

植物根际生态学 与 根病生物防治进展

北京农业大学植保系植物生态病理教研室 编译



植物根际生态学 与根病生物防治进展

北京农业大学 植保系
植物生态病理教研室 编译

中国人民大学出版社

**植物根际生态学
与根病生物防治进展**

北京农业大学植保系

植物生态病理教研室编译

中国人民大学出版社出版发行

(北京海淀路39号 邮码100872)

中国人民大学出版社印刷厂印刷

(北京鼓楼西大石桥胡同61号)

新华书店经销

•

开本: 850×1168毫米32开 印张: 16.5

1991年7月第1版 1991年7月第1次印刷

字数: 407 000 册数: 1-5 000

•

ISBN 7-300-01130-6
F·315 定价: 7.30元

前 言

本书是继我室编译的《植物病原生态学与病害生物防治研究进展》出版以后的又一批有关专著与论文的汇集。鉴于近年一些植物土传根病有上升趋势，在防治上缺乏有效措施，特别是单一措施不易奏效。其致病菌又多属土壤中广泛分布的低级寄生菌，其所致病害的程度与病原物、寄主植物、非病原微生物间的生态学关系极为复杂而且密切。研究并加深对土传病原与病害微生态学的认识，将有助于推动植物保健与防病的理论和实践，这也是当前从事植病生防资源探索中所关注的领域。为此，我室部分教师和研究生编译成此书，以供参考。

全书分为两大部分：第一部分，根际一般生态学，主要译自《The Rhizosphere》(E. A. Carl及Bryan Truelove 1986)的2~7章；第二部分，根际微生物与植物相互作用，译自近年的有关专著和论文计12篇。

书中全部译文均请有关专家校阅，其中较多篇幅由陈策和陈文新两教授校阅。文中插图由董平同志绘制，在此一并致谢。

限于篇幅及制版，略去部分插图和全部照片，文献也从略。由于水平所限，书中难免有错误与不妥之处，敬希读者指正。

鲁素芸

1990年6月

目 录

第一部分 植物根际生态学.....	1
第一章 根的结构与功能.....	1
第二章 根分泌物.....	44
第三章 根际微生物种群.....	95
第四章 微生物间的相互作用	148
第五章 根际与植物营养和生长的关系	180
第六章 根际与植物病害	208
第二部分 根际微生物与植物的相互作用	265
第七章 植物—微生物系统	265
第八章 植物—微生物系统中的能量循环	297
第九章 根际有害和有益微生物的相互作用及耕作 措施对其的影响	329
第十章 根部定殖细菌在植物生长过程中的作用	346
第十一章 根际固氮：在自然界和农业系统中的作用 ...	387
第十二章 固氮菌：在根际和根部的定殖	406
第十三章 VA菌根真菌对植物生长的影响	428
第十四章 泡囊——丛枝状菌根(VAM)真菌的生 物学相互作用	443
第十五章 土壤中的微生物生物量	467
第十六章 微生物在秸秆和其它残体上的腐生活动	

	及其对作物产生的影响	471
第十七章	根际软腐细菌	484
第十八章	立枯丝核菌(<i>Rhizoctonia solani</i> Kuhn) 的种内类群及融合群的生态学与致病性	498

第一部分 植物根际生态学

第一章 根的结构与功能

一、引言

Robert Hook是17世纪后半期世界上最有影响的科学家之一。这位在当时所有学科中都有建树的多才多艺的天才曾任英国皇家学会的实验室主任，并一度任理事长。他有很多事做，有时也被邀请为每周的学会会议上由会员们提交的科学论文做评论。有一篇文章是关于树木体内物质移动的，文中包括一些有趣的实验和观察，但不是特别清楚的。但是，用发展的眼光看，Hook的评论确实精采。

他说：“在我看来，植物体，还有可移动的动物体是靠两种食物提供营养进行增长的，一是饱和水，一是饱和空气，没有上述二者的合理供应，植物便不能生存，至少不能生长。水和空气相互混合、结合，一部分空气变成水，一部分水变成空气。一些水被纯化，脱离整体，变成纯净的空气，所以，另外一些水分被堵塞，被束缚变得无用。为此，所有的动植物都有两种‘根’，一种根分枝伸向土地，另一种根扩展在空气中产生枝条，这两种根均可用于吸收合理的养分并运往植物，还均可用于传导和排出无

用的废物；这些无用的废物在植物体内无用，但分解后是有用的。分解后一部分滋润土地和水，另一部分滋润‘空气’。”

这段话在当时含有两个新概念。第一，提出植物生长部分地依赖从空气中得到的某种因子（ CO_2 ），一般认为首次提出“空气”影响植物生长的概念的是Stephen Hales，他在1724年出版的《植物青年力学》一书中讨论了这种可能性。但Hook的评论却是在1687年5月18日，早于Hales的40年。第二，与我们目前的题目更密切的是提出，根不仅从土壤中吸收营养物质，而且还向土壤中排出Hook所谓“无用的废物”（根分泌物）。当把植物种上后，“无用的废物”滋润着大地和水。在当时人们对植物营养所知无几，而且植物生长与土壤环境的关系只不过是猜测的情况下，只有像Hook这样有远见的人，才能预见这种可能性。大约在300年后科学家们才开始认真地考虑根分泌物和有关微生物的活动对土壤特性和植物生活的影响。

所有根的两个共性是固定植物和吸收水分及无机养分。任何试图把一株固定良好的植物推倒的人都会明白什么叫固定能力，而根作为向植株提供养分的吸收器官的功能早在公元前4世纪就已由Aristotle提出，并且毫无疑问在Aristotle以前就有其他学者提出过。

尽管根的上述两个基本功能早就明确了，但是，直到19世纪系统地研究根的解剖学、形态学和生理学时，我们才真正理解其机理。

除了吸收和固定功能外，根还有一些特殊功能，如胡萝卜、甘薯(*Ipomoea batatas* Lam)的根作为贮存器官，美洲红树的支柱根和呼吸器官，以及一些鳞茎植物的收缩根（使幼嫩的根在土壤中分布较深）。但是，这些类型的根不在本文讨论之内。

这里只能对根的结构和组织作较简短的描述。关于更详细的资料，请读者参阅标准植物解剖课本，如Cutter (1971, 1978)

的植物解剖学实验指导或Esau (1977) 的更经典地描述详细的植物解剖学课本。

二、根的形态

在适于萌发的条件下，种子吸水，产生一系列生理变化和发育过程，最后长成一个新植株。一个最易观察的变化是位于胚根末端的顶端分生组织细胞的分裂。这些细胞分裂产生的子细胞不断膨大，导致胚根伸长，穿破种皮进入土壤。

初生根起源于胚根。大部分双子叶植物、裸子植物的初生根（直根）含有许多侧根，侧根再分枝。初生根及侧根组成根系，这类根系贯彻整个生活史中，并进行次生生长。但是，在大多数单子叶植物中，初生根的寿命有限，逐渐被通常起源于茎基部的一系列不定根代替。这些不定根也表现为一定分级，形成一类称为须根系的同样大小的根系。须根系的不定根也可以随植物生长而表现出次生生长的特征。

尽管在受控制的实验室生长条件下同一种或变种的根系的形态较为一致，但也可因养分缺乏 (Hackett 1968) 或温度变化 (Crossett 等人, 1975) 等原因而有相当大的变化。土壤环境各不相同，内部变化很大，而且易受气候等连续变化的影响。因此，当你把实验室内得到的有关根系的资料应用于大田条件下的根系时要特别谨慎。关于土壤环境对根生长和形成的影响的较完整的描述，请看R.S. Russell (1977)。

由于须根系植物没有主根，不能无限生长，它们往往比永久性的主根植物扎根浅。植株大小不能表明根生长的深浅，根的深浅在相当大的程度上代表了植物种的特征。但是，根的深浅及根系形态能受环境的极大影响。乔木种类的根很少，深得令人难以想象。在排水良好的土壤上，大多数根在土表 2 米以上，只有少数

达到4米。大多数草本植物的多数根系也集中在土表2米以上，只有少数达到3米深。很显然，土壤结构、水分的可利用性，养分含量等因子可能会影响根的形成与分布，但是，影响植物地上部分的环境因子对根类型的影响却不太明了。R. E. Burns(1972)对狗芽根(*Cynodon* sp.)插穗的研究表明，当插条暴露在较低的温度，较弱的光强，较短的光照条件下时，总根长度、平均根长、根数量、以及单位长度的根数量都减小了。当光强小、温度低时，根的分枝力也减小。这些变化不能完全归因于贮藏的碳水化合物水平，因为尽管较短的日照和较小的光强虽然减少了碳水化合物的贮藏，但是，在实验室条件下，较低温度却使碳水化合物增加了。

象根深一样，一株植物根系的总体积不一定反映在枝条上。由于根的多次分枝特性，一个成熟的根系确实含有数以百万个生长活跃的根尖，根尖在适宜条件下可以不断地侵入和开发新的土壤区域。即使单个植株也有数以百万个根在开拓周围的土壤，最好的估计表明，根的体积小于其生长环境的土壤体积的5% (see Wiersum 1961)。

大多数植物种类在近根尖处带有根毛，根毛是表皮细胞向外突出形成的。根毛寿命较短，但是由于数量极多，它们极大地增加了与土壤溶液接触的根的总面积。

有许多、也许是绝大多数植物种的根系吸收能力由于与一定真菌形成共生结合体而大增。被称为菌根的真菌-根结合大概有两类。在外生菌根结合中，许多担子菌的菌丝形成一个外网或菌套包围根表面，并侵入皮层细胞间而不侵入细胞内。在内生菌根结合中，不形成套，但是真菌菌丝（多数为接合菌）穿入根的皮层细胞内。两类结合都能增加无机物的吸收，减少水进入根系的阻力，又释放出有机化合物，作为真菌的营养来源。对菌根的更集中的讨论在原书的第六章和第八章。

三、根的结构

(一) 根尖区域的组成

顶端分生组织 所有的根细胞都起源于被称为原始细胞的较小细胞的分裂活动，原始细胞是根顶端分生组织的一部分。顶端分生组织一词并不太适用于根的分裂区，因为与茎不同，其分裂的细胞团并不在真正的顶端，而是被叫做根冠的保护组织覆盖着。

分生组织细胞壁薄、形小、细胞质浓，核较小。在一些植物种类中，特定根组织的起源可以追溯到分生组织中的特定原始细胞团——组织原（histogen）。但是，在另外一些种类中，几种不同的组织可以起源于同一团原始细胞。在许多维管、无花植物（如一些蕨类）根中，顶端分生组织仅表现为一个四分同裂的细胞（顶端细胞），所有根组织均来源于此。从整体上看，组织原的原始细胞称为原分生组织（Clowes 1961）。在许多根中，原始分生组织是一团倒冠形的细胞团，其中央有一个被称为静止中心的区域，该区的细胞代谢活动低，分裂速度也慢得多。静止中心（Clowes 1956 a,b, 1958、1959）是一个极有趣的问题，它出现在根发育过程中，不存在于胚原始根系和幼小的侧根。可以表明，静止中心的细胞核合成DNA的速度远低于分生组织周围的细胞核。结果，静止中心细胞的平均分裂速度至少比分生组织原始细胞慢十倍。但是，静止中心的细胞在一定条件下也开始分裂（如当分生组织原始细胞受到损伤后）。有人提出，静止中心可能是作为不易受环境压力损伤的细胞库，当必要时，能接替被损伤的原分生组织细胞的功能。

根冠 根冠是紧挨顶端分生组织的根最先端结构，含有大量由顶端分生组织的最末端细胞分裂产生的薄壁细胞。当形成根冠

的原分生组织细胞作为明显的原始细胞出现时（象许多单子叶植物如玉米），被称为根冠原（Calyptragen）。

根冠好象有两个基本功能。首先，当根伸长进入土壤时，它对顶端分生组织娇嫩的薄壁细胞起保护作用。在根伸长过程中，最外层的排列疏松的根冠细胞不断地受到土壤无机物颗粒的磨伤。这些受损伤老化的根冠细胞从根冠外层脱落腐烂，增加了正在前进中的根尖周围根际内的有机养分。尽管由于损伤和死亡使根冠最外层的细胞不断损失，根冠的总体积和完整性由于顶端分生组织原始细胞的分裂而保持着。象有人提出的那样，根冠细胞的寿命较短。Harkes (1973) 对燕麦的测定获知，从顶端分生组织形成根冠到根冠从根表脱落不过 5 ~ 6 天时间。

根冠的第二个作用是极有趣的生理功能。根以向下生长（正向地性）反映地球引力的刺激。根的主动弯曲导致根尖指向引力中心生长，其原因是由于细胞伸长区根的上面远离引力中心的一面的细胞伸长速度不一样。伸长区位于根尖上部（Shen-Miller等人，1978）。尽管弯曲是发生在根尖上部一定部位，但是根冠却是感觉引力刺激的组织。用一些谷类草本植物实生苗试验，令人信服地展示了这一事实，即除去根尖下部较大的根冠，几乎不损伤根尖（Juniper等人，1966；Pilet, 1971）除去根冠的根能继续生长，但不能对引力做出反应；但是当新的根冠组织恢复后，又能重新做出反应。目前还不完全清楚根冠感觉引力调节根冠上部细胞伸长活动的机理。但是，大多数科学家认为，重力感觉是靠根冠内一定细胞（Statocysts）中含有淀粉的造粉体的移动实现的。造粉体较大，较密质，往往成团分布于与细胞下壁相邻的内质网和细胞膜上。当根由正常的向下生长转向水平生长时，可以看到造粉体在重力作用下穿过细胞质而下落，在靠近新的下壁（当根为垂直时该壁常为侧壁）的细胞膜处安身。可以相信，造粉体对邻近细胞下壁的细胞膜施加的压力为

植物的向地性提供了识别信号。最近发现钙与一些植物种的造粉体有关 (Chandra等人, 1982), 根据这一证据及其它资料 (Lee等人, 1983), 现在可以认为根尖中钙的浓度梯度在联系重力感觉与重力性根弯曲方面可能起着重要作用。一旦重力方向的信号被感觉, 细胞伸长区做出的反应便是根上下两面的细胞进行不等生长。大多数植物组织细胞的伸长本质上与植物激素吲哚乙酸(IAA)在组织中的浓度有关。在极低的浓度下, IAA 是根生长的刺激素, 但是当浓度增大到一定程度时, IAA 又变成了抑制剂。曾有一段时间, 人们认为 IAA 的不对称分布决定了重力反应, 即抑制生长的 IAA 浓度在水平根的下侧积累 (Went和Thimann, 1937)。由于一些原因, 目前还没有一种可以接受的解释。首先, 根中IAA的含量极低, 基本上只限于维管组织, 尽管是皮层细胞伸长。第二, 任何根据 IAA 不对称分布的解释都要求IAA从根尖沿根向后运动, 而且要横跨向下的根。但是, IAA在根中的运动仅限于中柱组织, 具有严格的向根尖性。实验通常也不表明在受重力刺激的根中IAA有任何横向、下向的运动 (Willlms, 1984)。目前认为, 水平方向根的下侧生长受抑制不是由于超最适浓度的刺激生长的激素如 IAA, 而是由于根冠合成的生长抑制剂在根下侧的积累 (Gibbons and Wilkins, Shaw and Wilkins, 1973; Wareing and phillips, 1981; Wilkins, 1980)。

目前还未鉴定出上述抑制剂。根冠细胞中有脱落酸(ABA), 但是还有其它目前尚未鉴定的抑制剂 (Suzuki, 1979; Wilkins, 1984)。有人提出, 在水平方向的根的根冠中, 这种生长抑制剂有向下和横向运动, 然后向基部移动抑制伸长区的细胞伸长。一些研究者曾试图展示ABA在水平根中的不对称分布, 然而未成功。但是, 已发现其它一些目前尚未鉴定的生长抑制剂在玉米根冠中有不对称分布 (Suzuki等人, 1979)。

这一问题可能比我们目前的想象更复杂，包括生长抑制剂与生长刺激物之间的平衡。实际上，Feldman (1981) 的工作已表明 IAA 与该系统有间接联系，它表明玉米根冠产生的生长抑制剂与蛋白质的合成有关，其产生要求较低浓度的 IAA。

粘液层 (Mucigel) 根尖的根毛区常盖有一层由一部分颗粒、一部分纤维状粘液组成的鞘，称为粘液层 (Jenny and Grosseanbacher, 1963; Leier, 1968; Dart, 1971; Floyd and Ohlrogge, 1971; Greaves and Darbyshire, 1972; Guckert, 1975)。粘液层通常可能由顶端组织产生，但是根冠好象是其最初来源 (Greaves and Darbyshire, 1972)，粘液层包含有高度水合化的复杂的多糖，其中大部分可能为果胶和半纤维素 (Samstevich, 1968; Floyd and Ohlrogge, 1972; Miki, 1980)。粘液好象由细胞高尔基体的液泡内较简单的单糖合成；合成后由高尔基体向囊泡的细胞膜，然后穿过该膜和细胞壁到达外面 (Juniper and Roberts, 1966; Northcote and Pickett-Heaps, 1966; Morre 等人, 1967; Wright and Northcote, 1974; Paul and Jones, 1975)，一些观察表明，粘液层周围为一层薄膜。粘液层的一些功能包括：(1) 养分吸收的作用；(2) 保护根尖不受有害的土壤颗粒损伤；(3) 保护幼嫩的根尖区不至干燥。但是，其确切的功能仍有待查清。

粘液层能充满根面与相邻土粒间的空间，土壤无机颗粒通常被包在粘液内，特别是在根毛区 (Jenny & Grossenbacher, 1963; Greaves & Darbyshire, 1972; Sprent, 1975; Vermeer & McCully, 1982)。粘液层及其它土壤产生的物质、无机物颗粒、以及有关微生物的总复合体被称为根鞘 (Wullstien & Pratt, 1981)。

生长在无菌条件下的植物通常比生长在非无菌条件下植物含

有较少的粘液层。Jenny & Grossenbacher (1963) 曾提出:微生物可能直接作用于粘液层,可以看到在非无菌条件下粘液层有一个较明显的外部界面。Wullstein等人(1979)从一些草本植物的根鞘中分离出了一种能产生粘液层并把产生的粘液层供给根鞘复合体的类似*Bacillus polymxa*的细菌。

粘液层与根际微生物的关系尚不清楚。Dart & Mercer (1964) 提出:在豆科植物根中,粘液层可能是一个含有大量根分泌物的区域,它为根瘤细菌的迅速繁殖提供生态位。Greaves & Darbyshire (1972) 提出:粘液层可能有助于先锋微生物种的侵入,并以此防止其它竞争性微生物侵入根面。带有粘液层的微生物会与根争夺一定的外部养分,但是它们也会把土壤中不能为高等植物利用的成分转变为可被根作为养分吸收的化合物。同样,根分泌物以及粘液层(本身的多糖成分)可能被粘液内的根际微生物所直接利用,也可能被这些微生物吸收变成其它一些化学成分,影响根际微生物的活动,从而间接地影响根与土壤的相互关系。

(二) 亚根尖区

根的生长和发育包括细胞分裂、细胞伸长和细胞分化。前面所说的顶端分生组织,根组织的最初起源区正是在该区根的三种基本的组织系统(真皮、基本组织和维管组织)内建立起来的。但是,该区并不是细胞分裂最旺之处。细胞分裂最快的区域往往是在顶端分生组织上部一点的一个很短的区域(Jensen & Kaval; Jianl, 1958)。顶端分生区与亚根尖区一起活跃地分裂组成根尖。

细胞分裂最快的部位在根尖的确切位置受多种因子:如种类、根龄等的影响,但是通常是在顶端分生组织上面1毫米处。在距根尖2毫米以上部位很少有细胞分裂。由于根冠和顶端分生组织常限制在顶尖0.5毫米以下,这就意味着绝大多数植物根尖

细胞分裂是在根尖 2 毫米内完成的。在 2 毫米以上，接着进行的发育表现为细胞分裂的伸长和分化。

为方便起见，常把根尖上细胞活动不同的区域描写为独立的不同于近邻区域的功能单位。但是，幼嫩根尖的纵切面表明，细胞分裂区、细胞伸长区、组织分化区并没有明显的界限。当你从根尖向根基观察时，上述三区没有明显的过渡区。

在细胞分裂最活跃的区内，特别是向最先端过渡时，你可能看到细胞横切面和长度在增加。当你从根顶向基部观察时，看到细胞分裂停止，分生组织区逐渐消失，变成细胞伸长区，该区见有以前分裂的细胞在伸长，并形成液泡。

紧接伸长区的是分化区，这里大多数细胞进行最后的转化和定形，产生能代表特定组织特点的特征。但是，该区的界线并不明显，一些组织的分化的开始甚至完成都可明显出现在伸长区。例如在洋葱根中，韧皮部细胞在顶端分生组织后 1 毫米处功能已成熟，对洋葱来说，该点仍属于细胞伸长区。

从伸长区开始向上是细胞分化区，其表皮细胞产生乳突，后来向外突起形成幼嫩的侧面扩展，称为根毛。这些表皮细胞的扩展使根的表面面积增加了许多倍。

（三）根的组织

三种原始的根组织分别由根表面的最外一层细胞真皮、环绕中柱的皮层或基本组织、以及位于中央的维管组织或中柱所组成。下面从最外层开始对三种组织作一简短描述。

表皮 根表皮通常为—层细胞，尽管在许多热带兰科、附生天南星科（Araceae）和一些陆生单子叶植物的根中曾发现有多层细胞的表皮。随着根龄的增加和次生生长的开始，表皮常失去，被周皮所代替。周皮起源于中柱鞘或韧皮部。但是，表皮也可能存在许多年，甚至在一部分幼根（除了根冠）上永久存在。

表皮上常盖有一层薄的角质层（蜡质层），角质层甚至可以

扩展到根毛上。如果表皮是永久性的，其细胞壁角质化程度可以很高，该过程包括纤维状微纤丝间的聚合蜡质在细胞壁上沉淀形成细胞壁上的木栓和基本成分。

有一些植物种类，紧接细胞分裂最活跃区的任何表皮细胞都有发生根毛的潜力。但是，对另一些种类，通常只有较短的表皮细胞（生毛细胞）能够产生根毛，这在一些草本植物中特别明显，其生毛细胞沿根规律地排列，产生等距离排列的根毛（Cutler, 1978）。

通过根毛吸收的水可能不比通过没有根毛的表皮表面吸收的水多，但是，因为根毛的数量极多，且向土壤中形成辐射状的网，所以有些人认为根毛可用来开发本来不能利用的水源。

基本组织 皮层可能含有多种类型的细胞，但是它主要由薄壁的薄壁组织细胞构成，薄壁细胞在横切面上常排列成同心环。多年生双子叶植物根有次生根，老根的皮层常脱落。与之相反，许多单子叶植物保留其皮层，其根可拥有极多的厚壁组织，它们通常呈柱状排列，在表皮下或靠近内皮层。

皮层的最外层细胞通常为长形，分化为外皮层（下皮层）。外皮层细胞在许多方面与内皮层相似，如细胞壁加厚、栓化和木质化。在一些种的外皮层中，短的木栓化的细胞与长形、栓化的细胞相间排列。

皮层内可以存在明显的细胞间隙，形成允许气体在根中纵向扩散的联合系统。这种通气组织在许多水生植物根中特别明显。

根的皮层通常为重要的贮存区，其薄壁组织细胞内充满淀粉粒或其他贮存化合物。

皮层的最内层分化为内皮层。内皮层的细胞在结构和生理功能上均与其内外的细胞不同。

内皮层 内皮层是包围维管束的一层细胞。细胞稍长，特别是有卡氏带的出现。所谓卡氏带即为一沿细胞径向壁和横壁分