

AM 真菌群落结构与功能研究进展

李岩, 焦惠, 徐丽娟, 赵洪海, 刘润进*

(青岛农业大学菌根生物技术研究所, 山东青岛 266109)

摘要:在总结最近 10a 来有关丛枝菌根(AM)真菌研究的基础上,讨论了 AM 真菌群落结构的概念、特征、功能以及寄主植物、土壤条件、其他土壤微生物、农业技术等因素对 AM 真菌群落结构的影响及其调控途径;介绍了研究 AM 真菌群落结构的方法;探讨了今后研究的方向与前景。

关键词:AM 真菌; 群落结构; 功能; 生态; 土壤

Advances in the study of community structure and function of arbuscular mycorrhizal fungi

LI Yan, JIAO Hui, XU Lijuan, ZHAO Honghai, LIU Runjin*

Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

Abstract: As a summary of AM fungus research in the past 10 years, we discuss the community structure concept, characteristics and functions of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi, as well as the effects of host plants, soil conditions, other soil microorganism, and agricultural practices on AM fungal community structure, and the possible regulating strategies. Methods used to investigate AM fungal community structure are also introduced. Research trends and future prospects in this field are also discussed in this review.

Key Words: arbuscular mycorrhizal fungi; community structure; function; ecology; soil

丛枝菌根(AM)真菌属于球囊菌门(*Glomeromycota*)、球囊菌纲,目前已分离鉴定了 200 余种。作为土壤习居菌,通过与植物根系建立具有特定形态结构和功能的互惠共生体,对促进农、林、牧业生产、维持和提高生物多样性与生态系统生产力、保证环境安全性和可持续发展做出了巨大贡献^[1]。自然条件下,AM 真菌以其独特的群落结构特征和功能,直接和间接发挥着各种生理、生化和生态作用。这与以往通常接种单个 AM 真菌的效应有本质的区别。正是基于此,笔者着重探讨了有关 AM 真菌群落结构的概念与特征、功能、影响因子及其可能的调控途径;介绍了 AM 真菌群落结构与功能的最新研究方法等,旨在为进一步研究 AM 真菌群落结构及其对生态系统、植物健康、土壤质量和可持续安全生产等方面的作用和应用提供依据。

1 AM 真菌群落结构的概念

生物群落是指生活在一定自然区域内,相互之间具有直接或间接关系的各种生物群体的组合,是通过竞争、捕食、寄生、共生、共栖等多种方式互作的物种构成的。生物群落的基本特征包括群落中物种多样性、群落的生长形式(如森林、灌丛、草地、沼泽等)和结构(空间结构、时间组配和种类结构)、优势种、丰度、营养结构等^[2]。生物群落中,各个种群占据了不同的空间,使群落具有一定的结构。群落结构包括垂直结构和水平结构。AM 真菌群落结构是指一定时间阶段内各生境土壤中该类真菌群落组成和数量特征,主要以其丰度、多度、密度、频度、优势度、重要值和群落系数等参数来描述其群落结构特征。由于 AM 真菌群落结构决定了生

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30871737);山东省自然科学基金重点资助项目(Z2005D03)

收稿日期:2008-12-11; **修订日期:**2009-02-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liurj@qau.edu.cn

态系统生产力的特性和大小,其高稳定性是实现生态平衡的重要因素。因此,群落结构变化是标记环境变化的重要特征。通过研究 AM 真菌群落结构特征及其动态变化,可以为优化群落结构、调节群落结构功能提供可靠依据。基于菌根真菌在自然界所发挥的巨大生态效能——促进生物间的物质交换、信息传递、能量流动、保护和提高生物多样性、稳定生态平衡^[1,3],AM 真菌群落结构与多样性越来越成为当前研究的热点。

2 AM 真菌群落结构特征

2.1 AM 真菌群落的空间结构

2.1.1 AM 真菌群落的垂直结构

AM 真菌群落不同海拔高度和不同深度土层中的分布特点则反映出 AM 真菌群落垂直结构特征。海拔对 AM 真菌物种丰度、种类组成等有较明显的规律性显著影响。例如,薛会英等于海拔 4000—4600m 藏北草原地带,分离出 4 属 AM 真菌,而在高于 4600m 地带,则分离出 3 属^[4];南美高原草地 AM 真菌物种丰度随海拔高度的增加而减少^[5];Wu 等^[6]在研究日本富士山初级演替火山沙漠的 AM 真菌群落结构时也发现 AM 真菌多样性随着海拔高度(1500—1930m)的增加而降低。而在潘帕草原,海拔高度对 AM 真菌没有影响,可能是由较小的绝对梯度和整体海拔不超过 1025m 的原因造成的^[7]。贺学礼等^[8]观测到 4 个样地柠条锦鸡儿根围 AM 真菌在不同土层之间差异明显,最大定殖率一般出现在 0—10cm 土层,最大孢子密度出现在 10—20cm 土层,随土层深度增加而逐渐减少,这与该土层是生态最适层有关。

2.1.2 AM 真菌群落的水平结构

群落在空间的水平分化或镶嵌现象即所谓的群落水平结构^[9]。薛会英等^[4]认为 AM 真菌群落的分离频率和相对多度受生态环境条件的制约。例如,不同类型草地 AM 真菌多样性呈高寒草原 > 高寒草甸草原。蔡晓布^[10]等也发现西藏高原不同类型草地 AM 真菌多样性呈高寒草甸 > 山地灌丛草原 > 草甸的趋势。目前对 AM 真菌群落的水平结构了解较少,有待进一步研究。

2.2 AM 真菌群落的时间结构

群落的时间结构是群落动态特征之一,群落结构表现出随时间而变化的特征^[2]。业已证实,AM 真菌孢子密度和菌根侵染率具有明显的时间或季节性变化^[11-12]。吴强盛等^[13]观察到 6 月份和 8 月份柑橘根围 AM 真菌孢子密度最高,4 月份和 10 月份居中,2 月份和 12 月份较低。俄亥俄州中部 4 个湿地土壤中 AM 真菌孢子数量春夏季比秋季少,春季植物根系 AM 真菌侵染率最高,晚夏季最低^[14]。Santos 等^[15]利用变性凝胶电泳分析了 AM 真菌群落,发现 AM 真菌发生频率 6—9 月份急剧下降。泥炭沼泽上多种植物根围土壤中孢子数量春季多于秋季,但沼泽地牧场的春秋两季没有差异^[16]。然而有研究发现,半自然草原夏枯草和山荻根围的 AM 真菌群落物种组成无明显的季节性变化^[12],Rosendahl 和 Stukenbrock^[17]在丹麦沿海草地的研究也认为 AM 真菌群落没有季节变化。可见,除季节影响外,还有其他生态因子影响 AM 真菌群落的时间结构。

3 AM 真菌群落结构的功能

3.1 稳定生态系统

AM 真菌生态适应性很强,各种陆地、海岛、受污染的土壤、荒漠等各生态环境中都有分布^[18-21],这就为 AM 真菌群落结构在各类生态系统中发挥作用创造了坚实基础。例如,云南金顶铅锌矿区自然生长的 32 种植物根围土壤中存在 5 属 36 种 AM 真菌,孢子密度为 495—11175 个/100g 土,每种植物根围土壤中 AM 真菌物种丰度为 2—20 种,平均 11.5 种^[22];较高的 AM 真菌孢子密度和物种丰度体现了 AM 真菌群落对重金属污染等特殊生境的适应性^[23]。内蒙古盐碱土中主要植物以草本为主,间有乔木和灌木,具有较为丰富的植物多样性,相应的与这些植物共生的 AM 真菌多样性亦较高,不仅优势植物冰草、芨芨草、芦苇等具有较高的菌根侵染率,一些过去认为不能或不易被 AM 真菌侵染的莎草科和藜科植物也形成了典型的 AM 真菌结构^[24]。这表明盐碱土生态系统中盐生植物对 AM 真菌群落的依赖性较大。而长期过度放牧导致 AM 真菌群落密度和种群数量显著降低,AM 真菌群落结构的改变影响了整个草原的生态系统稳定性^[25]。陈志超等^[26]认为新疆干旱荒漠生境中 AM 真菌群落对植物适应极端生境可能起着重要的作用。

3.2 保持和增加生物多样性和生态系统生产力

AM 真菌物种多样性决定了生态系统的生产力^[27]。AM 真菌群落通过与植物群落建立共生关系,进行物质、能量、信息、交流交换,高效利用物质能源、促进植物群落扩展、分布、生长发育,增加生产力和生物量,这就增加了植物多样性,植物群落发展了,动物就有生存空间和食物,动物群落多样性也就增加了。Bever 等^[28]通过多年研究,将生态过程中 AM 真菌多样性与植物多样性的关系归结为正反馈和逆反馈。正反馈过程中 AM 真菌与其寄主植物相互促进生长,使寄主植物生长率显著高于群落中的其他种类,从而逐渐降低了该群落多样性。而在逆反馈过程中,对某种寄主植物生长具促进作用的 AM 真菌自身需在另一寄主植物上达到最大生长。因此,AM 真菌对该寄主促进作用随时间增长会下降。AM 真菌群落的这种动态变化会有利于保持植物群落的物种多样性。

3.3 促进农林牧业生产,提高环境和食品安全性

DeBellis 等^[29]研究了加拿大魁北克地区西北部杨树、白桦树、云杉和冷杉混合林中七筋菇植物根围 AM 真菌群落特征,表明 AM 真菌多样性以热带林与温带湿地 > 混合林 > 耕作土壤。这间接说明了农田作物较严重的病虫害与其土壤中较低的 AM 真菌多样性有关。同样,我们在保护地蔬菜连作土壤中发现随着连作年限的增加 AM 真菌孢子密度和物种丰度则下降,而蔬菜病虫害则越来越严重;产量、品质和安全性则越来越低的调查结果也证实了这一点。Yamato 等^[30]认为冲绳岛沿海植被优势 AM 真菌群落适应盐胁迫环境,并能减轻寄主植物的盐胁迫。有试验表明,由多种 AM 真菌构成的一定组成的群落(混合菌株)不仅具有较高的侵染优势,功能上也表现良好^[31]。例如,“M4”(*Glomus intraradices* + HB-Bd45-Gsp4 + *Glomus etunicatum* + *Glomus mosseae*) 接种处理的甘薯产量和品质优于其他单一菌株^[32]。对矿区脆弱地区的新疆杨树和白蜡幼苗混合接种 AM 真菌 *G. mosseae* 和 *G. etunicatum*,其侵染率高达 80% 以上,接种后根围孢子数量较多,维持了生态系统的持续稳定,对矿区环境修复和生态恢复起到了重要作用^[33]。

4 影响 AM 真菌群落结构特征与功能的因子及其调控途径

4.1 植物多样性与 AM 真菌群落结构

地球陆地上绝大多数植物都能与 AM 真菌形成菌根,AM 真菌的生长发育和完成生活史离不开寄主植物^[34],因此,植物群落对 AM 真菌群落结构的影响举足轻重,寄主植物的多样性在一定程度上决定了 AM 真菌的多样性^[35]。乔红权调查发现新疆北部地区 AM 真菌多样性较低,这与新疆地区植物多样性较低有关^[36]。冀春花等^[37]观察到我国西北干旱区草甸土壤中 AM 真菌多样性也较低,认为草甸海拔高度相对较高,植被覆盖度较低,种类较少。植物多样性影响着 AM 真菌的多样性^[38]。最近,我们对泰山植被根围内 AM 真菌群落组成、数量、分布及其与植物多样性的关系进行了研究。发现植被数量与孢子密度($r=0.80$, $P<0.01$)、植物种的丰富度与 AM 真菌种的丰富度($r=0.77$, $P<0.01$),以及与孢子密度($r=0.59$, $P<0.01$)均呈极显著正相关关系。结论指出植物多样性对于提高 AM 真菌多样性发挥极为重要的作用^[39]。而且,寄主植物不同,AM 真菌种属构成也可能不相同,寄主植物在一定条件下影响着 AM 真菌的群落结构^[40]。姚青等认为百喜草和藎香蓟比柱花草更有助于维持较高的 AM 真菌群落多样性^[41]。值得注意的是矢车菊的入侵会改变 AM 真菌群落结构^[42]。Sykorová 等在根系 18S rDNA 和 ITS 序列研究中亦证实了 AM 真菌群落组成强烈受到寄主植物种类的影响^[40]。因此,农林牧业生产实践中通过调节植物群落结构或物种多样性,如间作和轮作就可以在在一定程度上控制 AM 真菌群落结构与功能。

4.2 土壤条件与 AM 真菌群落结构

土壤类型^[43]、土壤深度^[44]、水分状况、土壤肥力^[45]、土壤 pH 值^[1]等因子均对 AM 真菌群落有重要影响。例如,我国四川耕作紫壤,黄壤和红壤中具有相似的 AM 真菌数量,而水稻土中 AM 真菌物种多样性明显下降^[46];而藏北草原土壤深度变化直接影响到 AM 真菌的侵染和孢子密度^[4]。我国西北干旱区绿洲农田和草甸中 AM 真菌物种多样性指数分别是 2.98 和 3.10,高于其他植被类型针阔叶混交林(2.18)、草原(2.23)、荒漠(2.58)^[37],这反映出干旱区土壤水分条件可能是 AM 真菌发生和分布的重要制约因素。土壤肥力,如速效

磷含量、有机质含量等对 AM 真菌发生和产孢有很大影响。土壤 pH 直接影响 AM 真菌种群分布。不同 AM 真菌种类出现频率和优势度与 pH 值变化密切相关^[1]。可见,保护地条件下,通过调节土壤肥力、水分和 pH 值,可选择性促进 AM 真菌群落发生发展。

4.3 其他土壤微生物与 AM 真菌群落结构

土壤环境尤其是根围微生态系统中 AM 真菌群落结构与其他微生物群落相互作用,显著影响着植物健康和土壤质量。例如,根围促生细菌(PGPR)对菌根真菌的侵染、生长发育及其功能都有一定的促进作用^[47]。Duponnois 和 Plenchette^[48]发现菌株 *Pseudomonas monteilii* HR13 能明显促进不同阿拉伯树种外生菌根和内生菌根的侵染。*Bacillus thuringiensis* 增加了 *G. mosseae* 和 *G. intraradices* 根外和根内定殖,而且低磷水平下 *Bacillus thuringiensis* 可以促进根外菌丝发育并增强 AM 真菌的生理代谢作用。*Paenibacillus validus* 的两个菌株 DSM ID617 和 ID618 能促进 *G. intraradices* Sy167 的生长和孢子形成^[47]。也有一些研究者发现部分 PGPR 对 AM 真菌具有抑制作用^[49]。如施氮条件下 *Bacillus* sp. 可抑制 *G. mosseae* 对根系的侵染^[50]。PGPR 对 AM 真菌的抑制作用可能与 AM 真菌和 PGPR 之间特定的组合关系有关,也可能与细菌产生的挥发性代谢产物或寄主的选择及环境条件的影响有关。

4.4 农业技术与 AM 真菌群落结构

一般来说,土壤耕作、农药与化肥的施用、种植制度、灌溉等对 AM 真菌群落结构有较大影响。研究表明,土壤耕作改变了 AM 真菌的种群组成^[51]。Alguacil 采用通过扩增植物根系 18S rDNA,经 RFLP 分析,研究耕作方式对玉米等作物根系 AM 真菌多样性影响,指出耕作方式可以影响 AM 真菌的群落组成^[52]。Singh 等^[53]研究了生长在“自然”和“栽培”条件下的茶树根围 AM 真菌多样性。“栽培”条件下分离到 27 个 AM 真菌物种,“自然”条件下分离了 35 个 AM 真菌物种,表现出更高的 Shannon-Weaver 指数,认为耕作措施对茶叶根围 AM 真菌多样性起消极的影响。长期定位施肥能降低土壤中 AM 真菌孢子数量和种群数量^[45];且施肥也会影响到 AM 真菌种属分布,进而影响到 AM 真菌群落结构和生态分布^[54]。由于杀菌剂苯来特的施用,抑制菌根形成,改变了 AM 真菌的群落结构和多样性,进而导致了植物群落和多样性的改变^[55]。因此,通过控制化肥农药施用量等将有助于保持 AM 真菌群落结构稳定和功能的正常发挥。

5 AM 真菌群落结构研究方法

5.1 传统经典方法

对环境微生物群落结构及多样性的认识主要依赖传统的培养分离方法,依靠形态学、培养特征、生理生化特性的比较进行分类鉴定和计数。AM 真菌的研究也正是从最早的形态特征鉴定法开始的,晚近则辅助以生物化学、免疫生物学等方法。例如,酶联免疫吸附测定技术(ELISA);免疫荧光抗体技术(IFA);聚丙烯酰胺凝胶电泳(PAGE)和选择酶染色技术;单克隆抗体技术(MASS)等。

5.2 现代分子生物学技术

当前,AM 真菌生物多样性研究已达到分子水平。应用于 AM 真菌群落结构研究的现代分子生物学技术包括:

5.2.1 核酸杂交技术

由于核酸分子杂交尤其是荧光原位杂交技术(FISH)的高度特异性及检测方法的高度灵敏性,应用最广泛^[56]。Trouvelot 等将 FISH 技术与 nested-PCR 技术结合研究了 4 种 AM 真菌孢子间期核的 rDNA 位点,发现其核糖体基因彼此间存在差异^[57]。核酸分子杂交技术对于定性定量分析 AM 真菌群落的特征、分布及其种群变化等具有重要的意义。

5.2.2 基因指纹图谱方法

常用的 DNA 长度多态性技术有 RFLP(ARDRA, T-RFLP)、RAPD 和 ERIC-PCR。Mummey 等^[58]以 FLR3 和 FLR4 为引物,应用 T-RFLP 分析 AM 真菌 DNA 序列,提出 28S rDNA T-RFLP 技术用于 AM 真菌群落分析是可行的。Vallino 等^[59]通过扩增植物根系 18S rDNA,经 RFLP 分析,确定球囊霉属是意大利北部污染土壤中

AM 真菌的主要属。Schechter 等应用 AM 真菌特异性引物扩增植物根系 18S rDNA,于环境胁迫下研究了 AM 真菌对植物的定殖与生长影响。系统发育分析表明,极端环境中 AM 真菌种群与植物抗逆性之间存在着明显的相关性^[60]。Geue 等应用 *A. longula* 和 *G. mosseae* 特异性引物,通过巢式 PCR 扩增 28S rDNA5'端区域,以研究两种类型草地和 3 种植物根系 AM 真菌分布情况^[61]。Pivato 等通过对 28S rDNA5'端序列分析结合 qPCR 技术研究粘土中 4 种苜蓿对 AM 真菌遗传多样性及相对丰度的影响,观察到根系中球囊菌纲菌株丰度明显高于土壤,并且部分菌株出现频率因苜蓿属植物种类不同表现出明显差异^[62]。另外,结合不同检测技术分析 rDNA 序列亦表现出良好的应用前景。Renker 等以一对特异性引物选择性扩增 AM 真菌 ITS 区域,应用引物 ITS5/ITS4 和所设计的特异性引物进行巢式 PCR,扩增产物用 *AluI* 限制性酶切处理,用以评价 5 种不同生境球囊霉目种群结构差异;该方法亦适用于田间巨孢囊霉属菌株的检测^[63]。

rDNA 序列分析技术与分子标记技术结合应用,在 AM 真菌群落检测中表现出了良好的灵敏性与特异性,对 AM 真菌多样性等研究发挥了重要的作用。然而,值得注意的是扩增引物、扩增部位如孢子,菌丝及根系及检测方法的选择都将影响检测结果。因此,检测方法的改进以及分子手段与传统形态学研究的有机结合,将会有利于更准确、更全面地检测不同生境中 AM 真菌群落结构特征。

6 研究展望

AM 真菌群落结构与功能研究是菌根学领域热点问题之一,尤其是在当今对微生物群落结构特征了解不多的情况下,开展此方面的工作是十分有意义的。国内外已开始关注农田、森林、草原、荒漠以及重金属污染土壤中 AM 真菌群落结构与功能。当前和今后应首先着重发展和完善 AM 真菌特异性与通用性引物的设计、物种多样性测定、基因表达的差异检测方面的技术和方法(如建立相对快速、准确的 AM 真菌分类鉴定手段);其次,应用这些完善的分子方法和原位观测技术等全面系统阐明各生态系统中 AM 真菌群落结构特征与功能(如保持生态系统的稳定性和可持续生产力等方面的功能);再次,于上述工作的基础上,确定具有生物修复作用(如修复退化或受重金属和有毒有机物污染的土壤)、生防作用(如对植物土传病害的生物防治)的 AM 真菌特定群落结构,并研发各自相应的专一 AM 真菌群落结构制剂。可以预见,随着该领域及其相关学科的深入研究,AM 真菌群落结构与功能的研究将会取得令人瞩目的成果;所建立的符合生态、经济和社会三效益的技术将具有更加广阔的应用前景。

References:

- [1] Liu R J, Chen Y L. Mycorrhizology. Beijing: Science Press, 2007: 1-447.
- [2] Hao S G. Community Ecology//Ge F ed. Modern Ecology. Beijing: Science Press, 2002: 209-272.
- [3] Rosendahl S. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, 2008, 178(2): 253-266.
- [4] Xue H Y, Zhang Y Q, Peng Y L. AMF Diversity and their Eco-environmental factors of main plant species in prairie in northern Tibet. Journal of Mountain Science, 2007, 25(3): 351-358.
- [5] Lugo M A, Ferrero M, Menoyo E, Estévez M C, Sifleriz F, Anton A. Arbuscular mycorrhizal fungi and rhizospheric bacteria diversity along an altitudinal gradient in South American Puna Grassland. Microbial Ecology, 2008, 55(4): 705-713.
- [6] Wu B, Hogetsu T, Isobe K, Ishii R. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert on the southeast slope of Mount Fuji. Mycorrhiza, 2007, 17(6): 495-506.
- [7] Pérez C A, Frangi J L. Grassland biomass dynamics along an altitudinal gradient in the Pampa. Journal of Range Management, 2000, 53(5): 518-528.
- [8] He X L, Zhao L L, Yang H Y. Diversity and spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi of *Caragana korshinskii* in the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(11): 3835-3840.
- [9] Sun Z J, W C. Community ecology//Sun Z J, W C ed. Foundational ecology. Beijing: Chemical Industry Press, 2007: 113-176.
- [10] Cai X B, Peng Y L, Feng G, Qian C. AMF Diversity and their environmental factors in Altiplano grassland in Tibet. Acta Pedologica Sinica, 2005, 42(4): 642-651.
- [11] Husband R, Herre E A, Young J P W. Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. FEMS Microbial Ecology, 2002, 42(1): 131-136.

- [12] Santos-González J C, Finlay R D, Tehler A. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities in roots in a Seminal Grassland. *Applied and Environment Microbiology*, 2007, 73(17): 5613-5623.
- [13] Wu Q S, Xia R X, Guo W W. Effect of citrus rootstocks and rootstocks/scions on development of arbuscular mycorrhiza. *Soils*, 2005, 37(1): 95-99.
- [14] Bohrer K E, Friese C F, Amon J P. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza*, 2004, 14(5): 329-337.
- [15] Santos J C, Finlay R D, Tehler A. Molecular analysis of arbuscular mycorrhizal fungi colonising a semi-natural grassland along a fertilization gradient. *New Phytologist*, 2006, 172(1): 159-168.
- [16] Fuchs B, Haselwandter K. Red list plants: colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. *Mycorrhiza*, 2004, 14(4): 277-281.
- [17] Rosendahl S, Stukenbrock E H. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed vegetation revealed by analyses of LSU rDNA sequences. *Molecular Ecology*, 2004, 13(10): 3179-3186.
- [18] Muthukumar T, Udaiyan K. Arbuscular mycorrhizas in cycads of southern India. *Mycorrhiza*, 2002, 12(4): 213-217.
- [19] Da Silva G A, Trufem S F, Saqqin Junior O J, Maia L C. Arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid copper mining area in Brazil. *Mycorrhiza*, 2005, 15(1): 47-53.
- [20] Wu B, Hogetsu T, Isobe K, Ishii R. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert on the southeast slope of Mount Fuji. *Mycorrhiza*, 2007, 17(6): 495-506.
- [21] Yamato M, Ikeda S, Iwase K. Community of arbuscular mycorrhizal fungi in a coastal vegetation on Okinawa island and effect of the isolated fungi on growth of sorghum under salt-treated conditions. *Mycorrhiza*, 2008, 18(5): 241-249.
- [22] Xiao Y P, Li T, Fei H Y, Zhao Z W. Species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Jinding Pb-Zn mining area of Lanping, Yunnan. *Mycosystema*, 2008, 27(5): 652-662.
- [23] Vallino M, Massa N, Lumini E, Bianciotto V, Berta G, Bonfante P. Assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in roots of *Solidago gigantea* growing in a polluted soil in Northern Italy. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(6): 971-983.
- [24] Tang M, Huang Y H, Sheng M, Zhang F F, Xiao W F. Diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in saline alkaline soil, Inner Mongolia. *Acta Pedologica Sinica*, 2007, 44(6): 1104-1110.
- [25] Su Y Y, Guo L D. Arbuscular mycorrhizal fungi in non-grazed restored and over-grazed grassland in the Inner Mongolia steppe. *Mycorrhiza*, 2007, 17(8): 689-693.
- [26] Chen Z C, Shi Z Y, Tian C Y, Feng G. Community characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi associated with ephemeral plants in southern edge of Gurbantunggut desert. *Mycosystema*, 2008, 27(5): 663-672.
- [27] Vogelsang K M, Reynolds H L, Bever J D. Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tall grass prairie system. *New Phytologist*, 2006, 172(3): 554-562.
- [28] Bever J D, Smith S E, Smith F A. Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. Diversity and integration in mycorrhizas. *Proceeding of the 3rd International Conference on Mycorrhizas (ICO3)*, Adelaide, Australia, 8-13 July 2001. *Plant and Soil*, 2002, 244(1/2): 281-290.
- [29] DeBellis T, Vidden P. Diversity of the small subunit ribosomal RNA gene of the arbuscular mycorrhizal fungi colonizing *Clintonia borealis* from a mixed-wood boreal forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 2006, 58(2): 225-235.
- [30] Yamato M, Ikeda S, Iwase K. Community of arbuscular mycorrhizal fungi in a coastal vegetation on Okinawa island and effect of the isolated fungi on growth of sorghum under salt-treated conditions. *Mycorrhiza*, 2008, 18(5): 241-249.
- [31] Bai J F, Lin X G, Yin R, Zhang H Y, Wang J H, Chen X M, Luo Y M. The influence of arbuscular mycorrhizal fungi on As and P uptake by maize (*Zea mays* L.) from As-contaminated soils. *Applied Soil Ecology*, 2008, 38(2): 137-145.
- [32] Liu W K, Feng G, Li X L. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the yield and quality of sweet potato. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, 14(4): 106-108.
- [33] Du S Z, Bi Y L, Wu W Y, Liu H H, Yang Y F. Ecological effects of arbuscular mycorrhizal fungi on environmental phytoremediation in coal mine areas. *Transactions of the CSAE*, 2008, 24(4): 113-116.
- [34] Zhong K, Wang M Y, Liu R J. Arbuscular mycorrhizal fungal life cycle, genetic characteristics and the biological basis of their pure culture. *Mycosystema*, 2009, 28(2): 310-314.
- [35] Liu R J, Wang F Y. Selection of appropriate host plants used in trap culture of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 2003, 13(3): 123-127.
- [36] Qiao H Q. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in North Xinjiang. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 2006, 26(3): 279-283.
- [37] Ji C H, Zhang S B, Gai J P, Bai D S, Li X L. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity in arid zones in northwestern China. *Biodiversity Science*,

- 2007, 15(1): 77-83.
- [38] Batten K M, Scow K M, Davies K F, Harrison S P. Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands. *Biological Invasions*, 2006, 8(2): 217-230.
- [39] Zhong K, Yuan Y Q, Zhao H H, Wang M Y, Liu R J. An investigation on arbuscular mycorrhizal fungal community structure in the rhizosphere of Taishan vegetation. *Mycosystema*, 2009.
- [40] Sykorová Z, Wiemken A, Redecker D. Co-occurring *Gentiana verna* and *Gentiana acaulis* and their neighboring plants in two Swiss upper montane meadows harbor distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Applied Environmental Microbiology*, 2007, 73(17): 5426-5434.
- [41] Yao Q, Wang L R, Chen M B, Hu Y L, Zhu H H, Wang Y. Influence of different grass species on growth and community structure of native AM fungi. *Acta Prataculturae Sinica*, 2008, 17(2): 33-38.
- [42] Daniel L, Mummey, Matthias C R. The invasive plant species *Centaurea maculosa* alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. *Plant and Soil*, 2006, 288(1/2): 81-90.
- [43] Lekberg Y, Koide R T, Rohr J R, Aldrich-Wolfe L, Morton J B. Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, 2007, 95(1): 95-105.
- [44] Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Ris E A, Boller T, Wiemken A. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist*, 2005, 165(1): 273-283.
- [45] Wang M Y, Hu L B, Wang W H, Liu S T, Li M, Liu R J. Influence of long-term fixed fertilization on diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Pedosphere*, 2009, 19(5): 663-672.
- [46] Wang Y Y, Vestberg M, Walker C, Hurme T, Zhang X, Lindström K. Diversity and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils of the Sichuan Province of mainland China. *Mycorrhiza*, 2008, 18(2): 59-68.
- [47] Hildebrandt U, Ouziad F, Marner F J, Bothe H. The bacterium *Paenibacillus validus* stimulates growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* up to the formation of fertile spores. *FEMS Microbiology Letters*, 2006, 254(2): 258-267.
- [48] Duponnois R, Plenchette C. A mycorrhiza helper bacterium enhances ectomycorrhizal and endomycorrhizal symbiosis of Australian *Acacia* species. *Mycorrhiza*, 2003, 13(2): 85-91.
- [49] Barea J M, Azcón R, Azcón-Aguilar C. Mycorrhizal fungi and plant growth promoting rhizobacteria//Varma A, Abbott L, Werner D, Hampp R, eds. *Plant surface microbiology*. Springer Berlin Heidelberg, 2004. 351-371.
- [50] Bethlenfalvay G J, Andrade G, Azcon-Aguilar C. Plant and soil responses to mycorrhizal fungi and rhizobacteria in nodulated or nitrate fertilized peas (*Pisum sativum* L.). *Biology Fertility of Soils*, 1997, 24(2): 164-168.
- [51] Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, M der P, Boller T, Wiemken A. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(5): 2816-2824.
- [52] Alguacil M M, Lumini E, Roldán A, Salinas-García J R, Bonfante P, Bianciotto V. The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. *Ecological Applications*, 2008, 18(2): 527-536.
- [53] Singh S, Anita P, Bhaskar C, Lok M S P. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with the rhizosphere of tea growing in 'natural' and 'cultivated' ecosystems. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 44(3): 491-500.
- [54] Zhang X H, Zhu Y G, Wang Y S, Lin A Z, Chen B D, Zhang M Q. Effect of long term fertilization on the diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in Northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(9): 3081-3087.
- [55] O'Connor P J, Smith S E, Smith F A. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 209-218.
- [56] Che Y L, Wang H, Hu H Y, Liang W, Guo Y F. Research progresses on analytical technologies used in microbial community structure and diversity. *Ecology and Environment*, 2005, 14(1): 127-133.
- [57] Trouvelot S, Van Tuinen D, Hijri M, Gianinazzi-Pearson V. Visualization of ribosomal DNA loci in spore interphasic nuclei of glomalean fungi by fluorescence in situ hybridization. *Mycorrhiza*, 1999, 8: 203-206.
- [58] Mummey D L, Rillig M C. Evaluation of LSU rRNA-gene PCR primers for analysis of arbuscular mycorrhizal fungal communities via terminal restriction fragment length polymorphism analysis. *Journal of Microbiological Methods*, 2007, 70(1): 200-204.
- [59] Vallino M, Massa N, Lumini E, Bianciotto V, Berta G, Bonfante P. Assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in roots of *Solidago gigantea* growing in a polluted soil in Northern Italy. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(6): 971-983.
- [60] Schechter S P, Bruns T D. Serpentine and non-serpentine ecotypes of *Collinsia sparsiflora* associate with distinct arbuscular mycorrhizal fungal assemblages. *Molecular Ecology*, 2008, 17(13): 3198-3210.
- [61] Geue H, Hock B. Determination of *Acaulospora longula* and *Glomus subgroup* in plant roots from grassland using new primers against the large subunit ribosomal DNA. *Mycological Research*, 2004, 108(Pt 1): 76-83.

- [62] Pivato B, Mazurier S, Lemanceau P, Siblot S, Berta G, Mouqel C, Van Tuinen D. *Medicago* species affect the community composition of arbuscular mycorrhizal fungi associated with roots. *New Phytologist*, 2007, 176(1): 197-210.
- [63] Renker C, Heinrichs J, Kaldorf M, Buscot F. Combining nested PCR and restriction digest of the internal transcribed spacer region to characterize arbuscular mycorrhizal fungi on roots from the field. *Mycorrhiza*, 2003, 13(4): 191-198.

参考文献:

- [1] 刘润进,陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007: 1-447.
- [2] 郝树广. 群落生态学//戈峰主编. 现代生态学. 北京: 科学出版社, 2002: 209-272.
- [4] 薛会英, 张永青, 彭岳林. 藏北草原主要植物 AM 真菌的初步研究. *山地学报*, 2007, 25(3): 351-358.
- [8] 贺学礼, 赵丽莉, 杨宏宇. 黄土高原柠条锦鸡儿 AM 真菌多样性及空间分布. *生态学报*, 2006, 26(11): 3835-3840.
- [9] 孙振钧, 王冲. 群落生态学//孙振钧, 王冲主编. 基础生态学. 北京: 化学工业出版社, 2007: 113-176.
- [10] 蔡晓布, 彭岳林, 冯固, 钱成. 西藏高原草地植物 AM 真菌多样性及其环境影响因子研究. *土壤学报*, 2005, 42(4): 642-651.
- [13] 吴强盛, 夏仁学, 郭文武. 柑橘砧木和砧穗组合对丛枝菌根发育的影响. *土壤*, 2005, 37(1): 95-99.
- [22] 肖艳萍, 李涛, 费洪运, 赵之伟. 云南金顶铅锌矿区丛枝菌根真菌多样性的研究. *菌物学报*, 2008, 27(5): 652-662.
- [24] 唐明, 黄艳辉, 盛敏, 张峰峰, 肖文发. 内蒙古盐碱土中 AM 真菌的多样性与分布. *土壤学报*, 2007, 44(6): 1104-1110.
- [26] 陈志超, 石兆勇, 田长彦, 冯固. 古尔班通古特沙漠南缘短命植物根际 AM 真菌群落特征研究. *菌物学报*, 2008, 27(5): 663-672.
- [32] 刘文科, 冯固, 李晓林. AM 真菌接种对甘薯产量和品质的影响. *中国生态农业学报*, 2006, 14(4): 106-108.
- [33] 杜善周, 毕银丽, 吴王燕, 刘慧辉, 杨永峰. 丛枝菌根对矿区环境修复的生态效应. *农业工程学报*, 2008, 24(4): 113-116.
- [34] 钟凯, 王森焱, 刘润进. AM 真菌生活史、遗传特性与纯培养的生物学基础. *菌物学报*, 2009, 28(2): 310-314.
- [36] 乔红权. 新疆北部地区丛枝菌根真菌多样性研究. *山西农业大学学报*, 2007, 26(3): 279-283.
- [37] 冀春花, 张淑彬, 盖京苹, 白灯莎, 李晓林, 冯固. 西北干旱区 AM 真菌多样性研究生物多样性. *生物多样性*, 2007, 15(1): 77-83.
- [39] 钟凯, 袁玉清, 赵洪海, 王森焱, 刘润进. 泰山丛枝菌根真菌群落结构特征研究. *菌物学报*, 2009.
- [41] 姚青, 王连润, 陈美标, 胡又厘, 朱红惠, 王燕. 不同草种对土著 AM 真菌的生长和群落结构的影响. *草业学报*, 2008, 17(2): 33-38.
- [54] 张旭红, 朱永官, 王幼珊, 林爱军, 陈保冬, 张美庆. 不同施肥处理对丛枝菌根真菌生态分布的影响. *生态学报*, 2006, 26(9): 3081-3087.
- [56] 车玉伶, 王慧, 胡洪营, 梁威, 郭玉凤. 微生物群落结构和多样性解析技术研究进展. *生态环境*, 2005, 14(1): 127-133.