

荒漠油蒿根围 AM 真菌与球囊霉素的时空分布

陈 颖¹, 贺学礼^{2,3}, 山宝琴³, 赵丽莉²

(1. 河北经贸大学生物科学与工程学院, 河北 石家庄 050061; 2. 河北大学生命科学学院, 河北 保定 071002;

3. 西北农林科技大学生命科学学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 2007 年 4 月、7 月和 10 月分别于陕西省榆林市北部沙地的油蒿 (*Artemisia. ordosica*) 根围分 0 ~ 10 cm, 10 ~ 20 cm, 20 ~ 30 cm, 30 ~ 40 cm 和 40 ~ 50 cm 5 个土层采集土壤样品, 系统研究了油蒿根围丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza, 简称 AM) 真菌和球囊霉素的时空分布及与土壤因子的相关性。结果表明, 油蒿根围 AM 真菌总定殖率为 89.54%、泡囊定殖率为 26.24%, 丛枝定殖率为 21.08%, 孢子密度为 2.91 ~ 6.17 个/g 土, 说明油蒿能与 AM 真菌形成良好共生关系。从土壤样品中共分离出 4 属 21 种 AM 真菌, 其中球囊霉属 (*Glomus*) 为优势属, 地球囊霉 (*G. geosporum*) 为优势种。油蒿根围 AM 真菌和球囊霉素具有明显的时空异质性, 并与土壤因子密切相关。菌丝定殖率随季节变换逐渐增加, 泡囊定殖率和丛枝定殖率在夏季最低, 春秋相对较高, 与孢子密度季相变化相反。油蒿根围总球囊霉素在 0 ~ 20 cm 土层含量最高, 随土层深度增加而递减。易提取球囊霉素含量随土层深度增加波动较大。球囊霉素春季含量最高, 夏秋含量降低。总球囊霉素和易提取球囊霉素与土壤养分、土壤酶活性、AM 真菌孢子密度均有极显著相关性, 二者能综合反应土壤 AM 真菌群落、有机 C 动态和养分循环进程, 应作为土壤质量及功能评价的新指标进一步深入研究。

关键词: AM 真菌; 球囊霉素; 时空分布; 油蒿; 荒漠环境

文章编号: 1000-0933 (2009) 11-6010-07 中图分类号: Q949.3 文献标识码: A

The spatio-temporal distribution of arbuscular mycorrhiza fungi and glomalin in the rhizosphere of *Artemisia ordosica* in desert

CHEN Ying¹, HE Xue-Li^{2,3}, SHAN Bao-Qin³, ZHAO Li-Li²

1 College of Bioscience and Bioengineering, Hebei University of Economic and Business, Shijiazhuang, Hebei 050061, China

2 College of Life Science, Hebei University, Baoding, Hebei 071002, China

3 College of Life Science, Northwest A & F University, Yangling, Shanxi 712100, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(11): 6010 ~ 6016.

Abstract: In this paper, the spatio-temporal distribution of arbuscular mycorrhiza (AM) fungi and glomalin in rhizosphere of *Artemisia ordosica* and its relationship with soil factors were investigated in sand soil north to Yulin city, Shanxi, China. In April, July and October, 2007, soil samples around rhizosphere of *A. ordosica* were collected. Each time, the soil was divided into five layers on the basis of depth from top to bottom: 0—10 cm, 10—20 cm, 20—30 cm, 30—40 cm, 40—50 cm, respectively. The results showed that the total colonization rate (89.54%), vesicular colonization rate (26.24%) and arbuscule colonization rate (21.08%) of AM fungi were very high around rhizosphere of *A. ordosica*, and spore number was 2.91—6.17 per gram soil, indicating that AM fungi established well symbiosis with rhizosphere of *A. ordosica*. Twenty-one species of AM fungi in four genera were detected in soil samples, the predominant genera and predominant species was *Glomus* and *G. geosporum*, respectively. Distribution of AM fungi and glomalin was remarkably heterogeneous and closely related with soil factors. Hypha colonization increased gradually with season. Vesicular colonization rate and arbuscule colonization rate were at their lowest level in summer and higher in spring and autumn, seasonal variation of spore density

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30670371, 40471075)

收稿日期: 2009-05-24; 修订日期: 2009-09-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xuelh1256@yahoo.com.cn

was in a reverse pattern. Total extractable glomalin (TEG) was negatively correlated with soil depth, the highest value was in surface (0–20 cm) layer. Easy-extracted glomalin (EEG) content showed a fluctuation with soil depth. The TEG content was high in spring and decreased in summer and autumn. TEG and EEG were remarkably correlated with soil nutrition, soil enzyme activity and spore density of AM fungi, in future research, they can be used as parameters to monitor the development of AM fungi community, organic carbon dynamic and nutrition cycle in sand soil.

Key Words: Arbuscular mycorrhiza fungi; Glomalin; spatio-temporal distribution; *Artemisia ordosica*; desert

AM (Arbuscular mycorrhiza) 真菌广泛分布于土壤生态系统中,与宿主植物形成的互惠共生体对于旱生植物的定植和生长具有十分重要的意义^[1,2]。研究表明,AM 真菌生长和繁殖与土壤环境和宿主植物特性密切相关,调查和研究 AM 真菌生态分布有助于阐明干旱地区 AM 真菌生态作用及 AM 真菌与旱生植物的互作关系^[3,4]。

球囊霉素 (Glomalin) 是由 AM 真菌产生的一种含金属离子的糖蛋白,主要存在于 AM 真菌菌丝体和孢子壁层结构中,对维护 AM 真菌本身的生物及生理功能极为重要^[5],当球囊霉素随菌丝和孢子降解而进入土壤后,又成为土壤有机源,并且其独特的“超级胶水”黏附能力,能提高土壤团粒结构的稳定性和抗侵蚀能力,促进沙化土壤恢复^[6]。对球囊霉素的研究可进一步明确 AM 真菌在维持土壤结构、促进营养物质循环中的地位和作用。

在沙漠生态系统中,土壤贫瘠,干旱少雨,植被单一,数量稀少等因素都会直接或间接影响土壤营养的存储及 AM 真菌生长和丛枝菌根形成。目前,有关沙漠生态系统中,AM 真菌和球囊霉素的分布和功能报道很少,本研究通过对陕西省榆林市北部沙地油蒿 (*Artemisia ordosica*) 根围土壤样品的采集分析,旨在探明 AM 真菌生态分布和土壤因子对丛枝菌根共生体的影响,为充分利用 AM 真菌资源促进荒漠植被恢复和生态环境重建提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况与研究方法

试验样地位于陕西省榆林市北部沙地 (38°20′07″N, 109°42′54″E), 海拔 1100 m, 属灌丛沙丘, 地处毛乌素沙漠与陕北黄土高原过渡地带, 属于典型的生态脆弱区。该区属于干旱、半干旱大陆性季风气候, 年均降水量 300~500 mm, 降水年际变化和年内分配极不均匀, 其中 7~9 月份降水量占全年降水量 70% 左右, 日照时间 2740~2962 h, 全年蒸发量 2 000~2 500 mm, 无霜期 134~169 d。

2007 年 4 月、7 月和 10 月分别在试验地油蒿典型种群中随机选取 4 株株高 0.4~0.5 m、冠幅直径 0.6 m 以上的油蒿, 去掉 2 cm 表层土, 距植株 0~30 cm 处挖土壤剖面, 按 0~10 cm、10~20 cm、20~30 cm、30~40 cm 和 40~50 cm 共 5 个土层分别采集油蒿根围土壤样品约 1 kg。编号装入塑料袋密封, 每个样品重复 4 次。土样在实验室过 2 mm 筛后用于土壤理化性质、球囊霉素和真菌孢子密度测定, 样品过筛后收集的根样切成 1 cm 根段, 用于菌根形态学观察和定殖率测定。

土壤有机 C 用重铬酸钾氧化法, 土壤 pH 用电位法, 土壤速效 N 用碱解扩散法, 土壤速效 P 用碳酸氢钠-钼锑抗比色法^[7]。用靛酚比色法测定土壤脲酶活性^[8], 以每小时每克土壤中 NH_4^+ -N 的毫克数表示。用改进的 Tabatabai 和 Brimmer 法测定磷酸酶^[9]。测定酸性磷酸酶时, 用 0.1 mol/L pH 5.2 的醋酸缓冲液, 测定碱性磷酸酶时, 用 0.5 mol/L pH 8.5 的 NaHCO_3 作缓冲液。酶活性单位 (Eu) 为每分钟每克土水解 1 μmol pNPP (对硝基苯磷酸二钠) 的值。

AM 真菌定殖率按 Phillips 和 Hayman 方法测定^[10]。从每份土样中称取 25 g 风干土壤, 用湿筛倾析-蔗糖离心法分离 AM 真菌孢子^[11], 在体视显微镜下记录孢子数量, 将每克风干土中的含孢量计为孢子密度。

球囊霉素按照 Wright^[12] 和修改后的 David 等^[13] 的方法测定。易提取球囊霉素 (EEG) 测定: 取 1 g 风干

土于试管中,加入 8 ml、20 mmol/L (pH 7.0) 的柠檬酸钠浸提剂,在 103 kPa、121℃ 条件下连续提取 90 min,后在 10000 × g 下离心 6 min,收集上清液;总球囊霉素 (TEG) 测定:取 1 g 风干土于试管中,加入 8 ml、50 mmol L⁻¹ (pH 8.0) 的柠檬酸钠浸提剂,在 103 kPa、121℃ 条件下连续提取 60 min,再重复提取 2 次;10000 × g 下离心 5 min,收集上清液。分别吸取上清液 0.5 ml,加入 5 ml 考马斯亮蓝 G-250 染色剂,在 595 nm 波长下比色。用牛血清蛋白标液,考马斯亮蓝法显色,绘制标准曲线,求出球囊霉素含量。

1.2 数据处理

数据经 Excel 整理后,采用 SPSS13.0 生物统计软件进行单因素方差 (One-Way ANOVA) 分析和 Person 法两两相关分析。

2 结果与分析

2.1 土壤因子时空分布

油蒿根围土壤因子及土壤酶活性在土壤垂直剖面上有相似的变化规律,土壤速效 P、有机 C、速效 N、脲酶和磷酸酶活性都在 0 ~ 10 cm 土层有最大值,与其它土层差异显著并随土层深度增加而减小。pH 随土层加深无显著性变化。土壤因子和土壤酶活性随季节变化差异较大。土壤速效 P 4 月和 10 月份略大于 7 月份,但无显著差异。有机 C 在 7 月份略高,但与其它月份差异不显著。速效 N 在 4 月、7 月持平,10 月显著减少。pH 随时间变化而降低,4 月显著大于 7 月和 10 月份。土壤湿度 7 月份最高,4 月和 10 月基本一致。土壤温度各月间差异明显,为 7 月 > 4 月 > 10 月份。土壤脲酶活性为 4 月 > 7 月 > 10 月份,碱性磷酸酶活性为 7 月 > 4 月 > 10 月份,但各月间均无显著差异;而酸性磷酸酶活性春季最大,后随时间变化而降低,4 月和 7 月显著大于 10 月份。

表 1 油蒿根围土壤因子时空分布

Table 1 The spatio-temporal distribution of soil factors in the rhizosphere of *Artemisia ordosica*

月份 Month	土层 Soil layer (cm)	速效 P A Available P (μg/g)	有机 C Organic C (mg/g)	速效 N Available N (μg/g)	pH	土壤湿度 Soil moisture (%)	土壤温度 Soil temperature (°C)	脲酶 Urease (NH ₄ ⁺ -N μg/(g·h))	酸性磷酸酶 Acid phosphatase (Eu × 10 ⁻³)	碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase (Eu × 10 ⁻³)
4	0 ~ 10	4.11a	6.14b	25.20b	8.00a	1.72a	11.00a	46.33a	143.57a	204.36e
	10 ~ 20	2.45a	3.24ab	13.65ab	7.98a	1.47a	11.15a	24.37a	122.77a	82.77d
	20 ~ 30	2.25a	2.68ab	12.25ab	8.01a	1.70a	13.32b	31.69a	147.51a	52.24c
	30 ~ 40	1.83a	1.71a	7.70a	8.10a	1.57a	15.12bc	32.42a	122.77a	11.18b
	40 ~ 50	2.17a	1.90a	8.96a	8.10a	1.97a	15.9c	24.37a	112.00a	26.44a
	平均 Average	2.57A	3.14A	13.55B	8.04B	1.69A	13.31B	31.84A	129.73B	75.40A
7	0 ~ 10	5.29b	10.02b	28.35a	7.60a	3.42ab	23.05a	44.86a	205.42b	242.01d
	10 ~ 20	1.14a	4.36ab	16.80a	7.65a	5.22ab	23.20a	40.47a	126.46a	98.30c
	20 ~ 30	1.05a	1.60a	8.75a	7.70a	5.52b	23.45a	37.54a	76.71a	39.08b
	30 ~ 40	0.44a	1.09a	5.95a	7.71a	5.05ab	23.40a	2.36a	50.66a	15.91a
	40 ~ 50	0.54a	1.19a	7.00a	7.70a	3.17a	22.92a	0.84a	57.50a	9.07a
	平均 Average	1.69A	3.65 A	13.37B	7.67A	4.48B	23.20C	25.22A	103.35B	80.87A
10	0 ~ 10	6.57b	4.27c	11.55b	7.70a	1.72a	12.15c	32.42c	92.50b	105.41c
	10 ~ 20	3.07a	2.30b	4.55a	7.65a	2.50a	10.50b	17.05b	51.71a	69.34b
	20 ~ 30	1.31a	1.31ab	4.20a	7.59a	2.37a	9.57ab	7.48ab	38.81a	46.97ab
	30 ~ 40	1.29a	0.97a	1.75a	7.53a	2.37a	9.22a	6.07a	33.28a	28.02a
	40 ~ 50	0.94a	1.10ab	3.15a	7.49a	2.30a	9.37a	6.81ab	37.76a	27.76a
	平均 Average	2.63A	2.0A	5.04A	7.59A	2.25A	10.16A	13.97A	50.82A	55.50A

同一列数据中小写字母不同表示相同月份不同土层在 $P < 0.05$ 水平上差异显著,大写字母不同表示不同月份在 $P < 0.01$ 水平上差异显著;下同 Data with different small letters in the same column indicate statistically significant differences at $P < 0.05$ in different soil layer, different capital indicate statistically significant differences at $P < 0.01$ in different month; the same below

2.2 AM 真菌时空分布

AM 真菌总定殖率和菌丝定殖率在 5 个土层间无显著差异。泡囊定殖率在土壤垂直剖面的分布随季节有所差异,4 月份 0~40 cm 土层泡囊定殖率无显著差异,40~50 cm 土层明显降低。7 月和 10 月份各土层间无明显差异。3 个季节丛枝定殖率在 0~50 cm 各土层间均无显著差异。孢子密度最大值出现在 7 月份的 0~10 cm 土层,随土层加深而递减,并与其它土层差异显著;4 月和 10 月份孢子密度也随土层加深而下降,但差异不显著。4 月和 7 月份总球囊霉素最大值出现在 0~10 cm 土层,10 月份最大值出现在 10~20 cm 土层,并随土层加深而降低,各土层间差异显著。易提取球囊霉素随土层变化波动较大,4 月份最大值出现在 40~50 cm 土层,7 月份出现在 0~10 cm 土层,10 月份出现在 20~30 cm 土层。

4 月份总定殖率和菌丝定殖率低于 7 月和 10 月份,而 7 月和 10 月份间无明显变化。泡囊定殖率是 4 月 >10 月 >7 月份,丛枝定殖率是 10 月 >4 月 >7 月,但差异均不显著。孢子密度在 7 月显著大于 10 月和 4 月份。总球囊霉素在 4 月份最高,并与 7 月和 10 月份差异显著,7 月和 10 月份间无显著差异。易提取球囊霉素随时间变化而递减,各月间差异显著。

表 2 油蒿根围 AM 真菌和球囊霉素时空分布

Table 2 The spatio-temporal distribution of AM fungi and glomalin in the rhizosphere of *A. ordosica*

月份 Month	土层 Soil layer (cm)	总定殖率 Total colonization (%)	菌丝定殖率 Hypha colonization (%)	泡囊定殖率 Vesicular colonization (%)	丛枝定殖率 Arbuscule colonization (%)	孢子密度 Spore density (个/g soil)	TEG (mg/g)	EEG (mg/g)
4	0~10	80.59a ± 10.3	80.59a ± 10.34	40.54b ± 5.27	17.86a ± 7.9	4.92a ± 1.53	2.55c ± 0.08	1.27a ± 0.06
	10~20	487.36a ± 9.45	87.36a ± 9.45	30.83b ± 12.5	23.38a ± 12.1	3.28a ± 1.07	1.76b ± 0.04	1.24a ± 0.02
	20~30	87.61a ± 5.87	87.61a ± 5.87	35.16b ± 6.9	32.99a ± 8.4	3.80a ± 0.88	1.79b ± 0.02	1.16a ± 0.02
	30~40	90.45a ± 4.09	90.45a ± 4.09	45.68b ± 13.7	29.77a ± 9.2	1.78a ± 0.68	1.35a ± 0.06	1.18a ± 0.02
	40~50	77.96a ± 5.96	77.96a ± 5.96	7.18a ± 5.02	4.52a ± 2.56	0.78a ± 0.27	1.75b ± 0.07	1.56b ± 0.01
	平均 Average	84.79A ± 3.17	84.79A ± 3.17	31.87A ± 4.84	21.70A ± 4.1	2.91A ± 0.51	1.84B ± 0.09	1.28C ± 0.03
7	0~10	92.20a ± 0.57	92.20a ± 0.57	11.20a ± 4.55	6.13a ± 1.69	16.68b ± 1.31	2.11c ± 0.16	1.14d ± 0.01
	10~20	91.49a ± 3.54	91.49a ± 3.54	18.64a ± 1.88	23.9a ± 10.6	5.84a ± 1.2	1.59bc ± 0.28	0.79c ± 0.03
	20~30	92.24a ± 4.64	92.24a ± 4.64	26.24a ± 3.44	16.0a ± 9.2	4.01a ± 0.63	1.02ab ± 0.19	0.44b ± 0.05
	30~40	95.27a ± 3.27	95.27a ± 3.27	27.82a ± 7.97	16.2a ± 10.0	2.65a ± 0.96	0.37a ± 0.12	0.26a ± 0.02
	40~50	84.47a ± 2.79	84.47a ± 2.79	25.44a ± 4.84	9.30a ± 6.57	1.68a ± 0.45	0.29a ± 0.06	0.28a ± 0.03
	平均 Average	91.13A ± 1.53	91.13A ± 1.53	21.86A ± 2.72	14.3A ± 3.59	6.17B ± 1.3	1.08A ± 0.17	0.58B ± 0.07
10	0~10	89.80a ± 4.42	89.80a ± 4.42	33.72a ± 7.4	11.61a ± 4.11	5.08a ± 1.3	0.42a ± 0.03	0.34ab ± 0.01
	10~20	93.96a ± 4.94	93.96a ± 4.94	21.42a ± 8.6	33.23a ± 8.26	4.11a ± 1.4	2.24b ± 0.41	0.39bc ± 0.01
	20~30	99.10a ± 0.89	99.10a ± 0.89	29.44a ± 8.5	30.47a ± 1.23	3.17a ± 1.0	1.62b ± 0.29	0.45c ± 0.03
	30~40	94.38a ± 2.06	94.38a ± 2.06	28.16a ± 6.8	39.55a ± 7.1	3.58a ± 0.29	0.44a ± 0.04	0.33ab ± 0.01
	40~50	88.7a ± 2.39	88.7a ± 2.39	22.60a ± 1.9	21.44a ± 3.5	3.53a ± 1.3	0.07a ± 0.03	0.26a ± 0.03
	平均 Average	92.7A ± 1.50	92.7A ± 1.50	27.07A ± 3.0	27.26A ± 3.8	3.90A ± 0.71	0.96A ± 0.21	0.35A ± 0.02

2.3 AM 真菌种类

本试验共分离出 4 属 21 种 AM 真菌,其中球囊霉属(*Glomus*)11 种,占 52.4%,即近明球囊霉(*G. claroideum*)、缩球囊霉(*G. constrictum*)、卷曲球囊霉(*G. convolutum*)、透光球囊霉(*G. diaphanum*)、长孢球囊霉(*G. dolichosporum*)、幼套球囊霉(*G. etunicatum*)、地球囊霉(*G. geosporum*)、宽柄球囊霉(*G. magnicaule*)、黑球囊霉(*G. melanosporum*)、小果球囊霉(*G. microcarpum*)、隐球囊霉(*G. occultum*);无梗囊霉属(*Acaulospora*)6 种,占 28.6%,即双网无梗囊霉(*A. bireticulata*)、凹坑无梗囊霉(*A. excauata*)、孔窝无梗囊霉(*A. foveata*)、詹氏无梗囊霉(*A. gerdemannii*)、光壁无梗囊霉(*A. laevis*)、瑞士无梗囊霉(*A. rehmanii*);盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)3 种,占 14.3%,有美丽盾巨孢囊霉(*Scu. calospora*)、红色盾巨孢囊霉(*Scu. erythropha*)、透明盾巨孢囊霉(*Scu.*

pellucida);硬囊霉属(*Sclerocystis*)1种,即帚状硬囊霉(*S. coremioides*)。地球囊霉在各季节孢子数量最多,应是油蒿根围的优势菌种。

2.4 相关性分析

相关性分析表明(表3),菌丝定殖率与土壤脲酶和酸性磷酸酶活性显著负相关。泡囊定殖率与土壤温度显著负相关。丛枝定殖率与土壤温度、有机C显著负相关,与酸性磷酸酶极显著负相关。孢子密度与土层极显著负相关,与土壤速效P、速效N、有机C、酸性磷酸酶和碱性磷酸酶均极显著正相关;与pH显著负相关,与土壤湿度和温度显著正相关。总球囊霉素与土层极显著负相关,与土壤速效P和孢子密度显著正相关,与速效N、有机C、pH和土壤酶活性极显著正相关。易提取球囊霉素和土壤速效N、有机C、脲酶、酸性磷酸酶、碱性磷酸酶和pH均呈极显著正相关,与总球囊霉素极显著正相关。

表3 油蒿根围AM真菌与土壤因子相关性分析

Table 3 Correlation analysis between AM fungi and soil factors in the rhizosphere of *A. ordosic*

项目 Item	土层 Soil layer	速效 P Available P	速效 N Available N	有机 C Organic C	脲酶 Urease	酸性磷酸酶 Acid phosphatase	碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase	pH	土壤湿度 Soil moisturer	土壤温度 Soil temperature	孢子密度 Spore density
菌丝 Hypha	-0.072	-0.206	-0.173	-0.194	-0.282 *	-0.284 *	-0.066	-0.113	0.152	0.047	0.231
泡囊 Vesicular	-0.05	0.059	-0.107	-0.150	0.086	-0.136	-0.094	0.089	-0.234	-0.263 *	-0.183
丛枝 Arbuscule	0.012	-0.234	-0.160	-0.278 *	-0.23	-0.336 **	-0.173	0.169	-0.154	-0.306 *	0.084
孢子密度 Spore density	-0.52 **	0.39 **	0.485 **	0.640 **	0.20	0.358 **	0.694 **	-0.103 *	0.133 *	0.257 *	1.00
总球囊霉素 TEG	-0.53 **	0.33 *	0.495 **	0.508 **	0.44 **	0.563 **	0.560 **	0.359 **	0.105	0.009	0.287 *
易提取球 囊霉素 EEG	-0.20	0.23	0.463 **	0.362 **	0.36 **	0.799 **	0.376 **	0.649 **	0.030	0.102	0.121

* 表示两者之间在 $P < 0.05$ 水平上有显著相关性 Correlation coefficients significant at $P < 0.05$; ** 表示两者之间在 $P < 0.01$ 水平上有极显著相关性 Correlation coefficients significant at $P < 0.01$; TEG = total extractable glomalin; EEG = easily extractable glomalin

3 讨论

试验结果表明,油蒿根围AM真菌总定殖率为89.54%,泡囊定殖率为26.24%,丛枝定殖率为21.08%,孢子密度为2.91~6.17个/克土,说明油蒿根系能与AM真菌形成良好共生关系,这也可能是油蒿适应极端荒漠环境的生态对策之一^[13]。油蒿根围AM真菌孢子密度和定殖程度受到样地气候条件、土壤微环境、宿主植物生长和AM真菌生物学特性等多种机制的综合影响,表现出明显的时空异质性。

菌丝定殖率和泡囊定殖率在0~50 cm土层间无显著变化,这可能与AM真菌本身生物学特性有关:菌丝在植物根皮层组织中作为AM真菌物质传递的器官广泛存在,泡囊是一个静止器官,可以长期保持活力,在不同阶段、不同条件下分别起着营养储存和繁殖的功能^[14]。丛枝定殖率则在10~40 cm较大,这可能与油蒿须根分布特点有关,幼嫩须根中大量薄壁细胞利于丛枝结构形成。孢子密度最大值都出现在0~10 cm表层土,并随土壤深度增加而降低。这可能是表层土通透性好,利于好气性真菌存活^[15],同时土壤表层累积了较多的枯枝落叶和腐殖质,土壤养分好且土壤酶活性高,促进了AM真菌生长发育。

总的说来,菌丝定殖率春季较低,夏季和秋季逐渐增加。表明AM真菌在油蒿根皮层内产生的内生菌丝伴随寄主植物生长期逐渐增多。泡囊定殖率和丛枝定殖率都是夏季最低,春秋相对较高,与孢子密度恰好相反。首先土壤温度和湿度可能是主导影响因子,榆林地区年降雨量主要集中在7~9月份,温暖湿润土壤有利于AM真菌大量繁殖。孢子密度与土壤温度和湿度呈正相关也说明了这一点;夏季土壤水肥充沛,宿主植物对AM真菌依赖性减弱,这可以从菌丝定殖率、丛枝定殖率都与土壤养分及土壤酶活性显著负相关得到印证。

其次,油蒿进入旺盛生长期,光合作用增强,供给 AM 真菌充分的碳水化合物,有利于 AM 真菌产孢。另外,近中性土壤较碱性土壤更有利于真菌发育^[14]。油蒿生长有明显季相变化,4 月初返青,6~7 月份生物量达到最大值,以后生长趋缓,9 月末期呈现负增长,10 月底停止生长并开始落叶^[16]。油蒿生长期与 AM 真菌孢子密度基本同步,但与真菌定殖率却有较大差异,说明土壤中丰富的 AM 真菌数量并不是 AM 真菌共生体形成的必要条件,气候因素、土壤微环境、宿主植物生长状况及根系特点等都会影响到 AM 真菌和寄主植物的生长状态及彼此依赖程度。

土壤酶在土壤物质循环和能量转化过程中起着重要作用,其活性反映了土壤营养循环过程的速率,是反映土壤生产力和土壤微生物活性的指标。相关性分析表明,孢子密度与土壤养分及土壤酶活性都呈显著相关性,表明 AM 真菌种群数量受到土壤因子的显著影响^[13,17]。

油蒿根围总球囊霉素含量随土深增加而递减,与孢子密度及土壤有机 C 变化规律一致。易提取球囊霉素随土深增加波动较大。研究表明在气候温和的土壤内球囊霉素含量为 2~15 mg/g^[18]。Lovelock 等^[19]在调查热带低地雨林时发现在 0~10 cm 土层球囊霉素平均含量约 6.56 mg/g。Rillig 等人^[20]对美国东部特拉华州不同土壤类型调查表明,森林土壤淋溶层总球囊霉素含量在 5.68 mg/g 左右,农田土壤淋溶层总球囊霉素含量约 5.1 mg/g。本研究 0~20 cm 土层总球囊霉素含量大致在此范围,但含量偏低,可能与供试土样来自荒漠有关^[21]。

油蒿根围球囊霉素在油蒿生长季内表现出明显的季节变化,春季含量最高,夏秋含量降低。与油蒿物候期和土壤孢子密度季相变换不同步。新产生球囊霉素的 80% 存在于 AM 真菌菌丝体和孢子壁中,只有随 AM 真菌菌丝和孢子降解才能进入土壤^[5],但相关机制目前尚不明确。本试验结果可能是因为冬季植物地上部分枯黄,光合作用较低或停止;土壤因霜冻而板结,通透性差;土壤酶活性降低等都不利于 AM 真菌发育和孢子繁殖,土壤球囊霉素含量于是随菌丝和孢子降解而增加。春后随着土壤温、湿度增加,植物生长吸收利用,土壤球囊霉素逐渐降解。

土壤球囊霉素源于 AM 真菌,是土壤有机碳、氮的一个重要来源,其黏附力有利于土壤结构稳定,被认为是 AM 真菌对植物生长环境的调整与适应,是微生物活动的一种积极应答机制。尽管球囊霉素降解周期较长,但多种生态环境因子都会影响到土壤球囊霉素的积累和组成。即使在短时期内,球囊霉素含量变化也可对生态扰动产生响应,受到大气 CO₂ 浓度、土壤温度、耕作方式等的影响^[22]。总球囊霉素和易提取球囊霉素能综合反应土壤 AM 真菌群落、有机质动态,养分循环及分解进程,因此有必要作为土壤质量及功能评价的新指标进一步深入研究。

References:

- [1] Allen M F. Formation of vesicular mycorrhizae in *Atriplex gardneri* (Chenopodiaceae): Seasonal response in a cold desert. *Mycologia*, 1983, 75(5): 773—776.
- [2] Dhillon S S, Zak J C. Microbial dynamics in arid ecosystem-Desertification and the potential role of mycorrhizas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 1993, 66: 253—270.
- [3] Bethlenfalvay G J, Brown M S, Ames R S. Effects of drought on host and endophyte development in mycorrhizal soybeans in relation to water-use and phosphate-uptake. *Physiologia Plantarum*, 1988, 72: 565—571.
- [4] Ortega-Larrocea M P, Siebe C, Becard G, et al. Impact of a century of wastewater irrigation on the abundance of arbuscular mycorrhizal spores in the soil of the Mezquital Valley of Mexico. *Applied Soil Ecology*, 2001, 16(2): 149—157.
- [5] Driver J D, Holben W E, Rillig M C. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(1): 101—106.
- [6] Rillig M C, Wright S F, Eviner V T. The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *Plant and Soil*, 2002, 238(2): 325—333.
- [7] Lu R K. Analysis Method of Soil Agr-Chemistry. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1999. 325—336.
- [8] Zhou L K. Enzymology of Soil. Beijing: Science Press, 1987. 118—159.

- [9] Song Y C, Feng G, Li X L. Effect of VAM fungi on phosphatase activity in the rhizosphere of clover. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2000, 6(2): 171 – 175.
- [10] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 1970, 55: 158 – 161.
- [11] Ianson D C, Allen M F. The effects of soil texture on extraction of vesicular arbuscular mycorrhizal spores from arid soils. *Mycologia*, 1986, 78(2): 164 – 168.
- [12] David P, Janos A, Sara G, *et al.* Glomalin extraction and measurement. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(3): 728 – 739.
- [13] Shan B Q, He X L, Bai C M, *et al.* Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi and soil enzyme activities in the rhizosphere of *Artemisia ordosica* in desert. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(6): 3044 – 3051.
- [14] Liu R J, Chen Y L. *Mycorrhiza*. Beijing: Science Press, 2007. 214 – 233.
- [15] Brady N C, Wei R R. Organism and ecology of the soil. *The Nature and Properties of Soil*, 1996. 328 – 360.
- [16] Wang Q S, Li B. Preliminary study on biomass of *Artemisia Ordosica* community in Ordos plateau sandland of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1994, 18(4): 347 – 353.
- [17] He X L, Yang L, Tang H L, *et al.* Effect on arbuscular mycorrhizal fungi of cloned *Phragmites communis*. *Progress in Natural Science*, 2007, 17(7): 978 – 986.
- [18] Wright S F, Franke-Snyder M, Morton J B, *et al.* Time course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant and Soil*, 1996, 181(2): 193 – 203.
- [19] Lovelock C E, Wright S F, Clark D A, *et al.* Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape. *The Journal and Ecology*, 2004, 92(2): 278 – 287.
- [20] Rillig M C, Ramsey P W, Morris S, *et al.* Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant and Soil*, 2003, 253(2): 293 – 299.
- [21] Bai C M, He X L, Tang H L, *et al.* Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi, glomalin and soil enzymes under the canopy of *Astragalus adsurgens* Pall. in the Mu Us sandland, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(5): 941 – 947.
- [22] Rillig M C, Hernandez G Y, Newton P C D. Arbuscular mycorrhizae respond to elevated atmospheric CO₂ after long-term exposure: Evidence from a CO₂ spring in New Zealand supports the resource balance model. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 475 – 478.

参考文献:

- [7] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 1999. 325 ~ 336.
- [8] 周礼恺. 土壤酶学. 北京: 科学出版社, 1987. 267 ~ 286.
- [9] 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. *应用与环境生物学报*, 2000, 6(2): 171 ~ 175.
- [13] 山宝琴, 贺学礼, 白春明, 等. 荒漠油蒿 (*Artemisia ordosica*) 根围 AM 真菌分布与土壤酶活性. *生态学报*, 2009, 29(6): 3044 ~ 3051.
- [14] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007. 214 ~ 233.
- [16] 王庆锁, 李博. 鄂尔多斯沙地油蒿群落生物量初步研究. *植物生态学报*, 1994, 18(4): 347 ~ 353.
- [17] 贺学礼, 杨磊, 唐宏亮, 等. 克隆植物芦苇 (*Phragmites communis*) 生长对 AM 真菌时空分布的影响. *自然科学进展*, 2007, 17(7): 978 ~ 986.