

西北盐碱土主要植物丛枝菌根研究^{*}

盛 敏^a, 唐 明^b, 迪丽努尔^b, 王亚军^b, 牛振川^a

(西北农林科技大学, a 生命科学学院, b 林学院, 陕西 杨凌 712100)

[摘 要] 对西北地区盐碱土主要植物的丛枝菌根真菌共生状况进行了调查与分析。结果表明, 在14科29种植物中, 除红砂(*Reaumuria songarica* Maxim.)外, 其余植物均被菌根真菌侵染, 侵染比例为96.55%; 在过去认为不被侵染的莎草科(Cyperaceae)和藜科(Chenopodiaceae)植物中, 发现寸草苔(*Carex duriuscula* C. A. Mey.)、筛草(*Carex kobanugi* Ohwi)、盐角草(*Salicornia europaea* L.)、碱蓬(*Suaeda glauca* Beg.)和盐爪爪(*Kalidium foliatum* Moq.)有侵染现象; 所调查的乔木和草本类植物的菌根植物比例为100%, 灌木植物为87.50%; 丛枝菌根结构类型以A型为主, 占65.52%, P型占27.59%; 菌根侵染率和侵染强度与植物的种类、生活型、根系类型及土壤含水量的关系密切; 菌根结构类型主要受植物种类及其根系类型的影响, 与土壤含水量和植物的生活型无关。

[关键词] 盐碱土; 丛枝菌根; 侵染率; 侵染强度

[中图分类号] Q 938

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2007)02-0074-05

Study on arbuscular mycorrhizae of common halophytes from northwest saline-alkali soil

SHENGMing^a, TANG Ming^b, Dilinur^b, WANG Ya-jun^b, NIU Zhen-chuan^a

(a College of Life Science, b College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 29 plant species from northwest saline-alkali soil were investigated. Results show 28 species (96.55%), including two from the Cyperaceae and three from the Chenopodiaceae, with the exception of *Reaumuria songarica* Maxim. were infected with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). The AMF colonization rate in shrub was lower than that in tree and herb. Most plant species belonged to the Arum-type (65.52%), whereas only 27.59% belonged to the Paris-type. The intermediate types were not found. The AMF colonization rate and the infection intensity were closely related to the life form, the root form, the family of the host plants and the soil water content. The structural type of arbuscular mycorrhizae was only affected by the family and the life form of the host plants, and had nothing to do with the water content of saline-alkali soil and life form of the host plant.

Key words: saline-alkali soil; arbuscular mycorrhizae; colonization rate; infection intensity

国内外研究^[1-3]表明, 盐碱土中存在着丰富的丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi; AMF)。近年来, 许多学者^[4-8]研究了土壤的类型、水分、碱化度、通气性、pH 及有机质、K⁺、Mg²⁺ 含量等诸因子对AMF 侵染宿主的影响, 但对盐碱土中主要植物

的菌根结构类型、AMF 侵染情况及其与土壤因子间的关系研究较少。西北地区位于我国干旱半干旱区, 其独特的气候和地理状况为盐碱土的发生和发育提供了条件。据统计, 全国约有3 693 万hm² 现代(活化)盐碱土, 而西北地区占60%左右; 全国与灌溉

^{*} [收稿日期] 2006-01-04

[基金项目] 国家自然科学基金项目(30225035); 教育部博士点基金项目

[作者简介] 盛 敏(1977-), 女, 四川邛崃人, 在读博士, 主要从事盐碱土中微生物学研究。

[通讯作者] 唐 明(1962-), 女, 安徽涡阳人, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事微生物学和森林保护学研究。E-mail: tangm@nwsuaf.edu.cn

有关的盐碱化土壤达200 万hm², 几乎近70% 位于西北地区^[9]。因此, 对西北地区盐碱土中主要植物的AM F 侵染状况、菌根结构类型及其与植物特性和土壤因子之间的关系进行研究, 分析丛枝菌根形态结构与菌根功能之间的关系, 以及菌根共生体在盐碱土生态系统演替和进化过程中的作用, 以期为进一步探索丛枝菌根结构特征与其功能多样性的关系, 以及菌根技术在盐碱土改良中的应用奠定基础, 这对西北盐碱土的改良及科学合理地开发利用, 具

有重大的经济价值和社会意义。

1 材料与方法

1.1 样本采集

在西北主要类型盐碱土上(表1)采集常见的14科29种植物的根系和根围土壤样品, 根系于FAA (5 mL 冰乙酸: 5 mL 甲醛: 90 mL 体积分数50%乙醇)固定液中固定。

表1 西北主要类型盐碱土采样点概况

Table 1 Status of the salinalkali soil sample sites in north west of China

编号 Sign	采样地点 Sample site	海拔/m A litude	土壤类型 Soil type	宿主植物 Host plant
1	甘肃兰州 Lanzhou city, Gansu province	1 497	盐化灌淤土 Salinized warped irrigation soil	冰草 <i>A. gropyron cristatum</i> 、芦苇 <i>Phragmites australis</i>
2	甘肃榆中 Yuzhong county, Gansu province	1 509	盐化灌淤土 Salinized warped irrigation soil	小麦 <i>Triticum aestivum</i> 、葱 <i>Allium fistulosum</i> 、韭菜 <i>Allium tuberosum</i> pottler
3	甘肃安西 Anxi county, Gansu province	1 135	盐化灌漠土 Salinized irrigated desert soil	苜蓿 <i>Medicago sativa</i> 、小麦 <i>T. aestivum</i> 、冰草 <i>A. cristatum</i>
4	甘肃敦煌 Dunhuang county, Gansu province	1 050	典型盐土 Typical saline soil	棉花 <i>Gossypium herbaceum</i> 、柽柳 <i>Tamarix chinensis</i> 、白刺 <i>Nitraria tangutorum</i> 、骆驼刺 <i>Alhagi sparsifolia</i> 、碱蓬 <i>Suaeda glauca</i> 、芦苇 <i>P. australis</i> 、冰草 <i>A. cristatum</i>
5	甘肃玉门镇 Yumen town, Gansu province	1 404	碱化盐土 Solonchak	芦苇 <i>P. australis</i> 、柽柳 <i>T. chinensis</i> 、冰草 <i>A. cristatum</i> 、白刺 <i>N. tangutorum</i> 、沙枣 <i>Elaeagnus angustifolia</i> 、马蔺 <i>Iris lactea</i> 、芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i> 、砂柳 <i>Salix gordejewii</i> 、胡杨 <i>Populus euphratica</i> 、甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>
6	宁夏平罗 Pingluo county, Ningxia province	1 099	盐化灌淤土 Salinized warped irrigation soil	小麦 <i>T. aestivum</i> 、玉米 <i>Zea mays</i> 、葱 <i>A. fistulosum</i> 、胡杨 <i>P. euphratica</i> 、椿树 <i>Ailanthus altissima</i> 、砂柳 <i>S. gordejewii</i> 、水稻 <i>Oryza sativa</i> 、碱蓬 <i>S. glauca</i> 、白刺 <i>N. tangutorum</i> 、芦苇 <i>P. australis</i> 、盐爪爪 <i>Kalidium foliatum</i> 、冰草 <i>A. cristatum</i> 、柽柳 <i>T. chinensis</i> 、枸杞 <i>Lycium chinense</i> 、芨芨草 <i>A. splendens</i> 、大米草 <i>Spartina anglica</i> 、红砂 <i>Reaumuria songarica</i>
7	宁夏同心 Tongxin county, Ningxia province	1 280	残余盐土 Residual solonchak	芨芨草 <i>A. splendens</i> 、白刺 <i>N. tangutorum</i> 、碱蒿 <i>Artemisia anethifolia</i> 、碱蓬 <i>S. glauca</i> 、柽柳 <i>T. chinensis</i> 、盐爪爪 <i>K. foliatum</i>
8	内蒙古呼和浩特市托克托县 Tuoketok county, Hohhot city, Inner Mongolia Autonomous Region	986	盐土 Saline soil	冰草 <i>A. cristatum</i> 、芨芨草 <i>A. splendens</i> 、盐爪爪 <i>K. foliatum</i> 、白刺 <i>N. tangutorum</i> 、芦苇 <i>P. australis</i>
9	内蒙古哲里木盟奈曼旗 Naiman banner, Zhelimu League, Inner Mongolia Autonomous	513	碱土 Alkaline Soil	寸草苔 <i>Carex duriuscula</i> 、冰草 <i>A. cristatum</i> 、盐角草 <i>Salicornia europaea</i> 、芦苇 <i>P. australis</i> 、马蔺 <i>I. lactea</i> 、玉米 <i>Z. mays</i> 、胡杨 <i>P. euphratica</i> 、柠条 <i>Caragana korshinskii</i>
10	内蒙古哲里木盟开鲁县 Kailu county, Zhelimu League, Inner Mongolia Autonomous	241	碱化草甸盐土 Alkalized meadow solonchaks	水稻 <i>O. sativa</i> 、玉米 <i>Z. mays</i> 、胡杨 <i>P. euphratica</i> 、砂柳 <i>S. gordejewii</i>
11	内蒙古科尔沁左翼中旗 Ke'erqin left central banner, Inner Mongolia Autonomous Region	259	碱化盐土 Alkalized solonchaks	小麦 <i>T. aestivum</i> 、葱 <i>A. fistulosum</i> 、葵花 <i>Helianthus annuus</i> 、冰草 <i>A. cristatum</i> 、芦苇 <i>P. australis</i> 、马蔺 <i>I. lactea</i> 、羊草 <i>Leymus chinensis</i> 、筛草 <i>Carex kobanugi</i>

1.2 菌根侵染率、侵染强度及菌根结构类型的确定
根系样品采用透明压片法制片, 镜检丛枝、泡囊、菌丝等结构特征, 测定菌根侵染率和侵染强

度^[10], 确定菌根结构类型^[11-12]。

1.3 土壤含水量的测定

采用烘干称重法测定土壤含水量^[13]。

2 结果与分析

2.1 西北盐碱土菌根化植物的多样性

在所调查的29种植物中有28种被AM F 侵染, 侵染比例达96.55%, 其中乔木和草本类植物中菌根

植物的比例为100%; 灌木较小, 为87.5%。14科的植物种均有AM F 侵染, 且各科的平均侵染率很高(表2), 说明AM F 与盐碱土中主要植物有极高的亲和力。

表2 西北盐碱土主要植物丛枝菌根共生状况

Table 2 AM F symbiosis status of the common plants in Northwest of China

植物种类 Plant specie	生活型 Life form	根系类型 Root type	侵染率/% Colonization rate	侵染强度 Infection intensity	菌根结构类型 AM type
百合科 Liliaceae					
葱 <i>Allium fistulosum</i> L.	草本 Herb	须根 Fibrous root	64.42	中 Middle	A
韭菜 <i>Allium tuberosum</i> Pottler	草本 Herb	须根 Fibrous root	100	强 Strong	A
怪柳科 Tamaricaceae					
怪柳 <i>Tamarix chinensis</i> Lour	灌木 Shrub	直根 Tap root	7.95	弱 Weak	A
红砂 <i>Reaumuria songarica</i> Maxim.	灌木 Shrub	直根 Tap root	0	*	*
蝶形花科 Fabaceae					
柠条 <i>Caragana korshinskii</i> Kom.	灌木 Shrub	直根 Tap root	87.10	弱 Weak	A
豆科 Leguminosae					
甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fisch.	草本 Herb	直根 Tap root	100	强 Strong	A
骆驼刺 <i>Alhagi sparsifolia</i> Shap.	灌木 Shrub	直根 Tap root	97.50	强 Strong	A
苜蓿 <i>Medicago sativa</i> L.	草本 Herb	直根 Tap root	67.74	弱 Weak	A
禾本科 Poaceae					
冰草 <i>Agoropron cristatum</i> L.	草本 Herb	须根 Fibrous root	75.61	强 Strong	P
大米草 <i>Spartina anglica</i> C. E. Hubb	草本 Herb	须根 Fibrous root	51.07	弱 Weak	P
稻 <i>Oryza sativa</i> L.	草本 Herb	须根 Fibrous root	24.72	弱 Weak	A
芨芨草 <i>Acnatherum splendens</i> Nevski	草本 Herb	须根 Fibrous root	76.63	弱 Weak	P
芦苇 <i>Phragmites australis</i> Trin.	草本 Herb	直根 Tap root	77.57	强 Strong	P
小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	草本 Herb	须根 Fibrous root	45.07	弱 Weak	P
羊草 <i>Leymus chinensis</i> Tzvel	草本 Herb	须根 Fibrous root	100	强 Strong	P
玉米 <i>Zea mays</i> L.	草本 Herb	须根 Fibrous root	83.82	中 Middle	A
胡颓子科 Elaeagnaceae					
沙枣 <i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	乔木 Tree	直根 Tap root	100	强 Strong	A
蒺藜科 Zygophyllaceae					
白刺 <i>Nitraria tangutorum</i> Bobr.	灌木 Shrub	直根 Tap root	65.46	强 Strong	A
菊科 Compositae					
碱蒿 <i>Atriplex anethifolia</i> Web.	草本 Herb	直根 Tap root	82.69	中 Middle	A
苦木科 Simaroubaceae					
椿树 <i>Alnus altissima</i> Mill	乔木 Tree	直根 Tap root	67.65	中 Middle	P
藜科 Chenopodiaceae					
碱蓬 <i>Suaeda glauca</i> Beg.	草本 Herb	直根 Tap root	17.30	弱 Weak	A
盐角草 <i>Salicornia europaea</i> L.	草本 Herb	直根 Tap root	3.13	弱 Weak	A
盐爪爪 <i>Kalidium foliatum</i> Moq	灌木 Shrub	直根 Tap root	32.37	弱 Weak	A
茄科 Solanaceae					
枸杞 <i>Lycium chinense</i> Mill	灌木 Shrub	直根 Tap root	100	强 Strong	A
莎草科 Cyperaceae					
寸草苔 <i>Carex duriuscula</i> C. A. Mey.	草本 Herb	须根 Fibrous root	52.94	弱 Weak	A
筛草 <i>Carex kobanugi</i> Ohwi	草本 Herb	须根 Fibrous root	25.00	弱 Weak	*
杨柳科 Salicaceae					
胡杨 <i>Populus euphratica</i> Oliv.	乔木 Tree	直根 Tap root	65.64	弱 Weak	A
砂柳 <i>Salix gordejewii</i> Chang et Skv.	灌木 Shrub	直根 Tap root	48.82	弱 Weak	A
鸢尾科 Iridaceae					
马蔺 <i>Iris lactea</i> Pall	草本 Herb	须根 Fibrous root	96.40	强 Strong	P

注: (1) A. 疆南星型; P. 重楼型; *. 未确定; 下同; (2) 侵染强度为所采样本中多数(>50%)的侵染强度。

Note: (1) A. A rum-type; P. Paris-type; *. Undetermined; The same below; (2) The infection intensity of major samples (>50%).

另外,在过去认为没有或很少有AMF 感染的莎草科和藜科植物中,发现莎草科中的寸草苔和筛草以及藜科中的碱蓬、盐角草和盐爪爪均有AMF 感染,且感染率较高,分别为52.94%,25.00%,17.30%,3.13%和32.37%;除筛草中仅观察到少量胞内菌丝,不能确定其菌根结构类型外,寸草苔、碱蓬、盐角草和盐爪爪的菌根结构类型均为A 型。从根系类型看,须根系植物中菌根植物占100%,而直根系植物占93.75%,表明须根系植物丰富的须根为AMF 的感染提供了更多的机会。

2.2 西北盐碱土中不同植物的菌根感染情况

2.2.1 菌根感染率与植物的关系 菌根感染率调查结果(表2)表明,感染率的高低因植物的种类、生活型和根系类型的不同而异。14 科植物中,胡颓子科和茄科的平均感染率最高,达100%;鸢尾科、豆科、蝶形花科和百合科的平均感染率次之,分别为96.40%,88.41%,87.10%和82.21%;柽柳科最低,仅3.98%。菌根感染率在植物种间的差异也较大,29 种植物中,平均感染率最高的达100%,最低的为0。从植物的生活型和根系类型来看,乔木的平均感染率(77.76%)最高,草本(63.56%)次之,灌木(54.90%)最小;须根系植物的平均感染率(66.31%)较直根系(60.05%)高。

2.2.2 菌根感染强度与植物的关系 在29 种植物中,甘草、骆驼刺、羊草、马蔺等10 种植物的菌根感染强度为强,占调查植物总数的34.48%,椿树、碱蒿、玉米和葱的菌根感染强度为中,其余的为弱。菌根感染强度因植物种类、根系类型和生活型的不同而异。豆科植物的感染强度较强,感染等级为强的菌根植物占总数的66.67%,而柽柳科和藜科植物的感染强度较弱,其感染等级全部为弱;须根系植物的感染强度(强感染等级占33.37%)略低于直根系植物(强感染等级占37.50%);灌木感染强度(强感染等级占42.86%)最强,草本和乔木的感染强度相当,其强感染等级均占33.33%。

2.3 西北盐碱土土壤含水量与植物菌根感染的关系

2.3.1 菌根感染率与土壤含水量的关系 植物的菌根感染率与土壤含水量的变化有一定关系,以冰草和白刺为例加以说明(图1)。

由图1 可知,冰草在土壤含水量较低(< 10%)时,其菌根感染率随土壤含水量的增加呈下降趋势,随土壤含水量的进一步增加,其菌根感染率先增加后降低。而白刺在土壤含水量较低(< 5%)时,其菌根感染率也呈下降趋势,但随土壤含水量的进一步

增加,其菌根感染率一直缓慢增加。这可能是由于在土壤含水量较低时,随土壤含水量的增加,土壤通气性降低,影响了AMF 和植物根系的生长与发育。而土壤含水量相对较高时,随土壤含水量的增加,土壤通气性虽受到一定抑制,但土壤中丰富的水分促进了土壤中养分的释放,降低了土壤中盐离子的相对浓度及其对植物的毒害作用,缓解了植物的生理干旱,从而促进了植物的生长发育以及AMF 的感染。但土壤含水量太高时,土壤的通气性受到严重抑制,进而成为影响AMF 感染的主要因子(如冰草),而白刺的菌根感染率却随土壤含水量的增加而缓慢增加,这可能是因为不同植物对土壤通气性的耐受力不同引起的。

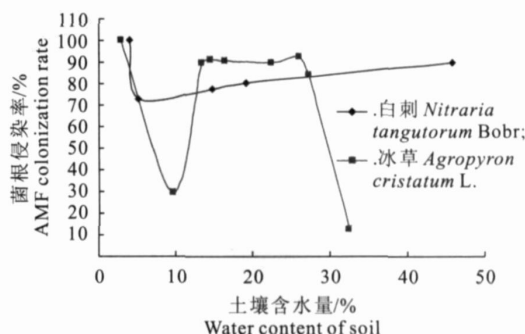


图1 西北盐碱土上主要植物菌根感染率与土壤含水量的关系

Fig. 1 Relation between AMF colonization rate and the water content of soil

2.3.2 菌根感染强度与土壤含水量的关系 土壤含水量对植物菌根感染强度有一定的影响,现以冰草和白刺为例加以说明。由表3 可知,菌根感染强度随土壤含水量的变化趋势与感染率随土壤含水量的变化趋势基本一致。即白刺随土壤含水量的增加,其感染强度先降低后增加,而冰草则为先降低后增加再降低。其原因可能与影响感染率的原因一致。

2.4 西北盐碱土主要植物的菌根结构类型

由表2 可知,西北盐碱土主要植物的菌根形态结构以A 型为主,占65.52%,仅少数为P 型,没有发现既有胞内菌丝又有胞间菌丝的I-型丛枝菌根结构。菌根结构类型因植物种类和根系类型的不同而不同,但其生活型对菌根结构类型影响较小。P 型菌根全部集中分布于禾本科、苦木科和鸢尾科3 科植物中,而A 型则分布于其余13 科植物中,可见菌根结构类型与植物种类的关系很密切;须根系植物(禾本科)以P 型菌根居多(50%),而直根系植物则以A

型菌根占绝对优势(87. 5%); 灌木、乔木和草本均以 A 型菌根居多。由表3 可知, 菌根结构类型与土壤含

表3 西北盐碱土上主要植物菌根结构类型和侵染强度与土壤含水量的关系
Table 3 Relation between the structural type and the infection intensity of
the mycorrhizae and the soil water content in northwest sal-alkali soil

宿主 Host plant	土壤含水量/% Water content of soil	菌根结构类型 Stucyural type of the mycorrhizae	侵染强度 Infection intensity	宿主 Host plant	土壤含水量/% Water content of soil	菌根结构类型 Stucyural type of the mycorrhizae	侵染强度 Infection intensity
白刺 <i>Nitraria tangutorum</i> Bobr.	4.04	A	强 Strong	冰草 <i>Agropyron cristatum</i> L.	2.81	P	强 Strong
	5.11	A	弱 Weak		9.56	P	弱 Weak
	14.68	A	强 Strong		14.42	P	强 Strong
	19.06	A	强 Strong		16.32	P	强 Strong
	45.71	A	强 Strong		32.41	P	弱 Weak

3 结论与讨论

西北盐碱土中的植物主要以草本为主, 具有较为丰富的物种多样性, 且菌根化植物的比例很高(96. 55%), 在过去认为不能或很少被AM F 侵染的莎草科和藜科植物中发现有5 种植物受AM F 侵染。这一结果表明, 菌根对盐碱土生态系统中植物群落的建立和演替具有非常重要的意义, 同时在一定程度上反映了盐碱土上植物对菌根真菌的依赖性。

西北盐碱土主要植物的丛枝菌根结构类型以A型为主, P 型为辅, 没有发现 I-型丛枝菌根结构。其菌根结构类型主要与植物特性(如种类、根系类型)关系密切, 而与其生长环境(如土壤含水量)无关, 这一结论与 Smith 等^[12]的研究结果一致, 即认为丛枝菌根结构类型主要由宿主植物本身的特性(根系皮层细胞壁的结构和细胞间隙的大小)所决定。西北盐碱土中的主要植物菌根侵染率受诸多因素的影响, 如植物的种类、生活型、根系类型、土壤含水量以及盐碱土类型等。宿主植物对菌根侵染率的影响主要是由于不同宿主植物与AM F 的亲合力不同所致。而土壤因子, 如土壤含水量等, 则主要是通过影响AM F 和宿主植物的生长与发育, 从而间接地影响菌根侵染率。菌根侵染强度与植物的特性(如植物的种类、生活型和根系类型)和土壤因子(如土壤含水量)有关, 对其相互作用的关系尚待进一步研究。

[参考文献]

[1] 王发国, 刘润进. 黄河三角洲盐碱土中AM 真菌的初步调查[J]. 生物多样性, 2001, 9(4): 389-392

[2] Oliveira R S, Vosatka M, Dodd J C, et al. Studies on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and the efficacy of two native isolates in a highly alkaline anthropogenic sediment[J]. Mycorrhiza, 2005, 16(1): 1-9

[3] Rozema J, A p W, Diggelen J Van, et al. Occurance and ecological significance of VAM in the salt marshenvironment [J]. Acta Botanical Neerlandica, 1986, 35(4): 457-467.

[4] 刘润进, 刘鹏起, 徐 坤, 等. 中国盐碱土壤中AM 真菌的生态分布[J]. 应用生态学报, 1999, 10(6): 721-724

[5] 蔡晓布, 钱 成, 彭岳林, 等. 环境因子对西藏高原草地植物丛枝菌根真菌的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16(3): 859-864

[6] John N K, Jenny M, Miranda H, et al. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity[J]. Ecology letters, 2000(3): 137-141.

[7] Stephen D T, Carl F F. Plant-mycorrhizal community dynamics associated with a moisture gradient within a rehabilitated prairie fen[J]. Restoration ecology, 1998, 6(1): 44-51.

[8] Saif S R. Effect of soil oxygen on the growth and mineral uptake of *Eupatorium odoratum* L. inoculated with *Glamus macrocarpus*[J]. New Phytologist, 1981, 88(4): 649-659

[9] 赵可夫, 李法曾. 中国盐生植物[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 1-10

[10] Phillings 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: 158-160

[11] 李晓林, 冯 固. 丛枝菌根生态生理[M]. 北京: 华文出版社, 2001: 9

[12] Smith F A, Smith S E. Structural diversity in (vesicular) arbuscular mycorrhizal symbioses [J]. New Phytologist, 1997, 137: 373-388

[13] 鲍士旦, 江荣风, 杨超光, 等. 土壤农化分析[M]. 3 版, 北京: 中国农业出版社, 2000: 22-24