

ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

# 生态学报

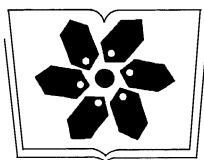
## Acta Ecologica Sinica



第33卷 第3期 Vol.33 No.3 **2013**

中国生态学学会  
中国科学院生态环境研究中心  
科学出版社

主办  
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

# 生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 3 期 2013 年 2 月 (半月刊)

## 目次

### 生态系统服务功能模拟与管理

- 保障自然资本与人类福祉:中国的创新与影响 ..... Gretchen C. Daily, 欧阳志云, 郑 华, 等 (669)
- 建立我国生态补偿机制的思路与措施 ..... 欧阳志云, 郑 华, 岳 平 (686)
- 区域生态合作机制下的可持续农户生计研究——以“稻改旱”项目为例 ..... 梁义成, 刘 纲, 马东春, 等 (693)
- 生态系统服务功能管理研究进展 ..... 郑 华, 李屹峰, 欧阳志云, 等 (702)
- 白洋淀流域生态系统服务评估及其调控 ..... 白 杨, 郑 华, 庄长伟, 等 (711)
- 汶川地震灾区生物多样性热点地区分析 ..... 徐 佩, 王玉宽, 杨金凤, 等 (718)
- 土地利用变化对生态系统服务功能的影响——以密云水库流域为例 ..... 李屹峰, 罗跃初, 刘 纲, 等 (726)
- 森林生态效益税对陕西省产业价格水平的影响 ..... 黎 洁, 刘峥男, 韩秀华 (737)
- 海南岛生态系统土壤保持功能空间特征及影响因素 ..... 饶恩明, 肖 燚, 欧阳志云, 等 (746)
- 居民对文化林生态系统服务功能的认知与态度 ..... 高 虹, 欧阳志云, 郑 华, 等 (756)
- 青海省三江源自然保护区生态移民补偿标准 ..... 李屹峰, 罗玉珠, 郑 华, 等 (764)
- 张家界武陵源风景区自然景观价值评估 ..... 成 程, 肖 燚, 欧阳志云, 等 (771)
- 国家生态保护重要区域植被长势遥感监测评估 ..... 侯 鹏, 王 桥, 房 志, 等 (780)
- 都江堰市水源涵养功能空间格局 ..... 傅 斌, 徐 佩, 王玉宽, 等 (789)
- 汶川地震重灾区生态系统碳储存功能空间格局与地震破坏评估 ..... 彭 怡, 王玉宽, 傅 斌, 等 (798)

### 前沿理论与学科综述

- “波特假说”——生态创新与环境管制的关系研究述评 ..... 董 颖, 石 磊 (809)
- 生态环境保护与福祉 ..... 李惠梅, 张安录 (825)
- 丛枝菌根真菌最新分类系统与物种多样性研究概况 ..... 王宇涛, 辛国荣, 李韶山 (834)

### 个体与基础生态

- “蒸发悖论”在秦岭南北地区的探讨 ..... 蒋 冲, 王 飞, 刘思洁, 等 (844)
- 内蒙古荒漠草原主要草食动物食性及其营养生态位 ..... 刘贵河, 王国杰, 汪诗平, 等 (856)
- 基于面向对象及光谱特征的植被信息提取与分析 ..... 崔一娇, 朱 琳, 赵力娟 (867)
- 桉树叶片光合色素含量高光谱估算模型 ..... 张永贺, 陈文惠, 郭乔影, 等 (876)
- 枫杨幼苗对土壤水分“湿-干”交替变化光合及叶绿素荧光的响应 ..... 王振夏, 魏 虹, 吕 茜, 等 (888)
- 模拟淹水对杞柳生长和光合特性的影响 ..... 赵竑绯, 赵 阳, 张 驰, 等 (898)
- 梨枣花果期耗水规律及其与茎直径变化的相关分析 ..... 张琳琳, 汪有科, 韩立新, 等 (907)
- 基于上部叶片 SPAD 值估算小麦氮营养指数 ..... 赵 犇, 姚 霞, 田永超, 等 (916)

### 种群、群落和生态系统

- 我国南亚热带几种人工林生态系统碳氮储量 ..... 王卫霞, 史作民, 罗 达, 等 (925)

低效柏木纯林不同改造措施对水土保持功能的影响..... 黎燕琼,龚固堂,郑绍伟,等 ( 934 )

浙江紧水滩水库浮游植物群落结构季节变化特征..... 张 华,胡鸿钧,晁爱敏,等 ( 944 )

黑龙江凤凰山国家级自然保护区野猪冬季容纳量及最适种群密度 ..... 孟根同,张明海,周绍春 ( 957 )

云南苍山火烧迹地不同恢复期地表蜘蛛群落多样性..... 马艳滢,李 巧,冯 萍,等 ( 964 )

**景观、区域和全球生态**

基于综合气象干旱指数的石羊河流域近 50 年气象干旱特征分析 ..... 张调风,张 勃,王有恒,等 ( 975 )

基于 CLUE-S 模型的湟水流域土地利用空间分布模拟 ..... 冯仕超,高小红,顾 娟,等 ( 985 )

**研究简报**

三大沿海城市群滨海湿地的陆源人类活动影响模式..... 王毅杰,俞 慎 ( 998 )

洋河水库富营养化发展趋势及其关键影响因素..... 王丽平,郑丙辉 ( 1011 )

期刊基本参数:CN 11-2031/Q \* 1981 \* m \* 16 \* 350 \* zh \* P \* ¥90.00 \* 1510 \* 36 \* 2013-02



**封面图说:**卧龙自然保护区核桃坪震后——汶川大地震是新中国成立以来破坏性最强、波及范围最大的一次地震,地震的强度、烈度都超过了 1976 年的唐山大地震。在这次地震中,震区的野外大熊猫受到不同程度的影响,卧龙自然保护区繁育中心的赠台大熊猫团团、圆圆居住的屋舍上方巨石垮塌,房舍全部毁坏,只因两只熊猫在屋外玩耍逃过一劫。不过,圆圆一度因惊恐逃走,失踪 5 天后才被找回来。由于繁育基地两面山体滑坡,竹子短缺等原因,繁育基地只能将大熊猫全部转移下山。

彩图提供:陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201204180554

王宇涛, 辛国荣, 李韶山. 丛枝菌根真菌最新分类系统与物种多样性研究概况. 生态学报, 2013, 33(3): 0834-0843.

Wang Y T, Xin G R, Li S S. An overview of the updated classification system and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(3): 0834-0843.

# 丛枝菌根真菌最新分类系统与物种多样性研究概况

王宇涛<sup>1</sup>, 辛国荣<sup>2</sup>, 李韶山<sup>1,\*</sup>

(1. 广东省高等学校生态与环境科学重点实验室, 华南师范大学生命科学学院, 广州 510631;

2. 生物防治国家重点实验室, 中山大学生命科学学院, 广州 510275)

**摘要:**丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是自然界分布最广泛的一类植物共生真菌,能够与大部分高等植物的根系形成共生关系。由于它们在农林、环境等领域的巨大应用潜力,国内外关于 AMF 物种多样性的研究一直受到较高的关注。然而,AMF 专性共生的特征以及研究方法不够理想等因素长期阻碍了 AMF 物种多样性的研究进展。近年来,研究方法的改进与新技术的应用为 AMF 物种多样性的研究提供了极好的机遇。简述了 AMF 的最新分类系统及全球物种数量、AMF 物种多样性影响因素以及 AMF 物种多样性研究方法三个方面的研究进展,并分析了今后在 AMF 物种多样性相关领域值得关注的研究方向。

**关键词:**丛枝菌根真菌(AMF);物种多样性;寄主植物;环境因子;454 焦磷酸测序

## An overview of the updated classification system and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi

WANG Yutao<sup>1</sup>, XIN Guorong<sup>2</sup>, LI Shaoshan<sup>1,\*</sup>

1 Key Laboratory of Ecology and Environmental Science in Guangdong Higher Education, School of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China

2 State Key Laboratory of Biocontrol, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF, phylum Glomeromycota) could be the most widespread symbiotic organisms in nature. They can form symbioses with the roots from a majority of higher plant species. The research on AMF species diversity has attracted much attention because of the widespread distribution of these organisms in various types of ecosystems around the world and because of their great application potential in the areas of agriculture, forestry and environmental sciences. Recent study has shown that in these ecosystems the diversity and community structure of AMF can have significant effects on the diversity and productivity of plant communities, giving this research on AMF species diversity even greater significance.

Despite their widespread world distribution, fewer than 250 morphological species of AMF have been reported to date. However, evidence is now accumulating that the overall AMF global diversity has been severely underestimated. In natural or non-natural ecosystems, the species diversity of AMF could be affected by such factors as the species composition of host plants, human disturbances and by a variety of environmental factors. On the other hand, our understanding of AMF species diversity depends to a large extent on the development of methodology and on the application of new techniques. For a long time, the obligate symbiosis character of AMF and the methodology limitations have greatly hampered the research progress on AMF species diversity.

**基金项目:**国家自然科学基金项目(31070242, 31071357);高等学校博士学科点专项科研基金(博导类,20114407110006)

**收稿日期:**2012-04-18; **修订日期:**2012-10-10

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lishsh@scnu.edu.cn

For many years, investigations of AMF species diversity depended on the morphological identification of AMF spores isolated from the rhizospheric soil of host species. However, the species diversity of AMF spores cannot truly reveal or reflect the diversity of the AMF species colonizing host plants, and the morphological identification of AMF species has relied too much on the research experiences of the investigators. The more recent application of the PCR-based molecular method in AMF species diversity studies has much improved our knowledge of AMF species diversity. On the one hand, the PCR molecular method can directly detect the AMF species diversity within the roots of host plants. On the other hand, as its procedures are more standardized, it can provide more reliable and comparable results. However, there are also several drawbacks of the molecular method. Firstly, the design of the AMF specific primer is dependent on the published DNA sequences; therefore the discovery of new AMF species is hampered. Secondly, large scale investigation of AMF diversity by molecular methods is still expensive, though the price for Sanger sequencing procedures has dropped significantly in recent years. Thirdly, the molecular method can only provide the results of AMF “taxa” diversity, not of AMF *species* diversity.

For many years, these drawbacks hampered the further development of the field of AMF species diversity. In recent years, the improvement in methodology (e. g. the proposed DNA barcode region for AMF) and the development of second generation sequencing technology (e. g. the 454 pyrosequencing technology) have provided excellent opportunities to strengthen our knowledge of AMF species diversity. We believe that within the next few years there will be huge progress in elucidating AMF species diversity. In this review article, research advances in AMF classification systems, in understanding of global species diversity levels and affecting factors to AMF species diversity, and in development of methodology for studying AMF species diversity are described and further research fields that need focus are also analyzed.

**Key Words:** arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); species diversity; host plant; environmental factor; 454 pyrosequencing

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是地球上分布最广泛的一类植物共生真菌,能够与大部分高等植物的根系形成共生关系<sup>[1]</sup>。它们也是一类非常古老、起源和演化相对独立的微生物;化石证据表明,最早的 AMF 起源于大约 4.6 亿年之前,几乎与陆生植物同时出现在地球上,是植物从水生环境成功登陆的两个伴生物种之一<sup>[2]</sup>。由于 AMF 在农林、环境等领域的巨大应用潜力,AMF 物种多样性的研究一直受到较高的关注。近年来的研究发现,AMF 能够通过直接和间接作用对生态系统中植物群落的多样性和生产力产生深刻影响<sup>[3]</sup>;因此,AMF 物种多样性的研究愈发显得重要。不过,由于 AMF 只有与活体寄主植物的根系形成共生关系之后才能完成其生活史,极大增加了对其分类以及多样性研究的难度;再加上研究手段及其它因素的限制,阻碍了 AMF 物种多样性的研究进展。近年来,研究方法的改进与新技术的发展为 AMF 物种多样性的研究提供了极好的机遇。本文综述了近年来在 AMF 分类系统和全球物种数量、AMF 物种多样性影响因素以及 AMF 物种多样性研究方法 3 个方面的最新研究进展,以期为国内同行提供参考。

## 1 AMF 的分类系统及全球物种数量

### 1.1 AMF 的最新分类系统

AMF 分类系统的建立是开展 AMF 物种多样性研究重要的基础性工作。早期 AMF 的分类研究严重依赖于对 AMF 形态特征的观察。Morton 等<sup>[4]</sup>依据对 27 类 AMF 结构特征(包括 AMF 孢子及根内的形态)的综合分析,将全部 AMF 归入新设立的球囊霉目(Glomerales,隶属于接合菌纲)。Schüßler 等<sup>[5]</sup>依据对 18S rDNA 分子进化分析的结果,将 AMF 的分类地位提升至门,并归入新设立的球囊霉门(Glomeromycota,包括所有已知 AMF 种类及一种目前所知甚少的内生真菌(*Geosiphon pyriforme*))。刚设立时球囊霉门<sup>[5]</sup>包含 1 个纲(Glomeromycetes)4 个目(Glomerales, Diversisporales, Paraglomerales, Archaeosporales)7 个科(Glomeraceae, Gigasporaceae, Acaulosporaceae, Diversisporaceae, Paraglomeraceae, Archaeosporaceae, Geosiphonaceae)9 个属

(*Glomus*, *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Diversispora*, *Paraglomus*, *Archaeospora*, *Geosiphon*); 此后经过不断补充和调整<sup>[6]</sup>又新增了 4 个科 (*Claroideoglomeraceae*, *Entrophosporaceae*, *Pacisporaceae*, *Ambisporaceae*) 9 个属 (*Funneliformis*, *Rhizophagus*, *Sclerocystis*, *Claroideoglomus*, *Racocetra*, *Pacispora*, *Otospora*, *Redeckera*, *Ambispora*), 使 AMF (球囊霉门) 分类系统包含了 1 个纲 4 个目 11 个科 18 个属 (见 <http://www.amf-phylogeny.com>)。最近, Oehl 等<sup>[7]</sup>根据对 AMF 的 DNA 序列 (包括 rDNA 和  $\beta$ -微管蛋白基因序列) 以及形态学特征的综合分析, 进一步对球囊霉门分类系统进行了调整, 形成目前包含 3 个纲 5 个目 14 个科 26 个属的最新 AMF 分类系统 (表 1)<sup>[7]</sup>。

表 1 丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), 球囊霉门) 最新的分类系统<sup>[7]</sup>

Table 1 Updated classification system of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF, Glomeromycota)<sup>[7]</sup>

| 纲 Class             | 目 Order         | 科 Family             | 属 Genus                                                                       |
|---------------------|-----------------|----------------------|-------------------------------------------------------------------------------|
| Glomeromycetes      | Glomerales      | Glomeraceae          | <i>Glomus</i> , <i>Funneliformis</i> , <i>Simiglomus</i> , <i>Septoglomus</i> |
|                     |                 | Claroideoglomeraceae | <i>Claroideoglomus</i> , <i>Viscospira</i>                                    |
|                     | Diversisporales | Diversisporaceae     | <i>Diversispora</i> , <i>Redeckera</i> , <i>Otospora</i>                      |
|                     |                 | Entrophosporaceae    | <i>Entrophospora</i>                                                          |
|                     |                 | Acaulosporaceae      | <i>Acaulospora</i> , <i>kuklospora</i>                                        |
|                     |                 | Pacisporaceae        | <i>Pacispora</i>                                                              |
|                     | Gigasporales    | Gigasporaceae        | <i>Gigaspora</i>                                                              |
|                     |                 | Scutellospora        | <i>Scutellospora</i> , <i>Orbispora</i>                                       |
|                     |                 | Racocetraceae        | <i>Racocetra</i> , <i>Cetraspota</i>                                          |
|                     |                 | Dentiscutataceae     | <i>Dentiscutata</i> , <i>Fuscutata</i> , <i>Quatunica</i>                     |
| Archaeosporomycetes | Archaeosporales | Geosiphonaceae       | <i>Geosiphon</i>                                                              |
|                     |                 | Ambisporaceae        | <i>Ambispora</i>                                                              |
|                     |                 | Archaeosporaceae     | <i>Archaeospora</i> , <i>Intraspora</i>                                       |
| Paraglomeromycetes  | Paraglomerales  | Paraglomeraceae      | <i>Paraglomus</i>                                                             |

## 1.2 AMF 的全球物种数量

地球上大约有 70%—80% 的高等植物种类能够与 AMF 形成共生关系<sup>[1]</sup>。到目前为止, 在从热带雨林到极地冰原绝大多数类型的生境中均发现了 AMF 的存在<sup>[8]</sup>。大量研究分别报道了森林<sup>[9]</sup>、草原<sup>[10]</sup>、农田<sup>[11]</sup>、高原<sup>[12-13]</sup>、高山草甸<sup>[14]</sup>、沙漠<sup>[15]</sup>、干热河谷<sup>[16]</sup>、盐碱地<sup>[17]</sup>、工业污染区<sup>[18]</sup>、滨海红树林<sup>[19-20]</sup>等生态系统中 AMF 与寄主植物的共生关系。AMF 丰富的寄主和生境多样性充分证明它们对不同生境类型的适应性, 以及它们对部分胁迫环境的耐受能力。

尽管 AMF 具有极高的寄主和生境类型多样性, 迄今为止全球范围内报道的 AMF 物种数量要少于 250 个种 (<http://www.amf-phylogeny.com>), 远远低于其寄主植物的种类多样性。一个通常的解释是 AMF 具有较低的寄主偏好性和专一性; 不少研究的结果在一定程度上支持了这一观点<sup>[10,21]</sup>。然而也有明确的证据显示, 至少部分 AMF 种类与寄主植物之间存在着明显的寄主偏好性<sup>[22]</sup>; 还有报道称, AMF 在寄主植物根内的生长模式<sup>[23]</sup>以及它们对寄主植物的生态效应<sup>[24]</sup>与两者的种类 (株系) 密切相关, 进一步证实了 AMF 寄主专一性和偏好性的存在。因此, 用 AMF 较低的寄主偏好性和专一性来解释 AMF 种类多样性远远低于其寄主的种类多样性目前还存在较大的争议。

近年来, 有越来越多的证据表明 AMF 在全球的种类数量可能被严重低估<sup>[20,25]</sup>。Börstler 等<sup>[14]</sup>根据在两个高山草甸生态系统中 AMF 的多样性调查结果推测, 全球范围内 AMF 种类至少要超过 1250 种。Öpik 等<sup>[26]</sup>采用整合分析的方法探讨了 AMF 在全球的群落多样性, 发现在已调查的 52 种寄主植物根内一共定殖有 95 个 AMF 的分类单元。Wang 等<sup>[20]</sup>甚至在高盐、高湿的滨海红树林生境中也检测到很高的 AMF 物种多样性; 他们从在不同潮间带均有分布的 3 种寄主植物根内一共检测到 23 个 AMF 分类单元。还有不少调查试验的结果<sup>[27-31]</sup>也表明, 在许多类型的生态系统中都存在较高的 AMF 种类多样性 (表 2); 尤其是在运用分子学手段

进行 AMF 物种多样性的调查当中,往往出现较大比例未知种类的 AMF 序列<sup>[3,20,25]</sup>;这些结果进一步支持了 AMF 在全球范围内的物种多样性可能远远超过目前所发现种类的观点。有学者甚至提出,全球范围内 AMF 的种类多样性可能与其寄主植物种类的多样性处于一个相当的水平<sup>[9,32]</sup>。尽管 AMF 在全球范围内的物种多样性水平还需要进一步的研究才能明确,AMF 的物种多样性很可能要远高于目前所发现的 AMF 种类。

表 2 检测到较高丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)物种数量的典型研究

Table 2 Typical reports in which high level of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) species richness were detected

| 生境类型<br>Habit types    | 种丰度*<br>Species richness* | 采样强度**<br>Sampling effort | 检测方式<br>Detection methods |
|------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| 干热河谷 <sup>[27]</sup>   | 37 种                      | 7 种植物,21 个土壤样品            | AMF 孢子,形态学鉴定              |
| 草原 <sup>[28]</sup>     | 24 taxa                   | 2 种植物,47 个根样              | 根内 AMF, Sanger 测序         |
| 干热河谷 <sup>[16]</sup>   | 74 taxa                   | 3 种植物,15 个根样              | 根内 AMF, Sanger 测序         |
| 热带雨林 <sup>[9]</sup>    | 30 taxa                   | 2 种植物(2 处生境),48 个根样       | 根内 AMF, Sanger 测序         |
| 针叶林 <sup>[29]</sup>    | 34 taxa                   | 5 种植物,90 个根样              | 根内 AMF, Sanger 测序         |
| 针叶林 <sup>[25]</sup>    | 47 taxa                   | 10 种植物,458 个根样            | 根内 AMF, 454 焦磷酸测序         |
| 多生境*** <sup>[30]</sup> | 73 taxa                   | 1 种植物(14 处生境),232 个根样     | 根内 AMF, 454 焦磷酸测序         |
| 温带草原 <sup>[31]</sup>   | 70 taxa                   | 16 种植物,59 个根样             | 根内 AMF, 454 焦磷酸测序         |

\* 在运用分子学方法的研究中采用 AMF 分类单元(taxa)的数目表征; \*\* 调查的寄主植物种类数量及采集的根样总数; \*\*\* 阔叶林、针叶林、植物园及人工温室

## 2 AMF 物种多样性的影响因素

在生态系统中能够影响 AMF 物种多样性的因素很多;每一处生境中 AMF 的物种多样性及其分布特征都是由各种生物和非生物因素共同作用的结果。

### 2.1 寄主植物

作为生活在植物根内的专性共生真菌,AMF 的物种多样性水平受到寄主植物的影响是显而易见的。由于不同植物在生理代谢、根系形态结构与分泌物等方面可以存在较大差异,这必然会影响到 AMF 对寄主植物的识别和感染,进而影响到 AMF 的生长发育、产孢、分布、群落组成、多样性等<sup>[33]</sup>。

到目前为止,关于寄主植物对 AMF 物种多样性影响的研究通常都是在植物种的水平进行的探讨。不少研究发现,在相同或者类似的生境中,不同种类寄主植物根内或根际的 AMF 物种多样性通常存在较大的差异<sup>[34]</sup>,证实了寄主植物种类对 AMF 物种多样性的重要影响。然而,也有研究发现植物种类对 AMF 多样性并无明显影响<sup>[32]</sup>。因此,寄主种类对 AMF 物种多样性的影响应该是与特定的生境、植物种类以及 AMF 类型密切相关的<sup>[20]</sup>。在植物种以下水平,关于不同品种(基因型)寄主植物对 AMF 物种多样性影响的研究则尚不多见。郭绍霞和刘润进<sup>[35]</sup>调查了同一生境不同牡丹(*Paeonia suffruticosa*)品种根际土壤中 AMF 孢子的密度、种属组成、物种多样性指数等,发现不同品种的牡丹能促进或抑制不同 AMF 种类的生长发育,进而影响根际 AMF 的多样性和群落特征。Hannula 等<sup>[36]</sup>采用末端限制性长度多态性(T-RFLP)的方法监测了大田控制试验中六个不同土豆(*Solanum tuberosum*)品种根围 AMF 的群落结构及多样性,发现寄主品种的差异对根围 AMF 的多样性和群落结构并无明显的影响。因此,不同品种或基因型的植物对 AMF 物种多样性是否存在影响、影响的强度及影响机制尚需进一步的研究才能明确。近年来,在群落水平研究寄主植物对 AMF 物种多样性的影响成为菌根领域受到广泛关注的课题。由于不同种类的寄主植物对 AMF 的偏好性、专一性及作用方式通常存在较大差异,植物的群落结构及多样性必然会对该生境中 AMF 的种类组成和物种多样性产生深刻的影响。不少研究发现,在植物多样性高的生境中 AMF 的物种多样性水平往往也较高<sup>[9,16]</sup>;因此,寄主植物的群落多样性可能是决定 AMF 物种多样性的重要因素<sup>[33,37-38]</sup>。然而,对于这一结果也可以有不同的解释,即 AMF 的物种多样性可能也是影响植物群落多样性的一个重要因子<sup>[39]</sup>。事实上,AMF 的物种多样性和植物群落多样性应该是一种相互影响、相互作用的关系<sup>[3]</sup>。

## 2.2 环境因子

环境因子对 AMF 物种多样性的影响一直是菌根研究领域的重要内容。在影响 AMF 多样性的各种环境因素当中,报道得最多的是土壤状况对 AMF 物种多样性的影响。迄今为止,关于土壤理化因子对土壤中 AMF 孢子种类组成影响的研究已经很多报道<sup>[34]</sup>。Oehl 等<sup>[40]</sup>调查了 16 个不同生态样区土壤中 AMF 孢子的种类组成及多样性,发现土壤类型能强烈影响 AMF 孢子的群落结构及多样性水平。Antoninka 等<sup>[41]</sup>在一处草地生态系统中开展的研究表明,长期(7a)施用 N 肥能显著降土壤中 AMF 孢子的密度及种类多样性。Gosling 等<sup>[42]</sup>的研究发现,向农田生态系统中添加适量有机质能够明显提高农田土壤中 AMF 孢子种类的多样性。此外,关于土壤理化因子对寄主根内 AMF 物种多样性影响的研究也有部分报道。Wirsel<sup>[43]</sup>采用分子学方法调查了一处湿地生态系统中分布在不同类型土壤中的芦苇(*Phragmites australis*)根内 AMF 感染强度和物种多样性,发现寄主植物根围土壤的理化特征是芦苇根内 AMF 感染强度和多样性的决定性因子。van Diepen 等<sup>[44]</sup>在一处硬木森林中开展的研究发现,长期(>12a)施用外源 N 能够强烈影响该生境中 AMF 的群落结构,并显著降低寄主植物根内 AMF 的物种多样性。Zarei 等<sup>[45]</sup>和 Martínez-García 等<sup>[15]</sup>的研究也都表明,土壤理化因子是影响寄主植物根内以及根际 AMF 的群落结构和多样性的重要影响因素。因此,土壤性状无论是对于根际 AMF 孢子群落还是根内 AMF 种类的多样性水平均具有重要的影响。

除了土壤理化因子之外,还有不少研究报道了其它环境因素对 AMF 物种多样性的影响。Wang 等<sup>[20]</sup>采用分子学手段调查了一处红树林湿地生态系统中的 AMF 多样性,发现淹水强度是影响湿地植物根内 AMF 多样性的决定性因子。Gai 等<sup>[46]</sup>调查了西藏色拉山在不同海拔分布的寄主植物与 AMF 的共生状况,发现随着海拔的增加,AMF 的感染强度、根际土壤中的孢子密度及种类多样性均呈现下降的趋势。Wu 等<sup>[47]</sup>调查了富士山在不同海拔高度均有分布的四种寄主植物根内以及根际的 AMF 物种多样性,发现 AMF 的物种多样性水平呈现随海拔升高而下降的规律;他们认为,这可能是由不同海拔高度的植物群落结构、土壤理化性质存在差异所导致的。还有研究发现,季节变化对寄主植物根内 AMF 的物种多样性具有显著的影响<sup>[9-10]</sup>;Dumbrell 等<sup>[31]</sup>运用最新的焦磷酸测序技术检测了一处温带草原生境中部分寄主植物根内的 AMF 群落结构,发现寄主根内 AMF 的物种多样性及群落组成在冬季和夏季存在明显的差异。季节变化对 AMF 多样性的影响主要是由于寄主植物根系的物候学特征、寄主植物以及 AMF 孢子的周边环境因子(如温度、日照时间、水分等)等随季节变化而引起的<sup>[9-10,31]</sup>。近年来,关于全球气候变化(如气温增加、大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高等)对 AMF 多样性影响的研究受到关注。不少研究表明,在一定范围内 CO<sub>2</sub> 浓度的升高能够促进寄主植物的光合作用,增加碳水化合物向地下部的供应<sup>[48]</sup>,进而提高根际 AMF 的侵染强度和物种多样性<sup>[41,49]</sup>。还有研究发现,温度升高同样能够增加寄主植物根围 AMF 的侵染强度和物种多样性<sup>[50]</sup>;一方面是由于温度升高直接促进了 AMF 根外菌丝的分枝与伸长<sup>[51]</sup>,另一方面则是由于温度升高促进了寄主植物的光合作用<sup>[49,51]</sup>。不过也有报道称,温度升高能够提高土壤中 N、P 营养的有效性<sup>[52-53]</sup>,进而减少寄主根围 AMF 的物种多样性。总体上,关于全球气候变化对 AMF 物种多样性的影响尚未阐明;通过较大的时间和空间尺度来探讨全球气候变化对 AMF 物种多样性的影响,将是今后 AMF 物种多样性研究领域值得关注的研究方向。

## 2.3 人类活动

人类活动能够通过直接或者间接的方式对生态系统中 AMF 的物种多样性产生深刻的影响。有研究报道,人类活动的干扰会显著降低生态系统中 AMF 的物种多样性<sup>[54]</sup>。Helgason 等<sup>[55]</sup>的研究结果表明,在农田生态系统中,人为干扰程度大的农田中 AMF 的物种多样性水平通常较低。Lin 等<sup>[56]</sup>利用 454 焦磷酸测序技术测定了华北地区长期(>20a)采用不同施肥方式的农田中 AMF 的多样性及群落结构,发现长期施肥处理(尤其是施用 P 肥和 N 肥)明显降低了农田生境中的 AMF 多样性水平。Schnoor 等<sup>[57]</sup>在一处半人工草地生态系统中的研究发现,对土壤进行机械翻耕强烈影响了该生境中 AMF 的群落结构,并显著降低了 AMF 的物种多样性。Daniell 等<sup>[58]</sup>和 Rosendahl 等<sup>[59]</sup>的研究结果也表明,频繁的人为干扰对寄主植物根内 AMF 的多样性和群落结构均存在巨大影响。然而,关于人为干扰对 AMF 多样性的影响也有不同的报道。Öpik 等<sup>[29]</sup>采用

分子学手段调查了一处针叶林生境中 5 种寄主植物根内 AMF 的群落结构和多样性,发现一定强度的人为扰动对寄主根内 AMF 的群落结构和多样性均无明显的影响。Hijri 等<sup>[60]</sup>和 Vallino 等<sup>[61]</sup>也报道了类似的结果。显然,人类活动对生态系统中 AMF 物种多样性的影响应该是与人为干扰的方式和强度密切相关的。

### 3 AMF 物种多样性的研究方法

传统对 AMF 物种多样性的调查是基于寄主植物根际土壤中 AMF 孢子的形态学鉴定,包括直接从寄主根际分离或者是利用菌根敏感型植物诱导培养获得的 AMF 孢子<sup>[1]</sup>。迄今为止报道的 AMF 种类均是基于该方法鉴定和发现的。然而,随着对 AMF 多样性研究的深入,形态学方法逐渐暴露出以下不足。一方面,根际土壤中的 AMF 孢子无法准确反映寄主根内 AMF 的群落结构,因而无法对植物根内的 AMF 群落动态进行实时监测。由于 AMF 存在部分不产孢子的种类,基于根际土壤中 AMF 孢子的多样性结果往往低估了 AMF 真实的多样性水平。此外,土壤中还存在一些取食 AMF 孢子的生物类群<sup>[62]</sup>以及以 AMF 孢子为寄主的寄生生物<sup>[63]</sup>,导致土壤中 AMF 孢子群落组成与寄主根内的 AMF 种类组成存在较大差异。另一方面,土壤中 AMF 孢子的群落结构及多样性水平的调查结果强烈受到采样时间的影响。Tian 等<sup>[64]</sup>调查了我国华北农田生态系统中 AMF 孢子的群落动态,发现 AMF 孢子的种类组成及多样性水平明显受到种植作物(小麦, *Triticum aestivum*)生长发育期的影响;AMF 孢子的种类多样性在植物需 P 量高的生长期要明显高于其它时期。Li 等<sup>[65]</sup>和 Cuenca 等<sup>[66]</sup>的研究结果也表明,采样时间对 AMF 孢子多样性的调查结果具有重要的影响。最后,AMF 孢子的形态学鉴定在很大程度上依赖于研究人员的经验和文献资料的获取,对于初学者往往具有较大的难度;以形态特征为依据的 AMF 鉴定方法在一定程度上具有不一致性、偶然性和局限性<sup>[16]</sup>。

自 Simon 等<sup>[67]</sup>首次运用分子学技术调查寄主根内 AMF 的多样性以来,以 PCR 为基础的分子学方法已广泛应用于 AMF 的种类鉴定、多样性调查以及群落结构的研究。一般情况下,该方法首先对 AMF 的核糖体小亚基基因、内转录间隔区及/或核糖体大亚基基因片段进行特异性扩增,然后运用变性梯度凝胶电泳<sup>[68]</sup>、单链构象多态性<sup>[69]</sup>、限制性片段长度多态性<sup>[70]</sup>或者末端限制性片段长度多态性<sup>[71]</sup>等技术对扩增片段进行初步的分型分析,最后测定目的片段的 DNA 序列,并开展分子系统发育分析。相比基于 AMF 孢子形态学鉴定的传统手段,分子学方法最大的优点在于能够直接检测寄主根内的 AMF 群落结构和多样性;并且其实验操作更为标准、结果也更为可信<sup>[72]</sup>。因此,它们的运用极大拓展了对不同生境中 AMF 物种多样性的认识,加深了对 AMF 物种多样性的理解。

另一方面,尽管分子学技术较好的弥补了传统形态学方法的缺陷,它们在应用于 AMF 物种多样性的研究中同样面临不少问题。首先,尽管目前已经报道了不少用于 AMF 序列特异性扩增的引物(例如,AM1-NS31<sup>[55]</sup>, AML1-AML2<sup>[73]</sup>),这些引物大多只能扩增部分的已知 AMF 种类<sup>[74]</sup>,导致分子学调查的结果无法全面反映目标寄主根内的 AMF 多样性。其次,尽管技术上的改进已经降低了 Sanger 测序的成本,在样本量较大的情况下 AMF 多样性的分子学调查仍然价格不菲。因此,在运用分子学技术对寄主植物根内的 AMF 多样性进行调查时往往只能选取生境中少数代表性的植物种类进行检测<sup>[26]</sup>,难以全面反映寄主植物根内的 AMF 多样性。最后,AMF 多样性的分子学研究最终获得的是 AMF 的种系型或者分类单元,而不是传统意义上的 AMF“种”。由于目前对于 AMF 种间和种内的基因差异水平尚不清楚<sup>[75]</sup>,用于 AMF 分子进化分析的目标片段通常也无法在种的水平鉴别 AMF<sup>[74]</sup>,导致分子学研究中获得的 AMF 种系型/分类单元难以同传统意义上的 AMF“种”建立明确的对应关系。以上问题的存在一定程度上限制了分子学方法的应用,阻碍了 AMF 物种多样性的研究进展。最近,运用分子学方法研究 AMF 的物种多样性取得了明显的进展。Krüger 等<sup>[74]</sup>设计出 4 组 AMF 特异性的引物混合物,其目的片段所包含的变异位点具备在种的水平区分 AMF 的能力,被推荐作为 AMF 的 DNA 条形码(DNA barcoding)<sup>[76-77]</sup>。Wang 等<sup>[20]</sup>首次报道了该组引物应用于野外 AMF 多样性调查的研究结果,发现除了其扩增片段具有足够的变异位点之外,该组引物具有很高的 AMF 特异性。如果在今后的研究当中能够进一步确认该序列作为 DNA 条形码的可行性,无疑能够极大的推进对 AMF 物种多样性的研究进展。

AMF 物种多样性的研究进展在很大程度上依赖于研究手段的不断进步。近年来快速发展的新一代测序技术,如最新的 454 焦磷酸测序技术(454 pyrosequencing),在对 AMF 物种多样性的研究当中具备了传统分子生物学方法无可比拟的巨大优势。首先,新一代测序技术的测序深度在数量级上远远高于第一代测序技术,可以检测到极微量的 AMF 序列,便于发现寄主根内非优势的 AMF 种类。其次,新一代测序技术在对 AMF 特定的 DNA 序列进行 PCR 扩增之后直接进行测序,无需对目的片段进行克隆、分型分析等操作,其研究结果相对来讲更接近目标生境中 AMF 真实的群落结构。目前,国际上有研究已经报道了运用该技术对 AMF 多样性的调查结果。Öpik 等<sup>[25]</sup>首次报道了运用该技术对一处自然生境中 AMF 多样性的调查结果,发现 454 焦磷酸测序技术可以检测到部分传统分子生物学方法无法检测到的 AMF 分类单元。Dumbrell 等<sup>[31]</sup>和 Gillevet 等<sup>[78]</sup>也报道了类似的研究结果。Moora 等<sup>[30]</sup>运用 454 测序技术调查了分布于不同地区棕榈树(*Trachycarpus fortunei*)根内的 AMF 群落结构;他们从 14 处棕榈树分布生境(包括 4 处自然分布的生境以及 10 处移栽的生境)的目标寄主根内一共检测到 73 个 AMF 分类单元。这些报道不仅充分证明了新一代测序技术在 AMF 物种多样性研究中的巨大应用前景,也在一定程度上支持了全球的 AMF 物种多样性水平被严重低估的观点。随着近年来 454 焦磷酸测序技术在序列可读长度(目前可达到 700—1000 bp)以及成本控制方面的快速发展,可以预见在数年之内该技术将极大的加深人们对 AMF 物种多样性的理解。

#### 4 展望

研究方法的改进与新技术的发展为目前 AMF 物种多样性的研究提供了极好的机遇;有理由相信,AMF 物种多样性的研究将在几年之内取得较大的进展。除了新技术的发展值得期待之外,笔者认为在 AMF 物种多样性研究当中有以下两个方向是需要重点关注的。首先,加强对不同类型生境(尤其是各种特殊的生境类型)中 AMF 的物种多样性及其生态功能的研究,并深入探讨 AMF 的种类组成或多样性水平与它们在生态系统中所发挥的生态功能之间的联系。例如,尽管已经有明确的证据显示湿地生态系统中也广泛存在 AMF 与植物的共生<sup>[19-20,43]</sup>,目前国内外对于各种类型湿地生态系统中 AMF 的物种多样性水平以及 AMF 在湿地生境中的生态功能还所知甚少。其次,结合常规研究方法以及最新的技术手段,通过构建大型永久样地或者开展大尺度(包括时间和空间跨度)调查试验的方式系统的研究 AMF 物种多样性对生境中其它土壤微生物、动物以及植物群落特征的影响机制,以深入理解 AMF 群落对整个生态系统(乃至全球生态系统)的影响及作用机制。

#### References:

- [ 1 ] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal Symbiosis. Cambridge, UK: Academic Press, 2008.
- [ 2 ] Heckman D S, Geiser D M, Eidell B R, Kardos N L, Hedges S B. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science*, 2001, 293(5532): 1129-1133.
- [ 3 ] van der Heijden M G A, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296-310.
- [ 4 ] Morton J B, Benny G L. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*, 1990, 37: 471-491.
- [ 5 ] Schüßler A, Schwarzott D, Walker C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: Phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 2001, 105(12): 1413-1421.
- [ 6 ] Stürmer S L. A history of the taxonomy and systematics of arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the phylum Glomeromycota. *Mycorrhiza*, 2012, 22(4): 247-258.
- [ 7 ] Oehl F, da Silva G A, Goto B T, Sieverding E. Glomeromycota: three new genera and glomoid species reorganized. *Mycotaxon*, 2011, 116(1): 75-120.
- [ 8 ] Gai J P, Christie P, Feng G, Li X L. Twenty years of research on community composition and species distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in China: a review. *Mycorrhiza*, 2006, 16(4): 229-239.
- [ 9 ] Husband R, Herre E A, Turner S L, Gallery R, Young J P W. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association

- over time and space in a tropical forest. *Molecular Ecology*, 2002, 11(12): 2669-2678.
- [10] Santos J C, Finlay R D, Tehler A. Molecular analysis of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing a semi-natural grassland along a fertilization gradient. *New Phytologist*, 2006, 172(1): 159-168.
- [11] van der Gast C J, Gosling P, Tiwari B, Bending G D. Spatial scaling of arbuscular mycorrhizal fungal diversity is affected by farming practice. *New Phytologist*, 2011, 13(1): 241-249.
- [12] Cai X B, Peng Y L, Yang M N, Gai J P. Species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi of *Stipa* L. in alpine grassland in northern Tibet in China. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(20): 6029-6037.
- [13] Liu Y J, He J X, Shi G X, An L Z, Öpik M, Feng H Y. Diverse communities of arbuscular mycorrhizal fungi inhabit sites with very high altitude in Tibet Plateau. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 78(2): 355-365.
- [14] Börstler B, Renker C, Kahmen A, Buscot F. Species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in two mountain meadows with differing management types and levels of plant biodiversity. *Biology and Fertility of Soils*, 2006, 42(4): 286-298.
- [15] Rodríguez-Echeverría S, Freitas H. Diversity of AMF associated with *Ammophila arenaria* ssp. *arundinacea* in Portuguese sand dunes. *Mycorrhiza*, 2006, 16(8): 543-552.
- [16] Li L F, Li T, Zhang Y, Zhao Z W. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and their distribution patterns related to host-plants and habitats in a hot and arid ecosystem, southwest China. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 71(3): 418-427.
- [17] Wilde P, Manal A, Stodden M, Sieverding E, Hildebrandt U, Bothe H. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in roots and soils of two salt marshes. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(6): 1548-1546.
- [18] Zarei M, Köniç S, Hempel S, Nekouei M K, Savaghebi G, Buscot F. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi associated to *Veronica rechingeri* at the Anguran zinc and lead mining region. *Environmental Pollution*, 2008, 156(3): 1277-1283.
- [19] Wang Y T, Qiu Q, Yang Z Y, Hu Z J, Tam N F Y, Xin G R. Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant and Soil*, 2010, 331(1/2): 181-191.
- [20] Wang Y T, Huang Y L, Qiu Q, Xin G R, Yang Z Y, Shi S H. Flooding greatly affects the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi communities in the roots of wetland plants. *PLoS ONE*, 2011, 6(9): e24512.
- [21] Martínez-García L B, Armas C, Miranda J D, Padilla F M, Pugnaire F I. Shrubs influence arbuscular mycorrhizal fungi communities in a semi-arid environment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(3): 682-689.
- [22] Bidartondo M I, Redecker D, Hijri I, Wiemken A, Bruns T D, Domínguez L, Sérsic A, Leake J R, Read D J. Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 2002, 419(6905): 389-392.
- [23] Bever J D. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 465-473.
- [24] Klironomos J N. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 2003, 84(9): 2292-2301.
- [25] Öpik M, Metsis M, Daniell T J, Zobel M, Moora M. Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist*, 2009, 184(2): 424-437.
- [26] Öpik M, Moora M, Liira J, Zobel M. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 2006, 94(4): 778-790.
- [27] Li L F, Li T, Zhao Z W. Differences of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community between a cultivated land, an old field, and a never-cultivated field in a hot and arid ecosystem of southwest China. *Mycorrhiza*, 2007, 17(8): 655-665.
- [28] Vandenkoomhuysen P, Husband R, Daniell T J, Watson I J, Duck J M, Fitter A H, Young J P W. Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Molecular Ecology*, 2002, 11(8): 1555-1564.
- [29] Öpik M, Moora M, Zobel M, Saks Ü, Wheatley R, Wright F, Daniell T. High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest. *New Phytologist*, 2008, 179(3): 867-876.
- [30] Moora M, Berger S, Davison J, Öpik M, Bommarco R, Bruehlheide H, Kühn I, Kunin K E, Metsis M, Rortais A, Vanatoa A, Vanatoa E, Stout J C, Truusa M, Westphal C, Zobel M, Walther G. Alien plants associate with widespread generalist arbuscular mycorrhizal fungal taxa: evidence from a continental-scale study using massively parallel 454 sequencing. *Journal of Biogeography*, 2011, 38(7): 1305-1317.
- [31] Dumbrell A J, Ashton P D, Aziz N, Feng G, Nelson M, Dytham C, Fitter A H, Helgason T. Distinct seasonal assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by massively parallel pyrosequencing. *New Phytologist*, 2011, 190(3): 794-804.
- [32] Bever J D, Schultz P A, Pringle A, Morton J B. Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *Bioscience*, 2001, 51(11): 923-931.
- [33] 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.
- [34] Liu R J, Chen Y L. *Mycorrhizology*. Beijing: Science Press, 2007.

- [35] Guo S X, Liu R J. Effects of different peony cultivars on community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in rhizosphere soil. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(8): 1993-1997.
- [36] Hannula S E, de Boer W, van Veen J A. In situ dynamics of soil fungal communities under different genotypes of potato, including a genetically modified cultivar. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(12): 2211-2223.
- [37] Burrows R, Pfleger F. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany*, 2002, 80(2): 120-130.
- [38] Liu R J, Jiao H, Li Y, Li M, Zhu X C. Research advances in species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(9): 2301-2307.
- [39] Maherali H, Klironomos J N. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, 2007, 316(5832): 1746-1748.
- [40] Oehl F, Laczo E, Bogenrieder A, Stahr K, Bösch R, van der Heijden M, Sieverding E. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(5): 724-738.
- [41] Antoninka A, Reich P B, Johnson N C. Seven years of carbon dioxide enrichment, nitrogen fertilization and plant diversity influence arbuscular mycorrhizal fungi in a grassland ecosystem. *New Phytologist*, 2011, 192(1): 200-214.
- [42] Gosling P, Ozaki A, Jones J, Turner M, Rayns F, Bending G D. Organic management of tilled agricultural soils results in a rapid increase in colonisation potential and spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2010, 139(1/2): 273-279.
- [43] Wiersel S G R. Homogenous stands of a wetland grass harbour diverse consortia of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 48(2): 129-138.
- [44] van Diepen L T A, Lilleskov E A, Pregitzer K S. Simulated nitrogen deposition affects community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in northern hardwood forests. *Molecular Ecology*, 2011, 20(4): 799-811.
- [45] Zarei M, Hempel S, Wubet T, Schäfer T, Savaghebi G, Jouzani G S, Nekouei M K, Buscot F. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil chemical properties and heavy metal contamination. *Environmental Pollution*, 2010, 158(8): 2757-2765.
- [46] Gai J P, Tian H, Yang F Y, Christie P, Li X L, Klironomos J N. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity along a Tibetan elevation gradient. *Pedobiologia-International Journal of Soil Biology*, 2012, 55(3): 145-151.
- [47] Wu B Y, Hogetsu T, Isobe K, Ishii R. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert on the south-east slope of Mount Fuji. *Mycorrhiza*, 2007, 17(6): 495-506.
- [48] Adair C E, Reich P B, Hobbie S E, Knops J M H. Interactive effects of time, CO<sub>2</sub>, N and diversity on total belowground carbon allocation and ecosystem carbon storage in a grassland community. *Ecosystems*, 2009, 12(6): 1037-1052.
- [49] Zavalloni C, Vicca S, Büscher M, de la Providencia I E, de Boulois H D, Declerck S, Nijs I, Ceulemans R. Exposure to warming and CO<sub>2</sub> enrichment promotes greater above-ground biomass, nitrogen, phosphorus and arbuscular mycorrhizal colonization in newly established grasslands. *Plant and Soil*, 2012, doi: 10.1007/s11104-012-1190-y.
- [50] Olsrud M, Carlsson B Å, Svensson B M, Michelsen A, Mellillo J M. Responses of fungal root colonization, plant cover and leaf nutrients to long-term exposure to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and warming in a subarctic birch forest understory. *Global Change Biology*, 2010, 16(6): 1820-1829.
- [51] Hawkes C V, Hartley I P, Ineson P, Itter A F. Soil temperature affects carbon allocation within arbuscular mycorrhizal networks and carbon transport from plant to fungus. *Global Change Biology*, 2008, 14(5): 1181-1190.
- [52] Emmett B A, Beier C, Estiarte M, Tietema A, Kristensen H L, Williams D, Penuelas J, Schmidt I, Sowerby A. The response of soil processes to climate change: results from manipulation studies of shrublands across an environmental gradient. *Ecosystems*, 2004, 7(6): 625-637.
- [53] Jonasson S, Castro J, Michelsen A. Litter, warming and plants affect respiration and allocation of soil microbial and plant C, N and P in arctic mesocosms. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(7): 1129-1139.
- [54] Whitfield L, Richards A J, Rimmer D L. Relationships between soil heavy metal concentration and mycorrhizal colonisation in *Thymus polytrichus* in northern England. *Mycorrhiza*, 2004, 14(1): 55-62.
- [55] Helgason T, Daniell T J, Husband R, Fitter A H, Young J P W. Ploughing up the wood-wide web? *Nature*, 1998, 394(6692): 431-431.
- [56] Lin X G, Feng Y Z, Zhang H Y, Chen R R, Wang J H, Zhang J B, Chu H Y. Long-term balanced fertilization decreases arbuscular mycorrhizal fungal diversity in an arable soil in north China revealed by 454 pyrosequencing. *Environmental Science and Technology*, 2012, 46(11): 5764-5771.
- [57] Schnoor T K, Lekberg Y, Rosendahl S, Olsson P A. Mechanical soil disturbance as a determinant of arbuscular mycorrhizal fungal communities in semi-natural grassland. *Mycorrhiza*, 2011, 21(3): 211-220.
- [58] Daniell T L, Husband R, Fitter A H, Young J P W. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising arable crops. *FEMS Microbiology Ecology*, 2001, 36(2/3): 203-209.
- [59] Rosendahl S, Matzen H. Genetic structure of arbuscular mycorrhizal populations in fallow and cultivated soils. *New Phytologist*, 2008, 179(4):

1154-1161.

- [60] Hijri I, Sykorova Z, Oehl F, Ineichen K, Mäder P, Wiemken A, Redecker D. Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. *Molecular Ecology*, 2006, 15(8): 2277-2289.
- [61] 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.
- [62] Mangan S A, Adler G H. Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats (*Proechimys semispinosus*) in eight isolated populations. *Journal of Tropical Ecology*, 1999, 15(6): 779-790.
- [63] Roesti D, Ineichen K, Braissant O, Redecker D, Wiemken A, Aragno M. Bacteria associated with spores of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus geosporum* and *Glomus constrictum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(11): 6673-6679.
- [64] Tian H, Drijber R A, Niu X S, Zhang J L, Li X L. Spatio-temporal dynamics of an indigenous arbuscular mycorrhizal fungal community in an intensively managed maize agroecosystem in North China. *Applied Soil Ecology*, 2011, 47(3): 141-152.
- [65] Li Y P, He X L, Zhao L L. Tempo-spatial dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi under clonal plant *Psammodloa villosa* Trin. Bor in Mu Us sandland. *European Journal of Soil Biology*, 2010, 46(5): 295-301.
- [66] Cuenca G, Lovera M. Seasonal variation and distribution at different soil depths of arbuscular mycorrhizal fungi spores in a tropical sclerophyllous shrubland. *Botany*, 2010, 88(1): 54-64.
- [67] Simon L, Lalonde M, Bruns T D. Specific amplification of 18S ribosomal genes from VA endomycorrhizal fungi colonizing roots. *Applied and Environmental Microbiology*, 1992, 58: 291-295.
- [68] Oliveira C A, Sá N M H, Gomes E A, Marriel I E, Scotti M R, Guimarães C T, Schaffert R E, Alves V M C. Assessment of the mycorrhizal community in the rhizosphere of maize (*Zea mays* L.) genotypes contrasting for phosphorus efficiency in the acid savannas of Brazil using denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE). *Applied Soil Ecology*, 2009, 41(3): 249-258.
- [69] Kjølner R, Rosendahl S. Detection of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales) in roots by nested PCR and SSCP (Single Stranded Conformation Polymorphism). *Plant and Soil*, 2000, 226(2): 189-196.
- [70] Zarei M, König S, Hempel S, Nekouei M K, Savaghebi G, Buscot F. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi associated to *Veronica reicheri* at the Anguran zinc and lead mining region. *Environmental Pollution*, 2008, 156(3): 1277-1683.
- [71] 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.
- [72] Scheublin T R, Ridgway K P, Young J P W, van der Heijden M G A. Nonlegumes, legumes, and root nodules harbor different arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(10): 6240-6246.
- [73] Lee J, Lee S, Young J P W. Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 65(2): 339-349.
- [74] Krüger M, Stockinger H, Krüger C, Schüßler A. DNA-based species level detection of *Glomeromycota*: one PCR primer set for all arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 2009, 183(1): 212-223.
- [75] Börstler B, Raab P A, Thiéry O, Morton J B, Redecker D. Genetic diversity of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as determined by mitochondrial large subunit rRNA gene sequences is considerably higher than previously expected. *New Phytologist*, 2008, 180(2): 452-465.
- [76] Stockinger H, Krüger M, Schüßler A. DNA barcoding of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 2010, 187(2): 461-476.
- [77] Krüger M, Krüger C, Walker C, Stockinger H, Schüßler A. Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from phylum to species level. *New Phytologist*, 2012, 193(4): 970-984.
- [78] Gillevet P M, Sikaroodi M, Torzilli A P. Analyzing salt-marsh fungal diversity: comparing ARISA fingerprinting with clone sequencing and pyrosequencing. *Fungal Ecology*, 2009, 2(4): 160-167.

#### 参考文献:

- [12] 蔡晓布, 彭岳林, 杨敏娜, 盖京苹. 藏北高寒草原针茅属植物 AM 真菌的物种多样性. *生态学报*, 2011, 31(20): 6029-6037.
- [34] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007.
- [35] 郭绍霞, 刘润进. 不同品种牡丹对丛枝菌根真菌群落结构的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(8): 1993-1997.
- [38] 刘润进, 焦惠, 李岩, 李敏, 朱新产. 丛枝菌根真菌物种多样性研究进展. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2301-2307.

# ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33, No. 3 February, 2013 (Semimonthly)

## CONTENTS

### Ecosystem Service Simulation and Management

- Securing Natural Capital and Human Well-Being: Innovation and Impact in China ..... Gretchen C. Daily, Ouyang Zhiyun, Zheng Hua, et al (677)
- Establishment of ecological compensation mechanisms in China: perspectives and strategies ..... OUYANG Zhiyun, ZHENG Hua, YUE Ping (686)
- Regional cooperation mechanism and sustainable livelihoods: a case study on paddy land conversion program (PLCP) ..... LIANG Yicheng, LIU Gang, MA Dongchun, et al (693)
- Progress and perspectives of ecosystem services management ..... ZHENG Hua, LI Yifeng, OUYANG Zhiyun, et al (702)
- Ecosystem services valuation and its regulation in Baiyangdian basin: Based on InVEST model ..... BAI Yang, ZHENG Hua, ZHUANG Changwei, et al (711)
- Identification of hotspots for biodiversity conservation in the Wenchuan earthquake-hit area ..... XU Pei, WANG Yukuan, YANG Jinfeng, et al (718)
- Effects of land use change on ecosystem services: a case study in Miyun reservoir watershed ..... LI Yifeng, LUO Yuechu, LIU Gang, et al (726)
- Impacts of forest eco-benefit tax on industry price levels in Shaanxi Province, China ..... LI Jie, LIU Zhengnan, HAN Xiuhua (737)
- Spatial characteristics of soil conservation service and its impact factors in Hainan Island ..... RAO Enming, XIAO Yi, OUYANG Zhiyun, et al (746)
- Perception and attitudes of local people concerning ecosystem services of culturally protected forests ..... GAO Hong, OUYANG Zhiyun, ZHENG Hua, et al (756)
- Standard of payments for ecosystem services in Sanjiangyuan Natural Reserve ..... LI Yifeng, LUO Yuzhu, ZHENG Hua, et al (764)
- Natural landscape valuation of Wulingyuan Scenic Area in Zhangjiajie City ..... CHENG Cheng, XIAO Yi, OUYANG Zhiyun, et al (771)
- Satellite-based monitoring and appraising vegetation growth in national key regions of ecological protection ..... HOU Peng, WANG Qiao, FANG Zhi, et al (780)
- Spatial Pattern of Water Retention in Dujiangyan County ..... FU Bin, XU Pei, WANG Yukuan, et al (789)
- Spatial distribution of carbon storage function and seismic damage in wenchuan earthquake stricken areas ..... PENG Yi, WANG Yukuan, FU Bin, et al (798)

### Frontiers and Comprehensive Review

- The Porter Hypothesis: a literature review on the relationship between eco-innovation and environmental regulation ..... DONG Ying, SHI Lei (809)
- Ecological protection and well-being ..... LI Huimei, ZHANG Anlu (825)
- An overview of the updated classification system and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi ..... WANG Yutao, XIN Guorong, LI Shaoshan (834)

### Autecology & Fundamentals

- Evaporation paradox in the northern and southern regions of the Qinling Mountains ..... JIANG Chong, WANG Fei, LIU Sijie, et al (844)
- The diet composition and trophic niche of main herbivores in the Inner Mongolia Desert steppe ..... LIU Guihe, WANG Guojie, WANG Shiping, et al (856)
- Abstraction and analysis of vegetation information based on object-oriented and spectra features ..... CUI Yijiao, ZHU Lin, ZHAO Lijuan (867)
- Hyperspectral estimation models for photosynthetic pigment contents in leaves of *Eucalyptus* ..... ZHANG Yonghe, CHEN Wenhui, GUO Qiaoying, et al (876)
- Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Pterocarya stenoptera* seedlings to submergence and drought alternation ..... WANG Zhenxia, WEI Hong, LÜ Qian, et al (888)

|                                                                                                                                                                      |                                                        |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| Effect of flooding stress on growth and photosynthesis characteristics of <i>Salix integra</i> .....                                                                 |                                                        |
| .....                                                                                                                                                                | ZHAO Hongfei, ZHAO Yang, ZHANG Chi, et al ( 898 )      |
| Water consumption of pear jujube trees ( <i>Ziziphus jujuba</i> Mill. ) and its correlation with trunk diameter during flowering and fruit development periods ..... | ZHANG Linlin, WANG Youke, HAN Lixin, et al ( 907 )     |
| Estimation of nitrogen nutrient index on SPAD value of top leaves in wheat .....                                                                                     |                                                        |
| .....                                                                                                                                                                | ZHAO Ben, YAO Xia, TIAN Yongchao, et al ( 916 )        |
| <b>Population, Community and Ecosystem</b>                                                                                                                           |                                                        |
| Carbon and nitrogen storage under different plantations in subtropical south China .....                                                                             |                                                        |
| .....                                                                                                                                                                | WANG Weixia, SHI Zuomin, LUO Da, et al ( 925 )         |
| Impact on water and soil conservation of different bandwidths in low-efficiency cypress forest transformation .....                                                  |                                                        |
| .....                                                                                                                                                                | LI Yanqiong, GONG Gutang, ZHENG Shaowei, et al ( 934 ) |
| Seasonal changes of phytoplankton community structure in Jinshuitan Reservoir, Zhejiang, China .....                                                                 |                                                        |
| .....                                                                                                                                                                | ZHANG Hua, HU Hongjun , CHAO Aimin, et al ( 944 )      |
| Winter carrying capacity and the optimum population density of wild boar in fenghuang Mountains National Nature Reserve of Heilongjiang Province .....               | MENG Gentong, ZHANG Minghai, ZHOU Shaochun ( 957 )     |
| Diversity of ground-dwelling spider community in different restoring times of post-fire forest, Cangshan Mountain, Yunnan Province .....                             |                                                        |
| .....                                                                                                                                                                | MA Yanyan, LI Qiao, FENG Ping, et al ( 964 )           |
| <b>Landscape, Regional and Global Ecology</b>                                                                                                                        |                                                        |
| Drought characteristics in the shiyang river basin during the recent 50 years based on a composite index .....                                                       |                                                        |
| .....                                                                                                                                                                | ZHANG Tiaofeng, ZHANG Bo, WANG Youheng, et al ( 975 )  |
| Land use spatial distribution modeling based on CLUE-S model in the Huangshui River Basin .....                                                                      |                                                        |
| .....                                                                                                                                                                | FENG Shichao, GAO Xiaohong, GU Juan, et al ( 985 )     |
| <b>Research Notes</b>                                                                                                                                                |                                                        |
| Patterns of terrestrial anthropogenic impacts on coastal wetlands in three city clusters in China .....                                                              | WANG Yijie, YU Shen ( 998 )                            |
| Eutrophication development and its key affected factors in the Yanghe Reservoir .....                                                                                | WANG Liping, ZHENG Binghui ( 1011 )                    |

# 《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 33 卷 第 3 期 (2013 年 2 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 3 (February, 2013)

|               |                                                                                                                    |                 |                                                                                                                                                                                 |
|---------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 编 辑           | 《生态学报》编辑部<br>地址:北京海淀区双清路 18 号<br>邮政编码:100085<br>电话:(010)62941099<br>www.ecologica.cn<br>shengtaixuebao@rcees.ac.cn | Edited by       | Editorial board of<br>ACTA ECOLOGICA SINICA<br>Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China<br>Tel:(010)62941099<br>www.ecologica.cn<br>shengtaixuebao@rcees.ac.cn |
| 主 编           | 王如松                                                                                                                | Editor-in-chief | WANG Rusong                                                                                                                                                                     |
| 主 管           | 中国科学技术协会                                                                                                           | Supervised by   | China Association for Science and Technology                                                                                                                                    |
| 主 办           | 中国生态学学会<br>中国科学院生态环境研究中心<br>地址:北京海淀区双清路 18 号<br>邮政编码:100085                                                        | Sponsored by    | Ecological Society of China<br>Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS<br>Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China                                 |
| 出 版           | 科 学 出 版 社<br>地址:北京东黄城根北街 16 号<br>邮政编码:100717                                                                       | Published by    | Science Press<br>Add:16 Donghuangchenggen North Street,<br>Beijing 100717, China                                                                                                |
| 印 刷           | 北京北林印刷厂                                                                                                            | Printed by      | Beijing Bei Lin Printing House,<br>Beijing 100083, China                                                                                                                        |
| 发 行           | 科 学 出 版 社<br>地址:东黄城根北街 16 号<br>邮政编码:100717<br>电话:(010)64034563<br>E-mail:journal@cspg.net                          | Distributed by  | Science Press<br>Add:16 Donghuangchenggen North<br>Street, Beijing 100717, China<br>Tel:(010)64034563<br>E-mail:journal@cspg.net                                                |
| 订 购           | 全国各地邮局                                                                                                             | Domestic        | All Local Post Offices in China                                                                                                                                                 |
| 国外发行          | 中国国际图书贸易总公司<br>地址:北京 399 信箱<br>邮政编码:100044                                                                         | Foreign         | China International Book Trading<br>Corporation<br>Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China                                                                                      |
| 广告经营<br>许 可 证 | 京海工商广字第 8013 号                                                                                                     |                 |                                                                                                                                                                                 |



ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元