

地上草食动物-植物-AMF 互作关系研究进展

陈珂璐^{1,2,3} 石国玺^{1,4} 张中华^{1,2} 姚步青¹ 马真¹ 王文颖⁵,
赵新全¹ 周华坤^{1*}

(1.中国科学院西北高原生物研究所青海省寒区恢复生态学重点实验室,西宁 810008;
2.西北农林科技大学生命科学学院,陕西 杨凌 712100; 3.中国科学院大学,北京 100049;
4.天水师范学院,甘肃 天水 741000; 5.青海师范大学生命与地理科学学院,西宁 810008)

中图分类号: S8-05

文献标识码: A

文章编号: 1004-7034(2018)22-0137-06

摘要:在陆地生态系统中,植物作为一个主要媒介介导了地上草食动物与丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)间的间接相互作用,使得草食动物-植物-AMF三者形成了一个相互作用的互作系统。该系统不仅对生态系统的结构和动态具有重要影响,还为探讨AMF在地上与地下生态系统间互作中的作用提供了非常好的切入点。因此,文章围绕近年来地上草食动物与AMF互作的相关研究,综述了食草动物-植物-AMF三者间的互作关系,从植物碳分配格局、根际分泌物、再生补偿反应、防卫性反应、群落组成等多个角度对上述互作关系的内在机理进行了阐释,并以此为基础对该领域未来的研究方向进行了展望。

关键词:生态系统;地上草食动物;丛枝菌根真菌(AMF);互作关系;放牧;植食性昆虫;宿主植物

地下生态系统及其组分作为陆地生态系统的重要组成部分,自下而上对地上生物多样性的维持及生态系统功能的影响具有决定性作用^[1-2]。一方面,地下生物通过分解动植物残体改变土壤营养,影响了地上植物的生长与群落组成;另一方面,地下生物也可以直接与植物根系相互作用,经植物的向上传导作用影响植物的生长状态及种群结构^[3],进而通过食物链的传递作用影响更高营养级的生物。反过来,地上生物也可以通过植物影响地下生态系统有机质的数量与质量^[4],自上而下地通过植物影响地下生态系统^[5]。总之,地上与地下的生态耦合构成了生态系统结构的基础,很大程度上决定着陆地生态系统的过程和功能^[6]。整合研究地上与地下间的生态联系是当前生态学的热点问题,这对合理预测生态过程,有效应对全球气候变化与人类活动对生态系统的

不利影响具有重要意义^[7]。

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)作为地球上分布最广泛的一类土壤微生物^[8],可以与地球上2/3的陆生植物根系形成互惠共生体,被认为是植物内生真菌之母^[9]。AMF是植物专性营养共生菌,植物为其提供碳水化合物,作为回报,AMF则帮助植物吸收P、N等矿质元素^[10-11]。作为“植物-土壤”互作的重要媒介,AMF还可以增强植物抗逆抗病等生理作用^[12-13],改善植物与访花昆虫的相互关系^[14],影响土壤细菌群落的组成,参与土壤团聚体的形成^[15],进而影响多个生态系统过程。鉴于AMF如此重要的生态功能,再加上AMF在地下生态系统网络中的节点地位,探讨AMF在地上与地下生态系统间互作中的作用就显得非常有必要。以往的研究结果表明:植物作为一个主要媒介,介导了地上草食动物与AMF间的相互作用^[16-17],使得草食动物-植物-AMF三者形成了一个相互作用的互作系统。该系统不仅对生态系统的结构和动态具有重要影响^[18],还为探讨AMF在地上与地下生态系统间互作中的作用提供了非常好的切入点。因此,本文围绕近年来地上草食动物与AMF互作关系的相关研究,综述了食草动物-植物-AMF三者间的关系,以期为进一步探究AMF在地上-地下生态系统互作中的作用提供相应参考依据。

1 地上草食动物对AMF的影响

1.1 碳限制假说

收稿日期:2018-01-25;修回日期:2018-02-24

基金项目:国家自然科学基金项目(31472135;31672475);国家重点研发计划项目(2016YFC0501901);中国科学院科技服务网络计划(STS计划)项目(KFJ-STZ-ZDTP-036);2017年度青海三江源生态保护和建设二期工程科研和推广项目(2017-S-1);青海省创新平台建设专项(2017-ZJ-Y20;2016-ZJ-Y01);青海省自然科学基金项目(2016-ZJ-910)

作者简介:陈珂璐(1993—),男,博士研究生,研究方向为高寒草地气候变化生态,chenkelu@yeah.net.

通信作者:周华坤(1974—),男,研究员,博士,研究方向为高寒草地退化恢复, hzkzhou@nwipb.cas.cn.



一般而言,草食动物对植物地上组织的取食,能减少植物的光合面积,削弱光合作用效率,降低植物向根系中碳的分配,进而减小 AMF 丰度与多样性。早期的大多数研究也支持这一说法,如 C. A. Gehring 等^[18]在进行一系列数据分析后指出,64.3%的资料显示草食动物的取食使得 AMF 的侵染率下降,而仅有 4.8%的资料支持草食动物取食提高了 AMF 的侵染率。N. A. Barber 等^[19]对于黄瓜条叶甲 (*Acalymma vittatum*) - 黄瓜 (*Cucumis sativus*) - AMF 互作关系的研究也证明了植食性昆虫对于 AMF 侵染率的负效应。

然而,大多数研究^[20-26](见表 1)结果表明 AMF 的侵染率因宿主植物被取食而增加。E. K. Barto 等^[27]的 Meta 分析指出,草食动物对 AMF 侵染率的负效应仅仅占了 3%。取食活动对 AMF 侵染率不构成影响^[28-29]。此外,草食动物对 AMF 孢子及群落组成的影响也不尽一致,草食动物采食对 AMF 的孢子密度与群落丰富度呈正效应^[22]、负效应^[20]与无效应^[29]三种模式。因此,碳限制假说^[27]已不足以说明草食动物对 AMF 的影响,可能存在着其他潜在的机制驱动着 AMF 的变化。

表 1 地上草食动物对 AMF 的影响效应

食草动物类型	宿主植物	效应	文献
黄瓜条叶甲	黄瓜	负	N.A.Barber 等 ^[19]
家畜放牧	北美高草原混合类群	正	A.H.Eom 等 ^[20]
袋鼠等脊椎动物	热带雨林混合类群	正	C.A.Gehring 等 ^[21]
家畜放牧	草地早熟禾	正	D.A.Frank 等 ^[22]
双带黑蝗	北美高草原混合类群	正	A.A.R.Kula 等 ^[23]
兔子和昆虫	苏格兰低地草原混合类群	正	J.A.Wearn 等 ^[24]
驯鹿	毛果一枝黄花	正	A.L.Ruotsalainen 等 ^[25]
家畜放牧	内蒙古荒漠草原混合类群	正	G.Bai 等 ^[26]
人工去叶	矢车菊、羊茅、兔兔、以拟鹌鹑草	无	S.Z.Walling 等 ^[28]
人工剪草	青藏高原高寒草甸混合类群	无	W.Yang 等 ^[29]

1.2 根系分泌物

根系分泌物是地上草食动物与 AMF 互动的重要一环。E. W. Hamilton 等^[30]采用¹³C 标记法对黄石公园中生草原的优势物种草地早熟禾 (*Poa pratensis*) 进行研究,发现人工去叶促使根系分泌更多的含碳化合物,从而增加了根际微生物的数量与活力,进而加速了有机物分解,促进根系对 N 的吸收,提高了植物的再生补偿能力,最终提高了叶片的质量和数量。所以,其结果对于取食者自身也呈正反馈。该机制与传统碳限制观点间的矛盾在一些研究中被解释为植物受到胁迫时对自身补偿策略的成本和利益的一种权衡^[31],这与宿主植物种类、取食时间以及土壤肥力等其他生物和非生物因子有关。

1.3 植物的防御性反应

草食动物可以通过诱发植物的防御性反应间接

影响 AMF。A. E. Bennett 等^[32]研究指出 AMF 能够提高植物的 C/N 值,这有利于植物对其取食者的防卫,所以植食性昆虫对宿主的取食能对 AMF 产生正效应,但 S. Reidinger 等^[33]的研究表明 AMF 会减少植物的防御性分泌物,所以其自身所受到的反馈也会为负效应。有研究认为昆虫的取食能诱发植物的防御性行为,但同时其成本也非常的高,常常需要消耗大量的营养物质,所以植物对于昆虫等的防卫会使得对 AMF 的营养供给减少。此外,植物对其取食者的防卫常通过分泌水杨酸或茉莉酸等次生代谢物质来实现,这些物质会对 AMF 的生长和侵染产生抑制^[17]。

1.4 植物群落的改变

植物群落的改变决定着 AMF 的多样性^[34]。P. Okullo 等^[35-36]在乌干达布罗湖国家公园的研究结果表明大型草食动物与白蚁等节肢动物能够显著改变亚热带草原的植物群落。R. H. Petipas 等^[37]基于上述研究,认为草食动物可通过对地上植物群落的作用影响 AMF 的群落组成,并发现蚁丘上植物的稀少导致了 AMF 多样性的降低,而草食动物引起的草原植物群落异质性的升高能够促进 AMF 对宿主植物的侵染。

2 AMF 对地上草食动物的影响

AMF 在从宿主植物获取光合产物的同时,提高了其对营养物质,尤其是稀缺和稳定的土壤矿物质的吸收能力^[38],因此这一共生类群对草食动物(多限于植食性昆虫)的影响多被解释为对宿主植物化学性质的改变^[32, 39]。

2.1 AMF 能够提高宿主植物的数量或质量

植物能将由 AMF 引起的对营养物质吸收的正效应转化为生长速率的提高,这就意味着增大了昆虫的食物量^[39],相关证据在一些早期的研究中有过报道^[16]。有研究发现 AMF 能够增加滨菊 (*L. vulgare*) 花的数量、增大花的面积,这有利于食种子昆虫的取食。该种效应在对访花昆虫的研究中也得到了证实^[14]。此外,植食性昆虫对不同质量的食物表现出不同的偏爱^[40]。与 AMF 共生的植物对昆虫生长发育所需的 N、P 等物质具有较高的吸收能力,这就使得此类植物对于其取食者来说有着较高的食物质量^[39]。有研究表明,AMF 通过提高滨菊的高度、叶片数量以及营养状况,进而促进了斑潜蝇 (*Chromatomyia syngenesiae*) 的取食。A. E. Bennett 等^[32]研究认为 AMF 可以通过改变植物的营养状况或降低防卫性物质在植物组织中的浓度来提高植物质量,使其更易被植食性昆虫接受。

2.2 AMF 能改变植物对于植食性昆虫的耐受性

植物的耐受性是指在植物受到昆虫取食后,能够迅速生长以补偿损伤的组织,降低因被取食而导致的消极影响。耐受性较强的植物能够补充植食性昆虫

所取食的组织,其结果对昆虫有利^[41]。植物的超补偿效应需要充足的营养物质,其耐受性对于植食性昆虫的影响取决于其可利用资源。而AMF可以通过对植物矿质元素吸收作用的促进来改善植物的资源状况^[10-11]。在不施加真菌杀菌剂时,丛生禾草针茅(*Nassella pulchra*)能以AMF为媒介促进去叶后的马尔它矢车菊(*Centaurea melitensis*)产生超补偿效应。A.A.R.Kula等在北美高草草原的试验结果表明,一些种类的AMF能提高被取食植物(在C4植物中表现尤为明显)的补偿生长能力,但并不表现出防御性反应降低被取食强度和频率。这一现象被A.E.Bennett^[32]等定义为“抗性调节假说”。然而,M.J.Wise^[42]通过对相关研究的分析,指出植物的营养条件与其对昆虫的影响似乎并不总是呈线性关系。A.E.Bennett等^[43]的研究表明三种AMF对被鹿眼蝶(*Junonia coenia*)取食的植物分别产生了正性、负性和中性影响,AMF群落对植物耐受性的影响主要取决于优势菌种。

2.3 AMF能调节植物在被取食后所发生的防御性反应

早期的研究表明,植物体内C/N值的升高有利于其更好地发挥防御性反应,而AMF的侵染能够提高或降低宿主植物的C/N值,进而对其取食者产生影响^[33]。有研究发现被AMF侵染的植物的梓醇含量显著降低。而A.E.Bennett等^[44]的温室试验结果表明三种AMF侵染对长叶车前(*Plantago lanceolata*)的桃叶珊瑚苷和梓醇含量影响并不一致。有研究将AMF对食根动物的抑制解释为茉莉酸等防卫性化合物的存在,但AMF与地上植食性昆虫的互作是否存在这一机理有待于进一步研究。最近的一项研究表明,AMF对石竹烯等挥发性物质的调节能促进宿主植物对蚜虫的吸引^[17]。此外,AMF还能够促进宿主植物体内与防御性反应相关的基因的转录和表达。

2.4 AMF能通过改变植物的群落组成影响地上草食动物

AMF能通过改变植物的群落组成促进某类植物成为优势种并减少植物群落的多样性来影响地上草食动物^[45]。G.Soka等^[38]研究指出,AMF对于一些菌根植物的促进作用有助于菌根植物与其他植物的竞争,能使其成为所处群落中的优势物种。Q.Zhang等^[46]对湿地植物群落的研究结果表明:AMF能够调节植物间的互作关系进而改变植物群落结构。而植物与其取食者在群落水平的互作也在一些研究中得到证实,有研究对多食性昆虫——草绿蝗(*Parapleurus alliaceus*)与其所采食植物丰富度的关系的研究结果表明:植物种类的丢失将通过对其取食者生长、发育和繁殖的影响,使得多食性昆虫的种群减小而有利于那些以残存植物为食的寡食性昆虫种群

的增多。A.A.R.Kula等^[39]最近的一项研究为这一机理提供了现实证据。

3 影响因素

3.1 取食强度、持续时间与取食者类型

草食动物与AMF的互作因取食的强度、持续时间以及取食者的类型而有不同,轻度放牧条件下土壤微生物的生物量出现峰值。A.H.Eom等^[20]和A.A.R.Kula等^[23]认为一般的干扰会诱导地上受伤组织的再生反应,刺激对土壤中矿质营养的需求,从而分配更多的光合产物给AMF,以促进对N、P等养分的吸收,而较高强度取食将导致光合组织严重损伤,光合产物急剧减少,超过自身补偿能力,代谢减弱,根系活动受到抑制^[24]。动物取食对植物的影响在短期内可以由植物自身得到补偿,而超过一定阈值后才会因地下C分配减少而对AMF产生抑制,F.Henry等^[47]为此观点提供了现实证据。

J.A.Wearn等^[24]研究发现,兔子的啃食显著提高了AMF的侵染率,但草食性昆虫对此并无明显影响。基于以往的研究认为兔子的取食总能对AMF产生积极的影响,而有蹄类动物与昆虫对AMF的效应不尽相同^[24],人工剪草对AMF的影响也呈现多样^[29],这可能是由于不同取食者类型所诱发的植物防御性反应不同^[48]。如昆虫的口腔分泌液能够引发植物的防御性反应,从而降低AMF侵染率,捕食者所携带的病原物等也应被考虑在内^[49]。在自然条件下,植物常常同时受到有蹄类、啮齿类和昆虫等多种取食者的作用,它们的内在机理及相互影响有待于进一步研究。同样,AMF对植食性昆虫的影响也因昆虫种类而异。AMF降低了多食性昆虫或咀嚼式口器昆虫的发生率,而刺吸式或寡食性昆虫则更多地活动于有AMF共生的植物上。

3.2 植物生长发育阶段与AMF种类

草食动物和AMF的互作与植物的生长发育阶段、AMF种类有关。当植物处于营养生长期而被取食后,可以将更多的有机碳向地下分配,促进菌根或其他根际微生物的生长,以便更好地获取土壤养分,补偿取食损伤。而当植物处于生殖生长期时,已将大部分的养分分配给花等生殖器官,没有足够的能力来补偿受伤组织,根系营养物质减少,从而使AMF受到限制。对长叶车前和新疆千里光(*Senecio jacobaea*)的研究发现,昆虫与AMF的互作在菌根植物中表现为对称,而在非菌根植物中表现出非对称。不同植物的适应性策略不同,表现出不同的防卫反应^[50],这也会影响AMF与草食动物的互作。AMF对N、P吸收的促进只有在养分供给不足时才会显现^[51],所以一些对低养分胁迫适应性较强的植物可能对此依赖性较低,但这方面的报道相对较少。此外,植物并不总是能从AMF获得益处,这与植物种类有着很大关



系^[33], V. Rinaudo 等^[52]的研究表明 AMF 对农田生态系统中入侵性杂草表现出抑制效应。

J. N. Klironomos 等^[53]的研究表明,不同的 AMF 种类对于模拟取食存在着不同的响应,这是因为 AMF 对有机碳的需求、竞争能力或者对光合产物胁迫的敏感性等因其种类而异^[24]。J. D. Bever 等^[54]研究发现,植物会择优选择能使其获取更高生存利益的 AMF 类型来形成共生关系,这意味着那些对植物光合产物需求较少的 AMF 在宿主植物遭受取食时具有较强的生存能力,易成为优势种。运用现代分子生物学鉴定技术探究不同种的 AMF 对于地上草食动物取食的响应将有助于把这一领域的相关研究引向深入。

3.3 其他因素

其他因素也参与调控了植食性动物与 AMF 间相互作用关系,如土壤肥力与季节等。AMF 对土壤 N 素的响应较其他元素更为敏感,氮素的升高将对 AMF 产生抑制。而 J. A. Wearn 等^[24]研究指出,土壤肥力状况受草食动物的粪便和尿液等影响较大,这一途径在以后的研究中应该被予以重视。J. G. Zaller 等^[55]的研究表明,土壤含沙量与 AMF 对地上植物生物量的影响呈正相关。J. A. Wearn 等^[24]研究认为 AMF 的侵染率在春季时最低,这是因为此时植物处于快速生长期,其根的生长速率超过了 AMF 的侵染速率。此外,还有学者认为昆虫在不同季节对 AMF 的影响并不一致^[23]。王昶^[56]的研究表明 AMF 侵染率对孢子密度影响均表现出季节性变化,长芒草 (*Stip bungeana*) 和茵陈蒿草 (*Artemisia capillaries*) 在开花和返青时期表现出较高的 AMF 侵染率。

4 问题与展望

目前,人们主要通过控制试验从个体以及植物生理水平对地上草食动物与 AMF 的互作关系做了研究,相关预测模型的构建也多有报道,这为后续研究奠定了重要的试验和理论基础。然而自然条件的多变、生态系统结构的复杂以及地上草食动物、植物和 AMF 类型的多样使得对于该领域仍然知之甚少。所以,综合考虑自然界多种影响因素,从个体、生理向分子和群落水平延伸,对上述互作关系展开系统研究将是该领域研究的重点和难点。

近年来,研究发现了很多可以用来解释地上草食动物-植物-AMF 这一多重互作关系的机制,但在自然条件下,这些机制之间很可能同时发挥着作用。比如,易被找到的和高质量的食物都有利于植食性昆虫的取食,但 A. A. R. Kula 等^[39]的研究结果表明后者对于植物取食者的影响显然更强。R. H. Petipas 等^[37]的研究也表明在草食动物与 AMF 的互作中,与 N、P 等化学途径相比植物群落的改变更有作用。然而目前的研究大多仅针对其中的一种途径做阐述,而关于它们的交互作用或上述三者对各种互作途径的权衡取

舍等有待进一步探讨。

此外,气候变化对于地上种间关系以及生态系统过程的影响已有大量报道,而地下生态系统的相关研究则相对较少。目前,对 AMF 与地上草食动物的相关研究也多限于其互作关系本身,鲜有将其置于全球气候变暖等人为干扰条件下。W. Yang 等^[29]首次采用红外模拟增温试验在青藏高原对 AMF 与人工模拟放牧的关系作了报道。然而,对于上述多重互作关系,尤其是其内在机理对于全球变化的响应等信息知之甚少,相关研究亟待开展。

参考文献:

- [1] CARDINALE B J, DUFFY J E, GONZALEZ A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity [J]. Nature, 2012, 486 (7401): 59-67.
- [2] BARDGETT R D, VAN DER PUTTEN W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning [J]. Nature, 2014, 515 (7528): 505-511.
- [3] MENDES R, KRUIJT M, DE BRUIJN I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. [J]. Science, 2011, 332(6033): 1097-1100.
- [4] WARDLE D A. Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components [M]. New Jersey: Princeton University Press, 2013.
- [5] BROECKLING C D, BROZ A K, BERGELSON J, et al. Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity. [J]. Appl Environ Microbiol, 2008, 74(3): 738-744.
- [6] THÉBAULT E, FONTAINE C. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. [J]. Science, 2010, 329(5993): 853-856.
- [7] KARDOL P, WARDLE D A. How understanding aboveground-belowground linkages can assist restoration ecology [J]. Trends Ecol Evol, 2010, 25(11): 670-679.
- [8] PAUL E A. Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry [M]. New York: Academic press, 2014.
- [9] PARNISKE M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. [J]. Nat Rev Microbiol, 2008, 6(10): 763-775.
- [10] FITTER A H, HELGASON T, HODGE A. Nutritional exchanges in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: Implications for sustainable agriculture [J]. Fungal Biology Reviews, 2011, 25(1): 68-72.
- [11] SMITH D, SCHWEITZER J A, TURK P, et al. Soil-mediated local adaptation alters seedling survival and performance [J]. Plant & Soil, 2012, 352(1/2): 243-251.
- [12] WEHNER J, ANTUNES P M, POWELL J R, et al. Indigenous arbuscular mycorrhizal fungal assemblages protect grassland host plants from pathogens [J]. PLoS One, 2011, 6(11): e27381.
- [13] VERESOGLOU S D, CHEN B, RILLIG M C. Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2012, 46(1): 53-62.
- [14] CAHILL J F, ELLE E, SMITH G R, et al. Disruption of a belowground mutualism alters interactions between plants and their floral visitors. [J]. Ecology, 2008, 89(7): 1791-1801.
- [15] WILSON G W, RICE C W, RILLIG M C, et al. Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. [J]. Ecol Lett, 2009, 12(5): 452-461.



- [16] GEHRING C ,BENNETT A.Mycorrhizal fungal-plant-insect interactions: the importance of a community approach [J]. Environ Entomol 2009 ,38(1) : 93-102.
- [17] BABIKOVA Z ,GILBERT L ,BRUCE T J A ,et al.Arbuscular mycorrhizal fungi and aphids interact by changing host plant quality and volatile emission[J].Function Ecol 2014 ,28(2) : 375-385.
- [18] GEHRING C A ,WHITHAM T G. Mycorrhizae - Herbivore Interactions: population and community consequences [J]. Ecol Stud 2002 ,157: 295-320.
- [19] BARBER N A ,ADLER L S ,THEIS N ,et al.Herbivory reduces plant interactions with above - and belowground antagonists and mutualists. [J].Ecology 2012 ,93(7) : 1560-1570.
- [20] EOM A H ,WILSON G W T ,HARTNETT D C.Effects of ungulate grazers on arbuscular mycorrhizal symbiosis and fungal community structure in tallgrass prairie. [J].Mycologia ,2001 ,93(2) : 233-242.
- [21] GEHRING C A ,WOLF J E ,THEIMER T C.Terrestrial vertebrates promote arbuscular mycorrhizal fungal diversity and inoculum potential in a rain forest soil[J].Ecology Letters 2002 ,5(4) : 540-548.
- [22] FRANK D A ,GEHRING C A ,MACHUT L ,et al.Soil community composition and the regulation of grazed temperate grassland [J]. Oecologia 2003 ,137(4) : 603-609.
- [23] KULA A A R ,HARTNETT D C ,WILSON G W T.Effects of mycorrhizal symbiosis on tallgrass prairie plant-herbivore interactions [J]. Ecology Letters 2005 ,8(1) : 61-69.
- [24] WEARN J A ,GANGE A C. Above-Ground herbivory causes rapid and sustained changes in mycorrhizal colonization of grasses [J]. Oecologia 2007 ,153(4) : 959-971.
- [25] RUOTSALAINEN A L ,ESKELINEN A. Root fungal symbionts interact with mammalian herbivory , soil nutrient availability and specific habitat conditions [J].Oecologia ,2011 ,166(3) : 807-817.
- [26] BAI G ,BAO Y Y ,DU G X ,et al.Arbuscular mycorrhizal fungi associated with vegetation and soil parameters under rest grazing management in a desert steppe ecosystem. [J]. Mycorrhiza ,2013 ,23(4) : 289-301.
- [27] BARTO E K ,RILLIG M C. Does herbivory really suppress mycorrhiza? A meta-analysis [J]. Journal of Ecology 2010 ,98(4) : 745-753.
- [28] WALLING S Z ,ZABINSKI C A.Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunchgrasses and an invasive forb[J].Applied Soil Ecology ,2006 ,32(1) : 111-117.
- [29] YANG W ,ZHENG Y ,GAO C , et al. The arbuscular mycorrhizal fungal community response to warming and grazing differs between soil and roots on the Qinghai-Tibetan plateau [J]. PLoS One 2013 , 8(9) : e76447.
- [30] HAMILTON E W ,FRANK D A ,HINCHEY P M ,et al.Defoliation induces root exudation and triggers positive rhizospheric feedbacks in a temperate grassland [J]. Soil Biology & Biochemistry ,2008 ,40(11) : 2865-2873.
- [31] 王昶 ,王晓娟 ,侯扶江 ,等.AM 真菌与地上草食动物的互作及其对宿主植物的影响 [J].土壤 2009 ,41(2) : 172-179.
- [32] BENNETT A E ,GARCIA J A ,BEVER J D.Three-way interactions among mutualistic mycorrhizal fungi ,plants ,and plant enemies: hypotheses and synthesis [J].Am Nat 2006 ,167(2) : 141-152.
- [33] REIDINGER S ,ESCHEN R ,GANGE A C ,et al.Arbuscular mycorrhizal colonization , plant chemistry ,and aboveground herbivory on Senecio jacobaea. [J].Acta Oecologia ,2012 ,38(2) : 8-16.
- [34] KIVLIN S N ,HAWKES C V.Differentiating between effects of invasion and diversity: impacts of aboveground plant communities on belowground fungal communities [J]. New Phytologist , 2011 ,189(2) : 526-535.
- [35] OKULLO P ,MOE S R.Large herbivores maintain termite - caused differences in herbaceous species diversity patterns [J]. Ecology , 2012 ,93(9) : 2095-2103.
- [36] OKULLO P ,MOE S R.Termite activity ,not grazing , is the main determinant of spatial variation in savanna herbaceous vegetation [J]. Journal of Ecology 2012 ,100(1) : 232-241.
- [37] PETIPAS R H ,BRODY A K. Termites and ungulates affect arbuscular mycorrhizal richness and infectivity in a semiarid savanna [J].Botany-botanique 2014 ,92(3) : 233-240.
- [38] SOKA G ,RITCHIE M E. Arbuscular mycorrhizal symbiosis , ecosystem processes and environmental changes in tropical soils [J]. Applied Ecology & Environmental Research , 2015 ,13(1) : 229-245.
- [39] KULA A A R ,HARTNETT D C. Effects of mycorrhizal symbiosis on aboveground arthropod herbivory in tallgrass prairie: an in situ experiment [J]. Plant Ecology ,2015 ,216(4) : 1-9.
- [40] BEHMER S T ,JOERN A.Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches [J]. Proc Natl Acad Sci U S A , 2008 ,105(6) : 1977-1982.
- [41] FORNONI J.Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory [J].Functional Ecology 2011 ,25(2) : 399-407.
- [42] WISE M J ,ABRAHAMSON W G.Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models [J].Am Nat ,2007 ,169(4) : 443-454.
- [43] BENNETT A E ,BEVER J D.Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory [J].Ecology ,2007 ,88(1) : 210-218.
- [44] BENNETT A E ,BEVER J D ,DEANE B M.Arbuscular mycorrhizal fungal species suppress inducible plant responses and alter defensive strategies following herbivory [J]. Oecologia ,2009 ,160(4) : 771-779.
- [45] HARTLEY S E ,GANGE A C.Impacts of plant symbiotic fungi on insect herbivores: mutualism in a multitrophic context. [J].Annu Rev Entomol ,2009 ,54(1) : 323-342.
- [46] ZHANG Q ,SUN Q X ,KOIDE R T ,et al.Arbuscular mycorrhizal fungal mediation of plant-plant interactions in a marshland plant community [J].Scientific World Journal 2014 ,2014: 923610.
- [47] HENRY F ,VESTERGARD M ,CHRISTENSEN S. Evidence for a transient increase of rhizodeposition within one and a half day after a severe defoliation of Plantago arenaria grown in soil [J].Soil Biology & Biochemistry 2008 ,40(5) : 1264-1267.
- [48] HUANG W ,SIEMANN E ,XIAO L ,et al.Species-specific defence responses facilitate conspecifics and inhibit heterospecifics in above-ground herbivore interactions [J].Nat Commun 2014 ,5: 4851.
- [49] 高春梅 ,王淼焱 ,弥岩 ,等.丛枝菌根真菌与植食性昆虫的相互作用 [J].生态学报 2014 ,34(13) : 3481-3489.
- [50] AGRAWAL A A. Current trends in the evolutionary ecology of plant defence [J]. Functional Ecology 2011 ,25(2) : 420-432.
- [51] SMITH F A ,GRACE E J ,SMITH S E. More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. [J].New Phytol 2009 ,182(2) : 347-358.
- [52] RINAUDO V ,BÀRBERI P ,GIOVANNETTI M ,et al. Mycorrhizal fungi suppress aggressive agricultural weeds [J].Plant & Soil 2010 , 333(1/2) : 7-20.

(下转第 146 页)



100 mmol/L 的浓度为 Na_2CO_3 对愈伤组织的半致死浓度; 200 mmol/L 的浓度为三种盐碱的致死浓度。随 NaN_3 和盐碱浓度的增加, 愈伤组织生物量减少, 特别是在 NaN_3 浓度为 5.0 mmol/L 时, 对愈伤组织生物量产生了明显的抑制作用; 三种盐碱对愈伤组织相对生长率的影响效果为 $\text{Na}_2\text{CO}_3 > \text{NaHCO}_3 > \text{NaCl}$ 。

本试验为化学诱变育种和耐盐碱品种筛选的基础研究, 有关诱变育种和抗性筛选试验的结果还有待于深入报道。利用 NaN_3 (半致死浓度) 诱变作用和盐碱 (致死浓度) 定向选择, 可进一步提高苜蓿愈伤组织对盐碱的抵抗能力, 为苜蓿抗盐碱育种的研究提供基础。

参考文献:

[1] 张晓磊, 刘晓静, 齐敏兴, 等. 混合盐碱对紫花苜蓿苗期根系特征的影响[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(3): 340-346.
 [2] 孙宏刚, 李桂玲, 官甲义. 不同苜蓿品种耐盐能力的研究[J]. 吉林林业科技, 2011, 40(2): 1-4.
 [3] 刘晶, 才华, 刘莹, 等. 两种紫花苜蓿苗期耐盐生理特性的初步研究及其耐盐性比较[J]. 草业学报, 2013, 22(2): 250-256.
 [4] 杨静慧, 王葳, 秦艳筠, 等. 苜蓿盐诱变愈伤组织的生理生化特性[J]. 天津农林科技, 2016(4): 1-3.
 [5] 王成忠, 郭晓晶, 吕辉, 等. 紫花苜蓿耐碳酸盐突变体筛选[J]. 牧草与饲料, 2011(3): 35-37.
 [6] 马进, 刘志高, 郑钢. 南方型紫花苜蓿耐盐细胞系的筛选及生理特性分析[J]. 中国草地学报, 2011, 33(4): 68-72.
 [7] 陆柳英, 朱文丽, 莫饶, 等. 化学诱变筛选木薯抗寒突变体的初步

研究[J]. 广西农业科学, 2007, 38(5): 499-503.
 [8] 张彦芹, 贾炜琰, 杨丽莉, 等. 高羊茅耐寒突变体的诱变与鉴定[J]. 草地学报, 2006, 14(2): 124-128.
 [9] 叶晓青, 余建明, 贾新平, 等. 百喜草体细胞耐盐突变体筛选技术研究[J]. 江苏农业学报, 2012, 28(6): 1247-1252.
 [10] 徐海鹏, 李慧萍, 金小煜, 等. 草地早熟禾愈伤组织对 NaCl 胁迫的生理响应[J]. 草业科学, 2016, 33(01): 86-92.
 [11] 钟小仙, 张建丽, 余建明, 等. 体细胞突变体筛选法获得象草耐盐植株[J]. 江苏农业学报, 2009, 25(6): 1325-1329.
 [12] 钮力亚, 于亮, 付晶, 等. 叠氮化钠在农作物育种中的应用[J]. 河北农业科学, 2010, 14(12): 52-53, 57.
 [13] 吴正景, 张菊平, 时灿辉, 等. 叠氮化钠诱变玉扇愈伤组织的研究[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(12): 1247-1250.
 [14] 罗雷, 梁燕, 崔霞, 等. 化学诱变剂诱导番茄耐低温突变体的初步研究[J]. 中国农学通报, 2012, 28(22): 138-143.
 [15] 王柏青, 于福平, 王耀辉, 等. 盐碱胁迫对沙枣愈伤组织的影响[J]. 北华大学学报(自然科学版), 2008, 9(5): 466-468.
 [16] 林延玉. 用组织培养的方法筛选耐盐碱水稻突变体的研究[D]. 延吉: 延边大学, 2001.
 [17] 赵邯邯, 关淑艳, 徐丹丹, 等. 玉米愈伤组织的耐盐性筛选[J]. 湖北农业科学, 2015, 54(1): 206-209.
 [18] 萨日娜. 水稻耐盐突变体的筛选及其再生植株耐盐性鉴定[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013.
 [19] 范小峰, 杨颖丽, 程转霞. NaCl 胁迫下唐古特白刺愈伤组织生理生化变化研究[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(3): 203-207.

(013)

(上接第 141 页)

[53] KLIRONOMOS J N, MCCUNE J, MOUTOGLIS P. Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. [J]. Applied Soil Ecology, 2004, 26(2): 133-141.
 [54] BEVER J D, RICHARDSON S C, LAWRENCE B M, et al. Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism [J]. Ecol Lett, 2009, 12(1):

13-21.

[55] ZALLER J G, FRANK T, DRAPELA T. Soil sand content can alter effects of different taxa of mycorrhizal fungi on plant biomass production of grassland species. [J]. Eur J Soil Biol, 2011, 47(3): 175.
 [56] 王昶. 黄土高原干旱区草地生态系统丛枝菌根对放牧强度的响应及其季节性变化[D]. 兰州: 兰州大学, 2008.

The interaction among aboveground herbivore plant and arbuscular mycorrhizal fungi

CHEN Kelu^{1,2,3}, SHI Guoxi^{1,4}, ZHANG Zhonghua^{1,2}, YAO Buqing¹, Ma Zhen¹,
WANG Wenyong⁵, ZHAO Xinquan¹, ZHOU Huakun^{1*}

(1. Key Laboratory of Cold Regions Restoration Ecology, Qinghai Province Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 2. Northwest A&F University, College of Life Science, Yangling 712100, China; 3. University of the Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China; 4. Tianshui Normal University, Tianshui 741000, China; 5. Academy of Life and Geography Science, Qinghai Normal University, Xining 810008, China)

Abstract: In terrestrial ecosystem, plant as a major medium, mediate the indirect interaction between aboveground herbivore and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), and result in the formation of interaction system among above three organisms. Such system not only significantly affect the structure and dynamic of ecosystem, but also provide an ideal entry point to research the role played by AMF in the linkages between aboveground and belowground ecological process. Therefore, The article reviewed the interaction among herbivore, plant and AMF by summarizing some recent concerned researches, and then illustrated the internal mechanism of this multiple interaction from several aspects such as carbon distribution, root exudates, re-growth compensation, defensive reaction and community composition. In the end, the future research orientation in the field was expected.

Keywords: ecosystem; aboveground herbivore; arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); interwork relationship; graze; phytophagous insects; host plant

(013)