

生物与非生物因素对共生固氮的影响

陈利云¹, 张海林¹, 周志宇²

(1. 天水师范学院生命科学与化学学院, 甘肃 天水 741000; 2. 兰州大学草地农业科技学院, 甘肃 兰州 730020)

摘要: 豆科植物根系分泌物、结瘤因子、根瘤菌与其他具有竞争性的土壤微生物等生物因子, 以及土壤水分、酸碱性和矿质营养等非生物因子均是影响根瘤菌—豆科植物共生固氮体系结构和功能的重要因素, 其中生物因素的影响更为复杂和深远, 在共生体的构建中起主导作用, 深入地研究这些因素对根瘤菌—豆科植物侵染结瘤能力和固氮效率的影响, 对促进环境保护和农业可持续发展具有极其重要的意义。从生物与非生物因素两方面着手, 主要介绍了宿主植物、根瘤菌及环境因子对根瘤菌—豆科植物共生固氮的影响, 并浅析了目前国内外在该方面研究中存在的一些主要问题及发展趋势。

关键词: 豆科植物; 根瘤菌; 生物因素; 非生物因素

中图分类号: Q143 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0629(2010)06-0064-07

^{*1} 生物固氮是自然界仅次于光合作用的复杂生化反应系统, 也是植物与微生物相互作用的典型, 由于其零投入、零污染的强大固氮功能而备受关注, 经过一百多年的研究, 已在根瘤菌的形态、生理、分类、接种剂的研制及其与宿主植物的关系等方面获得很大的成就。根瘤菌—豆科植物共生固氮是最为重要的生物固氮途径, 也是目前生物固氮研究的焦点之一, 在提高土壤肥力、降低生产成本、减少水土污染、增加物种多样性、增强生态系统的稳定性和恢复力、提高生态系统服务功能等方面发挥着极其重要的作用^[1]。根瘤菌与豆科植物的相互作用是一个由双方有关基因共同参与、相互识别、协同作用并随环境条件和细胞内的生理状态变化而自主调节的复杂过程^[2-3]。研究此过程中各种生物和非生物因素共同产生的影响, 对揭示根瘤菌与宿主植物相互作用机理, 筛选固氮效率高、抗逆性强的菌株和扩大宿主范围具有重要的意义。

1 生物因素对共生固氮的影响

生物因素是指影响根瘤菌—豆科植物共生固氮体系生长、发育、形态和分布的动物、植物、微生物等因子, 主要包括宿主植物根系分泌物、根瘤菌产生的信号识别物质结瘤因子、接种菌与土著菌的结瘤竞争等, 这些因子对构建共生体系所产生的作用与影响各不相同。宿主植物根系分泌的信

使物质类黄酮能刺激根瘤菌释放结瘤因子进行相互识别, 是根瘤菌能否入侵其根部定殖的关键, 其他可溶性根际分泌物可为根瘤菌提供丰富的有效性碳源^[4], 是促进土壤中根瘤菌存活繁殖的重要因素, 在复杂的土壤环境中, 接种菌还要有强大的竞争能力, 才能保证共生体系发挥高效的固氮功能。

1.1 宿主植物根际分泌物

根际分泌物是植物根系产生并释放到土壤中的各种化学物质, 主要包括糖类、蛋白质、氨基酸、维生素以及有机酸、酚类等化合物^[5-6], 其中很多低分子量的化合物可作为化感物质影响植物根际土壤中微生物群落的分布与组成^[7-8]、土壤酶活性^[9]及土壤养分的含量, 参与植物与其他有机体之间的信息传递^[10-11], 对根瘤菌—豆科植物共生固氮产生不同程度的影响。黄酮类物质是宿主植物分泌的一类多酚类化合物, 是植物主要的次生代谢产物, 包括黄酮(flavones)、异黄酮(isoflavones)、黄烷酮(flavanones)和苯基乙烯酮(chalcones)等。在根瘤菌侵染豆科植物的过程中类黄酮作为一种信号分子, 能诱使豆科植物结瘤基因 nod 的表达^[12]。1990

。 收稿日期: 2009-10-12
基金项目: “973”国家重点基础研究发展规划项目(2007CB108903)
作者简介: 陈利云(1974-), 女, 甘肃天水人, 讲师, 硕士, 主要从事生物固氮的研究。
E-mail: chenliy06@lzu.cn

年 Hartwing^[13] 从苜蓿 (*Medicago sativa*) 种子与根系分泌物中分离出黄酮类物质, 并证明了它们具有诱导根瘤菌结瘤的作用。虽然黄酮类物质能诱导根瘤菌的结瘤, 但不同种类的豆科作物分泌的黄酮类物质诱导效应差异很大, 其结构成分的细微差异可能改变其作用性质, 甚至产生相反的结果, 从而抑制侵染和结瘤^[14]。Kent^[15] 认为苜蓿种子与根系分泌物中同时含有对根瘤表达起抑制或促进作用的物质, 在高细胞密度条件下, 当黄酮类物质存在时, 大豆慢生根瘤菌的 *nodD2* 会抑制 *nod* 基因的表达^[16]。自然环境中不同豆科植物分泌的黄酮类化合物的组成和含量各不同, 并随植物生理代谢状态的变化而变化, 而根瘤菌会对此种变化产生明显不同的反应。根际分泌物通过酸化、螯合、离子交换或还原等途径将难溶性物质转化为可被植物吸收利用的有效养分, 以提高根际土壤养分的有效性, 进而促进植物的生长发育以利于根瘤菌的侵染和固氮酶活性的提高^[17]。

1.2 结瘤因子 在豆科植物根系分泌物类黄酮物质的诱导下, 根瘤菌在自生状态下产生胞外寡糖胺类物质——结瘤因子(脂壳寡糖, *lipo-chito-oligosac charides*, LCOs) 由结瘤基因合成并运输, 它的结构直接决定着根瘤菌对宿主植物的特异性, 在结瘤起始阶段发挥着十分重要的作用, 并被认为是一种新型的植物生长调节物, 具有广泛的生物活性。可诱导豆科植物增加根系分泌类黄酮的种类和浓度, 使根毛变形、弯曲, 抑制根的伸长, 形成粗短根, 诱导前侵入线的形成, 促进根部内皮层细胞的分裂, 形成根瘤原基, 诱导中柱鞘中早期结瘤素基因的表达, 如 *Enod5*、*Enod12* 和 *Enod50* 等。最近的研究证明结瘤因子大分子骨架上的不同侧链基因是决定细菌与宿主植物间相互识别的关键因素, 根瘤菌细胞中一系列结瘤基因编码能够合成结瘤因子的各种酶类, 进而确定结瘤信号分子的特定结构, 结瘤因子的生物学功能涉及到根瘤菌结瘤早期的各个方面^[18]。Truchet 等^[19] 证明共生固氮中复杂的结瘤过程可由结瘤因子独立完成而无需根瘤菌参与。它除了对完整的植株有活性外, 对体外培养物也有一定的生物活性。纯化的苜蓿根瘤菌结瘤因子在极低

浓度就可使苜蓿出现根毛变形试验, 用 $10^{-12} \sim 10^{-9}$ mol/L 苜蓿结瘤因子处理苜蓿愈伤组织能促进与细胞周期有关基因的表达, 参与细胞周期的调控, 诱导细胞分裂, 诱使寄主植物发生根毛变形^[20-21]。杨国平等^[22] 研究发现, 结瘤因子只需与根毛接触 4 h 左右即能诱导根毛变形。结瘤因子的发现和分子结构的阐明是近年来生物固氮领域的重要进展之一。对根瘤菌结瘤因子的研究显然可以促进根际促生细菌、水杨酸和结瘤信号分子之间的可能关系以及细菌与植物的相互作用机理, 进而为农业生产带来直接利益。

1.3 竞争结瘤 根瘤菌接种剂施入土壤后, 进入根瘤菌—土壤—豆科植物根系构成了复杂的生态环境, 土壤中本身还存在大量种类和数量不同的土著根瘤菌, 它们能有效地利用有限的碳源, 在竞争结瘤中处于优势地位, 干扰和降低接种菌的结瘤率, 导致接种剂增产效果不明显^[23]。在含有土著菌的土壤上, 生产中通过加大接种菌量和针对土著菌种类, 筛选竞争结瘤能力强的接种菌以加强接种菌的竞争结瘤能力^[24]。一般认为要使接种菌的占瘤率达到 50%, 接种菌在每粒种子表面的数量至少是土著菌的 1 000 倍^[25]。通过增加接种菌的接种数量来提高占瘤率虽有一定效果, 但作用有限^[26]。实际上, 接种量高于土壤载菌量时, 接种菌株数量不但不上升, 相反一部分菌体会死亡, 在低于土壤载菌量时菌数虽会上升, 但数量不会超过土壤能承受的载菌量^[27]。另外, 针对特定的土壤环境和宿主植物筛选出具有较强抗饥饿、抗贫营养能力的根瘤菌和抵抗土壤中不利环境条件(如极端土壤酸性、高盐、干旱和极端低温等)的根瘤菌也是生产上常用的措施。土壤的肥沃程度与根瘤菌的竞争结瘤能力没有正相关性, 水肥条件好的土壤接种根瘤菌后不一定有较好的效果, 相反, 较贫脊的土壤接种根瘤菌后往往表现良好的接种效果。竞争结瘤能力强的根瘤菌不一定固氮效率就高, 它们之间可能没有必然联系。某些不结瘤的微生物占据结瘤位点, 阻碍根瘤菌在豆科植物上形成根瘤, 这些异类微生物可能通过抑制根瘤菌而直接影响结瘤。土壤中还有一些微生物类群能分解有机物, 提高土壤中的碳

氮比,从而改变各菌株的竞争结瘤能力^[28]。

除上述因素外,影响共生体系结瘤固氮的生物因素还很多,如寄主植物和根瘤菌自身的抗逆性、土壤原生动物的捕食作用、土壤酶活性、寄主植物病虫害以及土壤的异类微生物等^[29]。例如病虫害对宿主植物产生巨大的伤害,使其正常生长受损从而影响固氮体系效能的发挥,而菌根真菌^[30]、生长素^[31]对根瘤菌的结瘤数和固氮酶活性有显著的促进作用。这些生物因素相互依存、相互限制,对根瘤菌—豆科植物共生固氮产生极其重要的影响。

2 非生物因素对共生固氮的影响

根瘤菌接种剂进入土壤后,不仅要受许多生物因素的影响,环境因子即各种非生物因素的影响也是限制其在农业生产中充分发挥作用的重要原因之一。这些因素主要包括:土壤水分、类型、pH值和矿质营养等,这些因子对植物分布和固氮效率产生强烈影响,使得固氮速率在时间和空间上差异很大^[32-33],其中水分胁迫会导致豆科植物根瘤减少和固氮效率低下。除氮磷钾外,土壤中的微量元素对固氮的影响也很明显。不适的温度会对豆科植物的结瘤固氮产生抑制效应,而良好的土壤质地和酸碱度会促进结瘤固氮的高效发挥。

2.1 土壤水分

水分是土壤中生物能否正常生长的主要限制因子之一,适量的土壤水分能促进生物体对土壤养分的吸收,增强其代谢速率,同样会对根瘤菌和豆科植物共生固氮体系产生很大的影响,在适宜的土壤水分环境中生长的豆科植物根瘤数显著高于水分过高或过低的土壤环境^[34]。土壤干旱缺水不仅影响植物根毛的生长、减少根瘤菌的侵染机会^[35],而且限制根瘤菌的繁殖,对结瘤状况如大小、多少、形态、生理特征造成不利影响,同时,也会对根瘤菌细胞内的渗透调节物质产生影响,从而造成吸水困难,并随土壤干旱程度增加而加剧,究其原因可能是干旱环境抑制了根瘤菌固氮酶活性,对根瘤的呼吸活性、ATP的产生以及相关的一些酶活性如蔗糖合成酶(sucrose synthase)等产生了强烈的抑制作用,使根瘤的数量和品质显著下降,固氮体系的固氮效率严重受

损。浸水对豆科植物生长的影响比较复杂,主要原因是环境中土壤氧气偏少形成厌氧环境、土温降低、养分流失或有效性改变,因此使作物根部呼吸困难,导致水肥吸收受阻。土壤中的好气性细菌,例如氨化细菌、硝化细菌和硫细菌等的正常活动受阻,影响矿质营养的供应。另一方面兼氧性细菌,如丁酸细菌等特别活跃,增大土壤溶液的酸度,影响植物对矿质元素的吸收,同时还产生有毒的还原性产物,如硫化氢和氨等直接毒害根部,会导致植株营养缺乏,无法保证向根部输送足量的养分,从而使固氮效率受到抑制。

2.2 土壤类型与矿质营养

土壤类型不同,其肥沃程度和有机质含量等理化特性就不同。不同土壤类型中根瘤菌的入侵繁殖、竞争结瘤和固氮能力不同,土壤中原有土著根瘤菌的分布数量也存在一定差异。在质地较轻的土壤中根瘤菌运动距离比较重的土壤中大,在根部的侵染结瘤水平也较高,土壤粘重通气性差对根瘤菌的存活和宿主的生长都不利。研究表明,从一种特定的土壤中分离获得的菌株往往无法在不同类型土壤中成功存活^[36]。土壤矿质营养元素也是影响根瘤菌—豆科植物共生固氮的重要因素之一,土壤中矿质营养元素存在的形态、含量和配比的不同均会影响到植株的生长、耐性、根瘤数、瘤干质量以及固氮酶活性等。土壤中氮素对共生体系的固氮效率影响较大^[37],高浓度的氮素对固氮抑制作用很明显,其抑制程度同施用时间和施肥量呈正相关,但是低浓度氮能促进植物生长和提高单株植物结瘤数^[38]。植物结瘤和保持固氮酶活性要比正常生长需要更多的磷,因此高浓度的有效磷对根瘤菌在豆科植物根际的存活、繁殖、入侵结瘤以及对根瘤菌的固氮活性都有促进作用^[39-40]。钾是维持植物正常生长所必需的元素,对于豆科植物的结瘤和保持固氮酶活性也有重要作用,它参与调节寄主细胞膜渗透等一系列同化过程,能促进植物生长,提高光合效率,保证植物的结瘤和固氮酶活性^[41]。另外,一些微量元素的施用对共生固氮也有一定影响。如钼元素是植物生长发育必需的微量元素,也是根瘤中固氮酶的重要组分。钴元素是土壤生态系统的重要组成部分,在有机质

分解、养分循环和植物养分利用过程中发挥着关键作用。

2.3 土壤 pH 值 土壤 pH 值会影响根瘤菌的生长、繁殖、生存和分布,从而影响侵染宿主产生根瘤的数量以及根瘤的固氮效率^[42]。一般情况下,共生体系结瘤固氮的最适 pH 值为 6.8~7.2,偏酸或偏碱的环境条件,对根瘤菌的生长和结瘤均有明显的抑制作用^[43]。一般而言是在中性偏碱范围(pH 值 7~8)根瘤菌表现较好^[44],在酸性土壤中根瘤菌很难存活,但不同宿主植物、不同环境来源的根瘤菌对土壤 pH 值的敏感程度不同,即使同一种类的不同菌株,耐酸能力也存在差异。研究表明,个别菌株在 pH 值 4.6 时也能正常结瘤^[45]。Brockwell 等^[46]研究发现土壤 pH 值与根瘤菌数量之间存在极显著相关性,当 pH 值 7.0 以上时,每克土壤中的根瘤菌平均数为 8.9×10^4 个,而 pH 值低于 6.0 时只有 37 个。不同土壤 pH 值下,根瘤菌的耐酸碱能力不同,中性土壤中的根瘤菌比酸性和碱性土壤中的更能耐受 pH 值的变化^[47]。原因可能是其产酸或产碱的生理特性所决定的,并在一定程度上受到菌株来源、各菌株之间以及菌株与宿主间的相互作用影响。根瘤菌对过酸和过碱土壤耐受能力的大小与其自身生存的土壤环境有很大的关系。因此,选育耐酸和耐碱性能力强的根瘤菌是在这些逆境土壤中接种成功的关键。

影响根瘤菌—豆科植物共生固氮体系的非生物因素很多,还包括土壤温度、土壤中的 Ca^{2+} 浓度、土壤重金属含量、环境 CO_2 浓度等,其中温度的高低会对共生体系的发育和功能产生影响。过低的温度会导致豆科植物结瘤、固氮能力下降和生物量减少;过高的温度会使侧根和根毛减少,影响感染和结瘤,同时还会使根瘤很快退化,导致固氮周期缩短。 Ca^{2+} 在根瘤菌对 H^+ 的胁迫反应中起着十分重要的作用,低 pH 值条件下可促进根瘤菌的生长与存活。土壤中高浓度的重金属能引起根瘤菌和豆科植物共生固氮质粒丢失,同时会影响到植物根系发育和营养元素的吸收。 CO_2 浓度的升高有利于固氮效率的增强,促进宿主植物的生长,但固氮植物对 CO_2 浓度升高的有利响

应要着眼于较长的时间尺度上^[48-49]。

3 研究与展望

综上所述,根瘤菌—豆科植物共生固氮体系能否发挥强大高效的固氮作用受多种因素的影响,与根瘤菌、宿主植物、土壤环境等因素有关,通过研究这些因素对共生体系的影响来揭示固氮规律以提高固氮效率是一项很复杂的系统工程。近年来,随着对分子、细胞、个体和生态等多层次研究的不断深入,我国已在根瘤菌与宿主植物的信息识别、固氮酶活性、竞争结瘤、水分、矿质元素和温度等方面取得了显著的成绩,其中在固氮酶结构与催化功能、碳氮偶联的分子机理等研究方面处于国际领先水平。但同时还存在着很多问题,如根瘤菌对碳源的利用,根瘤菌与真菌的关系,光合作用与固氮作用之间的关系,浸水对固氮影响的机理以及结瘤因子感知与 Ca^{2+} 峰之间存在时间滞后的问题尚未被明确的揭示,对共生固氮的生态学机制研究尤为匮乏^[50-51]。

氮素营养对农业生产的决定性作用众所周知,在我国农业生态系统中氮素限制普遍存在,但同时氮肥浪费造成的污染却在不断加剧,因此共生固氮在提供氮素、减少污染及受损生态系统功能恢复中的作用将会更加引人注目,今后的理论研究应集中在以下方面:1) 共生固氮植物对生态系统中植被格局、地上和地下生态过程的作用,影响共生固氮速率的因素极其生态学机制;2) 对豆科植物及其根瘤菌的遗传结构改造,提高豆科植物共生固氮体系的抗逆能力,选育和培育高效、抗逆性和适应性强的共生体系;3) 豆科植物细胞中特异的结瘤信号传导通路嫁接到其他非豆科植物根瘤菌生长信号通路上,在非豆科植物特别是主要农作物中构建共生固氮体系,打破根瘤菌的宿主专一性,以实现农业的可持续发展。

参考文献

- [1] Sprent J I, Parsons R. Nitrogen fixation in legume and non-legume trees [J]. *Field Crops Research*, 2000, 65: 183-196.
- [2] Tan G Y, Tan W K. Interaction between alfalfa cultivars and *Rhizobium* strains for nitrogen fixation

- [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1986, 71: 724-729.
- [3] Andrew H B, Mark K W, Kenneth A A. Alfalfa yield response to inoculation with recombinant strains of *Rhizobium meliloti* with an extra copy of *dctABD* and/or modified *nifA* expression[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1994, 60: 3815-3832.
- [4] Stougaard J. Regulators and regulation of legume root nodule development[J]. Plant Physiology, 2000, 124: 531-540.
- [5] Lynch J M, Whipps J M. Substrate flow in the rhizosphere[J]. Plant and Soil, 1990, 129: 1-10.
- [6] Kong C H, Wang P, Zhao H, *et al.* Impact of allelochemical exuded from allelopathic rice on soil microbial community [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40: 1862-1869.
- [7] Landi L, Valori F, Ascher J, *et al.* Root exudate effects on the bacterial communities, CO₂ evolution, nitrogen transformations and ATP content of rhizosphere and bulk soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38: 509-516.
- [8] Corey D B, Amanda K B, Joyb, *et al.* Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(3): 738-744.
- [9] Georgea T S, Grgorya P J, Wooda M, *et al.* Phosphatase activity and organic acids in the rhizosphere of Potential Agroforestry species and maize [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34: 1487-1494.
- [10] 吴彩霞, 傅华. 根系分泌物的作用及影响因素[J], 草业科学, 2009, 26(9): 28-33.
- [11] Bertin C, Yang X H, Weston L A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere[J]. Plant and Soil, 2003, 256: 67- 83.
- [12] 陆雅海, 张福锁. 根际微生物研究进展[J]. 土壤, 2006, 38(2): 113-121.
- [13] Hartwing U A, Maxwell C A, Joseph C M, *et al.* Chrysoeriol and luteolin released from alfalfa seeds induce nod genes in *Rhizobium meliloti* [J]. Plant Physiology, 1990, 92: 116-122.
- [14] Riely B K, Ané J M, Penmetsa R V, *et al.* Genetic and genomic analysis in model legumes bring Nod-factor signaling to center stage [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004(7): 408-413.
- [15] Loh J, Lohar D P, Andersen B, *et al.* A two- component regulator mediates population-density dependent expression of the *Bradyrhizobium japonicum* nodulation genes [J]. Bacteriol, 2002, 184: 1759-1766.
- [16] Kent N P. Alfalfa root exudates and compounds which promote or inhibition induce of *Rhizobium medilot* nodulation genes [J]. Plant Physiology, 1988, 90: 396-400.
- [17] 韩丽梅, 鞠会艳, 杨振明. 两种基因型大豆根分泌物对大豆根腐病菌的化感作用[J]. 应用生态学报, 2005, 16(1): 137-141.
- [18] Sieberer B, Emons A M C. Cytoarchitecture and pattern of cytoplasmic streaming in root hairs of *Medicago truncatula* during development and deformation by nodulation factors[J]. Protoplasma, 2000(214): 118-127.
- [19] Truchet G, Roche P, Lerouge P, *et al.* Sulphated lipooligosaccharide signals of *Rhizobium meliloti* elicit root nodule organogenesis in alfalfa [J]. Nature, 1991, 351: 670-673.
- [20] Heron D S, Puoppke S G. Puoppke. Regulation of nodulation in the soybean- *Rhizobium* symbiosis strain and cultivar variability [J]. Plant Physiology, 1987, 84: 1391-1396
- [21] Van Brussel A A, Zaat S A, Ceremers H C, *et al.* Role of plant root exudate and Sym plasmid-localized nodulation genes in the synthesis by *Rhizobium leguminosarum* of Tsr factor, which causes thick and short roots on common vetch [J]. Journal of Bacteriology, 1986, 165: 517-522.
- [22] 杨国平, 朱军, 徐苏芸, 等. 根瘤菌结瘤因子的微量生物检测法[J]. 微生物学通报, 1996, 23(1): 56-57.
- [23] Singleton P W, Tavares J W. Inoculation response of legumes in relation to the number and effectiveness of indigenous rhizobium populations [J]. Applied and Environmental Microbiology, 1986(51): 1013-1018.
- [24] 樊妙姬, 马庆生. 根瘤菌竞争结瘤的研究进展[J]. 微生物学通报, 1996, 23(6): 360-363.
- [25] 窦新田, 李新民, 王玉峰, 等. 黑龙江省土著大豆根瘤菌的数量分布及共生结瘤特性[J]. 土壤通报, 1997, 28(1): 44-45.

- [26] 丁武. 影响根瘤菌竞争结瘤的生态学因素分析[J]. 生态学杂志, 1992, 11(4): 50-54.
- [27] Heichel G H, Vance C P. Nitrate - N and Rhizobium strain roles in alfalfa seedling nodulation and growth[J]. Crop Science, 1979, 19(7-8): 512-519.
- [28] 尤崇杓. 生物固氮[M]. 北京: 科学出版社, 1987.
- [29] Lum M R, Hirsch A M. Roots and their symbiotic microbes; strategies to obtain nitrogen and phosphorus in a nutrient limiting environment[J]. Plant Growth Regulation, 2003, 21: 368-382.
- [30] 张贵启, 王晓娟, 孙向伟, 等. AM 真菌与植物种内竞争的互作效应[J]. 草业科学, 2009, 26(7): 115-121.
- [31] 姚拓. 高寒地区燕麦根际联合固氮菌研究 II. 固氮菌的溶磷性和分泌生长素特性测定[J]. 草业学报, 2004, 13(3): 85-90.
- [32] Deluca T H, Zackrisson O, Nilsson M, et al. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests[J]. Nature, 2002, 419: 917-920.
- [33] Walley F, Fu G M. Short-range spatial variability of nitrogen fixation by field-grown chickpea[J]. Soil Science Society America Journal, 2001, 65: 1771-1722.
- [34] 鲍思伟. 水分胁迫对蚕豆(*Vicia faba* L.) 光合作用及产量的影响[J]. 西南民族学院学报, 2001, 27(1): 116-119.
- [35] 袁剑刚, 杨中艺. 氮肥和水分条件对长喙田菁生长、结瘤和固氮的影响[J]. 植物生态学报, 2003, 27(1): 172-176.
- [36] Hulse L S, Date R A. Competitiveness of indigenous strains of Bradyrhizobium on *Desmodium intortum* cv Greenleaf on three soils of South East Queensland [J]. Soil Biology and Biochemistry, 1992, 24: 41-50.
- [37] 乔有明, 王振群, 段中华. 青海湖北岸土地利用方式对土壤碳氮含量的影响[J]. 草业学报, 2009, 18(6): 105-112.
- [38] Bushby H V A. Colonization of rhizospheres by *Bradyrhizobium* sp. in relation to strain persistence and nodulation of some pasture legumes[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1993, 25: 597-605.
- [39] Alva A K, Edwards D G. Effects of acid soil infertility factors on growth and nodulation of soybean [J]. Agronomy Journal, 1987(79): 302-306.
- [40] 李晓林, 曹一平. 菌根和非菌根三叶草根际土壤磷钾浓度变化[J]. 土壤通报, 1992, 23: 180-182.
- [41] Becker M. Effect of N P K on growth and nitrogen fixation of *Sesbama rostrata* as green manure for lowland rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant and Soil, 1991, 132: 119-158.
- [42] Lamrabet Y, Ramon A, Bellogin, et al. Mutation in GDP-Fucose synthesis genes of *Sinorhizobium fredii* alters nod factors and significantly decrease competitiveness to nodulate soybeans[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 1999, 12: 207-217.
- [43] Damirgi S H, Frederick L R, Anderson I C. Serogroups of *Rhizobium japonicum* in soybean nodules as affected by soil types[J]. Agronomy Journal, 1997, 59: 10-12.
- [44] Li Y G, Zhou J C. Influence of introduced extra nifA gene on rhizosphere colonization and competition for Nodule occupancy by *Sinorhizobium fredii* strain HN01N1 [J]. 华中农业大学学报, 2000, 19(3): 198-203.
- [45] 辜建平, 张磊, 魏世清, 等. 一株耐酸野生葛藤 (*Pueraria lobata*) 根瘤菌的筛选与耐酸机理初步研究[J]. 微生物学报, 2006, 46(4): 653-656.
- [46] Brockwell J, Pilke A. Soil pH is a major determinant of the numbers of naturally occurring *Rhizobium meliloti* in non-euhivated soils in central New South Wales [J]. Australian Journal of Experimental Agriculture, 1991, 31: 211-220.
- [47] 杨江科. pH 对土壤中土著快、慢生大豆根瘤菌结瘤的影响[J]. 应用生态学报, 2001, 12(4): 639-640.
- [48] West J B, Hille R. Legume species identity and soil nitrogen supply determine symbiotic nitrogen-fixation responses to elevated atmospheric CO₂ [J]. New Phytologist, 2005, 167: 523-530.
- [49] Hungate B A, Stilling P D. CO₂ elicits long-term decline in nitrogen fixation [J]. Science, 2004, 304: 1291.
- [50] Zahran H H. Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and arid climate [J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 1999, 63(4): 968-989.
- [51] Vitousek P M, Cassman K. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation [M]. Biogeochemistry, 2002, 57(58): 1-45.

Effect of biotic and abiotic factors on symbiotic nitrogen fixation

CHEN Li-yun¹, ZHANG Hai-lin¹, ZHOU Zhi-yu²

(1. School of Life Science and Chemistry, Tianshui Normal University,
Gansu Tianshui 741000, China;

2. College of Pastoral Agriculture Science and Technology,
Lanzhou University, Gansu Lanzhou 730020, China)

Abstract: The structure and function of Rhizobium-legume symbiosis are affected by biotic and abiotic factors such as root exudates, nod factors, soil moisture, mineral elements and so on, especially the biotic factors, which are the leading factor for building symbiosis. It has great significance for environmental protection and sustainable agricultural development to study the effect of Rhizobium legume nodulation ability of infection nod and nitrogen fixation efficiency. Present research analyzed the effect of biotic (host plants and Rhizobium) and abiotic factors (environmental factors) on Rhizobium-legume symbiotic nitrogen fixation, and discussed the problems needed to be further studied as well as the prospects.

Key words: legumes; Rhizobium; biotic factors; abiotic factors

5 月国际市场主要饲料与畜产品价格分析

北美大豆和豆饼价格分别较 4 月下跌 2.6% 和 2.5%。中国从美国进口玉米 37 万 t, 为 4 年来首次, 美国玉米价格较 4 月上涨 3.4%。

国际畜产品价格继续上涨。瘦肉猪价格较 4 月上涨 3.8%; 受需求强劲拉动, 欧盟成员国猪肉价格上涨 5.3%; 牛奶价格较 4 月上涨 11.5%。

表 1 5 月国际市场主要饲料与畜产品平均价格

饲料	价格	畜产品	价格
玉米	143.70 USD/t	瘦肉猪	1.87 USD/kg
大豆	348.20 USD/t	育肥牛	2.44 USD/kg
大麦	147.95 AUD/t	猪肉*	1.80 USD/kg
春小麦	278.19 AUD/t	鸡肉**	1.40 USD/kg
高粱	117.80 USD/t	牛肉**	3.50 USD/kg
豆粕	304.72 USD/t	羊肉***	1.73 USD/kg
菜籽	380.09 CAD/t	羊羔肉***	3.31 USD/kg
豆饼	283.67 USD/t	牛奶	0.30 USD/kg
棉籽饼	215.63 USD/t	苜蓿粉	210.56 USD/t

注: * 表示欧盟, ** 表示美国, *** 表示新西兰; 5 月参考汇率为 1 CNY(人民币) = 0.146 USD(美元) = 0.178 AUD(澳元) = 0.156 CAD(加元) = 0.101 GBP(英镑)。

(兰州大学草地农业科技学院 徐磊)