



# 土壤压实胁迫下丛枝菌根真菌对高羊茅生理生态的影响

徐萌,徐孟,李峰\*

(青岛农业大学 园林与林学院,山东青岛 266109)

**摘要:**该试验设计4种土壤压实处理[土壤容重分别为1.2(CK<sub>1</sub>)、1.3、1.4和1.5 g·cm<sup>-3</sup>],并与压实处理前分别接种2种丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)——摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*, Fm)和根内根孢囊霉(*Rhizophagus intraradices*, Ri)组成的4个接种处理[Fm、Ri、Fm+Ri和不接种(CK<sub>2</sub>)],共组成16个处理,分析不同处理对高羊茅(*Festuca elata*)品种‘艾瑞3号’的生理生态指标的影响,为AMF在压实土壤中的应用提供理论基础。结果表明:(1)高羊茅根系的菌根侵染率和菌丝密度均随土壤容重的增加而逐渐降低;与CK<sub>1</sub>相比,在土壤容重1.5 g·cm<sup>-3</sup>处理下接种Fm、Ri、Fm+Ri的高羊茅根系菌根侵染率分别显著降低了27.8%、39.8%和30.0%,菌丝密度分别显著降低43.8%、42.1%和43.8%,且在1.5 g·cm<sup>-3</sup>土壤容重下,接种Fm+Ri处理的菌根侵染率和菌丝密度比单接种Fm分别提高17.3%和25.2%,比单接种Ri处理分别提高53.0%和36.3%。(2)接种AMF能有效增加土壤压实胁迫下高羊茅植株的株高、分蘖数和干物质质量,显著提高高羊茅耐受力,接种Fm+Ri处理的株高、分蘖数及干物质质量在1.5 g·cm<sup>-3</sup>土壤容重下分别比未接种(CK<sub>2</sub>)显著增加36.1%、39.5%和144.0%。(3)接种AMF能显著提高土壤压实胁迫下高羊茅根系活力以及过氧化氢酶(CAT)活性,接种Fm+Ri处理的根系活力以及CAT活性在1.5 g·cm<sup>-3</sup>土壤容重下分别是对照(CK<sub>2</sub>)的1.4和1.5倍。(4)接种AMF能显著提高土壤压实胁迫下高羊茅叶绿素a、b以及总叶绿素含量,接种Fm+Ri处理在1.5 g·cm<sup>-3</sup>土壤容重下比对照(CK<sub>2</sub>)的上升幅度分别提高43.1%、100.0%和59.3%。(5)接种AMF能显著提高土壤压实胁迫下高羊茅叶片净光合速率(P<sub>n</sub>)、蒸腾速率(T<sub>r</sub>)以及气孔导度(G<sub>s</sub>),显著降低其叶片胞间CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>i</sub>),接种Fm+Ri处理在1.5 g·cm<sup>-3</sup>土壤容重下比对照(CK<sub>2</sub>)的升降幅度分别为52.5%、33.3%、181.1%和-32.9%。综上所述,土壤压实胁迫显著抑制AMF的侵染,而共同接种Fm+Ri能显著促进AMF对根系的侵染,且共同接种处理的效果明显优于单一接种;AMF可通过增强高羊茅根系活力、降低氧化胁迫造成的伤害、提高植物叶绿素含量与光合作用增强自身的抗土壤压实能力。

**关键词:**丛枝菌根真菌;土壤压实;光合参数;叶绿素;过氧化氢酶

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

## Effect of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Physiology and Ecology of *Festuca elata* under Soil Compaction Stress

XU Meng, XU Meng, LI Feng\*

(College of Landscape Architecture and Forestry, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China)

**Abstract:** The experiment designed four kinds of soil compaction treatment [soil bulk density of 1.2 (CK<sub>1</sub>), 1.3, 1.4, 1.5 g·cm<sup>-3</sup>], and four inoculation treatments [Fm, Ri, Fm+Ri, and non-inoculation (CK<sub>2</sub>)] with inoculating two kinds of arbuscular mycorrhizal fungi (including *Funneliformis mosseae*, Fm

收稿日期:2019-06-02;修改稿收到日期:2019-09-02

基金项目:青岛市科技计划基础研究项目(121454)

作者简介:徐萌(1980—),女,实验师,主要从事菌根生理生态研究。E-mail:baiguo69@163.com

\*通信作者:李峰,讲师,硕士,主要从事园林植物栽植养护。E-mail:853404450@qq.com

and *Rhizophagus intraradices*, Ri) before compaction treatment, and a total of 16 treatments. We analyzed the effects of different treatments on the physiological and ecological indexes of *Festuca elata* variety ‘Ai Rui 3’, and provided a theoretical basis for the application of AMF in compacted soil. The results showed that: (1) the mycorrhizal infection rate and mycelial density of the roots of tall fescue decreased gradually with the increase of soil bulk density. Compared with CK<sub>1</sub>, the infection rate of roots of high fescue roots inoculated with Fm, Ri and Fm+Ri under treatment with soil bulk density of 1.5 g·cm<sup>-3</sup> was significantly reduced by 27.8%, 39.8% and 30.0%, respectively. The mycelial density decreased significantly by 43.8%, 42.1% and 43.8%, respectively. Moreover, under 1.5 g·cm<sup>-3</sup> soil bulk density, the mycorrhizal infection rate and mycelial density of Fm+Ri treatment increased by 17.3% and 25.2%, respectively, which was 53.0% and 36.3% higher than that of single inoculation, respectively. (2) Inoculation with AMF can effectively increase the plant height, tiller number and dry matter quality of tall fescue plants under soil compaction stress, and significantly improve the tolerance of tall fescue. Plant height, tiller number and dry matter quality of Fm+Ri treatment were significantly increased by 36.1%, 39.5% and 144.0%, respectively, under 1.5 g·cm<sup>-3</sup> soil bulk density compared with CK<sub>2</sub>. (3) Inoculation with AMF significantly increased the root activity and catalase (CAT) activity of tall fescue under soil compaction stress. The root vigor and CAT activity of Fm+Ri inoculated with 1.4 g·cm<sup>-3</sup> soil bulk density were 1.4 times and 1.5 times than that of CK<sub>2</sub>, respectively. (4) Inoculation with AMF can significantly increase the contents of chlorophyll a, b and total chlorophyll in tall fescue under soil compaction stress. Inoculation with Fm+Ri treatment in the soil bulk density of 1.5 g·cm<sup>-3</sup> was 43.1%, 100.0% and 59.3% higher than that of the CK<sub>2</sub>. (5) Inoculation with AMF significantly increased the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) of tall fescue under soil compaction stress, and significantly decreased the intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) of leaves. Inoculation with Fm+Ri treatment was 52.5%, 33.3%, 181.1% and -32.9% higher than that of the CK<sub>2</sub> under the soil bulk density of 1.5 g·cm<sup>-3</sup>. In summary, soil compaction stress significantly inhibited the infection of AMF, and co-inoculation significantly promoted the infection of AMF on roots, and the effect of co-inoculation with Fm+Ri was significantly better than single inoculation. AMF can enhance its own resistance to soil compaction by enhancing the activity of tall fescue roots, reducing the damage caused by oxidative stress, increasing plant chlorophyll content and photosynthesis.

**Key words:** arbuscular mycorrhizal fungi; soil compaction; photosynthetic parameters; chlorophyll; catalase

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhiza fungi, AMF)属于功能生物,是植物根围的关键功能物种之一,广泛分布于森林、草原、荒漠、农田、高原等各类生态系统中<sup>[1-3]</sup>。研究表明,AMF能有效促进植物对生长发育所需各种矿质营养(K、Ca、Mg、Fe)和水分的吸收及利用、增强光合作用积累有机物,提高植物对各种不良环境的抗性等,具有独特的生态环保性、经济性优势,是当前园艺生产和植物栽培中的一种重要辅助手段<sup>[4-5]</sup>。野樱桃(*Prunus discadenia*)、欧李(*P. dictyneura*)、文冠果(*Xanthoceras sorbifolia*)和山杏(*Armeniaca sibirica*)4种采煤塌陷区经济植物接种摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*)后植物株高、地径显著增加;与对照相比,植物根系活力、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间CO<sub>2</sub>浓度和过氧化氢酶活性均显著提高,增强了复垦植物抵抗干旱和高温的能力<sup>[6]</sup>。树牵牛花(*Ipomoea carnea*)接种根内根孢囊霉(*Rhizophagus*

*intraradices*)后净光合速率和生物量显著高于不接种对照,AMF通过增强酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性来增加植物对有机养分摄取,增加光合作用,并促进植物生长<sup>[7]</sup>。接种摩西斗管囊霉及变形球囊霉(*Glomus versiforme*)以及二者混合接种后,百合株高、干物质质量、叶绿素含量、过氧化氢酶活性明显增加;同时接种AMF处理显著增强百合的光合作用,其叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度显著提高,且各处理下以混合接种处理效果最优<sup>[8]</sup>。

近年来由于人类不断开发土地资源,使得土壤质量及其可持续性发展力暂时或永久性下降,其中土壤压实是土壤质量下降最普遍的问题之一<sup>[9-10]</sup>。许多研究表明,土壤压实会导致土壤密度(单位体积土壤的烘干重量)和土壤酸度增加、土壤孔隙率和团聚体稳定系数降低等<sup>[11-12]</sup>,从而降低了土壤含水量、孔隙度以及土壤速效磷、速效钾含量<sup>[13]</sup>,阻碍植物根系吸收营养物质并限制其向下生长,根系活力下降,

进而影响植物地上部分进行光合作用<sup>[14~17]</sup>。因此,提高植物抵抗逆境能力、修复和稳定土壤生态系统,是值得探究的问题。以往土壤压实研究内容主要集中在森林采伐、土地利用方式等对林业用地和农业生产用地所造成的影响方面,仅着重研究土壤理化性质变化,而对于城市中由机械压实、人为践踏造成的土壤压实对园林植物生理生态的影响研究较少<sup>[18~19]</sup>。城市土壤压实对植物生长影响的理论和方法仍处于初级阶段,缺乏系统性分析与研究。高羊茅(*Festuca elata*)为禾本科羊茅属多年生草本植物,作为华北、华东和西北中南部等地区大量种植的冷季型草坪草,具有较强的耐高温、抗旱、耐盐碱性<sup>[20~21]</sup>。有研究表明,高羊茅能够有效调蓄雨水、削减暴雨径流峰值、减少水土流失,对防治土壤压实具有重要作用<sup>[22]</sup>。本试验旨在探究土壤压实胁迫下AMF对高羊茅生理生态响应的影响,为AMF在压实土壤中的应用提供理论基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

供试植物为高羊茅(*Festuca elata*)品种‘艾瑞3号’,种子购自青岛时创种子有限责任公司。供试AMF菌种为摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*, Fm)和根内根孢囊霉(*Rhizophagus intraradices*, Ri),菌种由三叶草和玉米扩繁,以保存于其根系及基质中的孢子、菌丝和菌根根段为接种物(孢子密度380个/50 g,菌丝侵染率为70%)。供试土样为121℃高温高压蒸汽灭菌2 h后的沙质壤土。土壤基本理化性质:pH为6.86,有机质含量5.4 g·kg<sup>-1</sup>,全氮含量1.18 g·kg<sup>-1</sup>,全磷含量0.4 g·kg<sup>-1</sup>,全钾含量5.6 g·kg<sup>-1</sup>,碱解氮含量56 mg·kg<sup>-1</sup>,有效磷含量4.7 mg·kg<sup>-1</sup>,速效钾含量50.2 mg·kg<sup>-1</sup>。

### 1.2 试验方法

试验于2017年4~7月在青岛农业大学温室大棚内进行,采用盆栽试验,依据青岛市城阳区土壤压实现状将土壤压实处理设置1.2、1.3、1.4、1.5 g·cm<sup>-3</sup>4个容重水平,且土壤容重越小说明土壤有机质含量越高,结构性越好;在4个容重梯度下,1.2 g·cm<sup>-3</sup>是土壤结构最好的,可以视为对照(CK<sub>1</sub>)<sup>[23]</sup>。同时,接种处理设置摩西斗管囊霉(Fm)接种、根内根孢囊霉(Ri)接种、二者共同接种(Fm+Ri)和不接种对照(CK<sub>2</sub>)4个水平,共组成16个处理组合,随机排列,每个处理重复5次。接种AMF的剂量为12 000接种势<sup>[24]</sup>[IP=N×W×K+S, IP为

接种势单位,N为单位长度根段内含有的孢囊数量,W为根重(g),K为单位质量根系长度(cm),S为单位质量或体积接种剂内孢子数量],对照(CK<sub>2</sub>)则接种等量灭菌接种物,以保持相同的其他根围微生物区系环境。根据土壤紧实度要求、容器体积及土壤含水量计算出每个处理所需的土壤重量,然后装土,采用木夯锤击压实至试验设计要求。每个处理土壤装至离管边3 cm处。将高羊茅种子用10% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>浸泡10 min进行表面消毒,然后置于滤纸上晾干。将50粒高羊茅种子播种至PVC管内(内径10 cm、高23 cm),根据温室湿度、光照和温度状况进行人工调控。出芽前,每周浇2~3次水,浇水均匀而充足。管理期间注意温度控制在18~25℃,不可遮荫,且通气条件良好,严禁积水。播种后3个月,测定各项指标。

### 1.3 测定指标及方法

**1.3.1 AMF侵染率** 采集高羊茅根系,洗净,加入8% KOH溶液,90℃水浴5~20 min(幼嫩根系时间可短),清洗3次,加2% HCl浸泡5 min后,加入0.1%酸性品红染色剂,室温下过夜,加乳酸脱色,显微镜下观测菌根侵染率以及菌丝密度<sup>[25]</sup>。

$$\text{菌根侵染率} = \frac{\sum (0 \times \text{根段数} + 10\% \times \text{根段数} + 20\% \times \text{根段数} + \dots + 100\% \times \text{根段数})}{\text{总根段数}}$$

$$\text{菌根依赖性} = \frac{(\text{菌根植株干重} - \text{非菌根植株干重})}{\text{菌根植株干重}}$$

**1.3.2 形态指标** 压实土壤胁迫后测定株高、分蘖数和干重。从培养土的部分开始到植株最高点作为株高。选取的植物记录分蘖数,自来水冲洗干净后,放置在105℃烘箱中杀青10 min,转为80℃烘至质量不变,分析天平获得干重。

**1.3.3 过氧化氢酶活性和根系活力** 过氧化氢酶(catalase,CAT)活性采用紫外吸收法测定,取植物叶片材料0.5 g加2~3 mL磷酸缓冲液(pH 7.8)4℃下高速离心,加入反应液在分光光度计240 nm处测定吸光度;根系活力采用TTC测定,取根尖样品0.2 g加入0.4%氯化三苯基四氮唑(TTC)溶液和磷酸缓冲液,37℃下暗保温2 h,加硫酸终止反应并用乙酸乙酯提取,485 nm下比色,测定吸光度<sup>[26]</sup>。

**1.3.4 叶片光合参数** 选择晴朗少云的天气(9:30~11:30)用光合仪CIRAS-3测定高羊茅叶片的气体交换参数。主要包括净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、细胞间隙二氧化碳浓度( $C_i$ )等参数。

**1.3.5 叶片叶绿素含量** 高羊茅叶片叶绿素含量用95%乙醇提取法提取<sup>[26]</sup>。称取新鲜叶0.2 g,剪

碎加少量碳酸钙及石英砂在研钵中研磨,用95%乙醇提取,放置黑暗中提取48 h。冷冻离心机12 000 r·min<sup>-1</sup>、4 ℃、离心5 min后收集上清液,在665、649和470 nm下用分光光度计测定吸光度A<sub>665</sub>、A<sub>649</sub>和A<sub>470</sub>。采用以下公式计算含量:

$$\text{叶绿素含量 Chla} = 13.95A_{665} - 6.88A_{649};$$

$$\text{叶绿素 b 含量 Chlb} = 24.96A_{649} - 7.32A_{665}$$

$$\text{总叶绿素含量 Chl} = \text{Chla} + \text{Chlb}$$

## 1.4 数据处理

采用Excel 2003软件对数据进行处理和绘图,采用DPS 7.5和SPSS 11.5统计分析软件对数据进行差异显著性检验(LSD法,α=0.05)。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤压实胁迫对高羊茅根系AMF侵染率与菌丝密度的影响

图1显示,在AMF摩西斗管囊霉(Fm)和根内根孢囊霉(Ri)单一接种或者两者共同接种(Fm+Ri)后,高羊茅根系的菌根侵染率和菌丝密度均随土壤容重的增加而逐渐降低;与土壤容重1.2 g·cm<sup>-3</sup>处理(CK<sub>1</sub>)相比较,接种Fm、Ri以及共同接种Fm+Ri的高羊茅根系菌根侵染率在土壤容重1.5 g·cm<sup>-3</sup>下分别显著降低了27.8%、39.8%和30.0%,菌丝密度分别显著降低43.8、42.1和43.8个百分点;在同一土壤容重下,共同接种Fm+Ri的高羊茅根系侵染率和菌丝密度最高,接种Fm处理次之,接种Ri处理最低;在土壤容重1.5 g·cm<sup>-3</sup>胁迫下,共同接种Fm+Ri的高羊茅根系侵染率和菌丝密度比接种Fm处理分别提高17.3%和

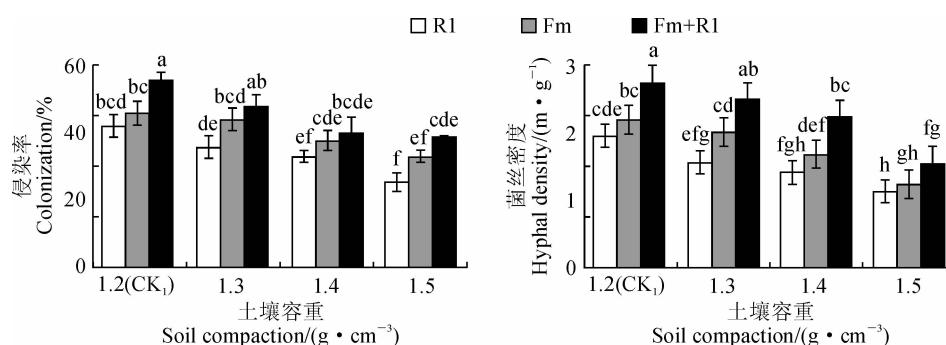
25.2%,比接种Ri处理分别显著提高53.0%和36.3%(图1)。可见,高羊茅根系能与两种AMF形成良好的共生关系,土壤压实胁迫显著抑制AMF的侵染,而共同接种能显著促进AMF对根系的侵染,且其接种效果明显优于单一接种。

### 2.2 土壤压实胁迫下接种AMF对高羊茅生长的影响

植株高度可反映植物多方面的适应和平衡能力,而干物质含量能够反映植物生态行为差异及获取物质的能力。在同一土壤容重条件下,各接种AMF处理均可显著增加高羊茅株高、分蘖数和干物质质量;随土壤容重的增加,高羊茅株高、分蘖数和干物质质量均逐渐降低(表1)。其中,在土壤容重1.5 g·cm<sup>-3</sup>胁迫下,共同接种Fm+Ri处理的高羊茅株高、分蘖数、干物质质量最大,显著高于单一接种和不接种对照处理(CK<sub>2</sub>),并表现为Fm+Ri>Fm>Ri>CK<sub>2</sub>;此时共同接种Fm+Ri处理株高、分蘖数、干物质质量比CK<sub>2</sub>分别增加36.1%、39.5%和144.0%,接种Fm处理分别比CK<sub>2</sub>增加29.0%、39.5%和76.0%,接种Ri处理比CK<sub>2</sub>分别增加18.1%、39.5%和37.5%。因此,单一接种或者共同接种AMF处理均能有效促进土壤压实胁迫下高羊茅生长,且共同接种效果明显优于单独接种。

### 2.3 土壤压实胁迫下接种AMF对高羊茅根系活力及过氧化氢酶活性的影响

根系活力水平直接影响植物个体的生长情况、营养状况和产量水平,而体内过氧化氢酶(CAT)活性一定程度上反映植物受胁迫程度和抵抗逆境的能力。图2显示,在同一接种处理下,高羊茅根系活力和CAT活性随土壤容重的增加均呈逐渐降低的



Ri. 单独接种根内根孢囊霉; Fm. 单独接种摩西斗管囊霉; Ri+Fm. 共同接种摩西斗管囊霉和根内根孢囊霉;

CK. 不接种对照;不同小写字母表示不同处理组合间在0.05水平存在显著性差异。下同

图1 土壤压实胁迫下高羊茅根系AMF侵染率与菌丝密度

Ri. Inoculation with *Rhizophagus intraradices*; Fm. Inoculation with *Funneliformis mosseae*; Ri+Fm. Inoculation with *Rhizophagus intraradices* and *Funneliformis mosseae*; CK. Control, non-inoculation; The different normal letters indicate significant difference among treatment combinations at 0.05 level; The same as below

Fig. 1 AMF colonization and hyphal density in roots of *Festuca elata* under soil compaction stress

表 1 土壤压实胁迫和接种 AMF 处理下高羊茅生长状况

Table 1 The growth of *F. elata* under soil compaction stress and inoculation with AMF

接种处理 Inoculation treatment	土壤容重 Soil compaction / $(\text{g} \cdot \text{cm}^{-3})$	株高 Plant height /cm	分蘖数 Tiller number	干物质质量 Dry matter quality/g	菌根依赖性 Relative mycorrhizal dependency/%
不接种对照 Non-inoculation control (CK <sub>2</sub> )	1.2(CK <sub>1</sub> )	28.6±1.8efg	5.0±0.0e	0.41±0.03ef	0
	1.3	30.8±1.2defg	4.7±0.3e	0.41±0.01ef	0
	1.4	27.9±1.4gh	4.3±0.3e	0.39±0.02f	0
	1.5	23.8±1.6h	4.3±0.3e	0.25±0.00g	0
摩西斗管囊霉 <i>F. mosseae</i> (Fm)	1.2(CK <sub>1</sub> )	37.0±2.0ab	7.3±0.3bc	0.53±0.02c	23
	1.3	35.3±2.3abc	7.7±0.3ab	0.50±0.02cd	18
	1.4	33.1±2.0bcd	6.7±0.3cd	0.48±0.00cd	19
	1.5	30.7±1.4defg	6.0±0.0d	0.44±0.02def	43
根内根孢囊霉 <i>R. intraradices</i> (Ri)	1.2(CK <sub>1</sub> )	34.0±0.8abcd	7.3±0.3bc	0.48±0.01cd	15
	1.3	32.9±1.5bcde	6.3±0.3d	0.45±0.00de	9
	1.4	29.9±1.1defg	6.3±0.3d	0.41±0.01ef	5
	1.5	28.1±1.0fg	6.0±0.0d	0.40±0.00ef	38
混合菌种 <i>F. mosseae</i> + <i>R. intraradices</i> (Fm+Ri)	1.2(CK <sub>1</sub> )	38.4±1.0a	8.3±0.3a	0.74±0.03a	45
	1.3	35.4±1.3abc	8.0±0.0ab	0.74±0.06a	45
	1.4	32.7±1.5bcde	7.7±0.7ab	0.65±0.02b	40
	1.5	32.4±1.7cdef	6.0±0.0d	0.61±0.03b	59

注:同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著。下同

Note: The different normal letters within same column indicate significance among treatments at 0.05 level; The same as below

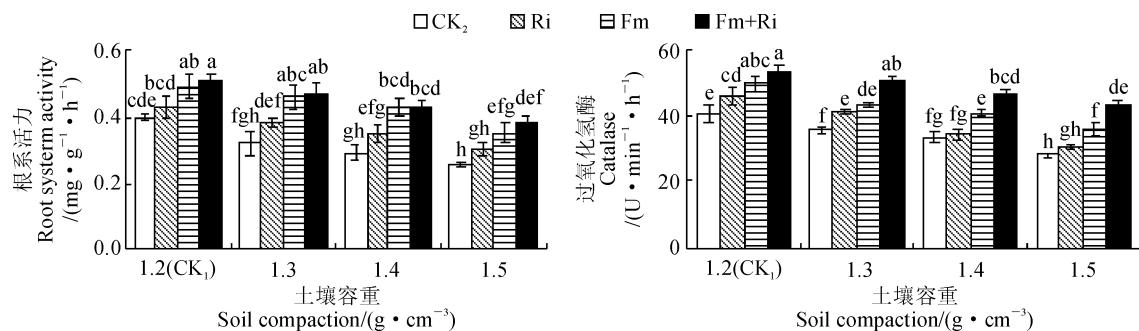


图 2 土壤压实胁迫下接种 AMF 高羊茅根系活力和过氧化氢酶活性的变化

Fig. 2 The root activity and catalase activity of *F. elata* inoculated with AMF under soil compaction stress

趋势;在相同土壤容重条件下,接种 AMF 处理的高羊茅根系活力和 CAT 活力均比未接种对照(CK<sub>2</sub>)不同程度增加,且共同接种处理均高于单独接种处理,表现为 Fm+Ri>Fm>Ri>CK<sub>2</sub>。其中,Fm+Ri、Fm、Ri 接种处理的高羊茅根系活力在土壤容重 1.5  $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$  时分别比未接种对照 CK<sub>2</sub> 提高 46.2%、34.6% 和 15.4%,CAT 活力分别比 CK<sub>2</sub> 提高 53.2%、27.9% 和 9.3%,且 Fm+Ri、Fm 接种处理均达到显著水平。可见,接种 AMF 可以提高高羊茅根系活力和根系 CAT 活力,从而增强高羊茅清除  $\text{H}_2\text{O}_2$  和应对压实胁迫的能力,并以共同接种

的效果更佳。

#### 2.4 土壤压实胁迫下接种 AMF 对高羊茅叶片叶绿素含量的影响

在同一土壤容重下,各接种 AMF 处理均不同程度增加了高羊茅叶片叶绿素 a、b 以及总叶绿素含量,不同接种间表现为 Fm+Ri>Fm>Ri>CK<sub>2</sub>;在同一接种处理下,随土壤容重的增加,高羊茅叶片叶绿素 a、叶绿素 b 含量和总叶绿素含量呈现逐渐下降的趋势,但叶绿素 a/b 变化不明显(表 2)。其中,在土壤容重 1.5  $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$  条件下,共同接种 Fm+Ri 处理的高羊茅叶片总叶绿素、叶绿素 a 和叶绿

素 b 含量分别比相应 CK<sub>2</sub> 增加了 59.3%、43.1% 和 100.0%，接种 Fm 处理则分别增加了 38.5%、27.7% 和 65.4%，接种 Ri 处理分别增加 23.1%、15.4% 和 42.3%。由以上结果可知，接种 2 种 AMF 均能不同程度促进土壤压实胁迫下高羊茅叶片光合色素合成，明显提高叶片叶绿素含量，且共同接种效应明显

优于单独接种，且接种 Fm 处理又优于接种 Ri 处理。

## 2.5 土壤压实胁迫下接种 AMF 对高羊茅叶片光合气体交换参数的影响

由图 3 可知，在同一土壤容重下，接种 AMF 均增加了高羊茅叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$ ，而降低了  $C_i$ ；在同一接种处理下，随土壤容重的增加，高羊茅叶片  $P_n$ 、

表 2 土壤压实胁迫下接种 AMF 高羊茅叶绿素含量的变化

Table 2 The contents of chlorophyll in leaves of *F. elata* inoculated with AMF under soil compaction stress

接种处理 Inoculation treatment	土壤容重 Soil compaction $/(\text{g} \cdot \text{cm}^{-3})$	叶绿素 a 含量 Chlorophyll a $(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	叶绿素 b 含量 Chlorophyll b $(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	总叶绿素含量 Total chlorophyll $(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b
不接种对照 Non-inoculation control(CK <sub>2</sub> )	1.2(CK <sub>1</sub> )	1.00±0.04efg	0.49±0.05cdef	1.49±0.09cd	2.0
	1.3	0.98±0.07cde	0.48±0.01cdef	1.46±0.02cd	2.0
	1.4	0.69±0.05fg	0.31±0.03fg	1.00±0.01fg	2.2
摩西斗管囊霉 <i>F. mosseae</i> (Fm)	1.5	0.65±0.01g	0.26±0.04g	0.91±0.09g	2.5
	1.2(CK <sub>1</sub> )	1.20±0.03ab	0.57±0.02cde	1.77±0.05bc	2.1
	1.3	1.02±0.02cde	0.68±0.02bcd	1.70±0.02bc	1.5
根内根孢囊霉 <i>R. intraradices</i> (Ri)	1.4	0.90±0.06defg	0.46±0.06def	1.36±0.02def	2.0
	1.5	0.83±0.04efg	0.43±0.02def	1.26±0.06def	1.9
	1.2(CK <sub>1</sub> )	1.05±0.03bcd	0.51±0.05cde	1.56±0.04bcd	2.1
混合菌种 <i>F. mosseae</i> + <i>R. intraradices</i> (Fm+Ri)	1.3	0.99±0.01cde	0.54±0.04cde	1.53±0.02bcd	1.8
	1.4	0.85±0.01defg	0.42±0.01def	1.27±0.01def	2.0
	1.5	0.75±0.06g	0.37±0.02efg	1.12±0.02fg	2.0
1.2(CK <sub>1</sub> )	1.64±0.08a	0.82±0.01ab	2.46±0.02a	2.0	
	1.3	1.32±0.02a	0.94±0.01a	2.26±0.03a	1.4
	1.4	1.22±0.06abc	0.75±0.02bc	1.97±0.01ab	1.6
	1.5	0.93±0.05def	0.52±0.03cde	1.45±0.07cde	1.8

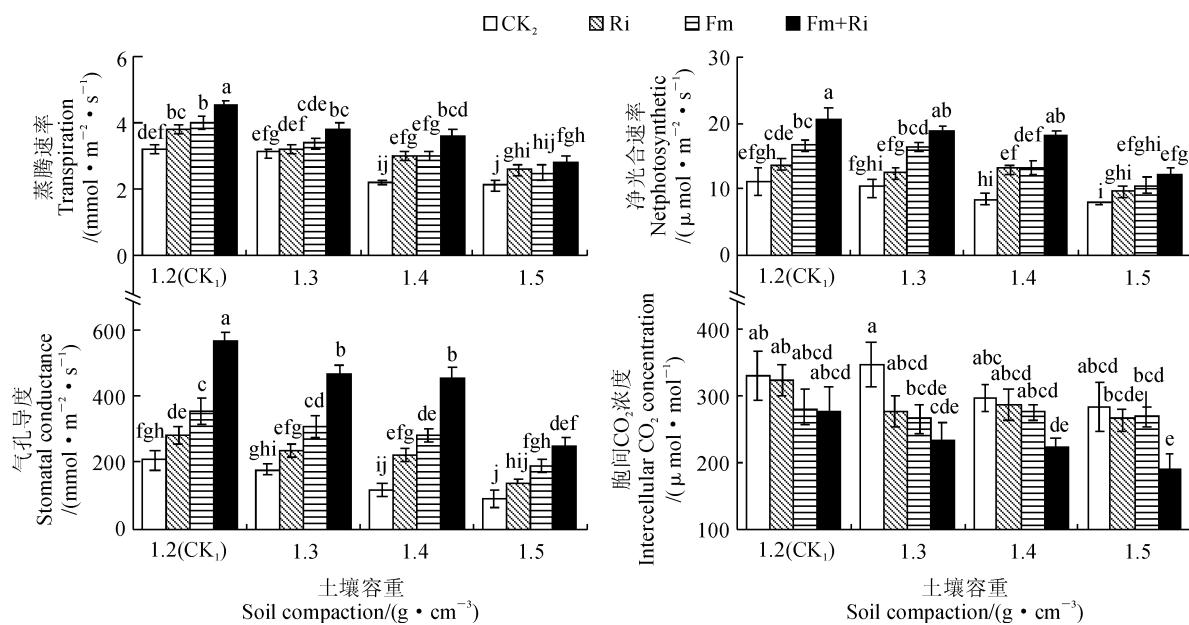


图 3 土壤压实胁迫下接种 AMF 高羊茅叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $C_i$  和  $G_s$  的变化

Fig. 3 The  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $C_i$  and  $G_s$  in leaves of *F. elata* inoculated with AMF under soil compaction stress

$T_r$ 、 $C_i$  和  $G_s$  均呈现下降的趋势。其中,在土壤容重  $1.5 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$  条件下,接种 Fm、Ri、Fm+Ri 处理的高羊茅叶片  $P_n$  分别比相应回对照(CK<sub>2</sub>)增加 33.8%、22.5%、52.5%,其  $T_r$  分别增加 19.0%、23.8%、33.3%,其  $G_s$  分别增加 109.4%、58.7%、181.1%,而其叶片  $C_i$  则分别降低 5.2%、6.7%、32.9%,且共同接种处理各指标变化均达到显著水平。可见,单一接种或者共同接种两种 AMF 均可增加土壤压实胁迫下高羊茅叶片光合参数  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$ ,且共同接种处理的效应优于单独接种。

### 3 讨 论

AMF 是高等植物根系与土壤真菌形成的共生体,它在侵染植物根系形成共生体过程中,通过调节植物生理生化代谢途径与基因表达能力,改善植物营养状况,提高植物抗逆性,改善生态环境安全性,保持和增强生态系统可持续生产力<sup>[27-29]</sup>。相关研究表明,土壤压实后土壤容重增大、孔隙度减少,显著抑制植物生长,并且压实土壤环境不利于植物根系的伸展和发育,影响根系的活性<sup>[30]</sup>。生长抑制是植物对逆境最直观的表现症状之一,本试验结果表明在土壤压实胁迫下,高羊茅株高、分蘖数及生物量显著降低,接种 AMF 能显著提高土壤压实胁迫下高羊茅的株高、分蘖数、干重、根系过氧化氢酶活性以及根系活力。已有研究证明,AMF 菌丝具有吸收水分和运输养分的功能,能够改善植物营养健康状况,显著促进植物生长,如接种 AMF 可增加油蒿 (*Artemisia ordosica*) 生长量和根系活力<sup>[31]</sup>;接种 AMF 能够改善柑橘 (*Citrus*) 根系结构<sup>[32]</sup>。本研究也证实 AMF 能够显著提高高羊茅生长量及根系活力,缓解土壤压实胁迫,这可能是 AMF 与高羊茅形成了稳定的共生体结构,广泛的菌丝网络有利于植物对压实土壤中养分和水分的吸收和利用,进而促进植物生长。

同时,土壤压实会使土壤含水量下降、通气性变差,而 AMF 是一种好氧菌,缺氧的情况下会降低对寄主植物的侵染。本试验表明共同接种 *F. mosseae*+*R. intraradices* 在低土壤容重下侵染率最高,这可能是压实后土壤含水量和低氧的土壤环境限制 AMF 对植物根系的侵染,并且不同种类的 AMF 有不同土壤容重适应范围,而共同接种处理的菌根侵染率比单一菌接种处理高,菌丝密度大,吸收能力强,更有利于植物的生长。研究表明,植物体受到不良环境胁迫时会产生大量的活性氧,活性氧的积累

会造成膜脂过氧化,并产生  $H_2O_2$  等物质,植物体自身防御机制内存在着清除活性氧的过氧化氢酶(CAT)等来维持膜结构的完整性<sup>[33]</sup>。本试验观测到,随着土壤容重的增加,高羊茅叶片 CAT 活力逐渐下降,这与尚庆文等<sup>[34]</sup>研究在土壤压实下生姜 (*Zingiber officinale*) 生长后期抗氧化酶活性逐渐降低结果一致,表明土壤压实胁迫下,细胞中  $H_2O_2$  积累到一定程度,会使抗氧化酶的结构破坏或活性降低。接种 AMF 均能缓解土壤压实胁迫,能有效提高土壤压实胁迫下植物抗氧化酶活性,减轻土壤压实胁迫对植物生长的伤害。

另外,光合作用是植物生长发育的基础。叶绿素是植物光合作用的重要色素,能够捕捉、传递、转化光能,并将其转化为光合产物积累在植物体内<sup>[35]</sup>。环境胁迫下叶绿素含量会显著降低,影响植物光合作用,其中气体交换参数可作为植物对不良环境耐受力的重要指标。本研究发现土壤压实胁迫下高羊茅叶片叶绿素含量降低,阻碍了光合色素合成和光合成电子成分传递,导致叶片气孔阻力增加,从而使  $CO_2$  进入气孔受阻,细胞间  $CO_2$  浓度下降,使得叶片蒸腾速率和净光合速率下降,光合作用降低,进而抑制植株的生长,这与刘爽等<sup>[36]</sup>在城市土壤压实对乐昌含笑 (*Michelia chapensis*)、深山含笑 (*M. maudiae*) 和大叶冬青 (*Ilex latifolia*) 叶绿素含量和光合作用影响的研究结果一致。在本研究中,接种 AMF 能显著提高土壤压实胁迫下高羊茅叶片净光合速率( $P_n$ ),能够有效改善单位光合效率,其他研究也发现了这一结果<sup>[37-38]</sup>;另外,有研究表明在胁迫条件下 AMF 能够提高植物叶片的叶绿素含量<sup>[39]</sup>,而本研究也发现接种 AMF 能显著提高土壤压实胁迫下高羊茅叶绿素 a、b 以及总叶绿素含量。接种 AMF 能提高高羊茅叶绿素含量、增强叶片的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率,并增加生物量。接种 AMF 后胞间  $CO_2$  浓度降低,根据 Farquhar 等<sup>[40]</sup>的研究发现,当  $P_n$  和  $C_i$  变化趋势相同时, $P_n$  下降是气孔因素引起,由此可以看出,高羊茅叶片中  $G_s$  增加并不是  $P_n$  增强的主要原因,这有可能是叶绿素含量的升高,进一步提升了光捕获能力。同时证明 AMF 能够调节寄主植物的气孔开放程度,从而影响  $CO_2$  浓度来控制植物的光合作用,在一定程度上使植物免受土壤压实胁迫所造成的伤害。

综上所述,土壤压实胁迫条件下,共同接种 *F. mosseae*+*R. intraradices* 可以提高高羊茅叶片叶绿素 a、叶绿素 b 以及总叶绿素含量,增加净光合速

率、蒸腾速率以及气孔导度,提高根系活力;同时接种AMF可以提高CAT活性,从而缓解土壤压实胁迫对高羊茅造成的过氧化伤害,促进植物生长,提高

植株的生物量。对于土壤压实胁迫下接种AMF高羊茅对水分吸收、营养物质利用以及调控相关基因表达的遗传适应机制等有待进一步深入研究。

## 参考文献:

- [1] MUYA E, KIRIGUA V, GORO H, et al. Bridging the gaps between the increasing knowledge and degrading land resource quality in Mosiro: analysis of productivity decline and multi-hierarchical stakeholders platform for redress[J]. *Journal of Natural Sciences Research*, 2014, 4(17): 39-47.
- [2] SCHWEN A, CARRICK S, BUCHAN G. Using tension infiltrometry to assess the effect of subsoil compaction on soil hydraulic properties[J]. *Egu General Assembly*, 2010, 12: 7 190.
- [3] SHAH A N, TANVEER M, SHAHZAD B, et al. Soil compaction effects on soil health and cropproductivity: an overview [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(11): 10 056-10 067.
- [4] HAMZA M A, ANDERSON W K. Soil compaction in cropping systems: A review of the nature, causes and possible solutions[J]. *Soil & Tillage Research*, 2005, 82(2): 121-145.
- [5] ZUO Q S, KUAI J, ZHAO L, et al. The effect of sowing depth and soil compaction on the growth and yield of rapeseed in rice straw returning field[J]. *Field Crops Research*, 2017, 203: 47-54.
- [6] GRZESIAK M T, HURA K, JURCZYK B, et al. Physiological markers of stress susceptibility in maize and triticale under different soil compactions and/or soil water contents [J]. *Journal of Plant Interactions*, 2017, 12(1): 355-372.
- [7] ALAMEDA D, VILLAR R. Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2012, 79: 49-57.
- [8] 李文彬, 宁楚涵, 徐孟, 等. 丛枝菌根真菌和高羊茅对压实土壤的改良效应[J]. 草业学报, 2018, 27(11): 134-144.
- LI W B, NING C H, XU M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and *Festuca elata* can improve fertility of compacted soil[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, 27(11): 134-144.
- [9] ROSOLEM C A, PIVETTA L A, GOSS M. Mechanical and biological approaches to alleviate soil compaction in tropical soils: assessed by root growth and activity (Rb uptake) of soybean and maize grown in rotation with cover crops[J]. *Soil Use and Management*, 2017, 33(1): 141-152.
- [10] JOBIM K, VISTA X M, GOTO B T. Updates on the knowledge of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycotina) in the atlantic forest biome—an example of very high species richness in the Brazilian landscape[J]. *Mycotaxon*, 2018, 133(1): 209-209.
- WAHL A L, SPIEGELBERGER T. Arbuscular mycorrhizal fungi in changing mountain grassland ecosystems: a challenge for research[J]. *Botany-botanique*, 2016, 94(6): 435-458.
- [12] 蔡晓布, 彭岳林. 西藏高原不同海拔区域丛枝菌根真菌群落的变化[J]. 应用生态学报, 2015, 26(9): 2 803-2 810.
- CAI X B, PENG Y L. Change of arbuscular mycorrhizal fungi community in response to elevational gradients on the Tibetan Plateau, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(9): 2 803-2 810.
- [13] AMAYA-CARPIO L, DAVIES F T, FOX T, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic fertilizer influence photosynthesis, root phosphatase activity, nutrition, and growth of *Ipomoea carnea* sp. *fistulosa*[J]. *Photosynthetica*, 2009, 47(1): 1-10.
- [14] HASSAN S E, HIJRI M, ST-ARNAUD M. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on trace metal uptake by sunflower plants grown on cadmium contaminated soil[J]. *New Biotechnology*, 2013, 30(6): 780-787.
- [15] 李文彬, 宁楚涵, 郭绍霞. AM真菌对百合调节激素平衡与细胞渗透性以及改善耐盐性的研究[J]. 西北植物学报, 2018, 38(8): 130-138.
- LI W B, NING C H, GUO S X. Research of arbuscular mycorrhizal fungus on adjusting hormone and osmotic balance and improving salt tolerance of *Lilium brownii*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2018, 38(8): 130-138.
- [16] 王志刚, 毕银丽, 李强, 等. 接种AM真菌对采煤沉陷地复垦植物光合作用和抗逆性的影响[J]. 南方农业学报, 2017, 48(5): 46-51.
- WANG Z G, BI Y L, LI Q, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and stress resistance of reclamation plants in coal mining subsidence areas[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2017, 48(5): 46-51.
- [17] 刘兆娜, 郭绍霞, 李伟. AM真菌对百合生长和生理特性的影响[J]. 草业学报, 2017, 26(11): 87-95.
- LIU Z N, GUO S X, LI W. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiological characteristics of *Lilium brownii*[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, 26(11): 87-95.
- [18] NEVE S D, HOFMAN G. Influence of soil compaction on carbon and nitrogen mineralization of soil organic matter and crop residues[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, 30(6): 544-549.
- [19] 王宪良, 王庆杰, 李洪文, 等. 免耕条件下轮胎压实对土壤物理特性和作物根系的影响[J]. 农业机械学报, 2017, 48(6): 168-175.
- WANG X L, WANG Q J, LI H W, et al. Effect of tyre induced soil compaction on soil properties and crop root growth under no-tillage system[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2017, 48(6): 168-175.
- [20] 杨海霞, 刘润进, 郭绍霞. AM真菌摩西球囊霉对盐胁迫条件下高羊茅生长特性的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(4): 195-203.

- YANG H X, LIU R J, GUO S X. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the growth characteristics of *Festuca arundinacea* under salt stress conditions[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, **23**(4): 195-203.
- [21] 徐胜, 何兴元, 陈玮, 等. 热锻炼对高羊茅(*Festuca arundinacea*)和多年生黑麦草(*Lolium perenne*)抗高温能力的影响[J]. 生态学报, 2006, **26**(1): 162-171.
- XU S, HE X Y, CHEN W, et al. Effects of heat acclimation on high-temperature stress resistance and heat-tolerance mechanism of *Festuca arundinacea* and *Lolium perenne*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(1): 162-171.
- [22] 魏小燕, 毕华兴, 霍云梅, 等. 高羊茅草地地表径流系数影响因素研究[J]. 北京林业大学学报, 2017, **39**(5): 82-88.
- WEI X Y, BI H X, HUO Y M, et al. Study on the factors influencing surface runoff coefficient in *Festuca arundinacea* grassland [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, **39**(5): 82-88.
- [23] 刘炜, 周春玲, 张雪, 等. 青岛市城阳区悬铃木根系分布特征及与土壤相关性状的研究[J]. 江西农业学报, 2010, **22**(5): 44-47.
- LIU W, ZHOU C L, ZHANG X, et al. Study on root distribution characteristics of *Platanus* and related traits of soil in Chengyang district of Qingdao City[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2010, **22**(5): 44-47.
- [24] 李文彬, 宁楚涵, 徐孟, 等. 丛枝菌根真菌和高羊茅对压实土壤的改良效应[J]. 草业学报, 2018, **27**(11): 131-141.
- LI W B, NING C H, XU M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and *Festuca elata* can improve fertility of compacted soil [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, **27**(11): 131-141.
- [25] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 1-447.
- [26] 王学奎. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 1-298.
- [27] ZHANG T, SHI N, BAI D, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi promote the growth of *Ceratocarpus arenarius* (Chenopodiaceae) with no enhancement of phosphorus nutrition [J]. *PLoS ONE*, 2012, **7**(9): e41151.
- [28] SÉRY D J, KOUADJO Z G, VOKO B R, et al. Selecting native arbuscular mycorrhizal fungi to promote cassava growth and increase yield under field conditions[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, **7**: 2063.
- [29] 杨世芳, 庞春花, 张永清, 等. 不同施氮水平下丛枝菌根真菌对藜麦生长和根系生理特征的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(7): 1323-1330.
- YANG S F, PANG C H, ZHANG Y Q, et al. Growth and physiological characteristics of quinoa inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi under different nitrogen levels[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2017, **37**(7): 1323-1330.
- [30] 崔晓明, 张亚如, 张晓军, 等. 土壤紧实度对花生根系生长和活性变化的影响[J]. 华北农学报, 2016, **31**(6): 131-136.
- CUI X M, ZHANG Y R, ZHANG X J, et al. Effects of soil compaction on root growth and activity of peanut[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2016, **31**(6): 131-136.
- [31] 贺学礼, 张焕仕, 赵丽莉. 不同土壤中水分胁迫和AM真菌对油蒿抗旱性的影响[J]. 植物生态学报, 2008, **32**(5): 994-1001.
- HE X L, ZHANG H S, ZHAO L L. Effects of am fungi and water stress on drought resistance of *Artemisia ordosica* in different soils[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(5): 994-1001.
- [32] WU Q S, ZOU Y N, et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Diversispora spurca* ameliorates effects of waterlogging on growth, root system architecture and antioxidant enzyme activities of *citrus* seedlings [J]. *Fungal Ecology*, 2013, **6**(1): 37-43.
- [33] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制[J]. 生物工程学报, 2001, **17**(2): 121-125.
- DU X M, YIN W X, ZHAO Y X, et al. The production and scavenging of reactive oxygen species in plants[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2001, **17**(2): 121-125.
- [34] 尚庆文, 孔祥波, 王玉霞, 等. 土壤紧实度对生姜植株衰老的影响[J]. 应用生态学报, 2008, **19**(4): 782-786.
- SHANG Q W, KONG X B, WANG Y X, et al. Effects of soil compactness on ginger plant senescence[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, **19**(4): 782-786.
- [35] 薛娴, 许会敏, 吴鸿洋, 等. 植物光合作用循环电子传递的研究进展[J]. 植物生理学报, 2017, **53**(2): 145-158.
- XU X, XU H M, WU H Y, et al. Research progress of cyclic electron transport in plant photosynthesis[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017, **53**(2): 145-158.
- [36] 刘爽, 吴永波. 城市土壤压实对树木叶片叶绿素及光合生理特性的影响[J]. 生态环境学报, 2010, **19**(1): 172-176.
- LIU S, WU Y B. The impact of soil compaction on chlorophyll and photosynthetic characteristics of trees[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, **19**(1): 172-176.
- [37] RUIZ-SÁNCHEZ M, AROCA R, MUÑOZ Y, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances the photosynthetic efficiency and the antioxidative response of rice plants subjected to drought stress[J]. *J Plant Physiol*, 2010, **167**: 862-869.
- [38] BIRHANE E, STERCK F J, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions [J]. *Oecologia*, 2012, **169**(4): 895-904.
- [39] LATEF A A H A, HE C X. Arbuscular mycorrhizal influence on growth, photosynthetic pigments, osmotic adjustment and oxidative stress in tomato plants subjected to low temperature stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, **33**(4): 1217-1225.
- [40] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**(1): 317-345.