

The Growth and Development of Seedlings of the Same Plant and Arbuscular Mycorrhizal Mechanism of Action

Zhanwu Gao¹, Chunyan Fan², Ruqiang Tong³, Rongxuan Li³, Qiang Zhu¹, Xia Wu¹, Feng Chen¹, Yanhui Cui^{1*}

¹Baicheng Normal University Jilin West Environmental Protection and Ecological Engineering Comprehensive Technology Research Center, Baicheng Jinlin

²Healong High School, Nong'An County, Nongan Jilin

³Jilin Provincial Bureau of Soil and Water Conservation, Changchun Jilin

Email: *1384360@163.com

Received: Apr. 7th, 2020; accepted: Apr. 23rd, 2020; published: Apr. 30th, 2020

Abstract

The plant seedlings that can successfully grow up in saline-alkali land are crucial progress for population establishment and maintaining development. Studies have shown that adult plants under salt-alkali stress play an important role in promoting the survival rate of seedlings of the same species. Currently, account for the phenomenon mainly revolves around the canopy effect formed by the above-ground part, but there are few studies on the rhizosphere effect. This study elucidates the aboveground and underground allocation strategy for the growth and development resources of the same species of seedlings in the aerial and underground parts, analyzes how adult plants "protect" the growth and development of seedlings of the same species through redistribution of rhizosphere resources, describes the effect of adult plant rhizosphere factors on the seedlings of the same species, reveals the rhizospheric mechanism of the adult plant rhizosphere on the "protection" of the seedlings of the same species and the effect of arbuscular mycorrhizal. It is of great significance to deepen the understanding of the interaction mechanism of plant species and guide the establishment of populations under salt-alkali stress.

Keywords

Saline-Alkali Stress, Adult Plants, Conspecific Seedlings, Resource Distribution

盐碱胁迫植物对同种植物幼苗的生长发育及丛枝菌根的作用机理研究

高战武¹, 范春燕², 全如强³, 李绒萱³, 朱 强¹, 吴 侠¹, 陈 峰¹, 崔艳辉^{1*}

*通讯作者。

文章引用: 高战武, 范春燕, 全如强, 李绒萱, 朱强, 吴侠, 陈峰, 崔艳辉. 盐碱胁迫植物对同种植物幼苗的生长发育及丛枝菌根的作用机理研究[J]. 植物学研究, 2020, 9(3): 163-168. DOI: 10.12677/br.2020.93020

¹白城师范学院吉林西部环境保护与生态工程综合技术研究中心, 吉林 白城

²吉林省农安县合隆高级中学, 吉林 农安

³吉林省水土保持局, 吉林 长春

Email: *1384360@163.com

收稿日期: 2020年4月7日; 录用日期: 2020年4月23日; 发布日期: 2020年4月30日

摘要

植物幼苗能否在盐碱地定植成功是种群建立、维持发展的关键环节。研究表明, 盐碱胁迫下成体植物对同种植物幼苗的定植有重要促进作用, 目前对其解释主要围绕地上部分形成的冠层效应展开的, 而对根际效应的研究较少, 本文阐述成体植物地上部分和地下部分对同种幼苗的生长发育资源权衡分配策略, 分析成体植物是如何通过根际资源的重分配来“保护”同种植物幼苗的生长发育; 分析成体植物根际因子对同种幼苗的影响。揭示成体植物根际对幼苗“保护”的根际机理及丛枝菌根的作用, 对加深认识植物种内相互作用机制和指导盐碱胁迫下种群的建立都有重要意义。

关键词

盐碱胁迫, 成体植物, 同种幼苗, 资源分配

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

盐碱土是盐土和碱土的总称, 当土壤盐类以 NaCl 和 Na_2SO_4 等中性盐为主时为盐土, 以 Na_2CO_3 和 NaHCO_3 为碱性盐主时土壤为碱土。其中, 碱土 pH 值可达 8.5 以上, 甚至高达 10。盐碱土对植物的毒害主要包括盐胁迫和高 pH 胁迫及这两种因素相互作用产生的复合毒害。会严重影响当地的农牧业的发展。引起越来越多国家和地区的重视。对种子植物来说, 幼苗阶段是植物一生中较为脆弱的发育阶段, 幼苗的定植成功及生长与发育直接影响到植物种群的动态变化和结构变化[1]。在盐碱胁迫环境中, 植物幼苗的成功存活与顺利成长是植物种群重建、维持和发展的关键所在[2]。因此, 研究盐碱胁迫环境下影响植物幼苗存活与生长的因素及其适应机理, 在盐碱环境植被的恢复重建中具有重要的实践意义[3]。植物幼苗生长发育受环境中的生物和非生物因素的强烈影响[4] [5], 在影响植物幼苗建立的因素中, 成体植物与幼苗的关系一直受到关注[2]。成体植物对邻近幼苗究竟是抑制或促进作用。已有研究发现, 成体植物可与邻近的幼苗竞争养分、水分、空间和光照, 从而抑制了幼苗的定植、生长发育、维持和发展, 甚至涉及到种群的建立、维持、发展、平衡。但越来越多的研究发现, 在盐碱胁迫环境下, 成体植物像“保护伞”一样, 对邻近植物种子的萌发、幼苗的存活和生长发育都起到保护和促进作用[5] [6] [7] [8]。因此, 本文阐述盐碱胁迫下成体与幼苗之间的关系, 成体植物“保护”幼苗的机理, 丛枝菌根对植物成体对幼苗的作用机理。

2. 植物对同种幼苗地上部分的“保护”机制

近年来, 有许多研究者是从植物地上部分的遮荫、改善小气候、驱逐害虫等形成冠层效应的研究展开。其中有学者研究还发现, 在盐碱、干旱等逆境环境影响下, 成体植物枝叶的遮阴作用, 降低了土壤

水分蒸腾，能够促进邻近种子的萌发和幼苗的存活率[9] [10] [11] [12]。由于成体植物枝叶的遮挡，阻止了邻近的幼苗被害虫侵害[9]。在胁迫环境下幼苗的存活和生长更多得益于成体植物的冠层效应，而并非对土壤物理和化学性质的改良[4]；也有学者对成体植物地上和地下部分效应的研究表明，在半干旱林地，只有地上部分冠层对幼苗期有“保护”作用，在盐碱地羊草和芦苇对幼苗都也有保护和权衡作用。

3. 植物通过根系对同种幼苗的“保护”机制

许多学者的研究发现，成体植物会通过根系及根际微生物对幼苗生长和发育产生促进作用。成体植物的根系及根际微生物可使土壤容重减小、土壤孔隙度增大进而改良土壤理化特性，有利于植物幼苗的存活及生长[4]；在盐碱胁迫严重的土壤，成体植物的根际可富集碳氮磷元素、水分等养分，另外和土壤共生真菌等共同作用，而逐渐形成“资源岛”[6] [13] [14]。但土壤盐碱胁迫下，成体植物形成的根际资源分配与邻近同种幼苗共同分享而进行权衡分配。

4. 植物根系通过根际微生物对同种幼苗的“保护”机制

根系分泌物是植物根系与根际微生物相互作用而形成的中间媒介。可以互相传递信息，又可作为根际微生物的主要碳源和能源，植物根系分泌物的种类和数量影响着根际微生物的种类和数量及其生理作用，并对根际微生物的代谢、生长发育及多样性有一定的影响作用。在植物根际土壤微生物类群之中，丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是一类广泛分布而又与植物形成共生的真菌。地球上80%左右的陆生植物的根系都可与AMF形成共生关系，形成的分泌物与植物共生的丛枝菌根(arbuscular mycorrhizae, AM)，与植物形成的共生体对植物吸收水分、矿质元素及其他养分起着重要作用，尤其是盐碱胁迫环境条件下[15]。植物幼苗期，根系及共生体尚未发育完全，对土壤中矿质元素的吸收能力是有限的，AM菌丝的形成可扩大根系吸收水、矿质元素的范围[15]或通过其菌丝体代谢产生的小分子有机物加速矿物质(如磷酸盐)的溶解促进植物对元素的吸收[16] [17]，或通过改变根系形态[18]和根系生理活性[19]。从而促进根系吸收营养的功能和提高同种幼苗的抗逆性；因而AMF的生长发育对幼苗的成功定植和生长发育具有非常重要的生态学意义。然而，有学者的研究表明，土壤盐胁迫对会降低植物与AMF的共生[20]；土壤养分含量影响到AMF种群丰富度。如按照土壤盐碱分梯度取样分析，AMF的孢子数量随土壤盐分浓度的增加而降低；在土壤盐碱分较高且无植物分布的碱斑中，土壤AMF孢子数量稀少或无AMF分布，而在有耐盐碱的植物分布区域，植物根际的附近土壤AMF的相对丰富[20]；也有研究还发现，分布在成体植物附近的同种幼苗，其根内形成明显菌根共生体，且共生的AMF种类与成体植物根内的相似，而远离成体植物的幼苗，根内只有极少了菌根共生体形成[19]。由此，我们推测“土壤盐胁迫下成体植物根际富集的丛枝菌根真菌(AMF)为植物幼苗提供了接种体(孢子和菌丝)，从而促进幼苗根系形成丛枝菌根共生体”。

另外，还有学者研究表明，宿主植物之间的根际可通过形成丛枝菌根菌丝网络(mycorrhizal network)传信息，碳、氮、磷等元素也可通过菌丝网在不同宿主植物间进行的物质交换[20] [21] [22]。在研究丛枝菌根真菌对幼苗影响时，AMF会影响成体植物与幼苗之间的关系，在无AMF的情况下，成体植物冠层对幼苗产生负的效应，而在有AMF的情况下，幼苗通过的AM菌根菌丝从土壤中获得更多水分，可弥补了成体植物冠层的负面影响[23]；在养分缺乏的土壤，成体植物则通过菌丝的连接对邻近幼苗生长产生抑制[7]。我们通过根隔离生长室的途径，初步研究了柽柳(*Tamarix chinensis*)的成体植物对同种幼苗的影响，发现在高盐分的土壤，有AM菌丝连接成体植物的幼苗，其幼苗的生长量明显高于无AM菌丝连接的幼苗[19]。但成体植物是否通过AMF菌丝网与幼苗共享资源仍不清楚。在胁迫环境下，与生长在正常土壤生境的幼苗相比，生长在成体植物附近的幼苗，能够很快加入到成体植物已建立的根际菌根菌丝网络系统，并与成体植物共享氮、磷等营养资源。

5. 盐碱胁迫下植物根际微生物对同种幼苗的“保护”机制

土壤盐胁迫下，成体植物根际富集的丛枝菌根真菌(AMF)给同种幼苗提供了孢子和菌丝作为接种体，进一步促进幼苗根系形成丛枝菌根共生体，与成体植株形成共生体。宿主植物之间的根际可形成丛枝菌根菌丝网络(mycorrhizal network)，碳、氮、磷等元素也可通过菌丝网在不同宿主植物间进行的交换[7] [17]，AMF 会影响成体植物与幼苗之间的资源分配关系，在无 AMF 的情况下，成体植物冠层对幼苗产生负面的效应，而在有 AMF 的情况下，幼苗通过的 AM 菌根菌丝从土壤中获得更多水分，可弥补了成体植物冠层的负面影响；研究发现，在养分缺乏的土壤，成体植物则通过菌丝的连接对邻近幼苗生长产生抑制[24]。我们通过根隔离生长室的途径，初步研究了柽柳(*Tamarix chinensis*)的成体植物对同种幼苗的影响，发现在高盐分的土壤，有 AM 菌丝连接成体植物的幼苗，其生长量明显高于无 AM 菌丝连接的幼苗[20]。但成体植物是否通过 AMF 菌丝网与幼苗共享资源仍不清楚。我们推测“在胁迫环境下，与生长在空旷生境的幼苗相比，生长在成体植物附近的幼苗，能很快加入到成体植物已建立的菌根菌丝网络，并与成体植物共享碳、氮、磷等营养资源”。

6. 在盐碱胁迫对根系分泌物的影响

在盐碱胁迫能很快加入到成体植物已建立的菌根菌丝网络，并与成体植物共享氮磷等资源，植物在生长发育中，根系不仅从环境中摄取养分和水分，同时也向生长介质中释放质子、无机离子和大量有机物，这些物质统称为根系分泌物[25]。根系分泌物被划分为低分子有机化合物、组织脱落物溶解产物、高分子黏胶物质和高分子黏胶细胞，其中低分子有机化合物活化养分最为显著，包括糖类、有机酸、氨基酸和酚类化合物等。低分子有机化合物可分为专一性根系分泌物和非专一性根系分泌物。专一性根系分泌物是某种特殊植物或某个植物在特定条件下分泌的化合物，它的合成、释放、在根际的消长动态及其对土壤性质、微生物活性和植物生长发育的影响等，都具有重要的理论研究价值和实践意义。非专一性根系分泌物是大多数植物共有的化合物，许多非专一性根系分泌物的营养作用尚不完全清楚，其重要性也次于专一性根系分泌物[24] [25]。对根系分泌物的研究主要开始于 20 世纪 50 年代，近年来根系分泌物的研究逐渐成为社会的热点问题，根系分泌物的各种作用也同时被社会认知。研究发现，生长环境的变化对植物的根系分泌物数量和种类有一定的影响。例如，NaherU 等人发现，在缺磷时萝卜产生的酒石酸分泌量是正常生长条件下的 10 倍左右，而且根系分泌物中有机酸和糖的分泌量在缺钾时会发生改变；另外豆科作物根系分泌物在缺锌时其有机酸、糖和氨基酸之间的比例关系也会改变。李勇等报道，人参根系分泌物在缺微量元素锰、铁、硼、锌的情况下，会减少醇类和脂肪酸酯的分泌。此外，徐卫红，强维亚和张玲等分别发现，在 Cd 胁迫的环境下黑麦草，大豆和小麦根系都会分泌更多的有机酸、氨基酸、多肽以及酰胺来适应环境。研究同时发现，根系分泌物反过来对其周围的生长环境也有着重要的影响。如在缺磷的环境中，白扇豆根系分泌产生大量柠檬酸，对缺磷胁迫的缓解非常有利。黑麦草根系可以将金云母中的 K⁺吸收，使得金云母转化为蛭石，进而分裂其结构，对土壤肥力的改善非常有利。湿地植物根系分泌的一些物质能有效吸收掉废水中存在的部分重金属，减少废水中的重金属含量，改善其生长环境。

7. 植物对同种幼苗的“保护”及根际作用机理研究

在土壤盐碱胁迫下，植物间通过地下效应互惠，在土壤盐胁迫下，植物间相互作用的地下效应比冠层效应更重要，尤其是以成株植物为邻体时，总邻体效应和地下效应均表现为正值，而冠层效应不显著[26]。

在土壤盐碱胁迫下，限制植物生长的主要胁迫因子来自于地下部分。盐逆境对植物的胁迫主要是渗透胁迫、离子毒害、离子不平衡或营养缺乏，使植物生长受到抑制，光合作用效率下降、能耗增加、加速衰老，植株最终因碳饥饿而死亡[24] [26]。

随着土壤含盐量的升高，植物的生长受到抑制，但当有邻体植株存在时，尤其是当成株邻体存在时，目标植物的生长状况要优于单独生长条件下。相邻植物间地下部分的效应主要是通过对根际环境的影响实现的[27]。

8. 问题与展望

盐碱胁迫植物对同种植物幼苗的生长发育研究多集中在形态、生理生化方面的研究，缺少遗传及分子机理的研究，盐碱地上从枝菌根在植物之间的作用机理研究的较少，多从形态、生理生化方面展开，遗传学、分子生物学、进化方面研究的不足，随着研究手段不断改进会有新的进展。

基金项目

吉林省教育厅“十三五”科学技术研究重点项目(吉教科合字[2016]第 41 号)。白城市科技攻关项目(白科合字 201920)。

科研平台

吉林西部环境保护与生态工程综合技术研究中心，吉林西部湿地生态与文化研究中心，吉林西部生态文明研究基地。

参考文献

- [1] Perez-Ramos, I.M., Gomez-Aparicio, L., Villa, R.R., Garcia, L.V. and Maranon, T. (2010) Seedling Growth and Morphology of Three Oak Species along Field Resource Gradients and Seed Mass Variation: A Seedling Age-Dependent Response. *Journal of Vegetation Sciences*, **21**, 419-437. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01165.x>
- [2] Padilla, F.M. and Pugnaire, F.I. (2006) The Role of Nurse Plants in the Restoration of Degraded Environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 196-202. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0196:TRONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0196:TRONPI]2.0.CO;2)
- [3] Gomez-Aparicio, L., Pe'rez-Ramo, I.M., Mendoza, I., Mati'as, L., Quero, J.L., et al. (2008) Oak Seedling Survival and Growth along Resource Gradients in Mediterranean Forests: Implications for Regeneration in Current and Future Environmental Scenarios. *Oikos*, **117**, 1683-1699. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16814.x>
- [4] Gomez-Aparicio, L., Gomez, J.M., Zamora, R. and Boettinger, J.L. (2005) Canopyvs. Soil Effects of Shrubs Facilitating Tree Seedlings in Mediterranean Montane Ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 191-198. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02355.x>
- [5] Gomez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R. and Quero, J.L. (2005) Response of Tree Seedlings to the Abiotic Heterogeneity Generated by Nurse Shrubs: An Experimental Approach at Different Scales. *Ecography*, **28**, 757-768. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04337.x>
- [6] Badano, E.I., Perez, D. and Vergara, C.H. (2009) Love of Nurse Plants Is Not Enough for Restoring Oak Forests in Aseasonally Dry Tropical Environment. *Restoration Ecology*, **17**, 571-576. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00530.x>
- [7] Booth, M.G. and Hoeksema, J.D. (2010) Mycorrhizal Networks Counteract Competitive Effects of Canopy Trees on Seedling Survival. *Ecology*, **91**, 2294-2302. <https://doi.org/10.1890/09-1139.1>
- [8] Merrild, M.P., Ambus, P., Rosendahl, S. and Jakobsen, I. (2013) Common Arbuscular Mycorrhizal Networks Amplify Competition for Phosphorus between Seedlings and Established Plants. *New Phytologist*, **200**, 229-240. <https://doi.org/10.1111/nph.12351>
- [9] Garcia, D. and Obeso, J.R. (2003) Facilitation by Herbivore-Mediated Nurse Plants in a Threatened Tree, *Taxus baccata*: Local Effects and Landscape Level Consistency. *Ecology*, **26**, 739-750. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2003.03601.x>
- [10] Gomez-Aparicio, L., Zamora, R., Gomez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. and Baraza, E. (2004) Applying Plant Facilitation to Forest Restoration: A Meta-Analysis of the Use of Shrubs as Nurse Plants. *Ecological Applications*, **14**, 1128-1138. <https://doi.org/10.1890/03-5084>
- [11] Fajardo, A. and McIntire, E.J.B. (2011) Under Strong Niche Overlap Conspecifics Do Not Compete But Help Each Other to Survive: Facilitation at the Intraspecific Level. *Journal of Ecology*, **99**, 642-650.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01771.x>

- [12] Caldeira, M.C., Ibanez, I., Nogueira, C., Bugalho, M.N., Lecomte, X., Moreira, A. and Pereira, J.S. (2014) Direct and Indirect Effects of Tree Canopy Facilitation in the Recruitment of Mediterranean Oaks. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 349-358. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12189>
- [13] Prieto, I., Padilla, F.M., Armasm, C. and Pugnaire, F.I. (2011) The Role of Hydraulic Lift on Seedling Establishment under Anurc Plant Species in a Semi-Arid Environment. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **13**, 181-187. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.05.002>
- [14] Ren, H., Yang, L. and Liu, N. (2008) Nurse Plant Theory and Its Application in Ecological Restoration in Lower-Subtropics of China. *Progress in Natural Science*, **18**, 137-142. <https://doi.org/10.1016/j.pnsc.2007.07.008>
- [15] Hafidi, M., Ouahmane, L., Thioulouse, J., Sanguin, H., Boumezzough, A., Prin, Y., Baudoin, E., Galiana, A. and Duponnois, R. (2013) Managing Mediterranean Nurse Plants-Mediated Effects on Soil Microbial Functions to Improve Rock Phosphate Solubilization Processes and Early Growth of *Cupressus atlantica* G. *Ecological Engineering*, **57**, 57-64. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.04.006>
- [16] Sthultz, C.M., Gehring, C.A. and Whitham, G. (2007) Shifts from Competition to Facilitation between a Foundation Tree and a Pioneer Shrub across Spatial and Temporal Scales in a Semiarid Woodland. *New Phytologist*, **173**, 135-145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01915.x>
- [17] Olla, G., Rouphael, Y., Cardarelli, M., Tullio, M., Rivera, C.M. and Rea, E. (2008) Alleviation of Salt Stress by Arbuscular Mycorrhizal in Zucchini Plants Grown at Low and High Phosphorus Concentration. *Biology and Fertility of Soils*, **44**, 501-509. <https://doi.org/10.1007/s00374-007-0232-8>
- [18] Gupta, R. and Krishnamurthy, V. (1996) Response of Mycorrhizal and Non-Mycorrhizal *Araucaria Hypogaea* to NaCl and Acid Stress. *Mycorrhiza*, **6**, 145-149. <https://doi.org/10.1007/s005720050119>
- [19] Giri, B., Kapoor, R. and Mukerji, K.G. (2007) Improved Tolerance of *Acacia Nilotica* to Salt Stress by Arbuscular Mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* May Be Partly Related to Elevated K/Na Ratios in Root and Shoot Tissues. *Microbial Ecology*, **54**, 573-560. <https://doi.org/10.1007/s00248-007-9239-9>
- [20] Jin, Z.Y., Yu, Z.X., Liu, S.J. and Xu, J. (2015) Abundance of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Spores along a Gradient of Salinity. *Mycorrhiza*, Submitted Lamb, E.G., Kembel, S.W. and Cahill, J.F. (2009) Shoot, But Not Root, Competition Reduces Community Diversity in Experimental Mesocosms. *Journal of Ecology*, **97**, 155-163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01454.x>
- [21] Simard, S.W. and Durall, D.M. (2004) Mycorrhizal Networks: A Review of Their Extent, Function, and Importance. *Canadian Journal of Botany*, **82**, 1140-1165. <https://doi.org/10.1139/b04-116>
- [22] Duponnois, R., Ouahmane, L., Kane, A., Thioulouse, J., Hafidi, M., Boumezzough, A., Prin, Y., Baudoin, E., Galiana, A. and Dreyfus, B. (2011) Nurse Shrubs Increased the Early Growth of *Cupressus* Seedlings by Enhancing below-ground Mutualism and Soil Microbial Activity. *Soil Biology & Biochemistry*, **43**, 2160-2168. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.06.020>
- [23] Janoušková, M., Rydlová, J., Püeschel, D., Száková, J. and Vosátka, M. (2011) Extraradical Mycelium of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Radiating from Large Plants Depresses the Growth of Nearby Seedlings in a Nutrient Deficient Substrate. *Mycorrhiza*, **21**, 641-650. <https://doi.org/10.1007/s00572-011-0372-4>
- [24] 冯固, 李晓林, 张福锁, 李生秀. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对玉米水分和养分状况的影响[J]. 应用生态学报, 2000, 11(4): 595-598.
- [25] Carrillo-Garcia, A., Bashan, Y. and Bethlenfalvay, G.J. (2000) Resource-Island Soils and the Survival of the Giant Cactus, Cardon, Baja California Sur. *Plant and Soil*, **218**, 207-214. <https://doi.org/10.1023/A:1014953028163>
- [26] 金樑, 陈国良, 赵银, 王晓娟. 丛枝菌根真菌对盐胁迫的响应及其与宿主植物的互作[J]. 生态环境, 2007, 16(1): 228-233.
- [27] 赵可夫, 李法曾. 中国盐生植物[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 1-10.