

DOI: 10.5846/stxb201404230807

金樑, 孙莉, 王强, 董梅, 王晓娟, 王茜, 张亮. AM 真菌在草原生态系统中的功能. 生态学报, 2016, 36(3): - .

Jin L, Sun L, Wang Q, Dong M, Wang X J, Wang Q, Zhang L. Functions of arbuscular mycorrhizas in grassland ecosystems. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(3): - .

AM 真菌在草原生态系统中的功能

金 樑^{1,2,*}, 孙 莉², 王 强², 董 梅³, 王晓娟^{1,2}, 王 茜², 张 亮²

1 上海自然博物馆 自然史研究中心, 上海科技馆, 上海 200127

2 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, 兰州 730020

3 云南农业大学 植物保护学院, 昆明 650201

摘要: AM 真菌是土壤生态系统中重要的微生物类群, 能与陆地生态系统中 80% 以上的高等植物建立共生体系。目前, AM 真菌在维持草原生态系统稳定性中的功能已经成为生态学研究热点问题之一。基于此, 本文从植物个体、种群、群落和生态系统等不同层次探究 AM 真菌在维持植物群落多样性和草原生态系统稳定性中的功能。分析发现在个体水平上, AM 真菌对宿主植物具有促生效应、抑制效应或中性效应。在种群水平上, 分析 AM 真菌对不同宿主植物吸收土壤矿质营养的分配和调控策略, 围绕构成草原植被的两大组成成分: 牧草和有毒植物, 论述 AM 真菌对植物种群增长和衰败的调控机制, 并从草原植物群落的物种多样性和稳定性角度, 探讨 AM 真菌与植物群落之间的相关性。在生态系统水平上, 围绕 AM 真菌对草原生态系统的演替和退化草原的修复等展开论述, 以期利用 AM 真菌开展草原生态系统保护和恢复治理提供理论依据, 并对草原菌根生态学领域未来的研究进行展望。

关键词: 丛枝菌根真菌; 草原生态系统; 菌丝体网络; 有毒植物; 群落结构

Functions of arbuscular mycorrhizas in grassland ecosystems

JIN Liang^{1,2,*}, SUN Li², WANG Qiang², DONG Mei³, WANG Xiaojuan^{1,2}, WANG Qian², ZHANG Liang²

1 Natural History Research Center, Shanghai Natural History Museum, Shanghai Science & Technology Museum, Shanghai 200127, China

2 State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, School of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

3 College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi are important soil microorganisms, which can form symbioses with more than 80% of vascular plants in terrestrial ecosystems. It has been demonstrated that AM fungi could improve the growth of host plants through regulation of their physiological and biochemical characteristics. In light of this, AM fungi could regulate plant intra- and inter-specific competition in natural habitats. Recently, using AM fungi to protect plant biodiversity and maintain plant community stability in grassland ecosystems has generated much interest. Here, the functions of AM fungi are discussed at the autecology, population, community and ecosystem levels in order to discover the relationship between AM fungi and host plants. There are three different responses of individual host plants to AM fungi symbiosis, including positive, negative and neutral effects. At the population and community levels, AM fungi could regulate intra- and inter-specific competition by influencing the transportation of nutrients and water among individuals, such as to regulate herbaceous and poisonous plant populations. AM fungi also could maintain plant community structures and plant diversity in grasslands by regulating the plant competition. At the ecosystem level, AM fungi could promote the process of community

基金项目: 国家自然科学基金(31270558); 国家公益性行业(农业)科研专项经费(201203041); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2013-86)

收稿日期: 2014-08-07; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinliang@sstm.org.cn

succession, and thus could be used in bioremediation of damaged ecosystems. This review aims to provide theories and methods for the protection of grassland ecosystems by integrating the uses of AM fungi.

Key Words: arbuscular mycorrhizal fungi; grassland ecosystem; network of mycelium, intra-specific competition; inter-specific competition; community structure

草原是世界上分布范围最广的植被类型之一,约占陆地总面积的 20%,是陆地生态系统的重要组成部分^[1]。当前,由于人类长期的粗放经营,超载过牧,以及对草原不合理的开发利用,使草原植被生物多样性和草原生态系统的稳定性受到严重威胁,草原植物群落结构发生改变。其中,牧草由于丧失竞争能力和更新能力,其所占比例不断降低,而有毒、有害植物所占比例不断增加,在局部地区形成以有毒、有害植物为优势物种的单一种群格局,导致草原退化、沙化现象严重,草原生产力水平不断降低,生态环境恶化,严重威胁着人类的生存和发展。因此,开展受损草原生态系统的恢复和保护具有重要的生态、经济和社会价值。

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhizae, AM)真菌是土壤中重要的微生物类群之一^[2],在自然界中广泛分布,能与陆地生态系统中 80%以上的高等植物建立共生体系^[3],形成菌根结构。菌根共生体作为桥梁联系土壤生态系统和植物,影响土壤肥力的吸收及其在宿主植物间的分配。AM 真菌通过增加宿主植物对矿质元素的吸收和循环,从而促进宿主植物的生长^[4-5]。在此基础上,接种 AM 真菌能够提高宿主植物耐受胁迫生境的能力,如干旱、盐碱、高温等^[6-7]。此外,AM 真菌对植物群落的物种组成也起到重要的调控作用,影响植物群落的多样性和生态系统的生产力,对维持生态系统的稳定具有重要意义。基于此,本研究拟围绕菌根学和草原学的最新研究成果,从个体、种群、群落和生态系统等不同层次,探讨 AM 真菌在草原生态系统中的功能,以期开展草原保护和生态恢复提供理论依据。

1 AM 真菌在个体生态学中的功能

研究发现,AM 真菌可以对草本植物个体的生长产生显著影响,如调节宿主植物对养分和水分的吸收以及循环利用,改变植株的形态,继而影响宿主植物的生长发育及繁殖^[3, 8]。归纳 AM 真菌在个体水平上对不同宿主植物的功能发现,AM 真菌对草本植物并非均为促进效应,而是存在促生、抑制和中性效应三种结果(表 1)。

1.1 AM 真菌的促生效应

前人围绕温带草原和热带草原的研究发现,草原植物群落是由占优势主导地位的菌根营养型草本植物所组成^[9]。在这些草原生态系统中,植被的物种组成丰富,地下土壤生态系统中也蕴藏了丰富的 AM 真菌资源^[3],因此,在自然生境条件下,AM 真菌能够侵染绝大部分的植物,并在植物根际周围形成复杂的菌丝体网络,促进植物的生长。如 van der Heijden 对欧洲钙质草原的研究发现,AM 真菌的存在可以促进当地 75% 的土著植物生长速度加快^[10]。究其原因主要是因为 AM 真菌能够提高宿主植物对土壤中 P、N 等养分的吸收效率^[11]。本研究对国内外学者在野外或温室条件下开展的 19 种草原植物的研究结果进行了统计分析(表 1),发现有 13 例研究结果表明 AM 真菌显著促进了宿主植物的生长,表现为正效应,占总数的 68.4%。分析可能是因为这些研究选择的土壤生态系统多为营养贫乏型,AM 真菌可以与宿主植物的根系形成菌丝体网络,扩大宿主植物从土壤中吸收水分和矿质养分的面积,从而提高了宿主植物对土壤中 P、N 等养分的吸收效率,促进植物的生长^[3]。

1.2 AM 真菌的抑制效应

研究发现,AM 真菌对宿主植物的作用并非均为促进效应^[8, 19]。由表 1 可知,有 3 例研究证实 AM 真菌显著抑制宿主植物的生长,产生负效应,占全部汇总结果的 15.8%,如裂稈草(*Schizachyrium scoparium*)、大须芒草(*Andropogon gerardii*)、丝状剪股颖(*Agrostis capillaris*)等。分析其原因可能为:在自然生境中,并非所有

的植物均能与 AM 真菌建立共生关系,有部分莎草科、苋科、灯心草科、藜科、石竹科等物种不能与 AM 真菌形成菌根结构或不能从菌根共生体中获取有益成分,它们属于非菌根营养型的植物^[8],约占全部陆生高等植物的 3%^[20]。当这些物种与 AM 真菌生长在一起时,由于 AM 真菌自身必须依赖宿主植物为其提供光合产物以维持存活与生长,因而 AM 共生体的存在反而会抑制这些植物的生长发育,从而产生消极作用。另一种可能的原因是虽然有些植物物种可以与 AM 真菌建立共生体,但在这些共生体系中,AM 真菌通过地下菌丝体网络向宿主植物转运的矿质营养远远小于其从宿主植物索取的养分资源,从而导致抑制效应的产生,如 Mariotte *et al.*发现在宿主植物单一栽培条件下,接种根内球囊霉 (*Glomus intraradices*) 可以抑制宿主植物药用蒲公英 (*Taraxacum officinale*)、蓍 (*Achillea millefolium*) 的生长^[19]。第三,可能是因为 AM 真菌与宿主植物之间的共生效应受环境条件的限制,功能没有得到正常发挥,而转变为寄生效应的缘故。

表 1 AM 真菌对不同植物生长的影响

Table 1 Effects of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on the growth of different plants

宿主植物 Host plant	接种效应 Effects of AM colonization	测量指标 Determining data	试验条件 Experiment conditions	参考文献 References
小车前 <i>Plantago minuta</i>	+ 0	Sh R	盆栽	[12]
臭根子草 <i>Bothriochloa bladhii</i>	+	BM	田间	[13]
裂稈草 <i>Schizachyrium scoparium</i>		BM	田间	[13]
大须芒草 <i>Andropogon gerardii</i>		BM	田间	[13]
尖喙牻牛儿苗 <i>Erodiun oxyrhynchum</i>	+ 0/+	Sh R	盆栽 盆栽	[12]
胜红蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	+	BM	盆栽	[14]
两耳草 <i>Paspalum conjugatum</i>	+	BM	盆栽	[14]
异型莎草 <i>Cyperus difformis</i>	0	BM	盆栽	[14]
毛蓼 <i>Polygonum barbatum</i>	0	BM	盆栽	[14]
匍匐芒柄草 <i>Ononis repens</i>	+	BM	田间	[15]
挪威鼠麴草 <i>Gnaphalium norvegicum</i>	0/+	BM	田间	[16]
长叶车前 <i>Plantago lanceolata</i>	/+	BM	田间	[15,17]
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	/+	BM	盆栽	[18]
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	/+	BM	盆栽	[18]
直立雀麦 <i>Bromus erectus</i>	0	R	盆栽	[10]
丝状剪股颖 <i>Agrostis capillaris</i>		BM	田间	[15]
羽状短柄草 <i>Brachypodium pinnatum</i>	0	BM	盆栽	[10]
阿尔泰针茅 <i>Stipa krylovii</i>	+	BM	盆栽	[18]
夏枯草 <i>Prunella vulgaris</i>	+	BM	盆栽	[19]

+, 显著正效应; 0, 无影响; -, 显著负效应; BM (Biomass), 生物量; Sh (Shoot biomass), 地上部分生物量; R (Root biomass), 地下部分生物量

1.3 AM 真菌对植株生长的中性效应

在 AM 真菌对植物的生长效应方面,也有部分研究发现 AM 真菌对宿主植物生长没有明显的调节作用,接种 AM 真菌和对照处理之间的差异不显著(见表 1),如 AM 真菌与异型莎草 (*Cyperus difformis*)、毛蓼 (*Polygonum barbatum*)、直立雀麦 (*Bromus erectus*)、羽状短柄草 (*Brachypodium pinnatum*) 等的共生效应,既没有显著的正效应,也没有显著的负效应,这可能是由于在水肥条件较好的生境条件下,宿主植物依靠自身的根毛、毛细根等根系吸收系统,能够从土壤中获取足够其生长所需的水分和矿质元素,而无需 AM 真菌菌丝体的帮助,植物体对菌根结构的依赖性较弱,导致 AM 真菌与宿主之间的共生效应不显著^[21]。另外一种可能的原因:在自然条件下,一种 AM 真菌可以与多种宿主植物共生,而一株宿主植物也可以同时与多种 AM 真菌共生,其中一些 AM 真菌与宿主植物的关系是互惠共生,而另一些 AM 真菌与宿主植物的关系则为寄生关系,二

者相互抵消,导致对宿主植物的生长没有表现出显著影响^[19, 22]。

2 AM 真菌对植物种群的调控

在种群水平上,AM 真菌通过地下菌丝体网络对同种或异种植物不同个体间的水分、矿质营养等资源进行再分配,进而对植物种内和种间竞争产生调节作用,使菌根营养植物表现出不同于非菌根营养植物的种群效应^[23]。

2.1 对牧草种群的影响

牧草在草地生态系统中占据极其重要的地位,是草地生态系统中最为重要的组成部分。维持牧草种群的稳定是保障草地生态系统稳定的前提和基础。

AM 真菌作为土壤生态系统的一类共生微生物,其对牧草种群的稳定性和多样性具有非常重要的作用,主要表现为提高牧草种群的高度、盖度和丰富度,增强其抗逆特性,加速牧草种群的更新、提高牧草的生产力等^[3, 7]。分析其原因可能为在草原生态系统中,由于生境条件的异质性,同一物种相邻的不同植株中,可能有些植株生长的微环境资源丰富,矿质营养充足,而另外一些植株生长的微环境矿质营养贫乏,则生长在不同微环境中的植株之间可以利用根外菌丝体网络将养分和光合产物从一株宿主植物转移运输到另一株宿主植物^[24],以促进整个种群的生长和繁衍,是自然条件下植物种群维持稳定的一种重要机制。如我国内蒙古草原的主要牧草之一:羊草(*Leymus chinensis*)在接种 AM 真菌之后能显著提高对土壤中 P、N 的吸收,促进自身的生长发育,增加种群的数量和质量^[25]。Zhen *et al.*对羊草和阿尔泰针茅(*Stipa krylovii*)的研究也表明,接种 AM 真菌能够促进羊草和阿尔泰针茅幼苗的建植,提高羊草幼苗从菌丝体网络吸收矿质营养的能力,对羊草幼苗表现出积极的菌根学效应^[18]。同时从成株植物体内运输更多的光合产物至幼年植株,使幼株获得更多的收益而快速发育,进而加速种群的更新^[26]。此外,从成年植物根系辐射生长出的根外菌丝体网络也可以通过其他方式促进幼龄植株的建植和种群的更新,如提供 K、Zn、Cu 等营养成分^[3]。但在土壤养分含量充足的条件下,研究发现土著 AM 真菌也可以显著抑制羊草的生长,限制其对养分的吸收,这可能是由于羊草依靠自身的根系即可吸收到充足的矿质营养和水分的缘故,在此条件下,AM 真菌和羊草之间的关系由互惠共生逐渐转变成偏利共生,因此菌根对羊草的生长没有产生显著的促进作用^[27]。

在草原生态系统中,由于不同的牧草与 AM 真菌的共生效应不同,因而导致牧草种群的数量和组成发生变化。Wilson & Hartnett 对美国高草草原的研究发现,暖季型禾本科植物对 AM 共生体的依赖性强的于冷季型禾本科植物^[28]。在与暖季型禾本科植物共生时,AM 真菌菌丝体能够深入到植物根系不能到达的土壤中,吸收该处的水分或移动性较差的矿质营养,再通过 AM 真菌的菌丝体网络传输给暖季型禾本科植物利用,从而促进暖季型禾本科植物的生长。反之,对于冷季型禾本科植物而言,其对 AM 真菌的依赖性较弱,AM 真菌不易侵染其植物根系,不能将土壤中的矿质元素吸收、运送到冷季型禾本科植物体内,从而对暖季型禾本科植物与冷季型禾本科植物之间的竞争平衡产生显著影响。因此,菌根依赖性强的暖季型禾本科植物可以获得较大的相对竞争优势^[29],密度与盖度随之增加,之后逐渐成为优势物种。反之,冷季型禾本科植物获取水分和营养的能力较弱,生长受限,种群数量逐渐减少,表现为草原生态系统中的生物多样性组成发生改变^[29]。

此外,在草原生态系统中,草食动物(大型哺乳动物)的采食行为(选择性采食)和非食草活动,例如,粪和尿的排泄、打滚、踩踏和摩擦均能够影响植物种群的组成和数量;而植物种群的改变又能影响 AM 真菌群落的组成^[30]。

2.2 对有毒植物种群的影响

研究发现,草原生态系统中有毒植物的种群随着牧草种群的萎缩而逐渐扩展和蔓延。其中有毒植物通过与牧草竞争地上生长空间、光照、土壤养分等条件,必然对牧草的生长和繁殖产生一定的消极影响。因此,探讨 AM 真菌对草原有毒植物的生态学功能具有重要意义。Jin *et al.*研究证实 AM 真菌能够抑制草原有毒植物黄帚囊吾(*Ligularia virgaurea*)种群的生长,促进牧草的建植。分析其原因可能为黄帚囊吾等有毒植物可以分

泌次生代谢产物,对其他植物产生他感作用,也同时对共生的 AM 真菌产生抑制效应,导致二者之间的共生关系减弱,AM 真菌对其无促生效应,但 AM 真菌的存活仍然需要消耗黄帚橐吾合成的光合产物,从而对其产生寄生效应,使黄帚橐吾植株生物量降低。而禾本科植物对 AM 真菌没有抑制效应,菌丝体网络吸收的土壤养分资源更多的分配给禾本科牧草,使牧草的生物量增加^[31]。Grime *et al.* 提出若 AM 真菌菌丝介导的养分传递总是从大型植株传递到小型植株的假设成立^[32],那么所形成的菌丝体网络将会增加有毒植物种群的均匀度^[26]。基于此假设,许多学者开展了相关的研究,结果发现,当不同个体大小的夏枯草(*Prunella vulgaris*)相互竞争时,丛枝菌根的形成有利于大个体夏枯草的生长^[33],说明 AM 真菌能增加夏枯草种群内个体大小的不整齐性^[34],这与 Grime 提出的假设截然相反。分析原因可能为 AM 真菌在向宿主植物提供水分和矿质营养时,也需要宿主植物为其提供光合产物,个体较大的植株由于其光合能力强,因而可以向 AM 真菌提供更多的光合产物,反之,也进一步促进和加强了其与 AM 真菌之间的共生关系,导致 AM 真菌菌丝体网络吸收的矿质营养更多的流向个体较大的植株^[35],从而使种间关系发生改变。

3 AM 真菌对草原植物群落的影响及调控

3.1 对草原植物群落多样性的影响

AM 真菌在维持草原植物群落的结构和物种多样性等方面具有极其重要的功能^[15]。研究发现,绝大多数草原生态系统都是由 AM 菌根营养植物占据优势地位,即优势物种多为菌根营养植物^[9]。作为菌根营养植物,AM 真菌共生体的存在对宿主植物在个体、种群水平上的促进效应已经被广泛认可,即根外菌丝可以促进宿主植物提高对土壤中矿质营养和水分的吸收利用。然而仍不清楚的是在一个特定的植物群落里,优势物种是否也能从菌丝体网络里获取最大化的益处?围绕这个问题,目前存在两种截然不同的观点。其一,在有关北美高草草原的研究中发现,AM 真菌促使优势植物物种竞争力的增强,同时导致其他亚优势物种(或伴生物种)竞争力的降低,从而使优势植物 C₄ 禾草能够从菌根共生体中获取最大化的收益^[29],提高其相对竞争力,表明 AM 真菌可以通过促进优势植物物种的生长,导致高草草原植物群落多样性的降低。在澳大利亚一些以一年生植物为主的草原植物群落中也获得了类似的结果,那些菌根依赖性高的优势植物物种在使用杀真菌剂的处理中,由于 AM 真菌的共生效应被抑制,导致其生长减慢。与此同时,那些亚优势物种的竞争力却得到增强,最终导致该植物群落的多样性增加,从反面证明 AM 真菌的存在有利于优势物种的生长^[36]。其二,在欧洲钙质草原的研究则呈现出完全相反的结果^[37]。AM 真菌通过提高亚优势物种的相对竞争力,间接导致优势物种相对竞争力的降低,进而使亚优势物种(如豆类植物)从菌根共生体中获取相对更多的营养物质,而优势植物物种如禾草类植物的生物量并没有得到提高,甚至产生了显著降低^[15]。为何在草原生态系统中会出现两个观点完全相左的现象?其生态学机理尚待深入研究。

AM 真菌能够导致土壤阳离子较低的交换能力,促使土壤氮素有效性提高^[38],加剧氮素的富集,最终使植物生产力增加、植物物种丰富度升高,提高草原植物群落的多样性^[37]。接种 AM 真菌后,优势物种和亚优势物种会产生不同的响应^[39-40],从而影响植物在草原生态系统里的优势等级。不同优势等级的宿主植物之间通过菌丝体网络的相互作用,使伴生物种或稀有物种能够在群落中生存下来。

根据 AM 真菌可以形成从共生到寄生的连续效应体系,AM 真菌对草原植物群落中宿主植物的影响可能存在如下机理:优势植物物种和伴生植物物种对 AM 真菌依赖性强弱不同,菌根依赖性较强的植物物种在互利共生作用中竞争力更强,说明植物的优势物种和伴生物种对 AM 真菌的相对灵敏度决定了草原植物群落的物种组成和优势等级^[41]。如果伴生植物物种对 AM 真菌的依赖性较强,则优势等级趋于平等,从而促进草原植物群落的物种多样性增加。相反,如果优势植物物种的菌根依赖性较强,而伴生植物物种的菌根依赖性较弱,则由于对 AM 真菌的响应不同,植物的优势等级将趋于不同,因此导致草原植物群落中的物种多样性减少。Yao *et al.* 发现 AM 真菌没有促进草原生态系统中优势物种胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)、两耳草(*Ageratum conyzoides*)的生长,相反促进伴生物种异型莎草(*Cyperus difformis*)、毛蓼(*Polygonum barbatum*)的生

长^[14],同样 Mariotte *et al.*也证实 AM 真菌能够提高伴生植物物种夏枯草 (*Prunella vulgaris*) 和蓍 (*Achillea millefolium*) 的相对竞争力,促进它们的生长^[19],而降低优势物种药用蒲公英 (*Taraxacum officinale*) 和丝状剪股颖 (*Agrostis capillaris*) 的相对竞争力,抑制它们的生长发育。以上研究证实不同植物物种的菌根依赖性差异是导致生态系统物种多样性改变的主要原因之一。当优势植物物种对 AM 真菌的依赖性比伴生植物物种小时,群落中的植物优势等级可能会趋于平等,进而使草原植物群落多样性增加,反之则降低。综上所述,AM 真菌对草原生态系统中植物群落的物种组成具有显著的调节能力。

3.2 对草原植物群落稳定性的影响

由于 AM 真菌没有严格的宿主专一性,因此被 AM 真菌侵染的植物根系可以通过根外菌丝进一步侵染邻近的其他草本植物。AM 真菌通过在土壤中形成菌丝桥将不同的植物物种紧密联系在一起,而 C、N、P 等矿质营养通过菌丝桥在不同植物物种间进行转移和分配可能是 AM 真菌调节草原植物群落稳定性的重要原因之一^[42]。由于 AM 真菌菌丝桥的存在,草原植物群落中不同植物物种间共享的菌丝桥可双向传递光合产物和营养物质,导致不同植物物种之间可以相互补充、相互促进,竞争关系减弱^[13],如在北美高草草原的研究中,AM 真菌的存在可以降低 C₄ 草本植物(暖季型草)的相对竞争力,促进非禾本科植物的生长和建植,降低 C₄ 植物的优势度,使不同类型的草本植物能够在同一空间范围内共同生活,进而调节草原植被群落的稳定性^[34]。Yang *et al.*对内蒙古草原的研究发现,AM 真菌与土壤中 P 的可利用性通过对植物物种和功能群的补偿性调控,进而影响草原生态系统的第一性生产^[43]。

4 AM 真菌对草原生态系统的调控作用

4.1 对草原生态系统演替的作用

研究表明土壤微生物能够对草原植物群落的演替产生作用^[12, 44],其中,AM 真菌对草原生态系统的次生演替以及物种多样性保护具有重要的生态学功能^[45-46]。Janos 发现植物的菌根依赖性与植被的演替阶段相关^[47]。研究表明,演替早期阶段植物的菌根依赖性比演替晚期的植物菌根依赖性小。在模拟外界生态环境的试验中发现,单独接种 AM 真菌会降低草原生态系统演替早期植物群落总的地上生物量^[48],暗示了 AM 真菌对草原生态系统演替早期的植物具有一定的消极作用,究其原因可能是演替早期的植物如阿伯拉草 (*Apera spica-venti*),比演替晚期的植物如丝状剪股颖 (*Agrostis capillaris*)、紫羊茅 (*Festuca rubra*) 的菌根依赖性小,因此从菌丝体网络中获取的营养物质相对较少^[37]。此外,研究也发现在演替早期植物群落中的长叶车前 (*Plantago lanceolata*) 菌根侵染率比演替晚期植物群落里的长叶车前菌根侵染率低。AM 真菌通过选择性的抑制演替早期的优势植物物种,导致那些适合于演替晚期的伴生物种的相对优势度增加,从而促进了生态系统的次生演替^[48-49]。同样,在人工模拟的生态系统中也发现,演替早期的植物物种(如 *Apera spica-venti*) 对 AM 真菌有着消极的反馈,而演替中期的植物物种(如 *Bromus hordeaceus*、*Hypochaeris radicata*) 则表现为中性效应,没有显著影响。但演替后期的植物物种(如 *Nardus stricta*、*Arnica montana*) 则产生了积极的反馈,并且这种积极的反馈在演替后期的植物群落中表现非常显著^[44]。究其原因,可能为以下两个原因:一是草原生态系统演替早期的植物物种生长速度快、防御性低,植物生长繁殖的策略是以拓展新生境、耐受不利的生境条件为目标,植物种类少,生态位空间大、植物种内和种间竞争弱,植物类型多以一年生草本植物为主,与 AM 真菌共生关系弱。而演替晚期的植物生境条件较好,植物种类较多,植物种间和种内竞争激烈,因而植物更多的依赖于 AM 真菌等共生关系以提高其相对竞争力,植物类型以多年生植株为主。另一方面,在野外自然环境里,AM 真菌的数量在生态系统演替早期阶段比较低,而在演替晚期阶段较高^[50]。演替早期的植物对 AM 真菌的依赖性小,缺乏积极响应。而演替晚期的植物对 AM 真菌的共生有着积极的反馈,主要是由于植物根际周围 AM 真菌的积累^[51],且演替晚期的植物能够产生大量的根毛,这些根毛比演替早期阶段植物的根毛更敏感,这可能是一种吸引更多 AM 真菌共生的策略^[52]。由此可知 AM 真菌侵染的模式在生态系统演替早期和演替晚期阶段存在显著差异^[44]。

4.2 对退化草原的影响

草原生态系统的退化主要有土壤退化和植被退化两种,其中,土壤退化直接导致植被的退化。草原植物通过菌根共生体与土壤密切联系,本研究主要从 AM 真菌对土壤退化和植被退化的影响两个方面进行阐述。

4.2.1 对土壤退化的修复作用

AM 真菌的菌丝在稳定土壤结构的过程中发挥了重要的作用,主要利用其大量的根外菌丝体对土壤颗粒进行物理性缠绕产生作用,使土壤聚集成团块。Avio *et al.* 研究证实 AM 真菌的菌丝体长度和菌丝密度与土壤团聚体存在密切的相关性^[53],表明 AM 真菌可以通过形成广泛而密集的根外菌丝体网络将土壤小团聚体聚合形成比较稳定的土壤大团聚体,从而对土壤结构的稳定性产生直接作用^[54]。其次通过 AM 真菌菌丝的降解,在土壤中分泌、沉积与土壤相关的不溶性疏水糖蛋白—球囊霉素(glomalin),有效的阻止水分和土壤有机离子的解离^[55-56],从而将土壤中的营养物质和水分固定,提高土壤聚合物的稳定性^[56-57]。叶佳舒等证实 AM 真菌能够显著影响土壤大团聚体(>2 mm)的数量,其中以根内球囊霉(*Glomus intraradices*)的影响最为显著,同时提高土壤中球囊霉素的总含量^[58]。另外 AM 真菌还可通过分泌酸性磷酸酶、碱性磷酸酶等物质活化土壤中的 N、P 等矿质元素,提高土壤资源的可利用性^[59],从而促进植物细根、毛细根的增加,进一步加强土壤团聚体的形成。

最新的研究表明,AM 真菌与固氮菌(nitrogen-fixing bacteria)之间也存在协同作用,它们不仅可以调节高草草原植物群落的组成、多样性以及生产力^[60],还能够使固氮植物通过两者之间的协同作用充分吸收土壤养分,防止土壤矿质养分的流失^[61]。另外也可以改善土壤的团粒结构和水分条件,使土壤的有机质含量和土壤 pH 值发生变化。综上所述,AM 真菌不仅可以缓解对土壤环境的破坏,还可以提高土壤生产力,从而对退化草原土壤生态系统具有一定的修复作用。

4.2.2 对退化植被的修复作用

由于人类的干扰,草原生态环境日益恶化,草本植物从土壤中获取养分的能力不断减弱,导致草原生态系统在局部形成退化,如果不加以治理,其退化程度和面积将不断增加。基于此,目前利用 AM 真菌开展退化草原恢复与治理的研究不断增多,取得了如下成果:

首先,AM 真菌作为连接草本植物和土壤的桥梁,能够改变植物根系的形态和结构,提高草本植物对外界胁迫生境的耐性和抗性。通过 AM 真菌菌丝体提高草本植物对土壤水分和矿质养分的吸收能力,从而调节草本植物的水分代谢及其抗旱性能^[62]。其次,在盐碱化草原中,AM 真菌能够侵染草本植物的根系,通过根外菌丝的延伸扩大植物根系的吸收表面积,保证宿主植物在局部养分耗尽的情况下能够通过菌丝体的生长,吸收土壤中其它位置的营养物质^[60, 63],从而提高宿主植物对养分的吸收效率,改善植物在胁迫生境中的生长^[64]。第三,AM 真菌菌丝体网络能够改变植物的共生特性,降低 Na^+ 和 Cl^- 对草本植物的毒害作用,从而提高宿主植物的耐盐性。唐明等在内蒙古草原盐碱土壤条件下研究发现,一些不易与 AM 真菌形成菌根共生体的草本植物也能被 AM 真菌侵染,如莎草科的寸草薹(*Carex duriuscula*)、藜科的盐角草(*Salicornia europaea*),以及盐爪爪(*Kalidium foliatum*)等,从而提高了这些植物在生态系统中的存活率^[65]。在松嫩平原的盐碱化草原中,摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)和地球囊霉(*G. geosporum*)也可以提高地表植被的耐盐碱性^[66]。第四,AM 真菌能在一定程度上提升草本植物的抗病虫能力,其主要机理是通过与病原菌竞争植物根系的侵染位点,从而抑制病原菌对宿主植物的入侵。另外,AM 真菌通过改善土壤的理化性质也能间接地使非菌根营养植物能够从改善后的土壤结构中获取自身生长所需的营养物质,从而对退化草原的修复产生积极的效应。

5 展望

目前,在草原生态系统中有关 AM 真菌对草原生态系统的功能主要集中在探究 AM 真菌对某一种或几种宿主植物的个体生长、种内或种间竞争等方面,而有关植被群落对 AM 真菌响应的研究相对较少。基于此,为了更好的利用 AM 真菌保护草原生态系统的稳定性,尚需深入开展相关研究:

1) 开展草原土壤生态系统中 AM 真菌多样性的调查,应用分子生物学技术鉴定草原生态系统中的 AM 真菌种类,对主要优良牧草类型进行高效菌种的筛选及其接种技术的研究。探究 AM 真菌在自然条件下的生理变化过程,为退化草原生态系统的恢复和合理利用提供科学依据。其次,保护草原生态系统中 AM 真菌的多样性,以期达到减缓天然草原的退化,保持草原植物群落的稳定性和生产力,实现天然草原的可持续发展和利用。

2) 通过室内和野外相关试验探究草原生态系统中不同 AM 真菌相互协同的机制,分析优良牧草、有毒植物与不同 AM 真菌的共生机制,揭示 AM 真菌与草原植物群落多样性和稳定性维持机制之间的相关性。

3) 设计多因子分析比较试验,探究草原生态系统中不同生物因子(如放牧、昆虫、鼠类以及微生物等)对 AM 真菌生理生态功能的调控作用,研究 AM 真菌与其他生物之间的互作及其作用机理。

4) 目前人工培植的 AM 真菌种类较多,但有关人工接种的 AM 真菌是否能够适应天然草原的生境? 外来引入 AM 真菌与土著 AM 真菌之间是否存在竞争或协同关系? 尚需要深入研究,因此探索适宜天然草原的 AM 真菌接种方法与 AM 真菌菌剂,充分利用草原生态系统中的 AM 真菌资源是个亟待解决的科学问题。

参考文献 (References):

- [1] Huygh C. New utilizations for the grassland areas and the forage plants; what matters. *Forages*, 2010, 203: 213-219.
- [2] Fitter A H, Helgason T, Hodge A. Nutritional exchanges in the arbuscular mycorrhizal symbiosis; implications for sustainable agriculture. *Fungal Biology Reviews*, 2011, 25(1): 68-72.
- [3] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*. London: Academic Press, 2010.
- [4] Li H Y, Smith S E, Holloway R E, Zhu Y G, Smith F A. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses. *New Phytologist*, 2006, 172(3): 536-543.
- [5] Subramanian K S, Santhanakrishnan P, Balasubramanian P. Responses of field grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal colonization under varying intensities of drought stress. *Scientia Horticulturae*, 2006, 107(3): 245-253.
- [6] Wu Q S, Zou Y N, He X H. Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings under salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32(2): 297-304.
- [7] Jahromi F, Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano J M. Influence of salinity on the in vitro development of *Glomus intraradices* and on the in vivo physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. *Microbial Ecology*, 2008, 55(1): 45-53.
- [8] Hoeksema J D, Chaudhary V B, Gehring C A, Johnson N C, Karst J, Koide R T, Pringle A, Zabinski C, Bever J D, Moore J C, Wilson G W T, Klironomos J N, Umbanhowar J. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters*, 2010, 13(3): 394-407.
- [9] Birgander J, Rousk J, Olsson P A. Activity of temperate grassland plants and symbiotic fungi during the winter-implications for community structure and carbon cycling in a changing climate. *Nordic Journal of Botany*, 2012, 30(5): 513-521.
- [10] van der Heijden M G A. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology Letters*, 2004, 7(4): 293-303.
- [11] Fellbaum C R, Gachomo E W, Beesetty Y, Choudhari S, Strahan G D, Pfeffer P E, Kiers E T, Bücking H. Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(7): 2666-2671.
- [12] 陈志超, 石兆勇, 田长彦, 冯固. 接种 AM 真菌对短命植物生长发育及矿质养分吸收的影响. *植物生态学报*, 2008, 32(3): 648-653.
- [13] McCain K N S, Wilson G W T, Blair J M. Mycorrhizal suppression alters plant productivity and forb establishment in a grass-dominated prairie restoration. *Plant Ecology*, 2011, 212(10): 1675-1685.
- [14] Yao Q, Zhu H H, Hu Y L, Li L Q. Differential influence of native and introduced arbuscular mycorrhizal fungi on growth of dominant and subordinate plants. *Plant Ecology*, 2008, 196(2): 261-268.
- [15] van der Heijden M G A, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296-310.
- [16] Pietikäinen A, Kytöviita M M. Defoliation changes mycorrhizal benefit and competitive interactions between seedlings and adult plants. *Journal of Ecology*, 2007, 95(4): 639-647.
- [17] Sabais A C W, Eisenhauer N, König S, Renker C, Buscot F, Scheu S. Soil organisms shape the competition between grassland plant species.

- Oecologia, 2012, 170(4): 1021-1032.
- [18] Zhen L, Yang G, Yang H J, Chen Y L, Liu N, Zhang Y J. Arbuscular mycorrhizal fungi affect seedling recruitment: a potential mechanism by which N deposition favors the dominance of grasses over forbs. *Plant and Soil*, 2014, 375(1/2): 127-136.
- [19] Mariotte P, Meugnier C, Johnson D, Thébault A, Spiegelberger T, Buttler A. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce the differences in competitiveness between dominant and subordinate plant species. *Mycorrhiza*, 2013, 23(4): 267-277.
- [20] 刘润进, 李晓林. 丛枝菌根及其应用. 北京: 科学出版社, 2000: 8-25.
- [21] Smith F A, Grace E J, Smith S E. More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 2009, 182(2): 347-358.
- [22] Veiga R S L, Faccio A, Genre A, Pieterse C M J, Bonfante P, van der Heijden M G A. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(11): 1926-1937.
- [23] van der Heijden M G A, Wiemken A, Sanders I R. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 569-578.
- [24] Walder F, Niemann H, Natarajan M, Lehmann M F, Boller T, Wiemken A. Mycorrhizal networks: common goods of plants shared under unequal terms of trade. *Plant Physiology*, 2012, 159(2): 789-797.
- [25] 石伟琦, 丁效东, 张士荣. 丛枝菌根真菌对羊草生物量和氮磷吸收及土壤碳的影响. *西北植物学报*, 2011, 31(2): 357-362.
- [26] Koide R T, Dickie I A. Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant and Soil*, 2002, 244(1/2): 307-317.
- [27] 雷垚, 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.
- [28] Wilson G W T, Hartnett D C. Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tallgrass prairie microcosms. *American Journal of Botany*, 1997, 84(4): 478-482.
- [29] Hartnett D C, Wilson G W T. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology*, 1999, 80(4): 1187-1195.
- [30] Ba L, Ning J X, Wang D L, Facelli E, Facelli J M, Yang Y N, Zhang L C. The relationship between the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and grazing in a meadow steppe. *Plant and Soil*, 2012, 352(1/2): 143-156.
- [31] Jin L, Zhang G Q, Wang X J, Don C Y, Chen M, Lin S S, Li Y Y. 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*, 2011, 55(1): 29-38.
- [32] Grime J P, Mackey J M L, Hillier S H, Read D J. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 1987, 328(6129): 420-422.
- [33] Moora M, Zobel M. Effect of arbuscular mycorrhiza on inter-and intraspecific competition of two grassland species. *Oecologia*, 1996, 108(1): 79-84.
- [34] Facelli E, Facelli J M. Soil phosphorus heterogeneity and mycorrhizal symbiosis regulate plant intra-specific competition and size distribution. *Oecologia*, 2002, 133(1): 54-61.
- [35] Heinemeyer A, Ineson P, Ostle N, Fitter A H. Respiration of the external mycelium in the arbuscular mycorrhizal symbiosis shows strong dependence on recent photosynthates and acclimation to temperature. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 159-170.
- [36] O'Connor P J, Smith S E, Smith F A. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 209-218.
- [37] van der Heijden M G A, Streitwolf-Engel R, Riedl R, Siegrist S, Neudecker A, Ineichen K, Boller T, Wiemken A, Sanders I R. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytologist*, 2006, 172(4): 739-752.
- [38] Clark C M, Cleland E E, Collins S L, Fargione J E, Gough L, Gross K L, Pennings S C, Suding K N, Grace J B. Environmental and plant community determinants of species loss following nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 2007, 10(7): 596-607.
- [39] Yao Q, Zhu H H, Zeng R S. Role of phenolic compounds in plant defence: Induced by arbuscular mycorrhizal fungi. *Allelopathy Journal*, 2007, 20(1): 1-14.
- [40] Karanika E D, Mamolou A P, Alifragis D A, Kalburtji K L, Veresoglou D S. Arbuscular mycorrhizas contribution to nutrition, productivity, structure and diversity of plant community in mountainous herbaceous grassland of northern Greece. *Plant Ecology*, 2008, 199(2): 225-234.
- [41] Urcelay C, Díaz S. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters*, 2003, 6(5): 388-391.
- [42] Read D J. Plant-microbe mutualisms and community structure // *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer, 1994, 99: 181-209.
- [43] Yang G W, Liu N, Lu W J, Wang S, Kan H M, Zhang Y J, Xu L, Chen Y L. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and soil phosphorus availability influences plant community productivity and ecosystem stability. *Journal of Ecology*, 2014, 102(4): 1072-1082.

- [44] Kardol P, Martijn Bezemer T, van der Putten W H. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, 2006, 9(9): 1080-1088.
- [45] Smith M D, Hartnett D C, Wilson G W T. Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia*, 1999, 121(4): 574-582.
- [46] Brundrett M C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 2009, 320(1/2): 37-77.
- [47] Janos D P. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 1980, 12(2): 56-64.
- [48] Mammitzsch L, Teply A, Wurst S. Effects of earthworms and arbuscular mycorrhizal fungi depend on the successional stage of a grassland plant community. *Plant Ecology*, 2012, 213(4): 675-683.
- [49] De Deyn G B, Raaijmakers C E, Zoomer H R, Berg M P, De Ruiter P C, Verhoef H A, Bezemer T M, van der Putten W H. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature*, 2003, 422(6933): 711-713.
- [50] Olsson P A. Signature fatty acids provide tools for determination of the distribution and interactions of mycorrhizal fungi in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 1999, 29(4): 303-310.
- [51] Ehrenfeld J G, Ravit B, Elgersma K. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources*, 2005, 30(1): 75-115.
- [52] Zangaro W, Nishidate F R, Camargo F R S, Romagnoli G G, Vandressen J. Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 2005, 21(5): 529-540.
- [53] Avio L, Pellegrino E, Bonari E, Giovannetti M. Functional diversity of arbuscular mycorrhizal fungal isolates in relation to extraradical mycelial networks. *New Phytologist*, 2006, 172(2): 347-357.
- [54] Siddiky M R K, Kohler J, Cosme M, Rillig M C. Soil biota effects on soil structure: interactions between arbuscular mycorrhizal fungal mycelium and collembola. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 50: 33-39.
- [55] Hallett P D, Feeney D S, Bengough A G, Rillig M C, Scrimgeour C M, Young I M. Disentangling the impact of AM fungi versus roots on soil structure and water transport. *Plant and Soil*, 2009, 314(1/2): 183-196.
- [56] Bedini S, Pellegrino E, Avio L, Pellegrini S, Bazzoffi P, Argese E, Giovannetti M. Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(7): 1491-1496.
- [57] Gadkar V, Rillig M C. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin is a putative homolog of heat shock protein 60. *FEMS Microbiology Letters*, 2006, 263(1): 93-101.
- [58] 叶佳舒, 李涛, 胡亚军, 郝志鹏, 高彦征, 王幼珊, 陈保冬. 干旱条件下 AM 真菌对植物生长和土壤水稳定性团聚体的影响. *生态学报*, 2013, 33(4): 1080-1090.
- [59] Harrison M J. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Microbiology*, 2005, 59: 19-42.
- [60] Jin L, Sun X W, Wang X J, Shen Y Y, Hou F J, Chang S H, Wang C. Synergistic interactions of arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia promoted the growth of *Lathyrus sativus* under sulphate salt stress. *Symbiosis*, 2010, 50(3): 157-164.
- [61] Bauer J T, Kleczewski N M, Bever J D, Clay K, Reynolds H L. Nitrogen-fixing bacteria, arbuscular mycorrhizal fungi, and the productivity and structure of prairie grassland communities. *Oecologia*, 2012, 170(4): 1089-1098.
- [62] Manoharan P T, Shanmugaiah V, Balasubramanian N, Gomathinayagam S, Sharma M P, Muthuchelian K. Influence of AM fungi on the growth and physiological status of *Erythrina variegata* Linn. grown under different water stress conditions. *European Journal of Soil Biology*, 2010, 46(2): 151-156.
- [63] Bingham M A, Biondini M. Mycorrhizal hyphal length as a function of plant community richness and composition in restored northern tallgrass prairies (USA). *Rangeland Ecology & Management*, 2009, 62(1): 60-67.
- [64] García I V, Mendoza R E. Arbuscular mycorrhizal fungi and plant symbiosis in a saline-sodic soil. *Mycorrhiza*, 2007, 17(3): 167-174.
- [65] 唐明, 黄艳辉, 盛敏, 张峰峰, 肖文发. 内蒙古盐碱土中 AM 真菌的多样性与分布. *土壤学报*, 2007, 44(6): 1104-1110.
- [66] 张义飞. 松嫩平原盐碱化草甸丛枝菌根真菌资源及其生态作用的研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2011.