

研究报告



云南岩溶断陷盆地土地利用方式对丛枝菌根真菌群落结构的影响

邱江梅^{1,2,3} 曹建华^{2,3} 李强^{*2,3}

1 桂林理工大学环境科学与工程学院 广西 桂林 541004

2 自然资源部/广西岩溶动力学重点实验室 中国地质科学院岩溶地质研究所 广西 桂林 541004

3 联合国教科文组织国际岩溶研究中心 广西 桂林 541004

摘要:【背景】丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungus, AMF)是一类能与绝大部分植物形成共生关系的真菌,在植被演替和生态恢复过程中发挥重要作用。【目的】了解云南岩溶断陷盆地不同土地利用方式对 AMF 群落结构的影响。【方法】采用 Illumina HiSeq 2500 高通量测序技术对云南岩溶断陷盆地林地、灌丛和草地等 3 种土地利用方式土壤样品的 AMF 群落结构进行分析。【结果】草地总磷(total phosphorus, TP)、速效钾(available potassium, AK)、交换性镁(exchangeable magnesium, E-Mg)、电导率(electrical conductivity, EC)和土壤温度(temperature, T)显著高于林地和灌丛,林地总氮(total nitrogen, TN)和有机碳(soil organic carbon, SOC)含量显著高于灌丛和草地。TN、SOC、AK 和 EC 是 AMF 群落结构最主要的影响因子。草地样品的 Chao1、ACE、Shannon 和 Observed species 指数显著高于林地和灌丛样品,尽管 Simpson 指数差异不显著,但是也表现出了类似的变化趋势。9 个土壤样品共产生 953 个 AMF-OTU,鉴定出 AMF 3 个纲 4 个目 9 个科 13 个属。*Glomeromycetes* 和 *Paraglomeromycetes* 为优势纲;*Glomus* 和 *Paraglomus* 为优势属,其次为 *Claroideoglomus*、*Acaulospora* 和 *Diversispora*。*Glomus* 和 *Diversispora* 主要分布在草地和灌丛中,随着演替的进行其相对丰度有所下降,而 *Paraglomus* 的相对丰度逐渐上升。【结论】云南岩溶断陷盆地土地利用方式的 AMF 群落结构具有显著差异,土壤理化因子是重要的影响因素。

关键词: 云南岩溶断陷盆地, 土地利用方式, 丛枝菌根真菌, 高通量测序

Foundation items: National Key Research and Development Program of China (2016YFC0502501); Natural Science Foundation of Guangxi Zhuang Autonomous Region (2015GXNSFGA139010, 2017GXNSFBA198204); Fundamental Research Funds of Chinese Academy of Geological Sciences (2020022)

***Corresponding author:** E-mail: liqiang@karst.ac.cn

Received: 18-03-2020; **Accepted:** 24-06-2020; **Published online:** 23-07-2020

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0502501); 广西壮族自治区自然科学基金(2015GXNSFGA139010, 2017GXNSFBA198204); 中国地质科学院项目(2020022)

***通信作者:** E-mail: liqiang@karst.ac.cn

收稿日期: 2020-03-18; **接受日期:** 2020-06-24; **网络首发日期:** 2020-07-23

Influence of land use patterns on arbuscular mycorrhiza fungi community structure in the karst graben basin of Yunnan province, China

QIU Jiang-Mei^{1,2,3} CAO Jian-Hua^{2,3} LI Qiang^{*2,3}

1 College of Environmental Science and Engineering, Guilin University of Technology, Guilin, Guangxi 541004, China

2 Key Laboratory of Karst Dynamics, Ministry of Natural Resources & Guangxi, Institute of Karst Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Guilin, Guangxi 541004, China

3 International Research Center on Karst under the Auspices of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Guilin, Guangxi 541004, China

Abstract: [Background] Arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) can form mycorrhizal symbiosis with most of the plants, to play an important role in vegetation succession and ecological restoration process. [Objective] To reveal the influence of land use patterns on AMF communities in the karst graben basin of Yunnan province, China. [Methods] Soils collected from woodland, shrubland and grassland in the karst graben basin of Yunnan province were used to study the influence of land use patterns on AMF communities based on next-generation sequencing. [Results] Total phosphorus, available potassium, exchangeable magnesium, and electrical conductivity in the grassland were significantly higher than those in the woodland and shrubland, yet total nitrogen and soil organic carbon in the woodland were higher than those in the shrubland and grassland. Soil organic carbon, total nitrogen, and available potassium were the most important factors affecting AMF communities. Chao1, ACE, Shannon and observed species indices in the grassland were significantly higher than those in the woodland and shrubland. Simpson index has no significant difference among land use patterns, but it was higher than those in the woodland and shrubland. Among the nine soil samples, AMF belonged to 953 OTUs, 3 classes, 4 orders, 9 families and 13 genera. *Glomeromycetes* and *Paraglomeromycetes* were the dominant class. *Glomus* and *Paraglomus* were the dominant genus, followed by *Claroideoglomus*, *Acaulospora* and *Diversispora*. Among the nine soil samples, *Glomus* and *Diversispora* were mainly distributed in grassland and shrubland, the relative abundance of *Glomus* and *Diversispora* population decreased with vegetation succession process, and the relative abundance of *Paraglomus* increased. [Conclusion] The AMF communities was significant different among land use patterns. The fungi communities were mostly affected by soil physicochemical properties in the karst graben basin of Yunnan province.

Keywords: Karst graben basin, Land use pattern, Arbuscular mycorrhizal fungus, Next-generation sequencing

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhiza fungus, AMF)属于球囊菌门,是最古老、分布最广的真菌类群之一^[1-3]。AMF 存在于大多数植物的根部,与约 20 万种植物形成共生关系,是土壤微生物的重要组成部分^[4]。AMF 通过形成复杂的菌丝网络直接参与植物水分的吸收和运输,提高植物对矿物养分的吸收,增强植物对逆境胁迫的抗性^[5-7]。此外,AMF 在形成稳定的土壤团聚体及土壤碳氮循环过程中具有重要的作用^[8-10]。

土地利用方式会改变地表植被和土壤理化性

质,进而对 AMF 群落结构产生影响。已有研究表明土地利用方式对 AMF 群落结构会产生显著的影响。Moora 等^[11]研究了土地利用方式对爱沙尼亚土壤 AMF 群落结构和系统发育组成的影响,发现森林生境(原始森林和云杉种植园)和开放生境(永久性草地、集约和可持续农业用地)中 AMF 群落结构差异显著,开放生境的 AMF 丰度较高,在不同土地利用方式和干扰强度的生境中,AMF 群落结构和系统发育组成存在显著差异;Xiang 等^[12]研究中国北方农牧交错带土地利用方式对 AMF 群落结构

的影响,发现草地和农田的 AMF 群落结构存在显著差异,退耕还林显著降低了 AMF 丰富度和根外菌丝的长度和密度,土壤有效磷、碳、氮、pH 与 AMF 群落结构呈显著相关,并认为这些土壤理化因子可能是造成中国北方农牧交错带 AMF 群落结构差异的原因; Xu 等^[13]研究青藏高原耕地、草地和森林 AMF 群落结构发现,不同土地利用方式 AMF 群落结构差异显著,而且草地 AMF 多样性显著高于森林和耕地,AMF 多样性在植被演替过程中发挥着至关重要的作用。因此,了解不同土地利用方式的 AMF 群落结构对维持生态系统结构和功能的稳定性具有重要意义。

岩溶断陷盆地是中国西南岩溶地区典型的生态脆弱区,由于特殊的盆、山共存的地质分异构造制约着地貌演化过程和水土岩植的空间分异格局,地理环境要素复杂,具有岩石裸露、石漠化严重和生态环境脆弱等特点,是岩溶地区生态恢复和重建的重要区域,也是石漠化综合治理八大类型区之一^[14-15]。AMF 可显著提高岩溶地区植被恢复和重建的成功率,缩短恢复周期^[16],了解植被演替过程中 AMF 群落组成有助于将 AMF 运用于石漠化治理。尽管已有学者对岩溶地区的 AMF 进行了研究,发现植被演替过程中 AMF 多样性与演替不相关,而且与磷密切相关^[17-18]。然而,截止目前,岩溶断陷盆地土地利用方式对 AMF 群落结

构的影响尚未涉及。因此,本文以云南岩溶断陷盆地林地、灌丛和草地土壤为研究对象,探讨土地利用方式对 AMF 群落结构的影响,以期为云南岩溶断陷盆地石漠化治理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集

泸西县位于云南省东南部的红河哈尼族彝族自治州北部(24°15′–24°46′N, 103°30′–104°03′E),东北高、西南低,平均海拔 2 026.5 m。该区为亚热带季风气候,夏季多雨,冬季干旱,年平均气温为 16.3 °C,年平均降水量达 950.0 mm,而且降水量多集中在 5–10 月,3–4 月为旱季,是典型的岩溶断陷盆地,也是西南石漠化比较严重地区之一。

土壤样品采样时间为 2018 年 1 月份(介于旱季和雨季之间)。在每类土地利用方式设置 3 个 20×20 m 的样方。样方之间的最小距离为 400 m,以避免假重复,用直径 5 cm 的螺旋钻,在每个样方以“S”形选取 5 个土芯,混合形成一个土样,共 9 个土样,分别来自林地(LD)、灌丛(GC)和草地(CD),这 3 种土地利用方式连续管理了 15 年。所有土壤样品用无菌塑料袋收集后立即低温运回实验室,分成均匀的两部分,一部分储存在–80 °C 冰箱用于 DNA 分析,另一部分自然风干后进行理化分析。采样点的详细信息见表 1。

表 1 样品信息
Table 1 Information of each sample

样点 Sample	土地利用方式 Land use pattern	植被 Vegetation	海拔 Altitude (m)
LD1, LD2, LD3	林地 Woodland	云南松 <i>Pinus yunnanensis</i> 小果蔷薇 <i>Rosa cymosa</i> Tratt. 火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	2 335.7
GC1, GC2, GC3	灌丛 Shrubland	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i> 狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. 针茅 <i>Stipa capillata</i> Linn. 蕨类 <i>Pteridophyta</i>	2 331.6
CD1, CD2, CD3	草地 Grassland	蕨类 <i>Pteridophyta</i> 蛇莓 <i>Duchesnea indica</i> (Andr.) Focke 茅草 <i>Imperata cylindrica</i> (L.) Beauv.	2 266.6

1.2 主要试剂和仪器

Power Soil DNA Isolation Kit, MOBIO 公司; AMF 引物, Invitrogen 公司; Premix Taq, 宝生物工程(大连)有限公司。紫外可见分光光度计、原子吸收分光光度计, 北京普析通用仪器有限责任公司; 元素分析仪, Elementar 公司; 土壤三参速测仪 WET, Delta-T 公司; $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 超低温冰箱, NanoDrop One, Thermo 公司; PCR 仪, Bio-Rad 公司; Illumina HiSeq 2500 工作平台, Illumina 公司。

1.3 土壤理化性质的测定

土壤含水率(moisture)采用烘干法进行测定^[19]; 土壤 pH 值测定采用电位法(土:水=1:5, 质量体积比)^[20]; 土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定^[21]; 全磷(total phosphorus, TP)采用酸溶-钼锑抗比色法测定^[22]; 速效钾(available potassium, AK)采用乙酸铵提取-原子吸收分光光度法测定^[23]; 全氮(total nitrogen, TN)采用元素分析仪测定^[24]; 土壤温度(temperature, T)和土壤电导率(electrical conductivity, EC)采用土壤三参速测仪 WET 现场测定; 交换性钙(exchangeable calcium, E-Ca)和交换性镁(exchangeable magnesium, E-Mg)采用乙酸铵交换-原子吸收分光光度法测定^[25]。

1.4 土壤总 DNA 提取与 AMF 基因测序

采用 Power Soil DNA Isolation Kit 提取样品的 DNA, 采用 NanoDrop One 测定 DNA 浓度和纯度, DNA 样品置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的冰箱中保存待用。采用 AMF 引物对进行巢式 PCR 扩增, 第一轮扩增引物为: AML1 (5'-ATCAACTTTCGATGGTAGGATGA-3')和 AML2 (5'-GAACCCAAACACTTTGGTTTCC-3'), 扩增片段约 800 bp^[26]; 第二轮扩增引物为 AMV4.5NF (5'-AAGCTCGTAGTTGAATTTCG-3')和 AMDGR (5'-CCCAACTATCCCTATTAATCAT-3'), 扩增片段约 300 bp^[27]。

第一轮 PCR 扩增体系: $2\times$ Premix Taq 25 μL , 引物 AML1/AML2 (10 mmol/L)各 1 μL , DNA 模板

(20 ng/ μL) 3 μL , ddH₂O 补至 50 μL 。PCR 反应条件: $94\text{ }^{\circ}\text{C}$ 5 min; $94\text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 s, $52\text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 s, $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 s, 30 个循环; $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ 10 min。第二轮 PCR 扩增体系: 将第 1 步的 PCR 产物稀释 50 倍取 3 μL 作为第 2 步 DNA 模板, $2\times$ Premix Taq 25 μL , 引物 AMV4.5NF/AMDGR (10 mmol/L)各 1 μL , 并在引物 AMV4.5NF/AMDGR 上添加特定的 Barcode 序列用于区分样品, ddH₂O 补至 50 μL 。PCR 反应条件: $94\text{ }^{\circ}\text{C}$ 5 min; $94\text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 s, $52\text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 s, $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 s, 30 个循环; $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ 10 min。扩增子测序在新一代 Illumina HiSeq 2500 工作平台进行。上述实验过程由广东美格基因科技有限公司协助完成。

1.5 高通量数据处理

根据 Barcode 序列将获得的测序数据拆分为不同样品数据, 并截去 Barcode 序列, 用 FLASH V1.2.11 软件对每个样本进行拼接^[28]; 利用 Cutadapt V1.9.1 软件去除引物序列和小于 200 bp 的序列^[29]; 用 USEARCH V8.1.1861 软件去除嵌合体并对处理后的序列进行聚类分析, 将相似性大于 97%归为一个可操作分类单元(operational taxonomic units, OTU) (<http://www.drive5.com/usearch/>); 用 UCLUST V1.2.22 软件将 OTU 的代表序列与 MaarjAM 数据库进行比对^[30-31], 得到 OTU 分类学信息并进行分析; 基于 OTU 聚类分析结果, 用 QIIME V1.9.1 软件对 OTU 进行 α 多样性(Chao1、ACE、Simpson、Shannon 和 Observed species)和 β 多样性分析, 并检测测序深度^[32]。

利用 Excel 和 SPSS V19.0 软件进行数据统计分析, 差异显著性采用单因素方差分析(One-way ANOVA), 多重比较采用 LSD 法和相关性采用 Pearson 相关系数法(双尾检验)进行分析^[33]; 利用 Origin V8.5 软件绘制 AMF 分类水平物种分布图; 将数量大于总 OTU 数 0.5%的 OTU 界定为优势 OTU, 利用 R Studio V3.6.1 软件绘制样品稀释曲线图、维恩图、优势 OTU 热图、Circos 图、主成分分析图(principal co-ordinates analysis, PCoA) (基于 Bray-curtis 和 Weighted UniFrac 距离算法)、相似性

分析图(analysis of similarities, ANOSIM)、基于距离的冗余分析图(distance-based redundancy analysis, db-RDA)和相关性热图^[34-35]; 利用 R Studio V3.6.1 软件和 Gephi V0.9.2 软件绘制优势 OTU 和土壤理化因子的相关性网络图^[36]。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

由表 2 可知, 林地、灌丛和草地的土壤理化性质有一定的差异性。草地 TP、AK、E-Mg、EC 和 T 显著高于林地和灌丛($P<0.05$); TN 和 SOC 的含

量依次为: 林地>灌丛>草地。

2.2 生物信息分析

3 种土地利用方式的土壤样品共获得 493 308 条序列, 按 97%相似度水平对序列进行 OTU 聚类, 9 个土壤样品产生 1 199 个 OTU, 其中, 953 个 AMF-OTUs。LD1、LD2、LD3、GC1、GC2、GC3、CD1、CD2 和 CD3 的 OTU 数分别为 338、326、289、364、385、291、595、501 和 602, 共鉴定出 AMF 3 个纲 4 个目 9 个科 13 个属(表 3)。稀释性曲线趋于平坦(图 1A), 表明测序结果能很好地代表各样品中 AMF 群落结构和多样性。

表 2 不同土地利用方式对土壤理化性质的影响

Table 2 The soil physicochemical properties under different land use patterns

土壤理化性质 Physicochemical properties	林地 LD	灌丛 GC	草地 CD
总磷 TP (g/kg)	0.828±0.020ab	0.734±0.025b	0.941±0.059a
总氮 TN (g/kg)	5.09±0.24a	4.11±0.16b	2.97±0.14c
有机碳 SOC (g/kg)	61.00±1.96a	47.00±2.5b	33.00±1.47c
速效钾 AK (g/kg)	128.47±5.78b	124.03±14.05b	262.17±44.37a
pH	6.21±0.11b	6.72±0.09a	6.68±0.08a
含水率 Moisture (%)	37.47±5.04a	42.85±2.56a	40.00±1.42a
土壤温度 Temperture (°C)	8.60±0.21c	11.60±1.12b	16.53±0.74a
电导率 EC (ms/cm)	68.33±4.10b	64.33±2.03b	84.67±2.03a
交换性钙 E-Ca (cmol/kg)	5.14±1.15a	6.91±0.09a	6.87±0.08a
交换性镁 E-Mg (cmol/kg)	26.82±0.65c	36.18±3.48b	51.56±2.32a

注: 数据为平均值±标准误差(Means±SE); 同列数字后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$).

Note: Data are means±standard error (Means±SE); Different lowercase letters represent significant difference from the different sample points at same soil layer ($P<0.05$).

表 3 AMF 分类水平物种信息表

Table 3 Information of AMF at each classification levels

纲 Class	目 Order	科 Family	属 Genus
球囊霉纲 <i>Glomeromycetes</i>	球囊霉目 <i>Glomerales</i>	球囊霉科 <i>Glomeraceae</i>	球囊霉属 <i>Glomus</i>
			隔球囊霉属 <i>Septoglomus</i>
		近明球囊霉科 <i>Claroideoglomeraceae</i>	近明球囊霉属 <i>Claroideoglomus</i>
	多样孢囊霉目 <i>Diversisporales</i>	多样孢囊霉科 <i>Diversisporaceae</i>	多样孢囊霉属 <i>Diversispora</i>
			雷德克囊霉属 <i>Redeckera</i>
		无梗囊霉科 <i>Acaulosporaceae</i>	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>
			环孢囊霉属 <i>Kuklospora</i>
		巨孢囊霉科 <i>Gigasporaceae</i>	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>
			盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>
			双型囊霉属 <i>Ambispora</i>
		原囊霉科 <i>Archaeosporaceae</i>	原囊霉属 <i>Archaeospora</i>
原囊霉纲 <i>Archaeosporomycetes</i>	原囊霉目 <i>Archaeosporales</i>	地管囊霉科 <i>Geosiphonaceae</i>	地管囊霉属 <i>Geosiphon</i>
		类球囊霉科 <i>Paraglomeraceae</i>	类球囊霉属 <i>Paraglomus</i>

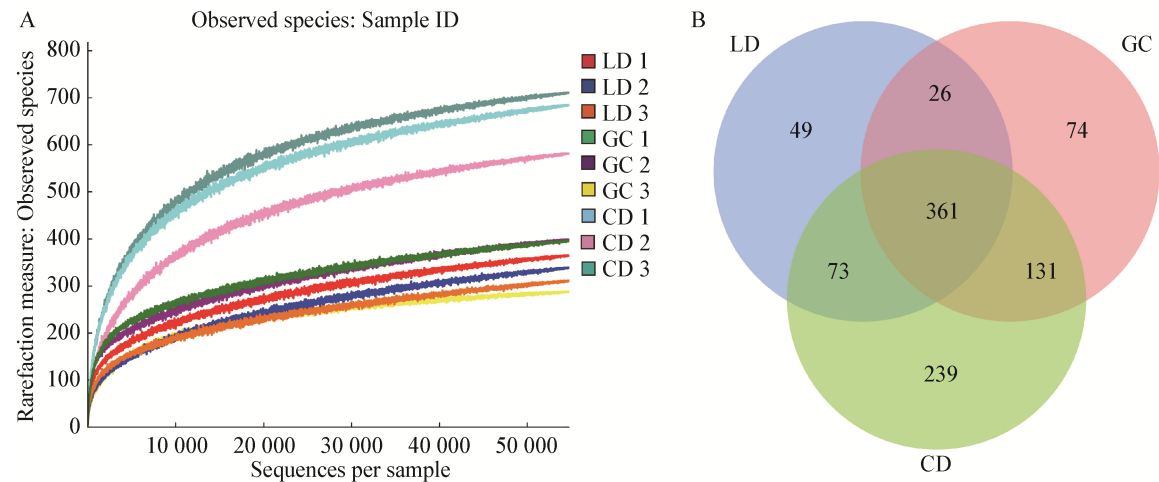


图 1 测序深度图(A)和维恩图(B)
Figure 1 Rarefaction curves of each soil sample at observed species (A) and Venn diagram of AMF-OTUs from different land use types (B)

维恩图分析结果表明(图 1B), 3 种土地利用方式共有的 OTU 为 361 个, 占 OTU 总数的 37.88%, 说明 3 种土地利用方式的 AMF 群落结构具有一定差异性。

2.3 AMF 群落多样性分析

由表 4 可知, 土地利用方式 AMF 的 α 多样性有所差异, 除了 Simpson 和 Shannon 指数外, 草地的 α 多样性指数均显著高于灌丛和林地 ($P<0.05$), 而林地和灌丛的 α 多样性指数差异不显著。

采用 Bray-curtis 和 Weighted UniFrac 距离算法进行 PCoA 分析(图 2A 和 2B), 差异贡献值分别为 54.43%和 78.49%, 说明 PCoA 分析可以很好地呈

现土地利用方式 AMF 群落结构的差异, 土壤样品有一定的距离, 3 种土地利用方式的 AMF 群落结构有所差异。由于两种距离算法的结果有所差异, 因此进行了 ANOSIM 分析, 根据 R (ANOSIM statistic R)值和 P (significance)值可以判断组间与组内的差异程度, $R>0$ 组间差异显著(即组间差异大于组内差异), $R<0$ 组内差异显著(即组内差异大于组间差异), 而且 R 的绝对值越大差异越显著; P 值则越小差异越显著。由图 2C 可知, 3 种土地利用方式 AMF 群落结构具有显著差异($R=0.646$, $P=0.01$), 其中, 林地和灌丛 AMF 群落结构差异较小, 与草地 AMF 群落结构差异较大(图 3)。

表 4 不同土地利用方式对 AMF α 多样性的影响

Table 4 Alpha diversity and richness of AMF from different land use types

土地利用方式 Land use pattern	丰富度指数 Richness index		多样性指数 Diversity index		Observed species
	Chao1 index	ACE index	Simpson index	Shannon index	
LD	453.24±9.11b	469.30±8.14b	0.92±0.03a	5.04±0.39b	338.33±15.59b
GC	448.45±41.43b	456.63±62.07b	0.95±0.01a	5.64±0.30ab	361.00±36.51b
CD	760.57±46.43a	749.67±37.93a	0.97±0.00a	6.35±0.17a	659.33±39.39a

注: 数据为平均值±标准误差(Means±SE); 同列数字后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$).
Note: Data are means±standard error (Means±SE); Different lowercase letters represent significant difference from the different sample points at same soil layer ($P<0.05$).

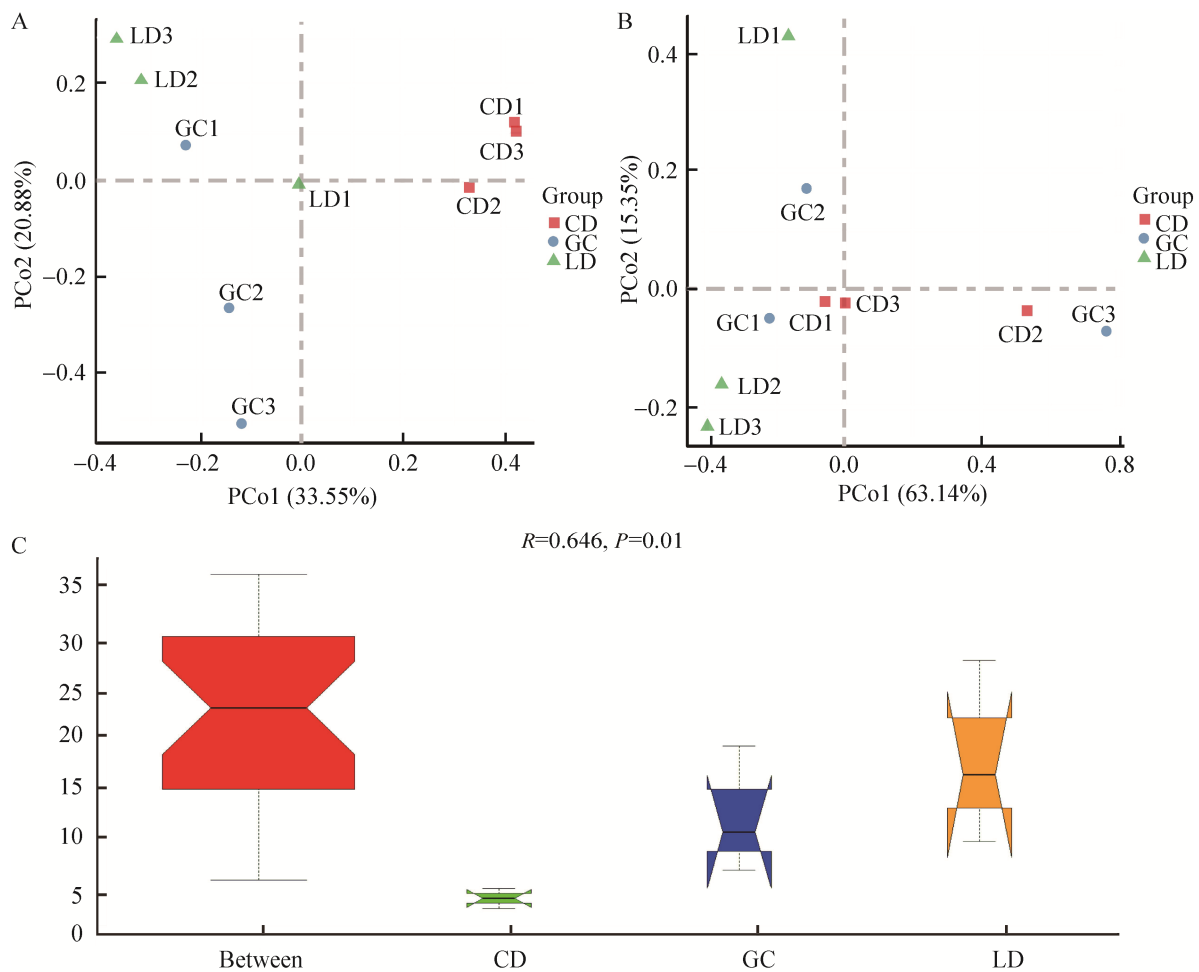


图2 基于 Bray-curtis (A)、Weighted UniFrac (B)距离算法 PCoA 图和 ANOSIM 图(C)

Figure 2 PCoA plot of AMF community structures based on the Bray-Curtis results (A) and weighted UniFrac results (B), and ANOSIM plot of AMF community structures (C)

2.4 AMF 群落结构分析

在纲水平上(图 4A), *Archaeosporomycetes* 在草地(3.87%)的占比显著高于林地(0.34%)和灌丛(0.77%), *Glomeromycetes* 和 *Paraglomeromycetes* 相对丰度较高, *Glomeromycetes* 在草地(62.77%)和灌丛(65.10%)的占比高于林地(29.62%), *Paraglomeromycetes* 在林地(51.75%)的占比高于草地(29.66%)和灌丛(28.59%)。

在目水平上(图 4B), *Archaeosporales* 在草地(3.87%)的占比显著高于林地(0.34%)和灌丛(0.77%); *Glomerales* 在灌丛(55.21%)和草地

(60.76%)的占比高于林地(27.37%); *Diversisporales* 在灌丛(9.89%)的占比高于林地(2.25%)和草地(2.01%); *Paraglomerales* 在林地(51.75%)的占比高于灌丛(28.59%)和草地(29.66%)。

在科水平上(图 4C), *Ambisporaceae* 在草地(3.57%)的占比显著高于林地(0.33%)和灌丛(0.70%); *Acaulosporaceae* 在灌丛(6.63%)的占比显著高于林地(1.18%)和草地(0.08%); *Glomeraceae* 在草地(55.57%)和灌丛(53.02%)的占比高于林地(24.10%); *Paraglomeraceae* 在林地(51.75%)的占比高于灌丛(28.59%)和草地(29.66%)。

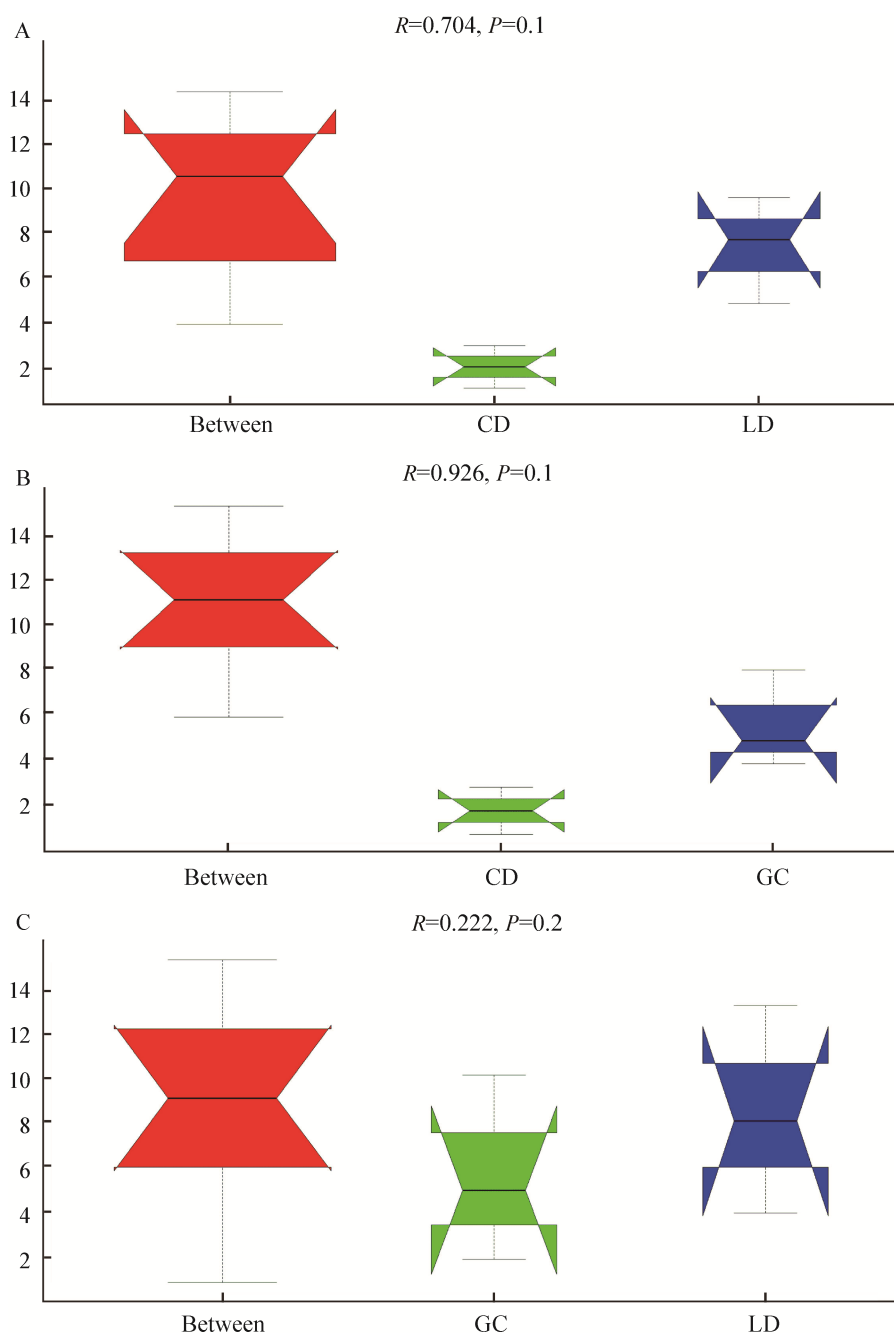


图3 林地和草地(A)、灌丛和草地(B)、林地和灌丛(C) ANOSIM 图

Figure 3 ANOSIM plots of AMF community structures between woodland and grassland (A), shrubland and grassland (B), and woodland and shrubland (C)

优势 OTU 在灌丛和草地分布较多(图 5A), 其中 *Clomus*-OTUs (414、36、881、47、10、21、197、51、54 和 56) (*Clomus*)和 *Paraglomus*-OTUs (9、15、16、13 和 42) (*Paraglomus*)是草地主要的

优势 OTU; *Clomus*-OTUs (26、11、29 和 35) (*Clomus*)和 *Paraglomus*-OTUs (1、3、30、7、8、18 和 57) (*Paraglomus*)是林地主要的优势 OTU; *Clomus*-OTUs (39、23、713、2、22、12、14、

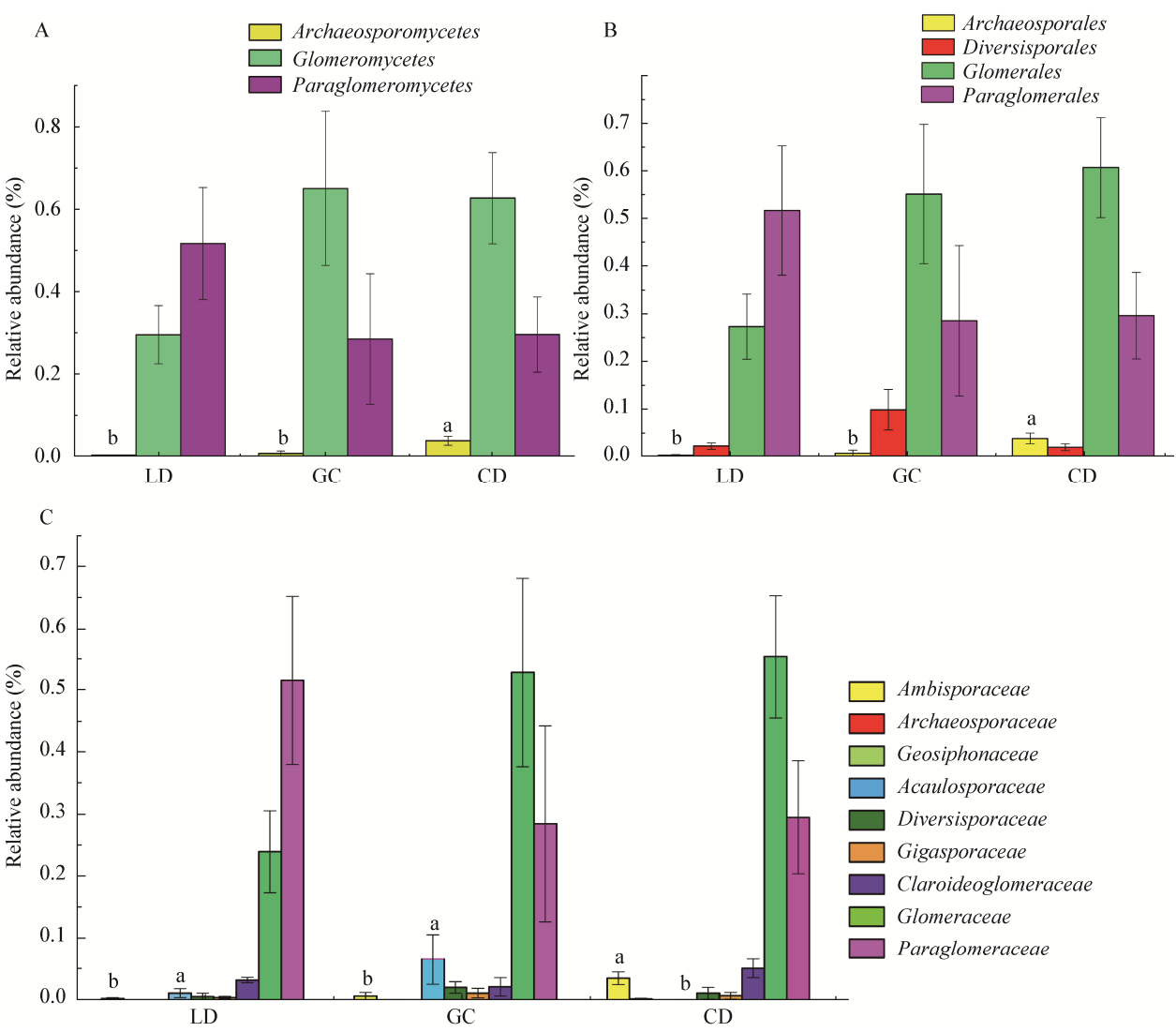


图 4 纲(A)、目(B)、科(C)水平物种分布图
Figure 4 Class (A), Order (B) and Family (C) horizontal species distribution plot

注: 不同字母代表差异显著($P < 0.05$), 差异不显著的未标出。
Note: Different letters represent significant differences ($P < 0.05$) and unmarked without significant difference.

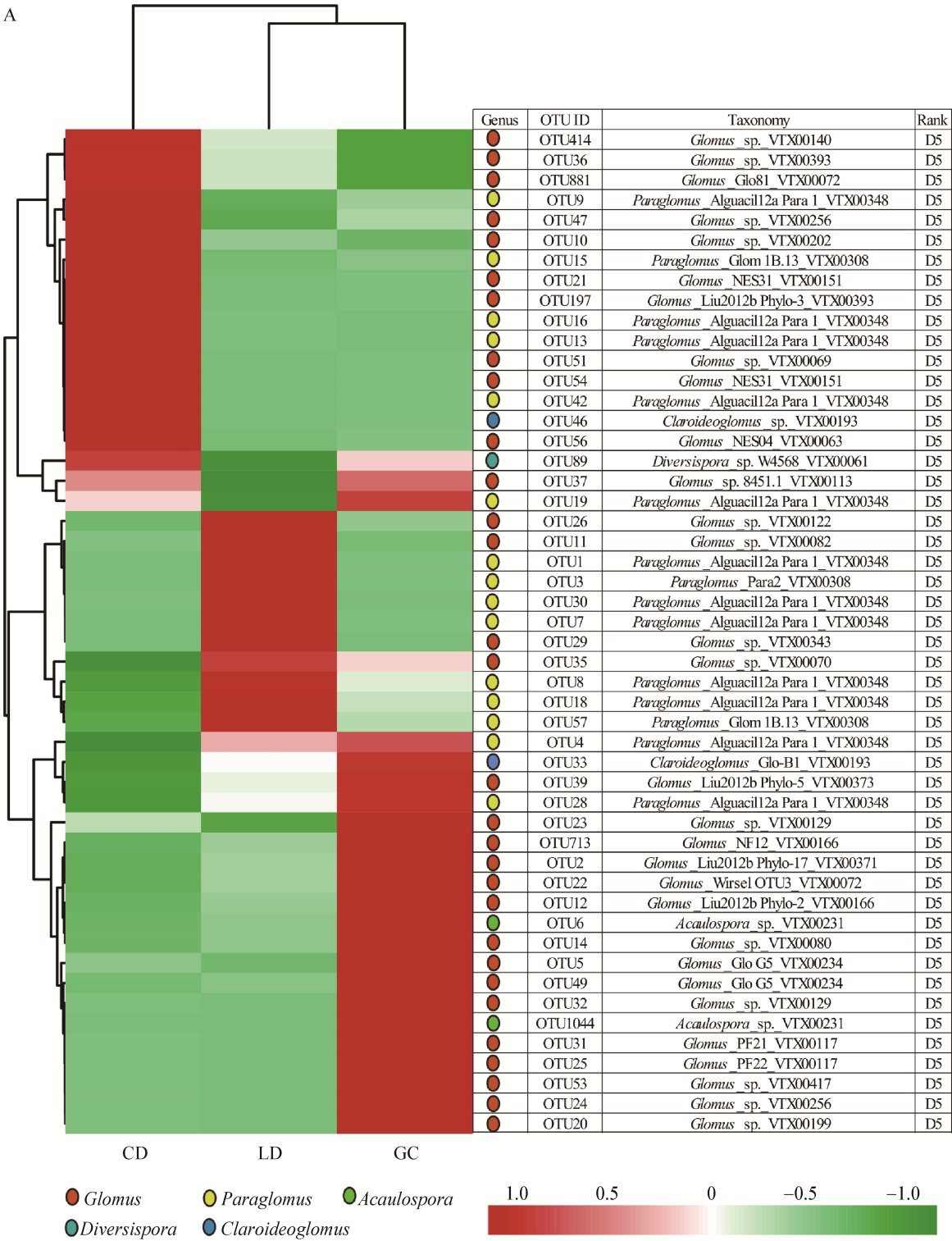
5、49、32、31、25、53、24 和 20) (*Clomus*)和 *Paraglomus*-OTUs (4 和 28) (*Paraglomus*)是灌丛主要的优势 OTU。 *Glomus* 和 *Paraglomus* 相对丰度最大, 其中, *Glomus* 在草地和灌丛分布较多, 而 *Paraglomus* 在林地分布较多(图 5B)。

2.5 AMF 群落结构与土壤理化性质相关性分析
由图 6 可知, 在纲水平上, *Archaeosporomycetes* 与 TN、SOC 呈显著负相关,

与 AK、EC 呈显著正相关; *Glomeromycetes* 与 T、E-Mg 呈显著正相关。在目水平上, *Archaeosporales* 与 TN、SOC 呈显著负相关, 与 AK、EC 呈显著正相关; *Glomerales* 与 SOC 呈显著负相关, 与 T、E-Mg 呈显著正相关。在科水平上, *Ambisporaceae*、*Archaeosporaceae* 与 TN、SOC 呈显著负相关, 与 AK、EC 呈显著正相关; *Geosiphonaceae* 与 TN 呈显著负相关, 与 EC 呈显

著正相关；*Claroideoglomeraceae* 与 AK、TP 呈显著正相关；*Glomeraceae* 与 T、E-Mg 呈显著正相关。

由图 7A 可知，db-RDA 第一轴和第二轴的解释率分别为 9.89%和 6.16%，T、AK、EC、TN 和 SOC 是 AMF 群落结构主要影响因子。



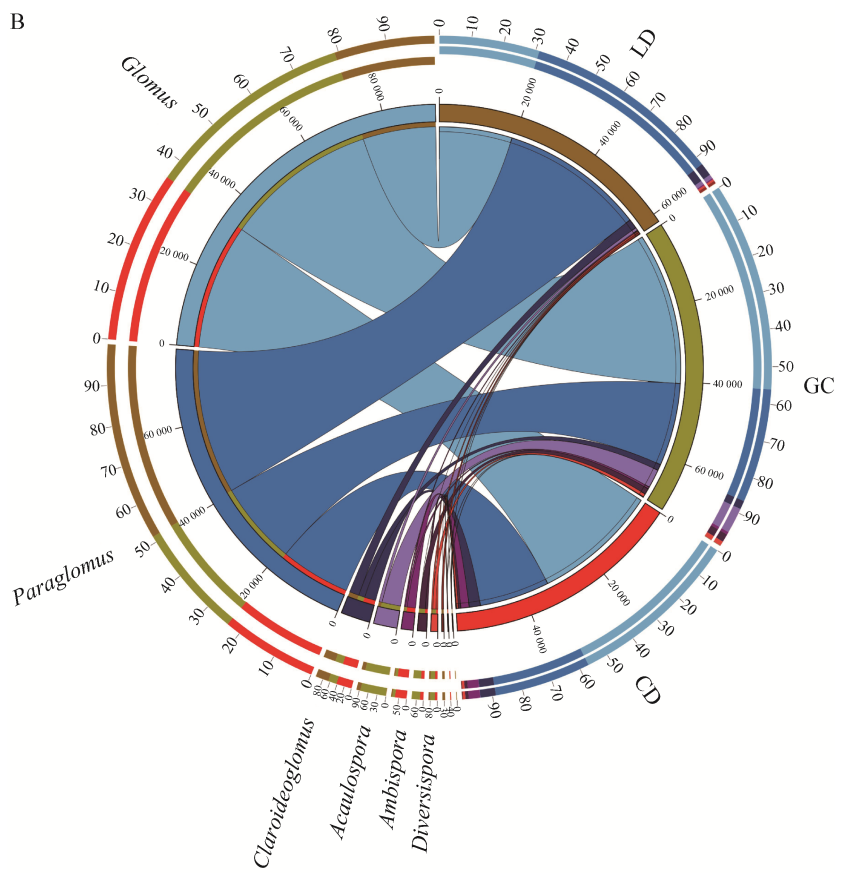


图 5 优势 OTU 热图(A)和属水平 Circos 图(B)
Figure 5 Heatmap illustrating the relative frequency of the 50 most abundant OTUs (A) and genus horizontal species distribution Circos plot (B)

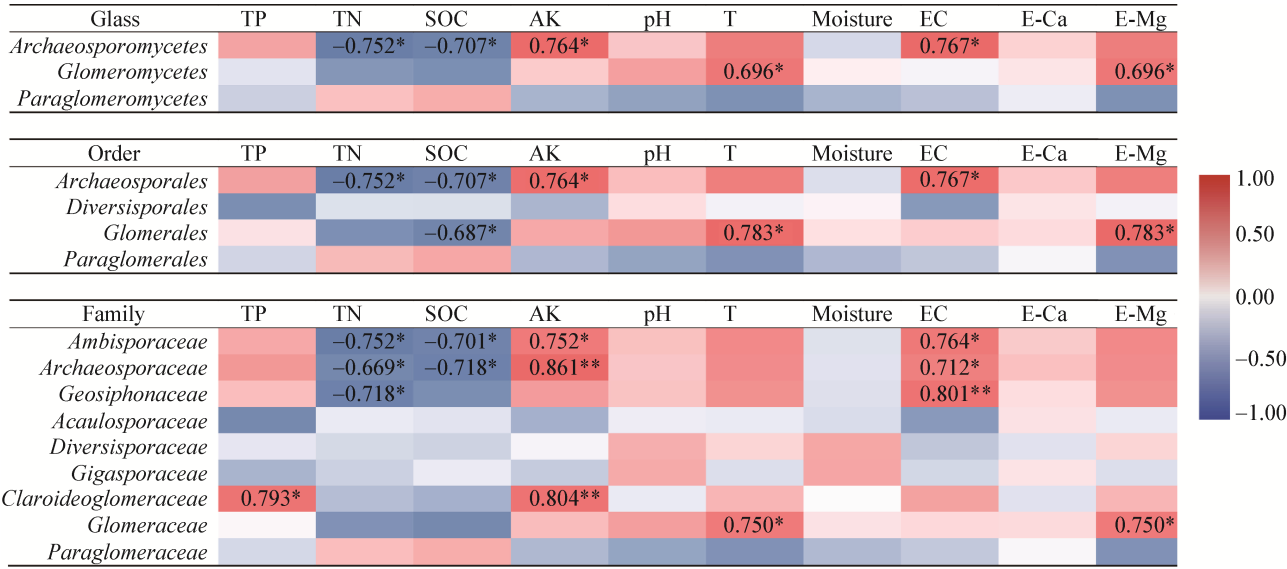


图 6 土壤理化性质与各分类水平物种相关性分析
Figure 6 The relationship between each classification levels and soil physicochemical parameters

注: *: 显著相关($P < 0.05$); **: 极显著相关($P < 0.01$); 不呈显著相关的数值未标出。
Not: *: Significant correlation at 0.05 level; **: Highly significant correlation at 0.01 level; Unmarked without significant difference.

由图 7B 可知,相关性网络图 60 个节点之间有 252 个呈现显著相关关系($P < 0.05$), 平均路径长度 (average path length, APL) 为 2.604 边, 直径为 6 边, 聚类系数 (clustering coefficient, CC) 为 0.77, 模块化指数 (modularity index, MD) 为 0.768, $MD > 0.44$ 表明网络具有模块化结构。*Glomus* 和 *Paraglomus* 的占比最大, 比重分别为 50% 和 25%, *Clomus*-OTUs (54、39、51、56、713、53、12、14、22、32、20 和 31) (*Glomus*), *Paraglomus*-OTUs (13、16 和 9) (*Paraglomus*) 和 *Acaulospora*-OTUs (6 和 1 044) (*Acaulospora*) 在共生网络中起关键作用, TN、SOC、AK 和 EC 是 AMF 群落结构最主要的影响因子。*Clomus*-OTUs (713、53、12、14、22、32、20 和 31) (*Glomus*) 和 *Acaulospora*-OTUs (6 和 1 044) (*Acaulospora*) 与 TN、SOC、AK、EC 均不呈显著相关; 而 *Clomus*-OTUs (54、39、51 和 56) (*Glomus*) 和 *Paraglomus*-OTUs (13、16 和 9) (*Paraglomus*) 与 TN、SOC 呈显著负相关, 与 AK、EC 呈显著正相

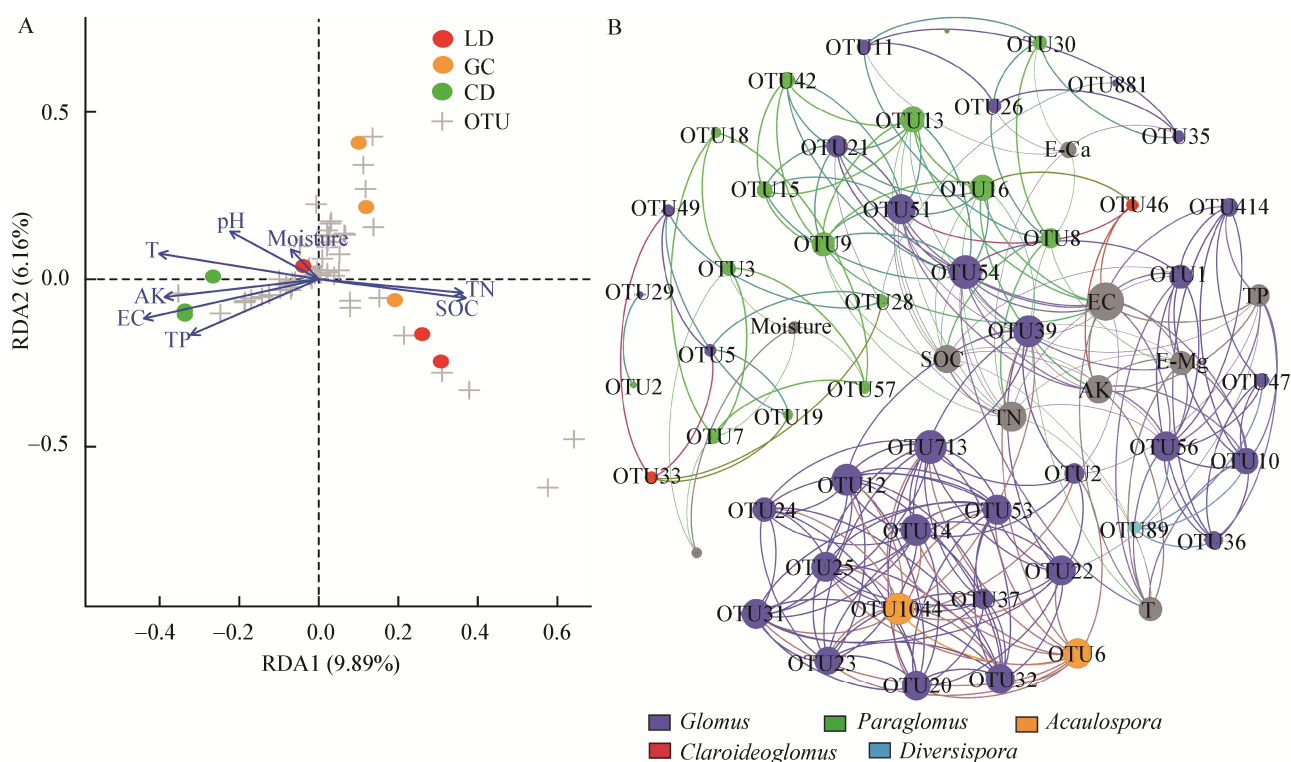
关(表 5), 表明这些类群主要是贫营养类群。

由图 7C 可知, TN、SOC、TP、AK、EC、T、E-Mg 与较多优势 OTU 呈显著正相关, 其中, *Clomus*-OTUs (37、47、881、36、414、54、21、51、10、197 和 56) (*Clomus*) 和 *Paraglomus*-OTUs (9、15、16、13 和 42) (*Paraglomus*) 与 TP、AK、EC、T、E-Mg 呈显著正相关; *Clomus*-OTUs (26、11、29 和 35) (*Clomus*) 和 *Paraglomus*-OTUs (1、3、30、7、8、18 和 57) (*Paraglomus*) 与 TN、SOC 呈显著正相关。

3 讨论

3.1 土地利用方式对 AMF 群落结构的影响

土地利用方式可以通过改变土壤理化性质影响 AMF 群落结构^[37-38]。本研究结果显示, 草地 TP、AK、E-Mg、EC 和 T 等土壤理化性质显著高于林地和灌丛, 而林地 TN 和 SOC 等土壤理化性质显著高于灌丛和草地。演替的初期, 风化作用较大, 元素通过风化作用可作为微生物的电子受体



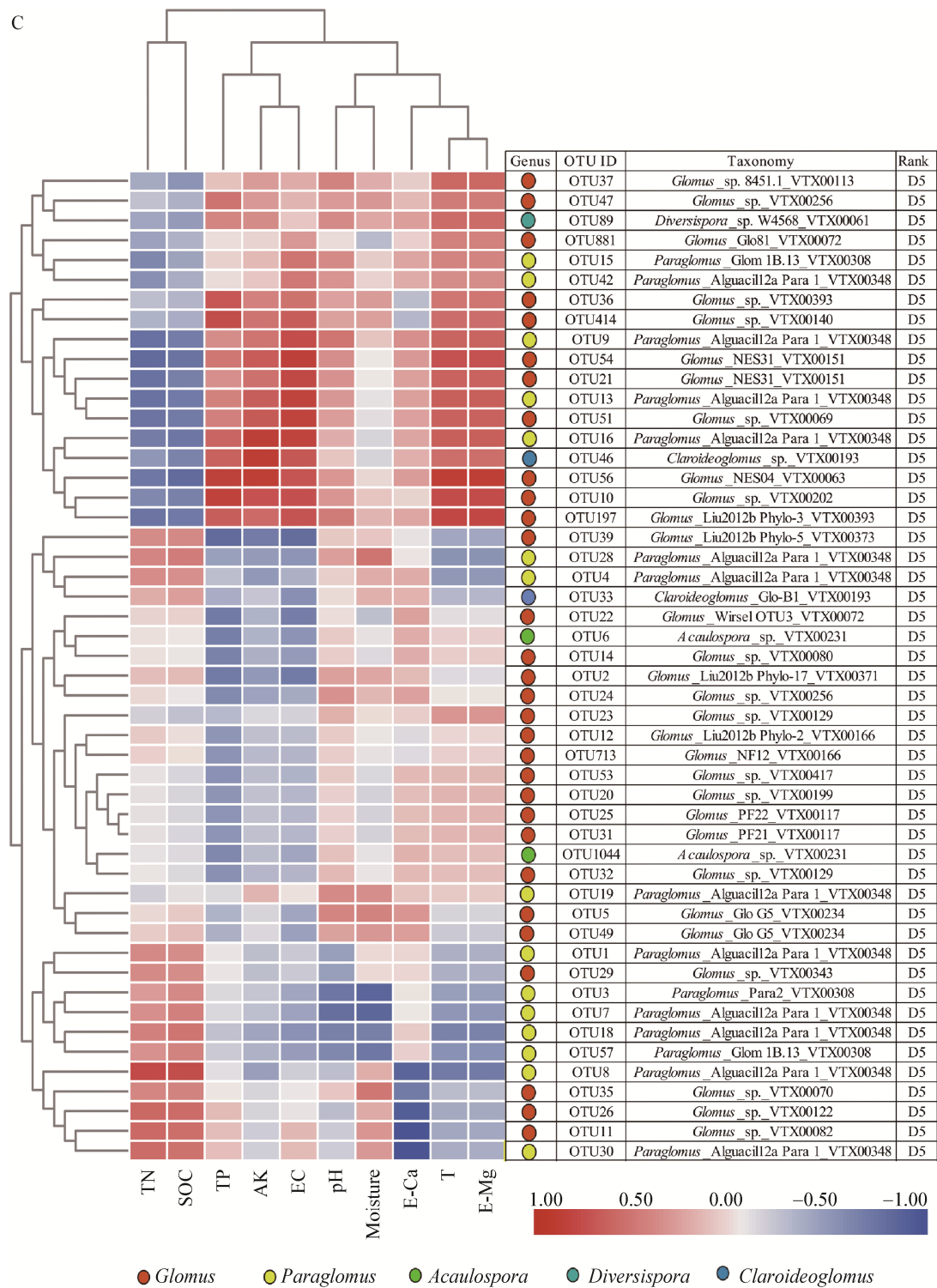


图 7 优势 OTU 与环境因子之间的基于距离的冗余分析(db-RDA) (A)、相关性网络图(B)和相关性热图(C)
Figure 7 Distance-based redundancy analysis (db-RDA) plots revealing the relationship between the most abundant OTUs with abundances>0.5% and soil physicochemical parameters (A), the networks revealing the co-occurring between the most abundant OTUs and soil properties (B), and Heatmap representing the relationship between the soil physicochemical parameters (C)

表 5 部分 OTU 与土壤理化性质相关性分析

Table 5 Correlation analysis of some OTUs and soil physicochemical properties

OTU ID	总氮 TN	有机碳 SOC	速效钾 AK	电导率 EC
OTU54	-0.809**	-0.746*	0.679*	0.856**
OTU56	-0.713*	-0.807**	0.874**	0.715*
OTU39			-0.681*	-0.788*
OTU51	-0.730*		0.685*	0.827**
OTU16	-0.667*	-0.717*	0.868**	0.826**
OTU13	-0.752*	-0.693*		0.831**
OTU9	-0.770*	-0.677*		0.767*

注：*：显著相关($P < 0.05$)；**：极显著相关($P < 0.01$)；不呈显著相关的数值未标出。

Note: *: Significant correlation at 0.05 level; **: Highly significant correlation at 0.01 level; Unmarked without significant difference.

和营养物质^[39]，形成较高有效养分；林地的凋落物较多且易形成腐殖质层，土壤 TN 和 SOC 含量较高^[40]。*Glomerales* 和 *Paraglomerales* 为优势目，并包括 *Glomus*、*Paraglomus*、*Claroideoglomus*、*Acaulospora* 和 *Diversispora* 等 5 个优势属，其中 *Glomus* 和 *Paraglomus* 占比最大，该结果支持了 Xiao 等^[41]和 Liang 等^[42]研究发现 *Glomus* 为岩溶生境优势属的观点。*Glomus* 有大量的孢子和自由菌丝体，抗干扰能力强，分布范围较广。Wei 等^[43]认为 *Glomus* 的 AMF 类群更能适应岩溶地区的特殊生境。*Paraglomus* 在很多生态系统中均有分布，但不同生态系统的丰度差异较大^[44-47]，Liang 等^[42]研究岩溶地区(环江县)天然植被恢复过程植物群落和土壤理化性质对 AMF 群落的影响，未检测到 *Paraglomus*，说明岩溶断陷盆地不同演替阶段 AMF 群落结构与其他岩溶生境有所差异。本研究发现，草地和灌丛的 *Glomus* 显著高于林地，但随着演替的进行，AMF 最具优势的类群由 *Glomus* 转变为 *Paraglomus*，由此可见，土地利用方式可显著影响 AMF 群落结构。*Glomus* 在干扰较大和养分较低的土壤丰度较高，这类生境更有利于 *Glomus* 形成孢子和在根系定殖^[48-49]。AMF 是介导植物与土壤养分交换的重要微生物类群，已有的研究表明土壤有机质、N、P 和 K 等的含量和组成可显著

影响 AMF 群落结构^[50-52]。本研究发现，TN、SOC、AK 和 EC 是 AMF 群落结构最主要的影响因子，在 AMF 群落起主导作用的优势 *Clomus*-OTUs (54、39、51 和 56) (*Glomus*)和 *Paraglomus*-OTUs (9、15、16、13 和 42) (*Paraglomus*)与 TN、SOC 呈显著负相关，与 AK、EC 呈显著正相关；*Clomus*-OTUs (29、26、35 和 11) (*Glomus*)和 *Paraglomus*-OTUs (1、3、30、7、8、18 和 57) (*Paraglomus*)与 TN、SOC 呈显著正相关，与 AK、EC 呈显著负相关；3 种土地利用方式 *Glomus* 和 *Paraglomus* 的优势 OTU 差异显著(即较少共有种)，土壤理化因子是导致 AMF 群落差异的主要原因。*Glomus* 和 *Paraglomus* 在岩溶断陷盆地 AMF 群落起主导作用，了解 *Glomus* 和 *Paraglomus* 不同类群在演替过程的分布特征，不仅对演替方向起指示作用，而且可根据演替阶段选择合适的 AMF 类群进行生态修复。*Acaulospora* 仅在林地和灌丛分布，由于 *Acaulospora* 自由菌丝和生态位较少，适合与树木共生^[48]，相对资源有限和缺少树木的草地生态系统，*Acaulospora* 更适合在林地和灌丛生存。de León 等^[53]研究发现 *Claroideoglomus* 是演替早期的定殖者，López-García 等^[54]在为期两年的盆栽试验中发现 *Claroideoglomus* 在中期占优势。本研究发现，*Claroideoglomus* 在 3 种土地利用方式均有分布，而且相对丰度无显著差异，可推测 *Claroideoglomus* 生态位较广。*Diversispora* 仅在草地和灌丛分布，*Diversispora* 有大量外部菌丝体，更适合在低养分土壤生存^[55-56]。

3.2 土地利用方式对 AMF 多样性的影响

微生物多样性是土壤生态系统的关键指标。土地利用对 AMF 多样性有较大的影响，草地 α 多样性指数均高于灌丛和林地，林地和灌丛 α 多样性指数差异不显著。Chao1、ACE 和 Observed species 等多样性指数与 TN、SOC 呈显著负相关，与 AK、EC 呈显著正相关；Simpson 指数与理化因子均不呈显著相关，Shannon 指数与 EC 呈显著正相关(表 6)；说明 TN、SOC、AK 和 EC 是 AMF 多样

表 6 α 多样性指数与土壤理化性质相关性分析

Table 6 Correlation analysis of alpha diversity index and soil physicochemical properties

Physicochemical properties	Chao1 index	ACE index	Simpson index	Shannon index	Observed species
TP		0.696*			0.681*
TN	-0.780*	-0.723*			-0.805**
SOC	-0.746*	-0.691*			-0.792*
AK	0.800**	0.785*			0.836**
pH				0.729*	
T	0.727*	0.667*			0.774*
Moisture					
EC	0.882**	0.865**		0.708*	0.893**
E-Ca					
E-Mg	0.726*	0.667*			0.774*

注: *: 显著相关($P < 0.05$); **: 极显著相关($P < 0.01$); 不呈显著相关的数值未标出。

Note: *: Significant correlation at 0.05 level; **: Highly significant correlation at 0.01 level; Unmarked without significant difference.

性主要影响因子。TN 和 SOC 含量的增加会降低 AMF 多样性, 这与已有的研究发现^[57-58]一致。其他原因可能是: (1) 林地和灌丛有较多的凋落物会抑制草本幼芽生长, 降低了植物群落多样性, 而且低光照会限制植物对 AMF 的碳供应^[59-60]; (2) 树木常与外生菌根真菌共生, AMF 可能被其他菌根真菌取代^[61]。因此, 在演替早期, AMF 可以帮助植物获得更多养分, 有效促进演替的进行^[62], Sepp 等^[63]和 Davison 等^[4]研究也发现草地的 AMF 多样性较高。

β 多样性显示, 3 种土地利用方式 AMF 群落结构有差异, 灌丛和林地 AMF 群落结构差异较小, 与草地差异较大, 说明草地和灌丛之间的物种更替速率较快^[64]。由于演替早期养分比较匮乏, 物种间竞争比较激烈, 加快了群落的更替。

4 结论

在岩溶断陷盆地地区, 土地利用方式可以显著影响 AMF 群落结构, *Glomus*、*Paraglomus*、*Claroideoglomus*、*Acaulospora* 和 *Diversispora* 是主要优势属, 其中 *Glomus* 和 *Paraglomus* 具有绝对优势。土地利用方式会导致土壤理化性质的差异, TN、SOC、AK 和 EC 是 AMF 群落结构最主要的影响因子。岩溶断陷盆地地区进行生态恢复重建时, 根据

植被演替阶段选择适宜的 AMF 类群尤为重要, 使 AMF 在生态修复中发挥更大的作用, 从而更好地促进植物生长和生态系统恢复。

REFERENCES

- [1] Schüßler A, Schwarzott D, Walker C. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution[J]. *Mycological Research*, 2001, 105(12): 1413-1421
- [2] Remy W, Taylor TN, Hass H, et al. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1994, 91(25): 11841-11843
- [3] 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
- [4] 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
- [5] Mikkelsen BL, Rosendahl S, Jakobsen I. Underground resource allocation between individual networks of mycorrhizal fungi[J]. *New Phytologist*, 2008, 180(4): 890-898
- [6] Lei Y, Wu SL, Hao ZP, et al. Development of arbuscular mycorrhizal hyphal networks mediated by different plants and the time effects[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(1): 154-161 (in Chinese)
雷垚, 伍松林, 郝志鹏, 等. 丛枝菌根根外菌丝网络形成

- 过程中的时间效应及植物介导作用[J]. 西北植物学报, 2013, 33(1): 154-161
- [7] Xu LJ, Hao ZP, Xie W, et al. Transmembrane H^+ and Ca^{2+} fluxes through extraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi in response to drought stress[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(7): 764-773 (in Chinese)
徐丽娇, 郝志鹏, 谢伟, 等. 丛枝菌根真菌根外菌丝跨膜 H^+ 和 Ca^{2+} 流对干旱胁迫的响应[J]. 植物生态学报, 2018, 42(7): 764-773
- [8] Parvin S, van Geel M, Yeasmin T, et al. Variation in arbuscular mycorrhizal fungal communities associated with lowland rice (*Oryza sativa*) along a gradient of soil salinity and arsenic contamination in Bangladesh[J]. Science of the Total Environment, 2019, 686: 546-554
- [9] Treseder KK, Allen EB, Egerton-Warburton LM, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi as mediators of ecosystem responses to nitrogen deposition: a trait-based predictive framework[J]. Journal of Ecology, 2018, 106(2): 480-489
- [10] Hodge A, Storer K. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems[J]. Plant and Soil, 2015, 386(1/2): 1-19
- [11] Moora M, Davison J, Öpik M, et al. Anthropogenic land use shapes the composition and phylogenetic structure of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2014, 90(3): 609-621
- [12] Xiang D, Verbruggen E, Hu YJ, et al. Land use influences arbuscular mycorrhizal fungal communities in the farming-pastoral ecotone of Northern China[J]. New Phytologist, 2014, 204(4): 968-978
- [13] Xu M, Li XL, Cai XB, et al. Land use alters arbuscular mycorrhizal fungal communities and their potential role in carbon sequestration on the Tibetan Plateau[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 3067
- [14] Li Q, Pu JB, Huang N, et al. A research approach for ecological, environmental and geological differentiation of rocky desertification and its driving mechanism in karst graben basin[J]. Advances in Earth Science, 2017, 32(9): 899-907 (in Chinese)
李强, 蒲俊兵, 黄妮, 等. 断陷盆地生态环境地质分异及石漠化演变机理的研究途径[J]. 地球科学进展, 2017, 32(9): 899-907
- [15] Qiu JM, Cao JH, Lan GY, et al. The influence of land use patterns on soil bacterial community structure in the karst graben basin of Yunnan Province, China[J]. Forests, 2020, 11(1): 51
- [16] Sanders IR, Rodriguez A. Aligning molecular studies of mycorrhizal fungal diversity with ecologically important levels of diversity in ecosystems[J]. The ISME Journal, 2016, 10(12): 2780-2786
- [17] He YJ, Wu CY, He BH, et al. Composition and species diversity of AMF in different vegetation restoration stages in karst region[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2016, 30(5): 305-309, 321 (in Chinese)
何跃军, 吴春玉, 何丙辉, 等. 喀斯特不同植被恢复阶段土壤 AMF 组成及多样性研究[J]. 水土保持学报, 2016, 30(5): 305-309, 321
- [18] Lin Y, He YJ, He MH, et al. Species diversity of soil arbuscular mycorrhizal fungi in karst vegetation succession process[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): 4127-4137 (in Chinese)
林艳, 何跃军, 何敏红, 等. 喀斯特植被演替过程土壤丛枝菌根真菌(AMF)多样性[J]. 生态学报, 2019, 39(11): 4127-4137
- [19] Bao SD. Soil and Agricultural Chemistry Analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese)
鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000
- [20] Li Q, Hu QJ, Zhang CL, et al. The effect of toxicity of heavy metals contained in tailing sands on the organic carbon metabolic activity of soil microorganisms from different land use types in the karst region[J]. Environmental Earth Sciences, 2015, 74(9): 6747-6756
- [21] Bremner JM, Jenkinson DS. Determination of organic carbon in soil: I. Oxidation by dichromate of organic matter in soil and plant materials[J]. European Journal of Soil Science, 1960, 11(2): 394-402
- [22] Parkinson JA, Allen SE. A wet oxidation procedure suitable for the determination of nitrogen and mineral nutrients in biological material[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1975, 6(1): 1-11
- [23] Carson PL. Recommended potassium test[A]//Dahnke WC. Recommended Chemical Soil Test Procedures for the North Central Region[M]. Bulletin 499, North Dakota Agricultural Experiment Station, Fargo, ND, 1980: 17-18
- [24] Wilke BM. Determination of chemical and physical soil properties[A]//Monitoring and Assessing Soil Bioremediation. Soil Biology, vol 5[M]. Berlin: Springer, 2005: 47-95
- [25] Chan CO, Yang XD, Fu Y, et al. 16S rRNA gene analyses of bacterial community structures in the soils of evergreen broad-leaved forests in south-west China[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2006, 58(2): 247-259
- [26] Lee J, Lee S, Young JPW. Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2008, 65(2): 339-349
- [27] Sato K, Suyama Y, Saito M, et al. A new primer for discrimination of arbuscular mycorrhizal fungi with polymerase chain reaction-denature gradient gel electrophoresis[J]. Grassland Science, 2005, 51(2): 179-181
- [28] Magoč T, Salzberg SL. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J].

- Bioinformatics, 2011, 27(21): 2957-2963
- [29] Martin M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads[J]. EMBnet. Journal, 2011, 17(1): 10-12.0259
- [30] Edgar RC. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST[J]. Bioinformatics, 2010, 26(19): 2460-2461
- [31] Öpik M, Vanatoa A, Vanatoa E, et al. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomeromycota*)[J]. New Phytologist, 2010, 188(1): 223-241
- [32] Caporaso JG, Kuczynski J, Stombaugh J, et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data[J]. Nature Methods, 2010, 7(5): 335-336
- [33] Zuur AF, Ieno EN, Smith GM. Analysing Ecological Data[M]. Berlin: Springer, 2007
- [34] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing; R foundation for statistical computing: Vienna, Austria[Z]. 2019-07-15. <http://www.R-project.org/>
- [35] Anderson MJ, Willis TJ. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology[J]. Ecology, 2003, 84(2): 511-525
- [36] Bastian M, Heymann S, Jacomy M. Gephi: An open source software for exploring and manipulating networks[A]//Proceedings of the Third International Conference on Weblogs and Social Media[C]. San Jose, California, USA, 2009: 361-362
- [37] Zhang ZW, Tian YW, Yang JF, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi population diversity of rhizosphere soil and root system in potato field in central Inner Mongolia[J]. Microbiology China, 2020, 47(3): 738-748 (in Chinese)
张之为, 田永伟, 杨剑峰, 等. 内蒙古中部地区马铃薯根际和根系丛枝菌根真菌类群的多样性[J]. 微生物学通报, 2020, 47(3): 738-748
- [38] Alguacil MM, Torrecillas E, Lozano Z, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi communities in a coral cay system (Morrocoy, Venezuela) and their relationships with environmental variables[J]. Science of the Total Environment, 2015, 505: 805-813
- [39] Liu YP, Lu MX, Zhang XW, et al. Shift of the microbial communities from exposed sandstone rocks to forest soils during pedogenesis[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2019, 140: 21-28
- [40] Li L, Qin FC, Jiang LN, et al. Vertical distribution of soil organic carbon content and its influencing factors in Aaohan, Chifeng[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(1): 345-354 (in Chinese)
李龙, 秦富仓, 姜丽娜, 等. 赤峰市敖汉旗土壤有机碳含量的垂直分布及其影响因素[J]. 生态学报, 2019, 39(1): 345-354
- [41] Xiao D, Tan YJ, Liu X, et al. Effects of different legume species and densities on arbuscular mycorrhizal fungal communities in a karst grassland ecosystem[J]. Science of the Total Environment, 2019, 678: 551-558
- [42] Liang YM, He XY, Chen CY, et al. Influence of plant communities and soil properties during natural vegetation restoration on arbuscular mycorrhizal fungal communities in a karst region[J]. Ecological Engineering, 2015, 82: 57-65
- [43] Wei Y, Wang SJ, Liu XM, et al. Molecular diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in karst ecosystem, Southwest China[J]. African Journal of Biotechnology, 2012, 11: 14561-14568
- [44] Gosling P, Proctor M, Jones J, et al. Distribution and diversity of *Paraglomus* spp. in tilled agricultural soils[J]. Mycorrhiza, 2014, 24: 1-11
- [45] Zhao L, Gai SS, Zheng SM, et al. Effects of season and microhabitat on soil arbuscular mycorrhizal fungi communities in a karst shrubland[J]. Research of Agricultural Modernization, 2019, 40(5): 870-877 (in Chinese)
赵蕾, 盖爽爽, 郑生猛, 等. 季节与小生境对喀斯特灌丛土壤丛枝菌根真菌群落的影响[J]. 农业现代化研究, 2019, 40(5): 870-877
- [46] Hu CC, Cheng B, Wang K, et al. Species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizospheres of *Ammopiptanthus mongolicus*-associated plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(23): 7972-7982 (in Chinese)
胡从从, 成斌, 王坤, 等. 蒙古沙冬青及其伴生植物 AM 真菌物种多样性[J]. 生态学报, 2017, 37(23): 7972-7982
- [47] Boeraeve M, Honnay O, Jacquemyn H. Local abiotic conditions are more important than landscape context for structuring arbuscular mycorrhizal fungal communities in the roots of a forest herb[J]. Oecologia, 2019, 190(1): 149-157
- [48] Lovelock CE, Andersen K, Morton JB. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment[J]. Oecologia, 2003, 135(2): 268-279
- [49] Allen MF. The Ecology of Mycorrhizae[M]. New York: Cambridge University Press, 1991
- [50] Xiao D, Che RX, Liu X, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi abundance was sensitive to nitrogen addition but diversity was sensitive to phosphorus addition in karst ecosystems[J]. Biology and Fertility of Soils, 2019, 55(5): 457-469
- [51] 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
- [52] Soka GE, Ritchie ME. Arbuscular mycorrhizal spore composition and diversity associated with different land uses in a tropical savanna landscape, Tanzania[J]. Applied Soil Ecology, 2018, 125: 222-232

- [53] de León DG, Moora M, Öpik M, et al. Symbiont dynamics during ecosystem succession: co-occurring plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2016, 92(7): fiw097
- [54] López-García Á, Palenzuela J, Barea J, et al. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi determine succession into roots of *Rosmarinus officinalis* L., a characteristic woody perennial plant species from Mediterranean ecosystems[J]. Plant and Soil, 2014, 379(1/2): 247-260
- [55] Hart MM, Reader RJ. Host plant benefit from association with arbuscular mycorrhizal fungi: variation due to differences in size of mycelium[J]. Biology and Fertility of Soils, 2002, 36(5): 357-366
- [56] Lekberg Y, Koide RT, Roh JR, et al. Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities[J]. Journal of Ecology, 2007, 95(1): 95-105
- [57] Jensen A, Jakobsen I. The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in barley and wheat grown in some Danish soils with different fertilizer treatments[J]. Plant and Soil, 1980, 55(3): 403-414
- [58] Delavaux CS, Camenzind T, Homeier J, et al. Nutrient enrichment effects on mycorrhizal fungi in an Andean tropical montane forest[J]. Mycorrhiza, 2017, 27(4): 311-319
- [59] Grayston SJ, Vaughan D, Jones D. Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability[J]. Applied Soil Ecology, 1997, 5(1): 29-56
- [60] Bennett AB, Bever JD. Trade-offs between arbuscular mycorrhizal fungal competitive ability and host growth promotion in *Plantago lanceolata*[J]. Oecologia, 2009, 160(4): 807-816
- [61] Lumini E, Orgiazzi A, Borriello R, et al. Disclosing arbuscular mycorrhizal fungal biodiversity in soil through a land-use gradient using a pyrosequencing approach[J]. Environmental Microbiology, 2010, 12(8): 2165-2179
- [62] Zangaro W, Alves RA, Lescano LE, et al. Investment in fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi decrease during succession in three Brazilian ecosystems[J]. Biotropica, 2012, 44(2): 141-150
- [63] Sepp SK, Jairus T, Vasar M, et al. Effects of land use on arbuscular mycorrhizal fungal communities in Estonia[J]. Mycorrhiza, 2018, 28(3): 259-268
- [64] Wang SX, Wang XA, Guo H. Change patterns of β -diversity in the succession process of plant communities on Loess Plateau of Northwest China[J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(5): 1135-1140 (in Chinese)
- 王世雄, 王孝安, 郭华. 黄土高原植物群落演替过程中的 β 多样性变化[J]. 生态学杂志, 2013, 32(5): 1135-1140