

DOI: 10.5846/stxb201503300609

郭清华, 胡从从, 贺学礼, 王晓乾, 常 辉, 陈严严. 蒙古沙冬青伴生植物 AM 真菌的空间分布. 生态学报, 2016, 36(18): - .

Guo Q H, Hu C C, He X L, Wang X Q, Chang H, Chen Y Y. Exploration of the spatial distribution of AM fungi in the rhizospheres of *Ammopiptanthus mongolicus*-associated plants. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(18): - .

蒙古沙冬青伴生植物 AM 真菌的空间分布

郭清华, 胡从从, 贺学礼*, 王晓乾, 常 辉, 陈严严

河北大学生命科学学院, 保定 071002

摘要:进一步探究荒漠植物与 AM(arbuscular mycorrhiza)真菌共生关系及其生态适应性,为以蒙古沙冬青为建群种适生区的植被恢复与生态改良提供依据。于 2013 年 6 月在内蒙古荒漠带选取以蒙古沙冬青为建群种的 3 个样地乌海、磴口和阿拉善,从每个样地选择 2 种主要伴生植物,按 0—10、10—20、20—30、30—40、40—50 cm 共 5 个土层采集土样和根样,研究了蒙古沙冬青伴生植物 AM 真菌空间分布及其与土壤因子的关系。从梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)、柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)和蒙古扁桃(*Amygdalus mongolica*)4 种伴生植物根围土壤共分离鉴定 4 属 25 种 AM 真菌,其中球囊霉属(*Glomus*)14 种,无梗囊霉属(*Acaulospora*)7 种,管柄囊霉属(*Funnelformis*)3 种,盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)1 种,优势菌种为网状球囊霉(*Glomus reticulatum*),AM 真菌种属分布具有不平衡性和地域性。4 种伴生植物根系均能与 AM 真菌形成 I-型(intermediate type)丛枝菌根,其共生程度和定殖规律具有明显空间异质性。AM 真菌种数随土层深度增加而下降。AM 真菌最大定殖率在 10—30 cm 土层,最大孢子密度在 10—20 cm 土层。相关性分析表明,AM 真菌菌丝与土壤有机 C 极显著正相关($P < 0.01$),与易提取球囊霉素(EEG)显著负相关($P < 0.05$);孢子密度与有机 C、碱性磷酸酶极显著负相关($P < 0.01$),与碱解 N 极显著正相关($P < 0.01$)。主成分分析表明,土壤有效 P、酸性磷酸酶、碱性磷酸酶和总球囊霉素(TEG)等土壤因子能综合反映内蒙古荒漠带营养状况。TEG 和 EEG 平均含量分别为 4.76 mg/g 和 1.62 mg/g,占土壤有机 C 平均含量为 61.26%和 20.8%,说明在贫瘠荒漠环境中球囊霉素是土壤有机碳库重要来源和组成部分。

关键词:AM 真菌;空间分布;蒙古沙冬青伴生植物;内蒙古荒漠带

Exploration of the spatial distribution of AM fungi in the rhizospheres of *Ammopiptanthus mongolicus*-associated plants

GUO Qinghua, HU Congcong, HE Xueli*, WANG Xiaolian, CHANG Hui, CHEN Yanyan

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

Abstract: *Ammopiptanthus mongolicus* (Leguminosae) is the only endangered broadleaf evergreen shrub endemic to the deserts of northwest China, and plays a number of vital roles. *A. mongolicus* and its associated plants undergo competition inhibition and cooperative evolution, and are thought to be the ideal plants for use in the improvement of arid desert areas and the prevention of desertification. In this study, the symbiotic relationship between these desert plants and AM fungi was explored, along with their ecological adaptations, in order to establish a basis for vegetative restoration and ecological improvement projects involving the planting of *Ammopiptanthus mongolicus*. In order to elucidate the activity and ecological distribution of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the desert ecosystem of northwest China, this study investigated the ecological distribution of AM fungi, and their symbioses with *A. mongolicus*-associated plants. We collected soil and root samples from three different sites in Dengkou, Wuhai, and Alxa, and selected two dominant *A. mongolicus*-associated plants from each site in the Inner Mongolian desert, in June 2013. Soil and root samples from under *A. mongolicus* -

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31170488)

收稿日期:2015-03-30; 网络出版日期:2015-00-00

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

associated plants were collected at each site, at five depths in the soil profile: 0—10, 10—20, 20—30, 30—40, and 40—50 cm, and two dominant species of *A. mongolicus*-associated plants were collected at each site. The distribution of the AM fungi was found to be spatially heterogeneous and strongly influenced by soil characteristics. A total of 25 AM fungal species belonging to 4 genera were isolated from the soil under four *A. mongolicus*-associated plants: *Haloxylon ammodendron*, *Artemisia ordosica*, *Caragana korshinskii*, and *Amygdalus mongolica*. Of these fungi, 14 species belong to *Glomus*, 7 to *Acaulospora*, 3 to *Funnelformis*, and 1 to *Scutellospora*. *Glomus reticulatum* was the dominant fungal species, and its distribution was found to be spatially heterogeneous. Strong, spatially heterogeneous symbiotic relationships were formed between the *A. mongolicus*-associated plants and the AM fungi. The highest density of fungal hyphae and vesicles was found in the 10—30 cm soil layer, and the highest spore density was found in 10—20 cm soil layer. The number of AM fungal species decreased as soil depth increased. This might be due to the lower organic content and oxygen availability found in deeper soil layers, because fungi are sensitive to oxygen deprivation. Hyphal colonization was positively correlated with organic C ($P < 0.01$) and negatively correlated with easily extractable glomalin (EEG) ($P < 0.05$). Spore density was negatively correlated with organic C and alkaline phosphatase ($P < 0.01$), and positively correlated with available N ($P < 0.01$). Principal component analysis showed that available P, acid phosphatase, alkaline phosphatase, and total extractable glomalin (TEG) can be used to determine the nutritional status of the soil of the Inner Mongolian desert. The average TEG and EEG content of the soil was 4.76 and 1.62 mg/g, and accounted for 61.26% and 20.8% of soil organic carbon, respectively. This result indicated that glomalin was the main source of soil organic C in the Inner Mongolian desert. By comparing these results with the results of previous studies, it was determined that the total colonization and spore density of *A. mongolicus* is higher than that of its associated plants, which demonstrates that the AM symbiont facilitates the adaptation of *A. mongolicus* to this extreme desert environment. This study provides a basis for the effective use of AM fungal resources to promote the growth of host plants, and thus facilitate the vegetative restoration of desert areas.

Key Words: AM fungi; spatial distribution; *Ammopiptanthus mongolicus*-associated plants; Inner Mongolian desert zones

我国西北荒漠带气候条件恶劣,使得该地区植被稀疏,植物种类组成与群落结构简单。蒙古沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)作为西北荒漠地区独有的旱生常绿豆科阔叶灌木,是砾质及沙砾质荒漠化草原的建群种,也是第三纪孑遗物种,具有古老的生长史和发展史^[1]。蒙古沙冬青及其伴生植物相伴而生,既有竞争抑制,又有协同进化,其根系发达,具有耐寒、抗旱等特点,是防风固沙的理想树种。

AM(arbuscular mycorrhiza)真菌广泛存在于自然生态系统中,能与绝大多数维管植物根系形成互惠共生体^[2]。AM真菌在植物矿质营养、水分吸收和生物间相互作用等方面发挥着重要作用^[3],而土壤因子对AM真菌空间分布、侵染能力、孢子密度有重要影响^[4]。目前,荒漠生境中已发现7属89种AM真菌,其中球囊霉属(*Glomus*)和无梗囊霉属(*Acaulospora*)真菌占全部真菌80%以上,是荒漠生态系统优势类群^[5]。栾丰刚研究发现,建群种为硬枝碱蓬(*Suaeda rigida*)适生区的伴生植物受到AM真菌不同程度侵染,这些伴生植物对AM真菌具有较高的依赖性^[6]。Shukla^[7]研究认为土层深度是影响AM真菌分布的主要因素,各土层间AM真菌种属分布有一定差异。

本试验在内蒙古荒漠带选取样地,通过野外采样和室内分析,研究蒙古沙冬青群落中伴生植物AM真菌定殖结构、生态分布及其与土壤因子的关系,以便阐明蒙古沙冬青伴生植物与AM真菌共生关系,为充分利用AM真菌资源和生物技术促进荒漠植被恢复和生态改良提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料

于2013年6月在内蒙古荒漠带选取以蒙古沙冬青为建群种的3个样地乌海、磴口和阿拉善。从每个样

地选择 2 种主要伴生植物,每个伴生植物随机选取 4 株长势良好的植株,在距植株根颈部 0—30 cm 范围内去其枯枝落叶层,按 0—10、10—20、20—30、30—40、40—50 cm 共 5 个土层采集土样和根样,将其装入隔热性能良好的塑料袋密封编号,记录采样地基本概况(表 1)。样品带回实验室,阴干后 4 ℃ 冷藏。部分土样过 2 mm 筛,用于土壤因子和 AM 真菌孢子密度测定;收集根样并切成 1 cm 根段,用于 AM 真菌定殖结构和定殖率观测。

表 1 内蒙古荒漠带各采样点伴生植物种类及样地概况
Table 1 Associated plant species and sampling sites in Inner Mongolia desert zone

样地 Sampling sites		伴生植物种类 Associated plant species	海拔/m Elevation	经纬度 Latitude and longitude	土壤类型 oil types
磴口	冬青滩	梭梭	1041	40°28'N,106°23'E	平坦沙地
Deng kou	沙林中心	油蒿	1057	40°23'N,106°44'E	
乌海	摩尔沟	柠条锦鸡儿	1141	39°45'N,106°51'E	
Wuhai	后摩尔沟	蒙古扁桃	1160	39°43'N,106°52'E	洪水冲击沟滩
阿拉善	扎罕乌苏	柠条锦鸡儿	1544	38°53'N,105°41'E	
Alxa	库勒图	油蒿	1158	38°59'N,106°51'E	

1.2 研究方法

1.2.1 AM 真菌分离鉴定

从每份土样中称取 20 g 风干土,用湿筛倾析-蔗糖离心法^[8]分离 AM 真菌孢子,在体视显微镜下观察记录孢子数量即孢子密度。将孢子置于浮载剂(水、乳酸等)中压片处理,光镜观察孢子大小、形态、颜色、表面纹饰、孢壁结构、连孢菌丝、内含物等特征并拍照。根据 Schenck^[9]“VA 菌根鉴定手册”和国际 AM 真菌保藏中心(INVAM)在 <http://invam.caf.wvu.edu> 上提供的最新分类描述及图片进行种属鉴定。

1.2.2 菌根定殖率测定

按 Phillips 和 Hayman 等的方法^[10]测定 AM 真菌侵染率。随机选取 30 条 1 cm 长根段用蒸馏水洗净,放于试管中,加入 10% KOH 处理,100 ℃ 水浴加热 1 h 至透明,于 90 ℃ 水浴中加热 0.5 h 并用酸性品红染色,再用乳酸脱色液脱色、制片,用 OLYMPUS BX53 显微镜观察菌根形态结构并拍照,计算 AM 真菌定殖率和定殖强度。

$$\text{AM 真菌定殖率}\% = (\text{侵染根段数} / \text{总根数}) \times 100\%$$

$$\text{AM 真菌定殖强度}\% = (\text{侵染根段长度} / \text{侵染根段总长度}) \times 100\%$$

1.2.3 土壤因子测定

土壤有机 C 用马弗炉烘干法;碱解 N 用碱解扩散法;有效 P 用碳酸氢钠-钼锑抗比色法^[11];酸性磷酸酶和碱性磷酸酶用改进的 Brimner 和 Tabatabai 方法^[12]测定。球囊霉素分易提取球囊霉素和总球囊霉素,分别按 Wright^[13]和 David^[14]等方法测定,称取 1 g 风干土于试管中,加入柠檬酸钠浸提剂,通过高压浸提、再提取上清液离心、用考马斯亮蓝显色,绘制标准曲线,求出球囊霉素含量。

1.2.4 数据统计

试验结果经 Excel 处理后,用 SPSS19.0 软件对 AM 真菌孢子密度、菌根侵染状况和土壤理化性质进行统计分析。

2 结果与分析

2.11 AM 真菌种属构成

本试验从 3 个样地共分离鉴定 4 属 25 种 AM 真菌,其中球囊霉属(*Glomus*) 14 种,无梗囊霉属(*Acaulospora*) 7 种,管柄囊霉属(*Funnelformis*) 3 种,盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*) 1 种,球囊霉属和无梗囊霉属

在样地均有分布。其中网状球囊霉是样地共同优势种,黑球囊霉、粘质球囊霉、聚集球囊霉、光壁无梗囊霉是样地共有种,斑点球囊霉只出现在乌海,美丽盾巨孢囊霉出现在乌海和阿拉善。4 种伴生植物中,柠条锦鸡儿根围土壤 AM 真菌种类最多,梭梭、油蒿次之,蒙古扁桃 AM 真菌种类最少。

3 个样地中,AM 真菌种数随土层深度增加而下降,优势种种数及所占比例显著下降,其中网状球囊霉、聚集球囊霉、沙荒球囊霉和细凹无梗囊霉为不同土层共同优势种。同时,不同土层 AM 真菌共有种所占比例随土层增加趋于下降。斑点球囊霉只出现在 10—20 cm 土层,美丽盾巨孢囊霉只出现在 0—10 cm 土层(表 2)。

表 2 不同土层 AM 真菌分布
Table 2 Distribution of AM fungi in different soil layers

AM 真菌 AM fungi	土层 Soil layer/cm				
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50
	^a 4 (23)	^a 4 (23)	^a 4 (20)	^a 3 (17)	^a 3 (14)
双网无梗囊霉 <i>A. bireticulata</i>	+	+ *	+	+	
凹坑无梗囊霉 <i>A. excavata</i>	+	+	+ *	+	+
孔窝无梗囊霉 <i>A. foveata</i>	+	+	+		
詹氏无梗囊霉 <i>A. gerdemannii</i>	+	+	+ *	+	+
光壁无梗囊霉 <i>A. laevis</i>	+ *	+	+	+	
瑞士无梗囊霉 <i>A. rehmi</i>	+	+			
细凹无梗囊霉 <i>A. scrobiculata</i>	+ *	+ *	+ *	+ *	+ *
聚丛球囊霉 <i>G. aggregatum</i>	+ *	+ *	+		
近明球囊霉 <i>G. claroides</i>	+ *	+ *	+ *	+ *	+
明球囊霉 <i>G. clarum</i>	+ *	+ *	+ *	+ *	+
帚状球囊霉 <i>G. coremioides</i>	+	+	+		+
沙荒球囊霉 <i>G. deserticola</i>	+ *	+ *	+ *	+ *	+ *
集球囊霉 <i>G. fasciculatum</i>	+ *	+	+	+	+ *
聚集球囊霉 <i>G. glomerulatum</i>	+ *	+ *	+ *	+ *	+ *
斑点球囊霉 <i>G. maculosum</i>		+			
宽柄球囊霉 <i>G. magnicaule</i>	+	+	+ *	+	+
黑球囊霉 <i>G. melanosporum</i>	+ *	+	+	+	+
网状球囊霉 <i>G. reticulatum</i>	+ *	+ *	+ *	+ *	+ *
阴性球囊霉 <i>G. tenebrosum</i>	+	+	+	+ *	
地表球囊霉 <i>G. versiforme</i>	+	+ *	+	+	+
粘质球囊霉 <i>G. viscosum</i>	+ *	+ *			
缩管柄囊霉 <i>F. constrictum</i>				+	+
地管柄囊霉 <i>F. geosporum</i>	+	+	+		
摩西管柄囊霉 <i>F. mosseae</i>	+ *	+ *	+	+	
美丽盾巨孢囊霉 <i>Scu. calospora</i>	+				

a 属(种)数;+ 表示某 AM 真菌在该土层出现;* 优势种

2.2 菌根共生结构和类型

蒙古沙冬青伴生植物根系均能被 AM 真菌侵染形成典型的 I-型(Intermediate type)丛枝菌根。菌丝在宿主皮层细胞间隙形成胞间菌丝,多为无隔菌丝,有的呈直线状(图 1:1、2),有的聚集成束(图 1:3),有的高度缠绕(图 1:4),偶见有隔菌丝(图 1:5、6);或在细胞内形成胞内菌丝圈(图 1:7)。菌丝顶端膨大形成大小不等形态多样的泡囊,多为圆形(图 1:8)、椭圆形(图 1:9),不规则形(图 1:10),有的泡囊甚至聚集成串(图 1:11),有的泡囊中有内含物(图 1:12)。圆形泡囊在 4 种伴生植物根系中所占比例最大,但椭圆形泡囊在梭梭中较多,不规则泡囊在蒙古扁桃中较多,聚集成串的泡囊仅在油蒿中出现。不同宿主植物泡囊密集程度不同,柠条锦鸡儿> 油蒿> 梭梭> 蒙古扁桃。

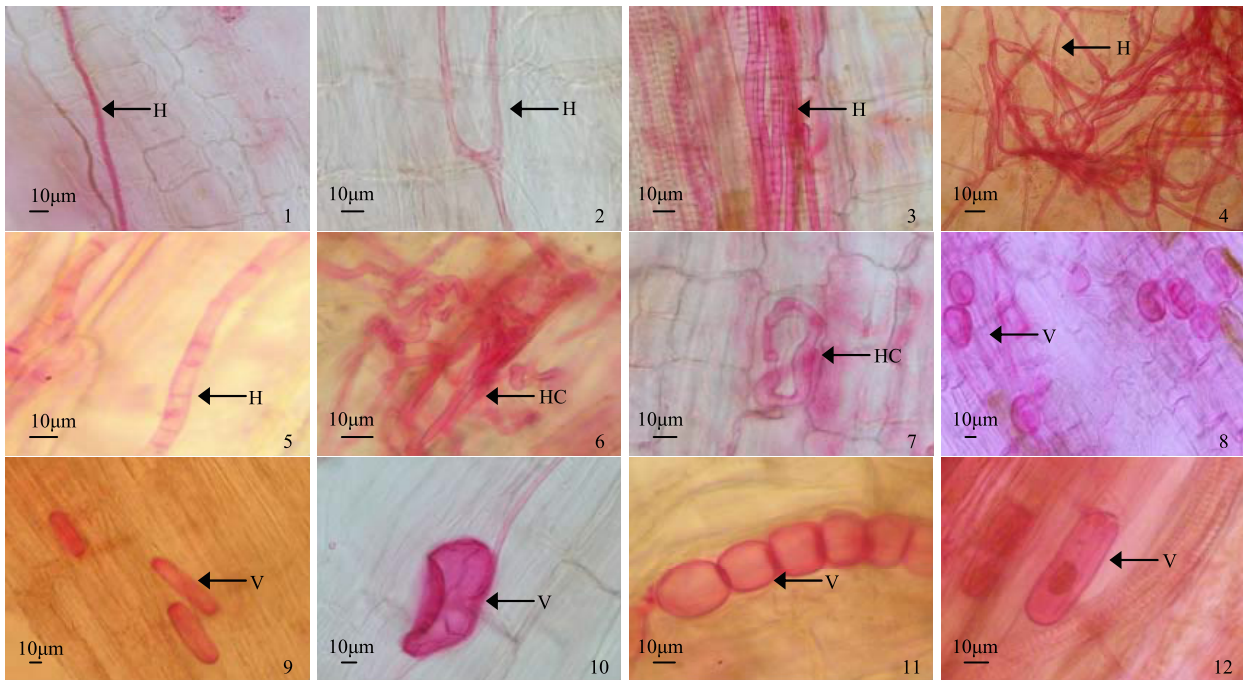


图 1 伴生植物 AM 真菌共生结构特征

Fig.1 AM symbiotic structures of four associated plants

1,2,3. 直线菌丝 H(Hypha);4. 缠绕菌丝 H(Hypha);5. 有隔菌丝 H(Hypha);6. 胞内有隔菌丝圈 H(Hypha);7. 胞内菌丝圈 HC(Hypha Coil);8. 柠条锦鸡儿孢囊 V(Vesicle);9. 梭梭孢囊 V(Vesicle);10. 蒙古扁桃孢囊 V(Vesicle);11. 油蒿孢囊 V(Vesicle);12. 孢囊 V(Vesicle 有内含物)

2.3 AM 真菌空间分布

由图 2 可知,同一样地不同土层,磴口梭梭和阿拉善柠条锦鸡儿菌丝定殖率最大值均在 10—20 cm 土层,而 2 个样地油蒿菌丝定殖率最大值在 20—30 cm 土层,并随土层加深先升后降;乌海柠条锦鸡儿和蒙古扁桃菌丝定殖率先降后升,最大值均在 20—30 cm 土层。不同样地同一土层,磴口 0—20 cm 土层油蒿菌丝定殖率显著低于其他样地。总定殖率与菌丝定殖率变化规律一致。

同一样地不同土层,磴口梭梭孢囊定殖率最大值在 10—20 cm 土层,油蒿孢囊定殖率先升后降,最大值在 20—30 cm 土层;乌海柠条锦鸡儿定殖率最大值在 20—30 cm 土层(除 30—40 cm 土层),蒙古扁桃孢囊定殖率最大值在 20—30 cm 土层;阿拉善柠条锦鸡儿和油蒿孢囊定殖率波动明显,柠条锦鸡儿孢囊定殖率最大值在 10—20 cm 土层,且 10—50 cm 土层显著高于 0—10 cm 土层,油蒿孢囊定殖率最大值在 10—20 cm 土层,并随土层加深先升后降(除 30—40 cm 土层)。不同样地同一土层,乌海 2 种伴生植物孢囊定殖率显著低于其他样地。

同一样地不同土层,磴口梭梭定殖强度先降后升,最大值在 0—10 cm 土层,而油蒿定殖强度逐渐下降(除 40—50 cm 土层)最大值在 20—30 cm 土层;乌海柠条锦鸡儿和蒙古扁桃定殖强度最大值在 20—30 cm 土层;而阿拉善柠条锦鸡儿和油蒿定殖强度变化不明显。不同样地同一土层,乌海定殖强度低于其他样地。

同一样地不同土层,孢子密度变化规律均先升后降,最大值均在 10—20 cm 土层。不同样地同一土层,阿拉善孢子密度显著高于磴口和阿拉善。

2.4 土壤因子空间分布

3 个样地土壤有机 C 最大值均在 0—10 cm 土层,磴口梭梭有机 C 逐渐下降(除 30—40 cm 土层),油蒿有机 C 也逐渐下降(除 20—30 cm 土层);乌海和阿拉善柠条锦鸡儿有机 C 均随土层增加先降后升,而乌海蒙古扁桃有机 C 先降后升再降,阿拉善油蒿有机 C 逐渐降低。不同样地同一土层,乌海土壤有机 C 含量均高于磴

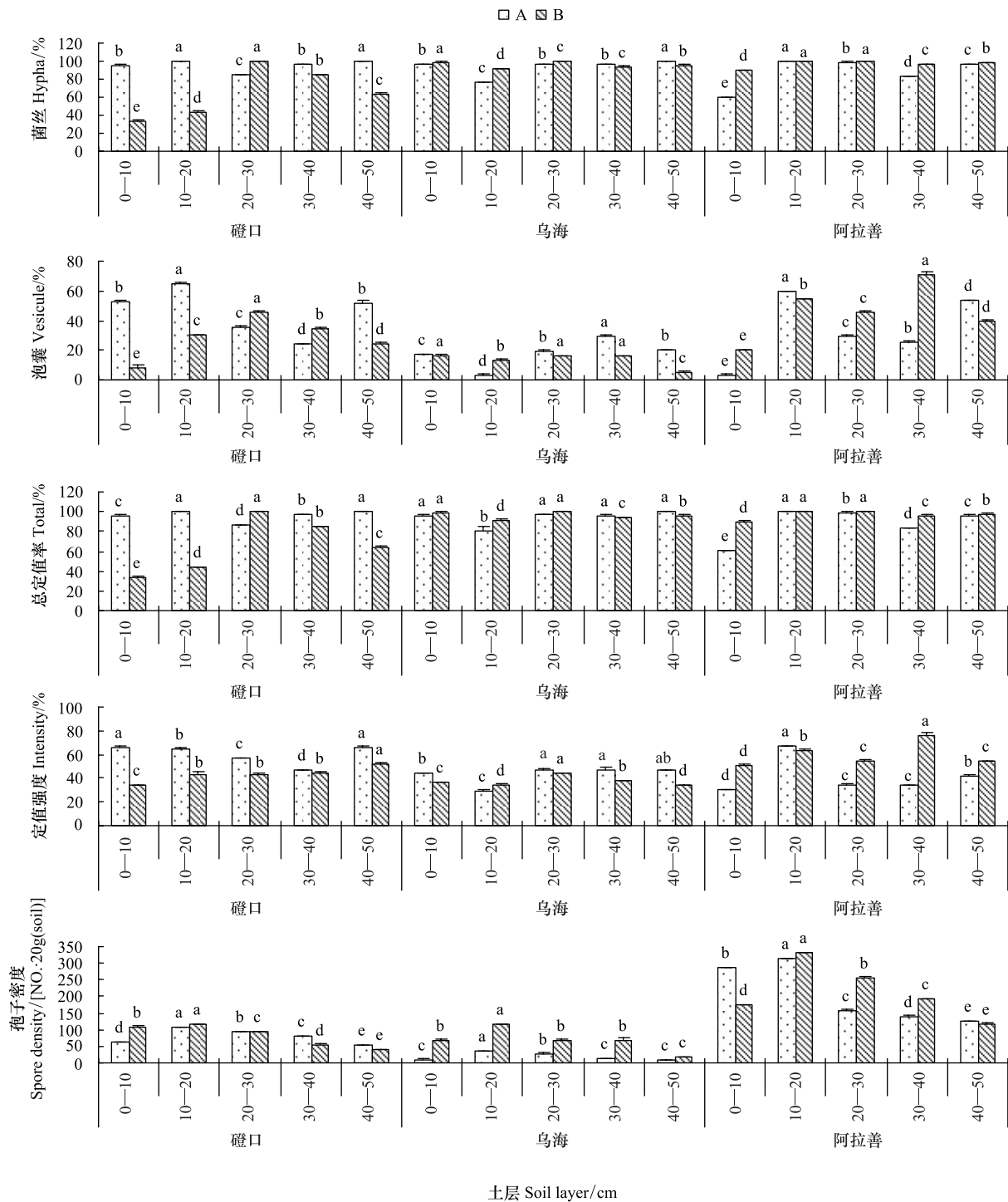


图2 伴生植物 AM 真菌空间分布

Fig.2 The spatial distribution of AM fungi from associated plants

横坐标代表土层 (cm), 不同小写字母表示同一样地同种植物不同土层间差异显著 ($P < 0.05$); 其中 A 表示梭梭 (磴口)、柠条锦鸡儿 (乌海)、柠条锦鸡儿 (阿拉善); B 表示油蒿 (磴口)、蒙古扁桃 (乌海)、油蒿 (阿拉善)

口和阿拉善 (图 3)。

同一样地不同土层, 磴口梭梭碱解 N 先升后降, 最大值在 20—30 cm 土层 (除 30—40 cm 土层), 而油蒿碱解 N 逐渐下降, 最大值在 0—10 cm 土层; 乌海 2 种伴生植物在各土层无显著差异。阿拉善柠条锦鸡儿碱解 N 逐渐降低, 最大值在 0—10 cm 土层, 而油蒿先升后降, 最大值在 20—30 cm 土层。不同样地同一土层, 阿拉善

柠条锦鸡儿碱解 N 最高,乌海蒙古扁桃碱解 N 最低。

3 个样地土壤有效 P 最大值均在 0—10 cm 土层。磴口梭梭、乌海蒙古扁桃和阿拉善伴生植物有效 P 均逐渐降低,其他伴生植物有效 P 变化无规律。土壤有效 P 在不同样地间无显著差异。

同一样地不同土层,磴口梭梭酸性磷酸酶随土层加深逐渐降低,最大值在 0—10 cm 土层,而油蒿酸性磷酸酶先升后降,最大值在 20—30 cm 土层;乌海和阿拉善伴生植物酸性磷酸酶最大值均在 0—10 cm 土层,且均先降后升。不同样地同一土层,磴口 0—10 cm 土层梭梭酸性磷酸酶显著低于其他样地。

3 个样地碱性磷酸酶最大值均在 0—10 cm 土层并随土层增加逐渐呈下降趋势,除部分土层。阿拉善柠条锦鸡儿和油蒿碱性磷酸酶在 0—10 cm 土层显著高于 10—50 cm 土层。不同样地同一土层,阿拉善 0—10 cm 土层碱性磷酸酶显著高于其他样地。

同一样地不同土层,总球囊霉素在土层间无显著差异。不同样地同一土层,乌海蒙古扁桃和阿拉善柠条锦鸡儿总球囊霉素显著高于其他样地伴生植物。

同一样地不同土层,磴口梭梭和乌海油蒿易提取球囊霉素逐渐降低,乌海和阿拉善柠条锦鸡儿易提取球囊霉素先降后升,但最大值均在 0—10 cm 土层,而磴口油蒿易提取球囊霉素最大值在 20—30 cm 土层,阿拉善油蒿易提取球囊霉最大值在 10—20 cm 土层。不同样地同一土层,阿拉善柠条锦鸡儿易提取球囊霉素显著高于其他样地。

2.5 AM 真菌与土壤因子相关性分析

相关性分析如表 3 可知,菌丝与土壤有机 C 极显著正相关,与 EEG 显著负相关。泡囊与有机 C、碱解 N、有效 P 和 TEG 极显著负相关,与碱性磷酸酶显著负相关,与孢子密度极显著正相关。总定殖率与有机 C 极显著正相关,与 EEG 显著负相关。定殖强度与有机 C、碱解 N、TEG 极显著负相关,与孢子密度极显著正相关。孢子密度与有机 C、碱性磷酸酶极显著负相关,与碱解 N 极显著正相关。

表 3 AM 真菌与土壤因子相关性分析
Table 3 Relativity analysis between AM fungi and soil factors

项目 Item	菌丝 Hypha	泡囊 Vesicule	总定值率 Total	定值强度 Intensity	孢子密度 Spore density
有机 C Organic carbon	0.294 **	-0.411 **	0.307 **	-0.375 **	-0.328 **
碱解 N Available N	-0.102	-0.312 **	-0.115	-0.448 **	0.477 **
有效 P Available P	0.067	-0.329 **	0.076	-0.142	-0.186
酸性磷酸酶 Acid phosphatase	0.115	-0.082	0.120	-0.090	0.039
碱性磷酸酶 Alkalin phosphatase	-0.136	-0.250 *	-0.138	0.207	-0.353 **
总球囊霉素 TEG Total extractable glomain	0.165	-0.336 **	0.165	-0.470 **	0.137
易提取球囊霉素 EEG Easily extractable glomain	-0.210 *	-0.058	-0.210 *	-0.156	0.206
孢子密度 Spore density	-0.025	0.386 **	-0.040	0.290 **	1

* 表示两者在 $P<0.05$ 水平上有显著相关性; ** 表示两者在 $P<0.01$ 水平上有极显著相关性

2.6 土壤因子主成分分析

土壤因子主成分分析是采取一种降维方法,提取出彼此之间互不相关的几个综合因子进行描述,使得这些综合因子尽可能代表原来因子信息量。本试验对 7 个土壤因子进行主成分分析,根据相关矩阵特征值大于 1,方差积累贡献率大于 75%的原则,选出 3 个主成分。分析结果如表 4,入选的 3 个主成分方差累计贡献率为 76.063%,能基本反映全部土壤因子的指标信息。第一主成分中,有效 P、酸性磷酸酶、碱性磷酸酶和 TEG 载荷较大(权重在 0.623—0.769),第二主成分中,碱解 N 和 TEG 载荷较大(权重在 0.613—0.767),第三主成分中,有机 C 载荷较大(权重为 0.762)。第一主成分所占信息量达 39.414%,所以有效 P、酸性磷酸酶、碱性磷

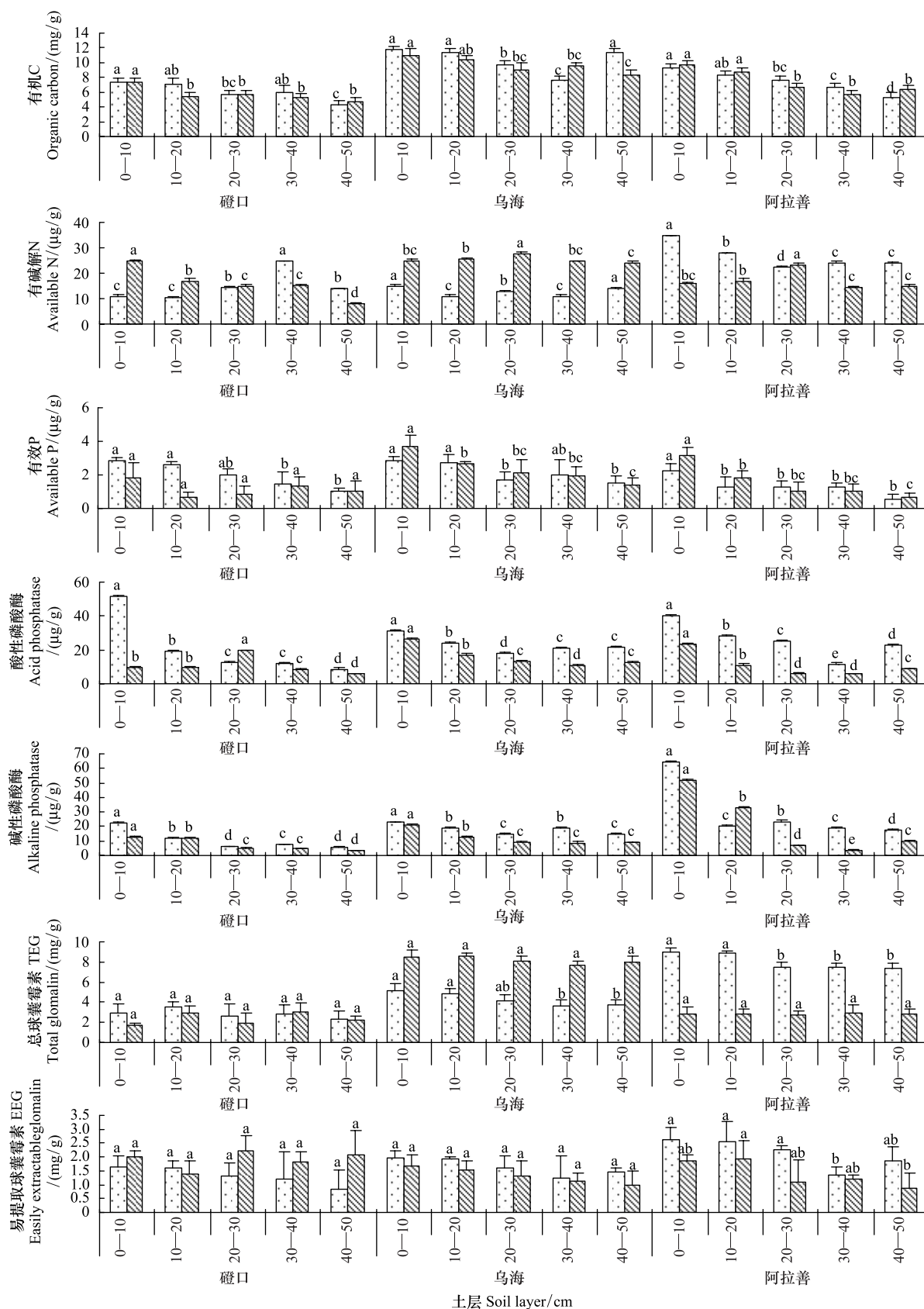


图3 伴生植物根围土壤因子空间分布

Fig.3 The spatial distribution of soil factors in the rhizosphere of associated plants

酸酶和总球囊霉素 (TEG) 能综合反映内蒙古荒漠带主要土壤因子。

表 4 主成分载荷矩阵、特征值和贡献率
Table 4 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	0.468	0.026	0.762
碱解 N Available N	0.499	0.767	-0.248
有效 P Available P	0.623	-0.404	0.383
酸性磷酸酶 Acid phosphatase	0.752	-0.386	-0.129
碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase	0.769	-0.201	-0.260
总球囊霉素 TEG Total extractable glomalin	0.700	0.613	0.140
易提取球囊霉素 EEG Easily extractable glomalin	0.505	-0.254	-0.539
特征值 (λ) Eigenvalue	2.759	1.382	1.183
贡献率 Contribution rate/%	39.414	19.743	16.906

3 讨论

3.1 AM 真菌和伴生植物共生关系及其空间异质性

本试验共分离鉴定 4 属 25 种 AM 真菌,其中网状球囊霉是 3 个样地共同优势种,黑球囊霉、粘质球囊霉、聚集球囊霉、光壁无梗囊霉是各样地共有种,说明这些 AM 真菌种类适应性强。斑点球囊霉仅出现在乌海,美丽巨盾囊霉出现在乌海和阿拉善。这些与张美庆^[15]研究结果相同,认为不同种属 AM 真菌对生态环境适应性不同,AM 真菌种属分布具有不均衡性和地域性。本试验中,AM 真菌种数随土层深度增加而下降。一些研究者认为,这可能是由于深层土壤有机质减少且通气性差,土壤真菌对低氧条件特别敏感的缘故^[7]。

伴生植物菌根共生结构,既有直线状胞间菌丝,又有胞内菌丝圈,以及大小不等、形态各异的泡囊,其中不同宿主泡囊密集程度差异明显。Smith 等研究认为,植物科属分布差异是影响菌根结构类型的主要原因,不同植物科属分布的差异导致根细胞形态结构以及细胞间隙大小不同,可能是 AM 真菌侵染行为产生差异的基础^[16]。

蒙古沙冬青 4 种伴生植物 AM 真菌总定殖率达 89%,孢子平均密度为 5 个/20 g,说明蒙古沙冬青伴生植物与 AM 真菌能够形成良好共生关系,而丛枝菌根的形成可能是伴生植物适应恶劣环境的有效对策。AM 真菌总定殖率和孢子密度在 4 种伴生植物根中变化规律大致相同,即泡囊与菌丝定殖率最大值均集中在 10—30 cm,最大孢子密度在 10—20 cm 土层,产生这种现象并非偶然。这可能是由于 AM 真菌为好气性真菌,在 0—30 cm 浅土层内土壤养分、湿度和通气量适宜,这些土壤条件对泡囊和菌丝形成有促进作用,利于丛枝菌根形成^[2];菌丝和泡囊具有营养储存和繁殖功能,对丛枝菌根形成有重要意义^[17]。有研究表明,AM 真菌最高定殖率经常伴随较大孢子密度^[18],而另些研究结果则相反^[19],本试验结果证实后者的观点,说明孢子密度与定殖率之间并无严格的相关性。可能存在以下原因:第一,根外孢子的形成与 AM 真菌孢子萌发、产孢特性和与宿主植物根系形成共生程度有关^[20];第二,相邻植物间根系经常交错生长,因而宿主根围孢子可能来自其他植物^[21],从而导致孢子密度与定殖状况并不一致。

本试验中,阿拉善 2 种伴生植物 AM 真菌孢子密度明显高于其他样地,这与孢子密度随海拔高度增加而逐渐降低的结论不一致^[20],可能由于各样地的纬度和海拔高度不同,以及由此造成的温度、降水等气候条件差异的影响,使得 AM 真菌分布具有明显地域性^[22]。梭梭和柠条锦鸡儿 AM 真菌定殖率最大值通常在 10—20 cm 土层,而油蒿 AM 真菌定殖率最大值在 20—30 cm 土层,其可能与伴生植物的根系结构特征有关。油蒿侧根发达,粗细均匀且密集成簇;其他伴生植物主根发达,但侧根不密集且根较粗。油蒿的根有可能在 20—30 cm 土层分布较密集,从而使 AM 真菌定殖率在该土层较高。

3.2 AM 真菌与土壤因子的关系

研究表明,AM 真菌空间分布与土壤因子密切相关。相关性分析发现,孢子密度与土壤有机 C 极显著负相关,与碱解 N 极显著正相关,与前人研究结果一致。刘润进等研究表明,土壤养分含量过高时,不利于 AM 真菌生长发育,超过它所能承受的域值后,AM 真菌数量呈下降趋势^[23]。AM 真菌侵染宿主植物后,能够吸收一定量无机氮,这些无机氮对 AM 真菌孢子繁殖具有促进作用^[24]。菌丝定殖率与土壤有机 C 显著正相关。本试验中,土壤有机 C 最大值均在 0—10 cm 土层,可能是因为土壤表层积累有枯枝落叶和腐殖质等,有机 C 的提高对 AM 真菌侵染具有一定促进作用^[25]。同时,AM 真菌侵染植物后可在短时间内提高土壤有机 C 含量,改善土壤结构,是宿主植物与根围环境之间的通道,三者相互联系、相互影响^[26]。

本试验中,TEG 和 EEG 占土壤有机 C 平均含量为 61.26% 和 20.8%,说明球囊霉素是土壤有机碳库重要来源和组成部分^[27]。球囊霉素是 AM 真菌随宿主根系生长分泌产生的一类具有一定黏附力的糖蛋白,随菌丝壁和孢子降解释放到土壤中^[13]。球囊霉素的黏附力有利于土壤结构稳定,是 AM 真菌对植物生境的调整与适应,是微生物活动的一种积极应答机制^[28],从而增强土壤肥力,促进植物生长。

本试验共分离鉴定出 4 属 25 种 AM 真菌,与王晓乾等在蒙古沙冬青根围^[29]分离鉴定的 5 属 25 种 AM 真菌相近,且阿拉善样地蒙古沙冬青 AM 真菌孢子密度也高于磴口和乌海样地,说明 AM 真菌分布具有一定的地域性。通过前人试验结果可知,蒙古沙冬青 AM 真菌定殖率和平均孢子密度均高于伴生植物,说明丛枝菌根共生体的形成更有利于蒙古沙冬青适应极端荒漠环境。

综上所述,蒙古沙冬青及其伴生植物与 AM 真菌均能形成良好共生关系,AM 真菌分布和定殖具有明显空间异质性,并与宿主植物和土壤因子密切相关。基于植物与 AM 真菌共生关系,筛选优良抗逆菌种,利用菌根生物技术促进荒漠植物生长和植被恢复有重要科学意义和应用价值。

参考文献 (References):

- [1] 王庆锁,李勇,张灵芝. 珍稀濒危植物沙冬青研究概况. 生物多样性, 1995, 3(3): 153-156.
- [2] 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.
- [3] Rillig M C. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. Ecology Letters, 2004, 7(8): 740-754.
- [4] 盖京苹,刘润进. 土壤因子对野生植物 AM 真菌的影响. 应用生态学报, 2003, 14(3): 470-472.
- [5] 贺学礼,陈杰,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.
- [6] 栾丰刚,张海燕,杨赵平,张莉莉. 硬枝碱蓬适生区的 AM 真菌孢子数量及伴生植物侵染状况研究. 安徽农业科学, 2008, 36(28): 12119-12121, 12144-12144.
- [7] Shukla A, Vyas D, Anuradha J. Soil depth: an overriding factor for distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2013, 13(1): 23-33.
- [8] Ianson D C, Allen M F. The effects of soil texture on extraction of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungal spores from arid sites. Mycologia, 1986, 78(2): 164-168.
- [9] Schenck N C, Pérez Y. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. 2nd ed. Gainesville, USA: INVAM, 1988.
- [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(1): 158-161.
- [11] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 271-272.
- [12] 宋勇春,李晓林,冯固. 菌根真菌磷酸酶活性对红三叶草生境中土壤有机磷亏缺的影响. 生态学报, 2001, 21(7): 1130-1135.
- [13] 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.
- [14] Janos D P, Garamszegi S, Beltran B. Glomalin extraction and measurement. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(3): 728-739.
- [15] 张美庆,王幼珊,张弛,黄磊. 我国北方 VA 菌根真菌某些属和种的生态分布. 真菌学报, 1994, 13(3): 166-172.
- [16] Cavagnaro T R, Smith F A, Lorimer M F, Haskard K A, Ayling S M, Smith S E. Quantitative development of Paris-type arbuscular mycorrhizas formed between *Asphodelus fistulosus* and *Glomus coronatum*. New Phytologist, 2001, 149(1): 105-113.
- [17] Shi Z Y, Zhang L Y, Feng G, Christie P, Tian C Y, Li X L. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with desert ephemerals growing under and beyond the canopies of Tamarisk shrubs. Chinese Science Bulletin, 2006, 51(S1): 132-139.

- [18] 贺学礼, Steinberger Y. 丛枝霸王 (*Zygophyllum dumosum*) 根际 AM 真菌生态学研究. 西北植物学报, 2001, 21(6): 1070-1077.
- [19] Ebbers B C, Anderson R C, Liberta A E. Aspects of the mycorrhizal ecology of prairie dropseed, *Sporobolus heterolepis* (Poaceae). American Journal of Botany, 1987, 74(4): 564-573.
- [20] 贺学礼, 李生秀. 陕西农田土壤中 VA 菌根真菌资源及生态分布. 菌物系统, 1999, 18(3): 337-340.
- [21] Fontenla S, Godoy R, Rosso P, Havrylenko M. Root associations in *Austrocedrus* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. Mycorrhiza, 1998, 8(1): 29-33.
- [22] 刘润进, 李晓林. 丛枝菌根及其应用. 北京: 科学出版社, 2000: 93-97, 148-169.
- [23] 李素美, 陈应龙, 林先贵, 刘润进. 21 世纪的菌根学. 菌物研究, 2012, 10(3): 182-189.
- [24] Hodge A, Helgason T, Fitter A H. Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. Fungal Ecology, 2010, 3(4): 267-273.
- [25] 贺学礼, 侯晓飞. 荒漠植物油蒿根围 AM 真菌的时空分布. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1373-1377.
- [26] 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.
- [27] Rillig M C, Maestre F T, Lamit L J. Microsite differences in fungal hyphal length, glomalin, and soil aggregate stability in semiarid Mediterranean steppes. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(9): 1257-1260.
- [28] 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.
- [29] 王晓乾, 贺学礼, 程春泉, 陈严严, 姜桥. 蒙古沙冬青 AM 真菌物种多样性空间异质性. 河北大学学报: 自然科学版, 2014, 34(6): 643-649.