

# 固氮植物的菌根研究\*

赵淑清 田春杰 何兴元\*\* (中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110015)

**【摘要】** 综述了固氮植物菌根研究的概况, 并对固氮植物形成菌根的普遍性、固氮植物联合共生的增效作用及逆境条件下菌根技术在固氮植物上的应用前景进行了总结和评述, 初步探讨了联合共生体中菌根菌促进固氮植物结瘤固氮的机理。

**关键词** 固氮植物 菌根 联合共生

**Mycorrhizal research on nitrogen-fixing plants.** ZHAO Shuqing, TIAN Chunjie and HE Xingyuan (*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110015*). - *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2000, 11(2): 306 ~ 310.

Advances in mycorrhizal research on nitrogen-fixing plants were introduced. The universality of mycorrhizal formation in nitrogen fixing plants, the reciprocal promotion effect of symbiosis, and the application prospect of mycorrhizal techniques under stressed conditions were summarized and reviewed. The mechanism of enhancing nitrogen fixation of N-fixing plants by mycorrhizal fungi in symbiosis was preliminary discussed.

**Key words** Nitrogen-fixing plants, Mycorrhiza, Joint symbiosis.

## 1 引言

植物与微生物的共生(Symbiosis)是自然界普遍存在的一种生物学现象, 其中与人类关系比较密切的有高等植物与菌根真菌共生形成的菌根(Mycorrhiza)<sup>[19]</sup>, 豆科固氮植物与根瘤菌(*Rhizobium*)或非豆科固氮植物与弗兰克氏放线菌(*Frankia*)共生形成的根瘤<sup>[17]</sup>。豆科和非豆科固氮植物固氮能力强, 是陆地生态系统中的重要供氮系统, 尤其是非豆科固氮植物不仅分布广, 而且由于具有较强的抗逆性, 是恢复和重建退化农林生态系统的优良先锋树种。估计大气中N素含量为  $3.9 \times 10^{15}t$ , 全球生物固定N素为  $1.75 \times 10^5t$ , 约相当于工业固氮量的4/5, 可见生物固氮在农林业上的应用潜力是巨大的。但在贫瘠土壤中, 限制固氮植物固氮能力的因素是P, 而固氮植物菌根的形成保证了固氮作用对P素的需求。因此, 固氮植物、固氮菌、菌根菌联合共生在共生生态学理论研究和实践应用方面具有广阔的前景, 本文对固氮植物的菌根研究作一综述。

## 2 联合共生研究及应用

### 2.1 固氮植物菌根形成的普遍性

菌根存在是自然界中的普遍现象, 随着对菌根有益作用的认识和研究的深入, 人们认为在自然界中植物有菌根属正常现象, 植物没有菌根则是异常的<sup>[16]</sup>, 因此固氮植物同时具有菌根也应是普遍现象。只不过长期以来人们未留意这种现象的存在, 直到1891年

Frank<sup>[14]</sup>首次发现并描述了豆科植物和桉木中的内生菌根的存在, 才引起许多学者对植物、菌根真菌和固氮菌联合共生体研究的兴趣, 开始了固氮植物联合共生这个具有广阔应用前景领域的研究。

对于固氮植物比较系统的研究始于本世纪80年代, Harley(1989)研究发现英国豆科植物的菌根侵染率高达90%。Ahn等<sup>[4]</sup>在朝鲜做了类似的调查, 结果发现来源于15个属的19种豆科植物都具有内生菌根。Chatarpaul等<sup>[9]</sup>研究表明所有桉木属的树种都具有菌根, 有时甚至同时具有VA菌和外生菌, 许多桉木属的具有优良性状的外生菌根已经依据Agerer<sup>[2,3]</sup>采用的方法对其性状进行了描述, 不同菌种的性状差异很大。Abhijeet等<sup>[1]</sup>在印度Konkan海岸地区的研究发现木麻黄是受VA菌侵染的, 而且通过湿筛侵析法也分离到了VA菌孢子, 采用每25g根际土壤中的孢子数作为评价木麻黄侵染率的标准。Walter<sup>[49]</sup>在我国长白山自然保护区系统调查了固氮植物联合共生体的共生资源, 研究了一系列生态因子对联合共生体的影响以及它们的功能和作用。结果表明, 菌根的存在促进了放线菌结瘤植物对土壤中P、水分和其它营养元素的吸收, 促进植物茁壮生长, 提高茎根比率, 增强固氮作用, 增加植物干重以及延长光合作用, 揭示了联合共生体在理论研究和实践应用上的广阔前景。对我国北方干旱、半干旱逆境条件下固氮植物菌根资源调查结果

\* 中国科学院资助项目(KZ951-B1-101)。

\*\* 通讯联系人。

1999-01-12收稿, 1999-06-18接受。

表明,在 9 种固氮植物根际确实都收集到了 VA 菌的孢子,其中对刺槐、沙棘、兴安胡枝子特征明显的 VA 孢子进行了分类鉴定,在刺槐林下主要有摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*)、聚丛球囊霉 (*G. aggregatum*)、细凹无梗囊霉 (*Acaulospora scrobiculata*) 3 个种;沙棘根际的优势种比较明显为聚丛球囊霉 (*G. aggregatum*);在兴安胡枝子根际有毛氏无梗囊霉 (*A. morrowae*)。可见固氮植物菌根的普遍存在是其忍耐不良环境能力进化的一个方面,是长期自然选择的结果,因而研究固氮植物的菌根具有一定现实基础。固氮植物菌根对固氮植物优良性状的发挥具有重要的生态学意义。

## 2.2 豆科固氮植物联合共生增效作用

豆科植物通常具有根瘤,并形成 VA 菌根。VA 菌根对豆科植物生长发育有很大促进作用,根瘤菌在生长发育过程中需要 P、Cu、Zn 等元素,而 VA 菌根真菌可以增加植物对 P、Cu 和 Zn 等元素的吸收,从而促进了根瘤菌的生长发育,增强了固氮作用。

近年来许多研究发现,对豆科植物进行 VA 菌接种,加入固氮菌进行混合接种的方法比单接种的效果好<sup>[12,23]</sup>。Pahwa<sup>[37]</sup>在盆栽试验中对新银合欢 (*Leucaena leucocephala*) 分别单接种根瘤菌 *Rhizobium*ll-28-2、VA 菌根菌 *Glomus fasciculatum* 和双接种 *Rhizobium*ll-28-2 + *Glomus fasciculatum*,结果表明,80d 后双接种无论是结瘤量、根长和叶绿素含量,还是植物的 N、P 含量都表现出明显的优势。但是也有研究表明,不同菌种之间所表现的结果不尽相同,Caldeira 等<sup>[7]</sup>给事先发芽的两种豆科植物 *Copaifera martii* 和 *Dimorphandra macrostachya* 种子分别接种透光球囊霉 (*Glomus clarum*) 和珠巨囊霉 (*Gigaspora margarita*) 两种 VA 菌,结果这两种 VA 菌均提高了 *Copaifera martii* 苗木成活率和根瘤菌侵染率,而对 *Dimorphandra macrostachya* 只有接种珠巨囊霉才能提高苗木的成活率和根瘤菌的侵染率。这反映联合共生体中菌种之间的搭配也存在着最优化的问题。

我国对许多豆科作物应用 VA 菌根菌或 VA 菌根菌和固氮菌双接种试验表明,菌根可提高宿主植物的结瘤数量和固氮能力,表现在结瘤数量增多,瘤体积增大,固氮酶活性增高,植物 N、P 含量明显提高,且生长量也大大提高<sup>[51]</sup>。有人利用 VA 菌摩西球囊霉 (*G. mosseae*) 和根瘤菌菌剂对新银合欢 (*L. leucocephala*)、黑荆树 (*Acacia mearnsii*)、大叶相思 (*Acacia auriculiformis*) 等进行双接种,结果表明,双接种处理均比任何一种单接种处理的促生效果好。以黑荆树为例,双接种的平均苗高为 45.27cm,根瘤菌接种为

31.3cm,菌根菌接种为 33.57cm,而对照苗仅为 26.55cm,其他指标如地径、鲜重、干重等均表现出同一规律<sup>1)</sup>。我们在人工纯培养的条件下对刺槐同时接种 VA 菌苏格兰球囊霉 (*G. caledonium*)、外生菌根菌毛边华锈伞 (*H. mesophaseum*)、劣味乳菇 (*L. insulsus*) 和刺槐根瘤菌,结果发现刺槐株高、地径、生物量、侧根数分别比对照增加 46%、102%、213%、82%,结瘤量、固氮活性分别比单接种固氮菌增加 500%、451%,菌根侵染率高达 100%。可见同时接种 VA 菌、外生菌和固氮菌无论是对刺槐生长、结瘤固氮还是菌根菌侵染的促进作用都是显著的。

许多研究都证明菌根确实能促进豆科植物有效利用 P 素,显著提高根瘤的固氮能力,从而增加联合共生体的干重。然而双接种对菌种侵染的影响,两个不同菌种之间的相互关系以及与宿主植物之间共生关系及机理等,还有待于进一步研究。

## 2.3 非豆科固氮植物联合共生增效作用

VA 菌根菌也能促进非豆科固氮植物固氮菌的生长发育,Callahan<sup>[8]</sup>首次从香蕨木根瘤中成功地分离出弗氏放线菌 (*Frankia*),它是着生在非豆科植物根上的根瘤内生菌,这些非豆科固氮植物多半形成 VA 菌根。具有放线菌根瘤的非豆科固氮植物生长在贫瘠的土壤中,N、P 都很缺乏,放线菌可以固氮,可以增加植物对 N 素的吸收,但是对 P 的吸收能力较差,VA 菌根真菌恰好能在贫瘠的土壤中增加对 P 素和其他微量元素的吸收和利用,从而促进了固氮放线菌的生长发育,增强了它们的固氮活性。

Mahendra 等<sup>[32]</sup>从赤杨林下分离鉴定了 7 种与赤杨共生的 VA 菌,其中有 4 种属于球囊霉属 (*Glomus intraradices*, *G. macrocarpus* var. *geospora*, *G. mosseae*, *G. tortuosum*),两种属于珠巨囊霉 (*Gigaspora gigantea*, *G. gregaria*),1 种无梗囊霉 (*Acaulospora scrobiculata*),而且分布表现一定的时空变化规律。Diem 等<sup>[13]</sup>用漏斗球囊霉和弗氏放线菌接种木麻黄 (*Causuarina equisetifolia*) 的幼苗,6 个月后根结瘤量、幼苗干重和茎含 N 量均比单接种弗氏放线菌而无 VA 菌根菌感染的幼苗分别增加 131%、82%、81%,而单接种 VA 菌根菌却没有弗氏放线菌的木麻黄幼苗,除茎含 P 量较高外,其茎含 N 量和幼苗干物质均比单接种弗氏放线菌的要低。关于同一树种既有内生菌根又有 *Frankia* 共生的双重共生现象的报导较多<sup>[10,15,21,39,44]</sup>。某些菌种对某些树种接种后能表现出

1) 曹季丹、唐玉贵、覃尚民等. 1994. VA 菌根及根瘤菌对含羞草植物菌木接种效应研究,广东开平国际菌根研讨会交流论文,1~10.

较好的促生效果,但不同菌种之间或不同树种之间,其效果表现不一样,这与联合共生体组合是否达到最佳配合有关.因此,对特定固氮植物进行联合共生菌根菌和固氮菌的组合选择还有待于进一步深入研究.

#### 2.4 逆境条件下菌根技术在固氮植物上的应用前景

菌根技术应用在固氮植物在林业生产上很有潜力,在逆境条件下造林,由于条件恶劣,缺乏有机质,缺乏必要的营养,更缺乏有益微生物,而且水土流失比较严重,造林后不仅成活率低而且生长不良,严重影响造林效果.在这些地方造林往往十分困难,所以在这些地方造林可以考虑选择适当的豆科或非豆科固氮树木作为先锋树种,在这些树种幼苗上接种菌根菌,利用菌根化苗木造林,这些苗木不仅可以利用土壤中的难溶性矿物,又可以自身固氮,弥补了土壤中养分不足,这样先锋树种可以在这种条件下生长,待环境条件改变时,可再种目的树种,用这种方法可以解决在类似条件下造林十分困难的问题.

菌根真菌能够增强寄主植物的抗逆性,许多菌根真菌能抵抗土壤中的极端温度、湿度和 pH 值,有些能在高盐度和含有超量有毒物质的土壤中生长,由这些真菌形成的菌根就能提高固氮植物在不利环境下的生存力,赤杨须腹菌 (*Hymenogaster alnicola*) 和暗色乳菇 (*Lactarius obscuratus*) 在异常潮湿的土壤中能同赤杨形成菌根<sup>[47]</sup>,增加了赤杨的耐湿性. Osundina<sup>[36]</sup> 调查了接种 VA 菌根真菌对受洪水灾害的木麻黄结瘤及其生长的影响,接种菌根菌的木麻黄对洪水的耐受性明显高于没有接菌的,这与菌根真菌外延的菌丝能够使宿主植物可获更多氧气有很大关系. Mandal 等<sup>[33]</sup> 对温室内基质 P 素缺乏的盆栽金合欢 (*Acacia nilotica*) 苗接种 *Glomus constrictum*、*G. mosseae*、*Gigaspora gilmore* 3 种 VA 菌的研究表明,接种 VA 菌的金合欢在苗高、地径和根径的干物质含量均高于没有接种的对照,显然菌根能促进宿主植物在贫瘠条件下对 P 的有效吸收和利用.

无论是豆科固氮植物还是非豆科固氮植物的菌根,它们的应用必须与适当的生产措施相结合,必须为菌根真菌的继续生长与菌根形成创造最适条件,否则无法发挥菌根的良好作用.郭秀珍等<sup>[18]</sup> 对一种豆科的绿肥作物桉麻 (*Crotalaria juncea*) 用地表球囊霉进行接种,同时施加了各种不同水平的磷肥,3 个月后,接种地表球囊霉但不施磷肥的桉麻,其干物质重量要比施磷肥水平高而没有接种 VA 菌的桉麻增加 185%,其茎含 P 浓度要比无菌根的增加 77%. Reddell 等<sup>[40]</sup> 在澳大利亚的北昆士兰地区的研究表明,细枝木麻黄

(*Casuarina cunninghamiana*) VA 菌的侵染率在施 0 ~ 10mg · kg<sup>-1</sup> 土壤的范围内,随施 P 量的增加而增加,当施 P 量超过 10mg · kg<sup>-1</sup> 土壤时,菌根菌的侵染率低于自然侵染率,而在施 P 量达到 100mg · kg<sup>-1</sup> 土壤或更高时,细枝木麻黄不仅没有菌根菌的侵染,而且也抑制根瘤菌的形成.在施磷肥过多的土壤中,VA 菌根感染受到了抑制,减少了对 P 和一些微量元素的吸收,因而也影响根瘤菌的生长发育.

### 3 菌根对固氮作用促进机理探讨

#### 3.1 菌根对宿主植物生长的影响

菌根可以促进植物生长已为众多研究所证实,在大多数情况下,菌根促进植物生长的效应是由于菌根侵染使植物 P 素营养得到改善的结果<sup>[38,44,46]</sup>.菌根侵染提高宿主植物吸 P 量是一个普遍现象,许多试验中都发现接种菌根菌可显著促进植物对土壤 P 的吸收<sup>[27,28]</sup>,这种促进作用可区分为菌根菌的直接作用和间接作用两种<sup>[22]</sup>,所谓直接作用,是指根外菌丝直接吸收养分并运输给宿主植物的作用;间接作用是指由于菌根菌的侵染改变了宿生植物的根系形状及生理生化性状,从而影响根系本身对土壤养分的摄取能力<sup>[19]</sup>.另外,菌根菌还通过对微量元素 Zn、Cu、Ca、Mg、Mn、Fe 等的吸收<sup>[24~26]</sup>;增强植物的抗病力<sup>[11]</sup>;提高植物抗逆性<sup>[48,50]</sup>等途径来促进宿主植物的生长.良好的宿主植物为固氮菌提供了充足的营养,增强结瘤固氮能力.反过来,N 源的充足不但对植物,而且对菌根菌都有益处,这样就构成了一个良性循环.

#### 3.2 P 素供给对固氮植物结瘤固氮的作用

许多固氮植物对菌根都有很强的依赖性,其固氮效率的高低在很大程度上取决于 P 素营养的供应状况.P 素是固氮菌催化反应时所需 ATP 酶的合成原料,因此对固氮作用起着重要作用.而菌根通过根外菌丝的形成,增加了植物与土壤的接触点,扩大了吸收面积,缩短了 P 的扩散距离<sup>[20,35,41]</sup>,从而增加了植物对土壤 P 的吸收;菌根感染后对植物根系分泌作用产生影响,导致根际范围土壤 pH 值变化<sup>[6]</sup>,并进一步影响吸收 P 的有效性;比植物根更细的菌根根外菌丝能够进入根系不能穿入的紧实土壤的微孔隙部分,吸收利用其中的 P 素,从而缓解宿主植物的缺 P 状况<sup>[31]</sup>,满足固氮植物结瘤固氮对 P 素的需求,维持固氮酶活性<sup>[29,30]</sup>.另外菌根菌丝除可以吸收和运输大量的 P 以外,还能吸收一些微量元素,其中 Zn 和 Cu 是菌根效应最为突出的两个微量元素<sup>[5,28,43]</sup>.而这两种微量元素是固氮植物结瘤固氮所必需的矿质营养,菌根的存

在保证了根瘤固氮作用对这些元素的需求。

### 3.3 菌根对植物根际微环境的影响

菌根真菌的活动直接或间接影响着植物的根际环境,而根际环境又影响到根际微生物种类与活性,对植物吸收各种元素比例产生影响,并进而可能影响到根瘤的固氮作用;菌根侵染还会影响植物根系的生理代谢活动进而对根系分泌物产生影响,如分泌质子<sup>[34,42]</sup>,使其朝有利于固氮菌的方向发展,为固氮菌的生存创造良好的环境。

## 4 结 语

近 20 年来对于菌根或根瘤这样两位一体的共生体系的研究已取得显著进展,特别是从遗传特性、形态解剖、生理生态等方面对共生关系的建立、优化和机理都进行了深入的研究,通过人工接种促进共生体形成和应用的技术也有较快进展,在农林业生产实践中已显示出菌根或根瘤共生体的应用潜力。而对于“宿主植物、固氮菌、菌根菌”这三者之间联合共生的研究很少且多停留在现象的描述上,已有的研究表明,用固氮菌和菌根菌对植物进行双接种,对固氮植物根瘤的结瘤固氮能力、菌根菌的发育及宿主植物的生长状况均有明显的促进作用。但对于固氮菌与菌根菌之间的相互关系以及与宿主植物之间的关系及机理的揭示还未见有深入的报导。因此,从固氮植物菌根这样联合共生的角度去研究植物-微生物的共生关系,认识其普遍性、特殊性,并对其相互作用机理进行探讨,不仅对丰富和发展共生生态学具有重要的理论意义,而且对于更好地利用固氮树种资源和菌根技术将产生重大经济和生态效益。

### 参考文献

- Abhijeet K, Halbe S, Nair LN. 1997. VAM of Casurina from konkan. In: Reddy SM, Srivastva HP, Purohit DK eds. Microbial Biotechnology. Jodhpur: Scientific Publishers. 64 ~ 66
- Agerer R. 1986. Studies on ectomycorrhizae II. Introduction remarks on characterization and identification. *Mycotaxon*, **24**: 473 ~ 492
- Agerer R. 1988. Studies on ectomycorrhizae XVII. The ontogeny of the ectomycorrhizal rhizomorphs of *Paxillus involutus* and *Thelephora terrestris*. *Nova Hedwigia*, **47**(3 ~ 4): 311 ~ 334
- Ahn TK, Lee MW, Ka KH. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizal spores found from the soils of the leguminous plants in Korea. *Korean Mycol*, **20**: 95 ~ 108
- Bell M, Middleton KJ and Thompson JP. 1989. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on growth and phosphorous and zinc nutrition of peanut (*Arachis hypogaea* L.) in an Oxisol from subtropical Australia. *Plant Soil*, **117**: 49 ~ 57
- Buwalda JG, Stribley DP, and Tinker PB. 1984. Development of endomycorrhizal root systems 5: Detailed pattern of development of infection and the control of infection level by host in young leek plants. *New Phytol*, **96**: 411 ~ 427
- Caldeira MVW, Silva EMR, DaFranco AA. et al. 1997. The growth of arboreal legumes in response to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi. *Ciencia Florestal*, **7**(1): 1 ~ 10
- Callahan D, Del Tredici P, Torrey JG. 1978. Isolation and cultivation in vitro of the actinomycete causing root nodulation in *Comptonia*. *Science*, **199**: 899 ~ 902
- Chatarpaul L, Chakravarty P, Subramaniam P. 1989. Studies in tetrapartite symbiosis 1: Role of ecto- and endomycorrhizal fungi and *Frankia* on the growth performance of *Alnus incana*. *Plant and Soil*, **118**: 145 ~ 150
- Chung HH and Liu SC. 1986. *Frankia* and endomycorrhizae association in coastal windbreaks plantation of *Casuarina*. Proceedings of 18th IUTRO World Congress, Div 2, Vol II, Forest Plant and Forest Protection. 455 ~ 468
- Davis WC, Wright E, Harley C. 1942. Disease of forest tree nursery stock. Fed. Sec. Agency, Div. Cons. Corp Forest. Publ.
- Dela C 1992. Nitrogen Fixation and Mycorrhizae in *Acacia* on Degraded Grasslands in Tropical and the Pacific. Awang K and Taylor DA. eds. Bangkok, Thailand: Winrock International. 59 ~ 71
- Diem HG, Gauthier D. 1981a. Effect of inoculation with *Glomus mosseae* on growth and nodulation of actinorrhizal *Casuarina equisetifolia*. 5th NACOM Prog. and Abstr. P13
- Frank AB. 1891. Über die auf verdauung von pilzen abzielende symbiose der mit endotrophen mykorrhizen begabten pflanzen sowie der leguminosen und erlen. *Ber Dt Bot Ges*, **9**: 244 ~ 253
- Gauthier D et al. 1983. Preliminary results on *Frankia* and endomycorrhizae associated with *Casuarina equisetifolia* in management and utilization. Canberra, Australia. 211 ~ 217
- Gong M-Q (弓明钦), Chen Y-L (陈应龙), Zhong Ch-L (仲崇禄). 1997. Mycorrhizal Research and Application. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- Gorden JC and Wheeler CT. 1986. Trans. Wang Sh-Sh (王沙生等). 1990. Nitrogen fixation in forest ecosystem. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- Guo X-Zh (郭秀珍), Bi G-Ch (毕国昌). 1989. Mycorrhiza of forest trees and applied techniques. Beijing: China Forestry Publishing House. 115 ~ 118 (in Chinese)
- Harley JL and Smith SE. 1983. Mycorrhizal Symbiosis. London: Academic Press.
- Hattingh MJ, Gray LE, Gerdemann JW. 1973. Uptake and translocation of <sup>32</sup>P-labelled phosphate to onion roots by endomycorrhizal fungi. *Soil Sci*, **54**: 56 ~ 63
- Khasa P et al. 1990. Root symbionts of important forest species in Zaire. *Bios et Forests Tropiques*, **224**: 27 ~ 33
- Kothari SK, Marschner H and Romheid V. 1991. Contribution of the VAM hyphae in acquisition phosphorus and zinc by maize grown in a calcareous soil. *Plant Soil*, **131**: 177 ~ 185
- Kuo SC, Aheng SK, Bi KC. 1984. Effects of VA mycorrhizal fungi on the growth of sunn crotalaria. 6th NACOM. Proceedings. p414
- Li XL, George E and Marschner H. 1991. Acquisition of phosphorus and copper by VAM hyphae and root to shoot transport in white clover. *Plant Soil*, **136**: 49 ~ 57
- Li XL, George E and Marschner H. 1991. Phosphorus depletion and pH decrease at the root - soil and hyphae - soil interfaces of VAM white clover fertilized with ammonium. *New Phytol*, **119**: 397 ~ 404
- Li XL, George E and Marschner H. 1991. Extension of phosphorus depletion zone in VAM white clover in a calcareous soil. *Plant Soil*, **136**: 41 ~ 48.
- Li X-L (李晓林). 1992. Characteristics of plant rhizosphere nutrition and effects on plant growth. In: Li X-L (李晓林) ed. Characteristics and Utilization of Soil Resources. Beijing: Beijing Agricultural University Press. 339 ~ 346 (in Chinese)
- Li X-L (李晓林), Cao Y-P (曹一平). 1992. Phosphorus and copper uptake by VA mycorrhizal hyphae from soil and their relationship. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), **25**(5): 65 ~ 72 (in Chinese)

- 29 Li X-L(李晓林), Cao Y-P(曹一平). 1992. Study on method for investigating nutrient changes in the hyphae-soil interface. *J Beijing Agric Univ* (北京农业大学学报), **18**(1):59~63 (in Chinese)
- 30 Li X-L(李晓林), Cao Y-P(曹一平). 1992. Change in phosphorus and potassium nutrients in the rhizosphere of mycorrhizal and non-mycorrhizal clover. *Chin J Soil Sci* (土壤通报), **23**:180~182 (in Chinese)
- 31 Li X-L(李晓林), Zhou W-L(周文龙), Cao Y-P(曹一平). 1994. VA mycorrhiza and mineral nutrition. *Acta Pedol Sin* (土壤学报), **39** (supp):38~45 (in Chinese)
- 32 Mahendra Pradhan, Sharrna GD, Mishra RR. 1996. Isolation and characterization of vesicular arbuscular mycorrhizal (VAM) symbionts of actinorhizal Himalayan alder (*Alnus nepalensis* D. Don) of Meghalaya. *Hill Res*, **9**(2):325~330
- 33 Mandal BS, Kaushik JC. 1994. Effect of VAM inoculations on growth and development of *Acacia nilotica*. *Annals of Biology (Ludhiana)*, **10**(2):264~267
- 34 Marschner H. 1986. Mineral Nutrition in Higher Plants. London: Academic Press.
- 35 Nye PH, Tinker PB. 1977. Solute Movement in the Soil-Root System. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- 36 Osundina MA. 1998. Nodulation and growth of mycorrhizal *Casuarina equisetifolia* in response to flooding. *Biology and Fertility of Soils*, **26**(2):95~99
- 37 Pahwa MR. 1995. Effect of inoculation of Rhizobium, VAM-fungi and phosphate solubilizing bacteria on nodulation and seedling vigor of *Leucaena leucocephala*. *Range Management & Agroforestry*, **16**(2):129~131
- 38 Raju PS, Clark RB, Ellis JR. et al. 1990. Effects of species of VAM fungi on growth and mineral uptake of sorghum at different temperatures. *Plant Soil*, **121**:165~170
- 39 Raman N and Elumalai S. 1991. Studies of mycorrhizal and actinorhizal association in *Casuarina equisetifolia* in Coramandal coastal region. *Trop For*, **7**(2):138~150
- 40 Reddell R, Yang Yun, Shipton WA. 1997. Cluster roots and mycorrhizae in *Casuarina cunninghamiana*: their occurrence and formation in relation to phosphorous supply. *Aust Bot*, **45**(1):41~51
- 41 Rhodes LH and Gerdemann JW. 1978. Translocation of calcium and phosphate by external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Soil Sci*, **126**:125~126
- 42 Roemheld V and Marschner H. 1984. Plant induced pH changes in the rhizosphere of "Fe-inefficient" soybean and corn cultivars. *J Plant Nutrition*, **7**:623~630
- 43 Sharma AK and Srivastava PC. 1991. Effects of VAM and Zinc application on dry matter and zinc uptake of greengram (Influence of soil moisture regime on VA-mycorrhiza L. Wilczek). *Biol Fertil Soils*, **11**:52~56
- 44 Sidhu OP et al. 1990. Occurrence of VAM in *Casuarina equisetifolia*. *Current Science*, **59**(8):422~423
- 45 Sieverding E. 1983. Influence of soil moisture regime on VA-mycorrhiza. II. Effects of soil temperature and water regime on growth, nutrient uptake and water utilization of *Eupatorium odoratum* L. z. *Acker and Pflanzenbau*, **152**:56~57
- 46 Sieverding E and Toro ST. 1988. Influence of soil moisture regime on VA-mycorrhiza. V. Performance of different VAM fungal species with cassava. *J Agro Crop Sci*, **161**:322~332
- 47 Trappe JM. 1967. Principles of classifying ectotrophic mycorrhizae for identification of fungal symbionts. *Por Int Union Forest Res Organ 14th, ser* **24**:46~59
- 48 Trappe JM. 1977a. Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. *Ann Rev Phytopathol*, **15**:203~222
- 49 Walter MH. 1993. Tripartite symbiotic association in nitrogen-fixing plants of Mount Changbai Nature Reserve in Northeast China. Doctor Dissertation. Shenyang: Institute of Applied Ecology, Academia Sinica.
- 50 Wang Y-Sh(王幼珊), Zhang M-Q(张美庆), Zhang Ch(张驰). 1994. Selection of saline-alkali tolerant strains of VA mycorrhizal Fungi. *Acta Pedol Sin* (土壤学报), **31**(supp):79~83 (in Chinese)
- 51 Zhang M-Q(张美庆). 1994. International advances on mycorrhizal research. *Acta Pedol Sin* (土壤学报), **31**(supp):21~25 (in Chinese)

---

作者简介 赵淑清,女,1972年生,在读博士,主要从事菌根研究,发表论文3篇。

---