

DOI: 10.5846/stxb201501220177

王晓燕 彭礼琼 金则新. 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗生长与光合生理特性的影响. 生态学报 2016, 36(16): 5204–5214.

Wang X Y , Peng L Q , Jin Z X. Effects of AMF inoculation on growth and photosynthetic physiological characteristics of *Sinocalycanthus chinensis* under conditions of simulated warming. Acta Ecologica Sinica 2016, 36(16): 5204–5214.

模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗生长与光合生理特性的影响

王晓燕^{1,2} 彭礼琼^{1,3} 金则新^{1,2,*}

1 台州学院生态研究所, 台州 318000

2 浙江省植物进化生态学与保护重点实验室, 台州 318000

3 湖州市梁希森林公园管理处, 湖州 313000

摘要: 全球变暖已对植物尤其是珍稀濒危植物产生重要影响。AMF 对植物应对气候变化具有重要意义,但是在濒危植物应对气候变暖过程中发挥的作用并不清楚。以濒危植物夏蜡梅(*Sinocalycanthus chinensis*)一年生幼苗为对象,研究人工模拟增温条件下接种 AMF 对其生长、形态建成、光合生理、抗氧化酶活性和膜脂过氧化程度、营养物质积累和叶绿素相对含量的影响。实验共 4 个处理:模拟增温条件下添加 AMF(AMF + SW)、添加 AMF(AMF)、模拟增温(SW) 和对照(CK)。结果表明:(1) 接种 AMF 对幼苗株高、叶宽长比、总根长、根平均直径、根尖总数、比根长和比根表面积有显著影响。(2) AMF + SW 条件下幼苗光合日进程呈现出明显“双峰”曲线,AMF 显著提高叶片日均净光合速率(P_n);光合有效辐射大于 $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,AMF + SW 和 AMF 处理的 P_n 、最大净光合速率 $P_{n\max}$ 和呼吸速率 R_d 显著高于 CK;胞间 CO_2 浓度大于 $100 \mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 时,AMF + SW 与 AMF 处理的 P_n 、AMF + SW 处理的初始羧化效率(α)及 AMF 处理的光合能力(A_{\max})显著高于 CK,而 AMF + SW 和 AMF 处理的 CO_2 补偿点均低于 CK。(3) AMF 处理的叶可溶性糖显著高于其它处理,AMF + SW 和 AMF 处理的叶可溶性蛋白显著高于 CK。因此,AMF 能显著促进夏蜡梅幼苗的形态建成和光合作用;在模拟增温条件下,接种 AMF 对夏蜡梅光合生理具有显著影响。

关键词: 夏蜡梅; 模拟增温; 丛枝菌根真菌(AMF); 生长; 光合生理

Effects of AMF inoculation on growth and photosynthetic physiological characteristics of *Sinocalycanthus chinensis* under conditions of simulated warming

WANG Xiaoyan^{1,2}, PENG Liqiong^{1,3}, JIN Zexin^{1,2,*}

1 Institute of Ecology, Taizhou University, Taizhou 318000, China

2 Zhejiang Provincial Key Laboratory of Plant Evolutionary Ecology and Conservation, Taizhou 318000, China

3 Huzhou Liangxi Forest Park Management Office, Huzhou 313000, China

Abstract: The global climate warming is affecting ecosystems, especially endangered plant species whose distribution is mostly restricted to few areas. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) form symbiotic associations with many plant species, supplying mineral nutrients to their host plants. *Sinocalycanthus chinensis* is a national second-class protected plant species, distributed in only a few areas in Zhejiang and Anhui provinces in China. Preliminary investigation has revealed higher infection rate of natural populations of *S. chinensis* by AMF. The role of AMF in *S. chinensis* under global warming has remained unknown. To reveal the effects of AMF on *S. chinensis* under the conditions of global climate warming, the

基金项目: 国家自然科学基金(31400423); 浙江省自然科学基金(LQ14C030001); 台州学院生态学浙江省重点学科开放课题(EKD2013-07)

收稿日期: 2015-01-22; 网络出版日期: 2015-11-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jzx@tzc.edu.cn

<http://www.ecologica.cn>

pot experiment was conducted with one-year-old *S. chinensis* seedlings inoculated with AMF (inoculation of rhizosphere soil at a rate of 5%, v/v; soil without AMF was used as control) and temperature increase was simulated by an electric radiant infrared heater (+ 2°C measured around the leaves; normal temperature was used as control). Growth rate, morphogenesis, photosynthetic physiological characteristics, antioxidant activities, membrane lipid peroxide level, nutrient content of *S. chinensis* seedlings were compared under four treatments: AMF, simulated warming (SW), both AMF inoculation and simulated warming (AMF + SW), and control (CK). The results showed that: (1) AMF inoculation had a significant positive effect on plant height and average root diameter, and a negative effect on the width-to-length ratio of mature leaves, total root length, total number of root tips, special root length (root length/root biomass), and special root surface area (root surface area/root biomass). Double-factor variance analysis showed that the average root diameter and total number of root tips was significantly correlated with AMF and SW. This showed that symbiotic association between AMF and *S. chinensis* may modify the nutrient absorption strategy of *S. chinensis* through modification in root morphology. (2) The diurnal change in net photosynthetic rate (P_n) of leaves in *S. chinensis* seedlings under AMF + SW treatment had a typical bimodal curve that was determinately regulated by stomatal conductance. AMF affected significantly the daily mean P_n . After fitting the photosynthesis light response using modified models of rectangular hyperbola, we found that P_n in plants with AMF + SW and AMF treatments were distinctly higher than that of CK when light intensity was more than 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The double-factor variance analysis showed that AMF significantly affected the daily mean P_n , maximum net photosynthetic rate, light saturation point (LSP), and dark respiration rate, whereas SW had a significant effect on LSP. Fitting of the CO_2 response by using modified models of rectangular hyperbola revealed that P_n in plants under AMF + SW and AMF treatments was significantly higher than that in the CK with increasing the concentration of CO_2 . Initial carboxylation efficiency under AMF + SW treatment and photosynthetic capacity under AMF treatment were significantly higher than that of the CK. The CO_2 compensation point after the treatment by AMF + SW or AMF was significantly lower than that of the CK. (3) The content of soluble sugars in leaves after the treatment with AMF was significantly higher than that in other treatments. The content of soluble proteins in leaves of plants treated with AMF + SW or AMF was distinctly higher than that of the CK. The double-factor variance analysis showed that SW and AMF + SW interaction had significant effect on the content of soluble sugars in leaves, and both AMF and SW had significant effect on the content of soluble proteins in leaves. The results provided the theoretical foundation for conservation and artificial cultivation of *S. chinensis* under conditions of global climate change.

Key Words: *Sinocalycanthus chinensis*; simulated global warming; arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); growth; photosynthetic physiology

全球气候变化对自然生态系统的影响越来越受到人类关注^[1-4]。到2100年,全球平均气温将升高1.8—4.0°C^[5]。气候变暖对植物形态指标、生物量积累、光合生理及抗氧化酶活性有重要影响^[6-8]。这种影响将会持续作用于全球生物。对于分布范围狭小的濒危植物,通过生长生理的调节应对气温升高对于个体存活和种群维持至关重要。土壤真菌与植物相互作用对植物生长生理具有重要影响,进而对于植物适应气候变暖具有重要意义^[9-10]。其中丛枝菌根真菌(AMF)可与约80%的陆生植物形成菌根^[11],促进宿主植物对土壤中P,N,K等矿质养分的吸收^[12-13],提高植物净光合速率^[14-15]和生物量^[16],通过对植物根系形态和生物量分配的影响使植物更有效的利用资源^[17]。AMF还可缓解植物对干旱^[18]、盐分^[19-21]、温度^[22-23]、病虫害^[24]和重金属^[25]等环境胁迫的影响,但是,AMF在濒危植物应对气候变暖过程中发挥怎样的作用并不清楚。

夏蜡梅(*Sinocalycanthus chinensis*)为蜡梅科(Calythaceae)夏蜡梅属,中国特有第三纪孑遗物种和国家二级重点保护植物,具有药用价值和较高的观赏价值^[26]。历史时期的气候变迁导致夏蜡梅种群大幅减少,而自然生境的人为破坏和对种子大量采集导致的种群更新受阻使该物种资源十分有限^[26],目前分布范围狭小,

极度濒危^[27]。前期研究表明 现存自然种群夏蜡梅具有较高的 AMF 侵染率(> 80%)。目前,有关夏蜡梅能否通过与 AMF 共生适应气候变暖的研究尚未见报道。

模拟增温已成为当前生态学家研究气候变暖对植物影响的主要手段^[28-29]。以夏蜡梅一年生幼苗为对象,研究模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅生长、光合生理特性、保护酶活性及营养物质积累的影响。试图阐明接种 AMF 在夏蜡梅响应气候变暖过程中发挥的作用,为夏蜡梅的繁衍和复壮以及在人工繁育中如何利用 AMF 促进植株生长提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

夏蜡梅种子采自浙江省天台县大雷山野生种群。对种子萌发和幼苗培养基质(有机土:河沙 = 1:2,有机土为浙江省天台山森林表层至 20 cm 深土壤,过 0.5 cm 筛网去除石块)高压蒸汽灭菌(121 °C 2 h)。2012 年 9 月 2 日,对夏蜡梅种子预处理(消毒 种皮软化及水浴吸胀)后,播于装有灭菌基质的塑料筐(50 cm × 40 cm × 30 cm)中,于遮阴条件下萌发。待夏蜡梅长至 4 叶苗龄,于 2012 年 11 月 15 日取相似大小的幼苗移栽到花盆(上口径 13 cm,底径 9 cm,高 11 cm)中,每盆 1 棵。

1.2 实验设计

本研究设置模拟温度(增温、不增温)和 AMF(接种、不接种)两因素两水平,共 4 个处理:模拟增温(Simulated Warming, SW) + AMF(SW + AMF)、AMF、模拟增温(SW)、和对照(CK)。增温处理采用红外线辐射加热管(Electric radiant infrared heater, Model MR-2420, Kalglo Electronics, USA),调整加热管高度使植株顶部温度增加 2°C;AMF 接种物为天台大雷山野生夏蜡梅的根际土(平均每毫升土壤 28.3 个孢子),接种 AMF 采用 5% 野外采集的土壤与 95% 基质(体积比)混匀后待用^[30-31]。不接种 AMF 处理则添加 5%(体积比)接种物的滤液(滤网孔径 45 μm 以去除 AMF)^[22],以保证其它微生物一致。每个处理 15 个重复,在遮阴(37% 全光照)条件下进行。实验处理时间为 2013 年 3 月 4 日—2013 年 7 月 25 日。据 2013 年 7 月统计,SW + AMF、AMF、SW 和 CK 处理的 AMF 侵染率分别达到 71.11%、70.00%、5.56% 和 3.33%。

1.3 测定指标及测定方法

1.3.1 生长指标的测定

于 2013 年 7 月 25 日—7 月 31 日对所有处理中夏蜡梅幼苗生长指标进行测定。株高和茎径分别用直尺与游标卡尺测定。叶片形态指标(叶面积、叶长、叶宽、叶周长和宽长比)用扫描仪(Epson 1680)与 WinFOLIA 叶片分析系统(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada)测定;根系形态指标(总根长、总根表面积、总根体积、根平均直径和根尖总数)用扫描仪(Epson 1680)与 WinRHIZO 根系分析系统(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada)测定。测定时将收获的每株幼苗的叶片和根系取下分别置于扫描仪中扫描,叶片和根系分析系统对扫描的图片进行识别和定量化分析获得相应数据。根、茎、叶分别于 105 °C 杀青后 70 °C 烘至恒重。同时计算获得:比根长 = 总根长 / 根干重;比根表面积 = 根总表面积 / 根干重。

1.3.2 光合生理指标的测定

光合日进程、光响应曲线和 CO₂响应曲线于 2013 年 7 月 25 日—7 月 31 日,采用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(LI-COR, Lincoln, USA)进行测定。每个处理随机选取 3 株,每株取 1 片健康、叶位一致的功能叶为样叶,每个样叶重复测 3 次,结果取平均值。光合日进程的测定选择晴朗少云的天气,测定时间为 6:00—18:00,每隔 2 h 测定 1 次。测定参数包括叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO₂浓度(C_i)、气孔导度(G_s)等。

光响应曲线在 9:00—11:00 测定,采用 LED 光源控制光合有效辐射依次为 2000、1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、50、20、0 μmol m⁻² s⁻¹。光响应曲线模型用直角双曲线修正模型^[32],同时用光合 4.1.

1 软件对响应曲线拟合,得到初始量子效率(a)、最大净光合速率(P_{nmax})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和

暗呼吸速率(R_d)。

CO_2 响应曲线的测定采用 LED 光源将光强控制在 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (接近叶片饱和光强),以小钢瓶内液态 CO_2 为气源,控制 CO_2 浓度梯度依次为 1500、1200、1000、800、600、400、200、150、120、100、80 $\mu\text{mol/mol}$ 。 CO_2 响应曲线模型用直角双曲线修正模型^[33],同时用光合 4.1.1 软件对 CO_2 响应曲线拟合,得到初始羧化效率(α)、光合能力(A_{\max})、饱和胞间 CO_2 浓度(C_{sat})、 CO_2 补偿点和光呼吸速率(R_p)。

1.3.3 抗氧化酶与膜脂过氧化程度的测定

超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法,以抑制 NBT 光化还原 50% 的酶量为 1 个酶活力单位^[34]。过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性的测定采取愈创木酚法,分别以每分钟 A_{470} 增加 0.01 和每分钟 A_{240} 减少 0.01 为 1 个酶活力单位^[34]。丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸(TBA)法^[34]。

1.3.4 营养物质及叶绿素相对含量的测定

叶可溶性糖的测定采取蒽酮比色法^[35]。叶可溶性蛋白的测定采取考马斯亮蓝染色法^[34]。叶绿素相对含量用 CCM-200 手持式叶绿素测定仪(OPTI-SCIENCES, USA)测定。

1.4 数据分析

用 SPSS16.0 软件对不同处理生长和生理指标进行方差分析($P < 0.05$)。对符合方差齐性的参数用 LSD 法对各参数平均数进行显著性检验和多重比较,对不符合方差齐性的参数用 Dunnett T3 法对各参数平均数进行显著性检验和多重比较。同时,以模拟增温和接种 AMF 作为固定因子,对各指标进行双因素方差分析。此外,还对夏蜡梅幼苗光合生理生态指标进行 Pearson 相关性分析。

2 结果与分析

2.1 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗生长与形态建成的影响

2.1.1 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗生长的影响

对夏蜡梅幼苗生长指标分析表明,模拟增温条件下添加 AMF(AMF + SW)和 AMF 处理的株高均显著高于 CK(表 1)。模拟增温(SW)对株高没有显著影响。AMF 处理的茎生物量比也显著高于 CK($P = 0.027$)。模拟增温和添加 AMF 对夏蜡梅幼苗基径、总生物量、叶生物量比及根生物量比没有显著影响。双因素方差分析表明(表 1):AMF 对夏蜡梅幼苗株高有极显著影响。SW 对夏蜡梅幼苗的生长指标虽高于 CK,但差异不显著。AMF 与 SW 的交互作用对夏蜡梅幼苗茎生物量比的影响达到显著,而对其它生长指标均没有影响。

表 1 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗生长的影响

Table 1 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the growth of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

处理 Treatment	株高/cm Plant height	基径/cm Basal diameter	总生物量/g Total biomass	叶生物量比 Leaf biomass/ total biomass	茎生物量比 Stem biomass/ total biomass	根生物量比 Root biomass/ total biomass
AMF + SW	14.56 ± 0.69a	0.33 ± 0.02a	0.61 ± 0.08a	0.45 ± 0.03a	0.23 ± 0.02ab	0.32 ± 0.02a
AMF	13.36 ± 0.57a	0.34 ± 0.01a	0.58 ± 0.06a	0.45 ± 0.04a	0.28 ± 0.02a	0.31 ± 0.03a
SW	11.06 ± 0.38b	0.34 ± 0.01a	0.63 ± 0.08a	0.41 ± 0.04a	0.25 ± 0.02ab	0.33 ± 0.03a
CK	11.04 ± 0.31b	0.31 ± 0.01a	0.57 ± 0.04a	0.44 ± 0.03a	0.22 ± 0.01b	0.34 ± 0.03a
<i>F</i>						
AMF	30.665 **	0.670	0.014	0.113	0.444	0.809
SW	1.334	0.411	0.447	0.006	<0.001	0.008
AMF × SW	1.283	1.427	0.005	0.625	4.082 *	0.124

AMF: 添加丛枝菌根真菌 Arbuscular Mycorrhizal Fungi; SW: 模拟增温 Simulated Warming; AMF + SW: 既添加 AMF 又模拟增温; 数据为平均值 ± 标准误 同列数据不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$); * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

2.1.2 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗叶片形态建成的影响

由表 2 可知,AMF + SW 处理条件下夏蜡梅幼苗总叶片数显著高于 SW 处理。与 CK 相比,AMF 处理的叶

平均长度高出 18.48%, 且差异达到显著。同时, CK 处理的叶宽长比比 AMF 高出 16.36%。AMF + SW 处理的总叶片数、总叶面积、叶平均宽度、叶平均长度、叶平均周长均高于 CK, 但未达到显著差异。双因素方差分析表明(表 2): AMF 对夏蜡梅幼苗叶宽长比有显著影响。

表 2 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗叶片形态的影响

Table 2 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the leaf morphology of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

处理 Treatment	总叶片数 Total leaf number	总叶面积/cm ² Total leaf area	叶平均宽度/cm Average leaf breadth	叶平均长度/cm Average leaf length	叶平均周长/cm Average leaf perimeter	叶宽长比 Breadth/length
AMF + SW	7.22 ± 0.57a	118.19 ± 10.57a	3.75 ± 0.24a	6.38 ± 0.29ab	16.44 ± 0.94a	0.59 ± 0.01a
AMF	6.33 ± 0.50ab	108.53 ± 9.64a	3.63 ± 0.22a	6.86 ± 0.41a	17.22 ± 1.05a	0.55 ± 0.02a
SW	5.56 ± 0.53b	97.29 ± 7.82a	3.96 ± 0.20a	6.51 ± 0.39ab	17.45 ± 0.94a	0.63 ± 0.05a
CK	6.44 ± 0.44ab	96.25 ± 6.75a	3.61 ± 0.11a	5.79 ± 0.33b	15.84 ± 0.65a	0.64 ± 0.04a
<i>F</i>						
AMF	1.942	2.740	0.220	1.757	0.049	4.459*
SW	0.006	0.659	1.351	0.061	0.172	0.197
AMF × SW	3.103	0.482	0.295	2.784	1.706	0.350

数据为平均值 ± 标准误, 同列数据不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$); * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

2.1.3 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗根系形态建成的影响

由表 3 可知, 接种 AMF 显著改变了夏蜡梅幼苗根系形态。CK 处理的总根长、总根表面积、根尖总数、比根长和比根表面积分别比 AMF 处理高 47.63%、21.79%、122.47%、46.74%、17.35%, 而 AMF 处理的根平均直径则比 CK 高 12.36%。且 AMF 处理的总根长、根平均直径、根尖总数和比根长与 CK 存在显著差异。与 CK 相比, SW 处理显著降低了夏蜡梅幼苗的根尖总数, 对其它指标均无显著影响。与 AMF 类似, AMF + SW 处理显著提高夏蜡梅幼苗根平均直径和显著降低根尖总数。双因素方差分析也表明(表 3): AMF 对总根长、根平均直径、根尖总数、比根长和比根表面积均存在显著影响。且 AMF 与 SW 对根平均直径和根尖总数的影响存在显著的交互作用。SW 对根系形态各指标无显著影响。

表 3 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗根系形态的影响

Table 3 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the root morphology of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

处理 Treatment	总根长/cm Total root length	总根表面积/cm ² Total root surface area	总根体积/cm ³ Total root volume	根平均直径/mm Average root diameter	根尖总数 Total root tip number	比根长/(m/g) Special root length	比根表面积/(m ² /g) Special root surface area
AMF + SW	118.60 ± 18.03ab	37.28 ± 5.52a	0.94 ± 0.14a	1.00 ± 0.03b	183.00 ± 46.72b	6.24 ± 0.30ab	194.62 ± 6.79a
AMF	105.16 ± 15.44b	35.62 ± 4.41a	0.98 ± 0.12a	1.11 ± 0.05a	126.56 ± 17.67b	5.67 ± 0.53b	196.04 ± 12.70a
SW	142.53 ± 17.07ab	42.12 ± 4.38a	0.99 ± 0.09a	0.96 ± 0.03bc	164.78 ± 31.53b	7.35 ± 0.79ab	218.35 ± 19.01a
CK	155.25 ± 8.25a	43.38 ± 2.48a	0.97 ± 0.07a	0.89 ± 0.02c	281.56 ± 29.11a	8.32 ± 0.61a	230.06 ± 13.24a
<i>F</i>							
AMF	7.338*	2.767	0.139	15.918**	4.623*	10.119**	4.423*
SW	0.082	0.071	0.003	0.641	0.598	0.109	0.229
AMF × SW	1.270	0.308	0.013	8.413**	7.241*	1.684	0.140

数据为平均值 ± 标准误, 同列数据不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$); * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

2.2 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗光合生理生态的影响

2.2.1 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗光合日进程的影响

由图 1 可知, AMF + SW 条件下夏蜡梅幼苗光合日进程为“双峰”曲线。 P_n 于 10:00 出现第 1 个峰值,

14:00左右出现第2个峰值,12:00存在明显的光合午休现象。AMF+SW处理的 P_n 在14:00和16:00显著高于CK,而在18:00显著低于CK。模拟增温处理条件下的 G_s 在大多数观察时间高于非增温处理。AMF+SW处理组的叶片 G_s 变化规律与 P_n 一致,也呈现出“双峰”。叶片 T_r 的变化呈现“单峰”曲线,而SW处理在12:00具有较高的 G_s ,这与正午较高的 T_r 相一致。

对各参数日均值的比较也发现(表4):AMF+SW的日均 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 均高于CK,且AMF+SW的日均 P_n 显著高于SW处理。双因素方差分析也表明AMF对夏蜡梅幼苗日均 P_n 有显著影响。相关性分析表明,日均 P_n 与 G_s 和 T_r 呈现显著正相关。

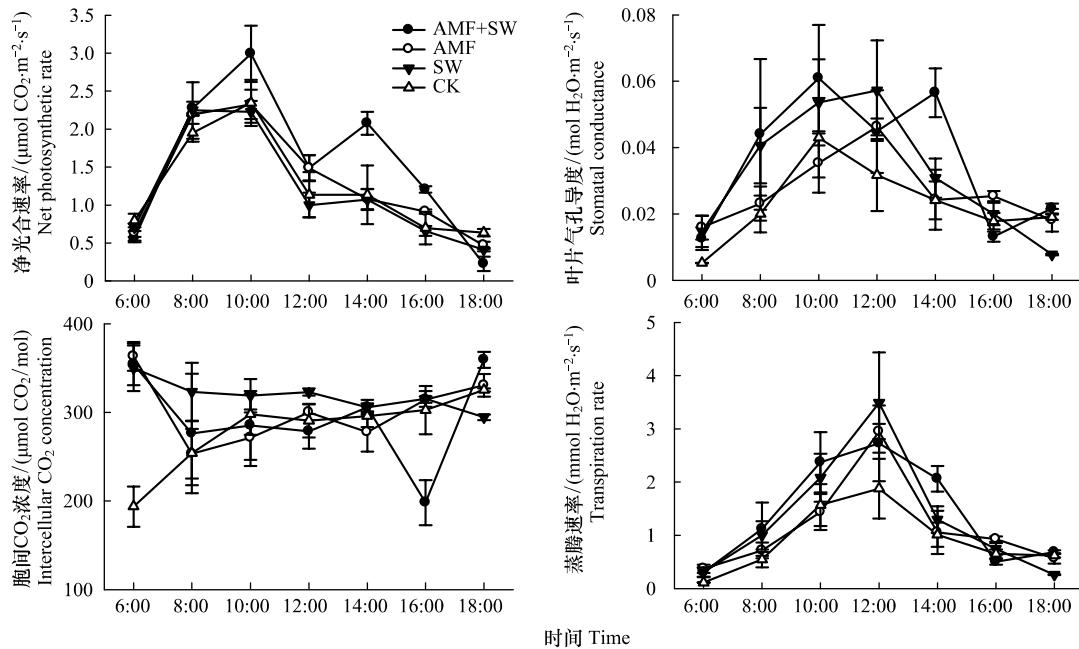


图1 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗叶片净光合速率(P_n)、叶片气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)日变化的影响

Fig. 1 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the diurnal variations of net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO_2 concentration and transpiration rate in the leaves of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

AMF(Arbuscular Mycorrhizal Fungi)表示添加丛枝菌根真菌; SW(Simulated Warming)表示模拟增温; AMF+SW表示既添加AMF又模拟增温; 图中数据为平均值±标准误

2.2.2 模拟增温条件下接种AMF对夏蜡梅幼苗光响应的影响

用直角双曲线修正模型对不同处理条件下夏蜡梅幼苗光响应拟合发现,拟合效果较好(表5)。由图2可知,各处理条件下夏蜡梅幼苗叶片 P_n 均呈现出随光合有效辐射先迅速增加然后逐渐变缓甚至略有下降的趋势。其中,当光合有效辐射大于50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,AMF+SW和AMF处理的 P_n 显著高于CK,但是与SW处理不存在显著差异。双因素方差分析也表明,光合有效辐射大于50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,AMF对夏蜡梅幼苗叶片的 P_n 有显著影响,而SW对 P_n 无显著影响,且AMF与SW在各光合有效辐射条件下对 P_n 的影响不存在显著的交互作用。

从表5可以看出,和CK相比,AMF+SW处理的初始量子效率(a)、最大净光合速率($P_{n\max}$)、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和暗呼吸速率(R_d)分别增加了23.21%、68.22%、17.16%、32.63%和47.63%,其中 $P_{n\max}$ 和 R_d 的差异显著。AMF处理与AMF+SW处理结果类似,各光响应参数均高于CK,其中 $P_{n\max}$ 和 R_d 的差异显著。SW处理的各光合参数指标均高于CK,但都无显著差异。双因素方差分析表明(表5):AMF处理对夏蜡梅幼苗的最大净光合速率($P_{n\max}$)的影响达到极显著水平,对LSP和 R_d 的影响达到显著水平。SW处理仅对夏蜡梅幼苗的LSP有显著影响。

表4 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗叶片光合参数的影响

Table 4 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the photosynthetic parameters of leaves of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

处理 Treatment	日均净光合速率(P_n) Daily mean net photosynthetic rate $/(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$	日均气孔导度(G_s) Daily mean stomatal conductance $/(\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1})$	日均胞间CO ₂ 浓度(C_i) Daily mean intercellular CO ₂ concentration $/(\mu\text{mol/mol})$	日均蒸腾速率(T_r) Daily mean transpiration rate $/(\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1})$
AMF + SW	1.513 ± 0.090a	0.036 ± 0.008a	296.907 ± 19.433a	1.407 ± 0.274a
AMF	1.334 ± 0.064ab	0.029 ± 0.002a	310.259 ± 6.373a	1.231 ± 0.075a
SW	1.189 ± 0.091b	0.032 ± 0.007a	318.640 ± 10.749a	1.311 ± 0.282a
CK	1.242 ± 0.107ab	0.023 ± 0.005a	279.943 ± 11.457a	0.911 ± 0.182a
<i>F</i>				
AMF	5.447*	0.749	0.111	0.895
SW	0.499	1.880	0.966	1.721
AMF × SW	1.690	0.030	4.074	0.260

数据为平均值 ± 标准误, 同列数据不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$); * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

表5 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗叶片光响应参数的影响

Table 5 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the light response parameters of leaves of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

处理 Treatment	初始量子效率(α) Initial quantum efficiency	最大净光合速率($P_{n\max}$) Maximum net photosynthesis rate/ $(\mu\text{mol CO}_2 \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1})$	光补偿点(LCP) Light compensation point / $(\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1})$	光饱和点(LSP) Light saturation point / $(\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1})$	暗呼吸速率(R_d) Dark respiration rate / $(\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1})$	决定系数(R^2) Determination coefficient
AMF + SW	0.069 ± 0.005a	3.213 ± 0.147a	7.769 ± 0.406a	933.297 ± 34.179a	0.468 ± 0.004a	0.997 ± 0.001a
AMF	0.079 ± 0.010a	3.312 ± 0.248a	6.487 ± 1.410a	790.917 ± 30.207a	0.435 ± 0.029a	0.997 ± 0.001a
SW	0.071 ± 0.006a	2.582 ± 0.256ab	6.458 ± 0.944a	801.554 ± 4.122a	0.396 ± 0.041ab	0.993 ± 0.004a
CK	0.056 ± 0.008a	1.910 ± 0.444b	6.631 ± 0.461a	703.682 ± 80.852a	0.317 ± 0.040b	0.990 ± 0.003a
<i>F</i>						
AMF	1.903	11.940 **	0.417	5.553*	8.849*	4.792
SW	0.108	0.948	0.377	6.685*	3.078	0.164
AMF × SW	3.009	1.713	0.650	0.229	0.524	0.475

数据为平均值 ± 标准误, 同列数据不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$); * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

2.2.3 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗 CO₂响应的影响

对夏蜡梅幼苗叶片 CO₂响应应用直角双曲线修正模型拟合发现, 拟合效果较好(表6)。如图3所示, 随着胞间CO₂浓度的增加, P_n 随之增加。与CK相比, 当胞间CO₂浓度大于100 μmol CO₂/mol时, AMF + SW与AMF处理在各胞间CO₂浓度下的 P_n 均显著高于CK。双因素方差分析表明, AMF在各胞间CO₂浓度处理条件下均对 P_n 具有显著影响; 而SW处理及与AMF的交互作用在各胞间CO₂浓度下对 P_n 均不存在显著影响。由表6可知, 与CK相比, AMF + SW处理的初始羧化效率(α)和光合能力(A_{\max})分别增加了80.00%和37.44%, CO₂补偿点降低了29.18%; AMF处理的 A_{\max} 也比CK高出45.58%, CO₂补偿点比CK低24.20%。不同处理间饱和胞间CO₂浓度(C_{sat})和光呼吸速率(R_p)不存在显著差异。说明AMF + SW和AMF处理在较低的CO₂浓度下即可进行光合产物的净积累, 而不同处理间光呼吸速率没有显著差异, 因此提高了夏蜡梅幼苗的光合能力。双因素方差分析表明(表6): AMF对夏蜡梅幼苗CO₂补偿点具有极显著影响, 而SW对夏蜡梅幼苗CO₂响应各参数影响均不显著。

2.3 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗保护酶活性和膜脂过氧化程度的影响

模拟增温条件下AMF对夏蜡梅幼苗保护酶SOD、POD和CAT活性及膜脂过氧化程度指标MDA均无显著影响(表7)。双因素方差分析表明(表7): AMF和SW及两者交互作用对夏蜡梅幼苗保护酶和膜脂过氧化

程度的影响均不显著。

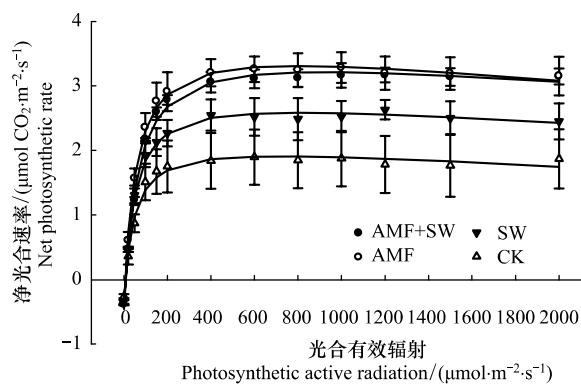


图2 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗叶片光响应曲线的影响

Fig. 2 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the light response curves of leave of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

图中数据为平均值±标准误

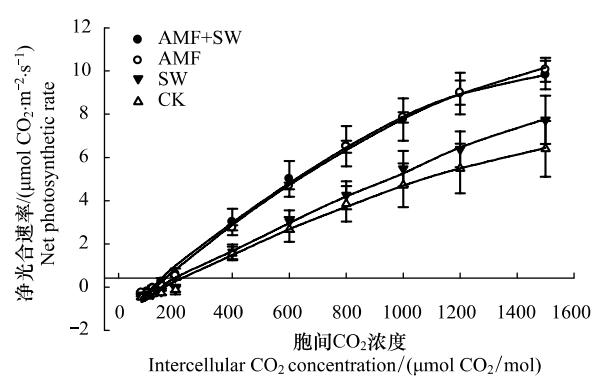


图3 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗叶片 CO₂ 响应曲线的影响

Fig. 3 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on leave CO₂ response curves of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

表6 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗叶片 CO₂ 响应参数的影响

Table 6 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the CO₂ response parameters of leaves of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

处理 Treatment	初始羧化效率(α) Initial carboxylation efficiency/ ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光合能力(A_{\max}) Photosynthetic capacity/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	饱和胞间 CO ₂ 浓度(C_{sat}) Saturation intercellular CO ₂ concentration/ ($\mu\text{mol/mol}$)	CO ₂ 补偿点 CO ₂ compensation point/ ($\mu\text{mol/mol}$)	光呼吸速率(R_p) Photorespiration rate/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	决定系数(R^2) Determination coefficient
AMF + SW	0.018 ± 0.003a	10.205 ± 0.498ab	1502.248 ± 217.340a	118.489 ± 7.183a	1.994 ± 0.248a	0.998 ± 0.001a
AMF	0.015 ± 0.001ab	10.809 ± 0.969a	1682.957 ± 113.230a	126.833 ± 4.623ab	1.832 ± 0.117a	0.998 ± 0.001a
SW	0.013 ± 0.003ab	9.933 ± 0.913ab	2133.814 ± 629.708a	161.736 ± 16.767bc	1.919 ± 0.402a	0.993 ± 0.003a
CK	0.010 ± 0.002b	7.425 ± 1.451b	1958.956 ± 313.272a	167.320 ± 14.961c	1.461 ± 0.190a	0.994 ± 0.003a
F						
AMF	4.026	3.236	1.485	12.132 **	0.730	3.996
SW	1.587	0.879	0.001	0.336	1.410	0.015
AMF × SW	0.007	2.346	0.228	0.013	0.323	0.029

数据为平均值±标准误 同列数据不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$) ; * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

2.4 模拟增温条件下接种 AMF 对夏蜡梅幼苗营养物质积累和叶绿素相对含量的影响

AMF 处理的夏蜡梅叶可溶性糖分别比 AMF + SW, SW 和 CK 高出 81.72%, 35.98% 和 32.94%, 且 AMF + SW, SW 和 CK 之间不存在显著差异。AMF + SW 和 AMF 处理的夏蜡梅叶可溶性蛋白分别比 CK 高出 86.09% 和 30.60%, 且 AMF + SW 处理显著高于其它处理。双因素方差分析表明(表 8): AMF 和 SW 及两者交互作用对叶绿素相对含量的影响均不显著。SW 对夏蜡梅叶可溶性糖具有显著影响, 且 AMF 和 SW 对叶可溶性糖的影响有显著的交互作用。添加 AMF 和 SW 对夏蜡梅叶片可溶性蛋白含量的影响均达到极显著, 但两者交互作用不显著。

3 讨论

模拟增温条件下添加 AMF 对夏蜡梅幼苗光合生理的影响与 AMF 在夏蜡梅幼苗生长过程中发挥的作用密不可分。AMF 菌丝直径较小(厚壁菌丝 20—30 μm , 薄壁菌丝 2—7 μm)^[36], 仅为夏蜡梅根系平均直径的百

表7 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗叶片保护酶活性和膜脂过氧化程度的影响

Table 7 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the protection enzyme activity and membrane lipid peroxide level of leaves of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

处理 Treatment	超氧化物歧化酶 SOD /(U/g 鲜重)	过氧化物酶 POD /(100 U g ⁻¹ 鲜重 min ⁻¹)	过氧化氢酶 CAT /(100 U g ⁻¹ 鲜重 min ⁻¹)	丙二醛 MDA /(μmol/μg 鲜重)
AMF + SW	0.21 ± 0.002a	27.92 ± 2.15a	6.17 ± 0.41a	14.02 ± 1.76a
AMF	0.21 ± 0.01a	31.10 ± 4.96a	4.63 ± 0.36a	14.12 ± 2.21a
SW	0.21 ± 0.003a	28.94 ± 2.17a	4.80 ± 0.54a	14.37 ± 1.40a
CK	0.21 ± 0.01a	31.10 ± 5.56a	6.50 ± 0.98a	10.54 ± 0.55a
F				
AMF	0.074	0.104	0.061	0.036
SW	0.051	0.252	0.132	3.047
AMF × SW	0.118	0.024	3.093	0.824

数据为平均值 ± 标准误 ,同列数据不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$) ; * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

表8 模拟增温条件下接种丛枝菌根真菌对夏蜡梅幼苗叶片营养物质积累和叶绿素相对含量的影响

Table 8 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the nutrient accumulation and chlorophyll relative content of leaves of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings under simulated warming

处理 Treatment	可溶性糖 Soluble sugar / (mg/g 干重)	可溶性蛋白 Soluble protein / (mg/g 鲜重)	叶绿素相对含量 Chlorophyll relative content
AMF + SW	22.92 ± 4.11b	12.04 ± 0.40a	14.15 ± 1.43a
AMF	41.65 ± 2.86a	8.45 ± 0.63b	14.88 ± 1.74a
SW	30.63 ± 1.38b	8.21 ± 0.76bc	17.27 ± 1.56a
CK	31.33 ± 2.17b	6.47 ± 0.65c	14.88 ± 1.28a
F			
AMF	0.020	12.582 **	1.025
SW	8.847 *	13.638 **	0.291
AMF × SW	6.541 *	1.100	1.034

数据为平均值 ± 标准误 ,同列数据不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$) ; * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

分之一 ,因此 AMF 能进入夏蜡梅根系无法抵达的细小土壤孔隙吸收水分和养分。此外 ,气候变暖还会通过土壤温度对 AMF 的影响作用于共生植物。土壤温度升高会提高 AMF 的拓殖率和菌丝长度 ,从而促进共生植物养分吸收和生长^[37-38] 其中 AMF 对于共生植物 P 元素的吸收贡献最大。菌丝能分泌有机酸 ,磷酸酶 ,活化土壤中难溶性 P 进而通过无隔菌丝供给宿主植物^[12-13] 。在植物光合作用中 ,元素 P 是光反应阶段的辅酶 ,暗反应阶段固定 CO₂ 的 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶 Rubisco ,以及能量物质 ATP 的重要组成元素。因此 ,AMF 促进夏蜡梅光合作用的原因之一可能是 AMF 对土壤中有限 P 元素吸收的增加。夏蜡梅对养分和水分吸收的增加将有利于光合作用和有机物积累。本研究表明接种 AMF 显著提高了夏蜡梅最大净光合速率 P_{max} 和光合能力 A_{max} ,其它研究也有类似的结果^[14-15] 。接种 AMF 还会影响气孔行为 ,缩短气孔关闭时间^[36,39-40] 。在光合日进程中 ,夏蜡梅 P_n 与 G_s 呈现出一致的变化趋势 相关性分析也表明夏蜡梅幼苗日均 P_n 与 G_s 和 T_r 呈显著的正相关 ,说明夏蜡梅光合作用主要以气孔限制为主。添加 AMF 还提高了夏蜡梅幼苗叶片的 LSP ,说明接种 AMF 可以提高夏蜡梅幼苗对强光的利用能力。夏蜡梅是典型的阴生植物 50% 的全光照下夏蜡梅的 P_{max} 是 100% 全光照的 2.6 倍^[26] 。因此 ,对强光利用能力的提高有利于夏蜡梅开拓新生境。在不同的 CO₂ 浓度下 ,接种 AMF 的 P_n 均高于 CK ,而 CO₂ 补偿点则低于 CK ,说明接种 AMF 可能有利于夏蜡梅幼苗光合产物的净积累。

AMF 显著提高可溶性糖的积累 ,而在增温条件下添加 AMF 对可溶性糖的含量却没有影响。这可能与增温条件下 ,AMF 对植物糖类的消耗增加有关。本研究表明接种 AMF 不仅显著提高了夏蜡梅最大净光合速率 P_{max} 和光合能力 A_{max} ,还显著促进了可溶性糖和可溶性蛋白的积累。AMF 和模拟增温均显著提高叶可溶性蛋白

白,而模拟增温条件下添加 AMF 却对可溶性蛋白没有影响。说明 AMF 和模拟增温对可溶性蛋白的积累具有相反的作用。

模拟增温条件下接种 AMF 提高了夏蜡梅幼苗叶片的日均 P_n 和 P_{nmax} ,但是对生物量的积累没有显著影响。模拟增温条件下对玉米接种 AMF 幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)后也发现 不管增温与否,接种 AMF 对玉米生物量没有显著影响^[39]。原因可能有3个方面,首先,接种 AMF 提高夏蜡梅幼苗 P_n 的同时也提高了叶片的 R_d 和 R_p ,因此对生物量的积累没有表现出显著的影响;其次,AMF 与植物共生过程中 植物光合产物中约有 20% 供给共生的 AMF,而温度升高可以通过提高菌根呼吸速率来加强养分从植物向 AMF 的流动,从而减少植物的有机物积累^[22,39,41]。因此 模拟增温条件下接种 AMF 虽然会提高夏蜡梅 P_n ,但是可能同时也提高了对有机物的消耗,其最终生物量的积累取决于两者之差;此外,实验处理时间短也可能是一个原因,虽然从实验处理到指标测定有 8 个多月,但是夏蜡梅为落叶植物,夏蜡梅有叶期仅有 4—5 个月,因此可能导致实验处理的效果未达到显著。

尽管模拟增温和 AMF 对夏蜡梅幼苗生物量积累没有显著影响,但是对根系形态与生物量分配具有显著影响。研究发现,接种 AMF 对夏蜡梅根长度、根表面积、根体积及根尖数均具有显著的负效应,而对根平均直径则表现出显著的正效应。AMF 不同水分条件下接种 AMF 对显著降低了湿地植物 *Bidens frondosa* 的根系长度与根系表面积^[42]。而接种 AMF 对植物 *Lythrum salicaria* 和 *Panicum hemitomon* 的根系长度则具有正效应^[43] 但是另外的研究则发现接种 AMF 对 *L. salicaria* 的根长和根表面积没有影响^[42]。因此,AMF 对共生植物根系形态和生物量分配的影响与植物物种、AMF 物种及实验条件有关。AMF 对夏蜡梅根系结构的影响与 AMF 的功能密不可分,AMF 能使共生植物低成本高效率的吸收养分,从而使共生植物对根系系统生长的投入比未接种植株减少^[44-45] 因此,接种 AMF 有使夏蜡梅幼苗根系变短变粗的趋势。但是,AMF + SW 与 SW 的根系形态不存在显著差异。说明模拟增温条件下添加 AMF 不会影响夏蜡梅根系,或者模拟增温会减弱 AMF 对夏蜡梅根系形态的影响。这与模拟增温与 AMF 对夏蜡梅根系的显著的交互作用一致。

参考文献(References) :

- [1] Thomas C D , Cameron A , Green R E , Bakkenes M , Beaumont L J , Collingham Y C , Erasmus B F N , de Siqueira M F , Grainger A , Hannah L , Hughes L , Huntley B , van Jaarsveld A S , Midgley G F , Miles L , Ortega-Huerta M A , Peterson A T , Phillips O L , Williams S E . Extinction risk from climate change. *Nature* , 2004 , 427(6970) : 145–148.
- [2] Araújo M B , Rahbek C . How does climate change affect biodiversity?. *Science* , 2006 , 313(5792) : 1396–1397.
- [3] Hellmann J J , Byers J E , Bierwagen B G , Dukes J S . Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology* , 2008 , 22(3) : 534–543.
- [4] Parmesan C , Burrows M T , Duarte C M , Poloczanska E S , Richardson A J , Schoeman D S , Singer M C . Beyond climate change attribution in conservation and ecological research. *Ecology Letters* , 2013 , 16(S1) : 58–71.
- [5] IPCC. Climate change 2007: the physical science basis // Contribution of the Fourth Assessment Report of Working Group. Cambridge: Cambridge University Press , 2007.
- [6] Wu Z , Dijkstra P , Koch G W , Peñuelas J , Hungate B A . Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology* , 2011 , 17(2) : 927–942.
- [7] Niu S L , Luo Y Q , Li D J , Cao S H , Xia J Y , Li J W , Smith M D . Plant growth and mortality under climatic extremes: an overview. *Environmental and Experimental Botany* , 2014 , 98: 13–19.
- [8] Fu G , Shen Z X , Sun W , Zhong Z M , Zhang X Z , Zhou Y T . A meta-analysis of the effects of experimental warming on plant physiology and growth on the Tibetan plateau. *Journal of Plant Growth Regulation* , 2015 , 34: 57–65.
- [9] Kivlin S N , Emery S M , Rudgers J A . Fungal symbionts alter plant responses to global change. *American Journal of Botany* , 2013 , 100(7) : 1445–1457.
- [10] Mohan J E , Cowden C C , Baas P , Dawadi A , Frankson P T , Helmick K , Hughes E , Khan S , Lang A , Machmuller M , Taylor M T , Witt C A . Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: mini-review. *Fungal Ecology* , 2014 , 10: 3–19.
- [11] 吴强盛. 园艺植物丛枝菌根研究与应用. 北京: 科学出版社 , 2010.
- [12] Marschner H , Dell B . Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* , 1994 , 159(1) : 89–102.
- [13] 王晓英,王冬梅,陈保冬,黄益宗,王幼珊. 丛枝菌根真菌群落对白三叶草生长的影响. *生态学报* , 2010 , 30(6) : 1456–1462.
- [14] Wu Q S , Xia R X . Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *Journal of Plant Physiology* , 2006 , 163(4) : 417–425.

- [15] Yang Y , Tang M , Sulpice R , Chen H , Tian S , Ban Y. Arbuscular mycorrhizal fungi alter fractal dimension characteristics of *Robinia pseudoacacia* L. seedlings through regulating plant growth, leaf water status, photosynthesis, and nutrient concentration under drought stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, 33(3): 612–625.
- [16] Schnitzer S A , Klironomos J N , HilleRisLambers J , Kinkel L L , Reich P B , Xiao K , Rillig M C , Sikes B A , Callaway R M , Mangan S A , van Nes E H , Scheffer M. Soil microbes drive the classic plant diversity-productivity pattern. *Ecology*, 2011, 92(2): 296–303.
- [17] Bona E , Marsano F , Massa N , Cattaneo C , Cesaro P , Argese E , di Toppi L S , Cavaletto M , Berta G. Proteomic analysis as a tool for investigating arsenic stress in *Pteris vittata* roots colonized or not by arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal of Proteomics*, 2011, 74(8): 1338–1350.
- [18] Augé R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 2001, 11(1): 3–42.
- [19] Feng G , Zhang F S , Li X L , Tian C Y , Tang C , Rengel Z. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza*, 2002, 12(4): 185–190.
- [20] Sharifi M , Ghorbanli M , Ebrahimzadeh H. Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with salt pre-treated mycorrhizal fungi. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(9): 1144–1151.
- [21] Daei G , Ardekani M R , Rejali F , Teimuri S , Miransari M. Alleviation of salinity stress on wheat yield, yield components, and nutrient uptake using arbuscular mycorrhizal fungi under field conditions. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(6): 617–625.
- [22] Martin C A , Stutz J C. Interactive effects of temperature and arbuscular mycorrhizal fungi on growth, P uptake and root respiration of *Capsicum annuum* L. *Mycorrhiza*, 2004, 14(4): 241–244.
- [23] 潘传威, 刘小芳, 屈鹏飞, 吴强盛. 丛枝菌根真菌提高温度胁迫下枳根系抗氧化能力. 长江大学学报: 自然科学版, 2011, 8(9): 245–247.
- [24] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007.
- [25] Meier S , Borie F , Bolan N , Bolan N , Cornejo P. Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2012, 42(7): 741–775.
- [26] 金则新, 李钧敏, 柯世省, 边才苗, 张文标. 夏腊梅保护生物学. 北京: 科学出版社, 2010.
- [27] 周世良, 叶文国. 夏腊梅的遗传多样性及其保护. 生物多样性, 2002, 10(1): 1–6.
- [28] Kimball B A , Conley M M , Wang S P , Lin X W , Luo C Y , Morgan J , Smith D. Infrared heater arrays for warming ecosystem field plots. *Global Change Biology*, 2008, 14(2): 309–320.
- [29] McDaniel M D , Kaye J P , Kaye M W , Bruns M A. Climate change interactions affect soil carbon dioxide efflux and microbial functioning in a post-harvest forest. *Oecologia*, 2014, 174(4): 1437–1448.
- [30] Lau J A , Lennon J T. Evolutionary ecology of plant-microbe interactions: soil microbial structure alters selection on plant traits. *New Phytologist*, 2011, 192(1): 215–224.
- [31] Walling S Z , Zabinski C A. Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunchgrasses and an invasive forb. *Applied Soil Ecology*, 2006, 32(1): 111–117.
- [32] Ye Z P , Yu Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat. *Photosynthetica*, 2008, 46(4): 637–640.
- [33] 叶子飘, 于强. 光合作用对胞间和大气CO₂响应曲线的比较. 生态学杂志, 2009, 28(11): 2233–2238.
- [34] 章家恩. 生态学常用实验研究方法与技术. 北京: 化学工业出版社, 2007.
- [35] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [36] 李晓林, 冯固. 丛枝菌根生理生态. 北京: 华文出版社, 2001.
- [37] Rillig M C , Wright S F , Shaw M R , Field C B. Artificial climate warming positively affects arbuscular mycorrhizae but decreases soil aggregate water stability in an annual grassland. *Oikos*, 2002, 97(1): 52–58.
- [38] Staddon P L , Gregersen R , Jakobsen I. The response of two *Glomus* mycorrhizal fungi and a fine endophyte to elevated atmospheric CO₂, soil warming and drought. *Global Change Biology*, 2004, 10(11): 1909–1921.
- [39] Zhu X C , Song F B , Liu S Q , Liu T D. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress. *Plant and Soil*, 2011, 346(1/2): 189–199.
- [40] Lawson T. Guard cell photosynthesis and stomatal function. *New Phytologist*, 2009, 181(1): 13–34.
- [41] Hawkes C V , Hartley I P , Ineson P , Fitter A H. Soil temperature affects carbon allocation within arbuscular mycorrhizal networks and carbon transport from plant to fungus. *Global Change Biology*, 2008, 14(5): 1181–1190.
- [42] Stevens K , Spender S , Peterson R. Phosphorus, arbuscular mycorrhizal fungi and performance of the wetland plant *Lythrum salicaria* L. under inundated conditions. *Mycorrhiza*, 2002, 12(6): 277–283.
- [43] Miller S P , Sharitz R R. Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semiaquatic grass species. *Functional Ecology*, 2000, 14(6): 738–748.
- [44] Stevens K J , Wall C B , Janssen J A. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on seedling growth and development of two wetland plants, *Bidens frondosa* L. , and *Eclipta prostrata* (L.) L. , grown under three levels of water availability. *Mycorrhiza*, 2011, 21(4): 279–288.
- [45] Zavalloni C , Vicca S , Büscher M , de la Providencia I E , Dupré de Boulois H , Declerck S , Nijs I , Ceulemans R. Exposure to warming and CO₂ enrichment promotes greater above-ground biomass, nitrogen, phosphorus and arbuscular mycorrhizal colonization in newly established grasslands. *Plant and Soil*, 2012, 359(1/2): 121–136.