

编者按:

研究根际微域环境,对于探索土壤—微生物—植物根系三者的相互作用,阐述根际物理、化学和生物环境与作物的生长发育、抗逆性和生产力的关系是十分重要的,因而它已成为土壤科学中最活跃的研究领域之一,并已逐步形成一门新兴的学科。

为推动我国在这方面的研究,我们将不久前召开的“全国根际环境研讨会”提供的论文集刊出,以飨读者。由于篇幅所限,尚有4篇论文将在本刊今年第6期发表。

根 际 微 域 环 境 的 研 究

刘 芷 宇

(中国科学院南京土壤研究所)

摘 要

作者对根际环境研究的发展趋势和我国10年来取得的成就进行了回顾,对今后重点的研究方向提出了见解,强调了根际物理环境、养分转化、特定分泌物与抗逆性等方面研究的重要意义。

根际微域环境的研究,目前是土壤学中最活跃和最敏感的研究领域,正形成一门新兴的、有发展潜力的交叉学科,受到国内外的重视。因为根际环境不仅对探讨土壤—微生物—植物根系三者相互作用的理论很有意义;而且,随着农业生产的发展,也越来越显示出根际的物理、化学和生物环境与作物的生长发育、抗逆性和生产力的直接关系。因此,近20年来根际环境的研究在国际上发展很快。

一、国际上的发展趋势

自从1904年德国微生物学家 Lorenz Hiltner 提出“根际”这一概念后,早期的研究仅限于微生物的根际效应。1939年 Jenny 等的离子接触交换学说首次试图解释根—土界面上阳离子的迁移过程。60年代初, Jenny 和 Grossenbacher 开创性的应用电子显微镜直接观察了根—土界面的状况,初步明确了植物根系、微生物和土壤之间的存在关系。在此期间, Barber 和 Nye 分别提出了养分从土壤向根迁移的截获、质流和扩散机理。至此,奠定了根际微域环境的研究基础,70年代以后这一领域开始进入了蓬勃发展的新局面。

综观20年来的发展趋势,从某些侧面概括如下:

(一) **根际 pH 变化—特定分泌物** 根际 pH 的变化从1970年至今已有较多的报道,早期的工作主要是不同氮素形态的影响。研究了 NO_3^- -N 吸收与根际土壤中 HCO_3^- 的消长,以及 NH_4^+ -N 吸收与 H^+ 外溢的关系等等。并且还报道了应用电子探针观察到磷肥与 NH_4^+ -N 肥配合施用可使根表面淀积的磷溶解。认为, NH_4^+ 的吸收降低了根际 pH 值,提高磷的利用率。随后,较多的工作涉及根际 pH 变化的机理。认为主要是由于植物吸收阴、阳离子不平衡,而氮素的吸收量大,不同形态的影响更为显著;其次是根际微生物和根呼吸产生的 CO_2 ; 根和

微生物分泌的有机酸。此外,根际 pH 的变化还受着起始土壤的 pH、缓冲容量、水分含量和扩散阻抗因子等的影响^[1]。

研究中还对植物种类和品种间根际 pH 的差异给予了注意。曾提出根际 pH 的降低与植物根的阳离子交换量的大小有关。报道了一些豆科和禾本科植物根际 pH 变化的差异。

近10年来,对养分逆境与根际 pH 的关系逐渐重视。如对缺铁和缺磷逆境下根际的酸化现象进行了大量的研究。观察到,这种根际酸化条件下通常伴随着铁、锰的还原或难溶性磷、铁吸收量的增加。在此基础上对根系分泌物,特别是养分逆境下特定分泌物的研究形成了热点。如白羽扇豆缺磷时的异常簇状根分泌柠檬酸^[2],木豆分泌番石榴酸等,都认为是专一性耐低磷的有机分泌物,可提高土壤中难溶性磷的利用^[3]。

双子叶植物缺铁时的特定分泌物种类曾有过不少的报道,不同的植物种类很不一致,但大多属于酚醛类化合物。如番茄根分泌咖啡酸,向日葵根分泌绿原酸,烟草根分泌核黄素等等。然而,至今对这些分泌物在缺铁条件下提高难溶性铁利用率的作用仍不清楚,尚有待进一步探讨。

近10多年来,在这方面最突出的成就是从禾谷类作物缺铁胁迫中分离出麦根酸类(Mugineic acid)物质,由于这类有机化合物与 Fe^{3+} 形成专一性的络合物并被植物吸收,而将其定名为植物高铁载体(Phytosiderophore),它吸引着各国有关科学的重视,从各个角度对这一类分泌物进行了大量的工作,成为当今根际研究的热点。至今已弄清麦根酸类物质的化学结构、特性和 Fe^{3+} 络合溶解的许多条件。其后,又进一步探明麦根酸也可以活化 Cu、Mn、Zn 等金属微量元素。对于麦根酸类有机物质在植物体内的生物合成途径和溢泌机理,近年来也已有所阐明^[5]。然而,可以认为,这方面的研究尚处于方兴未艾十分活跃的阶段。

(二)根际的养分分布—生物有效性 根际土壤中存在养分亏缺现象在60年代初就有报道。随后,应用放射自显影技术证明了不同作物根际土壤中钙和磷的亏缺和累积现象。定量的工作是从1972年 Nye 等建立排根模拟培育和冰冻切片方法以后,才有了很大的推动。并对无根毛的洋葱和多根毛的油菜根际磷亏缺区形成的范围、条件等进行了系统的工作^[6]。此后相继对根际水分、 H^+ 、 K^+ 的亏缺现象进行了阐述。其中对 K^+ 的研究较为详尽,如研究了不同土壤上钾的亏缺量和空间变化,亏缺率与土壤质地、根毛长度等的关系等等。

通过对影响根际养分状况诸因素的分析,Barber 提出了土壤养分生物有效性的概念。即从养分运动的全过程进行研究,将土壤离子库中作物生长期间可移动到植物根表并被吸收的养分称为有效养分^[7]。从这一概念出发,在近10年中建立了一系列根际养分状况和植物吸收量预测的数学模型。在有关参数的研究中进一步对土壤养分的固、液相平衡、有效扩散系数以及根系形态的影响等方面积累了较多的资料。

对于土壤养分生物有效性的概念,近年来更为广泛地扩展应用到根际环境对养分效应的各个方面,如养分在根际的形态转化,吸附和解吸、络合溶解等等,并与以往化学提取所得到的“有效养分”加以区别,后者被称为“潜在的有效养分”;根际效应产生的有效养分为“实际有效养分”。有关这方面的研究,近年来也受到重视,尤其对微量元素在根际有效性方面的研究尚有待深入。

(三)植物对根际微生物的影响—根际微生物对植物的作用 70年代中期,由于电子显微镜在生物学上的应用,使根际微生物存在的状况有了较深入的认识;对它们在根表面的存在位置、与根和土壤的关系也有了较多的了解。如细菌在根表面的覆盖率只占10%左右,主要在于表皮细胞间的接合凹槽中密度最大,其次是粘液含量多的根毛尖端和基部,以及侧根出

生处^[8]。成熟根区则微生物可以溶蚀根表皮层进入皮层组织内部。密度随离根的距离呈现梯度分布。这与根际微生物生存所依赖的能源含量有密切关系。研究还指出,能量来源中根组织的脱落物比分泌物更为重要^[9]。因此,不同植物种类的根际存在着不同的优势微生物种群。这一时期中,联系植物的营养条件研究根际微生物种群的动态也有较多的报道。

以后的10年中,总的趋势上重视根际微生物对植物的积极作用。如对根际联合固N的研究是这一领域中具有吸引力的课题。研究指出,根际土壤中联合固N细菌的数量高于非根际土壤几倍以上,并继热带植物根际分离出的联合固N菌外,从温带的许多植物根际也分离出优势菌株^[10]。并发现许多菌,如固氮螺菌等还可生存在根细胞内,这些细菌与寄主之间有一定的专一性。联合固氮菌的贡献为每年每公顷几公斤到几十公斤的固氮量。

根际反硝化细菌对氮素损失的影响也是受到注意的课题。一些研究曾应用气相色谱分析和显色反应证明了反硝化作用主要在根际中进行,从根际中分离的细菌约65%具有反硝化能力,其R/S值一般为1—514。

根际微生物对土壤磷有效性影响的研究,以往虽有过许多报道,但对其作用持否定意见的较多。近10年来,重新注意到溶磷细菌的作用,并进一步解释了溶磷细菌的作用。认为主要在于维持土壤中磷的溶解性,减缓固定过程。另外,对VA菌根增加植物吸收利用土壤磷,进行了大量的工作。对VA菌与固氮菌的协同效应也有所研究。这种协同作用通常可显著地提高大豆的产量。

此外,有的根际微生物还有着产生生物毒素或激素的作用,影响着根系的生长发育、形态和生理过程。

根际微生物通过吸持土壤中的养分,形成近根缓效供应的养分库,如根际微生物固持态N由于根际的蛋白酶和酰胺酶活性高于非根际土壤,因此转化速率较快,根据陆稻、大麦、高粱等旱作物的研究,大部分可以在当季作物生长期供给利用。

除上述研究以外,“生物互作”(Allelopathy)的问题,即作物间、轮作中由于某种植物根的分泌物产生促进或抑制另一种植物的生长,以及与抗病的关系等都是近年来受到重视的课题。

二、我国根际研究的成就

我国根际研究基本上是从80年代开始的,首先是着手建立一系列根际微区的研究方法^①。在此基础上,开展了多方面的研究,至今已有10年的时间,与国外相比我国起步晚。然而,从所取得的成就来看,研究起点还是比较高的,涉及的研究范围也较广。主要的工作可综述如下:

(一)水稻根—土界面显微特征的研究 70年代末,应用电子显微镜研究了土壤—根界面的显微结构,然而,这些研究都限于旱作条件。我国主要针对水稻根—土界面进行了研究并将其与旱作(玉米)进行了比较^[12]。观察到水稻幼龄根段与土壤之间有明显的粘液层存在,只是水稻的粘液层厚度要小于旱作,约为玉米的1/5。而且,根、粘液层和土壤之间的分界限不如旱作明显。在粘液层的外沿,即向土壤过渡的界面上聚集的粘粒矿物碎片明显多于旱作,表明,淹水条件下水稻根—土界面上土壤的结耕性比旱作要差。老龄根段则出现表层细胞部份溶蚀,土壤颗粒和微生物进入根皮层细胞内部,根组织的内皮层实际上起着原来表皮层的作用,与外部介质直接接触。

① 中国科学院南京土壤研究所植物营养组编,根际研究法讲义,南京,1988。

(二)植物根表面对阴离子吸附特性的研究 长期以来,对根表面的阳离子交换性能有着较多的报道,而对阴离子则了解很少。同时,由于已知植物根表面以负电性占优势的特点,因此,阴离子在根表的吸附机理,更是存在许多疑点。试验中应用分根培养和同位素标记的方法,从活体根上区分出吸附和吸收的 H_2PO_4^- 和 NO_3^- 。指出这些阴离子在达到饱和吸附量之前与吸收量之间存在明显的相关关系。它们的吸附量在一定范围内与介质浓度呈正相关,服从 Freundlich 等温吸附方程。并且,吸附量与伴随阳离子有密切关系。看来,植物根表面吸附阴离子的机理主要是通过“阳离子桥”以减少根表面负电性的阻力,此外,尚有少部分是由于根表正电荷的静电吸引^[13]。这些结果对进一步了解根表的物理化学特性和离子向根的迁移机理有一定的学术意义。

(三)根际养分状况的研究 10年中在这方面我国进行了大量的工作,其中较为突出的有如下几方面。

在氮素方面,揭示了 $\text{NH}_4-^{15}\text{N}$ 在水稻根际随离根表距离呈亏缺的浓度梯度变化。这种变化曲线符合指数方程;离根表愈近,亏缺率愈大。但其变化幅度随植株年龄、根部位和温度等变化而不同^[14]。然而,旱作则与水稻不一样,近根处 NH_4-N 存在相对累积区,离根约 2 毫米处才出现最大的亏缺值,以后再随距离呈亏缺的指数曲线变化。试验证明,这种根周围氮的相对累积现象是由于根系含氮分泌物和根毛等脱落物聚集的结果。来自标记植株的根际 ^{15}N 物质,旱作明显大于水稻。因此,旱作这种现象较为显著。

NO_3-N 在根际中则与 NH_4-N 不同,无论是旱作或水稻均只出现累积的梯度变化。表明, NO_3-N 向根迁移的机理不同于 NH_4-N 。

在钾素方面,报道了速效钾亏缺和累积的梯度变化与土壤类型、钾供应状况和土壤含水量有密切关系。其中土壤含水量的影响最为显著。在淀浆白土和沙土上,根际钾的亏缺率随土壤含水量的下降而增大;反之,则出现富集^[15]。而且土壤质地也有影响,砂土上根际 K^+ 的亏缺率一般高于壤土上。与此同时,缓效钾也存在相应的亏缺趋势^[16]。应用数学模式计算水稻根际中土壤溶液 K^+ 与原土体溶液中 K^+ 浓度的比值,得到与实测值近似的结果,即比值均小于 1。表明土壤溶液中的 K^+ 也呈现亏缺梯度,与交换性钾的变化趋势一致^[17]。

在磷素方面,根据放射性 ^{32}P 自显影的结果表明,根际磷的亏缺趋势随介质吸附性能变化,单根不同根区的亏缺率有很大的差异。亏缺区都在根尖以上 2 厘米的根区周围开始出现,随着向根基部方向发展,亏缺区范围逐渐扩大,在侧根出生的根区周围亏缺量和亏缺范围均达最大值。根际中亏缺率的大小表示了根对该离子的吸收强度,即依据根际中亏缺的程度可以区分出根的主要吸收部位。并由此推断出植物根对磷的吸收主要是根毛区和侧根出生区,而不是根尖^①。

此外,根据电子探针对植物根际和根内营养元素的测定结果表明,土壤—粘液层—根组织三者之间营养元素的含量分布各有一定的特点^[18]。

(四)根际 pH 状况的研究 结合我国栽培植物的种类和品种,以及土壤性质,比较研究了禾谷类、荞麦和豆科作物根在吸收不同形态氮素中根际 pH 的变化^[19],以及不同品种的水稻、小麦、花生、大豆在缺磷或缺铁逆境下的释放规律^[20, 21]。结果表明,所有供试的作物种类和品种,吸收 NH_4-N 时均可引起根际明显酸化,而吸收 NO_3-N 时,禾谷类呈 pH 上升趋势,豆科则出现 pH 下降。同时,在缺铁和缺磷逆境下,也表明可促使根系释放质子,酸化根际环境。然而,不同品种间在酸化程度上有明显差异,这种差异与作物耐低铁或低磷能力有一定的联系。分泌质子量多的品种对难溶性磷铁的利用率较高。而且,其中利用率高的高

效型品种,除了分泌质子外还同时分泌一些有机酸。如稻、麦的一些品种缺磷时可诱导柠檬酸分泌量增加,提高了部分难溶性磷的溶解^[21]。

(五)禾谷类作物缺铁时特定分泌物的研究 国外有关的工作大多局限于溶液培养的条件下进行,对它们在根际土壤中的存留和行为了解甚少。1986年我国开始了这一课题的研究。建立了根际土壤中提取和分离麦根酸类分泌物的方法,研究了这类物质在根际不同距离土壤中的情况^[22]。表明只有在缺铁失绿植株的根际土壤中含量明显增加。但存在范围仅离根表1毫米之内。试验还证实了麦根酸分泌物与 Fe^{3+} 是近似1:1比例络合。这类缺铁条件下特定分泌物不仅能与无定形氧化铁络合,而且还能与部分粉红磷铁矿中的 Fe^{3+} 络合溶解并释放其中的磷。根据穆斯堡尔谱分析的结果,根际土壤中含铁矿物比原土体中的结晶变差,特定分泌物进一步促进土壤氧化铁溶解,抑制无定形氧化铁向针铁矿和赤铁矿的转化过程^[23]。

最近的研究又指出,麦根酸类特定分泌物并非缺铁时专一的反应。在小麦和大麦缺锌时也有这类分泌物产生。而且,它们对铁的活化作用也不是专一性的,它还可以活化土壤中的铜、锌、锰等金属微量元素^[24]。并且这种活化作用不仅发生在近根土壤,同时还在根内自由空间中产生反应^[25]。

(六)酸性土壤上重金属在根际的化学行为 1988年以后,针对我国华南新垦红壤上一些作物生理上的病害问题,开展了揭示铁、锰等在根际的化学行为研究。比较了四种红壤上铜、铁等离子在根际土壤中吸附、解吸和化学转化过程。表明,根际铜的吸附量大于非根际土壤,其中难解吸态的组分也有同样趋势。熟化度高的红壤中无定形铁、游离铁和络合态铁的活度,根际均低于非根际;而熟化度低的红壤则除了络合态铁以外,上述形态的铁均高于非根际。指出,根际中的氧化铁在新垦红壤上易被活化^[26]。研究中还应用电子探针观察和测定红壤上水稻黄叶病株的根际状况,表明这类根周围存在 FeOOH 的淀积层,这层铁膜明显影响根组织内硅含量,而在熟化红壤性水稻土上则无此现象。由此认为,根际中氧化铁的活化和在根周围的淀积是引起水稻生理病害的原因之一,由此产生营养元素吸收障碍,出现失调症^[27]。

此外,从环境保护方面还研究了镉在根际土壤的扩散和吸附、解吸过程。并根据这些参数建立了简化的数学模型,在黑麦草对镉的吸收上加以验证^[28]。

综观10年来,我国根际微域环境的研究取得了很大的成就,不仅涉及的范围广,而且许多研究结果都有所创见。表明我国在这一新兴的学科发展中,艰苦创业,正迎着国际上研究的前沿迈进。

三、研究展望

从国外的发展趋势和我国的研究基础来看,今后我国根际微域环境的研究重点可以考虑以下几方面。

(一)根际物理环境的研究 这在国内外都是较薄弱的课题,至今报道较少,看来在技术方法上存在一定的困难。但是,根际的物理环境对水分、养分实际的有效性和向根的迁移速率又是至关重要的。因此,对根际土壤的水分含量和梯度变化,粘粒的趋向、土壤的结构性,以及根际的气体状况都需要进行研究。

(二)养分的根际效应 主要是研究土壤养分的生物有效性,了解养分在不同根际环境中的化学行为,即形态、转化和动力学过程。旨在寻求调节根际营养环境,提高作物对土壤中潜在养分利用率的途径。

(三)根系特定分泌物的类型及其与植物抗逆性的关系 现代化农业的发展,提高产量

的方向,不仅依靠新型的肥料,而且要重视新品种,其中包含着依靠作物本身对贫瘠、不良条件的适应性。这就需要研究这些适应性的机理。看来,抗逆性强的品种很多都与根际环境诱导的特定分泌物有关。然而,目前已分离出的专一性分泌物并不多,有些在抗逆性中的作用还不清楚,尤其是对双子叶植物了解更少。这方面可能是90年代根际研究的重点课题。

(四)根际环境与植物病害 最早的根际工作是从根际微生物与植物病害相联系开始的。然而近10年来,逐渐认识到植物的土传病害与根际环境有密切关系,例如根际的酸度和氧化还原状况,以及根系分泌物的类型,都能通过改变根际的微生物种群达到致病或防治的目的。因此,结合农业措施调节根际微域环境,控制植物土传病害的发生也将是研究的方向之一。

此外,对于数学模拟在根际微域环境中的应用,今后将作为一种预测和概括研究结果的手段加以发展,以及用于描述根际中水分、养分的动态过程。

展望未来,可以预期根际微域环境的研究在我国将会蓬勃发展,并以新的成就跻身于世界先进行列。

参 考 文 献

- [1] Nye, P. H., Adv. in Plant Nutrition, Vol. II, pp. 129—153, 1985.
- [2] Gardner, W. K., Plant & Soil, 68: 33—41, 1982.
- [3] Ae, N. et al., Trans. 14th Intern. Congr. Soil Sci. Vol. II, Comm. II pp. 164—169, 1990.
- [4] Römheld V. and Marschner H., Adv. in Plant Nutr. Vol. II, 155—205, 1986.
- [5] Mori S. and N. Nishizawa, Plant Cell Physio., 28:1081—1092, 1987.
- [6] Nye P. H and Tinker P. B., Solute movement in the root—soil system, Blackwell, Oxford, 1977.
- [7] Barber S. A., Soil Nutrient Bioavailability: A Mechanistic Approach. John Wiley, New York, 1984.
- [8] Rovira A. D. The Soil—Root Interface, Academic Press Inc., London, pp. 145—160, 1979.
- [9] Martin J. K. Soil Biol. Biochem. 9:1—7, 1977.
- [10] Jagnow G., Z. Pflanzenernähr. Bodenk., 146:217—227, 1983.
- [11] Trolldenier G., Trans. 14th Congr. Soil Sci. Vol. III, Comm. III, pp. 61—65, 1990.
- [12] 刘芷宇,《中国水稻土》第22章,科学出版社,1991.
- [13] 刘芷宇、曹亚澄,中国科学,7:706—711,1980.
- [14] 钦绳武、刘芷宇,土壤学报,26(2):117—123,1989.
- [15] 许曼丽、刘芷宇,土壤学报,20(3):295—302,1983.
- [16] 曹一平、徐永泰、李晓林,北京农业大学学报,17(2):1—6,1991.
- [17] 宣家祥,土壤学报,19(3):296—304,1982.
- [18] 刘芷宇、施卫明,植物生理学报,14(1):23—28,1988.
- [19] 吴文彬、刘芷宇,《黄淮海平原区域治理技术体系的研究》,97—102,科学出版社,1987.
- [20] 施卫明,植物生理通讯,130:26—31,1988.
- [21] 范晓辉、刘芷宇,植物生理学报,17(2):125—132,1991.
- [22] Shi Wei-ming, et al., Soil Sci. Plant Nutr., 34: 585—592, 1988.
- [23] 施卫明、刘芷宇,科学通报,36(1):64—67,1991.
- [24] Zhang Fu-suo, et al., Z. pflanzenernähr. Bodenk., 152: 205—210, 1989.
- [25] Zhang Fu-suo, et al., Plant physiol. (in press), 1991.
- [26] 王建林、刘芷宇,应用生态学报,1(4):338—343,1990.
- [27] 廖宗文,植物生理学报,15(1):52—56,1989.
- [28] Wu Qi-tang, PhD Thesis INPL-ENSATA, Nancy, France, 1989.