

DOI: 10.11766/trxb201903170534

肖玖军, 邢丹, 毛明明, 王岩. AM 真菌对桑树根围土壤团聚体的影响机制[J]. 土壤学报, 2020, 57(3): 773–782.

XIAO Jiujun, XING Dan, MAO Mingming, WANG Yan. Mechanism of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Affecting Soil Aggregates in Rhizosphere of Mulberry (*Morus alba*) [J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57(3): 773–782.

AM 真菌对桑树根围土壤团聚体的影响机制*

肖玖军¹, 邢丹^{2†}, 毛明明³, 王岩²

(1. 贵州省山地资源研究所, 贵阳 550001; 2. 贵州省农业科学院蚕业研究所, 贵阳 550006; 3. 贵州大学农学院, 贵阳 550025)

摘要: 为揭示丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhizal, AM) 真菌对植桑土壤的影响及机制, 采用盆栽试验研究接种摩西管柄囊霉 (*Funneliformis mosseae*) 和根内根生囊霉 (*Rhizophagus intraradices*) 对土壤有机碳 (Soil organic carbon, SOC)、球囊霉素相关土壤蛋白 (Glomalin related soil protein, GRSP) 及团聚体组成与稳定性的影响。结果表明: (1) 接种 *R. intraradices* 显著增加土壤大团聚体百分比, 并提高平均质量直径 (Mean weight diameter, MWD) 和几何平均直径 (Geometric mean diameter, GMD)、显著降低团聚体破坏率 (Percentage of aggregate destruction, PAD)。(2) 接种 *F. mosseae* 和 *R. intraradices* 均显著增加微团聚体 SOC 含量, 接种 *F. mosseae* 显著降低大团聚体总 GRSP 含量, 而接种 *R. intraradices* 却显著增加大团聚体和微团聚体总 GRSP 含量及易提取 GRSP 含量。(3) 接种 AM 真菌对整体 SOC 的效应为负, 土壤总 GRSP 对 SOC 占比在 25.5%~76.5% 之间, 土壤易提取 GRSP 对 SOC 占比在 4.87%~5.93% 之间, 且 *R. intraradices* 的接种效应高于 *F. mosseae*。(4) 总 GRSP、易提取 GRSP 和 SOC 对团聚体组成表现均为正向显著影响, 其中易提取 GRSP 是主要驱动因子, 而总 GRSP 是土壤团聚体稳定性的主要影响因子。综上, AM 真菌作用下桑树根围土壤团聚体得以改善并趋于稳定, *R. intraradices* 的接种效应明显大于 *F. mosseae*; 土壤团聚体的形成主要依赖易提取 GRSP, 而其稳定性主要受总 GRSP 影响。

关键词: 丛枝菌根真菌; 团聚体; 球囊霉素相关土壤蛋白; 土壤有机碳

中图分类号: S154.1 文献标志码: A

Mechanism of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Affecting Soil Aggregates in Rhizosphere of Mulberry (*Morus alba*)

XIAO Jiujun¹, XING Dan^{2†}, MAO Mingming³, WANG Yan²

(1. Institute of Mountain Resources of Guizhou Province, Guiyang 550001, China; 2. Sericultural Institute, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006, China; 3. College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: 【Objective】 Soil aggregates, as basic units of the soil in structure, are of huge influence for water penetration and retention in soil, topsoil erosion and plant growth. Their stability is one of the main indicators in evaluation of soil anti-erodibility. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) may adjust soil structure via influencing formation of soil macro-aggregates and stability of water-stable aggregates. To explore the effects and potential mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) affecting

* 国家自然科学基金项目(31460225)和贵州省科技计划项目(黔科合平台人才[2018]5753)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31460225) and the Science & Technology Plan Project of Guizhou Province (No. [2018]5753)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: 2004xingdan@163.com

作者简介: 肖玖军 (1983—), 男, 四川营山人, 助理研究员, 硕士, 主要从事土地资源开发利用研究。E-mail: success0504@163.com

收稿日期: 2019-03-17; 收到修改稿日期: 2019-07-10; 优先数字出版日期 (www.cnki.net): 2019-08-16

formation and stability of soil aggregates in rhizosphere of mulberry, a pot experiment was carried out. 【Method】 In the experiment, mulberry trees were planted in the pots and the soil in the pots was inoculated with *Funneliformis mosseae* (*F. mosseae*) and *Rhizophagus intraradices* (*R. intraradices*), separately. After a certain period of cultivation, the soils in the pots were collected with the shaking off method, and separated into three aggregate fractions by particule size (0.25–5 mm, 0.053–0.25 mm and <0.053 mm) using the dry and wet sieving method for analysis of composition and stability of soil aggregates, glomalin related soil protein (GRSP) and soil organic carbon (SOC) in the rhizosphere of mulberry to evaluate effects of the inoculation.

【Result】 Results show that *R. intraradices*-inoculation expanded the fraction of macro-aggregates significantly in proportion, and increased mean weight diameter (MWD) and geometric mean diameter (GMD) of the aggregates and decreased their destruction rate (PAD), as compared to the control. Interestingly, *F. mosseae*-inoculation did not have much the effects. However, both *F. mosseae*- and *R. intraradices*-inoculations increased the content of SOC in micro-aggregates significantly. In addition, *F. mosseae*-inoculation reduced total GRSP (T-GRSP) significantly in macro aggregates, while *R. intraradices*- inoculation increased the content of T-GRSP and easily-extracted GRSP (EE-GRSP) significantly in both macro- and micro-aggregates. Inoculation of AMF had certain negative effects on overall SOC, of which T-GRSP accounted for 25.5%–76.5% and EE-GRSP did for 4.87%–5.93%, and the effects were more significant in *R. intraradices*-inoculated soils than in *F. mosseae*-inoculated ones. Moreover, the composition of soil aggregates was significantly and positively related to soil T-GRSP, EE-GRSP and SOC. Among them EE-GRSP was the main driving factor, and T-GRSP was the key factor affecting soil aggregate stability.

【Conclusion】 In short, all the findings suggest that AMF can significantly improve the composition and stability of soil aggregates in the rhizosphere of mulberry. *R. intraradices* was more effective than *F. mosseae*. The formation of soil aggregate depends mainly on EE-GRSP, while their stability is subject mainly to the influence of T-GRSP.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi; Aggregate; Glomalin related soil protein; Soil organic carbon

以贵州为中心的西南地区是我国岩溶分布的典型区域, 由于长期土地利用不合理、土壤瘠薄、水土流失严重、抗侵蚀能力较差, 现已成为制约该区域可持续发展的重要生态环境问题^[1]。因此, 选择水土保持能力强并兼具喜钙、石生、旱生等特点的植物进行恢复重建, 是实现该地区生态环境治理的关键^[2]。土壤团聚体作为土壤结构的基本单元, 对土壤水分渗透与保持、表层土壤侵蚀及植物生长影响较大, 其稳定性是评价土壤抗蚀性的主要指标之一^[3]。通常利用大团聚体(粒径>0.25 mm)百分含量、团聚体平均质量直径(Mean weight diameter, MWD)、几何平均直径(Geometric mean diameter, GMD)和团聚体破坏率(Percentage of aggregate destruction, PAD)反映土壤团聚体稳定性^[4]。在退化生态系统植被恢复过程中, 丛枝菌根(Arbuscular mycorrhizal, AM)真菌能与大部分植物形成共生关系, 可促进植物生长及土壤团聚体的形成和稳定, 从而提高岩溶等退化生态系统植被重建的成功率、保证修复效果的持续性和稳定性^[5]。其中, AM真菌的菌丝随宿主植物根系生长分泌产生一类具有“超级胶水”性能的特异性蛋白, 即球囊霉素相关土壤蛋白(Glomalin-related soil protein, GRSP), 是土

壤团聚体形成的重要黏合剂, 能够提高土壤水分的渗透力和土壤稳定性、多孔结构^[6]。接种AM真菌能够提高GRSP含量, 进而促进土壤大团聚体形成并增强土壤结构稳定性^[7], 因而GRSP作为有机胶结物质对土壤团聚体的形成和稳定具有重要的促进作用^[8]。桑树(*Morus alba*)易与AM真菌形成共生关系^[9], 但岩溶生态系统利用接种AM真菌的桑树进行植被恢复过程中, 桑树根围土壤GRSP对土壤团聚体改善及土壤结构的稳定性是否有明显的促进作用尚需探索。

土壤团聚体的形成与稳定对土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)具有重要的物理保护作用, 而SOC是各粒级团聚体形成与稳定的重要胶结剂, 与GRSP同是土壤团聚体形成与稳定的主要驱动因子^[10]。AM真菌等对土壤团聚体的改善会影响各粒级团聚体的SOC含量, 也可为SOC提供更多的物理保护, 防止其被土壤生物分解^[11]。但是, 桑树接种AM真菌后其根围土壤各粒级团聚体中的SOC如何变化尚不清楚。而SOC与GRSP关系密切, 二者含量提高可改善土壤团聚体稳定性^[12]。据此推测, 在AM真菌作用下桑树根围土壤团聚体的形成与稳定会同时受到GRSP和SOC的影响。本研究选择石

漠化桑园土壤为供试土壤,分析接种 AM 真菌后土壤团聚体组成与稳定性的变化,探讨 AM 真菌对 SOC、GRSP 及土壤团聚体的改善效应和潜在机制,从而为岩溶区桑树生长营造良好的土壤环境提供理论与技术依据。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

供试菌剂摩西管柄囊霉 (*Funneliformis mosseae*) 和根内根生囊霉 (*Rhizophagus intraradices*) 由广西农业科学院微生物研究所提供。以河沙为基质、三叶草 (*Trifolium repens* L.) 和玉米 (*Zea mays* L.) 为宿主进行扩繁,供试菌剂包含孢子(孢子密度为 $112\sim 137 \text{ ind}\cdot 10 \text{ g}^{-1}$)、菌丝、侵染根段及河沙。

供试桑树品种为桑特优 2 号,种子用 0.5% NaClO 表面消毒 20 min,无菌水冲洗若干次后播种于灭菌河沙培养,期间喷洒无菌水保持河沙湿润,2 个月后用于接种菌剂。桑树无菌苗培育过程在广西农科院微生物研究所温室进行。

供试土壤采自贵州省农业科学院石漠化桑园,为石灰性土壤。土壤风干后,利用 10 KGy 的钴-60 辐照灭菌。土壤主要性质为: pH 6.70,有机质 $43.63 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全氮 $3.69 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全磷 $0.337 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全钾 $3.76 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

1.2 试验设计

试验于贵州省农业科学院蚕业研究所温室条件下进行,设 CK(对照)、Fm(接种 *F. mosseae*) 和 Ri(接种 *R. intraradices*) 3 个处理,每个处理设 3 个重复,共有 9 盆,完全随机排列。将灭菌后的土壤装至塑料桶,每桶装入灭菌土 5.0 kg、施加菌剂 50 g(对照加等量的灭菌菌剂)。

具体操作过程为:先将灭菌的土壤装至塑料桶高度的 2/3 处;随后选取 2 株长势一致的桑苗将其根系均匀蘸满菌剂 30 g,将桑苗和剩余菌剂移入已装灭菌土的桶中心位置;将桑苗固定后装入剩余的灭菌土,确保成功移栽桑苗。桑苗培养期间,所有处理正常供水,每 2 d 少量多次浇 $200 \text{ mL}\cdot\text{桶}^{-1}$ 灭菌水,生长温度 $25\sim 28 \text{ }^\circ\text{C}$,光照时间 $8\sim 10 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$ 。在石漠化生境中,一般持续放晴 7 d 需及时为植物补充水分确保生长良好^[13]。因而,本试验对桑树接种培养 40 d 后不再供水,自然干旱 7 d 后观测桑树根

围土壤团聚体状况。

1.3 样品采集与分析

试验结束后,用直尺测量每个处理桑苗株高,数显游标卡尺测量地径。以桑苗地径为中心,挖取其半径 5 cm、深 10 cm 范围内土壤与根系,抖落收集根系周围土壤后清洗根系。将每株幼苗根系剪成 1 cm 长的小段用于测定 AM 真菌侵染率,其测定参照 Phillips 和 Hayman^[14]曲利苯蓝染色法并适当改进。按 0、10%、20%、…、100% 的侵染数量给出每条根段的侵染率。

土壤团聚体粒级分级采用干筛和人工湿筛相结合的方法^[4, 15]进行,收集各粒级土样,50℃烘干、称重后保存,用于各粒级土壤 GRSP 和 SOC 含量测定。其中 GRSP 分为易提取(easily extractable, EE)-GRSP 和总(total, T)-GRSP 两个组分,参考文献[16-17]方法测定;SOC 采用重铬酸钾氧化-外加热法测定^[18]。

1.4 相关计算

每个处理样品 AM 真菌侵染率的计算公式为:

$$\text{AM 真菌侵染率}(\%) = \frac{\sum (0 \times \text{根段数} + 10\% \times \text{根段数} + 20\% \times \text{根段数} + \dots + 100\% \times \text{根段数})}{\text{总根段数}}$$

土壤团聚体稳定性以 MWD、GMD 和 PAD 反映,其计算公式如下:

$$W_i(\%) = m_i / \sum m_i \times 100;$$

$$\text{MWD}(\text{mm}) = (\sum X_i \cdot W_i) / \sum W_i;$$

$$\text{GMD}(\text{mm}) = \exp[(\sum W_i \cdot \lg X_i) / \sum W_i];$$

$$\text{PAD}(\%) = [(>0.25 \text{ mm 机械稳定性团聚体} - >0.25 \text{ mm 水稳性团聚体}) / >0.25 \text{ mm 机械稳定性团聚体}] \times 100。$$

式中, W_i 为各级团聚体的百分含量, m_i 为各处理中 i 级(分别为 0.25~5 mm 大团聚体、0.053~0.25 mm 微团聚体和 <0.053 mm 粉黏团聚体 3 个级别)团聚体质量(g), $\sum m_i$ 为各处理土壤样品总质量(g), X_i 为 i 级范围内团聚体的平均直径(mm)。

土壤 T-GRSP、土壤 E-GRSP 和土壤 SOC 含量的计算公式为:

$$\text{土壤 T-GRSP} = (\sum \text{T-GRSP}_i \cdot W_i) / \sum W_i;$$

$$\text{土壤 EE-GRSP} = (\sum \text{EE-GRSP}_i \cdot W_i) / \sum W_i;$$

$$\text{土壤 SOC} = (\sum \text{SOC}_i \cdot W_i) / \sum W_i。$$

式中, T-GRSP_i、EE-GRSP_i 和 SOC_i 分别为 i 级土壤的 T-GRSP、EE-GRSP 和 SOC。

AM 真菌对土壤 SOC 的效应, 计算公式为:

$$\text{接种效应}(\%) = (\text{接种某菌剂 SOC 平均含量} - \text{对照 SOC 平均含量}) / \text{对照 SOC 平均含量} \times 100$$

土壤 T-GRSP 和土壤 E-GRSP 对土壤 SOC 的占比, 计算公式分别为:

$$\text{土壤 T-GRSP 的占比} = \text{土壤 T-GRSP 含量} / \text{土壤 SOC 含量} \times 100\%;$$

$$\text{土壤 E-GRSP 的占比} = \text{土壤 E-GRSP 含量} / \text{土壤 SOC 含量} \times 100\%。$$

1.5 数据处理

试验采用 SPSS 23.0 对数据进行单因素方差分析、Duncan 多重比较、相关分析; 用 SigmaPlot 13.0 绘图。采用结构方程模型 (Structural equation modeling, SEM) 中贝氏估计法解析 GRSP 和 SOC 对团聚体形成与稳定性的影响作用, 参照吴明隆^[19]所述, 借助 IBM SPSS Amos 21.0 执行模型运算, 过程如下:

1) 根据理论文献绘制假设的因果模型图, 即完成模型构建;

2) 开启数据文件读入测量指标变量, 并界定潜在变量、误差变量的变量名称;

3) 根据分析属性选择要呈现的统计量, 需增列

平均数及截距项的估计, 随后选择贝氏估计法工具图像按钮执行贝氏分析操作。

4) 当贝氏估计窗口中聚敛统计量 (Convergence statistic, C.S.) 数值小于 1.002 时, 表示各参数估计值已达到聚敛标准, 此时按下“暂停抽样”结束估计程序。

5) 根据适配测量值等判别假设模型与数据是否匹配, 其中事后预测 p 值 (Posterior predictive p, Pp) 合理范围为 0.05~0.95 之间, 而当此值数据介于 0.25~0.75 时表示假设模型为适配模型。

2 结果

2.1 AM 真菌侵染率、团聚体粒级分布和稳定性

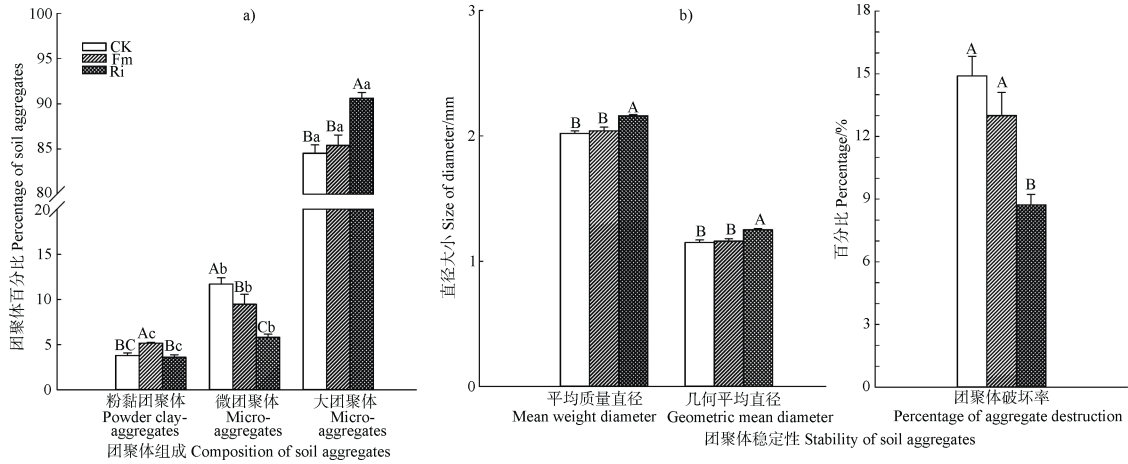
接种 AM 真菌 47 d 后, 桑树根系镜检可观察到菌丝和泡囊结构, 说明 AM 真菌已成功侵染。其中 Fm 处理的侵染率 (47.53%) 显著高于 Ri (43.10%), 且两者均显著提高桑树的株高和地径 (表 1)。图 1a 显示, Ri 处理大团聚体含量显著增加 (增幅为 7.20%), Fm 和 Ri 微团聚体含量均显著降低 (降幅分别为 19.1% 和 50.4%), Ri 的效应更为明显。然而, Fm 显著增加 <0.053 mm 粒级团聚体含量 (36.4%), 而 Ri 对此没有显著影响。综合而言, 各处理不同粒级团聚体的比例由高至低依次为大团聚体、微团聚体、粉黏团聚体, 而接种 *R. intraradices* 的团聚效应明显优于接种 *F. mosseae*。图 1b 发现, 与 CK 对比, 接种 *F. mosseae* 对 MWD、GMD 和 PAD 影响不明显, 但接种 *R. intraradices* 显著增加 MWD 和 GMD、显著降低 PAD。

表 1 AM 真菌侵染率、桑树株高与地径

Table 1 AM infection rate, plant height and stem diameter of mulberry relative to treatment

处理 Treatment	侵染率 Infection rate/%	株高 Plant height/cm	地径 Stem diameter/cm
CK	0.00 ± 0.00C	8.39 ± 0.35B	1.63 ± 0.11B
Fm	47.5 ± 0.70A	9.78 ± 0.35A	1.94 ± 0.07A
Ri	43.1 ± 0.66B	9.24 ± 0.23A	1.86 ± 0.14A

注: 平均值 ± 标准偏差, n=3。同一列表不同字母表示各处理之间差异显著 (P < 0.05)。下同。Note: Means ± SD, n=3. Different letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level between treatments. The same below.



注: 不同大写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同处理不同粒级间差异显著 ($P < 0.05$)。误差线为标准偏差 ($n=3$)。Note: Different capital letters indicate significant difference ($P < 0.05$) among treatments in the same composition of soil aggregates. Different small letters indicate significant different ($P < 0.05$) among soil compositions in the same treatment. The error bar is standard deviation ($n=3$).

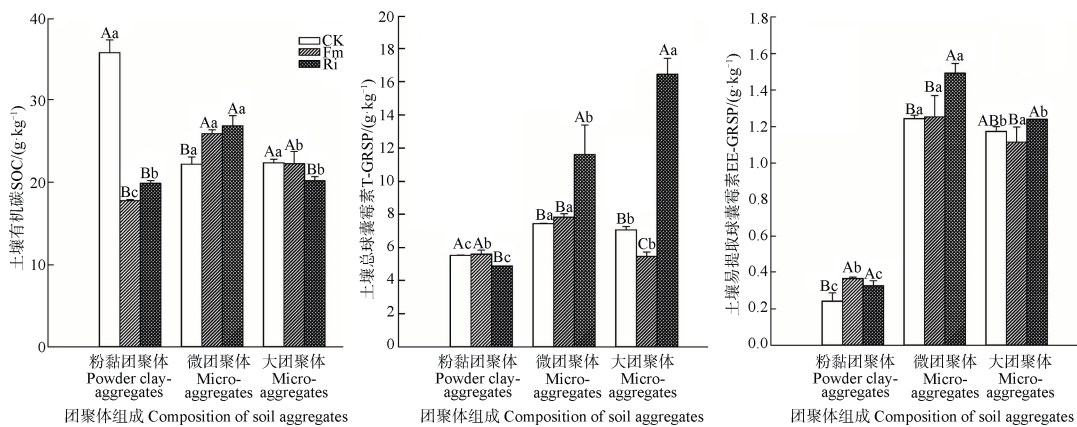
图 1 不同处理下土壤团聚体组成与稳定性变化

Fig. 1 Composition and stability of soil aggregates relative to treatment

2.2 土壤有机碳和球囊霉素相关土壤蛋白含量

图 2 显示, Fm 和 Ri 处理显著增加微团聚体 SOC 含量, 但降低其他粒级 SOC 含量。与 CK 相比, Fm 显著降低大团聚体 T-GRSP 含量, 对其他粒级影响不显著; 而 Ri 显著增加大团聚体和微团聚体 T-GRSP 含量, 显著降低粉黏团聚体 T-GRSP 含量。同一处理各粒级间 T-GRSP 含量差异显著, 其中 CK 和 Fm 微团聚体中最高, 而 Ri 表现为大团聚体中最高。接种

F. mosseae 和 *R. intraradices* 显著增加粉黏团聚体 EE-GRSP 含量, 但接种 *R. intraradices* 对大团聚体和微团聚体 EE-GRSP 含量的影响显著大于接种 *F. mosseae*。同一处理均表现为微团聚体中 EE-GRSP 含量最高, 而粉黏团聚体中最低。表 2 显示, Fm 和 Ri 对土壤有机碳的效应为负, 尤其 Ri 达 -9.17%。土壤 T-GRSP 的占比在 25.5%~76.5%之间, 土壤 EE-GRSP 的占比在 4.87%~5.93%之间, 并且 Ri 均高于 Fm。



注: 不同大写字母表示同一粒级不同处理间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一处理不同粒级间差异显著 ($P < 0.05$)。误差线为标准偏差 ($n=3$)。Note: Different capital letters indicate significant difference ($P < 0.05$) among treatments in the same composition of soil aggregates. Different small letters indicate significant different ($P < 0.05$) among soil compositions in the same treatment. The error bar is standard deviation ($n=3$).

图 2 土壤有机碳和 GRSP 含量

Fig. 2 Contents of soil organic carbon and glomalin-related soil protein relative to treatment

表 2 不同处理下土壤有机碳变化及接种效应、土壤球囊霉素占比

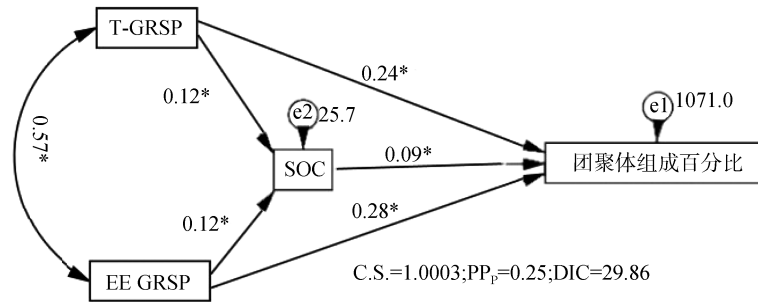
Table 2 Soil organic carbon, effects of AM inoculation and proportion of glomalin-related soil protein in soil organic carbon relative to treatment

处理 Treatment	土壤有机碳 Soil organic carbon/(g·kg ⁻¹)	接种效应 Mycorrhizal effect/%	土壤 T-GRSP 占比 T-GRSP proportion for SOC/%	土壤 EE-GRSP 占比 EE-GRSP proportion for SOC/%
CK	22.7 ± 0.71A	0.00	31.1 ± 1.67B	5.05 ± 0.24B
Fm	22.4 ± 0.22A	-1.32	25.5 ± 2.41C	4.87 ± 0.42B
Ri	20.6 ± 0.17B	-9.25	76.5 ± 2.04A	5.93 ± 0.15A

2.3 有机碳、球囊霉素相关土壤蛋白对团聚体形成的影响

由图 3 中聚敛统计量 C.S.<1.002、事后预测 p 值 PPp 介于 0.05~0.95 之间、差异信息准则 DIC>10，说明模型为适配模型。根据标准化路径

系数可知，T-GRSP、EE-GRSP 和 SOC 对各粒径组成表现为正向显著影响。效应分析结果表明(表 3)，各影响因子总效应表现为 EE-GRSP>T-GRSP>SOC，因而 EE-GRSP 是影响团聚体组成的主要驱动因子。



注：图中双向箭头（即 T-GRSP 与 EE-GRSP 之间箭头）表示两个变量间为共变关系，单向箭头表示因变量对果变量的直接因果关系，线条旁数据为路径系数（*，P<0.05）。下同。Note: In the figure, two-way arrows indicate that the two variables are covariant, and the one-way arrows do they are in direct causal relationship, and the data next to the line is the path factor (*, P<0.05). The same below.

图 3 GRSP、SOC 对团聚体组成影响的结构方程模型

Fig. 3 Structural equation model (SEM) showing effects of GRSP and SOC on soil aggregate composition

表 3 GRSP、SOC 对土壤团聚体组成的效应分析

Table 3 Effects of GRSP and SOC on soil aggregate composition

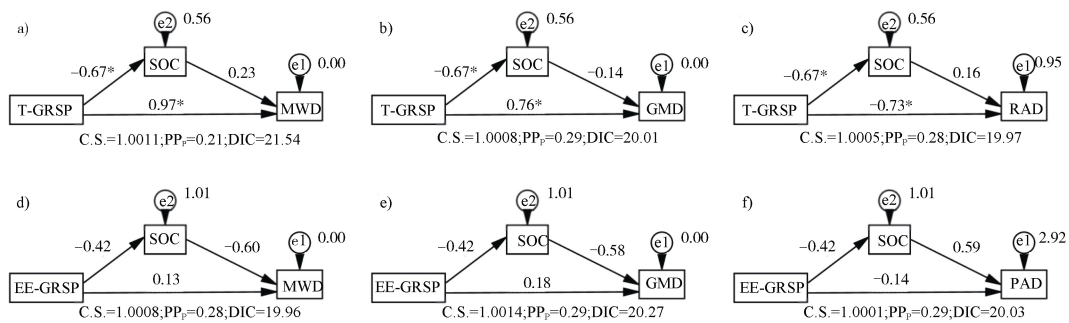
影响因子 Impact factor	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total effect
T-GRSP	0.24*	0.01	0.25*
EE-GRSP	0.28*	0.01	0.29*
SOC	0.09*	0.00	0.09*

注：*，P<0.05。下同。Note: *, P<0.05. The same below.

2.4 有机碳、球囊霉素相关土壤蛋白对团聚体稳定性影响

如图 4 a—图 4c 所示，T-GRSP 显著影响 MWD、GMD 和 PAD，并对 SOC 有显著的负影响作用，但

SOC 对各稳定性指标影响不显著。EE-GRSP 和 SOC 对各稳定性指标影响均不显著（图 4 d~图 4f）。效应分析结果表明（表 4），T-GRSP 是土壤团聚体稳定性的主要影响因子，其总效应最高。



注: a-c 分别为 T-GRSP 与 SOC 对土壤团聚体 MWD、GMD 和 PAD 影响; d-f 分别为 EE-GRSP 与 SOC 对土壤团聚体 MWD、GMD 和 PAD 影响。Note: a-c: Effects of T-GRSP and SOC on MWD, GMD and PAD, respectively; and d-f: Effects of EE-GRSP and SOC on MWD, GMD and PAD, respectively.

图 4 GRSP、SOC 对团聚体稳定性影响的结构方程模型

Fig. 4 SEM showing effects of GRSP and SOC on soil aggregate stability

表 4 GRSP、SOC 对土壤团聚体稳定性的效应分析

Table 4 Effects of GRSP and SOC on soil aggregate stability

影响因子 Impact factor	MWD			GMD			PAD		
	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total effect	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total effect	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total effect
	T-GRSP	0.97*	-0.16	0.81*	0.76*	0.09	0.85*	-0.73*	-0.10
SOC	0.23	0.00	0.23	-0.14	0.00	-0.14	0.16	0.00	0.16
EE-GRSP	0.13	0.25	0.38	0.18	0.24	0.42	-0.14	-0.25	-0.39
SOC	-0.60	0.00	-0.60	-0.58	0.00	-0.58	0.59	0.00	0.59

3 讨论

3.1 AM 真菌对土壤团聚体、GRSP 及 SOC 的影响

干旱胁迫条件下, AM 真菌通过影响土壤大团聚体的形成和水稳性团聚体稳定性调节土壤结构^[20]。汪三树等^[21]研究表明, 石漠化区域桑树地梗土壤粒径大于 0.25 mm 的水稳性团聚体含量为 30.78%~45.19%, 湿筛条件下距地埂 30 cm 处土壤 MWD 和 GMD 变化范围分别为 0.507~0.785 mm 和 0.220~0.315 mm。彭思利等^[22]通过对小麦接种 AM 真菌后, 利用湿筛法对西南地区中性紫色土土壤团聚体相关指标分析表明, 其中接种 *F. mosseae* 的菌根室中 >0.25 mm 水稳性团聚体含量、MWD 和 GMD 分别较根室高出 15.7%、29.2% 和 17.9%。本研究发现, 接种 *R. intraradices* 的桑树根围土壤大团聚体百分含量、MWD 和 GMD 显著提高, 而 PAD 显著降低, 表明 AM 真菌对土壤团聚体形成及

抵抗雨水侵蚀有积极作用。这种作用可能是因为外延菌丝将土壤机械的缠绕在一起, 从而影响土壤水稳性大团聚体的形成及稳定性^[7-8]。研究表明, AM 真菌侵染率与菌丝密度呈正相关关系^[16], 所接菌剂侵染率高则对土壤团聚体形成与水稳性具有更明显的促进作用。然而, 本试验结果与其相反, 实际表现为接种 *R. intraradices* 侵染率低于接种 *F. mosseae*, 但对改善土壤团聚体形成及增强土壤团聚体的水稳性的效果最为显著。这与植物接种 AM 真菌菌丝、孢子所释放的 GRSP 有一定关系^[15]。

GRSP 广泛存在于自然界, 其黏附能力较其他碳水化合物强 3 倍~10 倍, 可将土壤细小颗粒胶结成较大的土壤团粒结构, 因而被称为“超级胶水”^[23]。本研究结果显示, 接种 *R. intraradices* 菌剂后, 土壤大团聚体、微团聚体 T-GRSP 含量和粉黏团聚体 EE-GRSP 含量均显著提高, 从而说明接种 *R. intraradices*

的桑树根围土壤 GRSP 对大团聚体改善及稳定性有明显的促进作用。AM 真菌能够分泌 GRSP, 其主要成分是蛋白质和碳水化合物, 是 SOC 形成的重要来源, 目前已被视为土壤有机碳库的重要组成部分之一^[24]。本研究结果(图 2, 表 2)显示, 接种 AM 真菌降低大团聚体却增加微团聚体中 SOC 含量, 并且接种 *F. mosseae* 处理中 T-GRSP 和 EE-GRSP 含量较低, 对 SOC 占比有所降低, 但接种 *R. intraradices* 释放的 GRSP 较多, 对 SOC 占比明显较高。这说明 AM 真菌与桑树根系短期共生时, 大团聚体中 SOC 易分解, 较不稳定, 而微团聚体对 SOC 有重要的物理保护作用, 增强了 SOC 的固持能力。同时, 接种 AM 真菌对 SOC 的影响, 与菌剂类型及其释放的 GRSP 含量差异显著有关。已有研究发现, AM 真菌释放的 GRSP 含量与根际环境(如土壤含水量)、AM 真菌特性(如菌丝密度)密切相关^[25], 后期可能需要探索不同水分条件下、不同孢子数的菌剂释放 GRSP 能力, 进而对 SOC 贡献。

3.2 GRSP、SOC 对团聚体组成与稳定性的影响机制

GRSP 和 SOC 是土壤团聚体形成的重要胶结剂。本研究结果(图 3, 表 3)显示 T-GRSP、EE-GRSP 和 SOC 对团聚体形成的直接效应均为正, 并且对团聚体形成的影响显著, 从而解释 GRSP 与 SOC 两种胶结物质能够增强土壤团聚体的胶连作用, 使微团聚体黏结在一起, 进而通过菌丝体缠绕形成大团聚体^[26]。并且, T-GRSP 和 EE-GRSP 对 SOC 产生显著的正效应, 表明 SOC 受 GRSP 影响。AM 真菌产生的 GRSP 是团聚体中有机碳组成部分之一, 其浓度高低影响 SOC 含量变化, 进而通过 SOC 对团聚体形成产生间接效应^[27]。因此, 各胶结剂对土壤团聚体形成的影响需要综合直接效应和间接效应进行评价, 即讨论总效应, 其中 T-GRSP、EE-GRSP 和 SOC 所产生的总效应分别为 0.25、0.29 和 0.09, 表明 AM 真菌参与过程中 GRSP 对团聚体形成起重要作用。这可能是 GRSP 包含有丰富的官能团、矿物质、Ols、Si2p、Al2p 等元素、蛋白质、腐殖酸等有关^[28], 这些组分是土壤团聚体形成的基础与核心^[29]。同时, 研究结果显示, 微团聚体组成高于粉黏团聚体, 且微团聚体中 GRSP 含量明显较高, 表明土壤团聚体形成过程中, 作为“超级胶水”的 GRSP 将土壤粉黏团聚体胶结为微团聚体, 进而形成大团聚体^[30]。因而, 本研究较为支持 Tisdall 和 Oades^[31]的

观点, 即土壤团聚体的形成由小团聚体胶结成大团聚体, 下一步研究尚需深入探索具体的形成机制。

土壤团聚体的稳定性是其重要的物理性质, 受土壤多糖类物质、有机质等影响。GRSP 是 AM 真菌菌丝分泌的一种糖蛋白, 本研究结果(图 4, 表 4)显示 T-GRSP 对 MWD 和 GMD 的直接效应大于 EE-GRSP, 加上通过 SOC 对各因子的间接效应后, T-GRSP 产生的总效应仍大于 EE-GRSP。T-GRSP 对 PAD 的直接效应, 加上通过 SOC 对 PAD 的间接效应, 其所产生的总效应小于 EE-GRSP。这种因果关系整体反映桑树接种 AM 真菌后, 土壤团聚体稳定性易受 T-GRSP 影响。本研究支持了吴强盛等^[15]研究观点, 即 T-GRSP 和 EE-GRSP 对团聚体形成与稳定有分工上的差异, 且团聚体稳定性主要依赖 T-GRSP。与 EE-GRSP 相比, T-GRSP 的性质十分稳定不容易发生改变, 从而引起团聚体稳定性较强^[32]。同时, 研究结果(图 1 和图 3)还表明, 团聚体稳定性强弱与 GRSP 分泌受到 AM 真菌类型影响, 接种 *R. intraradices* 的效应明显高于接种 *F. mosseae*, 因而在将 AM 真菌用于岩溶区土壤质量环境改善时, 有必要筛选较有效的菌种, 从而获得更高的效益。

4 结 论

AM 真菌参与下桑树根围土壤团聚体得以改善, 且接种 *R. intraradices* 易于提高大团聚体与微团聚体中 T-GRSP 含量, 以及粉黏团聚体 EE-GRSP 含量。AM 真菌与桑树根系短期共生时, 大团聚体中 SOC 易分解, 较不稳定, 而微团聚体对 SOC 有重要的物理保护作用, 增强了 SOC 的固持能力。同时, 接种 AM 真菌对 SOC 的影响, 与 GRSP 含量差异相关, 其中接种 *R. intraradices* 释放的 GRSP 较多, 对 SOC 占比明显较高。此外, GRSP 对土壤团聚体的形成与稳定影响较大, 其中土壤团聚体形成主要依赖于 EE-GRSP, 而稳定性受 T-GRSP 影响最大。在将 AM 真菌用于岩溶区土壤质量环境改善时, 有必要筛选较有效的菌种, 从而获得更高的效益。

参考文献 (References)

- [1] Xiong K N, Li J, Long M Z. Features of soil and water loss and key issues in demonstration areas for combating

- Karst rocky desertification[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2012, 67 (7): 878—888. [熊康宁, 李晋, 龙明忠. 典型喀斯特石漠化治理区水土流失特征与关键问题[J]. *地理学报*, 2012, 67 (7): 878—888.]
- [2] Chen H S, Nie Y P, Wang K L. Spatio-temporal heterogeneity of water and plant adaptation mechanisms in Karst regions: A review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33 (2): 317—326. [陈洪松, 聂云鹏, 王克林. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展[J]. *生态学报*, 2013, 33 (2): 317—326.]
- [3] Barthès B, Roose E. Aggregate stability as an indicator of soil susceptibility to runoff and erosion; validation at several levels[J]. *Catena*, 2002, 47 (2): 133—149.
- [4] Jiang C Y, Liu P, Liu M, et al. Dynamics of aggregates composition and C, N distribution in rhizosphere of rice plants in red paddy soils different in soil fertility[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2017, 54 (1): 138—149. [江春玉, 刘萍, 刘明, 等. 不同肥力红壤水稻土根际团聚体组成和碳氮分布动态[J]. *土壤学报*, 2017, 54 (1): 138—149.]
- [5] van der Heijden M G A, Streitwolf-Engel R, Riedl R, et al. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland[J]. *New Phytologist*, 2006, 172 (4): 739—752.
- [6] Li T, Zhao Z W. Advances in researches on glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24 (9): 1080—1084. [李涛, 赵之伟. 丛枝菌根真菌产球囊霉素研究进展[J]. *生态学杂志*, 2005, 24 (9): 1080—1084.]
- [7] Peng S L, Shen H, Guo T. Influence of mycorrhizal inoculation on water stable aggregates traits[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2010, 16 (3): 695—700. [彭思利, 申鸿, 郭涛. 接种丛枝菌根真菌对土壤水稳性团聚体特征的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16 (3): 695—700.]
- [8] Feng G, Zhang Y F, Li X L. Effect of external hyphae of arbuscular mycorrhizal plant on water-stable aggregates in sandy soil[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2001, 15 (4): 99—102. [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[J]. *水土保持学报*, 2001, 15 (4): 99—102.]
- [9] Kim J C, Choi Y H, Moon J Y, et al. Growth stimulation of mulberry trees in unsterilized soil under field conditions with VA mycorrhizal inoculation[J]. *Korean Journal of Sericultural Science*, 1984, 26 (2): 7—10.
- [10] Zhang Z B, Zhou H, Lin H, et al. Puddling intensity, sesquioxides, and soil organic carbon impacts on crack patterns of two paddy soils[J]. *Geoderma*, 2016, 262: 155—164.
- [11] Zhang S X, Li Q, Lü Y, et al. Contributions of soil biota to C sequestration varied with aggregate fractions under different tillage systems[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, 62: 147—156.
- [12] Peng S L, Shen H, Zhang Y T, et al. Compare different effect of arbuscular mycorrhizal colonization on soil structure[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32 (3): 863—870. [彭思利, 申鸿, 张宇亭, 等. 不同丛枝菌根真菌侵染对土壤结构的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32 (3): 863—870.]
- [13] Li A D, Lu Y F, Wei X L, et al. Studies on the regime of soil moisture under different microhabitats in Huajiang Karst valley[J]. *Carsologica Sinica*, 2008, 27 (1): 56—62. [李安定, 卢永飞, 韦小丽, 等. 花江喀斯特峡谷地区不同小生境土壤水分的动态研究[J]. *中国岩溶*, 2008, 27 (1): 56—62.]
- [14] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection[J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1970, 55 (1): 158—161.
- [15] Wu Q S, Yuan F Y, Fei Y J, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on aggregate stability, GRSP, and carbohydrates of white clover[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23 (4): 269—275. [吴强盛, 袁芳英, 费永俊, 等. 菌根真菌对白三叶根际团聚体稳定性、球囊霉素相关土壤蛋白和糖类物质的影响[J]. *草业学报*, 2014, 23 (4): 269—275.]
- [16] Wright S, Upadhyaya A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Plant and Soil*, 1998, 198 (1): 97—107.
- [17] Janos D P, Garamszegi S, Beltran B. Glomalin extraction and measurement[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, 40 (3): 728—739.
- [18] Bao S D. *Soil and agricultural chemistry analysis*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000. [鲍士旦. *土壤农化分析*[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.]
- [19] Wu M L. *Structural equation modeling—Practical advancement of AMOS*[M]. Chongqing: Chongqing University Press, 2013. [吴明隆. *结构方程模型: AMOS 实务进阶*[M]. 重庆: 重庆大学出版社, 2013.]
- [20] Ye J S, Li T, Hu Y J, et al. Influences of AM fungi on plant growth and water-stable soil aggregates under drought stresses[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33 (4): 1080—1090. [叶佳舒, 李涛, 胡亚军, 等. 干旱条件下 AM 真菌对植物生长和土壤水稳性团聚体的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33 (4): 1080—1090.]
- [21] Wang S S, Huang X Z, Shi D M, et al. Study on soil aggregates stability of mulberry ridge in rocky desertification based on Le Bissonnais method[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33 (18): 5589—5598. [汪三树, 黄先智, 史东梅, 等. 基于 Le Bissonnais 法的石漠化区桑树地埂土壤团聚体稳定性研究[J]. *生态学报*, 2013, 33 (18): 5589—5598.]

- [22] Peng S L, Shen H, Yuan J J, et al. Impacts of arbuscular mycorrhizal fungi on soil aggregation dynamics of neutral purple soil[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31 (2): 498—505. [彭思利, 申鸿, 袁俊吉, 等. 丛枝菌根真菌对中性紫色土土壤团聚体特征的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31 (2): 498—505.]
- [23] Rillig M C, Mummey D L. Mycorrhizas and soil structure[J]. *New Phytologist*, 2006, 171 (1): 41—53.
- [24] Rillig M, Wright S, Eviner V T. The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: Comparing effects of five plant species[J]. *Plant and Soil*, 2002, 238 (2): 325—333.
- [25] Wu Q S, Xia R X. The relation between vesicular-arbuscular mycorrhizae and water metabolism in plants[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2004, 20 (1): 188—192. [吴强盛, 夏仁学. VA 菌根与植物水分代谢的关系[J]. *中国农学通报*, 2004, 20 (1): 188—192.]
- [26] Driver J D, Holben W E, Rillig M C. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, 37 (1): 101—106.
- [27] Wilson G W T, Rice C W, Rillig M C, et al. Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: Results from long-term field experiments[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12 (5): 452—461.
- [28] Gillespie A W, Farrell R E, Walley F L, et al. Glomalin-related soil protein contains non-mycorrhizal-related heat-stable proteins, lipids and humic materials[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2011, 43 (4): 766—777.
- [29] Zhang Y F, Zhao S W, Wang Z L, et al. Distribution and function of cementing materials of soil aggregates on the Loess Plateau, Western China[J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2015, 13 (5): 145—150. [张耀方, 赵世伟, 王子龙, 等. 黄土高原土壤团聚体胶结物质的分布及作用综述[J]. *中国水土保持科学*, 2015, 13 (5): 145—150.]
- [30] Wang J, Zhou Z Y, Ling W T. Distribution and environmental function of glomalin-related soil protein: A review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27 (2): 634—642. [王建, 周紫燕, 凌婉婷. 球囊霉素相关土壤蛋白的分布及环境功能研究进展[J]. *应用生态学报*, 2016, 27 (2): 634—642.]
- [31] Tisdall J M, Oades J M. Organic matter and water-stable aggregates in soils[J]. *Journal of Soil Science*, 1982, 33 (2): 141—163.
- [32] Lovelock C E, Wright S F, Clark D A, et al. Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape[J]. *Journal of Ecology*, 2004, 92 (2): 278—287.

(责任编辑: 卢 萍)