

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.02.009

引用格式:刘昭岐,王琪,郑佳华,等.不同放牧强度下荒漠草原短花针茅丛枝菌根真菌侵染特征及其影响因素[J].草地学报,2026,34(2):469—477

LIU Zhao-qi, WANG Qi, ZHENG Jia-hua, et al. Effects of Grazing Intensities on AMF Colonization of *Stipa breviflora* and their influencing factors in Desert Steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(2):469—477

不同放牧强度下荒漠草原短花针茅丛枝菌根 真菌侵染特征及其影响因素

刘昭岐¹, 王琪², 郑佳华¹, 张峰¹, 李邵宇¹, 杨立山¹, 张彬¹, 乔茅蓉¹, 赵萌莉¹,
徐龙超¹, 王宁斌¹, 周清格¹, 邓扬臻¹, 王锡媛¹, 陈信力^{1,3}, 季祥^{1,4*}, 王忠武^{1*}
(1. 内蒙古农业大学草业学院/草地资源教育部重点实验室, 内蒙古呼和浩特 010019; 2. 乌兰察布市农牧业生态
资源保护中心, 内蒙古乌兰察布 012000; 3. 浙江农林大学森林食物资源挖掘与利用全国重点实验室, 浙江杭州
311300; 4. 赤峰学院, 内蒙古赤峰 024000)

摘要:丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)在维持草原生态系统功能中发挥着重要作用。放牧作为草原主要的利用方式之一,对植物和AMF的共生关系影响深远。为探究放牧对荒漠草原建群植物短花针茅(*Stipa breviflora*)与AMF的共生关系的调控作用及其驱动机制,本研究基于内蒙古短花针茅荒漠草原,研究了不同放牧强度[不放牧(No grazing, CK)、轻度放牧(Light grazing, LG)、中度放牧(Moderate grazing, MG)和重度放牧(Heavy grazing, HG)]对短花针茅AMF侵染率的影响。结果表明:短花针茅AMF侵染率随放牧强度增加显著降低,不同放牧强度下短花针茅AMF侵染率分别为65.89%, 59.89%, 52.89%和41.33%。孢子密度和菌丝密度随放牧强度增加而降低。随放牧强度增加,短花针茅总根长增加,根直径降低,土壤紧实度与pH值升高,土壤有机碳、有效磷含量下降,而土壤含水量、硝态氮含量在轻度放牧时最高,其中土壤硝态氮和有效磷是调控短花针茅根系AMF侵染率变化的主要因子。综上所述,在荒漠草原中,放牧通过减少土壤中的氮磷养分有效性影响AMF定殖。本研究为荒漠草原生态系统的科学放牧管理提供了数据支持和理论基础。

关键词:荒漠草原;放牧;短花针茅;菌根侵染率

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)02-0469-09

Effects of Grazing Intensities on AMF Colonization of *Stipa breviflora* and their influencing factors in Desert Steppe

LIU Zhao-qi¹, WANG Qi², ZHENG Jia-hua¹, ZHANG Feng¹, LI Shao-yu¹, YANG Li-shan¹, ZHANG Bin¹,
QIAO Ji-rong¹, ZHAO Meng-li¹, XU Long-chao¹, WANG Ning-bin¹, ZHOU Qing-ge¹,
DENG Yang-zhen¹, WANG Xi-yuan¹, CHEN Xin-li^{1,3}, JI Xiang^{1,4*}, WANG Zhong-wu^{1*}

(1. College of Grassland Science, Inner Mongolia Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Resource, Hohhot, Inner Mongolia 010019, China; 2. Ulanqab Agricultural and Animal Husbandry Ecological Resource Protection Center, Ulanqab, Inner Mongolia 012000, China; 3. Zhejiang A&F University, National Key Laboratory of Forest Food Resources Exploration and Utilization, Hangzhou, Zhejiang Province 311300, China; 4. Chifeng University, Chifeng, Inner Mongolia 024000, China)

Abstract: Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) play an important role in maintaining the function of grassland ecosystems. Grazing is one of the main utilization modes of grasslands, which has a profound effect on the symbiotic relationship between plants and AMF. However, the regulatory effects of grazing on the *Stipa breviflora*-

收稿日期:2025-02-08;修回日期:2025-03-20

基金项目:国家重点研发计划(2024YFF1309000);国家重点研发计划(2023YFF1304104)资助

作者简介:刘昭岐(1999-),男,蒙古族,内蒙古赤峰人,硕士研究生,主要从事草地生态研究,E-mail:2459952261@qq.com;*通信作者
Author for correspondence, E-mail: jixiang@imau.edu.cn; zhongwuwang1979@163.com

AMF symbiosis and its driving mechanisms remain unknown. This study, conducted in the *S. breviflora* grassland of Inner Mongolia, examined the effects of different grazing intensities—no grazing, light grazing (LG), moderate grazing (MG), and heavy grazing (HG)—on the AMF colonization rate in *S. breviflora* roots. The results revealed a significant decline in the AMF colonization rate with increasing grazing intensity. The colonization rates were 65.89%, 59.89%, 52.89% and 41.33% under different grazing intensities, respectively. Spore density and hyphal length density decreased with increasing grazing intensity. In addition, increased grazing intensity led to longer total root length and smaller root diameter in *S. breviflora*, along with higher soil density and pH but lower soil organic carbon and available phosphorus. However, soil moisture and nitrate nitrogen content peaked under light grazing. Soil nitrate nitrogen and available phosphorus were identified as the primary factors influencing the reduction in AMF colonization. In conclusion, grazing negatively affects AMF colonization in desert steppes by decreasing nitrogen and phosphorus nutrient effectiveness in the soil. This study provides empirical data and theoretical insights that support the development of sustainable grazing management strategies to maintain the health and resilience of desert steppe ecosystems.

Key words: Desert steppe; Grazing; *Stipa breviflora*; Mycorrhizal infection rate

丛枝菌根真菌 (Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是土壤中最常见的根系共生微生物之一, 广泛分布于全球各类生态系统^[1]。AMF 通过与植物建立共生关系, 能增强宿主植物对土壤中水分^[2]、磷^[3]和氮^[4]等营养物质的吸收利用, 对于维持生态系统功能稳定性至关重要。草原覆盖了地球陆地表面的五分之一^[5], 在草原生态系统中, 植物与 AMF 之间的共生关系是维持其生态功能的重要基础^[6]。放牧作为草原生态系统中常见的人类活动, 对草原植物的生长及群落结构有着重大影响^[7]。然而, 目前放牧对草原植物与 AMF 共生关系所产生的影响尚不明确。一项在美国高草草原的研究发现, 放牧促进了 AMF 在须芒草 (*Andropogon gerardii*) 根系的定殖^[8]; 而 Ba 等人的研究表明, 在草甸草原, 放牧减弱了 AMF 在羊草 (*Leymus chinensis*) 根系的定殖^[9]; 还有研究指出, 在英国的温带草原, 放牧并未对 AMF 在针茅属 (*Festuca campestris*) 植物群落根系的定殖产生影响^[10]。研究结果的差异可能源于研究区域的放牧强度、草原类型和建群种的不同。因此, 探究放牧对草原植物与 AMF 共生的影响, 不仅有助于深入理解草原生态系统的结构和功能, 还能为草原的可持续管理提供科学依据。

一项 meta 分析表明, AMF 对宿主植物的侵染能力取决于生物和非生物环境^[11]。放牧抑制 AMF 对宿主植物的侵染, 可能是因为放牧改变植物的形态特征和分布^[12], 降低植被盖度和植物光合能力, 从而减少地下碳向根系伴生 AMF 的分配^[13]。放牧引起 AMF 侵染率变化的土壤驱动因子并不一致。在美国的温带草原, 放牧降低土壤含水量, 影响植物的光合作用和初级生产, 导致植物对氮和磷的需求降低, 同时也削弱了用于分配给真菌伴侣的光合

产物碳的可用性^[14], 进而抑制 AMF 对宿主植物的侵染。在巴西的放牧实验发现, 放牧可能通过尿氮的排泄和硝化作用降低土壤 pH 值, 从而引起土壤酸化, 降低 AMF 群落多样性^[15], 不利于 AMF 的定殖。一项 Meta 分析揭示植物对菌根真菌接种的响应具有显著的情境依赖性, 放牧对土壤氮有效性的抑制可能导致植物在再生长和补偿组织损失时对养分需求增加, 从而促进植物与 AMF 之间的互惠共生, 以获取额外养分^[11]; 而在典型草原上, 长期禁牧处理下, 草原土壤中活性有机磷含量与植物 AMF 侵染率呈显著正相关^[16]。在半干旱草原的长期放牧实验表明, 放牧导致土壤的紧实度增大, 破坏了 AMF 菌丝网络, 抑制其对植物的侵染^[17]。

短花针茅 (*Stipa breviflora*) 荒漠草原占温性荒漠草原总面积的 11.2%^[18], 是草原地区向荒漠地区过渡的荒漠草原生态系统类型, 也是重要的畜牧业生产基地。短花针茅是内蒙古荒漠草原的建群种, 具有分布广、数量多等特点, 在维护荒漠草原生态系统健康方面有着重要作用。前期有关放牧对短花针茅影响的研究主要探讨了其分蘖特征、根系发育和种群密度等对放牧的响应, 而关于放牧特别是放牧强度对短花针茅 AMF 侵染率影响的研究未见报道。AMF 侵染率通常用于评估 AMF 与寄主植物之间的共生亲密程度和生理生态功能, 是评估 AMF 生长发育状况的重要指标。在全球范围的 meta 分析表明, 连续的过度放牧会抑制 AMF 对宿主植物的侵染^[19], 但并未解释不同草地类型中放牧导致的土壤理化性质的变化和 AMF 侵染率变化的关联。本研究以荒漠草原为研究对象, 通过探究放牧强度对短花针茅 AMF 侵染率的影响及其影响因素, 旨在科学确定荒漠草原的适宜放牧强度, 并揭示

放牧调控土著 AMF 的环境机制,以优化短花针茅的养分利用效率,改善土壤微环境,为退化草原的生态恢复和可持续放牧管理提供理论依据与实践策略。

1 材料与方法

1.1 研究区概述

试验地位于内蒙古乌兰察布市四子王旗内蒙古农牧业科学院试验基地,位于 41.79°N,111.90°E,海拔 1450 m。该地属中温带大陆性气候,全年多风,降水少而集中。年平均降水量为 280 mm,主要集中于 5—9 月,干旱严重,年平均气温约为 3.7℃。试验区属荒漠草原,建群种为短花针茅,优势植物包括无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)等。植物群落高度与盖度较低且分布稀疏,群落植株平均高度为 8 cm,总覆盖率在 17%~20%之间。试验区的土壤类型为淡栗钙土,土壤质地为沙壤土,土层厚度约 1 m,有机质、氮与磷含量均较低。

1.2 试验设计

2002 年于短花针茅荒漠草原选取 50 hm² 的天然草地进行围封,其地势较平坦、植被均匀、土壤类型相对一致,并开展不同放牧强度试验。该试验采用完全随机区组设计,设置 4 个放牧梯度处理,载畜率分别为 0(不放牧,CK)、0.93(轻度放牧, LG)、1.82(中度放牧, MG)、2.71(重度放牧, HG)羊单位·hm⁻²·半年⁻¹。每个处理设置 3 次重复,共 12 个小区,每个小区占地 4.4 hm²。放牧羊均为成年蒙古羯羊,每年 6—11 月连续放牧,时间为 6:00—18:00,自由采食且不补饲。试验期间每 3 年换一次绵羊,病羊及时换成健康羊。

1.3 样品采集

植物样品采集:本研究于 2023 年 8 月进行植物样品采集,在每个不同放牧强度下的各个重复小区内,随机挖取 10 株长势一致且发育良好的短花针茅(*Stipa breviflora*)个体,用剪刀剪取植物根部后,将根系样品立即放入有冰袋的保温箱中保存,带回实验室用于根系功能性状和 AMF 侵染特征的测定。

土壤样品采集:土壤样品采集时间与植物样品一致,在每个小区内完成植物样品取样后,选择地

势相对平坦的区域设置 5 个 1 m×1 m 的样方,在每个样方内按 5 点取样法,使用内径 5 cm 的土钻收集表层土壤(0~10 cm),5 钻合为一个土壤样品,用 2 mm 筛网去除根系和石砾后放入自封袋后,立即放在装有冰袋的保温箱内运送回实验室,在实验室内将土壤样品分为 2 份,一份在 4℃ 下保存用于测定孢子密度和菌丝密度。另一份在室内自然风干后用于测定土壤理化性质。

1.4 指标测定

1.4.1 AMF 侵染率测定 应用台盼蓝染色法^[20]处理短花针茅根部后,随机挑选 30 个根段制片,每张载玻片压制 10 根。采用十字交叉法^[21]于 200 倍显微镜下测侵染率,使显微镜十字线之一与根系平行,观察另一线与菌丝、丛枝、泡囊有无交叉点,每个根段观察 10 个视野,共 100 个视野,与菌丝、丛枝、泡囊交叉记为 1,无交叉记为 0,统计结果后根据公式计算:

$$\text{总侵染率} = [(\text{总交叉点数} - \text{无侵染交叉点数}) \div \text{总交叉点数}] \times 100\%$$

1.4.2 AMF 孢子密度及菌丝密度测定 (1)孢子密度测定:

称取 15 g 风干土样,以 100 mL 自来水浸泡 30 min,把上悬液倒入 20 目和 400 目的双层筛。将下层筛上过滤物冲至 100 mL 离心管,离心除杂和上清液后加质量分数为 45% 的蔗糖溶液至 2/3 处,搅匀后离心,再将上悬液倒入 400 目筛并除掉残留蔗糖溶液,把筛面上筛余物移至培养皿,观察统计其中孢子数量。

(2)菌丝密度测定:

将风干土样过 1 mm 筛,称取 5 g 土样放入高速粉碎机,加 50 mL 蒸馏水,10 000 r·min⁻¹ 搅拌 30 s。取上清液过 20 目和 400 目的双层筛,用蒸馏水将 400 目筛上过滤物冲至 500 mL 烧杯,磁力搅拌器 1000 r·min⁻¹ 搅拌 30 s 后静置 30 s。移液枪取液面下 1 cm 的 5 mL 液体,真空抽滤过 0.45 μm 微孔滤膜。滤膜放载玻片,每个样品制 3 个滤膜。滴 3 滴 0.05% 台盼蓝溶液,风干后加一滴乳酸甘油,盖载玻片,200 倍显微镜观察 25 个视野,用网格交叉法计数交叉点,AMF 菌丝无隔、多分枝且被台盼蓝染色。统计后按公式计算:

$$\text{菌丝长度(m)} = (11/14 \times \text{交叉点数} \times \text{网格单元格长度} \times \text{膜面积} \times \text{稀释倍数}) \div (25 \times \text{网格面积})$$

菌丝密度($\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$)=菌丝长度÷土壤质量

1.4.3 土壤理化性质和植物根系特征测定 利用酸度计(BPH-7100, 中国)测定土壤pH值。利用紧实度仪(SPECTRUM SC900, 美国)测定土壤紧实度。采用重铬酸钾氧化法测定土壤有机碳含量。采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗分光光度法测定土壤有效磷含量。采用流动分析仪(TRAACS2000, 美国)测定土壤硝态氮含量。采用烘干法测定土壤含水量。采用根系扫描分析系统(WinRHIZO)测量短花针茅根系特征。

1.5 数据处理与分析

用Excel 2016对数据进行整理。分析前实验

数据已通过 Shapiro-Wilk 检验和 Levene 检验。SPSS 27.0 用于单因素方差分析(One-way ANOVA), Duncan 多重比较用于事后检验, 设置显著性水平为 0.05。使用 Origin 2024 软件进行线性拟合和多元回归分析并作图。

2 结果与分析

2.1 AMF 形态与侵染特征

通过台盼蓝染色镜检法可以明显观察到植物根系的囊泡、菌丝和丛枝结构(图1)。且未放牧处理下, 短花针茅根系中 AMF 的组织形态发育显著优于放牧处理组。

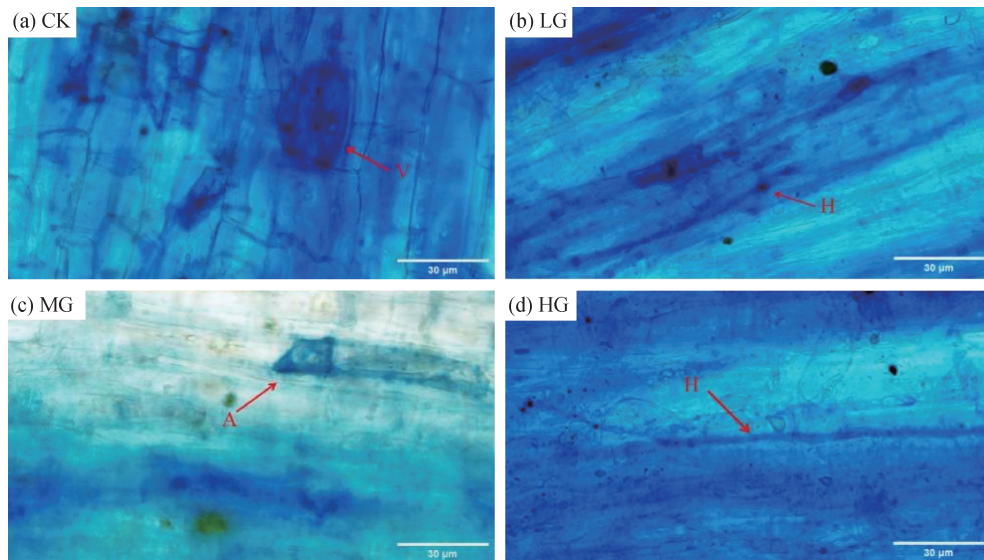


图1 不同放牧强度下短花针茅根系中的丛枝菌根真菌结构

Fig. 1 The structures of AMF in *S. breviflora*. roots under different grazing intensities

注: A 为丛枝, H 为菌丝, V 为囊泡

Note: A is the arbuscule, H is the hyphae, and V is the vesicles

2.2 放牧强度对 AMF 侵染特征的影响

短花针茅的 AMF 侵染率随着放牧强度的增加显著降低($P<0.05$), 不同放牧强度下分别为 65.89%, 59.89%, 52.89% 和 41.33%, 与 CK 相比, MG 和 HG 均显著降低了短花针茅的 AMF 侵染率(图2)。

2.3 放牧强度对土壤孢子密度和菌丝密度的影响

通过对不同放牧强度下短花针茅荒漠草原中土壤 AMF 孢子密度和菌丝密度调查发现, 不同放牧强度下土壤中 AMF 菌丝密度分别为 24.22, 21.72, 16.69 和 15.36 $\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$, 与 CK 相比, LG, MG 与 HG 均显著降低了菌丝密度($P<0.05$), 但是 MG 与 HG 间无显著差异(图3a)。不同放牧强度下土壤

孢子密度分别为 10.11×10^3 , 7.61×10^3 , 6.69×10^3 和 5.36×10^3 $\text{Spores}\cdot\text{g}^{-1}$, 与 CK 相比, LG, MG 与 HG 均显著降低了孢子密度($P<0.05$), LG 与 MG, MG 与 HG 间无显著差异, 但 LG 与 HG 间差异显著(图3b)。

2.4 放牧强度对土壤理化性质和短花针茅根系特征的影响

放牧改变了土壤理化性质(表1)。不同放牧强度下的土壤紧实度分别为 1345.56, 1396.00, 2216.44 和 2517.44 kPa, 随着放牧强度增加, 土壤紧实度显著增加($P<0.05$)且 CK 与 MG, HG 之间有显著差异。土壤 pH 值随放牧强度的增加显著增加

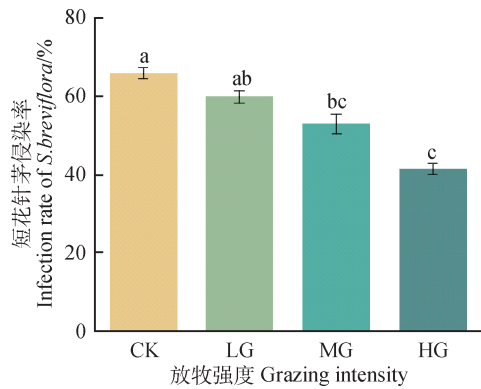


图 2 不同放牧强度下短花针茅 AMF 感染率

Fig. 2 The AMF infection rate of *S. breviflora* under different grazing intensities

注:不同小写字母代表不同放牧强度差异显著($P<0.05$)。下同
Note: Different lowercase letters mean significant differences among grazing intensities ($P<0.05$). The same as below

($P<0.05$),分别为 7.56,7.68,7.87 和 7.89,且 CK 与 MG,HG 之间有显著差异。土壤含水量随放牧

强度的增加分别为 2.83%,3.49%,2.02% 与 1.80%,与 CK 相比,土壤含水量在 LG 处理下显著增加后显著降低($P<0.05$),且 MG,HG 之间没有显著差异,土壤中硝态氮含量随放牧强度的增加分别为 10.93,12.05,10.96 和 10.18 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,与 CK 相比,土壤硝态氮在 LG 显著增加后显著降低($P<0.05$),且 CK 与 MG,HG 之间没有显著差异,随放牧强度的增加,土壤中有效磷含量显著降低($P<0.05$),分别为 3.98,3.46,3.25 和 2.46 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,且 LG 与 MG 之间没有显著差异,随放牧强度的增加,土壤有机碳含量显著减少($P<0.05$),不同放牧强度下土壤中有机碳分别为 16.56,16.42,15.75 和 15.48 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。且 LG 与 MG 之间差异显著。放牧改变了短花针茅的总根长和根直径(表 2),短花针茅的总根长随着放牧强度的增加显著增加($P<0.05$),根直径随着放牧强度的增加显著降低($P<0.05$)。

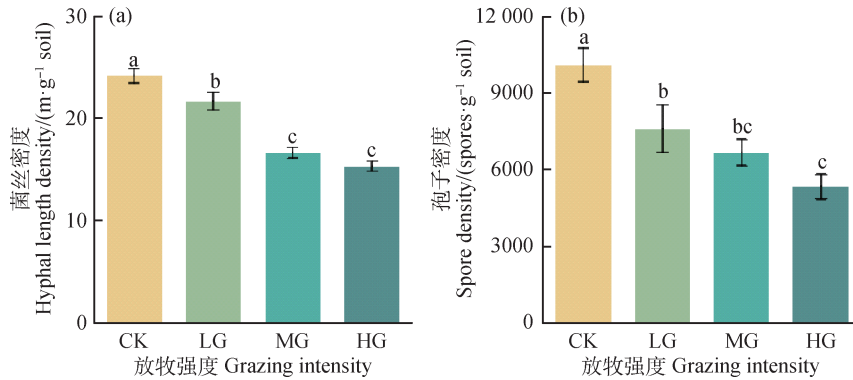


图 3 不同放牧条件下土壤 AMF 菌丝密度和孢子密度

Fig. 3 Soil AMF hyphal density and spore density under different grazing conditions

表 1 不同放牧强度对土壤理化性质的影响

Table 1 Effects of different grazing intensities on soil physical and chemical properties

指标 Index	CK	LG	MG	HG
紧实度 Soil density/kPa	1345.56±73.53 ^c	1396.00±46.81 ^c	2216.44±80.97 ^b	2517.44±66.72 ^a
土壤 pH 值 Soil pH	7.59±0.04 ^b	7.68±0.07 ^{ab}	7.87±0.06 ^a	7.89±0.12 ^a
土壤含水量 Soil moisture content/%	2.83±0.21 ^b	3.49±0.20 ^a	2.02±0.068 ^c	1.80±0.11 ^c
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	10.93±0.16 ^b	12.05±0.28 ^a	10.96±0.28 ^b	10.18±0.32 ^b
土壤有效磷 Soil available phosphorus/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	3.98±0.12 ^a	3.46±0.09 ^b	3.25±0.09 ^b	2.46±0.14 ^c
土壤有机碳 Soil organic carbon/($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	16.56±0.24 ^a	16.42±0.22 ^a	15.75±0.19 ^b	15.48±0.18 ^b

表 2 不同放牧强度对短花针茅根系特征的影响

Table 2 Effects of different grazing intensities on Root Characteristics of *S. breviflora*

指标 index	CK	LG	MG	HG
总根长 Total root length/cm	216.57±10.83 ^c	255.05±11.43 ^{bc}	285.17±16.14 ^{ab}	300.31±15.18 ^a
根面积 Root surface area/ cm^2	16.51±0.97 ^a	18.65±1.19 ^a	17.78±1.29 ^a	17.07±1.08 ^a
根直径 Root diameter/mm	156.11±0.90 ^a	154.56±0.80 ^{ab}	153.33±0.47 ^b	152.78±1.15 ^b
根体积 Root volume/ cm^3	0.85±0.19 ^a	0.98±0.17 ^a	0.95±0.09 ^a	0.72±0.13 ^a

2.5 短花针茅 AMF 感染率影响因素分析

将短花针茅的 AMF 感染率分别与环境土壤因子及其根系指标进行线性拟合,发现短花针茅

AMF 感染率与土壤紧实度($P<0.001$)、土壤 pH 值($P<0.01$)和短花针茅总根长($P<0.001$)呈显著负相关。与菌丝密度($P<0.001$)、孢子密度($P<$

0.001)、有机碳($P<0.001$)、含水量($P<0.001$)、硝态氮($P<0.01$)、有效磷($P<0.001$)和短花针茅根直径($P<0.01$)均呈显著正相关(图4)。

进而通过多元回归分析多种影响因子对AMF侵染特征的综合影响,当考虑多种因素同时影响

AMF侵染率时,模型 $R^2=0.7093$, $P<0.001$,说明8个自变量共解释了AMF侵染率70.93%的变化,且模型显著,其中硝态氮(Soil nitrate nitrogen)和有效磷(Soil available phosphorus)对AMF侵染率产生了显著的积极影响($P<0.05$,图5)。

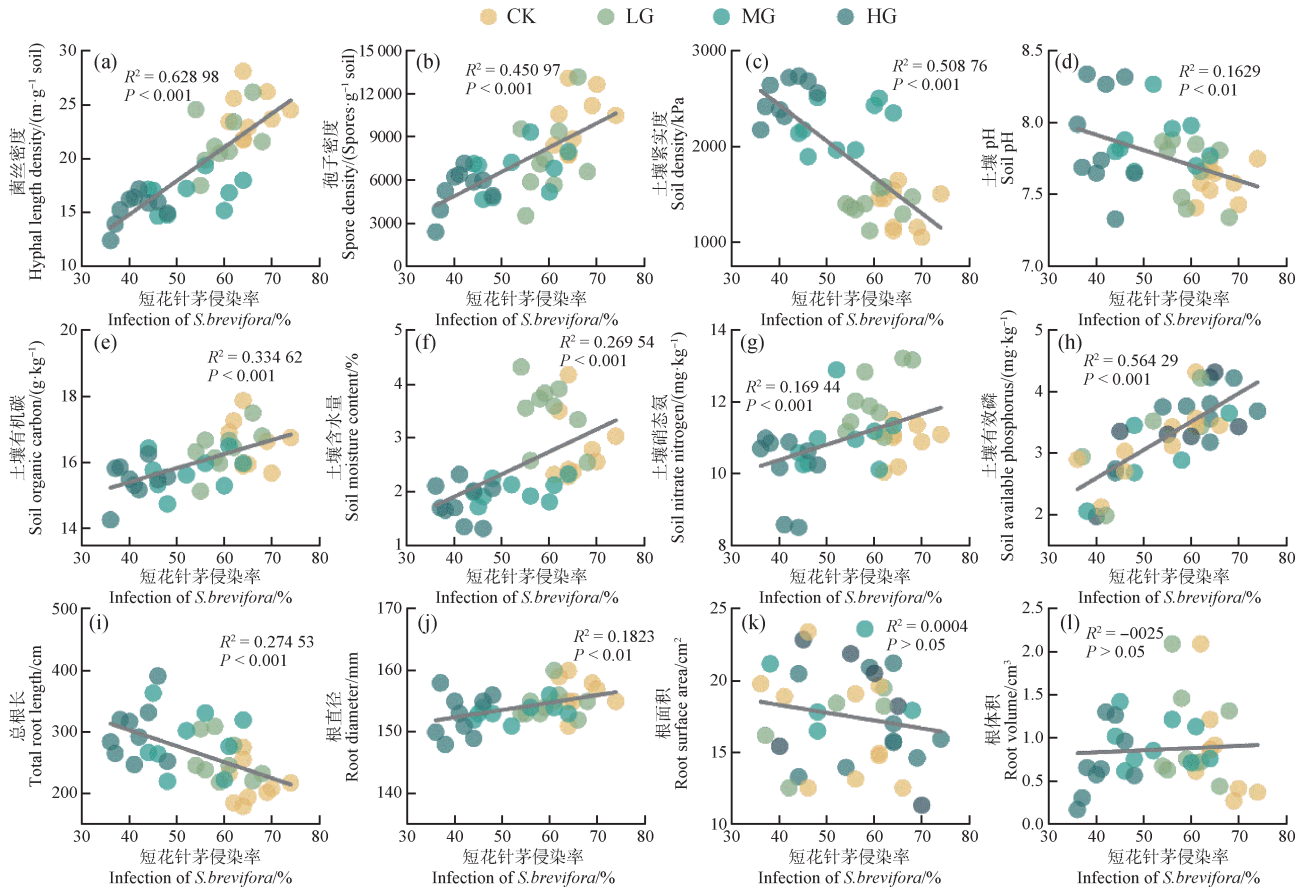


图4 短花针茅AMF侵染率与各因子间的线性拟合

Fig. 4 Linear fitting between the AMF infection rate of *S. breviflora* and various factors

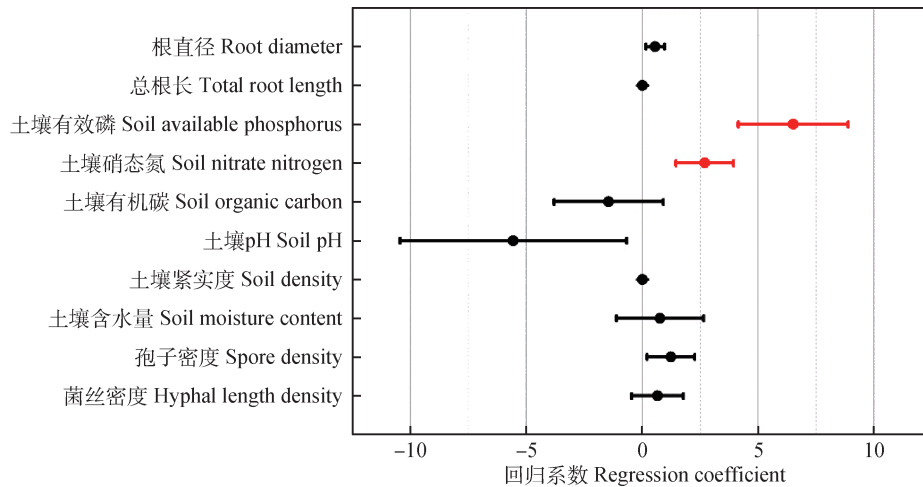


图5 不同放牧强度下短花针茅AMF侵染率与各因子的多元拟合分析

Fig. 5 Multivariate fitting analysis of the AMF infection rate of *S. breviflora* and factors under different grazing intensities

注:红色表示显著相关($P<0.05$)

Note: Red color indicates a significant correlation ($P<0.05$)

3 讨论

3.1 放牧强度对短花针茅AMF侵染特征的影响

短花针茅能与AMF形成稳定的共生关系。本研究发​​现不同放牧强度下的短花针茅AMF的侵染率存在显著差异,范围为41.33%~65.89%。在不放牧处理下,短花针茅AMF侵染率(65.89%)略高于多年生禾本科植物的平均侵染率(50.7%)^[22],可能是由于短花针茅作为荒漠草原建群种,相较于其他禾本科牧草,其生长环境更加严酷,从而对AMF的共生具有更强的依赖性。然而,随着放牧强度的增加,短花针茅的AMF侵染率逐渐降低,这表明放牧会减少AMF对短花针茅根部的侵染。该结果与Cavagnaro等人^[23]在巴塔哥尼亚草原的放牧研究结果相符,可能是因为巴塔哥尼亚草原与本研究区域属同一气候类型,均为荒漠草原,且研究的雀麦(*Bromus pictus*)为放牧偏好物种,其高度依赖AMF共生,放牧致使该植物落叶的强度和频率增大,引起植物的补偿性生长,进而导致了AMF侵染率的下降。但是,Eom等人^[8]的研究结果显示,适当的放牧能够促进AMF对植物根系的侵染。这可能是因为Eom等人的研究地点是以高大草本植物为主的高草,该区域的建群种是多年生C₄高草——须芒草(*Andropogon gerardii*),而在以C₄植物占优势的草地中,放牧地的地下碳分配、根系生物量、根系分泌物和微生物生物量均显著高于未放牧地,从而产生了不同的实验结果。菌丝密度与孢子密度随放牧强度的增大而下降,这与Van der Heyde等人^[10]和Su等人^[24]的研究结果一致。有研究发现,菌丝密度的减少不利于建立菌根共生网络,会降低植物对养分的获取^[25],削弱植物与AMF的物质交换,进而导致AMF孢子的密度降低。由此可见放牧强度的增加会削弱荒漠草原植物群落与AMF共生关系,这对草地生态系统的可持续性发展是不利的。

3.2 短花针茅AMF侵染率影响因素分析

AMF侵染植物后,凭借具有更小吸收直径的根外菌丝,活化土壤中被固定的氮、磷等矿物养分,提高其有效浓度,从而促进植物对氮、磷的吸收,而共生植物则通过光合作用提供AMF生活所需的碳水化合物^[26]。本研究发​​现,放牧条件下土壤中硝态氮和有效磷是影响短花针茅根系AMF侵染率的因素。试验区属荒漠草原,植物的生长受到土壤中的

氮与磷限制。在氮素含量较低的情况下,植物与AMF对氮的吸收会产生竞争^[27]。对于短花针茅来说,硝态氮是获得氮的主要形式,土壤中硝态氮含量下降抑制分蘖,同时也会削弱叶片的光合能力^[28],进而抑制了植物与AMF的物质交换,Saravesi等人^[29]的研究表明AMF侵染率受光合作用影响。土壤有效磷含量过低会影响AMF对土壤磷的吸收^[30],AMF侵染植物后,若无法获得足够的矿物养分与植物进行营养物质交换,便无法在植物根部正常生长。多元回归表明(图5)土壤中有效磷对短花针茅AMF侵染率的影响大于硝态氮。这说明在短花针茅荒漠草原中,AMF侵染短花针茅主要受到土壤中有效磷含量的限制,可能是由于干旱草原放牧的影响,短花针茅在补偿性生长的同时也受水分限制,需要获取更多的磷来应对干旱缺水的生长环境,在土壤碳受限的条件下,随着土壤中有效磷含量的减少,与AMF产生了竞争作用^[31]。此外,在试验地缺磷缺氮的非生物影响条件下,植物根部会增加对独角金内酯的渗出^[32],独角金内酯(Strigolactones)是主导AMF侵染植物根系的过程的重要信号因子^[33],进而增加了AMF孢子的定殖,使得CK处理下AMF对短花针茅的侵染率高于平均值。Waters等^[34]的研究表明,当植物补偿性生长时,会抑制根部独角金内酯的合成,进而减少AMF在短花针茅根部的定殖。短花针茅作为短花针茅荒漠草原的优势种群,相较于其他种群更易受到放牧的影响,在羊群啃食后,羊群唾液会促进植物分蘖,使得植物的光合产物向地上部分分配^[35],而羊群踩踏也会使得植物的形态发生变化。本研究实验结果与李江文^[36]的研究结果相似,随着放牧强度增加,荒漠草原上的短花针茅根系直径减小,总根长增加。由于短花针茅属于须根系植物,而一项meta分析显示,在AMF侵染植物时,主根系植物要比须根系植物更容易受到AMF的侵染^[37],这或许能够解释在多元回归中短花针茅根系特征对AMF侵染的影响并不显著这一现象。

4 结论

放牧强度的增加降低了短花针茅荒漠草原中AMF对短花针茅的侵染率,土壤孢子密度和菌丝密度。放牧导致短花针茅总根长增加,根直径降低;土壤含水量与硝态氮含量随放牧强度增加呈单峰

曲线变化,轻度放牧时最高;土壤紧实度及pH值随放牧强度增加而升高,土壤有机碳、速效磷、则随放牧强度增加而降低,其中,土壤硝态氮和有效磷是影响AMF侵染短花针茅的主要土壤因子。因此,荒漠草原过度放牧不利于短花针茅AMF侵染,可以通过降低载畜率和适当休牧相结合的草地管理措施来促进AMF与短花针茅共生,提高短花针茅获取土壤养分的能力,进而维持草地生态系统的可持续性。

参考文献

- [1] 向丹,徐天乐,李欢,等. 丛枝菌根真菌的生态分布及其影响因素研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(11): 3597-3606
XIANG D, XU T L, LI H, et al. Ecological distribution of arbuscular mycorrhizal fungi and the influencing factors [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(11): 3597-3606
- [2] JAYNE B, QUIGLEY M. Influence of arbuscular mycorrhiza on growth and reproductive response of plants under water deficit: a meta-analysis[J]. Mycorrhiza, 2014, 24(2): 109-119
- [3] YANG G, LIU N, LU W, et al. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and soil phosphorus availability influences plant community productivity and ecosystem stability[J]. Journal of Ecology, 2014, 102(4): 1072-1082
- [4] HAMEL C. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on N and P cycling in the root zone[J]. Canadian Journal of Soil Science, 2004, 84(4): 383-395
- [5] SQUIRES V R. Grasslands of the world: Diversity, management and conservation [M]. Boca Raton: CRC Press, 2018: 50-51
- [6] MILLER R M, WILSON G W T, JOHNSON N C. Arbuscular mycorrhizae and grassland ecosystems [M]. //SOUTH-WORTH D. Biocomplexity of plant-fungal interactions. Hoboken: Wiley, 2012: 59-84
- [7] JIANG S, ZHANG J, TANG Y, et al. Plant functional traits and biodiversity can reveal the response of ecosystem functions to grazing[J]. Science of the Total Environment, 2023, 899: 165636
- [8] EOM A H, WILSON G W T, HARTNETT D C. Effects of ungulate grazers on arbuscular mycorrhizal symbiosis and fungal community structure in tallgrass prairie[J]. Mycologia, 2001, 93(2): 233-242
- [9] BA L, NING J, DELI W, et al. The relationship between the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and grazing in a meadow steppe [J]. Plant and Soil, 2012, 352(1-2): 143-156
- [10] VAN DER HEYDE M, BENNETT J A, PITHHER J, et al. Longterm effects of grazing on arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2017, 243: 27-33
- [11] HOEKSEMA J D, CHAUDHARY V B, GEHRING C A, et al. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi[J]. Ecology Letters, 2010, 13(3): 394-407
- [12] 刘文学. 荒漠草原短花针茅种群对放牧强度的响应机制[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018: 27-28
LIU W T. Response mechanism of *Stipa breviflora* to grazing in desert steppe [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2018: 27-28
- [13] REN H, GUI W, BAI Y, et al. Long-term effects of grazing and topography on extra-radical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi in semi-arid grasslands [J]. Mycorrhiza, 2018, 28(2): 117-127
- [14] MURRAY T R, FRANK D A, GEHRING C A. Ungulate and topographic control of arbuscular mycorrhizal fungal spore community composition in a temperate grassland [J]. Ecology, 2010, 91(3): 815-827
- [15] MARTINS A P, COSTA SEVGA, ANGHINONI I, et al. Soil acidification and basic cation use efficiency in an integrated no-till crop-livestock system under different grazing intensities [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2014, 195: 18-28
- [16] GUO Y, DU Q, LI G, et al. Soil phosphorus fractions and arbuscular mycorrhizal fungi diversity following long-term grazing exclusion on semi-arid steppes in Inner Mongolia [J]. Geoderma, 2016, 269: 79-90
- [17] FAGHIHINIA M, ZOU Y, CHEN Z, et al. The response of grassland mycorrhizal fungal abundance to a range of long-term grazing intensities [J]. Rhizosphere, 2020, 13: 100178
- [18] 王忠武. 载畜率对短花针茅荒漠草原生态系统稳定性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009: 50-51
WANG Z W. Effect of stocking rate on ecosystem stability of *Stipa breviflora* desert steppe [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2009: 50-51
- [19] YANG X, CHEN J, SHEN Y, et al. Global negative effects of livestock grazing on arbuscular mycorrhizas: A meta-analysis [J]. Science of the Total Environment, 2020, 708: 134553
- [20] 王思雨, 魏涵, 陈科宇, 等. 丛枝菌根真菌(AMF)孢子、菌丝密度及侵染率定量测定方法[EB/OL]. <https://cn.bio-protocol.org/bio101/e2104253>, 2022-02-10/2025-03-20
WANG S Y, WEI H, CHEN K Y, et al. Practical methods for arbuscular mycorrhizal fungal spore density, hyphal density and colonization rate of AMF [EB/OL]. <https://cn.bio-protocol.org/bio101/e2104253>, 2022-02-10/2025-03-20
- [21] MCGONIGLE T, MILLER M H, EVANS D G, et al. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi [J]. New Phytologist, 1990, 115(3): 495-501
- [22] 马路平, 石兆勇, 张梦歌, 等. 中国植物丛枝菌根侵染特征研究[J]. 微生物学报, 2024, 64(7): 2566-2582
MA L P, SHI Z Y, ZHANG M G, et al. Colonization characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi in plants distributed in China [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(7): 2566-2582
- [23] CAVAGNARO R A, PERO E, DUDINSZKY N, et al. Under pressure from above: Overgrazing decreases mycorrhizal colonization of both preferred and unpreferred grasses in the Patago-

- nian steppe[J]. Fungal Ecology, 2019, 40: 92-97
- [24] SU Y, GUO L. Arbuscular mycorrhizal fungi in non-grazed, restored and over-grazed grassland in the Inner Mongolia steppe[J]. Mycorrhiza, 2007, 17(8): 689-693
- [25] HART M, READER R. Host plant benefit from association with arbuscular mycorrhizal fungi: variation due to differences in size of mycelium[J]. Biology and Fertility of Soils, 2002, 36(5): 357-366
- [26] 舒波, 李伟才, 刘丽琴, 等. 丛枝菌根真菌与共生植物物质交换研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(4): 1111-1117
- SHU B, LI W C, LIU L Q, et al. Progress on material exchange between arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and host plant: A review [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2016, 22(4): 1111-1117
- [27] PÜSCHEL D, JANOUŠKOVÁ M, HUJSLOVÁ M, et al. Plant-fungus competition for nitrogen erases mycorrhizal growth benefits of *Andropogon gerardii* under limited nitrogen supply[J]. Ecology and Evolution, 2016, 6(13): 4332-4346
- [28] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants[J]. Oecologia, 1989(78): 9-19
- [29] SARAVESI K, RUOTSALAINEN A L, CAHILL J F. Contrasting impacts of defoliation on root colonization by arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi of *Medicago sativa*[J]. Mycorrhiza, 2014, 24(4): 239-245
- [30] ALBORNOZ F E, DIXON K W, LAMBERS H. Revisiting mycorrhizal dogmas: Are mycorrhizas really functioning as they are widely believed to do? [J]. Soil Ecology Letters, 2021, 3(1): 73-82
- [31] OLSSON P A, RAHM J, ALIASGHARZAD N. Carbon dynamics in mycorrhizal symbioses is linked to carbon costs and phosphorus benefits [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2010, 72(1): 125-131
- [32] KAPULNIK Y, KOLTAI H. Strigolactone involvement in root development, response to abiotic stress, and interactions with the biotic soil environment [J]. Plant Physiology, 2014, 166(2): 560-569
- [33] 岳辉, 刘英. 丛枝菌根真菌感染根系的过程与机理研究进展[J]. 湖北农业科学, 2015, 54(19): 4657-4660
- YUE H, LIU Y. Research progress on the process and mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing plant roots [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2015, 54(19): 4657-4660
- [34] WATERS M T, GUTJAHR C, BENNETT T, et al. Strigolactone signaling and evolution [J]. Annual Review of Plant Biology, 2017, 68(1): 291-322
- [35] 王琪, 郑佳华, 赵萌莉, 等. 荒漠草原短花针茅表型性状对模拟绵羊采食的可塑性响应[J]. 草地学报, 2022, 30(7): 1748-1754
- WANG Q, ZHENG J H, ZHAO M L, et al. Plastic responses of phenotypic traits of *Stipa breviflora* in desert steppe to simulated sheep grazing [J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(7): 1748-1754
- [36] 李江文. 长期不同载畜率下短花针茅荒漠草原植物功能性状与功能多样性的关系[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018: 50-51
- LI J W. Relationships between plant functional traits and functional diversity in *Stipa breviflora* desert steppe under long-term different stocking rates [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2018: 50-51
- [37] YANG H, ZHANG Q, DAI Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth depend on root system: a meta-analysis [J]. Plant and Soil, 2015, 389(1-2): 361-374

(责任编辑 付 宸)