

青藏高原高寒草地 AM 真菌分布及其对近自然恢复的生态作用

温杨雪¹ 赵博¹ 罗巧玉² 贾云龙¹ 冯涛¹ 王强^{1*}

①兰州大学 草地农业生态系统国家重点实验室 草地农业科技学院 甘肃 兰州 730020

②青海省青藏高原药用动植物资源重点实验室 青海师范大学生命科学学院 高原科学与可持续发展研究院 青海 西宁 810008

摘要: 超载过牧以及全球气候变化等导致大部分青藏高原高寒草地呈现持续退化态势。青藏高原高寒草地退化致使地上植物群落逐渐发生更替, 地下土壤微生物群落多样性和丰富度发生改变。本文旨在探析青藏高原高寒草地丛枝菌根 (arbuscular mycorrhizal, AM) 真菌的分布特征、对近自然恢复的生理生态效应及其作用机制。青藏高原高寒草地中已报道 4 目 14 属 61 种 AM 真菌, 约占已知 AM 真菌物种的 20%。高寒草地禾本科植物根围 AM 真菌物种丰度最高, 而莎草科植物根围 AM 真菌孢子密度最高。3 种高寒草地植被类型中, 高寒草原 AM 真菌丰度最高 (33 种), 山地灌丛草原次之 (32 种), 高寒草甸最低 (22 种)。高寒草原以光壁无梗囊霉 *Acaulospora laevis* 和闪亮和平囊霉 *Pacispora scintillans* 为优势种, 山地灌丛草原以摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* 为优势种, 高寒草甸以光壁无梗囊霉 *A. laevis*、近明球囊霉 *Claroideoglossum claroideum* 和闪亮和平囊霉 *P. scintillans* 为优势种。高寒草地土著 AM 真菌与植物构建的菌根网络可以通过调节营养元素吸收、分配, 促进植物建植和生长; 但是毒杂草入侵可以改变土著 AM 真菌物种多样性和菌根网络, 限制本地植被的实际生态位扩张。退化高寒草地中, AM 真菌群落具有高的环境适应性和恢复力, 其不仅调控地上植物群落建植和多样性, 同时 AM 真菌建植也增加了代谢产物-球囊霉素相关土壤蛋白产生, 进而协同改善地下土壤微生态系统, 为退化高寒草地早期植被恢复塑造土壤生境。因此, AM 真菌在退化高寒草地近自然恢复中具有较大的应用潜力。

关键词: 丛枝菌根真菌, 物种多样性, 菌根网络, 植被恢复

[引用本文] 温杨雪, 赵博, 罗巧玉, 贾云龙, 冯涛, 王强, 2021. 青藏高原高寒草地 AM 真菌分布及其对近自然恢复的生态作用. 菌物学报, 40(10): 2562-2578

Wen YX, Zhao B, Luo QY, Jia YL, Feng T, Wang Q, 2021. Distribution and ecological role in close-to-nature restoration of arbuscular mycorrhizal fungi in Tibetan Plateau alpine grassland. Mycosystema, 40(10): 2562-2578

基金项目: 国家自然科学基金 (32101333); 青海省科技厅项目 (2020-ZJ-Y40); 甘肃省科技厅软科学项目: 甘肃祁连山地区农地扶贫开发与生态环境保护的协同治理研究 (20CX4ZA030)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (32101333), Qinghai Provincial Science and Technology Department Project (2020-ZJ-Y40), and Department of Science and Technology of Gansu Province Project: Research on the Cooperative Governance of Agricultural Development for Poverty Alleviation and Ecological and Environmental Protection in Qilian Mountains (20CX4ZA030).

*Corresponding author. E-mail: wqiang@lzu.edu.cn

ORCID: WANG Qiang (0000-0003-2380-9294)

Received: 2021-07-12, accepted: 2021-09-08

Distribution and ecological role in close-to-nature restoration of arbuscular mycorrhizal fungi in Tibetan Plateau alpine grassland

WEN Yang-Xue¹ ZHAO Bo¹ LUO Qiao-Yu² JIA Yun-Long¹ FENG Tao¹ WANG Qiang¹✉

①State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou, Gansu 730020, China

②Qinghai Provincial Key Laboratory of Medicinal Plant and Animal Resources of Qinghai-Tibet Plateau, School of Life Sciences, Qinghai Normal University, Academy of Plateau Science and Sustainability, Xining, Qinghai 810008, China

Abstract: Overgrazing and global climate change have caused most of the Tibetan Plateau alpine grasslands to show a continuous degradation trend. The degradation of the alpine grasslands has led to the gradual replacement of aboveground plant communities, and changes in the diversity and richness of underground soil microbial communities. This review aims at exploring the distribution characteristics and physiological and ecological effects on close-to-nature restoration of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the alpine grasslands. In the alpine grasslands, 61 species of 14 genera in 4 orders of AM fungi have been reported, accounting for about 20% of the known AM fungal species. In the rhizosphere of grasses, the species abundance of AM fungi is the highest in alpine grassland; while in the sedge rhizosphere, the AM fungal spore density is the highest. Among the three alpine grassland vegetation types, AM fungi were the most abundant in alpine steppe with 33 species, secondarily in mountain shrub steppe with 32 species and only 22 species in alpine meadow. At species level, *Acaulospora laevis* and *Pacispora scintillans* are dominant in the alpine steppe, *Funneliformis mosseae* is dominant in the montane scrub, and *A. laevis*, *Glomus claroideum*, and *P. scintillans* dominate the alpine meadow. The mycorrhizal networks of indigenous AM fungi in alpine grassland can promote plant establishment and growth by regulating the absorption and allocation of nutrient elements; but the invasion of poisonous weeds can change the indigenous AM species diversity and common mycorrhizal networks, limiting the actual niche expansion of native grass species. AM fungal community has high environmental adaptability and resilience in the degraded alpine grassland. AM fungal community restoration not only regulates the establishment and diversity of aboveground plant community, but also increases the production of AM fungal product, glomalin-related soil protein, thereby synergistically improving the underground soil micro-ecosystem, shaping soil habitat for the early vegetation restoration. Therefore, AM fungi have great application potential in the close-to-nature restoration of degraded alpine grasslands.

Key words: AM fungi, species diversity, mycorrhizal networks, vegetation restoration

青藏高原被誉为“世界屋脊”、“地球第三极”和“亚洲水塔”，其植被类型多样，资源丰富，是中国畜牧业发展的重要保障，也是全球气候变化的敏感区和生态环境的脆弱区。全球气候变暖、过度放牧、氮沉降、毒杂草滋生等因素，导致青藏高原高寒草地局部区域出现严重退化态势（Wang *et al.* 2020; Shen *et al.* 2021）。高寒草地退化表现为草原植被覆盖度和物种多样性下降，尤其是优良牧草萎缩，有毒和有害植物大量滋生繁衍，继而加剧草地退化（Wang *et al.* 2019; Li *et al.* 2021），形成草地退化-优良牧草下降-毒杂草滋生-加剧退化的恶性循环（Zhao *et al.* 2010; Zhu *et al.* 2020）。据统计，中国天然草原上约有 1 300 种有毒植物，覆盖面积约 333 000hm²（Zhao *et al.* 2010），而且更长的生长季节和气候变暖将加剧毒杂草的发生和产量的增加（Klein *et al.* 2007; Zhang *et al.* 2020）。除了植物地上影响因素，高寒草地退化的地下驱动机制也愈加受到关注，如土壤元素有效性、土壤结构变化、毒杂草根围化感作用、微生物调控等（Bao *et al.* 2015; Dong *et al.* 2019; Zhang *et al.* 2019）。土壤微生物，尤其丛枝菌根（arbuscular mycorrhizae, AM）真菌对高寒草地植物多样性和群落结构具有

关键调控作用（Wang *et al.* 2019; 李聪聪等 2021; Wei *et al.* 2021）。

AM 真菌广泛分布于土壤生态系统，是最主要的土壤微生物类群之一，可以与>80%的陆生高等植物共生，形成菌根结构（Smith & Smith 2011）。AM 真菌与寄主植物之间的互惠共生关系不具有严格的专一性，可以通过 AM 真菌根外菌丝融合的方式形成菌根网络（common mycorrhizal networks, CMNs）（Wipf *et al.* 2019; Van'T Padjé *et al.* 2021）（图 1）。CMNs 形成可以帮助寄主植物获取氮（N）、磷（P）等营养元素，寄主植物可以为 AM 真菌生长提供光合固定碳（Muneer *et al.* 2020）（图 1）。AM 真菌-植物之间的互惠模式可以促进植物生长，增强植物对非生物和生物胁迫的抗逆性（Šmilauer *et al.* 2021），调控植物群落结构和生态系统生产力（Kang *et al.* 2020; Lu *et al.* 2020）。

青藏高原草地类型多样，从南至北可以大体划分为山地灌丛草原、高寒草原和高寒草甸 3 种类型（Gai *et al.* 2009; 蔡晓布和彭岳林 2015）。山地灌丛草原，植物群落的灌木冠层高度 30–150cm、草本植物高度 15–60cm，植被盖度 30%–50%，其中以沙生槐 *Sophora moorcroftiana* 为优势灌木种，

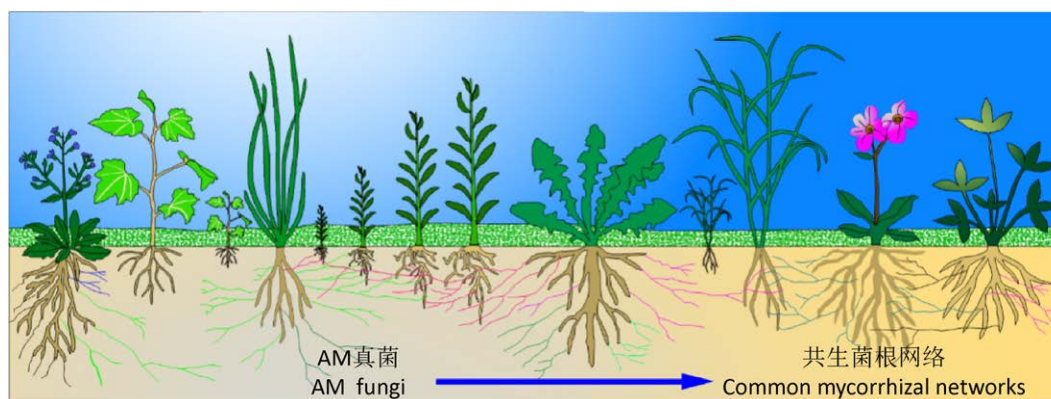


图 1 植物根围 AM 真菌构建的菌根网络 不同颜色的线代表不同 AM 真菌

Fig. 1 The common mycorrhizal networks (CMNs) in the plant rhizosphere. Different colored lines represent different AM fungi.

白草 *Pennisetum centrasiticum* 为优势草本种；高寒草原，植物群落以青藏苔草 *Carex moorcroftii*、紫花针茅 *Stipa purpurea* 为优势种，植被盖度 15%–50%，灌木冠层高度 25–30cm、草本植物高度 10–25cm；高寒草甸，植物群落主要以高山蒿草 *Kobresia pygmaea* 等多年生草本植物种群组成，其植物冠层高度最低（3–8cm）、植被盖度最高（70%–90%）（王强 2016）。在山地灌丛草原、高寒草原和高寒草甸中 AM 真菌普遍存在，其不仅可以侵染禾本科和莎草科植物建立共生关系（Gai *et al.* 2006a, 2006b, 2009），也可以侵染毒杂草（Jin *et al.* 2011；Wang *et al.* 2019），但是植物菌根侵染率和 AM 结构存在差异。AM 真菌可能在青藏高原植物营养吸收和建植以及退化高寒草地恢复中具有重要作用（Li *et al.* 2015；Mao *et al.* 2019；Li *et al.* 2020）。然而，针对青藏高原不同草地类型中 AM 真菌的分布特征及生态功能尚缺乏系统性总结和了解。本文的目的是探析高寒草地 AM 真菌的分布特点、菌根定殖特征，以及 AM 真菌对地上植物多样性恢复和地下微生态改善等方面的作用，以期对退化高寒草地近自然恢复提供可借鉴的思路和可能的途径。

1 青藏高原高寒草地 AM 真菌的分布及其菌根特征

1.1 三种高寒草地类型中 AM 真菌的分布特征

在青藏高原高寒草地生态系统，沿着海拔梯度增加，AM 真菌的侵染率和物种多样性呈现下降趋势（Pan *et al.* 2013；Yang *et al.* 2016）。青藏高原不同海拔梯度的草地类型中，共发现 61 个 AM 真菌分类群，涉及 AM 真菌 4 目 14 属：原囊霉目 Archaeosporales 双型囊霉属 *Ambispora* 和内养囊霉属 *Entrophospora*；球囊霉目 Glomerales 斗管囊霉属 *Funneliformis*、球囊霉属 *Glomus*、硬囊霉属 *Sclerocystis*、近明

囊霉属 *Claroideoglomus*、根孢囊霉属 *Rhizophagus*、隔球囊霉属 *Septoglomus* 和多氏囊霉属 *Dominikia*；多样孢囊霉目 Diversisporales 无梗囊霉属 *Acaulospora*、和平囊霉属 *Pacispora*、盾巨孢囊霉 *Scutellospora* 和伞房球囊霉属 *Corymbiglomus*；类球囊霉目 Paraglomerales 类球囊霉属 *Paraglomus*（王强 2016；表 1）。3 种高寒草地植被类型中，球囊霉属为常见属，高寒草原和高寒草甸以无梗囊霉属和和平囊霉属为优势属，而山地灌丛草原以斗管囊霉属或盾巨孢囊霉属为优势属（Gai *et al.* 2006a, 2006b, 2009；蔡晓布和彭岳林 2015；表 1）。通常，缩隔球囊霉 *Septoglomus constrictum*、微丛球囊霉 *Glomus microaggregatum*、极小多氏囊霉 *Dominikia minuta*、何氏球囊霉 *Glomus hoi*、双网无梗囊霉 *Acaulospora bireticulata* 等主要分布于山地灌丛草原；变形球囊霉 *Glomus versiforme*、聚丛根孢囊霉 *Rhizophagus aggregatus*、澳洲球囊霉 *Glomus australe*、丽孢无梗囊霉 *Acaulospora elegans*、疣壁裂盾囊霉 *Scutellospora verrucosa* 和金球盾巨孢囊霉 *Scutellospora aurigloba* 等主要分布于高寒草原；球囊霉 *Glomus* sp. 3、台湾球囊霉 *Glomus formosanum*、卷曲球囊霉 *Glomus convolutum*、细凹无梗囊霉 *Acaulospora scrobiculata* 等仅在高寒草甸中发现。摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae*、美丽盾巨孢囊霉 *Scutellospora calospora*、根内根孢囊霉 *Rhizophagus intraradices*、网状球囊霉 *Glomus reticulatum* 和闪亮和平囊霉 *Pacispora scintillans* 普遍存在于青藏高原高寒草地（王强 2016；表 1）。综上，3 种高寒草地类型中 AM 真菌的分布不仅具有各自的独特性同时也存在共性，且海拔梯度和高寒草地植被类型和退化水平调控了 AM 真菌分布和多样性（Cai *et al.* 2014；Liu *et al.* 2015；蔡晓布和彭岳林 2016）。

表 1 青藏高原 3 种类型植被中 AM 真菌的分布 (王强 2016)

Table 1 Distribution of AM fungi in three vegetations of Tibetan Plateau (Wang 2016)

AM 真菌*	山地灌丛草原	高寒草原	高寒草甸	参考文献
AM fungi	Montane scrub steppe	Alpine steppe	Alpine meadow	Reference
球囊霉属 <i>Glomus</i>				
变形球囊霉 <i>Glomus versiforme</i>	0	+	0	Gai <i>et al.</i> 2009
卷曲球囊霉 <i>Glomus convolutum</i>	0	0	+	Liu <i>et al.</i> 2011
加拿大球囊霉 <i>Glomus canadense</i>	+	0	0	Gai <i>et al.</i> 2006b
晕环球囊霉 <i>Glomus halonatum</i>	+	0	0	Gai <i>et al.</i> 2009
微丛球囊霉 <i>Glomus microaggregatum</i>	0	+	0	Gai <i>et al.</i> 2009
乳白球囊霉 <i>Glomus lacteum</i>	0	+	0	Cai & Peng 2015
白色球囊霉 <i>Glomus albidum</i>	+	+	0	Cai & Peng 2015
南方球囊霉 <i>Glomus australe</i>	0	+	0	Cai & Peng 2015
台湾球囊霉 <i>Glomus formosanum</i>	0	0	+	Gai <i>et al.</i> 2006a
脆球囊霉 <i>Glomus fragile</i>	+	0	0	Li <i>et al.</i> 2015
何氏球囊霉 <i>Glomus hoi</i>	+	0	0	Liu <i>et al.</i> 2011
膨果球囊霉 <i>Glomus pansihalos</i>	0	+	0	Li <i>et al.</i> 2015
网状球囊霉 <i>Glomus reticulatum</i>	+	+	+	Gai <i>et al.</i> 2009
球囊霉 <i>Glomus</i> sp. 1	0	+	+	Gai <i>et al.</i> 2009
球囊霉 <i>Glomus</i> sp. 2	0	+	0	Gai <i>et al.</i> 2009
球囊霉 <i>Glomus</i> sp. 3	0	0	+	Gai <i>et al.</i> 2009
球囊霉 <i>Glomus</i> sp. 4	0	0	+	Gai <i>et al.</i> 2009
球囊霉 <i>Glomus</i> sp. 5	0	0	+	Cai & Peng 2015
硬囊霉属 <i>Sclerocystis</i>				
悬钩子硬囊霉 <i>Sclerocystis rubiformis</i>	+	+	0	Gai <i>et al.</i> 2009; Cai & Peng 2015
棒孢硬囊霉 <i>Sclerocystis clavispora</i>	+	0	0	Gai <i>et al.</i> 2009
近明囊霉属 <i>Claroideoglomus</i>				
近明球囊霉 <i>Claroideoglomus claroideum</i>	0	+	+	Gai <i>et al.</i> 2009; Peng & Cai 2015
幼套近明球囊霉 <i>Claroideoglomus etunicatum</i>	+	+	0	Gai <i>et al.</i> 2012; Peng & Cai 2015
斗管囊霉属 <i>Funneliformis</i>				
摩西斗管囊霉 <i>Funneliformis mosseae</i>	+	+	+	Peng & Cai 2015
地斗管囊霉 <i>Funneliformis geosporum</i>	+	+	0	Gai <i>et al.</i> 2009
疣突斗管囊霉 <i>Funneliformis verruculosum</i>	0	+	+	Gai <i>et al.</i> 2009
根孢囊霉属 <i>Rhizophagus</i>				
根内根孢囊霉 <i>Rhizophagus intraradices</i>	+	+	+	Gai <i>et al.</i> 2009
木薯根孢囊霉 <i>Rhizophagus manihotis</i>	0	+	+	Gai <i>et al.</i> 2009
聚丛根孢囊霉 <i>Rhizophagus aggregatus</i>	0	+	0	Li <i>et al.</i> 2015
透光根孢囊霉 <i>Rhizophagus diaphanus</i>	0	+	0	Peng & Cai 2015
隔球囊霉属 <i>Septoglomus</i>				
缩隔球囊霉 <i>Septoglomus constrictum</i>	+	0	0	Cai & Peng 2015
沙荒隔球囊霉 <i>Septoglomus deserticola</i>	+	+	0	Gai <i>et al.</i> 2009

待续

续表 1

多氏囊霉属 *Dominikia*极小多氏囊霉 *Dominikia minuta* + 0 0 Cai & Peng 2015**无梗囊霉属 *Acaulospora***光壁无梗囊霉 *Acaulospora laevis* 0 + + Cai & Peng 2015细凹无梗囊霉 *Acaulospora scrobiculata* + 0 + Cai & Peng 2015双网无梗囊霉 *Acaulospora bireticulata* + 0 0 Cai & Peng 2015丽孢无梗囊霉 *Acaulospora elegans* 0 + 0 Liu et al. 2011刺无梗囊霉 *Acaulospora spinosa* 0 0 + Gai et al. 2009椒红无梗囊霉 *Acaulospora capsicula* + 0 0 Li et al. 2015凹坑无梗囊霉 *Acaulospora excavata* + 0 0 Li et al. 2015细齿无梗囊霉 *Acaulospora denticulata* + 0 0 Li et al. 2015脆无梗囊霉 *Acaulospora delicata* 0 + 0 Peng & Cai 2015孔窝无梗囊霉 *Acaulospora foveata* + 0 0 Gai et al. 2009瑞氏无梗囊霉 *Acaulospora rehmsii* + 0 0 Gai et al. 2012蜜色无梗囊霉 *Acaulospora mellea* 0 + 0 Gai et al. 2009疣状无梗囊霉 *Acaulospora tuberculata* + 0 0 Gai et al. 2009无梗囊霉 *Acaulospora* sp. 1 0 + 0 Gai et al. 2009无梗囊霉 *Acaulospora* sp. 2 0 + 0 Gai et al. 2009无梗囊霉 *Acaulospora* sp. 3 + 0 0 Gai et al. 2009无梗囊霉 *Acaulospora* sp. 4 0 0 + Gai et al. 2009**盾巨孢囊霉属 *Scutellospora***美丽盾巨孢囊霉 *Scutellospora calospora* + + + Gai et al. 2012透明盾巨孢囊霉 *Scutellospora pellucida* + + 0 Gai et al. 2012疣壁裂盾囊霉 *Scutellospora verrucosa* 0 + 0 Gai et al. 2009桃形裂盾囊霉 *Scutellospora persica* + 0 0 Gai et al. 2009金球盾巨孢囊霉 *Scutellospora aurigloba* 0 + 0 Gai et al. 2009盾巨孢囊霉 *Scutellospora* sp. 1 0 0 + Gai et al. 2009**和平囊霉属 *Pacispora***闪亮和平囊霉 *Pacispora scintillans* + + + Cai & Peng 2015**伞房球囊霉属 *Corymbiglomus***球孢伞房球囊霉 *Corymbiglomus globiferum* + 0 0 Liu et al. 2011扭形伞房球囊霉 *Corymbiglomus tortuosum* + 0 + Gai et al. 2009**类球囊霉属 *Paraglomus***隐类球囊霉 *Paraglomus occultum* 0 + + Liu et al. 2011**内养囊霉属 *Entrophospora***稀有内养囊霉 *Entrophospora infrequens* + 0 0 Gai et al. 2006b**双型囊霉属 *Ambispora***格氏双型囊霉 *Ambispora gerdemannii* + + + Gai et al. 2006a

注: +检测到 AM 真菌; 0 未检测到 AM 真菌; *代表 AM 真菌中文名和拉丁名参考王幼珊和刘润进 (2017)

Notes: +, AM fungi were detected; 0, no AM fungi were detected; * Chinese and scientific names of AM fungi refer to Wang & Liu (2017).

1.2 高寒草地植物 AM 真菌定殖特征

在青藏高原生态系统, 不同高寒草地类型中植物根围土壤中孢子密度具有显著差异 (2–192 个孢子/20g 土壤), 其中莎草科植物根围孢子密度最大 (表 2)。青藏高原植物根围土壤扩繁培养, 检测到球囊霉属、无梗囊霉属、内养囊霉属和盾巨孢囊霉属菌根真菌, 共 25 个 AM 真菌分类群。摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* 是青藏高原植物根围主要的 AM 真菌类群。高寒草地不同退化梯度下同种植物, 如紫花针茅 *Stipa purpurea* 根围土壤中, AM 真菌孢子密度和物种多样性也具有显著差异, 表明高寒草地退化改变了 AM 真菌构建的菌根网络 (Cai et al. 2014; Li et al. 2014)。

Gai et al. (2006b, 2012) 调查了青藏高原高寒草原、高寒草甸和山地灌丛草原中 45 科 142 种植物菌根侵染水平, 发现 70%–80% 的草地植物可以与 AM 真菌建立共生关系, 形成菌丝、泡囊、丛枝等菌根结构。高寒草地禾本科植物根系侵染率最高, 而在十字花科 *Cruciferae*、蓼科 *Polygonaceae* 和怪柳科 *Tamaricaceae* 植物根系未发现菌根结构, 为非菌根植物 (表 2)。高寒草甸、高寒草原和山地灌丛等不同草地植被类型中的莎草科植物菌根侵染率和 AM 结构也显著不同。莎草通常是高寒草地植被建群种, 例如高寒蒿草草甸, 覆盖面积约 700 000 km², 是青藏高原主要的草地生态系统, 是世界上海拔最高的植被类型之一, 但其菌根侵染状况颇受争议 (Gai et al. 2006a; Li et al. 2015)。自 1987 年以来, 已报道 221 种莎草科植物菌根信息, 其中 88 种 (40%) 为菌根植物, 24 种 (11%) 为兼性菌根植物, 109 种 (49%) 为非菌根植物 (Muthukumar et al. 2004)。基于已有高寒草地菌根研究, 发现仅在蒿草属 *Kobresia* 小蒿草 *Kobresia parva* 和莎草属 *Cyperus* 长尖莎

草 *Cyperus cuspidatus* 的根系未检测到 AM 结构, 其余均有 AM 真菌侵染。在莎草科植物根系最常见的 AM 结构为根内泡囊和无隔菌丝。一些莎草属植物, 例如青藏苔草 *Carex tibetica*、扁穗莎草 *Cyperus compressus* 和不丹蒿草 *Kobresia prainii* 的根系也发现了附着胞、菌丝圈和丛枝结构 (表 2)。高寒草地生态系统中, AM 真菌在莎草根围广泛分布, 但其对莎草生长的影响尚待进一步研究 (Li et al. 2015; Gai et al. 2016a)。

此外, 青藏高原主要的毒杂草植物, 如菊科 *Asteraceae* 黄帚橐吾 *Ligularia virgaurea*、龙胆科 *Gentianaceae* 秦艽 *Gentiana macrophylla* 和豆科 *Leguminosae* 小叶棘豆 *Oxytropis microphylla* 等植物根系也检测到较高的菌根侵染率 (3%–46%) 和以泡囊、菌丝为主的 AM 结构。毒杂草滋生可以通过释放化感物质 (如生物碱、酚类、萜类、苯酮类、苷类等化合物) 和改变土壤速效磷、有机质和 pH 等理化性质调控土著 AM 真菌多样性以及其与邻近植物的互惠共生 (He et al. 2019; Zhu et al. 2020)。因此, 在退化高寒草地生态系统中, 毒杂草根系分泌物与根围 AM 真菌在调控邻近植物种群生长和动态方面存在复杂的相互作用, 尚待进一步研究。

2 AM 真菌调控退化高寒草地的近自然恢复

2.1 AM 真菌调控高寒草地植物多样性恢复

2.1.1 AM 真菌对高寒草地植物建植和生长的影响: 在高寒草地生态系统, 植被退化和建植促使植物丰富度和 AM 真菌多样性演替达到动态平衡 (Jin et al. 2011; Zhu et al. 2020), 该动态平衡可能对幼苗的建植具有调控作用 (Kang et al. 2020; Shi et al. 2021)。基于近自然恢复技术, 一个新的植株成功建植在高寒草地极其困难, 如土壤种子库数量, 光照、

表 2 高寒草地植物根际 AM 真菌孢子密度、菌根结构和侵染率 (王强 2016)

Table 2 Spore density, mycorrhizal structure, and colonization rate of AM fungi in alpine grassland (Wang 2016)

科名	属名	种名	AM 结构	菌根侵染率	孢子密度	参考文献
Family	Genus	Species	AM structure	Colonization rate (%)	Spore density (per 20g soil)	References
禾本科 Poaceae	早熟禾属 <i>Poa</i>	草地早熟禾	v, h	25.5	30	Gai <i>et al.</i> 2006b
		<i>Poa pratensis</i>				
		早熟禾	v, h	27	26	Gai <i>et al.</i> 2006b
		<i>Poa annua</i>				
		泽地早熟禾	ar, v, h	31.8	16	Gai <i>et al.</i> 2006b
	剪股颖属 <i>Agrostis</i>	<i>Poa palustris</i>				
		毛状剪股颖	ap, ar, v, h	31.6	28	Gai <i>et al.</i> 2006b, 2012
	披碱草属 <i>Elymus</i>	<i>Agrostis hugoniana</i>				
		垂穗披碱草	ap, ar, v, h	49.46	61	Jin <i>et al.</i> 2011; Liu <i>et al.</i> 2012
	羊茅属 <i>Festuca</i>	<i>Elymus nutans</i>				
		紫羊茅	ar, v, h	31.7	50	Yang <i>et al.</i> 2013
	大麦属 <i>Hordeum</i>	<i>Festuca rubra</i>				
		大麦	v, h	41.2	60	Gai <i>et al.</i> 2006b
	白茅属 <i>Imperata</i>	<i>Hordeum vulgare</i>				
		白茅	ap, ar, v, h	43.3	38	Gai <i>et al.</i> 2006b
	针茅属 <i>Stipa</i>	<i>Imperata cylindrica</i>				
		沙生针茅	ar, v, h	32.1	2	Gai <i>et al.</i> 2006b
		<i>Stipa glareosa</i>				
		紫花针茅	ar, v, h	32.1	2	Gai <i>et al.</i> 2006b
		<i>Stipa purpurea</i>				
莎草科 Cyperaceae	苔草属 <i>Carex</i>	长芒草	ar, v, h	37.6	28	Gai <i>et al.</i> 2006b
		<i>Stipa bungeana</i>				
		狼尾草属				
		白草	ar, h	34	90	Li <i>et al.</i> 2014
		<i>Pennisetum</i>				
	蒿草属 <i>Kobresia</i>	<i>Pennisetum centrasiaticum</i>				
		青藏苔草	v, h, c	30.9	18	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Carex tibetica</i>				
		发秆薹草	v, h	30.3	66	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Carex capillacea</i>				
	扁穗莎草 <i>Cyperus</i>	扁穗莎草	ar, v, h	21.5	66	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Cyperus compressus</i>				
		无味薹草	ar, v, h	38.5	192	Li <i>et al.</i> 2015
		<i>Carex pseudofetida</i>				
		沙生薹草	ap, ar, v, h	23.7	31	Gai <i>et al.</i> 2006a
	高山嵩草 <i>Kobresia</i>	<i>Carex praeclara</i>				
		日喀则蒿草	ap, ar, v, h	65	16	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Kobresia prainii</i>				
	高山嵩草 <i>Kobresia</i>	高山嵩草	ar, v, h	10.6	189	Gai <i>et al.</i> 2006b; Li <i>et al.</i> 2015
		<i>Kobresia pygmaea</i>				

待续

续表 2

		高原嵩草 <i>Kobresia pusilla</i>	v, h	6.1	87	Li <i>et al.</i> 2014
		矮嵩草	v, h	35.2	24	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Kobresia humilis</i>				
		西藏嵩草	ar, v, h	56	16	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Kobresia tibetica</i>				
		不丹嵩草	ap, ar, v, h	65	16	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Kobresia prainii</i>				
		藏北嵩草	ar, v, h	24.6	21	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Kobresia littledalei</i>				
		小嵩草	N	0	8	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Kobresia parva</i>				
	莎草属	长尖莎草	N	0	24	Gai <i>et al.</i> 2006a
	<i>Cyperus</i>	<i>Cyperus cuspidatus</i>				
		扁穗莎草	ar, v, h	20.1	23	Gai <i>et al.</i> 2006a
		<i>Cyperus compressus</i>				
豆科	苜蓿属	紫花苜蓿	ap, ar, v, h, c	50.1	18	Gai <i>et al.</i> 2012
Leguminosae	<i>Medicago</i>	<i>Medicago sativa</i>				
	锦鸡儿属	变色锦鸡儿	v, h	23.5	12	Gai <i>et al.</i> 2006b, 2012
	<i>Caragana</i>	<i>Caragana versicolor</i>				
	棘豆属	小叶棘豆	ap, v, h	40.5	44	Gai <i>et al.</i> 2006b
	<i>Oxytropis</i>	<i>Oxytropis microphylla</i>				
蔷薇科	委陵菜属	委陵菜	v, h	12	10	Yang <i>et al.</i> 2013
Rosaceae	<i>Potentilla</i>	<i>Potentilla chinensis</i>				
菊科	亚菊属	亚菊	v, h	13.1	6	Gai <i>et al.</i> 2006b, 2012
Asteraceae	<i>Ajania</i>	<i>Ajania pallsiana</i>				
	风毛菊属	风毛菊	v, h	41.4	164	Gai <i>et al.</i> 2006b
	<i>Saussurea</i>	<i>Saussurea japonica</i>				
	橐吾属	黄帚橐吾	v, h	3.1	14	Shi <i>et al.</i> 2014
	<i>Ligularia</i>	<i>Ligularia virgaurea</i>				
藜科	猪毛菜属	猪毛菜	v, h	10.1	8	Gai <i>et al.</i> 2006b, 2012
Chenopodiaceae	<i>Salsola</i>	<i>Salsola nepalensis</i>				
十字花科	芸薹属	油菜	N	0	56	Gai <i>et al.</i> 2006b
Cruciferae	<i>Brassica</i>	<i>Brassica campestris</i>				
蓼科	荞麦属	荞麦	N	0	12	Gai <i>et al.</i> 2006b
Polygonaceae	<i>Fagopyrum</i>	<i>Fagopyrum esulentum</i>				
柽柳科	柽柳属	柽柳	N	0	10	Gai <i>et al.</i> 2006b
Tamaricaceae	<i>Tamarix</i>	<i>Tamarix chinensis</i>				
龙胆科	龙胆属	秦艽	v, h	45.6	158	Gai <i>et al.</i> 2012
Gentianaceae	<i>Gentiana</i> L.	<i>Gentiana macrophylla</i>				

注: ap: 附着胞; ar: 丛枝; h: 菌丝; v: 泡囊; c: 菌丝圈; N: 没有检测到菌根结构

Notes: ap: Appressorium; ar: Arbuscular; h: Hyphae; v: Vesicle; c: Hyphae circle; N: No mycorrhizal structures were detected.

水分和营养竞争以及 AM 真菌多样性等因素均可以调控植物物种生态位扩张 (武胜男等 2019)。整合文献分析发现 AM 真菌促进幼苗植株建植和生长的可能原因包括: 1) 邻近植物根围土著 CMNs 可以侵染幼苗植株, 扮演早期幼苗生长的“营养吸收器”(Schüßler *et al.* 2016); 2) 幼苗植株可以从 CMNs 营养传输过程中获得生长必需的营养元素, “喂养”幼苗植株 (Yang *et al.* 2018); 3) CMNs 提高了幼苗植株抵抗生物和非生物胁迫的能力 (Guo *et al.* 2021)。除此之外, 由于高寒草地具有寒冷、海拔高、氧气稀薄等环境特征, 驱使植物之间的竞争关系转变为“相互帮助”以抵抗恶劣环境, 增加植物建植和生存机会, 在此过程中 AM 真菌可能扮演关键作用。例如, 在青藏高原祁连山东段退化高寒草地上的优势植物委陵菜 *Potentilla chinensis* 根围分离出 AM 真菌, 再利用燕麦进行盆栽试验, 发现 AM 真菌显著提高了燕麦幼苗根活力、株高、茎粗和叶绿素含量, 表明高寒草地 AM 真菌对菌根植物的生长扮演积极作用 (高亚敏等 2020); 青藏高原植被恢复试验发现 AM 真菌可以促进禾本科星星草 *Puccinellia tenuiflora* 建植和生长以及增加植被盖度 (王新军等 2021)。然而, 高寒草地毒杂草根围土壤菌剂接种能够抑制禾本科垂穗披碱草和早熟禾幼苗的生长 (Wang *et al.* 2019), 这可能归因于毒杂草化感作用改变了土著 AM 真菌的群落和丰度, 对草地牧草的建植和生长产生负向调控作用 (Zhu *et al.* 2020)。

2.1.2 AM 真菌调控高寒草地植物共存和群落结构: 自然界中, 邻近植物之间不仅竞争光照、营养元素等, 也会协同互助, 例如, AM 真菌菌丝网络互助、增加传粉者数量、通过冠层保护幼苗等。高寒草地因独特的地理环境, 其植物共存关系不同于其他环境较为温和的草地系统。例如, 温带草地植物间以竞

争关系为主, 而高寒草地以相互促进作用为主 (Chu *et al.* 2009)。近年来, 愈来愈多的研究表明高寒草地等极端生境中植物物种间的正相互作用在群落结构的形成与生物多样性的维持中发挥重要作用 (Wang *et al.* 2019)。研究结果支持了环境胁迫梯度假说, 即良好生境中物种间以竞争为主; 环境胁迫生境, 物种间“相互帮助”变得尤为重要 (Callaway *et al.* 2002)。AM 真菌可能在环境胁迫梯度假说中扮演关键作用, 其可以通过调控植物种内/种间营养元素分配, 促使菌根依赖性较强的植株获得较大的竞争优势, 改变植物种内/种间的竞争平衡 (Jin *et al.* 2011; Bahadur *et al.* 2019; Zhu *et al.* 2020)。基于高寒草地植物功能群划分, 通常禾本科植物具有最高的菌根依赖性; 莎草科植物根围 AM 真菌孢子密度最高, 且依据菌根侵染水平可以分为菌根植物、兼性菌根植物和非菌根植物类型; 杂类草中除了风毛菊和秦艽, 其他植物通常具有较低的菌根依赖性和非菌根特性 (表 2)。高寒草地不同植物功能群或相同植物功能群与 AM 真菌之间的多元关系, 可能提高物种多样性、影响群落组成及稳定性。此外, 退化高寒草地中 AM 真菌群落对干扰的恢复能力高于植物群落, AM 真菌群落的快速恢复有助于退化高寒草地植被发育, 以及维持生态系统功能 (He *et al.* 2019; Mao *et al.* 2019)。因此, 如何维持或构建土著 AM 真菌群落是当前退化高寒草地近自然修复的核心。

退化高寒草地生态系统中, 毒杂草伴随着优良牧草的退化而大量滋生, 因此, 探析毒杂草-AM 真菌-优良牧草之间的调控关系至关重要。围栏休牧和围栏封育是退化高寒草地恢复的主要措施, 其可以增加优良牧草产量, 有效减少毒杂草的滋生 (Wu *et al.* 2010, 2014; Yang *et al.* 2013), 但是也会导致伴生或稀有物种丧失, 降低植物群落多样性, 对此,

Yao *et al.* (2019) 提出了“中度干扰假说”。AM 真菌更易与禾本科牧草建立共生关系, 争夺毒杂草根围营养以及缓解化感作用, 促进禾本科牧草建群 (Lu *et al.* 2020; Zhu *et al.* 2020), 这可能对退化高寒草地近自然恢复具有调控作用。Jin *et al.* (2011) 研究了毒杂草 (黄帚橐吾) -AM 真菌-优良牧草 (垂穗披碱草) 三者间的关系, 发现 AM 真菌能够抑制黄帚橐吾生长, 促进垂穗披碱草幼苗生长, 进而调控植物共存和影响群落结构。同时, 基于表 2 统计分析, 发现黄帚橐吾根系感染率仅为 3.1%, 表明其生长和入侵不具有菌根依赖性, 或者高丰度的 AM 真菌可能会抑制其入侵。AM 真菌也可以调控瑞香狼毒 *Stellera chamaejasme* 根系分泌物对邻近植物的化感作用, 并在调节邻近植物种群增长和动态方面起着正向调控作用 (Zhu *et al.* 2020)。草地生态系统中, AM 真菌调控了优势植物和伴生植物种间竞争, 例如, 不接种 AM 真菌, 优势植物竞争高于伴生物种, 负向调控植物共存; 添加 AM 真菌抑制优势植物而促进伴生植物生长, 正向维持植物共存 (Mariotte *et al.* 2013; Klabi *et al.* 2014)。利用模型模拟试验证明, 当植物群落中亚优势种菌根依赖时, AM 真菌可能通过增强其生长与竞争力, 提高植物多样性; 当优势种高度菌根依赖时, AM 真菌可能进一步增强其生长与竞争力, 导致植物多样性下降 (Urcelay & Díaz 2003)。

2.2 AM 真菌改善高寒草地土壤微生态系统

青藏高原高寒草地退化, 不仅影响植物地上系统失衡 (Wang *et al.* 2016), 也加剧地下土壤系统中 C、N、P 及含水量等指标降低, 影响土壤微生物群落多样性, 改变土壤团聚体结构和稳定性 (Liu *et al.* 2021)。Qin *et al.* (2019) 建立了青藏高原土壤真菌和细菌的关联网络, 发现在门、纲、科的水平上, AM 真菌是最核心的真菌类群, 它与细菌和真菌

的丰富度、土壤结构稳定性以及土壤碳分解的能力正相关, 这表明退化高寒草地土壤微生态系统恢复过程中, AM 真菌扮演了重要角色。AM 真菌菌丝密度、球囊霉素相关土壤蛋白 (glomalin-related soil protein, GRSP) 和植物根系是影响土壤团聚体变化的主要生物因素。GRSP 是 AM 真菌菌丝、孢子等繁殖体在衰解过程中会产生一类土壤糖蛋白 (Agnihotri *et al.* 2021), 是高寒草地土壤有机质的关键组分 (Li *et al.* 2020; 杨梅等 2020)。GRSP 作为土壤“超级胶水”, 能够黏结细小的土壤颗粒, 形成稳定的土壤团聚体结构单元, 改善土壤结构 (Liu *et al.* 2020; 图 2)。AM 真菌可以吸收利用 20% 的植物光合固定碳 (Jiang *et al.* 2017), 并通过菌丝、孢子、菌根残体等传输到土壤, 最终主要以 GRSP 形式固存在土壤中, 在高寒草地土壤生物地球化学循环过程中扮演关键作用 (Li *et al.* 2015; Xu *et al.* 2017; Xu *et al.* 2018)。GRSP 作为土壤有机质的关键组分及对土壤结构的改善 (Li *et al.* 2015), 可以为土壤微生物生长提供碳源和团聚体微生境, 增加土壤微生物多样性 (图 2)。高寒草地生态系统中, 土壤微团聚体与孢子密度和 GRSP 含量显著正相关, 而 AM 真菌根外菌丝长度与大团聚体显著正相关, 即 AM 真菌根外菌丝可以通过物理作用将较小团聚体“捆绑”形成大团聚体结构 (Li *et al.* 2015)。因此, AM 真菌可以通过直接 (“粘线袋”作用) 和间接作用 (GRSP 胶结) 促进高寒草地土壤团聚体形成。土壤结构的改善是土壤微生态系统恢复的关键 (Li *et al.* 2015; Li *et al.* 2020)。

综上, AM 真菌可以通过介导地上植物多样性和地下微生态系统恢复, 尤其是对植物建植和共存、营养元素传输以及其代谢产物-GRSP 对土壤结构的改善, 推动实现退化高寒草地生态系统近自然恢复 (图 2)。

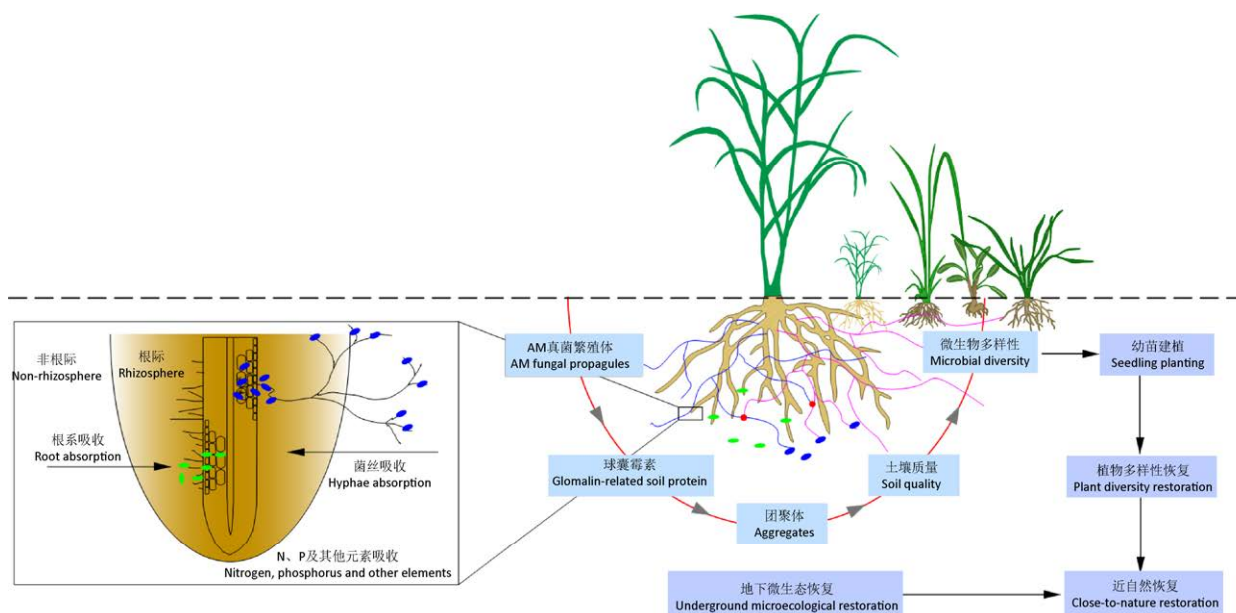


图 2 AM 真菌促进高寒草地近自然恢复的可能途径 AM 真菌可以促进营养元素吸收和土壤团聚体形成, 改善土壤结构, 为其他微生物类群提供生长空间, 促进高寒草地地下微生态系统恢复; 同时, 地下微生态系统恢复有利于幼苗植物建植, 促进高寒草地植物多样性恢复, 地下和地上生境的耦合, 可以为退化高寒草地的近自然恢复提供生物学理论依据

Fig. 2 The possible ways in which AM fungi can promote the close-to-nature restoration of alpine grassland. AM fungi can promote the absorption of nutrients and the formation of soil aggregates, improve soil structure, provide growth space for other microbial groups, and promote the underground microecological system restoration of alpine grassland. Meanwhile, the underground microecological system restoration is conducive to the establishment of seedling plants, and the restoration of plant diversity in the alpine grassland. The coupling of underground and aboveground habitats can provide a biological theoretical basis for the close-to-nature restoration of the degraded alpine grassland.

3 展望

AM 真菌作为土壤微生物的主要类群, 普遍存在于青藏高原高寒草地生态系统, 与草地植物建立共生关系, 对植物的生长、多样性和群落结构、土壤微生态具有重要调控作用。然而, 当前研究主要关注了 AM 真菌在高寒草地生态系统中的分布以及环境因素如海拔、气候变暖、施肥等对 AM 真菌多样性的影响, 而对优良牧草-AM 真菌-毒杂草种间竞争以及退化高寒草地近自然恢复的生物机制研究尚少 (Liu *et al.* 2021), 未来应进一步开展以下方面的研究: 1) 毒杂草移除后其

根围 AM 真菌是否会对退化高寒草地近自然恢复产生次生效应? 毒杂草根系分泌化感物质, 而 AM 真菌侵染毒杂草可能将化感物质传输到根围之外的生态位, 扩大毒杂草的化感作用区域。2) 沿着高寒草地退化梯度, AM 真菌如何介导植物种内/种间竞争以及是否存在积极、中立或消极效应? 高寒草地退化以及植物群落演替可能会导致 C-P 和 C-N 分配模式失衡, 继而改变植物之间的资源传输。3) 探究 AM 真菌群落对青藏高原退化、沙化以及毒杂草滋生的响应机制? 毒杂草作为高寒草地退化的先锋物种, 地下是否存在某种伴生 AM 真菌剧增或某种优势 AM 真菌显著

降低, 挖掘高寒草地退化的地下生物指示物, 揭示 AM 真菌群落的构建机制。

[REFERENCES]

- Agnihotri R, Bharti A, Ramesh A, Prakash A, Sharma MP, 2021. Glomalin related protein and C16:1 ω 5 PLFA associated with AM fungi as potential signatures for assessing the soil C sequestration under contrasting soil management practices. *European Journal of Soil Biology*, 103: 103286
- Bahadur A, Jin ZC, Long XL, Jiang SJ, Zhang Q, Pan JB, Liu YJ, Feng HY, 2019. Arbuscular mycorrhizal fungi alter plant interspecific interaction under nitrogen fertilization. *European Journal of Soil Biology*, 93: 103094
- Bao G, Saikkonen K, Wang H, Zhou L, Chen S, Li C, Nan Z, 2015. Does endophyte symbiosis resist allelopathic effects of an invasive plant in degraded grassland? *Fungal Ecology*, 17: 114-125
- Cai XB, Peng YL, 2015. Change of arbuscular mycorrhizal fungi community in response to elevational gradients on the Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26(9): 2803-2810 (in Chinese)
- Cai XB, Peng YL, 2016. Geographical distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in the grassland ecosystems of the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36(10): 2807-2818 (in Chinese)
- Cai XB, Peng YL, Yang MN, Zhang T, Zhang Q, 2014. Grassland degradation decrease the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi species in Tibet plateau. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 42(2): 333-339
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armas C, Kikodze D, Cook BJ, 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417: 844-848
- Chu CJ, Weiner J, Maestre FT, Xiao S, Wang YS, Li Q, Yuan JL, Zhao LQ, Ren ZW, Wang G, 2009. Positive interactions can increase size inequality in plant populations. *Journal of Ecology*, 97: 1401-1407
- Dong S, Zhang J, Li Y, Liu S, Dong Q, Zhou H, Yeomans J, Li Y, Li S, Gao X, 2019. Effect of grassland degradation on aggregate-associated soil organic carbon of alpine grassland ecosystems in Qinghai-Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Science*, 71: 69-79
- Gai JP, Cai XB, Feng G, Christie P, Li XL, 2006a. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with sedges on the Tibetan plateau. *Mycorrhiza*, 16(3): 151-157
- Gai JP, Christie P, Cai XB, Fan JQ, Zhang JL, Eeng G, Li XL, 2009. Occurrence and distribution of arbuscular mycorrhizal fungal species in three types of grassland community of the Tibetan Plateau. *Ecological Research*, 24(6): 1345-1350
- Gai JP, Feng G, Cai XB, Christie P, Li XL, 2006b. A preliminary survey of the arbuscular mycorrhizal status of grassland plants in southern Tibet. *Mycorrhiza*, 16(3): 191-196
- Gai JP, Tian H, Yang FY, Christie P, Li XL, Klironomos JN, 2012. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity along a Tibetan elevation gradient. *Pedobiologia*, 55(3): 145-151
- Gao YM, Luo HQ, Yao T, Zhang JG, Li HY, Yang YS, Lan XJ, 2020. Isolation, identification and growth promotion of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from *Potentilla chinensis* in degraded pinegrassland in the Qilian Mountains. *Acta Prataculturae Sinica*, 29(1): 145-154 (in Chinese)
- Guo J, Bowatte S, Hou F, 2021. Diversity of endophytic bacteria and fungi in seeds of *Elymus nutans* growing in four locations of Qinghai Tibet Plateau, China. *Plant and Soil*, 459: 49-63
- He W, Detheridge A, Liu Y, Wang L, Wei H, Griffith GW, Scullion J, Wei Y, 2019. Variation in soil fungal composition associated with the invasion of *Stellera chamaejasme* L. in Qinghai-Tibet Plateau grassland. *Microorganisms*, 7: 587
- Jiang Y, Wang W, Xie Q, Liu N, Liu L, Wang D, Zhang

- X, Yang C, Chen X, Tang D, Wang E, 2017. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science*, 356: 1172-1175
- Jin L, Zhang GQ, Wang XJ, Dou CY, Chen M, Lin SS, Li YY, 2011. Arbuscular mycorrhiza regulate inter-specific competition between a poisonous plant, *Ligularia virgaurea*, and a co-existing grazing grass, *Elymus nutans*, in Tibetan Plateau alpine meadow ecosystem. *Symbiosis*, 55: 29-38
- Kang F, Yang B, Wujisiguleng, Yang X, Wang L, Guo J, Sun W, Zhang Q, Zhang T, 2020. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate the negative effect of nitrogen deposition on ecosystem functions in meadow grassland. *Land Degradation & Development*, 31: 748-759
- Klabi R, Hamel C, Schellenberg MP, Iwaasa A, Raies A, St-Arnaud M, 2014. Interaction between legume and arbuscular mycorrhizal fungi identity alters the competitive ability of warm-season grass species in a grassland community. *Soil Biology and Biochemistry*, 70: 176-182
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ, 2007. Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 17: 541-557
- Li CC, Zhou YX, Gu Q, Yang MX, Zhu CL, Peng ZY, Xue K, Zhao XQ, Wang YF, Ji BM, Zhang J, 2021. The species diversity and community assembly of arbuscular mycorrhizal fungi in typical alpine grassland in Sanjiangyuan region. *Acta Prataculturae Sinica*, 30: 46-58 (in Chinese)
- Li J, Shao X, Huang D, Shang J, Liu K, Zhang Q, Yang X, Li H, He Y, 2020. The addition of organic carbon and nitrogen accelerates the restoration of soil system of degraded alpine grassland in Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Engineering*, 158: 106084
- Li Q, Xiang X, Du Y, Li Y, Lin L, Zhang F, Guo X, Cao G, 2020. Arbuscular mycorrhizal fungal community structure following different grazing intensities in alpine grassland. *Soil Science Society of America Journal*. Doi: 10.1002/saj2.20218
- Li XL, Gai JP, Cai XB, Li XL, Christie P, Zhang FS, Zhang JL, 2014. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with two co-occurring perennial plant species on a Tibetan altitudinal gradient. *Mycorrhiza*, 24(2): 95-107
- Li XL, Zhang JL, Gai JP, Cai XB, Christie P, Li XL, 2015. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi of sedges to soil aggregation along an altitudinal alpine grassland gradient on the Tibetan Plateau. *Environmental Microbiology*, 17(8): 2841-2857
- Li XT, Ma WJ, Xing F, 2021. A review of seed ecology of poisonous plants in the world's grasslands. *Acta Oecologica*, 110: 103711
- Liu H, Wang X, Liang C, Ai Z, Wu Y, Xu H, Xue S, Liu G, 2020. Glomalin-related soil protein affects soil aggregation and recovery of soil nutrient following natural revegetation on the Loess Plateau. *Geoderma*, 357: 113921
- Liu L, Hart MM, Zhang J, Cai X, Gai J, Christie P, Li X, Klironomos JN, 2015. Altitudinal distribution patterns of AM fungal assemblages in a Tibetan alpine grassland. *FEMS Microbiology Ecology*, 91: fiv078
- Liu X, Wang Z, Zheng K, Han C, Li L, Sheng H, Ma Z, 2021. Changes in soil carbon and nitrogen stocks following degradation of alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau: a meta-analysis. *Land Degradation & Development*, 32: 1262-1273
- Liu Y, He J, Shi G, An L, Öpik M, Feng H, 2011. Diverse communities of arbuscular mycorrhizal fungi inhabit sites with very high altitude in Tibet Plateau. *FEMS Microbiology Ecology*, 78(2): 355-365
- Liu Y, Shi G, Mao L, Cheng G, Jiang S, Ma X, An L, Du G, Collins Johnson N, Feng H, 2012. Direct and indirect influences of 8yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem. *New Phytologist*, 194: 523-535
- Lu YW, Liu X, Chen F, Zhou SR, 2020. Shifts in plant community composition weaken the negative

- effect of nitrogen addition on community-level arbuscular mycorrhizal fungi colonization. *Proceedings of the Royal Society B*, 287: 2020048320200483
- Mao L, Pan JB, Jiang SJ, Shi GX, Qin MS, Zhao ZG, Zhang Q, An LZ, Feng HY, Liu YJ, 2019. Arbuscular mycorrhizal fungal community recovers faster than plant community in historically disturbed Tibetan grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 134: 131-141
- Mariotte P, Meugnier C, Johnson D, Thébault A, Spiegelberger T, Buttler A, 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce the differences in competitiveness between dominant and subordinate plant species. *Mycorrhiza*, 23(4): 267-277
- Muneer M, Wang P, Zaib-un-Nisa, Lin C, Ji B, 2020. Potential role of common mycorrhizal networks in improving plant growth and soil physicochemical properties under varying nitrogen levels in a grassland ecosystem. *Global Ecology and Conservation*, 24: e01352
- Muthukumar T, Udaiyan K, Shanmughavel P, 2004. Mycorrhiza in sedges: an overview. *Mycorrhiza*, 14: 65-77
- Pan J, Liu Y, He X, Kang S, Hou Y, An L, Feng H, 2013. Arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi at 5,500 m on a glacier forefront in the Qinghai-Tibet Plateau, China. *Symbiosis*, 60: 101-105
- Peng YL, Cai XB, 2015. Changes of arbuscular mycorrhizal fungal community in an alpine grassland altitudinal gradient. *Acta Ecologica Sinica*, 35(22): 7475-7484 (in Chinese)
- Qin M, Shi G, Zhang Q, Meng Y, Liu Y, Pan J, Jiang S, Zhou G, Feng H, 2019. Arbuscular mycorrhizal fungi serve as keystone taxa for revegetation on the Tibetan Plateau. *Journal of Basic Microbiology*, 59: 609-620
- Schüßler A, Krüger C, Urgiles N, 2016. Phylogenetically diverse AM fungi from Ecuador strongly improve seedling growth of native potential crop trees. *Mycorrhiza*, 26(3): 199-207
- Shen H, Dong SK, DiTommaso A, Xiao JN, Zhi YL, 2021. N deposition may accelerate grassland degradation succession from grasses- and sedges-dominated into forbs-dominated in overgrazed alpine grassland systems on Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecological Indicators*, 129: 107898
- Shi G, Yao B, Liu Y, Pan J, Jiang S, Wang Y, Wang Z, Feng H, Zhou H, 2021. The effects of long-term warming on arbuscular mycorrhizal fungal communities depend on habitat type on the Qinghai-Tibet Plateau. *Applied Soil Ecology*, 167: 104030
- Shi GX, Liu YJ, Mao L, Jiang SJ, Zhang Q, Cheng G, An LZ, Du GZ, Feng H, 2014. Relative importance of deterministic and stochastic processes in driving arbuscular mycorrhizal fungal assemblage during the spreading of a toxic plant. *PLoS One*, 9(4): e95672
- Šmilauer P, Košnar J, Kotlínek M, Pecháčková S, Šmilauerová M, 2021. Host age and surrounding vegetation affect the community and colonization rates of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate grassland. *New Phytologist*, Doi: 10.1111/nph.17550
- Smith SE, Smith FA, 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 62: 227-250
- Urcelay C, Díaz S, 2003. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters*, 6(5): 388-391
- Van'T Padje A, Oyarte Galvez L, Klein M, Hink MA, Postma M, Shimizu T, Kiers ET, 2021. Temporal tracking of quantum-dot apatite across in vitro mycorrhizal networks shows how host demand can influence fungal nutrient transfer strategies. *The ISME Journal*, 15: 435-449
- Wang H, Liu H, Cao G, Ma Z, Li Y, Zhang F, Zhao X, Zhao X, Jiang L, Sanders NJ, Classen AT, He JS,

2020. Alpine grassland plants grow earlier and faster but biomass remains unchanged over 35 years of climate change. *Ecology Letters*, 23: 701-710
- Wang Q, 2016. AM fungi regulate the inter-specific competition and phosphorus transfer between poisonous plants and grasses in the Tibetan Plateau alpine meadow. Master Thesis, Lanzhou University, Lanzhou. 1-18 (in Chinese)
- Wang X, Michalet R, Liu Z, Guo A, Zhou X, Du G, Ge W, Chen S, Xiao S, 2019. Stature of dependent forbs is more related to the direct and indirect above- and below-ground effects of a subalpine shrub than are foliage traits. *Journal of Vegetation Science*, 30: 403-412
- Wang X, Wang Q, Jin L, Sun L, Wang Q, Zhang L, Chen Y, 2019. Arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere soil of poisonous plants depressed the growth of pasture grasses in the Tibetan Plateau Alpine meadow. *Ecosystem Health and Sustainability*, 5: 226-236
- Wang XJ, Chen XP, Chen JD, Yang YG, Liu H, Yao T, 2021. Application of arbuscular mycorrhizal fungi in vegetation restoration of roadside in Qinghai-Tibet Plateau. *Transport Research*, 7: 115-121 (in Chinese)
- Wang YS, Liu RJ, 2017. A checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in the recent taxonomic system of Glomeromycota. *Mycosystema*, 36(7): 820-850 (in Chinese)
- Wang Z, Zhang Y, Yang Y, Zhou W, Gang C, Zhang Y, Li J, An R, Wang K, Odeh I, Qi J, 2016. Quantitative assess the driving forces on the grassland degradation in the Qinghai-Tibet Plateau, in China. *Ecological Informatics*, 33: 32-44
- Wei X, Shi Y, Qin F, Zhou H, Shao X, 2021. Effects of experimental warming, precipitation increase and their interaction on AM fungal community in an alpine grassland of the Qinghai-Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 102: 103272
- Wipf D, Krajinski F, Tuinen D, Recorbet G, Courty P, 2019. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 223: 1127-1142
- Wu GL, Liu ZH, Zhang L, Chen JM, Hu TM, 2010. Long-term fencing improved soil properties and soil organic carbon storage in an alpine swamp meadow. *Plant and Soil*, 332: 331-337
- Wu GL, Ren GH, Dong QM, Shi JJ, Wang YL, 2014. Above- and belowground response along degradation gradient in an alpine grassland of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Clean-Soil, Air, Water*, 42(3): 319-323
- Wu SN, Zhang X, Gao XX, Xu YD, Wu XH, Shan XK, Liu SL, Dong QM, Dong SK, Wen L, 2019. Succession dynamics of a plant community of degraded alpine meadow during the human-induced restoration process in the Three Rivers Source region. *Acta Ecologica Sinica*, 39(7): 2444-2453 (in Chinese)
- Xu M, Li X, Cai X, Li X, Christie P, Zhang J, 2017. Land use alters arbuscular mycorrhizal fungal communities and their potential role in carbon sequestration on the Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 7: 3067
- Xu YF, Chu XT, Zhang XH, Liu Q, Miao YJ, Sun YF, 2018. The forms of nitrogen source influence the interaction between *Elymus nutans* Griseb. and arbuscular mycorrhizal fungi. *South African Journal of Botany*, 119: 37-44
- Yang M, Shi ZY, Lu SC, Zhang MG, Wang XG, Xu XF, 2020. Effect of warming on soil glomalin in grassland of the Qinghai-Tibet Plateau. *Ecology and Environmental Sciences*, 29: 650-656 (in Chinese)
- Yang W, Guo X, Wang Q, 2018. Contribution of different arbuscular mycorrhizal fungal inoculum to *Elymus nutans* under nitrogen addition. *Annals of Microbiology*, 68: 689-696
- Yang W, Zheng Y, Gao C, Duan JC, Wang SP, Guo LD, 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal community composition affected by original elevation rather than translocation along an altitudinal gradient

- on the Qinghai-Tibet Plateau. *Scientific Reports*, 6: 36606
- Yang W, Zheng Y, Gao C, He XH, Ding Q, Kim YC, Rui YC, Wang SP, Guo LD, 2013. The arbuscular mycorrhizal fungal community response to warming and grazing differs between soil and roots on the Qinghai-Tibetan Plateau. *PLoS One*, 8(9): e76447
- Yao X, Wu J, Gong X, Lang X, Wang C, Song S, Ali Ahmad A, 2019. Effects of long-term fencing on biomass, coverage, density, biodiversity and nutritional values of vegetation community in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Engineering*, 130: 80-93
- Zhang W, Xue X, Peng F, You Q, Hao A, 2019. Meta-analysis of the effects of grassland degradation on plant and soil properties in the alpine meadows of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Ecology and Conservation*, 20: e00774
- Zhang Z, Sun J, Liu M, Xu M, Wang Y, Wu G, Zhou H, Ye C, Tsechoe D, Wei T, 2020. Don't judge toxic weeds on whether they are native but on their ecological effects. *Ecology and Evolution*, 10: 9014-9025
- Zhao BY, Liu ZY, Lu H, Wang ZX, Sun LS, Wan XP, Guo X, Zhao YT, Wang JJ, Shi ZC, 2010. Damage and control of poisonous weeds in western grassland of China. *Agricultural Sciences in China*, 9: 1512-1521
- Zhu X, Li X, Xing F, Chen C, Huang G, Gao Y, 2020. Interaction between root exudates of the poisonous plant *Stellera chamaejasme* L. and arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. *Microorganisms*, 8: 364
- [附中文参考文献]
- 蔡晓布, 彭岳林, 2015. 青藏高原不同海拔区域丛枝菌根真菌群落的变化. *应用生态学报*, 26(9): 2803-2810
- 蔡晓布, 彭岳林, 2016. 青藏高原草地生态系统丛枝菌根真菌的地理分布. *生态学报*, 36(10): 2807-2818
- 高亚敏, 罗慧琴, 姚拓, 张建贵, 李海云, 杨琰珊, 兰晓君, 2020. 高寒退化草地委陵菜根围丛枝菌根菌 (AMF) 分离鉴定及促生效应. *草业学报*, 29(1): 145-154
- 李聪聪, 周亚星, 谷强, 杨明新, 朱传鲁, 彭子原, 薛凯, 赵新全, 王艳芬, 纪宝明, 张静, 2021. 三江源区典型高寒草地丛枝菌根真菌多样性及构建机制. *草业学报*, 30(1): 46-58
- 彭岳林, 蔡晓布, 2015. 丛枝菌根真菌群落沿高寒草原海拔梯度的变化特征. *生态学报*, 35(22): 7475-7484
- 王强, 2016. AM 真菌调节青藏高原高寒草甸有毒植物与优良牧草的种间竞争及磷传输. 兰州大学硕士论文, 兰州. 1-18
- 王新军, 陈学平, 陈济丁, 杨艳刚, 刘欢, 姚拓, 2021. 丛枝菌根真菌在青藏高原路域植被恢复中的应用. *交通运输研究*, 7(2): 115-121
- 王幼珊, 刘润进, 2017. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录. *菌物学报*, 36(7): 820-850
- 武胜男, 张曦, 高晓霞, 许驭丹, 吴晓慧, 单席凯, 刘世梁, 董全民, 董世魁, 温璐, 2019. 三江源区“黑土滩”型退化草地人工恢复植物群落的演替动态. *生态学报*, 39(7): 2444-2453
- 杨梅, 石兆勇, 卢世川, 张梦歌, 王旭刚, 徐晓峰, 2020. 增温对青藏高原草地生态系统土壤球囊霉素含量的影响. *生态环境学报*, 29(4): 650-656

(本文责编: 韩丽)