

丛枝菌根真菌(AMF)对外来植物入侵 反馈机制的研究进展

于文清^{1,2}, 周文¹, 万方浩¹, 刘万学¹

¹ 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

² 黑龙江省农垦科学院农畜产品综合利用研究所, 黑龙江 佳木斯 154007

摘要: 丛枝菌根真菌(AMF)在植物群落竞争演替、物种多样性的形成及群落空间分布格局、植物群落对全球变化的响应中均起着重要的调节作用;同样也能影响外来植物与本地植物的互作,影响外来植物入侵过程中植物群落演替进程,甚至决定入侵的成败。因此,AMF 与外来植物共生及其对外来植物入侵的反馈已成为国际上外来植物入侵机制研究的一个热点。本文基于外来植物的入侵过程,从 AMF 对外来植物生长、外来植物与本地植物竞争关系的影响,以及外来植物入侵对 AMF 的影响及 AMF 对入侵的反馈 3 个方面综述了 AMF 对外来植物入侵的反馈机制。外来植物可以通过多种途径改变土著 AMF 的群落结构和功能,而土著 AMF 也能直接或间接地改变甚至逆转外来植物与入侵地植物的互作关系。未来的研究不仅需要考虑 AMF 与外来植物共生的菌根特性和对竞争关系的影响,还需要通过大尺度条件下的野外试验及室内补充试验深入探究影响 AMF 在外来植物与本地植物竞争演替中的作用的生物和非生物因子,以全面解释 AMF 影响外来植物入侵的反馈机制。

关键词: 丛枝菌根真菌; 外来植物; 入侵机制; 互利共生; 反馈

Current understanding of the role of arbuscular mycorrhizal fungi in exotic plant invasions

Wen-qing YU^{1,2}, Wen ZHOU¹, Fang-hao WAN¹, Wan-xue LIU¹

¹ *State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;* ² *Heilongjiang Academy of Land Reclamation Sciences, Jiamusi, Heilongjiang 154007, China*

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) plays important roles in competitiveness and succession of plant communities, the maintenance of species diversity, the spatial distribution of populations and the responses of plant communities to global change. AMF also have a role in the process of community succession, during which the invasive plants compete with and exclude native plants. Exotic plants can change the structure and function of the AMF community through different pathways, while native AMF can in turn influence the interaction of exotic and native plants, and succession, sometimes even play a decisive role in the success or failure of an invasion. Therefore, studies on AMF-exotic plant symbiosis and its feedback to exotic plant invasion have become one of the hotspots in the studies on the mechanism of exotic plant invasion. In this paper, we review the status of the research on the mechanism of AMF feedback to plant invasion, focusing on the effect of AMF to the growth of exotic plants, on the competition between exotic and native plants, the effect of plant invasion on AMF and the feedback of AMF to the invasion. Exotic plant can change the structure and function of AMF community, while native AMF can alter or reverse the interaction between exotic and native plants directly or indirectly. For further study, to explain the mechanism of AMF affecting exotic plant invasion comprehensively, we need considering the character of AMF which symbioses with exotic plant, and exploring the biotic and abiotic factors that affect the effect of AMF on the interaction between exotic and native plants.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi; exotic plant invasion; invasive mechanism; mutualism; feedback

收稿日期:2011-12-11 接受日期:2012-02-01
基金项目:国家自然科学基金项目(30871654,31171907);国家重点基础研究发展计划资助(2009CB119200)
作者简介:于文清(1979-),女,助理研究员,硕士。研究方向:农业微生物、农业生态学。E-mail:wendingyu09@163.com
通讯作者(Author for correspondence):刘万学,E-mail:liuwanxue@263.net

外来植物入侵所导致的严重经济损失和竞争排斥本地植物所引起的“生态灾难”已成为各国高度关注的环境、经济和社会热点问题。在入侵我国农林水生生态系统的 520 余种外来有害生物中,入侵植物就占 51.5% (万方浩等,2009)。外来植物入侵不仅影响入侵地生境地上部分群落的结构和功能,也影响地下生态系统 (Batten *et al.*, 2006; Callaway *et al.*, 2004; Inderjit & van der Putten, 2010; Kourtev *et al.*, 2002)。地下的土壤微生物群落与植物的互作关系可以决定植物群落的演替方向和演替进程 (Deyn *et al.*, 2004; Mills & Bever, 1998), 而外来植物竞争排斥本地植物而形成单优群落的入侵过程即是一个“级联”的植物群落演替过程 (Callaway *et al.*, 2004), 因此, 外来植物入侵的土壤微生物机制成为近年来国际上的研究热点。丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 作为土壤中一类极为重要的功能微生物, 其在外来植物入侵中的作用机理备受关注。

AMF 为球囊菌门 Glomeromycota 球囊霉纲 Glomeromycetes 下的 4 个目 (球囊霉目 Glomerales、类球囊霉目 Paraglomerales、原囊霉目 Archaeosporales、多孢囊霉目 Diversisporales), 包括 13 个科 19 个属 214 个种 (Schüßler & Walker, 2010), 能与 80% ~ 90% 的植物种形成菌根共生 (Wang & Qui, 2006)。AMF 与植物共生以及形成的菌根网络可改善植物个体营养 (Leigh *et al.*, 2008; Richardson *et al.*, 2000)、增强植物耐环境胁迫能力 (Cartmill *et al.*, 2008; Kohler *et al.*, 2008)、改变甚至逆转植物种间竞争关系 (van der Heijden *et al.*, 2003)、决定植物群落的生产力 (Millner, 1991; van der Heijden *et al.*, 1998b) 和驱动土壤营养循环 (Hodge & Fitter, 2010), 因此, 在植物种群建立、群落竞争演替、物种多样性的形成及群落空间分布格局中均起着重要的调节作用 (Dhillion & Gardsjord, 2004; van der Heijden, 2004; van der Heijden & Horton, 2009; van der Heijden *et al.*, 1998a), 对生态系统的影响至关重要。大多数外来入侵植物都是菌根植物, 能够与新生境土壤中的 AMF 形成互利共生关系 (Fumanal *et al.*, 2006), 因此, 探究入侵地 AMF 与外来植物的共生互作关系及其在外来植物入侵中的作用, 是外来植物入侵的土壤微生物机制研究的重点内容之一。

本文基于 AMF 与宿主植物的共生互作关系及外来植物的入侵过程, 主要从 AMF 与外来植物形成共生关系对外来植物生长、入侵植物与本地植物竞争的影响, 以及外来植物入侵对 AMF 群落的影响与 AMF 对入侵的反馈 3 个方面来综述 AMF 与外来植物入侵的关系, 指出目前研究的一些不足, 并就未来研究提出了一些建议, 以期为我国开展 AMF 在外来植物入侵中的相关研究和防控实践提供借鉴。

1 AMF 与外来植物共生对外来植物生长的影响

入侵地的 AMF 能与大部分外来入侵植物形成菌根共生, 并对其个体生长具有促进作用 (Fumanal *et al.*, 2006; Nijjer *et al.*, 2004; Pringle *et al.*, 2009; Shah *et al.*, 2008a, 2008b)。Nijjer *et al.* (2004) 通过温室盆栽试验发现, 使用入侵地菌根接种剂 (包括内养球囊霉 *Glomus intraradices*、聚丛球囊霉 *Glomus aggregatum*、摩西球孢囊霉 *Glomus mossae*、彩色豆马勃 *Pisolithus tinctorius* 和须腹菌属 *Rhizopogon* sp. 的 4 个种) 显著促进了入侵美洲东南部的中国乌桕 *Sapium sebiferum* (L.) Roxb. 的生长, 但对与之共存的 5 个本地树种的生长无促进作用; Smith *et al.* (2008) 的研究表明, 接种内养球囊霉可对藤本类白前属入侵植物 *Vincetoxicum rossicum* (Kleopow) Barbar. 的存活和生长产生有利影响; Shah *et al.* (2008a, 2008b) 在测定接种入侵地 AMF 对外来入侵植物臭春黄菊 *Anthemis cotula* L. 的促生作用时, 也获得类似的结论。Jin *et al.* (2004) 研究外来植物加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* L. 在我国入侵史时发现, AMF 侵染率还与入侵时间呈显著正相关, 即入侵时间越长, AMF 的促进作用越显著。对入侵欧洲的豚草 *Ambrosia artemisiifolia* L. 进行不同入侵时间的野外调查和接种 AMF 的温室盆栽反馈试验显示, AMF 对其生长、繁殖和扩散均具有正反馈效应 (Fumanal *et al.*, 2006); AMF 也能促进外来植物斑点矢车菊 *Centaurea maculosa* Lam. 的生长 (Harner *et al.*, 2010)。

尽管菌根在促进外来植物生长中的作用已得到公认, 但目前主要的研究结果来自室内接种 AMF 或杀菌剂处理的温室盆栽试验和野外侵染率的调查, 而仅仅通过室内接种试验只能证实 AMF 与外来植物共生, 并不能表明它们必然促进入侵, 还需考虑 AMF 与外来植物的互利共生关系及其对入侵

的促进作用(Shah & Reshi, 2007; Shah *et al.*, 2008a, 2008b)。尽管 AMF 的促生效应具有普遍性,但不同 AMF 的促生效应不同,且 AMF 与不同宿主植物亦存在选择偏好性(Arpana *et al.*, 2008; Helgason *et al.*, 2002)。此外,AMF 与宿主植物的共生关系和共生效应常受多种生物因子(宿主植物本身及发育阶段、当地伴生植物种类的生长状态等)和非生物因子(土壤肥力水平、气候条件等)的影响(Rillig, 2004; Siguenza *et al.*, 2006)。Shah *et al.* (2008a, 2008b) 研究发现,入侵植物乌桕从与菌根共生中获得的利益可能因本地植物种类和土壤肥力的差异而不同;且随着入侵阶段的改变,AMF 与外来植物可能由完全的互利共生变成寄生,因此,菌根共生可能对外来植物入侵的各个阶段具有不同的贡献。显然,研究 AMF 在外来植物入侵不同阶段的地位和作用尤为重要,但除了 Shah *et al.* (2009a, 2010) 的研究外,对外来入侵植物的菌根地位以及促生作用机理的研究仍较少。未来的研究需要在尺度条件下探究入侵不同地理区域及不同类型生境的外来植物与本地 AMF 的互作,及参与互作的 AMF 特性,以解释 AMF 对外来入侵植物生长影响的普遍性和生态异质性。

2 AMF 与外来植物共生对外来植物与本地植物竞争关系的影响

AMF 影响植物的种间竞争关系,早已被多次证明。由于 AMF 具有宿主偏好性(Opik *et al.*, 2006; Vandenkoornhuyse *et al.*, 2003), AMF 形成的菌根网络可以通过植物在营养吸收和转化上的差异(Casper & Castelli, 2007; Scheublin *et al.*, 2007; Shah *et al.*, 2009a; van der Heijden *et al.*, 1998a, 1998b), 及资源(如碳、氮)转移(Carey *et al.*, 2004; Govindarajalu *et al.*, 2005) 改变植物间的竞争关系。

AMF 在外来植物竞争排斥本地植物中的作用,已激起学者们的极大兴趣。尽管已有人提出了菌根共生抵抗假说(Kisa *et al.*, 2007),即菌根共生帮助土著植物抵御外来植物入侵,但更多的研究表明,菌根共生能够对外来植物入侵起正反馈作用(Richardson *et al.*, 2000; Shah *et al.*, 2010),即共生促进假说,其机制主要为外来植物入侵抑制菌根与土著植物的互利共生,外来入侵植物与土著菌根真菌建立的互利共生优于土著植物。入侵植物斑点矢车菊对入侵地

AMF 群落的影响不利于本地植物生长(Mummey *et al.*, 2005)。Marler *et al.* (1999) 研究发现,AMF 可间接增强入侵植物斑点矢车菊对本地植物爱达荷狐茅 *Festuca idahoensis* Elmer 的竞争力; Carey *et al.* (2004) 采用稳定同位素和生理学证据间接证实 AMF 可以促进碳资源由爱达荷狐茅向斑点矢车菊转移; Giovannetti *et al.* (2006) 也支持菌根可调节碳转移,使竞争平衡偏向入侵植物的理论。但目前,资源转移理论仍存在分歧(Shah *et al.*, 2010)。另外,AMF 也能促进宿主植物对不同形式氮的吸收,甚至参与植物间的氮转移(Govindarajalu *et al.*, 2005; He *et al.*, 2003), AMF 可能在 NH_4^{+} 丰富的地区具有更为重要的作用(Johansen *et al.*, 1996),但关于氮转移与植物入侵关系的研究仍较少。

同样,AMF 对外来植物与本地植物竞争关系的影响受多种生物和非生物因子的调节,包括 AMF 本身的地理起源及特性(Scheublin *et al.*, 2007; Shah *et al.*, 2008a, 2008b)、土壤肥力水平(Nijjer *et al.*, 2004)、入侵植物的菌根地位(Callaway *et al.*, 2008)、本地植物种类(Carey *et al.*, 2004; Nijjer *et al.*, 2004) 等,但目前研究主要考虑的因子是土壤肥力。大量的研究表明,土壤肥力是影响入侵植物扩张的重要因子,如 Daehler (2003) 通过土壤资源添加试验证实土壤养分对入侵具有促进作用。土壤肥力的改变必然影响 AMF,进而影响外来植物和本地植物的竞争关系。在入侵植物种群建立以及竞争扩张中,磷通常是限制因子(Wolf *et al.*, 2004),如菌根介导的入侵植物铺散矢车菊 *Centaurea diffusa* Lam., 在低氮水平下仍具竞争力,但低磷水平竞争力丧失(Kathrine *et al.*, 2004),在这种情况下,菌根共生就成为其成功入侵的关键因素; Zabinski *et al.* (2002) 研究表明,斑点矢车菊与本地植物竞争时,AMF 的功能是吸收磷,而不是转移碳。这些研究结果存在分歧的原因可能是由土壤养分组成的差异引起的。

由于 AMF 菌丝的吸收直径小,吸收比表面积大,因此,在低肥力环境中获得营养的潜力比植物根强,且广泛的菌根侵染可代替植物根吸收营养,从而减少对植物根部的资源配置,使入侵植物可将更多的可用资源分配于防护。有人认为,竞争提高进化假说(EICA)是外来植物成功入侵的独特策略(Blossey & Nötzold, 1995),但由 AMF 增加的竞争力,是否只是由于生长和防护平衡的改变或本地与

入侵植物对地理资源和菌根的利用差异所引起,仍没有定论。总体而言,目前,关于入侵植物与 AMF 反馈互作的证据更多的来自于温室盆栽试验,仍需要足够的野外证据来支持。由于盆栽过程中 AMF 菌丝的破坏,使其效应可能小于野外的实际效应。同时,在入侵植物竞争替代本地植物的试验中,很少全面考虑到土壤特性(如养分组成)等环境因子的影响;而菌根对宿主植物的偏好性差异如何影响资源利用和转移,进而改变入侵植物竞争力方面的研究则需要深入探究。

3 外来植物入侵对 AMF 的影响及 AMF 对入侵的反馈

在外来植物竞争排斥土著植物成为优势种的入侵过程中,外来植物不同于本地植物的特性和物质代谢方式(如更高的生物量、更高的生长速率、更丰富的次生物质或化感物质组成等)直接和间接改变了入侵地土壤的理化性质和生态功能(Weidenhamer & Callaway, 2010),以及微生物群落结构及功能(Kourtev *et al.*, 2002; Mangla *et al.*, 2008),甚至改变了入侵地生境的营养循环(Blank & Young, 2002),而这也必然会影响到入侵地 AMF 群落的结构和功能。如入侵我国的紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* Spreng., 能够改变入侵地土壤理化性状、酶活性、微生物群落及 AMF 群落结构,而这种影响对紫茎泽兰的进一步入侵与扩张呈正反馈效应(李会娜, 2009; 牛红榜, 2007a、2007b; 于文清等, 2010; 于文清等, 2011; Niu *et al.*, 2007)。

由于 AMF 与土著植物间长期的适应进化使得它们间存在较强的专一性互作,一旦互作被干扰,则可能反过来影响外来植物与本地植物的竞争关系(Bever, 2002; Bever *et al.*, 1996)。同样,AMF 的改变也能显著影响土壤的理化性质和结构(Landis *et al.*, 2004)及改变土壤营养尤其是碳、氮营养循环(Johnson, 2010),因为,AMF 与植物共生的演化和土壤结构密不可分,AMF 菌丝是构成土壤中微生物和有机碳的主要部分(Wilson *et al.*, 2009),并在土壤结构的形成中发挥重要作用(Mummey & Rillig, 2006)。系统研究 AMF 的变化及这些变化对入侵的反馈调节机理是探讨外来植物入侵的土壤微生物机制的一个新突破点。目前,关于 AMF 与入侵植物互作机制的研究结果主要倾向于 2 个方面:

(1)外来植物通过改变入侵地的 AMF 群落影响土壤环境;(2)外来植物通过改变土壤环境影响 AMF 群落组成和丰富度,从而促进其入侵(于文清等, 2011; Mummey & Rillig, 2006; Shah *et al.*, 2008a、2008b; Shah *et al.*, 2010; Wolfe & Klironomos, 2005)。如 Wolfe & Klironomos (2005)认为,以 AMF 为主的土壤微生物群落组成和功能的变化,是外来植物入侵各种生态系统的重要原因之一;Mummey & Rillig (2006)研究表明,斑点矢车菊入侵显著降低了 AMF 群落多样性;Vogelsang & Bever (2009)也研究表明,外来植物入侵降低了菌根的密度。外来植物旱雀麦 *Bromus tectorum* L. 与土著 C_4 植物 *Hilaria jamesii* (Torr.) Benth. 或 C_3 植物 *Stipa hymenoides* (Torr.) Benth. 临近生长时,AMF 群落发生变化(Hawkes *et al.*, 2006);原产于印度的滇石梓 *Gmelina arborea* Roxb., 是非洲西部的一个潜在入侵树种,它通过培植大量的 AMF 影响土著草本植物群落结构和微生物群落功能(Sanon *et al.*, 2006)。

不同种 AMF 对植物群落结构的影响也存在差异(van der Heijden *et al.*, 1998a、1998b),即被外来植物入侵改变的 AMF 对外来植物的进一步入侵又可能起到促进作用(Marler *et al.*, 1999; Mummey & Rillig, 2006; Shah *et al.*, 2008a、2008b)。Shah *et al.* (2010)研究表明,入侵印度的臭春黄菊和加拿大蓬 *Conyza canadensis* L. 可导致 AMF 的孢子多样性发生改变。在美国西部和非洲大草原的杂草入侵中也观察到类似变化(Hawkes *et al.*, 2006; van der Putten *et al.*, 2007)。已有研究发现,入侵我国的加拿大一枝黄花和紫茎泽兰能够改变土著 AMF 群落,且 AMF 可对其进一步扩张起到正反馈促进作用(唐建军等, 2009; 于文清等, 2011; Niu *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2010)。但也有研究发现,AMF 群落结构的变化可能抑制植物入侵。例如,外来植物长叶车前 *Plantago lanceolata* L. 与本地黍 *Panicum sphaerocarpon* 积累的真菌互作时生长得更好,但受自身积累的 AMF 种的抑制(Bever, 2002)。AMF 的负反馈动态阻止了长叶车前完全取代本地植物。

从外来植物入侵导致 AMF 变化的作用机理或入侵植物驱动利于自身菌根共生的可能机制来看,植物分泌的化学物质如倍半萜烯,可能诱导 AMF 菌丝分枝的增殖(Akiyama *et al.*, 2005; Parniske,

2005)。外来植物的化感物质和营养物质可以通过其根系分泌物、淋溶物、茎叶凋落物及其残体分解释放到土壤中,直接或间接抑制或刺激某些 AMF 的生长,从而影响入侵植物的种子发芽率。外来植物紫茎泽兰可释放化感物质(Yang *et al.*, 2006),而随着紫茎泽兰入侵时间的延长,AMF 含量随之增大(Niu *et al.*, 2007);入侵北美的蒜芥 *Alliaria petiolata* (M. Bieb) Cavara 产生的类黄酮抗真菌物质能够通过抑制入侵地 AMF 而间接抑制依赖其生长的土著植物(Callaway *et al.*, 2008; Roberts & Anderson, 2001; Stinson *et al.*, 2006);入侵北美洲西部的铺散矢车菊根部释放的 8-偏苯三酚能引起土壤微生物群落组成的变化,并直接或间接影响 AMF 群落(Callaway *et al.*, 2004)。

另外, Akiyama & Hayashi (2002) 研究表明, AMF 能够促进黄瓜三萜类化合物的产生,这说明化感物质与 AMF 的互作可能是双向的,由此推测,外来植物入侵改变 AMF 组成和含量,而 AMF 的改变也可能影响入侵植物化感物质的组成和含量,从而改变其竞争能力。Weir (2007) 也指出,化感物质对外来植物入侵的作用,可能远超过人们的预期,这暗示菌根共生与化感作用之间的互作对外来植物入侵的影响也应受到重视。目前,入侵植物产生的具有抗真菌活性的化学物质及对 AMF 群落的影响的研究还很少,AMF 是否与其他重要的功能土壤微生物互作及互作对入侵的影响的研究也未见报道。未来的研究应对这些方面加以考虑,以更好地理解入侵对自然生态系统的影响及自然生态系统抵御外来入侵的机制。

4 结语与展望

最近, Kiers *et al.* (2011) 进一步证实, AMF 与植物的互惠关系是双向的, 宿主植物的根必须向 AMF 提供更多的碳水化合物, AMF 才能帮助其吸收更多的营养, 大部分的外来植物能与入侵地的 AMF 形成菌根共生关系, 因此, AMF 在外来植物入侵中的作用显而易见。大部分的研究认为, AMF 通过提升外来植物对本地植物的竞争优势驱动入侵; 相反, 外来植物也可通过多种方式影响入侵地生境 AMF 群落的结构和功能, 而土著 AMF 的结构和功能的改变又可能改变甚至逆转外来植物与本地植物的互作关系(Pringle *et al.*, 2009; Shah *et al.*, 2010); 但深入、全面探究这种共生现象在外来植物

的入侵性和生境的可入侵性方面的作用还很有限, 根据入侵植物“传入—建立—归化—入侵”的过程, 明确 AMF—入侵植物共生互作的特性以及在这些特定阶段的变化, 可能有助于设计出一些有效的基于土壤管理的外来植物生态修复策略。

AMF 与外来植物形成的共生关系以及进而对外来植物入侵的反馈不仅受入侵植物本身(如发育时期、入侵阶段、遗传分化、植物次生物质组成和含量等)和 AMF 本身(如 AMF 种类、起源等)的影响, 而且受多种外在生物因子(如伴生植物的种类和发育特性、土壤中的其他微生物、植食者等)和非生物因子(土壤理化特性包括 pH、土壤湿度、土壤肥力、土壤营养组成等以及气候条件)的影响, 因此, 明确 AMF 在外来植物入侵中的作用, 需要在大尺度下, 全面开展时空动态研究。在研究的过程中, 不仅需要考虑入侵植物的入侵过程, 而且需要强调植物与 AMF 的互作关系, 及其与生物因子和非生物因子的互作。

但是, AMF 在外来植物入侵过程中的调节作用, 不仅仅是简单的对入侵地植物或外来植物的影响, 也不是简单的对土壤微生态的影响, 而是通过 AMF 联系起来的外来植物与本地植物的互作, 同时, 与植物—AMF 互作相关的影响因子(外来植物和本地植物、生境类型、土壤理化性质、土壤微生物群落结构等)也有可能影响外来植物的入侵。AMF 对外来植物入侵的反馈调节作用机制远比我们看到的复杂, 学者们很少直接针对 AMF 在植物入侵中的促进或抑制作用开展研究。同时, 由于 AMF 在人工介质中难于培养, 野外和实验室中菌根—植物互作的差异性也使这方面的研究处于瓶颈。因此, Shah *et al.* (2009b) 认为, 从试验环境的角度, 需要从 AMF—宿主植物互作出发, 建立一个统一的严谨的能综合考虑生物因子和非生物因子的新方法; 而从科学问题的角度, 尤其需要考虑以下 3 个方面: (1) 外来植物是否为菌根植物, AMF 与外来植物形成共生关系是否提高了外来植物适合度; (2) AMF 与外来植物共生是否增强了入侵植物对本地植物的竞争效应, 其竞争机理是什么; (3) 外来植物入侵是否改变了 AMF 群落的结构和功能并增强对其入侵的反馈, 其影响机理是什么。

AMF 通过改变资源有效性和分子信息传递促进外来植物识别入侵地邻近植物也可能是一个值得探讨的问题。我国对外来植物入侵机制的研究, 应该

展开更加全面的野外和温室模拟试验,阐明在不同条件下 AMF 对外来植物入侵反馈作用的普遍性和异质性及其机制,解析 AMF 介导的植物入侵对本地植物群落结构和多样性的影响机理,为制定预防和阻止植物入侵的有效土壤管理策略奠定基础。

参考文献

- 李会娜, 刘万学, 戴莲, 万方浩, 曹远银. 2009. 紫茎泽兰入侵对土壤微生物、酶活性及肥力的影响. 中国农业科学, 42(11): 3964–3971.
- 牛红榜, 刘万学, 万方浩. 2007a. 紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)入侵对土壤微生物群落和理化性质的影响. 生态学报, 27(7): 3051–3060.
- 牛红榜, 刘万学, 万方浩, 刘波. 2007b. 紫茎泽兰根际土壤中优势细菌的筛选鉴定及拮抗性能评价. 应用生态学报, 18(12): 2795–2800.
- 唐建军, 张倩, 杨如意, 陈欣. 2009. 外来植物加拿大一枝黄花对入侵地丛枝菌根真菌(AMF)的影响. 科技通报, 25(2): 233–237.
- 万方浩, 郭建英, 张峰. 2009. 中国生物入侵研究. 北京: 科学出版社.
- 于文清, 刘万学, 万方浩. 2011. 外来植物紫茎泽兰入侵对菌根群落的影响. 中国生态农业学报, 19(4): 883–889.
- 于文清, 张利莉, 刘万学, 万方浩. 2010. 土壤真菌差异影响入侵豚草与本地植物生长及互作. 生态学杂志, 29(3): 523–528.
- Akiyama K and Hayashi H. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungus promoted accumulation of two new triterpenoids in cucumber roots. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 66: 762–769.
- Akiyama K, Matsuzaki K and Hayashi H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435: 824–827.
- Arpana J, Bagyaraj D J, Prakasa Rao E V S, Parameswaran T N and Abdul Rahiman B. 2008. Symbiotic response of patchouli [*Pogostemon cablin* (Blanco) Benth.] to different arbuscular mycorrhizal fungi. *Advances in Environmental Biology*, 2(1): 20–24.
- Batten K M, Scow K M, Davies K F and Harrison S P. 2006. Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands. *Biological Invasions*, 8(2): 217–230.
- Bever J D. 2002. Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant and Soil*, 244: 281–290.
- Bever J D, Morton J B, Antonovics J and Schultz P A. 1996. Host dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology*, 84(1): 71–82.
- Blank R R and Young J A. 2002. Influence of the exotic invasive crucifer, *Lepidium latifolium*, on soil properties and elemental cycling. *Soil Science*, 167: 821–829.
- Blossey B and Nötzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83: 887–889.
- Callaway R M, Cipollini D, Barto K, Thelen G C, Hallett S G, Prati D, Stinson K and Klironomos J. 2008. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology*, 89(4): 1043–1055.
- Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A and Holben W E. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427(19): 731–733.
- Carey E V, Marler M J and Callaway R M. 2004. Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology*, 172: 133–141.
- Cartmill A D, Valdez-Aguilar L A, Bryan D L and Alarcón A. 2008. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance tolerance of vinca to high alkalinity in irrigation water. *Scientia Horticulturae*, 115(3): 275–284.
- Casper B B and Castelli J P. 2007. Evaluating plant-soil feedback together with competition in a serpentine grassland. *Ecology Letters*, 10(5): 394–400.
- Daehler C C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 183–211.
- Deyn G B D, Raaijmakers C E and Putten W H. 2004. Plant community development is affected by nutrients and soil biota. *Journal of Ecology*, 92(5): 824–834.
- Dhillon S S and Gardsjord T L. 2004. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity, productivity, and nutrients in boreal grasslands. *Canadian Journal of Botany*, 82: 104–114.
- Fumanal B, Plenchette C, Chauvel B and Bretagnolle F. 2006. Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France? *Mycorrhiza*, 17(1): 25–35.
- Giovannetti M, Avio L, Fortuna P, Pellegrino E, Sbrana C and Strani P. 2006. At the root of the wood wide web: self-recognition and nonself incompatibility in mycorrhizal networks. *Plant Signal and Behavior*, 1(1): 1–5.
- Govindarajulu M, Pfeffer P E, Jin H R, Abubaker J, Douds D D, Allen J W, Bucking H, Lammers P J and Shachar-Hill Y. 2005. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 435: 819–823.
- Harner M J, Mummey D L, Stanford J A and Rillig M C. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance spotted knapweed growth across a riparian chronosequence. *Biological Invasions*, 12(6): 1481–1490.
- Hawkes C V, Belnap J, D'Antonio C and Firestone M K. 2006. Arbuscular mycorrhizal assemblages in native plant roots change in the presence of invasive exotic grasses. *Plant*

- and Soil*, 281(1/2): 369–380.
- He X H, Critchley C and Bledsoe C. 2003. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(6): 531–567.
- Helgason T, Merryweather J W, Denison J, Wilson P, Young J P W and Fitter A H. 2002. Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland. *Journal of Ecology*, 90(2): 371–384.
- Hodge A and Fitter A H. 2010. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 13754–13759.
- Inderjit S and van der Putten W H. 2010. Impacts of soil microbial communities on exotic plant invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 512–519.
- Jin L, Gu Y J, Xiao M, Chen J K and Li B. 2004. The history of *Solidago canadensis* invasion and the development of its mycorrhizal associations in newly-reclaimed land. *Functional Plant Biology*, 31(10): 979–986.
- Johansen A, Finlay R D and Olsson P A. 1996. Nitrogen metabolism of external hyphae of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*, 133(4): 705–712.
- Johnson N C. 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 185: 631–647.
- Kiers E T, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah J A, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum C R, Kowalchuk G A, Hart M M, Bago A, Palmer T M, West S A, Vandenkoornhuysen P, Jansa J and Bucking H. 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333: 880–882.
- Kisa M, Sanon A, Thioulouse J, Assigbetse K, Sylla S, Spichiger R, Dieng L, Berthelin J, Prin Y, Galiana A, Lepage M and Duponnois R. 2007. Arbuscular mycorrhizal symbiosis can counter balance the negative influence of the exotic tree species *Eucalyptus camaldulensis* on the structure and functioning of soil microbial communities in a sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 62(1): 32–44.
- Kohler J, Hernandez J A, Caravac F and Roldan A. 2008. Plant-growth-promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi modify alleviation biochemical mechanisms in water-stressed plants. *Functional Plant Biology*, 35(2): 141–151.
- Kourtev P S, Ehrenfeld J G and Häggblom M. 2002. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 83(11): 3152–3166.
- Landis F C, Gargas A and Givnish T J. 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist*, 164: 493–504.
- Leigh J, Hodge A and Fitter A H. 2008. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*, 181(1): 199–207.
- Mangla S, Inderjit and Callaway R M. 2008. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology*, 96: 58–67.
- Marler M J, Zabinski C A and Callaway R M. 1999. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. *Ecology*, 80(4): 1180–1186.
- Millner P D. 1991. Characterization and use of vesicular-arbuscular mycorrhizae in agricultural production systems//Keister D L and Cregan P B. *The Rhizosphere and Plant Growth*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 335–342.
- Mills K E and Bever J D. 1998. Maintenance of diversity within plant communities: soil pathogens as agents of negative feedback. *Ecology*, 79: 1595–1601.
- Mummey D L and Rillig M C. 2006. The invasive plant species *Centaurea maculosa* alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. *Plant and Soil*, 288(1/2): 81–90.
- Mummey D L, Rillig M C and Holben W E. 2005. Neighboring plant influences on arbuscular mycorrhizal fungal community composition as assessed by T-RFLP analysis. *Plant and Soil*, 271: 83–90.
- Nijjer S, Rogers W E and Siemann E. 2004. The effect of mycorrhizal inoculum on the growth of five native tree species and the invasive Chinese Tallow tree (*Sapium sebiferum*). *Texas Journal of Science*, 56: 357–368.
- Niu H B, Liu W X, Wan F H and Liu B. 2007. An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant Soil*, 294: 73–85.
- Opik M, Moora M, Liira J and Zobel M. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94(4): 778–790.
- Parniske M. 2005. Cue for the branching connections. *Nature*, 435: 750–751.
- Pringle A, Bever J D, Gardes M, Parrent J L, Rillig M C and Klironomos J N. 2009. Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 699–715.
- Richardson D M, Allsopp N, D'Antonio C M, Milton S J and Rejmánek M. 2000. Plant invasions—the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75(1): 65–93.
- Rillig M C. 2004. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 7: 740–754.
- Roberts K J and Anderson R C. 2001. Effect of garlic mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara & Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *The American Midland Naturalist Journal*, 146: 146–152.
- Sanon A, Martin P, Thioulouse J, Plenchette C, Spichiger R, Lepage M and Duponnois R. 2006. Displacement of an herbaceous plant species community by mycorrhizal and non-my-

- corrhizal Gmelina arborea*, an exotic tree, grown in a microcosm experiment. *Mycorrhiza*, 216(2): 125–132.
- Scheublin T R, van Logtestijn R S P and van der Heijden M G A. 2007. Presence and identity of arbuscular mycorrhizal fungi influence competitive interactions between plant species. *Journal of Ecology*, 95: 631–638.
- Schüßler A and Walker C. 2010. *The Glomeromycota*. A species list with new families and new genera//Schüßler A, Walker C and Gloucester. *Libraries at The Royal Botanic Garden Edinburgh*. The Royal Botanic Garden Kew, Botanische Staatssammlung Munich, and Oregon State University.
- Shah M A and Reshi Z A. 2007. Invasion by alien *Anthemis cotula* L. in a biodiversity hotspot: release from native foes or relief from alien friends. *Current Science*, 92: 1–3.
- Shah M A, Reshi Z and Khasa D. 2009a. Mycorrhizal status of some alien invasive plants of the Kashmir Himalaya, India. *Mycorrhiza*, 20(1): 67–72.
- Shah M A, Reshi Z A and Khasa D P. 2009b. Arbuscular mycorrhizas: drivers or passengers of alien plant invasion. *Botanical Review*, 75: 397–417.
- Shah M A, Reshi Z A and Rashid I. 2008a. Mycorrhizal source and neighbour identity differently influence *Anthemis cotula* L. invasion in the Kashmir Himalaya, India. *Applied Soil Ecology*, 40(2): 330–337.
- Shah M A, Reshi Z and Rashid I. 2008b. Mycorrhizosphere mediated Mayweed Chamomile invasion in the Kashmir Himalaya, India. *Plant and Soil*, 312: 219–225.
- Shah M A, Reshi Z A and Rasool N. 2010. Plant invasions induce a shift in Glomalean spore diversity. *Tropical Ecology*, 51(2S): 317–323.
- Siguenza C, Corkidi L and Allen E B. 2006. Feedbacks of soil inoculum of mycorrhizal fungi altered by N deposition on the growth of a native shrub and an invasive annual grass. *Plant and Soil*, 286(1–2): 153–165.
- Smith L L, DiTommaso A, Lehmann J and Greipsson S. 2008. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the exotic invasive vine pale swallow-wort (*Vincetoxicum rossicum*). *Invasive Plant Science and Management*, 1(2): 142–152.
- Stinson K A, Campbell S A, Powell J R, Wolfe B E, Callaway R M, Thelen G C, Hallett S G, Prati D and Klironomos J N. 2006. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology*, 4(5): 727–731.
- van der Heijden M G A. 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology Letters*, 7: 293–303.
- van der Heijden M G A and Horton T R. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 297: 1139–1150.
- van der Heijden M G A, Boller T, Wiemken A and Sanders I R. 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungi species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 79(6): 2082–2091.
- van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, Moutoglou P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A and Sanders I R. 1998b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396: 69–72.
- van der Heijden M G A, Wiemken A and Sanders I R. 2003. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plants. *New Phytologist*, 157: 569–578.
- van der Putten W H, Klironomos J N and Wardle D A. 2007. Microbial ecology of biological invasions. *The ISME Journal*, 1: 28–37.
- Vandenkoornhuyse P, Ridgway K P, Watson I J, Fitter A H and Young J P W. 2003. Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Molecular Ecology*, 12: 3085–3095.
- Vogelsang K M and Bever J D. 2009. Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology*, 90(2): 399–407.
- Wang B and Qui Y L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16: 299–363.
- Weidenhamer J D and Callaway R M. 2010. Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 59–69.
- Weir T L. 2007. The role of allelopathy and mycorrhizal associations in biological invasions. *Allelopathy Journal*, 20: 43–50.
- Wilson G W T, Rice C W, Rillig M C, Springer A and Hartnett D C. 2009. Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecology Letters*, 12(5): 452–461.
- Wolf L M, Elzinga J A and Biere A. 2004. Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. *Ecology Letters*, 7: 813–820.
- Wolfe B E and Klironomos J N. 2005. Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion. *BioScience*, 55(6): 477–493.
- Yang G Q, Wan F H, Liu W X and Zhang X W. 2006. Physiological effects of allelochemicals from leachates of *Ageratina adenophora* (Spreng.) on rice seedlings. *Allelopathy Journal*, 18(2): 237–246.
- Zabinski C A, Quinn L and Callaway R M. 2002. Phosphorus uptake, not carbon transfer, explains arbuscular mycorrhizal enhancement of *Centaurea maculosa* in the presence of native grassland species. *Functional Ecology*, 16: 758–765.
- Zhang Q, Yang R Y, Tang J J, Yang H S, Hu S J and Chen X. 2010. Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion. *PLoS ONE*, 5(8): e12380.