

环境因子对 AM 真菌多样性的影响

王发园 刘润进

(莱阳农学院菌根生物技术实验室, 山东莱阳 265200)

摘要: 土壤、气候和地理因子等环境因子对丛枝菌根(AM)真菌多样性有重要影响。本文系统地综述了最近 10 年来 AM 真菌生态学在该方面的最新研究成果, 分析了当前研究中所存在的问题和动向。

关键词: 丛枝菌根真菌, 环境因子, 多样性

中图分类号: S154.3 文献标识码: B 文章编号: 1005-0094(2001)03-0301-05

Effects of environmental factors on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi

WANG Fa-Yuan, LIU Run-Jin

Mycorrhiza Laboratory, Laiyang Agricultural College, Laiyang, Shandong 265200

Abstract: The diversity of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi is influenced by many environmental factors, such as soil type, climate, and geographical factors. Researches on ecology of AM fungi in the past ten years are reviewed in this paper. Problems and prospects are discussed.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi, environmental factors, diversity

AM 真菌遍布各种生态系统中, 无论是热带雨林, 还是寒带的冻土, 无论是肥沃的农田, 还是荒芜的沙漠, 几乎都有 AM 真菌的分布。本文主要探讨土壤、气候和地理等环境因子对 AM 真菌多样性的影响。

1 土壤因子对 AM 真菌多样性的影响

1.1 土壤类型

土壤类型是影响 AM 真菌多样性的重要因子之一, 不同类型土壤内 AM 真菌的种类、数量、产孢、侵染及其生理效应都有所不同。华秀英等(1990)观察了低磷草甸土、高磷草甸土和棕壤土中 AM 真菌对玉米的侵染情况, 发现棕壤土中的菌根侵染率最高。野生植物根围 AM 真菌以棕壤土的孢子密度最大, 盐碱土最小; *Glomus* 属在大多数类型土壤中出现率均为最高; *Acaulospora* 属在赤红壤和砖红壤中居多; *Gigaspora* 和 *Scutellospora* 属在各种土壤中出现率均为最低; 而 *Glomus* 属中的 *G. mosseae* 比其他种分布更广(张美庆等, 1999a; 盖京苹等, 2000)。这表明不同类型土壤中 AM 真菌繁殖体的密度不同(Rathore & Singh, 1995)。Diaz et al.(1992)认为土

壤类型影响菌种对植物的侵染和效果, 这可能与各种真菌对土壤类型的适应性不同有关。

1.2 土壤质地

研究表明, 在砂土、轻壤土中 AM 真菌孢子密度较大, 粘土中较小(盖京苹等, 2000)。*Glomus* 属在所有质地土壤中分布均为最多, 而 *Scutellospora* 和 *Gigaspora* 属在重、中质地土壤中的出现率比在轻、砂质地土壤中的偏低。*Acaulospora mellea* 在重、中、轻质土壤中比在砂性土壤中多, *A. scrobiculata* 则土壤砂性越强出现越多(张美庆等, 1999a)。刘润进等(1999)还进一步调查了盐碱土中 AM 真菌分布状况: 以砂土、壤土和粘土中 *Glomus* 属的真菌最多, *Acaulospora* 属次之, 出现频率分别为 94.0% 和 84.8%; 砂土和壤土中, AM 真菌分布普遍且差异不大; 而粘土中则无 *Scutellospora* 属分布。

1.3 土壤 pH

土壤 pH 直接影响菌根的形成, 也影响 AM 真菌的产孢和种属分布。pH 不同, AM 真菌的组成就可能不同(张美庆等, 1999a): *Glomus* 属适应范围较宽, 在 pH 低于 5 至 9 的土壤中出现种数较多, 而 *Acaulos-*

pora 属、Sclerocystis 属、Gigaspora 属和 Scutellospora 属均主要出现在 pH 低于 7 的土壤中；Glomus mosseae 能忍耐较宽的 pH 幅度；G. formosanum 和 Sclerocystis coremioides 在 pH 小于 7 的土壤中较多，而 Acaulospora mellea 则在 pH 小于 5 的土壤中较多。盖京苹等 (2000) 发现 Glomus mosseae、G. versiforme 在所采土样 pH 范围内分布较均衡，而 Gigaspora margarita 是酸性土壤中的优势种。在 pH 4.3 ~ 5.0 内，Glomus aggregatum 对 Acaulospora mangium 的侵染率随 pH 的升高而升高 (Habte & Soedarjo, 1996)。pH 7.8 ~ 10.5 范围内随 pH 升高，Glomus mosseae、G. fasciculatum 和 G. macrocarpum 孢子数都降低，其中，G. fasciculatum 对高 pH 具有较强的抗性 (Sidhu & Behl, 1997)。因此，在应用 AM 真菌过程中 pH 的影响是十分重要的。

1.4 土壤养分

土壤养分对 AM 真菌多样性具有重要影响。总的说来，肥力高的土壤中，AM 真菌的孢子数量较少，侵染率降低，产孢也受到抑制。

土壤有机质可能是通过作为保存菌丝的基质而在保持 AM 真菌侵染力方面发挥作用。AM 真菌在土壤中有一定的腐生性，有机质很可能在这一过程起重要作用 (刘润进, 李晓林, 2000)。有机质丰富的土壤促进了 AM 真菌菌丝的生长 (Joner & Jakobsen, 1995)。用有机肥改良的沙土中 AM 真菌侵染率及孢子数都明显提高 (Verma & Arya, 1998)。刘润进等 (1999) 认为在一定范围内有机质含量越高，AM 真菌种和属的种类就越多；当超过一定范围，AM 真菌的分布即随着有机质含量增高而减少。有机质含量对某些种的分布影响显著，而对属的分布仅呈大致趋势。Glomus 属在各有机质含量的土壤中均占绝对优势 (张美庆等, 1994, 1998)；关于有机质对 AM 真菌多样性的影响还有待进一步研究和探讨。

矿质养分中，以磷和 AM 真菌的关系最为密切。土壤速效磷含量过高往往会抑制 AM 真菌的生长、发育和功能 (Tawaraya et al., 1994)。G. geosporum 和 Scl. coremioides 在速效磷少于 5 mg/kg 的土壤中孢子最多，而 G. occultum 和 A. mellea 则比它们稍高，前者在 10 ~ 20 mg/kg，后者在 5 ~ 10 mg/kg 水平土壤中孢子最多，高于 50 mg/kg 时 4 种 AM 真菌的孢子数都急剧减少 (张美庆等, 1999a)。Martensson & Carlgren (1994) 按每年 45 kg P/hm² 向两块试验田中施加磷

肥。5 年后 AM 真菌孢子出现频率分别降低了 50% 和 7%。高浓度磷显著减少菌丝分枝和菌丝的总长度，供给磷的转 T-DNA 胡萝卜根系的分泌物比缺磷的根系分泌物对菌根的抑制作用大。这可以用来解释高磷抑制形成菌根的现象 (Nagahashi et al., 1996)，因为高磷时寄主植物根系分泌的成分发生了变化 (Tawaraya et al., 1996)。其他氮、钾、微量元素等也有类似影响。开花期施硼有利于 AM 真菌对寄主植物的侵染，这可能与施硼后降低了植物根系酚类化合物的分泌，提高了根围真菌的活性，从而有利于 AM 真菌的扩展有关 (刘润进, 李晓林, 2000)。

1.5 土壤水分和通气性

AM 真菌是好气性真菌，其孢子和菌丝都需要一定的通气条件才能生长发育。土壤含水量同时影响到植物根系和 AM 真菌的生长发育。例如在相当于田间持水量的 20% (接近凋萎系数) 至 60% 的情况下，菌根的侵染率随土壤含水量的升高而递增；在相当于田间持水量的 80% 时，土壤通气性恶化，侵染率开始下降 (刘润进, 李晓林, 2000)。土壤含水量占田间持水量的 50% ~ 60% 时，最有利于菌根的生长和功能 (Muthukumar & Udaiyan, 1997)。Karasawa et al. (2000) 在土壤水势分别为 -10kPa、-50kPa、-63kPa 的土壤中给玉米接种 AM 真菌，发现随土壤水势的降低，AM 真菌侵染率增高。具有发达的通气组织并能将氧气扩散入根围的植物其菌根发育较好。另一方面，随土壤深度增加 AM 真菌孢子数量减少，2.5 cm 以下土层中根系很少形成菌根 (An et al., 1990)。这与缺乏氧气有关。

旱季和雨季的更替由于对寄主、土壤水分、土壤通气性等生态因子有较大影响，因而也会影响 AM 真菌的多样性。Miller (2000) 观察到两种半水生植物的菌根侵染率随水深度的增加而迅速降低；当旱季来临水位下降时，侵染率有所提高。Guadarrama & Alvarez-Sanchez (1999) 调查了墨西哥一热带雨林地区 AM 真菌孢子的分布情况，发现孢子的种类和数量在旱季最高，在雨季则明显地下降。但在侵染了根结线虫的巴西橡胶树的根围，AM 真菌 (主要是 Gigaspora 属) 的孢子密度在雨季里要比旱季里高 (Schwob et al., 1999)。这可能与两地的生态环境存在诸多差异有关。因此，对旱季和雨季更替影响 AM 真菌多样性的特点尚待进一步研究。

1.6 土壤盐碱度

通常情况下,土壤盐碱度越高对 AM 真菌的抑制作用就越大,但对不同种的影响不一。Al-Karaki (2000)发现在盐胁迫下,明显降低西红柿菌根侵染率。NaCl 能抑制 *G. decipiens* 菌丝的生长(McMillen et al., 1998)。盐渍化土壤中盐草属(*Halogeton*)植物菌根侵染率和孢子数量与土壤中 Na 的含量(153 ~ 1160 $\mu\text{g/g}$)呈负相关,当 Na 的浓度超过 1310 $\mu\text{g/g}$ 时没有菌根侵染(Juniper & Abbott, 1993)。在盐渍化壤土和粘土中,*Glomus* 属真菌数量最多,*Acaulospora* 属次之,而 *Glomus* 属中 *G. mosseae* 则是分布最广泛的菌种(刘润进等, 1999)。表明土壤盐碱度影响 AM 真菌的种属分布。值得注意的是 *G. mosseae* 具有潜在的抗盐性,王幼珊等(1994)已从 *G. mosseae* 中筛选出具有较强抗盐性能的菌株。

1.7 重金属离子

土壤中少量 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Mn^{2+} 等重金属离子对 AM 真菌的生长发育是有利的。如 Pb、Cu、Cd、As 污染能刺激小麦菌根侵染,但高浓度对菌根不利(张美庆,王幼珊, 1990)。用铊、镉、钒等重金属处理的土壤,菌根侵染率仅为对照的 24% ~ 72%;但土壤表面不流动的重金属对菌根的影响很小(Dosskey et al., 1990)。McGEE(1987)向砂土中施加 MnSO_4 或 MnCl_2 ,发现一种车前(*Plantago drummondii*)的菌根侵染率和生长量都大大降低。对 Cu 没有耐性的毛状剪股颖(*Agrostis capillaris*)在被 Cu 污染的土壤中,其菌根侵染率比正常条件下显著降低(Griffioen & Letswaart, 1990)。关于重金属离子对 AM 真菌的作用尚待深入探讨。

2 气候和季节对 AM 真菌多样性的影响

2.1 光照

光照时间和强度主要是通过光合作用来影响植物碳素代谢,而间接影响菌根的形成和发育(Ruizlozano & Azcon, 1996)。自然条件下最适形成菌根的光照条件与植物生长所需的光照条件是基本一致的。适合植物生长发育、有利于植物光合作用的光照时间和光照强度,可增加叶片同化的碳水化合物向根部的供应量,促发新根,进一步促进 AM 真菌的生长发育和产孢。反之则不利于菌根形成,因为植物减少光合产物向真菌供应的数量从而限制了 AM 真菌的发育(Pearson et al., 1991)。但不同 AM 真菌在形成菌根时要求的光照条件不一。强光下,低磷处理的洋葱菌根侵染好,而高磷处理侵染降低,且其降低与丛枝发

育无关。弱光下不同磷处理差异不明显,侵染状况都较差。所有处理丛枝中琥珀酸脱氢酶与碱性磷酸酶都有活性(Smith & Gianinazzi-Pearson, 1990)。其内在作用机制有待进一步探索。

2.2 温度

温度是决定 AM 真菌生长发育和分布的主要因子,自然生态系统中 AM 真菌种群组成主要受温度影响。Mohammad 等(1998)观察到冬小麦在秋季播种后的几个月里菌根侵染率没有多大变化,但在春季里随温度的升高而增加。菌根的侵染率与积温的关系最为密切,其相关系数也较大,即随着作物生育期的延长、积温的增加,侵染率也逐渐增加。AM 真菌孢子数量有明显的季节变化,产孢高峰一般在 6 ~ 7 月和 10 月份。彭生斌等(1990b)认为积温对一年中菌根的发生作用最大。土壤温度的高低直接影响 AM 真菌的分布和侵染能力(Haugen & Smith, 1990)。大多数 AM 真菌都有其生长发育的最适温度范围(Borges & Chaney, 1989)。在极端温度条件下,AM 真菌多样性低。同一种 AM 真菌在不同发育阶段对温度的要求也各有差异。红壤的茶园和林地的 AM 真菌孢子在夏季和秋季每 100 克干土可达 200 个左右,春季次之,冬季孢子数量最低(吴铁航等, 1994)。这可能是因为冬季土温低,植物与 AM 真菌生长缓慢或进入休眠状态,使孢子数降低;夏秋两季土温高,植物根系发达,数量多,适于 AM 真菌产孢。

2.3 季节变化

季节的变化会伴随着温度、降水、光照条件等变化,因而会对 AM 真菌多样性有较大影响。一般说来,春季 AM 真菌生长较为缓慢,夏季则达到高峰,秋季土壤中孢子密度和根内泡囊最多。Chavez 等(1996)发现玉米和油麻藤属(*Stizolobium*)根围的孢子密度在夏季最高。在秋季作物根围的孢子密度较春季大,种群丰度也高(彭生斌等, 1990a)。而猕猴桃根围 *Glomus* 属的某些 AM 真菌孢子密度在春季较高(Schubert & Graverro, 1990),这说明季节变化对不同 AM 真菌的影响不一样。此外,季节变化还能改变 AM 真菌对寄主植物的选择性(Sanders, 1990)。

3 地理因子

坡度、坡向、纬度、海拔等地理因子通过影响其他生态因子对 AM 真菌产生作用,例如,坡度和坡向影响着水、光、温度等因子;而纬度和海拔则主要影响温度。因此,各地区由于地理因子的不同造成

AM 真菌的种属构成存在差异。研究证明,AM 真菌的种属分布具有明显的地域性。例如,牛家琪(1994)和潘幸来等(1994)分别对我国高温多雨的广东省与低温干旱的黄土高原的 AM 真菌作了调查。从中我们可以看出这两地的 AM 真菌的物种多样性是不同的。另一方面,由于 AM 真菌对寄主植物的选择性及对环境条件的适应能力不同,或进化过程中的历史原因,造成了自然生态系统中 AM 真菌的侵染具有差异性。Michelin(1993)认为不同地区菌根侵染状况显著不同,区域特征与侵染之间具有显著的相关性。

张美庆等(1999b)研究了我国东南沿海 7 个省份 AM 真菌的地域分布特点,发现它们与该区土壤气候带的划分有关。AM 真菌 5 个属中 *Glomus* 属在所有区带均为优势属,其出现率由北向南随纬度的降低稍呈下降趋势;*Sclerocystis* 属则与之相反,由北向南总体上呈上升趋势;*Acaulospora* 属、*Gigaspora* 属和 *Scutellospora* 属无明显地域规律。AM 真菌某些种也有不同的分布特征,如 *G. mosseae* 的出现率从北向南按不同土壤气候带逐渐降低,而 *G. formosana* 和 *Scl. coremioides* 则逐渐增加。鲁中南山区、鲁东丘陵区 and 鲁西北平原区野生植物根围内 AM 真菌各属孢子所占比例不同,某些种的侵染率差异较大(盖京苹等,2000)。在黄土高原,不同地域土壤中 AM 真菌的孢子数量大致依海拔增高而递减,顺序为汾河槽地 > 黄河滩地 > 一阶台地 > 涑水盆地 > 沿山地带 > 中条山区(潘幸来等,1994)。

综上所述,AM 真菌与环境之间的关系是密不可分的。实际上,AM 真菌、寄主植物和环境三者之间构成一个动态平衡体系。值得注意的是各生态因子并不是独立地对 AM 真菌产生作用,而是作为一个整体综合发挥作用。各生态因子彼此之间相互制约、相互联系。某一生态因子的变化,往往会引起其他生态因子的一系列变化。例如光照是随着地理纬度、海拔高度、地形坡向等因子而改变的,也随着不同的季节和一天的进程而变化,同时光照时间和强度也影响着寄主植物、土壤温度、土壤水分等生态因子;土壤 pH 同时影响着土壤微生物的活动、有机质的合成与分解、营养元素的运转和释放、微量元素的有效性以及植物的生长等。因此,当研究某一生态因子对 AM 真菌的影响时,不能忽视与其他因子的关系,因为它们实际上是以多因子的综合效应产生

影响,故今后研究中最好设计多因子试验,以获得更多有价值的信息。

生态因子对 AM 真菌多样性的影响是 AM 真菌生态学研究的重要内容。然而,目前大多数工作仅是一些调查、形态描述和温室内的研究,所涉及内容有限,对于生态因子影响 AM 真菌的内在机制还不十分清楚。笔者认为今后应向以下方向发展:1)设计多生态因子试验,研究多种生态因子的综合作用;2)在农田大生态中开展研究,并与生产实践相结合;3)研究 AM 真菌多样性的动态变化;4)研究 AM 真菌多样性对其他生物多样性的作用;5)利用分子生物学技术,开展 AM 真菌分子多样性的研究。

参考文献

- 盖京苹,刘润进,李晓林,2000. 山东省不同植被区内野生根围 AM 真菌的生态分布. 生态学杂志, **19**(4): 18 ~ 22
- 华秀英,陈锡时,沈音,1990. 沈阳地区几种土壤和作物对菌根影响的研究. 土壤学报, **21**(3): 137 ~ 139
- 刘润进,李晓林,2000. 丛枝菌根及其应用. 北京: 科学出版社, 1 ~ 224
- 刘润进,刘鹏起,徐坤,吕志范,1999. 中国盐碱土壤中 AM 真菌的生态分布. 应用生态学报, **10**(6): 721 ~ 724
- 牛家琪,1994. 广东省 VA 菌根资源调查和应用研究. 土壤学报, **31**(增刊): 54 ~ 63
- 潘幸来,王永杰,张贵云,冯文龙,1994. 黄土高原 VAM 真菌孢子数量的调查研究初报. 土壤学报, **31**(增刊): 64 ~ 70
- 彭生斌,沈崇尧,1990a. Some Endogonaceous mycorrhizal fungi from China. 真菌学报, **9**(3): 169 ~ 175
- 彭生斌,沈崇尧,1990b. 北京地区大葱和玉米根际 VA 菌根的季节变化及其环境因子之间的关系. 植物学报, **32**(2): 141 ~ 145
- 王幼珊,张美庆,张弛,李慧荃,吴观以,1994. VA 菌根真菌抗盐碱菌株的筛选. 土壤学报, **31**(增刊): 79 ~ 83
- 吴铁航,郝文英,林先贵,施亚琴,1994. VA 菌根真菌在某些红壤中的分布和数量变化. 土壤学报, **31**(增刊): 71 ~ 78
- 张美庆,王幼珊,1990. 铅铜镉铜对 VA 菌根侵染小麦的影响. 北京农业科学, **8**(3): 47 ~ 48
- 张美庆,王幼珊,邢礼军,1998. 我国东南沿海地区 AM 真菌群落生态分布研究. 菌物系统, **17**(3): 274 ~ 277
- 张美庆,王幼珊,邢礼军,1999a. 环境因子和 AM 真菌分布的关系. 菌物系统, **18**(1): 25 ~ 29
- 张美庆,王幼珊,邢礼军,1999b. AM 真菌在我国东南沿海各土壤气候的分布. 菌物系统, **18**(2): 145 ~ 148
- 张美庆,王幼珊,张弛,黄磊,1994. 我国北方 AM 真菌某些属和种的生态分布. 真菌学报, **13**(3): 166 ~ 172
- Al-Karaki G N, 2000. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza*, **10**(2): 51 ~ 54
- An Z Q, Grove J H, Hendrix J W, Hershman D E and Henson G T, 1990. Vesicular distribution of endogonaceous mycorrhizal fungi associated with soybean, as affected by soil fumigation. *Soil Biology and Biochemistry*, **22**(5): 715 ~ 719
- Borges R G and Chaney W R, 1989. Root temperature affects mycorrhizal efficacy in *Fraxinus pensylvanica* Marsh. *New Phytologist*, **112**(3): 411 ~ 417

- Chavez G, Carmen A, Cerrera F, 1996. Ecology of the vesicular arbuscular endomycorrhiza in maize sustainable agroecosystem in the humid tropics of Mexico. *Micologia Neotropical Aplicada*, **9**: 53 ~ 66
- Diaz G, Roldan A and Albaladejo J, 1992. Soil type as affecting colonization patterns and mycorrhizal effectiveness of six *Glomus* species. *Crytogamie Mycologia*, **13**(1): 47 ~ 56
- Dosskey M G, Sajwan K S and Aadrino D C, 1990. Heavy metals and mycorrhizae: soil surface pollution and VAM colonization. In: *Proceedings of the 8th NACOM*
- Griffioen W A J and Letswaart J H, 1990. The heavy metal tolerance of *Agrostis capillaris* L. in relation to VA-mycorrhizal infection. In: *Proceedings of the 8th NACOM*
- Guadarrama P and Alvarez-Sanchez F G, 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza*, **8**: 267 ~ 270
- Habte M and Soedarjo M, 1996. Response of *Acacia mangium* to vesicular arbuscular mycorrhizal inoculation, soil pH, and soil P concentration in an oxisol. *Canadian Journal of Botany - Revue Canadienne de Botanique*, **74**(2): 155 ~ 161
- Haugen L M and Smith S E, 1990. The effects of high soil temperature on the survival and infectivity of *Glomus intraradicis*. In: *Proceedings of the 8th NACOM*
- Joner E J and Jakobsen I, 1995. Contribution and extracellular phosphate activity of arbuscular mycorrhizal hyphae as influence by soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, **27**(9): 1153 ~ 1159
- Juniper S and Abbott L K, 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. *Mycorrhiza*, **4**: 45 ~ 57
- Karasawa T, Atihara J and Kasahara Y, 2000. Effects of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of maize under various soil moisture conditions. *Soil Science Plant Nutrition*, **46**(1): 53 ~ 60
- Martensson A M and Carlgren K, 1994. Impact of phosphorus fertilization on VAM diaspores in two Swedish long-term field experiment. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **47**(4): 327 ~ 334
- McGee P A, 1987. Alteration of growth of *Solanum opacum* and *Plantago drummondii* and inhibition of regrowth of hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi from dried root pieces by manganese. *Plant and Soil*, **101**: 227 ~ 233
- McMillen B G, Juniper S and Abbott L K, 1998. Inhibition of hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection from fungus spores in soil containing sodium chloride. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**(3): 1639 ~ 1646
- Michelini S, 1993. Relationships between environmental factors and levels of mycorrhizal infection of citrus on four islands in the Eastern Caribbean. *Tropical Agriculture*, **70**(2): 135 ~ 140
- Miller S, 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist*, **145**: 145 ~ 155
- Mohammad M J, Pan W L and Kennedy A C, 1998. Seasonal mycorrhizal colonization of winter wheat and its effect on wheat growth under dry land field conditions. *Mycorrhiza*, **8**: 139 ~ 144
- Muthukumar T and Udaiyan K, 1997. Influence of native endomycorrhiza, soil flooding and nurse plant on mycorrhizal status and growth of purple nutsedge (*Cyperus Rotundus* L.). *Agriculture Ecosystems and Environment*, **6**(1): 51 ~ 58
- Nagahashi G, Douds D D and Abney G D, 1996. Phosphorus amendment inhibits hyphal branching of the VAM fungus *Gigaspora margarita* directly and indirectly through its effect on root exudation. *Mycorrhiza*, **6**(5): 403 ~ 408
- Pearson J N, Smith S E and Smith F A, 1991. Effect of photon irradiance on the development and activity of VA mycorrhizal infection in *Allium porrum*. *Mycological Research*, **95**(6): 741 ~ 746
- Rathore V P and Singh H P, 1995. Quantification and correlation of vesicular-arbuscular mycorrhizal propagules with soil properties of some mollisols of North India. *Mycologia*, **5**: 201 ~ 203
- Ruizlozano J M and Azcon R, 1996. Mycorrhizal colonization and drought stress as factors affecting nitrate reductase activity in lettuce plants. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **60**(2 ~ 3): 175 ~ 181
- Sanders I R, 1990. Seasonal patterns of vesicular-arbuscular mycorrhizal occurrence in grasslands. *Symbiosis*, **9**: 315 ~ 320
- Schubert A and Cravero M C, 1990. Vesicular-arbuscular mycorrhizae of kiwifruit in north-western Italy. *Acta Horticulture Wageningen: International Society for Horticultural Science*, **282**: 199 ~ 202
- Schwob L, Ducher M and Coudret A, 1999. Effects of climatic factors on native arbuscular mycorrhizae and *Meloidogyne exigua* in a Brazilian rubber tree (*Hevea brasiliensis*) plantation. *Plant Pathology*, **48**: 19 ~ 25
- Sidhu O P and Behl H M, 1997. Response of three *Glomus* species on growth of *Prosopis juliflora* Swartz at high pH levels. *Symbiosis*, **23**(1): 23 ~ 34
- Smith S E and Gianinazzi-Pearson V, 1990. Phosphate uptake and arbuscular activity in mycorrhizal *Allium cepa* L.: Effect of photon irradiance and phosphate nutrition. *Australian Journal of Plant Physiology*, **17**(2): 177 ~ 188
- Tawarayama K, Saito M and Morioka M, 1994. Effect of phosphate application to arbuscular mycorrhizal onion on the development and succinate dehydrogenase activity of internal hyphae. *Soil Science and Plant Nutrition*, **40**(4): 667 ~ 673
- Tawarayama K, Watanabe S and Yoshida E, 1996. Effect of onion (*Allium cepa*) root exudates on the hyphal growth of *Gigaspora margarita*. *Mycorrhiza*, **6**(1): 57 ~ 59
- Verma R K and Arya I D, 1998. Effect of arbuscular mycorrhizal fungal isolates and organic manure on growth and mycorrhization of micropropagated *Dendrocalamus asper* plantlets and on spore production in their rhizosphere. *Mycorrhiza*, **8**(2): 113 ~ 116