

专论与综述

放线菌根瘤的形成方式及组织结构

曲东明

范浩南

(石家庄解放军医学高等专科学校 石家庄 050081)

(北京军区军事医学研究所 石家庄 050081)

韩善华

(四川师范大学生物系 成都 610066)

目前已知放线菌目中的弗兰克氏菌(*Frankia*)可以与 8 科 24 属共 200 多种非豆科植物共生^[1], 形成放线菌根瘤(*actinorrhizas*)^[2]。这些根瘤也具有较共生的固氮能力, 有些甚至超过大豆根瘤^[3]。放线菌结瘤植物多为木本双子叶植物, 如桉木、杨梅、沙棘等, 它们分布广泛、抗逆性强、生长迅速, 能显著改善土壤营养状况, 是很好的先锋树种和薪用、材用林木。

国外从 70 年代至今对弗兰克氏菌的共生固氮系统进行了大量的研究^[4], 内容包括弗兰克氏菌的分离纯化、形态特征、生理生化、分类鉴定、遗传结构等; 放线菌根瘤的形成方式; 根瘤及内生菌的超微结构等。而国内在这方面的研究很欠缺, 仅对沙棘、翅果油树、羊奶果、马桑等根瘤进行了超微结构的研究, 弗兰克氏菌的分离、培养、回接工作也只限于沙棘等几种植物。据报道, 我国放线菌结瘤植物的种类有 8 科 8 属约 88 种, 其中许多有较大经济价值, 因此国内有必要加强这方面的研究。本文总结了国内外在根瘤形态、形成方式及组织结构方面的成果。

1 放线菌根瘤的形态

放线菌根瘤呈珊瑚簇状, 由许多瘤瓣组成, 多形成于宿主植物根系的一级侧根上。多年生, 瘤龄可由根瘤基部的年轮数出^[5], 以一、二年瘤居多, 三、四年瘤也较多, 有些可达五、六年。多年生根瘤从基部老龄瘤瓣开始腐敗, 颜色成为深褐色, 内部结构只有维管组织尚存活, 在根部与外层瘤瓣之间运输营养物质及固氮产物。外层瘤瓣年幼色浅, 从白色直至淡棕色。由于放线菌根瘤中普遍不含血红蛋白^[6](细枝木麻黄、香杨梅除外^[7]), 因此根瘤组织不似豆科根瘤那样

显红色, 而是由于根瘤中普遍具有多酚物质, 在切开的瘤瓣中, 多酚的氧化使根瘤组织呈淡褐色。

2 放线菌根瘤的形成方式

据目前所知, 弗兰克氏菌侵染宿主植物形成根瘤有两种不同的方式。

一种是从根毛细胞侵染的方式^[8-10]。侵染前, 弗兰克氏菌聚集于植物根毛上, 使其变形, 并在根毛高度弯曲的地方侵入。根毛被侵染处的初生壁纤维排列无序, 整个根毛细胞有显著的次生壁形成, 侵染区域的根毛胞壁内生, 类似于传递细胞的胞壁。内生壁与包围菌丝的美膜相延续, 且有相同的电子致密度。被侵染的根毛细胞代谢活性增强, 胞质内有丰富的核糖体、高尔基体、线粒体、质体、内质网、微管、脂体以及类似多酚的物质。随着菌丝的生长, 内生菌丝和根毛细胞核都移向根毛基部, 随后菌丝侵染根毛下方被诱导分裂的皮层细胞, 使得这些细胞体积显著增大, 从而在根的一侧形成微小突起, 即先根瘤(*pre-nodule*)。先根瘤中只有少数皮层细胞被侵染, 弗兰克氏内生菌多呈菌丝形态, 尚不具备固氮功能^[6]。形成先根瘤的同时, 内生菌诱导根维管束鞘分裂, 形成根瘤原基(*nodule primordium*), 并进一步分化出根瘤的皮层、维管及分生组织, 先根瘤中的内生菌从一层细胞中穿过, 到达根瘤皮层, 并对其进行广泛侵染。侵染细胞的不断形成以及体积的显著增大, 使得真正的根瘤撑开根的皮层, 凸出根皮表面。香蕨木^[10]、桉木^[10]、杨梅^[11]、木麻黄^[12]等多数植物根瘤的形成成为

此种方式。

另一种是从根部表皮细胞间隙侵入的方式,迄今只发现弗兰克氏菌侵染胡颓子属植物为此方式^[13]。在此过程中,根毛并不卷曲变形,从胞间隙进入根部的菌丝,并不侵染皮层细胞,而是在胞间隙增殖、蔓延,同时引起皮层细胞分泌一种可被亚甲蓝深染、电子致密的物质于胞间,菌丝被包围在此基质中,可能通过酶的降解从而穿行于其中,或许基质起着供给菌丝营养的作用。根的皮层细胞很少分裂,不形成根瘤。起源于根维管束鞘的根瘤原基,在菌群到达之前扩增分化,并被充满多酚的原生周皮包围。菌群穿越此被层(从胞间),到达分化出的根瘤皮层区,胞间的菌丝形成垂直于胞壁的分枝,侵染皮层细胞,同样,由于侵染细胞数目的增多、体积增大,从而根瘤凸出于根皮表面形成。

Miller^[14]用分离纯培养的菌株 DDB011610(从桉木中分离)和 DDB020110(从木麻黄中分离),分别去接种胡颓子和杨梅,发现这两种菌株都可以通过胞间侵入的方式侵染胡颓子,也可以通过根毛侵染的方式侵染杨梅。研究发现,宿主植物只能由一种特定方式被侵染,而弗兰克氏菌则不只具备一种侵染方式,因此根瘤的形成方式是由宿主植物决定的。Sprent^[15]认为根毛侵染比根表皮间隙侵入更为先进,因为它需要更复杂、更特异的识别机制。我们认为在人工扩大共生固氮范围(如扩展到禾本科作物)的研究领域,弗兰克氏菌或许比根瘤菌更具有优势:首先前者在侵染方式及宿主范围上有较大的自由性,其它优势将专文另述。

3 放线菌根瘤的组织结构及分类

与豆科根瘤不同,放线菌根瘤其维管束都呈中生。在瘤瓣的纵切面中,顶端为分生组织,其后从里到外依次分化出维管束、皮层和表皮层,多年生瘤瓣的表皮层往往栓化。弗兰克氏菌只侵染部分皮层细胞,并且能不断扩展侵染新分化成的皮层细胞,因此瘤瓣顶端与基部的侵染细胞形成时期不一致,导致内生菌的形式也有差异。邻近分生组织的侵染细胞中往往只有菌丝;其后的已普遍大量地分化出孢囊,孢囊是固氮酶存在的部位;瘤瓣基部往往是衰老的菌丝和孢囊,此区形成孢囊的机率也较大。孢囊是弗兰克氏菌的一种繁殖方式,对严酷环境的适应能力强于菌丝,

但不固氮,而且能普遍形成内生孢囊的菌株,其固氮效率也很低。幸而在众多根瘤中,发现有大量孢囊形成的根瘤机率很小^[1]。

根据侵染细胞和分生组织的特征,放线菌根瘤曾分为桉木型和杨梅型^[12],而周平贞^[16]、胡传炯^[17]认为将马桑型从桉木型中分出较为科学。桉木型根瘤的侵染细胞与非侵染细胞交错存在,并环绕维管束分布一致。分生组织有二歧分叉的特性,且能不断分化,从而形成由多重二分叉的瘤瓣组成的根瘤。桉木^[18]、普氏木^[19]、仙女木^[20]、迪斯卡^[21]、哈麦巴提^[22]、胡颓子^[23]、尾果^[24]等属根瘤均为此类型。杨梅型根瘤的侵染细胞分布特征同桉木型,但其分生组织多点起源于侧根的维管束鞘细胞,且每一起源只形成单一的瘤瓣,瘤瓣顶端不再分叉,而是由于分生组织非限制性生长,形成背地生长且不被侵染的根瘤根(nodule root),因此杨梅型根瘤是由具根瘤根的瘤瓣呈基生簇状排列而成。杨梅^[9]、香蕨木^[9]、木麻黄^[9, 12]等属根瘤为此类型。马桑型根瘤的分生组织特征同桉木型,但其侵染细胞聚集在一起,呈马蹄型不完全地包围维管束,其余部分才是非侵染细胞。侵染细胞中内生菌的形态与分布也与众不同,紧密排列的棒状孢囊位于细胞中央,且垂直于中央液泡。目前只知马桑属^[16, 25]和野麻属^[26]根瘤为此类型。

参 考 文 献

- [1] Torrey J G. *Physiol Plant*, 1987, 70: 279-288.
- [2] 曾定. 固氮生物学, 厦门: 厦门大学出版社, 1987, 183-212.
- [3] 阮继生主编. 放线菌研究及应用, 北京: 科学出版社, 1990, 439-476.
- [4] 周志宏, 石彦林, 刘志恒. 微生物学通报, 1997, 24(1): 44-46.
- [5] Van Dijk C. *New Phytol*, 1978, 81: 601-605.
- [6] Tjepkema J D, Schwintzer C R, Bensen D R. *Ann Rev Plant Physiol*, 1986, 37: 209-232.
- [7] Tjepkema J D. *Can J Bot*, 1983, 61: 2924-2929.
- [8] Callahan D, Torrey J G. *Can J Bot*, 1977, 55: 2306-2318.
- [9] Callahan D. *Bot Gaz*, 1979, 140: s1-s9.
- [10] Berry A M, McIntyre L, McCully M E. *Can J Bot*, 1986,
- [11] Torrey J G, Callahan D. *Bot Gaz*, 1979, 140: s10-s14.
- [12] Torrey J G. *Am J Bot*, 1976, 63: 335-344.
- [13] Miller I M, Baker D D. *Protoplasma*, 1985, 128:

- 107~119.
- [14] Miller I M. Baker D D. *Protoplasma*, 1986, 131:182~91.
- [15] Sprent J J, Raven J A. *Proc R Soc Edinburgh Sect B Biol*, 1985, 85:215~237.
- [16] 周平贞, 吴捷, 陈华癸. *微生物学报*, 1986, 26: 277~281.
- [17] 胡传炯. *武汉植物学研究*, 1993, 11:211~214.
- [18] Gardner I C. *Gaertn Arch Microbiol*, 1965, 51: 365~383.
- [19] Bond G. *Proc R Soc London Ser B*, 1976, 193: 127~135.
- [20] Newcomb W. *Can J Bot*, 1981, 59:2500~2514.
- [21] Newcomb W, Pankhurst C E. *N Z J Bot*, 1982, 20: 105~113.
- [22] Newcomb W, Heisey R M. *Can J Bot*, 1984, 62: 1697~1707.
- [23] Newcomb W, Baker D, Torrey J G. *Can J Bot*, 1987, 65:80~94.
- [24] Wood S M, Newcomb W, Nelson D. *Can J Bot*, 1989, 67:116~120.
- [25] Newcomb W, Pankhurst C E. *N Z J Bot*, 1982, 20: 93~103.
- [26] Hafeez F. *Plant Soil*, 1984, 79:383~402.