

DOI: 10.5846/stxb201311302854

高春梅, 王森焱, 弥岩, 万方浩, 刘润进. 丛枝菌根真菌与植食性昆虫的相互作用. 生态学报, 2014, 34(13): 3481-3489.

Gao C M, Wang M Y, Mi Y, Wan F H, Liu R J. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and herbivorous insects. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(13): 3481-3489.

## 丛枝菌根真菌与植食性昆虫的相互作用

高春梅<sup>1</sup>, 王森焱<sup>2</sup>, 弥岩<sup>1</sup>, 万方浩<sup>3</sup>, 刘润进<sup>1,\*</sup>

(1. 青岛农业大学菌根生物技术研究所, 青岛 266109; 2. 河南科技学院, 新乡 453003;

3. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100081)

**摘要:** 丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal AM)真菌与昆虫均是陆地生态系统中的重要组分, 同植物关系密切, 对植物的影响和作用巨大的。生态系统中则以 AM 真菌-植物-昆虫互作体系参与食物网与生态过程。早在 20 世纪 80 年代, 人们已开始研究 AM 真菌对昆虫的影响。进入 21 世纪人们越来越重视 AM 真菌与昆虫的相互作用。总结了 AM 真菌对昆虫取食偏好、生长、繁殖和对植物危害等方面的影响、以及昆虫对 AM 真菌侵染、扩展和产孢的影响; 分析了植物营养状况、昆虫性别、昆虫龄期和 AM 真菌种类等对 AM 真菌与昆虫相互作用的影响特点; 探讨了 AM 真菌与昆虫相互作用的机制; 展望了利用 AM 真菌抑制植食性害虫、及促进天敌昆虫和部分传粉昆虫作用的可能性, 旨在丰富菌根学研究内容、促进 AM 真菌与昆虫互作领域的深入研究、为探索生物防控农林业害虫的新途径提供依据。

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 昆虫; 植物; 菌根定殖; 害虫控制

## Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and herbivorous insects

GAO Chunmei<sup>1</sup>, WANG Miaoyan<sup>2</sup>, MI Yan<sup>1</sup>, WAN Fanghao<sup>3</sup>, LIU Runjin<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

<sup>2</sup> College of Henan Science and Technology, Xinxiang 453003, China

<sup>3</sup> Institute of Plant Protections, Chinese Academy for Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi which distribute widely in soils can colonize plant roots and form the most popular mutual symbionts with host plants. AM fungi occupy irreplaceable niche, play key roles in evolution, community succession, regulation of physiology and chemistry, growth and development of host plants. The fungi can also increase of biodiversities, soil quality, ecosystem stabilization and sustainable productivity through direct and/or indirect ways. While insects are also important components in ecosystems, depending on and impacting greatly plants. Thus, AM fungi and insects are important components of most ecosystems, which are likely to interact with one another directly and indirectly in AM fungi-plants-insects system. Although the investigation on influence of AM fungi on insects started to be estimated in 1980s', more widely investigations on the interactions between AM fungi and insects were carried out only in 21<sup>st</sup> century, and especially the interactions between AM fungi and insects have been well recognized in recent years. In this review, we summarize the influence of AM fungi on insect feeding preference, growth, reproduction and damage to plants, and the impacts of insects on colonization, growth and development of AM fungi, with more recent experiment results being introduced; discuss the possible mechanisms of the interaction between AM fungi and insects, and the impact characters of plant nutrition, insect gender, insect instars, and AM fungus species' influencing the interactions; and evaluate roles of

基金项目: “973” 计划项目; 国家自然科学基金(31272210); “泰山学者” 建设工程专项经费

收稿日期: 2013-11-30; 修订日期: 2014-04-16

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liurj@qau.edu.cn

inhibiting pests, and enhance natural enemy of pests and pollinator insects by AM fungi. The information of this paper should add the contents in mycorrhizology, promote the study of mycorrhizal fungi and insect interactions, and to provide the basis for explore new pathways in biological control of agricultural, forest, and forage feed pests.

**Key Words:** arbuscular mycorrhizal fungi; insects; plants; mycorrhizal colonization; pest control

菌根是生物界分布最广泛的互惠共生体之一, 侵染植物根系形成菌根的真菌即菌根真菌具有丰富的物种多样性、遗传多样性、寄主植物多样性、生态系统多样性和功能上的多样性<sup>[1-2]</sup>。特别是在生态系统内物质转化和生物间能量流动过程中菌根真菌扮演着重要角色, 它们与其他生物之间相互作用<sup>[3]</sup>, 维持生态系统稳定与可持续生产力。

植物与菌根真菌相互依存, 彼此受益。而昆虫与植物也有着密切的关系。一方面, 一些昆虫在植物种子和花粉的传播中发挥着重要的作用, 一些益虫还可减少害虫对植物的取食; 另一方面, 植食性昆虫影响植株生长与繁育, 甚至导致植物死亡, 对农林牧业造成严重经济损失。作为菌根真菌与昆虫之间互作的“桥梁”, 植物将菌根真菌与昆虫有机地联系起来。研究菌根真菌与昆虫这两者之间甚至菌根真菌-植物-昆虫这三者之间直接或间接的相互作用, 对植物害虫的防治和有益昆虫的保护具有重要意义, 故已成为近年来菌根学、昆虫学和生态学研究热点之一<sup>[4]</sup>。业已证实, 丛枝菌根(AM)真菌具有调控植物与昆虫互作的效应<sup>[5]</sup>, 为揭示菌根真菌-昆虫的互作关系及作用机制、促进菌根真菌与昆虫互作领域的深入研究、探索生物防控农林牧业害虫的新途径, 本文重点探讨了 AM 真菌与昆虫的相互作用特点及其作用机制。

## 1 AM 真菌对植食性昆虫的影响

植物与植食性昆虫关系研究中往往忽视菌根对植食性昆虫的影响。众所周知, 菌根真菌可以诱导植物形态、生理、生化、甚至基因表达等方面发生变化<sup>[6]</sup>, 这反过来又可能改变植食性昆虫的食物质量, 从而对昆虫的取食倾向、生长、繁殖及其危害性等产生影响。AM 真菌对植食性昆虫的影响存在 3 种情况, 即正效应(约占 45%)、负效应(35%)、变化不定和无影响的(20%)<sup>[7]</sup>, 这可能与 AM 真菌的种类、昆虫的取食方式、食性广度、寄主植物种类、植物的营

养与次生物质代谢等方面有关。AM 真菌能改善植物营养状况, 从而增强植物对昆虫的抗性与耐性; 植食性昆虫通常喜欢取食 N 和 P 含量较高的植物组织, 而 AM 真菌通常增加植物组织中 N 和 P 含量, 所以 AM 真菌对昆虫的影响十分复杂。Julia 等<sup>[8]</sup>发现 AM 真菌对刺吸式昆虫总体上表现出正影响, 但对不同性能参数的影响往往存在差异; AM 真菌对咀嚼式昆虫总体上没有明显影响, 但对某些性能参数有较为显著的影响(主要为负影响, 而对专一性的咀嚼式昆虫表现出正影响)。与其他 AM 真菌种类相比, 根内球囊霉(*Glomus intraradices*)对咀嚼式昆虫的影响正好相反(仅限于食叶类的), 而类似的比较不能对刺吸式昆虫进行。使用混合 AM 真菌接种往往比使用单一 AM 真菌或从自然土壤中分离的 AM 真菌群落接种, 对咀嚼式昆虫性能有更大的正影响<sup>[9]</sup>。

### 1.1 AM 真菌对植食性昆虫取食偏好的影响

AM 真菌通常会提高植物的营养水平和生长量, 从而增加了咀嚼式昆虫寻找寄生植物的效率。对取食种子的昆虫密度有显著的积极作用, 而降低取食菌根植物根部的昆虫密度; 潜叶取食的昆虫密度则不受影响。AM 真菌显著影响刺吸式昆虫的取食偏好, 增加以菌根植物韧皮部汁液为食的刺吸式昆虫数量, 而降低以植物叶肉组织为食的昆虫数量<sup>[8]</sup>。菌根植物上咀嚼类昆虫的密度和取食量会增加, 却并不会增加植物损失, 推测可能原因是昆虫在菌根植物上的生存率会降低。菌根的侵染对单一寡食的咀嚼类昆虫有利, 但对多食性咀嚼昆虫却相反。对吸吮性昆虫, 菌根侵染对取食韧皮部有利, 但却降低了以叶肉为食的昆虫<sup>[10]</sup>。

AM 真菌的定殖会改变植物体内一些化学物质的组成, 从而影响植食性昆虫的取食偏好<sup>[11]</sup>。接种 AM 真菌增加长叶车前(*Plantago lanceolata*)环烯醚萜苷类物质(珊瑚苷和梓醇)的分泌量, 该类物质可促进专一性昆虫取食及产卵, 但对多食性昆虫却具有抑制或毒害作用<sup>[12]</sup>。AM 真菌还会影响花外蜜腺

分泌富含糖和氨基酸,改变一些采食昆虫的取食行为<sup>[13]</sup>。菌根植物韧皮部蔗糖浓度增大,扩散梯度增强,蚜虫在韧皮部的成功定位取食的程度高<sup>[8]</sup>。菌根植物中挥发性物质增加,有的可以吸引昆虫增加对植物的取食,如花香味对蝴蝶的吸引;有的则趋避昆虫,减少对植物的取食。AM 真菌侵染植物后产生挥发性萜类物质,该物质对小麦叶蜂(*Dolerus tritici*)有明显的趋避作用<sup>[14]</sup>。Barber 等<sup>[15]</sup>于温室条件下对黄瓜(*Cucumis sativus*)接种根内球囊霉,测定甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)为害前后害虫的种群数量、该真菌和植食性昆虫对黄瓜植株 N 和生长的影响,以研究 AM 真菌诱导植物对多食性昆虫的反应。结果表明,甜菜夜蛾幼虫更喜欢取食接种了 AM 真菌植株上的叶片组织,接种根内球囊霉降低了叶片 N 含量,但昆虫取食并未影响叶片 N 含量。认为所观察到的甜菜夜蛾幼虫取食差异是由于依赖于 AM 真菌诱导的植物防御化学物质发生了改变。

可见,AM 真菌能够诱导植物合成一些有毒物质,进而影响植食性昆虫对该植物的取食频率,迫使昆虫下次选择其他植物取食,这种现象在社会性昆虫中尤为明显,种群中出现明显的取食偏好。另外,AM 真菌对杂食性昆虫取食趋势影响远远大于对寡食性昆虫的影响<sup>[16]</sup>,而值得深入研究。

### 1.2 AM 真菌对植食性昆虫生长的影响

AM 真菌能影响植物生长及其组织内化学成分的组成,以这些植物为食的昆虫的生长则会受到影响。Goverde 等<sup>[17]</sup>用接种 AM 真菌的豆科植物喂养蓝色蝴蝶(*Polyommatus icarus*)幼虫生存率和虫体重量均大于不接种对照植株所喂养处理的,其中前者的存活率是后者的 3.8 倍。11d 后,后者幼虫重量只有前者的一半。取食形成 AM 的植物的蚜虫,刚羽化成虫的重量比通过使用杀真菌剂降低 AM 侵染率的增加了 81%<sup>[18]</sup>。而用接种 AM 真菌摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)的植物的根喂养藤本象甲(*Otiorhynchus sulcatus*)最后 1 龄幼虫,其存活率只有 43%,用不接种对照的植株喂养的为 84%<sup>[19]</sup>。Rabin 和 Pacovsky<sup>[20]</sup>用 AM 真菌侵染的大豆叶片饲喂秋粘虫(*Leucania separata*)幼虫,14d 后与对照相比,幼虫重量减少了 40%,并且幼虫取食菌根植株的叶片后需要较长时间才能变成茧,且每个茧的重量减少 17%,总死亡率为 15%,都高于对照。AM 真菌使冬

葱蚜(*Myzus ascalonicus*)第 1 代重量增加了 20%,第 2 代增加了 28%;使桃蚜的第 1 代重量增加了 50%,而第 2 代增加了 70%<sup>[21]</sup>。AM 真菌对昆虫生长的影响可能还与 AM 真菌种类、昆虫食性等方面有关。一般认为 AM 真菌对广谱食性昆虫不利,而对专食性昆虫有利,因两种食性不同的昆虫对因菌根真菌的共生而引起的植物次级代谢的反应不同。Laird 和 Addicott<sup>[22]</sup>研究了 AM 真菌对专食性昆虫向日葵甲虫(*Zygogramma exclamationis*)幼虫的影响,与其他研究结果不同的是,他们发现接种 AM 真菌对这种甲虫的幼虫成活率、相对生长率均无影响。

### 1.3 AM 真菌对植食性昆虫繁殖的影响

试验表明 AM 真菌诱导植物体内一些化学物质发生变化,从而间接影响植食性昆虫营养物质的获取和蜕皮产生,尤其是刺吸式口器的昆虫,进而影响其繁殖。接种 AM 真菌后番茄和甘蓝等植物甾醇代谢发生改变,部分抑制植物合成固醇的质量和数量。由于昆虫自身不能合成固醇,而固醇又是昆虫蜕皮激素合成所必须的,故 AM 真菌抑制昆虫的蜕皮,从而影响了昆虫的繁殖<sup>[23]</sup>。在蚜虫生活史中刚羽化成虫的重量和繁殖力都受到菌根侵染的影响,后者是前者的一个正相关函数<sup>[24]</sup>。研究还发现不同种类 AM 真菌对蓝色蝴蝶后代雌雄比例有不同的影响<sup>[17]</sup>。取食菌根植物的刺吸式昆虫繁殖力均显著高于取食非菌根植物和缺少 AM 的植物。菌根植物对潜叶性昆虫的繁殖率无显著影响。而菌根植物对不同种类咀嚼式昆虫繁殖率的影响各不相同。可见,AM 真菌通过自然选择可能影响植食性昆虫种群基因的组成,有待试验证实。根内球囊霉增加了温室条件下稻水象甲(*Lissorhoptrus oryzophilus*)产卵量,但成虫消耗叶片的面积未受影响<sup>[25]</sup>。这表明,雌性稻水象甲虫能够辨别出依赖于菌根状况进行产卵的植物,雌虫选择养分浓度更高的菌根植株来产卵可为后代繁育提供潜在的有力条件。咀嚼式昆虫产卵对 AM 真菌调节的寄主植物的选择,可为植物地下部和地上部相互作用研究开创新的研究内容。

### 1.4 AM 真菌对植食性昆虫危害性的影响

谢丽君等<sup>[26]</sup>通过试验证实斜纹夜蛾(*Prodenia litura*)显著减少对 AM 真菌侵染后的番茄叶片的取食量,危害性降低。并且,番茄植株可以通过 AM 菌丝网络在邻近植株间传递抗虫防御信号,提高了临

邻近植株的抗虫性。AM 真菌的定殖减轻了日本丽金龟 (*Popillia japonica*) 对黑麦草 (*Lolium perenne*) 和高羊茅 (*Festuca elata*) 根部的为害,对取食菌根植株的蚜虫、蟋蟀等昆虫的生长发育也有不利影响。采用田间析因试验 Moon 等<sup>[27]</sup>研究了植物胁迫和菌根对生活在香根菊 (*Baccharis halimifolia*) 上的 3 种食草昆虫的密度和寄生性的影响。接种 AM 真菌增加了 3 种食草动物的密度,但菌根对昆虫寄生性的影响因昆虫种类及土壤盐分含量而异。对产生虫瘿的 *Neolasioptera* 来说,不管土壤盐分含量如何,菌根均降低了其寄生性。菌根可有效抵消其因土壤盐胁迫增加而降低潜叶虫 (*Amauromyza maculosa*) 和 *Liriomyza trifolii* 的寄生性。认为菌根对昆虫寄生性的影响可能是正效应也可能是负效应,这取决于昆虫种类及环境条件。

### 1.5 AM 真菌对植食性昆虫的其他方面的影响

除了对昆虫的上述影响外,AM 真菌还影响植食性昆虫的产卵习性、种群密度、访花习性等<sup>[28]</sup>。Hempel 等<sup>[29]</sup>于温室条件下研究了 AM 真菌根内球囊霉和摩西球囊霉对梯牧草 (*Phleum pratense*)、蚜虫 (*Rhopalosiphum padi*) 与寄生蜂 (*Aphidius rhopalosiphii*) 之间营养相互作用。发现接种 AM 真菌通常可增加植物的生物量 (+5.2%),而降低蚜虫的虫口数量 (-47%)。接种根内球囊霉处理的寄生蜂对蚜虫的寄生率是接种摩西球囊霉和不接种对照的 140%。

与非菌根植物相比,潜叶性昆虫更偏好在菌根植物上产卵,前者上潜叶性和食根昆虫密度高于后者上的。菌根植物显著增加取食种子的昆虫的密度,而对形成虫瘿的昆虫的密度,以及对刺吸式昆虫的影响则不明显。用多菌灵将一片草原 AM 真菌抑制,3a 后评估该处理对植物、真菌和传粉昆虫的影响。发现抑制 AM 真菌后导致了授粉昆虫群落结构的改变,由大个头的蜜蜂变为小个体的蜜蜂和蝇类。在样地 23 种开花植物上还发现,该处理降低了开花植物茎部授粉昆虫的数量 (67%)<sup>[30]</sup>。Gange 和 Smith<sup>[31]</sup>发现 AM 能够增加授粉昆虫在矢车菊上的访问频率。AM 真菌对大豆害虫 *Tetranychus urticae* 的天敌 *Phytoseiulus persimilis* 生活史特点和群体生长率的影响研究中,发现摩西球囊霉对 *P. persimilis* 产卵率、达到成熟期所需的最小取食量、发育时间等均有正效应,从而增加天敌种群的生长率<sup>[32]</sup>。推测这

种效应主要是因为 AM 真菌能改善天敌食物的质量。大豆 (*Glycine max*) 接种 AM 真菌 (*Gigaspora margarita*) 显著增加了地上部生物量、磷浓度和韧皮部取食害虫 (*Aulacorthum solani*) 的多度,但不影响多食性咀嚼式昆虫的多度。而菌根对其广谱天敌昆虫 (*Orius sauteri*) 和细胞内含物取食害虫 (*Thrips* spp) 多度的影响因取样时期不同而异<sup>[33]</sup>。该结果表明菌根对食叶性昆虫数量的影响取决于昆虫的取食习性与其天敌的数量,这在今后的研究中应给予足够的关注。

## 2 植食性昆虫对 AM 真菌的影响

AM 真菌需要从植物体中获得大量的 C 源,即光合产物。然而,昆虫对叶片的取食严重影响了植物的光合作用,尤其是咀嚼式口器的昆虫的取食。这样昆虫就对 AM 真菌的定殖、生长、发育和功能产生影响。而且其影响在短期(数天)内即可见效。如百脉根 (*Lotus japonicus*) 上二斑叶螨 (*Tetranychus urticae*) 危害 4 天后 AM 真菌 (*Gigaspora margarita*) 侵染数量和一种菌根酶(琥珀酸脱氢酶,SDH)活性开始增加,消除其危害 7 和 12d 后则可分别恢复到原来的水平<sup>[34]</sup>。可见,自然条件下昆虫对 AM 真菌的影响是快速的、长期的和深远的。

### 2.1 植食性昆虫对 AM 真菌侵染的影响

研究表明,一些植食性昆虫可以直接食用真菌或通过间接途径影响 AM 真菌的侵染。例如,弹尾目昆虫 (*Collembola*) 节肢动物以土壤中的真菌为食,认为这些小型动物能降低菌根功效,但也有试验认为这些动物更喜食植物根围的非菌根真菌。如果这种现象也发生在大田土壤中,那么弹尾目动物可能会增强菌根效应从而间接促进植物生长<sup>[9]</sup>。植食性昆虫对植物叶片的取食作用可以降低 AM 真菌的侵染率<sup>[35,36]</sup>,如东亚飞蝗 (*Locusta migratoria manilensis*) 的取食显著降低了 AM 真菌对禾本科牧草的侵染水平,当昆虫将叶片全部取食后,AM 真菌的定殖减少了 56%。然而,Walling 和 Zabinski<sup>[16]</sup>却指出随着叶片被取食面积的增加,AM 真菌的侵染水平反而增加,其主要机制尚未明确。昆虫取食适中的情况下,AM 真菌的侵染水平比未取食的要高;还有一些研究发现昆虫的取食对 AM 真菌的侵染没有显著影响<sup>[36]</sup>。另外,一些地下生活的昆虫,对 AM 真

菌的传播起到了重要作用,扩大了 AM 的侵染范围<sup>[18]</sup>。昆虫取食植物根部可以造成伤口有利于 AM 真菌的侵入,然而昆虫的取食也可以使植物体内的防御性化合物含量升高这又不利于 AM 真菌的侵染。可见,不同昆虫对 AM 真菌侵染的影响是十分复杂的,在评价该效应时,应充分考虑到植物、AM 真菌和昆虫是不同种类以及环境影子的综合作用。

## 2.2 植食性昆虫对 AM 真菌生长发育的影响

植食性昆虫的取食对 AM 真菌孢子的生长发育具有负面的影响。昆虫过度取食叶片后,使得土壤根围的 AM 真菌孢子密度和 AM 真菌多样性下降。不同种类的 AM 真菌对昆虫取食的忍耐程度各不相同,忍耐力强的 AM 真菌产孢较多<sup>[37]</sup>。研究表明,地上部光合产物的长期持续的减少往往引起 AM 真菌种类的变化,对于碳需求相对较少的 AM 真菌将具有较强的竞争力,其在土壤中就为优势种群,而对碳需求量较大的 AM 真菌类型的生长受到抑制。相反,当有过多的光合产物供应根部时,对碳源需求量较多的 AM 真菌将占有较为明显的优势<sup>[18]</sup>。这种现象的出现是 AM 真菌长期进化的结果,有利于其对昆虫取食的适应。关于昆虫对 AM 真菌繁殖的影响资料较少,今后有待加强该方面的研究。

## 3 影响 AM 真菌与植食性昆虫相互作用的因子

必需指出的是自然条件下 AM 真菌对植食性昆虫生长的影响受到许多其他因素的调控,其中植物营养状况、昆虫的性别、龄期、世代数以及取食特性等尤为重要。

### 3.1 植物种类及其营养状况

植物种类繁多,其物种多样性往往决定了植食性昆虫和 AM 真菌的多样性。而不同植物的生理代谢与生物学特点对 AM 真菌+植食性昆虫互作的影响是不言而喻的。十分可惜的是目前尚缺乏该方面的直接试验研究,这与该研究的复杂性和试验难度较高不无关系。目前人们更多的是相对比较简单的试验,如 AM 真菌改变的植物营养状况对植食性昆虫的影响。研究表明,只有低磷水平下,接种 AM 真菌大大缩短了蚜虫 (*M. persicae*) 的发育时间<sup>[21]</sup>促进墨西哥大豆瓢虫 (*Epilachna varivestis*) 的幼虫生长,而当 P 丰富时,则不影响<sup>[38]</sup>。供磷不足时,接种 AM 真菌会促进百脉根 (*Lotus corniculatus*) 上鳞

翅目幼虫的生长和存活率<sup>[17]</sup>。说明低磷条件下,AM 真菌对植食昆虫有促进作用,但上述两种植物均为菌根依赖高的寄主,该类植物主要靠 AM 真菌来获取养分。对菌根依赖性较差的植物,AM 真菌吸收养分与消耗 C 的平衡状况会对寄主植物防御昆虫侵害具有决定作用。随着环境中氮素水平升高,刚羽化蚜虫的重量增加,对增长率则无影响。中等氮素水平下,菌根对蚜虫的上述参数没有影响<sup>[39]</sup>。

### 3.2 植食性昆虫的性别与龄期

Goverde 等<sup>[17]</sup>研究 AM 真菌对蝴蝶 (*Lepidoptera*) 幼虫生活史影响时发现雄性发育时间较雌性快 1d。小菜蛾 (*Plutella xylostella*) 取食接种 AM 真菌的甘蓝叶片后,幼虫生长速率降低,死亡率增加,而蛹和成虫的体重没有相应的降低。雌性小菜蛾对形成 AM 的植株叶片表现得更加敏感<sup>[40]</sup>。这可能与 AM 真菌侵染根系后叶片甾醇浓度发生变化,而不同龄期和性别的小菜蛾对甾醇浓度变化的敏感程度不同有关。

### 3.3 AM 真菌种类

由于植食性昆虫的行为随植物性能不同而异,所以不同 AM 真菌对植物上植食性昆虫的密度以及植食性昆虫诱导的植物反应会有不同的影响。Nishida 等<sup>[41]</sup>用户外玻璃箱研究了不同 AM 真菌 (*Gigaspora margarita*, *Glomus etunicatum*, *Gl. intraradices*, 和 *Acaulospora longula*) 对百脉根 (*Lotus japonicus*) 上二斑叶螨 (*Tetranychus urticae*) 数量和受害叶片数量的影响。接种 *Gi. margarita* 和 *A. longula* 植株上二斑叶螨雌虫数量比接种 *Gl. etunicatum* and *Gl. intraradices* 处理的少。并且接种 *Gi. margarita* 植株受害叶片数最少,其次是接种 *A. longula*, *Gl. intraradices*, 和 *Gl. etunicatum* 的处理。生物测定表明,该螨产卵数量及其随着螨为害的变化取决于 AM 真菌的种类。叶片主成分(碳、氮、磷和总酚类物质)分析揭示了不仅螨能诱导叶片化学物质组成,并且 AM 真菌能以物种专化性方式影响植食性昆虫的诱导反应。因此,在测定地下 AM 真菌对地上植食性昆虫行为和/或取食偏好的影响时,对 AM 真菌种的特性应作为一个十分重要的因子给予足够的关注。

AM 真菌种类会影响寄主植物对昆虫的效应。已有接种 AM 真菌的研究中,最常用的根内球囊霉对咀嚼类昆虫取食有不利影响,但所用的其他 AM 真菌却对其有利。对寄主植物上昆虫的影响主要是

由昆虫的取食特点、取食范围和 AM 真菌特点决定的<sup>[42]</sup>。例如,接种 *Glomus white* 的处理最能促进长叶车前生长,但并未改变该植物对植食性昆虫的响应;接种 *Archaeospora trappei* 的处理虽对植株生长影响最小,但却增加植株对昆虫的抗性。接种 *Scutellospora calospora* 的处理未明显促进植株生长,反而降低了植株对昆虫的抗性。同时接种这 3 种 AM 真菌的处理植株生长情况与仅接种 *G. white* 的处理相似<sup>[43]</sup>,表明植物对植食性昆虫的响应主要决定于与寄主植物共生的 AM 真菌种类。

### 3.4 植物病原物

植物地上部与地下部病原物如细菌、真菌、病毒和线虫等对植物叶片与根系的直接取食、损伤等不仅直接或间接影响植物和菌根真菌的生长发育<sup>[44]</sup>,同时也可能直接和间接影响植食性昆虫的取食、生长和繁殖。因此,不同病原物+不同植物+不同 AM 真菌组合体系必然会影响到 AM 真菌与植食性昆虫相互作用。自然条件下这是十分复杂的。因此,不同种类植物(地上部与地下部)+不同病原物对各种 AM 真菌与植食性昆虫组合相互作用的影响值得深入细致的探索。

### 3.5 其他非生物性因子

业已证明,环境因子如土壤理化特性、温度、降水、风力、大气、农业技术(如施肥、灌溉、农药、栽培、耕作等)都能影响植物、菌根真菌和昆虫。这些非生物性因子也必然会对 AM 真菌与昆虫相互作用产生直接或/和间接的影响,而同样值得关注。这对于系统全面了解 AM 真菌与昆虫相互作用及其机制是十分必要的。

## 4 AM 真菌与植食性昆虫相互作用的可能机制

关于 AM 真菌与植食性昆虫的相互作用的可能机制是十分复杂多样的,既有微观分子水平上的作用机制,更有宏观生态学上作用机制。如寄主植物形成菌根时对寄生性天敌有利,可以缩短其发育时间,增加羽化期的重量<sup>[29]</sup>,他们认为 AM 真菌的影响远远超出了简单的改善植物的营养状况,而是涉及到更加复杂的食物链中物种专一的级联效应,即 AM 真菌不仅影响植物的性能,而且影响更高一级的植食性昆虫与寄生生物的营养水平。Barber<sup>[35]</sup>观察到增加植食性昆虫捕食量则降低天敌和害虫的相互作

用。早期遭受高水平的捕食量的植株则显著减少夏季后期叶片的伤害和根系受到损伤的可能性。植食性昆虫的捕食也会降低传粉昆虫的访问次数,这可能与花的数量减少和花器官变小有关,同时减少 AM 真菌的侵染。可见,当通过由于提高捕食物质量而增加昆虫的捕食量来促进昆虫的一个自下而上的食物链有可能会抵消菌根共生体表现负效应。所以随着时间推移这一途径可能发挥稳定生态系统中植物-菌根共生体的作用。

### 4.1 AM 真菌与植食性昆虫相互促进的作用机制

AM 真菌与植物形成共生体后,提高了植物对矿物营养元素和水分的吸收,提高植物的营养水平有利于植物的快速生长。植食性昆虫需要从植物中摄取生长所必须的营养物质,尤其是植物组织中的 C、N、P 等营养元素的含量对植食性昆虫起至关重要的作用<sup>[7,25]</sup>。而其中 C 和 P 对植食性昆虫幼虫的生长发育具有积极的作用,原因是 C 的含量与许多植物体内化学物质的分布和组成有关,如糖分浓度、一些化感物质等,它们对昆虫取食有较大的影响,而 P 则是昆虫生长的重要元素。另外,由于 AM 真菌的侵染导致植物体内的 C/N 发生变化,从而对昆虫的取食作用也有影响,当 C/N 比较小的时候对昆虫有积极作用。同时植物生长的越好对昆虫的吸引力越大,如 AM 真菌的侵染增加了授粉昆虫对该植物的访问频率,其原因为 AM 真菌通过对植物的有益作用促进了植物的生长,增加植物花器的大小。其次,由于 AM 真菌增加了植物 C 的固定,可能改变花蜜的含糖量,从而吸引更多的昆虫。AM 真菌使叶片和韧皮部的蔗糖浓度急剧增加,使得扩散梯度增大,因此蚜虫在韧皮部的成功取食的程度提高。并且在一些菌根植物上观察到维管束大小的增加,这些变化将增加蚜虫在韧皮部取食的概率,由此为菌根植物增强蚜虫的性能提供了解释。通过对成年潜叶蝇(*Phytomyza atricornis meigen*)的检测发现,AM 真菌使它的各项性能都有所增加,其原因就是 AM 真菌诱导了寄主植物氮含量的变化。AM 真菌能够改变寄主植物的氮素营养状况,使它在低 N 的环境中提高食物质量,或在高 N 情况下通过减少防御物质产生,从而对昆虫的生存有积极影响。

植食性昆虫对 AM 真菌也有一定的促进作用。如可以辅助 AM 真菌的运输和侵染,增大 AM 的扩散

范围。受昆虫侵害的植物会分泌挥发性有机物来吸引害虫的天敌,植物与 AM 真菌共生后也会影响其代谢,来提高抵抗各种病虫害能力<sup>[45]</sup>。如菌根共生体影响了番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 植株对蚜虫寄生蜂的吸引力,接种 AM 真菌的植株更易于吸引胡蜂 (*Paper wasp*)<sup>[46]</sup>。这种效应主要由 AM 真菌种类及其所选寄主植物及昆虫的种类决定。

#### 4.2 AM 真菌与植食性昆虫相互抑制的作用机制

AM 真菌与昆虫均可通过直接和间接途径抑制对方。如直接毒杀作用,AM 真菌侵染植物后产生的毒性代谢物对甜菜夜蛾的毒杀<sup>[47]</sup>;间接影响,AM 真菌侵染植物后,诱导植物产生抗性,或通过影响植物的营养和代谢产物而影响昆虫的发育,或影响昆虫多级营养层关系,通过调控害虫的寄生性天敌和捕食性天敌,控制害虫的种群数量。但也有人认为 AM 真菌是以种专化性来调控地下害虫对植物的影响,与化学防御物质的变化无关<sup>[5]</sup>。同理,昆虫对 AM 真菌抑制的机制与上述十分类似。分泌蜜露的刺吸式昆虫,如蚜虫可使叶片形成霉污,严重影响了植物的光合作用;或如果昆虫取食的叶面积过大,则减少碳对根部的供应,从而抑制 AM 真菌侵染和发育。同时昆虫取食后也会造成植物体内防御性物质增加,增强了植物的抗性,AM 真菌的侵染就变得更加困难。可见,无论是 AM 真菌侵染植物诱导合成的一些次生代谢物质,还是植物被昆虫伤害后产生的防御性物质,所有这些信号物质和抑制物质在植物为真菌和昆虫所提供的这个“桥梁”中是如何相互作用的? 又是如何抑制对方的? 是一个十分有意义的新课题,值得深入研究。

#### 5 动向与展望

通过近几年的研究,人们对 AM 真菌与植食性昆虫的相互作用关系有了一定的了解,并且深入研究了他们之间的作用机制,为利用 AM 真菌防治昆虫对植物的危害奠定了理论基础。然而,必须注意的是自然条件下 AM 真菌、植物与植食性昆虫三者密切共生,所构建的组合体系是十分复杂多样的;这不仅与它们各自均具有丰富的物种多样性有关,而且不同种类的生物学特性与生理生态功能各异。这就为全面系统研究具体的不同 AM 真菌+植物+植食性昆虫种类组合的互作增加了巨大难度。所以,目

前该方面的研究仅限于一些单因子的温室和实验室试验;复杂的多因子试验,特别是田间和野外试验甚少,同时也忽略了一些其他外界因素的影响,这也造成了试验结果的差异。Reidinger 等<sup>[48]</sup>于大田条件下所开展的 AM 真菌侵染对植食性昆虫的影响的研究结果具有重要价值。自然生态系统中,AM 真菌通过对植食性昆虫发生的影响而对生态系统发挥作用,而伴生植物种性的复杂效应也值得重视。可见,加强野外田间试验研究对于诠释 AM 真菌与不同营养水平的生物之间的相互作用是十分重要的。

随着全球化发展,外来植物入侵问题已得到重视。其中,外来植物入侵过程中,菌根真菌对植食性昆虫的影响已分别受到关注。然而,植物常常处于复杂的多营养水平相互作用之中,这在外来入侵植物与本地植物之间很可能是不同的。在多物种比较试验中,菌根真菌显著影响植物的抗性,但这与外来植物造成入侵与否没有关系。外来入侵植物利用多种防御策略,并且在与菌根真菌的互作中发生变化<sup>[49]</sup>。关于菌根共生所构建和诱导的对植食性昆虫的抗性水平、对这些害虫的影响,以及对入侵植物建群的影响值得进一步深入研究。

目前,对于利用 AM 真菌防治害虫尚停留在理论研究阶段,未来应开展 AM 真菌抑制植食性昆虫与促进天敌昆虫的效应与机制试验。首先,应针对保护地蔬菜害虫和天敌展开工作,以研发和完善 AM 真菌控制害虫的新途径或新技术,从而在减少了有机农药使用的前提下防治了害虫,减轻了对作物、蔬菜的损失,同时提高食品的安全性。随着研究的不断深入和人们对害虫防治意识的转变,AM 真菌对植物虫害的防治和对天敌昆虫的促进作用具有广阔的研究与应用前景<sup>[50]</sup>。

#### References:

- [1] Wang Y T, Xin G R, Li S S. An overview of the updated classification system and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33 (3): 834-843.
- [2] Xu L J, Diao Z K, Li Y, Liu R J. Eco-physiological functions of mycorrhizal fungi. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23 (1): 285-292.
- [3] Lei Y, Hao Z P, Chen B D. Effects of indigenous AM fungi and neighboring plants on the growth and phosphorus nutrition of *Leymus chinensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33 (4):

- 1071-1079.
- [ 4 ] Gehring C, Bennett A. Mycorrhizal fungal-plant-insect interactions: The importance of a community approach. *Environmental Entomology*, 2009, 38(1): 93-102.
- [ 5 ] Vannette R L, Rasmann S. Arbuscular mycorrhizal fungi mediate below-ground plant- herbivore interactions: a phylogenetic study. *Functional Ecology*, 2012, 26: 1033-1042.
- [ 6 ] Jung S C, Martinez-Medina A, Lopez-Raez J A, Pozo M J. Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. *Journal of Chemistry Ecology*, 2012, 38: 651-664.
- [ 7 ] Vannette R L, Hunter M D. Mycorrhizal fungi as mediators of defense against insect pests in agricultural systems. *Agricultural and Forest Entomology*, 2009, 11: 351-358.
- [ 8 ] Julia K, Gange A C, Jones T. Effects of mycorrhizal fungi on insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology*, 2009, 90: 2088-2097.
- [ 9 ] Gange A C. Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15: 369 -372.
- [ 10 ] Gange A C, Brown V K, Aplin D M. Ecological specificity of arbuscular mycorrhizae: evidence from foliar- and seed-feeding insects. *Ecology*, 2005, 86:603-611.
- [ 11 ] Bennett A E, Bever J D, Bowers M D. Arbuscular mycorrhizal fungal species suppress inducible plant responses and alter defensive strategies following herbivory. *Oecologia*, 2009, 160: 771-779.
- [ 12 ] Gange A C, West H M. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and foliar-feeding insects in *Plantago lanceolata* L. *New Phytologist*, 1994, 128:79-87.
- [ 13 ] Arimura G I, Kost C, Boland W. Herbivore-induced, indirect plant defenses. *Biochemistry, Biophysics Acta*, 2005, 1734: 91-111.
- [ 14 ] Daisy B H, Strobel G A, Castiilo U. Naphthalene, an insect repellent, is produced by *Muscodor vitigenus*, a novel endophytic fungus. *Microbiology*, 2002, 148: 3737- 3741.
- [ 15 ] Barber N A. Arbuscular mycorrhizal fungi are necessary for the induced response to herbivores by *Cucumis sativus*. *Journal of Plant Ecology*, 2013, 6 (2):171-176.
- [ 16 ] Walling S Z, Zabinski C A. Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunch grasses and an invasive forb. *Applied Soil Ecology*, 2006, 32: 111-117.
- [ 17 ] Goverde M, vander Heijden M G A, Wiemken A, Sanders I R, Erhardt A. Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of alepidopteran herbivore. *Oecologia*, 2000, 125:362-369.
- [ 18 ] Wearn J A, Gange A C. Above-ground herbivory causes rapid and sustained changes in mycorrhizal colonization of grasses. *Oecologia*, 2007, 153: 959-971.
- [ 19 ] Gange A C. Species-specific responses of a root-and shoot-feeding insect to arbuscular mycorrhizal colonization of its host plant. *New Phytologist*, 2001, 150(3): 611-618.
- [ 20 ] Rabin L B, Pacovsky R S. Reduced larva growth of two Lepidoptera (Noctuidae) on excised leaves of soybean infected with a mycorrhizal fungus. *Journal of Economic Entomology*, 1985, 78(6): 1358-1363.
- [ 21 ] Gang A C, Bower E, Brown V K. Positive effects of an arbuscular mycorrhizal fungus on aphid life history traits. *Oecologia*, 1999, 120:123-131.
- [ 22 ] Laird R A, Addicott J F. Neutral indirect effects of mycorrhizal fungi on a specialist insect herbivore, *Environ Entomology*, 2008, 37(4):1017-1024.
- [ 23 ] Jallow M F A, Dugassa-Gobena D, Vidal S. Indirect interaction between all unspecialised endophytic fungus and a polyphagous moth. *Basic and Applied Ecology*, 2004, 5: 183-191.
- [ 24 ] Dixon A F G. *Aphid ecology: an optimization approach*, 2nd Edition; Chapman and Hall, 1997, 1-300.
- [ 25 ] Cosme M, Stout M J, Wurst S. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices*) on the oviposition of rice water weevil (*Lissorhoptrus oryzophilus*). *Mycorrhiza*, 2011, 21: 651-658.
- [ 26 ] Xie L J, Song Y Y, Zeng R S, Wang R L, Wei X C, Ye M, Hu L, Zhang H. Disease resistance signal transfer between roots of different tomato plants through common arbuscular mycorrhiza networks. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23 (5): 1145-1152.
- [ 27 ] Moon D C, Barnouti J, Younginger, B. Context-dependent effects of mycorrhizae on herbivore density and parasitism in a tritrophic coastal study system. *Ecological Entomology*, 2013, 38 (1): 31-39.
- [ 28 ] Daniel C M, Jwan B Brett Y. Context-dependent effects of mycorrhizae on herbivore density and parasitism in a tritrophic coastal study system. *Ecological Entomology*, 2013, 38: 31-39.
- [ 29 ] Hempel S, Stein C, Unsicker S, Renker C, Auge H, Weisser W, Buscot F. Specific bottom-up effects of arbuscular mycorrhizal fungi across a plant-herbivore-parasitoid system. *Oecologia*, 2009, 160: 267-277.
- [ 30 ] Cahill J F J, Elle E, Smith G R, Shore B H. Disruption of a belowground mutualism alters interactions between plants and their floral visitors. *Ecology*, 2008, 89(7):1791-1801.
- [ 31 ] Gange A C, Smith A K. Arbuscular Mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects. *Ecological Entomology*, 2005, 30: 600-606.
- [ 32 ] Hoffmann D, Vierheilig H, Schausberger P. Mycorrhiza-induced trophic cascade enhances fitness and population growth of an acarine predator. *Oecologia*, 2011, 166: 141-149.
- [ 33 ] Ueda K, Tawaraya K, Murayama H, Sato S, Nishizawa T, Toyomasu T, Murayama T, Shiozawa S, Yasuda H. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the abundance of foliar- feeding insects and their natural enemy. *Applied Entomology and Zoology*, 2013, 48:79-85
- [ 34 ] Nishida T, Izumi N, Katayama N, Ohgushi T. Short-term response of arbuscular mycorrhizal association to spider mite

- herbivory. *Population Ecology*, 2009, 51(2):329-334.
- [35] Barber N A, Adler L S, Theis N, Hazzard R V, Kiers E T. Herbivory reduces plant interactions with above- and belowground antagonists and mutualists. *Ecology*, 2012, 93(7):1560-1570.
- [36] Barto EK, Rillig MC. Does herbivory really suppress mycorrhiza? A meta-analysis. *Journal of Ecology*, 2010, 98: 745-753.
- [37] Klironomos J N, McCune J, Moutoglis P. Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. *Applied Soil Ecology*, 2003, 26(2): 133-141.
- [38] Borowicz V A. A fungal root symbiont modifies plant resistance to an insect herbivore. *Oecologia*, 1997, 112: 534-542.
- [39] Gange A C. Insect-mycorrhizal interactions: patterns, processes and consequences. *Ecological communities: plant mediation in interaction webs*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007, 124-144.
- [40] Raps A, Vidal S. Indirect effects of an unspecialized endophytic fungus on specialized plant herbivorous insect interactions. *Oecologia*, 1998, 114:541-547.
- [41] Nishida T, Katayama N, Izumi N, Ohgushi T. Arbuscular mycorrhizal fungi species- specifically affect induced plant responses to a spider mite. *Population Ecology*, 2010, 52(4): 507-515.
- [42] Koricheva J, Gange A C, Jones T. Effects of mycorrhizal fungi on insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology*, 2009, 90(8): 2088-2097.
- [43] Bennett A E, Bever J D. Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory. *Ecology*, 2007, 88(1): 210-218.
- [44] Liu R J, Chen Y L. *Mycorrhizology*. Beijing: Science Press, 2007.
- [45] Leitner M, Kaiser R, Hause B, Boland W, Mithöfer A. Does mycorrhization influence herbivore volatile emission in *Medicago truncatula*?. *Mycorrhiza*, 2010, 20: 89-101.
- [46] Guerrieri E, Lingua G, Digilio M C, Massa N, Berta G. Do interactions between plant roots and the rhizosphere affect parasitoid behaviour?. *Ecological Entomology*, 2004, 29: 753-756.
- [47] Song Y Y, Zeng R S, Xu J F, Li J, Shen X, Yihdego W G. Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal network. *PLoS ONE*, 2010, 5(10): e13324.
- [48] Reidinger S, Eschen R, Gange A C, Finch P, Bezemer T, Martijn. Arbuscular mycorrhizal colonization, plant chemistry, and aboveground herbivory on *Senecio jacobaea*. *Acta Oecologica*, 2012, 38: 8-16.
- [49] Kempel A, Nater P, Fischer M, Kleunen M V. Plant-microbe-herbivore interactions in invasive and non-invasive alien plant species. *Functional Ecology*, 2013, 27(2): 498-508.
- [50] Guerrieri E, Digilio M C. Belowground Mycorrhizal Endosymbiosis and Aboveground Insects: Can Multilevel Interactions be Exploited for a Sustainable Control of Pests? // *Soil Biology — Molecular Mechanisms of Plant and Microbe Coexistence*, 2008. 125-152.

#### 参考文献:

- [1] 王宇涛, 辛国荣, 李韶山. 丛枝菌根真菌最新分类系统与物种多样性研究概况. *生态学报*, 2013, 33(3): 834-843.
- [2] 徐丽娟, 刁志凯, 李岩, 刘润进. 菌根真菌的生理生态功能. *应用生态学报*, 2012, 23(1): 285-292.
- [3] 雷焱, 郝志鹏, 陈保冬. 土著菌根真菌和混生植物对羊草生长和磷营养的影响. *生态学报*, 2013, 33(4): 1071-1079.
- [44] 刘润进, 陈应龙. *菌根学*. 北京: 科学出版社, 2007.