

文章编号: 1001-1498(2007)01-0079-05

接种幼套球囊霉对干旱生境中构树 幼苗根系形态的影响

宋会兴^{1,2}, 钟章成^{1*}

(1. 西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 北碚 400715

2. 曲阜师范大学生命科学学院, 山东 曲阜 273165)

摘要: 利用 WinRhizo根系分析系统, 在石灰土基质上对不同土壤水分条件下接种丛枝菌根真菌幼套球囊霉对构树幼苗根系形态特征的影响进行了研究。结果表明: 土壤水分状况和接种丛枝菌根真菌对构树幼苗生物量积累产生了显著的影响; 构树幼苗根系干质量、总长度、表面积、体积、根节数目、根系平均直径均随着土壤含水量的降低而降低, 幼套球囊霉则降低了同等水分条件下构树幼苗的比根长; 土壤水分和接种幼套球囊霉同样也对根节平均长度产生了影响。

关键词: 幼套球囊霉; 构树; 根系形态; 幼苗; 水分胁迫

中图分类号: S723.1; Q945

文献标识码: A

Effects of *Glomus etunicatum* Inoculation on Root Morphology of *Broussonetia papyrifera* Seedlings under Water Stress

SONG Hui-xing^{1,2}, ZHONG Zhang-cheng^{1*}

(1. School of Life Science, Southwest University, Key Laboratory of Environments in Three Gorges Reservoir

Region, Beibei 400715, Chongqing China; 2. School of Life Science, Qufu Normal University, Qufu 273165 Shandong China)

Abstract Effects of *Glomus etunicatum* and water stress on morphology of root system in *Broussonetia papyrifera* seedlings were studied based on scanner-based image analysis. The results showed that drought and AM inoculation had a large significant effect on plant development. Root biomass, total root length, root surface area, root volume, number of root links and average diameter of root system in *Broussonetia papyrifera* decreased with the reduction of soil moisture, while they were increased by VAM inoculation. Special root length in non-AM plants increased when soil moisture was reducing, but it was decreased by AM inoculation.

Key words *Glomus etunicatum*; *Broussonetia papyrifera*; root morphology; seedling; water stress

干旱缺水是退化生态系统植被恢复的限制性生态因子之一。改善植物根系形态和功能, 使植物体更加有效地吸收水分和矿质营养, 对退化生态系统的植被恢复具有非常重要的意义^[1]。近年来, 越

越多的研究表明, 丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza 简称 AM) 可以显著提高宿主植物的抗旱性^[2], 而宿主根系的形态特征又直接影响植物对土壤水分和矿质元素的吸收能力, 因此, 丛枝菌根势必

收稿日期: 2006-07-04

基金项目: 国家自然科学基金项目“植物种群在重庆石灰岩地区植被恢复中的功能作用 (30370279)”、“石灰岩地区植物功能群的生

态、遗传分化和菌根多样性研究 (30670334)”

作者简介: 宋会兴 (1973—), 男, 山东潍坊人, 博士研究生, 主要从事种群生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhong@swnu.edu.cn

会影响根系的形态特征;但由于研究方法的制约,丛枝菌根对宿主根系形态的影响研究较少^[3]。构树(*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent)也叫楮树,为桑科(Moraceae)桑亚科(Moraceae)构树属(*Broussonetia* Vent)的直立落叶小乔木,是重庆石灰岩地区灌木群落的适生种群,被认为是石灰岩山区绿化的好树种。本文拟以构树为材料,通过分析根系在不同水分条件下接种丛枝菌根的形态反应,探讨丛枝菌根影响宿主抗旱性的机理,为石灰岩退化生态系统的生态恢复提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试幼套球囊霉(*Glomus etunicatum* L.)为丛枝菌根真菌的一种(中国丛枝菌根种质资源库编号: BGC 505(XJ04),约有孢子 $1\ 448\ \text{个} \cdot (20\ \text{g})^{-1}$),由北京市农林科学院植物营养与资源研究所提供。试验所用构树种子由贵州大学林学院提供。

1.2 试验处理

1.2.1 培养基质 自重庆北碚鸡公山取黑色石灰土,土壤的理化性质为 pH 值 6.77,全 N $1.337\ \text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效 P $2.095\ \text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效 K $133.08\ \text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,有机质含量 $30.20\ \text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。将该土掺入干净的河沙,按体积比 1:1 混合均匀作为培养基质。培养基质的田间持水量为 18.7%。

1.2.2 种子处理和菌根接种 2005年3月20日,选取籽粒饱满的构树种子,在 10% 的 H_2O_2 内浸泡 20 min,用无菌水冲洗数次后播种于灭菌的塑料花盆内(花盆规格:上口内径 27 cm,盆底内径 23 cm,盆高 26 cm),每盆装培养基质 4.150 kg,出苗后每盆定苗 1 株,植株长出 2 片真叶后,在植株周围均匀埋菌种 $20\ \text{g} \cdot \text{盆}^{-1}$,未接种植株则在周围埋同等质量的灭菌菌种。接种 1 周后开始水分处理。

1.2.3 水分处理 设正常浇水、轻度干旱、中度干旱和重度干旱 4 个水分处理。正常浇水(WW)保证盆钵中土壤含水量为田间持水量的 80%~90%;轻度干旱(MW)土壤含水量为田间持水量的 65%~75%;中度干旱(MS)土壤含水量为田间持水量的 50%~60%;重度干旱(SS)土壤含水量为田间持水量的 35%~45%。用称质量法每天浇水,其它管理一致。每个处理 10 次重复,共 80 盆。试验在西南大学生态园完成,生态园海拔 249 m。

1.2.4 指标测定 水分处理 2 个月后测量株高、

基径、叶面积等指标;根系指标参照 Green 等^[4]的方法测定:将植株(共 80 株)连同花盆浸入水中,小心冲掉土壤和沙砾,获取完整根系,截取最长的 3 个侧根分别放入根系盘内,通过数字化扫描仪(STD1600 Epsom USA)将完整的根系图像存入计算机,用 WinRhizo(Version 4.10B)根系分析系统软件(Regent Instrument Inc, Canada)对根系总表面积、根总长、根系平均直径等进行定量分析,3 个侧根的平均值作为该植株的根系特征;扫描后的侧根 80 °C 烘干称质量;地上部分收获后 80 °C 烘干计算其生物量;菌根侵染率参照 Phillips 等^[5]方法测定。

1.2.5 数据处理 相关数据利用 Microsoft Excel 和 SPSS11.0 完成,相同土壤水分条件下接种植株和未接种植株之间的比较采用两个独立样本的 *T* 检验,不同水分处理之间采用 ANOVA 分析和 LSD 多重比较,并用字母标记法表示。

2 结果与分析

2.1 土壤水分与菌根接种对构树幼苗生长的影响

由表 1 看出:在 WW、MW、MS 和 SS 条件下,接种植株丛枝菌根侵染率分别为 $11.4\% \pm 3.11\%$, $16.8\% \pm 4.78\%$, $17.7\% \pm 3.85\%$ 和 $17.8\% \pm 3.55\%$,表现为随着土壤含水量的降低菌根侵染率呈升高趋势,但相互之间差异不显著($p > 0.05$);未接种植株菌根侵染率低于 2.0%,因此试验过程中可以忽略杂菌感染。

由表 1 还看出:接种幼套球囊霉与土壤水分状况都对构树幼苗的生长状况产生了显著的影响,其苗高、总生物量都随着土壤含水量的降低而显著降低。不论菌根接种与否,苗高、总生物量的最大值都出现在正常浇水(WW)组,最小值则出现在重度干旱(SS)组。在未接种处理中,正常浇水植株的总生物量为重度干旱植株的 10 倍以上,而接种幼套球囊霉处理中,正常浇水植株的生物量为重度干旱植株的 3.72 倍。在相同的土壤水分条件下,接种植株的苗高、总生物量都显著高于未接种植株($p < 0.05$)。

在正常浇水、轻度干旱、中度干旱和重度干旱 4 种水分处理下,菌根接种植株的总生物量比未接种植株的分别增加了 32.74%、126.13%、255.70%、262.50%,即接种幼套球囊霉极大地促进了构树幼苗的生长,且这种促进作用随着土壤含水量的降低而升高,在重度干旱条件下达到最高值。

构树幼苗的根冠比也受到土壤含水量和菌根接

种的影响, 其根冠比随着土壤含水量的降低表现出升高的趋势(表 1)。在相同水分条件下, 接种植株的根冠比显著低于未接种植株的。在未接种植株

中, 重度干旱处理组的根冠比显著高于其它 3 个处理, 而在接种植株中, 4 个处理间并无显著性差异。

表 1 不同处理间构树苗高、总生物量和根冠比变化

项目	水分处理	菌根侵染率 %	苗高 /cm	总生物量 /($g \cdot 株^{-1}$)	根冠比
未接种植株	正常浇水	< 2.0	51.80 ± 5.70a	8.95 ± 0.93a	1.68 ± 0.41a
	轻度干旱		34.28 ± 4.38b	3.71 ± 1.06b	1.66 ± 0.34a
	中度干旱		15.13 ± 1.60c	1.49 ± 0.30bc	1.71 ± 0.65a
	重度干旱		8.78 ± 2.59c	0.88 ± 0.39c	2.98 ± 1.52b
接种植株	正常浇水	11.4 ± 3.11	68.66 ± 12.32A	11.88 ± 2.46A	1.20 ± 0.32A
	轻度干旱	16.8 ± 4.78	55.76 ± 5.59B	8.39 ± 1.49B	1.07 ± 0.17A
	中度干旱	17.7 ± 3.85	41.06 ± 5.11C	5.30 ± 1.40C	1.24 ± 0.32A
	重度干旱	17.8 ± 3.55	26.24 ± 4.88D	3.19 ± 0.23D	1.57 ± 0.26A

注: 表中同一列中字母的差异表明在 5% 水平上差异显著, 下同。

2.2 土壤水分与丛枝菌根接种对构树幼苗根系形态的影响

在石灰土基质上, 丛枝菌根真菌接种和土壤水分状况都使构树根系的结构产生了显著的变化。随着土壤含水量的降低, 构树幼苗根系的干质量、总长度、表面积、体积、根节数、平均直径都表现出降低的趋势(表 2), 正常浇水和重度干旱间差异显著 ($p < 0.05$); 根系的根尖数也随着土壤含水量的降低呈减少的趋势, 但在处理间未达显著水平。在未接种处

理中, 根系总长度和根节数的最大值都出现在轻度干旱 (MW) 处理中; 而在接种处理中, 最大值均出现在水分供应充足的正常浇水 (WW) 处理中。

由表 2 看出, 构树幼苗根系的比根长和根节平均长度则表现出与根系干质量等不同的变化趋势: 在未接种处理中, 比根长表现出随着土壤含水量的降低而升高的趋势, 而在接种处理中, 比根长表现为先升后降; 但比根长和根节平均长度在 4 个水分处理间差异不显著。

表 2 土壤水分和接种幼套球囊霉对构树根系形态特征的影响

项目	水分处理	干质量 /($g \cdot 株^{-1}$)	总长度 /m	表面积 / cm^2	体积 / cm^3	根尖数 /个
未接种植株	正常浇水	5.49 ± 0.67a	7.61 ± 2.14a	100.66 ± 32.44a	1.09 ± 0.40a	1.986 ± 546a
	轻度干旱	2.22 ± 0.46b	7.82 ± 2.86a	95.22 ± 43.17a	0.94 ± 0.50ab	2.216 ± 599a
	中度干旱	0.91 ± 0.26bc	5.78 ± 2.00ab	68.35 ± 26.53ab	0.65 ± 0.28ab	1.784 ± 562a
	重度干旱	0.45 ± 0.10c	3.71 ± 1.27b	35.16 ± 11.66b	0.27 ± 0.09b	1.395 ± 524a
接种植株	正常浇水	6.29 ± 1.54A	14.55 ± 2.90A	182.04 ± 31.23A	1.85 ± 0.42A	3.649 ± 784A
	轻度干旱	4.27 ± 0.74B	12.41 ± 2.83AB	150.54 ± 22.88AB	1.47 ± 0.17AB	3.770 ± 652A
	中度干旱	2.82 ± 0.59C	9.31 ± 1.96BC	124.87 ± 29.20BC	1.34 ± 0.37BC	2.439 ± 404AB
	重度干旱	1.94 ± 0.27D	8.47 ± 0.77C	102.95 ± 9.09C	1.00 ± 0.11C	2.437 ± 334B
项目	水分处理	根节数 /个	根系平均直径 /mm	比根长 /($m \cdot g^{-1}$)	根节平均长度 /cm	
未接种植株	正常浇水	5.112 ± 1.378a	0.40 ± 0.03a	65.94 ± 36.11a	0.15 ± 0.03a	
	轻度干旱	6.021 ± 2.138a	0.37 ± 0.03a	63.61 ± 12.40a	0.13 ± 0.02a	
	中度干旱	4.370 ± 1.989a	0.37 ± 0.03a	78.51 ± 49.44a	0.14 ± 0.02a	
	重度干旱	2.358 ± 0.980a	0.30 ± 0.02b	93.13 ± 6.57a	0.16 ± 0.02a	
接种植株	正常浇水	11.397 ± 2.920A	0.40 ± 0.04A	52.55 ± 12.71A	0.13 ± 0.01A	
	轻度干旱	11.668 ± 2.063A	0.39 ± 0.03AB	55.05 ± 10.57A	0.11 ± 0.01A	
	中度干旱	8.095 ± 1.747AB	0.42 ± 0.03AB	49.57 ± 66.41A	0.12 ± 0.01B	
	重度干旱	7.529 ± 0.647B	0.38 ± 0.01B	51.30 ± 6.04A	0.11 ± 0.01AB	

在相同土壤水分条件下, 接种与未接种植株根系的形态特征都表现出了显著的差异, 接种植株根系的干质量、总长度、表面积、体积、根尖数、

根节数都明显高于未接种植株的; 而比根长和根节平均长度恰好相反, 表现为未接种植株显著高于接种植株; 根系平均直径则只有在土壤水分供

应不足的轻度干旱、中度干旱、重度干旱处理组中接种植株和未接种植株之间, 差异显著, 在水分供应充足的 WW 处理条件下, 差异不显著 (表 2, $p > 0.05$)。

对不同水分条件下构树根系分级分析结果表明: 根系直径 (d) < 0.5 mm 的细根长度占整个根系长度的绝大部分, 且随着土壤含水量的降低, d

< 0.5 mm 的细根长度占整个根系长度的百分比增加, 而 $0.5 \text{ mm} \leq d < 1.0 \text{ mm}$ 的细根长度占整个根系长度的百分比呈减少趋势 (表 3)。接种植株和未接种植株的变化趋势一致, 二者的差异表现在: 在相同水分条件下未接种植株似乎有更高比例的 $d < 0.5$ mm 的细根长度 ($p > 0.05$)。

表 3 土壤水分和接种幼套球囊霉对构树根系分级特征的影响

项目	水分处理	细根长度占整个根系长度的百分比 %		
		$d < 0.5 \text{ mm}$	$0.5 \text{ mm} \leq d < 1.0 \text{ mm}$	$d > 1.0 \text{ mm}$
未接种植株	正常浇水	81.95 ± 3.82a	13.98 ± 3.65a	4.07 ± 1.21a
	轻度干旱	85.39 ± 2.84a	11.77 ± 2.43a	2.84 ± 0.71a
	中度干旱	87.39 ± 2.51a	9.93 ± 2.01a	2.67 ± 0.92a
	重度干旱	92.97 ± 1.29a	6.26 ± 1.01a	0.77 ± 0.39a
接种植株	正常浇水	82.13 ± 4.63A	14.64 ± 3.92A	3.23 ± 0.72A
	轻度干旱	83.88 ± 2.83A	12.57 ± 1.87A	3.55 ± 0.96A
	中度干旱	80.89 ± 1.88A	14.86 ± 1.73A	4.25 ± 0.98A
	重度干旱	84.73 ± 1.55A	12.05 ± 1.05A	3.22 ± 0.50A

3 结论与讨论

构树幼苗的总生物量随着土壤含水量的降低而显著降低 (表 1), 土壤干旱抑制了构树幼苗的生长; 而幼苗的根冠比随着土壤含水量的降低呈升高趋势, 表明干旱胁迫改变了植株生物量的配置格局, 使得植株将更多的生物量分配到根系中以吸收水分^[6]。

在正常浇水、轻度干旱、中度干旱和重度干旱 4 种水分处理下, 接种幼套球囊霉使构树幼苗的总生物量较未接种植株的分别增加了 32.74%、126.15%、255.70%、262.50%, 表明接种菌根真菌幼套球囊霉促进了构树幼苗在石灰土基质上的生长, 增加了构树个体总生物量的积累, 并且幼套球囊霉对构树幼苗生长的促进作用在土壤干旱条件下显得尤为明显。这与前人对甘蔗、绿豆、苹果、柑橘、小麦、玉米、番茄和酸枣等的研究结果一致^[7]。Cruz 等^[8]则发现, 愈是在营养水平比较低的情况下, AM 菌根对宿主生长的促进作用愈是明显。Ague^[9]认为, 丛枝菌根真菌可能通过改善宿主对土壤水肥的吸收促进了宿主在干旱生境中的生长。

根系的大小与植株生活力的大小密切相关^[10]。投入—产出模型证实, 高的根冠比是植物根系对资源匮乏生境的生态适应, 是贫瘠生境的象征^[11]。在本研究中, 随着土壤含水量的降低, 构树幼苗根系的干质量降低, 总长度、体积和表面积也明显减小,

WW 处理与 SS 处理间差异显著 ($p < 0.05$), 根尖和根节的数量也表现出了类似的减小趋势; 同时, 接种幼套球囊霉也使得构树幼苗根系较未接种植株明显增大, 表明接种丛枝真菌使得植株能够更加有效地从土壤中获得营养物质^[12], 接种植株进而可以将更多的生物量分配给地上部分, 从而促进了植物地上部分的生长^[13], 构树幼苗根冠比对土壤水分和接种丛枝菌根响应研究结果进一步证实了这一点。

根系平均直径、比根长和根节平均长度是反映根系吸收功效的参数, 它们在一定程度上反映了单位生物量的根系所能占有的土壤体积。Trapeznikov 等^[14]对异质生境条件下的小麦根系形态研究结果表明, 生长于水肥条件优越条件下的根节变短; 董鸣^[15]认为, 植物在异质性环境中形态的变化是个体觅食行为的一种表现。比较本研究中的根系吸收功效参数 (根系平均直径、比根长和根节平均长度) 发现, 接种植株和未接种植株根系吸收功效差异明显。接种幼套球囊霉后, 在相同的土壤水分条件下, 根系平均直径增大, 比根长和根节平均长度减小, 同时根系平均直径和未接种植株的比根长随着土壤含水量的降低表现出升高的趋势。

然而, 土壤水分对根系吸收功效的影响与预期结果并不一致。在接种植株中, 根系比根长在 4 种土壤水分条件下相互之间没有显著差异。Swan M C^[16]在对 *Centaurea maculosa* Lan. 和 *Rudbeckia hirta* L. 研究中也得出相同的结果。作者认为这可能与接

种幼套球囊霉后提高了构树幼苗的抗旱性有关。另外, 根节的平均长度表现出随土壤含水量降低先降低再升高的趋势, 在接种植株和未接种植株中都是如此(表 2)。由此可见, 植物根系对外界环境的响应, 远比我们想象的复杂。

参考文献:

- [1] Folk R S, Grossnickle S C. Determining field performance potential with the use of limiting environmental conditions[J]. *New Forests*, 1997, 13: 121~138
- [2] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*[M]. London: Academic Press, 1997: 5~41
- [3] Atkinson D, Black K E, Forbes P J *et al*. The influence of arbuscular mycorrhizal colonization and environment on root development in soil[J]. *European Journal of Soil Science*, 2003, 54: 751~757
- [4] Green J J, Baddeley J A, Cortina J *et al*. Root development in the Mediterranean shrub *Pistacia lentiscus* as affected by nursery treatments[J]. *Journal of Arid Environments*, 2005, 61: 1~12
- [5] Phillip J M, Hayman D S. Improved procedures for cleaning and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi[C]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1970, 55: 158~161
- [6] Stewart J D, Lieffers V J. Preconditioning effects of nitrogen relative addition rate and drought stress on container-grown lodgepole pine seedlings[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, 23: 1663~1671
- [7] 吴强盛, 夏仁学. VA 菌根与植物水分代谢的关系[J]. *园艺园林科学*, 2004, 20(1): 188~192
- [8] Cruz C, Green J J, Watson C A, *et al*. Functional aspects of root architecture and mycorrhizal inoculation with respect to nutrient uptake capacity[J]. *Mycorrhiza*, 2004, 14(3): 177~184
- [9] Augé R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Mycorrhiza*, 2001, 11: 3~42
- [10] Bentson G M, Wayne P M. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations[J]. *Ecology*, 2000, 81: 1072~1085
- [11] Taub D R, Goldberg D. Root system topology of plants from habitats differing in soil resource availability[J]. *Functional Ecology*, 1996, 10: 258~264
- [12] 弓明钦, 徐大平, 仲崇禄, 等. 菌根生物多样性及其应用研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 2000: 51~61
- [13] Lambers H, Atkin O K, Scheuwater I. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning[A]. In: Waseley, Eschela, Kafafik. *Plant roots: the hidden half*[M]. Dekker, New York, 1995: 229~263
- [14] Trapeznikov V K, Ivanov I I, Kudoyarova G R. Effect of heterogeneous distribution of nutrients on root growth, ABA content and drought resistance of wheat plants[J]. *Plant and Soil*, 2003, 252: 207~214
- [15] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为[J]. *植物学报*, 1996, 38(10): 828~835
- [16] Megan C S. Soil water use and root system characteristics of *C. maaulosa* and sympatric plants[C]. Thesis for the degree of Master of Science in Montana State University, 2004