

# 农业技术措施对 AM 真菌群落结构的影响研究进展\*

盛萍萍 李敏 刘润进\*\*

(青岛农业大学菌根生物技术研究所, 山东青岛 266109)

**摘要** 农业生态系统中 AM 真菌多样性丰富, 并以独特的群落结构发挥其功能. 寄主植物和环境因子对 AM 真菌群落结构具有重要影响, 此外, 农业技术措施对农业生态系统中 AM 真菌群落结构的影响也值得关注. 本文系统总结了施肥、灌溉、轮作、间作、土壤耕作、化学药剂等农业技术措施对 AM 真菌群落结构的影响研究进展, 分析了农业技术措施改变 AM 真菌群落结构的可能机制, 探讨了提高农业生态系统中 AM 真菌多样性的可能途径, 提出通过改进施肥体制及其配套技术、增加植物多样性和人工接种 AM 真菌等可提高农业生态系统中 AM 真菌多样性; 并指出当前存在的问题和今后的研究方向.

**关键词** AM 真菌 群落结构 农业措施 土壤管理制度 农业生态系统

**文章编号** 1001-9332(2011)06-1639-07 **中图分类号** S-03 **文献标识码** A

**Effects of agricultural practices on community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural ecosystem: A review.** SHENG Ping-ping, LI Min, LIU Run-jin (*Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, Shandong, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2011, 22(6): 1639-1645.

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi are rich in diversity in agricultural ecosystem, playing a vital role based on their unique community structure. Host plants and environmental factors have important effects on AM fungal community structure, so do the agricultural practices which deserve to pay attention to. This paper summarized the research advances in the effects of agricultural practices such as irrigation, fertilization, crop rotation, intercropping, tillage, and pesticide application on AM fungal community structure, analyzed the related possible mechanisms, discussed the possible ways in improving AM fungal community structure in agricultural ecosystem, and put forward a set of countermeasures, *i. e.*, improving fertilization system and related integrated techniques, increasing plant diversity in agricultural ecosystem, and inoculating AM fungi, to enhance the AM fungal diversity in agricultural ecosystem. The existing problems in current agricultural practices and further research directions were also proposed.

**Key words:** arbuscular mycorrhizal fungi; community structure; agricultural practice; soil management system; agricultural ecosystem.

农业生态系统复杂庞大, 由麦田生态系统、水稻田生态系统、果园生态系统、草地生态系统、保护地生态系统等组成. 丛枝菌根(AM)真菌适应性强, 可广泛分布于包括农业生态系统在内的各陆地生态系统中<sup>[1]</sup>. 研究表明, 农业生态系统中 AM 真菌多样性丰富<sup>[2]</sup>, 而且农业技术措施显著影响 AM 真菌的生长发育<sup>[3]</sup>. 由于自然条件下 AM 真菌是以优势种群

构成的群落结构发挥其功能, 因此, 人们十分关注不同农业生态系统中 AM 真菌群落结构及其影响因子. 有关寄主植物、环境因子等对 AM 真菌群落结构的影响已有较多报道<sup>[4-6]</sup>, 近年人们开始关注农业技术措施对 AM 真菌群落结构的影响<sup>[3]</sup>. 本文在总结近 10 年国内外该领域研究的基础上, 较系统、全面地综述了施肥、灌溉、农药等农业技术措施对 AM 真菌群落结构的影响, 探讨了农业技术措施调控 AM 真菌群落结构的作用机制及提高农业生态系统中 AM 真菌多样性的途径.

\* 国家自然科学基金项目(30471164)、作物生物学国家重点实验室开放课题项目(2008KF09)和青岛市自然科学基金项目(08-1-3-20-jch, 09-1-3-57-jch)资助.

\*\* 通讯作者. E-mail: liurj@qau.edu.cn

2010-11-09 收稿, 2011-03-01 接受.

## 1 农业技术措施对 AM 真菌群落结构的影响

### 1.1 施肥对 AM 真菌群落结构的影响

农业生产中大量投入的 N、P、K 等化肥显著影响 AM 真菌物种多样性<sup>[7]</sup>. Jumpponen 等<sup>[8]</sup>采用 PCR 技术对施  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  ( $10 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 和未施的高原草原土壤进行分析,发现施 N 肥的土壤中 AM 真菌优势种和常见种群落发生改变. 在国内长达 25 年的定位施肥大田试验中,低 N 和高 N 施肥区孢子密度均显著低于对照,高 N 施肥区物种丰度低于对照,且氮素供应状况改变了 AM 真菌群落组成<sup>[7]</sup>. 在美国北部长期施用  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  ( $100 \sim 170 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ) 的 4 块草原土中 AM 真菌孢子密度均降低,尤其巨孢囊霉科 (Gigasporaceae) 的降低最为明显,但在 Konza 草原石灰岩土中却增高<sup>[9]</sup>. 绝大多数情况下,P 肥降低 AM 真菌多样性,施 P 肥后土壤含 P 量提高,AM 真菌孢子密度和丰度则显著降低<sup>[10]</sup>. Kahiluoto 等<sup>[11]</sup>证实有效 P 含量较低和适中的土壤中增施 P 肥均可降低孢子密度. 但也有研究表明,长期施用 P 肥对 AM 真菌群落没有影响<sup>[12]</sup>. 可见,N 肥和 P 肥对 AM 真菌多样性的影响是多方面的,且随生态条件不同而变化. 长期(27 年)施用 N、P 肥(硫酸铵+过磷酸钙)可降低 AM 真菌孢子数量,改变物种多样性和孢子相对多度<sup>[13]</sup>. 高 N 配施 P 肥显著降低孢子密度、种丰度和 Shannon 指数;高 N 配施 K 肥也降低孢子密度和 Shannon 指数;高 N 配施 P、K 肥对 AM 真菌多样性的影响与高 N 配施 P 肥的影响一致. 表明 N、P 互作对 AM 真菌发挥重要作用,其具体机制有待进一步研究.

施用有机肥通常可以改善 AM 真菌菌丝分枝、生长和侵染,从而有利于提高其多样性. 但有机肥的不同用量对不同作物根围土壤中 AM 真菌多样性的影响不尽相同. del Mar Alguacil 等<sup>[14]</sup>采用 (SSU) rRNA-PCR 等分子手段研究了 19 年施用城市垃圾 (UR, 用量分别为 0、6.5、13.0、19.5 和  $26.0 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 对高度侵蚀的干旱退化土壤中 AM 真菌多样性的影响,鉴定出 9 种球囊霉属 (*Glomus*) 真菌类型,其中 3 种分布于所有施用 UR 处理的小区,6 种仅特定出现在部分 UR 处理的小区;不同 UR 施用量使 AM 真菌群落组成更加多样化,施用 UR 特别是中等施用量 ( $13.0 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 显著增加了 AM 真菌多样性. 有机肥与其他肥料配合施用也可影响 AM 真菌多样性和群落结构. 例如,无论是低有机肥与低 N、低有机肥与高 N,还是高有机肥与低

N、高有机肥与高 N 处理均显著降低了 AM 真菌物种丰度、孢子密度和多样性指数<sup>[7]</sup>. 没有施用厩肥的土壤中 AM 真菌菌丝长度随着无机肥施用的增多而减小;而施用厩肥土壤中菌丝长度和孢子密度随着无机肥施用的增多而增大<sup>[15]</sup>. 施肥对 AM 真菌生长发育、多样性及其功能的影响与肥料种类、施肥数量、施肥时间与方法、作物种类、不同 AM 真菌对不同肥料的敏感性、土壤原有理化性状与养分含量及气候条件等有关.

### 1.2 灌溉对 AM 真菌群落结构的影响

灌溉能影响 AM 真菌多样性. Simpson 等<sup>[16]</sup>观察到,当高粱 (*Sorghum bicolor*) 和玉米 (*Zea mays*) 地中水分不充足时,球囊霉属 (*Glomus*) 和无梗囊霉属 (*Acaulospora*) 的孢子密度低于灌水充足土壤. Ortega-Larrocea 等<sup>[17]</sup>在墨西哥中部 Mezquital 河谷地区采集经污水灌溉 5 年、35 年、65 年、95 年的转化土 (vertisol) 和薄层土 (leptosol) 的表层土壤进行测定,发现转化土中 AM 真菌孢子数量随着灌溉持续时间的延长而减少;而薄层土灌溉 5 年后的孢子数量较少,灌溉 35 年后则增加,而后又开始下降. 球囊霉属种类占据优势,其中摩西球囊霉 (*G. mosseae*) 在这两种土壤中所有灌溉持续时间内孢子数量最多;而菌根侵染率不受持续灌溉年限的影响. 由于不同 AM 真菌对灌溉或土壤水分状况的反应或适应能力存在差异,土壤水分状况必然会影响其群落结构. 例如,薄壁球囊霉 (*G. leptotichum*) 既不偏好干旱土壤也不偏好潮湿土壤条件,光壁无梗囊霉 (*Acaulospora laevis*)、幼套球囊霉 (*G. etunicatum*) 和异配盾巨孢囊霉 (*Scutellospora heterogama*) 更加偏好稍干旱的土壤,崔氏无梗囊霉 (*A. trappei*) 和明球囊霉 (*G. clarum*) 在潮湿土壤中数量较多<sup>[18]</sup>. 国内有关灌溉对 AM 真菌多样性的影响研究不多,今后亟待加强.

### 1.3 种植制度对 AM 真菌群落结构的影响

#### 1.3.1 间作

间作是农业生产上常用的栽培技术,它能有效增加单位土地面积/体积的生物多样性. 间作体系中 AM 真菌物种丰度和种群多样性高于单一耕作体系<sup>[19-20]</sup>. 豆类与咖啡 (*Semen coffeae*) 间作增加了 AM 真菌孢子密度<sup>[21]</sup>. Muok 等<sup>[22]</sup>比较了硬果漆树 (*Sclerocarya birrea*) 单作及其与小米 (*Setaria italica*) 或玉米间作对 AM 真菌的影响,结果表明,间作可增加孢子数量和菌丝密度. DNA 序列分析和 PCR-RFLP 等分析表明,间作体系下侵染大豆 (*Glycine max*) 和白杨 (*Populus tomentosa*) 根系的 AM 真菌 Shannon 指数分别为  $0.82 \pm 0.08$  和  $0.70 \pm 0.11$ ,

而单作白杨仅为  $0.53 \pm 0.08$ , 这在分子水平上证明了间作可以增加 AM 真菌的物种多样性<sup>[23]</sup>.

**1.3.2 轮作** 作物轮作对 AM 真菌也有积极影响. 在北美大平原地区进行的小麦 (*Triticum aestivum*) - 休耕、小麦-玉米-小米、小麦-玉米-小米-休耕、小麦-玉米-休耕、小麦-向日葵 (*Helianthus annuus*) - 休耕等一系列轮作试验证实轮作显著提高了土壤中 AM 真菌数量<sup>[24]</sup>. Vestberg 等<sup>[25]</sup> 在 3 年种植草莓 (*Fragaria ananassa*)、黑麦 (*Secale cereale*)、洋葱 (*Allium cepa*)、葛缕子 (*Radix cari*)、荞麦 (*Fagopyrum esculentum*)、甘蓝 (*Brassica oleracea*) 等 8 种作物的轮作试验中发现, 草莓和葛缕子能提高 AM 真菌活力, 促进 AM 真菌孢子形成, 大幅度增加 AM 真菌繁殖体数量, 有助于土壤中 AM 真菌群体维持在一个良好的功能水平. 轮作能改变 AM 真菌种丰度, 轮作土壤中 AM 真菌孢子种类和数量比单作土壤多<sup>[26]</sup>. Mathimaran 等<sup>[4]</sup> 采用分子和形态鉴定方法, 研究了长期玉米-猪屎豆 (*Crotalaria pallida*) 轮作、玉米单作以及施 P 肥对铁铝土中 AM 真菌多样性的影响, 结果表明, 轮作或施 P 肥均不影响 AM 真菌孢子密度、种丰度和多样性指数, 但轮作显著改变了物种相对多度, 即群落组成; 玉米-猪屎豆轮作土壤中细凹无梗囊霉 (*A. scrobiculata*) 和疣壁盾巨孢囊霉 (*S. verrucosa*) 孢子多度显著高于玉米单作土壤. 可见, 不同作物轮作组合及其土壤类型对 AM 真菌多样性的影响表现不同.

#### 1.4 土壤耕作制度对 AM 真菌群落结构的影响

研究表明, 耕作制度对 AM 真菌孢子群落组成和多样性有重要影响<sup>[27]</sup>. Kittiworawat 等<sup>[28]</sup> 对泰国北部耕作土和未耕作土的调查发现, 未耕作土中 AM 真菌物种丰度和孢子密度都高于耕作土的, 其中未耕作土中发现 18 个种, 孢子密度为每克土 21 个, 而耕作土中只发现 16 种, 孢子密度仅为每克土 13 个. Alguacil 等<sup>[29]</sup> 通过扩增植物根系 18S rDNA, 经 RFLP 分析, 研究犁板翻土、碎草覆盖、土层内铺碎草和免耕 4 种耕作体系对玉米等作物根系 AM 真菌多样性的影响, 指出耕作体系可以影响 AM 真菌的群落组成. 耕作对大田土壤中 AM 真菌的群落结构有重要影响<sup>[30]</sup>, 与免耕相比, 耕作减少了 AM 真菌某些种的产孢量, 并且耕作条件下非球囊霉属的种类也有减少趋势<sup>[31]</sup>. 免耕可增加玉米根系周围盾巨孢囊霉属 (*Scutellospora*) 的孢子数量, 传统耕作和深耕土壤中优势种群分别为球囊霉属 (*Glomus*) 和巨孢囊霉属 (*Gigaspora*) 的种类<sup>[32]</sup>. 但 Schalamuk 等<sup>[33]</sup>

连续 2 年对传统耕作和免耕土壤进行 AM 真菌群落研究, 发现所有处理的 AM 真菌优势种均相同.

#### 1.5 化学药剂对 AM 真菌群落结构的影响

农药对 AM 真菌的不良影响已有大量报道<sup>[34]</sup>, 但结论并不相同, 这可能是由于施用的农药类型和剂量以及 AM 真菌对农药的敏感性差异所致. 随着农药施用年限的增加, 土壤中 AM 真菌种丰度、孢子密度和多样性指数都呈现下降趋势<sup>[10]</sup>. O' Connor 等<sup>[35]</sup> 研究表明, 杀菌剂苯来特 (Benlate) 的施用可以抑制菌根形成, 改变 AM 真菌群落结构和多样性. 杀真菌剂可以显著降低 AM 真菌孢子数量和菌根侵染<sup>[36]</sup>. 杀虫剂对 AM 真菌多样性也有一定的影响, 杀虫剂可显著抑制豆科植物菌根侵染、减少孢子数量, 但能刺激豌豆 (*Pisum sativum*) 根围孢子形成<sup>[37]</sup>. Vallino 等<sup>[38]</sup> 对植物根系进行 18S rDNA 扩增, 用 PCR-RFLP 分析了被化学药品污染土壤中 AM 真菌的生存状况, 鉴定出 14 种 AM 真菌类型, 其中球囊霉属是该地区 AM 真菌的主要属. 另外, 重金属也能对 AM 真菌多样性产生不利影响, Yang 等<sup>[39]</sup> 研究表明, AM 真菌多样性指数与土壤中 Cu 浓度呈负相关.

## 2 农业技术措施影响 AM 真菌群落结构的作用机制

### 2.1 提高 AM 真菌群落多样性的作用机制

农业生态系统中, 部分农业技术措施可直接或通过改善土壤生态条件等来促进 AM 真菌侵染、扩展和产孢, 进而改变其群落结构, 增加多样性. 向贫瘠或缺肥土壤中施用有机肥或少量化肥能促进 AM 真菌生长发育, 有利于提高 AM 真菌多样性<sup>[40]</sup>. Trueseder 等<sup>[41]</sup> 在夏威夷地区的试验表明, 对分别缺乏 N、P 肥的土壤施加 N、P 肥可增加 AM 真菌侵染率. 适当施硫能够促进 AM 真菌的侵染, 因为适当硫素水平下, 大豆根系膜透性好, AM 真菌生长所需的氨基酸、还原性糖等代谢产物的外渗量增加, 从而促进 AM 真菌菌丝的生长, 提高其侵染率<sup>[42]</sup>. 施用有机肥能改善土壤结构, 增加土壤保水性和透气性, 改善土壤理化性质, 增加其他土壤微生物活性或释放一些化学物质, 从而促进 AM 真菌侵染和菌根形成<sup>[43]</sup>. 例如, 豇豆 (*Vigna unguiculata*) 出芽 45 d 后施用牛粪和羊粪处理的菌根侵染率分别为 73% 和 77%, 施用印度麻 (*Crotalaria juncea*) 和水黄皮 (*Pongamia pinnata*) 绿肥的菌根侵染率分别为 77% 和 79%, 而未施肥的对照为 69%<sup>[44]</sup>. 有机肥养分释放期较

长<sup>[45]</sup>,其中的纤维素、几丁质、多聚糖等成分缓慢降解能有效促进 AM 真菌产孢,接种近明球囊霉(*Glo-mus claroideum*)并施用纤维素、几丁质等养分处理的韭菜(*Folium allii*)根围孢子数量比未施用处理分别增加 35.1% 和 13.8%<sup>[46]</sup>.

同样,对于旱和半干旱土壤适量灌溉可以通过改善土壤理化和生物学性状增加菌根侵染率<sup>[47]</sup>,而合理的间作和轮作则能在更大程度上促进 AM 真菌侵染和发育.例如,单作旱作水稻 AM 真菌侵染率通常不到 20%,当与绿豆(*Vigna radiata*)、花生(*Ara-chis hypogaea*)或白三叶草(*Trifolium repens*)间作时,侵染率可达 30%~80%<sup>[48]</sup>.

## 2.2 降低 AM 真菌群落多样性的作用机制

一些农业措施降低 AM 真菌多样性首先是从抑制 AM 真菌生长、侵染和产孢开始的,随后逐渐影响到其群落数量和种属组成,最终降低其多样性.施 N 肥一般降低菌根侵染率<sup>[49]</sup>.但也有试验表明,施 N 肥增加无芒稗(*Echinochloa crusgali* var. *mitis*)菌根侵染率,而陆稻(*Oryza sativa*)菌根侵染率没有受到显著影响<sup>[50]</sup>.N、P、K 肥长期配合施用所造成的元素累积及这 3 种元素协同作用可能会改变土壤理化性状,直接或间接影响到寄主植物和 AM 真菌生长发育,导致 AM 真菌侵染率降低、单位根长孢囊数和侵入点数减少等<sup>[51]</sup>,这可能会进一步影响 AM 真菌群落组成和功能.

灌溉不当造成干旱缺水或土壤缺氧均能抑制 AM 真菌生长发育、降低侵染率<sup>[52]</sup>.而在作物间作和轮作体制中,如果选择非 AM 真菌寄主植物作为间作或轮作作物,就会首先抑制 AM 真菌对寄主植物的侵染.Karasawa 等<sup>[53]</sup>证实当玉米与非寄主植物芥菜(*Brassica juncea*)轮作时,玉米菌根侵染率低于其与寄主植物向日葵轮作的侵染率.

与以上抑制因子相比,化学农药抑制 AM 真菌生长发育的作用更为直接和显著<sup>[54]</sup>.施用杀真菌剂显著抑制了 AM 真菌侵染与生长发育,甲霜灵锰锌的抑制效果显著大于百菌清和代森锰锌<sup>[55]</sup>.由于 AM 真菌物种对重金属的忍耐力不同,被污染土壤中的重金属可影响 AM 真菌的孢子和菌丝密度及菌根侵染水平等,从而影响 AM 真菌多样性<sup>[56]</sup>.随着化学农药施用年限的增加,土壤中农药残留量的积累可能抑制 AM 真菌生长发育和产孢;而长期的农药逆境可能导致只有少数耐药性较强的 AM 真菌存活<sup>[10]</sup>,从而改变其群落组成、降低多样性.

此外,土壤耕作也可减少 AM 真菌寄主-杂草的

数量、破坏土壤物理结构和土壤中 AM 真菌根外菌丝网络结构,进而降低菌根侵染速度和强度<sup>[57]</sup>,最终降低 AM 真菌多样性.研究表明,切断卵叶山马蝗(*Desmodium ovalifolium*)已经形成的菌丝网状结构可减少玫瑰红巨孢囊霉(*Gigaspora rosea*)的侵染率,但增加木薯球囊霉(*G. manihotis*)的侵染率<sup>[58]</sup>.但也有试验表明,耕作、除草等农业措施可以增加菌根真菌孢子活性<sup>[59]</sup>.因此,关于土壤耕作对 AM 真菌群落结构与多样性的影响机制还有待深入研究.

## 3 提高农业生态系统中 AM 真菌多样性的可能途径

### 3.1 改进施肥体制及其配套措施

低投入农业管理体制不仅能促进菌根侵染和产孢,并且能增加其相对多度,而高肥水和农药投入会降低 AM 真菌多样性,不利于稳定农业生态系统.因此,建议改革不合理的农业措施,建立以施用优质有机肥为主,辅以缓释化肥,同时配合喷灌、滴灌或渗灌的灌溉方式,采用低毒农药、生物农药综合防治病虫害等措施,从而促进 AM 真菌生长、侵染和产孢,提高 AM 真菌多样性.

### 3.2 增加植物多样性

在农业生态系统中,尤其是设施栽培系统中,选择合理的间作与轮作模式,如豆科与禾本科植物间作,选择不同科的寄主植物进行轮作,并适当保留部分杂草,可以增加单位土地面积和单位时间的植物多样性,从而提高包括 AM 真菌在内的土壤微生物多样性,这对于保持环境稳定性,促进农业生产十分有利.

### 3.3 人工接种 AM 真菌

对于高经济价值寄主植物,如西瓜(*Citrullus lanatus*)、人参(*Panax ginseng*)等,或苗圃育苗的寄主植物,如烟草(*Nicotiana tabacum*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)、茄子(*Solanum melongena*)、番茄(*Solanum lycopersicum*)等,均可对其种苗实行菌根化,即育苗时接种高效 AM 真菌培育高质量菌根苗.在有条件的地区,也可以大田条播、撒播 AM 真菌接种物,以增加 AM 真菌多样性.这种方法最有效可靠,但需要一定的成本.

## 4 问题与展望

AM 真菌群落结构是菌根学领域的重要研究内容之一,尤其在目前对 AM 真菌群落结构特征了解不多的情况下,开展这方面的工作具有重要意义.对

于因长期大量施用、滥用化肥和农药,导致土壤中化肥和农药残留、有害盐类含量升高,造成土壤质量和健康状况恶化的综合治理具有广阔的应用前景。然而,尽管部分试验达到分子水平,这方面的工作还是比较零散,多是某一技术措施的单因子试验,缺乏系统深入的研究,而且许多研究尚未得到一致的结论。例如,传统农业和有机农业对 AM 真菌多样性的影响等<sup>[60]</sup>。农业技术措施繁多,而且是相互关联、相互影响的,因此,今后应针对不同农业生态系统,如设施栽培生态系统、稻田生态系统、果园生态系统等设计多因子多水平试验,以探索综合农业技术措施对 AM 真菌群落结构与功能的影响及其作用机制。其次,需因地制宜在有代表性的不同农业生态系统建立长期定位试验,采用分子和形态鉴定技术、现代分子生物标记技术等,研究不同耕作制度、新型农业技术、综合配套技术等对 AM 真菌群落结构与功能的影响。第三,系统探索产前和产中调控 AM 真菌群落结构与功能的简便易行、经济有效的途径。第四,扩大 AM 真菌种质资源库的收藏,为筛选不同条件下的高效菌株提供材料。可以预见,随着该领域及其相关学科的深入研究和科技进步,可以通过以增加 AM 真菌多样性为主导的生物学途径提高土壤质量和健康状况,保持农业生态系统平衡,提高作物产量、品质 and 安全性,从而实现农业生产的可持续发展。

#### 参考文献

[1] Liu R-J (刘润进), Chen Y-L (陈应龙). Mycorrhizology. Beijing: Science Press, 2007 (in Chinese)

[2] Wang M-Y (王森焱), Diao Z-K (刁志凯), Liang M-X (梁美霞), et al. Advances in the study of AM fungal diversity in agroecosystems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25**(10): 2744-2749 (in Chinese)

[3] Jansa J, Wiemken A, Frossard E. The effects of agricultural practices on arbuscular mycorrhizal fungi. Geological Society, London, Special Publications, 2006, 266: 89-115

[4] Mathimaran N, Ruh R, Jama B, et al. Impact of agricultural management on arbuscular mycorrhizal fungal communities in Kenyan ferralsol. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2007, **119**: 22-32

[5] Guo S-X (郭绍霞), Liu R-J (刘润进). Effects of different peony cultivars on community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in rhizosphere soil. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(8): 1993-1997 (in Chinese)

[6] Gai J-P (盖京苹), Liu R-J (刘润进). Effect of soil factors on arbuscular mycorrhizae (AM) fungi around roots of wild plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*

(应用生态学报), 2003, **14**(3): 470-472 (in Chinese)

[7] Wang MY, Hu LB, Wang WH, et al. Influence of long-term fixed fertilization on diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Pedosphere*, 2009, **19**: 663-672

[8] Jumpponen A, Trowbridge J, Mandyam K, et al. Nitrogen enrichment causes minimal changes in arbuscular mycorrhizal colonisation but shifts community composition—Evidence from rDNA data. *Biology and Fertility of Soils*, 2005, **41**: 217-224

[9] Johnson NC, Rowland DL, Corkidi L, et al. Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. *Ecology*, 2003, **84**: 1895-1908

[10] Xu X-Q (许秀强), Li M (李敏), Liu R-J (刘润进). A survey of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in pesticides polluted soil. *Journal of Qingdao Agricultural University* (Natural Science) (青岛农业大学学报·自然科学版), 2009, **26**(1): 1-3 (in Chinese)

[11] Kahiluoto H, Ketoja E, Vestberg M, et al. Promotion of AM utilization through reduced P fertilization. 2. Field studies. *Plant and Soil*, 2001, **231**: 65-79

[12] Beauregard MS, Hamel C, Atul-Nayyar, et al. Long-term phosphorus fertilization impacts soil fungal and bacterial diversity but not AM fungal community in alfalfa. *Microbial Ecology*, 2010, **59**: 379-389

[13] Bhadalung NN, Suwanarit A, Dell B, et al. Effects of long-term NP-fertilization on abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi under a maize cropping system. *Plant and Soil*, 2005, **270**: 371-382

[14] del Mar Alguacil M, Díaz-Pereira E, Caravaca F, et al. Increased diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a long-term field experiment via application of organic amendments to a semiarid degraded soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, **75**: 4254-4263

[15] Gryndler M, Hršelová H, Vosátka M, et al. Organic fertilization changes the response of mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi and their sporulation to mineral NPK supply. *Folia Microbiologica*, 2001, **46**: 540-542

[16] Simpson D, Daft MJ. Interactions between water stress and different mycorrhizal inoculation plant growth and mycorrhizal development in maize and sorghum. *Plant and Soil*, 1990, **121**: 179-186

[17] Ortega-Larrocea MP, Siebe C, Estrada A, et al. Mycorrhizal inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi in soils irrigated with wastewater for various lengths of time, as affected by heavy metals and available P. *Applied Soil Ecology*, 2007, **37**: 129-138

[18] Miller SP, Bever JD. Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in stands of the wetland grass *Panicum hemitomon* along a wide hydrologic gradient. *Oecologia*, 1999, **119**: 586-592

[19] Lacombe S, Bradley RL, Hame C, et al. Do tree-based intercropping systems increase the diversity and stability of soil microbial communities? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, **131**: 25-31

[20] Bainard LD, Klironomos JN, Gordon AM. Arbuscular mycorrhizal fungi in tree-based intercropping systems: A

- review of their abundance and diversity. *Pedobiologia*, 2011, **54**: 57–61
- [21] Colozzi A, Cardoso E. Detection of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of coffee plants and crotonaria cultivated between rows. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 2000, **35**: 2033–2042
- [22] Muok BO, Matsumura A, Ishii T, *et al.* The effect of intercropping *Sclerocarya birrea* (A. Rich.) Hochst., millet and corn in the presence of arbuscular mycorrhizal fungi. *African Journal of Biotechnology*, 2009, **8**: 807–812
- [23] Chiffлот V, Rivest D, Olivier A, *et al.* Molecular analysis of arbuscular mycorrhizal community structure and spores distribution in tree-based intercropping and forest systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, **131**: 32–39
- [24] Wright SF, Anderson RL. Aggregate stability and glomalin in alternative crop rotations for the central Great Plains. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, **31**: 249–253
- [25] Vestberg M, Saari K, Kukkonen S, *et al.* Mycotrophy of crops in rotation and soil amendment with peat influence the abundance and effectiveness of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi in field soil. *Mycorrhiza*, 2005, **15**: 447–458
- [26] Oehl E, Sieverding E, Ineichen K, *et al.* Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, **69**: 2816–2824
- [27] Singh S, Anita P, Bhaskar C, *et al.* Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with the rhizosphere of tea growing in ‘natural’ and ‘cultivated’ ecosystems. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, **44**: 491–500
- [28] Kittiworawat S, Youpensuk S, Rerkasem B. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in *Mimosa invisa* and effect of the soil pH on the symbiosis. *Chiang Mai Journal of Science*, 2010, **37**: 517–527
- [29] Alguacil MM, Lumini E, Roldán A, *et al.* The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. *Ecological Applications*, 2008, **18**: 527–536
- [30] Boddington CL, Dodd JC. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant and Soil*, 2000, **218**: 137–144
- [31] Jansa J, Mqzafar A, Banke S, *et al.* Intra- and interspecific diversity of ITS rDNA sequences in *Glomus intraradices* assessed by cloning and sequencing, and by SSCP analysis. *Mycological Research*, 2002, **106**: 670–681
- [32] Jansa J. Effect of Soil Tillage on Arbuscular Mycorrhizal Fungi and on Their Role in Nutrient Uptake by Crops. PhD Thesis. Zuerich: The Swiss Federal Institute of Technology, 2002
- [33] Schalamuk S, Velazquez S, Chidichimo H, *et al.* Fungal spore diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with spring wheat: Effects of tillage. *Mycologia*, 2006, **98**: 16–22
- [34] Wang S-G (王曙光), Feng Z-Z (冯兆忠), Wang X-K (王效科). Effects of environmental pollutants on arbuscular mycorrhiza formation and function. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(7): 1321–1325 (in Chinese)
- [35] O’ Connor PJ, Smith SE, Smith FA. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytologist*, 2002, **154**: 209–218
- [36] Assaf TA, Turk MA, Hameed KM. Impact of olive pomace wastes and fungicide treatment on indigenous arbuscular mycorrhizal fungi associated with chickpea (*Cicer arietinum* L.) under field conditions. *Australian Journal of Crop Science*, 2009, **3**: 6–12
- [37] Abd-Alla MH, Omar SA, Karanxha S. The impact of pesticides on arbuscular mycorrhizal and nitrogen-fixing symbioses in legumes. *Applied Soil Ecology*, 2000, **14**: 191–200
- [38] Vallino M, Massa N, Lumini E, *et al.* Assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in roots of *Solidago gigantea* growing in a polluted soil in Northern Italy. *Environmental Microbiology*, 2006, **8**: 971–983
- [39] Yang RY, Zan ST, Tang JJ, *et al.* Variation in community structure of arbuscular mycorrhizal fungi associated with a Cu tolerant plant – *Elsholtzia splendens*. *Applied Soil Ecology*, 2010, **44**: 191–197
- [40] Picone C. Managing mycorrhizae for sustainable agriculture in the tropics// Vandermeer JH, ed. Tropical Agroecosystems. Boca Raton, FL: CRC Press, 2003: 95–132
- [41] Treseder KK, Allen ME. Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: A model and field test. *New Phytologist*, 2002, **155**: 507–515
- [42] Li J (李瑾), Cai B-Y (蔡柏岩), Liu X-R (刘潇睿), *et al.* Effect of sulfur on microbial structure of AM fungi in soybean rhizosphere. *Soybean Science* (大豆科学), 2010, **29**(6): 990–995 (in Chinese)
- [43] Li X-Y (李熙英), Liu J-S (刘继生), Huang S-C (黄世臣). Effect on growth of one-year poplar seedling with VAM in different fertilization methods. *Forestry Science and Technology* (林业科技), 2010, **35**(1): 22–25 (in Chinese)
- [44] Muthukumar T, Udaiyan K. Influence of organic manures on arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Vigna unguiculata* (L.) Walp. in relation to tissue nutrients and soluble carbohydrate in roots under field conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, **31**: 114–120
- [45] Oehl E, Frossard E, Fliessbach A, *et al.* Basal organic phosphorus mineralization in soils under different farming systems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, **36**: 667–675
- [46] Gryndler M, Jansa J, Hršelová H, *et al.* Chitin stimulates development and sporulation of arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology*, 2003, **22**: 283–287

- [47] Caravaca E, Alguacil MM, Diaz G, *et al.* Nutrient acquisition and nitrate reductase activity of mycorrhizal *Rhizoglyphus* L. seedlings afforested in an amended semiarid soil under two water regimes. *Soil Use and Management*, 2005, **21**: 10–16
- [48] Xiao T-J (肖同建), Yang Q-S (杨庆松), Ran W (冉炜), *et al.* Effect of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungus on nitrogen and phosphorus utilization in upland rice-mungbean intercropping system. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2010, **43**(4): 753–760 (in Chinese)
- [49] Baum C, Weih M, Verwijst T, *et al.* The effects of nitrogen fertilization and soil properties on mycorrhizal formation of *Salix viminalis*. *Forest Ecology and Management*, 2002, **160**: 35–43
- [50] Zhu S-C (朱圣潮), Zhang S-S (张珊珊), Tang J-J (唐建军), *et al.* Regulation effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the interactions between barnyard grass and upland rice under enhanced nitrogen supply. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(10): 2337–2342 (in Chinese)
- [51] Wang M-Y (王淼焱), Xu Q (徐倩), Liu R-J (刘润进). Colonization status of arbuscular mycorrhizal fungi in soil with long-term fixed fertilization. *Mycosystema* (菌物学报), 2006, **25**(1): 131–137 (in Chinese)
- [52] Entry JA, Rygielwicz ET, Watrud LS, *et al.* Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research*, 2002, **7**: 123–138
- [53] Karasawa T, Kasahara Y, Takebe M. Differences in growth responses of maize to preceding cropping caused by fluctuation in the population of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, **34**: 851–857
- [54] Schreiner RP, Ivors KL, Pinkerton JN. Soil solarization reduces arbuscular mycorrhizal fungi as a consequence of weed suppression. *Mycorrhiza*, 2001, **11**: 273–277
- [55] Xie L (谢莉), Wei Y-W (韦业旺), Cai M (蔡敏), *et al.* Influences of fungicides on growth and resistance of arbuscular mycorrhizal tobacco seedlings. *Guangxi Agricultural Sciences* (广西农业科学), 2010, **41**(4): 319–322 (in Chinese)
- [56] Selvaraj T, Chellappan P, Jeong YJ, *et al.* Occurrence and quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi in industrial polluted soils. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2005, **15**: 147–154
- [57] Streit B, Rieger SB, Stamp E, *et al.* The effect of tillage intensity and time of herbicide application on weed communities and populations in maize in central Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2002, **92**: 211–224
- [58] Boddington CL, Dodd JC. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. II. Studies in experimental microcosms. *Plant and Soil*, 2000, **218**: 145–157
- [59] Yang YS, Wang H, Tang JJ, *et al.* Effects of weed management practices on orchard soil biological and fertility properties in southern China. *Soil and Tillage Research*, 2007, **93**: 179–185
- [60] Galvn GA, Pardi I, Burger K, *et al.* Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in onion roots from organic and conventional farming systems in the Netherlands. *Mycorrhiza*, 2009, **19**: 317–328

---

作者简介 盛萍萍,女,1987年生,硕士研究生.主要从事菌根生态学研究. E-mail: hongdouping@163.com

责任编辑 张凤丽

---