

马桑的结瘤、固氮特性*

杨 忠

(中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都, 610041)

提 要 马桑 *Coriaria sinica* 根瘤直径2厘米左右, 主要发生于4年以下的幼年植株, 一般存活6—7年, 六年生马桑达到最大结瘤量(10克/株左右)。马桑根瘤固氮活性较高, 活性一般随瘤龄的增大而降低, 即幼瘤>壮瘤>老瘤。上侏罗统蓬莱镇组(J_{3p})粘土岩发育成的紫色土比J_{3p}砂岩发育成的紫色土, 对结瘤固氮更有利。

关键词 马桑 结瘤 固氮

现已报道、记载的非豆科固氮植物近200种, 分属于20属, 8科^[1,2], 它们并不属于某一系统发育关系紧密的植物种群, 其中木麻黄科 Casuarinaceae 和马桑科 Coriariaceae (特别是后者), 与其他固氮树种基本上没有亲缘关系^[1,2]。根瘤组织结构研究结果表明, 就根瘤内生菌组织结构和形态而言, 马桑属 *Coriaria* 与桉木属 *Alnus* 等非豆科植物不同, 而与仙女木属 *Dryas* 同是一种特殊类型^[3-5]。因而马桑根瘤组织结构具有特殊性。目前对马桑的结瘤、固氮特性尚缺乏研究。

一、研究材料和方法

以四川省乐至县大面积马桑 *Coriaria sinica* 为研究材料。1992年4月在不同立地条件下, 以马桑不同的树龄, 选取样地11块, 每块样地选2—3标准株, 以株为中心、株行距(1×1米)为长宽进行间方挖瘤, 一般挖深30—50厘米, 整株挖出, 取瘤带回室内称重, 以研究根瘤生长发育特性。1992年10月在上次调查的基础上, 每块样地也选2—3标准株, 予以挖瘤, 将根瘤分级称重, 以测定固氮活性。

固氮活性的检测用乙炔还原法^[6]。野外挖取根瘤后, 迅速按瘤龄分级, 取0.5克左右各级瘤体分别放入12.5毫升血清瓶, 重复6—11次, 以抽出6%体积气体, 并注入等体积乙炔, 埋入土中就地培养1小时, 再注入1毫升饱和盐水终止反应, 同时抽出1毫升气体, 以保持瓶内原有气压, 并加以蜡封后带回室内, 用上海分析仪器厂出产的103型气相色谱仪检测乙烯(C₂H₄)含量。用峰高比法计算乙烯生成量, 以鲜瘤重为基础, 计算固氮活性 NFA[微摩尔乙烯/(克·时)]。计算公式为

$$NFA = (1/K) R \cdot H [(V_1/V_2) \cdot 1000] \cdot [1/(W \cdot t)],$$

式中 $K = [22.4(273 + T)]/273$, 其为气体体积与克分子数的换算系数, T 为气温(°C); R 为标准曲线上峰高 H (格) 与乙烯含量(微升/微升)之比; V_1 为反应瓶体积(毫升); V_2 为进

* 蒙刘国凡、邓廷秀两位导师悉心指导, 谨致衷心谢意。

本文收稿日期, 1992-12-18。

样量(微升); W 为鲜瘤重(克); t 为反应时间(时).

二、结果和讨论

非豆科马桑共生固氮体系是放线菌感染生成的多年生瘤簇. 典型的瘤簇由一至几个瘤瓣组成. 瘤瓣由初生瘤经 4—5 级分枝发育生长而成, 一般呈扫帚状, 黑褐色. 整个瘤体直径 2 厘米左右, 球形或珊瑚状. 根据根瘤发育特性, 可将马桑根瘤生活周期划分为感染发生、分枝生长、伸长生长、衰老和死亡五个生长发育阶段. 此外参照其他树种多年生根瘤特性^[7,8], 并据各个生长发育阶段的根瘤形态特征, 将马桑根瘤划分为四类, 即幼瘤、壮瘤、老瘤和衰败瘤.

(一) 根瘤的生长发育和形态特征(表 1)

表 1 马桑根瘤的生长和形态特征

Table 1 Growth and characteristics of *Coriaria sinica* nodule

树龄 (年)	最大瘤径 (厘米)	最大瘤重 (克/个)	分枝级数 (级)	根 瘤 形 态 特 征
1—2	0.60	0.21	1—2	瘤体紧凑, 球形, 大小分布不均, 瘤枝粗壮饱满, 顶端色浅且具浅色物质的腹沟
3	1.06	0.30	2—3	
4	1.67	0.66	2—5	
5—7	1.81	0.69	3—5	少量死瘤, 瘤体结构松散, 珊瑚状, 瘤枝干瘪细长, 具沟纹, 表面粗糙、龟裂
8—10	1.96	0.79	4—5	大量死瘤

根瘤主要发生于根系旺盛生长时期. 9 月份播种马桑, 当年年底即出现初生瘤. 次年二三月份, 随着气温回升, 幼苗和侧根加快生长, 初生瘤大量生成. 马桑根瘤主要发生于播种后的三年内, 此后则很少发生. 初生瘤外观呈球形, 色浅. 显微镜观察显示, 先在侧根一侧出现一个突起, 然后分化成几个乳头状小突起, 即在感染点呈现初次分枝, 每一初次分枝发育成一个瘤瓣.

瘤体的长大是瘤枝顶端分枝生长和伸长生长的结果. 顶端分枝生长是瘤体长大的主要形式, 是瘤瓣形成的过程. 感染点生成的初次分枝顶端, 接着进行瘤瓣的第一级分枝, 使瘤瓣形成多个瘤枝. 现将完成 1—2 级分枝的瘤体定为幼瘤, 这阶段的生长需时一两年.

此后瘤枝顶端呈二分枝状发育生长, 且呈现一定的伸长生长. 生长旺盛的瘤枝顶端色浅, 有一条长着白色带淡红的浅层覆盖物的腹沟. 旺盛分枝生长形成的前期瘤体结构紧凑, 近似球形; 而伸长生长使后期瘤体形体松散, 似珊瑚状. 这一阶段瘤体的直径和重量均增加较快, 将其定为壮瘤. 壮瘤瘤枝粗壮饱满, 表面光滑. 每个瘤瓣一般进行 4—5 级分枝, 发生于前三四年. 着生瘤的侧根末端在瘤体旺盛生长过程中往往停止生长而退化, 这表明马桑根瘤生长和固氮作用对光合产物的需求量甚大.

生长的减慢和停止, 瘤体开始衰老, 其特征是瘤枝顶端生长点颜色变深, 瘤体松散, 瘤枝细长而干瘪下陷并出现沟纹, 表面龟裂粗糙, 将其定为老瘤.

瘤体存活6—7年而衰败死亡,完成整个生活周期,将衰败死亡的根瘤定为衰败瘤。

(二)马桑结瘤量(表2)

表2为标准样地上不同树龄的马桑结瘤量调查结果。由表2可见,马桑植株在幼年期随着根系的旺盛生长,瘤体不断生成,致使瘤体大小分布不均,并随瘤体的分枝生长和伸长生长,单株结瘤量迅速增加,经5—7年,瘤体生长停止。六年生马桑达到最大结瘤量(10克/株左右)。此后瘤体大量衰败死亡,新生瘤体不再生成,单株结瘤量随树龄的增大而迅速降低。比较两种土壤上的结瘤量表明,上休罗统蓬莱镇组(J₃p)粘土岩发育成的紫色土比J₃p砂岩发育成的紫色土,对马桑根瘤的发生及生长发育更有利;J₃p粘土岩发育成的紫色土上马桑结瘤量较高。

(三)马桑根瘤的固氮活性(表3)

表3 马桑根瘤的固氮活性

Table 3 N₂-fixing activity of *Coriaria sinica* nodule

土壤	树龄 (年)	瘤龄	固氮活性 (微摩尔/克·时)
粘土岩发育 成的紫色土	1—3	幼瘤	29.298±5.852
		壮瘤	9.265±2.238
	4—7	幼瘤	17.158±1.753
		壮瘤	12.957±1.615
		老瘤	5.782±1.764
	8—10	壮瘤	11.814±1.456
		老瘤	4.294±2.048
砂岩发育成 的紫色土	5—6	壮瘤	6.985±1.969
		老瘤	4.094±1.661

表2 标准样地上不同树龄的马桑结瘤量

Table 2 Nodule amount of *Coriaria sinica* on sample plots

土壤	树龄 (年)	结瘤量(克/株)			
		幼瘤	壮瘤	老瘤	总量
粘土岩发育 成的紫色土	2	0.34	—	—	0.34
	4	1.96	3.25	—	5.21
	6	—	9.96	2.86	12.82
	8	—	1.84	3.08	4.92
	10	—	—	0.83	0.83
砂岩发育成 的紫色土	5	—	2.44	1.36	3.80
	6	—	0.75	7.65	8.38

由表3可见,在同一植株上,根瘤个体间的固氮活性差异较大,这主要与根瘤的发育阶段有关,一般随根瘤瘤龄的增大而降低,即幼瘤>壮瘤>老瘤;另一方面则受土壤条件的影响。与J₃p砂岩发育成的紫色土相比,J₃p粘土岩发育成的紫色土上,马桑根瘤活性较强。

综上所述,马桑结瘤量较低,但根瘤固氮活性较强,固氮能力较高。W. B. Silvester^[9]报道,马桑林地能固氮150公斤/公顷·年,因此马桑是固氮能力较高的固氮树种。马桑依靠固氮作用,抗逆性强、适应性广,能在其他树种不能生长的干旱瘠薄土壤上旺盛生长。近年来,四川省乐至县在坡顶

“石骨子”地上营造马桑林成功,并在内江和其他地区得到大面积推广,马桑已成为四川盆地中部、北部地区不良立地的主要造林先锋树种。利用马桑建立农林固氮系统,对农林系统氮输入,荒山绿化,维持生态平衡,解决四川盆地丘陵农区四料(肥料、木料、燃料、饲料)等问题,均具有重要意义。

参 考 文 献

- [1] Bond, G., 1983, Taxonomy and distribution of non-legume nitrogen-fixing systems. In: Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystem. Eds, J. C. Gordon & C. T. Wheeler, Dr. W. Junk publisher, Boston, 56—88.
- [2] 曾定, 1987, 固氮生物学, 厦门, 厦门大学出版社, 第117—212页。
- [3] 周平贞等, 1986, 马桑共生固氮根瘤及其内生放线菌, 微生物学报, 26(3), 第277—281页。
- [4] Newcomb, W., 1982, Fine structure of actinorhizal root nodules of *Coriaria arborea*. New Zealand Journal of Botany, 20, 93—103.

- [5] Akkermans, A. D. L., 1978, Root nodules symbioses in non-leguminous N_2 -fixing plants. In: Interaction between Non-pathogenic Soil Microorganisms and Plants. Eds: Y. R. Dommergues *et al.*, Amsterdam-Oxford-New York, 335—372.
- [6] 伯杰森, F. J. (陈冠雄等译), 1987, 生物固氮研究方法. 北京: 科学出版社, 第 98—116 页.
- [7] Liu Guofan, Deng Tingxu, 1987, A study of nodulation and nitrogen fixation of alder on the purplish soils in China. *Plant and Soil*, 99, 254—290.
- [8] 刘国凡等, 1990, 攀枝花苏铁的根瘤和固氮作用, 植物生态和地植物学报, 14(2), 第 160—164 页.
- [9] Silvester, W. B., 1975, Ecological and significance of non-legume symbioses. Proceedings 1st International Symposium on Nitrogen Fixation. Eds: W. E. Newton & C. J. Nyman, Washington State University Press, 489—506

NODULATION AND NITROGEN FIXATION CHARACTERISTICS OF *CORIARIA SINICA*

Yang Zhong

(Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences
& Ministry of Water Conservancy, Chengdu, 610041)

Abstract

Coriaria sinica stands, planting on 11 sample plots in Lezhi County, Sichuan Province, China, were investigated so as to study the nodulation and nitrogen fixation characteristics. *C. sinica* nodule clusters, 1—2cm in diameter and black-brown, are composed of one to several petals which forked by 4—5 levels. The nodules complete their life by the way of five development fashions, e. i. infection and occurrence, forking-growth, declining, and dying.

C. sinica nodule occurs mainly on the roots of stands bellow the tree age of 4a. Primary nodules get into forking-growth, branch into petals. The petals fork by 4—5 levels, develop to compact and spheroid nodule clusters with thick, plump and smooth branches. A few time later the branches begin to stretch-grow and the nodule cluster loosen even to develop into coral-formed nodule cluster. When the growth stopped the nodule became old and decline, and got shrivelled, shin and rough, stuck and crack.

C. sinica nodule can live for 6—7a and may be roughly groped into four classes according to the morphology which reflects the nodule age, e. i. young, robust, old, and declining. The nodule amount of each stand incleases with the growth of nodule, and reaches the highest level of about 10g/plant.

C. sinica nodule have a high N_2 -fixing activity which decreases with an increase of nodule age, e. i. young > robust > old.

The purple soils developed from clay rock of Penglaizhen Group of upper Jurassic series (J_3p) are more advantageous to nodulation and nitrogen fixation of *C. sinica* than that from sand-stone of J_3p .

Key words *Coriaria sinica*, nodulation, nitrogen fixation