

# 生物因子对 AM 真菌多样性的影响

王发园, 刘润进

(莱阳农学院菌根生物技术实验室, 山东莱阳 265200)

**摘要:**丛枝菌根 (Arbuscular Mycorrhizas, AM) 真菌分布于自然界各生态系统中。生态因子对 AM 真菌多样性具有举足轻重的影响, 其中动物、植物、微生物、人为因素等生物因子的作用, 亦日益受到人们的关注。通过介绍该领域最近 10 年来的研究成果, 探讨和分析当前研究中所存在的问题和动向。

**关键词:**丛枝菌根真菌; 生物因子; 多样性

## Effects of Biological Factors on the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi

WANG Fa-Yuan, LIU Run-Jin (*Mycorrhiza Laboratory, Laiyang Agricultural College, Laiyang Shandong 265200, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(3): 403~408.

**Abstract:** Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi distribute in various ecosystems in the nature. The diversity of AM fungi was significantly influenced by ecological factors, such as animals, plants, microorganisms and anthropogenic factors. The advances in this field in the recent ten years were reviewed and problems were also discussed.

**Key words:** Arbuscular Mycorrhizal fungi; biological factors; diversity

文章编号: 1000-0933(2002)03-0403-06 中图分类号: Q939.96 文献标识码: A

在 AM 真菌生态学研究过程中, 人们常常将生态因子划分成生物性和非生物性因子。非生物性因子主要是环境因子对 AM 真菌的影响, 已引起世界各国的普遍关注, 而对生物因子的研究则相对比较薄弱。事实上, AM 真菌作为生态系统中的重要一员, 具有生存环境多样, 生长繁殖速度多样, 寄主种类多样, 代谢类型多样, 效应及作用机制多样的特点。生物因子尤其是植物和微生物对 AM 真菌多样性具有举足轻重的影响。本文主要探讨动物、植物、微生物、人为因素等生物因子对 AM 真菌的影响。

### 1 动物对 AM 真菌多样性的影响

土壤中存在的动物有上千种, 其中很多可以改善土壤的理化性状, 从而直接和间接地影响 AM 真菌。蚯蚓、蚂蚁、马陆、白蚁对土壤中 AM 真菌的传播有一定影响。将蚯蚓的粪便接种到无菌土栽培的洋葱上, 发现洋葱被 AM 真菌侵染, 这证明了 AM 真菌繁殖体的存在。蚂蚁、马陆、白蚁等对 AM 真菌的传播也有类似作用, 但它们所携带的真菌繁殖体活力不同<sup>[1]</sup>。据信这些动物的主要作用是把 AM 真菌的繁殖体从地下带到地上, 从而在风、水或其它动物的作用下传播得更广更远。然而, 有一些小型节肢动物, 如螨和一些弹尾目昆虫常以 AM 真菌的孢子和菌丝为食, 因此对 AM 真菌的生存不利<sup>[2]</sup>。动物对 AM 真菌的作用已引起人们的兴趣和关注。

### 2 植物对 AM 真菌多样性的影响

#### 2.1 植物对 AM 真菌物种多样性的影响

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39970498); 教育部骨干教师资助项目

收稿日期: 2001-01-12; 修订日期: 2001-10-20

作者简介: 王发园, 男, 山东人, 硕士生。主要从事 AM 真菌多样性和生态学研究。

AM 真菌属于专性共生真菌,寄主植物的多样性在一定程度上决定 AM 真菌的多样性<sup>[3]</sup>。不同寄主植物根围内 AM 真菌组成不同,例如,从苹果根围土壤中分离出 *Glomus* 属的 7 个种,从葡萄根围分离到 15 种 AM 真菌,其中 *Glomus* 属 10 种,*Sclerocystis* 属 3 种和 *Acaulospora* 属 2 种<sup>[4]</sup>。在香蕉根系和根围土中分离到 *Gigaspora heterogama*, *Gi. decipiens* 和 *G. macrocarpum*<sup>[5]</sup>。从蕨类植物根围分离到 *Acaulospora* 属的 AM 真菌 3 种,*Sclerocystis* 属 2 种,*Glomus* 属 1 种<sup>[6]</sup>。从一种固沙草 (*Ammophila arenaria*) 根围分离到 28 种 AM 真菌,其中 *Scutellospora dipurpurens* 为优势种<sup>[7]</sup>。从一种桉树 (*Eucalyptus dunnii*) 根围发现 AM 真菌新种: *Scu. rubra*<sup>[8]</sup>。Trufem 等从 1050 个玫瑰根围土样中分离鉴定出 21 种 AM 真菌, *Entrophospora schenckii* 是在玫瑰园中发现的新种<sup>[9]</sup>。另外,不同寄主植物根围内 AM 真菌的数量不同。如 *G. aggregatum* 在大豆根围内数量较多,而在玉米根围内较少<sup>[10]</sup>。有趣的是,AM 真菌的物种多样性在野生植物上高于栽培植物<sup>[11,12]</sup>。这是由于自然野生植被被寄主植物种类较多,生态环境多样;而大田中栽培作物品种单一,自然环境单调,再加上传统农业措施的不利影响,破坏了 AM 真菌的多样性。因此,今后应注意收集、保藏和利用野生植物根围内的 AM 真菌资源。

## 2.2 植物对 AM 真菌生长繁殖多样性的影响

不同植物根系形态与生理代谢的差异对 AM 真菌的生长、发育、侵染和繁殖等都具有重要影响。一般说来,C4 植物比 C3 植物更有利于丛枝菌根生长发育,这与前者供给根部更多的碳素养分不无关系。已确知植物根系中的可溶性糖、内源激素以及分泌物等对根系自身及其附近丛枝菌根的形成有直接影响<sup>[13]</sup>。不同作物的菌根侵染率不同,同一作物不同品种及不同发育期侵染率也不同。Hetrick 等研究了红三叶草、苏丹草、番茄等 5 种寄主植物对 AM 真菌侵染和产孢的影响,发现寄主植物影响 *G. fasciculatum* 的孢子发育,而 *G. mosseae* 和 *G. macrocarpum* 则不受影响<sup>[14]</sup>。Muthukumar 等调查了 24 种芦苇的侵染情况,发现其菌根侵染率从 9% 到 62% 不等,并与寄主根的直径成反比,与根毛的长度成正比<sup>[15]</sup>。这表明寄主影响 AM 真菌生长繁殖的多样性。在分子水平上近年来也开展了研究,发现寄主植物中许多基因对丛枝的发育和消解有重要作用<sup>[16]</sup>。此外,人们还注意到寄生植物通过影响其寄主植物对 AM 真菌产生作用。Gehring 等发现樱核圆柏的菌根侵染率与槲寄生的密度呈负相关<sup>[17]</sup>。Davies 证实,有寄生植物黄响铃 (*Rhinanthus minor* L.) 寄生的黑麦草,其生长量降低了 44%~51%,菌根侵染率也明显降低<sup>[18]</sup>。这可能与寄生植物的寄生作用使寄主对 AM 真菌的碳源供应量减少有关。

## 2.3 非寄主植物对 AM 真菌多样性的影响

有些非寄主植物能抑制 AM 真菌对寄主植物的侵染和产孢。将不易受 AM 真菌感染的芫菁同易受感染的洋葱种在一起,洋葱的菌根侵染率也会降低。甘蓝能抑制土壤中 AM 真菌孢子的产生,从而减弱了大麦根系上 AM 的发育。这是因为非寄主植物根系的分泌物抑制了 AM 真菌的生长和繁殖<sup>[13]</sup>。

## 3 土壤微生物对 AM 真菌多样性的影响

### 3.1 植物促生根细菌(PGPR)对 AM 真菌多样性的影响

土壤中有许多植物促生根细菌(Plant Growth Promoting Rhizobacteria, PGPR),如荧光假单胞菌、芽孢杆菌、根瘤菌、促磷溶解细菌、自生固氮菌等等。其中某些 PGPR 能促进 AM 真菌菌丝生长、孢子萌发、对寄主植物的侵染、根外菌丝的生长和脱氢酶的活性<sup>[19]</sup>。这些作用主要依赖于微生物的多样性。Tylka 等发现某些链霉菌能促进某些 AM 真菌孢子的萌发<sup>[20]</sup>。Kim 等证实溶磷菌和 AM 真菌也相互影响<sup>[21]</sup>。自生固氮菌能促进 AM 真菌的侵染和植物生长<sup>[22]</sup>。荧光假单胞菌能增加 *G. caledonium* 的菌丝长度,二者在磷吸收方面具有协同作用<sup>[19]</sup>。Manjunath 等认为自生固氮菌 (*Beijerinckia mobiis*)、黑曲霉 (*Aspergillus niger*) 与 AM 真菌对洋葱具有协同一致的作用<sup>[13]</sup>。这为今后研制和开发生物肥料和生物农药提供了新的思路和途径。

### 3.2 植物土传病原物对 AM 真菌多样性的影响

病原物对 AM 真菌的作用比较复杂,某些病原物能抑制 AM 真菌孢子的萌发和侵染<sup>[23]</sup>。棉花黄萎病菌能显著减少 *G. mosseae* 和 *G. versiforme* 对棉花根系的侵染<sup>[24]</sup>。西瓜枯萎病菌降低了西瓜根系的菌根侵染率<sup>[25]</sup>。腐皮镰孢菌 (*Fusarium solani*) 和立枯丝核菌 (*Rhizoctonia solani*) 减少了 *G. mosseae* 对花生根系的

侵染<sup>[26]</sup>。植物病原线虫对 AM 真菌也有不同的影响。Schwob 等发现巴西橡胶树(*Hevea brasiliensis*)根围土壤中 AM 真菌的孢子数量和侵染率与根结线虫的二龄幼虫和卵量成负相关<sup>[27]</sup>。但有的病原物在一定条件下能促进 AM 真菌的生长发育。总的说来,病原物对 AM 真菌多样性不利。值得注意的是,有的腐生性真菌附着在 AM 真菌孢子表面或通过识别而侵入 AM 真菌孢子和菌丝,并能在其内部主动繁殖和释放繁殖体<sup>[13]</sup>,但对其作用方式和效应所知甚少,值得进一步研究。

#### 4 人为因素对 AM 真菌多样性的影响

##### 4.1 耕作制度

土地的耕作方式对 AM 真菌多样性有一定的影响。AM 真菌数量直接或间接地受到化肥、合成药剂、土壤耕作的影响<sup>[28]</sup>。传统耕作对 AM 真菌的生长发育不利<sup>[29]</sup>。Edson 等研究认为,高投入的传统耕作方式与低投入的有机农业相比,前者会抑制 AM 真菌的侵染力和侵染率,降低孢子密度<sup>[30]</sup>。因为传统耕作会影响土壤内的生物和非生物因子而导致土壤恶化。刘润进等看到果园覆草除能在改善山旱地薄等方面有明显作用外,也能促进 AM 真菌发育,覆草比清耕(对照)的苹果树根系菌根侵染率高、单位重量的土壤孢子含量多,其原因是覆草后改善了土壤水分、肥力、透气性、温度等生态条件,从而增加了新根密度,有利于 AM 真菌的侵染和发育<sup>[13]</sup>。

##### 4.2 种植方式

由于作物自身及其适用的农业措施不同,种植方式也会影响 AM 真菌多样性。例如,人们对作物的引种、移栽等措施不仅改变了作物的地域分布,同时也间接地影响了 AM 真菌的分布。连作会影响土壤中 AM 真菌的种类和数量。连续种植单一作物,其优势种会随着寄主的种类而变化<sup>[13]</sup>。Koske 等观察到连续种植固沙草大大提高了 AM 真菌孢子的丰度和数量、侵染率和接种势,数年后 AM 真菌的种类也丰富了<sup>[31]</sup>。连续种植甘蓝、甜菜等非菌根作物的土壤中,AM 真菌的菌丝和孢子就会越来越少<sup>[17]</sup>。因此,对于一些缺少 AM 真菌的土壤,应种植易于形成菌根的植物,增加其在土壤中繁殖体的数量。

AM 真菌是专性活体共生菌,在缺乏寄主时如耕地休闲<sup>[32]</sup>、种植非寄主植物<sup>[33]</sup>等均会降低 AM 真菌多样性。这种情况往往会由于冬天的不利条件而加剧<sup>[32]</sup>。与休闲地相比,种植覆盖作物后土壤中 AM 真菌的孢子密度及接种势都大大增加了<sup>[32]</sup>。轮作往往会改变土壤中 AM 真菌的种属构成。Chavez 等发现,轮作改变了土壤中的优势种<sup>[34]</sup>。Talukdar 等研究发现,油菜与小麦轮作时,土壤中孢子数量和菌根侵染率比单一种植时都降低了<sup>[35]</sup>。前作寄主可增加土壤中 AM 真菌的数量,也可增加后作物的产量<sup>[22]</sup>。在耕种过向日葵、玉米、小麦、大豆、西红柿等菌根作物的土地上耕种的玉米,其产量要高于种过甜菜、油菜等非菌根植物后耕种的玉米,原因是前者形成了更多的菌根,促进了玉米对磷素的吸收和利用,从而使产量得到提高<sup>[36]</sup>。

许多菌根作物间作能改变 AM 真菌群体密度和组成,例如,豆科三叶草和禾本科玉米间作可改变 AM 真菌种类<sup>[13]</sup>。这都说明间作影响 AM 真菌的多样性。粮草间作对 AM 真菌区系有显著的促进作用,能使根围土壤中 AM 真菌的数量显著增加,这可能对保持生物多样性、土壤有效性、促进植物生长具有较大作用。

##### 4.3 土地利用方式

土地不同利用方式能影响 AM 真菌多样性。在耕地、茶园、橘园、林地 4 种利用方式下,红壤中 AM 真菌的种属组成不同,其优势菌种也不同<sup>[37]</sup>。Schenck 等比较了未开发的荒草林地和耕作土壤中 AM 真菌孢子的种类和数量,荒草林地中孢子数量少(543 个/kg 土),种类多(16 个种);耕作土壤中孢子数量多(784 个/kg 土),种类少(11 个种)<sup>[38]</sup>。潘幸来等研究表明,AM 真菌孢子数量为荒地<农田<园地,这可能由于农、园土壤中作物根群优势明显,有利于专一性强的菌种种群增长<sup>[39]</sup>。

##### 4.4 施肥

施肥的种类和数量对 AM 真菌多样性有重要影响。一般说来,大量使用速效化肥会抑制 AM 真菌的生长和繁殖。Tawaraya 等发现施磷抑制根内泡囊的形成,但不影响根内菌丝的代谢活性<sup>[40]</sup>。按每年 45kg P/hm<sup>2</sup> 向两块试验田中施加磷肥,5a 后 AM 真菌孢子的出现频率分别降低了 50%和 7%<sup>[41]</sup>。苹果树根外施 N、P、K 不抑制菌根发育,休眠期枝干喷 1%~2% 的尿素对菌根发育有显著的促进作用<sup>[42]</sup>。这可能是 N、P、K 的施用增加了碳水化合物运送到根内的量,增加根系分泌物并促进细根生长,有利于丛枝菌根侵染扩

展。施用农家肥会改变土壤的理化性状,增加土壤有机质水平,促进 AM 真菌生长繁殖<sup>[30]</sup>。在施用绿肥、厩肥和覆草处理的土壤里 AM 真菌孢子的种类和数量都高于施用化肥处理的,而施用绿肥比厩肥更有利于孢子的生存<sup>[43]</sup>。

#### 4.5 化学药剂的施用

杀菌剂、杀虫剂、熏蒸剂、除草剂和各种植物生长调节剂等化学药剂对 AM 真菌多样性不利,这些药剂除了对 AM 真菌直接影响外,也可以由高剂量施用引致植物毒害而间接作用于 AM 真菌。杀真菌剂可降低 AM 真菌的侵染率<sup>[44]</sup>。苯莱特是苯并咪唑和多菌灵的混合物,能抑制 AM 真菌侵染和扩展、根内菌丝酶活性、根外菌丝的生长和活性、菌根对磷的吸收以及菌丝对<sup>32</sup>P 的运转<sup>[13]</sup>。但这些实验所用药剂剂量往往高出大田常规用量,因此其实际效果很难确定。Kling 和 Jakobsen 采用隔网分室法,按通常大田施用的剂量,发现多菌灵能显著抑制根外菌丝对<sup>32</sup>P 的运转,降低丁二酸脱氢酶的活性,而 Propiconazole 则无此影响<sup>[13]</sup>。Sreenivasa 等在盆栽条件下研究了 9 种杀菌剂,3 种杀线虫剂和 5 种杀虫剂对 AM 真菌侵染的影响,采用通常使用的浓度,所有农药对 AM 真菌都不利。浓度减半后,克菌丹和 Carbofuran 可显著增加 *G. fasciculatum* 侵染、根外孢子和接种势<sup>[45]</sup>。然而,高浓度时所有杀菌剂都不利于 AM 真菌,甚至杀死该类真菌。土壤熏蒸剂、杀线虫剂及一些杀虫剂对 AM 真菌有一定的毒害作用,尤其是土壤熏蒸剂(如溴甲烷,福尔马林等)则可完全杀死土壤中的真菌<sup>[13]</sup>。

非致死量的除草剂草甘磷和麦草畏可降低 AM 真菌的侵染,而 2,4-D 和灭草松则增加侵染<sup>[46]</sup>。土施生长延缓剂 PP333(0.5g/株)则明显降低了苹果和桃树的菌根侵染率,且前期的作用大于后期。而叶面施用对菌根发育和功能影响不大<sup>[13]</sup>。因此,在农业生产中,必须合理使用各种化学药剂,做到既能杀死有害生物,又能保持土壤中有益微生物区系。这是未来持续农业发展的方向之一。

人类对自然界的改造,势必会影响 AM 真菌的多样性。例如,人类经过长期的生产实践活动,创造出许多栽培植物,开辟了广大的农田和牧场,这不仅改变了植物的种类组成和分布,同时也对 AM 真菌的种属构成有重要影响。大气中 CO<sub>2</sub> 浓度的提高、人为烧荒、开矿时的土壤翻动等也会影响到 AM 真菌的生物多样性。另外,盲目开发导致物种濒临灭绝、不合理的灌溉引起的土壤盐碱化、盲目开荒造成的土壤侵蚀和河流泛滥、砍伐森林导致的气候干旱和水土流失、工业“三废”等人为干扰对生态环境的破坏都会直接或间接地降低 AM 真菌的多样性。所以今后应加强对生态系统的保护。

#### 5 结语

生物因子对 AM 真菌多样性的影响是菌根生态学和生物多样性研究的重要内容。AM 真菌生物多样性对植物多样性及生态系统的功能有重要作用<sup>[47]</sup>。目前国外对 AM 真菌多样性的研究已达到分子水平<sup>[48]</sup>,而国内大多数的研究仅是一些资源与分布调查和温室内的的工作,广度和深度都远远不够,尤其是生物因子影响 AM 真菌多样性的内在机制还不清楚。因此,今后有必要加强生物因子与 AM 真菌多样性之间关系的研究。(1)研究生物因子与环境因子对 AM 真菌多样性的综合作用;(2)研究 AM 真菌多样性与其他生物多样性之间的相互作用;(3)利用分子生物学技术,在分子水平上研究 AM 真菌的多样性;(4)研究 AM 真菌功能多样性在大田应用中的作用,使之与生产实践相结合,为 AM 真菌发挥作用创造良好的条件,为 AM 真菌生物肥料的开发和应用提供理论和技术基础。

#### 参考文献

- [1] Harinikumar K M and Bagyaiaj D J. Potential of earthworms, ants, millipedes and termites for dissemination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 1994, **18**:115~118.
- [2] Klironomos J N and Kendrick B. Grazing of VAM fungi by microarthropods in a maple-forest soil. In: Abstracts of oral and poster presentations of the 9th NACOM, 1993.
- [3] Al-Raddad A M. Distribution of different *Glomus* species in rainfed areas in Jordan. *Dirasat-Series B, Pure and Applied Science*, 1993, **20**(2):165~182.
- [4] Ferrer **万方数据** Z, Gryndler M, et al. Natural occurrence of vesicular-arbuscular fungi in grapevine and apple trees. In: Vancura V. ed. *Interrelationships between microorganisms and plants in soil*. Proceedings of an interna-

tional symposium, 1989, 141~147.

- [ 5 ] Rohini I, Moosa H, Sastry R K, *et al.* Vesicular-arbuscular mycorrhizal association in banana. *Current Science*, 1988, **57**(3): 153~155.
- [ 6 ] Zhao Z W (赵之伟), Du G (杜刚). Six species of VA mycorrhizal fungi from the rhizospheres of tropical pteridophytes in Yunnan. *Mycosystema* (in Chinese)(菌物系统), 1997, **16**(3): 208~211.
- [ 7 ] Tadych M and Blaszkowski J. Arbuscular fungi and mycorrhizae (Glomales) of the Slowinski National Park, Poland. *Mycotaxon*, 2000, **74**(2): 463~482.
- [ 8 ] Stürmer S L and Morton J B. *Scutellospora rubra*, a new arbuscular mycorrhizal species from Brazil. *Mycological Research*, 1999, **103**(8): 949~954.
- [ 9 ] Trufem S F B, Otomo H S, Silveira R B A, *et al.* Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on cultivated roses in three Eowne in Saopaulo state. *Brazil Hoehnea*, 1989, **16**(10): 165~178.
- [ 10 ] Zhan M Q(张美庆). International advances on mycorrhizal research. *Acta Pedologica Sinica* (in Chinese)(土壤学报), 1994, **31**(Supplement): 21~25.
- [ 11 ] Zhan M Q(张美庆), Wang Y S(王幼珊), Xin L J(邢礼军). The relationship between the distribution of AM uin-gi and environmental factors. *Mycosystema*(in Chinese)(菌物系统) 1999, **18**(1): 25~29.
- [ 12 ] Gai J P(盖京苹), Liu R J(刘润进), Li X L(李晓林). Ecological distribution of arbuscular mycorrhizal fungi on wild plants in different vegetation regions of Shandong. *Chinese Journal of Ecology* (in Chinese)(生态学杂志), 2000, **19**(4): 18~22.
- [ 13 ] Liu R J(刘润进), Li X L(李晓林). *Arbuscular mycorrhiza and application*(in Chinese). Beijing: Science Press. 2000. 1~224.
- [ 14 ] Hetrick B A D and Bloom J. The influence of host plant on production ability of vesicular-arbuscular mycorrhizal spores. *Mycologia*, 1986, **78**(1): 32~36.
- [ 15 ] Muthukumar T, Udaiyan K, Manian S. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in tropical sedges of southern India. *Biology and Fertility of Soils*, 1996, **22**(1/2): 96~100.
- [ 16 ] Franken P and Requena N. Analysis of gene expression in arbuscular mycorrhizas: new approaches and challenges. *New Phytologist*, 2001, **150**: 517~523.
- [ 17 ] Gehring A C and Whitham R T G. Reduced mycorrhizae on *Juniperus monosperma* with mistletoe: the influence of environmental stress and tree gender on plant-parasite and plant-fungal mutualism. *Oecologia*, 1992, **98**: 298~303.
- [ 18 ] Davies D M, Nybroe O, Graves J D. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* during co-infection of a host. *New Phytologist*, 1998, **139**: 555~563.
- [ 19 ] Ravnkov S and Jakobsen I. Effects of *Pseudomonas fluorescens* DF57 on growth and P uptake of two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with cucumber. *Mycorrhiza*, 1999, **8**: 329~334.
- [ 20 ] Tylka G L, Hussey R S, Roncadori R W. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus, and *Heterodera glycines* on soybean. *Journal of Nematology*, 1991, **23**(1): 122~133.
- [ 21 ] Kim K Y, Jordan D, McDonald G A. Effect of phosphate-solubilizing bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizae on tomato growth and soil microbial activity. *Biology and Fertility of Soils*, 1998, **26**(2): 79~87.
- [ 22 ] Barea J M and Jeffries P. Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil-plant systems. In: Varma A and Hock B. ed. *Mycorrhiza*. Heidelberg, Germany: Springer-Verlag. , 1995. 521~560.
- [ 23 ] Catska V. Interrelations between vesicular-arbuscular mycorrhiza and rhizosphere microflora in apple replant disease. *Biologia Plantarum*, 1994, **36**(1): 99~104.
- [ 24 ] Liu R J(刘润进), Shen C Y(沈崇尧), Qiu W F(裴维蕃). Competition between VAM fungi and *Verticillium dahliae*. *Acta Pedologica Sinica* (in Chinese)(土壤学报), 1994, **31**(Supplement): 224~228.
- [ 25 ] Li M(李敏), Meng X X(孟祥霞), Jiang J Q(姜吉强), *et al.* A preliminary study on relationship between arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium* wilt of watermelon. *Acta Phytopathologica Sinica* (in Chinese)(植物病理学报), 2000, **30**(4): 325~331.
- [ 26 ] Abdalla M E and Abdel-Fattah G M. Influence of the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the development of peanut pod rot disease in Egypt. *Mycorrhiza*, 2000, **10**: 29~35.
- [ 27 ] Schwob L, Ducher M, Coudret A. Effect of climatic factors on native arbuscular mycorrhizae and *Meloidogyne exigua* in rubber tree (*Hevea brasiliensis*) plantation. *Plant Pathology*, 1999, **48**: 19~25.
- [ 28 ] Johnson N C and Pffeger F L. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and culture stress. In: Bethlenfalvai G J and

- Linderman R G. ed. *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. ASA Special Publication Number, 1992, **54**:71~99.
- [29] Douds D D, Galvez G, Janke R R, *et al.* Effect of tillage and farming system upon populations and distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1995, **52**:111~118.
- [30] Edson W R, Scullion J, Scott E P. Soil parameters and responses associated with arbuscular mycorrhizas from contrasting grassland management regimes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1999, **73**:245~255.
- [31] Koske R E and Gemma J N. Mycorrhizae and succession in plantings of beachgrass in sand dunes. *American Journal of Botany*, 1997, **84**(1):118~130.
- [32] Kabir Z and Koide R T. The effect of dandelion or a cover crop on mycorrhizas inoculum potential, soil aggregation and yield of maize. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2000, **78**:167~174.
- [33] Harinikumar K M and Bagyaraj D J. Effect of cropping sequence, fertilizers, and farm yard manure on vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in different crops over three consecutive seasons. *Biology and Fertility of Soils*, 1988, **7**:173~175.
- [34] Chavez G and Bonald F C. Ecology of the vesicular arbuscular endomycorrhiza in maize sustainable agroecosystem in the humid tropics of Mexico. *Micologia Neotropical Aplicada*, 1996, **9**:53~66.
- [35] Talukdar N C and Germida J J. The distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) species in Saskatchewan, Canada and the influence of short-term crop rotation on spore numbers and infection. In: Proceedings of the 8th NACOM, 1990.
- [36] Arihara J and Karasawa T. Effects of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of succeeding maize. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2000, **46**(1): 49~51.
- [37] Wu T H(吴铁航), Hao W Y(郝文英), Lin X G(林先贵), *et al.* Occurrence and distribution of VA mycorrhizal fungi in some red soil of China. *Acta Pedologica Sinica* (in Chinese)(土壤学报), 1994, **31**(Supplement): 71~78.
- [38] Schenck N C. Ecology of VAM fungi in temperate agroecosystems. In: Proceedings of the 7th NACOM, 1987.
- [39] Pan X L(潘幸来), Wang Y J(王永杰), Zhan G J(张贵云), *et al.* A preliminary investigation of VAM fungal spores in Loess Plateau soils. *Acta Pedologica Sinica* (in Chinese)(土壤学报), 1994, **31**(Supplement):64~70.
- [40] Tawarayama K, Saito M, Morioka M, *et al.* Effect of phosphate application to arbuscular mycorrhizal onion on the development and succinate dehydrogenase activity of internal hyphae. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1994, **40**(4):667~673.
- [41] Martensson A M and Carlgren K. Impact of phosphorus fertilization on VAM diaspores in two Swedish long-term field experiment. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1994, **47**(4):327~334.
- [42] Liu R J(刘润进), Gao Q L(高秋莲), Sun D(孙东). Effect of leaf spray application of N, P, K on mycorrhizal development of apple trees. *Journal of Laiyang Agricultural College* (in Chinese)(莱阳农学院学报), 1991, **8**(2): 132~134.
- [43] Douds D D, Janke R R, Peters S E. Effect of conventional and low-input sustainable agriculture upon VAN fungi. In: Proceedings of the 8th NACOM, 1990.
- [44] Gange A C and Nice H E. Performance of the thistle gall fly, *Urophora cardui*, in relation to host plant nitrogen and mycorrhizal colonization. *New Phytologist*, 1997, **137**:335~343.
- [45] Sreenivasa M N and Bagyaraj D J. Use of pesticides for mass production of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculum. *Plant and Soil*, 1989, **119**(1):127~132.
- [46] Traquair J and Armillotta M. Influences of sublethal herbicide on VAM colonization of velvet leaf. In: Abstracts of oral and poster presentations of the 9th NACOM, 1993.
- [47] Van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, *et al.* Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, **396**:69~72.
- [48] Franken P. Trends in molecular studies of AM fungi. In: Varma A and Hock B. ed. *Mycorrhiza*, 2nd ed. Heidelberg, Germany: Springer-Verlag. 1998, 37~49.