

浅析丛枝菌根共生的生态学意义

黄京华 孙晨瑜*

(广西大学 农学院, 南宁 530004)

摘 要 丛枝菌根(AM)共生是已知最为常见的植物与微生物共生的现象。丛枝菌根真菌可以促进植物生长,改善营养条件,提高抗逆性和抗病性。菌丝网络改善了土壤颗粒聚集等土壤特性,从而提高了土壤对风和水侵蚀的抵抗力,减少了土壤中的养分淋失,有助于保持土壤中的养分,并降低地下水污染的风险。除此之外,AM共生对于放射性核素和重金属的治理、减少农药的使用、促进农业可持续发展和维持生态系统的多功能性等方面起着至关重要的作用,生态学意义十分显著。

关键词 丛枝菌根;丛枝菌根真菌;共生;生态学意义

中图分类号 Q89 文献标识码 A 文章编号 1672-4321(2018)04-0045-06

Ecological Significance of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis

Huang Jinghua, Sun Chenyu

(College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract Arbuscular mycorrhiza (AM) symbiosis is the most common phenomenon in plants and microorganisms. Arbuscular mycorrhizal fungi can promote plant growth, improve nutritional conditions, and improve stress or disease resistance. The mycorrhiza network improves soil properties such as soil particle aggregation, thereby increasing soil resistance to wind and water erosion, reducing nutrient leaching in the soil, helping to maintain nutrients in the soil and reducing the risk of groundwater contamination. In addition, AM symbiosis plays a vital role in the management of radionuclides and heavy metals, reducing the use of pesticides, promoting the sustainable development of agriculture and maintaining the versatility of ecosystems. Therefore, arbuscular mycorrhiza is of great ecological significance.

Keywords arbuscular mycorrhiza; arbuscular mycorrhizal fungi; symbiosis; ecological significance

丛枝菌根(AM)共生是已知最为常见的植物与微生物共生的现象,至少发生在80%的维管植物家族中。AM真菌通过增加根系营养吸收的表面积和活化可利用的营养物质来促进植物对磷和氮等营养元素的吸收,同时,植物宿主为AM真菌提供生长必不可少的碳源^[1,2]。植物-微生物相互作用提供了一种新方法来提高农业生产力,同时该法还能降低环境成本。气候变化对农业的影响正成为农户日益关注的问题,长期气候记录显示全球气温不断上升,其他极端天气事件屡屡发生^[3]。极端天气的增多对农业生产带来不利甚至灾难性影响。全球气候变暖与人为因素有关,这一趋势可能继续进行。对葡萄的研究表明,温度升高会对葡萄生长产生不利影响,对浆果质量产生不利影响。除了增加病虫害的风险,生长季节的热浪增

加了土壤中水分的流失,从而削弱了葡萄藤的生产力^[4]。而AM真菌可以缓解不利环境对葡萄生产的影响^[5-8]。AM真菌可以与大多数作物建立共生关系而发挥的重要作用随着研究的不断深入,近年来逐渐步入了人们的视野。

工业活动造成了环境中重金属和放射性核素的超标排放,在食物链中的积聚将会对人类健康构成严重威胁。目前已有研究分析了AM真菌对重金属和放射性核素生物富集到植物中的影响^[9,10]。由于80%以上的植物物种与AM真菌共生相关,并且AM真菌处于植物-土壤界面处的关键位置,这对于环境中重金属和放射性物质的检测与去除有重大的意义。

AM共生具有重要的生态功能,能够为植物提供矿物质元素,帮助植物应对不良气候变化,减少土壤

收稿日期 2018-10-04 * 通讯作者 孙晨瑜 研究方向:作物环境及生态 E-mail: sunchenyu0066@163.com

作者简介 黄京华(1962-),女,教授,博士生导师,博士,研究方向:作物学 E-mail: 1533253556@qq.com

基金项目 国家自然科学基金资助项目(31260092)

侵蚀和营养流失,治理重金属和放射性物质的污染,提高农作物的生产力,减少农药的使用,进而提高全球农业系统的可持续性和恢复力.本文主要从以下几个方面概述了目前对菌根共生生态学意义的相关见解.

1 丛枝菌根共生分布广泛决定了其对生态系统的重要性

AM 共生是通过根际微生物与寄主植物根之间的化学通讯实现的. AM 真菌释放可被植物受体识别

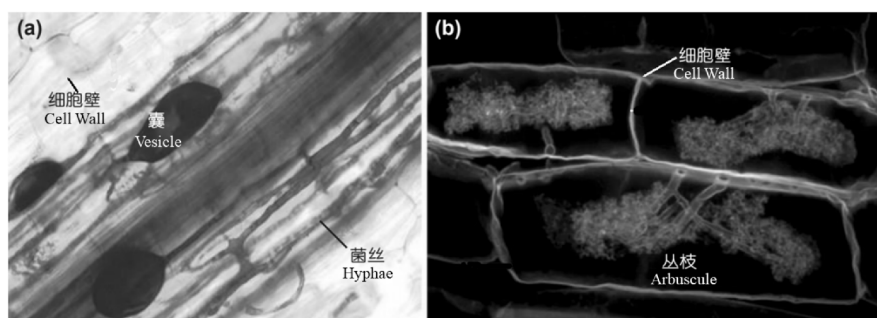


图 1 丛枝菌根的典型结构

Fig.1 Typical structure of arbuscular mycorrhizal fungi

在全球几乎所有主要生态系统中都观察到了丛枝菌根真菌与植物共生的现象,如在北极地区^[15]、热带森林^[16]、阿拉伯半岛的沙漠^[17]乃至海拔极高的喜马拉雅山^[18]等生态区域中均有发现.虽然 AM 真菌的分布是取决于自然因素,还是人类活动所导致尚不清楚^[19],但 AM 真菌物种在各种极端环境下出现表明,这些真菌在环境条件方面和寄主范围方面都具有极强的适应性.这些特殊环境中植物多样性相对匮乏,但 AM 真菌多样性各异、群落结构独特.在极端环境中很可能蕴藏着具有特殊功能尤其是抗逆性较强的 AM 真菌种类. AM 真菌在应对非生物胁迫(干旱、寒冷、盐害等)和生物胁迫(虫害和病害等)都发挥了重要作用^[20].在野外条件下和农业体系中使宿主受益.因此,对维持生态系统的平衡来说,AM 真菌有很大积极作用.

2 丛枝菌根共生的生态学功能

2.1 缓解气候变化对农作物的不利影响

葡萄酒酿造业的社会经济效益较高,气候变化对葡萄树栽培的影响日益受到人们的关注.菌根共生在避免或减少不利天气条件的影响方面的研究大都集中在葡萄的次生代谢过程中,特别是酚类化合物上.

的 Myc 因子^[11,12]并激活 AM 共生的共同共生信号通路(CSSP).由宿主根释放的独脚金内酯可诱导 AM 真菌孢子萌发和菌丝生长,使得分枝的真菌菌丝向宿主根生长^[13].一旦生长的菌丝接触根表面,它们就会形成附着枝.随后,植物根表皮细胞经历一系列重编程过程,包括细胞核的运动以及微管和内质网的变化,形成预穿透结构(PPA),引导菌丝破坏根表皮细胞,真菌然后在细胞间生长^[14],最后形成了高度分枝的结构,称为丛枝.高度分叉的丛枝为营养交换提供了大的界面.磷和氮等矿物质营养物质通过共生界面从 AM 真菌转移到植物宿主(图 1).

研究表明,葡萄树与 AM 真菌的结合有利于次生代谢产物白藜芦醇、黄酮醇和花青素等的合成,这不仅增强了植物对环境胁迫的耐受性,而且也是提高浆果质量的决定性因素^[5].最近的一项研究中用 AM 真菌接种葡萄树,可以改善与葡萄成熟度相关的参数(如花青素含量)和增强抗氧化活性能力,能维持甚至改善浆果质量,因此 AM 真菌可能在未来的气候变化情景中发挥重要作用^[6].

与 AM 真菌共生的植物中较高浓度的次级代谢产物可能的机制是改善寄主植物的光合作用和矿物质营养,激活次生代谢途径,产生信号分子和激素,促进参与次级代谢基因的大量表达^[7].对葡萄树与 AM 真菌共生研究可知,AM 真菌定植的一个明显结果是某些基因表达上调^[8],如营养转运、转录因子和细胞壁等相关基因的基因表达.此外,AM 真菌在葡萄树的根中存在激活苯丙氨酸解氨酶和白藜芦醇 O-甲基转移酶基因转录的现象,并参与了葡萄树对单轴霉的防御反应^[20].

2.2 改善土壤结构减少土壤养分流失

AM 真菌在自然和农业环境中的重要作用是使土壤结构发生有益改变.高度分枝的 AM 真菌菌丝体的密集菌丝网络形成了一个三维基质,使土壤颗粒融合并交联而不会压实土壤^[17].土壤蛋白(GRSPs)被

确定为土壤团聚体稳定的另一重要因素,球囊霉素是一类土壤蛋白,命名原因是因为它被认为由AM真菌产生。球囊霉素不是一种确定的基因产物或化学上同质的分子种类,而是一种土壤的重要组分,由其免疫反应性质决定。最近,球囊霉素在研究中有了新的发现。虽然球囊霉素的起源和功能还远未为世人所知,然而,它们代表了土壤质量的重要决定因素。GRSPs占有机土壤碳总量的2%~5%,由于球囊霉素可以通过增加土壤颗粒聚集来保护其他形式的有机碳免于降解,因此它们可能对土壤中碳的封存具有显著贡献^[21]。总之,AM真菌的菌丝网络不仅对植物生长和根系发育有促进作用,还可以保护土壤免受强风和水流的侵蚀,AM真菌对土壤质量的影响还表现在更强的保水能力上。AM真菌对于干旱地区处于干燥沙质土壤中的植物尤为重要。这些土壤通常表现出低再生率的特征,一旦被破坏难以恢复,而且极易受风雨侵蚀。在这种情况下,接种丛枝菌根共生菌可以抵御侵蚀和提高土壤肥力,形成可持续生产方式。

丛枝菌根共生除了具有改善土壤结构和保持水土的功能外,还能减少土壤中的养分淋失。营养物质浸出会导致土壤肥力的丧失以及地下水和地表水(河流、湖泊)的污染。由于根和土壤微生物(主要是AM真菌)对营养物质的有效吸附和保留,生态系统能表现出良好的营养保持能力。农业土壤受到农业活动(特别是犁耕)的人为干扰,接收了大量的肥料,主要是N、P、K。如果缺乏良好的营养保留系统,这些肥料特别是具有高度流动性的硝酸盐,很容易从土壤中冲刷掉。AM真菌对营养物质保留在不同程度上发挥有益的作用。首先,改良土壤结构,可以增加菌根土壤中微量和大量聚集体的养分螯合作用;其次,AM真菌也可以直接从土壤溶液中吸收养分。因此,接种过丛枝菌根的土壤表现出更好的土壤溶液保留能力^[22],同时AM真菌有利于植物对土壤营养和水的吸收利用。报道了AM真菌在干旱胁迫下对番茄的营养吸收有益^[23]。对于P和N元素,已经有研究证明了接种丛枝菌根真菌后的土壤中这两种营养元素浸出减少。可以推断出丛枝菌根对于其他矿物质营养元素也具有类似的功能。AM真菌能通过产生封闭的养分循环,将土壤中的养分通量结合起来,从而促进长期土壤肥力的提高。

2.3 清除环境中的重金属和放射性核素污染

过去几十年中,人们在探索植物在减少放射性核素或重金属污染方面的作用时发现,AM真菌可能在其中发挥核心作用^[24,25]。AM真菌主要可以通过两种

方式实现其生物修复功能:(1)通过积聚和隔离有毒的重金属离子或耐受放射性核素,从而保护其主体免受污染物的侵害^[26];(2)像吸收主要的矿物营养素如Cu和Zn一样将重金属离子或放射性核素输送到宿主,从而使宿主中重金属或放射性核素富集。在第一种情况下,可以在污染的基质中实现植物生产,并达到对植物的污染程度最小。第二种方法可以通过收获并无公害化处理掉富集植物以减少场地的重金属或放射性核素的负荷(植物提取)^[27]。当然,这两种方法都需要耐重金属或耐放射性核素的AM真菌,并且第二种方法同时需要高度耐受的宿主植物。既可以应对有毒的环境,同时又产生大量的地上生物量以富集重金属或核素。迄今为止,在探索AM在土壤生物修复中的潜力方面已经进行了大量的研究。然而,目前只有少数实地研究已经解决了该方法在大规模条件下应用的适用性^[28]。当前,全球只有少数公司使用AM真菌产品在进行生物修复,该方法还有待进一步研究。

2.4 减少农药使用促进绿色农业发展

植物会采用各种策略来保护自己免受食草昆虫的侵害,并将即将发生的食草动物攻击的信号传达给其他植物。为人们熟知的策略如产生挥发性萜类化合物。其实萜类化合物还可以被真菌共生所诱导,这构成了针对昆虫等食草动物的双管齐下(地上/地下)的防御策略。萜类化合物是食草动物诱导的植物挥发物的重要组成部分,可以阻止食草动物取食植物和(或)吸引它们的天敌。已知AM真菌对根的定殖会影响植物的次生代谢,包括改变萜类化合物的浓度和组成,这可以促进对食草昆虫的直接和间接植物防御。

萜类化合物可以直接作为驱虫剂,减少食草动物的幼虫摄食和成虫产卵。例如,由植物产生的单萜和倍半萜可以驱除蚜虫^[29]。尽管萜类化合物对昆虫害虫的确切防御机制尚不清楚,但可能的机理包括抑制ATP合成酶的生成,抑制核苷酸的烷基化和干扰昆虫蜕皮过程等。萜烯类化合物已被证明可通过抑制乙酰胆碱酯酶来干扰昆虫的神经系统^[30]。由食草动物攻击诱导的萜类化合物在植物的间接防御中具有重要作用,可以吸引食草动物的捕食者或寄生虫。例如,蜘蛛螨对利马豆叶片的侵染会触发从头合成萜类化合物,如芳樟醇,它能够吸引捕食蜘蛛螨的天敌^[31]。

AM共生促进植物营养摄取增加,使得植物形态和生理学发生变化从而引起参与萜类化合物生物合成途径的某些基因的转录水平增加,进而使植物防御策略增加了一个维度。从分子水平上看,丛枝菌根通

过上调生物合成途径中下游基因的转录来影响植物中特定萜类化合物及其衍生物的浓度. 例如在菌根番茄共生时, AM 真菌诱导了萜类合成酶(terpenoid synthase, TPS) 家族基因 *TPS31*, *TPS32* 和 *TPS33* 的表达^[32].

丛枝菌根共生通过以上几种机制减少了农作物被昆虫所取食的可能性. 在农业生产实践中减少了农药的使用, 为绿色无公害农业的推广提供了新的思路.

2.5 维持生态系统的多功能性

丛枝菌根真菌在生态系统中起着重要作用, 影响着各种重要的生态系统功能. 尽管 AM 真菌会从植物宿主获取一定的碳营养^[33], 但这对于植物和农业生态系统总体而言负面影响几乎可以忽略不计, 它们更主要的影响是通过提高植物的抗逆性来提高植物生产力^[34].

到目前为止, 仅有较少的研究涉及了丛枝菌根群落的变化如何改变植物生长和生态系统功能. 大多数温室模拟实验是在菌根与非菌根条件下对植物的影响有何区别上进行. 此外, 丛枝菌根共生维持生态系统的多功能性研究分析也是基于温室条件进行的. 研究表明菌根真菌提供了广泛的生态系统功能, 尤其是对幼苗的成长、凋落物分解、土壤形成和土壤聚集等. 此外, 菌根真菌还可以为宿主植物提供抗旱、抗盐、抗重金属、抗疾病等能力. 有研究者提出了 AM 真菌-植物共生的生态位理论, 认为许多植物不能与没有 AM 真菌共生的植物共存^[35]. 研究表明, 菌根真菌可以改变植物之间的竞争性相互作用^[36]. 因此, 植物群落结构和多样性根据丛枝菌根真菌群落的不同而改变^[37]. 因为许多变量同时在发生改变很难总结出菌根真菌对生态系统的总体影响, 解决此问题的一种方法是总结一系列生态系统功能的影响并计算总体响应指数. 在生物多样性研究中, 多种生态系统功能被归纳为生态系统多功能指数. 用 AM 真菌(AMF) 或不含 AM 真菌(NMF) 培养的两组植物群落, 根据 Shannon 生物多样性指数、总植物生物量、总植物磷含量、总植物氮含量、植物存活率和土壤团聚体(>1 mm) 的百分比 6 个变量计算生态系统多功能指数(计算时各变量权重相等) 进行了生态系统的多功能性分析(图 2, $P < 0.001$)^[38]. 可以观察到, 与无菌根存在情况相比, AM 真菌的存在显著增强了生态系统的多功能性. 这些观察也证实了土壤生物多样性与生态系统多功能性呈正相关的观点. 丛枝菌根真菌是土壤生物多样性在发挥生态系统多功能性作用的主要驱动因素之一,

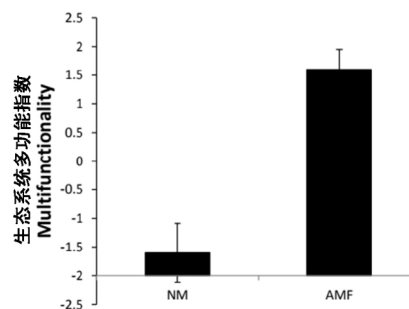


图 2 AMF 和 NMF 培养条件下的生态系统多功能指数

Fig.2 Index of ecosystem function under AMF and NMF culture conditions

对生态系统多样性的影响十分关键.

3 展望

尽管丛枝菌根对宿主植物生长发育起到重要作用, 但对于 AM 共生的研究仍然较少. AM 真菌被认为是天然生物肥料, 可以替代化学肥料, 而且同时作物品质不会丧失^[39]. 有证据表明, 共生条件下植物与真菌对新环境的共同适应可以实现利益最大化. 在非生物胁迫下, AM 真菌上调了脱落酸(ABA) 的产生^[1], 表明丛枝菌根共生可以代替外源植物激素. 不仅农作物的产量和质量得到提高, 还可以降低成本. 需要注意的是, 农作物对接种 AM 真菌的反应可能因植物品种或外界环境的差异而不同, 需要采取因地制宜的手段, 实现经济效益最大化.

丛枝菌根真菌可以促进植物生长, 改善营养条件, 提高抗逆性和抗病性. 菌丝网络改善了土壤颗粒聚集等土壤特性, 从而提高了土壤对风和水侵蚀的抵抗力, 减少了土壤中的养分淋失, 有助于保持土壤中的养分, 并降低地下水污染的风险. 此外, AM 共生对于放射性核素和重金属的治理、减少化肥农药的使用、促进农业可持续发展和维持生态系统的多功能性等方面起着至关重要的作用, 生态学意义重大. 但目前 AM 真菌研究尚处于起步阶段, 基因表达调控机制未研究清楚. 同时还存在研究经费投入较少、菌根产品市场认可度不高、温室实验结论与实际生产实践有一定出入等问题, 亟待解决, AM 真菌研究需要进一步去探索.

参 考 文 献

- [1] Wang W, Shi J, Xie Q, et al. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(9): 1147-1158.

- [2] Hamilton C E ,Bever J D , Labbé J , et al. Mitigating climate change through managing constructed-microbial communities in agriculture [J]. *Agriculture Ecosystems & Environment* ,2016(216) : 304-308.
- [3] Fraga H , Santos J A , Malheiro A C , et al. Climatic suitability of Portuguese grapevine varieties and climate change adaptation [J]. *International Journal of Climatology* ,2016 ,36(1) : 1-12.
- [4] Mosedale J R , Abernethy K E , Smart R , et al. Climate change impacts and adaptive strategies: lessons from the grapevine [J]. *Global Change Biology* , 2016 , 22(11) : 3814-3828.
- [5] Antolín M C ,Torres N ,Goicoechea N.Arbuscular mycorrhizal symbiosis as a promising resource for improving berry quality in grapevines under changing environments [J]. *Frontiers in Plant Science* ,2018 ,9: 897.
- [6] Torres N ,Goicoechea N ,Antolín M C. Influence of irrigation strategy and mycorrhizal inoculation on fruit quality in different clones of Tempranillo grown under elevated temperatures [J]. *Agricultural Water Management* , 2018 (202) : 285-298.
- [7] Dos E S , Alves F D S ,Barbosa F D S. Arbuscular mycorrhizal fungi increase the phenolic compounds concentration in the bark of the stem of *Libidibia Ferrea* in field conditions [J]. *Open Microbiology Journal* , 2017 , 11(1) : 283-291.
- [8] Bruissin S , Maillot P , Schellenbaum P , et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis stimulates key genes of the phenylpropanoid biosynthesis and stilbenoid production in grapevine leaves in response to downy mildew and grey mould infection [J]. *Phytochemistry* ,2016 ,131: 92-99.
- [9] Saenen E , Horemans N , Vanhoudt N , et al. Effects of pH on uranium uptake and oxidative stress responses induced in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Environmental Toxicology & Chemistry* , 2013 , 32(9) : 2125-2133.
- [10] Davies H S , Cox F , Robinson C H , et al. Radioactivity and the environment: technical approaches to understand the role of arbuscular mycorrhizal plants in radionuclide bioaccumulation [J]. *Frontiers in Plant Science* , 2015 , 6: 580.
- [11] De M S ,Streng A , Bisseling T , et al. Evolution of a symbiotic receptor through gene duplications in the legume-rhizobium mutualism [J]. *New Phytologist* , 2014 , 201(3) : 961-972.
- [12] Zhang X W , Dong W T , Sun J H ,et al. The receptor kinase CERK1 has dual functions in symbiosis and immunity signaling [J]. *Plant Journal* , 2015 , 81(2) : 258-267.
- [13] Waters M T ,Gutjahr C , Bennett T , et al. Strigolactone-signaling and evolution [J]. *Annual Review of Plant Biology* , 2017 , 68(1) : 291-322.
- [14] Genre A ,Chabaud M , Faccio A , et al. Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota* [J]. *Plant Cell* ,2008 , 20(5) : 1407-1420.
- [15] Varga S ,Finozzi C , Vestberg M , et al. Arctic arbuscular mycorrhizal spore community and viability after storage in cold conditions [J]. *Mycorrhiza* , 2015 , 25(5) : 335-343.
- [16] Lovelock C E , Andersen K J B. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment [J]. *Oecologia* ,2003 , 135(2) : 268-279.
- [17] Al-Yahya 'Ei M N , Oehl F , Vallino M , et al. Unique arbuscular mycorrhizal fungal communities uncovered in date palm plantations and surrounding desert habitats of Southern Arabia [J]. *Mycorrhiza* , 2011 , 21(3) : 195.
- [18] Liu Y , He J , Shi G , et al. Diverse communities of arbuscular mycorrhizal fungi inhabit sites with very high altitude in Tibet Plateau [J]. *Fems Microbiology Ecology* , 2011 , 78(2) : 355-365.
- [19] Chen M , Arato M ,Borghi L , et al. Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi – from ecology to application [J]. *Front Plant Science* ,2018(9) : 1270.
- [20] Chitarra W , Pagliarani C , Maserti B , et al. Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress [J]. *Plant Physiology* , 2016 , 171(2) : 1009-1023.
- [21] Hannah W , Johnson B R ,Brendan B et al. Experimental warming decreases arbuscular mycorrhizal fungal colonization in prairie plants along a Mediterranean climate gradient [J]. *Peerj* , 2016 , 4(6) : e2083.
- [22] Querejeta J I. Soil water retention and availability as influenced by mycorrhizal symbiosis : Consequences for individual plants , communities , and ecosystems [M]// Johnson N C , Gehring C , Jansa J. *Mycorrhizal Mediation of Soil*. Amsterdam , Holland: Elsevier , 2017: 299-317.
- [23] Bitterlich M , Sandmann M , Graefe J. Arbuscular mycorrhiza alleviates restrictions to substrate water flow and delays transpiration limitation to stronger drought in tomato [J]. *Frontiers in Plant Science* , 2018(9) : 154.
- [24] Khade S W , Adholeya A. Feasible bioremediation through arbuscular mycorrhizal fungi imparting heavy metal tolerance: A retrospective [J]. *Bioremediation Journal* , 2007 , 11(1) : 33-43.
- [25] Sheoran V , Sheoran A S , Poonia P. Soil reclamation of

- abandoned mine land by revegetation: A review [J]. International Journal of Soil Sediment & Water, 2010(3): 1-20.
- [26] González-Chávez M C, Carrillo-González R, Wright S F, et al. The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements [J]. Environmental Pollution, 2004, 130(3): 317-323.
- [27] Khan A G, Kuek C, Chaudhry T M, et al. Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation [J]. Chemosphere, 2000, 41(1-2): 197-207.
- [28] Chibuike G U. Use of mycorrhiza in soil remediation: A review [J]. Scientific Research & Essays, 2013, 8(35): 679-687.
- [29] Maffei M E. Sites of synthesis biochemistry and functional role of plant volatiles [J]. South African Journal of Botany, 2010, 76(4): 612-631.
- [30] Yeom H J, Kang J S, Kim G H, et al. Insecticidal and acetylcholine esterase inhibition activity of Apiaceae plant essential oils and their constituents against adults of German Cockroach (*Blattella germanica*) [J]. Journal of Agricultural & Food Chemistry, 2012, 60(29): 7194-7203.
- [31] Shimoda T, Ozawa R, Sano K, et al. The involvement of volatile infochemicals from spider mites and from food-plants in prey location of the generalist predatory mite *Neoseiulus californicus* [J]. Journal of Chemical Ecology, 2005, 31(9): 2019-2032.
- [32] Zouari I, Salvioli A, Chialva M, et al. From root to fruit: RNA-Seq analysis shows that arbuscular mycorrhizal symbiosis may affect tomato fruit metabolism [J]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 221.
- [33] Veiga R S L, Antonella F, Andrea G, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell & Environment, 2013, 36(11): 1926-1937.
- [34] Hoeksema J D, Chaudhary V B, Gehring C A, et al. A meta analysis of context dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi [J]. Ecology Letters, 2010, 13(3): 394-407.
- [35] Veiga R S L, Antonella F, Andrea G, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell & Environment, 2013, 36(11): 1926-1937.
- [36] Klironomos J N, Mccune J, Hart M, et al. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity [J]. Ecology Letters, 2000, 3(2): 137-141.
- [37] Wagg C, Bender S F, Widmer F, et al. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111(14): 5266-5270.
- [38] 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(3): 554-562.
- [39] Mg V D H, Martin F M, Selosse M A, et al. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future [J]. New Phytologist, 2015, 205(4): 1406-1423.
- [40] Berruti A, Lumini E, Balestrini R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: Let's benefit from past successes [J]. Front Microbiol, 2016, 6(19): 1559.

(责任编辑 姚春娜)