

DOI: 10.5846/stxb201506291320

张亚敏, 马克明, 李芳兰, 曲来叶. 干旱胁迫条件下 AMF 促进小马拉羊蹄甲幼苗生长的机理研究. 生态学报, 2016, 36(11): - .

Zhang Y M, Ma K M, Li F L, Qu L Y. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) promotes *Bauhinia faberi* var. *microphylla* seedling growth under drought stress conditions. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(11): - .

干旱胁迫条件下 AMF 促进小马拉羊蹄甲幼苗生长的机理研究

张亚敏^{1,2}, 马克明¹, 李芳兰³, 曲来叶^{1,*}

1 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

摘要: 采用温室水分控制试验, 在干旱胁迫条件下, 量化研究优势丛枝菌根真菌 (AMF) 影响优势乡土植物小马拉羊蹄甲 (*Bauhinia faberi* var. *microphylla*) 幼苗生长的机理, 主要通过研究干旱胁迫条件下摩西球囊霉菌 (*Funneliformis mosseae*) 与小马拉羊蹄甲的共生关系, 阐明 AMF 在植物生长初期的作用。结果表明, 干旱胁迫条件下, 摩西球囊霉菌能够很好地侵染幼苗, 侵染率高达 89%—97%, 并且不受水分条件影响。接种的幼苗最大光合速率、水分利用效率随着干旱胁迫程度从重度到轻度 (水分从低到高) 逐渐增大, 相反地, 叶片脯氨酸含量逐渐减小。接种显著地促进幼苗株高、叶片数、叶面积、根长、根面积等生长指标, 提高幼苗各部分生物量、地上地下磷 (P) 含量。当含水量为 60% 田间持水量时, AMF 促进小马拉羊蹄甲幼苗吸收 P 的效果最好。接种还显著影响幼苗的生物量分配, 在重度干旱胁迫时影响 P 分配, 水分条件也显著影响幼苗的生物量分配。此外, 接种和水分的交互作用对叶生物量、总生物量、生长指标以及地上部氮 (N) 总量影响显著。结果表明干旱胁迫条件下菌根效应显著, 并在干旱条件下显著促进了小马拉羊蹄甲幼苗的生长, 这为进一步干旱河谷植被恢复提供了理论依据。

关键词: 干旱胁迫; 丛枝菌根真菌; 养分吸收; 植被恢复

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) promotes *Bauhinia faberi* var. *microphylla* seedling growth under drought stress conditions

ZHANG Yamin^{1, 2}, MA Keming¹, LI Fanglan³, QU Laiye^{1 *}

1 Research center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Chengdu institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) is an important and common type of mycorrhizal fungi, which is widely distributed in soils worldwide. AMF can develop a symbiotic relationship with the roots of most terrestrial plants and can improve the resistance of host plants to drought when under drought stress conditions. Based on our previous studies, we found that AMF had positive roles on the vegetation restoration of native plants in the arid valley of Minjiang River, and its role was even more significant in the driest core area of the dry valley. However, the underlying mechanisms of how AMF affects the growth of its native host plant under drought stress conditions remains unclear. To investigate the effects of AMF on its native plant, we designed a full factorial and completely random pot experiment in a greenhouse. We attempted to quantitatively clarify the roles of AMF in the seedlings by testing the symbiotic relationship between *Bauhinia faberi* var.

基金项目: 国家自然科学基金 (31170581, 31470478)

收稿日期: 2015-06-29; 修订日期: 2015-11-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lyqu@rcees.ac.cn

microphylla seedlings (*B. faberi*) and one dominant arbuscular mycorrhizal fungi (*Funneliformis mosseae*, FM) under three drought stress conditions. Continuous drought was induced by watering seedlings at one-day intervals with distilled water over four months with three water content levels. These were low, middle, and high, represented, respectively, by 40%, 60%, and 80% of the field capacity. At the end of the experiment, we measured the maximum photosynthetic rate, proline content, biomass production and carbon partitioning, nutrient content, inoculation rate, and mycorrhizal growth response (MGR) before the seedlings were harvested. One- and two-way ANOVA were used for statistical analysis. The results showed that FM could colonize the roots of *B. faberi* seedlings well, with the average proportion of mycorrhizal colonization being as high as 89—97% under drought stress conditions. The maximum photosynthetic rate and water use efficiency of the inoculated seedlings were enhanced as the soil water content increased from low to medium and high levels. However, the proline content in leaves decreased. Inoculation of FM can significantly promote an increase in the height, leaf number, leaf area, root length, root area, and biomass of seedlings, and P concentration both in shoots and in roots, which indicated that FM could benefit the growth of its host plant. Specifically, *B. faberi* seedlings had the highest P concentration under the medium water treatment (60% field capacity) compared to the other treatments. Moreover, inoculation significantly affected the biomass allocation of seedlings to the shoot and root and affected P allocation of seedlings when under the most severe drought stress. R/S of mycorrhizal seedlings was significantly higher than that of non-mycorrhizal seedlings under the same water stress conditions. R/S of mycorrhizal seedlings was significantly higher under the low water treatment, which means that seedlings allocated more carbohydrates to the root than to the shoot. Moreover, the interaction between AMF and soil water condition significantly affected leaf biomass, total biomass, and shoot-N content. We found that the mycorrhizal growth response of FM was remarkable and that FM significantly promoted the growth of *B. faberi* seedlings under drought stress conditions, which provides a theoretical basis for arid valley vegetation restoration practice.

Key Words: drought stress; arbuscular mycorrhizal fungi; nutrient uptake; vegetation restoration

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是菌根真菌中重要的一种类型,广泛分布于自然界的土壤中,能够与陆地上大约 80%的植物根系形成共生关系^[1]。这种互利共生关系一方面表现为 AMF 能够促进植物对 P 和 N 元素的吸收^[2-6],另一方面植物提供碳水化合物(主要是六碳糖)给 AMF 供其生长和代谢^[7-8]。而研究表明,AMF 与寄主植物形成的共生关系在环境胁迫的条件下表现的更为紧密^[9]。在我国西南部的干热河谷,甚至有高达 95%的植物物种与 AMF 形成共生关系^[10]。

AMF 与植物水分代谢关系也有大量研究^[11-13]。一些研究表明菌根植物比非菌根植物更加耐旱^[7-8,14-15],减少了干旱胁迫对植物造成的生理生态等方面的影响。比如提高植物光合能力^[2,15-17],提高植物水分利用效率^[2,15,17-19],提高叶片脯氨酸含量等^[8,20-21]。但是,也有研究发现 AMF 与植物的相互关系非常复杂,可以表现为正向、负向或者没有影响等多种关系^[5],这说明不同 AMF 种类与不同植物之间的种间差异较大,同时它们的共生关系也受到环境条件的影响和调控^[22]。

最近,一些研究发现 AMF 在岷江干旱河谷植被恢复过程中具有重要的作用。张英等人在对我国四川都江堰地区 AMF 的调查研究中发现,优势及常见植物种的 AMF 侵染率为 91.8%,其中球囊霉属是优势种^[23]。沿干旱河谷野外调查研究发现,AMF 在灌丛植被下显著富集,显著影响土壤养分含量、土壤团聚体稳定性、以及土壤酶活性^[24-25],并且在最干旱的河谷核心区,AMF 的作用更加显著^[26]。小马鞍羊蹄甲作为干旱河谷区优势乡土物种,是阴坡抗旱性最好的灌木^[27]。陈云等发现小马鞍羊蹄甲根际的 AMF 群落中的优势菌种是球囊霉属,占到 50%以上。宋成军等发现接种两种 AMF 真菌(*Funneliformis mosseae* 和 *Glomus coronatum*)均能促进小马鞍羊蹄甲的生长,缓解土壤 P 养分缺乏的限制^[28]。

虽然这些研究揭示了 AMF 对于干旱河谷乡土物种生长的重要性,但是,目前还缺乏对于水分胁迫条件下优势 AMF 影响优势乡土植物小马鞍羊蹄甲生长机理的研究。因此,我们设计了温室水分控制试验,通过接种摩

西球囊霉菌到小马鞍羊蹄甲的幼苗上,研究不同水分胁迫(轻度、中度、重度)条件下摩西球囊霉菌如何影响植物光合作用、养分吸收、以及生物量分配等生理机制。通过研究干旱胁迫条件下摩西球囊霉菌与小马鞍羊蹄甲的共生关系,阐明内生菌根真菌在植物生长初期的作用,为进一步干旱河谷植被恢复提供理论依据。

1 试验地点

温室水分控制试验在中国科学院茂县山地生态系统定位研究站(Maoxian Mountain Ecosystem Research Station, CAS)进行,从2014年5月至9月历时4个月。茂县生态站位于四川省阿坝州茂县凤仪镇(103°54'E, 31°42'N, 海拔1826 m),地处青藏高原东缘、横断山系北段高山峡谷地带的岷江上游地区,年日照时数1373.8 h左右,年均温9.3℃左右,年降雨量825.2 mm左右,年蒸发量968.7 mm左右,气候十分干燥。

2 材料方法

2.1 试验材料

供试植物:小马鞍羊蹄甲(*Bauhinia faberi* var. *microphylla*)属于豆科灌木,是岷江干旱河谷乡土优势灌木种。

供试菌种:摩西球囊霉菌(*Funneliformis mosseae*)。菌种购买于北京市农林科学院植物营养与资源研究所微生物室,为高粱繁殖的土沙混合物,内含供试菌种孢子、侵染根段和菌丝片段。*Funneliformis mosseae*从新疆昭苏新疆韭(*Allium coeruleum*)根围分离,为2857个孢子/20 mL菌剂。保存于4℃冰箱。

供试基质:灭菌土。2014年5月取自岷江干旱河谷核心区渭门(四川省茂县)的贫瘠土壤,过2 mm筛充分混匀,进行高压蒸汽灭菌处理(121℃, 30min, 2次),备用。基质的含水率为4.38%,容重为1.47 g/cm³,全碳含量为10.98 g/kg,全氮含量为0.60 g/kg。

2.2 试验设计

2013年在岷江干旱河谷核心区采集小马鞍羊蹄甲的种子,选择形态大小基本一致,表皮光滑,健康无虫害的种子晒干备用。2014年5月12日播种,提前一天挑选饱满种子,用20%浓硫酸浸泡4 h,蒸馏水冲洗干净并浸泡24 h,然后把种子均匀的播撒在灭菌土为基质的育苗盘内,喷洒足够的蒸馏水,置于温室大棚中萌发。大棚顶部为塑料膜,防止雨水淋灌,四周为遮阴网,保证通风,棚内条件与当地气象条件一致。试验中每个花盆套两层塑料薄膜,装入灭菌土4 kg,2014年5月24日移苗,每盆移植两株长势基本一致的幼苗,并在表层覆盖0.1 kg蛭石,防止水分蒸发。试验用水均为蒸馏水。

根据以往野外调查结果^[29],本试验设置三个水分梯度,重度胁迫(LW)、中度胁迫(MW)、轻度胁迫(HW),控制含水量分别为40%、60%、80%田间持水量。微生物处理为接种摩西球囊霉菌(FM)和未接种(NM)。移植幼苗时,在每个盆的中央挖一个洞(距土壤表面5 cm),将10 g菌种放置其中,然后将幼苗转移至洞里,使植物根系与菌种充分接触,培土。采用析因设计,共6个处理,每个处理10个重复。移植前期保证充足的水分供应,待幼苗定植长势良好,2014年6月11日开始采用隔天称重法控制水分,2014年6月29日每盆拔除一株幼苗保留一株,以便后期指标测定。控水持续至2014年9月21日,收割。

2.3 样品分析

2014年9月19日20日,在晴朗的上午,用Li-6400便携式光合仪,在接种摩西球囊霉菌处理的每10个重复中随机选5个测定叶片最大光合速率;9月20日,用卷尺测定株高,数分枝数、叶片数等生长指标;9月21日收割,每一株幼苗按照根、茎、叶分别收获,用蒸馏水清洗根系,取少量根系保存于液氮中进行其他测定,同时取部分土样。收割后,用扫描仪扫描叶面积,然后所有样品保存于冰盒带回实验室。取0.4 g新鲜叶片用于叶片脯氨酸含量测定,根长、根面积用根系扫描仪(EPSON 11000XL)测定。植物样品在68℃烘箱中烘干至恒重,在万分之一分析天平(Mettler-Toledo AL204)上称量,即得根、茎、叶各部分生物量。由于样品量小,按地上部分地下部分用球磨仪分别磨碎后全部用于元素分析,经元素分析仪测得C、N含量,经ICP-OES测得P、K

含量。根据 Trouvelot 等 (1986) 的染色镜检法,按照菌根侵染和丛枝丰度分级的标准,输入等级参数,用“mycoCalc”软件,可计算出侵染率和丛枝丰度。侵染率(infection rate, IR)采用侵染频度(infection frequency, IF%)表示,计算公式为: $IF\% = (\text{侵染根段数} / \text{全部根段数}) \times 100$ 。

2.4 数据处理

分析统计均在 SPSS17.0 软件上完成。采用方差分析和 Duncan 多重比较来分析和评价 AMF 和不同水分胁迫对幼苗光合作用、养分吸收、生物量、菌根效应等方面的影响,显著水平设置为 $\alpha=0.05$ 。方差分析前,所有实测数据进行正态检验,以保证数据服从正态分布和方差齐性。相关图表制作在 excel 中完成。

3 结果与分析

3.1 光合作用

接种摩西球囊霉菌的小马鞍羊蹄甲,最大光合速率、水分利用效率随着干旱胁迫程度从重度到轻度(水分从低到高)逐渐增大,并且中度干旱胁迫、轻度干旱胁迫下的最大光合速率显著高于重度胁迫,轻度干旱胁迫下的水分利用效率显著高于重度干旱胁迫。相反地,叶片脯氨酸含量随着干旱胁迫程度从重度到轻度(水分从低到高)逐渐减小,重度干旱胁迫及中度干旱胁迫下显著高于轻度胁迫。

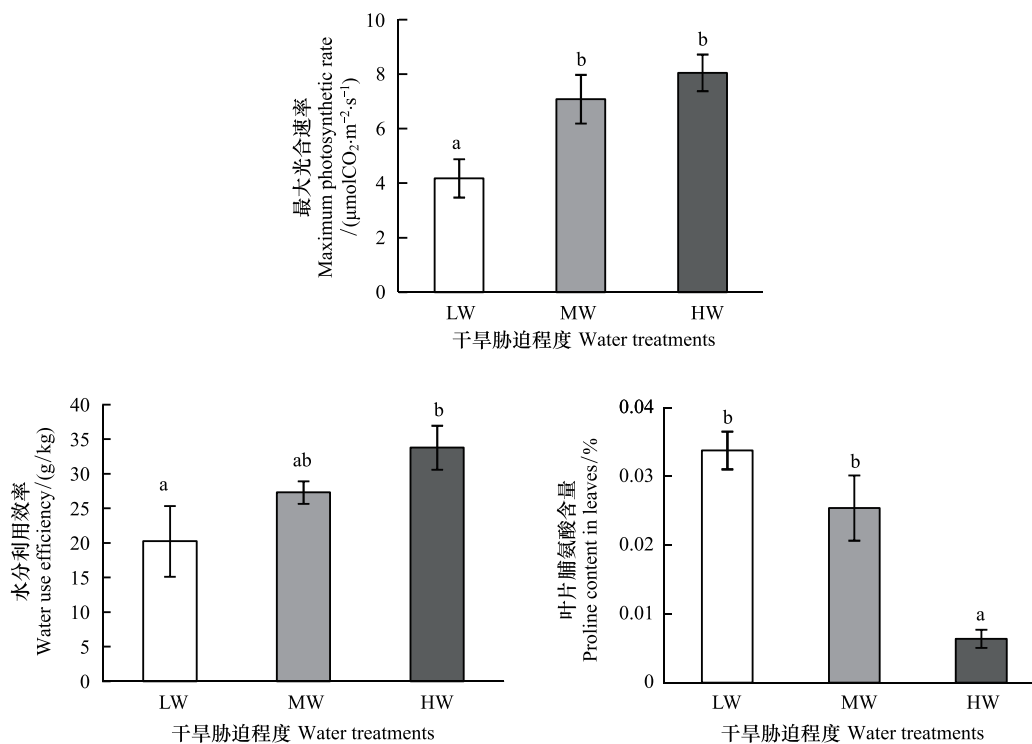


图1 不同干旱胁迫程度对接种 FM 的小马鞍羊蹄甲幼苗最大光合速率、水分利用效率以及叶片脯氨酸含量的影响

Fig.1 The impact of drought stress conditions on maximum photosynthetic rate, water use efficiency and proline content in the leaves of *B. faberi* seedlings colonized by FM

LW:轻度胁迫 low water, MW:中度胁迫 middle water, HW:重度胁迫 high water

3.2 养分吸收

接种处理和水分条件均显著影响小马鞍羊蹄甲幼苗的 P 吸收。接种摩西球囊霉菌能够显著提高幼苗的 P 含量,在 3 种干旱胁迫条件下,幼苗地上部分和地下部分的 P 含量均表现为接种的显著高于未接种的。并且随着干旱胁迫从重度到轻度(水分从低到高),幼苗的 P 含量先增加后减少。其中,中度胁迫下,接种摩西球囊霉菌的幼苗 P 含量最高,特别是地上部分的 P 含量显著高于其它所有处理。接种处理和水分胁迫的交互作用对幼苗的 P 含量没有显著影响。

接种处理也显著影响小马鞍羊蹄甲幼苗的 N 吸收,而水分条件只显著影响幼苗根系的 N 含量。但是,接种并没有提高小马鞍羊蹄甲幼苗的 N 含量,在 3 种干旱胁迫条件下,幼苗地上部分和地下部分的 N 含量均表现为未接种的高于接种的。其中,重度胁迫、轻度胁迫时,未接种的地上部分 N 含量显著高于接种的;而中度胁迫时,未接种的地下部分 N 含量显著高于接种的。接种处理和水分胁迫的交互作用对幼苗的 N 含量没有显著影响。

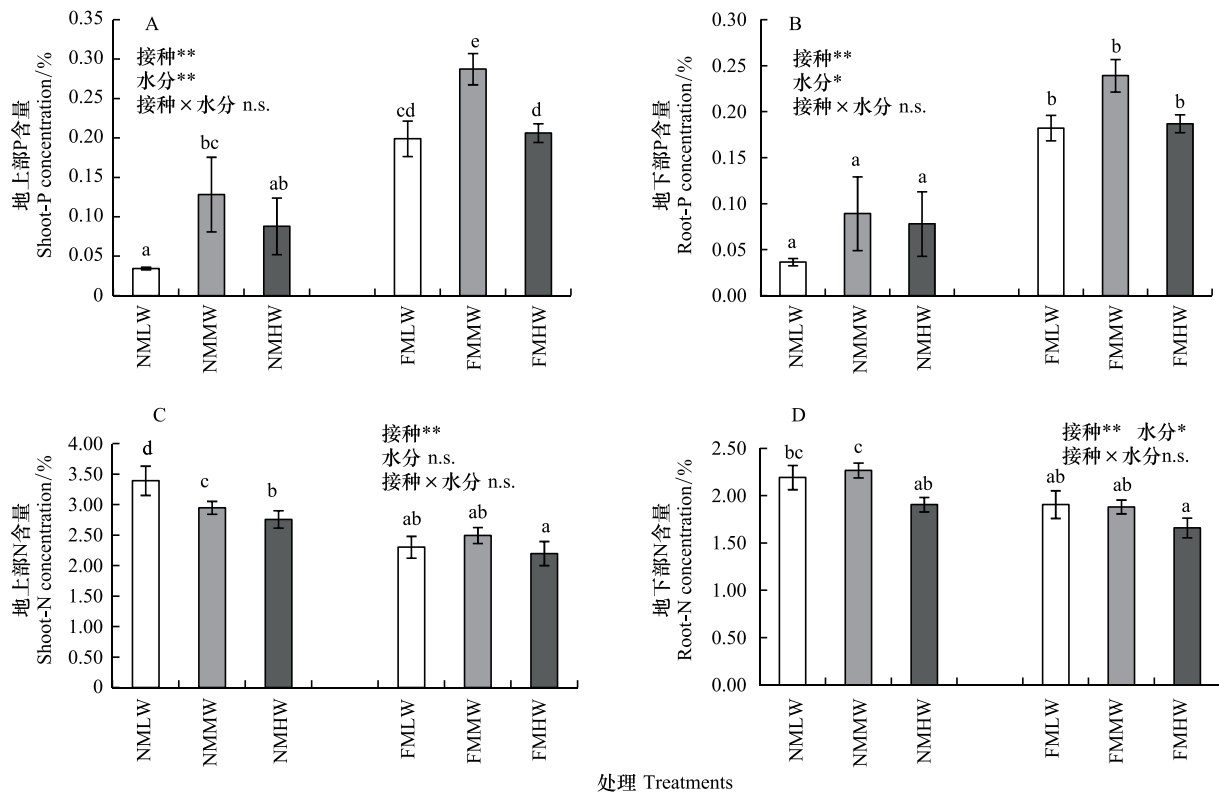


图 2 不同处理的小马鞍羊蹄甲幼苗的地上部 P 含量(A)、地下部 P 含量(B)、地上部 N 含量(C)以及地下部 N 含量(D)

Fig.2 Shoot-P concentration (A), root-P concentration (B), shoot-N concentration (C) and root-N concentration (D) of *B. faberi* seedlings under different treatments

NMLW: 未接种+重度胁迫 no microorganism+ low water, NMMW: 未接种+中度胁迫 no microorganism+ middle water, NMHW: 未接种+轻度胁迫 no microorganism+ high water, FMLW: 接种+重度胁迫 *Funneliformis mosseae* + low water, FMMW: 接种+中度胁迫 *Funneliformis mosseae* + middle water, FMHW: 接种+轻度胁迫 *Funneliformis mosseae* + high water. **表示极显著, *表示显著, n.s.表示不显著

3.3 生物量

接种处理显著影响小马鞍羊蹄甲幼苗的生物量累积。接种摩西球囊霉菌提高了幼苗的叶生物量、根生物量和总生物量(图 3),在重度胁迫、中度胁迫、轻度胁迫条件下接种的总生物量分别是未接种的 3.0、3.6、6.5 倍。中度胁迫和轻度胁迫时,接种的叶生物量和总生物量均显著高于未接种;重度胁迫时,接种的叶生物量和总生物量也高于未接种,但不显著。虽然随着干旱胁迫从重度到轻度(水分从低到高),未接种和接种的各部分生物量都逐渐增加,尤其是接种+轻度胁迫处理的叶生物量、根生物量和总生物量相对最高,并显著高于其他处理,但是,不同干旱胁迫条件下对幼苗的根生物量影响没有达到显著水平(图 3)。接种和水分的交互作用显著影响小马鞍羊蹄甲幼苗的叶生物量和总生物量,但对幼苗根生物量影响不显著。

干旱胁迫条件下接种摩西球囊霉菌不仅显著影响幼苗生物量累积,也显著影响幼苗生物量在地上和地下的分配(图 3)。同一水平的干旱胁迫程度下,未接种幼苗的根冠比显著大于接种幼苗;同样的接种处理下,随着干旱胁迫程度加重幼苗根冠比增大,表明植物分配更多的生物量到地下部分, NMLW 和 NMMW 的根冠比显著大于 NMHW, FMLW 的根冠比显著大于 FMMW 和 FMHW。但接种和水分的交互作用对幼苗的根冠比没

有显著影响。

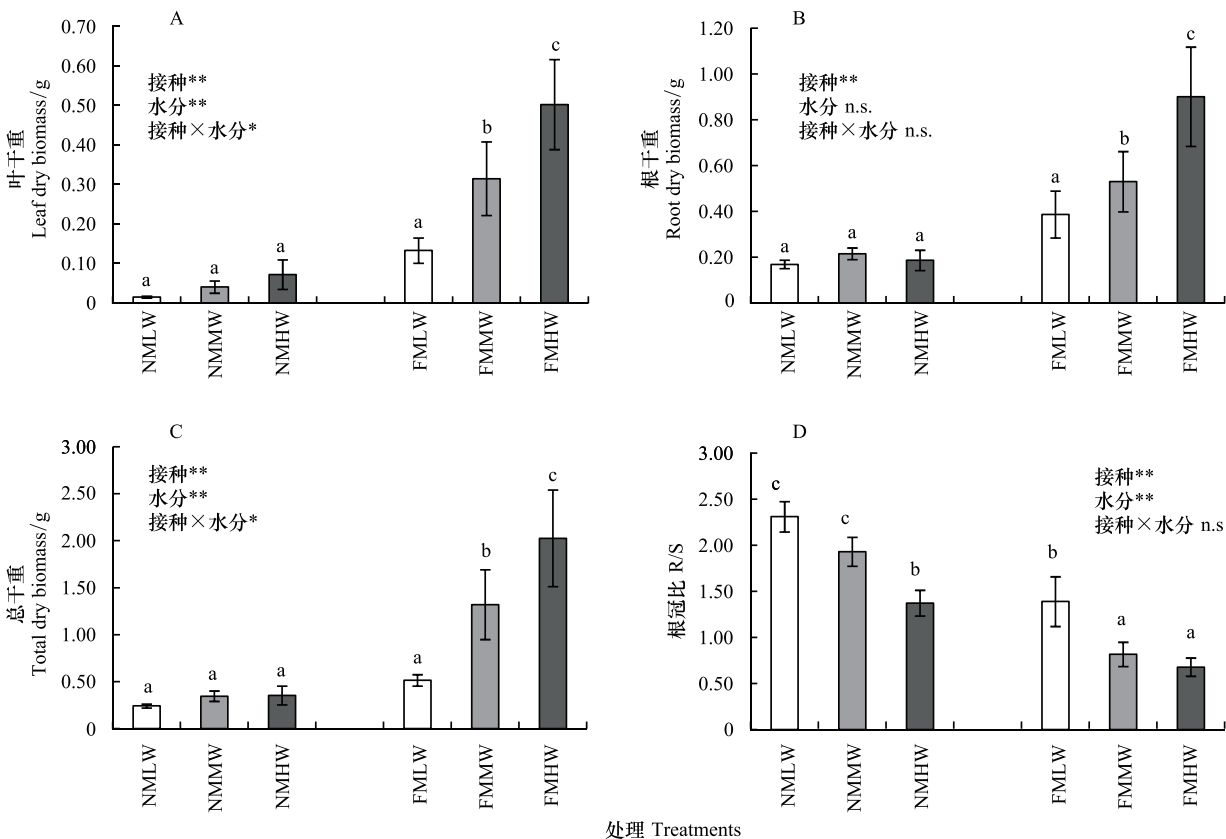


图3 不同处理的小马鞍羊蹄甲幼苗的叶生物量(A)、根生物量(B)、总生物量(C)以及根冠比(D)

Fig.3 Leaf dry biomass (A), root dry biomass (B), total dry biomass (C) and root dry biomass/shoot dry biomass (D) of *B. faberi* seedlings under different treatments

NMLW:未接种+重度胁迫 no microorganism+ low water, NMMW:未接种+中度胁迫 no microorganism+ middle water, NMHW:未接种+轻度胁迫 no microorganism+ high water, FMLW:接种+重度胁迫 *Funneliformis mosseae* + low water, FMMW:接种+中度胁迫 *Funneliformis mosseae* + middle water, FMHW:接种+轻度胁迫 *Funneliformis mosseae* + high water; *表示极显著, *表示显著, n.s.表示不显著

3.4 菌根效应

摩西球囊霉菌能够很好地侵染小马鞍羊蹄甲幼苗根系,随着干旱胁迫从重度到轻度(水分从低到高),菌根侵染率为89%—97%,丛枝丰度为18%—27%,但经单因素方差分析,菌根侵染率、丛枝丰度及菌根效应不存在显著差异。其中接种+轻度胁迫处理的菌根侵染率高达97.335%。接种摩西球囊霉菌的幼苗菌根效应,随着干旱胁迫从重度到轻度(水分从低到高)逐渐增大,轻度干旱胁迫条件下的菌根效应高于重度胁迫。水分条件对幼苗的菌根侵染率、丛枝丰度以及菌根效应影响都不显著。

表1 不同处理的小马鞍羊蹄甲幼苗的菌根侵染结果

Table 1 The results of mycorrhizal colonization of <i>B. faberi</i> seedlings by <i>Glomus mosseae</i> under different treatments			
处理 Treatments	菌根侵染率/% Mycorrhizal colonization	丛枝丰度/% Arbuscular abundance	菌根效应/% Mycorrhizal growth response
FMLW	95.989±1.707a	18.948±5.343a	58.703±7.255a
FMMW	88.989±3.332a	17.597±4.330a	66.964±6.190a
FMHW	97.335±0.969a	26.512±2.195a	70.245±10.971a
P _{水分}	0.673	0.164	0.124

FMLW:接种+重度胁迫 *Funneliformis mosseae* + low water, FMMW:接种+中度胁迫 *Funneliformis mosseae* + middle water, FMHW:接种+轻度胁迫 *Funneliformis mosseae* + high water;表中数据表示均为 AVE±1SE;菌根效应(mycorrhizal growth response, MGR) = (菌根植物干重-对照植物干重) / 菌根植物干重×100%; P<0.05, 表示差异显著; P<0.01, 表示差异极显著

4 讨论

水分是干旱河谷生态系统植被恢复最主要的限制因素之一^[30-32]。但接种 AMF 能够显著促进幼苗生长,没有受到 AMF 侵染的植株矮小,叶片极少,根系相对较小,而有菌根共生的幼苗长势显著好于对照幼苗(图 2),表现在显著提高光合速率(图 1)、提高水分利用效率(图 1),增加叶片数量和叶面积(表 2),以及根长和根面积(表 2)。并且,随着干旱胁迫程度的减轻,生理胁迫越轻,例如叶片脯氨酸含量降低(图 1)。这些结果表明即使在干旱胁迫的条件下,AMF 能够有效促进小马鞍羊蹄甲幼苗的生长。

表 2 不同处理的小马鞍羊蹄甲幼苗的生长指标

Table 2 Growth parameters of *B. faberi* seedlings under different treatments

处理 Treatments	株高/cm Height	叶片数 Leaf number	叶面积/cm ² Leaf area	根长/cm Root length	根面积/cm ² Root area
NMLW	8.830±0.353a	4.200±0.442a	391.752±60.472a	234.888±22.750a	37.561±3.817a
NMMW	10.460±1.374a	6.600±1.727ab	918.893±310.054a	286.966±47.879abc	48.136±7.905ab
NMHW	10.720±1.806a	9.200±3.955ab	1192.333±760.734a	264.201±75.563ab	45.465±13.733ab
FMLW	16.230±1.603ab	23.100±6.260b	3695.507±1179.407ab	570.467±132.911cde	92.546±19.689bc
FMMW	23.370±3.982b	42.70±8.984c	6858.910±1494.876b	635.973±89.706de	115.556±18.286d
FMHW	34.340±4.875c	75.100±9.271d	12972.802±2007.844c	1047.270±134.675f	191.551±26.917e
P _{接种}	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
P _{水分}	0.003	0.000	0.000	0.024	0.008
P _{接种×水分}	0.019	0.001	0.002	0.031	0.019

NMLW:未接种+重度胁迫 no microorganism+ low water, NMMW:未接种+中度胁迫 no microorganism+ middle water, NMHW:未接种+轻度胁迫 no microorganism+ high water, FMLW:接种+重度胁迫 *Funneliformis mosseae* + low water, FMMW:接种+中度胁迫 *Funneliformis mosseae* + middle water, FMHW:接种+轻度胁迫 *Funneliformis mosseae* + high water. $P<0.05$, 表示差异显著; $P<0.01$, 表示差异极显著

养分也是干旱河谷生态系统植被恢复的限制因素之一。干旱河谷土壤贫瘠,表现为 P 限制和 N 缺乏^[32-34]。在 AMF 和寄主植物的共生体系中,延伸的根外菌丝不仅扩大了寄主植物根系的吸收面积,还能够通过菌丝帮助寄主植物增强吸收土壤养分(主要是 P 和 N)以及土壤水分^[6,8,35-36]。菌根植物叶片以及根系等各器官的 N、P 含量均高于非菌根植物,特别是增强寄主植物对 P 元素的吸收^[2-5,37],尤为突出。本研究发现干旱胁迫下接种 AMF 显著提高了幼苗 P 含量(图 2)。这与前人研究结果基本一致,充分表明 AMF 能够有效缓解干旱河谷土壤磷对生长的限制。本研究图 2 表明接种摩西球囊霉菌没有提高小马鞍羊蹄甲幼苗地上部分和地下部分的 N 百分含量。但是从图 4 可见,接种显著提高了幼苗地上部分和地下部分吸收 N 的总量,并且在中度胁迫和重度胁迫下显著提高。这说明 AMF 与植物的共生能够促进植物对 N 的吸收。

在三种不同干旱胁迫条件下,中度胁迫时幼苗 P 含量最高,可见摩西球囊霉菌与小马鞍羊蹄甲幼苗共生促进 P 吸收受到水分条件的影响,方差分析的结果也表明 P 含量受到水分的显著影响(图 2)。在本研究中,含水量为 60%田间持水量时,摩西球囊霉菌促进小马鞍羊蹄甲幼苗吸收 P 的效果最好。重度胁迫下,水分是主要的限制因素,限制了植物、AMF 自身的生存状况以及两者之间的共生关系;而轻度胁迫下,虽然水分条件有所改善,但下降的 N 含量可能成为了另一个新的限制因素,间接限制了 P 元素的吸收。对三叶草的研究就发现,菌根真菌的存在会降低三叶草中 N:P 比,使三叶草的受限制方式由受 P 元素限制变为受 N 元素限制^[38]。本研究表明干旱河谷小马鞍羊蹄甲的生长受到水分和养分的共同限制。

干旱胁迫条件下,总生物量随着干旱胁迫从轻度到重度(水分从高到低)而减少,但同时明显增加了根生物量占总生物量的分配比例。从图 3 可以看出,无论接种与否,水分都显著影响生物量分配,随着水分降低,幼苗分配更多的生物量到根,根冠比增大。说明幼苗在水分限制的条件下优先分配碳水化合物到根系,以增加水分的吸收。这与前人的研究结果一致^[15,32]。接种摩西球囊霉菌促进了小马鞍羊蹄甲根、茎、叶等各部分的生物量积累,但是随着干旱胁迫从轻度到重度(水分从高到低),与未接种幼苗相比,幼苗分配到根的生物

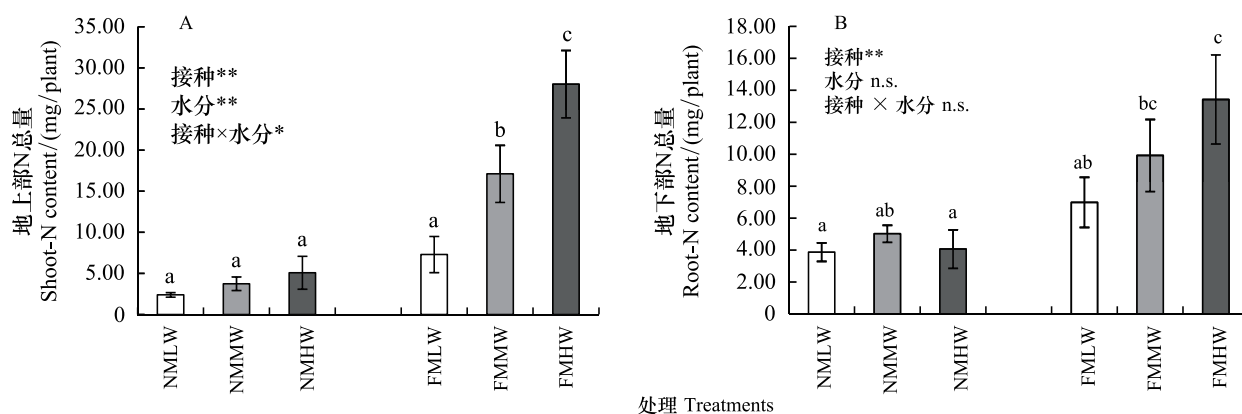


图4 不同处理的小马鞍羊蹄甲幼苗的地上部 N 总量 (A) 以及地下部 N 总量 (B)

Fig.4 Shoot-N content (A) and root-N content (B) of *B. faberi* seedlings under different treatments

NMLW: 未接种+重度胁迫 no microorganism+ low water, NMMW: 未接种+中度胁迫 no microorganism+ middle water, NMHW: 未接种+轻度胁迫 no microorganism+ high water, FMLW: 接种+重度胁迫 *Funneliformis mosseae* + low water, FMMW: 接种+中度胁迫 *Funneliformis mosseae* + middle water, FMHW: 接种+轻度胁迫 *Funneliformis mosseae* + high water

量比例却更小,在相同干旱胁迫水平下,未接种的幼苗根冠比显著大于接种幼苗。这也从侧面说明摩西球囊霉菌在干旱胁迫条件下能够缓解水分对小马鞍羊蹄甲幼苗生长的限制,AMF 共生的幼苗根系可以吸收相对多的水分,或分配相对高比例的碳水化合物用于地上部分生长。接种和水分对根冠比的影响均极显著,但接种和水分的交互作用对根冠比的影响不显著。由结果分析可以看出,接种对小马鞍羊蹄甲幼苗各项指标的影响都是显著的,其中菌根侵染率、丛枝丰度、菌根效应只受接种的显著影响;水分对地上部 N 含量、根生物量、地下部 N 总量以外的指标影响显著;接种和水分的交互作用却只对叶生物量、总生物量、生长指标以及地上部 N 总量影响显著。此外,研究发现摩西球囊霉菌能较好地侵染小马鞍羊蹄甲幼苗根系(表 1),在不同干旱胁迫程度下,侵染率不存在显著差异,这说明在岷江干旱河谷区摩西球囊霉菌与小马鞍羊蹄甲幼苗的共生关系紧密,并没有受到我们设定的水分条件的限制。表明 AMF 与小马鞍羊蹄甲幼苗的共生能够在干旱胁迫条件下有效促进植物的生长,更好地适应干旱河谷的干旱贫瘠土壤。

野外调查及野外播种研究发现,小马鞍羊蹄甲的萌发率比较高,但并未发现小马鞍羊蹄甲幼苗的大量存在,主要是严酷的干旱环境和贫瘠的土壤严重制约了幼苗的成活^[28-29]。在干旱胁迫下,水分抑制了小马鞍羊蹄甲幼苗的生长,而接种优势 AMF 菌种——摩西球囊霉菌到小马鞍羊蹄甲幼苗根系显著促进了幼苗的生长,在光合能力、生物量积累、养分吸收、生长特性、菌根效应方面都有很大的促进作用。研究结果显示菌根真菌在干旱条件下显著促进了小马鞍羊蹄甲幼苗的生长。对植物生长的促进使其有了更多的叶片叶面积进行光合作用,光合能力的提高生成更多的碳水化合物,进一步促进幼苗的生长。同时接种 AMF 促进矿质营养吸收满足了幼苗生长的元素需要。又干旱胁迫对摩西球囊霉菌的侵染率影响不大,说明在干旱河谷这样的严酷自然环境中,摩西球囊霉菌依然能够与小马鞍羊蹄甲形成良好的共生关系,促进幼苗的生长与定植,所以在干旱河谷地区采用 AM 菌根生物技术进行植被恢复具有一定的可行性。

致谢:感谢中国科学院茂县山地生态系统定位研究站提供的温室大棚,感谢北京市农林科学院植物营养与资源研究所微生物室提供的菌种。

参考文献 (References):

- [1] Smith S E, Smith F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62: 227-250.
- [2] Birhane E, Sterck F J, Fetene M, Bongers F, Kuyper T W. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth

- of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. *Oecologia*, 2012, 169(4): 895-904.
- [3] 郭辉娟, 贺学礼. 水分胁迫下 AM 真菌对沙打旺生长和抗旱性的影响. *生态学报*, 2010, 30(21): 5933-5940.
- [4] 张焕仕, 钦佩, 潘少明, 贺学礼. 非灭菌土接种 AM 真菌对油蒿抗旱性的影响. *北方园艺*, 2012, (2): 1-5.
- [5] Schreiner R P. Effects of native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient uptake of 'Pinot noir' (*Vitis vinifera* L.) in two soils with contrasting levels of phosphorus. *Applied Soil Ecology*, 2007, 36(2-3): 205-215.
- [6] Birhane E, Aynekulu E, Mekuria W, Endale D. Management, use and ecology of medicinal plants in the degraded drylands of Tigray, Northern Ethiopia. *Journal of Medicinal Plants Research*, 2011, 5(3): 309-318.
- [7] Kohler J, Hernández J A, Caravaca F, Roldán A. Plant-growth-promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi modify alleviation biochemical mechanisms in water-stressed plants. *Functional Plant Biology*, 2008, 35(2): 141-151.
- [8] 张中峰, 张金池, 黄玉清, 杨慧, 罗亚进, 罗艾滢. 丛枝菌根真菌对植物耐旱性的影响研究进展. *生态学杂志*, 2013, 32(6): 1607-1612.
- [9] Barea J M, Palenzuela J, Cornejo P, Sánchez-Castro I, Navarro-Fernández C, López-García A, Estrada B, Azcón R, Ferrol N, Azcón-Aguilar C. Ecological and functional roles of mycorrhizas in semi-arid ecosystems of southeast Spain. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(12): 1292-1301.
- [10] Li T, Li J P, Zhao Z W. Arbuscular mycorrhizas in a valley-type savanna in southwest China. *Mycorrhiza*, 2004, 14(5): 323-327.
- [11] Augé R M. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*, 2004, 84(4): 373-381.
- [12] Querejeta J I, Egerton-Warburton L M, Prieto I, Vargas R, Allen M F. Changes in soil hyphal abundance and viability can alter the patterns of hydraulic redistribution by plant roots. *Plant and Soil*, 2012, 355(1/2): 63-73.
- [13] Allen M F. Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone Journal*, 2006, 6(2): 291-297.
- [14] Alguacil M, Caravaca F, Díaz-Vivancos P, Hernández J A, Roldán A. Effect of arbuscular mycorrhizae and induced drought stress on antioxidant enzyme and nitrate reductase activities in *Juniperus oxycedrus* L. grown in a composted sewage sludge-amended semi-arid soil. *Plant and Soil*, 2006, 279(1/2): 209-218.
- [15] Huang Z, Zou Z R, He C X, He Z Q, Zhang Z B, Li J M. Physiological and photosynthetic responses of melon (*Cucumis melo* L.) seedlings to three *Glomus* species under water deficit. *Plant and Soil*, 2011, 339(1/2): 391-399.
- [16] 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.
- [17] 何跃军, 钟章成, 刘锦春, 刘济明. 石灰岩土壤基质上构树幼苗接种丛枝菌根 (AM) 真菌的光合特征. *植物研究*, 2008, 28(4): 452-457.
- [18] 吴强盛, 夏仁学. 水分胁迫下丛枝菌根真菌对枳实生苗生长和渗透调节物质含量的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, 30(5): 583-588.
- [19] Querejeta J I, Allen M F, Alguacil M M, Roldán A. Plant isotopic composition provides insight into mechanisms underlying growth stimulation by AM fungi in a semiarid environment. *Functional Plant Biology*, 2007, 34(8): 683-691.
- [20] Medina A, Roldán A, Azcón R. The effectiveness of arbuscular-mycorrhizal fungi and *Aspergillus niger* or *Phanerochaete chrysosporium* treated organic amendments from olive residues upon plant growth in a semi-arid degraded soil. *Journal of Environmental Management*, 2010, 91(12): 2547-2553.
- [21] Ain-Lhout F, Zunzunegui M, Barradas M C D, Tirado R, Clavijo A, Novo F G. Comparison of proline accumulation in two Mediterranean shrubs subjected to natural and experimental water deficit. *Plant and Soil*, 2001, 230(2): 175-183.
- [22] 蔡晓布, 钱成, 彭岳林, 冯固, 盖京平. 环境因子对西藏高原草地植物丛枝菌根真菌的影响. *应用生态学报*, 2005, 16(5): 859-864.
- [23] 张英, 郭良栋, 刘润进. 都江堰地区丛枝菌根真菌多样性与生态研究. *植物生态学报*, 2003, 27(4): 537-544.
- [24] Huang Y Y, Qua L Y, Ma K M, Song C J. Shrub-interspace dynamics of soil microbial communities under different patch areas in a semiarid river valley, SW China // Gilkes R J, Prakongkep N, eds. *Proceedings of the 19th World Congress of Soil Science: Soil Solutions for a Changing World*. Brisbane: CABI, 2010: 127-130.
- [25] 王冰冰, 曲来叶, 马克明, 张心昱, 宋成军. 岷江上游干旱河谷优势灌丛群落土壤生态酶化学计量特征. *生态学报*, 2015, 35(18): 6078-6088.
- [26] 王冰冰, 曲来叶, 宋成军, 宫渊波. 岷江干旱河谷优势灌丛对土壤微生物群落组成的影响. *生态学报*, 2015, 35(8): 2481-2493.
- [27] 黎燕琼. 岷江上游干旱河谷区几种木本植物的抗旱性研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2006.
- [28] 宋成军, 曲来叶, 马克明, 傅伯杰, 陈聆. AM 真菌和磷对小山羊蹄甲幼苗生长的影响. *生态学报*, 2013, 33(19): 6121-6128.
- [29] 宋成军. 岷江干旱河谷植被恢复机制研究——以小山羊蹄甲为例[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2009.
- [30] 杨兆平, 常禹. 我国西南主要干旱河谷生态及其研究进展. *干旱地区农业研究*, 2007, 25(4): 90-93, 99-99.
- [31] 晏兆莉, 陈克明, 陈建中, 王春明. 岷江干旱河谷的生态特征与植被恢复研究. *世界科技研究与发展*, 2000, 22(S1): 36-38.
- [32] 宋成军, 马克明, 傅伯杰, 曲来叶, 刘杨, 钟剑飞. 岷江干旱河谷土壤水、氮和磷对小山羊蹄甲幼苗生长的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(8): 1797-1804.
- [33] Cramer M D. Phosphate as a limiting resource; introduction. *Plant and Soil*, 2010, 334(1): 1-10.
- [34] 孔红梅, 刘天星, 段靖, 马克明. 岷江干旱河谷灌木幼苗的土壤养分适应性研究. *生态环境学报*, 2012, 21(6): 1016-1023.
- [35] Dickie I A, Martínez-García L B, Koele N, Grelet G A, Tylianakis J M, Peltzer D A, Richardson S J. Mycorrhizas and mycorrhizal fungal communities throughout ecosystem development. *Plant and Soil*, 2013, 367(1): 11-39.
- [36] Hol W H G, De Boer W, Medina A. Beneficial interactions in the rhizosphere // Dighton J, Krumins J A, eds. *Interactions in Soil: Promoting Plant Growth*. Netherlands: Springer, 2014, 1: 59-80.
- [37] Treseder K K. The extent of mycorrhizal colonization of roots and its influence on plant growth and phosphorus content. *Plant and Soil*, 2013, 371(1/2): 1-13.
- [38] 陈梅梅, 陈保冬, 王新军, 朱永官, 王幼珊. 不同磷水平土壤接种丛枝菌根真菌对植物生长和养分吸收的影响. *生态学报*, 2009, 29(4): 1980-1986.