

不同施肥处理对丛枝菌根真菌生态分布的影响

张旭红¹, 朱永官^{1,*}, 王幼珊², 林爱军^{1,3}, 陈保冬¹, 张美庆²

(1. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085; 2. 北京市农林科学院营养与资源研究所, 北京 100089;

3. 北京化工大学环境工程, 北京 100029)

摘要:研究了在东北海伦实验站长期定位培肥实验地不同施肥处理下丛枝菌根 (Arbuscular Mycorrhizal, AM) 真菌生长发育状况 (包括侵染率、菌丝量和孢子数), 同时还分析了不同施肥处理下 AM 真菌群落生态分布和特征。结果表明施肥处理, 尤其是磷肥 (NP₂K) 处理显著降低 AM 真菌侵染玉米根系, 而根外菌丝长度和孢子数并无显著变化, 这和施肥处理下 AM 真菌的种群结构发生变化有关。随着土壤肥力的增高, 土壤中 AM 真菌种的丰度和密度都有增加的趋势, 而当肥力增高到一定程度后 (磷肥和钾肥继续增加到 NP₂K 和 NPK₂ 处理后), 土壤中 AM 真菌种的丰度和密度都有下降的趋势; 从 AM 真菌属在不同肥力处理下出现的频度来看, *Glomus* 属在 7 个处理中出现的频度最高, 在每一个肥力处理中都有分布, *Acaulospora* 属次之, *Entrophospora* 属则只是出现在 NK 处理下; 而 *Glomus* 属中出现频度最高的种是 *Glomus mosseae*, 其次是 *Glomus caledonium*; 再次是 *Glomus diaphanum*, 这说明施肥处理会影响到 AM 真菌种属的分布, 进而影响到 AM 真菌的群落结构和生态分布。

关键词: 肥力; AM 真菌群落; 丰度; 频度; 密度

文章编号: 1000-0933 (2006) 09-3081-07 **中图分类号:** Q938, Q949, 320.8 **文献标识码:** A

Effect of long-term fertilization on the diversity and distribution of arbuscular mycorrhiza fungi in Northeast China

ZHANG Xu-Hong¹, ZHU Yong-Guan^{1,*}, WANG You-Shan², LIN Ai-Jun^{1,3}, CHEN Bao-Dong¹, ZHANG Mei-Qing²

(1. Reserch Center for Ecocenvironmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; 2. The Institute of Plant Nutrition & Resources, Beijing Academy of Agriculture & Forest, Beijing 100089, China; 3. Department of Environmental Engineering, Beijing University of Chemical Technology, Beijing 100029, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(9): 3081 ~ 3087.

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are ubiquitous in terrestrial ecosystems, forming symbiotic associations with roots from the majority of plant species. In exchange for carbon from host plants, AMF colonization can facilitate plant uptake and transport of less mobile soil nutrients such as phosphorus, enhance drought tolerance and reduce pathogenic infections. However, the growth of AMF is affected by many factors including soil type, soil pH, soil moisture, soil fertility, etc. In this paper, we investigated the effects of soil fertility and long-term fertilization on the growth and diversity of AMF (including root colonization, hyphal length, spore production) under field conditions with long-term fertilization treatments in Hailun Experimental Station of Northeast China, Heilongjiang province. This long-term field experiment has been running for over 10 years. Therefore it is possible to investigate the effect of fertilization on AMF at longer time scale. Results of root colonization showed that NK treatments were beneficial to mycorrhizal formation. High fertilization level, particularly phosphorus (treatment NP₂K) inhibited the growth of AMF. Root colonization is one of the key factors affecting the growth of external hyphae and the production of spores in the soil.

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大资助项目 (KZCX1-SW-19)

收稿日期: 2005-07-02; **修订日期:** 2006-01-20

作者简介: 张旭红 (1975 ~), 女, 满族, 河北遵化人, 博士, 主要从事污染条件下土壤微生物与植物的互动性以及污染物的毒理评价研究. E-mail: zhangxuhong.w@126.com

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: ygzhu@mail.rcees.ac.cn

Foundation item: The project was supported by Knowledge Innovation Program of CAS (No. KZCX1-SW-19)

Received date: 2005-07-02; **Accepted date:** 2006-01-20

Biography: ZHANG Xu-Hong, Ph.D., mainly engaged in soil microbiology and plants and toxicity assessment of contaminants. E-mail: zhangxuhong.w@126.com

The higher root colonization with NK treatments produced longer external hyphae. However, higher spore numbers were not observed in NK treatments. This may be partly attributed to the difference in ecological distribution and characteristics of the community of AMF influenced by different fertilization treatments. The species richness and density tended to increase with the increase in soil fertility, while higher fertility (NP_2K and NPK_2) was not associated with higher species richness and density in the soil. AMF with the highest frequency was found to be in the genus of *Glomus* among the four fertilization treatments, *Acaulospora* had the second highest frequency, and *Entrophospora* appeared only in NK treatment. The highest frequency genus of AMF in all treatments was *Glomus*, species with the highest frequency, such as *Glomus mosseae*, *Glomus caledonium*, *Glomus diaphanum*, were also the genus in *Glomus*. These results suggested that the community and population of AMF was affected by soil fertility. The soil fertility was then affected the community and ecological distribution of AMF. Among the different species of AMF, *Glomus mosseae* was the most popular species and had the highest tolerance to the high soil fertility. The results of this investigation indicated that *Glomus mosseae* was the isolate which had a wide adaptation to a wide range of soil fertility.

Key words: fertility; AMF community; species richness; frequency and density

群落生态学是近年来国内外在生态学研究中最活跃的一个分支学科之一,有关群落和生态系统的结构和组成的研究是生态学基础研究的前沿课题之一。植物生态系统是陆地生态系统的重要组成部分,植物生态系统的植物群落空间分布、物种组成以及生物多样性的变化及其作用机制一直是生态学家关注的热点之一^[1,2]。丛枝菌根(AM)真菌可以与植物根系形成共生体,通过一些复杂的途径改变植物群落的结构和功能,而且菌根多样性对植物的生长发育和植物生态系统的组成具有重要意义,所以近几年关于丛枝菌根真菌的生态学研究已引起科研工作者的重视^[3]。大量研究结果表明,菌根真菌与植物形成的共生体在植物群落中物种间的竞争、物种多样性的形成及群落空间分布格局变更、植物群落对全球变化的响应等均起到重要的调节作用^[4~7],且在调节生物界和大气碳循环中起到非常重要的作用^[8,9],但是丛枝菌根真菌对环境 and 生态系统的影响受到其种类、数量和分布的影响。虽然目前针对菌根真菌资源的调查工作在我国已经逐渐展开,如关于 AM 真菌在我国东、南沿海地区、新疆地区、黄河三角洲地带以及荒漠地带的生态分布已经有过一些报道^[10~12],但关于东北地区黑土 AM 真菌生态分布的报道至今还很少。AM 真菌的生态分布除了受植物群落结构的影响外,还受到诸多环境因素的影响,其中土壤肥力是一个重要的影响因子,所以本研究以东北地区中国科学院海伦生态实验站长期定位施肥的黑土为对象,研究了不同施肥处理下黑土中 AM 真菌的生态分布,以期为我国黑土 AM 菌根资源的生态调查开发和合理化利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 采样地点的自然条件以及采样时间

实验地设在中国科学院黑龙江农业现代化研究所海伦试验站,当地年平均气温 1.5°C , $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温 2400, 年降水量 570 mm, 气候干燥度 0.7~0.8。实验地土壤为中厚黑土;1985 年试验开始时耕层土壤的肥力性状: pH 6.2, 有机质 $54.0\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全 N $3.0\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 有效 P $25.8\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 可交换 K $191\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 采样时间为 2003 年 8 月。

1.2 施肥处理

实验设置以下处理: (1) 未施肥区(CK); (2) NP ; (3) NK ; (4) PK ; (5) NPK ; (6) NP_2K ; (7) NPK_2 。

化肥用量($\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$): N 玉米为 112.5, 大豆为 13.5; $\text{P}(\text{P}_2\text{O}_5)$ 玉米为 45, 大豆为 34.5; $\text{K}(\text{K}_2\text{O})$ 两种作物均为 60; $\text{P}_2(\text{P}_2\text{O}_5)$ 玉米为 90, 大豆为 69; $\text{K}_2(\text{K}_2\text{O})$ 两种作物均为 120。作物品种: 玉米(海育 6 号), 大豆(合丰 25 号)。

1.3 采样方法

采样区域属于玉米大豆轮作区, 当季种植玉米。每个肥力处理布置 12 个采样点, 每个采样点采集大约 2 kg 土壤, 均取自 0~20 cm 的土层, 采集后装入采样袋, 贴好标签并记录肥力处理。土样带回实验室风干后过

2 mm 筛,测定土壤养分含量如表 1 所示。

表 1 采样区域的土壤的养分含量
Table 1 The soil nutrition content in plots

样地 Plots	碱解氮 Bioavailable N(mg kg ⁻¹)	速效磷 Bioavailable P(mg kg ⁻¹)	速效钾 Bioavailable K(mg kg ⁻¹)	有机质碳 Organic C(mg kg ⁻¹)	土壤 pH Soil pH
CK	57.8	13.8	220.6	25.2	6.27
NK	62.8	11.2	196.3	26.4	6.19
NP	57.8	17.6	208.7	27.0	6.09
PK	69.1	23.2	219.8	23.8	6.15
NPK	63.0	16.3	216.1	28.2	6.07
NP ₂ K	60.9	23.34	214.9	27.4	6.04
NPK ₂	65.6	16.1	215.3	29.9	6.19

1.4 菌根侵染率的测定

用 KOH 透明-Trypan Blue 染色法^[13]测定菌根侵染状况。

1.5 土壤中 AM 真菌孢子的计数、分离和鉴定

用湿筛倾注法^[14]分离镜检孢子,记录孢子数量和分类特征,对照检索表,鉴定到属或种^[15]。

1.6 AM 真菌种的丰度 (species richness)、孢子密度 (density) 和频度的计算

依据张美庆等^[12]改进的方法计算出 AM 真菌种的丰度、孢子密度和频度。物种种的丰度是指一个生境中该物种数目的多少,在本文中 AM 真菌种的丰度指所采样土壤品中 20 g 土壤中含有的 AM 真菌种的数目。密度指单位面积上某物种的生物个体数,本文 AM 真菌的孢子密度通过观测一定土壤样品中孢子的数量进行计算。在计算孢子密度时,为减少误差,采用孢子级数对孢子数加以修正。规定每 5 个孢子为一级,1~5 个为一级,6~10 个为二级,依次类推,即孢子密度 = AM 真菌的所有种的孢子级数之和 ÷ 土壤样本数。频度是指某物种在样本总体中的出现率,本文 AM 真菌种或属的频度 (%) = (AM 真菌某种或属出现的次数 ÷ 土壤总样本数) × 100 %。

1.7 土壤中菌丝长度的测定

采用过滤网格法测定土壤中的菌丝长度^[15]。

1.8 数据处理

将数据输入计算机后进行方差分析,用邓肯氏新复极差法进行计算 ($p = 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同施肥处理下 AM 真菌的菌根侵染状况

玉米根系侵染率观察结果如图 1 所示。由图 1 可以看出,玉米根系侵染率受施磷水平影响最为明显,施氮和钾而不施磷处理(NK)较不施肥处理(CK)显著提高了 AMF 的侵染率,施磷水平较低的处理(NP、PK、NPK、NPK₂)与 CK 相比菌根侵染率差异不明显,然而高磷处理(NP₂K)显著降低侵染率,抑制 AM 真菌侵染玉米根系。

2.2 不同施肥处理下 AM 真菌菌丝长度

不同施肥处理下土壤中 AM 真菌菌丝长度如图 2 所示。土壤中 AM 真菌菌丝长度受施肥影响较大,NP₂K 处理下,由于磷肥施用量的增加,较其它施肥处理(NP, NK, NPK)显著降低土壤中菌丝长度,但是与对照处理之间差异不显著。

2.3 不同施肥处理下 AM 真菌孢子数

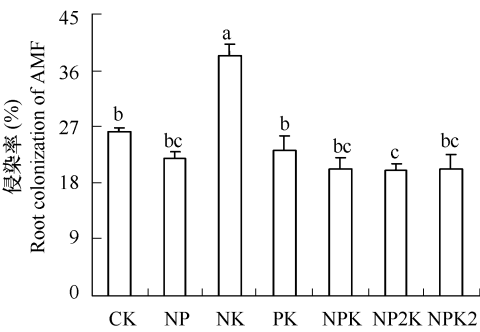


图 1 不同施肥处理对 AM 真菌侵染率的影响

Fig. 1 Root colonization of AMF under different fertilizer application rate
图中各个系列上面的字母表示各个处理下的差异显著性 ($p < 0.05$)
The difference letters marked with a column means significantly different ($p < 0.05$),下同 the same below

不同肥力处理下土壤中 AM 真菌孢子数如图 3 所示。由图 3 可以看出 PK 处理下,土壤中的孢子数较对照处理和其它施肥处理均显著增加,但是其它施肥处理 and 对照处理之间以及其它施肥处理之间土壤中孢子数无明显变化。

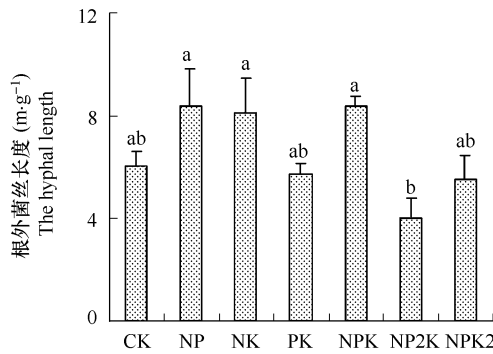


图 2 不同施肥处理下的根外菌丝长度

Fig. 2 The hyphae length of AMF under different fertilizer application rate

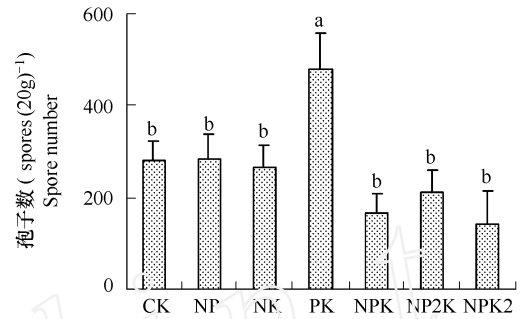


图 3 不同施肥处理下 AM 真菌的孢子数

Fig. 3 The spore numbers of AMF under different fertilizer application rate

2.4 不同施肥处理下 AM 真菌种属分布

不同施肥处理下 AM 真菌种属分布如表 2 所示。从表 2 中可以看出,在同一施肥处理下,不同 AM 真菌出现的几率和数量不同,在 7 个施肥处理中出现的 AM 真菌属有 *Glomus*、*Entrophospora* 和 *Acaullospora*。在所检测到的 AM 真菌种类中,属于 *Glomus* 属的 AM 真菌最多,达到了 7 个种,分别是 *Glomus mosseae*、*Glomus claroidium*、*Glomus diaphanum*、*Glomus versiforme*、*Glomus fecundispora*、*Glomus occutum* 和 *Glomus caledonium*,而且在所有处理中都可以检测到 *Glomus mosseae*,说明其是宽幅菌种,这也和前人的研究结果一致^[11,12];而属于 *Entrophospora* 和 *Acaullospora* 属的,分别仅检测到一个种。从表 2 中还可以看出,在不同施肥处理下,AM 真菌的种属分布也不相同,说明施肥处理对 AM 真菌不同种属的影响不同。

表 2 不同施肥处理下 AM 真菌种属分布

Table 2 The distribution of AM species and categories with different soil fertility

样地 Plots	球囊霉属 <i>Glomus</i>							内养囊霉属 <i>Entrophospora</i>	无梗囊霉属 <i>Acaullospora</i>
	<i>G. mosseae</i>	<i>G. claroidium</i>	<i>G. diaphanum</i>	<i>G. versiforme</i>	<i>G. fecundispora</i>	<i>G. occutum</i>	<i>G. caledonium</i>	<i>E. infrequense</i>	<i>A. acaullospora</i>
CK	+	+	-	-	-	-	-	-	+
NP	+	-	+	+	+	+	+	-	-
NK	+	+	-	-	+	-	+	+	+
PK	+	-	+	+	+	+	-	-	+
NPK	+	-	+	+	-	-	+	-	-
NP ₂ K	+	-	+	-	-	-	+	-	+
NPK ₂	+	-	-	-	-	-	+	-	-

+ 表示该种被检测到, - 表示该种未有检测到 “+” means that the AM species could be detected and “-” means that the AM species could not be detected

2.5 不同施肥处理下 AM 真菌种的丰度和孢子密度

不同施肥处理下 AM 真菌菌种的丰度和孢子密度分析结果如图 4、图 5 所示。从图 4 可以看出,NK,PK,NPK 处理较其它施肥处理和对照处理显著增加 AM 真菌种的丰度,但是当磷肥和钾肥施用量继续增加到 NP₂K 和 NPK₂ 处理时,AM 真菌种的丰度又呈现下降的趋势,但此时仍然高于对照处理和 NP 处理。AM 真菌孢子密度在 NPK 处理时达到最大(图 5),表明当氮肥、磷肥、钾肥同时施用可以刺激 AM 真菌某些种的生长,

使其产生的孢子数目增多,但是此时也有不同种 AM 真菌的生长受抑制,使 AM 真菌菌种的丰度不一定最大。

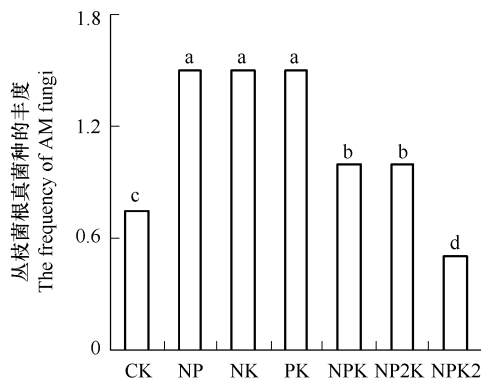


图4 不同施肥处理下 AM 真菌种的丰度

Fig.4 The species richness of AMF under different fertilizer application

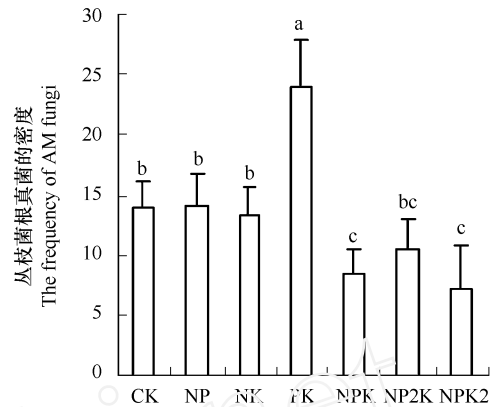


图5 不同施肥处理下 AM 真菌的孢子密度

Fig.5 The density of AMF under different different fertilizer application

2.6 不同施肥处理下 AM 真菌种的频度

不同施肥处理下 AM 真菌种出现的频度如图 6 所示。*Glomus* 属出现的频度最高, *Acaulospora* 属次之, *Entrophospora* 则只是出现在 NK 施肥处理下。*Glomus* 属中出现频度最高的种是 *Glomus mosseae*, 其次是 *Glomus caledonium*; 再次是 *Glomus diaphanum*, 这说明施肥处理会影响到 AM 真菌的种属分布, 改变 AM 真菌的群落结构和特征。

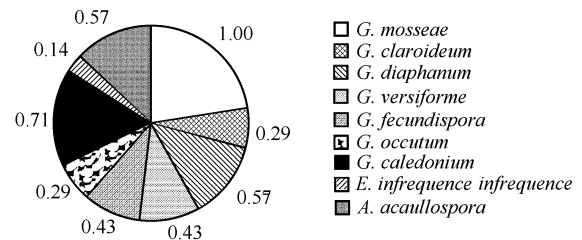


图6 不同 AM 真菌种在不同施肥处理下出现的频度

Fig.6 The frequencies of different AMF under different fertilizer application

3 讨论与结论

菌根共生体是陆地生态系统中的重要组成部分之一, 能通过多种复杂的机制影响植物生态系统的群落结构和功能^[16~18]。菌根真菌可以通过扩大菌根植物根系的吸收面积以增加菌根植物对营养元素和水分的吸收并且改善植物生长状况^[19], 因此菌根真菌群落结构的变化能改变菌根植物的生存和竞争, 引起植物群落结构和多样性改变, 使自然生态系统发生变化^[20,21]。但是菌根真菌群落结构受诸多因素的影响, 如土壤类型、土壤 pH、土壤养分、土壤有机质含量以及植物种类等^[11], 本文就调查研究了不同施肥处理对 AM 真菌群落组成的影响。

由于专性共生的特点, 菌根真菌对宿主植物根系的侵染是其生长发育的先决条件, 该侵染过程受到土壤养分的影响, 如增加土壤磷的供应能提高植株中的磷水平但是却引起菌根侵染降低^[22], 本文的研究结果表明, 土壤养分特别是土壤 P 的含量能大大影响菌根侵染率的高低。在高磷处理 (NP₂K) 下 AM 真菌对玉米根系的侵染率明显低于其它低磷处理和对照处理, 特别是在增施 NK 的条件下土壤中的 P 相对较低, 而使侵染率显著增加, 高于对照处理和其他处理 ($p < 0.05$)。侵染率的高低会影响菌根真菌从宿主植物获取碳水化合物能力, 进而影响菌根真菌的生长发育如根外孢子萌发以及菌丝生长等。本文的调查研究结果表明, 低磷处理 (NK) 下根外菌丝的长度显著高于高磷处理 (NP₂K)。

土壤施肥处理不同还影响到土壤中 AM 真菌种属组成和土壤中菌根生态系统的多样性。在未施肥的 CK 处理中, 土壤中仅仅有 3 种 AM 真菌种出现, 而适当的施用氮肥、磷肥、钾肥时 (NP、NK、PK), 土壤中出现的 AM 真菌种数增多, 最高增加到 6 种, 说明施肥处理影响了菌根真菌的多样性, 一定程度的施肥处理可以提高土壤 AM 真菌生态系统的多样性。但是在磷肥和钾肥施用量增加到 (NP₂K、NPK₂) 时, 菌根真菌物种组成明显减少 (表 2), 表明不同 AM 真菌对高肥力条件的忍耐能力不同, 以致施肥对 AM 真菌不同种的影响不同, 对于大多

数 AM 真菌种属只能在其适合的肥力条件下才能正常生长,土壤养分含量过高会对某些 AM 真菌的生长产生抑制作用。

丰度反映了一定环境条件下物种的组成,密度则反映了特定条件下生物体总体个数,而频度则反应了特定物种对环境因子的适应性^[23,24]。在本次实验中,施肥处理对 AM 真菌种的丰度和孢子密度的影响并不完全相同,NP、NK、PK、NPK 和 NP_2K 处理下 AM 真菌种的丰度显著高于对照, NPK_2 处理下 AM 真菌种的丰度显著低于对照。NP、NK 处理下的 AM 真菌的孢子密度和对照没有明显差异,PK 处理下 AM 真菌的种的密度显著高于对照和其它处理,NPK、 NP_2K 和 NPK_2 处理下 AM 真菌的种的密度显著低于对照和其它处理,这是因为施肥对不同的 AM 真菌的影响不同。如对于 *Glomus* 属的 AM 真菌而言,该属的真菌较其它属适应性强,分布较广,孢子个体数量也明显高于其它属,且在该属中以 *Glomus mosseae* 出现的频度最高^[10]。根据张美庆等^[10]对我国北方新疆地区 AM 真菌种属分布做过调查,证明 *Glomus* 也是我国北方的常见种,而且在东南沿海热带、亚热带富铝土区也有分布^[12],说明它的分布范围广泛,能够耐受较大幅度的生境变化,其生态幅宽,是广幅生态型的种。*Glomus* 不仅分布广泛,而且有研究表明在我国东南地区各个环境条件下 *Glomus* 均在 AM 真菌种属中占多数^[12],尤其是在高磷条件下 *Glomus mosseae* 仍能够存在,本文的研究结果也表明了这一点,所检测到的 AM 真菌中以 *Glomus* 属的 AM 真菌多数,尤其是 *Glomus mosseae* 在所有处理中均有发现。

由本次实验结果可以看出,平衡施肥对于提高丛枝菌根真菌侵染玉米的能力、根外菌丝的生长都具有明显影响,且施肥水平对丛枝菌根真菌的群落组成结构也有显著影响。*Glomus* 属 AM 真菌在该实验条件下在所发现的 AM 真菌中占多数,是广幅生态型的种,对于菌根真菌群落功能以及陆地生态系统的稳定性起到重要作用。

References:

- [1] Brown V K, Gange A C. Herbivory by soil-dwelling insects depresses plants species richness. *Functional Ecology*, 1989, 3: 667 ~ 671.
- [2] Miller R M, Miller S P, Jastrow J D, et al. Mycorrhizal mediated feedbacks influence net carbon gain and nutrient uptake in *Andropogon gerardii* Vitman. *New Phytol*, 2002, 155: 149 ~ 162.
- [3] Zhao Z W. The roles of mycorrhizal fungi in terrestrial ecosystems. *Chinese Biodiversity*, 1999, 7(3): 240 ~ 244.
- [4] Dobson A, Cranley M J. Pathogens and the structure of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, 9: 393 ~ 398.
- [5] Read D. Mycorrhizal fungi: the ties that bind. *Nature*, 1997, 388: 517 ~ 518.
- [6] Van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plants biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396: 69 ~ 72.
- [7] Klironomos J N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, 2002, 417: 67 ~ 70.
- [8] Rilling M C, Wright S F, Nichols K A, et al. Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil*, 2001, 233: 167 ~ 177.
- [9] Zhu Y G, Miller R M. Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil-plant systems. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(9): 407 ~ 409.
- [10] Zhang M Q, Wang Y S, Zhang C. The ecological distribution characteristics of some genera and species of VAM fungi in northern China. *Acta Mycologica Sinica*, 1994, 13(3): 166 ~ 172.
- [11] Zhang M Q, Wang Y S, Xing L J. The biological distribution of AM fungi in the east and south coast of China. *Mycosystema*, 1999, 18(2): 145 ~ 148.
- [12] Zhang M Q, Wang Y S, Xing L J. The ecological distribution of AM fungi community in south and east of China. *Mycosystema*, 1998, 17(3): 274 ~ 277.
- [13] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedures for clearing and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1970, 55: 158 ~ 161.
- [14] Gerdemann J W, Nicolson T H. Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans Br Mycol Soc*, 1963, 46: 235 ~ 244.
- [15] Schenck N C, Spain J L, Sieverding E, et al. Several new and unreported VA mycorrhizal fungi (*Endogonaceae*) from Colombia. *Mycologia*, 1984, 76: 690 ~ 692.
- [16] Abott L K, Robson A D, De Boer G. The effect of phosphorus on the formation of hyphae in soil by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum*, *New Phytol*, 1984, 97: 437 ~ 446.
- [17] Grime J P, Mackey J M L, Hillier S H, et al. Floristic diversity in model system using experimental microcosms. *Nature*, 1987, 328: 420 ~ 422.

- [18] Read D J. Mycorrhizas in ecosystems-Nature's response to the "Law of the minimum". In: Hawksworth D J, eds. *Frontiers in Mycology*. Wallingford UK: CAB International, 1990. 101 ~ 130.
- [19] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal symbiosis*. London, England: Academic Press, 1997.
- [20] Miller S L, Allen E B. Mycorrhizae, nutrient translocation, and interactions between plants. In: Allen MF, ed. *Mycorrhizal Functioning*. New York: Chapman & Hall, 1992. 301 ~ 332.
- [21] Molina R, Massicotte H, Trappe J M. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: Community-ecological consequences and practical implications. In: Allen MF, ed. *Mycorrhizal functioning*. New York: Chapman & Hall, 1992. 357 ~ 432.
- [22] Tawaraya K, Satio 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.
- [23] Sun R Y, Li B, Zhu G Y, *et al.* *Ecology*. Beijing: Higher Education Press, 1993. 133 ~ 138.
- [24] Zheng S Z, Wu Q H, Wang H B, *et al.* *The principle, technique, application of ecology*. Shanghai: The Press of Fudan University, 1994. 148 ~ 162.

参考文献:

- [3] 赵之伟. 菌根真菌在陆地生态系统中的作用. *生物多样性*, 1999, 7(3): 240 ~ 244.
- [10] 张美庆, 王幼珊, 张弛, 等. 我国北方 VA 菌根真菌某些属和种的生态分布. *真菌学报*, 1994, 13(3): 166 ~ 172.
- [11] 张美庆, 王幼珊, 刑礼军. AM 真菌在我国东、南沿海各土壤气候带的分布. *菌物系统*, 1999, 18(2): 145 ~ 148.
- [12] 张美庆, 王幼珊, 刑礼军. 我国东、南沿海地区 AM 真菌群落生态分布研究. *菌物系统*, 1998, 17(3): 274 ~ 277.
- [23] 孙儒泳, 李博, 诸葛阳, 等. *普通生态学*. 北京: 高等教育出版社, 1993. 133 ~ 138.
- [24] 郑师章, 吴千红, 王海波, 等. *普通生态学——原理、方法和应用*. 上海: 复旦大学出版社, 1994. 148 ~ 162.