

贾冰冰, 周昕南, 丁胜利, 等. 接种丛枝菌根真菌对不同盐碱胁迫下向日葵生长及盐离子积累的影响 [J]. 华南农业大学学报, 2021, 42(3): 45-54.
JIA Bingbing, ZHOU Xinnan, DING Shengli, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on growth and salt ion accumulation of sunflower under different saline-alkali stresses[J]. Journal of South China Agricultural University, 2021, 42(3): 45-54.

接种丛枝菌根真菌对不同盐碱胁迫下向日葵生长及盐离子积累的影响

贾冰冰, 周昕南, 丁胜利, 史中奇, 郝利君, 许 静, 郭 伟
(内蒙古大学 生态与环境学院/蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室/内蒙古自治区
环境污染控制与废物资源化重点实验室, 内蒙古 呼和浩特 010021)

摘要:【目的】探讨接种丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhizal, AM) 真菌对不同盐碱胁迫下向日葵生长和盐离子积累的影响, 为不同类型盐碱地的利用与生物修复提供基础数据和技术支持。【方法】采用温室盆栽的方式, 研究接种 AM 真菌摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* 处理对不同盐碱胁迫 (CK、NaCl、NaCl+Na₂SO₄、NaCl+NaHCO₃) 下向日葵 *Helianthus annuus* 菌根侵染率、生物量、营养元素吸收、C:N:P 化学计量比、Na⁺吸收积累、光合作用以及细胞膜透性的影响。【结果】3 种类型盐碱胁迫使得接种 AM 真菌 *F. mosseae* 向日葵菌根侵染率降低 29.53%~47.31%。3 种类型盐碱胁迫处理均在一定程度上抑制了向日葵的生长, 抑制效果的顺序为 NaCl+Na₂SO₄>NaCl+NaHCO₃>NaCl。接种 AM 真菌使得 NaCl、NaCl+Na₂SO₄、NaCl+NaHCO₃ 盐碱胁迫下向日葵的总干质量分别增加了 19.58%、42.15% 和 60.35%。接种 AM 真菌使 CK、NaCl 和 NaCl+NaHCO₃ 处理茎叶 P 质量分数分别增加了 82.50%、71.11% 和 74.47%, 使 CK 和 NaCl+NaHCO₃ 处理根系 P 质量分数分别增加了 61.54% 和 88.37%; 使 CK 和 NaCl+NaHCO₃ 处理茎叶和根系 C:P 和 N:P 显著降低, 使 NaCl 处理茎叶 C:P 和 N:P 显著降低。接种 AM 真菌使 NaCl+NaHCO₃ 处理茎叶和根系 Na⁺积累量增加了 33.76% 和 82.25%, 使 NaCl+Na₂SO₄ 处理根系 Na⁺积累量增加了 74.20%。接种 AM 真菌使 NaCl 和 NaCl+NaHCO₃ 处理叶片蒸腾速率 (Tr) 增加了 11.67% 和 10.12%, 使 NaCl+NaHCO₃ 处理叶片气孔导度 (Gs) 增加了 20.00%, 使 3 种类型盐碱胁迫处理下叶片的净光合速率 (Pn) 均呈增加的趋势; 使 NaCl+NaHCO₃ 处理叶片细胞膜透性降低了 51.49%。【结论】AM 真菌可在一定程度上缓解盐碱胁迫处理对向日葵生长的毒害作用, 但接种效应在不同类型盐碱胁迫间存在显著差异。

关键词: 向日葵; 丛枝菌根真菌; 盐碱胁迫; 盐离子积累; 生长
中图分类号: X17 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2021)03-0045-10

Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on growth and salt ion accumulation of sunflower under different saline-alkali stresses

JIA Bingbing, ZHOU Xinnan, DING Shengli, SHI Zhongqi, HAO Lijun, XU Jing, GUO Wei
(School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University/Ministry of Education Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolian Plateau/Inner Mongolia Key Laboratory of Environmental Pollution Control & Waste Resource Reuse, Hohhot 010021, China)

收稿日期: 2020-06-21 网络首发时间: 2021-04-02 11:34:57
网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20210402.0925.004.html>
作者简介: 贾冰冰 (1996—), 女, 硕士研究生, E-mail: 15545116075@163.com; 通信作者: 郭 伟 (1976—), 女, 教授, 博士, E-mail: ndguowei@163.com
基金项目: 国家自然科学基金 (31860170, 41977113); 内蒙古自治区科技重大专项 (ZDZX2018054); 内蒙古自然科学基金 (2018MS04003)

Abstract: 【Objective】 To investigate the effects of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi inoculation on sunflower (*Helianthus annuus*) growth and salt ion accumulation under different types of saline-alkali stress, and provide basic data and technical support for the utilization and bioremediation of different types of saline-alkali land. 【Method】 A greenhouse pot experiment was conducted to investigate the effects of AM fungi *Funneliformis mosseae* on mycorrhizal colonization rate, biomass, nutrient uptake, C:N:P stoichiometry, Na⁺ absorption, photosynthesis and membrane permeability of sunflower under different types of salt-alkali stress (CK, NaCl, NaCl+Na₂SO₄, NaCl+NaHCO₃). 【Result】 Three types of saline-alkali stress decreased the mycorrhizal infection rate of sunflower inoculated with *F. mosseae* by 29.53% to 47.31%. Three types of saline-alkali stress all inhibited the growth of sunflower to a certain extent, and the order of the inhibition effect was NaCl+Na₂SO₄>NaCl+NaHCO₃>NaCl. Inoculation with AM fungi increased the total dry weight of sunflower under salt-alkali stresses of NaCl, NaCl+Na₂SO₄ and NaCl+NaHCO₃ by 19.58%, 42.15% and 60.35% respectively. Inoculation of AM fungi increased the shoot P contents of CK, NaCl and NaCl+NaHCO₃ treatments by 82.50%, 71.11% and 74.47% respectively, and increased the root P contents of CK and NaCl+NaHCO₃ treatments by 61.54% and 88.37% respectively. Inoculation of AM fungi significantly decreased the C:P and N:P in shoots and roots of CK and NaCl+NaHCO₃ treatments and the C:P and N:P in shoots of NaCl treatment. The shoot and root Na⁺ accumulations of NaCl+NaHCO₃ treatment increased by 33.76% and 82.25% with AM fungi inoculation respectively, and the root Na⁺ accumulation of NaCl+Na₂SO₄ treatment increased by 74.20%. Inoculation of AM fungi increased transpiration rates (Tr) of NaCl and NaCl+NaHCO₃ treatments by 11.67% and 10.12% respectively, and increased stomatal conductance (Gs) of NaCl+NaHCO₃ treatment by 20.00%. The net photosynthetic rate (Pn) in shoots under three types of salt-alkali stress showed an increasing trend. The membrane permeability of NaCl+NaHCO₃ significantly decreased by 51.49% with AM fungi inoculation. 【Conclusion】 AM fungi can alleviate the toxic effect of saline-alkali stress on sunflower growth to a certain extent, but its inoculation effect is significantly different among different types of saline-alkali stress.

Key words: sunflower; arbuscular mycorrhizal fungi; saline-alkali stress; salt iron accumulation; growth

目前土壤盐碱化问题日益严重,全球每年受盐碱化影响的农田土地面积约为 30~150 万 hm²^[1]。在中国,各类盐碱土面积总计约为 9 900 万 hm²^[2],其中内蒙古是我国盐碱化较为严重的区域,盐碱化土壤面积达到了 7.63×10⁶ hm²,约为全区耕地面积的 104%^[3]。自然界中盐碱土的盐分组成主要包括 NaCl、Na₂SO₄、Na₂CO₃、NaHCO₃ 等^[4]。在内蒙古中东部区域形成的盐碱土,其主要类型是 NaCl、NaCl+Na₂SO₄、NaCl+NaHCO₃^[5];在西部区域形成的盐碱土,其主要类型是 NaCl+Na₂SO₄^[6]。随着社会发展,对耕地面积的需求增大,土壤盐碱化问题已经严重危害生态环境与农牧业发展,寻求有效环保又经济的开发利用和修复方法已成为当前社会迫切的需求。目前,生物改良方法之一是将盐碱地开发利用与作物种植计划相结合,选择合适的耐盐作物,在种植与生长过程中既改良了盐碱化土地又使土地利用率实现最大化,生态修复的同时又可发展经济^[7]。

向日葵 *Helianthus annuus* 生长周期短,经济价值高,具有一定的耐盐碱、抗干旱能力,在内蒙古地

区大面积种植^[8]。有研究在盐碱土的实际改良中选用向日葵进行种植^[9],获得了较好的改良效果和经济效益^[10],因此可选用向日葵作为植物品种对盐碱化土壤进行开发利用和植物修复^[11]。同时研究表明,只有低浓度(质量分数≤0.35%)盐胁迫对向日葵的生长没有明显的抑制作用,随着盐分浓度的升高,会影响向日葵的细胞膜透性和光合作用等,而造成对向日葵生长的损伤,并随盐逆境时间延长损伤加重^[12-13]。丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是自然界普遍存在的一种最古老的共生微生物,与植物共生后可显著增加植物的抗逆能力^[14]。在盐碱胁迫下,AM 真菌可通过改善土壤环境,改变植物根系形态,增加植物对养分和水分的吸收利用,增强植物对盐碱胁迫的耐受程度,改善植物的生长^[15]。赵霞等^[16]研究发现 AM 真菌摩西球囊霉 *Glomus mosseae* 可以有效提高盐碱胁迫下紫花苜蓿 *Medicago sativa* 的渗透调节物质,减轻膜脂过氧化伤害,增强其抗盐碱能力。同时叶林^[17]发现,与其他菌种相比,接种摩西球囊霉西瓜 *Citrullus lanatus*

幼苗的耐盐碱能力的综合表现最好。因此, 接种 AM 真菌可有利于增强向日葵的耐盐碱性, 减少盐分对其的毒害作用, 使向日葵可以更好地适应盐碱胁迫, 在盐碱土壤环境中更好地生长。目前, 国内外有关接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵生长和盐离子积累的研究鲜有报道, 其研究结果对于开发利用和修复我国不同类型盐碱化土壤具有十分重要的科学意义和潜在应用前景。

本试验采用温室盆栽的方法, 研究接种 AM 真菌摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* 对 3 种不同类型盐碱胁迫 (NaCl、NaCl+Na₂SO₄、NaCl+NaHCO₃) 下向日葵菌根侵染率、植株生物量、营养元素吸收、C:N:P 化学计量比、Na⁺吸收积累、光合作用和细胞膜透性等指标的影响, 探讨接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵生长和盐离子积累的影响, 旨在为我国不同类型盐碱化土壤的开发利用和生物修复提供新的研究思路和技术方法。

1 材料与方法

1.1 培养基质

供试土壤是非盐碱化土壤, 水溶性盐总量 (*w*) 为 0.25 g·kg⁻¹, 取自内蒙古自治区呼和浩特市 (40°48'N, 111°43'E)。土壤 pH 为 7.39, 电导率为 115.93 μs·cm⁻¹, 有机质质量分数为 13.9 g·kg⁻¹, 全氮、全磷、全钾质量分数分别为 0.80、0.70、18.30 g·kg⁻¹, 碱解氮、有效磷和速效钾质量分数分别为 40.50、3.93 和 76.00 mg·kg⁻¹。采集的土壤自然风干后过 2 mm 土壤筛, 121 °C 下高压蒸汽灭菌 2 h, 用以杀灭土著微生物。

1.2 供试植物和菌种

供试向日葵品种为山西美葵, 种子由内蒙古农牧科学研究院提供, 质量分数为 10% 的 H₂O₂ 溶液消毒催芽后播种。供试菌种为 *F. mosseae* (BGC NM02A, 1511C0001BGCAM0045), 购于北京市农林科学院植物营养与资源研究所。接种菌剂为玉米 *Zea mays* 作为宿主植物繁殖而得到的根际砂土混合物 (砂土比为 1:1), 其中包括真菌孢子、菌丝和宿主植物繁殖体, 每 10 g 接种菌剂中含有 282 个孢子。

1.3 试验设计

在内蒙古大学温室内进行盆栽试验。设置 1 个对照 (CK) 和 3 种类型的盐碱胁迫处理 (NaCl、NaCl+Na₂SO₄、NaCl+NaHCO₃), 具体处理见表 1, 对 CK 和不同盐碱胁迫处理均进行不接种处理和接种 *F. mosseae* 处理, 共 8 种处理, 每个处理重复 4 次, 共计 32 盆, 随机排列摆放。试验采用塑料花盆为容器, 每盆装 2 kg 高压蒸汽灭菌后的预处理土

表 1 盐碱处理的设计方案¹⁾
Table 1 Experimental design of saline-alkali treatments

盐碱处理 Saline-alkali treatment	盐碱组成及摩尔比 (NaCl : Na ₂ SO ₄ : NaHCO ₃)	w/(g·kg ⁻¹)
	Molar proportion of saline-alkali	Salt content
CK	0 : 0 : 0	0.250
NaCl	1 : 0 : 0	1.420
NaCl+Na ₂ SO ₄	2 : 1 : 0	1.545
NaCl+NaHCO ₃	1 : 0 : 1	1.675

1)3种类型盐碱胁迫处理中控制Na⁺的物质的量相同, 设定每种处理下共加入0.02 mol·kg⁻¹ Na⁺

1)In the three types of saline-alkali treatments, the amount of substance of Na⁺ was ensured to be the same, and totally 0.02 mol·kg⁻¹ Na⁺ was added under each treatment

壤, 接种 *F. mosseae* 处理加入 50 g 菌剂, 不接种处理加入 50 g 灭菌菌剂。每盆播种 6 颗向日葵种子, 出苗 1 周后保留长势一致的 3 株幼苗, 6 周后开始进行盐碱胁迫处理, 分 5 次浇灌, 每隔 3 d 处理 1 次, 每次每盆加入 100 mL 溶液。向日葵自出苗开始生长 10 周后收获。植物在试验过程中自然采光, 采用称重法浇水, 以使土壤含水量保持在田间最大持水量的 80%。

1.4 样品制备及分析测定

盐碱胁迫处理结束后, 向日葵生长至 8 周时, 使用便携式光合测定仪 (GFS-3000, WALZ, 德国) 选取相同位置的向日葵叶片测定光合指标: 蒸腾速率 (Tr)、净光合速率 (Pn)、叶片气孔导度 (Gs) 和胞间二氧化碳浓度 (Ci)。收获前, 取 0.25 g 新鲜的向日葵叶片, 剪碎放入装有 20 mL 蒸馏水的烧杯中, 同时设置 1 个空白 (即不放入叶片的蒸馏水), 在 25 °C 恒温 1 h 后取出, 用电导率仪 (SevenCompact S230, Mettler Toledo, 瑞士) 测定溶液的电导率; 再将烧杯放置于 100 °C 沸水浴中 20 min, 测定冷却后溶液的电导率。细胞膜透性即为相对电导率^[18], 其公式如下:

相对电导率 = (处理电导率 - 蒸馏水电导率) / (处理煮沸后电导率 - 蒸馏水煮沸后电导率) × 100%。

收获时, 使用蒸馏水反复多次冲洗植物, 称量每盆向日葵茎叶和根系鲜质量, 70 °C 烘箱中烘至恒质量后再称量各盆干质量。随机选取 0.5 g 向日葵新鲜根系, 保存在体积分数为 50% 的乙醇溶液中, 用质量分数为 10% 的 KOH 溶液脱色处理, 于乳酸甘油溶液中用质量分数为 0.05% 的台盼蓝染色, 将染色剂冲洗干净后制片, 利用根段频率法计算菌根侵染率。

向日葵样品烘干后进行粉碎处理,取 2~3 mg 粉碎后植物样品,利用元素分析仪 (Vario ELIII, Elementar, 德国) 测定其茎叶和根系 C 和 N 含量。取 0.5 g 粉碎后植物样品,于 120 ℃ 加入 5 mL HNO₃(BV-III级) 经开放式消煮后,利用电感耦合等离子体发射光谱仪 (Optima 7000DV, PerkinElmer, 美国) 测定消煮液中 K、P、Ca²⁺、Mg²⁺和 Na⁺含量。Na⁺积累量公式如下:

$$\text{Na}^+ \text{ 积累量} = w(\text{Na}^+) \times \text{每盆干质量}.$$

1.5 数据分析

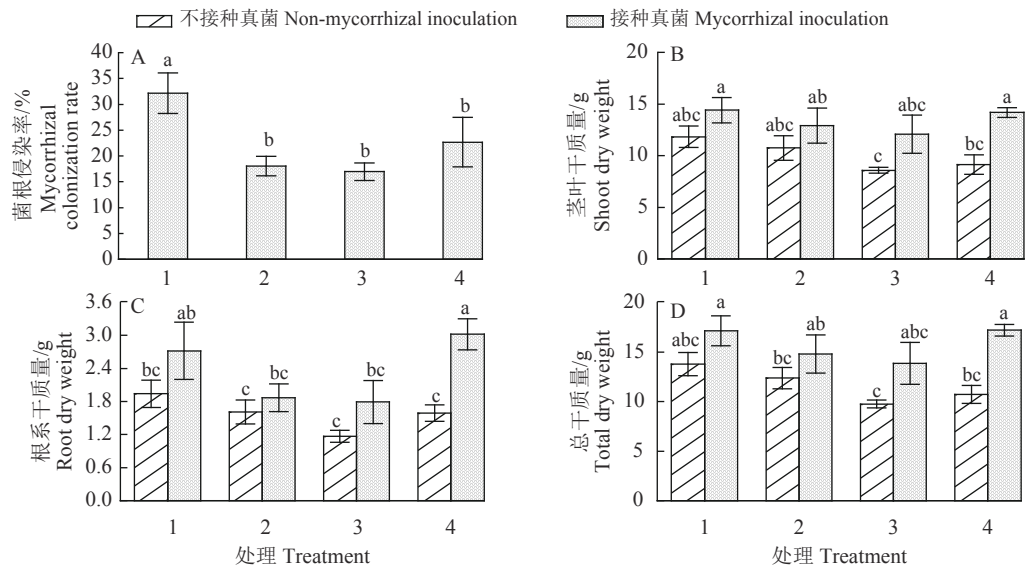
使用 Excel 2003 计算所有试验数据平均值和标准误;使用 SPSS 22.0 软件采用 Duncan’s 法分析不同处理间的差异显著性,呈现非正态分布的数据(菌根侵染率)经过反正弦转换后用上述方法进行分析,利用双因子方差分析不同类型盐碱胁迫处理和

接种 AM 真菌的交互作用对测定指标的影响;使用 OriginPro 2018 软件绘制柱状图。

2 结果与分析

2.1 向日葵根系菌根侵染率和生长情况

接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵根系侵染率和生长的影响如图 1 所示。不接种处理组向日葵根系均未受到菌根真菌的侵染,接种 *F. mosseae* 处理组向日葵根系菌根侵染率为 16.95%~32.17%。与对照相比,不同类型的盐碱胁迫使向日葵菌根侵染率降低了 29.53%~47.31%($P<0.05$),不同类型盐碱胁迫处理间向日葵菌根侵染率无显著差异。双因素分析表明,不同类型盐碱胁迫和接种 AM 真菌的交互作用对菌根侵染率有显著影响($P<0.05$)。



1: CK, 2: NaCl, 3: NaCl+Na₂SO₄, 4: NaCl+NaHCO₃; 各图中柱子 上方不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$, Duncan’s 法)

In each figure, different lowercase letters on bars indicate significant differences ($P<0.05$, Duncan’s test)

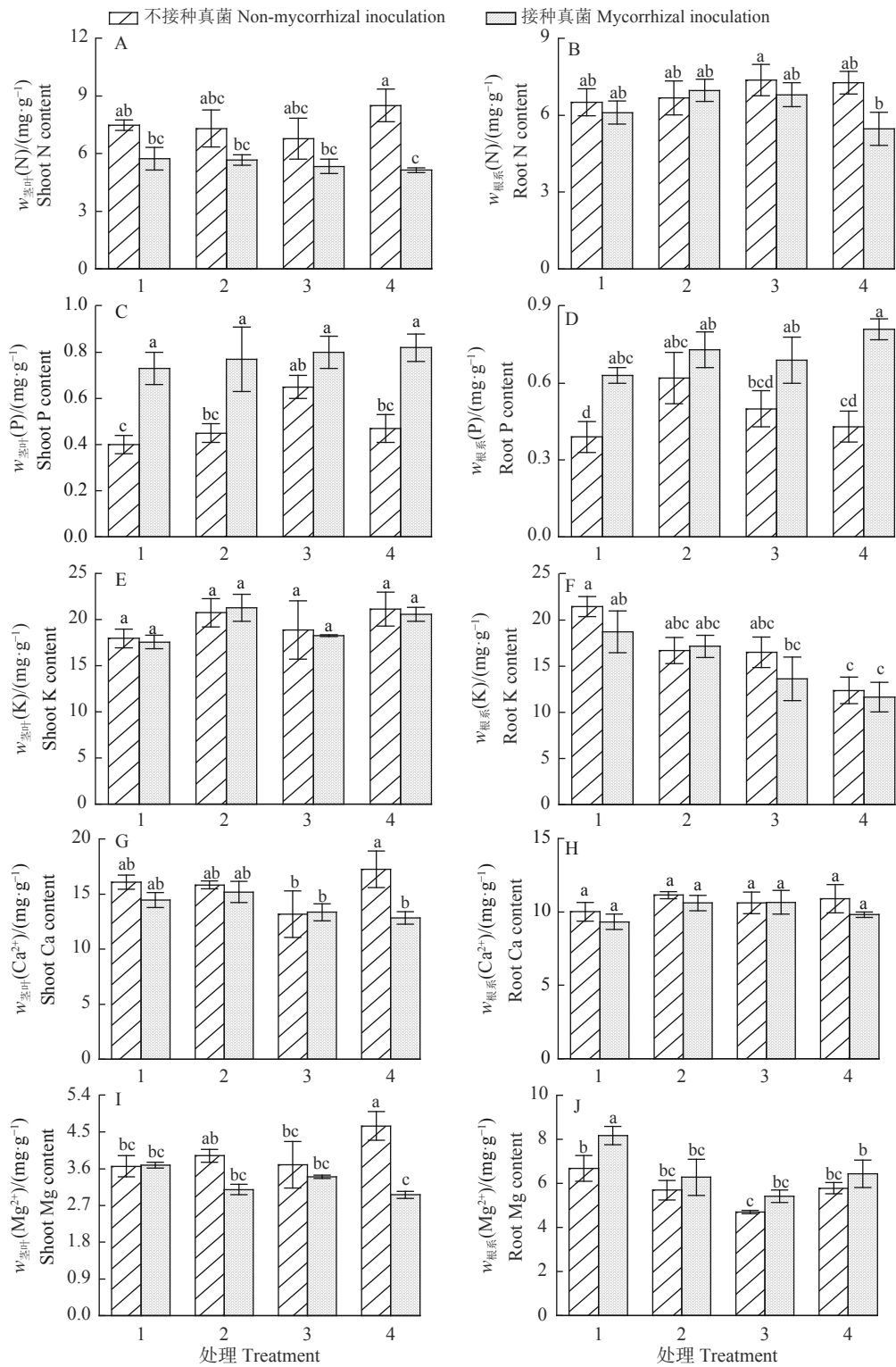
图 1 接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵根系菌根侵染率和生长的影响

Fig. 1 Effects of AM fungi inoculation on the root infection rate and growth of sunflower under different types of saline-alkali stress

由图 1 可知, 无论是否接种 AM 真菌, 不同类型盐碱胁迫处理使得向日葵茎叶干质量、根系干质量和总干质量呈现下降趋势, 但没有达到显著水平。接种 AM 真菌处理组, NaCl+NaHCO₃ 处理使向日葵根系干质量显著高于 NaCl 和 NaCl+Na₂SO₄ 处理 ($P<0.05$)。与不接种处理相比, 接种 AM 真菌使 NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵茎叶干质量、根系干质量和总干质量分别提高了 55.20%、89.94% 和 60.35% ($P<0.05$)。双因素分析表明, 不同类型盐碱胁迫和接种 AM 真菌的交互作用对向日葵干质量无显著影响。

2.2 向日葵营养元素吸收

接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵 N、P、K、Ca²⁺、Mg²⁺ 含量的影响如图 2 所示。不接种 AM 真菌处理组, 与对照相比, NaCl 处理使向日葵根系的 P 含量显著升高, NaCl+Na₂SO₄ 处理使茎叶的 P 含量显著升高, NaCl+NaHCO₃ 处理使茎叶的 Mg²⁺ 含量显著升高, 根系的 K 含量显著减少 ($P<0.05$)。接种 AM 真菌处理组, 与对照相比, NaCl+NaHCO₃ 处理使根系 K 含量显著减少 ($P<0.05$), 3 种盐碱胁迫处理均使根系 Mg²⁺ 含量显著减少 ($P<0.05$)。与不接种处理相比, 接种 AM 真菌使对照、NaCl 和 NaCl+



1: CK, 2: NaCl, 3: NaCl+Na₂SO₄, 4: NaCl+NaHCO₃; 各图中柱子上方不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 法)
In each figure, different lowercase letters on bars indicate significant differences ($P < 0.05$, Duncan's test)

图 2 接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵茎叶和根系元素含量的影响

Fig. 2 Effects of AM fungi inoculation on the contents of elements in shoot and root of sunflower under different types of saline-alkali stress

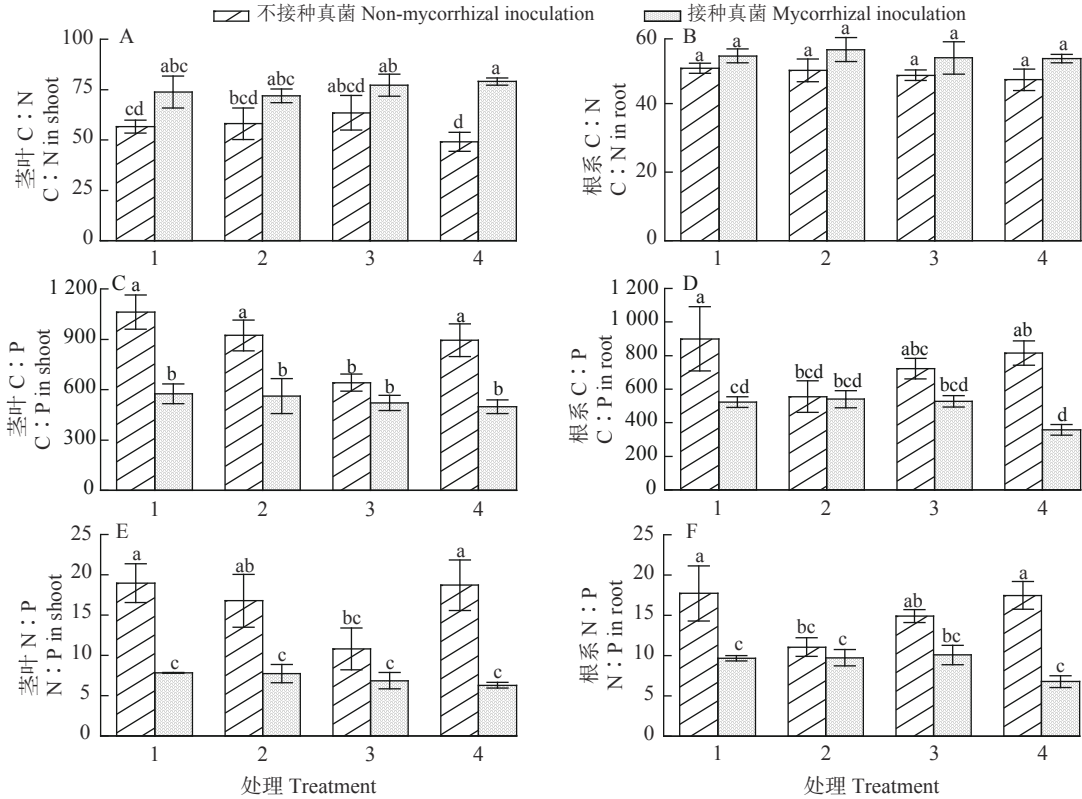
NaHCO₃ 处理向日葵茎叶 P 质量分数分别升高了 82.50%、71.11% 和 74.47%，使对照和 NaCl+NaHCO₃ 处理根系 P 质量分数分别升高了 61.54% 和 88.37%，使 NaCl+NaHCO₃ 处理茎叶 N、Ca²⁺、

Mg²⁺质量分数分别减少了 39.65%、25.62% 和 36.34% ($P < 0.05$)。双因素分析表明，不同类型盐碱胁迫和接种 AM 真菌的交互作用仅对向日葵茎叶 Mg²⁺含量具有显著影响 ($P < 0.05$)。

2.3 向日葵 C : N : P 化学计量比

接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵 C:N:P 化学计量比的影响如图 3 所示。不接种 AM 真菌处理组,与对照相比,NaCl 处理使得向日葵根系 C:P 和 N:P 显著减小,NaCl+Na₂SO₄ 处理使得向日葵茎叶 C:P 和 N:P 显著减小 ($P<0.05$)。与

不接种处理相比,接种 AM 真菌使得对照和 NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵茎叶和根系 C:P 和 N:P 显著减小,使得 NaCl 处理茎叶 C:P 和 N:P 显著减小 ($P<0.05$)。双因素分析表明,不同类型盐碱胁迫和接种 AM 真菌的交互作用仅对向日葵根系 N:P 具有显著影响 ($P<0.05$)。



1: CK, 2: NaCl, 3: NaCl+Na₂SO₄, 4: NaCl+NaHCO₃; 各图中柱子上方不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$, Duncan's 法)
In each figure, different lowercase letters on bars indicate significant differences ($P<0.05$, Duncan's test)

图 3 接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵茎叶和根系 C : N : P 的影响

Fig. 3 Effects of AM fungi inoculation on C : N : P ratios in shoot and root of sunflower under different types of saline-alkali stress

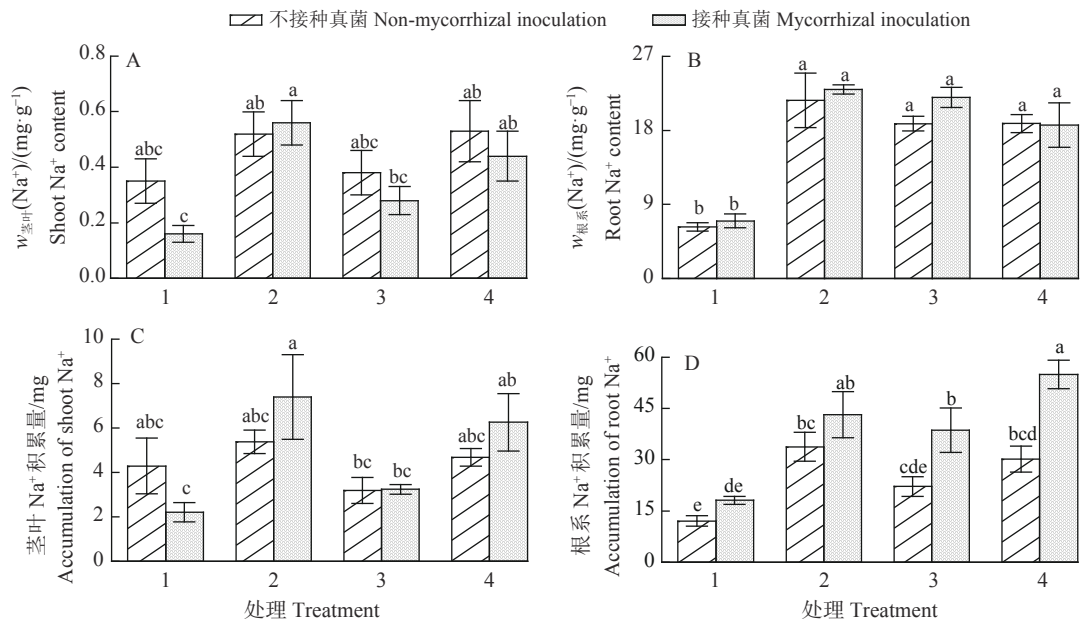
2.4 向日葵 Na⁺吸收积累

接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵 Na⁺吸收积累的影响如图 4 所示。不接种 AM 真菌处理组,与对照相比,3 种盐碱处理使向日葵根系 Na⁺质量分数提高了 200.16%~245.30%, Na⁺积累量提高了 83.68%~179.78% ($P<0.05$)。接种 AM 真菌处理组,与对照相比,NaCl 和 NaCl+NaHCO₃ 处理使得茎叶 Na⁺质量分数分别提高了 250.00% 和 175.00%,使 Na⁺积累量提高了 234.84% 和 183.26% ($P<0.05$); 3 种盐碱处理使向日葵根系 Na⁺质量分数提高了 167.19%~229.33%, Na⁺积累量提高了 113.25%~203.31% ($P<0.05$); 与 NaCl 相比,NaCl+Na₂SO₄ 处理使茎叶 Na⁺质量分数和积累量分别降低 50.00% 和 56.22% ($P<0.05$)。与不接种处理相比,接种 AM 真菌使 NaCl+Na₂SO₄ 和 NaCl+NaHCO₃ 处理根系

Na⁺积累量分别提高了 74.20% 和 82.25% ($P<0.05$)。双因素分析表明,不同类型盐碱胁迫和接种 AM 真菌的交互作用对向日葵 Na⁺含量和积累量均无显著影响。

2.5 向日葵光合作用

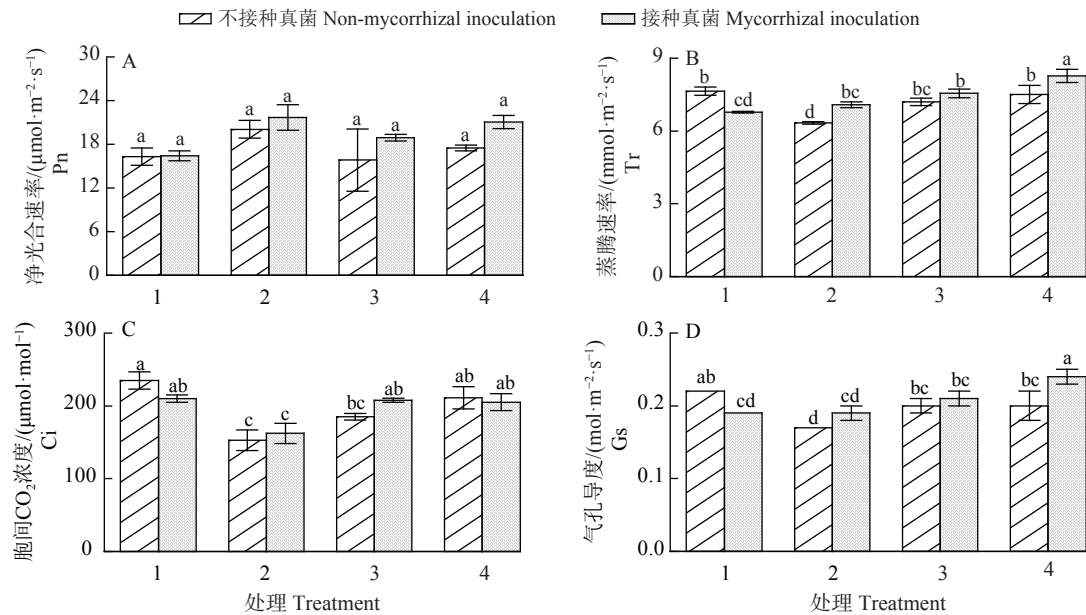
接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵叶片光合指标的影响如图 5 所示。不接种 AM 真菌处理组,与对照相比,NaCl 处理使得向日葵叶片蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (Gs)、胞间 CO₂ 浓度 (Ci) 显著降低,NaCl+Na₂SO₄ 处理使得 Ci 显著降低;与 NaCl 相比,NaCl+Na₂SO₄ 处理使得叶片 Tr 和 Gs 显著提高,NaCl+NaHCO₃ 处理使得叶片 Tr、Gs、Ci 显著提高 ($P<0.05$)。接种 AM 真菌处理组,与对照相比,NaCl+Na₂SO₄ 和 NaCl+NaHCO₃ 处理使叶片 Tr 显著提高,NaCl 处理使 Ci 显著降低,NaCl+



1: CK, 2: NaCl, 3: NaCl+Na₂SO₄, 4: NaCl+NaHCO₃; 各图中柱子上方不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$, Duncan's 法)
In each figure, different lowercase letters on bars indicate significant differences ($P<0.05$, Duncan's test)

图4 接种AM真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵茎叶和根系Na⁺含量和积累量的影响

Fig. 4 Effects of AM fungi inoculation on contents and accumulations of Na⁺ in shoot and root of sunflower under different types of saline-alkali stress



1: CK, 2: NaCl, 3: NaCl+Na₂SO₄, 4: NaCl+NaHCO₃; 各图中柱子上方不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$, Duncan's 法)
In each figure, different lowercase letters on bars indicate significant differences ($P<0.05$, Duncan's test)

图5 接种AM真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵光合指标的影响

Fig. 5 Effects of AM fungi inoculation on photosynthesis indexes of sunflower under different types of saline-alkali stress

NaHCO₃ 处理使 Gs 显著提高; 与 NaCl 相比, NaCl+NaHCO₃ 处理使 Tr 显著提高, NaCl+Na₂SO₄ 和 NaCl+NaHCO₃ 处理使 Ci 显著提高, NaCl+NaHCO₃ 处理使 Gs 显著提高 ($P<0.05$)。与不接种处理相比, 接种 AM 真菌使 4 种处理净光合速率 (Pn) 均呈上升趋势, 但差异没有达到显著水平; 使对照处理叶片 Tr

和 Gs 分别降低 11.26% 和 13.64%, 使 NaCl 和 NaCl+NaHCO₃ 处理叶片 Tr 提高了 11.67% 和 10.12%, 使 NaCl+NaHCO₃ 处理叶片 Gs 提高 20.00% ($P<0.05$)。双因素分析表明, 不同类型盐碱胁迫和接种 AM 真菌的交互作用仅对向日葵 Tr 和 Gs 具有非常显著影响 ($P<0.01$)。

2.6 向日葵细胞膜透性

接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵叶片细胞膜透性的影响如图 6 所示。不接种 AM 真菌处理组, 在不同类型盐碱处理下细胞膜透性均有下降趋势, 但差异均未达显著水平。接种 AM 真菌处理组, 与对照和 NaCl 处理相比, NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵叶片细胞膜透性分别降低 44.23% 和 51.60%(*P*<0.05)。与不接种处理相比, 接种 AM 真菌使 NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵叶片细胞膜透性降低 51.49%(*P*<0.05)。双因素分析表明, 不同类型盐碱胁迫和接种 AM 真菌的交互作用对向日葵细胞膜透性无显著影响。

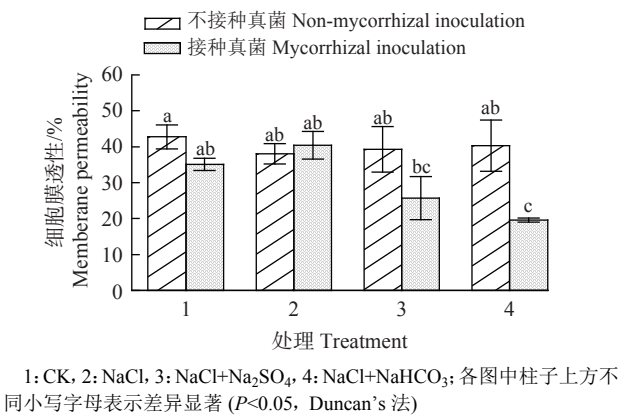


图 6 接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵细胞膜透性的影响

Fig. 6 Effects of AM fungi inoculation on the cell membrane permeability of sunflower under different types of saline-alkali stress

3 讨论

侵染率可表示宿主植物与 AM 真菌间的共生关系, 常用于评估 AM 真菌对环境的适应程度^[19]。本研究显示, 接种 *F. mosseae* 的向日葵根系的菌根侵染率在 3 种类型盐碱胁迫处理下均显著下降, 抑制程度为 NaCl+Na₂SO₄>NaCl>NaCl+NaHCO₃, 但处理间无显著差异。Lin 等^[20] 研究表明, 在 100 mmol/L NaCl 和 NaHCO₃ 处理时接种 *G. mosseae* 的羊草 *Leymus chinensis* 菌根侵染率分别降低了 5.48% 和 18.49%。张良等^[21] 的研究发现, 200 mmol·L⁻¹ NaCl 和 100 mmol·L⁻¹ NaHCO₃ 处理使接种 *F. mosseae* 的星星草 *Puccinellia tenuiflora* 根系孢囊丰度分别减少了 11.70% 和 12.71%, NaHCO₃ 胁迫处理对羊草和星星草菌根侵染率的抑制作用明显高于 NaCl。马忠莉等^[22] 研究发现, 在相同盐碱

土中 AM 真菌对羊草和虎尾草 *Chlorisvirgata* 根系的侵染率分别为 19.8% 和 34.0%。研究表明, 不同盐种类对 AM 真菌孢子萌发的影响存在显著的差异^[23], 因此盐碱胁迫处理对植物菌根侵染率的抑制作用与盐碱类型直接相关, 同时还受到植物种类的影响。

盐碱胁迫会通过渗透和特定的离子效应导致植物二次氧化应激, 从而影响植物的生长, 减少植物的生物量^[1]。本研究结果显示, 3 种类型的盐碱胁迫处理均抑制了向日葵的生长, 抑制程度为 NaCl+Na₂SO₄>NaCl+NaHCO₃>NaCl, 但处理间没有显著性差异。李玉梅^[24] 的研究发现, 牛叠肚 *Rubus crataegifolius* 幼苗生物量在 60 mmol·L⁻¹ NaCl、Na₂SO₄ 和 NaHCO₃ 胁迫下分别降低 27.98%、29.10% 和 2.69%。研究表明, 盐碱胁迫环境中植物在 AM 真菌的作用下可通过摄取更多的矿质养分 P 和水分, 诱导抗氧化酶系统活性, 调节植物激素水平, 保护光合器官等途径^[25], 促进植物更好的生长。Lin 等^[20] 的研究发现, 接种 *G. mosseae* 的羊草在 200 mmol·L⁻¹ NaCl 和 NaHCO₃ 处理下生物量分别增加 29.17% 和 10.00%。本研究结果显示, 在 3 种类型的盐碱胁迫处理下接种 *F. mosseae* 均在一定程度上改善了向日葵的生长状况, 增加程度为 NaCl+NaHCO₃>NaCl+Na₂SO₄>NaCl, 但仅在 NaCl+NaHCO₃ 处理下接种 AM 真菌显著增加向日葵的生物量, 表明 AM 真菌对于向日葵抵抗 NaCl+NaHCO₃ 胁迫的接种效果最好。分析相关研究结果, 可能与 NaCl+NaHCO₃ 胁迫时接种 AM 真菌 *F. mosseae* 显著促进向日葵对矿质营养元素 P 的吸收, 提高叶片蒸腾速率和气孔导度, 降低叶片细胞膜透性等作用相关。

N、P 和 K 等是植物体新陈代谢和生长发育的必需营养元素, 可增强植物体的抗逆境胁迫能力, 使得植物能更好的适应复杂的外界环境^[26]。在本研究中, 接种 *F. mosseae* 使 NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵茎叶和根系 P 含量均显著增加, 使 NaCl 处理向日葵仅茎叶 P 含量显著增加, 而没有显著影响 NaCl+Na₂SO₄ 处理向日葵植株 P 含量, 表明接种 AM 真菌对不同类型盐碱胁迫处理下植物营养元素吸收的影响存在显著的差异。陈飞等^[27] 的研究取得了相似的结果, 200 mmol·L⁻¹ NaCl 或 NaHCO₃ 处理时接种 *Rhizophagus intraradices* 或 *F. mosseae* 使星星草地上部 P 含量增加 42.42%~54.32%。研究表明, AM 真菌菌丝可分泌碱性磷酸酶和酸性磷酸酶

使土壤有效态 P 含量显著提高, 且能在较低阈值下对 P 进行吸收, 显著提高植物 P 的获取量, 其菌丝最多可提供植物生长所需 P 的 80%^[1]。

本研究结果显示, 在 3 种类型盐碱胁迫处理下向日葵茎叶和根系 Na⁺含量和积累量均呈增加趋势, 但仅根系为显著性增加, 且处理间无显著性差异。Garg 等^[28] 研究显示, 0~100 mmol·L⁻¹ NaCl 处理时, 鹰嘴豆 *Cicer arietinum* 植株内 Na⁺含量呈线性增长, 且相比于叶更优先分配于根中。逄晋松等^[29] 研究发现, 盐碱胁迫环境中向日葵对盐分离子具有一定的区隔化能力, 阻止 Na⁺向植株地上部转运, 减轻盐分离子对植物生长的毒害作用。另外, 有研究表明菌根植物可控制 Na⁺向地上转运, 其原因是可将 Na⁺隔离在液泡中或将其从胞质中排出, 而且在盐碱条件下菌根植物比非菌根植物更易促进宿主植物从木质部吸收 Na⁺, 并将其从光合组织中转移到根部^[1]。本研究显示接种 *F. mosseae* 使得 NaCl+Na₂SO₄ 和 NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵茎叶和根系 Na⁺积累量所有增加, 表明 AM 真菌改善了向日葵对土壤中 Na⁺的吸收和积累, 有助于提高盐碱化土壤的植物修复效率。

光合作用可以反映植物体对非生物胁迫的生理敏感性^[30]。Hashem 等^[31] 研究发现, 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理显著降低了黄瓜 *Cucumis sativus* 叶片的 Gs, Lin 等^[30] 在 100 和 200 mmol·L⁻¹ NaCl 或 NaHCO₃ 胁迫对羊草光合作用影响的研究中得到了类似的结果。本研究显示, 不接种 AM 真菌时 3 种类型盐碱胁迫处理使向日葵叶片 Gs 和 Tr 均有所下降, 但仅在 NaCl 处理时为显著降低, Ci 仅在 NaCl 和 NaCl+Na₂SO₄ 处理时显著下降, 表明 NaCl+NaHCO₃ 处理对向日葵光合作用的抑制小于 NaCl 和 NaCl+Na₂SO₄ 处理。同时 Lin 等^[30] 的研究中, 在 100 和 200 mmol·L⁻¹ NaCl 或 NaHCO₃ 处理下, 接种 AM 真菌 *G. mosseae* 使羊草的 Pn、Ci 和 Gs 均显著增加。在本研究中, 接种 AM 真菌使 3 种盐碱处理下向日葵 Pn、Tr 和 Gs 均呈现升高的趋势, 但仅使 NaCl 和 NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵 Tr 和 NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵 Gs 显著增加。研究表明, AM 真菌可改善植物内水分状况, 保持较高的气孔导度^[32], 增强植物气体交换能力, 有助于植物光合速率的提高^[30]。

植物细胞膜负责对细胞内外物质的交换进行控制与调节^[33], 在盐碱胁迫环境下由于渗透作用会导致细胞胞液外渗, 使相对电导率增加, 故细胞膜

受损程度可利用相对电导率表示^[34]。岳英男^[34] 的研究发现, 在质量分数为 0.5% 和 1.0% 的 NaCl 溶液处理时接种 *Glomus intraradice* 和 *Glomus versiforme* 混合菌的紫花苜蓿 *Medicago sativa* 的细胞膜透性相比于不接种显著降低。陈飞^[35] 在 AM 真菌对星星草生理代谢的影响研究中发现, 在 0~400 mmol·L⁻¹ NaCl 或 NaHCO₃ 胁迫下接种 *F. mosseae* 使星星草的细胞膜透性下降了 6.42%~25.82%。与以上研究结果相似, 本研究中接种 AM 真菌使得 NaCl+NaHCO₃ 和 NaCl+Na₂SO₄ 处理向日葵细胞膜透性分别降低 51.49% 和 34.59%, 表明 AM 真菌可以降低植物叶片的膜质透性, 从而降低植物细胞膜的受损程度, 减轻不同盐碱胁迫对于植物的毒害作用。

4 结论

1)3 种类型盐碱胁迫处理使得接种 *F. mosseae* 的向日葵菌根侵染率降低 29.53%~47.31%。

2)3 种类型盐碱胁迫处理均在一定程度上抑制了向日葵的生长, 程度为 NaCl+Na₂SO₄>NaCl+NaHCO₃>NaCl; AM 真菌增加了对照和 3 种盐碱胁迫下向日葵的总干质量, 显著改善了 NaCl+NaHCO₃ 胁迫时向日葵的生长。

3)NaCl 和 NaCl+NaHCO₃ 胁迫下, AM 真菌显著改善了向日葵植株 P 含量, 显著降低了向日葵植株的 C:P 和 N:P。

4)AM 真菌显著增加了 NaCl+Na₂SO₄ 和 NaCl+NaHCO₃ 胁迫下向日葵对 Na⁺的积累。

5)AM 真菌使 3 种盐碱胁迫下向日葵 Pn 呈增加趋势; AM 真菌显著增加 NaCl 和 NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵叶片 Tr 和 NaCl+NaHCO₃ 处理叶片 Gs; AM 真菌显著降低 NaCl+NaHCO₃ 处理向日葵叶片细胞膜透性。

参考文献:

[1] EVELIN H, DEVI T S, GUPTA S, et al. Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: Current understanding and new challenges[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 470.

[2] 何磊, 陆兆华, 管博, 等. 盐碱胁迫对两种高粱种子萌发及幼苗生长的影响[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(2): 362-369.

[3] 杨真, 王宝山. 中国盐渍土资源现状及改良利用对策[J]. *山东农业科学*, 2015, 47(4): 125-130.

[4] 刘尧. 盐碱胁迫下唐古特白刺的生长和生理响应及其耐盐性评价[D]. 太谷: 山西农业大学, 2015.

[5] 黄艳辉. 内蒙古盐碱土中 AM 真菌多样性及提高宿主

- 植物耐盐能力的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2007.
- [6] 景宇鹏. 土默川平原盐渍化土壤改良前后土壤特性及玉米品种耐盐性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2014.
- [7] 杨玉坤, 耿计彪, 于起庆, 等. 盐碱地土壤利用与改良研究进展[J]. 农业与技术, 2019, 39(24): 108-111.
- [8] 张立华, 赵益平, 张颖力, 等. 内蒙古向日葵生产现状及发展对策[J]. 内蒙古农业科技, 2007(5): 82-84.
- [9] 李平, 牛燕冰, 杜占春, 等. 达拉特旗盐碱地改良调查报告[J]. 现代农业, 2019(4): 48-51.
- [10] 阎海平. 种植向日葵能改良盐碱地[J]. 农业科技信息, 1994(8): 39.
- [11] 王伟. 向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 苗期耐盐性的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.
- [12] 张俊莲, 陈勇胜, 武季玲, 等. 向日葵对盐逆境伤害的生理反应及耐盐性研究[J]. 中国油料作物学报, 2003, 25(1): 45-49.
- [13] 王伟, 于海峰, 张永虎, 等. 盐胁迫对向日葵幼苗生长和生理特性的影响[J]. 华北农学报, 2013, 28(1): 176-180.
- [14] SANTANDER C, AROCA R, RUIZ-LOZANO J M, et al. Arbuscular mycorrhiza effects on plant performance under osmotic stress[J]. *Mycorrhiza*, 2017, 27(7): 639-657.
- [15] WU N, LI Z, LIU H G, et al. Influence of arbuscular mycorrhiza on photosynthesis and water status of *Populus cathayana* Rehder males and females under salt stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(9): 183.
- [16] 赵霞, 叶林, 纳学伟, 等. 盐碱胁迫下丛枝菌根真菌对紫花苜蓿渗透调节物质及抗氧化能力的影响[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(4): 782-787.
- [17] 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.
- [18] 何奇江, 李楠, 傅懋毅, 等. 氯化钠胁迫对雷竹根系活力和细胞膜透性的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2013, 30(6): 944-949.
- [19] 王晓英, 王冬梅, 陈保冬, 等. 丛枝菌根真菌群落对白三叶草生长的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1456-1462.
- [20] LIN J X, PENG X Y, HUA X Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on *Leymus chinensis* seedlings under salt-alkali stress and nitrogen deposition conditions: From osmotic adjustment and ion balance[J]. *RSC Advances*, 2018, 8(26): 14500-14509.
- [21] 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.
- [22] 马忠莉, 张露丹, 缪伊玲, 等. 盐碱胁迫下丛枝菌根真菌对羊草和虎尾草种间关系的影响[J]. 东北师大学报(自然科学版), 2014, 46(1): 124-129.
- [23] 李少朋, 陈咄圳, 刘惠芬, 等. 丛枝菌根提高滨海盐碱地植物耐盐性的作用机制及其生态效应[J]. 生态环境学报, 2019, 28(2): 411-418.
- [24] 李玉梅. 牛叠肚幼苗对盐碱胁迫的生理响应机制研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016.
- [25] 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.
- [26] 孙丽范. 利用耐盐碱解磷、解钾、固氮菌发酵菌糠制备菌肥的研究[D]. 天津: 天津大学, 2012.
- [27] 陈飞, 王娜, 黄寿臣, 等. 松嫩盐碱草地星星草根围优势菌种对其耐盐碱性的影响[J]. 北方园艺, 2018, 14: 91-97.
- [28] GARG N, BHANDARI P. Silicon nutrition and mycorrhizal inoculations improve growth, nutrient status, K^+/Na^+ ratio and yield of *Cicer arietinum* L. genotypes under salinity stress[J]. *Plant Growth Regulation*, 2016, 78(3): 371-387.
- [29] 逄晋松, 童文杰, 周媛媛, 等. 河套灌区向日葵耐盐指标评价[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(2): 177-184.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] CHEN J, ZHANG H, ZHANG X, 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.
- [33] 谭本会, 李虹. 铅离子对核桃幼苗细胞膜透性的影响[J]. 南方农业, 2018, 12(34): 42-44.
- [34] 岳英男. 松嫩盐碱草地主要丛枝菌根真菌对植物耐盐性影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
- [35] 陈飞. 松嫩盐碱草地星星草根围 AM 真菌多样性及功能研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.

【责任编辑 庄 延】