

入侵植物与丛枝菌根真菌的相互作用*

柏艳芳^{1,2} 郭绍霞^{1,2} 李敏^{1,2**}

(¹青岛农业大学园林园艺学院, 山东青岛 266109; ²青岛农业大学菌根生物技术研究所, 山东青岛 266109)

摘要 入侵植物的入侵改变了入侵地生物群落的结构, 导致生物多样性的丧失. 丛枝菌根真菌(AMF)作为陆地生态系统中土壤微生物普遍的组成部分, 它的种类和组成能够影响入侵植物的生长表现. 这种真菌与寄主(入侵植物)特殊的关系也暗示了 AMF 能够影响入侵植物的入侵. 反之, 入侵植物的入侵同样也会影响 AMF 的群落结构和功能. 本文在简要总结我国入侵植物种类及其危害的基础上, 着重探讨了 AMF 与入侵植物入侵之间的关系, 即 AMF 对入侵植物入侵过程中的作用、入侵植物入侵后如何影响 AMF 以及两者之间的相互作用机制.

关键词 入侵植物 丛枝菌根真菌 多样性 相互作用 保护生物学

文章编号 1001-9332(2011)09-2457-07 **中图分类号** Q938.1 **文献标识码** A

Interactions between invasive plants and arbuscular mycorrhizal fungi: A review. BAI Yan-fang^{1,2}, GUO Shao-xia^{1,2}, LI Min^{1,2} (¹Landscape and Architectural College, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, Shandong, China; ²Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, Shandong, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2011, **22**(9): 2457-2463.

Abstract: The invasion of invasive plants changes the biological community structure in their invaded lands, leading to the biodiversity loss. As an important component of soil microorganisms in terrestrial ecosystem, arbuscular mycorrhizal (AM) fungi can affect the growth performance of invasive plants. This kind of specific relations between AM fungi and invasive plants also implies that AM fungi can affect plant invasion. On the other hand, the invasion of invasive plants can affect the community structure and function of AM fungi. This paper summarized the species and harms of invasive plants in China, and discussed the relationships between AM fungi and invasive plants invasion, including the roles of AM fungi in the processes of invasive plants invasion, the effects of the invasion on AM fungi, and the interactive mechanisms between the invasion and AM fungi.

Key words: invasive plant; arbuscular mycorrhizal fungi; diversity; interaction; conservation biology.

外来入侵植物侵入到一个新栖境后, 破坏入侵地的水土, 竞争、排斥当地植物群落^[1-2], 同时使得不同属种间杂交而改变后代的基因组成^[3], 阻止本地物种自然更新和群落的正向演替, 最终导致生物多样性丧失. 目前, 入侵我国的植物共有 188 种, 其中水生植物 18 种, 陆生植物(隶属 41 科) 170 种^[4], 以菊科(67 种)和禾本科(32 种)最多^[5].

影响入侵植物的因素及生态学过程很复杂, 其中土壤微生物群落具有潜在影响入侵植物入侵和改

变入侵地植物群落的功能^[6-7]. 丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是陆地生态系统中土壤微生物的组成部分^[8], 寄主范围最广, 除十字花科不能或不易形成 AM 外, 大多数的植物都能被侵染. 研究表明, AMF 的结构组成能够影响入侵植物的表现, 暗示了 AMF 能够影响入侵植物的入侵^[9-10]. 入侵植物入侵同样也会影响土壤微生物的群落结构和功能^[11]. 因此, 弄清 AMF 在入侵植物入侵过程中发挥了什么作用、入侵植物如何作用于 AMF, 以及二者之间的相互作用机制, 对丰富保护生物学和菌根学内容, 预防和控制外来植物入侵等方面具有一定的意义.

* 国家自然科学基金项目(30871737)和青岛市应用基础研究项目(09-1-3-57-jch)资助.

** 通讯作者. E-mail: minli@qau.edu.cn

2011-03-09 收稿, 2011-06-12 接受.

1 入侵植物根围 AMF 群落特征

入侵植物根围分布的 AMF 属有:球囊霉属 (*Glomus*)、无梗囊霉属 (*Acaulospora*)、巨孢囊霉属 (*Gigaspora*)、盾巨孢囊霉属 (*Scutellospora*)、内养囊霉属 (*Entrophospora*) 和原囊霉属 (*Archaeospora*) 等^[12-14],大多以球囊霉属为优势属(表1)。由表1可以看出,印度果阿北长春花 (*Catharanthus roseus*) 的 AMF 孢子密度为 $50 \text{ 个} \cdot (100 \text{ g})^{-1}$,印度果阿南含羞草 (*Mimosa pudica*) 的 AMF 孢子密度为 $52 \text{ 个} \cdot (100 \text{ g})^{-1}$,同一国家的两种入侵植物根围的 AMF 孢子密度相差不大,但 AMF 群落结构存在明显差异^[15]。入侵上海市崇明东滩的加拿大一枝黄花

(*Solidago canadensis*) 根围优势种为缩球囊霉和摩西球囊霉^[16],而入侵杭州市西郊荒坡的加拿大一枝黄花根围优势种为地球囊霉和幼套球囊^[17];隶属同科的线叶菊 (*Filifolium sibiricum*) 根围分布的 AMF 种与加拿大一枝黄花差异很大^[14]。在西藏灌丛草原2个采样点的紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 根围分别分离到 AMF 3 属:球囊霉属、无梗囊霉属和巨孢囊霉属,均以球囊霉属为优势属,但是由于2个采样点植物根围土壤有机质(分别为 5.9 和 $4.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) 和速效磷含量(分别为 31.7 和 $13.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 不同,侵染率(分别为 93.3% 和 83.3%) 和孢子密度[分别为 29 和 $40 \text{ 个} \cdot (100 \text{ g})^{-1}$] 存在较大差异^[18]。由此可见,入侵植物中同科或同种植物根围 AMF 种属

表1 入侵植物根围 AMF 种属

Table 1 Arbuscular mycorrhizal fungi in invasive plant rhizosphere

入侵植物 Species of invasive plants	入侵地点 Invasion sites	AMF 属 Genus of AM fungi	AMF 种 Species of AM fungi	优势属种 Dominant AM fungi
牛筋草 <i>Eleusine indica</i>	文登木竹河、昆崙山、泰山、乳山等 Wendeng Muzhu River, Kunyu Mountain, Mount Tai, Rushan	球囊霉属 <i>Glomus</i>	近明球囊霉、摩西球囊霉 <i>G. claroideum</i> , <i>G. mosseae</i>	-
		巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	珍珠巨孢囊霉 <i>Gi. margarita</i>	
		盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>	美丽盾巨孢囊霉 <i>S. calospora</i>	
香薷 <i>Elsholtzia ciliate</i>	内蒙古草原 Inner Mongolia Grassland	内养囊霉属 <i>Entrophospora</i>	稀有内养囊霉 <i>E. infrequences</i>	
		球囊霉属 <i>Glomus</i>	缩球囊霉 <i>G. constrictum</i>	-
长春花 <i>Catharanthus roseus</i>	印度果阿北 North Goa of India	球囊霉属 <i>Glomus</i>	两型球囊霉 <i>G. dimorphicum</i>	
		无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	光壁无梗囊霉 <i>Aca. laevis</i>	-
含羞草 <i>Mimosa pudica</i>	印度果阿南 South Goa of India	球囊霉属 <i>Glomus</i>	聚丛球囊霉、地球囊霉、根内球囊霉 <i>G. aggregatum</i> , <i>G. geosporum</i> , <i>G. intraradices</i>	-
		原囊霉属 <i>Archaeospora</i>	薄壁原囊霉 <i>Arc. leptoticha</i>	
线叶菊 <i>Filifolium sibiricum</i>	内蒙古草原 Inner Mongolia Grassland	球囊霉属 <i>Glomus</i>	布氏球囊霉、苏格兰球囊霉、近明球囊霉、缩球囊霉、幼套球囊霉、聚生球囊霉、地球囊霉、何氏球囊霉、大果球囊霉、地表球囊霉 <i>G. brohultii</i> , <i>G. caledonium</i> , <i>G. fasciculatum</i> , <i>G. claroideum</i> , <i>G. constrictum</i> , <i>G. etunicatum</i> , <i>G. geosporum</i> , <i>G. hoi</i> , <i>G. macrocarpum</i> , <i>G. versiforme</i>	-
		无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	光壁无梗囊霉、细凹无梗囊霉 <i>Aca. laevis</i> , <i>Aca. excavate</i>	
		盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>	美丽盾巨孢囊霉 <i>S. calospora</i>	
加拿大一枝黄花 <i>Solidago canadensis</i>	上海市崇明东滩 Chongming Island, Shanghai	球囊霉属 <i>Glomus</i>	缩球囊霉、摩西球囊霉、近明球囊霉 <i>G. constrictum</i> , <i>G. mosseae</i> , <i>G. claroideum</i>	缩球囊霉、摩西球囊霉 <i>G. fasciculatum</i> , <i>G. constrictum</i>
		无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	凹坑无梗囊霉、蜜色无梗囊霉 <i>Aca. excavate</i> , <i>Aca. mellea</i>	
	杭州市西郊荒坡 Western Hangzhou slope	球囊霉属 <i>Glomus</i>	地球囊霉、幼套球囊霉、摩西球囊霉、透光球囊霉、地表球囊霉 <i>G. geosporum</i> , <i>G. etunicatum</i> , <i>G. mosseae</i> , <i>G. diaphanum</i> , <i>G. versiforme</i>	地球囊霉、幼套球囊霉 <i>G. geosporum</i> , <i>G. Etunicatum</i>
紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	西藏草原(样点1, 2) Tibet Grassland (samples 1,2)	球囊霉属 <i>Glomus</i>	-	球囊霉属 <i>Glomus</i>
		无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	-	
		巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	-	

组成不一, 寄主植物和生态环境的不同, 使 AMF 的群落结构存在较大差异。

2 入侵植物与 AMF 的相互作用

2.1 AMF 对入侵植物的影响

AMF 寄主范围广泛, 能与地球上 90% 的维管植物形成互惠共生体^[19]。研究表明, 入侵植物斑点矢车菊 (*Centaurea maculosa*) 根围的根外菌丝量高于本地植物^[20]。与土著植物相比, 乌柏 (*Sapium sebiferum*) 根系有着丰富的 AMF^[21]。入侵植物较高的菌根侵染率说明 AMF 在入侵植物侵入一个新的栖息地并成功归化为本地优势种群过程中发挥着重要作用。

入侵植物能否与菌根真菌形成互惠共生体是实现成功入侵的关键。Pringle 等^[22]提出 3 种假设: 1) 入侵植物与菌根真菌非共生或是兼性共生; 2) 入侵植物与菌根真菌互惠共生, 而且此菌根真菌是灵活可变的(可与本地土著菌根真菌共生); 3) 入侵植物与菌根真菌共生, 而且此菌根真菌是专一性的(入侵植物只能与特定的真菌共生)。这个框架阐明了入侵植物与菌根真菌的共生关系对入侵植物成功入侵的影响^[23-24]: 1) 几乎不依赖或完全不依赖菌根真菌的入侵植物能够成功入侵新的环境; 2) 假如入侵植物必须与菌根真菌形成互惠共生, 且所需的菌根真菌是灵活可变的, 它入侵到新栖息地后, 可与入侵地土著 AMF 形成互惠共生体, 从而实现成功入侵, 但入侵地被扰乱或 AMF 较少的情况下, 可能会阻碍它入侵过程而不能成功定植; 3) 假如入侵植物强烈地依赖于专一的菌根真菌, 很可能会由于缺少这种菌根真菌使入侵过程受阻或减缓。

一些研究表明, 入侵植物实现入侵多属前两种假设, 并通过改变入侵地的 AMF 群落结构反馈于入侵植物本身。这种由入侵植物导致的群落结构的改变影响了入侵植物与本地植物的竞争。因为不同的 AMF 对不同寄主植物的生长影响不同^[25]。当入侵植物与一种或是更多种土著的特定的 AMF (不能侵染本地植物的 AMF) 形成强烈的共生关系, 可以提高入侵植物的存活率并大量繁衍, 协助入侵植物与本地植物竞争^[26]; 相反, 当入侵植物很少或不被特定的 AMF 侵染, 植物入侵导致 AMF 的种群密度下降^[27], 减少了它与本地植物形成共生, 也降低了本地植物的生长和竞争能力, 最终对入侵植物产生一种积极的反馈。

AMF 的生物学特性影响着寄主植物的竞争关

系。首先, AM 有着更小的直径和更大的表面积, 大量的菌根可以取代根系的吸收作用, 从而减少根系资源分配^[28-29], 资源有效性的增加有助于提高入侵植物自身的竞争能力。其次, 不同丛枝类型在入侵植物的不同入侵阶段发挥的作用不同。笔者对青岛崂山入侵植物大花金鸡菊 (*Coreopsis grandiflora*) 的研究发现, 其根内丛枝形态多为 P-型 (*Paris-type*), 而先前的研究表明, P-型丛枝类型多出现在多年生草本及木本植物上, 在菊科植物中很少见^[30-31]。Cavagnaro 等^[32]认为, 可能与菌丝圈形成需要的时间和空间有关, 形成 P-型菌根所需的时间比 A-型 (*Arum-type*) 长, 而一、二年生植物生育期短, 导致 P-型比例较少。也有研究表明, 生长在森林地带的草本植物的菌根丛枝类型以 P-型占优势, 且野生植物的丛枝 P-型结构比 A-型结构更为普遍^[33]。在入侵过程中入侵植物丛枝的结构类型可能与其功能密切相关, Imhof 等^[34]认为, 在胁迫和低营养条件下, P-型是一个相对先进的结构类型, 因为菌丝圈可能是被植物控制的信号。Ahulu 等^[30]研究表明, A-型和 P-型丛枝形态与植物的演替组群有关。从先锋组、早期演替组到后期演替组, A-型丛枝菌根的比例依次降低, 而 P-型丛枝菌根则依次升高。这两种类型的丛枝菌根在植物演替阶段的功能尚不清楚, 但说明丛枝类型在植物不同入侵阶段以及不同环境条件下所发挥的作用不同。

AMF 显著影响寄主植物营养吸收与利用, 能以不同形式、不同来源给寄主植物提供养分。为此, 有必要从营养吸收与利用上阐述 AMF 对入侵植物的作用。AMF 通过养分吸收影响植物竞争关系已有研究报道^[35]。Carey 等^[36]用同位素标记法提供了一个直接证据: AMF 将本地植物爱荷达高羊茅 (*Festuca idahoensis*) 根围的碳源转移给入侵种斑点矢车菊。Zabinski 等^[37]则认为, AMF 能提高斑点矢车菊与本地植物竞争能力的主要原因是磷的吸收而不是碳的转移。McHugh 等^[38]研究表明, 在缺 P 条件下, AMF 可以显著促进互花米草 (*Spartina alterniflora*) 的养分吸收。黄栋等^[39]在研究 AMF 与豚草 (*Ambrosia artemisiifolia*) 的共生关系时发现, AMF 可以促进豚草对土壤中硝态氮和铵态氮的吸收, 改善了豚草的氮营养条件, 提高豚草的生长速率。因此, 广泛的 AMF 网络能使入侵植物从本地邻近植物中夺取碳源、高效吸收氮、磷等元素, 引起植物间营养元素转运失衡, 植物之间的差异性生长, 最终提高入侵植物建群速度, 更快地占据新生境的空间资源, 取得竞争

优势.

另外,菌根真菌能够提高寄主植物的抗病性,避免土壤病原物的侵害^[40].原产于欧洲西伯利亚的臭甘菊(*Anthemis cotula*)曾被 68 种病虫害危害,入侵克什米尔地区后,AMF 感染率提高到 84% 以上,从而规避了本地所有植食动物和病原体的侵袭^[41].

AMF 也可以降低寄主与其他植物的竞争能力^[42].寄主与菌根之间的碳素竞争减少了寄主碳分享,一定条件下菌根真菌可以抑制植物的生长^[19].菌根真菌对植物生长的负反馈可归于植物和 AMF 种类之间利益的不对称分配^[20],AMF 是否对入侵植物具有负反馈作用还需要大量的试验验证.

2.2 入侵植物对 AMF 的影响

不同植物种类根围的菌根群落不同,AMF 群落强烈依赖于植物多样性及其多度^[43].植物种的丰富度与 AMF 孢子密度和种的丰富度均呈极显著正相关关系^[44],植物种类越丰富,AMF 物种多样性越高^[45].不同植被供给 AMF 的碳源总量也不同,单一植被导致植物向 AMF 输出的碳源不能满足 AMF 的需要,从而影响了 AMF 的孢子密度和多样性.例如,大田栽培作物由于物种单一和长期的耕作,AMF 多样性降低^[46];而在植物多样性丰富的野生植被根围中,AMF 多样性也较高^[47-48].

入侵植物通常有着较强的生长势和繁殖能力,以其独特的优势占据生态位后,影响本地植物生长.而当地植物数量及种类的减少也会影响 AMF 群落结构和功能.

首先,外来入侵植物能够改变 AMF 群落结构.王卿等^[49]采用 16S rDNA 测定了不同植物群落根际土壤微生物多样性,结果表明,与土著种芦苇(*Phragmites australis*)群落和海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)群落相比,入侵种互花米草群落的根际微生物多样性和均匀度要低很多.Mummey 和 Rillig^[50]应用分子技术证明了蒙大纳州斑点矢车菊的入侵改变了入侵地 AMF 群落组成,与邻近的非入侵地相比,AMF 群落多样性降低.唐建军等^[17]研究表明,加拿大一枝黄花的入侵明显降低了土壤 AMF 孢子密度,使得本地种鸡眼草(*Kummerowia striata*)根围土壤 AMF 群落组成,由以摩西球囊霉和幼套球囊霉为优势种转为以地球囊霉和幼套球囊霉为优势种;从而导致本地植物鸡眼草和黑麦草(*Schindl perenne*)菌根感染率降低,植物群落物种组成改变.

其次,外来种入侵还能改变土壤微生物的功能.Hawkes 等^[51]对美国加州和犹他州草地的研究表

明,入侵该地的外来植物明显改变了本地种根部菌根真菌群落组成,其根部微生物群落由菌根真菌 *Glomus* spp. 变为非菌根真菌,导致本地种竞争力下降,从而实现成功入侵.Zhang 等^[26]研究发现,加拿大一枝黄花的入侵使入侵地 AMF 群落结构发生变化,利于自身生长的地球囊霉数量增加,而利于本地种鸡眼草的摩西球囊霉数量减少.李会娜^[52]在对入侵植物紫茎泽兰、豚草和黄顶菊(*Flaveria bidentis*)的盆栽试验中也证明了植物入侵可以降低 AMF 的多样性,改变 AMF 群落,有助于入侵植物与本地植物竞争,而对伴生植物的生长不利.Roberts 和 Anderson^[53]的试验也证明,葱芥(*Alliaria petiolata*)的水提液能阻止 AMF 孢子萌发,抑制 AMF 与番茄形成共生体.Stinson 等^[54]对北美森林生态系统中外来植物葱芥的研究也证实,入侵明显减少了入侵地糖槭(*Acer saccharum*)、红花槭(*Acer rubrum*)和美国白蜡树(*Fraxinus americana*)与 AMF 的共生,强烈削弱了依赖于 AMF 的阔叶树种的生长.入侵植物破坏土著植物与土壤微生物的共生关系,导致植物、菌根真菌群落衰落和功能崩溃.

3 入侵植物与 AMF 相互作用的机制

土壤微生物群落组成和功能与植物群落组成和功能密切相关^[55].Liu 等^[56]曾提出了菌根真菌多样性和植物多样性之间“相互依赖、相互促进、相辅相成”假说.促进共生假说(enhanced mutualisms hypothesis)解释了这种关系:与原产地相比,入侵植物入侵后遇到特定的 AMF 新种,并且表现为强烈的共生关系^[57].

另外一种情况是入侵植物的入侵扰乱了本地植物与 AMF 之间的互惠共生关系.如葱芥通过根系分泌和残体产生植物性硫配糖体类物质和北美矢车菊根系释放的具有抗菌作用的化感物质 8-羟基喹啉(8-hydroxyquinoline),可以在土壤中不断沉积,引起土壤微生物群落的改变^[52-58].Callaway 等^[59]研究表明,葱芥入侵北美后产生的分泌物抑制了本地植物与菌根真菌互惠共生,并且比在原产地欧洲的抑制作用更强.外来植物为了争取更多的阳光、养分、水分和空间,不断向环境释放化感物质^[60],影响邻近植物和微生物的萌发、生长和发育等.一些外来入侵植物能够产生一些化学物质,影响植物和土壤微生物之间相互作用,即“Novel Weapons”假说^[61].

入侵植物能够增加利于自身生长竞争的 AMF 种类,或者使本地植物所依赖的 AMF 种类及孢子密

度减少,从而改变本地植物根围 AMF 的优势种群,扰乱本地植物与 AMF 的共生关系,导致本地植物通过菌根网络吸收氮的能力下降,使得入侵植物与本地植物竞争失衡. 而入侵植物改变了 AMF 群落对入侵植物产生积极的反馈作用,促进入侵植物的成功入侵.

4 研究展望

植物入侵研究已成为全球关注的热点问题,其中入侵植物与 AMF 的相互作用成为菌根学领域的研究热点之一. 关于菌根形态结构(如根外菌丝、丛枝类型及菌丝桥等)与菌根功能(营养元素的吸收与转化)之间的关系,以及这些形态特征在自然生态系统演替和进化过程中所起的作用,国内相关研究较少,尤其是野外入侵植物的研究更不多见. 另外,开展对野外生境条件下入侵植物根围 AMF 群落结构长期定位观察,并结合现代分子生物学技术,研究入侵植物根围 AMF 的群落结构多样性和稳定性,明确入侵植物根围 AMF 优势种属,筛选出适应本地寄主植物的高效菌种,以期为入侵地创造一个保护和提高生物多样性的生态条件提供理论基础.

参考文献

- [1] Kohli RK, Batish DR, Singh HP, *et al.* Status, invasiveness and environmental threats of three tropical American invasive weeds (*Parthenium hysterophorus* L., *Ageratum conyzoides* L., *Lantana camara* L.) in India. *Biological Invasions*, 2006, **8**: 1501–1510
- [2] Lind OT, Dávalos-Lind LO. Interaction of water quantity with water quality: The Lake Chapala example. *Hydrobiologia*, 2002, **467**: 159–167
- [3] Huang H (黄 华), Guo S-L (郭水良). Study on reproductive biology of the invasive plant *Solidago canadensis*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25** (11): 2795–2803 (in Chinese)
- [4] Xu H-G (徐海根), Qiang S (强 胜). Inventory Invasive Alien Species in China. Beijing: China Environmental Science Press, 2004 (in Chinese)
- [5] Zhang S (张 帅), Guo S-L (郭水良), Guan M (管铭), *et al.* Diversity differentiation of invasive plants at a regional scale in China and its influencing factors: According to analyses on the data from 74 regions. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2010, **30** (16): 4241–4256 (in Chinese)
- [6] Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, *et al.* Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 2004, **427**: 731–733
- [7] Mitchell CE, Power AG. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 2003, **421**: 625–627
- [8] Smith SE, Read DJ. *Mycorrhizal Symbiosis*. London: Academic Press, 1997
- [9] Stampe ED, Daehler CC. Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: A microcosm study. *Oikos*, 2003, **100**: 362–372
- [10] Bray SR, Kitajima K, Sylvia DM. Mycorrhizae differentially alter growth, physiology, and competitive ability of an invasive shrub. *Ecological Applications*, 2003, **13**: 565–574
- [11] Belnap J, Phillips SL. Soil biota in an ungrazed grassland: Response to annual grass (*Bromus tectorum*) invasion. *Ecological Applications*, 2001, **11**: 1261–1275
- [12] Gai J-P (盖京苹), Liu R-J (刘润进), Meng X-X (孟祥霞). Arbuscular mycorrhizal fungi on wild plants II. *Mycosystema* (菌物系统), 2000, **19** (2): 205–211 (in Chinese)
- [13] Gai J-P (盖京苹), Liu R-J (刘润进). Arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere on wild plants I. *Mycosystema* (菌物系统), 2000, **19** (1): 24–28 (in Chinese)
- [14] Bao Y-Y (包玉英), Yan W (闫 伟), Zhang M-Q (张美庆). Arbuscular mycorrhizal fungi associated with common plants in grassland of Inner Mongolia. *Mycosystema* (菌物学报), 2007, **26** (1): 51–58 (in Chinese)
- [15] Radhika KP, Rodrigues BF. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity in some commonly occurring medicinal plants of Western Ghats, Goa region. *Journal of Forestry Research*, 2010, **21**: 45–52
- [16] Jin L (金 樑). Ecology of arbuscular mycorrhizal associations in *Solidago canadensis*, an invasive alien plant. PhD Thesis. Shanghai: Fudan University, 2005 (in Chinese)
- [17] Tang J-J (唐建军), Zhang Q (张 倩), Yang R-Y (杨如意), *et al.* Effects of exotic plant *Solidago canadensis* L. on local arbuscular mycorrhizal fungi. *Bulletin of Science and Technology* (科技通报), 2009, **25** (2): 233–237 (in Chinese)
- [18] Cai X-B (蔡晓布), Peng Y-L (彭岳林), Feng G (冯固), *et al.* AM fungi diversity and their environment factors in Altiplano grassland in Tibet. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2005, **42** (4): 642–650 (in Chinese)
- [19] Liu R-J (刘润进), Chen Y-L (陈应龙). *Mycorrhizology*. Beijing: Science Press, 2007 (in Chinese)
- [20] Walling SZ, Zabinski CA. Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunchgrasses and an invasive forb. *Applied Soil Ecology*,

- 2006, **32**: 111–117
- [21] Nijjer S, Rogers WE, Lee CA, *et al.* The effects of soil biota and fertilization on the success of *Sapium sebiferum*. *Applied Soil Ecology*, 2008, **38**: 1–11
- [22] Pringle A, Bever JD, Gardes M, *et al.* Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 2009, **40**: 699–715
- [23] Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, *et al.* Plant invasions: The role of mutualisms. *Biological Reviews*, 2000, **75**: 65–93
- [24] Shah MA, Reshi ZA, Khasa DP. Arbuscular mycorrhizas: Drivers or passengers of alien plant invasion. *The Botanical Review*, 2009, **75**: 397–417
- [25] Klironomos JN. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 2003, **84**: 2292–2301
- [26] Zhang Q, Yang RY, Tang JJ, *et al.* Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion. *PLoS ONE*, 2010, **5**: 1–10
- [27] Vogelsang KM, Bever JD. Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology*, 2009, **90**: 399–407
- [28] Berta G, Fusconi A, Trotta A. VA mycorrhizal infection and the morphology and function of root systems. *Environmental and Experimental Botany*, 1993, **33**: 159–173
- [29] Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL. Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 2003, **157**: 423–447
- [30] Ahlu EM, Nakata M, Nonaka M. Arum- and Paris-type arbuscular mycorrhizas in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan. *Mycorrhiza*, 2005, **15**: 129–136
- [31] Muthukumar T, Tamilselvi V. Occurrence and morphology of endorhizal fungi in crop species. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 2010, **12**: 593–604.
- [32] Cavagnaro TR, Smith EA, Lorime MF, *et al.* Quantitative development of Paris-type arbuscular mycorrhizas formed between *Asphodelus fistulosus* and *Glomus coronatum*. *New Phytologist*, 2001, **149**: 105–113
- [33] Yamato M, Iwasaki M. Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of forest floor plants. *Mycorrhiza*, 2002, **12**: 291–296
- [34] Imhof S, Weber HC. Root anatomy and mycotrophy (AM) of the achlorophyllous *Voyria truncate* (Standley) Standley & Steyermark (Gentianaceae). *Botanica Acta*, 1997, **110**: 127–134
- [35] Blumenthal D. Interrelated causes of plant invasions. *Science*, 2005, **310**: 243–244
- [36] Carey EV, Marler MJ, Callaway RM. Mycorrhizal transfer carbon from a native grass to an invasive weed: Evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology*, 2004, **172**: 133–141
- [37] Zabinski CA, Quinn L, Callaway RM. Phosphorus uptake, not carbon transfer, explains arbuscular mycorrhizal enhancement of *Centaurea maculosa* in the presence of native grassland species. *Functional Ecology*, 2002, **16**: 758–765
- [38] McHugh JM, Dighton J. Influence of mycorrhizal inoculation, inundation period, salinity and phosphorus availability on the growth of two salt marsh grasses, *Spartina alterniflora* Loos. and *Spartina cynosuroides* (L.) Roth., in nursery systems. *Restoration Ecology*, 2004, **12**: 533–545
- [39] Huang D (黄栋), Sang W-G (桑卫国), Zhu L (朱丽), *et al.* Effects of nitrogen and carbon addition and arbuscular mycorrhiza on alien invasive plant *Ambrosia artemisiifolia*. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2010, **21** (12): 1–7 (in Chinese)
- [40] Gange AC, Brown VK, Aplin DM. Ecological specificity of arbuscular mycorrhizae: Evidence from foliar and seed-feeding insects. *Ecology*, 2005, **86**: 603–611
- [41] Shah MA, Reshi Z. Invasion by alien *Anthemis cotula* L. in a biodiversity hotspot: Release from native foes or relief from alien friends? *Current Science*, 2007, **92**: 21–22
- [42] Bever JD. Negative feedback within a mutualism: Host specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2002, **269**: 2595–2601
- [43] Sykorová Z, Wiemken A, Redecker D. Cooccurring *Gentiana verna* and *Gentiana acaulis* and their neighboring plants in two Swiss upper montane meadows harbor distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, **73**: 5426–5434
- [44] Zhong K (钟凯), Yuan Y-Q (袁玉清), Zhao H-H (赵洪海), *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungal community structure in rhizospheric soil of Taishan vegetation. *Mycosystema (菌物学报)*, 2010, **29**(1): 44–50 (in Chinese)
- [45] Wu L-S (吴丽莎), Wang Y (王玉), Li M (李敏), *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi diversity in the rhizosphere of tea plant (*Camellia sinensis*) grown in Laoshan, Shandong. *Biodiversity Science (生物多样性)*, 2009, **17**(5): 499–505 (in Chinese)
- [46] Li Y (李岩), Jiao H (焦惠), Xu L-J (徐丽娟), *et al.* Advances in the study of community structure and function of arbuscular mycorrhizal fungi. *Acta*

- Ecologica Sinica* (生态学报), 2010, **30**(4): 1089–1096 (in Chinese)
- [47] Wang F-Y (王发园), Liu R-J (刘润进), Lin X-G (林先贵), *et al.* Comparison of diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different ecological environments. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2003, **23**(12): 2666–2671 (in Chinese)
- [48] Liu R-J (刘润进), Jiao H (焦惠), Li Y (李岩), *et al.* Research advances in species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(9): 2301–2307 (in Chinese)
- [49] Wang Q (王卿), An S-Q (安树青), Ma Z-J (马志军), *et al.* Invasive *Spartina alterniflora*: Biology, ecology and management. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 2006, **44**(5): 559–588 (in Chinese)
- [50] Mummey DL, Rillig MC, Holben WE. Neighboring plant influences on arbuscular mycorrhizal fungal community composition as assessed by T-RFLP analysis. *Plant and Soil*, 2005, **271**: 83–90
- [51] Hawkes CV, Belnap J, D'Antonio C, *et al.* Arbuscular mycorrhizal assemblages in native plant roots change in the presence of invasive exotic grasses. *Plant and Soil*, 2006, **281**: 369–380
- [52] Li H-N (李会娜). Interactions between three invasive composite plants (*Ageratina adenophora*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Flaveria bidentis*) and soil biota. PhD Thesis. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2009 (in Chinese)
- [53] Roberts KJ, Anderson RC. Effect of garlic mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara & Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *American Midland Naturalist*, 2001, **146**: 146–152
- [54] Stinson KA, Campbell SA, Powell JR, *et al.* Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PloS Biology*, 2006, **4**: 135–140
- [55] Zak DR, Holmes WE, White DC, *et al.* Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? *Ecology*, 2003, **84**: 2042–2050
- [56] Liu RJ, Wang FY. Selection of appropriate host plants used in trap culture of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 2003, **13**: 123–127
- [57] Reinhart KO, Callaway RM. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 2006, **170**: 445–457
- [58] Vivanco JM, Bais HP, Stermitz FR, *et al.* Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: Novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters*, 2004, **7**: 285–292
- [59] Callaway RM, Cipollini D, Barto K, *et al.* Novel weapons: Invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology*, 2008, **89**: 1043–1055
- [60] Gao Z-X (高增祥), Xu R-M (徐汝梅), Xie B-Y (谢宝瑜), *et al.* Biological invasions: Process, mechanism and prediction. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2003, **23**(3): 559–570 (in Chinese)
- [61] Callaway RM, Aschehoug ET. Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, **290**: 521–523

作者简介 柏艳芳,女,1985年,硕士研究生.主要从事丛枝菌根多样性研究. E-mail: baiyanfang0818@163.com

责任编辑 李凤琴
