

枣麦间作条件下菌丝网络对间作小麦生长的影响

乔旭^{1,2} 薛丽华¹ 陈兴武^{1*}

(1. 新疆农业科学院 粮食作物研究所, 乌鲁木齐 830091;

2. 中国医学科学院 北京协和医学院药用植物研究所/中草药物质基础与资源利用教育部重点实验室, 北京 100193)

摘要 在灭菌条件下,利用人工接种丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi,AMF)的方法,探讨不同AMF对枣树幼苗生长的影响以及在枣树和小麦之间所形成的菌丝网络(Common mycorrhizal networks,CMNs)对间作小麦的生物量、氮和磷浓度及含量的影响,揭示枣麦间作系统中CMNs的形成对间作小麦生长及养分吸收利用的调节机理。结果表明:1)不同AMF对枣树生长具有很大的差异性,接种 *Funneliformis intraradices* 和 *F. mosseae* 处理的枣苗的生物量分别是不接种处理的1.06和1.31倍;2)在枣麦间作系统中CMNs的形成可显著促进相邻小麦对磷元素的吸收,当接种AMF时,30.00 μm网膜处理小麦磷含量分别是 Seal 和 0.45 μm 处理的1.49和1.38倍。综上所述,不同AMF对枣苗的生长及氮、磷养分吸收具有明显的差异;在枣树和小麦之间所形成的CMNs可以改善小麦对磷养分的吸收利用,促进间作小麦的生长。

关键词 枣树; 小麦; 间作系统; 丛枝菌根真菌; 菌丝网络

中图分类号 S182

文章编号 1007-4333(2018)03-0023-06

文献标志码 A

Effects of common mycorrhizal networks on wheat growth in jujube-wheat intercropping system

QIAO Xu^{1,2}, XUE Lihua¹, CHEN Xingwu^{1*}

(1. Institute of Grain Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, China;

2. Institute of Medicinal Plant Development/Key Laboratory Bioactive Substances and Resources Utilization of Chinese Herbal Medicine of the Ministry of Education,
Chinese Academy of Medical Sciences & Peking Union Medical College, Beijing 100193, China)

Abstract To reveal the formation of common mycorrhizal networks (CMNs) on wheat growth and nutrient absorption regulating mechanism in jujube-wheat intercropping system, the influence of different AMF on the growth of jujube tree seedlings, by using arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculation method under sterilized conditions, and the effect of CMNs on wheat growth, N/P concentration, and N/P content were investigated. The results showed that: 1) Different AMF displayed significant different impacts on the growth of jujube tree seedlings. The biomass of jujube seedlings that inoculated *Funneliformis intraradices* and *F. mosseae* treatments were respectively 1.06 and 1.31 times higher than that of control; 2) The formation of CMNs between jujube tree and neighboring wheats significantly promoted P absorption of the neighboring wheats. Under inoculated AMF conditions, the P content of 30.00 μm mesh treatment were respectively 2.09 and 1.38 times higher than that of the seal and 0.45 μm mesh treatments. In conclusion, different AMF showed significant difference in the growth and N and P content of jujube seedlings. The formation of CMNs between jujube tree and neighboring wheats could significantly improve P absorption for the neighboring wheats and promote the growth of wheat ultimately.

Keywords jujube; wheat; intercropping system; Arbuscular mycorrhizal fungi; common mycorrhizal networks

收稿日期: 2017-03-28

基金项目: 国家自然科学基金-地区科学基金项目(31560587); 新疆农业科学院青年科技基金项目(xjnkq-2014019); 现代农业产业技术体系专项(CARS-3-2-51)

第一作者: 乔旭, 博士, 副研究员, 主要从事作物与药用植物高产栽培研究, E-mail: qiaoxu403@163.com

通讯作者: 陈兴武, 推广研究员, 主要从事作物高产优质栽培研究与示范, E-mail: cxw0723@sina.com

新疆环塔里木盆地是新疆少数民族聚居最集中的区域,主要以发展林果业为主,其中80%以上的林果种植是以果树与农作物间作的模式存在,形成了新疆特有的林果、种植业复合生产模式。随着新疆果树种植年限的增长,种植结构的改变在一定程度上影响着土壤微生物群落结构。丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)作为土壤中一种重要的微生物,能与约80%的陆生植物的根系形成共生体^[1]。AMF可显著促进植物生长发育,增加宿主植物对P、Zn、Fe、Cu、Ca等多种元素的吸收^[2],影响植物的根际微生物环境^[3],提高宿主植物的抗旱、抗盐碱、抗极端温度、湿度等能力,并能增强植物对多种病害的抵抗力^[4-5],从而改善宿主植物的生长状况^[6]。AMF的存在直接或间接的影响着植物种间或种内竞争力^[7-8]。

AMF对宿主植物的选择有一定的偏好性,但无严格的专一性。当菌根真菌侵染一株植物根系后,其根外菌丝在生长的过程中遇到另一株植物根系时可以再度侵染,从而在植株间形成连接植物根系的菌丝网络(Common mycorrhizal networks, CMNs)^[4,9]。CMNs的形成为不同植物间养分的转移提供了一条直接的途径,直接影响着C^[10], N^[11]和P^[12]等养分资源在植物间的再分配,以及信息化学物质在植物间的传递。目前也有研究发现CMNs对植物间的竞争有着潜在影响^[13]。但CMNs对果林/种植业复合生产模式下植物种间影响的研究较为缺乏。本研究拟以枣麦间作系统为研究对象,通过比较2种AMF(根内球囊霉, *Funneliformis intraradices*和摩西球囊霉, *F. mosseae*)对枣树生长影响的差异,探究枣麦间作条件下,在枣树和小麦之间所形成的菌丝网络系统对间作小麦生长及氮、磷、钾吸收利用的调节机理。

1 材料与方法

1.1 培养基质

试验在中国农业大学资源与环境学院温室进行。温度为28/18℃(昼/夜),光照强度800~1200 μmol/(m²·s)。用土砂比为3:1(W:W)的基质培养幼苗。土壤来自中国农业大学上庄试验站(39°59'N, 116°17'E),砂子为冲洗过的河砂。土壤和河砂风干后过2 mm筛,用γ射线进行灭菌处理(>25 k Gray, 中国农业科学院原子能利用研究所中国农业辐照中心)。供试土壤基本理化性质:土壤

基质容重1.40 g/cm³,有机碳12.5 g/kg,有机质含量11.3 g/kg, pH 8.0,无机氮18.2 mg/kg,速效钾39.6 mg/kg, Olsen-P 10.79 mg/kg。

1.2 试验设计

1.2.1 试验一

试验共设3个处理,分别为不接种(NM),接种根内球囊霉(*F. intraradices*, Fi)和接种摩西球囊霉(*F. mosseae*, Fm)。试验所用Fi和Fm菌种由北京市农林科学院植物营养与资源研究所提供。接种量为1000个孢子/kg砂土混合基质,不接种处理施以等量的灭菌菌剂(105℃, 3 h),接种位置为种子下方2 cm处(将菌种均匀平铺一层)。试验以骏枣(*Ziziphus jujuba* Mill. Junzao)作为供试植物。播种前,骏枣种子用10% H₂O₂消毒30 min然后用蒸馏水冲洗干净,在黑暗中25/20℃(昼/夜)催芽60 h。用型号为A260×175的塑料盆装砂土混合基质2 kg,并施用基肥N 100 mg/kg, K 100 mg/kg。每盆播种10粒,出苗后一周选取长势一致的枣苗间苗至2株。采用称重法用蒸馏水进行浇灌,保持土壤含水量在70%~80%。试验共设5次重复。

1.2.2 试验二

试验二在试验一基础上进行。试验一研究结果表明AMF对枣树的生长具有显著影响,不同AMF对枣树的生长具有显著的差异性,Fm菌种对枣树生长影响显著大于Fi。因此,本部分试验选择Fm作为供试菌种,进一步探讨枣麦间作条件下CMNs对间作作物的生长及养分吸收的影响。

试验二为裂区试验。以不接种(NM)和接种摩西球囊霉Fm为主处理,以3种不同孔径网膜为副处理。网膜处理分别为:1)30.00 μm网处理:菌丝可通过,根系不能通过;2)0.45 μm网处理:菌丝和根系均不能通过;3)完全封闭处理:用PVC膜完全隔开。试验装置见图1。

试验以3龄枣树作为供试植物,用容量为15 kg砂土混合基质的塑料盆栽植枣树,在枣树根系周围接种Fm,接种量同试验一。同时以枣树为中心,在距枣树4 cm的圆周上将直径5 cm,高20 cm未加工过的PVC管入土壤中以确保PVC管与原位土壤完全接触,PVC管上部高出土表2 cm。在枣树萌芽60 d后替换为各处理的PVC管,以避免扰动土壤破坏枣树根系所形成的菌丝。在PVC管中装入同等重量的灭菌基质种植小麦,PVC管中不接种Fm(在枣树和30.00 μm网处理的小麦之间可以形

成 CMNs)。小麦品种为新冬 20 (*Triticum aestivum* L. inn. Xindong 20), 播种前小麦种子用 10% H₂O₂ 消毒 30 min 然后用蒸馏水冲洗干净, 在黑暗中 25/20 °C (昼/夜) 催芽 24 h。每个管中播种 6 粒小

麦, 出苗后一周选取长势一致的小麦间苗至 2 株。基肥施用量同试验一。在试验过程中用蒸馏水进行浇灌(管内和管外均浇水), 保持土壤含水量在 70% ~80%。试验共设 5 次重复。

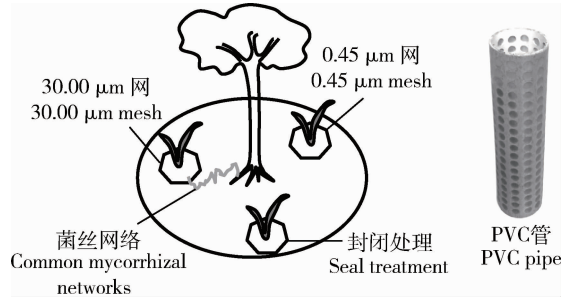


图 1 试验设计示意图和 PVC 管装置图

Fig. 1 Schematic representation of the experiment and set-up diagram of PVC pipe

1.3 测定方法

在枣树(试验一)或小麦(试验二)出苗后 65 d 收获, 在收获当天同时测定枣树农艺性状, 叶面积仪 (LA12000, LI-COR, Inc., 德国) 测定枣苗叶面积。地上部分于 105 °C 杀青 30 min, 75 °C 烘干至恒重。选择各植物的部分根系(约 0.5~2 g) 用于根系侵染率的测定, 根系侵染率参考 Phillips and Hayman (1970) 法, 每个重复观察 50 条根段。植株全氮采用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮, 凯氏定氮法进行测定; 植株全磷采用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮, 钒钼黄法测定。

1.4 统计方法

统计分析采用 Office 2010 和 SPSS 16.0 统计分析软件。生物量、农艺性状、氮和磷浓度及含量在 0.05 水平下采用 Duncan 法进行单因素分析, 根系侵染率在 0.05 水平下采用独立样本 T 检验。

2 结果与分析

2.1 枣苗根系侵染率及生物量

不同 AMF 对枣树根系侵染率的影响不同, Fm

菌种根系侵染率显著高于 Fi 菌种 ($P < 0.05$) (图 2)。由表 1 可见, 接种 Fm 枣苗的生物量分别是 Fi 和不接种处理的 1.23 和 1.31 倍。接种 Fm 处理的株高、叶片数和叶面积也显著高于接种 Fi 和不接种处理 ($P < 0.05$)。如接种 Fm 处理枣树叶面积分别是 Fi 和不接种处理的 2.04 和 2.35 倍。

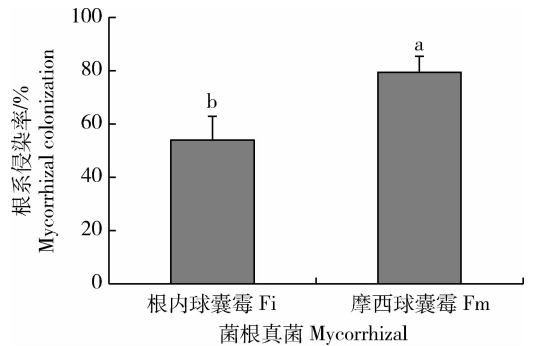


图 2 接种 AMF 对枣苗根系侵染率的影响

Fig. 2 Effects of mycorrhizal colonization on jujube seedlings by inoculation of AMF

表 1 接种 AMF 对枣苗生物量及农艺性状的影响

Table 1 Shoot dry weight and agronomic characters of jujube seedlings as affected by the inoculation of AMF

处理 Treatment	生物量/g Biomass	株高/cm Plant height	叶片数 Leaf number	叶面积/cm ² Leaf area
不接种 NM	1.61 ± 0.18 b	6.1 ± 0.5 b	10.5 ± 0.4 b	2.0 ± 0.3 b
根内球囊霉 Fi	1.71 ± 0.19 b	6.8 ± 0.8 b	11.0 ± 1.0 b	2.3 ± 0.4 b
摩西球囊霉 Fm	2.11 ± 0.19 a	9.9 ± 0.8 a	15.1 ± 0.9 a	4.7 ± 0.8 a

注: 同列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。

Note: Values followed by different letters within a column are significantly different at the 0.05 level.

2.2 枣苗氮和磷浓度及含量

接种 Fi 和 Fm 对植株的氮浓度和氮含量无显著影响。由表 2 可知,接种 AMF 显著提高了植株

的磷浓度和磷含量($P < 0.05$),如接种 Fi 和 Fm 处理枣苗的磷浓度分别是不接种处理的 3.09 和 2.45 倍,磷含量分别是不接种处理的 3.25 和 3.15 倍。

表 2 接种 AMF 对枣苗氮和磷浓度及其含量的影响

Table 2 Concentration and content of N and P in jujube seedlings after the inoculation of AMF

处理 Treatment	氮浓度/(mg/g) N concentration	磷浓度/(mg/g) P concentration	每株氮含量/(mg) N content per plant	每株磷含量/(mg) P content per plant
不接种 NM	23.4±3.1 a	0.44±0.05 c	37.9±7.7 a	0.72±0.13 b
根内球囊霉 Fi	20.5±4.8 a	1.36±0.19 a	34.9±8.2 a	2.34±0.50 a
摩西球囊霉 Fm	16.3±0.8 a	1.08±0.12 b	34.3±3.0 a	2.27±0.23 a

注:同列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。

Note: Values followed by different letters within a column are significantly different at the 0.05 level.

2.3 小麦根系侵染率及生物量

不接种 AMF 处理小麦未发现根系侵染。当接种 AMF 时,0.45 和 30.00 μm 网膜处理小麦根系侵染率分别为 3.2% 和 27.0%,Seal 处理小麦未发现根系侵染(图 3)。接种 AMF 对小麦生物量无显著影响,接种条件下不同网膜处理间具有显著的差异,30.00 μm 网膜处理生物量显著高于 Seal 处理($P < 0.05$)(图 4)。

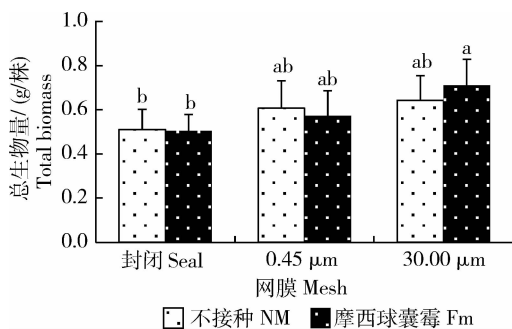


图 4 接种和网膜处理对小麦生物量的影响

Fig. 4 Total dry weight of wheat affected by the inoculation of AMF and barrier treatment

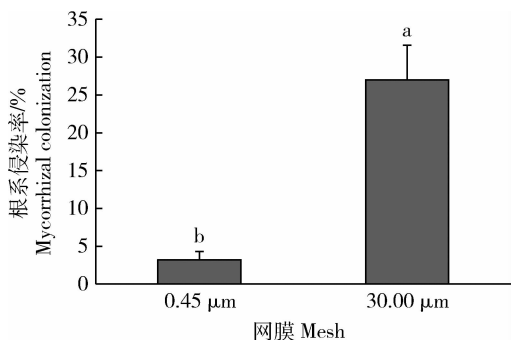


图 3 不同网膜处理对小麦侵染率的影响

Fig. 3 Effects of mycorrhizal colonization on wheat by different barrier treatment

2.4 小麦植株氮和磷浓度及含量

接种和不接种 AMF 处理对小麦的氮浓度无显著影响(图 5)。在不接种 AMF 条件下,不同网膜处理间磷浓度无显著性差异,当接种 AMF 时,30.00 μm 网膜处理小麦磷浓度分别是 Seal 和 0.45 μm 网膜处理的 1.49 和 1.38 倍。

接种和不接种 AMF 处理对小麦的氮含量无显著影响(图 6)。在接种 AMF 条件下,30.00 μm 网

膜处理小麦的氮含量显著高于 Seal 处理。在不接种 AMF 条件下,不同网膜处理间磷含量无显著性差异,当接种 AMF 时,30.00 μm 网膜处理小麦磷含量分别是 Seal 和 0.45 μm 网膜处理的 2.09 和 1.73 倍。

3 讨论

AMF 可促进宿主植物对土壤养分的吸收,特别是某些移动性差的养分,如磷、锌等,从而促进植物的生长^[1,14]。有研究发现接种 AMF 可通过改善植物磷元素的营养状况增加黄花蒿叶片中的叶绿素含量,从而提高其光合效率,促进地上生物量积累^[15]。在本研究中,接种 AMF 显著提高了枣苗的磷浓度,如接种 Fi 和 Fm 处理枣苗的磷浓度分别是不接种处理的 3.09 和 2.45 倍,进一步影响枣苗磷含量(表 2)。菌根真菌可显著促进柑橘、苹果、梨、葡萄等多种果树和小麦、玉米、番茄等多种农作物的

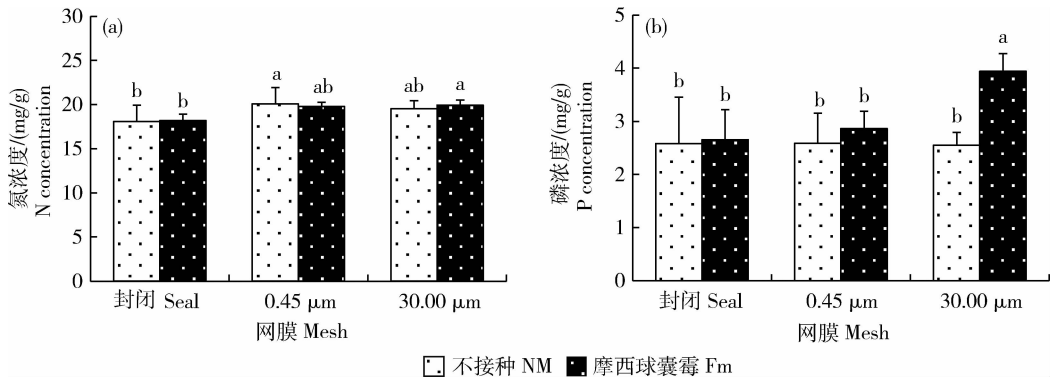


图 5 接种和网膜处理对小麦氮(a)和磷(b)浓度的影响

Fig. 5 N (a) and P (b) concentration of wheat as affected by the inoculation of AMF and barrier treatment

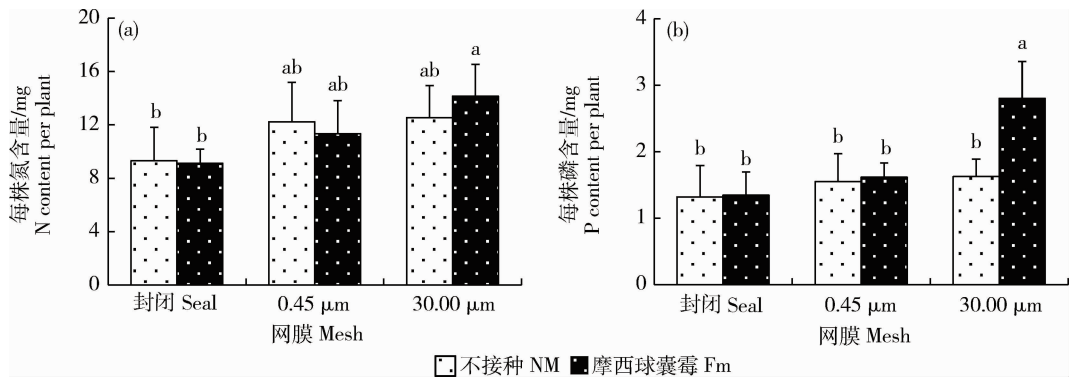


图 6 接种和网膜处理对小麦氮(a)和磷(b)含量的影响

Fig. 6 N (a) and P (b) content per plant of wheat as affected by the inoculation of AMF and barrier treatment

生长发育,提高葡萄组培苗移栽成活率,并促进其幼苗生长^[16]。本研究中,不同种类 AMF 对枣树生长也具有很大的差异性(表 1)。

在自然生态系统中,众多植物根之间可以在土壤中形成一个密集的地下 CMNs,CMNs 的形成在植物间养分和信息物质的传递中起着重要作用^[9]。植物间形成的 CMNs,可以将植物菌根活化、吸收的矿质养分通过 CMNs 传递给相邻植物,从而提高植物对土壤中养分资源的利用^[5,17]。如在低磷土壤中,CMNs 加强了 *Solanum lycopersicon* 大苗和小苗(年龄大小不一样)之间对磷的竞争,抑制了 *S. lycopersicon* 幼苗的生长^[2]。本研究表明,当接种 Fm 时,在枣树和 30.00 μm 网膜处理小麦之间所形成的 CMNs 可显著促进相邻小麦体内磷浓度和磷含量(图 5 和 6)。也有研究表明植物间通过 CMNs 所进行“交易”是不均等的。Walder 等^[12] 研究发现高粱对地下菌根 C 投入达到植物-菌根体系的 70%,但菌根真菌为高粱提供的氮和磷的量仅占体

系的 6%和 20%;与此相反,亚麻对地下菌根 C 投入仅占体系的 30%,但菌根真菌为亚麻提供的氮和磷的量分别占体系的 94%和 80%。在试验一中,氮素基肥施用量为 200 mg,枣苗的氮素总吸收量为 68.6~75.6 mg;在试验二中,氮素基肥施用量为 1 500 mg,小麦的氮素总吸收量为 68.0~69.2 mg。由此可知,氮素的施用量可以满足植株对氮素的需求。因此,在本研究中,接种 AMF 对植株的氮浓度和氮含量无显著的影响。

在枣麦间作条件下,CMNs 的形成在一定程度上促进了小麦的生长,如在接种 Fm 条件下,30.00 μm 网膜处理小麦的生物量是封闭处理的 1.41 倍(图 4)。在试验二中,以 3 年生枣树作为供试植物,枣树为多年生木本植物,生长较慢。试验中忽略了 AMF 对枣树生长的影响。在今后的农林间作系统研究中探讨 CMNs 对间作作物生长影响的同时,不可忽视 CMNs 对间作果树的影响。同时果树树龄、冠幅大小、生长状况等在一定程度上对间作物产

生影响。在本研究中,通过探讨枣麦间作系统中 CMNs 对间作小麦生长及养分吸收的影响,旨在阐明 CMNs 在调节植物种间互作过程中的重要作用,为进一步深入理解 AMF 在农林间作系统中的作用和功能提供理论依据。Booth^[18]通过对温带森林中的四种不同林木幼苗研究发现,CMNs 对北美乔松生长有明显的促进作用,对加拿大铁杉和桦树的生长无明显影响,但对红花槭的生长却有明显的抑制作用。在矮小的桦树之间通过地下部 CMNs 所进行的碳传递,促进了矮小的桦树向北极苔原带的扩展^[19]。因此,CMNs 对植物种间相互作用的调节非常复杂,取决于植物种类、个体大小,土壤养分条件和 AMF 特性等。菌丝网络中物质传递的机制是目前菌根生态学领域的一个研究热点。

参考文献 References

- [1] He X H, Critchley C, Bledsoe C. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs)[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, 22(6): 531-567
- [2] Merrild M P, Ambus P, Rosendahl S, Jakobsen I. Common arbuscular mycorrhizal networks amplify competition for phosphorus between seedlings and established plants[J]. *New Phytologist*, 2013, 200(1): 229-240
- [3] Graham J H. What do root pathogens see in mycorrhizas? [J]. *New Phytologist*, 2001, 149(3): 357-359
- [4] van der Heijden M G A, Horton T R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems [J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97(6): 1139-1150
- [5] Kiers E T, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah J A, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum C R, Kowalchuk G A, Hart M M, Bago A, Palmer T M, West S A, Vandenkoornhuysse P, Jansa J, Bucking H. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis[J]. *Science*, 2011, 333(6044): 880-882
- [6] Rai M, Acharya D, Singh A, Varma A. Positive growth responses of the medicinal plants *Spilanthes calva* and *Withania somnifera* to inoculation by *Piriiformospora indica* in a field trial[J]. *Mycorrhiza*, 2001, 11(3): 123-128
- [7] Gosling P, Mead A, Proctor M, Hammond J P, Bending G D. Contrasting arbuscular mycorrhizal communities colonizing different host plants show a similar response to a soil phosphorus concentration gradient [J]. *New Phytologist*, 2013, 198(2): 546-556
- [8] Teste F P, Veneklaas E J, Dixon K W, Lambers H. Complementary plant nutrient-acquisition strategies promote growth of neighbor species[J]. *Functional Ecology*, 2014, 28(4): 819-828
- [9] Bever J D, Dickie I A, Evelina F, Facelli J M, Klironomos J N, Moora M, Rillig M C, Stock W D, Tibbett M, Zobel M. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25(8): 468-478
- [10] Teste F P, Simard S W, Durall D M, Guy R D, Berch S M. Net carbon transfer between *Pseudotsuga menziesii* var *glauca* seedlings in the field is influenced by soil disturbance [J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 429-439
- [11] Hodge A, Campbell C D, Fitter A H. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material [J]. *Letters to Nature*, 2001, 413(6853): 297-299
- [12] Walder F, Niemann H, Natarajan M, Lehmann M F, Boller T, Wiemken A. Mycorrhizal networks: Common goods of plants shared under unequal terms of trade [J]. *Plant Physiology*, 2012, 159(2): 789-797
- [13] Song Y Y, Ye M, Li C Y, He X H, Zhushalzman K, Wang R L, Su Y J, Luo S M, Zeng R R. Hijacking common mycorrhizal networks for herbivore-induced defence signal transfer between tomato plants [J]. *Scientific Reports*, 2014, Doi: 10. 1038/ srep03915
- [14] 冯固, 张福锁, 李晓林, 张俊伶, 盖京苹. 丛枝菌根真菌在农业生产中的作用与调控 [J]. 土壤学报, 2010, 47(5): 995-1004
Feng G, Zhang F S, Li X L, Zhang J L, Gai J P. Functions of arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and their manipulation [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2010, 47(5): 995-1004 (in Chinese)
- [15] 黄京华, 谭钜发, 揭红科, 曾任森. 丛枝菌根真菌对黄花蒿生长及药效成分的影响 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(6): 1443-1449
Huang J H, Tan J F, Jie H K, Zeng R S. Effects of inoculating arbuscular mycorrhizal fungi on *Artemisia annua* growth and its officinal component [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(6): 1443-1449 (in Chinese)
- [16] Giovannetti M, Avio L, Fortuna P, Pellegrino E, Sbrana C, Strani P. At the root of the wood wide web; Self recognition and non-self incompatibility in mycorrhizal networks [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2006, 1(1): 1-5
- [17] Hammer E C, Pallon J, Wallander H, Olsson P A. Tit for tat? A mycorrhizal fungus accumulates phosphorus under low plant carbon availability [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 76(2): 236-244
- [18] Booth M G. Mycorrhizal networks mediate overstorey-understorey competition in a temperate forest [J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(7): 538-546
- [19] Deslippe J R, Simard S W. Belowground carbon transfer among *Betula nana* may increase with warming in Arctic tundra [J]. *New Phytologist*, 2011, 192(3): 689-698