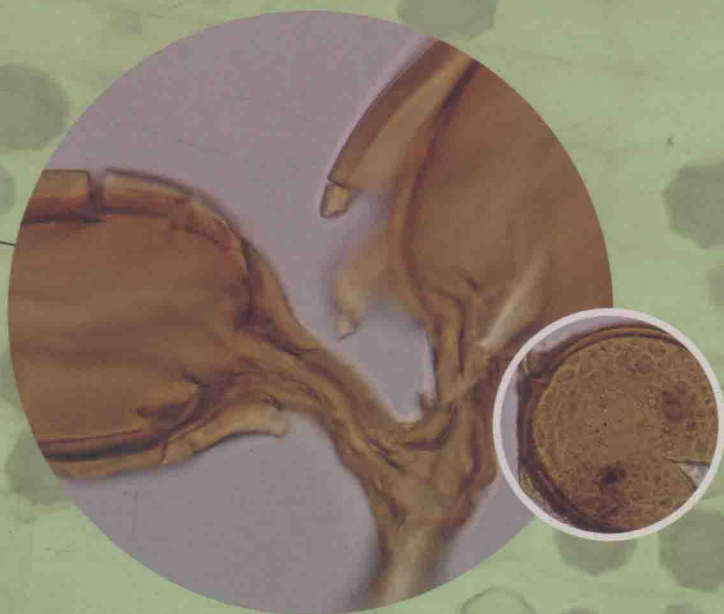


丛枝菌根调控 喀斯特植物生态适应性研究

Ecological Adaptability of Karst
Plants Regulated by Arbuscular Mycorrhizae

何跃军 / 著



科学出版社

丛枝菌根调控喀斯特植物 生态适应性研究

Ecological Adaptability of Karst Plants
Regulated by Arbuscular Mycorrhizae

何跃军 著

贵州师范学院内部使用

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书是喀斯特植物与土壤微生物相互关系的基础理论研究著作。喀斯特地貌在我国南方广泛分布,喀斯特生境中土壤微生物如何与适生植物发生作用并维持植物生长是值得关注的理论问题。菌根在促进植物生长与生理适应性方面具有重要调控功能。本书以丛枝菌根为切入点,系统性研究了喀斯特生境土壤中丛枝菌根真菌组成、分布及多样性,并通过接种丛枝菌根真菌,从植物生长促进、生物量积累、光合生理、物质代谢、水分适应、养分利用、枯落物分解等方面研究了适生植物生长及生理适应性,解析了丛枝菌根对喀斯特植物的生态适应性维持机理。

本书填补了喀斯特植物菌根生态学研究著作方面的空白,可供生态学、林学、水土保持与荒漠化防治等相关学科的科技工作者和管理者参考。

图书在版编目(CIP)数据

丛枝菌根调控喀斯特植物生态适应性研究 / 何跃军著. — 北京: 科学出版社, 2019.8

ISBN 978-7-03-062036-1

I. ①丛… II. ①何… III. ①丛枝菌属-菌根菌-调控-植物生态学-研究-喀斯特地区 IV. ①Q949.329 ②Q948.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2019) 第 164947 号

责任编辑: 张 展 孟 锐 / 责任校对: 彭 映

责任印制: 罗 科 / 封面设计: 墨创文化

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

成都锦瑞印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2019年8月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2019年8月第一次印刷 印张: 13 1/2

字数: 310 000

定价: 89.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

序 一

植物与环境之间的适应性是生态学者长期关注并致力研究的基本问题。喀斯特生态系统在我国南方广泛分布,受到自然和人为因素的干扰,喀斯特地区往往形成植被覆盖率低、水土流失严重、岩石裸露率高的次生植被。自 20 世纪 80 年代开始,许多学者对我国南方喀斯特地区的生态学研究工作主要集中在植被分布、群落结构、物种组成方面;2000 年后,研究者更多地关注喀斯特退化区域适生植物与生境适应性方面的基础理论和应用研究,集中在植被演替恢复过程与机理、恢复植被的物种配置与恢复技术等方面。然而无论如何,喀斯特生态恢复的核心问题是要认识清楚适生植物是采取何种对策调控适应于喀斯特生境条件的,这是研究一切喀斯特生态修复的关键理论与应用技术难点。喀斯特植物在水土流失严重、岩石裸露率高、土被不连续、土壤富钙偏碱性、地表水亏缺的生境下仍然维持了较高的物种多样性,这些植物是如何适应喀斯特严酷生境的问题引起许多研究者的兴趣。《丛枝菌根调控喀斯特植物生态适应性研究》一书的出版顺应了喀斯特生态恢复治理的理论与实践需求,值得祝贺!

《丛枝菌根调控喀斯特植物生态适应性研究》一书从喀斯特土壤微生物丛枝菌根真菌与宿主植物共生关系入手,对适生植物的菌根调控适应性开展了系统性研究,特色鲜明,主要体现在:首先,研究具理论性与应用性,既开展了 AM 资源调查、分离,也分析了菌根真菌多样性与植被演替功能关系,还筛选、评价、研究了优良菌株的耐旱性。其次,研究既有宽度,也有深度,以植物-土壤-微生物作为连续体开展工作,既研究了植物的生长和生理性状,也探讨了土壤及作为岩石主要成分的碳酸钙营养转化和利用;既辨析了单一物种的菌根调控适应,还探讨了地下菌丝网对不同物种的营养平衡分配策略,并涉及喀斯特本地物种与外来入侵物种养分竞争的菌根调控机理。最后,研究方法具创新性和独特性,研究中除了常规实验技术手段外,还采用了高通量分子测序技术进行菌种鉴定,并利用同位素示踪技术结合分室技术和分根技术构建实验装置,创新性地解决了菌根菌丝体调控植物营养生长分配的难题。这些研究成果为认识喀斯特适生植物的生长适应性、生物多样性维持、土壤形成与营养转化,以及将菌根生物技术应用用于喀斯特植被恢复奠定了理论基础。

该著作紧密围绕喀斯特生境条件和植物适应性的菌根调控机理开展研究,取得了丰富的成果,填补了喀斯特植物菌根生态学研究著作方面的空白,对我国南方喀斯特地区采用菌根生物技术进行生态恢复以及林业生产上菌根化育苗造林具有较高的应用参考价值。

为此,在该书出版之际,我欣然作序,以为祝贺!

钟章基

2017年10月12日

序 二

喀斯特地貌在我国南方广泛分布。受到人类社会经济活动的影响,喀斯特地区土壤严重侵蚀,基岩大面积裸露,植被自然生产力低下,在水平和垂直方向上均呈现出资源分布的高度异质性。喀斯特生境虽然土层薄、干旱、矿质养分总量不足,但仍然生长着较多的植物,维持着较高的植物物种多样性,显示出在喀斯特地质演化过程中,植物也发生着进化适应。其中,菌根真菌在促进植物生长、土壤营养转化,提高植物养分利用及种间资源竞争调节等方面具有重要的生态适应意义。

该书以喀斯特生态系统为研究背景,以适生植物为研究对象,以丛枝菌根为切入点,较系统地研究了喀斯特地区丛枝菌根真菌资源的分布,辨析了丛枝菌根真菌多样性与植被演替之间的功能关系,并通过高通量测序和形态分析,鉴定了一批丛枝菌根真菌菌种资源;采用室内模拟控制实验和大田育苗实验接种菌根真菌,从植株促生效应、光合生理、物质代谢、渗透调节、养分利用和元素迁移等方面,深入探索了适生植物的菌根调控功能。此外,还构建了隔室装置,并结合同位素示踪技术,研究了外来入侵植物与本地植物之间的养分竞争、菌根菌丝网对同种和异种植物的营养分配的物种共存机制,以及菌根调控土壤稳定性碳储存与碳转化等。该书从多维度揭示了喀斯特适生植物与丛枝菌根真菌之间的共生适应机理,在理论和方法上均具有鲜明的特色。

菌根调控喀斯特适生植物生长的维持机制是值得深入研究的方向。跃军博士长期致力于该研究方向,从该书可见他的创新性探索。故乐为之序。

董鸣

2017年11月24日于闲林

前 言

菌根是真菌与植物根系形成的共生体,通过根系外延菌丝交换土壤养分和植物碳水化合物实现共生。自 Frank 于 1885 年提出菌根概念以来已有 130 多年的历史。丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)是陆地生态系统中最为重要的菌根类型,在宿主植物抗旱性和养分吸收方面具有重要的功能。我国自 20 世纪 70 年代开始对 AM 进行研究,并在 AM 真菌资源多样性、菌根生理及生长效应、菌剂生产应用等方面开展了大量工作,对我国农林生产产生了重要影响,尤其为退化生态系统的修复和治理提供了新的技术途径。

喀斯特地貌在全球范围的分布面积为 2200 万 km^2 ,我国是世界上喀斯特分布面积最大的国家,达 130 万 km^2 ,约占国土面积的七分之一,主要分布在我国南方的贵州、广西、重庆、云南等区域。喀斯特主要是由石灰岩、白云岩和含有其他杂质的碳酸盐岩发育形成的具有特殊物质、能量、结构和功能的生态系统,其生境表现出土被不连续、土层瘠薄、土壤富钙缺水、岩石裸露率高的异质性特征,因此,喀斯特植被一旦被破坏就难以恢复。当前自然的喀斯特植被多为一些受到干扰后形成的次生林,这些次生植被维持了较高的植物物种多样性,表明喀斯特生境中的适生植物与其生境具有高度的适应性,这种适应性可能与喀斯特生境资源尤其是土壤中的微生物有较大的关系。虽然国内外有关 AM 与植物的功能关系研究已有不少报道,但是这些研究很少关注 AM 与喀斯特适生植物共生适应过程与机理。十余年来,在国家自然科学基金项目、贵州省科技计划项目、贵州省林业厅项目和贵州省教育厅科研项目等的资助下,课题组以喀斯特生态系统中的适生植物和 AM 真菌作为研究对象,通过野外调查取样,以真菌形态学为依据,并结合高通量测序技术,从喀斯特典型区域分离鉴定 AM 真菌资源,并研究了 AM 真菌多样性及其分布特征;采用实验种群生态学原理和方法,室内控制实验并结合同位素示踪技术,开展了喀斯特适生植物接种 AM 真菌后的植物生长性状、光合生理、养分利用、渗透调节、物质代谢、营养分配、元素迁移等方面的研究,解析了 AM 真菌与喀斯特适生植物之间的共生调节机理,形成了喀斯特适生植物菌根共生适应的理论体系。

本书共为十章,以丛枝菌根真菌与喀斯特适生植物的共生适应性为主线开展实验研究。第 1 章主要介绍丛枝菌根和喀斯特的概念,以及喀斯特生态系统中的菌根生态学研究进展;第 2 章主要从丛枝菌根真菌孢子形态和分子生物学技术方面讲述喀斯特自然植被演替过程中的丛枝菌根真菌资源及其分布;第 3 章主要论述接种丛枝菌根后适生植物在生物量促进、根系构型、生长效应方面的研究;第 4 章主要论述接种丛枝菌根的适生植物叶绿素、光合速率、蒸腾效应、气孔导度等方面的研究;第 5 章主要论述丛枝菌根对适生植物的可溶性糖、蛋白质、丙二醛、脯氨酸等方面的渗透调节功能;第 6 章主要论述水分胁迫条件下适生植物接种丛枝菌根真菌后在形态和生理方面的适应性调节机制;第 7 章主要论

述丛枝菌根真菌接种后植物的营养利用和土壤枯落物养分转化方面的研究;第8章主要论述接种丛枝菌根真菌的入侵物种和本地物种之间的养分竞争适应性调节机制;第9章主要讲述不同喀斯特植物物种个体在丛枝菌根菌丝网的调控作用下养分的转移分配功能;第10章主要论述施加外源碳酸钙和丛枝菌根菌丝体对樟树幼苗及土壤养分的影响及元素转移方面的功能机制。

本书紧跟国际研究前沿,以喀斯特生态系统作为环境背景,以喀斯特适生植物和AM真菌为研究对象,从喀斯特中观层次的植被-土壤生境的菌根真菌资源筛选、群落个体养分的菌根调节、菌根植物生理生态适应性方面开展系统性研究,旨在填补喀斯特植物菌根生态学研究著作方面的空白,并期望能为喀斯特退化植被的修复提供理论依据和应用参考,希望能为从事植物菌根生态学研究的工作者提供有益借鉴和帮助。鉴于作者能力和水平有限,书中难免存在缺点和不足,敬请广大读者批评指正。

本书出版经费由“贵州省生态学一流学科建设(GNYL(2017)007)”和“贵州省生态学重点学科建设(黔学位合字ZDXK(2016)7号)”项目资助,在此向贵州省教育厅、贵州省学位办表示衷心感谢!此外,本书的研究成果获得国家自然科学基金(31360106, 31660156, 31000204)、贵州省科技计划项目(黔科合(2016)支撑2805号,黔科合NY(2014)3029)、贵州省优秀青年科技人才专项(黔科合人字第2013-10)、贵州省林业厅科研项目(2008-05)、贵州省教育厅项目(黔教科2008-005)等科研项目的资助以及贵州省专业综合改革项目(SJZZ201401)的支持。借本书出版之际,向国家自然科学基金委员会、贵州省科技厅、贵州省教育厅、贵州省林业厅、贵州大学、西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室等相关单位对本研究提供的经费资助和平台支持表示衷心感谢!此外,还对贵州省农科院高秀兵副研究员对菌根菌种资源鉴定提供的帮助表示感谢!对西南大学曾波教授、陶建平教授及刘锦春副教授,台州学院杜照奎副教授,绵阳师范学院冉琼副教授在实验中提供的帮助表示感谢!衷心感谢我的两位导师——钟章成先生和董鸣先生欣然为本书作序,以及在我的科研事业中给予的极大支持、鼓励和帮助!向贵州大学的丁贵杰教授、刘济明教授、喻理飞教授等领导和同事对本项工作的支持和关注表示衷心感谢!本书的成果还凝聚了多年来我所指导的研究生的辛勤付出,他们是吴长榜、徐德静、王鹏鹏、吴春玉、谢佩耘、杨应、司建朋、何敏红、林艳、韩勛、方正圆、徐鑫洋等,在此一并致谢!同时,向科学出版社的编辑为本书的出版付出的辛勤劳动表示谢意!

目 录

第 1 章 绪论	1
1.1 丛枝菌根的概念	1
1.2 丛枝菌根结构及植物菌根共生原理	2
1.3 丛枝菌根对土壤无机养分和有机养分利用	3
1.4 菌根菌丝网对植物群落营养平衡调节	4
1.5 丛枝菌根与宿主植物养分动力学机制	5
1.6 喀斯特生境特征及植物适应性	6
1.7 喀斯特生态系统中的菌根生态学研究	7
1.8 小结	7
第 2 章 喀斯特植被演替过程中丛枝菌根真菌多样性	9
2.1 基于形态分类的喀斯特土壤丛枝菌根真菌组成	9
2.2 基于形态鉴定的丛枝菌根真菌多样性及其分布特征	37
2.3 基于高通量测序的喀斯特土壤丛枝菌根真菌组成	41
2.4 基于高通量测序的丛枝菌根真菌多样性与生境因子的关系	44
第 3 章 丛枝菌根真菌对喀斯特适生植物的生长效应	50
3.1 构树幼苗对接种不同丛枝菌根真菌的生长响应	50
3.2 接种丛枝菌根菌剂对盆栽和大田苗木根系性状和生物量分配的影响	55
3.3 接种丛枝菌根菌剂对大田樟树幼苗生长效应及抗病性的影响	60
第 4 章 丛枝菌根对喀斯特适生植物光合生理调节	66
4.1 喀斯特土壤中光皮树接种丛枝菌根菌剂的光合生理响应	66
4.2 构树幼苗接种不同丛枝菌根真菌的光合特征	71
第 5 章 丛枝菌根真菌对喀斯特适生植物物质代谢调节	78
5.1 丛枝菌根真菌对喀斯特先锋种群鬼针草的物质代谢效应	78
5.2 丛枝菌根真菌对构树幼苗物质代谢效应的影响	84
第 6 章 丛枝菌根调控喀斯特适生植物水分生理适应性	92
6.1 水分胁迫对丛枝菌根幼苗香樟根系形态特征的影响	92
6.2 喀斯特土壤上香樟幼苗接种不同丛枝菌根真菌后的耐旱性效应	99
第 7 章 丛枝菌根调控适生植物营养利用与土壤养分转化	107
7.1 接种不同丛枝菌根真菌对构树幼苗氮、磷吸收的影响	107
7.2 丛枝菌根真菌对喀斯特土壤枯落物分解及养分转移	114

第 8 章 丛枝菌根对外来物种的入侵调节.....	121
8.1 不同种植模式下丛枝菌根真菌对紫茎泽兰和黄花蒿竞争的影响.....	121
8.2 丛枝菌根真菌对紫茎泽兰生长及氮磷营养的影响.....	127
第 9 章 丛枝菌根菌丝网对适生植物种间营养调节.....	133
9.1 丛枝菌根网络对不同喀斯特适生植物生长及氮摄取的影响.....	133
9.2 丛枝菌根网对三种喀斯特植物氮、磷及其化学计量比的影响.....	141
第 10 章 外源碳酸钙和丛枝菌根对植物-土壤体系的交互影响.....	150
10.1 施加外源性碳酸钙和丛枝菌根菌丝体对樟树幼苗生长性状的影响.....	150
10.2 施加外源性碳酸钙和丛枝菌根菌丝体对樟树幼苗养分的影响.....	158
10.3 施加外源碳酸钙和丛枝菌根菌丝体对土壤养分的影响.....	165
10.4 外源碳酸钙和丛枝菌根菌丝体对植物-土壤养分性状的双因素方差分析.....	177
10.5 讨论.....	183
参考文献.....	186
附图一 实验菌剂培养及植物根系菌根侵染显微结构.....	203
附图二 丛枝菌根对植物生长影响及养分利用的控制性实验.....	205
附图三 大田菌根化育苗实验.....	206

第1章 绪 论

1.1 丛枝菌根的概念

自 Frank 于 1885 年提出菌根概念以来已有 130 多年的历史,他发现植物根系与土壤中的某一类真菌具有互利共生现象(synbiomy),并将这种真菌与植物根系形成的共生体称为菌根(mycorrhiza),这类土壤真菌则称为菌根真菌。Harley 等(1989)以真菌与植物形成的共生体系的特征作为依据,将菌根划分为 7 种类型,即丛枝菌根(arbuscular mycorrhizas)、外生菌根(ecto mycorrhiza)、内外生菌根(ectoendo mycorrhiza)、浆果鹃类菌根(arbutoid mycorrhiza)、水晶兰类菌根(monotropoid mycorrhizas)、欧石楠类菌根(ericoid mycorrhiza)及兰科菌根(orchid mycorrhiza)。最常见的是丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)和外生菌根(ecto mycorrhiza, EM)两种类型。

丛枝菌根起源于 3.5 亿~4.6 亿年前(Simon et al., 1993; Pirozynski and Malloch, 1975),与陆生植物几乎同时出现,是世界上分布最广泛的菌根类型之一,能够与世界上 80%的维管束植物形成互利共生关系(Augé, 2001)。除十字花科、灯芯草科等少数几个科的植物不能或不易形成丛枝菌根外(李晓林和冯固, 2001; Smith et al., 1997),多数单子叶植物和双子叶植物都能形成丛枝菌根(王发园等, 2004)。据估计,全球范围内 AM 真菌的种类至少应有 1250 种(Morton et al., 2001)。根据最新分类,丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)属球囊霉门(glomeromycota),目前下设 1 纲、4 目、13 科和 19 属,约 214 种(刘润进等, 2009)。王幼珊等(2012)统计数据表明,我国现已发现的丛枝菌根真菌有 10 属 131 种,其中无梗囊霉属(*Acaulospora*)28 种,原囊霉属(*Archaeospora*)3 种,多样孢囊霉属(*Diversispora*)1 种,内养囊霉属(*Entrophospora*)4 种,和平囊霉属(*Pacispora*)5 种,巨孢囊霉属(*Gigaspora*)6 种,球囊霉属(*Glomus*)64 种,盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)17 种,内生囊霉属(*Intraspora*)1 种,类球囊霉属(*Paraglomus*)2 种,最常见的是球囊霉属。丛枝菌根几乎存在于所有的生态系统中,目前已分离出 105 种的 *Glomus* 属,约占球囊菌门总数的 50%,几乎在所有生态系统中均有分布(刘润进等, 2009)。AM 真菌侵染植物根系后形成附着泡和侵入点,随后在根系内进一步形成胞间菌丝和胞内菌丝,一部分菌丝与根外形成的庞大菌丝网络相连,另一部分菌丝可以在根细胞内形成泡囊(vesicles)和二分叉状丛枝(arbuscular)等特殊变态结构(图 1-1),这些独特结构与丛枝菌根的生理和生态功能密切相关(田蜜等, 2013)。

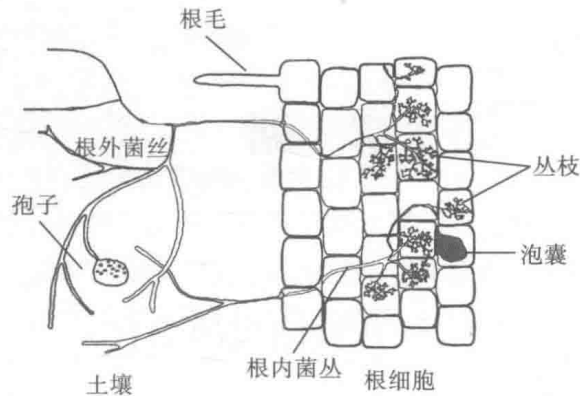


图 1-1 丛枝菌根结构示意图(李晓林和冯固, 2001)

菌根真菌帮助宿主植物吸收所需的矿质元素,而宿主植物可以为菌根真菌提供生长所需的碳水化合物,两者之间形成了互惠共生关系,在陆地生态系统中发挥着重要作用(Bonfante and Genre, 2010; Parniske, 2008)。AM 真菌与植物是一种典型的互利共生(mutualism)关系,真菌从植物获取 C 并交换土壤中的 N、P 等养分供宿主植物利用,这在维持植物生长方面具有较大的促进效益(Newsham et al., 1995),Hodge 等(2010)认为这可能是共生体进化的基础。化石记载了 AM 真菌的球囊霉属是泥盆纪时期的共生体(Remy, 1994),研究者发现奥陶纪时期的球囊霉属孢子(Redecker et al., 2000),因此可以推断 AM 真菌与陆生植物起源于同一时代。若地球上的第一个陆生植物具有根状茎(rhizomes)和假根(rhizoids),但是没有根系,对这株植物来说,如何获取很少量的 P 或其他养分成为其生长的主要问题。化石证据显示,早期的植物均有明显的真菌结构,类似于现代的“海芋型”(arum-type)植物的根状茎,若这种根状茎表现出与现代植物一样的功能,则在进化上具有极其重要的意义(Hodge et al., 2010)。

1.2 丛枝菌根结构及植物菌根共生原理

丛枝菌根(AM)的典型特征是真菌的菌丝可穿透植物根的表皮进入根的皮肤细胞间或细胞内,在皮层细胞内菌丝经连续的双叉分支成为丛枝状结构,这种丛枝状结构是鉴别此类菌根真菌的形态学依据。AM 真菌对植物营养代谢具有重要的影响,AM 菌根功能的发挥往往改善了宿主植物对营养的利用状况,有关 AM 真菌与植物营养利用方面的研究是目前研究的一个重点,也是一个热点问题。丛枝菌根促进植物生长的共生原理主要表现在:①扩大根系的吸收范围。AM 真菌与宿主植物建立共生关系后,外延菌丝在土壤中增殖生长,扩展了根系的吸收范围(Li et al., 1997)。有研究指出,菌根外延菌丝可将吸收范围扩大 60 倍,根外菌丝体伸长达 117mm 远的距离(Li et al., 1991)。由于丛枝菌根真菌的菌丝无横隔,磷可随原生质环流向根内运输,不仅运输阻力小,而且运输速度快,大约为 20mm/h,为根内磷运输速率的 10 倍(Smith et al., 2008),从而大大提高了植株对 P 等养分的利用并促进了植物生长和生理代谢。②机械屏障作用。许多研究发现,

菌根的形成能够减少和抑制由土壤中的植物病原菌所造成的损害(Hooker et al., 1994)。AM 真菌在宿主植物根际数量的增加,对外来微生物起到了一定的机械屏障作用,降低了病原菌的危害。菌根真菌分泌一些次生代谢物质,对一些土壤微生物产生拮抗作用(Barea et al., 1997),从而提高了植物的抗病性和抗逆境的能力。③改善根际微环境。丛枝菌根真菌能影响土壤中的其他微生物,或者分泌有机酸来改变土壤化学性质和土壤结构,活化难溶性矿质养分为主宿主植物提供营养,如菌根真菌促进根际解磷细菌数量的增加、菌根真菌与细菌协同提高根际磷酸酶活性(李晓林和姚青, 2000)等。

1.3 丛枝菌根对土壤无机养分和有机养分利用

早期的关于无机氮的研究大都是围绕菌根对氨态氮和硝态氮的利用能力展开的。Cuenca 和 Azcon(1994)应用刺桐(*Erythrina variegata*)作为宿主植物,发现接种 AMF 在 NO_3^- 为单一氮源时的生物量均高于不接种处理的约 2 倍,氮含量也有所提高,说明菌根可能利用了 NO_3^- , 但他们的研究没有考虑 AM 真菌可能首先改善了宿主磷素状况进而间接提高了植物含氮量的情况。Azcon 等(2008)通过向不接种的植物施加无机磷来弥补菌根的磷效应,并用含有 $^{15}\text{NO}_3^-$ 的基质来检验根外菌丝的吸收作用,发现接种 AM 真菌的植物的 ^{15}N 丰度显著高于施磷的不接种处理,说明菌根能直接利用无机态的硝态氮,他们还认为菌根吸收硝态氮的量与土壤中硝态氮含量和植物氮素营养水平有关。有学者研究了 AM 真菌利用 NO_3^- 和 NH_4^+ 的能力,结果表明 AMF 对 NH_4^+ 的摄取量较大(Toussaint et al., 2004; Hawkins, 2000),表明 AM 真菌在利用基质养分的化学形态方面存在差异。菌根真菌对无机氮循环的影响主要通过两个过程:一是通过菌丝体从基质中吸取氮素转移给宿主植物;二是通过缓解多种胁迫来提高固氮植物的固氮速率。最近的研究发现,混合接种 AM 真菌和两种固氮细菌的苜蓿(*medicago saliva*)在重量、根瘤数、大量元素和微量元素的含量等方面较单独接种有显著增加,表现出明显的协同效应(Biro et al., 2000)。这也说明菌根真菌可以通过与固氮细菌的协同作用来提高固氮植物的固氮量。

土壤有机物的分解不仅包括腐生微生物,也包括共生菌根真菌。Mosse(1959)和 St. John(1983)较早观测到了菌丝体繁殖生长于有机物上,并推测菌根真菌可能存在腐生营养的能力。后来的研究证实,杜鹃花类菌根(ericoid mycorrhiza, ERM)和外生菌根(ecto mycorrhiza, ECM)可以直接从有机原料上摄取氮(Hodge, 1995; Vitousek, 1991; Abuzinadah, 1989),并能够吸收土壤碳(Taylor et al., 2004; Hawkins et al., 2000)。杜鹃花类菌根和外生菌根可能生产出胞外酶来分解有机物,因此,这两种类型的菌根真菌能生长在蛋白质、角质素、胶质、纤维素、半纤维素以及淀粉上。胞外溶解酶使外生菌根真菌能够从凋落物(Bending and Read, 1995)和花粉(Perez et al., 2001)摄取养分,溶解酶也允许杜鹃花类菌根真菌分解菌丝体(Kerley et al., 1997, 1998),从而维持生态系统的营养平衡。这两类菌根真菌分解土壤新鲜有机物的能力意味着他们能控制大量的土壤 C 损量,被认为在分解复杂有机残体方面较 AM 真菌扮演更重要的角色(Read et al., 2003)。菌根

真菌分解纤维素、半纤维素以及多酚是特别重要的,因为这些化合物是陆地生物体中高聚态物最重要的三个层次(Koge et al., 2002; Hernes et al., 2000)。Read 等(2003)认为外生菌根比 AM 真菌产生更多的胞外酶,并按照 AM<ECM<ERM 的方式来分解有机物,这一结论基于菌根真菌的纯培养研究结果,因为目前为止,AM 真菌只能通过宿主植物活体繁殖。其理论依据在于 AM 菌丝体和次生物质能够促进聚合物稳定性(Wright et al., 1998; Tisdall et al., 1997),因此减少了土壤 AM 微生物对有机物的降解,主要原因是它们不具备腐生营养的能力(Read et al., 2003),但是它们仍然包含在分解过程中。过去认为土壤中的 AM 真菌很少提高植物对大量移动离子如 NO_3^- 的吸收而快速地传递给根系(Tinker, 2000),即便它们确实传输了少量的 NH_4^+ (Tobar, 1994)。然而, NH_4^+ 和 NO_3^- 离子都是由有机物的碎片分解所产生的,因此,AM 真菌是否具有分解土壤有机物的能力一直都受到研究者的关注,也是科学家一直以来争论的话题。

St. John 等(1983)发现,AM 在分解中的有机残留物上存在扩增现象;Hawkins 等(2000)研究也发现,AM 真菌与宿主植物联合成共生体时能够同化氨基酸,这一现象可以假设为 AM 真菌可能具有腐生营养的能力或者通过其他机制分解有机物,因为氨基酸包含了超过 20% 的土壤可溶性有机氮(Jones et al., 2004; Jones and kielland, 2002)。这种假设随后很快被 Hodge 等(2001)在 *Nature* 上发表的文章中的实验证实:车前草(*plantago lanceolata*)接种 *Glomus hoi* 内生菌根真菌后,通过 ^{15}N 同位素(stable isotope)测定发现,AM 真菌能够分解黑麦草(*Lolium perenne*)凋落物并吸收其叶片中的氮,表明 AM 真菌 *Glomus hoi* 具有腐生营养的能力(Hodge et al., 2001)。随后, Tu 等(2006)在用 AM 菌种 *Glomus aff.etunicatum* 侵染燕麦草(*Avena fatua*)后,以柳枝稷(*Panicum virgatum* L.)枯落物为 ^{13}C 标记的营养载体,AM 真菌吸收并利用了柳枝稷叶片 ^{13}C ,并传递给宿主植物。这些研究结果表明,AM 真菌具有腐生营养的能力,AM 真菌在分解有机物方面也扮演了重要的角色,并为土壤 C 动力的认识提出了新的挑战(Talbot, 2008)。

1.4 菌根菌丝网对植物群落营养平衡调节

生态系统地下菌根真菌形成的菌丝网在植物个体养分的利用方面扮演了重要的角色。生物地球化学循环调节了生态系统群落的个体分布(Wardle et al., 2004),而土壤微生物在植物的营养利用方面起到了反馈作用(Ehrenfeld et al., 2005),如菌根真菌的正反馈效应(Wurzbarger and Hendrick, 2009)。菌根是植物与真菌形成的共生体(symbiosis),陆生植物大约有 90% 的是菌根植物,可以分为 6 种类型(Smith and Read, 2008; Wang and Qiu, 2006; Brundrett, 2002)。最常见的是丛枝菌根和外生菌根。化石记载了 AM 共生体与陆生植物具有同时代的起源(Redecker et al., 2000; Remy et al., 1994),自然界 AM 真菌与植物是一种典型的互利共生关系,真菌从宿主植物获取碳源并为植物输送土壤养分实现互利共生(Smith and Read, 2008, 1997),被认为是一种共生进化的基础(Hodge et al., 2010)。自然生态系统中单一的物种可以和多个菌种联合起来形成菌根,一个菌种也能和多个植物种的个体连接形成菌根联合体(Smith and Read, 2008),这就在植物群落个体的根系之间

形成了公用菌根网(common mycorrhizal network, CMN) (Smith and Read, 2008; Newman, 1988)。菌根菌丝体可以在实验控制条件下被观察到(Newman et al., 1994, 1992), 但是, 只有间接证据证明自然生态系统中存在 AM 或 EM 植物个体 CMN (He et al., 2006; Booth, 2004; Kennedy et al., 2003; Onguene and Kuyper, 2002; Ronsheim and Anderson, 2001)。CMN 的功能就是为包括 N、P、C 在内的养分提供转移途径(He et al., 2005, 2004, 2001; Simard et al., 1997)。CMN 在物种的进化生态学上具有重要的意义(Selosse et al., 2006; Perry, 1998; Wilkinson, 1998)。在植物个体之间的 N 浓度梯度可能是 CMN 单向转移 N 的驱动因素(Frey and Schuepp, 1993; Bethlenfalvay et al., 1991), 如固氮植物与非固氮植物之间 N 的转移(Forrester et al., 2006; Graham and Vance, 2003; He et al., 2003)。Agustin 和 Adrian (2000) 认为土壤空间异质性可强烈地影响土壤的生物化学过程和生物多样性。然而, 高度的物种多样性和 AM 真菌多样性的喀斯特生境(魏源等, 2011; 朱守谦, 2003) 中关于 CMN 的研究工作却一直处于空白, 而研究该区域的 CMN 对探索喀斯特生态系统的稳定性和生物多样性的维持机制具有重要意义。

1.5 丛枝菌根与宿主植物养分动力学机制

最新研究结果表明, 宿主植物供应 C 激发了 AM 真菌对 N、P 的吸收和转移, 但是这些研究很难说明植物个体之间养分资源分配的动力学机制。Kiers 等(2011)在 *Science* 刊物上发表的文章认为, AM 共生体对养分 C 和 P 具有固定的“互利馈赠”行为, 并认为这是一种“公平交易”(fair trade), 是植物供应的 C 流激发了 AM 真菌对 P 的吸收和转移(Hammer, 2011)。AM 菌丝体以移动己糖作为载体的 C 源供给另外的个体植物根部, 同时也保存在根部真菌结构中(Voets et al., 2008; Robinson and Fitter, 1999), 己糖则是光合产物的主要 C 载体。Carl (2012) 在《美国科学院院报》(*Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, PNAS)上发表的文章结果显示, 植物为 AM 菌丝生长供应 C 激发了共生体对 N 的吸收和转移, N 的转移在 AM 真菌基因中编码并表达出来。这些研究表明, C 可能是 AM 植物对养分利用的驱动因素, 菌丝体的生长靠宿主植物供应 C 维持并交换土壤养分(Smith and Read, 2008, 1997)。然而, Bidartondo 等(2002)在 *Nature* 刊物上发表的文章中的研究结果显示, AM 外寄生类植物(epiparasitic plants)根系菌丝体中存在 C 对宿主植物的回流现象, 这就涉及 AM 共生体的净 C 量转移问题。外寄生类植物为异养型, 而自然界中大多数是自养型植物, 自养型的植物个体之间是否存在这种现象, 目前的研究是不清楚的。养分通过 CMN 从一个植株个体转移到另一个植株个体的结论已经得到证实(Malezieux et al., 2009; Herridge et al., 2008; Smith and Read, 2008; He et al., 2003; Newman, 1988), 如 He 等(2006)通过 ^{15}N 同位素示踪技术研究了加利福尼亚橡树林, 发现 N 素在 AM 和 EM 菌根植物个体之间快速移动, 这一结果表明, 在森林群落内部可能存在 CMN 介导的一种养分平衡分配机制, 但是他们的研究没有涉及养分的净转移量。这些研究结果表明, AM 真菌的 C 流来自植物根系的供应并作为激发因子吸收和转移了 N, 群落植物个体之间 C 对养分的交换可能就是一种动力策略。

然而,不同的植物个体之间菌丝体可能同时发生了元素的双向转移(He et al., 2009),因此,要确定 C 是否驱动了养分 N 的转移,需要首先确定净 C 和净 N 的转移方向。

1.6 喀斯特生境特征及植物适应性

我国南方地区分布着大面积的由石灰岩、白云岩和含有其他杂质的碳酸盐岩类岩石发育的喀斯特生态系统,该区域上形成的森林结构组成复杂,具有较高的物种多样性(朱守谦, 2003; Borhidi, 1991; Kelly et al., 1988; 周政贤, 1987; Furley, 1987; China, 1980; Furley and Newey, 1979)。喀斯特生态系统是一种具有特殊物质、能量、结构和功能的生态系统,土壤呈中性至微碱性,土体不连续,土层浅薄,土壤的剖面形态、理化性质等都不同于地带性土壤(Zhang et al., 2006; 曹建华等, 2003; 王世杰等, 1999; 赵斌军和文启孝, 1988; 韦启藩等, 1983),水分和养分容易流失,导致喀斯特生态系统退化,这一现象已越来越受到研究者的关注。喀斯特地区总的生境特征是土被不连续、土层瘠薄、富钙缺水、生境异质性大。

何跃军等(2005)研究了喀斯特退化生态系统中植被与土壤之间的关系,结果表明,水分和养分是喀斯特系统植被恢复的关键生态因子。周运超(1997)研究了喀斯特地貌上 30 种植物的营养元素,将喀斯特植被分成嗜钙型植物、喜钙型植物、随遇型植物和厌钙型植物 4 种生态型,并认为喀斯特地区生态恢复树种的选择应以 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量高的树种为主,如诸葛菜是喀斯特地区的一种适生植物,低钠、高钾钙镁是诸葛菜在喀斯特地区适生性的重要机制(吴沿友等, 1997)。

喀斯特生态系统中单位土壤体积养分含量高,但土壤量少,养分总量贫乏,尤其是石漠化的地区,因此,不同自然演替阶段或不同植被恢复模式下喀斯特土壤质量与肥力的变化也受到了广泛关注(潘复静等, 2011; 杜有新等, 2010; 朱双燕等, 2009; 何跃军等, 2005)。在黔中高原,随着生态系统不断退化,植被地上部分生物量和土壤有效态养分含量呈下降趋势,植物营养物质通过凋落物返还土壤的比例也呈类似的趋势,植被的 N/P 比值逐渐升高,对 P 的重吸收利用是优势植物适应喀斯特生态系统缺 P 的重要机制(Du et al., 2011; 杜有新等, 2010)。土壤养分不足一般被认为是限制喀斯特植被生产力的重要因素(刘淑娟等, 2011; 何跃军等, 2005)。陆地生态系统中,植物与土壤的关系在于调节植物群落和生物地球化学过程(Wardle et al., 2004),如植物通过凋落物改善土壤环境和营养循环。在此过程中,土壤微生物则影响了营养的摄取并在植物与土壤之间形成反馈调节(Ehrenfeld et al., 2005),如菌根真菌可能通过凋落物影响植物生产力,并在植被与土壤之间形成正反馈(Nina et al., 2009)。凋落物是养分的基本载体,在维持土壤肥力,促进生态系统的物质循环和养分的平衡中起着重要的作用(林波等, 2004)。刘玉国等(2011)研究了贵州普定不同演替阶段的枯落物储量,喀斯特次生林的枯落物层平均厚度为 2.7~13.7cm,枯落物总储量为 $4.9\sim 9.1\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。茂兰喀斯特原生乔木林、次生林和灌木林的年平均凋落物量分别为 $4.503\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 、 $3.505\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 和 $2.912\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$,叶凋落物量占总凋落物量的 64.72%~75.94%(俞国松等, 2011)。

1.7 喀斯特生态系统中的菌根生态学研究

菌根是植物与真菌形成的共生体(symbiosis),自然界有超过 80%的植物种具有丛枝菌根,AM 被认为是摄取土壤养分并供给宿主植物的营养供应体(Smith and Read, 2008, 1997),这些营养供应体在喀斯特生态系统中仍然扮演了重要的角色,如何跃军等(2007a、b、c)研究了喀斯特区适生植物构树(*Broussonetia papyrifera*)在石灰岩土壤基质上接种 AM 真菌的生长和生理响应;宋会兴等(2008, 2007)用 AM 真菌接种了三叶鬼针草(*Bidens pilosa*);闫明和钟章成(2008, 2007)以及何跃军和钟章成(2011)用 AM 真菌接种了喀斯特区适生种香樟(*Cinnamomum camphora*)幼苗。这些研究结果均表明 AM 真菌显著增强了宿主植物对营养元素 N 的吸收,促进了宿主植物生理代谢和生长,并提高了其抗旱性。魏源等(2011)利用巢式 PCR 和变性梯度凝胶电泳相结合的分子生物学方法,对茂兰在 3 种植被类型下的小生境(石缝、石沟、土面) AM 真菌遗传多样性进行了研究,结果表明各类小生境都含有丰富的 AM 真菌遗传多样性,灌木林土面的多样性指数和物种丰富度最高,球囊霉属(*Glomus*)极有可能是喀斯特地区 AM 真菌的优势菌属。

在许多生态系统中, N 是关键的限制性因素(Vitousek and Howarth, 1991),如喀斯特生态系统中 N 可能因为土壤侵蚀严重而丢失。虽然 AM 真菌被证明吸收并传递了土壤养分给宿主植物,但是 AM 宿主植物对 N 营养的传递机制仍然没有被完全了解(Read and Perez-moreno, 2003)。土壤中大部分 N 都是以有机形式存在的,有些植物直接吸收简单的可溶性有机氮化合物,或者通过专性菌根真菌的联合体直接利用氮源。AM 菌根真菌共生体主要是通过提高对氮磷养分的吸收来促进植物生长,然而,近来实验研究表明,AMF 在有机物分解方面扮演了更为重要的角色,同时,实验还证明车钱草(*Plantago lanceolata*)接种 *Glomus hoi* 内生菌根真菌后,通过同位素(isotope)测定发现 AM 真菌能够分解黑麦草(*Lolium perenne*)凋落物并吸收其叶片中的氮,表明 AM 菌根真菌 *Glomus hoi* 具有腐生营养的能力(Hodge et al., 2001; Tu et al., 2006),但是他们的实验仅有 2 个 AM 菌种,并无普遍的意义。喀斯特生境中 AMF 是否具有分解枯落物的能力到目前为止仍无定论,而这一结果对解释喀斯特生态系统因水土流失导致的无机养分损失可以通过 AMF 分解枯落物并利用其释放的养分来维持平衡有重要作用。另外,喀斯特生态系统具有高度的 AMF 多样性(魏源等, 2011),这些菌根菌种是如何共同作用于地上植被、维持植物生长所需要的养分平衡的,它们对土壤中的无机养分又是如何协调利用的,也未见报道。土壤中养分以有机(如枯落物形式)和无机两种形态存在,养分存在的形态与菌根真菌如何影响植物的共生发育以及土壤理化性质改变等方面的问题都需要我们进一步的研究和探索。

1.8 小 结

喀斯特生境土壤干旱瘠薄、土被不连续、土壤富钙偏碱性、水土流失严重,导致养分