

转 *Bt* 基因 107 杨根系分布特征

赵志明,袁梦婷,王 洋,刘卫平,江 敏,武江昊,杨敏生,王进茂*

(河北农业大学 林学院,河北省林木种质资源与森林保护重点实验室,河北 保定 071000)

摘 要:以 2 个转 *BtCry1Ac* 基因 107 杨株系及其未转基因对照为材料,研究转 *Bt* 基因 107 杨的根系分布特征。结果表明:1)垂直方向上,2 个转基因株系与 CK 的总根系及各径级根长密度、表面积密度、体积密度以及生物量密度上均随土层深度的增加而显著降低,在 0~30 cm 土层中,根长密度、根表面积密度、根体积密度及生物量密度均达到最大值,且显著高于其他土层;2)水平方向 0~150 cm,2 个转基因株系与 CK 的总根表面积密度、总生物量密度随着距树干水平距离的增加呈现出先减小后增大的趋势;不同径级根系表面积密度、根长密度在距树干 0~30 cm 处达到最大值;3)2 个转基因株系总根长密度、根表面积密度、根体积密度和生物量密度均小于对照,对照与转基因株系存在显著性差异,而 2 个转基因株系间无显著性差异;4)3 个株系在根系分布中均以细根为主,且转基因株系细根径级的根长密度、根表面积密度表现为对照大于转基因株系且存在显著性差异,对照和转基因株系中根与粗根根长密度、根表面积密度无显著性差异。

关键词:转 *BtCry1Ac* 基因 107 杨;根系水平分布;根系垂直分布;根长密度;根表面积密度;根体积密度;根系生物量密度

中图分类号:S792.11

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2023)03-0070-08

Root Distribution Characteristics of Transgenic *Bt* Poplar 107

ZHAO Zhi-ming, YUAN Meng-ting, WANG Yang, LIU Wei-ping, JIANG Min,

WU Jiang-hao, YANG Min-sheng, WANG Jin-mao*

(Forestry College of Hebei Agricultural University, Hebei Province Key Laboratory of Forest Germplasm Resources and Forest Protection, Baoding 071000, Hebei, China)

Abstract: Taking two transgenic *Bt Cry1Ac* gene 107 poplar lines and normal poplar seedling (control) root as the materials, the distribution characteristics of the transgenic poplar were studied. The results showed that 1) in the vertical direction, parameters of total root system and each diameter class decreased significantly with the increase of soil depth including the root length density (RLD), root surface area density (RSAD), root bulk density (RBD) and biomass density (BD). The RLD, RSAD, RBD and BD reached the maximum in 0—30 cm soil layer and were significantly higher than those in other soil layers. 2) In the horizontal direction of 0—150 cm range, the total RSAD and total BD of the two transgenic lines and the control decreased first and then increased with the increase of the horizontal distance from the trunk. The total RSAD and RLD of different diameter classes reached the maximum at the distance of 0—30 cm away from the trunk. 3) The total RLD, RSAD, RBD, and BD of the two transgenic lines were less than those of the control. There were significant differences between the control and the transgenic lines, but there was no significant difference between the two transgenic lines. 4) The root distribution of the three lines was dominated by fine roots, and the RLD and RSAD of fine root of control group were higher than transgenic

收稿日期:2022-04-08 修回日期:2022-04-29

基金项目:河北省重点研发计划(21326301D)

第一作者:赵志明。研究方向:林木遗传育种。E-mail:1134329587@qq.com

* 通信作者:王进茂,博士,教授。研究方向:林木遗传育种。E-mail:swjs224@aliyun.com

lines, and there were significant differences. There was no significant difference in RLD and RSAD between control and transgenic lines.

Key words: transgenic *BtCry1Ac* 107 poplar; root horizontal distribution; root vertical distribution; root density; root surface area density; root bulk density; root biomass density

杨树(*Populus*)是我国人工林发展的重要树种^[1],具有生长快、成材早、产量高和易于成活等优点,在改善生态环境和速生丰产林建设中具有重要地位^[2]。但是伴随着少量无性系大规模集约种植,杨树的病虫害问题日益严重。如天牛、美国白蛾等害虫蔓延肆虐,给林业生产和环境保护造成巨大损失。因此利用基因工程手段开展杨树新品种的培育十分重要^[3]。苏云金芽孢杆菌杀虫晶体蛋白(*Bacillus thuringiensis*, *Bt*)基因是目前应用最广泛的抗虫基因,自 1987 年首次获得转 *Bt* 基因烟草后, *Bt* 基因已成功转化棉花(*Gossypium* spp.)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、杨树(*Populus*)、油菜(*Brassica campestris*)、马铃薯等多种植物并得到表达^[4]。张益文等^[5]对转双抗虫基因欧美杨 107 杨(*Populus* × *euramericana* cv. ‘74/76’) 10 个株系和对照进行外源基因 PCR 检测表明,外源基因 *BtCry1Ac* 和 *API* 均已稳定地插入杨树基因组中。外源基因的导入和表达除了使受体植物获得目标性状外,还可能产生一定的非预期效应,例如使植株的生长受到影响等,刘殿昆等^[6]研究了 6 年生的 10 个转 *TaLEA* 基因小黑杨(*Populus* × *xiaohei* T. S. Hwang et Liang)和 1 个非转基因对照的生长性状变异情况,发现外源基因的整合和表达对小黑杨各性状的生长有一定的影响,植株长势缓慢,叶片变小等。

根系是植物从土壤环境中获取资源的主要器官,其分布特征对于植物的生长发育至关重要^[7],近几年对于根系分布的研究也日益增多^[8-10]。植物根系可以增加土壤结构的稳定性,增加碳的储存并促进植物养分的吸收^[11],同时反映出植物适应环境的状态和能力。根系的粗细可以反映不同的生理功能^[12],粗根主要起到加固支撑和运输水分及养分的

作用,细根担负着吸收水分和养分的功能,是连接植物与土壤之间物质和能量交换的主要桥梁。已有研究外源基因转入对植株生长的影响多是以地上部分为主,对根系的研究很少。本研究以转 *Bt* 基因 107 杨和非转基因 107 杨为试验材料,分析转基因和非转基因株系根系分布的差异,探索外源基因的转入对受体杨树根系发育的影响,这将有助于探索非预期效应及其产生的原因,对培育抗虫性好、生长量高的转基因杨树新品种具有重要的意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于河北省沧州市盐山县国家抗盐碱树种良种基地(116°56′—117°30′E、37°49′—38°06′N),属温带季风气候,年均气温 12.1℃,年平均降水量 624 mm,无霜期 200 d 左右。气候特点是四季分明,光照充足。盐山县地处河北平原东部滨海平原区,地势低平,土壤类型为潮土以壤质为主,表层土壤厚度 20~30 cm。最高海拔 12.5 m,最低海拔 4.7 m。

1.2 试验林营建

试验材料为国家林业和草原局批准环境释放的转 *BtCry1Ac* 基因 107 杨 2 个株系(ECA1, ECA2)及非转基因对照 107 杨。试验林营建于 2014 年,东西行距 4 m、南北株距 3 m,采用完全随机区组设计,3 次重复,25 株每小区,试验地内不进行施肥除草等人工抚育措施。林下草本植物较为丰富,有地肤(*Kochia scoparia*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、夏至草(*Lagopsis supina*)、鹅绒藤(*Cynanchum chinense*)、牛筋草(*Eleusine indica*)、苦麦菜(*Cichorium endivia*)、龙葵(*Solanum nigrum*)等植物。2020 年秋季落叶后进行调查,试验林生长情况见表 1。

表 1 试验林生长信息
Table 1 Growth information of test forest

株系	林龄/a	平均地径/cm	平均树高/m	东西冠幅/m	南北冠幅/m
CK	7	22.3±0.46	15.1±0.17	4.2±0.15	3.6±0.10
ECA1	7	19.2±0.61	13.2±0.21	3.5±0.15	3.2±0.15
ECA2	7	20.8±0.67	13.8±0.21	3.8±0.17	3.4±0.11

1.3 研究方法

1.3.1 根系取样 在试验林中每个小区选择 1 棵标准木进行根系调查,共 9 棵样木。根系取样选用分层

挖掘法。根系采集前,利用前期植被调查中测量的样地平均树高及地径,选取树冠不受遮蔽、长势良好、树干通直、生长适中且无病虫害的样木。以样木基部为

中心,在东、南、西、北 4 个方向进行挖掘,水平方向长度为 0~30、30~60、60~90、90~120、120~150 cm 共 5 段。垂直深度达到 120 cm 以下后土壤中没有或者极少有根系分布,以此垂直方向深度分为 0~30、30~60、60~90、90~120 cm 共 4 层。所挖掘的样本为 30 cm×30 cm×30 cm 的土块。使用筛子将其中的活根拣出,将其放入自封袋,做好标记带回,并于 4℃ 冷库保存。

1.3.2 样品处理测定及指标计算 参考已有对人工林根系分布研究以及根系分类方法进行样品处理^[13-15]。将采集的根系样本置于纱网中用清水清洗干净,除去泥沙和杂质,根据根的外形、颜色、弹性等区别活根、死根以及其他的草本根系,用镊子等工具将根系挑出,最后用吸水纸吸干水分。采用直径分级法将杨树根系分为 0~2、2~5 mm、>5 mm 等 3 个等级。0~2 mm 的根系为细根,2~5 mm 的根系为中根,>5 mm 的根系为粗根。利用 EPSON Scan 扫描仪获取根系扫描图像,并利用 WinRHIZO 根系分析系统进行根系形态结构分析,获得根体积、根长、根表面积以及相应等级的根系生长指标。最后将所有根系样品放在信封袋中做好标记,先将根系置于 105℃ 下杀青 15 min,然后于 80℃ 烘箱中烘干至恒重,称取生物量。

根系指标计算:

$$\text{根长密度}/(\text{m} \cdot \text{m}^{-3}) = R_L/V \quad (1)$$

$$\text{根表面积密度}/(\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-3}) = R_S/V \quad (2)$$

$$\text{根体积密度}/(\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}) = R_V/V \quad (3)$$

式中: R_L 为根系长度; R_S 为根系表面积; R_V 为根体积; V 为土壤体积。

1.3.3 数据分析与处理 采用 Excel 2016 进行数据处理分析,SPSS 24 软件进行方差分析和差异显著性检验($P<0.05$),Origin2019 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 各株系总根系垂直分布特征

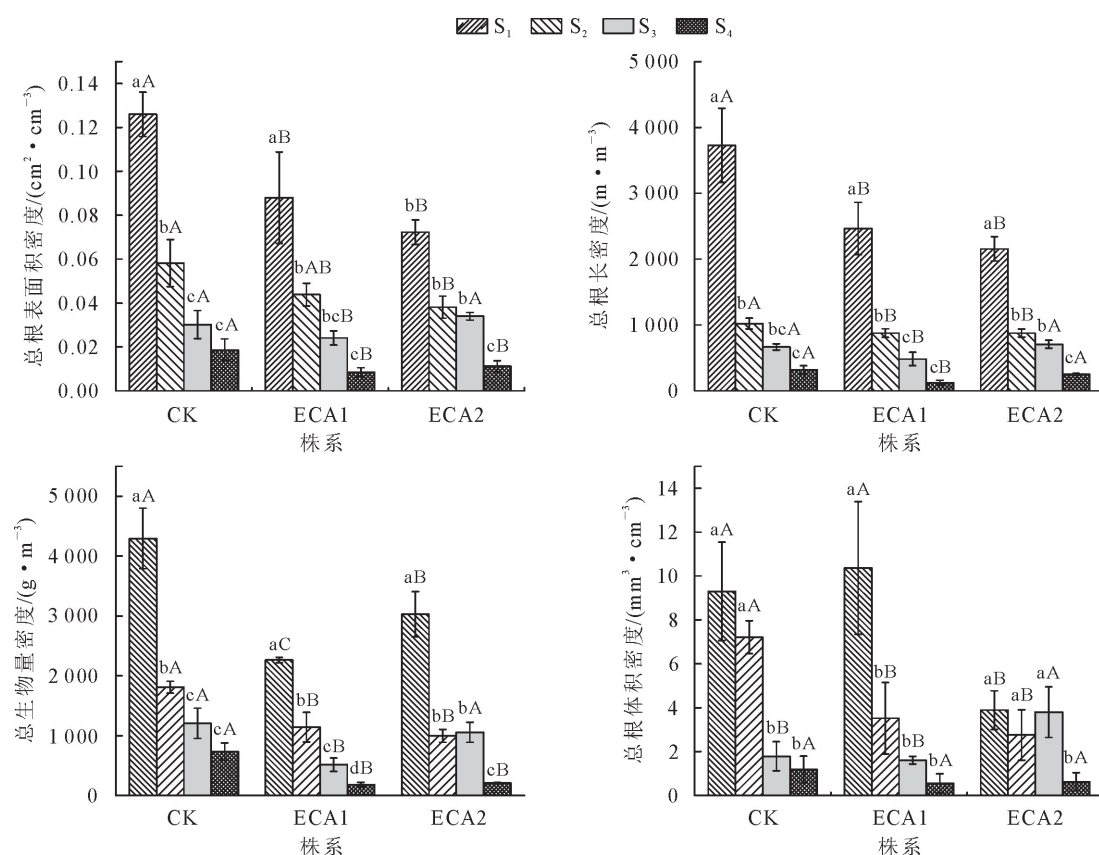
2 个转基因株系与 CK 总根表面积密度在垂直方向的数值范围为 0.008 5~0.126 $\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-3}$,均随土层加深呈显著降低的趋势(图 1),其中对照降幅最大, $S_1 \sim S_2$ 土层总根表面积密度降幅达 53.97%,转基因株系降幅相对较低, $S_1 \sim S_2$ 土层降幅分别为 50.11%、47.31%。CK 与 2 个转基因株系总根表面积密度平均为 0.058、0.041、0.039 $\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-3}$,整体表现为 CK>ECA1>ECA2。由图 1A 可知, S_1 、 S_2 土层中总根表面积密度均表现为 CK>ECA1>ECA2,且在 0~60 cm 土层中 CK 与 2 个转基因株系存在显著性差异($P<0.05$); S_3 土层中表

现为 ECA2>CK>ECA1; S_4 土层中表现为 CK>ECA2>ECA1,且对照与转基因株系存在显著性差异($P<0.05$),转基因株系间无显著性差异。

随着土层的加深,2 个转基因株系与 CK 的总根长密度均呈显著降低的趋势。由图 1B 可知,2 个转基因株系与 CK 在垂直方向上的总根长密度为 125.24~3 727.32 $\text{m} \cdot \text{m}^{-3}$,其中均为 S_1 土层根长密度最高, S_4 土层根长密度最低。 S_1 土层根长密度分别占 CK 与 2 个转基因株系总根长密度的 64.96%、62.41%、53.96%,说明根系在土壤表层分布较多。CK 与 2 个转基因株系均在 S_1 至 S_2 土层根长密度降幅最大,分别达到 72.58%、64.51%、59.26%, S_2 至 S_4 土层根长密度降幅较缓。在 0~60 cm 土层中 CK 与 2 个转基因株系总根长密度存在显著性差异($P<0.05$),ECA1 与 ECA2 株系总根长密度无显著性差异,分别为 1 829.91 $\text{m} \cdot \text{m}^{-3}$ 和 1 849.37 $\text{m} \cdot \text{m}^{-3}$,显著低于对照(2 656.27 $\text{m} \cdot \text{m}^{-3}$),说明对照长势好于转基因株系。 S_1 、 S_2 土层中对照与转基因株系根长密度存在显著性差异($P<0.05$),而在 S_3 、 S_4 土层中对照与转基因株系无显著性差异。

根系生物量密度垂直分布,就是将每层内的根系生物量相加除以体积所得。由图 1C 可知,CK 与 2 个转基因株系根生物量密度随着土层加深而呈现逐渐降低的趋势,在 0~120 cm 土层中均表现为 CK 最高,分别为 ECA1、ECA2 的 1.96 倍和 1.52 倍。 S_2 土层根生物量密度对照显著高于转基因株系,存在显著性差异($P<0.05$),CK 与 2 个转基因植株的其他土层无显著性差异。2 个转基因株系在 S_1 、 S_3 土层存在显著性差异,而 S_2 、 S_4 土层无显著性差异。每个土层生物量均为 CK 最高,ECA2 次之(S_2 土层除外),ECA1 最低。 S_1 土层根生物量密度 CK(4 293.62 $\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$)、ECA1(2 263.76 $\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$)、ECA2(3 028.82 $\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$),显著高于其他土层,分别占各自总根生物量密度的 53.35%、55.11%、57.25%,说明根系在 0~30 cm 土层表层分布最多。

CK 与 2 个转基因株系根体积密度均随土层的加深而逐渐降低,其中转基因 ECA1 的 S_1 至 S_2 土层根体积密度降幅最大,达到 66.1%。由图 1D 可知 3 个株系总根体积密度为 CK>ECA1>ECA2。各层根体积密度中最大、最小均为 ECA1, S_1 土层最大为 10.365 $\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$, S_4 土层最小为 0.554 $\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 。 S_2 土层根体积密度中对照与转基因株系存在显著性差异($P<0.05$),且对照明显高于转基因株系。 S_3 土层中 ECA2 总根体积密度最高,且与 CK 和 ECA1 存在显著性差异($P<0.05$)。



注:不同小写字母代表相同株系不同土层的根系指标差异显著($P < 0.05$);不同大写字母代表相同土层不同株系根系指标差异显著($P < 0.05$)
图2同;S₁、S₂、S₃、S₄分别为0~30、30~60、60~90、90~120 cm土层。

图1 3个株系各土层根系垂直分布特征

Fig. 1 Vertical distribution characteristics of roots of three strains in each soil layer

2.2 各株系不同径级根系垂直分布特征

2个转基因株系与CK细根表面积密度平均达到总根表面积密度的50.17%,其中CK细根表面积密度占总根表面积密度比例最大,为54.84%,ECA1最小,为42.91%,说明细根为根系的主要部分。3个株系的根表面积密度为细根>中根和粗根,而粗根略高于中根。在0~120 cm土层中细根根表面积密度表现为CK>ECA2>ECA1,且在0~60、90~120 cm土层对照与转基因株系存在显著性差异($P < 0.05$),2个转基因株系之间无显著性差异(S₄土层除外)。中根及粗根根表面积密度整体为对照最高,而在多数土层对照和转基因株系无显著性差异(图2)。

根长密度随径级的变化明显,在各个土层中均表现为细根>中根>粗根。细根根长密度占比最高,最高可达89.37%。S₁至S₂土层对照和转基因株系细根根长密度存在显著性差异($P < 0.05$)。S₃至S₄土层对照与ECA2无显著性差异,而两者与ECA1存在显著性差异($P < 0.05$)。ECA1的S₁土层的中、粗根根长密度最高为245.99 m·m⁻³、55.04 m·m⁻³,S₄土层最低为14.45 m·m⁻³、

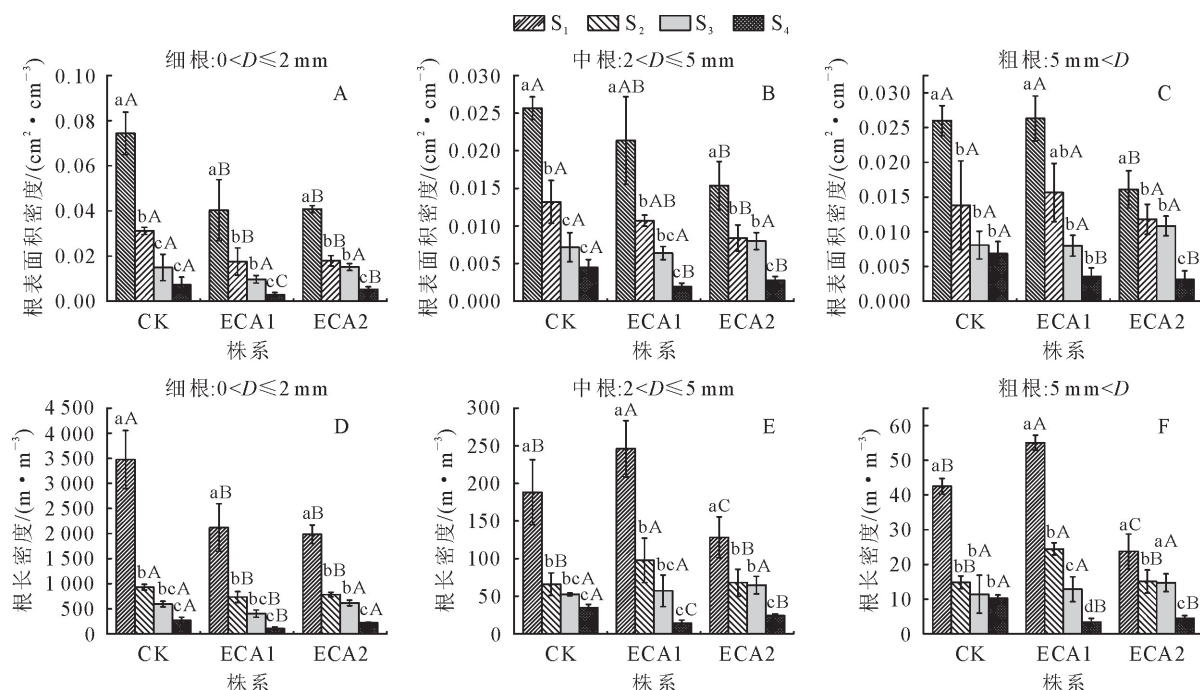
3.38 m·m⁻³。3个株系的细根根长密度分别占总根长密度的91.83%、84.98%、90.17%,CK细根根长密度平均为2439.36 m·m⁻³,是转基因株系的1.51倍(2个转基因株系细根根长密度无显著性差异);2个转基因株系与CK中、粗根根长密度相差不大,可知,总根长密度表现为对照>转基因株系。S₁和S₄土层中、粗根根长密度对照与转基因株系均存在显著性差异($P < 0.05$),S₂土层转基因ECA1与对照和转基因ECA2存在显著性差异,S₃土层均无显著性差异。

2.3 各株系总根系水平分布特征

根系形态的水平分布是将同一水平距离内各层根系数据平均所得。由图3A、图3D可知,CK与2个转基因株系在水平方向上总根表面积密度数值为0.0309~0.0683 cm²·cm⁻³,总根体积密度为1.3625~11.5357 mm³·cm⁻³。CK和ECA1的总根表面积总体上呈现先减小后增加的趋势;ECA2的总根表面积密度在A₁处最大,为0.0559 cm²·cm⁻³,在A₄处最小为0.0309 cm²·cm⁻³。CK和ECA1的总根体积密度随着水平距离的增加呈现先减小后增加的趋势;CK的总根表面积密度和总根体

积密度在 5 个水平距离总体上数值都是最大的,在 5 个水平距离上 CK 与 2 个转基因株系 A_1 处的数值最

大。CK 与 2 个转基因株系总根表面积密度 A_1 与其他水平距离均存在显著性差异($P < 0.05$)。



注: A 为细根表面积密度分布特征; B 为中根表面积密度分布特征; C 为粗根表面积分布特征; D 为细根根长密度分布特征; E 为中根根长密度分布特征; F 为粗根根长密度分布特征。不同小写字母代表相同株系不同土层的根系指标差异显著($P < 0.05$); 不同大写字母代表相同土层不同株系根系指标差异显著($P < 0.05$), 下同。

图 2 3 个株系各土层不同径级根系指标分布特征

Fig. 2 Distribution characteristics of root indexes of different diameter classes in different soil layers of three strains

2 个转基因株系与 CK 在水平方向的总根长密度范围为 $1\,490.482\,9 \sim 761.899\,2\, \text{m} \cdot \text{m}^{-3}$ 。ECA1 表现为在水平距离上总根长密度不断减小的趋势,在 A_5 处总根长密度最小为 $761.899\,2\, \text{m} \cdot \text{m}^{-3}$, CK 表现为在水平距离上总根长密度先增加后减小再增加的趋势,且 CK 和 ECA1 在水平距离上均无显著性差异。ECA2 总根长密度在 A_1 处达到最大值为 $1\,215.811\,6\, \text{m} \cdot \text{m}^{-3}$, 且 A_1 处的总根长密度与其他水平距离存在显著性差异($P < 0.05$)。

由图 3C 可知,2 个转基因株系与 CK 在距树干水平距离 $0 \sim 90\, \text{cm}$ 范围内总生物量密度呈现显著性减小趋势, $90 \sim 150\, \text{cm}$ 范围内总生物量密度变动不大, A_1 至 A_2 处降幅最大分别达到 56.89% 、 40.01% 和 60.07% 。在 5 个水平距离上 CK 根系的总生物量密度均为最大 ($4\,992.36$ 、 $2\,151.98$ 、 $1\,226.77$ 、 779.83 、 $908.93\, \text{g}$)。3 个株系在 5 个水平距离上总生物量密度均表现为 $\text{CK} > \text{ECA2} > \text{ECA1}$, 根系总生物量密度在 A_1 、 A_2 和其他水平距离上均存在显著性差异($P < 0.05$), 而 A_3 、 A_4 、 A_5 处无显著性差异。

2.4 各株系不同径级根系水平分布特征

CK 与 2 个转基因株系细根根表面积密度占总根表面积密度的 50% 以上, 其中 CK 占比最高达

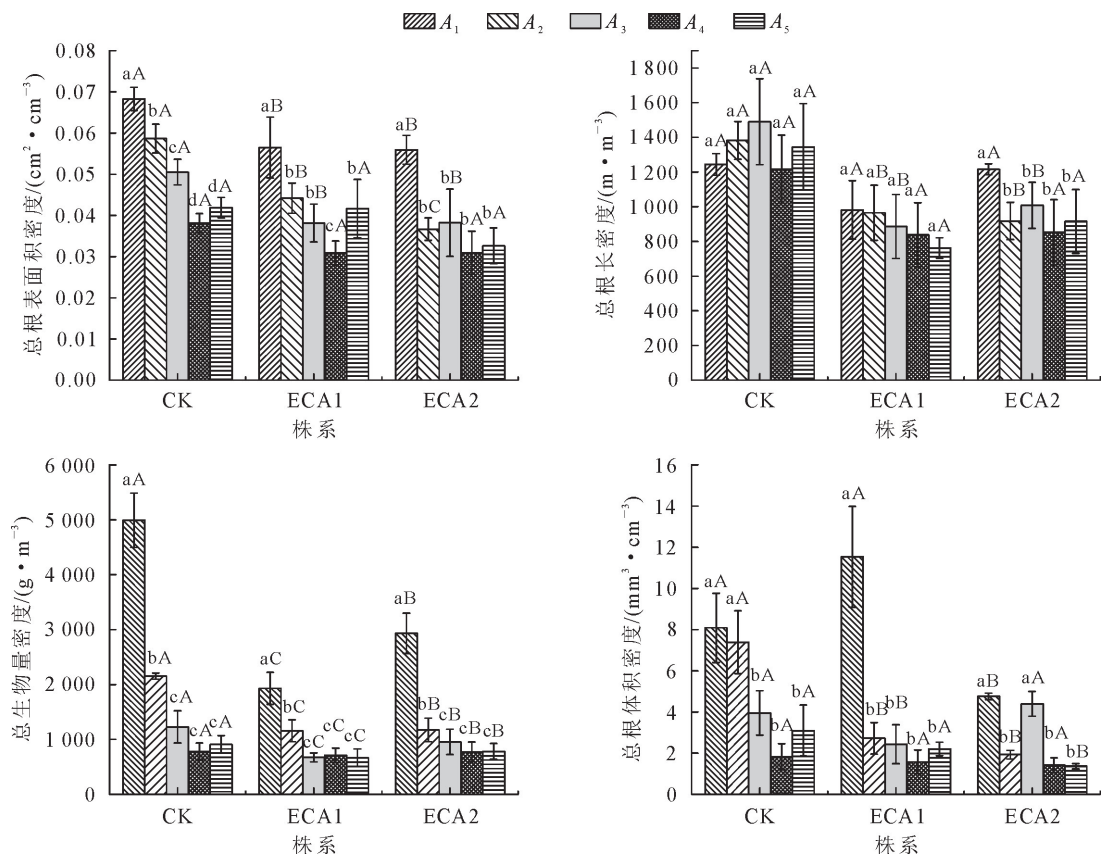
54.65% , 3 个株系的细根表面积密度随径级的增加呈现出先减小后增大的趋势。在距树干水平距离 $0 \sim 120\, \text{cm}$ 细根根表面积密度表现为 $\text{CK} > \text{ECA2} > \text{ECA1}$, 且在 $60 \sim 120\, \text{cm}$ CK 与 ECA1 和 ECA2 存在显著性差异($P < 0.05$)。CK 与 2 个转基因株系中根根长密度在 A_1 、 A_4 处无显著性差异, 粗根根长密度在 A_3 至 A_5 处不存在显著性差异。中根及粗根根长密度整体上表现为 $\text{CK} > \text{ECA1} > \text{ECA2}$ 。

由图 4 可知, CK 与 2 个转基因株系的根长密度以细根占比最高, 均超过 85% , 其中 CK 细根根长密度占比最高达 91.91% , 且根长密度随径级变化明显, 在各土层中表现为细根 $>$ 中根 $>$ 粗根。CK 与 2 个转基因株系的细根根长密度在水平距离上均表现为 CK 最高, 且在距树干 $30 \sim 150\, \text{cm}$ CK 与 ECA1 和 ECA2 存在显著性差异($P < 0.05$)。

中根及粗根根长密度整体上表现为 ECA1 最高, ECA1 和 ECA2 随距树干水平距离的增加根长密度大体呈现先减少后增加的趋势。

2.5 各根系指标相关性分析

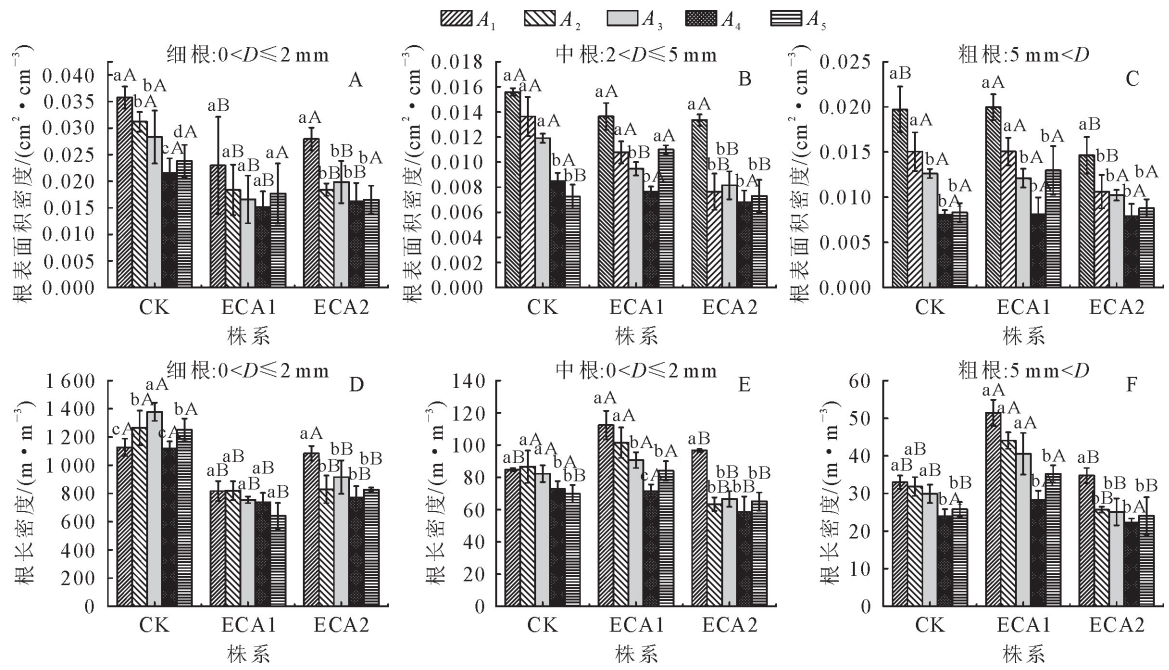
由图 5 可见, 2 个转基因株系与 CK 的土壤深度与总根长密度、总根表面积密度、总根体积密度、总生物量密度、细根根长密度、细根表面积密度均存在显著性或极显著负相关关系。根系的生物量密度



注:不同小写字母代表相同株系不同水平距离的根系指标差异显著($P < 0.05$);不同大写字母代表相同水平距离不同株系根系指标差异显著($P < 0.05$); A_1 、 A_2 、 A_3 、 A_4 、 A_5 分别为距离树干 0~30、30~60、60~90、90~120、120~150 cm 的水平距离。

图 3 3 个株系各土层根系水平分布特征

Fig. 3 Horizontal distribution characteristics of roots in each soil layer of three strains



注:A 为细根根表面积密度分布特征;B 为中根根表面积密度分布特征;C 为粗根根表面积密度分布特征;D 为细根根长密度分布特征;E 为中根根长密度分布特征;F 为粗根根长密度分布特征。

图 4 3 个株系各水平距离不同径级根系指标分布特征

Fig. 4 Distribution characteristics of root indexes of three strains at different horizontal distances and different diameter classes

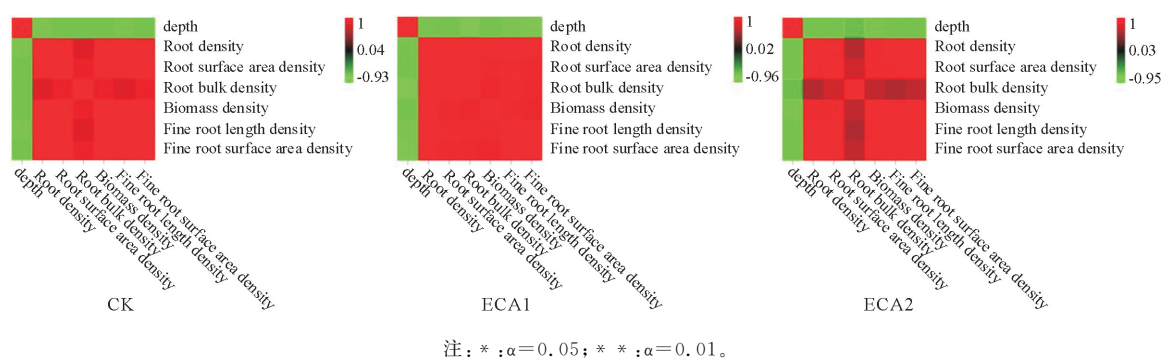


图5 各指标相关性分析热图

Fig. 5 Heat map of correlation analysis of each index

是植物地下部分碳汇集能力的重要体现,2个转基因株系与CK的生物量密度与根长密度、根表面积密度等存在显著性或极显著正相关关系,表明随着根长密度等的增加,根系生物量密度也逐渐增加。根长密度、根面积密度及根体积密度可以反映植物根系对水分和养分的吸收能力,他们与生物量密度共同反映林木的生长情况。除土壤深度外,总根长密度、总根表面积密度、总根体积密度、总生物量密度、细根根长密度、细根表面积密度均存在显著性或极显著正相关关系。由上可知2个转基因株系各指标的相关性与CK大致相同。

3 结论与讨论

外源基因的导入在一定程度上提高了杨树对靶标害虫的抗性,同时可能会产生一定的非预期效应,如对植株生长产生影响。李志新等^[23]将柃柳胚胎发生晚期丰富蛋白TaLEA基因转入小黑杨后,发现小黑杨生长缓慢,叶片变小。Huang等^[24]对6年生转Cry1Ac基因741杨[*Populus alba* × (*P. davidiana* + *P. simonii*) × *P. tomentosa*]高抗株系Pb29转录组分析验证了外源基因的表达使得Pb29径向发育受到抑制。前人研究外源基因对植株生长的影响大部分都是以地上部分为主要对象^[25],如树高、胸径以及叶片等,对于根系的研究很少。本文通过对转Bt基因107杨与对照在不同径级、不同水平距离及不同深度根系分布差异,探究外源基因的转入是否对植株生长产生了影响。通过研究发现,CK总根生物量密度分别为转基因株系ECA1、ECA2的1.96、1.52倍,拥有更高根生物量的对照,其长势明显优于2个转基因株系;对照比转基因株系总根长密度高约44.39%,且总根表面积密度、总根体积密度均表现为对照大于转基因植株;2个转基因株系与CK在根系分布中均以细根为主,细根径级的根长密度、根表面积密度也表现为对照大于转基因株系。可知对照根系长势好于转基因株系。

植物根系通过吸收土壤中的养分和水分来供应地上植被的生长^[16],作为植物最重要的器官在一定程度上可以反映植物生长的状况。根系的生物量密度是植物地下部分碳汇集能力的重要体现,根长密度、根面积密度及根体积密度可以反映植物根系对水分和养分的吸收能力^[17]。已有研究表明^[18],根系密度往往随着土层加深而呈现降低的趋势,本研究中2个转基因株系与CK根生物量密度、根长密度、根表面积密度和根体积密度均随土层加深呈现显著降低的趋势,与已有研究结果一致。在垂直方向上,0~60 cm土层2个转基因株系与CK的根系生物量分别占总根系生物量的75.84%、82.96%、76.09%,可以看出对照及转基因107杨的根系主要分布在0~60 cm土层。董玉峰等^[19]对山东省杨树根系研究认为,根系生物量集中在0~60 cm土层;Gale等^[20]通过分析上百份树木根系的分布情况,得出树木根系主要分布在土壤上层,均与本研究结果一致。由此得知,杨树根系在垂直方向上的分布深度相对较浅,可能与杨树自身的生物学特性有关,也可能是表层土壤具有更好的营养和水分条件。本研究中,2个转基因株系与CK的细根表面积密度在水平方向上呈现出先减小后增大的趋势。夏延国等^[21]在研究干旱区胡杨(*Populus euphratica*)根系时发现,细根表面积密度在水平方向上的分布呈现出先增后减趋势,与本研究结果不一致,这可能是因为不同品种林木在不同地区环境下,根系对环境响应机制不尽相同。不同径级的根系具有不同的功能,细根具有很强的吸收功能,以此来吸收植物所需的水分及养分。CK与2个转基因株系的细根根长密度分别占总根长密度的91.83%、84.98%、90.17%,中根和粗根根长密度占总根长密度的7.25%~12.93%,表明参试杨树根系大部分由细根组成。田乐宇等^[22]对海南中部丘陵区3种林分根系分布特征研究认为,细根是林木根长的主要组成部分,与本研究结果一致。

通过研究2个转基因株系和CK的根系分布特征及差异表明,CK根系长势明显好于转基因株系,转基因植株在根系发育方面受到了抑制。关于外源基因的转入首先影响地上还是地下部分,从而抑制植株的生长,目前没有直接的经验证据来阐述,还需要进行深入的研究。相信随着组学技术的发展,我们可以借助转录组、蛋白质组、代谢组等组学分析明确转基因植株生长受到抑制的原因,从而探索转基因对受体植物造成非预期效应的分子机制,为培育转基因抗虫杨树新品种提供参考。

参考文献:

- [1] 王晓荣,胡兴宜,唐万鹏,等.不同林分密度杨树人工林的固碳释氧和积累营养物质研究[J].湖北林业科技,2020,49(3):1-4.
- [2] 陈森锐,尹伟伦,刘晓东,等.修枝对欧美107杨木材生长量的短期影响[J].林业科学,2008(7):130-135.
CHEN S K, YIN W L, LIU X D, *et al.* Short-term effects of pruning on wood growth of *Populus euramericana* 107 [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2008(7):130-135. (in Chinese)
- [3] DING L, CHEN Y, WEI X, *et al.* Laboratory evaluation of transgenic *Populus davidianac* × *Populus bolleana* expressing *Cry1Ac* + *SCK*, *Cry1Ah3*, and *Cry9Aa3* genes against gypsy-moth and fall webworm [J]. PLoS One, 2017, 12(6):0178754.
- [4] MI X, JI X, YANG J, *et al.* Transgenic potato plants expressing *cry3A* gene confer resistance to Colorado potato beetle [J]. Comptes Rendus Biologies, 2015, 338(7):443-450.
- [5] 张益文,任亚超,刘娇娇,等.转双抗虫基因欧美杨107杨中外源基因的表达[J].林业科学,2015,51(12):45-52.
ZHANG Y W, REN Y C, LIU J J, *et al.* Expression of foreign genes in transgenic *Populus euramericana* 107 [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(12):45-52. (in Chinese)
- [6] 刘殿昆,刘梦然,李志新,等.转TaLEA基因小黑杨无性系生长性状变异研究[J].植物研究,2015,35(4):540-546.
LIU D K, LIU M R, LI Z X, *et al.* Study on the variation of growth traits of transgenic TaLEA *Populus nigra* clones [J]. Plant Research, 2015, 35(4):540-546. (in Chinese)
- [7] 韦兰英,上官周平.黄土高原子午岭天然柴松林细根垂直分布特征[J].西北农林科技大学学报:自然科学版,2007,35(7):69-74.
WEI L Y, SHANGGUAN Z P. Vertical distribution characteristics of fine roots of natural *Pinus tabulaeformis* forest in Ziwuling of Loess Plateau [J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2007, 35(7):69-74. (in Chinese)
- [8] FORT F, CRUZ P, CATRICE O, *et al.* Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage [J]. Environmental and Experimental Botany, 2015, 110:62-72.
- [9] MUELLER K E, BLUMENTHAL D M, PENDALL E, *et al.* Impacts of warming and elevated CO₂ on a semi-arid grassland are non-additive, shift with precipitation, and reverse over time [J]. Ecology Letters, 2016, 19(8):956-966.
- [10] ZHOU M, WANG J, BAI W, *et al.* The response of root traits to precipitation change of herbaceous species in temperate steppes [J]. Functional Ecology, 2019, 33(10):2030-2041.
- [11] 姜琦,陈光水,郭润泉,等.增温与氮添加对杉木幼苗细根化学计量学的影响[J].生态学报,2020,39(3):723-732.
JIANG Q, CHEN G S, GUO R Q, *et al.* Effects of increasing temperature and nitrogen addition on chemometrics of fine roots of Chinese fir seedlings [J]. Journal of Ecology, 2020, 39(3):723-732. (in Chinese)
- [12] PREGITZER K S, LASKOWSKI M J, BURTON A J, *et al.* Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth [J]. Tree Physiology, 1998, 18(10):665-670.
- [13] 宋恒川,陈丽华,吕春娟,等.华北土石山区四种常见乔木根系的形态研究[J].干旱区资源与环境,2012,26(11):194-199.
SONG H C, CHEN L H, LÜ C J, *et al.* Study on the root morphology of four common trees in rocky mountain areas of north China [J]. Resources and Environment in Arid Areas, 2012, 26(11):194-199 (in Chinese)
- [14] 李陆生,赵西宁,高晓东,等.黄土丘陵区不同树龄旱作枣园细根空间分布特征[J].农业工程学报,2015,31(20):140-146.
LI L S, ZHAO X N, GAO X D, *et al.* Spatial distribution characteristics of fine roots in dry jujube orchards with different tree ages in Loess Hilly region [J]. Journal of Agricultural Engineering, 2015, 31(20):140-146. (in Chinese)
- [15] 张立恒,王学全,贾志清,等.高寒沙地不同林龄中间锦鸡儿人工林根系分布特征[J].干旱区资源与环境,2018,32(11):163-168.
ZHANG L H, WANG X Q, JIA Z Q, *et al.* Root distribution characteristics of *Caragana* plantation at different ages in alpine sandy land [J]. Resources and Environment in Arid Area, 2018, 32(11):163-168. (in Chinese)
- [16] 陈柳娟,钟全林,李宝银,等.翅荚木人工林不同径阶间细根主要功能性状与根际土壤养分的关系[J].应用生态学报,2019,30(11):3627-3634.
CHEN L J, ZHONG Q L, LI B Y, *et al.* Relationship between main functional characters of fine roots and rhizosphere soil nutrients in different diameter steps of *Pterocarya pterocarpus* plantation [J]. Journal of Applied Ecology, 2019, 30(11):3627-3634. (in Chinese)
- [17] 罗达,史彦江,宋锋惠,等.平欧杂种榛细根空间分布特征[J].林业科学研究,2019,32(1):81-89.
LUO D, SHI Y J, SONG F H, *et al.* Spatial distribution characteristics of fine roots of *Corylus heterophylla* [J]. Forestry Research, 2019, 32(1):81-89. (in Chinese)
- [18] CLAUS A, GEORGE E. Effect of stand age on fine-root biomass and biomass distribution in three European forest chronosequences [J]. NRC Research Press Ottawa, Canada, 2005, 35(7):1617-1625.
- [19] 董玉峰,姜岳忠,王卫东,等.大汶河流域杨树根系的生物量组成和空间分布[J].中国水土保持科学,2014,12(5):30-35.
DONG Y F, JIANG Y Z, WANG W D, *et al.* Biomass composition and spatial distribution of poplar roots in Dawen River basin [J]. China Soil and Water Conservation Science, 2014, 12(5):30-35. (in Chinese)

- [36] ALBERS E. Metabolic characteristics and importance of the universal methionine salvage pathway recycling methionine from 5'-methylthioadenosine[J]. *Iubmb Life*, 2010, 61(12): 1132-1142.
- [37] LI S, XUE L, XU S, *et al.* Mediators, genes and signaling in adventitious rooting[J]. *Botanical Review*, 2009, 75(2): 230-247.
- [38] VAN DE B, BULENS I, OPPERMANN Y, *et al.* S-adenosyl-L-methionine usage during climacteric ripening of tomato in relation to ethylene and polyamine biosynthesis and transmethylation capacity[J]. *Physiologia Plantarum*, 2012, 148(2): 176-188.
- [39] BÜRSTENBINDER K, WADUWARA I, SCHOOR S. Inhibition of 5'-methylthioadenosine metabolism in the Yang cycle alters polyamine levels, and impairs seedling growth and reproduction in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2010, 62(6): 977-988.
- [40] 杨洪强, 高华君. 植物精氨酸及其代谢产物的生理功能[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2007, 33(1): 1-8.
- YANG H Q, GAO H J. Physiological function of arginine and its metabolites in plants[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2007, 33(1): 1-8. (in Chinese)
- [41] 王伟, 刘世豪, 郑先波, 等. 桃 PpCuAO 家族基因鉴定及在果实发育和成熟中的表达分析[J]. *果树学报*, 2021, 38(9): 1413-1422.
- WANG W, LIU S H, ZHEN X B, *et al.* Genomic identification and expression pattern of copper-amine oxidase genes during peach fruit development and ripening[J]. *Journal of Fruit Science*, 2021, 38(9): 1413-1422. (in Chinese)
- [42] CORPAS F J, BARROSO J B, RARROSO L. Peroxisomes as a source of reactive oxygen species and nitric oxide signal molecules in plant cells[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(4): 145-150.
- [43] 屈东海, 仇汉林, 黄勇, 等. 锯缘落地生根的器官特征及多梳蛋白 KsRING1 的组织表达分析[J]. *植物生理学报*, 2018, 54(9): 1441-1450.
- QU D H, QIU H L, HUANG Y, *et al.* Organ characteristics and expression analysis of polycomb subunit KsRING1 in *Kalanchoe serrata* [J]. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54(9): 1441-1450. (in Chinese)
- [44] KU H M, HU C C, CHANG H J. Analysis by virus induced gene silencing of the expression of two proline biosynthetic pathway genes in *Nicotiana benthamiana* under stress conditions[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2011, 49(10): 1147-1154.
- [45] 王康, 刘艳香, 董洁. 盐胁迫对菊苣幼苗脯氨酸积累及其代谢途径的影响[J]. *草地学报*, 2011, 19(1): 102-106.
- WANG K, LIU Y X, DONG J. Effects of NaCl stress on proline accumulation and metabolic pathways of chicory (*Cichorium intybus* L.) seedlings[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, 19(1): 102-106. (in Chinese)
- [46] 曾钰. 外源脯氨酸对硼胁迫下枳砧生长及脯氨酸代谢的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.

(上接第 77 页)

- [20] GALE M R, GRIGAL D E. Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, 17(8): 829-834.
- [21] 夏延国, 董芳宇, 吕爽, 等. 极端干旱区胡杨细根的垂直分布和季节动态[J]. *北京林业大学学报*, 2015, 37(7): 37-44.
- XIA Y G, DONG F Y, LÜ S, *et al.* Vertical distribution and seasonal dynamics of fine roots of *Populus euphratica* in extreme arid areas [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, 37(7): 37-44. (in Chinese)
- [22] 田乐宇, 王鑫, 孙衍汤, 等. 海南中部丘陵区 3 种林分根系分布特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(6): 1530-1537.
- TIAN L Y, WANG X, SUN Y T, *et al.* Root distribution characteristics of three stands in hilly area of central Hainan [J]. *Journal of Applied and Environmental Biology*, 2021, 27(6): 1530-1537. (in Chinese)
- [23] 李志新, 赵曦阳, 杨成君, 等. 转 TaLEA 基因小黑杨株系变异及生长稳定性分析[J]. *北京林业大学学报*, 2013, 35(2): 57-62.
- LI Z X, ZHAO X Y, YANG C J, *et al.* Analysis of strain variation and growth stability of transgenic *Populus nigra* with TaLEA gene [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2013, 35(2): 57-62. (in Chinese)
- [24] HUANG Y, ZHEN Z, CUI Z, *et al.* Growth and arthropod community characteristics of transgenic poplar 741 in an experimental forest[J]. *Industrial Crops and Products*, 2021, 162(1): 113284.
- [25] 王瑞雪, 邱彤, 刘红梅, 等. Ri 质粒 T-DNA 对 6 年生转基因三倍体毛白杨生长和生理性状的影响[J]. *核农学报*, 2017, 31(6): 1046-1052.
- WANG R X, QIU T, LIU H M, *et al.* Effects of Ri plasmid T-DNA on the growth and physiological characteristics of 6-year-old transgenic triploid *Populus tomentosa* [J]. *Journal of Nuclear Agriculture*, 2017, 31(6): 1046-1052. (in Chinese)