

姜朦,杨洪一.丛枝菌根真菌对植物抗非生物胁迫研究进展[J].黑龙江农业科学,2020(9):117-120,121.

丛枝菌根真菌对植物抗非生物胁迫研究进展

姜 朦,杨洪一

(东北林业大学 生命科学学院,黑龙江 哈尔滨 150000)

摘要:大多数植物与多种土壤微生物密切合作,其中丛枝菌根真菌(AMF)发挥着重要的作用。它会在植物根部定殖,从而形成菌根共生,菌根共生有助于植物生长和保护植物免受各种环境胁迫。本文对丛枝菌根真菌与植物养分缺乏、抗旱性、耐盐性、金属耐受性、抗病性5个方面进行了综述,旨在为丛枝菌根真菌在生态环境与生物资源保护方面的后续研究提供参考。

关键词:丛枝菌根真菌;植物;非生物胁迫

非生物胁迫,例如干旱、盐分、重金属污染,这些会导致土壤退化,对植物生长发育构成严重威胁。一些有益微生物,特别是细菌和真菌,具有克服有害作用并改善植物生长发育的能力。其中,丛枝菌根真菌(AMF)能提高植物对矿物质的吸收能力,它们在植物生长和营养吸收中起着关键作用^[1]。AMF是一种单系球囊菌门真菌,可以和70%~90%的陆地植物形成菌根共生体。与植物形成共生关系后,AMF菌丝能够侵入到植物根系内部,游走在细胞间,一部分菌丝会进入植物细胞内部,形成一种像“丛枝”一样的结构,即丛枝菌根。AMF与植物根系之间的共生联系在自然环境中十分普遍。可以从寄主植物中获取所需的碳水化合物,还可以从有机磷化合物中分泌磷酸酶来水解磷酸盐,从而达到在低投入条件下提高作物生产率的目的^[2]。AMF的自由基外菌丝对于增加铵、微量营养元素(铜、锌)以及矿物质阳离子吸收也起着至关重要的作用。AMF还通过干扰植物激素平衡,影响植物发育并减轻环境胁迫的影响^[3]。

除此之外,AMF共生可诱导植物次生代谢发生变化,增加植物化学物质的生物合成。除上述优势外,改善植物养分缺乏,增强对干旱的抵抗力,对金属的耐受性和更好的耐盐性,增强对土传病虫害的抵抗力,也是AMF的重要优势。本文从植物的养分缺乏、抗旱性、耐盐性、金属耐受性

以及抗病性这几个方面与丛枝菌根真菌的关系进行了总结探讨,以期能为丛枝菌根真菌在资源环境保护方面的后续研究提供借鉴。

1 丛枝菌根真菌与植物养分缺乏

AMF与大多数维管束开花植物的共生,代表着植物与微生物之间最广泛的共生作用。共生关系建立基于双向营养交换。AMF定殖在根皮层细胞中以获得植物提供的碳水化合物,同时AMF可以将矿物质营养元素(P、N、K等)从土壤转移到根皮层。AMF是地球上最丰富的真菌,AM共生被认为是植物应对营养缺乏胁迫最有前途的策略之一^[4],目前,已有研究表明接种AMF的植物比未接种植物能更有效的吸收营养元素并转移到植物上。例如,Xu等^[5]研究表明,接种AMF可降低芦笋最大生长所需土壤中磷的浓度,提高磷的利用效率。当接种AMF,土壤中磷浓度为59.3 mg·kg⁻¹时,有利于植物生长,而未接种AMF的植物土壤中磷浓度则为67.9 mg·kg⁻¹。Ortas等^[6]研究发现接种AMF可用于缓解粘土和石灰石土壤中磷和锌的缺乏。

另外,Latef^[7]指出在缺铜的土壤中,AMF可以与辣椒保持有效共生。接种AMF不仅可以改善辣椒植物生长,还可以改善色素(叶绿素和类胡萝卜素)生物合成、矿质营养(P、K、Ca和Mg)以及渗透压的积累,这表明接种AMF的辣椒植物可以应对根区铜利用率低的问题。Xiao等^[8]研究了在缺镁条件下两个柑桔品种的生长、镁浓度和光合作用情况。通过AMF接种可提高两个品种幼苗生长参数、植物组织中的镁浓度以及胁迫植物CO₂同化率。Gaur等^[9]研究发现对于营养缺乏的土壤条件,应采用混合AMF接种,与常规

收稿日期:2020-06-17

基金项目:黑龙江省自然科学基金(LC2016005)。

第一作者:姜朦(1995-),女,在读硕士,从事微生物研究。E-mail:1913626850@qq.com。

通信作者:杨洪一(1978-),男,博士,副教授,从事微生物学等研究工作。E-mail:yhyil@sohu.com。

化学肥料相比,这样至少可以节省30%的成本。

2 丛枝菌根真菌与植物抗旱性

随着气候变化,干旱已经成为农业的主要问题之一,地表和地下水的缺乏会对植物生理反应产生负面影响。水分亏缺会导致蒸腾速率,有效转运和膜渗透性降低^[4],限制水分和养分的吸收,从而影响植物的发育。水分亏缺主要影响植物生理生化过程、营养物质和生长调节剂代谢、光合作用、呼吸作用、光同化作用易位并减缓植物生长等方面。AMF和植物共生可通过改变植物的水分关系来帮助植物应对干旱胁迫。AMF会改变寄主植物中水的流入和流出速率,影响组织中的水分含量,与非AM共生植物相比,AM共生的主要影响是气孔导度和蒸腾速率的变化,AM共生植物在干旱期间,气孔导度和蒸腾速率通常较高。AMF也会使叶片水势降低来增强植物的吸水能力^[10]。在干旱胁迫条件下,AM共生增加碳水化合物和叶绿素浓度,从而增加光合作用对CO₂的固定,提高叶片主要光合产物的含量。

另外,AMF通常会引起植物根系结构的修饰,尤其是根的长度、密度、直径和侧根的数量,这会使根外菌丝扩展到植物根际的枯竭区域之外,从而在缺水环境下更有效的吸收水分和高速移动养分。接种AMF可以改善干旱条件下的养分缺乏^[11],尤其像磷、锌、铜这类在土壤中迁移速率相对较低的养分^[12-13],AMF会将其运输到定殖的皮质细胞的丛枝中,并将这些营养元素释放到质外体中^[14-15]。Wu等^[16]研究表明,接种AMF可以通过无机和有机溶质的净积累来降低渗透势,从而提高植物的抗旱性,无机溶质和有机溶质也可能具有渗透保护作用。Asrar等^[17]研究证明,盆栽金鱼草接种AMF,可以减轻干旱胁迫对花朵质量的有害影响。在干旱胁迫条件下种植的金鱼草在接种AMF后,植物营养成分、水分关系和叶绿素都有明显提高,作物表现更好。

3 丛枝菌根真菌与重金属耐受性

重金属污染通常是由重金属或重金属化合物含量在土壤中自然升高。重金属作为植物生长的非必需元素,当它在植物体内积累到一定量时,植物会出现毒害现象,抑制植物生长。接种AMF是增强植物对环境胁迫条件耐受力以及恢复天然或工业金属污染的一种有效手段。它可以保护植

物根部并减少植物对重金属的吸收,AMF定殖对缓解重金属毒性很大程度取决于重金属种类、植物种类以及土壤中重金属浓度。植物对重金属的耐受机制主要是通过细胞内复合(螯合)发生的。另外,重金属与螯合剂相互作用也可以减轻重金属毒性,螯合剂储存在细胞或细胞亚结构中从而降低胞质中或细胞器中重金属浓度。

Gonzalez-Chavez等^[18-19]研究发现菌根结构可以稳定土壤中的金属,减少其吸收并使受污染的农作物的毒性最小化。菌根真菌的存在可以明显减轻宿主的金属毒性。例如,Lux等^[20]研究表明郁金香、杨树在其菌根状态下比非菌根状态下对铝更不敏感。同样,Bradley等^[21]发现寻常的愈伤组织依靠真菌共生来赋予其对铜的不敏感性。目前,有充分的证据表明植物和微生物可以通过抑制有毒物质流入转运体,释放改变毒物形态的胞外酶,使毒物变成不被吸收的形态,以这种方式来阻止某些有毒物质进入细胞^[22]。另外,菌根真菌可以将有机酸排入根际,从土壤中释放碱性阳离子^[23],碱性阳离子可以从不溶性铁和铝磷酸盐中活化磷酸盐,在土壤中络合铝和铁离子来抵消铝和铁的毒性。

4 丛枝菌根真菌与植物耐盐性

盐分是最重要也是最不利植物生长的环境问题之一,过高的盐分会限制植物生长和发育。土壤盐分增加会导致植物生理生化活动受到破坏,例如离子稳态、渗透调节、光合作用、呼吸作用以及氮代谢等活动^[24-25]。盐胁迫的主要影响是几种重要离子的不平衡关系^[26]。离子平衡在细胞的光合作用和其他代谢活动中具有决定性作用,这种作用可能与次生代谢产物(如抗生素和植物激素)的产生有关,Kaschuk等^[27]研究发现植物激素通过增加必需的大量和微量营养元素的吸收来促进生理过程,从而改善植物生长。AM共生植物中钾离子和钙离子的吸收增加也是耐盐胁迫的机制之一,钾离子对于植物参与渗透平衡至关重要,是蛋白质生物合成的关键因素^[28]。

盐胁迫会提高植物中有毒活性氧(ROS)的产生和积累,产生的有毒ROS通过蛋白质变性,核酸诱变和脂质过氧化破坏这些分子的直接作用,破坏正常代谢^[29]。AMF存在于盐渍土壤中^[30],目前科学家正在探索可以在盐分条件下增加作物产量的方法,使用AMF来减轻盐胁迫对植物的

有害影响可能是有效方法之一^[31]。Ahanger^[32]研究发现 AM 共生可通过增强根际土壤特性来缓解盐胁迫,Hidri 等^[33]研究发现在盐分条件下 AMF 可以改善养分(P)获取,减少对钠的吸收,增强水分吸收,改善光合作用、叶绿素含量和抗氧化剂分子的有效性。特定土壤天然的 AMF 比非天然的 AMF 更有效,Estrada 等^[34]认为这是由于这些真菌适应了土壤和环境因素。因此,选择合适的 AMF 在盐碱环境下提高植物的性能至关重要。

5 丛枝菌根真菌与植物抗病性

AMF 是专性生物营养菌,与大多数植物相互联系。它们单独或者与另一种生物防治剂结合使用,具有控制多种真菌植物病原体的潜力。目前,在土壤微生物中,已发现丛枝菌根真菌是可持续的土壤-植物系统中的重要组成部分。菌根真菌除了增强植物对养分的吸收外,还可以保护植物免受各种土壤传播的植物病原微生物侵害,这些病原微生物包括真菌、细菌和病原线虫。丛枝菌根真菌通过与病原体直接竞争光合产物或定殖位点、改变根际微生物组成、改变植物根系形态结构等方面来抵抗病原微生物。菌根真菌能够消耗寄主植物的糖,这不仅减少了糖的数量,还改善了根系分泌物的数量,使根际环境不利于病原体生长。

在 AMF 对植物定殖后,非酶类抗氧化剂化合物会在植物细胞内积聚而发生植物的局部防御反应或系统防御。菌根真菌和土传真菌之间在根组织内或者根组织上的空间直接竞争认为是抑制病原体的主要机制。Siasou 等^[35]研究发现 AMF 的定殖不仅增加了土壤细菌的密度,还增加了抗生素的产生。Saldajeno 等^[36]研究发现,促进植物生长的真菌与 AMF 共同接种可以改善植物的生长行为,并增强对不同生活方式病原体引起疾病的防护。

6 结语

迄今为止,已经积累了大量的证据证明 AMF 在受干扰的环境下生存,尤其是在非生物胁迫的情况下,丛枝菌根共生植株养分吸收得到明显改善,耐盐性、抗旱性、金属耐性显著增强,生物产量也得到显著提高。因此,丛枝菌根真菌在生态环境与生物资源保护方面具有重要的意义。在未来

的研究中,一方面应了解 AMF 菌株/作物种类/环境的相互作用,以便选择最佳组合,实现最大收益。另一方面,AMF 菌株可以降低人为施肥的必要,减少农药的使用,但是它又不能完全取代肥料,肥料的用量会影响作物的产量。因此,AMF 与肥料的比例使用问题,也是有待解决的问题之一。

参考文献:

- [1] Smith S E, David R. Mycorrhizal symbiosis[M]. 3 ed. New York: Academic Press, 2008.
- [2] Smith S E, Jakobsen I, Gronlund M, et al. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition[J]. Plant Physiology, 2011, 156(3): 1050-1057.
- [3] Antunes P, Franken P, Schwarz D, et al. Linking soil biodiversity and human health: Do arbuscular mycorrhizal fungi contribute to food nutrition[M]. Oxford University Press, 2012.
- [4] Chen A Q, Hu J. Conservation and divergence of both phosphate and mycorrhiza-regulated physiological responses and expression patterns of phosphate transporters in solanaceous species[J]. New Phytologist, 2007, 173(4): 817-831.
- [5] Xu P. Response of soil phosphorus require for maximum growth of *Asparagus officinalis* L. to arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Pedosphere, 2014, 24(6): 776-782.
- [6] Ortas I, Sari N, Akpinar, et al. Screening mycorrhiza species for plant growth, P and Zn uptake in pepper seedling grown under greenhouse conditions[J]. Entia Horticulturae, 2011, 128(2): 92-98.
- [7] Latif A A H A. Retracted article: Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and copper on growth, accumulation of osmolyte, mineral nutrition and antioxidant enzyme activity of pepper (*Capsicum annum* L.) [J]. Mycorrhiza, 2011, 21(6): 495-503.
- [8] Xiao J X, Hu C Y, Chen Y Y, et al. Effects of low magnesium and an arbuscular mycorrhizal fungus on the growth, magnesium distribution and photosynthesis of two citrus cultivars[J]. Entia Horticulturae, 2014, 177: 14-20.
- [9] Gaur A, Adholeya A. Growth and flowering in *Petunia hybrid*, *Callistephus chinensis* and *Impatiens balsamina* inoculated with mixed AM inocula or chemical fertilizers in a soil of low P fertility[J]. Scientia Horticulturae, 2000, 84: 151-162.
- [10] Auge R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Mycorrhiza, 2001, 11(1): 3-42.
- [11] Maiquetia M, Caceres A, Herrera A. Mycorrhization and phosphorus nutrition affect water relations and CAM induction by drought in seedlings of *Clusia minor* [J]. An-

- nals of Botany, 2009, 103(3): 525-532.
- [12] Srivastava A K, Singh S, Marathe R A. Organic citrus; Soil fertility and plant nutrition[J]. Journal of Sustainable Agriculture, 2002, 19(3): 5-29.
- [13] Smith S E, Smith F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales[J]. Annual Review of Plant Biology, 2011, 62(1): 227-250.
- [14] Grace E J, Smith F A, Smith S E. Deciphering the arbuscular mycorrhizal pathway of P uptake in Non-responsive plant species[M]. Deciphering the arbuscular mycorrhizal pathway of P uptake in non-responsive plant species. Springer Berlin Heidelberg, 2009.
- [15] Abbaspour H, Saeidi-Sar S, Afshari H, et al. Tolerance of mycorrhiza infected Pistachio (*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(7): 704-709.
- [16] Wu Q S, Srivastava A K, Zou Y N. AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: A review[J]. Scientia Horticulturae, 2013, 164: 77-87.
- [17] Asrar A A, Abdel-Fattah G M, Elhindi K M. Improving growth, flower yield, and water relations of snapdragon (*Antirrhinum majus* L.) plants grown under well-watered and water-stress conditions using arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Photosynthetica, 2012, 50(2): 305-316.
- [18] Gonzalez-Chavez M C, Carrillo-Gonzalez R, Gutierrez-Castorena M C. Natural attenuation in a slag heap contaminated with cadmium: The role of plants and arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Journal of Hazardous Materials, 2009, 161(2): 1288-1298.
- [19] Azcón R, Perálvarez M D C, Roldán A, et al. Arbuscular Mycorrhizal Fungi, *Bacillus cereus*, and *Candida parapsilosis* from a multicontaminated soil alleviate metal toxicity in plants[J]. Microbial Ecology, 2010, 59(4): 668-677.
- [20] Lux H B, Cumming J R. Mycorrhizae confer aluminum resistance to tulip-poplar seedlings[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2001, 31(4): 694-702.
- [21] Bradley R, Burt A J, Read D J. Mycorrhizal infection and resistance to heavy metal toxicity in *Calluna vulgaris*[J]. Nature, 1981, 292: 335-337.
- [22] Meharg A A. The role of the plasmalemma in metal tolerance in angiosperms [J]. Physiologia Plantarum, 1993, 88(1): 191-198.
- [23] Landeweert R, Hoffland E, Finlay R D, et al. Linking plants to rocks; Ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(5): 248-254.
- [24] Kaya C, Ashraf M, Sonmez O, et al. The influence of arbuscular mycorrhizal colonisation on key growth parameters and fruit yield of pepper plants grown at high salinity[J]. Entia Horticulturae, 2009, 121(1): 1-6.
- [25] Poreel R, Aroca R, Ruiz-Lozano J M. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review [J]. Agronomy for Sustainable Development, 2012, 32(1): 181-200.
- [26] Garg N, Pandey R. Effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and ion homeostasis in salt-stressed *Cajanus cajan* L. (Millsp.) genotypes[J]. Mycorrhiza, 2015, 25(3): 165-180.
- [27] Kaschuk G, Leffelaar P A, Giller K E, et al. Responses of legumes to rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi: A meta-analysis of potential photosynthate limitation of symbioses[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2010, 42(1): 125-127.
- [28] Tomar N S, Agarwal R M. Influence of treatment of *Jatropha curcas* L. leachates and potassium on growth and phytochemical constituents of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. American Journal of Plant Sciences, 2013, 4(5): 1134-1150.
- [29] Beatriz E, Aroca, Ricardo, et al. Native arbuscular mycorrhizal fungi isolated from a saline habitat improved maize antioxidant systems and plant tolerance to salinity [J]. Plant Science, 2013, 201: 42-51.
- [30] Wilde P, Manal A, Stodden M, et al. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in roots and soils of two salt marshes [J]. Environmental Microbiology, 2010, 11(6): 1548-1561.
- [31] Santander C, Sanhueza M, Olave J, et al. Arbuscular mycorrhizal colonization promotes the tolerance to salt stress in lettuce plants through an efficient modification of ionic balance[J]. Journal of Soil and Plant Nutrition, 2019: 1-11.
- [32] Ahanger M A, Hashem A, Abd-Allah E F, et al. Arbuscular mycorrhiza in crop improvement under environmental stress[M]. Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance. Elsevier Inc., 2014.
- [33] Hidri R, Barea J M, Mahmoud M B, et al. Impact of microbial inoculation on biomass accumulation by *Sulla carnosa* provenances, and in regulating nutrition, physiological and antioxidant activities of this species under non-saline and saline conditions[J]. Journal of Plant Physiology, 2016, 201: 28-41.
- [34] Estrada B, Aroca R, José M, et al. Native arbuscular mycorrhizal fungi isolated from a saline habitat improved maize antioxidant systems and plant tolerance to salinity[J]. Plant Science, 2013, 201: 42-51.
- [35] Siasou E, Standing D, Killham K, et al. Mycorrhizal fungi increase biocontrol potential of *Pseudomonas fluorescens* [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2009, 41(6): 1341-1343.
- [36] Saldajeno M G B, Elsharkawy M M, Chandanie W A, et al. Mixtures of plant growth-promoting fungi (PGPF) and arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Glomus mosseae* induce resistance in cucumber plants [Z]. IOBC/WPRS, 2013, 88: 203-206.

李丽丽, 杨洪一. 菌根真菌与菌根辅助细菌互作研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2020(9):121-124.

菌根真菌与菌根辅助细菌互作研究进展

李丽丽¹, 杨洪一²

(1. 黑龙江省林业科学研究所, 黑龙江 哈尔滨 150081; 2. 东北林业大学 生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要:菌根(Mycorrhiza)是土壤中的菌根真菌与高等植物根系形成的一种共生体,是自然界中最普遍的共生现象之一,菌根辅助细菌(Mycorrhizal helper bacteria, MHB)可促进菌根真菌在植物根部定殖、生长,同时促进植物生长的细菌,菌根菌与辅助细菌之间存在着协同进化作用。本文对菌根及菌根真菌、菌根辅助细菌进行了介绍,并从几个方面阐述了菌根菌与辅助细菌在菌根合成中的协同作用机制,旨在为进一步筛选优良菌根菌株、制备优良复合生物菌剂提供理论参考。

关键词:菌根辅助细菌;互作;菌根真菌

菌根真菌和植物可形成菌根共生体并协同进化。基于分子生态学理论,一些研究中也开始探索菌根真菌与其他根际微生物的相互作用关系,其中菌根辅助细菌是影响菌根真菌定殖及其发挥功能的最重要根际微生物之一。菌根辅助细菌能够促进菌根真菌在植物根部定殖、生长,同时促进植物生长^[1-5]。本文对菌根及菌根真菌、菌根辅助细菌进行了介绍,并从改变菌根菌丝生理结构、代谢产物促进菌根菌侵染、细胞和分子水平的作用机制 3 个方面阐述了菌根菌与辅助细菌在菌根合成中的协同作用机制,为进一步筛选优良菌根菌株、制备复合生物菌剂提供理论参考。

1 菌根及菌根真菌

菌根(Mycorrhiza)是土壤中的菌根真菌与高等植物根系形成的一种共生体,是自然界中最普遍的共生现象之一。早在 19 世纪中期,很多学者就已经发现在水晶兰的根上都包围着一层稠密的真菌菌丝。1881 年,俄国学者 Kamineksi 指出水晶兰上的真菌可为植物提供营养,是一种共生体^[1]。之后,一些研究者在松树等植物的根部也发现了类似的现象,并且发现根部长有真菌的植物长势较好。1885 年,菌根学的奠基人德国科学家 Frank 发现一些真菌菌丝可与树木根系共生结合,其将此类共生体命名为“菌根”。Boyer 和 Paul 研究发现菌根真菌与寄主建立一种互惠的共生关系,有助于寄主吸收水分和养分^[2]。之后,菌根共生体在松树、悬铃木、杜鹃花科及兰科植物等多种植物上被发现。

收稿日期:2020-05-10

第一作者:李丽丽(1978-),女,博士,副研究员,从事微生物学研究。Email: lilili0622@126.com。

Research Progress on Abiotic Stress Resistance of Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Plants

JIANG Meng, YANG Hong-yi

(College of Life Science, Northeast Forestry University, Harbin 150000, China)

Abstract: Most plants work closely with a variety of soil microorganisms, among which arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) play an important role. Mycorrhizal symbiosis can help plant growth and protect plants from various environmental stresses. In this paper, arbuscular mycorrhizal fungi and plant nutrient deficiency, drought resistance, salt tolerance, metal tolerance, disease resistance were reviewed, in order to provide reference for the follow-up research of arbuscular mycorrhizal fungi in ecological environment and biological resources protection.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi; plant; abiotic stress