

环境因子对西藏高原草地植物丛枝菌根真菌的影响^{*}蔡晓布^{1*} 钱 成¹ 彭岳林¹ 冯 固² 盖京平²⁽¹⁾ 西藏农牧学院农学系, 林芝 860000; ⁽²⁾ 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094)

【摘要】对西藏高原不同草地类型建群种植物的研究表明, 寄主植物根围土壤 AM 真菌孢子密度与菌根侵染率之间无相关性; 不同海拔条件下温度、降水量等的显著变化对草地植物 AM 真菌的发育和侵染具有重要影响, 不同草地类型、土壤质地对 AM 真菌的影响亦较明显; 在一定范围内, 孢子密度随土壤 pH、有机质含量的提高分别呈显著增加($r = 0.5319^*$, $n = 20$) 和下降趋势($r = -0.1973$, $n = 20$), 菌根侵染率与土壤 pH、有机质含量间则分别呈一定程度的负相关和正相关; 高磷土壤环境对 AM 真菌的产孢和侵染均具有不同程度的抑制作用; 最适 AM 真菌发育和产孢的土壤 pH、有机质和有效磷含量范围分别为 8.0~8.7、3.8~4.8 g·kg⁻¹ 和 7.8~10.1 mg·kg⁻¹; 中度特别是重度退化草地对 AM 真菌的繁殖和侵染均具有不利影响, 适度放牧对 AM 真菌关键种的保持具有重要意义; AM 真菌对沙生苔草、矮生蒿草和扁穗莎草根系均具有良好的侵染效应。

关键词 AM 真菌 草地植物 环境因子 西藏高原

文章编号 1001-9332(2005)05-0859-06 中图分类号 S154.36 文献标识码 A

Effects of environmental factors on AM fungi around steppe plant roots in Tibet Plateau. CAI Xiaobu¹, QIAN Cheng¹, PENG Yuejin¹, FENG Gu², GAI Jingping² (¹ Department of Agriculture, Tibet Agricultural and Animal Husbandry College, Linzhi 860000, China; ² Department of Plant Nutrient, China Agriculture University, Beijing 100094, China). - Chin. J. Appl. Ecol., 2005, 16(5): 859~ 864.

The study on the representative steppe plant species in Tibet Plateau showed that the density of AM fungi spores in host plant rhizosphere did not correlate with the infection rate of AM fungi. The big changes in air temperature and rainfall at different altitudes played an important role in determining the growth and infection of AM fungi specific to steppe plants, and steppe type and soil texture also had obvious effects on AM fungi's growth and infection. Within a certain range, the spore density increased significantly with increasing soil pH ($r = 0.5319^*$, $n = 20$), but showed a declining trend with the improvement of soil organic matter ($r = -0.1973$, $n = 20$). In contrast, the infection rates of AM fungi to host plants were to some extent negatively and positively correlated with soil pH and soil organic matter, respectively. Phosphorus (P) enrichment in soil environment led to the inhibition of the reproduction and infection of AM fungi. The suitable soil pH, OM and Olsen P contents for the growth and reproduction of AM fungi ranged from 8.0~8.7, 3.8~4.8 g·kg⁻¹ and 7.8~10.1 mg·kg⁻¹, respectively. Moderate and serious degradation of steppe (especially the serious degradation) had negative or detrimental impacts on the reproduction and infection of AM fungi. Reasonable grazing was helpful to the conservation of critical species of AM fungi. AM fungi also showed a relatively high infection rate on the roots of sedge species such as *Carex praecox*, *Kobresia humilis* and *Cyperus compressus*.

Key words Arbuscular mycorrhizal fungi, Steppe plants, Environmental factors, Tibet Plateau.

1 引 言

作为生态系统的重要组成部分, AM 真菌具有生存环境和寄主种类多样、生长繁殖速度以及效应与作用机制多样等突出特征。大量研究表明, 各种环境因子均不同程度地影响着 AM 真菌的分布、侵染、产孢及其生理效应^[2,5,7,10,14,17]。Allen 等^[1]研究发现, AM 真菌的侵染和分布更多地依赖于环境而不是共生植物; Micheli^[11]的研究表明, 区域环境特征与菌根侵染之间具有显著的相关性; 张美庆^[10]、吴铁航^[5]和刘润进^[18]等对我国部分地区的研究证实, 气候、土壤等环境因子是影响 AM 真菌

分布、侵染和孢子密度的重要生态因子。基于 AM 真菌在生态系统中的重要作用, 贺学礼等^[8]进一步提出将 AM 真菌孢子密度、孢囊和丛枝定植程度作为监测荒漠土壤状况的生态指标。可见环境因子对 AM 真菌的影响已引起国内外的普遍关注。但迄今为止, 对西藏高原独特的生态条件下主要植物群落丛枝菌根的形成条件、影响因素等重要问题尚一无所知。本研究以西藏高原最为重要的草地生态系统为研究对象, 就地理与气候环境、土壤环境以及放牧

* 国家自然科学基金项目(30260055)和西藏自治区科技厅重点科技资助项目(200410)。

** 通讯联系人。

2004-06-28 收稿, 2004-10-06 接受。

强度对草地植物根围土壤 AM 真菌孢子密度、植物菌根侵染率等的影响进行了初步研究,对丰富菌根生态学理论,开展西藏高原 AM 真菌高效菌种的筛选等均具有重要的理论意义.

2 研究区域与研究方法

2.1 研究区域概况

研究区位于 87°~ 93°E、28°~ 31°N 之间,谷地海拔 3 500 ~ 4 050 m,山原面平均海拔 5 200~ 5 400 m;区域草地类型主要为山地灌丛草原、高山草原和高寒草甸;气候类型分属高原温带半干旱气候、高原温带干旱、半干旱气候和高原寒带半湿润气候(表 1);土壤类型则分别为灌丛草原土、高山草原土(2 种土壤类型均呈明显的石灰性反应)和高寒草甸土.此外,草甸土、草原风沙土等隐域性或区域性土壤亦呈零星分布.草地植被因草原类型的不同而具有很大差异.其中,山地灌丛草原建群种植物主要为禾草类,高山草原以蒿属(*Artemisia*)类、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、固沙草(*Orinus thoroldii*)等为建群种,高寒草甸则主要以小嵩草(*K. parva*)或大嵩草(*K. bellardii*)为建群种.

分别于各采样点按 2~ 30 cm 土层随机采集同一建群种植物带根土样各 3 个,并同时采集寄主植物以鉴定种类(表 2).

2.2 研究方法

2.2.1 植物菌根侵染率、菌根侵染强度、丛枝丰度测定 于室内将根系从土壤中洗出,均匀剪成 1 cm 长的根段,采用 KOH 曲利本蓝染色法,制片后在显微镜下观测;根据 Trouvelot 等^[10]方法,按菌根侵染和丛枝丰度分级标准输入等级

表 1 西藏高原中部气候因子对 AM 真菌的影响*
Table 1 Effects of climate factors on arbuscular mycorrhizal fungi around roots of steppe plants in Tibet

项目 Items	山地灌丛草原 Mountain rush steppe	高山草原 Alpine steppe	高寒草甸 Alpine meadow
海拔 Elevation(m)	3 500~ 4 000	4 000~ 4 500	4 500~ 5 500
年平均气温 Average temperature(℃)	3~ 8	- 2~ 6	- 6~ 0
最热月均温(℃) Average temperature of heatest month	9~ 17	2~ 10	0~ 6
≥0℃积温 ≥0℃ accumulate temperature(℃)	1 450~ 2 956	500~ 1 500	500~ 1 000
10 cm 土层年均温(℃) Avegege soil temperature of 10 cm depths	10. 5~ 13. 7	4. 4~ 9. 7	4. 6~ 6. 9
最热月 10 cm 土层均温(℃) Heatest month average soil temperature of 10 cm depths	15. 2~ 21. 1	8. 2~ 14. 3	8. 5~ 11. 8
年均降水量 Rainfall(mm)	250~ 350	150~ 350	300~ 600
日照时数 Sunshine time(hr·yr ⁻¹)	1 500~ 3 098	1 729~ 3 215	1 339~ 2 475
日照百分率 Sunshine percentage(%)	37~ 71	49~ 83	33~ 69
孢子密度 Spore density(ind.·100 g ⁻¹ soil)	20~ 94 (44. 3)	36~ 52 (44. 0)	11~ 21 (14. 7)
菌根侵染率 Infection(%)	80. 0~ 100 (93. 7)	93. 3~ 96. 7 (95. 0)	96. 7~ 100 (97. 8)
菌根侵染强度 Infect intensity(%)	15. 5~ 43. 3 (29. 7)	32. 1~ 48. 0 (40. 1)	35. 0~ 70. 7 (52. 7)
丛枝丰度 Arbuscule richness(%)	1. 4~ 19. 7 (9. 3)	6. 6~ 26. 9 (16. 7)	9. 1~ 23. 4 (15. 2)

* 括号内为平均值 Average.

表 2 各采样点基本情况
Table 2 Sample status of different research sites

采样地点 Sample sites	编号 Sample No.	海拔 Elevation (m)	土壤类型 Soil types	土壤质地 Soil textures	宿主植物 Host species
日喀则 Rikaze	1	3 834	I	轻砂土 Silt	白茅 <i>Imperata cylindrica</i> var. <i>major</i>
日喀则 Rikaze	2	3 834	I	轻砂土 Silt	草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>
江当 Jiangdang	3	3 823	I	砂壤土 Sandy loam	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>
仁布 Renbu	4	3 825	I	砂壤土 Sandy loam	变色锦鸡儿 <i>Caragana versicolor</i>
乃东 Naidong	5	3 507	I	砂壤土 Sandy loam	穗序剪股颖 <i>Agrostis hugoniana</i>
乃东 Naidong	6	3 585	I	砂壤土 Sandy loam	紫羊毛 <i>Festuca rubra</i>
贡嘎 Gongga	7	3 582	I	砂壤土 Sandy loam	早熟禾 <i>Poa annua</i>
贡嘎 Gongga	8	3 582	I	砂壤土 Sandy loam	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>
堆龙德庆 Duilongdeqing	9	3 597	I	轻砂土 Silt	早熟禾 <i>Poa annua</i>
江当 Jiangdang	10	4 023	II	轻砂土 Silt	早熟禾 <i>Poa annua</i>
江当 Jiangdang	11	4 023	II	砂壤土 Sandy loam	沙生针茅 <i>Stipa glareosa</i>
仁布 Renbu	12	3 798	III	极重砂土 Heavy sand	沙生苔草 <i>Carex praeparata</i>
扎囊 Zhanang	13	3 548	III	极重砂土 Heavy sand	早熟禾 <i>Poa annua</i>
曲水 Qushui	14	3 594	III	极重砂土 Heavy sand	白茅 <i>Imperata cylindrica</i> var. <i>major</i>
达孜 Dazi	15	3 695	IV	砂壤土 Sandy loam	早熟禾 <i>Poa annua</i>
达孜 Dazi	16	3 706	IV	砂壤土 Sandy loam	小早熟禾 <i>Poa calliopsis</i>
墨竹工卡 Mozhugongka	17	3 977	IV	壤土 Loam	早熟禾、林芝苔草、萎陵菜 <i>P. annua</i> / <i>C. capillacea</i> var. <i>linzensis</i> / <i>P. chinensis</i>
墨竹工卡 Mozhugongka	18	4 455	V	壤土 Loam	矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>
墨竹工卡 Mozhugongka	19	4 827	V	壤土 Loam	扁穗莎草 <i>Cyperus compressus</i>
墨竹工卡 Mozhugongka	20	4 827	V	壤土 Loam	扁穗莎草 <i>Cyperus compressus</i>

I. 灌丛草原土 Bush steppe soil; II. 高山草原土 Alpine steppe soil; III. 草原风沙土 Wind blown soil; IV. 草甸土 Meadow soil; V. 高寒草甸土 Alpine meadow soil.

参数,用 MYCO CALC 软件计算菌根侵染率、整个根系的菌根侵染强度和丛枝丰度.

2.2.2 孢子密度测定 分别从各带根土样中取 100 g 风干土壤,采用湿筛倾析-蔗糖离心法分离孢子,在解剖镜下于培养皿内分格记数(孢子果按 1 个孢子记数).

2.2.3 放牧强度对 AM 真菌产孢和侵染的影响 于同一山地灌丛草原分布区正常和不同程度退化草地中分别随机采集长芒草(*Stipa bungeana*)带根土样,按上述方法测定孢子密度、菌根侵染率(图 1).

2.2.4 土壤 pH 值测定 采用电位法测定土壤 pH 值,土壤有机质、有效磷分别采用重铬酸钾容量法、外加热法、NaHCO₃ 浸提-钼锑抗比色法测定;土壤质地按中国土壤质地分类法进行分类.

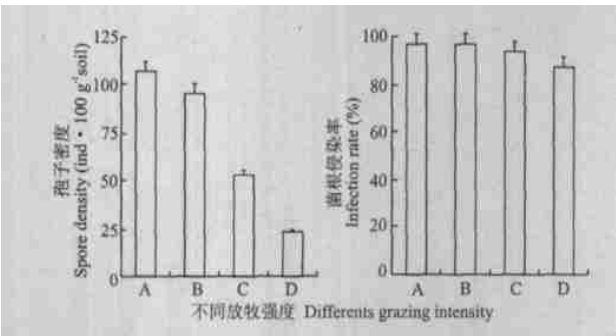


图 1 放牧强度对 AM 真菌的影响
Fig. 1 Effects of grazing intensity on AM fungi.
A): 正常草地 Normal grassland; B): 轻度退化草地 Lighter soil degradation; C): 中度退化草地 Middling soil degradation; D): 重度退化草地 Serious soil degradation.

3 结果与分析

3.1 环境因子对 AM 真菌孢子密度和侵染率的影响

AM 真菌的产孢、侵染和分布具有明显的地域性特征^[10,17]. 西藏高原草地生态系统中, 海拔高度与孢子密度、菌根侵染率的相关系数分别为 -0.2923 和 0.1920, 与不同海拔条件下的光照强度、降水量, 特别是与温度等的变化有关. 温度(包括土壤温度)是自然生态系统中决定 AM 真菌发育的主要生态因子, 对 AM 真菌孢子发芽和菌根形成具有关键的影响^[10,17]. 由表 1 可见, 西藏高原中部年平均气温、最热月均温、 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温、10 cm 土层年均温、最热月 10 cm 土层均温随海拔高度的增加而明显下降, 寄主植物根围土壤 AM 真菌孢子平均密度、平均菌根侵染率则随温度的降低而分别呈不同程度的下降和上升趋势. 表明西藏高原生态条件下, 温度对草地植物 AM 真菌产孢、侵染的影响有所不同, 较高的温度条件相对有利于草地植物 AM 真菌的发育与产孢过程. 这与气温、土温对 AM 真菌的直接影响和对寄主植物的间接作用有关. 本研究中, 由于孢子密度与菌根侵染率间基本无相关性($r = 0.0115, n = 20$), 因此, 不同寄主植物平均菌根侵染率、菌根侵染强度、丛枝丰度随气温、土温下降呈不同程度提高趋势. 这可能与一定范围内光照强度随海拔升高而不断增强, 导致植物光合效率提高, 进而促进光合产物向根部和 AM 真菌的供应有关^[10,13,17]. 此外, 是否与该条件下 AM 真菌特定生理种群的效应及作用机制等有关, 尚待于进一步研究证实.

由表 1 可见, 降水量对 AM 真菌孢子密度的影响与温度明显不同. 高寒草甸是在高原高寒半湿润

条件下形成的特殊草地类型, 其分布区具有海拔高、气温及土温低、蒸发弱、降水量较大等突出特征. 在此条件下发育形成的高寒草甸土土层浅薄, 加之其下具永冻层, 不利于牧草根系的生长和发育, 水分下渗亦很困难^[16]. 因此, 高寒草甸常年处于渍水状态, 极差的土壤通透性对好气性的 AM 真菌的繁殖具有显著的抑制作用. 这可能是导致高寒草甸主要建群种植物矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、扁穗莎草(*Cyperus compressus*) 根围土壤 AM 真菌孢子密度极低的重要原因之一. 这与通常认为的适宜植物生长发育的土壤含水量与通气条件对 AM 真菌的产孢过程最为有利的结论不同^[10,17]. 一般而言, 莎草科植物不能或不易形成菌根^[10]. 但是, AM 真菌对高寒草甸 2 种建群种牧草根系的侵染均甚显著, 平均丛枝丰度为 15.2%, 并未表现出土壤湿度过大对植物菌根发育、形成所具有的抑制作用. 这可能与生存于高寒草甸中的 AM 真菌特定生理种群对莎草科寄主植物根系具有很强的侵染能力, 以及微酸性土壤中某些物质可溶性的提高对菌根形成所产生的间接作用等有关^[10](表 3).

表 3 不同土壤条件下 AM 真菌的孢子密度和菌根侵染率
Table 3 Spore density and infection of AM fungi in soil with different types and textures

样品 Sample No.	pH	有机质 Organic matter (g·kg ⁻¹)	有效磷 Available P (mg·kg ⁻¹)	孢子密度 Spore density (ind·100 g ⁻¹ soil)	侵染率 Infection (%)	侵染强度 Infect intensity (%)	丛枝丰度 Arbuscule richness (%)
1	8.63	3.32	8.35	94	96.67	43.33	19.70
2	8.70	3.96	7.78	54	96.43	15.50	1.41
3	8.39	4.22	13.38	40	83.33	27.90	5.60
4	8.07	3.57	57.74	46	80.00	23.53	2.77
5	8.03	4.60	22.19	61	100	31.57	15.07
6	8.05	4.81	29.68	29	96.67	31.67	12.53
7	8.69	5.51	36.75	26	96.67	40.33	7.95
8	8.42	5.94	31.72	29	93.33	34.83	15.68
9	8.28	2.58	92.68	20	100	18.83	2.90
10	8.40	3.78	10.09	52	96.67	48.03	26.90
11	8.25	7.53	13.79	36	93.33	32.07	6.58
12	7.55	0.90	62.16	17	93.33	30.90	6.98
13	7.74	1.72	44.76	16	90.00	10.30	2.37
14	8.41	1.94	76.19	30	100	36.5	2.10
15	6.69	9.91	172.81	30	73.33	17.90	3.75
16	6.85	8.96	33.65	29	86.67	15.87	1.05
17	6.47	15.14	10.35	32	90.00	21.83	3.28
18	6.37	35.74	11.45	21	96.67	52.50	23.43
19	6.03	35.99	6.65	12	96.67	35.03	9.05
20	6.01	54.62	5.25	11	100	70.67	13.08

3.2 土壤因子对 AM 真菌孢子密度和侵染效果的影响

3.2.1 土壤类型、土壤质地 不同土壤类型、土壤质地对孢子密度、菌根侵染率、菌根侵染强度和丛枝丰度的影响具有明显的差异(图 2、图 3). 各草地土壤

类型中,山地灌丛草原土、高山草原土植物根围土壤孢子平均密度相当,并均明显高于草甸土、草原风沙土和高寒草甸土.不同质地土壤中,轻砂土植物根围土壤孢子平均密度达 $55\text{ 个}\cdot 100\text{ g}^{-1}\text{ 土}$,较砂壤土、极重砂土、壤土分别增加 51.9% 、 161.9% 和 189.5% .同时,由于土壤质地对土壤通透性具有直接影响,其对 AM 真菌孢子密度的影响在总体上呈现出大于土壤类型的趋势,与国内的有关研究结果不同^[5, 10].而同一土壤类型、土壤质地条件下,无论海拔高度、寄主植物是否相同,AM 真菌孢子密度均具有很大的差异(19、20 号样品例外),而影响 AM 真菌繁殖与产孢的多种因子的综合作用则是导致这一现象的主要原因(表 2、表 3).

不同土壤类型、土壤质地中寄主植物菌根侵染率不仅均达较高水平,且各土壤类型间、土壤质地间的菌根侵染率差异较小,仅草甸土类型和砂壤土质地中的植物菌根侵染率相对较低,分别为 83.3% 和 89.3% .但不同土壤类型间、土壤质地间的菌根侵染强度、丛枝丰度的差异较大.其中,高山草原土、高寒草甸土中寄主植物根系的丛枝丰度均达 15% 左右,明显高于其它土壤类型;轻砂土、壤土中寄主植物丛枝丰度亦在 10% 以上,砂壤土、极重砂土中则相对较低.总体而言,不同土壤类型中的植物菌根侵染率、菌根侵染强度和丛枝丰度呈现出较明显的、相对一致性的变化趋势,即高寒草甸土>高山草原土>山地灌丛草原土>草原风沙土>草甸土;不同土壤质地间的这种变化趋势亦较明显,呈壤土>轻砂土>砂壤土>极重砂土.可见,高寒草甸土类型、壤土质地对根围土壤 AM 真菌孢子密度的影响及对植物菌根侵染效果的影响完全不同.

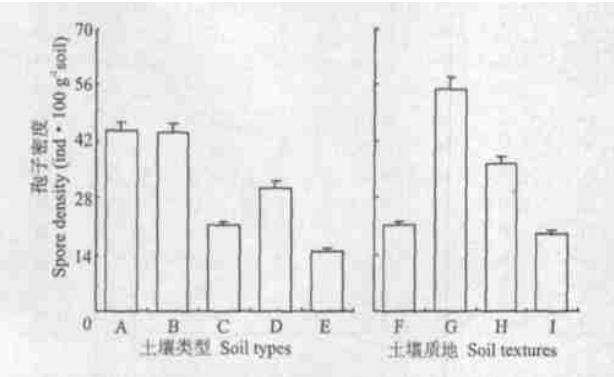


图 2 土壤类型、土壤质地对植物根围土壤孢子密度的影响
Fig. 2 Effects of soil types and soil textures on spore density of AM fungi around roots of steppe plants.
A) 灌丛草原土 Bush steppe soil; B) 高山草原土 Alpine steppe soil; C) 草原风沙土 Wind blown soil; D) 草甸土 Meadow soil; E) 高寒草甸土 Alpine meadow soil; F) 极重砂土 Heavy sand; G) 轻砂土 Silt; H) 砂壤土 Sandy loam; I) 壤土 Loam. 下同 The same below.

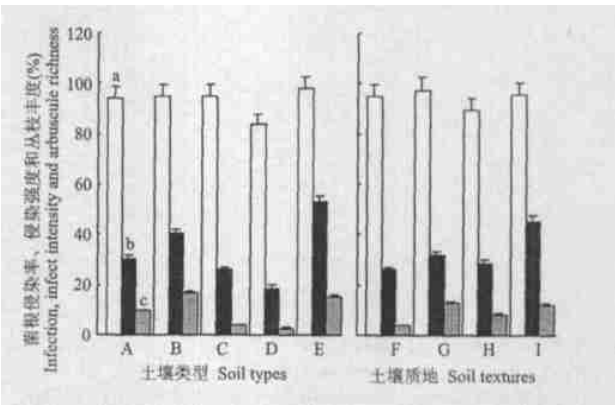


图 3 土壤类型、土壤质地对菌根侵染率(a)、侵染强度(b)和丛枝丰度(c)的影响
Fig. 3 Effects of soil types and soil textures on infection(a), infect intensity(b) and arbuscule richness(c).

3.2.2 土壤 pH 值 相关分析表明,土壤 pH $6.0\sim 8.7$ 范围内, $\text{pH}(x)$ 与孢子密度(y_1)、菌根侵染率(y_2)、侵染强度(y_3)、丛枝丰度(y_4)的相关系数分别为 0.5319^* 、 -0.0592 、 -0.0136 、 -0.0047 , 直线回归方程分别为 $y_1 = 52.7203 + 11.2802x$, $y_2 = 96.5451 - 0.4611x$, $y_3 = 58.8305 - 3.4865x$, $y_4 = 9.4225 - 0.0386x$.可见,土壤 pH 对 AM 真菌的影响主要体现为对其繁殖和产孢过程的影响.同时,AM 真菌孢子密度随土壤 pH 值上升呈显著提高,亦与其它研究明显不同^[5, 10, 17].当土壤 pH 在 $8.0\sim 8.7$ 时,各寄主植物根围土壤孢子平均密度达 $43.1\text{ 个}\cdot 100\text{ g}^{-1}\text{ 土}$,较土壤 pH $6.0\sim 7.7$ 时增加 105.2% ,菌根侵染率的差异则不甚明显.此外,同一寄主植物在相同或不同土壤 pH 条件下的孢子密度、侵染率、侵染强度以及丛枝丰度均具有一定或很大的差异.以孢子密度而言,如土壤 pH $8.0\sim 8.7$ 范围内,寄主植物同为白茅(*Imperata cylindrica* var. *major*)的 1 号样品孢子密度较 14 号样品增加 3.1 倍,紫花苜蓿(*Medicago sativa*) 3 号和 8 号样品间、早熟禾 7 号、9 号和 10 号样品间孢子密度亦呈较大差异;不同土壤 pH 条件下,同一寄主植物根围土壤 AM 真菌孢子密度的差异亦较显著(表 3).这与影响 AM 真菌繁殖和产孢过程的多种因子的共同作用,以及同一寄主植物在不同土壤 pH 环境中形成丛枝菌根的真菌种类具有较大差异等因素有关.

3.2.3 土壤有机质、有效磷 在一定范围内,孢子密度(y)随草地土壤有机质含量(x)的增加而减少($r = -0.1973$, $y = 37.1634 - 0.2715x$),与盖京苹等^[5]、赵文治等^[20]的研究结果相同.同时,不同有机质含量范围内孢子密度的差异极为明显.当土壤有机质含量在 $3.8\sim 4.8\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,各寄主植物根围

土壤 AM 真菌孢子密度在 $29 \sim 94$ 个 $\cdot 100 \text{ g}^{-1}$ 土之间, 平均达 53.7 个 $\cdot 100 \text{ g}^{-1}$ 土; 而当有机质含量低于或高于这一范围, 即分别在 $0.9 \sim 2.6$ 、 $5.5 \sim 54.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间时, 由于 AM 真菌特定种的生长与活动均受到较大抑制, 致使各寄主植物根围土壤孢子密度均呈大幅度下降, 其平均降幅分别达 61.3% 和 53.3% . 与不同不同的是, 在一定范围内, 土壤有机质与菌根侵染率、菌根侵染强度、丛枝丰度间则均呈不同程度的正相关(相关系数分别为 0.2055 、 0.6355^* 和 0.2681). 可见, 草地土壤有机质含量对 AM 真菌的产孢和侵染的影响完全不同.

青藏高原中部, 当草地土壤有效磷含量在 $5.3 \sim 172.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 范围时, 土壤有效磷(x)与孢子密度(y_1)、菌根侵染率(y_2)、侵染强度(y_3)、丛枝丰度(y_4)的相关系数分别为 -0.2177 、 -0.5079 、 -0.4077 和 -0.4136^* , 直线回归方程分别为 $y_1 = 38.2096 - 0.1059x$, $y_2 = 96.3839 - 0.0908x$, $y_3 = 37.3863 - 0.1454x$, $y_4 = 12.0544 - 0.0783x$. 这一结果充分体现了高磷土壤环境对 AM 真菌产孢, 特别是对菌根侵染和菌根形成具有不利影响和抑制作用. 究其原因, 可能与高磷土壤环境中植株体内 P 含量增加导致的根系细胞膜透性降低和根系分泌物数量下降(或分泌物成分发生变化)对菌根侵染的抑制作用等有关^[6, 15]. 从不同土壤有效磷含量范围对 AM 真菌的作用效应(表 3)可见, 土壤有效磷含量在 $7.8 \sim 10.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 范围时, 各寄主植物根围土壤 AM 真菌孢子密度在 $52 \sim 94$ 个 $\cdot 100 \text{ g}^{-1}$ 土之间; 低于或高于这一范围, 孢子密度则均呈明显下降. 因此, 土壤有效磷含量过高、过低均不利于 AM 真菌的发育, 并对植物根系的侵染和丛枝菌根的形成影响显著.

3.3 放牧强度对 AM 真菌孢子密度和侵染效果的影响

过度放牧对草地生态系统具有极大的破坏作用. 在此条件下, AM 真菌的生物活性随其赖以正常生存的环境条件的恶化或丧失而显著下降^[20]. 由图 1 可见, 轻度、中度和重度退化草地中寄主植物根围土壤 AM 真菌孢子密度较未退化正常草地分别降低 10.3% 、 50.5% 和 78.5% , 随草地退化程度的提高呈显著下降趋势. 不同程度退化草地中寄主植物菌根侵染率的变化有所不同. 其中, 轻度退化草地中寄主植物菌根侵染率均达 96.7% ; 中度、重度退化草地分别下降 3.5% 和 10.3% . 可见, 放牧强度对 AM 真菌的影响主要体现为对 AM 真菌繁殖和产孢

过程的影响, 对菌根侵染率的影响则相对较小. 中度, 特别是重度退化草地对 AM 真菌产孢和侵染的不利影响, 与草地植被严重破坏、植物叶面积大量减少、光合作用显著下降导致的根系生长严重受阻, 以及 C 缺乏对 AM 真菌生存能力的直接和间接影响有着很大关系^[20]. 此外, 过度放牧导致的土壤风蚀和土壤结构恶化亦可能是寄主植物根围土壤 AM 真菌孢子密度和侵染率下降的重要原因.

4 讨 论

研究表明, 青藏高原中部生态条件下, 各种环境因子彼此制约、相互作用, 共同影响着 AM 真菌的产孢、侵染及其效应. 各环境因子中, 海拔高度强烈地影响着对 AM 真菌产孢和侵染具有关键影响的温度(包括地温)和降水量等的变化. 总体而言, 不同气温、土温条件下 AM 真菌孢子密度的差异较为明显, 而不同降水量条件下植物菌根侵染率的差异则相对较小. 较高的气温、土温条件相对有利于 AM 真菌的繁殖与产孢, 而高寒半湿润条件下 AM 真菌对寄主植物根系的侵染效果则相对较好. 山地灌丛草原所处海拔较低, 气温、土温相对较高, 加之土层较为深厚, 有利于寄主植物的生长和根系发育, 为 AM 真菌的产孢提供了有利条件. 尽管如此, 各寄主植物根围土壤 AM 真菌孢子密度亦仅为我国东南地区同一季节(秋季)植物根围土壤孢子密度的 $10\% \sim 47\%$ ^[17]. 这从整体上反映了青藏高原高寒环境对 AM 真菌生长发育的不利影响.

青藏高原中部草地生态系统中, 最适 AM 真菌发育和产孢的土壤 pH、有机质和有效磷含量范围相对较窄, 仅分别为 $8.0 \sim 8.7$ 、 $3.8 \sim 4.8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $7.8 \sim 10.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$. 适于 AM 真菌发育和产孢的土壤 pH 值明显偏高^[5, 10, 17], 可能与 AM 真菌在长期进化过程中对石灰性山地灌丛草原土、高山草原土的较强适应能力有关; 尽管 AM 真菌孢子密度随土壤有效磷含量的提高而呈一定程度的下降趋势, 但由于该地区石灰性土壤中有效磷含量普遍偏高^[3], 最适 AM 真菌繁殖与产孢的土壤有效磷含量仍处于较高水平; 与有关研究相比, 适于 AM 真菌繁殖的最佳有机质含量范围则显著偏低^[10]. AM 真菌孢子密度与植物菌根侵染率间无相关性, 与国内外有关研究相一致^[4, 5, 10, 12, 19]. 土壤中部分失去活力或处于休眠状态的 AM 真菌孢子降低或丧失了其对植物根系的侵染能力, AM 真菌孢子在部分植物根系失去活性后仍可在土壤中存活较长时间, 以

及随 AM 真菌根外菌丝在土壤中的延伸而在其它植物根围产生孢子等可能是导致这一现象的重要原因^[19]。

研究表明, 当某种 AM 真菌的寄主植物是群落的优势种或建群种时, 则该种 AM 真菌即为关键种^[9]。据此可以认为, 青藏高原中部生态条件下, 中度特别是重度退化草地 AM 真菌孢子密度和菌根侵染率的显著下降, 在很大程度上表明 AM 真菌关键种生物活性的降低或不断丧失。这一过程的持续必将进一步导致草地生态系统结构和功能的破坏, 直至崩溃。因此, 适度的放牧强度对草地生态系统的恢复和 AM 真菌关键种的保持具有重要意义。

参考文献

1 Allen EB, Allen MF, *et al.* 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. In: Collins HP, Roberston GP, Klug MJ, eds. *The Significance and Regulation of Soil Biodiversity*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 47~ 62

2 Borges RG, Chaney WR. 1989. Root temperature affects mycorrhizal efficiency in *Fraxinus pensylvanica* March. *New Phytol*, **112**: 411~ 417

3 Cai X-B(蔡晓布), Zhang Y-Q(张永青), Qian C(钱成), *et al.* 2004. Effects of different fertilizing manners on the fertility characteristics of the degraded soil in central Tibet. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **24**(1): 75~ 83(in Chinese)

4 Friese CF, Koske RE. 1991. The spatial dispersion of spores of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in a sand dune: Microscale patterns associated with the root architecture of American beach grass. *Mycol Res*, **95**: 952~ 957

5 Gai J-P(盖京苹), Liu R-J(刘润进). 2003. Effects of soil factors on arbuscular mycorrhizae (AM) fungi around roots of wild plants. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **14**(3): 470~ 472(in Chinese)

6 Graham JH. 1981. Membrane mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol*, **68**: 548~ 552

7 Haugen LM, Smith SE. 1992. 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 Soil*, **145**: 71~ 80

8 He X-L(贺学礼), Mouratov S, Steinberger Y. 2002. Spatial distribution and colonization of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of desert shrubs. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), **26**(2): 223~ 229(in Chinese)

9 Liang Y(梁宇), Guo L-D(郭良栋), Ma K-P(马克平). 2002. The role of mycorrhizal fungi in ecosystems. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), **26**(6): 739~ 745(in Chinese)

10 Liu R-J(刘润进), Li X-L(李晓林). 2000. Arbuscular Mycorrhizae and Application. Beijing: Science Press. 93~ 97, 148~ 169(in Chinese)

11 Micheline S. 1993. Relationships between environmental factors and levels of mycorrhizal infection of citrus on four islands in the Eastern Caribbean. *Trop Agric*, **70**(20): 135~ 140

12 Molina RJ, Trappe JM, Strickler GS. 1978. Mycorrhizal fungi associated with *Festuca* in the western United States and Canada. *Can J Bot*, **56**: 1691~ 1695

13 Ruizlozano JM, Azcon R. 1996. Mycorrhizal colonization and drought stress as factors affecting nitrate reductase activity in lettuce plants. *Agric Ecosyst Environ*, **60**(2~ 3): 175~ 181

14 Shi Z-Y(石兆勇), Chen Y-L(陈应龙), Liu R-J(刘润进). 2003. Mycorrhizal diversity and its significance in plant growth and development. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **14**(9): 1565~ 1568(in Chinese)

15 Tawaray K, Watanabe S, Yoshida E, *et al.* 1996. Effect of onion (*Allium cepa*) root exudates on the hyphal growth of *Gigaspora margarita*. *Mycorrhiza*, **6**(1): 57~ 59

16 Tibet Administrative Office. 1994. Tibet Soil Resource. Beijing: Science Press. 495~ 514(in Chinese)

17 Wang F-Y(王发园), Liu R-J(刘润进). 2001. Effects of environmental factors on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Biodiv Sci*(生物多样性), **9**(3): 301~ 305(in Chinese)

18 Zhang M-Q(张美庆), Wang Y-S(王幼珊), Xing L-J(邢礼军). 1999. The relationship between the distribution of AM fungi and environmental factors. *Mycosystema*(菌物系统), **18**(1): 25~ 29(in Chinese)

19 Zhang Y(张英), Guo L-D(郭良栋), Liu R-J(刘润进). 2003. Diversity and ecology of arbuscular mycorrhizal fungi in Durjiajiang. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), **27**(4): 537~ 544(in Chinese)

20 Zhao W-Z(赵文治), Cheng G-D(程国栋). 2001. Mycorrhizae and its application in desertification land restoration. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **12**(6): 947~ 950(in Chinese)

作者简介 蔡晓布, 男, 1962 年生, 副教授. 长期在藏从事土壤与植物营养教学和研究工作, 发表论文 30 余篇. Tel: 0894 5821517; E-mail: caitw21@sohu.com