

丛枝菌根真菌的生物多样性研究进展^①

盖京苹 冯 固 李晓林*

(农业部植物营养学重点实验室 教育部植物-土壤相互作用重点实验室

中国农业大学资源与环境学院植物营养系 北京 100094)

摘 要 由于进化历程和生存条件的差异,丛枝菌根 (AM) 真菌的发生、分布和功能都具有多样性特点。本文简述了近年来 AM 真菌在系统分类, 种的多样性和功能多样性方面的研究成果, 分析了当前研究中所存在的问题和动向。

关键词 丛枝菌根菌; 多样性; 系统分类; 物种; 功能

中图分类号 Q945; X171; S154

众所周知,丛枝菌根 (arbuscular mycorrhiza, AM) 真菌在自然界中分布广泛,能与绝大多数的高等植物形成共生体系,是迄今发现的与植物关系最为密切的微生物之一^[1]。

与植物具有丰富的物种资源相似,由于进化历程和生存条件的差异,AM 真菌也具有丰富的种质资源。大量研究表明,不同的丛枝菌根真菌与宿主植物的亲和性不同^[2];且环境条件对菌根形成和效应影响很大^[3,4]。了解 AM 真菌的多样性,是进一步开发、应用这类真菌的基础;而明确 AM 真菌的分类系统是研究其多样性的前提。

1 丛枝菌根 (AM) 真菌的系统分类

AM 真菌的生物多样性表现在分子水平、形态学水平和生态学水平上。无论在何种水平上,AM 真菌的特征只要具有遗传稳定性,能被具有共同祖先的所有后代所继承,则均可作为分类依据进入分类体系。目前,仅有孢子的形成方式和亚细胞结构等特征在已发现的 AM 真菌中表现各异且稳定^[5]。

AM 真菌鉴定的主要依据是生殖孢子和孢子果的形态学特征,而它所具有的一系列特有的生理和生态学特性确保它在分类框架范围内的表达更加完整。20 世纪 90 年代后,现代分子生物学和生化技术在分类学中的广泛应用,使分类方法、分类概念和分类系统都有了新的发展。国际丛枝菌根真菌保藏中心 (INVAM) (<http://invam.caf.wvu.edu/Myc-Info/>)

在这方面做了大量的工作,并且对之前被广泛接受的 Morton 和 Benny^[6]分类系统进行了修改,新设了原囊霉科 (Archaeosporaceae) 和类球囊霉科 (Paraglomaceae),科内分别含原囊霉属 (*Archaeospora*) 和类球囊霉属 (*Paraglomus*),并对原分类系统中的某些种进行了调整,进而发表了新的分类系统^[7]。

1.1 形态学依据

AM 真菌种的鉴定目前仍主要以真菌结构特别是孢子的形态特征为依据。但这种方法局限性大,在很大程度上依赖于经验和资料的掌握。如孢壁层次作为分类鉴定的重要依据,自 Walker^[8]提出并描述 8 种孢壁的特征后,已被分类学界广泛接受。但壁的特征及层次很容易受到诸如孢子的发育阶段、浮载剂的类型及贮藏时间等的影响,从而增加鉴定的难度。甚至 Walker 本人也曾将 *A. spinosa* 的层积壁误认为均一壁。因而进一步完善分类概念和分类方法是非常必要的。

由于传统的分类概念没有考虑到 AM 真菌的结构与其生物学发育过程之间的联系,易使鉴定者产生疑惑。近年来, Morton 等^[7,9,10]对传统的分类概念作了一些调整,将孢壁重新归类,分为孢子壁 (spore wall)、韧性芽壁 (flexible germinal wall) 和芽前结构 (pregermination structure)。其中孢子壁在孢子发育时期有独立的起源,而孢壁层次则是有共同起源的几个组成部分。以前被称作孢壁的结构实际上是具有多种表现型的孢子壁的层次,胶质状、

^①欧共体项目 INCO-DEV (n^oICA4-CT-2000-30014)资助。

*通讯作者 (lixl@cau.edu.cn)

石板状、颗粒状、易膨胀（即膨胀壁）、易消解（即易逝壁）等均是其不同表现型。韧性芽壁与“发芽球状体（germination orb）”和“发芽盾室（germination shield）”的形成有关，过去被称为“膜状壁”、“革质壁”或“无定形壁”，仅在 *Acaulospora*、*Entrophospora*、*Scutellospora* 属发现此结构。芽前结构是芽管形成、生长和穿透孢子壁的结构基础。不同科间芽前结构的形成和位置差别非常明显，巨孢囊霉科的两个属（*Gigaspora* 和 *Scutellospora*）间也有诸多不同。

1.2 分子依据

随着生物技术手段，特别是现代分子生物学的发展及其不断向传统分类学的渗透，许多高新技术如生物化学，免疫生物学和遗传学等非形态特征的鉴定技术也在 AM 真菌的分类研究中得到应用。

AM 真菌的分子特征包括 DNA 区的碱基序列和限制性内切酶片段长度多态性(RFLP)，及同工酶、糖蛋白和脂肪酸等。当它们具有重建祖先与其后代系统发育关系的遗传特征，则具有分类价值。Simon 等^[11]开辟了 AM 真菌分子鉴定的先河，他们通过比较 AM 真菌中某些菌株的 18S rRNA 中高度保守区域的核苷酸序列，设计了一系列这类真菌的特异性引物，用于检测、鉴定和定量分析 AM 真菌。Vandenkoornhuyse 和 Leyval^[12]分别用基因组 DNA 指纹分析和小亚基（SSU）rDNA 序列分析的方法，比较了国际丛枝菌根真菌保藏中心（INVAM）和欧洲菌种保藏中心（BEG）收集的 *Glomus mosseae* 的 8 个不同生态型。结果均显示，8 种生态型间具有相当大的基因变异。同工酶被用于比较不同 AM 真菌共生体，但它在种内和种间水平上的比较尚未得到证实^[13]。在进行 AM 真菌种内比较时，蛋白或糖蛋白的免疫特性具有一定的参考价值^[5]，但尚无证据证实它能鉴定共生体中 AM 真菌的种类。脂肪酸分析在 AM 真菌多样性研究中还未得到广泛应用，但 Morton^[9]在内囊霉科所有属孢子中都发现了 16:0 和 20:4 等脂肪酸分子，而 20:0 仅在 *Gigaspora* 属孢子中被发现。

分子依据在区分某些形态特征相近的 AM 真菌种类上更具有科学性和优越性。Dodd 等^[14]比较了形态特征相似的 AM 真菌 *Glomus mosseae*、*Glomus coronatum* 的种内和种间变异。形态学鉴定结果显示，两种 AM 真菌的孢子大小、孢子果结构和连点特征均相似，仅孢子颜色有所不同。进一步对苹果

酸脱氢酶和脂酶的基因座进行同工酶分析，明确了对两类真菌的划分；SDS-PAGE 蛋白谱带聚类分析的结果显示，不同起源的 *Glomus mosseae* 菌株间的亲缘关系更近；DNA 分析的结果进一步证实了种内和种间亲缘关系的远近。

1.3 生态学依据

菌根的生态学多样性包括与真菌组成数量和种群结构伴随的生活史特征，真菌形成速度和寿命及在共生体中的物质消耗；这些活动参与了分子和生态水平的发育过程，因而它们是独立于形态学的决定因素之外的。它们经常受外界条件的影响，很少发现稳定的分类特征。但相应地，分子和生态水平上的多样性在定义生物体/群体的功能特异性、宿主-真菌间的协调性和共生效应的相关过程上有很大的潜力^[5]。Clapp 等^[15]通过应用特异性引物鉴定宿主根内 AM 真菌的种类，第一次用分子生物学方法检测了田间 AM 真菌的多样性。近年来，巢式 PCR，PCR-SSCP 等已被广泛用于 AM 真菌的生态特征研究^[16]。

2 丛枝菌根(AM)真菌种的多样性

AM 真菌资源丰富，生态适应性强，可发生在各种生态环境，除大量分布于农业和森林土壤中外，沙漠、珊瑚礁、沿海滩涂、盐碱土壤、贫瘠土壤及一些工业污染区、废矿区土壤、侵蚀土壤中都发现有 AM 真菌存在^[17, 18]。AM 真菌的宿主范围也十分广泛，可与陆地上 80% 以上的植物形成共生关系^[19]。

国际上一直非常重视 AM 真菌的资源调查工作。到目前为止，世界范围内已报道新种 174 个，其中无梗囊霉属（*Acaulospora*）34 个，原囊霉属（*Archaeospora*）3 个，内养囊霉属（*Entrophospora*）5 个，巨孢囊霉属（*Gigaspora*）9 个，球囊霉属（*Glomus*）93 个，类球囊霉属（*Paraglomus*）2 个，盾巨孢囊霉属（*Scutellospora*）28 个。这一数目比 1988 年 Schenck 和 Péréz 的统计结果增加了 50 个。

由于 AM 真菌对宿主植物的选择性及对环境条件的适应性不同，或进化过程中的历史原因，常造成自然生态系中 AM 真菌属和种分布的不均衡性^[20-23]，因而 AM 真菌在不同生态环境中的丰富度、种群频度、多度是不同的。Bever 等^[24]通过对一个草原生态系统中 AM 真菌的细致调查发现，23 种 AM 真菌与 25 种植物共生于同一生境。Helgason 等

[25]分析了从菌根共生体中提取的 AM 真菌 DNA 序列,在农田土壤的 100 个样本和林地土壤的 154 个样本中分别发现 6 种和 11 种 AM 真菌,且后者的多样性指数达到 1.44,远高于前者的 0.40,表明森林生态系统中的 AM 真菌种类多于耕作生态系。这主要由于耕作生态系中生产措施如耕作、施肥和杀菌剂的应用对 AM 真菌形成的复合选择压降低了 AM 真菌的多样性。Jansa 等^[3]研究了不同耕作制度对 AM 真菌多样性的影响,发现土壤耕作对大田土壤中 AM 真菌的群体结构有重要影响;土壤耕作减少了某些种的产孢量,并且耕作条件下非 *Glomus* 属的种类也有减少的趋势。

大量研究表明,自然生态系中 AM 真菌的多样性受多种生态因子(包括气候因子、土壤因子、宿主类型及特性、土壤微生物、土地利用方式等)的影响^[19, 27],这些影响有些有规律性,如 pH 对 AM 真菌种类分布的影响,但是在更多的条件下规律性不明显。对于环境因素如何影响 AM 真菌的属或种在自然生态系统中的分布问题,目前了解还很少。比较明确的认识是 AM 真菌与宿主植物之间的共生没有专一性,但特定环境条件下的 AM 真菌与宿主植物共同适应环境的变化,因而菌根真菌与不同植物之间存在亲和性的差异,而且不同生态环境中的 AM 真菌在功能上(或者说对环境的适应性和对植物适应环境的影响力上)也存在明显的差异。

3 丛枝菌根(AM)真菌的功能多样性

对早期陆地环境特征的研究表明,AM 真菌有助于水生低等植物向陆生高等植物进化;在某些不利的生态环境中,非菌根植物几乎不存在。这些表明,植物与 AM 真菌结成的共生关系增强了植物对环境的适应能力;在长期世代演替的自然生态系统中,AM 真菌可能是其发生变化的一个重要调节因子。

近年来,对 AM 真菌功能多样性的研究主要集中在 3 个方面,一是 AM 真菌种群演替对植物群落结构的影响研究;其次是对极端环境下 AM 真菌个体的功能多样性研究;另外对功能多样性的生态生理学研究也日益增多。

3.1 AM 真菌多样性与植物群落结构

20 世纪 90 年代以前,关于菌根真菌多样性在生态系统中如何发挥作用的报道很少,主要原因是认识上的局限。由于丛枝菌根共生体在自然界中普

遍存在,以及它与宿主植物的共生专一性低(一种 AM 真菌能与多种植物形成共生体),通常会使人认为所有的 AM 真菌在生态系统中具有同样的功能;另外由于植物与真菌群落大小的差异,使人们认为 AM 真菌种群与植物种群相比处于弱势^[28]。其次是研究技术上的局限,由于鉴定 AM 真菌对于普通研究者较为困难,使得研究者在确定 AM 真菌群落中种的丰富度上较为困难,在检测共生体中 AM 真菌的种类组成方面也有较大难度。

近年来,人们已经认识到 AM 真菌的多样性在植物多样性、植物生产力和生态系统中的重要作用。大量研究证实,虽然 AM 真菌与植物的共生无专一性,但 AM 真菌与植物多样性的关系因植物和真菌种类不同而有差异^[29, 30]。Newman 等^[31]发现草地生态系统中,丛枝菌根的丰富程度与车前草属植物(*Plantago lanceolata*)的丰富程度有密切关系。O'Connor 等^[32]研究了 AM 真菌对南澳大利亚草地生态系统的影响,结果发现,杀菌剂苯来特通过抑制菌根形成,改变了植物的群落结构和多样性。群落中菌根依赖性强的 *Medicago minima* 的数量显著降低,无菌根依赖性的 *Salvia verbenaca* 数量显著增加,而非菌根植物 *Carricthera annua* 数量无变化。Bever 等^[33]通过多年研究,将生态过程中 AM 真菌的多样性与植物多样性的关系归结为正反馈和负反馈,在正反馈过程中,AM 真菌与其宿主植物相互促进生长,使宿主植物的生长率显著高于群落中的其他种类,从而逐渐降低了该群落的多样性。但从大的生态系统看,这种正反馈过程使区域群落的空间结构趋于稳定,利于大生态系统中植物多样性的保持。而在负反馈过程中,对某种宿主生长具促进作用的 AM 真菌自身需在另一宿主上达到最大生长,因此 AM 真菌对该宿主的促进作用随时间增长会下降。AM 真菌群落的这种动态变化会有利于植物区域群落物种多样性的保持。

在生物群落恢复过程中 AM 真菌不仅深刻地影响着植物系统的生物结构,而且人为地引入 AM 真菌接种剂,能够加速被破坏了的生境中植被的恢复^[34, 35]。尽管成功率还不很高,但菌根生物技术在退化生态系统恢复中的应用已有很多成功的范例。例如 Sylvia 等^[36]在美国佛罗里达海岸侵蚀大面积防治中,通过接种 AM 真菌提高了滨海燕麦草在贫瘠沙滩上的成活率,并促进了植株生长;澳大利亚在矿区土地复垦中广泛地使用了菌根生物技术^[37, 38]。

3.2 AM 真菌个体的功能多样性

尽管已有大量事实证明丛枝菌根真菌群体具有重要的生态学意义, 但对 AM 真菌个体的功能则了解很少。近几年, 人们开始关注群落中真菌个体的生态作用, 重点对其在抗病、抗旱、抗盐碱、抗重金属等方面的功能进行了研究^[39-41], 并试图筛选适应极端条件的菌株^[42-44]。Gonzalez-Chavez 等^[45]在研究中发现, 分离自同一 As 和 Cu 污染土壤中的 3 个菌株对 Cu 的吸收能力明显不同, *Glomus caledonium* BEG133 对 Cu 吸收能力显著低于 *Glomus mosseae* BEG132 和 *Glomus claroideum* BEG134, 这种差别与其根外菌丝的阳离子交换量直接相关。进一步对根外菌丝中积聚的 Cu 进行定位检测, 发现 Cu 主要积聚于菌丝壁的粘质表面、细胞壁及菌丝细胞质内; 但仅在 *Glomus mosseae* BEG 132 的根外菌丝细胞质中检测到了 Cu, 表明 3 个菌株对 Cu 的抗性机制可能不同。

迄今为止, 对种内不同生态型的功能研究较少。Elisabeth 等^[46]研究不同基因型植物及不同基因型 AM 真菌对菌根效应的影响时发现, 宿主植物基因型对菌根效应具有重大影响, 且因共生的真菌种类不同而有差异; 真菌基因型对菌根效应的影响较小。

3.3 AM 真菌的结构及功能多样性

越来越多的证据表明, 不同 AM 真菌进化趋异的时间及形态学特征均有明显的差异, AM 共生体的建立机制在真菌属和种的水平上可能不同, 进而影响到它们的功能。真菌结构中 with 功能密切相关主要包括丛枝 (arbuscule), 根内菌丝 (intracellular hypha), 根外菌丝 (extracellular hypha) 等。不同属 AM 真菌的结构特征不同, 功能也有差异。

3.3.1 丛枝 丛枝是植物与菌根真菌之间进行物质和能量交换的主要场所, 丛枝的丰富程度与发生强度, 被广泛用作反映菌根共生体中功能单位的数量及真菌代谢和功能潜力的指标^[47]。不同属 AM 真菌丛枝结构的差别, 可能会导致不同 AM 真菌在吸收养分和消耗效率上的差别。Gianinazzi-Pearson 等^[48]研究发现, 疆南星型菌根可能通过胞内丛枝将磷与其他矿质养分传递给植物, 而植物运输给真菌的糖则主要通过胞间菌丝传递。这种不同方向运输的空间分离可能是菌根不同共生效率的结构基础, 在功能丛枝失去活性时, 真菌仍可通过胞间菌丝从植物获取碳水化合物。

3.3.2 根内菌丝 根内菌丝是植物-菌根真菌共

生体进行物质、信息和能量交流的界面。Boddington 和 Dodd^[49]比较了 3 个属 (*Acaulospora*, *Glomus* 和 *Gigaspora*) AM 真菌与 2 个高粱品种形成的共生体的发育和代谢活动, 结果表明不同属 AM 真菌的 ALP 在根内菌丝和根外菌丝上的定位和磷效率具有明显的差异。

近年来, 多种分子技术被用于检测菌根共生体中 AM 真菌的种类及其发育和表达, 从而明确特定 AM 真菌在田间的持久性、对土壤条件的适应性及其对宿主植物的效应等。其中检测菌根共生体特异性同工酶的方法, 易于简便而有效地鉴定菌根幼苗中的 AM 真菌种类^[50]。目前同工酶染色法已成功地应用于跟踪调查特定 AM 真菌在洋葱、韭葱、玉米、高粱等植物上的侵染^[51, 52]。PCR 技术也被广泛应用于研究 AM 真菌在自然生态系统中的功能, 它通过扩增核糖体 DNA 特异性片段, 检测根内菌丝在宿主植物根内的发育和分布, 进而了解其生态作用。目前已能够对 3 个属的 AM 真菌 (*Acaulospora*, *Glomus* 和 *Scutellospora*) 进行根内 DNA 检测^[53]。

3.3.3 根外菌丝 根外菌丝是 AM 真菌从土壤中吸收养分的器官, 菌丝在土壤中的密度、活性及其分布状态, 直接关系到 AM 真菌的功能。根外菌丝通过物理的缠绕和分泌菌根素 (Glomalin) 使土壤颗粒形成稳定的团粒结构, 提高土壤抗侵蚀能力, 在保持土壤结构中具有重要作用^[54]。

Dodd 等^[13]采用发芽孢子侵染培养皿内宿主植物根系的方法, 研究了 *Glomus*, *Acaulospora*, *Gigaspora* 和 *Scutellospora* 属真菌菌丝的发育特点及功能, 结果发现, 巨孢囊霉科 AM 真菌侵染宿主后, 能在根外形成大量的薄壁菌丝, 这种结构与它们在土壤保持中发挥的重要作用密切相关; 而 *Glomus* 属真菌在侵入点处的厚壁菌丝可能主要在促进营养物质向宿主植物的传送中发挥作用。Wright 等^[55]在研究中还发现, 与 *Glomus* 属真菌相比, *Gigaspora* 属真菌能形成更多的菌根素; 而菌根素的量与土壤大团聚体的数量呈明显正相关, 这也进一步证实 *Gigaspora* 属真菌在土壤保持中发挥了更大的作用。

4 问题与展望

由于 AM 真菌尚不能进行纯培养, 因此目前 AM 真菌鉴定的主要依据是生殖孢子和孢子果的形态学特征。但微生物的形态特征较易受环境的影响发生变异, 如孢子的形态特征在不同的发育阶段、不同

的贮存时间和不同的浮载剂中等都会有差别,会影响鉴定者的正确判断,目前对 AM 真菌的鉴定在很大程度上依赖经验和资料的掌握。另外以形态特征为依据的鉴定方法还有不一致性、偶然性和局限性。分子鉴定法通过分析 AM 真菌的分子特征来确定 AM 真菌的种类,它与传统方法相比更具有科学性。但分子鉴定法目前尚不完善,因而当前的分类鉴定仍以形态鉴定法为主,分子鉴定法仅只作为辅助手段。

大多数田间土壤中的 AM 真菌孢子由于受环境条件的影响,特征不够典型,经常不能被准确鉴定。但田间土壤中的 AM 真菌在盆栽培养后,由于受培养基质和条件的限制,其中的某些种类易丢失,也不能准确地反映 AM 真菌的多样性。因而仅依靠鉴定大田土壤或诱导培养物中的孢子都不能真实地反映 AM 真菌的多样性。分子生物学技术通过直接对田间样本进行原位检测,可克服这种局限性。但该技术的应用中也存在一些问题,例如 DNA 的提取易受微生物区系、真菌结构及生育期的影响,最终影响检测结果。另外分子检测的样本来源于田间,而非无菌培养,这就易在扩增时得到污染的真菌 DNA,从而得到不准确的结果^[56]。

随着对 AM 真菌认识的加深及研究方法的改进,特别是现代分子生物学和生化技术在分类学中的应用,将会使分类方法、分类概念和分类系统更加完善,从而促进人们对 AM 真菌多样性及其在整个自然生态系中的地位和作用的了解,这对于我们研究和应用这类真菌具有重要的意义。

参考文献

- Smith SE, Read DJ. Mycorrhizal Symbiosis. 2nd ed. London: Academic Press, 1997
- Sylvia DM, Alagely AK, Kane ME, Philman NL. Compatible host/mycorrhizal fungus combinations for micro-propagated sea oats I. Field sampling and greenhouse evaluations. *Mycorrhiza*, 2003, 13 (4): 177 ~ 183
- Jansa J, Mozafar A, Anken T, Ruh R, Sanders IR, Frossard E. Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. *Mycorrhiza*, 2002, 12: 225 ~ 234
- Gazey C, Abbott LK, Robson AD. Indigenous and introduced arbuscular mycorrhizal fungi contribute to plant growth in two agricultural soils from south-western Australia. *Mycorrhiza*, 2004, 14 (6): 355 ~ 362
- Morton JB, Bentivenga SP. Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their role in defining taxonomic and non-taxonomic groups. *Plant and Soil*, 1994, 159: 47 ~ 59
- Morton JB, Benny GL. Revised classification of arbuscular mycorrhiza fungi (Zygomycetes): A new ordered Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporaceae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with a emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*, 1990, 37: 471 ~ 491
- Morton JB, Redecker D. Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*, 2001, 93 (1): 181 ~ 195
- Walker C. Taxonomic concepts in the Endogonaceae: II. A fifth morphological wall type in endogonaceous spores. *Mycotaxon*, 1986, 25: 95 ~ 99
- Morton JB. Taxonomic and phylogenetic divergence among five *Scutellospora* species (Glomales, Zygomycetes) based on comparative developmental sequences. *Mycologia*, 1995, 87: 127 ~ 137
- Morton JB. Redescription of *Glomus caledonium* based on correspondence of spore morphological characters in type specimens and a living reference culture. *Mycorrhiza*, 1996, 6: 161 ~ 166
- Simon L, Lalonde M, Bruns TD. Specific amplification of 18s fungi ribosomal genes from vesicular arbuscular endomycorrhizal fungi colonizing roots. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1992, 58: 291 ~ 295
- Vandenkoornhuyse P, Leyval C. SSU rDNA sequencing and PCR-fingerprinting reveal genetic variation within *Glomus mosseae*. *Mycologia*, 1998, 90 (5): 791 ~ 797
- Dodd JC, Boddington CL, Rodriguez A, Gonzalez-Chavez C, Mansur I. Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant and Soil*, 2000, 226: 131 ~ 151
- Dodd JC, Rosendahl S, Giovannetti M, Broome A, Lanfranco L, Walker C. Inter- and intraspecific variation within the morphologically-similar arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae* and *Glomus coronatum*. *New Phytologist*, 1996, 133: 113 ~ 122
- Clapp JP, Young JPW, Merryweather JW, Filter AH.

- Diversity of fungal symbiosis in arbuscular mycorrhizas from a natural community. *New Phytol.*, 1995, 130: 259 ~ 265
- 16 Redeker D. Molecular identification and phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 2002, 244: 67 ~ 73
 - 17 da Silva GA, Trufem SFB, Júnior OJS, Maia LC. Arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid copper mining area in Brazil. *Mycorrhiza*, 2004, 15 (1): 47 ~ 53
 - 18 Muthukumar T, Udaiyan K. Arbuscular mycorrhizas in cycads of southern. India. *Mycorrhiza*, 2002, 12: 213 ~ 217
 - 19 Smith FA, Smith SE. Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 1997, 137: 373 ~ 388
 - 20 张美庆, 王幼珊, 刑礼军. AM 真菌在我国东南沿海地区各土壤气候带的分布. *菌物系统*, 1999, 18 (1): 25 ~ 29
 - 21 张美庆, 王幼珊, 刑礼军. 环境因子和 AM 真菌分布的关系. *菌物系统*. 1999, 18 (2): 145 ~ 148
 - 22 盖京苹, 刘润进. 土壤因子对野生植物 AM 真菌的影响. *应用生态学报*, 2003, 14: 470 ~ 472
 - 23 盖京苹, 刘润进, 李晓林. 山东省不同植被区内野生植物根围 AM 菌的生态分布. *生态学杂志*, 2000, 19 (4): 18 ~ 22
 - 24 Bever JD, Morton J, Antonovics J, Schultz PA. Host-dependent sporulation and species diversity of mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology*, 1996, 75: 1965 ~ 1977
 - 25 Helgason T, Daniell TJ, Husband R, Fitter AH, Young JPW. Ploughing up the wood-wide web? *Nature*, 1998, 394: 431
 - 26 Saito K, Suyamal Y, Sato S, Sugawara K. Defoliation effects on the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi based on 18S rDNA sequences. *Mycorrhiza*, 2004, 14 (6): 363 ~ 373
 - 27 Song YC, Li XL, Christie P. Uptake of organic phosphorus by arbuscular mycorrhizal red clover. *Pedosphere*, 2002, 12 (2): 103 ~ 110
 - 28 Allen EB, Allen MF, Helm DJ, Trappe JM, Molina R, Rincon E. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil*, 1995, 170: 47 ~ 62
 - 29 Rogers JB, Christie P, Laidlaw AS. Some evidence for host specificity in arbuscular mycorrhizas. *Pedosphere*, 1994, 2 (4): 377 ~ 381
 - 30 Koide RT, Dickie IA. Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant and Soil*, 2002, 244: 307 ~ 317
 - 31 Newman EI, Heap AJ, Lawley RA. Abundance of mycorrhizas and root surface microorganisms of plantago lanceolata in relation to soil and vegetaton A multi-variate aproach. *New Phytologist*, 1981, 89: 95 ~ 108
 - 32 O'Conner PT, Smith SE, Smith FA. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytologist*, 2002, 154: 1, 209 ~ 218
 - 33 Bever JD, Smith SE, Smith FA. Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. Diversity and integration in mycorrhizas. *Proceeding of the 3rd International Conference on Mycorrhizas (ICO3)*, Adelaide, Australia, 8~13 July 2001. *Plant and Soil*, 2002, 244 (1-2): 281 ~ 290
 - 34 Wilson JM, Marnett DC. Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *Am. J. Bot.*, 1998, 85: 1732 ~ 1738
 - 35 Smith MR, Charvat I, Jacobson RL. Arbuscular mycorrhizae promote establishment of prairie species in a tallgrass prairie restoraion. *Can. J. Bot.*, 1998, 76: 1947 ~ 1954
 - 36 Sylvia DM. Nursery inoculation of Sea Oats with Vesicular-Arbuscular mycorrhizal fungi and outplanting performance on Florida Beaches. *Journal of Coastal Research*, 1989, 5 (4): 747 ~ 754
 - 37 Jasper DA, Robson AD, Abbott LK. Revegetation in an iron-ore mine-nutrient requirements for plant growth and the potential role of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizal fungi. *Australian Journal of Soil Research*, 1988, 26: 501 ~ 507
 - 38 Abbott LK, Robson A.D, Scheltema MA. Managing soils to enhance mycorrhizal benefits in Mediterranean agriculture. *Critical Reviews in Biotechnology*, 1995, 15: 220 ~ 224
 - 39 廖继佩, 林先贵, 曹志洪. 内外生菌根真菌对重金属的耐受性及机理. *土壤*, 2003, 35 (5): 370 ~ 377
 - 40 廖继佩, 林先贵, 曹志洪. 红壤中丛枝菌根真菌对污泥态铜生物有效性的影响. *土壤学报*, 2003, 40 (6): 929 ~ 936
 - 41 唐明. VA 菌根提高植物抗盐碱和抗重金属能力的研究进展. *土壤*, 1998, 30 (5): 251 ~ 254
 - 42 冯固, 白灯莎, 杨茂秋, 李晓林, 张福锁, 李生秀. 不同生态型摩西球囊霉菌株对棉花耐盐性的影响. *生态学报*,

- 2001, 21 (2): 259 ~ 264
- 43 Feng G, Zhang F, Li X, Tian C, Tang C, Rengel Z. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza*, 2002, 12 (4), 185 ~ 190
 - 44 Malcová R, Rydlová J, Vosátka M. Metal-free cultivation of *Glomus* sp. BEG 140 isolated from Mn-contaminated soil reduces tolerance to Mn. *Mycorrhiza*, 2003, 13 (3): 151 ~ 157
 - 45 Gonzalez-Chavez C, D'Haen Jan, Vangronsveld J, Dodd JC. Copper sorption and accumulation by the extraradical mycelium of different *Glomus* spp. (arbuscular mycorrhizal fungi) isolated from the same polluted soil. *Plant and Soil*, 2002, 240: 287 ~ 297
 - 46 Elisabeth W, Van der Heijden MGA, Kuyper TW. Does origin of mycorrhizal fungus or mycorrhizal plant influence effectiveness of the mycorrhizal symbiosis? *Plant and Soil*, 2001, 230: 161 ~ 174
 - 47 Dekkers TBM, van der Werff PA. Mutualistic functioning of indigenous arbuscular mycorrhizae in spring barley and winter wheat after cessation of long-term phosphate fertilization. *Mycorrhiza*, 2001, 10: 195 ~ 201
 - 48 Gianinazzi-Pearson V, Smith SE, Gianinazzi S, Smith FA. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhizas. V. Is H^+ -ATPase a component of the enzyme activities in plant-fungus interfaces? *New Phytologist*, 1991, 117: 61 ~ 74
 - 49 Boddington CL, Dodd JC. A comparison of the development and metabolic activity of mycorrhizas formed by arbuscular mycorrhizal fungi from different genera on two tropical forage legumes. *Mycorrhiza*, 1998, 8: 149 ~ 157.
 - 50 Tisserant B, Brenac V, Requena N, Jeffries P, Dodd JC. The detection of *Glomus* spp. (arbuscular mycorrhizal fungi) forming mycorrhizas in three plants, at different stages of seedling development, using mycorrhiza-specific isozymes. *New Phytologist*, 1998, 138: 225 ~ 239
 - 51 Rivillas CA. The effects of arbuscular mycorrhizas fungi on two different coffee varieties from Colombia and their biochemical detection in roots (M. Sc. Thesis). UK, University of Kent at Canterbury, 1995
 - 52 Rozycka M. Use of biochemistry and immunological methods to distinguish arbuscular mycorrhizal fungi (Ph.D. Thesis). UK, University of Kent at Canterbury, 1994
 - 53 Clapp JP, Filter AH, Young JPW. Ribosomal small subunit sequence variation within spores of arbuscular mycorrhizal fungus, *Scutellospora* sp. *Molecular Ecology*, 1999, 8: 915 ~ 922
 - 54 Miller RM, Jastrow JD. Mycorrhizal fungi influence soil structure. In: Kapulnik Y, Dounds D. eds. *Arbuscular Mycorrhiza: Physiology and Function*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands, 2000, 3 ~ 18
 - 55 Wright SF, Upadhyaya A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 1998, 198: 97 ~ 107
 - 56 Clapp JP, Rodriguez A, Dodd JC. Glomales rRNA gene diversity-all that glistens is not necessarily glomalean? *Mycorrhiza*, 2002, 12: 269 ~ 270

REVIEW OF RESEARCHES ON BIODIVERSITY OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI

GAI Jing-ping FENG Gu LI Xiao-lin

(Key Laboratory of Plant Nutrition, Ministry of Agriculture, Key Laboratory of Plant-Soil Interactions,
Ministry of Education, Department of Plant Nutrition, China Agricultural University, Beijing 100094)

Abstract Biodiversity is a feature of Arbuscular mycorrhizal(AM) fungi demonstrated in their genesis, distribution and functions as a result of differences in evolutionary processes and living conditions. Researches on taxonomy, species diversity and functional diversity of AM fungi were reviewed in this paper. Problems and prospects were discussed.

Key words Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi, Biodiversity, Taxonomy, Species, Function