

DOI: 10.5846/stxb201412042407

韦莉莉, 卢昌熠, 丁晶, 俞慎. 丛枝菌根真菌参与下植物-土壤系统的养分交流及调控. 生态学报, 2016, 36(14): - .

Wei L L, Lu C Y, Ding J, Yu S. Functional relationships between Arbuscular mycorrhizal symbionts and nutrient dynamics in plant-soil-microbe system. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(14): - .

丛枝菌根真菌参与下植物-土壤系统的养分交流及调控

韦莉莉^{1,*}, 卢昌熠^{1,2}, 丁晶^{1,2}, 俞慎¹

1 中国科学院城市环境研究所, 厦门 361021

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:近几年随着有机农业的发展,丛枝菌根的作用受到特别关注。丛枝菌根是由植物根系与丛枝菌根真菌(AMF)形成的一种共生体。在植物-AMF-土壤系统中,AMF 为植物提供 N、P 等营养的同时从根系得到所需的 C。研究概述了植物-AMF-土壤系统中 C、N、P 等营养物质的交流以及 AMF 与土壤微生物的互作关系。丛枝菌根的形成可显著提高植物对 P 的吸收,且在高 P 条件下多余的 P 可储存于 AMF 中。AMF 对土壤 N 循环的影响相当复杂,可能参与调控 N 循环的多个过程,如硝化作用、反硝化作用和氨氧化作用等。在有机质丰富的土壤中 AMF 菌丝可快速扩增并吸收其中的 N,主要供菌丝自身所需,只有一小部分传递给植物。AMF 对土壤 C 库的影响尚存争议,可能存在时间尺度的差异。短期内可活化土壤 C,而在长期尺度上可能有利于土壤 C 的储存。AMF 能够通过改变土壤微生物群落结构而影响植物-土壤体系的物质交流。AMF 与解磷菌、根瘤菌和放线菌的协同增效作用可促进土壤有机质的降解或增强其固氮能力;AMF 对氨氧化菌的抑制作用可降低氨的氧化减少 N₂O 的释放。AMF 与外生共生真菌 EMF 共存时,表现出协同增效作用,但 EMF 的优先定殖会限制 AMF 的侵染。AMF 不同类群之间则主要表现为竞争和拮抗关系。AMF 与土壤微生物之间的互作关系受土壤无机环境的影响,在养分亏缺条件下微生物之间往往表现为竞争关系。因植物、AMF 与土壤微生物之间存在复杂的互作关系,为此 AMF 并不总是表现出其对植物营养的促进作用。目前关于 AMF 的作用机理仍以假说为主,需要进一步的实验验证。在植物-AMF-土壤系统中 N 与 C 的交流和 P 与 C 的交流并未表现出一致性,对 N、P 循环相互关系的进一步探讨有助于深入理解植物-土壤体系中的养分循环。植物、AMF 和土壤微生物的养分来源及其对养分的相对需求强度和吸收效率尚未可知,因此无法深入理解 AMF 在植物-土壤体系中养分交流和转化的作用。另外,在方法上,传统的土壤学方法在养分动态研究中存在局限性,现代分子生物学手段和化学计量学的结合值得尝试。

关键词:丛枝菌根;根际;土壤微生物;养分循环;植物-AMF-土壤系统

Functional relationships between Arbuscular mycorrhizal symbionts and nutrient dynamics in plant-soil-microbe system

WEI Lili^{1,*}, LU Changyi^{1,2}, DING Jing^{1,2}, YU Shen¹

1 Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Science, Xiamen 361021, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal symbioses (AM symbioses), formed between Arbuscular mycorrhizal fungi (AMFs) and the majority (ca. 80%) of terrestrial plants, play an important part in the regulation of nutrient cycling in plant-soil systems. Owing to their potentially promising role in sustainable agriculture, AM symbioses have attracted increasing interest

基金项目:中国科学院战略性先导科技专项(B类)“土壤-生物系统功能及其调控”(XDB15030301);国家自然科学基金(31070463)

收稿日期:2014-12-04; **网络出版日期:**2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: llwei@iue.ac.cn

in the last decade. This review emphasized the functional interrelations among AM symbioses, soil free-living microbes, and the dynamics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in plant-soil systems. The contribution of AM symbioses to plant P has become central to our understanding of AM symbiotic function over the past few decades. There is accumulating evidence that plant P uptake is bidirectionally regulated by AM symbioses. More specifically, plant P uptake is enhanced by AMF infection when the soil is P deficient, but when there is excessive soil P, its transfer to the plant is restricted and excessive P accumulates in hyphae, spores, or vessels. The ability of plants to take in P has been correlated with the volume of soil that their roots can explore. However, in the presence of AMF, mycorrhizal P uptake becomes the dominant pathway, even though plant growth or total P uptake may not be enhanced by the interaction. A benefit of AMF infection to plant P uptake is associated with carboxylate exudation produced by hyphae, which promote the mineralization and disaggregation of organic matter through enhancing the activities of phosphate-solubilizing bacteria. Comparatively, the effects of AMFs on N cycling are particularly complex since fungi are likely involved in all N processes. Arbuscular mycorrhizal fungi can take up both inorganic N and low-molecular-weight organic N from soil organic matter, which is primarily used by the fungus, with only a small amount being transferred to the roots. Arbuscular mycorrhizal fungi can also reduce N loss by regulating the trade-off between nitrification and denitrification, through reducing the concentrations of soil mineral N due to AMF uptake, improving rhizosphere aggregate stability, and decreasing the pH of soil subjected to AMF inoculation. Nitrogen loss as N_2O is reduced as well from the soil inoculation with exogenous AMF. The reduction of N_2O emissions is related to the shift of microbial community composition with the decrease of the microbial community responsible for N_2O production and the increase of those microbial groups responsible for N_2O consumption. Other soil microorganisms, including ammonia-oxidizing bacteria, can be suppressed by AMF infection, which also contributes to reduced N_2O production. Arbuscular mycorrhizal fungi can also be associated with other root symbionts such as root nodules. While the exact mechanisms remain unclear, it is generally believed that AMFs deliver nutrients (such as P) for N fixation in nodules or by enhancing the activity of rhizobia. Because of increasing concerns regarding global climate change, AMF contribution to soil C storage has attracted considerable attention in recent years. Whether AMFs facilitate soil C sequestration or induce soil C loss remains under debate. One proposed explanation is that if AMFs promote soil C storage, then this becomes a short-term liability through the stimulation of organic matter decomposition and acceleration of litter degradation, while the long-term benefits include the incorporation of organic matter into soil aggregates and increased litter production due to enhanced plant growth. The flux of nutrient elements in plant - AMF - soil systems are associated with the interactions between AMF and pertinent soil microbes. Arbuscular mycorrhizal fungi generally facilitate the growth of phosphate-solubilizing bacteria, rhizobia, actinomycetes, and ectomycorrhizal fungi (EMF), and the inoculation of actinomycetes also promotes the growth of AMF. However, rhizobia and EMF appear to suppress the colonization and growth of AMF when they arrive before AMF. The interactions between AMF and soil microbes can also be regulated by soil nutrient level, such as the case of low soil nutrient conditions, in which AMFs compete for soil nutrients with free-living soil microbes. Competition can also occur among different AMF taxa. Indeed, the biogeochemical cycles of C, N, and P are interlinked in plant - soil systems, where there is an interaction between free-living soil microorganisms and AMFs, but it is unknown to date how the interactions among soil organisms regulate biogeochemical cycles of soil macro elements. A combined technique that uses both microbiological and stoichiometry methods may be needed to explore this “mystical territory”.

Key Words: Arbuscular mycorrhiza symbiosis; rhizosphere; soil microorganism; nutrient dynamic; plant-soil system

菌根是植物根系与菌根真菌形成的共生体,广泛存在于自然界中,约 80% 的陆地植物能够形成菌根^[1]。其中,丛枝菌根(*Arbuscular mycorrhiza*)是最古老且分布最为广泛的一类菌根^[2],是由丛枝菌根真菌(*Arbuscular mycorrhizal fungi*, AMFs)在植物根细胞内形成的一种分枝共生结构。丛枝菌根真菌不仅存在于自然生态系统

中,还可与大部分农作物的根系形成菌根^[1]。AMF 为宿主植物提供 N、P 等无机养分,同时从宿主植物获得 C 源。植物固定的含碳化合物近 20% 为 AMF 所利用^[3-4]。AMF 作为养分交换的通道,能够促进生态系统地上和地下部分进行养分交流,因而在生态系统养分循环中起重要的调节作用^[5-7]。但过去关注的焦点在于 AMF 对植物营养方面的贡献,很少从植物-AMF-土壤系统,整体考察物质循环及其之间的平衡关系。本文重点阐述植物-AMF-土壤体系的碳氮磷物质流及 AMF 与土壤微生物的互作关系,旨在为今后开展植物养分利用率的协同调控研究和生产实践提供参考。

1 丛枝菌根促进植物-土壤系统的物质交流

1.1 对植物-土壤系统磷的调控

磷素极易被固定于土壤中而使其有效性降低^[8],尤其在 C:P 比较高(>300)的土壤中。因此土壤中有效 P 的水平通常很低,一般只占总 P 的 2%—3%。加之植物对 P 的吸收往往使根际处于低 P 状态,根细胞中的 P 含量远高于根际土壤,使植物对 P 的进一步吸收更加困难,因此 P 的吸收过程需要高亲和转运蛋白(PiTs)的协助,同时消耗代谢释放的能量^[9]。植物在长期进化过程中形成了特定的适应机制协助植物从土壤中摄取 P。其中,菌根的形成可有效地促进植物对土壤 P 的吸收。在形成丛枝菌根的植物体中,AMF 可为植物提供高达 100% 的 P^[10]。

AMF 菌丝可直接从土壤中吸收无机 P,大大扩展了植物吸收 P 的范围。AMF 菌丝的长度远超过植物的根长,在热带森林中,菌丝长度可达根长的 13 倍^[11],覆盖范围可超过根系的 700 倍。同时,AMF 的侵染可引起一系列土壤理化性质的改变,这些变化有可能促进有机 P 的矿化和难溶态 P 的解离。比如,植物对 P 的吸收与菌丝分泌的磷酸酶含量呈正相关,接种 AMF 后的土壤根际磷酸酶活性增加^[12]。但根系和菌丝体的分泌物存在一定差异,致使根际和菌丝圈的理化性质也有所区别,如根际的水解酶活性较高,而菌丝圈的磷酸酶活性较高^[13]。另外,AMF 分泌的有机酸可降低土壤 pH 值,也可能活化土壤 P^[14]。

根系和 AMF 两种吸收途径对植物 P 的相对贡献随 P 含量的变化而不同。在低 P 条件下,植物主要依赖于菌丝对 P 的吸收^[10]。通常菌丝吸收的 P 远超过根系直接吸收的量。模型模拟的结果显示,菌丝吸收 P 的速率比根的吸收速率高一个数量级^[14],根对 P 的吸收甚至可能因接种 AMF 而完全被抑制^[15]。研究表明,虽然接种和未接种作物 P 的吸收总量没有显著差异,但接种作物吸收的 P 大部分来自菌丝^[10]。AMF 对根系吸收的限制可能由两者的竞争所致,也可能由于转运蛋白的减少^[16]。因根的吸收过程需要消耗能量,因此推测 AMF 对根吸收的抑制作用可能在一定程度上能够减少能量的消耗。

在高 P 条件下,AMF 的生物量显著减少^[17]。Balzergue 等观察到在 P 含量高达 750 mM 条件下,豌豆(*Pisum sativum*)根系与 AMF 的物质交流几乎完全停止^[17]。最新的研究表明,在高 P 条件下 AMF 限制 P 向地上部传递。随 P 施入量的增加,未接种的豆科植物地上部的 P 含量增加了 143%,而接种植物地上部分的 P 含量仅增加了 53%,地下部分 P 的增加幅度没有显著差异^[18]。可见,在高 P 条件下多余的 P 可能储存在菌丝里。AMF 在植物 P 吸收方面的研究相对较多,但仍然未能解答土壤高 P 对 AMF 抑制作用的机理。虽然有学者认为独脚金内酯可能参与了调节过程,但在高 P 条件下植物产生的独脚金内酯也随之减少,因而很可能存在其他信号物质参与调节 AMF 的定殖^[18]。

1.2 对植物-土壤系统氮循环的调节

过去普遍认为丛枝菌根主要的贡献在于促进植物对 P 的吸收。但近年来的研究表明,丛枝菌根在 N 素的生物地球化学循环中也发挥着重要的作用^[19]。一方面,AMF 能够直接吸收土壤中的 NH_4^+ ^[20] 和 NO_3^- ^[21] 以及小分子有机氮,如甘氨酸及难降解的有机质壳聚糖等^[22],并迅速传递给植物。其中, NH_4^+ 是 AMF 的主要 N 源^[23-24]。另一方面,丛枝菌根的形成显著影响 N 素的生物吸收与同化、有机 N 矿化、生物固 N、硝化和反硝化,以及淋溶等诸多土壤 N 循环过程(图 1)。丛枝菌根对 N 循环的影响非常复杂。AMF 对 NH_4^+ 的吸收利用限制了硝化作用^[25],同时 AMF 对土壤 NO_3^- 的吸收限制了反硝化作用并降低了淋溶的损失^[24]。另外,丛枝

菌根还能够通过调节土壤团聚体,促进土壤聚合^[26],调节土壤的通气状况,进而影响硝化和反硝化作用之间的平衡。丛枝菌根对硝化作用的影响还可能与 AMF 的分泌物有关。AMF 的分泌物可降低土壤 pH,使硝化作用减弱,导致土壤中 NO_3^- 含量减少^[25]。

最新的研究结果预示,AMF 可能在温室气体控制方面具有重要的调控作用。Storer^[27]通过一系列实验证明,接种 AMF 能够降低土壤 N_2O 的释放。AMF 对 N_2O 的调控主要是通过抑制硝化菌来完成的。因为接种丛枝菌根的植物对 N 的吸收量增加,因而减少了硝化作用的底物,这可能也是 N_2O 排放量减少的原因之一。另外, N_2O 也可能被反硝化细菌所消耗,该过程发生在反硝化作用的最后阶段,并在氧化亚氮还原酶的参与下完成^[28]。因水分条件直接影响氮循环过程,因此推测丛枝菌根对 N_2O 的调控可能还与丛枝菌根对植物水分状态的调节有关^[29]。

近年来的研究发现,丛枝菌根可直接吸收有机质中的 N^[19-23]。同位素示踪实验显示,在有机质斑块中 AMF 菌丝迅速扩增^[19-23],菌丝中高达 31% 的 ^{15}N 来自有机质斑块,并将一小部分吸收的 ^{15}N 传递给宿主植物,但菌丝中的 ^{13}C 并未显著增加^[19]。可见,菌丝吸收的 N 来自有机质降解后的无机含氮化合物。不过目前的研究只观察到 Glomeraceae 类 AMF 具有吸收有机质 N 源的特性,而接种 Gigasporaceae 的菌根对植物 N 吸收的贡献较小^[24-25]。AMF 菌丝并不具有降解有机质的功能^[26],可能通过菌丝分泌物刺激特定微生物群落的生长,加速对有机质的降解,间接影响菌丝对 N 的吸收^[19-25]。而且,AMF 从有机质中吸收的 N 主要用于菌丝自身的生长^[19]。虽然磷脂脂肪酸图谱分析的结果显示,微生物群落结构并未因菌丝的存在而发生改变,但 ^{13}C 磷脂脂肪酸和 DNA 的分析结果表明,AMF 菌丝的介入改变了土壤微生物的组成^[28-30]。Toljander 等验证了菌丝分泌物对土壤微生物组成的改变,并鉴定出菌丝分泌物包含如蔗糖和有机酸等小分子化合物,以及一些尚未鉴别的大分子聚合物^[30]。但上述实验并未探明菌丝分泌物是否促进特定微生物群落,如具有降解有机质功能的微生物群落的生长。

1.3 影响土壤碳库

虽然已有研究观察到丛枝菌根的形成能够加速有机质的降解,但其生态意义并未得到关注。2012 年 Cheng 等在 Science 上发文指出,由于菌根促进表层土新鲜凋落物和土壤有机质的降解,可能影响到土壤碳库的储量^[11]。该文引发了激烈的讨论。Kowalchuk^[31]在同期 Science 上以“Bad news for carbon sequestration?”为题,强调了这一研究结果的生态意义,即丛枝菌根通过促进有机质的降解可能使土壤 CO_2 排放量增加,同时减少土壤 C 库的存量。2013 年,德国和澳大利亚学者联合发表了一篇论述,分析了由丛枝菌根引起的表层有机质降解对生态系统土壤 C 库的短期和长期效应,指出短期内丛枝菌根的存在会引起土壤 C 库的暂时性减少,但从长期来看,多种因素的综合作用反而可能增加土壤 C 的储存^[32]。比如,有机质降解后产生的难降解物质的输入、菌丝的输入、菌丝对土壤团聚体的稳定作用(保护有机质不被降解)、以及植物凋落物输入的增加等,都可能引起土壤有机碳的增加(图 2)^[33-36]。

1.4 丛枝菌根调节下植物-土壤系统中 C、N、P 的交互作用

AMF 与宿主植物之间的物质交流处于动态平衡中,随植物-AMF-土壤系统中能量和养分状态而进行调整。AMF 与根系的相互识别和物质交流依赖于信号物质的调控。根系分泌的独脚金内酯能够促进 AMF 的代谢和分枝,AMF 则分泌信号物质刺激根系做出响应^[3]。在缺 P 条件下,根系选择性地为传递较多养分的菌丝提供较多的 C。比如,向贫瘠土壤中添加少量或适量的 P,菌根根际的水溶性 C 含量增加^[16];但当植物体

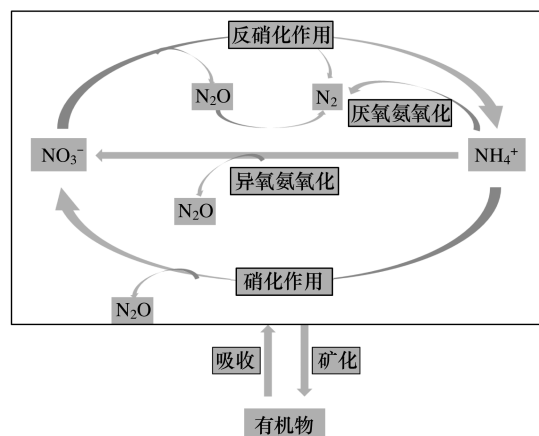


图 1 丛枝菌根参与调控的土壤氮循环过程示意图

Fig.1 Nitrogen processes regulated by AMF

内 P 含量较高时,根向 AMF 提供的 C 则减少^[18]。根系提供的 C 是 AMF 的唯一碳源,因此植物的生长状况直接影响 AMF 可获得的碳量。遮荫处理后植物供给 AMF 的 C 减少,但在根际添加蔗糖后,根系和 AMF 吸收利用的 C 量均随之增加^[19]。Konvalinková 等^[37]观察到,即使是短期的遮荫处理对 AMF 的功能也会产生较大的影响,AMF 传递给植物的 P 显著减少,虽然定殖率和菌丝的生长未出现显著变化。离体实验的结果显示,当外源 C 的供给减半,AMF(*Glomus intraradices*)的孢子和菌丝里能累积高达 7 倍的 P,占真菌干重的 4%^[38]。在低 C 条件下,菌丝未减弱自身的生长但限制了养分向植物的传递。储存在 AMF 里的 P 主要以复合磷酸盐的形式存在,植物在缺 P 条件下,复合磷酸盐能够被碱性磷酸酶解聚成为植物可利用的形式。因而,植物中的 C、P 含量跟 AMF 中的 C、P 含量处于动态平衡中(图 3)。

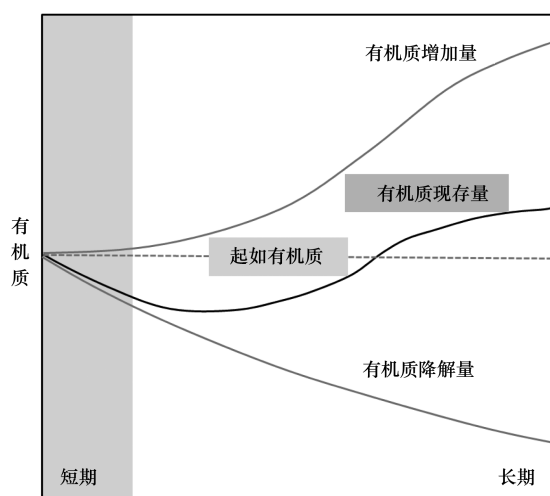


图 2 土壤有机质的长期和短期动态概念图(根据 Verbruggen^[32]修正)

Fig. 2 Conceptual short-term vs long-term dynamics of organic matter (Modified based on Verbruggen^[32])

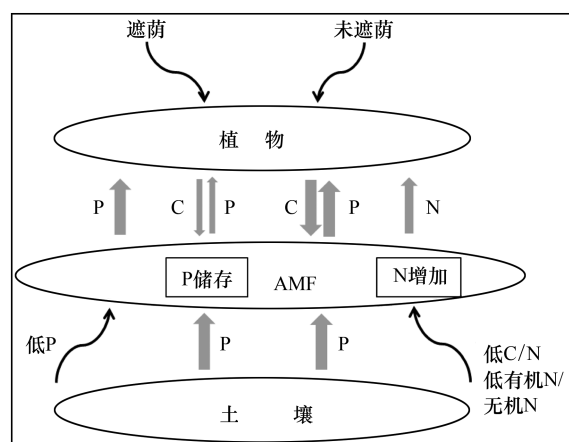


图 3 植物-AMF-土壤系统中 C-N-P 的动态平衡示意图(灰色的箭头粗细代表元素流的量)

Fig. 3 Trade-offs between C-N-P in the Plant-AMF-soil system (Gray arrows refer to nutrient fluxes)

过去曾推测 AMF 与植物进行着类似的 C-N 交换,即 AMF 为能够供给较多 C 的根系传递较多的 N。但最近的研究表明,AMF 菌丝对 N 的吸收和向植物的传递不受植物供给 C 量的影响^[19]。菌丝的定殖和扩增受土壤有机质 C:N 比的调控。AMF 菌丝往往定殖于 C:N 比较低的有机质土壤中,随着 C:N 比的增加,N 矿化速率和 N₂O 通量随之降低(图 3)^[39]。AMF 的定殖还与土壤中有有机氮和无机氮的比例有关。丛枝菌根常形成于有机氮含量较低(有机氮:无机氮比较低)的土壤中(图 3),但 AMF 菌丝在富含有机氮的土壤中可快速扩增^[19,23]。可见,AMF 对土壤 N 和 P 的吸收以及向植物的传递及其与植物 C 源的交流并未表现出一致性。

2 丛枝菌根与土壤微生物的相互作用

对 AMF 与土壤中特定微生物之间相互作用的认识,有助于我们对土壤养分循环的深入理解,同时也为土壤温室气体排放的调控提供理论支持^[40]。我们目前对 AMF 与其他土壤微生物的相互作用还知之甚少。土壤是非常复杂的系统,且处于极端动态的过程中,要对土壤进行微观尺度的观察和研究具有一定的难度^[41]。近年来,以 DNA 为基础的分析技术和方法得以快速发展。DNA 量化分析的结果表明,AMF 与土壤微生物具有很强的相互作用^[42-45]。

Marschner 等^[46]证明了菌根植物和非菌根植物根际具有不同的细菌群落。后继的学者们陆续证明,AMF 的侵染可直接或间接地影响根际微生物群落的数量和结构,使其发生变化并达到新的平衡^[45]。在大多数陆生植物中,菌根真菌与土壤微生物存在着互惠互利的关系^[46]。AMF 接种后,菌丝分泌的磷酸酶能够提高土壤可利用 P 含量,球囊霉素可改变土壤结构、抑制病原菌、促进有益微生物的生长等。土壤微生物可能通过

产生植物激素、改善土壤养分状况和土壤结构、控制病原菌和影响植物生长等途径,促进 AMF 的生长。但土壤微生物也可能因竞争养分资源对 AMF 产生抑制作用^[47]。

通常,丛枝菌根的形成可显著增加根表面细菌、放线菌和固氮菌的数量,而对真菌的影响很小。但亦有少数实验并未观察到菌根对根际微生物产生促进作用。不同类群的微生物对 AMF 的响应不同,比如何氏球囊霉(*Glomus hoi*)表现为正响应效应,而放线菌和丛毛单胞菌则显示负响应效应。AMF 还可能通过影响微生物酶活性而改变微生物群落结构。其他土壤微生物对 AMF 的影响表现为多元化,既可能促进,也可能不产生任何影响,甚至可能抑制 AMF 的生长。

2.1 AMF 与非共生土壤微生物

2.1.1 AMF 与非共生细菌

AMF 与土壤细菌可协同促进植物对 P 的吸收。Zhang 等^[48]利用尼龙网隔实验证明了 AMF (*Rhizophagus irregularis*)和解磷菌(*Pseudomonas alcaligenes*)具有协同增效作用。单独接种 AMF 或解磷菌均能刺激土壤中酸性磷酸酶的活性。相对而言,单独接种 AMF 的土壤中酸性磷酸酶活性较高,而同时接种 AMF 和解磷菌土壤中酸性磷酸酶活性更高。但如果土壤 P 很低,AMF 与土壤微生物可能因竞争有限的养分而发生相互抑制作用^[13,39]。

细菌与 AMF 之间的相互作用在土壤 N 循环中也可能起非常关键的调控作用。AMF 的定殖可能通过改变根际分泌物而间接影响土壤细菌群落结构。氨氧化是土壤 N 循环的关键过程,主要由自养的氨氧化菌参与进行。相对于 AMF,氨氧化菌对 NH_4^+ 的利用竞争力很弱^[49]。AMF 对 NH_4^+ 的竞争可能限制了氨氧化菌的生长,抑制氨氧化过程,降低根际 NO_3^- 含量。实验还发现,AMF 的丰度与 N_2O 产生菌的丰度成负相关,而与消耗 N_2O 菌群的丰度成正相关^[50],可见 AMF 对微生物群落结构的改变而影响土壤 N_2O 的通量。AMF 显著降低根际的氨氧化菌丰度,但对菌丝圈的氨氧化菌数量影响不大^[51]。可见,AMF 更可能是通过根系的作用间接影响氨氧化菌的组成。相对于氨氧化菌,AMF 对氨氧化古菌的影响更显著^[51]。AMF 可引起根际和菌丝圈氨氧化古菌结构的变化,但只稍稍改变其在菌丝圈的组成^[51]。在低肥土壤中,AMF 能够调节根际和菌丝圈固氮菌和反硝化细菌的组成^[25]。但反硝化细菌和固氮菌对 AMF 的响应截然不同。这可能与两类菌群对根际和菌丝圈碳源的依赖性不同有关。反硝化细菌高度依赖根际分泌物;固氮菌对根际分泌物依赖性的变异较大^[52]。

2.1.2 AMF 与非共生真菌

关于 AMF 与非共生真菌相互作用的研究相对较少。AMF 可能会抑制其他真菌或者与特定真菌表现为协同效应。例如,油松幼苗的丛枝菌根抑制了根际土壤中一部分真菌的生长,使油松幼苗根际土壤中真菌的数量和种类减少^[53];AMF (*Glomus mosseae*)与黄海葵附生真菌(*Penicillium thomii*)能够协同促进英国薄荷(*Mentha piperita*)的生长,提高植株的营养水平^[54]。AMF 的侵染可显著改变腐生真菌的群落结构,尤其是降低对葡萄糖敏感的菌群生物量^[55]。

2.2 AMF 与其他共生菌

2.2.1 AMF 与根瘤菌

AMF 和根瘤菌往往同时存在于豆科植物的根系。AMF 定殖于根的皮质,固氮菌则一般定殖于根瘤。但在胞外菌丝上也可能着生固氮菌^[56]。最近的实验还观察到 AMF 直接定殖于根瘤上^[16,57]。丛枝菌根能够促使根瘤菌的形成并增强固氮作用^[58],但根瘤菌在根部的侵染抑制了 AMF 的定殖。丛枝菌根可能为根瘤提供 P 和其他营养元素如铜和锌,从而增强根瘤的固氮作用^[59-60]。而 Larimer 等和 Kaschuk 等对大量实验结果的 Meta 分析表明,虽然单独接种 AMF 和根瘤菌对植物 N 营养都有促进作用,但同时接种两种菌类并未起到协同增效作用^[61-62]。

低 P 是根瘤形成的主要限制因子,AMF 与根瘤菌的相互作用取决于土壤 P 含量^[63]。AMF 为固氮菌提供其所需要的 P,加强其固氮能力,进而为植物提供更多的 N^[64-65]。此外,接种 AMF 促进宿主植物的生长发

育,为根瘤菌提供充足的能量,最终将促进植物固 N。在豆科植物中,AMF 与根瘤菌在根中的定殖过程享有一条共同的信号传导途径,这对 AMF 与根瘤菌的相互作用非常重要。土壤 N 的水平也影响 AMF 与根瘤菌的相互作用。施 N 可降低根瘤的形成,但丛枝菌根的形成能够在一定程度上抵消因 N 增加对根瘤产生的抑制作用^[58]。在只有根瘤菌存在的根系中,如果不施肥则会形成较多的根瘤,但如果同时接种 AMF,则施肥对根瘤不产生显著影响。

2.2.2 AMF 与放线菌

AMF 与放线菌的相互作用能够有效的提高宿主植物的固 N 能力,改善植物的营养状况从而促进宿主植物的生长发育。弗兰克氏放线菌(*Frankia*)与非豆科植物共生形成根瘤^[66]。放线根瘤与丛枝菌根同时接种于黑桤木(*Alnus glutinosa*)幼苗 6 个月后,表现出显著地协同增效作用,接种放线菌还促进了 AMF 菌丝的伸长生长^[67]。AMF 对放线菌也有促进作用,如辣椒根系中的放线菌数量因接种 AMF 而增加。同时接种 AMF 和放线菌,对植物的生长具有更明显的促进作用,植物吸收更多的养分元素,形成的根瘤数量更多、更大;但相对而言,单独接种 AMF 对植物生长的促进作用更加显著^[66-68]。放线菌的侵染可促进 AMF 的定殖和植物养分的吸收。混合接种 AMF 和弗兰克放线菌的西藏沙棘,植株的固 N 水平和生物量明显高于单独接种 AMF 或单独接种弗兰克放线菌的植株^[69]。但 AMF 与放线菌并非始终保持协同增效作用。在一定条件下,AMF 与根际放线菌之间会产生拮抗作用,并对宿主植物的生长有抑制作用^[70]。

2.2.3 AMF 与 EMF

有些植物如木麻黄属植物能够同时与 AMF 和外生菌根真菌(EMF)形成共生体^[1]。双重接种 AMF 和 EMF 能促进植物的生长和植物对 P 的吸收,同时也能促进 N 向其他植物的传递^[71-73]。自然条件下 AMF 比 EMF 先定殖,AMF 的定殖对 EMF 没有影响。但如果 EMF 先定殖,可通过形成包膜隔绝 AMF 在根表面定殖。有实验观察到 AMF 与 EMF 发生拮抗,表现为 EMF 具有较高的定殖率,而 AMF 定殖率降低^[74]。

2.3 AMF 的种间竞争

长期以来,关于 AMF 与植物相互关系的研究通常在土壤灭菌条件下进行,忽略了 AMF 之间相互作用的影响。然而最新的研究表明,AMF 存在种间竞争^[75-76]。Janoušková 等^[75]观察到,增加 AMF 侵染密度并未促进植物的生长,甚至因 AMF 的种间竞争而抑制植物的生长。相对于根际,AMF 之间的竞争在根内表现更加剧烈^[76]。AMF 之间的竞争强度还与宿主提供的 C 量有关^[77]。荫蔽处理(向 AMF 传输的 C 减少)的菌根共生体中,竞争力相对较弱的真菌(如 *Rhizophagus irregularis*)其生长将被完全抑制^[78]。Werner 和 Kiers 发现^[79],AMF 之间的相互作用还与定殖顺序有关。先定殖的 AMF 对后定殖的 AMF 产生抑制作用,且随定殖时间间隔的延长,抑制作用加强,但后定殖的 AMF 并未对先定殖的 AMF 产生显著影响。土壤养分含量可在一定程度上调控 AMF 的种间相关性。施肥可改变 AMF 的群落结构,施入少量的 P 肥使 *Glomus* spp. 类 AMF 成为优势种,且有新的 AMF 定殖。当施入大量 P 肥,只观察到其中的两种 AMF 存在于土壤中^[57]。

3 问题与展望

丛枝菌根在改善土壤结构、增加土壤养分、促进植物对养分的吸收以及减少温室气体排放等方面的作用,对整个生态系统的养分循环和养分平衡的维持具有重要意义。更好地理解 AMF 与其他土壤微生物的互作关系对于可持续农业管理也是必要的。

相对 P 而言,丛枝菌根对植物-土壤系统 N 循环的研究起步较晚,存在疑问较多。与 P 不同的是,AMF 对 N 的吸收与植物提供的 C 似乎无关,而与有机质含量密切相关。AMF 可在有机质斑块中快速扩增,使有机质降解加快,吸收其中的 N 供自身生长所需,并传递其中的一小部分 N 给植物,同时将来自有机质的 C 传递给其他土壤微生物^[7]。有大量实验结果显示,接种 AMF 的植物其 N 含量并没有显著增加^[4,25,80]。因此,丛枝菌根在 N 循环和植物 N 营养方面的生态意义尚存在较大争议。Reynolds 等^[24]提出,只有在缺 N 条件下菌根对植物 N 的吸收才有意义。Hodge 和 Fitter^[19]以及 Veresoglou^[25]则认为即使在高 N 水平下,AMF 仍然对植物

的 N 营养发挥作用,并认为其意义可能与减少代谢消耗有关。因为相对于根系而言,菌丝的生长需要消耗的能量较少^[81]。

植物与丛枝菌根真菌之间的物质交流是有选择的维持着动态平衡。土壤 C、N、P 之间存在复杂的联系。对这些错综复杂关系的深入理解将有利于有效利用丛枝菌根调控土壤养分循环。在植物-AMF-土壤系统中,AMF 的作用是从土壤中吸收 N 和 P,在满足自身需求的前提下将养分输送给植物和土壤微生物,同时将来自植物和有机质中的 C 传输给土壤微生物。那么,在植物-AMF-土壤系统中 C、N、P 究竟如何分配,C、N、P 循环存在怎样的耦合关系目前尚不清楚。最新研究表明,在剧烈气候变化条件下,由于控制这些元素生物地球化学过程的不同步,C、N、P 循环的平衡关系可能被打破^[82]。据此推测,人为干扰下造成的 AMF 多样性的改变将引起生态系统中 C、N、P 循环的解耦合。因此,变化环境条件下 AMF 与 C、N、P 循环的关系值得特别关注。

AMF 增效作用的发挥受多种环境因素的调控。一方面受土壤环境中无机养分含量的影响,另一方面受植物生长和土壤微生物群落结构的调控。虽然目前尚未开展相关的研究,但依据生态学种间关系的原理,AMF、植物和土壤微生物的 C、N 和 P 来源及三者对养分的相对需求强度在植物-AMF-土壤微生物的相互关系中起决定性作用。随着土壤可供养分的增加,三者之间的关系可由竞争转为互利。已有实验表明,在养分亏缺条件下,AMF 向植物和土壤微生物传输的 N、P 显著减少,AMF 与植物和土壤微生物表现为竞争关系。随着养分的增加,AMF 与土壤微生物对植物养分的吸收表现为协同增效作用。因此,进一步探讨其相互关系的前提首先是确定 AMF、植物和土壤微生物的养分来源。AMF 的 C 源来自植物,土壤微生物的 C 则一方面来自植物,另一方面来自土壤有机质。有趣的是虽然来自植物的 C 是 AMF 的唯一碳源,但对热带森林菌根的研究发现,无论在根际还是 AMF 的菌丝圈植物分泌的 C 都优先供给土壤微生物^[13]。那么这一现象是否普遍存在于菌根土壤中值得进一步探讨。AMF、植物和土壤微生物的 N 和 P 均来自土壤,那么由菌丝吸收的养分优先供给自身所用还是优先供给土壤微生物或宿主植物尚不可知。虽然,目前已知菌丝从有机质中吸收的 N 可能首先用于自身的扩增,但其在菌丝体 N 营养所占比例如何也还不清楚。

目前的研究集中于根际范围,而 AMF 菌丝远远超越了根系分布的范围,菌丝圈(即围绕菌丝的区域)也是土壤微生物活跃的区域^[23,69],需要寻找有效的方法开展菌丝圈的研究。另外,将丛枝菌根真菌与传统的有机肥和化学肥料相结合,大规模的推广运用到现实农业中,对农业生产和生态环境都具有重要意义。如何将丛枝菌根真菌运用到现实农业生产中应成为今后研究的重点。

参考文献(References):

- [1] Wang B, Qiu Y L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 2006, 16(5): 299-363.
- [2] Harrison M J. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Microbiology*, 2005, 59: 19-42.
- [3] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: The mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 763-775.
- [4] Smith F A, Smith S E. What is the significance of the arbuscular mycorrhizal colonisation of many economically important crop plants? *Plant and Soil*, 2011, 348(1/2): 63-79.
- [5] Cheng L, Booker F L, Tu C, Burkey K O, Zhou L S, Shew H D, Rufty T W, Hu S J. Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO₂. *Science*, 2012, 337(6098): 1084-1087.
- [6] Bissett A, Brown M V, Siciliano S D, Thrall P H. Microbial community responses to anthropogenically induced environmental change: Towards a systems approach. *Ecology Letters*, 2013, 16(S1): 128-139.
- [7] Johnson N C, Angelard C, Sanders I R, Kiers E T. Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change. *Ecology Letters*, 2013, 16(S1): 140-153.
- [8] Querejeta J I, Allen M F, Caravaca F, Roldán A. Differential modulation of host plant $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ by native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid environment. *New Phytologist*, 2006, 169(2): 379-387.
- [9] Bucher K, Belli S, Wunderli-Allenspach H, Krämer S D. P-glycoprotein in proteoliposomes with low residual detergent: The effects of cholesterol. *Pharmaceutical Research*, 2007, 24(11): 1993-2004.
- [10] Smith S E, Smith F A, Jakobsen I. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: The contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytologist*, 2004, 162(2): 511-524.

- [11] Camenzind T, Rillig M C. Extraradical arbuscular mycorrhizal fungal hyphae in an organic tropical montane forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 64: 96-102.
- [12] 刘进法, 夏仁学, 王明元, 王鹏, 冉青青, 罗园. 接种丛枝菌根真菌对枳吸收利用磷酸铝的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(10): 2155-2160.
- [13] Nottingham A T, Turner B L, Winter K, Chamberlain P M, Stott A, Tanner E V J. Root and arbuscular mycorrhizal mycelial interactions with soil microorganisms in lowland tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, 85(1): 37-50.
- [14] Schnepf A, Jones D, Roose T. Modelling nutrient uptake by individual hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi: Temporal and spatial scales for an experimental design. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2011, 73(9): 2175-2200.
- [15] Duan T Y, Facelli E, Smith S E, Smith F A, Nan Z B. Differential effects of soil disturbance and plant residue retention on function of arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis are not reflected in colonization of roots or hyphal development in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(3): 571-578.
- [16] Alguacil M D M, Lozano Z, Campoy M J, Roldán A. Phosphorus fertilisation management modifies the biodiversity of AM fungi in a tropical savanna forage system. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(7): 1114-1122.
- [17] Balzergue C, Puech-Pagès V, Bécard G, Rochange S F. The regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis by phosphate in pea involves early and systemic signalling events. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(3): 1049-1060.
- [18] Nazeri N K, Lambers H, Tibbett M, Ryan M H. Do arbuscular mycorrhizas or heterotrophic soil microbes contribute toward plant acquisition of a pulse of mineral phosphate? *Plant and Soil*, 2013, 373(1/2): 699-710.
- [19] Hodge A, Fitter A H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(31): 13754-13759.
- [20] Tanaka Y, Yano K. Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied. *Plant, Cell & Environment*, 2005, 28(10): 1247-1254.
- [21] Bago B, Vierheilig H, Piché Y, Azcón-Aguilar C. Nitrate depletion and pH changes induced by the extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown in monoxenic culture. *New Phytologist*, 1996, 133(2): 273-280.
- [22] Barrett G, Campbell C D, Fitter A H, Hodge A. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus hoi* can capture and transfer nitrogen from organic patches to its associated host plant at low temperature. *Applied Soil Ecology*, 2011, 48(1): 102-105.
- [23] Hodge A, Campbell C D, Fitter A H. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*, 2001, 413(6853): 297-299.
- [24] Reynolds H L, Hartley A E, Vogelsang K M, Bever J D, Schultz P A. Arbuscular mycorrhizal fungi do not enhance nitrogen acquisition and growth of old-field perennials under low nitrogen supply in glasshouse culture. *New Phytologist*, 2005, 167(3): 869-880.
- [25] Veresoglou S D, Sen R, Mamolos A P, Veresoglou D S. Plant species identity and arbuscular mycorrhizal status modulate potential nitrification rates in nitrogen-limited grassland soils. *Journal of Ecology*, 2011, 99(6): 1339-1349.
- [26] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*. San Diego, CA, USA: Academic Press, 2008.
- [27] Storer K E. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil greenhouse gas fluxes. PhD thesis, University of York, 2013.
- [28] Herman D J, Firestone M K, Nuccio E, Hodge A. Interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a soil microbial community mediating litter decomposition. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 80(1): 236-247.
- [29] Nuccio E E, Hodge A, Pett-Ridge J, Herman D J, Weber P K, Firestone M K. An arbuscular mycorrhizal fungus significantly modifies the soil bacterial community and nitrogen cycling during litter decomposition. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(6): 1870-1881.
- [30] Toljander J F, Lindahl B D, Paul L R, Elfstrand M, Finlay R D. Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 61(2): 295-304.
- [31] Kowalchuk G A. Bad news for soil carbon sequestration? *Science*, 2012, 337(6098): 1049-1050.
- [32] Verbruggen E, Veresoglou S D, Anderson I C, Caruso T, Hammer E C, Kohler J, Rillig M C. Arbuscular mycorrhizal fungi—short-term liability but long-term benefits for soil carbon storage? *New Phytologist*, 2013, 197(2): 366-368.
- [33] 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.
- [34] Rillig M C. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 2004, 7(8): 740-754.
- [35] Wilson G W T, Rice C W, Rillig M C, Springer A, Hartnett D C. Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: Results from long-term field experiments. *Ecology Letters*, 2009, 12(5): 452-461.
- [36] Hoeksema J D, Chaudhary V B, Gehring C A, Johnson N C, Karst J, Koide R T, Pringle A, Zabinski C, Bever J D, Moore J C, Wilson G W T, Klironomos J N, Umbanhowar J. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters*, 2010, 13(3): 394-407.

- [37] Konvalinková T, Püschel D, Janoušková M, Gryndler M, Jansa J. Duration and intensity of shade differentially affects mycorrhizal growth- and phosphorus uptake responses of *Medicago truncatula*. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 65-65.
- [38] Hammer E C, Pallon J, Wallander H, Olsson P A. Tit for tat? A mycorrhizal fungus accumulates phosphorus under low plant carbon availability. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 76(2): 236-244.
- [39] Leigh J, Hodge A, Fitter A H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*, 2009, 181(1): 199-207.
- [40] Butterbach-Bahl K, Baggs E M, Dannenmann M, Kiese R, Zechmeister-Boltenstern S. Nitrous oxide emissions from soils: How well do we understand the processes and their controls? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, 368(1621): 20130122.
- [41] Nazaries L, Murrell J C, Millard P, Baggs L, Singh B K. Methane, microbes and models: Fundamental understanding of the soil methane cycle for future predictions. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(9): 2395-2417.
- [42] Dumbrell A J, Nelson M, Helgason T, Dytham C, Fitter A H. Idiosyncrasy and overdominance in the structure of natural communities of arbuscular mycorrhizal fungi: Is there a role for stochastic processes? *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 419-428.
- [43] Welc M, Ravnskov S, Kieliszewska-Rokicka B, Larsen J. Suppression of other soil microorganisms by mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi in root-free soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1534-1540.
- [44] Scheublin T R, Sanders I R, Keel C, van der Meer J R. Characterisation of microbial communities colonising the hyphal surfaces of arbuscular mycorrhizal fungi. *The ISME Journal*, 2010, 4(6): 752-763.
- [45] Miransari M. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 89(4): 917-930.
- [46] Marschner P, Crowley D E, Lieberei R. Arbuscular mycorrhizal infection changes the bacterial 16 S rDNA community composition in the rhizosphere of maize. *Mycorrhiza*, 2001, 11(6): 297-302.
- [47] 宰学明, 郝振萍, 赵辉, 钦佩. 丛枝菌根化滨梅苗的根际微生态环境. *林业科学*, 2014, 50(1): 41-48.
- [48] Zhang L, Fan J Q, Ding X D, He X H, Zhang F S, Feng G. Hyphosphere interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a phosphate solubilizing bacterium promote phytate mineralization in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 74: 177-183.
- [49] Bollmann A, Bär-Gilissen M J, Laanbroek H J. Growth at low ammonium concentrations and starvation response as potential factors involved in niche differentiation among ammonia-oxidizing bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(10): 4751-4757.
- [50] Bender S F, Plantenga F, Neftel A, Joher M, Oberholzer H R, Köhl L, Giles M, Daniell T J, van der Heijden M G A. Symbiotic relationships between soil fungi and plants reduce N₂O emissions from soil. *The ISME Journal*, 2014, 8(6): 1336-1345.
- [51] Chen Y L, Chen B D, Hu Y J, Li T, Zhang X, Hao Z P, Wang Y S. Direct and indirect influence of arbuscular mycorrhizal fungi on abundance and community structure of ammonia oxidizing bacteria and archaea in soil microcosms. *Pedobiologia*, 2013, 56(4/6): 205-212.
- [52] Bürgmann H, Meier S, Bunge M, Widmer F, Zeyer J. Effects of model root exudates on structure and activity of a soil diazotroph community. *Environmental Microbiology*, 2005, 7(11): 1711-1724.
- [53] 樊永军, 闫伟, 王黎元. 油松外生菌根真菌对其幼苗根际其它真菌的影响. *北方园艺*, 2009, (2): 32-35.
- [54] Cabello M, Irrazabal G, Bucsinszky A M, Saparrat M, Schalamuk S. Effect of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*, and a rock-phosphate-solubilizing fungus, *Penicillium thomii*, on *Mentha piperita* growth in a soilless medium. *Journal of Basic Microbiology*, 2005, 45(3): 182-189.
- [55] Tiunov A V, Scheu S. Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi. *Oecologia*, 2005, 142(4): 636-642.
- [56] Minerdi D, Fani R, Gallo R, Boarino A, Bonfante P. Nitrogen fixation genes in an endosymbiotic *Burkholderia* strain. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, 67(2): 725-732.
- [57] 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.
- [58] Larimer A L, Clay K, Bever J D. Synergism and context dependency of interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia with a prairie legume. *Ecology*, 2014, 95(4): 1045-1054.
- [59] Kothari S K, Marschner H, Römhild V. Contribution of the VA mycorrhizal hyphae in acquisition of phosphorus and zinc by maize grown in a calcareous soil. *Plant and Soil*, 1991, 131(2): 177-185.
- [60] Li X L, Marschner H, George E. Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant and Soil*, 1991, 136(1): 49-57.
- [61] Larimer A L, Bever J D, Clay K. The interactive effects of plant microbial symbionts: A review and meta-analysis. *Symbiosis*, 2010, 51(2): 139-148.
- [62] Kaschuk G, Leffelaar P A, Giller K E, Alberton O, Hungria M, Kuyper T W. Responses of legumes to rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi:

- A meta-analysis of potential photosynthate limitation of symbioses. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(1): 125-127.
- [63] Wang X R, Pan Q, Chen F X, Yan X L, Liao H. Effects of co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia on soybean growth as related to root architecture and availability of N and P. *Mycorrhiza*, 2011, 21(3): 173-181.
- [64] Artursson V, Finlay R D, Jansson J K. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(1): 1-10.
- [65] Tajini F, Trabelsi M, Drevon J J. Co-inoculation with *Glomus intraradices* and *Rhizobium tropici* CIAT899 increases P use efficiency for N₂ fixation in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under P deficiency in hydroaeroponic culture. *Symbiosis*, 2011, 53(3): 123-129.
- [66] Muthukumar T, Udaiyan K. Growth response and nutrient utilization of *Casuarina equisetifolia* seedlings inoculated with bioinoculants under tropical nursery conditions. *New Forests*, 2010, 40(1): 101-118.
- [67] Oliveira R S, Castro P M L, Dodd J C, Vosátka M. Synergistic effect of *Glomus intraradices* and *Frankia* spp. on the growth and stress recovery of *Alnus glutinosa* in an alkaline anthropogenic sediment. *Chemosphere*, 2005, 60(10): 1462-1470.
- [68] Orfanoudakis M, Wheeler C T, Hooker J E. Both the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* and *Frankia* increase root system branching and reduce root hair frequency in *Alnus glutinosa*. *Mycorrhiza*, 2010, 20(2): 117-126.
- [69] 郑舜怡, 郭世荣, 张钰, 宋夏夏, 房晨, 张杰, 孙锦. 丛枝菌根真菌对辣椒光合特性及根际微生物多样性和酶活性的影响. *西北植物学报*, 2014, 34(4): 800-809.
- [70] 盛江梅, 吴小芹. 菌根真菌与植物根际微生物互作关系研究. *西北林学院学报*, 2007, 22(5): 104-108.
- [71] Elumalai S, Raaman N. *In vitro* synthesis of *Frankia* and mycorrhiza with *Casuarina equisetifolia* and ultrastructure of root system. *Indian Journal of Experimental Biology*, 2009, 47(4): 289-297.
- [72] Gianinazzi S, Gollotte A, Binet M N, van Tuinen D, Redecker D, Wipf D. Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza*, 2010, 20(8): 519-530.
- [73] Diagne N, Diouf D, Svistoonoff S, Kane A, Noba K, Franche C, Bogusz D, Duponnois R. *Casuarina* in Africa: Distribution, role and importance of arbuscular mycorrhizal, ectomycorrhizal fungi and *Frankia* on plant development. *Journal of Environmental Management*, 2013, 128: 204-209.
- [74] Duponnois R, Plenchette C. A mycorrhiza helper bacterium enhances ectomycorrhizal and endomycorrhizal symbiosis of Australian *Acacia species*. *Mycorrhiza*, 2003, 13(2): 85-91.
- [75] Janoušková M, Krak K, Wagg C, Štorchová H, Caklová P, Vosátka M. Effects of inoculum additions in the presence of a preestablished arbuscular mycorrhizal fungal community. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(20): 6507-6515.
- [76] Garcia J R, Gerardo N M. The symbiont side of symbiosis: do microbes really benefit? *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 510.
- [77] Fellbaum C R, Mensah J A, Cloos A J, Strahan G E, Pfeffer P E, Kiers E T, Bücking H. Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. *New Phytologist*, 2014, 203(2): 646-656.
- [78] Konvalinková T, Püschel D, Janoušková M, Gryndler M, Jansa J. Duration and intensity of shade differentially affects mycorrhizal growth- and phosphorus uptake responses of *Medicago truncatula*. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 65.
- [79] Werner G D A, Kiers E T. Order of arrival structures arbuscular mycorrhizal colonization of plants. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1515-1524.
- [80] Atul-Nayyar A, Hamel C, Hanson K, Germida J. The arbuscular mycorrhizal symbiosis links N mineralization to plant demand. *Mycorrhiza*, 2009, 19(4): 239-246.
- [81] Staddon P L, Ramsey C B, Ostle N, Ineson P, Fitter A H. Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ¹⁴C. *Science*, 2003, 300(5622): 1138-1140.
- [82] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Gallardol A, Bowker M A, Wallenstein M D, Quero J L, Ochoa V, Gozalo B, Garcia-Gómez M, Soliveres S, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Escolar C, Arredondol T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Carreiral J A, Chaiebl M, Conceição A A, Derak M, Eldridge D L, Escudero A, Espinosa C I, Gaitán J, Gatica M G, Gómez-González S, Guzman E, Gutiérrez J R, Florentino A, Hepper E, Hernández R M, Huber-Sannwald E, Jankju M, Liu J S, Mau R L, Miriti M, Moneris J, Naseri K, Noumi Z, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez E, Ramírez-Collantes D A, Romão R, Tighe M, Torres D, Torres-Díaz C, Ungar E D, Val J, Wamiti W, Wang D L, Zaady E. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, 2013, 502(7473): 672-676.