

DOI: 10.13376/j.cbbs/2014026

文章编号: 1004-0374(2014)02-0169-12

丛枝菌根真菌物种多样性及其群落构建机制研究进展

蒋胜竞, 刘永俊, 石国玺, 潘建斌, 冯虎元*

(兰州大学生命科学学院, 细胞活动与逆境适应教育部重点实验室, 兰州 730000)

摘要: 丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是一类分布广泛的植物根系共生微生物, 在促进植物营养吸收、改善土壤结构、调节全球碳氮循环等方面具有重要的生理生态作用。经过一个多世纪的研究, AMF 物种多样性及群落生态学研究等已取得了重大成就。AMF 目前单列一门球囊霉门 (Glomeromycota), 全球已发现的形态种约 250 个; 然而, 随着 AMF 分子多样性的研究深入, 越来越多的证据暗示了 AMF 可能有惊人的物种多样性。AMF 群落多样性及物种组成受时空、宿主以及土壤因子的显著影响, 但随机过程在 AMF 群落构建中也发挥了重要作用。综述了 AMF 的物种多样性及群落构建机制研究进展, 并对今后这两方面的研究方向提出了展望。

关键词: 菌根; 多样性; 群落; 分类系统; 生态位

中图分类号: S154.3; Q19; Q145^{+.2} **文献标志码:** A

The diversity and community assembly of arbuscular mycorrhizal fungi: a review

JIANG Sheng-Jing, LIU Yong-Jun, SHI Guo-Xi, PAN Jian-Bin, FENG Hu-Yuan*

(MOE Key Laboratory of Cell Activities and Stress Adaptations, School of Life Sciences,
Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), which can form mutualistic associations with roots of most land plants, are most widespread in nature. It has well accepted that AMF play key roles in enhancing plant nutrient uptake, improving soil structure and regulating global carbon and nitrogen cycles. The AMF, which have been reported about 250 morphological species, belong to the phylum Glomeromycota. A rich evidence of AMF molecular diversity, however, indicates that the species diversity of AMF might be higher than our current understanding. The temporal and spatial variations of AMF communities have been widely reported, whilst these communities are also affected significantly by host identity, soil characteristics and other deterministic factors. Nonetheless, the importance of stochastic process in regulating the AMF community assembly has also been evidenced in recent years. This paper reviewed the research progress in the species diversity and assembly mechanisms of AMF, and the future researches on these two issues were also discussed.

Key words: mycorrhiza; diversity; community; taxonomy; niche

物种多样性的维持及其与生态系统功能的关系研究是当今生态及环境科学领域的热点问题。土壤

微生物是生态系统的重要组成部分, 它们驱使和影响了解有机物分解、营养循环、生态系统生产力等许多生

收稿日期: 2013-06-30

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(“973”项目)(2012CB026105); 国家自然科学基金项目(31170482, 31300445, 31370450); 教育部博士点基金项目(2010021111002, 20110211110021); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金项目(LZUJBKY-2013-92)

*通信作者: E-mail: fenghy@lzu.edu.cn

态系统过程^[1-3], 它们的物种及功能多样性是生态系统稳定性的关键所在^[4-5]。然而, 与地上生物多样性研究相比, 目前土壤微生物多样性研究非常薄弱, 难以揭示地上地下生物多样性的互作机制以及整合生态系统水平上生物多样性与功能的相互关系。

丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是一类非常特殊且重要的土壤微生物, 能与大部分陆生植物根系形成互惠共生体, 是地上地下生态系统相互联系的重要节点, 影响着许多陆地生态系统过程^[6-7]。AMF 是专性营养共生菌, 宿主植物为其提供碳水化合物, 作为回报, 它们帮助植物吸收磷、氮等矿质元素^[8-9] 以及增强植物的抗逆抗病能力^[10]; 此外, AMF 在影响植物群落结构及生产力、改善植物与传粉昆虫的相互关系、影响土壤细菌群落以及稳定土壤结构等方面均具有积极的作用^[8,11-13]。由于 AMF 具有如此重要的生理生态功能, 它们的物种及功能多样性、群落构建机制等问题已越来越受重视, 甚至有人认为 AMF 多样性是衡量生态系统可持续性的重要指标之一。经过 150 多年的研究积累, AMF 研究已取得了一定的进展, 尤其是近年来分子生态学技术在 AMF 群落研究中的广泛应用, 极大地促进了 AMF 多样性研究及其群落装配理论的发展。本文系统综述了 AMF 的物种多样性

及其群落构建机制研究进展, 并探讨了今后 AMF 多样性及群落生态学的研究方向。

1 AMF物种多样性

有证据表明 AMF 起源于约 4.6 亿年前的奥陶纪, 伴随了陆地植物的整个进化过程^[14]。经过几亿年的演变, AMF 已广泛分布于极地冰原、热带雨林、温带草原、荒漠等各种陆地生态系统, 与超过 2/3 的植物科属形成了稳定的共生关系^[15], 甚至, 一些以往被认为非 AM 的植物科属 (如: 莎草科、石竹科等) 也发现了 AMF 的侵染^[16]。丰富的宿主多样性和生境多样化预示了 AMF 丰富的物种多样性。

1.1 AMF分类系统

AMF 是专性营养共生的土壤微生物, 目前无法进行纯培养。1845 年 Tulasne 兄弟首次基于土壤孢子形态特征描述了 *Glomus* 属及本属包含的 2 个种 *Glomus microcarpum* 和 *G. macrocarpum*, 并初步确定了 AMF 的分类地位^[17]。在此之后, AMF 的分类地位及分类系统经历了复杂多变的过程^[18] (图 1)。在早期的多样性研究中, AMF 鉴定标准主要是基于 AMF 形态学特征。鉴于 AMF 孢子与接合孢子在形态上的相似性, AMF 一直被认为是接合菌纲下的一个分支。近年来, 分子生物学的发展为 AMF 物种多样性的研究提供了良好的条件。

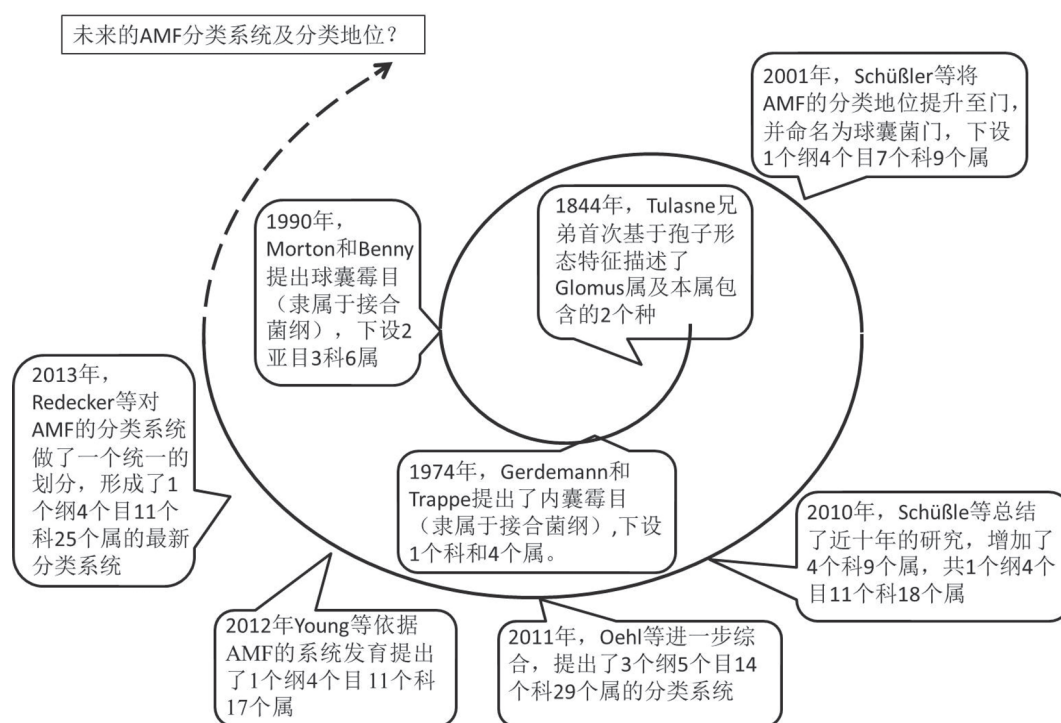


图1 丛枝菌根真菌分类系统的修订历史

在 AMF 分类地位的修订历史中, 一个重要的转折点就是 Schüßler 等^[19]在 2001 年通过对 AMF 18S rRNA 序列进行分析, 将 AMF 的分类地位提升至门, 命名为球囊菌门 (Glomeromycota, 真菌界 7 个门之一), 下设 1 纲 4 目 7 科 9 属, 并指出其与担子菌、子囊菌有着共同的起源。近些年, AMF 分类系统不断更新, 逐渐出现了基于形态学和分子生物学的两种不同的 AMF 分类系统。AMF 系统分类划分标准的不统一无疑给 AMF 多样性研究带来极大的困难。最近, Redecker 等^[20]对 AMF 的分类系统做了一个统一的划分, 形成了 1 纲 4 目 11 科 25 属的最新分类系统。

1.2 AMF 孢子种多样性

长期以来, AMF 的物种多样性研究主要通过分离土壤中的 AMF 孢子, 以孢子形态、孢壁结构及菌丝侵染特征等为基础, 对其进行形态学鉴定。在这一方面, 《VA 菌根真菌鉴定手册》以及一些在线资源, 如国际 AMF 保藏中心 (INVAM; <http://invam.caf.wvu.edu/>)、波兰农业大学 Janusz Blaszowski 教授 (<http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/>) 等, 提供了较为权威且齐全的分类标准和信息, 为 AMF 的形态鉴定提供了极大的便利。至今, 许多学者在 AMF 的孢子形态鉴定上做了大量的工作^[21], 并建立了基于孢子形态特征的分类系统^[22], 大大促进了

AMF 孢子种多样性的揭示。

近年来发展起来的 DNA 鉴定技术不仅为 AMF 孢子种的确立提供了有力的辅助证据, Arthur Schüßler 收集和整理了目前已报道的 AMF 孢子形态种, 并通过对大部分孢子种进行 DNA 分子鉴定, 提出了最新的分类系统, 下设 4 目 11 科 25 属, 包括了 250 个物种 (表 1, Schüßler's Glomeromycota phylogeny, <http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo/>; Apr. 25th 2013)。其中, 已发现的 *Glomus* 属物种数量最多, 达 83 种, *Acaulospora* 次之, 为 40 种。我国自 20 世纪 80 年代开始, 也开展了 AMF 物种多样性的调查研究; 迄今已发现 146 种 AMF (约占全球已报道种数的 60%), 其中包括 13 个新种^[23], 仅有 *Geosiphon* 和 *Otospora* 两个属在国内仍未报道, 具体各属的数量如表 1 所示。此外, 表 2 也列出了我国 AMF 记录种的学名、中文名及首次报道者。从上述结果来看, 我国的 AMF 物种资源相当丰富, 具有研究 AMF 物种多样性的巨大优势。

1.3 AMF 分子种多样性

AMF 孢子的形态鉴定相对困难, 不仅对研究者的经验要求较高, 而且费时费力; 此外, AMF 的孢子多样性很难与植物根系中 AMF 的定植情况相一致。因此, 近十年来, 基于 AMF rRNA 基因分析的分子鉴定法已广泛用于 AMF 的物种多样性

表1 最新AMF分类系统及各属的物种数量

目	科	属	物种数量	中国记录种数量
Glomerales	Glomeraceae	<i>Glomus</i>	83	47
		<i>Funneliformis</i>	11	8
		<i>Rhizophagus</i>	9	6
		<i>Sclerocystis</i>	10	8
Diversisporales	Claroideoglomeraceae	<i>Claroideoglomus</i>	6	5
	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>	8	6
		<i>Scutellospora</i>	29	13
		<i>Racocetra</i>	13	5
	Acaulosporaceae	<i>Acaulospora</i>	40	30
	Entrophosporaceae	<i>Entrophospora</i>	3	2
	Pacisporaceae	<i>Pacispora</i>	7	5
	Diversisporaceae	<i>Diversispora</i>	7	3
		<i>Otospora</i>	1	0
		<i>Redeckera</i>	3	1
Paraglomerales	Paraglomeraceae	<i>Paraglomus</i>	3	2
Archaeosporales	Geosiphonaceae	<i>Geosiphon</i>	1	0
	Ambisporaceae	<i>Ambispora</i>	8	3
	Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i>	2	2
Uncertain position			6	

表2 中国AMF记录种目录

学名	中文名	参考文献
<i>Acaulospora bireticulata</i>	双网无梗囊霉	彭生斌等, 1990 ^[40]
<i>Acaulospora capsicula</i>	椒红无梗囊霉	蔡邦平等, 2007 ^[34]
<i>Acaulospora cavernata</i>	空洞无梗囊霉	邢晓科等, 2000 ^[29]
<i>Acaulospora colombiana</i>	哥伦比亚内养囊霉	张英等, 2003 ^[50]
<i>Acaulospora colossica</i>	大型无梗囊霉	蔡邦平等, 2009 ^[26]
<i>Acaulospora delicate</i>	脆无梗囊霉	赵丹丹等, 2006 ^[30]
<i>Acaulospora denticulata</i>	西齿无梗囊霉	吴铁航等, 1995 ^[41]
<i>Acaulospora dilatata</i>	膨胀无梗囊霉	张美庆等, 1998 ^[42]
<i>Acaulospora elegans</i>	丽抱无梗囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Acaulospora excavata</i>	凹坑无梗囊霉	张美庆等, 2001 ^[44]
<i>Acaulospora foveata</i>	孔窝无梗囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Acaulospora gedanensis</i>	格但无梗囊霉	高清明等, 2006 ^[31]
<i>Acaulospora kentinensis</i> *	屏東内养囊霉*	Wu等, 1995 ^[51]
<i>Acaulospora koskei</i>	柯氏无梗囊霉	Zhang和Guo, 2007 ^[32]
<i>Acaulospora lacunosa</i>	浅窝无梗囊霉	盖京苹和刘润进, 2000 ^[46]
<i>Acaulospora laevis</i>	光壁无梗囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Acaulospora longula</i>	稍长无梗囊霉	张美庆和王幼珊, 1991 ^[47]
<i>Acaulospora mellea</i>	蜜色无梗囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Acaulospora morrowae</i>	莫氏无梗囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Acaulospora myriocarpa</i>	多果无梗囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Acaulospora nicolsonii</i>	尼氏无梗囊霉	张英等, 2007 ^[35]
<i>Acaulospora paulinae</i>	疏线无梗囊霉	Cai等, 2009 ^[33]
<i>Acaulospora polonica</i>	波兰无梗囊霉	张美庆等, 2001 ^[44]
<i>Acaulospora rehmi</i>	瑞氏无梗囊霉	石兆勇等, 2003 ^[48]
<i>Acaulospora rugosa</i>	皱襞无梗囊霉	张美庆等, 1998 ^[42]
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	细凹无梗囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Acaulospora spinosa</i>	刺无梗囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Acaulospora taiwania</i> *	台湾无梗囊霉*	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Acaulospora tuberculata</i>	疣状无梗囊霉	赵之伟和杜刚, 1997 ^[49]
<i>Acaulospora undulata</i>	波状无梗囊霉	张美庆等, 2001 ^[44]
<i>Ambispora callosum</i>	厚皮球囊霉	姜攀等, 2012 ^[39]
<i>Ambispora gerdemannii</i>	詹氏原囊霉	方宇澄等, 2000 ^[52]
<i>Ambispora leptoticha</i>	薄壁原囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Archaeospora schenckii</i>	单氏内生囊霉	蔡邦平等, 2009 ^[26]
<i>Archaeospora trappei</i>	崔氏原囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Claroideoglossum claroideum</i>	近明球囊霉	彭生斌等, 1990 ^[40]
<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	幼套球囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Claroideoglossum lamellosum</i>	层状球囊霉	张英等, 2007 ^[35]
<i>Claroideoglossum luteum</i>	纯黄球囊霉	Zhang和Guo, 2007 ^[32]
<i>Claroideoglossum walkeri</i>	沃克球囊霉	肖艳萍等, 2008 ^[28]
<i>Diversispora eburneum</i>	象牙白球囊霉	王森焱等, 2006 ^[38]
<i>Diversispora spurca</i>	沾屑多孢囊霉	张英等, 2007 ^[35]
<i>Diversispora trimurales</i>	三壁球囊霉	蔡邦平等, 2012 ^[27]
<i>Entrophospora baltica</i>	波罗的海内养囊霉	蔡邦平等, 2007 ^[34]
<i>Entrophospora infrequens</i>	稀有内养囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Funneliformis badium</i>	褐色球囊霉	张英等, 2007 ^[35]
<i>Funneliformis caledonium</i>	苏格兰球囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Funneliformis constrictum</i>	缩球囊霉	方宇澄等, 1986 ^[57]
<i>Funneliformis coronatum</i>	副冠球囊霉	张英等, 2007 ^[35]

(续表)

学名	中文名	参考文献
<i>Funneliformis geosporum</i>	地球囊霉	王平和胡正嘉, 1989 ^[54]
<i>Funneliformis mosseae</i>	摩西球囊霉	方宇澄等, 1986 ^[57]
<i>Funneliformis verruculosum</i>	疣壁球囊霉	李涛等, 2004 ^[71]
<i>Funneliformis xanthium</i>	苍耳管柄囊霉	蔡邦平等, 2012 ^[27]
<i>Gigaspora albida</i>	微白巨孢囊霉	方宇澄等, 2000 ^[52]
<i>Gigaspora candida</i> *	白橙黄巨孢囊霉	周文能等, 1991 ^[75]
<i>Gigaspora decipiens</i>	易误巨孢囊霉	刘润进等, 2002 ^[53]
<i>Gigaspora gigantea</i>	极大巨孢囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Gigaspora margarita</i>	珠状巨孢囊霉	彭生斌等, 1990 ^[40]
<i>Gigaspora ramisporophora</i>	分支巨孢囊霉	蔡邦平等, 2007 ^[34]
<i>Glomus aggregatum</i>	聚从球囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Glomus albidum</i>	白色球囊霉	王平和胡正嘉, 1989 ^[54]
<i>Glomus ambisporum</i>	双型球囊霉	王平和胡正嘉, 1989 ^[54]
<i>Glomus antarcticum</i>	南极球囊霉	蔡邦平, 2009 ^[24]
<i>Glomus arenarium</i>	沙生球囊霉	蔡邦平等, 2012 ^[27]
<i>Glomus aureum</i>	金黄球囊霉	Cai等, 2008 ^[33]
<i>Glomus australe</i>	澳洲球囊霉	张英等, 2003 ^[50]
<i>Glomus brohultii</i>	布氏球囊霉	Yang等, 2008 ^[36]
<i>Glomus canadense</i>	加拿大球囊霉	石兆勇等, 2004 ^[55]
<i>Glomus citricolum</i> *	柑橘球囊霉*	唐振尧和臧穆, 1984 ^[56]
<i>Glomus convolutum</i>	卷曲球囊霉	张英等, 2003 ^[50]
<i>Glomus delhiense</i>	德里球囊霉	刘延荣等, 2001 ^[58]
<i>Glomus dimorphicum</i>	两型球囊霉	王幼珊等, 1998 ^[59]
<i>Glomus dolichosporum</i> *	长孢球囊霉*	张美庆等, 1997 ^[60]
<i>Glomus flavisporum</i>	黄孢球囊霉	高清明等, 2006 ^[31]
<i>Glomus formosanum</i> *	福摩萨球囊霉*	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Glomus gibbosum</i>	肿胀球囊霉	张英等, 2003 ^[50]
<i>Glomus globiferum</i>	球泡球囊霉	张英等, 2003 ^[50]
<i>Glomus glomerulatum</i>	团集球囊霉	刘延荣等, 2001 ^[58]
<i>Glomus heterosporum</i>	异型球囊霉	张英等, 2003 ^[50]
<i>Glomus hoi</i>	何氏球囊霉	王平和胡正嘉, 1989 ^[54]
<i>Glomus hyderabadensis</i>	海得拉巴球囊霉	王淼焱等, 2006 ^[38]
<i>Glomus insculptum</i>	内凹球囊霉	蔡邦平, 2009 ^[24]
<i>Glomus invermaium</i>	英弗梅球囊霉	吴重华等, 2001 ^[61]
<i>Glomus lacteum</i>	乳白球囊霉	方宇澄等, 2000 ^[52]
<i>Glomus macrocarpum</i>	大果球囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Glomus magnicaule</i>	宽柄球囊霉	石兆勇等, 2003 ^[48]
<i>Glomus melanosporum</i>	黑球囊霉	王发园和刘润进, 2002 ^[64]
<i>Glomus microaggregatum</i>	微丛球囊霉	张美庆等, 1996 ^[65]
<i>Glomus microcarpum</i>	小果球囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Glomus minutum</i>	微小球囊霉	蔡邦平, 2009 ^[24]
<i>Glomus monosporum</i>	单孢球囊霉	赵之伟, 1998 ^[66]
<i>Glomus mortonii</i>	莫顿球囊霉	蔡邦平等, 2012 ^[27]
<i>Glomus multicaule</i>	多梗球囊霉	赵之伟和杜刚, 1997 ^[49]
<i>Glomus multiforum</i>	凹坑球囊霉	赵丹丹等, 2006 ^[30]
<i>Glomus pallidum</i>	淡色球囊霉	彭生斌等, 1990 ^[40]
<i>Glomus pansihalos</i>	膨果球囊霉	王发园和刘润进, 2002 ^[64]
<i>Glomus pustulatum</i>	具孢球囊霉	王发园和刘润进, 2002 ^[64]
<i>Glomus reticulatum</i>	网状球囊霉	盖京苹等, 2000 ^[67]

(续表)

学名	中文名	参考文献
<i>Glomus spinosum</i> *	刺球囊霉*	胡弘道, 2002 ^[69]
<i>Glomus spinuliferum</i>	微刺球囊霉	蔡邦平等, 2009 ^[26]
<i>Glomus tenebrosum</i>	荫性球囊霉	王发园和刘润进, 2002 ^[64]
<i>Glomus tenue</i>	细球囊霉	蔡邦平, 2009 ^[24]
<i>Glomus tortuosum</i>	扭形球囊霉	吴重华等, 2000 ^[70]
<i>Glomus versiforme</i>	地表球囊霉	张美庆和王幼珊, 1991 ^[47]
<i>Glomus viscosum</i>	粘质球囊霉	李涛等, 2004 ^[71]
<i>Glomus zaozhuangianus</i> *	枣庄球囊霉*	王发园和刘润进, 2002 ^[76]
<i>Pacispora boliviana</i>	玻利维亚和平囊霉	高清明等, 2006 ^[31]
<i>Pacispora chimonobambusae</i> *	方竹球囊霉*	Wu等, 1995 ^[51]
<i>Pacispora dominikii</i>	道氏球囊霉	乔红权等, 2005 ^[37]
<i>Pacispora robigina</i>	锈棕和平囊霉	Cai等, 2008 ^[33]
<i>Pacispora scintillans</i>	闪亮球囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Paraglomus brasilianum</i>	巴西类球囊霉	蔡邦平等, 2009 ^[26]
<i>Paraglomus occultum</i>	隐形球囊霉	彭生斌等, 1990 ^[40]
<i>Racocetra coralloidea</i>	珊瑚状盾巨孢囊霉	潘幸来等, 1997 ^[74]
<i>Racocetra fulgida</i>	亮色盾巨孢囊霉	王幼珊等, 1998 ^[59]
<i>Racocetra gregaria</i>	群生盾巨孢囊霉	赵之伟, 1998 ^[66]
<i>Racocetra persica</i>	桃形盾巨孢囊霉	赵之伟, 1998 ^[66]
<i>Racocetra verrucosa</i>	疣壁盾巨孢囊霉	李涛等, 2004 ^[71]
<i>Redeckera fulvum</i>	黄球囊霉	吴重华等, 2001 ^[61]
<i>Rhizophagus clarum</i>	明球囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Rhizophagus diaphanum</i>	透光球囊霉	彭生斌等, 1990 ^[40]
<i>Rhizophagus fasciculatum</i>	聚生球囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Rhizophagus fecundisporum</i>	多产球囊霉	王幼珊等, 1998 ^[59]
<i>Rhizophagus intraradices</i>	根内球囊霉	方宇澄等, 1986 ^[57]
<i>Rhizophagus manihotis</i>	木薯球囊霉	吴铁航等, 1994 ^[63]
<i>Sclerocystis clavisporum</i>	棒孢球囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Sclerocystis coremioides</i>	帚状球囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Sclerocystis cunninghamia</i> *	杉木球囊霉*	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Sclerocystis liquidambaris</i> *	枫香球囊霉*	吴继光和陈瑞青, 1987 ^[62]
<i>Sclerocystis pakistanica</i>	巴基斯坦球囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Sclerocystis rubiforme</i>	悬钩子状球囊霉	吴继光和陈瑞青, 1986 ^[45]
<i>Sclerocystis sinuosum</i>	弯丝球囊霉	汪洪刚等, 1992 ^[68]
<i>Sclerocystis taiwanensis</i> *	台湾球囊霉*	吴继光和陈瑞青, 1987 ^[62]
<i>Scutellospora arenicola</i>	沙生盾巨孢囊霉	郭绍霞等, 2010 ^[25]
<i>Scutellospora aurigloba</i>	全球盾巨孢囊霉	彭生斌等, 1990 ^[40]
<i>Scutellospora calospora</i>	美丽盾巨孢囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Scutellospora cerradensis</i>	塞拉多盾巨孢囊霉	王淼焱等, 2006 ^[38]
<i>Scutellospora dipapillosa</i>	双疣巨孢囊霉	蔡邦平等, 2009 ^[26]
<i>Scutellospora dipurpurescens</i>	双紫盾巨孢囊霉	赵丹丹等, 2006 ^[30]
<i>Scutellospora erythroa</i>	红色盾巨孢囊霉	潘幸来等, 1996 ^[73]
<i>Scutellospora gilmorei</i>	吉尔莫盾巨孢囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Scutellospora heterogama</i>	异配盾巨孢囊霉	吴铁航等, 1994 ^[63]
<i>Scutellospora nigra</i>	黑色盾巨孢囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Scutellospora pellucida</i>	透明盾巨孢囊霉	胡弘道, 1988 ^[43]
<i>Scutellospora reticulata</i>	网纹盾巨孢囊霉	王幼珊等, 1998 ^[59]
<i>Scutellospora trirubiginosa</i> *	三红盾巨孢囊霉*	潘幸来等, 1997 ^[72]

注：带*者为我国学者描述的新种。

及群落结构研究。rRNA 基因由进化保守区和变异区两部分组成, 进化保守区可用于设计扩增 rRNA 基因片段的 PCR 引物, 而通过对变异区的碱基分析可以对 AMF 进行分类学上的区分。目前引物的设计区段主要集中于 rRNA 基因的小亚基 (SSU)、大亚基 (LSU) 以及内转录间隔区 (ITS 区) 这 3 个区段。这种方法可以直接以根样、土壤或者混合孢子等的宏基因组为模板进行 AMF 群落多样性分析^[77], 特别是结合最近发展起来的高通量测序技术^[78-79], 可以大规模且高效地探明 AMF 的物种多样性。值得一提的是, 基于环境 DNA 鉴定的 AMF 种只能称为分类操作单元 (operational taxonomic unit)、分子种 (phylotype) 或虚拟种 (virtual taxa), 而不能获得 AMF 物种的种质资源。尽管如此, AMF 分子多样性研究大大促进了对全球及特定生态系统中 AMF 物种多样性的了解。

目前 AMF 分子多样性的研究方法相对杂乱, 不同 DNA 区段、不同分子种划分标准等均能得到不同的结果; 然而, 相对来说, 18S rRNA 基因的 NS31-AM1 引物区段是近年来使用最广泛的区段, 全球多数 AMF 分子多样性是由该引物来揭示的^[80]。为了系统评估已有的 AMF 分子种多样性及分布特征等, Öpik 等以 NS31-AM1 引物区段为主, 收集了已公开的所有 AMF 序列, 在 97% 序列相似性水平上整理出 356 个 AMF 分子种 (表 3, <http://maajam.botany.ut.ee/>; Apr. 25th 2013), 并以 Schüßler 建

立的分类系统为依据, 以孢子种相应区段 DNA 序列为参考, 将各分子种归类至属甚至种的水平。此外, Kivlin 等^[81]收集了 GenBank 数据库中 14 961 条 18S 和 28S rRNA 基因序列 (Mar. 15th 2010), 在 97% 的 DNA 序列相似性水平上, 基于 18S 和 28S 分别划分出 563 和 669 个 AMF 分子种; 类似, Yang 等^[82]基于 3 547 条 AMF 的 ITS 序列在 90% 的序列相似性水平上划分了 305 个 AMF 分子种。从上述研究结果可知, 准确评估 AMF 分子种的数量非常困难, 进一步的工作应致力于分子鉴定 DNA 区段及分子种划分标准等方面的统一。

2 AMF群落构建机制

群落构建机制即多样性维持机制一直是群落生态学研究的核心问题之一。AMF 群落结构是指特定时间段内的 AMF 群落组成和数量特征, 主要以 AMF 丰度、多度、优势度和重要值等参数来描述其群落结构特征^[83]。稳定的 AMF 群落结构可以提高自然生态系统的生产力, 维持生态平衡。因此, 了解 AMF 的群落结构特征及其构建机制具有重要的生态学意义。AMF 在不同宿主和不同时空状态下的群落组成有着明显差异^[84-96]。那么, 到底是什么因素驱使着 AMF 的群落装配?

2.1 生态位理论

生态位理论, 即确定性因素主导的群落组装。生态位理论认为区域物种库中的物种经局域环境筛

表3 AMF分子种分类系统及数量

纲	目	科	属	物种数量
Glomeromycetes	Glomerales	Glomeraceae	<i>Glomus</i>	239
		Claroideoglomeraceae	<i>Claroideoglomus</i>	16
	Diversisporales	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>	1
			<i>Scutellospora</i>	10
			<i>Racocetra</i>	1
			<i>Dentiscutata</i>	1
			<i>Acaulospora</i>	33
			<i>Kuklospora</i>	1
		Pacisporaceae	<i>Pacispora</i>	2
		Diversisporaceae	<i>Diversispora</i>	18
			<i>Otospora</i>	1
			<i>Entrophospora</i>	3
			<i>Redeckera</i>	1
Pareglomeromycetes	Paraglomerales	Paraglomeraceae	<i>Paraglomus</i>	14
Archaeosporomycetes	Archaeosporales	Geosiphonaceae	<i>Geosiphon</i>	1
		Ambisporaceae	<i>Ambispora</i>	4
		Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i>	10

选,导致功能相似的物种筛入相同的生态位,使群落各物种的特征趋同。与此相反,群落内物种的相互作用使得过于相似的物种间发生竞争排斥,从而使各物种间的相似性受限,出现了生态位分化。目前,生态位分化的研究主要集中在三个方面:资源生态位、时间生态位、空间生态位。

在影响 AMF 群落装配的研究中,报道最多的是土壤状况对 AMF 物种多样性的影响。Johnson^[84]在其一篇综述中就指出资源的化学计量特征和 AMF 群落结构之间有着紧密联系。Liu 等^[85]研究了 8 年不同的施肥梯度对 AMF 群落结构的影响,发现土壤速效磷和根系氮含量与 AMF 群落极度相关。此外, Oehl 等^[86]调查了 16 种不同生态样区土壤中 AMF 孢子的种类及多样性,发现土壤类型能强烈影响 AMF 孢子的群落结构及多样性。除了土壤因子之外,宿主植物^[87]、CO₂ 浓度^[88]等其他因素对 AMF 的群落结构也会造成不同程度的影响。与此同时, Liu 等^[89]对柠条 (*Caragana korshinskii*) 根系 AMF 群落组成季节动态变化的研究发现, AMF 群落组成在所调查的 3 个月中存在显著差异。Dumbrell 等^[90]在 2011 年运用最新的焦磷酸测序技术分析了温带草原生境中部分植物根内的 AMF 群落结构,发现 AMF 在夏季和冬季具有完全不同的群落结构。这都反映了 AMF 群落季节生态位分化。在空间尺度上, Wu 等^[91]在研究日本富士山演替阶段 AMF 群落结构时发现, AMF 多样性随海拔的增加而降低。Davison 等^[92]在森林土壤中发现 AMF 群落结构具有空间异质性,相距仅 30 m 的两份土壤样品中的 AMF 群落结构就有着显著性的差异。以上所有研究都证明了确定性因素在 AMF 群落构建中的作用,充分证明了生态位理论的假说。

2.2 中性理论

中性理论的提出使阐述群落装配的研究取得了重大突破。中性理论有 2 个基本假设: (1) 中性,处于同一营养级个体的生态等价性,即个体具有相同的出生率、死亡率、迁移率以及新物种形成的概率; (2) 零和,即群落是由同一营养级的物种组成,群落大小保持不变并且是饱和的。中性理论强调生物体的群落构建是一个完全随机的过程,不存在生态位的分化,地理隔离和扩散限制是造成物种群落结构差异的主要因素。Lekberg 等^[93]在研究干扰对 AMF 群落结构的影响时意外发现, AMF 的群落结构不受干扰的影响; AMF 的分布更趋向随机性,优先效应在很大程度上决定着 AMF 群落中物种相

对丰度。Dumbrell 等^[94]将一些生态理论模型应用于 AMF 群落构建的机制研究中,发现这些理论模型无法解释 AMF 群落中超优势物种存在的问题,由此提出了中性理论在 AMF 群落构建中的重要作用。van der Gast 等^[95]研究农耕方式对 AMF 空间尺度分布时也发现,扩散限制在很大程度上决定着 AMF 群落中物种相对丰度,这与 Lekberg 等^[96]采用集合群落研究 AMF 群落装配的结果一致。

2.3 连续统

中性理论由于“物种在生态功能上等价”的假设与大量研究结果相悖,同时对自然群落结构的准确预测也仅限于少数生态系统;同样,单纯地利用生态位理论也很难解释自然群落的一些现象。因此,有人建议将生态位理论与中性理论耦合起来去阐述 AMF 群落装配,即确定性因素与随机因素共同驱动了群落的装配,但在某些生境中确定性因素起主导作用,而在另外一些生境中随机因素起着主导作用。Verbruggen 等^[77]在研究 AMF 群落构建中的驱动因子时发现,土壤类型及养分仅解释了 17% 的群落组成,他们认为确定性因素与随机因素共同驱动了 AMF 的群落装配,但与确定性因素相比,随机因素发挥更为重要的作用。Dumbrell 等^[97]沿着一个 pH 梯度对 28 种植物的 425 个植株根系中的丛枝菌根真菌群落进行分析,结果表明虽然 AMF 物种相对丰度的分布符合中性理论的零和假设,但方差分解显示,与扩散限制相比,土壤 pH 在 AMF 群落装配中起着更为重要的驱动作用。这项结果暗示着随机过程虽然参与了 AMF 群落的组装,但物种在 pH 上的生态位分化却起着更为重要的作用。Hazard 等^[98]在 2013 年也指出 AMF 的群落结构是由局地环境因子与地理距离共同决定的,进一步证实了 Baas-Becking 假说:“Everything is everywhere, but the environments selects.”以上研究都说明了确定性因素和随机因素共同驱动着 AMF 的群落装配。因此,在 AMF 群落构建研究中,可以说生态位与中性理论其实是相容互补而不是对立的,两者从不同的侧面反映和描述了群落的构建机制。

3 展望

3.1 AMF 物种多样性的发掘及分类系统的完善

虽然 AMF 的新种被不断报道,但目前其数量仍远低于与之共生的植物种类,那么全球范围内到底存在多少 AMF 物种呢? 现如今大量的研究表明 AMF 与宿主植物之间具有选择偏好性, AMF 的数

量与植物物种数量呈正相关^[99]。Vandenkoornhuyse 等^[87]发现相邻生长的植物根系内 AMF 的群落结构有着明显的差异,充分证实了 AMF 的宿主特异性^[100]。基于此, Fitter^[101]就曾提出“AMF 的数量应该和该植物群落的植物种数相当”。越来越多的证据也表明 AMF 在全球可能有着惊人的数量。Bever 等^[102]对农田撂荒地连续 5 年的调查研究,在第 5 年时发现 37 种 AMF 种类,远高于第 1 年所发现的 AMF 数量,其中 1/3 为未描述过的新种。Liu 等^[103]在青藏高原两种植物根中共检查出 21 个 AMF 分子种,其中就包括 8 个新种。据此可以推断,全球 AMF 应该具有非常惊人的多样性,在各种生态系统广泛开展 AMF 多样性研究显得很有必要^[104]。

传统的形态学鉴定可以直观准确地调查 AMF 物种多样性,得到 AMF 菌种资源,但以形态学为基础对 AMF 进行物种鉴定需要大量的经验和文献支撑,对初学者有很大难度,也制约着 AMF 多样性的发掘。近年来,AMF 特异性引物的发展、完善以及高通量测序等生物学技术的应用很大程度上促进了 AMF 多样性发掘,得到了比 AMF 形态种更多的分子种。但通过分子手段得到的仅仅是 AMF 的分子序列,这对于 AMF 种质资源的开发是不利的。因此今后的研究应该将分子生物学与孢子富集、纯化培养结合起来,重点探究各种不同生态系统中 AMF 的多样性,了解其 AMF 种属组成及种群丰度等资源状况;展开对植物个体水平上 AMF 多样性的调查,进一步阐明 AMF 是否存在宿主偏好性问题;开展极端环境中 AMF 多样性的调查,挖掘这些极端环境中 AMF 可能会存在的独特的生物学性质。

AMF 分类系统是 AMF 多样性调查的基础,分类系统的提出必须基于坚实的生物学背景和严格的种属特征分析。单纯的依靠形态学或分子生物学的手段根本无法获得标准可靠的 AMF 分类系统,只有将 AMF 表型和遗传特性有机地结合在一起才能描绘出精确可靠的 AMF 分类系统。目前,无论是哪种分类系统,都只能说是描述 AMF 进化关系的一种假设,都需要进一步的观察和验证。在以后的研究中,会有大量的 AMF 物种被发现报道,这将丰富和完善目前已有的 AMF 的形态学和分子学的数据。随着研究的不断深入,相信 AMF 的分类系统及分类地位在未来几年一定会得到很好的修订。

3.2 AMF 群落构建机制的阐明

微生物的群落构建机制研究一直是生态学研究

的核心。近年来,生态位理论和中性理论都被大量文献资源所证实。但在解释 AMF 群落构建机制时也存在一些不容忽视的问题,如基于群落物种丰度分布模式去检验群落构建机制,对于较大的生物体或许是可行的;但由于微生物群落含有大量的稀有种,暗示着仅通过群落物种丰度分布与理论模型的拟合程度去判别群落装配机制对于微生物而言是不合理的。同时,以往的研究都将 AMF 在进化上视为等同体,大都忽略了物种间的系统进化历史对群落装配的影响。近年来,群落结构的谱系分析,即将物种进化历史与群落结合起来的方法已经应用到 AMF 的群落构建的研究中^[105]。群落谱系结构研究方法是利用谱系结构来揭示群落构建中的关键生态过程(如生境过滤、竞争作用)。此外,嵌套分析和共生网络分析等一系列统计方法也不断应用于 AMF 群落装配的研究领域。今后的研究中应注重野外实验与室内模拟的结合分析,在更大尺度上对 AMF 的分布进行调查研究,不断对不同生态系统中影响 AMF 物种多样性的关键因子与可能的调控途径进行深入的研究,为进一步研究和应用 AMF 提供理论依据和技术基础。

AMF 作为生态系统的重要组成部分,有着丰富的物种多样性和功能多样性,目前对 AMF 多样性的了解还只是冰山一角。通过不断改进研究方法与技术手段,相信 AMF 多样性研究很快就会取得重大进展。

[参 考 文 献]

- [1] Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-33
- [2] Wolfe BE, Husband BC, Klironomos JN. Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualisms. *Ecol Lett*, 2005, 8(2): 218-23
- [3] van der Heijden MGA, Bakker R, Verwaal J, et al. Symbiotic bacteria as a determinant of plant community structure and plant productivity in dune grassland. *FEMS Microbiol Ecol*, 2006, 56(2): 178-87
- [4] Johansson JF, Paul LR, Finlay RD. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiol Ecol*, 2004, 48(1):1-13
- [5] Fitter AH, Gilligan CA, Hollingworth K, et al. Biodiversity and ecosystem function in soil. *Funct Ecol*, 2005, 19(3): 369-7
- [6] Rillig MC. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecol Lett*, 2004, 7(8): 740-54
- [7] Chen L, Booker FL, Tu C, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi increase carbon decomposition under elevated CO₂. *Science*, 2012, 337(6098): 1084-7

- [8] Hodge A, Fitter AH. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(31): 13754-9
- [9] Smith SE, Smith FA. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular and ecosystem scales. *Annu Rev Plant Biol*, 2011, 62: 227-50
- [10] Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano JM. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New Phytol*, 2007, 173(4): 808-16
- [11] Van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396: 69-72
- [12] Maherali H, Klironomos JN. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, 2007, 316(5832): 1746-8
- [13] Wilson GWT, Rice CW, Rillig MC, et al. Soil aggregation and carbon sequestration and tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecol Lett*, 2009, 12(5): 452-61
- [14] Redecker D, Kodner R, Graham LE. Glomalean fungi from the ordovician. *Science*, 2000, 289(5486): 1920-1
- [15] Smith SE, Read DJ. *Mycorrhizal symbiosis*[M]. London: Academic Press, 2008
- [16] 杨玲, 王国华, 任立成, 等. 菟科植物的丛枝菌根. *云南植物研究*, 2002, 24(1): 37-40
- [17] Tulasne LR, Tulasne C. Fungi nonnulli hypogaei, novi minus cogniti act. *Giorn Bot Ital*, 1845, 2: 55-63
- [18] Stürmer SL. A history of the taxonomy and systematics of arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the phylum Glomeromycota. *Mycorrhiza*, 2012, 22(4): 247-58
- [19] Schüßler A, Schwarzott D, Walker C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol Res*, 2001, 105(12): 1413-21
- [20] Redecker D, Schüßler A, Stockinger H, et al. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*, 2013, 23: 515-31
- [21] Koide RT, Mosse B. A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza*, 2004, 14(3): 145-63
- [22] Morton JB, Benny GL. 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: 471-91
- [23] 何新华, 段英华, 陈应龙, 等. 中国菌根研究60年: 过去、现在和将来. *中国科学: 生命科学*, 2012, 42(6): 431-54
- [24] 蔡邦平. 中国梅丛枝菌根真菌多样性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2009
- [25] 郭绍霞, 张玉刚, 王莲英, 等. 中国牡丹主栽培区根围土壤中的丛枝菌根真菌的分离鉴定. *青岛农业大学学报*, 2010, 27(2): 105-9
- [26] 蔡邦平, 陈俊愉, 张启翔, 等. 梅根际丛枝菌根真菌五个中国新记录种. *菌物学报*, 2009, 28(1): 73-8
- [27] 蔡邦平, 董怡然, 郭良栋, 等. 丛枝菌根真菌四个中国新记录种. *菌物学报*, 2012, 31(1): 62-7
- [28] 肖艳萍, 李涛, 费洪运, 等. 云南金顶铅锌矿区丛枝菌根真菌多样性的研究. *菌物学报*, 2008, 27(5): 652-62
- [29] 邢晓科, 李玉, Yolande D. 吉林省参地中的10种VA菌根真菌. *吉林农业大学学报*, 2000, 22, (2): 41-6
- [30] 赵丹丹, 李凌飞, 赵之伟. 中国丛枝菌根真菌的三个新记录种. *菌物学报*, 2006, 25(1): 142-4
- [31] 高清明, 张英, 郭良栋. 西藏东南部地区的丛枝菌根真菌. *菌物学报*, 2006, 25(2): 234-43
- [32] Zhang Y, Guo LD. Arbuscular mycorrhizal structure and fungi associated with mosses. *Mycorrhiza*, 2007, 17(4): 319-25
- [33] Cai BP, Chen JY, Zhang QX, et al. Three new records of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Prunus mume* in China. *Mycosystema*, 2008, 27(4): 538-42
- [34] 蔡邦平, 张英, 陈俊愉, 等. 藏东南野梅根际丛枝菌根真菌三个我国新记录种. *菌物学报*, 2007, 26(1): 36-9
- [35] 张英, 高清明, 郭良栋. 中国丛枝菌根真菌七个新记录种. *菌物学报*, 2007, 26(2): 174-8
- [36] Yang YH, Chen YN, Li WH. Arbuscular mycorrhizal fungi infection in desert riparian forest and its environmental implications: A case study in the lower reach of Tarim River. *Prog Nat Sci*, 2008, 18(8): 983-91
- [37] 乔红权, 张英, 郭良栋, 等. 新疆北部地区常见植物根围的丛枝菌根真菌. *菌物学报*, 2005, 24(1): 130-6
- [38] 王淼焱, 丛蕾, 李敏, 等. 丛枝菌根真菌的三个我国新记录种. *菌物学报*, 2006, 25(2): 244-6
- [39] 姜攀, 王明元, 卢静婵. 福建漳州常见药用植物根围的丛枝菌根真菌. *菌物学报*, 2012, 31(5): 676-89
- [40] 彭生斌, 沈崇尧, 裘维蕃. 中国的内囊霉科菌根真菌. *真菌学报*, 1990, 9(3): 169-75
- [41] 吴铁航, 郝文英, 林先贵, 等. 红壤VA菌根真菌(球囊霉目)的种类和生态分布. *真菌学报*, 1995, 14(2): 81-5
- [42] 张美庆, 王幼珊, 王克宁, 等. 我国东南沿海地区的VA菌根真菌III. 无梗囊霉属7个我国新记录种. *菌物系统*, 1998, 17(1): 15-8
- [43] 胡弘道. 杉木与台湾杉内生菌根之研究. *中华林学季刊*, 1988, 21(2): 45-72
- [44] 张美庆, 王幼珊, 邢礼军. 广西平果铝矿区的三个AM真菌新记录种. *菌物系统*, 2001, 20(2): 271-2
- [45] 吴继光, 陈瑞青. 台湾内生菌之调查 I. 溪头地区孟宗竹林内生菌科之调查. *Taiwania*, 1986, 31: 65-88
- [46] 盖京苹, 刘润进. 野生植物根围的丛枝菌根真菌. *菌物系统*, 2000, 19(1): 24-8
- [47] 张美庆, 王幼珊. 我国北部的七种VA菌根真菌. *真菌学报*, 1991, 10(1): 13-21
- [48] 石兆勇, 陈应龙, 刘润进. 龙脑香科植物AM真菌的初步研究. *菌物系统*, 2003, 22(1): 82-7
- [49] 赵之伟, 杜刚. 云南热带蕨类植物根际土壤中的六种VA菌根真菌. *菌物系统*, 1997, 16(3): 208-11
- [50] 张英, 郭良栋, 刘润进. 都江堰亚热带地区常见植物根围的丛枝菌根真菌. *菌物系统*, 2003, 22(2): 204-10

- [51] Wu CG, Liu YS, Hwuang L, et al. Glomales of Taiwan: V. *Glomus chimonobambusae* and *Entrophospora kentinesis* spp. nov. Mycotaxon, 1995, 5: 283-94
- [52] 方宇澄, 黄镇, 刘延荣. 烟草VA菌根菌区系研究. 中国烟草学报, 2000, 6(4): 26-31
- [53] 刘润进, 王发园, 孟祥霞. 渤海湾岛屿的丛枝菌根真菌. 菌物系统, 2002, 21(4): 525-32
- [54] 王平, 胡正嘉. 棉花VA菌根真菌的分离鉴定. 华中农业大学学报, 1989, 8(1): 6-44
- [55] 石兆勇, 陈应龙, 刘润进. 丛枝菌根真菌一新记录种. 菌物学报, 2004, 23(2): 312
- [56] 唐振尧, 臧穆. 内囊霉科检索表的增补和新种——柑橘球囊霉. 云南植物研究, 1984, 6(3): 295-304
- [57] 方宇澄, 刘延荣, 方榕. 烟草内生菌根真菌的分离鉴定. 真菌学报, 1986, 5(3): 185-90
- [58] 刘延荣, 方宇澄, 黄镇. 山东烟区土壤VA菌根真菌的分离鉴定. 吉林农业大学学报, 2001, 23(1): 40-5
- [59] 王幼珊, 张美庆, 王克宁, 等. 我国东南沿海地区的AM真菌IV. 四个我国新记录种. 菌物系统, 1998, 17(4): 301-3
- [60] 张美庆, 王幼珊, 邢礼军. 球囊霉目一新种: 长孢球囊霉. 菌物学报, 1997, 16(4): 241-3
- [61] 吴重华, 王吉忍, 杨俊秀, 等. 太白山自然保护区AM真菌资源调查研究. 西北林学院学报, 2001, 16(2): 35-9
- [62] 吴继光, 陈瑞青. 台湾的内囊霉科II. *Sclerocystis*的两个新种. 中华真菌学会会刊, 1987, 2(2): 73-83
- [63] 吴铁航, 郝文英, 林先贵, 等. 我国VA菌根真菌的两个新记录种. 真菌学报, 1994, 13(4): 331-2
- [64] 王发园, 刘润进. 黄河三角洲盐碱地中的丛枝菌根真菌. 菌物系统, 2002, 21(2): 196-202
- [65] 张美庆, 王幼珊, 王克宁, 等. 我国东南沿海的VA菌根真菌II. 球囊霉属四个种. 真菌学报, 1996b, 15(4): 241-6
- [66] 赵之伟. 云南热带、亚热带蕨类植物根际土壤中的VA菌根真菌. 云南植物研究, 1998, 20(2): 183-92
- [67] 盖京苹, 刘润进, 孟祥霞. 野生植物根围的丛枝菌根真菌II. 菌物系统, 2000, 19(2): 205-11
- [68] 汪洪刚, 吴观以, 李慧全. 一个我国内囊霉科实果内囊霉属新记录的种——弯丝波纹状实果内囊霉. 真菌学报, 1992, 11(1): 78-9
- [69] Hu HT. *Glomus spinosum* sp. nov. in the Glomaceae from Taiwan. Mycotaxon, 2002, 83: 159-64
- [70] 吴重华, 唐明, 马义生, 等. 太白山自然保护区巴山冷杉(*Abies fargesii* Franch)根际土壤中的5种AM真菌. 西北林学院学报, 2000, 15(2): 49-52
- [71] 李涛, 李建平, 赵之伟. 丛枝菌根真菌的两个中国新记录种. 菌物学报, 2004, 23(1): 144-5
- [72] 潘幸来, 张贵云, 王永杰, 等. 黄土高原的一个VA菌根真菌新种: 三红盾巨孢囊霉. 菌物系统, 1997, 16(3): 169-1
- [73] 潘幸来, 张贵云, 王永杰, 等. 黄土高原的VA菌根真菌(III)——新记录种橙棕色盾巨孢囊霉及其与异配盾巨孢囊霉的比较. 山西大学学报, 1996, 19(2): 187-90
- [74] 潘幸来, 张贵云, 王永杰, 等. 黄土高原的VA菌根真菌IV. 菌物系统, 1997, 16(3): 166-8
- [75] 周文能, 颜江河, 钟旭和. 台湾内生菌科*Gigaspora*属及*Scutellospora*属之调查. 中华真菌学会会刊, 1991, 6: 1-17
- [76] 王发园, 刘润进. 丛枝菌根真菌一新种——枣庄球囊霉. 菌物系统, 2002, 21: 522-4
- [77] Verbruggen E, Van der Heijden MGA, Weedon JT, et al. Community assembly, species richness and nestedness of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. Mol Ecol, 2012, 21(10): 2341-53
- [78] Lekberg Y, Schnoor T, Kjoller R, et al. 454-sequencing reveals stochastic local reassembly and high disturbance tolerance within arbuscular mycorrhizal fungal communities. J Ecol, 2012, 100: 151-60
- [79] Öpik M, Metsis M, Daniell TJ, et al. Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. New Phytol, 2009, 184(2): 424-37
- [80] Lee J, Lee S, Young JPW. Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi. FEMS Microbiol Ecol, 2008, 65(2): 339-49
- [81] Kivlin SN, Hawkes CV, Treseder KK. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Biol Biochem, 2011, 43(11): 2294-303
- [82] Yang HS, Zang YY, Yuan YG, et al. Selectivity by host plants affects the distribution of arbuscular mycorrhizal fungi: evidence from ITS rDNA sequence metadata. BMC Evol Biol, 2012, 12: 50
- [83] 李岩, 焦惠, 徐丽娟, 等. AM真菌群落结构与功能研究进展. 生态学报, 2010, 30(4): 1089-96
- [84] Johnson NC. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. New Phytol, 2010, 185(3): 631-47
- [85] Liu YJ, Shi GX, Mao L, et al. Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem. New Phytol, 2012, 194(2): 523-35
- [86] Oehl F, Laczko E, Bogenrieder A, et al. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. Soil Biol Biochem, 2010, 42(5): 724-38
- [87] Vandenkoornhuysen P, Ridgway KP, Watson IJ, et al. Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. Mol Ecol, 2003, 12(11): 3085-95
- [88] Maček I, Dumbrell AJ, Nelson M, et al. Local adaptation to soil hypoxia determines the structure of an arbuscular mycorrhizal fungal community in roots from natural CO₂ springs. Appl Environ Microb, 2011, 77(14): 4770-7
- [89] Liu YJ, He L, An LZ, et al. Arbuscular mycorrhizal dynamics in a chronosequence of *Caragana korshinskii* plantations. FEMS Microb Ecol, 2009, 67(1): 81-9
- [90] Dumbrell AJ, Ashton PD, Aziz N, et al. Distinct seasonal assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by massively parallel pyrosequencing. New Phytol, 2011, 190(3): 794-804
- [91] Wu BY, Hogetsu T, Isobe K, et al. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert on the southeast slope of Mount Fuji. Mycorrhiza, 2007, 17(6): 495-506
- [92] Davison J, Öpik M, Zobel M, et al. Communities of arbuscular mycorrhizal fungi detected in forest soil are

- spatially heterogeneous but do not vary throughout the growing season. *PLoS One*, 2012, 7(8): e41938
- [93] Lekberg Y, Schnoor T, Kjølner R, et al. 454-sequencing reveals stochastic local reassembly and high disturbance tolerance within arbuscular mycorrhizal fungal communities. *J Ecol*, 2012, 100(1): 151-60
- [94] Dumbrell AJ, Nelson M, Helgason T, et al. Idiosyncrasy and overdominance in the structure of natural communities of arbuscular mycorrhizal fungi: is there a role for stochastic processes? *J Ecol*, 2010, 98(2): 419-28
- [95] Van der Gast CJ, Gosling P, et al. Spatial scaling of arbuscular mycorrhizal fungal diversity is affected by farming practice. *Environ Microbiol*, 2011, 13(1): 241-9
- [96] Lekberg Y, Koide RT, Rohr JR, et al. Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *J Ecol*, 2007, 95(1): 95-105
- [97] Dumbrell AJ, Nelson M, Helgason T, et al. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *ISME J*, 2010, 4: 337-45
- [98] Hazard C, Gosling P, van der Gast CJ, et al. The role of local environment and geographical distance in determining community composition of arbuscular mycorrhizal fungi at the landscape scale. *ISME J*, 2013, 7: 498-508
- [99] Landis FC, Gargas A, Givnish TJ. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytol*, 2004, 164(3): 493-504
- [100] Bidartondo MI, Redecker D, Hijri I, et al. Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 2002, 419: 389-92
- [101] Fitter AH. Darkness visible: reflections on underground ecology. *J Ecol*, 2005, 93(2): 231-43
- [102] Bever JD, Schultz PA, Pringle A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi: More diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *BioScience*, 2001, 51(11): 923-32
- [103] Liu YJ, He JX, Shi GX, et al. Diverse communities of arbuscular mycorrhizal fungi inhabit sites with very high altitude in Tibet Plateau. *FEMS Microbiol Ecol*, 2011, 78(2): 355-65
- [104] Öpik M, Vanatoa A, Vanatoa E, et al. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytol*, 2010, 188(1): 223-41
- [105] Maherali H, Klironomos JN. Phylogenetic and trait-based assembly of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *PLoS One*, 2012, 7(5): e36695