

旱作水稻西瓜间丛枝菌根菌丝桥诱导水稻磷
转运蛋白的表达及对磷吸收的影响*赵第锟^{1,2} 张瑞萍¹ 任丽轩^{1†} 徐国华¹

(1 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095)

(2 安徽省农业科学院烟草研究所, 合肥 230031)

摘要 采用中间隔网的土培根箱试验,对旱作水稻或/和西瓜接种丛枝菌根真菌(简称 AM 真菌)幼套球囊霉(*Glomus etunicatum* Becker & Gerdemann),研究了旱作水稻/西瓜间形成菌丝桥并诱导水稻磷酸盐转运蛋白 OsPT11 的表达和对磷吸收的影响。结果表明:(1)根箱两侧均未接种 AM 真菌时,旱作水稻和西瓜根系均不形成菌根,水稻根系的磷酸盐转运蛋白 OsPT11 也不表达。(2)西瓜侧接种 AM 真菌时,西瓜与水稻间形成的菌丝桥引起水稻菌根的形成,并诱导水稻根系磷酸盐转运蛋白 OsPT11 表达。(3)菌丝桥侵染和直接接种侵染对旱作水稻和西瓜形成丛枝菌根能达到相同的效果,旱作水稻和西瓜的菌根侵染率分别为 80% 以上和 70% 以上。(4)在旱作水稻/西瓜间作系统中,当接种 AM 真菌时,水稻和西瓜根际有效磷含量显著高于对照处理,水稻地上部全磷含量降低,而西瓜地上部全磷含量升高。

关键词 旱作水稻;西瓜;菌丝桥;OsPT11;有效磷

中图分类号 Q945.12 **文献标识码** A

菌根是土壤中的有益真菌与植物根系形成的互惠共生体,其中丛枝菌根是分布最广泛、最普遍的菌根,陆地上 80% 以上的植物均能形成丛枝菌根^[1]。丛枝菌根真菌(AM 真菌)对植物土传病害有一定的抑制作用,能提高植物对土传病害的抗病能力^[2-3]。AM 真菌与共生的植物之间没有严格的专一性,在自然界可以通过根外菌丝与不同的植物或同种植物的不同植株形成共生,这些在两种或两种以上植物根系之间起连接作用的菌丝叫菌丝桥,也叫菌丝网^[4]。菌丝桥在植株间养分传递和生态系统养分循环中有重要的作用^[4-5],可以在同种和不同种植物之间传递磷素^[6-8]。

植物对磷的吸收是一个由磷酸盐转运蛋白介导的跨质膜转运过程。大部分植物的磷吸收系统同时具有低亲和力和高亲和力的磷吸收系统,一般认为负责磷吸收的主要是高亲和力磷酸盐转运蛋白^[9-10]。迄今为止,在水稻中已经鉴定的高亲和力磷酸盐转运蛋白有 13 个(OsPT1 ~ OsPT13)^[11],其

中的 OsPT11 只在形成菌根的水稻根系中表达,而在没有菌根形成的根系中不表达^[12],因此,OsPT11 是受菌根特异诱导表达的磷酸盐转运蛋白。

西瓜枯萎病是西瓜连作最致命的障碍因子^[13]。我们前期的研究表明,西瓜和旱作水稻间作显著抑制西瓜枯萎病的发生,而且水稻的根系分泌物能抑制西瓜枯萎病原菌——尖孢镰刀菌的孢子萌发和孢子生殖^[14]。本研究采用土培条件,研究了旱作水稻和西瓜通过菌丝桥形成菌根的情况,以证实我们的推想:(1)水稻和西瓜间可以形成菌丝桥,而且通过菌丝桥侵染水稻根系形成菌根同样能引起 OsPT11 的表达;(2)由于菌丝桥的形成,改变了旱作水稻和西瓜吸收磷素的途径并促进磷素在西瓜和旱作水稻之间的传递,为进一步探讨 AM 真菌促进旱作水稻和西瓜根系之间的物质传递,进而为丛枝菌根提高西瓜/旱作水稻间作系统克服西瓜连作枯萎病的效果提供依据。

* 国家自然科学基金项目(30871599)和国家高技术研究发展计划(863)项目(2006AA102134)共同资助

† 通讯作者, E-mail: lxren@njau.edu.cn

作者简介:赵第锟(1975—),男,山东定陶人,硕士研究生,主要从事丛枝菌根抗病生理机制研究。E-mail: 2008103142@njau.edu.cn

收稿日期:2010-11-19;收到修改稿日期:2011-01-23

1 材料与方 法

1.1 供试菌株和供试植物

供试的丛枝菌根真菌:幼套球囊霉(*Glomus etunicatum* Becker & Gerdemann),由日本千叶大学园艺学部 Sakamoto 教授提供^[2],AM 真菌接种物是经盆栽玉米和三叶草扩繁后,含培养基质、孢子、菌丝和侵染根段的混合物。水稻品种:4007(*Oryza sativa* ssp. 4007)。西瓜品种:早佳 84-24(*Citrullus lanatus* (Thunb) Matsum & Nakai. Zaojia 84-24)。

1.2 培养基质和施用肥料

培养基质为黄沙和砂壤土混和物(黄沙:砂壤土 = 2:1(w:w))。基本性质为:有机质 8.30 g kg⁻¹; 碱解氮 11.4 mg kg⁻¹; 有效磷 2.46 mg kg⁻¹; 速效钾 38.5 mg kg⁻¹; pH(水:土 = 2.5:1) 7.12。过 2 mm 孔径筛的砂壤土和黄沙分别灭菌,1.2 标准大气压灭菌 1 h,间歇灭菌 2 次,风干。施肥量为:N(尿素) 200 mg kg⁻¹, Fe(EDTA-Fe) 5 mg kg⁻¹, Zn (ZnSO₄ · 7H₂O) 5 mg kg⁻¹。基质与肥料混匀。

1.3 试验设计和植物培养

试验于 2009 年 4 月至 2009 年 6 月在南京农业大学玻璃温室内进行。采用二室根箱(18 cm × 11 cm × 12 cm)培养装置,长边中间用 30 μm 尼龙网隔开,形成两个相同大小的小室,尼龙网阻隔根系,而水分、养分和 AM 真菌菌丝可以自由穿过。水稻和西瓜分别种于尼龙网两侧。试验设 4 个处理:(1)水稻侧和西瓜侧均不接种 AM 真菌(R-M/W-M);(2)水稻侧接种 AM 真菌而西瓜侧不接种(R+M/W-M);(3)水稻侧不接种 AM 真菌而西瓜侧接种(R-M/W+M);(4)水稻侧和西瓜侧均接种 AM 真菌(R+M/W+M),重复 6 次。每个根箱装入基质 3 kg,并平均分配至尼龙网的两侧。AM 真菌接种 150 g 于土壤表面下 3.5 cm 处,不接种的处理加入等量的灭菌菌种和 15 ml 菌种滤液,以维持其他微生物区系一致^[15]。

精选优质水稻种子,用 10% H₂O₂ 溶液消毒 30 min,洗净,用水浸泡过夜,充分吸胀,置于湿润而无明水的滤纸上,在 28℃ 培养室催芽。将露白的水稻种子播种于根箱,每箱 2 穴,每穴 4 粒。水稻苗生长至两叶一心时间苗,每穴 2 株。然后在根箱的另一侧播种西瓜。与水稻同样的方法催芽,将露白的

种子播种,每根箱 2 穴,每穴 2 粒,当西瓜苗长出 2 片真叶时间苗,每穴留 1 株。根箱两侧同时浇等量的水,减少磷在根箱左右侧间的渗透,称重法维持基质含水量在最大持水量的 50% ~ 70%。培养 4 周和 6 周时,用霍格兰营养液追肥^[16],磷用量为正常用量的 1/3,每根箱等量追加,按水分管理方法保持基质含水量,每次每根箱一侧追加 500 ml。培养 8 周收获,以备分析测定。

1.4 分析方法

1.4.1 菌根侵染率、菌根侵染强度和丛枝丰度

将根系清洗干净后,剪成约 1 cm 长的根段,混匀,随机挑取 1 g 鲜根,加入 1.8 mol L⁻¹ KOH 浸泡,80℃ 水浴 30 ~ 40 min,蒸馏水清洗之后,再用 2% HCl 中和 10 min,用曲利苯蓝染色,常温过夜,乳酸甘油脱色,清洗干净之后,随机挑取 30 条根段制片并镜检^[17-18]。根据 Trouvelot 等^[18]的方法,用“MYCO-CALC”软件,计算菌根侵染率(F%)、整个根系的菌根侵染强度(M%)、侵染根段的菌根侵染强度(m%)、侵染根段的丛枝丰度(a%)和整个根系的丛枝丰度(A%)。

1.4.2 旱作水稻和西瓜地上部磷含量和根际有效磷含量

地上部经 105℃ 杀青 30 min 后,70℃ 烘干 48 h,磨细过筛。称取植物样品,用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮,钼锑抗比色法测定全磷^[19]。用抖土法取根际土^[16],风干过筛,混匀取样,用 Olsen 法测定有效磷含量^[19]。

1.4.3 RNA 提取和 PCR 扩增

取冻存水稻根样品 0.1 ~ 0.2 g,液氮匀浆后加入 Trizol 试剂 1 ml,加入 0.2 ml 氯仿,离心后吸取上清液,加入 0.5 ml 异丙醇,离心沉淀,弃上清液,再用 70% 乙醇洗沉淀,用 DNaseI 酶解可能残余的基因组 DNA。RNA 溶于 DEPC 水,用凝胶电泳法和分光光度计法检测其浓度和纯度。根据已发表的水稻磷酸盐转运蛋白基因 *OsPT11* 的 mRNA 序列(AF536971)用 Primer5.0 软件设计引物,同时设计 *Actin* 基因引物,以作为内参之用,见表 1。引物由上海博亚生物技术有限公司合成;10 × PCR buffer (含 Mg²⁺)、Taq DNA polymerase (鼎国);dNTP mixture、DNA Maker DL 2000 (TaKaRa)。不同处理的水稻根系的总 RNA 独立样品以 Oligo(dT)为引物,在 AMV RTase 催化下进行反转录合成,以获得的反转录 cDNA 为模板,按照合成引物单的条件对 *OsPT11* 基因进行 PCR 扩增。

表 1 PCR 扩增引物及程序

Table 1 Primers and program used for PCR amplification

基因 Gene	引物方向 Primer direction	引物序列 Primer sequence (5' - 3')	PCR 程序 PCR program	产物长度 Product length
Actin	正向引物 Forward primer	GGAAGTGGTATGGTCAAGGC	95℃ 5 min, (94℃ 1 min; 55℃ 30 s; 72℃ 30 s) 30 cycles, 72℃ 5 min	794 bp
	反向引物 Reverse primer	AGTCTCATGGATAACCGCAG		
OsPT11	正向引物 Forward primer	CGACGGACAGTAAGCCAGGC	95℃ 5 min, (94℃ 1 min; 56℃ 1 min; 72℃ 1 min) 30 cycles, 72℃ 5 min	1 430 bp
	反向引物 Reverse primer	GTCCTGCTCACATCCGAAG		

1.5 数据统计

试验数据用统计分析软件 SPSS11.5 软件进行 ANOVA 分析,并用最小显著差数法 (LSD 0.05) 对处理间的差异进行比较。

2 结果与分析

2.1 接种 AM 真菌对旱作水稻和西瓜生物量的影响

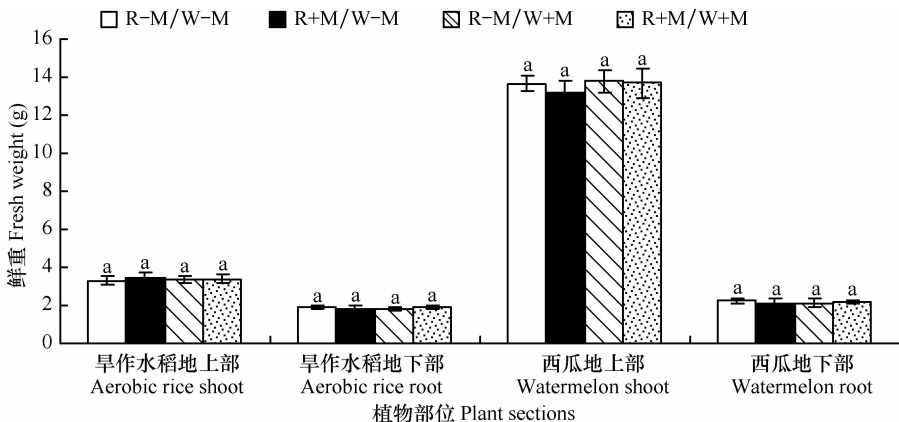
从图 1 可以看出,不同处理条件下旱作水稻和西瓜的生物量,接种 AM 真菌对西瓜和旱作水稻的生长均没有显著影响,而且,菌根真菌无论是接在旱作水稻侧、西瓜侧还是两侧同时接种,对于西瓜和旱作水稻的生物量均没有显著影响。

2.2 接种 AM 真菌对旱作水稻和西瓜菌根形成的影响

旱作水稻和西瓜均不接种 AM 真菌时,旱作水稻根和西瓜根未形成菌根。接种 AM 真菌对旱作水稻

菌根形成的影响见图 2A。可以看出,在接种处理中,无论 AM 真菌接种于旱作水稻侧、西瓜侧还是两侧同时接种,旱作水稻根的菌根侵染率均大于 80%,侵染强度均大于 30%,而且与直接接种相比,当旱作水稻菌根只通过菌丝桥形成时,菌根的侵染率和侵染强度有所降低。侵染前期,直接接种和菌丝桥传递对旱作水稻菌根的形成可能会有显著影响但是生长 8 周以后,通过菌丝桥侵染也能达到与直接接种处理相同的侵染效果。

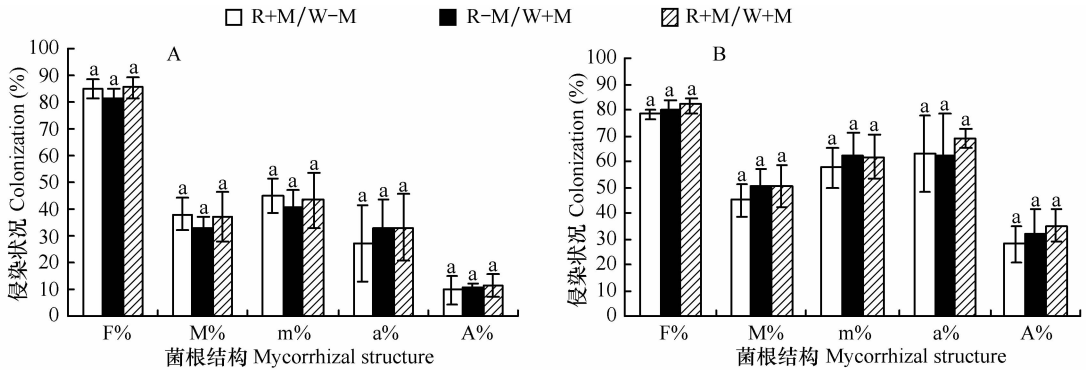
接种 AM 真菌对西瓜菌根形成的影响见图 2B,在接种 AM 真菌的处理中,无论直接接种还是通过菌丝桥的传递,西瓜根的菌根侵染率均大于 70%,侵染强度均大于 40%。从侵染状况来看,是两边同时接种时的侵染效果最好,而且与只通过菌丝桥侵染相比,直接接种处理的侵染强度和丛枝丰度有升高的趋势,但是差异未达到显著水平。因此,西瓜生长 8 周以后,不同的接种方式对于西瓜菌根的形成有相同的效果。



注: 相同字母表示处理间差异不显著 $p < 0.05$ (LSD) Note: The data affixed with the same letters in the same column are not significant in difference ($p < 0.05$) by LSD test

图 1 不同处理条件下旱作水稻和西瓜生物量

Fig. 1 Biomass of aerobic rice and watermelon in different treatments



注: (1)F%, 菌根侵染率Mycorrhiza colonization rate; M%, 整个根系的菌根侵染强度Intensity of mycorrhizal colonization in the root system; m%, 侵染根段的菌根侵染强度Intensity of the mycorrhizal colonization in the infected root fragments; a%, 侵染根段的丛枝丰度Arbuscule abundance of infected root fragments; A%, 整个根系的丛枝丰度Arbuscule abundance of the root system. (2)相同字母表示处理间差异不显著 $p < 0.05$ (LSD) The data affixed with the same letters in the same column are not significant in difference ($p < 0.05$) by LSD test

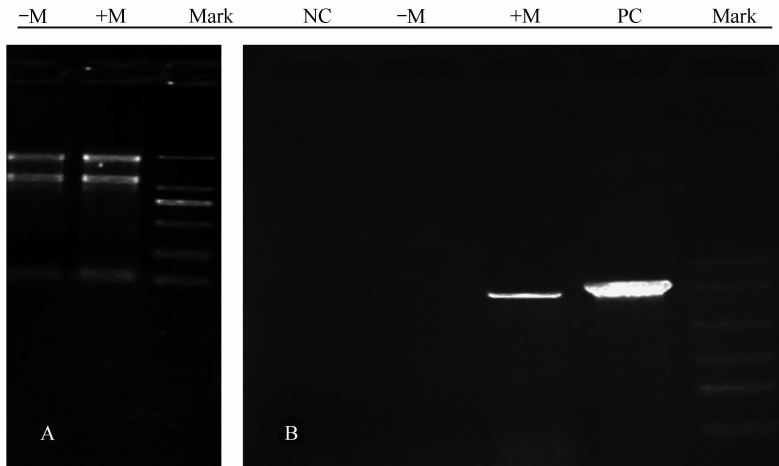
图2 AM真菌接种于旱作水稻(A)和西瓜(B)菌根形成状况

Fig. 2 Mycorrhizal colonization on aerobic rice (A) and watermelon (B) when AM fungus was inoculated to either or both of them

2.3 菌丝桥侵染水稻根系诱导磷转运蛋白 OsPT11 的表达

图3A是水稻根系RNA的电泳结果,图3B是菌根特异诱导的磷酸盐转运蛋白基因 *OsPT11* 扩增的条带。从图中可以看出,以水稻基因组DNA为模板用 *OsPT11* 扩增引物同时进行PCR扩增的阳性对照有 *OsPT11* 基因的条带。两侧均未接种AM真菌

的水稻根系中没有 *OsPT11* 基因条带产生。西瓜侧接种处理的水稻根系cDNA模板能够扩增出磷酸盐转运蛋白基因 *OsPT11* 的条带,证明此处理的水稻根系被AM真菌侵染,从而诱导了 *OsPT11* 蛋白的表达,同时也进一步证明西瓜侧接种的AM真菌,通过外生菌丝,透过根盒中间的30 μm 尼龙网侵染了水稻根系,在西瓜与旱作水稻间形成了菌丝桥。



注: +M, R-M/W+M处理的水稻根系; -M, R-M/W-M处理的水稻根系; NC, 水(阴性对照); PC, 水稻根系DNA(阳性对照) Note: +M, rice root in R-M/W+M treatment; -M, rice root in R-M/W-M treatment; NC, water (negative control); PC, DNA of rice root (positive control)

图3 水稻根系的RNA凝胶电泳(A)和菌根特异诱导基因 *OsPT11* 的表达(B)

Fig. 3 RNA gelatin electrophoresis of rice root RNA (A) and expression of the gene *OsPT11* specially induced by AM fungus (B)

2.4 接种AM真菌对旱作水稻和西瓜磷含量的影响

接种AM真菌对旱作水稻和西瓜地上部磷含量的影响见表2。与两侧均不接种的处理相比,无论接种于水稻侧、西瓜侧还是双侧接种,水稻地上部磷含量均显著降低。尽管单侧和双侧接种对水稻

地上部磷含量之间没有显著差异,但是与单侧接种相比,双侧接种时水稻地上部磷含量还是有降低的趋势。西瓜地上部的磷含量表现为,与不接种处理相比,双侧接种处理的磷含量显著升高,单侧接种的处理只是有升高的趋势。

表2 不同处理条件下旱作水稻和西瓜地上部磷含量

Table 2 P content in the shoots of aerobic rice and watermelon in different treatments

处理 Treatments	地上部磷含量 P content in the shoots (g kg ⁻¹)	
	旱作水稻	西瓜
	Aerobic rice	Watermelon
R - M/W - M	2.37 ± 0.40a	2.65 ± 0.17b
R + M/W - M	1.72 ± 0.34b	2.74 ± 0.09b
R - M/W + M	1.66 ± 0.21b	2.96 ± 0.23b
R + M /W + M	1.57 ± 0.11b	3.61 ± 0.19a

注:平均值 ± 标准差, n = 6。相同字母表示处理间差异不显著 $p < 0.05$ (LSD) Note: Means ± sd, n = 6. The data affixed with the same letters in the same column are not significant in difference ($p < 0.05$) by LSD test

表3 不同 AM 真菌接种处理旱作水稻和西瓜根际有效磷含量

Table 3 Available P content in the rhizospheres of aerobic rice and watermelon in different inoculation treatments

处理 Treatments	旱作水稻根际 Aerobic rice rhizosphere		西瓜根际 Watermelon rhizosphere	
	有效磷	菌根效应	有效磷	菌根效应
	Available P (mg kg ⁻¹)	Mycorrhizal effect (%)	Available P (mg kg ⁻¹)	Mycorrhizal effect (%)
R - M/W - M	7.97 ± 0.66b		7.86 ± 0.62b	
R + M/W - M	10.50 ± 0.62a	31.8	9.86 ± 0.56a	16.1
R - M/W + M	10.19 ± 0.66a	27.9	10.02 ± 0.36a	18.1
R + M /W + M	11.12 ± 0.35a	39.5	10.78 ± 0.26a	27.7

注:菌根效应 = (菌根植物根际速效磷含量 - 非菌根植物根际速效磷含量) / 非菌根植物根际速效磷含量 × 100。同一列中相同字母表示处理间差异不显著 $p < 0.05$ (LSD) Note: Mycorrhizal effect = (available P content in mycorrhizal plant rhizosphere - available P content in non-mycorrhizal plant rhizosphere) / available P content in non-mycorrhizal plant rhizosphere × 100. The data affixed with the same letters in the same column are not significant in difference ($p < 0.05$) by LSD test

3 讨论

丛枝菌根真菌可以与多株植物共生,并且菌丝的分支可以不断地定殖于新的根系上,从而将多株植物的根系连接起来,形成庞大的菌丝网^[20],菌丝网侵染不同的植物,将看上去相对独立的植物个体连接成一个完整的体系,并通过菌丝网络在植物个体之间传递营养元素,使养分资源在生态系统水平上趋于平衡^[20-21]。三叶草和黑麦草之间的磷素传递是双向的,但不同方向的传递数量存在差异,磷的净传递是由三叶草向黑麦草,说明菌丝桥传递养分具有明显的方向性^[22]。豌豆和大麦之间氮、磷的传递也是双向的,但它们之间相互传递的量却是相当的^[23]。植物之间磷的传递量与植物种类有关^[24]。菌根侵染率的大小反映了菌根真菌与宿主

2.5 接种 AM 真菌对旱作水稻和西瓜根际有效磷含量的影响

表3表明,与不接种 AM 真菌的处理相比,无论哪侧接种 AM 真菌均能显著提高水稻根际有效磷含量,且 AM 真菌接种于水稻侧时,水稻根际土壤的有效磷含量高于接种于西瓜侧,双侧接种时水稻根际有效磷含量最高。接种 AM 真菌对西瓜根际有效磷含量也有显著提高的作用,而且直接接种于西瓜侧时,升高的幅度更大,双侧接种时西瓜根际土中的有效磷含量达到最大。AM 真菌对水稻和西瓜根际有效磷含量的菌根效应均是按照菌丝侵染、直接接种、双侧接种的顺序依次提高。

植物亲和力的高低,也与植物间碳和养分传递的量密切相关^[20,25]。在供磷适宜的植株内,根只保留其吸收磷的一小部分,大部分磷则运往地上部^[26]。供体三叶草可以通过菌丝桥将磷向受体三叶草地上部转移^[27]。旱作水稻和西瓜地上部的磷含量也因菌根的形成而有所变化,水稻中的磷含量在接种 AM 真菌的处理中显著降低,而西瓜中的磷含量接种处理后有升高趋势,两侧均接种时达到显著水平。菌丝网将相邻的植物连接起来,进入菌丝的养分会运入需求强的库。菌丝桥相连的间作作物之间的养分传递受库源关系的调控,尤其是当间作的一方受胁迫时,如衰老或茎部折断后,根系所吸收的养分就会迅速通过菌丝桥传递至另一方^[20]。所以,当西瓜地上部需磷量大,而根系吸收的量又不足时,水稻和西瓜之间的磷素在双向传递的同时,两个方向传递的量就有所不同,传向西瓜的量大于

传向水稻的量,造成西瓜因接种 AM 真菌而磷含量升高,而水稻因菌根的形成而磷含量降低,说明在旱作水稻/西瓜间作系统中,在这个阶段西瓜对磷需求的库强于水稻。

菌根植物对土壤中磷的吸收有两种途径:一种是通过土壤中的 AM 真菌菌丝吸收;另一种是通过植物表面和根毛直接从土壤中吸收。但大部分磷素是通过菌丝吸收的^[28]。菌丝从土壤中吸收的磷进入真菌胞质,并在液泡中以多磷酸盐的形式快速积累,从根外菌丝转移至根内菌丝并水解,水解后的磷运输至丛枝并通过丛枝质膜上的磷酸盐转运蛋白转移至植物体内^[29]。在旱作水稻/西瓜间作系统中,当水稻菌根结构形成以后,菌根特异诱导的水稻磷酸盐转运蛋白 OsPT11 表达,进而会促进菌丝对土壤中磷素的吸收^[30]。菌丝不仅通过活化土壤中的难溶性磷而改变植物根际的有效磷含量,而且形成菌根以后,丛枝菌根及其根外菌丝可以向土壤中分泌更多磷酸酶,提高根际环境中酸性磷酸酶和中性磷酸酶含量,活化土壤的难溶性磷,从而提高根际环境中的有效磷含量^[31-32]。本研究结果表明,旱作水稻和西瓜间作,AM 真菌接种在水稻侧或西瓜侧,西瓜和水稻之间均可以形成菌丝桥,引起非接种侧植株形成菌根。直接接种或通过菌丝桥侵染形成的菌根,不仅其菌丝通过吸收菌丝际磷而减少对根际磷的吸收^[28],而且还活化了根际难溶性磷^[32],从而引起旱作水稻和西瓜根际有效磷的增加。尽管通过直接接种和通过菌丝侵染形成的菌根侵染率、菌根侵染强度和丛枝丰度无差异,但通过菌丝桥侵染时菌丝穿过尼龙网侵染水稻或西瓜,进而形成水稻或西瓜的菌根际需要一定时间,所以植物吸收菌丝际磷的量和活化根际土壤磷的量均会有所不同,就造成了旱作水稻和西瓜根际有效磷的浓度均有直接接种处理高于通过菌丝桥侵染处理的趋势。如果这个推断成立,那么在下一步试验提前采样时,直接接种 AM 真菌处理,旱作水稻和西瓜根际土壤有效磷含量就会显著高于其通过菌丝桥侵染的处理。

4 结 论

在旱作水稻西瓜间作系统中,菌根真菌接种水稻侧、西瓜侧或双侧同时接种,对二者菌根侵染没有影响,通过直接接种和通过菌丝桥侵染水稻和西瓜,均能很好地形成菌根。菌丝桥的形成诱导了水

稻根中磷酸盐转运蛋白 OsPT11 的表达,但水稻地上部的磷含量却没有提高,而是西瓜地上部的磷含量提高。菌根的形成,引起了水稻和西瓜根际土壤中有效磷含量的升高。

参 考 文 献

- [1] 刘润进,陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社,2007. Liu R J, Chen Y L. Mycorrhizology (In Chinese). Beijing: Science Press,2007
- [2] Ren L X,Lou Y S,Sakamoto K, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal colonization on microbial community in rhizosphere soil and *Fusarium* wilt disease in tomato. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*,2010,41: 1 399—1 410
- [3] Borowicz V A. Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relation? *Ecology*,2001,82: 3 057—3 068
- [4] 曾曙才,苏志尧,陈北光,等. VA 菌根真菌对植物养分吸收与传递的影响. *西南林学院学报*,2005,25(1): 72—75. Zeng S C,Su Z Y,Chen B G, et al. Effects of VA mycorrhiza (VAM) on nutrient acquisition and transmission of plants (In Chinese). *Journal of Southwest Forestry College*,2005,25(1): 72—75
- [5] Drew E A,Murray R S,Smith S E. Functional diversity of external hyphae of AM fungi: Ability to colonize new hosts is influenced by fungal species, distance and soil conditions. *Applied Soil Ecology*,2006,32: 350—365
- [6] 张俊伶,李晓林,杨志福. 三叶草根间菌丝桥在³²P 传递中的作用. *植物营养与肥料学报*,1997,3(2): 33—40. Zhang J L, Li X L,Yang Z F. ³²P transfer via VA mycorrhizal hyphae links between roots of red clover (In Chinese). *Plant Nutrition and Fertilizer Science*,1997,3(2): 33—40
- [7] Yao Q,Li X L,Ai W D, et al. Bi-directional transfer of phosphorus between red clover and perennial ryegrass via arbuscular mycorrhizal hyphal links. *European Journal of Soil Biology*,2003,39(1): 47—54
- [8] 李芳,徐冰,冯固,等. 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, et al. The role of ectomycorrhizal fungal hyphal links in phosphorus transfer between *Larix kaempferi* seedlings and plant growth (In Chinese). *Acta Phytoecologica Sinica*,2004,28(2): 218—224
- [9] Muchhal U S,Pardo J M,Raghothama K G. Phosphate transporters from the higher plant *Arabidopsis thaliana*. *PNAS*,1996,93: 10 519—10 523
- [10] Rae A L,Cybinski D H,Jarmey J M, et al. Characterization of two phosphate transporters from barley; evidence for diverse function and kinetic properties among members of the Pht1 family. *Plant Molecular Biology*,2003,53: 27—36
- [11] Ai P H,Sun S B,Zhao J N, et al. Two rice phosphate transporters, OsPht1;2 and OsPht1;6 have different functions and kinetic properties in uptake and translocation. *The Plant Journal*,2009,57: 798—809
- [12] Paszkowski U,Kroken S,Roux C, et al. Rice phosphate transport-

- ers include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *PNAS*,2002,99: 13 324—13 329
- [13] 卢颜回,黎起秦,林纬,等. 西瓜枯萎病生防菌苦草芽孢杆菌 B11 菌株高产拮抗物质的诱变选育. *广西农业生物科学*,2006,25(4): 300—304. Lu Y H,Li Q Q,Lin W, et al. Mutation screening of high antagonistic substance-producing activity strain in *Bacillus subtilis* strain B11 for watermelon wilt (In Chinese). *Journal of Guangxi Agricultural and Biological Science*,2006,25(4): 300—304
- [14] Ren L X,Su S M,Shen Q R, et al. Intercropping with aerobic rice suppressed *Fusarium* wilt in watermelon. *Soil Biology and Biochemistry*,2008,40: 834—844
- [15] Hao Z P,Christie P,Qin L, et al. Control of *Fusarium* wilt of cucumber seedlings by inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus. *Journal of Plant Nutrition*,2005,28: 1 961—1 974
- [16] 毛达如. 植物营养研究方法. 北京:中国农业大学出版社,2004. Mao D R. Research methods of plant nutrition (In Chinese). Beijing: China Agricultural University Press,2004
- [17] 王晶晶,孙淑斌,徐国华. 丛枝菌根真菌侵染番茄离体毛状根双重培养体系的建立. *菌物学报*,2010,29(1): 68—74. Wang J J,Sun S B,Xu G H. An *in vitro* dual culturing system established with tomato hairy roots and arbuscular mycorrhizal fungi (In Chinese). *Mycosystema*,2010,29(1): 68—74
- [18] 张福锁,申建波,冯固,等. 根际生态学——过程与调控. 北京:中国农业大学出版社,2009: 276—278. Zhang F S,Shen J B,Feng G, et al. Rhizosphere ecology: Processes and management (In Chinese). Beijing: China Agricultural University Press,2009: 276—278
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析. 北京:中国农业出版社,2007. Bao S D. Analysis of soil agricultural chemistry (In Chinese). Beijing: China Agriculture Press,2007
- [20] Simard S W,Jones M D,Durall D M. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants//van der Heijden M G A, Sanders I R. *Mycorrhizal ecology*. 2nd ed. Berlin,Heidelberg: Springer-Verlag,2003: 33—74
- [21] 冯固,张福锁,李晓林,等. 丛枝菌根真菌在农业生产中的作用与调控. *土壤学报*,2010,47(5): 995—1 004. Feng G,Zhang F S,Li X L, et al. Functions of arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and their manipulation (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*,2010,47(5): 995—1 004
- [22] 李晓林,冯固. 丛枝菌根生态生理. 北京:华文出版社,2001: 139. Li X L,Feng G. Arbuscular mycorrhiza ecology and physiology (In Chinese). Beijing: Huawen Press,2001: 139
- [23] Johansen A,Jensen E S. Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil Biology and Biochemistry*,1996,28: 73—81
- [24] Walter L E F,Hartnett D C,Hetrick B A D, et al. Interspecific nutrient transfer in a tallgrass prairie plant community. *American Journal of Botany*,1996,83: 180—184
- [25] 申连英,毛永民,鹿金颖,等. 丛枝菌根对酸枣实生苗耐盐性的影响. *土壤学报*,2004,41(3): 426—433. Shen L Y,Mao Y M,Lu J Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizae on salt tolerance of wild jujube seedlings (*Zizyphus spinosus* Hu) (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*,2004,41(3): 426—433
- [26] 陆景陵. 植物营养学. 北京:中国农业大学出版社,2003: 37—38. Lu J L. Plant nutrition (In Chinese). Beijing: China Agricultural University Press,2003: 37—38
- [27] 张俊伶,李晓林,左元梅,等. 三叶草根间菌丝桥传递衰亡根系中磷的作用. *生态学报*,1998,18(6): 589—595. Zhang J L,Li X L,Zuo Y M, et al. Underground P transfer among roots of red clover via VAM hyphae links (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*,1998,18(6): 589—595
- [28] 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 corrected with mycorrhizal response in growth or total P uptake. *New Phytologist*,2004,162: 511—524
- [29] 朱先灿,宋凤斌. 植物菌根共生磷酸盐转运蛋白. *中国生物工程杂志*,2009,29(12): 108—113. Zhu X C,Song F B. Advances of study on arbuscular mycorrhizal symbiotic phosphate transporter in plants (In Chinese). *China Biotechnology*,2009,29(12): 108—113
- [30] Raghothama K G,Karthikeyan A S. Phosphate acquisition. *Plant and Soil*,2005,274: 37—49
- [31] 刘进法,夏仁学,王明元,等. 接种丛枝菌根真菌对枳吸收利用磷酸铝的影响. *应用生态学报*,2008,19(10): 2 155—2 160. Liu J F,Xia R X,Wang M Y, et al. Effects of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on $AlPO_4$ uptake by *Poncirus trifoliata* (In Chinese). *Chinese Journal of Applied Ecology*,2008,19(10): 2 155—2 160
- [32] Shibata R,Yano K. Phosphorus acquisition from non-labile sources in peanut and pigeonpea with mycorrhiza interaction. *Applied Soil Ecology*,2003,24: 133—141

EXPRESSION OF RICE PHOSPHATE TRANSPORTER INDUCED BY MYCORRHIZAL HYPHAL LINKS BETWEEN AEROBIC RICE AND WATERMELON AND ITS EFFECTS ON PHOSPHORUS ABSORPTION

Zhao Dikun^{1,2} Zhang Ruiping¹ Ren Lixuan^{1*} Xu Guohua¹

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

(2 Tobacco Research Institute, Anhui Academy of Agricultural Science, Hefei 230031, China)

Abstract A rhizobox experiment was carried out, using boxes each separated into two compartments in the middle with nylon net and planted with aerobic rice and/or watermelon, both inoculated with *Glomus etunicatum* of arbuscular mycorrhizal fungi (abbreviated as AM fungus), to investigate formation of arbuscular mycorrhizal hyphal links between the roots of the two plants, and their effects on expression of OsPT11, phosphate transporter in rice, and uptake of phosphorus. Results showed that: (1) when neither aerobic rice nor watermelon was inoculated with AM fungus, no mycorrhiza colonized and no expression of OsPT11 was observed either in rice roots; (2) When the watermelon compartment was incubated, the hyphal links formed between aerobic rice and watermelon induced colonization of mycorrhiza on rice and expression of OsPT11 in the root system of rice; (3) Inoculation either directly or indirectly through hyphal links displayed the same effect on colonization of mycorrhiza in aerobic rice and watermelon, making the colonization rate over 80% and over 70%, respectively; and (4) In the aerobic rice/watermelon interplanting system, inoculation significantly increased availability of phosphorus in the rhizosphere of both aerobic rice and watermelon as compared to control, and the content of total phosphorus decreased in the shoots of rice, but increased in the shoots of watermelon.

Key words Aerobic rice; Watermelon; Hyphal links; OsPT11; Available phosphorus