

季风常绿阔叶林演替系列菌根资源及其与群落多样性的关系

郑克举^{1,2}, 唐旭利^{1*}, 张静^{1,2}, 韩天丰³

1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 华南农业大学, 广东 广州 510642

摘要: 随着森林生态系统的正向演替, 植物物种多样性、群落结构、生产力以及土壤条件均会发生显著的变化, 这些变化对菌根类型和多样性会产生不同程度的影响。为了探讨群落结构和功能的变化对菌根资源可能产生的影响, 选择季风常绿阔叶林及其演替系列上的代表性森林生态系统为对象, 对菌根化根系、菌根类型和菌根真菌孢子密度进行调查, 并结合已有的群落信息和土壤养分状况, 分析在森林演替过程中菌根资源的变化情况和可能的影响因素。结果表明: 季风常绿阔叶林各演替阶段的森林生态系统中菌根化比例接近 70%, 但不同演替阶段森林的优势菌根类型存在明显的差异。处于演替初期的马尾松 (*Pinus massoniana*) 林以丛枝菌根为主, 占菌根总数的 78%; 演替中期的针阔叶混交林中的外生菌根占有绝对优势, 占 75%, 是丛枝菌根的 3 倍; 演替顶级的季风常绿阔叶林中的外生菌根和丛枝菌根的比例相当。马尾松林的菌根真菌孢子密度最高, 每 20 g 风干土壤中的孢子数量高达 2 925 个, 是针阔叶混交林的 2.5 倍, 季风常绿阔叶林的 2 倍。演替系列上的森林生态系统的菌根类型的差异与植物物种多样性和群落结构, 尤其是林下的灌木、草本层密度存在一定的相关性, 同时也受土壤养分状况的影响。马尾松林具有较丰富的草本植物和较高的草本层密度, 并且该森林的土壤相对贫瘠, 这些条件都有利于丛枝菌根真菌侵染草本植物的根系形成丛枝菌根并产生大量孢子。针阔叶混交林中外生菌根的优势主要受该森林中外生菌根植物在群落组成上的绝对优势影响。季风常绿阔叶林的物种丰富, 群落结构复杂, 因此该森林呈现了两种类型菌根优势相当的现象。该文的结果表明, 随着季风常绿阔叶林演替的进行, 菌根资源在类型上会出现较大的分异, 而这种变化受植物物种数量、群落结构的影响, 与土壤养分状况存在一定的关系, 并且不同演替阶段森林生态系统影响菌根组成的因素存在差异。

关键词: 菌根类型; 演替; 多样性; 森林; 季风常绿阔叶林

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2013) 05-0729-10

引用格式: 郑克举, 唐旭利, 张静, 韩天丰. 季风常绿阔叶林演替系列菌根资源及其与群落多样性的关系[J]. 生态环境学报, 2013, 22(5): 729-738.

ZHENG Keju, TANG Xuli, ZHANG Jing, HAN Tianfeng. Mycorrhizae respond to plant diversity in monsoon evergreen broadleaved forest succession choronsequence [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2013, 22(5): 729-738.

菌根是由一定的土壤真菌侵染植物根系形成的互惠共生体, 普遍存在于自然界中, 超过 90% 的植物能够形成菌根, 因此, 有学者指出“自然界中没有纯的根, 只有菌根”^[1-3]。在菌根共生体中, 植物向真菌提供光合产物作为真菌代谢的碳源, 而真菌向植物提供氮、磷等可利用养分^[1]。大量研究均已证明菌根在地球化学元素循环、森林演替、生物多样性维持中发挥重要的作用^[4-11]。

随着菌根的生态功能被人们重视, 菌根多样性与植物多样性的关系日益受到研究者的关注^[12-19]。Johnson 等^[18]在大量研究和综合分析的基础上指出宿主植物多样性、物种丰富度和年龄结构在一定程度上控制着菌根真菌群落多样性。Kernaghan^[17]认为菌根多样性随植物群落多样性和生产力的提高而增加。最近有学者在全球尺度上研究了菌根类型

对森林树木净初级生产力 (NPP) 的影响, 发现森林树木 NPP 随菌根类型的不同而不同, 丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza, AM) 与外生菌根 (Ectomycorrhiza, ECM) 混合的森林 NPP 高达 700 g·m⁻²·a⁻¹ (以 C 计), 丛枝菌根森林 NPP 为 699 g·m⁻²·a⁻¹ (以 C 计), 均高于外生菌根森林 (566 g·m⁻²·a⁻¹) (以 C 计), 并指出不同类型的菌根对森林树木地上和地下及其各组分 NPP 的影响存在显著差异^[20]。对森林生态系统而言, 随着演替的进行, 植物物种多样性、群落结构、土壤养分状况均会发生显著的变化, 系统 NPP 及其分配格局也将发生变化, 那么, 这些变化对菌根资源会产生什么样的影响呢?

近年来, 国内关于菌根多样性的研究以菌根真菌多样性调查及其生态分布为主, 如: 川西亚高山

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31270499)

作者简介: 郑克举 (1986 年生), 女, 硕士研究生, 从事菌根多样性和森林生态系统养分循环方向研究。E-mail: zhengkj@scib.ac.cn

***通讯作者:** 唐旭利; E-mail: xltang@scib.ac.cn

收稿日期: 2013-03-06

带森林外生菌根^[21]、热带次生林的丛枝菌根^[22]、青海云杉林外生菌根^[23]，尚未见到在生态系统水平上的菌根资源的相关报道。牛家琪^[24]对鼎湖山不同演替阶段森林内的 72 个树种的菌根类型进行了初步调查，但是从这些树种的菌根类型上很难量化生态系统的菌根类型，更无从探讨菌根类型随森林演替的变化趋势。尽管对菌根的研究相对薄弱，但是对季风常绿阔叶林及其演替系列上的森林生态系统的结构和功能已有大量的研究，为分析在森林演替过程中植物物种组成和群落结构变化对菌根资源的影响提供了基础。Tang 等^[25]利用 Biometric 方法对季风常绿阔叶林不同演替阶段森林生态系统 NPP 分配的研究发现，在 NPP 总量相当的情况下，处于演替顶级的季风常绿阔叶林分配到地下部分的 NPP 比处于演替早期的马尾松林多 15%。考虑到生态系统分配给菌根的 NPP 与分配到地下部分的 NPP 成正比^[26]，这是否意味着处于演替顶级的成熟森林菌根数量较演替初期或过渡阶段的森林更多？类型更复杂？对群落多样性的研究早已表明，随着演替的进行，植物种类大量增加，群落结构趋于复杂^[27]，那么菌根类型和数量是否也体现出与群落多样性类似的变化？为了回答这些问题，本研究选择季风常绿阔叶林演替系列上处于演替早期、中期和演替顶级的典型森林生态系统为对象，对菌根资源进行研究，结合群落结构和土壤养分状况等信息，旨在揭示不同演替阶段森林生态系统菌根资源特征及其影响因素，并为探讨亚热带地区森林地上和地下部分多样性的关系提供佐证。

1 研究地概况与研究方法

1.1 研究地概况

本研究于广东省鼎湖山自然保护区（23°10'N，112°34'E）内季风常绿阔叶林自然演替系列上处于 3 种典型演替阶段的森林中进行，包括处于演替早

期的马尾松(*Pinus massoniana*)林(Pine forest, PF)、演替中期的针阔叶混交林(Mixed forest, MF)和演替顶级的季风常绿阔叶林(Monsoon evergreen broadleaved forest, MEBF)。研究地属于亚热带季风气候型，年平均降雨量为 1 927 mm，其中 75%分布在 3 月至 8 月间，而 12 月至次年 2 月仅占 6%，年平均相对湿度为 80%，年平均温度为 21.4 ℃，最冷月（1 月）和最热月（7 月）的平均温度分别为 12.6 ℃和 28.0 ℃^[28]。

季风常绿阔叶林为南亚热带地带性植被类型，具有组成种类复杂多样而富含热带性植物，群落类型与层次结构复杂的特征，从垂直方向上可划分为 5 个层次（乔木三层、灌木层和草本层），并且拥有大量的层间植物^[29]。在季风常绿阔叶林外围的丘陵山地上，分布着较大面积的针阔叶混交林^[30]，物种较丰富，垂直结构较复杂，可以分为由马尾松(*Pinus massoniana*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)、木荷(*Schima superba*)等组成的乔木上层，红皮紫椴(*Craibiodendron kwangtungense*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)等组成的乔木下层，由豺皮樟(*Litsea rotundifolia*)、九节(*Psychotria rubra*)、罗伞树(*Ardisia quinqueгона*)等组成的灌木层，以及黑莎草(*Gahnia tristis*)和乔木幼苗组成的草本、苗木层。马尾松林结构相对简单，乔木层仅以马尾松为主，林下有桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)、芒萁(*Dicranopteris linearis*)等。3 个森林样地的基本信息见表 1。

1.2 研究方法

1.2.1 采样及预处理

本研究于 2012 年 6 月 5—6 日进行采样，采样时间选择在生长季内，旨在反映植物生长旺季时菌根资源的情况。在每个森林样地内随机选择 5 个样点进行采样。为了保证采样的随机性，在样点选择

表 1 季风常绿阔叶林演替系列上的 3 个森林样地的基本信息
Table 1 Site description of the three successional forest plots

林型	PF	MF	MEBF
主要植物	马尾松、桃金娘、芒萁、三叉苦(<i>Evodia lepta</i>)、白楸(<i>Mallotus paniculatus</i>)	马尾松、锥栗、木荷	锥栗、木荷、白颜树(<i>Gironniera subaequalis</i>)、肖蒲桃(<i>Syzygium acuminatissimum</i>)、云南银柴(<i>Aporusa yunnanensis</i>)
海拔/m	50~200	200	250~300
林龄/a	70	70	>400
w(土壤有机碳)/(g·kg ⁻¹)	20.09±2.35 a	15.65±0.88 b	22.24±4.09 a
w(土壤全氮)/(g·kg ⁻¹)	0.30±0.04 a	0.27±0.04 a	0.39±0.05 b
w(土壤全磷)/(g·kg ⁻¹)	0.15±0.01 a	0.22±0.01 b	0.19±0.02 c
w(土壤无机氮)/mg·kg ⁻¹)	16.16±1.06 a	19.35±2.82 b	20.99±2.62 b
w(土壤有效磷)/(mg·kg ⁻¹)	1.80±0.61 a	0.71±0.13 b	3.03±0.42 b

表中土壤养分状况的数据为 5 次重复平均值±标准差。同一行不同字母表示样地间差异显著（P<0.05）。表中 PF、MF、MEBF 分别代表马尾松林、针阔叶混交林和季风常绿阔叶林，下同

上遵循如下原则: 样点须避开道路、林窗、大块石头、枯死木等特殊生境, 并且离大树至少 2 m 的距离以防止单株植物细根对结果的影响, 同时样点间应保持较远的距离 (大于 100 m)。采样前先拨开表层的枯枝落叶层, 然后用直径为 10 cm 的根钻在各样点随机采集 3 钻 0~20 cm 土壤层的样品 (采集点间的距离大于 5 m), 组成 1 个混合样。挑出所有直径小于等于 2 mm 的活根^[31], 浸泡在清水中, 轻轻抖动根样, 使粘附土壤与根样分离, 然后把根样装入 0.5 mm 孔径的标准筛, 获得洁净的根样, 放入装有 FAA 固定液的小瓶中, 用于菌根检测。将土壤样品过 2 mm 孔径的标准筛, 自然风干, 并于 3 个月内完成孢子分离。

1.2.2 菌根资源分析方法

本研究将菌根资源分为现实的菌根资源和潜在的菌根资源, 前者指菌根类型和数量, 后者指菌根真菌孢子密度。

早期的研究表明, 在本研究所涉及的森林的菌根资源以内生型为主, 并伴有外生型菌根, 无内、外型菌根并存的树种^[24], 而且杜鹃花科 (*Ericaceae*) 和兰科 (*Orchidaceae*) 植物较少, 因此本研究将菌根笼统地划分为外生菌根和丛枝菌根两种类型。本研究试图从生态系统的角度反映非菌根与菌根、外生菌根与丛枝菌根的比例, 在每个采样点细根及菌根类型分析的基础上, 计算非菌根和菌根占总根段的比, 再分别对菌根中的外生菌根和丛枝菌根进行统计 (公式 1-7):

$$R_{\text{non-mycorrhiza}} = \frac{N_{\text{non-mycorrhiza roots}}}{N_{\text{total-roots}}} \times 100\% \quad (1)$$

$$C_{\text{mycorrhiza}} = \frac{N_{\text{mycorrhiza roots}}}{N_{\text{total-roots}}} \times 100\% \quad (2)$$

$$C_{\text{ECM}} = \frac{N_{\text{ECM-roots}}}{N_{\text{total-roots}}} \times 100\% \quad (3)$$

$$C_{\text{AM}} = \frac{N_{\text{AM-roots}}}{N_{\text{total-roots}}} \times 100\% \quad (4)$$

$$R_{\text{ECM}} = \frac{N_{\text{ECM-roots}}}{N_{\text{mycorrhiza-roots}}} \times 100\% \quad (5)$$

$$R_{\text{AM}} = \frac{N_{\text{AM-roots}}}{N_{\text{mycorrhiza-roots}}} \times 100\% \quad (6)$$

$$\text{其中, } N_{\text{total-roots}} = N_{\text{non-mycorrhiza roots}} + N_{\text{mycorrhiza-roots}} \quad (7)$$

$$N_{\text{mycorrhiza-roots}} = N_{\text{ECM-roots}} + N_{\text{AM-roots}} \quad (8)$$

式中: $R_{\text{non-mycorrhiza}}$ 和 $C_{\text{mycorrhiza}}$ 分别代表每个采样点的非菌根比例和菌根侵染率, 二者之和为 100%; C_{ECM} 、 C_{AM} 分别代表外生菌根侵染率和丛枝

菌根侵染率, 二者与非菌根比例之和为 100%; R_{ECM} 和 R_{AM} 分别代表外生菌根和丛枝菌根占菌根的比例, 二者之和为 100%。其中, $N_{\text{non-mycorrhiza-roots}}$, $N_{\text{mycorrhiza-roots}}$, $N_{\text{ECM-roots}}$, $N_{\text{AM-roots}}$, 分别代表非菌根、菌根、外生菌根和丛枝菌根的根段数。取每个森林样地上上述各指标的平均值代表系统的菌根多样性。

从土壤样品中筛取出菌根真菌孢子 (具体方法见 1.2.2.2), 以 20 g 风干土壤中含有的菌根真菌孢子数量定义菌根真菌孢子密度, 其平均值代表生态系统潜在的菌根资源情况。

1.2.2.1 外生菌根和丛枝菌根的检测

外生菌根的主要特征为: 营养根粗短且肥大, 有些有各种形态的分枝, 表面有菌套包裹, 没有根冠和根毛。丛枝菌根与非菌根植物的根系在外观上无明显差别, 须作进一步的处理。具体步骤为: 首先将固定过的根样洗净, 切成 1 cm 左右的小段, 记录总根段数。将根置于 Stemi SV11 体视显微镜下观察并计数形成外生菌根的根段数, 由公式 (3) 计算外生菌根侵染率。其次将剩下的根段放入 5% 的 KOH 中, 在 90 °C 的水浴中加热 25 min^[32], 然后置于 2% 的 HCl 中酸化, 浸入 0.05% 的曲利苯蓝染色液 (苯酚 300 g, 乳酸 250 mL, 甘油 250 mL, 蒸馏水 300 mL, 锥虫兰 (Trypan blue) 0.5 g) 中, 90 °C 加热 30 min。随后用乳酸-甘油 (1: 1, *V/V*) 溶液进行分色, 过夜。将染色后的根段制成压片, 置于 AXIOPLAN 2 Iminage 正立荧光显微镜下镜检, 凡具有丛枝 (Arbuscule) 和泡囊 (Vesicle) 结构或其中之一的根段均视为被丛枝菌根真菌侵染, 记为 1, 否则记为 0, 统计丛枝菌根和非菌根的根段数, 最后由公式 (1-2)、(4-6) 分别计算非菌根比例、菌根侵染率、丛枝菌根侵染率、外生菌根占菌根的比例和丛枝菌根占菌根的比例。

1.2.2.2 菌根真菌孢子的检测

按照改进 Gerdemann 和 Nicolson^[33] 湿筛孢子的方法, 采用“湿筛-倾析-蔗糖离心-曲利苯蓝染色”法筛取风干土壤中的孢子, 在 Stemi SV11 体视显微镜下于培养皿内进行观测, 根据孢子形态特征^[34-35] 鉴定出菌根真菌孢子, 排除其他腐生真菌孢子, 记录 20 g 风干土中菌根真菌孢子的数量 (孢子果按 1 个孢子计数)。

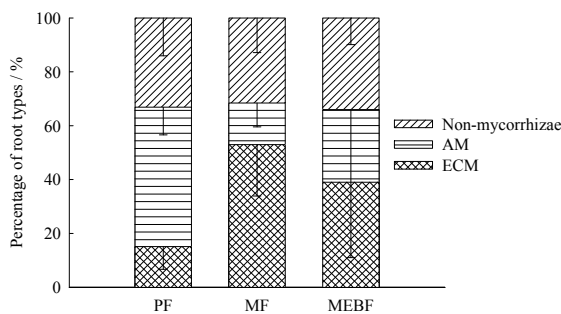
1.2.2.3 数据统计与分析

用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 对森林间的菌根数量、外生菌根和丛枝菌根比例以及菌根真菌孢子密度等进行比较。用 Pearson 相关系数检验菌根资源与群落各指标的相关性。所有的统计分析用 SAS 8.0 完成。

2 结果与分析

2.1 不同演替阶段森林生态系统菌根资源

菌根侵染的结果表明,在生长旺季时,于季风常绿阔叶林演替系列上的3个森林生态系统0~20 cm土壤层中采集的细根绝大多数与菌根真菌结合,形成“菌-根联合体”,成为菌根化细根(图1)。马尾松林、针阔叶混交林和季风常绿阔叶林菌根的数量分别占采样细根总数的(66.9±14.1)%、(68.4±12.9)%和(66.0±9.9)%,各生态系统间的差异不显著($P>0.05$,图1)。尽管如此,各森林生态系统菌根的类型组成上却存在较大的差异。马尾松林的菌根以丛枝菌根为主,占菌根总数的(78.3±11.3)%,是外生菌根的3.6倍。与马尾松林相反,针阔叶混交林中外生菌根占绝对优势,丛枝菌根相对较少,二者的比例分别是(75.9±14.4)%和(24.1±14.4)%。季风常绿阔叶林的两种类型菌根比例相当,外生菌根和丛枝菌根分别占菌根总数的(59.3±40.4)%和(40.7±40.4)%(图1)。

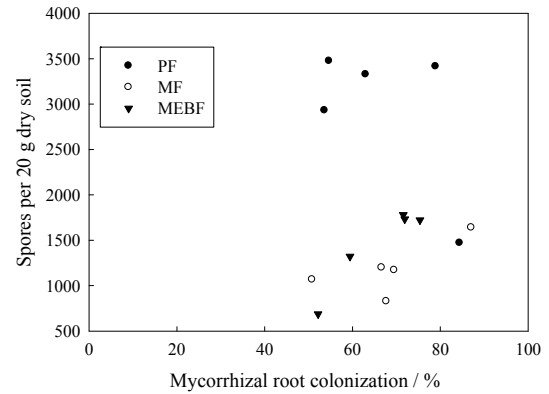


图中,每个森林生态系统的细根区分为非菌根和菌根,其中菌根又分为丛枝菌根和外生菌根,图中表示的是各类型细根的组成百分比的平均值,误差线表示标准差, $n=5$

图1 季风常绿阔叶林演替系列上的3个森林生态系统土壤中的菌根资源组成(0~20 cm)

Fig. 1 Mycorrhizae resource in 0~20 cm soil collected from three successional subtropical forests

不同森林生态系统类型中的菌根真菌孢子密度在一定程度上反映了该系统内潜在的菌根资源情况。本研究对0~20 cm土壤层的菌根真菌孢子密度进行分析发现,处于演替初期的马尾松林的菌根真菌孢子密度最高,高达(2 925±839)个·20 g干土⁻¹,分别是针阔叶混交林和季风常绿阔叶林的2.5倍和2倍,后两种森林生态系统的菌根真菌孢子密度较



图中实心圆点代表马尾松林(PF),空心圆点代表针阔叶混交林(MF),实心三角形代表季风常绿阔叶林(MEBF)。

图2 季风常绿阔叶林演替系列上的3个演替阶段的森林生态系统的菌根真菌孢子密度与菌根侵染率的关系(0~20 cm)

Fig. 2 Correlation between mycorrhizal fungal spore density and mycorrhizal root colonization ratio in the three successional forests

为接近,分别为(1 182±295)个·20 g干土⁻¹和(1 448±464)个·20 g干土⁻¹。菌根真菌孢子密度与各森林生态系统根系的菌根侵染率之间不存在显著相关性(图2),说明潜在菌根资源的多少并不能直接决定菌根数量的多少。

2.2 生态系统多样性与菌根资源的关系

研究表明菌根多样性在一定程度上由生态系统植物多样性和生产力所决定^[17]。我们结合已有的群落调查结果对菌根资源特征进行分析,以探讨不同演替阶段森林生态系统菌根类型差异的原因。

2.2.1 植物物种多样性与菌根类型

马尾松林过去受到收割凋落物及林下灌木、草本层等人为活动的干扰,林下层稀疏,植物种类相对较少。减少人为干扰后,该森林生态系统的林下层植被恢复较好,整个系统的物种数量大幅度上升^[36],乔木植物物种数由过去的马尾松1种,增加到目前的25种,并且除了马尾松、桃金娘、大叶桉(*Eucalyptus robusta*)等少数外生菌根植物外,绝大多数种类都是丛枝菌根植物,如黄牛木(*Cratogeomys cochinchinense*)、变叶榕(*Ficus variolosa*)、山鸡椒(*Litsea cubeba*)等(表2)。此外,林内较多的九节(*Psychotria rubra*)、米碎花(*Eurya chinensis*)等灌木植物也是典型的丛枝菌根植物。

表2 季风常绿阔叶林演替系列上的3个森林生态系统乔木植物中的外生菌根植物与丛枝菌根植物的组成特征
Table 2 Numbers of species, individuals, mean diameter at breast height (DBH) and mean height of ectomycorrhizal plants and arbuscular mycorrhizal plants in the three successional forests

森林类型	外生菌根植物				丛枝菌根植物			
	种类/种	数量/(株·hm ⁻²)	平均胸径/cm	平均树高/m	种类/种	数量/(株·hm ⁻²)	平均胸径/cm	平均树高/m
PF	3	380	21.0±8.70	6.7±2.53	21	3065	3.0±1.90	3.8±1.57
MF	6	687	16.1±9.80	9.7±3.85	41	2285	4.6±5.36	4.8±3.46
MEBF	10	461	10.7±15.3	7.8±5.85	57	4597	3.2±4.10	4.2±2.65

演替中期的针阔叶混交林属于由马尾松林向季风常绿阔叶林过渡的森林类型，群落组成较为复杂。根据 2010 年 1 hm 样地调查的数据统计，外生菌根植物锥栗的个体数为 566 株，平均胸径为 15.5 cm，平均树高 9.3 m，马尾松的个体数为 99 株，平均胸径为 22.6 cm，平均树高 13.1 m，两种乔木占据了群落的顶层，且数量较多。从个体数量上来看，尽管丛枝菌根植物在针阔叶混交林中占优势（76% 的个体都属于丛枝菌根植物），但是除木荷（种群密度 556 株·hm⁻¹，平均胸径 10.5 cm，平均树高 8.9 m）以外，其余种群个体均相对较小（表 2）。由于高大乔木对养分的需求相对较高、根系相对发达，在生长旺季时为了满足生长需求其菌根侵染率可能也较高，从而导致该森林生态系统中的菌根在组成上以外生菌根为主。

季风常绿阔叶林的植物个体多属于丛枝菌根植物，且以小乔木为主，种群个体数量较多，但个体较小，例如香楠（*Aidia canthioides*）的个体数多达 1 145 株·hm⁻¹，平均胸径仅 1.9 cm。该生态系统中典型的外生菌根植物种类相对较少，仅锥栗、肖蒲桃、红枝蒲桃（*Syzygium rehderianum*）等 10 种植物，种群密度相对较低。然而，这些外生菌根植物中有的属于群落中的优势种，个体高大，如锥栗，其种群密度仅为 20 株·hm⁻¹，但平均胸径达 43 cm，平均树高 12.9 m。肖蒲桃和红枝蒲桃等属于中间径级（胸径介于 5~10 cm）的优势种群，个体数量为 100~150 株·hm⁻¹。因此，季风常绿阔叶林表现为丛

枝菌根植物在种类和数量上占绝对优势，而外生菌根植物虽然种类较少，数量也不多，但是其个体相对较大，是组成整个森林生态系统中、上层植被的主要树种（表 2），两种类型的菌根植物组成的特点可能是该森林生态系统 0~20 cm 土壤层的外生菌根和丛枝菌根比例相当的原因之一。

2.2.2 群落结构与菌根类型

有研究表明，群落结构变化对菌根植物类型的变化起着决定性的作用^[17]。一般说来，草本、灌木以及小乔木多为丛枝菌根植物^[1, 12, 15]，而外生菌根植物多为个体高大的乔木。本研究分别用季风常绿阔叶林 3 个演替阶段森林生态系统的乔木、灌木和草本植物的密度（表 3）作为群落结构的指标，分析群落结构差异对菌根类型可能产生的影响。结果表明，尽管群落结构与两种类型的菌根均未达到统计学上的显著相关水平，但灌木和草本层密度与外

表 3 季风常绿阔叶林演替系列上的 3 个森林生态系统乔木、灌木和草本层的植物物种组成及个体密度

Table 3 Numbers of species and individuals of plants in tree layer, shrub layer, and grass layer in the three successional forests							
森林类型	物种数量/(种·hm ⁻²)			个体密度/(株(丛)·样方 ⁻¹)			
	乔木层	灌木层	草本层	群落	乔木层*	灌木层*	草本层*
PF	24	26	30	48	35±13	22±9	20±12
MF	48	31	25	70	30±10	11±10	10±7
MEBF	88	57	50	169	56±23	34±14	12±7

*乔木层的样方面积为 100 m²，**灌木层的样方面积为 25 m²，***草本层的样方面积为 4 m²。表中数据来自于 2010 年鼎湖山样地每木调查资料

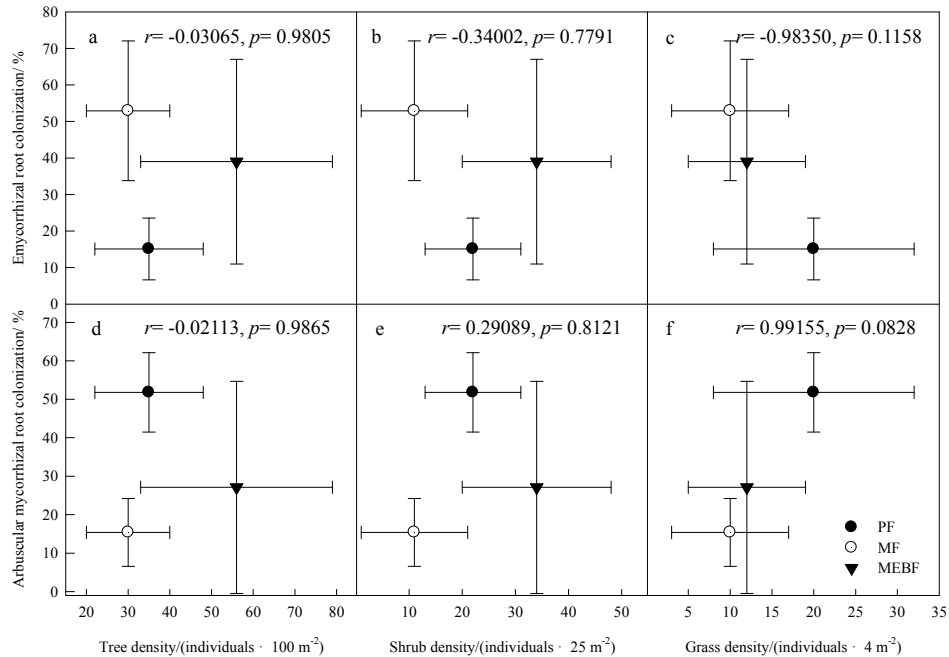


图 a~c 表示外生菌根侵染率与乔木层、灌木层、草本层植物密度的关系；d~f 表示丛枝菌根侵染率与群落结构的关系。图中每个数据点均为 5 个重复的平均值，误差线为标准差。相关系数 *r* 与 *P* 值列于图中。图中各层植物密度数据见表 3

图 3 季风常绿阔叶林演替系列上的 3 个森林生态系统的群落结构与外生菌根和丛枝菌根侵染率的相关性分析

Fig. 3 Correlation between characteristics of community structure and two types of mycorrhizal colonization in the three successional forests

生菌根侵染率均存在一定的负相关性(图3 b~c),与丛枝菌根侵染率存在正相关性(图3 e~f),而且草本植物的数量与外生菌根侵染率和丛枝菌根侵染率的关系更为明显。结合乔、灌、草各层次出现的物种数(表3),我们认为,马尾松林较高的灌木、草本层密度和相对丰富的物种组成是该系统丛枝菌根侵染率较高的原因之一。针阔叶混交林较低的灌木、草本层密度在一定程度上导致该森林的菌根组成以外生菌根为主。季风常绿阔叶林相对较高的乔木和灌木植物密度以及群落物种丰富度(表3)导致该系统两种类型的菌根比例相近。

2.2.3 群落组成与菌根真菌孢子密度

0~20 cm 土壤层的菌根真菌孢子密度与植物物种数量之间不存在统计学上的显著相关性,但与群落结构,尤其是草本植物数量的多少存在显著的正相关性(图4)。在草本层植物密度相对较高的马尾松林的菌根真菌孢子密度最高,而草本层密度相对较低的针阔叶混交林中菌根真菌的孢子密度亦相对较低。上述结果说明,0~20 cm 土壤层的菌根真菌孢子可能多来源于与林下草本、苗木层植物形成菌根共生体的真菌。

2.3 土壤条件与菌根资源的关系

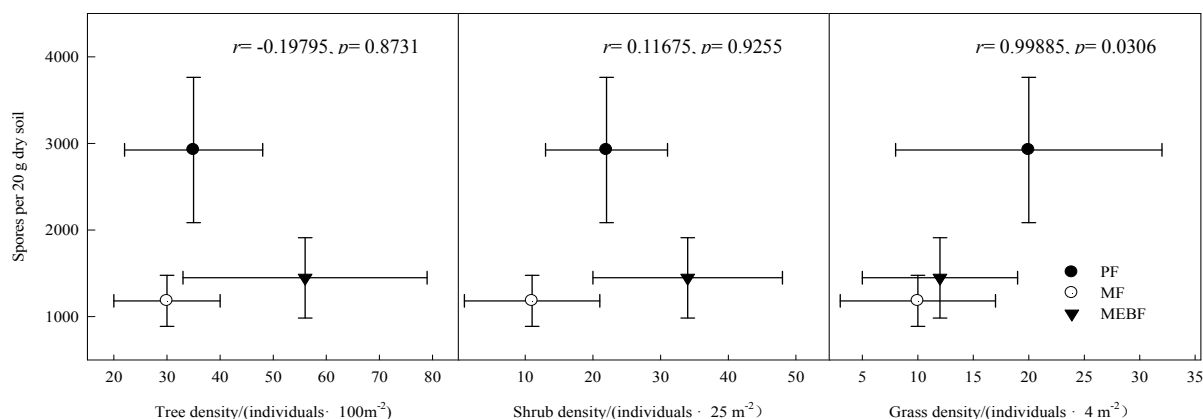
为了探讨不同演替阶段森林生态系统土壤养分状况对菌根资源可能产生的影响,本研究选择同步测定的0~20 cm 土壤层的土壤有机碳、全氮、全磷含量作为土壤养分状况的指标,通过相关分析探讨土壤养分状况对菌根资源和菌根真菌孢子密度的影响。结果表明,土壤有机质及全氮含量的高低对菌根类型和孢子密度均无明显的影响(图5 a~f),只有土壤全磷含量与菌根资源之间存在一定的相关性,其中,土壤全磷含量与外生菌根侵染率表现

出正的相关关系,而与丛枝菌根侵染率和菌根真菌孢子密度表现出负的相关关系(图5 g~i)。

3 讨论

3.1 生产力对菌根资源的影响

大量研究已证明,菌根在森林生态系统中发挥着重要的作用,能够影响植物的生长发育和生产力^[1,9,13]。最新的研究表明,菌根真菌与其宿主植物之间的碳-养分交换关系受到真菌和植物双向控制的公平交易的影响^[3],当土壤养分水平较低时,植物需提供给菌根真菌一定的光合产物以获取其生长所必需的氮、磷等养分^[37-38]。有研究发现,菌根真菌可以为植物提供生长所需的80%的氮,和超过75%的磷^[9],而森林生态系统分配给菌根的NPP占总NPP的1~21%,甚至更高^[26]。按照Kiers提出的双向控制理论^[3],可以认为对森林生态系统而言,投入到菌根真菌的NPP与养分的需求量成正比。本研究发现在季风常绿阔叶林演替系列上的森林中,接近70%的细根都是菌根化细根,表明在生长季节里菌根的存在有利于维持系统生产力的需求。Tang等^[25]对季风常绿阔叶林和马尾松林的研究表明,在二者NPP总量相当的情况下,处于演替顶级的季风常绿阔叶林将接近60%的NPP分配给了地下部分,而处于演替早期的马尾松林地下部分NPP占系统NPP总量的45%。Hobbie^[26]的研究发现生态系统分配给菌根的NPP与分配到地下部分的NPP成正比。从上述两个森林生态系统地下部分NPP的比例^[25]推断,季风常绿阔叶林的菌根资源应较马尾松林更丰富。然而,从本研究所得的菌根比例来看,两个森林生态系统并不存在显著的差异(图1),其原因包括两个方面:第一,对NPP分配的研究针对的是整个森林生态系统,其中所指的地下部分范围远超过本研究的采样范围(0~20 cm 土壤层);第二,虽



小图分别表示菌根真菌孢子密度与乔木、灌木和草本层植物密度的相关性。图中各层植物密度数据见表3

图4 季风常绿阔叶林演替系列上的3个森林生态系统的菌根真菌孢子密度(0~20 cm)与群落结构的关系

Fig. 4 Relationship between mycorrhizal fungal spore density and plant community structure in the three successional forests

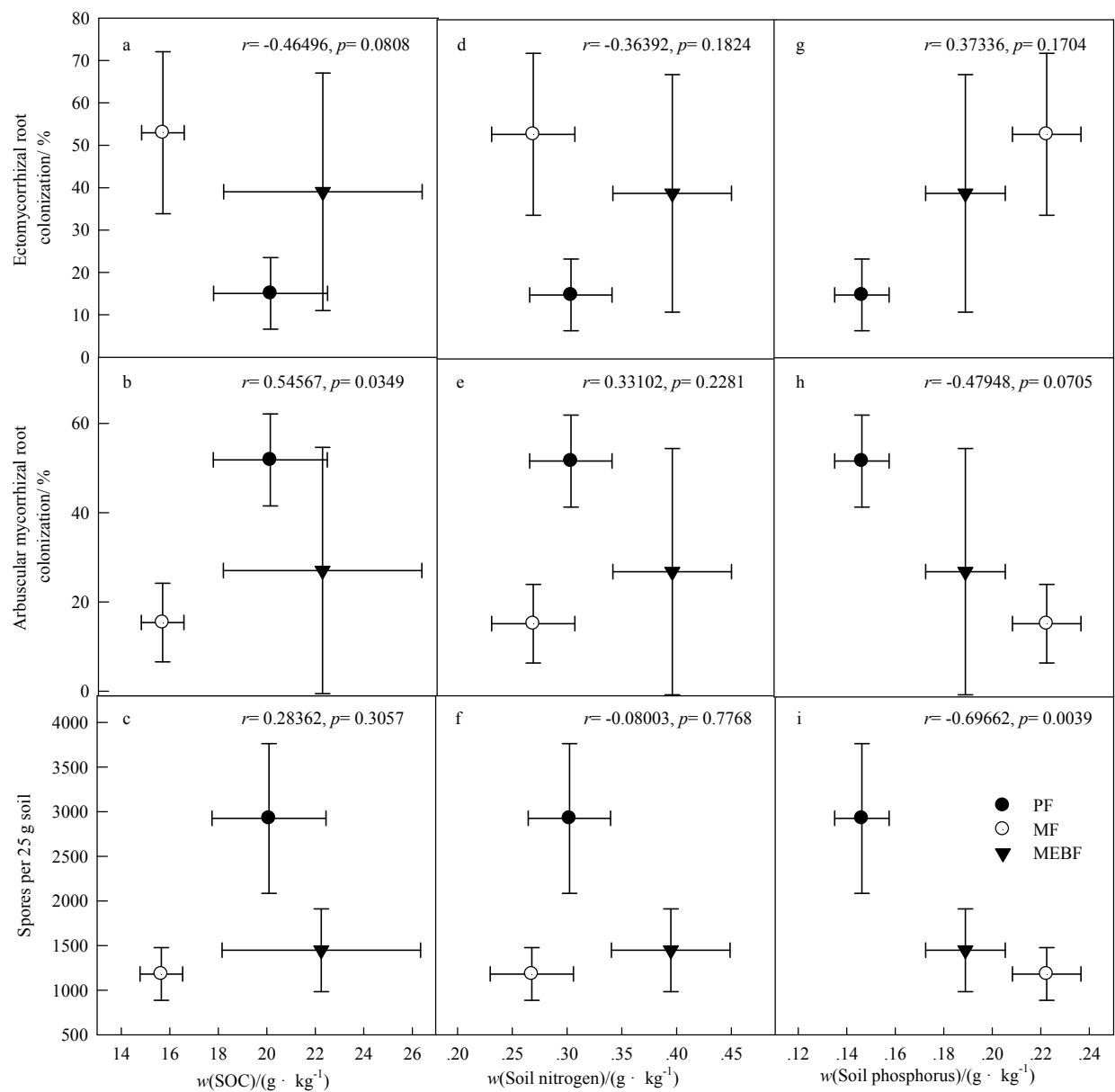


图 a~c 表示外生菌根侵染率、丛枝菌根侵染率和菌根真菌孢子密度与 0~20 cm 土壤有机碳含量的关系；d~f 表示菌根资源与土壤全氮含量的关系；g~i 表示菌根资源与土壤全磷含量的关系

图 5 季风常绿阔叶林演替系列上的 3 个演替阶段的森林生态系统菌根资源与土壤养分状况的关系
Fig. 5 Correlations between mycorrhizae resource and soil nutrient status in the three successional forests

然两个森林生态系统菌根化细根的比例相当，但是菌根类型组成却差异较大，马尾松林以丛枝菌根为主，而季风常绿阔叶林的丛枝菌根与外生菌根比例相当。从形态而言，由于外生菌根真菌与植物细根结合后形成根状菌索或菌丝鞘，产生的菌丝量以及菌丝延伸范围远超过丛枝菌根^[12]，因此，可以推断季风常绿阔叶林相对较高的外生菌根比例可能占据地下部分 NPP 的相当一部分。

3.2 群落多样性对菌根资源的影响

近年来不少对菌根多样性的研究逐渐形成共识：植物群落物种多样性和组成以及年龄结构对菌

根资源起着重要的调控作用^[12,15, 17-18]。本研究未对菌根真菌进行具体的分类学鉴定，仅从大的类型，即外生菌根和丛枝菌根两个“功能类群”来探讨不同演替阶段森林生态系统菌根资源与系统多样性的关系。

马尾松林的菌根资源以丛枝菌根为主，这与研究假设存在差异，其原因除了未考虑深层土壤（20 cm 以下）的菌根类型以外，还包括群落结构和土壤养分状况对菌根的影响。马尾松林具有较丰富的草本植物物种组成和较高的草本层密度（表 3），而草本植物多为丛枝菌根植物^[1]，有研究表明，丛枝

菌根物种的多样性和孢子密度均随草本植物种类的增加而增加^[16]。此外,马尾松林的土壤相对贫瘠,其有机碳和氮、磷的含量较低(表1,图5),这种情况不利于外生菌根萌发^[12,17],而有利于丛枝菌根真菌快速侵染草本植物的根系形成菌根,并通过菌丝将根际周围的可利用磷酸盐提供给植物利用^[39],反过来,在低磷的条件下,植物根系的分泌物增加,能够促进丛枝菌根菌丝生长和孢子产量增加^[40]。针阔叶混交林外生菌根的优势与该群落内马尾松、锥栗等外生菌根植物在群落物种组成上的绝对优势有关,也与该系统林下灌木、草本层相对稀疏和物种组成相对较少(表3)的群落结构密不可分。处于演替顶级的季风常绿阔叶林物种丰富,群落结构和种群的年龄结构很复杂,因此,不难解释该生态系统的菌根在组成上并未呈现某一种菌根占优势的情况,而是两种类型的菌根比例相当(图1)。另外,有分子学的研究发现林地表层土壤菌根真菌的多样性随林龄的增加而增加,116龄的林地亚菌根真菌的多样性较13龄的林地亚菌根高了一倍^[18]。尽管丛枝菌根真菌对宿主植物的选择性不如外生菌根真菌,但考虑到季风常绿阔叶林群落的复杂性,本研究推测,若对菌根功能类群进行分类学上的细分,那么,该生态系统的菌根真菌多样性应远高于其它两个演替阶段的森林生态系统。

菌根多样性除了受植物多样性和群落结构的影响之外,在一定程度上也受到土壤条件的控制^[17]。外生菌根真菌需要利用土壤有机质来产生胞外酶^[41],有的外生菌根真菌还具有类似于腐生真菌的特性^[42],因而,土壤有机质含量、组成和分布在一定程度上对外生菌根真菌群落产生影响^[17,43-45]。在黑松林(*Pinus contorta*)的控制试验中证明了施肥显著降低外生菌根真菌对植物的侵染和丰富度^[19]。对丛枝菌根真菌的研究也证明了土壤类型、有机质结构、氮、磷养分含量对丛枝菌根真菌种类组成产生的影响不容忽视^[17]。施肥试验证明磷肥的施用量对丛枝菌根真菌 *Glomus sinuosum* 和 *Glomus intraradices* 的生长和代谢活性产生显著的影响,低磷水平增加丛枝菌根根外菌丝密度,而高磷水平抑制丛枝菌根真菌的生长和代谢活性,最终导致菌根效应降低^[46]。本研究对土壤有机质、氮、磷含量与两种类型菌根的侵染率和孢子密度进行分析(图5)发现,仅土壤磷的含量与菌根资源呈现出一定的相关性。结合土壤养分状况和群落结构差异,我们认为马尾松林丛枝菌根真菌代谢相对较快,并产生大量孢子,加之该森林土壤较低的氮、磷含量在一定程度上抑制外生菌根真菌孢子的萌发,因而,马尾松林的菌根真菌孢子密度远高于其它两个森林(图2)。

鉴于外生菌根植物主要分布在受氮限制的区域^[12],因此,外生菌根真菌被认为能够促进氮限制环境下植物吸收可利用氮素^[1],而针阔叶混交林较低的氮含量(表1)可能是该森林生态系统外生菌根侵染率较高的原因之一。

4 结论

季风常绿阔叶林不同演替阶段森林生态系统均表现出菌根化程度高的特征,但优势菌根类型存在较大的差异。这些差异受森林演替过程中植物物种数量、群落结构、生产力以及土壤养分状况的影响,但不同演替阶段森林菌根类型的影响因素不同,演替早期森林体现的丛枝菌根占优势主要受该森林草本植物物种丰富和土壤相对贫瘠所影响;演替中期森林的外生菌根占优势受该群落中外生菌根植物在数量和结构上的绝对优势所控制;演替后期森林生态系统外生菌根和丛枝菌根共同占优势与该群落物种数丰富、结构复杂息息相关。

参考文献:

- [1] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. 3rd ed. London: Academic Press. 2008: 13-611.
- [2] BRUNDRETT M C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis[J]. Plant and Soil, 2009, 320(1-2): 37-77.
- [3] KIERS E T, DUHAMEL M, BEESETTY Y, et al. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis[J]. Science, 2011, 333(6044): 880-882.
- [4] SMITH F A, GRACE E J, SMITH S E. More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses[J]. New Phytologist, 2009, 182(2): 347-358.
- [5] SMITH S E, FACELLI E, POPE S, et al. Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas[J]. Plant and Soil, 2010, 326(1-2): 3-20.
- [6] READ D J, PEREZ-MORENO J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance?[J] New Phytologist, 2003, 157(3): 475-492.
- [7] RILLIG M C. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes[J]. Ecology Letters, 2004, 7(8): 740-754.
- [8] TALBOT J M, ALLISON S D, TRESEDER K K. Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change[J]. Functional Ecology, 2008, 22(6): 955-963.
- [9] VAN DER HEIJDEN M G A, BARDGETT R D, VAN STRAALLEN N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. Ecology Letters, 2008, 11(3): 296-310.
- [10] ORWIN K H, KIRSCHBAUM M U F, ST JOHN M G, et al. Organic

- nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(5): 493-502.
- [11] 郭良栋, 田春杰. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展[J]. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 158-171.
- [12] ALLEN E B, ALLEN M F, HELM D J, et al. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity[J]. *Plant and Soil*, 1995, 170(1): 47-62.
- [13] VAN DER HEIJDEN M G A, KLIRONOMOS J N, URSIC M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity[J]. *Nature*, 1998, 396(6706): 69-72.
- [14] HARTNETT D C, WILSON G W T. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie[J]. *Ecology*, 1999, 80(4): 1187-1195.
- [15] EOM A H, HARTNETT D C, WILSON G W T. Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie[J]. *Oecologia*, 2000, 122(3): 435-444.
- [16] BURROWS R L, PFLEGER F L. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity[J]. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 2002, 80(2): 120-130.
- [17] KERNAGHAN G. Mycorrhizal diversity: cause and effect [J]? *Pedobiologia*, 2005, 49(6): 511-520.
- [18] JOHNSON D, IJDO M, GENNEY D R, et al. How do plants regulate the function, community structure, and diversity of mycorrhizal fungi[J]? *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(417): 1751-1760.
- [19] TESTE F P, LIEFFERS V J, STRELKOV S E. Ectomycorrhizal community responses to intensive forest management: thinning alters impacts of fertilization[J]. *Plant and Soil*, 2012, 360(1-2): 333-347.
- [20] 石兆勇, 刘德鸿, 王发园, 等. 菌根类型对森林树木净初级生产力的影响[J]. *生态环境学报*, 2012, 21(3): 404-408.
- [21] 宋福强, 田兴军, 杨昌林, 等. 川西亚高山带森林生态系统外生菌根的形成[J]. *生态学报*, 2006, 26(12): 4171-4178.
- [22] 房辉, DAMODARAN P N, 曹敏. 西双版纳热带次生林中的丛枝菌根调查[J]. *生态学报*, 2006, 26(12): 4179-4185.
- [23] 樊永军, 闫伟, 王黎元. 贺兰山地区青海云杉外生菌根的形态类型及分子鉴定[J]. *林业科学*, 2011, 47(6): 108-113.
- [24] 牛家琪. 鼎湖山一些树种的菌根调查[C]//中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站. 热带亚热带森林生态系统研究. 6. 北京: 科学出版社, 1990: 37-40.
- [25] TANG X L, WANG Y P, ZHOU G Y, et al. Different patterns of ecosystem carbon accumulation between a young and an old-growth subtropical forest in Southern China[J]. *Plant Ecology*, 2011, 212(8): 1385-1395.
- [26] HOBBI E A. Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies[J]. *Ecology*, 2006, 87(3): 563-569.
- [27] 黄忠良, 孔国辉, 何道泉. 鼎湖山植物群落多样性的研究[J]. *生态学报*, 2000, 20(2): 193-198.
- [28] 黄展帆, 范征广. 鼎湖山的气候[C]// 中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站. 热带亚热带森林生态系统研究. 1. 广州: 科学普及出版社广州分社, 1982: 11-16.
- [29] 孔国辉, 叶万辉, 黄忠良, 等. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林定位研究 (I) 锥栗、黄果厚壳桂群落组成及其对区域物种库的贡献[C]// 中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站, 中国科学院鼎湖山国家级自然保护区管理处. 热带亚热带森林生态系统研究. 北京: 气象出版社, 1998: 1-6.
- [30] 彭少麟, 方炜, 任海, 等. 鼎湖山厚壳桂群落演替过程的组成和结构动态[J]. *植物生态学报*, 1998, 22(3): 245-249.
- [31] GUO D L, MITCHELL R J, HENDRICKS J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a long-leaf pine forest[J]. *Oecologia*, 2004, 140(3): 450-457.
- [32] PHILLIPS J M, HAYMAN D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection[J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1970, 55(1): 158-161.
- [33] GERDEMANN J W, NICOLSON T H. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting[J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1963, 46(2): 235-244.
- [34] ALMEIDA R T, SCHENCK N C. A revision of the genus *Sclerocystis* (Glomaceae, Glomales)[J]. *Mycologia*, 1990, 82(6): 703-714.
- [35] SCHENCK N C, PÉREZ Y. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi[M]. 3 rd ed. Gainesville: Synergistic Publications, 1990: 7-36.
- [36] 孔国辉, 莫江明. 人为干扰对鼎湖山马尾松林种群动态的影响[J]. *热带亚热带植物学报*, 2002, 10(3): 193-200.
- [37] VITOUSEK P M, SANFORD R L. Nutrient cycling in moist tropical forest[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, 17: 137-167.
- [38] CHAPIN F S, MATSON P A, MOONEY H A. Principles of terrestrial ecosystem ecology[M]. New York: Springer-Verlag, 2002: 11-13.
- [39] SMITH T F. The effect of season and crop rotation on the abundance of spores of vesicular-arbuscular (V-A) mycorrhizal endophytes[J]. *Plant and Soil*, 1980, 57(2/3): 475-479.
- [40] 孙向伟, 王晓娟, 陈牧, 等. 生态环境因子对 AM 真菌孢子形成与分布的作用机制[J]. *草业学报*, 2011, 20(1): 214-221.
- [41] READ D J, LEAKE J R, PEREZ-MORENO J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes[J]. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 2004, 82(8): 1243-1263.
- [42] COLPAERT J V, VAN TICHELEN K K. Decomposition, nitrogen and phosphorus mineralization from beech leaf litter colonized by ectomycorrhizal or litter-decomposing *Basidiomycetes*[J]. *New Phytologist*, 1996, 134(1): 123-132.
- [43] RÜHLING Å, TYLER G. Soil factors influencing the distribution of macrofungi in oak forests of southern Sweden[J]. *Holarctic Ecology*, 1990, 13(1): 11-18.
- [44] HANSEN P A. Prediction of macrofungal occurrence in Swedish beech forests from soil and litter variable models[J]. *Vegetatio*, 1988, 78(1-2): 31-44.
- [45] KERNAGHAN G, HARPER K A. Community structure of ectomycorrhizal fungi across an alpine/subalpine ecotone[J]. *Ecography*, 2001, 24(2): 181-188.
- [46] 冯海燕, 冯固, 王敬国, 等. 植物磷营养状况对丛枝菌根真菌生长及代谢活性的调控[J]. *菌物系统*, 2003, 22(4): 589-598.

Mycorrhizae respond to plant diversity in monsoon evergreen broadleaved forest succession choronsequence

ZHENG Keju^{1,2}, TANG Xuli^{1*}, ZHANG Jing^{1,2}, HAN Tianfeng³

1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. South China Agricultureal University, Guangzhou 510642, China

Abstract: Plant species diversity, community structure, productivity and edaphic factors varied significantly with forest succession, these variations may influence the diversity of mycorrhizae. To understand how forest structure and function impact on mycorrhizae at ecosystem level, three subtropical forests were chosen along a forest succession series in South China to investigate mycorrhizae, ectomycorrhizae (ECM), arbuscular mycorrhizae (AM), and mycorrhizal fungal spores in the top soil (0-20 cm depth). Potential influences of forest structure on mycorrhizae were analyzed based on field census together with plant diversity and soil nutrients. The results showed that nearly 70% of fine roots less than 2 mm diameter in the top soil of each forest were colonized by mycorrhizal fungi, but dominate mycorrhizae types varied significantly in the three successional forests. AM accounted for 78% of total mycorrhizae in the pine forest at early successional stage, ECM contributed to 75% of mycorrhizae in the mixed forest at middle successional stage, and AM and ECM contributed equivalently to total mycorrhizae in the monsoon evergreen broadleaved forest at late succession stage. Mycorrhizal fungal spore density was highest in the pine forest (2 925 spores per 20 g dry soil), which was 2.5 and 2 times of those in the mixed forest and monsoon evergreen broadleaved forest, respectively. We found that the difference of mycorrhizae composition was associated with plant diversity, community structure and soil nutrient condition in successional forests. Species-rich and individual high density of grass plants and poor soil nutrient level in the pine forest may result in relatively high proportion of AM in the pine forest. Mycorrhizae were dominated by ECM resulting from the dominance of ECM plant in the mixed forest. Abundant plant species and complex community structure in the monsoon evergreen broadleaved forest contributed AM and ECM to equal distribution in the forest. These results suggest that mycorrhizae diversity changed with forest succession as a result of changes in plant diversity, community structure as well as soil nutrient condition, and the reasons varied at different successional stages.

Key words: mycorrhizae; succession; diversity; forest; monsoon broadleaved forest