

丛枝菌根真菌提高植物抗盐碱胁迫能力的研究进展

祝文婷¹, 陈为京², 陈建爱², 苗明升^{1*}

(1. 山东师范大学生命科学学院, 山东济南 250014; 2. 山东省农业科学院, 山东济南 250100)

摘要 根据国内外盐胁迫下丛枝菌根真菌(AMF)的众多研究, 从3个方面概述了盐胁迫下AMF对植物的影响, 并深入阐述了目前AMF提高植物抗盐胁迫能力的研究进展。在此基础上, 提出了几项有待解决的问题, 为盐碱地改良提供了参考依据。

关键词 丛枝菌根真菌; 菌根共生效应; 盐胁迫

中图分类号 S154.38⁺1 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)05-02061-02

Research Progress of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Improving Plant Salt Tolerance Ability

ZHU Wen-ting et al (College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan, Shandong 250014)

Abstract According to researches about arbuscular mycorrhizal fungi under salt tolerance at home and abroad, effects of AM fungi on plants under salt stress were elaborated from three aspects. The research progress of improving plant salt tolerance ability by AM fungi was deeply elaborated. On the basis of this, several unsolved problems were put forward, which can provide reference basis for further study on saline-alkali soil improvement.

Key words Arbuscular mycorrhizal fungi; Efficiency of mycorrhizal symbiosis; Salt tolerance

目前, 土壤盐碱化已经成为全球性的重大问题。我国盐碱土面积约 $9.99 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 分布范围广, 主要分布在华北平原、东北平原、西北内陆地区及滨海地区。所以, 如何改良和利用大面积的盐碱地, 提高植物的耐盐碱能力已经成为我国生物科学技术领域的有待解决的重大课题。1885年, 德国植物生理学家 Frank 发现一些真菌能与植物根系共生结合形成共生体, 并首次提出“菌根”(Mycorrhizal)这个术语。菌根又分为外生菌根和内生菌根2种, 而丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, 简称AMF)是内生菌根的一种。国内外抗盐性的研究表明, 在不同的环境条件下, AMF能与植物根系相互作用、相互影响, 尤其在促进植物抗盐碱方面突出。一方面, 植物将自身合成的碳水化合物供给AMF; 另一方面, AMF将营养供给植物如N、P、K元素等。因此, 菌根共生现象本身就是一种互利共生、共同适应环境的一种现象。笔者根据国内外近几年有关AMF抗盐性的研究成果, 总结出AMF在盐碱土壤改良中对植物所起的作用, 并深入探讨AMF提高植物抗盐性的机理, 为以后盐碱地的改良提供理论依据。

1 盐胁迫下AMF对植物的影响

1.1 促进植物对营养的吸收 在菌根共生体中, 植物依赖于AMF为其提供营养元素, 特别是在盐胁迫条件下, 各种营养元素缺乏, 植物对菌根的营养元素依赖性明显上升。这种依赖主要表现在菌根既能促进植物对可溶性磷的吸收, 又能提高植物对难溶性磷和有机磷的利用, 使得植物在磷匮乏的土壤中仍然能保证根系的正常生长发育, 并能调节自身体内许多重要的代谢过程, 从而减轻盐碱地对植物的胁迫效应。

王曙光等^[1]研究表明, 接种AMF后, 茶树茎和叶中磷总量比未接种的要多。在番茄幼苗上的研究表明, 接种不同的AMF后, 矿质元素特别是磷和钾的吸收有着明显的提高^[2]。

在葡萄^[3]、茼蒿、洋葱^[4]等植物上做相同的对照试验, 研究结果一致表明AMF对植物的磷吸收有促进作用。Mohammad等^[5]研究也充分证明了接种AMF的宿主植物吸收利用的磷元素要高于对照组, 并且在磷充足的情况下接种与未接种组间没有明显差异。这说明AMF对宿主植物的促进功能只有在磷匮乏的情况下才明显。

除磷外, AMF也对其他元素的吸收和利用产生影响。对于氮元素, 在盐胁迫下, AMF影响着豆科植物氮代谢过程。它可以将土壤中的无机氮直接吸收在体内, 再转移到宿主植物内加以利用, 并且促进根瘤的形成和固氮作用, 因此增加根瘤在生长发育过程中所需Zn和Cu等元素的吸收。此外, 在盐胁迫下AMF的侵染还对植物吸收K、Fe、Ca、Mg、Mn、B具有促进作用^[6]。周文龙等^[7]研究表明, S、Rb等矿质营养元素含量也明显高于未侵染的对照组。

1.2 促进植物的生长 研究表明, 在盐胁迫下AMF对非盐生植物和盐生植物的生长都有不同程度的促进作用, 主要表现在植物叶片面积、干重、鲜重、根部生长速率、植株生长速率以及果实产量的增加等方面。该试验结果已经在非盐生植物豌豆^[8]、黄瓜^[9]、茼蒿^[10]、西瓜^[11]、柑橘^[12]和盐生植物胶菊、羊茅^[13]等得到证明。Herriel等^[14]研究表明, 在NaCl胁迫下接种2种AMF对洋葱和辣椒生长都有促进作用。此外, 不同种的AMF侵染香蕉后, 生长速率、地上部的干质量和叶片总面积等都得到明显的增加^[15]。

虽然众多研究表明AMF可提高植物的生长量, 改善植物的光合作用, 但是也有研究认为, 在一定条件下AMF对植物的生长促进作用减缓, 植物的生长量和产量没有明显的升高。冯固等^[16]在对甜瓜接种AMF后发现, 生物量没有明显改变。所采用的AMF菌种可能与甜瓜的亲合力不高, 所以不同的菌根共生体的菌根效应也有所差异。

1.3 提高植物的抗盐碱性 自从1928年Mason首次发现AMF能够侵染盐生植物以来, AMF可以提高植物的抗盐能力已有多方面的报道。冯固等^[17]研究发现, 盐胁迫下AMF

作者简介 祝文婷(1985-), 女, 山东济南人, 硕士研究生, 研究方向: 环境土壤学与作物逆境生理调控。* 通讯作者, 教授, 硕士生导师, 从事生物生态学方面的研究, E-mail: mingshengmiao@163.com。

收稿日期 2013-01-04

在接种到玉米和棉花根际后,其生长量、产量得到提高,营养元素和水分的吸收得到明显的改善,叶片中脯氨酸含量降低,超氧化物歧化酶活性升高,因此提高了植物的抗盐碱性。酸枣生苗^[18]和葡萄扦插苗^[19]的耐盐能力也因接种了 AMF 后有所提高。盐胁迫条件下对番茄^[20]、辣椒^[21]和生菜^[22]的研究也证实不同的 AMF 能提高植物的抗盐碱性。

不同 AMF 提高抗盐性的能力不同,且同种 AMF 提高植物的抗盐性程度也因植物种类的不同也不同。这可能是由于 AMF 与植物之间的相互依赖性因菌种种类不同而有所差异,并且在不同的盐土中,不同 AMF 适应不同土壤物理和化学的耐受范围。另外,同一菌种对不同盐水平的抵抗能力也不一样。菌根效应会随着盐度的升高而有不同程度的升高。试验证实,当盐水平提高 2 倍时,菌根效应也提高 1 倍^[23]。因此,不同种植物都有最适的 AMF 菌种与之结合而成的菌根共生体,将其筛选并应用于植物抗盐性的研究中具有重要的意义。

2 AMF 对提高植物耐盐性的作用机制

2.1 促进矿质元素的吸收,增强植物抗盐碱性

盐分对植物的胁迫使植物吸收的矿质元素量降低,造成植物营养失衡。植物的生长和自身体内的代谢受到抑制,因此提高矿质元素的吸收,是增强植物抗盐碱性的一项关键。特别是磷元素,由于盐碱土中 Ca、Mg、Zn 等离子会使磷酸盐离子凝结,变成植物无法利用的无效磷,造成植物对磷的吸收障碍,使得离子平衡受到影响。而接种 AMF 的植物能通过共生菌根上的菌丝生长,穿透根际内的缺磷区伸到以外的土壤内吸收磷元素,从而保证植物的正常生长^[24-25]。磷元素吸收的增加也降低了过量钠元素的摄入,因此减轻了盐害,在一定程度上增强了植物的抗盐胁迫能力。Isbella 等^[26]在对盐胁迫下的洋葱进行试验,研究表明接种 AMF 后磷的含量有所增加。

同时,接种 AMF 也能帮助寄主植物吸收除磷以外的其他元素,从而改善植物体内的离子平衡和生理代谢活动,促进植物的生长,并对植物的耐盐性起到有益的作用。在大豆^[27]、番茄和洋葱^[28]上都已得到充分证实,表明接种 AMF 后,植物耐盐性的提高与营养的改善密切相关。

2.2 改变水分吸收,促进植物抗盐碱性

植物的矿质离子的吸收和水分的吸收是相互联系、互相影响的。盐胁迫破坏了植物体内的离子平衡,也使得植物细胞由于外界盐分过高而使体内水分外渗,从而引起生理性干旱。AMF 通过改变植物的组织结构,提高植物体本身的吸水能力或水分利用率,增加植物的抗盐碱能力。一方面,Allen 等^[29-30]都认为菌丝直径比根毛小,能深入根毛所不能穿入的土壤孔隙中直接吸收水分;另一方面,AM 真菌菌丝体形成的菌丝网以及不定根、侧根的增加也扩大了根的吸收总面积,植物根系的吸水能力有所提高,使生理干旱得到有效缓解。Poss 等^[31]研究认为,提高植株水势也是一个抵抗生理干旱的重要因素。菌根通过水分代谢提高植物体含水量或细胞水势,从而增强宿主植物耐盐性。

2.3 提高渗透调节能力,增强植物抗盐碱性

由于盐碱地

中含有大量可溶性盐,降低土壤的渗透性,导致植物不能正常的水分、生理代谢。所以,维持土壤的渗透平衡对提高植物抗盐性具有重要的作用。研究表明,接种 AMF 后,通过改变植物体内的碳水化合物、氨基酸及其衍生物的含量以及糖的积累,起到渗透调节作用,减轻盐分对植物的胁迫作用。脯氨酸是一种重要的含氮渗透调节物质。植物在盐胁迫下大量积累脯氨酸。冯固等^[32]研究表明,接种 AMF 后玉米叶片中脯氨酸含量明显降低。国外也有类似报道。有研究表明,接种后脯氨酸含量反而升高,并且同种植物的不同部位含量因接种而出现相反的效果^[27]。因此,脯氨酸的调节作用还需要更深入的研究。此外,氨基化合物、蛋白质、甜菜碱等都是非常有效的渗透调节剂。这些调节剂既可以稳定生物大分子的结构和功能,解除高盐浓度对酶活性的伤害,又可以影响气孔开放和光合作用,同时保持一个水分向植物运输的水势,增强植物的抗盐碱能力。

2.4 提高抗氧化酶活性,增强植物的抗盐碱性

研究表明,在正常情况下,植物在生命活动中产生的活性氧自由基存在着产生和消除的动态平衡。盐胁迫会破坏植物活性氧的动态平衡,造成膜质过氧化。而植物自身诱导产生的抗氧化物酶(SOD、CAT、APX、POD 等)能清除活性氧,对保护植物起着重要作用^[33-34]。接种 AMF 能提高植株抗氧化酶系统活力,从而抵抗盐胁迫。Alguacil 等^[35]研究表明,在油橄榄和雷塔马刺的菌根植株中,抗氧化酶 CAT、APOX 和 SOD 活性得到明显增强。Ghorhanli 等^[36]研究也得到相同的证实,但 CAT 含量没有变化。由此可知,每种抗氧化酶的反应又因寄主植物和菌种的不同而不同,但是总体来看,AMF 共生体可以不同程度地减轻植物在盐胁迫下受到的活性氧伤害,从而提高植物的抗盐碱性。

3 展望

国内外研究已充分证实 AMF 在多方面增强植物的抗盐碱能力,但还有许多问题需要做进一步研究。每种植物都有最适的菌根真菌与之结合形成菌根共生体,所以筛选最佳组合对提高植物抗盐碱性和改良盐碱土壤具有重要的实际意义。脯氨酸作为植物在盐胁迫下的一种渗透调节剂,其作用机制还需要深刻剖析。AMF 提高植物耐盐性在基因表达方面的调控作用机制也有待更深入的研究。

参考文献

- [1] 王曙光,林先贵,董元华,等.丛枝菌根(AM)对无性繁殖茶苗生长及茶叶品质的影响[J].植物学通报,2002,19(4): 462-468.
- [2] 贺超兴,张志斌,王怀松,等.丛枝菌根真菌对番茄苗期生长及矿质营养吸收的作用[J].中国蔬菜,2006(1): 9-11.
- [3] 刘晓捷,曾明,杜建斌,等.AMF 对葡萄扦插苗矿质营养及生长的影响[J].中国蔬菜,2005,20(10): 286-289.
- [4] RUIZ-LOZANO J M, AZCON R, GONEZ M. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhiza Glomus species in *Lactuca saliva* plants[J]. Phytoloeia Plantavum, 1996, 98: 767-772.
- [5] MOHAMMAD M J, MALKAWI H I, SHIBLI R. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus fertilization on growth and nutrient uptake of barley grown on soils with different levels of salts[J]. Journal of Plant Nutrition, 2003, 26: 125-127.
- [6] RABIE G H. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and kinetin on the response of mungbean plants to irrigation with seawater[J]. Mycorrhiza, 2005, 15(3): 225-230.

(下转第 2221 页)

- [8] 万连印. 微波消解-石墨炉原子吸收法测定土壤中的铅和镉[J]. 黄金, 2009, 30(4): 51-53.
- [9] 李述信. 原子吸收光谱分析中的干扰及消除方法[M]. 北京: 北京大学出版社, 1987: 366.
- [10] GREICE T M, GISELE G. Bortoleto and Solange Cadoresilica modified with zirconium oxide for on-line determination of inorganic arsenic using a hydride generation atomic absorption system [J]. Talanta, 2007, 71: 1150-1154.
- [11] 赵兴敏, 董德明, 王文涛, 等. 用流动注射氢化物原子吸收法测定土壤中的砷和沉积物中的汞[J]. 吉林大学学报(理学版), 2009, 47(6): 1303-1308.
- [12] 栾云霞, 李伟国, 陆安祥, 等. 原子荧光光谱法同时测定土壤中的砷和汞[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(12): 5344-5346.
- [13] 胡二邦. 环境风险评价实用技术和方法[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 1999.
- [14] 李军, 张原, 龚香宜, 等. 福建省兴化湾表层沉积物中重金属污染与评价[J]. 环境科学与技术, 2008, 31(1): 125-128.
- [15] 刘晶, 滕彦国, 崔艳芳, 等. 土壤重金属污染生态风险评价方法综述[J]. 环境监测管理, 2007, 19(3): 6-11.
- [16] 陈雷, 张文斌, 余辉, 等. 洪泽湖淤积、底泥理化特性及重金属污染变化特征分析[J]. 中国农学通报, 2009, 25(12): 219-226.
- [17] 牛红义, 吴群河, 陈新庚. 珠江(广州河段)表层沉积物中的重金属污染调查与评价[J]. 环境监测管理, 2007, 19(2): 23-25.
- [18] 王金保, 王建永, 吴丹. 乐安河沉积物重金属污染现状评价[J]. 环境科学与技术, 2008, 31(11): 130-133.
- [19] 栾文楼, 温小亚, 崔邢涛, 等. 石家庄污灌区表层土壤中重金属环境地球化学研究[J]. 中国地质, 2009, 36(2): 465-473.
- [20] 林海鹏, 于云江, 李定龙, 等. 沈抚污灌区土壤重金属污染潜在生态风险评价[J]. 环境与健康杂志, 2009, 26(4): 320-323.
- [21] 雷凯, 卢新卫, 王利军. 宝鸡市街尘中铅的污染与评价[J]. 环境科学与技术, 2007, 30(11): 43-45.
- [22] 浙江省土壤普查办公室. 浙江土壤[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1994: 555-564.
- +++++
- (上接第 2062 页)
- [7] 周文龙, 张政勤, 姚丽贤. 接种 VA 菌根对高粱吸收中、微量元素的影响[J]. 热带亚热带土壤科学, 1998, 7(1): 72-74.
- [8] LI S L, HAO S J. Effect of VA mycorrhizal fungi on growth of potato [J]. Acta Pedologica Sinica, 1994, 31(S1): 100-105.
- [9] HAO Z P, CH RIS TIE P, QIN L, et al. Control of *Fusarium wilt* of cucumber seedlings by inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus [J]. Journal of Plant Nutrition, 2005, 28(11): 1961-1974.
- [10] RUIZ-LOZANO J M, AZC ON R, GONEZ M. All eviat ion of salt stress by arbus cular-mycorrhiza Glomus species in *Lactuca saliva* plants [J]. Physiologia Plantarum, 1996, 98: 767-772.
- [11] 贺学礼, 李斌. VA 菌根真菌与植物相互选择性的研究[J]. 西北植物学报, 1999, 19(3): 471-475.
- [12] DUKE E R, JOH NSON C R, KOCH K E. Accumulation of phosphorus, dry matter and betaine during NaCl stress of split-root cirtuss seedlings colonized with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungions zero, one or two halves [J]. New Phytol, 1986, 104: 583-590.
- [13] 桂君, 张丽辉, 赵骥民, 等. 盐性条件下的 AM 真菌以及 AM 真菌提高植物耐盐性研究[J]. 长春师范学院学报, 2004, 23(4): 64-68.
- [14] AI-KARAKI G N, HAMMAD R, RUSAN M. Response o f two tomato cultivars differing in salt tolerance to inoculation with mycorrhizal fungi under salt stress [J]. Mycorrhiza, 2001, 11: 43-47.
- [15] YANO-MELO A M, SAGGIN O J, COSTA MAIA L. Tolerance of mycorrhized banana (*Musa* sp. cv. Pacovan) plantlets to saline stress [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2003, 9(5): 343-348.
- [16] 冯固, 白灯莎, 杨茂秋, 等. 盐胁迫对 VA 菌根形成及接种 VAM 真菌对植物耐盐性的效应[J]. 应用生态学报, 1999, 1(1): 79-82.
- [17] 冯固, 张福锁. 丛枝菌根真菌对棉花耐盐性的影响研究[J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(2): 21-24.
- [18] 申连英, 毛永民, 鹿金颖, 等. 丛枝菌根对酸枣实生苗耐盐性的影响[J]. 土壤学报, 2004, 41(3): 426-433.
- [19] 冯长根, 任玉华, 李华. 地表球囊霉对霞多丽耐盐性影响的研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2004(2): 19-21.
- [20] 贺忠群, 邹志荣, 贺超兴, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对番茄细胞膜透性及谷胱甘肽过氧化物酶活性的影响[J]. 西北农林科技大学学报, 2006, 34(12): 53-64.
- [21] 李敏, 辛华, 郭绍霞, 等. AM 真菌对盐渍土壤中番茄、辣椒生长和矿质养分吸收的影响[J]. 莱阳农学院学报, 2005, 22(1): 38-41.
- [22] 郑义艳, 冯固. 盐胁迫和 AM 真菌对生菜生长的效应[J]. 土壤学报, 2006, 43(6): 966-971.
- [23] 冯固, 杨茂秋, 白灯莎. 盐胁迫下 VA 菌根真菌对无芒雀麦体内矿质元素含量及组成的影响[J]. 草业学报, 1998(3): 21-28.
- [24] 邹琦, 王学臣. 作物高产高效生理学研究进展[M]. 北京: 中国农业科学出版社, 1990: 61-65.
- [25] 李晓林. VA 菌根对不同植物磷、钾、铜养分吸收的意义和对根际土壤有效磷的影响[D]. 北京: 中国农业大学, 1990.
- [26] CANTRELL I C, LINDERMAN R G. Preinoculation of lettuce and onion with VA mycorrhizal fungi reduces deleterious effects of soil salinity [J]. Plant and Soil, 2001, 233: 269-281.
- [27] SHARIFI M, GHORBANLI M, EBRAHIMZADEH H. Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with pretreated mycorrhizal fungi [J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(9): 1144-1151.
- [28] EVELIN H, KAPOOR R, GIRI B. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: A review [J]. Annals of Botany, 2009, 104(7): 1263-1280.
- [30] ALLEN M F. Influence of vesicular arbuscular mycorrhizae on water movement through *bouteloua gracilis* Lag ex Steud [J]. New Phytol, 1982, 91: 191-196.
- [31] POSS I A, POND E C, MENGE J A, et al. Effect of salinity on myrrhizal onion and tomato in soil with and without additional phosphate [J]. Plant and Soil, 1985, 88: 307-319.
- [32] 冯固, 李晓林, 张福锁, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对玉米水分和养分状况的影响[J]. 应用生态学报, 2000, 11(4): 595-598.
- [33] WOJTASZEK P. Oxidative burst: An early plant response to pathogen infection [J]. Biochemical Journal, 1997, 322: 681-692.
- [34] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. Trends in Plant Science, 2002, 7(10): 405-410.
- [35] ALGUACIL M M, HERNANDEZ J A, CARAVACA F, et al. Antioxidant enzyme activities in shoots from three mycorrhizal shrub species afforested in a degraded semi-arid soil [J]. Physiologia Plantarum, 2003, 118: 562-570.
- [36] GHORBANLI M, EBRAHIMZADEH H, SHARI M. Effects of NaCl and mycorrhizal fungi on antioxidative enzymes in soybean [J]. Biologia Plantarum, 2004, 48: 575-581.
- [37] KONG P P, YANG S H, JIA R D, et al. Effect of different *Arbuscular mycorrhizal* fungi strains on mineral nutrition and antioxidant enzymes of *Chrysanthemum morifolium* [J]. Agricultural Science & Technology, 2011, 12(10): 1477-1480.
- [38] 王红菊, 王幼珊, 张淑彬, 等. 丛枝菌根真菌在蔬菜基质育苗上的应用研究[J]. 华北农学报, 2011(2): 152-156.