

王建,赵单.丛枝菌根真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗生长、生理特征及水分利用的影响[J].江苏农业科学,2023,51(4):164-170.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.04.024

丛枝菌根真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗生长、生理特征及水分利用的影响

王建¹,赵单²

(1.河南林业职业学院,河南洛阳 450002; 2.湖南省农林工业勘察设计研究总院,湖南长沙 410007)

摘要:为了解接种丛枝菌根真菌(*Funneliformis mosseae*)和绿色木霉真菌(*Trichoderma viride*)对干旱胁迫下苹果树幼苗的缓解机制,采用盆栽土培试验,探索了丛枝菌根真菌处理(FM)、绿色木霉处理(TV)及其复合处理(FM+TV)对正常水分(WW)和干旱胁迫(DS)下苹果树幼苗生长、生理特性及水分利用的影响。研究表明,无论 WW 还是 DS 条件下,FM 处理、TV 处理均在一定程度上促进了苹果树苗的干物质、茎粗及根系构型等生长发育,抑制了植株光合色素(叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素)分解,改善了光合气体交换参数(P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r),激活了抗氧化系统(SOD、CAT、POD、 O_2^-),降低了应激产物(丙二醛、 H_2O_2 、 O_2^-)含量,提高了植株水分利用效率(WUE)和叶片相对含水量(RWC)。FM 处理在缓解干旱胁迫相关的生长发育及水分利用方面更为有效,而 TV 处理在诱导内部抗氧化酶系统生理代谢方面表现更佳。整体而言,二者组合处理(FM+TV)效果最优,与 WW-CK 处理相比,DS-FM+TV 处理 WUE 显著提高 26.92%,RWC 显著提高 13.64%。综上,在干旱环境中接种丛枝菌根真菌、绿色木霉真菌均可有效促进植物生长发育及相关生理代谢,前者主要通过表型改善缓解干旱胁迫,后者主要通过调节内在生理代谢实现,以二者结合使用效果最佳。

关键词:丛枝菌根真菌;绿色木霉;干旱胁迫;光合特征;水分利用

中图分类号:S661.101;S182 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)04-0164-07

水资源短缺带来的干旱胁迫是目前影响植物完成生长史过程中最为严重的全球性问题。研究表明,干旱胁迫可通过破坏植物的养分吸收、光合作用和细胞代谢等多种生理生化过程,严重影响作物的生长发育和生产力^[1]。干旱胁迫会诱导大量活性氧累积,从而损害植物细胞,为应对氧化应激,植物可通过调节抗氧化系统以减轻甚至消除活性氧(ROS),超氧化歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等酶可有效减轻 ROS 累积,从而减轻细胞膜中脂质过氧化带来的损伤,保护细胞膜结构的完整性^[2]。在真核生物中,SOD 分为 Cu/Zn-SOD、Fe-SOD 和 Mn-SOD,Cu/Zn-SOD 主要存在于细胞质中,Fe-SOD 和 Mn-SOD 分别位于叶绿体和线粒体中^[3]。CAT 是含有血红素的四聚体酶,可将 H_2O_2 直接分解为 H_2O 和 O_2 ,这是植物在胁迫条件下清除活性氧的必要条件^[4];

因此,干旱胁迫下植物中抗氧化酶特征可以反映植物耐受土壤水分亏缺的能力。

除了抗氧化酶,植物还具备其他减轻氧化损伤的策略,例如根系可与土壤中的丛枝菌根(AM)真菌互利互惠,从而减轻细胞的氧化应激损伤^[5]。AM 真菌是植物根际有益的土壤微生物,它可以与绝大多数陆生植物根形成共生丛枝菌根共生结构。AM 真菌可以直接或间接帮助植物获取土壤中的养分和水分,作为回报宿主植物提供脂肪酸为主的碳化合物以维持 AM 真菌的繁衍与生长^[6]。目前的研究表明,AM 真菌不仅可为宿主植株提供养分资源,同时也可协助植物应对生物/非生物胁迫。胡振兴等研究表明,干旱胁迫下 AM 真菌可有效提高大豆叶片超氧化物歧化酶(SOD)及过氧化物酶(POD)活性,增加土壤磷酸酶、蔗糖酶和脲酶活性,影响土壤微生物群落组成^[7]。此外,干旱胁迫下接种 AM 真菌均显著提高了玉米叶水势、降低脯氨酸含量、提高叶片保护酶(SOD、POD)活性,降低玉米丙二醛(MDA)积累,从而减轻玉米叶片膜脂过氧化带来的损伤^[8]。

绿色木霉(*Trichoderma viride*)是一种重要的多

收稿日期:2022-08-29

基金项目:河南省自然科学基金(编号:2021H0210051)。

作者简介:王建(1969—),男,河南安阳人,硕士,副教授,主要从事林学与果树技术应用研究。E-mail:wangjian517517@163.com。

功能型丝状真菌,其代谢产物种类丰富、活性物质多样,在农业、林业领域及生态保护领域都有广泛应用^[9]。以往的研究表明,干旱胁迫下接种绿色木霉真菌可以促进植物地上部农艺性状及根系生长,调节抗氧化酶系统的生理代谢来诱导宿主的抗逆性^[10]。前人研究表明,绿色木霉与枯草芽孢杆菌进行番茄灌根后可以有效改善幼苗根系形态、增加根投影面积,并提高土壤中铵态氮、有效磷和速效钾含量,从而促进番茄植株生长^[11]。邓薇等研究发现,干旱胁迫下绿色木霉可促进玉米幼苗根系形态指标、根系构型以及根系几何特征指标,从而缓解干旱胁迫对玉米幼苗根系带来的不利影响^[12]。目前关于 AM 真菌或木霉真菌应用于病虫害及重金属胁迫的研究已被广泛报道,然而对非生物胁迫(如干旱胁迫)的研究较少,且主要是单一接种,较少涉及组合施用效果。基于此,本研究通过分析正常水分和干旱条件下接种 AM 真菌、绿色木霉及其组合处理对苹果树幼苗生长发育、水分利用、光合特性及氧化系统特征的差异,以期为微生物技术运用于果树栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验于 2021 年 3—6 月于河南林业职业学院遮雨场地中进行。供试苹果树为烟富 6 号,种子来自河南省郑州果树研究所,采用育苗钵培养至 6~7 叶龄。

丛枝菌根真菌接种菌剂为摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*),购自北京农林科学院植物营养与资源研究所,试验接种物由孢子(10^5 个/g 土)、菌丝和土壤基质组成。绿色木霉(*Trichoderma viride*)来自南京农业大学果树研究所,保存于中国普通微生物保藏管理中心(保藏编号:CGMCC 5.1249),接种菌剂为 PDA 固体培养基培养-恒温摇床增殖的悬浊液^[9]。

试验地土壤类型为中壤土,采用 0~20 cm 表层土,土壤采用湿热灭菌处理($121\text{ }^{\circ}\text{C}$, 1×10^5 kPa, 4 h),壤理化性质为 pH 值 7.05,全氮 1.13 g/kg,碱解氮 85.88 mg/kg,有效磷 17.52 mg/kg,速效钾 109.24 mg/kg,电导率 $202.63\text{ }\mu\text{S}/\text{cm}$ 。

1.2 试验设计

试验设置基质水分含量为主处理,施用 AM 真菌为次处理。次处理为:CK:不施用任何菌剂;FM:

接种丛枝菌根真菌(*Funneliformis mosseae*);TV:接种绿色木霉真菌(*Trichoderma viride*);FM+TV:施用 *Funneliformis mosseae* 和 *Trichoderma viride*;以上处理皆基于培养基质 75% 正常土壤含水率(WW)、土壤 55% 含水率的干旱处理(DS),共 8 个处理组合。FM 处理施用量为 40 g/kg,TV 处理为施用 50 mL 菌剂,重复 4 次。

盆栽装置为圆形塑料桶,盆高 28 cm,直径 25 cm。每盆装土 8 kg,将 AM 真菌菌剂和土壤充分混合,绿色木霉采用灌根方式施入。按照上述处理设置土壤含水率,将 6~7 叶龄的苹果树幼苗转移至相应处理的土壤基质中。同时采用配备林木型 ML3x 探头的 HH-2 WET/WET-2-K1 Delta-T WET 便携式土壤水分仪监测培养基质含水率,采用滴灌方式补充水分以确保基质水分在试验设定的范围内。试验培养 67 d。

1.3 样品采集及测定分析

1.3.1 生长参数及水分利用参数抗氧化系统指标测定 培养结束后,干物质测定将植株地上部、根系分离 $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 杀青 30 min, $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干称量记录。株高、茎粗采用数字尺测定。采用 Epson V850 photo 对根系进行扫描,WINRHIZO-PRO2018 软件(Regent Instruments LA2100, Canada)分析根系体积、根系表面积、根系平均直径参数。测定第 8~10 片完全展开叶的水分利用指标,植株水分利用效率(WUE)=DW/用水量;植株相对含水量(RWC)采用烘干称质量法测定, $RWC=(FW-DW)/(TW-DW)\times 100\%$,上述 FW、DW、TW 分别为鲜质量、干质量、膨压质量^[13]。

1.3.2 叶片抗氧化系统指标测定 苹果树苗叶片丙二醛(MDA)含量、过氧化氢(H_2O_2)含量、超氧阴离子自由基($\text{O}_2^{\cdot-}$)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性及过氧化物酶(POD)活性皆采用南京建成生物工程研究所提供的试剂盒进行测定,试剂盒型号分别为 A003-1-2、A064-1-1、A052-1-1、A001-4-1、A007-1-1 及 A084-3-1。

1.3.3 光合色素及光合特征参数测定 测定第 8~10 片完全展开叶的光合色素含量,光合色素包含叶绿素 a、叶绿素 b 及类胡萝卜素,三者含量皆采用丙酮-乙醇混合浸提,之后采用紫外分光光度计(UV-2450, Shimadzu, Japan)分别在 665、649、470 nm 处测定,具体方法参照文献[14]。

采用 LI - 6400 便携式光合测定系统 (LI - 6400;LI - COR,America)测定第 8 ~ 10 片完全展开叶的净光合速率 (P_n)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、蒸腾速率 (T_r) 和气孔导度 (G_s) 等指标。叶室温度设置为 (25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, CO_2 浓度为 $480 \mu\text{mol}/\text{mol}$, 光量子密度为 $1\,200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

1.4 数据处理与统计分析

采用 Excel 2013 进行数据整理,采用 SPSS 23.0 软件比较进行试验数据统计分析 ($\alpha = 0.05$),采用 Origin 2018 进行图形绘制。

2 结果与分析

2.1 AM 真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗生长参数的影响

由表 1 可知,正常水分处理 (WW) 条件下各处理的干物质含量 (地上部干物质、根系干物质)、地上部生长参数 (株高、茎粗) 及根系性状参数 (根系表面积、根系直径、根系体积) 皆整体高于干旱处理

(DS),表明干旱胁迫对苹果树幼苗生长具有不利影响。无论在 WW 还是 DS 中,干物质含量、地上部生长参数及根系性状参数皆表现为 $\text{CK} < \text{TV} < \text{FM}$ 、 $\text{FM} + \text{TV}$,且在任一指标中 $\text{FM} + \text{TV}$ 皆显著大于 CK 处理 ($P < 0.05$),表明接种丛枝菌根真菌、绿色木霉均可对苹果树苗的生长发育具有一定促进作用,且二者组合使用处理效果最佳。与 DS 条件下的 CK 处理相比,不同指标中 FM 、 $\text{FM} + \text{TV}$ 处理的效果不一,整体以 $\text{FM} + \text{TV}$ 大于 FM 处理;此外,就试验数据来看,整体以 DS 条件的 FM 、 TV 处理小于 WW 条件的 CK 处理,DS 的 $\text{FM} + \text{TV}$ 大于 $\text{WW} - \text{CK}$ 处理。地上部干物质、根系干物质、株高、茎粗、根系表面积、根系直径及根系体积指标中 DS 条件下的 FM 、 TV 、 $\text{FM} + \text{TV}$ 处理较 $\text{WW} - \text{CK}$ 处理变幅分别为 $-2.62\% \sim 8.64\%$ 、 $-7.66\% \sim 36.84\%$ 、 $-15.21\% \sim 3.52\%$ 、 $-2.69\% \sim 31.85\%$ 、 $-4.92\% \sim 21.77\%$ 、 $8.11\% \sim 13.51\%$ 、 $-12.79\% \sim 1.55\%$ 。

表 1 AM 真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗生长参数的影响

水分处理	接菌处理	地上部干物质 (g/株)	根系干物质 (g/株)	株高 (cm)	茎粗 (mm)	根系表面积 (cm^2)	根系直径 (mm)	根系体积 (cm^3)
WW	CK	$3.82 \pm 0.18\text{c}$	$2.09 \pm 0.08\text{d}$	$30.37 \pm 1.02\text{b}$	$3.36 \pm 0.10\text{c}$	$36.97 \pm 1.45\text{d}$	$1.11 \pm 0.11\text{ab}$	$2.58 \pm 0.11\text{b}$
	FM	$4.64 \pm 0.18\text{ab}$	$2.68 \pm 0.17\text{b}$	$31.75 \pm 0.85\text{b}$	$5.07 \pm 0.13\text{a}$	$43.33 \pm 0.62\text{b}$	$1.35 \pm 0.08\text{a}$	$3.20 \pm 0.08\text{a}$
	TV	$4.33 \pm 0.22\text{b}$	$2.62 \pm 0.11\text{b}$	$30.62 \pm 0.94\text{b}$	$4.69 \pm 0.19\text{b}$	$40.87 \pm 1.57\text{c}$	$1.22 \pm 0.09\text{a}$	$2.61 \pm 0.07\text{b}$
	FM + TV	$4.98 \pm 0.14\text{a}$	$3.24 \pm 0.23\text{a}$	$37.16 \pm 1.02\text{a}$	$4.85 \pm 0.25\text{ab}$	$49.96 \pm 1.81\text{a}$	$1.36 \pm 0.13\text{a}$	$3.17 \pm 0.16\text{a}$
DS	CK	$2.52 \pm 0.20\text{d}$	$1.88 \pm 0.12\text{e}$	$18.68 \pm 0.94\text{e}$	$2.36 \pm 0.17\text{d}$	$20.34 \pm 1.16\text{e}$	$0.99 \pm 0.07\text{b}$	$1.76 \pm 0.06\text{d}$
	FM	$3.73 \pm 0.23\text{c}$	$2.30 \pm 0.12\text{c}$	$28.17 \pm 1.33\text{c}$	$4.51 \pm 0.16\text{b}$	$36.75 \pm 2.48\text{d}$	$1.26 \pm 0.10\text{a}$	$2.62 \pm 0.09\text{b}$
	TV	$3.72 \pm 0.15\text{c}$	$1.93 \pm 0.09\text{de}$	$25.75 \pm 0.85\text{d}$	$3.27 \pm 0.21\text{c}$	$35.15 \pm 1.13\text{d}$	$1.20 \pm 0.11\text{a}$	$2.25 \pm 0.12\text{c}$
	FM + TV	$4.15 \pm 0.11\text{b}$	$2.86 \pm 0.13\text{b}$	$31.44 \pm 0.96\text{b}$	$4.43 \pm 0.21\text{b}$	$45.02 \pm 1.05\text{b}$	$1.24 \pm 0.07\text{a}$	$2.60 \pm 0.11\text{b}$

注:同列数后不同小写字母表示不同处理间达 0.05 显著水平。

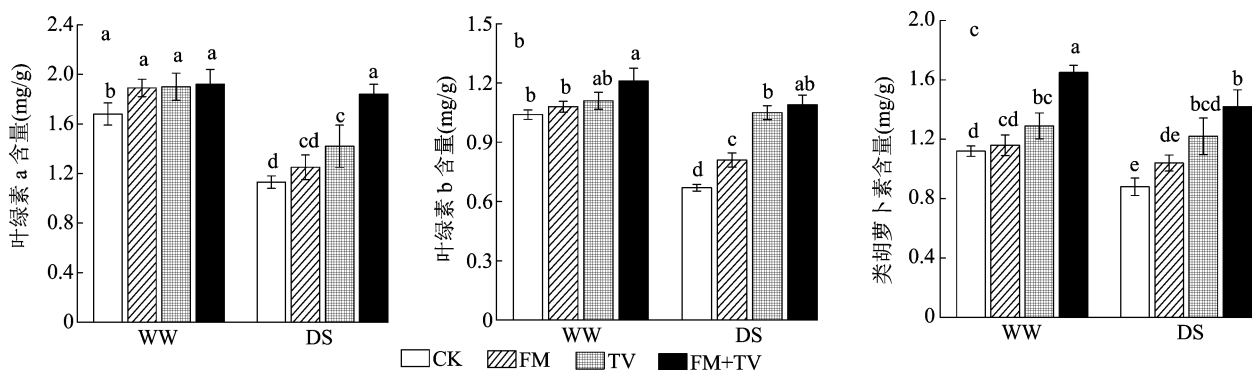
2.2 AM 真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗光合色素的影响

由图 1 - a 可知,在叶绿素 a 指标中,WW 处理以 FM 、 TV 、 $\text{FM} + \text{TV}$ 处理显著大于 CK 处理,DS 处理中 CK 、 FM 、 TV 处理较 $\text{FM} + \text{TV}$ 处理分别显著降低 40.22% 、 32.07% 、 22.83% ;与 $\text{WW} - \text{CK}$ 处理相比,DS 条件下的各处理均与其存在显著差异,且除 $\text{FM} + \text{TV}$ 显著较高外,其余处理皆以 $\text{WW} - \text{CK}$ 显著大于 DS 的其他处理。由图 1 - b 可知,在叶绿素 b 指标中,整体以 WW 大于 DS,且无论在 WW 还是 DS 条件下,各处理皆呈 $\text{CK} < \text{FM} < \text{TV} < \text{FM} + \text{TV}$,且两者条件下的 CK 、 FM 处理皆显著小于 $\text{FM} + \text{TV}$ 处理 14.05% 、 10.74% (WW) 和 38.53% 、 25.69%

(DS)。由图 1 - c 可知,WW 条件下各处理的类胡萝卜素含量整体高于干旱胁迫条件 (DS) 的相应处理,在 WW 中 CK 、 FM 、 TV 处理均显著小于 $\text{FM} + \text{TV}$;在 DS 中 CK 、 FM 、 TV 处理也均小于 $\text{FM} + \text{TV}$,但 TV 处理与 $\text{FM} + \text{TV}$ 处理无显著差异。

2.3 AM 真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗光合参数的影响

由图 2 可知,处于干旱条件 (DS) 下各处理的叶片净光合速率 (P_n)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、蒸腾速率 (T_r) 及气孔导度 (G_s) 皆低于正常水分处理 (WW)。无论是在 WW 还是 DS 条件下,与其对应的 CK 处理相比,丛枝菌根真菌处理 (FM) 和绿色木霉处理 (TV) 皆整体提高了上述光合气体交换参数,尤其表



不同小写字母表示不同处理间差异达 0.05 显著水平。下同
图1 AM真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗光合色素的影响

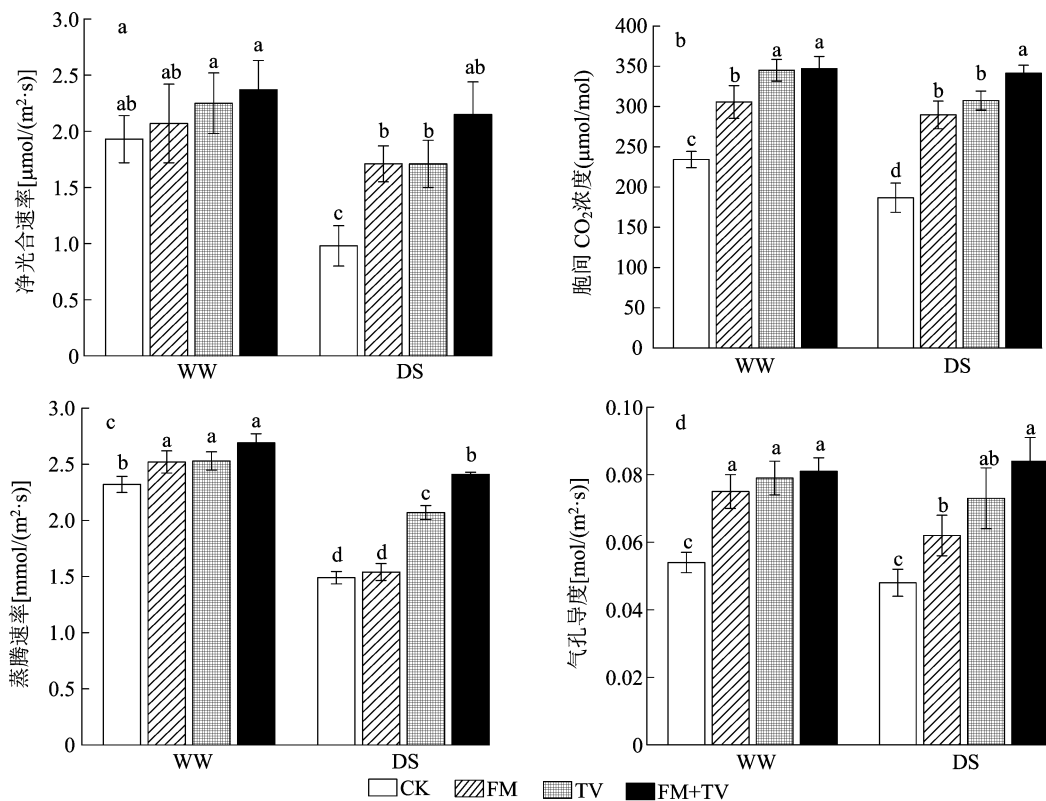


图2 AM真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗叶片温度及光合参数的影响

现在 DS 条件下。光合参数指标中,无论是 WW 还是 DS 条件下的各处理均表现为 $\text{CK} < \text{FM} < \text{TV} < \text{FM} + \text{TV}$;在 WW 条件下除净光合速率指标中各处理无显著差异外, C_i 、 T_r 及 G_s 光合指标中 FM、TV、FM + TV 处理皆显著大于 CK 处理;在 DS 条件下 FM、TV、FM + TV 处理所有光合参数均显著大于 CK 处理。

2.4 AM 真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗氧化酶系统的影响

由图 3 - a 可知,丙二醛 (MDA) 指标中,WW 条件下,与 CK 处理相比,FM、TV、FM + TV 处理分别增加 4.24%、1.02%、7.13%,但两两处理间均无显

著差异;DS 条件下,各处理呈 $\text{TV} < \text{FM} + \text{TV} < \text{FM} < \text{CK}$,较 CK 处理相比,其他处理降低 6.39% ~ 10.89%,其中 CK 处理与 FM + TV、TV 处理存在显著差异。由图 3 - b 可知,超氧化物歧化酶 (SOD) 指标中,WW 条件下各处理波动较小,各处理均无显著差异;DS 条件下各处理以 CK 处理最高,显著大于余下处理;整体而言,以 DS - CK 处理 SOD 活性最高,其他处理较其显著降低 11.06% ~ 14.31%。由图 3 - c 可知,过氧化氢酶 (CAT) 中,整体以 DS 大于 WW,整体而言,以 DS - CK 处理 CAT 活性最高,除与 DS - FM 无显著差异外,显著大于余下处理

16.30%~37.62%。各处理过氧化物酶(POD)规律与 CAT 基本一致(图 3-d)。由图 3-e 可知,超氧阴离子自由基($O_2^{\cdot-}$)中,WW 条件下各处理呈 $TV < CK < FM < FM + TV$,DS 条件下表现为 $CK < TV < FM < FM + TV$;整体以 DS 大于 WW,相较而言 WW 条件下 CK、FM、TV、FM + TV 处理较 DS 分别下

降 13.81%、21.96%、6.65%、7.13%。由图 3-f 可知, H_2O_2 含量中,以 DS 大于 WW,WW 条件下各处理呈 $CK < TV < FM < FM + TV$,但处理间均无显著差异;DS 条件下各处理呈 $CK > FM > TV > FM + TV$,其中 FM、TV、FM + TV 较 CK 处理分别显著降低 9.93%、13.59%、13.91%。

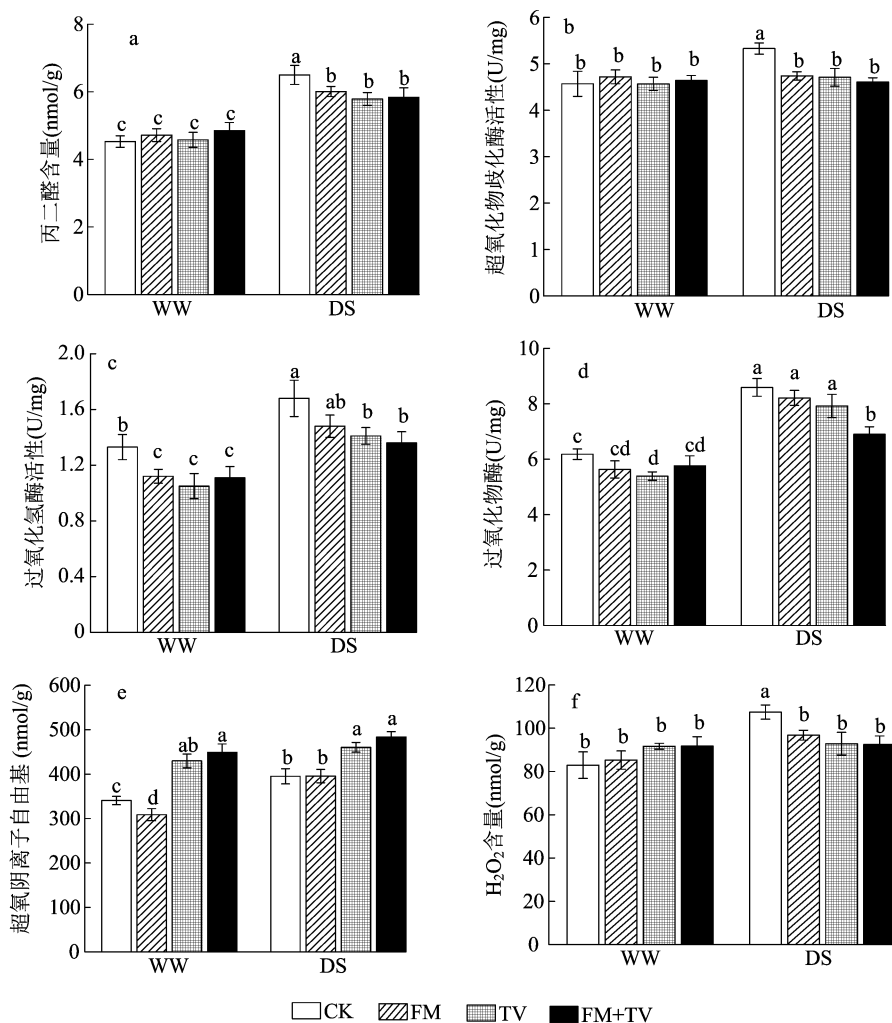


图3 AM真菌与绿色木霉对于干旱胁迫下苹果树苗抗氧化酶活性及应激产物的影响

2.5 AM真菌与绿色木霉对于干旱胁迫下苹果树苗水分利用的影响

由图 4 可知,在水分利用效率(WUE)和叶片相对含水量(RWC)指标中,整体以 WW 大于 DS。无论 WW 还是 DS 条件下,与其相应水分条件的 CK 处理相比,丛枝菌根真菌、绿色木霉皆整体提高了上述水分利用参数,且丛枝菌根真菌和绿色木霉组合施用处理(FM + TV)下各水分利用参数皆具有较优值。在 WW 条件下,WUE、RWC 均呈 $CK < TV < FM$ 、FM + TV,且在 RWC 参数中皆表现为微生物接种处理(FM、TV、FM + TV)显著大于 CK 处理。在

DS 条件下,水分利用参数均呈 $CK < TV < FM < FM + TV$,且 FM、TV、FM + TV 处理均显著大于 CK 处理,尤其表现在 WUE 中;WUE 指标 FM、TV、FM + TV 处理分别显著大于 CK 处理 28.27%、14.63%、60.98%。

3 结论与讨论

干旱已成为全球性问题,水资源短缺会对植物的生长发育、生理代谢产生不利影响^[15]。研究表明,与正常土壤含水率处理(WW)相比,干旱胁迫处理(DS)整体降低了干物质含量(地上部干物质、根

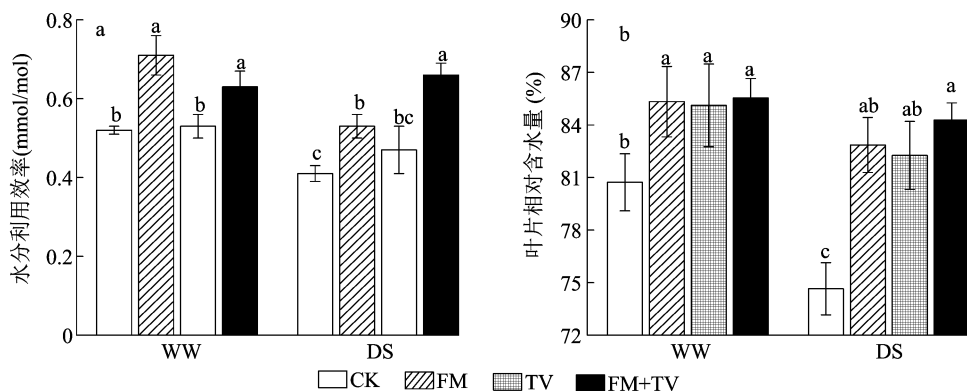


图4 AM 真菌与绿色木霉对干旱胁迫下苹果树苗水分利用的影响

系干物质)、地上部生长参数(株高、茎粗)及根系性状参数(根系表面积、根系直径、根系体积)。AM 真菌及木霉属菌是土壤中 2 种重要的功能真菌,然而关于两者在胁迫环境下的生理影响知之甚少^[12,16]。本研究,无论是在 WW 还是 DS 条件下,丛枝菌根真菌处理(FM)、绿色木霉处理(TV)皆不同程度地提高了苹果树苗的生长发育指标,与 WW-CK 处理相比,DS 条件下的 FM、TV 处理长势较差,而 DS-FM+TV 处理略优于 WW-CK 处理,表明干旱环境下组合接种丛枝菌根真菌、绿色木霉是改善植物生长发育的潜在理想技术。且从试验数据看,FM 处理略优于 TV 处理,这可能是因为两者功能形式不同的结果,丛枝菌根真菌具有广泛的根外菌丝网络,能使宿主植物获得更多的土壤养分和水分^[17],因此在干旱胁迫下长势较佳。

叶绿素是植物进行光合作用的主要色素,参与光能的吸收、转移、分配和转化过程;类胡萝卜素是重要的抗氧化物质,它可消散 PS II 天线中多余激发能量,尤其是在胁迫环境中^[18]。在干旱环境中,PS II 光化学效率降低的原因可能与叶片光合色素含量减少有关^[19]。本研究中,干旱胁迫显著降低了苹果树苗的光合色素,在此基础上接种丛枝菌根真菌、绿色木霉均有效提高了叶绿素 a、叶绿素 b 及类胡萝卜素含量(图 2),这有助于改善光合色素含量从而保证植株叶片的光合进程。光合作用是植物生长发育所需底物和能量的主要来源,不利的环境条件会影响光合性能^[20]。本研究表明,干旱胁迫整体降低了苹果树苗叶片的净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)及气孔导度(G_s),且无论是在 WW 还是 DS 环境下,FM、TV 处理的光合特征参数均大于 CK 处理,但 2 种处理的作用效果存在一定差异,以 TV 处理效果较佳,这可能是因为

绿色木霉可以介导光合型 α -乙酰辅酶合成及提高其酶活性的缘故^[21]。此外,本研究进一步表明,DS 条件下 FM+TV 处理 P_n 、 C_i 、 T_r 及 G_s 皆具有最大值;干旱胁迫下具备较大的气体交换值则意味着蒸腾作用强烈,可增强诱导根系的水分向地上部运输,从而防止地上部失水及维持光合作用进行^[4,22-23]。

正常环境中植物细胞内活性氧的产生和消除是一个动态平衡的过程,而环境胁迫下活性氧会超量积累从而导致脂质过氧化和氧化应激^[18,24-25]。作为脂质过氧化中含量最高的物质之一,超氧阴离子自由基($O_2^- \cdot$)是植物响应逆境胁迫的重要产物^[26]。本研究发现,干旱胁迫显著提高了 H_2O_2 浓度,接种丛枝菌根真菌和/或绿色木霉皆可减轻干旱胁迫引发的 H_2O_2 积累水平(图 3-f)。膜损伤是应激反应下脂质过氧化的体现,抗氧化酶活性及丙二醛(MDA)含量被认为是细胞膜稳定性的重要指标^[18,27]。本研究表明干旱胁迫下 FM、TV 处理苹果树叶片中抗氧化酶(SOD、CAT、POD)活性、 H_2O_2 及 MDA 含量均显著降低,同时干旱胁迫下 FM+TV 处理存在最小值(图 4)。结合生长发育指标(图 1),表明绿色木霉可以降低菌根植物中活性氧过度积累造成的膜损伤,即绿色木霉与丛枝菌根真菌具有正向叠加效应。

叶片水分利用可反映环境水分不足时植物组织在蒸腾作用过程中的耗水程度和恢复能力的差异^[12,28]。本研究结果表明,与 WW 相比,DS 环境下的水分利用效率(WUE)及叶片相对含水量(RWC)均较低,且无论 WW 还是 DS 条件下,FM、TV 处理皆提高了 WUE 和 RWC,但皆以 FM 处理优于 TV 处理。前人研究表明,丛枝菌根真菌自由菌丝是亲水性蛋白菌丝,可有效吸附水分,或通过保护自由

基菌丝免受外部环境干燥的影响^[4,29],这可能是丛枝菌根真菌处理水分利用优于绿色木霉真菌处理的原因。此外,本研究表明,无论 WW 还是 DS 条件下,FM + TV 处理均具有较大值,且与 WW - CK 处理相比,WUE、RWC 指标中 DS - FM + TV 处理分别显著提高 26.92%、13.64%。综上,在干旱条件下接种丛枝菌根真菌、绿色木霉皆可提高苹果树苗的生长发育、促进光合作用、激活抗氧化系统及提高水分利用效率,在生长发育方面及水分利用方面以单接种丛枝菌根真菌较优,内在生理方面(光合特征及抗氧化特征)则以绿色木霉表现较好,整体而言,以二者组合施用效果最佳。

参考文献:

- [1] 杨利,王波,李文姣,等. 干旱胁迫下 ROS 的产生、清除及信号转导研究进展[J]. 生物技术通报,2021,37(4):194-203.
- [2] Yu Y, Liu H, Zhang N, et al. The *BpMYB4* transcription factor from *Betula platyphylla* contributes toward abiotic stress resistance and secondary cell wall biosynthesis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021,11:2242.
- [3] 魏婧,徐畅,李可欣,等. 超氧化物歧化酶的研究进展与植物抗逆性[J]. 植物生理学报,2020,56(12):2571-2584.
- [4] 刘云芬,王薇薇,祖艳侠,等. 过氧化氢酶在植物抗逆中的研究进展[J]. 大麦与谷类科学,2019,36(1):5-8.
- [5] 孙思淼,常伟,宋福强. 丛枝菌根真菌提高盐胁迫植物抗氧化机制的研究进展[J]. 应用生态学报,2020,31(10):3589-3596.
- [6] Wang S, Chen A, Xie K, et al. Functional analysis of the *OsNPF4.5* nitrate transporter reveals a conserved mycorrhizal pathway of nitrogen acquisition in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2020,117(28):117:16649-16659.
- [7] 胡振兴,刘灵,陈丽萍,等. 干旱胁迫下丛枝菌根对大豆抗氧化代谢及根围微生物的影响[J]. 中国生态农业学报,2018,26(4):526-537.
- [8] 秦子娴,朱敏,郭涛. 干旱胁迫下丛枝菌根真菌对玉米生理生化特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2013,19(2):510-516.
- [9] 霍雪雪,王庆玲,张豪,等. 绿色木霉 Tv-1511 对黄瓜的促生增产作用及防病效果[J]. 南京农业大学学报,2022,45(3):553-561.
- [10] 悦燕,王秀丽,高润梅,等. 干旱胁迫下华北落叶松幼苗接种木霉的生理变化[J]. 应用生态学报,2021,32(3):853-859.
- [11] 张紫瑶,谈韞,樊航,等. 绿色木霉和枯草芽孢杆菌对番茄苗期根系形态及土壤速效养分的影响[J]. 江苏农业科学,2022,50(9):111-115.
- [12] 邓薇,张祖衍,曹宇航,等. 绿色木霉缓解干旱胁迫对玉米幼

- 苗根系生长的影响[J]. 山东农业科学,2022,54(2):40-45.
- [13] 黄婷,麻冬梅,王文静,等. 2 种紫花苜蓿耐盐生理特性的初步研究[J]. 水土保持学报,2020,34(2):216-221.
- [14] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2006
- [15] Li S, He X, Gao Y, et al. Histone acetylation changes in plant response to drought stress[J]. *Genes*, 2021,12(9):1409.
- [16] Georgieva O, Karadzova N. Use of growth regulators and saprophytic fungi *Trichoderma viride* Pers ex Fr. to improve the health status of the soil in pepper field[J]. *Agricultural Sciences*, 2021,13(29):102-109.
- [17] 曹本福,姜海霞,刘丽,等. 丛枝菌根菌丝网络在植物互作中的作用机制研究进展[J]. 应用生态学报,2021,32(9):3385-3396.
- [18] 高战武,范春燕,鄢上钦,等. 盐碱胁迫下外源油菜素内酯与 AM 真菌对羊草光合特性及抗氧化酶系统的影响[J]. 山东农业科学,2022,54(5):44-52.
- [19] 王阳,刘春花,胡凯红,等. 不同供磷水平对核桃实生幼苗叶片营养、光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国果树,2021,62(6):13-18.
- [20] 苏克锋,李合伟,高磊,等. 干旱胁迫对两种树状月季光合特性及茎流的影响[J]. 北方园艺,2022(9):73-79.
- [21] 贺超,王文全,侯俊玲. 绿色木霉对生物降解和生物防治的影响机理与应用研究进展[J]. 微生物学杂志,2019,39(3):122-128.
- [22] Querejeta J I, Barea J M, Allen M F, et al. Differential response of $\delta^{13}\text{C}$ and water use efficiency to arbuscular mycorrhizal infection in two aridland woody plant species[J]. *Oecologia*, 2003,135(4):510-515.
- [23] Quiroga G, Erice G, Ding L, et al. The arbuscular mycorrhizal symbiosis regulates aquaporins activity and improves root cell water permeability in maize plants subjected to water stress[J]. *Plant Cell and Environment*, 2019,42:2274-2290.
- [24] 王艳玲,任艳芳,林肖,等. 不同浓度 H_2O_2 处理对水稻陈种子活力及幼苗生理特性的影响[J]. 江苏农业科学,2017,45(13):49-53.
- [25] 杨芳,乔岩,金中辉,等. 高温胁迫对马铃薯幼苗活性氧代谢及生理特性的影响[J]. 江苏农业科学,2022,50(11):97-103.
- [26] 肖畅,彭婷. 植物应答非生物胁迫的信号转导途径研究进展[J]. 陕西农业科学,2020,66(2):72-81.
- [27] 王月志,戴美松,蔡丹英,等. 涝渍环境中梨树叶片氧化胁迫特征及抗氧化酶系活性分析[J]. 中国南方果树,2020,49(6):121-124.
- [28] 马文云,孙西欢,马娟娟,等. 蓄水坑灌不同灌水上下限对苹果树叶片蒸腾日变化的影响[J]. 节水灌溉,2019(5):51-56.
- [29] Wipf D, Krajinski F, Tuinen D, et al. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks[J]. *New Phytologist*, 2019,223:1127-1142.