

丛枝菌根养分吸收和转运机制的研究历史与进展

李爱荣, 管开云

(中国科学院昆明植物研究所植物园, 云南 昆明 650204)

摘要 丛枝菌根真菌(AMF)在土壤生态系统中分布最广且在农业生态系统中作用最大,是颇受研究人员关注的一类菌根真菌。多年来,人们尝试着用各种技术和方法从不同角度、不同层次对AMF与植物的互惠机制进行研究并取得了较大进展。近年来分子技术在该领域得以广泛应用,使得人们对这一共生体的互惠机制有了更为详尽的了解。从营养学角度入手,综述了国内外关于丛枝菌根(AM)真菌对土壤中养分吸收和转运机制的研究进展,并在概括当前AMF促生机制研究热点的基础上对其发展前景作了展望。

关键词 丛枝菌根真菌;菌丝桥;共生体界面

中图分类号 Q949.32 **文献标识码** A **文章编号** 1005-7021(2006)04-0072-05

Research History and Recent Advances in Nutrient Absorption and Transport Mechanisms of Arbuscular Mycorrhizae

LI Aìrong, GUAN Kāiyun

(Botanical Garden of Kunming Institute of Botany, CAS, Kunming, Yunnan, China, 650204)

Abstract Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are the most important components in agroecosystem as well as the most widespread fungi in soil ecosystem, thus the most concerned group among mycorrhizal fungi. People have been studying the mutualistic mechanisms between AMF and their host plants using different methods and techniques for many years and great advances have been achieved regarding to various aspects of these mutualistic associations. More and more in-depth reports on possible mutualistic mechanisms in such symbionts are becoming available thanks to the application of molecular techniques. In this article, the development of research on the absorption and transport mechanisms of soil nutrients via AMF is summarized from the viewpoint of plant nutrition. Also, the research prospect of growth promoting mechanisms of AMF and future research interest in this field are predicted.

Keywords Arbuscular mycorrhizal fungi; hyphal linkage; symbiotic interface

菌根是土壤真菌与植物营养根形成的一种共生体,在自然界广泛存在并起着重要的生态作用^[1]。多数情况下,菌根化植株的生长发育明显优于非菌根化植株。这主要是由于菌根真菌在土壤和宿主植物根系之间形成了一个具有营养吸收和转运功能的菌丝网,从而提高了对土壤养分的吸收和利用效率^[2]。一般认为,菌根可分为丛枝菌根、外生菌根、内外生菌根及兰科菌根等7类^[3],尤以丛枝菌根在自然界分布最为广泛^[4]。地球上约有90%的维管植物可以形成丛枝菌根^[5]。这种共生结构可以提高植物对营养物质的吸收效率、增强植物抗逆性和抗病性,在逆境植树造林、树木引种驯化、防治植物土传病害以及培育菌根化苗木等领域得到越来越广泛的应用^[6],是生物学领域的一大研究热点。丛枝菌根的促生作用

在很大程度上归功于其能提高植物吸收养分的效率。研究表明,菌根真菌促进宿主植物生长的直接原因是改善了植物的磷营养状况^[7]。长期以来,人们就其促生机制做了大量试验,尤其在丛枝菌根真菌(AMF)对磷的吸收和转运方面进行了深入的研究。本文就国内外对该领域的研究历史和现状作了较为全面的回顾和总结,旨在使人们有一个更为系统的认识。

1 早期关于丛枝菌根真菌促生机制的推测

起初人们并不了解丛枝菌根真菌为什么能够促进植物生长,只是对菌根真菌的益生机制进行了种种推断,并未进行深入研究。人们猜测这些真菌在某种程度上促进了植物对氮的吸收,认为

收稿日期: 2006-04-01

AM 真菌能分解土壤中的有机物以供给植物氮源,或者是这些真菌自身具有固氮作用^[8]。1959年,新西兰的 Baylis 观察了 AM 真菌对滨海山茱萸(*Griselinia littoralis*) 生长发育的影响^[9]。结果表明,在缺磷土壤中生长期,形成菌根的幼苗对磷的吸收效率是未形成菌根幼苗的 3~5 倍。于是 Baylis 推测菌根的益生效果是通过提高植物对磷的吸收效率实现的。1964年, Gerdemann 也通过试验证明,没有形成菌根的植株表现出严重的缺磷症状,体内磷含量明显低于形成菌根的植株^[10]。同年, Gray 也得出了相似结论^[11]。1966年, Holevas 进一步指出菌根真菌在缺磷土壤中促进效果明显,但在磷水平较高的土壤中则无促进作用^[12]。中国研究人员也报道过类似结果^[13]。这表明,AM 真菌主要通过提高宿主植物对土壤中磷的吸收效率而促进植物生长。

2 AM 菌根外延菌丝在吸收养分过程中的作用及菌根化植株利用的磷源问题

丛枝菌根真菌菌丝的生长并不局限在根的皮肤细胞内部和细胞间隙,也有大量菌丝伸展到周围土壤中。Peyronel 在 1950 年就曾经指出,菌根真菌除能通过改变宿主植物根细胞的渗透性及提高酶活性而增强植物对养分的吸收能力外,其外延菌丝也能从土壤中吸收一部分矿质养分^[2]。为了探明菌根真菌的菌丝在吸收和转运营养物质过程中的作用,人们设法将菌根真菌感染的根系与菌根真菌的外延菌丝进行空间隔离,从而将菌根真菌对根系吸收作用的间接影响和菌丝直接吸收转运作用区别开来^[14,15]。其中, Schüpp 等发明的用细孔网隔离根系和菌丝生长室的基本方法促成了随后的许多重要发现。例如 Jakobsen 等发现了一些真菌主要从紧贴根系的土壤中吸收养分,而另一些真菌则可以从离根系较远的土壤中获取养分^[16,17]。此外,将真菌和植物根系隔离的方法也使人们发现了菌根化植株内的大部分磷是由菌根真菌吸收的,有些植物甚至完全依靠其菌根真菌摄取磷^[18,19]。

关于丛枝菌根真菌的宿主植物利用的磷源问题,有两种主要的理论:一种理论认为菌根外延菌丝增加了营养吸收面积,从而提高了菌根化的根对土壤中养分的吸收效率,即提高了有效磷的利

用率;另一种理论认为菌根外延菌丝可以活化植物无法利用的含磷物质,即开发了新的磷源。Sanders 等对土壤中不稳定磷酸盐进行³²P 示踪观察的结果表明,菌根化植株和非菌根化植株内磷的特异性活动差别不大。他们认为,AM 真菌促进植物对磷吸收的主要机制是提高了对有效磷的利用率,而不是具有活化无效磷的特殊能力^[20]。然而姚青等采用³²P 同位素标记技术进行观察的结果显示,AM 真菌外延菌丝可以活化土壤中的无机磷酸盐^[21]。

尽管人们很早就知道许多植物的根能分泌磷酸酯酶以水解有机物中的磷酸盐,但直到近期才有试验证明丛枝菌根真菌也具有这一功能^[22~24]。由此看来,AM 真菌不但可以通过增加营养吸收面积促进植物对养分的吸收,也可以通过活化并开发新的磷源而增加养分供应。

3 AM 真菌与宿主植物之间营养物质交流的途径

关于营养物质在 AM 真菌和宿主植物之间运输途径的探索也是一个漫长的历史过程。由于在对菌根进行显微观察时通常能看到不同形成时期和不同崩解程度的丛枝,有人推测丛枝的降解在营养物质运输过程中发挥着一定作用。然而,随后的大量试验证明这种观点是片面的,越来越多的研究者认为丛枝崩解并非菌根内养分转运所必须。Bowen 和 Rovira 较早报道了营养物质可以通过有活力的完整丛枝从真菌向宿主植物运输^[25]。随后, Woolhouse 建立了活性横跨膜交换模型^[26]。Marx 等首次从生化角度证明了完整的丛枝在磷转运中的功能和地位^[27]。他们的试验表明,嵌在丛枝周围的宿主植物的原生质膜具有很高的 ATP 酶活性(后被确认为是一种 H⁺-ATP 酶^[28,29]) 这表明存在主动运输机制。Kinden 和 Brown 对完整的丛枝做了扫描电镜观察,发现其具有巨大的表面积,从而推测这些活的丛枝起码担负着运输部分养分的功能。同时他们也指出,丛枝寿命短暂,表明丛枝的崩解对养分运输也有很大贡献^[30]。但是, Cox 和 Tinker 在对丛枝的存活时间、丛枝体积及磷浓度作了计算之后,认为丛枝崩解对磷交换的影响不大^[31]。另外,由于胞间菌丝也可能是磷交换的场所^[32], Smith 和 Smith 对磷交换过程中是否需要丛枝的参与提出了质疑^[33]。不过,多数人仍然认为在植物体内担负磷

传输功能的结构分布在含丛枝的皮层细胞内, 其中有些是菌根的特有结构^[34~37]。AM 真菌不仅可以在宿主植物和土壤之间形成一个具有养分转运功能的菌丝网, 还可以在宿主植物群体间甚至宿主植物和其他植物之间形成网状联结, 从而在植物群体营养学中发挥一定作用。人们形象地将这种联结称为菌丝桥^[38]。Heap 和 Newman 首次发现在同种或不同种植物间存在菌丝桥, Ritz 和 Newman 进一步指出菌丝桥可以将濒死根系内的磷大量输向活根系^[2]。我国研究人员也在以红三叶草为材料的试验中发现, 菌根桥的存在不仅利于同种植物不同植株间的磷交流, 还可以在不同种植物间进行养分转运^[39,40]。这说明丛枝菌根具有重新分配和共享磷营养的功能, 土壤中复杂的菌丝网是植株间养分交流的桥梁。

4 宿主植物-AM 真菌共生体界面的养分交换

根据超微结构观察和生理分析结果, 人们发现宿主植物和 AM 真菌之间大部分的养分交流是发生在活的真菌-植物共生体界面的。当然, 这并不排除在丛枝崩解时发生养分再分配的可能。宿主植物 AM 真菌共生体界面的基本结构由丛枝周膜(periarbuscular membrane)、丛枝质膜(arbuscular membrane) 和由两膜组成的较为狭窄的膜间空隙(丛枝周腔, periarbuscular space) 组成^[41] (图 1)。

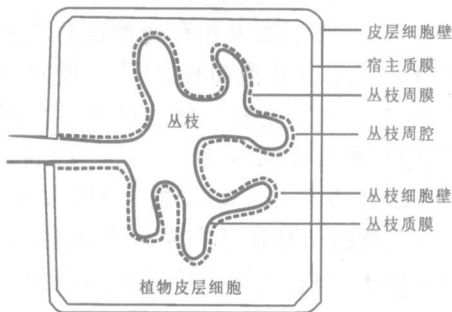


图 1 AM 菌根共生体界面结构示意图^[36]
Fig. 1 Features of the arbuscule cortical cell interface in AM^[36]

当 AM 真菌侵入宿主植物并形成丛枝时, 宿主植物的质膜也随之逐渐内陷并在丛枝周围增

生, 形成包围在丛枝周围的一层膜状结构。人们将这种包围在丛枝周围的宿主植物的质膜称为丛枝周膜, 其形成涉及脂类和蛋白质的大量合成, 其中有一部分蛋白质只在丛枝周膜内存在。细胞化学和免疫细胞化学分析表明丛枝周膜具有 ATP 酶活性, 而通常情况下被菌根真菌感染的根皮层细胞的外膜不具有这种活性, 说明丛枝周膜具有一般根皮层细胞所不具有的转运功能^[28,29]。丛枝周腔是宿主植物的细胞质膜内陷并包围丛枝时在两层膜之间形成的一个间隙。这一非共质体间隙的存在避免了宿主植物和菌根真菌细胞质的直接接触, 但保障了共生双方通过共生体界面进行高效的养分转运。

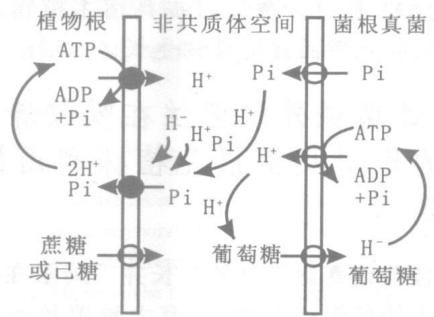


图 2 丛枝界面无机磷和碳水化合物转运示意图^[41]

Fig. 2 Schematic illustration of the transfer model of phosphate and carbon compounds across the arbuscular interface^[41]

图中实心圆圈分别代表 H⁺-ATP 酶和二次转运蛋白在丛枝界面宿主质膜上的定位

filled circles indicate the location of plasma membrane H⁺-ATPases and secondary transporters in the interface membrane

AM 真菌-宿主植物共生体发生的养分交换包括两个方面, 即光合产物从宿主植物向菌根真菌运输和无机养分(如磷酸盐等)从菌根真菌向宿主植物转运。在从菌根真菌到宿主植物的养分转运中, 磷的转运是目前研究的比较深入的。研究表明, 无机磷在共生体内的转运包括菌根外延菌丝从土壤中吸收含磷养分, 随后以多聚磷酸盐的形式转运到根内真菌组织, 在从丛枝流入丛枝周腔前降解为磷酸盐并通过丛枝界面输送到根皮层细胞内^[42,43]。菌根外延菌丝对磷酸盐的吸收是由一种具有较高磷酸盐亲和性的转运蛋白介导

的。该蛋白的功能发挥依赖于质膜 ATP 酶产生的 H^+ 电化学梯度。目前尚不完全清楚磷酸盐进一步进入根内菌丝以及从丛枝流出的机制。由于丛枝流出的磷酸盐量是在培养基上培养的真菌细胞中流出量的 1 000 多倍^[44], 有人推测在丛枝的质膜上存在一种特化的溢出机制^[45]。磷酸盐进入植物的最后一步是通过丛枝周膜进入宿主根皮层细胞, 这一过程是由特异的磷酸盐转运蛋白介导的, 如从马铃薯菌根分离得的 StPT 3^[35] 和从蒺藜状苜蓿 (*Medicago truncatula*) 根内分离出来的 MtPT4^[36]。此类蛋白为菌根化的根所特有, 在含丛枝的皮层细胞内大量表达。在丛枝界面进行的养分交流过程以主动吸收占主体, 双方先将相应的营养物质释放到丛枝周腔这一非共质体空间内, 之后各自主动吸收各自所需的养分(图 2)。

5 AM 真菌对其他营养元素的吸收

随着对 AM 真菌促生机制研究的不断深入, 人们发现磷不是惟一能被菌根真菌吸收并转运到宿主植物体内的矿质元素。由于 AM 真菌菌丝吸收养分的直接效应或通过缓解环境胁迫而提高固氮植物的固氮速率及与根瘤细菌产生协同作用的间接效应, 这些真菌也可以促进植物对氮素的吸收和利用^[46, 47]。Gilmore 指出 AM 真菌能促进宿主植物对锌的吸收^[48]。Ross 和 Harper 发现 AM 真菌能提高植物对铜的吸收效率^[49]。刘柏玉和雷泽同报道了 AM 真菌除增加盆栽蚕豆对磷的吸收率以外, 还有利于对钼的吸收, 菌根化植株中钾和镁的浓度也比非菌根化植株的高^[50]。此外, AM 真菌还能改善植物对硼、硫、钙、铁、锰、氯等养分的吸收^[6], 其机制可能是改善了土壤微环境从而增加了营养物质的有效浓度。

6 小结与讨论

综上所述, 菌根真菌不仅能提高植物对根际土壤中养分的吸收效率, 还能活化并吸收距根系较远的土壤中的矿物养分, 从而最大限度地开发土壤肥力, 在很大程度上促进了植物对养分的吸收和利用。其外延菌丝在养分的吸收和转运过程中发挥着不可替代的作用。由宿主植物根皮层细胞的质膜和菌根真菌丛枝质膜共同形成的真菌-植物界面是养分交流的场所。菌根内进行的养分交换不是随机的、被动的, 生化和分子证据均表明

这种物质交流不仅存在主动运输机制, 还存在精细的调控系统。

由于新技术的发展和运用, 人们分别利用同位素示踪、原位化学定位和活体荧光等技术对 AM 真菌吸收和转运磷的机制作了多方面的研究并有了较为深刻的认识。近几年来, 研究人员正在尝试着从细胞水平和基因水平上解释菌根真菌促进植物对营养物质吸收和转运的机制, 新的信号分子和转运蛋白不断被发现并得到鉴定。通过胞间信号传导分析和植物 AM 真菌共有基因的研究, 可望揭开这一共生之谜。

致谢 美国宾夕法尼亚州立大学园艺学院的 Koide 博士为本文的撰写提供了宝贵的文献资料, 昆明植物所的杨祝良研究员在文章的修改过程中提出了宝贵的意见。在此谨表感谢!

参考文献:

- [1] 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.
- [2] Koide R T and Mosse B. A history of research on arbuscular mycorrhiza[J]. Mycorrhiza, 2004, 14: 145-163.
- [3] Harley J L. The significance of mycorrhiza[J]. Mycological Research, 1989, 92: 129-139.
- [4] Brundrett M C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants[J]. New Phytol, 2002, 134: 275-304.
- [5] 弓明钦, 陈应龙, 仲崇祿. 菌根研究及应用[M]. 北京: 中国林业出版社, 1997, 16-17.
- [6] 张美庆. 略论 VA 菌根在我国的应用[J]. 华北农学报, 1998, 13(1): 106-111.
- [7] Aarle I M V, Rouhier H and Saito M. Phosphatase activities of arbuscular mycorrhizal intraradical and extraradical mycelium, and their relation to phosphorus availability[J]. Mycological Research, 2002, 106(10): 1224-1229.
- [8] Lohman M L. Occurrence of mycorrhiza in Iowa forest plants[J]. University of Iowa Studies in Natural History, 1927, 11: 33-58.
- [9] Baylis G T S. Effect of vesicular arbuscular mycorrhizas on growth of *Griselinia littoralis* (Comaceae)[J]. New Phytol, 1959, 58: 274.
- [10] Gerdemann J W. The effect of mycorrhiza on the growth of maize[J]. Mycologia, 1964, 56: 342-349.
- [11] Gray L E. Endotrophic mycorrhizae on trees and field crops [D]. MSc thesis, University of Illinois, Urbana, Ill, 1964.
- [12] Holevas C D. The effect of a vesicular arbuscular mycorrhiza on the uptake of soil phosphorus by strawberry (*Fragaria* sp. var. Cambridge Favorite)[J]. J Hort Sci, 1966, 41: 557-64.
- [13] 李晓林. 施磷水平与 VA 菌根效应的关系[J]. 北京农业大学学报, 1990, 16(2): 177-180.
- [14] Hattingh M J, Gray L E and Gerdemann J W. Uptake and translocation of ³²P labelled phosphate to onion roots by endomycorrhizal fungi[J]. Soil Sci., 1973, 116: 383-387.
- [15] Schüepp H, Miller D D and Bodmer M. A new technique for monitoring hyphal growth of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi through soil[J]. Trans Br Mycol Soc, 1987, 89: 429-435.

- [16] Jakobsen I, Abbott L K and Robson A D. External hyphae of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots[J]. *New Phytol*, 1992a, 120: 371– 380.
- [17] Jakobsen I, Abbott L K and Robson A D. External hyphae of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 2. Hyphal transport of ^{32}P over defined distances[J]. *New Phytol*, 1992b, 120: 509– 516.
- [18] Pearson J N and Jakobsen I. The relative contribution of hyphae and roots to phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizal plants, measured by dual labelling with ^{32}P and ^{33}P [J]. *New Phytol*, 1993, 124: 489– 494.
- [19] Smith S E, Smith F A and Jakobsen I. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses[J]. *Plant Physiol*, 2003, 133: 16– 20.
- [20] Sanders F E and Tinker P B. Phosphate flow into mycorrhizal roots[J]. *Pest Sci*, 1973, 4: 385– 395.
- [21] 姚青, 赵紫娟, 冯固, 等. VA菌根真菌外生菌丝对难溶性无机磷酸盐的活化及利用. I. ^{32}P 间接标记法[J]. *核农学报*, 2000, 14(3): 145– 150.
- [22] Jøner E J, Ravnkov S and Jakobsen I. Arbuscular mycorrhizal phosphate transport under monoxenic conditions using radiolabeled inorganic and organic phosphate[J]. *Biotechnol Lett*, 2000, 22: 1 705– 1 708.
- [23] Koide R T and Kabir Z. Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyze organic phosphate[J]. *New Phytol*, 2000, 148: 511– 517.
- [24] 宋勇春, 李晓林, 冯固. 菌根际及菌丝酸性磷酸酶活性的简易测试[J]. *科学通报*, 2000, 45(2): 187– 191.
- [25] Bowen G D and Rovira A D. The influence of microorganisms on growth and metabolism on plant roots[M]. In: Wittington W J (ed) *Root growth*. Butterworth, London, 1968, 170– 199.
- [26] Woolhouse H. Membrane structure and transport problems considered in relation to phosphorus and carbohydrate movements and the regulation of endotrophic mycorrhizal associations[A]. In: Sanders FE, Mosse B Tinker P B (eds) *Endomycorrhizas*, Proceedings of a Symposium held at the University of Leeds[C], 1974, 22– 25, Academic Press, London, 1975, 209– 239.
- [27] Marx C, Dexheimer J, Gianinazzi Pearson V, *et al*. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular arbuscular mycorrhizas. IV. Ultracytoenzymological evidence (ATPase) for active transfer processes in the host arbuscule interface[J]. *New Phytol*, 1982, 90: 37– 43.
- [28] Gianinazzi Pearson V, Smith S E, Gianinazzi S, *et al*. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular arbuscular mycorrhiza. V. Is H^+ -ATPase a component of ATP hydrolysing enzyme activities in plant fungus interfaces[J]. *New Phytol*, 1991, 117: 61– 67.
- [29] Gianinazzi Pearson, Arnould C, Oufattole M, *et al*. Differential activation of H^+ -ATPase genes by an arbuscular mycorrhizal fungus in root cells of transgenic tobacco[J]. *Planta*, 2000, 211: 609– 613.
- [30] Kinden D A and Brown M F. Electron microscopy of vesicular arbuscular mycorrhizae of yellow poplar. III. Host endophyte interactions during arbuscular development[J]. *Can J Microbiol*, 1975, 21: 1 930– 1 939.
- [31] Cox G and Tinker P B. Translocation and transfer of nutrients in vesicular arbuscular mycorrhizas. I. The arbuscule and phosphorus transfer: a quantitative ultrastructural study[J]. *New Phytol*, 1976, 77: 371– 378.
- [32] Ryan M H, McCully M E and Huang C X. Location and quantification of phosphorus and other elements in fully hydrated, soil grown arbuscular mycorrhizas: a cryo-analytical scanning electron microscopy study[J]. *New Phytol*, 2003, 160: 429– 441.
- [33] Smith F A and Smith S E. Structural diversity in vesicular arbuscular mycorrhizal symbioses[J]. *New Phytol*, 1997, 137: 373– 388.
- [34] Rosewarne G M, Barker S J, Smith S E, *et al*. A *Lycopersicon esculentum* phosphate transporter (LePT1) involved in phosphorus uptake from a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus[J]. *New Phytol*, 1999, 144: 507– 516.
- [35] Rausch C, Daram P, Brunner S, *et al*. A phosphate transporter expressed in arbuscule containing cells in potato[J]. *Nature*, 2001, 414: 462– 466.
- [36] Harrison M J, Dewbre G R and Liu J. A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 2 413– 2 429.
- [37] Paszkowski U, Kroken S, Roux C, *et al*. Rice phosphate transporter include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 13 324– 13 329.
- [38] 张俊伶, 李晓林, 杨志福. VA菌根菌丝桥及其生态意义[J]. *世界农业*, 1996, 11: 37– 40.
- [39] 艾为党, 张俊伶, 李隆, 等. 黑麦草/红三叶草根系间菌丝桥传递磷的研究[J]. *草业学报*, 1998, 7(3): 14– 20.
- [40] 张俊伶, 李晓林, 左元梅, 等. 三叶草根间菌丝桥传递衰亡根系中磷的作用[J]. *生态学报*, 1998, 18(6): 589– 594.
- [41] Ferrol N, Barea J M and Azórr A Aguilar C. Mechanisms of nutrient transport across interfaces in arbuscular mycorrhizas[J]. *Plant and Soil*, 2002, 244: 231– 237.
- [42] Cox G, Moran K J, Sanders F, *et al*. Translocation and transfer of nutrients in vesicular arbuscular mycorrhizas[J]. *New Phytol*, 1980, 84: 649– 659.
- [43] Solaiman M Z, Ezawa T, Kojima T, *et al*. Polyphosphates in intraradical and extraradical hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*[J]. *Appl. Environ. Microbiol*, 1999, 65: 5 604– 5 606.
- [44] Cairney J G W and Smith S E. Efflux of phosphate from the ectomycorrhizal basidiomycete *Pisolithus tinctorius*: General characteristics and the influence of intracellular phosphorus concentration[J]. *Mycol. Res*, 1993, 97: 1 261– 1 266.
- [45] Smith S E, Dickson S and Smith F A. Nutrient transfer in arbuscular mycorrhizas: How are fungal and plant processes integrated[J]. *Aust. J. Plant Physiol*, 2001, 28: 683– 694.
- [46] Allen M F. *The Ecology of Mycorrhizae*[M]. Cambridge University Press, 1991, 112– 116.
- [47] Biro B, Kovács P, Voros I, *et al*. Interrelations between *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of alfalfa in sterile, AMF-free or normal soil conditions[J]. *Appl. Soil Ecol*, 2000, 15: 159– 168.
- [48] Gilmore A E. The influence of endotrophic mycorrhizae on the growth of peach seedlings[J]. *J Am Soc Hortic Sci*, 1971, 96: 35.
- [49] Ross J P and Harper J A. Effect of *Endogone* mycorrhiza on soybean yields[J]. *Phytopathology*, 1970, 60: 1 552– 1 556.
- [50] 刘柏玉, 雷泽同. VA菌根对蚕豆根、磷营养的研究[J]. *土壤学报*, 1992, 29(3): 290– 295.