

光和磷对苔草属植物胡萝卜状根形成及分布格局的影响

吉文丽^{1,2,3}, 李卫忠², Martin J Lechowicz³, 朱清科¹, Marcia J Waterway⁴

(1 北京林业大学 水土保持学院, 北京 100083; 2 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100;

3 麦吉尔大学 生命学院 生物系, 魁北克 蒙特利尔 加拿大 H3A 1B1; 4 麦吉尔大学 植物系, 魁北克 蒙特利尔 加拿大 H9X 3V9)

[摘 要] 为了了解光照和土壤中磷对苔草属植物胡萝卜状根形成及分布格局的影响, 2006 年夏季在加拿大麦吉尔人工气候室内, 对北美苔草属植物进行了不同光照强度和磷浓度组合的处理, 以诱导苔草属植物胡萝卜状根的形成。结果发现: (1) 苔草属植物的胡萝卜状根主要在低磷条件下形成, 其中 54% 的植株在低磷条件下形成胡萝卜状根, 而高磷条件下只有 4% 的植株形成; (2) 在相同的光照和磷处理条件下, 处理时间对苔草属植物胡萝卜状根的形成无显著影响; (3) 遮荫影响苔草属植物胡萝卜状根的形成, 其中在“低磷+全光照”条件下形成胡萝卜状根的植株占处理植株总数的 52%, 而在“低磷+遮荫”条件下形成胡萝卜状根的植株只占 22%; (4) 在苔草属植物中, 胡萝卜状根只发生在苔草亚属(*Subgen. Carex*) 植物中, 其中 23 组 81 种苔草亚属中 78% 的种类形成胡萝卜状根, 而在二柱苔草亚属(*Subgen. Vignea*) 植物中, 5 组 9 种苔草植物均无胡萝卜状根形成。可见, 胡萝卜状根的形成不仅受环境因素(养分、光照)的影响, 而且还与其系统发育有关。

[关键词] 苔草属; 胡萝卜状根; 磷; 分布格局

[中图分类号] Q948.11

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2007)12-0210-07

Impact of phosphorus supply and light on dauciform-root development and the occurrence pattern of dauciform roots among *Carex* species

JI Wen-li^{1,2,3}, LI Wei-zhong², Martin J Lechowicz³, ZHU Qing-ke¹, Marcia J Waterway⁴

(1 College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2 College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

3 Department of Biology, McGill University, 1205 Avenue Dr. Penfield, Montreal, QC H3A 1B1, Canada;

4 Department of Plant Science, McGill University, 21111 Lakeshore Road Ste. Anne de Bellevue, Quebec H9X 3V9, Canada)

Abstract: In order to understand the impact of phosphorus supply and light on dauciform-root development and the occurrence pattern of dauciform roots among *Carex* species, inducement of phosphorus (P) and light treatment on *Carex* species were conducted in McGill University phytotron in summer, 2006. Several results were found as follows: first, the development of dauciform root of *Carex* species strongly depended on P availability, especially on P deficiency; 44% of the plants under low P treatment formed dauciform roots, while only 2% of the plants under high P treatment developed dauciform roots; second, the time under same P and light treatment had no significant effect on development of dauciform root; third, shade decreased the number of *Carex* plants which developed dauciform roots, in which 52% of the plants with

* [收稿日期] 2007-07-23

[基金项目] 西北农林科技大学人才基金项目(2007-08080104); 林业科技支撑计划专题(2006BAD03A0302)

[作者简介] 吉文丽(1965—), 女, 山西翼城人, 副教授, 在读博士, 主要从事园林植物生理生态研究。

[通讯作者] 李卫忠(1964—), 男, 陕西蒲城人, 副教授, 博士, 主要从事森林经营与生物多样性保护研究。

E-mail: weizhong_li@hotmail.com

low P and high light treatment developed dauciform roots, while 22% of the plants with low P and low light had dauciform roots; fourth, dauciform root only occurred in *Subgen. Carex*, not in *Subgen. Vignea* among genus *Carex* species. Among 23 sections 81 species of the *Subgen. carex*, 78% species developed dauciform roots, however, no dauciform root occurred in 5 sections 9 species of the *Subgen. Vignea*. Therefore, the induction of dauciform roots in *Carex* is allied with phylogeny, rather than the influence of the environment (nutrition and light).

Key words: *Carex*; dauciform root; phosphorus; occurrence pattern

胡萝卜状根是一种特殊的根形态结构, 长期生长在营养贫瘠土壤中的植物易产生这种根形态结构, 被认为是继固氮和菌根之后植物对土壤环境胁迫的另一种适应。1969年, 前苏联植物学家 Selivanov 和 Utemova 首次用俄语描述莎草科植物具有粗的、圆锥状的簇根^[1]。1973年, Davies 等^[2]进一步描述了克拉莎属(*Cladium*)、赤箭莎属(*Schoenus*)和苔草属(*Carex*)植物的侧根膨胀并具有丰富、密集和细长的根毛, 根据该类根分布在低磷的石灰质沙丘表层土壤中, 推测该根在植物吸收养分上起一定作用。1974年, Lamont 将这种横向膨大、具有很多根毛、形状象胡萝卜的根命名为“dauciform roots”, 即胡萝卜状根^[3]。胡萝卜状根可在根际形成大量的有机酸, 这些有机酸能够活化被土壤吸附固定的磷和不能溶解的磷, 促进根系在缺磷土壤中最大限度吸收磷。该类根可发生在各种不同的生境中, 如澳大利亚东部的干燥硬阔叶林地、欧洲的沼泽地、沙丘、高山草原、欧石南丛生的荒野地、湿草地^[4-6]等生境都有发现, 新西兰也有分布^[7]。Shane 等^[8]指出, 越来越多的莎草科植物将会被发现具有形成胡萝卜状根的能力。但是, 到目前为止, 这种侧生极其密集长根毛的胡萝卜状根仍然没有被广泛地认识, 北美和中国一直未见有关胡萝卜状根的报道。因此, 作者于2006年对加拿大亚极地18种苔草进行了野外调查, 并在人工气候室内对北美89种苔草进行了不同光照强度和磷浓度组合的诱导试验, 旨在了解苔草属植物胡萝卜状根的形成条件与分布格局。

1 材料与方法

1.1 植物材料及其处理

试验采取田间观测和室内诱导试验相结合的方法, 对苔草属植物胡萝卜状根的形成条件及其分布格局进行了研究。植物材料是2005~2006年大量收集并种植在温室的北美苔草属(*Carex*)植物。选用89种植物作为室内试验材料, 并对其进行了不同

处理, 以诱导其形成胡萝卜状根。试验在加拿大麦吉尔大学生物系人工气候室内进行。

栽植时, 先将选择的植物材料从原花盆中连同根系小心取出, 除去根系上的杂物, 用水冲洗干净。为使试验材料均匀一致, 将根系修剪为长约8 cm, 植株高约10 cm。用纸将整个植株水分吸干称重后, 每2株栽于一个直径10.16 cm的花盆中。培养基质是体积比为1:1的干净河沙和蛭石, 用搅拌机(H. C. Davis, Bonner Spring, KS, USA)混匀, 种植3周后间苗, 每盆留1株。植物栽植后, 最初只浇蒸馏水, 10 d后开始按试验设计进行处理, 每2 d施1次50 mL的培养液。在植物干旱时, 可增加蒸馏水的浇灌量。

试验植物前4周生长在50%的遮荫布下, 待新根长出后, 解除遮荫。白天生长温度控制在20~22℃, 晚上为14~16℃。每天光照时间为5:00~19:00共14 h; 空气相对湿度65%。阴天用光照系统补光, 空气湿度通过风扇和喷雾来调节。温度、光照、空气湿度每小时记录60次, 所有数据储存于计算机中。

1.2 培养液的配制

培养液为修改的 Hoagland 培养液, 分全磷和低磷2个浓度。在配制 Hoagland 培养液时, 分别制作1 mol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、1 mol/L KNO_3 、1 mol/L KH_2PO_4 、1 mol/L MgSO_4 、0.05 mol/L Fe-EDTA 和微量元素原液(称取2.86 g H_3BO_3 、1.81 g $\text{MnCl}_2(\text{H}_2\text{O})_4$ 、0.22 g $\text{ZnSO}_4(\text{H}_2\text{O})_7$ 、0.08 g $\text{CuSO}_4(\text{H}_2\text{O})_5$ 和0.09 g $\text{H}_2\text{MoO}_4(\text{H}_2\text{O})$ 加入1 L蒸馏水中制成溶液), 同时配制了0.01 $\mu\text{mol/L}$ KH_2PO_4 原液。高磷浓度按3.33 mL的1 mol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、3.33 mL的1 mol/L KNO_3 、0.67 mL的1 mol/L KH_2PO_4 、1.33 mL的1 mol/L MgSO_4 、1.33 mL的0.05 mol/L Fe-EDTA 和1.33 mL的微量元素原液, 再加蒸馏水988.7 mL配制成1 L的溶液。低磷浓度是将高磷浓度中的1 mol/L KH_2PO_4 替换为0.01 $\mu\text{mol/L}$ KNH_2PO_4 即可, 其

他相同。

1.3 遮荫罩的制作

遮荫罩材料为玻璃纤维塑料,用长 86 cm、宽 70 cm 的遮荫材料 2 层做成筒状遮荫罩,遮荫效果为全光照的 35%左右。每个需遮荫的植物上套一个罩,用 2 根细竹竿支撑。

1.4 研究内容及其方法

1.4.1 苔草属植物胡萝卜状根的形态观察 试验植物在光照和磷处理结束后收获。收获时将根系杂物除去并将根系冲洗干净,然后将植物地上和地下部分分开。将整个根系冷藏 in 冰箱(4℃)中,然后在低倍显微镜下观察胡萝卜状根形成与否,若有胡萝卜状根形成,则在立体显微镜(Meiji EMZ5TR,日本)下采集放大 7 倍的照片,然后对根系扫描、烘干。

1.4.2 磷对苔草属植物胡萝卜状根形成的影响 本试验为试验 1。以 1 种赤箭莎属植物作比较,对 63 种苔草植物共计 384 株植物进行了高磷和低磷的单因素两水平处理,采用成对设计,3 次重复,试验开始于 2006-06-02、06-04、06-06,结束于 2006-09-14、09-16、09-18,持续 16 周。分别记录高磷和低磷处理植物的总株数、死亡株数及胡萝卜状根的形成情况,分析磷处理对胡萝卜状根形成的影响。

1.4.3 光和磷组合处理对苔草属植物胡萝卜状根形成的影响 试验分 2 批进行,计为试验 2 和试验

3。试验 2、试验 3 分别对 28 种、14 种共 504 株苔草属植物进行了全光照、遮荫与高磷、低磷的双因素两水平处理,采用完全随机设计,3 次重复。试验 2 开始于 2006-07-03、07-05、07-07,结束于 2006-11-16、11-18、11-20,历时 19 周;试验 3 开始于 2006-07-13,结束于 2007-01-07,历时 25 周。分别记录光照、遮荫、高磷、低磷处理植物的总株数、死亡株数及胡萝卜状根的形成情况,分析遮荫、低磷和处理时间对胡萝卜状根形成的影响。

1.4.4 胡萝卜状根在苔草属植物中的分布格局 对田间观测的 18 种苔草植物和上述 3 项试验处理的 89 种苔草植物进行综合分析,研究具有形成胡萝卜状根的植物在苔草属不同亚属和各组之间的形成格局。

2 结果与分析

2.1 苔草属植物胡萝卜状根的形态

胡萝卜状根具有横向膨大的根体和很多细长的根毛,分为根体(daucisome)和根柄(dauciphore)两部分^[9](图 1)。图 2 为苔草属 *Carex granularis* 的胡萝卜状根。胡萝卜状根经常几个甚至几十个为一组生长在主根上,主根上也可形成一般的根。在每一组胡萝卜状根中,有时会夹杂几个不膨大的细根。

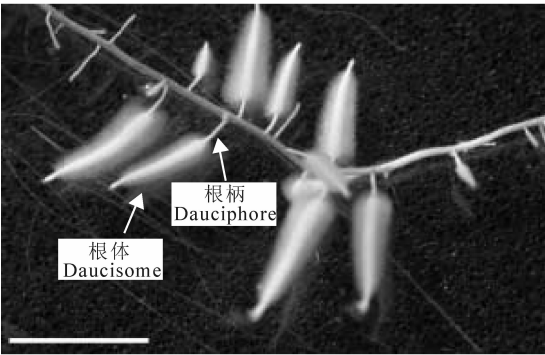


图 1 鳞子莎属 *Lepidosperma squamatum* 的胡萝卜状根
Fig.1 Dauciform roots of *Lepidosperma squamatum*

胡萝卜状根的类型有 3 种^[2]:第 1 种为单独 1 个胡萝卜状根着生在主根上(图 1),这种类型最为常见;第 2 种类型为连续 2 个或 3 个胡萝卜状根头尾相连,在胡萝卜状根顶端继续形成另一个胡萝卜状根,这种形式也比较普遍,如图 2 箭头所指;第 3 种类型为在胡萝卜状根的根体中部再形成第二个胡萝卜状根^[2],这种形式很少见。在本研究中,只发现

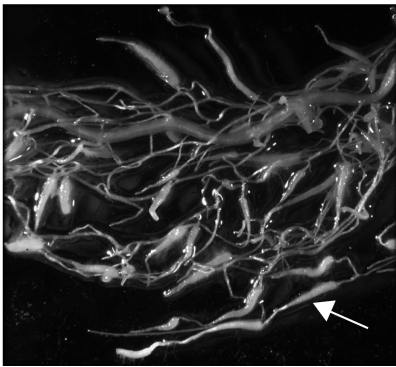


图 2 苔草属 *Carex granularis* 的胡萝卜状根
Fig.2 Dauciform roots of *Carex granularis*

了前两种类型的胡萝卜状根。
2.2 磷处理对苔草属植物生长和胡萝卜状根形成的影响

经过 16 周的高磷和低磷处理发现(表 1),2 种磷水平处理下苔草属植物的死亡率差别不大,但形成胡萝卜状根的比例分别为 4% 和 54%,说明低磷是诱导胡萝卜状根形成的重要因素。

表 1 磷处理对苔草属植物胡萝卜状根形成的影响

Table 1 Influence of P on the development of dauciform roots of *Carex* species

处理 Treatment	死亡株数 Dead plants number	死亡率/% Death ratio	胡萝卜状根 Dauciform root				植株总数 Total plants number
			未形成株数 Non-dauciform root plants number	未形成比例/% Non-dauciform root ratio	形成株数 Dauciform root plants number	形成比例/% Dauciform root ratio	
高磷 High P	24	13	161	84	7	4	192
低磷 Low P	30	16	59	31	103	54	192

2.3 光和磷组合不同处理时间对苔草属植物生长及胡萝卜状根形成的影响

试验 2 和试验 3 的参试植物分别经过了 19 周和 25 周的相同光照和磷处理,结果(表 2)发现,试验 2 “高磷+全光”和“高磷+遮荫”处理的植株死亡率分别为 8%和 18%,试验 3 的分别为 10%和 19%;2 项试验 2 种处理胡萝卜状根的形成比例分别为 2%,0 和 2%,2%。试验 2“低磷+全光”和“低磷+遮荫”处理的植株死亡率为 13%和 12%,试验 3 的分别为 7%和 19%。说明多数苔草植物能在长时间低磷条件下生存,这些苔草植物具有高效吸收利用磷的能力。低

磷条件下遮荫处理试验 3 的植株死亡率为 19%,比试验 2 的 12%高,可能是由于长时间遮荫对不耐荫的植物生长有影响。低磷长时间处理比低磷短时间处理下形成胡萝卜状根的比例略低,其原因可能是死亡率略高引起的。多因素方差分析结果(表 3)也表明,磷和光处理时间的长短,对胡萝卜状根形成的影响无显著差异,处理时间与光、磷也无交互作用。总体来讲,磷和光处理时间的长短对胡萝卜状根的形成无显著影响,苔草植物胡萝卜状根形成期较长,尽管单独 1 个胡萝卜状根的寿命只有 1~2 周,但整个植物形成胡萝卜状根的时间较长。

表 2 光和磷不同处理时间对苔草属植物胡萝卜状根形成的影响

Table 2 Effect of treatment time of P and light on the development of dauciform roots of *Carex* species

处理及试验 Treatment and exp.		死亡株数 Dead plants number	死亡率/% Death ratio	胡萝卜状根 Dauciform root				植株总数 Total plants number
				未形成株数 Non-dauciform root plants number	未形成比例/% Non-dauciform root ratio	形成株数 Dauciform root plants number	形成比例/% Dauciform root ratio	
高磷试验 2	全光 HL	7	8	75	89	2	2	84
HP exp. 2	遮荫 LL	15	18	69	82	0	0	84
高磷试验 3	全光 HL	4	10	37	88	1	2	42
HP exp. 3	遮荫 LL	8	19	33	79	1	2	42
低磷试验 2	全光 HL	11	13	29	35	44	52	84
LP exp. 2	遮荫 LL	10	12	53	63	21	25	84
低磷试验 3	全光 HL	3	7	17	40	22	52	42
LP exp. 3	遮荫 LL	8	19	27	64	7	17	42

注:HP. 高磷;LP. 低磷;HL. 全光;LL. 遮荫;exp. 试验。下表同。

Note: HP. High P;LP. Low P;HL. High light;LL. Low light;exp. Experiment. The following table is the same.

表 3 苔草属植物胡萝卜状根形成的多因素方差分析结果

Table 3 Multi-way factorial ANOVA of dauciform roots of *Carex* species

变异来源 Source of variation	平方和 Sum of squares	自由度 <i>df</i>	均方 Mean square	<i>F</i>	<i>P</i>
时间 Time	0.167 7	1	0.167 7	0.523	0.469 9
磷处理 P	13.580 4	1	13.580 4	60.357 * *	0.000 0
光照处理 Light	5.881 9	1	5.881 9	26.142 * *	0.000 0
时间×磷 Time×P	0.167 7	1	0.167 7	0.745	0.388 5
时间×光照 Time×Light	0.120 0	1	0.120 0	0.534	0.465 5
磷×光照 P×Light	1.446 4	1	1.446 4	6.429 *	0.011 6
种类 Species	34.383 9	42	0.818 7	3.639 * *	0.000 0
误差 Error	102.375 0	455	0.225 0		

注:* 和 * * 分别表示 0.05 和 0.01 的显著水平。

Note: * and * * indicate significant levels at 0.05 and 0.01 level, respectively.

2.4 光照和磷组合处理对苔草属植物生长和胡萝卜状根形成的影响

多因素方差分析结果(表 3)表明,光和磷处理

对胡萝卜状根形成有极显著影响,光和磷处理之间也有明显的交互作用。从表 4 可以看出,在经过 19 和 25 周的磷肥和光照组合处理后,高磷和低磷处理

下植株的死亡率没有明显差别,但高磷处理下形成胡萝卜状根的植株数量明显低于低磷处理。如在采用高浓度磷处理的 252 株植物中,未形成胡萝卜状根的占 85%,形成胡萝卜状根的占 2%;在低磷处理

的 252 株植物中,没有形成胡萝卜状根的占 50%,形成胡萝卜状根的占 37%。说明低磷可诱导胡萝卜状根的形成,高磷则会抑制胡萝卜状根的形成。

表 4 光与磷组合处理对苔草属植物胡萝卜状根形成的影响

Table 4 Influence of P and light on the development of dauciform roots of *Carex* species

处理 Treatment	死亡株数 Dead plants number	死亡率/% Death ratio%	胡萝卜状根 Dauciform root				植株总数 Total plants number
			未形成株数 Non-dauciform root plants number	未形成比例/% Non-dauciform root ratio%	形成株数 Dauciform root plants number	形成比例/% Dauciform root ratio %	
高磷 HP	34	13	214	85	4	2	252
低磷 LP	32	13	126	50	94	37	252
全光 HL	25	10	158	63	69	27	252
遮荫 LL	41	16	182	72	29	12	252
低磷+全光 LP+HL	14	11	46	37	66	52	126
低磷+遮荫 LP+LL	18	14	80	63	28	22	126
高磷+全光 HP+HL	11	9	112	89	3	2	126
高磷+遮荫 HP+LL	23	18	102	81	1	1	126

在全光处理的 252 株植物中,未形成胡萝卜状根的占 63%,形成胡萝卜状根的占 27%;在遮荫条件下,未形成胡萝卜状根的占 72%,形成胡萝卜状根的占 12%。在“低磷+全光”和“低磷+遮荫”的处理中,形成胡萝卜状根的比例分别为 52%和 22%,说明低光不利于胡萝卜状根的形成。采用遮荫处理的植株死亡率也高于全光处理,说明有些植物不耐阴,遮荫处理会使某些植物死亡,同时也使形成胡萝卜状根的植物数目显著降低。总之,低磷是胡萝卜状根形成的主要因素,“低磷+光照”条件下最容易形成胡萝卜状根。但每种植物形成胡萝卜状根的具体条件也可能不同,尚需进一步研究。

2.5 胡萝卜状根在苔草属植物中的分布格局

从表 5 可以看出,在苔草属二柱苔草亚属中,对 9 种分布在 5 组的苔草植物进行了田间观测和室内诱导,结果该亚属中没有一种植物形成胡萝卜状根;

而在苔草亚属中,81 种分布在 22 组的苔草植物有 78%形成了胡萝卜状根。多因素方差分析结果(表 3)也表明,苔草属植物种类之间胡萝卜状根形成比例差异极显著。研究还发现,有些植物在不同试验中的表现不一,在有些试验中形成胡萝卜状根,但在某些情况下则不形成。对田间苔草植物的观测发现,同一种苔草在不同生境下的观测结果不同,这主要是由于土壤养分的异质性及光照强度或其他因素不同造成的。在人工气候室内的研究中,同一种类植物在不同试验中或不同重复中也出现试验结果不一致的现象,其主要原因可能是遮荫程度不同。因遮荫植物和全光照植物是完全随机分布的,有些全光照处理植物会被侧面遮荫植物的遮荫罩遮光;同样,遮荫植物的遮荫程度也不完全一致,有些遮荫植物的光照会低于全光的 35%。

表 5 苔草属(*Carex*)植物中胡萝卜状根的形成情况

Table 5 Occurrence of dauciform roots among *Carex* species

组 Section	种名 Species	胡萝卜状根 Dauciform	试验 Exp.	组 Section	种名 Species	胡萝卜状根 Dauciform	试验 Exp.
二柱苔草亚属(<i>Subgen. Vignea</i>)				<i>Limosae</i>	<i>C. barrattii</i>	N	3
<i>Deweyanae</i>	<i>C. deweyana</i>	N	3	<i>Limosae</i>	<i>C. limosa</i>	N	田间,3
<i>Glareosae</i>	<i>C. canescens</i>	N	田间	<i>Limosae</i>	<i>C. magellanica</i>	Y	田间,3
<i>Glareosae</i>	<i>C. trisperma</i>	N	田间	<i>Limosae</i>	<i>C. pluri flora</i>	N	3
<i>Phaestoglochin</i>	<i>C. appalachica</i>	N	3	<i>Limosae</i>	<i>C. rari flora</i>	Y/N	田间
<i>Phaestoglochin</i>	<i>C. cephaloidea</i>	N	1	<i>Lupulinae</i>	<i>C. grayii</i>	Y	1,3
<i>Phaestoglochin</i>	<i>C. cephalophora</i>	N	1,3	<i>Lupulinae</i>	<i>C. intumescens</i>	Y	1,2,3
<i>Phaestoglochin</i>	<i>C. radiata</i>	N	3	<i>Lupulinae</i>	<i>C. lupulina</i>	Y	1,2,3
<i>Stellulatae</i>	<i>C. echinata</i>	N	田间	<i>Lupulinae</i>	<i>C. retrorsa</i>	Y	1
<i>Vulpinae</i>	<i>C. crus-corvi</i>	N	3	<i>Paludosae</i>	<i>C. acuti formis</i>	N	2

续表 5 Continued of table 5

组 Section	种名 Species	胡萝卜状根 Dauciform	试验 Exp.	组 Section	种名 Species	胡萝卜状根 Dauciform	试验 Exp.
苔草属(<i>Subgen. Carex</i>)				<i>Paludosae</i>	<i>C. hyalinolepsis</i>	N	3
<i>Acrocystis</i>	<i>C. communis</i>	Y	3	<i>Paludosae</i>	<i>C. pellita</i>	Y	3
<i>Acrocystis</i>	<i>C. pennsylvanica</i>	Y	3	<i>Paludosae</i>	<i>C. vestita</i>	Y	3
<i>Acrocystis</i>	<i>C. rugosperma</i>	Y	3	<i>Paniceae</i>	<i>C. livida</i>	Y	田间, 3
<i>Anomalae</i>	<i>C. scabrata</i>	N	2	<i>Paniceae</i>	<i>C. meadii</i>	Y	3
<i>Bicolores</i>	<i>C. aurea</i>	Y	3	<i>Paniceae</i>	<i>C. vaginata</i>	Y	田间, 2, 3
<i>Careyanae</i>	<i>C. abscondita</i>	Y	2	<i>Paniceae</i>	<i>C. woodii</i>	Y	3
<i>Careyanae</i>	<i>C. digitalis</i>	Y	2, 3	<i>Phacocystis</i>	<i>C. aquatilis</i>	N/Y	田间, 2, 3
<i>Careyanae</i>	<i>C. plantaginea</i>	Y	3	<i>Phacocystis</i>	<i>C. bigelowii</i>	Y	田间
<i>Clandestinae</i>	<i>C. pedunculata</i>	Y	2, 3	<i>Phacocystis</i>	<i>C. crinita</i>	Y	1, 2
<i>Rostrales</i>	<i>C. folliculata</i>	Y	2	<i>Phacocystis</i>	<i>C. gynandra</i>	Y	1
<i>Griseae</i>	<i>C. bulbostilis</i>	Y	2, 3	<i>Phacocystis</i>	<i>C. paleacea</i>	N	3
<i>Griseae</i>	<i>C. flaccosperma</i>	Y	1, 3	<i>Phyllostachyae</i>	<i>C. backii</i>	Y	3
<i>Griseae</i>	<i>C. granularis</i>	Y	1, 3	<i>Phyllostachyae</i>	<i>C. jamesii</i>	Y	3
<i>Griseae</i>	<i>C. grisea</i>	Y	3	<i>Porocystis</i>	<i>C. aestivalis</i>	Y	3
<i>Griseae</i>	<i>C. hitchcockiana</i>	N	3	<i>Porocystis</i>	<i>C. bushii</i>	N/Y	1, 3
<i>Griseae</i>	<i>C. oligocarpa</i>	Y	2, 3	<i>Porocystis</i>	<i>C. caroliniana</i>	Y	2, 3
<i>Griseae</i>	<i>C. ouatchiana</i>	Y	3	<i>Porocystis</i>	<i>C. complanata</i>	Y	3
<i>Griseae</i>	<i>C. pigra</i>	Y	3	<i>Porocystis</i>	<i>C. hirsutella</i>	Y	2, 3
<i>Griseae</i>	<i>C. planispicata</i>	Y	3	<i>Porocystis</i>	<i>C. roanensis</i>	N	3
<i>Hirtifoliae</i>	<i>C. hirtifolia</i>	Y	2	<i>Porocystis</i>	<i>C. swanii</i>	Y	1, 3
<i>Hymenochlaenae</i>	<i>C. arctata</i>	Y	3	<i>Porocystis</i>	<i>C. virescens</i>	N	3
<i>Hymenochlaenae</i>	<i>C. cherokeensis</i>	N	3	<i>Porocystis</i>	<i>C. woddii</i>	Y	1, 2
<i>Hymenochlaenae</i>	<i>C. debilis</i>	Y	3	<i>Racemosae</i>	<i>C. stylosa</i>	N	田间
<i>Hymenochlaenae</i>	<i>C. gracillima</i>	Y	2, 3	<i>Scirpinae</i>	<i>C. scirpoidea</i>	Y	田间
<i>Hymenochlaenae</i>	<i>C. misera</i>	Y	2	<i>Shortianae</i>	<i>C. shortiana</i>	Y	2, 3
<i>Hymenochlaenae</i>	<i>C. oxylepsis</i>	Y	2	<i>Squarrosae</i>	<i>C. aureolensis</i>	Y	3
<i>Hymenochlaenae</i>	<i>C. prasina</i>	Y	2, 3	<i>Squarrosae</i>	<i>C. squarrosa</i>	Y	2, 3
<i>Hymenochlaenae</i>	<i>C. sylvatica</i>	Y	2, 3	<i>Squarrosae</i>	<i>C. typhina</i>	Y	3
<i>Hymenochlaenae</i>	<i>C. venusta</i>	Y	3	<i>Vesicariae</i>	<i>C. lurida</i>	Y	2
<i>Lamprochlaenae</i>	<i>C. arcta</i>	N	田间	<i>Vesicariae</i>	<i>C. oligosperma</i>	N	田间
<i>Laxiflorae</i>	<i>C. albursina</i>	D	3	<i>Vesicariae</i>	<i>C. pseudocyperus</i>	N	2
<i>Laxiflorae</i>	<i>C. leptoneuria</i>	Y	3	<i>Vesicariae</i>	<i>C. rostrata</i>	N	田间
<i>Laxiflorae</i>	<i>C. plantaginea</i>	Y	1, 2	<i>Vesicariae</i>	<i>C. saxatilis</i>	Y	田间
<i>Laxiflorae</i>	<i>C. platyphylla</i>	Y	1	<i>Vesicariae</i>	<i>C. utriculata</i>	Y/N	田间, 2, 3
<i>Laxiflorae</i>	<i>C. styloflexa</i>	Y	3	<i>Vesicariae</i>	<i>C. vesicaria</i>	N	田间, 3

注: Y. 形成胡萝卜状根; N. 没有形成胡萝卜状根; Y/N. 不同情况下的试验结果不一致; D. 死亡。田间, Field。

Note: Y. dauciform roots present; N. dauciform roots not present; Y/N. conflicting reports; D. dead.

3 讨 论

3.1 胡萝卜状根的形成条件

胡萝卜状根的形成受多种因素影响,包括生物因素和非生物因素,其形成与否受基因控制,但是其发生、生成、分泌和溶解养分具有很大的可塑性,并且受物理、化学甚至生物因素的影响。在非生物因素中,主要受营养元素,如磷的影响,也受铁、氮的影响^[5]。本试验发现,胡萝卜状根的形成还受光照因素的影响,在低光照下不利于该类根的形成。在磷浓度极其低(0.01 μmol/L)的情况下,胡萝卜状根的数量可达整个根系的 1/4。Shane 等^[9]指出,生境

对形成胡萝卜状根很重要,认为营养贫乏的生长条件对胡萝卜状根的诱导及形成很关键。氮和磷含量都低有利于该类根的形成和生长,而增加氮和磷含量有利于非胡萝卜状根生长;微弱增加磷含量会抑制胡萝卜状根的形成,这种特殊的反应是由叶内磷的浓度和状态决定的,而不是土壤磷^[8,10-13]。对胡萝卜状根结构的形成机制,还需进一步研究。

3.2 胡萝卜状根发生与系统发育的关系

大量田间调查和温室试验结果表明,胡萝卜状根只分布在单子叶植物的莎草科中,很严格地讲是分布在莎草科的刺子莞族(*Rhynchosporeae*)和苔草族(*Cariceae*)2 个族^[2-3,9-10,14]。除莎草科外,只报道

了灯心草科灯心草属的 2 种植物具有胡萝卜状根^[10,15]。本研究发现,胡萝卜状根只发生在苔草亚属(*Subgen. Carex*)而不发生在二柱苔草亚属(*Subgenus. Vignea*)植物中,这进一步证实了胡萝卜状根的产生与其系统发育有关,而不仅仅是所处的严格环境,也就是说,二柱苔草亚属可能在各种条件下都不会形成胡萝卜状根。而有些种具有形成胡萝卜状根的能力,只是条件未满足而未形成,本试验也证实了这样的观点。进一步对胡萝卜状根在苔草各组之间的分布进行研究,将会对分类困难的苔草属的系统分类、系统发育及植物种间演化的关系提供证据。

[参考文献]

[1] Selivanov I A, Utemova L D. Root anatomy of sedges in relation to their mycotrophy[J]. Transactions of Perm State Pedagogical Institute, 1969, 68: 45-55.

[2] Davies J, Briarty L G, Rieley J O. Observations on the swollen lateral roots of the *Cyperaceae*[J]. New Phytologist, 1973, 72: 167-174.

[3] Lamont B. The biology of dauciform roots in the sedge *Cyathochaete avenacea*[J]. New Phytologist, 1974, 73: 985-996.

[4] Miller R M. The nonmycorrhizal root — a strategy for survival in nutrient-impooverished soils[J]. New Phytologist, 2005, 165: 655-658.

[5] Bakker C, Rodenburg J, Van Bodegom P M. Effects of Ca-and Fe-rich seepage on P availability and plant performance in calcareous dune soils[J]. Plant and Soil, 2005, 275: 111-122.

[6] Gu'sewell S. High nitrogen: phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges[J]. New Phytologist, 2005, 166: 537-550.

[7] Playsted C W S, Johnston M E, Ramage C M, et al. The functional significance of dauciform roots: exudation of carboxylates and acid phosphatase under phosphorus deficiency in *Caus-*

tis blakei (*Cyperaceae*) [J]. New Phytologist, 2006, 170: 491-500.

[8] Shane M W, Cawthray G R, Cramer M D, et al. Specialised 'dauciform' roots of *Cyperaceae* are structurally distinct, but functionally analogous with 'cluster' roots[J]. Plant, Cell and Environment, 2006, 29: 1989-1999.

[9] Shane M W, Dixon K W, Lambers H. The occurrence of dauciform roots amongst Western Australian reeds, rushes and sedges, and the impact of phosphorus supply on dauciform-root development in *Schoenus unispiculatus* (*Cyperaceae*) [J]. New Phytologist, 2005, 165: 887-898.

[10] Lambers H, Shane M W, Cramer M D, et al. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits[J]. Annals of Botany, 2006, 98(4): 693-713.

[11] Gilbert G A, Allan D A, Vance C P. Phosphorus deficiency in white lupin alters root development and metabolism [C]// Flores H E, Lynch J P, Eissenstat D. Radical Biology: Advances and Perspectives on the Function of Plant Root. Rockville, MD, USA: American Society of Plant Physiologists, 1997: 92-103.

[12] Shane M W, de Vos M, de Roock S, et al. Effects of external phosphorus supply on internal phosphorus concentration and the initiation, growth and exudation of cluster roots in *Hakea prostrata* R. Br [J]. Plant and Soil, 2003a, 248: 209-219.

[13] Shane M W, de Vos M, de Roock S, et al. Shoot P status regulates cluster-root growth and citrate exudation in *Lupinus albus* grown with a divided root system[J]. Plant, Cell and Environment, 2003b, 26: 265-273.

[14] Lamont B. Specialized roots of non-symbiotic origin in heathlands [C]// Specht R L. Ecosystems of the World, Vol. 9B Heathlands and Related Shrublands. Analytical Studies. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Scientific, 1981: 183-195.

[15] Powell C L. Mycorrhizal status of rushes and sedges in New Zealand [D]. Otago, New Zealand: University of Otago, 1973.