

## 干旱胁迫对马尾松菌根化苗木水分生理和光合特性的影响

王 艺<sup>1,2</sup>, 张 弛<sup>1</sup>, 丁贵杰<sup>2</sup>, 黎之騫<sup>1</sup>

(1. 贵州民族大学 生态环境工程学院, 贵州 贵阳 550025; 2. 贵州大学 林学院, 贵州 贵阳 550025)

**摘要:**以马尾松 *Pinus massoniana* 1年生苗为材料, 采用双因素随机区组试验设计, 6个接种处理, 分别为牛肝菌 7 *Suillus luteus*, 牛肝菌 1, 鸡油菌 *Cantharellus cibarius*, 彩色豆马勃 *Pisolithus tinctorius* Strain Pt 715, 土生空团菌 *Cenococcum geophilum* Strain Cg SIV 和对照(不接种); 4个水分处理, 土壤相对含水量分别为正常( $65 \pm 5$ )%、轻度胁迫( $50 \pm 5$ )%、中度胁迫( $35 \pm 5$ )%和重度胁迫( $25 \pm 5$ )%, 比较分析马尾松菌根化及非菌根化苗木, 在干旱胁迫下水分生理和光合特性的差异。结果表明, 外生菌根真菌通过提高叶片相对含水量, 增加束缚水含量, 降低苗木水势、自由水和水分饱和亏缺, 从而改善苗木水分状况, 增强苗木保水能力; 外生菌根真菌增加了苗木叶绿素含量, 提高了苗木光合速率, 各处理间差异显著( $P < 0.05$ )。较高的叶绿素含量使菌根化苗木的光合速率增强, 气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度和资源利用效率也提高, 从而降低蒸腾速率、气孔限制值和光合耗氧量, 减少气孔对水分的阻力, 提高菌根化苗木的含水量; 马尾松菌根化苗木主要是通过提高光合利用效率来适应干旱环境, 其抗旱能力由强到弱为: 牛肝菌 1 > 土生空团菌 > 牛肝菌 7 > 鸡油菌 > 彩色豆马勃 > 对照。

**关键词:** 马尾松; 菌根化苗木; 水分生理; 光合特性; 抗旱性

中图分类号: S791.248 文献标识码: A 文章编号: 1001-3776(2019)04-0001-08

## Effect of Water Stress on Physiology and Photosynthesis Properties of Ectomycorrhizal *Pinus massoniana* Seedlings

WANG Yi<sup>1,2</sup>, ZHAN Chi<sup>2</sup>, DING Gui-jie<sup>1</sup>, LI Zhi-qian<sup>1</sup>

(1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. College of Ecological Environment and Engineering, Guizhou Minzu University, Guiyang 550025, China)

**Abstract:** Experiment were conducted by random design of two factors on 1-year *Pinus massoniana* seedlings inoculated by *Suillus luteus* SL7 & SL1, *Cantharellus cibarius*, *Pisolithus tinctorius* Strain Pt 715, *Cenococcum geophilum* Strain Cg SIV with different soil relative water content ( $65 \pm 5$ ), ( $50 \pm 5$ ), ( $35 \pm 5$ )% and ( $25 \pm 5$ )%. The result showed that ectomycorrhizal fungi could increase relative and bound water content of leaves, reduce seedling RWC, free water and water saturation deficit to improve seedling moisture to strengthen the drought resistance of seedlings. Ectomycorrhizal seedlings had higher chlorophyll content and photosynthetic rate by promoting the absorption of nutrients with significant difference between different treatments. The photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular  $\text{CO}_2$  concentration and efficiency of resources use was improved by higher chlorophyll content of ectomycorrhizal seedlings by reducing the transpiration rate, stomatal limitation and photosynthetic oxygen consumption, stomatal resistance of moisture, and increasing water content. Drought resistant of ectomycorrhizal seedlings was followed by  $\text{S1} > \text{T} > \text{S7} > \text{G} > \text{C} > \text{CK}$ .

**Key words:** *Pinus massoniana*; ectomycorrhizal seedlings; water physiology; photosynthetic properties; drought resistance

收稿日期: 2019-01-09; 修回日期: 2019-05-17

基金项目: 国家青年科学基金项目(31400537); 贵州省科学技术基金项目(黔科合 J 字〔2013〕2143 号); 贵州省教育厅青年科技人才成长项目(黔教合 KY 字〔2018〕134); 贵州民族大学自然科学基金; 贵州省大学生创新创业项目

作者简介: 王艺, 副教授, 从事苗木逆境生理研究; E-mail: 2003wangyi@163.com。通信作者: 丁贵杰, 教授, 从事森林培育研究; E-mail: gjdinggz@126.com。

马尾松 *Pinus massoniana* 是我国南方地区针叶树种中面积最大、分布最广、综合利用程度最高的乡土树种<sup>[1]</sup>, 是典型的先锋树种和外生菌根树种<sup>[2]</sup>。外生菌根是土壤中的外生菌根真菌与植物根系形成的一种互惠共生结构, 它可以通过外延菌丝扩大植物根系的吸收面积, 改善土壤中矿质元素的形态, 增强植物对营养和水分的摄取能力, 提升植物的抗旱能力<sup>[3]</sup>。近年来, 一些研究者相继报道了菌根对植物生长形态<sup>[4-5]</sup>、养分吸收<sup>[6]</sup>、水分状况<sup>[7-8]</sup>及光合特性<sup>[9-10]</sup>影响的研究, 但多集中于内生菌根<sup>[11-12]</sup>, 对于外生菌根的研究较少<sup>[13-14]</sup>, 特别是对于干旱胁迫下外生菌根对苗木水分生理和光合特性的影响报道更少<sup>[15-16]</sup>。

干旱是限制林木生长发育的重要逆境因子, 它影响种子萌发, 降低幼苗存活率<sup>[17-18]</sup>。贵州省虽属亚热带湿润季风气候, 降雨量充沛, 但许多地区土层浅薄, 山体渗漏性强, 容易发生阶段性干旱。因此, 利用菌根植物抗旱特性, 以先锋树种马尾松作为外生菌根模式植物, 研究外生菌根对植物抗旱性的影响, 对解决地表侵蚀严重地区的生态恢复和促进林木生长具有重要现实指导意义。

## 1 材料及方法

### 1.1 试验材料

在前期研究基础上, 选取 5 株对马尾松促生效果较好的外生菌根真菌为供试菌株, 分别是褐环乳牛肝菌 *Suillus luteus* SL7&SL1, 简称 S7 和 S1, 采集于重庆金佛山; 鸡油菌 *Cantharellus cibarius*, 简称 G, 和彩色豆马勃 *Pisolithus tinctorius* Strain Pt 715, 简称 C, 均采自四川西昌桉树林下; 土生空团菌 *Cenococcum geophilum* Strain Cg SIV, 简称 T, 从西班牙欧洲火炬松林下土壤分离。菌种由西南大学黄建国教授所提供, 对照 (CK) 为不接菌。马尾松种子于 2010 年 2 月采自贵州省都匀市马鞍山林场优良母树林, 储藏后备用, 所用苗木在大棚内自育。采用 Pachlewski 固、液培养基<sup>[19]</sup>。

### 1.2 试验方法

1.2.1 种子及土壤处理 2010 年 3 月选择籽粒饱满的马尾松种子, 75%乙醇消毒 1 min, 无菌水冲洗 5 次, 在初始温度 40℃温水中浸泡 24 h, 取出用湿纱布包裹, 置于 25℃恒温箱催芽, 种子裂嘴露白时可播种。试验基质采用黄壤与河砂混合, 体积比 9:2, 高压灭菌锅 (压力 0.14 Mpa, 124 ~ 126℃) 2 h 连续灭菌。塑料花盆规格 250 mm × 280 mm, 95%的酒精消毒。供试土壤基本性质见表 1。

表 1 供试土壤基本化学性质  
Table 1 Basic chemical properties of soil used in the experimental

全量元素/(g·kg <sup>-1</sup> )			有效营养成分/(mg·kg <sup>-1</sup> )			微量元素/(mg·g <sup>-1</sup> )				交换性元素/%		有机质 (g·kg <sup>-1</sup> )
N	P	K	N	P	K	Fe	Mn	Cu	Zn	Ca	Mg	
0.16	0.36	14.96	65.77	10.99	164.26	16.29	8.18	1.57	5.58	0.29	0.04	5.88

1.2.2 播种和接种 在苗床上均匀喷洒液体菌剂 800 mL·m<sup>-2</sup>, 然后将催芽的种子条播于苗床上 (1.6 g·m<sup>-2</sup>), 最后再将 100 mL 菌剂喷洒于种子周围, 覆土。CK 以同样方式加等量无菌培养液。试验在苗圃大棚内进行, 夏季平均相对湿度 78%, 平均温度 27℃。各菌种处理间用隔板间隔约 30 cm 避免交叉污染。当苗木达 1 年生时, 选择生长一致的苗木移栽至盆内, 正常生长后 (一个星期), 进行干旱胁迫试验。

1.2.3 试验设计 试验采用双因素随机区组设计, 因素 A 为接种处理 (播种时进行): 分别接种 S7, G, S1, C, T 和 CK; 因素 B 为 4 个水分梯度处理, 通过称质量补水法控制土壤相对含水量为: 正常水分 (65 ± 5) %、轻度胁迫 (50 ± 5) %、中度胁迫 (35 ± 5) %和重度胁迫 (25 ± 5) % (以下简称正常、轻度、中度和重度)。每处理 10 盆, 每盆 3 株, 重复 3 次, 干旱胁迫 2 个月后进行相关指标测定。

### 1.3 指标测定

待苗木半年生时, 各接种处理随机抽 40 株苗进行侵染率检测<sup>[20]</sup>, 发现菌根化苗木侵染率均达 100%, 而未接种苗木侵染率为 0。胁迫试验结束后, 取苗测定叶片相对含水量 RWC、水分饱和亏缺 WSD、叶片水势 LWP、自由水含量、束缚水含量和叶绿素等生理指标<sup>[21-22]</sup>。用 Li-6400 便携式光合作用仪 (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA) 在晴朗天气的 8:00 - 18:00 之间测定各光合参数指标。每处理取样 3 株, 自上而下选择第 3 至第 4 叶序处

的功能叶一片, 重复 3 次。根据测定结果计算光合耗水量、气孔限制值  $L_s$ <sup>[23]</sup>、水分利用效率  $WUE$ <sup>[24]</sup>、光能利用效率  $LUE$ <sup>[25]</sup>和  $CO_2$  利用效率  $CUE$ <sup>[26]</sup>。

光合耗水量为蒸腾速率  $T_r$  与净光合速率  $P_n$  的比值。

$$L_s = [(C_a - C_i)/C_i] \times 100\%$$

式中,  $L_s$  为气孔限制值,  $C_a$  和  $C_i$  分别为空气和胞间  $CO_2$  浓度。

$$WUE = P_n/E$$

式中,  $E$  为蒸腾速率。

$$LUE = P_n/PAR$$

式中,  $PAR$  为光合有效辐。

$$CUE = P_n/C_i$$

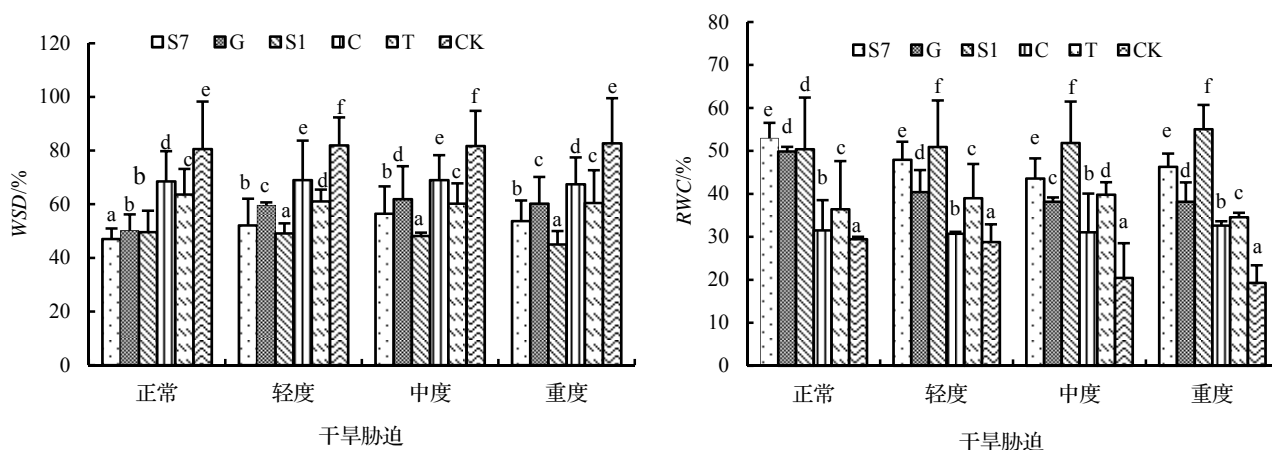
#### 1.4 数据处理

采用 SAS (Release6.03) 统计软件<sup>[27]</sup>对数据进行方差分析、Duncan 多重比较及主成分分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对菌根化马尾松苗木水分生理的影响

2.1.1 外生菌根真菌对苗木叶片相对含水量  $RWC$  和水分饱和亏  $WSD$  的影响 由图 1 可知, 外生菌根真菌提高了苗木的  $RWC$ , 降低了  $WSD$ , 与 CK 间差异显著 ( $P < 0.05$ )。随着干旱胁迫的增加, CK 苗木的  $RWC$  逐渐降低,  $WSD$  逐渐增加。而菌根化苗木则变化不一, 其中接种 S1 和 C 的苗木  $RWC$  随干旱胁迫的加剧逐渐增加, 分别比各自在正常水分条件下  $RWC$  含量增加 9.2% 和 3.5%; 而接种 S1 和 T 的苗木  $WSD$  随干旱胁迫的加剧逐渐减低, 分别比各自在正常水分条件下  $WSD$  含量降低 9.3% 和 4.9%。相同水分下, 菌根化苗木  $RWC$  均显著高于 CK ( $P < 0.05$ ), 而  $WSD$  则显著低于 CK。轻度、中度和重度胁迫时, 接种 S1 的苗木  $RWC$  含量最高, 分别比 CK 增加了 76.8%, 154% 和 185%, 而  $WSD$  含量最低, 分别比 CK 下降了 40.0%, 41.0% 和 45.6%。



注: 图中不同小写字母表示不同菌种间  $P < 0.05$  差异显著 (下同)。

图 1 干旱胁迫对苗木叶片相对含水量和水分饱和亏的影响

Figure 1 Effect of water stress on relative water content and water saturation deficit in leaf of seedlings

2.1.2 外生菌根真菌对马尾松苗木水势  $LWP$  的影响 由图 2 可见, 随干旱胁迫的增加, 菌根化苗木  $LWP$  先增后降, 均在中度胁迫时达最大, 与各自在正常水分条件下相比,  $LWP$  增幅大小依次是: C (194%) > G (175%) > S7 (134%) > T (128%) > S1 (126%); 而 CK 的随水分降低逐渐增加。相同水分下, 菌根化苗木  $LWP$  均低于 CK, 其中以接种 S1 的苗木  $LWP$  最低, 4 种干旱胁迫梯度相应地比 CK 降低了: 38% (正常), 33% (轻度), 39% (中度) 和 46% (重度), 说明接种外生菌根真菌能降低苗木  $LWP$ , 而干旱胁迫对苗木  $LWP$  有一定影响,

中度胁迫后,菌根化苗木  $LWP$  开始逐渐降低,与外界形成水势梯度,利于根系吸收水分,这是苗木对干旱的适应性反应。

2.1.3 外生菌根真菌对苗木自由水和束缚水的影响 由图3可知,随干旱胁迫的加剧,接种 S7, S1 和 T 的苗木自由水含量先降后增,在中度胁迫时最低,与各自在正常水分条件下相比,自由水降幅为: S7(38%) > S1(27%) > T(26%); 接种 G, C 和 CK 苗木则逐渐降低,重度胁迫时最低。对于苗木束缚水含量,接种 S7, S1, T 和 CK 苗木先增后降,在中度胁迫时达最大,与各自在正常水分条件下相比,束缚水增幅为: T(173%) > S1(116%) > S7(96%) > CK(43%)。而接种 G 和 C 的苗木逐渐增加,与各自在正常水分条件下相比,束缚水增幅为: 50%和 76%。

轻度胁迫时,接种 S7 的苗木自由水含量最高,比 CK 增加 248%; 中度和重度胁迫时,接种 S1 的苗木自由水含量最高,分别比 CK 提高 151%和 252%,差异显著 ( $P < 0.05$ )。苗木束缚水含量,在轻度、中度和重度胁迫时,以接种 S1 的含量最高,分别比 CK 提高 63%, 157%和 98%,差异显著 ( $P < 0.05$ )。

可见,干旱胁迫下苗木主要通过降低体内自由水含量,增加束缚水含量,增强保水力,提高自身抗旱能力。而外生菌根能显著改善苗木水分状况,即使在干旱胁迫下菌根化苗木仍能表现出明显效果。

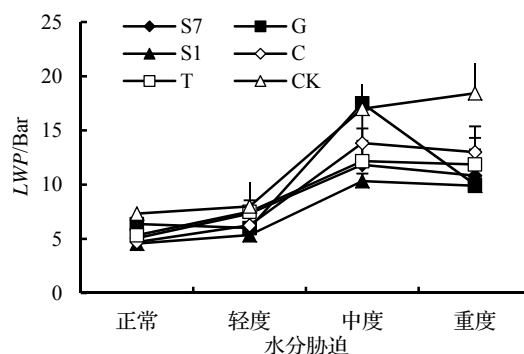


图2 水分胁迫对苗木叶片水势的影响

Figure 2 Effect of water stress on leaf water potential in seedlings

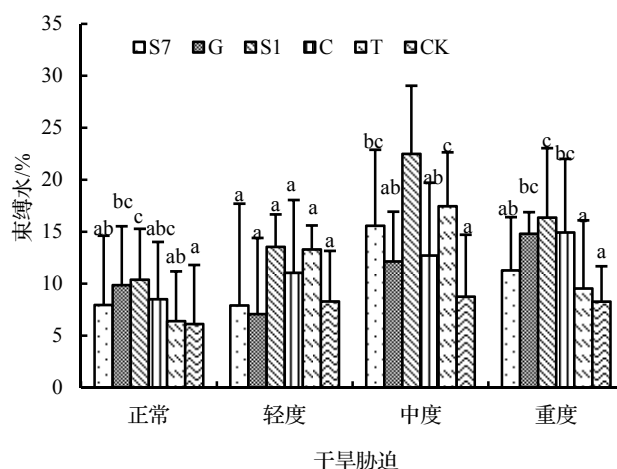
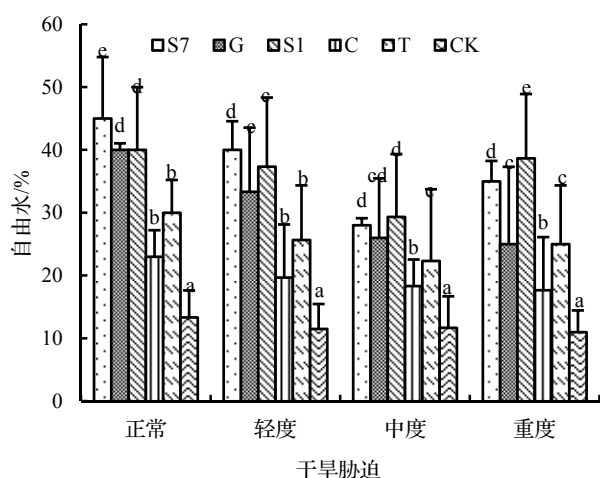


图3 干旱胁迫对苗木自由水和束缚水含量的影响

Figure 3 Effect of water stress on free water and bound water content in leaf of seedlings

## 2.2 干旱胁迫对菌根化马尾松幼苗光合指标的影响

2.2.1 外生菌根真菌对苗木叶绿素的影响 不管是在正常水分条件下,还是在相同的干旱胁迫条件下(表2),各菌根化苗木叶绿素含量均高于 CK,说明外生菌根提高了苗木叶绿素含量。随着干旱胁迫加剧,苗木叶绿素含量逐渐下降,其中 CK 降幅最大,高达 28.6%,可见 CK 比菌根化苗木受到干旱伤害更大,从另一方面也说明外生菌根真菌能减少干旱胁迫对马尾松幼苗的伤害。

2.2.2 外生菌根真菌对马尾松苗木光合特性的影响 多重比较结果表明(表3),随着干旱胁迫加剧,苗木  $P_n$ ,  $G_s$  的变化趋势相同,均呈先增后减,中度胁迫时最大,其中接种 S1 的苗木效果最好,  $P_n$  和  $G_s$  比在正常水分条件下分别增加 48.6%和 34.4%;而  $L_s$  和光合耗水量均在轻度胁迫时最低,菌种 S1 的作用最明显。干旱胁迫初期,菌根化苗木以降低  $T_r$ , 减少水分消耗的方式适应干旱环境。 $C_i$  的变化则与苗木  $T_r$  的变化趋势相反。

表 2 干旱胁迫对马尾松幼苗叶绿素含量的影响  
Table 2 Effect of water stress on chlorophyll content in leaf of seedlings

指标	菌种	正常	轻度	中度	重度
叶绿素 a/ (mg·g <sup>-1</sup> )	S7	0.77±0.02cAB	0.86±0.01bcC	0.73±0.03bB	0.57±0.02bA
	G	0.62±0.04abA	0.90±0.02bcB	0.68±0.03abA	0.57±0.03bA
	S1	1.08±0.03dC	0.94±0.05cB	0.83±0.05cA	0.72±0.01bA
	C	1.06±0.07dC	0.85±0.02bcB	0.69±0.01abA	0.58±0.05bA
	T	0.66±0.01bA	0.68±0.05abAB	0.68±0.02abA	0.63±0.01bA
	CK	0.55±0.01aAB	0.52±0.01aAB	0.60±0.01aB	0.42±0.01aA
叶绿素 b/ (mg·g <sup>-1</sup> )	S7	0.27±0.01bB	0.27±0.02bcB	0.26±0.01bB	0.20±0.01aA
	G	0.22±0.01aAB	0.30±0.01bcB	0.23±0.01abAB	0.20±0.02aA
	S1	0.39±0.03cC	0.30±0.02cB	0.29±0.03bB	0.25±0.02abA
	C	0.38±0.02cC	0.27±0.01bcB	0.24±0.02abB	0.20±0.01aA
	T	0.22±0.01aA	0.22±0.01abA	0.23±0.01abA	0.21±0.01aA
	CK	0.22±0.02aA	0.17±0.01aA	0.21±0.02aA	0.21±0.01aA
总叶绿素/ (mg·g <sup>-1</sup> )	S7	1.05±0.03cB	1.13±0.10bcB	0.99±0.01bB	0.77±0.02abA
	G	0.84±0.01abA	1.20±0.34bcB	0.91±0.02abAB	0.77±0.04abA
	S1	1.48±0.21dC	0.25±0.03cB	1.12±0.21cB	0.97±0.07abA
	C	1.44±0.12dC	1.12±0.01bcB	0.93±0.01abA	0.77±0.01abA
	T	0.88±0.01bA	0.90±0.02abA	0.91±0.03abA	0.84±0.01bA
	CK	0.76±0.02aAB	0.68±0.01aAB	0.81±0.01aB	0.63±0.02aA

注: 同一列不同小写字母表示不同菌种间差异显著 ( $P<0.05$ ), 同一行不同大写字母表示不同干旱胁迫处理间差异显著 ( $P<0.05$ ), 下同。

表 3 干旱胁迫对外生菌根真菌对马尾松幼苗光合特性的影响  
Table 3 Effect of water stress on photosynthetic properties in different treated seedlings

指标	菌种	正常	轻度	中度	重度
$P_n$ / ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	S7	5.81±0.02bA	8.51±1.02cC	9.40±0.45dD	6.68±0.02cB
	G	6.39±0.14cA	7.80±0.76bC	10.64±1.34eD	6.64±0.21cB
	S1	7.43±0.07fA	10.06±0.21eB	11.04±1.07fC	7.45±0.10dA
	C	6.59±0.06dB	8.54±0.07cD	8.21±0.46bC	6.08±0.06bA
	T	7.11±0.15eB	9.70±1.12dD	8.43±0.68cC	6.77±0.14cA
	CK	5.20±0.03aB	6.11±0.32aC	6.81±0.79aD	4.58±0.02aA
$T_r$ / ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	S7	1.06±0.01abAB	0.94±0.02bA	1.15±0.08aB	1.12±0.11cAB
	G	1.03±0.02abBC	0.68±0.001aA	1.15±0.10aC	0.89±0.04bB
	S1	0.93±0.01aBC	0.94±0.03bAB	0.96±0.03aC	0.68±0.01aA
	C	1.02±0.04abB	1.09±0.02bB	1.36±0.14bC	0.78±0.01abA
	T	0.98±0.01abA	0.97±0.001bA	1.06±0.09aA	0.96±0.02bcA
	CK	1.13±0.08bB	1.41±0.07cC	1.40±0.02bC	0.91±0.01bA
$G_s$ / ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	S7	0.023±0.05aA	0.036±0.001abA	0.037±0.02aA	0.029±0.002bA
	G	0.028±0.03aAB	0.037±0.002abB	0.042±0.06aB	0.015±0.001abA
	S1	0.032±0.13aAB	0.043±0.001 abB	0.043±0.10aB	0.014±0.001abA
	C	0.020±0.09aA	0.047±0.02bB	0.032±0.14aAB	0.015±0.002abA
	T	0.031±0.10aAB	0.047±0.10bB	0.039±0.01aAB	0.024±0.01abA
	CK	0.021±0.04aA	0.026±0.01aB	0.028±0.08aB	0.009±0.001aA
$C_i$ / ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	S7	145.6±34.5eB	169.3±54.5eD	118.8±87.4dA	163.6±67.8eC
	G	135.3±57.6cB	149.5±32.2cC	114.7±21.0cA	200.0±98.3fD
	S1	156.8±83.4fB	171.2±21.0fC	143.0±27.9fA	156.8±35.6dB
	C	134.2±26.6bB	145.2±47.9bD	123.4±67.9eA	140.5±21.0bC
	T	138.5±43.3dB	159.9±36.9dD	87.4±12.1bA	153.7±34.1cC
	CK	137.3±79.0aD	118.7±57.3aC	85.5±32.8aA	111.1±24.7aB
$L_s$ /%	S7	0.34±0.001bC	0.23±0.004bA	0.46±0.001cD	0.26±0.001bB
	G	0.39±0.012dC	0.32±0.002dB	0.48±0.002dD	0.10±0.003aA
	S1	0.29±0.001 aB	0.23±0.001aA	0.35±0.004aC	0.29±0.010cB
	C	0.39±0.002eC	0.34±0.001eA	0.44±0.002bD	0.36±0.001eB
	T	0.37±0.001cC	0.28±0.002cA	0.61±0.004eD	0.31±0.002dB
	CK	0.50±0.010fC	0.46±0.003fB	0.61 ±0.002fD	0.38±0.010fA
光合耗水量/%	S7	0.18±0.014cB	0.11±0.010cdA	0.12±0.012bA	0.17±0.013cdB
	G	0.16±0.018bcC	0.09±0.013abA	0.11±0.008abA	0.13±0.013bB
	S1	0.12±0.015aB	0.07±0.010aA	0.09±0.009aA	0.09±0.012aA
	C	0.15±0.013abcB	0.13±0.012dA	0.17±0.014cB	0.13±0.014bA
	T	0.14±0.016abB	0.10±0.006bcA	0.13±0.010bB	0.14±0.013bcB
	CK	0.25±0.040dB	0.23±0.018eB	0.21±0.041dAB	0.18±0.022dA

相同水分下, 菌根化苗木间  $P_n$ ,  $C_i$ ,  $L_s$  和光合耗水量等指标差异显著 ( $P<0.05$ )。外生菌根真菌能显著提高苗木  $P_n$ , 各水分条件下, 均以接种 S1 的苗木  $P_n$  最大; 菌根化苗木  $T_r$  低于 CK (重度胁迫时除 S7 和 T)。菌根化苗木  $G_s$  均高于 CK, 轻度和中度胁迫下, 以接种 S1 的苗木  $G_s$  最大, 分别比 CK 增加了 54.9% 和 63.6%, 但

差异不显著 ( $P > 0.05$ )。外生菌根真菌能显著提高苗木  $C_i$ , 菌种 S1 作用最明显。菌根化苗木  $L_s$  均小于 CK, 两者差异显著 ( $P < 0.05$ )。从菌根真菌对试验苗木光合耗水量影响看, 接种能有效减少马尾松苗木的光合耗水量, 接种与非接种苗之间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 其中菌株 S1 作用最明显。

2.2.3 外生菌根真菌对马尾松苗木光合资源利用效率的影响 随干旱胁迫加剧,  $CO_2$ , 水分和光能 3 种资源利用效率均呈先增后降趋势,  $WUE$  轻度胁迫时最大, 而  $LUE$  和  $CUE$  在中度胁迫时最大, 说明干旱胁迫对资源利用效率影响不同。外生菌根真菌能有效提高苗木光合资源利用效率, 与 CK 间差异显著 ( $P < 0.05$ , 表 4)。轻度胁迫时, 接种 S1 的苗木  $WUE$  最高, 较 CK 增加 212%; 中度胁迫时, S1 的  $LUE$  最高, T 的  $CUE$  最高, 分别比 CK 增加了 62%和 45%。

由资源利用效率的计算公式可知, 3 种资源利用效率均与光合速率成正比, 外生菌根真菌能显著提高苗木  $P_n$ , 降低苗木  $T_r$ ,  $L_s$  和光合耗水量, 因此, 外生真菌能显著提高资源利用效率, 对苗木生长起着积极的促进作用。

表 4 干旱胁迫下外生菌根真菌对马尾松苗木资源利用效率的影响  
Table 4 Effect of water stress on efficiency of resource utilization in different treated seedlings

指标	菌种	正常	轻度	中度	重度
WUE	S7	5.500±0.43bA	9.120±0.87bB	8.200±0.46bB	6.120±0.28bA
	G	6.280 ±0.71bcA	11.690±1.84cdC	9.330±0.42bB	7.530±0.43bcAB
	S1	8.090±0.99dA	13.590±1.88dB	11.550±0.76cB	11.150±0.87dB
	C	6.490 ±0.54bcA	7.860±0.78bB	6.050±0.30aA	7.920±0.52cB
	T	7.300 ±0.85cdA	10.070±0.58bcB	7.960±0.38bA	7.090±0.37bcA
	CK	4.600 ±0.43aA	4.360±0.35aB	4.880±0.22aA	5.030±0.45aA
LUE	S7	5.810±0.02bA	8.510±1.02cC	9.400±0.45dD	6.680±0.02cB
	G	6.390±0.14cA	7.800±0.76bC	10.640±1.34eD	6.640±0.21cB
	S1	7.430±0.07fA	10.060±0.21eB	11.040±1.07fC	7.450±0.10dA
	C	6.590±0.06dB	8.540±0.07cD	8.210±0.46bC	6.080±0.06bA
	T	7.110±0.15eB	9.700±1.12dD	8.430±0.68cC	6.770±0.14cA
	CK	4.940±0.03aB	6.110±0.32aC	6.810±0.79aD	4.350±0.02aA
CUE	S7	0.047±0.001bA	0.052±0.001bB	0.079±0.001cC	0.041±0.001cA
	G	0.047±0.001bB	0.052±0.001bC	0.093±0.002dD	0.038±0.003bA
	S1	0.047±0.001bA	0.059±0.001cB	0.077±0.001bC	0.048±0.001eA
	C	0.049±0.001cB	0.059±0.002cC	0.080±0.003cD	0.043±0.004dA
	T	0.051±0.002dB	0.061±0.003dC	0.097±0.002eD	0.044±0.003dA
	CK	0.038±0.004aB	0.050±0.004aC	0.067±0.001aD	0.041±0.004aA

2.3 干旱胁迫下菌根化马尾松苗木抗旱指标的主成分分析

选取  $P_n$ ,  $T_r$ ,  $G_s$ ,  $C_i$ ,  $L_s$ , 光合耗氧量, 叶绿素,  $WUE$ ,  $LUE$ ,  $CUE$ ,  $RWC$ ,  $WSD$ , 自由水含量 (编号 X1 ~ X13) 13 项指标, 对菌根化苗木的抗旱性进行了综合评价。计算结果表明 (表 5), 前 3 个主成分的累积贡献率达 86.167%。第一主成分贡献率为 49.35%, 载荷较高且符号为正的有  $P_n$ ,  $LUE$ ,  $G_s$ ,  $CUE$  等, 故称光合利用效率因子; 第二主成分贡献率为 27.56%, 载荷较高的有  $L_s$ ,  $T_r$ , 光合耗水量, 故称气孔限制因子; 第三主成分贡献率为 9.26%, 载荷较高的有自由水,  $RWC$ ,  $WUE$  等, 故称水分因子。

表 5 菌根化马尾松苗木抗旱指标主成分分析  
Table 5 Principal component analysis on drought-resistant indicators of treated seedlings

序号	初始特征根			主成分提取特征根		
	特征值	贡献率/%	累积贡献率/%	特征值	贡献率/%	累积贡献率/%
1	6.416	49.353	49.353	6.416	49.353	49.353
2	3.583	27.559	76.912	3.583	27.559	76.912
3	1.203	9.255	86.167	1.203	9.255	86.167
4	0.716	5.508	91.675			
5	0.656	5.049	96.723			
6	0.222	1.709	98.433			
7	0.096	0.737	99.169			
8	0.053	0.404	99.573			
9	0.032	0.248	99.821			
10	0.016	0.120	99.941			
11	0.008	0.059	100.000			

根据因子得分系数, 计算出 6 种菌根接种处理苗木单因子的得分值 F1, F2, F3 和综合得分值 F (表 6), 抗旱性由强到弱顺序为: S1 > T > S7 > G > C > CK, 说明接种 S1 的苗木抗旱能力最强。

表 6 菌根化幼苗单因子综合得分及排序  
Table 6 The top six factors of treated seedlings

菌种	F1	F2	F3	F	排序
S1	2.541	- 2.721	3.667	0.978 6	1
T	1.590	0.171	- 0.921	0.866 4	2
S7	- 1.261	1.001	4.287	0.058 0	3
G	0.598	- 1.548	0.570	- 0.091 1	4
C	0.210	0.111	- 2.449	- 0.107 4	5
CK	- 3.677	2.986	- 5.153	- 1.704 5	6

3 结论与讨论

3.1 干旱胁迫下外生菌根真菌改变了马尾松苗木水分代谢, 提高了水分利用效率

以往认为菌根主要是通过扩大菌丝网, 来扩大根系吸收面积, 降低土壤与植物之间的液流阻力 ( $R_{s-p}$ )<sup>[28]</sup>, 增强根系对水分吸收能力; 同时菌套还能防止根系水分丧失, 改善植物水分状况, 尤其在土壤干旱条件下更为明显<sup>[29]</sup>。前期研究除证明上述观点外, 还从生理角度, 进一步揭示外生菌根能增加植物抗旱生理, 使菌根化苗木各项生理指标产生明显变化<sup>[30-31]</sup>, 而本研究发现, 这种变化直接改变了马尾松菌根苗水分生理, 使苗木含水量增加, 水势和水分饱和亏缺降低, 从而增强保水力, 使苗木只轻微感受到干旱胁迫, 且能继续正常生长发育, 可见干旱对菌根苗的影响不大, 其中菌种 S1 表现最好。

3.2 干旱胁迫下外生菌根真菌增强了马尾松苗木光合特性, 提高了资源利用效率

干旱胁迫对光合特性的影响过程是极其复杂的。Caravaca 等<sup>[32]</sup>报道干旱胁迫下接种 *G. intraradices* 提高了木犀榄 *Olea europaea* 植株的光合速率、蒸腾速率和气孔导度。高悦等<sup>[15]</sup>报道外生菌根真菌能明显提高马尾松、湿地松 *Pinus elliottii* 和黑松 *P. thunbergii* 菌根苗针叶中的叶绿素含量。宋微等<sup>[16]</sup>报道菌根真菌接种对杨属 *Populus* 树种叶绿素、净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均起积极促进作用。本试验结果表明, 无论在正常还是干旱胁迫下, 外生菌根真菌均能显著提高马尾松苗木的叶绿素,  $P_n$ ,  $G_s$  和资源利用效率。较高的  $P_n$  使菌根化苗木  $G_s$  增强, 资源利用效率提高, 气孔对水分的阻力减小,  $L_s$  降低, 从而提高菌根化苗木对水分的吸收。此结果进一步印证了李志辉等<sup>[33]</sup>提出的光合速率对气孔导度具有反馈调节作用, 即在有利于叶肉细胞光合时, 气孔导度增大, 而不利于光合时, 气孔导度减小。光合速率的下降分为气孔限制和非气孔限制两类, 如果气孔限制是导致光合速率下降的主要因素, 那么光合速率的下降伴随气孔导度降低; 如果光合速率的下降主要是由于非气孔限制造成的, 光合速率下降的同时将伴随气孔导度的上升。从本试验结果看, 轻度干旱胁迫后, 虽然  $G_s$  与  $P_n$  随土壤含水量降低而变化方向一致, 但  $P_n$  与  $C_i$  浓度变化方向相反, 可认为非气孔限制是干旱胁迫苗木净光合速率降低的主要原因, 且非菌根化苗木比菌根化苗木受到干旱胁迫的伤害更大。

外生菌根真菌降低了苗木  $T_r$ , 但处理间差异不显著 ( $P > 0.05$ )。  $T_r$  的降低可认为是马尾松苗木适应干旱环境的一种表现。由此可见, 马尾松苗木主要通过增加  $P_n$  降低  $T_r$  和光合耗水量来提高水分利用效率, 刘现刚等<sup>[34]</sup>在研究栓皮栎 *Quercus variabilis* 苗木抗旱性时也得出类似结论。

3.3 明确了干旱胁迫下各菌种抗旱能力的强弱

干旱胁迫下各菌根化苗木抗旱指标的主成分分析结果表明, 马尾松菌根化苗木主要通过增加光合利用效率, 降低蒸腾失水, 提高苗木水分含量, 增强苗木抗旱性。对各菌根化苗木在干旱胁迫下的抗旱性强弱进行了排序, 其抗旱能力由强到弱为: S1 > T > S7 > G > C > CK。

参考文献:

[1] 周政贤. 中国马尾松[M]. 中国林业出版社, 2001, 3-10.  
[2] 马琼, 黄建国, 蒋剑波. 接种外生菌根真菌对马尾松幼苗生长的影响[J]. 福建林业科技, 2005, 32(2): 85-88.  
[3] 王艺, 丁贵杰. 外生菌根对马尾松幼苗生长、生理代谢和养分吸收的影响[J]. 南京林业大学学报, 2013, 37(2): 15-21.  
[4] 刘锦春, 马 晔, 陶建平, 等. 丛枝菌根真菌对西南岩溶地区干旱及干湿交替下金银花根系生长的影响[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(10): 101-116.  
[5] 秦天天, 郭素娟. 砧木类型及菌根化对板栗嫁接苗生长及光合特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(3): 64-68.

- [6] 王艺, 丁贵杰. 水分胁迫下外生菌根对马尾松幼苗养分吸收的影响[J]. 林业科学研究, 2013, 26 (2): 227-233.
- [7] 祝英, 熊俊兰, 吕广超, 等. 丛枝菌根真菌与植物共生对植物水分关系的影响及机理[J]. 生态学报, 2015, 35 (8): 2419-2427.
- [8] 张延旭, 毕银丽, 裘浪, 等. 接种丛枝菌根对玉米生长与抗旱性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33 (2): 91-94.
- [9] 马亚斌, 李伟, 徐萌, 等. AM 真菌对盐胁迫下百合生长和光合作用的影响[J]. 青岛农业大学学报: 自然科学版, 2014, 31 (3): 157-161.
- [10] 袁丽环, 王文科. 接种 AM 菌根对翅果油树幼苗生长及叶片光合作用的影响[J]. 西北林学院学报, 2011, 26 (4): 33-35.
- [11] 张中峰, 张金池, 黄玉清, 等. 水分胁迫和接种菌根真菌对青冈栎根系形态的影响[J]. 生态学报, 2015, 24 (5): 1198-1204.
- [12] 陈婕, 谢靖, 唐明. 水分胁迫下丛枝菌根真菌对紫穗槐生长和抗旱性的影响[J]. 北京林业大学学报, 2015, 36 (6): 142-148.
- [13] 张小龙, 张洪, 张香, 等. 外生菌根菌剂对白皮松幼苗生长效应研究[J]. 林业科学研究, 2005, 18 (2): 133-136.
- [14] 蔚晓燕, 李静, 唐明. 施氮与接种外生菌根真菌对油松幼苗生物量和光合特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2013, 41 (10): 42-48.
- [15] 高悦, 吴小芹. 6 种外生菌根菌对 3 种松苗叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2010 (6): 9-12.
- [16] 宋微, 吴小芹. 外生菌根真菌对 NL-895 杨光合作用的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31 (7): 1474-1478.
- [17] 韦小丽. 喀斯特地区 3 个榆科树种整体抗旱性研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2005, 27-29.
- [18] 施积炎, 丁贵杰, 袁小凤. 不同家系马尾松苗木水分参数的研究[J]. 林业科学, 2004 (3): 51-55.
- [19] 马琼. 马尾松菌根化育苗技术研究[D]. 重庆: 西南农业大学农学与生命科学学院, 2004, 30-32.
- [20] 弓明钦. 菌根研究及应用[M]. 北京: 中国林业出版社, 1997, 51-60.
- [21] 张志良, 沈曾佑, 沈宗英, 等. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 1990, 160-162.
- [22] 郝建军, 康宗利, 于洋, 等. 植物生理学实验技术[M]. 北京: 化工工业出版社, 2007, 1-205.
- [23] Berry Downton. Photosynthesis (Vol.II) [M]. New York: Academic Press, 1982, 263-343.
- [24] NIJS I, FERRIS R, BLUM H, *et al.* Stomatal regulation in a changing climate: a field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) [J]. Plant Cell Environ, 1997, 20: 1041-1050.
- [25] PENUÉLAS J, FILELLA I, LLUSIA J. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and Photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*[J]. J Exp Bot, 1998, 319 (49): 229-238.
- [26] 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[J]. 植物生态学报, 2000, 24 (5): 630-634.
- [27] SAS. SAS/STAT user's guide for personal computers. Release 6.03[M]. Cary: SAS Institute, 1998: 89-93.
- [28] DIXON P K, PALLARDY S C, GARRETT H E. Comparison water relations of container grown and bore-root ectomycorrhizal and nonmycorrhizal *Quercus velutina* seedlings[J]. Can J Bot, 1983, 61: 559-1565.
- [29] REID C P P. Mycorrhizae and water stress. In: Root Physiology and Symbiosis[M]. Nancy, 1978: 392-408.
- [30] 王艺, 丁贵杰. 干旱胁迫下外生菌根对马尾松幼苗生长和微量元素吸收的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2012, 29 (6): 822-828.
- [31] 王艺, 丁贵杰. 马尾松菌根化苗木对干旱的生理响应及抗旱性评价[J]. 应用生态学报, 2013, 24 (3): 639-645.
- [32] CARAVAEA F, DIAZ E, BAREA J M, *et al.* Photosynthetic and transpiration rates of *Olea europaea* subsp *sylvestris* and *Rhamnus lycioides* as affected by water deficit and mycorrhiza[J]. Biol Plant, 2003, 46: 637-639.
- [33] 李志辉, 杨模华, 黄丽群, 等. 桉树等速生树种光合速率测定分析[J]. 中南林学院学报, 2005, 5 (2): 7-11.
- [34] 刘现刚, 郭素娟, 赵茜, 等. 不同菌根菌对栓皮栎苗木光合及蒸腾特性的影响[J]. 浙江林业科技, 2010, 30 (6): 1-5.