

DOI: 10.5846/stxb201401060045

许伟,贺学礼,孙茜,王晓乾,刘春卯,张娟,赵丽莉.塞北荒漠草原柠条锦鸡儿 AM 真菌的空间分布.生态学报,2015,35(4):1124-1133.

Xu W, He X L, Sun Q, Wang X Q, Liu C M, Zhang J, Zhao L L. The spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Caragana korshinskii* in Saibei desert steppe. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(4): 1124-1133.

塞北荒漠草原柠条锦鸡儿 AM 真菌的空间分布

许 伟,贺学礼*,孙 茜,王晓乾,刘春卯,张 娟,赵丽莉

河北大学生命科学学院,保定 071002

摘要:为了探明塞北荒漠草原 AM 真菌生态分布规律,于 2013 年 6 月选取河北沽源县二牛点、内蒙古上都镇和青格勒图嘎查 3 个样地,按照 0—10 cm、10—20 cm、20—30 cm、30—40 cm、40—50 cm 5 个土层分别采集柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)根围土壤样品,研究了 AM 真菌空间分布特征及其与土壤因子的相关性。结果表明,柠条锦鸡儿根系能与 AM 真菌共生形成疆南星型丛枝菌根,AM 真菌孢子密度和定殖率与样地和采样深度密切相关。二牛点孢子密度最大,3 个样地孢子密度最大值均在 0—10 cm 土层,并随土层加深而减少;3 个样地菌丝定殖率依次为上都镇>青格勒图嘎查>二牛点,峰值均在 0—10 cm 土层;泡囊定殖率青格勒图嘎查显著低于其他样地,但土层间无规律性变化;丛枝样地间定殖状况差异明显,变化趋势为青格勒图嘎查>上都镇>二牛点;AM 真菌总定殖率和定殖强度最大值在上都镇。孢子密度与土壤有机 C、全 N、易提取球囊霉素和总球囊霉素极显著正相关,与 pH 值显著正相关,与速效 P 显著负相关;菌丝定殖率与土壤 pH 值、速效 P、全 N 和酸性磷酸酶显著负相关;泡囊和丛枝定殖率与土壤碱解 N 和碱性磷酸酶具有极显著相关性;总球囊霉素和易提取球囊霉素与脲酶显著正相关,与碱解 N、全 N、碱性磷酸酶和酸性磷酸酶极显著正相关。主成分分析表明,酸性磷酸酶、总球囊霉素、全 N、碱性磷酸酶、有机 C 是影响荒漠土壤营养状况的主要因子。总球囊霉素和易提取球囊霉素平均含量分别为 3.19 mg/g 和 1.17 mg/g,占土壤有机 C 平均含量比为 7.77% 和 3.83%,占土壤全 N 平均含量比为 20.81% 和 9.57%。多元线性回归表明,总球囊霉素和易提取球囊霉素与土壤有机 C 和全 N 具有显著线性相关关系。研究球囊霉素与土壤有机 C 和 N 的比例关系可进一步明确 AM 真菌的生态功能,对荒漠土壤 C 库和 N 库研究具有重要意义。

关键词:AM 真菌;球囊霉素;土壤因子;柠条锦鸡儿;塞北荒漠草原

The spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Caragana korshinskii* in Saibei desert steppe

XU Wei, HE Xueli*, SUN Qian, WANG Xiaoqian, LIU Chunmao, ZHANG Juan, ZHAO Lili

College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, China

Abstract: In order to elucidate the activity and ecological distribution of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in Saibei desert steppe, we sampled soil from three different sites at Erniudian, Shangduzhen and Qinggeletu in Saibei desert steppe in June 2013. Roots of *Caragana korshinskii* and rhizosphere soil were collected from each site at five depths in the soil profile: 0—10, 10—20, 20—30, 30—40 and 40—50 cm, respectively. The results indicated that *C. korshinskii* formed strong symbiotic relationship with AM fungi. AM fungal spore density and colonization rates were significantly affected by sampling sites and soil depths. The highest spore density occurred at the 0—10cm layer and gradually decreased with soil depths. Hyphal colonization rate was the highest in samples collected at Shangduzhen among the three sites. However, vesicular colonization was the lowest in samples from Qinggeletu, and there were no significant differences among soil layers. Arbuscular colonization differed among the three sites. Both the total colonization rates and colonization intensity of AM fungi

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31270460)

收稿日期:2014-01-16; 修订日期:2014-08-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xuellh1256@aliyun.com

in root samples from Shangduzhen were the highest compared to the other two sites, respectively. Spore density strongly correlated with soil organic C, total N, easily extractable glomalin (EEG) and total extractable glomalin (TG) (all $P < 0.01$), soil pH ($P < 0.05$), and negatively correlated with available P ($P < 0.01$). Hyphal colonization rate had negative correlation with soil pH, available P, total N and acid phosphatase (all $P < 0.05$). Vesicular and arbuscular colonization rates were strongly correlated with available N and alkaline phosphatase (all $P < 0.01$). EEG and TG had significant positive correlation with available N, total N, alkaline phosphatase and acid phosphatase (all $P < 0.01$), urease ($P < 0.05$), but had no significant correlation with available P. Principal component analysis showed that acid and alkaline phosphatase, TG, total N and organic carbon were the key factors affecting soil nutrient status. The average contents of TG and EEG were 3.19 mg/g and 1.17 mg/g accounting for 7.77% and 3.83% of the total soil organic carbon, and 20.81% and 9.57% of the total soil nitrogen, respectively. Multiple linear regression analysis showed significant linear correlation between TG or EEG and soil organic C and total N, respectively. The results suggest that AM fungal colonization and glomalin are useful indicators for evaluating soil quality and function of desert ecosystem on the basis of its relationship with AM fungal distribution, soil nutrient dynamics, carbon and nitrogen cycle.

Key Words: arbuscular mycorrhizal (AM) fungi; glomalin; soil factor; *Caragana korshinskii*; saibei desert steppe

AM (arbuscular mycorrhiza) 真菌是一类在陆地生态系统中普遍存在的有益土壤微生物,能与大多数高等植物形成互惠共生体,其根外菌丝在土壤中形成菌丝网络系统以及分泌的球囊霉素等代谢产物,将不同植物根系连接起来,对生态系统不同组分之间的物质交换,能量、信息传递,生物演化与分布,保持荒漠植物多样性和稳定性具有重要意义^[1]。球囊霉素(Glomalin)是一类含金属离子的糖蛋白,难溶于水,难分解,在自然状态下极为稳定^[2],随菌丝和孢子降解进入土壤后,成为土壤有机物质来源,参与土壤 C、N 循环。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^[3]。目前国内外对球囊霉素已有研究报道^[4-5],但有关荒漠植物 AM 真菌和球囊霉素的功能报道较少。

柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)为豆科强旱生灌木,大多分布在我国北方荒漠地区,生长旺盛、根系发达、适应性广、抗逆性强、是水土保持、防风固沙的优良树种,在荒漠植被建立和生态恢复中起重要作用。吴艳清等^[6-7]研究了内蒙古鄂尔多斯、宁夏等地柠条锦鸡儿 AM 真菌生态分布,认为菌根不同定殖结构和孢子密度可作为评价土壤状况的指标之一。但对于荒漠柠条锦鸡儿球囊霉素研究甚少,尤其缺乏对 AM 真菌生态过程中主要土壤因子筛选和 AM 真菌与土壤 C、N 关系的研究。本试验以塞北荒漠草原为样地,系统研究了柠条锦鸡儿根围土壤 AM 真菌空间分布以及土壤因子的生态作用,阐明 AM 真菌在改善荒漠环境中的重要作用,为荒漠植被恢复和生态重建提供依据。

1 材料方法

1.1 研究样地概况

试验样地位于冀蒙交界的荒漠草原地区,共计选择 3 个地点开展相关研究,包括河北省沽源县二牛点(41°51'N, 115°47'E; 海拔 1403 m),土壤类型为栗钙土;内蒙古上都镇(42°13'N, 115°57'E; 海拔 1331 m),土壤类型为风沙土;内蒙古青格勒图嘎查(42°09'N, 115°55'E; 海拔 1325 m),土壤类型为风沙土。该区域属于温带大陆干旱性气候,冬季严寒、夏季温暖,年均气温 0℃—3℃,全年降水主要集中在夏季,年均降水量 200—400 mm。

2013 年 6 月在 3 个样地分别随机选取 4 株长势良好的柠条锦鸡儿,由于其主根发达,侧根向四周延伸,根量主要分布在 50 cm 土层内,垂直 0—30 cm 范围内有大量毛根^[8],所以贴近植株根颈部去其枯枝落叶层挖土壤剖面,按 0—10 cm、10—20 cm、20—30 cm、30—40 cm、40—50 cm 5 个土层采集土样和根样,用土壤温湿度计实地测定土壤温度和湿度,将样品装入隔热性能良好的自封袋中带回实验室自然风干,土样过 2 mm 筛后,

用于土壤因子和球囊霉素测定,根样用于菌根结构和定殖率观测。

1.2 研究方法

1.2.1 土壤因子

土壤有机 C 用马弗炉烘干法;pH 值用酸度计测定;速效 P 用碳酸氢钠-钼锑抗比色法^[9];碱解 N 用碱解扩散法;全 N 用半微量开氏法;土壤脲酶用改进的 Hoffmann 和 Teicher^[10]比色法,活性以 1 g 风干土 1 h 催化尿素分解生成 NH₃-N 的质量(μg)表示;酸性磷酸酶和碱性磷酸酶用改进的 Brimmer 和 Tabatabai 方法^[3]测定,活性以 1 g 风干土培养 1 h 酸性磷酸酶或碱性磷酸酶转化对硝基苯磷酸二钠(pNPP)的量(μg/g)表示;蔗糖酶用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定^[10]。

1.2.2 球囊霉素

球囊霉素用 Wright^[2]和 David^[11]的方法测定,易提取球囊霉素(EEG, easily extractable glomalin)提取方法:取 1 g 风干土在试管中,加入 8 mL、20 mmol/L (pH 7.0)柠檬酸钠浸提剂,在 103 kPa、121 °C 条件下连续提取 90 min 后,在 6000r/min 下离心 15 min,收集上清液;总球囊霉素(TG, total extractable glomalin)提取方法:取 1 g 风干土于试管中,加入 8 mL、50 mmol/L (pH 8.0)柠檬酸钠浸提剂,在 103 kPa、121 °C 条件下连续提取 60 min,再重复提取 2 次;6000 × g 下离心 15 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。用牛血清蛋白作为标准液,考马斯亮蓝法显色,绘制标准曲线,求出球囊霉素含量。

1.2.3 AM 真菌指标

AM 真菌定殖率按 Phillips 和 Hayman, Zhao 和 He^[12-13]的方法测定。根样用清水冲洗 2—3 次后,于 10% KOH 溶液中 90 °C 下漂洗 60 min,用 0.5%酸性品红在 90 °C 下染色 30 min,随机选取 50 根 1 cm 长的根段,镜检。按照定殖率=(AM 真菌侵染根段数/检查总根段数)×100% 计算菌根不同结构(丛枝、泡囊、菌丝)定殖率及总定殖率。

从每份土样中取 20 g 风干土,用湿筛倾析-蔗糖离心法分离 AM 真菌孢子^[14],在体视显微镜下记录孢子数量,以每 100 g 风干土含孢子数量计为孢子密度。

1.2.4 数据处理

使用 SPSS 19.0 统计软件进行单因素方差分析、相关性分析、主成分分析和回归分析,用 Excel 2003 作图。

2 结果

2.1 菌根共生结构特征

研究发现,柠条锦鸡儿根系能被 AM 真菌侵染形成典型的疆南星型丛枝菌根(图版 I :1),菌丝在根组织中延伸生长,形成大量胞间菌丝,多为无隔菌丝,偶见有隔菌丝(图版 I :2—3),细胞内有菌丝圈(图版 I :4—5),胞内菌丝顶端膨大形成泡囊,多为圆形、椭圆形、杆状,偶见不规则形(图版 I :6—9),分支后在细胞内形成典型的花椰菜状和树枝状丛枝(图版 I :10—11),皮层内亦能发现大量孢子侵染(图版 I :12)

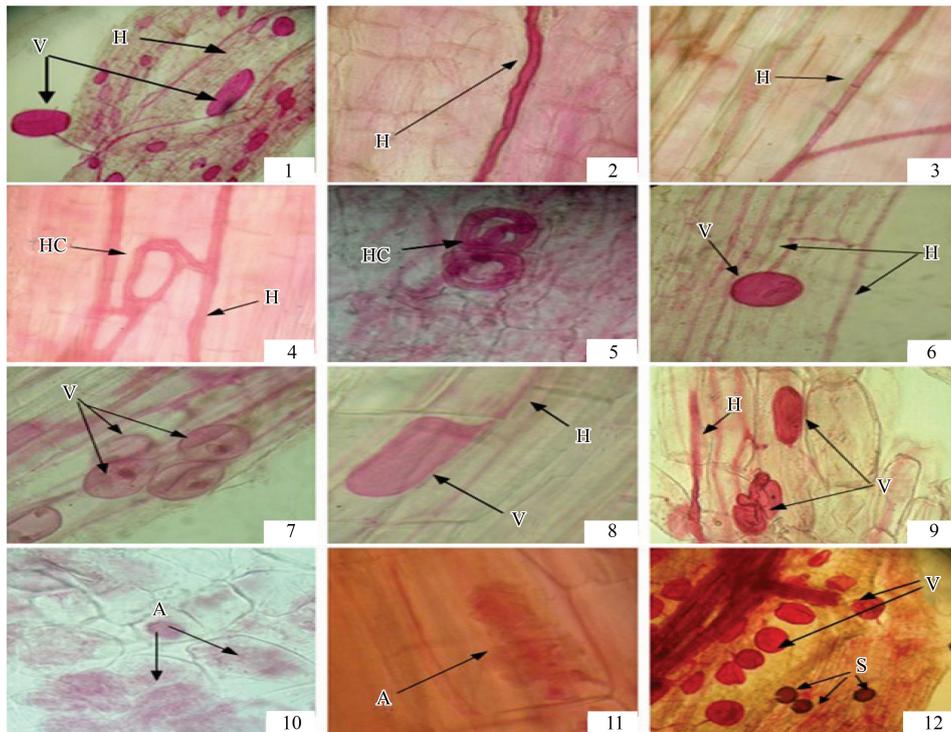
2.2 AM 真菌空间分布

由图 1 可知,3 个样地孢子密度差异显著,最大值均在 0—10 cm 土层;同一样地不同土层,二牛点孢子密度随土层加深而减少,0—10 cm 土层显著高于 10—50 cm 土层;上都镇孢子密度随土壤加深而下降(除 30—40 cm 土层),0—30 cm 土层显著高于 30—50 cm 土层;青格勒图嘎查 0—10 cm 土层显著高于 10—50 cm 土层。不同样地同一土层,0—20 cm 土层,二牛点孢子密度显著高于上都镇和青格勒图嘎查;20—50 cm 土层,上都镇孢子密度显著高于青格勒图嘎查。

同一样地不同土层,青格勒图嘎查 0—20 cm 土层菌丝定殖率明显高于 20—50 cm 土层;上都镇仅 10—20 cm 土层菌丝定殖率明显低于其他土层;二牛点菌丝定殖率 10—30 cm 土层明显低于其他土层。不同样地同一土层,0—20 cm 土层菌丝定殖率变化规律为青格勒图嘎查>上都镇>二牛点,20—50 cm 土层菌丝定殖率

上都镇显著高于二牛点和青格勒图嘎查;3 样地平均定殖率依次为上都镇>青格勒图嘎查>二牛点。

青格勒图嘎查平均泡囊定殖率明显低于二牛点和上都镇。同一样地不同土层,上都镇泡囊定殖率土层间差异显著,最大值在 0—10 cm 土层;二牛点 40—50 cm 土层高于其他土层;青格勒图嘎查最小值在 20—30 cm 土层,低于其他土层。不同样地同一土层,0—10 cm 土层,上都镇泡囊定殖率显著大于二牛点和青格勒图嘎查;10—50 cm 土层,二牛点泡囊定殖率显著高于其他样地。



图版 I 柠条锦鸡儿丛枝菌根结构(×400)

Plate I Arbuscular mycorrhizal structures of *C. korshinskii*

1: 泡囊 V (Vesicule)、胞间菌丝 H (Hypha); 2: 无隔菌丝 H (Hypha); 3: 有隔菌丝 H (Hypha); 4, 5: 菌丝圈 HC (Hyphal Coil); 6: 圆形泡囊 V (Vesicule); 7: 椭圆形泡囊 V (Vesicule 有内含物); 8: 杆状泡囊 V (Vesicule); 9: 不规则泡囊 V (Vesicule); 10: 花椰菜状丛枝 A (Arbuscule); 11: 树枝状丛枝 A (Arbuscule); 12: 孢子 S (Spore)

不同样地,丛枝定殖率差异显著,为青格勒图嘎查>上都镇>二牛点。同一样地不同土层,二牛点丛枝定殖率 30—40 cm 土层显著高于其他土层;上都镇 30—40 cm 土层无丛枝定殖;青格勒图嘎查 20—30 cm 土层显著低于其他土层。不同样地同一土层,青格勒图嘎查丛枝定殖率显著高于上都镇和二牛点。

不同样地平均总定殖率无显著变化,二牛点总定殖率随土层加深逐渐升高(除 20—30 cm 外),上都镇最大值在 0—10 cm 土层,青格勒图嘎查最大值在 10—20 cm 土层。不同样地同一土层,上都镇 20—50 cm 土层的总定殖率显著高于青格勒图嘎查,而二牛点 0—20 cm 土层的总定殖率显著低于其他样地。

AM 真菌定殖强度在不同样地间无显著差异。各土层波动明显,二牛点和上都镇最小值在 10—20 cm 土层,显著低于其他土层,青格勒图嘎查 0—20 cm 土层显著大于 20—50 cm 土层。

2.3 土壤因子和球囊霉素空间分布

由图 2 所示,二牛点土壤有机 C 显著高于上都镇和青格勒图嘎查;同一样地不同土层,有机 C 随土层加深变化明显,仅二牛点 0—50 cm 土层有机 C 显著高于上都镇和青格勒图嘎查,3 样地最大值均在 0—10 cm 土层。不同样地 pH 在 7.69—8.16 之间,二牛点 0—10 cm 土层显著高于其他土层。

不同样地,二牛点碱解 N 显著高于上都镇和青格勒图嘎查;同一样地不同土层,二牛点和上都镇 40—50 cm 土层碱解 N 显著高于 0—40 cm 土层;青格勒图嘎查 30—50 cm 土层显著高于 10—30 cm 土层,3 样地最大值均在 40—50 cm 土层。全 N 变化规律与碱解 N 相似,二牛点最高,上都镇最低;同一样地不同土层,二牛

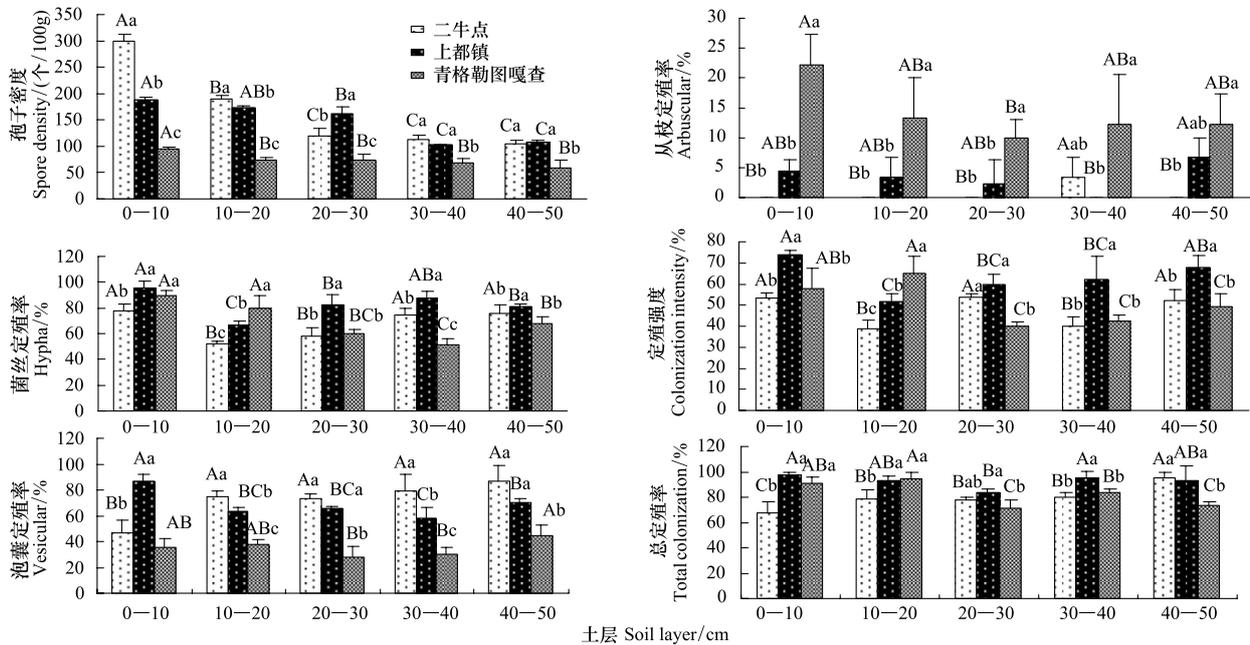


图 1 柠条锦鸡儿 AM 真菌空间分布

Fig.1 The spatial distribution of AM fungi in the rhizosphere of *C.korshinskii*

不同小写字母表示不同样地同一土层差异显著 ($P < 0.05$)

点全 N 随土层加深而降低,上都镇和青格勒图嘎查土层间先降后升,上都镇 0—10 cm 土层高于 10—50 cm 土层,青格勒图嘎查最大值在 40—50 cm 土层。速效 P 二牛点和上都镇最大值均在 40—50 cm 土层,青格勒图嘎查随土层加深而增加(除 40—50 cm 土层外)。不同样地同一土层,速效 P 无显著变化。

不同样地之间,易提取球囊霉素二牛点显著高于上都镇和青格勒图嘎查;二牛点和上都镇 0—20 cm 土层显著高于 20—50 cm 土层,青格勒图嘎查土层间先降后升,20—30 cm 土层显著低于其他土层。不同样地同一土层,0—10 cm 土层二牛点和青格勒图嘎查显著高于上都镇。总球囊霉素含量变化与易提取球囊霉素变化规律相似,为二牛点>青格勒图嘎查>上都镇,同一层地不同土层,青格勒图嘎查 0—10 cm 土层显著高于 10—50 cm 土层,二牛点和上都镇土层间无显著差异。

酸性磷酸酶二牛点显著大于其他样地。同一层地不同土层,仅上都镇 0—20 cm 土层显著大于 20—50 cm 土层。碱性磷酸酶不同样地间的变化规律与酸性磷酸酶相似,但各土层间无显著变化。

二牛点和上都镇 30—40 cm 土层的脲酶显著高于其他土层,青格勒图嘎查 30—40 cm 土层显著低于其他土层。二牛点和青格勒图嘎查 10—30 cm 土层的蔗糖酶显著低于其他土层,上都镇土层间无显著变化。

2.4 AM 真菌与土壤因子相关性分析

相关性分析表明(表 1),孢子密度与土壤有机 C、全 N、易提取球囊霉素和总球囊霉素极显著正相关,与 pH 值、酸性磷酸酶和碱性磷酸酶显著正相关,与速效 P 显著负相关,与脲酶极显著负相关。菌丝定殖率与 pH 值、速效 P、全 N 和酸性磷酸酶显著负相关。泡囊定殖率和碱解 N、碱性磷酸酶极显著正相关,与蔗糖酶极显著负相关,与有机 C、全 N 和酸性磷酸酶显著正相关。丛枝定殖率与碱解 N、全 N、碱性磷酸酶、酸性磷酸酶、易提取球囊霉素极显著负相关,与有机 C、pH 值和总球囊霉素显著负相关。总定殖率与 pH 极显著负相关,与全 N 显著负相关。定殖强度与 pH 值、全 N、酸性磷酸酶极显著负相关,与总球囊霉素显著负相关。总球囊霉素和易提取球囊霉素与脲酶显著正相关,与有机 C、碱解 N、全 N、碱性磷酸酶和酸性磷酸酶极显著正相关。总球囊霉素与蔗糖酶显著正相关。

2.5 土壤因子主成分分析

利用 SPSS 19.0 软件对 3 个样地 11 个土壤因子进行主成分分析,根据相关矩阵特征值大于 1,方差累积

贡献率大于 75% 的原则,选择 3 个主成分。结果表明(表 2),选择的 3 个主成分累积方差贡献率为 78.889%,能基本反映土壤因子的指标信息。第一主成分中,酸性磷酸酶、总球囊霉素、全 N、碱性磷酸酶、有机 C 具有较高载荷(权重为 0.906—0.952),第二主成分中,速效 P 具有较高载荷(权重为 0.893),第三主成分中蔗糖酶具有较高载荷(权重为 0.793),但第一主成分所占信息量大,所以酸性磷酸酶、总球囊霉素、全 N、碱性磷酸酶、有机 C 是主要因子,这些因子能够反映荒漠环境宿主植物的营养状况。

表 1 AM 真菌与土壤因子相关性

Table 1 Relativity analysis between AM fungi and soil factors

| 项目 Item | 菌丝 Hypha | 泡囊 Vesicule | 丛枝 Arbuscule | 总定殖率 Total colonization | 定殖强度 Colonization intensity | 孢子密度 Spore denisty | 易提取球囊 霉素 EEG | 总球囊霉素 TG |
|------------------------------|-------------|----------------|-----------------|-------------------------------|-----------------------------------|--------------------------|-----------------|-------------|
| 有机 C Organic carbon | -0.089 | 0.337 * | -0.377 * | -0.258 | -0.269 | 0.534 ** | 0.693 ** | 0.876 ** |
| pH | -0.373 * | -0.139 | -0.371 * | -0.562 ** | -0.411 ** | 0.340 * | 0.604 ** | 0.594 ** |
| 速效 P Available P | -0.337 * | -0.124 | -0.046 | -0.135 | -0.199 | -0.317 * | -0.016 | 0.062 |
| 碱解 N Available N | -0.198 | 0.488 ** | -0.410 ** | -0.084 | -0.263 | 0.185 | 0.415 ** | 0.780 ** |
| 全 N Total N | -0.363 * | 0.314 * | -0.386 ** | -0.308 * | -0.417 ** | 0.463 ** | 0.644 ** | 0.824 ** |
| 脲酶 Urease | 0.035 | 0.129 | -0.253 | -0.133 | -0.180 | -0.395 ** | 0.299 * | 0.330 * |
| 碱性磷酸酶 Alkalin phosphatase | -0.293 | 0.414 ** | -0.423 ** | -0.182 | -0.339 * | 0.358 * | 0.570 ** | 0.816 ** |
| 酸性磷酸酶 Acid phosphatase | -0.334 * | 0.371 * | -0.429 ** | -0.216 | -0.402 ** | 0.302 * | 0.602 ** | 0.829 ** |
| 蔗糖酶 Sucrase | -0.291 | -0.403 ** | 0.071 | -0.280 | -0.361 * | -0.129 | 0.143 | 0.354 * |
| 易提取球囊霉素 EEG | -0.081 | 0.153 | -0.537 ** | -0.224 | -0.282 | 0.473 ** | 1 | 0.644 ** |
| 总球囊霉素 TG | -0.125 | 0.292 | -0.377 * | -0.155 | -0.329 * | 0.416 ** | 0.644 ** | 1 |

* 表示两者之间在 $P < 0.05$ 水平上有显著相关性; ** 表示两者之间在 $P < 0.01$ 水平上有极显著相关性; EEG: easily extractable glomalin; TG: total extractable glomalin

表 2 主成分载荷矩阵、特征值和贡献率

Table 2 Principle component loading matrix, eigenvalue and contribution rate

| 土壤因子 Soil factors | 第一主成分 PC1 | 第二主成分 PC2 | 第三主成分 PC3 |
|-----------------------------|-----------|-----------|-----------|
| 有机 C Organic carbon | 0.906 | -0.208 | 0.051 |
| pH | 0.748 | 0.046 | 0.248 |
| 速效 P Available P | 0.210 | 0.893 | -0.074 |
| 碱解 N Available N | 0.859 | 0.201 | -0.323 |
| 全 N Total N | 0.915 | -0.112 | -0.002 |
| 脲酶 Urease | 0.458 | 0.266 | -0.487 |
| 碱性磷酸酶 Alkalin phosphatase | 0.909 | -0.073 | -0.067 |
| 酸性磷酸酶 Acid phosphatase | 0.952 | 0.028 | -0.095 |
| 蔗糖酶 Sucrase | 0.259 | 0.388 | 0.793 |
| 易提取球囊霉素 EEG | 0.722 | -0.288 | 0.143 |
| 总球囊霉素 TG | 0.915 | -0.100 | 0.139 |
| 特征值(λ) Eigenvalue | 6.367 | 1.218 | 1.093 |
| 累积贡献率 Contribution rate/% | 57.881 | 68.950 | 78.889 |

2.6 球囊霉素与土壤有机 C 和全 N 比例及回归分析

由表 1 可知,球囊霉素与土壤有机 C 和全 N 极显著正相关,由表 3 可知,总球囊霉素和易提取球囊霉素碳含量占土壤有机 C 平均含量比为 7.77% 和 3.83%,3 个样地中,总球囊霉素氮含量占土壤全 N 平均含量比为 20.81%,大小依次为青格勒图嘎查>上都镇>二牛点,易提取球囊霉素氮含量占土壤全 N 平均含量比为

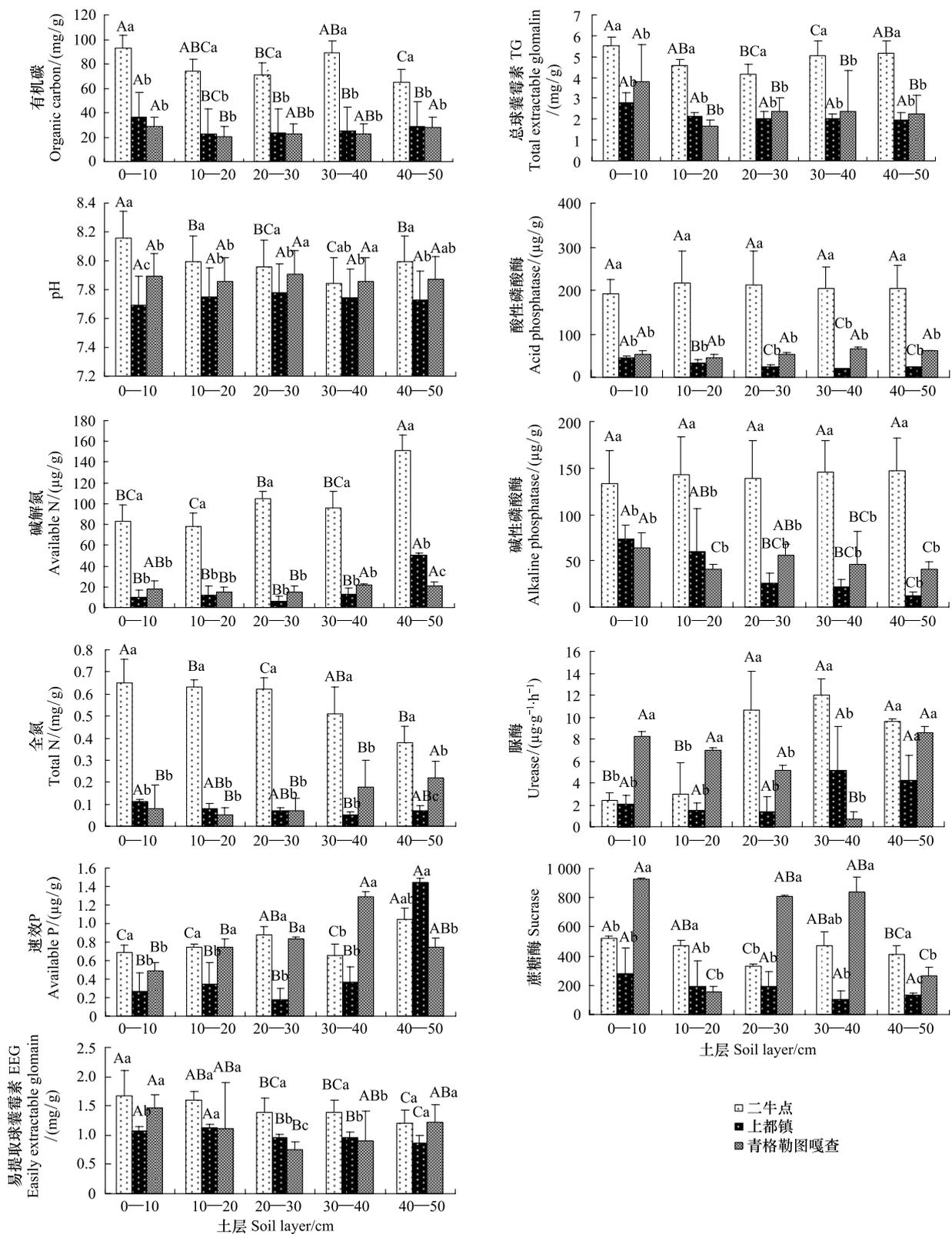


图 2 柠条锦鸡儿根围土壤因子与球囊霉素空间分布

Fig.2 The spatial distribution of soil factors and glomalin in the rhizosphere of *C.korshinskii*

9. 57%, 最小值在二牛点。

根据多元回归原理, 分别以总球囊霉素和易提取球囊霉素为因变量, 以土壤有机 C 和全 N 为自变量, 进

行多元线性回归分析,利用最小二乘法原理估计参数,同时利用 stepwise 法剔除不显著因子和有相关关系的因子,最终确定对球囊霉素具有明显影响的因子,得到标准回归方程。

球囊霉素与土壤有机 C 和全 N 多元线性回归方程:

$$\text{方程 I } Y_1 = 0.822 + 6.218X_1 + 0.283X_2 \quad (F = 20.386)$$

$$\text{方程 II } Y_2 = 1.208 + 33.663X_1 + 1.803X_2 \quad (F = 80.424)$$

式中, Y_1 为易提取球囊霉素; Y_2 为总球囊霉素; X_1 为有机 C; X_2 为全 N。经检验,上述方程相伴概率值均小于 0.001,说明自变量与因变量之间存在显著线性相关关系。对上述方程各系数进行 t 检验,各系数显著性水平都小于 0.05,说明自变量对因变量的影响显著。

表 3 不同样地球囊霉素占土壤有机 C 和全 N 的比例/%

Table 3 Percentage of C of glomalin in soil organic C and total N of glomalin in soil total N in different sample sites

| 样地 Site | $\omega(\text{EEG})/\omega(\text{SOC})$ | $\omega(\text{TG})/\omega(\text{SOC})$ | $\omega(\text{EEG})/\omega(\text{TN})$ | $\omega(\text{EEG})/\omega(\text{TN})$ |
|------------|---|--|--|--|
| 二牛点 | 2.23 | 6.14 | 2.64 | 8.80 |
| 上都镇 | 3.76 | 7.20 | 13.75 | 26.25 |
| 青格勒图 | 5.51 | 9.98 | 12.33 | 27.38 |
| 均值 Average | 3.83 | 7.77 | 9.57 | 20.81 |

SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen

3 讨论

3.1 AM 真菌共生关系和空间异质性

本研究表明,柠条锦鸡儿根系能被 AM 真菌侵染形成疆南星型菌根,即宿主植物被侵染根段中形成大量胞间菌丝,侧生的二叉状分支直接穿过皮层细胞壁,形成丛枝结构。疆南星型丛枝菌根中 AM 真菌侵染速度明显快于重楼型,AM 真菌侵染可以使宿主营养状况迅速得到改善,有利于在干旱环境中生长^[15]。柠条锦鸡儿根系为垂直根系,主根上有多层侧根,由于 AM 真菌菌丝最先侵染幼嫩细根,所以柠条根系特征对 AM 真菌侵染极为有利。二牛点、上都镇和青格勒图嘎查平均总定殖率分别为 80.0%、92.7%和 82.7%,平均孢子密度分别为 165 个/100 g、160 个/100 g 和 74 个/100 g,说明荒漠草原柠条锦鸡儿能与 AM 真菌形成良好共生关系,而从枝菌根的形成可能是柠条锦鸡儿适应贫瘠干旱荒漠环境的有效对策之一^[3]。

AM 真菌定殖和孢子密度具有明显空间异质性,最大值多在 0—20 cm 土层,可能是 AM 真菌为好气性真菌,孢子和菌丝生长及菌根发育都需要氧气和适宜土壤湿度,而浅层土壤通气性和土壤湿度都比深土层高,对菌丝定殖和产孢有利^[3,16]。本试验中,AM 真菌不同结构定殖状况差异明显,变化趋势为菌丝>泡囊>丛枝,可能与 AM 真菌定殖过程以及 AM 真菌不同结构本身特性密切相关。AM 真菌定殖率并不伴随有最大孢子密度,二牛点孢子密度最高,上都镇总定殖率最大,说明孢子密度与定殖率之间没有严格的对应关系,可能是因为自然环境中,相邻植物的根经常交错生长,因而宿主根围的孢子也可能来自其他伴生植物,导致孢子密度与定殖情况不对应。

3.2 AM 真菌与土壤因子的关系

研究表明,AM 真菌分布和活动与土壤因子关系密切^[17]。本试验中,pH 在 7.69—8.16 之间,且与孢子密度显著正相关,与菌丝显著负相关,说明 AM 真菌与柠条锦鸡儿在微碱环境中亦能形成良好共生关系。这与 Riling 等^[18]提出的土壤 pH 直接影响 AM 真菌产孢,AM 有效性因 pH 不同而变化的结论一致。孢子密度与土壤有机 C、全 N、易提取球囊霉素和总球囊霉素极显著正相关,与速效 P 负显著相关,与前人研究结果一致^[3,19]。一定程度上,土壤碳氮含量增加对 AM 真菌孢子繁殖具有促进作用,土壤中过高的 P 会降低根细胞膜通透性,影响根系分泌活动,抑制 AM 真菌产孢^[19]。

本试验中,3 个样地土壤有机 C 最大值均在 0—10 cm 土层,可能是因为土壤表层累积了较多枯枝落叶和

腐殖质,土壤养分肥沃,有机 C 的提高对菌丝生长和菌根发育都有促进作用,同时,AM 真菌侵染植物可在短时间内提高土壤有机质含量,改善土壤结构,AM 真菌、宿主植物和根围环境三者之间构成一个平衡体系,相互联系、相互作用^[20-21]。AM 真菌侵染宿主植物后,能够吸收大量无机氮,这些无机氮可参与孢子形成过程^[22]。本试验中,土壤碱解 N 和全 N 最大值均在 40—50 cm 土层,可能是由于柠条锦鸡儿属于豆科植物,产生根瘤,主根系较深,对土壤硝态氮和氨态氮利用充分,且豆科植物还可把固定的氮通过菌丝网络运输到邻近植物上,使土壤更加肥沃^[23]。

土壤酶是土壤成分中最活跃的有机成分之一,可以和土壤微生物一起推动土壤代谢过程,其活性反映了土壤中各种生化过程的强度和方向^[10]。白春明等^[24]研究认为,脲酶参与的酶促反应可产生一种能被植物有效利用的氮源—氨,其活性亦反映了土壤转化有机态氮为有效态氮和土壤供应无机氮的能力。本试验脲酶变化规律与样地和采样深度密切相关,活性大小依次是二牛点>青格勒图嘎查>上都镇。磷酸酶是催化土壤磷酸单酯和磷酸二酯水解的酶,能将有机磷酸酯水解为无机态磷,被植物吸收利用。本试验样地属于低 P 环境,丛枝菌根根外菌丝不但可以分泌酸性磷酸酶,而且根外菌丝作为细根的延伸,增加了根系表面积,可以辅助根系吸收土壤 P^[24]。

3.3 球囊霉素与土壤有机碳和全氮的关系

球囊霉素是 AM 真菌随宿主根系生长分泌产生的一类含金属离子的糖蛋白,随菌丝壁和孢子降解释放到土壤中^[2]。Rilling 等^[20]认为,球囊霉素是土壤 C 库和 N 库的重要来源,其黏附力有利于稳定土壤结构,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^[25-26]。农牧交错区沙棘根围土壤易提取球囊霉素和总球囊霉素平均含量为 0.87 mg/g 和 1.61 mg/g,占有机 C 平均百分比分别为 12.61% 和 21.45%^[3];黄土高原狼牙刺根围土壤易提取球囊霉素和总球囊霉素平均含量为 0.56 mg/g 和 2.32 mg/g,占土壤有机 C 平均含量分别为 9.17% 和 36.46%^[27]。本研究中,易提取球囊霉素和总球囊霉素平均含量分别为 1.17 mg/g 和 3.19 mg/g,占土壤有机 C 平均含量比的 3.83% 和 7.77%,易提取球囊霉素和总球囊霉素含量高于沙棘和狼牙刺根围土壤,但对有机 C 贡献低于其他生态系统,同时总球囊霉素氮含量占土壤全氮平均含量比为 20.81%,易提取球囊霉素氮含量占土壤全氮平均含量比为 9.57%,说明塞北荒漠草原受干扰程度和土壤退化程度较低,也可能与宿主植物种类和土壤环境不同有关。多元回归方程表明,总球囊霉素和易提取球囊霉素与土壤有机碳和全氮具显著线性相关关系,说明球囊霉素是土壤有机碳和氮的重要来源和组成部分^[28]。

塞北荒漠草原柠条锦鸡儿根系能与 AM 真菌形成良好共生关系,AM 真菌活动和分布具有明显空间异质性,球囊霉素对荒漠土壤碳库和氮库具有重要贡献。

参考文献 (References):

- [1] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal Symbiosis. Cambridge, UK: Academic Press, 2008.
- [2] Wright S F, Upadhyaya A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 1998, 198(1): 97-107.
- [3] 贺学礼, 陈程, 何博. 北方两省农牧交错带沙棘根围 AM 真菌与球囊霉素空间分布. *生态学报*, 2011, 31(6): 1653-1661.
- [4] 谢靖, 唐明. 黄土高原紫穗槐丛枝菌根真菌与土壤因子和球囊霉素空间分布的关系. *西北植物学报*, 2012, 32(7): 1440-1447.
- [5] 黄艺, 王东伟, 蔡佳亮, 郑维爽. 球囊霉素相关土壤蛋白根际环境功能研究进展. *植物生态学报*, 2011, 35(2): 232-236.
- [6] 吴艳清, 贺学礼, 刘涓涓. 荒漠环境柠条锦鸡儿 AM 真菌空间分布. *河北农业大学学报*, 2008, 31(4): 36-40.
- [7] 贺学礼, 陈丞, 郭辉娟, 陈程. 荒漠柠条锦鸡儿 AM 真菌多样性. *生态学报*, 2012, 32(10): 3041-3049.
- [8] 吴钦孝, 丁汉福, 刘克俭. 黄土丘陵半干旱地区柠条根系的研究. *水土保持通报*, 1989, 9(3): 45-49.
- [9] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科学技术出版社, 1999: 271-272.
- [10] 周礼恺. 土壤酶学. 北京: 科技出版社, 1987: 275-276.
- [11] David P J, Sara G, Bray B. Glomalin extraction and measurement. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(3): 728-739.
- [12] 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(1): 158-161.

- [13] Zhao J L, He X L. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the clonal plants in Mu Us sandland of China. *Progress in Natural Science*, 2007, 17(11): 1296-1302.
- [14] Gerdemann J W, Nicolson T H. Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*, 1963, 46(2): 235-244.
- [15] Brundrett M, Kendrick B. The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants II. Structural aspects of morphology. *New Phytologist*, 1990, 114(3): 469-479.
- [16] 贺学礼, 刘雪伟, 李英鹏. 沙坡头地区沙冬青 AM 真菌的时空分布. *生态学报*, 2010, 30(2): 370-376.
- [17] 盛敏, 唐明, 张峰峰, 黄艳辉. 土壤因子对甘肃、宁夏和内蒙古盐碱土中 AM 真菌的影响. *生物多样性*, 2011, 19(1): 85-92.
- [18] Rillig M C, Allen M F. What is the role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant-to-ecosystem responses to elevated atmospheric CO₂. *Mycorrhiza*, 1999, 9(1): 1-8.
- [19] 贺学礼, 杨静, 赵丽莉. 荒漠沙柳根围 AM 真菌的空间分布. *生态学报*, 2011, 31(8): 2159-2168.
- [20] Hamel C. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on N and P cycling in the root zone. *Canadian Journal of Soil Science*, 2004, 84(4): 383-395.
- [21] Panwar J, Tarafdar J C. Arbuscular mycorrhizal fungal dynamics under *Mitragyna parvifolia* (Roxb.) Korth. in Thar Desert. *Applied Soil Ecology*, 2006, 34(2/3): 200-208.
- [22] Hodge A, Helgason T, Fitter A H. Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 2010, 3(4): 267-273.
- [23] Jalonen R, Nygren P, Sierra J. Transfer of nitrogen from a tropical legume tree to an associated fodder grass via root exudation and common mycelial networks. *Plant, Cell and Environment*, 2009, 32(10): 1366-1376.
- [24] Bai C M, He X L, Tang H L, Shan B Q, Zhao L L. 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.
- [25] 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.
- [26] 郭良栋, 田春杰. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 158-171.
- [27] 冯欣欣, 唐明, 龚明贵, 余红霞. 黄土高原狼牙刺丛枝菌根与球囊霉素的分布. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2011, 39(6): 96-102.
- [28] 王诚煜, 冯海艳, 杨忠芳, 夏学齐, 余涛, 李森, 江丽珍. 内蒙古中北部球囊霉素相关土壤蛋白的分布及其环境影响. *干旱区研究*, 2013, 30(1): 22-28.