

干旱生境中接种丛枝菌根真菌对三叶鬼针草 (*Bidens pilosa* L.) 光合特征的影响

宋会兴^{1,2}, 彭远英¹, 钟章成^{2,*}

(1. 曲阜师范大学生命科学学院, 山东曲阜 273165; 2. 西南大学生命科学学院; 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆北碚 400715)

摘要:为阐明丛枝菌根真菌对石灰岩地区适生植物三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.) 光合作用的影响, 设置正常浇水(A)、中度干旱胁迫(B)和重度干旱胁迫(C)3个水分处理梯度, 比较了不同水分处理条件下接种丛枝菌根真菌 *Glomus mosseae* 和未接种三叶鬼针草之间净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度、羧化效率、水分利用效率等特征的差异。结果表明, 水分胁迫显著降低三叶鬼针草的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和羧化效率。胞间 CO₂ 浓度在处理的前期(7d)因干旱胁迫而降低, 在后期随土壤含水量的降低而升高; 水分利用效率则是中度胁迫的植株、正常浇水处理植株、重度胁迫植株依次降低。在正常浇水条件下接种 *G. mosseae* 对三叶鬼针草光合参数没有产生显著性影响; 在中度胁迫条件下, 接种植株较未接种植株在水分处理的前28d 有更高的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和羧化效率; 在重度胁迫条件下, 虽然净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和羧化效率接种植株高于未接种植株, 但是二者并不显著。研究认为, 干旱胁迫对三叶鬼针草光合作用的影响在水分处理的前期表现为气孔因素制约, 在后期则主要是非气孔因素的影响; 在正常浇水条件下接种 *G. mosseae* 对三叶鬼针草的光合作用没有显著性影响, 在干旱胁迫条件下, 丛枝菌根真菌通过改善三叶鬼针草气孔导度和羧化效率等减弱干旱胁迫对植株的伤害, 但是这种保护作用因为土壤水分的严重匮乏以及土壤干旱的时间延长而受到限制。

关键词:摩西球囊霉; 三叶鬼针草; 光合作用; 水分胁迫

文章编号: 1000-0933(2008)08-3744-08 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Photosynthetic responses of AMF-infected and AMF-free *Bidens pilosa* L. to drought stress conditions

SONG Hui-Xing^{1,2}, PENG Yuan-Ying¹, ZHONG Zhang-Cheng^{2,*}

¹ School of Life Science, Qufu Normal University, Qufu, Shandong Province, 273165, China

² School of Life Science, Southwest University; Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region, Chongqing 400715, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3744 ~ 3751.

Abstract: To reveal the effects of vesicular — arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on the photosynthesis of *Bidens pilosa* L., three drought treatments were imposed: well watered (A), intermediate drought treatment (B) and serious drought treatment (C). Net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (Tr), intercellular CO₂ concentration (C_i), carboxylation efficiency (CE) and water use efficiency (WUE) were compared between plants infected with *Glomus mosseae* (AM plants) and those not infected (Non-AM plants), under different water treatments. The results showed that the P_n , G_s , Tr , CE of plants decreased significantly under drought stress. C_i decreased at the early stage of

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30370279; 30670334); 曲阜师范大学“十一五”省重点建设资助项目

收稿日期:2007-05-05; **修订日期:**2008-03-25

作者简介:宋会兴(1973~)男, 山东潍坊人, 博士, 主要从事种群生态学研究. E-mail: huixingsong@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Correspondence author. E-mail: zzhong@swu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30370279, 30670334) and the 11th Five-year Plan Provincial Key Construction Projects of Qufu Normal University

Received date: 2007-05-05; **Accepted date:** 2008-03-25

Biography: SONG Hui-Xing, Ph. D., mainly engaged in plant population ecology. E-mail: huixingsong@yahoo.com.cn

drought stress (7d), but rose as the soil water content decreased at the late stage of drought stress. The water use efficiency (WUE) of intermediate drought stress plants was higher than control, while the WUE of seriously stressed plants was lower than that of control plants. The photosynthetic parameters of well watered plants were not significantly affected by *G. mosseae* infection. During the first 28d of the drought treatment, AM plants had higher P_n , G_s , Tr and CE than non-AM plants under intermediate drought stress, but they showed no significant difference under serious drought stress. It was concluded that drought stress did affect the photosynthesis of *Bidens pilosa* L. because of stomatal resistances at the early stage of treatment and nonstomatal limitation at the later stage of treatment. The photosynthesis of well watered plants was not affected by *G. mosseae* infection. However, under drought stress, AMF improved the G_s and CE of plants to compensate for the injury caused by drought, whilst this compensatory response was limited by the more severe and longer drought treatment.

Key Words: *Glomus mosseae*; *Bidens pilosa* L.; photosynthesis; water stress

喀斯特(Karst)地貌在地球上分布广泛,我国西南地区更存在大面积的石灰岩地质。由于石灰岩山地土壤贫瘠,持水力差,植被恢复异常困难。而水分是影响植物对喀斯特退化生境定居和改造成功与否的主要障碍因子之一^[1]。近来,生理生态学的研究表明,丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)能够造成水分进入、通过和流出宿主植物的速率发生改变,进而引起组织水分状态和植株生理状态的改变^[2]。尽管 AMF 影响宿主水分关系的详细机制并不清楚,但有研究者认为,AMF 可能通过促进宿主对营养物质的吸收,间接地改变了宿主的水分关系^[3]。因此,AMF 在石灰岩地区的植被恢复中具有潜在的应用价值。

三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.),为菊科(Compositae)鬼针草属(*Bidens* L.)1年生草本植物,原产热带美洲,由于瘦果冠毛芒状具倒刺,可能附着于人畜和货物带入我国,1857年在香港被报道,目前已广泛分布于我国华东、华中、华南、中南、西南以及河北兴隆县^[4]。已有研究发现 AMF 能够侵染三叶鬼针草^[5,6]。本文的研究目的就是通过测定在石灰土基质上接种 AMF 后三叶鬼针草光合特征的变化,探讨 AMF 对于干旱生境中宿主植物生长的影响,为 AMF 应用于石灰岩地区的植被恢复提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

培养基质为黑色石灰土,取自重庆市北碚区鸡公山,试验用土在高压灭菌锅压力 0.14 MPa,124 ~ 126 °C 连续灭菌 1.5h 备用。试验用土的理化性质为 pH 值为 6.77,全氮 1.337g/kg,有效磷 2.095mg/kg,有效钾 133.08mg/kg,田间持水量 18.7%,有机质含量为 3.02%。

三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.)种子采自北碚近郊鸡公山。于 2006 年 8 月 20 日,取籽粒饱满的三叶鬼针草瘦果,在 10% 的双氧水中表面消毒 20min,无菌水冲洗 5 次后播种于无菌土中,待幼苗长出 3 对真叶后选取生长整齐、高矮一致的实生苗进行移栽。试验用盆为塑料盆,规格为上口内径 27cm,盆底内径 24cm,高度 26cm。每盆装灭菌土 3.540kg。为防止土壤养分亏缺对实验结果的影响,每盆土壤中加入 2.0g 尿素。

供试丛枝菌根真菌为摩西球囊霉(*Glomus mosseae*) [中国丛枝菌根种质资源库编号: BGC XJ01,约 300 个孢子·20g⁻¹],由北京市农林科学院植物营养与资源研究所提供。

1.2 试验设计与处理

考虑到干旱对丛枝菌根真菌(AMF)孢子有抑制作用,故试验设计为:在接种 *G. mosseae* 10d 后才开始水分处理。根据 Hsiao 的方法选择 3 个水分处理等级^[7],即土壤含水量控制在田间持水量的 80% ~ 90% 作为对照,正常浇水(well watered,记作 A);中度水分胁迫(intermediate drought treatment,记作 B)土壤含水量为田间持水量的 50% ~ 60%;重度水分胁迫(serious drought treatment,记作 C)土壤含水量为田间持水量的 35% ~ 45%。每一土壤含水量设不接种(T0)和接种 *G. mosseae* (T1),共 6 个处理。每盆栽植三叶鬼针草实生苗 3 株。接种处理的植株按照 20g 菌土/盆的剂量进行,菌土在移栽时均匀撒在实生苗根系周围。通过称重法控

制土壤含水量,每天计算失水量并补充,使土壤含水量控制在试验条件下。试验在西南大学生态学园地完成,园地海拔高度为 249m。

1.3 光合参数的测定

在水分处理开始后 7、14、21、28d 和 35d,使用 LI-6400 光合分析仪(Licor)对植株从顶叶开始倒数第 2~3 对真叶进行测定,在 $Pn-PFD$ 响应曲线的测定过程中,叶室温度设为 25℃, CO_2 浓度控制在 $380 \mu mol \cdot mol^{-1}$,使用系统的自动可调光源制作 $Pn-PFD$ 响应曲线,求得光量子通量密度(PFD , photon flux density)在 $1000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时的净光合速率(Pn)。使用 LI-6400 便携式光合系统的可调 CO_2 供气系统在 $1000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ PFD 和 25℃ 的叶室温度下制作 $Pn-Gi$ 响应曲线,对 $Pn-Gi$ 曲线 0~250 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ CO_2 范围内的数据进行直线回归,求得该响应曲线的初始斜率为 RuBP 羧化效率(CE , carboxylation efficiency)。在光合测定前,先用饱和光对植物叶片进行 30min 光诱导。水分利用效率用净光合速率除以蒸腾速率计算^[8]。

1.4 菌根侵染率的测定

参照 Phillips 和 Hayman 方法测定菌根侵染率^[9],以侵染根段占总根段的百分比为菌根侵染率。

1.5 数据处理

所有实验数据的处理和分析在 SPSS11.5 和 Excel 基础上完成。接种真菌与土壤水分处理交互作用在 0.05 水平上显著的条件下进行 LSD 多重比较,检验不同处理之间植株参数的差异。

2 结果

2.1 丛枝菌根真菌的侵染率

三叶鬼针草根系侵染率统计结果(图 1)表明,接种 AMF 的植株侵染率在 60%~80% 之间,总体表现为随着土壤含水量的降低而降低。除处理初期(7d)时严重干旱处理组与正常浇水处理组间差异显著外,其它处理间差异不显著。未接种植株侵染率低于 5.0%,因此试验过程中忽略杂菌感染。

2.2 水分胁迫条件下 AMF 接种对植株水分利用效率的影响

在整个处理期间,土壤水分对三叶鬼针草的水分利用效率(WUE)影响是不同的(图 2)。在水分处理的初期(7d),干旱处理的三叶鬼针草植株 WUE 显著高于正常浇水处理组。在水分处理的 14d 与 21d,中度水分胁迫处理的接种植株具有最高的 WUE 值,并且与正常浇水处理组差异显著,重度干旱处理的植株具有最低 WUE 值,与正常浇水处理组差异显著。在 28d 时,虽然 WUE 最高值依旧出现在中度水分胁迫组内,但与正常浇水处理组差异不显著,重度干旱处理的三叶鬼针草植株仍然具有最低的 WUE 值,通常与正常浇水处理组差异显著。在水分处理的 35d,正常浇水的三叶鬼针草植株具有最高的水分利用效率。

在不同土壤水分状况下,接种 *G. mosseae* 对三叶鬼针草 WUE 的影响是不同的。在土壤水分充足(A 处理组)时,接种植株与未接种植株间没有显著性差异。在中度干旱处理组,接种植株具有比未接种植株更高的 WUE 值,在 14、21d 和 28d,二者差异显著;在重度干旱处理组,接种植株通常也具有比未接种植株更高的 WUE,但均不显著。

在不同土壤水分状况下,接种 *G. mosseae* 对三叶鬼针草 WUE 的影响是不同的。在土壤水分充足(A 处理组)时,接种植株与未接种植株间没有显著性差异。在中度干旱处理组,接种植株具有比未接种植株更高的 WUE 值,在 14、21d 和 28d,二者差异显著;在重度干旱处理组,接种植株通常也具有比未接种植株更高的 WUE,但均不显著。

2.3 水分胁迫条件下 AMF 接种对植株净光合速率的影响

水分胁迫严重影响了三叶鬼针草的光合速率。从图 3 可以看出,在水分胁迫处理 7d 时,植株净光合速率随着干旱程度的加重而降低;随着处理时间的延长,这种趋势更为明显。在水分处理的 28d 时,中度干旱处理

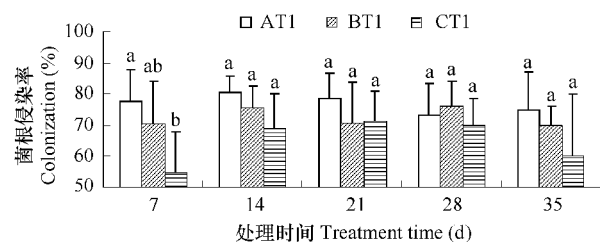


图 1 接种植株的菌根侵染率

Fig. 1 Root colonization of *Bidens pilosa* L. infected with AMF

A 为正常浇水, B 为中度干旱, C 为重度干旱. T1 为接种菌根真菌; 字母的差异意味着在 5% 水平上差异显著. 下同 A means well watered, B means intermediate drought treatment C means serious drought treatment, T1 means mycorrhiza and values in each column followed by the different letters are significantly different at 0.05 level according to LSD; the same below

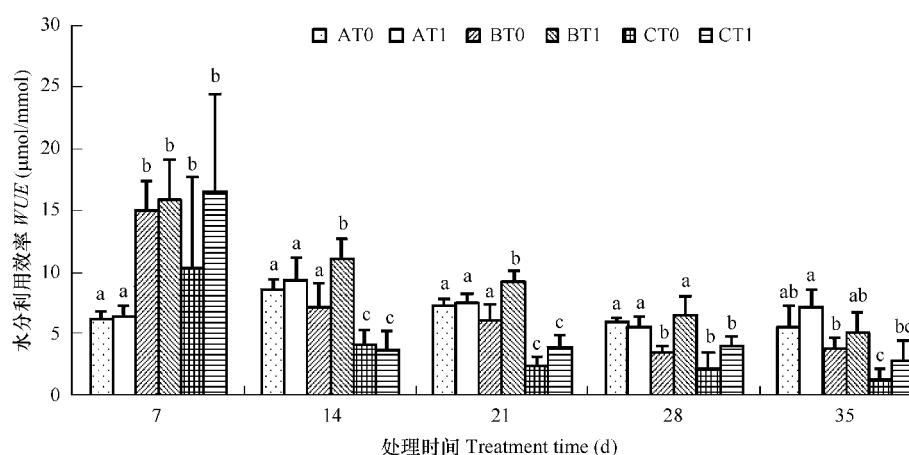


图2 土壤水分和 AMF 接种对三叶鬼针草水分利用效率(±标准差)的影响

Fig. 2 Water use efficiency (mean ± SD) of *Bidens pilosa* L. subjected to water stress and AMF inoculation

的未接种植株净光合速率显著低于正常浇水处理植株,重度干旱处理未接种植株又显著低于中度干旱处理植株。

在正常浇水处理条件下,接种 AMF 没有对三叶鬼针草的净光合速率产生明显的影响。在中度胁迫条件下,接种植株具有比未接种植株更高的净光合速率,二者在整个水分处理期间差异显著。在重度胁迫条件下,接种植株净光合速率高于未接种植株,但是二者差异不显著。

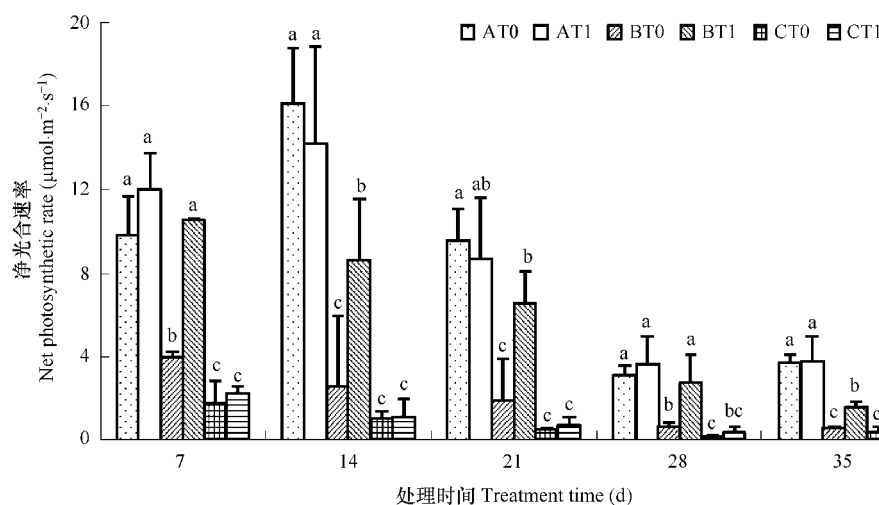


图3 土壤水分和 AMF 接种对三叶鬼针草净光合速率(±标准差)的影响

Fig. 3 Net photosynthetic rate (mean ± SD) of *B. pilosa* L. subjected to water stress and AMF inoculation

2.4 水分胁迫条件下 AMF 接种对三叶鬼针草气体交换的影响

图4,图5和图6分别反映了三叶鬼针草气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO₂ 浓度在水分处理条件下接种 *G. mosseae* 的变化趋势。从图4可见,水分胁迫导致三叶鬼针草气孔导度呈降低趋势。在整个处理期间,重度胁迫的植株显著低于正常浇水处理组;中度胁迫处理的植株则在28d之前显著低于正常浇水处理组。蒸腾速率表现出了与气孔导度相同的变化趋势,即干旱胁迫导致三叶鬼针草蒸腾速率降低(图5)。胞间 CO₂ 浓度则与气孔导度、蒸腾速率变化趋势不同(图6)。在水分处理的前期(7d),干旱使得胞间 CO₂ 浓度降低,中度胁迫处理组低于正常浇水处理组,重度胁迫处理组显著低于中度胁迫处理组。在水分处理的14d,干旱处理组与正常浇水处理组之间胞间 CO₂ 浓度没有显著性差异。在水分处理的21、28d和35d,干旱处理组的胞间 CO₂ 浓度

比正常浇水处理组有升高的趋势,重度胁迫的未接种植株显著高于正常浇水处理组。

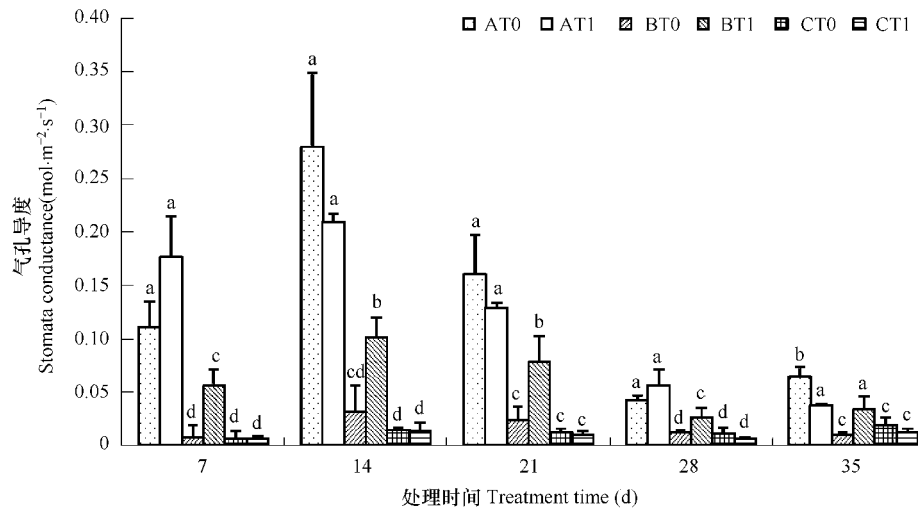


图4 土壤水分和 AMF 接种对三叶鬼针草气孔导度(±标准差)的影响

Fig. 4 Stomatal conductance (mean ± SD) of *B. pilosa* L. subjected to water stress and AMF inoculation

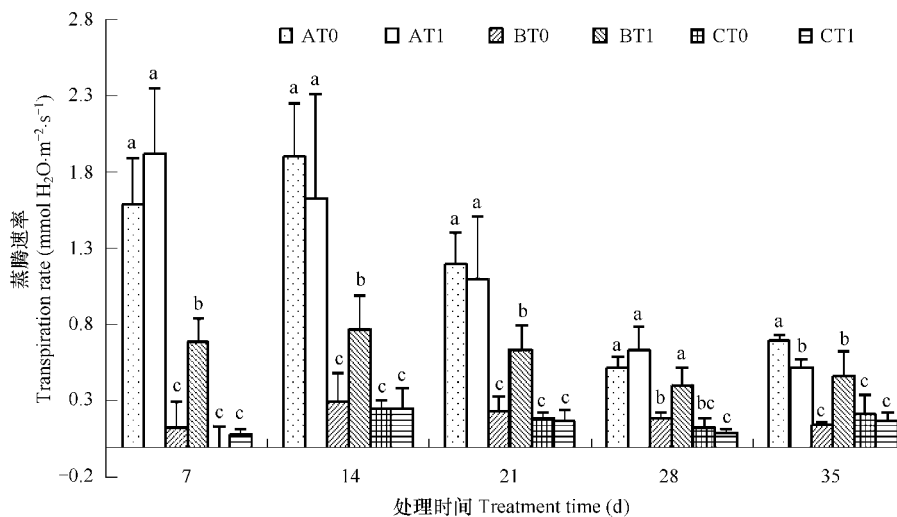


图5 土壤水分和 AMF 接种对三叶鬼针草蒸腾速率(±标准差)的影响

Fig. 5 Transpiration rate (mean ± SD) of *B. pilosa* L. subjected to water stress and AMF inoculation

在土壤水分充足(A处理组)的条件下,三叶鬼针草气孔导度、蒸腾速率和胞间CO₂浓度鲜有显著性差异;在中度胁迫(B处理)条件下,接种植株的气孔导度和蒸腾速率显著高于未接种植株,在整个处理期间都是如此。而胞间CO₂浓度在7d时接种植株高于未接种植株,但差异不显著,在14、21、28d和35d,接种植株低于未接种植株,在28d时差异显著。在重度胁迫(C处理)条件下,接种植株的气孔导度和蒸腾速率与未接种植株没有显著性差异,胞间CO₂浓度在7d和14d时也没有显著性差异,在21、28d和35d时未接种植株却显著高于接种植株。

2.5 水分胁迫条件下 AMF 接种对植株羧化效率的影响

干旱胁迫显著降低了三叶鬼针草叶片对CO₂的利用能力,羧化效率因土壤水分亏缺而显著降低(图7)。在正常浇水条件下,三叶鬼针草植株具有最高的羧化效率,接种植株与未接种植株之间没有显著性差异;中度干旱胁迫时,三叶鬼针草植株羧化效率较正常浇水处理组降低,接种植株比未接种植株具有更高的羧化效率,

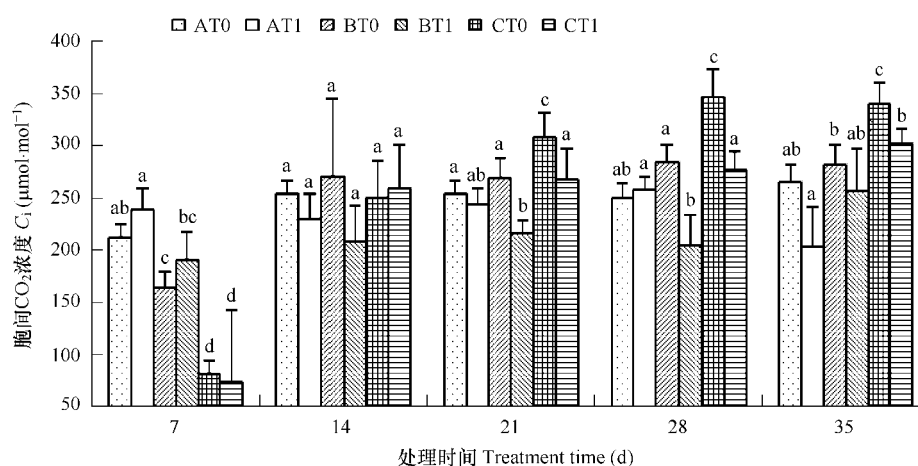


图6 土壤水分和 AMF 接种对三叶鬼针草胞间 CO₂ 浓度(±标准差)的影响

Fig. 6 Intercellular CO₂ concentration (mean ± SD) of *Bidens pilosa* L. subjected to water stress and AMF inoculation

在 28d 之前二者差异都达到显著水平。在 35d 时,接种植株与未接种植株之间羧化效率没有显著性差异。

在重度干旱胁迫条件下,三叶鬼针草植株羧化效率最低,虽然接种植株通常具有比未接种植株更高的羧化效率,但是二者差异不显著。

3 讨论与结论

3.1 水分胁迫对三叶鬼针草光合作用的影响

水分胁迫是石灰岩地区植物生长发育的主要逆境因子。本实验研究结果表明,不同程度的水分胁迫均显著影响了三叶鬼针草的光合生理过程,导致三叶鬼针草净光合速率降低。这与对中间锦鸡儿(*Caragana intermedia*)^[10]、沙地樟子松(*Pinus sylvestris* L.)^[11]等的研究结果是一致的。

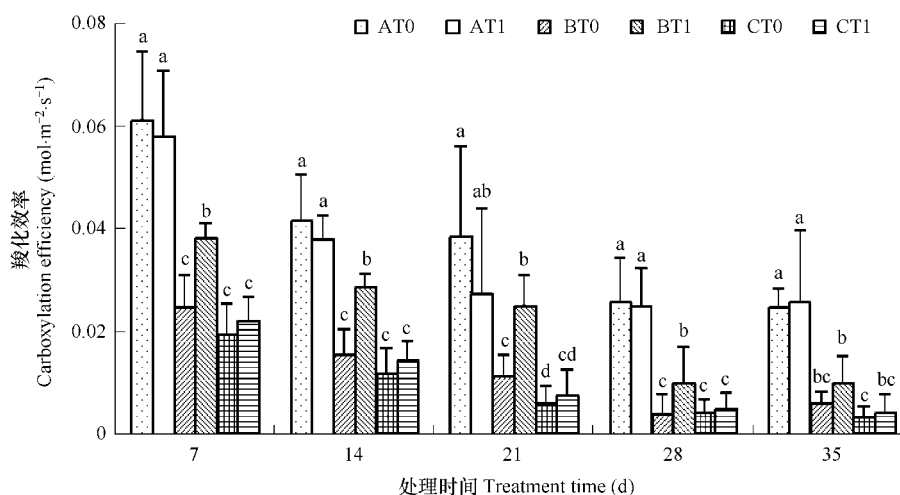


图7 土壤水分和 AMF 接种对三叶鬼针草羧化效率(±标准差)的影响

Fig. 7 Carboxylation efficiency (mean ± SD) of *Bidens pilosa* L. subjected to water stress and AMF inoculation

气孔导度是影响植物光合速率的重要因素^[12~14]。实验结果表明,在土壤干旱条件下,三叶鬼针草净光合速率逐渐降低,气孔导度和蒸腾速率也表现出与光合速率相似的趋势,而胞间 CO₂ 浓度在 7d 时与净光合速率变化趋势一致,但是在 14d 及其以后时间内,胞间 CO₂ 浓度有随着土壤水分降低而升高的趋势。根据 Farquhar 与 Sharkey 的观点,只有当净光合速率和胞间 CO₂ 浓度变化方向相同,两者都减,且气孔限制值(*LS*)增大,才可以认为光合速率的下降主要是由气孔导度引起的,是气孔制约。如果胞间 CO₂ 浓度和净光合速率

变化方向相反,且气孔限制值减小,则认为净光合速率下降应归因于叶肉细胞同化能力的降低,是非气孔限制的结果^[15]。根据气孔限制值(LS)的简化计算公式 $LS = 1 - C_i/C_o$ ^[16] (C_o 为叶片所处空间的 CO_2 浓度,在本研究中 C_o 为 $380 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 。),在本研究中气孔限制值与胞间 CO_2 浓度成反比例关系。因此,在 7d 时,干旱胁迫条件下三叶鬼针草净光合速率的降低,可以认为是气孔限制的结果,而在 14d 及之后,虽然气孔导度与净光合速率随土壤含水量降低而变化的方向相同,但是净光合速率和胞间 CO_2 浓度变化方向不同,甚至相反,因此除去气孔限制的因素之外,非气孔限制可能是干旱胁迫植株净光合速率降低的主要原因。

Chen 等在对杨树(*Populus euramericana*)无性系研究中发现,干旱条件下耐旱性的植株净光合速率降低是气孔因素和非气孔因素共同作用的结果,而对土壤敏感的植株光合速率降低是由于非气孔因素的影响:即 RUBP 羧化酶(Rubisco)的活性降低^[17]。在本研究中也发现,随着土壤含水量的降低,三叶鬼针草羧化效率显著下降,与净光合速率的变化趋势一致。由此可见,在干旱生境中三叶鬼针草光合速率的降低在胁迫前期(7d)主要是气孔因素的限制,在 14d 之后,RUBP 羧化酶含量减少或活性降低等非气孔因素成为影响三叶鬼针草光合速率降低的主要影响因子。

另外,由于整个试验是在 10 月到 11 月份完成的,水分处理 14d 以后大气温度逐渐降低,因此在水分处理过程中,三叶鬼针草净光合速率等指标在 14d 时最高,后面依次降低。

3.2 水分胁迫条件下 AMF 接种对三叶鬼针草光合作用的影响

在土壤水分充足的 A 处理组,接种 AMF 的植株与未接种植株净光合速率没有显著性差异。同时,接种植株与未接种植株之间在净光合速率、气体交换特征参数、羧化效率等都没有显著性差异,因此,在水分充足条件下接种 AMF 对三叶鬼针草光合特征没有显著性影响。

在中度水分胁迫条件下,接种植株与未接种植株净光合速率差异显著,表现为接种植株高于未接种植株。根据前文分析结果,在水分处理 7d 时,气孔因素是三叶鬼针草植株光合速率降低的制约因子。比较中度胁迫条件下接种植株与未接种植株之间气体交换参数可以发现,接种植株的气孔导度和蒸腾速率显著高于未接种植株,胞间 CO_2 浓度也高于未接种植株。因此,在水分处理前期,接种 AMF 使得三叶鬼针草气孔导度增加从而有利于植株光合速率的提高。Fay 等对大麦(*barley* cv. *Manitou*)研究也证实,在缺 P 胁迫条件下 *G. mosseae* 是通过提高宿主气孔导度来促进大麦植株光合速率的^[18]。在对豇豆、莴苣、玫瑰、红花、大豆和小麦的研究中也发现,接种 AMF 引起了宿主植株气孔导度的改变,接种植株相比未接种植株通常具有更高的气孔导度^[2]。

在水分处理的 14、21d 和 28d,中度胁迫的植株比正常浇水的植株光合速率降低,气孔导度和蒸腾速率也降低,中度胁迫条件下接种植株胞间 CO_2 浓度低于正常浇水组,而未接种植株胞间 CO_2 浓度却高于正常浇水组。因此中度胁迫条件下接种植株光合速率低于正常浇水处理组依然是气孔制约的结果,而未接种植株光合速率降低主要是非气孔因素的结果。

水分胁迫导致植物气孔导度下降, CO_2 进入叶片受阻而使植物光合作用下降的同时,还会破坏植物体内的活性氧代谢^[19]。研究表明,植物体内活性氧代谢失调而引发的生物膜结构的破坏,是导致光合作用非气孔限制的主要原因^[16]。在同期进行的研究中也发现,中度胁迫条件下未接种三叶鬼针草植株比接种植株具有更高的丙二醛(MDA)含量。因此,中度胁迫条件下接种植株光合速率下降主要是气孔限制,而未接种植株表现出更受非气孔因素的制约,表明未接种植株比接种植株受到干旱胁迫的伤害更大,从另一方面表明 AMF 减少了干旱胁迫对三叶鬼针草的伤害。

在水分处理的 35d,中度胁迫的接种植株 C_i 也高于正常浇水处理组,表明非气孔因素也成为接种植株光合速率降低的主要因素。接种植株显著高于未接种植株的净光合速率,与接种植株比未接种植株具有更高的羧化效率是密切相关的。

因此,在中度干旱胁迫条件下,接种 *G. mosseae* 可以通过提高气孔导度和羧化效率等多个方面改善三叶鬼针草的光合作用。

在重度水分胁迫条件下,接种植株通常具有比未接种植株高的净光合速率,但是二者差异不显著。对三叶鬼针草光合参数的研究也表明,虽然接种 AMF 在一定程度上能够减轻土壤水分亏缺对植株的伤害,但是接种植株与未接种植株之间差异不显著。同时在同期进行的保护酶研究中也发现,在重度胁迫条件下,接种植株与未接种植株 SOD 酶活性没有显著性差异。可见,在重度干旱胁迫条件下,丛枝菌根真菌保护三叶鬼针草免受干旱胁迫伤害的能力是有限的。

References:

- [1] Zhu S Q. Ecological Research on Karst Forest (III). Guiyang: Guizhou Science & Technology Press, 2003. 11—46.
- [2] Augé R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 2001, 11(1): 3—42.
- [3] Bryla D R and Duniway J M. Growth, phosphorus uptake, and water relations of safflower and wheat infected with an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 1997, 136(4): 581—590.
- [4] Hong L, Shen H, Yang Q H, *et al.* Studies on seed germination and storage of the invasive alien species *Bidens pilosa* L. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2004, 22(5): 433—437.
- [5] Stampe E D, Daehler C C. Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study. *Oikos*, 2003, 100(2): 362—372.
- [6] Corkidi L, Rincón E. Arbuscular mycorrhizae in a tropical sand dune ecosystem on the Gulf of Mexico I. Mycorrhizal status and inoculum potential along a successional gradient. *Mycorrhiza*, 1997, 7(1): 9—15.
- [7] Hsiao T C. Plant response to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 1973, 24(6): 519—570.
- [8] He W M, Ma F Y. Effects of water gradient on fluorescence characteristics and gas exchange in *Sabina vulgaris* seedlings. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(5): 630—634.
- [9] Phillip J M, Hayman D S. Improved procedures for cleaning and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *Transactions of the British Mycological Society*, 1970, 55: 158—161.
- [10] Guo W H, Li B, Huang Y M, Zhang X S. Effects of severity of water stress on gas exchange characteristics of *Caragana intermedia* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2716—2722.
- [11] Zhu J J, Kang H Z, Li Z H, *et al.* Impact of water stress on survival and photosynthesis of Mongolian pine seedlings on sandy land. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(10): 2527—2533.
- [12] Augé R M. Stomatal behavior of arbuscular mycorrhizal plants. In: Kapulnik Y, Douds D eds. *Mycorrhizal symbiosis: molecular biology and physiology*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, 2000. 201—237.
- [13] Henderson J C, Davies F T. Drought acclimation and the morphology of mycorrhizal *Rosa hybrida* L. cv *Ferdy* is independent of leaf elemental content. *New Phytologist*, 1990, 115: 503—510.
- [14] Xu D Q. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(4): 241—244.
- [15] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Physiology*, 1982, 33: 317—345.
- [16] Guan Y X, Dai J Y, Lin Y. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31(4): 293—297.
- [17] Chen S L, Wang S S, Arie A, Aloys H. Stomatal and Non-stomatal control of photosynthesis in poplar genotypes in response to water stress. *Journal of Beijing Forestry University*, 1996, 5(2): 63—72.
- [18] Fay P, Mitchell D T, Osborne B A. Photosynthesis and nutrient-use efficiency of barley in response to low arbuscular mycorrhizal colonization and addition of phosphorus. *New Phytologist*, 1996, 132(3): 425—433.
- [19] Cao H, Lan Y P, Wang X W, Cao Q, and Du J J. Research and progress on water stress in fruit trees. *Journal of Fruit Science*, 2001, 18(2): 110—114.

参考文献:

- [1] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究(III). 贵阳: 贵州科技出版社, 2003. 11~46.
- [4] 洪岚, 沈浩, 杨期和, 曹洪麟, 叶万辉. 外来入侵植物三叶鬼针草种子萌发与贮藏特性研究. *武汉植物学研究*, 2004, 22(5): 433~437.
- [8] 何维明, 马风云. 水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气体交换的影响. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 630—634.
- [10] 郭卫华, 李波, 黄永梅, 张新时. 不同程度的水分胁迫对中间锦鸡儿幼苗气体交换特征的影响. *生态学报*, 2004, 24(12): 2716~2722.
- [11] 朱教君, 康宏樟, 李智辉, 王国臣, 张日升. 水分胁迫对不同年龄沙地樟子松幼苗存活与光合特性影响. *生态学报*, 2005, 25(10): 2527~2533.
- [14] 许大全. 光合作用中气孔限制分析中的一些问题. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241~244.
- [16] 关义新, 戴俊英, 林艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. *植物生理学通讯*, 1995, 31(4): 293~297.
- [19] 曹慧, 兰彦平, 王孝威, 曹琴, 杜俊杰. 果树水分胁迫研究进展. *果树学报*, 2001, 18(2): 110~114.