

DOI: 10.5846/stxb201603210503

石国玺 蒋胜竞 罗佳佳 周华坤 冯虎元.高寒草甸植物系统发育与 AM 真菌侵染的关系.生态学报 2017 37(11) : 3628–3635.

Shi G X , Jiang S J , Luo J J , Zhou H K , Feng H Y. Relationships between plant phylogeny and arbuscular mycorrhizal fungal colonization in an alpine meadow ecosystem. Acta Ecologica Sinica 2017 37(11) : 3628–3635.

高寒草甸植物系统发育与 AM 真菌侵染的关系

石国玺^{1,2} 蒋胜竞³ 罗佳佳³ 周华坤² 冯虎元^{3,*}

1 陇东学院生命科学与技术学院,甘肃省陇东生物资源保护与利用高校重点实验室,庆阳 745000

2 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

3 兰州大学生命科学学院,细胞活动与逆境适应教育部重点实验室,兰州 730000

摘要: 测定了高寒草甸生态系统中 17 种常见植物根内 AM 真菌的侵染率,并将 AM 侵染率作为植物的一个功能特征,分析了其系统发育保守性。结果显示 AM 侵染率均无系统发育信号,其植物进化树中 AM 真菌侵染率的差异更多被最新分支节点所解释,而不是古老分支节点,说明高寒草甸生态系统中亲缘关系较近的植物,其 AM 侵染水平并不相同,不存在进化的保守性。系统报道了高寒草甸生态系统中植物系统进化发育与 AM 侵染间的关系,表明了植物系统进化与 AM 侵染间无显著关联。

关键词: 植物系统发育; AM 真菌; 系统发育信号; 系统进化保守性

Relationships between plant phylogeny and arbuscular mycorrhizal fungal colonization in an alpine meadow ecosystem

SHI Guoxi^{1,2} , JIANG Shengjing³ , LUO Jiajia³ , ZHOU Huakun² , FENG Huyuan^{3,*}

1 University Key Laboratory for Protection and Utilization of Longdong Bio-resources in Gansu Province , College of Life Sciences and Technology , Longdong University , Qingyang 745000 , China

2 Key Laboratory of Ecology Restoration in Cold Region in Qinghai Province , Northwest Institute of Plateau Biology , Chinese Academy of Sciences , Xining 810008 , China

3 MOE Key Laboratory of Cell Activities and Stress Adaptations , School of Life Sciences , Lanzhou University , Lanzhou 730000 , China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal (AM) fungal colonization in the roots of 17 common plant species were measured to analysis the phylogenetic conservatism of AM colonization that are believed to be plant functional traits. The results showed that there were no phylogenetic signals of AM colonization , and its extant significant variation was explained more by relatively recent than ancient divergences in the phylogeny , suggesting that closely related plant lineages had no similar traits. Our study systematically reports the relationships between plant phylogeny and AM colonization in an alpine meadow ecosystem , and highlights no significant relevance between plant phylogeny and AM colonization.

Key Words: plant phylogeny; AM fungi; phylogenetic signal; phylogenetic conservatism

植物系统发育(Plant phylogeny) 也称系统发生关系,与个体发育相对而言,它是指植物物种的进化历史,即植物体在整个进化历程中所处的位置及与其他生物体之间的亲缘关系。菌根真菌是一类非常特殊且重要的土壤微生物,能与 80% 的陆生植物根系形成菌根互惠共生体^[1],是地上地下生态系统相互联系的重要节

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(31500427); 青海省自然科学基金(2016-ZJ-957Q); 中国博士后基金(2015M582735); 陇东学院青年科技创新基金(XYZK1505); 陇东学院博士基金(XYBY1602)

收稿日期: 2016-03-21; 网络出版日期: 2017-02-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fenghy@lzu.edu.cn

<http://www.ecologica.cn>

点^[2]。菌根真菌能够促进植物对氮磷等矿质营养的吸收^[3],增强植物抗逆抗病能力^[4],作为回报,植物提供给菌根真菌所需的碳水化合物^[3]。此外,其他一些证据还表明菌根真菌影响植物群落^[5]、土壤微生物群落^[6]、参与土壤团聚体的形成^[7-8]。大量研究已经表明植物系统发育极大地影响着菌根真菌的丰度与群落组成^[1,9-11]。如杨柳科植物的系统发育与其外生菌根真菌的丰富度和群落成显著正相关^[11];亲缘关系越近的兰科植物其菌根真菌的侵染也越相似^[12-13]。然而,以上研究多旨在探究植物亲缘关系与外生菌根真菌(Ectomycorrhiza, ECM)、兰科菌根(Orchid Mycorrhiza, OM)真菌之间的关系,但对于丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌的侵染水平与植物亲缘关系间的关系仍不清楚。基于此,本文测定了高寒草甸生态系统中 17 种常见植物根内 AM 真菌的侵染水平,分别从植物科、功能群,系统发育 3 个层面分析了 AM 真菌侵染水平的差异,旨在探究植物系统发育与 AM 真菌侵染水平间的关系。根据生态位保守理论,植物亲缘关系越近的物种,生态功能特征越相似。因此,笔者预测亲缘关系越近的植物其根内 AM 真菌的侵染水平也相似,呈现出强的系统发育保守性。

1 材料与方法

1.1 样地概况与试验设计

本试验采样点位于青藏高原东侧的甘肃省甘南州玛曲县境内的瓦拉卡村,地理位置为 35°58'N, 101°53'E,海拔 3500 m。该地为年均气温 1.2℃ 的湿润高山气候,月平均气温从最低的 1 月份 -10℃ 到最高的 7 月份 11.7℃,年平均降水量为 620 mm,年日照时间约为 2580 h。植被类型是以嵩草为主的高寒草甸,其优势物种为矮嵩草(*Kobresia humilis*),垂穗披碱草(*Elymus nutans*),鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)与露蕊乌头(*Aconitum gymnantrum*)等。土壤类型为草甸黑钙土。生长季为 5—9 月。

2012 年 8 月 22 日,在一块 20 m×20 m 平坦的草甸上,随机选取 3 个 2 m×2 m 的小区,在每个小区内随机选择 3 个 50 cm×50 cm 的样方,调查该样方内所有植物的丰富度,样方调查中丛生禾草与莎草以丛计数。筛选出 3 个小区内共有的植物物种,依次在 3 个小区中进行整株挖取。在每个小区内每种植物挖取足量根样后,混合,作为一个物种根样品。由于研究区植物多为多年生草本植物,大部分植物均为直根系、较粗,很难获得所需足量细根样,因而本研究仅获得了 17 个物种,共 51 个根样品(表 1 植物名目采用恩格勒分类系统排列)。所有根样都及时置于密封袋内,在低温冰盒中暂存,24 h 内带回实验室处理。选择小而平的研究样地主要是为了确保研究区域具有较小的空间异质性。所选研究区域的土壤含水量为 42.2%,pH 值为 7.12,总 N 含量为 26 mg/kg,速效 N 含量为 14.47 mg/kg,速效 P 含量为 1.78 mg/kg。

1.2 根样染色和 AM 侵染率的测定

每一样品随机挑取约 50 个根段,在 80℃ 水浴中用 10% KOH 溶液处理 25 min 后,置于 2% 的 HCL 中酸化 30 min,用 0.05% 的 Trypan blue 染液(质量体积比,溶剂为乳酸:甘油:水 = 1:1:1 的混合物)常温情况下染色 40—50 min,置于脱色液(体积比,乳酸:甘油:水 = 1:1:1)中脱色。脱色 2—3 d 后以 PVLG(聚乙烯醇 1.66 g,蒸馏水 10 mL,乳酸 10 mL,甘油 1 mL;高温下配制)为浮载剂,将染色完成的根段压制成永久装片。在 10×20 倍显微镜下使用十字交叉法测定 AM 单位根长侵染率,丛枝侵染率及泡囊侵染率,每个样品至少测定 200 个视野^[14]。丛枝侵染率(AC)反映了 AM 真菌与植物间物质交换的场所,泡囊侵染率(VC)反映了 AM 真菌的物质储存功能,AC/VC 反映了 AM 真菌在物质交换与储存功能间的权衡^[15]。

1.3 统计分析

在 SPSS 16.0 软件(SPSS Inc.)中所有数据在进行 \arcsin 转化后检验其正态性及方差齐性(Levene's 检验)。采用单因素方差分析检验 AM 真菌侵染率在物种、科及功能群水平的差异,使用 LSD(Least-Significant Difference)法在 95% 的置信水平检验显著性差异。采用变异系数(Coefficient of variation, Cv)来表征不同植物科之间 AM 真菌侵染率的离散程度,其计算公式为变异系数 $Cv = (\text{标准误差 SE} / \text{平均值 Mean}) \times 100\%$ 。

表 1 本研究中所有采集植物的基本信息

Table 1 The basic information of all collected plant in this study

| 编号 No. | 中文名 Chinese name | 科名 Family | 功能群 Function group | 生活史特征 Life story traits | 相对丰度 Relative abundance /% |
|-----------|--------------------------------------|--------------|-----------------------|----------------------------|----------------------------------|
| 1 | 唐松草 <i>Thalictrum aquilegifolium</i> | 毛茛科 | 杂草类 | 多年生草本 | 1.00 |
| 2 | 露蕊乌头 <i>Aconitum gymnandrum</i> | 毛茛科 | 杂草类 | 多年生草本 | 1.34 |
| 3 | 角茴香 <i>Hypocoum erectum</i> | 罂粟科 | 杂草类 | 多年生草本 | 1.34 |
| 4 | 鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i> | 蔷薇科 | 杂草类 | 多年生草本 | 3.01 |
| 5 | 青海苜蓿 <i>Medicago sativa</i> | 豆科 | 豆类 | 多年生草本 | 8.03 |
| 6 | 密花香薷 <i>Elsholtzia densa</i> | 唇形科 | 杂草类 | 多年生草本 | 1.34 |
| 7 | 蓬子菜 <i>Galium verum</i> | 茜草科 | 杂草类 | 多年生草本 | 7.69 |
| 8 | 细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i> | 菊科 | 杂草类 | 多年生草本 | 10.70 |
| 9 | 火绒草 <i>Leontopodium japonicum</i> | 菊科 | 杂草类 | 多年生草本 | 3.01 |
| 10 | 灰苞蒿 <i>Artemisia roxburghiana</i> | 菊科 | 杂草类 | 多年生草本 | 2.01 |
| 11 | 乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i> | 菊科 | 杂草类 | 多年生草本 | 3.01 |
| 12 | 青甘韭 <i>Allium przewalskianum</i> | 百合科 | 杂草类 | 多年生草本 | 1.34 |
| 13 | 洽草 <i>Koeleria glauca</i> | 禾本科 | 禾草类 | 多年生草本 | 1.34 |
| 14 | 垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> | 禾本科 | 禾草类 | 多年生草本 | 20.40 |
| 15 | 中华羊茅 <i>Festuca sinensis</i> | 禾本科 | 禾草类 | 多年生草本 | 2.39 |
| 16 | 剪股颖 <i>Agrostis matsumurae</i> | 禾本科 | 禾草类 | 多年生草本 | 2.34 |
| 17 | 矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i> | 莎草科 | 莎草类 | 多年生草本 | 23.75 |

植物系统进化树根据 APG III 系统中 ‘R20120829’ 亚系统树,使用 ‘Phyloomatic’ 程序进行构建。植物系统发育树的枝长使用 Phylocom 4.2(<http://phylodiversity.net/phylocom/>) 中的 ‘Bladj’ 程序进行拟合^[16]。植物进化中每个节点的贡献指数(Contribution indices , CIs) 与整个系统树的谱系信号(Phylogenetic signal) 被用于确定植物根内 AM 真菌侵染水平的系统保守性。CIs 的计算使用 Phylocom 4.2 中的 ‘aotf’ 函数。CIs 介于 0 与 1 之间,反应了整个系统进化树种某个节点分支对现存功能特征差异的贡献;如果在进化树中功能特征的差异更多被古老分支节点所解释,而不是最新的分支节点,则该功能特征在进化上是保守的^[17]。谱系信号的计算使用 R 语言 picante 程序包中的 “multiPhylosignal” 函数,利用 K 值法^[18]。在 95% 的置信水平,若 $K > 1$ 表明被测功能性状具有很强的系统发育信号; $K < 1$ 表明被测功能性状无系统发育信号。

2 结果与分析

2.1 在植物物种及其系统进化水平上的 AM 真菌侵染率

被测的 10 科 17 个物种全部均可以被 AM 真菌所侵染,其中 13 种(76%) 能形成丛枝结构,16 种(94%) 可以形成泡囊结构,13 种(76%) 可以形成丛枝与泡囊双重结构(图 1)。植物物种对 AM 真菌的单位根长侵染率(RLC; $F = 15.0$, $P < 0.001$)、丛枝侵染率(AC; $F = 4.0$, $P < 0.001$)、泡囊侵染率(VC; $F = 11.0$, $P < 0.001$) 及丛枝泡囊侵染率之比(AC/VC; $F = 5.1$, $P < 0.001$) 均具有显著影响。所有物种中,角茴香 RLC 最高(97%) ,密花香薷次之(82%) ,中华羊茅最低(0.95%) ; AC 则密花香薷最高,达 20.7% ,中华羊茅最小,仅有 0.47% ,灰苞蒿、蓬子菜、唐松草、矮蒿草均无丛枝侵染; VC 表现为青甘韭最高,达 62.7% ,灰苞蒿最小(0.63%) ,中华羊茅无侵染; AC/VC 表现为密花香薷最高达 1.47 ,灰苞蒿、蓬子菜、唐松草、矮蒿草均为 0(图 1)。

所有被测植物侵染率的谱系信号分析结果显示 AM 真菌的 RLC($K = 0.53$, $P = 0.23$) ,AC($K = 0.49$, $P = 0.32$) ,VC($K = 0.74$, $P = 0.14$) 与 AC/VC($K = 0.45$, $P = 0.44$) 均未检测到显著系统发育信号;此外, CIs 进一步验证了系统发育信号结果,表明在植物进化树中 AM 真菌侵染率的差异更多被最新分支节点所解释,而不是古老分支节点(图 1);禾本科各属间的分支节点具有最高的 CIs,解释了 25% 现存 RLC 的变异(节点 A, $P =$

0.016); 毛茛科唐松草属与乌头属之间的分支节点最大能解释 AC 现存差异的 30%(节点 B, $P=0.048$); 天门冬目、禾本目与莎草目各目间的分支节点最高能够解释 65% 的 VC 现存差异(节点 C, $P=0.022$), 而莎草科与禾本科间分支节点却仅能解释 25% 的 AC/VC 的现存差异(节点 D, $P=0.016$) (图 1)。在 A、B、C、D 4 个分支节点中, 节点 C 最为古老, 分支时间为 110 M.Y, 节点 B 次之(58.17 M.Y), 节点 A 最小(27.3 M.Y) (图 1)。

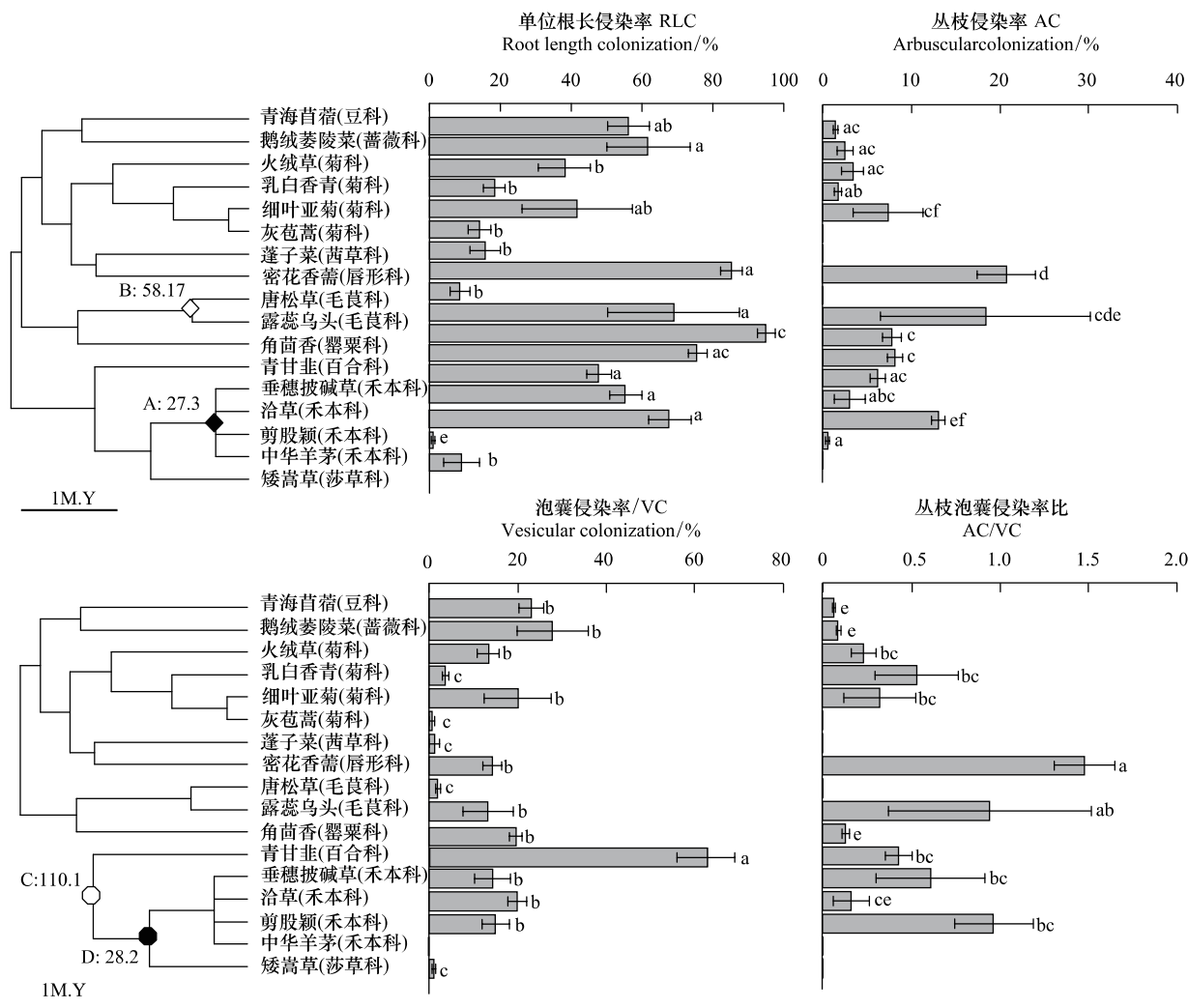


图 1 所有被测植物根内 AM 真菌

Fig.1 AM colonization in the roots of all measured plants

左侧为 17 种植物的系统进化树, A、B、C、D 分别代表显著最大解释现存 RLC、AC、VC 与 AC/VC 差异的分支节点; IM.Y 为百万年

2.2 在植物科、功能群水平的 AM 真菌侵染率

AM 真菌 RLC ($F=5.8, P<0.001$), AC ($F=2.7, P<0.014$), VC ($F=14.0, P<0.001$) 与 AC/VC ($F=3.4, P<0.003$) 在不同植物科之间存在显著差异,但在不同功能群间 AC 与 AC/VC 却差异不显著 ($P>0.05$)。百合科具有最高的 RLC 与 VC,而唇形科则具有最高的 AC 与 AC/VC 值,其余 8 科植物侵染率均介于以上两科植物之间(图 2)。菊科与禾本科植物均涉及到 4 种,但菊科植物的 RLC 与 AC 的 C_v (RLC, 18.7%; AC, 39%) 值大于禾本科 C_v (RLC, 18%; AC, 26%), 而其 VC 与 AC/VC 的 C_v 值(VC, 31%; AC/VC, 31%) 却小于禾本科(VC, 66%; AC/VC, 33%)。毛茛科虽仅有 2 个物种被调查,但其侵染率(AC 除外) 的 C_v 值均高于菊科、禾本科。毛茛科植物的 RLC、AC、VC 与 AC/VC 的 C_v 系数分别为 41%、73%、47%、71%。

不同功能群植物侵染率分析发现杂草、禾草与豆科植物三者间的 RLC 与 VC 无显著差异,但均显著高于莎草类植物(图 3); AC 与 AC/VC 在不同功能群间表现为杂草类、禾草类的 AC 与 AC/VC 均高于豆类,但未

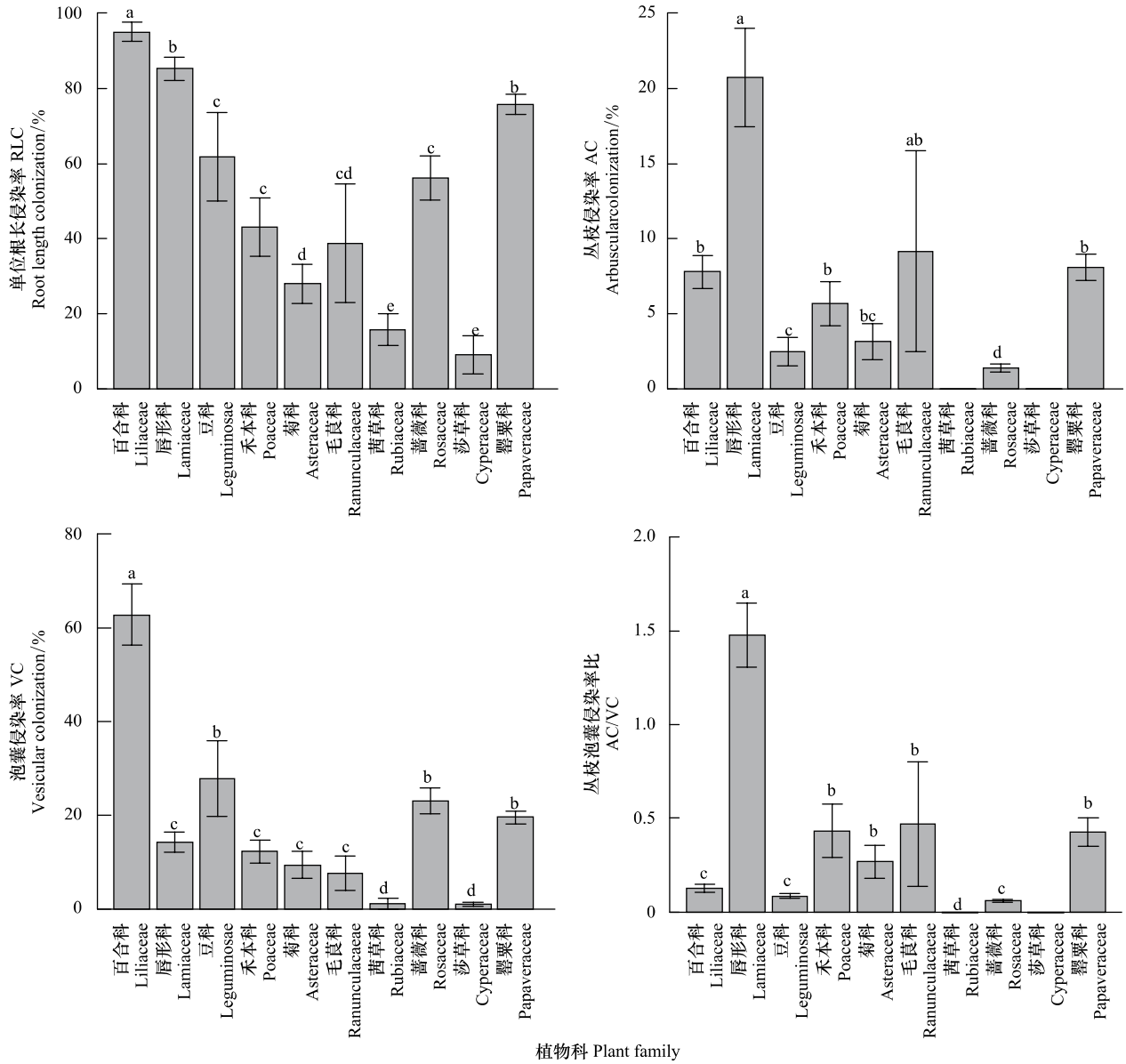


图 2 植物不同科水平 AM 侵染率
 Fig.2 AM colonization at plant families level

达到显著水平; 莎草类的 AC 与 AC/VC 均为 0(图 3)。

3 讨论

本研究从科、功能群与系统发育 3 个水平探究了高寒草甸生态系统中植物系统发育与 AM 真菌侵染水平之间的关系。结果显示所有被测植物侵染率均无显著系统发育信号; 此外, CI_s 结果也显示植物进化树中 AM 真菌侵染率的差异更多被最新分支节点所解释, 而不是古老分支节点, 说明 AM 真菌的侵染在植物系统进化过程中并不是保守的, 表现为亲缘关系较近的植物, 其 AM 真菌侵染水平也不尽相似。这一结果并未支持生态位保守理论的预测, 即亲缘关系越近的植物物种其根内 AM 真菌的侵染水平也相似。该结果与 Reinhart 等^[9]对植物系统发育与菌根响应之间关系的研究结果一致, 他们发现不能用已知亲缘关系的植物与 AM 真菌侵染间的关系去预测其近缘种的菌根侵染率。AM 真菌的侵染在植物系统进化上的不保守性是由于部分植物在进化过程中形成自己独特的资源获取策略^[11]。然而, 本研究却与 Lugo 等^[19]不一致, 他们对极端干旱环

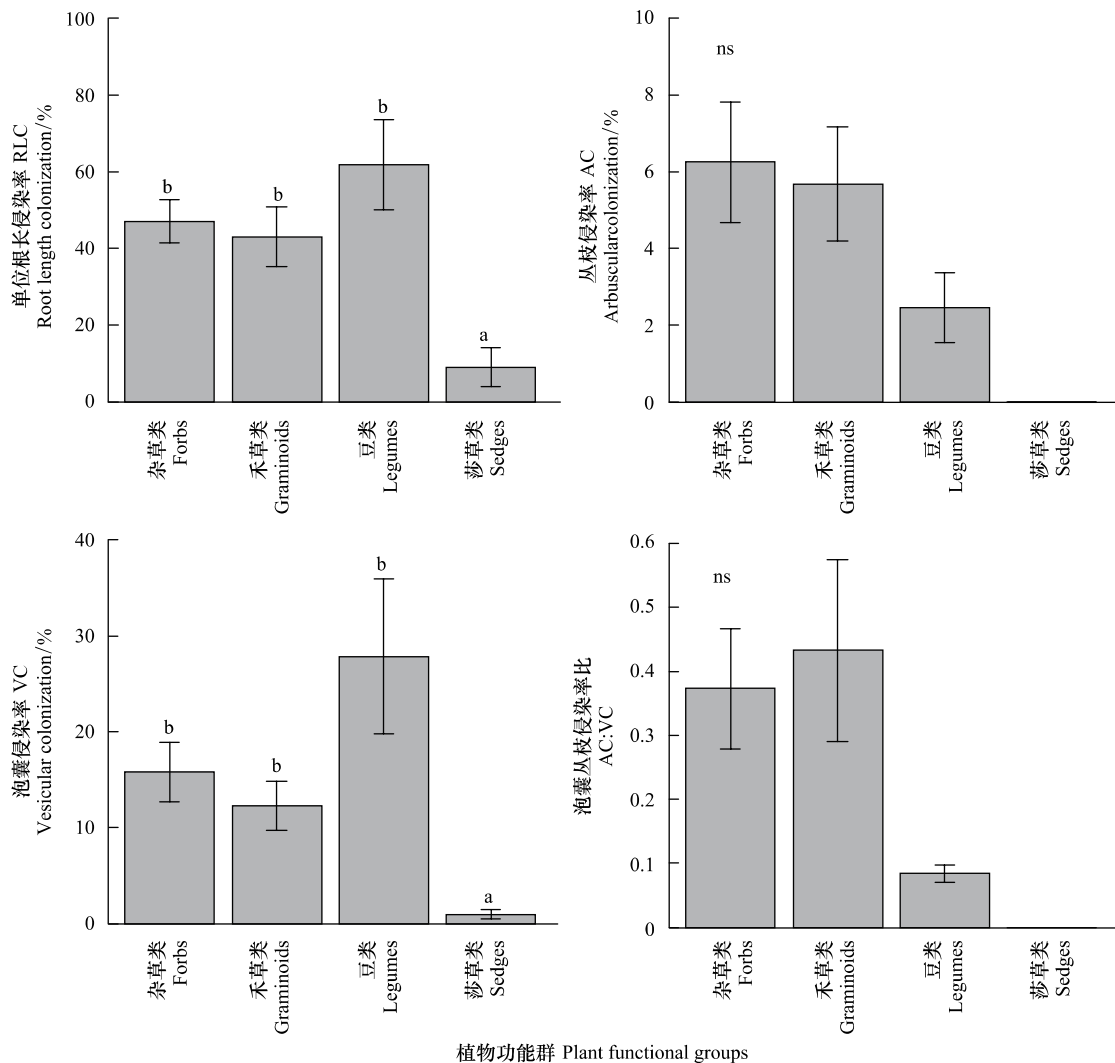


图3 莎草类、豆类、禾草类和杂草类4个功能群根系中的AM侵染率

Fig.3 AM colonization in the roots of different plant functional groups

ns 表示无显著性差异

境中的42种植物根内AM真菌的侵染水平进行了分析,发现AM真菌侵染率的差异表现出显著的植物系统发育模式,具有进化的保守性。3个原因可以解释这种不一致:空间异质性、样本量的大小与时空差异。一方面,Lugo等的研究区域为极度干旱区域,而本文的研究区域为高寒草甸。相比之下,高寒草甸生态系统较极度干旱生态系统具有较高的空间异质性,而空间异质性已经被证明影响着植物系统进化与内生真菌的相互关系^[20-21]。此外,空间异质性所导致的土壤营养可利用性^[22-23]、光照强度^[24-25]、pH^[26]等在空间上的分异也被证明调节着AM真菌的侵染率;另一方面,Lugo等的研究调查了45种植物,隶属于18科,其种科比为2.5,而本研究仅调查了17个物种,其种科比为1.7。较小的种科比说明本研究中所调查的物种亲缘关系相对比较分散,这种比较分散的物种亲缘关系直接干扰了AM真菌侵染率谱系信号的检测。最后,本研究采用单一的采样时间与采样地点也是引起两项研究结果不一致的又一重要原因。因此,进一步研究需要在考虑调查更多物种及其亲缘关系的同时,也应考虑到采样的时空尺度对植物系统发育与AM真菌侵染间关系的影响。

本研究结果还显示被测的17个物种全部均可以被AM真菌所侵染,但在不同植物根内AM真菌的侵染率存在显著差异,说明在高寒草甸生态系统中与AM真菌共生已成为植物用来适应高寒环境的一种策略,但不同植物对AM真菌的策略存在差异;如灰苞蒿、唐松草、蓬子菜虽均为菌根植物,但它们均无从枝侵染率,说

明这些植物适合度的提高并不是由于 AM 真菌促进了他们对矿质营养的吸收,而可能是 AM 提高了它们对病原菌与环境胁迫的抵抗能力^[27]。与同科其他植物相比,中华羊茅具有最低 AM 真菌侵染率,这主要是由于中华羊茅在长期进化中形成分支多而直径较小的须根系,使得中华羊茅可以直接从土壤颗粒中吸收矿质营养,减小其对 AM 真菌的依赖程度^[28]。长期以来,莎草科植物一直被认为是非丛枝菌根植物,不能被 AM 真菌所侵染^[3],但本文的研究结果并不支持这一观点。我们发现莎草科植物矮蒿草根内存在 AM 真菌菌丝与泡囊的侵染,无从枝侵染。该结果与其他一些研究结果一致^[29],说明与 AM 真菌共生并不是生活在高寒、低土壤营养环境中的莎草科植物的首选策略。这一观点也已经得到其他一些研究的确认,发现莎草科植物能够通过与外生菌根真菌共生,直接获取土壤中的有机物中的氮、磷等矿质营养^[30]。

本文研究也显示菊科植物 RLC 与 AC 的 C_v 值大于禾本科 C_v ,而其 VC 与 AC/VC 的 C_v 值却小于禾本科,说明在植物系统发育上禾本科植物的 RLC 与 AC 较菊科保守,但菊科植物的 VC 与 AC/VC 较禾本科植物保守,即便属于同一科的植物其根内 AM 真菌的侵染率也不相同,也从植物科水平进一步验证了本文研究结果(均无显著系统发育信号)。至于毛茛科植物 AM 侵染率的 C_v 值高于菊科、禾本科,这仅仅是小样本样品在统计上的差异,并无实质生态学意义。植物功能群是指共同享有一些关键的功能性状而对特定环境因子有相似的反应机理,并对生态系统主要过程有相似影响的不同植物种类的组合。因此,我们推测不同功能群植物根内 AM 真菌的侵染水平也应不同,但本文的研究结果却与这一推断不一致,发现杂草、禾草与豆科类植物三者间的 RLC 与 VC 无显著差异,AC 与 AC/VC 在不同功能群间无显著差异。考虑到植物的功能特征在进化上的保守性^[31],因而这又从功能群的层面进一步支持了亲缘关系较近的植物,其 AM 真菌侵染水平也不尽相似的研究结论。

4 结论

本文中被测 17 种植物的 AM 侵染率均无显著系统发育信号,其植物进化树中 AM 真菌侵染率的差异更多被最新分支节点所解释,而不是古老分支节点,说明高寒草甸生态系统亲缘关系较近的植物,其 AM 真菌侵染水平并不相同,不存在进化的保守性。该结果系统报道了高寒草甸生态系统中植物系统进化发育与 AM 真菌侵染间的关系,表明了植物系统进化与 AM 侵染间无显著关联。从菌根真菌的角度为将来高寒退化草地的人工恢复过程中植物的选种提供了生态依据。进一步研究需加大样本量、从时间与空间尺度两个方面去探讨植物系统发育与 AM 侵染间关系的一般性规律。

参考文献(References):

- [1] Wang B, Qiu Y L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 2006, 16(5): 299–363.
- [2] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, van der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304(5677): 1629–1633.
- [3] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd th. New York: Academic Press, 2010.
- [4] Lewandowski B, De Bo G, Ward J W, Pappmeyer W, Kuschel S, Aldegunde M J, Gramlich P M E, Heckmann D, Goldup S M, Souza D M, Fernandes A E, Leigh D A. Sequence-specific peptide synthesis by an artificial small-molecule machine. *Science*, 2013, 339(6116): 189–193.
- [5] Vestergård M, Henry F, Rangel-Castro J I, Michelsen A, Prosser J I, Christensen S. Rhizosphere bacterial community composition responds to arbuscular mycorrhiza, but not to reductions in microbial activity induced by foliar cutting. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 64(1): 78–89.
- [6] Veresoglou S D, Shaw L J, Hooker J E, Sen R. Arbuscular mycorrhizal modulation of diazotrophic and denitrifying microbial communities in the (mycor) rhizosphere of *Plantago lanceolata*. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 53: 78–81.
- [7] 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.
- [8] Leifheit E F, Verbruggen E, Rillig M C. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce decomposition of woody plant litter while increasing soil aggregation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 323–328.
- [9] Reinhart K O, Wilson G W T, Rinella M J. Predicting plant responses to mycorrhizae: integrating evolutionary history and plant traits. *Ecology Letters*, 2012, 15(7): 689–695.

- [10] 杨海水, 王琪, 郭伊, 熊艳琴, 许明敏, 戴亚军. 丛枝菌根真菌群落与植物系统发育的相关性分析. *植物生态学报*, 2015, 39(4): 383–387.
- [11] Tedersoo L, Mett M, Ishida T A, Bahram M. Phylogenetic relationships among host plants explain differences in fungal species richness and community composition in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 2013, 199(3): 822–831.
- [12] Jacquemyn H, Merckx V, Brys R, Tyteca D, Cammue B P A, Honnay O, Lievens B. Analysis of network architecture reveals phylogenetic constraints on mycorrhizal specificity in the genus *Orchis* (Orchidaceae). *New Phytologist*, 2011, 192(2): 518–528.
- [13] Martos F, Munoz F, Paillet T, Kottke I, Gonneau G, Selosse M A. The role of epiphytism in architecture and evolutionary constraint within mycorrhizal networks of tropical orchids. *Molecular Ecology*, 2012, 21(20): 5098–5109.
- [14] McGonigle T P, Miller M H, Evans D G, Fairchild G L, Swan G A. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 1990, 115(3): 495–501.
- [15] Johnson N C, Rowland D L, Corkidi L, Egerton-Warburton L M, Allen E B. Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. *Ecology*, 2003, 84(7): 1895–1908.
- [16] Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 2008, 24(18): 2098–2100.
- [17] Moles A T, Ackerly D D, Webb C O, Tweddle J C, Dickie J B, Westoby M. A brief history of seed size. *Science*, 2005, 307(5709): 576–580.
- [18] Blomberg S P, Garland Jr T, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 2003, 57(4): 717–745.
- [19] Lugo M A, Reinhart K O, Menoyo E, Crespo E M, Urcelay C. Plant functional traits and phylogenetic relatedness explain variation in associations with root fungal endophytes in an extreme arid environment. *Mycorrhiza*, 2015, 25(2): 85–95.
- [20] Wehner J, Powell J R, Muller L A H, Caruso T, Veresoglou S D, Hempel S, Rillig M C. Determinants of root-associated fungal communities within Asteraceae in a semi-arid grassland. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 425–436.
- [21] Glynou K, Ali T, Buch A K, Kia S H, Ploch S, Xia X J, Çelik A, Thines M, Maciá-Vicente J G. The local environment determines the assembly of root endophytic fungi at a continental scale. *Environmental Microbiology*, 2015, doi: 10.1111/1462-2920.13112.
- [22] Egerton-Warburton L M, Johnson N C, Allen E B. Mycorrhizal community dynamics following nitrogen fertilization: a cross-site test in five grasslands. *Ecological Monographs*, 2007, 77(4): 527–544.
- [23] Liu Y J, Shi G X, Mao L, Cheng G, Jiang S J, Ma X J, An L Z, Du G Z, Johnson N C, Feng H Y. Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem. *New Phytologist*, 2012, 194(2): 523–535.
- [24] Heinemeyer A, Ridgway K P, Edwards E J, Benham D G, Young J P W, Fitter A H. Impact of soil warming and shading on colonization and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of a native grassland community. *Global Change Biology*, 2004, 10(1): 52–64.
- [25] Shi G X, Liu Y J, Johnson N C, Olsson P A, Mao L, Cheng G, Jiang S J, An L Z, Du G Z, Feng H Y. Interactive influence of light intensity and soil fertility on root-associated arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 2014, 378(1/2): 173–188.
- [26] Dumbrell A J, Nelson M, Helgason T, Dytham C, Fitter A H. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *The ISME Journal*, 2010, 4(3): 337–345.
- [27] Powell J R, Parrent J L, Hart M M, Klironomos J N, Rillig M C, Maherali H. Phylogenetic trait conservatism and the evolution of functional trade-offs in arbuscular mycorrhizal fungi. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 276(1676): 4237–4245.
- [28] Hetrick B A D, Wilson G W T, Leslie J F. Root architecture of warm- and cool-season grasses: relationship to mycorrhizal dependence. *Canadian Journal of Botany*, 1991, 69(1): 112–118.
- [29] Gai J P, Cai X B, Feng G, Christie P, Li X L. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with sedges on the Tibetan plateau. *Mycorrhiza*, 2006, 16(3): 151–157.
- [30] Raab T K, Lipson D A, Monson R K. Non-mycorrhizal uptake of amino acids by roots of the alpine sedge *Kobresia myosuroides*: implications for the alpine nitrogen cycle. *Oecologia*, 1996, 108(3): 488–494.
- [31] Losos J B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 995–1003.