

菌根提高植物耐盐性机理的研究

李 静 (河南理工大学计算机科学与技术学院, 河南焦作 454000)

摘要 综述了盐胁迫环境下菌根对植物耐盐性的影响, 指出了菌根主要通过以下几个方面提高宿主植物的耐盐性: 促进植物对 K^+ 的吸收来调节 K^+/Na^+ 平衡, 进而维持细胞内离子平衡; 增强植物对营养元素的吸收; 增强宿主植物对水分的吸收, 缓解由盐胁迫引起的生理干旱; 调节组织渗透平衡, 减少宿主植物对 Na^+ 和 Cl^- 的吸收; 增加宿主植物的抗氧化胁迫能力。

关键词 菌根; 盐胁迫; 耐盐性

中图分类号 S432.2⁺2 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2016)26-0007-03

Mechanism of Enhancing Salt Resistance of Plants by Mycorrhiza

LI Jing (School of Computer Science and Technology, Henan Polytechnic University, Jiaozuo, Henan 454000)

Abstract The researches on mycorrhiza improving the salt resistance of plants in recent years have been reviewed. The effect of mycorrhiza on the host plants' saline tolerance is discussed from the following aspects: increasing K^+ level and keeping K^+/Na^+ balance in the host plants; improving the absorption of nutrients; strengthening moisture absorption to relieve physiological drought caused by salt stress in host plants; adjusting osmotic balance in the host plants' tissue to reduce the absorption of Na^+ and Cl^- ; improving the ability of antioxidant stress.

Key words Mycorrhiza; Salt stress; Salt resistance

盐渍土是陆地上分布广泛的一类土壤, 我国现有盐渍化土地约 9 900 万 hm^2 ^[1], 土壤盐渍化制约了我国农、林业的发展。近年来, 通过生物治理改良盐渍土的新思路已经形成, 即在盐渍土壤中, 利用菌根真菌与植物的共生关系促进宿主植物的生长。随着土壤盐渍化速度的加快, 国内外研究者对菌根真菌以及菌根提高植物抗逆性进行了大量研究。真菌在自然界中广泛存在, 能与植物根系形成具有特定形态结构和功能的共生体——菌根^[2]。菌根一般分为外生菌根 (ECM)、内生菌根 (EM) 和内外生菌根 (EEM)。研究发现, 在不同的条件下, 菌根能够促进植物生长、增强植物对营养元素的吸收、改善土壤结构、增强植物抗病性和植物抗逆性^[3-8]。笔者综述了近年来菌根提高植物耐盐能力的机理, 以期菌根在盐渍环境中的推广和应用提供参考。

1 菌根对植物耐盐性的效应

1.1 外生菌根 外生菌根是外生菌根真菌和植物所形成的共生体^[9], 是由菌根真菌菌丝体包围植物尚未木栓化的营养根所形成的, 可以增强对一些不利环境的耐受力。外生菌根能够提高宿主植物对营养元素的吸收和利用, 尤其是促进 N 和 P 元素的吸收利用。Martin 等^[10]发现外生菌根真菌与五针松 (*Pinus strobes*) 形成的菌根增加了宿主植物对 N、P、K 等元素的吸收。黄艺等^[11]发现在盐处理条件下, 外生菌根真菌与油松所形成的菌根能够促进油松幼苗的生长, 提高油松的生物量。另外, 菌根能够增强苗木细胞质膜的稳定性, 进而提高宿主植物根系活力, 增强植物对水分的吸收和利用, 提高植物的耐盐能力。

1.2 内生菌根 丛枝菌根 (AM) 是最常见的内生菌根, 在自然界中普遍存在, 能够增强宿主植物对矿质元素的吸收, 提

高其耐盐能力, 增加盐生植物的生物量, 促进植物生长^[12], 近年来在农林业上的应用越来越广泛。Ruiz-Lozano 等^[13]发现在盐渍环境下, 形成菌根的宿主植物的根和芽的干重显著高于非菌根化苗木。Mouk 等^[14]发现在盐胁迫条件下, 丛枝菌根真菌能够增加伯尔硬胡桃 (*Sclerocarya birrea*) 对 N、P、Ca 和 Mg 等元素的吸收, 减少盐胁迫对宿主植物的伤害。牡丹幼苗在接种 AM 真菌后, 苗木体内 N、P、K 等矿质元素含量显著增加, 进而提高牡丹的耐盐性^[15]。NaCl 处理条件下, AM 真菌显著促进百合地上部和地下部的生长, 从而提高了宿主植株的抗盐性^[12]。

2 菌根提高植物耐盐性的机理

2.1 调节植物体内离子平衡 NaCl 胁迫条件下, 进入植物体内的 Na^+ 破坏了细胞的离子平衡, 而细胞保持正常的离子含量及离子分布是植物对抗盐胁迫的必要条件。因此, 在盐胁迫条件下, 重建离子稳定状态是植物在逆境中生存的重要机制^[16-17]。在盐胁迫条件下, 植物与菌根真菌所形成的菌根能够增加对矿质养分的吸收, 减少宿主植物对盐分的摄入, 改善宿主植物体内的离子平衡。

2.1.1 促进植物对 K^+ 的吸收。 菌根真菌与宿主植物所形成的菌根能够促进根系对 K 元素的吸收^[18]。有研究发现, 菌根真菌能够分泌低分子有机酸, 如草酸、柠檬酸等, 作用于土壤中的矿物质使其分解释放 K^+ ^[19]。在盐胁迫环境中, 外生菌根具有较强的吸收 K 元素的能力。

2.1.2 改善植物 K^+/Na^+ 平衡。 研究者对盐胁迫条件下宿主植物的生理代谢研究发现, 植物耐盐性的实质就是 Na^+ 与其他离子之间的平衡关系。菌根能够提高盐渍土壤中宿主植物的 K^+/Na^+ 比^[20-21]。黄艺等^[22]发现在盐胁迫下, 外生菌根提高了油松体内的 K^+ 水平, 增加 K^+/Na^+ 比, 通过改变宿主植物的离子平衡, 减轻了离子毒害作用, 促进了宿主植物的生长。在盐胁迫条件下, 菌根真菌 *Paxillus involutus* 与银灰杨 (*Populus × canescens*) 所形成的菌根木质部减少了

基金项目 河南省科技厅基础与前沿技术研究项目 (132300410399); 河南理工大学博士基金资助项目 (B2012-028)。

作者简介 李静 (1983-), 女, 河南西华人, 讲师, 博士, 从事植物逆境生理研究。

收稿日期 2016-08-31

Na^+ 的积累,增加了 K^+ 的含量^[23]。*Paxillus involutus* 与银灰杨 (*Populus × canescens*) 所形成的外生菌根增加了盐胁迫下 K^+ 的吸收,减少了对 Na^+ 的吸收,同时增加了根部的 Ca^{2+} 含量, Ca^{2+} 能够调节 K^+/Na^+ 平衡^[8]。在盐胁迫条件下,菌根能够抑制宿主植物对 Na^+ 的吸收,减轻 Na^+ 对植物的毒害作用,同时促进植物对 K^+ 的吸收,调节 K^+/Na^+ 平衡,进而提高宿主植物的耐盐能力。

2.2 增加植物对营养元素的吸收 盐胁迫减少了植物对矿质元素的吸收,造成营养缺失,抑制了植物的生长。有研究发现,菌根真菌可以分泌一些酶类,如磷酸酶、硝酸还原酶等,从而加快对矿物质的吸收。菌根的根外菌丝能吸收根毛所达不到的土壤中的营养元素,进而扩大了植物根系对营养物质的吸收范围^[24]。

根内球囊 (*Glomus intraradices*) 在盐胁迫下能减少银胶菊体内 P 和 S 的含量,增加 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 的水平,进而促进宿主植物的生长^[25]。Muhsin 等^[26] 研究发现在盐胁迫下,白云杉 (*Picea glauca*) 和大毒滑锈伞 (*Hebeloma crustuliniforme*) 形成的菌根抑制了宿主植物对盐分的吸收,增加了对 N 和 P 等营养元素的吸收。菌根能够促进宿主植物对 P、N 和 Zn 等微量元素的吸收,降低 Na^+ 含量,减轻盐胁迫对植物的伤害^[27-28],促进植物生长。真菌与宿主植物所形成的菌根能够促进对营养元素的吸收,抑制对过量 Na^+ 的吸收,减轻盐害,增强了宿主植物的抗盐胁迫能力。

2.3 增加植物对水分的吸收 盐胁迫条件下,土壤中含有过多的可溶性盐,降低了水势,导致植物无法正常吸收水分,造成生理干旱。外生菌根的真菌子实体可以利用深度超过 30 cm 的土壤水缓解胁迫症状^[29]。在盐胁迫下,菌根真菌能显著提高番茄木质部的水势,促进对水分的吸收来提高宿主的耐盐性^[16]。在菌根形成的过程中,所形成的外延菌丝能够直接吸收水分,扩大了根系的吸收面积^[30-32];所形成的哈蒂氏网能够降低根—土界面的液流阻力,提高水分传导力^[33-35];外生菌根的菌套和菌索能够扩大植物根系的吸收面积^[36];菌套能够更好地防止根系中的水分外渗,进而避免或减缓宿主体内产生水分胁迫^[13,37];宿主植物不定根和侧根数量增加,促进了根系对水分的吸收^[6,38];菌丝在土壤传导水分的能力要高于根毛^[39],促进了宿主植物对水分的吸收;菌丝的直径比根系小,更易穿透土壤获取水分^[40]。菌根真菌通过侵染宿主植物根系,能够扩大寄主植物根系在单位体积土壤中对水分和营养元素的吸收范围,缓解由盐胁迫引起的生理干旱,在一定程度上增强了植物的耐盐性。

2.4 调节植物组织渗透平衡 盐胁迫条件下,植物对 Na^+ 的过量吸收导致渗透胁迫,进而对植物造成了伤害。然而, Jindal 等^[41] 发现在菌根真菌侵染后的 *Moong* 体内脯氨酸及糖类物质明显升高,而 *Glomus intraradices* 侵染柑橘后,宿主体内的脯氨酸含量则明显下降^[42],但二者的抗盐能力均有所提高。在盐胁迫条件下,接种真菌的莴苣根部脱落酸 (ABA) 含量低于未接种的真菌的莴苣,提高了宿主植物的抗盐性^[43]。高盐胁迫下,AM 真菌能够提高宿主植物体内脯氨

酸的浓度^[44]。菌根真菌通过改变盐渍环境中宿主植物体内碳水化合物和氨基酸的含量和组成,进而调节宿主根组织中的渗透平衡,从而减少宿主植物对 Na^+ 和 Cl^- 的吸收,进一步提高了宿主植物的耐盐性^[45-46]。

2.5 增强植物的抗氧化胁迫能力 植物发展了完整的抗氧化防御体系来减轻和修复逆境胁迫下活性氧 (ROS) 的损失,包括抗氧化酶和抗氧化剂。其中,超氧化物歧化酶 (SOD) 能够维持 DNA 的完整性和细胞的正常寿命,并阻止活性氧引起细胞损伤、保护需氧生物。研究发现,在逆境中宿主植物体内的 SOD、过氧化氢酶 (CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX)、谷胱甘肽还原酶 (GR) 等活性显著高于对照^[47]。说明外生菌根共生体有着比非菌根苗木更强的活性氧清除系统。丛枝菌根的形成能够进一步改善宿主植物的活性氧代谢^[48]。Alguacil 等^[49] 发现油橄榄在接种 AM 真菌后,其 SOD、过氧化物酶 (POD) 和 APX 的活性显著提高。随着盐胁迫时间的延长,接种丛枝菌根真菌的牡丹幼苗 SOD 和 CAT 活性呈先升高后降低趋势,POD 活性呈持续上升趋势,丛枝菌根真菌增强了牡丹幼苗的抗氧化酶活性,进而提高了其耐盐性^[15]。

被菌根真菌 *Paxillus involutus* 侵染的银灰杨 (*Populus × canescens*) 在加盐后的一瞬间,体内的 SOD 活性突然上升,预示着活性氧可能被清除^[23]。Ruoz-Lozano 等^[50] 发现菌根化莴苣与非菌根化相比,其根部 SOD 的活性增强,所以 SOD 活性的增加与真菌增强菌根化莴苣的抗逆性有关。通过分子生物学的手段发现,菌根植物抗性的提高与编码 SOD 的基因相关。有研究发现,通过鉴定从球状巨孢子囊霉 (*Gigaspora margarita*) 上分离出的编码 Cu/Zn 超氧化物歧化酶 (Gmar-CuZnSOD) 的全长基因,发现这种基因与提高菌根化植物的耐盐能力相关^[51]。通过研究莴苣根中编码 2 种 Mn-SOD 和 1 种 Fe-SOD 的基因发现,菌根化莴苣的抗旱性与 Mn-SOD II 基因表达量增加有关^[52]。在盐胁迫条件下,菌根化的菜豆根部的 SOD、POD 和抗坏血酸氧化酶活性增加^[53]。丛枝菌根真菌在缺铁以及重碳酸盐胁迫处理下,显著提高了枳叶片和根系中 SOD、POD 和 CAT 活性,增强了枳自身防御能力,减少了胁迫对细胞膜的伤害^[54-55]。盐胁迫下,菌根通过增强宿主植物抗氧化防御系统,降低氧化胁迫造成的伤害,增加宿主植物的耐盐性^[56-58]。

3 展望

土壤盐渍化是目前农林业生产中不可忽视的问题。土壤盐分含量过高破坏了植物体内的离子平衡,减少了植物对水分的吸收,抑制了植物的生长甚至导致死亡^[59]。通过菌根来改良植物在盐渍环境中的生长,起到了缓解盐胁迫的作用。在盐胁迫条件下,菌根通过改善宿主植物体内离子平衡和渗透平衡、改善植物营养亏缺、增加根系对水分的吸收、增强宿主植物的抗氧化胁迫能力等来提高宿主植物的耐盐性。

近年来,随着研究的不断深入,菌根技术在农林业中的应用已经引起人们的普遍关注。虽然研究者对菌根提高植物的耐盐性已有所认识,但很多作用机理有待于研究,如耐盐基因的定位与研究等。随着现代生理和分子生物学技术的深

入,一些新方法、新技术已经被广泛应用于菌根研究,但主要集中在菌根真菌的分类鉴定、菌根真菌的多样性分析等方面。而我国对于菌根耐盐性的研究,分子生物技术应用相对较少,在分子机理及信号传导等方面的研究非常缺乏。从分子水平上研究菌根提高宿主植物的耐盐性机理,将有助于人们更好地解决菌根在盐渍土中的应用,更好地服务于农林业发展。

参考文献

- [1] 姜学艳,黄艺. 菌根真菌增加植物抗盐碱胁迫的机理[J]. 生态环境, 2003,1(3):353-356.
- [2] HARLEY J L, SMITH S E. Mycorrhizal symbiosis[M]. London: Academic Press, 1983:1-483.
- [3] DIXON R K, RAO M V, GARG V K. Salt stress affects *in vitro* growth and in situ symbioses of ectomycorrhizal fungi[J]. Mycorrhiza, 1993,3:63-68.
- [4] JUNIPER S, ABBOTT L. Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity[J]. Mycorrhiza, 1993,4:45-57.
- [5] TSANG A, MAUN M A. Mycorrhizal fungi increase salt tolerance of *Strophostyles helvola* in coastal foredunes[J]. Plant Eco, 1999,144:149-166.
- [6] GUPTA R, KRISHNAMURTHY K V. Response of mycorrhizal and nonmycorrhizal arachis is hypogaea to NaCl and acid stress[J]. Mycorrhiza, 1996,6:145-149.
- [7] MUHSIN T M, ZWIAZEK J J. Ectomycorrhizas increase apoplastic water transport and root hydraulic conductivity in *Ulmus americana* seedlings[J]. New Phytol, 2002,153:153-158.
- [8] LI J, BAO S Q, ZHANG Y H, et al. *Paxillus involutus* strains MAJ and NAU mediate K^+/Na^+ homeostasis in ectomycorrhizal *Populus × canescens* under NaCl stress[J]. Plant Physiol, 2012,159:1771-1786.
- [9] GAO Q, YANG Z L. Ectomycorrhizal fungi associated with two species of *Kobresia* in an alpine meadow in the eastern Himalaya[J]. Mycorrhiza, 2010,20:281-287.
- [10] MARTIN F, BOTTON B. Nitrogen metabolism of ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas[C]//ANDREWS J H, DANIELS M J, HAMILTON R T, et al. Advances in Plant Pathology, Mycorrhiza Synthesis, Vol 9. London: Academic Press, 1993:83-102.
- [11] 黄艺,姜学艳,梁振春,等. 盐胁迫下外生菌根真菌对油松生长及生理的影响[J]. 农业环境科学学报, 2006,25(6):1475-1480.
- [12] 马亚斌,李伟,徐萌,等. 真菌对盐胁迫下百合生长和光合作用的影响[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2014,31(3):157-161.
- [13] RUIZ-LOZANO J M, AZCON R, GOMEZ M. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhiza *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants[J]. Physiol Plant, 1996,98(4):767-772.
- [14] MOUK B O, ISHII T. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on tree growth and nutrient uptake of *Sclerocarya birrea* under water stress, salt stress and flooding[J]. J Jpn Soc Hortic Sci, 2006,75:26-31.
- [15] 郭绍霞,陈丹明,刘润进. 盐胁迫下接种 AM 真菌对牡丹幼苗抗氧化酶活性的影响[J]. 园艺学报, 2010,37(11):1796-1802.
- [16] 朱义,谭贵娥,何池全,等. 盐胁迫对高羊茅幼苗生长和离子分布的影响[J]. 生态学报, 2007,27(12):5447-5454.
- [17] 宁建凤,郑青松,邹献中,等. 罗布麻对不同浓度盐胁迫的生理响应[J]. 植物学报, 2010(6):689-697.
- [18] 刘志敏. 钾对外生菌根真菌分泌有机酸及氮、磷、钾营养的影响[D]. 重庆:西南大学, 2009.
- [19] 张亮,王明霞,张薇,等. 外生菌根真菌对土壤钾的活化作用[J]. 微生物学报, 2014,54(7):786-792.
- [20] 韩冰,郭世荣,贺超兴,等. 丛枝菌根真菌对盐胁迫下黄瓜植株生长、果实产量和品质的影响[J]. 应用生态学报, 2012,23(1):154-158.
- [21] ALLEN E B, CUNNINGHAM G L. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal on *Distichlis spicata* under three salinity levels[J]. New Phytol, 1983,93:227-236.
- [22] 黄艺,姜学艳,梁振春,等. 外生菌根真菌接种和施磷对油松苗抗盐性的影响[J]. 生态环境, 2004,13(4):622-625,640.
- [23] LANGENFELD-HSYER R, GAO J, DUCIC T, et al. *Paxillus involutus* mycorrhiza attenuate NaCl-stress responses in the salt-sensitive hybrid poplar *Populus canescens*[J]. Mycorrhiza, 2007,17:121-131.
- [24] 王琴. 外生菌根及其在现代林业中的应用[J]. 辽宁林业科技, 2014(1):32-35.
- [25] PFEIFFER C M, BLOSS H E. Growth and nutrition of guayule (*Parthenium argentatum*) in a saline soil as influenced by vesicular-arbuscular mycorrhiza and phosphorus fertilization[J]. New Phytol, 1988,108:315-321.
- [26] MUHSIN T M, ZWIAZEK J J. Colonization with *Hebeloma crustuliniforme* increases water conductance and limits shoot sodium uptake in white spruce (*Picea glauca*) seedlings[J]. Plant soil, 2002,238:217-225.
- [27] 孟根花,张瑞,李重祥,等. 丛枝菌根对牧草抗盐性的影响及展望[J]. 内蒙古草业, 2008,20(4):8-11.
- [28] 金樑,陈国良,赵银,等. 丛枝菌根对盐胁迫的响应及其宿主植物的互作[J]. 生态环境, 2007,16(1):228-233.
- [29] 王璐钢,嵇峰,白淑兰,等. 外生菌根对干旱胁迫的响应[J]. 生态学杂志, 2012,31(6):1571-1576.
- [30] QUERJETA J I, EGERTON-WARBURTON L M, ALLEN M F. Hydraulic lift may buffer rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a California Oak savanna[J]. Soil Biol Biochem, 2007,39:409-417.
- [31] ALLEN M F. Mycorrhizal fungi: Highways for water and nutrients in arid soils[J]. Vadose Zone J, 2007,6:291-297.
- [32] EGERTON-WARBURTON L M, QUERJETA J I, ALLEN M F. Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants[J]. J Exp Bot, 2007,58:1473-1483.
- [33] BREDA N, HUC R, GRANIER A, et al. Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences[J]. Ann Forest Sci, 2006,63:625-644.
- [34] SCHOONMAKER A L, TESTE F P, SIMARD S W, et al. Tree proximity, soil pathways and common mycorrhizal networks: Their influence on the utilization of redistributed water by understory seedlings[J]. Oecologia, 2007,154:455-466.
- [35] WARREN J M, BROOKS J R, MEINZER F C, et al. Hydraulic redistribution of water from *Pinus ponderosa* trees to seedlings: Evidence for an ectomycorrhizal pathway[J]. New Phytol, 2008,178:382-394.
- [36] 韩秀丽,贾桂霞,牛颖. 外生菌根提高树木抗旱性机理的研究进展[J]. 水土保持研究, 2006,24(6):703-713.
- [37] FERNANDO S, MARIO H, PDAR T. Effects of pH, water stress and temperature on *in vitro* cultures of ectomycorrhizal fungi from Mediterranean forests[J]. Cryptog Mycolog, 2001,22:243-258.
- [38] BERTA G, FUSSCONI A, TROTTA A, et al. Morphogenetic modifications induced by the mycorrhizal fungus strain E_3 in the root system of *Allium porrum* L. [J]. New Phytol, 1990,114:207-215.
- [39] NEWMAN E I. Mycorrhizal links between plants: Their functioning and ecological significance[J]. Advances Ecol Res, 1988,18:243-270.
- [40] SCHACK-KIRCHNER H, WILPERT K V, HIDEBRAND E E. The spatial distribution of soil hyphae in structured spruceforest soils[J]. Plant soil, 2000,224:195-205.
- [41] JINDAL V, ATWAL A, SEKKHON B S, et al. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on metabolism of moong plants under NaCl salinity[J]. Plant Physiol Biochem, 1993,31:475-481.
- [42] DUKE E R, JOHNSON C R, KOCH K E. Accumulation of phosphorus, dry matter and betaine during NaCl stress of slip-root citrus seedlings colonized with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on zero, one or two halves[J]. New Phytol, 1986,104:583-590.
- [43] JAHROMI F, AROCAL R, PROCEL R, et al. Influence of salinity on the *in vitro* development of *Glomus intraradices* and on the *in vivo* physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants[J]. Micro Eco, 2008,55(1):45-53.
- [44] RABIE G G, ALMADINI A M. Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress[J]. Afri J Bio, 2005,4:210-223.
- [45] ROSENDAHL C N, ROSENDAHL S. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus* spp.) on the response of cucumber (*Cucumis sativus* L.) to salt stress[J]. Environ Exp Bot, 1991,3:313-318.
- [46] FENG G, ZHANG F S, LI X L, et al. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots[J]. Mycorrhiza, 2002,12:185-190.
- [47] ALVAREZAL M, HUYGENS D, FERNANDEZ C, et al. Effect of ectomycorrhizal colonization and drought on reactive oxygen species metabolism of *Nothofagus dombeiyi* roots[J]. Tree Physiol, 2009,29:1047-1057.
- [48] WU Q S, ZOU Y N. Mycorrhiza has a direct effect on reactive oxygen metabolism of drought-stressed citrus[J]. Plant Soil Environ, 2009,55:436-442.

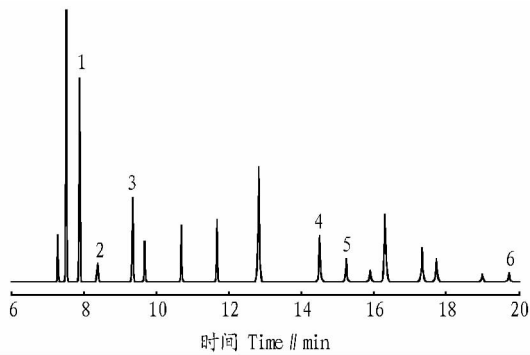


图4 DLP2的气相色谱图

Fig. 4 GC chromatogram of DLP2

参考文献

- [1] 喻谨, 汤锋, 岳永德, 等. ICP-MS 法分析 10 种笋竹属竹叶中矿质元素质量分数[J]. 东北林业大学学报, 2015, 43(2): 19-22.
- [2] 成聘睿, 史正军, 刘瑞华, 等. 龙竹秆材化学成分分析[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(4): 236-239.
- [3] 唐国建, 杨金梅, 丁雨龙, 等. 空心箭竹化学成分的研究[J]. 湖北农业科学, 2015, 54(15): 3679-3682.
- [4] 孟鑫, 谈旭, 掌权, 等. 绿液预处理对毛竹化学成分及酶水解糖化的影响[J]. 南京林业大学学报, 2014, 38(4): 118-122.
- [5] 姚曦, 岳永德, 汤锋. 梁山慈竹挥发油成分的 GC/MS 分析及抑菌活性评价[J]. 光谱实验室, 2013, 30(5): 2344-2350.
- [6] 姚曦, 梁山慈竹(*Dendrocalamus farinosus*) 竹秆化学成分及生物活性研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2014: 66-71.
- [7] 李飞跃, 喻国光, 陈金珠, 等. 竹叶主要化学成分分析及其生物活性研究现状[J]. 江西林业科技, 2006(4): 34-36.
- [8] 任美玲, 吕兆林, 张柏林. 竹叶多糖的研究现状与进展[J]. 食品工业科技, 2012, 33(13): 383-387.
- [9] 冯宇超, 王成章, 陈文英, 等. 不同品种竹叶多糖的化学特征及其含量研究[J]. 林产化学与工业, 2009, 29(6): 81-85.
- [10] 黄伟, 张志发, 杜俊峰, 等. 箭竹多糖理化分析及对肿瘤抑制作用研究[J]. 亚太传统医药, 2015, 11(7): 39-41.
- [11] 郭磊, 管雨晴, 李梅云. 慈竹竹叶多糖体外抗氧化作用研究[J]. 食品研究与开发, 2013, 34(16): 9-11.
- [12] 张海容, 白娟, 魏增云, 等. 超声萃取-响应面法优化淡竹叶多糖提取方法研究[J]. 化学研究与应用, 2013, 25(3): 303-310.
- [13] 任雪峰, 吴冬青, 林敏, 等. 响应面分析法优化玉竹多糖提取工艺[J]. 光谱实验室, 2013, 30(6): 3090-3097.
- [14] 李胜华, 郁建平. 竹叶多糖的提取工艺[J]. 吉首大学学报(自然科学版), 2006, 27(1): 118-121.
- [15] 周跃斌, 王伟, 李适, 等. 竹叶多糖提取条件的优化[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2006, 32(2): 206-209.
- [16] 毛燕, 王学利. 毛竹叶枝多糖提取的对比研究[J]. 林产化工通讯, 2001, 35(2): 11-13.
- [17] 陈亮, 张伟, 陈元涛, 等. 响应曲面法优化黑果枸杞多糖的超声提取工艺[J]. 食品科技, 2015, 40(1): 220-226.
- [18] 叶林, 张虹. 质谱及色谱-质谱联用技术在多糖结构分析中的应用[J]. 理化检验-化学分册, 2010, 46(11): 1355-1359.
- [19] 周跃斌, 王伟, 周向荣, 等. 毛竹竹叶多糖分离与纯化技术研究[J]. 食品科学, 2008, 29(8): 156-159.
- [20] 姚曦, 岳永德, 汤锋. 梁山慈竹(*Dendrocalamus farinosus*) 竹秆水溶性多糖的分离提取及结构分析[J]. 食品工业科技, 2015(20): 120-123.
- [21] 吴金松. 大叶麻竹笋多糖的分离纯化和鉴定[D]. 重庆: 西南大学, 2015: 57-77.
- [22] QIN H L, LI Z H, WANG P. A new furostanol glycoside from polygonatum odoratum[J]. Chinese chemical letters, 2003, 14(12): 1259-1260.
- [23] 刘康莲, 冯定坤, 贺银菊, 等. 超声波辅助法提取麻竹叶多糖及其工艺优化[J]. 食品科技, 2014, 39(10): 238-240.
- [49] ALGUACIL M M, HERMANDEZ J A, CARAVACA F, et al. Antioxidant enzyme activities in shoots from three mycorrhizal shrubs species afforested in a degraded semi-arid soil[J]. Physiol Plant, 2003, 118: 562-570.
- [50] RUOZ-LOZANO J M, AZCÓN R, PALMA J M. Superoxide dismutase activity in arbuscular-mycorrhizal *Lactuca sativa* L. plants subjected to drought stress[J]. New Phytol, 1996, 134: 327-333.
- [51] PALMA J M, LONGA M A, RÍO L A, et al. Superoxide dismutase in vesicular-arbuscular red clover plants[J]. Physiol Plant, 1993, 87: 77-83.
- [52] RUOZ-LOZANO J M, COLLADOS C, BAREA J M, et al. Cloning of cDNAs encoding SODs from lettuce plants which show differential regulation by arbuscular mycorrhizal symbiosis and by drought stress[J]. J Exp Bot, 2001, 52: 2241-2242.
- [53] GHORBANLI M, EBRAHIMZADEH H, SHARIFI M. Effects of NaCl and mycorrhizal fungi on antioxidative enzymes in soybean[J]. Biol Plant, 2004, 48: 575-581.
- [54] MATHUR N, VYAS A. Changes in isozyme patterns of peroxidase and polyphenol oxidase by VAM fungi in roots of *Ziziphus* species[J]. J Plant Physiol, 1995, 145: 498-500.
- [55] 王明元, 夏仁学. 缺铁和过量重碳酸盐胁迫下丛枝菌根真菌对枳活性氧代谢的影响[J]. 广西植物, 2010(5): 661-665.
- [56] 宰学明, 郝振萍, 张焕仕, 等. NaCl 胁迫下 AM 真菌对滨海叶片中抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响[J]. 植物生理学报, 2013, 49(1): 41-46.
- [57] 曾广萍, 张霞, 刘红玲, 等. 盐胁迫下 AM 真菌对红花耐盐性的影响[J]. 植物生理学报, 2011, 47(11): 1069-1074.
- [58] HE Z Q, HE C X, ZHANG Z B, et al. Changes in antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress[J]. Coll Surf B: Biointerfaces, 2007, 59: 128-133.
- [59] CARET C T, GRIEVE C M. Mineral nutrition, growth and germination of *Antirrhinum majus* L. (Snapdragon) when produced under increasingly saline conditions[J]. Hortic Sci, 2008, 43: 710-718.

(上接第9页)