



金樑, 博士, 副教授, 2004 年毕业于复旦大学生态学专业, 获得博士学位, 现在上海科技馆工作, 主要从事菌根学和生态学领域的研究, 包括 AM 真菌与外来物种入侵机理、AM 真菌在草原生态系统稳定性和多样性维持中的功能、AM 真菌对植物种内和种间竞争的调控、AM 真菌与重金属污染修复、AM 真菌菌丝体网络等研究方向。先后主持国家自然科学基金项目、国家外专局引智项目、中央高校基本科研项目、上海市农业委员会重点攻关项目等各类科研项目 8 项, 以主要参加人承担国家科技部 973 项目、农业部行业公益性项目、上海市科学委员会项目等 7 项。

获批国家发明专利 4 项、实用新型专利 6 项。先后发表研究论文 94 篇(其中 SCI 论文 21 篇), 在 Springer 出版集团合作撰写、出版书籍 1 部, 并担任 *Symbiosis*、*Acta Oecologica*、*Ecological Engineering*、*Journal of Geographical Sciences*、*Plant and Soil*、*Journal of Agricultural Science and Technology* 等多种国际刊物和生态学报、地理学报、生态环境学报等国内期刊的审稿人。

青藏高原高寒生境中丛枝菌根真菌研究进展*

张亮¹, 王晓娟², 王强³, 金樑^{2**}

(1. 兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 草地农业科技学院, 兰州 730020; 2. 上海自然博物馆自然史研究中心, 上海科技馆, 上海 200127; 3. 厦门大学环境与生态学院, 厦门 361102)

摘 要: 极端生境往往蕴藏着具有特殊生理生态功能的生物类群。海拔高、温度低、生长季节短的青藏高原高寒草原生态系统是典型的极端生境之一, 目前有关该生境中分布的丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 研究已引起广泛关注。本文从青藏高原高寒生境中 AM 真菌的研究概况入手, 论述青藏高原高寒生境中 AM 真菌的群落组成、物种多样性与分布特征、菌根侵染发育状况及高寒生境对 AM 真菌的影响。指出高寒生境中 AM 真菌群落结构研究方面存在的问题, 探讨解决这些问题的可能途径及其研究发展前景, 以期对青藏高原高寒草原生态系统稳定性的维持与受损生态系统的恢复提供理论依据。

关键词: 青藏高原; 高寒生境; 丛枝菌根真菌; 物种多样性; 宿主植物

中图分类号: Q949.32; Q938

文献标识码: A

文章编号: 1672-3538(2017)01-0058-12

DOI: 10.13341/j.jfr.2014.1710

引文格式: 张亮, 王晓娟, 王强, 等. 青藏高原高寒生境中丛枝菌根真菌研究进展 [J]. 菌物研究, 2017, 15 (1): 58-69.

* 基金项目: 国家自然科学基金项目(31270558), 上海科技馆引进高层次人才科研启动经费(2015)

作者简介: 张亮, 男, 在读硕士, 研究方向为菌根生态学。

收稿日期: 2016-10-03

** 通讯作者: 金樑, E-mail: jinliang@sstm.org.cn

Advances in the Study of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in High Altitude and Cold Habitats on Tibetan Plateau

ZHANG Liang¹, WANG Xiao-juan², WANG Qiang³, JIN Liang^{2**}

(1. State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, School of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China; 2. Natural History Research Center, Shanghai Natural History Museum, Shanghai Science & Technology Museum, Shanghai 200127, China; 3. School of Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, China)

Abstract: There are many special organisms in extreme habitats. Tibetan Plateau alpine meadow ecosystem is one of the most important extreme habitats in terrestrial ecosystem, it has the characteristics with high altitude, low temperature, and short growing season. Nowadays, the studies of arbuscular mycorrhizal (AM) on Tibetan Plateau has been widely concerned. This review mainly discussed on AM fungi communities composition, AM fungi diversity and their distribution characteristics, AM colonization feature, and abiotic factors on the effect of AM fungi. At the same time, the shortcomings about the heterogeneity of adverse habitats on AM fungi communities were pointed out for further study. Based on this, these research achievements were summarized in order to provide a theoretical basis for the maintenance of the stability in Tibetan Plateau alpine steppe ecosystem.

Key words: Tibetan Plateau; high altitude and cold habitats; arbuscular mycorrhizal fungi; biodiversity; host plant

青藏高原是世界上海拔最高、面积最大的高原,平均海拔超过 4 000 m^[1]。该地区最典型的生境特征为高海拔、低温、强紫外辐射、生长季节短等,是陆地生态系统中典型的极端胁迫生境之一^[2]。青藏高原主要的生态系统类型为高寒草原生态系统。虽然生境条件恶劣,但该地区依然蕴藏着丰富的生物资源,这些生物的生存策略和维持机制已经成为生态学界关注的热点问题之一。

研究发现,有益土壤微生物对植物生长发育和土壤环境保护发挥了重要功能^[3]。丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是生态系统中重要的土壤微生物之一,对宿主植物的生长具有显著的促生效应,对生态系统结构的稳定和维持发挥了重要作用^[4-5]。AM 共生体是主要的菌根类型之一,尤其是在青藏高原高寒胁迫生境中极为普遍^[6]。目前 AMF 的研究多在温带地区开展,而对海拔 3 500 m 以上的高寒生境研究相对较少^[7]。由于青藏高原高寒胁迫生境中具有高寒、低温和生长季节短等特性,导致该区 AMF 的分布特征及其对植物多样性的影响与温

带地区存在显著差异^[8-9]。本文旨在介绍青藏高原高寒胁迫生境下 AMF 研究概况的基础上,重点论述青藏高原高寒生境中 AMF 的群落组成、物种多样性与分布特征、菌根侵染发育状况及高寒生境对 AMF 的影响,以期对进一步探究青藏高原高寒草原生态系统中 AMF 的生态学功能提供理论依据。

1 青藏高原高寒生境中 AMF 研究概况

臧穆^[10]于 1980 年首次报道了青藏高原高寒胁迫生境条件下 AMF 和宿主植物的共生关系,发现云南、西藏等地的高山植物水晶兰(*Monotropa uniflora*)可以形成丛枝菌根。1992 年,孟冬丽^[11]采集阿尔金山自然保护区几种典型高山植物: 驼绒藜(*Ceratoides latens*)、三春柳(*Myricaria squamosa*)、刺叶柄棘豆(*Oxytropis aciphylla*)的根系样品,发现在干燥而寒冷的环境条件下,AMF 和植物根系可以形成 AM 共生体,其中驼绒藜(*Ceratoides latens*)根系内可以形成根内菌丝和泡囊结构,表明青藏高原高寒胁迫生境条件下 AMF 可以侵染藜科植物。

自 2000 年之后,关于青藏高原高寒胁迫生境条件下 AMF 的研究日趋增多。在 2005—2010 年期间,青藏高原高寒草原中 AMF 的研究主要集中于孢子鉴定和丛枝菌根营养两个方面(图 1)。其中,在孢子鉴定方面,统计发现所有 AMF 鉴定方面的研究论文均为采用湿筛—倾注—蔗糖离心法获得 AMF 孢子。利用该方法,Gai 等^[6]发现山地灌丛草原、高寒草原、高寒草甸等 3 种不同草地类型中 AMF 孢子的密度分别为 120.5、175.5、259.0 个/100 g 干土。彭岳林等^[12]则发现草原区和草甸区植物根际土壤中 AMF 的孢子密度分别为 53.7、90.3 个/100 g 干土。冀春花等^[13]发现在青藏高原荒漠、针阔叶混交林、农田、草原和草甸中 AMF 孢子密度分别为 119、137、147、334.5、361.5 个/100 g 干土。另一方面为关于 AM 菌根营养的研究。蔡晓布等^[14]采用三室培养装置研究高寒胁迫生境条件下 AMF 对宿主植物生长的影响,发现接种 AMF 的紫羊茅(*Festuca rubra*)和穗序剪股颖(*Agrostis hugoniana*)的生物量、磷含量均显著高于未接种处理,其中根内球囊霉(*Glomus intraradices*)、摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)分别对穗序剪股颖、紫羊茅吸收 P 元素具有显著的促进作用。比较接种外源 AMF 菌剂、土著 AMF 菌剂对青藏高原固沙植物白草(*Pennisetum centrasiaticum*)的生长和磷吸收效率的差异,发现接种外源摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)对促进白草磷吸收的效应显著高于土著摩西球囊霉^[15-16]。王茜等^[17]研究 AMF 对青藏高原高寒草地优良牧草垂穗披碱草生长的促生效应,结果表明根内球囊霉和土著 AMF 对垂穗披碱草地上和地下部分的生长均具有显著的促生效应。由此可见,AMF 能够显著地促进青藏高原胁迫生境条件下植物对土壤中 P 等矿质元素的吸收,进而对植物产生促生效应,分析其机制可能为:1) AMF 菌丝体扩大植物在土壤中对 P 元素的吸收范围,改善植物的根际环境,尤其是在磷供应不足的土壤中作用显著^[18]。2) AMF 通过改善植物根系结构,促进植物生长发育,间接增强植物自身对磷的吸收能力^[19]。3) AMF 能够分泌酸性磷酸酶和碱性磷酸酶,活化土壤中的难溶性磷酸盐,提高 AMF 的吸

磷动力学参数^[20]。

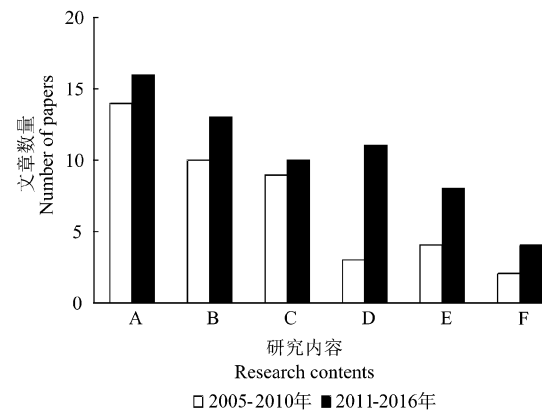


图 1 不同时期有关青藏高原高寒生境条件下 AMF 的研究内容及其论文数量

Fig. 1. Different periods of AM fungi research papers classification and its numbers in high altitude and cold stress habitats on Tibetan Plateau

注: A. 孢子鉴定; B. 环境因子对 AMF 的影响; C. 丛枝菌根营养; D. 分子技术鉴定 AMF 群落结构; E. AMF 对退化草原的修复; F. AMF 与植物互动

Note: A. AM fungi spores identification; B. the impact of environment facts on AM fungi; C. AM fungi nutrients; D. using molecular technology for AM fungi communities structure identification; E. reclamation of pasture with AM fungi; F. the interaction between AM fungi and host plants

2010 年之后,随着分子生物学技术和分室培养装置在菌根学研究中被推广应用,青藏高原高寒胁迫生境条件下的 AMF 的研究方向由之前的分类鉴定和菌根生理生态逐渐转变为菌根分子生物学、AMF 调节植物种间关系和 AMF 修复退化草原等研究方向(图 1)。首先,在利用分子技术研究 AMF 群落结构方面,Shi 等^[21]利用高通量测序技术研究发现宿主植物黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)根系内有 15 种 AMF 分类群(operational taxonomic units, OTU)。Li 等^[15]采用 PCR 扩增、克隆和测序技术等分析 AMF 多样性,在白草(*Pennisetum centrasiaticum*)和嵩草(*Kobresia* sp.)根内分别鉴定出 20 种、22 种 AMF。Yang 等^[22]在矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、羊茅(*Festuca ovina*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)混合根系中共计鉴定出 34 种 AMF 分类群。第二,有关 AMF 对植物种间关系的调节方面。研究发现,在不同相对密度条件下 AMF 对有

毒植物黄帚囊吾(*Ligularia virgaurea*)和优良牧草垂穗披碱草(*Elymus nutans*)之间具有调节效应,接种 AMF 可以降低黄帚囊吾的生物量,而垂穗披碱草生物量显著增加。两种植物的相对产量和根冠比表明 AMF 对垂穗披碱草的促生效应高于黄帚囊吾,AMF 可以调节植物种间竞争,影响高寒生境中植物群落的结构^[4],其机理主要是降低优势物种的优势度,促进亚优势物种和伴生物种的生长,从而维持植物群落较高的物种多样性,调节植物群落的演替,进而增强和维持生态系统的多样性和稳定性^[23-24]。第三,利用 AMF 修复退化草地。Zhang 等^[25]在野外条件下发现 AMF 可以显著提高疏苞菊(*Hyalea pulchella*)、尖喙牦牛儿草(*Erodium oxyrrhynchum*)、齿稈草(*Schismus arabi-cus*)和弯果葫芦巴(*Trigonella arcuata*)的盖度、密度和生物量,进而促进退化草地的修复。分析原因可能为 AMF 不仅可以分泌酸性磷酸酶、碱性磷酸酶等物质,还可以分泌球囊霉素等土壤蛋白,促进土壤团聚体的形成,提高土壤资源的可利用性。此外,AMF 不仅可以缓解对土壤环境的破坏,还可以提高植物生产力,进而对退化草原的修复产生积极效应^[26]。

本文在 SCI 检索系统 Web of Science 和中国 CNKI 学术总库 6.0 版系统中,分别以“Tibetan plateau”、“arbuscular mycorrhizal fungi”、“青藏高原”、“丛枝菌根真菌”为关键词进行检索,共计检索到英文和中文文献 108 篇。基于此,本文以这 108 篇文献为数据来源,分析青藏高原高寒草原生态系统中 AMF 的研究概况,主要包括青藏高原高寒草原境内(西藏、青海、甘肃、新疆、云南、四川等省区属于青藏高原的部分)有关 AMF 分类鉴定、菌根营养、分布特征和生态学功能等内容。

按照不同研究地点对检索的 108 篇文献进行分类,其中西藏、甘肃、青海的文献数量(48 篇,27 篇,22 篇)远远大于四川、新疆和云南(8 篇,5 篇,3 篇)。对所有的论文进一步分析发现,西藏地区 AMF 的研究论文数量约为甘肃和青海两省研究论文数量的总和,分析其原因可能为西藏全境均属于青藏高原,占青藏高原总面积的约 50%,因

此开展西藏地区 AMF 的研究相对较多。

2 青藏高原高寒生境中 AMF 物种多样性与分布特征

青藏高原高寒胁迫生境条件下不同海拔区域 AMF 呈多样性分布(表 2)。不同海拔区域中 AMF 多样性表现为:低海拔区和中海拔区 AMF 物种数显著高于高海拔区,其中球囊霉属(*Glomus*)和无梗囊霉属(*Acaulospora*) AMF 物种丰富度远高于盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)等其他属,优势种属为球囊霉属(*Glomus*)、近明囊霉属(*Claroidogloms*)和管孢囊霉属(*Funneliformis*)。采用传统的形态学鉴定方法,Chaurasia 等^[27]在喜马拉雅山海拔 1 500~4 500 m 的区域发现每种植物根际土壤中有 6~12 种 AMF,分别属于:无梗囊霉属(*Acaulospora*)、球囊霉属(*Glomus*)、巨孢囊霉属(*Gigaspora*)、硬囊霉属(*Sclerocystis*)、盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*),且球囊霉属 AMF 显著高于其他属 AMF。Gai 等^[28]在青藏高原海拔 3 798~5 220 m 的采样点中分离出 26 种 AMF,分别属于 6 个属:球囊霉属(*Glomus*)、无梗囊霉属(*Acaulospora*)、类球囊霉属(*Paraglomus*)、原囊霉属(*Archaeospora*)、平囊霉属(*Pacispora*)和盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)。其中球囊霉属 AMF:地表球囊霉(*Glomus versiforme*)、根内球囊霉(*Glomus intraradices*)、幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)为优势种。Gai 等^[6]在青藏高原海拔 3 500~5 200 m 地区的山地灌丛草原、高寒草原、高寒草甸等 3 种不同类型草地的优势植物和常见植物根际采集土壤样品,分离出无梗囊霉属(*Acaulospora*)、内养囊霉属(*Entrophospora*)、球囊霉属(*Glomus*)、平囊霉属(*Pacispora*)、类球囊霉属(*Paraglomus*)和盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*) 6 属 23 种。进一步分析发现,每个采样点中 AMF 的丰富度为(5.3±0.8)~(10.5±2.5),部分 AMF 只在特定类型的植被中分布,而摩西球囊(*Glomus mosseae*)、根内球囊霉(*Glomus intraradices*)和美丽盾巨孢囊霉(*Scutellospora calospora*) 在 3 种类型草地中均普遍存在。

表 1 青藏高原高寒生境不同海拔区域中 AMF 物种多样性及其分布特征

Table 1. The distribution characteristics of AM fungi in different altitude regions on Tibetan Plateau

AMF 属 AM fungus genus	AMF AM fungus species	海拔 Elevation		
		低 Low	中 Moderate	高 High
球囊霉属 <i>Glomus</i>	地表球囊霉 <i>Glomus versiforme</i>	+	+	+
	根内球囊霉 <i>Glomus intraradices</i>	+	+	-
	幼套球囊霉 <i>Glomus etunicatum</i>	+	+	-
	聚丛球囊霉 <i>Glomus aggregatum</i>	+	-	-
	沙荒球囊霉 <i>Glomus deserticola</i>	+	-	-
	晕环球囊霉 <i>Glomus halonatatum</i>	+	-	-
	摩西球囊霉 <i>Glomus mosseae</i>	+	+	-
	透光球囊霉 <i>Glomus diaphanum</i>	+	-	-
	微丛球囊霉 <i>Glomus microaggregatum</i>	+	-	-
	加拿大球囊霉 <i>Glomus canadense</i>	+	-	-
	极小球囊霉 <i>Glomus minnutum</i>	+	-	-
	乳白球囊霉 <i>Glomus lacteum</i>	-	+	-
	地球囊霉 <i>Glomus geosporum</i>	-	+	-
	木薯球囊霉 <i>Glomus manihotis</i>	-	+	+
	疣壁球囊霉 <i>Glomus verruculosum</i>	+	+	+
	聚丛球囊霉 <i>Glomus aggregatum</i>	-	+	+
	卷曲球囊霉 <i>Glomus convolutum</i>	-	-	+
	近明球囊霉 <i>Glomus claroideum</i>	+	+	-
	球囊霉 <i>Glomus</i> sp.1	+	+	-
	球囊霉 <i>Glomus</i> sp.2	+	+	-
	球囊霉 <i>Glomus</i> sp.3	+	-	+
球囊霉 <i>Glomus</i> sp.4	+	-	+	
球囊霉 <i>Glomus</i> sp.5	+	-	-	
球囊霉 <i>Glomus</i> sp.6	+	-	-	
无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	光壁无梗囊霉 <i>Acaulospora laevis</i>	+	+	+
	椒红无梗囊霉 <i>Acaulospora capsicula</i>	+	-	-
	细凹无梗囊霉 <i>Acaulospora scrobiculata</i>	+	-	-
	疣状无梗囊霉 <i>Acaulospora tuberculata</i>	+	-	-
	膨胀无梗囊霉 <i>Acaulospora dilatata</i>	+	-	-
	凹坑无梗囊霉 <i>Acaulospora excavata</i>	+	-	-
	瑞氏无梗囊霉 <i>Acaulospora rehmi</i>	+	-	-
	浅窝无梗囊霉 <i>Acaulospora lacunose</i>	+	-	-
	细齿无梗囊霉 <i>Acaulospora denticulata</i>	+	-	-
	刺无梗囊霉 <i>Acaulospora spinosa</i>	+	+	-
	丽孢无梗囊霉 <i>Acaulospora elegans</i>	-	+	-
	蜜色无梗囊霉 <i>Acaulospora mellea</i>	-	+	-
	无梗囊霉 <i>Acaulospora</i> sp.1	+	+	-
	无梗囊霉 <i>Acaulospora</i> sp.2	+	+	-
	无梗囊霉 <i>Acaulospora</i> sp.3	+	-	-
	无梗囊霉 <i>Acaulospora</i> sp.4	+	-	+
类球囊霉属 <i>Paraglomus</i>	隐类球囊霉 <i>Paraglomus occultum</i>	+	-	-
原囊霉属 <i>Archaeospora</i>	薄壁原囊霉 <i>Archaeospora leptoticha</i>	+	-	-
平囊霉属 <i>Pacispora</i>	闪亮和平囊霉 <i>Pacispora scintillans</i>	+	-	-
	道氏平囊霉 <i>Pacispora dominikii</i>	-	-	+

续表 1
Continue to table 1

AMF 属 AM fungus genus	AMF AM fungus species	海拔 Elevation		
		低 Low	中 Moderate	高 High
盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>	橙棕色盾巨孢囊霉 <i>Scutellospora erythropha</i>	+	-	-
	疣壁盾巨孢囊霉 <i>Scutellospora verrucosa</i>	+	-	-
	美丽盾巨孢囊霉 <i>Scutellospora calospora</i>	+	+	-
	透明盾巨孢囊霉 <i>Scutellospora pellucida</i>	-	+	-
	全球盾巨孢囊霉 <i>Scutellospora aurigloba</i>	-	+	-
	桃形盾巨孢囊霉 <i>Scutellospora spersica</i>	-	-	+
	盾巨孢囊霉 <i>Scutellospora</i> sp.1	-	-	+
内养囊霉属 <i>Entrophospora</i>	稀有内养囊霉 <i>Entrophospora infrenquence</i>	+	+	-
两性囊霉属 <i>Ambispora</i>	薄壁两性囊霉 <i>Ambispora leptoticha</i>	+	-	-
	厚皮两性球囊霉 <i>Ambispora callosa</i>	+	-	-
近明囊霉属 <i>Claroideogloms</i>	近明囊霉 <i>Claroideogloms claroideum</i>	+	-	+*
	幼套近明囊霉 <i>Claroideogloms etunicatum</i>	+	+	+*
管孢囊霉属 <i>Funneliformis</i>	摩西管孢囊霉 <i>Funneliformis mosseae</i>	+	+*	+*
	地管孢囊霉 <i>Funneliformis geosporum</i>	+	-	+*
硬囊霉属 <i>Sclerocystis</i>	悬钩子状硬囊霉 <i>Sclerocystis rubiformis</i>	+	+	-
中隔囊霉属 <i>Septoglomus</i>	缩球中隔囊霉 <i>Septoglomus constrictum</i>	+	-	-
根生囊霉属 <i>Rhizophagus</i>	不规则根生囊霉 <i>Rhizophagus irregularis</i>	+	+	-
<i>Racocetra</i>	<i>Racocetra spersica</i>	-	+	-
<i>Dentiscutata</i>	<i>Dentiscutata erythropus</i>	-	+	-

注 “低”表示海拔为 2 200~3 400 m 的地区 “中”表示海拔为 3 400~4 500 m 的地区 “高”表示海拔 4 500 m 以上的地区 “+”表示 AMF 分布于该海拔区内 ,+* 表示 AMF 为该海拔区域内的优势种,“-”表示该海拔区内没有此种 AMF; Sp1、Sp2、Sp3、Sp4、Sp5、Sp6 表示暂未确定种

Note: The “Low” means the habitats in 2 200—3 400 m altitude; the “Moderate” means the habitats in the altitude of 3 400—4 500 m; the “High” means the habitats higher than 4 500 m altitude. The “+” means there were AM fungi living here. The “+*” means the AM fungus was the dominant species in the habitats. The “-” means there wasn’t the AM fungus in the habitats. Sp1、Sp2、Sp3、Sp4、Sp5、Sp6 means these AM fungi has not been identified

利用分子生物学方法,研究证实青藏高原高寒胁迫生境条件下不同海拔区域中蕴藏着丰富的 AMF 多样性。Gai 等^[9] 从色季拉山海拔 1 990~4 648 m 的土壤中分离出 4 科 62 种 AMF。Liu 等^[7] 在青藏高原海拔 4 500 m 以上地区植物根际发现 21 种 AMF 分类群(OUT)。这些研究表明高海拔地区不仅分布着大量的 AMF 分类群,而且由于该地区是典型的低温、高寒和低氧环境,AMF 的进化可能受到温度和低氧的选择压力,从而形成新的 AMF 类群。如在青藏高原海拔 3 798~5 220 m 区域发现的 25 种 AMF 中有 4 个未确定种^[29]。在青藏高原海拔 4 500 m 以上地区的植物根系内发现的 21 种系统发育类型中有 8 种与 GenBank 中已经报道的序列亲缘关系较远,并且发现 1 个属于 *Diversisporoaceae* 新的属级分支,以及 1 个位于 *Diversisporoaceae* 和 *Acaulosporaceae* 之间的新的科级分类单元^[7]。

3 青藏高原高寒生境中 AMF 的侵染状况

围绕青藏高原不同海拔区域的植被类型和建群物种根际土壤中 AMF 的侵染状况,研究发现 AMF 能够侵染禾本科、豆科、莎草科、藜科、菊科、蔷薇科等植物(表 1)。AMF 对不同科属植物的侵染率存在显著性差异,总体表现为禾本科植物侵染率最高,其他科属植物侵染率差异较大(0~90%)。蔡晓布等^[14] 研究 AMF 对青藏高原高寒草原禾本科植物紫羊茅(*Festuca rubra*)和穗序剪股颖(*Agrostis hugoniana*)的侵染状况,发现幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)和根内球囊霉(*Glomus intraradices*)对紫羊茅的侵染率为 66.7%,摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)对紫羊茅侵染率为 83.3%;幼套球囊霉对穗序剪股颖的侵染率为 83.3%,根内球囊霉和摩西球囊霉对穗序剪股颖侵染率为 86.7%。Gai 等^[9] 在青藏高原开展 AMF 对莎草科

植物侵染的调查,发现大多数莎草科植物均为菌根植物,试验中采集的9种莎草科植物中有8种能够被AMF侵染,其侵染率范围为0~65%。

在青藏高原海拔1990~4800 m地区调查45科146种植物中,72.2%的植物根系可以与AMF形成共生体,在植物根内形成丛枝、泡囊结构和无隔膜菌丝体,不同植物的AMF侵染率为0~

40%^[29]。由于AMF的最适生长温度在15℃以上,高海拔地区的低温环境不利于AMF的生长发育,因此,AMF的侵染率随着海拔的升高而显著降低^[30]。研究发现,在低温条件下,青藏高原高海拔区AMF的侵染率显著低于中海拔区和低海拔区,并且不同海拔区内温度变化显著影响AMF侵染率^[31-32]。

表2 青藏高原高寒生境中植物菌根的侵染状况

Table 2. Mycorrhizal colonization of plants in high altitude and cold stress conditions on Tibetan Plateau

科 Family	属 Genus	种 Species	侵染率/% Colonization	孢子数 Spore density (per 20 g soil)	真菌结构 Fungal structures	参考文献 References
	披碱草属 <i>Elymus</i>	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	49.46	61	ap, ar, v, h	[4, 49]
		早熟禾 <i>Poa annua</i>	27	26	v, h	[29]
	早熟禾属 <i>Poa</i>	泽地早熟禾 <i>Poa palustris</i>	31.8	16	ar, v, h	[29]
		草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	25.5	30	v, h	[29]
禾本科 Gramineae	剪股颖属 <i>Agrostis</i>	穗序剪股颖 <i>Agrostis hugoniana</i>	31.6	28	ap, ar, v, h	[29, 9]
	羊茅属 <i>Festuca</i>	紫羊茅 <i>Festuca rubra</i>	31.7	50	ar, v, h	[22]
	白茅属 <i>Imperata</i>	白茅 <i>Imperata cylindrica</i>	43.3	38	ap, ar, v, h	[29]
	大麦属 <i>Hordeum</i>	大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	41.2	60	v, h	[29]
	针茅属 <i>Stipa</i>	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	32.1	2	ar, v, h	[29]
		长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	37.6	28	ar, v, h	[29]
	狼尾草属 <i>Pennisetum</i>	白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	34	90	ap, ar, v, h	[15]
	燕麦属 <i>Avena</i>	燕麦 <i>Avena sativa</i>	0	56	N	[29]
豆科 Leguminosae	苜蓿属 <i>Medicago</i>	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	50.1	18	ap, ar, v, h, c	[29, 9]
	锦鸡儿属 <i>Caragana</i>	变色锦鸡儿 <i>Caragana versicolor</i>	23.5	12	v, h	[29, 9]
	棘豆属 <i>Oxytropis</i>	西藏棘豆 <i>Oxytropis tibetica</i>	40.5	44	ap, v, h	[29]
菊科 Asteraceae	亚菊属 <i>Ajania</i>	亚菊 <i>Ajania pallisiana</i>	13.1	6	v, h	[29]
	橐吾属 <i>Ligularia</i>	黄帚橐吾 <i>Ligularia virgaurea</i>	3.1	14	v, h	[21]
		高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	10.6	89	ar, v, h	[28, 5]
		西藏嵩草 <i>Kobresia tibetica</i>	56	16	ar, v, h	[28]
		青藏嵩草 <i>Kobresia prainii</i>	65	16	ap, ar, v, h	[28]
	蒿草属 <i>Kobresia</i>	藏北蒿草 <i>Kobresia littledalei</i>	24.6	21	ar, v, h	[28]
		矮生蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	0	12	N	[28]
莎草科 Cyperaceae		小蒿草 <i>Kobresia parva</i>	0	8	N	[28]
		青藏苔草 <i>Carex moorcroftii</i>	22.1	79	v, h	[28]
	薹草属 <i>Carex</i>	无味薹草 <i>Carex pseudofoetida</i>	31.3	49	ap, ar, v, h	[5]
		沙生薹草 <i>Carex praeclara</i>	23.7	31	ap, ar, v, h	[28]
		长尖莎草 <i>Cyperus cuspidatus</i>	0	24	N	[28]
	莎草属 <i>Cyperus</i>	扁穗莎草 <i>Cyperus compressus</i>	20.1	23	ar, v, h	[28]
藜科 Chenopodiaceae	猪毛菜属 <i>Salsola</i>	尼泊尔猪毛菜 <i>Salsola nepalensis</i>	10.1	8	v, h	[29, 9]
蓼科 Polygonaceae	荞麦属 <i>Fagopyrum</i>	荞麦 <i>Fagopyrum esculentum</i>	0	12	N	[29]
十字花科 Cruciferae	芸薹属 <i>Brassica</i>	油菜 <i>Brassica campestris</i>	0	56	N	[29, 9]
柽柳科 Tamaricaceae	柽柳属 <i>Tamarix</i>	柽柳 <i>Tamarix chinensis</i>	0	10	N	[29]
蔷薇科 Rosaceae	萎陵菜属 <i>Potentilla</i>	萎陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	12	10	v, h	[22]

注 “ap”表示附着胞,“ar”表示丛枝结构,“v”表示泡囊,“h”表示细胞间无隔膜菌丝,“c”表示菌丝圈。“N”表示AMF不能侵染该植物
Noté “ap” means appressoria, “ar” means arbuscules, “v” means vesicles, “h” means intercellular aseptate hyphae, “c” means coils. “N”

means the plant could not form symbiosis with AM fungi

4 影响青藏高原高寒生境中 AMF 的因素

研究发现随青藏高原海拔梯度变化,高寒胁迫生境条件下植物群落组成、土壤特性、气候条件等随之变化,必然对 AMF 的分布产生显著影响,并且宿主植物等生物因素和非生物因素的变化不仅影响着 AMF 的分布,也影响 AMF 的群落组成^[33-34]。

4.1 宿主植物

青藏高原高寒生境中植株个体比较小,但其光照强度较强,植物光合效率也较强^[35-36]。因此青藏高原的宿主植物对其根部 AMF 的分布和 AMF 群落的多样性也会产生显著影响^[9, 22]。在青藏高原高海拔地区,不同种类的宿主植物根际 AMF 群落组成差异显著(王强、金樑,未发表数据),且高海拔地区中,同种植物不同植株的根际 AMF 群落组成也存在显著差异,产生这种差异的原因可能是随着胁迫生境条件的变化,导致 AMF 的宿主特异性发生改变,表现为同种植物在不同样点土壤中 AMF 群落产生差异,证实非生物因素的变化改变了宿主植物和 AMF 之间的共生关系^[37]。

4.2 海拔高度

青藏高原高寒胁迫生境条件下 AMF 多样性随海拔升高而变化,其变化规律为:海拔越高,AMF 物种资源丰富度越低(图 2)。彭岳林等^[32]在不同海拔地区采集高寒草原建群植物根际土壤样品后发现,随着海拔梯度升高,AMF 物种数、Shannon-Weiner 指数均显著下降。Gai 等^[9]在西藏色季拉山不同海拔梯度(1 990~4 648 m)下也发现 AMF 物种丰度随海拔升高而显著下降。蔡晓布等^[31]发现在藏东南低海拔区(2 200~3 400 m)、藏中中海拔区(3 400~3 900 m)和藏北高海拔区(4 300~5 300 m)的 AMF 种数分别为 11 属 31 种、11 属 20 种和 6 属 14 种。进一步研究发现,随着海拔升高,青藏高原草原生态系统依次形成热性草丛、暖性草丛、温性草原、温性荒漠、高寒草甸草原、高寒草原、高寒荒漠和高寒荒漠草原,以上植被生态系统中 AMF 丰富度、物种数、Shannon-Weiner 指数均随海拔升高呈下降趋势^[38]。但也

有不同的研究结果,如对藏北地区和藏南地区的研究发现,在海拔 3 700~5 220 m 范围内 AMF 的孢子密度、Shannon-Wiener 指数和均匀度指数均随海拔升高而升高^[8],分析其原因可能为海拔越高,气压和温度越低,虽然会对部分 AMF 的生长产生抑制作用,但对另一些特异性的 AMF 则可能产生促进作用,其繁殖能力、产孢能力得到提高,进而促进物种多样性的形成。

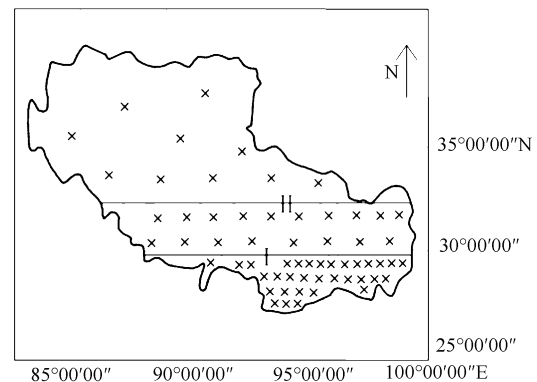


图 2 西藏地区 AMF 的分布特征

Fig. 2. The characteristics of AM fungi distribution in Tibetan Plateau

注: 线条 I 海拔高度为 3 400 m 线条 II 海拔高度为 4 500 m; × 表示 AMF, 其 × 疏密程度表示 AMF 物种多样性及丰富度, 疏密程度越高表明 AMF 物种多样性越高

Note: The Line I means the 3 400 m altitude; Line II means the 4 500 m altitude. The “×” means AM fungi. The density of “×” means the diversity and abundance of AM fungi, the higher of the density, the more AM fungi species existed

青藏高原高寒生境中海拔高度除了对 AMF 多样性具有显著影响之外,也对植物根际、植物根系内 AMF 群落组成产生显著影响。首先,海拔对土壤中 AMF 群落组成的影响趋势表现为:海拔高度低于 4 500 m 时,土壤中的 AMF 群落组成差异不显著;当海拔高度在 4 584~4 956 m 时,AMF 群落的 Sorensen 相似性系数表现出随海拔梯度升高而显著降低^[32];当海拔高于 5 000 m 时,土壤中的 AMF 群落组成呈现显著性差异,随海拔梯度升高,AMF 群落相似性系数显著降低。其次,海拔对植物根内 AMF 群落组成的影响表现为:在低海拔区(2 200~3 400 m)海拔高度变化对植物根内 AMF 群落组成没有显著影响;当在 3 400~5 000 m 时海拔高度的变化对不同植物根内 AMF 群落组

成的影响不同,表现为随海拔升高禾本科植物根内 AMF 群落差异性显著增加,而莎草科植物根内 AMF 群落没有显著变化。在西藏 8 个不同海拔高度(3 446~4 556 m)采集样品,发现随着海拔升高,禾本科植物白草(*Pennisetum centrasiaticum*)根内 AMF 群落组成差异性显著增加,莎草科植物高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、无味薹草(*Carex pseudo-foetida*)和 *Kobresia* sp.根内 AMF 群落组成没有显著性变化^[5,15,21]。

4.3 温度和水分

在青藏高原高寒生境中,随海拔升高温度降低,直接影响 AMF 的生长发育^[39]。Liu 等^[7]发现随温度下降,AMF 物种多样性呈现下降趋势,并且宿主植物根际土壤中 AMF 孢子平均密度也呈下降趋势。低温不仅影响青藏高原高寒胁迫生境中 AMF 的孢子分布,而且不同低温条件下宿主植物根系内、土壤中 AMF 群落组成差异显著。分析原因可能为:低温条件不利于 AMF 的发育和 AMF 的产孢,AMF 孢子萌发的最适温度约为 20℃,一般低于 10℃时其萌发效率显著降低,甚至不能萌发^[40]。虽然 AMF 菌丝在短期内可以承受-10℃的低温,且在-1~2℃下可以保持持久的活性^[41],但是当温度低于 0℃时 AMF 的活性和功能是不同的^[42],因为低温将对宿主植物的生理生化代谢过程产生影响,从而间接的影响 AMF 的群落组成^[43]。

青藏高原高寒生境除了温度变化剧烈之外,其水分变化同样显著,水分的变化通过影响植物群落组成、盖度、多样性和生产力间接地调控 AMF 的群落组成^[44]。研究发现,青藏高原地区降水量的改变引起水分有效性的变化,直接对 AMF 群落组成产生影响,其机制为土壤水分通过调节 AMF 和植物的共生关系,导致植物根系内 AMF 群落存在差异性^[45]。AMF 群落差异性在不同水分条件下表现不同:适宜水分条件有利于 AM 共生体的共生和孢子萌发,AMF 多样性极其丰富。水分过高会导致 AMF 多样性显著下降,主要是由于 AMF 是好气性真菌,土壤水分过高使 AMF 和宿主植物缺氧,从而抑制了 AMF 的生长发育^[46-47]。以上研究结果与蔡晓布等^[48]发现青藏高原部分高寒草原常年处于渍水状态,极差的土壤通透性对 AMF 的繁殖具有显著抑制性的结

果相一致。

4.4 其他环境因子

青藏高原高寒胁迫生境中放牧行为、草地退化、光照、营养有效性和有机质含量等均显著影响 AMF 的分布特征。Liu 等^[49]在青藏高原高山草甸进行 8 年有关施肥对 AMF 群落的影响研究发现,土壤有效氮、有效磷与 AMF 物种丰富度和菌丝长度呈显著负相关关系,高的肥料输入显著降低 AMF 多样性。这一结果与 Shi 等^[21]研究发现施肥和遮阴互作显著降低黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)根系内 AMF 的丰富度相一致。Zheng 等^[50]进一步开展增施氮肥对青藏高原高寒胁迫生境中 AMF 群落的影响研究,氮肥添加形式包括铵态氮($\text{NH}_4^+ - \text{N}$)、硝态氮($\text{NO}_3^- - \text{N}$)和硝酸铵($\text{NH}_4\text{NO}_3 - \text{N}$)采用 1.5 g/年·m²、7.5 g/年·m²两种氮比率,结果证实硝态氮是影响 AMF 群落的重要因素,并且高氮比率显著降低 AMF 多样性。深入研究施肥对 AMF 多样性的调控机制,结果证实添加肥料必然导致土壤养分的增加,从而引起 AMF 多样性的变化,进而影响植物群落的分布和对整个生态系统产生影响^[51]。

此外,其他一些环境因素也对青藏高原 AMF 多样性分布具有调控效应。Yang 等^[22]研究发现放牧和气候变暖均显著影响植物根系中 AMF 的群落组成,其原因是由于气候变暖使土壤有机质、有效氮等营养成分增加^[52],从而影响土壤中 AMF 的群落组成。草地退化也会影响 AMF,与正常草地相比,中度退化草地使 AMF 物种多样性降低 30%,轻度退化草地和重度退化草地使 AMF 物种多样性分别减少 15.3%、13.3%。相反在中度退化草地和轻度退化草地中球囊霉属 AMF 物种多样性高于正常草地,且轻度草地退化增强 AMF 的适应性和抗逆性等^[53]。基于以上研究结果,环境因子显著影响青藏高原高寒胁迫生境中 AMF 的分布和 AMF 群落的组成,由于青藏高原不同地区环境条件差异较大,从而造成 AMF 的多样性分布。

5 展望

综上所述,利用形态学和分子生物学方法,研究青藏高原高寒生境中 AMF 的物种鉴定、分布特征、环境因子与 AMF 互作、AMF 的生态学功能等

方面已经取得了一定的进展。然而, 鉴于青藏高原的复杂性, 其境内高寒生境中 AMF 尚有如下问题亟待解决:

1) AMF 多样性显著地影响植物群落、植物生产力和群落演替^[54-55]。青藏高原高寒生境中 AMF 种类繁多, 差异显著。需要采用形态学和分子生物学技术首先分离出该区特有的 AMF 种类, 揭示高海拔地区 AMF 的群落结构组成, 完善 AMF 的分类系统, 才能够深入的理解 AMF 在高寒生境下对宿主植物的功能。

2) 青藏高原不同海拔地区降雨量不同, 降雨量通过调节植物盖度直接地影响 AMF 的丰富度, 并且水分有效性驱动 AMF 群落的变化^[56]。考虑到 AMF 在植物群落动态中的重要作用, 以及青藏高原具有高海拔、低温、强紫外辐射、多雪、生长期短等环境条件, 未来对青藏高原中 AMF 的研究, 应该更多的探究青藏高原高寒胁迫因子对 AMF 群落的重要作用, 才能更好的在生态系统水平上预测 AMF 和青藏高原植被互惠对未来气候变化的响应性。

3) 结合青藏高原独特的生境条件, 对 AMF 的生态学功能进行探究。研究发现在青藏高原高寒胁迫条件下接种 AMF 可以显著增加宿主植物的生物量, 增强抗逆性, 表明 AMF 能够增强青藏高原植物的耐寒性^[5, 57]。因此, 未来可以开展青藏高原高寒胁迫生境条件下 AMF 的种群分布特征研究, 利用分子生物学技术筛选出具有较强抗寒能力的 AMF 菌株, 预期将可以为青藏高原高寒地区植物耐受低温胁迫、提高自我保护提供一种有效策略。

参考文献:

- [1] Lu H Y, Wu N Q, Gu Z Y, Guo Z T, Wang L, Wu H B, Wang G, Zhou L P, Han J M, Liu T S. Distribution of carbon isotope composition of modern soils on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Biogeochemistry* 2004, 70(2): 273-297.
- [2] Wei D, Xu R, Tenzin-Tarchen, Wang Y S, Wang Y H. Considerable methane uptake by alpine grasslands despite the cold climate: in situ measurements on the central Tibetan Plateau, 2008-2013 [J]. *Global Change Biology* 2015, 21(2): 777-788.
- [3] Bencherif K, Boutekrati A, Fontaine J, Laruelle F, Dalpè Y, Sahaoui A L H. Impact of soil salinity on arbuscular mycorrhizal fungi biodiversity and microflora biomass associated with *Tamarix articulata* Vahl rhizosphere in arid and semi-arid Algerian areas [J]. *Science of the Total Environment*, 2015, 553(15): 488-494.
- [4] Jin L, Zhang G Q, Wang X J, Dou C Y, Chen M, Lin S S, Li Y Y. Arbuscular mycorrhiza regulate inter-specific competition between a poisonous plant *Ligularia virgaurea* and a co-existing grazing grass *Elymus nutans* in Tibetan Plateau Alpine meadow ecosystem [J]. *Symbiosis* 2011, 55(1): 29-38.
- [5] Li X L, Zhang J L, Gai J P, Cai X B, Christie P, Li X L. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi of sedges to soil aggregation along an altitudinal alpine grassland gradient on the Tibetan Plateau [J]. *Environmental Microbiology* 2015, 17(8): 2841-2857.
- [6] Gai J P, Christie P, Cai X B, Fan J Q, Zhang J L, Feng G, Li X L. Occurrence and distribution of arbuscular mycorrhizal fungal species in three types of grassland community of the Tibetan Plateau [J]. *Ecological Research* 2009, 24(6): 1345-1350.
- [7] Liu Y, He J, Shi G X, An L Z, Oepik M, Feng H Y. Diverse communities of arbuscular mycorrhizal fungi inhabit sites with very high altitude in Tibet Plateau [J]. *FEMS Microbiology Ecology* 2011, 78(2): 355-365.
- [8] 蔡晓布, 彭岳林, 盖京苹. 西藏高山草原 AM 真菌生态分布 [J]. *应用生态学报* 2010, 21(10): 2635-2644.
- [9] Gai J P, Tian H, Yang F Y, Christie P, Li X L, Klironomos J N. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity along a Tibetan elevation gradient [J]. *Pedobiologia* 2012, 55(3): 145-151.
- [10] 臧穆. 滇藏高等真菌的地理分布及其资源评价 [J]. *云南植物研究所*, 1980, 1(1): 152-187.
- [11] 孟冬丽. 阿尔金山自然保护区几种高山植物内生菌根的初报 [J]. *八一农学院学报*, 1992, 15(1): 34-36.
- [12] 彭岳林, 蔡晓布, 薛会英, 张永清. 西藏高原草地植物 AM 真菌群落分布特征及其影响因子研究 [J]. *西南农业学报*, 2004, 17: 48-53.
- [13] 冀春花, 张淑彬, 盖京苹, 白灯莎, 李晓林, 冯固. 西北干旱区 AM 真菌多样性研究 [J]. *生物多样性*, 2007, 15(1): 77-83.
- [14] 蔡晓布, 冯固, 钱成, 盖京平. 丛枝菌根真菌对西藏高原草地植物和土壤环境的影响 [J]. *土壤学报*, 2007, 44(1): 63-72.
- [15] Li X L, Gai J P, Cai X B, Li X L, Christie P, Zhang F S, Zhang J L. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with two co-occurring perennial plant species on a Tibetan altitudinal gradient [J]. *Mycorrhiza*, 2014, 24(2): 95-107.
- [16] 钱成, 蔡晓布, 盖京苹, 彭岳林, 薛会英, 范洁群, 冯固. 丛枝菌根真菌对西藏高原固沙植物吸磷效率的影响 [J]. *植物营养与肥料学报* 2006, 4: 537-543.
- [17] 王茜, 董梅, 王强, 王晓娟, 熊友才, 祝英, 张亮, 金樑. 不同丛枝菌根真菌对青藏高原高寒草原优良牧草垂穗披碱草的促生效应 [J]. *云南农业大学学报*, 2014, 29(6): 840-846.

- [18] Smith S E ,Smith F A ,Jakobsen I.Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses[J].Plant Physiology ,2003 ,133(1) : 16-20.
- [19] Xia Y S ,Chen B D ,Peter C ,Andrew S ,Wang Y S ,Li X L.Arsenic uptake by arbuscular mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in an arsenic-contaminated soil with added phosphorus [J]. Journal of Environmental Sciences ,2007 ,19 (10) : 1245-1251.
- [20] 林双双 ,孙向伟 ,王晓娟 ,豆存艳 ,李媛媛 ,罗巧玉 ,孙莉 ,金樑.我国菌根学研究进展及其应用展望[J].草业学报 ,2013 ,22(5) : 310-325.
- [21] Shi G X ,Liu Y J ,Johnson N C ,Olsson P A ,Mao L ,Cheng G ,Jiang S J ,An L Z ,Du G Z ,Feng H Y.Interactive influence of light intensity and soil fertility on root-associated arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Plant and Soil ,2014 ,378 (1-2) : 173-188.
- [22] Yang W ,Zheng Y ,Gao C ,He X H ,Ding Q ,Kim Y ,Rui Y C ,Wang S P ,Guo L D.The arbuscular mycorrhizal fungal community response to warming and grazing differs between soil and roots on the Qinghai-Tibetan Plateau [J].Plos One ,2013 ,8(9) : e76447.
- [23] Gange A C ,Brown V K ,Sinclair G S.Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession[J].Functional Ecology ,1993 ,7(5) : 616-622.
- [24] Johnson D ,Vandenkoornhuise P J ,Leake J R ,Gilbert L ,Booth R E ,Grime J P ,Young J P W ,Read D J.Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms [J]. New Phytologist ,2003 ,161: 503-515.
- [25] Zhang T ,Sun Y ,Shi Z ,Feng G.Arbuscular mycorrhizal fungi can accelerate the restoration of degraded spring grassland in Central Asia [J].Rangeland Ecology & Management ,2012 ,65 (4) : 426-432.
- [26] 金樑 ,孙莉 ,王强 ,董梅 ,王晓娟 ,王茜 ,张亮.AM 真菌在草原生态系统中的功能 [J].生态学报 ,2016 ,36 (3) : 873-882.
- [27] Chaurasia B ,Pandey A ,Palni L M S.Distribution ,colonization and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with central *Himalayan rhododendrons* [J].Forest Ecology Management ,2005 ,207(3) : 315-324.
- [28] Gai J P ,Cai X B ,Feng G ,Christie P ,Li X L.Arbuscular mycorrhizal fungi associated with sedges on the Tibetan Plateau [J].Mycorrhiza ,2006 ,16(3) : 151-157.
- [29] Gai J P ,Feng G ,Cai X B ,Christie P ,Li X L.A preliminary survey of the arbuscular mycorrhizal status of grassland plants in southern Tibet [J].Mycorrhiza ,2006 ,16(3) : 191-196.
- [30] Oehl F ,Schneider D ,Sieverding E ,Burga C A.Succession of arbuscular mycorrhizal communities in the foreland of the retreating Morteratsch glacier in the Central Alps [J].Pedobiologia ,2011 ,54(5-6) : 321-331.
- [31] 蔡晓布 ,彭岳林.青藏高原不同海拔区域丛枝菌根真菌群落的变化 [J].应用生态学报 ,2015 ,26(9) : 2803-2810.
- [32] 彭岳林 ,蔡晓布.丛枝菌根真菌群落沿高寒草原海拔梯度的变化特征 [J].生态学报 ,2015 ,35(22) : 7475-7484.
- [33] Smith S E ,Read D J.Mycorrhizal Symbiosis [M].3rd ed.London , UK: Academic Press Ltd.2008.
- [34] Liu L ,Hart M M ,Zhang J L ,Cai X B ,Gai J P ,Christie P ,Li X L ,Klironomos J N.Altitudinal distribution patterns of AM fungal assemblages in a Tibetan alpine grassland [J].FEMS Microbiology Ecology ,2015 ,91(7) : fiv078.
- [35] Marcos M ,Traveset A.Sexual allocation in single-flowered hermaphroditic individuals in relation to plant and flower size [J]. Oecologia ,2003 ,137(1) : 69-75.
- [36] 蔡晓布 ,彭岳林 ,杨敏娜 ,盖京苹.藏北高寒草原针茅属植物 AM 真菌的物种多样性 [J].生态学报 ,2011 ,31(20) : 6029-6037.
- [37] Harrison K A ,Bardgett R D.Influence of plant species and soil conditions on plant-soil feedback in mixed grassland communities [J].Journal of Ecology ,2010 ,98(2) : 384-395.
- [38] 蔡晓布 ,彭岳林.青藏高原草地生态系统丛枝菌根真菌的地理分布 [J].生态学报 ,2016 ,36(10) : 2807-2818.
- [39] Helgason T ,Fitter A H.Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota) [J]. Journal Experiment Botany ,2009 ,60 (9) : 2465-2480.
- [40] Kytöviita M M.Asymmetric symbiont adaptation to arctic conditions could explain why high Arctic plants are non-mycorrhizal [J].FEMS Microbiology Ecology ,2005 ,53(1) : 27-32.
- [41] Addy H D ,Miller M H ,Peterson R L.Infectivity of the propagules associated with extraradical mycelia of two AM fungi following winter freezing [J].New Phytologist ,1997 ,135(4) : 745-753.
- [42] Wang B ,Funakoshi D M ,Dalpe Y ,Hamel C.Phosphorus-32 absorption and translocation to host plants by arbuscular mycorrhizal fungus at low root-zone temperature [J].Mycorrhiza ,2002 ,12(2) : 93-96.
- [43] Heinemeyer A ,Fitter A H.Impact of temperature on the arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis: growth responses of the host plant and its AM fungal partner [J].Journal of Experiment Botany ,2004 ,55(396) : 525-534.
- [44] Johnson N C ,Wolf J ,Koch G W.Interactions among mycorrhizae ,atmospheric CO₂ and soil N impact plant community composition [J].Ecology Letters ,2003 ,6(6) : 532-540.
- [45] Deepika S ,Kothamasi D.Soil moisture regulator of arbuscular mycorrhizal fungal community assembly and symbiotic phosphorus uptake [J].Mycorrhiza ,2015 ,25: 67-75.
- [46] Zhang B ,Chen S Y ,He X Y ,Liu W J ,Zhao Q ,Zhao L ,Tian C J.Responses of soil microbial communities to experimental warming in alpine grasslands on the Qinghai-Tibet Plateau [J].Plos One ,2014 ,9(8) : e103859.
- [47] 杜军 ,高荣 ,马鹏飞 ,刘远明 ,周刊社.西藏色齐拉山地区立

- 体气候特征初步分析[J].高原山地气候研究,2009,29(1):14-18.
- [48] 蔡晓布,钱成,彭岳林,冯固,盖京平.环境因子对西藏高原草地植物丛枝菌根真菌的影响[J].应用生态学报,2005,16(5):859-864.
- [49] Liu Y J, Shi G X, Mao L, Cheng G, Jiang S J, Ma X J, An L Z, Du G Z, Johnson N C, Feng H Y. Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem [J]. *New Phytologist*, 2012, 194(2): 523-535.
- [50] Zheng Y, Kim Y C, Tian X F, Chen L, Yang W, Gao C, Song M H, Xu X L, Guo L D. Differential responses of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen addition in a near pristine Tibetan alpine meadow [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 89(3): 594-605.
- [51] van der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(6): 296-310.
- [52] 陈建国,杨扬,孙航.高山植物对全球气候变暖的响应研究进展[J].应用与环境生物学报,2011,17(3):435-446.
- [53] Cai X B, Peng Y L, Yang M N, Zhang T, Zhang Q. Grassland degradation decrease the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi species in Tibet Plateau [J]. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj- Napoca*, 2014, 42(2): 333-339.
- [54] Bever J D, Schultz P A, Pringle A, Morton J B. Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why [J]. *Bioscience*, 2001, 51(11): 923-931.
- [55] van der Heijden M G A, Horton T R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems [J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1139-1150.
- [56] Zhang J, Wang F, Che R X, Wang P, Liu H K, Ji B M, Cui X Y. Precipitation shapes communities of arbuscular mycorrhizal fungi in Tibetan alpine steppe [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 23488.
- [57] 蔡晓布,盖京平,钱成,冯固.西藏高原天然长芒草地丛枝菌根真菌接种效应[J].应用生态学报,2006,11(17):155-157.
- [30] Li H, Man Y B, Ye Z H, Wu C, Wu S C, Wong M H. Do arbuscular mycorrhizal fungi affect arsenic accumulation and speciation in rice with different radial oxygen loss? [J]. *Journal of Hazardous Material*, 2013, 262: 1098-1104.
- [31] Lomax C, Liu W J, Wu L Y, Xue K, Xiong J B, Zhou J Z, McGrath S P, Meharg A A, Zhao F J. Methylated arsenic species in plants originate from soil microorganisms [J]. *New Phytologist*, 2012, 193: 665-672.
- [32] Zhang X, Wu S L, Ren B H, Chen B D. Water management, rice varieties and mycorrhizal inoculation influence arsenic concentration and speciation in rice grains [J]. *Mycorrhiza*, 2016, 26: 299-309.
- [33] Xu P L, Christie P, Liu Y, Zhang J L, Li X L. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* can enhance arsenic tolerance in *Medicago truncatula* by increasing plant phosphorus status and restricting arsenate uptake [J]. *Environmental Pollution*, 2008, 156: 215-220.
- [34] Gonzalez-Chavez M D A, Ortega-Larrocea M D, Carrillo-Gonzalez R, Lopez-Meyer M, Xoconostle-Cazares B, Gomez SK, Harrison M J, Figueroa-Lopez A M, Maldonado-Mendoza I E. Arsenate induces the expression of fungal genes involved in As transport in arbuscular mycorrhiza [J]. *Fungal Biology*, 2011, 115: 1197-1209.
- [35] Gonzalez-Guerrero M, Oger E, Benabdellah K, Azcón-Aguilar C, Lanfranco L. Characterization of a CuZn superoxide dismutase gene in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* [J]. *Current Genetics*, 2010, 56(3): 265-274.

(上接第 57 页)