

接种菌根真菌的旱作水稻-绿豆间作系统养分利用研究

肖同建, 杨庆松, 冉 炜, 徐国华, 沈其荣

(南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095)

摘要: 【目的】研究接种 AMF 对旱作水稻-绿豆间作系统作物生长和养分利用的影响。【方法】利用温室盆栽试验接种 AMF, 测定 AMF 的侵染率、作物养分含量、绿豆生物固氮能力和土壤养分变化。【结果】在间作接种条件下, 接种菌根菌对绿豆的侵染率达到 92.28%, 而水稻侵染率仅为 14.47%, 与单作不接种相比, 分别提高了 11.95% 和 4.11%; 同时也增加了绿豆和水稻的地上部和地下部氮含量, 分别是 83.72% 和 64.83%, 53.76% 和 41.29%; 绿豆地上部和地下部铁含量分别增加了 223.08% 和 60.19%; 生物量最大增加了 288.8%; 根瘤个数和根瘤重量也有大幅度的增加。间作接种 AMF 处理绿豆根瘤的氮、磷和铁的含量, 比单作不接种处理分别增加了 80.14%、69.54% 和 139.62%。与单作水稻相比, 单作绿豆和水稻与绿豆间作可显著提高土壤氮含量; 绿豆单作处理或与水稻间作不接种菌根真菌处理土壤磷含量没有显著变化, 只有间作接种处理的土壤磷含量显著降低。【结论】在旱作水稻-绿豆间作系统中接种菌根真菌改善了水稻和绿豆植株体内氮、磷和铁的含量; 增加了绿豆根瘤个数及其干重, 明显促进了绿豆的生长。

关键词: 绿豆; 水稻; 丛枝菌根真菌; 间作; 氮; 磷; 铁; 根瘤

Effect of Inoculation with Arbuscular Mycorrhizal Fungus on Nitrogen and Phosphorus Utilization in Upland Rice-Mungbean Intercropping System

XIAO Tong-jian, YANG Qing-song, RAN wei, XU Guo-hua, SHEN Qi-rong

(College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

Abstract: 【Objective】 The effect of Arbuscular mycorrhiza fungi (AMF) on plant growth and nutrient utilization in upland rice and mungbean intercropping system was studied. 【Method】 A pot experiment was conducted in greenhouse and AMF colonization rates of rice and mungbean's root, plant nutrient content and the ability of nitrogen fixation, and the changes of nutrient content in soil were analyzed. 【Result】 The results of the experiment showed that the rate of AMF colonization of rice and mungbean's root reached 14.47% and 92.2% in intercropping system, and increased by 4.11% and 11.95%, respectively, compared with that in monocropping system. At the same time the nitrogen content in shoots and roots of mungbean and rice increased by 83.72% and 64.83%, 53.76% and 41.29%, and the content of iron in shoots and roots of mungbean increased by 223.08% and 60.19%, respectively. For the intercropping crops inoculated with AMF, the biomass of mungbean increased by 288.8%, whereas the rice biomass had no significant change in all treatments with or without inoculation of AMF, the number and dry weight of nodules also significantly increased when mungbean intercropped with rice and inoculated with AMF. In contrast to that of non-inoculation with AMF and monocropping, the content of nitrogen, phosphorus and iron in intercropped mungbean's nodules with inoculation increased by 80.14%, 69.54%, 39.62%, respectively. Additionally, intercropping with AMF inoculation significantly increased soil nitrogen content, but reduced soil phosphorus content. 【Conclusion】 It is concluded that nitrogen, phosphorus and iron content, the numbers and dry weight of mungbean nodules increased, and the growth of mungbean was improved in upland rice-mungbean intercropping system inoculated with AMF.

收稿日期: 2009-05-31; 接受日期: 2009-09-28

基金项目: 科技部“973”项目(2007CB109304)

作者简介: 肖同建, 硕士。E-mail: xiaotongjian66@126.com。通信作者冉 炜, 教授, 博士。Tel: 025-84396212; E-mail: ranwei@njau.edu.cn

Key words: mungbean; rice; arbuscular mycorrhiza fungi (AMF); intercropping; nitrogen; phosphorus; iron; root nodule

0 引言

【研究意义】菌根真菌与植物根系形成共生体称为菌根,菌根可以促进宿主植物对水分和养分的吸收,从而促进植物生长。菌根真菌在不同植物根内定殖能力是有差异的,因此研究菌根在禾本科作物和豆科间作系统中对植物的生长和养分吸收的影响有着重要的意义。【前人研究进展】菌根真菌与植物形成共生关系,通过菌丝增强植物根系对土壤中移动性比较小的营养元素的吸收,尤其是磷,丛枝菌根真菌(AMF)能帮助作物吸收磷,关于菌丝吸收磷过去研究较多^[1-2],Li等用³²P标记小麦,结果发现³²P只存在于形成菌根的植物体内并且超过50%的磷是通过菌根真菌菌丝吸收的。而且两种作物间作时可以形成菌丝桥,菌丝桥的形成成为植物间养分的转移提供了一条直接的途径,菌丝桥在植物间传递磷已被很多的试验证实^[3-5]。关于豆科作物于禾本科两种作物间作的报道也很多,蚕豆和玉米间作接种丛枝菌根真菌和根瘤菌,增加了对有机磷的吸收、蚕豆的根瘤数、重量和菌根侵染率^[6-7];同时丛枝菌根共生体也能有效在不同植物间转移大量的氮^[8-12]。关于旱作水稻与豆科作物间作在自然资源和养分充分利用方面有其重要的意义,但是这方面研究报道甚少。沈其荣等^[13]用¹⁵N叶片标记法研究表明,花生和旱作水稻间作系统存在氮素向水稻的转移。【本研究切入点】虽然前人在菌根真菌和两种作物间作养分利用方面做了大量的相关研究,但是在旱作水稻与绿豆的间作体系中接种菌根真菌,研究植物体内养分变化以及对两种作物间作生长有何影响,目前尚未报道。【拟解决的关键问题】揭示绿豆与水稻间作体系中接种AMF后,AMF在两种作物根定殖的差异及对两种作物生长及养分利用的影响。

1 材料与方法

1.1 供试植物

供试水稻品种为日本晴(*Oryza sativa* ssp. *japonica* Nipponbare),绿豆品种为川源绿豆(*Vigna radiata* L. Chuanyuan)。供试种子播种前经10% H₂O₂消毒,置于湿润的滤纸上催芽露白后播种。水稻在恒温培养箱28℃培养2周后移苗。绿豆在水稻移苗后1周直播。

1.2 供试土壤与基质

供试土壤采自江苏省淮安市0—20 cm表层土(从未施磷土壤),土壤基本理化性状为:pH 7.83(水:土=1:2.5),有机质13.67 g·kg⁻¹,全氮0.61 g·kg⁻¹,速效磷3.32 mg·kg⁻¹,速效钾50.00 mg·kg⁻¹。土壤过2 mm筛,在120℃用高压锅灭菌2 h,以杀死土壤中的真菌孢子。培养基质采用土壤与河砂的混合物(砂:土=3:1)。河砂的基本理化性质为:pH 7.41,有机质1.17 g·kg⁻¹,全氮0.22 g·kg⁻¹,全磷41.90 mg·kg⁻¹,速效磷1.02 mg·kg⁻¹。

1.3 供试菌根菌

供试AM真菌为:苏格兰球囊霉(*Glomus caledonium*),菌号90036;光壁无梗囊霉(*Acaulospora laevis*),菌号90034。菌剂由中国科学院南京土壤研究所施亚琴老师提供,接种剂以三叶草为宿主扩大繁殖获得内含供试菌根真菌孢子、被侵染根段及根外菌丝的土沙混合物。接种AMF菌剂中每100 g中约含有1 500个孢子。

1.4 试验设计

试验设4个接种处理。4个处理为:水稻单作和绿豆单作,不接种AMF,简称为“单作-AMF”对照。水稻或绿豆单作且接种AMF,简称为“单作+AMF”;水稻与绿豆间作,但不接种AMF,简称为“间作-AMF”;水稻与绿豆间作且接种AMF,简称为“间作+AMF”。

盆钵用70%酒精擦后晾干,高30 cm,内径25 cm,每盆装混合基质5 kg。所有对照和处理在种植前按施氮量100 mg·kg⁻¹[CO(NH₂)₂],施磷量100 mg·kg⁻¹(K₂HPO₄),施铁量10 mg·kg⁻¹(FeSO₄)和施锌量10 mg·kg⁻¹(ZnSO₄)施入基肥。接种AMF菌剂处理按AMF接种剂:基质=1:10的比例接种500 g AMF菌剂,层施在盆钵中层。单作处理每盆栽水稻4株或绿豆4株,间作处理每盆栽水稻2株和绿豆2株。试验随机排列,每处理重复4次。在绿豆生长45 d后收获,收获时将植株地上部和根系分开,根系用去离子水冲洗干净,用于检测AMF侵染率、根瘤统计和养分分析。

1.5 菌根侵染和侵染率计算

先将采来的新鲜根系挑出,轻轻洗净泥沙,加入氢氧化钾和盐酸使根系透明,再用翠绿苯蓝(trypan blue)染料染色,观察菌根菌侵染情况^[14]。先把培养

皿底部划上 0.5 cm×0.5 cm 的方格子; 把洗净并染色的根均匀地铺在培养皿中, 在解剖镜下计算出与格子相交(水平、竖直)的总根数(N_1)中被侵染(有孢囊或丛枝)的根数(N_2); 侵染率 = $N_2/N_1 \times 100$; 其中有些根不明显的需制水片到 100—400×显微镜下观察是否有丛枝或孢囊。

1.6 根瘤分析方法

取 50% 的根样品, 将新鲜根瘤洗净, 用吸水纸吸干, 计数后, 称鲜重, 然后于 60℃ 下烘称干重。将根瘤样品磨碎后, 测定氮、磷和铁含量。在试验过程中, 不接种任何根瘤菌。根瘤个数以整数作为数据分析结果。

1.7 养分元素分析方法

土壤、植株和根瘤样品中氮、磷和铁的分析采用常规土壤农化分析方法测定^[15]。土壤样品采用浓硫酸-高氯酸法高温消煮, 植株和根瘤样品中采用浓硫酸-双氧水高温消煮。全氮采用凯氏定氮法测定, 磷采用钼锑抗比色法测定, 铁采用原子吸收光谱法测定。

1.8 数据处理方法

试验数据用统计分析软件 SPSS 11.5 软件进行 ANOVA 分析, 并用最小显著极差法 (LSD 0.05) 对处理间的差异进行比较。

2 结果

2.1 单作和间作体系中绿豆和水稻根 AMF 的侵染率

由表 1 可见, 不接种处理均没有被 AM 真菌侵染, 接种 AMF 时绿豆和水稻根系均有 AMF 侵染, 但绿豆的 AMF 侵染率远高于水稻, 而且绿豆与水稻的 AMF 侵染率在间作体系中显著高于绿豆单作或水稻单作。虽然间作显著提高了 AMF 对水稻根的侵染率, 与单作相比分别增加了 11.95%, 4.11%; 但不论是单作或间作, AMF 对水稻的侵染率都很低, 分别只有 10.30%

和 14.4%。与水稻相比, AMF 对绿豆的侵染率很高, 在单作和间作下分别达到 80.30% 和 92.20%, 间作也显著提高了 AMF 对绿豆的侵染。

表 1 在单作和间作体系中绿豆和水稻根 AMF 的侵染率

Table 1 Infection rate of AMF in monocropping and intercropping systems

处理 Treatment	AMF 侵染率 Infection rate of AMF (%)	
	绿豆 Mungbean	水稻 Rice
单作-AMF Monocropping-AMF	0	0
单作+AMF Monocropping+AMF	80.33	10.36
间作-AMF Intercropping-AMF	0	0
间作+AMF Intercropping+AMF	92.28	14.47

2.2 接种 AMF 对绿豆和水稻生物量的影响

由表 2 可见, 接种 AMF 和间作显著提高了绿豆的生物量, 在单作和间作条件下接种 AMF 比不接种绿豆的生物量分别增加了 146.80% 和 69.30%, 且间作条件下接种 AMF 的绿豆生物量比单作条件下接种 AMF 的绿豆生物量增加了 60.80%, 比单作不接种 AMF 的绿豆生物量增加了 288.80%。在不接种 AMF 的条件下, 间作绿豆比单作绿豆生物量也增加了 129.60%。接种 AMF 对绿豆的根冠比影响不大, 但间作显著提高了绿豆的根冠比。接种 AMF 和间作使绿豆的根生物量大幅度增加, 例如, 绿豆根生物量在间作接种条件下比单作不接种增加了 370.40%。

对水稻而言, 接种 AMF 和间作对水稻的生物量没有显著影响, 但对水稻生物量的根冠比影响较大。不论是否接种 AMF, 间作均显著提高了水稻地上部的生物量, 但显著降低了地下部的生物量, 因而间作也显著降低了水稻的根冠比。在间作不接种 AMF 条件

表 2 接种 AMF 对绿豆和水稻生物量的影响

Table 2 Effect of inoculum AMF on biomass of mungbean and rice

处理 Treatment	绿豆生物量及根冠比 Mungbean biomass and root-shoot ratio				水稻生物量及根冠比 Rice biomass and root-shoot ratio			
	地上部 Shoot (g/pot)	地下部 Root (g/pot)	整株 Total (g/pot)	根冠比 Ratio of root/shoot	地上部 Shoot (g/pot)	地下部 Root (g/pot)	整株 Total (g/pot)	根冠比 Ratio of root/shoot
	单作-AMF Monocropping-AMF	0.71d	0.27d	0.98c	0.38b	1.65b	0.57a	2.22a
单作+AMF Monocropping+AMF	1.72b	0.65c	2.37b	0.38b	1.47b	0.66a	2.13a	0.44a
间作-AMF Intercropping-AMF	1.34c	0.91b	2.25b	0.68a	2.34a	0.13b	2.44a	0.06c
间作+AMF Intercropping+AMF	2.54a	1.27a	3.81a	0.50b	2.31a	0.15b	2.49a	0.07c

同一栏内不同字母表示 0.05 显著水平。下同

Values in the same column by different letters indicate the significant difference at 0.05 level. The same as below

下, 水稻的地上部生物量、地下部生物量和根冠比分别比单作的增加 41.80%、减少 77.20% 和降低 82.40%; 在间作接种 AMF 条件下, 水稻的地上部生物量、地下部生物量和根冠比分别比单作的增加 57.10%、减少 77.30% 和降低 84.10%。

2.3 接种 AMF 对绿豆和水稻植株氮吸收量的影响

由表 3 可见, 不论是单作还是间作, 接种 AMF

都显著提高了绿豆和水稻植株的氮含量; 不论是否接种 AMF, 间作都显著提高了绿豆和水稻组织的氮含量。间作接种处理的增加幅度最大, 绿豆和水稻在间作接种条件下比在单作不接种条件下的含氮量, 地上部分别增加了 83.72% 和 64.83%, 地下部增加了 53.76% 和 41.29%。但是, 绿豆间作不接种与单作接种相比, 地下部含氮量降低了 6.47%。

表 3 接种 AMF 对绿豆和水稻植株中氮含量的影响

Table 3 Effect of inoculum AMF on the content of nitrogen in mungbean and rice

处理 Treatment	植株氮含量 Content of N (g·kg ⁻¹)			
	绿豆 Mungbean		水稻 Rice	
	地上部 Shoot	地下部 Root	地上部 Shoot	地下部 Root
单作-AMF Monocropping-AMF	9.83±0.45c	6.91±0.73b	6.38±0.92c	8.21±0.65c
单作+AMF Monocropping+AMF	10.69±1.66c	8.56±1.16ab	8.31±0.62b	9.37±0.77bc
间作-AMF Intercropping-AMF	14.71±0.92b	8.04±0.96b	8.48±0.29b	11.08±1.24ab
间作+AMF Intercropping+AMF	18.06±2.01a	11.39±2.52a	9.81±0.50a	11.60±0.92a

2.4 接种 AMF 对绿豆和水稻植株磷含量的影响

由表 4 可见, 不论是单作还是间作, 接种 AMF 都显著提高了绿豆和水稻植株的含磷量; 不论是否接种 AMF, 间作都显著提高了绿豆和水稻组织的含磷量。间作接种处理的增加幅度最大, 绿豆和水稻在间作接种条件下比在单作不接种条件下的地上部含磷量分别增加了 388.73% 和 513.95%。间作接种条件下, 水稻地上部磷含量比单作不接种条件下增加了 279.07%, 但地下部磷含量却降低了 1.63%。绿豆和水稻在间作不接种条件下比在单作不接种条件下地上部的磷含量分别增加了 204.23% 和 513.95%, 地下部含磷量分别增加了 178.70% 和 277.44%。接种使间作绿豆和水稻的磷含量优势提高, 尤其是对间作绿豆和水稻地上部组织的磷含量提高幅度最大。

2.5 接种 AMF 对绿豆和水稻植株铁含量的影响

由表 5 可见, 不论是单作还是间作, 接种 AMF 都显著提高了绿豆和水稻植株的铁含量; 不论是否接种 AMF, 间作都大幅度提高了绿豆地上部和地下部的铁含量, 但间作提高了水稻的地下部铁含量, 而降低了水稻地上部的铁含量。间作接种处理的增加幅度最大, 绿豆在间作接种条件下比在单作不接种条件下的地上部和地下部铁含量分别增加了 223.08% 和 60.19%。水稻在间作接种条件下比在单作不接种条件下的地上部铁含量增加了 157.14%, 地下部铁含量仅提高了 42.34%。但是水稻间作不接种条件下, 地上和地下部含铁量都有所减少。

2.6 接种 AMF 对绿豆结瘤作用的影响

由表 6 可见, 间作和接种处理显著提高了绿豆根瘤的个数和根瘤重量。单作接种 AMF 处理绿豆的根瘤个数和根瘤重量比单作不接种处理分别增加了

表 4 接种 AMF 对绿豆和水稻植株中磷含量的影响

Table 4 Effect of inoculum AMF on the content of phosphorus in mungbean and rice

处理 Treatment	植株磷含量 Content of P (g·kg ⁻¹)			
	绿豆 Mungbean		水稻 Rice	
	地上部 Shoot	地下部 Root	地上部 Shoot	地下部 Root
单作-AMF Monocropping-AMF	0.71±0.14c	1.69±0.06d	0.43±0.01c	1.33±0.18c
单作+AMF Monocropping+AMF	1.21±0.14c	1.82±0.53c	1.21±0.18b	3.35±0.36b
间作-AMF Intercropping-AMF	2.16±0.62b	2.68±0.28b	1.63±0.51b	2.79±0.81b
间作+AMF Intercropping+AMF	3.47±0.42a	4.71±0.07a	2.64±0.11a	5.02±0.50a

表 5 接种 AMF 对绿豆和水稻植株中铁含量的影响

Table 5 Effect of inoculum AMF on the content of Fe in mungbean and rice

处理 Treatment	植株铁含量 Content of Fe (g·kg ⁻¹)			
	绿豆 Mungbean		水稻 Rice	
	地上部 Shoot	地下部 Root	地上部 Shoot	地下部 Root
单作-AMF Monocropping-AMF	0.13±0.02b	1.03±0.10c	0.14±0.00b	1.37±0.13c
单作+AMF Monocropping+AMF	0.15±0.04b	1.38±0.19c	0.34±0.04a	1.87±0.08a
间作-AMF Intercropping-AMF	0.19±0.00b	1.36±0.15b	0.15±0.04b	1.60±0.15ab
间作+AMF Intercropping+AMF	0.42±0.12a	1.65±0.08a	0.36±0.14a	1.95±0.43a

表 6 接种 AMF 对绿豆结瘤作用的影响

Table 6 Effect of inoculum AMF on nodulation of mungbean

处理 Treatment	根瘤个数 Nodule number (g/pot)	根瘤干重 Dry weight (g/pot)
单作-AMF	42±2.52c	0.10±0.02c
单作+AMF	58±2.08c	0.15±0.03c
间作-AMF	72±8.00c	0.20±0.04c
间作+AMF	99±8.08a	0.40±0.02a

40.00%和 57.70%; 间作接种 AMF 处理绿豆的根瘤个数和根瘤重量比间作不接种处理分别增加了 38.00%和 95.60%, 比单作不接种处理分别增加了 138.00%和 309.30%。

2.7 接种 AMF 和间作对绿豆根瘤氮、磷和铁含量的影响

由表 7 可见, 接种 AMF 处理显著提高了绿豆根瘤的氮、磷和铁的吸收量。单作接种 AMF 处理绿豆根瘤氮、磷和铁的含量比单作不接种处理分别增加了

表 7 接种 AMF 和间作对绿豆根瘤氮, 磷和铁含量的影响

Table 7 Effect of inoculum AMF on the content of nitrogen, phosphorus and iron in nodules of mungbean in intercropping system

处理 Treatment	根瘤养分元素含量 Content of nutrition elements in nodulations (g·kg ⁻¹)		
	N	P	Fe
单作-AMF	17.52±0.72d	3.71±0.62c	0.53±0.11b
单作+AMF	25.37±1.03b	7.42±0.37a	0.67±0.04b
间作-AMF	23.36±1.17c	5.64±0.18b	0.76±0.06b
间作+AMF	31.56±1.37a	6.29±0.68b	1.27±0.07a

44.81%、100%、26.42%; 间作接种 AMF 处理绿豆根瘤氮、磷和铁的吸收量比间作不接种处理分别增加了 35.10%、11.52%、67.12%; 比单作不接种处理分别增加了 80.14%、69.54%和 139.62%。

由表 3—表 5 和表 7 可见, 间作和接种 AMF 处理提高了绿豆根瘤中氮和铁含量占植株氮和铁含量的比例, 但降低了绿豆根瘤中磷含量占植株磷含量的比例。综合间作和接种 AMF 条件下绿豆生物量、养分含量与吸收量、根瘤个数和根瘤重量的增加现象, 表明间作和接种 AMF 处理缓解了绿豆固氮结瘤作用对磷的需求, 提高了绿豆的生物固氮作用, 促进了绿豆的生长。

2.8 接种 AMF 对土壤氮和磷含量的影响

与单作水稻相比, 单作绿豆或水稻与绿豆间作可显著提高土壤氮含量(图 1)。绿豆接种 AMF 处理与水稻间作不接种菌根处理的土壤氮含量均最高, 没有显著差异。与单作水稻相比, 绿豆单作处理或与水稻

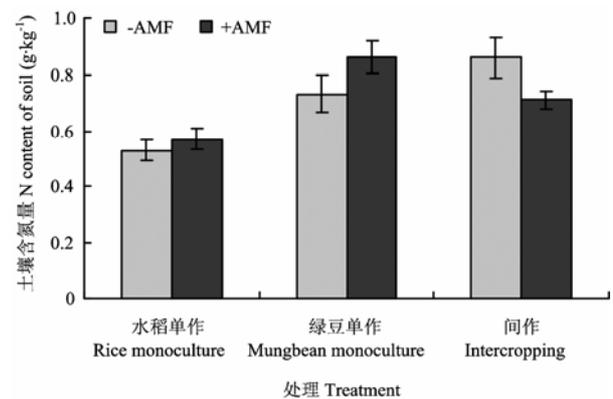


图 1 不同处理土壤全氮含量的变化

Fig. 1 Changes of the content of total nitrogen in soil of different treatments

间作不接菌处理土壤磷含量没有显著变化, 只有间作接菌处理的土壤磷含量显著降低 (图 2)。

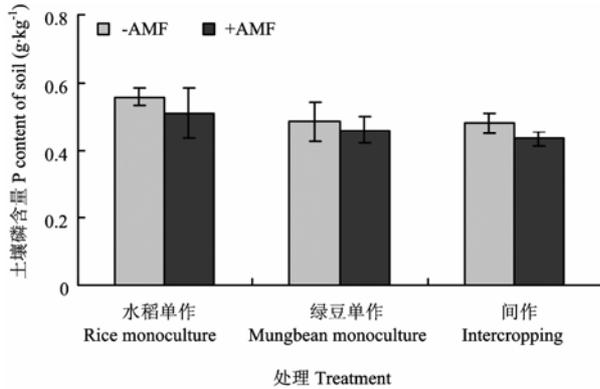


图 2 不同处理土壤 P 含量的变化

Fig. 2 Changes of the content of phosphorus in soil of different treatment

3 讨论

接种 AMF 时绿豆和水稻根系均有 AMF 侵染, 但绿豆的 AMF 侵染率远高于水稻, 而且绿豆与水稻的 AMF 侵染率在间作体系中显著高于单作 (表 1), 因此, 本研究表明, 间作体系有利于 AMF 在植物根系的定殖。过去的研究表明, 大多数豆科作物, 如绿豆, 被认为是多数 AMF 很好的寄主植物^[16-20], 这与本研究的结果是一致的。

AMF 在水稻根部的定殖可能取决于水稻的品种、生长条件和真菌菌株。在笔者以往的研究工作中, 曾使用了几种 AMF 菌株, 包括 *Acaulospora laevis* (90034), *Glomus manihotis* (90038), *Glomus mosseae* (90107 and BGYN05), *Glomus etunicatum* (BGCTW01) 和 *Glomus intraradice*, 单独接种在旱作条件下的水稻试验中, 也发现在旱作水稻根部丛枝菌根真菌的菌根侵染率通常不到 20%, 远远低于豆科和茄科的侵染率。笔者也曾发现, 当水稻和豆科植物如绿豆、花生或者白三叶草中任何一种植物间作时, 菌根侵染率可达 30%—80%。在本研究中, AMF 对水稻的侵染率很低, 没有超过 15%。

间作条件促进了 AMF 菌根在绿豆上的定殖。这可能与水稻根系分泌大量有机酸, 促进土壤养分释放, 进而促进绿豆根系生长, 提高绿豆的根冠比有关 (表 2), 但目前对水稻促进 AMF 在绿豆根定殖的解释还

需深入研究。

本研究表明, 接种 AMF 和间作显著提高了绿豆的生物量, 尤其是在间作接种 AMF 的条件下绿豆根生物量大幅度提高, 但接种 AMF 和间作对水稻的生物量没有显著影响 (表 2)。有报道表明, AMF 菌丝网的建立需要消耗从水稻光合作用形成的大量碳水化合物^[21-22]。这可能是在 AMF 侵染下间作体系水稻生物量没有显著变化的原因。以前有报道表明, 在间作系统中接种 AMF 后, 会出现一种作物增产, 另一种不增产的现象^[23]。

不论是单作还是间作, 接种 AMF 都显著提高了绿豆和水稻的地上部和地下部组织的氮含量和氮素吸收量; 不论是否接种 AMF, 间作都显著提高了绿豆和水稻地上部组织的氮素含量 (表 3), 其原因可能是绿豆的生物固氮作用合成的氮素补充了水稻和绿豆生长的氮素需求。因此, 本研究结果表明, 绿豆-水稻间作系统是一个互惠的系统, 而不是两种作物相互竞争氮素资源的系统。

丛枝菌根能有效地从土壤向植物根转移大量的氮^[24]。然而, 一些在培养基质中 ¹⁵N 标记的早期研究显示, 尽管 AMF 刺激提高了豆科作物固氮, 但固定态氮或土壤氮从豆科向非豆科植物的转移不是菌丝直接作用的结果^[12-13]。有报道表明, 在间作接种 AMF 系统中, N 转移可能是通过作物根系和菌丝对作物根系释放 N 的再吸收或者是菌丝网直接对 N 的获取和转运而实现的^[24]。绿豆根系分泌的 N 或者死亡根瘤和根系释放的 N 如何被间作体系中水稻根系重新吸收还需要做深入研究。

不论是单作还是间作, 接种 AMF 都显著提高了绿豆和水稻的地上部和地下部组织的磷吸收量; 不论是否接种 AMF, 间作都显著提高了绿豆和水稻地上部组织的磷吸收量, 但接种 AMF 的间作体系两种作物地上部组织磷含量更大 (表 4), 因此, 本研究表明, 在间作体系中, 虽然绿豆的生物量远大于水稻, 但不存在两种作物竞争磷的现象。一方面 AMF 菌根可能提高了土壤磷供应, 另一方面可能通过绿豆生物固氮作用改善土壤氮供应, 促进了植物对磷的吸收。

已有很多研究表明, 菌根能促进植物吸收土壤中的养分, 特别是某些移动性差的养分, 如磷、锌等^[25-27], 甚至能促进有机磷的矿化^[28-29]。

铁元素主要富集在绿豆和水稻地下部组织, 但间作接种 AMF 处理显著降低了地下部组织的铁富集作

用, 提高了地上部组织铁含量(表 5)。本研究表明, 间作接种 AMF 可提高作物对铁的吸收。据研究, 花生-小麦间作和接种 AM 菌根两种处理对花生根系体外铁的累积及植株缺营养的改善有正交互作用^[30], 玉米对几种豆科作物的铁吸收都有促进作用^[31]。本研究则表明, 水稻在间作接种条件下比在单作不接种条件下的地上部铁吸收量增加了 260.9%, 但地下部铁吸收量减少了 62.8%。由于水稻地下部组织铁含量在间作和接种 AMF 条件下升高了, 因此地下部铁吸收量的减少, 直接与间作条件下水稻地下部生物量少有关。

间作和接种处理显著提高了绿豆根瘤的个数、根瘤重量(表 6), 这一结果与李淑敏等^[6-7]研究蚕豆与玉米间作和郑伟文等^[32]研究翼豆进行双接种效应的结果是一致的; 根瘤的氮、磷和铁含量的提高(表 7), 很可能与间作和接种处理增强了绿豆的生物固氮能力有关。间作和接种 AMF 处理提高了绿豆根瘤 N 和 Fe 吸收量占植株 N 和 Fe 吸收量的比例, 但降低了绿豆根瘤 P 吸收量占植株 P 吸收量的比例(表 3、表 5 和表 7)。该现象说明, 间作和接种 AMF 处理缓解了绿豆根瘤生物固氮作用对 P 的需求, 从而提高了对 N、P、Fe 的吸收利用。这一解释与间作和接种 AMF 条件下绿豆生物量、养分含量与吸收量、根瘤个数和根瘤重量的增加现象是不矛盾的。

与单作水稻相比, 单作绿豆或水稻与绿豆间作可显著提高土壤全氮含量(图 1), 而间作接菌处理的土壤磷含量显著降低(图 2), 因此本研究的结果表明, 对于养分含量不高的土壤而言, 种植绿豆或与水稻间作能显著提高土壤氮含量, 接种 AMF 效果更佳。结合两种作物地上部磷吸收量的增加现象(表 6), 土壤磷含量降低的趋势表明, 接种 AMF 和间作处理在不同程度上改善了土壤供磷能力, 提高了作物的磷吸收量。与菌根相关的绝大部分报道都没有研究土壤全氮和全磷的变化, 本研究用氮磷含量低的基质(砂:土=3:1)进行试验, 测到土壤全氮和全磷的显著变化, 证明间作和接种 AMF 处理能够改良土壤氮磷的养分供应。

4 结论

与单作接种 AMF 或单作不接种 AMF, 以及间作不接种 AMF 处理相比, 在旱作水稻与绿豆间作条件下接种 AMF, 绿豆和水稻的植株体内氮、磷和铁含量增长幅度最大, 同时增加了绿豆根瘤个数、干重及根瘤中养分含量, 明显促进绿豆的生长。

References

- [1] Li H Y, Smith S E, Holloway R E, Zhu Y G, Smith F A. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses. *New Phytologist*, 2006, 172: 536-543.
- [2] Antunes P M, Schneider K, Hillis D, Klironomos J N. Can the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* actively mobilize P from rock phosphates? *Pedobiologia*, 2007, 51: 281-286.
- [3] 李芳, 徐冰, 冯固, 潘家荣, 李晓林. 菌丝桥在日本落叶松幼苗间磷传递和植株生长中的作用. *植物生态学报*, 2004, 28(2): 218-224.
Li F, Xu B, Feng G, Pan J R, Li X L. The role of ectomycorrhizal fungal hyphal links in phosphorus transfer between *Larix kaempferi* seedlings and plant growth. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28 (2): 218-224. (in Chinese)
- [4] 艾为党, 李晓林, 左元梅, 李隆. 玉米、花生根间菌丝桥对氮传递的研究. *作物学报*, 2000, 26(4): 473-481.
Ai W D, Li X L, Zuo Y M, Li L. Nitrogen transfer between maize and peanut by a common mycorrhizal fungi. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(4): 473-481. (in Chinese)
- [5] Yao Q, Li X L, Ai W D, Christie P. Bi-directional transfer of phosphorus between red clover and perennial ryegrass via arbuscular mycorrhizal hyphal links. *European Journal of Soil Biology*, 2003, 39: 47-54.
- [6] 李淑敏, 李隆, 张福锁. 蚕豆/玉米间作接种 AM 真菌与根瘤菌对其吸磷量的影响. *中国生态农业学报*, 2005, 13(3): 136-139.
Li S M, Li L, Zhang F S. Effect of inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobium on the P uptake in faba bean/maize intercropping. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2005, 13(3): 136-139. (in Chinese)
- [7] 李淑敏, 李隆, 张福锁. 丛枝菌根真菌和根瘤菌对蚕豆吸收磷和氮的促进作用. *中国农业大学学报*, 2004, 9(1): 11-15.
Li S M, Li L, Zhang F S. Enhancing phosphorus and nitrogen uptake of faba bean by inoculating arbuscular mycorrhizal fungus and *Rhizobium leguminosarum*. *Journal of China Agricultural University*, 2004, 9(1): 11-15. (in Chinese)
- [8] Reeves M. The role of VAM fungi in nitrogen dynamics in maize-bean intercrops. *Plant and Soil*, 1992, 144: 85-92.
- [9] Li Y F, Ran W, Zhang R P, Sun S B, Xu G H. Facilitated legume nodulation, phosphate uptake and nitrogen transfer by arbuscular inoculation in an upland rice and mung bean intercropping system. *Plant Soil*, 2009, 315: 285-296.
- [10] Mortimer P E, Perez-Fernandez M A, Valentine A J. The role of

- arbuscular mycorrhizal colonization in the carbon and nutrient economy of the tripartite symbiosis with nodulated *Phaseolus vulgaris*. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, 40(5): 1019-1027.
- [11] Hamel C, Smith D L. Interspecific N-transfer and plant development in a mycorrhizal field-grown mixture. *Soil Biology and Biochemistry*, 1991, 23(7): 661-665.
- [12] He X H, Critchley C, Bledsoe C. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, 22(6): 531-567.
- [13] 沈其荣, 褚贵新, 曹金留, 曹 云, 殷晓燕. 从氮素营养的角度分析旱作水稻与花生间作系统的产量优势. *中国农业科学*, 2004, 37(8): 117-1182.
- Shen Q R, Chu G X, Cao J L, Cao Y, Yin X Y. Yield advantage of groundnut intercropped with rice cultivated in aerobic soil from the viewpoint of plant nitrogen nutrition. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(8): 117-1182. (in Chinese)
- [14] 李晓林, 冯 固. 丛枝菌根生态生理. 北京: 华文出版社, 2001.
- Li X L, Feng G. *Ecology and Physiology of Arbuscular Mycorrhiza*. Beijing: Huawen Press, 2001. (in Chinese)
- [15] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- Bao S D. *Soil and Agricultural Chemistry Analysis* (3rd edition). Beijing: China Agriculture Press, 2000. (in Chinese)
- [16] Haugen L M, Smith S E. The effect of high temperature and fallow period on infection of mung bean and cashew roots by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *G. intraradices*. *Plant and Soil*, 1992, 145: 71-80.
- [17] Kasiamdari R S, Smith S E, Smith F A, Scott E S. Influence of the mycorrhizal fungus, *G. coronatum*, and soil phosphorus on infection and disease caused by binucleate *Rhizoctonia* and *Rhizoctonia solani* on mung bean (*Vigna radiata*). *Plant and Soil*, 2002, 238: 235-244.
- [18] Khasa P, Furlan V, Fortin J A. Response of some tropical plant species to endomycorrhizal fungi under field conditions. *Tropical Agriculture*, 1992, 69: 279-283.
- [19] Lin X G, Wang S G, Shi Y Q. Tolerance of va mycorrhizal fungi to soil acidity. *Pedosphere*, 2001, 11(2): 105-113.
- [20] Sprent J I, James E K. Legume evolution: Where do nodules and mycorrhizas fitting. *Plant Physiology*, 2007, 144: 575-581.
- [21] Johnson D, Leake J R, Ostle N, Ineson P, Read D J. *In situ* ^{13}C pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. *New Phytologist*, 2002, 153: 327-334.
- [22] Johnson D, Leake J R, Read D J. Transfer of recent photosynthate into mycorrhizal mycelium of an upland grassland: Short-term respiratory losses and accumulation of ^{14}C . *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34: 1521-1524.
- [23] Sieverding E, Howeler R H. Influence of species of VA mycorrhizal fungi on cassava yield response to phosphorus fertilization. *Plant and Soil*, 1985, 88: 213-221.
- [24] Johansen A, Jensen E S. Transfer of N and P from intact or decomposition roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(1): 73-81.
- [25] Li H, Smith S E, Holloway R E, Zhu Y, Smith F A. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses. *New Phytologist*, 2006, 172: 536-543.
- [26] Smith S E, Smith F A, Jakobsen I. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology*, 2003, 133: 16-20.
- [27] Smith S E, Smith F A, Jakobsen I. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: The contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytologist*, 2004, 162: 511-524.
- [28] Johansen A, Jakobsen I, Jensen E S. Hyphal transport by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus of N applied to the soil as ammonium or nitrate. *Biology and Fertility of Soils*, 1993, 16: 66-70.
- [29] Joner E J, van Aarle I, Vosatka M. Phosphatase activity of extra-radical arbuscular mycorrhizal hyphae: A review. *Plant and Soil*, 2000, 226: 199-210.
- [30] 宋亚娜, 郑伟文, 王 贺. AM 菌根和花生/小麦间作对花生根系质外体铁库形成的影响. *中国农业科学*, 2001, 34 (5): 465-468.
- Song Y N, Zheng W W, Wang H. Effect of VAM and intercropping of wheat with peanut on formation of root apoplasmic iron pool in peanut. *Scientia Agricultura Sinica*, 2001, 34(5): 465-468. (in Chinese)
- [31] Zhang F, Li L. Using competitive and facilitative interactions in intercropping systems enhances crop productivity and nutrient-use efficiency. *Plant and Soil*, 2003, 248: 305-312.
- [32] 郑伟文, 宋亚娜. VA 菌根真菌和根瘤菌对翼豆生长、固氮的影响. *福建农业学报*, 2000, 15(2): 50-55.
- Zheng W W, Song Y N. Effect mycorrhiza fungi and rhizobium on wingbean growth and nitrogen fixation. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2000, 15(2): 50-55. (in Chinese)