

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第9期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.09.012

论文标题： 松乳菇对火炬松幼苗的促生效应

作　　者： 白 帆，魏海龙，胡传久，等

收稿日期： 2025-07-08

引文格式： 白帆,魏海龙,胡传久,等.松乳菇对火炬松幼苗的促生效应[J].中南林业科技大学学报,2026,46(9):131-139,152.

Bai F, Wei H L, Hu C J, et al. Growth-promoting effects of *Lactarius deliciosus* on *Pinus taeda* seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(9):131-139,152.

相关论文推荐

Recommended articles

美国火炬松第三轮育种引进家系遗传评价及早期选择

Genetic evaluation and early selection of introduced Loblolly pine (*Pinus taeda*) families from the third breeding cycle

火炬松第2代核心群体自由授粉子代生长评价与基于叶绿体SNP的亲缘关系选择

Growth evaluation of the second-generation core population open-pollinated progeny of loblolly pine and relatedness selection based on chloroplast SNPs

火炬松初级种子园和改良种子园无性系产脂量的变异研究

Study on variation of clone oleoresin production from Loblolly pine primary seed orchard and improved seed orchard

6种外生菌根真菌对长白落叶松幼苗的促生效应

Growth-promoting effects of six ectomycorrhizal fungi on *Larix olgensis* seedlings

PGPR与外生菌根菌互作对樟子松促生作用及根际微生态环境的影响

PGPR interacts with ectomycorrhizal fungi to promote growth of *Pinus sylvestnis* var. *mongolica* and to effect of rhizosphere microecological environment

花楸木根际促生菌的筛选鉴定及促生特性

Screening and identification of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in the rhizosphere of *Ormosia henryi* and their growth-promoting characteristics

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.09.012
http: //qks.csuft.edu.cn

松乳菇对火炬松幼苗的促生效应

白 帆[1, 2]，魏海龙[1]，胡传久[1]，贺 亮[1]，杨淳博[1]，程俊文[1]
（1. 浙江省林业科学研究院，浙江 杭州 310023；2. 东北林业大学 林学院，黑龙江 哈尔滨 150040）

摘 要：【目的】研究外生菌根真菌松乳菇 *Lactarius deliciosus* 对火炬松 *Pinus taeda* 幼苗的促生效应。【方法】选用 6 月龄火炬松幼苗为研究材料，在恒温恒湿光照培养环境中，采用松乳菇固体菌剂进行接种，侵染试验持续 2 个月。采用盆栽对比试验设计，系统分析松乳菇对火炬松幼苗菌根侵染率、生长指标、针叶叶绿素含量、抗氧化酶活性及丙二醛（MDA）含量的影响，并采用转录组测序技术分析差异表达基因（DEGs）及其功能富集情况。【结果】松乳菇与火炬松幼苗建立了良好的共生关系，产生了较强的菌根效应，菌根形成率达到 64.29%。与空白对照组（CK）相比，接种松乳菇可显著促进火炬松幼苗生长，菌根苗株高和地径较 CK 分别提高了 29.18% 和 20.65%，叶绿素总量提升了 30.85%，过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）和超氧化物歧化酶（SOD）活性分别提高了 43.70%、61.52% 和 37.40%。转录组分析表明，差异表达基因在植物激素信号转导、淀粉与蔗糖代谢以及苯丙烷类生物合成等途径中呈现显著富集。【结论】菌根化显著改善了火炬松幼苗的光合能力与氧化应激抗性，外生菌根可通过调控激素信号网络和次级代谢途径促进幼苗生长。

关键词：外生菌根真菌；松乳菇；火炬松；促生效应
中图分类号：S718.81 **文献标志码：**A **文章编号：**1673-923X(2026)09-0131-09

Growth-promoting effects of *Lactarius deliciosus* on *Pinus taeda* seedlings

Bai Fan[1,2], Wei Hailong[1], Hu Chuanjiu[1], He Liang[1], Yang Chunbo[1], Cheng Junwen[1]

(1. Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, Zhejiang, China;
2. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract:【Objective】To investigate the growth-promoting effects of ectomycorrhizal fungus-*Lactarius deliciosus* on *Pinus taeda* seedlings.【Method】Six-month-old *Pinus taeda* seedlings were used as the research material, in a constant temperature and humidity light culture environment, the seedlings were inoculated with *L. deliciosus* solid inoculum and an infection experiment was conducted for a period of two months. A pot-controlled experiment was adopted to evaluate the mycorrhizal colonization rate, growth volume, chlorophyll content of coniferous leaves, changes in antioxidant enzyme activities and malondialdehyde (MDA) content systematically. Subsequently, the changes and enrichment of differentially expressed genes (DEGs) in the transcriptome was analyzed.【Result】*L. deliciosus* establish a successful symbiotic relationship with *Pinus taeda* seedlings, exhibiting a strong mycorrhizal effect with a mycorrhization rate reaching 64.29%. Compared to the non-inoculated control group (CK), inoculation with *L. deliciosus* significantly enhanced seedling growth; the height and ground diameter of mycorrhizal seedlings increased by 29.18% and 20.65%, respectively. Total chlorophyll content increased by 30.85%. Activities of the antioxidant enzymes peroxidase (POD), catalase (CAT), and superoxide dismutase (SOD) were enhanced by 43.70%, 61.52% and 37.40%, respectively. Analysis based on transcriptome data showed that differentially expressed genes (DEGs) were significantly enriched in the pathways of phytohormone signal transduction, starch and sucrose metabolism, and phenylpropanoid biosynthesis.【Conclusion】Mycorrhization significantly improved photosynthetic capacity and oxidative stress resistance, ectomycorrhizae may promote seedling growth by modulating hormone signaling networks and secondary metabolic pathways.

Keywords: ectomycorrhizal fungi; *Lactarius deliciosus*; *Pinus taeda*; growth-promoting effects

收稿日期（Received）：2025-07-08 **修订日期**（Revised）：2025-12-25
基金项目：浙江省省属科研院所专项项目（2024F1065-5）。
第一作者：白帆（baifan202302@163.com），硕士研究生。
通信作者：程俊文（jwchengzj@163.com），副研究员，硕士，硕士研究生导师。
引文格式：白帆 , 魏海龙 , 胡传久 , 等 . 松乳菇对火炬松幼苗的促生效应 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(9):131-139,152.
Bai F, Wei H L, Hu C J, et al. Growth-promoting effects of *Lactarius deliciosus* on *Pinus taeda* seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(9):131-139,152.

外生菌根真菌（Ectomycorrhizal fungi，EMF）是一类能与绝大多数木本植物根系形成互惠共生体的专性共生菌，在森林生态系统中具有广域分布特征，是维持森林健康与生产力的关键生物因子[1-3]。其共生关系的核心在于，真菌通过庞大的外延菌丝网络极大地拓展了宿主根系的吸收表面积，高效协助林木获取土壤中移动性较差的矿质养分（如氮、磷、微量元素）。大量研究证实，外生菌根共生体还能系统性地提升宿主植物的抗逆能力，例如通过激活抗氧化酶系统、调节渗透物质合成以及强化物理屏障等机制，增强林木对干旱[4]、盐碱[5]、重金属[6]等非生物胁迫的耐受性。

火炬松 *Pinus taeda* 是我国南方亚热带地区重要的速生用材与造林树种，其苗木培育效率与人工林健康培育问题备受关注。在实际育苗与造林过程中，幼苗常面临养分竞争、水分胁迫等多重挑战。因此，利用外生菌根真菌的促生抗逆潜力，发展菌根化育苗技术，被视为实现火炬松高效培育的重要生物调控途径。目前，已有研究报道了彩色豆马勃 *Pisolithus tinctorius*、美味牛肝菌 *Boletus edulis* 等外生菌根真菌对马尾松 *Pinus massoniana*、湿地松 *Pinus elliottii* 等近缘树种的促生效果，证实其能显著提高苗木的菌根侵染率、生物量及叶绿素含量等关键生长指标[7]。

然而，现有研究多集中于对促生表型的观察和少数生理指标的测定，对于外生菌根真菌，特别是松乳菇 *Lactarius deliciosus* 这类具有重要生态与经济价值的菌种，如何与火炬松幼苗建立共生关系，并从生理生化到分子转录层面系统性地调控宿主生长与抗性的内在机制，尚缺乏深入解析。

松乳菇作为一种优良的外生菌根真菌，可与多种松科植物共生，宿主亲和力强[8]，但目前关于松乳菇对火炬松幼苗的促生效应尚缺乏系统性研究，依托转录组等多组学技术解析其共生互作分子调控机理的相关研究更是鲜有报道。鉴于此，本研究以 6 月龄火炬松幼苗为试验材料，开展盆栽接种试验，一方面明确松乳菇对火炬松幼苗菌根形成、生长形态、光合色素积累及抗氧化系统的生理调控效应；另一方面利用转录组测序技术，从差异表达基因及其富集通路层面，揭示菌根共生调控火炬松幼苗生长与代谢的互作机理。研究结果可为火炬松菌根化育苗技术优化、人工林健康可持续培育提供理论依据与实践指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试菌种

外生菌根菌松乳菇 *Lactarius deliciosus* 分离自浙江省林业科学研究院林场湿地松林下土壤，NCBI 序列登录号为 PX754870。菌种 4 ℃冷藏保存。

1.1.2 固体菌剂的制备

采用 PDA 培养基制备固体菌剂。在超净工作台上，将经过高温高压（121 ℃，21 min）灭菌的培养基倒入无菌塑料培养皿（直径 9 cm）中冷却。取 1 cm^2 菌种菌丝块接种于灭菌固体培养基中，25 ℃暗培养至菌丝长满平板，备用[9]。

1.1.3 火炬松幼苗培育

供试材料为 6 月龄火炬松实生苗，种子采自浙江省杭州市物产中大长乐林场国家级火炬松良种基地。挑选饱满成熟的火炬松种子，在温水中浸泡 12 h，经 0.5% $KMnO_4$ 溶液表面消毒 30 min 后，使用无菌水漂洗 5 次，转入灭菌蛭石基质育苗穴盘中，置于智能人工气候箱内进行萌发培养（光周期参数：光照强度 120 μmol·m^{-2}·s^{-1} 环境下 12 h，温度 28 ℃；黑暗环境下 12 h，温度 24 ℃）。

1.1.4 幼苗接种与培养

本试验所用栽培基质由泥炭、蛭石和珍珠岩按体积比 2∶1∶1 混合而成，混合均匀后置于高温高压灭菌锅内，在 121 ℃条件下灭菌 2 h，待基质冷却后，将其分装进高 11 cm、直径 8.8 cm、底部直径 6.5 cm 的花盆中备用[10]。选取发芽一致、健壮且侧根发达的火炬松幼苗植入其中，然后置于光照培养箱内培养。将长满平板的松乳菇菌丝平均划分成 6 份，每株火炬松幼苗根部表面放置 3 块菌丝块，周围用菌根苗培养基质包裹，保证菌丝和幼苗根组织充分接触。对照组不接种菌丝块。将对照组和处理组的松苗培养 2 个月，培养条件同 1.1.3[11]。

1.2 试验设计

试验采用完全随机设计，设置 2 个处理：不接种外生菌根真菌（CK）、接种外生菌根真菌（T）。每个处理组包含 12 株火炬松幼苗。接种 2 个月后测定菌根侵染率及各项指标。

1.3 试验方法

1.3.1 生长指标的测定及菌根侵染指数的统计

苗高采用卷尺测量，地径采用游标卡尺测定。调查各处理火炬松的菌根形成情况。每株苗木随

机截取 5 段长度为 1 cm 的根段，共获取 60 个根段样本。所有根段于体视显微镜（Nikon SMZ1270，40×）下观察，统计各样本中已形成菌根的根段数量，并依据以下标准进行菌根侵染分级：0 级表示无侵染，1 级为侵染根段比例≤ 10%，2 级为 ＞ 10% ～ 30%，3 级为 ＞ 30% ～ 50%，4 级为≥ 50%。

菌根侵染率及侵染指数计算公式为：

$$R=\frac{n}{N}\times 100\%;\qquad (1)$$

$$I=\frac{\sum(G\times n)}{G_{\max}\times N}\times 100\%。\qquad (2)$$

式（1）和（2）中：R 代表菌根侵染率；n 代表形成菌根的根段数；N 代表被检根段总数；I 代表菌根侵染指数；G 代表菌根侵染级数；$G_{\max}$ 代表侵染最高级。

1.3.2　叶绿素含量的测定

选择具有典型菌根结构的火炬松幼苗及未接种菌根真菌的对照组幼苗，采集顶端健康针叶，采用丙酮 - 乙醇混合液法 [12]，使用紫外分光光度计（Metash UV-6100）进行光合色素定量分析。试验采用完全随机区组设计，各处理设置 3 个独立生物学重复。

1.3.3　针叶中酶活性及丙二醛含量的测定

针叶取样方法同 1.3.2。称取约 0.1 g 针叶，加入 1 mL Solarbio 试剂盒提取液，冰浴匀浆。于 4 ℃条件下 8 500 r·min^{-1} 离心 10 min，取上清液，置冰上待测。后续步骤均按试剂盒说明进行，采用可见分光光度法和紫外分光光度法测定抗氧化酶活性和丙二醛（Malondialdehyde，MDA）含量。

1.3.4　同位针叶转录组测序

选取对照苗与菌根苗相同部位针叶，每个处理设置 3 个独立生物学重复，共取 6 个样品用于后续试验。称取 0.1 g 样品，采用 Trizol 法 [13] 提取针叶叶片总 RNA，采用琼脂糖凝胶电泳和超微分光光度法检测 RNA 质量。

委托泛锐云智科技（郑州）有限公司构建 cDNA 文库：Oligo（dT）磁珠富集 mRNA，随机打断后合成双链 cDNA，经末端修复、加 A 尾，连接接头后 PCR 富集。基于 Illumina 平台测序，借助 RSEM 比对 Trinity 拼接转录组，采用 RPKM 值表征基因相对表达量。基于原始 read count，采用 DESeq2 软件进行差异表达分析，按照设定阈值筛选显著差异表达基因（DEGs），进一步完成 GO 功能注释及 KEGG 代谢通路富集分析 [14]。

1.4　数据分析

采用 Excel 2019 软件统计数据，采用 SPSS 27.0.1 软件进行相关性分析，差异水平为 $P < 0.05$。使用 R 语言（版本 4.4.3）中的 DESeq2 软件包（版本 1.36.0）进行基因表达差异分析。

2　结果与分析

2.1　松乳菇接种对菌根形成及火炬松幼苗生长的影响

通过显微形态学观察，发现火炬松实生苗接种松乳菇菌剂 2 个月后，其根系形成典型的外生菌根共生体系。形态上有二叉分枝状、棒状、珊瑚状等多种形状（图 1），其中以二叉分枝状为主，少数菌根在二叉分枝基础上再次进行二叉分枝，从而形成珊瑚状，棒状结构较少。

由表 1 可知，接种处理的火炬松幼苗在接菌 2 个月后，菌根侵染率达到 64.29%，侵染指数为 55.83。相应地，该处理组幼苗的株高与地径均显著高于对照，增长率分别为 30.25% 和 31.36%，说明接种松乳菇外生菌根真菌有效促进了火炬松幼苗的生长。

2.2　菌根对火炬松叶绿素、丙二醛含量及抗氧化酶活性的影响

叶绿素是植物进行光合作用的核心功能物质，其含量能够直观反映植株光合固碳能力，进而调控苗木生长发育进程 [15]。由表 2 可知，火炬松幼苗在接菌 2 个月后，处理组的叶绿素含量显著高于对照组，较对照组提高了 30.85%，说明形成外生菌根可显著提高火炬松叶绿素含量，进而促进光合作用。

植物叶片中的过氧化物酶（Peroxidase，POD）、过氧化氢酶（Catalase，CAT）、超氧化物歧化酶（Superoxide dismutase，SOD）是关键的抗氧化酶，共同构成了生物体内的保护酶系统 [16]。抗氧化酶系统主要参与植物氧化胁迫应答过程，可清除干旱、高温、盐碱、病虫害及紫外线等逆境诱导产生的活性氧（ROS），协同调控植株体内氧化 - 抗氧化稳态，保护叶绿体、线粒体等细胞器结构免受 ROS 氧化损伤，维持细胞生理稳定性，保障植株正常生长发育 [17]。丙二醛是植物细胞膜中不饱和脂肪酸在活性氧攻击下发生脂质过氧化反应时生成的代谢产物。当植物遭遇逆境胁迫时，细胞内活性氧大量积累，引发膜脂过氧化，导致

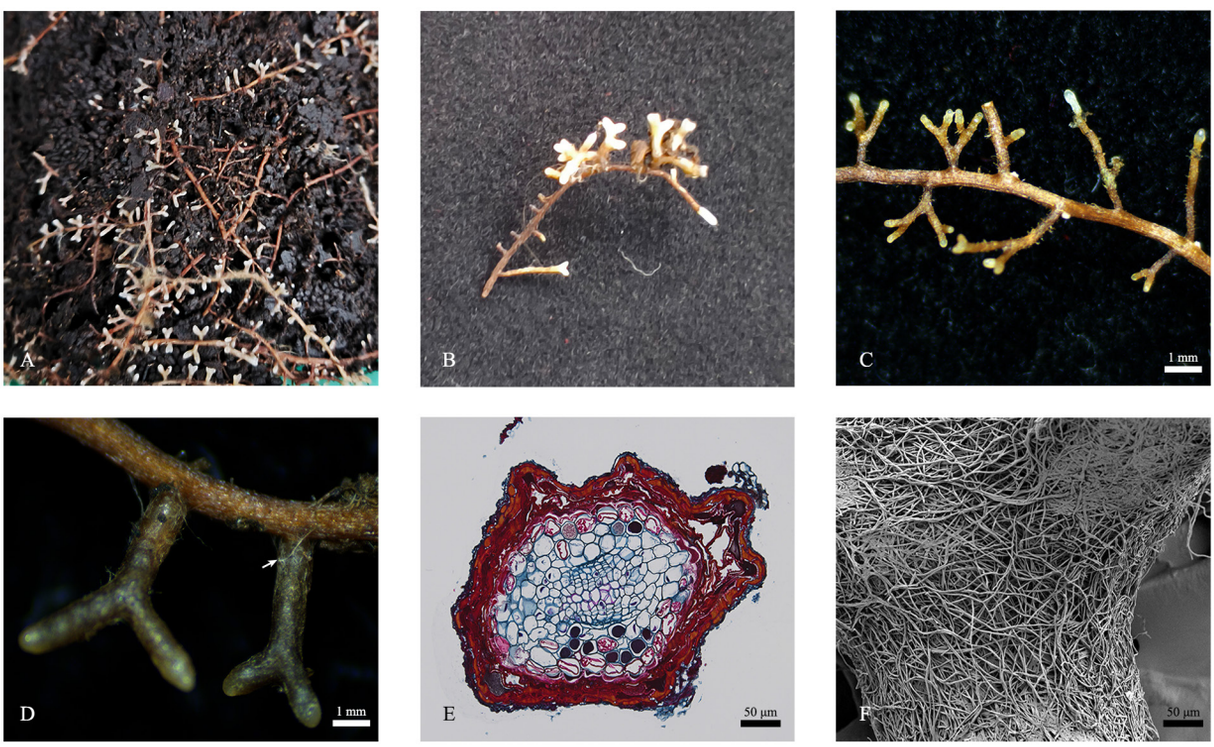
细胞膜结构和功能受损，引起 MDA 的积累 [18]。因此，测定这些酶活性及 MDA 含量，可以评估植物氧化损伤程度或抗逆能力。

由表 2 可知，处理组针叶内 3 种酶活性与 CK 相比均有显著差异，较 CK 分别提高了 44.03%、63.01% 和 37.40%，说明形成外生菌根可提高植物叶片内 3 种抗氧化酶活性，增强植物应对氧化胁迫的能力，为后续研究菌根苗逆境胁迫提供了一定的理论依据。而处理组 MDA 含量较 CK 下降了 9.76%，二者之间无显著差异。

2.3　火炬松幼苗同位针叶转录组测序

2.3.1　测序质量结果分析

如表 3 所示，CK 组和处理组的测序数据质量相当，Clean reads 均值分别为 46 176 073 和 45 529 114，各样本 Clean Data 质量值大于或等于 20 的碱基所



A 为土壤中菌根图；B 为珊瑚状菌根切段图；C、D 为体式显微镜下菌根图，D 图中白色箭头所示为附着菌根表面的白色菌丝；E 为菌根石蜡切片图；F 为扫描电镜照片。

A: Ectomycorrhizae in soil; B: Cross-section of coral-like ectomycorrhizae; C, D: Show ectomycorrhizae under stereomicroscopy, black arrows indicate white hyphae attached to the ectomycorrhizal surface; E: Paraffin section of ectomycorrhizae; F: SEM image.

图 1　松乳菇与火炬松形成的不同外生菌根形态

Fig. 1　Different ectomycorrhizal morphology of *P. taeda* and *Lactarius deliciosus*

表 1　外生菌根侵染率及对火炬松生长的影响

Table 1　The colonization rate of ectomycorrhiza and its effect on the growth of *P. taeda*

处理 Treatment	侵染率 Colonization rate /%	侵染指数 Colonization index /%	株高 Plant height		地径 Ground diameter	
			平均值 Mean /cm	增长率 Increase rate /%	平均值 Mean /mm	增长率 Increase rate /%
接种 T	64.29	55.83	26.87±0.93 a	30.25	2.22±0.10 a	31.36
未接种 CK			20.63±0.91 b		1.69±0.11 b	

† 同列数据不同小写字母表示处理间差异显著（$P < 0.05$），表中误差值表示标准差，下同。
Different lowercase letters within the same column indicate significant differences among treatments($P < 0.05$), data are presented as mean±SD unless otherwise stated. The same below.

表 2　各处理叶绿素、抗氧化酶及 MDA 含量的影响

Table 2　Effect of chlorophyll, antioxidant enzyme and MDA content of each treatment

处理 Treatment	叶绿素含量 Chlorophyll content /(mg·g^{-1})	酶活性 Enzyme content /(U·g^{-1})			MDA 含量 MDA content /(nmol·g^{-1})
		POD	CAT	SOD	
接种 T	1.773±0.12 a	426.708±16.17 a	265.843±16.58 a	113.156±16.54 a	9.321±0.46 a
未接种 CK	1.355±0.13 b	296.272±14.81 b	163.087±9.33 b	82.357±7.62 b	10.329±0.92 a

占的百分比（Q_{20}）、Clean Data 质量值大于或等于 30 的碱基所占的百分比（Q_{30}）及 GC 含量分别维持在 98%、95% 和 47% 以上。6 个样本的测序数据达到试验要求，满足后续分析标准。

表 3　对照组和处理组同位针叶转录组测序数据
Table 3　Coniferous transcriptome sequencing data of the control group and treatment group

样本 Sample	总数据 Total reads	有效序列 Clean reads	Q_{20}/%	Q_{30}/%	GC 含量 GC content /%
CK-1	50 523 982	50 299 408	98.88	96.34	47.63
CK-2	41 805 712	41 556 802	98.58	95.43	48.32
CK-3	46 897 158	46 672 010	98.87	96.32	48.17
T-1	45 995 298	45 773 820	98.87	96.30	47.73
T-2	42 139 640	41 919 282	98.76	95.95	47.91
T-3	49 092 300	48 894 240	98.88	96.33	47.87

2.3.2　基因功能注释及分类

对注释成功的 Unigene 开展 GO 和 KEGG 功能分类注释，分析结果清晰地呈现了处理组与 CK 同位针叶差异表达基因的功能特征。

基因本体（Gene ontology，GO）是全面描述生物体中基因及其产物属性的分类系统，适用于各类物种。结果（图 2）显示，共有 10 330 条 Unigene 被成功注释到 GO 数据库中三大类目（生物过程、分子功能、细胞组分）下的 39 个功能条目中。在生物过程类别中，细胞过程、代谢过程、生物调控及刺激应答成为火炬松 Unigene 的主要富集方向。细胞组分方面，细胞解剖实体显示出显著富集特征。分子功能层面则主要集中在结合功能与催化活性两大类别。

KEGG 功能注释将 Unigene 参与的生物通路划分为五大功能系统：细胞过程、环境信息处理、遗传信息处理、代谢和有机系统。经统计分析，共有 13 875 条 Unigene 序列被成功注释到 331 条生物通路中（图 3）。值得注意的是，在信号转导、免疫系统、碳水化合物代谢、运输和分解代谢、折叠、分类和降解、氨基酸代谢和翻译等关键生理调控相关通路上，均检测到大量 Unigene 的富集现象。数据结果说明，该试验条件下火炬松的多种生物代谢过程正处于高度活跃状态。

2.3.3　火炬松幼苗同位针叶差异表达基因

对处理组和 CK 同位针叶基因进行差异表达分析，结果（图 4）显示，与 CK 相比，接菌后形成菌根火炬松幼苗同位针叶共筛选到 754 个差

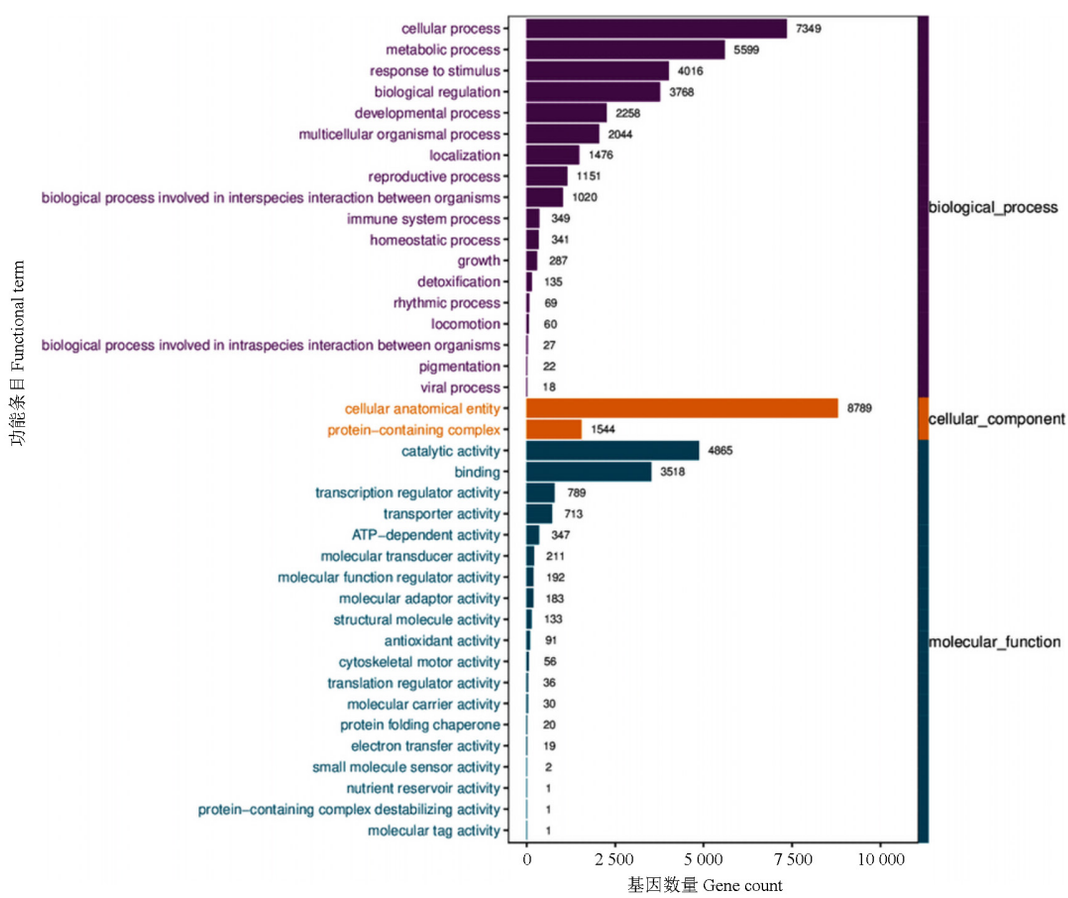


图 2　火炬松转录组 GO 数据库分类
Fig. 2　GO database classification chart of the *P. taeda* transcriptome

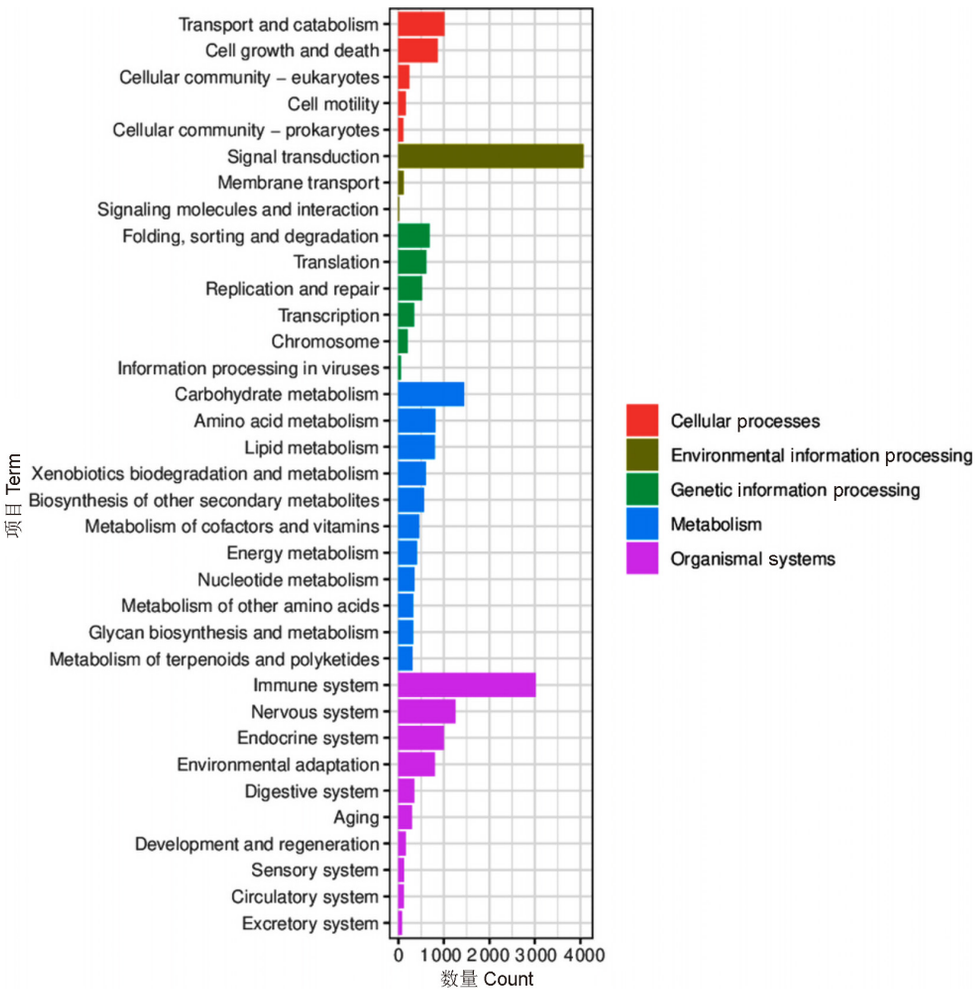


图 3　火炬松转录组 KEGG 分类

Fig. 3　KEGG classification chart of the *P. taeda* transcriptome

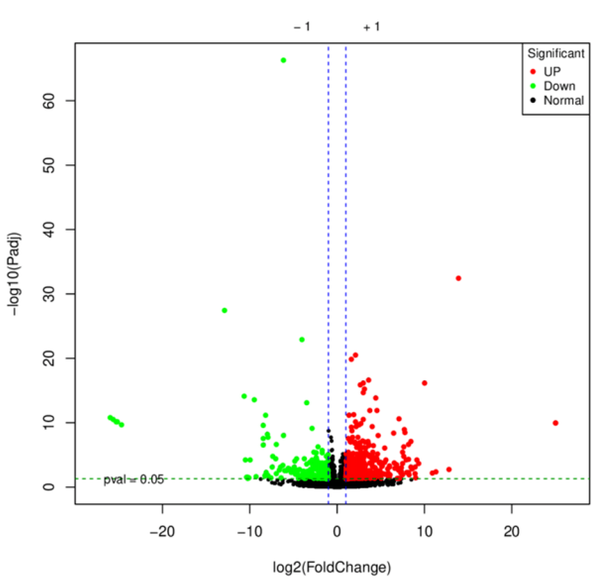


图 4　处理组和对照组同位针叶差异表达基因火山图

Fig. 4　Volcano plot of differentially expressed genes in coniferous leaves of the treatment group and control group

异表达基因。其中，表达量升高的基因达 539 个（占比 71%），表达量降低的基因 215 个（占比 29%）。该转录组特征显示，同位针叶上调基因比例显著高于下调基因，菌根的形成引发了火炬松幼苗地上部分广泛的基因表达重编程，且以上调表达为主导趋势，从而为火炬松幼苗适应环境变化做好了分子层面的准备。

2.3.4　同位针叶差异表达基因 GO 富集分析

与 CK 相比，处理组产生的 DEGs 为 754 个。对其进行 GO 富集分析，以确定 DEGs 执行的生物学功能。在 GO 富集图（图 5）中，形成菌根的火炬松幼苗同位针叶差异基因富集在生物过程（BP）、细胞组分（CC）和分子功能（MF）中，富集最显著的生物过程包括防御反应、对生物刺激的响应和对外部生物刺激的响应、代谢过程、韧皮部或木质部组织发生等；细胞组分包括液泡和催化复合物；分子功能主要涉及催化活性、糖基转移酶活性、钙离子结合和转录因子活性等。上述富集的生物学功能可能参与响应火炬松幼苗生长以及抵抗外界不良环境的过程。

2.3.5　差异表达基因 KEGG 通路富集分析

KEGG 富集分析（图 6）表明，菌根处理组差异表达基因（DEGs）在植物激素信号转导、苯丙

烷类物质生物合成、淀粉和蔗糖代谢以及植物 - 病原体互作等代谢途径中显著富集。前 20 条显著富集通路如图 6 所示。这些通路与植物生长代谢、调控胁迫响应、维持内部稳态相关，说明菌根的形成对于林木生长和环境适应产生正向调控效应，具体机制仍需借助多组学手段开展深入研究。

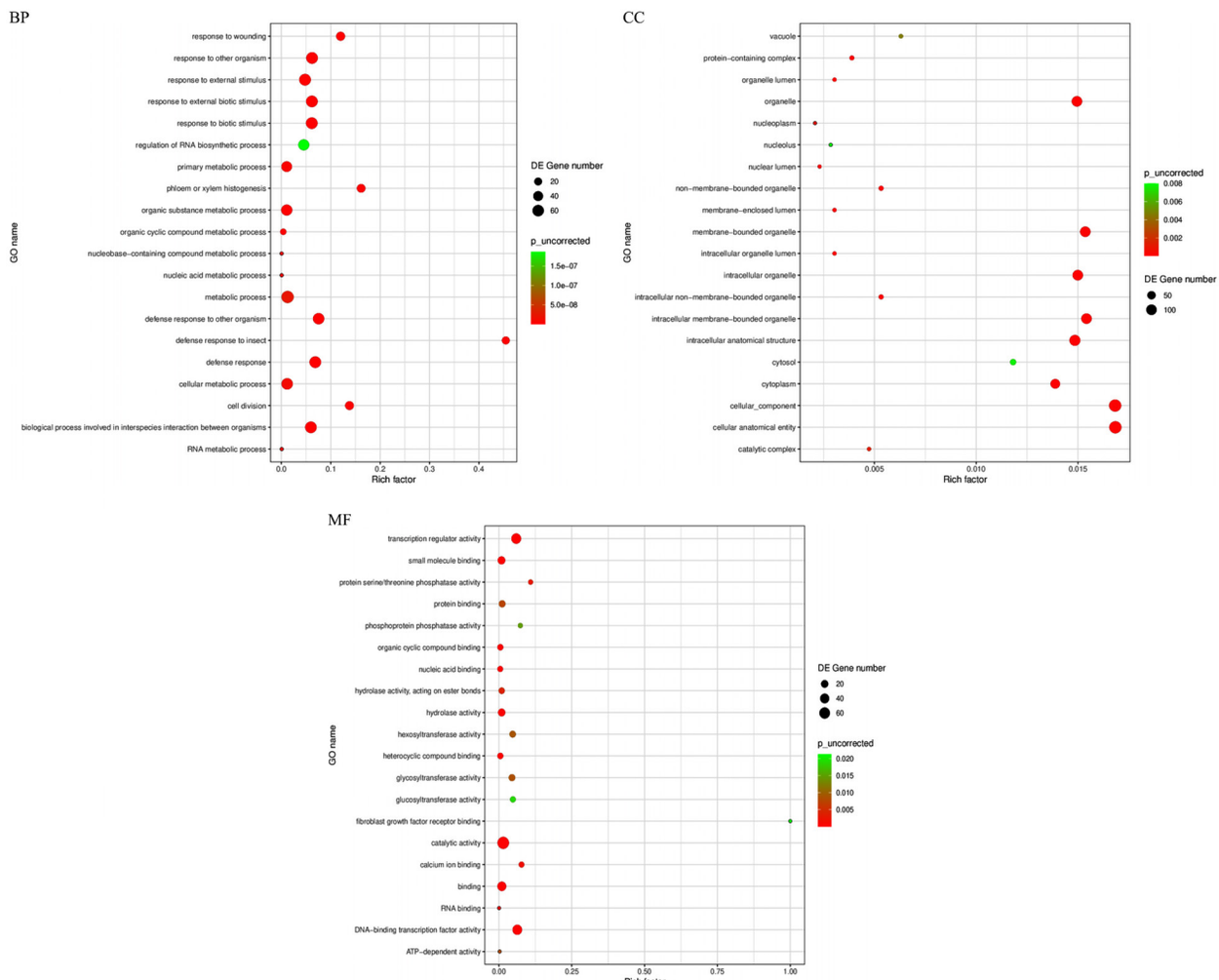


图 5　处理组和对照组差异表达基因 GO 富集分析

Fig. 5　GO enrichment analysis of differentially expressed genes in the treatment group and control group

3　讨　论

3.1　光合与营养代谢的协同增强

光合作用是植物生长的能量基础，其中叶绿素通过驱动光反应为碳同化提供还原力 [19]。本研究处理组叶绿素总量显著增加，这与液泡磷 / 镁转运基因（如 *PHT1*）及氨基糖代谢通路的富集相吻合。该结果说明，菌根系统通过扩大宿主营养吸收面，优化了镁离子等光合色素合成关键元素的供应，进而在分子水平调控叶绿素积累，与李敏 [20] 的研究结果类似。菌根共生可能通过调控宿主与营养转运及代谢相关的基因表达，促进叶绿素的生物合成，从而为火炬松幼苗光合作用的潜在提升奠定物质基础。

3.2　代谢重编程与发育调控

菌根共生显著激活了火炬松的代谢与发育通路。维管发育相关基因的富集表明，菌根诱导韧皮部 / 木质部分化，促进水分与养分的纵向运输，进而加速细胞伸长；淀粉与蔗糖代谢通路（KEGG）的激活增强了碳同化能力，为纤维素合成提供底物。糖基转移酶（如 *CesA* 基因）的上调直接参与细胞壁多糖（如纤维素、半纤维素）的生物合成 [21]，从分子层面揭示了茎秆机械强度增强的机制。上述代谢与发育通路的协同作用，与观测到的株高和地径显著增长形成机制性关联。

3.3　防御系统的精准平衡

菌根共生可激活植物激素（ABA、JA 等）

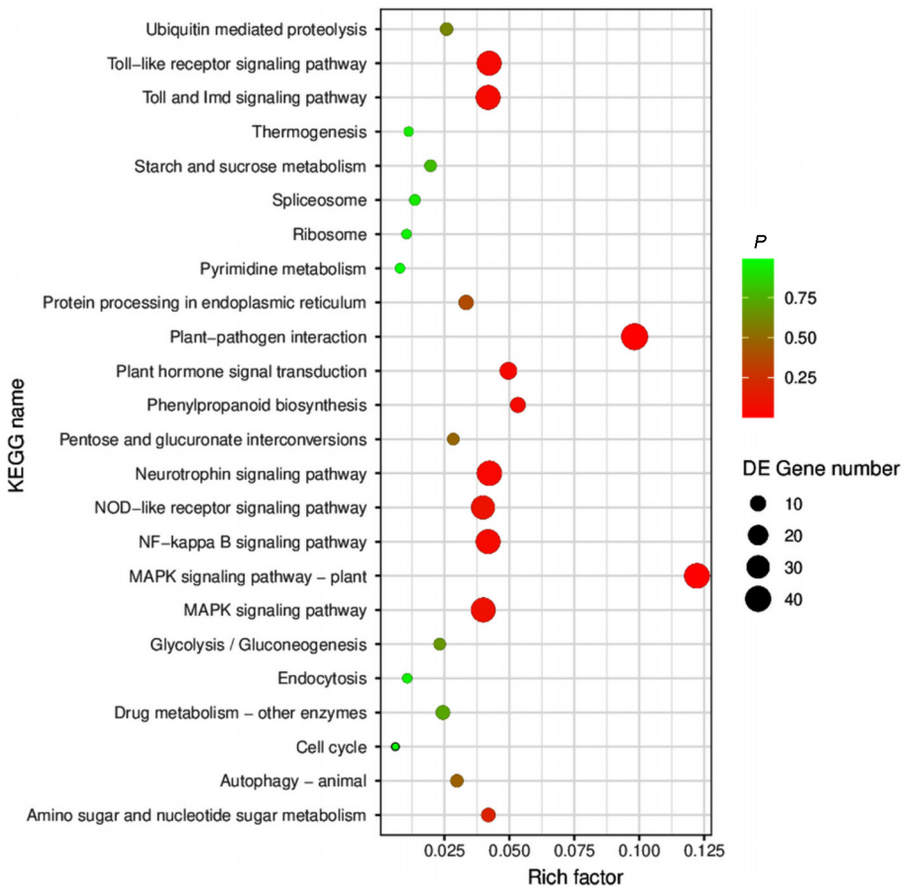


图 6 处理组和对照组差异表达基因 KEGG 富集分析

Fig. 6 KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes in the treatment group and control group

介导的 ROS 清除机制，上调抗氧化酶活性并降低 MDA 含量，与叶绿素代谢协同增强光保护能力[22-23]。菌根定殖诱导的系统性抗性反映在 POD、CAT、SOD 活性同步提升，其分子基础是防御响应通路（GO 中 BP）中差异基因的协同表达。苯丙烷生物合成通路的富集促进类黄酮等抗氧化物质合成[24]，与酶系统共同清除 ROS。这与冯军[25]在草莓抗病研究中的发现互为印证。值得注意的是，处理组的 MDA 含量与对照组相比无显著变化，推测菌根共生激活的是受控的防御反应（如 KEGG 中 MAPK 信号通路富集[26-27]），而不是过度免疫反应。菌根既通过激活抗氧化酶和防御基因提升抗逆性，又通过钙信号传导（GO 中 MF）等机制避免过度免疫。这种平衡使得 MDA 含量不变的同时株高还能增长。菌根共生建立了免疫平衡——既能抵抗病原威胁，又不损害宿主细胞完整性。

综上所述，接种松乳菇显著促进火炬松幼苗生长，调控植株叶绿素含量及抗氧化酶活性。进一步的转录组测序分析表明，菌根形成可通过多通路协同调控火炬松苗的营养增益、生长促进与抗逆提升。本研究为菌根化育苗提供理论依据，并为解析菌根增强林木非生物胁迫抗性的分子机制奠定基础。

4 结 论

火炬松幼苗接种外生菌根真菌松乳菇后形成的菌根结构以二叉状分枝为主，其特征为菌根前端分化为两个形态相近的分枝，且菌套基部连成一体，该形态特征与多数松科及桦木科植物的菌根结构一致[28]。张扬等[29]研究表明，对湿地松接种美味牛肝菌 *Boletus edulis* 和黄色须腹菌 *Rhizopogen luteous* 可以显著提高湿地松的菌根形成率、苗木成活率及叶绿素含量。本研究进一步证实，接种松乳菇可显著提升火炬松幼苗的菌根共生体形成率，并促进宿主生长。转录组分析表明，菌根形成显著改变了火炬松针叶的基因表达谱。

参考文献：

[1] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. 3rd ed. London: Academic Press,2008:192-268.

[2] Stuart E K, Plett K L. Digging deeper: in search of the mechanisms of carbon and nitrogen exchange in ectomycorrhizal symbioses[J]. Frontiers in Plant Science,2020,10:1658.

[3] 王艺 , 丁贵杰 . 外生菌根对马尾松幼苗生长、生理特征和养分的影响 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版),2013,37(2):97-102.
Wang Y, Ding G J. Effects of ectomycorrhizal on growth, physiological characteristics and nutrition in *Pinus massoniana* seedlings[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2013,37(2):97-102.

[4] 陈建妙 , 刘楚瑜 , 陈城 , 等 . 外生菌根真菌彩色豆马勃与麻栎幼苗共生对其抗旱性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(5):36-48.
Chen J M, Liu C Y, Chen C, et al. Effects of *Pisolithus tinctorius* colonization on the drought tolerance of *Quercus acutissima* seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(5):36-48.

[5] Chen S L, Hawighorst P, Sun J, et al. Salt tolerance in *Populus*: significance of stress signaling networks, mycorrhization, and soil amendments for cellular and whole-plant nutrition[J]. Environmental and Experimental Botany,2014,107:113-124.

[6] 霍伟 . 外生菌根真菌提高宿主植物重金属耐受性研究概况 [J]. 浙江农业科学 ,2010(5):1059-1061.
Huo W. Advance in the enhancement of plant heavy metal resistance of ECM fungi[J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences,2010(5):1059-1061.

[7] 付绍春 , 谭琦 , 陈明杰 , 等 . 美味牛肝菌与马尾松幼苗无菌条件下的外生菌根合成 [J]. 食用菌学报 ,2009,16(1):31-36.
Fu S C, Tan Q, Chen M J, et al. Mycorrhizal synthesis involving *Boletus edulis* and *Pinus massoniana*[J]. Acta Edulis Fungi, 2009,16(1):31-36.

[8] 黄兰兰 , 汪延良 , 于富强 . 外生菌根合成过程中外源竞争性真菌及其菌根形态 [J]. 菌物学报 ,2020,39(5):955-962.
Huang L L, Wang Y L, Yu F Q. Exogenous competitive mycorrhizal fungi and their mycorrhiza morphology during ectomycorrhiza synthesis of some *Lactarius* and *Tuber* species on pine and oak seedlings[J]. Mycosystema,2020,39(5):955-962.

[9] 袁贵云 . 马尾松外生菌根真菌多样性及其菌根合成研究 [D]. 贵阳 : 贵州大学 ,2023:21-35.
Yuan G Y. Research on the diversity of ectomycorrhizal fungi of *Pinus massoniana* and their mycorrhizal synthesis[D]. Guiyang: Guizhou University,2023:21-35.

[10] 王道涵 , 王艳如 , 江欢欢 , 等 .6 种外生菌根真菌对长白落叶松幼苗的促生效应 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2024,44(12):123-130.
Wang D H, Wang Y R, Jiang H H, et al. Growth-promoting effects of six ectomycorrhizal fungi on *Larix olgensis* seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2024,44(12):123-130.

[11] 王迪 ,Robert H I, 何晓兰 , 等 . 人工合成松乳菇菌根及杂菌侵染宿主的形态学观察和分子鉴定 [J]. 食用菌学报 ,2021,28(3):129-134.
Wang D, Robert H I, He X L, et al. Morphological observation of synthesized ectomycorrhizae betweeen *Lactarius deliciosus* and three *Pinus* species and molecular identification of contaminating species[J]. Acta Edulis Fungi,2021,28(3):129-134.

[12] 张宪政 . 植物叶绿素含量的测定 : 丙酮乙醇混合液法 [J]. 辽宁农业科学 ,1986(3):26-28.
Zhang X Z. Determination of chlorophyll content in plants-acetone-ethanol mixture method[J]. Liaoning Agricultural Science,1986(3):26-28.

[13] 安佳星 , 伍时华 , 曾令杰 , 等 . 不同方法提取酿酒酵母总 RNA 的比较 [J]. 中国酿造 ,2021,40(11):82-86.
An J X, Wu S H, Zeng L J, et al. Comparison of different methods to extract total RNA from *Saccharomyces cerevisiae*[J]. China Brewing,2021,40(11):82-86.

[14] 邱艳秋 , 陈嘉颖 , 杨林立 , 等 . 干旱胁迫下药菊转录组分析 [J]. 北方园艺 ,2025(3):9-17.
Qiu Y Q, Chen J Y, Yang L L, et al. Transcriptome analysis of *Chrysanthemum morifolium* under drought stress[J]. Northern Horticulture,2025(3):9-17.

[15] 于宇璇 , 刘储睿 , 唐文竹 . 利用蛋白质组学技术探究叶绿素含量对植物生长的影响 [J]. 质谱学报 ,2023,44(4):545-555.
Yu Y X, Liu C R, Tang W Z. Exploring the effect of chlorophyll content on plant growth by proteomic technology[J]. Journal of Chinese Mass Spectrometry Society,2023,44(4):545-555.

[16] 陈默 , 陈璐 , 李双江 , 等 . 干旱胁迫对不同木薯苗期生理特性及气孔形态的影响 [J]. 四川农业大学学报 ,2024,42(5):1049-1056,1084.
Chen M, Chen L, Li S J, et al. Effects of drought stress on physiological characteristics and stomatal morphology of different cassava seedlings[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2024,42(5):1049-1056,1084.

[17] 李春燕 , 王进鑫 , 薛设 . 干旱及复水对侧柏幼苗叶片抗氧化酶活性的影响 [J]. 西北林学院学报 ,2015,30(2):33-37,58.
Li C Y, Wang J X, Xue S. Effect of drought and rewatering on the activity of protect enzymes in the leaves of *Platycladus orientalis* seedlings[J]. Journal of Northwest Forestry University,2015,30(2):33-37,58.

[18] 裴向丽 , 韩策 , 刘鸿飞 , 等 . 不同盐胁迫下冬枣生理生化响应及综合评价 [J]. 北方园艺 ,2025(5):39-47.
Pei X L, Han C, Liu H F, et al. Physiological and biochemical responses of jujube under different salt stress and comprehensive evaluation[J]. Northern Horticulture,2025(5):39-47.

（下转第 152 页）

Sinica,2022,42(16):6534-6542.

[26] 廖雨辰 , 史雪威 , 刘俊雁 , 等 . 九寨沟国家级自然保护区地震前后生态系统服务价值评估 [J]. 生态学报 ,2022,42(6):2063-2073.
Liao Y C, Shi X W, Liu J Y, et al. Ecosystem service values assessment before and after earthquake in Jiuzhaigou national nature reserve[J]. Acta Ecologica Sinica,2022,42(6):2063-2073.

[27] 隋春花 , 罗秋雨 , 邹钰洁 , 等 . 利益相关者视角下世界自然遗产地生态系统文化服务的社会价值评估 : 以丹霞山为例 [J]. 地理研究 ,2025,44(11):3147-3164.
Sui C H, Luo Q Y, Zou Y J, et al. Evaluating the social value of cultural ecosystem services in a world natural heritage site: perspectives of different stakeholders at Danxiashan[J]. Geographical Research,2025,44(11):3147-3164.

[28] 隋春花 , 陆宏芳 . 丹霞山世界自然遗产地旅游生态系统能值分析 [J]. 生态环境学报 ,2019,28(7):1297-1306.
Sui C H, Lu H F. An emergy analysis of the tourism ecosystem of Danxia mountain world natural heritage[J]. Ecology and Environmental Sciences,2019,28(7):1297-1306.

[29] 廖祥 , 杨鑫 , 郭社平 , 等 . 生态系统服务与人类福祉的交互作用及其驱动因素 : 以成渝城市群为例 [J]. 环境科学 ,2025,46(11):7298-7315.
Liao X, Yang X, Guo S P, et al. Interactions and driving factors of ecosystem services and human well-being: a case study of Chengdu-Chongqing urban agglomeration[J]. Environmental Science, 2025,46(11):7298-7315.

[30] United Nations Development Programme. Human Development Report 2014 sustaining human progress: reducing vulnerabilities and building resilience[EB/OL]. [2026-03-06]. https://hdr.undp.org/content/human-development-report-2014.

[本文编校：谢荣秀]

（上接第 139 页）

[19] 孟军 , 陈温福 , 徐正进 , 等 . 水稻剑叶净光合速率与叶绿素含量的研究初报 [J]. 沈阳农业大学学报 ,2001,32(4):247-249.
Meng J, Chen W F, Xu Z J, et al. Study on photosynthetic rate and chlorophyll content[J]. Journal of Shenyang Agricultural University,2001,32(4):247-249.

[20] 李敏 . 外生菌根菌增强马尾松苗木抗旱性的生理和分子机理研究 [D]. 贵阳 : 贵州大学 ,2021:8-16.
Li M. Physiological and molecular mechanism of ectomycorrhizal fungi enhancing drought resistance of *Pinus massoniana* seedlings[D]. Guiyang: Guizhou University,2021:8-16.

[21] 王秀 . 糖基转移酶 MhGolS2 和 MhGATL1 介导细胞壁多糖合成提高苹果抗盐碱的机制研究 [D]. 兰州 : 甘肃农业大学 ,2024:10-21.
Wang X. Glycosyltransferases MhGolS2 and MhGATL1 mediate the mechanism by which cell wall polysaccharide synthesis improve saline-alkali resistance in apple[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University,2024:10-21.

[22] Noor I, Sohail H, Sun J X, et al. Heavy metal and metalloid toxicity in horticultural plants: tolerance mechanism and remediation strategies[J]. Chemosphere,2022,303:135196.

[23] Wang X, Wei H, Wang K T, et al. MYB transcription factors: acting as molecular switches to regulate different signaling pathways to modulate plant responses to drought stress[J]. Industrial Crops and Products,2025,226:120676.

[24] 谢凤 , 郝乐 , 王振杰 , 等 . 苯丙烷代谢途径分支对生物胁迫响应的研究进展 [J]. 中国植保导刊 ,2023,43(2):23-30.
Xie F, Hao L, Wang Z J, et al. Advances in understanding how branches of the phenylpropanoid pathway respond to biotic stress[J]. China Plant Protection,2023,43(2):23-30.

[25] 冯军 . 水杨酸介导的草莓抗白粉病的分子调控机制 [D]. 北京 : 北京林业大学 ,2020:15-29.
Feng J. The molecular regulatory mechanism of salicylic acid-primed strawberry resistance against *Podosphaera aphanis*[D]. Beijing: Beijing Forestry University,2020:15-29.

[26] Hou J X, Liu X Z, Zhang J R, et al. Combined application of biochar and partial root-zone drying irrigation improves water relations and water use efficiency of cotton plants under salt stress[J]. Agricultural Water Management,2023,290:108584.

[27] Nidhi, Iqbal N, Khan N A. Synergistic effects of phytohormones and membrane transporters in plant salt stress mitigation[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2025,221:109685.

[28] 刘润进 , 陈应龙 . 菌根学 [M]. 北京 : 科学出版社 ,2007:16-17.
Liu R J, Chen Y L. Mycorrhizology[M]. Beijing: Science Press, 2007:16-17.

[29] 张扬 , 曾丽琼 , 叶建仁 , 等 . 接种外生菌根真菌对湿地松林促生效应及根际微生物数量的影响 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版),2014,38(5):57-61.
Zhang Y, Zeng L Q, Ye J R, et al. Effects of ectomycorrhizal fungi inoculation on growth and rhizosphere microorganisms of *Pinus elliottii* seedlings[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2014,38(5):57-61.

[本文编校：谢荣秀]