

AM真菌与地上草食动物的互作及其对宿主植物的影响^①

王 昶¹, 王晓娟¹, 侯扶江¹, 常生华¹, 陕海平², 朱彩玲², 金 樑^{1*}

(1 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020; 2 甘南藏族自治州碌曲县草原工作站, 甘肃碌曲 747200)

摘 要: 丛枝菌根是自然生态系统中广泛存在的一种植物根系与菌根真菌的共生体。放牧是草原生态系统的一种重要生态学功能。目前, 关于 AM 真菌和植物的关系, 以及草食动物与植物的相互作用研究已经非常深入, 但有关 AM 真菌-植物-草食动物的多重相互作用研究尚处于发展初期。本文从揭示 AM 真菌-植物-草食动物三者相互作用机理的角度出发, 围绕动物采食作用对 AM 真菌的侵染、孢子群落组成的变化及其作用机理, 丛枝菌根对动物采食行为的影响, 以及植物个体与群落对二者共同作用的响应等方面, 对 AM 真菌-植物-草食动物研究领域最新的成果进行综述, 并在此基础上, 提出 AM 真菌-植物-草食动物相互作用领域未来的研究方向。

关键词: 丛枝菌根真菌; 草食动物; 宿主植物

中图分类号: Q143+.2

丛枝菌根 (arbuscular mycorrhizae, AM) 是自然界中广泛存在的一种植物根系与丛枝菌根真菌形成的一种互惠共生体。菌根共生体的形成, 可以促进宿主植物对 P、N 等土壤矿质元素的吸收, 提高水分利用效率, 促进植物个体的生长, 增强宿主植物的繁殖力和竞争力^[1], 提高植物抗旱、抗重金属污染和抗病的能力^[2]。在种群和群落水平上, AM 真菌通过对不同植物个体之间的菌根营养效应差异, 影响邻株植物之间的竞争与共存^[3], 进而调节植物群落的结构和物种多样性^[4]。AM 真菌在促进植物生长的同时, 也从宿主植物体内获得其生命活动所需的光合产物^[5]。因此, AM 真菌在植物个体、种群、群落和生态系统水平上均具有重要的生态学意义。

草原生态系统是陆地生态系统的重要组成部分, 其最大的经济功能是发展草食畜牧业生产。草食动物通过选择性采食、践踏、排泄物等因子对草原植物群落进行作用, 在物种丰富度、多度和盖度等方面产生影响^[6], 进而改变植物群落的组成与物种多样性。AM 真菌作为广泛分布于自然生态系统中的一类共生体, 可通过一定的方式影响宿主植物和食草动物的相互关系^[7]。反之, 食草动物通过影响植物生长也直接或间接对 AM 真菌的生长发育产生影响^[8]。因而, AM 真

菌和食草动物对草原植物群落的结构和动态变化均具有重要作用, AM 真菌-宿主植物-草食动物之间存在着密不可分的关系^[9]。为了揭示三者之间的生态学关系, 本文围绕近年来 AM 真菌-宿主植物-草食动物的最新研究成果进行综述。

1 草食动物对 AM 真菌生长发育的影响

由于 AM 真菌的生命活动完全依赖宿主植物所固定的光合产物 (AM 真菌消耗宿主植物总光合产物的 10%~20%^[10]), 因此, 动物采食等降低植物光合能力的因素必将对 AM 共生体的结构与功能产生影响。

1.1 对 AM 真菌侵染率的影响

草食动物采食植物地上组织削弱了植物的光合能力, 导致植物体内光合产物的重新分配, 进而影响到依赖于植物提供光合产物为生命活动唯一能源和 C 源的 AM 真菌的生长发育。研究表明, 食草作用可降低植物根系 AM 真菌的侵染率^[11-12], 如重度去叶显著降低了沙生冰草 (*Agropyron desertotrum*) AM 真菌的侵染水平^[11]。然而, Kula 等^[9]、Eom 等^[13]和 Wallace^[14]却指出随着放牧强度的增加, AM 真菌的侵染水平也随之增加, 该论点也在其他的研究中被进一步证实: 在适度和重度放牧强度下, 高草草原上植物根系 AM

①基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目 (2007CB106804)、科技部公益性行业 (农业) 科研专项 (nyhyzx07-022) 和兰州大学引进人才专项基金项目 (582402、582403) 资助。

* 通讯作者 (liangjin@lzu.edu.cn)

作者简介: 王昶 (1979—), 男, 甘肃陇南人, 硕士研究生, 主要从事菌根生态学研究。E-mail: wangchang2005@st.lzu.edu.cn

真菌的侵染水平与未放牧相比较高^[13]。此外,也有研究发现食草作用对 AM 真菌的侵染率没有显著影响^[15]。分析草食动物对 AM 真菌侵染率影响迥异的主要原因可能为不同研究中选取的植物材料不同、食草作用的强度和频率不同,或者是草食动物诱导产生的次生效应的缺失,以及 AM 真菌生理特性和环境的不同^[12, 16-19]产生的结果。Hokka 等^[20]发现人工模拟落叶后梯牧草 (*Phleum pratense*) 根系的侵染率显著增高,而白车轴草 (*Trifolium repens*) 根系的 AM 真菌侵染率没有显著变化,充分表明放牧对 AM 真菌侵染率的影响与宿主植物种类密切相关。鉴于野外采食作用的复杂性,一些研究人员采用人工摘除植物叶片的方法,模拟食草动物对菌根侵染率的作用,也得到了一致的结论^[16]。食草作用(动物采食或人工模拟落叶)的强度直接反映了植物光合组织减少的程度,因此,也是影响食草动物对 AM 真菌作用最关键的因素之一。

此外,AM 真菌对放牧强度的响应与气候因子及侵入的真菌菌丝和根系生长速率有关,季节性的因素直接影响宿主植物的发育阶段和生理活动,对 AM 真菌的侵染率产生显著影响^[21],例如,由于根系的快速生长超过 AM 菌丝体的伸展,AM 真菌的侵染率通常在早春季节较低^[22]。AM 真菌对食草动物的响应也受植物生长阶段的影响,在植物进入生殖时期,采食作用对菌根侵染率具有负效应,食草作用对菌根共生体在特定生长阶段的影响很可能是通过宿主植物调节输送给地下植物根系 C 源的数量来实现的^[23]。

1.2 对 AM 真菌孢子生长发育及群落结构的影响

AM 真菌根外菌丝常常形成圆形或椭圆形、内含储藏性脂肪和光合产物的厚垣孢子,其大小、形状、颜色和壁的构造因种的不同而有所差异。作为 AM 真菌重要繁殖体的孢子同样受到草食动物的影响。草食动物对 AM 真菌孢子的生长发育具有负效应,其主要原因是草食动物的采食减少了植物地上光合组织,削弱了分配给地下根系的光合产物,进而影响孢子的形成与发育,减少孢子的数量。与无放牧相比,过牧压力下植物根际具有较低的 AM 真菌孢子密度和丰富度^[11, 24],原因为重度放牧压力导致地上植物多样性的降低,进而导致 AM 真菌多样性的降低^[25-26]。同时,食草动物的选择性采食作用能够改变宿主植物的群落组成,而植物群落组成的变化同样可改变 AM 真菌的丰富度和多样性。另外,食草动物践踏引起的土壤风蚀和土壤结构的破坏亦可影响 AM 真菌繁殖体数量,特别是在半干旱生态系统中尤为显著^[13, 17]。AM 真菌孢子通过哺乳动物的肠道之后仍能保持活性,部分孢

子的萌发力甚至得到加强。此外,宿主植物对放牧压力的敏感性也决定着 AM 真菌孢子萌发的数量,对放牧耐受力强的植物其根围的 AM 真菌产生的孢子也多^[13, 17]。

1.3 草食动物对 AM 真菌的影响机制

1.3.1 AM 真菌生理特性的不同

AM 真菌广泛存在于各种生境的土壤中,可与陆地生态系统中大多数植物根系形成共生体。AM 真菌与宿主植物之间没有严格的寄主专一性^[27],一种 AM 真菌可同时侵染多种植物;而一种植物也可同时与多种 AM 真菌共生^[28]。在同一生境条件下,多种 AM 真菌聚集在一起形成 AM 真菌群落,受时间和空间变化的影响,AM 真菌群落的组成差异很大^[29]。

不同的 AM 真菌存在不同的生理特性,表现为吸收 P 的能力不同^[30]、侵染速率^[31]和生长速率不同^[32]、在根系中侵染和在土壤中伸展方式不同^[33]、建立和维持根外菌丝体网络的能力不同^[34]、对光合产物胁迫的敏感性不同^[35]、与其他 AM 真菌竞争资源的能力不同^[35]、对全球变化引起的大气 CO₂ 浓度升高的响应不同^[36-37],以及对 C 源的需求不同^[38]。由于这些生理上的差异,不同的 AM 真菌就显示出不同的生长策略^[32, 39],并对宿主植物的生长产生不同的效应^[4, 39-40]。当食草作用引起植物可利用光合产物发生变化时,植物根际不同的 AM 真菌种类必将出现不同的响应机制,是草食动物对 AM 真菌影响的机理之一^[41]。

此外,在极端条件下,植物根际土壤中某一 AM 真菌会从群落竞争中凸现出来,占据优势地位,成为优势物种^[42-43],增加菌根侵染率。地上光合产物的减少(可利用 C 的有效性发生变化)可引起 AM 真菌种类的变化^[43],对 C 需求相对较少的 AM 真菌将获得较强的竞争力,提高侵染率,而对 C 需求较多的类型生长则受到抑制。反之,当存在较多的光合产物可供利用时,对 C 需求较多的 AM 真菌将会在萌发、侵染等方面具有优势,这可能是 AM 真菌应对地上变化的另一策略。

1.3.2 宿主植物体内光合产物分配的变化

草食动物采食植物地上组织,减少了植物光合组织的面积,导致植物体内光合产物的减少,植物为了完成其再生,必将进行光合产物的重新分配(地上茎叶和地下根系),进而影响到以宿主植物光合产物为唯一 C 源的 AM 真菌的生长发育。通过人工摘除宿主植物叶片的模拟放牧试验证实落叶(食草作用)能够改变植物体内 C、N 的分配^[44-45]。一般来说,食草动物采食可诱导植物增加总的同化产物向茎叶的分配比例,降低

植物根系（供根系、菌根、菌根真菌基质外的菌丝生长利用）的分配比例，从而导致 AM 真菌可利用 C 的减少。因此，AM 真菌可能降低对根系的侵染^[14]，以适应光合产物的减少，这可能是以往研究中揭示的 AM 真菌侵染率与草食动物存在负相关关系的主要原因。另一方面，在地下植物根系获取营养物质的能力受到限制时，在反馈效应的作用下，植物调节同化产物向根系转移^[46]。如果地上和地下胁迫同时发生，则在二者之间产生“权衡（trade-off）”。植物通过补偿地下 AM 真菌资源来实现这种“权衡”，在草食作用发生之后，地下 AM 真菌菌丝体网络生活力增强，侵染率提高，进而为宿主植物提供更多的养分和水分。在此条件下，对植物而言，消耗给 AM 真菌的成本（光合产物）低于从菌丝体处获得的收益^[47]。

植物对食草作用的响应也受菌根共生关系的影响。食草作用发生后植物体内资源的分配和生长在菌根和非菌根植物之间不同。AM 真菌对宿主植物光合产物的需求减少了植物地上光合产物的可利用性。同时，食草作用能够改变植物体中 C 从根系到植物根际的释放^[48-50]。研究显示被采食的植物能够诱导根系光合产物的分泌增加^[51]，从而增强根际微生物的活性^[52]，AM 真菌对植物根系的侵染可减少植物根系的分泌物^[53]。

2 AM 真菌对草食动物的影响

目前，关于 AM 真菌对大型食草动物（或哺乳动物）的影响报道较少，这可能与大型食草动物自身的行为模式和生理特点有关，以至于 AM 真菌产生的效果对大型食草动物的影响很难被监测。反之，与大型食草动物相比，食草昆虫更容易受到 AM 真菌的影响，当前相关的研究主要集中在对昆虫的作用方面。

2.1 对草食动物生长发育的影响

由于 AM 真菌能够提高宿主植物 C、N 等营养物质及水分的吸收利用，增强宿主植物与土壤营养物质之间的循环，因而，AM 真菌通过影响宿主植物的生理生化功能^[54]，进而影响宿主植物的品质^[55]，对采食植物的动物产生特定的影响。

AM 真菌的侵染对采食该宿主植物叶片的昆虫的影响包括消极、中性和积极 3 种可能性：①对采食昆虫的消极作用：与非菌根植物相比，食草昆虫在菌根植物上采食较少^[56]。利用豌豆（*Pisum sativum*）和象鼻虫（*Sitona lineatus*）作为实验材料研究发现，菌根共生体的存在降低了食草作用^[23]；②对采食作用的中性作用：如菌根共生体对蝗虫的采食方式没有产生显

著影响^[9]；③对采食昆虫的促进作用：Goverde 等^[7]发现用未接种 AM 真菌的百脉根（*Lotus corniculatus*）枝条喂养兰蝴蝶（*Polyommatus icarus*）幼虫，其死亡率与用混合 AM 真菌处理的和 AM 真菌单独喂养的相比分别高达 1.6 倍和 3.8 倍，此外，经过 11 天之后，用非菌根百脉根喂养的幼虫只达到用菌根百脉根喂养的一半。而且当幼虫用接种了不同 AM 真菌的百脉根材料喂养，其成虫脂肪的含量发生变化^[7]，这对昆虫的生长发育非常重要，因为成虫较高的脂肪含量能提高蝴蝶的生育力和寿命^[57]。分析出现以上结果的机理可能为宿主植物与昆虫采食专一性之间的密切程度不同导致了昆虫的响应不一。近年来，越来越多的研究证明 AM 真菌侵染植物根系能够影响采食昆虫的生长和繁殖^[58]。此外，AM 真菌也可通过提高植物对水分的吸收能力，改善植株水分状况，进而改变植物枝叶表面的小气候而影响食草昆虫的采食与栖息。

AM 真菌对食草作用的影响受多种因素的调控。昆虫的采食方式可影响 AM 真菌和食草昆虫的相互关系。研究发现 AM 真菌和咀嚼式口器的昆虫之间存在负相关关系，与刺吸式口器的昆虫之间存在正相关关系^[56]。此外，AM 真菌群落的组成通过对宿主植物不同的作用而对其与食草动物的相互关系产生影响，甚至在某一特定环境中，AM 真菌群落组成可影响食草昆虫的生活史性状^[7]。同时，AM 真菌对食草昆虫的影响强烈地受到其共生专一性的影响^[59]。利用 AM 真菌对某些食草昆虫的消极作用开展生物防治，可同时起到减少有机农药的使用和增产的双重效果，这对环境保护及农业可持续发展具有极其重要的意义。

2.2 对昆虫行为的影响

AM 真菌的侵染能够影响昆虫（包括食草昆虫、授粉昆虫，拟寄生物）的行为。AM 真菌通过改变宿主植物组织的形态和化学组成影响地上食草动物的行为^[7]，表现为昆虫会减少对其产生消极影响的宿主植物的采食，增加对其具有积极效应的植物的采食^[19]。

首先，AM 真菌的侵染可以影响授粉昆虫对宿主植物的访花行为。Gange 和 Smith^[60]发现菌根能够增加授粉昆虫在矢车菊（*Centaurea cyanus*）上的访花频率。Wolfe 等^[61]也发现，经过火烧的生境中长出的植物，AM 真菌的侵染增加了授粉昆虫对这些植物的访问频率，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^[1, 60]，而昆虫对植物较大的花器的响应更为积极^[62]，因此，增加了昆虫对菌根植物的访花频率。另外，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。

其次, AM 真菌的侵染能够影响宿主植物上寄生生物的行为, 如影响植物地上寄生生物的寄生率^[59]。AM 真菌通过促进植物的生长增加植物地上部分的大小, 从而提高了拟寄生生物寻找寄生植物的效率^[63]。AM 真菌还可影响花外蜜腺的分泌而影响其采食者的行为。许多植物在叶片、茎秆、托叶、苞片等部分都有花外蜜腺, 这种特化腺体分泌富含糖和氨基酸的花外花蜜。花外花蜜的主要作用是吸引具有好斗性的互助共生昆虫前来觅食, 例如蚂蚁, 当这些昆虫获得了食物的同时, 也为其宿主植物提供了防御性, 保护宿主植物免受食草昆虫的侵害^[64], 因而 AM 真菌侵染的植物就会在生态系统中获得更多的存活机会。

2.3 AM 真菌影响草食动物可能的机制

2.3.1 改变宿主植物组织中营养物质含量及其化学成份 AM 真菌对食草动物影响主要通过改变宿主植物的组织化学成分发挥作用。研究表明, AM 真菌可显著地影响宿主植物叶片和根系中的次生代谢物的种类^[1, 7, 56], 其中许多次生代谢物可以抑制草食昆虫的采食行为。迄今为止, 已经发现由于菌根的作用, 诱导宿主植物产生酚类化合物^[65]、萜类化合物^[66]、异黄酮类化合物^[67]等, 这些化合物均对食草昆虫产生消极作用^[68]。其次, 通过影响宿主植物体内次生代谢物的含量, 降低食草动物的采食行为, 改变植物-食草昆虫之间的相互关系。AM 真菌与增加植物叶片中以 C 为基础的植物防御性化合物的含量也有关, 如生物碱, 可以显著减少食草昆虫在宿主植物上的数量^[56, 58]。另外, 菌根植物和非菌根植物体内的一些非结构性糖类物质的含量和表现是不同的^[65, 67], 这些物质对食草动物均具有致毒效应, 从而抑制食草动物的采食。

植物组织中的 C、N、P 等营养元素的含量对食草昆虫的生长发育至关重要。食草昆虫需要利用食物中的营养物质来获得 C 源和能源, 昆虫的行为与食物中可溶性糖的含量、N 的含量存在密切的相关关系。其中, C 和 (或) P 对草食昆虫幼虫具有积极的影响, 因为 C 的含量与影响食草作用的许多植物化学物质的分布和组成有关, 如糖的组成、他感物质、助食素等, 而 P 是食草昆虫生长的重要元素^[69]。因此, 植物组织中的 C、N、P 和水分含量的不同可引起食草动物行为的改变^[69]。AM 真菌的共生可调节植物组织中 C、N、P 和水分含量, 进而对食草昆虫产生影响。研究表明菌根植物上 N、P 和 C 的含量比非菌根植物上的含量高^[7]。一方面, 因为菌根的作用, 降低了植物组织中可利用的光合产物含量, 则食草昆虫的采食

行为将被削弱; 另一方面, 菌根的存在, 可以提高植物组织中 P、N 的含量, 则食草昆虫的采食行为被加强^[56]。但二者之间的关系如何权衡, 尚待深入研究。

其次, 由于 AM 真菌的侵染而导致植物 C/N 比的改变对昆虫的采食作用也有影响。因为 C/N 比对决定植物产生防御性化合物的种类和数量有重要的决定性。C/N 比很可能在决定植物对食草作用的抵抗力方面具有临界点调控的重要作用^[56]。C/N 比平衡假说提出在环境中 C 和 N 的相对可利用性影响以 C 为基础的防御性化合物的产量^[56]。研究发现, 在长叶车前 (*Plantago lanceolata*) 体内, 以 C 为基础的防御性化学物质主要是环烯醚萜、珊瑚木苷和梓醇, 这些化合物对专食性昆虫来说是引诱剂, 而对杂食性草食动物却是一种致毒物质^[70]。进一步研究发现珊瑚木苷、梓醇在 AM 真菌侵染的长叶车前体内含量较高, 长叶车前因为 AM 真菌的侵染, 增加了糖苷化作用, 从而提高了植株防御杂食性草食动物豹灯蛾 (*Arctia caja*) 的采食能力^[56]。

2.3.2 对宿主植物形态结构的影响 AM 真菌能够改变宿主植物的一些形态或性状, 从而影响动物的采食。AM 真菌能够改变有花植物的繁殖策略^[71], 进而影响植物和传粉者之间的相互关系^[62, 72-73]以及它们的动态变化过程^[61]。一般而言, 菌根植物具有较高的生物量, 产生较大的植物个体, 进而可以产生更多的花器官以及较大的花器官, 这种形态的变化增加了昆虫的访花频率^[61]。此外, AM 真菌的侵染也可引起植物叶片结构的变化, 其叶片韧皮部的面积比中间的维管束面积大得多, 而未被 AM 真菌侵染的植物则无此现象, 这些变化将对植物的适口性产生影响, 对动物的采食行为进行调节^[74]。

3 AM 真菌和草食动物互作对植物个体和植物群落的影响

3.1 对植物个体的影响

食草动物对植物地上组织的采食可能对植物地下组织 (根系、AM 真菌及其他生物) 的生长产生不利影响。食草作用会减少植物的光合组织和营养输送, 使植物根系生长缓慢, 导致植物生产力下降, 适合度降低。由于草原植物的根系储存光合产物的能力较弱, 在过度采食条件下, 分配给植物地下光合产物减少, 植物的根系延伸就会放慢, 直至停止生长, 根系的代谢速率下降以至死亡^[75]。因此, 食草作用之后植物的补偿性生长对维持其生命活力极其重要。而植物的补偿性生长能力受许多因素的影响, 包括光照、水分、

营养的可利用性以及邻株植物的竞争等^[76]。由于 AM 真菌具有促进植物获得营养物质的作用,因此能够影响植物的补偿性生长^[77],在一定程度上能够补偿植物地上组织的损失^[13]。

在放牧生态系统中,AM 真菌的一个重要作用就是增强植物对食草作用的耐受能力,减轻食草作用对植物生长的压力^[76]。AM 真菌通过促进采食作用后植物对土壤中营养物质的吸收利用而增强其生命活力。此外,AM 真菌还可通过增加植物的分蘖和匍匐茎的生长来增强对食草动物的耐受能力^[14]。在植物个体水平上,AM 真菌主要是通过提高植物对食草动物的忍耐力和抵抗力而最大限度地维持其生命活力。

3.2 在植物群落水平上的作用

在草原生态系统中,草食动物(大型哺乳动物)的采食行为(生物量的移除和选择性采食)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群落结构^[78],甚至能改变植物种群的组成^[6];而植物群落的改变又能影响 AM 真菌群落的组成。反之,AM 真菌通过影响植物物种的相对多度,而改变植物群落结构和物种多样性^[79]。由于食草动物和 AM 真菌均需要宿主植物提供光合产物,导致二者存在相互竞争,并通过补偿性生长和共生作用产生更为紧密的联系,对植物群落结构产生更为复杂的影响。

同时,食草动物影响植物光合产物的合成及其分配,进而影响 AM 真菌的功能,并对 AM 真菌对植物群落的作用产生进一步的影响^[18, 35, 79]。由于植物群落结构的复杂性和多变形,AM 真菌和草食动物的互动在植物群落水平上的影响更为复杂,其机制尚待深入研究^[79-81]。

4 展望

AM 真菌作为土壤中一类非常重要的微生物类群。目前,虽然已有关于植物-菌根之间的相互关系和植物-草食动物之间相互关系的研究,但它们都是相对独立的开展,只有少数研究涉及到 AM 真菌-宿主植物-草食动物的多重关系^[9],有许多问题尚待深入研究;①以往的研究大多数是在温室或人工模拟的环境下进行,不能反映自然界的复杂性,尚需加强对自然生境的研究;②丛枝是植物和真菌交换物质的场所,它是物质流量最好的指示器,因此可反映互利共生的强度,泡囊指示了 C 的储存,菌根中丛枝和泡囊的比率可以反映 AM 真菌与宿主植物的成本/利益的(cost/benefit)指示^[24],因此,以后研究多重关系时,为了更精确测定植物体内光合产物的流向,可以从丛

枝和泡囊研究入手;③目前大多数研究都是在植物个体水平上选择一两种植物研究食草动物、AM 真菌和宿主植物之间的相互关系,而这与自然生境条件的复杂性差异极大,很难反映自然生态机理,因而需加强在自然植物群落、野外生态系统水平上的研究;④科学技术的日益进步为菌根生态学研究提供了先进的技术和方法,虽然是宏观层面上的研究,但可以利用当今先进的分子生物学方法来分析它们之间的多重关系,这可能是未来菌根生态学的发展方向之一;⑤利用有些 AM 真菌对食草动物(食草昆虫)产生的消极影响来发展生物防治技术,保护环境,提高生物产量;⑥利用有些 AM 真菌能够提高植物的授粉与结实率开展育种研究,发展高效农业。相信随着研究的不断深入,菌根生态学将会对草原植物群落的演替、退化机制提供理论基础;对草原的合理利用、保护及其可持续发展具有重要的意义。

参考文献:

- [1] Koide RT. Mycorrhizal symbiosis and plant reproduction // Kapulnik Y, Douds DD. Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function. Dordrecht: Kluwer Academic, 2000: 19-46
- [2] Newsham KK, Fitter AH, Watkinson AR. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *J. Ecol.*, 1995, 83: 991-1000
- [3] Hetrick BAD, Wilson GWT, Hartnett DC. Relationship between mycorrhizal dependence and competitive ability of two tallgrass prairie grasses. *Can. J. Botany*, 1988, 67: 2608-2615
- [4] van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396: 72-75
- [5] Sylvia DM. Mycorrhizal symbioses // Sylvia DM, Hartel P, Fuhrmann J, Zuberer D. Principles and Applications of Soil Microbiology. New Jersey: Prentice Hall, 1998: 408-426
- [6] Collins SL, Knapp AK, Briggs JM, Blair JM, Steinauer EM. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, 1998, 280: 745-747
- [7] Goverde M, der Heijden MGA, Wiemken A, Sanders IR, Erhardt A. Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of a lepidopteran herbivore. *Oecologia*, 2000, 125: 362-369
- [8] Bardgett RD, Cook R. Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Appl. Soil Ecol.*, 1998, 10: 263-276
- [9] Kula AAR, Hartnett DC, Wilson GWT. Effects of mycorrhizal symbiosis on tallgrass prairie plant-herbivore interactions. *Ecol.*

- Lett., 2005, 8: 61–69
- [10] Jakobsen I, Smith SE, Smith FA. Function and diversity of arbuscular mycorrhizae in carbon and mineral nutrition // van der Heijden MGA, Sanders IR. *Mycorrhizal Ecology*. Heidelberg: Springer, 2002: 75–92
- [11] Bethlenfalvai GJ, Evans RA, Lesperance AL. Mycorrhizal colonization of crested wheatgrass as influenced by grazing. *Agron. J.*, 1985, 77: 233–236
- [12] Trent JD, Wallace LL, Svejcar TJ, Christiansen S. Effect of grazing on growth, carbohydrate pools, and mycorrhizae in winter wheat. *Can. J. Plant Sci.*, 1988, 68: 115–120
- [13] Eom AH, Wilson GT, Hartnett DC. Effects of ungulate grazers on arbuscular mycorrhizal symbiosis and fungal community structure in tallgrass prairie. *Mycologia*, 2001, 93: 233–242
- [14] Wallace LL. Growth, morphology and gas exchange of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Panicum coloratum* L., a C4 grass species, under different clipping and fertilization regimes. *Oecologia*, 1981, 49: 272–278
- [15] Walling SZ, Zabinski CA. Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunchgrasses and an invasive forb. *Appl. Soil Ecol.*, 2005, 32: 111–117
- [16] Gehring CA, Whitham TG. Interactions between aboveground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *Trends Ecol. Evol.*, 1994, 9: 251–255
- [17] Allen MF, Richards JH, Busso CA. Influence of clipping and soil water status on vesicular-arbuscular mycorrhizae of two semi-arid tussock grasses. *Biol. Fert. Soils*, 1989, 8: 285–289
- [18] Allsopp N. Effect of defoliation on the arbuscular mycorrhizas of three perennial pasture and rangeland grasses. *Plant Soil*, 1998, 202: 117–124
- [19] Gange AC, Stagg PG, Ward LK. Arbuscular mycorrhizal fungi affect phytophagous insect specialization. *Ecol. Lett.*, 2002, 5: 11–15
- [20] Hokka V, Mikola J, Vestberg M, Setälä H. Interactive effects of defoliation and an AM fungus on plants and soil organisms in experimental legume-grass communities. *Oikos*, 2004, 106: 73–84
- [21] Sanders IR, Fitter AH. The ecology and functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas in co-existing grassland species. I. Seasonal patterns of mycorrhizal occurrence and morphology. *New Phytol.*, 1992, 120: 517–524
- [22] Ebberts BC, Anderson RC, Liberta AE. Aspects of the mycorrhizal ecology of prairie dropseed, *Sporobolus heterolepis* (Poaceae). *Am. J. Bot.*, 1987, 74: 564–573
- [23] Wamberg C, Christensen S, Jakobsen I. Interaction between foliar-feeding insects, mycorrhizal fungi, and rhizosphere protozoa on pea plants. *Pedobiologia*, 2003, 47: 281–287
- [24] Titus JH, Leps J. The response of arbuscular mycorrhizae to fertilization, mowing, and removal of dominant species in a diverse oligotrophic wet meadow. *Am. J. Bot.*, 2000, 87: 392–401
- [25] Landis FC, Gargas A, Givnish TJ. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytol.*, 2004, 164: 493–504
- [26] Uhlmann E, Görke C, Petersen A, Oberwinkler F. Arbuscular mycorrhizae from semiarid region of Namibia. *Can. J. Botany*, 2004, 82: 645–653
- [27] Fitter AH, Graves JD, Watkins NK, Robinson D, Scrimgeour CM. Carbon transfer between plants and its control in networks of arbuscular mycorrhizas. *Funct. Ecol.*, 1998, 12: 406–412
- [28] Sanders IR, Fitter AH. Evidence for differential responses between host-fungus combinations of vesicular-arbuscular mycorrhizas from a grassland. *Mycol. Res.*, 1992, 96: 415–419
- [29] Johnson NC, Tilman D, Wedin D. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology*, 1992, 73: 2034–2042
- [30] Jakobsen I, Abbott LK, Robson AD. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi association with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytol.*, 1992, 120: 371–379
- [31] Hart MM, Reader RJ, Klironomos JN. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia*, 2001, 93: 1186–1194
- [32] Hart MM, Reader RJ. Host plant benefit from association with arbuscular mycorrhizal fungi: Variation due to differences in size of mycelium. *Biol. Fert. Soils*, 2002, 36: 357–366
- [33] Scheltema MA, Abbott LK, Robson AD, Death G. The spread of mycorrhizal infection by *Gigaspora calospora* from a localized inoculum. *New Phytol.*, 1987, 106: 727–734
- [34] Abbott LK, Robson AD. Formation of external hyphae in soil by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.*, 1985, 99: 245–255
- [35] Bethlenfalvai GJ, Dakessian S. Grazing effects on mycorrhizal colonization and floristic composition of the vegetation on a semiarid range in Northern Nevada. *J. Range Manage.*, 1984, 37: 312–316
- [36] Klironomos JN, Ursic M, Rillig M, Allen MF. Interspecific differences in the response of arbuscular mycorrhizal fungi to *Artemisia tridentata* grown under elevated atmospheric CO₂. *New Phytol.*, 1998, 138: 599–605
- [37] Sanders IR, Streitwolf-Engel R, van der Heijden MGA, Boller T,

- Wiemken A. Increased allocation to external hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi under CO₂ enrichment. *Oecologia*, 1998, 117: 496–503
- [38] Saikkonen K, Ahonen-Jonnarth U, Markkola AM, Helander M, Tuomi J, Riitto M, Ranta H. Defoliation and mycorrhizal symbiosis: A functional balance between carbon sources and below-ground sinks. *Ecol. Lett.*, 1999, 2: 19–26
- [39] van der Heijden MGA, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 1998, 79: 2082–2091
- [40] Klironomos JN. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 2003, 84: 2292–2301
- [41] Klironomos JN, McCune J, Moutoglou P. Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. *Appl. Soil Ecol.*, 2004, 26: 133–141
- [42] Pinior A, Wyss U, Piché Y, Vierheilig H. Plants colonized by AM fungi regulate further root colonization by AM fungi through altered root exudation. *Can. J. Bot.*, 1999, 77: 891–897
- [43] Saito K, Suyama Y, Sato S, Sugawara K. Defoliation effects on the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi based on 18S rDNA sequences. *Mycorrhiza*, 2004, 14: 363–373
- [44] Crawford MC, Grace PR, Oades JM. Effect of defoliation of medic pastures on below ground carbon allocation and root production // Lal R, Kimble JM, Follett RF, Stewart BA. *Management of Carbon Sequestration in Soil*. Boca Raton: CRC Press, 1997: 381–389
- [45] Louahlia S, Laine P, Thornton B, Ourry A, Boucaud J. The role of N-remobilisation and the uptake of NH₄⁺ and NO₃⁻ by *Lolium perenne* L. in laminae growth following defoliation under field conditions. *Plant Soil*, 2000, 220: 175–187
- [46] Estes JR, Tyrl RJ, Brunken JN. *Grasses and Grasslands: Systematics and Ecology*. Oklahoma: University of Oklahoma Press, 1982
- [47] Fitter AH. Costs and benefits of mycorrhizas: Implications for functioning under natural conditions. *Experientia*, 1991, 47: 350–355
- [48] Paterson E, Sim A. Rhizodeposition and cpartitioning of *Lolium perenne* L. in axenic culture affected by nitrogen supply and defoliation. *Plant Soil*, 1999, 216: 155–164
- [49] Mikola J, Kytöviita MM. Defoliation and the availability of currently assimilated carbon in the *Phleum pratense* rhizosphere. *Soil Biol. Biochem.*, 2002, 34: 1869–1874
- [50] Nguyen C, Henry F. A carbon-14-glucose assay to compare microbial activity between rhizosphere samples. *Biol. Fert. Soils*, 2002, 35: 270–276
- [51] Holland JN, Cheng W, Crossley DSJ. Herbivore induced changes in plant carbon allocation: Assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia*, 1996, 107: 87–94
- [52] Shand CA, Macklon AES, Edwards AC, Smith S. Inorganic and organic P in soil solutions from three upland soils. II. Effect of defoliation and fertilizer application. *Plant Soil*, 1994, 160: 161–170
- [53] Marschner P, Crowley DE, Higashi M. Root exudation and physiological status of a root-colonizing fluorescent pseudomonad in mycorrhizal and non-mycorrhizal pepper (*Capsicum annuum* L.). *Plant Soil*, 1997, 189: 11–20
- [54] Srivastava D, Kapoor R, Srivastava SK, Mukerji KG. Vesicular-arbuscular mycorrhiza—an overview // Mukerji KG. *Concepts in Mycorrhizal Research*. The Netherlands: Kluwer Academic, 1996: 1–40
- [55] Francis R, Read DJ. The contribution of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant Soil*, 1994, 159: 11–25
- [56] Gange AC, West HM. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and foliar-feeding insects in *Plantago lanceolata*. *New Phytol.*, 1994, 128: 79–87
- [57] Tuskes PM, Brower LP. Overwintering ecology of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L., in California. *Ecol. Entomol.*, 1978, 3: 141–153
- [58] Gange AC, Bower E. Interactions between insects and mycorrhizal fungi // Gange AC, Brown VK. *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Oxford, UK: Blackwell Science, 1997: 115–131
- [59] Gange AC, Brown VK, Aplin D. Multitrophic links between arbuscular mycorrhizal fungi and insect parasitoids. *Ecol. Lett.*, 2003, 6: 1051–1055
- [60] Gange AC, Smith AK. Arbuscular mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects. *Ecol. Entomol.*, 2005, 30: 600–606
- [61] Wolfe BE, Husband BC, Klironomos JN. Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualism. *Ecol. Lett.*, 2005, 8: 218–223
- [62] Thompson JD. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia*, 2001, 126: 386–394
- [63] Gingras D, Boivin G. Effect of plant structure, host density and foraging duration on host finding by *Trichogramma evanescens*

- (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Environ. Entomol., 2002, 31: 1153–1157
- [64] Arimura GI, Kost C, Boland W. Herbivore-induced, indirect plant defences. Biochim. Biophys. Acta, 2005, 1734: 91–111
- [65] Morandi D. Occurrence of phytoalexins and phenolic compounds in endomycorrhizal interactions, and their potential role in biological control. Plant Soil, 1996, 185: 241–251
- [66] Peipp H, Maier W, Schmidt J, Wray V, Strack D. Arbuscular mycorrhizal fungus-induced changes in the accumulation of secondary compounds in barley roots. Phytochemistry, 1997, 44: 581–587
- [67] Vierheilig H, Bago B, Albrecht C, Poulin MJ, Piche Y. Flavonoids and arbuscular-mycorrhizal fungi. Adv. Exp. Med. Biol., 1998, 439: 9–33
- [68] Dakora FD. Plant flavonoids – biological molecules for useful exploitation. Aust. J. Plant Physiol., 1995, 22: 87–99
- [69] Schoonhoven LM, Jermy T, van Loon JJA. Insect-Plant Biology: From Physiology to Evolution. London: Chapman & Hall, 1998: 195–225
- [70] Bowers MD, Puttick GM. Response of generalist and specialist insects to qualitative allelochemical variation. J. Chem. Ecol., 1988, 14: 319–334
- [71] Koide RT, Dickie IA. Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. Plant Soil, 2002, 244: 307–317
- [72] Elle E, Carney R. Reproductive assurance varies with flower size in *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae). Am. J. Bot., 2003, 90: 888–896
- [73] Mitchell RJ, Karron JD, Holmquist KG, Bell JM. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. Funct. Ecol., 2004, 18: 116–124
- [74] Krishna KR, Suresh HM, Syamsunder J, Bagyaraj DJ. Changes in the leaves of finger miller due to VA mycorrhizal infection. New Phytol., 1981, 87: 717–722
- [75] Barnes DL. Reaction of three veld grasses to different schedules of grazing and resting. 2. Residual effects on vigour. South Afr. J. Plant Soil, 1989, 6: 8–13
- [76] Chapin FS, McNaughton SJ. Lack of compensatory growth under phosphorus deficiency in grazing-adapted grasses from the Serengeti plains. Oecologia, 1989, 79: 551–557
- [77] Newingham B. Insect Herbivory and Defoliation on *Centaurea* Species: The Roles of Neighbors, Allelopathy, and Arbuscular Mycorrhizal Fungi (Ph.D. Dissertation). Missouri: The University of Montana, 2002
- [78] Knapp AK, Blair JM, Briggs JM, Collins SL, Hartnett DC, Johnson LC, Towne EG. The keystone role of bison in north American tallgrass prairie. Bioscience, 1999, 49: 39–50
- [79] Grime JP, Mackey JML, Hillier SH, Read DJ. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. Nature, 1987, 328: 420–422
- [80] Bergelson JM, Crawley JM. Mycorrhizal infection and plant species diversity. Nature, 1988, 334: 202
- [81] Hartnett DC, Wilson GWT. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. Ecology, 1999, 80: 1187–1195

Interrelation Between AM Fungi and Herbivore and Response of Host Plant to Their Cooperative Effects

WANG Chang¹, WANG Xiao-juan¹, HOU Fu-jiang¹, CHANG Sheng-hua¹, SHAN Hai-ping², ZHU Cai-ling², JIN Liang¹

(1 School of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China;

2 Station of Grassland Management, Luqu county, Gannan Autonomy State, Luqu, Gansu 747200, China)

Abstract: Arbuscular mycorrhizae (AM) is a widely distributed plant-fungal symbiosis in natural ecosystem. Herbivore is a general ecological process in grassland ecosystem. In order to discover the ecological strategies among AM fungi–plant–animal, the interrelation between AM fungi and herbivore and the response of host plant on their cooperative effects were studied in this review, and three points were discussed: 1) the research about herbivore on AM fungi colonization and AM fungi spores population, 2) the influence of AM on animals behaviors, especially the insects gather their foods, and 3) the responses of plants to their cooperative effects. Finally research perspectives were also given out in this field.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi, Herbivore, Host plant