

郭娜,张玥,刘贤雍,等.丛枝菌根真菌提高植物耐盐性生理机制研究进展[J].江苏农业科学,2023,51(4):16-23.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.04.003

丛枝菌根真菌提高植物耐盐性生理机制研究进展

郭娜,张玥,刘贤雍,乔巍,接伟光

(黑龙江东方学院,黑龙江哈尔滨 150066)

摘要:随着经济的发展,诸多环境问题以及不良的农业生产活动方式使得土壤盐渍化程度加重,土壤盐渍化的改良成为全球性问题,盐碱地资源再度开发利用成为各地关注重点。丛枝菌根真菌是一类可以与植物形成共生关系并为其改善多种抗逆特性的活体微生物,在协助宿主面对各类胁迫作用时,通过协助宿主在胁迫作用下的养分等物质吸收来减轻胁迫作用的负面影响,其在农业和生态环境方面的应用得到广泛关注。本文从盐胁迫下丛枝菌根真菌对宿主植物的影响及对根际土壤的影响等 2 个角度综述了其提高植物耐盐性生理机制,初步总结了丛枝菌根真菌在促进植物应对盐胁迫时的基本策略,旨在为了解该研究领域的现状和发展提供参考,为丛枝菌根真菌提高盐渍土生产力、扩大耕地面积以及提高作物产量等实际意义提供科学依据,为增强植物耐盐性和盐碱地改良的研究提供新的思路。

关键词:丛枝菌根真菌;菌根共生体;耐盐性;生理机制;盐胁迫

中图分类号:S182;S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)04-0016-07

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)在自然界中分布广泛,是普遍存在于土壤中的一种微生物,它是根际土壤的主要成分之一。为植物根系中最重要的一类内生真菌,主要包括球囊菌门中的多孢囊霉目、原囊霉目、球囊霉目和类球囊霉目。目前,最新 AM 真菌分类系统形成了 1 纲 4 目 11 科 27 属约 300 种^[1]。AM 真菌广泛存在于耕地、林地、草原等生态环境中,能够与自然界大多数的陆生植物根系共生。

AM 真菌的丛枝结构一方面作为植物根际的延伸,协助植物进行养分吸收,另一方面植物为其提供碳水化合物。随着研究的深入,人们了解到 AM 真菌的定殖对植物性能产生多种有益的影响,包括为寄主植物提供了有机碳和真菌生长繁殖所需的基质;提高植物根际土壤的理化性质协助水分和诸如氮磷等无机元素的摄入,维持土壤肥力改善生态系统的平衡,改变植物生理活动和种间相互作用调控植物根系分泌次生代谢产物等功能^[2]。

在自然条件下,不同的地理气候条件和人类活动等原因下,各种不利环境都超过了自然和植物发

育的可接受范围,导致植物受伤甚至死亡。这些环境被称为逆境或胁迫,会损害植物。植物在不利环境中的适应性和抵抗力为植物的抗逆性或抗性。当植物受到外界因素胁迫,胁迫条件本身或通过胁迫产生的生理生化变化作为信号分子激活下游信号通路,最终引起植物产生针对相应胁迫的抗逆举措,其中涉及一系列基因表达与调控^[3]。植物抗逆性相关的研究可以帮助我们规划地区经济作物的种植,有利于提高地区农业经济效益。

盐胁迫对于世界农业产生的负面影响不容小觑,据估计,全球 5%~7% 的土地受到盐碱化的影响,并且数值逐年增加^[4]。AM 真菌能缓解植物在盐胁迫下受到的伤害,主要体现在降低植物的渗透势,从而影响植物水分吸收,钠和氯离子的毒害会导致代谢紊乱、细胞器的损害、植物的营养失调 3 个方面。AM 真菌通过增加渗透压调节来抵消渗透压降低,通过增加抗氧化剂的产生来降低植物在盐胁迫下植物代谢产生的氧自由基,通过保护植物的光合作用、调节气孔导度以提高水分利用率等方式来降低盐胁迫带给植物的负面作用^[5]。目前,国内外已经对盐胁迫下 AM 真菌与宿主植物形成共生关系并适应各种逆境环境开展了一些研究,因此本文从盐胁迫下 AM 真菌对宿主植物环境互作角度的影响及对根际土壤的影响等 2 个角度综述 AM 真菌提高植物耐盐性生理机制,旨在为了解该研究领域的现状和发展提供参考,为 AM 真菌提高植物耐盐性和

收稿日期:2022-04-08

基金项目:黑龙江省自然科学基金联合引导项目(编号:LH2021C076)。

作者简介:郭娜(1983—),女,辽宁昌图人,博士,副教授,硕士生导师,从事生物活性物质利用研究。E-mail:guona0329@126.com。

通信作者:接伟光,博士,教授,硕士生导师,从事微生物生理生态研究。E-mail:jieweiguang2007@126.com。

盐碱地的改良及盐渍土生产力的提高提供科学依据。

1 AM 真菌对盐胁迫下宿主植物的影响

1.1 AM 真菌对植物生理水平的影响

当植物受到盐胁迫时,AM 真菌可能通过影响植物激素水平的方式协助植物避免其带来的危害。脱落酸(ABA)作为一类植物激素,会防止细胞延伸,促使叶片脱落,从而影响植物生长。盐胁迫下,莴苣(*Lactuca sativa* L.)的 ABA 含量在 0、40 mmol/L NaCl 条件下相比对照组(未定殖 AM 真菌)具有更低的水平,在 80 mmol/L NaCl 条件下略高于对照组。但在对根部的 ABA 合成基因 *LsNCED2* 的表达测定中,在 40 mmol/L NaCl 时植物 *LsNCED2* 基因的表达就已经超过对照组,暗示 AM 真菌在盐胁迫下存在一种机制改变寄主的 ABA 水平,并且这种机制可能是 AM 真菌缓解植物盐胁迫的一种方式^[6]。在对芝麻(*Sesamum indicum* L.)的研究中,吡啶乙酸(IAA)、吡啶丁酸(IBA)和赤霉素(GA)含量在盐胁迫下均有所降低,AM 真菌的定殖一定程度上恢复了上述激素在植物体内的水平,并且降低了 ABA 的产生^[7]。对大豆[*Glycine max* (L.) Merr.]的研究中也证明了盐胁迫下导致 IAA 和 IBA 水平降低的情况。另外,在 AM 定殖后,异戊二烯的水平有增加的趋势,但尚不清楚这与 ABA 含量的降低是否有关联^[8]。独脚金内酯(SL)在与种子的萌发、生枝和与寄主植物的共生中起到十分重要的作用。宿主根通过释放 SL 来刺激土壤中的 AM 真菌伸长菌丝,利于 AM 的定殖。更重要的是,SL 可能也帮助了宿主应对盐胁迫^[9]。在对大麻(*Cannabis sativa* L.)幼苗的研究中,研究者发现植物 AM 真菌通过提高 ABA 含量引起 SL 的产生,而植物在盐胁迫下 H₂O₂ 水平的上升可能影响了植物 ABA 的产生^[10]。在研究宁夏盐土接种 AM 真菌改善枸杞(*Lycium chinense* Mill.)的生长中分析结果表明,地表球囊霉(*Glomus versiforme*)直接影响了枸杞的 LAA 和 ABA 含量,并且通过参与这 2 种激素的调控促进了植物自身对养分和水分的吸收利用^[11]。百合属(*Lilium*)植株接种摩西柄管囊霉(*Funneliformis mosseae*)和地表球囊霉(*G. versiforme*)可以缓解盐胁迫,其主要原因是影响了盐胁迫下百合内源激素 IAA 和 ABA 含量,进而提高根系生长能力,在不利条件下提高吸水率,调节自身

渗透平衡能力^[12]。在探索简氏气单胞菌(*Aeromonas simplicis*)和希瓦氏菌(*Shewanella*)这 2 种菌株促进植物生长的机制研究中,2 种菌株通过产生挥发性酸类物质促进拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh]的生长发育,推测这 2 种菌株通过调节土壤环境的 pH 值来促进处于盐碱胁迫下植物的生长^[13]。刘旭光发现,在盐碱胁迫下接种 AM 真菌对蒙古黄芪[*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge var. *mongholicus* (Bunge) P. K. Hsiao]幼苗的生长指标、生理指标及有效成分有着有益的影响^[14]。郑爱珍等在研究 AM 真菌对水培番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)生长的影响中发现,单独接种根内球囊霉(*G. intraradices*)或摩西球囊霉(*G. mosseae*)均显著促进了番茄(*L. esculentum* Mill.)根系发育,数据表明其根长、根表面积、根体积、分叉数等指标都明显增加^[15]。

1.2 AM 真菌对植物氧化胁迫的影响

植物细胞中的氧自由基多数来源于线粒体和叶绿体的电子传递过程。当植物受到外界胁迫时,这些活性氧簇(ROS,包括 HO₂·、O₂⁻·、OH·、H₂O₂)增加,导致细胞中脂质、蛋白质和 DNA 受到氧化损伤,最终导致植物死亡。为了抵御氧毒害,植物自身产生的抗氧化酶包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、愈创木酚过氧化物酶(GPOX)、谷胱甘肽还原酶(GR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、谷胱甘肽 S-转移酶(GST)以及谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px/GPX)和非酶类抗氧化剂,如维生素 C(VC)、谷胱甘肽(GSH)、脯氨酸(Pro)、α-生育酚(VE)、类胡萝卜素(Car)以及黄酮类物质^[16]。研究表明,菌根定殖的植物往往相比非菌根植物在盐胁迫下受到的氧化应激损伤更少。在以胡卢巴(*Trigonella foenum-graecum* L.)为对象的研究中,研究人员对比了在 0、50、100、200 mmol/L 下接种 AM 真菌和不接种 AM 真菌的胡卢巴根系与枝叶的干质量、丙二醛(MDA)含量、抗氧化物含量、抗氧化物酶活性。结果显示接种了 AM 真菌的胡卢巴根系与枝叶有更高的干质量,更低的丙二醛(MDA,类膜脂氧化产物),更高的抗坏血酸、α-生育酚、谷胱甘肽和类胡萝卜素含量。同时 SOD 的活性水平升高、CAT 的水平下降^[17]。具有优势的 AM 真菌可以显著提高植物体内抗氧化物的含量,不仅可以增加植物中各种抗氧

化酶的酶促反应活性和能力,还可以提高抗氧化剂的积累。常伟在试验中发现,盐胁迫条件下接种根内球囊霉(*G. intraradices*)提高了沙枣(*Elaeagnus angustifolia* L.)苗木叶片 SOD、CAT、APX、POD 的活性,激活了抗氧化酶系统积累更多的可溶性物质改善渗透调节能力清除 ROS 的毒害增强了沙枣(*E. angustifolia* L.)苗木的耐盐性^[18]。南雪芹通过接种不同种类的 AM 真菌研究其对茶树[*Camellia sinensis* (L.) O. Ktze.]幼苗的耐盐性,POD、CAT 活性在盐处理第 3 天达到最大值之后开始下降,SOD 活性在盐处理第 3 天显著增高之后呈缓慢上升趋势。说明盐处理前期由 POD、CAT 和 SOD 协同清除叶细胞中的氧自由基和过氧化产物盐,处理后期 POD、CAT 活性下降清除氧自由基说明保护细胞膜系统的任务主要由 SOD 负责^[19]。在对番茄(*L. esculentum* Mill.)的试验中也获得了类似的结果,其根、茎、叶干质量增加,SOD、POD、APX 的活性增加,而 CAT 则影响不明显^[20]。AM 真菌通过增加多种抗氧化酶(SOD、CAT、APX、GR)的活性降低了 MDA、H₂O₂ 的水平,并提到 AM 真菌也通过提高相对离子渗漏率来降低黄瓜(*Cucumis sativus* L.)在盐胁迫下的应激氧伤害^[21]。朱凌骏通过接种菌根真菌与自培无菌皂荚(*Gleditsia sinensis* Lam.)和榉树[*Zelkova serrata* (Thunb.) Makino]实生幼苗并进行盐胁迫的盆栽试验,结果表明,盐胁迫下,菌根真菌会通过调节植物根系或叶片的 NR、GR、NOX 活性,来抵抗盐胁迫对宿主植物的危害,同时会提高植物吸收光能的能力^[22]。有报道称,AM 真菌与枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)联用可以增加部分抗氧化物酶在植物中的活性并降低 MDA 的含量,对于植物中的非酶类抗氧化剂而言,脯氨酸、甜菜碱的含量在盐胁迫下往往会增加^[23],值得注意的是,虽然在接种 AM 真菌之后,植物的脯氨酸含量明显升高,但植物合成脯氨酸的关键酶 P5CS 的活性没有受到较大影响(其活性仅有小幅差距),暗示 AM 真菌对植物胁迫下脯氨酸合成有未被探明的作用机制^[24]。

1.3 AM 真菌对植物光合作用的影响

盐胁迫会影响光合系统 II,从而使植物光合作用下降,这一方面是由于盐胁迫造成 ROS 的产生,另外一方面,盐胁迫通过影响核糖体活性,影响诸如与光合作用相关的二磷酸核酮糖氧合酶,并影响 ATP 生成,最终造成光合系统相关的蛋白质合成障

碍^[25]。AM 真菌侵染的水稻(*Oryza sativa* L.)植株在盐胁迫下的生物量积累、气孔导度、净光合速率和蒸腾速率均高于 AM 真菌未侵染的植株,而在叶绿素荧光参数的研究中,光合系统 II 的最大效率并未展现出明显差异,由此表明 AM 真菌可能通过以上几种方式帮助植物应对盐胁迫^[26]。有研究表明,接种 AM 真菌提高了盐胁迫下沙枣(*E. angustifolia* L.)的光合参数(P_n 、 T_r 、 G_s 、 C_i)和光响应曲线参数($P_{n,max}$ 、LSP、LCP、AQY)以及水分利用效率,能够防止盐胁迫带来的损伤^[27]。盐胁迫诱导许多植物结构和功能的变化,帮助它们适应新的环境和影响光合器官的超微结构,减低盐胁迫对植物细胞膜完整性的损害,维持叶绿体类囊体和基粒堆积结构。例如,在盐胁迫下,AM 真菌通过侵染沙枣(*E. angustifolia* L.)幼苗,来改善其光合功能和叶片叶绿体超微结构以减轻对其细胞膜完整性的损害来提高植物的耐盐性^[28]。张艳贺等人研究不同生长环境对黄芪[*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge]叶绿体超微结构的影响发现,内生真菌的加入能够维持叶片细胞中叶绿体和类囊体形态的稳定,可促进植株生长^[29]。此外,AM 真菌促进植物产生的抗氧化剂对光合系统的正常运行十分重要,例如甜菜碱(季铵化合物)在清除植物 ROS 以及保持酶和膜的完整性中扮演重要角色,同时 AM 真菌还通过提高其含量来保护植物的光合系统 II。另外,盐胁迫条件下,植物叶片和根系中水孔蛋白基因的上调可能是为了促进根系对水分的吸收、运输以及 CO₂ 通过质膜的扩散。提高了植物的净光合速率,并与根离子转运蛋白协同作用,提高了植物的气孔导度,促进了植物的光合作用。

1.4 AM 真菌对植物盐度水平的影响

盐胁迫对于植物最直接的影响就是高盐度导致植物体内的盐度升高、渗透压降低,体内离子比例失调,最终导致植物生长代谢等生理活动受到影响。例如当受到 NaCl 胁迫时,根和芽的 Na⁺ 含量升高,这直接影响了 K⁺ 和 Ca²⁺ 等的比例,此时 AM 真菌可通过提高 P、K、Mg、Ca 元素含量来保护这些元素在植物体内的占比并阻止盐分向枝干转移^[30-32]。接种 AM 真菌可促使杜梨(*Pyrus betulifolia* Bge.)幼苗充分吸收 N、P、K 等元素,有效缓解 Na⁺ 的胁迫,加强对养分的吸收,进而增强植物的耐盐性^[33],这一结论与胡宗好研究不同盐碱胁迫对羊草[*Leymus chinensis* (T.) Tzvel.]、白刺(*Nitraria tangutorum*

Bobr.)、沙枣 (*E. angustifolia* L.) 和枸杞 (*L. chinense* Mill.) 耐盐性的影响^[34]一致。在开展对松嫩盐碱草地蒲公英 (*Taraxacum mongolicum*) 根围 AM 真菌的多样性调查研究中发现,在盐胁迫下无论是否接种 AM 真菌蒲公英 (*T. mongolicum*) 体内 Na^+ 的含量与未胁迫相比均增加。 Na^+ 的过量积累导致了 P、Fe、Zn 等元素的吸收量变低。但接种摩西柄管囊霉 (*F. mosseae*),不但提高了蒲公英 (*T. mongolicum*) 中 P、Mg、Cu、Zn 元素的含量,而且还降低了对 Na^+ 的吸收。这说明接种摩西柄管囊霉 (*F. mosseae*) 增加了盐胁迫下蒲公英 (*T. mongolicum*) 对营养元素的吸收,同时减少了对 Na^+ 的吸收以维持其体内的离子平衡^[35]。接种 AM 真菌后羊草中的 Ca^{2+} 和 K^+ 浓度显著升高,证明接种 AM 真菌可增强其渗透势进而适应盐胁迫环境^[36]。AM 真菌有利于宿主避免盐胁迫对植物带来危害的机制是多样的,已存在大量针对控制植物体内离子水平的基因和蛋白的研究。例如 AM 真菌可上调宿主基因如 *GintAQPI* (一种水通道蛋白基因),该基因在受到盐胁迫与干旱胁迫时上调,其表达的蛋白质通过向宿主输送水分来降低高渗环境对植物水分吸收的影响,同时该研究也提及了 *GintAQPI* 可能参与了盐胁迫下的菌丝伸长^[37]。AM 真菌可以刺激表达参与刺槐 (*Robinia pseudoacacia* L.) 根 K^+/Na^+ 稳态的膜转运蛋白的 3 个基因 (*rpsos1*、*rphkt1* 和 *rpskor*)。最终改善水分状况和 K^+/Na^+ 稳态,这导致在盐胁迫下的生长性能和耐盐性得到助益^[38]。水稻 (*O. sativa* L.) 的 *osnhx3*、*ossos1*、*oshkt21* 和 *oshkt1* 基因的表达在盐胁迫下也受到了 AM 真菌的影响,作为通道蛋白,它们的高表达利于促进钠离子从细胞质中进入到液泡中,并从木质部卸载 Na^+ ,同时也将光合器官中的 Na^+ 再循环到根中^[39]。接种 AM 真菌的沙枣 (*E. angustifolia* L.) 幼苗提高了苯丙烷代谢的次生代谢水平,增强了 Ca^{2+} 和 ROS 清除能力的信号转导,促进了蛋白质的生物合成,加速了蛋白质的折叠,抑制了盐胁迫下蛋白质的降解,同时,AM 真菌上调了参与提供细胞能量的蛋白质,为菌根植物抵抗盐胁迫提供能量,该过程涉及对宿主多种蛋白表达的调控,包括能量、蛋白质合成、转运、蛋白质折叠、信号转导等相关蛋白的表达^[40]。

1.5 AM 真菌对植物氮水平的影响

氨基酸是植物根系吸收并同化氮素的一种重要的形式。盐度通过影响氮素代谢的不同阶段,如

氮素的吸收和还原以及蛋白质的合成来干扰氮的获得和利用。施用 AM 真菌可以帮助宿主植物更好地同化氮素。相关研究表明,在盐碱环境中游离的氨基酸可被 AM 真菌所累积,其盐离子可作为渗透剂提高植物的产量。研究表明,在盐胁迫的低盐条件下,游离氨基酸的质量分数有所提升,但在高盐条件下游离氨基酸的质量分数逐渐下降且浓度越高下降趋势越明显^[41-42]。在以甜菊 (*Stevia rebaudiana* Bertoni) 为研究对象时,随着盐处理浓度的升高,甜菊 (*S. rebaudiana* Bertoni) 的氮依赖性显著下降,延缓了根部的氨基酸合成^[43]。研究枳实 (*Citrus junos* Sieb. ex Tanaka) 生苗表明,无论是盐胁迫或非盐胁迫条件下,接种摩西球囊霉 (*G. mosseae*) 和地表球囊霉 (*G. versiforme*) 都显著提高了根系的可溶性蛋白含量。可见接种 AM 真菌对于蛋白的合成起到关键作用或者能通过接种菌剂产生新的蛋白,种种途径都有助于提高枳实 (*C. junos* Sieb. ex Tanaka) 的耐盐性^[44]。Giri 等发现,田菁 [*Sesbania cannabina* (Retz.) Poir.] 菌根和埃及链球菌 (*Streptococcus aegypti*) 的芽中氮素积累量高于非菌根对照植物。菌丝通过硝酸盐从土壤中获取无机氮,并通过位于含有果甘 (*Glycyrrhiza squamulosa* Franch) 的细胞中的硝酸盐还原酶将其同化,谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶 (GS/GOGAT) 循环导致精氨酸的形成。这样一系列条件下形成的精氨酸,位置从最初的超自由基转移到根内菌丝,在其他物质中产生氨以达到铵离子和 pH 值的平衡,这些过程与在超自由基菌丝中参与初级固氮的酶的表达增加一致,而精氨酸分解代谢的酶在自由基内的菌丝中上调^[45]。然而,关于氮从真菌到植物的转移知之甚少。Martin 等观察到在此过程有铵转运体的参与,由于氮素代谢相关酶的变化导致氮素代谢发生变化,进而接种 AM 真菌植物的氮素吸收增加^[46]。研究表明,改善氮营养可以通过减少钠离子的吸收来帮助减少其毒性作用,这可能间接地帮助维持植物的叶绿素含量,有助于植物光合作用的提高从而获取产物。

1.6 AM 真菌对宿主植物群落结构的影响

AM 真菌的种群丰富度与植物种群丰富度以及群落多样性密切相关,并对生态系统的生产力产生重大影响。Urcelay 等对草地生态系统进行研究表明,AM 真菌作用的关键因素包括优势以及从属地位植株的菌根依赖性^[47]。同科但不同物种的 AM

真菌的侵染程度有所不同,但同属之间差别可忽略不计,说明不同物种是 AM 真菌侵染不同的重要因素^[48]。当其侵染植物后,土壤颗粒稳定性会有所提升。Ardestani 等研究发现,AM 真菌并不是只专注于侵染一种植物,与其菌丝相邻的植株也会被 AM 真菌侵染,菌丝就像众多植株菌根的黏合剂^[49]。因此,在自然界生态系统的植物群落中,大量的植物个体通过菌丝体的地下网络进行整合,该平台上的物质信息交流加强了植物的生态功能,这是 AM 真菌平衡生态系统的重要途径,有益于保持区域群落结构的稳定性和植物的多样性。

在盐处理条件下, C_3 和 C_4 植物对接 AM 真菌均表现出积极的响应,从而克服了预测的共生效率效应此外, C_3 与 C_4 植物相比, C_3 植物在定殖后,光合作用、相对含水量、用水效率均高于 C_4 植物^[50]。

2 AM 真菌对盐碱胁迫下根际土壤的影响

2.1 AM 真菌对根际土壤理化性质的影响

在盐胁迫条件下,AM 真菌对维持植物营养状态和生长的积极影响可以被看作是植物耐受盐的一种策略,特别是在营养贫瘠的土壤中。丛枝菌根菌丝利用其优势将小团聚体整合并改造成大团聚体增强土壤稳定性,并获取有机质从而加强了土壤生产力^[51]。在研究木霉菌 (*Trichoderma*) 对玉米 (*Zea mays* L.) 幼苗根际土壤理化特性的影响时,表明盐碱胁迫下玉米 (*Z. mays* L.) 品种根际土壤盐分含量、pH 值及钠吸收比 (SAR) 均不同程度地增加,降低了土壤有机质和速效养分含量,影响了土壤酶活性,抑制了植株生长^[52]。笔者之前的研究表明,连作大豆土壤中真菌的丰度主要受其铵态氮、有机质、水及有机磷的含量影响较大^[53]。除此之外,石膏和石灰石基岩上的重黏性土壤中的土壤物理压力,以及自然的富营养化,似乎破坏了典型的菌根定植水平和土壤化学性质之间的关系^[54]。土壤中元素的含量及形式同样会对处于胁迫下的 AM 植物造成影响,例如土壤氮的形式比例 ($\text{NH}_4^+ : \text{NO}_3^-$) 随着全球化石燃料的燃烧而改变。盐胁迫下的 AM 真菌植物在不同的氮形式比例下的光合作用水平有所差异^[55]。在土壤中加入铍 (Pi) 元素可以一定程度缓解盐分胁迫,改善其气孔导度,但是,这种效果并不会与 AM 真菌的效果相协同,当 Pi 与 AM 真菌同时存在时,两者缓解盐胁迫的作用

相对于它们单独存在时并没有更高^[56]。但可以肯定的是,通过同位素示踪的方法,发现 AM 真菌提高了盐胁迫下植物的 Pi 摄入^[57]。

2.2 AM 真菌对根际土壤菌群结构的影响

AM 真菌不仅会增强部分植物的耐盐性,而且不同的 AM 真菌对植物产生的耐盐效果也不同,例如在对日本冲绳岛海岸植被中 AM 真菌群落的研究中,研究者对样本中的 AM 真菌进行了扩增试验,得到 2 种优势种,通过单独定殖试验表明,盐分会影响 AM 真菌的促芽作用^[32]。对香蕉 (*Musa nana* Lour.) 的种植施加微生物菌剂时,有效改善了香蕉 (*M. nana* Lour.) 土壤的理化性质,土壤中微生物的菌落结构也发生了变化,通过调节土壤微生物菌落结构来改善土壤性质,抗性能力提高^[58]。侯力峰在探究不同荒漠植物土壤中内生真菌的研究中发现,深色有隔内生真菌对于不同植物种类影响略有不同,其分布主要与宿主植物种类、土壤深度及土壤因子息息相关^[59]。叶林在研究 AMF 与西瓜 [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai] 幼苗根系建立互惠共利的共生体系时发现,盐碱胁迫下接种 AMF 增加了西瓜 [*C. lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai] 幼苗根长、根系表面积、总体积和分叉数,提高了根系活力和根系伤流强度,促进了根系对养分和水分的最大吸收量,同时提高了根区土壤酶活性,丰富了土壤微生物数量,增加了根系分泌物,营造了良好的根区土壤微生态环境^[60]。

3 结论

AM 真菌在协助宿主应对各类胁迫作用时,通过协助宿主在胁迫作用下的养分等物质吸收来减轻胁迫作用的负面影响。这一类对宿主的作用在非胁迫环境下就已存在,作用在于协助宿主正常的生理活动和生长发育。而当胁迫出现后,这些作用的地位出现了变化即维持与抵消胁迫作用。综上所述,可以将 AM 真菌协助宿主应对胁迫因素的策略大致概括为:(1) AM 真菌通过维持或增强在非胁迫环境下就存在的固有属性协助植物应对胁迫(例如对磷和氮吸收的增强);(2) AM 真菌存在一些“通用”的机制来应对广泛存在的各类胁迫下的毒害作用(如氧应激和光合作用的减弱);(3) AM 真菌存在对于某一类胁迫因素的“专属”机制(例如影响宿主酚酸水平应对黄萎病);(4) 涉及的合成产物可能在不同胁迫因素下扮演不同的角色(例如 Pro)。

随着 AM 真菌与宿主抗逆特性相关研究的深入,AM 真菌的利用前景更为可观。通过 AM 真菌与植物共生体系的建立来改善某种植物在某一胁迫下的生长,进而将其应用于植物对盐碱胁迫、干旱胁迫、重金属胁迫、化学污染以及生物胁迫的应激反应等,同时可以实现提高土地的利用,扩大耕地面积,提高作物产量等实际意义。

AM 真菌还可以通过增加寄主植物的营养和改善渗透调节在耐盐性方面发挥关键作用。在盐渍土壤中成功地将 AM 真菌商业化以提高作物生长和产量需要进一步的详细研究,特别是利用阳离子质子抗菌剂、环核苷酸门控通道和分离 AM 真菌耐盐菌株来开发耐盐接种。近年来,由于基因组技术的应用,我们的知识有了很大的提高。然而,一些关键问题仍然存在,特别是关于 AM 真菌如何入侵植物组织,抑制宿主防御,交换营养物质,影响植物激素信号和自然环境中 AM 真菌的生态等。另一个理想的未来目标是通过识别 AM 发展和功能所需的关键分子,提高 AM 真菌技术在可持续农业和环境管理方面的潜力。因此,关于 AM 真菌及其利用的研究势必成为一大研究热点。

参考文献:

- [1] 王幼珊,刘润进. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录[J]. 菌物学报,2017,36(7):820-850.
- [2] Jeffries P, Gianinazzi S, Perotto S, et al. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility[J]. Biology and Fertility of Soils,2003,37(1):1-16.
- [3] van der Heijden M G A, Wiemken A, Sanders I R. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant[J]. New Phytologist, 2003,157(3):569-578.
- [4] 陈淑敏,金钊,张晶,等. 陕北不同沟道土地盐碱化现状及影响因素[J]. 地球环境学报,2020,11(1):81-89.
- [5] Ruiz-Lozano J M, Porcel R, Azcón C, et al. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies[J]. Journal of Experimental Botany,2012,63(11):4033-4044.
- [6] Aroca R, Ruiz-Lozano J M, Zamarreño Á M, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants[J]. Journal of Plant Physiology,2013,170(1):47-55.
- [7] 徐芬芬. 干旱和盐复合逆境对芝麻种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 吉林农业科学,2013,38(4):15-17.
- [8] Hashem A, Abd-Allah E F, Alqarawi A A, et al. Comparing symbiotic performance and physiological responses of two soybean cultivars to arbuscular mycorrhizal fungi under salt stress[J]. Saudi Journal of Biological Sciences,2019,26(1):38-48.
- [9] Ren C G, Kong C C, Xie Z H. Role of abscisic acid in strigolactone-induced salt stress tolerance in arbuscular mycorrhizal *Sesbania cannabina* seedlings[J]. BMC Plant Biology,2018,18(1):74.
- [10] 胡华冉,杜光辉,徐云,等. 盐碱胁迫对两个大麻品种幼苗生长和生理特征的影响[J]. 云南大学学报(自然科学版),2016,38(6):974-981.
- [11] 刘洪光. AM 真菌提高枸杞耐盐性的机制研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2016.
- [12] 李文彬,宁楚涵,郭绍霞. AM 真菌对百合调节激素平衡与细胞渗透性以及改善耐盐性的研究[J]. 西北植物学报,2018,38(8):1498-1506.
- [13] 杜冬冬. 盐碱条件下植物根际菌促生作用的研究[D]. 泰安:山东农业大学,2020.
- [14] 刘旭光. 盐碱胁迫下接种 AMF 对蒙古黄芪幼苗生长及有效成分含量的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古大学,2017.
- [15] 郑爱珍,孟鑫,韩霜,等. 丛枝菌根真菌对水培番茄生长的影响[J]. 中国瓜菜,2020,33(11):48-51.
- [16] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2010,48(12):909-930.
- [17] Evelin H, Kapoor R. Arbuscular mycorrhizal symbiosis modulates antioxidant response in salt-stressed *Trigonella foenum-graecum* plants[J]. Mycorrhiza,2014,24(3):197-208.
- [18] 常伟. 丛枝菌根化沙枣苗木耐盐胁迫机制研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2020.
- [19] 南雪芹. 不同丛枝菌根真菌(AMF)对茶树生长及耐盐性的影响研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2016.
- [20] Huang Z, He C X, He Z Q, et al. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on reactive oxyradical scavenging system of tomato under salt tolerance[J]. Agricultural Sciences in China,2010,9(8):1150-1159.
- [21] Hashem A, Alqarawi A A, Radhakrishnan R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L. [J]. Saudi Journal of Biological Sciences,2018,25(6):1102-1114.
- [22] 朱凌骏. 菌根真菌对提高皂荚和榉树耐盐性及促进氮磷吸收的作用研究[D]. 南京:南京林业大学,2019.
- [23] Hashem A, Abd-Allah E F, Alqarawi A A, et al. Induction of osmoregulation and modulation of salt stress in *Acacia gerrardii* Benth. by arbuscular mycorrhizal fungi and *Bacillus subtilis* (BERA 71)[J]. BioMed Research International,2016,2016:6294098.
- [24] Pollastri S, Savvides A, Pesando M, et al. Impact of two arbuscular mycorrhizal fungi on *Arundo donax* L. [J]. Planta,2018,247(3):573-585.
- [25] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, et al. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress[J]. Biochimica et Biophysica Acta(Bioenergetics),2007,1767(6):414-421.
- [26] Porcel R, Redondo-Gómez S, Mateos-Naranjo E, et al.

- Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 185: 75–83.
- [27] 平原. 沙枣接种 AM 真菌和共生固氮放线菌对盐胁迫的响应 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.
- [28] Liang B B, Wang W J, Fan X X, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi can ameliorate salt stress in *Elaeagnus angustifolia* by improving leaf photosynthetic function and ultrastructure [J]. *Plant Biology*, 2021, 23(1): 232–241.
- [29] 张艳贺, 任伟超, 闫嵩, 等. 不同生长环境对黄苣叶叶绿体超微结构的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2016, 44(2): 15–17, 25.
- [30] Garg N, Pandey R. Effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and ion homeostasis in salt-stressed *Cajanus cajan* L. [J]. *Mycorrhiza*, 2015, 25(3): 165–180.
- [31] Hashem A, Abd-Allah E F, Alqarawi A A, et al. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic bacteria enhances plant growth of *Acacia gerrardii* under salt stress [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1089.
- [32] Yamato M, Ikeda S, Iwase K. Community of arbuscular mycorrhizal fungi in a coastal vegetation on Okinawa island and effect of the isolated fungi on growth of sorghum under salt-treated conditions [J]. *Mycorrhiza*, 2008, 18(5): 241–249.
- [33] 高崇. 接种 AM 真菌对盐胁迫下杜梨实生苗生长及耐盐性的影响研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2013.
- [34] 胡宗好. 不同盐碱胁迫和磷添加 AM 真菌对 4 种植物耐盐碱性的影响 [D]. 长春: 东北师范大学, 2020.
- [35] 高臻臻. 松嫩盐碱草地蒲公英根围丛枝菌根真菌多样性与功能研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.
- [36] 付红丽. 丛枝菌根真菌对松嫩草地羊草耐盐性的影响 [D]. 长春: 东北师范大学, 2018.
- [37] Aroca R, Bago A, Sutka M, et al. Expression analysis of the first arbuscular mycorrhizal fungi aquaporin described reveals concerted gene expression between salt-stressed and nonstressed mycelium [J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2009, 22(9): 1169–1178.
- [38] Chen J, Zhang H Q, Zhang X L, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alleviates salt stress in black locust through improved photosynthesis, water status, and K^+ / Na^+ homeostasis [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1739.
- [39] Porcel R, Aroca R, Azcon R, et al. Regulation of cation transporter genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice plants subjected to salinity suggests improved salt tolerance due to reduced Na^+ root-to-shoot distribution [J]. *Mycorrhiza*, 2016, 26(7): 673–684.
- [40] Jia T T, Wang J, Chang W, et al. Proteomics analysis of *E. angustifolia* seedlings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi under salt stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(3): 788.
- [41] 张良, 杨春雪. 盐碱胁迫对星星草-丛枝菌根真菌共生体酶活性及游离氨基酸的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2018, 46(11): 91–96.
- [42] 王英男, 彭晓媛, 华晓雨, 等. 氮素与盐碱胁迫交互对羊草-丛枝菌根共生体根系离子与有机酸含量的影响 [J]. *水土保持研究*, 2019, 26(2): 118–125.
- [43] 王敏强, 吴沛鸿, 沈益康, 等. 盐胁迫下接种丛枝菌根真菌对甜菊生长和氮磷吸收的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(5): 960–966.
- [44] 吴强盛, 柳威, 翟华芬, 等. 盐胁迫下 AM 真菌对枳实生苗生长和根系抗氧化酶的影响 [J]. *江西农业大学学报*, 2010, 32(4): 759–762, 782.
- [45] Giri B, Mukerji K G. Mycorrhizal inoculant alleviates salt stress in *Sesbania aegyptiaca* and *Sesbania grandiflora* under field conditions: evidence for reduced sodium and improved magnesium uptake [J]. *Mycorrhiza*, 2004, 14(5): 307–312.
- [46] Martin F, Cliquet J B, Stewart G. Nitrogen acquisition and assimilation in mycorrhizal symbioses [M]//Plant nitrogen. Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001: 147–166.
- [47] Urcelay C, Vaieretti M V, Pérez M, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal colonisation on shoot and root decomposition of different plant species and species mixtures [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(2): 466–468.
- [48] 李军帅. 丛枝菌根真菌菌丝侵染特性与植物系统性关系的研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2016.
- [49] Ardestani M M, Frouz J. The arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus intraradices* and other microbial groups affect plant species in a copper-contaminated post-mining soil [J]. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, 2020, 62: 126594.
- [50] Chandrasekaran M, Kim K, Krishnamoorthy R, et al. Mycorrhizal symbiotic efficiency on C_3 and C_4 plants under salinity stress: a Meta-analysis [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1246.
- [51] 李娜, 韩晓增, 尤孟阳, 等. 土壤团聚体与微生物相互作用研究 [J]. *生态环境学报*, 2013, 22(9): 1625–1632.
- [52] 李少朋, 毕银丽, 陈咄咄, 等. 干旱胁迫下 AM 真菌对矿区土壤改良与玉米生长的影响 [J]. *生态学报*, 2013, 33(13): 4181–4188.
- [53] Guo N, Li L, Cui J Q, et al. Effects of *Funneliformis mosseae* on the fungal community in and soil properties of a continuously cropped soybean system [J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 164(1): 103930.
- [54] 陈运雷, 麦志通, 罗静, 等. 丛枝菌根真菌及其在石灰岩地区植物恢复中的应用 [J]. *热带林业*, 2017, 45(4): 25–28.
- [55] Lin J X, Wang Y N, Sun S N, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, photosynthesis and photosynthetic pigments of *Leymus chinensis* seedlings under salt-alkali stress and nitrogen deposition [J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 576: 234–241.
- [56] Frosi G, Barros V A, Oliveira M T, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and foliar phosphorus inorganic supply alleviate salt stress effects in physiological attributes, but only arbuscular mycorrhizal fungi increase biomass in woody species of a semiarid environment

王强盛, 苏雪莲, 张 慧. 地方农业种质资源保护存在问题与利用途径[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(4): 23–27.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.04.004

地方农业种质资源保护存在问题与利用途径

王强盛¹, 苏雪莲^{1,2}, 张 慧¹

(1. 南京农业大学农学院, 江苏南京 210095; 2. 江苏省南京市规划和自然资源局栖霞分局, 江苏南京 210023)

摘要: 农业种质资源是我国现代农业高质量发展的战略性资源, 关系到种业振兴、乡村产业和现代农业高质量可持续发展。地方农业种质资源是农业种源的核心组成部分, 往往具有明显的独特性状和较强的抗性能力, 为农业新品种的选育和开发提供关键性基础保障, 但随着气候环境的变化和社会城镇化、工业化发展, 现今地方农业种质资源生存的微生境已经发生大的变化。为更好地发挥地方农业种质资源在现代种业振兴中的作用, 以南京地方农业种质资源保护为研究范围, 根据南京田间地头的实践调查结果, 结合现有的南京地区农作物、畜牧和水产种质资源普查保护的现状, 分析南京农业种质资源普查和保护取得的主要成效, 揭示南京部分地方农业种质资源的特异性状, 并指出当前地方农业种质资源保护在收集、保护、挖掘和政策等方面存在的问题, 探讨地方农业种质资源有效利用的扩容富芯、有效护芯、深挖强芯、激励活芯等途径方法。本研究结果为南京地方农业种质资源的普查挖掘和开发利用提供了关键性管理技术措施, 也可为其他区域的农业种质资源保护利用提供借鉴作用。

关键词: 地方种质资源; 主要成效; 存在问题; 利用途径

中图分类号: S326 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2023)04-0023-05

我国种质资源类型多、范围大、数量丰富, 但种质资源还存在大而不强等问题, 许多种源与国际先进水平还有差距。打好种业翻身仗, 落实种业振兴行动方案, 必须加强种质资源保护利用, 用实际行动夯实种源创新基础, 增强农业高质量的持续发展。2022 年 7 月中国种子大会暨南繁硅谷论坛传出消息, 目前我国农作物种质资源保存量超过 52 万份, 畜禽遗传资源超过 96 万份, 名列世界前茅。农作物种质资源中特有地方品种和野生资源占 70%, 遗传多样性与特异性丰富, 可利用潜力巨大; 但保存的约 28 万份农作物种质资源已在野外、生产上消

失或绝种, 凸显收集保存的重要价值。

农业种质资源是我国高质量发展行稳致远的重要战略性资源, 关系到种业振兴和农业可持续发展^[1-5]。没有基础性的种质资源, 即使拥有先进的育种技术也难以育出新品种, 真是“巧妇难为无米之炊”。新中国成立以来, 我国先后组织过 2 次全国农作物和畜禽种质资源征集调查, 但距今都超过 10 年, 水产种质资源迄今还没有开展过全国性调查。事实上, 随着工业化、城镇化和气候变化、环境变迁的影响, 农业种质资源无论在区域分布、种类数量上, 都始终处于动态变化中, 加剧了部分农业种质资源消失的风险, 也可能产生了一些新物种。新时代下开展全国性的农业种质资源普查, 加快摸清资源家底、实施抢救性收集保护、发掘一批优异新资源, 是提升种业科技自立自强、种源自主可控的十分紧迫任务, 对推进种业振兴和农业平稳发展具有重要的现实意义。2022 年 3 月习近平总书记在全国两会期间指出, 种源安全关系到国家安全,

收稿日期: 2022-09-04

基金项目: 江苏省现代农业产业技术体系项目[编号: JATS(2022)482、JATS(2021)482、JATS(2020)431]; 南京市科技计划(编号: 202101030、202001005); 江苏省乡村振兴项目(编号: 22ASS045)。

作者简介: 王强盛(1971—), 男, 江苏东台人, 博士, 从事稻田综合种养、生态循环农业、轮作休耕制度与区域农业管理研究。E-mail: qswang@njau.edu.cn。

[J]. Tree Physiology, 2017, 38(1): 25–36.

[57] Smith S E, Manjarrez M, Stonor R, et al. Indigenous arbuscular mycorrhizal (AM) fungi contribute to wheat phosphate uptake in a semi-arid field environment, shown by tracking with radioactive phosphorus[J]. Applied Soil Ecology, 2015, 96: 68–74.

[58] 柳晓磊, 齐 钊, 闫 臻, 等. 复合微生物菌剂与氨基酸水溶肥

组合施用对香蕉土壤理化性质及微生物群落的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2019(1): 151–158.

[59] 侯力峰. 三种荒漠植物深色有隔内生真菌物种多样性和耐盐性研究[D]. 保定: 河北大学, 2020.

[60] 叶 林. 丛枝菌根真菌对西瓜盐碱胁迫的缓解效应及其调控机理[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.