

丛枝菌根真菌在植物生态系统中的调控作用

孙 羽

(黑龙江省农业科学院 耕作栽培研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhizal, AM)真菌是一类能与大多数陆地植物形成共生体的根际微生物,在自然界分布广泛。该文从4个方面介绍丛枝菌根真菌相关研究进展,即(1)在植物个体水平上,AM真菌主要提高宿主植物的养分吸收能力,并对植物生育期及生殖能力产生影响;(2)在种群水平上,AM真菌通过庞大的地下菌丝网络改变植物间的资源分配,改变物种间竞争能力,对植物种群生长发育及种间互作产生作用;(3)在生态系统中,AM真菌多样性与植物多样性具有高度相关性,同时对生态系统的生产力产生重要影响。

关键词:丛枝菌根真菌;植物;生态系统

中图分类号:S182

文献标识码:A

文章编号:1002-2767(2011)08-0128-04

丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi, 简称AM真菌)是自然界中一类能够与植物形成共生体系的真菌,也是目前已探明的与植物关系最为密切的土壤微生物之一^[1-2],其对植物起源与进化、分布与生存、生长与发育等具有重要作用。在植物个体水平、种群水平和植物生态系统中,菌根真菌通过庞大的地下菌丝网络改变植物间的资源分配,改变物种间竞争能力,使各物种生态位发生位移,最终影响群落间种群相互关系,进而改变整个群落多样性。

1 AM真菌与植物互作的效应

1.1 AM真菌提高植物养分吸收能力

AM真菌对磷作用最为显著,普遍改善和提高了宿主植物磷营养状况^[3-4],首先根外菌丝扩大了植物根系的吸收面积^[5],之后磷以多聚磷酸盐颗粒的形式通过无横隔的菌丝随原生质环流向根内快速运输($20\text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$),为根内磷运输速率的10倍^[6]。同时,AM真菌对土壤有机磷的活化和利用具有重要作用^[7]。近年研究发现AM真菌对氮的吸收也有一定作用,但效应并不稳定。像Hodge等^[8]对长叶车前(*Plantago lanceolata*)植物接种*Glomus hoi*可以增加植物氮吸收能力。但是Reynolds等^[9]在氮胁迫条件下发现接种AM真菌对5种多年生植物的无机和有机氮吸收

均没有影响。除此之外,AM真菌对铜、锌等营养也具有重要的改善作用。

1.2 AM真菌改变植物生育期及生殖能力

AM真菌可以改变开花植物生殖特性^[10],进而影响授粉者与植物之间的交互作用^[11]。AM真菌能够促进多种观赏花卉像矮牵牛(*Petunia hybrida*)、翠菊(*Callistephus chinensis*)、凤仙花(*Impatiens balsamina*)^[12]、小苍兰(*Freesia hybrid*)^[13]及蔬菜如黄瓜^[14]提前开花,增加植株结果数。Wolfe^[15]对柳叶菜科植物*Chamerion angustifolium*研究发现,当AM真菌侵染之后,植物具有较大花序和较高株高,蜜蜂对植物授粉次数明显变多,植株产种量增大。

AM真菌提高植物对逆境的抗性能力。AM真菌能提高植物抗干旱能力,主要通过改善宿主植物的磷氮营养,增大植物根系面积和改变根系形态,提高根系对水分的吸收,或者通过菌丝直接吸水等途径提高植物对水分的吸收^[16],提高植物水分利用效率,增强植物光合作用能力。近年研究表明菌根株能适应胁迫环境很大程度上依赖于NtAQP1(1号水通道蛋白)的卓越功能,这种专一性运输水的通道蛋白大量存在于动物及植物中。Porcel^[17]等以2种烟草为对象研究了NtAQP1基因的表达受到抑制时对AMF的侵染方式和共生效率的影响,结果发现二者在干旱和正常浇灌情况下根的侵染方式相似,但是干旱胁迫条件下NtAQP1介导的水分运输增强对AM共生效率有很大的影响。

另外,AM真菌可通过完全建成的共生体来防御病原对植物的伤害^[18]和减轻线虫发病

收稿日期:2011-05-13

基金项目:黑龙江省农业科技创新工程重点资助项目

作者简介:孙羽(1980-),女,黑龙江省大庆市人,博士,助理研究员,从事植物营养生理研究。E-mail: sunyn_1980@tom.com。

程度^[19]。

2 AM 真菌对植物种群生长发育及种间互作的作用

植物种间的共存受到资源异质性、植物根系深度及形态、植物物候和种子萌发特性等方面影响,和其它的生物因子(如草食动物、病原物等)一样,AM 真菌影响着物种共存和竞争。

AM 真菌分为根内和根外结构两部分。根内部分包括根内菌丝、丛枝和泡囊,根内菌丝由根细胞间的胞间菌丝和根细胞内的胞内菌丝组成;根外结构是与根内菌丝相通的菌丝网。根外菌丝的生长发育状况影响着 AM 真菌的功能,不同的 AM 真菌菌丝数量及形态和分布范围存在着很大差异。以紫花苜蓿为例,不同 AM 真菌种类的根外菌丝数量及形态不同,*Glomus intraradices* 的根外菌丝长度、菌丝密度、根外菌丝覆盖面均大于 *Glomus mosseae*^[20]。根外菌丝形态及数量的不同与植物磷养分状况有着显著的相关性^[21],这就说明菌丝的养分吸收和运输效率可能是由 AM 真菌种类决定的。然而,目前研究仅限 *Glomus* 属,应进一步开展关于不同科属真菌的根外菌丝网与共生宿主植物的研究。

在自然生态系统中,植物根系间通过 AM 真菌的根外菌丝形成了连接植物的菌丝桥。研究表明,同种和不同种植物根系间均可形成菌丝桥,在植株间养分传递及生态系统养分循环中有重要作用。菌丝网主要是由球囊霉科(Glomeraceae)和巨孢囊霉科(Gigasporaceae)的真菌形成的,球囊霉科真菌在植物根内分配较多的真菌生物量^[22]并形成泡囊,而巨孢囊霉科则主要是形成根外菌丝。在群落根际错综复杂的格局中,菌根通过菌丝有时可以将某种植物多余的养分运输到其周围的植物,氮的转移就是一例^[23]。Watkins 等^[24]用¹⁴C 标记 CO₂ 证明狗牙根(*Cynodon dactylon*)可以通过与之相连的丛枝菌根的菌丝桥从长叶车前(*Plantago lanceolata*)获得相当于其光合量 0~10% 的碳水化合物。AM 真菌通过菌丝桥改变种内和种间竞争,因此,一个物种丰富度及形态变化将影响同种和其它种的丰富度和形态大小。

植物与 AM 真菌之间存在着相互选择性。最初人们认为植物与 AM 真菌之间没有宿主专一性或者选择性很低。随着孢子形态学鉴定和对

自然群落植物根系进行分子手段研究证实,植物与 AM 真菌之间存在选择性,不同植物喜欢特定的 AM 真菌群落。越来越多研究发现不同 AM 真菌群落的功能也不相同,对宿主植物生长及改善营养的能力存在较大差异,不同 AM 真菌种类改善植株磷营养的能力是有差异的,巨孢囊霉科的真菌(Gigasporaceae)具有改善宿主植物磷营养的功能^[25]。植物获得的营养决定了其种间竞争能力,AM 真菌可以通过调整宿主植物营养状况来改变植株种群的竞争能力。当植物被改善磷养分能力低的 AM 真菌种类侵染时仍能生长良好,可能是这些植物在生态系统中成为优势种的原因,因此 AM 真菌影响着植物的共存。

AM 真菌做为一种生物资源显著影响着物种共存和养分资源分配。植物对土壤中养分资源的竞争,不仅受植物本身,还受根内 AM 真菌种类的影响。在一个群落中,不同植物对菌丝体这种生物资源竞争能力不同,导致个体对菌根反应存在差异。当种间植物根系内 AM 真菌种类不同,生物资源获取以及分配将发生变化,从而影响植物种间竞争。

3 AM 真菌与植物生态系统功能

3.1 AM 真菌多样性与植物多样性的关系

大量研究表明,AM 真菌的种群丰富度与植物种群丰富度以及群落多样性具有高度相关性,并显著影响植物群落结构。随着真菌多样性增加,植物物种多样性随之增加,没有变化或者减少。van der Heijden 等^[26]在野外和温室条件下研究草本植物发现,高的 AM 真菌多样性可以导致高的植物多样性。当 AM 真菌种类增加到 8~14 种时,群落的物种多样性和生产力达到最高,与单个 AM 真菌存在相比物种多样性增加 105%。Grime^[27]进行控制试验发现宿主植物间通过菌丝网络相互作用,亚优势种能够在优势种的存在下得以生存,接种菌根真菌的小区具有更高的植物多样性。在高草草原及澳大利亚半干旱草本植物群落,AM 真菌降低了物种多样性^[28]。之所以存在这种差异,是因为群落中植物多样性与生态系统功能的关系是由优势植物特性及其菌根依赖性所决定的。Urcelay 和 Diaz^[29]对草地生态系统进行研究表明,AM 真菌的作用既取决于优势植物的菌根依赖性,同时也取决于处于从属

地位植物的菌根依赖性。

近年研究发现,AM 真菌存在功能多样性。Maherali 和 Klironomos^[25] 提出,不同的 AM 真菌家族存在着功能补偿:球囊霉科的真菌(Glomeraceae)功能是防御真菌病原物,巨孢囊霉科的真菌(Gigasporaceae)帮助宿主植物改善磷营养。当这两个家族的菌根真菌同时出现的时候,提高了植物地上生产力。Vogelsang 等^[30] 发现接种混合菌剂(6 种 AM 真菌)与单个菌剂,植物生物量没有差别,指出真菌种类的功能特性比真菌多样性更为重要。然而,到目前为止 AM 真菌基因型及基因型表达水平与营养吸收等之间的关系还不清楚,因此能否用功能组来解释 AM 真菌群落对植物生长及养分吸收中的作用还有待进一步研究。

与此同时,植物的多样性也深刻影响着 AM 真菌的群落组成和生物多样性,宿主植物种类、生活环境对 AM 真菌的种类和空间也起着决定性作用。增加植物生物多样性能增加 AM 真菌的孢子生产量和生物多样性。

3.2 AM 真菌多样性与植物生产力

在不同生态系统和试验条件下,AM 真菌对植物生产力产生的影响不尽相同。模拟北美植物群落和高草草原生态系统,AM 真菌使植物初级生产力增加近 2 倍。大量研究表明,在控制条件下磷的吸收可以提高 90%,养分状况改善是 AM 真菌提高植物生产力的机制之一^[4]。而在人为控制条件下^[27] 和模拟欧洲石灰性草原的研究^[4],AM 真菌仅改变共存物种的营养分配并没有对植物生产力产生影响。

4 结论

植物根系和真菌共同形成的菌根在生态系统中广泛分布,作为生态系统的重要组成部分,丛枝菌根真菌的存在和多样性直接或者间接影响着植物多样性和生态系统功能。因此,应该加深对菌根生物学方面的研究,加快 AM 真菌类群的调查及鉴定,筛选出不同应用目的的菌种或菌株(抗病、抗盐碱、抗虫等),加快 AM 真菌在植物生态系统中的实际应用。

参考文献:

- [1] Hayman D S. Mycorrhiza and crop production[J]. Nature, 1980,287:487-488.
- [2] Brundertt M C. Coevolution roots and mycorrhizas of land

- plants[J]. New Phytologist, 2002,154:275-304.
- [3] Smith S E, Smith F A, Jakobsen I. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses[J]. Plant Physiology, 2003,133:16-20.
- [4] van der Heijden M G A, Streitwolf-Engel R, Riedl R, et al. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland[J]. New Phytologist, 2006,172:739-752.
- [5] Li Xiaolin, Geogee E, Marschner H. Phosphorus depletion and pH decrease at the root-soil and hyphae-soil interfaces of VAM white clover fertilized with ammonium[J]. New Phytologist, 1991,119:397-404.
- [6] Smith S E, Gianinazzi-Pearson V, Koide R, et al. Nutrient transport in mycorrhizas: structure, physiology and consequences for efficiency of the symbiosis[J]. Plant and Soil, 1994,159:103-113.
- [7] 冯固,杨茂秋,白灯莎,等. VA 菌根真菌对石灰性土壤不同形态磷酸盐有效性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 1997(3):43-48.
- [8] Hodge A, Campbell C D, Fitter A H. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material[J]. Nature, 2001,413:297-299.
- [9] Reynolds H L, Hartley A E, Vogelsang K M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi do not enhance nitrogen acquisition and growth of old-field perennials under low nitrogen supply in glasshouse culture[J]. New Phytologist, 2005,167:869-880.
- [10] Koide R T, Dickie I A. Effects of mycorrhizal fungi on plant populations[J]. Plant and Soil, 2002,244:307-317.
- [11] Mitchell R J, Karron J D, Holmquist K G, et al. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns [J]. Function Ecology, 2004, 18:116-124.
- [12] Gaura A, Gaurb A, Adholeya A. Growth and flowering in *Petunia hybrida*, *Callistephus chinensis* and *Impatiens balsamina* inoculated with mixed AM inoculation or chemical fertilizers in a soil of low P fertility[J]. Scientia Horticulture, 2000,84:151-162.
- [13] Scagel C F. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi alters nutrient allocation and flowering of *Freesia x hybrida*[J]. Journal of Environmental Horticulture, 2003, 21:196-205.
- [14] Trimble M R, Knowles N R. Influence of phosphorus nutrition and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on growth and yield of greenhouse cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Canadian Journal of Plant Science, 1995, 75:251-259.
- [15] Wolfe B E, Husband B C, Klironomos J N. Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualism[J]. Ecology Letters, 2005,8:218-223.

- [16] Ruiz-Lozano J M, Azcon R, Gomez M. Alleviation of salt stress by arbuscular mycorrhizal *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants [J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98: 767-772.
- [17] Porcel R, Gómez M, Kaldenhoff R, et al. Impairment of Nt-AQP1 gene expression in tobacco plants does not affect root colonisation pattern by arbuscular mycorrhizal fungi but decreases their symbiotic efficiency under drought[J]. *Mycorrhiza*, 2005, 15: 417-423.
- [18] Slezack S, Dumas G E, Paynot M S, et al. Is a fully established arbuscular mycorrhizal symbiosis required for bio-protection of *Pisum sativum* roots against *Aphanomyces euteiches*? [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2000, 13: 238-241.
- [19] Gera Hol W H, Cook R. An overview of arbuscular mycorrhizal fungi-nematode interactions[J]. *Basic and Applied Ecology*, 2005, 6: 489-503.
- [20] Avio L, Pellegrino E, Bonari E, et al. Functional diversity of arbuscular mycorrhizal fungal isolates in relation to extraradical mycelial networks[J]. *New Phytologist*, 2006, 172: 347-357.
- [21] Munkvold L, Kjller R, Vestberg M, et al. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *New Phytologist*, 2004, 164: 357-364.
- [22] Hart M M, Reader R J. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *New Phytologist*, 2002, 153: 335-344.
- [23] Hodge A, Campbell C D, Fitter A H. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material[J]. *Nature*, 2001, 413: 297-299.
- [24] Watkins N K, Fitter A H, Graves J D, et al. Carbon transfer between C₃ and C₄ plants linked by a common mycorrhizal network, quantified using stable carbon isotopes[J]. *Soil Biology Biochemistry*, 1996, 28: 471-477.
- [25] Maherali H, Klironomos J N. Influence of Phelogeny on fungal community assemble and ecosystem functioning[J]. *Science*, 2007, 316: 1746-1748.
- [26] van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity [J]. *Nature*, 1998, 396: 72-75.
- [27] Grime J P, Mackey J M L, Hillier S H, et al. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms[J]. *Nature*, 1987, 328: 420-422.
- [28] 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.
- [29] Urcelay C, Diaz S. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity[J]. *Ecology Letters*, 2003, 6: 388-391.
- [30] 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.

Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Ecosystems

SUN Yu

(Crop Tillage and Cultivation Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086)

Abstract: Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) were able to form a symbiosis with the majority of land plants. It widely distributed in the world. In this paper, the following aspects were introduced: (1) The level of individual plant, AM fungi could improve the ability of the host plant nutrient absorption and affect plant growth stages and reproductive capacity; (2) The level of plant populations, AM fungi had a great effect on the distribution of resources among plants through huge underground network of hyphae, change competitiveness between species, AM fungi played an important role in growth and development of plant populations; (3) The level of plant ecosystems, there was a correlation between AM fungi diversity and plant diversity. At the same time, AM fungi had an important effect on the productivity of ecosystems.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi; plant; ecosystem

诚邀加盟理事会