

VA菌根与植物的矿质营养*

李晓林 姚青

(中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094)

摘要 在低磷条件下,VA菌根能促进植物生长,其机制在于菌丝扩大了根系的养分吸收空间,促进植物对矿质养分的吸收,尤其是对磷的吸收. VA菌根促进吸磷是由于菌根真菌活化土壤中的难溶性无机磷酸盐、有机磷以及与解磷细菌的互作;菌丝桥的养分传递作用也有一定的贡献. 建立并利用几个新的VA菌根研究技术,揭示了VA菌根促进植物高效利用土壤养分的途径及机理.

关键词 VA菌根 植物 矿质营养 高效利用

VA菌根真菌(vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi)起源于3.53亿至4.62亿年前泥盆纪时期的接合菌纲真菌^[1]. 化石表明,泥盆纪时期植物和菌根真菌已经结成共生关系^[2],这对于植物适应土壤养分贫乏的早期陆地环境起了重要的作用. 目前,VA菌根是自然界分布最广泛的一类内生菌根,80%以上的陆生植物以及绝大多数的农作物都可形成这种菌根^[1],VA菌根植物出现在寒带、温带、热带的从水生到干旱的生态环境中^[3].

早期关于VA菌根的研究集中在促进宿主植物吸收养分方面. 随着研究的深入,研究向宏观与微观两个方向发展. 尽管如此,在促进养分吸收方面,由于研究方法上的局限性^[4],仍然存在许多问题,这些问题的解决有助于我们更深刻地了解菌根的特性及其活化吸收土壤养分的机理,掌握影响菌根效应的因素并能进行有效调控,充分发挥菌根潜力,提高植物利用土壤养分效率. 为此,我们从建立新的菌根研究方法入手,对菌根植物高效吸收和利用土壤养分的现象与机理进行了研究.

1 VA菌根的生物特性

由于菌根真菌是专性的共生真菌,自身不能合成新的DNA^[5],只有在宿主植物的参与下才能进行正常的生长发育,因此它依赖共生关系的建立从宿主植物中获取光合产物以维持生长和功能. 到目前为止,脱离宿主植物的菌根真菌纯培养还未取得成功,这成为研究菌根真菌生物学特性的最大障碍. 80年代后期,利用转化的(Ri T-DNA)胡萝卜根器官与菌根真菌建立双重培养的共生体系^[6],在无菌培养基上进行培养,在一定程度上可以用来研究菌根真菌的生物学特性.

1999-07-22 收稿,1999-10-26 收修改稿

* 国家自然科学基金(批准号:39790100)和国家重点基础规划资助项目

目前, *Glomus mosseae* (摩西球囊霉)、*Glomus versiforme* (变形球囊霉)、*Glomus intraradices* (根内球囊霉)、*Gigaspora margarita* (珍珠巨孢囊霉)、*Gigaspora gigantea* (巨大巨孢囊霉)等菌种已经与转化 Ri T-DNA 胡萝卜根建立了良好的共生关系,丰富了菌根真菌生物学特性研究的内容.在此基础上,我们成功地建立了 *Slerocystis sinuosa* (弯曲波纹状实果硬囊霉)的双重培养,并对孢子果的萌发、菌丝侵染、孢子果的形成及其再萌发进行了详细的研究¹⁾.

菌丝是菌根真菌向宿主植物提供养分的通道,其中的养分运输速率直接影响共生体的共生效率.观察发现,菌丝管道中原生质具有双向流动现象,周边细胞质按一个方向流动,中央细胞质按相反方向流动,流动速度为 13 mm/h¹⁾,这种高速流动是促进宿主植物高效吸收磷素的生理基础.菌丝管道在受到伤害而断裂后可能导致运输功能的丧失,我们在 *Glomus margarita* 的外生菌丝上观察到伤愈现象:断裂菌丝的两端重新长出侧枝并且互相靠拢,最终愈合,恢复养分的运输功能¹⁾.

根际是植物与土壤环境因子相互作用的活跃位点,与植物的养分吸收能力密切相关.对菌根植物而言,菌丝际是另一个相互作用的活跃位点.由于土壤环境的复杂性,对菌丝际的研究非常困难.利用双重培养技术,采用隔膜法形成菌丝室,可以排除土壤介质的干扰,对菌丝际的理化特性等生物学性状进行研究,对于揭示菌根真菌促进宿主植物高效利用养分有着重要的意义^[7].

玻璃珠分室培养技术是另一个研究菌根真菌生物学特性的有效方法.在研究菌根真菌生物学特性上,获得大量洁净的菌物(孢子和外生菌丝)是研究的前提.利用刚刚建立的该技术,我们可以从每个培养系统中获得 3~10 mg 菌丝、数千个孢子,用于生理学、分子生物学等方面的研究.

2 土壤有效磷水平对 VA 菌根侵染的影响

菌根真菌对植物根系的侵染是改善宿主植物矿质营养的先决条件.菌根侵染率是表征根系菌根化程度的常用指标.由于菌根真菌和根系的生长介质是土壤,因此土壤中的许多因素影响着菌根真菌对植物的侵染,其中土壤磷的有效性是重要的影响因素之一^[8].

有效性过低或过高都不利于菌根的形成.不同施磷水平下鹰嘴豆(*Cicer arietinum* Linn.)根系菌根真菌(*Glomus mosseae*)侵染率的影响试验结果表明,不施磷处理菌根侵染百分率最低,在一定范围内随着施磷水平的提高,菌根侵染率也随之提高,施磷量超过一定界限,则随施磷量的增加而下降^[9].研究中发现,在 Olsen-P 磷低至 1.7 mg/kg 的土壤中向小麦(*Triticum aestivum* Linn.)接种 *Glomus mosseae* 和 *Glomus versiforme*,没有发生侵染现象;施用 20 mg/kg 磷(KH_2PO_4)后出现侵染,产生菌根效应;当施用 60 mg/kg 磷(KH_2PO_4)后,接种菌根真菌反而抑制小麦的生长,表现出寄生行为^[10].在高的施磷水平对菌根菌侵染的抑制作用的原因在于,菌根菌对植物根系的侵染程度受根系细胞膜透性所控制.当介质中有效磷水平高时,根细胞磷浓度提高,细胞膜磷脂含量增加,细胞膜透性降低,使真菌赖以生存的根系分泌物数量减少,结果导致侵染率的降低^[11].

1) 毕银丽. 丛枝菌根无菌双重培养方法的建立及其共生现象的研究. 中国农业大学博士论文, 1999

土壤有效磷水平对菌根真菌侵染的影响模式有很强的实践意义。高磷水平和低磷水平的抑制现象表明,建立在菌根真菌基础上的农业生产体系中,过高的磷肥投入没有必要,而苗期适量的磷肥投入是必要的。这可以大幅度地减少化肥用量,缓解我国磷矿资源短缺的问题。

3 VA 菌根对植物生长的影响

研究表明,接种菌根真菌显著地促进宿主植物的生长^[12, 13]。在各种土壤条件下调查多种植物对菌根真菌的生长反应发现,在养分含量低或是养分含量不均匀的土壤中,菌根的发育以及生长促进作用较大,尤其是在有效磷供应不足的土壤中。我们以华北地区几种常见大田和蔬菜作物为材料,研究了在灭菌和自然条件下接种 VA 菌根菌在供磷水平不同的土壤上对植株生长的影响,结果表明,在有效磷含量较低至中等的土壤上,接种菌根真菌都显著促进了供试作物的生长,菌根使玉米增产 20% 以上^[14]、菜豆增产 30% 以上。西瓜不仅产量明显提高,而且品质也得到改善,表现在含糖量大幅度上升。

在低磷土壤上尽管菌根能促进宿主植物的生长,但是不同植物的生长反应程度不同,即菌根依赖性存在差异^[15]。了解各种植物的菌根依赖性大小及其影响因素能够为菌根的应用提供理论依据。为研究影响菌根依赖性差异的因素,以磷效率不同的 3 个基因型小麦作为试验材料接种菌根真菌,结果表明,磷高效基因型的菌根依赖性低于磷低效基因型的菌根依赖性,根系对磷的吸收效率决定了菌根依赖性大小。以此为依据,可以预测接种菌根真菌对哪些植物有效、对哪些植物无效。

磷是农业生产中重要的物质基础之一。我国 1.07 亿公顷的农田中大约有 2/3 严重缺磷,磷肥的供不应求限制农业发展的重要因素^[16]。目前在世界范围内,菌根真菌作为潜在的生物磷肥受到广泛的研究,对菌根真菌的应用不仅在利用有限土壤和肥料养分资源方面具有巨大潜力,在可持续的农业生产体系中减少化肥用量方面也有广阔的应用前景。

4 VA 菌根与植物的矿质营养

如上所述,菌根促进宿主植物的生长在许多植物上得到证实。在一定的土壤养分含量范围内,菌根的促进作用随土壤养分含量的减少而增强,原因在于菌根促进了宿主植物对土壤养分的吸收。早期的研究也证实了这一点,涉及的养分包括磷、铜、锌、硼、硫、氮等矿质养分^[17]。

4.1 VA 菌根与植物的磷素营养

在三叶草 (*Trifolium pratense* Linn.)、玉米 (*Zea mays* L.)、小麦、大豆 (*Glycine max* (Linn.) Merr.)、黑麦草 (*Lolium perenne* L.)、菜豆 (*Phaseolus vulgaris* Linn.) 等许多作物上接种菌根真菌的试验表明,接种措施显著地增加了植株的含磷量,消除了植株的磷胁迫状况,促进了植株的生长。菌根促进生长的主要原因是对宿主植物磷营养水平的改善,其机制在于外生菌丝对土壤磷的高效吸收和利用。

4.1.1 外生菌丝扩大根系养分吸收空间 由于土壤颗粒对磷的吸附和固定,磷在土壤中的移动性很差,只能通过扩散过程到达根系表面。菌根真菌与植物根系建立共生关系后,纤细的外生菌丝在土壤中穿插,极大地扩展了根系的吸收范围^[18]。

研究菌根对植物磷营养的促进作用,定量地计算菌根真菌的贡献有助于深刻地理解菌根的作用。在国内外研究试验未能将根系吸收的磷和外生菌丝吸收的磷相互区分的情况下,我

们建立了分室隔网法解决了这一问题. 利用该研究方法,以三叶草为供试植物,在低磷土壤中接种 *Glomus mosseae* 菌种,结果发现外生菌丝吸收的磷可占宿主植物吸磷总量的 90%,这充分体现了外生菌丝巨大的吸收土壤磷的能力,为在中低产田的低磷土壤中应用菌根技术提供了依据.

外生菌丝是宿主根系的延伸,其数量、长度和空间分布直接影响着菌根作用的大小. 利用分室隔网法研究了三叶草-菌根真菌共生体系中外生菌丝的生长范围,发现菌丝至少可以延伸到根外 117 mm 远^[19],将根系的吸收范围扩大了 60 倍. 根室中的菌丝长度密度达到每克土 5 m,菌丝室中菌丝长度密度介于每克土 2.1~6.5 m 之间,这远远高于土壤中根系的密度. 外生菌丝在土壤中密集分布和延伸导致土壤速效磷在根外 117 mm 内大幅度下降. 在分别施用 50 和 150 mg/kg 磷的菌丝室中,土壤速效磷分别降低 10.4 和 24.2 mg^[19]. 菌根根系 117 mm 的磷亏缺区与非菌根根系的 2 mm 磷亏缺区相比,显示出外生菌丝强大的吸收能力和长距离的运输能力.

4.1.2 菌根真菌活化土壤难溶性无机磷酸盐 农业生态系统中,植物吸收的磷来自肥料磷和土壤磷. 按蒋柏藩提出的分类系统^[20],石灰性土壤中的无机磷可以分为 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 型、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 型、 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 型、 Fe-P 型、 Al-P 型和闭蓄态磷 6 种类型,它们对植物的有效性差异极大.

菌根能否吸收利用对植物有效性差的难溶性无机磷酸盐,一直是有争议的问题. 试验发现,以难溶性磷酸盐为磷源时,菌根植物吸磷量高于非菌根植物^[21]. 用³²P 示踪技术研究 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 、 Fe-P 和 Al-P 5 种磷酸盐对菌根玉米和非菌根玉米的生物有效性差异,结果表明,5 种形态的磷酸盐对非菌根玉米的有效性大小依次是: $\text{Ca}_2\text{-P}$ 型 > Al-P 型 > $\text{Ca}_8\text{-P}$ 型 > Fe-P 型 > $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 型;接种菌根真菌显著促进了 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 Al-P 的吸收,提高了 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Fe-P 的有效性,但是对 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 影响不大. 为进一步证实外生菌丝对难溶性磷酸盐的吸收利用,用分室隔网法将根系与外生菌丝分开,将 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 、 Fe-P 、 Al-P 5 种磷酸盐进行³²P 间接标记,将其施用在菌丝室. 测定结果表明,外生菌丝可以活化并吸收 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 型、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 型、 Fe-P 型、 Al-P 型无机磷酸盐中的磷,无法利用 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 型无机磷酸盐. 这些结果说明,菌根真菌与植物的磷源是一致的,都可以活化和吸收利用诸如 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 型、 Fe-P 型、 Al-P 型等难溶性磷酸盐,而不能活化 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 型磷酸盐. 但是,菌根真菌的外生菌丝所占据的土壤空间远远大于根系所占据的土壤空间,使得它活化难溶性磷酸盐的量可能高于根系的活化量.

与植物根系通过分泌物活化难溶性磷酸盐相同,外生菌丝也是通过菌丝分泌物活化难溶性磷酸盐. 受到菌丝分泌物影响的土壤空间叫做菌丝际,对菌丝际理化性状的研究是理解外生菌丝活化难溶性磷酸盐的基础. 由于菌丝非常纤细,直径一般小于 30 μm ,因此对菌丝际的研究要比对根际的研究困难得多. 我们设计了五室隔膜系统,用 30 μm 孔径的隔膜将根系与外生菌丝分开,再用 0.45 μm 孔径的隔膜将菌丝挡住,在 0.45 μm 孔径的隔膜外侧形成菌丝际^[22]. 涉及菌丝活化能力的分泌物包括质子和有机酸,菌丝对阴阳离子的不平衡吸收可能导致质子的分泌. 在五室隔膜系统的试验中发现,在以 $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ 为磷源、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 为氮源条件下,三叶草的菌丝际 pH 值显著下降约 1 个单位^[22],受影响的菌丝际达 5 mm. 由于 pH 值下降,菌丝际产生磷亏缺区. 菌根真菌对 $\text{NH}_4\text{-N}$ 的偏好性吸收使得菌丝际 pH 值的下降具有普遍的意义^[23],为菌根真菌活化难溶性磷酸盐提供了一种机制. 菌丝分泌的有机酸可以酸化菌

丝际,同时,诸如柠檬酸、苹果酸、草酸等有机酸阴离子可以螯合铁、铝、钙等金属离子,是活化难溶性磷酸盐的另一种机制. 在盆栽玉米上,我们用层吸纸收集菌根和非菌根的分泌物、HPLC 分析其中的有机酸发现,菌根能够分泌苹果酸,而非菌根不能分泌该有机酸,菌根分泌的有机酸总量高于非菌根的分泌总量. 外生菌丝在土壤中广泛分布,对其有机酸代谢和分泌的研究更有意义,但是复杂的土壤环境限制着研究的深入,目前尚无这方面的报道. 我们采用双重培养技术和玻璃珠分室培养技术进行此类研究,可望在这方面取得进展.

4.1.3 菌根真菌活化土壤有机磷 土壤有机磷是土壤磷库的重要组成部分,主要包括植酸盐、磷脂、核苷酸. 研究表明,在距离根表 3 mm 以内的根际范围存在一个非常明显的有机磷耗竭区,这是根系分泌的磷酸酶作用的结果;根际以外的土壤有机磷则不能被植物利用. 可见,植物对土壤有机磷的利用非常有限. 如何促进植物利用土壤中巨大的有机磷源,是提高植物对土壤磷素高效利用的重点之一.

菌根真菌接种试验表明,菌根的有机磷耗竭区比非菌根的对照宽;菌丝室内土壤有机磷的含量明显低于对照,这说明外生菌丝具有活化土壤有机磷的作用. 影响菌根的有机磷活化能力的因素包括土壤有机磷的含量、菌种、有机磷种类. 有机磷含量低的土壤中,菌丝的活化能力弱;反之,菌丝的活化能力强,菌丝室内土壤有机磷的含量显著降低^[24]. 有机磷活化能力在菌种间的差异较大,*Glomus* 属的菌根真菌能使菌丝室内土壤有机磷含量明显下降,而 *Gigaspora* 属的菌根真菌对土壤有机磷影响不明显,这是因为它们的外生菌丝伸展的范围不同. 以植酸钠、核糖核酸、卵磷脂为有机磷源,对三叶草接种菌根真菌,用菌根植株与非菌根植株的干重差值占菌根植株干重的百分率表示菌根的贡献率,植酸钠磷源条件下的贡献率为 51.1%,核糖核酸为 40.6%,卵磷脂居中,即植酸钠 > 卵磷脂 > 核糖核酸.

VA 菌根促进植物活化土壤有机磷是对土壤磷酸酶活性影响的结果. 三室隔网法的研究结果表明,菌根际的磷酸酶活性明显高于非菌根际的酶活性,碱性磷酸酶和酸性磷酸酶活性在根面处最高,随着远离根面距离的增加,活性逐渐降至一个平稳的水平. 菌根对土壤磷酸酶活性的影响程度因植物、菌种的不同而不同,玉米上的影响大于三叶草上的影响,*Glomus mosseae* 的影响大于 *Glomus versiforme* 的影响. 显微细胞化学定位技术对菌丝磷酸酶活性和分布的研究表明,磷酸酶主要位于活性菌丝上,未成熟菌丝、孢子和衰老菌丝上酶活性极低^[23]. 这意味着菌丝有可能分泌磷酸酶,活化土壤有机磷. 利用双重培养技术可以摆脱土壤微生物的影响,直接测定菌丝磷酸酶活性,为客观评价菌根真菌活化有机磷提供直接证据,是一个值得尝试的方法.

4.1.4 菌根真菌与解磷细菌的相互作用 解磷细菌是土壤中广泛分布的一类细菌,能够活化和利用土壤中难溶性无机磷酸盐或有机磷. 盆栽试验表明,菌根真菌和解磷细菌双接种在促进植物吸收磷素上有明显的互作. 互作的程度大小与菌根真菌和解磷细菌的组合有关,巨大芽孢杆菌(*Bacillus megatherium*)的两个菌株 B3, B4 与 *Glomus mosseae* 的组合有明显的正互作,而巨大芽孢杆菌的一个菌株 B1 和假单胞杆菌的一个菌株 B2 与 *Glomus mosseae* 的组合的互作为零¹⁾. 正互作的机理可能包括两个方面:菌根真菌促进根际解磷细菌数量的增加;菌根真菌与细菌协同提高根际磷酸酶活性.

1) 秦芳龄. VA 菌根真菌与解磷细菌的双接种研究. 中国农业大学硕士论文, 1999

4.2 VA 菌根与植物的微量元素营养

多年的研究表明,菌根真菌可以促进植物吸收锌和铜.和磷相似,土壤中锌的移动性很差,植物对锌的吸收受到扩散速率的限制,因此菌根真菌同样起到促进吸锌的作用.在三室隔网栽培三叶草试验中,菌根真菌侵染显著提高了植株的锌含量^[25],因为外生菌丝从根系无法到达的土壤中吸收并运输到根系的锌占植株总吸收量的 76.6%.在⁶⁵Zn 示踪试验中,*Acaulospora laevis* 能够吸收距根表 40 cm 处的 Zn^[26].三室隔网栽培三叶草试验中,菌根真菌对植物总吸收铜量的贡献达 62%,且铜吸收量与磷吸收量没有相关关系^[27].菌丝中的磷是以聚磷酸盐的形式快速运输的.铜和锌的运输被认为是作为聚磷酸盐的伴随离子,结合在聚磷酸盐上进行运输的.试验发现,外生菌丝吸收并运输到植物的铜和锌并不与磷成比例增加^[28],磷/锌、磷/铜比值随吸磷量的增加迅速上升,表明铜和锌不一定是结合在聚磷酸盐上进行运输.

接种菌根真菌可以降低植物对锰的吸收^[29],这在锰毒害土壤上很有意义.降低锰吸收是因为菌根际锰还原细菌的数量减少,锰还原能力降低.

4.3 VA 菌根与植物的氮素营养

土壤中的无机氮源主要是氨态氮和硝态氮.氨态氮通常被土壤颗粒吸附,菌丝扩大根系的吸收空间,增加了植物对 NH_4^+ 的吸收,但是自然土壤中的氨态氮很快地转化成硝态氮,这一机制没有多大意义.土壤中的硝态氮是高度移动的,随质流迅速到达根表,在土壤含水量充分的条件下,菌根真菌在促进 NO_3^- 吸收上没有贡献;在干旱土壤中,一方面根系生长受到抑制,另一方面 NO_3^- 的移动也受到抑制,这种条件下,菌根表现出明显的促进吸收作用^[30].

在豆科植物上,接种菌根对植物的氮素营养有重要的意义.豆科植物的生物固氮作用对磷营养有较高的需求,接种菌根改善磷营养促进生物固氮在三叶草^[31]、大豆、菜豆、花生上都得到证实.对豆科植物进行菌根真菌和根瘤菌的双接种有着很强的实际意义.

5 菌丝桥在养分传递中的意义

与一株植物形成共生关系的菌根真菌的外生菌丝在遇到另一株宿主植物时,也可能发生侵染形成共生关系.这样,连接两株植物根系的外生菌丝叫做菌丝桥.菌丝桥既可以在同种植物间形成,也可以在不同植物间形成.利用³²P 示踪技术在三叶草-三叶草^[32],三叶草-黑麦草^[33,34],玉米-花生的组合中均证实了菌丝桥的存在.

菌丝桥的建立为养分在不同植株之间传递提供了途径.³²P 示踪技术表明,供体三叶草向受体三叶草传递的磷占供体植物总磷量的 8%~12%,供体三叶草向受体黑麦草传递的磷占供体植物总磷量的 0.14%~0.20%,供体黑麦草向受体三叶草传递的磷占供体植物总磷量的 5.4%~7.8%,改善了受体植株的磷营养和生长状况.这种促进作用随时间的延长而增加^[35],在供体植物衰老过程中更加显著^[36],受供体和受体植物磷水平调节^[37].菌丝桥对氮素的传递结果不一致,但是在豆科植物和非豆科植物间有一定的意义.菌丝桥传递碳水化合物是促进受体植物生长的最直接有效的方式,¹⁴C 示踪研究证实了这一现象^[38].

菌丝桥的存在使得一个植物群落内的宿主植物形成一个整体,物质和能量在群落内按“库-源”关系流动,均匀分配,这对于维持较高的植物多样性具有极为重要的生态意义.在间作和混作的农业种植体系中,菌丝桥传递养分对合理利用有限的养分资源也具有不可低估的

作用。

VA 菌根促进植物对矿质养分,尤其是磷素的吸收已经成为不争的事实。对于促进机理,人们提出了许多假设,由于研究方法的局限性,有些假设没有得到证实。利用隔网分室、双重培养、玻璃珠分室培养、³²P 直接标记等技术,已经证实了某些假设,双重培养技术与其他技术的结合有望最终解决促进养分吸收的机理问题。

VA 菌根作为生物肥料已经受到广泛重视,此外由于菌根的非养分效应,它作为潜在的生物农药和生物促生剂也得到广泛的研究。可持续的农业生产体系是现代农业发展的方向,该体系中应用 VA 菌根技术可以促进植物高效地利用土壤养分资源,增强植物抗病性,减少化肥、农药用量。随着研究的深入,菌根技术必将为农业的发展带来巨大的社会和经济效益。

参 考 文 献

- 1 Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2nd ed. California: Academic Press, Inc, 1997. 9
- 2 Kidston R, Lang W H. On the old red sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part V. The thallophyta occurring in the peat bed; the succession of the plants through a vertical section of the bed, and the conditions of accumulation and preservation of the deposit. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 1921, 52: 855
- 3 Trappe J M. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In: Safir G R, ed. *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*. Florida: CRC Press, 1987. 5
- 4 Dodd J C. Approaches to the study of the extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi. In: Gianinazzi S, Schuepp H, eds. *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Basel: Birkhauser Verlag, 1994. 147
- 5 Buggraaf A J, Beringer J E. Absence of nuclear DNA synthesis in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi *in vitro* development. *New phytologist*, 1989, 111: 25
- 6 Muginer J, Mosse B. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in transformed root-inducing T-DNA roots grown axenically. *Phytopathology*, 1987, 77(7): 1 045
- 7 毕银丽,汪洪钢,李晓林. VA 菌根真菌对转移 Ri T-DNA 胡萝卜根器官的侵染. *植物营养与肥料学报*, 1999, 5(1): 76
- 8 Bruce A, Smith S E, Tester M. The development of mycorrhizal infection in cucumber: effects of P supply on root growth, formation of entry points and growth of infection units. *New Phytologist*, 1994, 127: 507
- 9 李晓林. 施磷水平与 VA 菌根效应的关系. *北京农业大学学报*, 1990, 16(2): 177
- 10 姚青,冯固,李晓林. 不同磷效率基因型小麦对 VAM 真菌依赖性的影响因子及机理. *应用与环境生物学报*, 1999, 5(5): 450
- 11 Jasper D A, Robson A D, Abbott L K. Phosphorus and the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Soil Biology and Biochemistry*, 1979, 11: 501
- 12 George E, Kothari S K, Li X L, et al. VA mycorrhiza: benefits to crop plant growth and costs. In: Muehlbauer F J, Kaiser W J, eds. *Expanding the Production and Use of Cool Season Food Legumes*. London: Academic Publishers, 1994. 832
- 13 姜德峰,李敏,李晓林,等. VAM 真菌对棉花生长发育的影响. *作物学报*, 1998, 24(6): 1 003
- 14 姜德峰,蒋家慧,李敏,等. AM 菌对玉米某些生理特性和籽粒产量的影响. *中国农业科学*, 1998, 31(1): 15
- 15 Plenchette C. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycocehizal dependency under field conditions. *Plant and Soil*, 1983, 70: 199
- 16 沈善敏. 论我国磷肥的生产与应用. *土壤通报*, 1985, 3: 97
- 17 George E, Haeussler K, Kothari S K, et al. Contribution of mycorrhizal hyphae to nutrient and water uptake of plants. In: Read D J, Lewis D H, Fitter A H, et al eds. *Mycorrhizas in Ecosystems*. Wallingford Oxon: CAB International, 1992. 42
- 18 Li X L, George E, Marschner H. Phosphorus acquisition of VA mycorrhizal hyphae from compact soil in clover. *J Can Bot*, 1997, 75: 723

- 19 Li X L, George E, Marschner H. Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant and Soil*, 1991, 136: 41
- 20 蒋伯藩,顾益初. 石灰性土壤无机磷分级体系的研究. *中国农业科学*,1989,22(3): 58
- 21 李晓林,周文龙,曹一平. VA 菌根菌丝对不同形态磷肥的吸收利用. *北京农业大学学报*, 1995, 21: 305
- 22 Li X L, George E, Marschner H. Phosphorus depletion and pH decrease at the root-soil and hyphae-soil interfaces of VA-mycorrhizal white clover fertilized with ammonium. *New Phytologist*, 1991, 119: 397
- 23 周文龙,李晓林,曹一平. 供应不同形态氮肥时 VA 菌根对三叶草苗期生长和磷素营养的影响. *北京农业大学学报*, 1993,19(1): 77
- 24 苏友波,王 贺,张俊伶,等. 丛枝菌根对三叶草根际磷酸酶活性的影响. *植物营养与肥料学报*,1998, 4(3): 264
- 25 Li X L, Cao Y P. Effects of VA-mycorrhiza on P and Zn uptake by corn plant from soil and fertilizer. *Transactions 14th International Congress of Soil Science*, Kyoto Japan, 1990, 3: 230
- 26 Burkert B, Robson A D. ⁶⁵Zn uptake in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) by three vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a root-free sandy soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26: 1 117
- 27 Li X L, Marschner H, George E. Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root to shoot transport in white clover. *Plant and Soil*, 1991, 136: 49
- 28 李晓林,曹一平. VA 菌根菌丝对土壤磷和铜的吸收及其相关性. *中国农业科学*,1992, 25(5): 65
- 29 Kothari S K, Marschner H, Romheld V. Contribution of VA mycorrhizal hyphae in acquisition of phosphorus and zine by maize grown in a calcareous soil. *Plant and Soil*, 1991, 131: 177
- 30 Tobar R, Azcon R, Barea J M. Improved nitrogen uptake and transport from ¹⁵N-labelled nitrate by external hyphae of arbuscular mycorrhiza under water-stressed conditions. *New Phytologist*, 1994, 126: 119
- 31 李晓林,曹一平. VA 菌根对三叶草固氮的影响. *北京农业大学学报*,1992, 18: 299
- 32 张俊伶,李晓林,杨志福. 三叶草根间菌丝桥在³²P传递中的作用. *植物营养与肥料学报*,1997,3:129
- 33 艾为党,张俊伶,李 隆,等. 黑麦草/红三叶草根间菌丝桥传递磷的研究. *草业学报*,1998, 7(3): 14
- 34 Li X L, Ai W D, Christie P. Phosphorus transfer between red clover and ryegrass via arbuscular mycorrhizal hyphal links. In: Foy R H, Dils R, eds. *Practical and Innovative Measures for the Control of Agricultural Phosphorus Losses to Water*. London: The United Kingdom for the Stationary Office, 1998. 108
- 35 宋勇春,张俊伶,李晓林,等. 菌丝桥对三叶草生长及磷营养状况的影响. *北京农业大学学报*,1999,4(1): 26
- 36 张俊伶,李晓林,左元梅,等. 三叶草根间菌丝桥传递衰亡根系中磷的作用. *生态学报*,1998, 18(6): 17
- 37 张俊伶,李晓林,杨志福,等. 五室隔板法研究三叶草根间菌丝桥磷传递的可能性. *中国农业大学学报*, 1996, 1(3): 9
- 38 Grime J P, Mackey J M L, Hillier S H, et al. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 1987, 328: 420