

西北荒漠带花棒根际丛枝菌根真菌生态地理分布

刘海跃 李欣玫 张琳琳 王姣姣 贺学礼*

河北大学生命科学学院, 河北保定 071002

摘要 2015年7月, 沿荒漠植物花棒(*Hedysarum scoparium*)天然分布带, 在内蒙古、宁夏、甘肃选取7个典型样地, 采集花棒根际0–30 cm土层样品, 研究丛枝菌根(AM)真菌群落结构变化和土壤因子的生态功能。试验基于形态特征对分离的AM真菌孢子进行分类鉴定, 共分离鉴定AM真菌6属42种。群落结构分析表明不同样地的AM真菌群落结构差异显著, 土壤因子对AM真菌群落有重要影响。由东到西随干旱程度加剧, AM真菌种类丰度、孢子密度、Shannon-Wiener指数逐渐降低。共有种孢子密度由东向西逐渐降低, 但在群落中所占比例逐渐增加。同一样地不同AM真菌种属、不同样地同一种属的AM真菌孢子密度不同。相关性分析结果显示土壤有机碳、pH值、氨态氮和有效磷对AM真菌影响显著, 土壤湿度对AM真菌影响极显著。结果表明花棒根际AM真菌群落结构和物种多样性具有明显的空间异质性, 并与土壤因子关系密切, 其中土壤湿度对AM真菌生态分布的影响最明显。

关键词 丛枝菌根真菌; 物种多样性; 空间分布; 花棒; 西北荒漠

刘海跃, 李欣玫, 张琳琳, 王姣姣, 贺学礼 (2018). 西北荒漠带花棒根际丛枝菌根真菌生态地理分布. 植物生态学报, 42, 252–260. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0138

Eco-geographical distribution of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Hedysarum scoparium* in the desert zone of northwestern China

LIU Hai-Yue, LI Xin-Mei, ZHANG Lin-Lin, WANG Jiao-Jiao, and HE Xue-Li*

College of Life Sciences, Hebei University, Baoding, Hebei 071002, China

Abstract

Aims To understand the ecological significance of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi associated with *Hedysarum scoparium* in semi-arid and arid lands, species diversity and ecological distribution of AM fungi associated with *Hedysarum scoparium* were elucidated in a desert ecosystem of northwestern China.

Methods Soil samples (0–30 cm depth) under *Hedysarum scoparium* were collected at seven different sites (Ordos, Wuhai, Dengkou, Alxa, Shapotou, Minqin, Anxi) in northwest China in July 2015. Based on the morphological characteristics of spores, AM fungi were identified, and redundancy analysis (RDA) was used to distinguish among different groups. Furthermore, the relationship between species diversity of AM fungi and soil factors were evaluated by Pearson's correlation analysis.

Important findings A total of 42 AM fungal species belonging to six genera were isolated. Among these, 16 species belong to *Glomus*, 17 to *Acaulospore*, four to *Claroideoglomus*, two to *Septoglomus*, two to *Funneliformis* and one to *Scutellospora*. The abundance, spore density and Shannon-Wiener index of AM fungi decreased gradually along the aridity gradient from east to west. Spore density of AM fungi of different species in the same site were different, and those of the same species in different sites were also different. Soil organic matter, pH, ammonia, and available phosphorus had significant effects on AM fungi. The results showed that the species diversity and distribution of AM fungi have obvious spatial patterns, and were influenced by soil factors, among which soil moisture was the most significant factor.

Key words arbuscular mycorrhizae fungi; species diversity; spatial distribution; *Hedysarum scoparium*; desert zone of northwestern China

Liu HY, Li XM, Zhang LL, Wang JJ, He XL (2018). Eco-geographical distribution of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Hedysarum scoparium* in the desert zone of northwestern China. Chinese Journal of Plant Ecology, 42, 252–260. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0138

收稿日期Received: 2017-05-31 接受日期Accepted: 2017-12-01

基金项目: 国家自然科学基金(31470533)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31470533).

* 通信作者Corresponding author (xuelh1256@aliyun.com)

我国荒漠带主要分布在西北地区, 这里气候条件恶劣, 植物种类组成与群落结构简单, 生态系统极其脆弱, 极易受到破坏并且恢复缓慢。花棒(*Hedysarum scoparium*)是豆科岩黄耆属植物, 是亚洲内陆沙地的特有种, 广泛分布于我国西北的干旱和半干旱荒漠地区(徐朗然, 1985; 贺学礼等, 2006a)。花棒根系发达, 耐贫瘠, 具有抗热、抗旱、抗寒、耐盐碱、耐沙埋、抗风蚀等特性, 是荒漠地区防风固沙的优良灌木, 对荒漠生态系统维持和沙漠绿化有重要作用(段小圆和贺学礼, 2008)。

丛枝菌根(AM)真菌是一类分布广泛的土壤微生物, 能与绝大多数维管植物的根系形成互惠共生体(Chen et al., 2012), 具有促进植物生长和植被恢复的功能(Feddermann et al., 2010; Gianinazzi et al., 2010)。AM真菌能在植物根细胞内形成泡囊、丛枝等结构(贺学礼等, 2010a), 可以增强宿主植物对水分和矿质营养的吸收(Li et al., 2010; 杨静等, 2011)。并且AM真菌能通过菌丝桥、菌根依赖性差异等机制, 对植物种群动态调控等生态学过程产生深远影响(Vogelsang et al., 2006; Wagg et al., 2011)。此外, AM真菌产生的球囊霉素是荒漠植被根际土壤碳、氮的重要来源(贺学礼等, 2011), 有利于改善土壤理化性质, 改良和稳定土壤结构。同时, 土壤因子也会影响AM真菌生态分布、侵染能力、孢子密度等(He et al., 2010)。郭清华等(2016)的研究表明, AM真菌孢子密度与土壤有机碳极显著负相关。目前, 在荒漠生境已发现AM真菌寄主植物69科389种, AM真菌7属89种, 且不断有新种发现(贺学礼等, 2012)。已有研究表明, AM真菌可与花棒形成良好的互惠共生体(段小圆和贺学礼, 2008), 由于花棒形态结构和生态适应性的大幅变化(徐朗然, 1985), 与之生长发育密切相关的AM真菌的群落组成、生物多样性及其地理分布格局也必然随之变化。

表1 采样地概况(平均值±标准误差)

Table 1 Basic information of the sampling sites (mean ± SE)

样地 Site	海拔 Altitude (m)	经纬度 Latitude and longitude	土壤温度 Soil temperature (°C)	土壤湿度 Soil moisture (%)
鄂尔多斯沙地草地生态研究观测站 Ordos Sandland Ecological Research Station	1 269.0	39.19° N, 110.11° E	23.40 ± 0.21	9.81 ± 0.05
乌海海勃湾区 Wuhai Haibowan District	1 150.0	39.49° N, 106.49° E	30.54 ± 0.32	5.71 ± 0.07
磴口阿敦乌苏 Dengkou Aton Usu	1 030.0	40.39° N, 106.74° E	22.14 ± 0.23	4.67 ± 0.06
阿拉善木仁高勒苏木 Mu Ren Gao Le Su Mu, Alxa League	1 295.0	39.10° N, 105.52° E	28.06 ± 0.45	7.29 ± 0.04
沙坡头沙漠试验研究站 Shapotou Desert Experimental Research Station	2 027.5	37.27° N, 104.59° E	40.05 ± 0.51	6.34 ± 0.09
民勤连古城国家级自然保护区 Minqin Liangucheng National Nature Reserve	1 400.0	39.00° N, 102.37° E	29.35 ± 0.22	4.48 ± 0.05
安西极旱荒漠自然保护区 Anxi Extreme-Arid Desert National Nature	1 514.0	40.20° N, 096.50° E	27.66 ± 0.37	1.37 ± 0.02

本试验沿西北荒漠带花棒天然分布区, 采集花棒根际土壤样品, 分析AM真菌群落结构、物种多样性及其与土壤因子的相关性, 阐明AM真菌生态地理分布规律, 为充分利用AM真菌资源促进荒漠植物生长和植被恢复提供材料和依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

采样区域位于我国西北荒漠带(73.15°–111.17° E, 31.32°–49.10° N), 属温带大陆性气候, 年降水量在东部为400 mm左右, 西部减少到200 mm甚至50 mm以下, 是一个从半干旱逐步过渡到极度干旱的完整荒漠系列, 自然景观由荒漠草原逐步演变为极旱荒漠(李旭谱等, 2012)。该区域受干旱影响, 生物多样性低, 群落结构简单, 主要以超旱生小乔木、灌木和半灌木为主, 生态系统极其脆弱(朱宗元等, 1999)。

1.2 样品采集

2015年7月在内蒙古、宁夏、甘肃选取7个典型荒漠样地, 每个样地选取3个小样地, 在每个小样地选取5株长势良好的花棒植株, 去除表面枯枝落叶层, 采集0–30 cm土层根样, 将根样上的土轻轻抖落并进行收集, 放入已编号的自封袋中, 用温湿度计测量土壤温湿度并记录采样地基本信息(表1)。样品带回实验室, 土样过2 mm筛, 阴干后4 °C冷藏, 用于AM真菌分离鉴定和土壤因子测定。

1.3 研究方法

1.3.1 AM真菌分离鉴定

准确称取20 g风干土, 用湿筛倾析-蔗糖离心法(Ianson & Allen, 1986)分离AM真菌孢子, 在体视显微镜下观察记录孢子数量。将孢子置于浮载剂(水、乳酸等)中压片处理, 在光学显微镜下观察孢子大小、形态、颜色、表面纹饰、孢壁结构、连孢菌丝、

内含物等特征并拍照记录。根据 Schenck 和 Perez (1990)《VA菌根鉴定手册》和国际AM真菌保藏中心(INVAM)在 <http://invam.caf.wvu.edu> 上提供的最新分类描述及图片进行种属鉴定。

1.3.2 AM真菌物种多样性测定

参照赵金莉和贺学礼(2013)的方法计算AM真菌种丰度、孢子密度、相对多度及物种多样性指数等。

$$\text{种丰度(SR)} = 20 \text{ g风干土含有的AM真菌种类数}$$

$$\text{孢子密度(SD)} = 20 \text{ g风干土中的孢子数量}$$

相对多度(RA) = (该采样点AM真菌某属或种的孢子数/该采样点AM真菌总孢子数) × 100%

$$\text{Shannon-Wiener多样性指数: } H = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

$$\text{Simpson多样性指数: } D_S = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

式中, S 为某采样点AM真菌种类数, P_i 为种*i*所占比例。

1.3.3 土壤理化性质测定

土壤有机碳采用马弗炉烧失法(Bai *et al.*, 2009)测定; pH值用雷磁PHS-3C pH计测定; 氨态氮使用SMARTCHEM 200全自动连续分析仪(Alliance, Frépillon, France)测定; 有效磷采用碳酸氢钠-钼锑抗比色法(Bai *et al.*, 2009)测定; 根据Hoffmann和Teicher (1961)的方法测定土壤脲酶, 活性以每克土样培养1 h催化尿素分解产生NH₄⁺-N的量($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)表示。根据Tarafdar和Marschner (1994)的方法测定土壤酸性磷酸酶和碱性磷酸酶, 活性分别以每克土样培养1 h酸性磷酸酶和碱性磷酸酶转化对硝基苯磷酸二钠(PNPP)的量($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)表示。球囊霉素通过Wright 和Upadhyaya (1998)的方法测定。易提取球囊霉素(EEG)上清液的制备方法: 取1 g风干土于试管中, 加入0.02 mol·L⁻¹ (pH 7.0)柠檬酸钠浸提剂8 mL, 在103 kPa、121 °C下连续提取30 min后, 在4 000 r·min⁻¹转速下离心15 min, 收集上清液。总球囊霉素(TEG)上清液的制备方法: 取1 g风干土于试管中, 加入0.05 mol·L⁻¹ (pH 8.0)柠檬酸钠浸提剂8 mL, 在103 kPa、121 °C条件下连续提取60 min, 再重复提取2次, 在4 000 r·min⁻¹转速下离心15 min, 收集上清液; 分别吸取上清液0.5 mL, 加入5 mL考马斯亮蓝G-250染色剂, 盖塞, 倒转混匀, 2 min后用1 cm光径的比色杯在595 nm波长下比色。用牛血清蛋白配制标准溶液, 考马斯亮蓝法显色, 绘制标准曲线, 求出球囊霉素含量。

1.3.4 数据统计

试验结果经Excel 2013处理后, 用SPSS 19.0软件和Canoco 4.5软件对数据进行统计分析。

2 结果和分析

2.1 AM真菌群落组成

在7个样地共分离鉴定了6属42种AM真菌, 包括无梗囊霉属(*Acaulospora*) 18种, 其中未定种3种; 球囊霉属(*Glomus*) 15种, 其中未定种1种; 管柄囊霉属(*Funneliformis*) 2种; 缩管柄囊霉属(*Septogiomus*) 2种; 近明囊霉属(*Claroideoglomus*) 4种; 盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*) 1种(表2)。

由图1A可见, 在西北荒漠带内由东到西AM真菌种丰度表现出下降趋势。在图1B所示的共有属中, 球囊霉属和无梗囊霉属对AM真菌种丰度的贡献高于其他属, 所占比重超过80%。各样地种类构成中, 球囊霉属和近明囊霉属丰度所占比重稳定, 但球囊霉属比例远高于近明囊霉属; 无梗囊霉属所占比重在西北荒漠带由东到西逐渐减少, 与缩管柄囊霉属相反, 其他各属丰度对群落种类构成的贡献较小。

不同样地间土壤理化性质存在差异(附件I), 导致AM真菌种属具有地域性分布。分析结果中两轴(RDA1和RDA2)能够解释变量方差的51.2%和20.2%, 累积方差贡献率达71.4%。图2中样地间得分距离越小, 表示样地间AM真菌群落构成相似程度越高。7个样地位于不同象限内, 明显分为3个类群, 阿拉善和鄂尔多斯各成一个类群, 其余5个样地组成一个类群, 说明3个类群间AM真菌群落构成差异明显。同时, 由图2可以看出, 造成样地间AM真菌群落构成差异的土壤因子各不相同。球囊霉素对鄂尔多斯样地的影响明显, 酸性磷酸酶对阿拉善样地影响显著, 而其余样地受土壤pH值以及有机碳的影响明显。

2.2 AM真菌孢子密度与球囊霉素

孢子密度作为表征AM真菌生存状态的重要指标, 其大小代表了AM真菌生存与繁殖能力的强弱。由图3A可以看出, 荒漠条件下各样地孢子密度显著不同, 除阿拉善外, 孢子密度在西北荒漠带内由东到西逐渐降低。球囊霉素作为AM真菌的代谢产物, 在一定程度上展现了AM真菌的生存状态。在图3B中可以看出, 西北荒漠带内由东到西球囊霉素含量逐渐降低。

表2 丛枝菌根真菌空间分布

Table 2 Spatial distribution of arbuscular mycorrhizae (AM) fungi

AM真菌 AM fungi	鄂尔多斯 Ordos	乌海 Wuhai	磴口 Dengkou	阿拉善 Alxa	沙坡头 Shapotou	民勤 Minqin	安西 Anxi
凹坑无梗囊霉 <i>Acaulospora excavata</i>	1.00	5.33	1.67	2.33	0.33	0.33	—
刺无梗囊霉 <i>Acaulospora spinosa</i>	—	—	0.33	0.33	—	—	—
附柄无梗囊霉 <i>Acaulospora appendicola</i>	—	1.33	—	—	0.33	—	—
光壁无梗囊霉 <i>Acaulospora laevis</i>	2.33	0.33	3.67	1.33	0.67	2.33	—
孔窝无梗囊霉 <i>Acaulospora foveata</i>	2.33	3.00	0.67	6.33	4.33	2.00	—
毛氏无梗囊霉 <i>Acaulospora morrowae</i>	7.33	—	3.67	1.67	3.67	5.00	1.33
蜜色无梗囊霉 <i>Acaulospora mellea</i>	5.67	9.00	1.67	2.00	3.00	4.33	—
膨胀无梗囊霉 <i>Acaulospora dilatata</i>	0.67	4.00	—	0.33	0.67	—	—
浅窝无梗囊霉 <i>Acaulospora lacunosa</i>	14.33	4.67	1.33	1.00	0.33	—	—
疣状无梗囊霉 <i>Acaulospora tuberculata</i>	0.67	—	—	0.33	—	—	—
瑞氏无梗囊霉 <i>Acaulospora rehmii</i>	17.00	—	2.33	8.33	3.00	4.33	7.67
双网无梗囊霉 <i>Acaulospora bireticulata</i>	3.33	9.67	2.67	3.33	0.67	7.67	0.33
细凹无梗囊霉 <i>Acaulospora scrobiculata</i>	0.67	13.67	—	0.33	0.67	0.67	—
细齿无梗囊霉 <i>Acaulospora denticulate</i>	1.00	0.33	—	2.00	0.33	—	—
皱壁无梗囊霉 <i>Acaulospora rugosa</i>	—	—	0.33	—	0.33	0.33	—
<i>Acaulospora</i> sp. 1	1.00	—	0.67	—	—	—	—
<i>Acaulospora</i> sp. 2	—	0.33	—	—	—	—	—
<i>Acaulospora</i> sp. 3	3.00	—	0.67	15.33	4.33	0.33	0.67
层状近明囊霉 <i>Claroideoglomus lamellosum</i>	17.00	7.33	6.67	28.33	8.00	2.67	—
近明囊霉 <i>Claroideoglomus claroideum</i>	7.00	3.33	1.33	0.67	3.67	0.67	—
黄近明囊霉 <i>Claroideoglomus luteum</i>	2.00	0.33	0.33	1.00	0.67	1.33	—
幼套近明囊霉 <i>Claroideoglomus etunicatum</i>	0.33	1.00	—	8.33	1.33	0.67	—
地管柄囊霉 <i>Funneliformis geosporum</i>	0.67	—	0.67	1.33	0.33	—	—
摩西管柄囊霉 <i>Funneliformis mosseae</i>	6.33	0.67	—	0.67	0.33	1.00	—
道氏球囊霉 <i>Glomus dominikii</i>	2.33	—	0.33	8.00	4.33	7.67	—
地表球囊霉 <i>Glomus versiforme</i>	1.67	—	—	0.33	1.33	1.00	—
多梗球囊霉 <i>Glomus multicaule</i>	5.33	6.00	2.67	29.67	7.00	2.00	—
黑球囊霉 <i>Glomus melanosporum</i>	1.00	3.33	—	—	3.00	0.67	—
聚从球囊霉 <i>Glomus aggregatum</i>	0.33	—	0.33	—	—	—	—
聚集球囊霉 <i>Glomus glomerulatum</i>	1.67	4.67	—	0.67	1.33	0.67	—
卷曲球囊霉 <i>Glomus convolutum</i>	3.67	1.33	0.33	1.67	1.00	0.33	0.67
宽柄球囊霉 <i>Glomus magnicaule</i>	—	1.00	—	—	0.33	6.67	1.00
膨果球囊霉 <i>Glomus pansihalos</i>	3.00	0.33	5.33	21.67	6.00	0.33	—
透光球囊霉 <i>Glomus diaphanum</i>	0.33	0.67	4.67	0.67	0.33	—	—
网状球囊霉 <i>Glomus reticulatum</i>	31.33	6.00	15.67	19.00	9.00	13.00	4.00
微丛球囊霉 <i>Glomus microaggregatum</i>	2.00	1.67	1.67	0.67	—	0.33	—
隐球囊霉 <i>Glomus occultum</i>	2.33	—	3.00	1.33	—	1.33	0.33
粘质球囊霉 <i>Glomus viscosum</i>	3.33	1.00	1.00	8.33	1.67	—	—
<i>Glomus</i> sp. 1	—	1.00	0.33	1.00	—	—	—
美丽盾巨孢囊霉 <i>Scutellospora calospora</i>	0.33	0.33	—	0.33	0.33	0.33	—
沙荒缩管柄囊霉 <i>Septoglomus deserticola</i>	6.67	3.33	2.00	8.00	4.00	7.00	5.67
缩管柄囊霉 <i>Septoglomus constrictum</i>	0.33	3.33	—	3.67	0.67	—	1.33
种数 Number of species	36	30	28	35	34	28	10

2.3 AM真菌共有种

由表2可知, 双网无梗囊霉、卷曲球囊霉、网状球囊霉和沙荒缩管柄囊霉是7个样地的共有种。图4A中共有种的孢子密度由东到西呈波动式下降, 与土壤湿度变化趋势相同, 表明干旱程度对AM真菌有明显影响。但图4B所示的共有种孢子密度所占比例中, 在研究区域内由东到西表现出上升趋势。

2.4 AM真菌多样性与土壤因子的相关性

相关性分析表明, AM真菌种丰度与土壤湿度极显著正相关; 孢子密度与氨态氮、pH值和湿度极显著正相关, 与有机碳显著负相关; Shannon-Wiener指数和Simpson指数与土壤湿度极显著正相关, 与有效磷显著正相关; 球囊霉素与土壤湿度极显著正相关, 与pH值极显著负相关, 与有机碳显著负相

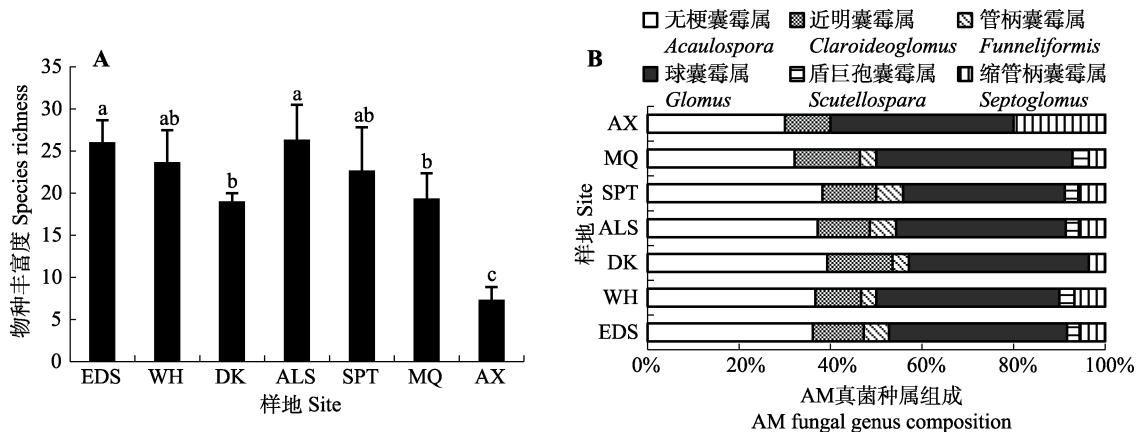


图1 不同样地花棒根际AM真菌种丰富度(A)和组成(B)。不同小写字母表示不同样地间差异显著($p < 0.05$)。ALS, 阿拉善; AX, 安西; DK, 碳口; EDS, 鄂尔多斯; MQ, 民勤; SPT, 沙坡头; WH, 乌海。

Fig. 1 Species richness (A) and composition (B) of arbuscular mycorrhizae (AM) fungi associated with *Hedysarum scoparium* in different sites. Different lowercase letters indicate the significant difference among sites ($p < 0.05$). ALS, Alxa; AX, Anxi; DK, Dengkou; EDS, Ordos; MQ, Minqin; SPT, Shapotou; WH, Wuhai.

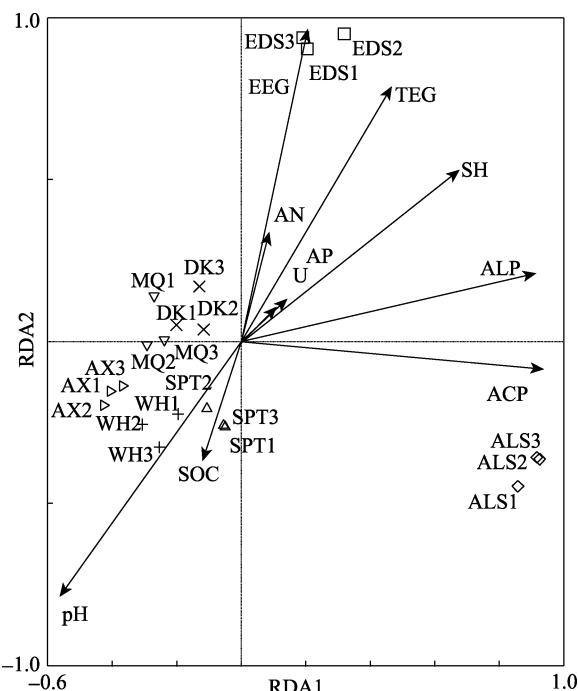


图2 不同样地花棒根际AM真菌物种组成的RDA分析。ALS, 阿拉善; AX, 安西; DK, 碳口; EDS, 鄂尔多斯; MQ, 民勤; SPT, 沙坡头; WH, 乌海。ACP, 酸性磷酸酶; ALP, 碱性磷酸酶; AN, 氨态氮; AP, 有效磷; EEG, 易提取球囊霉素; pH, pH值; SH, 土壤湿度; SOC, 有机碳; ST, 土壤温度; TEG, 总体提取球囊霉素; UA, 脲酶。

Fig. 2 RDA analysis of species composition of arbuscular mycorrhizae (AM) fungi associated with *Hedysarum scoparium* in different sites. ALS, Alxa; AX, Anxi; DK, Dengkou; EDS, Ordos; MQ, Minqin; SPT, Shapotou; WH, Wuhai. ACP, acid phosphatase; ALP, alkaline phosphatase; AN, ammonia nitrogen; AP, available phosphorus; EEG, easily extractable glomalin; pH, pH value; SH, soil moisture; SOC, organic carbon; ST, soil temperature; TEG, total extractable glomalin; UA, urease.

关。同时, 种丰度、多样性指数以及球囊霉素含量与经度梯度表现出显著正相关。

3 讨论

研究发现, 花棒根际AM真菌各属呈现球囊霉属>无梗囊霉属>近明囊霉属>缩管柄囊霉属>管柄囊霉属>盾巨孢囊霉属, 球囊霉属和无梗囊霉属是各样地的优势属, 这与张美庆等(1994)认为球囊霉属和无梗囊霉属是广谱生态型的结论一致。本试验共分离到无梗囊霉属18种, 多于球囊霉属, 与以往报道(贺学礼等, 2006b; 冀春花等, 2007)不同。Pringle和Bever (2002)发现, 不同AM真菌具有不同的物候特性, 无梗囊霉属主要在暖季产孢。本试验采样时间在7月, 西北地区正处于暖季, 是无梗囊霉属的产孢旺季, 这可能是无梗囊霉属种类高于球囊霉属的原因。本试验中, 双网无梗囊霉、卷曲球囊霉、网状球囊霉和沙荒缩管柄囊霉是7个样地的共有种, 说明这些AM真菌具有极强的适应性, 这为筛选花棒高效AM菌种提供了依据。

生物物种组成、群落结构及多样性是反映生物地理分布的重要指标(Odland & Moral, 2002)。本试验中, 7个样地的AM真菌群落组成表现出明显的差异。Davison等(2015)研究表明, 在全球尺度下, AM真菌未形成明显的空间格局, 但空间距离对AM真菌群落组成有重要影响, 即扩散限制是影响AM真菌地理分布的一个原因。AM真菌群落形成受菌丝扩散和自然扩散的严重限制, 人为因素是推动AM真菌孢子扩散的主要原因(Rosendahl, 2008)。本次试验样品采自保护区及野外观测站周围, 降低了人为干扰。Hazard等(2013)发现在景观尺度上, AM真菌

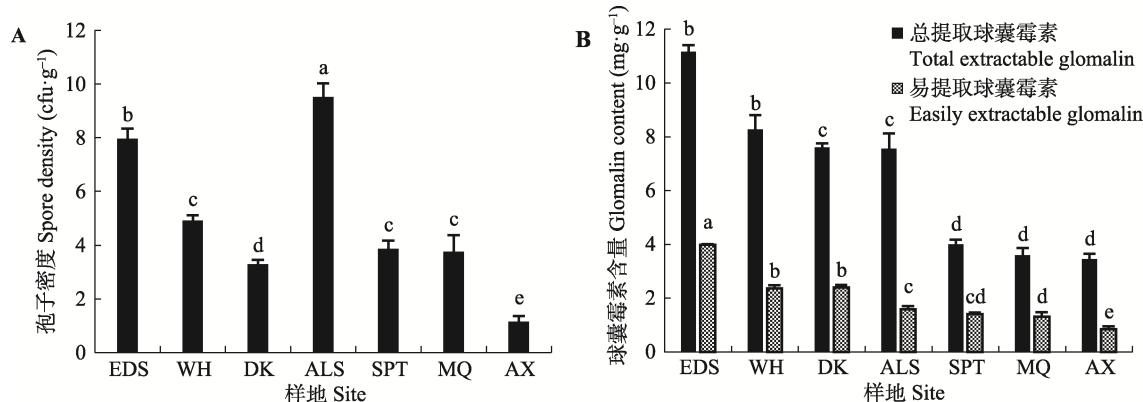


图3 不同样地花棒根际AM真菌孢子密度(A)和球囊霉素含量(B)(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同样地间差异显著($p < 0.05$)。ALS, 阿拉善; AX, 安西; DK, 碉口; EDS, 鄂尔多斯; MQ, 民勤; SPT, 沙坡头; WH, 乌海。

Fig. 3 Spore density (A) and glomalin content (B) of arbuscular mycorrhizae (AM) fungi associated with *Hedysarum scoparium* in different sites (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate the significant difference among sites ($p < 0.05$). ALS, Alxa; AX, Anxi; DK, Dengkou; EDS, Ordos; MQ, Minqin; SPT, Shapotou; WH, Wuhai.

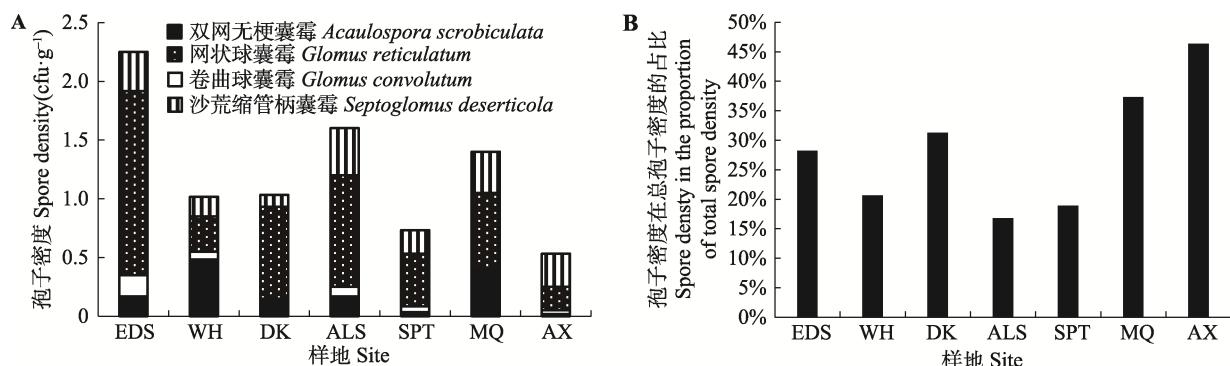


图4 花棒根际AM真菌共有种的孢子密度(A)及其占总孢子密度的比例(B)。ALS, 阿拉善; AX, 安西; DK, 碉口; EDS, 鄂尔多斯; MQ, 民勤; SPT, 沙坡头; WH, 乌海。

Fig. 4 The spore density of common species associated with *Hedysarum scoparium* (A) and its proportion among all arbuscular mycorrhizae (AM) fungal species (B) in different sites. ALS, Alxa; AX, Anxi; DK, Dengkou; EDS, Ordos; MQ, Minqin; SPT, Shapotou; WH, Wuhai.

表3 AM真菌物种多样性和环境因子相关性分析

Table 3 Correlation analysis between species diversity of arbuscular mycorrhizae (AM) fungi associated with *Hedysarum scoparium* and environmental factors

环境因子 Environmental factor	种丰富度 Species richness	孢子密度 Spore density	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	辛普森指数 Simpson index	易提取球囊霉素 Easily extractable glomalin	总提取球囊霉素 Total extractable glomalin
SOC	0.271	-0.511*	0.347	0.338	-0.512*	-0.435*
AP	0.386	0.051	0.537*	0.532*	0.283	0.302
AN	0.275	0.637**	0.215	0.170	0.309	0.256
pH	0.411	-0.725**	0.303	0.275	-0.764**	-0.751**
ST	0.030	-0.305	0.158	0.188	-0.090	0.055
SH	0.787**	0.581**	0.688**	0.608**	0.563**	0.664**
LA	0.762**	-0.381	0.772**	0.718**	0.504*	0.518*

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ 。AN, 氨态氮; AP, 有效磷; LA, 经度; pH, pH值; SH, 土壤湿度; SOC, 有机碳; ST, 土壤温度。

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ 。AN, ammonia nitrogen; AP, available phosphorus; LA, latitude; pH, pH value; SH, soil moisture; SOC, organic carbon; ST, soil temperature.

群落组成由局部非生物环境决定, 如土壤pH值、降雨、土壤类型等。

西北荒漠带东西跨度极大, 受海陆位置影响,

由东到西干旱程度逐渐增加, 表现出荒漠草原、荒漠和极旱荒漠的景观变化。本试验中, 由东到西沿经度变化降雨量和土壤湿度逐渐减少, 受降雨影响,

花棒植株表现出对环境的强烈适应性, 这为AM真菌侵染和共生提供了适宜的生存环境。Bever等(2009)研究证实, 宿主植物种类和根系特性是AM真菌发生和分布的重要因子。豆科植物不仅能与AM真菌形成良好的共生联合体, 而且能够通过固氮、调节根系碳水化合物分配、产生次生代谢物质、改变根际土壤微环境等途径影响AM真菌的活动和分布(白春明等, 2009), 这也可能是造成西北地区AM真菌分布差异的原因。

AM真菌作为联系宿主植物根系与土壤环境之间的桥梁, 其分布必然受到宿主植物和根际土壤环境的直接影响。土壤作为最适合AM真菌生存的天然培养基, 其成分变化直接影响着AM真菌的生态分布(Aliasgharzadeh *et al.*, 2001)。在影响AM真菌群落结构的土壤因子中, 土壤pH值、有机碳、有效磷的影响最为显著(Rillig, 2004)。土壤中性至微酸性时有利于AM真菌孢子形成和发育(van Aarle *et al.*, 2002)。Fitzsimons等(2008)发现, 土壤pH值能够很好地预测AM真菌群落变化。西北荒漠土壤为弱碱性, 由东向西沿经度梯度降雨量逐渐减少, 土壤pH值随之升高(丁小慧等, 2012), 不利于AM真菌孢子的形成和发育, 孢子密度和球囊霉素含量与土壤pH值表现出极显著负相关关系。有机碳含量变化无明显规律, 但有机碳含量与孢子密度和球囊霉素含量显著负相关, 这与之前的研究结果(贺学礼等, 2010b)一致。同时, AM真菌分泌的球囊霉素又是土壤有机碳库的重要来源和组成部分, 有利于改善土壤肥力, 促进植物生长(郭清华等, 2016)。土壤pH值升高, 使土壤中金属离子对磷的吸附作用上升, 使土壤中有效磷含量降低(丁小慧等, 2012)。本次试验中, 有效磷含量与AM真菌多样性显著正相关, 与Alguacil等(2010)的磷含量增加导致AM真菌多样性降低的结论不一致, 这可能是因为研究区域为荒漠, 磷含量较低的缘故。Landis等(2004)发现, AM真菌多样性与土壤养分含量显著相关, 氮含量高的土壤, AM真菌物种丰富度较高。AM真菌侵染宿主植物后, 能够吸收大量的无机氮, 这些无机氮可参与孢子形成过程。由此可见, 养分对AM真菌发育的促进作用是有一定范围的, 养分过高或过低都不利于AM真菌生长发育(Santos *et al.*, 2006)。同时, 各个土壤因子对AM真菌群落组成的影响并不是孤立的, 而是相互关联的整体。当研究某一生态因子对AM真菌的影

响时, 不能忽略其他因子的作用。

综上所述, 由于经度梯度变化引起的水热条件变化和土壤因子的作用, AM真菌群落组成和分布具有明显的空间异质性。

致谢 本研究受到中国科学院鄂尔多斯沙地草地生态研究观测站、中国科学院沙坡头沙漠试验研究站、民勤连古城国家级自然保护区、安西极旱荒漠国家自然保护区等单位及河北省研究生创新项目(CXZZBS2017019)支持, 特此致谢!

参考文献

- Alguacil M, Lozano Z, Campoy MJ, Roldán A (2010). Phosphorus fertilization management modifies the biodiversity of AM fungi in a tropical savanna forage system. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1114–1122.
- Aliasgharzadeh N, Saleh Rastin N, Towfighi H, Alizadeh A (2001). Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils of the tabriz plain of iran in relation to some physical and chemical properties of soil. *Mycorrhiza*, 11, 119–122.
- Bai CM, He XL, Shan BQ, Zhao LL (2009). Study on relationships between arbuscular mycorrhizal fungi and soil enzyme activities of *Astragalus adsurgens* in the desert. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science edition)*, 37, 84–90. [白春明, 贺学礼, 山宝琴, 赵丽莉 (2009). 荒漠境沙打旺根围AM真菌与土壤酶活性的关系. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 37, 84–90.]
- Bai CM, He XL, Tang HL, Shan BQ, Zhao LL (2009). Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi, glomalin and soil enzymes under the canopy of *Astragalus adsurgens* Pall. in the Mu Us sandland, China. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 941–947.
- Bever JD, Richardson SC, Lawrence BM, Holmes J, Watson M (2009). Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. *Ecology Letters*, 12, 13–21.
- Chen Z, He XL, Guo HJ, Yao XQ, Chen C (2012). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of three host plants in the farming-pastoral zone, North China. *Symbiosis*, 57, 149–160.
- Davison J, Moora M, Öpik M, Adholeya A, Ainsaar L, Bâ A, Burla S, Diedhiou AG, Hiiesalu I, Jairus T, Johnson NC, Kane A, Koorem K, Kocher M, Ndiaye C, Pärtel M, Reier Ü, Saks Ü, Singh R, Vasar M, Zobel M (2015). Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349, 970–973.
- Ding XH, Luo SH, Liu JW, Li K, Liu GH (2012). Longitude gradient changes on plant community and soil stoichiometry characteristics of grassland in Hulunbeir. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 3467–3476. [丁小慧, 罗淑政, 刘金

- 巍, 李魁, 刘国华 (2012). 呼伦贝尔草地植物群落与土壤化学计量学特征沿经度梯度变化. 生态学报, 32, 3467–3476.]
- Duan XY, He XL (2008). Ecological research on arbuscular mycorrhizal fungi from the rhizosphere of *Hedysarum scoparium* in Mu Us sandland. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 26(5), 234–238. [段小圆, 贺学礼 (2008). 毛鸟素沙地花棒(*Hedysarum scoparium*)根围AM真菌生态学研究. 干旱地区农业研究, 26(5), 234–238.]
- Feddermann N, Finlay R, Boller T, Elfstrand M (2010). Functional diversity in arbuscular mycorrhiza—The role of gene expression, phosphorous nutrition and symbiotic efficiency. *Fungal Ecology*, 3(1), 1–8.
- Fitzsimons MS, Miller RM, Jastrow JD (2008). Scale-dependent niche axes of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia*, 158, 117–127.
- Gianinazzi S, Gollotte A, Binet MN, van Tuinen D, Redecker D, Wipf D (2010). Agroecology: The key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza*, 20, 519–530.
- Guo QH, Hu CC, He XL, Wang XQ, Chang H, Chen YY (2016). Exploration of the spatial distribution of am fungi in the rhizospheres of *Ammopiptanthus mongolicus*-associated plants. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 5809–5819. [郭清华, 胡从从, 贺学礼, 王晓乾, 常辉, 陈严严 (2016). 蒙古沙冬青伴生植物AM真菌的空间分布. 生态学报, 36, 5809–5819.]
- Hazard C, Gosling P, van der Gast C, Mitchell DT, Doohan FM, Bending GD (2013). The role of local environment and geographical distance in determining community composition of arbuscular mycorrhizal fungi at the landscape scale. *Isme Journal*, 7, 498–508.
- He XL, Chen Z, Guo HJ, Chen C (2012). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Caragana korshinskii* Kom. in desert zone. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 3041–3049. [贺学礼, 陈杰, 郭辉娟, 陈程 (2012). 荒漠柠条锦鸡儿AM真菌多样性. 生态学报, 32, 3041–3049.]
- He XL, Cheng C, He B (2011). Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin of *Hippophae rhamnoides* L. in farming-pastoral zone from the two northern provinces of China. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1653–1661. [贺学礼, 陈程, 何博 (2011). 北方两省农牧交错带沙棘根围AM真菌与球囊霉素空间分布. 生态学报, 31, 1653–1661.]
- He XL, Li YP, Zhao LL (2010). Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in the rhizosphere of *Artemisia ordosica* Krasch. in Mu Us sandland, China. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1313–1319.
- He XL, Liu XW, Li YP (2010a). The spatio-temporal distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Ammopiptanthus mongolicus* from Shapotou. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 370–376. [贺学礼, 刘雪伟, 李英鹏 (2010a). 沙坡头地区沙冬青AM真菌的时空分布. 生态学报, 30, 370–376.]
- He XL, Tang HL, Zhang YX (2006a). Floristic eco-geographical distribution of *Hedysarum* L. in China. *Journal of Hebei University (Natural Science edition)*, 26, 625–630. [贺学礼, 唐宏亮, 张玉霄 (2006a). 中国岩黄耆属(*Hedysarum* L.)植物区系生态地理分布. 河北大学学报(自然科学版), 26, 625–630.]
- He XL, Wang LY, Ma J, Zhao LL (2010b). AM fungal diversity in the rhizosphere of *Salvia miltiorrhiza* in Anguo City of Hebei Province. *Biodiversity Science*, 18, 187–194. [贺学礼, 王凌云, 马晶, 赵丽莉 (2010b). 河北省安国地区丹参根围AM真菌多样性. 生物多样性, 18, 187–194.]
- He XL, Zhao LL, Yang HY (2006b). Diversity and spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi of *Caragana korshinskii* in the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 3835–3840. [贺学礼, 赵丽莉, 杨宏宇 (2006b). 黄土高原柠条锦鸡儿AM真菌多样性及空间分布. 生态学报, 26, 3835–3840.]
- Hoffmann GG, Teicher K (1961). A colorimetric technique for determining urease activity in soil. *Dung Boden*, 95, 55–63.
- Ianson DC, Allen MF (1986). The effects of soil texture on extraction of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungal spores from arid sites. *Mycologia*, 78, 164–168.
- Ji CH, Zhang SB, Gai JP, Bai DS, Li XL, Feng G (2007). Arbuscular mycorrhizal fungal diversity in arid zones in northwestern China. *Biodiversity Science*, 15, 77–83. [冀春花, 张淑彬, 盖京苹, 白灯莎, 李晓林, 冯固 (2007). 西北干旱区AM真菌多样性研究. 生物多样性, 15, 77–83.]
- Landis FC, Gargas A, Givnish TJ (2004). Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist*, 164, 493–504.
- Li XP, Zhang FP, Hu M, Wei YF (2012). Analysis of the regulation of spatial-temporal variation of the vegetation coverage based on SPOT NDVI data—A case study in Northwest China. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 30(5), 180–184, 199–199. [李旭谱, 张福平, 胡猛, 魏永芬 (2012). 基于SPOT NDVI的植被覆盖时空演变规律分析——以西北五省为例. 干旱地区农业研究, 30(5), 180–184, 199–199.]
- Li YP, He XL, Zhao LL (2010). Tempo-spatial dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi under clonal plant *Psammochloa villosa*, Trin. Bor in Mu Us sandland. *European Journal of Soil Biology*, 46, 295–301.
- Odland A, Moral RD (2002). Thirteen years of wetland vegetation succession following a permanent drawdown, Myrkdal Lake, Norway. *Plant Ecology*, 162, 185–198.
- Pringle A, Bever JD (2002). Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a north carolina grassland. *American Journal of Botany*, 89, 1439–1446.

- Rillig MC (2004). Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 7, 740–754.
- Rosendahl S (2008). Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 178, 253–266.
- Santos JC, Finlay RD, Tehler A (2006). Molecular analysis of arbuscular mycorrhizal fungi colonising a semi-natural grassland along a fertilisation gradient. *New Phytologist*, 172, 159–168.
- Schenck NC, Perez Y (1990). *Manual for the identification of VA Mycorrhizal Fungi*. 3rd edn. Synergistic, Gainesville, USA.
- Tarafdar JC, Marschner H (1994). Phosphatase activity in the rhizosphere and hyphosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biology & Biochemistry*, 26, 387–395.
- van Aarle IM, Olsson PA, Soderstrom B (2002). Arbuscular mycorrhizal fungi respond to the substrate pH of their extraradical mycelium by altered growth and root colonization. *New Phytologist*, 155, 173–182.
- Vogelsang KM, Reynolds HL, Bever JD (2006). Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytologist*, 172, 554–562.
- Wagg C, Jansa J, Stadler M, Schmid B, van der Heijden MGA (2011). Belowground biodiversity effects of plant symbionts support aboveground productivity. *Ecology Letters*, 14, 1001–1009.
- Wright SF, Upadhyaya A (1998). A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 198, 97–107.
- Xu LR (1985). The ecological differentiation of the *Hedysarum* L. and geographical distribution in China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 5, 275–285. [徐朗然 (1985). 中国岩黄耆属植物的生态分化及地理分布. 西北植物学报, 5, 275–285.]
- Yang J, He XL, Zhao LL (2011). Species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Salix psammophila* in Inner Mongolia desert. *Biodiversity Science*, 19, 377–385. [杨静, 贺学礼, 赵丽莉 (2011). 内蒙古荒漠沙柳AM真菌物种多样性. 生物多样性, 19, 377–385.]
- Zhang MQ, Wang YS, Zhang C, Huang L (1994). The ecological distribution characteristics of some genera and species of VAM fungi in northern China. *Mycosistema*, 13, 166–172. [张美庆, 王幼珊, 张弛, 黄磊 (1994). 我国北方VA菌根真菌某些属和种的生态分布. 菌物学报, 13, 166–172.]
- Zhao JL, He XL (2013). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with clonal plants in Mu Us sandy land. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 21, 199–206. [赵金莉, 贺学礼 (2013). 毛乌素沙地典型克隆植物根际AM真菌多样性研究. 中国生态农业学报, 21, 199–206.]
- Zhu ZY, Ma YQ, Liu ZL, Zhao YZ (1999). Endemic plants and floristic characteristics in Alashan-Ordos biodiversity center. *Journal of Arid Land Resources & Environment*, 13(2), 1–16. [朱宗元, 马毓泉, 刘钟龄, 赵一之 (1999). 阿拉善—鄂尔多斯生物多样性中心的特有植物和植物区系的性质. 干旱区资源与环境, 13(2), 1–16.]

责任编辑: 高玉葆 责任编辑: 王 蔚

附件I 不同样地土壤因子(平均值±标准误差, n = 3)

Appendix I Soil characteristics in the different sites (mean ± SE, n = 3)

样地 Site	SOC (mg·g ⁻¹)	AP (μg·g ⁻¹)	AN (μg·g ⁻¹)	pH	ACP (μg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	ALP (μg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	UA (μg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	EEG (mg·g ⁻¹)	TEG (mg·g ⁻¹)
鄂尔多斯 Ordos	10.00 ± 1.00 ^c	6.14 ± 0.50 ^b	64.24 ± 2.13 ^b	7.62 ± 0.27 ^c	51.97 ± 1.62 ^c	59.82 ± 0.92 ^b	7.33 ± 0.23 ^c	3.98 ± 0.03 ^a	11.17 ± 0.24 ^a
乌海 Wuhai	36.78 ± 2.01 ^a	5.16 ± 0.46 ^c	53.22 ± 2.70 ^c	8.57 ± 0.04 ^a	32.01 ± 1.41 ^f	17.33 ± 2.00 ^e	1.58 ± 0.05 ^g	2.36 ± 0.12 ^b	8.28 ± 0.53 ^b
磴口 Dengkou	9.92 ± 1.61 ^c	8.57 ± 1.19 ^a	93.34 ± 3.92 ^a	8.51 ± 0.06 ^a	55.70 ± 0.93 ^b	56.50 ± 0.94 ^c	10.64 ± 0.38 ^b	2.39 ± 0.10 ^b	7.61 ± 0.15 ^c
阿拉善 Alxa	14.42 ± 1.63 ^b	5.97 ± 0.16 ^{bc}	50.20 ± 0.52 ^{cd}	8.25 ± 0.17 ^b	85.19 ± 1.19 ^a	82.72 ± 2.40 ^a	7.94 ± 0.35 ^d	1.59 ± 0.12 ^c	7.56 ± 0.56 ^c
沙坡头 Shapotou	10.92 ± 0.52 ^c	7.83 ± 0.07 ^a	40.27 ± 1.02 ^c	8.54 ± 0.08 ^a	44.46 ± 2.96 ^d	30.92 ± 0.83 ^d	11.41 ± 0.23 ^a	1.40 ± 0.06 ^{cd}	4.01 ± 0.17 ^d
民勤 Minqin	11.67 ± 0.58 ^c	6.40 ± 0.22 ^b	26.29 ± 0.82 ^f	8.56 ± 0.13 ^a	29.04 ± 1.45 ^f	17.62 ± 0.80 ^e	10.08 ± 0.39 ^c	1.31 ± 0.16 ^d	3.60 ± 0.26 ^d
安西 Anxi	9.58 ± 1.18 ^c	3.81 ± 0.10 ^d	46.58 ± 1.90 ^d	8.68 ± 0.12 ^a	37.58 ± 2.07 ^e	17.15 ± 1.67 ^e	6.35 ± 0.30 ^f	0.84 ± 0.11 ^e	3.46 ± 0.19 ^d

同一列数据中不同上标字母表示在 $p < 0.05$ 水平上差异显著。ACP, 酸性磷酸酶; ALP, 碱性磷酸酶; AN, 氨态氮; AP, 有效磷; EEG, 易提取球囊霉素; pH, pH 值; SOC, 有机碳; TEG, 总体提取球囊霉素; UA, 脲酶。

Data with different superscript letters in the same column indicate significant difference at $p < 0.05$. ACP, acid phosphatase; ALP, alkaline phosphatase; AN, ammonia nitrogen; AP, available phosphorus; EEG, easily extractable glomalin; pH, pH value; SOC, organic carbon; TEG, total extractable glomalin; UA, urease.



扫码加入读者圈
听语音, 看问答