

双色蜡蘑对黑松幼苗生长量及其根系形态的影响

周晓莹¹, 梁 玉², 李红丽^{1*}, 高 娅¹, 仇苏倩¹, 范小莉², 董 智¹

(1 山东农业大学 林学院, 山东省土壤侵蚀与生态修复重点实验室, 泰山森林生态站, 山东泰安 271018; 2 山东省林业科学研究院, 济南 250014)

摘 要: 为研究双色蜡蘑(*Laccaria bicolor*)对黑松(*Pinus thunbergii*)幼苗生长及其根系形态的影响, 在营养杯培育条件下, 用双色蜡蘑液体菌剂对黑松幼苗进行接种处理, 接种第 15、30、60、90、120 天时取样, 比较接种和未接种黑松幼苗的生物量、根系形态及根系分形维数的差异。结果表明: 双色蜡蘑在黑松幼苗地上植株、地下根系的生长及其生物量的积累方面都表现出明显的促进作用。接种双色蜡蘑也显著改善了根系总长度、分支数、表面积、体积等参数和根系分形维数, 并对地下根系生长的促进作用时间早于地上部分, 且效应显著高于地上部分。接种双色蜡蘑第 15~30 天时对地上部分基本无影响, 但对根系促进作用明显, 而地上部分在第 60 天时开始表现出显著的生长效应。研究发现, 双色蜡蘑能够成功定殖于黑松根部, 促进黑松幼苗生长及其生物量的积累, 同时显著促进根系总长度、分支数、表面积和体积增加, 并使根系分形维数增大, 表现出明显的促生作用, 且对根系发育的显著促进作用早于地上部分。

关键词: 双色蜡蘑; 黑松; 生长效应; 根系形态; 分形维数

中图分类号: Q948.12⁺2.2 **文献标志码:** A

Effect of *Laccaria bicolor* on Growth and Root Morphology of *Pinus thunbergii* Seedlings

ZHOU Xiaoying¹, LIANG Yu², LI Hongli^{1*}, GAO Ya¹, QIU Suqian¹, FAN Xiaoli², DONG Zhi¹

(1 Forestry College of Shandong Agricultural University, Shandong Provincial Key Laboratory of Soil Erosion and Ecological Restoration, Taishan Forest Ecosystem Research Station, Tai'an, Shandong 271018, China; 2 Shandong Academy of Forestry, Jinan 250014, China)

Abstract: In order to study the effect of *Laccaria bicolor* on the growth and root morphology of *Pinus thunbergii* seedlings, we inoculated the seedlings of *P. thunbergii* with liquid fungus of *L. bicolor* in nutrition cup. We compared the differences of biomass, root morphology and root fractal dimension between inoculated and uninoculated *P. thunbergii* seedlings. The results showed that the *L. bicolor* showed obvious promotion effect on growth and biomass accumulation of underground roots and aboveground plants of *P. thunbergii* seedlings. Inoculation of *L. bicolor* also significantly improved the total root length, forks, root surface area, root volume and root fractal dimension. Moreover, its promoting effect on the growth of underground roots was earlier than that of the aboveground part, and the effect was significantly higher than that of the aboveground part. 15–30 days after the inoculation, *L. bicolor* had no effect on the aboveground part, but it had obvious promotion effect on the root system. However, the aboveground part

收稿日期: 2018-01-30; 修改稿收到日期: 2018-04-25

基金项目: 欧洲投资银行贷款山东沿海防护林建设项目(SCSFP-KY-1, SCSFP-JC)

作者简介: 周晓莹(1992—), 女, 硕士研究生, 主要从事荒漠化防治与盐碱地治理研究。E-mail: icewinchester@163.com

* 通信作者: 李红丽, 博士, 副教授; 主要从事荒漠化防治、盐碱地治理与植被恢复。E-mail: lhl@sdaa.edu.cn

began to show significant growth response on the 60th day. In summary, the *L. bicolor* can colonize the root of *P. thunbergii* successfully, promote the growth of seedlings and the accumulation of biomass, increase the total length, forks, surface area and volume of root system, and increase the fractal dimension of root system. It showed obvious promoting effect on root development, and the promoting effect was earlier before the aboveground part growth.

Key words: *Laccaria bicolor*; *Pinus thunbergii*; growth effect; root morphology; fractal dimension

菌根是土壤中菌根真菌与植物根系形成的互利共生的联合体,是自然界中一种普遍存在的真菌和植物共生的现象^[1-2]。植物根际的许多真菌能入侵植物根系并形成不同类型的菌根^[3]。菌根真菌可在宿主植物根部形成共生结构^[1],以此增加宿主植物对土壤中营养元素和水分吸收、利用^[4-9]以及碳水化合物代谢^[10],促进植物生长和产量的提高^[8-14],增强植物对逆境胁迫的忍耐性,增强抗旱、抗盐能力,诱导植物产生系统抗性^[15-18]。特别值得一提的是,菌根真菌感染能诱导植物根系发生明显变化,改变植株根系构型,使根系分支增加,从而促进更多侧根的形成,增加根长和直径^[19-21]。大量的研究表明,利用优良的菌根真菌进行接种,培育菌根化苗可以增加植物对水分和养分的吸收,提高植物抗逆性,并促进其生长发育。

双色蜡蘑(*Laccaria bicolor*)属于担子菌亚门(Basidiomycotina)、口蘑科(Tricholomataceae)、蜡蘑属(*Laccaria*)的外生菌根真菌^[22]。这种真菌分布于世界各地,在森林苗圃^[23]和成熟的林分^[24]都很常见,能够定殖于植物根部,促进植物侧根形成^[25],增加植物对土壤中营养元素的吸收,对宿主植物具有显著的促生效应^[26-27],它还能够提高植物对重金属等非生物逆境的抵抗能力^[27],是一种优良的外生菌根真菌,但国内对双色蜡蘑的研究较少。

黑松(*Pinus thunbergii*)是一种耐盐碱、抗逆性较强的树种,是暖温带海岸防护林建设中常用的常绿针叶树种^[28]。但是,黑松幼苗期生长缓慢,而人工接种菌根菌可以有效地提高苗期的生长、造林成活率和苗木质量^[29]。1992年法国开发了一个研究项目,通过接种双色蜡蘑来促进花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)的生长^[30];2000年,双色蜡蘑的S238N菌株在法国商业上应用于苗圃和森林种植园中花旗松的接种,这种菌株可以使木材总产量增加60%^[31]。但接种双色蜡蘑能否促进黑松幼苗的生长、根系发育?其接种后何时发挥作用?其促生作用是否持续加强?对于这些问题的研究尚未见报道。基于此,本研究以黑松为材料,探讨其接种双色

蜡蘑后一段时间内的地上部分与根系的生长动态及根系形态的动态变化,以期揭示双色蜡蘑对黑松生长的影响,观测双色蜡蘑发挥作用的时间及其生长效应,为双色蜡蘑在黑松育苗上的应用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试树种为黑松,种子来源于山东乳山市垛山林场。供试菌种为外生真菌双色蜡蘑,引自于加拿大阿尔伯塔大学,经培养后,将液体菌剂用搅拌机打碎用于实验接种。

1.2 试验设计

黑松种子利用90%的酒精和0.2%的HgCl₂清洗10s,然后用无菌的去离子水反复冲洗,再将种子置于灭菌培养皿的无菌滤纸上进行催芽处理,催芽期间用无菌的去离子水浸润种子保证其催芽所需湿度。将培养皿放置于智能人工气候培养箱中催芽,温度25℃。

试验于2017年4~9月在山东农业大学林学实验站温室中进行,4月20日,用消毒液及紫外线杀菌灯管对温室及营养杯进行消毒灭菌,营养杯高18cm、直径9cm。培养基质以泥炭土与珍珠岩3:1混合,经高温高压灭菌2h后装入营养杯中。试验共设置接菌(接种双色蜡蘑,文中用LB代替,下同)和不接菌对照(CK)2个处理。将催芽露白的黑松种子播入营养杯,待黑松出苗后,立即分别接种培养好的打碎的双色蜡蘑液体菌剂,接种量为每营养杯每次10mL菌液,对照不接菌,每处理100株苗。1个月后重复接种1次。所有试验苗均在25℃温室中培养,期间用25%的Hoagland营养液作为黑松的营养来源,接种前后2周不浇营养液,光照和浇水等管理措施一致。

1.3 指标测定

1.3.1 侵染率 参照常双双等的台盼蓝染色^[32]方法,于接种黑松2个月后测定侵染率,其侵染率为34.55%,对照没有侵染。

1.3.2 生长量与根系形态参数 各处理于接菌后 15 d 测定第 1 次株高,其后分别于 30 d、60 d、90 d、120 d 测定株高。同时,随机选择幼苗 10 株带回实验室,把幼苗从营养杯中全部取出,尽量不伤害根系,经自来水清洗后,从根茎处将幼苗分成地上植株和根系两部分;立即于 EPSON 平板扫描仪扫描完整的根系,获得根系图片,采用 WinRhizo 根系分析仪测定长度、表面积、体积、分支数等根系形态参数。测定完成后,将地上部分和根系于 80 ℃ 烘干 12 h 后称得干重。

双色蜡蘑对植物生长的作用可用其生物量的积累效应—生长效应(mycorrhizal growth response, MGR)表示,其计算公式^[33]为:

$$MGR(\%) = 100 \times (B_A - B_{NA}) / B_{NA}$$

其中, B_A 表示接种双色蜡蘑后植物的生物量, B_{NA} 表示不接种双色蜡蘑时植物的生物量。 $MGR > 0$ 表示双色蜡蘑促进了植物的生长, $MGR < 0$ 表示双色蜡蘑抑制了植物的生长, $MGR = 0$ 表示双色蜡蘑对植物生长没有影响。

另外,根系分形维数采用王义琴等的方法^[34]计算。

1.4 数据处理

使用 SPSS19.0 对黑松生长量和根系参数进行统计分析 with ANOVA 方差分析,并且检验处理间差异的显著性,显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。采用 Excel 2010 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 接种双色蜡蘑对黑松株高和生物量的影响

表 1 显示,接种双色蜡蘑 15 和 30 d,接种黑松幼苗株高与对照组差异不明显($P > 0.05$),接种 30

d 较对照增加 11.58%;接种 60~120 d,双色蜡蘑显著地促进了黑松株高的生长,接种处理株高比对照组显著增加 29.08%~74.04% ($P < 0.05$)。可见,接种双色蜡蘑对黑松幼苗株高生长有促进作用,该效应随接种时间的延长呈持续增长趋势。

同时,由表 1 还可知,黑松接种双色蜡蘑第 15 和 30 天时,接菌处理地上部生物量与对照组均没有显著差异;从接种后第 60 天开始,双色蜡蘑对黑松地上部分的生物量产生了显著的促进作用 ($P < 0.05$),在接种第 60~120 天时生长效应为 100.00%~195.00%。另外,接种黑松根系生物量在第 15 天时就高于对照组,但与对照差异不显著;在接种第 30~120 天时,双色蜡蘑处理的黑松根系生物量均显著高于对照组 ($P < 0.05$),期间双色蜡蘑对黑松根系生长的促进作用上升比较平稳,较对照平均增长 91%。整体来看,接种双色蜡蘑对黑松生物量的促进作用同样随接种时间延长而持续增长。

2.2 接种双色蜡蘑对黑松根系形态、根长和根系分支数的影响

图 1 显示,在接种双色蜡蘑 15~120 d 期间,接种双色蜡蘑处理黑松幼苗主根长度、侧根长度、总根长、根系的分支数等根系构型均明显优于未接种的对照。首先,接种的黑松苗总根长在各个生长阶段中均不同程度大于未接种对照(图 2,A),其在接种第 15 天时就开始表现出与对照组的显著差异($P < 0.05$),在接种第 90d~120 天时总根长增长量较大,并于第 120 天时总根长达到最大(303.55 cm),远大于现未接种 CK(141.84 cm)。其次,接种双色蜡蘑黑松幼苗根系分支数从第 60 天开始也显著高于不接种对照(图 2,B),其于接菌后 90~120 d 期间根系分支数增长量最大,接种第 120 天时根系分支

表 1 不同处理下黑松株高和干生物量的动态变化
Table 1 The dynamic changes of stem height and dry biomass of *P. thunbergii* seedlings under different treatments ($n=10$)

处理时间 Treatment time/d	株高 Stem height			地上部分生物量 Sheet biomass			根系生物量 Root biomass		
	CK/cm	LB/cm	MGR/%	CK /(g·stem ⁻¹)	LB /(g·stem ⁻¹)	MGR/%	CK /(g·stem ⁻¹)	LB /(g·stem ⁻¹)	MGR/%
15	5.44±1.22a	5.63±0.79a	3.49	0.011±0.005a	0.010±0.003a	-9.09	0.0016±0.001a	0.0026±0.001a	62.50
30	5.96±0.54a	6.65±0.47a	11.58	0.014±0.005a	0.018±0.007a	28.57	0.0019±0.001b	0.0030±0.001a	57.89
60	6.43±1.29b	8.30±1.83a	29.08	0.053±0.032b	0.106±0.050a	100.00	0.012±0.007b	0.022±0.010a	83.33
90	7.67±1.26b	12.33±2.52a	60.76	0.110±0.040b	0.312±0.100a	183.64	0.028±0.008b	0.047±0.013a	67.86
120	9.67±0.29b	16.83±2.02a	74.04	0.200±0.060b	0.590±0.150a	195.00	0.071±0.040b	0.181±0.080a	154.93

注:CK. 不接菌对照;LB. 接种双色蜡蘑;MGR. 生长效应;同行不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异 ($P < 0.05$);下同
Note: CK. Without inoculation; LB. Inoculation with *Laccaria bicolor*; MGR. Mycorrhizal growth response; Different small letters within same row meant significant difference between treatments at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below

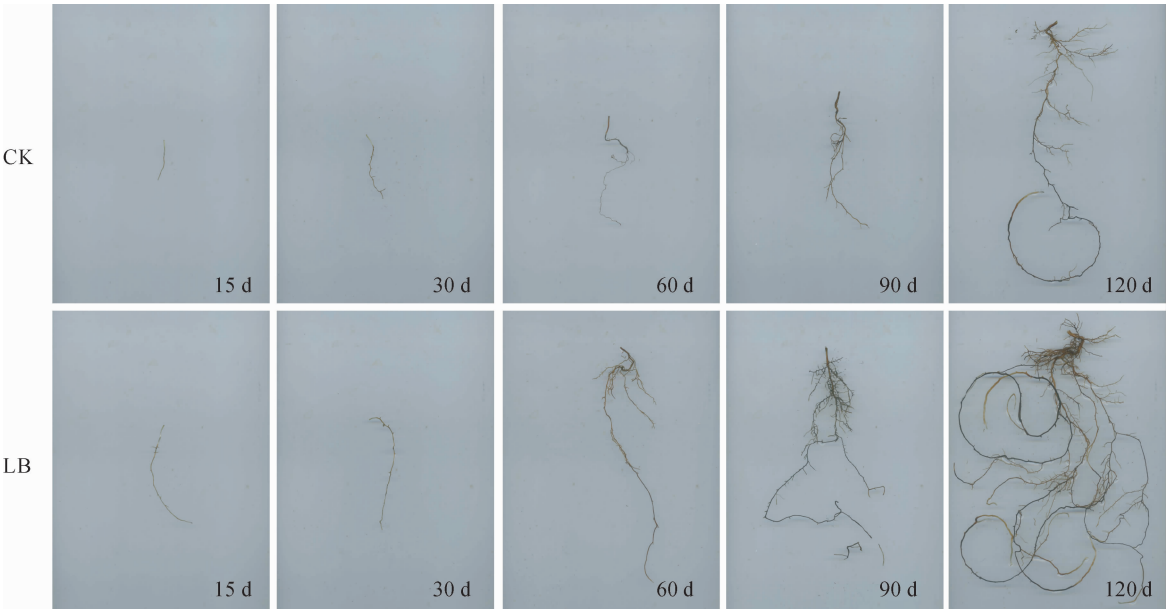
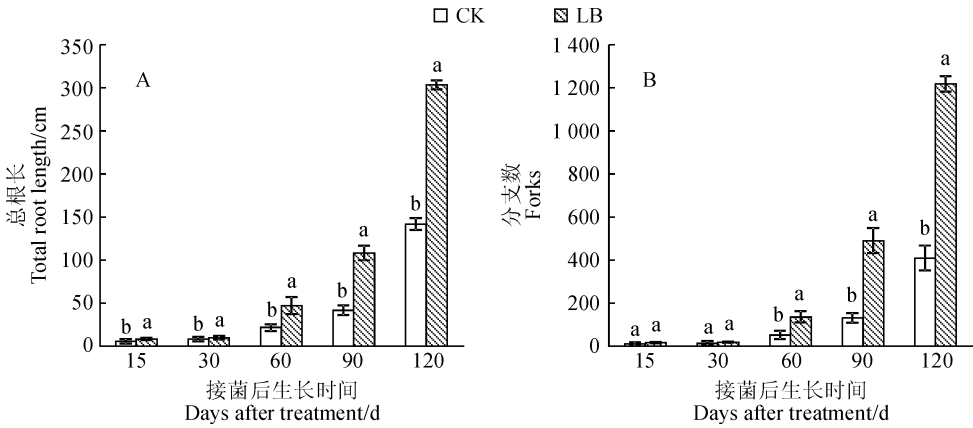


图 1 不同处理下黑松根系构型

Fig. 1 Root system architecture of *P. thunbergii* seedlings under different treatments



图中不同小写字母表示同期处理间差异显著($P<0.05$),下同。

图 2 不同处理下黑松幼苗根系总根长和分支数

Different small letters within same stage meant significant difference among treatments at 0.05 level. The same as below.

Fig. 2 Total root length and forks of *P. thunbergii* seedling under different treatments

数(1 218.33)远远大于 CK(410.00)。

2.3 双色蜡蘑对黑松根系表面积和体积的影响

不同处理根系表面积的变化趋势与总根长基本一致(图 3,A)。在实验过程中,接种双色蜡蘑处理黑松幼苗的根系表面积均不同程度高于未接种对照,其在接种 15 d 后就开始与对照组产生了显著的差异($P<0.05$),并随着接种时间的延长均始终显著大于对照组。同时。在接种处理条件下,黑松幼苗根体积随着接种时间的延长逐渐增大(图 3,B)。与不接种的对照组相比,接种处理根系体积在黑松生长各时间点均不同程度大于不接种对照;接种处理黑松苗根系体积在接种第 15 天时与对照组相比

差异不显著,从接种第 30 天时起与对照组产生了显著的差异($P<0.05$),其在接种第 120 天时根系体积(0.8980 cm^3)显著大于未接种 CK(0.3123 cm^3)。

2.4 双色蜡蘑对黑松根系分形特征的影响

植物根系形态的分形维数直接反映了植物根系在不同生长环境影响下发育程度的差异^[35]。植物根系越发达,分支越多,分形维数越高,而较小的分形维数反映出根系的分生能力相对较弱^[36-37]。从图 4 可知,接种处理和对照黑松幼苗根系分形维数均随着接种时间逐渐增加,但接种双色蜡蘑处理菌根苗根系分形维数在接种后不同时期均不同程度高

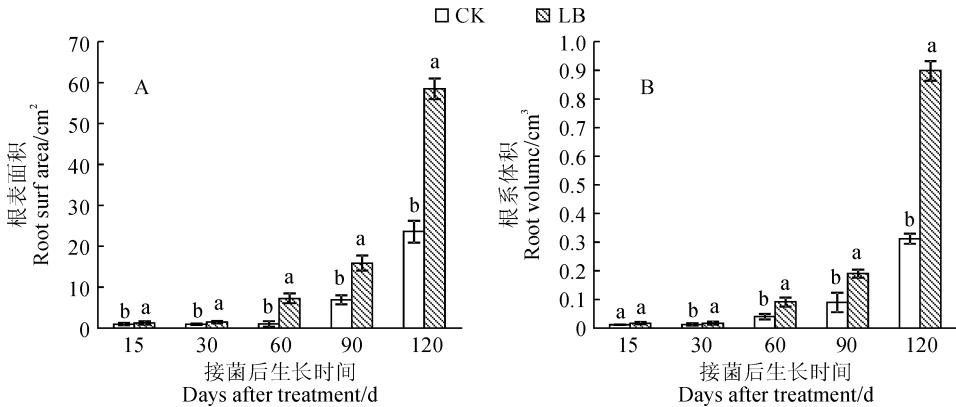


图3 不同处理下黑松幼苗根系表面积和体积

Fig. 3 Total root surface area and volume of *P. thunbergii* seedling under different treatments

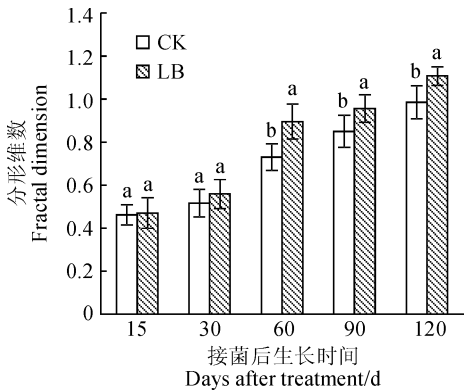


图4 不同处理下黑松幼苗根系的分形维数

Fig. 4 Fractal dimension of root of *P. thunbergii* seedlings under different treatments

于未接种对照($P<0.05$),其在接种后 15 d、30 d 时与对照组分形维数无显著差异($P>0.05$),而其从接种第 60~120 天根系分形维数均显著高于对照组。说明接种双色蜡蘑促进了黑松根系主根与侧根的生长,使根系变得更为发达。

3 讨论

研究表明,双色蜡蘑能促进植物的生长,辜夕容等证实双色蜡蘑对马尾松幼苗具有促生作用,能显著促进马尾松幼苗生长、增加养分吸收,并且接种双色蜡蘑不仅具有促进生长和改善营养的作用,还可以提高马尾松幼苗的抗铝能力^[22]。Selosse 等研究发现,与未接种的自然菌根树木相比,接种双色蜡蘑可以使花旗松木材总产量增加 60%^[31]。本研究表明,在双色蜡蘑与黑松互作过程中,能够成功定殖于黑松根部,接种双色蜡蘑促进了黑松幼苗地上植株、地下根系的生长及其生物量的积累,表现出明显的促生作用;在幼苗地上部分生物量、株高、根系分支数、分形维数等方面,其在接种后 15 d 和 30 d 时与

对照组相比差异并不显著,但各个指标从接种后 60 d 开始显著受到促进作用;在根系生物量、根系体积方面,其在接种第 30 天时表现出与对照组的显著差异;而在根长、根系表面积方面,接种后 15 d 就与对照组产生了显著的差异。双色蜡蘑可以促进黑松的生长,且在对黑松苗生长的促进作用上,对根系发育的显著促进作用早于地上部分。这可能与双色蜡蘑可以产生生长素类物质促进植物生长发育有关^[38]。

根系是植物从土壤中吸收水分和矿质营养的重要器官,良好的根系可促进植物生长发育,而根系形态可以直接反映根系的生长情况^[39]。接种双色蜡蘑后,与对照相比,黑松幼苗根系形态参数都发生了明显的变化。已有研究发现,菌根真菌与宿主植物形成菌根共生体之后,有利于根系碳库的积累,特别是葡萄糖含量的提高,这为根系发育提供了代谢底物,有利于根系构型的建立^[10],可以诱导植物根系形态发生显著变化^[21],造成根系分支数增多,使根系形成更高级的次根,增加根长和直径^[19-21]。吴小芹等^[40]发现,接种菌根菌后可促进黑松主根长、侧根总级数、分支数等根系参数不同程度地增加。本研究表明,接种双色蜡蘑的黑松幼苗根系形态参数如根系总长度、分支数、表面积和体积显著高于不接种菌根菌的对照,并使根系分形维数增大,且所有参数在接种 120 d 时均表现为接种处理大于未接种处理。这说明双色蜡蘑能促进黑松幼苗根系形态的构建,具有正向促进效应,且随着接种时间的延长,其促进作用更加明显。双色蜡蘑使根系变得发达,增加了根系的表面积和体积。

综上所述,双色蜡蘑能够成功定殖于黑松根部,促进了黑松幼苗地上、地下部的生长及其生物量的积累,同时显著促进根系形态参数如根系总长度、分支数、表面积和体积增加,并使根系分形维数增大,

表现出明显的促生作用,且双色蜡蘑对黑松幼苗根系发育的显著促进作用早于地上部分。这可能与双色蜡蘑产生的促进植物生长的激素首先与根系接触

有关,这需要在今后深入研究各时间段的侵染率、养分、激素的动态变化状况等,进一步阐明双色蜡蘑对黑松的促生作用机理。

参考文献:

- [1] SMITH S E, READ F D. Mycorrhizal Symbiosis () [M]. Third Edition Chennai: Charon Tec Ltd, 2008: 1-815.
- [2] READ D J, PEREZMORENO J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems——a journey towards relevance [J]? *New Phytologist*, 2003, **157**(3): 475-492.
- [3] 王曙光, 林先贵, 施亚琴. 丛枝菌根(AM)与植物的抗逆性[J]. 生态学杂志, 2001, **20**(3): 27-30.
- WANG S G, LIN X G, SHI Y Q. Effects of Arbuscular Mycorrhiza on resistance of plants to environmental stress [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, **20**(3): 27-30.
- [4] MARULANDA A, AZCON R, RUIZ-LOZANO J M. Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress [J]. *Physiologia Plantarum*, 2003, **119**(4): 526-533.
- [5] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [6] HARRISON M J, BUUREN M L V. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* [J]. *Nature*, 1995, **378**(6 557): 626.
- [7] KIERS E T, DUHAMEL M, BEESETTY Y, *et al.* Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis [J]. *Science* (New York, N. Y.), 2011, **333**(6 044): 880-882.
- [8] MARSCHNER H, DELL B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis [J]. *Plant & Soil*, 1994, **159**(1): 89-102.
- [9] BROWNING M H R, HUTCHINSON T C. Effects of aluminum and calcium on the growth and nutrition of selected ectomycorrhizal fungi of jack pine[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1991, **69**(8): 1 691-1 699.
- [10] 吴强盛, 袁芳英, 费永俊, 等. 丛枝菌根真菌对白三叶根系构型和糖含量的影响[J]. 草业学报, 2014, **23**(1): 199-204.
- WU Q S, YUAN F Y, FEI Y J, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on root system architecture and sugar contents of white clover [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, **23**(1): 199-204.
- [11] 刘 慧, 陈 薇, 周 勇, 等. 内生真菌和丛枝菌根真菌对羊草生长的影响[J]. 植物生态学报, 2015, **39**(5): 477-485.
- LIU H, CHEN W, ZHOU Y, *et al.* Effects of endophyte and arbuscular mycorrhizal fungi on growth of *Leymus chinensis* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(5): 477-485.
- [12] 马 放, 苏 蒙, 王 立, 等. 丛枝菌根真菌对小麦生长的影响[J]. 生态学报, 2014, **34**(21): 6 107-6 114.
- MA F, SU M, WANG L, *et al.* Effects of Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on the growth of wheat[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(21): 6 107-6 114.
- [13] HETRICK B A D, KITT D G, WILSON G T. Mycorrhizal dependence and growth habit of warm-season and cool-season [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1988, **66**(7): 1 376-1 380.
- [14] WILSON G W, HARTNETT D C. Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie [J]. *American Journal of Botany*, 1998, **85**(12): 1 732.
- [15] EGERTON-WARBURTON L M, QUEREJETA J I, ALLEN M F. Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants [J]. *J Exp Bot.*, 2007, **58**(12): 1 473-1 483.
- [16] BIRHANE E, STERCK F J, FETENE M, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions [J]. *Oecologia*, 2012, **169**(4): 895-904.
- [17] PORCEL R, AROCA R, RUIZLOZANO J M. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, **32**(1): 181-200.
- [18] GIRI B, MUKERJI K G. Mycorrhizal inoculant alleviates salt stress in *Sesbania aegyptiaca* and *Sesbania grandiflora* under field conditions: evidence for reduced sodium and improved magnesium uptake [J]. *Mycorrhiza*, 2004, **14**(5): 307-312.
- [19] NORMAN J R, ATKINSON D, HOOKER J E. Arbuscular mycorrhizal fungal-induced alteration to root architecture in strawberry and induced resistance to the root pathogen *Phytophthora fragariae* [J]. *Plant & Soil*, 1996, **185**(2): 191-198.
- [20] ESPELETA J F, EISSENSTANT D M, GRAHAM J H. Citrus root responses to fungi [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 24: 897-903.
- [21] YAO Q, WANG L R, ZHU H H, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on root system architecture of trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.) seedlings [J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, **121**(4): 458-461.
- [22] 辜夕容, 梁国仕, 杨水平, 等. 接种双色蜡蘑对马尾松幼苗生长、养分和抗铝性的影响[J]. 林业科学, 2005, **41**(4): 199-203.
- GU X R, LIANG G S, YANG S P, *et al.* Influences of *Laccaria bicolor* on the growth, nutrient uptake and Aluminum resistance of *Pinus massoniana* seedlings [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, **41**(4): 199-203.

[23] HENRION B, BATTIDTA C D, BOUCHAR D, *et al.* Monitoring the persistence of *Laccaria bicolor* as an ectomycorrhizal symbiont of nursery-grown douglas fir by PCR of the rDNA intergenic spacer [J]. *Molecular Ecology*, 1994, **3** (6): 571-580.

[24] LAST F T, DIGHTON J, MASON P A. Successions of sheathing mycorrhizal fungi [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1987, **2**(6): 157-161.

[25] FELTEN J, KOHLER A, MORIN E, *et al.* The Ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* stimulates lateral root formation in poplar and arabidopsis through auxin transport and signaling [J]. *Plant Physiology*, 2009, **151**(4): 1 991.

[26] 马 琼, 黄建国, 蒋剑波. 接种外生菌根真菌对马尾松幼苗生长的影响[J]. 福建林业科技, 2005, **32**(2): 85-88.

MA Q, HUANG J G, JIANG J B. Effect of inoculating with the ectotrophic mycorrhizal epiphyte on the *Pinus massoniana* seedling growth [J]. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 2005, **32**(2): 85-88.

[27] 刘梦娇, 张英伟, 柴立伟, 等. 铜胁迫下 4 种外生菌根真菌的耐受性比较[J]. 菌物研究, 2017, **15**(1): 39-45.

LIU M J, ZHANG Y W, CHAI L W, *et al.* Comparison the tolerance of four ectomycorrhizal fungi under copper stress [J]. *Journal of Fungal Research*, 2017, **15**(1): 39-45.

[28] 韩广轩, 毛培利, 刘苏静, 等. 盐分和母树大小对黑松海防林种子萌发和幼苗早期生长的影响[J]. 生态学杂志, 2009, **28**(11): 2 171-2 176.

HAN G X, MAO P L, LIU S J, *et al.* Effects of sea water salinity and mother tree size on the seed germination and seedling early growth of *Pinus thunbergii* coastal protection forest [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28** (11): 2 171-2 176.

[29] 李二波, 奚福生, 颜慕勤, 等. 林木工厂化育苗技术[M]. 北京: 中国林业出版社, 2003: 1-374.

[30] WEBER J, DIEZ J, SELOSSE M A, *et al.* SCAR markers to detect mycorrhizas of an American *Laccaria bicolor* strain inoculated in European Douglas-fir plantations [J]. *Mycorrhiza*, 2002, **12**(1): 19.

[31] SELOSSE M A, BOUCHAR D, MARTIN F, *et al.* Effect of *Laccaria bicolor* strains inoculated on Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) several years after nursery inoculation [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, **30** (3): 360-371.

[32] 常双双, 王承南, 王 森, 等. 5 种丛枝菌根真菌对君迁子幼苗光合生长的影响[J]. 经济林研究, 2016, **34**(2): 79-85.

CHANG S S, WANG C N, WANG S, *et al.* Effects of inoculating different kinds of AMF on growth of seedlings in *Diospyros lotus* [J]. *Nonwood Forest Research*, 2016, **34**(2): 79-85.

[33] 杨高文, 刘 楠, 杨 鑫, 等. 丛枝菌根真菌与个体植物的关系及其对群落生产力和物种多样性的影响[J]. 草业学报, 2015, **24**(6): 188-203.

YANG G W, LIU N, YANG X, *et al.* Relationship between arbuscular mycorrhizal fungi and individual plant and their effects on plant productivity and species diversity of plant community [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24** (6): 188-203.

[34] 王义琴, 张慧娟, 白克智, 等. 分形几何在植物根系研究中的应用[J]. 自然杂志, 1999, **21**(3): 143-145.

WANG Y Q, ZHANG H J, BAI K Z, *et al.* Application of fractal geometry in plant root system research [J]. *Chinese Journal of Nature*, 1999, **21**(3): 143-145.

[35] 单立山, 李 毅, 董秋莲, 等. 红砂根系构型对干旱的生态适应[J]. 中国沙漠, 2012, **32**(5): 1 283-1 290.

SHAN L S, LI Y, DONG Q L, *et al.* Ecological adaptation of *Reaumuria soongorica* root system architecture to arid environment [J]. *Journal of Desert Research*, 2012, **32**(5): 1 283-1 290.

[36] 杨小林, 张希明, 李义玲, 等. 塔克拉玛干沙漠腹地 3 种植物根系构型及其生境适应策略[J]. 植物生态学报, 2008, **32** (6): 1 268-1 276.

YANG X L, ZHANG X M, LI Y L, *et al.* Analysis of root architecture and root adaptive strategy in the Taklimakan Desert Area of China [J]. *Journal of Plant Ecology* (Chinese Version), 2008, **32**(6): 1 268-1 276.

[37] 汪 洪, 金继运, 山内章. 以盒维数法分形分析水稻根系形态特征及初探其与锌吸收积累的关系[J]. 作物学报, 2008, **34**(9): 1 637-1 643.

WANG H, JIN J Y, SHAN N Z. Fractal analysis of root system architecture by box-counting method and its relationship with Zn accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, **34**(9): 1 637-1 643.

[38] FELTEN J, LEGUE V, DITENGOU F A. Lateral root stimulation in the early interaction between *Arabidopsis thaliana* and the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor*: is fungal auxin the trigger[J]? *Plant Signaling & Behavior*, 2010, **5**(7): 864.

[39] ZHU J, INGRAM P A, BENFEY P N, *et al.* From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011, **14** (3): 310.

[40] 吴小芹, 郑 玲, 叶建仁. 黑松三种菌根苗根系构型差异及其与生长的关系[J]. 生态学报, 2009, **29**(10): 5 493-5 499.

WU X Q, ZHENG L, YE J R. Root architecture differences and their relationships with the growth of *Pinus thunbergii* seedlings with three kinds of ectomycorrhizae [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(10): 5 493-5 499.

(编辑:裴阿卫)