

绢蒿荒漠放牧草地丛枝菌根真菌数量特征的时空变化

李娜娜 鲁为华* 陈乙实 孙海荣 靳省飞 车昭碧

(石河子大学动物科技学院, 新疆石河子 832003)

摘要 以绢蒿荒漠草地的优势种绢蒿、羊茅(针茅)、苔草为研究材料,探究其根际 AM 真菌和根系侵染率及季节性动态变化对放牧的响应。结果表明:随放牧压力的增大,AM 真菌孢子密度、物种丰富度和根系侵染率显著降低($P<0.05$),多样性指数在过度放牧的条件下显著($P<0.05$)降低;在同一放牧条件下,0~10 cm 土壤层的孢子密度、物种丰富度和根系侵染率均显著($P<0.05$)高于 10~20 cm 和 20~30 cm 土壤层,多样性指数随土壤深度的增大差异性不显著($P>0.05$);不同的宿主植物对 AM 真菌的依赖性不同,即侵染率高低依次为绢蒿>羊茅>苔草;AM 真菌孢子密度、物种丰富度和植物根系侵染率随季节的变化表现出一定的变化规律,三者均呈现“双峰”现象,在 6 月和 9 月分别达到峰值,与绢蒿荒漠草地植被的生长节律几乎同步;温度对 AM 真菌孢子密度、丰富度和侵染率的影响不显著,但降雨量对植物根系的侵染率有极显著($P<0.01$)的影响,随降雨量的增加侵染率极显著升高。

关键词 绢蒿荒漠草地; AM 真菌; 根系侵染; 放牧压力; 动态变化

Temporal and spatial variation of quantitative characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi in *Seriphidium*-dominated desert grassland under different grazing intensities. LI Na-na, LU Wei-hua*, CHEN Yi-shi, SUN Hai-rong, JIN Sheng-fei, CHE Zhao-bi (College of Animal Science and Technology, Shihezi University, Shihezi 832003, Xinjiang, China).

Abstract: We evaluated the response of rhizosphere AM fungi, root infection rate and seasonal dynamics to grazing. Three dominant plant species (*Seriphidium transiliense*, *Stipa capillata*, *Festuca ovina*, *Carex liparocarpos*) in the *Seriphidium*-dominated desert grassland were selected as the research materials. The results showed that the spore density and species richness of AM fungi and root colonization rate of plants decreased significantly with increasing grazing intensity ($P<0.05$), and diversity index decreased significantly under overgrazing ($P<0.05$). The spore density, species richness and root colonization rate in the 0–10 cm soil layer were significantly higher than those in the 10–20 cm and 20–30 cm soil layers ($P<0.05$) under the same grazing intensity. The diversity index showed no significant change with increasing soil depth ($P>0.05$). Meanwhile, different host plants had different dependence on AM fungi, and the colonization rate was in order of *S. transiliense*>*F. ovina*>*C. liparocarpos*. The spore density, species richness, root colonization rate of arbuscular mycorrhizal fungi had a seasonal variation. All three characters showed a “double peak” phenomenon, reaching the peak in June and September, which were almost synchronized with the growth rhythm of vegetation. Temperature had no significant effect on the spore density, richness and colonization rate of AM fungi, while rainfall had a significantly positive effect on the colonization rate ($P<0.01$).

Key words: *Seriphidium*-dominated desert grassland; AM fungi; root colonization; grazing pressure; dynamic change.

绢蒿荒漠草地是新疆季节草地的重要组成部分,占全疆温性荒漠草地的4.25%,是新疆重要的春秋草场,在组织经营草地畜牧业生产环节中占有重要的地位(许鹏,1993)。然而,近年来,由于超载放牧和气候变化,以绢蒿为主体的荒漠草地退化严重,其生产功能以及生态功能被严重削弱,大面积的荒漠草地处于中度甚至重度退化状态(Zhao *et al.*, 2007)。从群落层次上看,物种多样性减小,外来侵入种增加,草地群落组成向单一化和劣质方向演替;种群层次上,功能性物种减少,生物量降低(Meissner *et al.*, 1999; 杨晓晖等, 2005)。此外,与绢蒿荒漠草地生态系统有关的土壤环境尤其是内环境条件也会发生巨大变化,特别是与主体功能性植物有关的土壤微生物群落的组成和结构也在发生着微妙复杂的变化。其中,土壤中大量存在的丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, 简称AM真菌)在种类和数量上的变化表现最为明显(王宇涛等, 2013)。

AM真菌是土壤微生物的重要成员,广泛存在于草原生态系统和其他生态系统中。AM真菌可以侵染大多数陆地植物的根系,与各类植物构成互惠共生体(李雪静等, 2017)。AM真菌可以通过根外菌丝增加吸收面积、分泌磷酸酶改变根际环境、吸收难以利用的营养元素等途径来提高植物的养分和水利用效率。尤其在养分贫乏的土壤中,对P元素的吸收促进作用最为显著(李晓林等, 2001; 郭艳娥等, 2016)。关于放牧对AM真菌的影响的研究有很多,但学者们持有不同的观点(Hokka *et al.*, 2004; Klironomos *et al.*, 2004; Mikola *et al.*, 2005)。目前,就放牧过程对AM真菌的影响存在3个主要观点:(1)放牧过程会明显降低AM真菌的数量、种类以及侵染率,因为草食动物的选择性采食作用可以通过改变植物的群落组成和结构来改变AM真菌的丰富度和多样性,同时,草食动物的非采食作用(如踩踏、粪便的排泄、俯卧等)可以通过改变土壤结构及其通透性进而能够影响AM真菌菌丝的生长和孢子的数量和质量;另外,宿主植物对放牧压力的敏感性也可以影响AM真菌孢子的萌发和生长(Trent *et al.*, 1988; Eom *et al.*, 2001)。(2)放牧会增加草地AM真菌的数量和侵染率。已有研究发现,随着草食动物采食作用强度的增加AM真菌的侵染率也随之增加(Wallace *et al.*, 1981; Gehring *et al.*, 2003)。另外, Gehring(2003)等通过对37种菌根植物的调查发现,有23种植物的菌根侵染率受到动物采食作

用的制约,其他物种的侵染率或不受动物采食的影响或有升高的趋势。Frank(2003)研究表明,放牧增加了美国温带草原中AM真菌的丰度与物种丰富度。(3)放牧过程对草地AM真菌数量特征无影响。Rillig等(2002)通过对过去30年该方向发表文献的整合分析后,认为动物的采食行为对植物根系菌根真菌侵染率的影响并不显著。有关学者提出,对放牧反应的不一致可能是同时受到环境因素的影响(Heyde *et al.*, 2017)。其中,季节的变化伴随着温度、湿度、降水、光照等诸多环境因子和植物的生长发育和土壤条件的变化,对AM真菌的生长发育具有较大的影响(冯欣欣, 2011)。研究认为,AM真菌孢子和根系侵染率有着明显的季节波动性,但不同的宿主植物表现不同,没有明显的规律性(刘润进等, 2007)。由此可见,关于绢蒿荒漠草地草食动物的采食作用与AM真菌和侵染率之间的关系以及AM真菌和侵染率的季节性变化尚无定论,而明确这一变化过程对于草地放牧管理极为重要。

本研究考虑不同放牧强度、放牧时间、生长季节等条件,定期进行野外调查,明确不同时间和空间尺度上绢蒿荒漠草地土壤中的AM真菌物种多样性、侵染动态、孢子密度,以及不同AM真菌对宿主植物的选择偏好等,对于该类草地放牧管理和退化恢复具有重要科学价值。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况与试验设计

研究地选取石河子紫泥泉种羊场的典型绢蒿荒漠放牧地(一大滩)(84°58'E—85°81'E, 43°26'N—45°20'N),属于温带荒漠干旱气候。海拔900~1200 m,年平均温度约8℃,月平均最高温度集中在7月,为25.4℃。年降水集中在4、5、8月,年平均降水量在187.33 mm。土壤为淡栗钙土。植被组成以伊犁绢蒿(*Seriphidium transiliense*)为建群种,以禾本科和莎草科为优势种;以藜科、十字花科、百合科、和牻牛儿苗科等多年生、一年生及短命和类短命植物为伴生种,植被结构组成复杂。

本研究设置4个不同的放牧强度,分别为轻度放牧(G1)、中度放牧(G2)、重度放牧(G3)、极度放牧(G4),其中轻度放牧(G1)和中度放牧(G2)又分为阳坡和阴坡,即轻度阳坡(G1SU)、轻度阴坡(G1SH)、中度阳坡(G2SU)、中度阴坡(G2SH)。放牧强度是利用GPS网格法确定。在4个放牧强度

空间分布的基础上,选择月份为时间尺度,从2018年5月1日—11月1日按月进行野外调查,调查时主要关注不同深度土壤、主要植物的根系。

1.2 样品的采集与调查

1.2.1 土样采集 在每个处理区随机设置3个采样点,用土钻在每个样点分层(0~10、10~20、20~30 cm)采集土样样品,将每个样点采集的土样均匀混合后放入密封袋中,带回实验室测定孢子种类、密度。

1.2.2 植物根系采集 在每个处理区随机采集3种植物(绢蒿、针茅、羊茅、苔草)样品,尽量保证根系的完整性,放入密封袋,带回实验室测其根系的侵染率。

1.3 试验方法

AM真菌孢子的分离采用湿筛倾析-蔗糖离心法,依据孢子或孢子果颜色、孢壁结构、形状、大小、纹饰及菌丝连点的特征等,参照Schenck等(1989)的“VA菌根真菌鉴定手册”和国际丛枝菌根真菌保藏中心(INVAM)(<http://invam.caf.wvu.edu/Myc-Info/>)的图片及文献进行鉴定。同时在体视显微镜下计数,孢子密度记为每10 g干土中的孢子数。各类植物丛枝菌根真菌侵染率测定采用根段频率常规法(刘润进等,2007)。

1.4 数据分析及统计

采用Excel和SPSS 20.0对数据进行统计分析。AM真菌孢子密度、物种丰富度及AM真菌多样性指数以不同放牧强度和不同土壤深度作为影响因素进行双因素方差分析,根系侵染率以不同放牧强度和不同宿主植物种类作为影响因素进行双因素方差分析,AM真菌孢子密度、物种丰富度、根系侵染率的季节动态变化利用Origin 8.0完成,气候因子温

度、降雨量对菌根侵染率和孢子的影响采用皮尔森相关系数进行分析。

2 结果与分析

2.1 AM真菌孢子的种类

通过对放牧样地所收集土壤的分离与鉴定发现共4属11种AM真菌孢子,其中球囊霉属(*Glomus*)7种,无梗囊霉属(*Acaulospora*)2种,内养囊霉属(*Entrophospora*)1种,原囊霉属(*Archaeospora*)1种(表1)。不同放牧样压力下,AM真菌孢子的分布不同,G1SU和G1SH样地分布最多,共发现4属11种,其次G2SH样地土壤层中存在4属10种,G2SU样地存在3属10种,G3样地存在3属8种,G4样地最少,为2属6种。5种AM真菌孢子存在于所有放牧样地的土壤层中,分别为缩球囊霉(*Glomus constrictum*)、摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*)、根内根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*)、地表球囊霉(*Glomus versiforme*)、光壁无梗囊霉(*Acaulospora laevis*)。

从分布频率来看,摩西斗管囊霉、根内根孢囊霉在所有样地中为优势种;地球囊霉、缩球囊霉,地表球囊霉、幼套球囊霉、凹坑无梗囊霉、光壁无梗囊霉、内养囊霉为样地常见种;透明球囊霉和薄壁原囊霉为罕见种。

2.2 放牧强度对AM真菌孢子密度和侵染率的影响

2.2.1 放牧强度对AM真菌孢子密度、物种丰富度、多样性指数的影响 表2显示,在同一放牧强度下,G1SU、G2SU、G3、G4放牧样地的AM真菌孢子密度在0~10 cm土壤层均显著高于10~20 cm和20~30 cm土壤层,在G1SH和G2SH放牧样地0~

表1 不同放牧强度AM真菌种类及分布频率

Table 1 AM fungi species and distribution frequency in different grazing intensities

菌种种类 Fungus species	分布频率 Distribution of frequency (%)					
	G1SU	G1SH	G2SU	G2SH	G3	G4
地球囊霉 <i>Glomus geosporum</i>	50.00	58.33	50.00	50.00	25.00	0
缩球囊霉 <i>Glomus constrictum</i>	66.67	50.00	50.00	66.67	50.00	50.00
摩西斗管囊霉 <i>Funneliformis mosseae</i>	100.00	100.00	83.33	83.33	100.00	83.33
根内根孢囊霉 <i>Rhizophagus irregularis</i>	94.17	100.00	100.00	75.00	66.67	75
地表球囊霉 <i>Glomus versiforme</i>	66.67	75.00	94.17	75.00	75.00	66.67
透明球囊霉 <i>Glomus claroideum</i>	41.67	16.67	16.67	0	0	0
幼套球囊霉 <i>Glomus etunicatum</i>	50.00	66.67	50.00	33.33	83.33	0
光壁无梗囊霉 <i>Acaulospora laevis</i>	66.67	50	83.33	75.00	50.00	66.67
凹坑无梗囊霉 <i>Acaulospora excavate</i>	16.67	16.67	16.67	50.00	0	16.67
内养囊霉 <i>Entrophospora infrequens</i>	50.00	50.00	83.33	25.00	50.00	0
薄壁原囊霉 <i>Archaeospora leptoticha</i>	16.67	8.34	0	16.67	0	0

表 2 不同放牧强度 AM 真菌孢子密度、物种丰富度、多样性指数

Table 2 Spore density, species richness and diversity index of AM fungi with different grazing intensities

指标 Indicator	土壤深度 Soil depth (cm)	放牧强度 Grazing intensity					
		G1SU	G1SH	G2SU	G2SH	G3	G4
孢子密度 AM fungi spore density	0-10	278.93±8.59 Aa	263.57±7.07 Aab	245.36±10.61 Ab	247.50±9.6 Ab	201.07±5.56 Ac	180.36±5.56 Ad
	10-20	245.00±5.05 Ba	241.07±7.58 Aa	214.64±7.58 Bb	227.86±5.05 Aab	169.29±8.08 Bc	160.00±6.06 ABc
	20-30	205.00±6.06 Cab	210.36±6.57 Ba	185.36±5.56 Cb	196.07±5.56 Bab	142.50±7.58 Cc	140.36±10.61 Bc
物种丰富度 Species richness	0-10	8.50±0.71 Aa	8.71±0.61 Aa	8.21±0.51 Aa	8.29±0.40 Aa	6.50±0.51 Ab	5.71±0.40 Ab
	10-20	8.29±0.81 Aa	7.79±0.30 ABab	7.43±0.61 ABab	7.29±0.40 ABab	6.21±0.30 Abc	5.43±0.20 Ac
	20-30	6.56±0.40 Ba	6.64±0.51 Ba	6.21±0.10 Ba	6.57±0.20 Ba	5.00±0.40 Bb	4.07±0.51 Bb
香农指数 Shannon diversity	0-10	2.25±0.15 Aa	2.16±0.28 Aab	1.96±0.11 Aab	1.96±0.11 Aab	1.87±0.01 Aab	1.72±0.05 Ab
	10-20	2.15±0.03 Aa	2.00±0.05 Aa	1.92±0.16 Aa	1.89±0.15 Aa	1.53±0.06 Bb	1.56±0.15 Bb
	20-30	1.74±0.06 Ba	1.85±0.20 Aab	1.73±0.22 Aab	1.70±0.12 Aab	1.34±0.16 Bab	1.24±0.02 Bb

注: 不同大写字母表示同一放牧强度下土壤深度在 5% 水平上差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示在同一土壤深度下放牧强度在 5% 水平上差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different capital letters mean significant difference in soil depth at 5% level under the same grazing intensity ($P < 0.05$) and different lowercase letters mean significant difference in soil depth at 5% level under the same grazing intensity ($P < 0.05$).

10 cm 和 10~20 cm 土壤层的孢子密度显著高于 20~30 cm 土壤层; AM 真菌物种丰富度在 G1SU、G3、G4 样地 0~10 cm 和 10~20 cm 土壤层均显著高于 20~30 cm 土壤层, 在 G1SH、G2SU、G2SH 样地 0~10 cm 土壤层显著高于 10~20 cm 和 20~30 cm 土壤层; 香农指数即真菌多样性在不同土壤层间没有明显的变化规律, 但总体上来看, 0~10 cm 土壤层的香农指数均高于 10~20 cm 和 20~30 cm 土壤层。

不同放牧强度对孢子密度、物种丰富度、香农指数有显著影响 ($P < 0.05$), G1SU 和 G1SH 放牧样地土壤层(0~10、10~20、20~30 cm)的 AM 真菌孢子密度呈现出较大值, 均显著高于 G3、G4 放牧样地; AM 真菌物种丰富度在 G1SU、G1SH、G2SU、G2SH 放牧样地之间没有显著的差异性, 但均显著高于 G3 和 G4; 香农指数在 G1SU(0~10 cm)放牧样地最大, G4 放牧样地最小, 总体来看, 放牧强度对香农指数没有显著影响。

孢子密度和物种丰富度在 G1SU 和 G1SH 放牧

区且在 0~10 cm 土壤层显著高于其他放牧区; 同一放牧条件下, 阳坡和阴坡之间的差异不显著。可见, 过度的放牧不仅对草地生态系统有破坏, 而且, AM 真菌的孢子数量和物种丰富度随其放牧压力的增大而显著下降。

2.2.2 放牧强度对不同宿主植物根系侵染率的影响 侵染率是反映真菌在宿主植物根系中的定殖情况及其与宿主植物亲和性的一个重要指标。表 3 显示, 绢蒿在 G1SU 和 G1SH 表现出较高的侵染率, 显著高于其他放牧区, 且随着放牧强度的增大侵染率不断降低; 针茅主要生长在阳坡(即 G1SU 和 G2SU), G1SU 样地的侵染率显著高于 G2SU 样地; 羊茅的侵染率在 G1SH 样地最高, 显著高于 G2SH、G3、G4 样地; 苔草较绢蒿、针茅和羊茅具有较低的侵染率, 同样随放牧强度的增大侵染率显著降低。同时发现, 同一强度放牧区, 主要植物侵染率的高低依次为: 绢蒿 > 针茅 ≈ 羊茅 > 苔草。可见, 放牧阻碍了 AM 真菌对植物根系的侵染, 且宿主植物不同,

表 3 不同放牧强度 AM 真菌对不同宿主植物根系的侵染率

Table 3 AM fungi colonization rates of different host plants in different grazing intensities

样地 Plot	侵染率 AM fungi root colonization			
	绢蒿 <i>Seriphidium transiliense</i>	针茅 <i>Stipa capillata</i>	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	苔草 <i>Carex liparocarpos</i>
G1SU	72.43±2.22 Aa	63.43±2.22 Ba	-	54.00±2.63 Ca
G1SH	71.93±1.52 Aa	-	63.79±1.92 Ba	53.57±1.41 Ca
G2SU	65.36±1.31 Abc	58.29±1.62 Bb	-	46.64±1.92 Cb
G2SH	68.36±2.32 Aab	-	57.07±1.31 Bb	46.21±2.12 Cb
G3	61.07±1.72 Ac	-	51.29±1.01 Bc	37.50±1.72 Cc
G4	55.43±2.42 Ad	-	43.86±2.22 Bd	30.64±2.12 Cd

注: 不同大写字母表示不同宿主植物在 5% 水平上差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示不同放牧强度在 5% 水平上差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different capital letters indicated that the difference of host plants was significant at the level of 5% ($P < 0.05$), Different letters indicated that the difference of grazing intensity was significant at the level of 5% ($P < 0.05$).

AM 真菌的侵染率也不同, 绢蒿对 AM 真菌具有较高的依赖性。

2.3 不同放牧强度 AM 真菌孢子和侵染率的动态变化

2.3.1 AM 真菌孢子密度和物种丰富度的动态变化

AM 真菌孢子的密度和丰富度随时间的推移表现出了显著的季节动态变化(图 1), 在同一时间, 孢子的密度随放牧强度的增大而减少, 尤其是在 G3 和 G4 放牧强度下, 孢子的密度显著低于 G1 和 G2。但在不同放牧样地, AM 真菌孢子密度随时间的推移表现出相同的变化趋势, 均在 6 月呈现第一次峰值, 随后孢子的密度逐渐开始下降, 直至 7 月降至最低, 又开始升高, 9 月再次达到峰值(415 个 · 10⁻¹ 土), 之后, 随时间的推移, 孢子密度迅速下降。

相应的, AM 真菌物种丰富度也发生较大的变化, 整个研究期间, 在同一时间, G1 与 G2 样地的物种丰富度没有明显的变化, 但均显著高于 G3 和 G4 放牧样地。AM 真菌在 5 月具有较低的丰富度, 随后逐渐增加, 至 6 月达到最大值, 随时间的推移, 达到峰值后开始下降, 7 月下降至最低, AM 真菌物种丰富度又逐渐开始升高, 9 月, 出现第二次峰值后降低。

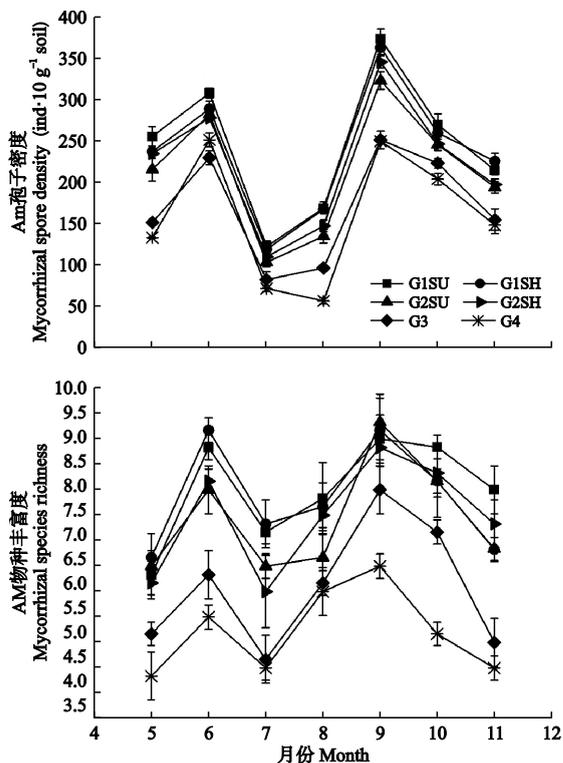


图 1 不同放牧强度下 AM 真菌孢子密度和物种丰富度的动态变化

Fig.1 Dynamic changes of AM fungi spore density and species richness under different grazing intensities

2.3.2 草地主要植物根系侵染率的动态变化

如图 2 所示, 绢蒿荒漠 3 种主要植物根系侵染率均表现出明显的动态变化, 绢蒿、羊茅(针茅)、苔草在不同放牧样地随时间的推移变化趋势是一致的, 均在 6 月和 9 月呈现出明显的“双峰”现象。3 种植物随放牧压力的增大根系侵染率逐渐下降, 即侵染率依次为 G1>G2>G3>G4。可见, 放牧强度和季节的变化均影响寄主植物的共生状况和菌根侵染率, 这可能是由于植物地上部分变化影响向根系运输养分, 从而使得侵染率降低。

2.3.3 气候因子与 AM 真菌之间的相关性

表 4 显示, 温度对孢子密度、物种多样性及根系侵染率没有显著的相关性; 降雨量对孢子密度和物种丰富度

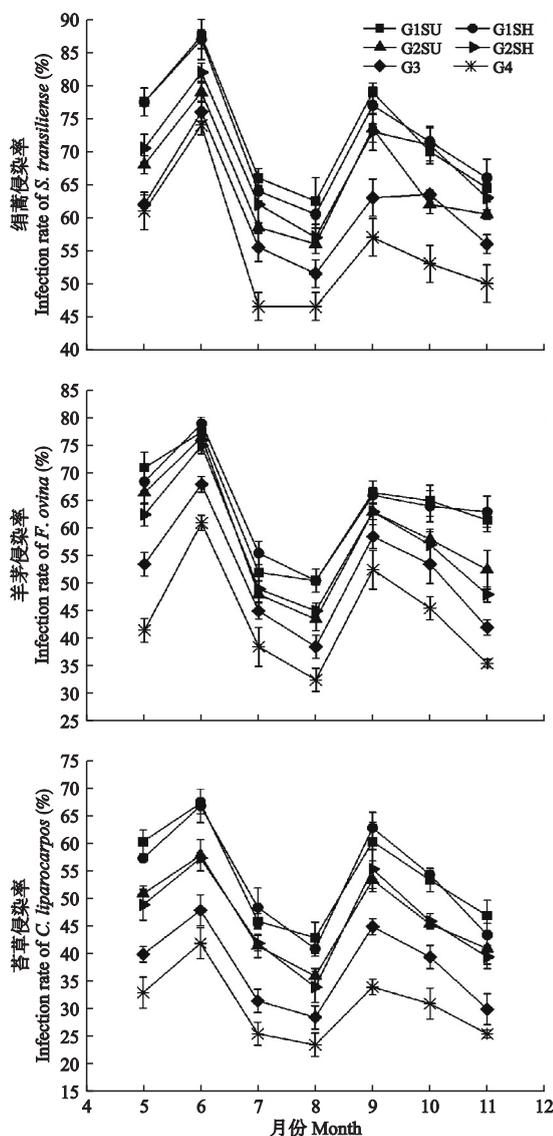


图 2 不同放牧强度下主要植物根系侵染率的动态变化
Fig.2 Dynamic changes of root colonization rate of main plants under different grazing intensities

表 4 气候因子与孢子密度、物种多样性和根系侵染率之间的皮尔森相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficient between climate factors and spore density, species diversity and root colonization rate

	孢子密度 Spore density	物种 丰富度 Species richness	绢蒿 侵染率 Root coloniza- tion of <i>S. transiliense</i>	羊茅 侵染率 Root coloniza- tion of <i>F. ovina</i>	苔草 侵染率 Root coloniza- tion of <i>C. liparocarpos</i>
月平均温度(°C) Average temperature	-0.136	-0.060	0.234	0.151	0.253
月平均降雨量(mm) Average precipitation	0.617	0.561	0.958 **	0.931 **	0.914 **
孢子密度 Spore density	1	0.973 **	0.805 *	0.831 *	0.844 *
物种丰富度 Species richness	0.973 **	1	0.781 *	0.777 *	0.830 *

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

尽管没有显著的正相关,皮尔森相关系数较高,与3种植物根系的侵染率呈极显著正相关($P < 0.01$);孢子密度与物种丰富度呈极显著正相关($P < 0.01$);孢子密度和物种丰富度与植物根系侵染率呈显著正相关($P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 放牧强度对 AM 真菌孢子数量和侵染率的影响

AM 真菌作为草地生态系统的调节者和维护者,在放牧草地上起着不可替代的作用。通过野外调查发现,本试验区 AM 真菌主要有 4 属 11 种,其中球囊霉属 (*Glomus*) 在各个放牧样地中均有分布且分布频率较高。刘润进等 (1999) 对中国盐碱土壤的调查发现 *Glomus* 和 *Acaulospora* 为荒漠生态系统中的优势类群。这与本试验调查的结果类似,进一步证实了 *Glomus* 在干旱环境中具有极强的适应能力。本研究还发现,同一放牧强度下,0~10 cm 土壤层的孢子密度和物种丰富度整体上显著高于 10~20 和 20~30 cm 土壤层。这可能是由于荒漠草地植物群落的根系主要分布在 0~10 cm 土壤层内,AM 真菌孢子分布在 0~10 cm 土壤层有利于孢子和寄主植物之间共生关系的建立 (Guo *et al.*, 2008)。另外,放牧干扰作为影响 AM 真菌繁殖发育的一个重要因素,对 AM 真菌的多样性同样存在着显著的影响。已有研究表明,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 真菌的产孢性能随其赖以生存的环境条件的恶化而显著下降或丧失 (蔡晓布等, 2005)。本研究结果显示,在同一土壤层,随着放牧压力的增大,孢子密度显著下降。一方

面可能是由于家畜踩踏和采食减少了植物地上的光合组织,削弱了传递给地下根系的光合产物 (特别是 AM 真菌生长所需的 C 源),进而限制孢子的形成与发育以及菌根真菌在宿主根系内的定植和发展 (Frank *et al.*, 2003; Barber *et al.*, 2012)。另一方面,家畜的践踏改变了 AM 真菌繁殖和产孢所需的土壤环境,尤其是水分、pH 和土壤紧实度等 (Xiang *et al.*, 2016)。许多研究证实了 pH 对 AM 真菌的产孢和菌丝的形成和生长有显著的影响,且呈现负相关 (卢鑫萍等, 2012; Xu *et al.*, 2016)。AM 真菌物种丰富度和多样性指数在放牧压力较大的情况下,变化才较为显著 ($G1 = G2 > G3 = G4$),且不同放牧样地的群落组成和分布各不相同,这可以从各放牧样地 AM 真菌种类分布的不同频率看出 (表 1)。

对绢蒿荒漠草地 3 种主要植物根系侵染率的测定发现,随放牧压力的增大,AM 真菌根系侵染率显著下降,同时发现,不同的植物在同一放牧压力下,表现出不同的侵染率,侵染率从高到低依次为绢蒿 > 羊茅 (针茅) > 苔草。可见,AM 真菌对宿主植物的亲和性及对环境条件的适应性不同 (宁佳绪, 2009)。不同宿主植物的根系侵染率之所以有所差异,可能是由于植物根系对 AM 真菌的亲和性不同。有研究表明,侵染率与根系的生长速率有关,且根系分支级次越高,侵染率也就越高,即,AM 真菌与宿主植物之间存在着相互选择的关系 (刘润进等, 2007)。过度放牧对草地地上植被破坏较大,导致植物向根系输送的营养降低,除此之外,过度放牧导致的土壤结构恶化和土壤风蚀,这些因素均直接或间接导致根系侵染率的下降。因此,本研究认为,在绢蒿荒漠放牧草地上,放牧对 AM 真菌的孢子密度、物种丰富度和根系侵染率均有抑制作用,且随着放牧压力的增大,三者均逐渐降低。

3.2 AM 真菌侵染率和孢子数量的动态变化

AM 真菌孢子密度和根系侵染率的季节动态变化主要受宿主植物物候关系、土壤环境及 AM 真菌自身繁殖策略的共同影响,而这些因素的季节变化可能是对气候变化的一种响应 (Bainard *et al.*, 2011)。本研究发现,随着季节的波动,AM 孢子密度、物种丰富度和各宿主植物根系侵染率在各放牧样地的动态变化均呈现“双峰”现象,分别在 6 月和 9 月达到峰值,孢子密度和丰富度在 7 月降到最低值,而侵染率在 8 月最低。已有研究表明,绢蒿荒漠草地植物的生长规律总体上呈现 4 月开始返青,植

物幼苗迅速生长;夏季由于温度炎热、降雨量减少加之植物对放牧破坏的耐受力下降,植物地上部出现“骤然性死亡”;秋季随着温度的适宜植物会发生二次发育或者秋萌;冬季植物地上部分枯黄(靳瑰丽, 2009)。由此可见,地下土壤 AM 真菌的季节变化与植物地上部分的季节变化趋势几乎一致。春秋植物地上和地下部分的快速生长,为 AM 真菌的繁殖发育提供了充足营养的同时,AM 真菌通过菌丝把土壤中的水分和营养物质传送给植物,从而侵染率较高,夏冬由于植被的降低或枯黄,光合作用较低或停止,提供给 AM 真菌繁殖发育的养分不足,使 AM 真菌处于“营养不良状态”从而使其侵染率下降(李晓林等, 2001;李凌飞等, 2005),也印证了 AM 真菌与宿主植物之间的互惠共生关系。已有许多学者研究了 AM 真菌的季节动态变化,尽管 AM 真菌根系侵染率随时间的推移变化趋势略有不同,但却发现根系侵染率的最大值往往出现在地上植被生长较好的状况下,且侵染率的变化趋势与地上植被的生长趋势相似(Santos-Gonzalez *et al.*, 2007; Laura *et al.*, 2012; Bueno *et al.*, 2018),这与本文的观点一致。关于孢子密度的季节性变化,学者们持有不同观点。Escudero 等(2005)、Lugo 等(2002)对温带草原中真菌群落季节性变化的研究发现,干燥的土壤更适宜孢子的生存与繁殖,所以孢子的密度最高出现在夏季,春秋次之。这与本研究结果略有不同,本研究表明夏季孢子密度较低,这可能是由于夏季气候环境及放牧的影响,植物的生长活力下降,影响植物根际孢子的形成与发育,进而导致孢子密度减少。

AM 真菌的季节性繁殖发育受各种环境因子的综合影响。研究表明,温度和降雨量对 AM 真菌孢子密度和侵染率有着显著的影响,甚至认为气候环境是限制 AM 菌根发生和分布的主要影响因素(Panwar *et al.*, 2006)。但本研究发现,温度和降雨量对 AM 真菌没有显著的相关性,这可能是由于 AM 真菌长期以来适应荒漠草地气候环境形成地生活策略之一(Emiru *et al.*, 2018),但降雨量对根系侵染率呈极显著正相关(表 4)。可见,AM 真菌对气候环境的变化有较强的耐受性,土壤水分促进植物根系的生长发育,从而使植物与 AM 真菌协同生长发育,有利于荒漠区植物群落稳定性的维持。

4 结论

较大的放牧压力抑制 AM 真菌孢子的繁殖发育

和寄主植物根系的侵染,且同一放牧条件下,随土壤深度的增大,孢子密度和根系侵染率均减小。AM 真菌孢子密度和植物根系侵染率均表现出明显的季节性动态变化,这与绢蒿荒漠草地地上植被部分的生长发育的节律保持着高度的同步性。

参考文献

- 蔡晓布, 钱成, 彭岳林, 等. 2005. 环境因子对西藏高原草地植物丛枝菌根真菌的影响. *应用生态学报*, **16**(5): 859-864. [Cai XB, Qian C, Peng YL, *et al.* 2005. Effects of environmental factors on AM fungi around steppe plant roots in Tibet Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **16**(5): 859-864.]
- 冯欣欣. 2011. 黄土高原狼牙刺丛枝菌根微生态的时空特征研究(硕士学位论文). 西安: 西北农林科技大学. [Feng XX. 2011. Tempo-spatial Dynamics in Arbuscular Mycorrhizal Microecology of *Sophora davidii* on the Loess Plateau (Master Thesis). Xi'an; Northwest A&F University.]
- 郭艳娥, 李芳, 李应德, 等. 2016. AM 真菌促进植物吸收利用磷元素的机制. *草业科学*, **33**(12): 2379-2390. [Guo YE, Li F, Li YD, *et al.* 2016. Progress in the elucidation of the mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi in promotion of phosphorus uptake and utilization by plants. *Pratacultural Science*, **33**(12): 2379-2390.]
- 靳瑰丽. 2009. 伊犁绢蒿荒漠退化草地植物生态适应对策的研究(博士学位论文). 乌鲁木齐: 新疆农业大学. [Jin GL. 2009. Study on the Plant Ecological Adaptation Strategy of Degraded *Seriphidium transiliense* Desert Grassland (PhD Thesis). Urumqi: Xinjiang Agricultural University.]
- 李凌飞, 杨安娜, 赵之伟. 2005. 丛枝菌根真菌种群的孢子季相动态研究. *生态学杂志*, **24**(10): 1155-1158. [Li LF, Yang AN, Zhao ZW. 2005. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal spores. *Chinese Journal of Ecology*, **24**(10): 1155-1158.]
- 李晓林, 冯固. 2001. 丛枝菌根生态生理. 北京: 华文出版社. [Li XL, Feng G. 2001. Ecological Physiology of Arbuscular Mycorrhizal. Beijing: Huawen Publishing House.]
- 李雪静, 徐天乐, 陈保冬, 等. 2017. 荒漠和草原生态系统丛枝菌根真菌多样性和群落结构. *生态学杂志*, **36**(10): 2734-2743. [Li XJ, Xu TL, Chen BD, *et al.* 2017. Diversity and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in desert and steppe ecosystems. *Chinese Journal of Ecology*, **36**(10): 2734-2743.]
- 刘润进, 陈应龙. 2007. 菌根学. 北京: 科学出版社. [Liu RJ, Chen YL. 2007. Mycorrhizology. Beijing: Science Press.]
- 刘润进, 刘鹏起, 徐坤, 等. 1999. 中国盐碱土壤中 AM 菌的生态分布. *应用生态学报*, **10**(6): 721-724. [Liu RJ, Liu PQ, Xu K, *et al.* 1999. Ecological distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in saline-alkaline soils of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **10**(6): 721-724.]
- 卢鑫萍, 杜茜, 闫永利, 等. 2012. 盐渍化土壤根际微生物群落及土壤因子对 AM 真菌的影响. *生态学报*, **32**(13): 4071-4078. [Lu XP, Du Q, Yan YL, *et al.* 2012. Effects of soil rhizosphere microbial community and soil factors on arbuscular mycorrhizal fungi in different salinized soils. *Acta Ecologica Sinica*, **32**(13): 4071-4078.]

- 宁佳绪. 2009. 放牧选择下丛枝菌根真菌多样性的初步研究 (硕士学位论文). 长春: 东北师范大学. [Ning JX. 2009. Primary Investigation on Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi under Different Grazing Pressures (Master Thesis). Changchun: Northeast Normal University.]
- 王宇涛, 辛国荣, 李韶山. 2013. 丛枝菌根真菌最新分类系统与物种多样性研究概况. 生态学报, **33**(3): 834-843. [Wang YT, Xin GR, Li SS. 2013. An overview of the updated classification system and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Acta Ecologica Sinica*, **33**(3): 834-843.]
- 许鹏. 1993. 新疆草地资源及其利用. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社. [Xu P. 1993. Grassland Resources and Utilization in Xinjiang. Urumqi: Xinjiang Science and Technology Health Publishing House.]
- 杨晓晖, 张克斌, 侯瑞萍. 2005. 封育措施对半干旱沙地草场植被群落特征及地上生物量的影响. 生态环境学报, **14**(5): 730-734. [Yang XH, Zhang KB, Hou RP. 2005. Impacts of exclusion on vegetative features and aboveground biomass in semi-arid degraded rangeland. *Ecology and Environment*, **14**(5): 730-734.]
- Bainard LD, Klironomos JN, Gordon AM. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungi in tree-based intercropping systems: A review of their abundance and diversity. *Pedobiologia*, **54**: 57-61.
- Barber NA, Adler LS, Theis N, et al. 2012. Herbivory reduces plant interactions with above and belowground antagonists and mutualists. *Ecology*, **93**: 1560-1570.
- Bueno d MCP, Martinez del Río Cormac M, Suding KN, et al. 2018. Rapid temporal changes in root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and fine root endophytes, not dark septate endophytes, track plant activity and environment in an alpine ecosystem. *Mycorrhiza*, **28**: 717-726.
- Emiru B, Nakiguli F, Kidane G, et al. 2018. Vegetation cover density and disturbance affected arbuscular mycorrhizal fungi spore density and root colonization in a dry Afromontane forest, northern Ethiopia. *Journal of Forestry Research*, **29**: 675-686.
- Eom AH, Hartnett DC. 2001. Effects of Ungulate Grazers on arbuscular mycorrhizal symbiosis and fungal community structure in Tallgrass Prairie. *Mycologia*, **93**: 233-242.
- Escudero V, Mendoza R. 2005. Seasonal variation of arbuscular mycorrhizal fungi in temperate grasslands along a wide hydrologic gradient. *Mycorrhiza*, **15**: 291-299.
- Frank DA, Gehring CA, Phillips M. 2003. Soil community composition and the regulation of grazed temperate grassland. *Oecologia*, **137**: 603-609.
- Gehring CA, Whitham TG. 2003. Mycorrhizae-herbivore interactions: Population and community consequences. *Mycorrhizal Ecology*, **157**: 295-320.
- Guo YJ, Han JG. 2008. Soil biochemical properties and arbuscular mycorrhizal fungi as affected by afforestation of rangelands in northern China. *Journal of Arid Environments*, **72**: 1690-1697.
- Heyde MVD, Bennett JA, Pither J, et al. 2017. Long-term effects of grazing on arbuscular mycorrhizal fungi. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **243**: 27-33.
- Hokka V, Mikola J, Vestberg M, et al. 2004. Interactive effects of defoliation and an AM fungus on plants and soil organisms in experimental legume-grass communities. *Oikos*, **106**: 73-84.
- Klironomos JN, Mccune J, Moutoglis P. 2004. Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. *Applied Soil Ecology*, **26**: 133-141.
- Laura B. Martínez-García, Miranda JDD, et al. 2012. Impacts of changing rainfall patterns on mycorrhizal status of a shrub from arid environments. *European Journal of Soil Biology*, **50**: 64-67.
- Lugo MA, Cabello MN. 2002. Native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from mountain grassland (Cordoba, Argentina). I. Seasonal variation of fungal spore diversity. *Mycologia*, **94**: 579-586.
- Meissner RA, Facelli JM. 1999. Effects of sheep exclusion on the soil seed bank and annual vegetation in chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environments*, **42**: 117-128.
- Mikola J, Nieminen M, Ilmarinen K, et al. 2005. Belowground responses by AM fungi and animal trophic groups to repeated defoliation in an experimental grassland community. *Soil Biology & Biochemistry*, **37**: 1630-1639.
- Panwar J, Tarafdar JC. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungal dynamics under *Mitragyna parvifolia* (Roxb.) Korth. in Thar Desert. *Applied Soil Ecology*, **34**: 200-208.
- Rillig MC, Wright SF, Eviner VT. 2002. The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: Comparing effects of five plant species. *Plant and Soil*, **238**: 325-333.
- Santos-Gonzalez JC, Finlay RD, Tehler A. 2007. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities in Roots in a seminatural grassland. *Applied and Environmental Microbiology*, **73**: 5613-5623.
- Schenck NC, Pérez Y. 1989. The international culture collection of VA mycorrhizal fungi (Ietvam). *Developments in Soil Science*, **18**: 171-175.
- Trent JD, Wallace LL, Svejcar TJ, et al. 1988. Effect of grazing on growth, carbohydrate pools, and mycorrhizae in winter wheat. *Canadian Journal of Plant Science*, **68**: 115-120.
- Wallace LL. 1981. Growth, morphology and gas exchange of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Panicum coloratum* L., a C₄ grass species, under different clipping and fertilization regimes. *Oecologia*, **49**: 272-278.
- Xiang D, Veresoglou SD, Rillig MC, et al. 2016. Relative importance of individual climatic drivers shaping arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Microbial Ecology*, **72**: 418-427.
- Xu T, Veresoglou SD, Chen Y, et al. 2016. Plant community, geographic distance and abiotic factors play different roles in predicting AMF biogeography at the regional scale in northern China. *Environmental Microbiology Reports*, **8**: 1048-1057.
- Zhao WY, Li JL, Qi JG. 2007. Changes in vegetation diversity and structure in response to heavy grazing pressure in the northern Tianshan Mountains, China. *Journal of Arid Environments*, **68**: 465-479.