

doi:10.7668/hbxb.2014.S1.031

低温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米幼苗 形态、生长和光合的影响

陈笑莹^{1,2}, 宋凤斌¹, 朱先灿¹, 孙露莹^{1,2}, 马福^{1,2}, 刘胜群¹

(1. 中国科学院 东北地理与农业生态研究所, 吉林 长春 130102; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:为了解丛枝菌根真菌对玉米抗寒性的作用及其机理,利用盆栽试验,研究了低温胁迫下丛枝菌根(AM)真菌接种处理对玉米幼苗形态、生长和光合特征的影响。研究显示,低温胁迫下,与非AM真菌接种处理玉米相比,接种玉米具有更大的叶片大小和更高的地上生物量。低温胁迫降低了玉米叶片净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)和蒸腾速率(Tr),增加了叶片胞间CO₂浓度(Ci)。接种丛枝菌根真菌的玉米Pn、Gs和Tr高于不接种植株,而Ci低于不接种植株。低温胁迫下,玉米叶片初始荧光(Fo)升高,而可变荧光(Fv)、最大荧光(Fm)、最大光化学效率(Fm/Fv)和潜在光化学效率(Fv/Fo)均下降。无论常温或低温,接种AM真菌玉米叶片Fm和Fv高于非接种植株,同时,接种真菌玉米的叶片Fm/Fv和Fv/Fo也均高于不接种植株。研究结果表明,低温能够对玉米幼苗的生长和光合生理造成严重伤害;低温胁迫下,接种AM真菌能够通过其对玉米植株的保护和促进作用改善玉米的生长,以及对叶片光合系统的保护作用提高玉米的光合能力,增强玉米幼苗的抗寒能力。

关键词:低温胁迫;丛枝菌根;叶绿素荧光;光合作用

中图分类号:S513.01 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2014)增刊-0155-07

Effect of Arbuscular Mycorrhizal Fungus on Morphology, Growth and Photosynthetic Characteristics in Maize Seedlings under Low Temperature Stress

CHEN Xiao-ying^{1,2}, SONG Feng-bin¹, ZHU Xian-can¹, SUN Lu-ying^{1,2}, MA Fu^{1,2}, LIU Sheng-qun¹

(1. Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: For understanding the effects and effect mechanisms of arbuscular mycorrhizal (AM) fungus on low temperature tolerance of maize. The effect of arbuscular mycorrhizal (AM) fungus inoculation on morphology, growth and photosynthetic characteristics of maize seedlings was studied in pot culture under low temperature stress. Study showed that under low temperature stress, compared with non AM-inoculated maize plants, AM-inoculated maize plants had larger leaf size and higher aboveground biomass. Low temperature stress decreased the photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs) and transpiration rate (Tr) of maize leaves, but increased the intercellular CO₂ concentration (Ci). The Pn, Gs and Tr of AM-inoculated maize leaves were higher than those of non AM-inoculated plants, and the Ci of AM-inoculated maize leaves was lower than that of non AM-inoculated plants. Under low temperature stress, the primary fluorescence (Fo) was increased, while variable fluorescence (Fv), maximal fluorescence (Fm), maximum photochemical efficiency (Fv/Fm) and potential photochemical efficiency (Fv/Fo) were decreased. Without regard of temperature, compared with AM-inoculated maize plants, AM-inoculated plants had higher Fv, Fm, Fv/Fm and Fv/Fo. The results indicated that low temperature could induce serious damage of growth and photosynthetic physiology of maize seedling; AM inoculation could enhance low temperature tolerance of maize seedling by protective and facilitated effects on maize plants to promote its growth, and protective effect on photosynthetic

收稿日期:2014-09-26

基金项目:国家科技支撑计划项目(2012BAD42B01);国家自然科学基金项目(41301314);中国科学院知识创新项目(KSCX2-YW-N-077);国家自然科学基金项目(31000690)

作者简介:陈笑莹(1984-),女,吉林长春人,在读博士,主要从事菌根与植物抗逆关系研究。

通讯作者:宋凤斌(1963-),男,吉林前郭人,研究员,博士,博士生导师,主要从事作物生理生态研究。

system to improve its photosynthetic capacity.

Key words: Low temperature stress; Arbuscular mycorrhiza; Chlorophyll fluorescence; Photosynthesis

我国是世界上第二大玉米 (*Zea mays* L.) 生产国^[1], 玉米种植面积覆盖从低纬度到高纬度的广泛区域。高纬度的东北地区是我国玉米的主产区, 其种植面积和产量均占全国的 30% 左右^[2]。低温冷害在东北三省发生比较严重和频繁^[3], 因此, 东北地区的玉米生产往往受到低温冷害的影响, 有研究指出: 低温产生的冷害是对东北三省农业生产影响最大的气象灾害, 在 20 世纪 60-70 年代曾造成农作物严重减产^[4], 另有针对玉米生产的报道称: 严重低温冷害可致东北玉米减产达 20% 以上^[5]。在中国东北部种植区, 玉米所能遭受的冷害主要来自春季苗期和秋季收获前期, 其中苗期玉米对低温胁迫可能更敏感, 并可能影响其后的发育过程。因此, 苗期的抗寒能力对玉米的生长和产量形成更加重要。

当前, 采用生物技术提高作物抗逆能力已经被大力发展^[6-8], 如丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza, AM) 生理生态作用的发现就为植物抗逆研究提供了新的视角。丛枝菌根是植物根系和真菌形成的共生生物体, 研究指出, 多数陆生植物 (70% 以上) 能和 AM 真菌形成互利共生关系^[9]。AM 真菌不仅能够促进植物的生长, 还能够提高植物的抗逆能力^[10-11]。近年来, 已有许多学者对 AM 真菌提高玉米抗旱抗高温抗盐碱能力的潜力给予了报道。如朱先灿^[12]报道, AM 真菌能帮助寄主玉米植株提高抗氧化酶活性增加其对干旱的耐受能力。此外, Zhu 等^[13]报道, AM 真菌能通过改善寄主水分和光合过程提高玉米抗高温能力。再者, 金樑等^[14]报道盐碱胁迫下, AM 真菌接种处理的玉米植株地上下部干质量和水势均高于未接种处理, 而脯氨酸含量低于未接种处理, 说明 AM 真菌接种能提高玉米抗盐碱能力。尽管 AM 真菌对上述玉米抗逆特征的作用已有较深入研究, 但其与玉米, 尤其与苗期玉米抗寒特性的关系还很少被报道, 有待更深入的探讨。

本研究通过对不同温度和菌根接种处理下玉米形态、生长和光合 3 个重要生理生态指标的量化反映 AM 真菌对玉米苗期抗寒能力的作用, 以为玉米抗寒耕作实践提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料与设计

培养玉米所用土壤来自吉林省德惠市, 其基础理化性质如下: 有机质 26.90 g/kg, 速效氮 118.80

mg/kg, 速效磷 18.00 mg/kg, 速效钾 111.00 mg/kg, pH 值 6.60。供试土壤先过 2 mm 筛, 然后与沙子按体积比 1:1.5 混合, 混合土壤置于高压灭菌锅中, 121 °C 灭菌 2 h, 灭菌土壤冷却后备用。

采用郑单 958 玉米种子为试验植物材料。玉米种子先于 70% 乙醇中消毒 2 min, 再用 1% 次氯酸钠溶液处理 0.5 h, 用无菌水冲洗数次后, 27 °C 下浸种 2 d。采用扭形球囊霉 (*Glomus tortuosum*) 为供试 AM 真菌材料, 该真菌材料购自北京市农林科学院植物营养与资源研究所。

试验花盆用 0.1% 高锰酸钾 (KMnO_4) 溶液浸泡消毒 12 h, 然后装入上面的灭菌混合土壤 3 kg。AM 真菌接种处理中每盆土壤加菌剂 30 g; 不接种处理中每盆加入等质量的无菌接种物。3 粒玉米种子被播入每个花盆中, 出苗后保留 2 株。温度处理在玉米出苗 6 周后进行, 处理时间 7 d。温度处理在恒温培养箱中进行, 试验设置低温 (15 °C), 常温 (25 °C) 2 个温度处理, 每个温度处理下设 AM 真菌接种 (AM+) 和不接种 AM 真菌 (AM-) 2 个处理, 共计 4 个处理, 重复 4 次。玉米培养期间, 用质量恒定法维持土壤含水量。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 菌根侵染率及幼苗形态、生物量 采取 Phillips 和 Hayman^[15]方法测定 AM 真菌侵染率, 具体做法是将玉米根切成 0.5~1 cm 的小段, 然后用酸性品红染色, 以侵染根段数在总根段数中百分比计为菌根侵染率。根形态指标用 EPSON. EXPRESSION1680 型扫描仪测定, 设置扫描仪的分辨率为 400 dpi, 扫描时为避免根样分枝互相缠绕重叠, 将根样置于一透明的托盘内, 并加入 3~5 mL 蒸馏水, 所获取的扫描图像用 WINRHIZO 根系分析软件进行分析。地上和地下部分经 75 °C 烘干至恒重后测定干质量。

1.2.2 光合参数 采用 LI-COR 6400 (美国) 便携式光合仪测定玉米叶片的净光合速率 (Pn)、气孔导度 (Gs)、胞间 CO_2 浓度 (Ci) 和蒸腾速率 (Tr)。测量时叶室配备 LED 红蓝光源, 光子通量密度设为 $1\ 000\ \text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, CO_2 浓度定为 $400\ \mu\text{mol}/\text{mol}$, 温度设为 25 °C。

1.2.3 叶绿素荧光参数 采用 OPTI-OS-30P (美国) 叶绿素荧光仪测定玉米叶片的初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m) 和最大光化学效率 (F_v/F_m)。测定

叶片为玉米完全展开的第二片叶。叶绿素可变荧光 $F_v(F_v = F_m - F_o)$ 和潜在光化学效率 (F_v/F_o) 通过测定指标计算。各个叶片测定前暗适应 0.5 h。

1.3 数据分析和统计

采用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 检验温度和菌根接种处理对玉米幼苗形态、生物量和光合指标的作用。利用配对 T 检验和 Duncan 新复极差法进行均值比较。所有数据统计采用 SPSS 16.0 软件进行。采用 Excel 2003 作图。图表中数值以均值 \pm 标准误差 (Mean \pm Se) 体现, 统计显著性水平设为 $P = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 温度和 AM 接种处理对玉米根部侵染率和幼苗形态的影响

如表 1 所示, 仅温度对玉米根部的侵染率和根形态影响极显著。低温显著降低了 AM 真菌对玉米根部的侵染率。与常温相比, 低温胁迫显著降低了玉米根的长度。从常温到低温, 未接种 AM 真菌处

理下, 玉米根长降低了 33%, 而接种 AM 真菌处理下, 玉米根长降低了 42%。常温下, 接种 AM 真菌玉米根长度略高于未接种玉米, 而低温下, 接种 AM 真菌玉米根长相比未接种玉米要低 11%。玉米根体积对温度处理表现与根长相似的响应, 从常温到低温, 未接种菌根处理下, 玉米根体积降低了 28%, 而接种菌根处理下, 玉米根体积降低了 49%。常温下, 接种 AM 真菌玉米根体积要高于未接种玉米 16%, 而低温下, 接种 AM 真菌玉米根体积相比未接种玉米要低 16%。

双因素方差分析表明, 仅 AM 接种和温度交互作用显著影响玉米叶片形态特征 (表 1)。低温显著降低了未接种处理玉米叶片的长度, 然而, 接种 AM 真菌下, 低温却使玉米叶片长度增加了 14%。常温下, 对比未接种处理, 接种 AM 真菌降低玉米叶长 26%, 而低温下, 对比未接种处理, 接种 AM 真菌却增加玉米叶长 12%。玉米平均叶宽对温度和接种处理的响应与叶长表现相似, 尽管各个处理间差异并不显著。

表 1 温度和 AM 真菌接种对玉米根侵染率和幼苗形态的影响

Tab. 1 The impact of temperature and AM inoculation to maize root colonization and seedling morphology

温度 Temperature	接种 Inoculation	根侵染率/% Root colonization	根长/mm Root length	根体积/cm ³ Root volume	叶长/cm Leaf length	平均叶宽/cm Mean leaf width
常温 Ambient	AM -		962.0 \pm 71.0a	2.03 \pm 0.29ab	56.8 \pm 2.4a	2.00 \pm 0.21a
	AM +	47.0 \pm 2.60a	987.0 \pm 61.0a	2.42 \pm 0.16a	41.8 \pm 0.9ab	1.75 \pm 0.10a
低温 Low temperature	AM -		645.0 \pm 48.0b	1.46 \pm 0.17b	43.2 \pm 3.5b	1.60 \pm 0.16a
	AM +	28.7 \pm 2.18b	572.0 \pm 135.0b	1.23 \pm 0.39b	48.4 \pm 5.5b	2.00 \pm 0.19a
变量源 Source of variation						
AM						
温度 Temperature (T)		**	**	**		
AM \times 温度 AM \times Temperature (T)					*	*

注: 每一变量栏下, 不同字母表示 $P < 0.05$ 水平上差异显著; * . $P < 0.05$ 水平处理效应显著, ** . $P < 0.01$ 处理效应显著。表 2、图 1 ~ 3 同。

Note: Under each variable, different letters represent significant difference at $P < 0.05$ level; * . Represents treatment effect significant at $P < 0.05$ level, ** . Represents treatment effect significant at $P < 0.01$ level. The same as Tab. 2, Fig. 1 - 3.

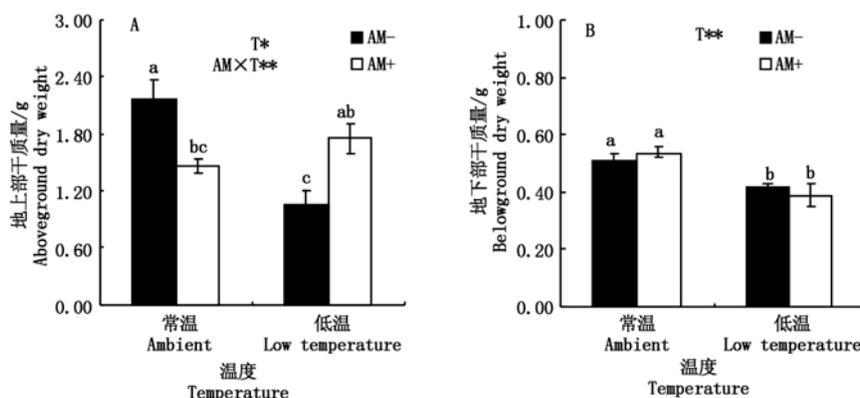


图 1 地上和地下部分干质量对温度和 AM 真菌接种处理的响应

Fig. 1 The responses of aboveground and belowground dry weight to temperature and AM inoculation treatment

2.2 温度和 AM 接种处理对玉米地上、地下部干质量的影响

双因素方差分析发现,温度显著影响玉米地上、下部干质量,并且温度和 AM 真菌接种处理对玉米地上部干质量有极显著的交互作用(图 1)。

未接种 AM 真菌处理下,低温显著降低了玉米地上部干质量,然而接种 AM 真菌处理下,低温使玉米地上部干质量增加 20%。常温下,接种 AM 真菌显著降低了玉米地上部干质量,相反低温下,接种 AM 真菌显著增加了玉米地上部干质量(图 1-A)。

无论是否接种 AM 真菌,低温都显著降低了玉米地下部干质量。常温下,接种 AM 真菌处理玉米地下部干质量略高于未接种处理,而低温下,接种 AM 真菌处理玉米地下部干质量略低于未接种处理(图 1-B)。

2.3 温度和 AM 接种处理对玉米叶片光合特征的影响

双因素方差分析表明,温度和 AM 真菌接种处理对玉米叶片净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂ 浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr)均有极显著影响,但并未有二者显著交互作用被发现(图 2)。

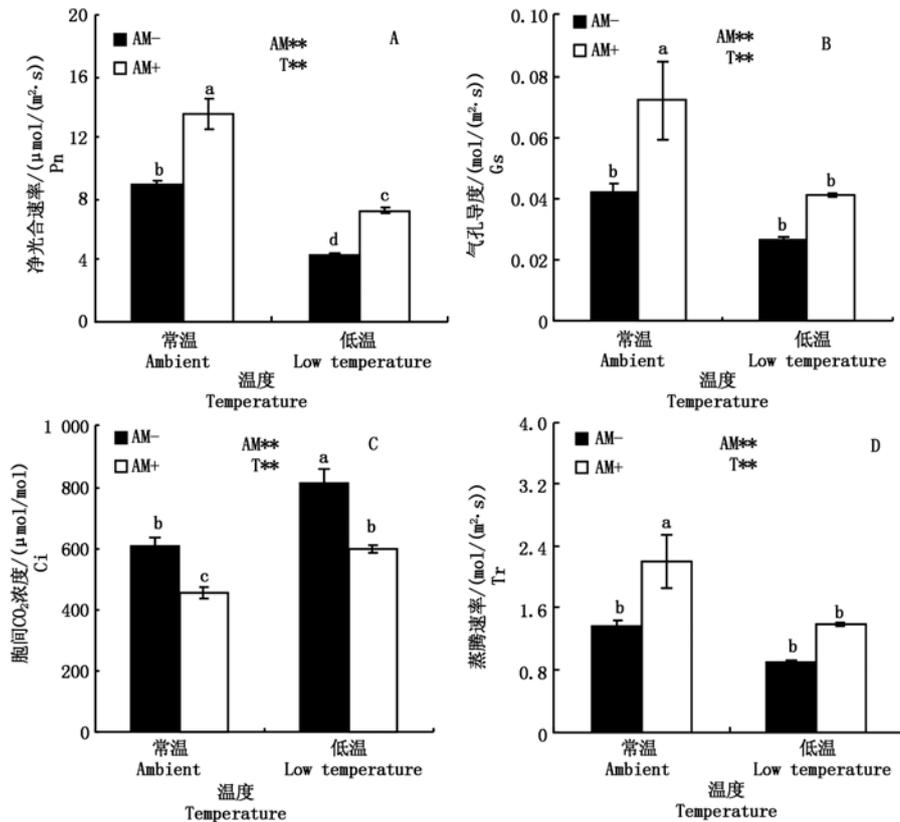


图 2 温度和 AM 真菌接种对玉米叶片净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率的影响

Fig. 2 The impact of temperature and AM inoculation to net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration and transpiration rate of maize leaf

AM 真菌接种能够增加玉米叶片的 Pn、Gs 和 Tr,常温下,接种玉米叶片的 Pn、Gs 和 Tr 均显著高于未接种玉米。低温降低玉米叶片的 Pn、Gs 和 Tr,但接种 AM 真菌有效地缓和了低温对玉米叶片光合的影响,结果显示,低温下,接种玉米叶片的 Pn、Gs 和 Tr 均高于未接种植株,其中叶片 Tr 甚至高于常温未接种植株(图 2-A, B, D)。

结果显示,2 个温度处理下,AM 真菌接种均能显著降低玉米叶片 Ci,尽管低温促使叶片 Ci 上升了 35%,但 AM 接种处理促使叶片 Ci 回落,结果显示,低温接种处理叶片 Ci 低于常温未接种处理(图 2-C)。

2.4 温度和 AM 接种处理对玉米植株叶绿素荧光动力学参数的影响

温度显著影响玉米叶绿素的初始荧光(F₀)和可变荧光(F_v),其他因素对玉米植株叶绿素荧光动力学参数均无显著作用(表 2)。

低温能够增加玉米植株叶绿素初始荧光,但不同温度下,叶绿素初始荧光对 AM 真菌接种的响应不同,常温下,接种 AM 真菌降低了叶绿素 F₀,而低温下,AM 真菌接种却促使叶绿素 F₀ 增加(表 2)。玉米叶绿素最大荧光(F_m)和 F_v 对温度和 AM 真菌接种处理表现相似的响应。随温度降低,叶绿素 F_m 和 F_v 均降低。未接种处理下从高温到低温,二者分

别降低了5%和10%，但接种AM真菌又促使二者在低温下有一定程度的增加，数据显示低温下，接种

AM真菌对比未接种处理，叶绿素Fm和Fv分别增加了6%和7%。

表2 温度和AM真菌接种对玉米叶片初始荧光、最大荧光和可变荧光的影响

Tab.2 The impact of temperature and AM inoculation to primary fluorescence, maximal fluorescence and variable fluorescence of maize leaf

温度 Temperature	接种 Inoculation	初始荧光 Fo	最大荧光 Fm	可变荧光 Fv
常温 Ambient	AM -	61.8 ± 1.11ab	167 ± 3.68ab	106 ± 2.72a
	AM +	59.8 ± 1.03b	170 ± 0.71a	110 ± 0.85a
低温 Low temperature	AM -	62.5 ± 0.65ab	158 ± 5.20b	95 ± 4.97b
	AM +	63.5 ± 1.19a	166 ± 1.19ab	102 ± 1.47ab
变量源 Source of variation				
AM				
温度 Temperature		*		**
AM × 温度 AM × Temperature				

数据分析显示，玉米叶片最大光化学效率(Fv/Fm)仅受温度极显著影响，而潜在光化学效率(Fv/Fo)受温度和AM接种处理共同控制(图3)。

如图3所示，在任一AM真菌接种处理下，低温

均显著降低玉米叶片的Fv/Fm和Fv/Fo，但AM真菌接种能够缓解低温胁迫对二者的影响。尽管差异不显著，但数据表明低温下，接种AM真菌提高了玉米叶片的Fv/Fm和Fv/Fo。

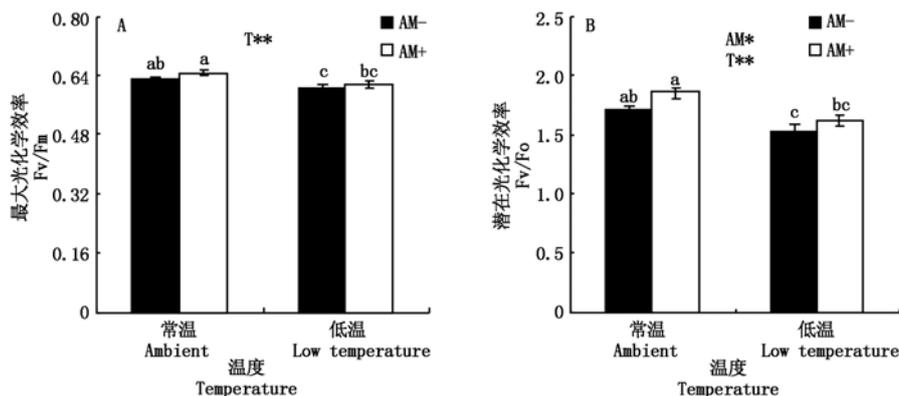


图3 温度和AM真菌接种处理对玉米叶片最大光化学效率(Fv/Fm)和潜在光化学效率(Fv/Fo)的影响

Fig.3 The impact of temperature and AM inoculation to maximum photochemical efficiency (Fv/Fm) and potential photochemical efficiency (Fv/Fo) of maize leaf

3 结论与讨论

温度能够影响AM真菌的发育和活力^[16-17]。低温胁迫降低植物根系的AM真菌侵染率已经在其他作物中被广泛报道。如Zhang等^[18]报道大豆根系的AM真菌侵染率在15℃时被显著抑制，Liu等^[19]报道高粱根系的AM真菌侵染率在10℃下几乎降为0。然而，Charest等^[20]针对玉米的研究发现，玉米根系的AM真菌侵染率并不受低温影响，这与我们的研究结果不同。我们的研究发现，低温显著降低了玉米根系的AM真菌侵染率，这和其他2种作物上的研究结论相似。

低温能够影响作物的生长发育，这被我们的研究结果所支持，我们的研究发现，低温抑制了地上叶片和地下根的发育，导致地上地下生物量的减少。

不同温度处理下，AM真菌对植物地上和地下生长的保护和促进作用已被大量报道^[21-23]。但我们的研究结果却发现，常温和低温下，植物地上、地下部分对AM真菌接种的响应不同。常温下，接种AM真菌增加玉米植株地下根的发育和干质量，而降低叶片的大小和地上部分干质量；低温下则恰恰相反，接种AM真菌降低了地下根的发育和干质量，却增加了叶片的大小和地上部分干质量。我们分析这可能是幼苗阶段玉米植株对特定环境条件下生长策略的一种权衡。本试验过程中并未在土壤中加入额外的营养，这可能导致土壤中养分的受限。因此，在环境温度适宜的条件下，地下养分就成为玉米幼苗生长的首要限制因子，玉米幼苗可能将较多能量用于地下养分的竞争。当AM真菌被加入土壤，最初其对地下养分的竞争作用可能超过了其对植物的保护

和促进作用,这可能诱使地下养分竞争的加剧,促使玉米植株将更多的资源用于对根的投入,导致地上部分投入的减少和生物量的下降。当然,这种玉米根系和 AM 真菌之间的竞争可能仅限于这一短暂的幼苗阶段,从长远的二者互惠关系考虑,AM 真菌可能仍将促进玉米的生长和最终地上产量的形成。相反,当环境温度降低构成对玉米幼苗生存的胁迫时,这时养分的摄取就不再重要,因此,AM 真菌对植物的保护和生长促进作用就被放大,接种 AM 真菌就导致低温下植物地上部分发育和生物量的提高。

光合作用是植物生活史中最重要和基础的代谢过程,光合作用的强弱能够用作判断植物抗逆性强弱的指标^[24]。本研究结果发现,低温降低植物的光合作用,而接种 AM 真菌能够增加植物的光合作用。光合作用的强弱与植物叶片气孔的通透性和叶肉细胞的光合活性直接相关^[25]。本试验中,低温处理降低了玉米叶片的气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r),但却增加了胞间 CO_2 浓度(C_i),而接种 AM 真菌增加了玉米叶片的 G_s 和 T_r ,同时降低了胞间 C_i 。低温下,叶片 C_i 的增加说明 G_s 的降低不是诱发叶片光合能力下降的决定因素,叶肉细胞光合活性的降低则是主要因素。因此,AM 真菌接种可能通过提高玉米叶肉细胞的光合活性促进玉米光合作用,降低低温损害。当然,植物地上光合作用的改善和地下水份和养分的供应也是分不开的,已经有研究发现,低温下 AM 真菌能够帮助提高寄主玉米的水分代谢^[26],这可能间接促进玉米叶片的光合作用。尽管我们没有直接的证据证实二者之间的联系,但将作为深入研究的方向。

叶绿素荧光(Chlorophyll fluorescence)是反映植物光合器官生理和功能的有效工具,现在已经被广泛用于植物生理和生理生态研究^[27-28]。 F_v/F_m 反映光合系统(PS)光能的最大转化效率,常被用来指示植物所受环境胁迫程度。温度胁迫能够导致 F_v/F_m 降低^[17,26],这也被本研究结果所支持。因为 F_v 为 F_m 和 F_o 的差值,所以 F_v/F_m 的降低可能与 F_o 的增加或 F_m 的降低有关。当前研究结果显示,低温处理下,所有玉米叶片的 F_o 升高,但 F_m 和 F_v 均降低。 F_o 的升高和 F_m 的降低共同促使了 F_v/F_m 的降低,但接种 AM 真菌的玉米叶片 F_v/F_m 值要高于未接种植株。相同地,植物叶片潜在光化学效率的指示指标 F_v/F_o 表现和 F_v/F_m 变化相同,这说明低温胁迫损害了光合系统反应中心,致使反应中心光化学活性和电子传递速率降低,进而导致最大光能转化效率和潜在光化学效率下降。然而,接种

AM 真菌减轻了低温胁迫对玉米叶片 PS 反应中心的损害,一定程度上增加了 PS 反应中心活性电子的传递速率和光能转化效率。综上,AM 真菌能够通过增加叶绿素荧光释放能力来提高宿主植物的光合能力,这与陈笑莹等^[17]高温下,Zhu 等^[26]低温胁迫下的研究结果均相同,也暗示不同极端温度下玉米植株的光合过程可能经历相似的变化,且对 AM 真菌接种有相同的响应。

综上所述,低温能够对玉米幼苗的生长和光合生理造成严重伤害;低温胁迫下,接种 AM 真菌能够通过其对玉米植株的保护和促进作用改善植物的生长,以及对叶片光合系统的保护作用提高植物的光合能力,增强玉米的抗寒能力。

参考文献:

- [1] 汪黎明,郭庆法,张发军,等.加入 WTO 后对我国玉米育种的影响及对策分析[J].玉米科学,2003,11(z2):68-69.
- [2] Ma Z Q, Wang Q, Wang C Y, et al. The risk division on climate and economic loss of maize chilling damage in Northeast China [J]. Geographical Research, 2008, 27(5):1169-1177.
- [3] 马树庆,刘玉英,王琪.玉米低温冷害动态评估和预测方法[J].应用生态学报,2006,17(10):1905-1910.
- [4] 张养才,何维勋,李世奎.中国农业气象灾害概论[M].北京:气象出版社,1991:51-52.
- [5] 马树庆,袭祝香,王琪.中国东北地区玉米低温冷害风险评估研究[J].自然灾害学报,2003,12(3):137-141.
- [6] 梁宇,高玉葆.内生真菌对植物生长发育及抗逆性的影响[J].植物学通报,2000,17(1):52-59.
- [7] 李莉,黄群策,秦广雍.海藻糖在提高植物抗逆性方面的研究进展[J].生物学通报,2003,38(6):6-7.
- [8] 杨凤萍,梁荣奇,张立全,等.抗逆调节转录因子 *CBF1* 基因提高多年生黑麦草的抗旱能力[J].华北农学报,2006,21(1):14-18.
- [9] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses [J]. Nature Reviews Microbiology, 2008, 6(10):763-775.
- [10] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal symbiosis 3rd edn [M]. London: Academic Press, 2008.
- [11] Augé R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. Mycorrhiza, 2001, 11(1):3-42.
- [12] 朱先灿.丛枝菌根真菌对玉米抗逆性的影响[D].长春:中国科学院东北地理与农业生态研究所,2010.
- [13] Zhu X C, Song F B, Liu S Q, et al. Effects of arbuscular

- mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress[J]. *Plant and Soil*, 2011, 346(1/2): 189 – 199.
- [14] 金 樑, 陈国良, 赵 银, 等. 丛枝菌根对盐胁迫的响应及其与宿主植物的互作[J]. *生态环境*, 2007, 16(1): 228 – 233.
- [15] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedure of clearing roots and staining parasiti and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection[J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1970, 55: 159 – 161.
- [16] Gavito M E, Olsson P A, Rouhier H, *et al.* Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *The New Phytologist*, 2005, 168(1): 179 – 188.
- [17] 陈笑莹, 宋凤斌, 朱先灿, 等. 高温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米光合特性的影响[J]. *华北农学报*, 2013, 28(2): 108 – 113.
- [18] Zhang F, Hamel C, Kianmehr H, *et al.* Root-zone temperature and soybean [*Glycine max.* (L.) merr.] vesicular-arbuscular mycorrhizae: Development and interactions with the Nitrogen fixing symbiosis [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1995, 35(3): 287 – 298.
- [19] Liu A, Wang B, Hamel C. Arbuscular mycorrhiza colonization and development at suboptimal root zone temperature[J]. *Mycorrhiza*, 2004, 14(2): 93 – 101.
- [20] Charest C, Dalpé Y, Brown A. The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae and chilling on two hybrids of *Zea mays* L [J]. *Mycorrhiza*, 1993, 4(2): 89 – 92.
- [21] Anderson C P, Sucoff E I, Dixon R K. The influence of low soil temperature on the growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal *Fraxinus pennsylvanica* [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, 17(8): 951 – 956.
- [22] Gavito M E, Schweiger P, Jakobsen I. P uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae: effect of soil temperature and atmospheric CO₂ enrichment [J]. *Global Change Biology*, 2003, 9(1): 106 – 116.
- [23] Volkmar K M, Woodbury W. Effects of soil temperatures and depth on colonization and root and shoot growth of barley inoculated with vesicular-arbuscular mycorrhizae indigenous to Canadian prairie soil [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1989, 67(6): 1702 – 1707.
- [24] 吴雪霞, 陈建林, 查丁石. 低温胁迫对茄子幼苗叶片光合特性的影响 [J]. *华北农学报*, 2008, 23(5): 185 – 189.
- [25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317 – 345.
- [26] Zhu X C, Song F B, Xu H W. Arbuscular mycorrhizae improves low temperature stress in maize via alterations in host water status and photosynthesis [J]. *Plant and Soil*, 2010, 331(1/2): 129 – 137.
- [27] Fracheboud Y, Haldimann P, Leipner J, *et al.* Chlorophyll fluorescence as a selection tool for cold tolerance of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(338): 1533 – 1540.
- [28] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo* [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 89 – 113.