

不同丛枝菌根真菌组合对滇重楼光合生理和化学成分的影响

黎海灵¹, 郭冬琴², 杨敏^{1*}, 谷文超¹, 赵晶晶², 周浓^{2*}

(1. 大理大学药学院, 云南大理 671000; 2. 重庆三峡学院生物与食品工程学院, 三峡库区道地药材绿色种植与深加工重庆市工程实验室, 重庆 404120)

[摘要] 目的:研究接种不同丛枝菌根(AM)真菌组合对滇重楼幼苗的生长发育和入药品质的影响,为培育优质滇重楼药材提供参考。方法:通过室温盆栽接种试验方法,在灭菌栽培土壤中分别接种9组不同AM真菌组合,以不接种为空白组,观察不同AM真菌组合对滇重楼幼苗的根系侵染率、光合参数、生理指标及化学成分等的影响。结果:接种外源AM真菌组合显著增加滇重楼根际土壤中的孢子密度、根系AM真菌的侵染率和侵染强度,以及根内琥珀酸脱氢酶和碱性磷酸酶活性;与空白组相比,不同AM真菌处理组对滇重楼叶片叶绿素含量、丙二醛、可溶性糖和可溶性蛋白含量、抗氧化酶活性等均有不同程度的提高;接种混合AM真菌可以诱导滇重楼次生代谢过程的变化,总皂苷含量在T1至T2时期呈上升趋势,T2至T4时期急速减少,到T5时期有所提高。结论:不同混合AM真菌能与滇重楼根系形成良好的共生关系,提高菌根生活力,增强滇重楼对外界不利环境的抗逆性,促进滇重楼的生长发育以及提高根茎品质。从综合接种效应来看S5,S8,S9组AM真菌组合效果最佳,为滇重楼菌根生物技术的运用提供了参考价值。

[关键词] 滇重楼; 丛枝菌根真菌; 侵染率; 酶活性; 光合参数; 总皂苷

[中图分类号] R284.2;R289;R22;R2-031 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2021)07-0134-10

[doi] 10.13422/j.cnki.syfjx.20210419

[网络出版地址] <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.R.20210204.1417.002.html>

[网络出版日期] 2021-2-4 15:47

Effect of Different Combinations of Arbuscular Mycorrhiza on *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* and Chemical Components

LI Hai-ling¹, GUO Dong-qin², YANG Min^{1*}, GU Wen-chao¹, ZHAO Jing-jing², ZHOU Nong^{2*}

(1. College of Pharmacy, Dali University, Dali 671000, China;

2. Chongqing Engineering Laboratory for Green Cultivation and Deep Processing of Three Gorges Reservoir Area's Medicinal Herbs, College of Food and Biological Engineering, Chongqing Three Gorges University, Chongqing 404120, China)

[Abstract] **Objective:** To study the effects of different arbuscular mycorrhizal(AM) fungi combinations on the growth and quality of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* seedlings, in order to provide reference for the cultivation of high quality *P. polyphylla* var. *yunnanensis*. **Method:** Through the room temperature pot inoculation test method, nine groups of different AM fungi combinations were inoculated into sterilized soil, and the control group was not inoculated. The effects of different AM fungi combinations on root infection rate, photosynthetic parameters, physiological indexes and chemical components of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* seedlings were observed. **Result:** The spore density in rhizosphere soil, the infection rate and intensity of AM

[收稿日期] 20201220(008)

[基金项目] 国家自然科学基金项目(81260622);重庆市自然科学基金项目(cstc2018jcyjAX0267);云南省地方本科高校(部分)基础研究联合专项[2019FH001(-041)]

[第一作者] 黎海灵,在读硕士,从事药用植物栽培与质量控制研究,Tel:023-58576130,E-mail:1025473978@qq.com

[通信作者] *杨敏,副教授,从事中药材质量标准化研究,Tel:0872-2219936,E-mail:yang_min_0302@163.com;

*周浓,教授,从事药用植物栽培与质量控制研究,Tel:023-58576130,E-mail:erhaizn@126.com

fungi in roots, and the activities of succinate dehydrogenase and alkaline phosphatase in roots of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* were significantly increased by inoculating the combination of exogenous AM fungi. Compared with the control group, the contents of chlorophyll, malondialdehyde, soluble sugar, soluble protein content and the activities of antioxidant enzymes in leaves of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* were increased in different AM fungi treatment groups. The content of total saponin increased from T1 to T2, decreased rapidly from T2 to T4, and increased at T5. **Conclusion:** Different mixed AM fungus can form a good symbiotic relationship with the roots of *P. polyphylla* var. *yunnanensis*, improve the mycorrhizal vitality, enhance the resistance of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* to adverse environment, promote the growth and development of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* and improve the quality of rhizome. According to the comprehensive inoculation effect, the combination of S5, S8 and S9 AM fungus has the best effect, which provides reference value for the application of mycorrhizal biotechnology of *P. polyphylla* var. *yunnanensis*.

[Key words] *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*; arbuscular mycorrhizal fungi; infection rate; enzyme activity; photosynthetic parameters; total saponins

滇重楼是百合科重楼属的多年生濒危药用植物,主要含有甾体皂苷类、核苷类、黄酮类等化学成分,具有抗肿瘤、镇静止痛、抗缺血性损伤、抗菌等生物活性^[1-3]。由于市场需求巨大导致野生资源日趋濒危,寻求合适的栽培技术提高滇重楼产量和质量的方法迫在眉睫^[4]。以往研究者对滇重楼甾体皂苷的环境调控多集中在施肥、光照、水分等非生物因子方面^[5-6],对生物因子的关注相对较少。

丛枝菌根(AM)真菌是土壤微生物区系中分布最为广泛的一类菌根真菌,能与滇重楼根系形成良好的互生共生体,可通过调节其生理代谢过程增强植物的抗逆性,直接或间接地影响植物的次生代谢过程,从而提高其入药品质^[7-10]。半夏接种AM真菌可显著提高半夏块茎鸟苷、生物碱含量,且多菌协同和接种时间的增长对其有效成分的累积最为明显^[11];在3种基质下4种AM真菌及其组合处理可显著提高其侵染率和菌根依赖性,进而促进植株氮、磷吸收及生长发育、生物量,且组合菌株效果较明显^[12]。这些研究说明AM真菌混合接种后,对药用植物的生长发育、活性成分等方面产生了协同效应。喜树的两种菌根幼苗各器官及全株喜树碱含量和产量均呈现随着AM真菌与喜树幼苗共培养时间的增加而增加的趋势,且两种AM真菌的侵染率和侵染强度同样随共培养时间的增加而增加^[13]。AM真菌与滇重楼幼苗共生时间而异,对根系侵染率和根茎中4种甾体皂苷含量的影响较为明显^[8]。金银花根围AM真菌4个季节的AM真菌丰富度、香农-威纳指数和均匀度从春季到冬季先降后升,夏季最低,AM真菌多样性具有明显的季节性变化规律^[14]。由此推测,一些AM真菌与幼苗形成共生体

系并影响其次生代谢产物的过程。本课题组前期研究表明,接种不同单一AM真菌对滇重楼根系侵染率、光合能力及生理生化等进行了初步的研究^[15-16]。因此,本研究选取较为优良的12种AM真菌进行不同组合,接种滇重楼幼苗后从共培养时间角度观察AM真菌的侵染率及菌根形成情况、光合特性和相关生理生化与滇重楼生长的关系,以期为AM真菌在滇重楼栽培生产提供参考。

1 材料

SQP Sartorius型1/1万电子天平(德国Sartorius公司);UV-2450型紫外-可见分光光度计(日本岛津集团);YXQ-LS-50SLL型高压灭菌锅(中国常仪仪器设备有限公司);ZXGP-A2270型十段编程隔水培养箱(上海智城分析仪器制造有限公司);BX-53F型荧光生物照相显微镜,SZX2-FOF型体视显微镜(日本奥林巴斯集团);GFS-3000型便携式光合作用仪(德国WALZ公司)。

对照品薯蓣皂苷元(中国食品药品检定研究院,批号111539-200001,纯度>98%);实验用水为去离子超纯水,其他试剂均为分析纯。

2013年10月,同一批、大小一致且无虫害的滇重楼新鲜根茎由云南省大理白族自治州农业科学推广研究院种植基地(25°35'27.69''N,100°18'23.17''E,海拔1980m,年均气温14.9℃,年降雨量1051.1mm)提供,经重庆三峡学院生物与食品工程学院周浓教授鉴定为百合科重楼属滇重楼*Paris polyphylla* var. *yunnanensis*的新鲜根茎。实验所用的12种AM真菌纯净菌剂均购自美国国际丛枝菌根真菌种质资源保藏中心(INVAM),在重庆三峡学院微生物实验室进行扩增繁殖、储存保管,菌

剂扩繁的基质使用山基土和河沙按体积比3:1混合制成^[17]。

2 方法

2.1 试验设计 栽培基质为菜园土与河沙按体积比3:1混合,过2 mm筛后于121 °C高压灭菌锅内灭菌2 h;栽培容器为口径15 cm,高18 cm的塑料花盆(用75%乙醇反复擦拭3次);2013年10月,采用室温盆栽的方法,在重庆市万州区铁峰山国家森林公园

园内试验种植基地(30° 56' 12.05'' N, 108° 22' 32.89'' E,海拔1 230 m)进行种植,共设置10个组(S1~S9,AM真菌处理组;S10,空白组),每个处理组重复10次,每盆间苗3株,不同处理组每盆接种含4或6种AM真菌共120枚孢子的混合菌剂(均分),而空白组(CK组)S10不接种任何AM真菌,滇重楼幼苗生长期间定期浇灌Hoagland营养液。不同处理组及其接种AM真菌详见表1。

表1 不同处理组及其接种AM真菌

Table 1 Different treatment groups and inoculated AM fungi

处理组	AM真菌
S1	玫瑰红巨孢囊霉(<i>Gigaspora rosea</i>),微白巨孢囊霉(<i>G. albida</i>),球状巨孢囊霉(<i>G. margarita</i>),巨大巨孢囊霉(<i>G. gigantea</i>)
S2	美丽盾巨孢囊霉(<i>Scutellospora calospora</i>),透明盾巨孢囊霉(<i>S. pellucida</i>),瑚状盾巨孢囊霉(<i>Racocetra coralloidea</i>),亮色盾巨孢囊霉(<i>Racocetra fulgida</i>)
S3	根内球囊霉(<i>Rhizophagus intraradices</i>),沙荒球囊霉(<i>Septogloium deserticola</i>),近明球囊霉(<i>Claroideogloium claroideum</i>),明球囊霉(<i>R. clarum</i>)
S4	玫瑰红巨孢囊霉(<i>G. rosea</i>),微白巨孢囊霉(<i>G. albida</i>),透明盾巨孢囊霉(<i>S. pellucida</i>),瑚状盾巨孢囊霉(<i>R. coralloidea</i>),近明球囊霉(<i>C. claroideum</i>),明球囊霉(<i>R. clarum</i>)
S5	微白巨孢囊霉(<i>G. albida</i>),球状巨孢囊霉(<i>G. margarita</i>),瑚状盾巨孢囊霉(<i>R. coralloidea</i>),亮色盾巨孢囊霉(<i>R. fulgida</i>),根内球囊霉(<i>R. intraradices</i>),沙荒球囊霉(<i>S. deserticola</i>)
S6	球状巨孢囊霉(<i>G. margarita</i>),巨大巨孢囊霉(<i>G. gigantea</i>),美丽盾巨孢囊霉(<i>S. calospora</i>),透明盾巨孢囊霉(<i>S. pellucida</i>),沙荒球囊霉(<i>S. deserticola</i>),近明球囊霉(<i>C. claroideum</i>)
S7	玫瑰红巨孢囊霉(<i>G. rosea</i>),球状巨孢囊霉(<i>G. margarita</i>),透明盾巨孢囊霉(<i>S. pellucida</i>),亮色盾巨孢囊霉(<i>R. fulgida</i>),根内球囊霉(<i>R. intraradices</i>),明球囊霉(<i>R. clarum</i>)
S8	微白巨孢囊霉(<i>G. albida</i>),巨大巨孢囊霉(<i>G. gigantea</i>),美丽盾巨孢囊霉(<i>S. calospora</i>),亮色盾巨孢囊霉(<i>R. fulgida</i>),根内球囊霉(<i>R. intraradices</i>),近明球囊霉(<i>C. claroideum</i>)
S9	玫瑰红巨孢囊霉(<i>G. rosea</i>),巨大巨孢囊霉(<i>G. gigantea</i>),美丽盾巨孢囊霉(<i>S. calospora</i>),瑚状盾巨孢囊霉(<i>R. coralloidea</i>),沙荒球囊霉(<i>S. deserticola</i>),明球囊霉(<i>R. clarum</i>)
S10	空白组(CK)

分别在5个时期(T1~T5,2014年8月,2015年6月,7月,8月,9月)进行采样。滇重楼的植株在尽量不伤害根系的情况下从塑料盆中取出,收获得到的根茎和须根,一部分用蒸馏水洗净后,采用何忠俊等^[18]方法将靠近顶芽第一茎痕处并带有顶芽的切段为新根茎,余下的部分为老根茎,置于35 °C烘箱中烘干至恒重,粉碎过80目筛,用于滇重楼品质分析;一部分在冰水中洗净后剪成1.0~1.5 cm长的根段,置于甲醛-乙酸-70%乙醇(FAA)溶液中进行固定,用于测定菌根侵染率;一部分用液氮进行储存用于测定根内碱性磷酸酶和琥珀酸脱氢酶活性。将四分法^[19]收集得到的和根系上附着的根际土壤混匀,自然风干用于测定孢子密度。

2.2 指标测定 随机选择置于FAA固定液中滇重楼根段30条,先采用王维华等^[20]方法染色、制片、镜检,再根据TROUVELOT等^[21]方法统计菌根侵染率

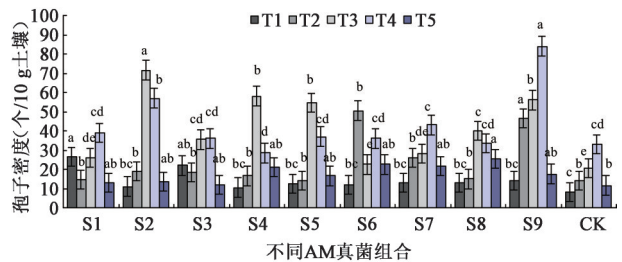
和侵染强度。孢子数则采用GERDEMANN等^[22]湿筛倾注蔗糖离心法进行测定。滇重楼根内菌丝琥珀酸脱氢酶活性采用郭辉娟等^[23]方法,碱性磷酸酶活性采用冯海艳等^[24]方法进行测定。摘取滇重楼幼苗叶片,采用张志良等^[25]方法对光合色素进行含量测定。分别在T1和T4时期,选择晴朗少云的天气,在滇重楼植物叶片光饱和和点气孔张开度达到最大时,采用潘兴娇等^[26]方法对其健康叶片测定气体交换参数。过氧化氢酶(CAT),过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)活性分别采用紫外分光光度法、愈创木酚显色法以及用氮蓝四唑法测定;丙二醛(MDA)和可溶性糖的含量采用硫代巴比妥酸法测定,可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝比色法测定。滇重楼总皂苷的含量测定参照周浓等^[27]方法。

2.3 数据分析 数据采用Excel 2010软件进行绘

图,采用SPSS 22.0软件进行显著性分析,以 $P<0.05$ 表示差异有统计学意义。

3 结果与分析

3.1 不同AM真菌处理对滇重楼根际土中孢子密度的影响 不同AM真菌处理组对滇重楼根际土壤孢子密度的影响有明显差异($P<0.05$)。与CK组相比较,大多数AM真菌处理组孢子密度明显增多;在种植的5个时期,孢子密度随生长时间的延长逐渐增多达到最大值后逐渐降低;大部分AM真菌处理组在T3或T4时期孢子密度达到最大值,其中以T4时期S9组尤为明显。滇重楼幼苗生长过程中,AM真菌可能随着空气的流通而接种到CK组中,因此CK组滇重楼根际土壤能检测到少量AM真菌的孢子。见图1。



图中不同字母表示差异具有统计学意义($P<0.05$)(图2~8同)
图1 接种不同AM真菌组合对滇重楼根际孢子密度的影响($\bar{x}\pm s, n=5$)

Fig. 1 Effect of different AM fungi combinations on rhizosphere spore density of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* ($\bar{x}\pm s, n=5$)

3.2 不同AM真菌处理对滇重楼根系AM真菌感染的影响 在不同时期不同AM真菌处理组和CK组的滇重楼根系均在一定程度上被感染,感染率在56%~100%;除T2时期的S1~S4和S8组的滇重楼根系感染率低于CK组外,其他各处理组显著高于CK组,但各处理组与CK组之间并没有存在显著性差异,见图2。不同AM真菌处理组对滇重楼根系感染强度均比CK组强,且存在显著性差异($P<0.05$),其中以S2组较高;在5个时期中T3~T5时期感染强度明显高于T1和T2时期,见图3。由此可见,外源AM真菌对滇重楼丛枝菌根结构具有增强作用。本实验所用的滇重楼实生苗采自大田栽培,实验开始之前滇重楼根系和AM真菌形成良好共生关系,所以在CK组也能检测到AM真菌对滇重楼根系的感染。

3.3 不同AM真菌处理对滇重楼根内琥珀酸脱氢酶活性的影响 不同时期大部分AM真菌处理组和CK组滇重楼根内琥珀酸脱氢酶的感染率存在明显

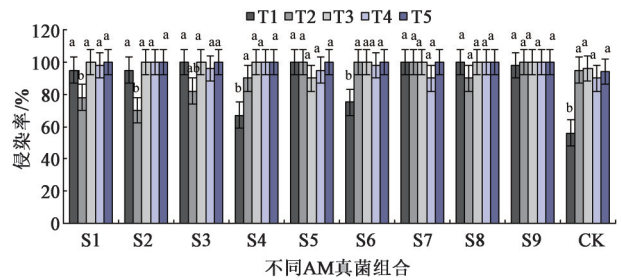


图2 接种不同AM真菌组合对滇重楼根系感染率的影响($\bar{x}\pm s, n=5$)

Fig. 2 Effect of different AM fungi combinations on root infection rate of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* ($\bar{x}\pm s, n=5$)

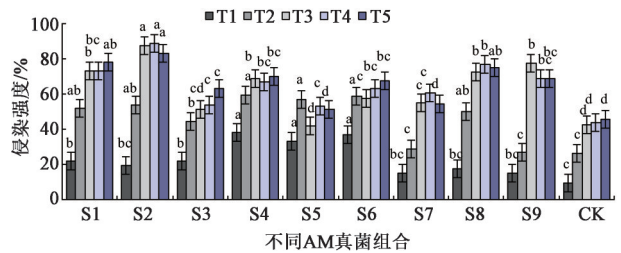


图3 接种不同AM真菌组合对滇重楼根系感染强度的影响($\bar{x}\pm s, n=5$)

Fig. 3 Effect of different AM fungi combinations on root infection of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* ($\bar{x}\pm s, n=5$)

差异($P<0.05$);除T2时期的S6组根内琥珀酸脱氢酶感染率比CK组低且差异无统计学意义外,其余处理组在不同时期均高于CK组。在5个时期中,T1时期根内琥珀酸脱氢酶感染率显著比其他4个时期低;在T2~T5时期,多数AM真菌处理组根内琥珀酸脱氢酶感染率保持平稳或略增减的趋势,而S6和S8组呈上升的趋势到T5时期达到最大,其中以S8组根内琥珀酸脱氢酶感染率70.0%最高。见图4。

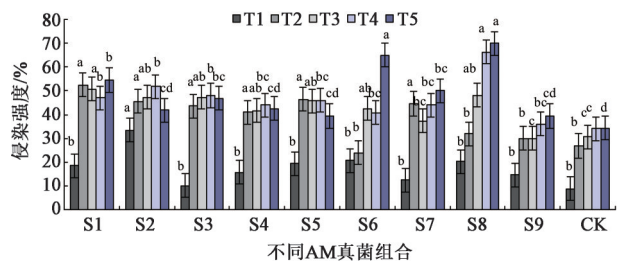


图4 接种不同AM真菌组合对滇重楼根内琥珀酸脱氢酶活性的影响($\bar{x}\pm s, n=5$)

Fig. 4 Effect of different AM fungi combinations on succinate dehydrogenase activity in roots of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* ($\bar{x}\pm s, n=5$)

3.4 不同AM真菌处理对滇重楼根内碱性磷酸酶活性的影响 与CK组相比较,在接种不同AM真菌处理组下,随着滇重楼生长时间的延长根内碱性

磷酸酶侵染率和侵染强度呈大幅度的增长,且具有明显差异($P<0.05$)。在T5时期大部分AM真菌处理组根内碱性磷酸酶侵染率可高达100%,但差异无统计学意义;T4时期的S4组和T5时期的S6组的根内碱性磷酸酶侵染强度最高59%。见图5,6。

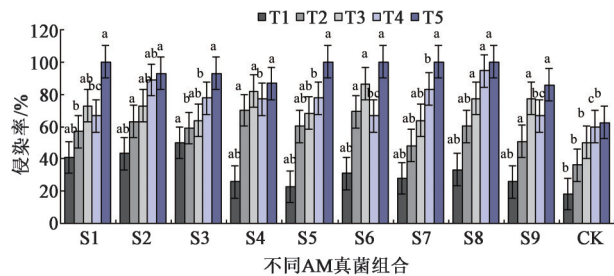


图5 接种不同AM真菌组合对滇重楼根内碱性磷酸酶侵染率的影响($\bar{x}\pm s, n=5$)

Fig. 5 Effect of different AM fungi combinations on infection rate of alkaline phosphatase in roots of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* ($\bar{x}\pm s, n=5$)

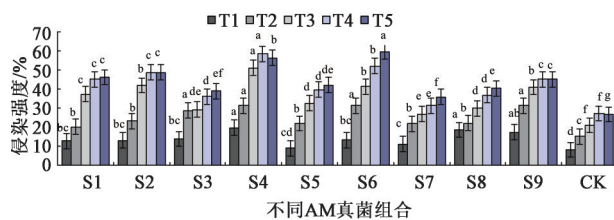


图6 接种不同AM真菌组合对滇重楼根内碱性磷酸酶侵染强度的影响($\bar{x}\pm s, n=5$)

Fig. 6 Effect of different AM fungi combinations on infection intensity of alkaline phosphatase in roots of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* ($\bar{x}\pm s, n=5$)

3.5 不同AM真菌混合处理对滇重楼叶片光合色素含量的影响 与CK组比较,接种混合AM真菌的9组滇重楼幼苗叶片中类胡萝卜素,叶绿素a,叶绿素b,叶绿素总量均有不同程度的提高,大部分呈明显差异($P<0.05$),说明在相同的生长环境下,接种不同混合AM真菌对滇重楼叶片的捕光能力影响不同。还可以看出,不同AM真菌处理组叶绿素a/b的含量对比CK组均表现出负增长,且大部分未达到显著性差异水平。在4个时期中,T2时期叶片光合色素含量总体上高于其他3个时期,其中T2时期S7组最为明显($P<0.05$),类胡萝卜素,叶绿素a,叶绿素b和叶绿素总量是CK组的1.5倍,而叶绿素a/b则是0.94倍。见表2。

3.6 不同AM真菌处理对滇重楼叶光合作用的影响 在相同的生长环境下,不同AM真菌处理组对滇重楼光合作用具有一定的差异性。处理组所测得的净光合速率(Pn),蒸腾速率(Tr),气孔导度(Gs)和胞间 CO_2 浓度(Ci)的参数比CK组高,但只

有少部分呈显著性差异($P<0.05$);而水分利用效率(WUE)和气孔限制(Ls)的参数总体上比CK组低,大部分呈显著性差异($P<0.05$)。在T1和T4这两时期, Pn, WUE 和 Gs 的参数值呈上升趋势, Ci 的参数值则相反, Tr 和 Ls 的参数值在这两个时期相差不大。 Pn, Tr, WUE, Gs, Ci 和 Ls 的参数值分别是CK组的2.5,2.4,1.5,2.8,1.2,1.0倍。见表3。

3.7 不同AM真菌处理对滇重楼抗氧化酶活性的影响 不同AM真菌处理组对滇重楼叶片SOD, CAT和POD活性有不同程度的影响,见图7。与CK组相比,除T1时期S1, S3, S5, S7~S9组CAT活性比CK组低,且无显著性差异,不同AM真菌处理组对滇重楼叶片的3种保护酶的活性均比CK组高,且绝大部分呈显著性差异($P<0.05$)。T2时期的S8和S9组的SOD活性以及S6和S8组的POD活性远远高于CK组,而T3时期S9组的CAT活性达到最大。

3.8 不同AM真菌处理对滇重楼叶片MDA,可溶性糖,可溶性蛋白含量的影响 在T2时期不同AM真菌处理组滇重楼叶片中MDA的含量均高于CK组,但只有S1处理组MDA的含量与CK组呈明显差异($P<0.05$);其他3个时期AM真菌处理组与CK组相比MDA含量有所降低,大部分未达到显著性差异。T3和T4时期不同AM真菌处理组可溶性糖的含量比T1和T2时期高,大部分处理组与CK呈明显差异($P<0.05$),其中以T4时期S6~S8组含量高于CK组尤为明显。不同AM真菌处理组在同一时期可溶性蛋白含量相差不大,但仅有少部分与CK组呈明显差异($P<0.05$),其中以T2时期S5组可溶性蛋白含量最高是CK组的1.2倍。见图8。

3.9 不同AM真菌处理对滇重楼根茎中总皂苷含量的影响 随着滇重楼生长时间的延长不同AM真菌处理组对其新老根茎中总皂苷含量具有不同程度的影响。在5个时期中,T1至T4时期老根茎总皂苷的含量大于新根茎,而T5时期则相反;在同一AM真菌处理组新老根茎总皂苷含量在T1至T2时期呈上升趋势,T2至T4时期急速减少,到T5时期有所提高。与CK组相比,不同AM真菌处理组新老根茎总皂苷含量总体上比处理组高,大部分呈明显差异($P<0.05$),其中T2时期S5组新根茎和老根茎总皂苷分别是CK组的3.1,2.3倍。对滇重楼根茎中总皂苷含量的影响见表4。

4 讨论

菌根侵染率是衡量菌株在土壤中与宿主植物共生生长状况的重要指标,侵染率越高则表明菌根

表 2 接种不同 AM 真菌组合对滇重楼叶片光合色素含量的影响 ($\bar{x} \pm s, n=5$)

Table 2 Effect of different AM fungi combinations on photosynthetic pigment content in leaves of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* ($\bar{x} \pm s, n=5$)

处理组	取样时期	类胡萝卜素/mg·g ⁻¹	叶绿素 a/mg·g ⁻¹	叶绿素 b/mg·g ⁻¹	叶绿素总量/mg·g ⁻¹	叶绿素 a/b
S1	T1	114.748±0.020 ^{ab}	1.237±0.036 ^{bc}	0.305±0.001 ^b	1.543±0.037 ^b	4.050±0.011 ^{ab}
	T2	157.840±0.041 ^b	1.748±0.073 ^c	0.392±0.021 ^c	2.141±0.094 ^b	4.456±0.097 ^{ab}
	T3	184.450±0.041 ^{ab}	1.962±0.001 ^{ab}	0.471±0.001 ^a	2.434±0.001 ^a	4.163±0.005 ^b
	T4	138.483±0.019 ^b	1.508±0.032 ^b	0.459±0.054 ^b	1.967±0.086 ^{ab}	3.283±0.116 ^{ab}
S2	T1	169.418±0.018 ^a	1.852±0.045 ^a	0.467±0.001 ^{ab}	2.320±0.045 ^a	3.960±0.020 ^{ab}
	T2	195.166±0.075 ^{ab}	2.151±0.173 ^{ab}	0.507±0.042 ^b	2.659±0.214 ^b	4.245±0.030 ^b
	T3	138.319±0.008 ^{bc}	1.447±0.011 ^{bc}	0.341±0.003 ^c	1.789±0.014 ^a	4.250±0.012 ^b
	T4	179.215±0.002 ^b	2.015±0.005 ^{ab}	0.459±0.002 ^{ab}	2.474±0.007 ^{ab}	4.392±0.003 ^{ab}
S3	T1	102.228±0.009 ^{ab}	1.044±0.021 ^c	0.259±0.002 ^{bc}	1.302±0.022 ^b	4.044±0.047 ^{ab}
	T2	202.837±0.025 ^a	2.354±0.064 ^{ab}	0.505±0.016 ^b	2.858±0.080 ^a	4.664±0.028 ^a
	T3	147.249±0.015 ^b	1.717±0.005 ^{abc}	0.387±0.002 ^b	2.105±0.007 ^a	4.434±0.009 ^b
	T4	180.980±0.001 ^b	1.990±0.004 ^{ab}	0.518±0.002 ^{ab}	2.508±0.005 ^{ab}	3.843±0.002 ^{ab}
S4	T1	175.768±0.007 ^a	1.838±0.035 ^a	0.537±0.007 ^a	2.375±0.028 ^a	3.424±0.135 ^b
	T2	174.399±0.033 ^b	1.938±0.063 ^b	0.442±0.024 ^c	2.380±0.087 ^b	4.383±0.107 ^b
	T3	194.515±0.016 ^a	2.135±0.003 ^a	0.533±0.002 ^a	2.669±0.005 ^a	4.005±0.009 ^b
	T4	149.382±0.001 ^b	1.827±0.002 ^b	0.442±0.001 ^b	2.268±0.003 ^{ab}	4.131±0.001 ^{ab}
S5	T1	92.042±0.018 ^b	0.989±0.033 ^c	0.232±0.001 ^{bc}	1.221±0.034 ^b	4.262±0.032 ^{ab}
	T2	194.627±0.109 ^{ab}	2.145±0.247 ^{ab}	0.513±0.068 ^b	2.659±0.316 ^b	4.181±0.085 ^b
	T3	153.090±0.027 ^b	1.729±0.005 ^{abc}	0.377±0.002 ^b	2.107±0.008 ^a	4.576±0.013 ^a
	T4	159.538±0.002 ^b	1.733±0.005 ^b	0.410±0.001 ^b	2.143±0.006 ^{ab}	4.223±0.002 ^{ab}
S6	T1	150.330±0.027 ^{ab}	1.614±0.042 ^{ab}	0.393±0.001 ^{ab}	2.008±0.043 ^a	4.099±0.017 ^{ab}
	T2	206.651±0.032 ^a	2.298±0.079 ^{ab}	0.523±0.023 ^b	2.822±0.101 ^a	4.389±0.046 ^b
	T3	152.362±0.034 ^b	1.533±0.004 ^{bc}	0.392±0.003 ^b	1.925±0.007 ^a	3.907±0.024 ^b
	T4	152.975±0.002 ^b	1.673±0.004 ^b	0.403±0.004 ^b	2.077±0.007 ^{ab}	4.142±0.009 ^{ab}
S7	T1	78.275±0.035 ^b	0.852±0.029 ^c	0.290±0.001 ^b	1.141±0.030 ^b	2.937±0.031 ^b
	T2	219.849±0.008 ^a	2.510±0.014 ^a	0.573±0.007 ^a	3.083±0.020 ^a	4.379±0.036 ^b
	T3	155.971±0.040 ^b	1.672±0.003 ^{abc}	0.376±0.001 ^b	2.048±0.004 ^a	4.446±0.005 ^b
	T4	171.730±0.002 ^b	1.851±0.004 ^b	0.459±0.002 ^b	2.310±0.006 ^{ab}	4.034±0.001 ^{ab}
S8	T1	104.454±0.001 ^{ab}	1.120±0.001 ^c	0.323±0.001 ^{ab}	1.443±0.001 ^b	3.466±0.001 ^b
	T2	168.086±0.054 ^b	1.834±0.105 ^{bc}	0.478±0.080 ^b	2.311±0.185 ^b	3.840±0.386 ^b
	T3	176.982±0.041 ^{ab}	1.912±0.006 ^{abc}	0.421±0.002 ^b	2.333±0.008 ^a	4.539±0.009 ^a
	T4	155.765±0.001 ^b	1.662±0.002 ^b	0.421±0.001 ^b	2.083±0.002 ^{ab}	3.950±0.005 ^{ab}
S9	T1	117.301±0.001 ^{ab}	1.261±0.001 ^{bc}	0.315±0.001 ^{ab}	1.575±0.001 ^b	4.004±0.001 ^{ab}
	T2	154.636±0.022 ^b	1.722±0.032 ^c	0.381±0.015 ^c	2.103±0.047 ^b	4.518±0.107 ^a
	T3	136.533±0.060 ^{bc}	1.476±0.012 ^{bc}	0.356±0.010 ^b	1.832±0.022 ^a	4.144±0.083 ^b
	T4	215.981±0.002 ^a	2.413±0.006 ^a	0.613±0.003 ^a	3.026±0.009 ^a	3.933±0.001 ^a
CK	T1	89.234±0.001 ^b	0.921±0.001 ^c	0.186±0.001 ^c	1.107±0.001 ^b	4.950±0.001 ^{ab}
	T2	152.290±0.023 ^b	1.712±0.048 ^c	0.369±0.009 ^c	2.081±0.056 ^b	4.646±0.047 ^a
	T3	122.270±0.058 ^c	1.413±0.009 ^c	0.295±0.003 ^c	1.709±0.012 ^b	4.796±0.005 ^a
	T4	140.625±0.002 ^b	1.526±0.004 ^b	0.316±0.001 ^b	1.842±0.005 ^b	4.830±0.002 ^b

注: 每组同列不同的小写字母代表 $P < 0.05$ (表 3, 4 同)。

表3 接种不同AM真菌组合对滇重楼叶片光合参数的影响 ($\bar{x}\pm s, n=5$)

Table 3 Effect of different AM fungi combinations on photosynthetic parameters of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* leaves ($\bar{x}\pm s, n=5$)

处理组	取样时期	$Pn/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$Tr/\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$WUE/\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	$Gs/\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$Ci/\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	Ls
S1	T1	2.389±0.009 ^{ab}	1.722±0.005 ^a	1.387±0.002 ^{ab}	180.627±0.853 ^a	455.799±0.509 ^b	0.059±0.001 ^{ab}
	T4	3.648±0.255 ^{ab}	1.575±0.156 ^{ab}	2.353±0.233 ^c	318.226±0.195 ^a	391.775±0.868 ^a	0.054±0.009 ^d
S2	T1	1.609±0.046 ^{bc}	1.557±0.004 ^a	1.033±0.027 ^b	148.323±0.218 ^b	462.569±0.537 ^{ab}	0.051±0.001 ^{ab}
	T4	3.338±0.040 ^{ab}	1.563±0.006 ^{ab}	2.135±0.032 ^c	256.400±0.004 ^{ab}	384.681±0.674 ^b	0.060±0.002 ^d
S3	T1	2.454±0.022 ^{ab}	1.118±0.001 ^{ab}	2.195±0.019 ^{ab}	116.592±0.340 ^{bc}	480.265±0.914 ^{ab}	0.025±0.002 ^b
	T4	3.655±0.255 ^{ab}	1.733±0.094 ^a	2.115±0.151 ^c	273.646±0.075 ^{ab}	384.681±0.993 ^b	0.058±0.003 ^d
S4	T1	0.645±0.002 ^c	1.377±0.002 ^{ab}	1.920±0.001 ^{ab}	121.971±0.154 ^{bc}	481.250±0.132 ^{ab}	0.034±0.001 ^b
	T4	3.678±0.142 ^{ab}	1.594±0.295 ^{ab}	2.217±0.439 ^c	230.403±0.272 ^{bc}	389.686±0.423 ^a	0.026±0.006 ^e
S5	T1	2.158±0.041 ^{ab}	1.664±0.007 ^a	1.296±0.022 ^{ab}	141.319±1.195 ^b	466.418±0.217 ^{ab}	0.065±0.002 ^{ab}
	T4	3.372±0.064 ^{ab}	1.257±0.052 ^b	2.934±0.124 ^{bc}	235.791±0.102 ^{bc}	385.253±0.232 ^a	0.063±0.005 ^d
S6	T1	2.262±0.013 ^{ab}	1.380±0.004 ^{ab}	1.639±0.005 ^{ab}	96.244±0.274 ^c	453.321±0.067 ^b	0.093±0.001 ^a
	T4	4.068±0.128 ^{ab}	1.535±0.236 ^{ab}	3.331±0.601 ^{bc}	181.543±0.193 ^c	367.525±0.536 ^b	0.102±0.016 ^b
S7	T1	3.005±0.054 ^a	1.459±0.001 ^a	2.059±0.038 ^{ab}	149.516±0.391 ^b	481.123±0.616 ^{ab}	0.075±0.001 ^a
	T4	4.522±0.545 ^{ab}	1.475±0.227 ^b	3.125±0.301 ^{bc}	281.291±0.120 ^{ab}	382.029±0.803 ^b	0.069±0.004 ^d
S8	T1	2.278±0.005 ^{ab}	0.888±0.005 ^{ab}	2.565±0.004 ^a	97.499±0.223 ^c	497.398±0.092 ^a	0.034±0.001 ^b
	T4	3.518±0.133 ^{ab}	1.590±0.058 ^{ab}	5.404±0.290 ^a	133.792±0.180 ^d	367.195±0.436 ^b	0.082±0.003 ^c
S9	T1	1.822±0.008 ^{ab}	0.793±0.007 ^{ab}	2.298±0.010 ^{ab}	129.364±0.271 ^{bc}	435.337±0.332 ^b	0.166±0.001 ^a
	T4	5.235±0.172 ^a	1.385±0.125 ^b	3.830±0.307 ^b	230.288±0.161 ^{bc}	368.385±0.252 ^b	0.109±0.007 ^b
CK	T1	1.192±0.011 ^{bc}	0.716±0.003 ^b	1.680±0.010 ^{ab}	91.693±0.513 ^c	428.238±0.360 ^b	0.172±0.001 ^a
	T4	2.238±0.159 ^b	1.093±0.033 ^b	4.979±0.339 ^{ab}	111.780±0.095 ^d	343.299±0.686 ^b	0.142±0.013 ^a

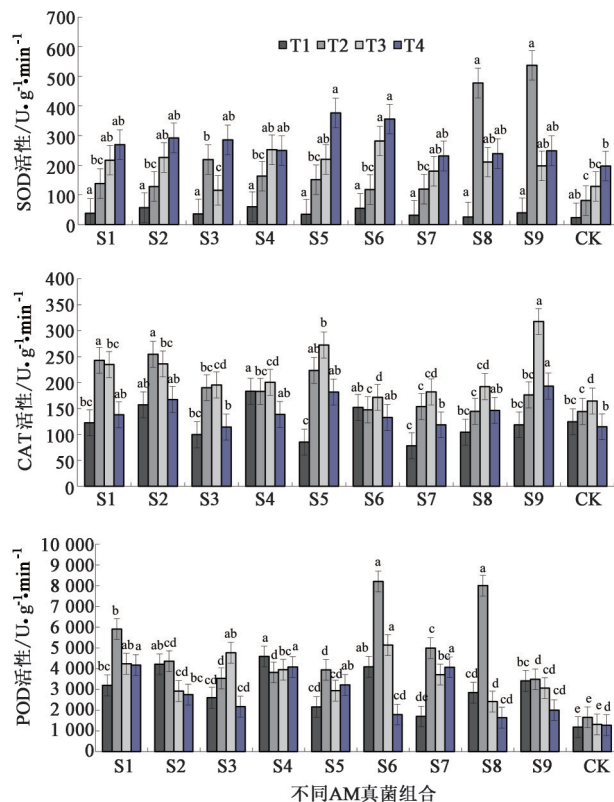


图7 接种不同AM真菌组合对滇重楼叶片SOD, CAT和POD活性的影响 ($\bar{x}\pm s, n=5$)

Fig. 7 Effect of different AM fungi combinations on activities of SOD, CAT and POD in leaves of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* ($\bar{x}\pm s, n=5$)

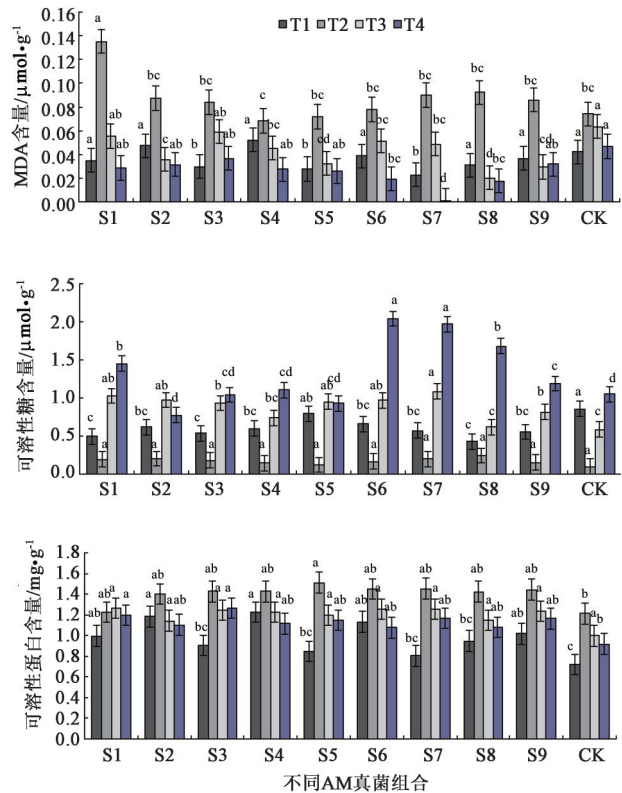


图8 接种不同AM真菌组合对滇重楼叶片MDA, 可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响 ($\bar{x}\pm s, n=5$)

Fig. 8 Effects of different AM fungi combinations on the contents of MDA, soluble sugar and soluble protein in *P. polyphylla* var. *yunnanensis* leaves ($\bar{x}\pm s, n=5$)

表4 接种不同AM真菌组合对滇重楼根茎中总皂苷含量的影响($\bar{x} \pm s, n=5$)

Table 4 Effect of different AM fungi combinations on content of total saponins in rhizomes of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* ($\bar{x} \pm s, n=5$) %

处理组	取样时期	总皂苷		处理组	取样时期	总皂苷	
		新根茎	老根茎			新根茎	老根茎
S1	T1	6.847±0.003 ^a	9.899±0.011 ^{ab}	S6	T1	5.367±0.001 ^{ab}	11.092±0.002 ^a
	T2	7.229±0.032 ^{cd}	9.623±0.034 ^b		T2	6.887±0.008 ^{cd}	9.768±0.017 ^b
	T3	4.063±0.042 ^c	3.095±0.018 ^c		T3	5.527±0.014 ^a	5.177±0.014 ^a
	T4	2.991±0.020 ^a	3.250±0.007 ^b		T4	2.365±0.012 ^b	3.168±0.010 ^b
	T5	5.444±0.098 ^{ab}	5.502±0.069 ^b		T5	5.293±0.033 ^{ab}	4.103±0.005 ^b
S2	T1	6.231±0.012 ^{ab}	9.018±0.009 ^{ab}	S7	T1	3.907±0.006 ^b	8.761±0.006 ^{ab}
	T2	9.857±0.010 ^b	10.202±0.104 ^b		T2	7.222±0.025 ^{cd}	4.977±0.063 ^d
	T3	4.725±0.038 ^b	4.392±0.113 ^b		T3	5.483±0.027 ^b	3.591±0.015 ^b
	T4	3.004±0.025 ^a	3.911±0.013 ^a		T4	2.676±0.025 ^a	3.629±0.010 ^a
	T5	5.896±0.082 ^{ab}	4.493±0.069 ^b		T5	5.347±0.036 ^{ab}	3.295±0.003 ^b
S3	T1	6.620±0.002 ^a	9.767±0.003 ^{ab}	S8	T1	5.928±0.008 ^{ab}	9.202±0.006 ^{ab}
	T2	5.708±0.042 ^d	14.703±0.023 ^a		T2	6.121±0.173 ^d	6.960±0.123 ^{cd}
	T3	3.987±0.101 ^c	4.367±0.030 ^b		T3	4.455±0.053 ^c	3.556±0.078 ^b
	T4	3.440±0.022 ^a	2.846±0.018 ^b		T4	2.998±0.008 ^a	4.015±0.010 ^a
	T5	6.237±0.081 ^{ab}	3.781±0.058 ^b		T5	7.198±0.066 ^a	10.464±0.033 ^a
S4	T1	6.142±0.006 ^{ab}	8.413±0.011 ^b	S9	T1	4.334±0.013 ^{ab}	8.358±0.011 ^b
	T2	8.595±0.025 ^{bc}	7.092±0.022 ^{cd}		T2	6.009±0.051 ^d	8.901±0.016 ^{bc}
	T3	4.536±0.106 ^b	4.561±0.053 ^a		T3	4.142±0.048 ^c	3.607±0.053 ^b
	T4	2.808±0.016 ^a	3.625±0.016 ^a		T4	3.321±0.006 ^a	3.295±0.010 ^b
	T5	6.321±0.080 ^{ab}	4.434±0.069 ^b		T5	5.903±0.012 ^{ab}	4.907±0.033 ^b
S5	T1	4.525±0.005 ^{ab}	10.294±0.004 ^{ab}	CK	T1	3.643±0.022 ^b	7.612±0.009 ^b
	T2	16.449±0.036 ^a	15.506±0.083 ^a		T2	5.350±0.034 ^d	6.819±0.009 ^{cd}
	T3	6.320±0.062 ^a	3.969±0.208 ^b		T3	3.815±0.042 ^c	2.951±0.049 ^c
	T4	3.429±0.005 ^a	2.929±0.024 ^b		T4	2.310±0.035 ^b	2.678±0.030 ^b
	T5	6.093±0.055 ^{ab}	3.913±0.060 ^b		T5	4.050±0.610 ^b	3.506±0.018 ^b

效应越强^[28]。实验结果表明,不同处理组的混合AM真菌均能与滇重楼根系形成良好的共生关系,但各处理组对滇重楼的共生能力存在一定差异。与CK相比较,多数处理组孢子密度、侵染率和侵染强度显著增强。碱性磷酸酶具有加速脱磷速度,提高土壤磷素有效性^[29];而琥珀酸脱氢酶是参与氧化磷酸化与传递电子的枢纽之一,为评价三羧酸循环运行程度的指标。本实验中,9组不同混合AM真菌处理组滇重楼根内碱性磷酸酶和琥珀酸脱氢酶活性均高于CK组,大部分达到显著性差异。说明引入外源丛枝根菌有助于提高滇重楼菌根真菌的生物学活性以及促进滇重楼幼苗的生长。

光合色素在光合作用中扮演着重要的角色,具有吸收光能,将光能转化为化学能,传递光能和避免光氧化伤害^[30-31]。本研究中,在相同的生长环境

下,9组混合AM真菌处理组与CK组相比均能显著提高滇重楼叶片类胡萝卜素、叶绿素a和叶绿素b的含量,但叶绿素a/b含量与CK组相差不大。 G_s 的下降致使 CO_2 进入叶片受阻从而导致植物光合作用受到限制;当 P_n 和 G_s 同时下降时,若 L_s 增大和 C_i 降低,可认为是 G_s 引发光合速率下降的主要原因,若 L_s 减小和 C_i 增大或不变,可认为是植物叶肉细胞受到影响从而引发光合速率下降^[32]。本实验结果表明,与CK组相比,滇重楼在接种混合AM真菌的条件下,各处理组所测得的 P_n , Tr , G_s 和 C_i 参数值比CK组显著性增加,而 WUE 和 L_s 测得参数值相较于CK组有所下降。由此推测,在不同混合AM真菌处理组下的滇重楼叶片 P_n 增加并不受 G_s 的影响^[33],可能是类胡萝卜素、 G_s 和 Tr 的增加使 P_n 增强^[8,15]。说明混合AM真菌可有效改善滇重楼叶片的结构和

功能,增强光合作用为滇重楼的生长和物质积累奠定了坚实的基础。

当植物受到一定程度胁迫时,植物通过抗氧化系统中的CAT,POD和SOD清除体内积累的活性氧并保护膜系统,以最大程度减少对自身造成的伤害^[31,34]。非胁迫环境下植物的抗氧化酶活性越高则代表其抗胁迫的能力越强^[35-36]。本研究发现,不同处理组对滇重楼叶片的抗氧化能力不同,且不同处理组在各时期CAT,POD和SOD活性变化均较大。与CK组相比,9组混合AM真菌处理组3种保护酶的活性显著提高,以S6,S8和S9组效果尤为显著,说明接种混合AM真菌可增强滇重楼清除自由基,加强抵御不利环境的能力。作为渗透调节物质维持植物细胞膜结构和功能的可溶性糖和可溶性蛋白,在本实验中,与对照组相比,处理组的滇重楼药材所测得可溶性糖含量有不同程度的增加,以T4时期S6,S7和S8组较为明显;可溶性蛋白含量高于CK组,部分达到显著性差异;同时,作为衡量氧化损伤重要指标的MDA,在T2时期各处理组高于对照组且无显著性差异外,其他4个时期对照组MDA含量有所降低,大部分具有显著性。说明接种混合AM真菌可以降低滇重楼植株MDA的积累达到减弱膜脂过氧化,增加可溶性糖和可溶性蛋白含量以维持细胞膜渗透平衡,从而提高滇重楼对不利环境的抗逆性,其结果与黄艳萍等^[8]研究相一致。

众多学者对不同产地的滇重楼进行了品质分析,发现因生态环境不同而重楼皂苷含量不尽相同^[37-39],部分样本低于2020年版《中华人民共和国药典》一部重楼药材项下限定重楼皂苷I,II和VII的总量不得少于0.60%的标准^[3],甚至不同栽培基地的滇重楼品质也不一致^[39-40],入药品质均表现出了一定的生长环境依赖性。本实验中,与对照组相比,在接种混合AM真菌条件下滇重楼新老根茎中总皂苷的含量有不同程度的提高,在5个时期中,T2时期含量高于其他时期,其中以T2时期S5组尤为显著。进一步表明,接种混合AM真菌可以诱导滇重楼次生代谢过程的变化,调控药材中有效成分的增加。

综上所述,接种不同混合AM真菌在提高滇重楼菌根生活力,增强滇重楼叶片光合作用和对外界不利环境的抗逆性、促进对营养物质的吸收,进而增加滇重楼根茎质量和品质等方面存在不同程度的差异。此外,从综合接种效应来看,筛选出S5,S8和S9组的效果更优。采用科学的方法将AM真菌

资源应用到滇重楼的栽培种植,提高栽培品滇重楼产量和品质,从而减少对野生资源的需求,并且扩大滇重楼药材的使用和增加经济效益。

[参考文献]

- [1] 杨敏,郭冬琴,沈昱翔,等. 正交试验优化滇重楼核苷提取工艺[J]. 南方农业学报,2017,48(5):876-882.
- [2] 管鑫,李若诗,段宝忠,等. 重楼属植物化学成分、药理作用研究进展及质量标志物预测分析[J]. 中草药,2019,50(19):4838-4852.
- [3] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典:一部[M]. 北京:中国医药科技出版社,2020:271-272.
- [4] 黄艳萍,甘秋霞,杨敏,等. 田间施加丛枝菌根真菌剂对滇重楼根际土壤理化性质的影响[J]. 中国实验方剂学杂志,2020,26(22):110-115.
- [5] 李金龙,熊俊芬,张海涛,等. 氮、磷、钾对滇重楼产量及皂苷含量的影响[J]. 云南农业大学学报:自然科学版,2016,31(5):895-901.
- [6] 高成杰. 滇重楼生物量分配与环境调控机制研究[D]. 北京:中国林业科学研究院,2015.
- [7] 沈昱翔,陈朝儒,张雪妹,等. 丛枝菌根对滇重楼幼苗生长及光合特性的影响[J]. 作物杂志,2020(4):170-177.
- [8] 黄艳萍,张杰,杨敏,等. 接种时期对丛枝菌根真菌侵染的滇重楼幼苗生长发育及甾体皂苷含量的影响[J]. 中草药,2019,50(18):4438-4448.
- [9] 周游,杨敏,郭冬琴,等. 不同丛枝菌根真菌组合接种后对云南重楼根际土壤环境的影响[J]. 中国实验方剂学杂志,2020,26(22):96-109.
- [10] 曹敏,胡开治,刘燕琴,等. 高通量测序分析重庆地区茅苍术根际丛枝菌根真菌多样性[J]. 微生物学通报,2020,47(9):2877-2886.
- [11] 郭巧生,程俐陶,刘作易. 丛枝菌根真菌对半夏产量及化学成分的影响[J]. 中国中药杂志,2010,35(3):333-338.
- [12] 王丹,李新雷,郭梦露,等. 丛枝菌根真菌在不同基质中对枳苗生长及氮磷吸收的影响[J]. 中国南方果树,2013,42(5):1-7,9.
- [13] 于洋,于涛,王洋,等. 接种后共培养时间对丛枝菌根喜树幼苗喜树碱含量的影响[J]. 生态学报,2012,32(5):1370-1377.
- [14] 贺学礼,耿晓进,赵丽莉,等. 金银花根围AM真菌多样性的季节性变化研究[J]. 生态环境学报,2013,22(1):90-94.
- [15] 韦正鑫,郭冬琴,李海峰,等. AM真菌对滇重楼光合参数及生理指标的影响[J]. 中国中药杂志,2015,40(20):3945-3952.
- [16] 周浓,丁博,冯源,等. 接种不同AM真菌对滇重楼菌

- 根侵染率和入药品质的影响[J]. 中国中药杂志, 2015,40(16):3158-3167.
- [17] 左龙亚,郭冬琴,周浓,等. 8属22种AM真菌增殖技术的初步研究[J]. 资源开发与市场,2014,30(11):1281-1283.
- [18] 何忠俊,梁社往,曾波,等. 钼对滇重楼生长、养分和总皂甙含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2011,17(6):1481-1486.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京:中国农业出版社,2000:14-35.
- [20] 王维华,孙丹丹,郑锦龙,等. AM真菌与作物秸秆对土壤养分和植物生长的影响[J]. 青岛农业大学学报:自然科学版,2018,35(2):83-89.
- [21] TROUVELOT A, KOUGH J L, GIANINAZZI P V. *Mesure Du Taux De Mycorrhization VA D'un Système Radiculaire. Recherche De Methodes D'estimation Ayant Une Signification Fonctionnelle* [M]. Paris: INRA Publications, 1986: 217-224.
- [22] GERDEMANN J W. Relation of a large soil-borne spore to phycomycetous mycorrhizal infections [J]. *Mycologia*, 1955,47(5): 619-632.
- [23] 郭辉娟,王薇,贺学礼. 宿主植物对黄芩根际土著丛枝菌根真菌生长发育的影响[J]. 河南农业科学, 2011,40(12):98-101.
- [24] 冯海艳,冯固,王敬国,等. 植酸钠对菌根真菌根内菌丝碱性磷酸酶活性及根外菌丝生长的影响[J]. 应用生态学报,2004(6):1009-1013.
- [25] 张志良,瞿伟菁,李小方. 植物生理学实验指导[M]. 4版. 北京:高等教育出版社,2009:58-143.
- [26] 潘兴娇,张杰,黄兴容,等. 接种AM真菌对木香幼苗生长及光合特性的影响[J]. 中药材,2016,39(10):2178-2184.
- [27] 周浓,丁博,郭冬琴,等. 三峡库区驯化栽培重楼属药材活性成分检测与质量评价[J]. 中药材,2015,38(5):894-898.
- [28] 贾艳艳,诸俊,顾大路,等. 接种丛枝菌根真菌对麦秆分解和旱稻生长的影响[J]. 中国农学通报,2020,36(30):1-6.
- [29] 寇书萌,李硕硕,肖明. 呼伦贝尔退化草场土壤AM真菌多样性及与土壤因子的相关性分析[J]. 绿色科技,2019(4):1-6.
- [30] 马晓东,李霞,刘俊祥,等. 多环芳烃(PAHs)污染土壤中接种平滑白蛋巢菌对蒿柳光合作用的影响[J]. 北京林业大学学报,2020,42(5):80-87.
- [31] 魏玮. 植物内生真菌对镉和盐胁迫下水稻幼苗缓解作用的研究[D]. 沈阳:沈阳师范大学,2017.
- [32] 赵顺,黄秋娟,李玉灵,等. 遮荫处理对臭柏幼苗光合特性的影响[J]. 生态学报,2014,34(8):1994-2002.
- [33] 韦正鑫. 丛枝菌根真菌对滇重楼的接种效应研究[D]. 重庆:西南大学,2016.
- [34] 李晓曼,王建军. 丛枝菌根真菌对镍胁迫桂花幼苗光合作用及抗氧化酶活性的影响[J]. 江苏农业科学, 2019,47(21):223-227.
- [35] 任禛,夏体渊,陈丽娟,等. 不同丛枝菌根真菌对玉米生理相关指标的影响[J]. 西南农业学报,2015,28(2):563-568.
- [36] 刘耀臣,王震,王策,等. 丛枝菌根真菌对盐胁迫下芹菜生长和生理指标的影响[J]. 北方园艺,2019(18):47-51.
- [37] 何忠俊,黄希,梁社往,等. 滇重楼根茎皂苷含量与生态因子的关系[J]. 生态环境学报,2016,25(3):409-414.
- [38] 李海涛,罗先文,管燕红,等. 云南省不同地区滇重楼皂苷含量的对比及影响因子分析[J]. 中国中药杂志,2014,39(5):803-806.
- [39] 王骞,丁媛,杨敏,等. 滇重楼品质与产地和表型性状相关性分析[J]. 中国中药杂志,2019,44(15):3203-3212.
- [40] 戴雪雯,冯丽丽,李海峰. 不同种植基地滇重楼根茎和叶中甾体皂苷类有效成分的差异及相关性分析[J]. 中国实验方剂学杂志,2018,24(3):41-48.

[责任编辑 顾雪竹]