

亚热带草地中植物优势种与从属种对 AM 真菌的差异性生长反应

姚 青¹, 朱红惠^{2,*}, 王 栋¹, 李良秋²

(1. 华南农业大学园艺学院, 广州 510642; 2. 广东省微生物研究所, 广州 510070)

摘要: AM 真菌能够影响植物生态系统的群落结构。以亚热带草地生态系统为研究对象, 调查了两块草地中优势种和从属种的菌根, 并在盆栽试验中比较了优势种和从属种对 AM 真菌的土著菌种和外源菌种 *Glomus mosseae* 的生长反应、养分吸收。结果表明, 两块草地各自的优势种藨香薷和两耳草对土著菌种的菌根依赖性分别是 41.5% 和 77.4%, 远远高于从属种莎草和毛茛 (16.0% 和 7.9%); 但是它们对 *Glomus mosseae* 的菌根依赖性有所变化, 分别是 79.6%、44.2%、74.1% 和 24.9%。这表明, 土著菌种是优势种和从属种的形成机制之一, 而外源菌种可能改变基于土著菌种而形成的植物群落结构。植株磷营养的分析结果表明, AM 真菌对优势种和从属种生长的促进与对磷吸收的促进高度相关, 表明 AM 真菌促进养分吸收是其影响植物群落结构的机制之一。

关键词: 亚热带草地; 优势种; 从属种; AM 真菌; 差异性生长反应

文章编号: 1000-0933(2006)07-2288-06 **中图分类号:** Q948.12 **文献标识码:** A

Differential growth response of dominant and subordinate plant species to AM fungi in subtropical grasslands

YAO Qing¹, ZHU Hong-Hui^{2,*}, WANG Dong¹, LI Liang-Qiu² (1. College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou, 510642, China; 2. Guangdong Institute of Microbiology, Guangzhou, 510070, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2288 ~ 2293.

Abstract: AM (arbuscular mycorrhizal) fungi are ubiquitous in soils of almost all ecosystems, and normally form symbiotic relationship with root systems of over 80% territorial plant species. Mainly based on their positive effect on host plant mineral nutrients, AM fungi can influence the community structure of the plant ecosystem. An increased diversity index of grass community in a microplot experiment has been reported. We hypothesize that AM fungi may affect the formation of dominant and subordinate species in a given plant community due to the differences in mycorrhizal dependence. In present research, the growth response and nutrient uptake of dominant and subordinate plant species which were growing in two subtropical grassland ecosystems to indigenous AM fungi or to inoculation of exogenous fungus, *Glomus mosseae*, were investigated. Results showed that the mycorrhizal dependencies of the dominant species in two grasslands, *Ageratum conyzoides* and *Paspalum conjugatum*, on the indigenous AM fungi were 41.5% and 77.4%, respectively, much higher than those of the subordinate species, *Cyperus difformis* and *Polygonum barbatum* (16.0% and 7.9%). Their mycorrhizal dependencies (MD) on *Glomus mosseae* changed. The MDs of *A. conyzoides*, *P. conjugatum*, *C. difformis* and *P. barbatum* were 79.6%, 44.2%, 74.1% and 24.9%, respectively. This indicated that indigenous fungal species were one of the mechanisms responsible for the formation of dominant and subordinate

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30200006, 30370033); 广东省基金研究团队资助项目 (E05202480)

收稿日期: 2005-06-07; **修订日期:** 2006-01-23

作者简介: 姚青 (1970 ~), 男, 安徽人, 博士, 副教授, 主要从事 AM 真菌生物学和果树学研究. E-mail: yaoqing168@163.net

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhuhonghui66@yahoo.com.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30200006, 30370033), Natural Science Foundation of Guangdong Province (No. E05202480)

Received date: 2005-06-07; **Accepted date:** 2006-01-23

Biography: YAO Qing, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in AM fungal biology and pomology. E-mail: yaoqing168@163.net

species, and that inoculation of exogenous fungal species could change the community structure formed in symbiosis with the indigenous fungal species. Analysis of plant P nutrition showed that the growth promotion of dominant and subordinate species by AM fungi were highly related to the increase of P uptake by AM fungi, suggesting that increased nutrient uptake by AM fungi was one of mechanisms affecting plant community structure.

Key words: subtropical grassland; dominant species; subordinate species; AM fungi; differential growth response

决定植物群落中优势种与从属种的因素很多,包括生态因子^[1, 2]和生物因子^[3, 4]。丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, 缩写为 AM)真菌是一类能够与陆地上 80% 以上的植物种建立共生关系的土壤真菌^[5],许多研究明确指出,AM 真菌能够影响植物生态系统的群落组成。Grime 等人^[6]研究发现,AM 真菌侵染可以显著提高植物的多样性指数;Heijden 等人^[7]的研究进一步发现,植物的多样性指数随着 AM 真菌菌种数的增加而提高。Simard 等人^[8]认为,AM 真菌侵染植物之后,通过菌丝桥和菌根依赖性的基因型差异两种机制使得养分资源在系统内均匀分布,系统的多样性水平得到提高。菌丝桥不仅可以在不同植株之间传递矿质养分^[9],还能传递碳水化合物^[6]。这些研究表明,AM 真菌的多样性决定了植物的多样性^[8]。在海滨沙丘生态系统中,蕨类植物 *Ammophila breviligulata* 是明显的优势种群,其根系的 AM 真菌侵染率为 32%,如果没有 AM 真菌侵染,由于线虫的危害,该植物可能无法生长^[10]。这进一步表明,AM 真菌还是植物成为优势种或从属种的重要影响因子。本文将在前人研究的基础上,通过调查和室内试验的手段,探讨 AM 真菌在亚热带草地生态系统中植物优势种和从属种的形成机制中可能担当的作用,并分析其作用机制。

1 材料与方法

1.1 野外调查

在华南农业大学附近随机选择两块自然草地,植物优势种分别是藿香蓟(*Ageratum conyzoides*)(A 地)和两耳草(*Paspalum conjugatum*)(B 地),同时在两地分别挑选出种子产量较多的一个从属种,莎草(*Cyperus difformis*)(A 地)和毛茛(*Polygonum barbatum*)(B 地)。每块草地用铁线随机界定出 5 个取样小区(0.4m × 0.4m),每个小区用铁线进一步等分成 16 个方格后目测植被的盖度(植物地上部分垂直投影面积占样地面积的百分比),最后取植株地上部,烘干后测定地上部干重。

1.2 温室盆栽试验

从上述两地采集 20cm 的表土,风干后过 2mm 筛,部分土壤在 121℃ 下湿热杀菌 2h 以杀死 AM 真菌。盆栽试验用塑料盆(2L)进行,每盆装土 1.5kg。设 3 个不同的 AM 真菌处理,即无 AM 真菌(CK),以灭菌土壤装盆;土著 AM 真菌,以未灭菌土壤装盆;外源 AM 真菌,以灭菌土壤装盆,并按照质量分数为 10% 比例将 AM 真菌(*Glomus mosseae*)接种剂与土壤混匀。此外,所有装有灭菌土壤的塑料盆均加入 100ml 未灭菌土壤的滤液,以重新导入土壤中原有的细菌群落。从每块草地采集前述的优势种和从属种的种子,分别播种在装有该草地土壤的塑料盆中。试验设计为完全随机区组设计,即 2 块草地、2 种草种、3 种 AM 真菌处理、4 次重复,共计 48 盆,在温室中生长 9 周后取样测定。

用剪刀剪取每种草的地上部,70℃ 烘干至恒重后,测定地上部干重。小心从土壤中取出根系,清水洗净后剪取侧根,用质量分数为 0.05% 曲利苯蓝染色^[12],在解剖显微镜下用方格交叉法测定菌根侵染率^[13]。用钼蓝比色法测定地上部磷含量,计算出植株的地上部磷吸收量。根据地上部干重、地上部磷吸收量,分别计算菌根依赖性^[14]、AM 真菌对植株磷吸收量的贡献。

所得数据用 SPSS(12.0)软件进行统计分析,田间调查的数据为 5 个数值的平均值,盆栽试验的数据为 4 个数值的平均值。

2 结果与分析

2.1 自然条件下优势种与从属种的生长差异

从表 1 可以看出,藿香蓟和两耳草分别是 A、B 两地明显的优势种,两者的地上部生物量和盖度均占各自

所在草地总植被的 80% 以上。相反, A 地的从属种莎草的地上部生物量和盖度仅占总植被的不到 1%, B 地的从属种毛茛的地上部生物量和盖度仅占总植被的不到 6%。另外, 植被地上部生物量的构成与盖度之间具有很好的相关性。这些数据显示出两块草地上优势种与从属种生长的巨大差异。

表 1 不同草种的地上部生物量及其盖度
Table 1 Above-ground biomass and coverage of different grass species

位置 Location	草种 Grass species	地上部生物量 Shoot biomass		盖度 Coverage	
		实测值 (g/plot)	占群体的比例 Proportion(%)	实测值 (%)	占群体的比例 Proportion(%)
A	藿香蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	24.32 ± 5.44 *	84.4	66.1 ± 4.47 *	88.8
	莎草 <i>Cyperus difformis</i>	0.01 ± 0.01	0.03	0.1 ± 0.0	0.1
B	两耳草 <i>Paspalum conjugatum</i>	24.97 ± 4.02 *	84.9	54.8 ± 4.4 *	81.3
	毛茛 <i>Polygonum barbatum</i>	0.95 ± 0.23	3.2	3.8 ± 1.6	5.6

* 表示显著水平的差异 (p = 0.05) Asterisk indicates a significant difference (p = 0.05)

2.2 AM 真菌对 4 个草种根系的侵染

观察发现 AM 真菌在藿香蓟根组织内形成典型的菌丝卷 (hyphal coil) 结构 (图 1A), 而未发现丛枝 (arbuscles) 结构。有研究表明这一结构与丛枝结构具有类似的功能, 也是植物根细胞与 AM 真菌进行物质交换的场所。其他 3 种草的根系均出现泡囊、菌丝等 AM 真菌结构, 丛枝结构较少 (图 1)。

试验过程中未接种的植株未出现菌根真菌的污染, 4 种植物根系均没有检测到菌根真菌的侵染 (表 2)。对于接种菌根真菌的植株而言, 藿香蓟的侵染率较低 (4.3% ~ 16.1%), 两耳草的侵染率较高 (63.8% ~ 100%)。另外, 土著菌种的侵染率和外源菌种的侵染率之间存在显著的差异, 外源菌种对藿香蓟、两耳草和毛茛的侵染率显著地高于土著菌种的侵染率, 外源菌种对两耳草的侵染甚至达到 100%; 但是在莎草上, 外源菌种和土著菌种的侵染率没有差异 (表 2)。

2.3 AM 真菌对不同草种生长的影响

图 2 表明土著菌种和外源菌种对植株生长的影响明显不同。对于 A 地, 土著菌种提高了优势种藿香蓟的地上部生物量, 但是对从属种莎草的生物量几乎没有影响; 而外源菌种则能够大幅度地提高 2 种植物的生物量; 这说明土著菌种对优势种的促生作用大于对从属种的促生作用, 而外源菌种对优势种和从属种的促生作用相当。对于 B 地, 土著菌种的效应与 A 地类似, 明显地增加优势种两耳草的地上部生物量, 但是稍稍降低了从属种毛茛的地上部生物量; 外源菌种虽然也提高了 2 种草的地上部生物量, 但是对两耳草的促生作用显然不及土著菌种的促生作用 (图 2)。

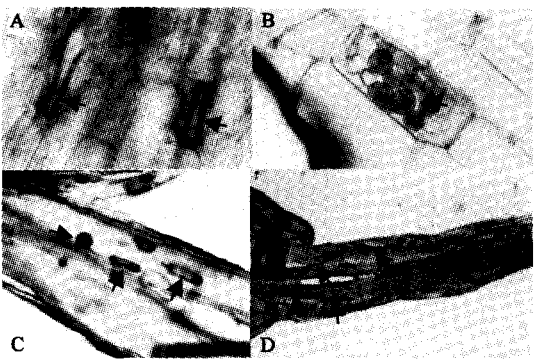
菌根依赖性能够明确地表征 AM 真菌对植物的促生作用。根据地上部生物量计算的菌根依赖性表明, 不同植物对土著菌种的依赖性不同, 同种植物对土著菌种和外源菌种的依赖性也不同 (表 3)。不管是 A 地还是 B 地, 优势种对土著菌种的依赖性比从属种对土著菌种的依赖性大, 换言之, 土著菌种对优势种的促生作用大于对从属种的促生作用 (表 3)。比较土著菌种和外源菌种的差异可以发现, 两耳草对土著菌种的依赖性大于

表 2 不同草种的菌根侵染率

Table 2 AM infection rate of different grass species (%)

菌种 Fungal species	A 地 Site A		B 地 Site B	
	藿香蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	莎草 <i>Cyperus difformis</i>	两耳草 <i>Paspalum conjugatum</i>	毛茛 <i>Polygonum barbatum</i>
CK	0	0	0	0
土著 Native species	4.3 ± 1.0 *	28.8 ± 7.8	63.8 ± 4.8 *	10.9 ± 2.3 *
外源	16.1 ± 0.4	25.6 ± 7.1	100 ± 9.2	43.3 ± 10.4
Introduced specie				

* 表示显著水平的差异 (p = 0.05) Asterisk indicates a significant difference (p = 0.05).



A: 藿香蓟 *Ageratum conyzoides* (箭头示菌丝卷), B: 莎草 *Cyperus difformis* (箭头示泡囊), C: 两耳草 *Paspalum conjugatum* (箭头示泡囊), D: 毛茛 *Polygonum barbatum* (箭头示菌丝)

图 1 AM 真菌对不同草种根系的侵染

Fig. 1 Colonization of root system of different grass species by AM fungi

对外源菌种的依赖性,而藿香蓟、莎草和毛茛对土著菌种的依赖性却小于对外源菌种的依赖性(表 3)。这表明,如果土著菌种被本试验中所用的外源菌种取代,藿香蓟、莎草和毛茛的长势更好,而两耳草的长势则受到削弱。

2.4 AM 真菌对不同草种磷营养的影响

计算的植株地上部磷吸收量表明,土著菌种和外源菌种对植株养分吸收量的影响与对生物量的影响非常一致(图 3),可见本试验中 AM 真菌对植物生长的促进是基于对土壤磷吸收的促进。在 A 地,土著菌种显著地增加优势种的地上部磷吸收量,而从属种的地上部磷吸收量略有增加,差异未达到显著水平;外源菌种则大幅度提高 2 种植物的地上部磷吸收量。在 B 地,土著菌种同样显著地增加优势种的地上部磷吸收量,从属种的地上部磷吸收量略有下降;而外源菌种则相反,显著地增加从属种的地上部磷吸收量,而优势种的地上部磷吸收量略有增加,未达到显著水平(图 3)。

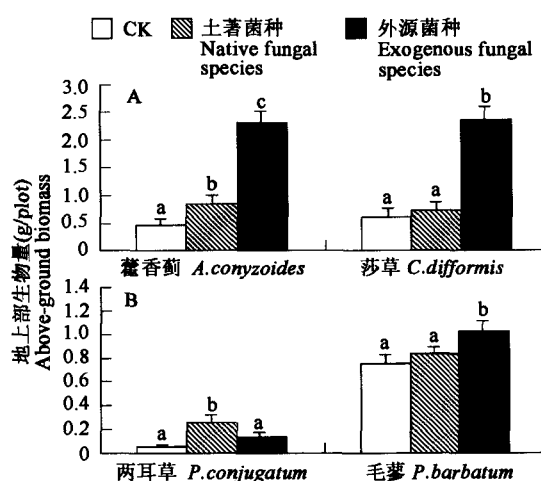


图 2 AM 真菌对 4 个草种地上部生物量的影响

Fig.2 Influence of AM fungi on the shoot biomass of 4 grass species

土著菌种和外源菌种对植株地上部磷营养的影响也可以通过不同菌种对植株磷营养的贡献率来反映。表 4 表明,在 A 和 B 两个植物群落中,土著菌种对优势种地上部磷营养的贡献率明显大于对从属种地上部磷营养的贡献率;外源菌种对藿香蓟、莎草和毛茛的地上部磷营养的贡献率大于土著菌种对它们的地上部磷营养的贡献率,但是对两耳草的地上部磷营养的贡献率小于土著菌种的贡献率(表 4)。

3 讨论

3.1 AM 真菌对植物生态系统的影响

植物生态系统群落结构变化的外在表现是各个组成物种的生物量的消长互动,而这种消长受到许许多多因素的影响^[15,16],到目前为止,AM 真菌对植物生态系统的影响主要集中在植物群落结构的水平上^[17]。在自

表 3 不同草种的菌根依赖性(%)

菌种 Fungal species	A 地 Site A		B 地 Site B	
	藿香蓟	莎草	两耳草	毛茛
土著 Native species	41.5 ± 8.2 *	16.0 ± 4.0 *	77.4 ± 2.3 *	7.9 ± 1.2 *
外源 Introduced specie	79.6 ± 8.9	74.1 ± 8.3	44.2 ± 1.9	24.9 ± 2.9

菌根依赖性 = (菌根植物的地上部生物量 - 非菌根植物的地上部生物量) / 菌根植物的地上部生物量 × 100%
Mycorrhizal dependency = (Above-ground biomass of mycorrhizal plant - Above-ground biomass of non-mycorrhizal plant) / Above-ground biomass of mycorrhizal plant × 100%

* 表示显著水平的差异 (p = 0.05) Asterisk indicates a significant difference (p = 0.05)

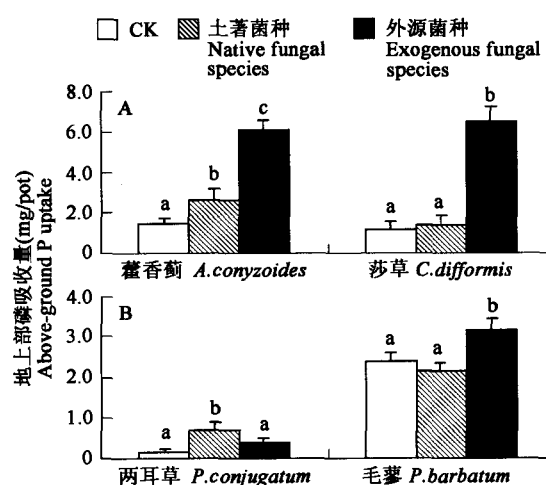


图 3 AM 真菌对 4 个草种地上部磷吸收量的影响

Fig.3 Influence of AM fungi on the shoot P uptake of 4 grass species

表 4 AM 真菌对不同草种地上部磷吸收量的贡献率(%)

菌种 Fungal species	A 地 Site A		B 地 Site B	
	藿香蓟	莎草	两耳草	毛茛
土著 Native species	44.6	19.3	77.5	10.2
外源 Introduced specie	76.4	82.4	57.9	24.5

贡献率 = (菌根植物的地上部磷吸收量 - 非菌根植物的地上部磷吸收量) / 菌根植物的磷吸收量 × 100%
Contribution = (Above-ground P uptake of mycorrhizal plant - Above-ground P uptake of non-mycorrhizal plant) / Above-ground P uptake of mycorrhizal plant × 100%

然生态系统中,由于存在其他影响因子(如竞争^[18]),AM 真菌本身对植物群落的影响程度有多大,很难加以量化,更多的研究是在温室盆栽^[19]或田间微区^[7,20]中进行。在本试验中,不同的草种分别种在不同的容器中,避免了优势种与从属种根系之间的直接互作,这样得到的结果能够真实地反映 AM 真菌的作用,而不同于自然条件下优势种与从属种的生长表现,因为这样排除了自然条件下根系对水分、养分的竞争^[21],地上部对光、热资源的竞争^[19,22]等作用的影响。

本试验中优势种和从属种的地上部生物量都因接种 AM 真菌而产生变化,但是其变化的幅度存在很大的差异,即优势种和从属种对 AM 真菌的生长反应不同,这恰恰表明 AM 真菌能够通过对优势种和从属种的生长的差异性影响,进而影响植物生态系统的群落组成。而且,本试验排除了其他环境影响因子和竞争的存在,确保了这种影响是唯一来源于 AM 真菌的。另一方面,在自然条件下,植物群落组成的影响因子不仅仅是土著 AM 真菌,还包括竞争^[18]、光照^[19]等等,本试验所调查的亚热带草地生态系统中土著 AM 真菌与这些因子的互作对植物群落组成的影响如何,还有待于进一步研究。

3.2 土著菌种和外源菌种的差异

在自然条件下,只有土著菌种对供试植物起作用,因而也是某个植物种成为优势种或从属种的决定因子之一^[23]。本试验中,接种土著菌种后,两个草地中优势种的生长都受到显著的促进,其菌根依赖性大大地高于从属种,这就表明在本试验的亚热带草地生态系统中,AM 真菌的确是优势种和从属种的重要形成机制之一。

本试验中,外源菌种对优势种和从属种生长的影响明显不同于土著菌种,在草地 A 中,从属种的菌根依赖性因接种外源菌种而显著提高,接近于优势种对外源菌种的菌根依赖性,这可能意味着,当草地 A 接种适量的外源菌种(*G. mosseae*)并成为优势菌种时,草地的群落结构、多样性指数等生态指标都将产生显著改变。在草地 B 中,从属种对外源菌种的菌根依赖性大幅度提高,而优势种对外源菌种的菌根依赖性大幅度下降。这表明,如果将土著菌种完全杀灭后接种外源菌种,莎草可能成为草地 A 的优势种之一,毛茛的生物量也将大幅度提高,而两耳草的生物量将明显减少。土著菌种和外源菌种的比较表明,通过改变草地植物生态系统中 AM 真菌的菌种,也可以改变其群落组成。这是因为不同植物对不同菌种的菌根依赖性差异很大。Grime 等人^[6]指出,菌根依赖性 AM 真菌影响植物群落结构的重要机制之一;Urcelay 和 Díaz 进一步指出,在理论上,从属种的菌根依赖性决定了植物的群落结构和多样性^[24]。

土著菌种和外源菌种在影响植物生理过程上的差异有较多报道^[25~27],但是在影响植物群落结构上的报道很少。事实上,AM 真菌对植物生态过程的影响是以影响植株生理过程为基础^[17],因此,本试验中出现的这种差异是必然的。

3.3 AM 真菌影响植物群落结构的机制

AM 真菌对植物群落结构的影响首先是在对植株个体影响的基础之上^[17]。AM 真菌可以通过影响宿主植物的抗/耐病性而影响植物的群落结构^[10],也可以通过影响宿主植物对养分的吸收来影响群落结构^[7,28]。本试验只对上述的第 2 种机制进行了探讨,发现养分吸收的促进与生物量的促进密切相关,相关系数达到 0.986,表明促进养分吸收是 AM 真菌影响不同植物的生长,进而影响植物群落结构的重要途径。这一点已经在 Heijden 等人^[7]的研究试验中得到证实。

References:

- [1] An S Q, Wang Z F, Zhu X L, et al. Effects of soil factors on the secondary succession of forest community. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(1): 47 ~ 40.
- [2] Shang Z H, Yao A X, Long R J. Spatial heterogeneity of the north slope's plant communities in the mountain desert grassland of the arid region. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(2): 312 ~ 318.
- [3] Liu Y, Wang D L, Wang X, et al. The effect of grazing intensity on vegetation characteristics in *Leymus chinensis* grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 2002, 11(2): 22 ~ 28.
- [4] James K M B, Mogens S H. Aerial dispersal of pathogens on the global and continental scales and its impact on plant disease. *Science*, 2002, 297: 537

~ 541.

- [5] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal symbioses*. Second edition. London: U.K. Academic Press, 1997.
- [6] Grime J P, Kackey J M L, Hillier S H, *et al.* Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 1987, 328: 420 ~ 422.
- [7] 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.
- [8] Simard S W, Durall D, Jones M. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. In: van der Heijden M G A, Sanders I R, eds. *Mycorrhizal Ecology*. New York: Springer Verlag, 2002. 34 ~ 74.
- [9] Ai W D, Zhang J L, Li L X, *et al.* Phosphorus transfer via mycorrhizal hyphal links from red clover to rye grass. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(5): 615 ~ 618.
- [10] Little L R, Maun M A. The 'Ammophila problem' revisited: A role for mycorrhizal fungi. *Journal of Ecology*, 1996, 84(1): 1 ~ 7.
- [11] Zhang M Q, Wang Y S, Xing L J. The relationship between the distribution of AM fungi and environmental factors. *Mycosystema*, 1999, 18(1): 25 ~ 29.
- [12] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 1970, 55: 158 ~ 161.
- [13] Giovannetti M, Mosse B. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist*, 1980, 84: 489 ~ 500.
- [14] Plenchette C, Fortin J A, Furlan V. Growth response of several plant species to mycorrhiza in a soil of moderate P fertility I. Mycorrhiza dependency under field conditions. *Plant and Soil*, 1983, 70: 191 ~ 209.
- [15] Barnes P W, Harrison A T, Heinisch S P. Vegetation patterns in relation to topography and edaphic variation in Nebraska Sandhills prairie. *Prairie Naturalist*, 1984, 16: 145 ~ 158.
- [16] Alan K K, Philip A F, John M B, *et al.* Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, 2002, 298: 2202 ~ 2205.
- [17] Rillig M C. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 2004, 7(8): 740 ~ 754.
- [18] Smith, M D, Hartnett D C, Wilson G W T. Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia*, 1999, 121(4): 574 ~ 582.
- [19] Landis F C, Gargas A, Givnish T J. The influence of arbuscular mycorrhizae and light on Wisconsin (USA) sand savanna understories — Plant community composition. *Mycorrhiza*, 2005, 15(7): 547 ~ 553.
- [20] Johnson N C, Wolf J, Koch G W. Interactions among mycorrhizae, atmospheric CO₂ and soil N impact plant community composition. *Ecology Letters*, 2003, 6(6): 532 ~ 540.
- [21] Coomes D A, Grubb P J. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, 2000, 70(2): 171 ~ 207.
- [22] Norby R J, Ogle K, Curtis P S, *et al.* Aboveground growth and competition in forest gap models: An analysis for studies of climatic change. *Climatic Change*, 2001, 51: 415 ~ 447.
- [23] Stampe E D, Daehler C C. Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: A microcosm study. *Oikos*, 2003, 100(2): 362 ~ 372.
- [24] Urcelay C, Díaz S. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters*, 2003, 6(5): 388 ~ 391.
- [25] Caravaca F, Barea J M, Palenzuela J, Figueroa D, Alguacil M M, Roldán A. Establishment of shrub species in a degraded semiarid site after inoculation with native or allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology*, 2003, 22(2): 103 ~ 111.
- [26] Quatrini P, Gentile M, Carimi F, *et al.* Effect of native arbuscular mycorrhizal fungi and *Glomus mosseae* on acclimatization and development of micropropagated *Citrus limon* (L.) Burm. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 2003, 78(1): 39 ~ 45.
- [27] Díaz G, Honrubia M. Effect of native and introduced arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient-uptake of *Lygeum spartum* and *Anthyllis cytisoides*. *Biologia Plantarum*, 1995, 37: 121 ~ 129.
- [28] Johnson D, Vandenkoornhuyse P J, Leake J R, *et al.* Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist*, 2004, 161(2): 503 ~ 515.

参考文献:

- [1] 安树青,王峥峰,朱学雷,等.土壤因子对次生森林群落演替的影响.生态学报,1997,17(1): 45 ~ 50.
- [2] 尚占环,姚爱兴,龙瑞军.干旱地区山地荒漠草原阴坡植物群落空间异质性.生态学报,2005,25(2): 312 ~ 318.
- [3] 刘颖,王德利,王旭,等.放牧强度对羊草草地植被特征的影响.草业学报,2002,11(2): 22 ~ 28.
- [9] 艾为党,张俊伶,李隆,等.三叶草体内磷通过菌丝桥向黑麦草传递的研究.应用生态学报,1999,10(5): 615 ~ 618.
- [11] 张美庆,王幼珊,邢礼军.环境因子和 AM 真菌分布的关系.菌物系统,1999,18(1): 25 ~ 29.