

菌根真菌在生态系统中的作用

梁宇¹ 郭良栋^{2*} 马克平¹

(1 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室,北京 100093)

(2 中国科学院微生物研究所真菌地衣系统学重点实验室,北京 100080)

摘要 菌根是一种植物营养根与土壤真菌形成的共生体,在自然界中分布广泛。本文着重从以下几个方面介绍相关的研究进展:1)菌根真菌作为生态系统的重要组成部分,具有不可忽视的生物量,并成为连接绿色植物和食真菌者食物链的重要一环;2)菌根真菌通过参与凋落物的酶降解过程影响有机物的循环,通过促进生物固氮、加速土壤磷的风化、提高土壤溶液离子的有效性以及直接吸收等过程影响氮、磷、钾、钙、镁等元素的无机循环;3)菌根真菌与土壤微生物间存在有益的或拮抗的相互作用,并可以直接或间接地影响根际生物区系的组成和数量,菌根真菌通过对宿主植物的有益作用而影响植物的种间竞争,通过菌根网络而形成的种团可以在同种或不同种植物间实现资源的重新分配和共享;由于对种间关系的作用和对食物链的影响,菌根真菌对群落的物种构成和多样性的维持具有重要的作用,菌根真菌是群落演替过程的指示者,也是这一过程的参与者和推动者,并且菌根真菌的存在也有利于提高土壤团聚体的稳定性及促进灰壤的形成;4)菌根真菌的种类和数量可以指示生态系统中自然的或人类活动引起的变化,并可以在生态系统的保护、恢复或重建过程中发挥重要作用。文章的最后还介绍了最新的研究热点和发展趋势。

关键词 菌根 菌根真菌 功能 生态系统

THE ROLE OF MYCORRHIZAL FUNGI IN ECOSYSTEMS

LIANG Yu¹ GUO Liang-Dong^{2*} and MA Ke-Ping¹

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(2 Systematic Mycology & Lichenology Laboratory, Institute of Microbiology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract Mycorrhiza is defined as a mutualistic symbiosis between plants and fungi localized in roots or root-like structures in which energy moves primarily from plants to fungi and inorganic resources move from fungi to plants. Since most land plants in the world belong to families that are commonly mycorrhizal, mycorrhizal fungi may play important roles in nature. Findings of many researches, especially those of recent studies, are helpful in understanding the role of mycorrhizal fungi in the structure and functioning of ecosystems. In this paper, the following aspects of mycorrhizal fungi research were introduced: 1) As an important part of ecosystems, mycorrhizal fungi consume a great deal of photosynthate and are parts of food chains between autotrophic plants and fungivores; 2) Mycorrhizal fungi have a great effect on the biogeochemical cycling through taking part in the enzymatic decomposition of litter, promoting the absorption of inorganic ions or compounds, accelerating the weathering of minerals, and contributing to the process of biological nitrogen fixation; 3) Mycorrhizal fungi affect the structure and functioning of the ecosystems in different ways. They have an interaction with microbes in the soil and thus may have an influence on the composition of soil microbes. They influence the inter- or intra-specific interactions of plants through having beneficial effects on host plants or connecting different plants with mycorrhizal networks. Mycorrhizal fungi play an important role in the maintenance of biodiversity and stability of plant communities, and they can also act as an indicator, participator and promoter of succession of plant communities; 4) The magnitude and species composition of mycorrhizal fungi may indicate the changes of an ecosystem, and mycorrhizal fungi can also be used in the conservation of natural ecosystems or restoration of damaged or desert ecosystems. The focuses of recent mycorrhizal fungi researches and a brief perspective was also discussed in this paper.

Key words Mycorrhiza, Mycorrhizal fungi, Functioning, Ecosystems

菌根(Mycorrhiza)就是指植物与土壤真菌所形成的一种共生体,在这一共生体中真菌主要从植物

获取能量物质而同时向植物提供无机物质(Allen, 1991)。菌根通常可以分为外生菌根(Ectomycorrhizas),丛枝菌根(VA mycorrhiza),内外生菌根(Ectendomycorrhizas),兰科菌根(Orchid mycorrhiza),浆果鹃类菌根(Arbutoid mycorrhiza),水晶兰类菌根(Monotropoid mycorrhiza)和欧石楠类菌根(Ericoid mycorrhiza)等7类(Harley, 1989)。其中,VA菌根和外生菌根是重要的菌根种类,也是研究得最多的类群。

菌根是一种古老的共生体,化石资料(Pirozynski & Malloch, 1975)和分子进化数据(Simon *et al.*, 1993)均表明,早在3.5~4.5亿年前,菌根真菌就与古老的陆生植物形成了菌根。在漫长的进化过程中,菌根真菌与陆生植物一起经历了陆地生态系统的变迁过程。在如今的自然界中,菌根分布也十分广泛,目前已发现70%~80%的植物种存在与菌根真菌共生的情况(Malloch *et al.*, 1980)。

作为自然界中的一种普遍现象,菌根真菌的存在和菌根的形成必然对生态系统产生一定的影响,发挥一定的作用。本文着重从菌根真菌作为生态系统组分、它对物质循环、种间关系和群落的影响以及在生态系统变化过程中的作用等方面,回顾近期的研究进展。

1 菌根真菌是生态系统的重要组成部分

菌根真菌作为生态系统的重要组分,在研究中却往往为研究者所忽视。而实际上,菌根真菌无论在生物量生产、营养关系还是物质循环中,都起着非常重要的作用。

1.1 菌根真菌的生物量和光合产物消耗

菌根真菌无法进行光合生产,必然要从宿主植物中获取光合产物并转化为自己的生物量,这就使之成为光合产物的一个重要的库(Sink)。

关于菌根真菌的生物量的估测,由于研究者所应用的方法、研究的对象、研究时间长短的不同而有很大差异。一些研究者的估测值较低,如Bevege等(1975)认为菌根真菌生物量约占植物总生物量的1%,Paul和Kucey(1981)估测菌根真菌消耗植物4%的碳固定量。也有研究者估测较高,认为对于某些植物来说,有高达40%~60%的净光合产量由与其共生的菌根真菌获得(Fogel & Hunt, 1979; Nicolson & Johnston, 1979; Stribley *et al.*, 1980),这样菌根真菌每年的产量高达120~400 g·m⁻²。即使按Bevege等(1975)的保守估计,菌根真菌的生物量也与许多植物的现存生物量相近,这在生态系统中是

绝对不可忽视的。另外,从单个克隆的生物量来看,世界上最大的生物不是蓝鲸,而是一种菌根真菌——奥氏蜜环菌(*Armillaria ostoyae*),它在地下扩展的面积达到600 hm²以上(URL: <http://www.microbe.org/news/giant-fungus.asp>)。

1.2 菌根真菌是食物链的重要一环

由于菌根真菌巨大的生物量,它常常成为许多食真菌者(Fungivore)的重要食物来源。土壤中的线虫、螨,常以菌丝为食,而一些昆虫、啮齿类动物常常以菌根真菌的子实体为食(Hussey & Roncadori, 1980; Warnock *et al.*, 1982; Gange & Bower, 1997; Roncadori, 1997; Mangan & Adler, 1999)。这在实际上形成了从生产者(绿色植物)到消费者(食真菌的动物)的食物链。自然条件下,食菌根真菌者的数量是相当惊人的,Gange和Bowe(1997)最近对34个相关研究进行总结,发现食菌根真菌者仅弹尾目昆虫的数量就平均为57 000·m⁻²,在某些草场更高达100 000·m⁻²。

2 菌根真菌对生态系统物质循环的作用

菌根真菌除了作为由生产者到消费者食物链的重要一环外,还可以通过促进土壤中有有机物质的分解及宿主植物对有机、无机元素的吸收,发挥其在物质循环中的作用。

2.1 菌根真菌在有机物分解过程中的重要作用

传统的观点认为,菌根真菌很少或只能在很低程度上利用纤维素和其它复杂碳源,并且土壤中非共生状态的菌根真菌在与腐生真菌的竞争中处于不利地位(Meyer, 1974)。然而一些研究者认为,我们可能低估了菌根真菌在有机物的分解和吸收上的作用(Warner & Mosse, 1980; Glenn & Gold, 1983; Bending & Read, 1997)。菌根真菌通常只能直接吸收小分子的有机物质(如氨基酸等)并传递给宿主植物(Finlay, 1992; Lipson *et al.*, 1999)因而菌根真菌对有机物的分解吸收还需要有酶类的参与。早在20世纪60年代末,Went和Stark(1968)就提出了“直接循环理论”(Direct cycling theory),他们认为,热带森林中的菌根真菌实际上参与了凋落物的酶降解过程。随后进行的一些研究,也证实了他们的观点。Abuzinadah等(1986)发现,外生菌根可以产生蛋白酶,从而使其宿主植物能够以蛋白质作为唯一氮源。Leake和Read发现(1997),外生菌根真菌可以产生磷酸酶,并且还能产生其它酶类分解一些难以降解的复杂多聚物如几丁质和木质素等。最近的研究表

明,卷边网褶菌(*Paxillus involutus*)能将落叶中的氮和磷转移给宿主植物垂枝桦(*Betula pendula*),在 90 d 的实验期中,落叶层中的磷含量均显著下降,在欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)的凋落物中,N 含量减少了 10% 以上(Perez-Moreno & Read, 1999)。

进一步的生化研究发现,在外生菌根的菌丝周围,几种土壤酶类(如酯酶、磷酸酶、几丁质酶、海藻糖酶等)的水平显著升高,这几种酶可以促进动植物残体中含碳、氮和磷的复杂分子的分解(Griffiths & Caldwell, 1992; Vazquez *et al.*, 2000)。Setälä (2000)认为,外生菌根真菌既是活跃的分解者也可以促进腐生微生物的分解活动,因而它在有机物分解方面的重要性被大大低估了。

在研究菌根真菌对生态系统凋落物分解影响的过程中,也有人发现菌根真菌能够抑制宿主植物附近枯落物的分解(Gadgil & Gadgil, 1971)。对此,Harley (1975)认为,由于菌根真菌与腐生生物之间存在对矿质营养的竞争,菌根的形成可能会抑制腐生生物的生长,因而在某些情况下也会使有机物的分解速度降低。

2.2 菌根真菌在无机元素循环中的作用

菌根真菌除了可以通过参与有机物的分解过程而影响 C、N、P 等元素的循环外,还可以通过一些物理、化学和生物的过程,直接影响 N、P、K、Ca、Mg 等无机元素的循环进程。

菌根真菌对无机 N 循环的影响主要通过两个过程:一是通过菌丝从基质中吸取 N 素并转移给宿主植物;二是通过缓解多种胁迫而提高固氮植物的固氮速率(Allen, 1991)。最近的研究发现,混合接种 VA 菌根真菌和两种固氮细菌的苜蓿(*Medicago sativa* L.)在重量、根瘤数、大量和微量元素的含量等方面较单一接种有显著增加,表现出明显的协同效应(Biro *et al.*, 2000)。这也说明菌根真菌可以通过与固氮细菌的协同作用,来提高固氮植物的固氮量。

菌根真菌除可以吸收土壤中的活性磷并传递给宿主植物外,其在无机磷素循环中的另一个重要作用就是加速土壤中磷的风化速率(Weathering rate),将以磷酸盐等形式保存于岩石层中的磷转化为植物可以利用的形式,增加参与生态系统磷素循环的总磷量(Owusu-Bennoah & Wild, 1980; Allen, 1991)。

另外,由于外生菌根根际具有较低的 pH 值(与有机酸的分泌有关),因而能够增加 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等离子子的有效性,促进宿主植物对这些元素的吸收(Arocena & Glowka, 2000; Jentschke *et al.*, 2000)。

3 菌根真菌在种间关系、群落结构和群落演替中的作用

3.1 菌根与根际生物的相互作用

菌根真菌的菌套、菌丝和菌索都存在于土壤中,因而必然与土壤生物,特别是根际土壤中的微生物发生相互作用。

一些研究发现,接种菌根助成菌(Mycorrhization helper bacteria, MHB)有助于菌根的形成。例如,从乳菇的子实体或外生菌根中分离的 MHB 可以提高接种后菌根形成的数量(Duponnois & Garbaye, 1991; Garbaye *et al.*, 1992)。

菌根真菌也会与有些土壤微生物产生拮抗作用(Barea *et al.*, 1997)。许多研究发现,菌根的形成能够减少和抑制由土壤中的植物病原菌所造成的损害(Hooker *et al.*, 1994; Linderman, 1994)。当然,这种对宿主植物抗病性的促进作用并不是对所有的病原菌都有效,并且不是在所有的条件下都能得到表达。

菌根真菌较易腐烂的特性,使得菌根成为土壤有机质输入的重要途径之一。Soderstrom (1992)根据瑞典中部一片针叶林中土壤菌丝、子实体和侵染菌根生物量的数据,推算出每年由菌根输入土壤的碳量为 $83 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,约为凋落物输入量($200 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)的 40% 左右。这些输入土壤的有机质,作为土壤微生物的重要碳源,将直接影响土壤微生物的数量和组成。另外,近年的研究发现,菌根形成后,根释放的糖和氨基酸的数量发生改变,并且其产生的有机酸的组分也与非菌根植物不同(Leyval & Berthelin, 1993; Kapoor *et al.*, 2000)。由于糖和氨基酸是许多土壤微生物的重要碳源和氮源,而有机酸可以改变土壤 pH 值,因而菌根真菌从这一方面也可能对土壤微生物区系组成产生重要的影响。

3.2 菌根真菌对植物种间关系的影响

由于菌根真菌可以促进宿主植物对营养物质的吸收,并可以提高宿主植物对生物和非生物胁迫的抗性(Harley, 1991; Read, 1992),因此它必然影响植物的种间关系。

3.2.1 菌根真菌对植物间竞争平衡的影响

Fitter (1977)发现,VA 菌根能够对黑麦草(*Lolium perenne*)与绒毛草(*Holcus lanatus*)的竞争平衡产生影响:在不存在 VA 菌根真菌的情况下,这两种植物生长情况相似;而在二者均被 VA 菌根真菌侵染时,黑麦草在生长、根冠比及 P 和 K 的吸收能力上均高于绒毛草。

Wilson 和 Hartnet(1997)发现,通过抑制菌根真菌的感染,不但降低了群落总的地上生物量,也改变了群落中植物的比例。在菌根受到抑制的条件下, C_4 草类的生物量降低, C_3 草类的生物量提高。同时他们还发现,两种豆科植物的存活率在菌根受抑情况下显著降低。

3.2.2 菌根联结(Mycorrhizal linkage)和菌根网络(Mycorrhizal network)

菌根联结即宿主植物(尤其是森林中的树木)之间,通过共享的菌根真菌而形成的相互联结,而菌根网络则是指多个宿主植物之间由菌根联结形成的网络系统。许多研究发现,宿主植物可以通过这种菌根联结进行光合产物和氮、磷等营养物质的单向或双向传递(Read, 1984; Perry *et al.*, 1989b; Graves *et al.*, 1997; Read, 1997; Simard *et al.*, 1997)。

Newmar(1988)总结了植物间通过菌根联系的5个生态结果:1)幼苗迅速进入已建成的菌根网络;2)上层林冠(Overstory)植物的光合产物传送给幼苗,促进其存活;3)影响植物间的竞争平衡;4)矿物质可以在植物间进行传递;5)垂死植物的养分通过菌丝网络传递给其它植物。

Perry 等(1989a)在研究针叶树幼苗的生长情况时,把俄勒冈州西南由外生菌根联结在一起的宿主植物定义为功能共位群(Functional guilds)。他认为,在这一功能共位群中可以实现一定程度上的资源重新分配和共享。Read(1997)认为,这样一种菌根网络的发现,促使我们在研究森林生态系统时,还要更多地注意群落内的资源分布,而不是过分强调竞争的作用。如果菌根网络的存在的确能使可利用的资源达到一种平衡,那么它必将降低侵略性物种的优势地位,进而促进物种的共存,增加生物多样性。

3.3 菌根真菌对群落生物多样性的影响

Smith 等(1999)通过对高草草原(Tallgrass prairie)的研究发现,用杀真菌剂 Benomyl 抑制菌根形成后,不同植物的反应与其菌根感染的程度有关:菌根化程度高的种类多度下降而菌根化程度低的种类多度上升。Smith 等(1999)认为,菌根共生影响高草草原的种间关系和群落组织,并且菌根真菌是通过影响植物竞争关系的模式和强度来间接影响植物群落。

Grime 等(1987)进行了包括20种植物的人工小区实验,发现由于宿主植物间通过菌丝网络的相互作用,亚优势种能够在优势种的存在下得以生存,因而与对照相比,接种菌根真菌的小区具有更高的植

物多样性。van der Heijden 等(1998)通过实验证实,VA 菌根的多样性是维持植物多样性和生态系统功能的一个主要因子。

由于菌根真菌提供了更多数量和更多种类的食物来源,在菌根发育较好的生态系统中,往往食真菌者的种类和数量也大大增加,这也在一定程度上提高了这些地区的生物多样性。另外,菌根真菌对动物多样性的影响可能还通过其它机制,例如,最近的研究发现,丛枝菌根真菌群落的组成能够影响蝴蝶幼虫和一些食草动物的生活史特征(Goverde *et al.*, 2000)。

3.4 菌根真菌在群落演替中的变化及对群落演替的影响

菌根真菌作为陆生植物最古老的共生者,经历了地球上陆生植物由内生型共生体、外生型共生体向独立植株的演化过程(Pirozynski, 1981)。因而菌根真菌的类型和数量很可能对植物群落的演替过程有所反映,并且菌根真菌很有可能是这一过程的参与者和推动者。

而在不同的植被演替阶段,菌根真菌的组成和数量也有明显的变化(Barni & Siniscalco, 2000)。Hashimoto 和 Hyakumachi(1999)发现,干扰后在演替植被建立的起始阶段,宿主植物白桦(*Betula platyphylla*)侵入之后,菌根的种类和数量均迅速变化。Aikio 等(2000)对芬兰 Hailuoto 岛后冰川坡地(海拔梯度样带相当于1000年原生演替)欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)林中的植被、土壤有机质、土壤养分浓度、微生物活性及生物量进行研究,发现在演替过程中植物和土壤微生物越来越受到氮缺乏的限制,由于菌根的形成可以缓解宿主植物对氮的吸收,因而对于植物来说,菌根共生体具有越来越重要的意义。

菌根真菌除了可以通过影响群落中植物的种间关系和区系组成来影响群落的演替过程外,其对演替的作用还应包括对土壤形成的影响。一些研究发现,由菌根真菌产生的有机酸(如柠檬酸、莽草酸、草酸、延胡索酸等)可以加速矿质土壤的风化过程(Griffiths & Caldwell, 1992; Lundstrom *et al.*, 1999)。van Breeman 等(2000)发现,菌丝能够穿透岩石并可能产生一些植物根系无法到达并与土壤溶液隔离的小区域(Microsites),将其中溶解的产物传递给宿主植物,这样既可以避开土壤溶液中达到毒性水平的 Al^{3+} ,又可以避开与其它生物在养分上的竞争。van Breeman 等认为,这些“食岩”菌根真菌(“Rock-eating” mycorrhizal fungi)在灰壤E层(Podzol E horizons)

的形成中也起着重要作用。

菌根真菌还可以提高土壤团聚体的稳定性 (Dodd 2000) 并且这种影响经过一个生长季就十分显著,它是由菌根真菌菌丝的直接作用和其刺激植物根生长的间接作用共同产生的 (Bearden & Petersen, 1999)。菌根真菌对土壤理化性质的改善,对于植物的定植,尤其是在演替(包括原生演替和次生演替)初始阶段植被的发育是相当重要的。

4 菌根真菌在生态系统变化中的作用

4.1 在生态系统变化中的指示作用

正如前面所述,地下的外生和 VA 菌根真菌群落通常随着森林年龄的增长及植物群落的演替的进行而发生变化 (Gairney & Meharg, 1999; Barni & Siniscalco 2000)。而由人类活动所引起对环境变化,如土壤 N、S 元素的流失,酸沉降 (Acid deposition),有毒金属污染,有机化学污染物,臭氧,大气二氧化碳浓度升高等均对菌根真菌群落产生或多或少的影响 (Gairney & Meharg, 1999)。这样,菌根群落的动态变化就在一定程度上反映了生态系统的环境变化,也就为我们通过对研究菌根群落而了解生态系统的健康状况和发育阶段提供了可能。

4.2 在生态系统的保护、恢复与重建中的作用

作为生态系统的组成部分,菌根真菌的存在和多样性是维持植物多样性和生态系统功能的一个重要因子 (van der Heijden *et al.*, 1998)。而当一种菌根真菌的宿主植物是群落的优势种或建群种时,它也可以被称作关键种 (Keystone species),即它的丧失会引起生态系统的重大变化 (Hawksworth, 1991)。因而在进行生态系统保护时,我们必须注意菌根真菌的因素。

在许多受到人为干扰的生态系统中,恢复和重建中常常遇到因土壤贫瘠且结构差、土壤酸化或盐碱化、重金属及其它污染而使移入的种类难以定植的问题。而菌根真菌的引入恰恰可以提高宿主植物耐贫瘠、对酸碱和污染物的耐受性并且可以改善土壤结构,达到定植的目的。Meharg 和 Cairney (2000) 发现,很多外生菌根真菌有转化持久性有机污染物 (Persistent organic pollutants, POPs) 如多卤化联苯、芳烃化合物、含氯苯酚、杀虫剂的能力,因而菌根真菌在有机污染地区的生物修复中也有应用的潜力。

Miller 和 Jastrow (1992) 总结了 VA 菌根在露天采矿地区植被的恢复、海岸沙丘生境的恢复以及土壤结构恢复中的应用,认为 VA 菌根在干旱半干旱

采矿区的植被恢复、在加速外来种的定植以固定沙丘以及在土壤结构改善中都起着重要的作用。

5 菌根真菌研究的热点和前景

自从 Frank (1885) 首次提出菌根概念以来,菌根和菌根真菌的研究已经经历了一个多世纪的时间。早期的研究主要集中于菌根的生理、菌根真菌的纯培养特征、菌根真菌在养分吸收上的作用等方面。20 世纪 80 年代以来,随着先进科技手段的应用以及研究者对生态系统结构和功能理解的深入,菌根真菌的研究进入飞速发展的阶段,在生理、生态和应用技术方面都取得了长足的进步。

目前菌根理论研究包括有微观和宏观两个大的方面。微观上,分子生物学技术的应用在菌根真菌研究中具有划时代的意义,当前的研究热点是应用分子生物学技术进行种类鉴定和系统学研究,进行植物菌根共生相关基因及共生分子机理研究。宏观上,菌根连接和菌根网络的发现使研究者开始重新认识生态系统中种间关系、生物多样性和生态系统稳定性的维持机制等问题,而研究菌根真菌在生态系统以至更大尺度上的影响以及菌根真菌在生态系统的重建与恢复中的作用成为人们关注的焦点。

在实践上,外生菌根真菌菌剂已经广泛应用于林木育苗、树种的迁地保护、破坏生态系统的恢复和重建等过程中,内生菌根真菌菌剂也处于研制和应用推广过程中。而由于菌根真菌与根瘤菌、解磷细菌等的协同作用,混合菌剂的合成将可能对生物固氮和解决土壤贫磷问题起到巨大的推动作用。我们相信,随着菌根研究的深入和相关技术的发展,菌根真菌在自然和人工生态系统中的作用将逐渐为人们了解,菌根真菌也必将在更广泛的领域中得到应用。

参 考 文 献

- Abuzinadah, R. A., R. D. Finlay & D. J. Read. 1986. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants: II. Utilization of protein by mycorrhizal plants of *Pinus contorta*. *New Phytologist*, **103**: 495 ~ 506.
- Aikio, S., H. Vare & R. Strommer. 2000. Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **32**: 1091 ~ 1100.
- Allen, M. F. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. New York: Cambridge University Press. 1 ~ 8, 113 ~ 118.
- Arocena, J. M. & K. R. Glowa. 2000. Mineral weathering in ectomycorrhizosphere of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) as revealed by soil solution composition. *Forest Ecology and Management*, **133**: 61 ~ 70.
- Barea, J. M., C. AzconAguilar & R. Azcon. 1997. Interactions between mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms within the context of sustainable soil-plant systems. In: Gange, A. C. & V. K. Brown eds. *Multitrophic interactions in terrestrial sys-*

- tems, Oxford: Blackwell Science, Inc. 65 ~ 77.
- Barni, E. & C. Siniscalco. 2000. Vegetation dynamics and arbuscular mycorrhiza in old-field successions of the western Italian Alps. *Mycorrhiza*, **10**: 63 ~ 72.
- Bearden, B. N. & L. Petersen. 1999. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on soil structure and aggregate stability of a vertisol. *Plant and Soil*, **218**: 173 ~ 183.
- Bending, G. D. & D. J. Read. 1997. Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, **101**: 1348 ~ 1354.
- Bevege, D. I., G. D. Bowen & M. F. Skinner. 1975. Comparative carbohydrate physiology of ecto-and endo-mycorrhizas. In: Sanders, F. E., B. Mosse & P. B. Tinker eds. *Endomycorrhizas*. London: Academic Press. 149 ~ 174.
- Biro, B., K. Kovacs-Pechy, I. Voros, T. Takacs, P. Eggenberger & R. J. Strasser. 2000. Interrelations between *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of alfalfa in sterile, AMF-free or normal soil conditions. *Applied Soil Ecology*, **15**: 159 ~ 168.
- Dodd, J. C. 2000. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in agro- and natural ecosystems. *Outlook on Agriculture*, **29**: 55 ~ 62.
- Duponnois, R. & J. Garbaye. 1991. Effect of dual inoculation of Douglas fir with ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* and mycorrhization helper bacteria (MHB) in two bare-root forest nurseries. *Plant and Soil*, **138**: 169 ~ 176.
- Finlay, R. D. 1992. Uptake and translocation of nutrients by ectomycorrhizal fungal mycelia. In: Read, D. J., D. H. Lewis, A. H. Fitter, & I. J. Alexander eds. *Mycorrhizas in ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press. 91 ~ 97.
- Fitter, A. H. 1977. Influence of mycorrhizal infection on competition for phosphorus and potassium by two grasses. *New Phytologist*, **3**: 119 ~ 125.
- Fogel, R. & G. Hunt. 1979. Fungal and arboreal biomass in a western Oregon Douglas fir ecosystem: distribution patterns and turnover. *Canadian Journal of Forest Research*, **9**: 245 ~ 256.
- Frank, A. B. 1885. Ueber die auf wurzelsymbiose beruhende ernahrungsgewisser baume durch unterirdische pilze. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, **3**: 128 ~ 145.
- Gadgil, R. L. & P. D. Gadgil. 1971. Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature*, **233**: 133.
- Gairney, J. W. G. & A. A. Meharg. 1999. Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities. *Environmental Pollution*, **106**: 169 ~ 182.
- Gange, A. C. & E. Bower. 1997. Interactions between insects and mycorrhizal fungi. In: Gange, A. C. & V. K. Brown eds. *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Oxford: Blackwell Science, Inc. 115 ~ 132.
- Garbaye, J., J. L. Churin & R. Duponnois. 1992. Effects of substrate sterilization, fungicide treatment and mycorrhization helper bacteria on ectomycorrhizal formation of pedunculate oak (*Quercus robur*) inoculated with *Laccaria laccata* in 2 peat bare-root nurseries. *Biology and Fertility of Soils*, **13**: 55 ~ 57.
- Glenn, J. K. & M. H. Gold. 1983. Decolorization of several polymeric dyes by the lignin-degrading basidiomycete *Phanerochaete chrysosporium*. *Applied and Environmental Microbiology*, **45**: 1741 ~ 1747.
- Goverde, M., M. G. A. van der Heijden, A. Wiemken, I. R. Sanders & A. Erhardt. 2000. Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of a lepidopteran herbivore. *Oecologia*, **125**: 362 ~ 369.
- Graves, J. D., N. K. Watkins, A. H. Fitter, D. Robinson & C. Scrimgeour. 1997. Intraspecific transfer of carbon between plants linked by a common mycorrhizal network. *Plant and Soil*, **192**: 153 ~ 159.
- Griffiths, R. P. & B. A. Caldwell. 1992. Mycorrhizal mat communities in forest soils. In: Read, D. J., D. H. Lewis, A. H. Fitter & I. J. Alexander eds. *Mycorrhizas in ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press. 98 ~ 112.
- Grime, J. P., J. M. L. Mackey, S. H. Hiller & D. J. Read. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, **328**: 420 ~ 422.
- Harley, J. L. 1975. Problems of mycotrophy. In: Sanders, F. E., B. Mosse & P. B. Tinker eds. *Endomycorrhizas*. London: Academic Press. 1 ~ 24.
- Harley, J. L. 1989. The significance of mycorrhiza. *Mycological Research*, **92**: 129 ~ 139.
- Harley, J. L. 1991. Introduction: the state of the art. In: Norris, J. R., D. J. Read & A. K. Varma eds. *Methods in microbiology*, vol. 23. *Techniques for the study of mycorrhiza*. London: Academic Press. 1 ~ 23.
- Hashimoto, Y. & M. Hyakumachi. 1999. Quantities and types of ectomycorrhizal and endophytic fungi associated with *Betula platyphylla* var. *japonica* seedlings during the initial stage of establishment of vegetation after disturbance. *Ecological Research*, **15**: 21 ~ 31.
- Hawksworth, D. L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance and conservation. *Mycological Research*, **95**: 641 ~ 655.
- Hooker, J. E., M. Jaizme-Vega & D. Atkinson. 1994. Biocontrol of plant pathogens using arbuscular mycorrhizal fungi. In: Gianinazzi S. & H. Schuepp eds. *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Basel: Birkhauser. 197 ~ 200.
- Hussey, R. S. & R. W. Roncadori. 1980. Influence of *Aphelenchus avenae* on vesicular-arbuscular endomycorrhizal growth response. *Journal of Nematology*, **13**: 48 ~ 52.
- Jentschke, G., B. Brandes, A. J. Kuhn, W. H. Schroder, J. S. Becker & D. L. Godbold. 2000. The mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* transports magnesium to Norway spruce seedlings. Evidence from stable isotope labeling. *Plant and Soil*, **220**: 243 ~ 246.
- Kapoor, R., M. Kaur & K. G. Mukerji. 2000. VAM and phosphorus induced changes in the rhizosphere ecology of *Anethum graveolens* L. *Journal of Environmental Biology*, **21**: 185 ~ 191.
- Leake, J. R. & D. J. Read. 1997. Mycorrhizal fungi in terrestrial habitats. In: Wicklow, D. T. & B. Soderstrom eds. *The mycota*, Vol. 4. *Environmental and microbial relationships*. Berlin: Springer-Verlag. 281 ~ 301.
- Leyval, C. & J. Berthelin. 1993. Rhizodeposition and net release of soluble organic compounds by pine and beech seedlings inoculated with rhizobacteria and ectomycorrhizal fungi. *Biology and Fertility of Soils*, **15**: 259 ~ 267.
- Linderman, R. G. 1994. Role of VAM fungi in biocontrol. In: Pflieger, F. L. & R. G. Linderman eds. *Mycorrhizae and plant health*. St. Paul, Minnesota: APS Press. 1 ~ 26.
- Lipson, D. A., C. W. Schadt, S. K. Schmidt & R. K. Monson. 1999. Ectomycorrhizal transfer of amino acid-nitrogen to the alpine sedge *Kobresia myosuroides*. *New Phytologist*, **142**: 163 ~ 167.
- Lundstrom, U. S., N. van Breemen, D. C. Bain, P. A. W. van Hees, R. Giesler, J. P. Gustafsson, H. Ilvesniemi, E. Karlton, P. A. Melkerud, M. Olsson, G. Riise, O. Wahlberg, A. Bergelin, K. Bishop, R. Finlay, A. G. Jongmans, T. Magnusson, H. Mannerkoski, A. Nordgren, L. Nyberg, M. Starr & L. T. Strand. 1999. Advances in understanding the podzolization process resulting from a multidisciplinary study of three coniferous forest soils in the Nordic Countries. *Geoderma*, **94**: 335 ~ 353.
- Malloch, D. W., K. A. Pirozynski & P. H. Raven. 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants (a review). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **77**: 2113 ~ 2118.

- Mangan, S. A. & G. H. Adler. 1999. Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats (*Proechimys semispinosus*) in eight isolated populations. *Journal of Tropical Ecology*, **15**: 779 ~ 790.
- Meharg, A. A. & J. W. G. Cairney. 2000. Ectomycorrhizas - extending the capabilities of rhizosphere remediation? *Soil Biology and Biochemistry*, **32**: 1475 ~ 1484.
- Meyer, F. H. 1974. Physiology of mycorrhiza. *Annual Review of Plant Physiology*, **25**: 567 ~ 586.
- Miller, R. M. & J. D. Jastrow. 1992. The application of VA mycorrhizae to ecosystem restoration and reclamation. In: Allen, M. F. ed. *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. New York: Chapman & Hall. 438 ~ 467.
- Newman, E. I. 1988. Mycorrhizal links between plants: functioning and ecological significance. *Advances in Ecological Research*, **18**: 243 ~ 270.
- Nicolson, T. H. & C. Johnston. 1979. Mycorrhiza in the Gramineae. III. *Glomus fasciculatus* as the endophyte of pioneer grasses in a maritime sand dune. *Transactions of the British Mycological Society*, **72**: 261 ~ 268.
- Owusu-Benoah, E. & A. Wild. 1980. Effects of Vesicular-Arbuscular mycorrhiza on the labile pool of soil phosphate. *Plant and Soil*, **54**: 233 ~ 242.
- Paul, E. A. & R. M. N. Kucey. 1981. Carbon flow in plant microbial associations. *Science*, **213**: 473 ~ 474.
- Perez-Moreno, J. & D. J. Read. 1999. Mobilization and transfer of nutrients from litter to tree seedlings via the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. *New Phytologist*, **145**: 301 ~ 309.
- Perry, D. A., M. P. Amaranthus, J. G. Borchers, S. L. Borchers & R. E. Brainerd. 1989a. Bootstrapping in ecosystems. *BioScience*, **39**: 230 ~ 237.
- Perry, D. A., H. Margolis, C. Choquette, R. Molina & J. M. Trappe. 1989b. Ectomycorrhizal mediation of competition between coniferous tree species. *New Phytologist*, **112**: 501 ~ 511.
- Pirozynski, K. A. & D. W. Malloch. 1975. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems*, **6**: 153 ~ 164.
- Pirozynski, K. A. 1981. Interactions between fungi and plants through the ages. *Canadian Journal of Botany*, **59**: 1824 ~ 1827.
- Read, D. J. 1984. The structure and function of vegetative mycelium of mycorrhizal roots. In: Jennings, D. H. & A. D. M. Rayner eds. *Ecology and physiology of the fungal mycelium*. Cambridge: Cambridge University Press. 215 ~ 240.
- Read, D. J. 1992. The mycorrhizal mycelium. In: Allen M. F. eds. *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. New York: Chapman & Hall. 102 ~ 133.
- Read, D. J., 1997. Mycorrhizal fungi—the ties that bind. *Nature*, **388**: 517 ~ 518.
- Roncadori, R. W. 1997. Interactions between arbuscular mycorrhizas and plant parasitic nematodes in agro-ecosystems. In: Gange, A. C. & V. K. Brown eds. *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Oxford: Blackwell Science, Inc. 101 ~ 113.
- Setälä, H. 2000. Reciprocal interactions between Scots pine and soil food web structure in the presence and absence of ectomycorrhiza. *Oecologia*, **125**: 109 ~ 118.
- Simard, S. W., D. A. Perry, M. D. Jones, D. D. Myrold, D. M. Durall & R. Molina. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, **388**: 579 ~ 582.
- Simon, L., J. Bousquet, R. C. Levesque & M. Lalonde. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature*, **363**: 67 ~ 69.
- Smith, M. D., D. C. Hartnett & G. W. T. Wilson. 1999. Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia*, **121**: 574 ~ 582.
- Soderstrom, B. 1992. The ecological potential of the ectomycorrhizal mycelium. In: Read, D. J., D. H. Lewis, A. H. Fitter & I. J. Alexander eds. *Mycorrhizas in ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press. 77 ~ 83.
- Stribley, D. P., P. B. Tinker & J. H. Rayner. 1980. Relation of internal phosphorus concentration and plant weight in plants infected by vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytologist*, **86**: 261 ~ 266.
- van Breeman, N., R. Finlay, U. Lundstrom, A. G. Jongmans, R. Giesler & M. Olsson. 2000. Mycorrhizal weathering: a true case of mineral plant nutrition? *Biogeochemistry*, **49**: 53 ~ 67.
- van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken & I. R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**: 69 ~ 72.
- Vazquez, M. M., S. Cesar, R. Azcon & J. M. Barea. 2000. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and other microbial inoculants (*Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Trichoderma*) and their effects on microbial population and enzyme activities in the rhizosphere of maize plants. *Applied Soil Ecology*, **15**: 261 ~ 272.
- Warner, A. & B. Mosse. 1980. Independent spread of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Transactions of the British Mycological Society*, **74**: 407 ~ 410.
- Warnock, A. J., A. H. Fitter & M. B. Usher. 1982. The influence of a springtail *Folsomia candida* (Insecta, Collembola) on the mycorrhizal association of leek *Allium porrum* and the vesicular-arbuscular mycorrhizal endophyte *Glomus fasciculatus*. *New Phytologist*, **90**: 285 ~ 292.
- Went, F. W. & N. Stark. 1968. Mycorrhiza. *BioScience*, **18**: 1035 ~ 1039.
- Wilson, G. W. T. & D. C. Hartnett. 1997. Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tallgrass prairie microcosms. *American Journal of Botany*, **84**: 478 ~ 482.