

## 菌根真菌对土壤呼吸以及凋落物分解的影响

钱雨奇 彭晓茜 曾文静 张馨月\* 王妮\*

(北京大学 城市与环境学院 北京 100871)

**摘要:** 土壤呼吸是植物固定的碳由陆地生态系统进入大气的主要途径之一; 凋落物分解是养分循环的重要环节。陆地植物的 90%以上可同菌根真菌形成共生关系, 菌根真菌对于植物获取环境中的养分具有重要的作用。然而, 其对土壤呼吸和凋落物分解的影响却经常在生态系统对环境变化的响应研究中被忽视。本文系统地综述了国内外相关研究进展, 对菌根真菌如何影响土壤呼吸和凋落物分解这两个过程及这种影响如何受到环境变化的制约做了全面的分析, 并对以往研究中存在的问题以及未来的研究方向提出了展望。

**关键词:** 菌根真菌, 土壤碳排放, 凋落物分解, 陆地生态系统

## The effect of mycorrhizal fungi on soil respiration and litter decomposition

QIAN Yu-Qi PENG Xiao-Qian ZENG Wen-Jing ZHANG Xin-Yue\*  
WANG Wei\*

(College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China)

**Abstract:** Soil respiration is the primary pathway by which plant-fixed CO<sub>2</sub> is released back to the atmosphere. Litter decomposition is the key process of nutrient cycling in terrestrial ecosystem. Most terrestrial plants have symbiotic mycorrhizal fungi, which distributed throughout all the terrestrial ecosystems. However, most of the previous studies have been conducted on its contribution

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 31070428); 国家 973 计划项目(No. 2010CB950604); 北京市共建项目

\*通讯作者: 张馨月: Tel: 86-10-62755923; ✉: scarlet.yue@gmail.com

王妮: Tel: 86-10-62755923; ✉: wangw@urban.pku.edu.cn

收稿日期: 2012-12-25; 接受日期: 2013-05-16

to nutrient cycling. The contributions of mycorrhizal fungi to soil carbon release and litter decomposition were poorly understood. In this paper, we systematically reviewed the progress at home and abroad and comprehensively analyzed how the mycorrhizal fungi influenced carbon release and decomposition and its involving mechanisms. Finally, we pointed out the major problems in the previous studies and raised the future scientific directions.

**Keywords:** Mycorrhizal fungi, Soil carbon emission, Litter decomposition, Terrestrial ecosystems

土壤呼吸是指未经扰动的土壤中产生  $\text{CO}_2$  的所有代谢作用, 是  $\text{CO}_2$  由陆地生态系统进入大气的主要途径之一<sup>[1-2]</sup>。不同于其他温室气体的排放方式, 土壤呼吸是由多个组分组成的非常复杂的通量, 主要包括自养呼吸, 即根系呼吸和菌根真菌呼吸以及异养呼吸, 即土壤微生物呼吸(图 1)。每个组分的相对贡献以及它们对环境因子的响应将最终决定陆地生态系统未来的固碳潜力<sup>[3]</sup>。凋落物分解是陆地生态系统养分

循环的重要环节。通过分解凋落物将部分碳释放到大气, 同时释放营养供植物吸收, 剩余的碳则以土壤有机质的形式贮存起来<sup>[4]</sup>。其分解过程中所释放的  $\text{CO}_2$  是全球碳素收支的重要组分, 也是充分认识生态系统结构和功能的基础。

陆地生态系统中绝大多数物种均可形成菌根, 以丛枝菌根和外生菌根最为普遍<sup>[5]</sup>。菌根植物可分配净初级生产力的 10%–50% 给共生真菌<sup>[6-8]</sup>, 它们在陆地碳汇中发挥重要的作用<sup>[9]</sup>。

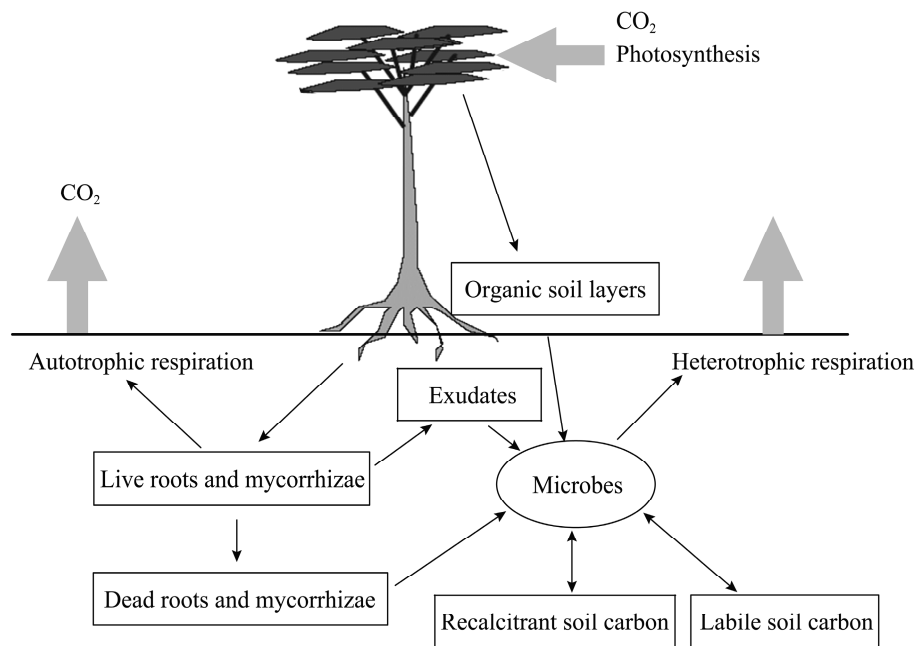


图 1 土壤呼吸组成的概念模型(修改于 Ryan and Law 2005<sup>[5]</sup>)

Fig. 1 The conceptual model of soil respiration (modified by Ryan and Law 2005<sup>[5]</sup>)

菌根真菌可能会通过增加植物在地下的碳分配<sup>[10-11]</sup>、利用根系分泌物<sup>[12-13]</sup>、释放胞外酶和有机酸<sup>[14-15]</sup>、改变根系的化学组成、形态学、生命周期以及根际的渗出<sup>[12]</sup>等,直接和间接地影响土壤呼吸以及凋落物分解的速率和对环境变化的响应。然而,长期以来由于技术上分离的困难,菌根真菌呼吸通常被作为土壤自养呼吸的组分<sup>[16-17]</sup>,很少有研究关注自然生态系统中菌根真菌在土壤呼吸和凋落物分解中的作用。

近年来,菌根真菌的角色随分室技术的出现逐渐被人理解<sup>[7,18]</sup>。菌丝体分室系统采用微孔筛支撑,孔径小于细根直径却大于共生真菌菌丝的直径,可以选择性地使共生真菌的菌丝生长进入分室系统而排除根的干扰<sup>[18]</sup>。因此,在近自然条件下测定菌根真菌的呼吸速率以及其对凋落物分解的影响成为可能。本文系统地分析了国内外有关菌根真菌对土壤碳排放以及凋落物分解的影响,并对菌根真菌如何影响上述两个过程以及这种影响如何受到环境变化的制约做了全面的分析,并对已有研究存在的问题和未来的研究方向提出了展望。

## 1 菌根真菌对土壤呼吸碳排放的贡献

### 1.1 菌根真菌在碳排放中的作用

菌根真菌通过调节植物对营养的吸收<sup>[19-21]</sup>、植物群落组成和多样性<sup>[22-23]</sup>、碳向地下的分配<sup>[11,24]</sup>、土壤碳输入<sup>[25]</sup>、土壤结构<sup>[26-27]</sup>以及细根的分解<sup>[28-29]</sup>来改变植物、群落和生态系统对全球变化的响应<sup>[9,30]</sup>。尽管菌根真菌在植物-土壤界面上处于十分关键的位置,但它们对土壤碳排放的贡献却经常在生态系统对全球环境变化的响应研究中被忽视<sup>[31-32]</sup>。菌根真菌的侵染状况很可能是决定呼吸速率的关键因素。室内的控制实验表明菌根真菌呼吸可消耗植物每天固定光合产物的 2%–17%,因宿主和菌根

真菌的种类、年龄、侵染阶段以及环境条件而异<sup>[8]</sup>;共生真菌侵染的根系比未被侵染的根系具有更高的呼吸速率<sup>[33-35]</sup>。

已开展的关于菌根真菌呼吸的实验多在室内条件或温室中进行,选择的真菌大多是从砂土或较低有机质土壤中分离的单种真菌。例如 Koch 等(2007)通过对植物幼苗接种菌根真菌,分别比较有无菌根真菌侵染的植物根系的呼吸速率,从而间接估算菌根真菌对土壤呼吸的贡献<sup>[36]</sup>。然而,室内控制实验很难反映自然环境的真实情况。在自然情况下根系通常被多种真菌入侵,环境条件在空间和时间上都存在极大的异质性;最常用的菌根真菌种类也许不能代表实地的有生态重要性的种类<sup>[25]</sup>。近年来,分室技术作为一种较为简便的方法,逐渐被应用到野外原位观测共生真菌对地下碳过程影响的研究中<sup>[7,18,37]</sup>。分室技术的原理是利用了真菌菌丝和植物根系直径的相对大小,能有效地隔断植物根系,但可以让真菌菌丝通过,使真菌菌丝和植物根系有效地分离。采用野外原位分室技术,发现共生真菌的呼吸占土壤总呼吸的 3%–27%,例如在温带常绿针叶和阔叶林,菌根真菌呼吸分别占土壤总呼吸的 3%–25%<sup>[38-39]</sup>,温带草地 27%<sup>[40]</sup>,热带森林 14%<sup>[41]</sup>,温带农田 6%<sup>[42]</sup>。这些研究表明了共生真菌是土壤释放 CO<sub>2</sub> 的一个不可忽视的来源。

### 1.2 菌根真菌呼吸的碳排放对环境变化的响应

菌根真菌呼吸的碳排放对环境变化的响应一方面取决于其对环境变化的直接响应,另一方面还取决于菌根真菌通过影响地下碳分配的间接响应。两者的共同作用可能决定了菌根真菌呼吸对环境变化的响应。

**1.2.1 菌根真菌影响土壤呼吸对环境变化的响应:**菌根真菌的侵染很可能改变土壤呼吸对环

境变化的响应。来自幼苗的短期控制实验表明, 菌根真菌呼吸对光照、养分水平、温度和湿度等环境变化均会产生不同程度的响应<sup>[9,36,42]</sup>。环境因子可能通过改变菌根真菌的群落组成来改变其碳排放。例如, 气候条件会影响丛枝菌根真菌和外生菌根真菌的分布, 进而影响碳排放。土壤 CO<sub>2</sub> 释放的年际变化在外生菌根真菌侵染为主的生态系统中, 主要由年均温所影响; 而丛枝菌根真菌占优势的生态系统中, 主要受年降水的影响<sup>[12]</sup>。

菌根真菌是专性共生者, 它主要依靠共生植物供给生长所需的碳源, 因此碳源的数量会影响它的生长。光直接影响植物的光合作用, 从而影响光合产物的数量, 间接作用于菌根真菌的生长<sup>[43]</sup>。Moyano 等(2007)研究了山毛榉和云杉林下的土壤呼吸, 发现光合作用对菌根真菌呼吸有明显促进作用<sup>[42]</sup>。这一响应已被多个实验证实<sup>[44-46]</sup>。此外, 外生菌根真菌呼吸对光合产物的依赖高于根呼吸<sup>[47]</sup>, 因为根有较大的碳储备。这种依赖甚至驱动了光合产物向地下的分配, 并且光合产物向丛枝菌根真菌的碳分配要早于对根系的分配<sup>[46]</sup>。由于地上光合产物向地下输送需要一定的时间, 因此, 光合作用与菌根真菌呼吸的峰值之间存在一定的时滞, 短则几小时<sup>[48]</sup>, 长则几天。

由于菌根真菌在植物养分吸收中所起到的关键作用<sup>[49]</sup>, 菌根真菌呼吸很可能对土壤营养可获得性的变化非常敏感<sup>[8]</sup>。全球化的氮沉降引起的土壤营养条件的改变很可能对菌根真菌呼吸产生显著的影响。一方面, 随矿质营养的增加, 由于增加的离子吸收和运输, 共生真菌的呼吸很可能增加<sup>[49]</sup>; 另一方面, 矿质营养的增加也可能减少共生真菌的侵染<sup>[51-53]</sup>和真菌生物量<sup>[53-55]</sup>, 减少菌根真菌呼吸。

在全球变暖的背景下, 菌根真菌对温度变

化的响应很可能不同于其他呼吸组分。研究表明在一定温度范围内, 菌根真菌的活力随温度上升而增强, 当温度处于 25 °C-30 °C 时菌根真菌的活性最强, 超出这一温度范围会引起菌根真菌活力下降。同时温度也影响着菌根真菌的呼吸速率, 在 0 °C-45 °C 范围内菌根真菌的呼吸速率随温度呈现上升趋势<sup>[56]</sup>。此外, 温度升高促进菌根真菌菌丝体的生长, 可能也会对菌根真菌的呼吸速率产生影响<sup>[43,57]</sup>。通常采用  $Q_{10}$ , 即温度增长 10 °C 时呼吸速率增加的倍数来表征呼吸的温度敏感性。该值具有季节变化, 并且和植物生长、菌根真菌呼吸和根际呼吸有关, 但现有的研究未能得出一致的结论。一些实验表明, 温度能够直接增强菌根真菌活力<sup>[55]</sup>或者通过增加菌根真菌生物量来提高呼吸速率<sup>[58]</sup>。但是, 大多数实验并没有观测到菌根真菌呼吸对温度变化的响应<sup>[38,42-43]</sup>, 即使生物量增加, 每单位生物量的呼吸速率也不变<sup>[39]</sup>。这可能是由于菌根真菌对温度的适应<sup>[43,57]</sup>。因此, 菌根真菌的呼吸不能简单地由温度来预测, 这也意味着目前对一些生态系统的模型在这方面需要有所改进。

多数实验一致认为菌根真菌的呼吸对土壤湿度有较高的敏感性, 干旱通过降低菌根真菌的呼吸底物可利用性影响呼吸<sup>[42-43]</sup>。当湿度增加时呼吸速率也增加<sup>[38,57,59]</sup>。当矿物质层土壤湿度低于 15% 时, 外生菌根真菌活力受限严重, 因为它们在表层土壤最为丰富, 因此也最容易受干燥的侵袭<sup>[56]</sup>。但一些外生菌根真菌能够在低活力状态下抵抗干旱, 并且能在重新润湿时快速恢复活力<sup>[59]</sup>, 这可能是由于植物为菌根提供水分来克服短时期的干旱<sup>[59]</sup>。

**1.2.2 菌根真菌影响植物在地下的碳分配:** 菌根真菌会增加植物在地下的碳分配。通过对多年生黑麦草的丛枝菌根真菌的研究表明, 菌根

真菌引起了占每日总光合作用 3%的碳流入植物的地下部分, 增加其碳储存; 此外还增加了 16%的根-土壤系统的呼吸消耗<sup>[8]</sup>。另一项在针叶林中进行的实验也支持这种看法<sup>[11]</sup>。这些实验表明菌根植物会将固定的碳转移到快速转化的库中, 如细根和菌根真菌的菌丝中等, 并且增加它们的呼吸。植物在生长过程中分配给菌根真菌的碳的数量相当可观。外生菌根真菌的碳分配与地下净初级生产力呈线性关系<sup>[10]</sup>。对于某些森林生态系统, 外生菌根真菌的生物量甚至达到了土壤微生物量的 1/3<sup>[6]</sup>、土壤真菌生物量的 47%–84%<sup>[61]</sup>。在挪威云杉林中, 从土壤表层到表层以下 70 cm 的范围内, 外生菌根真菌的生物量约为 4 800–5 800 kg/km<sup>2</sup>, 和植物根对生物量的贡献属于同一数量级<sup>[62]</sup>。

菌根真菌对植物地下碳分配的作用还受土壤养分水平的影响。当土壤养分如氮、磷、硫供给减少时, 地下碳分配将会增加, 而镁或钾供给减少, 地下碳分配则会减少<sup>[63]</sup>。当菌根植物生长的环境中营养供给增加, 植物的生长将会适应供给增加的速度。此时植物从菌根真菌中获取养分相对减少, 使得菌根真菌获得的碳分配也相应减少<sup>[64]</sup>。

## 2 菌根真菌对凋落物分解的影响

### 2.1 菌根真菌对凋落物分解速率的影响

Gadgil 和 Gadgil (1971)的研究发现菌根真菌不从凋落物中获取能量, 而是在凋落物中进行休眠, 并通过利用根的分泌物生长, 抑制了土壤微生物的活性以及整个生态系统的碳循环速率<sup>[9]</sup>, 从而减缓了土壤微生物对凋落物的分解, 这被称为“Gadgil effect”<sup>[65]</sup>。随后, Olsson 等(1996)也发现菌根真菌的菌丝降低了砂土中的细菌活性<sup>[66]</sup>。

Gadgil 和 Gadgil (1971)还发现外生菌根真

菌抑制凋落物分解速率的原因可能是由于菌根真菌和腐生微生物对营养物质产生竞争<sup>[66]</sup>。Cuenca 等(1986)在委内瑞拉咖啡种植园的研究得出了与 Gadgil 和 Gadgil (1971)相似的实验结论<sup>[67]</sup>。相反, 在瑞典的北温带和北方针叶林并没有发现凋落物的周转受菌根真菌的抑制<sup>[68–69]</sup>, 这反映出该机理并不具有普适性。而且, 有研究认为, 外生菌根真菌并不能有效利用凋落物中的有机氮, 因此它可能并非直接与腐生微生物竞争有机氮, 而是依赖腐生微生物从难分解的有机物中获取氮<sup>[70]</sup>。故对营养物质的竞争并非“Gadgil effect”的唯一解释。

此外, 对“Gadgil effect”的另一种解释是, 凋落物水分含量随着外生菌根真菌密度的增长而降低, 从而影响凋落物的分解速率<sup>[71]</sup>。在干燥的季节, 土壤含水量的降低会对凋落物的分解产生显著的负效应。自然情况下根系密度与土壤水分呈负相关<sup>[72]</sup>。土壤水分含量低于某临界水平时, 腐生微生物的活力就会受到抑制<sup>[73]</sup>。Fioretto 等(1998)的研究表明凋落物分解速率主要是受可利用水分的限制, 腐生微生物活性以及菌根真菌生物量的降低均是由于凋落物成分的湿度较低造成的<sup>[74–75]</sup>。

然而, Hodge 等(2001)的研究发现, 一些丛枝菌根真菌能够提高凋落物的分解速率, 同时获取分解释放的无机氮, 有效利用分解产物, 促进菌丝生长, 从而不依赖寄主植物提供有机质<sup>[37]</sup>。这些结果也证明了丛枝菌根真菌具有一定的腐生能力, 但其中的机理还未知, 其他的菌根真菌是否具备该性能也不明确。菌丝能迅速地响应并生长进入土壤养分相对富裕的斑块, 还能通过释放胞外酶和有机酸, 加速土壤中的复杂有机物分解<sup>[12,59–60,76]</sup>。如 Pritsch 和 Garbaye (2011)发现菌根真菌能分泌磷酸酶、蛋白酶、纤维素酶、几丁质酶等物质, 促进动植

物残体中含碳、氮、磷的复杂分子的分解<sup>[77]</sup>。通过胞外酶, 欧石楠类菌根真菌甚至能够分解真菌的菌丝<sup>[77]</sup>。新近研究发现, 丛枝菌根真菌也能够分解土壤中的复杂有机物<sup>[77,79]</sup>。和一些易分解的有机质一样, 根际沉积能够增强微生物的活力, 提高微生物生物量, 从而加速土壤有机质的矿化。在美国赤松林的矿质土壤中发现外生菌根真菌定殖会刺激凋落物的分解<sup>[80]</sup>。刘远开等(2010)将红松的外生菌根真菌与凋落物混合培养, 发现凋落物中的氮、磷、钾等养分释放加快<sup>[81]</sup>。外生菌根真菌在有机质层中降低了土壤呼吸速率, 但在矿质层中刺激了凋落物的分解。

菌根真菌也能通过激发微生物活力间接加速分解。如 Langley 等(2006)发现, 外生菌根真菌的菌丝显著地提高了参与氮循环的微生物活力, 缩短了氮循环<sup>[29,82]</sup>。Fu 和 Cheng (2002)认为菌根真菌通过根际效应促进土壤微生物对土壤有机质的分解<sup>[83]</sup>。根际丰富的可利用底物能够增强微生物的活力, 提高微生物生物量和多样性, 从而加速土壤有机质的矿化。国内在油松林中开展的实验也发现了接种外生菌根真菌的植株其根际微生物具有更高的代谢活性和多样性<sup>[84]</sup>。

Talbot 等 (2008)在已有研究基础上提出三种假说以解释菌根真菌参与有机质分解的机制: (1) 计划 B 假说 (Pan-B), 即当植物光合作用降低而不能或减少对菌根真菌的碳源供给时, 菌根真菌则采用降解土壤有机质作为自身生长能源需求的生存策略; (2) 符合分解体 (Coincidental decomposer)假说: 即在无机营养匮乏的矿区土壤中, 菌根真菌则采取分解土壤有机质以满足自身生长的营养需求策略; (3) 引动作用 (Priming effects)假说: 即当植物供给菌根真菌的碳量增高时, 激发了菌根真菌的活

力, 并使之利用土壤有机碳。这三个假说都不认为土壤有机物是菌根真菌的主要碳源, 因此菌根真菌并不一定吸收所有胞外酶的分解产物, 这就为其它土壤分解者提供了底物<sup>[85]</sup>。

## 2.2 菌根真菌对根系及其分泌物的影响

根系凋落物作为地下分解过程的重要分解底物, 其数量和性质的改变受菌根真菌的影响。菌根真菌的数量能够改变根系的化学组成、形态学、生命周期以及根际的渗出, 从而间接地改变地下分解过程。但人们很少将菌根真菌作为影响根系凋落物分解的因素之一, 因此该过程仍缺乏直接的定性和定量证据。

菌根真菌能保护寄主根不受疾病和胁迫的侵害, 延长寄主根的生命周期。据研究, 菌根真菌侵染的植物根系平均寿命为 507 d, 远高于无侵染植物根的寿命(294 d)<sup>[86]</sup>。同时, 菌根真菌也对根的周转速率有显著的影响<sup>[87]</sup>。与同径级的细根相比, 具菌根真菌侵染的植物细根周转速率较慢, 约为 0.94/a, 而不具共生真菌侵染的植物细根周转速率为 2.02/a。因此在一定时间内, 菌根真菌降低了由根系凋落物输入土壤的分解底物。

菌根真菌还决定细根凋落物的分解速率。近年来的许多研究表明, 细根凋落物的分解速率较粗根更慢<sup>[88-91]</sup>。Langley 和 Hungate (2003)<sup>[92]</sup>认为菌根真菌从形态层面上影响了根系的分解速率, 即外生菌根真菌和丛枝菌根真菌都能够以不同的方式改变根系形态。外生菌根真菌能形成大量的鞘状结构包裹住细根<sup>[93]</sup>, 在细根外围组成一层不易被分解的几丁质鞘。丛枝菌根真菌尽管缺少复杂的结构, 但它含有较少的可溶性碳水化合物以及较多的不可溶酸, 使得细根的分解速率也较粗根慢。二者都降低了细根凋落物的分解速率, 但相比而言, 外生菌根真菌具有更厚的细胞壁, 比丛枝菌根

真菌活得更久,分解速率也更慢<sup>[94]</sup>。Robinson等(1999)对菌根真菌的定性分析表明,最容易被分解的根是无菌根真菌侵染的根,接下来是具有丛枝菌根真菌侵染的种类。最难分解的是外生菌根真菌侵染严重的种类,侵染较轻的种类次之<sup>[95]</sup>。

由于凋落物的分解速率会受其氮浓度和磷浓度的影响<sup>[96]</sup>,因此菌根真菌还能通过改变根系凋落物的化学计量比来改变凋落物的分解速率。具有外生菌根真菌侵染的植物根系比起没被侵染的根系有更多的氮<sup>[9]</sup>。这本应使之具有更高的分解速率,但是这些氮是以难分解的形式存在的,因此氮增加的净效应或许是降低凋落物分解速率。Langley等(2006)证实了这种解释,即具菌根真菌的植物根形成的凋落物不仅没有释放氮,还固定了15%的氮,而无菌根真菌侵染的植物根系形成的凋落物中氮持续减少<sup>[29]</sup>。显然,尽管具菌根真菌的凋落物中氮相当充裕,但这些氮对于土壤中其他的微生物或植物都是难以利用的<sup>[78]</sup>。

根系分泌物是根际微生物分解的重要底物。它们的数量和组成能够影响地下分解速率和过程。而菌根真菌也能够影响甚至调节根系分泌物,从而间接影响地下分解过程。无论是草本还是木本植物,菌根真菌的侵染都会增加根系分泌物的总量<sup>[12-13]</sup>。根的分泌物分为基础分泌(Basal exudation)和控制分泌,前者是由于被动扩散引起的,而后者则是在植物控制下进行的。糖等不带电荷的小分子很可能通过前一种方式进入根际。理论上,只要是根中的可溶性成分都能进入根际,尤其是分子量低的化合物如糖、氨基酸和一切有机酸<sup>[97]</sup>。由于菌根真菌增加植物在地下的碳分配<sup>[93]</sup>,因此它可以藉此增加根际分泌物。另外,菌根真菌也可能通过分泌植物激素<sup>[98]</sup>或者直接破坏植物根系<sup>[95]</sup>来

增加植物的根际分泌物。但这些分泌物多少来自植物,多少来自菌根真菌,尚不明确。菌根真菌还可能会影响根际分泌物的种类。Schwab等(1984)研究了3种具有丛枝菌根真菌的植物(高粱、番茄和酸橙)和3种不具有此种菌根真菌的植物(蒿藜、商陆和皂质草),发现前者的根系分泌物含有较多的碳水化合物<sup>[99]</sup>。此外,根际中氨基酸的浓度也因菌根真菌的侵染而显著增加<sup>[12]</sup>。Harley(1985)的研究认为,外生菌根真菌分泌的蛋白质多为蛋白水解酶、纤维素酶和木质素酶<sup>[100]</sup>。

### 3 展望

#### 3.1 现有实验技术与方法的局限性

尽管菌根真菌在植物-土壤界面上处于十分关键的位置,然而它们对土壤呼吸的贡献极少在野外被原位观测,现有的研究报道十分有限,亟需开展进一步的研究揭示菌根真菌在地下碳释放中的作用。野外实验虽然能够在一定程度上反映自然的情况,但由于无法避免对自然条件的扰动,且研究对象涉及多个变量的共变性,如土壤温度和水分,使得这些变量的效应难以单独研究。而多个菌种甚至群落水平的变化,涉及到种间的相互作用,使得研究者们难以阐明这种变化的内在机制。因此,研究者可以采用实验室控制微观实验和野外控制宏观实验相结合的方法来进行研究根和菌根真菌之间的共生关系,探索菌根真菌影响凋落物分解的过程机理。

#### 3.2 菌根真菌呼吸对土壤碳排放的贡献以及对环境变化的响应尚不明确

菌根真菌的侵染状况很可能改变土壤呼吸对环境变化的响应。已有的研究结论大都来自幼苗在室内短期的控制实验。这种建立在个体水平的短期室内控制实验很难外推到自然群落

中菌根真菌呼吸对环境变化的响应。自然条件下, 菌根真菌呼吸具有显著的季节动态, 很可能对土壤温度、湿度及光照呈现出同根呼吸不同的响应; 此外, 菌根真菌在不同季节的群落组成, 也可能影响呼吸速率的季节动态。然而, 菌根真菌呼吸时空动态的驱动因素尚不清楚。尤其是菌根真菌呼吸对于温度变化的响应尚不明确。因为菌根真菌对温度变化的反应可能很大程度上反映的是植物对温度的响应, 而菌根真菌也能独立于植物对温度变化作出响应。然而, 目前我们还无法确定菌根真菌的哪些变化反映的是植物的响应。另外, 野外观测到的菌根真菌呼吸和温度之间存在的相关性也可能是温度和其他环境因子综合作用的结果。因此, 原位开展菌根真菌呼吸的碳排放对环境变化响应的研究, 对于准确地预测土壤碳库对全球变化的响应以及理解环境变化和土壤过程之间反馈的性质和程度至关重要。未来的研究也应当细化研究对象的功能组, 如不同生长阶段、具有不同营养需求的菌根真菌对环境变化的响应。除了积累相关的实验数据, 还应该在分子水平上研究菌根真菌对环境变化的响应, 包括菌丝的化学计量变化等。此外, 菌根真菌影响其他土壤呼吸组分的程度、方向和机制仍未受到足够重视, 且严重受到实验方法的制约, 因此开发有效的实验方法并积累重要的实验数据十分迫切。

### 3.3 菌根真菌影响凋落物分解的机制仍需完善

分解发生在复杂的环境条件下, 不仅仅包括腐生真菌, 还有根系以及菌根真菌。影响凋落物分解速率的环境因素有很多, 包括温度、湿度、土壤营养物质的含量, 这些因素的影响机理已经得到了充分的研究。但是已有的针对菌根真菌影响分解过程机理的研究并没有得出

一致的结论。不同的菌根真菌如外生菌根真菌以及丛枝菌根真菌, 具有相当不同的形态和理化特性, 因此它们对分解过程的影响应该要分别研究, 但很少有实验在研究凋落物质量时考虑到菌根真菌的共生情况, 如侵染程度和几丁质含量等。此外, 至今为止仍没有实验将菌根真菌作为一种单独的分类来研究其分解, 因此, 目前还十分缺乏关于菌根真菌影响分解速率的研究, 这极大地限制了相关假说的可靠性。尽管实验室的接种和控制实验已经对菌根真菌如何影响地下碳的质量与过程提出了大致的机制, 但菌根真菌的菌丝及其分泌物对地下过程的影响仍然难以解明。

因此, 菌根真菌在土壤碳排放和凋落物分解过程中所起到的具体作用目前还没有定论, 其中很多过程机理都还不清晰。人们对环境变化如何作用于菌根真菌, 从而影响土壤呼吸与凋落物分解的研究还较少, 并且研究方法不统一, 实验结果不具有可比性。因此, 未来还需要更多的实验和采用统一的实验方法来探究不同的影响因素及其作用机理, 进行不同尺度不同环境梯度的野外试验, 从广度和深度上加强菌根真菌与土壤碳排放和凋落物分解之间相互影响的研究。

## 参 考 文 献

- [1] Wang W, Chen WL, Wang SP. Forest soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components: Global patterns and responses to temperature and precipitation[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(8): 1236–1244.
- [2] Wang W, Fang JY. Soil respiration and human effects on global grasslands[J]. *Global and Planetary Change*, 2009, 67(1/2): 20–28.
- [3] Wang W, Peng SH, Fang JY. Root respiration and its relation to nutrient contents in soil and root and



- EVI among 8 ecosystems, northern China[J]. *Plant and Soil*, 2010, 333(1/2): 391–401.
- [4] Schmidt MWI, Torn MS, Abiven S, et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property[J]. *Nature*, 2011, 478(7367): 49–56.
- [5] Ryan MG, Law BE. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration[J]. *Biogeochemistry*, 2005, 73(1): 3–27.
- [6] Staddon PL, Heinemeyer A, Fitter AH. Mycorrhizas and global environmental change: research at different scales[J]. *Plant and Soil*, 2002, 244(1/2): 253–261.
- [7] Leake J, Johnson D, Donnelly D, et al. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning[C]. *Canadian Journal of Botany*, 2004, 82(8): 1016–1045.
- [8] Bryla DR, Eissenstat DM. Respiratory costs of mycorrhizal associations[A]//*Advances in Photosynthesis and Respiration*[M]. 2005, 18: 207–224.
- [9] Langley JA, Dijkstra P, Drake BG, et al. Ecotomycorrhizal colonization, biomass, and production in a regenerating scrub oak forest in response to elevated CO<sub>2</sub>[J]. *Ecosystems*, 2003, 6(5): 424–430.
- [10] Grimoldi AA, Kavanova M, Lattanzi FA, et al. Arbuscular mycorrhizal colonization on carbon economy in perennial ryegrass: quantification by CO<sub>2</sub>-<sup>13</sup>C/CO<sub>2</sub>-<sup>12</sup>C steady-state labelling and gas exchange[J]. *New Phytologist*, 2006, 172(3): 544–553.
- [11] Rygielwicz PT, Andersen CP. Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated below ground[J]. *Nature*, 1994, 369(6475): 58–60.
- [12] Snellgrove RC, Splittstoesser WE, Stribley DP, et al. The distribution of carbon and the demand of the fungal symbiont in leek plants with vesicular arbuscular mycorrhizas[J]. *New Phytologist*, 1982, 92(1): 75–87.
- [13] Leyval C, Berthelin J. Rhizodeposition and net release of soluble organic-compounds by pine and beech seedlings inoculated with rhizobacteria and ectomycorrhizal fungi[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1993, 15(4): 259–267.
- [14] Jentschke G, Brandes B, Kuhn AJ, et al. Interdependence of phosphorus, nitrogen, potassium and magnesium translocation by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*[J]. *New Phytologist*, 2001, 149(2): 327–337.
- [15] Gavito ME, Olsson PA. Allocation of plant carbon to foraging and storage in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, 45(2): 181–187.
- [16] Cheng WX, Gutknecht J, Keck D, et al. Scaling rhizosphere respiration and priming effect from single plants to field ecosystems[R]. *Kearney Foundation of Soil Science: Understanding and Managing Soil-Ecosystem Functions Across Spatial and Temporal Scales*, 2006.
- [17] Kuzyakov Y. Sources of CO<sub>2</sub> efflux from soil and review of partitioning methods[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(9): 425–448.
- [18] Johnson D, Leake JR, Read DJ. Novel in-growth core system enables functional studies of grassland mycorrhizal mycelial networks[J]. *New Phytologist*, 2001, 152(3): 555–562.
- [19] Wilson GWT, Hartnett DC. Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tallgrass prairie microcosms[J]. *American Journal of Botany*, 1997, 84(4): 478–482.
- [20] 赵文智, 程国栋. 菌根及其在荒漠化土地恢复中的应用[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(6): 947–950.
- [21] 于富强, 刘培贵. 外生菌根研究及应用的回顾与展望[J]. *生态学报*, 2002, 22(12): 2217–2225.
- [22] Hartnett DC, Wilson GW. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie[J]. *Ecology*, 1999, 80: 1187–1195.
- [23] 梁宇, 郭良栋, 马克平. 菌根真菌在生态系统中的作用[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(6): 739–745.
- [24] 苑学霞, 林先贵, 尹睿, 等. 菌根真菌对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2005, 11(5): 627–631.
- [25] Perez-Moreno J, Read DJ. Nutrient transfer from soil nematodes to plants: a direct pathway provided by the mycorrhizal mycelial network[J]. *Plant Cell*

- Environment, 2001, 24(11): 1219–1226.
- [26] Rillig MC, Wright SF, Allen MF, et al. Rise in carbon dioxide changes soil structure[J]. Nature, 1999, 400(6745): 628.
- [27] Staddon PL, Heinemeyer A, Fitter AH. Mycorrhizas and global environmental change: research at different scales[J]. Plant and Soil, 2002, 244(1/2): 253–261.
- [28] Bending GD. Litter decomposition, ectomycorrhizal roots and the ‘Gadgil’ effect[J]. New Phytologist, 2003, 158(2): 227–238.
- [29] Langley JA, Chapman SK, Hungate BA. Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition: the post-mortem fungal legacy[J]. Ecology Letters, 2006, 9(8): 955–959.
- [30] Hobbie EA. Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies[J]. Ecology, 2006, 87(3): 563–569.
- [31] Clemmensen KE, Michelsen A, Jonasson S, et al. Increased ectomycorrhizal fungal abundance after long-term fertilization and warming of two arctic tundra ecosystems[J]. New Phytologist, 2006, 171(2): 391–404.
- [32] Chapin III FS, McFarland J, McGuire AD, et al. The changing global carbon cycle: linking plant-soil carbon dynamics to global consequences[J]. Journal of Ecology, 2009, 97(5): 840–850.
- [33] Langley JA, Johnson NC, Koch GW. Mycorrhizal status influences the rate but not the temperature sensitivity of soil respiration[J]. Plant and Soil, 2005, 277(1/2): 335–344.
- [34] Valentine AJ, Kleinert A. Respiratory responses of arbuscular mycorrhizal roots to short-term alleviation of P deficiency[J]. Mycorrhiza, 2007, 17(2): 137–143.
- [35] Atkin OK, Sherlock D, Fitter AH, et al. Temperature dependence of respiration in roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. New Phytologist, 2009, 182(1): 188–199.
- [36] Koch N, Andersen CR, Raidl S, et al. Temperature-respiration relationships differ in mycorrhizal and non-mycorrhizal root systems of *Picea abies* (L.) Karst[J]. Plant Biology, 2007, 9(4): 545–549.
- [37] Hodge A, Campbell CD, Fitter AH. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material[J]. Nature, 2001, 413(6853): 297–299.
- [38] Heinemeyer A, Hartley IP, Evans SP, et al. Forest soil CO<sub>2</sub> flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas[J]. Global Change Biology, 2007, 13(8): 1786–1797.
- [39] Heinemeyer A, Wilkinson M, Vargas R, et al. Exploring the “overflow tap” theory: linking forest soil CO<sub>2</sub> fluxes and individual mycorrhizosphere components to photosynthesis[J]. Biogeosciences, 2012, 9(1): 79–95.
- [40] Heinemeyer A, Tortorella D, Petrovicova B, et al. Partitioning of soil CO<sub>2</sub> flux components in a temperate grassland ecosystem[J]. European Journal of Soil Science, 2012, 63(2): 249–260.
- [41] Nottingham AT, Turner BL, Winter K, et al. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest[J]. New Phytologist, 2010, 186(4): 957–967.
- [42] Moyano F, Kutsch W, Schulze E. Response of mycorrhizal, rhizosphere and soil basal respiration to temperature and photosynthesis in a barley field[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(4): 843–853.
- [43] Heinemeyer A, Ineson P, Ostle N, et al. Respiration of the external mycelium in the arbuscular mycorrhizal symbiosis shows strong dependence on recent photosynthates and acclimation to temperature[J]. New Phytologist, 2006, 171(1): 159–170.
- [44] Bhupinderpal S, Nordgren A, Lofvenius MO, et al. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal scots pine forest: extending observations beyond the first year[J]. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(8): 1287–1296.
- [45] Kuzyakov Y, Cheng W. Photosynthesis controls of CO<sub>2</sub> efflux from maize rhizosphere[J]. Plant and Soil, 2004, 263(1/2): 85–99.

- [46] Johnson D, Leake JR, Ostle N, et al. *In situ*  $^{13}\text{CO}_2$  pulse-labeling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil[J]. *New Phytologist*, 2002, 153(2): 327–334.
- [47] Söderström B, Read DJ. Respiratory activity of intact and excised ectomycorrhizal mycelial systems growing in unsterilized soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(3): 231–236.
- [48] Tang JW, Baldocchi DD, Xu L. Tree photosynthesis modulates soil respiration on a diurnal time scale[J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(8): 1298–1304.
- [49] Smith SE, Read DJ. *Mycorrhizal Symbiosis* (2nd edn)[M]. New York: Academic Press, 1997.
- [50] Hughes JK, Hodge A, Fitter AH, et al. Mycorrhizal respiration: implications for global scaling relationships[J]. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(11): 583–588.
- [51] Frey SD, Knorr M, Parrent JL, et al. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 159–171.
- [52] Treseder KK. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric  $\text{CO}_2$  in field studies[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 347–355.
- [53] Sun Y, Gu JC, Zhuang HF, et al. Effects of ectomycorrhizal colonization and nitrogen fertilization on morphology of root tips in a *Larix gmelinii* plantation in northeastern China[J]. *Ecologia Research*, 2009, 25(2): 295–302.
- [54] Matthew D, McNulty WS, Fernandez IJ, et al. Nitrogen fertilization decreases forest soil fungal and bacterial biomass in three long-term experiments[J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222(1/3): 459–468.
- [55] Treseder KK. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1111–1120.
- [56] Pietikainen J, Pettersson M, Baath E. Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2005, 52(1): 49–58.
- [57] Malcolm GM, López-Gutiérrez JC, Koide RT, et al. Acclimation to temperature and temperature sensitivity of metabolism by ectomycorrhizal fungi[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(5): 1169–1180.
- [58] Moyano FE, Kutsch WL, Rebmann C. Soil respiration fluxes in relation to photosynthetic activity in broad-leaf and needle-leaf forest stands[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(1): 135–143.
- [59] Pigott CD. Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils[J]. *New Phytologist*, 1982, 92(4): 513–517.
- [60] Querejeta J, Egerton-Warburton LM, Allen MF. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying[J]. *Oecologia*, 2003, 134(1): 55–64.
- [61] Hogberg MN, Hogberg P. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil[J]. *New Phytologist*, 2002, 154(3): 791–795.
- [62] Baath E, Nilsson LO, Goransson H, et al. Can the extent of degradation of soil fungal mycelium during soil incubation be used to estimate ectomycorrhizal biomass in soil?[J]. *Soil Biology Biochemistry*, 2004, 36(12): 2105–2109.
- [63] Wikstrom F, Ericsson T. Allocation of mass in trees subject to nitrogen and magnesium limitation[J]. *Tree Physiology*, 1995, 15(5): 339–344.
- [64] Ingestad T, Lund AB. Theory and techniques for steady state mineral nutrition and growth of plants[J]. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1986, 1(1/4): 439–453.
- [65] Gadgil RL, Gadgil PD. Mycorrhiza and litter decomposition[J]. *Nature*, 1971, 233(5315): 133–135.
- [66] Olsson PA, Chalet M, Baath E, et al.

- Ectomycorrhizal mycelia reduce bacterial activity in a sandy soil[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1996, 21(2): 77–86.
- [67] Cuenca G, Aranguren J, Herrera R. Root-growth and litter decomposition in a coffee plantation under shade trees[J]. *Plant and Soil*, 1983, 71(1/3): 477–486.
- [68] Berg B, Lindberg T. Is litter decomposition retarded in the presence of mycorrhizal roots in forest soil?[R]. Uppsala: Swedish Coniferous Forest Project Internal Report, 1980, 95.
- [69] Staaf H. Litter decomposition in beech forests-effects of excluding tree roots[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1988, 6(4): 302–305.
- [70] Colpaert JV, VanLaere A. A comparison of the extracellular enzyme activities of two ectomycorrhizal and a leaf-saprotrophic basidiomycete colonizing beech leaf litter[J]. *New Phytologist*, 1996, 134(1): 133–141.
- [71] Koide RT, Wu T. Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation[J]. *New Phytologist*, 2003, 158(2): 401–407.
- [72] Parmelee RW, Ehrenfeld JG, Tate RL. Effects of pine roots on microorganisms, fauna, and nitrogen availability in two soil horizons of a coniferous forest spodosol[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1993, 15(2): 113–119.
- [73] Swift MJ, Heal OW, Anderson JM. Decomposition in terrestrial ecosystems[M]. City of Los Angeles: University of California Press, 1979.
- [74] Fioretto A, Musacchio A, Andolfi G, et al. Decomposition dynamics of litters of various pine species in a Corsican pine forest[J]. *Soil Biology Biochemistry*, 1998, 30(6): 721–727.
- [75] Reichstein M, Tenhunen JD, Roupsard O, et al. Ecosystem respiration in two mediterranean evergreen holm oak forests: drought effects and decomposition dynamics[J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(1): 27–39.
- [76] Gavito ME, Olsson PA. Allocation of plant carbon to foraging and storage in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, 45(2): 181–187.
- [77] Pritsch K, Garbaye J. Enzyme secretion by ECM fungi and exploitation of mineral nutrients from soil organic matter[J]. *Annals of Forest Science*, 2011, 68(1): 25–32.
- [78] Kerley SJ, Read DJ. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae XX. Plant and mycorrhizal necromass as nitrogenous substrates for the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* and its host[J]. *New Phytologist*, 1998, 139(2): 353–360.
- [79] Tu C, Booker FL, Watson DM, et al. Mycorrhizal mediation of plant N acquisition and residue decomposition: impact of mineral N inputs[J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(5), 793–803.
- [80] Zhu WX, Ehrenfeld JG. The effects of mycorrhizal roots on litter decomposition, soil biota, and nutrients in a spodosolic soil[J]. *Plant and Soil*, 1996, 179(1): 109–118.
- [81] 刘远开. 红松外生菌根真菌与凋落物分解相关性研究[D]. 哈尔滨: 黑龙江大学硕士学位论文, 2010.
- [82] Lindahl BO, Taylor AF, Finlay RD. Defining nutritional constraints on carbon cycling in boreal forests — towards a less ‘phytcentric’ perspective[J]. *Plant and Soil*, 2002, 242(1): 123–135.
- [83] Fu SL, Cheng WX. Rhizosphere priming effects on the decomposition of soil organic matter in C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub> grassland soils[J]. *Plant and Soil*, 2002, 238(2): 289–294.
- [84] 张海涵. 林木菌根真菌与土壤微生物相互关系的研究[D]. 西安: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2008.
- [85] Talbot JM, Allison SD, Treseder KK. Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change[J]. *Functional Ecology*, 2008, 22(6): 955–963.
- [86] King JS, Albaugh TJ, Allen HL, et al. Below-ground carbon in put to soil is control led by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine[J]. *New Phytologist*, 2002, 154(2): 389–398.

- [87] Fogel R. Mycorrhizae and nutrient cycling in natural forest ecosystems[J]. *New Phytologist*, 1980, 86(2): 199–212.
- [88] McLaugherty CA, Aber JD, Melillo JM. Decomposition dynamics of fine roots in forested ecosystems[J]. *Oikos*, 1984, 42(3): 378–386.
- [89] Burke MK, Raynal DJ. Fine-root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem[J]. *Plant and Soil*, 1994, 162(1): 135–146.
- [90] Lohmus K, Ivask M. Decomposition and nitrogen dynamics of fine roots of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) at different sites[J]. *Plant and Soil*, 1995(168): 89–94.
- [91] Fan P, Guo D. Slow decomposition of lower order roots: a key mechanism of root carbon and nutrient retention in the soil[J]. *Oecologia*, 2010, 163(2): 509–515.
- [92] Langley JA, Hungate BA. Mycorrhizal controls on belowground litter quality[J]. *Ecology*, 2003, 84(9): 2302–2312.
- [93] Shachar-Hill Y, Pfeffer PE, Douds D, et al. Partitioning of intermediary carbon metabolism in vesicular-arbuscular mycorrhizal leek[J]. *Plant Physiology*, 1995, 108(1): 7–15.
- [94] Harley JL. Fungi in ecosystems[J]. *Journal of Ecology*, 1971, 59(3): 653–668.
- [95] Robinson CH, Kirkham JB, Littlewood R. Decomposition of root mixtures from high arctic plants: a microcosm study[J]. *Soil Biology Biochemistry*, 1999, 31(8): 1101–1108.
- [96] Liu P, Sun OJ, Huang J, et al. Nonadditive effects of litter mixtures on decomposition and correlation with initial litter N and P concentrations in grassland plant species of northern China[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2007, 44(1): 211–216.
- [97] Jones DL, Hodge A, Kuzyakov Y. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition[J]. *New Phytologist*, 2004, 163(3): 459–480.
- [98] Bowen GD. The ecology of ectomycorrhiza formation and functioning[J]. *Plant and Soil*, 1994, 159(1): 61–67.
- [99] Schwab SM, Leonard RT, Menge JA. Quantitative and qualitative comparison of root exudates of mycorrhizal and nonmycorrhizal plant-species[J]. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 1984, 62(6): 1227–1231.
- [100] Harley JL. Specificity and penetration of tissues by mycorrhizal fungi[J]. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences-Plant Sciences*, 1985, 94(2/3): 99–109.