

丛枝真菌对互花米草和芦苇氮磷吸收的影响

李 敏, 陈 琳, 肖 燕, 甘 琳, 胡秋香, 安树青*

(南京大学生命科学学院, 湿地生态研究所, 南京 210093)

摘要:互花米草(*Spartina alterniflora* Loisel.)是我国海滨盐沼的入侵植物,与土著种芦苇(*Phragmites australis*)形成了广泛的竞争;已知丛枝菌根(AMF)对不同植物的生长存在差异性影响;但其对互花米草与芦苇之间的种间关系,是否对互花米草入侵芦苇群体产生作用值得探讨。研究对两物种进行了丛枝菌根接种处理,种植模式处理和盐度处理的三因素实验。结果表明:盐度增加使得单种时芦苇、混种时互花米草的 AMF 侵染率显著下降($p < 0.05$),而混种时芦苇和单种时的互花米草 AMF 侵染率受盐度影响不显著($p > 0.05$)。混种时,两种植物的丛枝菌根形成均受对方影响,并且盐度升高使两种植物之间对 AMF 侵染率的影响发生变化,在淡水生境下混种时,芦苇的 AMF 侵染率比单种时降低 40.5%,互花米草的 AMF 侵染率比单种时提高了 86.9%,均差异显著($p < 0.05$);在低盐度下混种时芦苇的 AMF 侵染率比单种时降低 24.7%,差异显著($p < 0.05$),而对互花米草的影响不显著;在高盐度下混种对芦苇的 AMF 侵染率影响不显著,而使互花米草的 AMF 侵染率显著降低,降低率比例达 78.7%。在淡水生境下,丛枝菌根对芦苇和互花米草的 N、P 吸收均有显著的促进作用;但是在咸水生境下生长时芦苇的 N、P 含量主要受盐度的显著影响($p < 0.05$),随盐度增加而增加;虽然在咸水生境下丛枝菌根仍旧促进芦苇的 N、P 吸收,但其影响远小于盐度的影响,并且促进效果受到盐度的抑制;但互花米草的 N、P 含量不受盐度影响。由此可见,接种 AMF 对这两种植物的氮磷吸收有着不同程度的促进,其作用大小与侵染程度有关,且受到盐度和种植模式的影响。

关键词:丛枝菌根;互花米草;芦苇

文章编号:1000-0933(2009)07-3960-10 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Effects of arbuscular mycorrhiza on absorption of nitrogen and phosphorus of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*

LI Min, CHEN Lin, XIAO Yan, GAN Lin, HU Qiu-Xiang, AN Shu-Qing*

School of Life Science, Institute of Wetland Ecology, Nanjing University, Nanjing 210093, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3960 ~ 3969.

Abstract: Extensive competitions has been found between two species: the native plant, *Phragmites australis*, and the invasive plant, *Spartina alterniflora*, in the large areas of coastal China. Although their different influence on various species has been recognized, the impact of arbuscular mycorrhiza fungi (AMF) on the inter-specific relationship between *S. alterniflora* and *P. australis*, especially their role in the invasion of *S. alterniflora*, still remain an open important topic. In this paper, a three-factor experiment is designed to clear the impact. Two plant species are grown both separately and together in soil under mycorrhizal inoculation or un-inoculation conditions, while fresh water or artificial seawater with two levels of concentrations are supplied, respectively. Experimental results indicated that the mycorrhizal colonization declined significantly as the salinity ascended in the mono-cultured *P. australis* and mix-cultured *S. alterniflora*, while was not affected by the salinity factor in the mix-cultured *P. australis* and mono-cultured *S. alterniflora*. In mix-cultured cases, an inter-reaction of the colonization rates of AMF between two species existed, which correlated with the salinity. Specifically, compared with mono-cultured cases, the colonization rate on *P. australis* declined significantly with 40.5% and 24.7%, in fresh water and low salinity seawater respectively; the colonization rate on *S. alterniflora* increased dramatically with 86.

基金项目:国家林业局公益资助项目(200804005);国家高等学校博士学科点专项科研基金资助项目(0208116207)

收稿日期:2008-11-30; 修订日期:2009-03-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: anshuq@nju.edu.cn

9% in fresh water, in spite of a negligible change in low salinity seawater. In mix-cultured case with high salinity seawater, however, the colonization rate on *P. australis* was unaffected, while that on *S. alterniflora* declined significantly with 78.7%. The N and P concentration of two plants were promoted by mycorrhizal inoculation with fresh water. However, the N and P concentration of *P. australis* were significantly affected by salinity, with a positive correlation. The effect of mycorrhizal inoculation on N and P concentration was overwhelmed and suppressed by the salinity in this case, implying the N and P concentrations of *S. alterniflora* were immune to the salinity. Thus, we conclude that, the AMF inoculation has different levels of promotion effects on the absorption of N and P of the two species, the effect is correlated with the infection degree, which is influenced by salinity and planting patterns.

Key Words: arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); *Spartina alterniflora*; *Phragmites australis*

外来种入侵改变了本地生态系统中土壤微生物的群落结构和功能,而土壤微生物对外来植物入侵的反馈作用能够促进或抑制外来植物的入侵过程^[1]。

土壤中的丛枝菌根真菌(AMF)与高等植物营养根系形成丛枝菌根,能促进宿主对土壤中矿质元素 P、N、K、Cu、Zn 等的吸收,提高宿主根系对根部侵染病菌的抵抗能力,增强植物对干旱、高温、高盐 and 重金属的抗性,在植物生长发育中起着重要作用^[2~4]。AMF 与植物的共生无严格的专一性,一种 AMF 可以与多种植物形成共生体,一种植物也可以与多种 AMF 形成共生体^[5]。

丛枝菌根还可以通过改变竞争作用的强度和方向来调节植物群落的组成和外来种的竞争能力,以及通过不同植物对 AMF 的依赖差异性来影响植物间的相互作用^[6,7]。比如 AMF 能够对入侵种的生长和发育产生显著的促进作用^[8];本地土壤中的 AMF 明显提高了外来入侵种 *Centaurea melitensis* 的生长和对土著种的竞争能力^[9];AMF 能够通过菌丝网向外来入侵种运送碳或磷,从而提高外来种的入侵能力^[10,11]。AMF 对外来种也可起到负面的影响:外来种 *Centaurea melitensis* 单种条件下,如果土壤里加入苯菌灵(Benomyl)其生物量会比不加苯菌灵的处理高 50%,而苯菌灵能够显著降低 AMF 的丰富度^[12]。可见 AMF 的功能因具体条件而不同。

近 20 余年来,互花米草 *Spartina alterniflora* Loisel. 在我国沿海及河口滩涂快速扩散,已成为我国海岸盐沼中最重要的入侵植物。在我国海河口、长江口等地的潮间带,互花米草对土著植物芦苇有着显著的竞争影响。生长季芦苇净光合速率显著低于互花米草,从而导致在生长速度、生产力等方面处于竞争劣势,降低了对互花米草的入侵阻力^[13]。

丛枝菌根真菌是湿地植物主要共生菌之一,在湿地生态系统中具有重要的作用^[14]。芦苇是常见的丛枝菌根植物^[15,16]。菌根真菌对互花米草的生长也有一定的促进作用。McHugh 和 Dighton 检测互花米草的丛枝菌根侵染率为 5.5%,属于弱丛枝菌根共生植物^[17]。在沿海滩涂中,菌根真菌的生长受到一定限制^[18],丛枝菌根对互花米草根部的侵染率也很低,但菌根真菌的存在可以显著提升互花米草在磷限制下的养分吸收^[19]。

互花米草的丛枝菌根共生能力较弱,而芦苇属于丛枝菌根植物,那么 AMF 对于这两种植物的生长有何影响?能否从 AMF 角度寻求对互花米草入侵的控制?为此,设计了互花米草和芦苇的 AMF 实验,期望了解在接种 AMF 与不接种 AMF,单独生长和混种,以及盐度处理的情况下,这些因素对两种植物元素吸收、生长及其种间关系的影响。

1 材料与方法

1.1 实验材料

克隆外来植物互花米草(*Spartina alterniflora* Loisel.)种子采集于江苏省盐城海滨的盐沼,用海水打湿后冷藏,次年春天清水浸泡 24 h,28 °C 下催芽。1 周后,将萌发的幼苗以珍珠岩假植,实验备用。

克隆土著植物芦苇(*Phragmites australis*)实生苗采集于盐城海滨的水塘中,选取平均株高为(8 ± 0.05) cm($n = 162$)的健康幼苗。

土壤采自盐城海滨的互花米草滩和芦苇滩,在滩内随机选取 10 个样点,去除植物地上部和 5 cm 深的表

土,挖取 5 cm 至 20 cm 深的根围土壤,总共在两种草滩内各采集土壤 50 kg。

将两种土壤以 1:1 比例混合(土壤 pH 值为 8.2,有机质含量为 10.0 g/kg,速效氮含量为 45.6 g/kg,速效磷含量为 9.1 g/kg),再掺入 3 倍体积的细河沙,充分混匀后分装入塑料花盆,花盆口径 17 cm,土深 12 cm。

取 27 盆沙土进行高压灭菌,再取同样分量的沙土加水制得浸液,采用微孔无菌滤膜,滤除真菌及其孢子,得到只含原土壤细菌群落的滤液,将滤液分别浇到 27 盆无菌沙土中,与剩下的未经任何处理的 27 盆沙土,分别为未接种 AMF 和接种 AMF 的基质。

1.2 实验设计

互花米草和芦苇的 AMF 实验为三因素设计:AMF 处理,种植模式和盐度处理。具体为:AMF 处理分接种和不接种;种植模式分芦苇和互花米草各自的单种及一起混种;盐度处理设 3 个梯度,淡水、低盐度、高盐度。采取三因素的全组合实验,在两种基质中分 3 种方式种植两种植物,再对不同种植的植物进行低、中、高 3 个盐度处理,总共为 18 个处理,每处理重复 3 次。

选取生长整齐的植株按照实验设计进行种植。在两种 AMF 处理的基质中,各种植 9 盆互花米草,每盆 6 株;9 盆芦苇,每盆 6 株;9 盆混种米草和芦苇,每种植物 3 株,每盆种植的总数仍为 6 株。缓苗 3 d,每盆浇以 10% Hoagland 营养液 250 ml,摆放在遮阳网下。

1 周后撤去遮阳网,开始盐度处理,单种的互花米草分 0、15、30 等 3 个盐度,单种的芦苇及两物种混种时分 0、10、20 等 3 个盐度。每盆浇水 200 ml,往后每 2 d 浇 1 次水,使土壤保持 50% 的含水量,同时将各土壤终盐度调整到设定值(1.5%)。

实验在自然光照的大棚内进行,按照随机区组设计摆放,每周随机调整摆放位置。种植 10 周后进行全株收获,剪取新鲜的根段,保存在 FAA 固定液中,以备检测 AMF 侵染率。对收获的植株进行清洗和解剖,80 °C 下连续烘干 72 h,称量叶、茎、根的干重,并测定各器官的 N、P 含量。

1.3 丛枝菌根侵染率检测

采用经典方法对植物根样进行染色^[20],检测丛枝菌根侵染率。先用自来水冲洗根样上的 FAA 液,然后将根样置于 10% KOH 液中,90 °C 水浴 1 h;然后用 ddH₂O 清洗 3 遍,加碱性 H₂O₂ 浸泡脱色 30 ~ 60 min;洗去 H₂O₂,加 1% HCl 浸泡 3 ~ 4 min,浸出浸渍液,不再洗涤;加入 0.01% 酸性品红乳酸液,于 90 °C 下热染 1 h;染色结束后取出根样,放置培养皿中,用乳酸脱色后镜检。对有 AMF 侵染的记“+”,没有侵染的记“-”,每个处理镜检 200 个根段,计算侵染率。

1.4 植物氮、磷含量测定

植株全氮的测定采用奈氏比色法^[21]。植株中磷的测定采用钒钼黄比色法^[21]。

1.5 数据处理

采用 Excel(2003, Microsoft) 和 SPSS(ver13.0) 统计软件进行数据处理。使用一般线性模型(General liner model, GLM)的多因素多变量分析对 3 因素的作用作初步评估,对存在显著差异的参数进行进一步的统计分析,包括方差分析(One-way ANOVA)、相关关系分析,以及 Turkey 多重比较分析、线性回归模拟等后续检验($p = 0.05$ 或 $p = 0.01$)。

2 结果与分析

2.1 芦苇与互花米草的丛枝菌根侵染率

分析种植模式和盐度处理对各植物的 AMF 侵染率的影响,两因素方差分析表明,芦苇的丛枝真菌侵染率受盐度、种植模式和两因素的交互作用的显著影响($p < 0.01$, 表 1),而互花米草的 AMF 侵染率只受盐度的显著影响($p < 0.05$),受种植模式的影响不大,但两因素之间有显著的交互作用($p < 0.05$)。

2.1.1 盐度对侵染率的影响

如图 1 所示,芦苇的 AMF 侵染率明显高于互花米草,前者在所有接种 AMF 的处理中均不低于 37%,而后者均不到 10%,二者差异显著($p < 0.05$)。

表 1 种植模式和盐度两因素对丛枝真菌侵染率的影响
Table 1 Effects of planting pattern and salinity on colonization rates

植物 Plants	种植模式 Species pattern		盐度 Salinity		种植模式与盐度交互作用 Species pattern × salinity	
	F	p	F	p	F	p
芦苇 <i>P. australis</i>	98.61	0**	38.57	0**	17.93	0**
互花米草 <i>S. alterniflora</i>	0.725	0.32	13.89	0**	23.44	0**

** 在 $p < 0.01$ 水平上影响显著 Significant at the 0.01 level

单种时芦苇的 AMF 侵染率随盐度升高而降低(图 1),两两之间均差异显著($p < 0.05$);与互花米草混种的芦苇,其 AMF 侵染率受盐度影响不大。尽管侵染率呈现随盐度升高而降低的趋势,但在 3 盐度之间的差异并不显著。

单种时互花米草的 AMF 侵染率在 3 盐度下无明显变化(图 1);与芦苇混种的互花米草,其 AMF 侵染率随盐度升高而下降,其中淡水处理的侵染率显著高于低盐度和高盐度处理($p < 0.05$)。

2.1.2 种植模式对侵染率的影响

芦苇单种时具有比混种时更高的 AMF 侵染率。比较芦苇在设定的 3 个盐度下对应的单种和混种时的侵染率,发现淡水处理下的芦苇在混种时的侵染率比单种时降低了 40.5%,差异显著($p < 0.05$);低盐度下芦苇在混种时的侵染率比单种时降低了 24.7%,差异显著($p < 0.05$);相对而言,高盐度下的种植模式对芦苇的 AMF 侵染率影响较小,混种时只比单种时降低了 13.4%,差异并不显著。

互花米草单种时的 AMF 侵染率很低,与芦苇混种后其侵染率发生了变化。由图 1 可见,淡水处理下互花米草混种时的侵染率比单种时提高了 86.9%,差异显著($p < 0.05$);低盐度下,混种时互花米草的侵染率比单种时降低了 22.4%,但是不具有显著性;高盐度下,与芦苇的混种使互花米草的 AMF 侵染率显著降低了 78.7% ($p < 0.05$)。

由上述结果得出,盐度升高导致 AMF 侵染率降低,对单种的芦苇影响最为明显;混种降低了芦苇的 AMF 侵染率,这种负面影响的强度随盐度升高而降低;淡水生境中混种会显著促进互花米草的 AMF 侵染率;在低盐度和高盐度下混种其 AMF 侵染率却降低了。

2.2 AMF 对植株氮磷含量的影响

就 AMF 接种、种植模式和盐度三因素对芦苇和互花米草的各部分氮、磷含量进行三维多变量分析,结果表明三因素间的两两交互以及三因素交互作用,对两种植物大部分的氮、磷指标均影响显著($p < 0.05$,表 2)。

2.2.1 芦苇氮磷含量情况

(1)地上氮含量 单种时,接种 AMF 对其地上氮含量有较大促进($p < 0.05$),效果随盐度增加而降低;混种时,只在淡水生境下接种 AMF 对地上氮含量有较大促进($p < 0.05$),高盐度下接种 AMF 甚至较大地降低了地上氮含量。在两个未接种 AMF 的处理组中,地上氮含量随盐度升高而升高(图 2)。

(2)地下氮含量 单种时,接种 AMF 使其地下氮含量有所降低($p < 0.05$),其影响随盐度增加而降低;混种时,接种 AMF 在淡水和低盐度下均对地下氮含量有所促进,但在高盐度下则降低了约 47% 的地下氮含量。在两个未接种 AMF 的处理组中,地下氮含量随盐度升高而升高。

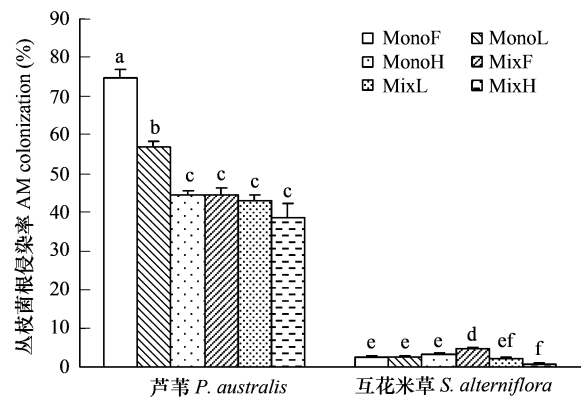


图 1 芦苇与互花米草的丛枝菌根侵染率
Fig. 1 AMF colonization rates of *P. australis* and *S. alterniflora*
mono: 单种 monoculture, mix: 混种 mixculture; F: 淡水 freshwater, L: 低盐度 low salinity, H: 高盐度 high salinity; 不同的字母表示处理间差异显著 ($p < 0.05$), The different letters indicate significant differences at $p < 0.05$

表 2 AMF 接种、种植模式、盐度三因素对芦苇和互花米草各部分 N、P 含量的三维多变量分析

植物 Plant	参数 Parameter	丛枝真菌 AMF Treatment			种植模式 Planting pattern			盐度 Salinity			AMF × Planting pattern			AMF × Salinity			Planting pattern × Salinity			AMF × Planting pattern × salinity		
		F			F			F			F			F			F			F		
		P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
芦苇 <i>P. australis</i>	叶 N 含量	99.87	0**	0.62	0.44	7.314	0**	62.96	0**	37.89	0**	13.65	0**	37.89	0**	11.99	0**	13.65	0**	37.89	0**	11.99
	茎 N 含量	9.00	0.01*	143.78	0**	652.06	0**	48.40	0**	369.43	0**	16.02	0**	369.43	0**	85.42	0**	16.02	0**	369.43	0**	85.42
	根 N 含量	13.45	0**	35.87	0**	121.30	0**	0.80	0.38	17.15	0**	8.88	0**	17.15	0**	28.93	0**	8.88	0**	17.15	0**	28.93
	地上 N 含量	91.42	0**	21.20	0**	124.52	0**	82.80	0**	119.89	0**	2.86	0.08	119.89	0**	28.46	0**	2.86	0.08	119.89	0**	28.46
	地下 N 含量	13.45	0**	35.87	0**	121.30	0**	0.79	0.38	17.15	0**	8.88	0**	17.15	0**	28.93	0**	8.88	0**	17.15	0**	28.93
	总 N 含量	30.36	0**	46.38	0**	201.93	0**	33.56	0**	88.82	0**	2.01	0.16	88.82	0**	30.02	0**	2.01	0.16	88.82	0**	30.02
	叶 P 含量	5258.66	0**	5731.50	0**	1626.39	0**	3082.78	0**	680.01	0**	838.62	0**	680.01	0**	1016.79	0**	838.62	0**	680.01	0**	1016.79
互花米草 <i>S. alterniflora</i>	茎 P 含量	4.66	0.04*	109.10	0**	13.78	0**	183.34	0**	47.86	0**	49.47	0**	47.86	0**	182.93	0**	49.47	0**	47.86	0**	182.93
	根 P 含量	0.48	0.51	16.424	0**	263.61	0**	36.33	0**	70.20	0**	76.66	0**	70.20	0**	104.47	0**	76.66	0**	70.20	0**	104.47
	地上 P 含量	2796.67	0**	4124.10	0**	1046.61	0**	1025.91	0**	240.69	0**	546.72	0**	240.69	0**	994.04	0**	546.72	0**	240.69	0**	994.04
	地下 P 含量	0.48	0.51	16.42	0**	263.61	0**	36.33	0**	70.20	0**	76.66	0**	70.20	0**	104.47	0**	76.66	0**	70.20	0**	104.47
	总 P 含量	925.04	0**	1737.28	0**	688.50	0**	560.92	0**	134.50	0**	230.28	0**	134.50	0**	239.04	0**	230.28	0**	134.50	0**	239.04
	叶 N 含量	268.83	0**	40.88	0**	344.92	0**	487.47	0**	293.35	0**	120.95	0**	293.35	0**	128.03	0**	120.95	0**	293.35	0**	128.03
	茎 N 含量	64.14	0**	1220.52	0**	1350.67	0**	1529.75	0**	330.81	0**	269.83	0**	330.81	0**	267.91	0**	269.83	0**	330.81	0**	267.91
<i>S. alterniflora</i>	根 N 含量	104.91	0**	551.32	0**	1218.30	0**	3623.23	0**	333.77	0**	948.70	0**	333.77	0**	916.58	0**	948.70	0**	333.77	0**	916.58
	地上 N 含量	1536.66	0**	208.65	0**	1589.81	0**	158.49	0**	366.79	0**	193.16	0**	366.79	0**	90.68	0**	193.16	0**	366.79	0**	90.68
	地下 N 含量	104.91	0**	551.32	0**	1218.30	0**	3623.23	0**	333.77	0**	948.70	0**	333.77	0**	916.58	0**	948.70	0**	333.77	0**	916.58
	总 N 含量	1886.41	0**	9.54	0.01*	803.11	0**	221.08	0**	356.23	0**	28.81	0**	356.23	0**	310.47	0**	28.81	0**	356.23	0**	310.47
	叶 P 含量	80.66	0**	20.99	0**	9.31	0**	11.71	0**	34.61	0**	13.14	0**	34.61	0**	13.14	0**	13.64	0**	34.61	0**	13.14
	茎 P 含量	5.15	0.03*	227.04	0**	36.85	0**	12.65	0**	30.64	0**	12.84	0**	30.64	0**	146.86	0**	12.84	0**	30.64	0**	146.86
	根 P 含量	32.37	0**	20.91	0**	64.82	0**	94.25	0**	268.20	0**	4.15	0.03*	268.20	0**	146.38	0**	4.15	0.03*	268.20	0**	146.38
芦苇	地上 P 含量	34.46	0**	0.298	0.59	7.99	0**	8.45	0.01*	32.36	0**	6.65	0.01*	32.36	0**	39.17	0**	6.65	0.01*	32.36	0**	39.17
	地下 P 含量	32.37	0**	20.91	0**	64.82	0**	94.25	0**	268.20	0**	4.15	0.03*	268.20	0**	146.38	0**	4.15	0.03*	268.20	0**	146.38
	总 P 含量	4.14	0.05	6.11	0.02*	19.11	0**	24.11	0**	104.28	0**	12.35	0**	104.28	0**	2.82	0**	12.35	0**	104.28	0**	2.82

*: 在 $p < 0.05$ 水平上影响显著 Significant at the 0.05 level; **: 在 $p < 0.01$ 水平上影响显著 Significant at the 0.01 level

(3)总氮含量 单种时,接种 AMF 对其总氮含量有较明显的促进($p < 0.05$),促进效果随盐度增加有所降低;混种时,接种 AMF 只在淡水生境下对总氮含量有较大促进,在低盐度下没有影响,甚至在高盐度下降低了约 31% 的总氮含量。在两个未接种 AMF 的处理组中,全氮含量随盐度升高而升高。

(4)地上磷含量 单种时,接种 AMF 对其地上磷含量有较明显促进($p < 0.05$),高盐度下的促进效果最强(达 87%);混种时,接种 AMF 在淡水和低盐度下对地上磷含量仍有促进,促进效果随盐度升高而减弱。

(5)地下磷含量 单种时,接种 AMF 在淡水和低盐度下对地下磷含量均无影响,在低盐度下有所增加($p < 0.05$);混种时,接种 AMF 在淡水和低盐度下均使地下磷含量降低,在高盐度下反而使其有所增加。在两个未接种 AMF 的处理组中,盐度变化对地下磷含量的影响不大。

(6)总磷含量 单种时,接种 AMF 对其总磷含量有促进作用($p < 0.05$),且促进效果随盐度升高而增强;混种时,接种 AMF 对总磷含量影响不大,仅在淡水下有微弱的促进作用。混种接种以及两个未接种 AMF 的处理组受盐度变化的影响不大,而在单种接种组中,高盐度处理的全磷含量比低盐度的增加了约 50%。

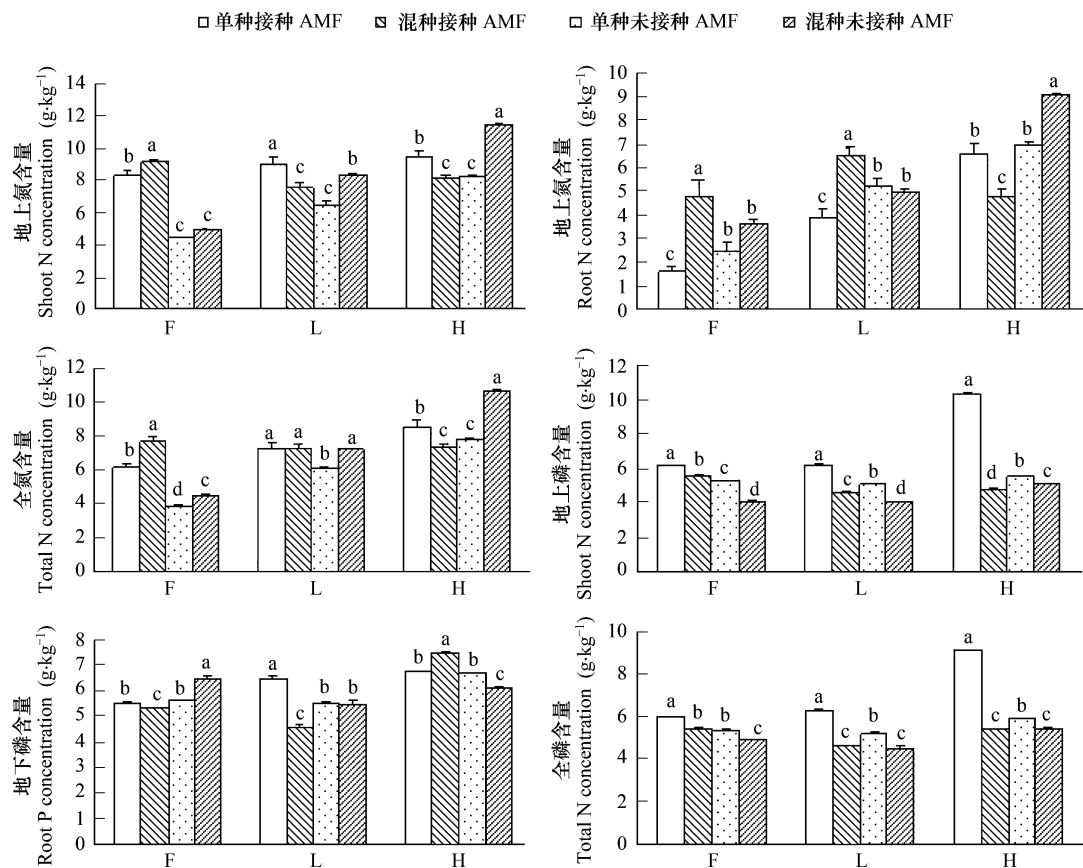


图2 芦苇地上、地下、总氮含量和磷含量

Fig. 2 Shoot, root, total N and P concentrations of *P. australis*

不同的字母表示处理间差异显著($p < 0.05$), The different letters indicate significant differences at $p < 0.05$

2.2.2 互花米草氮磷含量情况

(1)地上氮含量 单种时,接种 AMF 对其地上氮含量有较明显促进($p < 0.05$),盐度增加会削弱促进作用;混种时,接种 AMF 在淡水和低盐度下对地上氮含量有较明显促进($p < 0.05$),高盐度下却降低了约 11% 的地上氮含量。在两个未接种 AMF 的处理组中,地上氮含量在淡水和低盐度之间差异不大,但高盐度时地上氮含量有所提升(图 3)。

(2)地下氮含量 单种时,接种 AMF 在淡水和低盐度下均较大的降低了地下氮含量($p < 0.05$),高盐度

下影响不大;混种时,接种 AMF 对地下氮含量有较强促进($p < 0.05$),增加盐度会削弱促进效果。未接种 AMF 处理组中的地下氮含量均受到盐度的影响。

(3) 总氮含量 单种时,接种 AMF 对全氮含量有促进作用($p < 0.05$);混种时,接种 AMF 较强的促进了全氮含量,其影响随盐度增加而降低,至高盐度时影响消失。

(4) 地上磷含量 单种时,接种 AMF 仅在低盐度下对地上磷含量有促进作用($p < 0.05$),淡水和高盐度下均使地上磷含量有所降低;混种时,接种 AMF 在淡水生境下对地上磷含量有所促进,在低盐度和高盐度下均降低了地上磷含量。在单种未接种处理组中,盐度变化的影响较小。

(5) 地下磷含量 单种时,接种 AMF 在淡水和低盐度下均使地下磷含量有明显增加($p < 0.05$),但在高盐度下反使地下磷含量降低了约 50%;混种时,接种 AMF 只在低盐度下对地下磷含量有较强促进,淡水下反而使地下磷含量下降了 25%。

(6) 总磷含量 单种时,接种 AMF 在淡水和高盐度下降低了总磷含量($p < 0.05$),而在低盐度下对全磷含量有促进作用;混种时,接种 AMF 在淡水和低盐度下均对其全磷含量有促进作用($p < 0.05$),但在高盐度下降低了 21% 的全磷含量。在未接种 AMF 处理组中,盐度变化对全磷含量影响不大。

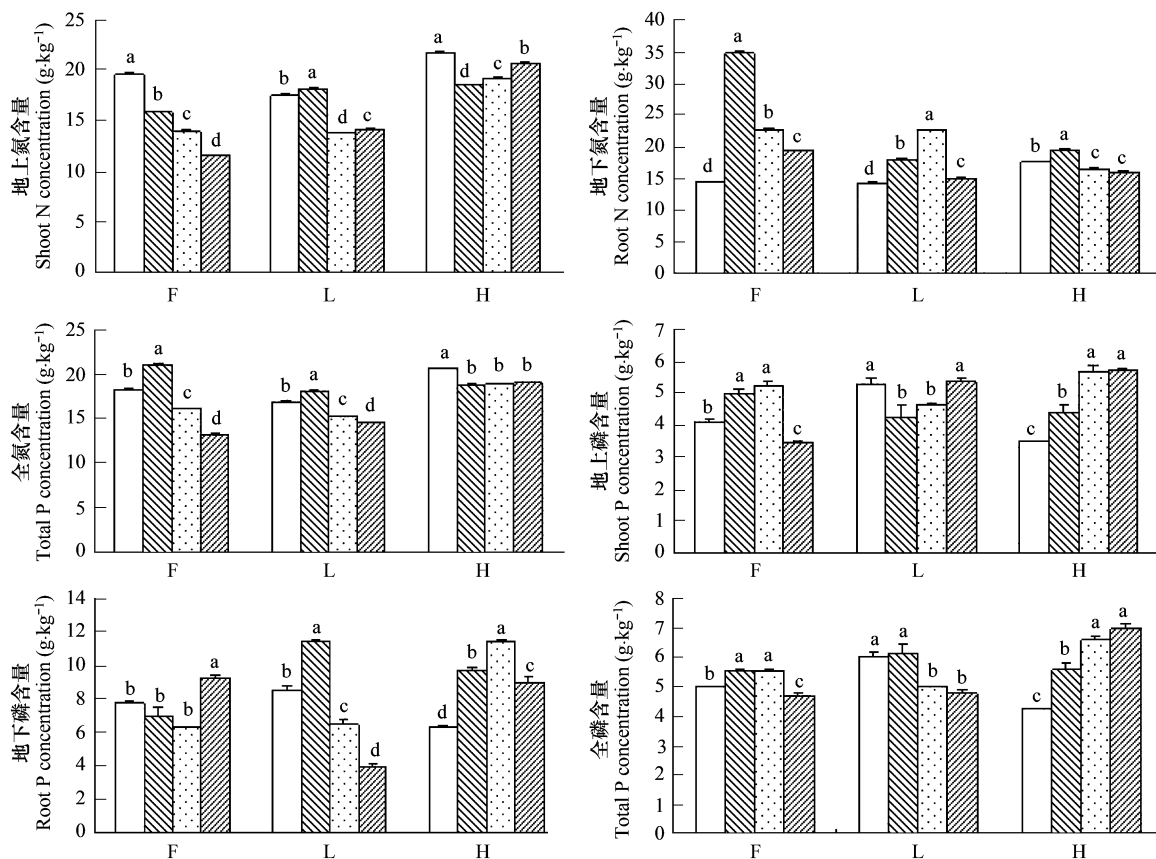


图3 互花米草地上、地下、总氮含量和磷含量

Fig. 3 Shoot, root, total N and P concentrations of *S. alterniflora*

不同的字母表示处理间差异显著($p < 0.05$), The different letters indicate significant differences at $p < 0.05$

3 讨论

3.1 不同植物之间对菌根形成的影响

当不同丛枝菌根亲和性的植物生长在一起时,会对彼此的丛枝菌根侵染产生影响^[22]。无论是芦苇还是互花米草,在同一盐度下单种处理检测的侵染率与混种时的侵染率均有差异,表明混种对两种植物的 AMF 侵染率均有影响。

混种使芦苇的侵染率明显下降。有研究证明,不易受 AM 菌根侵染的甘蓝与易感染 AM 真菌的大麦混种,大麦的 AM 菌根侵染率会降低^[23],同样有些藜科植物对其它植物 AMF 菌根形成也有这样的影响^[24],互花米草混种导致芦苇 AMF 侵染率降低亦属于此类影响。

在低盐度下,混种使互花米草的侵染率增加,Trinck 报道草地三叶草(*Trifolium pratense*)同一些受 AMF 侵染很弱的羽扇豆(*Lupinus spp.*)生长在一起时,羽扇豆反而易受 AMF 侵染^[25],同样 St-Arnaud 等将从枝菌根植物孔雀草(*Tagetes patula*)与非丛枝菌根植物麝香石竹(*Dianthus caryophyllus*)混种,得出后者的 AMF 侵染率有所提高^[22]。因此,在低盐度下,互花米草影响芦苇与丛枝真菌共生关系的同时,自身与丛枝真菌的关系亦受到调节,来自芦苇的影响使互花米草的 AMF 侵染率增加。

为何不同菌根亲和性的植物会互相影响? VA 菌根通过大量伸展到土壤中的菌丝体吸收土壤中的矿质营养(特别是磷素和微量养分元素)和水分,并将它们输送到植物根内供植物吸收利用;VA 菌根菌则通过根内菌丝从植物体获得碳水化合物^[26]。由于 VA 菌根菌与共生的植物之间没有十分严格的专一性,所以在自然界 VA 菌根菌可以通过根外菌丝与不同的植物或同种植物的不同植株形成共生,这些在两种或两种以上植物根系之间起连接作用的菌丝叫 VA 菌丝桥。菌丝桥在植株间养分传递和生态系统养分循环中有重要的作用,不同植物对同种 VA 菌根的依赖程度不同,营养物质可以在不同植物种或处于不同生长阶段的同种植物之间形成“源-库”关系,营养物质可以通过菌丝桥从生长占优势的植物流向其他植物,从而增加和维持着生态系统的多样性和稳定性^[27]。由于 AM 真菌与植物是绝对的活体营养共生体,这种真菌不能离开宿主植物而单独存活,因此 AM 真菌的空间分布总是与宿主植物及其生境的分布密切相关。在芦苇和互花米草混种的情况下,二者的种间关系可能影响到了菌根在调节二者的营养分配时对寄主的侵染率发生相应的变化,影响了不同植物丛枝菌根的形成和根际 AM 真菌群落的组成。

3.2 丛枝菌根侵染对植物氮、磷吸收的影响

芦苇和互花米草各部分的氮、磷含量均受 AMF 接种、种植模式和盐度三因素的交互影响。

就淡水生境下接种 AMF 的作用进行分析,可以发现接种 AMF 对芦苇的氮、磷吸收均有显著的促进作用,与众多研究非盐胁迫下丛枝菌根与植物氮、磷吸收关系的结论一致^[28,29]。盐度对植物氮、磷的吸收也有着显著影响,并与接种 AMF 有交互作用。芦苇单种时,不论接种 AMF 与否,盐度增加都使地上、地下和总氮含量,以及地上和总磷含量显著增加。在盐胁迫下接种 AMF 可以增加植物氮、磷含量^[30],但只是在已受到盐度调节的氮、磷含量基础上的进一步提高,且 AMF 的影响随盐度增加而降低,可能是因为盐度增加降低了侵染率所致。可能由于互花米草本身具有较强的耐盐性^[31],单种时其氮、磷含量受盐度的影响不大,甚至在高盐度下,接种 AMF 会降低总氮含量和总磷含量,可能是因为菌根-植物的共生关系对互花米草氮、磷吸收的贡献大于消耗所致。

3.3 丛枝菌根侵染在互花米草入侵中的作用

研究表明,菌根能够影响植物的竞争关系^[32,33,34]。接种 AMF 对芦苇竞争能力的促进程度与侵染率显著正相关,且该比例系数随盐度增加而增大。相同程度的 AMF 侵染对于高盐度下芦苇对互花米草的竞争有更大的促进,一方面,说明在高盐度生境下芦苇的生长更加依赖其与丛枝菌根的共生关系;另一方面,说明提高高盐度生境中丛枝菌根植物的 AMF 侵染率能够有效地增加该植物的竞争能力,如具有较强的丛枝菌根共生性的盐沼植物 *Spartina patens* 在高潮带对互花米草有较强的竞争作用^[35]。

可能由于互花米草的丛枝菌根侵染率较低,接种 AMF 虽然对互花米草的 N、P 含量产生了影响,但其促进作用与接种 AMF 对芦苇 N、P 吸收的促进作用相比较弱,至少并没有增强在 N、P 利用上互花米草对芦苇的竞争能力;因此,来自北美的互花米草入侵我国土著植物芦苇时可能与丛枝菌根侵染无必然联系;而北美外来植物芦苇入侵其土著的互花米草则可能与芦苇的菌根侵染相关。

References:

- [1] Reinhart K O, Callaway R M. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 2006, 170: 445—475.

- [2] Lin X G, Hao W Y, Shi Y Q. Effects of vesicular arbuscular mycorrhiza on drought and waterlogging tolerance in plants. *Soils*, 1992, 24(3): 142 — 145.
- [3] Tang M. Research progress in contributions of vesicular arbuscular mycorrhiza to saline-alkali tolerance and heavy metals resistance of plants. *Soils*, 1998, 30(5): 251 — 254.
- [4] Li X L, Yao Q. VA-mycorrhizal fungi and mineral nutrition of plants. *Progress in Natural Science*, 2000, 10: 524 — 531.
- [5] Zhao Z W. Origin and evolution of the VA mycorrhizal symbiosis. *Chinese Journal of Ecology*, 1998, 17(3): 37 — 41.
- [6] Marler M J, Zabinski C A, Wojtowicz T, *et al.* Mycorrhizae and fine root dynamics of *Centaurea maculosa* and native bunchgrass in western Montana. *Northwest Science*, 1999, 73: 217 — 224.
- [7] Smith M D, Hartnett D C, Wilson G W T. Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia*, 1999, 121: 574 — 582.
- [8] Fumanal B, Plenchette C, Chauvel B, *et al.* Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia astemisifolia* L. invasion in France? *Mycorrhiza*, 2006, 17: 25 — 35.
- [9] Callaway R M, Beth N, Zabinski C A. Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbors. *Ecology Letters*, 2001, 4: 429 — 433.
- [10] Fitter A H, Graves J D, Watkins N K, *et al.* Carbon transfer between plants and its control in networks of arbuscular mycorrhizas. *Functional Ecology*, 1998, 12: 406 — 412.
- [11] Zabinski C A, Quinn L, Callaway R M. 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.
- [12] Callaway R M, Ridenour B E, Joel C W, *et al.* Soil fungi and the effects of an invasive forb on grasses: neighbor identity matters. *Ecology*, 2003, 84: 129 — 135.
- [13] Zhao G Q, Zhang L Q, Liang X. A comparison of photosynthetic characteristics between an invasive plant *Spartina alterniflora* and an indigenous plant *Phragmites australis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (7): 1604 — 1611.
- [14] Yan J Z, Wu F S, Feng H Y. Review on the relationship between wetland plants and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, 28 (4): 0836 — 0842.
- [15] Oliveira R S, Dodd J C, Castro P M L, 2000. The mycorrhizal status of *Phragmites australis* in several polluted soils and sediments of an industrialised region of Northern Portugal. *Mycorrhiza*, 10: 241 — 247.
- [16] Haselwandter K, Read D J. The significance of a root-fungus association in two *Carex* species of high-alpine plant communities. *Oecologia*, 1982, 52: 352 — 354.
- [17] McHugh J M and 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.
- [18] Smart R M, Barko J W. Nitrogen and salinity tolerance of *Distichlis spicata* and *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 1980, 61: 630 — 638.
- [19] Khan A G, Belik M. Occurrence and ecological significance of mycorrhizal symbiosis in aquatic plants. Berlin: Springer-Verlag, 1995.
- [20] Phillips J M and Hayman D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transaction of the British Mycological Society*, 1970, 55: 158 — 160.
- [21] Qin H Y. Analysis of macro element in plants. In: Shi R H ed. *Soil agro-chemistry analysis* (2nd ed.). Beijing: Agriculture Press, 1986. 213 — 218.
- [22] St-Arnaud M, Hamel C, Vimard B *et al.* Inhibition of *Fusarium oxysporum* f. sp. *Dianthi* in the non-VAM species *Dianthus caryophyllus* by co-culture with *Tagetes patula* companion plants colonized *Glomus intraradice*. *Canadian Journal of Botany*, 1997, 75: 998 — 1005.
- [23] Hayman D S, *et al.* The influence of phosphate and crop species on endogone spore and VA mycorrhiza under field conditions. *Plant and Soil*, 1975, 43: 489 — 495.
- [24] Hirrel M C, Mehravaran H, Gerdemann J M. Vesicular-arbuscular mycorrhizal in the *Chenopodiaceae* and *Cruicferae*: do they occur? *Canadian Journal of Botany*, 1978, 56: 2831 — 2817.
- [25] Trinck M J. Vesicular-arbuscular infection and soil phosphorus utilization in *Lupinus* spp.. *New Phytologist*, 1977, 78: 297 — 304.
- [26] Hayman D S. The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Canadian Journal of Botany*, 1982, 61: 944 — 963.
- [27] Zeng S C, Su Z Y, Chen B G, Yu Y C. Effects of VA mycorrhiza (VAM) on nutrient acquisition and transmission of plants. *Journal of Southwest Forestry College*, 2005, 25(1): 72 — 75.
- [28] Ames R N, Reid C P P, Porter L K, Cambardella C. Hyphal uptake and transport of nitrogen from two N-labelled sources by *Glomus mosseae*, a vesicular- arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 1983, 95: 381 — 396.
- [29] Muthukumar T, Udaiyan K. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza and *Rhizobium* sp. on growth responses and nutrient status of *Tephrosia*

purpurea Pers. Acta Botanica Indica, 1995, 23(1): 75—80.

- [30] Zheng Y Y, Feng G. Effect of salt stress and AM fungi on growth of lettuce. Acta Pedologica Sinica, 2006, 43: 966—971.
- [31] Smart R M, Barko J W. Nitrogen and salinity tolerance of *Distichlis spicata* and *Spartina alterniflora*. Ecology, 1980, 61: 630—638.
- [32] Hamel C, Furlan V, Smith D L. Mycorrhizal effects on interspecific plant competition and nitrogen transfer in legume grass mixtures. Crop Science, 1992, 32: 991—996.
- [33] Hartnett D C, Hetrick B A D, Wilson G W T, Gibson D J. Mycorrhizal influence on intra-and interspecific neighbour interactions among co-occurring prairie grasses. Journal of Ecology, 1993, 81: 787—795.
- [34] West H M, 1996. Influence of arbuscular mycorrhizal infection on competition between *Holcus lanatus* and *Dactylis glomerata*. Journal of Ecology, 84: 429—438.
- [35] Burke D J, Hamerlynck E P, Hahn D. Effect of arbuscular mycorrhizal on soil microbial populations and associated plant performance of the salt marsh grass *Spartina patens*. Plant and Soil, 2002, 239: 141—154.

参考文献:

- [2] 林先贵, 郝文英, 施亚琴. VA 菌根对植物耐旱、涝能力的影响. 土壤, 1992, 24(3): 142~145.
- [3] 唐明. VA 菌根提高植物抗盐碱和抗重金属能力的研究进展. 土壤, 1998, 30(5): 251~254.
- [4] 李晓林, 姚青. VA 菌根与植物的矿质营养. 自然科学进展, 2000, 10: 524~531.
- [5] 赵之伟. VA 菌根共生起源和进化. 生态学杂志, 1998, 17(3): 37~41.
- [13] 赵广琦, 张利权, 梁霞. 芦苇与入侵植物互花米草的光合特性比较. 生态学报, 2005, 25(7): 1604~1611.
- [14] 鄢金灼, 武发思, 冯虎元. 湿地植物与丛枝菌根真菌(AMF)相互关系的研究进展. 西北植物学报, 2008, 28(4): 0836~0842.
- [21] 秦怀英. 植物常量元素的分析. 见: 史瑞和主编. 土壤农化分析(第二版). 北京: 中国农业出版社, 1986. 213~218.
- [27] 曾曙才, 苏志尧, 陈北光, 俞元春. VA 菌根真菌对植物养分吸收与传递的影响. 西南林学院学报, 2005, 25(1): 72~75.
- [30] 郑义艳, 冯固. 盐胁迫和 AM 真菌对生菜生长的效应. 土壤学报, 2006, 43: 966~971.