

水分、养分和寄主对檀香幼苗根系生长及营养吸收的影响

李双喜^{1,2,3}, 杨曾奖^{1,①}, 徐大平¹, 张宁南¹, 刘小金¹

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520; 2. 广西农业科学院甘蔗研究所, 广西 南宁 530007;
3. 中国农业科学院甘蔗研究中心, 广西 南宁 530007)

摘要: 采用盆栽法研究了水分(基质相对含水量 30%、50% 和 70%)、养分(单株施肥量 0.00、150.00 和 300.00 mg)和寄主(假蒿 *Kuhnia rosmarnifolia* Vent.)对檀香(*Santalum album* Linn.)幼苗根系生长指标(包括根系的总长、表面积、干质量和平均直径)、根冠比及营养吸收指标(包括全株的全 N、全 P 和全 K 含量)的影响。结果表明:随着基质相对含水量和单株施肥量的提高,总体上,檀香幼苗根系的总长、表面积和干质量增加,根系平均直径减小,全株的全 N、全 P 和全 K 含量升高。与无寄主的处理组相比,种植寄主能明显促进檀香幼苗根系的总长、表面积及干质量的增加以及全株全 N、全 P 和全 K 含量的提高。在吸器形成前(处理第 30 天)及形成后(处理第 80 天),与寄主共植的檀香幼苗根系平均直径减小,而处理第 130 天根系平均直径增大。处理第 130 天,在基质相对含水量 70% 和单株施肥量 300.00 mg 的条件下,与寄主共植的檀香幼苗根冠比最小,仅为 0.19。方差分析结果表明:水分、养分和寄主总体上对檀香幼苗根系的总长、表面积、干质量和平均直径,根冠比以及全株的全 N、全 P 和全 K 含量有显著影响。研究结果显示:保持较高的基质相对含水量和单株施肥量以及种植寄主均可以促进檀香幼苗根系生长和营养吸收及其地上部的生长。

关键词: 檀香; 水分; 养分; 寄主; 根系形态; 营养吸收

中图分类号: S666.9; Q945.3; S572 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2015)01-0061-08
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2015.01.09

Effects of water, nutrient and host on root growth and nutrient absorption of *Santalum album* seedling LI Shuangxi^{1,2,3}, YANG Zengjiang^{1,①}, XU Daping¹, ZHANG Ningnan¹, LIU Xiaojin¹
(1. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China; 2. Sugarcane Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China; 3. Sugarcane Research Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2015, 24(1): 61-68

Abstract: Effects of water (relative water content 30%, 50% and 70% in substrate), nutrient (fertilizer amount per plant 0.00, 150.00 and 300.00 mg) and host (*Kuhnia rosmarnifolia* Vent.) on root growth indexes (including total length, surface area, dry weight and average diameter of root), root/shoot ratio and nutrient absorption indexes (including contents of total N, total P and total K in whole plant) of *Santalum album* Linn. seedling were researched by pot experiment. The results show that with enhancing of relative water content in substrate and fertilizer amount per plant, in general, total length, surface area and dry weight of root of *S. album* seedling increase, average diameter of root decreases, and contents of total N, total P and total K in whole plant increase. Compared with treatment group without host, planting host can obviously promote increasing of total length, surface area and dry weight of root, and contents of total N, total P and total K in whole plant of *S. album* seedling. Before root haustorium formation (the 30th day of treatment) and after root haustorium formation (the 80th day

收稿日期: 2014-05-13

基金项目: 国家林业局林业公益性行业科研专项(201204301); 国家自然科学基金资助项目(31170582); 广东省林业科技创新专项资金项目(2013KJCX004-01); 广东省星火计划项目(2012A020603024)

作者简介: 李双喜(1986—),男,河南濮阳人,博士研究生,助理研究员,主要研究方向为热带珍贵树种培育。

① 通信作者 E-mail: yzengjiang@126.com

of treatment), average diameter of root of *S. album* seedling planted together with host decreases, while average diameter of root increases at the 130th day of treatment. At the 130th day of treatment, under conditions of relative water content 70% in substrate and fertilizer amount per plant 300.00 mg, root/shoot ratio of *S. album* seedling planted together with host is the lowest only with a value of 0.19. The result of variance analysis shows that water, nutrient and host can significantly affect total length, surface area, dry weight and average diameter of root, root/shoot ratio and contents of total N, total P and total K in whole plant of *S. album* seedling. It is suggested that keeping higher relative water content in substrate, higher fertilizer amount per plant and planted together with host can promote root growth, nutrient absorption and above-ground part growth of *S. album* seedling.

Key words: *Santalum album* Linn.; water; nutrient; host; root morphology; nutrient absorption

植物根系具有锚定植株、吸收输导土壤中的水分和养分以及合成和储藏营养物质等功能^[1]。根系的生长发育具有高度的可塑性,除受遗传因素影响外还受环境因素的影响,其中,生长介质中水分与养分的有效性对根系生长发育的影响较大^[2-3]。植物根系构型的变化与根系对水分和养分的吸收能力密切相关,并进而影响植物地上部分的生长^[4]。Grossnickle^[5]的研究结果表明:培育优良根系系统是苗木生产的关键环节,也能影响苗木栽植后的生长状况,并能克服移栽对苗木生长的影响。因此,对植物根系发育可塑性进行研究具有重要意义。近年来,国内对林木根系生物学的研究,特别是根系对土壤环境胁迫的响应以及根系间相互作用的影响因子和过程等方面已经成为研究热点^[6]。

檀香(*Santalum album* Linn.)是半寄生性植物,通过根系形成的吸器与寄主植物的根系木质部相连,以获取所需的水分、有机物和营养物质^[7-8]。近年来,由于大力支持发展珍贵树种,檀香已较为广泛种植于广东、广西、云南和福建等地^[9]。掌握檀香的半寄生特性将有利于提高檀香人工栽培过程中各阶段的成活率、促进植株生长,而檀香与寄主植物间相互作用机制仍不清楚。目前关于檀香半寄生机制的研究主要集中在檀香吸器结构及其对水分、营养及激素的摄取以及对寄主植物的选择和影响等方面^[10],而关于生长环境(水分、养分和寄主)差异性对其根系生长发育及营养吸收影响的研究尚未见报道。

为此,作者研究了不同水分和养分以及有无寄主条件下檀香幼苗根系的总长、表面积、干质量和平均直径,根冠比以及全株的全N、全P和全K含量的差异,旨在探讨不同水分和养分供给及种植寄主对檀香幼苗根系形态特征及营养元素吸收特征的影响,以期

为檀香温室育苗的工厂化管理,尤其是水肥管理提供

1 材料和方法

1.1 材料

檀香母株引自印度,供试成熟檀香种子采自同一母株,人工去除果皮并自然晾干后在4℃条件下贮藏,播种前用质量分数0.3% KMnO₄溶液浸种30 min,然后用质量浓度800 mg·L⁻¹赤霉素浸种6 h以上进行催芽处理^[11],并播种于铺有已高温灭菌的新鲜河沙的育苗盘中,待幼苗长至8~10枚叶片时选取生长正常、均匀一致的幼苗(平均株高为10.67 cm)进行移苗。育苗塑料盆口径为18.5 cm、底径为13.5 cm、高度为11.5 cm,盆底有孔,内部铺有双层报纸用于透气并防止水肥流失。育苗基质为经高压灭菌处理的混合基质[V(泥炭土):V(蛭石):V(珍珠岩)=3:2:2],每盆装500 g基质。

供试肥料为加拿大Plant Products公司生产的普罗丹高浓度水溶性复合肥[W(N):W(P):W(K)=20:20:20],其主要养分的质量分数分别为N 20%、P₂O₅ 20%、K₂O 20%、螯合铜(Cu)和螯合锌(Zn)及螯合锰(Mn)均0.05%、螯合铁(Fe) 0.10%、镁(Mg) 0.15%、硼(B) 0.02%、钼(Mo) 0.000 5%、EDTA螯合体1.00%。每次施肥时,将该复合肥配成溶液均匀浇至幼苗周围。

1.2 处理方法

盆栽试验采取随机区组设计,在中国林业科学研究院热带林业研究所温室大棚内进行,处理时间为2013年7月至11月。将檀香幼苗用去离子水冲洗干净后移栽至育苗塑料盆中,每盆种植1株,待幼苗生长稳定(移栽2周)后开始处理。水分设置重度缺水、轻度缺水和水分充足3个水平,基质的相对含水量

(relative water content, RWC) 分别为 30%、50% 和 70%, 处理期间于每天 18:00 左右以称重法控制基质的水分含量(实际误差为 $\pm 5\%$)。养分设置低肥、中肥和高肥 3 个水平, 单株施肥总量分别为 0.00、150.00 和 300.00 mg, 参照 Timmer^[12]的方法计算指数施肥模型的各项参数, 并计算每次的施肥量(表 1), 施肥间隔时间为 10 d, 共施肥 12 次。以假蒿(*Kuhnia rosmanifolia* Vent.)^[13]为寄主, 在育苗盆内距檀香幼苗 5 cm 处等边种植 3 株, 对照仅种植檀香、不种植假蒿。共 18 个处理, 每处理 27 株幼苗。为了减小边际和位置效应, 在实验过程中每隔 2 周移动 1 次育苗盆。实验期间, 温室内白天平均温度 23 ℃~32 ℃, 空气相对湿度 45%~85%, 自然光照。

表 1 檀香幼苗的指数施肥方案

Table 1 Scheme for exponential fertilization of *Santalum album* Linn. seedling

施肥时间 Fertilization time	不同水平的单株施肥量/mg Fertilizer amount per plant at different levels		
	低 Low	中 Middle	高 High
第 0 天 The 0th day	0.00	0.00	0.00
第 10 天 The 10th day	0.00	0.98	1.18
第 20 天 The 20th day	0.00	1.39	1.76
第 30 天 The 30th day	0.00	1.96	2.64
第 40 天 The 40th day	0.00	2.78	3.95
第 50 天 The 50th day	0.00	3.93	5.92
第 60 天 The 60th day	0.00	5.56	8.87
第 70 天 The 70th day	0.00	7.86	13.28
第 80 天 The 80th day	0.00	11.12	19.89
第 90 天 The 90th day	0.00	15.74	29.30
第 100 天 The 100th day	0.00	22.27	44.63
第 110 天 The 110th day	0.00	31.50	66.85
第 120 天 The 120th day	0.00	44.91	101.73
合计 Total	0.00	150.00	300.00

1.3 测定内容和方法

1.3.1 根系形态测定 根系形态参数由华南农业大学根系生物学研究中心测定。每个处理随机选取 6 株幼苗, 将育苗盆浸没于水中 2 h 以上, 待基质完全疏松后于根茎处将幼苗分为地上和地下 2 个部分, 小心分出根系, 用流水缓缓冲洗干净, 冲洗时在根系下面放置 100 目筛以防止脱落的根系被水冲走。将全部根系放入盛有去离子水的无色透明塑料水槽中, 调整根的位置以避免根系交叉重叠; 对根系图像进行扫描并用 WinRHIZO-Pro V2007d 根系分析软件(加拿大 Regent Instrument Inc.)分析根系形态参数。分别在檀

香根系吸器形成前取样 1 次(处理第 30 天)、吸器形成后取样 2 次(处理第 80 天和第 130 天)。

1.3.2 不同部位干质量及根冠比的测定 将上述地上部分及地下部分分别置于 105 ℃ 杀青 30 min, 然后于 65 ℃ 烘干至恒质量, 冷却后用万分之一电子天平称量干质量, 并根据单株地下部分和地上部分的干质量计算根冠比。每处理 6 株, 视为 6 次重复。

1.3.3 全株营养元素含量测定 处理第 130 天采集的样品在完成上述根系形态参数及干质量测定后用于全株营养元素含量的测定。供试样品粉碎后先用浓硫酸-过氧化氢消煮法消解, 然后采用凯氏定氮蒸馏法^{[14]311-312}测定全 N 含量、采用钼锑抗吸光光度法^{[14]313-314}测定全 P 含量、采用火焰光度计法^{[14]315-316}测定全 K 含量。

1.4 数据分析

采用 SPSS 18.0 统计分析软件对数据进行统计分析, 并进行 Duncan 多重比较。不同水肥处理单因素主效应及交互作用采用多因素方差分析; 水肥条件相同时, 有无寄主处理间使用独立样本 *T* 检验进行显著性分析。

2 结果和分析

2.1 水分、养分和寄主对檀香幼苗根系总长、表面积及干质量的影响

水分或养分以及种植寄主对檀香幼苗根系总长、表面积及干质量的影响见表 2。

研究表明: 在基质相对含水量相同的条件下, 随着单株施肥量的提高, 同一处理时间檀香幼苗根系的总长、表面积及干质量总体上呈显著增加的趋势。在单株施肥量相同的条件下, 同一处理时间充足水分(基质相对含水量 70%) 处理总体上比轻度缺水(基质相对含水量 50%) 和重度缺水(基质相对含水量 30%) 能更显著促进檀香幼苗根系的总长、表面积及干质量的增加, 且在充足水分处理时多数指标最大、在轻度缺水处理时居中、在重度缺水处理时最小。与未种植寄主的处理相比, 种植寄主能明显促进檀香幼苗根系的总长、表面积及干质量, 尤其在供给充足水分(基质相对含水量 70%) 与养分(单株施肥量 300.00 mg) 的条件下其促进作用更明显。处理结束时, 檀香幼苗根系的总长、表面积及干质量在基质相对含水量 70% 和单株施肥量 300.00 mg 且与寄主共

植的条件下最大,分别为未种植寄主、基质相对含水量30%和不施肥(单株施肥量0.00 mg)处理的2.86、4.06和9.11倍。

方差分析结果表明:檀香幼苗根系吸器形成前

后,水分和养分对檀香幼苗根系的总长和干质量有显著影响,养分对根系表面积有显著影响($P<0.05$),水分与养分及养分与寄主对根系总长存在显著的交互作用,水分与养分对根系的表面积和干质量存在显著

表2 基质相对含水量、单株施肥量和寄主(假蒿)对不同时期檀香幼苗根系总长、表面积和干质量的影响($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

Table 2 Effects of relative water content in substrate, fertilizer amount per plant and host (*Kuhnia rosmarnifolia* Vent.) on total length, surface area and dry weight of root of *Santalum album* Linn. seedling at different stages ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

相对含水量/% Relative water content	单株施肥量/mg Fertilizer amount per plant	种植寄主条件下不同时间幼苗根系总长/cm Total length of root of seedling at different times under condition of planted host			未种植寄主条件下不同时间幼苗根系总长/cm Total length of root of seedling at different times under condition of un-planted host		
		第30天 The 30th day	第80天 The 80th day	第130天 The 130th day	第30天 The 30th day	第80天 The 80th day	第130天 The 130th day
		30	0.00	45.84±2.12a	113.12±6.58a	211.36±6.53a	36.15±1.88a
	150.00	59.90±2.28c	166.00±4.69c	260.17±17.75b	37.46±1.17a	116.13±4.83c	188.85±10.46a
	300.00	67.94±3.07d	149.99±6.50bc	324.24±30.21c	50.14±1.31d	130.28±4.50d	225.80±14.32b
50	0.00	51.20±2.04b	126.68±3.57ab	256.08±15.22b	40.34±1.64b	97.76±3.56b	196.54±8.92a
	150.00	62.38±2.62d	122.35±3.56ab	380.88±17.86d	48.06±1.51d	101.94±2.01b	259.04±16.46c
	300.00	73.54±2.47e	164.27±5.53c	441.04±14.58e	50.03±2.34d	156.52±3.85e	269.68±20.51c
70	0.00	45.29±3.27a	106.96±2.00a	255.27±9.53b	37.14±1.28a	100.92±3.50b	172.24±6.47a
	150.00	72.90±2.38e	172.55±7.60c	428.00±17.16e	43.95±2.72c	116.14±2.05c	189.08±9.55a
	300.00	80.88±2.91f	380.21±32.58d	498.46±21.86f	53.71±1.15e	159.63±4.24e	253.41±12.55c
相对含水量/% Relative water content	单株施肥量/mg Fertilizer amount per plant	种植寄主条件下不同时间幼苗根系表面积/cm ² Surface area of root of seedling at different times under condition of planted host			未种植寄主条件下不同时间幼苗根系表面积/cm ² Surface area of root of seedling at different times under condition of un-planted host		
		第30天 The 30th day	第80天 The 80th day	第130天 The 130th day	第30天 The 30th day	第80天 The 80th day	第130天 The 130th day
		30	0.00	8.61±0.07a	13.85±0.18a	30.08±1.52a	7.89±0.14c
	150.00	10.51±0.36c	20.49±0.25d	45.62±1.58d	8.70±0.27d	18.11±0.58e	24.15±1.12b
	300.00	11.48±0.51d	18.94±0.25c	58.74±1.80e	8.93±0.26de	16.77±0.24d	33.15±1.14f
50	0.00	9.49±0.10b	16.42±0.75b	32.68±1.32b	6.85±0.16a	13.42±0.17b	25.13±1.20c
	150.00	11.93±0.23e	23.91±1.58f	57.75±1.65e	9.64±0.53fg	12.15±0.34a	32.67±1.20e
	300.00	13.28±0.21h	21.61±1.61e	66.38±2.97f	10.12±0.23h	20.87±0.60f	33.19±1.17f
70	0.00	9.28±0.13b	19.16±0.15c	38.51±1.01c	7.37±0.16b	15.41±0.49c	25.30±1.11c
	150.00	12.57±0.43f	29.28±1.10g	72.42±1.98g	9.20±0.42ef	18.57±0.20e	25.93±1.12d
	300.00	13.12±0.11h	42.36±1.11h	86.61±2.19h	9.91±0.19gh	25.16±0.25g	37.12±1.96g
相对含水量/% Relative water content	单株施肥量/mg Fertilizer amount per plant	种植寄主条件下不同时间幼苗根系干质量/g Dry weight of root of seedling at different times under condition of planted host			未种植寄主条件下不同时间幼苗根系干质量/g Dry weight of root of seedling at different times under condition of un-planted host		
		第30天 The 30th day	第80天 The 80th day	第130天 The 130th day	第30天 The 30th day	第80天 The 80th day	第130天 The 130th day
		30	0.00	0.04±0.00b	0.05±0.00a	0.12±0.02a	0.04±0.00a
	150.00	0.04±0.00bc	0.06±0.00b	0.35±0.04d	0.04±0.00ab	0.05±0.00c	0.13±0.03b
	300.00	0.05±0.00d	0.08±0.01g	0.51±0.04e	0.04±0.00ef	0.06±0.00e	0.18±0.04g
50	0.00	0.04±0.00bc	0.06±0.01bc	0.18±0.01b	0.04±0.00c	0.04±0.01ab	0.15±0.03de
	150.00	0.05±0.00e	0.07±0.00e	0.54±0.02f	0.04±0.00cd	0.06±0.01de	0.15±0.02e
	300.00	0.05±0.00ef	0.12±0.02h	0.62±0.02h	0.05±0.00f	0.07±0.00g	0.20±0.03h
70	0.00	0.04±0.00ab	0.07±0.01de	0.19±0.03bc	0.04±0.00e	0.07±0.01fg	0.14±0.03c
	150.00	0.06±0.00g	0.07±0.00f	0.56±0.04g	0.05±0.00gh	0.09±0.02h	0.15±0.01ef
	300.00	0.06±0.00h	0.12±0.03h	0.82±0.03i	0.05±0.00h	0.10±0.01i	0.24±0.04i

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P<0.05$).

的交互作用,水分与寄主对根系的总长、表面积及干质量的交互作用不显著。吸器形成前(处理第 30 天),水分对根系表面积影响不显著,养分与寄主的交互作用不显著;吸器形成后(处理第 80 天和第 130 天),养分与寄主存在显著的交互作用。在控制了水分、养分及水分与养分的交互作用因素后,寄主对根系的总长、表面积和干质量有显著影响。

2.2 水分、养分和寄主对檀香幼苗根系平均直径的影响

水分或养分以及种植寄主对不同时期檀香幼苗根系平均直径的影响见表 3。由表 3 可见:在单株施肥量相同的条件下,在处理的第 30 天和第 80 天,檀香幼苗根系平均直径随着基质相对含水量提高总体上显著降低,且大多在重度缺水(基质相对含水量 30%)条件下最大、在轻度缺水(基质相对含水量 50%)条件下居中、在水分充足(基质相对含水量 70%)条件下最小;在处理的第 130 天,与寄主共植的檀香幼苗根系平均直径均随基质相对含水量的提高呈显著增大的趋势,而未种植寄主的幼苗根系平均直径则呈显著下降的趋势。在基质相对含水量相同的

条件下,与寄主共植的幼苗根系平均直径在处理的第 30 日均随单株施肥量的提高显著降低,但总体上高于其他时期;而在处理的第 80 天和第 130 日均随单株施肥量的提高显著增加。未种植寄主的幼苗根系平均直径在处理的第 30 天、第 80 天和第 130 日均随单株施肥量的提高显著降低,在单株施肥量 300.00 mg 的条件下最小。吸器形成前(处理第 30 天),与寄主共植的檀香幼苗根系平均直径均小于对照(未种植寄主);吸器形成后(处理第 130 天),与寄主共植的幼苗根系平均直径总体上大于对照(未种植寄主)。总体上看,随处理时间的延长,水分、养分与寄主三者的协同作用更加明显。

方差分析结果表明:在檀香幼苗根系吸器形成前后,水分和养分对檀香幼苗根系平均直径有显著影响($P<0.05$),水分与养分存在交互作用。根系吸器形成前(处理第 30 天),水分与寄主及养分与寄主的交互作用不显著,吸器形成后(处理第 80 天和第 130 天)则存在显著的交互作用。在控制了水分、养分及水分与养分交互作用的因素后,寄主对根系平均直径的影响显著。

表 3 基质相对含水量、单株施肥量和寄主(假蒿)对不同时期檀香幼苗根系平均直径的影响($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

Table 3 Effects of relative water content in substrate, fertilizer amount per plant and host (*Kuhnia rosmanifolia* Vent.) on average diameter of root of *Santalum album* Linn. seedling at different stages ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

相对含水量/% Relative water content	单株施肥量/mg Fertilizer amount per plant	种植寄主条件下不同时间幼苗根系平均直径/mm Average diameter of root of seedling at different times under condition of planted host			未种植寄主条件下不同时间幼苗根系平均直径/mm Average diameter of root of seedling at different times under condition of un-planted host		
		第 30 天 The 30th day	第 80 天 The 80th day	第 130 天 The 130th day	第 30 天 The 30th day	第 80 天 The 80th day	第 130 天 The 130th day
		30	0.00	0.64±0.01g	0.48±0.01f	0.46±0.01a	0.68±0.02g
	150.00	0.61±0.02e	0.49±0.02f	0.48±0.02c	0.67±0.01f	0.48±0.01d	0.46±0.01f
	300.00	0.60±0.02e	0.51±0.02g	0.49±0.01d	0.62±0.02c	0.45±0.02b	0.44±0.01d
50	0.00	0.63±0.01f	0.40±0.03c	0.47±0.01b	0.66±0.02e	0.51±0.01g	0.47±0.02g
	150.00	0.58±0.01c	0.42±0.02d	0.48±0.02c	0.64±0.01d	0.50±0.02f	0.42±0.01c
	300.00	0.57±0.02b	0.46±0.01e	0.51±0.02e	0.62±0.02c	0.49±0.02e	0.41±0.01b
70	0.00	0.59±0.02d	0.36±0.01a	0.48±0.02c	0.65±0.01d	0.47±0.02c	0.45±0.01e
	150.00	0.57±0.02b	0.38±0.02b	0.53±0.01f	0.57±0.02b	0.43±0.02a	0.41±0.01b
	300.00	0.50±0.01a	0.43±0.02d	0.55±0.02g	0.52±0.02a	0.43±0.02a	0.39±0.02a

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P<0.05$).

2.3 水分、养分和寄主对檀香幼苗根冠比的影响

水分或养分以及种植寄主对檀香幼苗根冠比的影响见表 4。由表 4 可见:在基质相对含水量和单株施肥量相同的条件下,根系吸器形成前(处理第 30 天)檀香幼苗根冠比随基质相对含水量或单株施肥量的提高逐渐增大,且与寄主共植的檀香幼苗根冠比大

于对照(未种植寄主);而根系吸器形成后(处理第 80 天和第 130 天),幼苗根冠比则随基质相对含水量或单株施肥量的提高呈波动的趋势,其中,与寄主共植的幼苗根冠比均小于对照(未种植寄主)。在基质相对含水量相同的条件下,根系吸器形成后(处理第 80 天和第 130 天),在重度缺水(基质相对含水量 30%)

表4 基质相对含水量、单株施肥量和寄主(假蒿)对不同时期檀香幼苗根冠比的影响($\bar{X}\pm SD$)¹⁾Table 4 Effects of relative water content in substrate, fertilizer amount per plant and host (*Kuhnia rosmarnifolia* Vent.) on root/shoot ratio of *Santalum album* Linn. seedling at different stages ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

相对含水量/% Relative water content	单株施肥量/mg Fertilizer amount per plant	种植寄主条件下不同时间幼苗根冠比 Root/shoot ratio of seedling at different times under condition of planted host			未种植寄主条件下不同时间幼苗根冠比 Root/shoot ratio of seedling at different times under condition of un-planted host		
		第30天 The 30th day	第80天 The 80th day	第130天 The 130th day	第30天 The 30th day	第80天 The 80th day	第130天 The 130th day
		30	0.00	0.45±0.00a	0.30±0.00e	0.27±0.01e	0.44±0.00a
	150.00	0.50±0.01d	0.38±0.01gh	0.28±0.00g	0.46±0.00c	0.47±0.00h	0.41±0.04fg
	300.00	0.58±0.01i	0.36±0.02f	0.27±0.00ef	0.50±0.00f	0.47±0.01h	0.46±0.00i
50	0.00	0.46±0.01b	0.25±0.01b	0.25±0.00c	0.47±0.01d	0.41±0.01a	0.38±0.00e
	150.00	0.51±0.04e	0.38±0.00h	0.38±0.01i	0.48±0.01de	0.46±0.02g	0.41±0.01g
	300.00	0.57±0.00h	0.36±0.00f	0.26±0.00cd	0.56±0.00h	0.45±0.01f	0.34±0.00c
70	0.00	0.47±0.01c	0.24±0.01a	0.21±0.00b	0.45±0.00b	0.44±0.01e	0.43±0.01h
	150.00	0.54±0.01f	0.27±0.01d	0.34±0.01h	0.51±0.01g	0.42±0.01c	0.38±0.00d
	300.00	0.55±0.00g	0.27±0.01c	0.19±0.01a	0.56±0.01h	0.41±0.01b	0.32±0.00a

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P<0.05$).

条件下,对照组幼苗的根冠比总体上随单株施肥量的提高而增大;轻度缺水(基质相对含水量50%)条件下,对照组幼苗的根冠比均随单株施肥量的提高先增大后减小;而在水分充足(基质相对含水量70%)的条件下,对照组幼苗的根冠比随单株施肥量的提高而减小。与寄主共植的檀香幼苗的根冠比在各种水分条件下均随单株施肥量的提高呈先增大后减小的趋势。

方差分析结果表明:根系吸器形成前后,养分对檀香幼苗根冠比影响显著($P<0.05$);水分对未种植寄主的檀香幼苗根冠比影响不显著,而对与寄主共植的檀香幼苗根冠比影响显著;水分与养分存在显著交

互作用,水分与寄主的交互作用不显著。在根系吸器形成后(处理第80天和第130天)养分与寄主对幼苗根冠比具有显著的交互作用。在控制了水分、养分及水分与养分交互作用的因素后,寄主对檀香幼苗根冠比则有显著影响。

2.4 水分、养分和寄主对檀香幼苗全株的全N、全P和全K含量的影响

水分或养分以及种植寄主对檀香幼苗全株的全N、全P和全K含量的影响见表5。由表5可见:在基质相对含水量相同的条件下,檀香幼苗全株的全N、全P和全K含量随单株施肥量的提高而升高。在单株施肥量相同的条件下,檀香幼苗全株的全N、全P

表5 基质相对含水量、单株施肥量和寄主(假蒿)对檀香幼苗全株的全N、全P和全K含量的影响($\bar{X}\pm SD$)¹⁾Table 5 Effects of relative water content in substrate, fertilizer amount per plant and host (*Kuhnia rosmarnifolia* Vent.) on contents of total N, total P and total K in whole plant of *Santalum album* Linn. seedling ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

相对含水量/% Relative water content	单株施肥量/mg Fertilizer amount per plant	种植寄主条件下全株营养元素含量/ $g \cdot kg^{-1}$ Nutrient element content in whole plant under condition of planted host				未种植寄主条件下全株营养元素含量/ $g \cdot kg^{-1}$ Nutrient element content in whole plant under condition of un-planted host							
		全N Total N		全P Total P		全K Total K		全N Total N		全P Total P		全K Total K	
		30	0.00	9.34±0.52a	1.25±0.12a	23.10±1.36a	7.93±1.09a	0.47±0.01bc	5.95±0.45a	10.10±0.44b	0.47±0.00c	6.38±0.51ab	10.32±0.71b
	150.00	10.87±0.38b	2.68±0.18d	23.54±1.55ab	8.44±0.91a	0.46±0.00b	6.86±0.56bc	10.23±0.97b	0.56±0.01e	7.94±0.66de	12.37±0.65cd	0.67±0.01g	8.65±0.52e
	300.00	11.24±0.95b	2.88±0.17de	28.00±1.56cd	10.07±1.06b	0.44±0.01a	7.34±0.49cd	10.92±0.71bc	0.53±0.00d	8.13±0.36de	13.04±1.24d	0.60±0.01f	9.84±0.20f
50	0.00	9.44±0.60a	1.80±0.13b	23.57±1.89ab	10.07±1.06b	0.44±0.01a	7.34±0.49cd	10.92±0.71bc	0.53±0.00d	8.13±0.36de	13.04±1.24d	0.60±0.01f	9.84±0.20f
	150.00	10.49±0.87ab	2.99±0.15e	28.00±0.36cd	10.07±1.06b	0.44±0.01a	7.34±0.49cd	10.92±0.71bc	0.53±0.00d	8.13±0.36de	13.04±1.24d	0.60±0.01f	9.84±0.20f
	300.00	12.97±1.26c	3.44±0.10f	30.38±1.88d	10.07±1.06b	0.44±0.01a	7.34±0.49cd	10.92±0.71bc	0.53±0.00d	8.13±0.36de	13.04±1.24d	0.60±0.01f	9.84±0.20f
70	0.00	9.34±0.42a	2.05±0.08c	23.73±0.82ab	10.07±1.06b	0.44±0.01a	7.34±0.49cd	10.92±0.71bc	0.53±0.00d	8.13±0.36de	13.04±1.24d	0.60±0.01f	9.84±0.20f
	150.00	11.18±0.63b	2.92±0.11e	25.55±1.79abc	10.07±1.06b	0.44±0.01a	7.34±0.49cd	10.92±0.71bc	0.53±0.00d	8.13±0.36de	13.04±1.24d	0.60±0.01f	9.84±0.20f
	300.00	13.04±1.04c	2.98±0.11e	26.14±0.30bc	10.07±1.06b	0.44±0.01a	7.34±0.49cd	10.92±0.71bc	0.53±0.00d	8.13±0.36de	13.04±1.24d	0.60±0.01f	9.84±0.20f

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P<0.05$).

和全 K 含量在水分供应较为充足(基质相对含水量 50% 和 70%)的条件下较高。与寄主共植的檀香幼苗全株的全 N、全 P 和全 K 含量明显高于对照(未种植寄主)。

方差分析结果表明:水分和养分在有无寄主的条件下对檀香幼苗全株的全 P 和全 K 含量均有显著影响,而仅养分对全 N 含量有显著影响;水分对与寄主共植的檀香幼苗全株的全 N 含量有显著影响,而水分对未种植寄主(对照组)檀香幼苗全株的全 N、全 P 和全 K 含量的影响均不显著;养分与寄主对檀香幼苗全株的全 N、全 P 和全 K 含量有显著的交互作用,水分与寄主对檀香幼苗全株的全 N、全 P 和全 K 含量的交互作用不显著;寄主对檀香幼苗全株的全 N、全 P 和全 K 含量则有显著影响。

3 讨论和结论

3.1 影响檀香幼苗根系生长发育及营养吸收的环境因素分析

在植物的生长发育过程中经常会受到水分与养分胁迫,除信号响应和基因响应外,根系还会通过形态、生物量以及其他生理生化指标的变化来增强对水分与养分胁迫的适应能力^[2]。本研究结果表明:适当提高基质相对含水量及单株施肥量有利于檀香幼苗根系的生长发育及其对 N、P 和 K 的吸收,具体表现为根系的总长、表面积及干质量增大,根系平均直径减小,全株的全 N、全 P 和全 K 含量提高;重度缺水(基质相对含水量 30%)和不施肥(单株施肥量 0.00 mg)则可导致檀香幼苗根系的总长、表面积及干质量减小,根系平均直径增大,形成“短粗型”根系,且全株的全 N、全 P 和全 K 含量降低。水分与养分是影响根系生长发育和分布的 2 个最重要因素,充足的水分供给有利于檀香根系的生长发育,这与闫春娟等^[15]对大豆 [*Glycine max* (Linn.) Merr.] 和李博等^[16]对玉米 (*Zea mays* Linn.) 的相关研究结果一致。但全国栋等^[17]对茄子 (*Solanum melongena* Linn.) 和陈菁等^[18]对剑麻 (*Agave sisalana* Perr. ex Engelm.) 的研究结果表明:与充足的水分供给条件相比,轻度水分胁迫更有利于根系的生长。产生这种差异的原因可能与实验环境和实验材料不同有关。单株施肥量的提高促进了檀香幼苗根系的生长发育及营养吸收,这与朱建军等^[19]对杂交兰 (*Cymbidium hybrid*) 的相关研

究结果一致。Epstein 等^[20]的研究结果表明:环境中的养分可以作为信号直接调控根系的生长发育,而无需将养分作为代谢物质来实现对根系生长发育的调控。对于檀香幼苗而言,养分能否作为其幼苗根系生长发育的诱导信号,还有待进一步的研究证实。

本研究中,寄主植物对檀香幼苗根系的生长发育及营养吸收有显著促进作用,表现为其根系的总长、表面积及干质量增大以及全株的全 N、全 P 和全 K 含量提高。在根系吸器形成前(处理第 30 天)及形成后的较短时间内(处理第 80 天)与寄主共植能使檀香幼苗根系平均直径减小,随着吸器形成时间的延长(处理第 130 天),根系平均直径增大。根系吸器形成前(处理第 30 天)给予水分和养分并与寄主共植均能增加檀香幼苗根系的总长和表面积、降低根系平均直径,表明在檀香幼苗生长阶段的初期,适量的水分和养分供应以及寄主共植对檀香幼苗根系生长的促进作用主要是增加其细根的生长发育或诱导新根产生。由于植物主要通过细根吸收水分和养分^[21],因此细根增多有利于檀香幼苗从环境中吸收更多的水分与养分。在处理第 30 天,檀香幼苗根冠比随基质相对含水量和单株施肥量的提高而逐渐增大,与寄主共植的檀香幼苗根冠比大于对照(未种植寄主),表明此时檀香幼苗根系生长量大于地上部生长量,根系成为光合产物的优势库;随着处理时间的延长(处理第 130 天),提高基质相对含水量和单株施肥量可使檀香幼苗根冠比逐渐降低,且与寄主共植的檀香幼苗根冠比较小,说明此时檀香幼苗的根系生长量小于地上部生长量,地上部成为光合产物的优势库。

研究表明:在温室育苗生产过程中,在与寄主共植的情况下使栽培基质保持较高的含水量并供给充足的养分,有利于檀香幼苗生长初期根系的生长和发育。

3.2 影响檀香吸器形成的因素分析

半寄生植物为了能与寄主植物产生寄生关系,必须通过吸器与寄主植物相连,才能持续从寄主植物体内获得水分与营养物质^[7-8,10]。诱导吸器形成需要满足的条件之一是寄生植物能识别出寄主植物所产生的扩散性酚类化合物,尤其是苯醌,是诱导吸器形成的关键因子^[22-23]。Runyon 等^[24]的研究结果表明:全寄生植物菟丝子 (*Cuscuta chinensis* Lam.) 能根据寄主植物番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 散发的挥发性物质来确定根的生长方向,并通过吸器吸附于寄主茎

部。梅其文等^[25]认为:pH 5.0 ~ pH 6.0 的生长条件有利于檀香根系生长及其对寄主植物的选择。本研究结果表明:在基质相对含水量和单株施肥量相同的条件下,与寄主共植的檀香幼苗在吸器未形成时其根系的生长发育优于无寄主的幼苗;随处理时间的延长,在吸器形成后与寄主共植的檀香幼苗根系的生长优势更加明显。这可能是由于随着吸器结构的形成,寄主植物吸收的水分和养分通过吸器通道被檀香吸收。因此,推测寄主植物的根系分泌物对檀香根系的生长发育甚至是诱导吸器形成有重要作用,但其中起诱导作用的是根系分泌物的酸碱度还是其中的某类成分,则需进一步的实验研究。

致谢: 在根系生长参数的分析过程中得到了华南农业大学根系生物学研究中心的帮助并提供了便利条件,谨此致谢!

参考文献:

- [1] 严小龙. 根系生物学: 原理与应用[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 1.
- [2] LYNCH J. Root architecture and plant productivity[J]. *Plant Physiology*, 1995, 109: 7-13.
- [3] HEUBERGER H T, KLING J G, HORST W J. Contribution of N uptake and morphological root characteristics to N efficiency in tropical maize cultivars [M]//Deutscher Tropentag International Agricultural Research: A Contribution to Criss Prevention. Stuttgart: University of Hohenheim, 2000: 155-158.
- [4] 曹秀, 夏仁学, 杨环宇, 等. 沙培条件下磷、钾、钙亏缺对枳 (*Poncirus trifoliata*) 幼苗根系形态及营养吸收的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(4): 981-988.
- [5] GROSSNICKLE S C. Importance of root growth in overcoming planting stress[J]. *New Forests*, 2005, 30: 273-294.
- [6] 陈红, 冯云, 周建梅, 等. 植物根系生物学研究进展[J]. *世界林业研究*, 2013, 26(5): 25-29.
- [7] TENNAKOON K U, PATE J S, STEWART G R. Haustorium-related uptake and metabolism of host xylem solutes by the root hemiparasitic shrub *Santalum acuminatum* (R. Br.) A. DC. (Santalaceae)[J]. *Annals of Botany*, 1997, 80: 257-264.
- [8] RADOMILJAC A M, McCOMB J A, PATE J S, et al. Xylem transfer of organic solutes in *Santalum album* L. (Indian Sandalwood) in association with legume and non-legume hosts[J]. *Annals of Botany*, 1998, 82: 675-682.
- [9] 刘小金, 徐大平, 杨曾奖, 等. 广东三地幼龄檀香生长和结香的早期评价[J]. *林业科学*, 2012, 48(5): 108-115.
- [10] 陆俊焜. 印度檀香与寄主植物间寄生关系的研究[D]. 广州: 中国林业科学研究院热带林业研究所, 2011: 4-9.
- [11] 刘小金, 徐大平, 张宁南, 等. 赤霉素对檀香种子发芽及幼苗生长的影响[J]. *种子*, 2010, 29(8): 71-74.
- [12] TIMMER V R. Exponential nutrient loading: a new fertilization technique to improve seedling performance on competitive sites[J]. *New Forests*, 1997, 13: 279-299.
- [13] ZHANG X H, Da SILVA J A T, DUAN J, et al. Endogenous hormone levels and anatomical characters of haustoria in *Santalum album* L. seedlings before and after attachment to the host[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169: 859-866.
- [14] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [15] 闫春娟, 王文斌, 孙旭刚, 等. 干旱胁迫对大豆根系发育影响初报[J]. *大豆科学*, 2012, 31(6): 924-926, 931.
- [16] 李博, 王刚卫, 田晓莉, 等. 不同干旱方式和干旱程度对玉米苗期根系生长的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2008, 26(5): 148-152.
- [17] 全国栋, 刘洪禄, 吴文勇, 等. 不同水分处理对茄子生长与产量品质的影响[J]. *排灌机械工程学报*, 2013, 31(6): 540-545.
- [18] 陈菁, 习金根, 周文钊, 等. 不同水分处理对剑麻幼苗地上部和根系生长影响[J]. *广东农业科学*, 2010, 37(3): 95-96.
- [19] 朱建军, 范晓芬, 苏振洪, 等. 施肥浓度与周期对杂交兰组培苗根系生长的影响[J]. *上海农业学报*, 2014, 30(1): 9-12.
- [20] EPSTEIN E, BLOOM A J. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives [M]. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2004: 367.
- [21] GORDON W S, JACKSON R B. Nutrient concentrations in fine roots[J]. *Ecology*, 2000, 81: 275-280.
- [22] MACH J. A shot in the dark: how parasitic plants find host roots[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22: 995.
- [23] BANDARANAYAKE P C, FILAPPOVA T, TOMILOV A, et al. A single-electron reducing quinone oxidoreductase is necessary to induce haustorium development in the root parasitic plant *Triphysaria*[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22: 1404-1419.
- [24] RUNYON J B, MESCHER M C, De MORAES C M. Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants[J]. *Science*, 2006, 313: 1964-1967.
- [25] 梅其文, 张新华, 马国华. 檀香寄主根际 pH 值对檀香生长及其寄主偏好性的影响[J]. *热带亚热带植物学报*, 2011, 19(6): 565-570.

(责任编辑: 张明霞)