

DOI: 10.5846/stxb201402190287

冉琼, 钟章成. 模拟岩溶旱钙土壤基质中 AM 真菌对玉米幼苗光合生长的影响. 生态学报, 2015, 35(2): 460-467.

Ran Q, Zhong Z C. Effect of AMF on the photosynthetic characteristics and growth of maize seedlings under the stress of drought, high calcium and their combination in Karst area. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(2): 460-467.

模拟岩溶旱钙土壤基质中 AM 真菌对玉米幼苗光合生长的影响

冉 琼^{1,2}, 钟章成^{1,*}

1 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 北碚 400715

2 绵阳师范学院, 绵阳 621000

摘要: 利用盆栽试验, 探讨了 AM 真菌在模拟岩溶区干旱、高钙及其双重胁迫的土壤基质中对玉米幼苗光合生长的影响。结果表明: 玉米幼苗的菌根侵染率在不同处理下的大小顺序为对照>干旱>双重胁迫>高钙。无论接种与否, 干旱、高钙及其双重胁迫均导致玉米幼苗生物量、净光合速率下降。未接种 AM 真菌条件下, 玉米幼苗生物量在干旱、高钙及其双重胁迫下较对照分别低 3.2%、63.7%、76.0%, 净光合速率较对照分别低 33.4%、86.9%、98.8%; 接种 AM 真菌条件下, 玉米幼苗生物量在干旱、高钙及其双重胁迫下较对照分别低 16.3%、78.4%、80.2%, 净光合速率较对照分别低 9.7%、92.8%、91.7%。与同种条件下的非菌根植株相比, 干旱及双重胁迫下的菌根植株生物量、叶绿素含量、光合蒸腾速率、最大光化学效率, 以及 P 吸收均呈上升趋势; 高钙胁迫下的菌根植株叶绿素含量、最大光化学效率有所增加, 但生物量、光合蒸腾速率以及 N、P 的吸收未体现菌根促进效应。AM 真菌与干旱及双重胁迫的交互作用对玉米幼苗的净光合速率影响显著, 与高钙交互作用对玉米幼苗净光合速率无显著影响。AM 真菌能够通过促进玉米幼苗 N、P 吸收及叶绿素含量增加, 光化学效率、气孔导度增大, 从而提高玉米幼苗光合作用能力促进生长。实验结果对岩溶生态系统中合理利用菌根技术及制定合理的农业生产措施具有重要的理论和实践意义。

关键词: 岩溶; 高钙; 干旱; 双重胁迫; AM 真菌

Effect of AMF on the photosynthetic characteristics and growth of maize seedlings under the stress of drought, high calcium and their combination in Karst area

RAN Qiong^{1,2}, ZHONG Zhangcheng^{1,*}

1 Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region, Beibei 400715, China

2 Mianyang Normal University, Mianyang 621000, China

Abstract: Drought and high concentration of calcium are the main characters of the karst soils, and always show great heterogeneity in the karst ecosystems. In order to explore the effects of AMF on the photosynthetic and growth characters of maize (*Zea mays* L.) under various stresses, three treatments including drought, high concentration of calcium (high Ca), and their combination (double stress) were applied to potted maize seedlings. The results showed that the colonization rate of the AMF to maize seedlings was following the sequence of: control > drought > double stress > high Ca. Compared to the control group, the biomass, net photosynthetic rate (P_n) of the seedlings were decreased in the three treatments. Under non-inoculation conditions, the biomass of maize seedlings subjected to drought, high calcium and double stress were 3.2%, 63.7%, 76% lower than that of control respectively, while those of P_n were 33.4%, 86.9%, and 98.8%. In the same time, under inoculation conditions, compared with the control, the seedling's biomass in drought, high calcium and

基金项目: 国家自然科学基金 (31360106)

收稿日期: 2014-02-19; 网络出版日期: 2014-06-26

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

double stress were 16.3%, 78.4%, 80.2% lower, and net photosynthetic rate were 9.7%, 92.8%, and 91.7% lower. Additionally, compared to the seedlings without AMF, those vaccinated AMF showed significantly higher biomass, chlorophyll content, transpiration rate (Tr), maximum photochemical efficiency, and absorbed more phosphorus, when subjected to the drought and double stress. On the contrary, in the environment of high calcium, the AMF only enhanced the content of chlorophyll, maximum photochemical efficiency, while there was no increase in terms of plant biomass, Tr and the absorbing amount of nitrogen and phosphorus. Moreover, the interaction of AMF $\times$ drought and AMF $\times$ double stress had significant effects on the Pn of seedlings, while no significant effects of AMF $\times$ high Ca were found on the Pn . AM fungi can assist the plant to absorb more phosphorus, enhancing the contents of chlorophyll, improving the activity of light reaction center, increasing the plant stomatal conductance, so as to enhance photosynthesis ability to promote the growth of plant. This research can provide references for a reasonable utilization of AMF and increasing agricultural productivity in the karst ecosystem.

Key Words: karst; high calcium; drought; double stress; arbuscular mycorrhizal fungi (AMF)

岩溶地区土层浅薄,土被不连续,土壤具有干旱和高钙的主要特点^[1],岩溶生态系统中土壤富钙、缺水的环境特征对植物的生存和繁殖产生重要影响^[2]。中国岩溶区域主要分布在人口较为集中的西南山区,随着人地矛盾突出,水土流失和土壤侵蚀加剧,岩溶区农业生产直接受到威胁。

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是自然界广泛分布的一类菌根真菌,可与陆地上绝大多数高等植物共生,对植物的生长发育、光合效率及不良环境的抗逆性具有积极作用^[3-4],已有学者关注以 AM 真菌主导的菌根共生系统在岩溶生态系统中的生物功能^[5-6],并已有研究显示 AM 真菌能够在一定程度上提高植物在岩溶地区的适应能力^[7-8]。目前,岩溶区 AM 真菌的研究,一方面集中在岩溶地区 AM 真菌的调查与分类,另一方面集中在岩溶干旱生境中 AM 真菌对岩溶区典型植物生理生态的影响。岩溶区地形复杂,土块面积小且零星分布,土壤的空间异质性改变土壤养分和水分的组合^[9],以前的研究却将植物置于一种环境进行分析。土壤的异质性导致植物生长的限制环境因素也不尽相同,因此,综合考虑岩溶区高钙及高钙与干旱组合条件下 AM 真菌对植物的生态效应更具有实际意义。

光合作用是植物重要的生命活动,光合作用效率是植物生产力和产量高低的决定性因素^[10],玉米是岩溶山区的主要粮食经济作物,发展玉米生产是解决岩溶山区粮食经济问题的可行途径,如何提高玉米产量和质量是发展玉米生产的关键问题,本文拟以玉米为研究对象,通过室内盆栽试验,模拟岩溶区干旱、高钙及干旱与高钙双重胁迫土壤条件,探讨 AM 真菌如何调节玉米幼苗光合生长的适应,为岩溶区农业生产提供理论和实践依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

1.1.1 菌根接种剂

菌种摩西球囊霉(*Glomus mosseae*, GM),购买自北京市农林科学院植物营养与资源研究所,用白三叶草扩繁,将含有寄主植物根段、相应菌根真菌孢子及根外菌丝体的根际土壤作为接种剂。

1.1.2 宿主植物

玉米(*Zea mays* L.),种子为重庆酉阳岩溶区农户自选种,以 10% H_2O_2 表面消毒 10 min,无菌水洗净,置于无菌培养皿(皿底放 3 层湿润的无菌滤纸),于 25 °C 黑箱里催芽,待胚根长出后,挑选发芽一致的种子备用。

1.1.3 培养基质与容器

将取自重庆北碚鸡公山石灰岩地段的石灰土,土壤 pH 为 6.81,有机质含量 26.8 g/kg,碱解氮 68.35 mg/kg,速效钾 108.41 mg/kg,交换性钙 2326.40 mg/kg,全钾 14.62 g/kg,全磷 0.46 g/kg,全氮 1.34 g/kg,过 1 mm

筛,在高压灭菌锅压力 0.14 Mpa,温度 124 °C 下连续灭菌 2 h,晾干,与同等条件灭菌晾干后的干净河沙重量分数 1:4 均匀混和,作为幼苗培养基质备用。培养容器为上口内径 19 cm,高 16 cm,底口内径 13 cm 的塑料盆,用 0.1%的高锰酸钾浸泡 30 min,清洗干净,晾干。

1.2 实验方法

实验分接种(M+)和不接种(M-)两个处理组,每个处理组内分为 4 个处理:①对照:正常含钙量+正常含水量(L+W),②高钙胁迫:高钙胁迫+正常含水量(H+W),③干旱胁迫:正常含钙量+干旱胁迫(L+D),④双重胁迫:高钙胁迫+干旱胁迫(H+D),每个处理 7 个重复。

实验在西南大学生态园大棚下进行,于 2013 年 4 月 10 日播种。播种前将基质混入复合肥(N:P:K=26:12:10)200 mg/kg 作基础养分,以保障植物正常生长,同时进行钙处理。根据预实验及相关研究^[11],正常含钙量处理为混基肥后的基质不添加外源钙,高钙胁迫处理为将外源钙(无水氯化钙)以溶液形式与基质混匀,达到钙浓度为 1.0 g/kg(不含本底值)。钙处理完毕后,装盆,每盆预计装 2.5 kg 基质。先向培养容器里装入 2.0 kg 基质,然后将 15 g 灭菌接种剂(不接种组)或 15 g 接种剂(接种组)添加于盆装基质表面,再植入 5 粒玉米种芽,最后将余下的 0.5 kg 基质平铺其上,接种剂距土表约 2 cm。装盆全部完成后浇水,使盆中基质含水量达到 20%(绝对含水量),整个实验过程均浇去离子水,称重法维持 20%土壤含水量。出苗 1 周后间苗,每盆留 2 株,培养至 3 叶 1 心时,正常水分处理组保持土壤含水量 20%,干旱处理组使土壤含水量自然降至 10%^[12],1 周后达到干旱胁迫计划含水量。保持干旱胁迫处理含水量 3d 后,开始测定各指标,从实验开始至收获 6 周时间。

1.3 指标测定

1.3.1 光合参数的测定

苗期玉米生长至 6 周时,采用 Li-6400(LI-COR,USA)便携式光合测定仪于晴朗的上午 9:00 时开始测定玉米幼苗第 2—3 张完全展开叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)。测定时,叶室配备 LED 红蓝光源,光量子通量密度(PED)为 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $(470 \pm 10) \mu\text{mol}/\text{mol}$,温度为 26 °C,相对湿度为 65%。采用 OS-30P(OP-TI,美国)便携式叶绿素荧光仪对玉米植株完全展开的第 2 片叶进行初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)及最大光化学效率(F_v/F_m)进行测定,测定前各个叶片暗适应 30 min。

1.3.2 生理生长指标的测定

苗期玉米生长至 6 周时,将光合测定后的植株连同花盆浸入水中,冲掉根系土壤和沙砾,再用蒸馏水缓缓冲洗植株表面,用吸水纸吸干植株表面水,分别进行生理生长指标的测定。

菌根侵染率参照 Phillips 和 Hayman 的方法测定^[13],将玉米根段切成 1 cm 的小段,用 0.05%的曲利苯蓝染色液染色,以侵染根段长占总根段长的百分比为菌根侵染率。光合色素采用 80%丙酮浸泡抽提^[14]。P 采用 ICP-AES 法测定,N 采用元素分析仪测定。将收获的植株信封编号装袋后放至烘箱内 105 °C 杀青 30 min,调至 70 °C 烘干 72 h,采用 1/10000 天平进行生物量的测定。

1.4 数据分析

采用 SPSS(16.0)统计软件进行数据统计分析,邓肯多重比较(Duncan's multiple range test)和 T 检验分析不同处理所造成的差异,多因素方差分析讨论因素间的交互效应,利用 Origin 8.6 和 Excel 2003 软件绘制图表。

2 结果与分析

2.1 岩溶旱钙土壤基质中 AM 真菌对玉米幼苗侵染率和生物量的影响

AM 真菌在不同处理下的侵染率大小顺序为:对照>干旱>双重胁迫>高钙。无论接种与否,干旱胁迫下玉米幼苗生物量较对照差异不显著,高钙及双重胁迫下玉米幼苗生物量较对照显著下降($P < 0.05$)。未接种条

件下,玉米幼苗生物量在干旱、高钙及其双重胁迫下较对照分别低 3.2%、63.7%、76.0%;接种条件下,玉米幼苗生物量在干旱、高钙及其双重胁迫下较对照植株分别低 16.3%、78.4%、80.2%。对照、干旱及双重胁迫条件下,接种 AM 真菌的玉米幼苗生物量较未接种植株均呈增加趋势;高钙胁迫下,接种 AM 真菌的玉米幼苗生物量较未接种植株未体现出菌根促进效应。

表 1 不同处理下玉米幼苗的菌根侵染率和生物量

Table 1 The colonization rate and biomass of maize seedlings under different treatments

指标 Indexes	接种 Inoculation	处理 Treatments			
		L+W	L+D	H+W	H+D
侵染率	M-	0	0	0	0
Colonization rate/%	M+	58.3±0.99a	52.0±0.81b	22.6±1.30c	27.2±0.84d
生物量	M-	3.15±0.10a	2.92±0.32a	1.01±0.03b	0.73±0.02b
Biomass/g	M+	3.98±0.20a	3.33±0.19a	0.86±0.06b	0.79±0.04b

同一行中数值标注不同字母表示在 5% 显著水平差异显著; L+W: 对照 (CK); L+D: 干旱胁迫 (Drought stress); H+W: 高钙胁迫 (High calcium stress); H+D: 双重胁迫 (Double stress)

2.2 岩溶旱钙土壤基质中 AM 真菌对玉米幼苗光合参数的影响

研究显示 (图 1), 无论接种与否, 干旱、高钙及双重胁迫下玉米幼苗净光合速率较对照均显著下降 ($P < 0.05$)。未接种条件下, 干旱、高钙及其双重胁迫下玉米幼苗净光合速率较对照植株分别低 33.4%、86.9%、

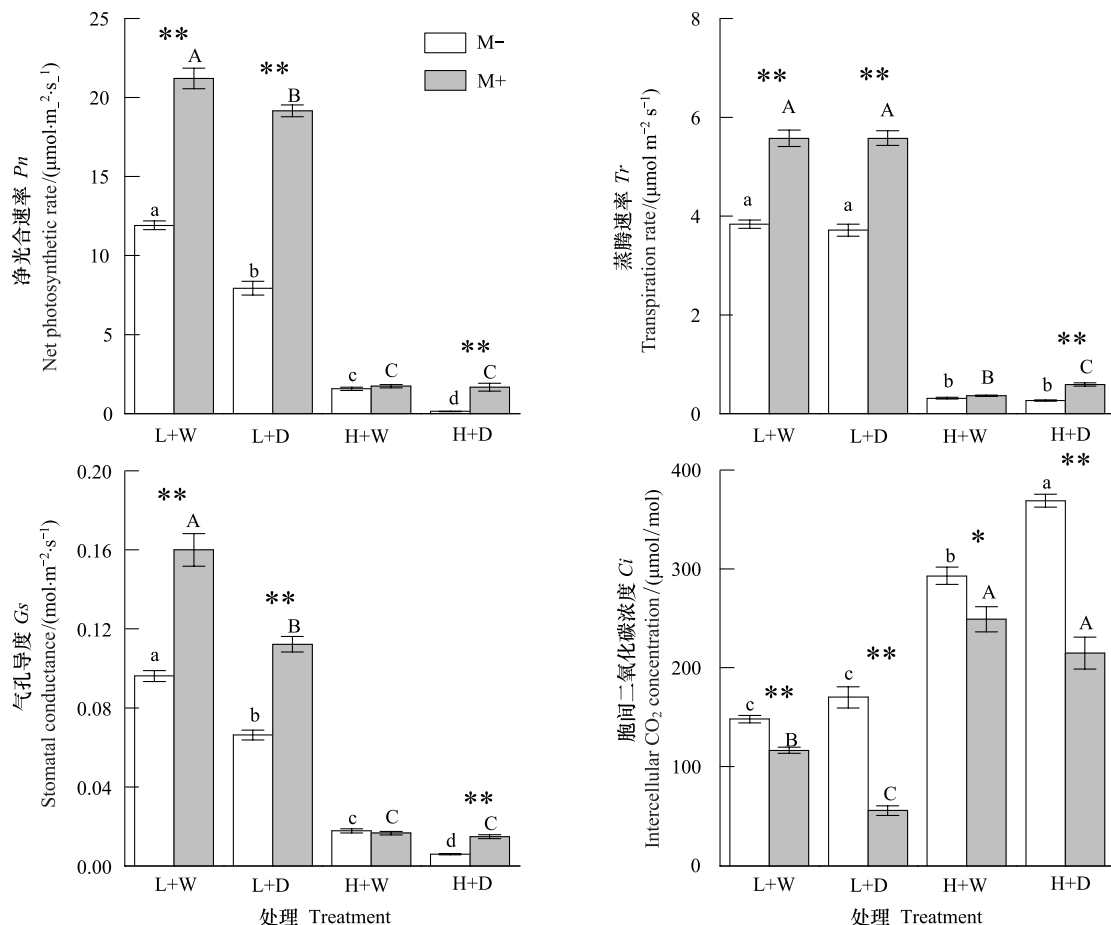


图 1 不同处理下 AM 真菌对玉米幼苗光合参数的影响

Fig.1 Effect of AMF on photosynthetic characteristics of maize seedlings under different treatments

不同小写字母表示未接种条件下各处理在 5% 显著水平差异显著, 不同大写字母表示接种条件下各处理在 5% 显著水平差异显著; 同一处理下接种 (M+) 与不接种 (M-) 处理间的差异, * $P < 0.05$, 差异显著; ** $P < 0.01$, 差异极显著

98.8%;接种条件下,干旱、高钙及其双重胁迫下玉米幼苗净光合速率较对照分别低9.7%、92.8%、91.7%。对照、干旱及双重胁迫条件下,接种AM真菌的玉米幼苗净光合速率、蒸腾速率、气孔导度较未接种植株极显著上升($P<0.01$),胞间二氧化碳浓度极显著下降($P<0.01$);高钙胁迫条件下,接种AM真菌的玉米幼苗净光合速率、蒸腾速率、气孔导度较未接种植株无显著变化,胞间二氧化碳浓度显著下降($P<0.05$)。

2.3 岩溶旱钙土壤基质中AM真菌对玉米幼苗叶绿素荧光参数的影响

研究显示(表2),无论接种与否,干旱、高钙及其双重胁迫下玉米幼苗的初始荧光(F_0)较对照均呈增加趋势,最大荧光(F_m)及光化学效率(F_v/F_m)均呈下降趋势,其中高钙及双重胁迫下的植株变化显著($P<0.05$)。对照组中,接种AM真菌的玉米幼苗初始荧光较未接种植株显著下降($P<0.05$),最大荧光及光化学效率无显著变化;干旱、高钙胁迫条件下,接种AM真菌的玉米幼苗初始荧光、最大荧光及最大光化学效率较未接种植株均变化不显著;双重胁迫下,接种AM真菌的玉米幼苗最大荧光及光化学效率较未接种植株显著增加($P<0.05$)。

表2 不同处理下AM真菌对玉米幼苗叶绿素荧光特征的影响

Table 2 Effects of AMF on the chlorophyll fluorescence kinetic parameters of maize leaves under different treatments

指标 Indexes	接种 Inoculation	处理 Treatments			
		L+W(CK)	L+D	H+W	H+D
初始荧光 Minimal fluorescence(F_0)	M-	501.43±11.77c	539.17±16.30c	803.33±55.73b	1099.60±83.76a
	M+	465.00±7.16C	488.50±11.51C	746.40±9.64B	1153.75±66.37A
最大荧光 Fluorescence malcium(F_m)	M-	2159.29±67.14a	2045.33±72.45a	1730.33±91.22b	1369.40±121.92c
	M+	2185.60±49.05A	1972.33±58.28B	1752.00±69.59C	1639.25±93.25C
最大光化学效率 The maximal photochemical efficiency(F_v/F_m)	M-	0.77±0.01a	0.73±0.01a	0.54±0.03b	0.19±0.02c
	M+	0.79±0.01A	0.75±0.01A	0.57±0.02B	0.30±0.01C

同一处理下接种与不接种间的差异; * $P<0.05$, 差异显著; * * $P<0.01$, 差异极显著

2.4 岩溶旱钙土壤基质中AM真菌对玉米幼苗叶绿素含量的影响

研究显示(表3),无论接种与否,干旱、高钙及其双重胁迫下玉米幼苗的叶绿素a含量、叶绿素总量较对照均显著增加($P<0.05$)。对照组中,接种AM真菌的玉米幼苗叶绿素a、叶绿素b及叶绿素总量较未接种植株均增加,其中叶绿素b含量、叶绿素总量显著增加($P<0.05$);干旱胁迫下,接种AM真菌的玉米幼苗叶绿素a、叶绿素b及叶绿素总量较未接种植株均无显著变化,但均呈增加趋势;高钙胁迫下及双重胁迫下,接种AM真菌的玉米幼苗叶绿素a含量、叶绿素总量较未接种植株均显著增加($P<0.05$)。

表3 不同处理下AM真菌对玉米幼苗叶片叶绿素含量的影响

Table 3 Effects of AMF on the chlorophyll content of maize leaves under different treatments

指标 Indexes	接种 Inoculation	处理 Treatments			
		L+W	L+D	H+W	H+D
叶绿素a Chla/(mg/g)	M-	37.31±1.41b	47.89±2.41a	54.77±1.99a	51.94±2.89a
	M+	44.54±1.64D	54.38±0.12C	66.86±0.52B	72.71±1.10A
叶绿素b Chlb/(mg/g)	M-	15.01±1.11b	18.91±0.67a	21.49±1.20a	20.28±0.97a
	M+	22.03±1.58B	21.36±1.04B	24.33±0.16AB	26.47±1.13A
叶绿素总量 Chl(a+b)/(mg/g)	M-	52.32±2.50b	66.80±3.04a	76.26±1.98a	72.22±3.86a
	M+	66.57±0.12D	75.75±1.15C	91.18±0.57B	99.17±1.99A

2.5 岩溶旱钙土壤基质中AM真菌对玉米幼苗N、P含量的影响

研究显示(图2),无论接种与否,干旱胁迫下玉米幼苗N、P含量较对照无显著变化;高钙及双重胁迫下玉米幼苗N、P含量较对照均显著下降($P<0.05$)。对照组中,接种AM真菌的玉米幼苗N、P含量较未接种植株均极显著增加($P<0.01$);干旱胁迫下,接种AM真菌的玉米幼苗N、P含量较未接种植株均显著($P<0.05$)

或极显著增加 ($P<0.01$);高钙胁迫下,玉米幼苗 N、P 含量较未接种植株均呈下降趋势;双重胁迫下,接种 AM 真菌的玉米幼苗 N、P 含量较未接种植株变化不显著。

2.6 因素及因素间交互的作用效应分析

因素及因素间交互的作用效应分析(表 4)显示,高钙、干旱及双重胁迫均对植株净光合速率产生极显著影响 ($P<0.01$)。菌根与高钙交互作用对植株 N、P 含量、叶绿素 a 含量、叶绿素总量影响显著 ($P<0.05$);菌根与干旱交互作用对植株净光合速率影响显著 ($P<0.05$);菌根与双重因子的交互作用对植株净光合速率、蒸腾速率、叶绿素 b 含量及叶绿素总量影响显著 ($P<0.05$)。

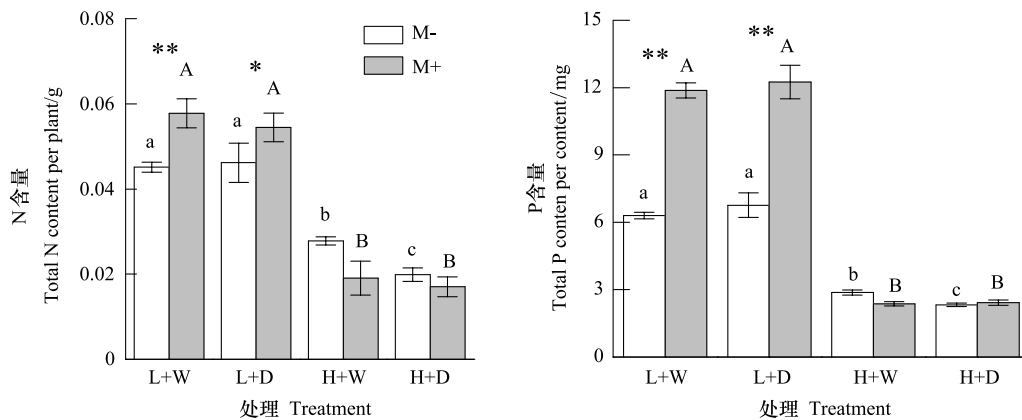


图 2 不同处理下 AM 真菌对玉米幼苗 N、P 含量的影响

Fig.2 Effect of AMF on total N and total P content of maize seedlings under different treatments

表 4 干旱、高钙及 AM 真菌对玉米幼苗的作用效应及交互作用效应分析

Table 4 Result of univariate analysis for the effect of drought, calcium, and AM on maize seedlings

指标 Indexes	菌根 AM	钙 Ca	干旱 Drought	菌根 * 钙浓度 AM * Ca	菌根 * 干旱 AM * D	钙 * 干旱 Ca * D	菌根 * 钙 * 干旱 AM * Ca * D
净光合速率 Net photosynthetic rate	0.00 **	0.00 **	0.00 **	0.65	0.02 *	0.00 **	0.00 **
蒸腾速率 Transpiration rate	0.00 **	0.00 **	0.87	0.66	0.24	0.38	0.00 **
植株 N 吸收量 Total N	0.29	0.00 **	0.17	0.00 **	0.86	0.39	0.25
植株 P 吸收量 Total P	0.00 **	0.00 **	0.22	0.00 **	0.07	0.26	0.29
叶绿素 aChla	0.00 **	0.00 **	0.00 **	0.00 **	0.13	0.00 **	0.07
叶绿素 bChlb	0.00 **	0.00 **	0.18	0.89	0.69	0.45	0.02 *
叶绿素总量 Chl(a+b)	0.00 **	0.00 **	0.00 **	0.01 *	0.30	0.01 *	0.01 *

* $P<0.05$ 差异显著; ** $P<0.01$ 差异极显著

3 讨论

生长抑制是旱盐胁迫最普遍、最显著的效应,生物量是植物对胁迫反应的综合体现。本研究中干旱、高钙及其双重胁迫均导致植株生物量下降,多因素交互效应分析表明干旱、高钙及其双重胁迫均对植株净光合速率产生显著抑制作用,而光合作用能力降低是抑制植物生长的重要原因之一^[15]。

干旱及双重胁迫下,菌根玉米幼苗生物量、净光合速率较未接种植株均呈上升趋势;高钙胁迫下,菌根玉米幼苗的生物量、净光合速率较未接种植株未体现出菌根促进效应。交互作用分析显示菌根与干旱及菌根与双重胁迫的交互作用显著增加了植株净光合速率,菌根与高钙的交互作用对植株净光合速率无显著效应。

Yang^[16]曾报道,盐胁迫会降低小麦叶片的气孔导度,导致叶片胞间 CO_2 浓度升高。气孔导度是指植物气孔传导 CO_2 和水汽的能力^[17],气孔导度影响着植物叶片的气体交换和蒸腾作用。植物通过改变气孔的开度等方式来控制与外界 CO_2 和水汽的交换,从而调节光合速率和蒸腾速率,以适应不同的环境条件^[18]。盛敏等^[19]在盐胁迫下发现 AM 真菌提高了玉米生物量、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)及净光合速率(P_n),降低了胞间二氧化碳浓度。本研究中 AM 真菌在干旱及双重胁迫下的作用效应与此现象一致,在高钙胁迫下 AM 真菌对植物植株生物量、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)及净光合速率(P_n)均无显著影响,降低了胞间 CO_2 浓度(C_i)。AM 真菌可通过增大植株气孔导度、蒸腾速率,加快植株胞间 CO_2 同化速率,从而提高植株净光合速率促进生长。高钙胁迫下,AM 真菌未能显著增大植株气孔导度,是影响菌根效应的重要原因之一。

叶绿素荧光是利用叶绿素 a 作为天然探针,研究植物光合生理状况对环境因子响应的新型活体测定诊断技术,被称为探测植物光合生理与逆境胁迫关系的理想技术^[20],初始荧光(F_o)是光系统 II (PS II) 反应中心全部开放时的荧光水平,PS II 反应中心的破坏或可逆失活则引起 F_o 的增加,因此可根据 F_o 的变化推测反应中心的状况和可能的光保护机制^[21]。最大荧光(F_m)是 PS II 反应中心处于完全关闭时的荧光产量,可反映通过 PS II 的电子传递情况^[22], F_m 降低是光抑制的一个特征。PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)的大小反映了 PS II 反应中心内原初光能的转换效率的高低^[23]。研究中,较对照而言,高钙及双重胁迫条件下玉米幼苗初始荧光(F_o)显著增大,最大荧光,最大光化学效率均降低,表明胁迫使光系统 II (PS II) 受到不同程度的破坏^[24],光反应中心活性降低。AM 真菌均能使 F_v/F_m 增大,因此,AM 真菌在胁迫条件下能提高植株光反应中心活性,增强植株光合作用能力。

叶绿素是植物进行光合作用的主要色素,是绿色叶片进行光合作用时捕获光能的重要物质,其含量的高低一定程度上反映了植物光合能力的大小^[25]。本研究中,AM 真菌在干旱、高钙及其双重胁迫下均提高了叶绿素 a、叶绿素 b 及叶绿素总量,菌根植株中高的叶绿素浓度与高的光合速率相联系^[26],同时叶绿素荧光以叶绿素 a 为基础,叶绿素 a 含量的增加有助于光反应中心活性增大,促使植株光合作用能力增强。据此,干旱、高钙及其双重胁迫下接种 AM 真菌的玉米幼苗较未接种植株光化学反应速率性均增大,与叶绿素含量的增加应该有密切关系。

P 作为底物或调节物直接参与光合作用的各个环节,包括光能吸收、同化力的形成、卡尔文循环、同化产物的运输等,N 也通常被认为是对光合作用的影响最大的营养元素^[24]。Harler 等^[27]认为,菌根植物的生长是取决于真菌对宿主植物所提供营养物质的增加和真菌本身对碳水化合物的消耗之间的平衡,许多试验中都发现接种 AM 真菌可显著促进植物对土壤磷的吸收^[28]。有研究认为^[29]菌根真菌菌丝体的直接吸收作用和改变土壤理化性质的间接作用,影响了根系本身对土壤养分的摄取能力,菌根真菌的侵染,使宿主植物根际土壤磷酸酶活性增加^[30,31],对植株 P 的获取有重要作用。本研究中,AM 真菌在对照、干旱胁迫下促进了植株对 N、P 的吸收;在双重胁迫下 AM 真菌对植株 N、P 的吸收影响不显著,但使植株对 P 的吸收呈上升趋势;在高钙胁迫下使植株 N、P 吸收均呈下降趋势,交互效应分析表明菌根与钙显著抑制了植株 N、P 的吸收。AM 真菌能够促进磷的吸收,有利于光合效率的提高,最终促进植株生长^[32],AM 真菌对 N 的吸收与植株的生长未表现出一致性,因此,正常、干旱及双重胁迫下,AM 真菌促进了玉米幼苗对 P 的吸收,从而提高植株光合作用能力;高钙胁迫下,菌根植株的生长受到抑制,植株 P 吸收量下降是重要原因。

综上所述,AM 真菌在干旱、高钙及其双重胁迫下均能加快胞间 CO_2 同化速率,增加叶片叶绿素含量,增大光化学反应速率。AM 真菌在干旱及双重胁迫能促进植物光合生长的重要原因在于,AM 真菌能增大气孔导度促进 P 的吸收,而高钙胁迫下菌根植株的气孔导度受到抑制,植株 P 吸收量降低。研究表明:较岩溶土壤干旱而言,岩溶高钙的土壤环境是限制玉米生长与分布的关键因素,植株 P 吸收量降低是影响菌根促进效应的重要原因。AM 真菌可作为岩溶环境中的一项重要生物技术,但不同立地条件,需因地制宜,合理利用菌根资源。

参考文献 (References):

- [1] 袁道先. 我国西南岩溶石山的环境地质问题. 世界科技研究与发展, 1997, 19(5): 41-43.
- [2] 谢丽萍, 王世杰, 肖德安. 喀斯特小流域植被-土壤系统钙的协变关系研究. 地球与环境, 2007, 35(1): 26-32.
- [3] 杨振寅, 廖声熙. 丛枝菌根对植物抗性的影响研究进展. 世界林业研究, 2005, 18(2): 26-29.
- [4] 王发园, 林先贵. 丛枝菌根在植物修复重金属污染土壤中的作用. 生态学报, 2007, 27(2): 793-801.
- [5] 魏源, 王世杰, 刘秀明, 黄天志. 丛枝菌根真菌及在石漠化治理中的应用探讨. 地球与环境, 2012, 40(1): 84-92.
- [6] 王如岩, 于水强, 张金池, 王圳, 王荣娟. 菌根真菌在退化喀斯特地区植被恢复中的应用. 林业科技开发, 2010, 24(5): 4-7.
- [7] 何跃军, 钟章成, 刘济明, 刘锦春, 宋会兴, 金静. 构树幼苗对接丛枝菌根真菌的生长响应. 应用生态学报, 2007, 18(10): 2209-2213.
- [8] 宋会兴, 彭远英, 钟章成. 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. 生态学报, 2008, 28(8): 3744-3751.
- [9] 刘方, 王世杰, 罗海波, 刘元生, 刘鸿雁. 喀斯特森林生态系统的小生境及其土壤异质性. 土壤学报, 2008, 45(6): 1055-1062.
- [10] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 163-167.
- [11] 吴耿. 西南岩溶地区典型植物适应岩溶高钙环境的机制 [D]. 武汉: 华中科技大学, 2011.
- [12] Hsiao T C. Plant response to water stress. Annual Review of Plant Physiology, 1973, 24: 519-570.
- [13] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Transactions of the British Mycological Society, 1970, 55(1): 158-161.
- [14] 李建武. 生物化学原理和方法. 北京: 北京大学出版社, 1994.
- [15] 石德成, 李玉明, 杨国会, 李毅丹, 赵可夫. 盐碱混合生态条件的人工模拟及其对羊草胁迫作用因素分析. 生态学报, 2002, 22(8): 1323-1332.
- [16] Yang C W, Wang P, Li C Y, Shi D C, Wang D L. Comparison of effects of salt and alkali stresses on the growth and photosynthesis of wheat. Photosynthetica, 2008, 46(1): 107-114.
- [17] Coombs J. Techniques for Measuring Photo Productivity and Photothesis Rate. Qiu G W, translated. Beijing Science Press, 1986: 63-69.
- [18] 阎秀峰, 孙国荣, 李敬兰, 李景信. 羊草和星星草光合蒸腾日变化的比较研究. 植物研究, 1994, 14(3): 287-291.
- [19] 盛敏. VA 菌根真菌提高玉米耐盐性机制与农田土壤微生物多样性研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- [20] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. Photosynthesis Research, 1984, 5(2): 139-157.
- [21] Krause G H. Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. Physiologia Plantarum, 1988, 74(3): 566-574.
- [22] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.
- [23] 许大全, 张玉忠, 张荣铨. 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.
- [24] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. Oecologia, 1989, 78(1): 9-19.
- [25] 张国民, 王连敏, 王立志, 宋立泉, 张玉华, 徐丽梅. 苗期低温对玉米叶绿素含量及生长发育的影响. 黑龙江农业科学, 2000, (1): 10-12.
- [26] Davies F T Jr, Potter J R, Linuerman R G. Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P concentration-response in gas exchange and water relations. Physiologia Plantarum, 1993, 87(1): 45-53.
- [27] Harler J L, Smith S E. Mycorrhizal Aymbiosis. New York: Academic Press, 1983.
- [28] Kothari S K, Marschner H, Römheld V. Direct and indirect effects of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on acquisition of mineral nutrients by maize (*Zea mays* L.) in a calcareous soil. New Phytologist, 1990, 116(4): 637-645.
- [29] Graham J H, Linderman R G, Menge J A. Development of external hyphae by different isolates of mycorrhizal *Glomus* spp. in relation to root colonization and growth of Troyer citrange. New Phytologist, 1982, 91(2): 183-189.
- [30] 王元贞, 张木清, 柯玉琴, 潘廷国, 郑伸伸. 菌根菌接种对甘蔗根系发育的影响. 福建农业大学学报, 1995, 24(3): 318-322.
- [31] 宋福强, 杨国亭, 孟繁荣, 田兴军, 董爱荣. 丛枝菌根化大青杨苗木根际微域环境的研究. 生态环境, 2004, 13(2): 211-216.
- [32] Li X L, Yao Q. A study on VA-mycorrhizal fungi and mineral nutrition of plant. Advance in Natural Science, 2000, 10(6): 525-531.