

植酸钠对菌根真菌根内菌丝碱性磷酸酶活性及根外菌丝生长的影响*

冯海艳^{1,2} 冯 固¹ 王敬国¹ 李晓林^{1**}

(¹ 中国农业大学资源与环境学院, 农业部植物营养学重点实验室, 教育部植物-土壤相互作用重点实验室, 北京 100094;

² 中国地质大学地球科学与资源学院, 北京 100083)

【摘要】 采用三室隔网培养装置, 以玉米为宿主植物, 接种丛枝菌根真菌(AM) (*Glomus intraradices*), 研究了不同用量的植酸钠对 AM 真菌生长和代谢活性的影响。研究发现, 接种 AM 真菌的植株地上部和根系的 P 浓度和吸 P 量, 比非菌根植物的提高了 1~2 倍。外源植酸钠的存在, 显著降低了 AM 真菌根内菌丝的碱性磷酸酶活性, 增加了 AM 真菌在土壤中的菌丝密度。结果表明, 外源植酸钠对根内 AM 真菌碱性磷酸酶活性和真菌根外菌丝的生长具有调控(增减)作用, 并且 AM 真菌提高了植物对土壤固有养分和外源植酸钠中 P 的吸收和利用。

关键词 丛枝菌根真菌 植酸钠 碱性磷酸酶 根外菌丝

文章编号 1001-9332(2004)06-1009-05 **中图分类号** Q949.32 **文献标识码** A

Effect of sodium phytate on alkaline phosphatase (ALP) activity in intraradical hyphae of AM fungi and development of its extraradical hyphae. FENG Haiyan^{1,2}, FENG Gu¹, WANG Jingguo¹, LI Xiaolin¹ (¹ Key Laboratory of Plant Nutrition, MOA, Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, MOE, Department of Plant Nutrition, China Agricultural University, Beijing 100094, China; ² Chinese University of Geosciences, Beijing 100083, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2004, 15(6): 1009~1013.

In this paper, a pot experiment with three compartments was installed to study the effect of Na-phytate on the development and metabolic activity of AM fungi. Maize was selected as host plant and inoculated with arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*), and different amounts of Na-phytate were applied into hyphal compartments. The results showed that the absorbed P in the shoots and roots of maize inoculated with AM fungi was 1~2 times higher than that of non-inoculated maize. The ALP activity in intraradical hyphae of AM fungi was significantly decreased, and the total hyphal density of AM fungi increased with applied Na-phytate. Observations suggested that the ALP activity in intraradical hyphae of AM fungi and the development of its extraradical hyphae could be regulated by Na-phytate. Additionally, AM fungi could enhance the plant's P absorption and utilization from native soil P and additive Na-phytate.

Key words AM fungus, Na-phytate, ALP, Extraradical hyphae.

1 引言

众所周知, 丛枝菌根(AM)真菌能促进植物生长。菌根真菌菌丝体的生长与宿主植物的生长状况紧密相连^[7,8,10,11]。目前, 由于研究手段的限制和 AM 真菌不能纯培养, 菌根共生体的研究主要集中在真菌对宿主植物生长效应方面, 而对 AM 真菌的研究却很少。

近期研究发现, 菌根真菌分别生长于长期施用有机肥的土壤与长期施用无机肥区的土壤时, 前者的土壤酸性磷酸酶活性高于后者^[14]; 与施用磷酸二氢钾的处理相比, 土壤加入外源植酸钠能显著提高 AM 真菌的生物量^[13]。那么, 土壤中植酸钠的存在是否利于 AM 真菌的生长或影响真菌的代谢活性? 本文采用三室隔网培养装置, 以玉米为宿主植物, 接

种 AM 真菌 (*Glomus intraradices*), 研究了植酸钠对 AM 真菌生长和活性的影响, 旨在比较不同用量的植酸钠和不同供 P 方式对 AM 真菌生长和代谢活性的影响, 评价 AM 真菌对土壤和植酸钠中 P 利用的影响。

2 材料与方法

2.1 供试材料

低 P 壤土采自北京市昌平区, pH(水土比 2.5:1)为 8.14; 有机质含量 1.28%; 速效磷(Olsen-P) 8.27 mg·kg⁻¹; 速效钾(NH₄OAc-K) 110 mg·kg⁻¹。供试作物为玉米 (*Zea mays* L.), 品种为农大 108。菌根真菌 *Glomus intraradices* 为

* 中国-欧洲联盟合作资助项目 (MYCHINTEC-ICA4-CT-2000-30014)。

** 通讯联系人。

2003-03-05 收稿, 2003-08-06 接受。

法国国家农业研究所提供。原种以玉米为宿主植物盆栽扩繁3个月后,用含有宿主植物根段、AM真菌孢子及含有根外菌丝体的根际土壤作为接种剂。

试验采用三室培养系统,中间为根室(RC),两边为真菌室(HC),根室和菌丝室之间由30 μm孔径尼龙网分隔,使根系限制在根室中生长,而菌根菌丝可以穿过尼龙网到菌丝室中吸收养分,达到菌丝吸收和根系吸收相区分的目的。各室均装入土壤。

2.2 试验设计

真菌室中设3个有机磷水平,采用2种施用方式:Ⅰ.左右真菌室均不施植酸钠(0/0);Ⅱ.左真菌室(L)不施植酸钠,右真菌室(R)施入250 mg·kg⁻¹植酸钠(0/250);Ⅲ.左右真菌室均施入250 mg·kg⁻¹植酸钠(250/250);各施P水平下均设接种 *Glomus intraradices* (*G. i*)和相应的不接种对照(-M)。试验重复5次,6个处理,总计30盆。所有供试土壤施入底肥200 mg·kg⁻¹的N(NH₄NO₃)、150 mg·kg⁻¹的K(K₂SO₄)、50 mg·kg⁻¹的Mg(MgSO₄)和5 mg·kg⁻¹的Zn(ZnSO₄)。另外,植物生长室中以Ca(H₂PO₄)₂·H₂O形式施加20 mg·kg⁻¹无机磷,结果分析时这部分P包括在土壤固有养分中。

播种前将根室装入430 g灭菌土壤(土壤过2 mm筛,120℃下高压蒸汽灭菌2 h,风干备用)和30 g接种剂。不接种对照则加入等量的灭菌处理的接种剂和10 ml菌种滤液。左右真菌室中分别装入780 g不同植酸钠处理的灭菌土壤。于根室中播种4粒玉米(播种前,用10% H₂O₂对种子进行表面消毒10 min,在蒸馏水中浸泡2 h,常温下催芽),并在土壤表面覆一层石英砂。出苗一周后间苗,保留2株。试验在菌根培养室中进行,生长期间温度维持在20~30℃,光照时间为14 h·d⁻¹,每天8:00~22:00以生物镉灯补充光照。玉米出苗后第9周收获。

2.3 样品分析和测定

收获根系的同时取土壤样品。在冰水浴中根系洗净,切成1 cm长的根段,一部分作侵染率测定,一部分保存在液氮中,用于根内菌丝碱性磷酸酶活性的测定。

菌根侵染率的测定:称0.5 g鲜根,曲利苯蓝染色,选取30条根段,制片,镜检。根据根段中菌根侵染(0, <1%, <10%, <50%, >50%和>90%)和丛枝丰度分级(0, <50%, >50%)的标准,定义每一条根,用“Mycocalc”软件,可计算出F%, M%, m%, a%和A%等参数^[20]。其中,PF%为菌根侵染频度,代表了含有真菌结构的所有根系占整个根系的比例。M%为30个随机样本侵染状况的加权平均值,是整个根系中真菌侵染出现的频度和侵染强度的综合反映,代表了整个根系中AM真菌形成的强度。m%为侵染根段的菌根侵染强度,表征了所有侵染根段中真菌侵染出现的频度和侵染强度的综合反映,代表了菌根化了的根系中AM真菌结构形成的强度。a%为侵染根段的丛枝丰度,是真菌侵染的根段中丛枝出现的频度和侵染强度的综合反映,代表菌根化了的根系中丛枝结构形成的丰富程度。A%为整个根系的丛枝丰度,

是30个随机样本根系中丛枝结构形成状况的加权平均值,是整个根系中丛枝出现的频度和强度的综合反映,代表了丛枝结构在整个根系中形成的丰富程度。v%为侵染根段的泡囊丰度, V%为整个根系的泡囊丰度,其含义类似于a%和A%。

根内菌丝碱性磷酸酶活性的测定方法^[18]:取混合均匀的根于20 ml酶解液(0.05 mol·L⁻¹ pH 9.2 Tris/Citric acid, 0.05% 山梨醇(sorbitol), 15 units·ml⁻¹纤维素酶(cellulase)和15 units·ml⁻¹果胶酶(pectinase)中,在室温下,培养2 h。倾出酶液,加入染色液(0.05 mol·L⁻¹ pH 9.2 Tris/citric acid, 1 mg·ml⁻¹ α-萘酸性磷酸盐(α-naphthyl acid phosphate), 1 mg·ml⁻¹固蓝RR盐(Fast Blue RR salt), 0.5 mg·ml⁻¹氯化镁, 0.8 mg·ml⁻¹氯化锰),室温下过夜。倾出染色液,在1%的次氯酸钠溶液中浸泡5 min,再用水洗,乳酸甘油脱色。选取30条根段,制片,镜检深棕色颗粒状沉淀,根据 Trouvelot 和 Gianiazzi-Pearson^[20]的方法计算F%, M%, m%, a%和A%等参数。各参数的生物学意义类似于菌根侵染率。

菌丝密度的测定方法用真空抽滤的方法量化单位重量土壤中的菌丝数量^[6];植株P含量的测定方法采用钒钼黄比色法。

用SAS统计软件进行数据方差分析,5%水平下最小显著差异法(LSD)进行多重比较。

3 结果与分析

3.1 菌根侵染率

不接种处理均没有被AM真菌侵染。由F%、M%和m%3个参数可见,各接种处理的F%都大于90%,表明90%以上的根系都有AM真菌侵染点存在,而这些真菌结构在整个根系中所占比例在66.8%~78.4%(M%),在所有受到侵染的根段中真菌结构形成的比例更高,均在四级以上(m% > 50%)。从A%和V%来看,根系中分别有53.3%和43.5%以上的根系中形成了丛枝和泡囊。以上各指标均反映出菌根形成状态良好(表1)。

3.2 不同植酸钠水平下AM真菌对玉米植株生长和P营养状况影响

表1 菌根侵染率*

Table 1 Roots colonization rate of maize plants inoculated with or without AM fungi

P处理 Na-phytate (mg·kg ⁻¹)	接种处理 Inoculation	F%	M%	m%	A%	V%
0/0	-M	0c	0c	0c	0c	0b
	<i>G. i</i>	91.3b	73.2a	74.8a	62.6a	46.3a
0/250	-M	0c	0c	0c	0c	0b
	<i>G. i</i>	92.6ab	66.8b	72.4a	53.3b	43.5a
250/250	-M	0c	0c	0c	0c	0b
	<i>G. i</i>	96.7a	78.4a	81.1a	68.5a	45.9a

*应用LSD法检验差异程度,同一项目中不同字母表示差异达5%显著性水平 The LSD method is used to test the significance of difference, mean values followed the same letters in a item are not significantly different at P≤0.05.

不同植酸钠施用量的处理中,接种 AM 真菌的植株地上部和根系的干重与非菌根植株的无显著性差异.真菌室植酸钠水平提高对玉米植株干物重没有显著影响(表 2).比较接种和不接种处理植株体内的 P 浓度可以看出,不同植酸钠处理均表现出接种 AM 真菌的植株地上部和根系的 P 浓度比相应非菌根植物的提高了 1~2 倍,表明菌丝通过吸收植酸钠中的 P 增加了植物体内的 P 浓度.无论接种与否,真菌室内施用植酸钠时,植株体内的 P 浓度显著高于未施植酸钠处理的($P < 0.05$),表明真菌室的植酸钠中的 P 部分穿过尼龙网被植物根系直接吸收;不同植酸钠水平对植株的 P 浓度没有显著的影响.

在不接种条件下,土壤施 $500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 植酸钠处理(250/250)的植株吸 P 量最高,其次是土壤中施 $250 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 植酸钠处理(0/250)的植株,而不施植酸钠处理(0/0)的植株吸 P 量最低.与不接种处理相比,所有菌根植物的吸 P 量均是非菌根植物吸 P 量的 2.7~3.1 倍,接种 AM 真菌显著提高了植株的吸 P 量.所有接种处理之间,施植酸钠处理的菌根植物体吸 P 量均显著高于不施植酸钠处理的($P < 0.05$),而 2 种施 P 方式之间差异不显著(表 2).

3.3 土壤固有养分和外源植酸钠对玉米植株 P 营养的贡献

无论外源植酸钠存在与否,AM 真菌对植株吸 P 的贡献率均达 63% 以上(表 3).由表 3 可见,无外

源植酸钠时,不接种(0/0-M 处理)植株的吸 P 量最低,仅为 $6.83 \text{ mg} \cdot \text{pot}^{-1}$.这部分 P 是植物通过根系从土壤固有养分中吸收的;而接种 AM 真菌(0/0 + G. i),植株吸 P 量比不接种对照的增加了 $13.49 \text{ mg} \cdot \text{pot}^{-1}$.这部分 P 是植物形成菌根后从土壤固有养分中吸收的 P 的增量.有外源植酸钠时,不接种植物通过根际效应从植酸钠中获取的 P 在 $1.74 \sim 3.08 \text{ mg} \cdot \text{pot}^{-1}$;而接种条件下,植物通过菌根际(根系 + 真菌)从植酸钠中获取的 P 是不接种条件下的 2~3 倍,为 $5.9 \sim 6.46 \text{ mg} \cdot \text{pot}^{-1}$.植物通过 AM 真菌根外菌丝从植酸钠中直接获取了较多的 P,达到 $3.38 \sim 4.16 \text{ mg} \cdot \text{pot}^{-1}$,其对植株 P 营养的贡献达 12.6%~15.9%.

3.4 植酸钠对根内菌丝 ALP 活性的影响

根系经组织化学染色后可以看出(表 4),当外加的植酸钠用量由 0 增加到 $500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,具有 ALP 活性的根系的比例(F%)由 62.5% 减少到 42.0%;同时,具有 ALP 活性的真菌结构在整个根系(M%)或在有活性侵染的根系中(m%)的发生强度也随着植酸钠施入量的增加而降低.

外加植酸钠不但使根系中具有 ALP 活性的丛枝的比例减少(A%),而且使具有 ALP 活性的丛枝在根内有活性菌丝部位的发生频度和强度减弱(a%)(表 4).

随植酸钠施入量的提高,根系中真菌 ALP 的活性锐减,表现在无植酸钠存在时 ALP 相对活性为 1,

表 2 植酸钠不同用量时玉米干重、地上部和根系 P 浓度、吸 P 量

Table 2 Dry weight, P concentration and P uptake by maize plants under different amount of Na-phytate

P 处理 Na-phytate ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	接种处理 Inoculation	干重		P 浓度		吸 P 量		
		Dry weight($\text{g} \cdot \text{pot}^{-1}$)		P concentration($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)		P uptake($\text{mg} \cdot \text{pot}^{-1}$)		
		地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root	全株 Total
0/0	-M	9.5a	4.1a	0.49b	0.54b	4.63b	2.20b	6.83b
	G. i	9.5a	4.3a	1.49a	1.45a	14.17a	6.15a	20.32a
0/250	-M	9.4a	4.1a	0.63b	0.67b	5.84b	2.73b	8.57b
	G. i	10.1a	4.6a	1.82a	1.73a	18.33a	7.89a	26.22a
250/250	-M	9.9a	4.2a	0.70b	0.74b	6.86b	3.04b	9.91b
	G. i	10.0a	4.4a	1.84a	1.89a	18.40a	8.38a	26.78a

表 3 土壤固有养分和植酸钠对玉米磷营养的贡献

Table 3 Contribution of native soil nutrient and Na-phytate to P nutrient of maizes plants

P 处理 Na-phytate ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	植株吸 P 量		真菌吸 P 量 P uptake by AMF ($\text{mg} \cdot \text{pot}^{-1}$)	真菌贡献率 Contribution of AMF (%)	吸收植酸钠量			植酸钠贡献率		
	P uptake($\text{mg} \cdot \text{pot}^{-1}$)				P uptake from Na-phytate($\text{mg} \cdot \text{pot}^{-1}$)			Contribution of Na-phytate(%)		
	-M	G. i	A	B	C	D	E	F		
0/0	6.83b	20.32b	13.49	66.4	0	0	0	0	0	0
0/250	8.57a	26.22a	17.65	67.3	1.74	5.90	4.16	20.3	22.5	15.9
250/250	9.91a	26.78a	16.87	63.0	3.08	6.46	3.38	31.1	24.1	12.6

A:根际效应获取的植酸钠中 P 量 P uptake from Na-phytate by roots; B:菌根际效应获取的植酸钠中 P 量 P uptake from Na-phytate by mycorrhizae; C:菌丝从植酸钠中直接获取的 P 量 P uptake from Na-phytate by extraradical mycelium; D:根际效应从植酸钠中获取的 P 对植株 P 营养的贡献 Root contribution to total P uptake; E:菌根际效应从植酸钠中获取的 P 对植株 P 营养的贡献 Mycorrhizal contribution to total P uptake; F:菌丝从植酸钠中直接获取的 P 对植株 P 营养的贡献 Hyphal contribution to total P uptake(具体计算方法参见文献^[1]Calculations refer to [1]).

表 4 根内菌丝碱性磷酸酶活性的比例

Table 4 ALP activity of intraradical hyphae in maize roots

P 处理 Na-phytate (mg·kg ⁻¹)	接种处理 Inoculation	F %	M %	m %	A %	a %	具有 ALP 活性的根系重 Roots DW with ALP activity(g)	ALP 相对活性 Relative activity of ALP
0/0	-M	0c	0d	0c	0b	0b	0d	0
	<i>G. i</i>	62.5a	11.6a	18.6a	3.4a	29.7a	0.50a	1
10/250	-M	0c	0d	0c	0b	0b	0d	0
	<i>G. i</i>	53.7ab	7.3b	13.6a	0.8b	8.6b	0.34b	0.68
250/250	-M	0c	0d	0c	0b	0b	0d	0
	<i>G. i</i>	42.0b	3.7c	7.4b	0.8b	9.9b	0.16c	0.32

0/250 处理的为 0.68, 250/250 处理的是无植酸钠处理的 1/3(表 4).

3.5 AM 真菌的 P 营养状况对菌根植物根际土壤中菌丝分布的影响

图 1 反映了土壤中施入不同量的植酸钠时, AM 真菌根外菌丝在菌根际土壤(真菌室)中的分布状况. 植酸钠的 3 个处理的菌丝密度均表现出距离根表 2 mm 处根外菌丝密度最高, 从距离根表 2~8 mm 范围内菌丝密度迅速降低, 8 mm 以后菌丝密度的随距离根表距离的变化趋于平稳. 在左右 2 个真菌室中, 3 个处理的菌丝密度表现出相似的变化趋势, 且左右菌丝室中的平均菌丝密度间也无显著性差异($P < 0.05$).

施入 250 mg·kg⁻¹植酸钠处理的平均菌丝密度最高, 显著高于施入 500 mg·kg⁻¹植酸钠处理的平均菌丝密度, 不施植酸钠处理的菌丝密度最低, 并且 3 个不同用量的植酸钠处理的平均菌丝密度之间的

表 5 菌根和非菌根玉米地上部和根系中氮、钾、铜、锌的浓度

Table 5 N, K, Cu, Zn concentration of maize plants inoculated with or without AM fungi(mg·kg⁻¹)

P 处理 Na-phytate (mg·kg ⁻¹)	接种处理 Inoculation	N 浓度 N concentration		K 浓度 K concentration		Cu 浓度 Cu concentration		Zn 浓度 Zn concentration	
		地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root
0/0	-M	24.3b	23.1a	21.4a	10.3a	9.5a	26.9a	70.8b	37.7b
	<i>G. i</i>	27.3a	24.7a	18.5b	9.7a	11.5b	29.2a	97.3a	62.8a
0/250	-M	26.0a	22.7a	22.4a	10.0a	10.1a	27.3a	73.3b	35.8b
	<i>G. i</i>	24.7a	24.8a	16.6b	9.2a	10.8a	28.4a	83.7a	51.4a
250/250	-M	25.6b	23.3b	22.0a	7.9a	9.0a	30.5a	71.4b	39.4b
	<i>G. i</i>	28.4a	25.3a	19.1b	10.0a	10.2a	26.9a	82.0a	46.1a

4 讨 论

AM 真菌是活体专性营养菌, 其生长和代谢活性受环境、宿主植物等多种因素的影响, 尤其是受植物组织内部 P 水平的直接控制^[12]. 为降低这种来自宿主植物的直接影响, 本试验是在宿主植物的生物量相对一致(避免了个体差异)的前提下, 研究 AM 真菌生长和代谢活性(植物体内部分元素含量见表 5).

差异均达显著性水平($P < 0.05$), 说明不同植酸钠施用量对菌丝密度有显著影响(图 1).

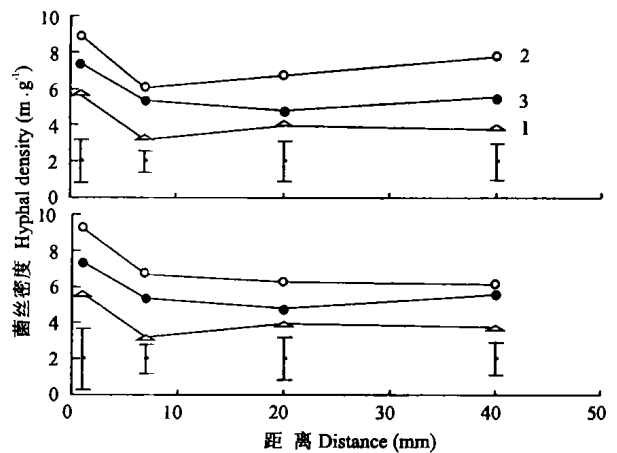


图 1 不同植酸钠水平下菌丝际土壤中菌根真菌根外菌丝的分布
Fig.1 Extraradical hyphal density of AM fungi in two HC under different Na-phytate levels.
竖线表示 LSD 显著性差异 The bars indicate the least significant difference between treatment means ($P < 0.05$). a: 左菌丝室 Left HC; b: 右菌丝室 Right HC. 1)0/0 + *G. i*. ; 2)10/250 + *G. i*. ; 3)250/250 + *G. i*.

根内菌丝的碱性磷酸酶是反映 AM 真菌代谢活性的指标之一^[18]. 菌根真菌的代谢活性与真菌吸收养分直接相关. 从本试验来看, 外源植酸钠降低了具有 ALP 活性的根内菌丝以及丛枝结构在根系中的比例(表 4), 促进了菌丝生长(图 1)和 P 的吸收(表 2), 但是对植物根系生长却没有显著的影响, 说明具有 ALP 活性的根系比例降低的原因是施入植酸钠降低了根内 ALP 的活性(表 4). 业已发现, 许多杀菌剂对 AM 真菌均有负面影响^[9, 19], 并且根内

菌丝的 ALP 活性随生育时期延长而下降^[2,3,16],而本试验中,外源植酸钠降低了根内菌丝的 ALP 活性,可能是由于菌根植物对有机磷源的利用率较高,提高了植物体内 P 浓度,进而抑制了真菌的 ALP 酶活性的缘故^[15,17].

根外菌丝是菌根真菌吸收土壤 P 的器官,因此根外菌丝的数量、长度及空间分布是影响菌根效应的重要因素^[6].菌丝密度的大小可以在一定程度上反映土壤中菌丝的数量.本试验中,外源植酸钠增加了菌丝密度,与宋勇春的结果^[13]相一致.Hodge 等^[5]发现有机质存在时真菌菌丝的生长加快,Harinikumar 等^[4]发现农家有机肥对 AM 真菌的发育有正效应.这是否与 AM 真菌喜好有机磷有关,尚有待于进一步研究.

综上所述,外源植酸钠对根内菌根真菌碱性磷酸酶活性和真菌根外菌丝的生长具有一定的作用,并且 AM 真菌提高了植物对土壤固有养分和外源植酸钠中 P 的吸收和利用.但外源植酸钠对真菌生长及其酶活性的作用机制还不清楚,并且根外菌丝中酶活性和调控以及植物-真菌共生体中养分的反馈抑制和信号转导的方式也值得进一步研究.

参考文献

- 1 Feng G, Song YC, Li XL, *et al.* 2003. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to utilization of organic sources of phosphorus by red clover in a calcareous soil. *Appl Soil Ecol*, **22**:139~148
- 2 Gryndler M, Hrselova H, Chvatalova I, *et al.* 1998. In vitro proliferation of *Glomus fistulosum* intraradical hyphae from mycorrhizal root segments of maize. *Mycol Res*, **102**:1067~1073
- 3 Hamel C, Fyles H, Smith DL. 1990. Measurement of development of endomycorrhizal mycelium using three different vital strains. *New Phytol*, **115**:297~302
- 4 Harinikumar KM, Bagyaraj DJ. 1989. Effects of cropping sequence, fertilizers and farmyard manure on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in different crops over three consecutive seasons. *Biol Fertil Soil*, **7**:173~175
- 5 Hodge A, Campbell CD, Fitter AH. 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*, **413**(6853):297~299
- 6 Jakobsen I, Abbott LK, Robosen AD. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytol*, **120**:371~380
- 7 Joner EJ, Jakobsen I. 1995. Growth and extracellular phosphatase

- activity of arbuscular mycorrhizal hyphae as influence by soil organic matter. *Soil Biol Biochem*, **27**(9):1153~1159
- 8 Kabir Z, O'Halloran IP, Fyles JW, *et al.* 1998. Dynamics of the mycorrhizal symbiosis of corn (*Zea mays* L.): Effects of host physiology, tillage practice and fertilization on spatial distribution of extra-radical mycorrhizal hyphae in the field. *Agric Ecosyst Environ*, **68**:151~163
 - 9 Kurle JE, Pflieger FL. 1994. The effects of cultural practices and pesticides on VAM fungi. In: Pflieger FL, Lindermann RG, eds. *Mycorrhizae and Plant Health*. St Paul. Minnesota: APS Press. 101~130
 - 10 Li XL, Marschner H, George E. 1991. Extension of the phosphorus depletion zone in VA mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant soil*, **136**:41~48
 - 11 Rilling MC, Steinberg PD. 2002. Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: A mechanism of habitat modification. *Soil Biol Biochem*, **34**:1371~1374
 - 12 Sander FE. 1975. The effect of foliar-applied phosphorus on the mycorrhizal infection of onion roots. In: Sander FE, Mosse B, Tinker PB eds. *Endomycorrhizas*. London: Academic Press. 261~276
 - 13 Song Y-C(宋勇春). 2000. Phosphatase activity in the mycorrhizosphere and its role in the utilization of organic phosphate by plants. Ph. D. Dissertation. Beijing: China Agricultural University. 69~76(in Chinese)
 - 14 Su Y-B(苏有波), Wang H(王贺), Zhang J-L(张俊玲), *et al.* 1998. Effect of arbuscular mycorrhiza on phosphatase activity in the rhizosphere of clover. *Plant Nutr Fertil Sci* (植物营养与肥料学报), **4**(3):264~270(in Chinese)
 - 15 Thomson BD, Robson AD, Abbott LK. 1991. Soil mediated effects of phosphorus supply on the formation of mycorrhizas by *Schietispora calospora* (Nicol. & Gerd.) Walker & Sanders on subterranean clover. *New Phytol*, **118**:463~469
 - 16 Tisserant B, Brenac V, Requena N, *et al.* 1998. The detection of *Glomus* spp. (arbuscular mycorrhizal fungi) forming mycorrhizas in three plants, at different stages of seedling development, using mycorrhiza-specific isozymes. *New Phytol*, **138**:225~239
 - 17 Tisserant B, Gianinazzi S, Gianinazzi-pearson V, *et al.* 1996. Relationships between lateral root order, arbuscular mycorrhiza development and the physiological state of the symbiotic fungus in *Plantanus acerifolia*. *Can J Bot*, **74**:1947~1955
 - 18 Tisserant B, Gianinazzi-pearson V, Gianinazzi S, *et al.* 1993. In planta histochemical staining of fungal alkaline phosphatase activity for analysis of efficient arbuscular mycorrhizal infections. *Mycol Res*, **97**(2):245~250
 - 19 Trappe JM, Molina R, Castellano M. 1984. Reaction of mycorrhizal fungi and mycorrhiza formation to pesticides. *Ann Rev Phytophthol*, **22**:331~359
 - 20 Trouvelot A, Kough JL, Gianiazzi-Pearson V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. In: Gianiazzi-Pearson V, Gianiazzi S eds. *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. Paris: INRA Press. 217~221

作者简介 冯海艳,女,1974年生,博士,主要从事丛枝菌根真菌生理和根际营养研究,发表论文3篇. E-mail: haiyan-feng166@sina.com