

荒漠河岸林植物丛枝菌根真菌侵染及环境影响因子 ——以塔里木河下游为例^{*}

杨玉海 陈亚宁^{**} 李卫红

中国科学院新疆生态与地理研究所 绿洲生态与荒漠环境重点实验室, 乌鲁木齐 830011

摘要 以西北干旱区内陆河塔里木河下游地区的荒漠河岸林为研究对象, 对塔里木河下游 5 个监测断面范围内的植物进行了调查研究, 分析了荒漠河岸林的 10 个科的 15 种主要植物根系的丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)侵染状况, 并利用主成分分析法探讨了土壤因子对 AMF 侵染率、侵染强度的影响。结果表明: 在所调查的植物中, 11 种植物为菌根植物, 非菌根植物有 4 种; 表征 AMF 侵染的指标不同, 不同科植物之间 AMF 侵染状况存在差异, 比较而言, 禾本科的芦苇和杨柳科的胡杨 AM 真菌的孢子密度相对较大; 从侵染率来看, 除沙拐枣外, 其余菌根植物的 AMF 侵染率均大于 50%, 尤其是疏叶骆驼刺和胀果甘草, 侵染率分别高达 97%, 92%; 从侵染强度来看, 柽柳的 AMF 侵染程度最高, 其次是疏叶骆驼刺, 而胀果甘草的侵染程度则是中等。主成分分析表明土壤总盐、含水量、有机质、全氮、全磷、有效钾及 pH 值与丛枝菌根真菌侵染间有密切关系。

关键词 丛枝菌根 侵染 生态恢复 荒漠河岸林 土壤

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)在自然界中广泛分布, 是自然生态系统中重要的组成部分, 它对生态系统的演替过程、物种多样性和生产力及被破坏生态系统的恢复与重建等都有十分重要的作用^[1-3], 合理稳定的 AMF 种类组成是健康的生态系统中不可缺少的部分。

荒漠河岸林是荒漠环境条件下的重要森林资源, 是西北干旱地区维持生态的天然屏障^[4]。荒漠河岸林生态系统中的植物种类是相对贫乏的, 群落组成较为简单, 而天然植被在荒漠环境保护中起着不可替代的作用。在塔里木河流域, 受河流水分的供给和地下水的补给, 沿河道形成了由胡杨、柽柳、芦苇和其他中生耐盐植物组成的呈廊道景观的自然植被带^[5], 起到隔断沙漠, 保护绿洲的重要作用。近 50a 来, 由于人类大规模的水土开发活动以

及全球气候变化的影响^[6], 塔里木河下游河道断流, 造成地下水位大幅度下降、天然植被大面积衰败, 风蚀、沙漠化加剧。塔里木河下游已成为中国西部生态与环境问题最为突出的地区之一, 引起了各级政府部门和社会的高度重视^[7]。

国内外学者对 AMF 的研究主要集中在菌根资源的调查鉴定^[8]、菌根对植物生长、群落结构调节及土壤特性变化的影响^[1-3, 9]、菌根结构类型及侵染状况^[10]、AMF 种群分布、多样性以及环境因子对 AMF 多样性的影响等方面^[11-13]。且这些研究多是在热带森林、草原植物上进行的。关于荒漠河岸林生态系统中植物的菌根状况及其与土壤环境间的相互作用的研究却相对较少, 尤其缺乏对极端干旱环境下荒漠河岸林植物根系是否受到 AMF 侵染、荒漠河岸林植物根系的 AMF 侵染能力如何以及影

2007-09-16 收稿, 2007-11-12 收修改稿

^{*} 中国科学院知识创新(批准号: KZCX2-XB2-03、KZCX2-YW-127)、国家自然科学基金(批准号: 90502004)和国家支撑计划(批准号: 2006BAC01A03)共同资助项目

^{**} 通信作者, E-mail: chenyn@ms.xjlb.ac.cn

响 AMF 侵染的主要土壤因子有哪些等方面的研究. 本研究以新疆塔里木河下游的荒漠河岸林为研究对象, 研究极端干旱环境下荒漠河岸林植物的菌根状况及其与土壤间的关系, 了解荒漠河岸林中植物的菌根状况, 探究荒漠河岸林生态系统中植物—微生物—环境之间的相互作用. 本研究不仅有助于全面了解荒漠河岸林生态系统, 丰富有关菌根真菌资源分布范围方面的内容, 而且, 对揭示胡杨、柽柳等植物耐旱、耐盐碱胁迫机理, 合理制定塔里木河下游的生态恢复方案都有着重要的现实意义.

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况

塔里木河下游段系指从恰拉至台特玛湖的河段, 全长 428 km, 主要位于罗布泊微弱拗陷区, 构造稳定, 第四纪沉积物厚约 350 m, 沉积物以粘土质的河湖相沉积物为主; 地形平坦, 区内年平均降水量 17.4—42.0 mm, 年蒸发量(潜势)平均为 2500—3000 mm, 属大陆性暖温带极端干旱气候, 生态环境极为脆弱. 由于塔里木河下游段东侧为库鲁克沙漠, 西侧为塔克拉玛干沙漠, 两大沙漠之间为塔里木河下游冲积平原, 在这里生长的自然植被与周围环境形成鲜明对照. 植被组成以杨柳科、柽柳科、豆科、夹竹桃科、禾本科等植物为主, 形成乔木、灌木和草本植物的复合群落. 乔木主要有胡杨(*Populus euphratica*), 灌木主要有柽柳(*Tamarix spp.*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)、铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)等. 草本植物主要有芦苇(*Phragmites communis*)、大花罗布麻(*Poacynum hendersonii*)、疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、花花柴(*Karelinia caspica*)、胀果甘草(*Glycyrrhiza inflata*)等, 由于河道的长期断流而生长极为衰败.

1.2 材料与方方法

1.2.1 样品采集与处理 2006 年秋季进行采样, 沿塔里木河下游河道在已有的英苏、阿拉干等监测断面的样地内用挖掘法采样, 包括胡杨、柽柳共采集 15 种植物的带有细根的根系及根区土样(每个土样 1 kg). 15 种植物隶属于 10 科, 各种植物的生物

学特性见表 1. 除胡杨、柽柳在每个所选样地内均采集 1 株外, 其他植物则随机采 2—3 株(因植物数量少, 且分布不均匀), 最后胡杨、柽柳、花花柴、芦苇分别采集到 9 株, 其他植物则分别采集到 3—5 株. 其中, 由于胡杨和柽柳的根系发达, 且入土较深, 采样依据根系幼根出现的土层深度确定. 胡杨、柽柳一般分别自地表 70, 60 cm 以下开始采样, 每隔 30 cm 采集一次幼根根系及根系附近土样, 采集多层, 最深可达 230 cm. 由于不同胡杨根系幼根出现的深度不同, 导致相同深度的土壤剖面开始采集胡杨根系的土层不同, 而且由于土壤存在空间异质性, 难以采集理想状态下的胡杨、柽柳根样的重复, 因此, 在后面进行结果分析时把不同深度的胡杨、柽柳根系样本及其根际土样作为独立样本来对待进行统计分析.

表 1 塔里木河下游荒漠河岸林主要植物种类

植物种类	植物	生活型
杨柳科	胡杨	乔木
(<i>Salicaceae</i>)	<i>Populus euphratica</i>	
胡颓子科	沙枣	乔木
(<i>Elaeagnaceae</i>)	<i>Elaeagnus angustifolia</i>	
柽柳科	柽柳	灌木
(<i>Tamaricaceae</i>)	<i>Tamarix spp.</i>	
豆科	疏叶骆驼刺	灌木
(<i>Leguminosae</i>)	<i>Alhagi sparsifolia</i>	
	铃铛刺	灌木
	<i>Halimodendron halodendron</i>	
	胀果甘草	多年生草本
	<i>Glycyrrhiza inflata</i>	
茄科	黑果枸杞	灌木
(<i>Solanaceae</i>)	<i>Lycium ruthenicum</i>	
夹竹桃科	大花罗布麻	多年生草本
(<i>Apocynaceae</i>)	<i>Poacynum hendersonii</i>	
禾本科	芦苇	多年生草本
(<i>Gramineae</i>)	<i>Phragmites communis</i>	
菊科	河西苜蓿	多年生草本
(<i>Compositae</i>)	<i>Hexinia polydichotoma</i>	
	花花柴	多年生草本
	<i>Karelinia caspica</i>	
蓼科	泡果沙拐枣	灌木
(<i>Polygonaceae</i>)	<i>Calligonum junceum</i>	
藜科	梭梭柴	灌木
(<i>Chenopodiaceae</i>)	<i>Haloxylon ammodendron</i>	
	猪毛菜	一年生草本
	<i>Salsola collina pall.</i>	
	刺沙蓬	一年生草本
	<i>Salsola ruthenica</i>	

每个根系样品均分别选择新鲜根系约 0.2 g (胡杨、柽柳根系为分层所采集的根系样品), 用清水冲洗干净并剪成 1.0—2.0 cm 长后放入青霉素小瓶里, 用 FAA (福尔马林 5 mL, 冰醋酸 5 mL, 70% 酒精 90 mL) 固定液固定, 带回实验室置于 4 °C 冰箱中保存, 用于测定根系 AMF 侵染率、侵染强度. 土壤样品带回实验室风干后分离、分别用于测定土壤理化性质及鉴定 AM 真菌、对孢子进行计数.

1.2.2 样品测定 (1) 根系侵染率测定

用碱解离、酸性品红染色法进行植物根样染色处理 (Berch and Kendrick)^[14]. 将 10% KOH 溶液中的根样置于高压灭菌锅内, 在 121 °C (1.05 kg·cm⁻² 或 0.1 MPa·cm⁻²) 下蒸 10 min 以上后倒掉 KOH 液, 用自来水清洗根样至水不呈棕色. 在清洗后的根样中加入碱性 H₂O₂ (3 mL NH₄OH, 30 mL 10% 的 H₂O₂ 及 567 mL 水, 用时现配) 浸 20—60 min 或直至脱色 (老且粗大有色的根段, 加入 10 倍于根体积的 H₂O₂ 浸 10—60 min). 用自来水清洗脱色根样后加 1% HCl 浸 3—4 min, 倾出浸出液, 不再洗涤, 然后加入 0.01% 酸性品红乳酸液 (乳酸 874 mL, 甘油 63 mL, 水 63 mL, 酸性品红 0.1 g) 于高压灭菌锅 121 °C (1.05 kg·cm⁻² 或 0.1 MPa·cm⁻²) 下加压热染 10 min 左右. 取出根用不加酸性品红的乳酸液脱色 (30 min) 后制成封片用于镜检.

将每种植物的 30 条约 1.0 cm 长的细根置于 Olympus BX51 型显微镜下观测, 采用网格交叉法计数形成菌根的根段数, 统计分析后获得根系的 AMF 侵染率^[15]. 同时观察菌丝、丛枝和泡囊等典型菌根结构, 并用 “+”, 和 “-” 表示样品中典型菌根结构—丛枝或泡囊的存在与否. 在根系内仅有菌丝出现的植物样品并不被认为是菌根植物, 只有在观察到菌根的典型结构丛枝或泡囊时, 才确定该植物为菌根植物 (在每种观察植物的根段中, 只要有一个小根段中观察到, 本结果即判定为菌根植物); 仅在根内观察到菌丝的侵染时, 定义该植物为可能的菌根植物; 如果根系没有被任何 AM 真菌侵染, 则被定义为非菌根植物. 根据植物根系的 AMF 侵染强度, 把侵染状况分为 4 个级别, 即: “0” 表示根系没有菌根真菌的侵染; “低” 表示菌根侵染强度小于 10%; “中” 表示菌根侵染强度大

于 10% 而小于 30%; “高” 表示菌根侵染强度大于 30%. 菌根侵染率与侵染强度用以下公式计算:

菌根侵染率 (F_a) (%) = 侵染根段数 / 全部根段数 × 100 (1)

整个根系菌根侵染强度 (M_a) (%) = (95 n_5 + 70 n_4 + 30 n_3 + 5 n_2 + n_1) / 全部根段数 × 100 (2)

(2) 式中 n_5 表示 5 级 (侵染比例在 90%—100%) 侵染的根段数; n_4 表示 4 级 (侵染比例在 50%—90%) 侵染的根段数; n_3 表示 3 级 (侵染比例在 10%—50%) 侵染的根段数; n_2 表示 2 级 (侵染比例在 1%—10%) 侵染的根段数; n_1 表示 1 级 (侵染比例在 0—1%) 侵染的根段数.

(2) AM 真菌孢子的分离与计数

从原始样品随机挑取土壤样品, 将其风干后称取 20 g 土壤样品, 采用三重湿筛法分离孢子或孢子果, 筛子孔径为 53 μm, 挑取孢子置于网格状滤纸 (4 mm × 4 mm) 上, 用蒸馏水清洗 3 次并使之在整个网格中平展开, 然后在解剖镜下放大 30 倍后计数, 孢子果按照 1 个孢子计算, 每个样品孢子数重复 3 次. AM 真菌孢子密度定义为 20 g 风干土壤中含有的 AM 真菌的孢子数.

(3) 土壤理化性质测定

土壤有机质采用重铬酸钾外加热法, 全氮用半微量—开氏法, 全磷用硫酸—高氯酸—钼锑抗比色法, 全钾用氢氟酸—高氯酸—火焰光度计法, 有效氮采用碱解扩散法, 有效磷采用碳酸氢钠浸提—钼锑抗比色法, 有效钾用乙酸铵浸提—火焰光度计法, 土壤含水量用烘干法. pH, 电导率分别用酸度计和电导率仪测定 (水土比为 5 : 1), 具体方法见文献 [16].

1.3 数据处理

AMF 侵染状况是通过对各种植物所有样株的实验结果的算术平均值进行分析而获得; 因为土壤存在空间异质性, 而且塔里木河下游不同深度土层土壤特性有差异^[17]. 因此, 在分析 AM 真菌生活的土壤环境、AM 真菌与土壤特性之间关系时, 把不同深度的胡杨、柽柳根系样本及其根际土样作为独立样本对待进行统计学分析. 所有数据统计分析均由 spss11.0 完成.

2 结果分析

2.1 AMF 生活的土壤环境

分析塔里木河下游菌根真菌生活的土壤基本理化性质可知(表 2), 在塔里木河下游, AM 真菌生活的土壤背景差异明显. 土壤主要化学特性不仅变异明显, 而且不同土壤特性指标变异程度也有很大差异. 总体来说, 这些 AMF 生活的土壤环境较差, 土壤特性变异大, 土壤含盐量高, 含水量较低. 其中, 有机质含量处在缺乏与极缺乏状态($10 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 以下), 土壤全氮含量处于缺乏状态($< 0.75 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 有效氮含量也普遍较低, 有效磷含量处于极缺乏状态($< 3 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$); 有效钾含量也普遍在中等含量状态($100-150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$); 土壤 pH 值的众数、中位数、均值大小相近, 均在 8.5 左右, 同时变异系数较小, 表明这些 AM 真菌均可以在微碱性 (pH 7.5—8.5) 土壤中生活, 有的甚至可以在强碱性土壤中生活.

表 2 塔里木河下游菌根真菌生活的土壤基本理化性质 ($N=76$)

项目	最小值	最大值	均值	标准差	变异系数	众数	中位数
pH	7.65	9.48	8.47	0.416	4.92	8.58	8.58
总盐/ $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$	0.275	9.925	1.96	2.217	113.16	0.375	1.15
含水量/%	0.28	23.92	5.40	6.456	119.54	0.33	2.71
有机质/ $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$	0.6	6.827	2.83	1.615	57.02	1.241	2.3
全氮/ $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$	0.03	0.5	0.16	0.092	57.34	0.06	0.14
全磷/ $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$	0.3	0.64	0.48	0.073	15.15	0.49	0.49
全钾/ $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$	15.63	24.87	17.90	1.642	9.17	17.08	17.43
有效氮/ $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$	0	29.4	8.21	7.024	85.55	0	6.53
有效磷/ $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$	0.96	4.55	1.55	0.525	33.89	1.28	1.44
有效钾/ $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$	56	500	137.82	88.116	63.94	154	111

2.2 塔里木河下游植物的丛枝菌根形成状况

对塔里木河下游地区的 15 种主要植物的 AM 真菌侵染状况及其根区土壤孢子密度分析可见(表 3), 在所调查的植物中, 11 种(占有被调查植物种的 73.33%) 植物根系能够形成丛枝或泡囊等典型菌根结构, 它们分别隶属于杨柳科 (*Salicaceae*)、胡颓子科 (*Elaeagnaceae*)、柽柳科 (*Tamaricaceae*)、豆科 (*Leguminosae*) 茄科 (*Solanaceae*)、夹竹桃科

(*Apocynaceae*)、禾本科 (*Gramineae*)、菊科 (*Compositae*) (表 3). 因泡果沙拐枣根系 AMF 侵染强度、侵染率低, 而且没有观察到泡囊、丛枝, 本研究把它划归为非菌根植物. 因此, 非菌根植物有 4 种, 占有被调查植物种的 26.67%, 分别隶属于藜科和蓼科. 从植被类型(乔木、灌木、草本)来看, 在所调查的植物中乔木和多年生草本类植物全部为菌根植物, 而灌木中除 2 种(泡果沙拐枣、梭梭柴)植物不是菌根植物外, 其余均是菌根植物.

2.3 塔里木河下游植物间丛枝菌根侵染差异性

塔里木河下游不同科植物之间 AMF 侵染状况存在明显差异(表 3), 表现为孢子密度在不同科植物之间差异较大, 禾本科的芦苇和杨柳科的胡杨 AM 真菌的孢子密度明显不一致; 从侵染率来看, 除沙拐枣外, 其余菌根植物的 AMF 侵染率均大于 50%, 尤其是疏叶骆驼刺和胀果甘草, 侵染率分别高达 97% 和 92%; 从侵染强度来看, 柽柳的 AMF 侵染程度最高, 其次是疏叶骆驼刺, 而胀果甘草的侵染程度则是中等. 进一步方差分析结果显示: AMF 侵染率 ($F=2.187, P=0.019 < 0.05, df=11$)、AMF 侵染强度 ($F=3.377, P=0.000 < 0.05, df=11$) 在不同种类植物之间有显著差异.

图 1 可知, 乔、灌、草植被的 AMF 侵染率存在一定的差异, 但是方差分析结果显示 AMF 侵染率在乔、灌、草植被类型之间无显著差异 ($F=0.10, P=0.99, df=2$); 而 AMF 侵染强度在乔、灌、草植被类型之间存在显著差异 ($F=7.833, P=0.001, df=2$). 乔、灌、草植被 AMF 侵染率与 AMF 侵染强度的方差分析结果不一致, 一方面反映出不同指标表征 AMF 侵染的能力不同; 另一方面, AMF 侵染强度的差异既反映了 AM 真菌宿主、

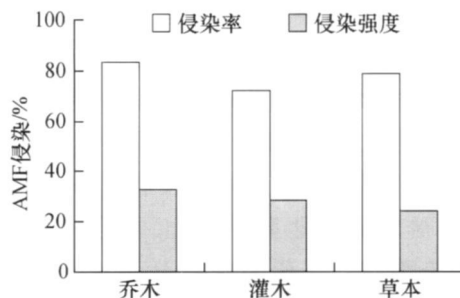


图 1 植被类型与 AMF 侵染

AM 真菌的属的不同, 也反映了宿主生境的异质性; 而 AMF 侵染率之间无差异, 则表明 AM 真菌

能在逆境中保持活性, 而且对每种植物都可能发挥着重要作用.

表 3 塔里木河下游调查中植物菌根状况及其根区土壤孢子密度^{a)}

植物种类	植物	侵染强度	孢囊	丛枝	菌丝	孢子密度
杨柳科(<i>Salicaceae</i>)	胡杨 <i>Populus euphratica</i>	高	+	+	+	69—150
胡颓子科(<i>Elaeagnaceae</i>)	沙枣 <i>Elaeagnus angustifolia</i>	中	+	/	/	/
柽柳科(<i>Tamaricaceae</i>)	柽柳 <i>Tamarix spp.</i>	高	+	+	+	70
豆科(<i>Leguminosae</i>)	疏叶骆驼刺 <i>Alhagi sparsifolia</i>	高	+	—	+	10—15
	铃铛刺 <i>Halimodendron halodendron</i>	中	+	—	+	40
	胀果甘草 <i>Glycyrrhiza inflata</i>	中	+	—	+	15—20
茄科(<i>Solanaceae</i>)	黑果枸杞 <i>Lycium ruthenicum</i>	中	+	—	+	100
夹竹桃科(<i>Apocynaceae</i>)	大花罗布麻 <i>Poacynum hendersonii</i>	高	+	—	+	5
禾本科(<i>Gramineae</i>)	芦苇 <i>Phragmites communis</i>	中	+, —	—	+	140—400
菊科(<i>Compositae</i>)	河西苜 <i>Hexinia polydichotoma</i>	低	+	—	—	/
	花花柴 <i>Karelinia caspica</i>	中	+	—	+	13—51
蓼科(<i>Polygonaceae</i>)	泡果沙拐枣 <i>Calligonum junceum</i>	低	—	—	—	/
藜科(<i>Chenopodiaceae</i>)	梭梭柴 <i>Haloxylon ammodendron</i>	0	—	—	—	/
	猪毛菜 <i>Salsola collina pall.</i>	0	—	—	—	/
	刺沙蓬 <i>Salsola ruthenica</i>	0	—	—	—	/

a) “0”没有侵染; “低”< 10%; “中”< 30%; “高”> 30%; “—”表示不存在; “+”表示存在; “/”表示不确定

从生活型(一年生和多年生)来看, 菌根植物的 AM 形成状况之间也有差异, 在所调查的植物中, 一年生植物根系均未发现 AMF 侵染, 而多年生草本则不仅有 AMF 侵染, 甚至有的植物的 AMF 侵染强度、侵染率均较高. 藜科的一年生草本植物猪毛菜、刺沙蓬未被 AMF 侵染的结果符合已有研究, 藜科植物长期以来被认为是非菌根植物, 但有关该科植物能被菌根真菌侵染的报道也越来越多^[18, 19]. O' Connor 等^[20] 在 2 种藜科植物 *Salsola kali* 和 *Sclerolaena diacantha* 的根系中观察到了孢囊的存在.

2.4 土壤特性与 AM 真菌

环境因子对 AM 真菌多样性及其对植物根系的侵染能力有重要的影响^[12]. 土壤作为重要的生境因子, 其理化属性(有机质, N, P, K, 水分, 盐分)的异质性直接影响着土壤微生物的活性, 这些因素是综合在一起对土壤微生物施加复杂影响的. 对塔里木河下游菌根植物的 AMF 侵染强度、侵染率与土壤特性指标进行相关分析, 结果表明(表 4): AMF 侵染强度与土壤有机质、土壤含水量、全氮、全磷之间有显著相关性. 其中, AMF 侵染率与有机质、土壤含水量、全磷有极显著相关性, 与全氮、总盐、有效氮、有效钾之间有显著相关性; AMF 侵染强度与 AMF

侵染率之间也有极显著相关性. 同时各土壤特性指标之间也有显著相关性, 存在共线性问题. 因此, 利用因子分析(PCA)将土壤特性指标归结为少数几个综合因子来代表原来众多的土壤特性指标, 分析综合因子与 AMF 侵染强度、侵染率之间的关系.

KMO 检验是用于比较观测相关系数值与偏相关系数值的一个指标, 其值愈逼近 1, 表明对这些变量进行因子分析的效果愈好. 经对所有样本的土壤特性指标数据的 KMO 和 Bartlett 球形检验可知 KMO 为 0.760, 表明土壤特性指标数据适合作因子分析, 而且进行因子分析获得的结果可能比较好. 因此, 采用主成分分析方法提取特征值大于 1 的因子, 并进行方差极大正交因子旋转, 获得了公因子的特征值和贡献率(表 5), 3 个综合因子得分则采用多元回归法计算获得. 研究中提取出了 F_1 , F_2 , F_3 3 个综合因子, 3 个综合因子累积贡献率达 77.38%, 表明 3 个综合因子代表了原始土壤特性指标足够多的信息.

通过相关分析(CA)发现, F_1 , F_3 和 AMF 侵染强度、侵染率之间无明显的相关性, 而 F_2 和 AMF 侵染强度、侵染率均呈明显的正相关(见表 4), 可以认为 F_2 是 AMF 活性的“促进因子”. 与 F_2 有显著

正相关性的土壤特性指标为总盐、含水量、有机质、全氮、全磷、有效钾, pH 值则与 F_2 有显著负相关。据此分析, 可知与 F_2 有相关性的这些土壤特性是构成影响 AMF 侵染强度、侵染率的土壤微环境的主要成分。另外, pH 值虽然与 AMF 侵染强度、侵染率无显著相关性, 但是它与 F_2 有显著负相关性(见表

4), 有此消彼涨的关系, 而 F_2 又是 AM 真菌活性的“促进因子”, 由此可推知在塔里木河下游, pH 值降低, 可能会有益于增加荒漠河岸里植物 AM 真菌的活性, 促进 AMF 侵染强度和侵染率的增加, 而且随着生态恢复措施的持续实施, 塔里木河下游土壤 pH 值的降低也是很有可能的。

表 4 塔里木河下游菌根植物菌根真菌侵染强度与土壤因子间的相关性(Person 相关系数)^{a)}

指标	F_2	侵染率 (F_a)	侵染强 度(M_a)	酸碱度 (pH)	总盐 (TS)	含水量 (WC)	有机质 (OM)	全氮 (TN)	全磷 (TP)	全钾 (TK)	有效氮 (AN)	有效磷 (AP)
侵染率	0.30**											
侵染强度	0.25*	0.54**										
酸碱度	-0.30**	-0.22	-0.17									
总盐	0.66**	0.28*	0.22	-0.49**								
含水量	0.36**	0.29**	0.27*	-0.37**	0.67**							
有机质	0.53**	0.30**	0.23*	-0.65**	0.63**	0.69**						
全氮	0.49**	0.27*	0.25*	-0.66**	0.68**	0.71**	0.95**					
全磷	0.85**	0.33**	0.29*	-0.37**	0.45**	0.45**	0.60**	0.54**				
全钾	0.09	0.17	0.22	-0.41**	0.67**	0.80**	0.60**	0.66**	0.14			
有效氮	0.07	0.26*	0.07	-0.31**	0.43**	0.46**	0.54**	0.50**	0.19	0.53**		
有效磷	0.03	0.11	-0.09	-0.40**	0.13	-0.03	0.34**	0.26*	0.06	0.04	0.48**	
有效钾(AK)	0.75**	0.29*	0.17	-0.17	0.74**	0.45**	0.51**	0.46**	0.48**	0.37**	0.43**	0.22

a) *: 表示相关性显著($p < 0.05$); **: 表示相关性极显著($p < 0.01$)

表 5 因子分析总方差分解表

因子 序号	初始特征值			旋转后提取因子的载荷平方和		
	全部特 征值	各特征 值方差 贡献率/%	累计贡 献率/%	全部特 征值	各特征 值方差 贡献率/%	累计贡 献率/%
1	6.096	55.421	55.421	3.413	31.027	31.027
2	1.380	12.548	67.970	2.950	26.818	57.845
3	1.035	9.411	77.381	2.149	19.536	77.381
4	0.994	9.033	86.414			
5	0.652	5.925	92.339			
6	0.302	2.746	95.085			
7	0.242	2.203	97.287			
8	0.144	1.311	98.598			
9	0.119	1.078	99.675			
10	0.034	0.309	99.984			
11	0.002	0.016	100.000			

土壤特性与综合因子 F_2 的关系可表示为如下函数形式(式中符号见表 4):

$$F_2 = -0.30\text{pH} + 0.66\text{TS} + 0.36\text{WC} + 0.53\text{OM} + 0.49\text{TN} + 0.85\text{TP} + 0.09\text{TK} + 0.07\text{AN} + 0.03\text{AP} + 0.75\text{AK}$$

将各样品的 F_2 得分作为自变量, AMF 侵染率、侵染强度分别作为因变量, 进行逐步回归分析, 回归

关系分别为 $F_a = 0.923 + 0.05F_2$, $M_a = 0.0539 + 0.061F_2$, 且两个方程的自变量系数和常数项均通过检验($p < 0.05$), 具有统计学意义。另外, F_2 与总盐有较显著正相关性, 这似乎与 F_2 为“促进因子”的作用相冲突, 因为有研究表明盐分含量高会对 AM 形成胁迫, 随着盐胁迫强度的加大, AM 真菌对植物根系的侵染率逐渐降低^[13]。但是, 实际上总盐与 F_2 的正相关仅表示它对 F_2 有较大贡献, 对“促进因子”有影响, 而且良好的土壤环境通常意味着高养分、适宜的水分、较低的盐分。因此, F_2 实际表示的是影响 AM 真菌的土壤微环境, 具体可以理解为良好的土壤养分、适宜的水分条件、较低的盐分将有益于 AM 真菌的侵染, 反之则不利。

土壤盐分离子含量与菌根真菌侵染之间也有着密切的关系。经 Person 相关分析可知, 菌根植物的 AMF 侵染强度与硫酸根离子($R = 0.228^*$, $P < 0.05$)和钙离子($R = 0.228^*$, $P < 0.05$)含量有显著相关性, 而各离子间也存在显著相关性, 且大部分与碳酸氢根离子相关。因此, 采用偏相关分析方法, 控制碳酸氢根离子含量进行进一步分析, 结果显示菌根植

物的菌根侵染强度与硫酸根离子、钙离子、镁离子含量有显著正相关性。综合分析, 可知在塔里木河下游, 菌根植物的 AMF 侵染强度可能与土壤盐分组成中的硫酸根离子、钙离子、镁离子含量有关。

3 结论与讨论

丛枝是否出现是确定一种植物是否为 AM 植物的关键结构, 在塔里木河下游所调查的 15 种植物中, 有 11 种被判定为菌根植物, 但这 11 种菌根植物中的大部分根系未发现丛枝结构, 这与有关研究相似^[21], 原因可能是因为丛枝在生长活跃的根中只短暂存在, 在调查采样时丛枝已消解因而未被发现; 但西双版纳热带次生林中的大多数植物都发现丛枝结构。另外, 判定泡果沙拐枣为非菌根植物, 而有研究发现泡果沙拐枣根系有 AMF 侵染, 根内有菌丝, 无泡囊、丛枝, 孢子密度低^[8]。产生不同结论的原因可能是由于在不同的生境, 土壤微生物的组成、活性不同, 而且不同的植被组成对泡果沙拐枣根系土壤微生物的影响不同。因此, 即使是同种植物, 在各自不同的特定的立地条件下生长, 其根系受 AMF 侵染的可能性会有不同。

从 AMF 侵染率来看, 各菌根植物受 AM 真菌侵染的程度高低基本排序是: 疏叶骆驼刺 > 胀果甘草 = 芦苇 > 胡杨 > 花花柴 = 大花罗布麻 > 柽柳 > 黑果枸杞; 从 AMF 侵染强度来看, 则基本排序是: 柽柳 > 疏叶骆驼刺 > 胡杨 > 大花罗布麻 > 花花柴 > 胀果甘草 > 黑果枸杞 > 大花罗布麻; 从孢子密度来看, 豆科植物疏叶骆驼刺、胀果甘草和铃铛刺, 它们具有很高的侵染率和侵染强度, 但是疏叶骆驼刺、胀果甘草和铃铛刺根系土壤中孢子密度却比禾本科的芦苇、杨柳科的胡杨低许多。由此可知利用不同的指标来比较不同菌根植物的 AM 真菌侵染状况, 所得结论可能会有不同。原因可能与 AM 真菌的发育阶段有关。孢子作为 AM 真菌的主要繁殖体能在土壤中存活较长时间; 丛枝生命较短, 仅几天至十多天就完全消解; 而菌丝是丛枝菌根定殖结构中最丰富的部分, 在植物根系内大量分布; 另外泡囊在丛枝快衰老的时候开始形成, 定殖时间长, 在根组织内大量存在, 有时还可随受损组织进入土壤中, 起繁殖体的作用来继续感染其他植物根系^[22]。受调查时宿主植物的生长发育不同所限, 单指标

(侵染率或侵染强度)不能全面反映菌根植物 AM 真菌侵染的差异性, 因此, 进行多指标综合分析才更有利于全面了解和掌握植物的 AM 真菌状况。

有实验表明 AM 真菌最高定殖率(侵染率)经常伴随着较高的孢子数量^[23, 24], 而另一些研究结果则发现当孢子数量高时, 定殖率(侵染率)较低, 或孢子数量低, 而定殖率(侵染率)较高, 二者之间不存在相关性^[25, 26]。本结果表明, AMF 侵染强度、侵染率与孢子密度之间也无严格的对应关系, 如豆科植物疏叶骆驼刺、胀果甘草和铃铛刺, 它们具有很高的 AMF 侵染率和 AMF 侵染强度, 但是其孢子密度却比禾本科的芦苇、杨柳科的胡杨低许多。究其原因可能是因为侵染能力较高的 AM 真菌, 其产孢能力可能较差, 而产孢能力强的 AM 真菌却不一定能形成很好的感染^[27]。另外, 即使是同种 AM 真菌, 与其共生的宿主植物不同, 植物所处的生长状况不同, 提供 AM 真菌碳水化合物化合物的能力就不同, 因此 AM 真菌在根际土壤中产生、积累的孢子也会不同^[28]。而疏叶骆驼刺、胀果甘草的侵染率高, 可能是因为它们均属豆科植物, 豆科植物根系一般有根瘤菌存在, Barea 等证实 AMF 与根瘤菌之间有互利作用^[29]。

土壤环境对微生物的生命活动有很大的影响。有研究表明, 在西藏高原, 草地植物 AM 真菌孢子密度与土壤 pH 值有显著正相关性, AMF 侵染率与土壤 pH 值无显著相关性^[30], 而本研究发现土壤 pH 值与 AMF 侵染率没有直接的相关性, 说明土壤酸碱度对 AM 真菌侵染的影响作用比较复杂。土壤有效磷含量过高对 AM 真菌的生长、发育以及菌根形成和功能的发挥均具显著的抑制作用^[30], 但亦有研究认为, 土壤有效磷含量对 AM 真菌产孢和侵染的影响缺乏明显的规律性^[31]。Mille 等^[9]和 Dhillion 等^[32]指出 AM 真菌对植物的侵染程度与土壤的养分含量特别是速效磷和速效氮的含量呈负相关的关系。土壤有效磷与 AMF 侵染率、侵染强度相关性不明显, 表明土壤有效磷含量对 AM 真菌侵染的影响缺乏明显的规律性。

干旱是影响植物生长发育最主要的逆境因子, 塔里木河下游是我国最为干旱的地区一。受水分条件的限制, 塔里木河下游荒漠河岸林中植物种类贫乏, 群落结构简单, 在环境蜕变的过程中, 抗旱性

较强的物种存留, 如乔木主要为胡杨, 灌木为柽柳、白刺、铃铛刺, 草本植物为甘草、罗布麻、骆驼刺、芦苇等。而调查统计发现, 塔里木河下游荒漠河岸林中绝大多数植物具有 AM, 而且随着调查植物样本的增加和调查的深入, AM 植物所占的比例可能还会增加。有研究表明干旱条件下, AM 促进或改善寄主的水分关系, 提高植物个体的生存能力^[33]; Morte^[34]等证明, 在水分胁迫下, 菌根植物的水势增加比非菌根植物高 26%, 蒸腾作用增加 92%, 气孔导度增加 45%, 净光合作用增加 88%; 此外土壤中菌丝网的存在还能促进土壤中团聚体的形成, 改善土壤结构, 而且菌物在贫瘠的土壤状态下为植物矿物营养元素提供了有效的吸收和传输系统^[35], 并在不同的植株、植物之间进行营养元素的再分配^[36, 37]。另外, 在特殊立地条件下, AM 真菌一旦和细根建立了共生关系, 就表现出很高的侵染强度, 高强度的 AMF 侵染对整个群落的稳定起着重要的作用^[38]。因此, 在干旱、贫瘠的土壤环境下, AM 真菌应该是塔里木河下游荒漠河岸林中胡杨、柽柳等能够存留的主要原因之一, 也是维护塔里木河荒漠河岸林稳定性的根本原因之一。

在生物群落恢复过程中, AM 真菌不仅深刻地影响着植物系统的生物结构, 而且, 人为地引入 AM 真菌接种剂, 能够加速被破坏了的生境中植被的恢复, 尽管成功率还不很高, 但菌根生物技术退化生态系统恢复中的应用已有很多成功的范例。例如 Sylvia 等在美国佛罗里达海岸侵蚀大面积防治中, 通过接种 AM 真菌提高了滨海燕麦草在贫瘠沙滩上的成活率, 并促进了植株生长^[39]; 澳大利亚在矿区土地复垦中广泛地使用了菌根生物技术^[40], Requena^[41]等在对西班牙南部地中海地区退化植被的恢复中, 采用土著豆科植物 *Anthyllis cytisoides* 接种外来 AM 真菌和本地 AM 真菌后的幼苗进行实地移栽, 发现接种本地 AM 真菌的植物的植株高度、根际土壤有机质含量等均较高。因此, 当用土著植物或引入植物对塔里木河下游生态系统进行植被恢复时, 土壤中是否存在与之相应的 AM 真菌就显得尤为重要。而且, 作为生态系统的组成部分, 菌根真菌的存在和多样性是维持植物多样性和生态系统功能的一个重要因子^[42], 而当一种菌根真菌的宿主植物是群落的优势种或建群种时, 它也可

以被称作关键种 (Keystone species), 即它的丧失会引起生态系统的重大变化^[43]。因此, 在塔里木河下游, 采用菌根技术对加速植被恢复, 加快生态恢复工程进程有重要意义, 而且对保护塔里木河下游荒漠河岸林中主要建群种植物胡杨、柽柳尤为重要。

另外, 由于丛枝菌根丛枝、泡囊、菌丝等结构的发育具有不同的时效性, 可出现在不同时期和不同发育阶段的根段上, 本文仅是对塔里木河下游荒漠河岸林植物丛枝菌根真菌研究的初步分析结果, 今后将对 15 种植物的菌根类型进行进一步确定, 同时进行 AM 真菌种类的鉴定和分析, 为塔里木河下游荒漠河岸林中主要建群种植物胡杨、柽柳的保护以及菌根技术的实施奠定基础。

参 考 文 献

- Peter DS, Williams SE, Martha C. Efficacy of native vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi after sever soil disturbance. *New Phytologist*, 1988, 110: 347—354
- Hartnet DC, Wilson GWT. Mycorrhiza influence plant community structure and diversity in tall grass prairie. *Ecology*, 1999, 80(4): 1187—1195
- Klironomos JN, McCune J, Hart M, et al. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters*, 2000, 3: 137—141
- 王让会, 王晓伟, 游先祥, 等. 荒漠河岸林生态系统的结构分析. *干旱区研究*, 2002, 19(2): 7—11
- 李香云, 张蓬涛, 章予舒. 塔里木河下游绿色走廊特点及衰败成因分析. *干旱区研究*, 2001, 18(4): 26—30
- 陈亚宁, 徐宗学. 全球气候变化对新疆塔里木河流域水资源的可能性影响. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(11): 1047—1053
- 陈亚宁, 张小雷, 祝向民, 等. 新疆塔里木河下游断流河道输水的生态效应分析. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(5): 475—482
- 田长彦, 石兆勇, 陈志超, 等. 古尔班通古特沙漠丛枝菌根共生体研究. *科学通报*, 2006, 51(增刊): 115—120
- Miller JC, Rajapakse S, Garber RK. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in vegetable crops. *HortScience*, 1986, 21(4): 974—984
- 盛敏, 唐明, 迪丽努尔, 等. 西北盐碱土主要植物丛枝菌根研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2007, 35(2): 74—78
- 冀春花, 张淑彬, 盖京苹, 等. 西北干旱区 AM 真菌多样性研究. *生物多样性*, 2007, 15(1): 77—83
- Haugen LM, Smith SE. The effects of high temperature and fallow period on infection of mung bean and cashew roots by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Plant and Soil*, 1992, 145: 71—80

- 13 Cantrell IC, Linderman RG. Preinoculation of lettuce and onion with Va mycorrhizal fungi reduces deleterious effects of soil salinity. *Plant and Soil* 2001, 233(2): 269—281
- 14 Berch SM, Kendrick B. Vesicular-arbuscular mycorrhizae of southern Ontario ferns and fern-allies. *Mycologica* 1982, 74(5): 769—776
- 15 McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, et al. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 1990, 115: 495—501
- 16 中国科学院南京土壤研究所土壤物理研究室编. 土壤物理性质测定法. 北京: 科学出版社, 1978
- 17 杨玉海, 陈亚宁, 李卫红. 塔里木河下游土壤特性及荒漠化程度研究. *水土保持学报*, 2007, 21(1): 44—49
- 18 Allen MF, Allen EB, Friese CF. Responses of the nonmycotrophic plant *Salsola kali* to invasion by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 1989, 111: 45—49
- 19 Aguilera LE, Gutierrez JR, Moreno RJ. Vesicular-arbuscular mycorrhizae associated with saltbushes *Atriplex* spp. (Chenopodiaceae) in the Chilean arid zone. *Rev Chil Hist Nat* 1998, 71: 291—302
- 20 O' Connor PJ, Smith SE, Smith FA. Arbuscular mycorrhizal associations in the Simpson Desert. *Aus J Bot*, 2001, 49: 493—499
- 21 Zhao ZW, Xia YM, Qin XZ, et al. Arbuscular mycorrhizal status of plants and the spore density of Arbuscular mycorrhizal fungi in the tropical rain forest of Xishuangbanna, southwest China. *Mycorrhiza* 2001, 11: 159—162
- 22 Biermann B, Linderman RG. Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytologist*, 1983, 95(1): 97—105
- 23 Ebberts BC, Anderson RC, Liberta AE. Aspects of the mycorrhizal ecology of prairie dropseed *Sporobolus heterolepis* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 1987, 74: 564—573
- 24 Siguenza C, Espejel I, Allen EB. Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California. *Mycorrhiza* 1996, 6: 151—157
- 25 Fontenla S, Godoy R, Rosso P, et al. Root associations in *Austrocedrus* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. *Mycorrhiza*, 1998, 8: 29—33
- 26 赵丹丹, 梁昌聪, 赵之伟. 金沙江支流普渡河、小江干热河谷的丛枝菌根. *云南植物研究*, 2006, 28(3): 250—256
- 27 Camargo-Ricalde SL, Dhillion SS. Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal "resource islands" within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlan Valley, Mexico. *Mycorrhiza* 2003, 13: 129—136
- 28 Kennedy LJ, Tiller RL, Stutz JC. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and *Sporobolus wrightii* in riparian habitats in arid South-western North America. *J Arid Environ*, 2002, 50: 459—475
- 29 Barea JM, Azcón-Aguilar C, Azcón R. Interactions between mycorrhizal fungi and rhizosphere micro-organisms within the context of sustainable soil-plant systems. In: Gange AC, Brown VK, eds. *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*. Oxford: Blackwell Science Ltd, 1997, 68—71
- 30 蔡晓布, 彭岳林, 冯 固 等. 西藏高原草地植物 AM 真菌多样性及其环境影响因子研究. *土壤学报*, 2005, 42(4): 642—651
- 31 盖京萍, 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
- 32 Dhillion SS, Ampompan L. The influence of inorganic nutrient fertilization on the growth, nutrient composition and vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of pretransplant (*Oryza sativa* L) plants. *Biology and Fertility of Soils*, 1992, 13: 85—91
- 33 Bolan NS. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 1991, 134: 189—208
- 34 Morte A, Lovisolo C, Schubert A. Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense*-*Terfezia clavayii*. *Mycorrhiza*, 2000, 10: 115—119
- 35 Marschner H, Dell B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 1994, 159: 89—102
- 36 赵杨景, 郭顺星, 高薇薇, 等. 三种内生真菌与大花蕙兰共生对矿质营养吸收的影响. *园艺学报*, 1999, 26(2): 110—115
- 37 Feng G, Zhang FS, Li XL, et al. Uptake of nitrogen from indigenous soil pool by cotton plant inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. *Commun Soil Sci Plant Anal* 2002, 33: 3825—3836
- 38 宋福强, 田兴军, 杨昌林, 等. 川西亚高山带森林生态系统外生菌根的形成. *生态学报*, 2006, 26(12): 4171—4178
- 39 Sylvia DM. Nursery inoculation of sea oats with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and outplanting performance on Florida Beaches. *Journal of Coastal Research*, 1989, 5(4): 747—754
- 40 Jasper DA, Robson AD, Abbott LK. Revegetation in an iron-ore mine-nutrient requirements for plant growth and the potential role of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizal fungi. *Australian Journal of Soil Research*, 1988, 26: 501—507
- 41 Requena N, Perez-Solis E, Azcón-Aguilar C, et al. Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Appl Environ Microbiol* 2001, 67(2): 495—498
- 42 Van der Heijden MGA, Kilonomos JN, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396: 69—72
- 43 Hawksworth DL. The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance and conservation. *Mycological Research*, 1991, 95: 641—655