

研究报告

中国丛枝菌根真菌分子多样性

王永明^{1Δ} 范洁群^{2Δ} 石兆勇^{1,3*}

(1. 河南科技大学农学院 河南 洛阳 471023)

(2. 上海市农业科学院 上海 201403)

(3. 河南省洛阳市植物营养与环境生态重点实验室 河南 洛阳 471023)

摘要:【背景】随着分子生物学技术的发展,通过分子生物学方法鉴定丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)多样性的研究越来越多。目前,AMF在全球的分子多样性及其分布已引起关注,但在我国关于AMF分子多样性的研究进展状况尚未见报道。【目的】探究我国AMF分子多样性及其分布,研究不同气候区域以及不同生态系统中AMF分子多样性并揭示其分布规律,为我国AMF在分子水平上的研究提供基础数据。【方法】利用Davison于2015年发表于“Science”上的一篇有关全球AMF分子多样性的数据库,选用中国AMF多样性的数据,并补充了近年来已发表的该数据库中未涉及的数据,建立中国AMF分子多样性的新数据库。【结果】共得到145个分子生物学鉴定出的虚拟种(Virtual taxa, VT),隶属于8科12属。对于不同生态系统而言,草地生态系统中AMF的分子多样性最高,占到总VT数的60.7%,人为生态系统和森林生态系统也分别达到55.2%和43.4%。同样,AMF的VT数也随气候区域的不同而有所变化,温带气候区域所占比例最高(64.1%),亚热带气候区域次之(60.7%),极北气候区域最少(20.7%)。而对于根系和土壤样品中AMF的分子多样性而言,根系样品中发现的AMF分子多样性(80.0%)高于土壤中AMF的分子多样性(48.3%)。进一步对不同生态系统、气候区域和样品来源分别在属的水平上进行研究,同样也存在一定的差异。【结论】我国具有丰富的AMF分子多样性,且不同气候区域、生态系统以及样品来源都影响着AMF的分子多样性及其分布。

关键词: 丛枝菌根, 虚拟种(VT), 多样性

Foundation items: National Natural Science Foundation of China (31670499); Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation of Chinese Academy of Sciences (201606); Foundation of Laboratory for Earth Surface Processes of Ministry of Education (201612); Program for Science and Technology Innovation Talents in Universities of Henan Province (18HASTIT013); Funds for Innovation Research Team in Henan University of Science and Technology (2015TTD002)

^ΔThese authors equally contributed to this work

*Corresponding author: Tel: 86-379-64282340; E-mail: shizy1116@126.com

Received: December 30, 2017; Accepted: August 06, 2018; Published online (www.cnki.net): September 11, 2018

基金项目: 国家自然科学基金(31670499); 中国科学院山地表生过程与生态调控重点实验室开放基金(201606); 地表过程分析与模拟教育部重点实验室开放基金(201612); 河南省高校创新人才项目(18HASTIT013); 河南科技大学厅级创新团队项目(2015TTD002)

^Δ对本文贡献相同

*通信作者: Tel: 86-379-64282340; E-mail: shizy1116@126.com

收稿日期: 2017-12-30; 接受日期: 2018-08-06; 网络首发日期(www.cnki.net): 2018-09-11

Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungal in China

WANG Yong-Ming^{1Δ} FAN Jie-Qun^{2Δ} SHI Zhao-Yong^{1,3*}

(1. College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471023, China)

(2. Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403, China)

(3. Luoyang Key Laboratory of Plant Nutrition and Environmental Ecology, Luoyang, Henan 471023, China)

Abstract: [Background] With cost reductions for DNA next generation sequencing, researchers have readily utilized these tools to identify taxonomic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). Globally, the molecular diversity and distribution of AMF in the world has attracted attention, whilst there has been little research on the molecular diversity of AMF at the regional scale in China. **[Objective]** We characterized the molecular diversity and distribution of AMF in China at different ecosystems (grassland, human-made, forest), climatic regions (temperate, subtropical, polar), and localized sampling strategy (DNA from roots or soil). **[Methods]** Based on Davison's AMF global database (2015), and supplemented some data published after 2015, a new AMF database was established on the molecular diversity at the regional scale in China. **[Results]** A total of 145 virtual taxa (VT) identified, belonging to 8 families and 12 genera. For ecosystems, the molecular richness of AMF in the grassland ecosystem was the highest, accounting for 60.7% of the total VT, with the human-made ecosystem and forest ecosystem also reached 55.2% and 43.4%, respectively. Similarly, the species richness of VTs in AMF also varies with the climatic region, with the highest percentage in the temperate climate (64.1%), followed by the subtropical climate (60.7%), and least in the polar climate (20.7%). VT richness of AMF was also influenced by sampling fractions from roots and soil, with richness of AMF found in root samples (80.0%) was higher than that of AMF in soil (48.3%). **[Conclusion]** China has high AMF molecular diversity as quantified by species richness, at different climatic regions, ecosystems, and sampling strategy at the regional and localized scale.

Keywords: Arbuscular mycorrhizas, Virtual taxa (VT), Diversity

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是一种自然界中广泛存在的能够形成植物-菌根互惠共生体的真菌,大约80%的植物根系中都存在丛枝菌根共生体^[1]。AMF在接受植物提供的碳水化合物化合物的同时,帮助植物吸收养分(尤其是磷)^[2];同时,还具有提高植物耐寒、耐旱、耐盐碱等功能。AMF是目前已探明的与植物关系最密切的土壤微生物之一^[3-5],是生物共生体系中的主导者^[6]。

对于AMF物种多样性的探索通常依据孢子形态的鉴定方法。该方法主要依靠从土壤中分离的AMF孢子进行鉴定,由于孢子形态受到生育时期和环境因素的影响,因而经常影响鉴定效果。此外,该方法依靠大量的知识储备以及过多的资料,如《VA菌根真菌鉴定手册》^[7]和一些在线资源:AMF保藏中心(INVAM; <http://invam.caf.wvu.edu/>)、波兰

农业大学AMF网站(<http://www.zor.zut.edu.pl/glomeromycota/>)等提供的较为权威且齐全的分类标准和信息,以至于该方法的效率和辨识度比较低^[8],并且有部分不能鉴定到种,仅能鉴定到属^[9],更大的局限是无法通过根系样品鉴定与之共生的AMF种类。可见,运用形态鉴定方法研究AMF的多样性存在一定的局限性。近年来随着分子生物学技术的发展^[10-13],使用引物扩增分析DNA序列的方法鉴定AMF常被应用^[14-17],同时有大量文献表明通过分子生物学方法可以鉴定出更多的AMF^[18-19],因此采用分子生物学的方法可以弥补或很好地解决形态学鉴定中存在的问题。王琚钢等^[20]指出未来有关AMF研究的发展方向之一是加大高通量测序的应用,依据这种方法获得的研究结果具有更高的准确性与更好的说服力。

王幼珊等^[21]指出全球已发现的通过形态学鉴定出的 AMF 种类约为 300 种, 对球囊菌门 AM 真菌的学名和中文名做了对比及更正, 促进了中国 AMF 分类、资源多样性和群落结构的研究。Davison 等^[18]在 2015 年以 NS31-AM1 引物区段为主, 收集了已发表的所有 AMF 序列, 在 97% 序列相似性水平上确定了 356 个 AMF 分子种, 以 Schüßler 建立的分类系统为依据, 建立了 Maarj AM 数据库 (<https://maarjambo-tany.ut.ee/>), 以孢子种相应区段 DNA 序列为参考, 将各分子种归类至属甚至种的水平, 称之为虚拟种(Virtual taxa, VT)。对于我国 AMF 的研究已有很多报道^[22-28], 其中王幼珊等较为系统地总结了 AMF 的形态分类基础上种的中英文名称的对应工作, 但在分子水平上的系统性研究尚未见报道, 为了了解我国范围内 AMF 在分子水平上多样性的变化, 本研究通过 Maarj 数据库中中国已报道的数据并结合其发表后的数据, 建立中国 AMF 分子多样性的数据库, 期望在分子水平上解释我国 AMF 多样性研究结果的特征。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本文数据来源于 Maarj 数据库^[18]中已报道的中国区域内 AMF 分子多样性数据; 并补充该数据库未涉及的已发表中国区域内 AMF 分子多样性的数据。

1.2 数据收集

对所下载的数据按照地点、经纬度、生态系统、生物群落、生活环境、温度带、科、属、种、VT 编号和样品来源共 11 个指标进行分类提取, 收录了安徽、广西、青海、甘肃、浙江、河南、山东、新疆、内蒙古、吉林、西藏、青海、江西和云南共 14 个省(自治区) 37 个地点共 691 组数据。

在中国知网上分别以题目中含有丛枝菌根(或 AM)和主题中含有分子(或多样性)对结果进行筛选, 选取 Maarj AM 数据库中未涉及的学术论文共 6 篇^[29-34], 在 SCI 数据库以主题中含有 Arbuscular mycorrhizal 和 China 进行搜索, 再对结果含有 DNA

(或 RNA)进行精炼, 筛选出 1 篇文献^[35]。同样, 对这 7 篇文献按照地点、经纬度、生态系统、生物群落、生活环境、温度带、科、属、种、VT 编号和样品来源共 11 个指标进行分类提取, 收录了河南、内蒙古、新疆、甘肃、黑龙江共 5 个省(自治区) 9 个地点共 131 组数据。通过将两者整合, 建立中国 AMF 分子多样性的新数据库。

1.3 数据处理

针对本研究中新建立的中国丛枝菌根真菌分子虚拟种的数据库, 对所包含的所有 AMF 的 VT, 按照最新的丛枝菌根真菌分类系统进行科和属水平上的归类。对于仅提供了 GenBank 登录号或测定序列的 AMF 则通过 Maarj AM 数据库 (<http://maarjam.botany.ut.ee/>)中关于 VT 登录号与 GenBank 登录号的对应关系进行确定。

为了使研究结果能更为准确地反映目前有关 AMF 分子多样性的研究现状, 对新建数据库收集的所有数据按照气候区域、生态系统和样品来源(根系和土壤)进一步分析 AMF 分子多样性的研究现状。在气候区域的划分过程中, 采用本研究主要数据来源的 Davison 所建立数据库中的划分标准, 所有的研究区域归属于 3 个气候区域, 分别是亚热带气候区域(Subtropics)、温带气候区域(Temperate)和极北气候区域(Boreal) (Boreal 的翻译来源于维基百科(Wikipedia, https://en.wikipedia.org/wiki/Subarctic_climate))。对后来补充的数据, 依据 Wikipedia 所给出的气候区域图划分为 3 个气候区域: 亚热带气候区域(Subtropics)、温带气候区域(Temperate)和极北气候区域(Boreal), 与 Davison 的划分保持一致。

2 结果与分析

2.1 我国丛枝菌根真菌分子虚拟种的多样性

对中国区域内已报道的 AMF 种类进行归类总结(表 1)可以看出, 在我国境内, 已发现的 AMF 虚拟种有 145 个, 隶属于 8 科 12 属。其中 *Glomus* 属在我国境内属于优势属, 其下所属虚拟种占到了所有虚拟种的 71.0%。

表 1 中国 AMF 虚拟种(VT)的多样性

Table 1 Diversity of AMF virtual taxa (VT) in China

科 Family	属(个) Genus (number)	虚拟种 (VT) Virtual taxa (VT)		
Acaulosporaceae	<i>Acaulospora</i> (10)	VTX00005, VTX00020, VTX00023, VTX00024, VTX00026, VTX00028, VTX00030, VTX00227, VTX00231, VTX00249		
Ambisporaceae	<i>Ambispora</i> (4)	VTX00241, VTX00242, VTX00283, VTX00405		
Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i> (4)	VTX00004, VTX00005, VTX00242, VTX00245		
	<i>Entrophospora</i> (1)	VTX00346		
Claroideoglomeraceae	<i>Claroideoglomerus</i> (6)	VTX00055, VTX00056, VTX00057, VTX00193, VTX00340, VTX00357		
Diversisporaceae	<i>Diversispora</i> (7)	VTX00054, VTX00060, VTX00062, VTX00263, VTX00347, VTX00356, VTX00380		
Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i> (1)	VTX00039		
	<i>Scutellospora</i> (3)	VTX00049, VTX00052, VTX00255		
Glomeraceae	<i>Glomus</i> (103)	VTX00053, VTX00063, VTX00064, VTX00065, VTX00067, VTX00069, VTX00070, VTX00074, VTX00080, VTX00083, VTX00084, VTX00089, VTX00090, VTX00092, VTX00093, VTX00098, VTX00100, VTX00103, VTX00104, VTX00105, VTX00107, VTX00108, VTX00109, VTX00113, VTX00114, VTX00115, VTX00117, VTX00122, VTX00124, VTX00125, VTX00128, VTX00129, VTX00130, VTX00135, VTX00137, VTX00140, VTX00143, VTX00151, VTX00156, VTX00159, VTX00160, VTX00165, VTX00166, VTX00167, VTX00172, VTX00177, VTX00180, VTX00181, VTX00185, VTX00187, VTX00188, VTX00191, VTX00194, VTX00199, VTX00200, VTX00204, VTX00212, VTX00214, VTX00219, VTX00222, VTX00224, VTX00247, VTX00248, VTX00256, VTX00259, VTX00264, VTX00265, VTX00268, VTX00270, VTX00287, VTX00291, VTX00295, VTX00296, VTX00301, VTX00304, VTX00307, VTX00309, VTX00310, VTX00312, VTX00315, VTX00319, VTX00323, VTX00325, VTX00329, VTX00331, VTX00334, VTX00342, VTX00362, VTX00369, VTX00370, VTX00371, VTX00373, VTX00383, VTX00387, VTX00393, VTX00395, VTX00397, VTX00409, VTX00410, VTX00412, VTX00417, VTX00419, VTX00422		
		<i>Rhizophagus</i> (1)	VTX00114	
		<i>Pacispora</i> (1)	VTX00284	
		Paraglomeraceae	<i>Paraglomerus</i> (4)	VTX00238, VTX00239, VTX00281, VTX00308

2.2 丛枝菌根真菌分子多样性的地点分布及其在不同生态系统中的多样性

研究地点信息, 包含其生态系统类型、气候区域以及经纬度等见表 2。对数据库中主要的 3 种菌根真菌所在生态系统: 草地生态系统(Grassland ecosystem)、森林生态系统(Forest ecosystem)和人为生态系统(Anthropogenic ecosystem)进行分析(图 1)。由图 1 可知, 草地生态系统中发现的 VT 约

占中国发现的总 VT 的 60.7%; 人为生态系统中发现的 VT 约占总 VT 的 55.2%; 森林生态系统中发现的 VT 约占总 VT 的 43.4%; 草地系统和人为生态系统所共有的 VT 为 33 种, 占到中国发现的总 VT 的 22.8%; 草地生态系统和森林生态系统所共有的 VT 为 27 种, 占到中国发现的总 VT 的 18.6%; 人为生态系统和森林生态系统所共有的 VT 为 13 种, 占到中国发现的总 VT 的 9.0%; 3 个系统共有的 VT

为 10 种, 约占中国发现的总 VT 的 6.9%。由图 2 可知, 在属的水平上草地生态系统种类最多, 有 12 种; 人为生态系统次之, 为 9 种, 森林生态系统最少, 有 7 种。

表 2 研究地点的分布

Table 2 Distribution of research sites

生态系统	气候区域	经度	纬度
Ecosystem	Climatic zone	Longitude	Latitude
Anthropogenic	Subtropical	24°31'N	113°42'E
		22°40'N	112°14'E
	Temperate	25°35'N	110°48'E
		23°23'N	101°35'E
		35°16'N	107°30'E
		36°02'N	104°24'E
		35°29'N	107°29'E
		40°23'N	115°33'E
		49°35'N	126°36'E
		35°01'N	114°33'E
36°50'N	84°54'E		
39°11'N	76°10'E		
Forest	Subtropical	29°24'N	118°11'E
		22°25'N	114°16'E
		29°27'N	118°08'E
		28°23'N	119°08'E
	Temperate	42°22'N	128°05'E
		45°43'N	126°38'E
Grassland	Boreal	35°42'N	94°07'E
		33°48'N	92°18'E
		35°14'N	93°05'E
		32°10'N	91°41'E
	Subtropical	23°37'N	102°01'E
		25°23'N	101°35'E
	Temperate	34°57'N	102°52'E
		33°59'N	102°01'E
		33°44'N	101°52'E
		42°02'N	116°17'E
		42°55'N	102°42'E
		42°56'N	102°43'E
		39°39'N	106°45'
		37°37'N	101°12'E
		35°58'N	101°53'E
		29°34'N	94°33'E

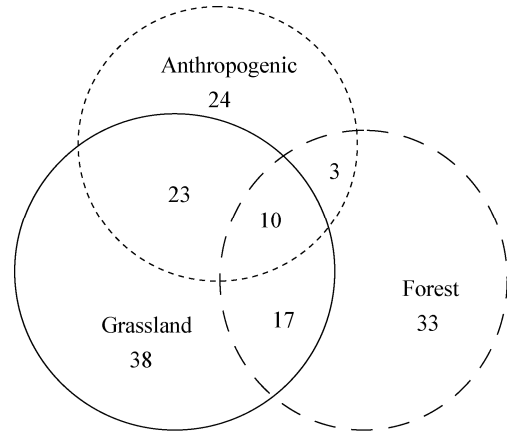


图 1 AMF 的虚拟种(VT)在不同生态系统中的分布
Figure 1 The number of AMF virtual taxa (VT) in different ecosystems

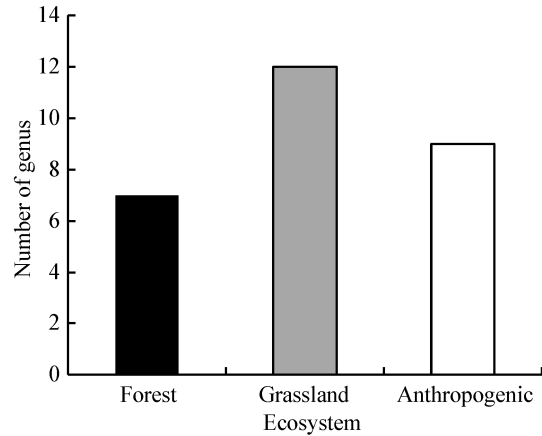


图 2 不同生态系统中 AMF 属的数量
Figure 2 The number of AMF genera in different ecosystems

2.3 不同气候区域丛枝菌根真菌分子多样性

对数据库中不同气候区域的分析(图 3)可以了解到, 温带气候区域发现的 VT 数量为 93, 约占中国已发现 VT 数量的 64.1%, 所占比例最多; 亚热带气候区域次之, 有 88 种, 约占中国已发现 VT 数量的 60.7%; 极北气候区域最少, 有 34 种, 约占中国已发现 VT 数量的 23.4%; 亚热带气候区域和温带气候区域所共有的 VT 数量有 40 种, 约占中国已发现 VT 数量的 27.6%; 亚热带气候区域和极北气候区域所共有的 VT 数量有 17 种, 约占中国

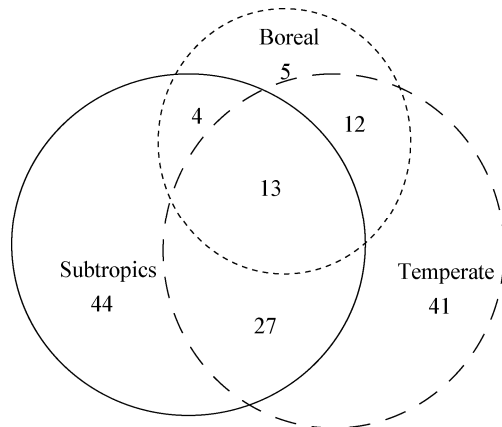


图3 AMF 虚拟种(VT)在不同气候区域中的分布
Figure 3 Distribution of AMF virtual taxa (VT) in different climatic zone

已发现 VT 数量的 11.7%; 温带气候区域和极北气候区域所共有的 VT 数量有 25 种, 约占中国已发现 VT 数量的 17.2%; 三者共有的 VT 有 13 种, 约占中国已发现 VT 数量的 9.0%。对于属的分布分析(图 4)可以发现, 亚热带气候区域发现的 AMF 虚拟种属的数量为 9 个属, 温带气候区域为 10 个属, 极北气候区域为 10 个属, 差异不大。

2.4 根系与土壤样品丛枝菌根真菌分子多样性

对根系与土壤样品 AMF 分子多样性的研究显示(图 5), 在根系中发现的 VT 有 116 种, 约占中国已发现 VT 的 80.0%; 在土壤中发现的 VT 有 70 种,

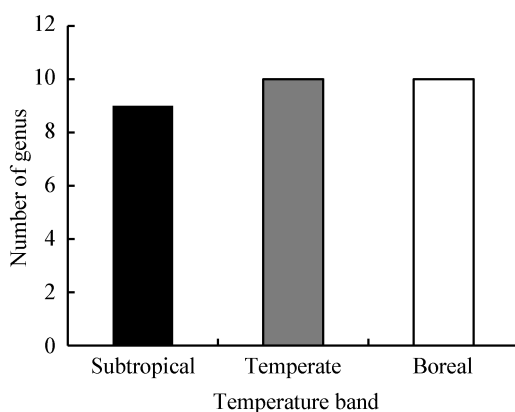


图4 不同气候区域中 AMF 属的数量
Figure 4 The number of AMF genera in different climatic zone

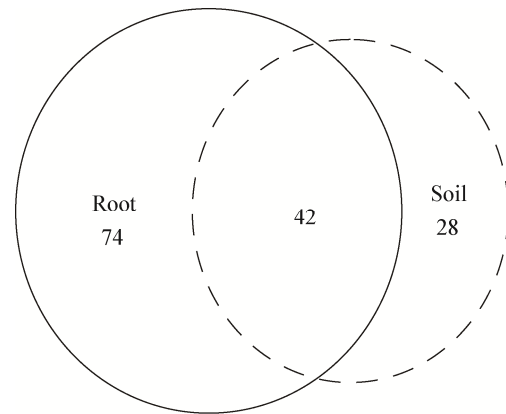


图5 根系与土壤样品 AMF 虚拟种的分子多样性
Figure 5 Roots and soil samples AMF virtual taxa (VT)

约占中国已发现 VT 的 48.3%; 两者共有的 VT 有 42 种, 约占中国已发现 VT 数量的 30.0%; 单独在根系中发现的 VT 有 74 种, 约占中国已发现 VT 种类的 51.0%; 土壤中单独发现的 VT 数量为 28, 约占中国已发现 VT 种类的 19.3%。在属的水平上(图 6), 土壤中发现的 AMF VT 隶属于 10 个属, 在植物根系中发现的 AMF VT 隶属于 11 个属。

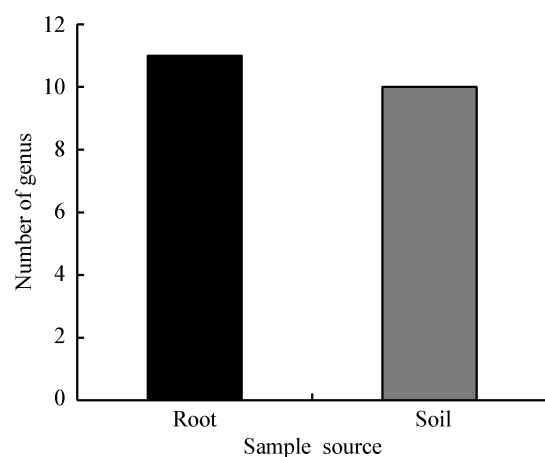


图6 根系与土壤样品中 AMF 虚拟种在属水平上的数量
Figure 6 The number of AMF virtual taxa (VT) in root and soil samples at the genus level

3 讨论与结论

AMF 的多样性历来受到学术界的重视, Öpik 等^[1]的研究表明 *Glomus* 属在全球范围内(除南极洲)都有大量的分布, 并且其对全球根系 AMF 的研究表明有 204 种 VT; Davison 等^[18]的研究发现了全球已知的 348 种 VT 中的 236 种。本研究分析发现中国有 145 种 VT, *Glomus* 属是主要的优势属, 这与刘润进等^[36]的研究是一致的。Sousa 等^[37]的研究表明通过 AMF 的多样性可以预测生物多样性, 本研究结果也可为分析我国的生物多样性提供一个 AMF 的基础数据。

van der Heijden 等^[38]研究表明, AMF 的多样性决定陆地植物的多样性。然而有众多的研究持反驳观点, 认为不是 AMF 的多样性影响了陆地植物的多样性, 而是陆地植物的多样性决定了 AMF 的多样性。无论是 AMF 的多样性决定陆地植物的多样性, 还是陆地植物的多样性影响 AMF 的多样性, 都表明陆地植物的多样性与 AMF 的多样性之间存在着积极的关系。因此, 在本研究所涉及到的 3 类生态系统中, 从植物的多样性来讲, 森林生态系统高于草地和人为干扰的生态系统, 据此可推测, 相应的 AMF 在三类生态系统中也应该呈现相同的规律。但是在本研究中, 森林生态系统中报道的 AMF 的 VT 数反而低于草地和人为影响的生态系统, 造成这种结果的原因可能是由于截至目前, 对草地生态系统的研究多于森林生态系统所致, 在本研究所建立的数据库中研究地点的数量即可佐证, 本研究中涉及草地生态系统的有 16 个地点, 而森林生态系统仅有 6 个地点; 进一步分析草地生态系统 AMF 报道较多的原因可能与草地生态系统较森林生态系统更容易开展研究有关, 还可能是由于对青藏高原研究较多所造成的。在本研究中不同生态系统间的共有种随生态系统的不同而发生变化, 但总体而言不同生态系统间 AMF 共有种较少, 在所涉及的 3 个生态系统中共有的种仅为 10 个, 占总 AMF 的 6.9%, 这可能与两个不同生态系统间的共有种较少

有直接的关系。本研究中, 森林和草地生态系统共有种仅为 22.3%, 而 Davison 等^[18]的研究则表明, 在全球范围内, 森林和草地生态系统共有种达到了 79%。我们进一步分析了森林和人为以及草地和人为生态系统的共有种, 分别为 11.7%和 22.8%, 也比较低。无论是 2 个还是 3 个生态系统之间的共有种比例, 都远低于 Davison 等在全球范围内的研究, 我们猜测这可能与植物的种-面积曲线一样, 随着样本量的增加, 其共有种会随之增加; 当达到一定的样本量时, 其各个生态系统的独有种、共有种会趋于稳定。而本研究所涉及的研究地点数量可能正是处于一个物种的上升区域, 随着研究的增多, 即样品量的增加, 不同生态系统间的多样性分布可能也会趋于稳定。

对于不同气候区域的研究而言, Yang 等^[39]对黄山的研究表明, 黄山植物多样性指数 (Shannon-Weiner index) 比同处于亚热带的都江堰要低, 他们给出的解释这是丛枝菌根和环境的共同选择。Veresoglou 等^[40]的研究表明在欧洲温带气候区域的森林中营养较弱的地方, 草本对 AMF 的依赖性更大; 同时 Kauppinen 等^[41]在亚北极 (Boreal and subarctic) 地区的研究表明, AMF 在海滨环境中更多, 而 DES (Dark septate endophytic) 在森林中更多。可见在同一气候区域, AMF 的多样性与植物种类的相关性仍不相同。在本研究中, 极北气候区域的多样性在种的水平上低于温带和亚热带气候区域, 但在属的水平上与温带气候区域相同, 却高于亚热带气候区域, 可能是由于极北气候区域的环境压力较温带和亚热带气候区域高造成的。例如 Liu 等^[42]的研究表明在青藏高原高海拔地区的草地仍然具有较高的多样性 (21 种), 略低于 Gai 等^[43]的研究 (23 种), 但他们所研究的区域海拔更高, 环境条件可能更不利于 AMF 生存, 因此我们推测极端环境会影响到 AMF 的多样性。而本研究所涉及的 3 个气候区域中, 极北气候区域的整体环境压力高于温带和亚热带气候区域, 因此我们推断可能是环

境压力导致极北气候区域的 AMF 多样性低于温带和亚热带气候区域;同时,环境压力也造成极北气候区域仅有较少特有种(5)的分化,远低于温带气候区域(41)和亚热带气候区域(44)。

针对 AMF 多样性和植物多样性的研究历来较多,且有很多研究^[44-46]表明 AMF 对植物物种的依赖性较大,Krüger 等^[47]的研究也表明在矿山区域影响 AMF 群落多样性的主要因素是植被而非土壤因素。众所周知,AMF 的侵染是起源于土壤的,因此土壤中 AMF 的多样性应高于根系。但在本研究中,植物根系发现的 AMF 多样性在种和属的水平上都高于土壤,一方面说明在一定情况下寄主植物对 AMF 的影响是巨大的^[48],是宿主植物引起了 AMF 的变化,另一方面说明本研究所收录的数据不足且存在一定的偏向性。

对于不同生态系统而言,草地生态系统具有最高的 AMF 分子多样性,人为生态系统次之,森林生态系统最少。这可能是由于在生态系统的变迁过程中,AMF 群落多样性随生态系统而共同变化所致,刘永俊等^[49]研究表明 AMF 是与生态系统的变化共同进化的,这也可以解释本研究中人为生态系统具有森林生态系统和草地生态系统所不存在的特有种的结果。同时,本研究对于不同气候区域的研究显示,温带气候区域的 AMF 分子多样性最高,亚热带气候区域居中,极北气候区域最少。众所周知,随着温度的降低物种多样性呈现降低的趋势,同时其他环境因子也可能不利于 AMF 的生存,以至于能够适应该环境的 AMF 物种减少(图 3)。然而,可能在各个 AMF 属中都有部分种类能够适应该生态环境,这也许是在极北气候区域,AMF 尽管在属的水平上有较高的多样性,但在种的水平上多样性不高的原因。而样品来源的不同也同样会影响 AMF 的分子多样性,本研究中根系发现的 AMF VT 要多于土壤,这也许与所取样品的根系和土壤未一一对应有关。

综上所述,我国具有丰富的 AMF 分子水平上的多样性,且受到不同气候区域、生态系统以及样

品来源的影响。然而,本研究存在一定的局限性,主要是目前有关我国 AMF 分子多样性数据的样本量不足,且存在不同生态系统、不同气候区域等的不平衡,因此,要反映我国丛枝菌根分子多样性的整体状况,还需要进行大量研究。基于本研究发现的问题,我们建议在以后有关 AMF 分子多样性的研究中应加强 3 个方面的研究:(1) 加大在不同气候区域、不同生态系统的研究,丰富我国 AMF 的多样性;(2) 在采样过程中要做好根系和土壤样品的一一对应关系;(3) 多探究土壤和根系中 AMF 的对应关系和机理。

REFERENCES

- [1] Öpik M, Zobel M, Cantero JJ, et al. Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Mycorrhiza*, 2013, 23(5): 411-430
- [2] Bachelot B, Uriarte M, Mcguire KL, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity and natural enemies promote coexistence of tropical tree species[J]. *Ecology*, 2016, 98(3): 712-720
- [3] de Pontes JS, Oehl F, Pereira CD, et al. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian's Cerrado and in soybean under conservation and conventional tillage[J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 117-118: 178-189
- [4] Bürkert B, Robson A. ⁶⁵Zn uptake in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) by three vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in a root-free sandy soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26(9): 1117-1124
- [5] Wang B, Qiu YL. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants[J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16(5): 299-363
- [6] Liu RJ. Mycorrhizal fungi are the main actor of singing biological symbiosis symphony[J]. *Mycosystema*, 2017, 36(7): 791-799 (in Chinese)
刘润进. 菌根真菌是唱响生物共生交响曲的主角——菌根真菌专辑序言[J]. *菌物学报*, 2017, 36(7): 791-799
- [7] Schenk NC, Perez Y. Manual for Identification of VA Mycorrhizal Fungi[M]. Florida: Synergistic Publications, 1990: 1-255
- [8] Chen BD, Li XJ, Xu TL, et al. Advances in the biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(4): 1167-1175
陈保冬, 李雪静, 徐天乐, 等. 丛枝菌根真菌生物地理学研究进展[J]. *生态学报*, 2018, 38(4): 1167-1175
- [9] Senés-Guerrero C, Schüßler A. DNA-based characterization and identification of arbuscular mycorrhizal fungi species[A]//Martin F, Uroz S. Microbial Environmental Genomics (MEG)[M]. New York: Humana Press, 2016, 1399: 101-123

- [10] Wang Z, Gerstein M, Snyder M. RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2009, 10(1): 57-63
- [11] Trapnell C, Pachter L, Salzberg SL. TopHat: discovering splice junctions with RNA-Seq[J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(9): 1105-1111
- [12] Grabherr MG, Haas BJ, Yassour M, et al. Full-length transcriptome assembly from RNA-Seq data without a reference genome[J]. *Nature Biotechnology*, 2011, 29(7): 644-652
- [13] Lekberg Y, Schnoor T, Kjoller R, et al. 454-sequencing reveals stochastic local reassembly and high disturbance tolerance within arbuscular mycorrhizal fungal communities[J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(1): 151-160
- [14] Senés-Guerrero C, Schüßler A. A conserved arbuscular mycorrhizal fungal core-species community colonizes potato roots in the Andes[J]. *Fungal Diversity*, 2015, 77(1): 317-333
- [15] Bravo A, York T, Pumplun N, et al. Genes conserved for arbuscular mycorrhizal symbiosis identified through phylogenomics[J]. *Nature Plants*, 2016, 2(2): 15208
- [16] Renny M, Acosta MC, Cofré N, et al. Genetic diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi associated with the mycoheterotroph *Arachnitis uniflora* Phil. (Corsiaceae)[J]. *Annals of Botany*, 2017, 119(8): 1279-1294
- [17] Mahdhi M, Tounekti T, Al-Turki TA, et al. Composition of the root mycorrhizal community associated with *Coffea arabica* in Fife Mountains (Jazan region, Saudi Arabia)[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2017, 57(8): 691-698
- [18] Davison J, Moora M, Öpik M, et al. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism[J]. *Science*, 2015, 349(6251): 970-973
- [19] Öpik M, Moora M, Liira J, et al. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe[J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(4): 778-790
- [20] Wang JG, Zheng R, Bai SL, et al. Research progress in mycorrhizal molecular biology[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(3): 816-824 (in Chinese)
王璐钢, 崢嵘, 白淑兰, 等. 菌根分子生物学研究进展[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(3): 816-824
- [21] Wang YS, Liu RJ. A checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in the recent taxonomic system of Glomeromycota[J]. *Mycosystema*, 2017, 36(7): 820-850 (in Chinese)
王幼珊, 刘润进. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录[J]. *菌物学报*, 2017, 36(7): 820-850
- [22] Liu M, Zheng R, Bai SL, et al. Vertical distribution of arbuscular mycorrhizal fungal community in the rhizosphere of *Spiraea pubescens* in Daqingshan Mountains, Inner Mongolia[J]. *Mycosystema*, 2017, 36(3): 292-301 (in Chinese)
刘敏, 崢嵘, 白淑兰, 等. 内蒙古大青山土庄绣线菊根围丛枝菌根真菌群落垂直分布特征[J]. *菌物学报*, 2017, 36(3): 292-301
- [23] Li XL, Gai JP, Cai XB, et al. 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
- [24] Yang T, Adams JM, Shi Y, et al. Soil fungal diversity in natural grasslands of the Tibetan Plateau: associations with plant diversity and productivity[J]. *The New Phytologist*, 2017, 215(2): 756-765
- [25] Ma K, Tao Y, Du X, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi diversity and its relationship with soil environmental factors in different soil types[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2011, 19(1): 1-7 (in Chinese)
马琨, 陶媛, 杜茜, 等. 不同土壤类型下 AM 真菌分布多样性及与土壤因子的关系[J]. *中国生态农业学报*, 2011, 19(1): 1-7
- [26] Peng YL, Qian C, Cai XB, et al. The species diversity and characteristic of ecological distribution of arbuscular mycorrhizal fungi of Northern Tibetan Plateau[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 22(8): 507-510 (in Chinese)
彭岳林, 钱成, 蔡晓布, 等. 藏北高原 AM 真菌种群多样性及生态分布特征[J]. *中国农学通报*, 2006, 22(8): 507-510
- [27] Wang TT, Wang RG, Li YM, et al. A primary study on diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with tobacco roots from Guizhou Province[J]. *Mycosystema*, 2014, 33(1): 143-151 (in Chinese)
王婷婷, 王仁刚, 李咏梅, 等. 贵州烟草根围 AM 真菌多样性的初步研究[J]. *菌物学报*, 2014, 33(1): 143-151
- [28] Zhang YJ, He XL, Cheng CQ, et al. Community composition and genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Ammopiptanthus nanus* in Xinjiang desert area[J]. *Mycosystema*, 2015, 34(3): 375-385 (in Chinese)
张玉洁, 贺学礼, 程春泉, 等. 新疆沙冬青 AM 真菌群落结构与遗传多样性分析[J]. *菌物学报*, 2015, 34(3): 375-385
- [29] Jiang SJ, Shi GX, Mao L, et al. Comparison of different PCR primers on detecting arbuscular mycorrhizal communities inside plant roots[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2015, 55(7): 916-925
- [30] Xiang D, Chen BD, Li H, et al. Effects of exotic plant *Cenchrus incertus* on local arbuscular mycorrhizal fungal community[J]. *Crop Research*, 2015, 29(5): 534-541 (in Chinese)
向丹, 陈保冬, 李欢, 等. 入侵植物光梗蒺藜草对土著丛枝菌根真菌群落的影响[J]. *作物研究*, 2015, 29(5): 534-541
- [31] Liao N. Research on diversity of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in sugarcane rhizosphere soil in Guangxi[D]. Guilin: Master's Thesis of Guangxi Normal University, 2016 (in Chinese)
廖楠. 广西甘蔗根际土壤丛枝菌根(AM)真菌多样性研究[D]. 桂林: 广西师范大学硕士学位论文, 2016
- [32] Hu CC, Guo QH, He XL, et al. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi near to the associated plants of *ammopiptanthus mongolicus*[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2016, 25(6): 921-932 (in Chinese)
胡从从, 郭清华, 贺学礼, 等. 蒙古沙冬青伴生植物 AM 真菌多样性[J]. *西北农业学报*, 2016, 25(6): 921-932
- [33] Shi GX, Jiang SJ, Qin XX, et al. Effects of simulated grazing on

- arbuscular mycorrhizal fungi in alpine meadow ecosystem[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2016, 24(3): 610-617 (in Chinese)
石国玺, 蒋胜亮, 秦雪雪, 等. 模拟放牧对高寒草甸丛枝菌根真菌的影响[J]. *草地学报*, 2016, 24(3): 610-617
- [34] Lin XG, Hu JL, Dai J, et al. Overview and comparison of research methods for determining the community structure and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2017, 23(2): 343-350 (in Chinese)
林先贵, 胡君利, 戴珏, 等. 丛枝菌根真菌群落结构与多样性研究方法概述及实例比较[J]. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(2): 343-350
- [35] Xiang C, Chen BD, Li H, et al. Comparison of arbuscular mycorrhizal fungal community in roots and rhizosphere of invasive *Cenchrus incertus* and native plant in inner mongolia, China[J]. *Agricultural Science & Technology*, 2016, 17(3): 655-661
- [36] Liu RJ, Jiao H, Li Y, et al. Research advances in species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(9): 2301-2307 (in Chinese)
刘润进, 焦惠, 李岩, 等. 丛枝菌根真菌物种多样性研究进展[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2301-2307
- [37] Sousa N, Veresoglou SD, Oehl F, et al. Predictors of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities in the Brazilian Tropical Dry Forest[J]. *Microbial Ecology*, 2017(80): 1-12
- [38] van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity[J]. *Nature*, 1998, 369(6706): 69-72
- [39] Yang AN, Liu L, Zhang N. The diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the subtropical forest of Huangshan (Yellow Mountain), East-Central China[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2011, 27(10): 2351-2358
- [40] Veresoglou SD, Wulf M, Rillig MC. Facilitation between woody and herbaceous plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi in temperate European forests[J]. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(4): 1181-1189
- [41] Kauppinen M, Raveala K, Wäli PR, et al. Contrasting preferences of arbuscular mycorrhizal and dark septate fungi colonizing boreal and subarctic *Avenella flexuosa*[J]. *Mycorrhizal*, 2014, 24(3): 171-177
- [42] Liu Y, He J, Shi G, et al. Diverse communities of arbuscular mycorrhizal fungi inhabit sites with very high altitude in Tibet Plateau[J]. *Fems Microbiology Ecology*, 2011, 78(2): 355-365
- [43] Gai JP, Cai XB, Feng G, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with sedges on the Tibetan plateau[J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16(3): 151-157
- [44] Marín C, Aguilera P, Oehl F, et al. Factors affecting arbuscular mycorrhizal fungi of Chilean temperate rainforests[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2017, 17(4): 966-984
- [45] Vandenkoornhuyse P, Husband R, Daniell TJ, et al. Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem[J]. *Molecular Ecology*, 2002, 11(8): 1555-1564
- [46] Helgason T, Merryweather JW, Denison J, et al. Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland[J]. *Journal of Ecology*, 2002, 90(2): 371-384
- [47] Krüger C, Kohout P, Janoušková M, et al. Plant communities rather than soil properties structure arbuscular mycorrhizal fungal communities along primary succession on a mine spoil[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 719
- [48] Liu M, Zheng R, Bai SL, et al. Advances of species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Microbiology China*, 2016, 43(8): 1836-1843 (in Chinese)
刘敏, 峥嵘, 白淑兰, 等. 丛枝菌根真菌物种多样性研究进展[J]. *微生物学通报*, 2016, 43(8): 1836-1843
- [49] Liu YJ, Feng HY. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a chronosequence of caragana korshinskii plantation[J]. *Journal of Desert Research*, 2009, 29(6): 1141-1147 (in Chinese)
刘永俊, 冯虎元. 不同演替阶段人工柠条林丛枝菌根真菌分子多样性研究[J]. *中国沙漠*, 2009, 29(6): 1141-1147