试刊第一期　　植物营养与肥料学报　　No.1
1994年9月　　PLANT NUTRITION AND FERTILIZER SCIENCE　　Sep.1994

VA菌根菌丝对紧实土壤中磷的吸收*

李晓林　周文龙　曹一平

（北京农业大学植物营养系，100094）

摘　要

本文采用三室隔网盆栽试验方法，选择三种土壤容重（1.3；1.6；1.8g/cm³）来模拟自然条件下不同紧实度对植物根系生长的抑制情况，探讨了接种VA菌根真菌*G.mosseae*对三叶草植株生长和对土壤磷吸收的影响。结果表明随着土壤容重的增加，三叶草根系生长受到抑制的程度随之加重。当土壤容重为1.8g/cm³时，根系基本不能生长，而菌丝却能在其中伸展并吸收养分。表现为1.8土壤容重的处理菌根植物的含磷量明显高于无菌根植物。而在低容重的处理中两者却没有显著差异。说明VA菌根真菌能缓解甚至消除土壤机械阻力对植物生长的胁迫。

关键词　三叶草　土壤容重　VA菌根　磷

VA菌根在缺磷土壤上增强宿主植物吸磷能力，改善植株磷营养水平，促进植物生长的作用已为大量试验所证明[1、2]。菌根真菌增加植物吸磷能力的首要机制是庞大的根外菌丝网分布到根外更加广泛的土壤空间，借此扩大对土壤养分的吸收表面积。研究结果表明，一些VA菌根的根外菌丝至少可生长到根表外数厘米之外的土壤中[4、10]。在自然生态环境中，有的土壤含磷量并不低，但由于种种原因使土壤的紧实度增加，例如频繁的大型机械作业使高磷肥沃土壤的容重大大增加，根系生长受到抑制。除其它因素外，根系不能摄取足够的磷素造成植物缺磷也是限制植物生长的重要原因。在这种高紧实度的根系生长机械胁迫条件下，比植物根更细的菌根根外菌丝能否进入根系不能穿入的紧实土壤部分，吸收利用其中的磷素，从而缓解宿主植物的缺磷状况，以及菌丝的作用程度如何，尚缺少足够的了解。本试验以红三叶草为材料，在盆栽模拟条件下，研究在三种不同的土壤紧实情况下接种VA菌根菌对土壤磷的吸收作用。

一、材料与方法

试验用盆　采用有机玻璃加工而成的三室盆栽装置，装置宽8cm，高8cm，中室长2cm，两个边室各长5cm。其中一半盆子的中室和两个相同的边室之间用30μm孔径的尼龙网相隔，把根系限制在中室中生长，而菌丝则可以穿过尼龙网伸展到两边边室去吸收养分。另一半盆子不设隔网，允许根系进入边室。每个中室装土150克，每个边室按设计容重处理装入相应重量的土壤。

供试土壤　采自北京农业大学268科学园，土壤Olsen—P含量为8.6mg/kg土，pH值8.1。土壤经过1mm筛后按1：1比例和细砂混和装入布袋，于高压灭菌锅中在120°C蒸汽压下灭菌2小时，凉干。

供试作物　匈牙利红三叶草（*Trifolium pratense* L.）。

* 国家自然基金资助项目

菌根菌种 由中国农业科学院土壤肥料研究所汪洪刚提供的菌根真菌（*G. mosseae*），经玉米繁殖后，用含有侵染的根段和菌丝的根际土壤作为菌根接种剂。

实验设计 试验设在中室和边室之间加隔网和不加隔网两组，每一组两边室设 1.3，1.6和1.8g/cm³三种土壤容重，每种容重水平又分别接种和不接种菌根菌，共12个处理（表1）。每个处理重复3次。各处理中室土壤容重均为1.3g/cm³，以保证良好的幼苗生长和菌根形成。边室土壤施入磷肥150mg P/kg土，中室和边室施入相同的氮和钾肥，施用量分别为300mg/kg和150mg/kg土，以保证充足的氮钾供应。

接种方法 将15克接种剂和135克供试土混合装入菌根处理的中室，对照处理则加入相应数量经灭菌处理的接种剂。

播种 先将三叶草种子在10%的H_2O_2中浸泡10分钟以进行表面消毒，而后置于湿润的滤纸上放置一昼夜使之发芽，然后将发芽一致的种子播于中室土壤中，每盆播30粒种子。再在种子上面覆盖一层石英砂，以减少水分蒸发。

水分管理 采用毛管吸水方式供给三叶草生长期间对水分的需求。

温度和光照 试验在室内进行，三叶草生长期间温度控制在20—25°C，光照时间为16小时，每天早晨6—8点和下午5—9点用12个40W日光灯补充照光，其余时间靠自然光照射。

收获和测定 植物生长8周后分别收获地上和地下部，将根系清洗干净后称取1克鲜根，用酸性品红染色法测定其菌根侵染率并同时测量根系长度。其余部分的根系与地上部分一起经烘干、磨细后测定其氮、磷、钾养分含量。另外，在植株收获后将边室内的土壤自隔网起按5mm间距切取土壤样品，记录根量，土壤风干后测定其速效磷含量。

二、试验结果

（一）菌根侵染率和植株生长量

不同处理三叶草的根系菌根侵染率和地上部干物重见表2。未接种的处理未发现有菌根

表1 试验处理

Table 1 Experimental treatments

处理名称 Code	边室土壤容重 Bulk density	接种VAM真菌情况 +/-VAM	隔网情况 +/-Net
1.3-MN	1.3	不接种	有
1.3+MN	1.3	接种	有
1.6-MN	1.6	不接种	有
1.6+MN	1.6	接种	有
1.8-MN	1.8	不接种	有
1.8+MN	1.8	接种	有
1.3-M	1.3	不接种	无
1.3+M	1.3	接种	无
1.6-M	1.6	不接种	无
1.6+M	1.6	接种	无
1.8-M	1.8	不接种	无
1.8+M	1.8	接种	无

表2 不同处理三叶草菌根侵染率和植株地上部干物重

Table 2 VAM infection rate and shoot dry weight

处理	菌根侵染率（%）	地上部干重（g/盆）
1.3-MN	0	2.94
1.3+MN	81.1	4.30
1.6-MN	0	2.91
1.6+MN	78.2	4.06
1.8-MN	0	2.99
1.8+MN	81.3	3.61
1.3-M	0	4.07
1.3+M	82.4	4.37
1.6-M	0	3.19
1.6+M	82.4	3.95
1.8-M	0	3.13
1.8+M	65.5	3.86

感染，而接种菌根的植株不论外室土壤紧实度如何以及有无隔网都有较高的侵染率。经收后对边室土壤显微观察发现，接种各处理都有程度不同的分布，在菌丝总量方面，随着土壤容重的增加，菌丝的数量明显减少。在分布形式上，低容重土壤处理（1.3g/cm³）的整个边室范围内都有菌丝生长，而且数量也较多；而高容重的处理，其菌丝生长只限于靠近隔网的土壤范围内。在植株生长量方面，中室与边室间在有无隔网的情况下，菌根接种的效应不同。在有隔网的处理中，无菌根侵染的植株地上部干物重不论边室土壤紧实度大小如何，其干物重都大大小于接种菌根的处理，而且三种不同土壤容重处理之间无显著差异。菌根菌的强烈侵染显著促进了三叶草的生长，但在不同的边室土壤紧实度处理中其生长促进作用的程度仍有不同，表现们随着土壤容重的增加，菌根植株干物呈下降趋势。在无隔网的情况下，对于相同的接种处理，随着土壤容重的增加植株干物质产量也随之减少，但减少的程度在接种与不接种处理之间却相差很大，结果二者之间的差异增大。当土壤容重为1.3g/cm³时，接种菌根菌仅使干物重增加了0.3克，而当土壤容重为1.8g/cm³时，增加量为0.73克，即接种效应提高了一倍。

在无隔网的处理中，根系可以自由地向边室伸展，但其生长量受土壤容重以及菌根侵染状况所影响。表3为无隔网处理的植物根系在边室土壤中的鲜重变化情况。结果说明，随着土壤紧实度的增加，根系的生长量随之显著下降。当土壤容重增至1.8g/cm³时，根系不能穿入土体，只有少量的根沿盆底曲折延伸。在容重为1.3和1.6g/cm³的两种土壤上，有菌根处理的单位土体根系密度都比相应的无菌根对照处理低；而1.8g/cm³的容重下菌根和无菌根处理相比较根系密度没有明显差异。

表3　土壤紧实度对无隔网处理外室土壤中三叶草根系鲜重（克）的影响

Table 3　Root fresh weight (g) in the outer compartment of treatments without nets

距离 Distance (mm)	外室土壤容重Bulk density					
	1.3		1.6		1.8	
	-M	+M	-M	+M	-M	+M
5	0.40	0.43	0.33	0.42	0.46	0.37
10	0.52	0.55	0.30	0.26	0.16	0.21
15	0.42	0.38	0.38	0.23	0.09	0.0
20	0.56	0.29	0.23	0.11	0.08	0.0
25	0.40	0.25	0.32	0.11	0.0	0.0
30	0.42	0.33	0.31	0.15	0.0	0.0
35	0.34	0.21	0.26	0.10	0.0	0.0
40	0.25	0.18	0.20	0.10	0.0	0.0
50	0.74	0.33	0.19	0.09	0.0	0.0
总量	4.05	2.95	2.32	1.57	0.79	0.58

（二）植株含磷量和吸收量

不同处理植物的含磷量见图。从图中看出，无菌根处理中，加网植物含磷量都很低，不到0.1%，且三种土壤容重处理之间没有明显差异；而不加隔网处理的植株物含磷量则表现出差异，容重为1.8的处理比两种低容重（1.3和1.6）处理小得多。1.3和1.6两种土壤上生长的植物，加网处理的含磷量明显低于不加网的处理；而在1.8容重土壤上，不论有无隔网植物含磷量都很低。在植物接种菌根后，不论土壤紧实度和隔网状况如何，地上部含磷量都达到了较高水平，各处理间也无明显差异。

植株地上部磷吸收量的变化趋势与含磷量类似，在不同的土壤容重和不同的隔网状况下，菌根效应明显不同。有隔网时，菌根植株吸磷量比相应的无菌根植株高两倍多。无隔网时，菌根的效应随土壤紧实度的不同而

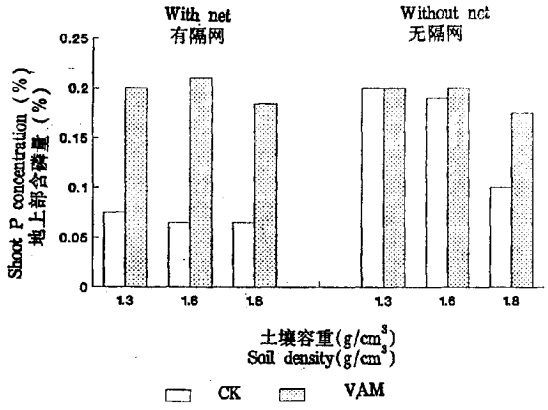

图 不同土壤容重时菌根和非菌根三叶草地上部含磷量

Fig. Shoot P concentration of clover plants

异，在正常土壤容重(1.3g/cm³)条件下，接种菌根对植物吸磷量没有影响，当土壤容重增高后，菌根的效应也随之增大，在容重为1.8g/cm³的土壤中，接种菌根则使吸磷量增加了一倍。

（三）土壤速效磷变化

收获后测定了各处理边室不同距离处土壤速效磷含量变化。为说明高紧实土壤中菌丝的吸磷作用，这里只列出容重为1.8g/cm³的处理中土壤速效磷随距离的变化情况（表4）。结果表明所有处理在离隔网约15mm范围内，土壤速效磷含量都显著降低，出现根际土壤磷的亏缺现象，亏缺的范围和亏缺强度与隔网状况无关，但因菌根接种与否而异。接种菌根不仅增加了亏缺的范围，使磷亏缺区从无菌根处理的10mm增加至20mm，而且亏缺的强度也显著增强，即边室土壤磷的移走量增加。

三、讨　论

隔网分室以区分根系与菌根菌丝的各自吸收区域是研究菌丝吸收介质矿质养分的常用方法[5、8]。本试验中有隔网的处理，由于根系生长被限制在有限的低磷土壤空间内，在没有形成菌根的情况下，根系自身所能摄取到的土壤磷是非常有限的，远不能满足植物正常生长的需要，因而植株体内含磷水平很低（见图），以至严重抑制了植株生长。由于所有处理中室土壤的初始供磷水平均相同，因而边室土壤的紧实度的差异并不能显著影响植株对磷的吸收量。当植物形成菌根后，纤细而庞大的根外菌丝体系能够穿过隔网伸展进入边室土壤中。在盆栽模拟试验中证明，VA菌根的根外菌丝能生长到根外几厘米[10]，甚至十多厘米远[7]，因而能从根系本身不能到达的区域内摄取额外的磷，以满足宿主植物的营养需求[9]。本试验在隔网处理

表4 容重为1.8g/cm³处理的外室土壤速效磷含量变化（单位：mg/kg）

Table 4 Olsen-P concentration in the outer compartments with soil density of 1.8 g/cm³

离中室距离 Distance (mm)	不加网 Without net		加网 With net	
	-M	+M	-M	+M
中室	6.19	6.30	6.24	6.19
0—5	51.25	31.61	50.50	17.00
5—10	67.20	47.19	73.91	47.26
10—15	72.46	56.08	76.07	55.38
15—20	68.24	66.59	71.59	51.23
20—25	74.27	68.01	79.59	66.96
25—30	76.51	67.87	73.28	70.02
30—35	74.88	66.85	70.06	72.11
35—50	68.22	70.73	70.45	73.67

中，接种菌根菌也同样显著提高了供试植物的含磷量，改善了植物的磷营养状况。在相同的土壤容重情况下，接种植物和未接种植物吸磷量之间的差异反映了根外菌丝吸磷贡献的大小。随着土壤容重的增加，菌根植株的吸磷量随之减少，菌根吸磷效应趋于下降。其原因主要在于，随着土壤紧实度的增加根外菌丝的生长也越加困难，伸进土壤的范围也减小，在根系正常生长的土壤容重（1.3g/cm³）时，菌丝可伸展至边室的最远端；而在本试验中最高容重的处理中（1.8g/cm³），菌丝只能生长到网外十几毫米远。这说明在高紧实度的土壤中不仅植物根系的生长受到抑制，而且菌丝的生长也遭受一定的困难。因为菌根真菌和其它真菌一样都属于好气微生物，土壤容重增加意味着空气空隙度减小，氧气供应状况恶化，因而不利于菌丝的生长。Skinnen等[11]的试验证明，随土壤紧实度的增加，VA菌根菌丝的生长量迅速下降。本试验中边室土壤施入了足够的磷肥，限制植物摄取磷量的主导因素在于吸收器官的大小。而在隔网存在的情况下，边室土壤中菌丝的数量在很大程度上制约着菌根植株吸收土壤磷的数量。土壤容重增加，菌丝数量下降，自然可能引起植株吸磷量的减少。即使如此，在容重为1.8的高紧实度土壤中，根外菌丝仍从边室土壤摄取了数量可观的磷。表明在较高紧实度的逆境土壤条件下，菌根的形成对宿主的磷素营养具有潜在的重要意义。

在无隔网条件下的试验结果更趋向于自然状况，这里菌丝和根系都可自由地向边室土壤生长，而各自生长的状况主要取决于土壤的机械阻力。在正常的土壤容重条件下，根系和菌丝二者都能良好地伸展，此时，宿主植物根系本身摄取的磷素足以满足植株正常生长发育的需要。就磷素而言，菌根菌处于多余的位置，而它仍不断地从宿主植物获取光合产物以维持菌体的生长，当这一额外的有机碳消耗超过一定的界限，就会对宿主植物的生长产生不利影响，这种影响常常首先表现为对根系生长的抑制[6]。本试验在低土壤容重的处理中，有菌根植株在边室土壤中的根系密度低于相应的非菌根植株，可能也是菌根真菌消耗较多光合产物的结果。当土壤紧实度增加后，根系穿插的阻力随之增大，根系密度迅速下降，在容重为1.8g/cm³时根系已很难穿入紧实的土体中，此时根系本身所能摄取的磷远不能维持植株的生长。而菌丝生长虽然也受到了一定程度的抑制，但毕竟仍有一部分根外菌丝进入细小的土壤空隙中，吸收根系根本不能利用的土壤磷，通过具有高效运输功能的菌丝体传递给宿主植物，从而改善植株的磷营养状况。由于边室土壤内基本没有根系生长，土壤磷的自由扩散距离又很有限，因此靠近中室25mm范围内土壤中速效磷的减少量必然主要源于菌丝的吸收。

在自然生态环境中有许多因素可引起土壤紧实度的增加。如频繁的地表机械作业对土壤的压实作用；多年耕种形成的犁底层；粘重的土壤于湿度不适时形成的坚实土块；新垦荒坡地的底层土以及良好结构土壤的团粒内部，都是紧实度相对较高的环境，植物对其中磷的利用都较为困难。在这种条件下菌根可望进入这些紧实的土壤部位，帮助植物摄取其中的磷，从而发挥菌根的有益作用。

参考文献

[1] Bell; M., K. J. Middleton and J. P. Thompson, 1989: Effects of vesicular arbuscular mycorrhizae

on growth and phosphorus and zinc nutrition of peanut (*Arachis kypogaea* L.) in an Oxisol from subtropical Australia. Plant Soil 117: 49-57.

[2] Daft, M. J. and T. H. Nicolsen, 1966: Effect of Endogone mycorrhiza on plant growth. New Phytol. 65: 343-350.

[3] Gnekow, M. A. and H. Marschner, 1989: Role of VA-mycorrhiza in growth and mineral nutrition of apple (*Malus pumila* var. *domestica*) stock cuttings. Plant Soil. 119: 285-293.

[4] Hattingh M. J., Gray L. E. and Gerdemann J. W., 1973: Uptake and translocation of ^{32}P labelled phosphate to onion roots by endomycorrhizal fungi. Soil Sci. 166: 383-387.

[5] Jungk, A. and N. Claasen, 1989: Availability in soil and acquisition by plants as the basis for phosphorus and potassium supply to plants. Z. Pflanzenern Gr. Bodenk. 152: 151-157.

[6] Kothari, S. K., Marschner H and Romheld V., 1991: Effect of VA mycorrhiza and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations of maize. New Phytol. 116: 303-311.

[7] Li, X. L., E. George, and H. Marschner, 1991: Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. Plant and Soil 136: 41-48.

[8] Li, X. L., E. George and H. Marschner, 1991: Phosphorus depletion and pH decrease at the root-soil and hyphae-soil interfaces of VA-mycorrhizal white clover fertilized with ammonium. New Phytologist 119: 397-404.

[9] Li, X. L., H. Marschner and E. George, 1991: Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root to shoot transport in white clover. Plant and Soil 136: 49-57.

[10] Rhodes, L.H. and J. W. Gerdemann, 1975: Phosphorus uptake zones of mycorrhizal and non-mycorrhizal onions. New Phytol. 75: 555-561.

[11] Skinnen, M. F. and Bowen G. D., 1974: Penetration of soil by mycelium strands of Ecotomycorrhizal fungi. Soil Biol. Biochem. 6: 57-61.

ACQUISITION OF PHOSPHORUS BY VA-MYCORRHIZAL HYHPAE FROM THE DENSE SOIL

Li Xiaolin Zhou Wenlong Gao Yiping

(*Beijing Agricultural Universitx*, 100094)

Summary

In order to investigate the capability of VA mycorrhizal hyphae to take up phosphorus from the soil with high density, a model experiment was conducted under controlled condition. The pots used had three compartments, one central compartment with optimal soil density, and two outer ones varying in soil density. Red clover was grown in the central compartment inoculated or uninoculated with VA mycorrhizal fungus *G.mosseae*. The results of experiment showed that mycorrhizal infection had no effect on phosphorus uptake of the host plant at low soil density, wheresa both phosphorus and shoot growth were increased by mycorrhizal infection at the high soil densities, [suggesting that VA mycorrhizal hyphae was able to absorb phosphorus from the dense soil location where the host roots could not access.

Key words Clover, Soil density, VA-mycorrhizal, Phosphorus