

印度梨形孢对黑松幼苗生长量及其根系形态的动态影响



周晓莹¹, 梁玉², 董智^{1*}, 李红丽¹, 张梦璇¹, 韩秀峰¹, 范小莉², 房用²

(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, 山东 济南 250014)

摘要:为研究印度梨形孢(*Piriformospora indica*)对黑松(*Pinus thunbergii*)幼苗生长及其根系形态的动态影响,在营养杯培育条件下研究了印度梨形孢对黑松地上部分与根系生长、根系构型及根系分形维数的影响。结果表明,印度梨形孢对黑松地下根系生长的促进作用发挥时间早于地上部分、效应显著高于地上部分,接种印度梨形孢15~30 d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60 d时生长效应显著。接种印度梨形孢可增加黑松地上部分、根系的生物量,也显著地改善了根系长度、分支数、表面积、体积等构型参数与根系分形维数,促进黑松生长。

关键词:印度梨形孢;黑松;生长效应;根系构型;分形维数

中图分类号:S725 **文献标志码:**A

引用格式:周晓莹,梁玉,董智,等.印度梨形孢对黑松幼苗生长量及其根系形态的动态影响[J].山东大学学报(理学版),2018,53(7):7-14.

Effects of *Piriformospora indica* on growth and root morphology of *Pinus thunbergii* seedlings

ZHOU Xiao-ying¹, LIANG Yu², DONG Zhi^{1*}, LI Hong-li¹, ZHANG Meng-xuan¹, HAN Xiu-feng¹, FAN Xiao-li², FANG Yong²

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

Abstract: In order to study the dynamic effects of *Piriformospora indica* on the growth and root morphology of *Pinus thunbergii* seedlings, we studied the effects of *Piriformospora indica* on the growth and root architecture, and root fractal dimension of *Pinus thunbergii* seedlings. The results showed that the promoting effect of *Piriformospora indica* on the growth of underground roots was earlier than that on aboveground parts, and the effect was significantly higher than aboveground parts. 15 to 30 days after *Piriformospora indica* was inoculated, the inoculation seem to have little effect on aboveground parts, but the promotion effect on root was obvious, while the aerial part had significant growth effect on the 60th day. Inoculation of *Piriformospora indica* can increase the above-ground and root biomass, and also significantly improve root length, branch number, surface area, volume and other configuration parameters and root fractal dimension, and promote the growth of *Pinus thunbergii*.

Key words: *Piriformospora indica*; *Pinus thunbergii*; growth effect; root architectures; fractal dimension

印度梨形孢(*Piriformospora indica*)属担子菌门(Basidiomycota)层菌纲(Hymenomycetes)蜡壳耳科(Sebacinaceae)梨形孢属(*Piriformospora*),是1998年由印度科学家Verma等在印度西北部塔尔沙漠中发现

收稿日期:2018-01-17; 网络出版时间:2018-06-06 16:23

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/37.1389.N.20180606.1151.002.html>

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)

第一作者简介: 周晓莹(1992—),女,硕士研究生,研究方向为荒漠化防治与盐碱地治理. E-mail: icewinchester@163.com

* 通信作者简介: 董智(1971—),男,博士,教授,研究方向为荒漠化防治、盐碱地治理与植被恢复. E-mail: nmgdz@163.com

的^[1-2]。它是一种不同于菌根真菌的内生真菌,易于培养,且能够定殖于多种植物根部,促进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^[1,3-6],同时,它能够提高植物对高盐、干旱、重金属等非生物逆境的抵抗能力,有效增强植物对多种病害的抗性,提高作物产量^[7-11]。鉴于其促生作用明显,该菌越来越受到科研人员的关注^[4]。

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^[12],但是,黑松幼苗期生长缓慢。印度梨形孢能显著促进植物苗期生长^[13-14],并且,其促进早期生长阶段主要基于加速的根生长^[15-16]。王凤让等^[17]研究表明,印度梨形孢能在番茄上定殖并促进番茄侧根形成,促进植株生长并提高果实产量;Waller等^[15]发现,大麦接种印度梨形孢后植株生长加速,产量增加;陈佑源^[18]指出,印度梨形孢可促进作物生长,改善油菜籽的品质。已有的研究多数将印度梨形孢应用在农作物、蔬菜、牧草等植物上,而在林业尤其是在黑松上的应用却鲜见报道。基于此,本研究以黑松为材料,探讨其接种印度梨形孢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,以期揭示印度梨形孢对黑松生长的影响,观测印度梨形孢发挥作用的时间及其生长效应,为印度梨形孢在黑松育苗上的应用提供理论依据。

1 材料与方法

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。供试菌种为内生真菌印度梨形孢,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

用90%的乙醇和0.2%的HgCl清洗黑松种子10 s,然后用无菌的去离子水反复冲洗,将种子置于灭菌的培养皿内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18 cm、直径9 cm。培养基质以泥炭土与珍珠岩3:1混合(质量),经高温高压灭菌2 h后装入营养杯中。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并打碎的印度梨形孢液体菌剂,接种量为每营养杯每次10 mL菌液,对照(CK)不接菌,共计2个处理,每个处理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 测定方法

1.3.1 菌根菌侵染率测定

参照常双双等^[19]的台盼蓝染色方法,于接种黑松2个月后测定侵染率,其侵染率为30.91%,对照(CK)没有侵染。

1.3.2 生长量与根系形态参数的测定

各处理于接菌后15 d时测定第一次株高,其后分别于30、60、90、120 d测定株高,并随机选择幼苗10株带回实验室内,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。

印度梨形孢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^[20-21]为

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

其中, B_A 表示接种印度梨形孢后植物的生物量, B_{NA} 表示不接种印度梨形孢时植物的生物量。 $MGR > 0$ 表示印度梨形孢促进了植物的生长, $MGR < 0$ 表示印度梨形孢抑制了植物的生长, $MGR = 0$ 表示印度梨形孢对植物生长没有影响。

根系分形维数采用王义琴等^[22]的方法计算。

1.4 数据处理方法

使用 SPSS 19.0 对黑松生长量和根系参数进行统计分析与 ANOVA 方差分析并且检验处理间差异的显著性,显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。采用 Excel 2010 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 印度梨形孢对黑松株高及生物量动态的影响

由表 1 可以看出,接种 15、30 d 后,接种的黑松与对照的株高差异不明显 ($P>0.05$),30 d 时,接种处理的黑松较对照高 9.06%。接种 60~120 d,印度梨形孢明显地促进了黑松的株高生长,接种处理的与对照间黑松株高差异显著 ($P<0.05$)。接种印度梨形孢 60、90、120 d 时黑松的株高生长效应分别 17.18%、56.45%、48.19%。印度梨形孢对株高生长的促进作用随接种时间的延长表现为先快速增加,后逐渐减缓。

表 1 不同处理下黑松株高生长动态变化

Table 1 The dynamic changes of stem height of *Pinus thunbergii* seedlings under different treatment

处理时间/d	CK	<i>Piriformospora indica</i>	生长效应/%
	株高/cm	株高/cm	
15	5.44±1.22 ^a	5.18±1.64 ^a	-4.78
30	5.96±0.54 ^a	6.50±0.62 ^a	9.06
60	6.43±1.29 ^b	7.58±1.29 ^a	17.18
90	7.67±1.26 ^b	12.00±2.00 ^a	56.45
120	9.67±0.29 ^b	14.33±0.76 ^a	48.19

表中不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$),下同。

2.2 印度梨形孢对黑松生物量动态的影响

由表 2 可知,黑松接种印度梨形孢 15 d 时,接菌处理与对照组生物量没有显著差异;接种后 60 d 开始,印度梨形孢对黑松地上部分的生物量产生了显著的促进作用 ($P<0.05$)。接种 60、90、120 d 时,接种印度梨形孢的黑松地上部分生物量较未接种对照分别高出 84.9%、210.00%、129.50%。接种处理的黑松根系生物量在 15 d 时就高于对照组,但与对照差异不显著;30、60、90、120 d 时,印度梨形孢处理的黑松根系生物量均显著高于对照处理 ($P<0.05$),30~120 d 间,印度梨形孢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 52.91%。整体来看,接种印度梨形孢后,黑松在 60~90 d 期间迅速增长,此后促进作用减缓。

表 2 不同处理下黑松生物量的动态变化

Table 2 The dynamic changes of dry biomass of *Pinus thunbergii* seedlings under different treatment

处理时间/d	CK	<i>Piriformospora indica</i>	生长效应/%	CK	<i>Piriformospora indica</i>	生长效应/%
	地上部分生物量/g·株 ⁻¹	地上部分生物量/g·株 ⁻¹		根系生物量/g·株 ⁻¹	根系生物量/g·株 ⁻¹	
15	0.011±0.005 ^a	0.010±0.006 ^a	-9.09	0.001 6±0.001 ^a	0.001 8±0.001 ^a	12.50
30	0.014±0.005 ^a	0.015±0.006 ^a	7.14	0.001 9±0.001 ^b	0.002 4±0.004 ^a	26.31
60	0.053±0.032 ^b	0.098±0.038 ^a	84.91	0.017±0.007 ^b	0.023±0.012 ^a	35.29
90	0.110±0.040 ^b	0.341±0.137 ^a	210.00	0.028±0.008 ^b	0.046±0.015 ^a	64.29
120	0.200±0.060 ^b	0.459±0.040 ^a	129.50	0.071±0.040 ^b	0.132±0.030 ^a	85.71

2.3 印度梨形孢对黑松根系形态、根长和根系分支数动态的影响

图 1 为接种印度梨形孢和对照在接菌后 15~120 d 时的黑松根系构型,接种印度梨形孢处理的主根长度、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。接种处理在各个生长过程中的总根长均不同程度大于未接种处理条件下的总根长(图 2)。接种印度梨形孢的黑松苗总根长在 60 d 时开始表现出与对照组的显著差异。在 90 d 时,接种处理的黑松苗总根长增长量较大。120 d 时,接种印度梨形孢的黑松苗总根长最大,达到 255.83 cm,总根长表现为印度梨形孢(255.83 cm)>CK(141.84 cm)。

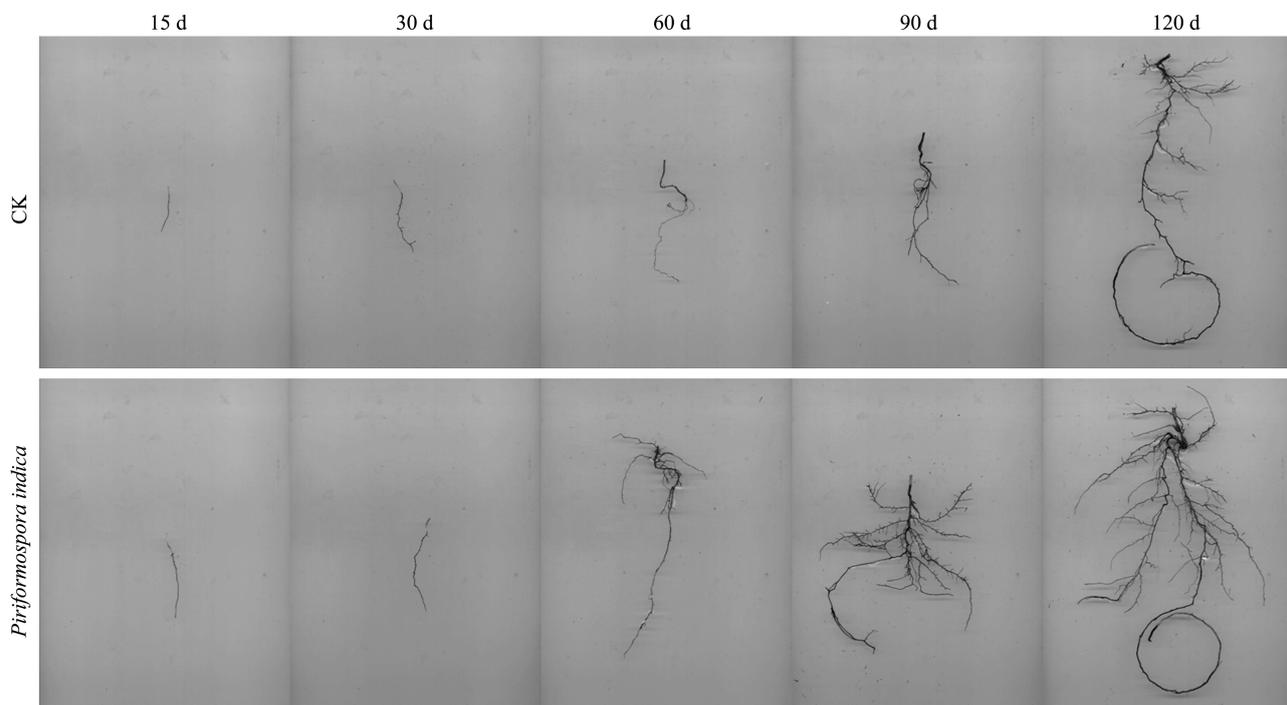
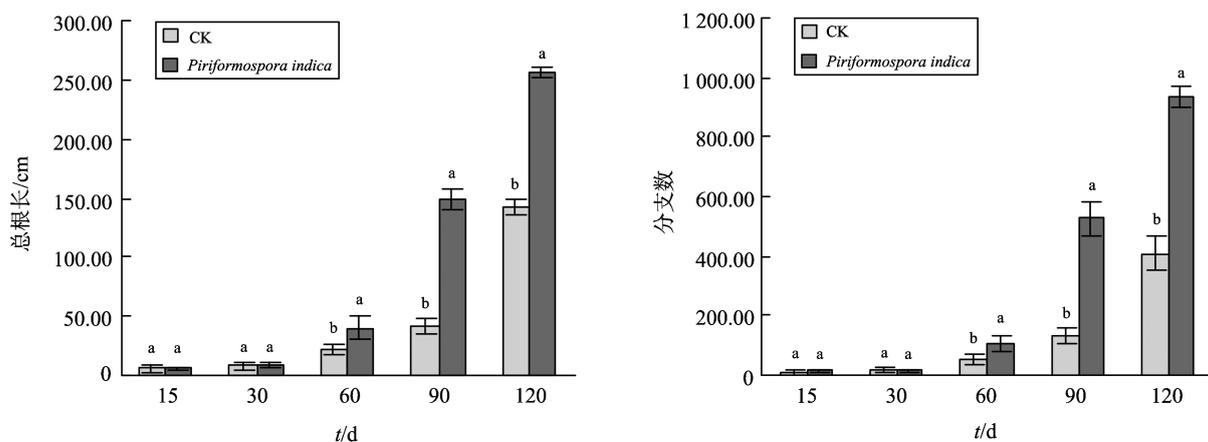


图1 不同处理下黑松根系构型

Fig.1 Root system architecture of *Pinus thunbergii* seedlings under different treatment图2 不同处理下黑松幼苗根系总根长和分支数(图中不同小写字母表示处理间差异显著, $P<0.05$)。下同)Fig.2 Total root length and forks of *Pinus thunbergii* seedlings under different treatment (Different small letters meant significant difference among treatments at 0.05 level. The same below)

黑松根系分支数的变化规律和根系总长度变化规律基本一致,从60 d开始,接种处理根系分支数开始显著高于不接种处理(图2)。接种后60~90 d期间,接种处理的黑松根系分支数增长量最大。在120 d时,根系分支数表现为印度梨形孢(985.00)>CK(410.00)。

2.4 印度梨形孢对黑松根系表面积和体积动态的影响

不同处理下黑松根系表面积的变化趋势与黑松总根长的变化趋势基本一致。如图3所示,实验过程中未接种处理的根系表面积均不同程度低于接种处理。接种印度梨形孢15、30 d时与对照(CK)组没有显著差异($P<0.05$)。随着接种时间的延长,从60 d起至120 d,接种处理的黑松根系表面积均显著大于对照组。

在接种处理条件下,随着接种后时间的延长,根体积逐渐增大(图3)。与不接种的对照组相比,接种处理根系在黑松生长各时间点体积均不同程度大于不接种处理。接种处理在15、30 d时根系体积与对照组相比差异不显著,从60 d时起,接种处理的黑松苗根系体积开始与对照组产生了显著的差异($P<0.05$),120 d时,根系体积表现为印度梨形孢(0.5973 cm^3)>CK(0.3123 cm^3)。

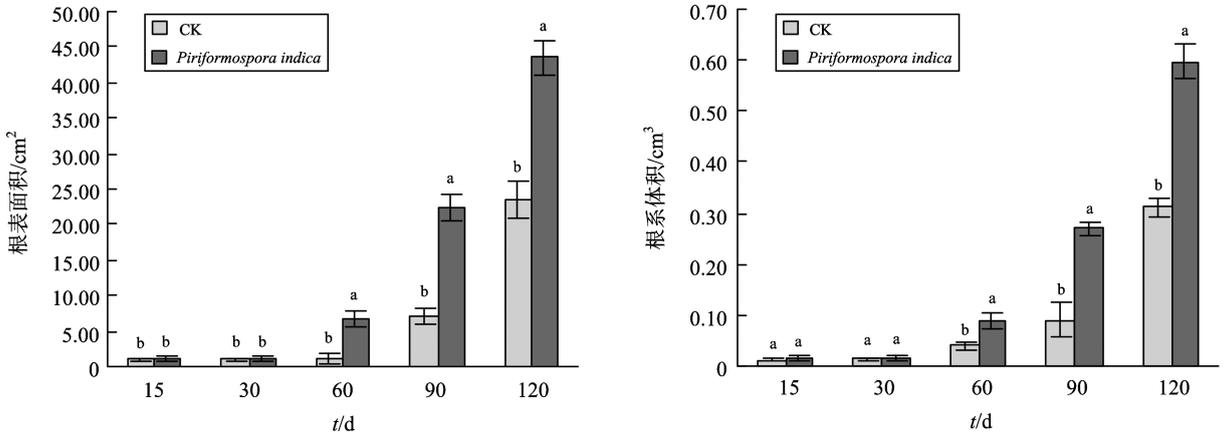


图 3 不同处理下黑松幼苗根系表面积和体积

Fig.3 Total root surface area and volume of *Pinus thunbergii* seedlings under different treatment

2.5 印度梨形孢对黑松根系分形特征的影响

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^[23]。植物根系越发达,分支越多,分形维数越大,而较小的分形维数反映出根系的分生能力相对较弱^[24-25]。从图 4 可知,接种印度梨形孢后,接种处理的黑松菌根苗根系分形维数在接种后不同时期均大于未接种黑松根系 ($P < 0.05$),在接种后 15 d 时,接种处理与对照组分形维数无显著差异,从 30~90 d,接种处理的黑松幼苗根系分形维数均显著大于对照组的,说明接种印度梨形孢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 结论与讨论

已有研究表明,印度梨形孢对植物最明显的影响是促进了植物的生长,促进生长的程度通常在 50% 左右^[26],曹星星^[27]在研究中验证了印度梨形孢对铁皮石斛具有促生作用,能增加铁皮石斛产量,并促进侧芽分化。马杰^[28]研究表明,印度梨形孢促进了烟草生物量和蛋白质含量的增加。本研究表明,印度梨形孢与黑松互作过程中,能够成功定殖于黑松根部,接种印度梨形孢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,表现出明显的促进作用,在地上部分生物量、株高、根长、根系表面积、根系体积方面,接种后 15、30 d 时与对照组相比差异并不显著,从接种后 60 d 开始表现出显著促进作用,而在根系干重和根系分形维数上,在 30 d 时就表现出了与对照组的显著差异;印度梨形孢可以促进黑松根系的生长,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。Waller 等^[15]在对大麦的研究中发现,印度梨形孢主要通过根毛进入根部,随后在根部皮层细胞内生长,而在根内中央部分以及茎或叶中均未检测到菌丝。Sirrenberg 等^[29]发现印度梨形孢可以产生生长素类物质促进植物生长发育。因此,印度梨形孢对根系的促进作用早于地上部分可能与其产生的生长素类物质首先作用于植物根部细胞,通过促进根系的生长增加了根系吸收面积,增大了根冠比,进而促进了黑松幼苗地上部分的生长有关。

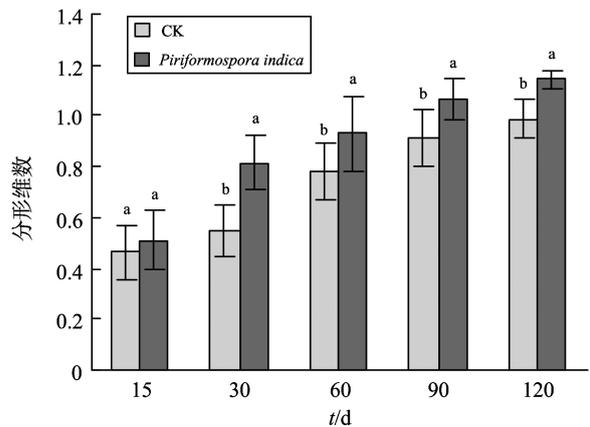


图 4 不同处理第 120 d 黑松根系的分形维数

Fig.4 Fractal dimension of root of *Pinus thunbergii* seedlings on the 120 d under different treatment

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^[30]。Varma 等^[8]研究表明,印度梨形孢侵染植物根部并与根发生共生关系后,对根有促进生长的作用。孙超^[31]在研究印度梨形孢真菌促进小白菜 (*Brassica chinensis L.*) 生长和抗逆性时发现,接种印度梨形孢的小白菜具有更长的主根、更多的侧根以及更高的生物量。武美燕等^[32]研究发现印度梨形孢真菌能够显著促进紫花苜蓿幼苗根系生长、侧根形成和地上部干物质积累,并增加了叶片叶绿素

的含量。根系分形维数反映了根系的空间分布形态、分支能力和发育程度^[33],直接影响着根系的水分吸收和养分利用能力,分形维数较大的植物根系通常具有复杂的分支、相对发达的侧根与较高的生物量积累^[34]。本研究表明,根系构型参数如根系总长度、分支数、表面积和体积均显著大于不接种印度梨形孢的对照组,并使根系分形维数增大(图1—4),且所有参数在120 d时均表现为接种处理大于未接种处理。这说明印度梨形孢能促进黑松幼苗根系构型的构建,具有正向促进效应,且随着接种时间(120 d内)的延长,其促进作用更加明显。印度梨形孢使根系变得发达,增加了根系的表面积和体积。总之,在印度梨形孢对黑松幼苗的促生作用上,对根系发育的显著促进作用早于地上部分。这可能与印度梨形孢产生的促进植物生长的激素首先与根系接触有关,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,进一步阐明印度梨形孢对黑松的促生作用机理。

参考文献:

- [1] VERMA S, VARMA A, REXER K H, et al. *Piriformospora indica*, gen. et sp. nov. a new root-colonizing fungus[J]. Mycologia, 1998, 90(5): 896-903.
- [2] 张文英, 汪媛媛, 蒿若超, 等. 印度梨形孢真菌促进芝麻生长并提高芝麻抗旱性[J]. 中国油料作物学报, 2014, 36(1): 71-75.
ZHANG Wenying, WANG Yuanyuan, HAO Ruochao, et al. Endophytic fungus *Piriformospora indica* promotes growth and confers drought tolerance in sesame (*Sesamum indicum* L.)[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2014, 36(1): 71-75.
- [3] TRIVEDI D K, SRIVASTAVA A, VERMA P K, et al. *Piriformospora indica*: a friend in need is a friend in deed[J]. Journal of Botanical Sciences, 2016, 5(1): 16-19.
- [4] 楼兵干, 孙超, 蔡大广. 印度梨形孢的多种功能及其应用前景[J]. 植物保护学报, 2007, 34(6): 653-656.
LOU Binggan, SUN Chao, CAI Daguang. *Piriformospora indica* with multiple functions and its application prospects[J]. Journal of Plant Protection, 2007, 34(6): 653-656.
- [5] 宋凤鸣, 毛克克, 吴铨铨, 等. 印度梨形孢的生物学效应及其作用机制[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2011, 37(1): 1-6.
SONG Fengming, MAO Keke, WU Chengcheng, et al. Biological functions of *Piriformospora indica* and its action mechanisms[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences), 2011, 37(1): 1-6.
- [6] OELMULLE R, SHERAMETI I, TRIPATHI S, et al. *Piriformospora indica*, a cultivable root endophyte with multiple biotechnological applications[J]. Symbiosis, 2009, 49(1): 1-17.
- [7] FAKHRO A, ANDRADE-LINARES D R, BARGEN S V, et al. Impact of *Piriformospora indica* on tomato growth and on interaction with fungal and viral pathogens[J]. Mycorrhiza, 2010, 20(3): 191-200.
- [8] VARMA A, VERMA S, SUDHA, et al. *Piriformospora indica*, a cultivable plant-growth-promoting root endophyte[J]. Applied & Environmental Microbiology, 1999, 65(6): 2741-2744.
- [9] SHERAMETI I, VENUS Y, DRZEWIECKI C, et al. PYK10, a beta-glucosidase located in the endoplasmic reticulum, is crucial for the beneficial interaction between *Arabidopsis thaliana* and the endophytic fungus *Piriformospora indica*[J]. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 2008, 54(3): 428-439.
- [10] STEIN E, MOLITOR A, KOGEL K H, et al. Systemic resistance in *Arabidopsis* conferred by the mycorrhizal fungus *Piriformospora indica* requires jasmonic acid signaling and the cytoplasmic function of NPR1[J]. Plant & Cell Physiology, 2008, 49(11): 1747-1751.
- [11] SUN C, JOHNSON J M, CAI D, et al. *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein[J]. Journal of Plant Physiology, 2010, 167(12): 1009-1017.
- [12] 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): 2171-2176.
HAN Guangxuan, MAO Peili, LIU Sujing, 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): 2171-2176.
- [13] BARAZANI O, BENDEROTH M, GROTEN K, et al. *Piriformospora indica*, and *Sebacina vermifera*, increase growth performance at the expense of herbivore resistance in *Nicotiana attenuata*[J]. Oecologia, 2005, 146(2): 234-243.
- [14] RAI M, VARMA A. Arbuscular mycorrhiza-like biotechnological potential of *Piriformospora indica*, which promotes the

- growth of *Adhatoda vasica* Nees[J]. *Electronic Journal of Biotechnology*, 2005, 8(1):107-112.
- [15] WALLER F, ACHATZ B, BALTRUSCHAT H, et al. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(38):13386-91.
- [16] BALTRUSCHAT H, FODOR J, HARRACH B D, et al. Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants[J]. *New Phytologist*, 2008, 180(2):501-510.
- [17] 王凤让, 毛克克, 李国钧, 等. 印度梨形孢及其近似种 *Sebacina vermifera* 促进番茄生长发育及磷吸收[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2011, 37(1):61-68.
- WANG Fengrang, MAO Keke, LI Guojun, et al. *Piriformospora indica* and its related species *Sebacina vermifera* promote growth and development and phosphorus nutrition in tomato[J]. *Journal of Zhejiang University(Agriculture & Life Sciences)*, 2011, 37(1):61-68.
- [18] 陈佑源. 印度梨形孢诱导油菜促生、抗逆和菜籽品质性状改善及其机理的初步研究[D]. 杭州:浙江大学, 2012.
- CHEN Youyuan. Growth promotion, stress tolerance and rapeseed quality characteristics improvement in *Brassica napus* L. conferred by *Piriformospora indica* and the preliminary study of mechanisms[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2012.
- [19] 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 Shuangshuang, WANG Chengnan, WANG Sen, 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.
- [20] SMITH S E, DAVID READ F. *Mycorrhizal Symbiosis*[M]. 3rd ed. Chennai: Charon Tec Ltd, 2008: 1-815.
- [21] 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 Gaowen, LIU Nan, YANG Xin, 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.
- [22] 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 Yiqin, ZHANG Huijuan, BAI Kezhi, et al. Application of fractal geometry in the studies of plant root systems[J]. *Chinese Journal of Nature*, 1999, 21(3):143-145.
- [23] 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):1283-1290.
- SHAN Lishan, LI Yi, DONG Qiulian, et al. Ecological adaptation of reaumuria soongorica root system architecture to arid environment[J]. *Journal of Desert Research*, 2012, 32(5):1283-1290.
- [24] 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):1268-1276.
- YANG Xiaolin, ZHANG Ximing, LI Yiling, 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):1268-1276.
- [25] 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):1637-1643.
- WANG Hong, JIN Jiyun, SHAN Neizhang. 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):1637-1643.
- [26] FRANKEN P. The plant strengthening root endophyte *Piriformospora indica*: potential application and the biology behind[J]. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 2012, 96(6):1455.
- [27] 曹星星. 铁皮石斛病原真菌分离与鉴定及印度梨形孢促生作用研究[D]. 杭州:浙江大学, 2015.
- CAO Xingxing. Isolation and identification of pathogenic fungi causing diseases on *Dendrobium officinale* and the research of growth-promoting effect of *Piriformospora indica*[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2015.
- [28] 马杰. 印度梨形孢诱导烟草促生、抗病、抗逆作用及其机理的初步研究[D]. 杭州:浙江大学, 2012.
- MA Jie. Growth promotion, disease resistance and stress tolerance in tobacco conferred by *Piriformospora indica* and the preliminary study of mechanisms[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2012.
- [29] SIRRENBORG A, GOEBEL C, GROND S, et al. *Piriformospora indica* affects plant growth by auxin production[J]. *Physiologia Plantarum*, 2007, 131(4):581-589.
- [30] 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.
- [31] 孙超. 印度梨形孢诱导小白菜抗病、促生、抗逆的作用及其机理的初步研究[D]. 杭州:浙江大学, 2010.

SUN Chao. Disease resistance, growth promotion and stress tolerance in Chinese cabbage conferred by *Piriformospora indica* and the preliminary study of mechanisms[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2010.

- [32] 武美燕, 蒿若超, 张文英, 等. 印度梨形孢诱导紫花苜蓿提高抗旱性研究初报[J]. 草地学报, 2013, 21(6):1218-1222.
WU Meiyuan, HAO Ruochao, ZHANG Wenying, et al. Preliminary study on drought tolerance of alfalfa seedlings induced by *Piriformospora indica* Fungi[J]. Acta Agretrir Sinica, 2013, 21(6):1218-1222.
- [33] WALK T C, ERP E V, LYNCH J P. Modelling applicability of fractal analysis to efficiency of soil exploration by roots [J]. Annals of Botany, 2004, 94(1):119.
- [34] 李雪萍, 赵成章, 任悦, 等. 尕斯库勒湖不同密度条件下垂穗披碱草根系分形结构[J]. 生态学报, 2018, 38(4):1-7.
LI Xueping, ZHAO Chengzhang, REN Yue, et al. Fractal root systems of *Elymus nutans* under different density conditions in Gahai Wetland[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(4):1-7.

(编辑:于善清)

(上接第 6 页)

- [17] SHEN Jianlin, LI Chunlong, WANG Mei, et al. Mitochondrial pyruvate carrier 1 mediates abscisic acid-regulated stomatal closure and the drought response by affecting cellular pyruvate content in *Arabidopsis thaliana*[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1):217-228.
- [18] LI Chunlong, WANG Mei, MA Xiaoyan, et al. NRG1, a putative mitochondrial pyruvate carrier, mediates ABA regulation of guard cell ion channels and drought stress responses in *Arabidopsis*[J]. Molecular Plant, 2014, 7(10):1508-1521.
- [19] WANG Mei, MA Xiaoyan, SHEN Jianlin, et al. The ongoing story: the mitochondria pyruvate carrier 1 in plant stress response in *Arabidopsis*[J]. Plant Signaling & Behavior, 2014, 9(10):e973810.
- [20] BENDER T, PENA G, MARTINOU J C. Regulation of mitochondrial pyruvate uptake by alternative pyruvate carrier complexes[J]. The EMBO Journal, 2015, 34(7):911-924.
- [21] TIMON-GOMEZ A, PROFT M, PASCUAL-AHUIR A. Differential regulation of mitochondrial pyruvate carrier genes modulates respiratory capacity and stress tolerance in yeast [J]. PloS One, 2013, 8(11):e79405.
- [22] SCHELL J C, OLSON K A, JIANG Lei, et al. A role for the mitochondrial pyruvate carrier as a repressor of the Warburg effect and colon cancer cell growth [J]. Molecular Cell, 2014, 56(3):400-413.
- [23] LYTOVCHENKO O, KUNJI E R. Expression and putative role of mitochondrial transport proteins in cancer [J]. Biochimica Et Biophysica Acta, 2017, 1858(8):641-654.
- [24] KELLY G, MOSHELION M, DAVID-SCHWARTZ R, et al. Hexokinase mediates stomatal closure [J]. The Plant Journal, 2013, 75(6):977-988.

(编辑:于善清)