的  $G_s$  值显著高于对照; 75 d 时, 接种两菌种植株叶片  $G_s$  值均显著高于对照。 $G_s$  值随植株生长而变化, 生长 60 和 75 d 时  $G_s$  值显著低于 45 d 时的测定值; 而生长 75 d 时接种 G.i 和 G.c 的  $G_s$  值有高于生长 60 d 时接种的趋势,

## 2.2 植株生物量和菌根效应

表 2 看出, 接种 AMF 分别增加了羊草植株地上部与根部的干重, 同时提高了植株总干重。接种 G.i 的菌根效应高于 G.c, 两者分别为 17% 和 13%。但接种 G.i、G.c 和对照植株地上部、根系和总干重的差异未达显著水平。

## 2.3 植株含 P 量和吸 P 量

接种 G.i 和 G.c 植株地上部和根系含 P 量均显著高于对照植株, 且接种 G.c 植株含 P 量显著高于接种 G.i 植株(表 3), 植株生长的稀释效应可能是造成两个菌种差异的原因。同时, 接种植株吸 P 量也显著高于对照, 但两个菌种间的差异不显著, 表明两个菌种间的吸 P 效率相当。

而对照则相反, 但总体统计两者差异不显著。

除生长 60 d 时接种 G.i 的植株外, 3 个测定时期接种植株的  $P_n$  显著高于对照(图 1b), 但菌种间差异不显著。随着生长时期的延长, 羊草植株的光合速率( $P_n$ )依次显著下降。

## 2.5 植株内在水分利用效率

接种和对照植株的内在水分利用效率(WUE) 3 个测定时期均未达显著水平(图 2), 表明室内培养条件下接种 AMF 并不能提高植株的内在水分利用效率。不同生长时期植株 WUE 表现出较大差异, 生长 60 d 时植株的 WUE 值显著高于生长 45 和 75 d 的 WUE( $P < 0.01$ )值, 而后两者之间的差异不显著。

## 2.6 植株叶片 $\delta^{13}C$ 值

不同测定时期接种 AMF 对植株叶片  $\delta^{13}C$  的影响不同, 随生长时期的延长, 植株的  $\delta^{13}C$  值增加(图 3)。3 个测定时期植株叶片的  $\delta^{13}C$  值依次为  $-29.41\text{‰}$ 、 $-29.16\text{‰}$ 、 $-28.80\text{‰}$ ; 其中生长 75 d 时植株叶片的  $\delta^{13}C$  值显著高于生长 45 d 的值, 但接种和对照间差异不显著, 表明菌根侵染未能影响羊

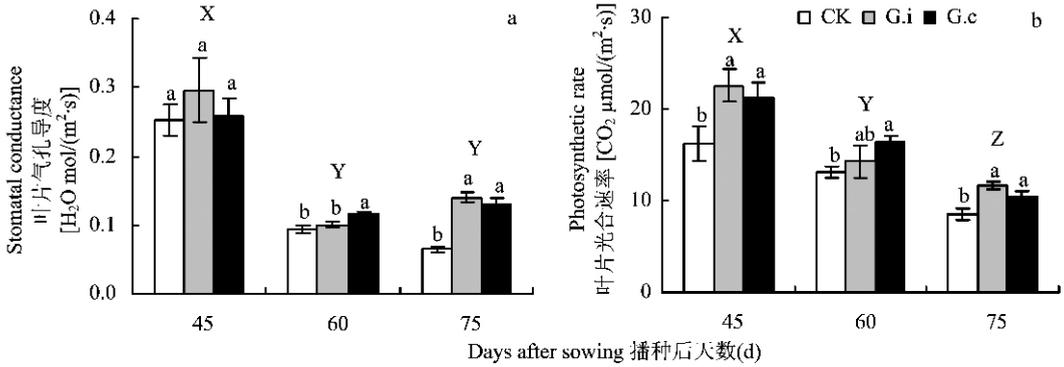


图 1 不同测定时期羊草叶片的气孔导度和光合速率

Fig.1 Stomatal conductance and photosynthetic rate in leaves of mycorrhizal and non-mycorrhizal plants at different sampling times

[注( Note ) 方柱上不同小写字母表示同天不同处理间差异(  $n = 20$  ); 大写字母表示播种后不同时间之间差异显著(  $n = 60$  )]

Different small letters above the bars indicate a significant difference among treatments on the same day(  $n = 20$  ); Different capital letters above the bars indicate a significant difference among different days after sowing(  $n = 60$  ). ]

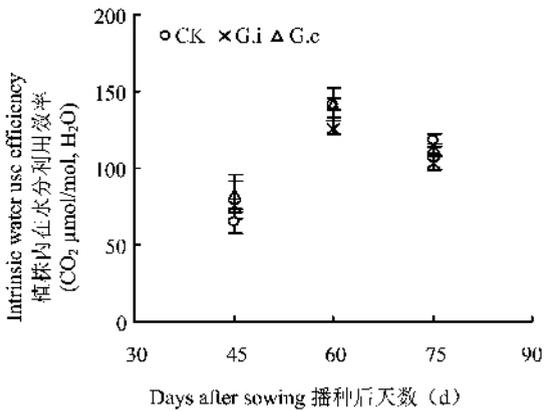


图 2 不同测定时期羊草植株内在水分利用效率

Fig.2 Intrinsic water use efficiency of mycorrhizal and non-mycorrhizal plants at different sampling times

[注( Note ) 图中数据为 4 次重复的平均值 图 3 同 The values are the means of four replicates. The same as fig. 3.]

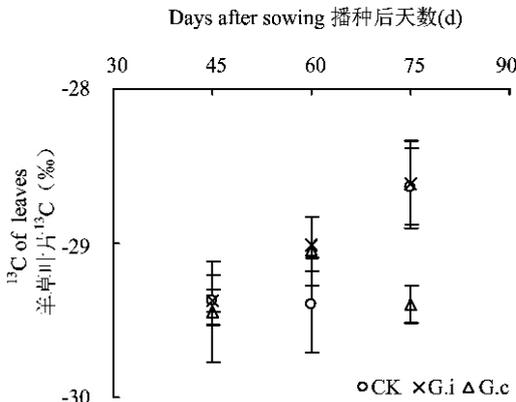


图 3 不同测定时期羊草叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值

Fig.3  $\delta^{13}\text{C}$  value of mycorrhizal and non-mycorrhizal plant leaves at different sampling times

草叶片  $\delta^{13}\text{C}$  的组成。

### 3 讨论

羊草是我国温带最主要的草场及放牧基地的优良牧草,在发展草原畜牧业、改善西部生态环境等方面具有重要地位。包玉英等<sup>[19]</sup>对内蒙古草原植物进行了调查,发现草原植物 83.2% 均是 AM 植物。本试验中尽管接种 AMF 未能显著提高羊草地上部和根系的干物质量(表 2),但菌根效应仍达 12% 以上,说明 AMF 对羊草的生物量有促进作用。van der Heijden 等<sup>[20]</sup>和 Reynolds 等<sup>[21]</sup>对草原植物的接种研究也得出了类似的结论。内蒙古草原土壤的有效 P 含量大部分低于 5 mg/kg,全 P 量则低于 1.45 g/kg<sup>[22-23]</sup>。根据 Lekberg 等<sup>[24]</sup>的研究,处于这一临界状况下的土壤 P 浓度,AMF 常能表现出较大的生长效应。本试验接种菌根真菌显著提高了植株含 P 量和吸 P 量(表 3)。因此可以认为,内蒙古草原上,AMF 在供给植物 P 营养方面可能发挥较大的潜力,相应地将提高草原生产力。

本试验羊草植株的气体交换参数(图 1)和  $\delta^{13}\text{C}$  值(图 3)均随植株的生长而变化。表明多时间段的测量结果较单一时间点测量的结果更可靠,对认识 AMF、气体交换和稳定性同位素相互作用有一定的借鉴意义。试验中接种和对照植株  $G_s$  和  $P_n$  的差异因测定时间而异。可能是因为植株生长的早期,土壤中 P 养分充足,植株需 P 量少,因而生长 45 d 时接种和对照间的  $G_s$  无显著性差异,然而由于 AMF 对植株光合产物净 C 的消耗,增加了根系的 C 沉积

力相应地提高了植株的  $P_n$ , 因此接种植株的  $P_n$  显著高于对照; Wright 等<sup>[25]</sup>的研究也得到同样的结果。随植株的生长, 植株对 P 的需求增加, 土壤中 P 的消耗加快, P 逐步成为植株生长的限制因子, 此时 AMF 改善植株 P 营养的功能逐步显示出来, 因而在生长 60 d 时, 接种和对照植株间的气体交换参数出现差异; 随着土壤中 P 的进一步消耗, AMF 吸收转运更多的 P 供给宿主植物, 菌根的作用表现更加明显, 因此生长 75 d 时, 接种植株的气体交换参数显著高于未接种植株。Black 等<sup>[26]</sup>和 Augé 等<sup>[27-28]</sup>也得到同样的结果。本试验中接种植株的含 P 量和吸 P 量均显著高于对照(表 3), 说明 AMF 对植株 P 营养的改善可能是导致植株  $P_n$  和  $G_s$  升高的一个因子, 这与 Aguilera 等<sup>[29]</sup>的研究结果一致。

大多数研究报道, 植物的水分利用效率和叶片的  $\delta^{13}C$  具有较好的相关性, 叶片的  $\delta^{13}C$  值能够用来指示植物的长期水分利用效率<sup>[14, 30-31]</sup>。本试验中, 接种和对照植株的水分利用效率和  $\delta^{13}C$  值均无显著性差异, 说明植物水分利用效率和  $\delta^{13}C$  值具有一致性。理论上,  $P_n$  和  $G_s$  变化将改变植株的 WUE, 最终在植株的  $\delta^{13}C$  值上表征出来。然而本试验中, 尽管气体交换参数发生改变(图 1), 而 WUE 和  $\delta^{13}C$  值却未发生显著性变化(图 2 和图 3), 可能是因为本试验在室内模拟条件下进行, 植株生长期中水分供应充足, 致使接种和对照植株的内在水分利用效率相当。Davies 等<sup>[10]</sup>和 Quejta 等<sup>[11]</sup>也报道, AMF 对某些植株的水分利用效率无显著影响, 说明接种 AMF 并不总是能提高植株的内在水分利用效率。此外, 尽管 AMF 的存在改变了植株的气体交换参数, 但由于植株在光合速率和气孔导度上出现同方向变化, 结果反而导致植株  $\delta^{13}C$  值未发生显著变化。Quejta 等<sup>[12]</sup>对 *Rhamnus lycioides* 接种 8 种土著 *Glomus* 属种和 *Glomus claroideum*, 发现对照和接种间的  $\delta^{13}C$  值无显著性差异, 但是, 同样的处理却改变了 *Olea europaea* 的  $\delta^{13}C$  值。表明 AMF 对植株  $\delta^{13}C$  值的影响与植物和真菌的种类有关。在内蒙古草原生态系统中, 水分是限制植物生长的主要因素, 植物普遍形成菌根是适应的一种方式。AMF 可能通过调节植株对碳的获取和水分损失提高自身对水分的利用效率, 从而在  $\delta^{13}C$  值表现出来。因此, 进一步试验需在原位条件下研究 AMF 对羊草水分利用效率和  $\delta^{13}C$  的影响, 以认识 AMF 在植物碳水平衡中的作用。

## 参考文献:

- [1] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. London: Academic Press, 1997.
- [2] Blackwell M. Terrestrial life-fungal from the star[J]. Science, 2000, 289: 1884-1885.
- [3] Jakobsen I, Smith S E, Smith F A. Function and diversity of arbuscular mycorrhizae in carbon and mineral nutrition[A]. van der Heijden M G A, Sanders I R. Mycorrhizal ecology[M]. Beilin: Springer-Verlag, 2002, 75-92.
- [4] Ruiz-Lozano J M, Gómez M, Azcón R. Influence of different *Glomus* species on the time-course of physiological plant responses of lettuce to progressive drought stress period[J]. Plant Sci., 1995, 110: 37-44.
- [5] Shrestha Y H, Ishii T, Kadoya K. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, photosynthesis, transpiration and the distribution of photosynthates of bearing Satsuma mandarin trees[J]. J. Jpn. Soc. Hort. Sci., 1995, 64: 517-525.
- [6] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves[J]. Aust. J. Plant Physiol., 1982, 9: 121-137.
- [7] Friend A D, Woodward F I, Switsur V R. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and  $\delta^{13}C$  along altitudinal gradients in Scotland[J]. Funct. Ecol., 1989, 3: 117-122.
- [8] Sparks J P, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects[J]. Oecologia, 1997, 109: 362-367.
- [9] Smedley M P, Dawson T E, Comstock et al. Seasonal carbon isotope discrimination in a grassland community[J]. Oecologia, 1991, 85: 314-320.
- [10] Davies F T, Olalde-Portugal V, Aguilera-Gomez et al. Alleviation of drought stress of Chile ancho pepper (*Capsicum annum* L. cv. Salsuis) with arbuscular mycorrhiza indigenous to Mexico[J]. Sci. Hort., 2002, 92: 347-359.
- [11] Querejeta J I, Barea J M, Allen et al. Differential response of  $\delta^{13}C$  and water use efficiency to arbuscular mycorrhizal infection in two aridland woody plant species[J]. Oecologia, 2003, 135: 510-515.
- [12] Querejeta J I, Allen M F, Caravaca F et al. Differential modulation of host plant  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{18}O$  by native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid environment[J]. New Phytol., 2006, 169: 379-387.
- [13] 云锦凤. 羊草研究的学术宝藏《羊草生物生态学》[J]. 中国草地, 2005, 27(6): 73-74.  
Yun J F. The academic treasures of *Leymus chinensis* research—*Leymus chinensis* biological ecology[J]. Grassland China, 2005, 27(6): 73-74.
- [14] Farquhar G D, Hubick K T, Condon A G. Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency[A]. Rundel P W, Ehleringer J R, Nagy K A (eds). Stable isotope in ecological research[M]. New York: Springer Verlag, 1989. 21-40.
- [15] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000. 316-320.

- Bao S D. Soils and agro-chemical analysis[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000. 316–320.
- [ 16 ] Giovannetti M B, Mosse B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots[J]. New Phytol., 1980, 84: 489–500.
- [ 17 ] Frey B, Schüepp H A. Role of Vesicular-Arbuscular (VA) mycorrhizal fungi in facilitating interplant nitrogen transfer[J]. Soil Biol. Biochem., 1993, 25: 651–658.
- [ 18 ] Janos D P. Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhiza[J]. Mycorrhiza, 2007, 17: 75–91.
- [ 19 ] 包玉英, 闫伟. 内蒙古中西部草原主要植物的丛枝菌根及其结构类型研究[J]. 生物多样性, 2004, 12(5): 501–508.  
Bao Y Y, Yan W. Arbuscular mycorrhizae and their structural types on common plants in grasslands of mid-western Inner Mongolia[J]. Chin. Biodiv., 2004, 12(5): 501–508.
- [ 20 ] van der Heijden M G A. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland[J]. Ecol. Letters, 2004, 7: 293–303.
- [ 21 ] Reynolds H L, Volgelsang K M, Hartley A E *et al.* Variable responses of old-field perennials to arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus source[J]. Oecologia, 2006, 147: 348–358.
- [ 22 ] 陈培林. 内蒙古土壤[M]. 北京: 科学出版社, 1994. 605–613.  
Chen P L. Inner Mongolia soil[M]. Beijing: Academic Press, 1994. 605–613.
- [ 23 ] 沈善敏. 中国土壤肥力[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998. 212–273.  
Sheng S M. Chinese soil fertility[M]. Beijing: China Agricultural Press, 1998. 212–273.
- [ 24 ] Lekberg Y, Koide R T. Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003[J]. New Phytol., 2005, 168: 189–204.
- [ 25 ] Wright D P, Scholes J D, Read D J. Effects of VA mycorrhizal colonization on photosynthesis and biomass production of *Trifolium repens* L[J]. Plant Cell Environ., 1998, 21: 209–216.
- [ 26 ] Black K G, Mitchell D T, Osborne B A. Effect of mycorrhizal-enhanced leaf phosphate status on carbon partition, translocation and photosynthesis in cucumber[J]. Plant Cell Environ., 2000, 23: 797–809.
- [ 27 ] Augé R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Mycorrhiza, 2001, 11: 3–42.
- [ 28 ] Augé R M, Moore J L, Sylvia D M *et al.* Mycorrhizal promotion of host stomatal conductance in relation to irradiance and temperature[J]. Mycorrhiza, 2004, 14: 85–92.
- [ 29 ] Aguilera-Gomez L, Davies F T J, Olalde-Portugal *et al.* Influence of phosphorus and endomycorrhiza (*Glomus intraradices*) on gas exchange and plant growth of chile ancho pepper (*Capsicum annum* L. cv. San Luis) [J]. Photosynthetica, 1999, 36: 441–449.
- [ 30 ] Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants[J]. Oecologia, 1988, 76: 562–566.
- [ 31 ] Arslan A, Zapata F, Kumarasinghe K S. Carbon isotope discrimination as indicator of water-use efficiency of spring wheat as affected by salinity and gypsum addition[J]. Commun. Soil Sci. Plant Anal., 1999, 30: 2681–2693.