

# 西藏高原草地植物 AM 真菌多样性及其环境 影响因子研究\*

蔡晓布<sup>1</sup> 彭岳林<sup>1</sup> 冯 固<sup>2</sup> 钱 成<sup>1</sup>

(1 西藏农牧学院农学系, 西藏林芝 860000)

(2 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094)

**摘 要** 于西藏高原草地植物根围土壤共分离到 5 属丛枝菌根(AM)真菌。总体而言,各属孢子密度、分离频度、相对多度和重要值呈 *Glomus* > *Acaulospora* > *Gigaspora* > *Scutellospora* > *Entrophospora*; *Glomus* 的优势属地位极为突出, *Acaulospora* 和 *Gigaspora*、*Scutellospora* 分属于最常见属和常见属, *Entrophospora* 则为稀有属。其中, *Gigaspora*, 特别是 *Glomus*、*Acaulospora* 分布广泛, *Scutellospora*、*Entrophospora* 则仅见于高寒草甸。不同环境与土壤条件下, 尽管 AM 真菌多样性明显不同, 但各属孢子密度、分离频度、相对多度和重要值的差异基本同上述趋势, 仅高寒草甸等个别环境中 *Acaulospora* 的优势较为明显。不同草地类型、土壤质地条件下, 寄主植物根围土壤 AM 真菌属的多样性呈高寒草甸 > 山地灌丛草原 > 草甸, 壤土 > 砂壤土、极重砂土 > 轻砂土; 土壤 pH 6.0~6.7、有效磷 5.3~13.8 mg kg<sup>-1</sup>、有机质 35.7~54.6 g kg<sup>-1</sup> 范围内, AM 真菌属的多样性均较丰富。AM 真菌对沙生苔草(*Carex praeformata*)、矮生高草(*Kobresia humilis*)、扁穗莎草(*Cyperus compressus*) 等莎草科植物根系侵染良好, 蓼科植物荞麦(*Fagopyrum esculentum*) 则不被侵染。

**关键词** AM 真菌; 生物多样性; 高山草地; 西藏高原

中图分类号 Q939.96 文献标识码 A

在长期世代演替的自然生态系统中, 丛枝菌根(AM)真菌可能是其结构发生变化的一个重要调节因子, 其种类和数量对指示生态系统的变化亦具重要作用<sup>[1]</sup>。van der Heijden 等<sup>[2]</sup>研究指出, 自然生态系统中 AM 真菌的多样性决定着植物的生物多样性、生态系统的变化以及植物的生产力。AM 真菌的种属构成及其分布具有明显的地域性特征。Allen 等<sup>[3]</sup>研究发现 AM 真菌的种群分布和侵染更多地依赖于环境而不是共生植物; 张美庆等<sup>[4]</sup>、吴铁航等<sup>[5]</sup>、刘润进等<sup>[6-8]</sup>的研究表明, 各种环境因子, 特别是地理环境深刻地影响乃至决定着 AM 真菌的多样性及对植物根系的侵染力。近年, 环境因子对 AM 真菌多样性的影响已成为菌根生态学和生物多样性研究的重要方面。西藏高原天然草地具有极为重大的环境与生态价值, 但随着草地退化态势的日趋扩大, 区域环境与发展已面临极为严峻的挑战。因此, 针对西藏高原草地植物 AM 真菌多样性及其环境影响因子所进行的研究, 对筛选高效且具抗性的 AM 真菌菌种, 恢复与重建高原退化草地生态系

统具有重要的理论意义。

## 1 研究区域与研究方法

### 1.1 研究区域概况

研究区域位于 28°~31°N、87°~93°E 之间, 谷地海拔 3 500~4 050 m, 山原面平均海拔 5 200~5 400 m。由于高原特殊的地理环境与地貌结构, 不同区域以及同一区域不同海拔高度的生态环境具有很大差异, 土壤及草地类型丰富多样。本研究所涉及的草地类型主要为该区域广泛分布的山地灌丛草原(土壤类型为石灰性山地灌丛草原土)。该类草地因地处河谷, 在过牧及其他人为因素的共同作用下, 整体上已处于严重的退化状态。此外, 尚包括高寒草甸和隐域性的草地类型——草甸(土壤类型分别为高寒草甸土和草甸土)。其中, 山地灌丛草原建群种植物主要为禾草类, 高寒草甸则主要以小高草或大高草为建群种。

\* 国家自然科学基金项目(30260055、40461005)、西藏自治区科技厅重点科技项目资助

作者简介: 蔡晓布(1962~), 男, 汉族, 副教授, 从事土壤与植物营养教学和研究工作

收稿日期: 2004-07-05; 收到修改稿日期: 2004-11-30

## 1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 于各类草地按2~30 cm土层随机采集寄主植物(建群种或常见种)带根土样(各土样均为3次重复),寄主植物相同者为不同海拔高度所采土样(表1)。采样同时用GPS记录采样地

点、海拔高度等。其中,山地灌丛草原、草甸、高寒草甸各采样点分别位于29°14'38"~29°22'47"N、88°57'13"~91°44'09"E,29°40'33"~29°45'36"N、91°22'23"~91°55'45"E和29°41'25"~29°48'07"N、91°58'35"~92°20'43"E之间。

表1 不同草地类型各采样点基本情况

Table 1 Sample sites at different types of steppe

草地类型 Steppe types	pH	有机质 Organic matter (g kg <sup>-1</sup> )	有效磷 Avail. P (mg kg <sup>-1</sup> )	宿主植物 Host species	孢子密度 Spore density (个 100 g <sup>-1</sup> 土)	侵染率 Infection rate (%)
山地	8.6	3.3	8.4	白茅 <i>Imperata cylindrica</i> var. <i>major</i>	94	96.7
灌丛	8.7	4.0	7.8	草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	54	96.4
草原	8.4	4.2	13.4	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	40	83.3
Upland	8.1	3.6	57.7	变色锦鸡儿 <i>Caragana versicolor</i>	46	80.0
bushy	7.6	0.9	62.2	沙生苔草 <i>Carex praecox</i>	17	93.3
grassland	8.8	2.9	9.8	小叶棘豆 <i>Oxytropis microphylla</i>	34	93.3
	7.6	1.8	36.2	柽柳 <i>Tamarix chinensis</i>	28	0
	7.6	1.0	30.6	长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	27	86.7
	7.4	0.8	59.7	荞麦 <i>Fagopyrum esculentum</i>	34	0
	7.2	1.3	88.2	裸大麦 <i>H. vulgare</i> L. var. <i>nudum</i> Hook. f.	31	96.7
	8.4	3.8	10.1	早熟禾 <i>Poa annua</i>	52	96.7
	8.3	7.5	13.8	沙生针茅 <i>Stipa glareosa</i>	36	93.3
	8.0	4.6	22.2	穗序剪股颖 <i>Agrostis hugoniana</i>	61	100
	8.1	4.8	29.7	紫羊毛 <i>Festuca rubra</i>	29	96.7
	8.7	5.5	36.8	早熟禾 <i>Poa annua</i>	26	96.7
	8.4	5.9	31.7	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	29	93.3
	7.7	1.7	44.8	早熟禾 <i>Poa annua</i>	16	90.0
	7.5	1.2	59.5	尼泊尔猪毛菜 <i>Salsola nepalensis</i>	14	0
	8.5	19.6	48.9	裸大麦 <i>H. vulgare</i> L. var. <i>nudum</i> Hook. f.	27	90.0
	8.3	2.6	92.7	早熟禾 <i>Poa annua</i>	20	100
	8.4	1.9	76.2	白茅 <i>Imperata cylindrica</i> var. <i>major</i>	30	100
草甸	6.7	9.9	172.8	早熟禾 <i>Poa annua</i>	30	73.3
Meadow	6.9	9.0	33.7	小早熟禾 <i>Poa calliopsis</i>	29	86.7
	6.5	15.1	10.4	早熟禾、林芝苔草、委陵菜混生 <i>Poa annua</i> / <i>Carex capillacea</i> var. <i>livzensis</i> / <i>Potentilla chinensis</i>	32	90.0
高寒	6.4	35.7	11.5	矮生蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	21	96.7
草甸	6.0	36.0	6.7	扁穗莎草 <i>Cyperus compressus</i>	12	96.7
Frigid	6.0	54.6	5.3	扁穗莎草 <i>Cyperus compressus</i>	11	100
meadow	6.4	16.4	59.6	燕麦 <i>Avena sativa</i>	33	100

**1.2.2 AM 真菌孢子分离及其鉴定** 分别从各带根土样中取 100 g 混匀风干土壤, 采用湿筛倾析—蔗糖离心法筛取孢子后置于分格培养皿内, 于解剖镜下观测并记录孢子数(个  $100\text{ g}^{-1}$  干土) 和分类特征, 对照检索表鉴定到属; 分别计算各属的分离频度(某 AM 真菌属在样本总体中的出现频率。据分离频度将 AM 真菌划分为 4 个优势度等级<sup>[9]</sup>, 即分离频度  $> 50\%$  为优势属,  $\geq 30\% \sim \leq 50\%$  为最常见属,  $\geq 10\% \sim \leq 30\%$  为常见属,  $< 10\%$  为稀有属)、相对多度(AM 真菌某属孢子数占该采样点或某环境中总孢子数的比率) 及重要值(某采样点或某环境中 AM 真菌属的分离频度和相对多度的平均值)。

**1.2.3 寄主植物菌根侵染率测定** 将根系从土壤中洗出, 均匀剪成 1 cm 长的根段, 经 KOH—曲利本蓝染色后, 随机取 30 条根段制片并在 200 倍显微镜下观测侵染点、丛枝、泡囊、菌丝圈和无隔菌丝; 按菌根侵染和丛枝丰度分级标准, 采用 MYCOCALC 软件计算菌根侵染率。

**1.2.4 土壤理化性质测定** 土壤 pH 值、有机质、

有效磷( $\text{P}_2\text{O}_5$ ) 测定分别采用电位法、重铬酸钾容量法—外加热法、 $\text{NaHCO}_3$  浸提—钼锑抗比色法; 土壤质地分类按中国土壤质地分类法进行。

## 2 结果与讨论

### 2.1 不同草地类型中 AM 真菌及其多样性

于青藏高原草地植物根围土壤中共分离到 5 属 AM 真菌孢子。表 2 可见, 各属孢子密度、分离频度、相对多度和重要值在总体上呈 *Glomus*  $>$  *Acaulospora*  $>$  *Gigaspora*  $>$  *Scutellospora*  $>$  *Entrophospora* 的趋势, 即 AM 真菌属的孢子密度愈大, 其分离频度、相对多度和重要值亦愈高。据分离频度所划分的优势度标准, *Glomus*、*Acaulospora* 分属于优势属和最常见属, *Gigaspora*、*Scutellospora* 为常见属, *Entrophospora* 则为稀有属。这一结果既体现了高原草地植物根围土壤 AM 真菌属的相对多样性, 亦在很大程度上反映了其分布的不均衡性。

表 2 草地植物根围土壤 AM 真菌各属孢子密度(个  $100\text{ g}^{-1}$  干土)、分离频度、相对多度和重要值

Table 2 Spore density, isolation frequency, relative abundance and importance value of AM fungal genera in steppe

AM 真菌属 AMF genera	孢子密度 <sup>1)</sup> Spore density	分离频度 Isolation frequency (%)	相对多度 Relative abundance(%)	重要值 Importance value
无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	3.50±0.95b	42.9	10.7	26.8
巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.46±0.20c	17.9	1.42	9.7
盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>	0.14±0.08c	10.7	0.41	5.6
内养囊霉属 <i>Entrophospora</i>	0.25±0.18c	7.1	0.77	3.9
球囊霉属 <i>Glomus</i>	28.25±3.35a	89.3	86.7	88.0

1) 平均值±标准差; 同列数据中字母不同者表示差异显著( $p < 0.05$ , 下同) Mean±SD; Data with different letters in the same column are significantly different ( $p < 0.05$ , The same as below)

表 3 可见, 不同类型草地中 AM 真菌多样性呈高寒草甸  $>$  山地灌丛草原  $>$  草甸的趋势。其中, 于高寒草甸所分离出的 5 属 AM 真菌中, *Acaulospora* 尽管与 *Gigaspora*、*Scutellospora* 同为优势属, 但其孢子密度、分离频度、相对多度和重要值均明显较高, 优势地位较为突出; *Entrophospora* 则为最常见属; *Glomus* 孢子密度、相对多度较高, 但其分离频度、重要值明显偏低, 仅为常见属。山地灌丛草原中, *Glomus* 孢子密度显著高于 *Acaulospora*、*Gigaspora*, 分离

频度达 100%, 相对多度和重要值亦达很高水平; *Acaulospora*、*Gigaspora* 则分属于常见属和稀有属。草甸 AM 真菌多样性最低, 所分离出的 *Glomus*、*Acaulospora* 等 2 属 AM 真菌虽均为优势属, 但 *Glomus* 孢子密度、分离频度、相对多度和重要值均显著高于 *Acaulospora*。3 类草地所共有的 *Glomus*、*Acaulospora* 孢子密度、分离频度、相对多度和重要值在不同类型草地中的变化均具明显的规律性, *Glomus* 呈山地灌丛草原  $>$  草甸  $>$  高寒草甸, *Acaulospora* 则呈相反趋势。

表 3 不同草地类型 AM 真菌属的孢子密度、分离频度、相对多度和重要值

Table 3 Spore density, isolation frequency, relative abundance and importance value of AM fungal genera in different steppe types

草地类型 Steppe types	AM 真菌属 AMF genera	孢子密度 <sup>1)</sup> Spore density	分离频度 Isolation frequency (%)	相对多度 Relative abundance (%)	重要值 Importance value
山地灌丛草原 Upland brushy grassland	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	1.90 ± 0.82b	28.6	5.3	16.7
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.24 ± 0.17b	9.53	0.7	5.1
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	33.33 ± 3.57a	100	94.0	97.0
草甸 Meadow	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	7.00 ± 3.79b	66.7	23.1	44.9
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	23.33 ± 3.39a	100	76.9	88.5
高寒草甸 Frigid meadow	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	9.25 ± 2.87a	100	48.1	74.1
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	2.00 ± 0.71b	75	10.4	42.7
	盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>	1.00 ± 0.41b	75	5.2	40.1
	内养囊霉属 <i>Entrophospora</i>	1.75 ± 1.03b	50	9.0	29.5
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	5.25 ± 5.25ab	25	27.3	26.2

1) 平均值 ± 标准差 Mean ± SD

## 2.2 环境因子对 AM 真菌及其多样性的影响

**2.2.1 地理与气候因子** 各种环境因子,特别是地理与气候环境对 AM 真菌及其多样性具有十分重要的影响<sup>[6,8,10]</sup>。西藏高原草地植物根围土壤中, AM 真菌孢子密度与菌根侵染率间的相关性( $r = 0.1523$ ,  $y = 74.3734 + 0.2673x$ ,  $n = 28$ )很低,这与国内外其他研究所得结论基本一致<sup>[6,7,9,11,12]</sup>;孢子密度、菌根侵染率随海拔高度的增加而分呈不同程度的下降( $r = -0.3147$ )和上升( $r = 0.2430$ )趋势。一般而言,温度(包括土壤温度)是自然生态系统中决定 AM 真菌种群组成、发育与侵染的主要生态因子<sup>[6,8]</sup>。表 4 可见,山地灌丛草原 AM 真菌孢子平均密度较高寒草甸增加 83.9%,但其 AM 真菌多样性、菌根侵染率却明显较低,仅分别为高寒草甸的 60%和 81.5%(表 3、表 4),这与一定范围内 AM 真菌多样性随温度增高而增加的有关研究结果明显不同<sup>[6]</sup>。究其原因,可能主要在于多种环境因子及草地退化所产生的综合影响。相对于高寒草甸,尽管山地灌丛草原植被种类仍较丰富,但因土壤退化(土壤有机质含量平均仅为  $3.9 \text{ g kg}^{-1}$ ),草地植物的正常生长受到严重影响,致使植被稀疏、矮化,根群优势亦大为降低,不利于专一性强的 AM 真菌的种群生存与增长,从而制约了其多样性的发挥并最终影响到对植物根系的侵染<sup>[13,14]</sup>。相对优越的光时、光强条件下(表 4),上述结果亦在一定程度上反映了草地植物退化后因叶面积显著下降所导致的光合效率的降低<sup>[6,8,15]</sup>。此外,该类草原的石灰性土壤环

境,以及退化草地中植物促生根细菌种类及数量减少等因素亦可能在不同程度上影响着 AM 真菌的多样性及对植物根系的侵染<sup>[6,8,13]</sup>。从属的构成看,山地灌丛草原 *Glomus* 孢子密度不仅显著高于其他各属,且远高于高寒草甸各属孢子总和,对逆境环境具有很强适应能力的 *Glomus* 真菌占绝对优势的这一现象即在一定程度上反映了草地退化对 AM 真菌多样性的不利影响,这与内蒙古退化草原中 AM 真菌各属的分布较为均衡的有关研究明显不同<sup>[16]</sup>。

高寒草甸分布区具有海拔高、温度低、降水量及土壤湿度较大等突出特征,特别适宜于莎草科等少数耐寒、耐湿植物的生长,加之较少受人类影响与干扰,植被生长茂密、发育良好。因此,较低的温度条件下,较大的土壤湿度对好气性 AM 真菌的繁殖与产孢更为不利<sup>[6,8]</sup>。其相对较高的多样性、菌根侵染率则可能反映了 AM 真菌对高寒、湿润环境的一种特殊适应机制。即此条件下,AM 真菌对草地植物或草地生态系统的作用可能更多地依赖某些特殊的 AM 真菌种群及其多样性的发挥。高寒草甸主要建群种植物矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、扁穗莎草(*Cyperus compressus*)很高的菌根侵染率(表 1),即突出地反映了 AM 真菌的特定生理种群对一般认为的不能或不易形成菌根的莎草科寄主植物<sup>[6]</sup>根系具有很强的侵染能力。

就 2 类草地所共有的 *Glomus*、*Acaulospora*、*Gigaspora* 而言,孢子密度、分离频度、相对多度和重要值的差异均甚明显;*Glomus* 强烈地趋向于温度及光强

较高、降水量较低的山地灌丛草原, *Gigaspora*, 特别是 *Acaulospora* 则相对适宜于温度与光强较低、土壤

湿度较大的高寒草甸环境。可见, 不同的地理与气候环境对同属 AM 真菌的影响亦明显不同。

表 4 气候因子对青藏高原草地植物 AM 真菌多样性的影响

Table 4 Effects of climate factors on diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Tibet

气候特征 Climate features	草地类型 Steppe types	
	山地灌丛草原 Upland brushy grassland	高寒草甸 Frigid meadow
气候类型 Climate types	高原温带半干旱气候 <sup>1</sup>	高原寒带半湿润气候 <sup>④</sup>
海拔 Elevation(m)	3 500~ 4 000	4 500~ 5 500
年平均气温 Annual mean temperature(°C)	3~ 8	- 6~ 0
最热月均温 Mean temperature of the hottest month(°C)	9~ 17	0~ 6
≥0°C 积温 ≥0°C accumulative temperature	1 450~ 2 956	500~ 1 000
10 cm 深处土壤年均温 Annual mean soil temperature at 10 cm in depth(°C)	10.5~ 13.7	4.6~ 6.9
最热月 10 cm 深处土壤均温 Mean soil temperature at 10 cm in depth(°C) in the hottest month	15.2~ 21.1	8.5~ 11.8
年均降水量 Annual precipitation(mm)	250~ 350	300~ 600
日照时数 Sunshine time(h a <sup>-1</sup> )	1 500~ 3 098	1 339~ 2 475
日照百分率 Sunshine percentage(%)	37~ 71	33~ 69
平均孢子密度(个 100 g <sup>-1</sup> 干土) Spore density	35.5	19.3
平均菌根侵染率 Infection rate(%)	80.1	98.3

<sup>1</sup> Semi-dry climate of plateau temperate zone; <sup>④</sup>Semi-humid climate of plateau frigid zone

2.2.2 土壤因子 (1) 土壤质地。青藏高原草地生态系统中, 土壤质地对 AM 真菌及其多样性具有重要影响。表 5 可见, 不同质地土壤中寄主植物根围土壤 AM 真菌多样性呈壤土 > 砂壤土 > 极重砂土 > 轻砂土。 *Glomus*、*Acaulospora* 广泛分布于各类质地土壤中。其中, *Glomus* 孢子密度、相对多度、重要值均呈轻砂土 > 砂壤土 > 极重砂土 > 壤土的趋势, 在轻砂土、砂壤土和极重砂土中的分离频度均达 100%。 *Acaulospora* 在不同质地土壤中的孢子密度仅次于 *Glomus*, 但在砂质土、砂壤土中的孢子密度均远低于 *Glomus*; 同时, 其在不同质地土壤中的孢子密度、分离频度、相对多度和重要值与 *Glomus* 完全不同, 呈相反趋势。 *Gigaspora* 为砂壤土、极重砂土和壤土中的共有属, 其分离频度、相对多度和重要值均呈壤土 > 极重砂土 > 砂壤土, 但在极重砂土、砂壤土中的差异不甚明显。 *Scutellospora*、*Entrophospora* 孢子密度极低且仅见于壤土中, *Entrophospora* 孢子密度、相对多度略高于 *Scutellospora*, 分离频度、重要值则明显较低。有关研究认为<sup>[6, 8]</sup>, *Acaulospora*、*Gigaspora*、*Scutellospora* 在中、重质地土壤中的出现率较轻、砂质土壤中偏低, 同时砂质土中 *Gigaspora* 孢子密度高于 *Glomus*、*Acaulospora*。显然, 这与本研究所得结果明显不同。

(2) 土壤 pH。本研究中, 土壤 pH(x) 与 AM 真菌孢子密度( $y_1$ ) 呈显著正相关( $r = 0.477 7^*$ ,  $y_1 = 40.463 6 + 9.506 0x$ ), 与菌根侵染率( $y_2$ ) 则无相关性( $r = 0.072 6$ ,  $y_2 = 63.597 1 + 2.535 8x$ )。pH < 7、pH > 7 条件下, AM 真菌属的多样性呈随土壤 pH 下降而增加的趋势; 不同 pH 条件下, 同属 AM 真菌的孢子密度等亦存在着不同程度的差异。表 6 所示, 土壤 pH 6.0~ 6.7 范围内, AM 真菌多样性最为丰富, 在所分离出的 5 属 AM 真菌中, *Glomus*、*Acaulospora* 孢子密度不仅显著高于其他各属, 分离频度、相对多度和重要值亦处于较高水平, 均属于优势属; *Gigaspora*、*Scutellospora*、*Entrophospora* 间孢子密度等各项指标均无明显差异。土壤 pH 7.2~ 7.7、pH 8.0~ 8.8 条件下, AM 真菌多样性相对较低, 孢子密度、分离频度、相对多度和重要值均呈 *Glomus* > *Acaulospora* > *Gigaspora* 的趋势, 但 *Glomus* 的优势属地位随 pH 的上升而更趋显著。就对土壤 pH 具有较强适应能力的 *Glomus*、*Acaulospora*、*Gigaspora* 而言, 在不同 pH 条件下均存在着一定的规律性变化特征。即随土壤 pH 的下降, *Glomus* 孢子密度、相对多度和重要值均呈显著降低, *Acaulospora*、*Gigaspora* 则均呈不同程度的提高。

表 5 土壤质地对 AM 真菌属的影响

Table 5 Spore density, isolation frequency, relative abundance and importance value of AM fungal genera in soils different in soil texture

土壤质地 Soil textures	AM 真菌属 AMF genera	孢子密度 <sup>1)</sup> Spore density	分离频度 Isolation frequency(%)	相对多度 Relative abundance(%)	重要值 Importance value
极重砂土 Heavy sand	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	2.29 ± 0.84b	57.1	9.5	33.3
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.29 ± 0.29c	14.3	1.2	7.8
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	21.57 ± 3.29a	100	89.3	94.7
轻砂土 Silt	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	1.83 ± 1.83b	16.7	3.9	10.3
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	45.17 ± 9.32a	100	96.1	98.1
砂壤土 Sandy loam	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	2.33 ± 1.60b	22.2	6.4	14.3
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.33 ± 0.33b	11.1	0.9	6.0
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	33.56 ± 2.89a	100	92.6	96.3
壤土 Loam	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	8.33 ± 2.54a	83.3	36.8	60.1
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	1.33 ± 0.61b	50	5.9	28.0
	盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>	0.67 ± 0.33b	50	2.9	26.5
	内养囊霉属 <i>Entrophospora</i>	1.17 ± 0.75b	33.3	5.1	19.2
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	11.17 ± 5.10a	50	49.3	49.7

1) 平均值±标准差 Mean±SD

表 6 土壤 pH 对 AM 真菌属的影响

Table 6 Spore density, isolation frequency, relative abundance and importance value of AM fungal genera in soils different in pH level

pH	AM 真菌属 AMF genera	孢子密度 <sup>1)</sup> Spore density	分离频度 Isolation frequency(%)	相对多度 Relative abundance(%)	重要值 Importance value
6.0~ 6.7	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	8.29 ± 2.14a	85.7	34.5	60.1
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	1.14 ± 0.55b	42.9	4.8	23.9
	盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>	0.57 ± 0.29b	42.9	2.4	22.7
	内养囊霉属 <i>Entrophospora</i>	1.00 ± 0.65b	28.6	4.2	16.4
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	13.00 ± 1.34a	57.1	54.1	55.6
7.2~ 7.7	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	2.29 ± 0.84b	57.1	9.6	33.4
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.29 ± 0.23c	14.3	1.2	7.8
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	21.30 ± 3.18a	100	89.2	94.6
8.0~ 8.8	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	1.71 ± 1.17b	14.3	4.2	9.3
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.21 ± 0.21c	7.1	0.5	3.8
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	41.30 ± 4.33a	100	95.3	97.7

1) 平均值±标准差 Mean±SD

(3) 土壤有机质。研究表明,土壤有机质对 AM 真菌的发育、侵染及其属的构成具有不同程度的重要影响。AM 真菌孢子密度( $y_1$ )、菌根侵染率( $y_2$ )随土壤有机质( $x$ )含量的提高分别呈不同程度的下降( $r = -0.3537, y_1 = 36.96744 - 0.4703x$ )和上升( $r = 0.2568, y_2 = 77.5339 + 0.5992x$ )趋势,可能与有

机质主要是通过作为保存菌丝的基质而在保持土著 AM 真菌侵染力方面所起的作用有关<sup>[6]</sup>。其中,有机质与孢子密度的关系与赵文治等<sup>[14]</sup>、盖京萍等<sup>[7]</sup>的研究结果相吻合。据研究,一定范围内有机质含量愈高,AM 真菌种和属的种类则愈多<sup>[8]</sup>。本研究中,土壤有机质在 0.9~ 19.6 g kg<sup>-1</sup>范围时,AM 真菌

多样性较低,孢子密度等各项指标均呈显著的 *Glomus* > *Acaulospora* > *Gigaspora* 的趋势。有机质含量 35.7~54.6 g kg<sup>-1</sup> 条件下, AM 真菌多样性相对较高。其中, *Acaulospora* 孢子密度显著高于其他各属, 尽管其分离频度与 *Gigaspora*、*Scutellospora* 均达 100%, 但其相对多度和重要值明显较高; *Entrophospora* 的分离频度、重要值相对较低; *Acaulospora*、*Gigaspora* 孢子密度等各项指标较有机质含量

0.9~19.6 g kg<sup>-1</sup> 范围时均呈明显提高。值得注意的是, 此范围内未见 *Glomus* 分布, 这是研究过程中所发现的一个重要问题, 有待进一步研究、证实。由此可见, 不同土壤有机质含量条件下 AM 真菌属的多样性、优势属等均具明显差异。这与刘润进等<sup>[6]</sup> 土壤有机质对 AM 真菌属的分布影响不大, 以及张美庆等<sup>[4, 17]</sup> *Glomus* 在不同有机质含量的土壤中均占绝对优势的研究结果不尽一致。

表7 土壤有机质对 AM 真菌属的影响

Table 7 Spore density, isolation frequency, relative abundance and importance value of AM fungal genera in soils different in organic matter content

有机质 Organic matter (g kg <sup>-1</sup> )	AM 真菌属 AMF genera	孢子密度 <sup>1)</sup> Spore density	分离频度 Isolation frequency (%)	相对多度 Relative abundance (%)	重要值 Importance value
0.9~19.6	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	2.48 ± 0.87b	36	7.1	21.6
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.20 ± 0.14c	8	0.6	4.3
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	32.08 ± 2.92a	100	92.3	96.2
35.7~54.6	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	8.33 ± 3.85a	100	56.8	78.4
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	2.67 ± 0.33b	100	18.2	59.1
	盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>	1.33 ± 0.33b	100	9.1	54.6
	内养囊霉属 <i>Entrophospora</i>	2.33 ± 1.20b	66.7	15.9	41.3

1) 平均值±标准差 Mean±SD

(4) 土壤有效磷。统计分析表明, 土壤有效磷 ( $x$ ) 含量与 AM 真菌孢子密度 ( $y_1$ )、菌根侵染率 ( $y_2$ ) 均呈不同程度的负相关, 相关系数、直线回归方程分别为  $-0.2270$ 、 $y_1 = 40.1948 - 0.1863x$  和  $-0.1890$ 、 $y_2 = 89.4185 - 0.1554x$ , 表明高磷土壤环境对 AM 真菌产孢、菌根侵染所具有的不利影响和抑制作用。其原因可能在于高磷土壤环境中植株体内磷含量的增加所导致的根系细胞膜透性降低与根系分泌物数量下降(或分泌物成分发生变化)对 AM 真菌繁殖和菌根侵染所产生的抑制作用<sup>[18~20]</sup>。土壤有效磷对 AM 真菌及其多样亦具显著影响。表 8 所示, 中磷 (22.2~48.9 mg kg<sup>-1</sup>)、高磷 (57.7~172.8 mg kg<sup>-1</sup>) 土壤环境中均仅分离出 3 属 AM 真菌, 分别为 *Glomus*、*Acaulospora*、*Gigaspora*; 低磷 (5.3~13.8 mg kg<sup>-1</sup>) 土壤条件下, 除上述 3 属 AM 真菌外, 尚分离到 *Scutellospora*、*Entrophospora*, 多样性较为丰富。*Glomus*、*Acaulospora*、*Gigaspora* 对土壤有效磷的适应范围很宽, 但在不同有效磷范围内的孢子密度、分离频度、相对多度和重要值均呈明显的 *Glomus* > *Acaulospora* > *Gigaspora* 的趋势; *Glomus*、*Acaulospora*、*Gigaspora* 在不同有效磷条件下的分布亦

较均衡, 随土壤有效磷含量的提高各属 AM 真菌孢子密度仅略呈下降, 分离频度、相对多度和重要值的变化则缺乏明显的规律性。

### 3 结论

于西藏高原草地植物根围土壤共分离出 5 属 AM 真菌。其中, *Glomus*、*Acaulospora* 分别为优势属、最常见属, *Gigaspora*、*Scutellospora* 同为常见属, *Entrophospora* 则为稀有属; 孢子密度、分离频度、相对多度和重要值在总体上呈 *Glomus* > *Acaulospora* > *Gigaspora* > *Scutellospora* > *Entrophospora*, 孢子密度愈大, 分离频度、相对多度和重要值愈高的趋势较为明显; AM 真菌在不同类型草地中的多样性呈高寒草甸 > 山地灌丛草原 > 草甸, 其中 *Glomus*、*Acaulospora* 为 3 类草地所共有, *Scutellospora*、*Entrophospora* 则仅见于高寒草甸环境。

西藏高原草地生态系统中, AM 真菌的相对多样性和分布的不均衡性, 是多种环境与土壤因子共同影响和综合作用的结果。由于生态环境与 AM 真菌间的长期相互选择, 不同环境与土壤条件下 AM 真菌的多样性不同, 优势属即可能不同; 即使优势属

相同,但在不同环境中的孢子密度、相对多度和重要值亦具明显差异。不同环境与土壤条件下,AM 真菌各属总孢子密度愈低,则多样性愈高、菌根侵染率愈大的趋势亦较明显。实验条件下所发现的这一重要现象尚待进一步研究、证实。研究表明,相对较高

的温度条件对 AM 真菌发育与产孢具有显著的促进作用,但却不利于 AM 真菌多样性和菌根侵染率的提高;土壤因子对 AM 真菌具有十分重要的影响,壤土土质、低 pH、低磷和高有机质等土壤环境中 AM 真菌多样性较为丰富。

表 8 土壤有效磷对 AM 真菌属的影响

Table 8 Spore density, isolation frequency, relative abundance and importance value of AM fungal genera in soils different in available P

有效磷 Available P (mg kg <sup>-1</sup> )	AM 真菌属 AMF genera	孢子密度 <sup>1)</sup> Spore density	分离频度 Isolation frequency(%)	相对多度 Relative abundance(%)	重要值 Importance value
5.3~13.8	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	4.90±1.59b	40	12.7	26.4
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.80±0.42c	30	2.1	16.1
	盾巨孢囊霉属 <i>Scutellospora</i>	0.40±0.22c	30	1.0	15.5
	内养囊霉属 <i>Entrophospora</i>	0.70±0.47c	20	1.8	10.9
22.2~48.9	球囊霉属 <i>Glomus</i>	31.80±8.70a	70	82.4	76.2
	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	2.78±1.58b	33.3	9.2	21.3
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.33±0.33c	11.1	1.1	6.1
57.7~172.8	球囊霉属 <i>Glomus</i>	27.11±2.65a	100	89.7	94.9
	无梗囊霉属 <i>Acaulospora</i>	2.67±1.34b	44.4	9.4	26.9
	巨孢囊霉属 <i>Gigaspora</i>	0.22±0.22c	11.1	0.8	6.0
	球囊霉属 <i>Glomus</i>	25.44±3.65a	100	89.8	94.9

1) 平均值±标准差 Mean±SD

研究过程中,AM 真菌对山地灌丛草原之沙生苔草(*Carex praecipua*)、草甸之林芝苔草(*Carex capitata* var. *linzensis*)等莎草科植物根系亦具备良好的侵染。荞麦(*Fagopyrum esculentum*)根系未被侵染的研究结果则与国内外对蓼科植物进行的有关研究相同。但是,在通常被认为易被侵染的柽柳(*Tamarix chinensis*)<sup>[21]</sup>、尼泊尔猪毛菜(*Salsola nepalensis*)等 2 种植物根系亦未发现侵染,其原因尚待进一步研究。

致谢 西藏农牧学院农学系王俊彦、张霞、龚春计、魏娜参加了有关实验,谨致谢忱。

## 参考文献

- [1] 梁宇,郭良栋,马克平. 菌根真菌在生态系统中的作用. 植物生态学报, 2002, 26(6): 739~745. Liang Y, Guo L D, Ma K P. The role of mycorrhizal fungi in ecosystems (In Chinese). Acta Phytocologica Sinica, 2002, 26(6): 739~745
- [2] van der Heijden, Marcel G A, John N K, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. Nature, 1998, 396(5): 69~72
- [3] Allen E B, Allen M F. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. In: Collins H P, Roberston G P, Klug M J. eds. The Significance and Regulation of Soil Biodiversity. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995. 47~62
- [4] 张美庆,王幼珊,邢礼军. 环境因子和 AM 真菌分布的关系. 菌物系统, 1999, 18(1): 25~29. Zhang M Q, Wang Y S, Xing L J. The relationship between the distribution of AM fungi and environmental factors (In Chinese). Mycosystema, 1999, 18(1): 25~29
- [5] 吴铁航,郝文英,林先贵,等. VA 菌根在某些红壤中的分布和数量变化. 土壤学报, 1994, 31(增刊): 71~78. Wu T H, Hao W Y, Lin X G, et al. Occurrence and distribution of VA mycorrhizal fungi in some red soil of China (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 1994, 31(Suppl.): 71~78
- [6] 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. Liu R J, Li X L. Arbuscular Mycorrhizae and Application (In Chinese). Beijing: Science Press, 2000. 93~97, 148~169
- [7] 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. Gai J P, Liu R J. Effects of soil factors on arbuscular mycorrhizae (AM) fungi around roots of wild plants (In Chinese). Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(3): 470~472
- [8] 王发园,刘润进. 环境因子对 AM 真菌多样性的影响. 生物多样性, 2001, 9(3): 301~305. Wang F Y, Liu R J. Effects of environmental factors on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (In Chinese). Biodiversity Science, 2001, 9(3): 301~305
- [9] 张英,郭良栋,刘润进. 都江堰地区丛枝菌根真菌多样性与生态研究. 植物生态学报, 2003, 27(4): 537~544. Zhang Y, Guo L



- D, Liu R J. Diversity and ecology of arbuscular mycorrhizal fungi in Dujiangyan (In Chinese). *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(4): 537~ 544
- [10] Michelini S. Relationships between environmental factors and levels of mycorrhizal infection of citrus on four islands in the Eastern Caribbean. *Tropical Agriculture*, 1993, 70(2): 135~ 140
- [11] Friese C F, Koske R E. The spatial dispersion of spores of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a sand dune: Microscale patterns associated with the root architecture of American beachgrass. *Mycological Research*, 1991, 95: 952~ 957
- [12] Molina R J, Trappe J M, Strickler G S. Mycorrhizal fungi associated with *Festuca* in the western United States and Canada. *Canadian Journal of Botany*, 1978, 56: 1691~ 1695
- [13] 王发园, 刘润进. 生物因子对 AM 真菌多样性的影响. *生态学报*, 2002, 22(3): 403~ 408. Wang F Y, Liu R J. Effects of biological factors on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(3): 403~ 408
- [14] 赵文治, 程国栋. 菌根及其在荒漠化土地恢复中的作用. *应用生态学报*, 2001, 12(6): 947~ 950. Zhao W Z, Cheng G D. Mycorrhizae and its application in desertification land restoration (In Chinese). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(6): 947~ 950
- [15] Ruizlozano J M, Azcon R. Mycorrhizal colonization and drought stress as factors affecting nitrate reductase activity in lettuce plants. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 1996, 60(2/3): 175~ 181
- [16] 王发园, 刘润进, 林先贵, 等. 几种生态环境中 AM 真菌多样性比较研究. *生态学报*, 2003, 23(12): 2666~ 2671. Wang F Y, Liu R J, Lin X G, *et al.* Comparison of diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different ecological environments (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(12): 2666~ 2671
- [17] 张美庆, 王幼珊, 张驰, 等. 我国北方 AM 真菌某些属和种的生态分布. *真菌学报*, 1994, 13(3): 166~ 172. Zhang M Q, Wang Y S, Zhang C, *et al.* The ecological distribution characteristics of some genera and species of VAM fungi in Northern China (In Chinese). *Acta Mycol. Sin.*, 1994, 13(3): 166~ 172
- [18] Graham J H. Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol.*, 1981, 68: 548~ 552
- [19] Tawarayama K, Watanabe S, Yoshida J, *et al.* Effect of onion (*Allium-æpa*) root exudates on the hyphal growth of *Gigaspora margarita*. *Mycorrhiza*, 1996, 6(1): 57~ 59
- [20] Chen B D, Li X L, Peter C. Two arbuscular mycorrhizal fungi colonizing maize under different phosphorus regimes in a compartment cultivation system. *Pedosphere*, 2002, 12(2): 121~ 130
- [21] 王发园, 刘润进. 黄河三角洲盐碱土壤中 AM 真菌的初步调查. *生物多样性*, 2001, 9(4): 389~ 392. Wang F Y, Liu R J. A preliminary survey of arbuscular mycorrhizal fungi in saline-alkaline soil of the Yellow River Delta (In Chinese). *Biodiversity Science*, 2001, 9(4): 389~ 392

## AM FUNGI DIVERSITY AND THEIR ENVIRONMENTAL FACTORS IN ALTIPLANO GRASSLAND IN TIBET

Cai Xiaobu<sup>1</sup> Peng Yuelin<sup>1</sup> Feng Gu<sup>2</sup> Qian Cheng<sup>1</sup>

(1 Department of Agriculture, Tibet Agricultural and Animal Husbandry College, Linzhi, Tibet 860000, China)

(2 College of Resources and Environment, China Agriculture University, Beijing 100094, China)

**Abstract** An investigation was conducted of the altiplano grassland, which was the important agricultural and animal husbandry base in Tibet. Soil samples with roots, 2 kg each, were collected from the rooting zone of 22 dominant plants at a depth of 2~ 30 cm and each sample had three replicates. Then the soil samples were air-dried, sieved through a 2 mm sieve and stored at 4 °C. The root samples were rinsed with tap water, soaked in 10% (w/v) KOH (30 min, 90 °C), acidified in lactic acid (10 min), and stained with 0.5% trypan blue. Thirty 0.5 to 1 cm root fragments were examined per sample for their arbuscular mycorrhizal status under a compound microscope ( $\times 200$ ). A hundred grams of soil were taken from each sample and wet-sieved. Then AMF spores were counted on a grid pattern dish under a binocular stereomicroscope. Spores of AM fungi isolated from the field soil and trap cultures were mounted on glass slides in polyvinyl-lacto-glycerol (PVLG). Then spores were examined microscopically and identified according to current taxonomic criteria (Schenk and P r z, 1990) and internet information from INVAM (<http://invam.caf.wvu.edu>). The results show that the investigation of resources and ecological distribution of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) were contributive to the study on diversity of AM fungi in the altiplano grassland in Tibet. Five genera of AM fungi were collected and identified in the sampled soils. In terms of spore density, isolation frequency, relative abundance and importance value, they were in the order of *Glomus* > *Acaulospora* > *Gigaspora* > *Scutellospora* > *Entrophospora*. *Glomus*, but they all were of prominent genus in the investigation area and *Acaulospora*, *Gigaspora* and *Scutellospora* were of common genus while *Entrophospora* was rarely found. The appearance and distribution of AMF are related to regional difference, soil factors and plant hosts. Among the five genera, *Gigaspora*, *Glomus* and *Acaulospora* were distributed widely in the target areas, while *Scutellospora* and *Entrophospora* were only found in altiplano grassland. The diversity character was similar in most areas, only *Acaulospora* appeared more frequently in frigid meadow. Under different meadow types and soil texture, the diversity of AM fungi was in the trend of frigid meadow > upland brushy grassland > meadow, and loam > sandy loam and heavy sandy soil > light sandy soil. AM fungi were the commonest in the soil with pH in the level of 6.0~ 6.7, Olsen P in 5.3~ 13.8 mg kg<sup>-1</sup> and organic matter in 35.7~ 54.6 g kg<sup>-1</sup>. AM fungi colonized well in the plants of *Carex praeopara*, *Kobresia humilis* and *Cyperus compressus*, but not in *Fagopyrum esculentum*. *Tamarix chinensis* and *Salsola nepalensis*, commonly recognized as good host, were not colonized, either. It was also found soil pH was positively correlative to spore density, but not to colonization.

**Key words** Arbuscular mycorrhizal fungi; Biodiversity; Altiplano grassland; Tibet