

土壤微生物对水稻根系形态活力影响的研究进展

卓鑫鑫, 刘 昆, 周 舟, 邱园园, 余 锋, 李思宇, 汪 浩, 黄 健, 朱 安, 刘立军*

(扬州大学/江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009)

摘 要:水稻是我国重要的粮食作物,其根系形态活力与地上部生长发育密切相关。土壤微生物作为土壤物质循环的催化剂,调控土壤养分对根系的有效供给,对水稻根系生长发育具有重要意义。本文综述土壤微生物中细菌、真菌、放线菌对水稻根系形态活力的影响,提出土壤微生物与水稻根系二者间研究构想,以期改善水稻根系形态生理和高产栽培提供理论依据。

关键词:水稻;土壤微生物;根系形态;根系活力

中图分类号:S511

文献标识码:A

文章编号:2096-5877(2023)02-0078-08

Research Progress on the Effect of Soil Microorganisms on Root Morphology and Activity in Rice

ZHUO Xinxin, LIU Kun, ZHOU Zhou, QIU Yuanyuan, YU Feng, LI Siyu, WANG Hao, HUANG Jian, ZHU An, LIU Lijun*

(Yangzhou University/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology/Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou 225009, China)

Abstract: Rice is one of the most important crops in China. Rice root morphology and root activity are closely associated with the growth and development of above-ground part of plant. Soil microorganisms, acting as the catalyzer of matter cycle in soil, mediate the supplement of soil nutrients to rice root, which are significant to the growth and development of rice roots. In this review, the effects of bacteria, fungi and actinomycetes in soil microorganism on rice root morphology and root activity were summarized. The research idea of the relationship between soil microorganisms and rice roots was put forward in order to lay a theoretical basis for improving the morphological and physiological characteristics of rice roots, and high yielding in rice cultivation.

Key words: Rice; Soil microorganism; Root morphology; Root activity

土壤是水稻根系生长发育的重要载体,为水稻器官建成提供必需的养分,同时为微生物提供适宜的生活环境。土壤微生物指土壤中所有肉眼可见与不可见微生物的总称,主要包括细菌、真菌、放线菌等。主要参与土壤有机物的分解与转化、碳氮等矿质循环,在数量上以细菌为主^[1]。微生物的群落结构直接反映土壤肥力的高低,是评

价土壤质量的重要指标。水稻的光合产物以根系分泌物的形式为微生物提供生长所需的碳水化合物、氨基酸、有机酸等营养物质,微生物的活动加快土壤中各种有机物质的分解,更利于水稻根系对养分的吸收^[2]。它们影响水稻根系的生长发育、土壤生态系统的形成,是水稻根系与土壤之间形成的动态有机结合体。

水稻是我国最重要的三大粮食作物之一,其产量和播种面积分别占我国粮食作物总产量和总面积的40%和30%,位居谷类作物之首,对于保障我国粮食供应和可持续发展具有十分重要的意义^[3-4]。水稻根系不仅是固定植株、吸收水分和养分的主要器官,也是多种激素、有机酸和氨基酸

收稿日期:2020-12-25

基金项目:江苏省农业科技创新基金项目【cx(18)3007】;国家自然科学基金项目(31871557、32071947)

作者简介:卓鑫鑫(1995-),男,在读硕士,主要从事水稻栽培生理研究。

通讯作者:刘立军,男,博士,教授,E-mail:ljliu@yzu.edu.cn

合成的重要场所,根系形态活力与地上部生长发育密切相关^[5-6]。土壤微生物是土壤与水稻根系连接的重要媒介,影响水稻根系形态活力,对于土壤肥力的形成、植株营养物质转运起极其重要的作用^[7]。近年来,国内外研究者对土壤微生物的影响因素和不同管理措施对水稻土壤微生物的影响已有较多研究,对于土壤微生物对水稻根系形态活力影响的研究较少。本文综述土壤微生物中细菌、真菌、放线菌对水稻根系形态活力的影响,提出土壤微生物与水稻根系二者间研究构想,以为未来水稻高产栽培提供理论参考与实践依据。

1 水稻土壤微生物物种多样性

1.1 细菌

细菌是生物界的主要类群之一,为原核生物的一类,属于细菌属。其形状多样、结构简单,在自然界广泛分布,主要分布于土壤、水、大气中,个体极小,平均直径和长度在 $0.8\sim 1.6\ \mu\text{m}$,评价其数量单位为CFU^[8]。细菌主要由细胞膜、细胞质、核质体等部分构成,营养方式分为自养和异养两种。土壤中的细菌类群数量极其丰富,水稻土壤中的细菌菌落数一般在 $1.40\times 10^7\sim 5.79\times 10^7\ \text{CFU/g}$ ^[9]。细菌类群数量与水稻根系之间存在密切联系。在水稻不同生育期根际细菌类群数量差别较大,其中分蘖期根际细菌类群数量最多。而高产水稻根际具有更为明显的细菌类群数量优势,通过观察在同一试验地点种植的高产品种与当地常规产量品种的根际细菌类群数量发现,高产品种的根际细菌类群数量是当地常规产量品种根际细菌类群数量的近两倍^[10]。段红平等^[11]研究结果与其类似,即产量更高的品种,根际土壤细菌类群数量也更为丰富。这可能是由于水稻分蘖期根际具有更为丰富的根际促生菌数量,使得群落代谢活性增加、物质循环加快,进而能够为水稻根系提供更多可以直接吸收利用的能源物质,最终使得产量增加^[10-12]。

细菌根据形态可分为杆菌、球菌和螺旋菌。不同作物根际土壤中的优势细菌种类不同,常见水稻根际优势菌包括芽孢杆菌属(*Bacillus*)、泛菌属(*Pantoea*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)和鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)等^[13-14]。水稻不同生育期根际土壤可培养细菌优势菌属存在较大差别。秧苗期优势菌属为泛菌属和芽孢杆菌属,种群总数为11种;抽穗期优势菌属为鞘氨醇单胞菌属、泛菌

属和芽孢杆菌属,种群总数为14种;成熟期优势菌属为芽孢杆菌属,种群总数为18种。随生育进程的推进,根际细菌的种类逐渐增多,成熟期达到最大值^[15]。这可能是由于水稻进入生育中后期,根际周围环境逐渐稳定,有利于更多的菌属建立稳定的生存环境,增加根际细菌种类并最终在成熟期达到最大值。为排除由于地域因素造成不同生育期优势菌属的差异,分别在三个试验地点种植两个水稻品种,三个关键生育期中共发现26个细菌属,优势菌属均为芽孢杆菌属^[16]。两者研究结果的差异可能是由于不同的水稻品种、土壤性质等多因素造成的。

1.2 真菌

真菌属于真核生物的一类,具有明显的细胞壁和细胞核,常为丝状、绒毛状或多细胞有机体的异养生物,包括寄生和腐生两种生活方式。其繁殖方式为菌丝分化出孢子无性生殖和经过减数分裂的有性生殖,主要分布于农田、林地、草地等偏酸性的土壤及陆生动植物残体、腐殖质周围^[17]。真菌直径多在几微米至几十微米^[18],主要由线粒体、微体、核糖体、甲壳质、纤维素等部分构成。干土中的真菌数量可达 $1.07\times 10^4\sim 2.81\times 10^5\ \text{CFU/g}$ ^[19]。真菌数量与水稻根系间联系密切,不同处理不同生育时期真菌数量变化幅度较大。有学者将控释肥和尿素按照不同比例混施水稻后发现,在控释氮肥比例低于10%同时尿素比例高于90%时,真菌数量在分蘖期后总体呈上升趋势;在控释氮肥比例高于40%尿素比例低于60%时,真菌数量在分蘖期后呈先增加后降低的趋势,在拔节期达最大值^[20]。但对早、晚稻根际土壤真菌数量随生育进程推进存在较大差异^[21]。对于早稻而言,水稻根际土壤真菌数量变化规律与上述结论相似,即随生育进程推进呈先升后降趋势,在孕穗期达最大值。对于晚稻而言,水稻根际土壤真菌数量随生育期推进呈现两个波峰,峰值分布在孕穗期和灌浆期。这可能是由于早、晚稻所处季节不同,造成根系所处土壤温度、酸碱度、有机质含量等周围环境的改变,最终使根系土壤中的真菌数量有较大波动。

真菌通常分为三类,即酵母菌、霉菌和蕈菌(大型真菌),土壤中常见真菌优势菌属主要包括青霉菌属(*Penicillium*)、镰刀菌属(*Fusarium*)、曲霉属(*Aspergillus*)和木霉属(*Trichoderma*)等^[22-23]。稻田土壤中真菌优势菌属在水稻根系所处不同生育时期存在较大差异。在水稻生育早期,根系周围较

为常见真菌主要为青霉菌属和曲霉属,成熟水稻根系上主要聚集腐霉属(*Pythium*),伴随根系不断老化,腐烂根上只有木霉属和头孢霉属(*Cephalosporium*)^[24]。但也有研究表明,水稻分蘖期和拔节期优势菌属均为根霉属(*Rhizopus*),进入收获期后优势菌属则为木霉属^[13]。不同研究中优势真菌属的差异可能是受土壤类型、水稻品种和植株生长状况的互作效应的影响^[25]。

1.3 放线菌

放线菌是一类主要由革兰氏阳性丝状菌构成的原核生物,属于放线菌属,在固体培养基上菌落结构呈辐射状,直径约0.1~1.2 μm 。放线菌生活方式与细菌相似,多为腐生或少数寄生,主要以孢子繁殖和断裂生殖为主,具有重要的经济和科研价值^[26]。在自然界中主要以菌丝或孢子的形式存在于土壤、水和空气中,在营养物质丰富、含水量较低的中性或微碱性土壤中数量最多,每克土壤中放线菌数量约为几千到几十万 CFU 不等^[27]。根际放线菌的数量随水稻生育期的变化表现出较大差异^[20,28]。根际土壤放线菌数量在幼穗分化期和抽穗期最多,且产量高的品种放线菌数量也相应更多^[11]。不同秸秆还田量会影响放线菌峰值出现时间^[29]。稻草全量还田和稻草全量的2/3还田,放线菌数量都在晚稻分蘖盛期达到最大值,仅有稻草全量的1/3还田,放线菌数量在晚稻收割期达最大值。以上研究说明土壤中放线菌数量受水稻生理活动影响,在水稻生长旺盛时期土壤中放线菌数量也相应更多,二者间具体存在何种特殊联系还需进一步研究。

放线菌在形态上可分为放线状的菌丝和孢子,与真菌培养特征相似。放线菌的种类较多,多数为分支状菌丝体,少数为杆状或丝状。放线菌主要包括链霉菌属(*Streptomyces*)、诺卡氏菌属(*Nocardia*)、小单孢菌属(*Micromonospora*)、小双孢菌属(*Microbispora*)、放线菌属(*Actinomyces*)和链孢子囊菌属(*Streptosporangium*)等^[30-31]。不同植物根际放线菌优势菌属存在部分差异,多数学者认为植物根际优势菌属为链霉菌属^[25,32]。从水稻根际分离的137株放线菌发现,它们分别属于链霉菌属、假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)和苍白杆菌属(*Ochrobactrum*)等,优势菌属为链霉菌属,占比达96.9%^[33]。分析健康大豆根部放线菌后也得到类似结论,即从大豆根部分离的29株放线菌,其中19株为链霉菌属,小单孢菌属7株,链孢囊菌属1株,链霉菌属为优势菌属,占比达65.5%^[34]。但对于卷心菜根

部放线菌的研究发现,小双孢菌属(占比达67%)为卷心菜根部的绝对优势菌属^[35]。上述多种研究结果表明,植物根际土壤中放线菌优势菌属多为链霉菌属,只有少部分为小双孢菌属,且在不同植物根部优势菌属占比均分别超过50%。这可能是由于放线菌在数量上绝大部分为链霉菌属^[36],因此在多数植物根际土壤中,链霉菌属均为优势菌属。

2 水稻根系形态、活力指标

2.1 根系形态指标

水稻根系形态指标主要包括根数、根长、根干重、根体积、根直径、根冠比、根表面积等。根数主要包括白根数与总根数,研究表明水稻秧苗期白根数与总根数呈正相关关系,总根数较多的根系则白根数也相应更多。而秧苗期足够的白根数有利于促进地上部生长发育,缩短水稻返青期^[37]。多数研究认为,水稻根长、根干重、根体积随生育进程推进呈先增加后降低趋势,一般在抽穗期达最大值^[38-39]。对水稻不同生育期的根系直径研究发现,水稻分蘖期与抽穗期的根直径呈极显著正相关^[40]。根冠比指地下部干重与地上部干重的比值,比值大小反映二者间的协同关系。水稻根冠比从有效分蘖临界叶龄期开始,随生育进程推进,根冠比逐渐降低,且根冠比在不同生育时期存在基因型差异^[41]。在有效分蘖临界叶龄期和拔节期,氮高效基因型品种根冠比极显著大于氮低效基因型品种,在抽穗期和成熟期则表现出相反规律。上述水稻根系形态相关指标都直观反映水稻根系的生长状况,为研究水稻地下部的生长发育提供更具说服力的参考依据。

2.2 根系活力指标

根系氧化力、根系伤流组分、根系分泌物等均是评价根系活力的重要指标。根系氧化力指根系对根表面 α -萘胺的氧化力,氧化力大小常作为根系活力的诊断指标。一般根系氧化力越强,根系有氧呼吸越旺盛,吸收养分能力也越强。根系氧化力大小受根系氧化酶、根系分泌的氧化性物质和根际氧化性微生物等因素影响^[42]。根系氧化力强弱与生育进程推进及不同栽培措施密切相关。一般认为在水稻生育前期根系氧化力较高,在穗分化期达峰值,之后呈逐渐降低趋势^[43-44]。对水氮耦合条件下水稻根系活力研究发现,随水稻生育进程推进,根系氧化力呈先增加后降低趋势,在幼穗分化期达峰值^[45]。同时轻度水分胁迫可增

加根系氧化力,氮肥处理条件下根系氧化力并没有随施氮量增加呈增加趋势,而在中氮条件下达最大值。有学者得到与上述类似结论,在水稻生育前中期即分蘖中期和穗分化始期,根系氧化力随施氮量增加而增加;进入抽穗期和成熟期后,则随施氮量增加呈先增加后降低的趋势^[46]。

水稻根系伤流液指被掐断的水稻嫩茎断面流出的汁液,这种现象称为伤流,流出的液体即为伤流液。水稻根系伤流液是伤口的输导组织(木质部)的汁液,受根压作用使其在导管中向地上部移动而流出,流出的汁液还包括细胞液、组织液和韧皮部流出的有机物。伤流液的组分主要为水、无机盐、有机物、植物激素等^[47]。根系伤流液组分受生育期长短、土壤质地、温度、湿度、栽培措施等多种因素共同影响^[48-49]。而栽培措施是影响根系伤流液组分的重要因素。根系伤流液中氨基酸含量随种植密度增加而下降,随施氮量增加而上升;可溶性糖含量随施氮量和种植密度增加均呈下降趋势,而在低密度中等氮肥处理下可提高根系伤流液强度^[50]。对根系伤流液中氨基酸组分分析研究发现,根系伤流液中丙氨酸等15种氨基酸含量存在不同程度的下降,仅有甘氨酸、丝氨酸、胱氨酸、苏氨酸四种氨基酸含量明显上升^[51]。

根系分泌物指根系在生长过程中,通过不同的生长部位向周围环境中分泌多种有机物、高分子黏胶物质、根细胞脱落物及以气体、液体等形式释放到根系周围的其他物质。根系分泌物主要包括碳水化合物、氨基酸、有机酸、酶及其他化合物,水稻自身特性、环境因素、根际微生物等是影响根系分泌物的主要因素。根系分泌物的作用主要包括:(1)活化水稻根系周围难溶性矿物质,提高水稻根系对磷、钾等养分的吸收^[52];(2)对周围其他植物根系产生化感作用,以抑制其他植物生长^[53];(3)改变土壤理化特性,使其更有利于水稻根系生长^[54];(4)影响植物根系周围微生物种类、数量及分布等^[55]。水稻根系分泌物中含有高铁载体,可溶解螯合铁离子,且根系分泌物中有效铁离子浓度越低,高铁载体溶解螯合铁离子能力越强,越有利于水稻根系对铁离子吸收^[56]。

3 土壤微生物对水稻根系形态活力的影响

3.1 细菌对水稻根系形态活力的影响

土壤细菌能使水稻根系生长形态发生改变,且土壤细菌数量越多对根系形态促进作用越明

显^[57-58]。对水稻接种根际促生细菌后发现,与对照无菌培养基相比,无论是在单一的根际促生细菌接种,还是在多种根际促生细菌复合接种的情况下,根际促生细菌均可以不同程度地促进水稻根表面积、根体积和根直径的增加^[59]。研究表明,不同水稻品种根际细菌数量与根长、根条呈正相关关系,根际细菌数量越多,根条数和根长也相应越多和越长^[58]。但 Shuichi 等^[60]认为,土壤细菌不仅未促进根长增加,反而降低根长。对接种细菌与无菌条件下的水稻幼苗根系对比发现,在土壤细菌存在的情况下,初生根数量增加,根长减少,接种植株有较多的次生根和三级根。此外,接种苗的初生根和次生根上的根毛较长,密度较大。对水稻初生根解剖发现,皮层数量和宽度及皮层细胞长度和宽度都有所增加。因此,土壤细菌对水稻根系外部形态的影响可能是由于组织学和细胞学活动引起的,主要包括:表皮细胞平周分裂的激活、皮层细胞横向分裂的失活和皮层细胞伸长的激活等。

土壤细菌数量不仅影响水稻根系在土壤中的形态结构,同时还与水稻根系活力呈正相关关系。对移栽后的水培水稻分别添加两种细菌悬液处理后发现,与对照不添加任何菌液处理相比,在水稻分蘖盛期,两种菌液处理均显著提高水稻根系活力^[61]。在对水稻幼苗添加不同稀释倍数的细菌上清液后发现,随稀释倍数增加,水稻根系活力呈先增加后降低趋势,但均高于未添加细菌上清液的对照组,且在添加100倍稀释上清液时根系活力最高^[62]。这可能是由于土壤细菌的存在,加速土壤多种有机物分解,提高土壤养分有效性,加快水稻根系对土壤养分吸收,最终促进根系活力增加。

3.2 真菌对水稻根系形态活力的影响

真菌以寄生或腐生的营养方式,在水稻根系周围吸收根系分泌的有机物和分解土壤中的有机质,以维持其正常生命活动,同时对水稻根系形态产生影响^[63]。一般认为,真菌可以促进水稻根系形态生长^[64-65]。在水稻秧盘育秧时对水稻接种不同浓度的真菌后发现,接种不同浓度真菌的水稻根系,根数均显著高于未接种的对照组,在不同接种液浓度下呈现先增加后降低的趋势^[65]。将真菌分离物接种到水培水稻幼苗后发现,在接种真菌后第2天时,接种真菌分离物的一组水稻根系优先生长,而未接种真菌分离物的对照组则地上部优先生长;接种真菌后第3天,接种真菌的水

稻根系相较于对照,在根数和根长上具有更为明显的数量和长度优势。而对照组则具有更为明显的地上部生长优势;接种后第6天,试验组水稻根系分化出根毛,而对照组根系长度仍无明显变化,此时接种真菌试验组的根长、根数与株高均高于对照。真菌对根系的促进作用主要是由于在菌丝体中的一些可促进植物生长的吡啶类化合物^[66]。因此,目前研究表明真菌促进水稻根系形态生长可能是通过提高水稻植物激素含量。但由于真菌直接产生生长素还是由于真菌通过某种间接作用促进水稻产生的植物激素,从而引起水稻根系形态发生变化,还有待进一步研究。

真菌的生命活动对水稻根系活力具有重要影响^[67-68]。利用一株广谱内生真菌 B3(拟茎点霉属 *Phomopsis*)对水稻进行接种后认为,接种 B3 菌剂组的水稻根系活力在整个处理时间范围内都要高于不做任何处理的空白对照组,且下降速度也较对照组更慢;为进一步分析产生此结果的原因,对发酵液进行激素检测后发现,根系活力增加的原因可能是发酵液中产生的生长素和脱落酸引起的^[69]。吴金丹等^[70]试验结果也验证了上述结论,在对水稻接种印度梨形孢真菌后,水稻根系活力与对照组相比显著增加。认为可能是印度梨形孢真菌诱导生长产生、增强水稻根系对土壤养分吸收、加快水稻植株中氮磷等代谢,最终促进水稻根系活力增强。综上所述,真菌主要通过直接产植物激素或促进水稻植物激素产生来提高水稻根系活力指标,促进水稻根系活力增加的原因尚不清楚还有待进一步研究。

3.3 放线菌对水稻根系形态活力的影响

放线菌作为参与土壤氮、磷、钾等元素转化的主要驱动力之一,直接影响土壤的酸碱值、氧化还原电位和肥力高低,其丰度、活性和种类等也间接影响水稻根干重、根长和根体积等形态指标。接种不同浓度放线菌目的生防链霉菌 JD211(奈良链霉菌 *Streptomyces naraensis*)对水稻生长带来的效应结果表明,与未接种链霉菌 JD211 对照相比,接种一定浓度范围的链霉菌 JD211 可促进根冠比和根干重的增加,同时可明显提高水稻秧苗的综合素质^[71]。邵正英等^[72]试验结果也验证了上述观点。但也有观点认为,接种一定浓度范围放线菌目的链霉菌 702 菌剂可促进根长增加,但与未接种链霉菌 702 菌剂的对照组相比差异不显著,当接种链霉菌 702 菌剂浓度超过一定范围后,根长会受到抑制,且差异显著^[73]。

多数研究认为,放线菌能促进水稻根系活力增加,有利于水稻根系的生长^[74-75]。王世强等^[75]研究验证了上述观点,在接种不同浓度链霉菌 JD211 后发现,链霉菌 JD211 可促进水稻根系活力提高,随接种链霉菌 JD211 浓度增加,根系活力呈先增加后降低的趋势,但均高于未接种链霉菌 JD211 的对照组。同时还发现在接种链霉菌 JD211 后土壤中的细菌、霉菌数量有所降低,放线菌数量增加。魏赛金等^[73]不完全赞同上述观点,在接种不同浓度的链霉菌 702 提取液后,根系活力虽也呈先增加后降低趋势,但当接种浓度超过一定范围后,根系活力却低于未接种提取液的对照组,根系活力受到抑制。这可能是由于接种一定浓度的放线菌后,打破土壤微生物平衡,使得促进植物激素产生的某一类微生物数量增加,促进植物激素产生,导致水稻根系活力在接种低浓度放线菌时得到促进,高浓度时受到抑制^[76]。

4 研究展望

伴随生活质量的提高,对食品安全愈加重视。如何在减少环境污染情况下实现水稻绿色可持续生产,微生物在水稻生产方面研究便显得尤为重要。微生物对水稻在矿物养分吸收、自然灾害的抵御及毒害污染物的降解等方面发挥着重要作用。关于土壤微生物与水稻二者间关系的研究,目前主要集中于土壤微生物的纯培养、土壤微生物对水稻植株表观形态的影响、对水稻产量和品质的提高等几个方面。而对于微生物与水稻根系方面的研究鲜有报道,今后需加强以下几个方面

4.1 加强对水稻根内促生菌的研究

根内促生菌是水稻各组织中与根系联系最为密切的一类内生菌,其内生菌数量多少及种类等都影响水稻根系形态活力。同时,根内促生菌在生产植物激素、固氮、溶磷及增加水稻根重、根长等方面均发挥重要作用;较施用化学肥料,根内促生菌还具有减少农业肥料投入、降低环境污染和实现农业可持续发展的应用前景。目前对根内促生菌研究主要集中于少数几种内生菌对水稻根系表观形态方面的研究,缺乏根内促生菌对水稻逆境胁迫抵御及对根系作用机理等方面全面、深入的研究,因此下一步有必要对其进行研究。

4.2 根际土壤微生物对水稻根系影响的研究

根际微生物是土壤中最活跃的微生物群体,调控土壤与水稻间的物质循环和信息传递,而根

系分泌物是其生长的重要营养物质来源。较非根际土壤微生物,根际土壤微生物具有更为明显的硝化与反硝化作用及酶活性,与水稻根系距离更近,对水稻根系生长发育影响也更为直接,其种类和数量多少均是影响水稻根系形态活力的重要因素。目前研究主要集中于水稻根系分泌物对根际土壤微生物的影响,根际土壤微生物对水稻根系的影响,对地上部产生何种效应的研究仍然较少。因此,加强根际土壤微生物对水稻根系形态活力影响的研究,将有助于实现水稻绿色高产。

4.3 养分改变对土壤-微生物-水稻根系三者影响的研究

土壤养分是水稻生命活动的必需营养物质,养分多少影响水稻生长发育、产量及品质。土壤养分发生变化时,首先会引起土壤理化性质改变,土壤中细菌、真菌、放线菌数量和种类也会变化,随后土壤微生物可能会产生两方面效应:一方面会产生一些分泌物,来改变土壤通透性、酸碱值、氧化还原电位等,以利于水稻根系对土壤养分的吸收。另一方面可能将感受到的外界信息通过生物电信号、植物激素等方式传递到水稻根系,引起根系中细胞膜通透性发生变化,使土壤养分更易进入细胞,进而增加根系对养分吸收。目前对土壤-微生物-水稻根系三者研究主要集中于养分改变对某个单一因素的影响,而缺乏养分改变对三者间交互影响的研究,未来需加强这方面的研究。

参考文献:

- [1] 金裕华. 武夷山不同海拔土壤微生物多样性的变化特征[D]. 南京:南京林业大学, 2012.
- [2] 倪国荣. 不同土壤肥力及施肥制度下的双季稻田土壤微生物特征[D]. 南昌:江西农业大学, 2013.
- [3] 韩春爽, 武俊男, 秦治家, 等. 吉林西部不同种植年限水稻土酸缓冲性能研究[J]. 东北农业科学, 2016, 41(2): 56-61.
- [4] 刘晓亮, 侯立刚, 齐春艳, 等. 吉林西部稻区分期收获对稻米品质的影响[J]. 东北农业科学, 2019, 44(3): 5-8.
- [5] 杨建昌. 水稻根系形态生理与产量、品质形成及养分吸收利用的关系[J]. 中国农业科学, 2011, 44(1): 36-46.
- [6] 张三元, 李 彻, 张俊国, 等. 吉林省水稻超高产育种研究Ⅲ. 不同穗型品种的光能生理与根系差异[J]. 吉林农业科学, 2001, 22(6): 3-10.
- [7] 朱丽霞, 章家恩, 刘文高. 根系分泌物与根际微生物相互作用研究综述[J]. 生态环境, 2003(1): 102-105.
- [8] Guzev V S, Zviagintsev D G. The biometric analysis of bacteria in soil[J]. Mikrobiologiya, 2003, 72(2): 221-227.
- [9] 崔月贞, 吴玉红, 郝兴顺, 等. 不同有机氮替代部分无机氮对水稻产量及土壤微生物的影响[J]. 西北农业学报, 2019, 28(10): 1689-1697.
- [10] 潘丽媛, 肖 炜, 董 艳, 等. 超高产生态区水稻根际微生物物种及功能多样性研究[J]. 农业资源与环境学报, 2016, 33(6): 583-590.
- [11] 段红平, 张乃明, 李进学, 等. 超高产水稻根际微生物类群数量初探[J]. 中国农学通报, 2007(2): 285-289.
- [12] 赵之伟. 水稻根际细菌群落的生物多样性研究[J]. 云南大学学报(自然科学版), 1995(3): 269-274.
- [13] 谭 渊. 不同沼肥处理水稻根际可培养微生物群落多样性研究[D]. 雅安:四川农业大学, 2016.
- [14] Chin K J, Hahn D, Hengstmann U, et al. Characterization and identification of numerically abundant culturable bacteria from the anoxic bulk soil of rice paddy microcosms[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1999, 65(11): 5042-5049.
- [15] 罗 菲, 汪 涯, 曾庆桂, 等. 东乡野生稻根际可培养细菌多样性及其植物促生活性分析[J]. 生物多样性, 2011, 19(4): 476-484.
- [16] 王梦姣. 陕南水稻根际细菌多样性变化趋势[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(3): 552-558.
- [17] 张 伟, 许俊杰, 张天宇. 土壤真菌研究进展[J]. 菌物研究, 2005(2): 56-62.
- [18] 贺 冰, 林加财, 钱 江. 山西省太谷县农田土壤真菌种类研究(I)[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2009, 29(5): 430-432.
- [19] Grishkan I, Nevo E, Wasser S P, et al. Spatiotemporal distribution of soil microfungi in evolution canyon, lower Nahal Oren, Mount Carmel, Israel[J]. Israel Journal of Plant Sciences, 2000, 48(4): 297-308.
- [20] 李新悦, 王昌全, 李 冰, 等. 控释掺混氮肥对稻麦土壤微生物及酶活性的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2019(1): 35-43.
- [21] 吕 新, 陈丽华, 刘兰英, 等. 抗真菌转基因水稻根际土壤真菌群落结构的动态变化[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(10): 1340-1346.
- [22] Wang Y, Xu J, Shen J H, et al. Tillage, residue burning and crop rotation alter soil fungal community and water-stable aggregation in arable fields[J]. Soil and Tillage Research, 2010, 107(2): 71-79.
- [23] Moubasher A H, Moustafa A F. A survey of egyptian soil fungi with special reference to aspergillus, penicillium and penicillium-related genera[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1970, 54(1): 35-44.
- [24] Das A C. Ecology of soil fungi of rice fields 1. Succession of fungi on rice roots 2. Association of soil fungi with organic matter[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1963, 46(3): 431-443.
- [25] Tian X L, Cao L X, Tan H M, et al. Study on the communities of endophytic fungi and endophytic actinomycetes from rice and their antipathogenic activities in vitro[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2004, 20(3): 303-309.
- [26] Vinha F N M D, Gravina-Oliveira M P, Franco M N, et al. Cellulase production by streptomyces viridobrunneus SCPE-09 using lignocellulosic biomass as inducer substrate[J]. Applied biochemistry and biotechnology, 2010, 164(3): 256-267.

- [27] 李黎坤,李淑玲,袁清华,等.紫色土壤微生物种群和数量与烟草青枯病发生的关系研究[J].广东农业科学,2013,40(7):72-77.
- [28] 姚如男,陶卫,李成业,等.玉米秸秆全量还田条件下氮肥运筹对晚稻产量和土壤化学及微生物特性的影响[J].中国稻米,2019,25(1):53-57.
- [29] 扶瑀琪,彭世文,肖嫩群.稻草覆盖免耕对水稻土壤微生物数量的影响[J].现代农业科技,2016(15):209-210.
- [30] Kizuka M, Enokita R, Takahashi K, et al. Studies on actinomycetes isolated from plant leaves[J]. Actinomycetologica, 1998, 12(2): 89-91.
- [31] 黄 娇,闫兵法,黄 英.青藏高原阿里、那曲和海西地区土壤可培养放线菌的多样性[J].微生物学报,2017,57(9):1342-1351.
- [32] 张志斌,邓映明,熊瑶瑶,等.东乡野生稻内生放线菌分离及菌株 S123 次级代谢产物分析[J].微生物学通报,2015,42(9):1662-1670.
- [33] 吴 吞,程家森,付艳苹,等.水稻根际土放线菌多样性分析及生防潜能初步研究[A].中国植物病理学会 2018 年学术年会论文集[C].北京:中国植物病理学会,2018:474.
- [34] 刘重喜.大豆根部内生放线菌的筛选、鉴定及其活性代谢产物研究[D].哈尔滨:东北农业大学,2013.
- [35] Lee S O, Choi G J, Choi Y H, et al. Isolation and characterization of endophytic actinomycetes from Chinese cabbage roots as antagonists to plasmodiophora brassicae[J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2008, 18(11): 1741-1746.
- [36] 刘 闯,赵 莹,习慧君,等.河南省不同类型土壤可培养放线菌多样性及拮抗活性菌株筛选[J].应用与环境生物学报,2019,25(2):365-377.
- [37] 徐 辰,鲁 坤.水稻秧苗白根数与根数相关性研究[J].农业与技术,1997(2):7-8.
- [38] 黄燕湘,罗丽华,何 静.不同类型水稻根系形态特性实验方法的比较与分析[J].实验技术与管理,2006(7):24-26.
- [39] 董桂春,王余龙,吴 华,等.水稻根系生长动态的研究[J].扬州大学学报,2002(4):51-55.
- [40] 石庆华,黄英金,李木英,等.水稻根系性状与地上部的相关及根系性状的遗传研究[J].中国农业科学,1997,30(4):62-68.
- [41] 魏海燕,张洪程,张胜飞,等.不同氮利用效率水稻基因型的根系形态与生理指标的研究[J].作物学报,2008(3):429-436.
- [42] 傅友强,吴道铭,申守营,等.一种定量测定水稻根系氧化力的新方法[J].土壤,2013,45(6):1133-1136.
- [43] 杨照昌.水稻根系氧化力变化规律初探[J].贵州农业科学,1984(6):7-10.
- [44] 蔡昆争,骆世明,段舜山.水稻群体根系特征与地上部生长发育和产量的关系[J].华南农业大学学报,2005(2):1-4.
- [45] 徐国伟,孙会忠,陆大克,等.不同水氮条件下水稻根系超微结构及根系活力差异[J].植物营养与肥料学报,2017,23(3):811-820.
- [46] 付 景,王越涛,尹海庆,等.施氮量对沿黄粳稻根系形态、生理特性及产量的影响[J].河南农业科学,2017,46(7):18-25.
- [47] 王明轩,范利花,段良飞,等.香石竹植物伤流液及其中有机成分的提取研究[J].云南师范大学学报(自然科学版),2011,31(3):68-70.
- [48] 潘晓华,王永锐.水稻根系生长生理的研究进展[J].植物学通报,1996,13(2):13-20.
- [49] 时向东,刘艳芳,文志强,等.植物根系伤流研究进展[J].安徽农业科学,2006(10):2043-2045.
- [50] 李奕松,黄丕生,黄仲青,等.两系籼型杂交水稻根系生理特性的研究[J].安徽农业大学学报,2001(1):6-10.
- [51] 马跃芳.杂交水稻抽穗后伤流液中游离氨基酸含量的变化(简报)[J].植物生理学通讯,1989(6):41-43.
- [52] 薛英龙,李春越,王苾蓉,等.丛枝菌根真菌促进植物摄取土壤磷的作用机制[J].水土保持学报,2019,33(6):10-20.
- [53] 张 奇,张清旭,庞晓敏,等.稗草根分泌物对水稻种子萌发和苗期生长的影响[J].亚热带农业研究,2020,16(1):8-15.
- [54] 李浩成,左应梅,杨绍兵,等.三七根系分泌物在连作障碍中的生态效应及缓解方法[J].中国农业科技导报,2020,22(8):159-167.
- [55] 吴林坤,林向民,林文雄.根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望[J].植物生态学报,2014,38(3):298-310.
- [56] Takagi S. Naturally occurring iron-chelating compounds in oat- and rice-root washings[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1976, 22(4): 423-433.
- [57] Shuichi A, Hirofumi T, Michihiko Y. Effects of soil microorganisms on the growth and on the nitrogen and phosphorus absorption by rice seedlings[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1978, 24(2): 207-219.
- [58] 徐莹莹,王俊河,王宇先,等.旱稻不同品种根系生长及根际微生物数量变化[J].黑龙江农业科学,2018(2):8-10.
- [59] 王恒煦,刘泽平,徐伟慧,等.几种菌株对水稻的促生能力测定[J].江苏农业科学,2019,47(11):94-99.
- [60] Shuichi A, Hirofumi T, Michihiko Y. Effect of soil microorganisms on the growth of roots in rice seedlings[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1979, 25(4): 553-561.
- [61] 黎 鹏,黎 娟,屠乃美,等.外源耐镉菌对水稻镉吸收和积累及内生细菌群落结构的影响[J].湖南农业大学学报(自然科学版),2019,45(2):124-130.
- [62] 张荣胜,戴秀华,刘永锋,等.解淀粉芽孢杆菌 Lx-11 的促水稻生长作用及促生长物质分析[J].核农学报,2018,32(6):1230-1238.
- [63] 郭良栋,田春杰.菌根真菌的碳氮循环功能研究进展[J].微生物学通报,2013,40(1):158-171.
- [64] 舒 珊,高中南,袁 听,等.印度梨形孢最适培养基的筛选及其对水稻的促生作用研究[J].福建农业学报,2019,34(2):155-161.
- [65] 吴秀红,戚厚芸,孙 婷,等.内生菌根菌剂对水稻秧苗生长及生理特性的影响[J].江苏农业科学,2018,46(21):65-68.
- [66] Redman R S, Kim Y O, Woodward C J D A, et al. Increased fitness of rice plants to abiotic stress via habitat adapted symbiosis: a strategy for mitigating impacts of climate change[J]. Plos one, 2011, 6(7): 1-10.

- [67] 刘双洋. 丛枝菌根真菌对水稻镉胁迫响应及其转运过程的影响研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2015.
- [68] 杨超. 深色有隔内生真菌对水稻铅耐受性及转运的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [69] 袁志林. 一株广谱内生真菌 B3 对水稻生长及生理影响研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2005.
- [70] 吴金丹, 陈乾, 刘晓曦, 等. 印度梨形孢对水稻的促生作用及其机理的初探[J]. 中国水稻科学, 2015, 29(2): 200-207.
- [71] 杨陶陶, 倪国荣, 邵正英, 等. 生防链霉菌 JD211 对水稻秧苗形态和生理特征的影响[J]. 南方农业学报, 2015, 46(10): 1805-1811.
- [72] 邵正英, 聂丽, 李张, 等. 链霉菌 JD211 对水稻根系形态特征和抗性酶活的影响[J]. 西南农业学报, 2017, 30(4): 739-743.
- [73] 魏赛金, 王世强, 李昆太, 等. 链霉菌 702 对水稻种子萌发、幼苗生长及土壤微生物的影响[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(5): 853-861.
- [74] 李张, 徐志荣, 汪青松, 等. 链霉菌 JD211 所产活性物质对水稻种子萌发及叶片防御反应的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(7): 95-98.
- [75] 王世强, 杨陶陶, 李庆蒙, 等. 链霉菌 JD211 对水稻幼苗生长及土壤可培养功能微生物的影响[J]. 广东农业科学, 2014, 41(11): 10-13.
- [76] Ortíz-Castro R, Contreras-Cornejo H A, Macías-Rodríguez L, et al. The role of microbial signals in plant growth and development[J]. Plant Signaling and Behavior, 2009, 4(8): 701-712.

(责任编辑: 王昱)

(上接第 71 页)的效果不显著, T_3 增加有机肥对两层土壤的影响效果最佳。

(4) 土层置换处理后, 伴随着土层深度的不断变化, 石灰性黑钙土速效钾含量会逐渐降低。实际上, 在处理后的由于施肥方式的不同, 导致土壤养分含量也会呈现出多种变化趋势。虽然土壤速效钾含量的改变并不由土层置换技术来决定, 但是, 增施有机肥源却可达到这一目的。在试验过程中, 处理效果最可观的是 T_3 处理。利用土壤置换技术结合有机肥供给可以显著改善土壤环境, 增加土壤肥力, 进而为作物营造良好的土壤环境, 适于推广应用。

参考文献:

- [1] 卢佳, 邹洪涛, 刘峰, 等. 土层置换对土壤物理性质及养分有效性的影响[J]. 土壤通报, 2015, 46(5): 198-202.
- [2] 周利军, 叶会财, 李大明, 等. 配施有机肥对潜育化水稻土的培肥效果[J]. 中国土壤与肥料, 2016(1): 89-93.
- [3] 孟庆英, 张春峰, 朱宝国, 等. 土层置换对土壤酶及土壤养分含量的影响[J]. 中国农学通报, 2014, 30(3): 157-161.
- [4] 杨封科, 何宝林, 张国平, 等. 土壤培肥与覆膜垄作对土壤养分、玉米产量和水分利用效率的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(3): 186-198.
- [5] 陈子明. 土壤培肥对土层结构养分性状的影响[J]. 土壤通报, 1988(3): 17-19.
- [6] 赵晓会, 刘海轮, 孙颖, 等. 培肥对烟田土壤养分含量及烤烟生长发育的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2011(6): 123-129.
- [7] 宣毓龙. 改性高分子化合物对土壤养分和小麦产量的影响[D]. 石河子: 石河子大学, 2016.
- [8] Sheng Y, Zhu L. Biochar alters microbial community and carbon sequestration potential across different soil p H[J]. Science of the Total Environment, 2018, 622(may1): 1391-1399.
- [9] Juan Zhao, Xingchang Wang. Effects of substrates on soil microbial carbon, nitrogen and phosphorus based on soil replacement method[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2017, 41(2): 73-80.
- [10] 张丽霞, 王俊文, 王立春, 等. 有机物料腐熟剂在东北农作物秸秆还田上的应用[J]. 东北农业科学, 2018, 43(6): 5-8.
- [11] Hanackova E, Slamka P. Effect of Soil Cultivation Technology and Fertilization on Spring Barley (*Hordeum Vulgare* L.) Production Process[J]. Research Journal of Agricultural Science, 2012(1): 63-96.
- [12] Ward E J, Domec J C, Lavinier M A, et al. Fertilization intensifies drought stress: Water use and stomatal conductance of *Pinus taeda* in a midrotation fertilization and throughfall reduction experiment[J]. Forest Ecology and Management, 2015, 355: 72-82.

(责任编辑: 王昱)