

三叶草根间菌丝桥传递衰亡根系中磷的作用

589-594

张俊伶 李晓林 左元梅 杨志福

(中国农业大学植物营养系 北京 100094)

S151³
S541.2.21

摘要 应用五室方法研究了三叶草根间菌丝桥传递衰亡根系中磷的作用。三叶草生长至10周切除供体地上部让根系衰亡,11周时收获样品进行分析测定。结果表明:菌丝桥可以在植株间传递³²P,从而使受体三叶草地上部磷营养状况得到改善;供体植株地上部切除后有利于³²P通过菌丝桥从衰亡根系向受体植株的转移,表现为受体植株含磷量有所增加,但对植株的生长影响不大。

关键词: 菌丝桥,三叶草,磷,养分传递,VA菌根,根系。

UNDERGROUND P TRANSFER AMONG ROOTS OF RED CLOVER VIA VAM HYPHAE LINKS

Zhang Junling Li Xiaolin Zuo Yuanmei Yang Zhifu

(Department of Plant Nutrition, CAU, Beijing, 100094, China)

Abstract Five compartments were designed to examine ³²P transfer via vesicular-arbuscular mycorrhizal hyphae link among roots of red clover; the central compartment for the growth of donor and receiver plants and two outer ones for water and hyphae growth. Compartmentation was accomplished by a 30μm nylon net mesh where hyphae could penetrate and grew while plant roots couldn't. ³²P was mixed into the outer compartment for donor plant and *Glomus mosseae* was inoculated in the root compartment for donor plant at the beginning of the experiment. There were four treatments in this experiment: mycorrhiza and non-mycorrhiza in donor root compartment, detached and intact donor shoot treatments, and each with four replicates. Shoots were detached 10 weeks after planting and plants were harvested one week later. The results demonstrated that hyphae links were formed between roots of donor receiver red clover and could transfer ³²P from donor plant to receiver plant only when roots of donor red clover were inoculated with mycorrhiza fungi. Plant growth and P nutrient status of receiver red clover also got better under this condition. ³²P radioactivity and P concentration of receiver red clover was improved due to the detachment of the donor shoot while plant growth was not affected under mycorrhiza treatment.

* 国家自然科学基金资助项目。

收稿日期:1996-07-20。

Key words: VA mycorrhiza, red clover, hyphae links, phosphorus, underground nutrient transfer, root.

VA 菌根菌丝桥是指植物根系间通过 VA 菌根真菌的根外菌丝形成的连接植物的通道。由于 VA 菌根真菌不具宿主专一性,因而一株植物(供体植物)的根外菌丝在生长的过程中遇到另一株植物(受体植物)的根系后,可以再度侵染,从而形成了植株间的菌丝桥梁。研究表明,同种和不同种植物的根系间均可形成菌丝桥,且其在植株间养分传递及生态系统养分循环、群落结构中有很重要的作用。

自然生态系统中,植物根系占生态系统总产物的很大一部分,如在温带草原系统,植株根系可占到生态系统总生物量的50%以上^[1]。植物衰亡后,如根系中养分不加以利用,便很快从系统中损失或被土壤、微生物固定转化为对植物无效态的养分,如 Eason^[2]发现 *L. Perenne* 地上部被切除3周后根系中就有相当量的磷素已经淋失,而如果植株间存在菌丝桥,就可以将养分从衰亡的根系直接快速传递给活体植物的根系^[3],从而避免了养分的损失,加速了养分在生态系统中的循环^[4-5]。关于磷素通过菌丝桥从衰亡根系向活体植株体内的转移已有一些报道^[6],如 Heap 和 Newman^[4]的研究表明,植株间的菌丝桥使磷的传递量提高了2~8倍。Eason 和 Newman^[7]也有类似的报道,他们发现衰亡根系中的磷素优先在能形成同种类型菌丝桥的植株间传递,并认为菌丝桥的这种作用在植物群落结构和组分中有重要的作用。为进一步探讨菌丝桥在植株间养分传递中的作用,本文采用五室方法研究了在供体地上部切除后,菌丝桥传递衰亡根系中磷的作用。

1 材料和方法

1.1 试验装置

为有机玻璃制成的五室系统。试验装置见图1。自左至右包括A、B、C、D和E五室。A室和E室长、宽和高为3cm×8cm×8cm, B、C和D室为8cm×2cm×8cm,各室之间用30μm的尼龙网隔开,以限制根系的穿过而菌根菌丝可以穿过尼龙网从土壤中吸收养分,C室的目的是防止磷在植株间的直接扩散。

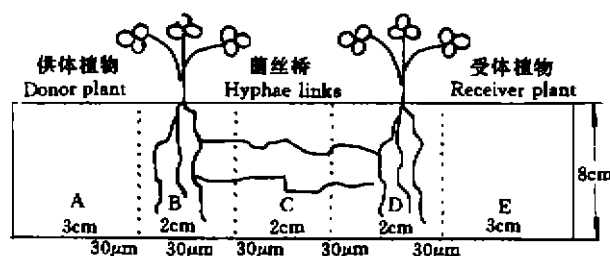


图1 五室隔板装置示意图

Fig. 1 Diagram of the pot used

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。土壤的基本性状见表1。土壤过1mm土筛后在120℃下高压蒸汽灭菌2h,以消除土壤中的真菌孢子。

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

菌根菌种 菌种为 *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 试验设计和管理

试验方案 试验分同位素及相应的非同位素试验两组。B室中植株为供体植株,D室中植株为受体植

株,分B室接种(+M)和不接种(-M)VA菌根真菌两种处理,各处理均设8次重复。三叶草生长10周后取4次重复切除供体植株地上部,促使植株根系的衰亡。

表1 供试土壤的基本理化性状

Table 1 The properties of soil used

有机质 O. M (%)	全氮 Total N (%)	速效磷 Olsen-P (mg/kg)	速效钾 NH ₄ Ac-K (mg/kg)	缓效钾 1mol/LHNO ₃ -K (mg/kg)	pH 值 盐浸 Salt extracted	田间持水量 FWC (%)
0.39	0.027	3.9	60.4	611.4	7.8	21.0

施肥水平 同位素试验和非同位素试验各处理的施肥水平完全相同。各室养分水平见表2。同位素³²P标记在A室,标记量为0.4mCi/Kg P₂O₅。所有的肥料及³²P均做基肥与土壤拌匀后装盆。

接种菌根 接种菌根真菌仅在B室中进行。50g接种剂和100g土壤完全混匀后装入菌根处理的B室,对照组则加入相同重量的经灭菌处理的接种土。C室和D室装入相同重量的砂土。其余两室土壤重量均为250g。装盆后各室土壤容重为1.3g/cm³。

播种 三叶草种子在10% H₂O₂中浸泡10min进行表面消毒,而后置于湿润的滤纸上放置一昼夜催芽,然后播于B、D室土壤,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。

温度和光照 试验在温室中进行,生长期维持温度在20~25℃,每天光照时间为14h,靠自然光照射的同时,早晨7:00~8:00和下午17:00~20:00用生物灯补充光照。

1.4 收获与测定

三叶草生长11周后进行收获测定。同位素试验三叶草的地上部烘干后用液体闪烁计数器测定B、D室三叶草植株地上部³²P强度。非同位素试验则分别收获B、D室三叶草植株的地上部和根部,将根系洗净后从中取0.5g,用酸性品红染色法测定菌根侵染率。剩余的根系和地上部烘干磨碎后用钒钼黄法测定植株体内磷的含量。

表2 试验施肥水平

Table 2 Fertilizer applied in each compartment

养分 Nutrient	施肥量(mg/kg) Fertilizer applied					肥料品种 Fertilizer
	A	B室	C	D	E室	
N	100	100	100	100	100	NH ₄ NO ₃
K	150	150	150	150	150	K ₂ SO ₄
P	100	50	0	10	0	KH ₂ PO ₄

2 结果与分析

2.1 菌根侵染率

表3为不同处理三叶草根系的菌根侵染率。植株收获后观察B、D室根系生长情况,发现植株根系在根室中生长密集,尤以接种菌根真菌处理供体根系生长最好。从表中可以看出,供体三叶草植株根系接种菌根真菌后,供体和受体植株根系均有菌根真菌的侵染,且两者的侵染率相差不大,表明植株间形成了根间菌丝桥。切除供体地上部不影响菌根侵染率。相应的对照不接种处理无论供体还是受体植株根系均未发现有菌根真菌的侵染。

2.2 同位素试验结果

2.2.1 供体植株生长及体内磷营养状况

表4是供体三叶草生长的状况及体内³²P放射性强度的试验结果。从表4中可以看出,地上部开始切除时,接种供体三叶草体内³²P的总强度和单位干物重³²P的强度均高于相应的未接种对照处理,这种趋势一

直延续到最后收获期,除接种处理单位干物重³²P 的强度切除后有所下降外,其余处理植株除³²P 总强度和单位干物重³²P 的强度无显著性差异,不受地上部切除的影响。植株地上部的干物质重各处理间也无显著性差异,不受接种菌根真菌和地上部切除的影响。

表3 供体和受体三叶草根系的菌根侵染率

Table 3 VAM infection rate in root of donor and receiver plant

处理 Treatment	菌根侵染率(%) VAM infection rate(%)			
	供体 Donor		受体 Receiver	
	+ Shoot@	- Shoot	+ Shoot	- Shoot
接种+M	12.2a*	12.7a	13.9a	12.4a
不接种-M	0b	0b	0b	0b

* 应用 LSR 法检验处理间差异程度,同一测试项目的不同字母表示差异达5%显著水平。

The L. S. R method was used to test the significance of differences, means for the same testing item followed the different letters are significantly different at $P \leq 0.05$.

@ +Shoot 和 -Shoot 分别表示不切除和切除地上部处理

表4 供体三叶草地上部干物重及体内³²P 的强度

Table 4 Shoot dry weight and ³²P radioactivity in shoot of donor red clover

测试项目 Items	不接种(-M)		接种(+M)	
	切除-Shoot	不切除+Shoot	切除-Shoot	不切除+Shoot
地上部干物重(克/盆) Shoot DW(g)	2.19a*	2.77a	2.29a	2.33a
总 ³² P 放射性强度(cpm) Total ³² P radioactivity(cpm)	589b	750b	1830a	1335a
单位干物重 ³² P 的强度 ³² P radioactivity(cpm/g)	280c	271c	799a	573b

* 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5%显著水平。

The L. S. R method was used to test the significance of differences, means in a column followed the different letters are significantly different at $P \leq 0.05$ (下同).

2.2.2 受体植株生长及体内磷营养状况

表5 受体三叶草地上部干物重及体内³²P 的强度

Table 5 Shoot dry weight and ³²P radioactivity in shoot of receiver red clover

测试项目 Items	不接种(-M)		接种(+M)	
	切除-Shoot	不切除+Shoot	切除-Shoot	不切除+Shoot
地上部干物重(克/盆) Shoot DW(g)	2.10a	1.06a	2.29a	2.99a
总 ³² P 放射性强度(cpm) Total ³² P radioactivity	0b	0b	371a	190a
单位干物重 ³² P 放射性强度 ³² P radioactivity(cpm/g)	0b	0b	320a	192a
³² P 转移量(%) ³² P transfer	0b	0b	17.49	14.38

表5为受体三叶草生长状况及体内³²P 放射性强度。从表中可以看出,供体接种处理受体植株体内检测到³²P 放射性强度,且³²P 的强度因切除供体地上部而呈增加的趋势,但未达统计显著水平。供体向受体植株的³²P 转移量也呈同样的趋势。与此同时,相应的供体未接种处理受体三叶草体内未检测到³²P 强度。菌根和切除供体地上部处理均未影响受体植株地上部的干物质重。

2.3 非同位素试验结果

2.3.1 供体植株生长及体内磷营养状况 表6所列数据为切除供体地上部前后供体三叶草生长及体内磷营养状况。从表中可以看出,切除地上部时植株地上部和根系的干物重及磷营养状况均因菌根侵染而得到提高和改善。然而收获时,植株地上部的干物质重及植株体内含磷量不受菌根真菌的影响,但根系的干物质重及植株体内吸磷量仍是接种菌根处理高于相应的对照处理。比较地上部切除前后的数值,表明接种菌根真菌植株含磷量和地上部吸磷量差异达显著水平,其它项目各处理之间无显著性的差异。未接种菌根真菌处理植株地上部除干物质重和根系含磷量切除前后有差异外,其余项目不受地上部切除的影响。

表6 供体三叶草生物量及体内磷营养状况

Table 6 Dry weight and P nutrient status in donor red clover

收获部位 Plant part harvested	处理 Treatment	干物重(克/盆) Dry weight(g)		含磷量(%) P conc.		吸磷量(毫克/盆) P content(mg/pot)	
		-M@	+M	-M	+M	-M	+M
地上部	-Shoot	1.71b*	2.35a	0.09b	0.13a	1.50c	3.13a
Shoot	+Shoot	2.07a	2.44a	0.07a	0.10b	1.53c	2.54b
根系	-Shoot	0.67b	0.91a	0.18b	0.24a	1.23b	2.17a
Root	+Shoot	0.78b	1.08a	0.15c	0.16b	1.19b	1.72a

* 应用 LSR 法检测处理间差异程度,同一测试项目中的不同字母表示差异达5%显著水平。

The L. S. R method was used to test the significance of differences, means for the same testing item followed the different letters are significantly different at $P \leq 0.05$ (下同)。

@+M 和 -M 分别表示接种和未接种菌根真菌处理

2.3.2 受体植株生长及体内磷营养状况 受体三叶草干物质重及体内磷营养状况的数据列于表7。从表中可以看出,供体和受体三叶草根间形成的菌丝桥不影响植株地上部和根系生长,但却使植株体内磷营养状况得到了改善,表现为植株体内含磷量及吸磷量均因接种菌根而增加。切除供体地上部处理对受体植株产生影响,有菌丝桥形成处理受体植株含磷量及根系的吸磷量均有所增加,且达显著水平。其它各项目各种处理除未形成菌丝桥处理根系收获时的含磷量低于切除时的水平外,其余均未达显著水平。

表7 受体三叶草生物量及体内磷营养状况

Table 7 Dry weight and P nutrient status in receiver red clover

收获部位 Plant part harvested	处理 Treatment	干物重(克/盆) Dry weight g/pot		含磷量(%) P conc.		吸磷量(毫克/盆) P content(mg/pot)	
		-M	+M	-M	+M	-M	+M
地上部	-Shoot	0.87a	0.93a	0.08c	0.12a	0.69b	1.10a
Shoot	+Shoot	1.12a	0.86a	0.06c	0.10b	0.71b	0.82a
根系	-Shoot	0.24a	0.28a	0.18b	0.23a	0.42c	0.64a
Root	+Shoot	0.32a	0.24a	0.12c	0.16b	0.39c	0.57b

3 讨论

本试验中供体接种菌根真菌受体植株根系有菌根真菌的侵染,而相应的对照处理没有菌根真菌的侵染,表明植株间形成了菌丝桥。受体三叶草体内含磷量因植株间形成菌丝桥而增加(表6),结合此时植株体内磷的转移量(表7),可以推断菌丝桥传递的磷在受体植株磷营养中发挥了作用。然而收获时供体植株的生长状况、体内含磷量及受体三叶草的生长均不受菌根的影响,可能是由于此时菌丝吸收的磷仍不能满足植物快速生长的需求而使植物体内出现的暂时反应,可以推测随时间的延长,菌根最终必会发生作用。

多数试验结果表明,菌丝桥可以在植株间传递磷素^[2,4-6],但也有一些作者认为菌丝桥在活体植株间

磷素传递中的作用很小^[8-9],但可能在磷从死亡的根系向活体植株中的转移中的作用更大。原因是在根系衰亡的过程中,供体植株地上部不再与根系竞争菌丝吸收的养分,因而增加了衰亡根系作为养分源的强度,有利于菌丝桥对磷的传递。本试验有菌丝桥形成处理受体三叶草体内³²P的强度及转移量在地上部切除后均有所增加(表5),同时植株体内含磷量(表7)的增加也达显著水平。切除地上部后仅1周,这样短时间内受体植株发生这样大的变化,表明切除地上部确实有利于菌丝桥对植株间磷的传递。可以认为随时间的进一步延长,菌丝桥传递的磷素会进一步增加,进而影响到受体植株的生长。进一步的试验需进行动态分析试验,了解菌丝桥在根系衰亡过程中的确切的作用。结合以前的试验结果,表明植株间菌丝桥不仅可以促进活体植株间磷素的传递,而且在磷从衰亡的根系向活体植株体内转移中的作用更大。

由于菌根真菌与宿主植物特殊的共生作用,使菌根菌丝成为植物根系衰亡后的最初的捕获养分的部位,这样如果菌根菌丝桥可以在植株间传递养分,就可以减少养分在土壤的淋失及土壤和其它微生物对其的矿化固定^[10],尤其是当菌丝和活体植物相连时,由于菌丝可从活体植株体内获得维持其活性生长所必需的光合产物,菌丝桥的这种作用就更大。事实上 Tommerup 和 Abbott^[11]发现在根系衰亡后, *Glomus fasciculatus*, *G. monoporos* 和 *Gigaspora calospora* 仍能继续萌发和生长,也有的发现接种 VA 菌根真菌能延缓植株根系的死亡。以上实例均说明菌根菌丝较植株根系有较长的存活期。尽管菌丝活性可能因根系的死亡而有所降低^[12],但其仍为植株间养分传递准备了条件。自然生态系统中植物在生长发育过程中,根系的衰老和更新是一个动态的过程,衰老根系所含的养分在养分总吸收量中占有相当的比例,这部分养分若能快速被植物再次利用,对加快整个土壤养分的循环,提高有限土壤的生产力,保护养分资源有重要的作用。进一步挖掘菌丝桥在这方面的作用必将具有重大的生态意义。

参 考 文 献

- 1 Marshall J K. Biomass and production partitioning in response to environment in some North American grass lands. In: *The Belowground Ecosystem* (Marshall J K. eds) Colorado State University, Fort Collins, 1977. 73~84
- 2 Eason W R and Newman E I. Rapid cycling of nitrogen and phosphorus from dying roots of *Lolium perenne*. *Oecologia*. 1990, **82**: 432~436
- 3 Chiariello N, Hickman J C and Mooney H A. Endomycorrhizal role for interspecific transfer of phosphorus in a community of annual plants. *Science*. 1982, **217**: 941~943
- 4 Heap A J and Newman E I. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phosphorus transfer between plants. *New Phytol.* 1980, **85**: 173~179
- 5 Newman E I and Eason W R. Cycling of nutrients from dying roots to living plants, including the role of mycorrhizae. In: *Ecology of Arable Lands*. (Charholm, M. and Rergstroem, L. eds). Kluwer, Academic Publishers, 1989
- 6 Ritz K and Newman E I. Evidence for rapid cycling of phosphorus from dying roots to living plants. *Oikos*. 1985, **45**: 174~180
- 7 Eason W R and Newman E I. Preferential cycling of phosphorus: The role of mycorrhiza. In: *Mycorrhizas Ecosystems*. (Read D J, Lewis D H, Fitter A H, Alexander I J, eds). CAB International, Wallingford, UK, 1992. 378
- 8 Eason W R. The cycling of phosphorus from dying roots including the role of mycorrhizas. PhD thesis. University of Bristol, 1987
- 9 Newman E I and Ritz, K. Evidence on the pathways of phosphorus transfer between vesicular-arbuscular plants. *New Phytol.* 1986, **104**: 77~87
- 10 Miller S L and Allen E B. Mycorrhizae, Nutrient translocation, and Interactions Between Plant. In: *Mycorrhizas in Ecosystems* (Read D J, Lewis D H, Fitter A H and Alexander I J eds) CAB International, Wallingford, UK, 1992. 301~332
- 11 Tommerup I C and Abbott L K. Prolonged survival and viability of vesicular-arbuscular mycorrhizal hyphae after root death. *Soil Biol. and Biochem.* 1981, **13**: 431~433
- 12 Harvey A E, Jurgensen M F, Larsen M J et al. Distribution of active ectomycorrhizal short roots in forest soils of the inland Northwest. *effects of site and disturbance*. U. S Forest Service Research, paper, INT-374, 1986. 1~9