

VA菌根吸收矿质养分的机制

李晓林 曹一平

(北京农业大学)

摘 要

阐述了VA菌根对不同形态磷的吸收机制,提出了“菌丝际”的新概念,以及菌根与植物氮素营养和其它养分元素吸收的关系。

泡囊——丛枝菌根(VA菌根)是菌根中重要的一类。VA菌根真菌在寄主植物根的皮肤细胞内形成两种典型的结构——泡囊和丛枝,并向根外发展形成庞大的根外菌丝网。VA菌根菌和世界上90%以上的植物种类都能形成共生体系。自然条件下植物被菌根菌所侵染是普遍和正常的现象,对改善植物的营养状况,维持和促进植物生长,以及在某些条件下对提高产量、改善品质都具有不可忽视的作用。试验表明,VA菌根能显著增加植物对土壤磷、锌和铜的吸收^[1,2],对氮、钾、锰、硫^[3-6]等元素的吸收也有一定的作用。

一、菌根对土壤磷的吸收

大量试验表明,VA菌根对植物生长的促进作用常常与磷素营养的改善有关^[7],在缺磷土壤上接种VA菌根菌能获得显著的增产效果。土壤磷主要分为水溶性磷、难溶性无机磷和有机磷三种形态,菌根对不同形态磷的吸收机制也不同。

(一)菌根对土壤溶液中磷的利用

真菌菌丝吸收土壤养分的过程与根系类似,可以通过接触交换直接吸收土壤固相磷,但大部分磷还是由菌丝从土壤溶液中吸收的。菌根植物比非菌根植物能吸收更多的磷,其机制包括以下几个方面。

1. 扩大吸收面积

土壤中磷向根表的迁移主要靠扩散作用。植物根系对磷的吸收使根周围出现磷的亏缺区^[8],亏缺区宽度为1—2mm,因而,土壤磷的空间有效性往往是限制植物吸收磷素的关键因素。增加植物对土壤磷的吸收容积是提高土壤磷空间有效性的重要途径。VA菌根菌丝向根外土壤中广泛分枝伸展,穿过根际磷亏缺区,吸收利用对根本身是空间无效的那部分磷,通过菌丝运输到寄主植物的根系。Rhodes和Gerdemann^[9]利用隔板分室同位素标记法证明根外菌丝可伸长到根外8cm处土壤中吸收³²P。最近Li等^[10]应用隔网盆栽方法研究了白三叶草上菌根菌在土壤中的生长范围和密度分布,发现根外菌丝至少能长到11.7cm,且在此处菌丝密度仍高达5—6m/g土,从而大大增加了土壤磷的空间有效性。

根外菌丝是真菌吸收土壤养分的器官,具有吸收功能的菌丝其直径一般为2—7 μ m,如此纤细的菌丝其吸磷能力是否也能引起菌丝周围土壤磷的亏缺呢?最近的试验证明G.mosseae的菌丝能造成菌丝—土壤界面(菌丝际)Olsen—P的显著亏缺,亏缺区宽达2mm^[11]。

2. 改变根际土壤pH

pH 是影响土壤磷有效性的重要因素。菌根侵染影响植物的生理代谢活动,也对根系的分泌作用产生影响,进而造成根际土壤 pH 值的变化。Buwalda^[12]的研究表明,谷类作物被 VA 菌根菌侵染后阴离子吸收的增加,导致了根际 pH 值的上升。Smith 等^[13]也认为菌根的活动与根际 pH 变化有关。石灰性土壤上根际 pH 值下降有利于植物对磷的吸收,在缺磷条件下,植物本身具有通过分泌质子和有机酸来降低根际土壤 pH 值的适应机理^[14]。最近的试验证明,VA 菌根菌丝也和植物根系一样具有酸化菌丝际土壤的能力^[11]。在施用 $\text{NH}_4\text{—N}$ 的土壤中, *G. mosseae* 的根外菌丝使其周围土壤 pH 值下降了 0.5 个单位,菌丝际 pH 梯度范围为 3mm,当菌丝吸收 $\text{NH}_4\text{—N}$ 后,植物根吸收阳离子总量大于吸收阴离子总量,为达到菌丝内的电化学平衡,菌丝分泌出 H^+ ,酸化菌丝际土壤,提高了磷的有效性。酸性土壤中真菌侵染可升高根际 pH 值,增加植物吸磷量^[15]。

3. 促进磷的运输

VA 菌根菌丝吸收土壤中的磷对植物磷营养的贡献是相当可观的,在限制植物根系生长的盆栽试验中,根外菌丝吸收的磷量最高可达共生植物体内总磷量的 90%^[16],并使植物含磷量维持在充足范围内。菌丝具有如此之大的吸磷潜力与磷在菌丝中的运输方式有关。植物体内磷主要以无机磷形式运输,移运速率为 2mm/小时^[17],而菌丝内,磷则以聚磷酸盐颗粒形式进行运输^[18]。由于 VA 菌根真菌的菌丝无隔膜,磷能随原生质环流向根内运输^[19],因此其运输速率可达 20mm/小时^[20],为根内运输速率的 10 倍,使根外菌丝吸收的土壤磷较迅速地运输到根内丛枝中,再由聚磷酸盐分解为简单的无机磷转移给寄主植物。

4. 菌根吸磷动力学特征

菌根植物吸收土壤磷的过程可以用养分吸收动力学参数加以描述^[21]。菌根植物的吸磷速率往往大于非菌根植物,在低浓度范围内,菌根植物具有较高的吸磷速率是由于其 K_m 值低于相应的对照植物,即吸收部位对磷的亲合力比非菌根植物高;在较高浓度范围内是由于最大吸收速率 $V_{\max}$ 较大,即根外菌丝扩大了吸收面积,增加了更多的吸收点位。水培试验还说明菌根植物吸收磷的最低浓度 ($C_{\min}$ 值) 低于对照植物,这意味着当土壤溶液磷浓度低到非菌根植物不能再吸收时,菌根植物仍能获得磷素,维持一定的生长量,这可能是缺磷土壤上菌根植物尚能正常生长的原因之一。

(二) 菌根对难溶性磷的利用

土壤无机磷中绝大部分为难溶性磷。大量试验证明,VA 菌根植物常常对施用难溶性磷肥(如磷矿粉等)有良好反应^[22],与对照相比,VA 菌根的侵染显著增加植物的含磷量和吸磷量,提高植物对难溶性磷肥的利用率。然而关于 VA 菌根真菌是否能直接吸收利用难溶性磷的问题目前仍是观点不一。一些人认为菌根植物不能利用难溶性磷^[23]。这一观点基于菌根和非菌根植物从土壤中吸收的 $^{32}\text{P}/^{31}\text{P}$ 的比值是相同的。而 Bolan 等^[24]则认为单是 $^{32}\text{P}/^{31}\text{P}$ 的比值相同不足以说明菌根不能利用难溶性磷,因为同位素交换反应的持续过程中 ^{32}P 不仅与交换性 ^{31}P 进行反应,而且还会与难溶性 ^{31}P 进行交换,另外土壤中有些磷能与 ^{32}P 反应,但不能被植物所吸收。因此,利用 ^{32}P 并不能严格区分土壤有效磷与无效磷。如果菌根菌确实能够利用土壤难溶性无机磷,则可能与下述机理有关。

(1) 菌根菌分泌有机酸活化难溶性磷。很多真菌在进行碳水化合物代谢过程中都产生有机酸,将其分泌到土壤中,整合钙、铁和铝,使难溶性磷转化为可溶性磷^[21]。VA 菌根是否也能分泌一定量的有机酸尚缺乏足够的试验证据。

(2) 改变菌丝际土壤的 pH 有利于难溶性磷的溶解。试验证明 VA 菌根菌 *G. mosseae* 的

菌丝能使菌丝际土壤 pH 值平均下降 0.5 个单位^[11], 可以推测局部位置上实际变化程度可能还大, 这为真菌溶解难溶性磷的可能性提供了证据。

(3) 刺激土壤中其他微生物活动。一定条件下菌根菌丝可以刺激菌丝际磷细菌和真菌的生长、繁殖, 从而溶解更多的难溶性磷, 进而为菌根菌所利用, 这种作用即使存在也是有限的, 因为非菌根植物同样能利用溶磷微生物所能利用的磷。

(三) 菌根对土壤有机磷的利用

有机磷约占土壤全磷的 50% 左右, 其中主要是植酸盐。有机磷在磷酸酯酶作用下转化为无机磷后才能被根系或真菌所利用。研究结果^[25]表明, 菌根植物根系表面酸性磷酸脂酶活性显著高于未侵染植物, 因而能利用更多的有机磷, 此外, VA 菌根的菌丝也含酸性磷酸酯酶, 具有直接分解利用菌丝际土壤有机磷的能力。

二、菌根与植物氮营养

VA 菌根的侵染常常会改善寄主植物, 尤其是豆科植物的氮素营养^[26], 菌根对植物氮营养的影响有直接作用和间接作用两方面。

(一) 直接作用

根外菌丝具有从土壤中吸收无机氮的能力。Ames 等^[3]通过 ^{15}N 标记试验证明, VA 菌根菌丝能够从根外数厘米远的土壤中吸收 $^{15}\text{NH}_4$, 并运输到寄主植物芹菜根中。在植物生长过程中, 随着根系对土壤氮的吸收, 根际会出现 $\text{NH}_4\text{—N}$ 的亏缺, 根外菌丝生长到亏缺区外吸收 $\text{NH}_4\text{—N}$ 素。由于 $\text{NO}_3\text{—N}$ 不被土粒所吸附, 以质流作用向根表迅速迁移, 菌丝对 $\text{NO}_3\text{—N}$ 吸收的意义不大。当介质中 $\text{NH}_4\text{—N}$ 和 $\text{NO}_3\text{—N}$ 共存时, 菌根菌丝优先吸收 $\text{NH}_4\text{—N}$ 。旱地土壤中 $\text{NH}_4\text{—N}$ 很快进行硝化, 土壤以 $\text{NO}_3\text{—N}$ 为主, 水田中氧分压低限制菌根菌生长, 所以在自然生态系统中菌根菌对氮素营养的直接作用是很有限制的。

(二) 间接作用

根外菌丝为寄主植物提供磷、锌和铜等养分, 改善寄主植物的营养状况, 促进根系生长, 增加吸收面积, 提高吸氮量。

VA 菌根对豆科植物的氮素营养及其生长具有重要意义^[17]。豆科植物通常既具有根瘤菌, 也形成 VA 菌根。菌根菌为寄主吸收磷、锌、铜等矿质养分, 保证固氮作用的进行。用既缺磷又缺氮的土壤盆栽绿豆、花生、紫云英等豆科作物, 不接种菌根菌处理的结瘤量和固氮酶活性都因寄主植物磷营养不良而受到抑制, 双接种处理(菌根菌 + 根瘤菌)的植物根瘤量和固氮酶活性都大大增加。大田条件下, 豆科植物是与根瘤菌和 VA 菌根菌组成的三位一体的共生体系, 菌根菌吸收土壤磷等矿质养分, 根瘤菌固定大气 N_2 , 寄主植物提供光合产物, 三者是相互制约又相互促进的统一体, 通过各种措施改善环境条件, 使共生体发挥最大效能是提高豆科植物产量和改善品质的一条潜在有效途径。

三、菌根对其它养分元素的吸收

VA 菌根菌丝除吸收和运输大量磷以外, 还能吸收锌、铜、硫、钙、钾^[2, 4, 6, 27, 28]等养分元素。就其对植物营养的重要性而言, 菌根对锌和铜的吸收最为重要。这两种元素在土壤中的移动性弱, 根际会出现亏缺区, 根系本身吸收的锌和铜常常不能满足生长的需要。而庞大的根外菌丝网则能帮助根系摄取亏缺区以外的养分^[29]。隔网盆栽试验证明, 菌根侵染的白三叶草植物体内铜、锌总量中 50% 来自于根外菌丝的吸收^[16]。在锌、铜供应能力较弱的土壤上,

菌根侵染可以避免某些果树缺乏锌^[30]和铜^[31,32]。目前,果树幼苗如柑桔苗接种 VA 菌根已成为生产中的一项实用措施。

在缺乏条件下,VA 菌根表现出促进植物吸收锌和铜等微量元素的作用。而在重金属元素污染的土壤上,VA 菌根的形成则可降低寄主植物地上部锌、铜等重金属元素的含量^[33,34],增强植物抗重金属污染的能力,菌根的这种作用在矿区土壤恢复植被方面具有重要意义。

酸性土壤中锰毒是限制植物生长的重要因子之一。VA 菌根降低植物含锰量,减轻和避免锰毒害的报道屡见不鲜^[5]。关于菌根解锰毒的机理目前还不甚清楚,可能与根际土壤中还原锰的微生物数量因菌根侵染而显著减少有关。

关于菌根对植物钾营养的作用,目前观点不一。菌根侵染后植物体含钾量有时升高^[34],有时下降^[4]。钾在菌丝中以离子态运输,运输的速率比磷慢,而且植物对钾的需要量比磷的约高10倍,因此,菌丝的直接吸收和运输作用对植物钾营养的贡献是有限的^[4]。然而也有一些试验表明,菌根的侵染显著提高了寄主植物的吸钾量^[35]。菌丝对钾的吸收作用及其机理需要进一步研究。

参 考 文 献

- [1] Bell, M., Middleton, K. J. and Thompson J. P., *Plant Soil*, 117, 49—57, 1989.
- [2] Gildon, A. and Tinker P. B., *New Phytol*, 95, 263—268, 1983.
- [3] Ames, R. M., Reid C. P. P., Porter L. K. and Cambardella C., *New Phytol*, 95, 381—396, 1983.
- [4] Powell, C. L., In: *Endomycorrhizas*, F. E. Sanders, Mosse B. and Tinker P. B. (eds.) London: Academic Press. 461—468, 1975.
- [5] Arines, F., Vilarino A. and Sainz M., *New Phytol*, 112, 215—219, 1989.
- [6] Pairunan, A. K., Robson A. D. and Abbott L. K., *New Phytol*, 84, 327—338, 1980.
- [7] Bell, J. H. and Barber A. V., *J. Plant Nutrition*, 9, 1303—1313, 1986.
- [8] Hendriks, L., Claassen N. and Jungk A., *Z. pflanzenernähr. Bodebk.*, 144, 486—499, 1981.
- [9] Rhodes, L. H. and Gerdemann J. W., *New Phytol*, 75, 555—561, 1975.
- [10] Li, X. L. George E. and Marschner H., *Plant Soil*, 1991 (in press).
- [11] Li, X. L. Marschner H. and George E., *New Phytol*, 1991 (in press).
- [12] Buwalda, J. G., Stribley D. P. and Tinker P. B., *New Phytol.*, 93, 217—225, 1983.
- [13] Smith, S. E., Se John B. J., Smith F. A. and Bromley J. L., *New Phytol*, 103, 359—373, 1986.
- [14] Nye, P. H., *Plant Soil*, 61, 7—26, 1981.
- [15] Viebrock, H., Ph. D Thesis, Göttingen, FRG, 1988.
- [16] Li, X. L., Marschner H. and George E., *Plant Soil*, 1991 (in press).
- [17] Crossett R. N. and Loughman B. C., *New Phytol*, 459—468, 1966.
- [18] Cox, G., Moran, K. J. Sanders F. and Nochlods C., *New phytol*, 84, 649—659, 1980.
- [19] Harley, J. L. and Smith S. E., *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London, 1983.
- [20] Littlefield, I. J., Wilooxon R. D., and Sudia T. W., *phytopathology*, 55, 536—542, 1965.
- [21] Beever, R. E. and Burns D. J. W., *Adv. Bot. Res.*, 8, 128—219, 1980.
- [22] Murdoch, C. L., Jabobs J. A. and Gerdemann J. W., *Plant Soil*, 27, 329—334, 1967.
- [23] Hayman, D. S., *Nature*, 287, 487—488, 1980.
- [24] Bolan, N. S., Robson A. D. and Barrow N. J., *Plant Soil*, 99, 401—410, 1987.
- [25] Allen, M. F., Sexton J. C., Moore T. S., and Christensen. M., *New Phytol*, 87, 687—693, 1981.
- [26] Subba Rao, N. S., Tilak K. V. B. R. and Smith C. S., *plant Soil*, 95, 351—359, 1986.
- [27] Swaminathan, K., *New phytol*, 82, 481—487, 1982.

(下转封三)

参 考 文 献

- [1] T. H. Van Den Honert et al., Acta Bot. Neer. 10: 216—273, 1961.
 - [2] J. Tromp, Acta Bot. Neer., 11: 147—192, 1962.
 - [3] E. Epstein et al., Plant physiol. 27: 457—475, 1952.
 - [4] H. Fawzay et al., Plant physiol. 29: 234—237, 1954.
 - [5] 黄建国等, 土壤通报, 第20卷, 第1期, 1989。
 - [6] 倪晋山等, 植物生理学报, 第10卷, 第4期, 1984。
 - [7] M. Fried et al., The Soil-Plant System, New York Academic Press. 1967.
 - [8] Dixon and Webb, Enzymes, New York Academic Press. Jnc., 1958.
 - [9] 许祖俊, 酶的作用原理, 科学出版社, 1983。
 - [10] E. Robert et al., Biochem. J. 139, 715—720, 1974.
-

(上接第 277 页)

- [28] Rhodes, L. H. and Gerdemann J. W., Soil Science, 126, 125—126, 1978.
 - [29] Cooper, K. M. and Tinker P. B., New Phytol, 81, 43—52, 1978.
 - [30] Gilmore, A. E., J. Am. Soc. Horti. Sci., 96, 35—38, 1971.
 - [31] Lambert, D. H., Baker D. F. and Cole H., Soil Sci. Soc. Am. J., 43, 976—980, 1979.
 - [32] Timmer, L. W., New Phytol, 85, 15—23, 1980.
 - [33] Bradley, R., Burt A. J. and Read D. J., Nature London. 292, 335—337, 1981.
 - [34] Sieverding, E., Z. Acker und pflanzenbau, 152, 56—67, 1983.
 - [35] Sieverding, E. and Toro S. T., J. Agronomy and Crop Science, 161, 322—332, 1988.
-

欢迎订阅《世界农业》

《世界农业》(月刊)是农业出版社编辑出版专门介绍国外农业的综合性刊物, 广泛介绍世界各国农林牧渔各业的最新成果、经验、以及发展动向, 为我国农业现代化服务。

《世界农业》主要栏目辟有: 农业经济、农村金融、国外考察、国外通讯、各学科专题论述、农业科研机构、农业教育、中外合作、国际会议、国际农产品市场、科技动态、各地报刊选登、世界农业统计等, 并承担中外广告业务。可供各级农业领导干部, 科技人员, 院校师生, 以及对农业感兴趣的各界人士参考阅读。

本刊为月刊, 每月10日出版, 16开本, 每期64页, 定价2.50元, 全国各地邮局均可订阅, 代号82-130。国外总发行为中国出版对外贸易总公司(北京782信箱)。