

根间菌丝桥对三叶草生长及磷营养状况的影响^①

宋勇春^② 张俊玲 李晓林 冯固 杨志福

(中国农业大学资源与环境学院)

摘要 用五室方法研究了不同收获期三叶草根间菌丝桥对受体植株生长及体内磷营养状况的影响。结果表明三叶草根间菌丝桥形成以后,受体三叶草的生物量和体内磷的含量和浓度均有所增加,且与对照处理间的差异随接种时间的延长表现的更为明显。

关键词 菌丝桥; 三叶草; VA 菌根; 磷; 生长状况; 磷传递

分类号 Q945.15; S131.2

Effect of VA Mycorrhizal Hyphae Links on Growth and P Nutrient of Red Clover

Song Yongchun Zhang Junling Li Xiaolin Feng Gu Yang Zhifu

(College of Resources & Environment, CAU)

Abstract Five compartments with a air gap was designed to examine underground phosphorus transfer via VAM hyphae links between roots of red clover and its effects on the growth of receiver red clover. The experiment had two treatments; mycorrhiza and non-mycorrhiza treatments and each with nine replicates. Plants were harvested at 6 weeks, 8 weeks and 10 weeks after planting. The results demonstrated that once VA mycorrhizal hyphae links formed between plant roots, both plant growth and P nutrient status of receiver red clover were better than that of the control and the difference between treatments became more significant with time prolonged.

Key words hyphae links; phosphorus transfer; VA mycorrhiza; red clover; plant growth

泡囊-丛枝菌根(VA)是自然界分布最广泛的一种菌根^[1],世界上大约 90%的有花植物以及蕨类、苔藓植物都可形成 VA 菌根。一个典型的 VA 菌根共生体是由宿主植物的根系、根皮层组织内的真菌结构、土壤中的根外菌丝及孢子组成。通常,VA 菌根真菌侵染宿主植物的根系后,一方面向根内发展形成丛枝结构,另一方面向根外土壤中广泛延伸,形成密集的菌丝网,根外菌丝的长度可达十几个厘米^[2,3]。由于 VA 菌根真菌无宿主专一性^[4],一株植物(受体植物)的根外菌丝伸展过程中接触到其他植物(受体植物)的根系后,可以再度侵染,形成根系之间的菌丝桥。众多的植株根间菌丝桥可以在土壤中形成一个密集的地下网络系统,构成植物在地下进行物质和信息交流的渠道。关于菌根在宿主植物磷营养中的作用已有很多报道,近年

收稿日期: 1996-12-17

①国家自然科学基金资助项目 39525019, 39790100

②张俊玲,北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区),100094

来的研究表明同种和不同种植物根间形成的菌丝桥在植株间磷传递中也有一定的作用^[5~8],但是菌丝桥传递的磷对受体植物的生长及植株体内磷营养状况产生影响的研究至今仍不多,其结果之间也有很大的差异。如:*Plantago lanceolata* L. 和 *Festuca ovina* L. 之间形成的菌丝桥能明显促进受体植株的生长,植株体内 N,P 营养状况的改善,能增加植株生物量^[6];但有数学模拟的方法认为菌丝桥在植株间磷传递中的作用不大,不足以引起植株生长的变化^[9]。为进一步研究菌丝桥在传递磷方面的作用,本试验以三叶草为材料采用五室方法在排除植物根系间其他养分途径传递的情况下,进一步探讨菌丝桥对受体植株生长及体内磷营养状况的影响。

1 材料和方法

1.1 试验用盆

试验装置为有机玻璃制成的五室隔板系统(图 1)。自左至右标为 A,B,C,D,E 五室。A 和 E 室的长、宽和高分别为 3 cm×8 cm×8 cm,B,C 和 D 室为 2 cm×8 cm×8 cm,A,B 室及 C,D 室及 D,E 室之间用孔径 30 μm 的尼龙网隔开,以限制根系在边室中生长,而菌根菌丝可以穿过尼龙网从边室中吸收养分。B 室和 C 室之间用厚度为 2 mm 的玻璃板隔开,玻璃板上开有尽可能多的直径为 4 mm 的孔。玻璃板靠近 B 室的一边为 30 μm 孔径的细尼龙网,靠近 C 室的一边为 105 μm 的粗尼龙网。玻璃板的作用是形成空气层从而只允许菌丝穿过,可以在植物根系间传递养分,而防止养分随水分从供体一侧向受体一侧移动。两侧 A,E 室有缓冲水分的作用,防止浇水时 B,D 室中水分的过度饱和。C 室目的在于减少养分的直接扩散。

1.2 供试材料

供试土壤为北京大兴县庞各庄乡的耕层砂壤土。土壤的基本理化性状为:有机质 0.39%,全氮 0.027%,速效磷 3.9 mg·kg⁻¹,速效钾 60.4 mg·kg⁻¹,缓效钾 611.4 mol·L⁻¹,pH7.8,土壤持水量 21.0%。供试土壤过 1 mm 土筛后在 120℃下高压蒸汽灭菌 2 h,杀灭土壤的真菌孢子。

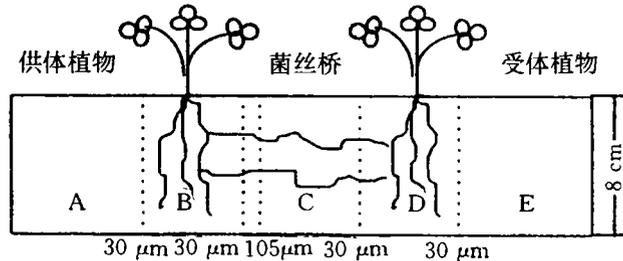


图 1 五室隔板装置示意图

供体植物和受体植物均为红三叶草(*Trifolium pratense* L.)

菌根真菌为 *Glomus mosseae*。先用玉米盆栽繁殖,生长 2 个月后用含有受到真菌侵染的根段和含有菌丝的根际土壤作为菌根接种剂。

1.3 试验设计与管理

试验设接种(+M)和不接种(-M)VA 真菌,各处理均设 9 次重复。

试验各处理的施肥水平(表 1),并作基肥拌入土壤。

接种菌根真菌仅在 B 室中进行。50 g 接种剂和 100 g 土壤混匀后装入菌根处理的 B 室,对照 B 室则加入相同重量的灭菌处理的接种土。C,D 室装入相同重量的砂土。AE 两室土壤重量均为 250 g。装盆后各室土壤容重为 1.3 g·cm⁻³。

表 1 试验施肥水平

养 分	各室施肥量/mg·kg ⁻¹				
	A	B	C	D	E
N(NH ₄ NO ₃)	100	100	100	100	100
K(K ₂ SO ₄)	150	150	150	150	150
P(KH ₂ PO ₄)	50	50	0	10	0

三叶草种子在 10% H_2O_2 中浸泡 10 min 进行表面消毒后置于湿润的滤纸上经一昼夜催芽,然后播于 B,D 室土壤中,每室 30 粒,并在土壤表面覆盖一层石英砂以减少水分的蒸发。

试验在温室中进行,生长期维持温度在 20~25℃,每天除自然光照射外,还在 7:00~8:00 和 17:00~20:00 用生物镉灯补充光照。

水分管理采用称重法控制定期浇水。植株生长所需的水分主要靠边室供应。

1.4 收获和测定

三叶草生长至 6 周、8 周和 10 周时分次收获,每次收 3 个重复。分别收获 B,D 室三叶草地上部和根部。将根系洗净后从中称取 0.5 g,用酸性品红-网格交叉染色法测定菌根侵染率。剩余根系和地上部一起烘干后磨碎,用湿灰化法消化样品后,测定样品中养分的含量:氮(开氏定氮法),磷(钒钼黄比色法),钾(火焰光度法)。

2 结果与分析

2.1 菌根侵染率

试验结果表明,B,D 根室中三叶草根系生长密集。供体植株根室未接种菌根真菌处理,供体和受体三叶草根系均未发现菌根真菌的侵染(表 2),而相应的对照接种处理不仅供体根系有较高的菌根真菌侵染率,受体根系也有侵染,且整个生长期根系的侵染率与供体差异不大。供体植株 8 周时根系侵染率低于 6 周和 10 周时的侵染率,但后二者没有显著性的差异。整个生育期受体三叶草根系菌根侵染率差异不大,未达显著性水平。

表 2 收获期供体和受体植株根系菌根侵染率

收获植株	6 周		8 周		10 周	
	不接种(-M)	接种(+M)	不接种(-M)	接种(+M)	不接种(-M)	接种(+M)
供体	0 c*	24 a	0 c	11 b	0 c	20 a
受体	0 b	24 a	0 c	19 a	0 b	24 a

* 应用 L. S. R 法检验处理间差异程度,同一行中的不同字母表示差异达到 5% 显著水平。

经显微镜观察发现,供体三叶草根室接种菌根真菌后,不仅供体植株边室土壤中有大量的菌丝体,受体植株边室也有菌丝体存在,土壤中也因菌丝体而呈现明显的团粒结构;而对照处理的土壤则呈松散结构,土壤中未发现菌丝体。以上菌根侵染率和显微镜观察的结果表明菌根真菌侵染供体植株根系后,根外菌丝在生长的过程中遇到受体植株根系后可以再度侵染,形成了植株根系间的菌丝桥。

2.2 供体三叶草生长状况及体内磷营养变化动态

许多试验表明,接种菌根真菌可以改善植株体内磷营养状况,从而促进宿主植物的生长,本试验也得到同样的结论。

从接种菌根真菌处理看,3 个收获期三叶草地上部和根系的干物重均高于相应的对照植株,大约分别可高达 3 倍和 2~3 倍。此外,不同收获期植株的干物重也存在显著性差异,这表明随收获期的延长菌根进一步促进了宿主植物的生长。然而未接种菌根真菌处理整个生育期三叶草的地上部和根系的干物重没有明显的变化,甚至维持在相同的水平(表 3)。

表 3 同收获期供体三叶草干物重及体内磷营养变化动态

收获时间 (周)	处 理	干物重(g·盆 ⁻¹)		w(P)/%		吸磷量(mg·盆 ⁻¹)	
		地上部	根系	地上部	根系	地上部	根系
6	不接种(-M)	0.75 d*	0.30 d	0.07 c	0.08 c	0.51 c	0.25 d
	接种(+M)	2.03 c	0.52 c	0.23 a	0.32 a	4.75 b	1.69 b
8	不接种(-M)	1.00 d	0.29 d	0.07 c	0.14 c	0.74 c	0.39 d
	接种(+M)	3.28 b	0.79 b	0.21 a	0.12 c	6.75 a	0.97 c
10	不接种(-M)	1.25 d	0.42 d	0.06 c	0.09 c	0.81 c	0.31 d
	接种(+M)	4.13 a	1.27 a	0.17 b	0.26 ab	7.03 a	3.27 a

*应用 L. S. R 法检验处理间差异程度,同一列中的不同字母表示差异达到 5% 显著水平。

与植株生长变化趋势相似,不同收获期植株地上部和根部的含磷量和吸磷量均因接种菌根真菌而显著增加,两者分别为对照未接种处理的 2~3 倍和 7~10 倍,并且接种时间越长,吸磷总量越高;但植株体内的含磷量却呈下降的趋势。三叶草 8 周时根系的吸磷量和含磷量与 6 周和 10 周时相比有所下降的原因可能是这一时期菌根真菌与宿主植物根系竞争光合产物的能力较强,从而限制了菌丝对土壤中磷素的吸收而引起的。未接种处理植株地上部和根系的含磷量和吸磷量整个生育期内无显著性差异。

2.3 受体三叶草的生长状况及体内磷营养变化动态

2.3.1 受体三叶草的生长状况 从不同收获时期受体三叶草体内干物重的变化状况(图 2)可明显看出,3 个收获期受体三叶草地上部和根部的干物重均因供体和受体植株根系之间形成菌丝桥而增加,而且随时间的延长处理间的这种差异表现更为明显,至 10 周时植株地上部和根系的增加量分别为 1.26 g·盆⁻¹和 0.23 g·盆⁻¹,分别为对照的 2 倍和 1.7 倍。植株根间菌丝桥形成后菌根在植株根系生长上的效应表现比地上部迟些,6 周以后才开始表现出来,而此时三叶草地上部生长已明显受到促进。3 个收获期无菌丝桥形成的对照处理植株地上部和根系的干物重也有所增加,但增长效应很慢,10 周时植株的生物量与有菌丝桥处理 6 周时的生物量相近,地上部和根系的干物重分别为 1.10 g·盆⁻¹和 0.25 g·盆⁻¹(图 2)。

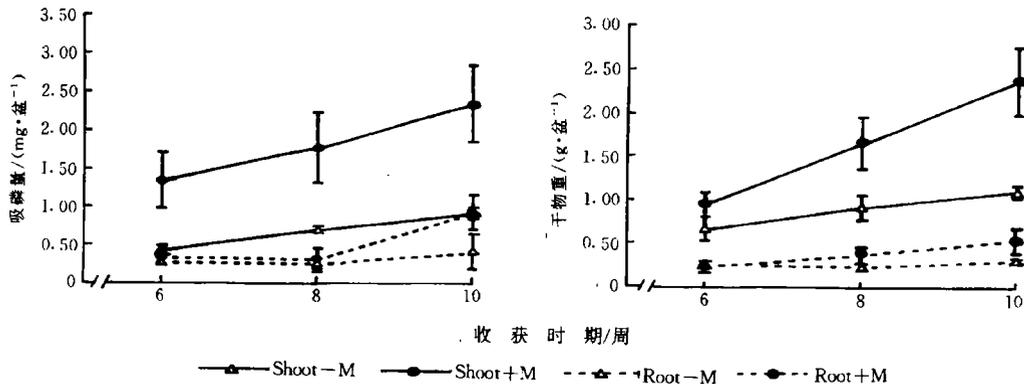


图 2 不同收获期受体三叶草植株吸磷量(左图)和干物重(右图)

2.3.2 受体三叶草体内吸磷量的动态 与植株生长状况变化趋势相似,供体和受体三叶草植株根间菌丝桥形成以后,受体植株吸磷量明显增加(图2),这种效应6周时已在地上部表现出来,而根系至10周时才表现出来。10周时地上部和根系的吸磷量分别为 $2.35 \text{ mg} \cdot \text{盆}^{-1}$ 和 $0.93 \text{ mg} \cdot \text{盆}^{-1}$,分别为对照的2.5倍和2.3倍。菌丝桥的作用随收获期的延长逐渐发挥,而相应的对照处理地上部和根系的吸磷量虽有所增加,但未达显著水平。

2.3.3 受体三叶草体内含磷量的变化动态 表4列出受体三叶草体内含磷量的变化动态,说明菌丝桥形成以后虽然提高了植株地上部和根系的含磷量,但除6周时有菌丝桥处理植株地上部含磷量为相应对照的2倍外,其余各处理均未达显著水平,但总的趋势有菌丝桥处理植株含磷量高于相应的对照处理。随收获期的延长,由于生物稀释效应,有菌丝桥形成处理的植株地上部磷的浓度逐渐下降,根部的含磷量8周较6周时下降,但10周时又有回升。3个收获期无菌丝桥形成处理植株体内含磷量变化不大,地上部和根系分别为0.08%和0.11%左右。

表4 不同收获期受体三叶草体内含磷量的动态 $w(\text{P})/\%$

收获时间(周)	地上部		根系	
	不接种(-M)	接种(+M)	不接种(-M)	接种(+M)
6	0.07 d*	0.14 a	0.11 a	0.15 a
8	0.08 bc	0.11 b	0.11 a	0.09 a
10	0.08 bc	0.10 bc	0.13 a	0.17 a

*应用L. S. R法检验处理间差异程度,同一收获部位测定值中的不同字母表示差异达到5%显著水平

3 讨论

3.1 植株间菌丝桥的形成

很多研究表明同种植物或不同种植物根系间可以形成菌丝桥。本试验供体三叶草根室未接种菌根受体三叶草根系未发现菌根真菌的侵染,而接种菌根处理有较高的菌根真菌侵染率,说明尽管有气层隔板中室2 cm距离的阻隔,菌根根外菌丝仍能到达受体三叶草根室再度侵染,从而形成三叶草根室间的菌丝桥。

菌根是真菌和宿主植物共生的产物,共生体系中菌根真菌的生长必须依赖于植株地上部碳水化合物的供给,因而在植物生长的过程中菌根真菌作为光合产物很强的库,和植株根系互相竞争,反而会抑制菌根真菌对根系的再度侵染。本试验(表2)中供体和受体三叶草8周时根系的侵染率之所以低于6周和10周时的侵染率可能就与此有关;另外这一时期植株根系生长速率快于菌根真菌的侵染速率也可能造成根系侵染率下降。

3.2 菌丝桥与受体植株的生长状况

菌丝桥能否在植株间传递磷并引起受体植株的变化至今仍有很大争议^[8,9],主要是以往的试验研究方法无法排除养分经菌丝桥以外的传递途径对受体植株养分吸收的影响,因而无法确定菌丝桥传递的磷对植株生长的影响。本试验借助Faber^[10]和George^[11]的方法,克服了上述难点,排除了其他途径传递养分的可能性。从试验结果可以看出,3个收获期植株间菌丝桥的形成均促进了受体植株的生长,然而根系的反应较地上部迟些。这一方面是菌丝桥在植株间直接传递磷后引起的根系的滞后反应,另外也是植株接种菌根真菌后的典型反应。在介质营养供应充足的情况下,植株地上部生长的促进作用经常大于根系的反应,接种菌根真菌后,植

株的养分吸收得到了保证,因而植株对根系的依赖性相对减弱,而且分室的方法在某种程度上也限制了根系对养分的吸收,因而根系的反应相对迟缓。此外,菌根真菌在侵染的过程中不断与植物根系竞争光合产物,限制了植株三叶草根系的生长。一般认为,菌根作用的发挥必然有一个过程,菌根对根系的侵染存在一个最适水平,低于这个水平,接种菌根真菌有利于植物的生长,高于这个水平,植物的生长会受到抑制^[12],尤以根系表现更为明显。

3.3 菌丝桥与受体植株的磷营养

一些试验表明,根间形成的菌丝桥可以在植株间传递磷^[6,8],而且受体植株体内磷营养的状况得到了改善,本试验观察到同样的结果。

其一,3个收获期受体植株磷营养状况均因植株间形成菌丝桥而得到改善,且6周时受体植株地上部含磷量已为对照的2倍,而此时根系的吸磷量及根系的生物量处理间并无明显的差异。因而植株地上部增加的磷量不可能完全源于根系对土壤中磷的直接吸收,必然有一部分磷从供体快速转移到受体。同位素结果也发现大量³²P在供体和受体之间的传递。

其二,本试验中,三叶草生长过程中供体和受体根系的菌根侵染率均未有显著性的差异,同一时期二者的数值十分接近,均在20%左右,说明在三叶草生长到6周时已有大量的菌根真菌侵染供体和受体植株的根系。与供体根室接种菌根真菌不同,侵染受体三叶草根系的菌丝只能源于供体植株根系的根外菌丝体,然而供体三叶草根外菌丝要穿过空气层和中室到达受体植株却存在很大的障碍,可以推测受体植株根系这样高的侵染率不能完全源于供体植株的根外菌丝的再度侵染。再者,此时受体植株体内磷的含量已达0.14%,为相应对照的2倍,正是因为供体和受体三叶草根系间菌丝桥形成以后,磷可以快速从供体转移到受体植株,使受体植株的营养状况得到了改善,从而有利于菌根真菌的侵染。

植株根系间菌丝桥传递的磷在缓解植株受到的胁迫中的作用已有报道^[6,13]。在温带,半天然草地很多牧草种子通常在秋天萌发,然而此时磷的缺乏是引起其幼苗遭受霜冻的主要因子。采取多种不同种群的牧草混播时,即可由先期长成的植株将磷通过植株间形成的菌丝桥快速输送到牧草幼苗体内,从而提高了幼苗对霜冻的抗性。因而实际农业生态系统中,菌丝桥对磷的传递作用有重要意义,值得深入研究。

参 考 文 献

- 1 Harley J L. Mycorrhizal symbiosis. New York Academic Press, 1983, 64~70
- 2 Cooper K M, Tinker P B. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas: IV. Uptake and translocation of phosphorus, zinc and sulphur. New Phytol, 1978, 81: 43~52
- 3 Li X L, George E, Marschner H. Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhiza whiter clover in a calcareous soil. Plant Soil, 1991, 136: 41~48
- 4 Mosse B. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. Annual Review of Phytopathology, 1973, 11: 171~173
- 5 Amijee F D, Stribley P S, Tinker P B. Soluble carbohydrates in roots of leek (*Allium porrum*) plants in relation to phosphorus supply and VA mycorrhiza. Plant Soil, 1990, 124: 195~198
- 6 Chiariello N, Hickman J C, Mooney H A. Endomycorrhizal role for interspecific transfer of phosphorus in a community of annual plants. Science, 1982, 217: 941~943
- 7 Whittingham J, Read D J. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems: II Nutrient

- transfer between plants with mycorrhizal interconnections. *New Phytol*, 1982,90:277~284
- 8 Francis F Finlay R D , Read D J. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems: N Transfer of nutrients in inter-and intra-specific combinations of host plants. *New Phytol*, 1986,102:103~111
- 9 Newman E I , Ritz K. Evidence on the pathways of phosphorus transfer between vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *New Phytol*, 1986,104:73~87
- 10 Faber B Z, Zasolk R J, Munns D N. A method for measuring hyphal nutrient and water uptake in mycorrhizal plants. *Can J Bot*, 1991,69: 87~94
- 11 George E, Haeussler K R, Vetterlein D, et al. Water and nutrient translocation by hyphae of *Glomus mosseae*. *Can J Bot*, 1992,70: 2130~2137
- 12 Alison J J , Newman E I. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phosphorus transfer between plants. *New Phytol*, 1980,85:173~179
- 13 Grubb P J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 1977,52:107~145