

湿地植物的丛枝菌根 (AM)

王曙光¹, 刁晓君², 冯兆忠³

(1. 北京化工大学环境科学与工程系 北京 100029; 2. 日本高知工科大学 高知 782-0003;

3. 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室 北京 100085)

摘要:随着对湿地重要性认识的增加,湿地植物的丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)结构研究受到了关注。研究表明,AM 结构在多种湿地类型和湿地植被类型中存在,但 AM 形成受植被生长地水文状况的影响;从湿地植物上的 AM 真菌种类看,球囊霉属(*Glomus*)是湿地环境的常有属。同陆生植物相比,有关湿地植物 AM 结构的研究尽管已取得了一些进展,但还有很大差距,尤其在我国还几乎处于空白状态。鉴此,从形成 AM 的湿地植被类型、湿地环境中的 AM 真菌种类、AM 对湿地植物生长的影响,以及影响湿地植物 AM 形成的因素等方面进行了详细阐述,并对今后的研究方向做了展望,以期为我国开展湿地植物 AM 结构研究提供参考。

关键词:湿地植物;丛枝菌根;侵染;真菌

文章编号:1000-0933(2008)10-5075-09 中图分类号:Q143, Q148, Q938 文献标识码:A

Arbuscular mycorrhizal status of setland plants

WANG Shu-Guang¹, DIAO Xiao-Jun², FENG Zhao-Zhong³

1 Department of Environment Science and Engineering, Beijing University of Chemical Technology, Beijing 100029, China

2 Kaochi University of Technology, Kaochi 782-0003, Japan

3 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 5075 ~ 5083.

Abstract: Positive effects of arbuscular mycorrhiza (AM) on growth of terrestrial plants are well studied. However, little is known about AM of wetland plants, possibly due to the previous wrong concept that AM only existed in terrestrial plants. In the recent years, the studies on AM of wetland plants are getting more attentions as the functions of wetland in improving environment have been gradually recognized. The current studies indicated that AM existed in many kinds of wetland and wetland plants and AM formation and development were influenced by hydrological status. *Glomus* was the common genus in wetland environment. Some progress has been made on the studies on AM of wetland plants in foreign countries, despite much fewer studies than those in terrestrial plants. Compared to foreign countries, however, studies on AM of wetland plant are few in China. The present paper reviewed the studies on AM of wetland plants, including the category of wetland plants forming AM structure, the species of AM fungi in wetland environment, the effects of AM on growth of wetland plants, and the factors that affect AM formation in wetland plants. In addition, the future studies on AM of wetland plants are proposed. The purpose of this review is to provide a basis for studying on AM of wetland plants in China.

基金项目:国家自然科学基金青年基金资助项目(40701180)

收稿日期:2008-03-02; **修订日期:**2008-05-20

作者简介:王曙光(1973~),男,山东东明人,博士,主要从事环境微生物研究. E-mail: shgwang2002@yahoo.com.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40701180)

Received date: 2008-03-02; **Accepted date:** 2008-05-20

Biography: WANG Shu-Guang, Ph. D., mainly engaged in environmental microbiology. E-mail: shgwang2002@yahoo.com.cn

Key Words: wetland plant; arbuscular mycorrhiza; colonization; fungi

作为一种分布广泛、功能多样的古老共生结构,丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)在陆地植被生态系统中的分布、特点、功能等已有很多研究,并对其在陆生植物生长、养分吸收、抗逆性等方面的作用有了充分认识。由于 AM 真菌属于好氧微生物,再加上早期在湿地植物研究中没有观察到 AM 结构的存在^[1~2],因此,多年来一直认为 AM 只存在于陆生植物,尽管后来也陆续有一些报道指出湿地植物存在 AM 结构^[3~6],但并没有引起大家的重视。随着近几年对湿地功能重要性认识的增加,特别是人工湿地在环境领域的成功应用,有关湿地植物的研究受到了空前的关注,其中,湿地植物 AM 结构的研究也受到了重视^[7~10]。目前,国外对湿地植物 AM 结构进行了很多研究,虽然与陆生植物的 AM 结构研究相比,还有很大差距,但已取得了不少进展。然而,国内的相关研究还几乎处于空白状态。鉴此,本文综述了近年来国内外有关湿地植物 AM 的研究进展,从形成 AM 结构的植被类型、湿地环境中的 AM 真菌种类、AM 对湿地植物生长的影响,以及影响湿地植物 AM 形成的因素等方面进行了详细阐述,并对今后的研究方向做了展望,目的在于,一方面为我国开展湿地植物的 AM 研究提供借鉴,另一方面为强化湿地功能、发挥湿地在环境领域的更大作用提供参考。

1 湿地植物的分类

湿地植物是湿地存在和行使功能的重要基础,因此一直是湿地研究的重点。根据叶片在水中的状态,湿地植物可分为挺水植物、浮水植物和沉水植物。挺水植物是指植物的根、根茎生长在水的底泥中,茎、叶挺出水面,生长在水中的部分具有水生植物的特征,生长在空气中的部分具有陆生植物的特征,多为单子叶植物;浮水植物为茎叶浮水、根固着或自由漂浮的植物生活型;沉水植物指植株全部或大部分沉没于水下,根相对退化,往往扎根水下泥土里或漂浮于水中,通气组织发达的植物,多为单子叶植物。还有研究根据湿地植物生长地的水文特征,将湿地植物分为专性湿地植物(obligate, OBL)、兼性湿地植物(facultative wetland, FACW)、兼性植物(facultative, FAC)、兼性陆生植物(facultative upland, FACU),它们之间的区别见表 1^[11]。两种分类方法各有特点,本文将对具有 AM 结构的湿地植物分类时将参考这两种分类方法进行。

表 1 湿地植物特征^[1]

Table 1 The characteristics of wetland plants^[1]

分类 Category	特征 Characteristics	水文期 Hydrological period
OBL 专性湿地植物	必须在湿地中,绝对水生植物 They must grow in wetland, and are obligate wetland plant	>99% 生长时间 >99% of growing period
FACW 兼性湿地植物	以湿地为主,生长地可短时缺水 VThey mainly grow in wetland, and can endure water shortage for short time	2/3 生长时间 2/3 of growing period
FAC 兼性植物	可水生也可陆生 They can grow in either wetland or terrestrial environment	34% ~ 66% 生长时间 34% ~ 66% of growing period
FACU 兼性陆生植物	生长地多数时间没水,可短时间淹水 They mainly grow in land, and can endure flooding for short time	1/3 生长时间 1/3 of growing period

2 具有 AM 结构的湿地植物种类

湿地植物通常生长在水分饱和甚至淹水的土壤或水体环境中,因此一般认为其根系处于厌氧状态,与之相邻或共生的微生物也应是厌氧微生物。然而,越来越多的研究显示,所有的水生生态系统都存在好氧/厌氧界面^[12],这是因为水生植物可通过形成通气组织来缓解淹水对根系造成的缺氧影响^[13],氧气可在通气组织中扩散,将植物叶片和根系联系在一起^[14,15],从而使根际具有较高的氧化还原势^[16,17],植物在这一过程中充当了生物泵的作用。研究还显示,有些湿地植物可根据生长地水分状况调控通气组织的形成,如 Maricle 等^[18]发现,互花米草(*Spartina alterniflora*)在淹水环境中的通气组织面积比非淹水环境中高 179%。显然,湿地植物的这种特有结构和功能为包括 AM 真菌在内的好氧或微好氧微生物在其根际生存提供了条件。

最早报道水生植物存在 AM 结构的是 Sondergaard 等^[19],他们于 1977 年首次在生长于 0.3 ~ 0.8 m 水深的植物上发现 AM 结构。至今,已发现多种湿地植物可形成 AM 结构,从叶片在水中的状态可分为:沉水植

物^[20]、挺水植物^[21]、浮水植物^[22];从植被大小可分为:草本植物^[23]、木本植物^[24];从植被生长地的水文特征可分为:专性湿地植物、兼性湿地植物、水陆两生植物、兼性陆地植物^[25];从植被生长地特征可分为:沼泽湿地植物^[26,27]、草原洼地植物^[28]、盐渍化沼泽植物^[29,30]、贫营养湿地植物^①、恢复湿地植物^[31]等。表2为已报道的可形成AM结构的主要湿地植物种类。

表2 可形成AM结构的湿地植物

Table 2 The wetland plants with AM structure

类别 Category	种 Species	科 Family	位置 Location	文献 Reference
沉水植物 Submerged plant	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	Alismataceae	Slovenia	[20]
	<i>Blyxa echinosperma</i>	Hydrocharitaceae	India	[21]
	<i>Cardamine multijuga</i>	Cruciferae	China	[9]
	<i>Elatine hexandra</i>	Elatinaceae	Denmark	[32]
	<i>Eriacaulon cinereum</i>	Eriocaulaceae	India	[20]
	<i>Glyceria fluitans</i> L.	Poaceae	Slovenia	[20]
	<i>Gratiola officinalis</i> L.	Scrophulariaceae	Slovenia	[20]
	<i>Isoetes coromandelina</i> L.	Isoetaceae	India	[21]
	<i>Littorella uniflora</i>	Cactaceae	Denmark	[32]
	<i>Lobelia dortmanna</i>	Campanulaceae	Denmark	[32]
	<i>Mentha aquatica</i> L.	Lamiaceae	Slovenia	[20]
	<i>Myosotis scorpioides</i> L.	Boraginaceae	Slovenia	[20]
	<i>Oenanthe fistulosa</i> L.	Apiaceae	Slovenia	[20]
	<i>Ranunculus flammula</i>	Ranunculaceae	Denmark	[32]
	<i>Rotala densiflora</i>	Lythraceae	India	[21]
	<i>Rotala malampuzhensis</i>	Lythraceae	India	[21]
	<i>Scripus lateriflorus</i>	Cyperaceae	India	[21]
	<i>Sium latifolium</i> L.	Apiaceae	Slovenia	[20]
	<i>Teucrium scordium</i> L.	Lamiaceae	Slovenia	[20]
	<i>Vallisneria americana</i>	Hydrocharitaceae	Denmark	[32]
浮水植物 Floating plant	<i>Alternanthera philoxeroides</i>	Amaranthaceae	China	[22]
	<i>Aster subulatus</i>	Asteraceae	China	[22]
	<i>Marsilea quadrifolia</i> L.	Marsilaceae	India	[21]
	<i>Pistia stratiotes</i> L.	Araceae	India	[21]
	<i>Salvinia natans</i> L.	Lamiaceae	India	[21]
	<i>Nuphar</i> spp.	Nymphaeaceae	America	[10]
挺水植物 Emerged plant	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	Alismataceae	China	[9]
	<i>Berula erecta</i>	Umbelliferae	Denmark	[32]
	<i>Cladium jamaicense</i>	Cyperaceae	America	[23]
	<i>Epilobium hirsutum</i>	Onagraceae	Denmark	[32]
	<i>Impatiens aquatilis</i>	Balsaminaceae	China	[9]
	<i>Juncus effuses</i>	Juncaceae	China	[22]
	<i>Lymnophila indica</i>	Scrophulariaceae	India	[21]
	<i>Monocoria vaginalis</i>	Pontederiaceae	India	[21]
	<i>Myosotis palustris</i>	Boraginaceae	Denmark	[32]
	<i>Panicum hemitomon</i>	Gramineae	America	[10,26,27]
	<i>Paspalum distidium</i>	Gramineae	China	[22]
	<i>Phragmites communis</i>	Gramineae	China	[22,33]
	<i>Polygonum amphibium</i>	Polygonaceae	Denmark	[32]
	<i>Polygonum lapathifolium</i>	Polygonaceae	China	[9]
	<i>Polypogon fugax</i>	Gramineae	China	[22]
	<i>Rotala rotundifolia</i>	Lythraceae	China	[9]
	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	Alismataceae	China	[9]
	<i>Sagittaria trifolia</i>	Alismataceae	China	[9]

① Miller S P. The dynamics of the grass-mycorrhizal fungi association in nutrient-poor wetlands. PhD thesis, University of Georgia, Athens, 1998.

续表

类别 Category	种 Species	科 Family	位置 Location	文献 Reference
	<i>Spatholirion longifolium</i>	Liliaceae	China	[22]
	<i>Typha orientalis</i>	Typhaceae	China	[22]
	<i>Typha latifolia</i> L.	Typhaceae	America	[34,10]
	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	Scrophulariaceae	Denmark	[32]
沼泽植物 Marsh plant	<i>Aster tripolium</i> L.	Asteraceae		[30]
	<i>Centella asiatica</i> L.	Apiaceae	India	[21]
	<i>Drosera indica</i> L.	Droseraceae	India	[21]
	<i>Heleocharis yokoscensis</i>	Cyperaceae	China	[22]
	<i>Lactuca indica</i>	Compositae	China	[22]
	<i>Leersia hexandra</i>	Gramineae	America	[35]
	<i>Lindernia ciliata</i>	Veronicaceae	India	[21]
	<i>Ludwigia parviflora</i>	Onagraceae	India	[21]
	<i>Murdannia semeteres</i>	Commelinaceae	India	[21]
	<i>Panicum hemitomon</i>	Gramineae	America	[10,26,27]
湿地木本植物 Wetland wood	<i>Casuarina cunninghamiana</i>	Casuarinaceae	Australia	[24]
	<i>Melaleuca quinquenervia</i>	Myrtaceae	Australia	[24]
	<i>Salix babylonica</i>	Salicaceae	Australia America	[24,10]
	<i>Serenoa repens</i>	Palmae		[36]

从表 2 可以看出,挺水植物和沉水植物是形成 AM 结构较多的湿地植被类型。虽然通常情况下浮水植物比沉水植物更易从太阳辐射和大气复氧中获得光照和氧气,但由于浮水植物(尤其漂浮植物)的根系很难与 AM 真菌充分接触,不能很好地形成侵染关系,所以,浮水植物形成 AM 较少。当然,表 2 可能并不能全面准确地反映不同湿地植物类型在形成 AM 结构上的差异,因为取样地点、方式等都会影响结果,这里仅能作为一种参考。

从水体性质看,不同水体中的湿地植物形成 AM 结构没有明显规律。如同一地区湖泊和河流中湿地植物的 AM 结构出现机率差别很大。Beck-Nielsen 等^[32]发现丹麦 Mid-Jutland 湖泊中的 15 种大型湿地植物有 5 种植物具有 AM 结构,河流中的 24 种湿地植物有 4 种植物有 AM 结构,分别占调查种类的 33.3% 和 16.7%。而 Wang 等^[9]对中国云南省内 4 个湖泊和 4 个河流中水生植物的 AM 侵染情况进行了调查,发现 25 种湖生植物中仅有 1 种有 AM 结构,17 种河生植物中有 6 种具有 AM 结构,分别占调查种类的 4% 和 35.3%。可见,并不能看出湖泊、河流哪种水体更有利于水中植物 AM 的形成,这种截然不同的结果,一方面可能由于水体性质对湿地植物形成 AM 结构影响较小,另一方面可能与取样地点、取样方式、湿地植被类型等有关。

从区域特点看,有调查指出亚热带水生植物中 AM 结构比较少。如 Wang 等^[9]对中国西南地区云南省内主要湖泊和河流中的水生植物进行研究,发现仅有 22% 的水生植物能形成 AM 结构,他们还对云南昆明、澄江、建水、通海、石屏、东川和禄劝等地的 15 个科 32 种湿地植物的 AM 形成情况进行了调查,共在 11 种植物上观察到了 AM 结构,占 34%^[22];Chaubal 等^[3]在亚热带地区的调查也发现仅有 29% 的水生植物可形成 AM 结构。

从植物学分类角度看,一些过去认为不能形成 AM 结构的植物,如莎草科、十字花科、灯心草科、觅科等,在湿地植物上却观察到了 AM 结构的存在。如 Muthukumar 等^[38]对莎草科植物形成菌根的情况进行了详细综述,Wang 等^[9]发现十字花科水生植物多裂碎米荠(*Cardamine multijuga*)可形成 AM 结构,王凯等^[22]在莎草科、灯心草科、觅科植物上也观察到有 AM 存在。这对促进 AM 研究和应用将有重要意义。

3 与湿地植物共生的 AM 真菌

按照最新的 AM 真菌分类标准,陆生环境中 AM 真菌主要分为球囊霉属(*Glomus*)、类球囊霉属(*Paraglomus*)、原囊霉属(*Archaeospora*)、地管囊霉属(*Geosiphon*)、无梗囊霉属(*Acaulospora*)、内养囊霉属(*Entrophospora*)、多孢囊霉属(*Diversispora*)、巨孢囊霉属(*Gigaspora*)、盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)等 9 个属^[38]。但从现有报道看,湿地环境中的 AM 真菌种类没有陆生环境丰富(表 3)。从表 3 可以看出,湿地环境

中的 AM 真菌主要分布在球囊霉属、无梗囊霉属、盾巨孢囊霉属和巨孢囊霉属等几个属,尤其 *Glomus* 属出现在所有报道中,表明其可能是湿地环境中的常有属。调查结果也表明,*Glomus* 属不仅是湿生环境中的常有属,而且还是优势属,如王凯等^[22]对云南不同地区的湿地植物 AM 形成状况进行了调查,从相应的根际土壤中分离、鉴定出 4 个属 16 个种的 AM 真菌,其中 *Glomus* 属最多,占 56%,*Acaulospora* 属次之,占 38%,两者构成云南湿地环境的优势种群(94%);而 *Glomus* 属中的 AM 真菌摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)占孢子总数的 88%,是湿地土壤中的优势种。Radhika 等^[21]对印度 3 处湿地多种湿地和沼泽植物的菌根侵染情况进行了观察,发现 16 种湿地植物有 AM 真菌侵染,对应的 AM 真菌主要是 *Glomus* 属和 *Scutellospora* 属,其中 *Glomus claroides* 出现在 14 种植物中,是优势种。Wang 等^[9]从 36 个沉积物样品中分离到 4 个属 10 个种的 AM 真菌孢子,其中 *Glomus* 属占观察样品的 97%,是优势属,该属中的 *Glomus mosseae* 是优势种。

表 3 湿地环境中的 AM 真菌种类

Table 3 The species of AM fungi in wetland environment

AM 真菌 AM fungi	文献 Reference
<i>Acaulospora</i> : <i>A. trappei</i> , <i>A. laevis</i> , <i>A. koskei</i>	[26]
<i>Enterophospora</i> : <i>E. columbiana</i>	
<i>Glomus</i> : <i>G. clarum</i> , <i>G. etunicatum</i> , <i>G. gerdemannii</i> , <i>G. leptotichum</i>	
<i>Scutellospora</i> : <i>S. heterogama</i>	
<i>Gigaspora</i> : <i>Gi. gigantean</i>	[2]
<i>Glomus</i> : <i>G. caledonium</i>	
<i>Gigaspora</i> : <i>Gi. margarita</i>	[24]
<i>Glomus</i> : <i>G. fasciculatus</i> , <i>G. mosseae</i>	
<i>Sclerocystis</i> : <i>S. rubiformis</i>	
<i>Scutellospora</i> sp.	
<i>Acaulospora</i>	[23]
<i>Gigaspora</i>	
<i>Glomus</i>	
<i>Scutellospora</i>	
<i>Acaulospora</i> : <i>A. scrobiculata</i> , <i>A. tuberculata</i> , <i>Acaulospora</i> sp.	[9]
<i>Gigaspora</i> : <i>Gi. gigantean</i>	
<i>Glomus</i> : <i>G. aggregatum</i> , <i>G. claroides</i> , <i>G. clarum</i> , <i>G. geosporum</i> , <i>G. mosseae</i> , <i>G. rubiforme</i>	
<i>Scutellospora</i> : <i>S. calospora</i>	
<i>Acaulospora</i> : <i>A. tuberculata</i> , <i>A. laevis</i> , <i>A. mellea</i> , <i>A. scrobiculata</i> , <i>A. spinosa</i> , <i>Acaulospora</i> sp.	[22]
<i>Glomus</i> : <i>G. aggregatum</i> , <i>G. claroides</i> , <i>G. clarum</i> , <i>G. clavosporum</i> , <i>G. constrictum</i> , <i>G. nzonosporum</i> , <i>G. mosseae</i> , <i>G. rubiformis</i> , <i>G. sinuosum</i>	
<i>Gigaspora</i> : <i>Gi. gigantean</i>	

在湿地环境中,AM 真菌的分布受水文状况影响较大。Miller 等^[26]在美国南卡罗莱纳州 Savannah 河流域的两处湿地,沿不同水分梯度观察了 AM 真菌孢子的种群丰度、数量的分布,发现两处湿地都分布有 8 种 AM 真菌,但每个湿地 AM 真菌种类明显受水深变化影响;Miller^①发现孢子数量和体积在湿润土壤比干旱土壤高,这可能是由于水分胁迫抑制了 AM 真菌活性或生长,孢子没有继续萌发导致孢子数量增加^[5]。Khan^[24,39]发现 *Glomus mosseae* 在干燥的土壤比较丰富,而 *Gigaspora margarita* 在沼泽中比较丰富。但是,目前有些属的 AM 真菌在湿地环境中还没被发现,这是由于它们确实不存在于水生环境,还是受调查力度所限没有被发现,有待做进一步的研究。

4 影响湿地植物 AM 形成的因素

AM 真菌属于好氧微生物,而湿地环境基质中 O₂是最紧缺的生长因子,尽管湿地植物具有改善根系 O₂状况的通气组织,但不同植物根系通气组织多少有别,从而导致根际氧化还原电位差异很大,况且,适合根系生

① Miller S P. The dynamics of the grass-mycorrhizal fungi association in nutrient-poor wetlands. PhD thesis, University of Georgia, Athens, 1998.

长的氧化还原电位不一定适合 AM 真菌的生长。如 Beck-Nielsen 等^[32]发现,基质氧化还原电位为 54 ~ 280mV 时可供植物生长,但植物不能被 AM 真菌侵染;氧化还原电位为 250 ~ 530mV 时才可同时供植物生长和植物的 AM 结构形成,表明基质氧状况是影响水生植物 AM 形成的关键因素。Khan^[24]对澳大利亚新南威尔士州的一些水生木本植物形成菌根结构的状况调查时发现,生长在沼泽和间歇性湿地中的 3 种树木都能形成 AM 结构,但在氧化还原势高的土壤中,可同时形成内、外生菌根。此外,AM 真菌孢子数量和侵染率也与氧化还原势有关,如陆地土壤比湿地、沼泽、小溪等氧化还原势高,前者侵染率也比后者高。但在部分 O₂ 含量相对较低的湿地环境中也发现有 AM 结构形成,可能有两个原因:(1)环境 O₂ 含量分布上存在变异性,AM 真菌可能集中生存在根系的好氧部分以避免 O₂ 不足对其的危害,从而增加在湿地环境中的生存几率^[40]。Khan^[24]对岸际植物 *Casuarina cunninghamiana* 根系横截面的观察显示,泡囊和丛枝都出现在干土根系中,含水量高的湿土根系中没有丛枝,仅有充满脂质的胞内泡囊,而淹水中的根系上没有典型的泡囊和丛枝,仅有充满脂质液滴的多核胞间菌丝;(2)部分 AM 真菌可能具有一定的耐低氧能力。如 Anderson 等^[2]发现,*Gigaspora gigantea* 既可侵染深水植物也可侵染浅水植物,而 *Glomus caledonium* 仅能侵染浅水植物。由于深水植物根际氧含量比浅水植物低,因此推断 *Gigaspora gigantea* 比 *Glomus caledonium* 更耐低氧环境。但是,该推断还是缺少直接证据,虽然在多种厌氧或准厌氧水体和沉积物中筛到了 AM 孢子,但这些孢子是调查前由陆地经地表径流或风力进入了水体,还是由 AM 真菌在水环境中生长繁殖所生有待证实,因为有研究发现水体里的 AM 孢子种类和附近岸边陆地上的 AM 孢子种类完全一致。

水分状况是影响 AM 真菌侵染植物的又一因素,虽然 AM 真菌在饱和甚至淹水土壤中都存在,但侵染率差别很大。Ipsilantis 等^[10]发现淹水几乎完全抑制了 AM 真菌对 *Typha latifolia* 的侵染。Jayachandran 等^[23]在南佛罗里达州的湿地中发现 AM 真菌侵染率随土壤水分含量的增加而下降。Miller 等^[35]研究了淹水、自由排水、先淹水后自由排水、先自由排水后淹水对 AM 侵染两种半水生植物(干湿交替生境)的影响,发现侵染率在淹水、先淹水后自由排水时比自由排水、先自由排水后淹水小,表明淹水是影响 AM 真菌侵染湿地植物的主要因子之一。Miller^①在美国 Castor 湾调查发现,从距海岸线较远的陆地到临水的海岸线,*Panicum hemitomon* 的 AM 侵染率从 40% 直线下降到 0%,然后又从海岸线的 0% 增加到 20 ~ 60cm 水深的 5% ~ 12%。但也有研究指出,AM 形成受水分的影响与受淹水时的 AM 真菌侵染状况有关,如果淹水时侵染已经完成,再进行淹水就不影响沉水植物根系继续被侵染^[35]。而 Ray 等^[34]在研究水位波动对 AM 真菌侵染香蒲(*Typha latifolia* L.)的影响时发现,水位下降会导致侵染率显著降低,与何时开始淹水及短期淹水时间长短没有关系。

水温、光照等季节差异很大,这些也是影响 AM 真菌侵染湿地植物的重要因素,尤其光照对侵染率影响较大。在挺水植物中 AM 侵染率较高,可能同它们都来自浅水,光合效率和沉积物中氧化还原势相对较高有关,因为研究表明宿主植物高光合效率和氧化还原电位可直接或间接地促进 AM 真菌对植物的侵染^[24,39,41]。Ipsilantis 等^[10]对美国佛罗里达中部一处湿地中的植物分季节进行了观察,发现几个植物群落(如 *Panicum*、*Cladium*、*Typha*)的 AM 侵染率在水分不足的冬春季节较低,而在水分丰富的夏秋季节较高。

此外,P 素水平^[10,42,43]、pH^[28]、盐分^[28]等也影响湿地植物 AM 的形成。

5 AM 对湿地植物生长的影响

AM 能促进陆生植物的生长已为大家熟知,但 AM 对湿地植物是否会有类似的作用还不得而知,这也是研究湿地植物 AM 结构的目的之一。然而,目前大部分有关湿地植物 AM 的研究都集中在 AM 真菌种类、宿主植物侵染状况调查及影响因子分析等方面,关注湿地生态系统中 AM 真菌作用的研究还比较少^[44,45]。

在陆生植物上,AM 之所以能促进植物的生长,很大程度上在于外生菌丝对非移动养分的吸收转移改善了植物的营养状况,所以,在越贫瘠的基质中 AM 真菌接种效果越好。然而,在水生植物生长环境中,基质水分充足,为养分的移动创造了有利条件,即使对难移动性元素也有促进作用。此外,湿地植物根系生物量通常

① Miller S P. The dynamics of the grass-mycorrhizal fungi association in nutrient-poor wetlands. PhD thesis, University of Georgia, Athens, 1998.

较小,吸收养分的器官也不仅限于根系,如叶子、茎等也可以直接从水体中吸收养分,这可能会在一定程度上影响 AM 真菌的作用。因此,从上述角度分析,AM 促进植物生长的基础并不充分,部分研究结果也一定程度上证实了上述分析的准确性。Raimam 等^[46]发现,淹水水稻接种 AM 真菌(*G. clarum*)不但不能促进水稻的生长,反而会使地上部生物量下降,Solaiman 等^[47]也有类似发现;Ipsilantis 等^[10]发现,AM 真菌对 *T. latifolia* 的侵染虽然增加了根系和茎的磷浓度,但对生长没有明显促进作用。Neto 等^[30]发现在淹水植物 *Aster tripolium* L. 开始形成菌根时会表现出生物量下降,但 AM 形成之后对植物生长有促进作用。

但是,也有研究显示,湿地植物形成 AM 后生长可得到促进,主要表现在生产力增加^[23]、光合活性提高^[7]、养分状况改善^[5,23,35]。此外,Secilia 等^[45]发现,接种 AM 真菌可促进水稻分蘖,Aziz 等^[25]发现接种 AM 真菌可促进湿地植物根部生芽,认为 AM 真菌不仅对建立和维持沼泽群落有重要作用,而且决定着受扰动植被群落的演替方向。

出现上述截然不同的结果,可能与湿地植物养分需求、水体养分状况、湿地植物对某些养分供给的敏感程度,以及植物距离水表的深度等都有一定的关系,还不能一概而论,应该根据湿地植物类别开展更详细的研究。

6 研究展望

湿地植物具有 AM 结构,对从事湿地和土壤微生物研究的学者来说都是一个有意义的新发现,前者可以借助 AM 的功能为湿地功能强化、退化湿地恢复、湿地植被群落构建等提供帮助;后者可以拓展 AM 真菌的应用范围、代谢机制等,为推动土壤微生物的发展做出贡献。今后,笔者认为应在以下几个方面优先进行研究:

(1)AM 对湿地植物生长的影响 这是湿地植物 AM 研究的兴趣和目的之一。但目前对湿地环境中 AM 功能的研究还非常有限,大部分研究还处在调查、分析阶段,因此,有关湿地植物 AM 功能的研究应是今后的重点之一,如 AM 对湿地植物生长、养分吸收、抗干湿交替能力、抗污染能力、抗病害能力等影响,特别是 AM 对人工湿地处理污水时植物的影响,以及构建城市绿化用人工湿地时 AM 真菌在湿地植被构建中的作用应予以重点考虑。

(2)重视湿生环境中 AM 真菌代谢机制的研究 这是湿地植物 AM 研究和应用的基础。AM 真菌属于好氧微生物不容质疑,但淹水环境中部分 AM 真菌得以生存,是由于 AM 真菌具有一定的耐厌氧能力,还是存在其它生存机制;部分属的 AM 真菌没被发现是确实不能在淹水环境中生存还是调查力度不够没有被发现;沉水和浮水植物光合作用较弱,在“食物”供给严重不足情况下,AM 如何形成和发展,其功能是否会受到影响等,应加强研究。

(3)关注水、陆生 AM 结构差异 在陆生植物 AM 研究中,很少关注丛枝、泡囊等在侵染时的差异,但在湿地植物 AM 的研究中,发现两者明显受环境条件影响。Šraj-KrŠić 等^[20]发现沉水植物和挺水植物的泡囊侵染率分别为 0%~10% 和 20%,丛枝侵染率分别为 0% 和 10%。其它研究也发现,沉水植物中丛枝很少,甚至完全受抑制^[5,48]。但目前还不了解导致两者差异的机制和影响机理,需要在今后进行深入研究。

(4)对有争议的问题开展针对性研究 在现有报道中,存在很多矛盾结果,如淹水对侵染率的影响、接种对生长的影响等,这些是真实存在还是由于其它原因造成的人为影响,需要进行系统的研究。

总之,与陆生植物 AM 研究相比,湿地植物 AM 研究才刚刚起步,还需要在很多方面进行大量的试验,这样才可以为 AM 在湿地植物上的应用提供参考。

References:

- [1] Mejsstrik V. Ecology of vesicular arbuscular mycorrhizae of the *Schoenetum nigricantis bohemicum* community in the Grabanovsky swamps reserve. *Sov. J. Ecol.*, 1984, 15: 18—23.
- [2] Anderson R C, Liberta A E, Dickman L A. Interaction of vascular plants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture gradient. *Oecologia*, 1984, 64: 111—117.
- [3] Chaubal R, Sharma G D, Mishra R R. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in subtropical aquatic and marshy plant communities. *Proc. Indian. Acad.*

- Sci. (Plant Sci.) 1982, 91: 69 — 77.
- [4] Firdaus-e-Bareen. Vesicular arbuscular mycorrhiza in aquatics. In: Jalali B L and Chand H, eds. Current Trends in Mycorrhizal Research. Proceedings of National Conference in Mycorrhiza. Haryana Agricultural University, Hisar, 1990. 1 — 3.
- [5] Rickerl D H, Sancho F O, Ananth S. Vesicular-arbuscular endomycorrhizal colonization of wetland plants. J. Environ. Qual., 1994, 23: 913 — 916.
- [6] Thormann M N, Currah R S, Bayley S E. The mycorrhizal status of the dominant vegetation along a peatland gradient in southern boreal Alberta, Canada. Wetlands, 1999, 19: 438 — 450.
- [7] Dunham R, Ray A M, Inouye R S. Growth, physiology, and chemistry of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Typha latifolia* seedlings. Wetlands, 2003, 24: 890 — 896.
- [8] Carvalho L M, Correia P M, Martins-Loucao M A. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules in a salt marsh. Mycorrhiza, 2004, 14: 165 — 170.
- [9] Wang K, Zhao Z W. Occurrence of Arbuscular Mycorrhizas and Dark Septate Endophytes in Hydrophytes from Lakes and Streams in Southwest China. Internat. Rev. Hydrobiol., 2006, 91: 29 — 37.
- [10] Ipsilantis I, Sylvia D M. Abundance of fungi and bacteria in a nutrient-impacted Florida wetland. Applied Soil Ecology, 2007, 35: 272 — 280.
- [11] Tiner R W. Lists of potential hydrophytes for the United States: a regional review and their use in wetland identification. Wetlands, 2006, 26(2): 624 — 634.
- [12] Ruan X H, Zhang Y, Huang L N, *et al.* Effect of microorganism on C and N cycling in wetland. Water Resource Protection, 2004, 6: 1 — 7.
- [13] Chabbi A, McKee K L, Mendelssohn I A. Fate of oxygen losses from *Typha domingensis* (Typhaceae) and *Cladium jamaicense* (Cyperaceae) and consequences for root metabolism. Am. J. Bot., 2000, 87: 1081 — 1090.
- [14] Armstrong W. Root aeration in wetland conditions. In: Hook D D, Cowford R M M, eds. Plant Life in Anaerobic Environments. Ann Arbor Science, Ann Arbor, MI, 1978. 269 — 297.
- [15] Bendix M, Tornbjerg T, Brix H. Internal grass transport in *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. 1. Humidity-induced pressurization and convective throughflow. Aquat. Bot., 1994, 49: 75 — 89.
- [16] Bedford B L, Bouldin D R, Beliveau B D. Net oxygen and carbondioxide balances in solutions bathing roots of wetland plants. J. Ecol., 1991, 79: 943 — 959.
- [17] Tornbjerg T, Bendix M, Brix H. Internal gas transport in *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. 2. Convective throughflow pathways and ecological significance. Aquat. Bot., 1994, 49: 91 — 105.
- [18] Maricle B R, Lee R W. Aerenchyma development and oxygen transport in the estuarine cordgrasses *Spartina alterniflora* and *S. anglica*. Aquat. Bot., 2002, 74: 109 — 120.
- [19] Sondergaard M, Laegaard S. Vesicular arbuscular mycorrhiza in some aquatic plants. Nature, 1977, 268: 232 — 233.
- [20] Šraj-Kršič N, Pongrac P, Klemenc M, *et al.* Mycorrhizal colonisation in plants from intermittent aquatic habitats. Aquatic Botany, 2006, 85: 331 — 336.
- [21] Radhika K P, Rodrigues B F. Arbuscular Mycorrhizae in association with aquatic and marshy plant species in Goa, India. Aquatic Botany, 2007, 86: 291 — 294.
- [22] Wang K, Zhao Z W. Arbuscular mycorrhizal status of wetland plants collected from Yunnan. Acta Botanica Yunnanica, 2006, 28 (4): 349 — 351.
- [23] Jayachandran K, Shetty K G. Growth response and phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizae of wet prairie sawgrass. Aquatic Botany, 2003, 76: 281 — 290.
- [24] Khan A G. Occurrence and importance of mycorrhizae in aquatic trees of New South Wales, Australia. Mycorrhiza, 1993, 3: 31 — 38.
- [25] Aziz T, Sylvia D M, Doren R F. Activity and species composition of arbuscular mycorrhizal fungi following soil removal. Ecol. Appl., 1995, 5: 776 — 784.
- [26] Miller S P, Bever J D. Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in stands of the wetland grass *Panicum hemitomon* along a wide hydrologic gradient. Oecologia, 1999, 119: 586 — 592.
- [27] Miller S P. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. New Phytol., 2000, 145: 145 — 155.
- [28] Wetzel P R, van der Valk A G. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in prairie pothole wetland vegetation in Iowa and North Dakota. Can. J. Bot., 1996, 74: 883 — 890.
- [29] Van Duin W E, Rozema J, Ernst W H O. Seasonal and spatial variation in the occurrence of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhiza in salt marsh plants. Agric. Ecosyst. Environ., 1990, 29: 107 — 110.
- [30] Neto D, Carvalho L M, Cruz C, *et al.* How do mycorrhiza affect C and N relationships in flooded *Aster tripolium* plants? Plant and Soil, 2006, 279: 51 — 63.

- [31] Turner S D, Friese C F. Plant-mycorrhizal community dynamics associated with a moisture gradient within a rehabilitated prairie fen. *Restoration Ecology*, 1998, 6 (1): 44 — 51.
- [32] Beck-Nielsen D, Madsen T V. Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in aquatic macrophytes from lakes and streams. *Aquatic Botany*, 2001, 71: 141 — 148.
- [33] Yang L, He X L. Ecological research of arbuscular mycorrhizal fungi from the rhizosphere of *Phragmites communis*. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2006, 29(3): 29 — 32.
- [34] Ray A M, Inouye R S. Effects of water-level fluctuations on the arbuscular mycorrhizal colonization of *Typha latifolia* L. *Aquatic Botany*, 2006, 84: 210 — 216.
- [35] Miller S P, Sharitz R R. Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semiaquatic grasses. *Funct. Ecol.*, 2000, 14: 738 — 748.
- [36] Fisher J B, Jayachandran K. Root structure and arbuscular mycorrhizal colonization of the palm *Serenoa repens* under field conditions. *Plant Soil*, 1999, 217: 229 — 241.
- [37] Muthukumar T, Udaiyan K, Shanmughavel P. Mycorrhiza in sedges-an overview. *Mycorrhiza*, 2004, 14: 65 — 77.
- [38] Wang F Y, Lin X G, Zhou J M. Latest Advances in the Classification of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Journal of Microbiology*, 2005, 25(3): 41 — 45.
- [39] Khan A G. Vesicular-arbuscular mycorrhizae (VAM) in aquatic trees of New South Wales, Australia, and their importance at the land-water interface. In: Gopal B, Hillbricht-Ilkowska A, Wetzel R G, eds. *Wetlands and ecotones: studies on land-water interactions*, National Institute of Ecology, New Dehli, 1993. 173 — 180.
- [40] Brown A M, Bledsoe C. Spatial and temporal dynamics of mycorrhizas in *Jaumea carnosa*, a tidal saltmarsh halophyte. *J. Ecol.*, 1996, 84: 703 — 715.
- [41] Wigand C F, Andersen K K, Christensen H M, *et al.* Endomycorrhizae of isoetids along a biogeochemical gradient. *Limnol. Oceanogr.*, 1998, 43: 508 — 515.
- [42] Cornwell W K, Bedford B L, Chapin C T. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-poor wetland and mycorrhizal response to phosphorus fertilization. *Am. J. Bot.*, 2001, 88: 1824 — 1829.
- [43] Tang F, White J A, Charvat I. The effect of phosphorus availability on arbuscular mycorrhizal colonization of *Typha angustifolia*. *Mycologia*, 2001, 93: 1042 — 1047.
- [44] Tanner C C, Clayton J S. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on growth and nutrition of a submerged aquatic plant. *Aquatic Botany*, 1985, 22: 377 — 386.
- [45] Secilia J, Bagyaraj D J. Selection of efficient vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for wetland rice: a prelim screen. *Mycorrhiza*, 1994, 4: 265 — 268.
- [46] Raimam M P, Albino U, Cruz M F, *et al.* Interaction among free-living N-fixing bacteria isolated from *Drosera villosa* var. *villosa* and AM fungi (*Glomus clarum*) in rice (*Oryza sativa*). *Applied Soil Ecology*, 2007, 35: 25 — 34.
- [47] Solaiman M Z, Hirata H. Effects of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi in paddy fields on rice growth and N, P, K nutrition under different water regimes. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1995, 41: 505 — 514.
- [48] Cantelmo Jr A J, Ehrenfeld J G. Effects of microtopography on mycorrhizal infection in Atlantic white cedar (*Chamaecyparis thyoides* (L.) Mills). *Mycorrhiza*, 1999, 8: 175 — 180.

参考文献:

- [12] 阮晓红, 张瑛, 黄林楠, 等. 微生物在湿地氮循环系统的效应分析. *水资源保护*, 2004, 6: 1 ~ 7.
- [22] 王凯, 赵之伟. 云南部分地区湿地植物的丛枝菌根初报. *云南植物研究*, 2006, 28 (4): 349 ~ 351.
- [33] 杨磊, 贺学礼. 芦苇根际 AM 真菌生态学研究. *河北农业大学学报*, 2006, 29(3): 29 ~ 32.
- [38] 王发园, 林先贵, 周健民. 丛枝菌根真菌分类最新进展. *微生物学杂志*, 2005, 25(3): 41 ~ 45.