

王亚妮,申晓晨.丛枝菌根真菌与赤霉素对盐胁迫下番茄生长及生理生化的影响[J].江苏农业科学,2022,50(20):174-182.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.20.026

丛枝菌根真菌与赤霉素对盐胁迫下番茄生长及生理生化的影响

王亚妮¹, 申晓晨²

(1. 山西运城农业职业技术学院, 山西运城 044000; 2. 山西省运城市农业农村局, 山西运城 044000)

摘要:施用植物激素、丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, 简称 AM)真菌在缓解植物非生物胁迫方面的作用已被广泛报道,然而盐胁迫环境中二者结合施用对植物生长发育的影响知之甚少。采用盆栽试验,以中杂9号为试验材料,探索盐胁迫下赤霉素、丛枝菌根真菌幼套近明球囊霉(*Claroideoglomus etunicatum*)对番茄生长发育、离子渗透及内源激素(GAs、IAA、ABA、JA、SA、CTK、ACC)的影响。结果表明,盐胁迫能显著降低番茄生物量、叶面积、SPAD值等生长发育指标,破坏细胞渗透性及扰乱主要植物激素的分泌水平。单接种AM真菌或单施赤霉素皆可在一定程度上改善盐渍土壤中植株的生长发育及生理代谢,但效果不明显,当二者结合处理时上述指标皆具有最佳值。此外,赤霉素降低了AM真菌的根系定殖,表明外源赤霉素与AM真菌为非互相促进关系。相关分析进一步表明,接种AM真菌处理的植株生长参数与K含量、K含量/Na含量、Na含量整体呈显著或极显著相关;外源施用赤霉素植株生长参数主要与GAs、IAA及CTK含量呈明显正相关。综上,AM真菌、外源赤霉素皆可有效改善盐胁迫番茄的生长发育及生理代谢,但二者的调节机制不同。AM真菌主要调节K-Na泵以维持细胞渗透压从而维持宿主正常生长,外用赤霉素则主要诱导特定植物激素(GAs、IAA、CTK)分泌从而促进植株的生长发育,二者表现为互补关系,因此二者结合施用时效最佳。

关键词:丛枝菌根真菌;盐胁迫;赤霉素;生长发育;植物激素

中图分类号:S641.201 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)20-0174-09

在半干旱、干旱及滨海区土壤盐渍化已成为制约农田可持续健康发展的重要生态问题^[1]。目前全球约有 8×10^{10} hm²土壤面积受到中度盐分以上污染,在我国盐渍土壤面积超过总耕地面积的20%,随着人类活动频率增加,盐渍化土地面积仍在不断扩大,盐渍化程度也在不断加剧^[2]。土壤NaCl水平是导致盐渍化的主要因素,且Cl⁻和Na⁺溶解性极强,易被水分溶解植物吸收进入体内而造成累积^[3],NaCl对植物的影响可贯穿种子发芽到成株各个发育时期,包括消耗光合色素、抑制养分吸收、激素代谢紊乱及离子稳态失衡等,从而影响植物生长发育、产量及品质形成^[4]。

近年来,在盐渍化土壤中施用土壤功能菌、植物生长调节剂已成为保障作物正常生产的重要措施。丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, 简称 AM)真菌是一类广泛存在于土壤中的重要功能性微生物,

其可与绝大多数绿色植物形成共生关系,是现存于自然生态系统中最广泛、最古老的无性真核生物之一^[5]。研究表明,在盐渍化土壤中接种AM真菌可提高大叶女贞株高、茎粗、地径及总干质量累积,促进糖代谢,降低细胞膜渗透性^[6]。盐胁迫下接种AM真菌可增强黄瓜植株对盐胁迫的耐性,促进N、P、K、Cu、Zn吸收,提高果实产量、可溶性蛋白、总糖及维生素C含量,进而提高产量和改善营养品质^[7]。赤霉素(gibberellin, 简称GA)是参与植物生长发育及品质形成的重要植物激素,其可介导叶片发育、根茎伸长、果实大小以及调节韧皮部负荷^[8],同时可在不利环境中提高植物应激反应及保障果实形成。大量证据表明,在中度盐渍化土壤中施用GA可保障例如烟草^[9]、大豆^[10]以及番茄(*Solanum lycopersicum* L.)^[11]、大麦^[12]等作物的生长发育和产量形成。

番茄为茄科(Solanaceae)番茄属(*Solanum*)一年或多年生草本植物,是我国种植最为广泛的作物之一。番茄具有较高的养分含量及活性功能物质,可直接食用及作为相关医药成分的提取对象,表现出较高的经济应用价值^[13]。目前,关于AM真菌、

收稿日期:2021-11-24

基金项目:山西运城农业职业技术学院课题(编号:2021AB018)。

作者简介:王亚妮(1986—),女,山西芮城人,硕士,讲师,从事植物生理生化研究。E-mail:416867972@qq.com。

GA 单一施用在缓解植物非生物胁迫方面的作用已被报道,主要集中于对植物氧化系统、离子调节及植物光合色素的影响,对二者结合施用的研究鲜有报道,尤其关于盐胁迫条件下对植物激素水平及相关生长调节的研究更是鲜有涉及。基于此,本研究着重围绕植物内源激素分泌水平,分析盐胁迫环境下 GA 与 AM 真菌对番茄生长发育、离子稳态等相关生理生化指标的影响。研究结果可为赤霉素和 AM 真菌应用于修复盐渍土壤及保障作物正常生长提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点与供试材料

试验于 2021 年 5—6 月于山西运城农业职业技术学院实验基地中进行。供试番茄品种为我国广泛栽培的中杂 9 号。将种子采用次氯酸钠(5%)表面消毒 5 min,采用流动的无菌水冲洗后,转移至无菌专用育苗盘中放置于温室中培养,光暗时间比 14:10,湿度为 70%~100% 的条件下,培养至三叶期。

供试赤霉素,购自山西康派伟业生物科技有限公司;AM 真菌为幼套近明球囊霉(*Claroideoglossum etunicatum*),购自北京市农林科学院植物营养与资源研究所。采用玉米和白三叶草进行菌株扩繁,本试验 AM 接种物由孢子(25 个/g)、菌丝、根系残体和扩繁基质构成。

供试土壤取自山西省运城市周边林地(111°29'47"E,35°18'35"N)的 0~20 cm 表层土壤,去除植物根系残体及砾石,经自然风干后混匀过 2.5 mm 网筛。供试土壤皆经高压蒸汽灭菌(121 ℃,1.05×10⁵ kPa,2 h),待土壤蒸汽散发冷却后混合备用。土壤类型为褐土,质地为壤土,理化性质为 pH 值为 7.16,有机质含量为 18.36 g/kg、全氮含量为 1.02 g/kg、全磷含量为 0.65 g/kg、全钾含量为 13.72 g/kg、碱解氮含量为 40.25 g/kg、速效磷含量为 12.09 mg/kg、速效钾含量为 84.46 mg/kg。

1.2 试验设计

试验采用 2×2×2 完全随机设计,即 2 个赤霉素水平:0、100 μg/L GA,2 个盐水平:0、150 mmol/L NaCl,2 个接菌方式:接种与不接种 AM 真菌。试验共 8 个处理组合方式,CK:加入 0 mmol/L NaCl、加入 0 μg/L 赤霉素;SS:加入 150 mmol/L NaCl、加入 0 μg/L 赤霉素;GA:加入 0 mmol/L NaCl、加入

100 μg/L 赤霉素;SS+GA:加入 150 mmol/L NaCl、加入 100 μg/L 赤霉素。以上处理皆设置接种 AM 真菌(AM)或不接种(NM)处理。每个处理 5 次重复。

盆栽装置为塑料桶,盆高为 14 cm,上口径为 14 cm,底径为 10 cm。每盆装 2 kg 土,胁迫处理将 100 mL 的 150 mmol/L NaCl 溶液加入土壤中,对照以蒸馏水加入,保持田间持水量的 70%,提前平衡 1 周。1 周后,将三叶期的番茄幼苗转移至盆栽基质中。AM 处理即将 40 g AM 真菌菌剂接种于幼苗根系附近(<1 cm),NM 处理即采用灭菌的菌剂代替。赤霉素处理即每隔 5 d 向番茄植株以喷施的方式施入 1 mL,直至培养结束,对照以蒸馏水施入。此外,每周向盆体中加入 50 mL 1/2 日本山崎番茄配方营养液且不定期适量加入水分。试验培养 35 d。

1.3 样品采集及测定分析

1.3.1 番茄生物量、生长参数及根系侵染率测定 培养结束后,采用 LI-3100C 手持式叶面积仪(Li-Cor, Lincoln, NB, 美国)测定叶面积,采用手持式 SPAD-502 型叶绿素计(SPAD 502 Plus, 柯尼卡美能达,日本)测定叶绿素相对含量(SPAD 值)。采用生理参数专用卷尺测定地上部高度及节距。将番茄根系、茎、叶分离并称量记录生物量。

侵染率的测定即将幼嫩根系切成 1 cm 长的小段,采用台盼蓝溶液染色,体视镜 200 倍下用网格交叉记数法计算,具体参照 Phillips 等描述的方法^[14]进行。

1.3.2 番茄 K、Na 含量测定 将烘干的番茄植株粉碎过 0.25 mm 筛,采用 HNO₃:HClO₄ 低温湿式灰化,K、Na 含量借助光焰光度计(FP6410,上海精密仪器仪表有限公司)采用光焰光度法^[15]测定。

1.3.3 番茄植物激素含量测定 番茄叶片的赤霉素组分(GA1、GA3、GA4)、吲哚-3-乙酸(IAA)、脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)、分裂素(CTK)及 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)参照 Albacete 等采用液相色谱-质谱联用技术(HPLC-MS)^[16]测定并略有修改。即准确称取 0.5 g 叶片样品,采用液氮速冻研磨,加入甲醇,采用冷冻离心机(TGL-16M,湘仪化工有限公司)高速离心 10 min (7 000 r/min,4 ℃),取上清,重复上述步骤 1 次,合并 2 次上清液。采用氮吹蒸发至 2 mL,石油醚萃取脱色,采用 Na₂HPO₄ 调节溶液至 pH 值为 8.0。将预处理样品过 80% 甲醇反向 C₁₈ 固相萃取小柱

(Simon Aldric, Solid Phase Extraction, 美国) 洗脱。再次采用液氮完全吹干, 采用 1 mL 色谱级甲醇溶解, 过 0.22 μm 有机相微孔滤膜备用。

将上述样品 10 μL 通过 HPLC-MS 系统中, 该系统由 HPLC (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, 美国) 与 Exactive 质谱仪 (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, 美国) 组成, 使用加热电喷雾电离 (HESI) 进入 Xcalibur 2.2 系统 (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, 美国)。为了定量植物激素, 采用激素标样构建校正曲线 (1、10、50、100 $\mu\text{g/L}$) 进行氘代内标, 回收率介于 92% ~ 95%, 该分析委托山西雨宁生物科技有限公司完成。

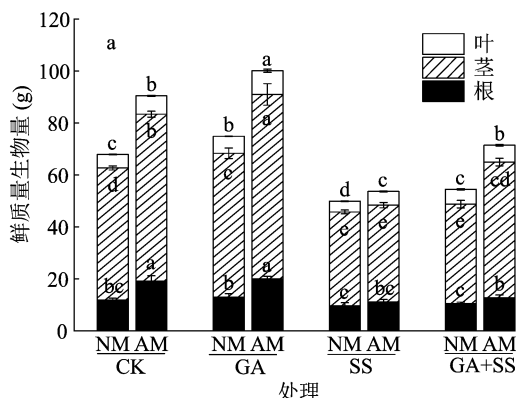
1.4 数据处理与统计分析

采用 Excel 2013 进行数据整理, 采用 SPSS 19.0 软件邓肯氏多重比较进行试验数据统计分析 ($\alpha = 0.05$), 采用 Origin 8 进行图形绘制。

2 结果与分析

2.1 AM 真菌与赤霉素对番茄生物量累积及菌根侵染率的影响

由图 1-a 可知, 各处理生物量倾向于茎部累积, 不同器官生物量表现为茎 > 根 > 叶, 其中茎部生物量占整株生物量的 69.41% ~ 74.87%。与无盐胁迫处理 (CK、GA) 相比, 添加 150 mmol/L NaCl 处理 (SS、GA + SS) 的生物量累积量整体皆较低。



ns 表示未检出; 柱上不同小写字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著, 下同

图1 AM 真菌与赤霉素对番茄生物量累积及菌根侵染率的影响

同时二者结合施用处理植株的生长参数亦最高。

2.3 AM 真菌与赤霉素对番茄 K、Na 浓度及其比值的影响

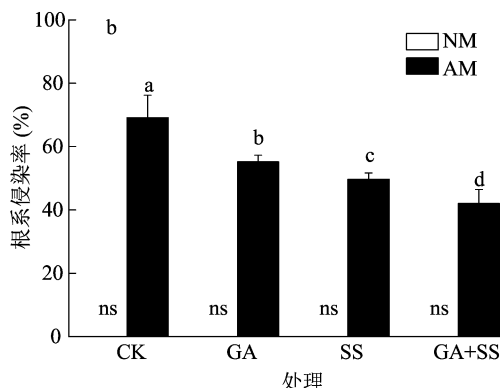
由图 2-a 可知, 无盐胁迫处理 (CK、GA) 条件下, 皆以 NM 处理显著大于 AM 处理; 而在盐胁迫处理 (SS、GA + SS) 条件下, 反之。在所有处理中, 最

无论接种 AM 真菌或盐胁迫与否, 施入 100 $\mu\text{g/L}$ 赤霉素处理的生物累积量皆明显高于不施用赤霉素处理。同样地, 无论施用赤霉素或盐胁迫与否, 接种 AM 真菌处理 (AM) 皆整体大于未接种 (NM) 处理。此外, 无论是否处于盐胁迫处理下, 赤霉素与 AM 真菌结合施用处理的生物量皆具有最大值。

由图 1-b 可知, NM 处理未发现侵染情况, 接种幼套近明球囊霉的处理皆成功侵染了番茄根系, 其侵染率介于 42.03% ~ 69.16%, 以 CK 处理侵染率最高, 在此基础上施入 100 $\mu\text{g/L}$ 赤霉素、150 mmol/L NaCl 情况下侵染率分别显著下降 20.23%、28.21%, 同时侵染率在 SS + GA 处理下最低, 较其他接种处理显著降低 15.36% ~ 39.23%。

2.2 AM 真菌与赤霉素对番茄生长参数的影响

由表 1 可知, 无论施用赤霉素或盐胁迫与否, 与 NM 处理相比, AM 处理整体皆在一定程度上提高了番茄植株的 SPAD 值、叶面积、有效叶片数、株高及节距。同样地, 与未施用赤霉素处理相比, 施用赤霉素处理亦增加了 SPAD 值、叶面积、节距、株高和有效叶片数。施入 0 mmol/L NaCl 处理下, 与单一接种 AM 真菌或单一施入赤霉素处理相比, AM 真菌与赤霉素结合施用情况下, 所有生长参数均最高。施入 150 mmol/L NaCl 处理下, 上述生长参数受到一定抑制, 在此基础上接种 AM 真菌处理或施用 GA 其生长参数皆高于相应未处理的植株,



高 K 浓度皆出现在施用赤霉素处理 (GA、GA + SS) 中, 分别为 GA 处理下的 NM 处理及 GA + SS 处理下的 AM 处理, 前者略高于后者, 二者无显著差异且分别显著高于其他处理 29.28% ~ 185.24%、27.16% ~ 179.96%。

由图 2-b 可知, 与无盐胁迫处理 (CK、GA) 相

表 1 AM 真菌与赤霉素对番茄生长参数的影响

处理	接菌方式	株高 (cm)	节距 (cm)	叶面积 (cm ²)	有效叶数 (张)	SPAD 值
CK	NM	55.68 ± 0.97b	6.31 ± 0.17b	161.88 ± 2.15cd	10.00 ± 0.0cd	50.01 ± 0.79cd
	AM	57.98 ± 1.46b	6.49 ± 0.12b	177.42 ± 0.65bc	11.33 ± 0.33bc	54.65 ± 3.95bc
GA	NM	61.04 ± 1.29a	7.89 ± 0.45a	195.46 ± 7.22b	11.67 ± 0.33b	58.35 ± 1.65b
	AM	62.99 ± 0.66a	8.18 ± 0.36a	226.55 ± 7.64a	13.67 ± 0.33a	68.36 ± 5.03a
SS	NM	41.68 ± 1.35e	4.35 ± 0.28c	121.68 ± 0.81f	6.67 ± 0.33f	35.52 ± 3.65f
	AM	45.55 ± 0.59d	4.14 ± 0.15c	134.47 ± 0.69ef	7.67 ± 1.33ef	38.76 ± 2.24ef
SS + GA	NM	51.03 ± 0.58c	5.82 ± 0.17b	143.36 ± 1.06de	8.67 ± 0.33de	44.07 ± 4.13de
	AM	52.99 ± 0.55c	6.00 ± 0.21b	159.46 ± 0.93cd	10.34 ± 0.33bc	51.66 ± 2.17bc

注:同列数字后不同小写字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著。

比,盐胁迫处理(SS、SS + GA)显著提高了植株中的 Na 浓度。且无论在无盐胁迫处理(CK、GA)或盐胁迫(SS、SS + GA)处理中,皆表现为 NM 处理大于 AM 处理,但在 SS 处理中,NM 处理与 AM 处理之间无显著差异,其他处理下 NM 与 AM 处理之间差异显著。在钾钠浓度比(K/Na)中,以无盐胁迫处理高

于盐胁迫处理,且皆以 AM 处理大于 NM 处理。在无盐胁迫处理条件下,NM、AM 处理间差距较大,以 AM 处理显著大于 NM 处理。盐胁迫处理下,NM、AM 间差距较小,仅 GA + SS 处理下 NM 与 AM 间差异显著(图 2 - c)。

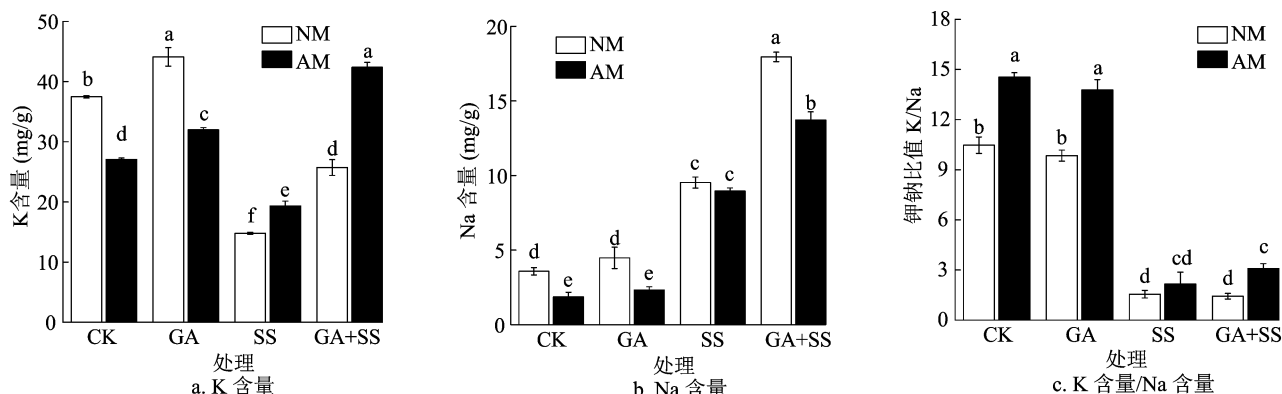


图2 AM 真菌与赤霉素对番茄 K、Na 含量及其比值的影响

2.4 AM 真菌与赤霉素对番茄赤霉素组分浓度的影响

由图 3 - a、图 3 - b 可知,施入外源赤霉素、AM 真菌对内源赤霉素组分(GA₁、GA₃、GA₄)产生了一定影响。各组分中以 GA₃ 含量占据主要地位,各成分占比大小呈 GA₃ > GA₁ > GA₄。在 GA₁、GA₃ 中,未施入外源赤霉素处理(CK、SS)中,GA₁、GA₃ 浓度皆较低,在施入外源赤霉素处理(GA、GA + SS)中,GA₁、GA₃ 含量显著增加,且表现出相同趋势,即在 GA 处理中皆以 NM 处理显著大于 AM 处理;在此基础上设置盐胁迫处理,则以 AM 处理显著大于 NM 处理。

由图 3 - c 可知,GA₄ 中以 CK 处理的 NM 浓度最高,为 0.275 μg/kg,其显著高于其他处理 3.1 ~

44.83 倍。其次为 GA 处理中的 NM 处理,为 0.067 μg/kg,高于其他处理 76.32% ~ 1 016.67%。其他处理中,以 SS 处理的 NM 及 AM 处理较高,但与其他处理无显著差异。在总赤霉素(GA₁ + GA₃ + GA₄)含量中,以赤霉素处理(GA、GA + SS)较高,其中在 GA 处理中以 NM 处理显著大于 AM 处理,在 GA + SS 处理中则以 AM 处理显著大于 NM 处理。此外,在无赤霉素处理(CK、SS)中,NM 与 AM 处理差距较小且皆无显著性差异(图 3 - d)。

2.5 AM 真菌与赤霉素对番茄植物激素浓度的影响

由图 4 - a 可知,与无盐胁迫处理相比,盐胁迫降低了 IAA 浓度。无盐胁迫处理(CK、GA)条件下,皆以 NM 处理显著大于 AM 处理,盐胁迫处理(SS、

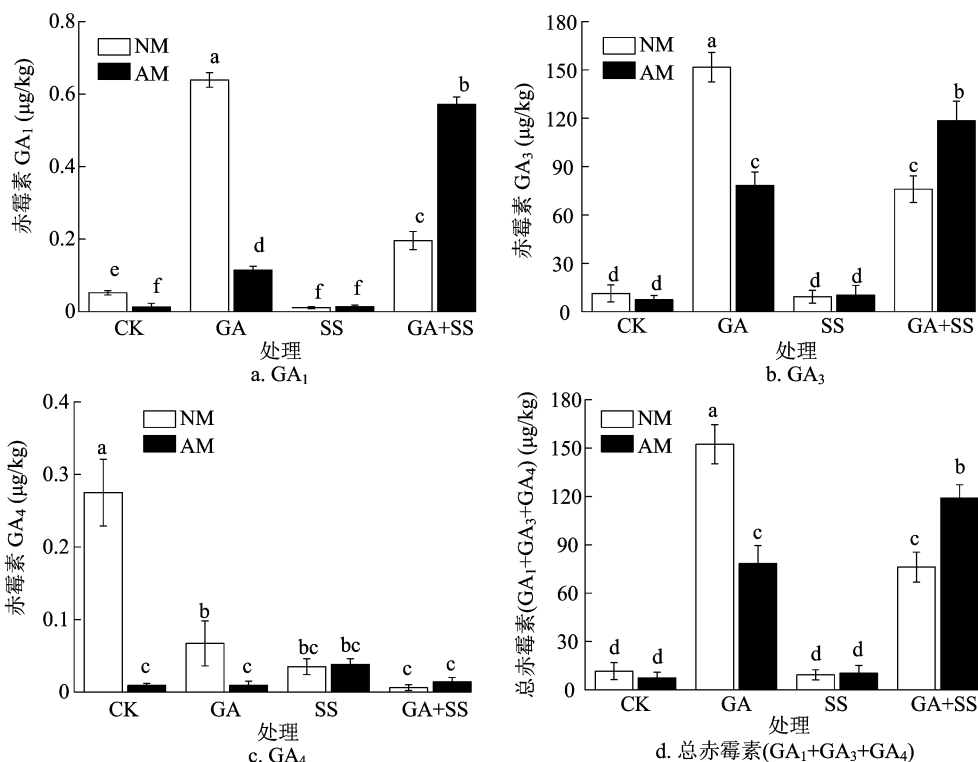


图3 AM 真菌与赤霉素对番茄赤霉素组分含量的影响

GA + SS) 条件下, 则以 AM 处理显著大于 NM 处理, 同时与 CK 处理相比, 施入外源赤霉素增加了 IAA 浓度。由图 4 - b 可知, 在相应对照条件下, 接种 AM 真菌或施入赤霉素处理均增加了 ABA 浓度, 而二者结合施用对 ABA 浓度皆未显示出明显影响, 盐胁迫导致 ABA 浓度增加了 47.62% ~ 55.39%, 在此基础上接种 AM 真菌或施用赤霉素可进一步提高 ABA 浓度; 此外, AM 真菌与赤霉素结合处理的植株表现出最高的 ABA 浓度。由图 4 - c 可知, 与 NM 处理相比, 接种 AM 真菌降低了 JA 浓度; 在 NM 处理中, 无盐胁迫处理下施用赤霉素亦降低了 JA 浓度。由图 4 - d 可知, 与无盐胁迫处理相比, 受到盐胁迫的植物表现出更高的 SA 浓度; 与 NM 处理相比, 接种 AM 真菌显著提高了 SA 浓度, 尤其表现在无盐胁迫条件下; 无论接种 AM 真菌与否, 与 GA 处理相比, 在盐胁迫下施入赤霉素 (GA + SS) 皆显著提高了 SA 浓度, 以 AM 处理 SA 浓度最高, 为 306.28 μg/kg。由图 4 - e 可知, 无论盐胁迫及施用赤霉素与否, 与 NM 处理相比, 接种 AM 真菌皆显著提高了 CTK 浓度; 施用外源赤霉素则升高了 CTK 浓度, 尤其表现在 GA 处理中的 AM 处理, 其显著高于其他处理 5.15 ~ 18.24 倍。由图 4 - f 可知, 在无盐胁迫条件下, 接种 AM 真菌提高了 ACC 浓度, 但

各处理差距较小; 同时盐胁迫增加了 ACC 浓度, 其增加幅度在施入赤霉素处理的 AM 植株中尤为明显, 比未经盐胁迫处理的 AM 植株显著高 1.78 倍。

2.6 AM 真菌、赤霉素施用下各指标间的相关性分析

2.6.1 单一接种 AM 真菌下离子浓度、植物激素与生长参数的相关性分析

由表 2 可知, 在单一接种 AM 真菌与未接种情况下生长参数与 K、Na 元素、植物激素含量的相关性分析中, 番茄生物量 (根、茎、叶、总生物量)、叶面积、有效叶数、株高、节距、SPAD 值与 K 含量 (除根生物量、叶面积外)、K 含量/Na 含量皆呈显著或极显著正相关, 与 Na 含量呈极显著负相关。其他指标中, 叶生物量与 ACC 含量、叶面积与 SA 含量呈显著正相关, 余下指标间皆无显著相关性。

2.6.2 单一施用外源赤霉素下离子浓度、植物激素与生长参数的相关性分析

由表 3 可知, 在单一施用外源赤霉素与不施用情况下生长参数与 K、Na 元素及植物激素含量的相关性分析中, 番茄生物量 (根、茎、叶、总生物量)、叶面积、有效叶数、株高、节距、SPAD 值与 K、IAA 含量皆呈极显著正相关, 与 CTK 含量 (除叶面积外)、GAs 含量呈显著或极显著正相关。JA 含量与茎生物量、叶生物量、叶面积、有

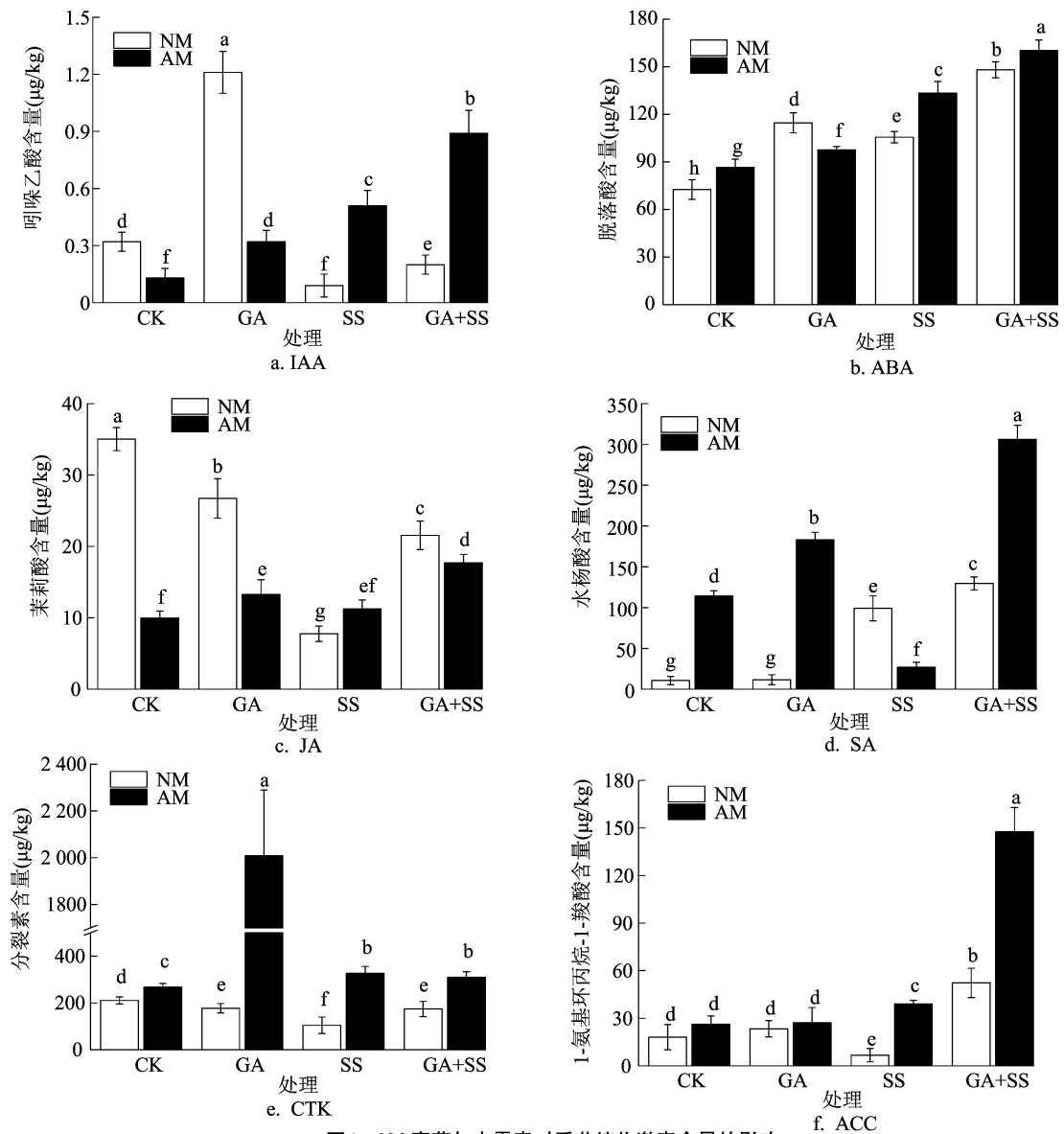


图4 AM 真菌与赤霉素对番茄植物激素含量的影响

表 2 单一接种 AM 真菌与未接种下生长参数与 K、Na 元素及植物激素含量的相关性分析

指标	相关系数								
	茎生物量	根生物量	叶生物量	总生物量	叶面积	有效叶数	株高	节距	SPAD 值
K 含量	0.633 **	0.209	0.521 **	0.607 **	0.164	0.445 *	0.563 **	0.528 **	0.510 **
Na 含量	-0.777 **	-0.703 **	-0.605 **	-0.762 **	-0.846 **	-0.737 **	-0.721 **	-0.615 **	-0.648 **
K 含量/Na 含量	0.813 **	0.495 *	0.513 **	0.446 *	0.779 **	0.553 **	0.451 *	0.467 *	0.492 *
CTK 含量	0.301	0.254	0.169	0.222	0.163	0.286	0.232	0.293	0.189
GAs 含量	0.141	0.199	0.235	0.166	0.287	0.255	0.237	0.096	0.273
IAA 含量	0.210	0.136	0.212	0.252	0.273	0.169	0.101	0.284	0.265
ABA 含量	0.093	0.165	0.248	0.177	0.194	0.222	0.167	0.255	-0.279
ACC 含量	0.111	0.153	0.477 *	0.216	0.157	0.185	0.256	0.239	0.188
SA 含量	0.224	0.177	0.140	0.255	0.482 *	0.246	0.286	0.281	-0.174
JA 含量	0.075	0.104	0.124	0.096	0.251	0.257	0.211	0.275	0.126

注: **、* 分别表示在 0.01、0.05 水平上显著相关。下表同。

效叶数呈显著正相关,K 含量/Na 含量与根生物量呈显著正相关。

2.6.3 外源赤霉素与 AM 真菌结合处理下离子浓度、植物激素与生长参数的相关性分析 由表 4 可知,在赤霉素与 AM 真菌结合情况下生长参数与 K、Na 元素及植物激素含量的相关性分析中,番茄各生

长参数与 K 含量、K 含量/Na 含量、CTK 含量、GAs 含量表现为显著或极显著正相关,与 Na 含量皆表现为极显著负相关;叶生物量与部分激素含量 (ACC、SA、JA)、叶面积与 JA 含量皆表现为显著正相关。

表 3 单一施用赤霉素与不施用下生长参数与 K、Na 元素及植物激素含量的相关性分析

指标	相关系数								
	茎生物量	根生物量	叶生物量	总生物量	叶面积	有效叶数	株高	节距	SPAD 值
K 含量	0.823 **	0.787 **	0.549 **	0.851 **	0.794 **	0.922 **	0.727 **	0.683 **	0.666 **
Na 含量	-0.126	-0.179	-0.290	-0.273	-0.146	-0.169	-0.240	-0.147	-0.286
K 含量/Na 含量	0.242	0.387 *	0.255	0.129	0.187	0.144	0.278	0.155	0.271
CTK 含量	0.490 *	0.463 *	0.477 *	0.425 *	0.096	0.471 *	0.453 *	0.508 *	0.411 *
GAs 含量	0.474 *	0.518 *	0.702 **	0.466 *	0.585 **	0.491 *	0.589 **	0.621 **	0.483 *
IAA 含量	0.856 **	0.592 **	0.593 **	0.655 **	0.619 **	0.907 **	0.731 **	0.586 **	0.693 **
ABA 含量	0.114	0.293	0.268	0.210	0.233	0.127	0.268	0.160	0.199
ACC 含量	0.228	0.107	0.491 *	0.193	0.285	0.244	0.264	0.217	0.116
SA 含量	0.145	0.298	0.266	0.232	0.218	0.276	0.093	0.246	0.239
JA 含量	0.465 *	0.112	0.480 *	0.266	0.455 *	0.429 *	0.237	0.069	0.281

表 4 赤霉素与 AM 真菌结合施用处理下生长参数与 K、Na 元素及植物激素含量的相关性分析

指标	相关系数								
	茎生物量	根生物量	叶生物量	总生物量	叶面积	有效叶数	株高	节距	SPAD 值
K	0.526 **	0.393 *	0.422 *	0.538 **	0.502 **	0.584 **	0.622 **	0.568 **	0.595 **
Na	-0.456 *	-0.541 **	-0.526 *	-0.545 **	-0.517 **	-0.506 **	-0.571 **	-0.623 **	-0.582 **
K/Na	0.611 **	0.708 **	0.513 *	0.628 **	0.622 **	0.433 *	0.727 **	0.469 *	0.531 **
CTK	0.588 **	0.520 **	0.516 **	0.563 **	0.516 **	0.599 **	0.483 *	0.623 **	0.525 **
GAs	0.396 *	0.452 *	0.444 *	0.369 *	0.437 *	0.409 *	0.396 *	0.427 *	0.463 *
IAA	0.282	0.143	0.256	0.227	0.231	0.184	0.097	0.245	0.183
ABA	0.290	0.136	0.312	0.145	0.266	0.283	0.269	0.181	0.254
ACC	0.229	0.147	0.369 *	0.252	0.273	0.096	0.211	0.272	0.238
SA	0.115	0.116	0.320 *	0.107	0.361 *	0.119	0.165	0.295	0.183
JA	0.138	0.279	0.464 *	0.248	0.213	0.239	0.187	0.145	0.159

3 结论与讨论

土壤盐渍化的发生及扩大已成为制约农业可持续健康生产的重要因素。一些治理策略,如外源施用植物激素或丛枝菌根真菌处理已被证实可有效减缓土壤盐渍化并促进植物生长发育^[8,12];然而,关于盐胁迫环境中赤霉素与 AM 真菌结合施用的研究鲜有报道。本研究中,丛枝菌根侵染率在对照处理中最高,外源赤霉素或盐胁迫处理下,侵染率皆显著降低,同时在赤霉素和盐胁迫双处理下侵染率最低。这可能是由于 AM 真菌是专性活体营养共生

菌,其主要的生长物质来自于宿主的光合产物,盐胁迫下 Na⁺、Cl⁻ 会占用 NO₃⁻、Pi 等养分转运蛋白,且光合作用受阻,因此经韧皮部回流至根系的光合碳产物减少,菌根无法获得足够的碳养分^[17],侵染率由此降低。此外,植物激素对 AM 真菌的侵染定殖亦具有重要影响^[5],最新的研究表明,赤霉素可通过 GA 信号诱导 DELLA 蛋白合成,从而抑制丛枝发育^[18]。尽管盐胁迫、赤霉素降低了 AM 真菌对番茄根系的侵染定殖,但在盐胁迫下,AM 处理提高了番茄的生物量累积及株高、叶面积、SPAD 值等地上部生长参数(表 1),且外源施用赤霉素具有进一步

的促进作用,这表明施用赤霉素对植物生长改善的影响是直接作用或与其他激素的相互作用,而不是通过提高 AM 真菌定殖的结果。

细胞内的 K、Na 浓度及其比值是维持胞内渗透压和细胞容积的重要参数。正常情况下,植物为保持细胞渗透压和细胞代谢功能,体内 K 含量较高;而 Na 是带电性离子,当植株体内累积过多的 Na 时可直接影响膜电位,使膜内电位的负值增大^[19]。本研究中,盐胁迫处理下 K 浓度降低,Na 浓度急剧增加,K 浓度/Na 浓度比值降低,由此可见限制细胞 K-Na 泵活动也是盐胁迫影响植物生理代谢的重要途径。外源施用赤霉素皆略微提高了 K、Na 浓度,而施用 AM 真菌则显著提高了盐胁迫下 K 浓度、降低了 Na 浓度,最终使 K 浓度/Na 浓度保持在较高水平,从而防止代谢过程中断和蛋白质合成受到抑制^[20]。Hajiboland 等发现,在盐渍土壤中生长的菌根番茄植物比非 AM 植株具有更高的 Na 吸收量^[21],本研究与前人研究结论相反。前人研究表明,AM 真菌对 Na⁺具有一定的摄取能力,然而在较高的 Na⁺浓度环境中,更多的 Na⁺可能截留于菌根菌丝中,而没有进入宿主体内^[17];本研究 NaCl 浓度为 150 mmol/L,前人处理为 80 mmol/L NaCl,因此土壤盐浓度水平差异可能是两者结论不一致的原因^[7]。

植物激素是由植物自身代谢产生的一类有机物质,在细胞分裂与伸长、组织与器官分化以及休眠与萌发等方面具有重要作用,可分别或协调地调控植物的生长与分化。本研究结果表明,外源施用赤霉素增加了 3 种活性赤霉素组分(GA₁、GA₃、GA₄)浓度,尤其表现在 GA₃ 组分(图 3-b)。这与前人研究结果基本一致,即盐渍条件下外源施用赤霉素主要介导 1,3-羟基化途径从而提高植物的生物活性 GAs(主要为 GA₃)^[10,22]。以上研究突出在盐度条件下赤霉素和 AM 真菌对于促进植物生长发育过程中扮演的重要角色。

为探索盐胁迫条件下外源施用赤霉素、AM 真菌与其他植物激素的相互作用关系,本研究主要探索主要的 6 类植物激素的分泌水平。其中在乙烯合成前体物 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)中,非盐胁迫条件下接种 AM 处理 ACC 浓度较高。本研究供试番茄为中杂 9 号,该品种的番茄果实具有较长的保质期,这是由于成熟抑制分子(*RIN*)缺失突变的等位基因,且 *RIN* 突变导致参与乙烯生物合成和

信号传导的基因下调表达^[23]。此外,本研究表明 AM 真菌和赤霉素之间的相互作用显著增加了番茄植物中 ACC 的浓度。前人研究发现,赤霉素代谢和生物合成以及 AM 真菌介导的细胞编程性死亡皆可通过补充 *RIN* 从而调节乙烯合成^[23,24],ACC 浓度因此提高。在分裂素(CTK)中,接种 AM 真菌皆显著促进了 CTK 浓度的升高,这种增加效应在结合施用赤霉素处理中尤为明显。先前的研究表明,AM 植物在叶片和根系中比非菌根植物积累更多的 CTK^[25]。这可能是由于 AM 植物提高宿主磷酸盐浓度从而促进细胞分化所致。据报道,菌根植物吸收磷酸盐会增加根系中 CTK 的分泌水平并使 CTK 向地上部转移^[26]。同时 CTK 浓度与 GA、GA + AM 处理植物的相关生长参数呈显著或极显著正相关(表 4),这表明赤霉素与 CTK 浓度相互作用可在盐度环境中维持植株生长,并且接种 AM 真菌对生长有额外的积极影响。

吲哚乙酸和脱落酸是调控植物生长及分化的主要天然激素。本研究中,盐胁迫使 IAA 浓度降低、ABA 浓度增加,这意味着盐胁迫导致植物生长减缓,生长周期缩短。且施用 AM 真菌、赤霉素及其二者结合施用处理的植物中,该两者激素浓度皆高于相应的对照处理。Weiss 等研究表明,在拟南芥和烟草中,IAA、ABA 与赤霉素在生物合成水平上具有正相互作用,赤霉素可诱导 IAA、ABA 生物合成基因 *IAA9*、*PYL9* 的表达^[27],且编码催化激素生物合成的关键酶^[28]。

茉莉酸与 AM 真菌可有效改善植物正常生长发育及减轻非生物胁迫(如盐胁迫)^[26,29],水杨酸在植物对环境胁迫的响应中具有重要调节作用^[30]。一般而言,JA 和 SA 在植物体中普遍表现为串扰关系。本研究结果表明,在盐胁迫处理和 AM 处理中 JA 与 SA 之间皆表现为串扰拮抗,这取决于 SA、JA 参与的生理过程及器官的功能差异^[29]。相关分析表明,AM 真菌提高番茄生长发育与这 2 种激素含量的变化无关(表 2),而赤霉素处理下 JA 与部分植物生长参数显著相关(表 3),表明 GA 与 JA 之间的串扰作用在调节盐胁迫条件下的植物生长亦具有重要作用。

在单一接种 AM 真菌与未接种、在单一施用赤霉素与不施用及赤霉素与 AM 真菌结合施用与对照处理的离子稳态参数、植物激素与番茄生长参数的相关分析中,接种 AM 真菌情况下番茄生长参数与

K 含量、K 含量/Na 含量呈显著或极显著正相关,与 Na 含量呈极显著负相关,整体与植物激素无明显相关性(表 2),表明 AM 真菌主要调节 K - Na 稳态以维持细胞渗透压从而维持宿主正常生长。外源施用赤霉素下番茄生长参数则主要与 GAs、IAA 及 CTK 含量呈明显正相关,表明外源赤霉素主要诱导特定植物激素从而促进植物生长发育。而在赤霉素及 AM 真菌结合施用处理中,则分别通过调节离子稳态、植物激素(CTK、GAs)以维持盐胁迫环境中番茄的生长,两者为互补关系。

参考文献:

- [1] 张 涛,刘勇鹏,韩娅楠,等. 100 份辣椒种质资源的耐盐综合评价及耐盐品种筛选[J]. 山东农业科学,2020,52(5):7-15.
- [2] 王 凯,孙星星,秦光蔚,等. 我国土壤改良修复工程技术研究进展[J]. 江苏农业科学,2021,49(20):40-48.
- [3] 杨劲松,姚荣江,王相平,等. 中国盐渍土研究:历程、现状与展望[J]. 土壤学报,2022,59(1):10-27.
- [4] 焦德志,赵泽龙. 盐碱胁迫对植物形态和生理生化影响及植物响应的研究进展[J]. 江苏农业科学,2019,47(20):1-4.
- [5] 曹本福,姜海霞,陆引罡,等. 烟草与丛枝菌根真菌的共生效应研究进展[J]. 中国土壤与肥料,2021(1):327-338.
- [6] 张爱娣,郑仰雄,黄东兵. 丛枝菌根真菌对大叶女贞耐盐性的影响[J]. 江苏农业科学,2018,46(19):129-133.
- [7] 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.
- [8] 高秀华,傅向东. 赤霉素信号转导及其调控植物生长发育的研究进展[J]. 生物技术通报,2018,34(7):1-13.
- [9] 李武琴,曾乙心,陈光勇,等. 外源激素对盐胁迫下烟草幼苗生理抗性的影响[J]. 山东农业科学,2018,50(9):36-39.
- [10] Hamayun M, Khan S A, Khan A L, et al. Exogenous gibberellic acid reprograms soybean to higher growth and salt stress tolerance[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2010, 58(12):7226-7232.
- [11] 薛志忠,吴新海. 赤霉素对盐胁迫下番茄种子萌发特性的影响[J]. 北方园艺,2011,35(15):59-61.
- [12] Eliwa A. The effect of the exogenous gibberellic acid on two salt stressed barley cultivars[J]. European Scientific Journal, 2014, 10: 228-245.
- [13] 赵二劳,闫 唯,郝丽琴,等. 番茄红素提取技术及其功能活性研究进展[J]. 食品研究与开发,2017,38(8):188-192.
- [14] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular - arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1970, 55(1):158-IN18.
- [15] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京:中国农业出版社,2000.
- [16] Albacete A, Ghanem M E, Martínez - Andújar C, et al. Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(15):4119-4131.
- [17] 曹本福,姜海霞,刘 丽,等. 丛枝菌根菌丝网络在植物互作中的作用机制研究进展[J]. 应用生态学报,2021,32(9):3385-3396.
- [18] Floss D S, Levy J G, Lévesque - Tremblay V, et al. DELLA proteins regulate arbuscule formation in arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(51):E5025-E5034.
- [19] 闫道良,郭予琦. NaCl 处理对海滨锦葵 N、P 和 Na⁺、K⁺ 含量及其化学计量特征的影响[J]. 核农学报,2015,29(6):1211-1217.
- [20] Khalloufi M, Martínez - Andújar C, Lachaâl M, et al. The interaction between foliar GA₃ application and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation improves growth in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants by modifying the hormonal balance[J]. Journal of Plant Physiology, 2017, 214:134-144.
- [21] Hajiboland R, Aliasgharzadeh N, Laiegh S F, et al. Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants [J]. Plant and Soil, 2010, 331(1/2):313-327.
- [22] Martín - Rodríguez J Á, Ocampo J A, Molinero - Rosales N, et al. Role of gibberellins during arbuscular mycorrhizal formation in tomato: new insights revealed by endogenous quantification and genetic analysis of their metabolism in mycorrhizal roots [J]. Physiologia Plantarum, 2015, 154(1):66-81.
- [23] Kumar V, Irfan M, Ghosh S, et al. Fruit ripening mutants reveal cell metabolism and redox state during ripening[J]. Protoplasma, 2016, 253(2):581-594.
- [24] Fujisawa M, Shima Y, Higuchi N, et al. Direct targets of the tomato - ripening regulator RIN identified by transcriptome and chromatin immunoprecipitation analyses[J]. Planta, 2012, 235(6):1107-1122.
- [25] Hause B, Mrosk C, Isayenkov S, et al. Jasmonates in arbuscular mycorrhizal interactions[J]. Phytochemistry, 2007, 68(1):101-110.
- [26] Miransari M, Abrishamchi A, Khoshbakht K, et al. Plant hormones as signals in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2014, 34(2):123-133.
- [27] Weiss D, Ori N. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones[J]. Plant Physiology, 2007, 144(3):1240-1246.
- [28] Ludwig - Müller J. Auxin conjugates: their role for plant development and in the evolution of land plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(6):1757-1773.
- [29] Wasternack C, Hause B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development[J]. Annals of Botany, 2013, 111(6):1021-1058.
- [30] Song S, Qi T, Wasternack C, et al. Jasmonate signaling and crosstalk with gibberellin and ethylene [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2014, 21:112-119.