

AM 真菌与植物的互作及其对植物种间竞争的影响*

豆存艳, 王晓娟, 陈牧, 李媛媛, 林双双, 金樑**

(兰州大学草地农业科技学院, 甘肃兰州 730020)

摘要: 丛枝菌根 (AM) 是自然界广泛存在的一种植物根系与菌根真菌的共生体。种间竞争是群落中不同物种之间由于资源的稀缺性和可利用性之间的差异而产生的相互竞争效应。二者均是影响植物群落结构和功能的重要因素。因而探究 AM 真菌和植物种间竞争之间的相互作用, 对于揭示植物群落的动态变化、结构组成以及维持群落的稳定性和多样性具有重要的意义。基于此, 本文以丛枝菌根真菌为中心, 在探讨 AM 真菌与植物互作效应的基础上, 通过对 AM 真菌与植物群落的排除效应和共存效应的机理分析, 探究 AM 真菌对植物种间竞争的影响, 同时对 AM 真菌与种间竞争未来的研究方向进行了展望。

关键词: 丛枝菌根; 种间竞争; 植物; 群落; 竞争排除; 竞争共存

中图分类号: Q 948.122.1 文献标识码: A 文章编号: 1004-390X (2011) 03-0412-06

Interaction between Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Host Plant, and Their Impacts on Plants Inter-specific Competition

DOU Cun-yan, WANG Xiao-juan, CHEN Mu,
LI Yuan-yuan, LIN Shuang-shuang, JIN Liang

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

Abstract: Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and inter-specific competition are considered as the two main factors which affect plant community structures and stabilities in natural and artificial ecosystems. According to the effects of symbionts, the interaction between AM fungi and plant inter-specific competition has become one of the hotspots in applied and theoretical ecology, which study on revealing the dynamic, structure, biodiversity and stability of plant community. On the basis of this, the objective of this study was to investigate the interaction between AM fungi and their host plants, which showed that there were positive benefits to both of AM fungi and host plants. According to the influence of AM symbionts, there were two kinds of inter-competition effects: the competitive exclusion and the competitive coexistence. The impacts, mechanisms, and strategies which related to inter-specific competition with AM fungi were given out. Otherwise, the perspective of AM fungi and inter-specific competition were also discussed.

Key words: arbuscular mycorrhizal; inter-specific competition; plant; community; competitive exclusion; competitive coexistence

收稿日期: 2010-11-25 修回日期: 2010-12-21 网络出版时间: 2011-05-13 10:25

* 基金项目: 国家科技支撑计划项目 (2009BAC53B04); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金资助 (lzujbky-2010-4)。

作者简介: 豆存艳 (1986-), 女, 甘肃靖远人, 硕士研究生, 主要从事菌根学和草原生态学研究。

** 通讯作者 Corresponding author: 金樑 (1974-), 男, 江苏连云港人, 博士, 副教授, 主要从事菌根学和生态学研究工作。E-mail: liangjin@lzu.edu.cn

网络出版地址: http://www.cnki.net/kcms/detail/53.1044.S.20110513.1025.201103.412_185.html

丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhizal, AM) 是一种广泛存在于土壤生态系统中的由植物根系与菌根真菌形成的共生体。研究表明, 在自然植物群落中 90% 以上的高等植物均能与 AM 真菌建立共生关系, 形成菌根结构^[1-2]。菌根共生体的形成, 可以促进宿主植物提高对土壤中矿质营养元素的吸收, 特别是在土壤中移动性较小的营养元素, 如磷, 铜, 锌等^[3]; 促进干旱胁迫生境条件下根系对水分的利用效率^[1]; 提高宿主植物耐受重金属污染的能力^[4-5]和提高宿主植物的抗病能力等^[6]。

植物混作是指两种或两种以上的植物生长在同一个区域内的一种生态学现象, 也是一种广泛应用的农业措施^[7]。当不同物种的植物混合种植在同一个生态系统时, 如果二者对光照、生存空间、矿质营养和水分等资源的利用策略存在空间上或时间上的差异时, 则二者可以伴生生长。相反, 如果不同物种的植物同时需要利用相同的资源条件时, 则混作就会造成彼此间的种间竞争 (inter-specific competition)^[8]。种间竞争是指两种或多种生物共同利用同一资源而产生的相互竞争作用。不同种类的生物个体在生理、形态特征以及对环境的要求上均存在差异, 但每一个物种均需要一定的空间、水分、光照以及营养元素等基本的生存条件, 当生物对资源的需求量超过环境的供应量时, 生物个体间便会产生种间竞争。如果这种竞争作用发生在同种植物的不同个体之间, 则为种内竞争^[8]。

无论是在自然生态系统还是农业生态系统中, 植物竞争均普遍存在。依据竞争的最终结果, 植物竞争可以分为如下两类: 其一, 竞争共存, 竞争双方通过生态位的分化而得以伴生生长; 其二, 竞争排除, 竞争双方中的一方竞争力越来越弱, 最后被自然淘汰。目前, 有关 AM 真菌与宿主植物的互作研究多集中在植物个体 (如对水分、营养物质的吸收和抗胁迫能力的提高等) 和群落水平 (如草地植被群落丰富度、均匀度和物种多样性的变化), 张贵启等^[9]已经对 AM 真菌与植物种内竞争的研究进展进行了总结分析, 但目前有关 AM 真菌对种间竞争的研究则相对较少。如何正确的认识和评价 AM 真菌与植物种间竞争之间的关系对于阐明 AM 真菌在生态系统中的功能, 揭示 AM 真菌对植物的作用机制是一个非常有意

义的生态学问题。基于此, 本文拟在分析 AM 真菌与宿主植物互作效应的基础上, 围绕 AM 真菌与植物种间竞争的相互作用进行评述, 以为揭示自然生态系统的演变提供理论依据。

1 AM 真菌与宿主植物的互作

在自然生态系统中, AM 真菌能与大多数植物建立共生体关系, 但是并非所有宿主植物与 AM 真菌形成的共生体均对植物的生长产生正效应^[10]。因为 AM 真菌作为一类专性共生真菌, 其在为宿主植物提供促进作用的同时, 也需要从宿主植物处获取光合产物以维持其生存和生长的需要^[2]。AM 真菌自身不能合成光合产物, 也不能从土壤中吸收获取, 因而 AM 菌根共生体最终对宿主植物产生何种影响, 取决于宿主植物的支出与收益之间的权衡^[11]。基于此, AM 真菌对宿主植物的作用可以分为 3 类: 互惠共生, 中立和寄生。研究表明, AM 共生体的效应在自然生态系统中由于受到生境条件的变化而不断的完成从寄生到共生的交替转换^[12]。这种相互转换的共生效应在植物共存以及群落形成过程中具有非常重要的价值。其中, 在自然生境条件下互惠共生的关系是比较常见的类型, 即 AM 真菌共生体促进宿主植物吸收土壤资源中的各种矿质元素和水分, 促进宿主植物的生长^[2]。

宿主植物与 AM 共生体之间的响应关系受植物基因型、AM 真菌种类、环境条件等因素的影响。STRACKE 和 AKIYAMA 等研究指出 AM 真菌的菌丝体能够侵染植物根系, 需要经过相互识别、交换信号分子、相互作用等过程^[13-14]。由于 AM 真菌是专性共生生物, 只有与宿主植物形成共生体后才能完成自身的生活史, 两者共生关系建立过程中的首要因素被认为是植物根系不断释放根系分泌物, 这些分泌物中包含有 AM 真菌能够感应的、被称为“branching factors, BFs”的信号分子, 从而促进 AM 真菌孢子的萌发、菌丝体的伸长和分枝^[15]。在宿主植物与 AM 真菌的共生过程中, AM 真菌在宿主植物信号分子的启动下, 能够释放可扩散的信号物质促使一些与共生相关的植物基因表达, 产生一些特异性的蛋白质^[16]。AM 真菌与宿主植物相互识别后, 不断伸长和分枝的 AM 真菌菌丝与宿主植物的根系相互接触, 一些菌丝在植物根系表皮形成附着胞。在附着胞

的形成过程中, 研究发现植物的表皮细胞对附着胞具有感应现象, 首先, 附着胞下方表皮细胞中的细胞核快速移向附着胞所在位置, 之后细胞核会移走, 在细胞中位于附着胞下方形成一个手指状的结构, 称作前侵入栓, 前侵入栓由微管、微丝的肌动蛋白、内质网的扁囊形成。附着胞上的侵染丝可经由前侵入栓进入植物细胞, 最后在皮层细胞中定植^[17]。

研究发现, 同一类型的菌根真菌侵染不同宿主植物的效果相差较大, AM 真菌的菌丝体在侵染植物根系后通过分泌酚类等物质改变植物的生理条件, 使植物免受周围环境产生的氧化胁迫^[18]。另外, AM 真菌对宿主植物的作用具有时间性, 受植物生长和发育阶段的影响。其中, 在植物的幼苗时期, 虽然植物的种子具有一定量的贮藏物质, 能在短期内为植物的生长发育提供营养物质。但由于植物的种子在生长初期, 根系较小, 因而植物通过加强其根系与 AM 真菌菌丝体的共生, AM 真菌通过根外菌丝体的扩展, 可以深入到土壤深层, 促使幼苗更有效地吸收矿质元素^[10]。但随着植物的生长, 由于植物根系不断的增多, 加之外界环境条件的异质化, AM 真菌对植物生长的作用就会随着外界环境条件的改变而改变^[19]。

2 AM 真菌与植物竞争排除作用

在自然生态系统中, 生态位完全相同的两个物种不可能在同一地区内长期共存。如果生活在同一地区, 则竞争力强的一方能够充分地利用光能进行光合作用, 竞争力弱的一方则越来越弱, 一个物种最终会将另一个物种完全排除出该生态系统, 这种现象即为竞争排除^[8]。

在土壤生态系统中, AM 真菌的菌丝体可以将植物群落中的不同个体连接起来^[20], 从而调节相邻植株之间的营养输送^[21], 这种传送作用与植物对 AM 真菌的依赖程度有关。研究发现, 在美国高草草原上, 暖季型禾本科植物和大多数非禾本科草本植物对 AM 共生体的依赖性远强于冷季型禾本科植物^[22-23]。AM 真菌侵染植物后形成菌根结构, 使植物根系与土壤的接触面积增加, 而且 AM 真菌的菌丝体能够深入到植物根系深入不到的土壤深处, 使得宿主植物对土壤水分和营养物质能更有效地利用, 从而促进了暖季型禾本科植

物和非禾本科植物的生长。反之, 对于冷季型禾本科植物而言, 其对 AM 菌根的依赖性较弱, AM 真菌不易侵染其根系, 不能在土壤中形成密集的菌丝体网络, 而且由 AM 真菌促进植物根系分泌的一些次生代谢产物如胞外酶等也减少, 导致土壤中的矿质元素不能被及时地运送到冷季型禾本科植物体内, 因而 AM 真菌对植物之间的竞争平衡产生显著影响, 对菌根依赖性较强的植株获得较大的竞争优势^[24], 逐渐形成优势种, 密度及盖度也随之增加, 反之, 对菌根依赖性较弱的植物的密度及盖度均逐渐减少。最终导致冷季型禾本科植物地上部的茎叶不能充分利用光照合成光合产物, 地下根系不能充分吸收土壤中的矿质元素和水分供自身生长的需要, 从而在长期的演替进化中被淘汰, 即植物排除作用。在群落水平上就表现为生态系统的生物多样性降低^[24]。

另外一类竞争排除作用的表现形式为在长期的生存竞争中, 一些植物与 AM 真菌形成了密切的共生关系, 对 AM 真菌的依赖性较强, 如欧洲的山金车 (*Arnica montana*)。研究发现, 当山金车与其他植物混作时, 如果接种 AM 真菌, 则能够正常生长。但如果不接种 AM 真菌, 则其竞争能力就会大大地降低, 以至于在生长到第 3 个月时便开始逐渐死亡, 最终也会产生竞争排除作用^[18]。这一类竞争排除作用从另外一方面反映了 AM 真菌在自然生态系统中的重要功能, 即 AM 真菌是许多濒危植物生存必须依赖的共生关系。因而在开展濒危植物保护研究中, 必须同时关注其地下 AM 真菌的分类和保护, 才能取得濒危植物保护的成功^[25]。

3 AM 真菌与植物竞争共存

相对于植物竞争排除作用而言, 在自然生态系统中存在的种间竞争格局多为竞争共存。植物竞争共存是指在自然或人工控制的生态系统中, 不同的植物共同生活在一个生境中, 为了降低彼此之间的竞争, 促进双方共同生长, 达到产量最优化的目标, 即避免竞争排除作用, 各种植物之间产生的对生态位和资源需求的分化^[26]。竞争共存是不同植物物种在经过长期的演替、外界因素的干扰和种间关系的共同作用下形成的结果。AM 真菌作为一种重要的共生关系, 其在生态系统中通过多种直接或间接的作用影响植物共存, 目前

研究发现其作用机理主要包含如下几个方面:

第一, AM 真菌的菌丝体由于生长速度快、扩展面积大, 因而可以同时与多个宿主植物的地下根系形成共生体, 从而在土壤生态系统中形成菌丝体网络。地下菌丝体网络的形成, 可以通过菌丝间的相互传递将不同的宿主植物联系起来^[27], 从而达到调节资源在不同植株间的转运和再分配^[28-29], 进而对地上植物的种间竞争产生影响^[30]。如在广大的森林生态系统中, 存在着大量的植株幼苗, 由于优势冠层植物的存在, 这些幼苗很难获得充足的阳光合成光合产物, 但地下 AM 真菌菌丝体的存在保证了这些幼苗的存活。研究发现, AM 真菌通过地下菌丝体网络将成株和幼苗联系在一起, 虽然幼苗不能合成自身生长所需的光合产物, 但是借助 AM 真菌的地下菌丝体网络可以将成株植物体内的光合产物转运至幼苗植株体内, 且 AM 真菌对植物根系的侵染率越大越有利于幼苗的萌发与生长, 从而保证了幼苗生长所需的微环境条件^[31]。此外, AM 菌丝体网络还可将从土壤中摄取的矿质营养元素输送给幼苗, 从而有利于维持幼苗的生命活动。这也是森林生态系统当遇到外界干扰, 冠层植物大量死亡之后能够快速恢复的重要原因, 其中 AM 真菌发挥了重要的功能。

第二, 在植物混种条件下, 临株植物的存在可以改善植物生长的小生境条件, 如降低烈日下的光照强度、提高空气湿度, 还可以促进相邻植物提高对资源的利用率^[32]。在此条件下, AM 真菌可以促进临株植物对物质的再分配, 如豆科植物与禾本科植物间作条件下, 由于豆科植物可以与根瘤菌共生结瘤进行生物固氮, 其固定的氮又可以通过地下密集的 AM 菌丝体网络转运到非豆科植物体内, 因而促进了豆科植物和禾本科植物的共同生长^[33]。此外, 豆科植物所固定的氮还可以通过间接途径运送到非豆科植物体内, 当豆科植物根系衰亡分解后, AM 菌丝体网络可以将营养物质从衰亡的组织转运到周围其它植物体内^[21, 34]。这些物质在不同植株之间的再分配, 对促进植物的共存具有重要的意义。研究还发现, 营养物质转运不仅仅只是通过豆科植物到禾本科植物的单向运输, 也可以从非固氮的菌根植物到固氮的菌根植物^[27], 因此, 植物之间的营养转运是双向进行的, 但 AM 真菌对二者之间运输物质

的种类和数量尚待深入研究。

第三, AM 真菌侵染植物根系后可以改变植物的生理生化特性, 如对植物根系的结构、根毛的长短产生影响, 从而调节资源在不同植株之间的运转。研究发现, 在不同的植株之间, AM 菌根共生体形成之后, 可以对宿主植物的生理生化活性产生显著影响, 主要包括如下方面: 提高植物对营养物质的吸收能力, 促进植物根系对 P、N 和微量元素的利用^[3]; 增加光合产物的合成及利用, 引起植物代谢过程中的酶活性和酶含量的变化, 改变光合产物在植物体内的分配策略; 调节植物体内的渗透压, 改变植物体内生长素和赤霉素的合成, 降低脱落酸的含量, 进而对激素的平衡产生影响; 改变细胞膜的渗透性和植物组织的化学组成, 对植物养分循环的平衡和水分利用效率进行调节。这些作用反映在植株个体水平上, 即提高植物对外界不利生境的耐受能力, 如干旱、盐碱胁迫^[35]、抗病性、抗重金属胁迫能力等^[4-5]。AM 真菌通过对不同植株的生理生化活性的调节, 从而促进不同植株之间的共存。

第四, AM 真菌通过影响植物与其它有机体, 如 AM 真菌与根际微生物群落、植物与草食性动物或植物与病原菌之间的相互作用, 从而对植物之间的竞争进行调节。研究发现, AM 真菌侵染植物之后, 植物自身分泌的次生代谢产物会发生变化导致植物根际微生物群落组成发生变化, 从而影响植物的共存^[36]。植物对草食动物的响应也受菌根共生关系的影响。当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存在显著的差异。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^[37]。在草原生态系统中, 草食动物(大型哺乳动物)的采食行为(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, 甚至能改变植物种群的组成; 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生理生化活性对不同物种的相对多度产生影响, 从而改变植物群落结构和物种多样性^[38]。研究发现, AM 真菌的存在, 有利于降低优势物种的优势度, 从而促进了亚优势物种和伴生物种的生长, 使生态系统维持较高的物种多样性。当

然, 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。

此外, AM 菌丝体和植物根系共生后能够释放出酸性磷酸酶、碱性磷酸酶等胞外酶, 可以溶解土壤中的难溶性、化合态的磷为植物可以利用的可溶态的磷, 增加矿质营养的吸收和可利用性, 从而促进相邻植物对土壤矿质元素的利用^[39], 达到物种共存的目标。

4 展望

AM 真菌作为土壤中一类非常重要的微生物类群, 其在植物个体、种群、群落和生态系统水平上的研究均已经取得一定的进展。在此基础上, 为了更深入、全面地了解其在自然界中的生态学功能, 研究 AM 真菌对植物种间关系的调节作用具有重要意义。目前我国正在实施的许多有关全局性或流域性的重大生态工程, 如西部退耕还林还草工程、矿区污染地带的生态恢复工程、荒漠化草原的生态重建和农牧交错区的生态系统稳定性等, 这些建立在以植被恢复和土壤改良基础上的生态工程均依赖于根际微环境的调控, 而 AM 真菌恰是其中不可或缺的组成部分。因而, 利用已有的关于 AM 真菌对植物群落和种间关系的调控机理, 将有助于我国受损生态环境的恢复。

此外, 自 20 世纪以来, 随着科技的进步和社会的发展, 我国的农业生态系统也发生了很大变化, 逐步由劳动密集型向技术密集型转变, 化学肥料和杀虫剂的大量使用在一定程度上提高了作物的产量, 但随之而来的是土壤的结构、物理化学性质也随之而改变, 土壤微生物群落组成遭到破坏, 对农业生产的可持续发展产生不利影响。加之以往的研究大多是在人工模拟生境或草原生态系统中开展, 缺乏对农田生态系统的深入研究。植物间作是一项非常重要的农业措施, 可以提高作物产量, 改善作物品质, 提高植物的抗病性。随着现代生物技术的发展, 如同位素示踪技术、原位化学定位技术、活体荧光技术、分子生物技术等新技术的应用^[2], AM 真菌与植物之间的相互影响机理将被逐步阐明, 因而开展野外农田生态系统的研究, 围绕 AM 真菌调节植物的竞争和共存, 为改良生态系统结构、维持农田生态

系统稳定提供理论依据。

[参考文献]

- [1] GIANINAZZI S, GOLLOTTE A, BINET M N, et al. Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services [J]. *Mycorrhiza*, 2010, 20 (8): 519 - 530.
- [2] 孙向伟, 王晓娟, 金樑, 等. 分子标记在丛枝菌根研究中的应用 [J]. *云南农业大学学报: 自然科学版*, 2009, 24 (2): 278 - 285.
- [3] GRUNWALD U, GUO W B, FISCHER K, et al. Overlapping expression patterns and differential transcript levels of phosphate transporter genes in arbuscular mycorrhizal, Pi-fertilised and phytohormone-treated *Medicago truncatula* roots [J]. *Planta*, 2009, 229 (5): 1023 - 1034.
- [4] HILDEBRANDT U, REGVAR M, BOTHE H. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance [J]. *Phytochemistry*, 2007, 68 (1): 139 - 146.
- [5] PENNISI E. The secret life of fungi [J]. *Science*, 2004, 304 (5677): 1620 - 1622.
- [6] NEWSHAM K K, FITTER A H, WATKINSON A R. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field [J]. *Journal of Ecology*, 1995, 83 (6): 991 - 1000.
- [7] SCHROEDER-MORENO M S, JANOS D P. Intra- and inter-specific density affects plant growth responses to arbuscular mycorrhizas [J]. *Botany*, 2008, 86: 1180 - 1193.
- [8] 李博. 植物竞争——作物与杂草相互作用的实验研究 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [9] 张贵启, 王晓娟, 金樑, 等. AM 真菌与植物种内竞争的互作效应 [J]. *草业科学*, 2009, 26 (7): 115 - 121.
- [10] JIN L, WANG S H, WANG X J, et al. Seed size influences arbuscular mycorrhizal symbiosis across leguminous host-plant species at the seedling stage [J]. *Symbiosis*, 2009, 49 (2): 111 - 116.
- [11] AL-KARAKI G N. Benefit, cost and water-use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat growth under drought stress [J]. *Mycorrhiza*, 1998, 8 (1): 41 - 45.
- [12] JOHNSON N C, GRAHAM J H, SMITH E A. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum [J]. *New Phytologist*, 1997, 135 (4): 575 - 586.
- [13] STRACKE S, KISTNER C, YOSHIDA S, et al. A plant receptor-like kinase required for both bacterial and fungal symbiosis [J]. *Nature*, 2002, 417: 959 - 962.
- [14] AKIYAMA K, MATSUZAKI K, HAYASHI H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular my-

- corrhizal fungi [J]. *Nature*, 2005, 435: 824–827
- [15] GIOVANNETTI M, SBRANA C, CITERNESI A S, et al. Analysis of factors involved in fungal recognition responses to host-derived signals by arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *New Phytologist*, 1996, 133: 65–71.
- [16] KOSUTA S, CHABAUD M, LOUGNON G, et al. A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific *MEINOD11* expression in roots of *Medicago truncatula* [J]. *Plant Physiology*, 2003, 131: 952–962.
- [17] GENRE A, CHABAUD M, TIMMERS T, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* root epidermal cells before infection [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 3489–3499.
- [18] JURKIEWICZ A, RYSZKA P, ANIELSKA T, et al. Optimization of culture conditions of *Arnica montana* L.; effects of mycorrhizal fungi and competing plants [J]. *Mycorrhiza*, 2010, 20: 293–306.
- [19] ASGHARI H R, MARSCHNER P, SMITH S E, et al. Growth response of *Atriplex nummularia* to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi at different salinity levels [J]. *Plant and Soil*, 2005, 273: 245–256.
- [20] YAO Q, LI X L, AI W D, et al. Bi-directional transfer of phosphorus between red clover and perennial ryegrass via arbuscular mycorrhizal hyphal links [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2003, 39: 47–54.
- [21] JOHANSEN A, JENSEN E S. Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28: 73–81.
- [22] VOGELSANG K M, REYNOLDS H L, BEVER J D. Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system [J]. *New Phytologist*, 2006, 172: 554–562.
- [23] WILSON G W T, HARTNETT D C. Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tallgrass prairie microcosms [J]. *American Journal of Botany*, 1997, 84: 478–482.
- [24] HARTNETT D C, WILSON G W T. Mycorrhizal influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie [J]. *Ecology*, 1999, 80: 1187–1195.
- [25] 金樑, 赵洪, 李博. 我国菌根研究进展及展望 [J]. *应用与环境生物学报*, 2004, 10: 515–520.
- [26] OFORI F, STERN W R. Cereal-legume intercropping systems [J]. *Advances in Agronomy*, 1987, 41: 41–90.
- [27] HE X H, CRITCHLEY C, BLEDSOE C. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs) [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, 22: 531–567.
- [28] SIMARD S W, PERRY D A, JONES M D, et al. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field [J]. *Nature*, 1997, 388: 579–582.
- [29] LERAT S, GAUCI R, CATFORD J G, et al. ¹⁴C transfer between the spring ephemeral *Erythronium americanum* and sugar maple saplings via arbuscular mycorrhizal fungi in natural stands [J]. *Oecologia*, 2002, 132: 181–187.
- [30] KYTOVIITA M M, VESTBERG M, TUOMI J. A test of mutual aid in common mycorrhizal networks; established vegetation negates benefit in seedlings [J]. *Ecology*, 2003, 84: 898–906.
- [31] TESTE F P, SIMARD S W, DURALL D M, et al. Access to mycorrhizal networks and roots of trees; importance for seedling survival and resource transfer [J]. *Ecology*, 2009, 90: 2808–2822.
- [32] LAMBERS H, CHAPIN F S, PONS T L. *Plant Physiological Ecology* [M]. New York: Springer-Verlag, 1998.
- [33] JENSEN E S. Barley uptake of N deposited in the rhizosphere of associated field pea [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28: 159–168.
- [34] TRANNIN W S, URQUIAGA S, GUERRA G, et al. Interspecies competition and N transfer in a tropical grass-legume mixture [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, 32: 441–448.
- [35] JIN L, SUN X W, WANG X J, et al. Synergistic interactions of arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia promoted the growth of *Lathyrus sativus* under sulphate salt stress [J]. *Symbiosis*, 2010, 50: 157–164.
- [36] ZOBEL M, MOORA M. Plant coexistence in the interactive environment; arbuscular mycorrhiza should not be out of mind [J]. *Oikos*, 1997, 78: 202–208.
- [37] MIKOLA J, KYTÖVIITA M M. Defoliation and the availability of currently assimilated carbon in the *Phleum pratense* rhizosphere [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, 34: 1869–1874.
- [38] O'CONNOR P J, SMITH S E, SMITH F A. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland [J]. *New Phytologist*, 2002, 154: 209–218.
- [39] 宋勇春, 冯固, 李晓林. 泡囊丛枝菌根对红三叶草根际土壤磷酸酶活性的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2004, 6: 171–175.