

The background of the cover is a photograph of an underwater coral reef. The scene is dimly lit, with a greenish-blue tint. In the foreground, there are large, dark coral structures. In the background, many small fish are swimming. The overall composition is vertical, with the text elements overlaid on the right side.

生态科学进展

(第四卷)

*Advances in Ecological
Sciences* (Vol. 4)

■ 段昌群 主编



高等教育出版社
Higher Education Press

生态科学进展

(第四卷)

Advances in Ecological Sciences

(Vol. 4)

段昌群 主编



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

内容提要

本书从生态学基础理论和应用两个方面遴选了在分子生态与生态基因组学、土壤生态学、群落与生态系统生态学、生态功能与生态管理、生态教育等领域前沿热点问题的专题评述论文 11 篇,旨在介绍国内外生态科学的最新成果、发展动态和研究进展,为从事生态学工作的研究人员、高校教师、研究生和高年级本科生及时了解生态科学发展动态提供资料。

图书在版编目(CIP)数据

生态科学进展. 第 4 卷 / 段昌群主编. —北京: 高等教育出版社, 2008.9
ISBN 978 - 7 - 04 - 024842 - 5

I. 生… II. 段… III. 生态学—文集 IV. Q14 - 53
中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 120870 号

策划编辑	高新景	责任编辑	张雪丽	封面设计	王凌波	责任绘图	尹 莉
版式设计	马敬茹	责任校对	胡晓琪	责任印制	韩 刚		

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010—58581118
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	免费咨询	800—810—0598
邮政编码	100120	网 址	http://www.hep.edu.cn
总 机	010—58581000		http://www.hep.com.cn
经 销	蓝色畅想图书发行有限公司	网上订购	http://www.landracoe.com
印 刷	北京民族印刷厂		http://www.landracoe.com.cn
		畅想教育	http://www.widedu.com
开 本	787 × 1092 1/16	版 次	2008 年 9 月第 1 版
印 张	11.5	印 次	2008 年 9 月第 1 次印刷
字 数	280 000	定 价	25.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究
物料号 24842-00

《生态科学进展》编委会名单

顾 问：吴征镒 张新时 孙儒泳 李文华 蒋有绪
洪德元 冯宗炜 林 鹏 郑光美 张亚平
方精云 徐汝梅 宋永昌 钟章成 祝廷成
姜汉侨 王焕校 骆世明

主 编：段昌群

副主编：（按姓氏笔画为序）

马克平 何大明 张福锁 陈家宽 林金安
祖元刚 陶 澍 盛连喜 康 乐 彭少麟
葛剑平 傅伯杰

编 委：（按姓氏笔画为序）

卜文俊 王 刚 王仁卿 王凤友 王根轩 王德利
龙春林 叶 辉 叶万辉 朱永官 安树青 严重玲
苏智先 李 博 李庆军 李冰祥 李金刚 杨 良
杨 昉 杨允菲 杨宇明 杨肖娥 杨君兴 杨树华
束文圣 张一平 张大勇 张国盛 张金屯 张金池
陈小勇 陈同斌 陈保善 陈桂珠 岳 明 周 伟
周 跃 周启星 周浙昆 周道玮 胡海清 钟 扬
赵之伟 徐丽华 徐宏发 高玉葆 唐 亚 曹 敏
常 杰 康慕谊 彭 华 葛 颂 董 鸣 董元华
蒋志刚 蒋国芳 韩兴国 雷富民 虞 泓 熊治廷
潘晓玲 薛建辉

编辑部：高新景（高等教育出版社）

于福科 刘嫦娥 Cindy Q. Tang（云南大学）

前 言

作为探讨生物与环境相互关系的一门学科，生态学已有百年的历史。蓬勃发展的生命科学在向宏观和微观两极延伸的过程中，生态学不仅成为宏观生命科学领域最主要的学科，还因在微观分子、细胞等水平上交叉渗透，贯通融合了生物学多个分支学科，成为生命科学领域最活跃、最重要的学科之一。生态学不仅在探索生物生存、适应和进化规律中不断取得突破，而且拓展到对人类生存发展及其资源和环境，乃至地球命运的关注。目前还很少有像生态学这样一个学科，沟通自然界、人类社会和经济运行，在多维视野和多个空间尺度上连接过去、现在和未来，既成为认识自然规律的重要学科，也成为指导人类社会行为准则的一个知识体系，被公认为支撑可持续发展的核心学科之一。

鉴于生态学的重要地位和作用，生态学研究多年以来热度不减。在国际上，生态学一直是众多高等院校和科研机构优先发展的学科之一。“十一五”以来，我国高校进行重点学科遴选时，全国设立了9个生态学国家级重点学科点，生态学成为设点最多的学科之一；中国科学院在构建国家知识创新体系时，重组、强化和新设立的以生态研究为重要内容的科研机构达20余个。

随着生态学作用和地位被全社会广泛接受和认同，多种层次的教学和研究普遍展开。为此，迫切需要创办一个连续出版物，定期反映和归纳总结国内外生态学领域的前沿动态和热点问题，为我国生态学科学研究、人才培养和学科建设及时提供最新信息，并成为展示我国生态学研究水平和特色的窗口。这一提议，得到广泛响应。高等教育出版社的林金安先生高度关注这个问题，积极推动了这项工作的开展，为本连续出版物搭建了一个很好的出版平台。在老一辈德高望重的生态学大师的指导下，在诸多学界同仁和专家的支持和鼓励下，组织成立了编委会。经过一年多的努力，终于使第一卷书稿问世。此连续出版物的组织编写和出版，得到了云南大学生态学国家级重点学科建设、省部共建云南生物多样性保护与利用国家重点实验室培育基地、国家重点基础研究发展计划项目（2003CB415103）、云南大学环境科学与生态修复研究所的支持。

应该指出的是，生态学任何一个领域的任何问题，都可能是一个古老的问题，也可能是一个常讲常新的问题；同一个问题，往往因研究者研究的角度和方法的不同，获得的理解和认识有较大差异；同时生态学研究具有很强的区域性，此地的热点和前沿未必就是彼地的热点和前沿，此地认识透彻了未必就能替代彼地的研究，从而可比性往往较差，有时甚至相互的认同程度不高。好在从不同的角度、不同的层次、不同的区域认识不同或相同的问题，本身就是生态学的重要特色，从而在重点介绍国际生态前沿工作的同时，也注重对我国乃至不同区域生态学研究的综述和评介。如果能做到抛砖引玉，促进学术交流，凸现中国生态学的学术高峰和特色，催生中国生态学的学派发展，本出版物的目的也就达到了。

《生态科学进展》是一个连续出版物，每年一卷。随着它的编辑和出版，更热切期望得到更多生态学前辈和同仁们的关怀和指导，诚恳地希望有更多的老一辈专家和青年学子共同建设这个大家共享的论坛，进入编委会，提供高质量的稿件，为我国生态学的科研和人才培养共同构建一个大家经常想得起、平时用得成的资讯平台。

段昌群

2007年12月18日

目 录

土壤生态学

丛枝菌根真菌影响土壤结构的生态机制研究	郭 涛 邓 胤 (3)
固氮蓝细菌对盐碱土改良的贡献	张 巍 冯玉杰 (11)
土壤反硝化作用及其环境效应研究进展	续勇波 蔡祖聪 雷宝坤 段昌群 (19)

群落及生态系统生态学

新疆高盐环境可培养嗜盐放线菌多样性研究	职晓阳 唐蜀昆 徐丽华 李文均 (49)
植物内生放线菌研究进展	秦 盛 陈华红 李 洁 赵国振 徐丽华 李文均 (59)

分子生态与生态基因组学

基因表达谱和基因芯片在生态毒理学中的应用与生态毒理基因组学研究进展	刘立娜 段昌群 (77)
植物重金属转运蛋白及其基因的研究进展	刘声传 段昌群 (93)

生态功能与生态管理

瑞香狼毒研究综述	黄新会 于福科 马永清 (115)
生态补偿机制与生态系统服务功能评价	王淑军 刘 建 王仁卿 王玉涛 (127)
塔里木河下游应急输水后的生态响应研究进展	弋良朋 (141)

生态教育

大学生态学教学及教材建设进展：国内外比较	段昌群 常学秀 和树庄 (157)
----------------------------	-------------------

Contents

Soil Ecology

- Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Inoculation to Soil Structure under Ecological View
..... Guo Tao Deng Yin (3)
- Contribution of Nitrogen-Fixing Cyanobacteria to the Improvement of Saline Soils
..... Zhang Wei Feng Yu-jie (11)
- Denitrification in Soils and Its Environmental Effects: a Review
..... Xu Yong-bo Cai Zu-cong Lei Bao-kun Duan Chang-qun (19)

Population Ecology, Community and Ecosystem Ecology

- A Study on Biodiversity of Halophilic Actinobacteria in Hypersaline Environments
..... Zhi Xiao-yang Tang Shu-kun Xu Li-hua Li Wen-jun (49)
- Advances in Research of Endophytic Actinomycetes
..... Qin Sheng Chen Hua-hong Li Jie Zhao Guo-zhen Xu Li-hua Li Wen-jun (59)

Molecular Ecology and Ecological Genomics

- Advances in Applications of Gene Expression Profiling and Microarrays in Ecotoxicology and Ecotoxicogenomics
..... Liu Li-na Duan Chang-qun (77)
- Advance in Heavy Metal Transport Proteins and Their Related Genes in Plant
..... Liu Sheng-chuan Duan Chang-qun (93)

Ecosystem Services, Ecosystem Management

- Review of Study on *Stellera chamaejasme* L. Huang Xin-hui Yu Fu-ke Ma Yong-qing (115)
- Ecological Compensation and Ecosystem Services Function Assessment
..... Wang Shu-jun Liu Jian Wang Ren-qing Wang Yu-tao (127)
- A Review of the Study of Ecological Responses to Artificial Water-recharge of the Lower Reaches of Tarim River, China Yi Liang-peng (141)

Ecological Education in Higher Education

- Progress in the Teaching and Textbook Construction in Ecology Program of Universities: Comparative Studies Duan Chang-qun Chang Xue-xiu He Shu-zhuang (157)

土壤生态学

Soil Ecology

丛枝菌根真菌影响土壤结构的生态机制研究

郭 涛* 邓 胤

(西南大学资源环境学院, 重庆 400716)

Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Inoculation to Soil Structure under Ecological View

Guo Tao * Deng Yin

(College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400716, China)

摘 要 良好的土壤团粒结构是土壤肥力的物质基础, 是作物高产所必需的土壤条件之一, 同时土壤结构对许多地下过程的控制性作用, 在生态系统和全球变化中起着重要的作用。作为土壤中重要的优势种的一类微生物, 丛枝菌根真菌是影响土壤团粒结构形成和稳定的极其重要的因素, 其机制是建立在进入土壤中的碳通量变化及有机质等和碳有关的代谢基础上、在不同的生态学层次进行的。在群落水平上、个体水平上及菌丝水平上都有相应的作用机制, 尤其是菌丝所分泌的球囊霉素相关蛋白已成为目前一个研究热点问题。对丛枝菌根真菌影响土壤结构的生态机制的研究不仅有助于改良土壤结构, 提高土壤质量, 保证我国的粮食安全, 而且有助于进一步阐明丛枝菌根真菌在生态系统中的作用。

关键词 土壤结构; 菌根真菌; 菌丝际; 球囊霉素相关蛋白

Abstract The soil aggregate structure brings higher soil fertility which meets the need of more crop yield and also controls many underground processes which play an important role in ecosystem and global change. As the dominant species in soil microbiology, arbuscular mycorrhizal fungi is critical factor in soil aggregate formation and stability procedure which is based on the change of carbon flux into soil and the effect operating concurrently in an ecological hierarchical levels: plant community, individual root, and the soil mycelium. Among them the glomalin related protein secreted by hyphae received more and

基金项目: 国家自然科学基金项目“丛枝菌根真菌侵染影响土壤结构作用与机制研究”(40701085), 西南大学科研启动基金(SWUB 2006044)资助。

作者简介: 郭涛, 男, 生于1978年, 博士, 副教授; 主要研究方向为植物营养和农业微生物应用。

* 通讯作者: guotaosd@swu.edu.cn

more attentions and became hot point in soil structure research. These studies are useful to improve the soil fertility and quality which can meet the need of food safety in our country and may help us elucidate the role of arbuscular mycorrhizal fungi in nature ecology system.

Key words soil structure; mycorrhizal fungi; hyphalsphere; glomalin related protein

1. 前言

1.1 良好的土壤结构是土壤质量的基础

土壤是人类生存和发展的重要自然资源,是重要的环境要素,是农业生产和自然生态系统的基础,是人类社会生存和发展的基础。在中国历史上由于某些因素引起的土壤质量退化而给我国古代文明和社会发展造成惨痛影响的事例时有发生,中华文明中心的迁移便是一次次的明证(Duan *et al.*, 1998)。而在 21 世纪,我国农业又面临着三大问题:人口数量增加、生活质量提高、耕地资源减少。为了满足人们日益增长的物质消费需求,确保食物安全,缓解我国的耕地压力,必须提高整个土地资源的承载能力。为解决人口、粮食、环境三大矛盾,在目前生物育种技术没有明显突破的条件下,提升土壤肥力,藏粮于地,提高耕地质量成为重要解决之路。因此,2007 年中央一号文件中明确提出“切实提高耕地质量”,而土壤良好的结构是土壤能有效发挥其功能的基础,提高土壤质量和生产力自然而然地归结到如何提高土壤中团聚体的数量和质量上来,因它直接决定了耕地土壤接纳和储蓄水分及营养物质的能力和作物产量(彭新华等, 2004)。土壤肥力是土壤的最基本的特征,良好的土壤团粒结构是土壤肥力的物质基础,是作物高产所必需的土壤条件之一。土壤团聚体是土壤的重要组成部分,在土壤中具有“三大作用”,即保证和协调土壤中的水肥气热、影响土壤中酶的种类和活性、维持和稳定土壤疏松熟化层(王清奎和汪思龙, 2005),其大小、形状和稳定性直接影响土壤中水和空气的关系,决定土壤孔隙的分布,并由此影响土壤的许多属性和作物生长。不同粒级的微团聚体在营养元素的保持、供应及转化能力等方面发挥着不同的作用。因此,在土壤科学研究中,土壤结构的研究关注于土壤团粒结构在农业生产中的作用,在这方面积累了大量的资料(Bronick & Lai, 2005)。

1.2 土壤结构是土壤生态过程的功能基础

20 世纪 90 年代开始,生态学家们开始认识到土壤结构对许多地下过程的控制性作用(Jastrow & Miller, 1991),在生态系统和全球变化中起着重要的作用。目前,科学家关注全球变化的主要问题是温室气体释放的土壤过程、土壤生物区系和有机质在全球 C 循环中参与的程度(Ingram & Freckman, 1998)。土壤可以通过两种方式实现其影响全球变化的功能:第一,通过与其他圈层间的物质交换,影响土壤全球变化。第二,通过全球土被时空的演变,引起土壤全球变化(赵其国, 1994)。土壤结构是土壤在生态系统和全球变化中发挥其功能的物质基础,即所谓的土壤功能区域(functional domains in soil),是指土壤中的特殊位置,主要包括有机资源(落叶层或土壤有机质)、生物(如无脊椎动物或根)或非生物(如冻融交替或干湿交替)的主要调节者、由调节者创造的一些结构(如粪粒、地道或裂缝)以及生活在这些结构当中独立的小型无脊椎动物和微生物群落(Lavelle, 2000)。这些功能区域可由从土壤基质中自然地分离出来的调节者形成的一些结构(孔隙、团聚体、构造物)中加以识别,也是主要的土壤功能过程在特定时空尺度上起作用的场所。诸如有机质的分解作用等过程可能交替地得到增强或抑制,取决于所考虑的时空尺度(梁文举和闻大中, 2001)。

土壤结构是在矿物颗粒和有机物等土壤成分参与下,在干湿冻融交替等自然物理过程作用下

形成不同尺度大小的多孔单元,具有多级层次性 (Díaz *et al.*, 2002),通常用团聚体的稳定性来表征土壤结构 (Six *et al.*, 2000a)。土壤团聚体的形成、特性以及作用功能十分复杂,既受土壤本身物质组成的影响,还受人为活动等因素的影响 (Bronick & Lai, 2005),土壤团聚体的形成及稳定机制受到生物、物理、化学的作用及它们之间协同作用的影响,微生物既是土壤的重要组成部分,又是形成土壤团聚体最活跃的生物因素,在许多陆地生态系统中,丛枝菌根真菌是重要的一类微生物,大部分条件下是作为优势类群存在的 (Smith & Read, 1997),它是影响土壤团粒结构形成和稳定的一种极其重要的因素 (Rillig & Mummey, 2006)。

丛枝菌根 (arbuscular mycorrhiza, AM) 真菌是自然界中分布极其广泛、农业和生态意义十分重大的一类土壤真菌,它能与绝大多数的农作物形成稳定的共生关系,构成植物系统的一个重要组成部分 (Pennisi, 2004; 张美庆等, 1999),对增强植物抗逆性意义重大 (Auge, 2004; 王曙光和林先贵, 2001)。长久以来,人们已经认识到菌根结构具有黏附土壤颗粒的作用,菌根研究者在实验过程中发现被菌根真菌侵染的根系往往黏附更多的土壤颗粒,难于清洗,这便是菌丝所致 (Graham *et al.*, 1982),因而在早期菌根研究中运用黏附土壤的重量来估算外延菌丝的长度,从另一个方面说明了菌丝黏附土壤的潜在作用。

2. 菌根侵染影响土壤结构的机制

2.1 菌根侵染改良土壤结构的作用缘于 AM 真菌共生特点

众所周知,土壤团聚体的形成,必须依赖于土壤中的有机物质,是土壤团聚体中的重要组分,对团聚体在土壤中的“三大作用”具有重要的影响。而 AM 真菌是一类专性活体共生微生物,由于自身不能合成糖类物质,菌根真菌必须依赖宿主植物提供的光合产物维持生长 (Marschner, 1995),Jennings (1995) 认为 AM 真菌的碳几乎全部来自寄主植物,Jongen 等 (1996) 以三叶草为材料测定了菌丝消耗的植物碳,结果表明植物光合作用的 4% ~ 20% 用于内生菌根真菌的消耗。Miller 等 (1995) 报道土壤中内生菌根菌丝密度达到 $0.03 \sim 0.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,根据这个数值,Zhu 和 Miller (2003) 估算出外延菌丝对土壤中有机碳输入的贡献达 $54 \sim 900 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。据估计全球每年有 50 亿吨的碳被菌根真菌所消耗 (Bago *et al.*, 2000),大大增加了土壤中有机物质的输入。然而,不同 AM 真菌由于其结构和成分的不同,在土壤中分解的速度也会不同,最终对土壤结构的作用也会有所差异 (Treseder *et al.*, 2005),而丛枝菌根真菌影响土壤结构的机制是建立在进入土壤中的碳通量及有机质等和碳有关的代谢基础上的。依照生态学研究范畴的分类,菌根可以在不同生态学层次上影响土壤团聚体 (Rillig & Mummey, 2006),在下文的陈述中按照其综述的分类方式,将分别就植物的群落水平、植物个体的根系水平及菌根菌丝本身说明菌根影响土壤结构的作用,在不同层次上菌根的作用机制可能会不同,但需要注意的是在不同层次上的作用不是相互独立的,它们之间存在着内在的关联。

2.2 群落水平的作用

作为一类主要的土壤真菌,菌根真菌最突出的作用就是由于宿主植物与其建立共生体系后,所获得的收益不同,进而整个植物群落的组成会受到影响。研究表明,土壤团聚体的形成会受到不同植物种类的作用,因此植物群落组成的改变进而会作用于土壤结构。菌根真菌的多样性是影响植物群落生产力的重要因素。群落的净初级生产力决定了进入到土壤中的碳通量 (植物凋落物和用于构建根系的糖类物质),最终影响了土壤团聚体。

AM 真菌能改变植物群落的物种组成。Wilson 和 Hartnett (1997) 发现,通过抑制菌根真菌

的感染,不但降低了群落总的地上生物量,也改变了群落中植物的比例。Cavagnaro 等 (2004) 的研究发现,未接种丛枝菌根真菌时,种植在一起的番茄野生体 (76R) 和其突变体 *rmc* (不被菌根真菌侵染) 之间生长差异不显著,而接种后,野生体的生物量显著大于突变体,说明了菌根真菌能够影响植物之间的竞争力,也说明了在自然生态系统条件下,丛枝菌根真菌能够改变群落内的物种组成。而 van der Heijden 等 (1998) 通过实验证实,VA 菌根的多样性是维持植物多样性和生态系统功能的一个主要因子。菌根真菌作为陆生植物最古老的共生者,菌根真菌的类型和数量很可能对植物群落的演替过程有所反映,并且菌根真菌很有可能是这一过程的参与者和推动者,这在 Aikio 等人 (2000) 的研究中得到了验证。地上植被的变化最明显的结果就是植被生产力的变化,植物生产力的提高直接增加了土壤中的团聚体数量 (Bronick & Lai, 2005)。

AM 真菌本身的生长活动还能通过菌根际活动影响其他土壤微生物活性,从而影响土壤团聚结构的形成和稳定过程。AM 真菌在生长过程中会向土壤分泌物质,改变土壤微域环境,刺激土壤细菌、放线菌等微生物的繁殖,造成微生物区系的变化 (Artursson *et al.*, 2005; Rillig *et al.*, 2005),但这种变化所带来的土壤结构变化的研究还十分缺乏。菌根真菌不仅改变了根际淀积物的数量,而且淀积物的成分也有所变化,造成细菌群落成分的改变 (Marschner & Baumann, 2003)。AM 真菌的生长造成土壤孔隙的改变,细菌进行生长代谢的基质、养分、水分和氧气浓度等栖息环境条件的改变,细菌群落和功能的变化等目前还不得而知。大量研究表明微生物群落对土壤团聚体水稳性的影响主要依赖于菌根真菌的作用,然而在这些研究中只关注了微生物群落的被动应答特征,菌根真菌和微生物群落的相互作用应做进一步的研究 (Rillig *et al.*, 2005)。

2.3 植物个体的根系水平

Rillig 和 Mummery (2006) 在他的综述中把根系对土壤结构的影响可分为三个方面:①根系的物理穿透作用;②根际淀积作用;③根的降解作用。而丛枝菌根真菌对根系的作用主要是通过作用于植物的生物量,改变根的性状,如改变冠根比等,对上述几个过程产生影响。

根系缠绕和物理穿透作用:研究表明 AM 真菌接种可改变宿主根系的生长发育。AM 菌根共生侵染可导致不同草本和木本植物根系形态变化 (Schellenbaum *et al.*, 1991),AM 形成导致根系发育的变化,菌根化植物以三级侧根为主,而非菌根植物以二级侧根为主 (刘文科, 2004),根系变细,区域土壤变得紧实,土壤颗粒趋向于根系表面,消除了小团聚体形成的空间限制。

根际淀积:植物的根分泌物 (主要是大分子多糖类物质) 能增加大团聚体的稳定性,这主要是根系分泌物所带来的碳源有助于团聚体的形成,根系把更多的颗粒黏附在一起,使团聚体更加稳定。而作为一个巨大的碳库,接种菌根真菌后能显著影响植物根系的分泌 (Jones *et al.*, 2004),除了已经报道的定量变化,根系分泌物的性质也有所变化。根系分泌物为土壤微生物提供了碳源,也有助于团聚体的形成。

根的分解:植株根系死亡后,被土壤中的微生物所分解的产物是土壤有机质的重要来源之一,根系的降解也有助于团聚体的形成。Hodge 等 (2001) 发表在 *Nature* 上的文章发现,丛枝菌根真菌能够分解植物残体并吸收其中的¹⁵N,供给宿主植物利用,说明了丛枝菌根菌丝具有直接分解有机质的能力,以往的研究低估了菌根真菌在这方面的作用。接种菌根真菌既能改变根系形态,也能改变根系的化学成分,既改变了根系分解的速率又使最终分解产物发生了变化。而在外生菌根的研究中发现,菌丝减缓了凋落物的分解速率,即“Gadgil”效应,这缘于养分和水分的双重作用 (Bending, 2003)。

2.4 菌丝水平的作用机制

菌根菌丝直接参与土壤团聚体的形成和稳定过程是 AM 真菌影响土壤结构的一个重要方面。

如图 1 所示, 大量研究表明菌丝能够参与团聚体的形成和稳定过程 (Smith & Read, 1997)。菌丝将土壤彼此机械地缠绕在一起而形成团聚体, 随着菌丝长度的增加, 土壤的团聚性也相应增强 (Tisdall & Oades, 1982)。Jastrow 等人 (1998) 利用 path analysis 分析得出, 在影响团聚体稳定性的根系、菌丝、微生物量碳、土壤有机碳等诸多因子中, 菌丝具有最重要的直接作用。菌丝的形态特征对土壤团聚体发生的尺度具有重要作用, 不同真菌的菌丝直径、壁厚、分支模式和分隔都有所差异, 即使是同一种真菌, 不同生态型的菌种的外延菌丝的形态差异也很大 (Hart & Reader, 2005), 这种菌丝形态上的多样性是否会造成对土壤团聚体结构形成和稳定过程的多样性, 目前还不得而知。除了菌丝的缠绕网织作用外, 菌丝的代谢周期也是一个重要的影响因素, 土壤中 AM 真菌的菌丝的代谢周期一般只有 5~6 天 (Staddon *et al.*, 2003), 而某些菌丝可在土壤中存在更长的时间, 碳标记试验表明 32 天后“信使”菌丝仍存在于土壤中 (Olsson & Johnson, 2005), 植物死亡后这些菌丝继续保存在土壤中, 起着稳定土壤团聚体的作用。冯固等 (2001) 试验观察到菌根菌丝对粒径为 2~5 mm 和 1~2 mm 的大团聚体的贡献达 100%, 显示了菌根菌丝在土壤大团聚体形成中所起的重要作用。大多数对小团聚体的研究关注于有机质颗粒的研究, 忽视了菌根对这一过程的作用 (Six *et al.*, 2002), 而菌根菌丝对小团聚体的作用大于其对大团聚体的作用 (Rillig & Mummey, 2006), 依据土壤结构分级理论 (Six *et al.*, 2000b), 存在于大团聚体结构内的小团聚体势必会影响大团聚体的形成和稳定, 而菌根侵染后是否产生影响, 产生怎样的影响, 值得进一步的研究。

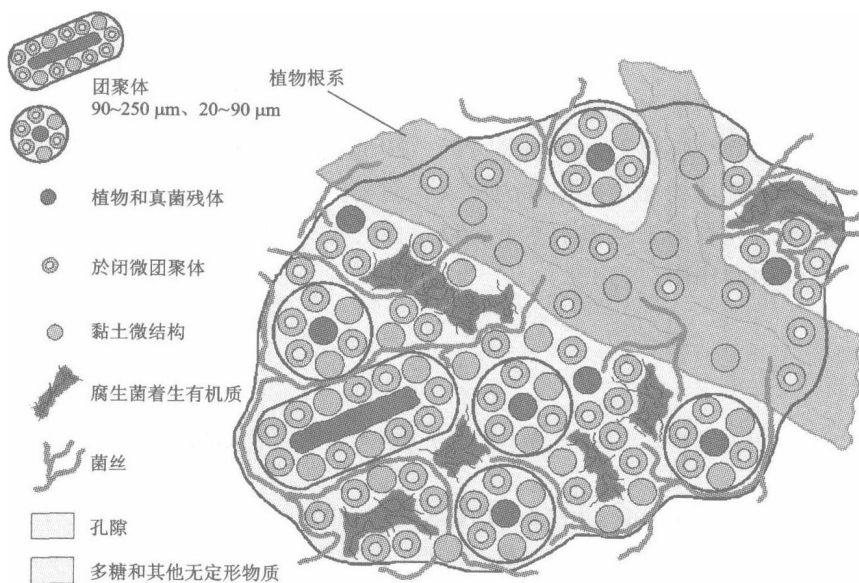


图 1 菌丝对不同尺度土壤团聚体形成和稳定影响示意图 (Rillig & Mummey, 2006)

Fig. 1 Overview of various mechanisms that are hyphal mediated and influence the formation or stabilization of soil at macroaggregate and microaggregate scales

球囊霉素相关蛋白 (GRSP) 作为一种糖蛋白, 由于其特殊的生物学特性和理化性质, 对土壤团聚体的贡献是非常重要的。1996 年, Wright 与 Upadhyaya 在 121 °C 下用 20 mmol · L⁻¹ 的柠檬酸钠提取了一种含量丰富、不同寻常的蛋白质, 初步认为这种蛋白是由 AM 真菌产生的, 进一步的研究发现只有球囊霉属的真菌能分泌此类蛋白, 所以将其称为球囊霉素 (glomalin) (Wright & Upadhyaya, 1996), 其主要由两部分组成: 蛋白质和糖类, 并含有丰富的碳, 它广泛存在于各种

系列的土壤中, 含量达每克土壤中含几毫克 (Wright & Upadhyaya, 1998), 并在土壤中相对稳定 (Rillig *et al.*, 2001), 且还可促进土壤团聚体的形成。但最近的研究结果显示这种糖蛋白是非特异性的, 因此又称为球囊霉素相关蛋白 (glomalin related soil protein, GRSP)。GRSP 由于与增进土壤团聚体的水稳性有关而见著于相关报道 (Wright & Upadhyaya, 1998; Rillig, 2004), 但它影响土壤团聚体的作用机制仍不清楚, 有人认为球囊霉素是一种水溶性的胶联物质, 但缺乏直接的生化证据。最近的研究表明, 80% 的 GRSP 是吸附在菌丝表面 (Driver *et al.*, 2005), 而不是分泌释放到土壤, 因而 GRSP 对土壤结构的胶联作用有可能是建立在菌丝结构基础上的。GRSP 在土壤环境中周转速率较慢,¹⁴C 标记实验表明 GRSP 在土壤中存在可达 6~42 年之久 (Rillig *et al.*, 2001), 季节变化幅度小 (Lutgen *et al.*, 2003), 与菌丝相比在形成和稳定土壤团聚体方面具有较大的优势。目前还不清楚菌根真菌为什么分泌 GRSP, 但已有研究证实 GRSP 的分泌受真菌本身生理状况的控制 (Driver *et al.*, 2005), 最近的研究表明, 分泌 GRSP 主要源于丛枝菌根真菌自身某些生理作用的原因, 而对土壤团聚体的稳定作用是其次生作用 (Sonia & Rillig, 2007), 运用分子生物学技术对 GRSP 的功能基因进行定性和量化研究有助于阐明其功能。

3. 小结与展望

迄今为止, 国内外关于菌根侵染影响土壤结构的研究还较少 (Rillig & Mummey, 2006), 对这个问题的研究不仅有助于改良土壤结构, 提高土壤质量, 保证我国的粮食安全, 而且有助于进一步阐明 AM 真菌在生态系统中的作用。自从 Frank (1885) 首次提出菌根概念以来, 菌根和菌根真菌的研究已经经历了一个多世纪的时间。早期的研究主要集中于菌根的生理、菌根真菌的纯培养特征及菌根真菌在养分吸收上的作用等方面。20 世纪 80 年代以来, 随着先进科技手段的应用以及研究者对生态系统结构和功能理解的深入, 菌根真菌的研究进入飞速发展的阶段, 菌根对土壤结构作用机制的研究有助于认识生态系统稳定性的维持机制等问题, 在更大尺度上理解菌根真菌在全球物质循环中的作用。

参考文献

- 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: 99-102.
- 梁文举, 闻大中. 土壤生物及其对土壤生态学发展的影响 [J]. 应用生态学报, 2001, 12: 137-140.
- 刘文科. 丛枝菌根真菌的土壤生态适应性及其功能差异研究 [M]. 博士学位论文. 中国农业大学, 2004.
- 彭新华, 张斌, 赵其国. 土壤有机碳库与土壤结构稳定性关系的研究进展 [J]. 土壤学报, 2004, 41 (4): 618-622.
- 王清奎, 汪思龙. 土壤团聚体形成与稳定机制及影响因素 [J]. 土壤通报, 2005, 36 (3): 415-421.
- 王曙光, 林先贵. 丛枝菌根 (AM) 与植物的抗逆性 [J]. 生态学杂志, 2001, 20 (3): 27-30.
- 张美庆, 王幼珊, 邢礼军. 环境因子和 AM 真菌分布的关系 [J]. 菌物系统, 1999, 18 (1): 25-29.
- 赵其国. 土壤圈及其在全球变化中的作用 [J]. 土壤, 1994, 26 (1): 4-7.
- AIKIO S, VARE H, STROMMER R. Soil microbial activity and biomass in the primary succession of dryheat forest [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32: 1091-1100.
- ARTURSSON V, FINLAY R D, JANSSON J K. Combined bromodeoxyuridine immunocapture and terminal-restriction fragment length polymorphism analysis highlights differences in the active soil bacterial metagenome due to *Glomus mosseae*

- inoculation or plant species [J]. *Environmental Microbiology*, 2005, 7: 1952-1966.
- AUGE R M. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations [J]. *Canadian Journal of Soil Science*, 2004, 84 (4): 373-381.
- BAGO B, PFEFFER P E, YAIR S H. Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas [J]. *Plant Physiology*, 2000, 124: 949-957.
- BENDING G D. Litter decomposition, ectomycorrhizal roots and the 'Gadgil' effect [J]. *New Phytologist*, 2003, 158: 228-229.
- BRONICK C J, LAI R. Soil structure and management: a review [J]. *Geoderma*, 2005, 124: 3-22.
- CAVAGNARO T R, SMITH F A, SMITH S. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and a mycorrhiza-defective mutant tomato: does a noninfective fungus alter the ability of an infective fungus to colonise the roots—and vice versa? [J]. *New Phytologist*, 2004, 164: 485-491.
- DIÁZ-ZORITA M, PERFECT E, GROVE J H. Disruptive methods for assessing soil structure [J]. *Soil and Tillage Research*, 2002, 64: 3-22.
- DRIVER J D, HOLBEN W E, RILLIG M C. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37: 101-106.
- DUAN C Q, GAN X C, WANG J, CHIEN P K. Human factors influencing the environment and the relocation of civilization centers in ancient China [J]. *AMBIO: Journal of Human Environment*, 1998, 27: 572-576.
- CRAHAM J H, LINDERMAN R G, MENGE. Development of external hyphae by different isolates of mycorrhizal *Glomus* spp. in relation to root colonization and growth of Troyer citrange [J]. *New Phytologist*, 1982, 91: 183-189.
- HART M M, READER R J. The role of the external mycelium in early colonization for three arbuscular mycorrhizal fungal species with different colonization strategies [J]. *Pedobiologia*, 2005, 49: 269-279.
- HODGE A, CAMPBELL C, FITTER A H. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquisition nitrogen directly from organic material. *Nature*, 2001, 413: 297-299.
- INGRAM J, FRECKMAN D W. Soil biota and global change preface [J]. *Global Change Biology*, 1998, 4: 699-701.
- JASTROW J D, MILLER R M. Methods for assessing the effects of biota on soil structure [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1991, 34: 279-303.
- JASTROW J D, MILLER R M, LUSSENHOP J. Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregates stabilization in restored prairie [J]. *Soil Biology Biochemistry*, 1998, 30 (7): 905-916.
- JENNINGS D H. *The Physiology of Fungal Nutrition* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- JONES D L, HODGE A, KUZYAKOV Y. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition [J]. *New Phytologist*, 2004, 163: 459-480.
- JONGEN M P, FAY H, JONES M B. Effects of elevated carbon dioxide and arbuscular mycorrhizal infection on *Trifolium repens* [J]. *New Phytologist*, 1996, 132: 413-423.
- LAVELLE P. Ecological challenges for soil science [J]. *Soil Science*, 2000, 165: 73-86.
- LUTGEN E R, MUIR-CLAIRMONT D, GRAHAM J, RILLIG M C. Seasonality of arbuscular mycorrhizal hyphae and glomalin in a western Montana grassland [J]. *Plant Soil*, 2003, 257: 71-83.
- MARSCHNER H. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. (2nd edition) [M]. San Diego: Academic Press, 1995.
- MARSCHNER P, BAUMANN K. Changes in bacterial community structure induced by mycorrhizal colonisation in split-root maize [J]. *Plant and Soil*, 2003, 251: 279-289.
- MILLER R M, MILLER S P, JASTROW J D, RIVETTA C B. External hyphal production of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tall grass prairie communities [J]. *Oecologia*, 1995, 103: 17-23.
- OLSSON P A, JOHNSON N C. Tracking carbon from the atmosphere to the rhizosphere [J]. *Ecology Letters*, 2005, 8: 1264-1270.
- PENNISI E. The secret life of fungi [J]. *Science*, 2004, 304 (11): 1620.

- RILLIG M, MUMMERY D. Mycorrhizas and soil structure [J]. *New Phytologist*, 2006, 171: 41-53.
- RILLIG M C. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes [J]. *Ecology Letters*, 2004, 7: 740-754.
- RILLIG M C, LUTGEN E R, RAMSEY P W, KLIRONOMOS J N, GANNON J E. Microbiota accompanying different arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence soil aggregation [J]. *Pedobiologia*, 2005, 49: 251-259.
- RILLIG M C, WRIGHT S F, NICHOLS K A, SCHMIDT W F, TORN M S. Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils [J]. *Plant Soil*, 2001, 233: 167-177.
- SCHELLENBAUM L, BERTA G, RAVOLANIRINA F, TISSERENT B, GIANINAZZI S, FITTER A H. Influence of endomycorrhizal infection on root morphology in a micropropagated woody plant species (*Vitis vinifera* L.) [J]. *Annals of Botany*, 1991, 68: 135-141.
- SIX J, FELLER C, DENEK K, OGLE S M, de MORAES J C, ALBRECHT A. Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils—Effects of no-tillage [J]. *Agronomie*, 2002, 22: 755-775.
- SIX J, PAUSTAIN K, ELLIOT E T. Soil structure and organic matter: I. Distribution of aggregate size classes and aggregate associated carbon [J]. *Soil Science Society American Journal*, 2000a, 64: 681-689.
- SIX J, PAUSTAIN K, ELLIOT E T. Soil structure and soil organic matter: II. A normalized stability index and the effect of mineralogy [J]. *Soil Science Society American Journal*, 2000b, 64: 1042-1049.
- SMITH S E, READ D J. *Mycorrhizal Symbiosis* [M]. London: Academic Press, 1997.
- SONIA P, RILLIG M C. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress, and a new hypothesis for its function [J]. *Pedobiologia*, 2007, 51: 123-130.
- STADDON P L, RAMSEY C B, OSTLE N, INESON P, FITTER A H. Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ^{14}C [J]. *Science*, 2003, 300: 1138-1140.
- TISDALL J M, OADES J M. Organic matter and water-stable aggregates in soils [J]. *Journal of Soil Science*, 1982, 33: 141-163.
- TRESEDER K K, ALLEN M F, RUESS R W, PREGITZER K S, HENDRICK R L. Lifespans of fungal rhizomorphs under nitrogen fertilization in a pinyon-juniper woodland [J]. *Plant and Soil*, 2005, 270: 249-255.
- van der HEIJDEN M. G, KLIRONOMOS J N, URSIC M, MOUTOGLIS P, STREITWOLFNGEL R, BOLLER T, WIEMKEN A, SANDERS I R. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity [J]. *Nature*, 1998, 396: 69-72.
- WILSON G W T, HARTNETT C. Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tall grass prairie microcosms [J]. *American Journal of Botany*, 1997, 84: 478-482.
- WRIGHT S F, UPADHYAYA A. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Soil Science*, 1996, 161: 575-586.
- WRIGHT S F, 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: 97-107.
- ZHU Y G, MILLER R M. Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil-plant systems [J]. *Trends in Plant Science*, 2003, 8: 407-409.