

# 施用氮肥对落叶松人工林一级根外生菌根侵染及形态的影响<sup>\*</sup>

孙 玥<sup>1</sup> 全先奎<sup>1</sup> 贾淑霞<sup>1</sup> 谷加存<sup>1</sup> 郭大立<sup>2</sup> 王政权<sup>1\*\*</sup>

(<sup>1</sup>东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040 <sup>2</sup>北京大学环境学院, 北京 100871)

**摘 要** 以落叶松人工林为研究对象, 通过施 N 肥试验, 对不同季节、不同土壤深度根系进行取样, 研究了 1 级根外生菌根真菌侵染率和形态, 及其与不同季节、土壤深度和土壤 N 有效性的关系。结果表明: 外生菌根真菌对落叶松人工林 1 级根的侵染率显著受不同季节和土壤深度土壤 N 有效性的影响。在不同季节和土层之间, 施 N 肥导致菌根真菌侵染率下降。与未侵染菌根真菌相比, 菌根真菌侵染导致 1 级根形态发生明显改变, 平均直径增加 18.7%, 平均根长缩短 23.7%, 比根长降低 16.3%。这种根系形态变化在不同季节、不同土壤深度处理中表现明显。菌根真菌侵染改变了 1 级根形态, 影响根系的生理生态过程。

**关键词** 落叶松 外生菌根菌 细根形态 直径 长度 比根长

**文章编号** 1001-9332(2007)08-1727-06 **中图分类号** Q43.2 Q48 **文献标识码** A

Effects of nitrogen fertilization on ectomycorrhizal infection of first order roots and root morphology of *Larix gmelinii* plantation. SUN Yue, QUAN Xiankui, JIA Shuxia, GU Jiachen, GUO Dalu, WANG Zhengquan (<sup>1</sup>School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; <sup>2</sup>School of Environmental Science, Peking University, Beijing 100871, China). -Chin J Appl Ecol, 2007, 18(8): 1727-1732.

**Abstract** In this paper, the first order roots of *Larix gmelinii* plantation under N fertilization were sampled from different soil depths in different seasons to study their morphology under effects of ectomycorrhizal fungi. The results showed that the infection rate of ectomycorrhizal fungi on the first order roots was significantly affected by soil N availability, soil depth and season. N fertilization induced a decrease of the infection rate and the decrement varied with soil depth and season. In comparing with the control, the infected first order roots had an obvious variation of their morphology, e.g., average root diameter increased by 18.7%, root length decreased by 23.7%, and specific root length decreased by 16.3%, which differed significantly with N application rate, soil depth and season. The infection of ectomycorrhizal fungi changed the first order root morphology of *L. gmelinii*, which might substantially affect the physiological and ecological processes of host plant fine roots.

**Key words** *Larix gmelinii*, ectomycorrhizal fungi, fine root morphology, diameter, length, specific root length

## 1 引 言

树木细根寿命 (longevity) 和周转 (turnover) 在森林生态系统碳平衡和养分循环过程中发挥重要作用<sup>[6]</sup>。菌根作为根系与菌根真菌的共生体, 不但帮助细根吸收养分和水分<sup>[1]</sup>, 而且影响细根的生理生态过程, 如细根寿命<sup>[12, 13]</sup>和周转。King 等<sup>[11]</sup>对火炬松 (*Pinus taeda*) 的研究表明, 未侵染外生菌根真菌 (ectomycorrhizal fungi, ECMF) 的细根 (直径 < 1

mm) 寿命 181 d (年周转率 2.02), 而侵染的细根寿命 388 d (年周转率 0.94)。菌根真菌通过产生化学防御物质或菌丝鞘包裹根尖, 对细根产生保护作用, 抵御病原菌的侵害<sup>[12]</sup>、增强根的抗性、延长寿命<sup>[24]</sup>。Well 等<sup>[28]</sup>对桃树 (*Prunus persica*) 细根寿命研究显示, 1 级根在直径 ≤ 0.25、0.25 ~ 0.5 和 > 0.5 mm 时, 中值寿命 (median root lifespan) 分别为 70、131 和 213 d。这些研究表明, 菌根真菌侵染和根系形态对细根寿命和周转具有重要意义。

Norby 和 Jackson<sup>[14]</sup>认为, 菌根真菌对土壤 N 有效性、温度和水分反应敏感, 菌根真菌主要侵染刚刚生长出的新根, 不但影响根系生理生态功能, 而且影

\* 国家自然科学基金重点资助项目 (30470294, 90511002, 30130160)。

\*\* 通讯作者, E-mail: wzqsjt@mail.nefu.edu.cn

2006-10-13 收稿, 2007-05-11 接受。

响根系形态<sup>[19]</sup>。例如, Bera等<sup>[3]</sup>在英国 Rothamsted 试验站的研究发现, VA菌根真菌侵染后, 对青蒜 (*Allium porrum*) 根系的分支和直径增加, 平均根长和比根长 (Specific root length SRL) 减小; Hetrick 等<sup>[10]</sup>对美国西部须芒草 (*Andropogon gerardii*) 的研究结果与之相同。而 Bera等<sup>[3]</sup>对红叶李 (*Prunus cerasifera*) 的研究表明, VA菌根真菌侵染后, 其 1 级根的长度未发生显著的变化。菌根真菌对细根形态的影响研究主要来自内生菌根与 1 年生或多年生草本植物根系, 而在森林生态系统水平上, 外生菌根如何影响根尖 (或 1 级根序) 形态, 哪些因素影响菌根真菌侵染, 是目前树木根系生理生态研究还没有解决的科学问题<sup>[16]</sup>。

落叶松 (*Larix gmelinii*) 是典型的外生菌根树种。最近研究表明, 生长在根系先端的落叶松 1 级根与高级根相比, 具有寿命低<sup>[30]</sup>、直径小、根长短和比根长高的形态特征<sup>[26]</sup>。但是, 外生菌根如何影响落叶松 1 级根形态, 不同季节、土壤深度和土壤 N 有效性对菌根真菌侵染的作用如何? 为此, 本研究通过对落叶松人工林施 N 肥试验, 进行不同季节和土壤深度根系取样, 研究 ECMF 对 1 级根的侵染率, 及与不同季节、土壤深度和土壤 N 有效性的关系, 揭示 ECMF 对 1 级根生长的影响, 旨在为深入研究落叶松细根寿命和周转提供基础资料。

## 2 研究地点与研究方法

### 2.1 自然概况

研究地点位于黑龙江省尚志市东北林业大学帽儿山实验林场尖砬沟森林培育实验站 (45°21′—45°25′N, 127°30′—127°34′E)。该地区属温带大陆性季风气候, 年均气温 2.8℃, 年均降水量 723 mm, 年均蒸发量 1 094 mm, 无霜期 120~140 d,  $\geq 10^\circ\text{C}$  积温 2 526℃。样地设于山坡中上部, 坡度 13°左右, 土壤为暗棕壤。平均土层厚度在 40~50 cm 左右。林分为 19 年生落叶松人工纯林, 株行距 1.5 m×2.0 m。落叶松树高和胸径分别为 (12.90±1.03) m 和 (12.50±0.59) cm。

### 2.2 研究方法

**2.2.1 样地设置** 在山坡中上部 (海拔 480~500 m, 坡向 N10°W, 坡度 11°—15°左右) 的落叶松人工林内设置 6 块面积 20 m×30 m 的样地。其中, 1、3、5 号样地为对照样地, 2、4、6 号样地为施肥样地, 立地条件相对一致。2003—2005 年的 5—9 月, 每年在处理样地内施氮肥 (硝酸铵) 5 次, 连续 3 年, 年施肥量为 10 g N·m<sup>-2</sup>。根据土壤温度的季节变化确定每

月施肥量, 其中 5 月和 9 月施肥 15.25%, 6 月和 8 月施肥 21%, 7 月施肥 27.5%。

**2.2.2 根系取样和分级** 2005 年 5 月 15 日、7 月 15 日和 9 月 15 日分别在 6 块样地内取样, 每块样地随机选择 3 个样点, 每个样点用取样器 (20 cm×10 cm×10 cm) 由上至下分 0~10 cm 和 10~20 cm 两层取土柱样品。从土柱样品中将完整的根系取出, 装入贴有标签的封口袋中。在实验室内, 将根系按分支等级<sup>[16, 27]</sup>划分出 1~5 级根, 将 1 级根取下保存在装有 FAA 固定液的塑料瓶中, 在各塑料瓶上贴上标签进行菌根真菌侵染鉴别。

**2.2.3 菌根真菌侵染的观察和细根形态的测定** 从每一个装有 1 级根 FAA 固定液的塑料瓶中随机取出 30 个根, 按根尖的形态分成 3 类: 1) 根尖有菌丝包裹; 2) 根尖粗且圆; 3) 根尖细长, 分别装入不同的培养皿中。采用 Phillips 和 Hayman<sup>[15]</sup> 的染色法对样品进行染色。在解剖镜 (10×) 下观察, 发现根尖有菌丝包裹和根尖粗且圆的根为菌根侵染的根。根据这个标准, 将保存在装有 FAA 固定液的塑料瓶中的有菌根和无菌根在解剖镜 (10×) 下分开, 装入不同的培养皿中。分别将各培养皿中的根用 EPSON EX-PRESSON 10000 XI 彩色扫描仪进行扫描, 用 Win Rhizo 根系分析软件分析出根系的个数、直径和长度等参数。根据子实体观察, 该林地落叶松 1 级根主要着生牛肝菌属、乳牛肝菌属和鹅膏菌属真菌。

**2.2.4 土壤有效氮和土壤温度的测定** 2005 年 5、7、9 月, 在取样的同时, 在每个取样点上取出 300 g 左右土壤, 装入塑料袋密封放入冰箱于 -4℃ 冷冻, 然后带回实验室分析土壤硝态氮和铵态氮含量。硝态氮采用酚二磺酸比色法, 铵态氮采用 2 mol·L<sup>-1</sup> KC 浸提-淀粉蓝比色法测定。土壤温度采用土壤温度计于每天 8:00、14:00 和 20:00 观测 3 次。各取样季节的土壤有效 N 平均含量、5 和 15 cm 平均温度见表 1。

表 1 落叶松林地不同深度土壤温度和土壤有效氮的季节动态  
Tab 1 Seasonal dynamics of soil temperature and total available nitrogen at different depths in experimental plots of *L. gmelinii* (mean±SE)

月份 Month	土壤温度 Soil temperature (°C)		土壤有效氮 Soil available nitrogen (mg kg <sup>-1</sup> )	
	5 cm	15 cm	施肥样地 Fertilized plot	对照样地 Control plot
5	12.5±0.60 <sup>a</sup>	9.70±0.55 <sup>a</sup>	16.11±2.47 <sup>a</sup>	12.39±0.24 <sup>a</sup>
7	22.3±0.32 <sup>b</sup>	20.65±0.32 <sup>b</sup>	41.05±7.12 <sup>b</sup>	15.95±1.24 <sup>b</sup>
9	14.6±0.51 <sup>c</sup>	14.50±0.39 <sup>c</sup>	23.68±3.68 <sup>c</sup>	12.84±1.49 <sup>c</sup>

同列不同小写字母表示差异显著 (P<0.05) The different small letters in the same row indicated significant difference at 0.05 level 下同 The same below

## 2.3 数据分析

在对照样地, 平均每个取样时间有菌根侵染 1 级根 771 条、无菌根侵染 690 条; 施肥样地分别为 280 和 480 条。对这些 1 级根直径和长度测定后, 在 65 °C 烘干至恒量 (24 h), 称量 (精度 0.0001 g), 计算生物量。菌根侵染率 = 菌根真菌侵染根尖个数 / (菌根真菌侵染根尖个数 + 未被菌根真菌侵染根尖个数) × 100%。比根长 (SRL,  $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$ ) = 总根长 / 总干质量。采用方差分析方法 (SAS 6.12) 进行数据分析。

## 3 结果与分析

### 3.1 落叶松 1 级根菌根真菌侵染率

由表 2 和图 1 可以看出, 不同季节、土壤深度和施 N 肥处理对落叶松人工林 1 级根菌根真菌侵染率有显著影响 ( $P < 0.01$ )。施 N 肥处理的菌根真菌侵染率 (35.3%) 比对照 (52.1%) 减少 16.8%。表层 (0 ~ 10 cm) 土壤施肥处理 (37.6%) 和对照 (53.0%) 的侵染率分别高于亚表层 (10 ~ 20 cm) 土壤 (施肥为 33.1%, 对照为 51.3%)。菌根真菌侵染率具有明显的季节变化, 夏季高于春秋两季, 秋季略高于春季 (图 1)。土壤表层夏季施肥处理与对照之间绝对差异为 13.4%, 而春秋两季平均绝对差异为 39.1%; 土壤亚表层夏季施肥处理与对照间绝对差异为 25.2%, 而春秋两季平均绝对差异为 41.6%。另外, 季节与处理 ( $P < 0.001$ ) 和季节与土层 ( $P < 0.01$ ) 的交互作用对落叶松 1 级根菌根真菌侵染率

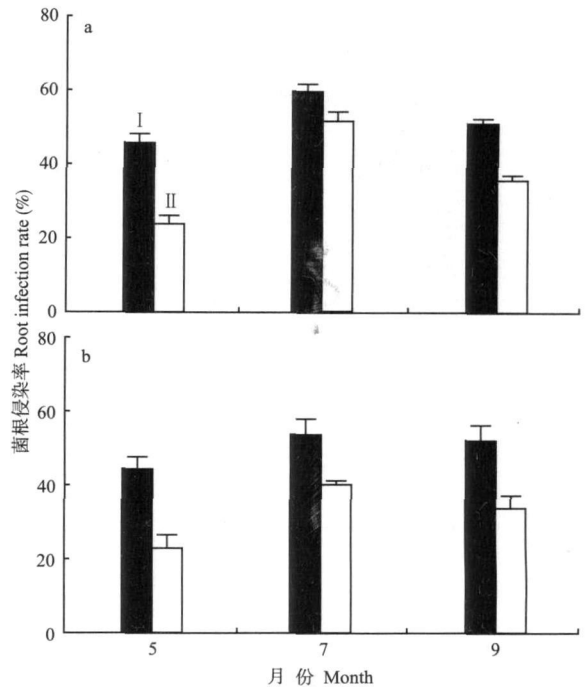


图 1 不同土层施肥处理落叶松 1 级根菌根侵染率的季节变化

Fig. 1 Seasonal dynamics of ectomycorrhizal fungal colonization in the first order roots of *Larix principis-rupprechtii* with different N treatments: a) 0~10 cm; b) 10~20 cm; I: 对照 Control; II: 施肥 Fertilized

有显著影响 (表 2)。

### 3.2 菌根真菌侵染对落叶松 1 级根直径的影响

由表 2、表 3 可以看出, 无论施肥处理还是对照, 有菌根真菌侵染的落叶松 1 级根直径比无侵染显著增加 ( $P < 0.001$ )。不同季节菌根真菌侵染对根系直径有显著影响 ( $P = 0.013$ ), 其中, 春秋两季根

表 2 落叶松人工林 1 级根直径、长度、比根长及菌根侵染率的方差分析

Tab. 2 ANOVA of mycorrhizal infection rate, diameter, length and SRL of the first order roots

变异 Source of variation	P values				
	df	侵染率 Infection rate	直径 Diameter	长度 Length	比根长 SRL
季节 Season	2	0.000	0.000	0.000	0.000
土层 Depth	1	0.002	0.484	0.832	0.834
处理 Treatment	1	0.000	0.431	0.007	0.750
侵染 Infection	1	—	0.000	0.000	0.000
季节×土层 Season×depth	2	0.001	0.882	0.115	0.014
季节×处理 Season×treatment	2	0.000	0.991	0.034	0.048
季节×侵染 Season×infection	2	—	0.013	0.000	0.749
土层×处理 Depth×treatment	1	0.120	0.995	0.485	0.515
土层×侵染 Depth×infection	1	—	0.827	0.639	0.127
处理×侵染 Treatment×infection	1	—	0.364	0.646	0.620
季节×土层×处理 Season×depth×treatment	2	0.311	0.478	0.380	0.585
季节×土层×侵染 Season×depth×infection	2	—	0.306	0.229	0.124
土层×处理×侵染 Depth×treatment×infection	1	—	0.855	0.784	0.795
季节×处理×侵染 Season×treatment×infection	2	—	0.784	0.794	0.855
季节×土层×处理×侵染 Season×depth×treatment×infection	4	—	0.930	0.697	0.951

表 3 落叶松人工林 1 级根菌根真菌侵染与未侵染的直径、长度和比根长

Table 3 Diameter, length and SRL of the first order roots infected and uninfected by mycorrhizal fungi (mean  $\pm$  SE)

处理 Treatment	土层深度 Soil depth (cm)	月份 Month	直径 Diameter (mm)		长度 Length (mm)		比根长 SRL ( $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ )	
			侵染 Infected	未侵染 Uninfected	侵染 Infected	未侵染 Uninfected	侵染 Infected	未侵染 Uninfected
对照 Control	0~10	5	0.44 $\pm$ 0.10	0.36 $\pm$ 0.03	3.89 $\pm$ 0.47	4.80 $\pm$ 0.21	51.69 $\pm$ 12.32	59.45 $\pm$ 4.95
		7	0.38 $\pm$ 0.07	0.37 $\pm$ 0.06	4.15 $\pm$ 0.62	4.37 $\pm$ 0.58	51.63 $\pm$ 7.38	55.66 $\pm$ 1.16
		9	0.35 $\pm$ 0.01	0.25 $\pm$ 0.03	1.92 $\pm$ 0.10	4.11 $\pm$ 0.47	34.75 $\pm$ 4.94	41.62 $\pm$ 3.50
	10~20	5	0.42 $\pm$ 0.04	0.40 $\pm$ 0.05	4.71 $\pm$ 0.96	4.92 $\pm$ 0.73	63.19 $\pm$ 14.52	65.92 $\pm$ 15.25
		7	0.35 $\pm$ 0.03	0.33 $\pm$ 0.01	3.47 $\pm$ 0.78	4.39 $\pm$ 0.44	43.75 $\pm$ 1.69	61.96 $\pm$ 8.90
		9	0.35 $\pm$ 0.01	0.23 $\pm$ 0.01	2.05 $\pm$ 0.29	4.08 $\pm$ 0.51	26.16 $\pm$ 4.41	39.04 $\pm$ 8.90
施肥 Fertilized	0~10	5	0.50 $\pm$ 0.15	0.36 $\pm$ 0.01	3.34 $\pm$ 0.95	3.82 $\pm$ 0.96	48.23 $\pm$ 7.93	59.35 $\pm$ 11.22
		7	0.37 $\pm$ 0.07	0.37 $\pm$ 0.00	3.87 $\pm$ 0.28	4.12 $\pm$ 0.12	59.55 $\pm$ 6.09	59.21 $\pm$ 3.53
		9	0.35 $\pm$ 0.02	0.25 $\pm$ 0.03	1.99 $\pm$ 0.20	4.42 $\pm$ 0.70	34.63 $\pm$ 8.85	45.29 $\pm$ 6.83
	10~20	5	0.43 $\pm$ 0.13	0.36 $\pm$ 0.09	3.50 $\pm$ 0.37	4.18 $\pm$ 0.30	52.59 $\pm$ 9.26	61.92 $\pm$ 5.18
		7	0.38 $\pm$ 0.03	0.35 $\pm$ 0.02	3.68 $\pm$ 0.81	4.21 $\pm$ 0.23	52.51 $\pm$ 4.23	71.06 $\pm$ 13.71
		9	0.38 $\pm$ 0.03	0.23 $\pm$ 0.01	1.96 $\pm$ 0.19	3.32 $\pm$ 0.54	21.56 $\pm$ 6.04	36.43 $\pm$ 6.45

系直径的增幅较大, 夏季增幅较小. 在对照样地中, 与未侵染相比, 春、秋季菌根真菌侵染使表层土壤根系直径分别增加 19.4% 和 28.7%, 秋季亚表层增加 34%; 在施肥样地中, 春、秋季菌根真菌侵染使表层土壤根系直径均增加 29.6%, 亚表层土壤分别增加 17.8% 和 38.8%.

### 3.3 菌根真菌侵染对落叶松 1 级根长度的影响

菌根真菌侵染导致 1 级根长度显著 ( $P < 0.001$ ) 减少 (表 2, 表 3). 对照样地中菌根真菌侵染平均单根长度 ((3.37  $\pm$  0.54) mm) 比未侵染根长 ((4.44  $\pm$  0.49) mm) 降低 23.7%; 施肥样地中菌根真菌侵染导致单根长度平均降低 24.1%. 说明不同季节、不同处理对根长有显著影响 (表 2), 但土层对根长影响不显著 ( $P = 0.832$ ). 在 3 个季节中, 秋季菌根真菌侵染的平均根长平均下降 49.7%, 春季平均下降 12.9%, 夏季平均下降 8% (表 3), 说明季节和菌根真菌侵染的交互作用影响根的长度 ( $P < 0.001$ ).

### 3.4 菌根真菌侵染对落叶松 1 级根比根长影响

由表 2, 3 可以看出, 落叶松 1 级根比根长明显受菌根真菌侵染的影响 ( $P < 0.001$ ), 菌根真菌侵染导致比根长显著下降. 对照样地中, 菌根真菌侵染导致比根长降低 16.3%, 施肥样地中比根长降低 19.3%. 不同土层和施肥处理对比根长没有影响 ( $P = 0.515$ ), 而不同季节与土层深度、不同处理的交互作用对比根长有显著影响 ( $P = 0.014$   $P = 0.048$ ). 3 个季节中, 秋季有菌根的比根长分别比无菌根降低 24.7% (对照样地) 和 32.2% (施肥样地), 而春季和夏季降幅相对较少, 平均约 13%.

## 4 讨 论

### 4.1 影响外生菌根侵染率的因素

在地陆地生态系统中, 有 90% 的植物根系与菌根真菌形成共生关系. 菌根真菌主要是通过菌丝扩大根系吸收面积, 帮助根系吸收养分和水分, 尤其是在环境胁迫条件下, 能为根系提供所需的资源、减少根系的危害<sup>[1]</sup>. 刚刚出生的新根 (即 1 级根) 木质化程度低<sup>[16]</sup>, 很容易被菌丝侵染. 但菌根真菌的侵染率受树种、土壤 N 有效性<sup>[22]</sup>、土壤温度和水分限制<sup>[12, 23]</sup>. 本研究结果表明, 落叶松施 N 肥处理后, 菌根真菌侵染率显著降低, 有明显的季节性变化 ( $P < 0.001$ ), 同时也受土壤深度影响 ( $P < 0.01$ ) (表 2, 图 1). 外生菌根真菌对土壤 N 有效性反应敏感. 与肥沃土壤相比, 贫瘠土壤中菌根真菌明显减少, Hayne 和 Gover<sup>[9]</sup> 对北美红松 (*Pinus resinosa*) 林的研究表明, 施 N 肥导致真菌生长明显下降. 根据成本效益 (cost-benefit) 理论<sup>[29]</sup>, 菌根真菌的菌丝为根系提供养分和水分, 根系为菌丝供应碳水化合物, 植物要投入大约 4% ~ 20% 的总初级生产 (GPP) 用于维持菌根真菌正常活动. 当土壤养分有效性较高时, 根系对菌根真菌的依赖性降低<sup>[3]</sup>, 投入到真菌菌丝中的 C 会减少, 植物则会在新根中减少菌丝侵染的位点数<sup>[5]</sup>. 因此, 施 N 肥导致落叶松 1 级根菌根真菌侵染率降低 (图 1).

温带地区森林土壤温度变化主要表现在季节和土壤深度两个方面. 菌根真菌的侵染率随季节和土层变化实质上是对温度的反应, 与根系的季节性生理生态活动规律一致<sup>[21]</sup>. Swaen<sup>[23]</sup> 对美国亚利桑那可食松 (*Pinus edulis*) 林分研究表明, 外生菌根真

菌侵染率 5 月为 40%, 7 月达到 57%, 8 月下降到 50% 左右. Hart 等<sup>[8]</sup>对美国黄松 (*Pinus ponderosa*) 林分菌根生物量研究显示, 5、7 和 9 月菌根生物量分别为 33、60 和 40  $g \cdot m^{-2}$ , 说明菌根真菌侵染率和生物量与土壤季节性温度紧密相关. 5、7 和 9 月帽儿山地区落叶松人工林 5 cm 土层的温度分别为 12.5 °C、14.6 °C 和 22.3 °C, 比 15 cm 土层土壤温度平均高出 2 °C 左右 (表 1). 由于森林覆盖的作用, 土壤水分季节性变化不大<sup>[13]</sup>. 落叶松 1 级根菌根真菌侵染率与该地区土壤温度季节变化规律一致, 施肥同样降低了各个季节的侵染率, 而且与对照样地具有相同的季节性格局 (图 1). 产生这种变化的原因是菌根真菌繁殖和生长依赖于与之共生的根系生理代谢活动的强弱, 尤其是依赖根系提供的碳水化合物. 根系的季节性生长随季节的温度变化<sup>[17]</sup>. 在夏季, 土壤温度条件最适合根系的生长, 树木对养分和水分的需求也最大, 地上部分提供给根系的碳水化合物最多<sup>[17]</sup>, 因而会刺激菌丝的生长<sup>[23]</sup>; 秋季, 树木地上部分停止生长, 叶片逐渐衰老和凋落, 对养分和水分的需求降低, 根的生长缓慢, 根系向菌根真菌提供碳水化合物减少, 因此其侵染率降低.

#### 4.2 外生菌根真菌侵染对细根形态的影响

细根形态 (直径、长度和比根长) 决定养分和水分吸收功能, 影响细根生产、寿命<sup>[6]</sup>和周转<sup>[18-28]</sup>. 与高级根序相比, 生长在根系先端的 1 级根序最容易被真菌侵染, 如果不能发育成母根 (即 2 级根以上根序) 也最容易死亡. 主要是因为 1 级根具有直径小、长度短、比根长高的形态特征<sup>[26]</sup>, 同时具有 N 含量高<sup>[16]</sup>、非结构性碳水化合物低<sup>[7]</sup>和呼吸强<sup>[4]</sup>的生理特征. 王向荣等<sup>[26]</sup>研究表明, 落叶松 1 级根的总长度在整个根系中占绝大部分, 其形态改变意味着生理生态过程发生变化. 很多研究显示, 共生菌根真菌引起根系形态发生改变<sup>[2-24]</sup>, 而且随真菌类型、树种及环境条件的变化而变化. Rousseau 等<sup>[20]</sup>在研究火炬松苗木外生菌根时发现, 与对照根直径 (0.30 mm) 相比, 菌根真菌侵染明显增加 1 级根直径 (0.48 mm), 导致 1 级根表面积增加 3 倍. 全瑞建等<sup>[29]</sup>在研究长寿沙田柚 (*Citrus grandis* cv Changshou Shatian You) 苗木时发现, 接种 AM 真菌主根长度比对照增加了 22.7%, 侧根数量增加了 35.7%, 须根数量和总长分别增加了 160.8% 和 103.2%. 本研究得到外生菌根真菌侵染对落叶松 1 级根直径、长度和比根长都有显著影响, 不仅表现在土层之间 (但差异不显著, 表 2), 而且表现在季节之间、施肥

与对照之间具有相同的规律性.

菌根真菌侵染为什么会导导致细根 (主要是 1 级根) 形态改变? 无论是内生菌根的研究还是外生菌根的研究都没有令人满意的解释. 目前认为外生菌根可能有两个共同作用过程: 首先, 真菌菌丝接触到根系侵染位点后, 受到根分泌物的刺激作用, 菌丝体在根系表面大量生长, 菌丝生长速度远远高于根生长速度, 很快形成菌丝鞘, 最后围绕皮层细胞形成 Hart 网, 这个过程导致直径增加. 例如, 菌丝鞘由几十层菌丝组成, 可使 1 级根直径增加 0.04 ~ 0.08 mm, 体积增加 20% ~ 30%<sup>[20]</sup>; 其次, 根被外生菌根的菌丝包被后, 会受到由真菌产生的生长调节物质的影响, 根伸长生长受到抑制<sup>[18]</sup>. 直径增加和长度缩短导致比根长降低<sup>[6]</sup>.

王向荣等<sup>[27]</sup>研究发现, 单位面积上落叶松 1 级根数量庞大, 1 级根直径变异范围在 0.15 ~ 0.82 mm, 同样是 1 级根, 其寿命可能相差 1 ~ 2 倍<sup>[28]</sup>. 菌根真菌侵染改变了 1 级根形态, 必然对其寿命和周转产生重要影响. 但是, 为什么没有进行施肥处理的对照样地中有 47.9% 的 1 级根没有被真菌侵染? 菌丝寻找共生体的方式和过程是什么? 哪些内部生理因素和外部环境因素影响根表皮细胞上菌丝侵染位点的数量? 没有真菌侵染和被真菌侵染的吸收根在养分和水分吸收效率、C 消耗以及养分循环过程中的贡献有什么区别? 在全球变化背景下研究这些科学问题对于认识森林生态系统共生真菌与能量流动和物质循环的关系具有重要的理论意义.

## 5 结 论

外生菌根真菌对落叶松人工林 1 级根的侵染率明显受不同季节和土层深度土壤 N 有效性的影响. 夏季侵染率明显高于春季和秋季, 表层土壤侵染率高于亚表层土壤, 在不同季节和土层之间, 施 N 肥导致菌根真菌侵染率减少. 菌根真菌侵染导致落叶松 1 级根形态发生明显改变. 与未侵染菌根真菌的 1 级根相比, 侵染真菌的 1 级根平均直径增加、平均根长缩短、比根长降低, 这种根系形态变化规律在不同季节和土壤深度的处理中表现明显. 菌根真菌的侵染率同时受季节与土层、季节与施肥处理交互作用限制, 直径、长度和比根长分别受季节与菌根真菌侵染、季节与施肥处理的交互影响.

#### 参考文献

[1] Allen MF. 1991. The Ecology of Mycorrhizae. New

- Yorke Cambridge University Press 1-8 113-118
- [ 2 ] Bera G, Fusconi A, Trotta A, et al 1990 Morphogenetic modifications induced by the mycorrhizal fungus *Glomus* strain E3 in the root system of *Allium porrum* L. *New Phytologist* **114**: 207-215
- [ 3 ] Bera G, Trotta A, Fusconi A, et al 1995 Arbuscular mycorrhizal induced changes to plant growth and root system morphology in *Prunus cerasifera*. *Tree Physiology* **15**: 281-293
- [ 4 ] Burton AJ, Pregitzer KS, Ruess RW, et al 2002 Root respiration in North American forests: Effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia* **131**: 559-568
- [ 5 ] Chapin FS, Matson PA, Mooney HA 2002 Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer-Verlag 182-184
- [ 6 ] Eissenstat DM, Yanai RD 1997 The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research* **27**: 1-60
- [ 7 ] Guo DL, Mitchell RJ, Hendricks JJ 2004 Fine root branch orders respond differentially to carbon source sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia* **140**: 450-457
- [ 8 ] Hart SC, Classen AT, Wright RJ 2005 Long term interval burning alters fine root and mycorrhizal dynamics in a ponderosa pine forest. *Journal of Applied Ecology* **42**: 752-761
- [ 9 ] Haynes BE, Gower ST 1995 Belowground carbon allocation in unfertilized and fertilized red pine plantations in northern Wisconsin. *Tree Physiology* **15**: 317-325
- [ 10 ] Hetrick BAD, Leslie JF, Wilson GT, et al 1988 Physiological and topological assessment of effects of a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus on root architecture of big bluestem. *New Phytologist* **110**: 85-96
- [ 11 ] King JS, Albaugh TJ, Allen HL, et al 2002 Belowground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. *New Phytologist* **154**(3): 389-398
- [ 12 ] Linderman RG 1994 Role of VAM Fungi in Biocontrol. Minnesota: APS Press 1-25
- [ 13 ] Mei L (梅莉), Wang Z-Q (王政权), Han Y-Z (韩有志), et al 2006 Distribution patterns of *Fraxinus mandshurica* root biomass: specific root length and root length density. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)* **17**(1): 1-4 (in Chinese)
- [ 14 ] North RJ, Jackson RB 2000 Root dynamics and global change: Seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist* **147**: 3-12
- [ 15 ] Phillips M, Hayman DS 1970 Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* **55**: 158-160
- [ 16 ] Pregitzer KS, de Forest JL, Burton AJ, et al 2002 Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs* **72**: 293-309
- [ 17 ] Pregitzer KS, King JS, Burton AJ, et al 2000 Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist* **147**: 105-115
- [ 18 ] Pritchett WL 1979 Properties and Management of Forest Soils. New York: John Wiley & Sons Press 118-137
- [ 19 ] Reinhardt DR, Miller RM 1990 Size classes of root diameter and mycorrhizal fungal colonization in two temperate grassland communities. *New Phytologist* **116**: 129-136
- [ 20 ] Rousseau MD, Sylvia DM, Fox AJ 1994 Contribution of ectomycorrhiza to the potential nutrient absorbing surface of pine. *New Phytologist* **128**: 639-644
- [ 21 ] Ruotsalainen AL, Vare H, Vestberg M 2002 Seasonality of root fungal colonization in low alpine herbs. *Mycorrhiza* **12**: 29-36
- [ 22 ] Smith SE, John ST, Smith BJ, et al 1986 Effects of mycorrhizal infection on plant growth, nitrogen and phosphorus nutrition in glasshouse grown *Allium cepa* L. *New Phytologist* **103**: 359-373
- [ 23 ] Swain RL, Gehring CA, Van Ert M, et al 1998 Temporal variation in temperature and rainfall differentially affects ectomycorrhizal colonization at two contrasting sites. *New Phytologist* **139**: 733-739
- [ 24 ] Tiemeij GL, Fahey TJ 2001 Evaluating mineralization estimates of fine root longevity and production in the forest floor of a temperate broadleaf forest. *Plant and Soil* **229**: 167-176
- [ 25 ] Tong R-J (佟瑞建), Yang X-H (杨晓红), Li D-Y (李东彦) 2006 Effects of interspecific difference of arbuscular mycorrhizal fungi on *Citrus grandis* cv. Changshou Shatan You seedlings vegetative growth and mineral contents. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)* **17**(7): 1229-1233 (in Chinese)
- [ 26 ] Wang X-R (王向荣), Gu J-C (谷加存), Mei L (梅莉), et al 2006 Fine root order morphology and proportion between mother roots and daughter roots in *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* plantations. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)* **26**(6): 1686-1692 (in Chinese)
- [ 27 ] Wang X-R (王向荣), Wang Z-Q (王政权), Han Y-Z (韩有志), et al 2005 Variations of fine root diameter with root order in Manchurian ash and Dahurian larch plantations. *Journal of Plant Ecology (植物生态学报)* **29**(6): 871-877 (in Chinese)
- [ 28 ] Wells CE, Glenn DM, Eissenstat DM 2002 Changes in the risk of fine root mortality with age: A case study in peach. *Prunus persica* (Rosaceae). *American Journal of Botany* **89**: 79-87
- [ 29 ] Wu C (吴楚), Wang Z-Q (王政权), Fan Z-Q (范志强) 2004 Significance of senescence study on tree roots and its advances. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)* **15**(7): 1276-1280 (in Chinese)
- [ 30 ] Yu S-Q (于水强), Wang Z-Q (王政权), Shi JW (史建伟), et al 2006 Estimating fine root longevity of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* using mini rhizotrons. *Journal of Plant Ecology (植物生态学报)* **31**(1): 102-109 (in Chinese)

作者简介 孙 玥, 女, 1982年生, 硕士研究生. 主要从事树木生理生态学研究. E-mail: xjamao1370@163.com

责任编辑 李凤琴