

农业生态系统中的 AM 真菌多样性

王淼焱, 刁志凯, 梁美霞, 刘润进 *

(莱阳农学院菌根研究室, 山东莱阳 265200)

摘要: 农业生态系统复杂庞大, 是由如麦田生态系统、水稻田生态系统、果园生态系统、草地生态系统、保护地生态系统等组成的一个复合生态系统。重点介绍农业生态系统中丛枝菌根(AM)和 AM 真菌多样性, 探讨农业生态系统中调控 AM 真菌多样性的途径以及今后研究的动向。

关键词: 农业生态系统; 农业技术; AM 真菌; 生物多样性

文章编号: 1000-0933(2005)10-2744-06 **中图分类号:** Q938.1, S154.1, X176 **文献标识码:** A

Advances in the study of AM fungal diversity in agroecosystems

WANG Miao-Yan, DIAO Zhi-Kai, LIANG Mei-Xia, LIU Run-Jin * (*Mycorrhiza Laboratory, Laiyang Agricultural College, Laiyang, Shandong 265200, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(10): 2744~2749.

Abstract: Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi are soil inhabitants in a variety of ecosystems including agroecosystems, forest ecosystems, desert ecosystems, sea island ecosystems etc. They form mutual symbiosis with plant roots and play an important role in increasing sustainable agricultural production and keeping ecological balance. Among the ecosystems, agroecosystems have many forms, and are very large and complicated. They include many subecosystems, such as wheat field ecosystems, rice field ecosystems, orchard ecosystems, grassland ecosystems, covered shed farming ecosystems, etc. Research into mycorrhizas, and particularly AM and AM fungal diversity in agroecosystems, has received more attention in recent years. It has been shown that agroecosystems have rich diversity of AM fungi. There are also large differences in morphological and anatomical structures of mycorrhizas developed in various agroecosystems. The functional roles of AM fungi include bioremediation of soils, induction of disease resistance of plants, increase of nutrient circulation in ecosystems, enhancement of sustainable agricultural production, and maintenance of agroecosystem stability. Both biotic and nonbiotic factors influence biodiversity of AM fungi. It is obvious that host plants are the most important biotic factor which affects AM fungal biodiversity. More and more experiments have proved that plant species diversity determines the species diversity of AM fungi under different modern agroecosystem conditions. There are large differences in AM fungal diversity between traditional and organic agricultural management practices. Fertilization, irrigation and other farming practices are also important strategies in regulating AM fungal diversity.

There are four research topics in the present and planned study: (1) to investigate AM fungal diversity in rice field ecosystems, grassland ecosystems, and covered shed farming ecosystems, in order to verify the species and genera composition, dominant group or community, species richness, and other resource status; (2) to study resource ecology of AM fungi in agroecosystems by field surveying and laboratory analysis, to determine the characteristics of key ecological factors that affect incidence, richness, relative abundance, evenness, and diversity of AM fungi; (3) to set up long-term observation sites in subecological systems and to research the functional diversity of AM fungi, to clarify the important role of AM fungi in increasing agricultural production, and to improve ecological environment and keep ecological balance; and (4) to explore and

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170622)

收稿日期: 2005-01-31; **修订日期:** 2005-06-17

作者简介: 王淼焱(1979~), 女, 山东日照人, 硕士, 主要从事菌根学研究。

* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: liurj93@163.com

Foundation item: The National Natural Science Foundation of China(No. 30170622)

Received date: 2005-01-31; **Accepted date:** 2005-06-17

Biography: WANG Miao-Yan, Master, mainly engaged in arbuscular mycorrhiza.

evaluate pathways of regulating AM fungal diversity, to provide foundations and techniques for the field application of AM fungi. The future research prospects are also discussed in the paper.

It was concluded that both differences and similarities of AM diversity, AM fungal species diversity and their functional diversity existed among the various agroecosystems. Carrying out related research work is helpful to protect biotic resources and biodiversity, to maintain ecological balance, to establish a multiple-level and comprehensive management system, and to obtain the most effective, high quality and yield, and sustainable development of agroecosystems.

Key words: agroecosystems; agricultural techniques; arbuscular mycorrhizal fungi; biodiversity

菌根是陆地生物圈内高等植物与菌物之间形成的最广泛、最重要的一类互惠共生体。共生真菌的菌丝在土壤中构成一个菌丝网络,将不同植物根系联结起来,这对生态系统不同组分之间的物质交换、能量、信息的传递,生物的演化与分布,保持农业生态系统生态平衡和可持续发展具有重要意义。生物多样性研究是近 10a 生物学领域研究热点之一,而菌根多样性又是生物多样性研究的重点之一。最近,国内外已有很多关于 AM 真菌多样性的研究报道和综述^[1~4]。由于 AM 真菌在可持续农业生产发展中的重要地位,人们对农业生态系统中 AM 真菌的多样性给予了高度重视。本文重点探讨近年来该方面研究的最新进展。

1 农业生态系统的概念

农业生态系统是人们在一定的时间和空间范围内,利用农业生物与非生物环境之间,以及生物种群之间的相互作用建立起来的,并在人为和自然共同支配下进行农副产品生产的综合体。事实上,农业生态系统是十分复杂的、庞大的、由若干个子系统组成的一个复合生态系统。这些子系统包括:

(1)麦田生态系统 本文指以种植 1 年生大田雨养及部分灌溉作物为主的农田管理体制下,由农作物及其周围环境构成的物质转化和能量流动而形成的开放性半自然人工生态系统。

(2)水稻田生态系统 是指在水田条件下种植水稻管理模式的农业耕作体制,其他同麦田生态系统。

(3)果园生态系统 以栽培多年生乔木、藤本或灌木为主体的木本经济植物,间作其他草本植物、采用特有的肥水病虫土壤管理体制和一定小气候条件下的农业生态系统。

(4)草地生态系统 包括自然草原、草山和半人工草地、草坡等以天然的或半人工种植管理的一种农业生态系统。

(5)保护地生态系统 本文指在塑料大棚、日光温室等保护地、空间上与周围环境接近半封闭的、具有特定小气候、采用精细农业管理措施栽培高经济价值作物为主的农业生态系统。

由于麦田生态系统和果园生态系统的经济重要性,人们已给予了相当的关注。近年来又开始研究水稻田生态系统、草地生态系统和保护地生态系统中 AM 真菌多样性^[5, 6],因为这些子生态系统在整个农业生态系统中占有越来越重要的地位。

2 农业生态系统中 AM 真菌的多样性

2.1 农业生态系统中 AM 真菌的物种多样性

AM 真菌生态适应性强,物种多样性丰富,已分离鉴定报道的种近 200 个,并不断有新种发表。我国北方麦田生态系统中 AM 真菌以球囊霉属(*Glomus*)的频度最高,其次为无梗囊霉属(*Acaulospora*);优势种类为幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)和摩西球囊霉(*Glomus mosseae*),常见种为根内球囊霉(*Glomus intraradices*)、苏格兰球囊霉(*Glomus caledonium*)和聚丛球囊霉(*Glomus aggregatum*)^[7, 8]。在保护地生态系统中,从番茄、菜豆、黄瓜等蔬菜根围内共分离出 AM 真菌 3 属 14 种,其中 *Glomus* 和 *Acaulospora* 属分布较为广泛,在所有土样中出现的频度和相对多度较高,*Glomus clarum* 和 *Acaulospora denticulate* 为优势种^[5]。Bever^[9]等从草地生态系统土壤中分离到 AM 真菌 23 种,其中 7 个新记录种。在内蒙古退化草原发现 AM 真菌 14 种,其中,*Acaulospora* 属 3 种,*Archaeospora* 属 2 种,*Glomus* 属 9 种^[10]。这些结果表明各类农业生态系统具有很高程度的 AM 真菌物种多样性。另外,值得注意的是仅鉴定大田土壤或加富培养物中的孢子都不能真实地反映 AM 真菌的多样性^[8, 11],应结合分子生物学的方法,对其进行鉴定,才能够获得符合实际情况的结果。

2.2 农业生态系统中 AM 真菌的形态多样性

由于不同类型农业生态系统中的植物种类、AM 真菌种属构成、土壤理化特性、农业耕作体制、环境因子等各不相同,因此农业生态系统中 AM 真菌形态,如孢囊和丛枝的形状、产生部位,根内和根外菌丝形态等是多种多样。例如果园生态系统中成龄梨树形成的 AM 在根皮层细胞内具有典型的孢囊和丛枝结构,孢囊形状多样,有球形、椭圆形,圆柱形和不规则形等;而且不同粗度的根系上菌根的形态存在差异^[12]。不同 AM 结构出现的规律不同,丛枝结构在 14 种果树中都有出现,为 100%;而孢囊和根内孢子则因地区不同或树种不同而异,变化很大。根外菌丝则更小,为 0~50%;根外孢子最低,为 0~25%。而且,野生种果树 AM 发育程度优于栽培种^[13]。看来,今后有关 AM 真菌多样性和生态研究,应同时重视野生性寄主植物。十分有趣的是农田生态系统中主要栽培的草本作物根皮层中正常形成大量胞间菌丝和典型的丛枝结构,而果园生态系统中的一些木本植物根内

主要为菌丝圈,丛枝从菌丝圈上产生^[14]。对于不同寄主植物丛枝生长发育特点以及丛枝的新功能值得深入研究和探讨。

2.3 农业生态系统中 AM 真菌的功能多样性

2.3.1 AM 真菌对土壤生物修复的效应 土壤是农业生态系统中最重要的物质基础和生态因子,然而目前土壤退化、沙化、盐化,以及重金属的污染日益严重。AM 真菌生物量大,是土壤生物区系中的重要成员,大多数情况下它们能够减轻有害盐类、重金属、有机污染物、放射性元素等对土壤和植物造成的不利影响。AM 真菌有助于退化土壤的修复与其提高寄主植物的抗逆性、改良土壤结构有关。AM 真菌根外菌丝能产生一种细胞外糖蛋白,与菌丝网一起有利于土壤团粒结构形成^[15],提高土壤稳定性、保持土壤孔隙度、透气性,改善耕作条件,从而抵抗风和水的侵蚀。在盐胁迫条件下 AM 真菌通过改变植物体内碳水化合物和氨基酸的含量和组成,改变根组织中的渗透平衡,增加植物对 P、Cu、Mg 的吸收,减少对 Na 和 Cl 的吸收,促进植物生长,提高其适应盐胁迫的能力^[16]。AM 真菌能降低植物对 Al 的吸收和运输能力,从而提高寄主对 Al 的抗性^[17]。Kaldorf^[18]等发现 Zn、Ni 等金属元素在菌丝和含有丛枝结构的根皮层细胞区含量较高,认为真菌组织中的聚磷酸、有机酸等能络合重金属,从而减少重金属从根部向地上部的运输。另外,对生长在多环芳烃(PAH)污染的土壤中的黑麦草接种 *Glomus mosseae*,其存活率和生长都提高了^[19]。土壤中多环芳烃能降低 AM 的侵染,但 AM 真菌仍能增加 P 的吸收,保持细胞膜的完整性,增加氧化酶活性,减轻污染所带来的危害^[19]。所以 AM 真菌很可能是从通过影响寄主的营养状况而提高寄主对 PAHs 的抵抗力、促进 PAHs 的降解等多个途径发生作用。AM 真菌能够分解和利用部分有机物^[20, 21],但其具体作用机制尚需进一步研究。

2.3.2 AM 真菌拮抗农业生态系统中病原物的效应 AM 真菌可以直接或/和间接拮抗病原物,改善土壤与植物健康状况。业已证明 AM 真菌能够抑制部分病原物的繁殖、减轻一些土传病原物对植物的危害^[22, 26]。Declerck^[27]等观察到接种 AM 真菌能减轻根腐病菌对香蕉根系的破坏作用。*Glomus etunicatum* 能抑制线虫的生长和发展,使其产卵量降低 75%,并能减轻线虫的危害^[28]。当前,人们正在深入研究 AM 真菌诱导植物产生抗/耐病性的作用,近期有望开发出生物农药,这将在整个农业生态系统中具有广阔的应用前景。

2.3.3 AM 真菌促进农业生产、保持农业生态系统平衡的效应 AM 真菌直接、间接、以及与其它生物协同发挥作用,对农业生态系统产生有益效应。它们在地下形成广阔的菌丝网络,吸收更多的养分和水分供给植物,改善植物的矿质营养和水分代谢、提高抗旱性和苗木移栽成活率、增强光合作用、促进植株生长^[29, 30]、提高产量^[31]、改善品质^[32, 33]。在自然生态条件下,不同植物、不同植被间可通过菌丝桥进行养分的传递和交换,从而植物的生态功能与 AM 真菌的生理效应及其生态功能得到加强^[34]。这对于维持生态系统的平衡是十分重要的。例如,在未来的 100 多年里大气 CO₂ 的浓度将变为现在的两倍,因为 AM 真菌能提高寄主植物对养分和水分的吸收,同时还能调节植物体内 C 的同化和代谢过程,因此 AM 真菌在调节植物对 CO₂ 增加的反映上可能会起到很重要的作用^[14]。

结合上述的生物修复、减少有害物质含量和病原物的数量、增加土壤中其他生物的数量和活性,AM 真菌能促进和保持合理、有益的生物区系和生态平衡体系的建立。对于提高农业生产效率、保持农业生态系统平衡具有重要意义。

3 农业生态系统中 AM 真菌多样性的调控途径

3.1 生物调控途径

生态系统中最能影响 AM 真菌多样性的生物因子应该是寄主植物。植物多样性往往决定着菌根真菌多样性^[35]。谷类与豆科作物间作比其单作更能促进 AM 真菌的增殖^[36],这与间作增加了植物多样性不无关系。连作和轮作也会影响 AM 真菌的种类和数量。通常轮作可增加其种群丰度,而连作的情况就比较复杂,与连作植物种类和年限有关。休耕、种植非寄主植物(甘蓝、甜菜)则降低其多样性^[37]。

根围(Rhizosphere)生物也能影响 AM 真菌多样性。一些菌根伴生细菌能促进 AM 真菌的萌发和生长^[38],这对保持后者的多样性具有正效应。植物促生根细菌(PGPR)能产生促进植物生长的物质,这些物质也能被 AM 真菌菌丝吸收,从而增加 AM 真菌的功能多样性。AM 真菌与病原微生物之间的关系比较复杂,某些病原物会抑制 AM 真菌孢子的萌发和侵染,不利于维持 AM 真菌多样性。一些土壤动物如蚯蚓、蚂蚁对 AM 真菌的传播有一定的作用,而一些线虫和小型节肢动物如螨类可以吃掉一些菌丝和孢子。Bethlenfalvay^[39]等发现土壤中的菌丝长度跟土壤中的节肢动物的数量呈负相关。一些动物还通过改善土壤理化性状影响 AM 真菌^[40]。某些植食性昆虫可以通过侵害植物而抑制 AM 的侵染^[41]。

因此,在农业生态系统中实行有计划、有目的间作和轮作不同植物,配套合理的农业技术,保护有益的土壤动物,是保护、提高和利用农业生态系统中 AM 真菌多样性的一种有效手段。

3.2 非生物调控的途径

农业生态系统离不开周围环境和农业技术措施。这些非生物因子也影响 AM 真菌多样性。低投入农业管理体制不仅促进菌根侵染和产孢,并能增加其相对多度。传统农业和有机农业土壤 AM 真菌群落组成不同,其孢子多度和物种多样性后者较高。传统农业中 *Glomus* 属的孢子较多,而有机农业则是 *Acaulospora* 和 *Scutellospora* 属的孢子比较多^[1]。土壤耕作能破坏菌丝

网络,降低其侵染率^[42]。与传统耕作相比,免耕可增加 AM 真菌对小麦根系的侵染和玉米根系周围 *Scutellospora* 属孢子的数量,而传统耕作和深耕土壤的优势群体分别是 *Glomus* 和 *Gigaspora* 属的种类^[43]。荒草林地土壤中孢子数量少,种类多,而耕作土壤中孢子数量多但种类少。在农田 100 个样本和林地 154 个样本中分别发现 6 和 11 种,后者多样性指数远高于前者^[44]。

施肥和灌溉能显著影响农业生态系统中 AM 真菌的多样性^[45]。于 N、P 缺乏的土壤中增施 N、P 肥都能增加 AM 的生长量,在肥沃土地中增施 P 肥则减少菌丝总长度,与 N 缺乏地区相比,土壤肥沃地区 *Glomus* 属相对多度高^[46]。增施 N 肥,使大孢子类型如 *Scutellospora* 和 *Gigaspora* 属被小孢子类型 *Glomus* sp. 代替,增施 N、P 肥减少了 *Gigaspora gigantea*, *Scutellospora calospora* 和 *Glomus occultum* 孢子数量^[47]。施用有机肥可以改善 AM 真菌菌丝分枝及生长、孢子丰度、侵染水平及菌根效应^[48]。灌溉能降低孢子萌发和菌丝生长,抑制 AM 真菌对根系的侵染。一旦 AM 已在根内形成,灌水就不能影响其发育能力,它们可以继续存在于新生根系中并能扩展^[49]。有许多试验证实,用污水灌溉这一农业措施能减少作物菌根的发展,诱集培养试验也表明施用污水灌溉后减少了 AM 真菌多样性及其产孢量^[50]。另外,农药和生长调节剂通常在低浓度促进和高浓度抑制 AM 真菌的发育^[51, 52],但也有例外,如 Dhillon^[53]等却认为施用苯菌灵明显降低 AM 的侵染,但对孢子数量影响不明显。

可见,通过减少土壤耕作,合理肥水、增加作物多样性,降低化学农药和肥料的投入,建立了一种趋向于以 AM 为中心的更加自然的生产体系,即可达到事半功倍的目的。

4 农业生态系统中 AM 真菌多样性研究的动向与展望

当前和今后农业生态系统中 AM 真菌多样性研究可在以下几个方面取得重大进展:(1)水稻田生态系统、草地生态系统和保护地(塑料大棚和温室)等生态系统中 AM 真菌多样性研究,应重点开展 AM 真菌物种多样性调查,以探明这些子系统中 AM 真菌种属构成、优势组群、种群丰度等资源状况;为进一步研究奠定基础;(2)农业生态系统中 AM 真菌资源生态学研究,通过野外调查与室内分析相结合,应用数学分析等手段,初步确定各生态因子,尤其是不同子系统中关键限制性生态因子对 AM 真菌出现率、丰度、相对多度、均匀度、多样性指数等影响的特点;(3)农业生态系统中 AM 真菌功能多样性研究,在各子系统中设置试验、建立中长期试验观测点,以明确 AM 真菌促进作物和土壤健康、增加农业生产、改善生态环境乃至维持生态平衡的重要作用;(4)农业生态系统中调控 AM 真菌多样性途径的研究,利用不同子系统,并结合室内试验,探索和评价调控 AM 真菌物种和功能多样性的各种技术措施,从而为 AM 真菌在田间的实际应用提供依据和技术。

在了解各子生态系统中生物之间、生物和环境之间物质交换,能量、信息的传递规律的基础上,研究 AM 真菌多样性在农业生态系统中的演化特点,保持农业生态系统可持续发展,促进农牧业生产,为开发相关的配套技术奠定基础是十分有意义的。在不同作物、不同土壤、不同的栽培条件和模式、不同层次、不同规模下,广泛应用菌根生物技术及其相关的配套技术,就能充分利用时空、光、热、水资源,以达高产高效的生物共生互利模式,提高农业经济效益和生态效益。

5 结论

农业生态系统是由不同生物种类与环境条件、以及农业管理体制各异的多个子系统构成的。这些农业生态系统中 AM 多样性、AM 真菌物种多样性、AM 真菌功能多样性、以及调控 AM 真菌多样性的途径存在异同。开展该方面的研究,必将有助于保护农业生态系统中生物资源和多样性,维持生态平衡,在农业生态系统中建立一个多层次、全方位的综合管理体系,实现整个农业生态系统高效、优质、高产和可持续发展。

References:

- [1] Oehl F, Sieverding E, Mader P, *et al.* Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia*, 2004, **138**: 574~583.
- [2] Wang F Y, Liu R J, Lin X G, *et al.* Comparison of diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different ecological environments. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(12): 2666~2671.
- [3] Wang F Y, Liu R J. Effect of environmental factors on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Biodiversity Science*, 2001, **9**(3): 301~305.
- [4] Cousins J R, Hope D, Gries C, *et al.* Preliminary assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community structure in an urban ecosystem. *Mycorrhiza*, 2003, **13**: 319~326.
- [5] Liu R J, Li M, Wang F Y. A preliminary report on arbuscular mycorrhizal fungal diversity on vegetables grown in greenhouse. *Journal of Laiyang Agricultural College*, 2001, **18**(4): 280~283.
- [6] Wang F Y, Liu R J. A preliminary investigation of arbuscular mycorrhizal fungi in saline soil in the Delta of Yellow River. *Biodiversity Science*, 2001, **9**(4): 389~392.
- [7] He X L, Li S X. Resources and ecological distribution of VA mycorrhizal fungi in Shanxi farmland. *Mycosystema*, 1999, **18**(3): 337~340.
- [8] Gai J P, Feng G, Li X L, *et al.* Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in field soils from North China. *Biodiversity Science*, 2004, **12**

(4): 435~440.

- [9] Bever J D, Morton J B, Antonovics J, *et al.* Host dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology*, 1996, **84**: 21~32.
- [10] Wang F Y, Liu R J, Lin X G, *et al.* Comparison of diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different ecological environments. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(12): 2666~2671.
- [11] Brundrett M C, Abbott L K, Jasper D A. Glomalean mycorrhizal fungi from tropical Australia. *Mycorrhiza*, 1999, **8**: 305~314.
- [12] Liu R J, Gao Q L, Han D Y. Observation of the morphology of VA mycorrhizae of pear trees. *Journal of Laiyang Agricultural College*, 1989, **6**(3): 34~38.
- [13] Liu R J, Xue B Y, Huang Z, *et al.* A survey of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae of fruit trees in Shandong Province. *Journal of Shandong Agricultural University*, 1987, **18**(4): 25~31.
- [14] Smith S E & Read D J. *Mycorrhizal symbiosis* (2 nd Edn), London, UK: Academic Press, 1997.
- [15] Bever J D, Schultz P A, Pringle A, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *Bioscience*, 2001, **51**: 923~931.
- [16] Giri B, Mukerji K G. Mycorrhizal inoculant alleviates salt stress in *Sesbania aegyptiaca* and *Sesbania grandiflora* under field conditions: evidence for reduced sodium and improved magnesium uptake *Mycorrhiza*, 2004, **14**: 307~312.
- [17] Cumming J R, Ning J. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance aluminium resistance of broomsedge (*Andropogon virginicus* L.). *Journal of Experimental Botany*, 2003, **54**(386): 1447~1459.
- [18] Kaldorf M, Kuhn A J, Schroder W H, *et al.* Selective element deposits in maize colonized by a heavy metal tolerance conferring arbuscular mycorrhizal fungus. *Journal of Plant Physiology*, 1999, **154**: 718~728.
- [19] Leyval C & Binet P. Effect of polyaromatic hydrocarbons in soil on arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Environmental Quality*, 1998, **27**(2): 402~407.
- [19] Jeffries P, Gianinazzi S, Perotto S, *et al.* The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, **37**(1): 1~16.
- [20] Wang S G, Lin X G, Yin R. Effect of VA mycorrhiza on degradation of DEHP in soil. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2002, **22**(3): 369~373.
- [21] Binet P, Portal J M, Leyval C. Dissipation of 3 to 6-ring polycyclic aromatic hydrocarbons in the rhizosphere of ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, **32**: 2011~2017.
- [22] Li H Y, Liu R J, Shu H R, *et al.* Effects of AM fungi and cyst nematodes on the activity of enzymes in soybean roots. *Mycosystema*, 2003, **22**: 613~619.
- [23] Li M, Meng X X, Jiang J Q, *et al.* A preliminary study on the relationship between AM fungi and Fusarium wilt of watermelon. *Acta Phytopath Sinica*, 2000, **30**(4): 327~331.
- [24] Elsen A, Baimey H, Sweenen R, *et al.* Relative mycorrhizal dependency and mycorrhiza-nematode interaction in banana cultivars (*Musa* spp.) differing in nematode susceptibility. *Plant and Soil*, 2003, **256**: 303~313.
- [25] Filion M, St-Arnaud M, Jabaji-Hare S H. Quantification of *Fusarium solani* f. sp. phaseoli in mycorrhizal bean plants and surrounding mycorrhizosphere soil using real-time polymerase chain reaction and direct isolations on selective media. *Phytopathology*, 2003, **93**: 229~235.
- [26] Thygesen K, Larsen J, Bødker L. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce development of pea root-rot caused by *Aphanomyces euteiches* using oospores as pathogen inoculum. *European Journal of Plant Pathology*, 2004, **110**: 411~419.
- [27] Declercq S, Risède J M, Rufyikiri G, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on severity of root rot of bananas caused by *Cylindrocladium spathiphylli*. *Plant Pathology*, 2002, **51**: 109~115.
- [28] Waceke J W, Waudu S W, Sikora R. Suppression of *Meloidogyne hapla* by arbuscular mycorrhizal fungi on pyrethrum in Kenya. *International Journal of Pest Management*, 2001, **47**(2): 135~140.
- [29] Gai J P, Feng G, Li X L. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth of sweet potato. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2004, **12**(1): 111~113.
- [30] Zheng H L, Xing J, Hu J, *et al.* Effects of two species of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of wheat and soybean. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 2002, **23**(1): 104~106.
- [31] Al-Karaki G, McMichael B, Zak J. Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza*, 2004, **14**(4): 263~269.
- [32] Li M, Liu R J. Effects of AM fungi on vegetable quality. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2002, **10**(4): 62~64.
- [33] Kapoor R, Giri B, Mukerji K G. Improved growth and essential oil yield and quality in *Foeniculum vulgare* mill on mycorrhizal inoculation supplemented with P-fertilizer. *Bioresource Technology*, 2004, **93**(3): 307~318.
- [34] Yamato M. Identification of a mycorrhizal fungus in the roots of achlorophyllous *Sciaphila tosaensis* Makino (Triuridaceae). *Mycorrhiza*, 2001, **11**: 83~88.
- [35] Liu R J, Wang F Y. Selection of appropriate host plants used in trap culture of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 2003, **13**: 123

~127.

[36] Hartinikumar K M. Effect of intercropping and organic soil amendments on native VA mycorrhizal fungi in an oxisol. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1990, **4**:193~197.

[37] Gehring A C, Whitham R T G. Reduced Mycorrhizae on *Juniperus monosperma* with mistletoe: the influence of environmental stress and gender on plant-parasite and plant-fungal mutualism. *Oecologia*, 1992, **98**: 298~303.

[38] Gao L L, Delp G, Smith S E. Colonization patterns in a mycorrhiza-defective mutant tomato vary with different arbuscular-mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 2001, **151**: 477~491.

[39] Bethlenfalvay G J, Cantrell I C, Mihara K L, *et al.* Relationships between soil aggregation and mycorrhizae as influenced by soil biota and nitrogen nutrition. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, **28**(4):356~363.

[40] Snyder S R, Crist T O, Friese C F. Variability in soil chemistry and arbuscular mycorrhizal fungi in harvester ant nests: the influence of topography, grazing and region. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, **35**: 406~413.

[41] Gange A, Bower E, Brown V K. Differential effects of insect herbivory on arbuscular mycorrhizal colonization. *Oecologia*, 2002, **131** (1): 103~112.

[42] Zak, J C, McMichael B, Dhillion S, *et al.* Arbuscular mycorrhizal colonization dynamics of cotton (*Gossypium hirsutum* L). growing under several production systems on the Southern High Plains, Texas. *Agriculture, Ecosystems And Environment*, 1998, **68**: 245~254.

[43] Jansa J. Effect of soil tillage on arbuscular mycorrhizal fungi and on their role in nutrient uptake by crops. A dissertation submitted to the Swiss Federal Institute of Technology Zürich, *Diss. Eth. Nr.*, 2002, **14633**: 1~198.

[44] Helgason T, Daniell T J, Husband R, *et al.* Ploughing up the wood-wide web. *Nature*, 1998, **394**(6692): 431.

[45] Dekkers T B M, van der Werff P A. Mutualistic functioning of indigenous arbuscular mycorrhizae in spring barley and winter wheat after cessation of long-term phosphate fertilization. *Mycorrhiza*, 2001, **10**: 195~201.

[46] Treseder K K, Allen M F. Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. *New Phytologist*, 2002, **155**: 507~515.

[47] Burrows R L, Pflieger F L. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany*, 2002, **80**: 120~130.

[48] Muthukumar T, Udaiyan K. Influence of organic manures on arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Vigna unguiculata* (L.) Walp. in relation to tissue nutrients and soluble carbohydrate in roots under field conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, **312**: 114~120.

[49] Miller S P, Sharitz R R. Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semiaquatic grass species. *Functional Ecology*, 2000, **14**: 738~748.

[50] Sainz, M J, Taboada-Castro M T, Vilarino A. Growth, mineral nutrition and mycorrhizal colonization of red clover and cucumber plants grown in soil amended with composted urban wastes. *Plant and Soil*, 1998, **205**: 85~92.

[51] Chiocchio V, Venedikian N, Martinez A E, *et al.* Effect of the fungicide benomyl on spore germination and hyphal length of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Internatl. Microbiol.*, 2000, **3**(3): 173~177.

[52] Geil R D, Guinel F C. Effect of elevated substrate-ethylene on colonization of leek (*Allium porrum*) by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus aggregatum*. *Canadian Journal of Botany*, 2002, **80**: 114~119.

[53] Dhillion S S, Gardsjord T L. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity, productivity, and nutrients in boreal grasslands. *Canadian Journal of Botany*, 2004, **82**(1): 104~115.

参考文献:

[2] 王发园, 刘润进, 林先贵, 等. 几种生态环境中 AM 真菌多样性比较研究. *生态学报*, 2003, **23**(12): 2666~2671.

[3] 王发园, 刘润进. 环境因子对 AM 真菌多样性的影响. *生物多样性*, 2001, **9**(3): 301~305.

[5] 刘润进, 李敏, 王发园. 大棚蔬菜根围 AM 真菌多样性研究初报. *莱阳农学院学报*, 2001, **18**(4): 280~283.

[6] 王发园, 刘润进. 黄河三角洲盐碱土壤中 AM 真菌的初步调查. *生物多样性*, 2001, **9**(4): 389~392.

[7] 贺学礼, 李生秀. 陕西农田土壤中 VA 菌根真菌资源及生态分布. *菌物系统*, 1999, **18**(3): 337~340.

[8] 盖京苹, 冯固, 李晓林, 等. 我国北方农田土壤中 AM 真菌的多样性. *菌物系统*, 2004, **12**(4): 435~44.

[10] 王发园, 刘润进, 林先贵, 等. 几种生态环境中 AM 真菌多样性比较研究. *生态学报*, 2003, **23**(12): 2666~2671.

[12] 刘润进, 高秋莲, 韩殿一, 等. 梨树 VA 菌根形态结构观察. *莱阳农学院学报*, 1989, **6**(3): 34~38.

[13] 刘润进, 薛炳烨, 黄镇, 等. 山东果树泡囊—丛枝(VA)菌根调查. *山东农业大学学报*, 1987, **18**(4): 25~31.

[20] 王曙光, 林先贵, 尹睿, 等. VA 菌根对土壤中 DEHP 降解的影响. *环境科学学报*, 2002, **22**(3): 369~373.

[22] 李海燕, 刘润进, 李艳杰. AM 真菌和胞囊线虫对大豆根内酶活性的影响. *菌物系统*, 2003, **22**: 613~619.

[23] 李敏, 孟祥霞, 姜吉强, 等. AM 真菌与西瓜枯萎病关系初探. *植物病理学报*, 2000, **30**(4): 327~331.

[29] 盖京苹, 冯固, 李晓林. 接种丛枝菌根真菌对甘薯生长的影响研究. *中国生态农业学报*, 2004, **12**(1): 111~113.

[30] 郑红丽, 邢杰, 胡俊, 等. 两种丛枝菌根真菌对小麦和大豆生长的影响. *内蒙古农业大学学报*, 2002, **23**(1): 104~106.

[32] 李敏, 刘润进. AM 真菌对蔬菜品质的影响. *中国生态农业学报*, 2002, **10**(4): 62~64.