

# 丛枝菌根真菌对西藏高原草地植物和土壤环境的影响\*

蔡晓布<sup>1</sup> 冯固<sup>2</sup> 钱成<sup>1</sup> 盖京苹<sup>2</sup>

(1 西藏大学农牧学院, 西藏林芝 860000)

(2 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094)

**摘要** 采用三室隔网装置,就 *Glomus etunicatum*、*Glomus intraradices*、*Glomus mosseae* 对 2 种高山草地植物和土壤环境的影响进行了研究。结果表明:(1)接种 AM 真菌对草地植物的侵染和生长均具显著效应,植株地上部、根系干物重以及含磷量、吸磷量均显著高于不接种处理,菌根菌丝对植株吸磷的贡献率达 47.8%~69.5%。其中,*Glomus intraradices*、*Glomus mosseae* 分别对穗序剪股颖、紫羊毛吸收土壤磷素更具促进作用。(2)各接种处理中室土壤中各类微生物数量均显著高于边室土壤,但边室土壤中放线菌,特别是细菌、真菌的平均增幅均远高于中室土壤,表明菌根际、菌丝际土壤中各类微生物的数量差异趋于明显缩小,微生物区系构成得以平衡与改善;解磷细菌(芽孢杆菌)亦呈同一趋势。(3)2~1 mm 粒径团聚体在土壤水稳性团聚体构成中占有绝对比重,菌根菌丝对距根表不同距离处 2~1 mm 团聚体形成的贡献率均在 70%以上,但距根表 2~4 cm 处菌根菌丝贡献率明显低于 0~2、4~6 cm 处,并未表现出随菌丝密度增加而提高的趋势;5~2 mm 水稳性团聚体仅距根表较远处有少量形成(菌丝贡献率达 100%),0~2、2~4 cm 处则未见分布。(4)同一、不同 AM 真菌对不同或同一草地植物的侵染及所产生的菌根效应具有不同程度的差异,穗序剪股颖各接种处理普遍优于紫羊毛,紫羊毛+*Glomus mosseae*、穗序剪股颖+*Glomus intraradices* 优于同组其他接种处理的趋势较为明显。

**关键词** 丛枝菌根真菌;草地植物;菌根效应;土壤微生物;土壤团聚体

**中图分类号** S152.4;S154

**文献标识码** A

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi)与许多植物的共生关系,不仅导致植物生长过程中的一系列生理变化,亦直接或间接地影响着土壤环境,因而在诸多方面影响着土壤养分形态及其化学有效性,影响着植物根系对养分、水分的吸收和植物的生长<sup>[1~4]</sup>,从而深刻地影响着陆地植物生态系统的生物结构和组成<sup>[5,6]</sup>。近年,菌根效应研究已从主要针对 AM 真菌对植物营养(特别是土壤磷素)的作用、对根系形态和代谢活性的影响等方面,向菌根对植物根际环境的作用和影响等方向拓展<sup>[2~4,7,8]</sup>,菌根真菌与土壤微生物、土壤团聚体间的关系及其对寄主植物的影响等问题已日益受到菌根研究者的关注<sup>[2~4,7~16]</sup>。但菌根真菌与土壤微生物关系的研究主要集中在菌根际,针对菌丝际范围的研究则明显不足<sup>[9~12,14]</sup>,AM 真菌外生菌丝及受 AM 真菌侵染的植物根系在土壤团聚体形成中的作用程度等方面的研究亦相对较少<sup>[2,8,13,15,16]</sup>。迄今为止,国内外对青藏高原这种非常独特的生态条件下菌根真菌对植

物生长的作用及其土壤环境影响等许多问题尚不清楚,因而难以通过菌根生物技术这一重要而有效的途径开展退化草地生态系统的恢复与重建工作。本试验采用三室隔网装置,就不同草地植物接种 *Glomus etunicatum*、*Glomus intraradices*、*Glomus mosseae* 的侵染效应,及其对植物磷素吸收,菌根际、菌丝际土壤微生物区系构成和水稳性土壤团聚体形成的影响进行了研究,以期为青藏高原退化草地生态系统的恢复与重建提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

**1.1.1 供试菌种** 供试菌种(由中国农业大学植物营养系提供的含有菌根真菌孢子、根外菌丝、感染的根段及根际土壤的接种剂)为 *Glomus etunicatum* (*G. e.*)、*Glomus intraradices* (*G. i.*)、*Glomus mosseae* (*G. m.*)。

\* 国家自然科学基金项目(30260055;30470341)、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,河南开封人,副教授,从事土壤与植物营养研究和教学工作。E-mail: caitw21@sohu.com

收稿日期:2005-06-14;收到修改稿日期:2005-11-20

1.1.2 供试植物 供试植物(种籽系采自西藏中部山地灌丛草原)分别为紫羊毛(*Festuca rubra*)和穗序剪股颖(*Agrostis hugoniana*)。

1.1.3 供试基质 将采自天然草地且已过2 mm筛,并经120℃下高压蒸汽灭菌2.5 h的风干低磷中砂土(pH、有效磷、有机质含量分别为6.87、 $P_2O_5$  5.25 mg kg<sup>-1</sup>、3.32 g kg<sup>-1</sup>)与NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>(N 120 mg kg<sup>-1</sup>)、KH<sub>2</sub>PO<sub>3</sub>(P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 50 mg kg<sup>-1</sup>)、K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>(K<sub>2</sub>O 150 mg kg<sup>-1</sup>)混匀作为供试土壤。

## 1.2 试验设计

试验采用三室根箱隔网(30 μm孔径尼龙网)装置,根箱高、宽各20 cm,中室内壁长5 cm、两边室内壁各长6 cm。所设紫羊毛、穗序剪股颖2组处理均设接种、不接种2种方式,3次重复。其中,紫羊毛组各处理为:紫羊毛+*G. e.*、紫羊毛+*G. i.*、紫羊毛+*G. m.*、对照(*F. rubra* CK);穗序剪股颖组各处理为:穗序剪股颖+*G. e.*、穗序剪股颖+*G. i.*、穗序剪股颖+*G. m.*、对照(*A. hugoniana* CK)。

将供试土壤等量装入各三室根箱边室,再将所余供试土壤分别与3个供试菌种按100:20的比例再次混匀,等量分别装入各根箱中室。为保证对照处理与接种处理间其他土壤微生物区系的一致性,各对照处理中室土壤中均加入等量灭菌的菌种剂和10 ml菌种滤液。然后,将2种供试草地植物种子分别置于10% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>中浸泡15 min进行表面消毒,按每箱60粒播于中室土壤。出苗后14 d,每箱定苗40株;待植株生长30 d、60 d时补施N 80 mg kg<sup>-1</sup>各一次。试验全程玻璃温室温度为20~30℃,未加辅助光。隔日定量浇水,将土壤湿度控制在田间持水量的60%~70%。

## 1.3 分析方法

1.3.1 孢子密度、菌根侵染率、菌丝密度和土壤团聚体等的测定 植株生长87 d时,分别从各处理中室取出全部带根土样,待风干、混匀后,采用湿筛倾析—蔗糖离心法筛取孢子,在解剖镜下于培养皿内分格记数(孢子果按1个孢子记数);将根系从土壤中洗出,均匀剪成1 cm长根段,取0.5 g根段并经KOH—曲利本蓝染色<sup>[17]</sup>后,随机取30条根段制片并在200倍显微镜下观测;据Trouvelot等<sup>[18]</sup>的方法,按菌根侵染和丛枝丰度分级标准,采用MYCO-CALC软件计算菌根侵染率(F%)、菌根侵染强度(M%)和丛枝丰度(A%)。边室土壤则按距尼龙网(根表)0~2.0 cm、2.0~4.0 cm、4.0~6.0 cm处分别切

取土样,分别采用真空泵微孔滤膜抽滤法<sup>[19]</sup>、人工筛分法<sup>[20]</sup>测定菌丝密度和水稳性土壤团聚体含量。

## 1.3.2 植物生物量、含磷量及土壤微生物测定

将各处理植株地上部、根系洗净并经65℃下烘干72 h后,测定生物量(干重);植株含磷量采用钒钼黄比色法。中室、边室土壤微生物样品经23℃恒温培养(细菌3 d,真菌、放线菌均为5 d)后,采用平板计数法分析微生物区系。其中,细菌(包括芽孢杆菌)、真菌、放线菌测定分别采用牛肉膏蛋白胨培养基、马丁氏培养基+1%链霉素、改良高氏1号培养基+3%重铬酸钾。

## 1.4 数据处理与统计

采用最小显著极差法(LSR法)<sup>[21]</sup>进行多重比较;菌丝吸磷贡献率=(接种处理植物吸磷总量-不接种处理植物吸磷总量)×100/接种处理植物吸磷总量;菌根菌丝对水稳性团聚体的贡献=(接种处理团聚体含量-不接种处理团聚体含量)×100/接种处理团聚体含量。

## 2 结果与分析

### 2.1 AM真菌对草地植物侵染及生长的影响

结果表明,接种AM真菌对高山草地植物的侵染和生长均具显著效应。表1可见,紫羊毛组、穗序剪股颖组对照处理均未观测到菌根真菌对植物根系的侵染,各组接种处理孢子密度、菌根侵染率、侵染强度和丛枝丰度则均受到不同程度的侵染。其中,各接种处理具菌根侵染点的根系均在65%~90%之间,整个根系中AM真菌结构形成的强度均大于9%,丛枝在根系中亦具有一定的形成和发育,一般在3%左右。不同植物、同一植物接种同一或不同AM真菌后,植物根围土壤AM真菌孢子密度、菌根侵染率等均具有不同程度的差异。AM真菌与穗序剪股颖共生体系的形成和发育在总体上呈现出优于紫羊毛的趋势,紫羊毛+*G. m.*、穗序剪股颖+*G. i.*处理的孢子密度、AM真菌与植物共生体系的形成和发育亦显著优于同组其他接种处理。

AM真菌对草地植物根系的侵染效应具体体现在植物生长、发育方面的差异<sup>[22]</sup>。接种AM真菌后,2种供试植物地上部、根系干物重均显著高于其相应对照;同一植物、不同植物接种不同或同一AM真菌后,各处理植物地上部、根系干物重的差异与AM真菌对草地植物根系的侵染规律基本吻合,在很大程度上体现了AM真菌侵染对寄主植物生长、

表 1 接种 AM 真菌对草地植物生物量和菌根侵染率的影响<sup>1)</sup>

Table 1 Effects of inoculation on dry weights and mycorrhizal infection rate of grassland plants

处理 Treatments	干物重 Dry weight (g pot <sup>-1</sup> )		孢子密度 Spore density (个 g <sup>-1</sup> )	侵染率 Infection rate (%)	侵染强度 Infect intensity (%)	丛枝丰度 Arbuscule richness (%)
	地上部 Shoot	根系 Root				
	紫羊毛 + <i>G. e</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. e</i>	2.73b				
紫羊毛 + <i>G. i</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. i</i>	2.59b	2.78b	17.6b	66.7b	9.2c	0.9c
紫羊毛 + <i>G. m</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. m</i>	3.22a	3.40a	21.3a	83.3a	15.2a	6.0a
紫羊毛(对照) <i>F. rubra</i> CK	1.82c	1.63d	0	0	0	0
穗序剪股颖 + <i>G. e</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. e</i>	3.85b	3.41b	23.4b	83.3a	12.2c	3.2b
穗序剪股颖 + <i>G. i</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. i</i>	4.16a	4.23a	27.1a	86.7a	16.5a	4.0a
穗序剪股颖 + <i>G. m</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. m</i>	3.50c	3.13c	24.5b	86.7a	14.8b	2.7b
穗序剪股颖(对照) <i>A. hugoniana</i> CK	2.49d	2.06d	0	0	0	0

1) 用 LSR 法计算处理间差异, 同列不同字母表示差异显著性达 5% 水平。下同 The LSR method is used to test the significance; values in the same column followed by the same letters are not significant in difference at  $p < 0.05$ . The same below

发育所具有的不同程度的促进作用。同时, AM 真菌侵染寄主植物根系后对植株地上部、根部干物重的影响有所不同。紫羊毛组接种 *G. m*、*G. i* 处理、穗序剪股颖组接种 *G. i* 处理植株地上部干物重较根系均呈不同程度的下降, 在一定程度上反映了其根外菌丝具有相对较强的抗磷营养胁迫能力, 缓解了因菌根侵染对根系吸收光合产物所产生的压力; 其他接种处理及各对照处理植株则均呈相反趋势, 植株根冠比相对较低, 菌根共生体中 AM 真菌对光合产物的竞争优势<sup>[13]</sup>以及土壤养分匮乏对对照植株根系生长所产生的限制作用可能是导致这一现象一个重要原因。

## 2.2 AM 真菌对草地植物吸磷效率的影响

由于 2 种植物间生理及营养特性的差异, 不接种处理中紫羊毛地上部、根系含磷量, 特别是吸磷量较穗序剪股颖均呈较大幅度的降低(表 2), 这与两者地上部、根系干物重间的差异基本一致。由表 2 可见, 接种 AM 真菌对草地植物地上部、根系含磷量和吸磷量均具显著的促进作用。接种 AM 真菌后, 不同草地植物地上部、根系含磷量与吸磷量均显著高于其相应对照; 同一草地植物、不同草地植物接种

不同或同一 AM 真菌后, 植株地上部、根系含磷量、吸磷量亦具有显著差异。就同一草地植物而言, 紫羊毛组以接种 *G. m* 的效应最为显著, 其他接种处理间均无显著差异; 穗序剪股颖组则以接种 *G. i* 处理的植株含磷量、吸磷量显著高于其他处理, 接种 *G. m*、*G. e* 处理间除地上部植株吸磷量外, 其他亦均无显著差异。菌丝贡献体现着根外菌丝对植物吸收土壤磷素的影响程度<sup>[8, 13, 18, 23]</sup>。表 2 所示, 紫羊毛、穗序剪股颖组各接种处理菌根菌丝对植物吸收土壤磷素的贡献量(菌丝吸收磷的绝对量)分别达 4.8、6.8 mg pot<sup>-1</sup> 以上, 菌根菌丝贡献率则均在 50% 左右。其中, 紫羊毛组菌根菌丝对植物吸收土壤磷素的贡献量、贡献率均呈接种 *G. m* > *G. i* > *G. e*, 穗序剪股颖组则呈接种 *G. i* > *G. e* > *G. m* 的趋势。可见, 植株含磷量、吸磷量与菌丝贡献的变化趋势基本一致, 反映了根外菌丝对促进草地植物吸收土壤磷素的重要作用及其程度。与紫羊毛 + *G. m*、穗序剪股颖 + *G. i* 处理相比, 其他各接种处理相对较低的菌丝吸磷效率可能主要在于菌根共生体中菌根菌丝的发育相对较差、活性及输磷速率相对较低等<sup>[18]</sup>。

表 2 接种 AM 真菌对草地植物吸磷效率的影响

Table 2 Effect of inoculation of AM fungi on P concentration, P uptake and hypha contribution of steppe plants

处理 Treatments	植株含磷量 P concentration ( $\times 10^3$ mg kg $^{-1}$ )		植株吸磷量 P uptake (mg pot $^{-1}$ )		菌丝贡献 Contribution of hypha	
	地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root	(mg pot $^{-1}$ )	(%)
	紫羊毛 + <i>G. e</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. e</i>	1.87b	2.01b	5.11b	4.33c	4.78
紫羊毛 + <i>G. i</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. i</i>	1.90b	1.94b	4.92b	5.39b	5.66	54.9
紫羊毛 + <i>G. m</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. m</i>	2.29a	2.31a	7.38a	7.86a	10.6	69.5
紫羊毛(对照) <i>F. rubra</i> CK	1.27c	1.43c	2.32c	2.33c	—	—
穗序剪股颖 + <i>G. e</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. e</i>	2.14b	2.00b	8.23b	6.84b	7.51	49.9
穗序剪股颖 + <i>G. i</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. i</i>	2.62a	2.84a	10.9a	12.0a	15.4	67.1
穗序剪股颖 + <i>G. m</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. m</i>	2.14b	2.23b	7.49c	6.98b	6.92	47.8
穗序剪股颖(对照) <i>A. hugoniana</i> CK	1.60c	1.74c	3.97d	3.58c	—	—

不同草地植物接种同一 AM 真菌时,除穗序剪股颖 + *G. m* 处理外,其他接种处理植株含磷总量、吸磷总量均明显高于紫羊毛组各相应接种处理。但与不接种菌根真菌时 2 种植物间植株含磷总量、吸磷总量的差异相比,仅接种 *G. i* 时紫羊毛植株含磷总量、吸磷总量较穗序剪股颖更趋下降;接种 *G. e* 时紫羊毛植株吸磷总量,特别是含磷总量较穗序剪

股颖的降幅呈明显缩小;接种 *G. m* 后,紫羊毛植株含磷总量、吸磷总量较穗序剪股颖则均呈一定程度的上升趋势(图 1)。因此,同一 AM 真菌与不同草地植物间的菌根效应、相互作用程度存在着明显差异,即接种 *G. e*,特别是 *G. i* 对穗序剪股颖吸收土壤磷素更具促进作用,接种 *G. m* 对提高紫羊毛植株含磷量则更为有利。

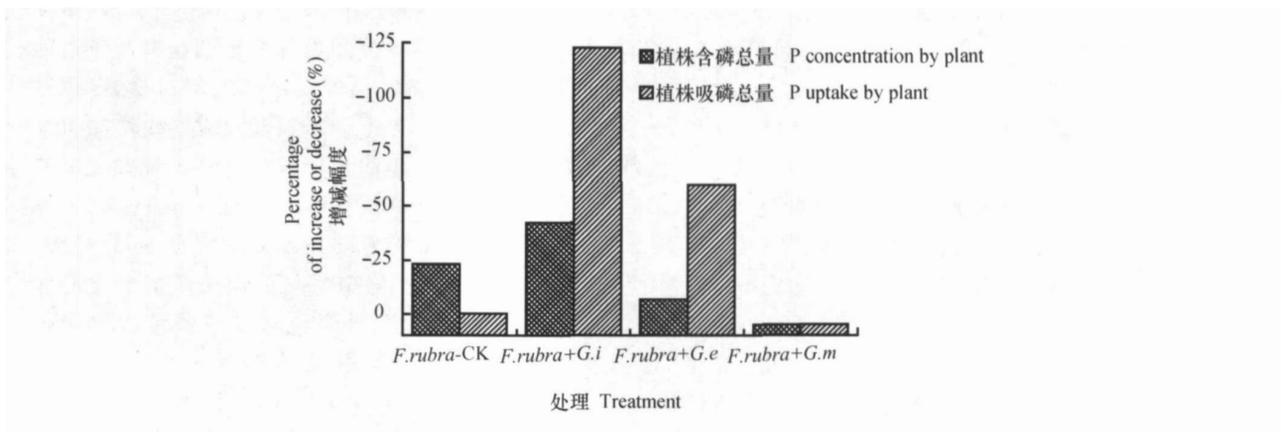


图 1 紫羊毛植株含磷总量、吸磷总量较穗序剪股颖增减幅度

Fig. 1 Comparison between *Festuca rubra* and *Agrostis hugoniana* in P concentration and P uptake

### 2.3 AM 真菌对土壤微生物的影响

研究表明,菌根真菌侵染寄主植物根系后不仅使其根际,而且亦使受外生菌丝直接影响的边室土壤中各类微生物数量发生了很大变化,中室、边室土壤中放线菌,尤其是细菌、真菌的数量差异已趋明显缩小,微生物区系组成得以显著改善。由表 3、图 2 可见,除极个别处理,各接种处理中室、边室土壤微生物数量较其相应对照均呈大幅

度提高,但各接种处理中室、边室土壤中各类微生物的增幅不尽一致,中室土壤平均增幅远低于边室土壤的趋势非常明显,边室土壤中细菌、真菌平均增幅尤为显著。同时,各接种处理中室土壤中各类微生物数量均明显高于边室土壤,但与其相应对照相比,紫羊毛、穗序剪股颖各接种处理中室土壤中细菌、真菌、放线菌较边室土壤的平均增幅均呈显著下降。

表 3 接种 AM 真菌对中室、边室土壤微生物数量与组成的影响

Table 3 Effects of AM fungi on soil microflora in the root and mycorrhizal chambers

处理 Treatments	中室土壤 Soil of root box			边室土壤 Soil of mycorrhizal box		
	细菌 ( $\times 10^7 \text{ g}^{-1}$ )	真菌 ( $\times 10^3 \text{ g}^{-1}$ )	放线菌 ( $\times 10^4 \text{ g}^{-1}$ )	细菌 ( $\times 10^7 \text{ g}^{-1}$ )	真菌 ( $\times 10^3 \text{ g}^{-1}$ )	放线菌 ( $\times 10^4 \text{ g}^{-1}$ )
紫羊毛 + <i>G. e</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. e</i>	33.5	20.2	23.0	17.6	6.4	18.1
紫羊毛 + <i>G. i</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. i</i>	30.0	27.6	33.3	14.5	11.9	15.6
紫羊毛 + <i>G. m</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. m</i>	24.2	18.7	34.6	20.3	10.6	14.3
紫羊毛(对照) <i>F. rubra</i> CK	26.4	13.1	21.3	6.7	3.3	10.5
穗序剪股颖 + <i>G. e</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. e</i>	71.1	42.7	41.5	27.4	30.5	9.7
穗序剪股颖 + <i>G. i</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. i</i>	69.9	47.4	40.1	34.6	30.8	14.3
穗序剪股颖 + <i>G. m</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. m</i>	55.5	38.8	36.9	28.5	27.9	11.7
穗序剪股颖(对照) <i>A. hugoniana</i> CK	47.7	27.2	26.9	10.5	11.7	5.6

Bacteria; Fungus; Actinomyces

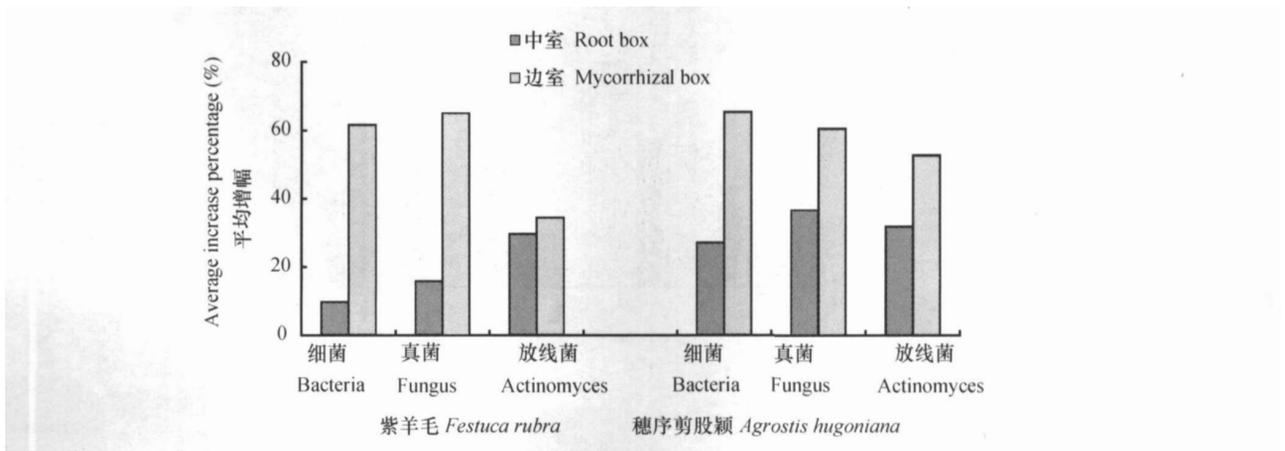


图 2 接种处理中、边室土壤微生物平均增幅(%)

Fig. 2 Average increment by percentage in soil microorganism in the root and mycorrhizal chambers after inoculation

不同接种方式所形成的菌根共生体对菌根际乃至菌丝际土壤微生物,特别是细菌的生长与繁殖具有很大的影响。如紫羊毛组各接种处理中,接种 *G. m* 处理中室土壤细菌数量尚略低于其相应对照,但其边室土壤中细菌数量则明显高于其他处理;穗序剪股颖组接种 *G. i* 处理中室土壤细菌数量尽管较大(仅略低于接种 *G. e* 处理),而在边室土壤中亦显著高于其他处理。中室、边室土壤中各类微生物,尤其是细菌数量较大且分布相对平衡可能是紫羊毛 + *G. m*、穗序剪股颖 + *G. i* 处理植株生物量和吸磷效率等明显高于其他接种处理的重要原因之一。由

表 2、图 3 可见,各接种处理中室、边室土壤中解磷细菌(芽孢杆菌)的数量变化与细菌基本相同,在总体上呈现出随细菌数量的提高而增加的趋势。究其原因,除了菌根的形成有利于芽孢杆菌等解磷微生物在根际生长和繁殖的直接作用<sup>[9,13,14]</sup>,可能还与供试土壤(砂土)良好的通透性能等因素有关<sup>[9]</sup>。不同植物接种同一 AM 真菌后,穗序剪股颖各接种处理中室、边室土壤中各类微生物数量在总体上高于紫羊毛的趋势更为显著。即接种 AM 真菌后,2 种植物间土壤微生物数量的差异有所扩大,AM 真菌对穗序剪股颖所产生的侵染效应较为突出。

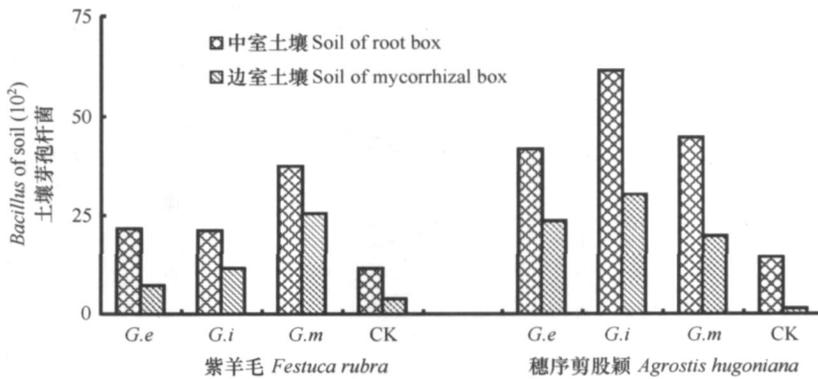


图 3 接种 AM 真菌对土壤芽孢杆菌的影响

Fig. 3 Effect of AM fungus on soil *Bacillus*

2.4 AM 真菌对土壤团聚体形成的影响

菌丝密度及其分布特征对水稳性团聚体的形成与稳定具有重要影响<sup>[8]</sup>。图 4 所示,各接种处理中菌丝密度随距根表距离的增加,在总体上呈不同程度的提高(仅紫羊毛 + *G. i* 处理距根表 4 ~ 6 cm 处菌丝密度较 2 ~ 4 cm 处略呈下降),但增幅

普遍呈下降趋势。其中,紫羊毛 + *G. m*、穗序剪股颖 + *G. i* 处理距根表不同距离处的菌丝密度在各组中均显著高于其他处理。同时,不同植物接种同一 AM 真菌后,距根表不同距离处的菌丝密度亦具很大差异,穗序剪股颖大于紫羊毛的趋势较为明显。

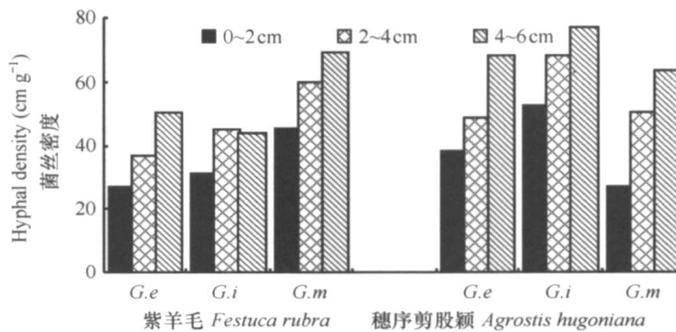


图 4 距根表 0 ~ 6 cm 处(边室土壤中)菌丝密度及其分布特征

Fig. 4 Mycorrhizal hyphal density within the distance of 0 ~ 6 cm to the root surface in mycorrhizal chamber

一般而言,距根表愈远,水稳性大团聚体的形

成受根分泌物的影响愈小,菌丝起的作用愈

大<sup>[8,16]</sup>。本研究中,不同接种条件下,距根表 4~6 cm 处 5~2 mm 水稳性大团聚体以及距根表不同距离处 2~1 mm 水稳性团聚体的数量分布与菌根分泌物、菌丝密度的变化趋势基本一致。表 4 所示,距根表 0~4 cm 处,各接种处理及相应对照均无 5~2 mm 水稳性大团聚体形成;距根表 4~6 cm 处,除 2 个对照和紫羊毛 + *G. i* 处理,其他接种处理均具极少量 5~2 mm 粒径水稳性团聚体(菌丝贡献率均为 100%),但穗序剪股颖各接种处理明显较低。就 2~1 mm 水稳性团聚体而言,各接种处理及相应对照在距根表不同距离处均有形成

(各接种处理均显著高于其相应对照),且整体呈现出距根表愈远,形成量愈多的趋势。其中,各接种处理距根表 2~4 cm 处菌根菌丝对团聚体形成的贡献率均明显低于 0~2、4~6 cm 处,穗序剪股颖组 0~2 cm 处 2~1 mm 粒径水稳性团聚体则完全由菌根菌丝贡献,4~6 cm 处菌根菌丝贡献率亦均在 90%以上,并未完全表现出随菌丝密度增加而提高的趋势。可见,菌根菌丝对距根表较远(4~6 cm)处 5~2 mm 水稳性大团聚体的形成具有关键作用,对 0~6 cm 处 2~1 mm 水稳性团聚体形成的影响亦明显大于根系。

表 4 菌根菌丝对 5~1 mm 水稳性土壤团聚体的影响与贡献

Table 4 Mycorrhizal hyphal contribution to the formation of water stable soil aggregates

处理 Treatments	土壤团聚体 Soil water-stable aggregates (%)				菌丝贡献 Contribution of hypha (%)			
	5~2 mm		2~1 mm		5~2 mm		2~1 mm	
	4~6 <sup>1)</sup>	0~2 <sup>1)</sup>	2~4 <sup>1)</sup>	4~6 <sup>1)</sup>	4~6 <sup>1)</sup>	0~2 <sup>1)</sup>	2~4 <sup>1)</sup>	4~6 <sup>1)</sup>
紫羊毛 + <i>G. e</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. e</i>	0.15a	0.34a	0.34ab	0.71b	100a	88.2b	73.5ab	88.7a
紫羊毛 + <i>G. i</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. i</i>	0b	0.34a	0.31b	0.77b	0b	88.2b	71.0b	89.6a
紫羊毛 + <i>G. m</i> <i>Festuca rubra</i> + <i>G. m</i>	0.12a	0.38a	0.38a	0.92a	100a	89.5a	76.3a	91.3a
紫羊毛(对照) <i>F. rubra</i> CK	0b	0.04b	0.09c	0.08c	—	—	—	—
穗序剪股颖 + <i>G. e</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. e</i>	0.07a	0.25b	0.19c	0.66c	100a	100a	73.7b	92.4a
穗序剪股颖 + <i>G. i</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. i</i>	0.07a	0.33a	0.47a	1.03a	100a	100a	89.4a	95.1a
穗序剪股颖 + <i>G. m</i> <i>Agrostis hugoniana</i> + <i>G. m</i>	0.05a	0.31ab	0.31b	0.88b	100a	100a	83.9a	94.3a
穗序剪股颖(对照) <i>A. hugoniana</i> CK	0b	0c	0.05d	0.05d	—	—	—	—

1) 距根表距离 Distance to root surface (cm)

### 3 结论与讨论

研究表明,同一、不同草地植物接种不同或同一 AM 真菌所产生的菌根效应均较显著,而不同接种处理间的菌根效应则具有一定甚至显著差异。同时,AM 真菌与植物共生体系的形成和发育及其土壤环境影响具有相对一致性的重要特征。菌根共生体的形成和发育不仅对促进植物和菌根菌丝生长,提高植物磷营养水平具有重要作用,而且对改善并

协调土壤微生物区系、促进土壤水稳性团聚体的形成与稳定等亦具有重要影响。

不同接种处理植株含磷量、吸磷量的显著差异,与不同菌根共生体中根外菌丝直接吸收磷素并运输给寄主植物的能力,以及菌根菌丝对寄主植物根系形态、代谢活性的不同影响所导致的根系本身对土壤养分摄取能力的差异等因素有关。因此,AM 真菌向寄主植物供磷的效率不仅在很大程度上取决于 AM 真菌的种类,亦与菌根共生体的发育程度有关。本研究中,AM 真菌对草地植物磷营养的贡献率均

达 50% 左右, 植株地上部、根系干物重亦显著提高, 不仅表明供试土壤条件下的施磷量仍属较低水平, 而且反映了 AM 真菌通过菌根共生体从寄主植物中吸收的碳水化合物相对较少, 植物通过 AM 真菌以获取磷营养的过程得以强化<sup>[2,9,13,24]</sup>。这与低磷土壤低量施磷条件下接种 AM 真菌可显著促进植物对磷的吸收, 但对植物生长无明显影响的有关研究结果明显不同<sup>[24]</sup>。各接种处理显著的磷营养效率除与菌根菌丝在活化土壤潜在磷以及增加土壤磷素吸收等方面的重要作用有关, 还可能在于: (1) 以铵态氮为氮源时, 由于菌根菌丝优先吸收  $\text{NH}_4^+$  并释放出  $\text{H}^+$  所引起的菌丝际土壤 pH 显著下降, 进一步促进了土壤难溶性磷的活化和菌根菌丝对磷的吸收<sup>[2,13]</sup>。(2) 各接种处理 5~2 mm, 特别是 2~1 mm 土壤团聚体数量均显著高于其相应对照, 这可能在一定程度上促进了菌根菌丝对土壤微团聚体等土壤孔隙中磷素的吸收。(3) 接种菌根真菌显著提高并改善了中室、边室土壤中各类微生物的数量和组成, 芽孢杆菌的数量亦远高于不接种处理。因此, 菌根真菌和芽孢杆菌等溶磷细菌的共同作用亦可能在一定程度上促进了低磷土壤中植物对磷的吸收和利用<sup>[9,13]</sup>。

不同的 AM 真菌或菌根共生体对菌根际、菌丝际各类微生物数量的影响明显不同。中室土壤中植物根系、菌根菌丝对土壤微生物生长与繁殖的直接、间接作用是导致中室土壤中各类微生物数量均显著高于边室土壤的重要原因; 而边室土壤中各类微生物相对更高的增幅则表明菌根菌丝通过其分泌物对土壤微生物的增殖亦具有显著的促进作用, 但这一影响明显低于中室土壤中植物根系、菌根菌丝对土壤微生物的双重作用。与不接种处理相比, 各接种处理中室、边室土壤细菌、真菌相对较高的数量分布和相对平衡的区系构成, 可能在一定程度上强化了部分细菌、真菌与 AM 真菌生长发育的协同作用<sup>[13]</sup>, 有利于菌根共生体的形成、发育和菌根效应的显著提高。有关研究表明, AM 真菌对植物根系的侵染速率影响着其与根际细菌争夺碳水化合物的能力, 从而对根际细菌数量产生着重要影响<sup>[13]</sup>。紫羊毛、穗序剪股颖接种 *Glomus intraradices* 后, 根际细菌数量较其相应对照分别提高 12.0% 和 31.8% (边室土壤中的增幅更达 53.8% 和 69.7%)。这与 *Glomus intraradices* 因能迅速侵染植物根系, 从而更多地摄取碳水化合物并使根际细菌数量减少的有关研究结果完全不同<sup>[25]</sup>; 而接种 *Glomus etunicatum* 对紫羊

毛、穗序剪股颖根际细菌生长与繁殖的促进作用则与有关研究结果相吻合<sup>[25]</sup>。

相对较高的菌根侵染率、侵染强度可以在不同程度上促进菌根共生体外部菌丝的生长, 这对土壤团聚体的形成及土壤结构的稳定具有重要影响。本研究中, 对土壤水稳性团聚体的研究仅限于边室土壤。因此, 除距尼龙网(根表)较近处的水稳性团聚体形成可能受根系、菌丝分泌物, 以及菌丝缠绕的共同影响外, 可以认为距根表较远处水稳性团聚体的形成应主要在于菌根菌丝的作用。距根表较近(0~2、2~4 cm)处均未发现 5~2 mm 水稳性团聚体, 这与有关研究结果不尽一致<sup>[8]</sup>, 而根系分泌物未能或很少进入边室土壤可能是导致这一现象的重要原因。尽管距根表较远(4~6 cm)处 5~2 mm 水稳性团聚体形成量极低, 但菌丝贡献率则均达 100%, 充分反映了菌丝缠绕以及菌丝分泌的多糖类物质对距根表较远处水稳性大团聚体的形成所具有的关键作用。一般而言, 活性菌丝在根外菌丝中所占比例随距根表距离的增加而减少。本研究中, 菌根菌丝对距根表不同距离处 2~1 mm 水稳性团聚体形成的贡献率均达 70% 以上, 但距根表 4~6 cm 处菌根菌丝贡献率明显高于 2~4 cm 处, 这可能在于菌丝密度的增加对活性菌丝所占比重下降的补偿作用。

## 参考文献

- [1] Li X L, Marschner H, George E. Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant and Soil*, 1991, 136: 49~57
- [2] 李晓林, 毕银丽, 冯固, 等. 丛枝菌根与植物营养. 见: 冯锋, 张福锁, 杨新泉. 植物营养研究——进展与展望. 北京: 中国农业出版社, 2000. 82~93. Li X L, Bi Y L, Feng G, et al. Arbuscular mycorrhizal and plant nutrition (In Chinese). In: Feng F, Zhang F S, Yang X Q. Research and Progress in Plant Nutrition. Beijing: China Agricultural University Press, 2000. 82~93
- [3] Li X L, George E, Marschner H. Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant and Soil*, 1991, 136: 41~48
- [4] Tisdall J M. Fungal hyphae and structural stability of soil. *Aust. J. Soil Res.*, 1991, 29: 729~743
- [5] Marcel G A, van der Heijden, Klironomos J N, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396(5): 69~72
- [6] 耿桂叶, 陈欣, 唐建军. 丛枝菌根真菌对植物群落调节的研究进展. *植物系统*, 2003, 22(4): 678~682. Zhi G Y, Chen X, Tang J J. Mediations of arbuscular mycorrhizal fungi on plant community (In Chinese). *Mycosystema*, 2003, 22(4): 678~682
- [7] 赵忠, 王真辉. 菌根真菌与根际微生物的关系及其对宿主植

- 物的影响. 西北林学院学报, 2001, 16(4): 70 ~ 75. Zhao Z, Wang Z H. The relationships between mycorrhizal fungi and microbe of rhizosphere and their influences on host plant (In Chinese). Journal of Northwest Forestry University, 2001, 16(4): 70 ~ 75
- [ 8 ] 冯固, 张玉凤, 李晓林. 丛枝菌根真菌的外生菌丝对土壤水稳性团聚体形成的影响. 水土保持学报, 2001, 15(4): 99 ~ 102. Feng G, Zhang Y F, Li X L. Effect of external hyphae of arbuscular mycorrhizal plant on water-stable aggregates in sandy soil (In Chinese). Journal of Soil and Water Conservation, 2001, 15(4): 99 ~ 102
- [ 9 ] 秦芳玲, 王敬国, 李晓林, 等. VA 菌根真菌和解磷细菌对红三叶草生长和氮磷营养的影响. 草业学报, 2000, 9(1): 9 ~ 14. Qin F L, Wang J G, Li X L, et al. Effect of VA mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria on growth and phosphorus uptake of red clover (In Chinese). Acta Prataculturae Sinica, 2000, 9(1): 9 ~ 14
- [ 10 ] Post K, Marschner H, Romheld V. Manganese reduction in the rhizosphere of mycorrhizal and nonmycorrhizal maize. Mycorrhiza, 1994, 5: 119 ~ 124
- [ 11 ] 廖继佩, 林先贵, 曹志洪, 等. 丛枝菌根真菌与重金属的相互作用对玉米根际微生物数量和磷酸酶活性的影响. 应用与环境生物学报, 2002, 8(4): 408 ~ 413. Liao J P, Lin X G, Cao Z H, et al. Effect of interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and heavy metals on microbial populations and phosphatase activities in the maize rhizosphere (In Chinese). China J. Appl. Environ. Biol., 2002, 8(4): 408 ~ 413
- [ 12 ] 潘超美, 郭庆荣, 邱桥姐, 等. VA 菌根真菌对玉米生长及根际土壤微生物的影响. 土壤与环境, 2000, 9(4): 304 ~ 306. Pan C M, Gao Q R, Qiu Q J, et al. Effect of VAM fungus on the growth of core and micro-ecological environment of core rhizosphere (In Chinese). Soil and Environmental Sciences, 2000, 9(4): 304 ~ 306
- [ 13 ] 李晓林, 冯固. 丛枝菌根生态生理. 北京: 华文出版社, 2001. 204 ~ 222, 49 ~ 124. Li X L, Feng G. Arbuscular Mycorrhizal Ecology and Physiology (In Chinese). Beijing: Hua Wen Press, 2001. 204 ~ 222, 49 ~ 124
- [ 14 ] Piccini D, Azcon R. Effect of phosphate-solubilizing bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the utilization of Bayovar rock phosphate by alfalfa plants using a sand-vermiculite medium. Plant and Soil, 1987, 101: 45 ~ 50
- [ 15 ] Bergelson J M, Crawley M J. Mycorrhizal infection and plant species diversity. Nature, 1988, 334: 202 ~ 205
- [ 16 ] Wright S F, Lpadyaya A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin: A glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhiza fungi. Plant and Soil, 1998, 198: 97 ~ 107
- [ 17 ] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedures for cleaning and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Trans Br. Mycol. Soc., 1970, 55: 158 ~ 160
- [ 18 ] Trouvelot A, Kough J L, Ganiazzi-Pearson V. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un systeme radiculaire. Recherche de methods d'estimation ayant une signification fonctionnelle. In: Ganiazzi-Pearson V, Ganiazzi S. eds. Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae. Paris: INRA Press, 1986. 217 ~ 221
- [ 19 ] Jakobsen J, Abbot L K, Robson A D. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into root. New Phytologist, 1992, 120: 371 ~ 380
- [ 20 ] 中国科学院南京土壤研究所主编. 土壤理化分析. 上海: 上海科学技术出版社, 1978. 514 ~ 517. Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences. ed. Analyse of Soil Physics and Chemistry (In Chinese). Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1978. 514 ~ 517
- [ 21 ] 南京农业大学主编. 田间试验和统计方法. 北京: 农业出版社, 1989. 91 ~ 121. Nanjing Agricultural University. ed. Field Experiment and Statistical Method (In Chinese). Beijing: Agricultural Press, 1989. 91 ~ 121
- [ 22 ] 郑世学, 董秀丽, 喻子牛, 等. 四种 AM 真菌接种剂的田间效应及其分子检测研究. 土壤学报, 2004, 41(5): 742 ~ 749. Zheng S X, Dong X L, Yu Z N, et al. Molecular detection of four arbuscular mycorrhizal fungal inocula in field trials (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 2004, 41(5): 742 ~ 749
- [ 23 ] 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
- [ 24 ] 冯海燕, 冯固, 王敬国, 等. 植物磷营养状况对丛枝菌根真菌生长及代谢活性的调控. 菌物系统, 2003, 22(4): 589 ~ 598. Feng H Y, Feng G, Wang J G, et al. Regulation of P status in host plant on alkaline phosphatase (ALP) activity in intraradical hyphae and development of extraradical hyphae of AM fungi (In Chinese). Mycosystema, 2003, 22(4): 589 ~ 598
- [ 25 ] Paulitz T C, Linderman R G. Interactions between fluorescent pseudomonads and VA mycorrhizal fungi. New Phytologist, 1989, 113: 41 ~ 45
- [ 26 ] Effects of AM fungi on steppe plants and soil environment in Tibet plateau

## EFFECTS OF AM FUNGI ON STEPPE PLANTS AND SOIL ENVIRONMENT IN TIBET PLATEAU

Cai Xiaobu<sup>1</sup> Feng Gu<sup>2</sup> Qian Cheng<sup>1</sup> Gai Jingping<sup>2</sup>

(1 College of Agricultural and Animal Husbandry, Tibet University, Linczi, Tibet 860000, China)

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

**Abstract** An experiment was carried out in the greenhouse using a three-compartment rhizobox system to study effects of inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus etunicatum*, *Glomus intraradices* and *Glomus mosseae* on *Festuca rubra* and *Agrostis hugoniana*, and soil environment. Results indicate that inoculation had significant effects on AM fungi infection of the plants and plant growth, increasing dry matter and P contents of both ground parts and roots and phosphorus absorption rate of the plants, improving microbial flora in the rhizosphere and water stability of soil aggregates. The mycorrhizal effects was better on *Agrostis hugoniana* plants than on *Festuca rubra*, and Treatment *Festuca rubra* + *Glomus mossene* and *Agrostis hugoniana* + *Glomus intraradices* were better than the others in each group. The root chamber more microorganisms of various kinds than the other two, but the mycorrhizal chamber had a higher ratio of actinomycetes, especially of bacteria and fungi, which meant the difference between rhizosphere and mycorrhizosphere became small. All treatments on inoculation rate and hyphal density accorded with each other. The higher the inoculation rate, the higher the hyphal density. Mycorrhizal hyphal contribution to the formation of water-stable soil aggregates of 5 ~ 2 mm was 100% within the distance of 4 ~ 6 cm from the root surface, however not within the distance of 0 ~ 2 or 2 ~ 4 cm. The hyphal also had significant effect on water-stable soil aggregates (more than 70%) within the distance of 2 ~ 1 mm, but significantly less than within distance of 0 ~ 2 and 4 ~ 6 cm, and did not show the rising effect with the hyphal density. Effect of Arbuscular mycorrhiza on steppe plants and infection rate of steppe plants varied with species of the mycorrhiza and plants. The effect on *Agrostis hugoniana* was greater than on *Festuca rubra* in all inoculation treatments, and the effect of the combinations of *Festuca rubra* + *Glomus mosseae* and *Agrostis hugoniana* + *Glomus intraradices* were more significant than others.

**Key words** Arbuscular mycorrhizal fungi; Steppe plants; Arbuscular mycorrhiza effect; Soil microflora; Soil water-stable aggregates