

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2016.03.019

模拟放牧对高寒草甸丛枝菌根真菌的影响

石国玺^{1,2}, 蒋胜竞³, 秦雪雪¹, 郭小强¹, 马世荣¹, 冯虎元^{3*}, 周华坤^{2*}

(1. 陇东学院生命科学与技术学院 甘肃省陇东生物资源保护与利用高校重点实验室, 甘肃 庆阳 745000;

2. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008;

3. 兰州大学生命科学学院 细胞活动与逆境适应教育部重点实验室, 甘肃 兰州 730000)

摘要:采用植物样方调查与丛枝菌根(AM)真菌的形态分子鉴定等方法分析了模拟放牧对地上植物及地下 AM 真菌群落的影响。结果表明:随着放牧程度的增加,地上植物的物种丰富度显著降低,但 AM 真菌的物种丰富度没有显著变化;AM 真菌总侵染率与丛枝侵染率随着放牧强度的增加显著降低,但孢囊侵染与土壤 AM 真菌的孢子密度均不受放牧强度的显著影响;模拟放牧对植物群落组成具有显著影响,但 AM 真菌的群落组成不受放牧的影响。以上结果表明较植物群落而言,AM 真菌对放牧干扰具有较高的耐受性,凸显了在放牧干扰条件下,AM 真菌在维持高寒草甸生物多样性过程中的作用。

关键词:土壤真菌;模拟放牧;菌根;群落结构

中图分类号:Q938.1

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2016)03-0610-08

Effects of Simulated Grazing on Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Alpine Meadow Ecosystem

SHI Guo-xi^{1,2}, JIANG Sheng-jing³, QIN Xue-xue¹, GUO Xiao-qiang¹,
MA Shi-rong¹, FENG Hu-yuan^{3*}, ZHOU Hua-kun^{2*}

(1. University Key Laboratory for Protection and Utilization of Longdong Bio-resources in Gansu Province, College of Life Sciences and Technology, Longdong University, Qingyang, Gansu Province 745000, China; 2. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai Province 810008, China; 3. MOE Key Laboratory of Cell Activities and Stress Adaptations, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou, Gansu Province 730000, China)

Abstract: The effects of different grazing intensity on plant and arbuscular mycorrhizal (AM) fungal community structure were analyzed using the method of quadrat sampling, AM fungal morphological and molecular identification. Results showed that plant richness and composition AM fungal richness were not significantly decreased with increase of the grazing intensity; the total AM fungal colonization and arbuscular colonization were significantly decreased by the simulated grazing, but there were no significant differences in vesicular colonization, as well as spore density, among treatments. Our results suggested that AM fungi were more tolerant to grazing than plant community, and also indicated the role of AM fungi in maintaining bio-diversity in alpine meadow ecosystem.

Key words: Soil fungi; Simulated grazing; Mycorrhiza; Community structure

青藏高原有“世界屋脊”与“第三极”之称,平均海拔在 4000 m 以上,在我国境内面积达 250 万 km²。高寒草甸作为该区最为主要的植被类型,其草地资源丰富,是发展高原草地畜牧业的物质基础,具有较高的生态服务价值^[1]。然而,过度放牧已严重降低了高寒草甸生态系统的稳定性,导致高寒草

甸出现不同程度的退化,严重威胁着该地区的生态平衡和畜牧业持续发展^[2]。因此,如何平衡放牧与生态系统可持续之间的相互关系是亟待解决的重要研究课题之一。目前,研究人员已经从植物生产力与群落组成^[1,3]、温室气体的交换^[4-5]、土壤营养的循环^[3,6]、土壤呼吸与土壤碳库^[7-8]等方面系统地探究

收稿日期:2015-05-08;修回日期:2016-03-09

基金项目:国家自然科学基金项目(31500427, 31172247, 31472135);中国博士后基金(2015M582735);国家科技支撑课题专题(2014BAC05B03);陇东学院青年科技创新基金(XYZK1505)资助

作者简介:石国玺(1986-),男,甘肃天水人,博士,主要从事菌根生态学研究,E-mail:shigx1986@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: hkzhou@nwpb.cas.cn; fenghy@lzu.edu.cn

了放牧对高寒草甸生态系统的影响机制,但土壤微生物对放牧响应的研究仍然相对较少。

土壤微生物作为地上和地下生态系统联系的纽带和桥梁,驱使和影响了有机物分解、营养循环、植物群落结构和生产力等多个生态系统过程,在调控地上与地下生态系统的物质与能量的交换过程起着非常重要的作用^[9-10]。丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhiz, AM)真菌作为一类非常重要的土壤微生物,可以与地球上2/3陆生植物根系形成互惠共生体^[11],被认为是植物内生真菌之母^[12]。AM真菌能够促进植物对矿质营养的吸收(磷素和氮素的吸收)^[13-14]、增强植物抗逆抗病等生理作用^[15-17],改善植物与访花昆虫的相互关系^[18]、影响土壤细菌群落的组成^[19]、参与土壤团聚体的形成^[20-21],进而参与多个生态系统过程^[22]。此外,AM真菌群落的物种与谱系组成还决定了地上植物的群落组成与生产力水平^[23-24]。鉴于AM真菌如此重要的生理生态功能,因此探究放牧对高寒草甸AM真菌的影响对于理解在放牧干扰模式下AM真菌在维持高寒草甸生态系统生物多样性与生态功能过程中的作用尤为必要。

研究已经表明,放牧能够改变植物AM真菌丰度与群落组成。如放牧可以降低^[25-27]或提高AM侵染率^[28-29];放牧增加了美国温带草原中AM真菌的丰度与物种丰富度^[30],但降低了阿根廷^[31]与中国内蒙古草原中AM真菌的丰度^[32]。这些结果说明AM真菌对放牧的响应并不一致,也表明目前对AM真菌与放牧之间关系的理解仍存在欠缺,具体体现在植物与AM真菌分别是如何响应放牧?两者是否类似?植物与AM真菌间关系如何?为了回答以上问题,本文通过系统地探究了不同强度的长期放牧对高寒草甸AM真菌与植物群落的影响,以期合理地评估青藏高原高寒草甸生态系统中放牧与生态系统稳定性之间的相互关系提供新的理论依据。

1 材料与方法

1.1 样地概况与试验设计

该研究在兰州大学高寒草甸生态系统定位研究站进行,该站位于青藏高原东缘的甘肃省玛曲县境内,地理位置为N 30°30', E 101°53', 海拔3500 m。该区年平均气温1.2°C,年平均降水量620 mm,年平均生长期不到150天,年日照时间约为2580 h。

植被主要由北极、高寒及中国喜马拉雅山脉植被类型组成,生长季为5月末到9月初。

本研究始于2002年,采用单因素区组随机试验设计,共4个小区,每个小区4种处理,每种处理4次重复,随机分布在小区内。小区面积为6 m×10 m,每个小区之间有1 m的缓冲带。4种处理分别为:①对照(Control):不进行任何处理;②轻度放牧(Light clipping, LC):每年六月底和七月底各模拟轻度放牧2次,留茬10 cm;③中度放牧(Moderate clipping, MC):每年六月底和七月底各模拟中度放牧2次,留茬4 cm;④重度放牧(Heavy clipping, HC):每年六月底和七月底各模拟重度放牧2次,留茬2 cm。每个处理的刈割面积为80 cm×80 cm。

1.2 采样过程与植物群落调查

于2010年8月底进行样方调查。对每个小区内所有处理均随机选择4个50 cm×50 cm样方,记录样方中各植物物种的丰度与盖度后,齐地表减掉获取地上生物量,分为4个功能群,莎草,禾草,豆科与杂草,并于80°C烘至恒重,测定其生物量。样方调查之后,每个样方中随机采集3钻土(土钻直径:3.8 cm,深度:25 cm),充分混匀后,合并为1个样品,装入自封袋中置于4°C冰箱中保存,转移到实验室。根土分离后,根样用于AM侵染率的测定;土样风干后,过2 mm筛,用于分离AM真菌孢子以及测定土壤理化性质。

1.3 AM侵染率、土壤孢子的分离与鉴定

根样(约100个根段)经10% KOH在75°C下透明30 min后,浸泡在2%的盐酸溶液中酸化30 min,再用0.05%台盼蓝乳酚溶液($m \cdot v^{-1}$)80°C热染10 min,置于脱色液中2~3天,最后用PVLG(聚乙烯醇1.66 g,蒸馏水10 mL,乳酸10 mL,甘油1 mL;高温下配制)为浮载剂制成显微永久装片。在10×20倍显微镜下使用十字交叉法测定AM总侵染率,丛枝侵染率及泡囊侵染率^[33],每个样品至少测定200个视野。

土壤AM真菌孢子的分离采用湿筛—倾注—蔗糖离心法^[34]并稍作修改如下:称取自然风干的土样50 g,置于1 L水中充分混匀,并每隔10 min搅拌一次,浸泡30 min;然后用套筛过滤(上层筛网孔径0.125 mm,下层筛网孔径0.038 mm),将下层滤渣转移到50 mL离心管中,3000 $r \cdot \min^{-1}$ 离心3 min,弃上清;加入50%($m \cdot v^{-1}$)蔗糖溶液,充分震

荡,待管底所有沉淀物全部悬浮后,3000 r·min⁻¹离心 10 s,将上悬液倾倒入孔径为 0.038 mm 的土壤筛,冲洗干净后,抽滤到定性滤纸上。在 200 倍的解剖镜下,根据孢子颜色、大小、连孢菌丝等形态特征对孢子进行聚类,并对每个类型的孢子进行计数。每个类型挑取健康孢子 2~4 个,用 PVLG 与 PVLG + Melzer's 试剂染色后进行压片,结合 AM 真菌国际保藏中心 INVAM

(<http://invam.caf.wvu.edu>)及 Janusz Blaszkowski 教授发布的相关分类信息(<http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/index.html>)进行鉴定。为了更加准确确定不同类型 AM 真菌孢子的种名,每种类型的 AM 真菌至少取 6 个孢子分别放入装有 10 μL ddH₂O 的 PCR 小管中,用无菌牙签捣碎后,65℃水浴 30 min,4000 r·min⁻¹转离心后,取上清,得到 DNA 粗提液。将 DNA 粗提液作为 PCR 扩增模板,分别使用真菌通用引物 GeoA2/Geo11 与 AM 真菌特异性引物 NS31-AML2 进行扩增,扩增条件与扩增体系见 Shi 等^[35-36]。

1.4 土壤理化性质的测定

土壤在 105℃烘至恒重,采用重量分析法测定土壤含水量。土壤与 1 mol·L⁻¹KCl 按 1:5 水土比混合后,震荡 1 h,静置半小时后,用 pH 计测定土壤 pH。将土壤样品在 450℃与 1,250℃温度下燃烧,使用 CHNS 分析系统(Elementar Analysen Systeme)分别测定土壤有机碳及总氮的含量。土壤速效氮用 2 M KCl 提取后,采用 FIAstar 分析仪进行测定(FOSS, Hillerød, Denmark)。土壤速效磷用 Mehlich-3 方法提取后,用钼蓝比色法进行测定^[37]。

1.5 数据统计

统计分析使用 R 2.15.2(<http://www.r-project.org/>)进行。所有数据在进行相应转化后(百分数进行了 arcsine 转化,其他的数据用自然对数转化)检验其正态性及方差齐性(Levene's 检验)。AM 真菌群落组成根据每个孢子类型的数量进行计算。采用单因素方差分析检验模拟放牧对土壤理化、植物变量与 AM 真菌变量的影响,不同处理间的显著性差异使用 Post Hoc test(LSD 法)在 95% 的置信水平进行检验。

基于 Bray-Curtis 相异指数,使用 R 语言“vegan”程序包中的“envfit”函数,将所有测定的植物与土壤变量都拟合到 AM 真菌群落的非度量多维尺度(NMDS)排序图上^[38],阐述植物群落、AM 真菌群落与环境变量间的关系。为了确定模拟放牧对 AM 真菌群落影响的直接与间接影响,本文使用 AMOS 17.0(SPSS Inc.)构建并测试了一个结构方程模型(Structural equation model, SEM)。在该模型中,植物群落与 AM 真菌群落组成采用 NMDS 排序第一轴的得分值代替。对 NMDS 的排序轴进行了旋转,以确保 NMDS 第一轴能够最大程度地代表群落相异性的变异。另外,由于不同处理间土壤理化特征无显著差异,因此该模型并未包括有关土壤理化性质的变量。最大似然 χ^2 拟合优度检验与 Bollen-Stine 靴代值检验被用于检验模型拟合优度。在这些检验中,较高的 P 值(≥ 0.05)被认为是理想的拟合。

2 结果与分析

2.1 土壤理化特征、AM 侵染率与孢子密度

模拟放牧对所有测定的土壤理化指标均无显著影响,不同处理间所有测定的土壤理化特征均无显著差异(数据未显示)。模拟放牧对 AM 总侵染率、丛枝侵染率有显著影响($P < 0.05$),但二者对模拟放牧的响应存在差异。总侵染率在轻度放牧条件下最小(14.87%),而丛枝侵染率在中度放牧条件下最小(0.44%)(图 1a, b)。与 AM 总侵染率不同,模拟放牧对孢囊侵染率与孢子密度的影响均不显著。

2.2 植物丰富度与群落组成

随着模拟放牧强度的增加,植物物种丰富度呈逐渐下降趋势(图 1c)。轻度放牧(LC)和中度放牧(MC)对植物丰富度的影响不显著,而重度放牧(HC)则显著降低了植物的丰富度(减少 15.63%)(图 1c)。植物群落的 NMDS 分析结果显示与对照相比,模拟放牧显著改变了植物群落组成,但在 3 个模拟放牧处理间植物组成的差异不显著(图 2a)。此外,结果还显示莎草生物量、豆科生物量、植物密度、植物丰富度与植物群落组成均具有显著的相关性,其中植物密度与植物群落结构的相关性最大($r^2 = 0.87, P = 0.001$)(图 2a)。

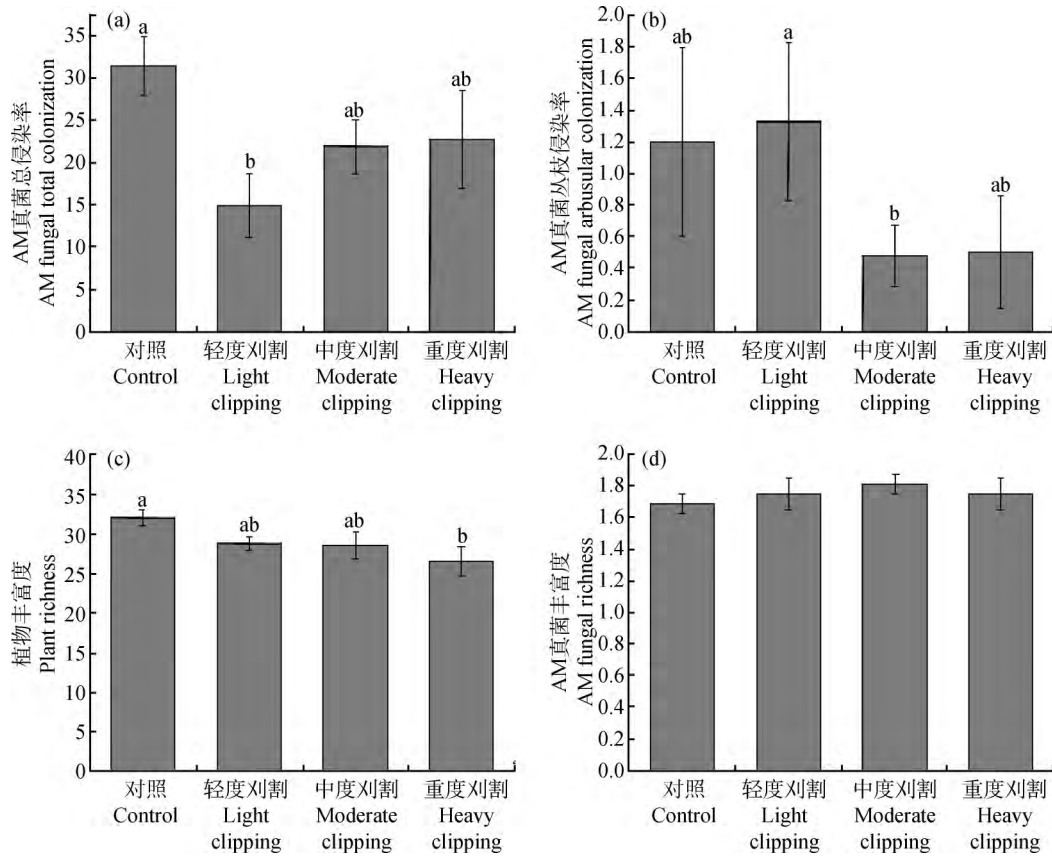


图 1 不同模拟放牧强度下 AM 真菌总侵染率(a)、丛枝侵染率(b)、植物丰富度(c)与 AM 真菌丰富度(d)
Fig.1 AM fungal total colonization(a), arbuscular colonization(b), plant richness(c) and AM fungal richness(d) under simulated grazing at different intensities

注:不同小写字母表示各处理间差异显著($P < 0.05$)

Note: Different letters indicate significant differences at the 0.05 level

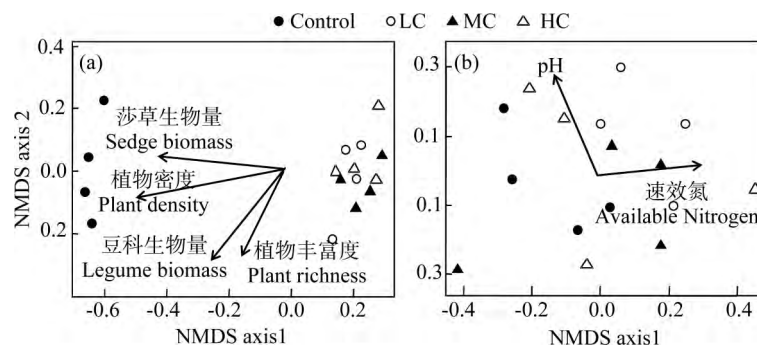


图 2 植物群落(a)及 AM 真菌群落(b)的 NMDS 排序

Fig.2 Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination patterns of plant community and AM fungal community

注:仅有在 95%置信水平与 AM 群落显著相关的变量拟合在 NMDS 排序图上

Note: Only significant variables ($P < 0.05$) were fitted onto the NMDS ordination plots

2.3 AM 真菌孢子的形态与分子鉴定

本研究共发现 10 种 AM 真菌形态种,其中球囊霉属(*Glomus*)4 种,分别是摩西球囊霉(*G. mosseae*)、缩球囊霉(*G. constrictum*)、幼套球囊霉(*G.*

etunicatum)和小果球囊霉(*G. microcarpum*);无梗囊霉属(*Acaulospora*)2 种,为瘤突无梗囊霉(*A. tuberulata*)和细凹无梗囊霉(*A. scrobiculata*);盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)2 种,为 *S. pellucid* 和 *S.*

dipurpurens; 平囊霉属 (*Pacispora*) 1 种, 为 *P. scintillans*; 多孢囊霉属 (*Diversispora*) 1 种, 为沾屑多孢囊霉 (*D. spurca*)。所有形态种在所有处理中均有出现, 且球囊霉 (*D. spurca*) 丰度最高, 占孢子总数的 36.5%, 其次为 *S. dipurpurens* (13.9%) 和细凹无梗囊霉 (*A. scrobiculata*) (11.3%)。所有形态种的丰度在处理间无显著差异。

孢子分子鉴定成功率较低, 仅约有一半孢子

种类能够成功扩增。DNA 序列系统发育分析表明共有 4 种 AM 真菌分子种检测成功, 其中 3 种分别为 *Glomus mosseae* (spore-1-A-type, spore-5-A-type), *Pacispora scintillans* (spore-3-G-type 和 spore-4-G-type) 和 *Glomus* sp. (spore-6-B2-type) (图 3)。此外, 有 3 条序列与子囊菌门真菌序列相似, 是寄生与 AM 真菌孢子内的子囊菌 (图 3)。

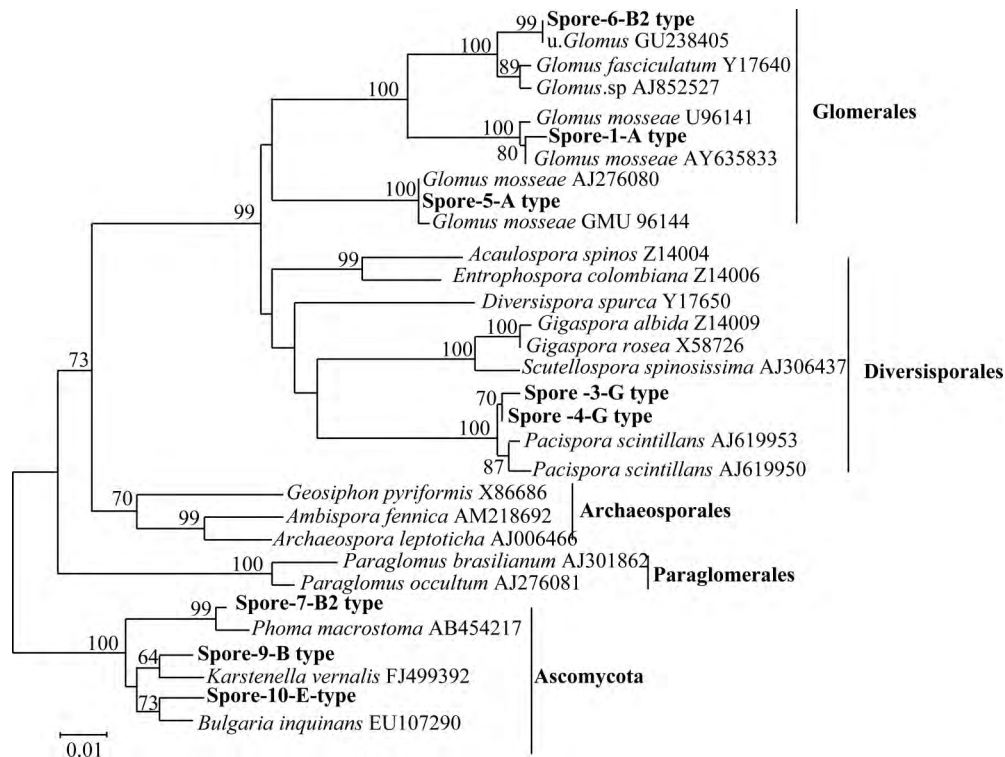


图 3 本研究中检测到的 AM 形态种 18S rDNA 序列与 Genbank 中代表性序列的邻近归并系统发育分析

Fig. 3 Neighbor-joining phylogenetic tree of AM fungal 18S rDNA sequences detected in this study and reference sequences from the GenBank

2.4 模拟放牧对 AM 真菌丰富度与群落组成的影响

模拟放牧处理后, AM 真菌物种丰富度有升高趋势, 但没有显著性变化 (图 1d)。NMDS 排序结果显示虽不同处理间 AM 真菌群落组成无显著差异, 但与土壤 pH 与速效氮具有显著相关性 (图 2b), 其中土壤 pH 与 AM 真菌群落结构的相关性最大 ($r^2 = 0.66, P = 0.001$)。

结构方程模型很好地拟合了试验变量 (最大似然法, $\chi^2 = 1.6, P = 0.21$; Bollen - Stine bootstrap, $P = 0.20$), 并且很好地揭示了模拟放牧对植物群落、AM 真菌孢子群落与总侵染率的直接与

间接效应。该模型解释了 AM 孢子群落与侵染率差异的 35% 与 63%, 但对 AM 孢子群落却仅仅解释了 3%, 说明与 AM 真菌相比, 植物群落对放牧更为敏感 (图 4a)。模拟放牧对 AM 真菌孢子群落的组成的影响不显著 ($\lambda = -0.02$), 但显著地改变了植物群落组成 ($\lambda = 0.79$) 与 AM 真菌的总侵染率 ($\lambda = 0.48$) (图 4a)。此外, 植物群落对 AM 真菌总侵染率与孢子群落的直接效应均大于模拟放牧对二者的直接效应, 表明放牧导致的植物群落的改变是其根际 AM 真菌总侵染率与群落组成变化的主要途径 (图 4b)。

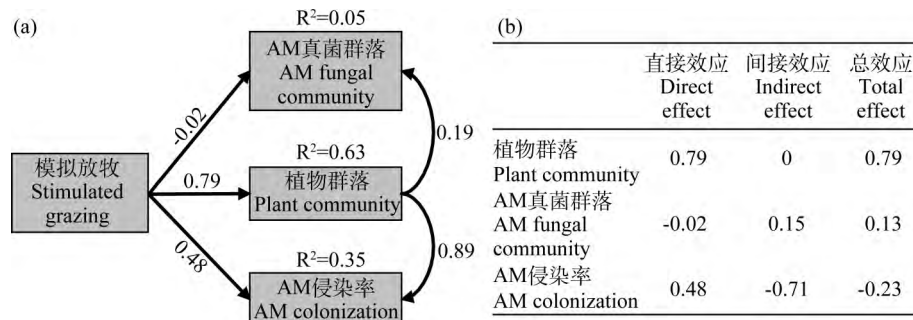


图 4 模拟放牧对植物群落、AM 真菌总侵染率与群落组成的直接和间接影响

Fig. 4 Direct and indirect effects of simulated grazing on plant community, AM fungal colonization and community composition

注:(a)模拟放牧处理与植物群落、AM 侵染率与 AM 真菌群落因果关系的结构方程模型,箭头上的数值表示路径系数

($\lambda \geq 0.05$ 表示路径具有显著性);(b)模拟放牧对植物变量、AM 侵染率与 AM 真菌群落的直接或间接总效应

Note:(a) A structural equation model (SEM) showing the causal relationships among simulated grazing, plant community, AM fungal colonization and community. The numbers above the arrows indicate path coefficients ($\lambda \geq 0.05$ indicates significant pathway). (b) Direct, indirect and total effective coefficients of simulated grazing on plant community, AM fungal colonization and community in this SEM

3 讨论

本研究结果显示重度放牧显著降低了植物物种多样性,但轻度或中度放牧对植物多样性的影响不显著。该结果也进一步验证了先前的研究结果^[39],表明重度放牧能够造成植物物种多样性的丧失。该结果主要是由于轻度或中度放牧会降低优势物种的生物量,使得次优势物种得到更多的光和空间,这一过程虽未改变植物的丰富度,但却能够改变植物群落各物种的均一度($F = 13.8, P < 0.001$);而在重度放牧条件下,放牧所导致的植物地上部分大量损失,部分植物无法进行补偿性再生而死亡。这一过程也支持了不同处理间植物群落组成的差异,即放牧显著地改变了植物群落的组成,表现为对照处理与 3 个模拟放牧处理间植物组成的差异明显,但 3 个模拟放牧处理间却具有相似的植物群落。

研究结果也显示了模拟放牧对植物根际 AM 侵染率的影响。结果表明随着放牧程度的加重,AM 总侵染率呈下降趋势,这与 Su 等^[32]的研究结果一致,也说明放牧降低了 AM 真菌的丰度。这主要是由于放牧使地上植物的生物量减少的同时,也减少了植物地上部分的光合作用,这将导致植物向地下 AM 真菌的碳分配降低,从而 AM 真菌表现出侵染率下降的趋势。然而,放牧对 AM 总侵染率的影响存在很大争议,有些报道认为 AM 侵染率会随放牧程度的加剧而升高^[40-41],而有些报道却认为两者之间并无相关性^[42-43]。AM 真菌对放牧响应不一

致可能主要是由于不同研究中采用放牧类型与放牧强度不同造成的^[29]。丛枝被认为是植物与 AM 真菌进行物质交换的主要场所,其侵染率是表征植物与 AM 真菌共生强度的重要参数^[44]。在本研究中,模拟放牧降低了丛枝侵染率,表明在放牧条件下植物与 AM 真菌间的物质交换呈下降趋势。交易平衡模型很好地解释了上述结果^[45],即在自然生态系统中植物与 AM 真菌间物质交换存在一个平衡状态(等值交换),但模拟放牧减小了植物地上部分,降低了植物光合能力,导致植物将更多碳用于地上部分的补偿性生长,降低了植物向其根际 AM 真菌碳的分配,从而降低了植物与 AM 真菌间的物质交换。泡囊是从枝菌根真菌碳的存储部位^[44],模拟放牧使植物向地下分配的碳减少,但本试验结果所显示的泡囊侵染率并没有发生显著性变化,是否由于 AM 真菌可以从土壤有机质中来获取碳源,仍需进一步研究。试验结果还表明模拟放牧处理后,AM 真菌的群落结构并没有发生显著性的变化,有两种机制可解释这一结果:(1)球囊霉属作为本试验样地的优势属,其对模拟放牧具有较强的耐受性^[46];(2)本文仅仅分析 AM 真菌土壤中孢子的群落,而孢子作为 AM 真菌主要的繁殖体,其对放牧后地下碳的减小不是很敏感^[47]。因此,为了更好地理解放牧对植物根际 AM 真菌的影响,在今后研究中应将根内与根外 AM 真菌群落的分析结合起来进行^[48-51, 35]研究。此外,本试验结果还表明植物群落的改变是 AM 真菌侵染率与群落组成变化的主要路径,这一

结果在其他一些研究中也得到进一步验证^[36,51],表明较植物群落而言,AM 真菌对放牧干扰具有更强的耐受性。

4 结 论

随着放牧程度的加重,地上植物的物种丰富度显著降低,但 AM 真菌的物种丰富度没有显著变化;AM 真菌总侵染率与丛枝侵染率随着放牧强度的增加显著降低,但孢囊侵染与孢子密度均不受放牧强度的显著影响;模拟放牧改变了植物群落的组成,但对 AM 真菌的群落组成的影响却不明显。该结果说明与植物群落相比,AM 真菌对放牧干扰具有较高的耐受性,也凸显了在放牧干扰条件下,AM 真菌在维持高寒草甸生物多样性过程中的作用。AM 真菌在高寒草甸生物多样性维持中的作用仍需更长时间的放牧监测来进一步验证。

参 考 文 献

- [1] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing on the Tibetan Plateau[J]. *Ecology Letters*, 2000, 7(12): 1170-1179
- [2] Zhou H, Zhao X, Tang Y, *et al.* Alpine grassland degradation and its control in the source region of the Yangtze and Yellow Rivers, China[J]. *Grassland Science*, 2005, 51(3): 191-203
- [3] 赵艳艳,周华坤,姚步青,等. 长期增温对高寒草甸植物群落和土壤养分的影响[J]. *草地学报*, 2015, 23(4): 665-671
- [4] Kato T, Tang Y, Gu S, *et al.* Temperature and biomass influences on interannual changes in CO₂ exchange in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(7): 1285-1298
- [5] Hu Y X, Chang X, Lin Y, *et al.* Effects of warming and grazing on N₂O fluxes in an alpine meadow ecosystem on the Tibetan plateau[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(6): 944-952
- [6] Wang X, Dong S, Gao Q, *et al.* Effects of short-term and long-term warming on soil nutrients, microbial biomass and enzyme activities in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau of China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76: 140-142
- [7] Lin X, Zhang Z, Wang S, *et al.* Response of ecosystem respiration to warming and grazing during the growing seasons in the alpine meadow on the Tibetan plateau[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(7): 792-802
- [8] 魏晴,周华坤,姚步青,等. 施肥和增雨雪对矮嵩草草甸 4 种典型植物凋落物分解的影响[J]. *草地学报*, 2013, 21(5): 875-880
- [9] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, *et al.* Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633
- [10] Bardgett R D, Wardle D A. Aboveground-belowground linkages: biotic interactions, ecosystem processes, and global change[M]. New York: Oxford University Press, 2010
- [11] Wang B, Qiu Y L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants[J]. *Mycorrhiza*, 2012, 16(5): 299-363
- [12] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 763-775
- [13] Hodge A, Fitter A H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 2010, 107(31): 13754-13759
- [14] Smith S E, Smith F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62(62): 227-250
- [15] Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano J M. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? [J]. *New Phytologist*, 2007, 173(4): 808-816
- [16] Wehner J, Antunes P M, Powell J R, *et al.* Indigenous arbuscular mycorrhizal fungal assemblages protect grassland host plants from pathogens[J]. *PLoS One*, 2011, 6(11): 436-436
- [17] Veresoglou S D, Rillig M C. Suppression of fungal and nematode plant pathogens through arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Biology Letters*, 2012, 8(8): 214-217
- [18] Cahill J F, Elle E, Smith G R, *et al.* Disruption of a below-ground mutualism alters interactions between plants and their floral visitors[J]. *Ecology*, 2008, 89(7): 1791-1801
- [19] Artursson V, Finlay R D, Jansson J K. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(1): 1-10
- [20] Rillig M C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation[J]. *Canadian Journal of Soil Science*, 2004, 84(4): 355-363
- [21] Wilson G W, Rice C W, Rillig M C, *et al.* Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(5): 452-461
- [22] Rillig M C. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(8): 740-754.
- [23] MG VAD Heijden, Klironomos J N, Ursic M, *et al.* Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity[J]. *Nature International Weekly Journal of Science*, 1998, 396(6706): 69-72
- [24] Maherali H, Klironomos J N. Influence of phylogeny on fun-

- gal community assembly and ecosystem functioning[J]. *Science*, 2007, 316(5832): 1746-1748
- [25] Eom A H, Wilson G W T, Hartnett D C. Effects of ungulate grazers on arbuscular mycorrhizal symbiosis and fungal community structure in tallgrass prairie[J]. *Mycologia*, 2001, 93(2): 233-242
- [26] Kula A A R, Hartnett D C, Wilson G W T. Effects of mycorrhizal symbiosis on tallgrass prairie plant – herbivore interactions[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(1): 61-69
- [27] G Bai, Y Bao, G Du, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi associated with vegetation and soil parameters under rest grazing management in a desert steppe ecosystem[J]. *Mycorrhiza*, 2013, 23(4): 289-301
- [28] Gange A, Bower E, Brown V. Differential effects of insect herbivory on arbuscular mycorrhizal colonization[J]. *Oecologia*, 2002, 131(1): 103-112
- [29] Barto E K, Rillig M C. Does herbivory really suppress mycorrhiza? A meta-analysis[J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98(4): 745-753
- [30] Frank D, Gehring C, Machut L, *et al.* Soil community composition and the regulation of grazed temperate grassland[J]. *Oecologia*, 2003, 137(4): 603-609
- [31] Lugo M A, Cabello M N. Native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from mountain grassland (Cordoba, Argentina). Seasonal variation of fungal spore diversity[J]. *Mycologia*, 2002, 94(4): 579-586
- [32] Su Y Y, Guo L D. Arbuscular mycorrhizal fungi in non-grazed, restored and over-grazed grassland in the inner Mongolia steppe[J]. *Mycorrhiza*, 2007, 17(17): 689-693
- [33] McGonigle T, Miller M, Evans M, *et al.* A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *New Phytologist*, 1990, 115(3): 495-501
- [34] Brundrett M C, Melville L, Peterson L. Practical methods in mycorrhiza research [M]. Canada: Mycologue Publication, 1994
- [35] Shi G, Liu Y, Johnson N, *et al.* Interactive influence of light intensity and soil fertility on root-associated arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Plant and Soil*, 2014, 378(1-2): 173-188
- [36] Shi G, Liu Y, Mao L, *et al.* Relative importance of deterministic and stochastic processes in driving arbuscular mycorrhizal fungal assemblage during the spreading of a toxic plant[J]. *PloS one*, 2014, 9(4): e95672
- [37] Mehlich A. Mehlich 3 soil test extractant: A modification of Mehlich 2 extractant[J]. *Communications in Soil Science & Plant Analysis*, 1984, 15(12): 1409-1416
- [38] Oksanen J. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial [EB/OL]. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>, 2015-9-10/2016-3-18
- [39] Han W W. Effects of clipping on diversity and above-ground biomass associated with soil fertility on an alpine meadow in the eastern region of the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 2007, 50(3): 361-368
- [40] Gange A C, Brown V K, Sinclair G S. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession[J]. *Functional Ecology*, 1993, 7(5): 616 – 622
- [41] Gehring C A, Whitman T G. Interactions between above ground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, 9(7): 251-255
- [42] Wallace L L. Mycorrhizas in grasslands: interactions of ungulates, fungi and drought[J]. *New Phytologist*, 1987, 105(4): 619-632
- [43] Allen M F, Richards J H, Busso C A. Influence of clipping and soil water status on vesicular arbuscular mycorrhizae of two semiarid tussock grasses [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1989, 8(4): 285-289
- [44] Johnson N C, Rowland D L, Corkidi L, *et al.* Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands[J]. *Ecology*, 2003, 84(7): 1895-1908
- [45] Johnson N C. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales[J]. *New Phytologist*, 2010, 185(3): 631-647
- [46] Bennett A E, Bever J D. Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory[J]. *Ecology*, 2007, 88(1): 210-218
- [47] Klironomos J N, Hart M M. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum[J]. *Mycorrhiza*, 2002, 12(4): 181-184
- [48] Clapp J P, Young J P W, Merryweather J W, *et al.* Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizas from a natural community[J]. *New Phytologist*, 1995, 130(2): 259-265
- [49] Sanders I R. Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Trends in Plant Sciences*, 2003, 8(4): 143-145
- [50] Hempel S, Renker C, Buscot F. Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in a grassland ecosystem[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(8): 1930-1938
- [51] Liu Y, Shi G, Mao L, *et al.* Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem[J]. *New Phytologist*, 2012, 194(2): 523-535

(责任编辑 位晓婷)