

# 陆地农业生态系统丛枝菌根真菌物种多样性研究进展

杨文莹<sup>1,2</sup> 孙露莹<sup>1,2</sup> 宋凤斌<sup>1</sup> 杨小琴<sup>1,2</sup> 张梦杰<sup>1,2</sup> 李书鑫<sup>3</sup> 朱先灿<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049; <sup>3</sup>东北林业大学功能性草业技术工程中心, 哈尔滨 150040)

**摘要** 丛枝菌根真菌(AMF)是一种古老的、在自然界中普遍存在的土壤微生物,能与大部分陆生植物形成互惠互利的菌根共生体.在这种共生关系中,AMF从植物获取自身生长所需碳源的同时,帮助宿主吸收氮、磷等营养物质.AMF在农业生态系统中具有重要作用,能够促进植物生长、改善作物品质、提高植物抗逆性、稳定土壤结构、维护生态平衡和维持农业可持续发展.本文总结了近几年来陆地农业生态系统AMF的研究进展,着重从我国陆地农业生态系统AMF物种多样性、AMF生物多样性时空分布特征及影响AMF多样性的因素等几个方面,综述了陆地农业生态系统AMF的物种多样性,并对以后的研究进行了展望.

**关键词** 菌根共生; 可持续农业; 生物多样性; 时空分布

**Research advances in species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in terrestrial agro-ecosystem.** YANG Wen-ying<sup>1,2</sup>, SUN Lu-ying<sup>1,2</sup>, SONG Feng-bin<sup>1</sup>, YANG Xiao-qin<sup>1,2</sup>, ZHANG Meng-jie<sup>1,2</sup>, LI Shu-xin<sup>3</sup>, ZHU Xian-can<sup>1\*</sup> (<sup>1</sup>*Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China*; <sup>2</sup>*University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*; <sup>3</sup>*Technology Engineering Center of Functional Grass Industry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China*).

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are ancient and ubiquitous soil microorganisms, which can form mutually beneficial association with most terrestrial plants. Within the symbiotic relationship, AMF helps their host plants to absorb nutrients such as nitrogen and phosphorus while obtains carbon from the hosts. AMF plays an important role in agricultural ecosystem, including promoting plant growth, improving crop quality, increasing plant stress resistance, stabilizing soil structure, keeping ecological balance, and maintaining a sustainable agricultural development. We summarized the research advances of AMF in terrestrial agro-ecosystem in recent years, by focusing on AMF species diversity, spatial and temporal distribution, and influence factors of AMF biodiversity in terrestrial agro-ecosystem of China. Further research works were also prospected.

**Key words:** mycorrhizal symbiosis; sustainable agriculture; biodiversity; spatial and temporal distribution.

菌根是一种由土壤菌根真菌菌丝与宿主植物根系组成的复合体,是存在于自然界的极为普遍的真菌与植物共生现象<sup>[1]</sup>.丛枝菌根是从枝菌根真菌

(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)与宿主植物共生所形成的.丛枝菌根真菌是一种内生菌根真菌,是现存最古老的无性真核生物之一<sup>[2]</sup>.AMF的起源可追溯到4亿年前的早泥盆纪时期<sup>[3]</sup>,植物逐渐由水生植物向陆生植物转变时,AMF也随着陆生植物的出现而出现了.

AMF是一种广泛分布并与植物互利共生非常密切的土壤微生物.AMF存在于生态系统的多种生

本文由中国科学院青年创新促进会项目(2018264)和吉林省自然科学基金项目(20190201122JC)资助 This work was supported by the Youth Innovation Promotion Association of the Chinese Academy of Sciences (2018264) and the Science & Technology Development Program of Jilin Province (20190201122JC).

2019-03-22 Received, 2019-08-29 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhuxiancan@iga.ac.cn

境中,比如农田<sup>[4]</sup>、果园<sup>[5]</sup>、牧区<sup>[6]</sup>、森林<sup>[7]</sup>、灌木<sup>[8]</sup>、草原<sup>[9]</sup>等.绝大部分陆生植物能够与丛枝菌根真菌形成互利共生的关系<sup>[11]</sup>.植物为菌根真菌提供生长发育所需的碳源,而菌根真菌可以帮助植物更好地吸收土壤中的营养元素,尤其是P素<sup>[10]</sup>.AMF对植物有很多积极作用,例如增加植物对土壤中N、P的吸收,促进植物生长;通过增加气孔导度、积累可溶性糖、调节离子动态平衡等来促进植物不同时期的生长发育<sup>[11]</sup>.在陆地农业生态系统中,AMF也发挥了巨大作用,它可以减少对施肥和农药的需求,增加土壤稳定性,提高作物对各种胁迫的耐受性,维持农业系统功能等<sup>[12]</sup>.

农业生态系统与人类的生活息息相关,为人类生存发展提供了物质基础和保障,在人类生存和发展所需衣食住行的方方面面都有体现.农业生态系统遭受破坏,会导致大量自然资源的消耗和生态环境的破坏,打破农业生态系统正常的物质循环与能量流动,影响粮食的安全性与农业生产力的发挥,限制农业的长期发展,最终会威胁到人类自身的发展<sup>[13]</sup>.而AMF直接或间接影响土壤性状以及植物生长发育,因此对于农业生态系统AMF物种多样性的研究意义深远.目前,关于农业生态系统中的AMF已经开展了很多的研究工作,本文以陆地农业生态系统为例,着重从AMF物种种类、AMF多样性时空分布特征及影响AMF多样性的因素等几个方面进行综述.

## 1 我国陆地农业生态系统AMF物种多样性

AMF在分类系统中属于球囊菌门(Glomeromycota),根据AMF的最新分类系统,为1门、1纲、4目、11科、27属、约300种<sup>[14-15]</sup>.通过对已发表文献的查阅总结,截止到2018年,在我国陆地农业生态系统土壤中发现的AMF已有20属,125种,其中无梗囊霉属(*Acaulospora*)28种,双型囊霉属(*Ambispora*)4种,原囊霉属(*Archaeospora*)2种,近明球囊霉属(*Claroideoglomus*)4种,伞房球囊霉属(*Corymbiglomus*)1种,齿盾囊霉属(*Dentiscutata*)2种,多样孢囊霉属(*Diversispora*)3种,多氏囊霉属(*Dominikia*)2种,内养囊霉属(*Entrophospora*)1种,斗管囊霉属(*Funneliformis*)7种,巨孢囊霉属(*Gigaspora*)5种,球囊霉属(*Glomus*)32种,和平囊霉属(*Pacispora*)3种,类球囊霉属(*Paraglomus*)2种,裂盾囊霉属(*Racocetra*)4种,雷德克囊霉属(*Redeckera*)1种,根孢囊霉属(*Rhizophagus*)7种,硬囊霉属(*Sclerocystis*)

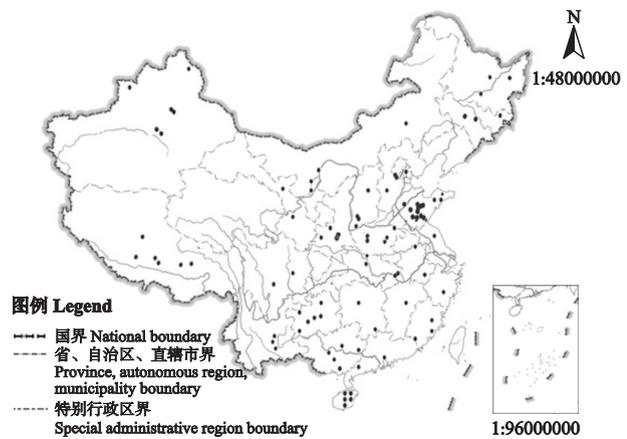


图1 我国已报道的陆地农业生态系统丛枝菌根真菌分布  
Fig.1 Arbuscular mycorrhizal fungi distribution of terrestrial agro-ecosystem in China.

5种,盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)10种,隔球囊霉属(*Septoglomus*)2种.球囊霉属和无梗囊霉属发现的物种类别最多,是我国陆地农业生态系统AMF的优势属.将文献中AMF的鉴定发现地点做了归纳整理后,用R语言(R-3.5.2, 'baidumap' package)相关代码调取了百度地图中各地点的经纬度,获取经纬度信息后用ArcGIS 10.4.1做了AMF在我国的分布图(图1).已报道的陆地农业生态系统AMF分布广泛,几乎遍及整个中国大陆.但目前对于农业生态系统AMF的分布研究,主要集中在我国东部,西部的研究报道相对较少,因此以后可注重对西部AMF多样性的分布研究.

## 2 AMF多样性时空分布特征

生物群落有着不同的生境选择,AMF群落同样有着不同的时空分布特征.在不同的空间结构和时间结构上,AMF表现出不同的物种多样性.

### 2.1 空间结构

近年来,研究者对AMF群落在地理分布上的多样性变化做了相当多的研究,尤其是在海拔梯度上的变化.关于微生物多样性沿海拔梯度的变化趋势,多数研究发现随着海拔的升高,AMF群落多样性下降.比如,Turrini等<sup>[16]</sup>研究了受不同海拔影响的21个苹果园AMF的多样性及群落结构组成,发现与分布在高海拔的苹果园相比,低海拔苹果园检测到了更多的操作分类单元(operational taxonomic units, OTU)数量,且在高海拔苹果园发现的AMF物种,在低海拔苹果园中均有发现,表明不同海拔的苹果树根系AMF物种丰富度明显不同,但AMF的群落结构并没有显著差异.试验结果验证了AMF多样性随

海拔升高而下降,并且 AMF 物种丰富度也是随着海拔的增加而降低。卯吉华等<sup>[17]</sup>通过对云南 3 个油橄榄种植区的 AMF 的孢子数、侵染及群落结构组成的研究发现,低海拔种植区的 AMF 孢子密度最低,物种组成最丰富,根系侵染率最低,这些结果表明,研究地海拔和 AMF 丰富度呈负相关关系,而和 AMF 侵染率呈正相关。然而,也有研究发现,在农田土壤中,AMF 物种多样性会随着海拔的升高而增加<sup>[18]</sup>。AMF 群落受海拔影响严重,是由于海拔梯度的存在而引起的温度、湿度的变化,这些环境变化影响着微生物的群落分布。

AMF 物种丰富度在农业生态系统随纬度变化而产生的变化目前还没有具体的结论。卯吉华等<sup>[17]</sup>通过对云南 3 个油橄榄种植区的 AMF 孢子数、侵染及群落结构组成的研究发现,昆明、永仁和丽江 3 个种植区的纬度由高到低,但 3 个种植区 AMF 的根系侵染率、孢子密度和物种组成与纬度并没有相关性。Zhou 等<sup>[19]</sup>沿中国西南区域至东北区域方向取了 6 个沙棘样地,分析表明,AMF 的 Shannon 多样性指数与 OTU 丰富度在不同纬度的分布并没有显著差异。Fierer 等<sup>[20]</sup>的研究也发现 AMF 多样性与纬度梯度并没有显著相关性。

目前关于 AMF 海拔梯度的研究,多数集中在高山高原,而纬度上的研究则是范围较大的研究,因此对农田空间结构变化规律的研究是以后研究工作的一个方向。

## 2.2 时间结构

目前,关于 AMF 多样性及群落组成随时间尺度的变化研究,多数为长期大田耕作监测研究和时间演替。AMF 的多样性受季节影响,通过研究不同季节甘蔗种植区土壤 AMF 群落的多样性,发现春、夏、秋、冬 4 个季节群落组成差异较大,夏、秋 2 个季节的 AMF 多样性显著高于春、冬 2 季<sup>[21]</sup>。Hu 等<sup>[22]</sup>的研究也表明,AMF 的多样性受季节影响,在秋季,AMF 的物种相对丰度会逐渐增加,并且达到 4 个季节的最大值。Schultz 等<sup>[23]</sup>的研究结果表明,AMF 的产孢及分布是有季节性特征的,有些 AMF 物种在晚春进行孢子萌发,而有些则会在夏末萌发孢子。这些研究对于 AMF 的季节性群落变化有着重要意义。随时间流逝而发生的生态系统的演替,也会使得真菌的群落发生变化。Zhang 等<sup>[24]</sup>研究了废弃农田的自然演替,经过 30 年由废弃农田演替成为了草原,通过对废弃农田 0~30 年演替之间每隔 5 年演替的研究发现,经自然演替后,真菌的多样性得到了增加。

这说明农业耕作可能会影响耕地 AMF 的多样性,经过多年的自然演替过程会改变 AMF 的群落组成。

## 3 AMF 多样性的影响因素

AMF 物种多样性受多方面因素的影响,既受生物因素的调控,也受非生物因素的调控。在农业生态系统中,人为扰动即农业管理措施的影响很大。许多因子都可以导致 AMF 丰富度的改变,包括气候、植被、土壤理化性质以及这些因子间的相互作用等。Chaudhary 等<sup>[25]</sup>提出了一个球囊菌门生物地理学的概念模型,明确了调控 AMF 物种分布的 3 大类因素:非生物外部因素(如温度、降水)、生物外部因素(如植物群落、种间相互作用)和 AMF 的内在特性(如分散传播能力)。

### 3.1 农业管理措施

在农业生态系统中,农业措施是影响 AMF 分布的一个主要而必然的因素。农业措施,既包括耕作措施,例如耕作、轮作、间作、免耕等,也包括施肥措施,例如 N、P 肥施用等,以及喷洒农药等。有相当多的证据表明,耕作措施会对土壤中的 AMF 菌丝网络造成机械损伤,扰动 AMF 群落,从而降低 AMF 的孢子密度和对宿主植物的侵染率<sup>[26]</sup>。Jie 等<sup>[27]</sup>做了不同连作年限对大豆分枝期根际土壤丛枝菌根真菌多样性的影响研究,采用形态学和变性梯度凝胶电泳(DGGE)技术分析,结果显示,连作年限的增加能够提高 AMF 在大豆根系的侵染率,提高 AMF 群落的丰富度,对 AMF 有着显著影响,这说明了连作有利于提高 AMF 群落多样性指数。冬季作物-大豆轮作体系中,作物的产量会随轮作时间而逐渐下降,这是由于轮作的持续进行使得 AMF 的生长和侵染下降,且土壤中的养分大幅度流失<sup>[28]</sup>。与传统耕作方式相比,免耕和永久种植的保护性耕作方式能显著提高 AMF 对植物的侵染能力。与传统的玉米-小麦轮作耕作制度相比,免耕会增加 AMF 根外菌丝的长度<sup>[29]</sup>。免耕和覆盖作物同时使用也会显著增加 AMF 孢子密度和物种丰富度。高萍等<sup>[30]</sup>分析了不同耕作措施对黄土高原 AMF 多样性的影响,通过对 4 种耕作措施(耕作、免耕、耕作与秸秆覆盖、免耕与秸秆覆盖)的研究发现,不同措施对 AMF 多样性确实有影响,且 AMF 多样性在免耕、免耕与秸秆覆盖、耕作与秸秆覆盖、耕作方式下依次降低。该研究也验证了免耕对于 AMF 多样性的积极作用。Verzeaux 等<sup>[31]</sup>综述了不同农业措施对 AMF 群落的影响,进而影响氮的利用效率(nitrogen use efficiency, NUE),使得 NUE 得

到最大限度的提高,可减少氮肥的施用.总结发现,施肥少、免耕及冬季耕作有益于 AMF 的相关表达,比如产孢率、菌丝长度、根系侵染率的提高等,且 3 种耕作措施共同作用对 AMF 的表达有更大的影响.不同农业耕作措施对于 AMF 的生长发育和群落分布有着不同的影响,在生产实践中可采用积极的耕作措施,以维持农业生态系统的功能.

施肥措施中,P 肥对 AMF 的影响研究广泛.高 P 对 AMF 的负面影响得到了许多研究的证实,已经被大家广泛认可.土壤中 P 含量高,会对 AMF 的生长繁殖发育及功能表达起到抑制作用,降低 AMF 的产孢率和菌丝生长,降低 AMF 的群落多样性.土壤中 P 浓度低时,AMF 生长发育好<sup>[32]</sup>.在缺 P 土壤中施 P 肥,作物根系的 AMF 群落多样性会得到提高.此外,采用新一代测序技术比较三重过磷酸钙和磷矿粉施肥对玉米根际微生物群落结构的长期影响,结果发现,磷矿粉施肥的土壤中,AMF 的丰富度是最高的<sup>[33]</sup>,这表明了 P 素对 AMF 的作用较大.另外,土壤中 N 的含量同样对 AMF 有影响作用,但关于 N 产生的影响,研究结果并不一致.一些研究表明,高施氮量会对 AMF 存在负影响,增加无机氮的施用量会降低 AMF 生物量、物种丰富度和多样性<sup>[34]</sup>.有的研究则发现没有显著影响<sup>[35]</sup>.而也有研究发现,施 N 会增加微生物功能群的丰度,改变微生物群落组成<sup>[36]</sup>.N 充足时,土壤有机碳(SOC)会得到积累,提高真菌群落的相对丰富度.施肥对 AMF 群落组成变化的影响可能不是直接作用,而是由施肥导致的土壤性质改变的间接影响<sup>[37]</sup>.此外,Wang 等<sup>[38]</sup>的研究表明,施肥并不是对 AMF 的丰度和多样性产生显著影响,而是改变了土壤中 AMF 的相对丰度和群落组成.Xu 等<sup>[32]</sup>在低 P 施肥条件下的研究也证明了这一点.关于施用有机肥与无机肥的影响比较,有研究表明,长期混合施用稻秆与无机肥料的水稻土,AMF 的数量明显高于施用无机肥和不施肥的水稻土<sup>[39]</sup>.Hu 等<sup>[40]</sup>研究了长期施肥制度对黑土地区土壤真菌群落的影响,表明施用有机肥的处理较施用无机肥对真菌群落更好;同时指出,即使施肥制度相同,但由于地理差异的存在,同样施肥处理的土壤的真菌群落结构也可能存在差异.这给了我们一个启示,施肥制度要与地理区位和土壤类型共同考虑.

现代农业对农药的依赖性,使得农药的使用与残留既破坏了土壤微环境,也对土壤微生物群落造成了威胁.Rivera-Becerril 等<sup>[41]</sup>研究了 3 种农药(两种杀菌剂 fenhexamid、folpel 和一种杀虫剂 delta-

methrin)对不同农业措施下两种土地类型(葡萄园和耕地)的土壤 AMF 群落丰度和组成的影响.结果表明,高剂量的农药不影响 AMF 的丰度,但改变了 AMF 的群落组成.农业上经常使用的农药类型有杀菌剂、杀虫剂及除草剂等.研究表明,AMF 对农药的响应因农药类型不同而不同.杀菌剂是用来防治病原微生物的药剂,对 AMF 有着显著的负面影响,会降低孢子的萌发与菌丝的形成<sup>[42]</sup>;杀虫剂是用于防治害虫的药剂,对 AMF 没有明显的抑制作用<sup>[43]</sup>,甚至可以刺激 AMF 根系侵染及对 P 的吸收<sup>[44]</sup>,以及克服杀虫剂对玉米作物生长的消极作用<sup>[45]</sup>;除草剂是用于防治杂草的药剂,既能够通过直接作用影响 AMF<sup>[46]</sup>,也能够影响 AMF 的宿主植物进而间接影响 AMF<sup>[47]</sup>.这些研究说明农药对 AMF 多样性确实存在作用,无论是积极的还是消极的.

### 3.2 环境因子

了解环境变化对 AMF 的影响和植物的响应,对于预测区域和全球尺度的生态系统反应至关重要.水分状况对 AMF 群落分布有着显著的影响.降水作为影响土壤含水量的关键因素,对微生物群落存在很大的影响.通过磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acid, PLFA)法对土壤微生物群落组成进行测定分析表明,在不同含水状况的土壤中,AMF 多样性存在显著差异,与干旱土壤相比,降水多的土壤中 AMF 多样性较高<sup>[36]</sup>.有效水含量的时空变化对 AMF 的群落组成与分布会产生直接或间接的影响.水分变化可以直接影响根外菌丝的侵染和分布,也可通过影响地上植物群落组成及土壤性质而间接影响 AMF.Sun 等<sup>[48]</sup>选取了内蒙古一块草地进行试验研究,在 7 月和 8 月对试验地进行定时定量的降水处理,发现水分条件会影响根系 AMF 孢子的形成,随着降水量的增加,孢子产生的数量也在增加,并且格氏双型囊霉(*Ambispora gerdemannii*)的孢子数产生更多,成为降水变化的指示性物种.另外,降水量不同,AMF 群落的分布与组成也明显不同,说明土壤含水量是推动 AMF 群落变化的一个驱动因素.一项中国北方草原连续 7 年的降水处理对 AMF 群落组成影响的研究表明,降水量的增加对 AMF 的生物量、孢子密度、菌丝密度、根系侵染率等有积极的作用,对 AMF 的组成有显著影响,这种影响可能是降水改变了土壤 pH 和植物群落带来的间接影响<sup>[49]</sup>.

研究表明,升温可以增加根外菌丝密度和孢子密度.Heinemeyer 等<sup>[50]</sup>证明,较高的温度可以促进 AMF 在宿主植物中的侵染和根外菌丝的发育.Hu

等<sup>[51]</sup>的研究表明, AMF 的菌丝长度密度 (hyphal length density, HLD) 与年平均温度呈正相关, 且年平均温度是主要的正驱动因子. 尽管菌丝长度密度与年平均温度呈正相关, 但 AMF 根内侵染、AMF 相对丰度却与年平均温度之间无显著相关性, 说明温度并不是影响 AMF 的所有指标. 然而, 也有研究指出, 升温对 AMF 的侵染会表现出负效应或中性效应. Rillig 等<sup>[52]</sup>发现, 尽管温度升高增加了根外菌丝的丰度, 却降低了球囊霉素 (glomalin-related soil protein, GRSP) 的含量. Shi 等<sup>[53]</sup>的研究显示, 变暖会降低 AMF 的物种丰富度, 但不会改变 AMF 的系统发育组成. 相较于降水, 温度和土壤中氮含量的增加对 AMF 并没有直接显著的影响. 只有当降水充足时, 温度和氮才会对真菌多样性发挥积极作用; 当土壤处于干旱状态时, 土壤微生物群落并不会对温度和氮产生显著响应. 所以, 在多个环境土壤因素共同作用的系统中, 水分似乎是主要的限制因子. 对于这一点, 有学者给出的解释是: 水对土壤中营养物质的扩散和补充至关重要, 水分胁迫会使土壤微生物群落处于不利的生长条件, 并可能导致硝酸盐或铵离子的积累<sup>[54]</sup>, 甚至可能达到对某些胞外酶的抑制水平, 抑制大多数微生物的活性, 从而导致微生物群落对气候变暖缺乏响应<sup>[55]</sup>. 然而, 各种环境因子对微生物群落结构的影响并不是独立的, 而是一个有机的整体, 因此在考虑环境因子的影响时, 应该考虑多因子的综合作用.

### 3.3 土壤因子

土壤因子也对 AMF 产生影响, SOC、氮、土壤水分及土壤 pH 值都与 AMF 的多样性存在显著相关性. 土壤 pH 值被认为是影响土壤微生物丰度和群落分布的关键驱动因子<sup>[56]</sup>, 但正负驱动效应并无定论. Dumbrell 等<sup>[57]</sup>研究发现, 土壤 pH 值和 AMF 多样性呈正相关, 可以直接影响 AMF 的侵染、繁殖和群落结构, 对微生物群落的影响很大. 而 Xu 等<sup>[58]</sup>发现土壤 pH 值与 AMF 丰度和系统发育多样性呈负相关. AMF 的多样性与土壤质地 (砂土、壤土和黏土) 也有关. 研究表明, 砂土的土壤粒径较大, 曝气良好, 会促进 AMF 的生长, 这表明了土壤粒径分布与 AMF 的生长呈负相关<sup>[59]</sup>. 然而, Hu 等<sup>[51]</sup>的研究结果与此并不一致, 认为菌丝长度密度增加与土壤粒径分布呈正相关. Lekberg 等<sup>[60]</sup>通过田间试验, 研究了种植在不同土壤质地的玉米根系 AMF 群落组成的变化, 发现砂土中巨孢囊霉科 (Gigasporaceae) 分布较多, 而黏土中球囊霉科 (Glomeraceae) 分布较

多, 表明不同质地土壤中的 AMF 群落结构不同. 土壤团聚体大小对农田微生物群落的组成也有显著影响, 造成 AMF 在不同团聚体大小下的差异反应. 不同的土壤类型 (酸性土、钙质土等) 也是决定土壤 AMF 群落组成和物种丰富度的主要因素, 可以用不同的 AMF 群落对土壤类型进行表征<sup>[61]</sup>. 另外, 土地利用类型的不同也会影响 AMF 群落结构, 两种土地利用方式 (农田和草地) 的 AMF 群落结构会明显不同, 且农田 AMF 多样性指数和 OTU 数量均显著低于草地<sup>[62]</sup>. Bainard 等<sup>[63]</sup>研究了农田、草地以及牧场样地的 AMF 群落, 结果也发现 AMF 的多样性有显著差异. 土壤肥力和 AMF 的多样性呈负相关. 土壤有机质含量越低, AMF 相对丰度越高. 施氮和施磷会导致菌根生物量下降, 可能的解释为在低氮、低磷土壤中, 植物能向 AMF 分配更多的碳, 因而提高了 AMF 的生长发育, 使得共生关系更密切<sup>[64]</sup>. 土壤氮磷比对菌根共生发育也有一定的调节作用. 通过对中国东北黑土区农业站耕地的试验研究, 发现土壤理化性质的改变对 AMF 的多样性有显著作用, 土壤中有有效磷、有机质的含量是影响 AMF 群落结构的重要因素<sup>[57]</sup>. AMF 群落结构也会受到土壤中钾、钙、镁含量的影响<sup>[65]</sup>. Hu 等<sup>[51]</sup>的研究发现, 土壤因子中, 土壤 pH 和土壤粒径分布与 AMF 菌丝长度密度呈正相关, 而 SOC 和土壤有效氮与菌丝长度密度呈负相关, 且 AMF 的根内侵染率和相对丰度也均随 SOC 含量的增加而降低, 即土壤肥力是 AMF 发育的主要负驱动因子.

### 3.4 生物因素

AMF 作为一种专性活体生物营养、与植物共生的微生物, 与植物的关系密不可分, 因此宿主植物与植物根际生物都会对 AMF 物种多样性的分布有影响. van der Heijden 等<sup>[66]</sup>早在 1998 年就提出了 AMF 物种多样性决定了与其共生的宿主植物及周围植物群落的物种多样性, 这为以后宿主植物对 AMF 多样性影响的研究奠定了基础. 在种植有不同宿主植物的草地和牧场中, AMF 的群落组成有着显著的差异, 具有一定的宿主偏好性, 这表明宿主植物是组成 AMF 群落的一个相关因子<sup>[67]</sup>. 另外, 真菌的产孢率随宿主种类的不同而不同, 也意味着宿主效应的存在. 即使是相同的宿主物种, 不同品种对 AMF 的组成和根系侵染率等也存在影响, AMF 的侵染会随着品种的不同而不同<sup>[27]</sup>. 菌根侵染也会随着植物-真菌的不同组合而发生变化. 植物对真菌群落分布的影响, 既可以通过菌根共生关系来影响, 也可以通过植

株凋落物及根系分泌物影响土壤结构性,再进一步影响 AMF 的结构组成.此外,植被覆盖度对 AMF 也有影响,与 AMF 多样性呈正相关关系.研究发现,在植被覆盖度较低的地方观察到 AMF 多样性也较低,可能是因为当植物光合作用所合成的总碳水化合物减少时,分配给地下的碳量会减少,真菌群落受到净初级产量变化的影响,导致多样性的降低;也有部分原因是由于土壤水分含量影响了地上生产力,进一步影响了 AMF 的多样性<sup>[68]</sup>.AMF 丰富度也可能受到植物群落组成变化的影响.表明宿主植物对于 AMF 的影响与环境因子密切相关,是各因子共同相互作用的结果.总体来说,研究宿主植物对 AMF 群落结构的影响,需同时考虑群落所处的生境条件.

存在于宿主植物根周围的根际生物,对 AMF 也有影响.植物根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)是一类对植物生长发育有积极作用的土壤微生物,包括许多微生物类群,例如荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、发根农杆菌(*Agrobacterium rhizogenes*)等.它们可以侵染植物的根际、根系表面以及细胞内部<sup>[69]</sup>.PGPR 与 AMF 两者都对农业生态系统的可持续发展有益处.多数研究指出了 AMF 与 PGPR 相互之间积极的促进作用,PGPR 会促进 AMF 孢子的萌发及菌丝侵染<sup>[70]</sup>.土壤动物,比如蚯蚓、跳虫、线虫等,它们的活动对于 AMF 的生长发育同样会有影响.一方面,AMF 的生存必须依赖于活的植物体,因为其自身扩散孢子的能力并不强.土壤动物的存在,可以潜在地帮助 AMF 到达菌丝所能延伸处之外<sup>[71]</sup>,这对于 AMF 有着积极的影响.另一方面,土壤动物的活动也可能会破坏 AMF 的根外菌丝及其与宿主根的接触,降低 AMF 的菌丝长度及密度<sup>[72]</sup>,从而对 AMF 造成消极影响.Gormsen 等<sup>[73]</sup>做了一个蚯蚓和跳虫对菌根真菌的影响试验,结果表明,蚯蚓和跳虫对 AMF 的菌丝生长影响较小,对孢子形成有抑制作用,可降低 AMF 的侵染率和丰富度.Ferreira 等<sup>[74]</sup>的研究发现,植物寄生线虫的丰富度与 AMF 孢子之间存在很强的相关性,二者在根际土壤表面呈负相关关系,而且根寄生线虫与土壤 AMF 孢子的丰度也呈负相关.这种现象可能是由二者间的竞争排斥作用造成的.所以,不仅宿主植物对 AMF 的丰度及群落组成有影响,其周围的根际生物也有着很大的影响.

#### 4 展 望

陆地农业生态系统与人类的生活密切相关,会

受到人为扰动的影响.保护好 AMF 与宿主植物共存的生态环境,发挥二者间积极的相互作用,对于维持农业生态系统的可持续性有着重要的作用.因此,既要提高农业生态系统效用,又要保护好生态系统免受破坏,就成为了当前的一个研究发展方向.做好对此有积极贡献的 AMF 的研究工作就变得十分有意义.我们认为可以在以下几个方面展开进一步的研究:

1) 目前,许多对 AMF 作用及影响因素的研究多为接种菌剂的研究,而关于土著 AMF 的开发与利用关注较少.可以加强对土著 AMF 的作用研究,同时研究不同因素对土著 AMF 的影响,积极开发适合环境生存的有益 AMF,更大限度地发挥其作用.

2) 做好对 AMF 种质资源的保护工作,这既是对土壤微生物资源的保护,同时也是对农业生态系统的保护.目前有关于农业生态系统 AMF 的研究存在地域局限性,应加强我国西部农业生态系统 AMF 的研究,以提高 AMF 物种的发现,扩展 AMF 种质资源库.

3) 注重 AMF 在农业生态系统的应用研究,关注 AMF 的功能和作用及其机理机制,以及 AMF 物种多样性的空间变化,让研究更深入并且更具现实意义.

4) 提高对 AMF 的利用,在农业生产中替代部分肥料、农药的使用,做到节肥减药,进而减少农业面源污染问题,从而改善农业生态环境,发展绿色生态农业,建立可持续发展的农业生态系统.

#### 参考文献

- [1] Smith SE, Read DJ. Mycorrhizal Symbiosis. 3<sup>rd</sup> Ed. London: Academic Press, 2008
- [2] Carr M, Baldauf SL. The protistan origins of animals and fungi// Karl E, ed. Evolution of Fungi and Fungal-like Organisms. Berlin: Springer, 2011: 3-23
- [3] Taylor TN, Remy W, Hass H, et al. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia*, 1995, **87**: 560-573
- [4] Wang W-H (王维华), Hu Y-J (胡玉金), Wang X-S (王小帅), et al. Investigations on arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of wheat grown in Qingdao. *Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science)* (青岛农业大学学报:自然科学版), 2017, **34**(2): 90-94 (in Chinese)
- [5] Gao C-M (高春梅), Liu N (刘宁), Wang H-B (王洪滨), et al. Arbuscular mycorrhizal fungal community structure in apple orchards of eastern Shandong. *Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science)* (青岛农业大学学报:自然科学版), 2014, **31**(2): 79-84 (in Chinese)
- [6] Su YY, Guo LD. Arbuscular mycorrhizal fungi in non-grazed, restored and over-grazed grassland in the Inner Mongolia steppe. *Mycorrhiza*, 2007, **17**: 689-693

- [7] Yuan T (袁 腾), Tao G-Y (陶光耀), Jiang L (江 龙). Arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizospheric soil of four forest types in Fanjingshan National Nature Reserve. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2018, **46**(3): 83–86 (in Chinese)
- [8] Liu M (刘 敏), Zheng R (峥 嵘), Bai S-L (白淑兰), *et al.* Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal community in the rhizosphere of *Clematis fruticosa* in the Daqingshan Mountains, Inner Mongolia. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2016, **36**(9): 1891–1899 (in Chinese)
- [9] Cai X-B (蔡晓布), Peng Y-L (彭岳林). Geographical distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in the grassland ecosystems of the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2016, **36**(10): 2807–2818 (in Chinese)
- [10] Selosse MA, Rousset F. The plant-fungal marketplace. *Science*, 2011, **333**: 828–829
- [11] Zhu X, Song F, Liu S, *et al.* Arbuscular mycorrhiza improve growth, nitrogen uptake, and nitrogen use efficiency in wheat grown under elevated CO<sub>2</sub>. *Mycorrhiza*, 2016, **26**: 133–140
- [12] Zhu X, Song F, Liu S, *et al.* Role of arbuscular mycorrhiza in alleviating salinity stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2016, **202**: 486–496
- [13] Zhao H-B (赵宏波), Zheng H (郑 辉), Miao C-H (苗长虹), *et al.* Spatial-temporal pattern and factor diagnoses of agroecosystem health in major grain producing areas of Northeast China: A case study in Jilin Province. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(10): 3290–3298 (in Chinese)
- [14] Wang Y-S (王幼珊), Liu R-J (刘润进). A checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in the recent taxonomic system of Glomeromycota. *Mycosystema* (菌物学报), 2017, **36**(7): 820–850 (in Chinese)
- [15] Redecker D, Schuessler A, Stockinger H, *et al.* An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*, 2013, **23**: 515–531
- [16] Turrini A, Agnolucci M, Palla M, *et al.* Species diversity and community composition of native arbuscular mycorrhizal fungi in apple roots are affected by site and orchard management. *Applied Soil Ecology*, 2017, **116**: 42–54
- [17] Mao J-H (卯吉华), Ning D-L (宁德鲁), Li R-B (李荣波), *et al.* Arbuscular mycorrhizas in three major olive growing regions of Yunnan Province. *Journal of West China Forestry Science* (西部林业科学), 2015, **44**(1): 114–120 (in Chinese)
- [18] Oehl F, Laczko E, Oberholzer HR, *et al.* Diversity and biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, **53**: 777–797
- [19] Zhou X, Tian L, Zhang J, *et al.* Rhizospheric fungi and their link with the nitrogen-fixing Frankia harbored in host plant *Hippophae rhamnoides* L. *Journal of Basic Microbiology*, 2017, **57**: 1055–1064
- [20] Fierer N, Jackson RB. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, **103**: 626–631
- [21] Wang Q (汪 茜), Feng C-Y (冯重阳), Zhang J-L (张金莲), *et al.* Seasonal variation of AM fungal community in rhizosphere of sugarcane. *Chinese Journal of Tropical Crops* (热带作物学报), 2018, **39**(9): 1689–1694 (in Chinese)
- [22] Hu W, Strom N, Haarith D, *et al.* Mycobiome of cysts of the soybean cyst nematode under long term crop rotation. *Frontiers in Microbiology*, 2018, **9**: 386, doi: 10.3389/fmicb.2018.00386
- [23] Schultz PA, Bever JD, Morton JB. *Acaulospora colossica* sp nov from an old field in North Carolina. *Mycologia*, 1999, **91**: 676–683
- [24] Zhang C, Liu G, Song Z, *et al.* Natural succession on abandoned cropland effectively decreases the soil erodibility and improves the fungal diversity. *Ecological Applications*, 2017, **27**: 2142–2154
- [25] Chaudhary VB, Lau MK, Johnson NC. Macroecology of microbes-biogeography of the Glomeromycota//Ajit V, ed. *Mycorrhiza*. Berlin: Springer, 2008: 529–563
- [26] Brito I, Goss MJ, De Carvalho M, *et al.* Impact of tillage system on arbuscular mycorrhiza fungal communities in the soil under Mediterranean conditions. *Soil & Tillage Research*, 2012, **121**: 63–67
- [27] Jie W, Liu X, Cai B. Diversity of rhizosphere soil arbuscular mycorrhizal fungi in various soybean cultivars under different continuous cropping regimes. *PLoS One*, 2013, **8**(8): e72898, doi: 10.1371/journal.pone.0072898
- [28] Isobe K, Higo M, Kondo T, *et al.* Effect of winter crop species on arbuscular mycorrhizal fungal colonization and subsequent soybean yields. *Plant Production Science*, 2014, **17**: 260–267
- [29] Hu J, Yang A, Zhu A, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungal diversity, root colonization, and soil alkaline phosphatase activity in response to maize-wheat rotation and no-tillage in North China. *Journal of Microbiology*, 2015, **53**: 454–461
- [30] Gao P (高 萍), Yan F-Y (闫飞扬), Meng C (蒙程), *et al.* Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi under different agricultural practices in Loess Plateau in China. *Pratacultural Science* (草业科学), 2016, **33**(10): 1917–1923 (in Chinese)
- [31] Verzeaux J, Hirel B, Dubois F, *et al.* Agricultural practices to improve nitrogen use efficiency through the use of arbuscular mycorrhizae: Basic and agronomic aspects. *Plant Science*, 2017, **264**: 48–56
- [32] Xu J, Liu S, Song S, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition and the associated soil microbial community under different soil phosphorus availability. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, **120**: 181–190
- [33] Silva UC, Medeiros JD, Leite LR, *et al.* Long-term rock

- phosphate fertilization impacts the microbial communities of maize rhizosphere. *Frontiers in Microbiology*, 2017, **8**: 1266, doi: 10.3389/fmicb.2017.01266
- [34] Albizua A, Williams A, Hedlund K, *et al.* Crop rotations including ley and manure can promote ecosystem services in conventional farming systems. *Applied Soil Ecology*, 2015, **95**: 54–61
- [35] Tian H, Drijber RA, Zhang JL, *et al.* Impact of long-term nitrogen fertilization and rotation with soybean on the diversity and phosphorus metabolism of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi within the roots of maize (*Zea mays* L.). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2013, **164**: 53–61
- [36] Zhang N, Wan S, Guo J, *et al.* Precipitation modifies the effects of warming and nitrogen addition on soil microbial communities in northern Chinese grasslands. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, **89**: 12–23
- [37] Qin H, Lu K, Strong PJ, *et al.* Long-term fertilizer application effects on the soil, root arbuscular mycorrhizal fungi and community composition in rotation agriculture. *Applied Soil Ecology*, 2015, **89**: 35–43
- [38] Wang X, Sui X, Liu Y, *et al.* N-P fertilization did not reduce AMF abundance or diversity but alter AMF composition in an alpine grassland infested by a root hemiparasitic plant. *Plant Diversity*, 2018, **40**: 117–126
- [39] Nie SA, Lei XM, Zhao LX, *et al.* Fungal communities and functions response to long-term fertilization in paddy soils. *Applied Soil Ecology*, 2018, **130**: 251–258
- [40] Hu X, Liu J, Wei D, *et al.* Effects of over 30-year of different fertilization regimes on fungal community compositions in the black soils of northeast China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2017, **248**: 113–122
- [41] Rivera-Becerril F, Van Tuinen D, Chatagnier O, *et al.* Impact of a pesticide cocktail (fenhexamid, folpel, deltamethrin) on the abundance of Glomeromycota in two agricultural soils. *Science of the Total Environment*, 2017, **577**: 84–93
- [42] Zocco D, Van Aarle IM, Oger E, *et al.* Fenpropimorph and fenhexamid impact phosphorus translocation by arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 2011, **21**: 363–374
- [43] Schweiger PF, Jakobsen I. Dose-response relationships between four pesticides and phosphorus uptake by hyphae of arbuscular mycorrhizas. *Soil Biology & Biochemistry*, 1998, **30**: 1415–1422
- [44] Spokes JR, Macdonald RM, Hayman DS. Effects of plant-protection chemicals on vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Pesticide Science*, 1981, **12**: 346–350
- [45] Corkidi L, Bohn J, Evans M. Effects of bifenthrin on mycorrhizal colonization and growth of corn. *Hortecology*, 2009, **19**: 809–812
- [46] Pasaribu A, Mohamad RB, Awang Y, *et al.* Growth and development of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus mossea* (Nicol. and Gerd.), in alachlor and glyphosate treated soils. *African Journal of Biotechnology*, 2011, **10**: 11520–11526
- [47] Druille M, Omacini M, Golluscio RA, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi are directly and indirectly affected by glyphosate application. *Applied Soil Ecology*, 2013, **72**: 143–149
- [48] Sun X, Su Y, Zhang Y, *et al.* Diversity of arbuscular mycorrhizal fungal spore communities and its relations to plants under increased temperature and precipitation in a natural grassland. *Chinese Science Bulletin*, 2013, **58**: 4109–4119
- [49] Chen YL, Xu ZW, Xu TL, *et al.* Nitrogen deposition and precipitation induced phylogenetic clustering of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, **115**: 233–242
- [50] Heinemeyer A, Fitter AH. Impact of temperature on the arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis: Growth responses of the host plant and its AM fungal partner. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**: 525–534
- [51] Hu Y, Rillig MC, Xiang D, *et al.* Changes of AM fungal abundance along environmental gradients in the arid and semi-arid grasslands of northern China. *PLoS One*, 2013, **8**(2): e57593, doi: 10.1371/journal.pone.0057593
- [52] Rillig MC, Wright SF, Shaw MR, *et al.* Artificial climate warming positively affects arbuscular mycorrhizae but decreases soil aggregate water stability in an annual grassland. *Oikos*, 2002, **97**: 52–58
- [53] Shi G, Yao B, Liu Y, *et al.* The phylogenetic structure of AMF communities shifts in response to gradient warming with and without winter grazing on the Qinghai-Tibet Plateau. *Applied Soil Ecology*, 2017, **121**: 31–40
- [54] Stursova M, Crenshaw CL, Sinsabaugh RL. Microbial responses to long-term N deposition in a semiarid grassland. *Microbial Ecology*, 2006, **51**: 90–98
- [55] Sheik CS, Beasley WH, Elshahed MS, *et al.* Effect of warming and drought on grassland microbial communities. *ISME Journal*, 2011, **5**: 1692–1700
- [56] Ma M, Ongena M, Wang Q, *et al.* Chronic fertilization of 37 years alters the phylogenetic structure of soil arbuscular mycorrhizal fungi in Chinese Mollisols. *AMB Express*, 2018, **8**: 57, doi: 10.1186/s13568-018-0587-2
- [57] Dumbrell AJ, Nelson M, Helgason T, *et al.* Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *The ISME Journal*, 2010, **4**: 337–345
- [58] Xu T, Veresoglou SD, Chen Y, *et al.* Plant community, geographic distance and abiotic factors play different roles in predicting AMF biogeography at the regional scale in northern China. *Environmental Microbiology Reports*, 2016, **8**: 1048–1057
- [59] Gaur A, Adholeya A. Effects of the particle size of soilless substrates upon AM fungus inoculum production. *Mycorrhiza*, 2000, **10**: 43–48
- [60] Lekberg Y, Koide RT, Rohr JR, *et al.* Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, 2007, **95**: 95–105
- [61] Van Geel M, Jacquemyn H, Plue J, *et al.* Abiotic rather than biotic filtering shapes the arbuscular mycorrhizal

- fungal communities of European seminatural grasslands. *New Phytologist*, 2018, **220**: 1262–1272
- [62] Xiang D, Verbruggen E, Hu Y, *et al.* Land use influences arbuscular mycorrhizal fungal communities in the farming-pastoral ecotone of northern China. *New Phytologist*, 2014, **204**: 968–978
- [63] Bainard LD, Chagnon PL, Cade-Menun BJ, *et al.* Plant communities and soil properties mediate agricultural land use impacts on arbuscular mycorrhizal fungi in the Mixed Prairie ecoregion of the North American Great Plains. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2017, **249**: 187–195
- [64] Read DJ. Mycorrhizas in ecosystems—nature's response to the law of the minimum. 4th International Mycological Congress, Regensburg, 1991: 101–130
- [65] De Pontes JS, Oehl F, Pereira CD, *et al.* Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian's Cerrado and in soybean under conservation and conventional tillage. *Applied Soil Ecology*, 2017, **117/118**: 178–189
- [66] 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
- [67] Valyi K, Rillig MC, Hempel S. Land-use intensity and host plant identity interactively shape communities of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of grassland plants. *New Phytologist*, 2015, **205**: 1577–1586
- [68] Barto EK, Rillig MC. Does herbivory really suppress mycorrhiza? A meta-analysis. *Journal of Ecology*, 2010, **98**: 745–753
- [69] Miransari M. Soil microbes and plant fertilization. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, **92**: 875–885
- [70] Artursson V, Finlay RD, Jansson JK. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environmental Microbiology*, 2006, **8**: 1–10
- [71] Lussenhop J. Mechanisms of microarthropod microbial interactions in soil. *Advances in Ecological Research*, 1992, **23**: 1–33
- [72] Larsen J, Jakobsen I. Interactions between a mycophagous Collembola, dry yeast and the external mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus. *Mycorrhiza*, 1996, **6**: 259–264
- [73] Gormsen D, Olsson PA, Hedlund K. The influence of collembolans and earthworms on AM fungal mycelium. *Applied Soil Ecology*, 2004, **27**: 211–220
- [74] Ferreira BS, Santana MV, Macedo RS, *et al.* Co-occurrence patterns between plant-parasitic nematodes and arbuscular mycorrhizal fungi are driven by environmental factors. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, **265**: 54–61

---

作者简介 杨文莹, 女, 1995 年生, 硕士研究生. 主要从事植物-土壤微生物互作研究. E-mail: tutuwu2017@163.com

责任编辑 肖红

---