

# 不同施氮水平下丛枝菌根真菌对藜麦生长和根系生理特征的影响

杨世芳<sup>1</sup>, 庞春花<sup>1,2\*</sup>, 张永清<sup>1</sup>, 华艳宏<sup>1</sup>, 贺笑<sup>1</sup>, 杨洋<sup>2</sup>

(1 山西师范大学 生命科学院, 山西临汾 041004; 2 山西师范大学现代文理学院 生物系, 山西临汾 041000)

**摘要:** 采用盆栽实验, 以藜麦品种‘亿隆 1 号’为实验材料, 探究在不同施氮量(纯氮用分别为 0、0.2、0.4 和 0.6 g/kg)接种 2 种丛枝菌根真菌(AM)即摩西球囊霉(Gm)和扭形球囊霉(Gt)对藜麦及其根系生长指标以及生理指标的影响, 为提高氮肥利用率提供理论依据。结果表明: (1) 在 0.4 g/kg 施氮量下, 接种 Gm 藜麦根系侵染率和菌根依赖性最大。(2) 同一接种处理下, 藜麦株高、茎径、叶面积、地上部生物量、总根长等根系生长指标, 以及根系抗氧化酶活性均随施氮量的增加呈先增加后减小的趋势; 与未接种处理相比, 接种 AM 真菌后上述各指标均显著增加, 均在 0.4 g/kg 施氮量下达到最大值, 且接种 Gm 的增幅大于接种 Gt。(3) 同一接种处理下, 藜麦根系 MDA 含量、可溶性糖含量和脯氨酸含量随施氮量的增加均呈先减小后增加的趋势; 与未接种处理相比, 接种 AM 真菌后藜麦根系 MDA 含量显著减小, 而其根系可溶性糖含量和脯氨酸含量增加, 且接种 Gm 根系 MDA 含量降幅以及可溶性糖含量和脯氨酸含量的增幅显著大于接种 Gt。研究表明, 适量施氮可显著增加藜麦根系摩西球囊霉和扭形球囊霉的侵染率及其菌根依赖性指数, 促进藜麦地上部及根系的生长, 同时增加其根系抗氧化酶活性和渗透调节物质的积累, 减少了体内有害物质的积累, 并以摩西球囊霉配合施氮 0.4 g/kg 效果最佳。

**关键词:** 施氮量; 丛枝菌根真菌; 藜麦; 生长指标; 根系生理指标

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

## Growth and Physiological Characteristics of Quinoa Inoculated with Arbuscular Mycorrhizal Fungi under Different Nitrogen Levels

YANG Shifang<sup>1</sup>, PANG Chunhua<sup>1,2\*</sup>, ZHANG Yongqing<sup>1</sup>,  
HUA Yanhong<sup>1</sup>, HE Xiao<sup>1</sup>, YANG Yang<sup>2</sup>

(1 College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China; 2 Department of Bidogy, College of Modern Arts and Sciences Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041000, China)

**Abstract:** The seeds of quinoa variety “Yilong No. 1” were used as experimental material in pot in 2016. We studied the effects of inoculating two kinds of arbuscular mycorrhizal fungi (AM) including *Glomus mosseae* (Gm) and *Glomus tortuosum* (Gt) on the quinoa growth, root growth indicators and root physiological indicators under the different nitrogen application rates of 0, 0.2, 0.4 and 0.6 g/kg, to provide the theoretical basis for increasing the utilization rate of nitrogen fertilizer and improve the growth of quinoa. The main results showed that: (1) inoculation of *Glomus mosseae* had the highest infection rate and mycorrhizal

收稿日期: 2017-03-09; 修改稿收到日期: 2017-06-10

基金项目: 国家自然科学基金(31571604); 山西师范大学科技开发与应用基金项目(YK1402); 山西省高等学校大学生创新创业训练项目(2015541); 山西省高等学校大学生创新创业训练项目(2017576)

作者简介: 杨世芳(1991—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: yangsh2634@126.com

\* 通信作者: 庞春花, 副教授, 硕士研究生导师, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: pangch6269@126.com

dependency of quinoa under 0.4 g/kg nitrogen application rate. (2) Under the same inoculated treatment, plant height, stem diameter, leaf area, aboveground weight, total root length and other root growth indicators, antioxidant enzyme activities of root system of quinoa seeds were initially increased and then decreased with the increasing nitrogen application rate; compared with the uninoculated treatment, the above indicators were significantly improved after AM fungi was inoculated. The values reached the maximum in the 0.4 g/kg nitrogen application rate, and the increase of Gm was greater than that of Gt. (3) Under the same inoculated treatment, MDA content, soluble sugar content and proline content were initially decreased and then increased with the increasing nitrogen application rate; compared with the uninoculated treatment, the MDA content was significantly reduced after AM fungi was inoculated, soluble sugar content and proline content were significantly increased after AM fungi was inoculated. Meanwhile, after inoculating Gm the decrease of MDA content, the increase of soluble sugar content and proline content were greater than that of inoculating Gt. These results showed that the infection rate and mycorrhizal dependency in root of quinoa with the proper nitrogen application rate increasing, the growth of aboveground and root of quinoa were promoted, meanwhile, increased the accumulation of antioxidant enzymes and osmotic adjustment substances, decreased the accumulation of harmful substances, especially 0.4 g/kg nitrogen application rate and *Glomus mosseae* were favorable for quinoa seeds to increase growth.

**Key words:** nitrogen application rate; arbuscular mycorrhizal fungi; quinoa; growth indicators; root physiological indicators

藜麦(*Chenopodium quinoa*) 又称南美藜、奎奴亚藜、藜谷等, 一年生草本植物, 起源于南美洲安第斯山脉。藜麦富含人体生命活动所需的 9 种必需氨基酸, 蛋白质含量高达 13%~23%, 被称作全蛋白食物<sup>[1]</sup>。中国引种藜麦较晚, 但目前已山西省静乐县取得良好成效<sup>[2]</sup>。山西地处黄土高原地区, 因土壤中氮素含量较低而影响藜麦产量。而过量施用氮肥不仅会造成资源浪费也会对环境造成一定污染, 因此, 如何合理施肥减少资源浪费提高藜麦对氮肥的高效合理利用, 是制约目前山西藜麦生长的重要因素。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AM) 是一种广泛分布于微生物与高等植物间的联合共生体<sup>[3]</sup>。能扩大根系与土壤的接触面积促进寄主对氮素的吸收<sup>[4]</sup>, 也能促进植物对矿质营养和水分的吸收<sup>[5-6]</sup>。在干旱和半干旱地区土壤中 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的移动性显著减弱, AM 真菌能够有效地吸收无机氮<sup>[7]</sup>, 加速土壤中氮素的利用速率而促进藜麦生长发育。本实验通过研究不同施氮水平下接种 AM 真菌对藜麦生长发育的影响, 筛选出最佳施氮水平下最适合藜麦生长的 AM 真菌, 促进藜麦对氮肥的高效吸收利用, 为藜麦在黄土高原地区更有效利用氮肥提供依据。解决了施肥过程中的污染浪费问题, 减少土壤中氮素的流失, 促进藜麦的生长发育。

# 1 材料和方法

## 1.1 试验材料

试验选用 2 种广适丛枝菌根真菌摩西球囊霉

(*Glomus mosseae*, 简称 Gm) 和扭形球囊霉(*Glomus tortuosum*, 简称 Gt), 2 种菌种均购自北京农林科学院植物营养与资源研究所。用高粱分别进行扩繁, 菌剂包括菌种孢子、被侵染根段及根外菌丝体。藜麦选用品种‘亿隆 1 号’。供试土壤采自距地表 2 m 深养分含量较低的生土, 供试土壤在 110 ℃ 高压蒸汽灭菌锅灭菌 2 h 风干备用。供试土壤基本理化性状为田间持水量 24.20%, 有机质含量 1.70 g/kg, 全氮含量 79.95 mg/kg, 速效磷 3.5 mg/kg, 速效钾 95.00 mg/kg。营养钵规格为口径 30 cm、下底直径 20 cm、高 30 cm, 每盆装风干土 8 kg。实验用氮磷钾肥源分别为硝酸铵(含 N 35%)、过磷酸钙(含 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 15%)、氯化钾(含 K<sub>2</sub>O 52%)。其中磷钾肥用量为纯磷 0.15 g/kg 和纯钾 0.2 g/kg, 所有氮肥、磷肥和钾肥作为底肥一次性施入。每盆分别施用过磷酸钙 1.98 g 和氯化钾 2.54 g。

## 1.2 试验设计

试验采用双因素完全随机设计, 设置 AM 真菌和施氮量两个因素。接种 AM 真菌有 3 个水平: 不接种处理(简称 NG)、接种摩西球囊霉(Gm)和扭形球囊霉(Gt)。施氮量设 4 个水平: 纯 N 用量分别为 0(N0)、0.2(N1)、0.4(N2)、0.6(N3) g/kg, 共组成 12 个处理组合, 每个处理组合 3 次重复, 共 36 盆。实验在山西师范大学大棚实验基地进行。各处理藜麦培养 90 d 后进行藜麦各项生理生态指标的测定。

选取饱满、大小一致的藜麦种子, 先用 10% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 对种子进行消毒 10 min, 再用蒸馏水冲洗 3

次后浸种 10 h,于 2016 年 7 月 15 日播种,每盆播种 25 粒。分别在各处理盆钵中加入对应菌剂 300 g,对照组加入等量的灭菌土样。播种后进行等量浇水,使各个营养钵维持在相同的土壤含水量水平,待幼苗长到三叶期间苗,每盆均留苗 5 株,花盆随机摆放。10 月 13 日(培养 90 天)收获取样,地上部和地下部分开收获,将地下部分冲洗干净保存在 4 ℃冰箱进行侵染率和各项生理生态指标的测定。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 侵染指标 侵染率采用曲利苯蓝染色法测定,在光学显微镜下用网格交叉记数法统计菌根侵染率<sup>[8]</sup>。菌根依赖性(MD)=(接种处理干重-不接种处理干重)/接种处理干重×100%<sup>[8]</sup>。

1.3.2 生长指标 地上部和地下部分别于 70 ℃杀青并烘干至恒重,测其干重。用卷尺测量株高,用精度 0.02 mm 的游标卡尺测量茎粗;用 L-3000A 叶面积仪测量第 4、5 片叶子的叶面积取平均值。用根系扫描仪 Win-RHizo 测量总根长、根系表面积、根系平均直径、根系体积。

1.3.3 根系生理指标 TTC 法测根系活力,NBT 法测超氧化物歧化酶(SOD)活性,愈创木酚法测过氧化物酶(POD)活性,硫代巴比妥酸法测丙二醛(MDA)含量,蒽酮比色法测可溶性糖含量,均参考文献<sup>[9]</sup>。

1.4 数据处理

运用 Microsoft Excel 2010 软件对实验数据进行处理与作图,用 SPSS18.0 软件对数据进行统计分析,采用单因素方差分析后,再用 Duncan’s 法进行多重比较,结果用平均值±标准差表示。

2 结果与分析

2.1 菌根侵染状况

表 1 显示,在不接种丛枝菌根真菌(NG)条件下,各施氮处理藜麦根系未受到 AM 真菌侵染,侵染率为 0%;在接种摩西球囊霉(Gm)和扭形球囊霉(Gt)后,藜麦根系的 AM 真菌侵染率随施氮量的增加而先增加后降低,并均在 N2 施氮量时达到最大值(分别为 36.63%和 29.90%),且在 N1 和 N2 施氮量时显著高于不施氮(N0)处理,而在 N3 施氮量时显著低于 N0 处理;在相同施氮量条件下,接种 Gm 藜麦根系侵染率始终显著高于接种 Gt 处理。同时,藜麦菌根依赖性在各处理下的表现与侵染率相似,接种 AM 真菌 Gm 和 Gt 后均在 N2 施氮量下达到最大值,分别为 44.30%和 39.67%,且在相同

施氮量下表现为 Gm 大于 Gt。以上结果表明,藜麦根系能与丛枝菌根形成良好的共生环境,并以 N2 施氮量(0.4 g/kg)最适合藜麦和丛枝菌根真菌生长,当施氮量过高时则抑制了藜麦根系生长和 AM 真菌的生长繁殖,侵染率和菌根依赖性反而下降。

2.2 接种丛枝菌根真菌对不同氮素浓度下藜麦地上部生长的影响

在相同接种处理下,藜麦的株高和基径随施氮量的增加呈先增加后减小的趋势,并均在 N2 施氮量出现最大值,N1 施氮量次之,而 N0 和 N3 施氮量均显著降低,且 N0 和 N3 施氮量间差异不显著。在相同氮浓度条件下,藜麦的株高和基径均表现为 Gm

表 1 不同氮素浓度下接种 AM 藜麦侵染率和菌根依赖性的变化

Table 1 The quinoa infection rate and mycorrhizal dependency in root of *Chenopodium quinoa* with the arbuscular mycorrhizal fungi under different nitrogen concentrations

处理 Treatment	侵染率 Infection rate/%	菌根依赖性 Mycorrhizal dependency/%
NGN0	0B	0B
NGN1	0C	0C
NGN2	0C	0C
NGN3	0C	0C
GmN0	21.08±0.90Ac	30.29±1.51Ac
GmN1	28.00±0.75Ab	34.10±0.30Ab
GmN2	36.63±1.23Aa	44.30±0.78Aa
GmN3	11.15±1.01Ad	21.42±1.32Ad
GtN0	21.01±0.70Ac	30.59±1.04Ab
GtN1	26.38±1.17Bb	31.19±1.48Bb
GtN2	29.90±0.59Ba	39.67±0.43Ba
GtN3	9.94±0.52Bd	17.16±1.54Bc

注:N0、N1、N2、N3 分别为 0、0.2、0.4、0.6 g·kg<sup>-1</sup>氮素浓度处理;NG、Gm、Gt 分别为未接种、接种 Gm、接种 Gt 处理;表中数据为平均值±标准差;不同大写字母表示相同氮浓度不同接种处理间在 0.05 水平上显著差异,不同小写字母表示同一接种处理不同氮素浓度间在 0.05 水平上显著差异;下同

Note:N0, N1, N2 and N3 stand for the treatments with 0, 0.2, 0.4 and 0.6 g·kg<sup>-1</sup> nitrogen concentration, while NG, Gm and Gt stand for not inoculated treatment, inoculated *Glomus mosseae* (Gm) and inoculated *Glomus tortuosum* (Gt), respectively; Data in the table is mean± standard deviation; The different capital letters indicate significant difference among different inoculation treatments at 0.05 level, while the different lowercase letters indicate significant difference within between same inoculation treatment among different nitrogen concentrations at 0.05 level; The same as below

>Gt>NG 处理,且株高在接种处理间的差异比基径表现得更明显(表 2)。其中,藜麦株高在接种 Gm 后于各氮浓度下始终显著高于 NG 处理,接种 Gt 后仅于 N1 和 N2 施氮量下显著高于 NG 处理;藜麦基径在接种处理间差异相对较小,在 N0 和 N3 氮浓度下, Gm、Gt、NG 处理间基茎无显著差异,在 N1 和 N2 施氮量下, Gm 处理基茎显著高于 NG 处理,而 Gt 与 NG 处理间无显著差异;接种 Gm 和 Gt 植株株高在 N2 施氮量下分别比 NG 处理显著增加 24.16% 和 16.82%,接种 Gm 植株基径在 N1 和 N2 施氮量下分别比 NG 处理显著增加 14.38%和 16.70%。

同时,同一接种处理条件下,藜麦叶面积和地上部生物量随施氮量的增加也均呈先增加后减小的趋势,N2 施氮量均达到最大值、N1 次之,N0 和 N3 施氮量均较 N2 施氮量显著减小;在各施氮水平下,藜麦叶面积和地上部生物量在接种 AM 真菌后均显著增加,并表现为 Gm>Gt>NG(表 2),且生物量增幅比叶面积表现得更明显。其中,在 N2 施氮量下,接种 Gm 藜麦叶面积和地上部生物量分别比未接种对照(NG)显著增加 29.49%和 83.14%,接种 Gt 的增幅则分别为 18.42%和 69.56%。以上结果说明接种 AM 真菌后可以有效提高藜麦株高、基径、叶面积和地上部生物量,且接种 Gm 促进效果优于接种 Gt,而又以 N2 施氮量促进效果更佳,施氮量过高则会抑制地上部生长。

### 2.3 接种丛枝菌根真菌对不同氮素浓度下藜麦根系生长的影响

表 3 结果表明,在同一接种处理条件下,藜麦的

总根长、根系表面积、根系平均直径和根系体积随施氮量的增加均表现出先增加后减小的变化趋势,并均在 N0 施氮量下出现最小值,在 N2 施氮量下达到最大值,而在 N3 施氮量又显著减小;在相同施氮量下,根系上述各指标在接种 AM 真菌后均不同程度地高于未接种处理(NG),且以接种 Gm 值最大,接种 Gt 次之,NG 处理最小。其中,接种 Gm 藜麦总根长、根系表面积、根系平均直径和根系体积在 N2 施氮量下分别比 NG 增加 34.13%、13.61%、36.71%和 12.43%,此时接种 Gt 藜麦则分别比 NG 处理增加 26.84%、10.74%、11.73%和 6.94%。可见,接种 AM 真菌后显著促进了藜麦根系的生长,且接种 Gm 后的效果优于 Gt,而适宜的施氮量可进一步显著改善接种藜麦根系生长,高氮浓度下接种 AM 真菌可缓解高氮胁迫对藜麦根系生长造成的抑制作用。

同时,在施氮量相同时,藜麦根系活力在接种 AM 真菌后也均不同程度地高于 NG 处理,且接种 Gm 处理的增幅比接种 Gt 更大;在相同接种条件下,藜麦根系活力随施氮量的增加呈先升高后降低的趋势,并均在 N2 施氮量时达到最大值,此时接种 Gm 和 Gt 藜麦根系活力比对照组 NG 分别增加 10.28%和 7.46%(表 3)。因此,藜麦的根系活力在适宜施氮量下显著增加,接种 AM 真菌后均能提高各施氮量下藜麦根系活力,并以 N2 施氮量(0.4 g/kg)下接种 Gm 效果最佳。

### 2.4 接种 AM 真菌对藜麦根系生理指标的影响

#### 2.4.1 SOD 和 POD 活性及 MDA 含量

SOD 可以

表 2 不同氮素浓度下接种 AM 藜麦地上部生长的变化

Table 2 The shoot growth of quinoa infected with arbuscular mycorrhizal fungi under different nitrogen concentrations				
处理 Treatment	株高 Plant height /cm	基径 Stem diameter /mm	叶面积 Leaf area /cm <sup>2</sup>	地上部生物量 Aboveground weight /g
NGN0	33.33±1.53Bb	5.83±0.66Ab	4.27±0.25Bc	5.38±0.13Bd
NGN1	48.00±1.00Ba	8.35±0.56Ba	6.50±0.43Bb	11.25±0.36Cb
NGN2	49.67±2.52Ba	9.44±0.58Ba	8.29±0.26Ca	13.31±.13Ca
NGN3	34.00±1.00Bb	6.31±0.57Ab	6.29±0.28Cb	9.69±0.30Cc
GmN0	38.00±1.00Ac	6.61±0.32Ac	5.89±0.21Ac	7.72±0.37Ad
GmN1	53.67±1.53Ab	9.55±0.37Ab	8.84±0.45Ab	17.39±0.44Ab
GmN2	61.67±1.53Aa	11.01±0.12Aa	10.73±0.25Aa	24.57±0.26Aa
GmN3	38.50±0.50Ac	7.15±0.28Ac	8.78±0.18Ab	12.30±0.20Ac
GtN0	34.00±0.50Bc	6.51±0.44Ac	5.61±0.24Ac	7.61±0.31Ad
GtN1	53.10±1.00Ab	8.33±0.38Bb	8.39±0.40Ab	16.56±0.31Bb
GtN2	58.02±2.00Aa	10.17±0.44ABa	9.81±0.55Ba	22.39±0.24Ba
GtN3	35.00±1.00Bc	6.81±0.39Ac	7.80±0.43Bb	11.58±0.58Ac

表 3 AM 处理对不同氮素浓度下藜麦根系生长的影响

Table 3 The development of root system of quinoa infected with arbuscular mycorrhizal fungi under different nitrogen concentrations

处理 Treatment	总根长 Total root length/cm	根系表面积 Root area/cm <sup>2</sup>	根系平均直径 Root average diameter/mm	根系体积 Root volume/cm <sup>3</sup>	根系活力 Root vigor /[μg/(g·h)]
NGN0	7.37±0.14Bc	376.11±12.27Bc	0.52±0.04Cd	9.54±0.41Bd	240.34±4.34Bc
NGN1	8.36±0.14Bb	407.50±5.32Ca	0.82±0.03Cb	13.90±0.19Cb	260.44±1.67Bb
NGN2	9.33±0.26Ca	435.36±5.78Ca	1.08±0.02Ca	16.58±0.43Ca	280.03±3.94Ba
NGN3	7.65±0.12Bc	396.25±4.90Bbc	0.68±0.03Cc	11.80±0.31Bc	239.82±4.93Bc
GmN0	8.30±0.26Ac	402.77±10.78Ad	0.79±0.01Ad	12.06±0.32Ad	259.54±8.15Ac
GmN1	9.52±0.24Ab	443.89±2.80Ab	1.18±0.03Ab	16.02±0.68Ab	276.63±4.07Ab
GmN2	12.51±0.16Aa	494.60±2.16Aa	1.48±0.02Aa	18.64±0.40Aa	308.81±7.89Aa
GmN3	8.32±0.12Ac	414.86±4.43Ac	0.83±0.02Bc	13.40±0.29Ac	267.96±2.67Abc
GtN0	7.69±0.15Bc	392.69±8.70Ac	0.71±0.03Bd	11.90±0.21Ac	250.48±4.56ABc
GtN1	9.31±0.31Ab	434.45±1.46Bb	0.92±0.02Bb	14.95±0.33Bb	273.50±2.75ABb
GtN2	11.83±0.35Ba	482.12±3.12Ba	1.21±0.02Ba	17.73±0.24Ba	300.93±5.23Aa
GtN3	7.78±0.27Bc	403.60±9.23ABc	0.78±0.01Ac	12.07±0.27Bc	258.34±6.78Ac

催化植物细胞内超氧阴离子(O<sub>2</sub><sup>-</sup>)发生歧化反应生成 O<sub>2</sub> 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,是清除自由基的关键性酶,POD 可以协助 SOD 有效阻止 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的积累,从而限制潜在的氧化伤害<sup>[10]</sup>。图 1 显示,在同一接种处理下,藜麦根系 SOD 和 POD 活性随施氮量的增加均呈先增加后减小的趋势,并均在 N2 施氮量下达到最大值;在施氮量相同条件下,与 NG 处理相比,接种 AM 真菌后藜麦根系 SOD 和 POD 活性均显著增加,接种 Gm 藜麦在各施氮水平下增幅分别为 10.63%~22.53%和 6.14%~17.40%,接种 Gt 藜麦增幅分别为 3.92%~14.46%和 3.05%~15.12%,均以 N2 施氮量下增幅最大。可见,接种 AM 真菌明显增强藜麦根系抗氧化酶活性,且接种 Gm 增加效果显著优于接种 Gt;不论是否接种 AM 真菌,适宜施氮量可使藜麦根系抗氧化酶活性显著升高,缓解根系细胞受损伤程度,并以 N2(0.4 g/kg)施氮量效果最好。

另外,通常可通过 MDA 含量的变化来反映植物受逆境胁迫损伤程度<sup>[11]</sup>。图 1 显示,同一接种处理下,藜麦根系 MDA 含量随施氮量的增加表现为先减小后增加的趋势,并均在 N0 施氮量下出现最大值,在 N2 施氮量下出现最小值,可能是由于 N2 处理藜麦根系抗氧化酶活性最强而大大减少了植株体内 MDA 含量;而 N3 处理 MDA 含量比 N2 处理增加,是因为此时植株体内抗氧化酶活性减小,对 MDA 的清除作用减弱,造成 MDA 在植株体内的积

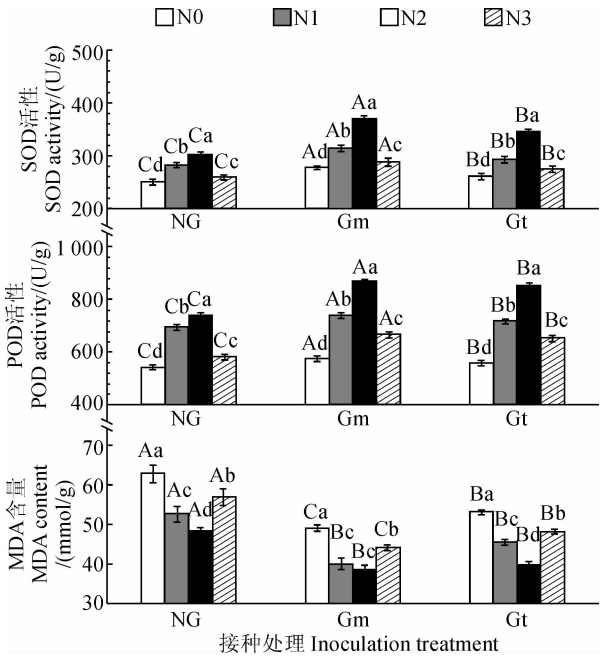


图 1 不同氮素浓度下接种 AM 藜麦根系 SOD 活性、POD 活性和 MDA 含量的变化

Fig. 1 The SOD activity, POD activity and MDA content in root system of quinoa infected with arbuscular mycorrhizal fungi under different nitrogen concentrations

累。在施氮量相同时,接种 AM 真菌藜麦根系 MDA 含量显著减小,接种 Gm 和 Gt 植株根系 MDA 含量在 N1、N2 施氮量下比相应 NG 处理分别显著减少 19.82%、23.88%和 17.78%、13.53%。这可能是由于接种 AM 真菌后藜麦体内抗氧化酶活

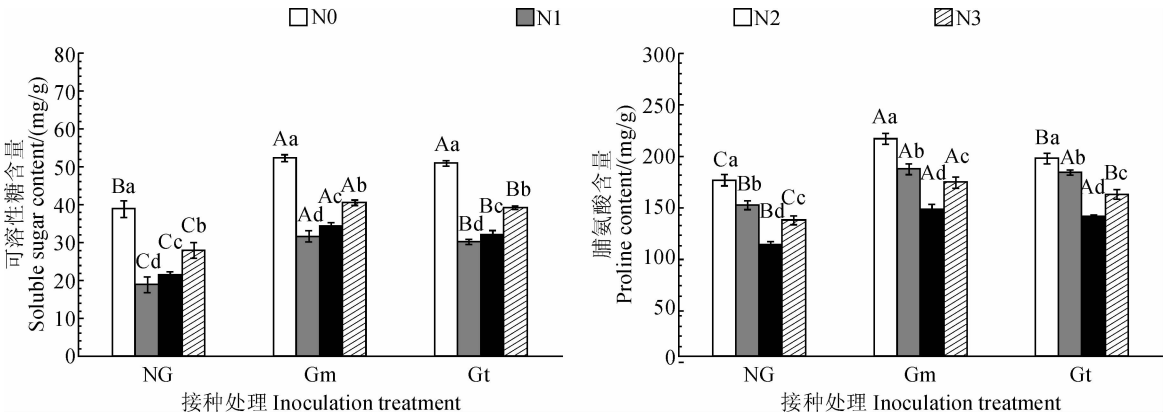


图 2 不同氮素浓度下接种 AM 藜麦根系可溶性糖含量和脯氨酸含量的变化  
Fig. 2 The soluble sugar content and proline content in root system of quinoa infected with arbuscular mycorrhizal fungi under different nitrogen concentrations

性增强从而导致 MDA 含量的下降,缓解藜麦根系细胞受伤程度。

**2.4.2 可溶性糖含量和脯氨酸含量** 可溶性糖和脯氨酸是植物重要的渗透调节物质,其含量多少及其变化能够在一定程度上反映植物受胁迫程度和抵抗逆境的能力<sup>[12]</sup>。图 2 显示,在同一接种处理下,藜麦根系可溶性糖和脯氨酸含量随施氮量增加均呈先减小后增加的趋势,并均在低氮条件(N0)下具有最大值,且在 N1~N3 施氮量下均比 N0 显著降低;在施氮量相同时,接种 AM 真菌后藜麦根系可溶性糖和脯氨酸含量显著增加,且接种 Gm 植株均不同程度地高于接种 Gt 植株;与 NG 处理相比,接种 Gm 根系可溶性糖含量在 N0~N3 施氮量下分别显著增加 21.88%、19.82%、23.88%、22.56%,其脯氨酸含量分别显著增加 23.33%、23.86%、32.15%、27.71%。以上结果表明,接种 AM 真菌可增加藜麦根系渗透调节的含量,通过渗透物质的累积来维持细胞渗透压,从而增强藜麦根系细胞渗透调节能力和应对逆境的能力,且在 N2(0.4 g/kg)施氮量下接种 Gm 处理增幅最大。

3 讨论

黄土高原地区氮素缺乏的土壤条件,在一定程度上会影响作物减产,氮肥的过量施加不仅会造成大幅度减产,还会对土壤造成一定污染。丛枝菌根真菌是一种普遍存在的内生共生真菌,能与 80% 以上的陆生植物形成共生体<sup>[13]</sup>,因此本实验选用摩西球囊霉(Gm)和扭形球囊霉(Gt)2 种丛枝菌根真菌,通过与藜麦形成共生体促进藜麦根系对氮素的吸收利用,从而促进藜麦的生长和发育。结果表明,藜麦

根系 2 种丛枝菌根真菌的侵染率和菌根依赖性在一定施氮量范围内有增加的趋势,接种 Gm 藜麦根系侵染率和菌根依赖性在 N2 施氮量(0.4 g/kg)下最大,在 N3 施氮量下又显著减小;在施氮量相同时,接种 Gm 的侵染效果优于接种 Gt。说明土壤适量施氮有利于 AM 真菌的生长,但施氮量过高抑制 AM 真菌的生长繁殖,同时高氮胁迫也抑制了藜麦根系的生长。

接种 AM 真菌和施氮量水平首先会影响到藜麦的生长指标。就地上部分而言,本实验中藜麦叶面积随施氮量的增加呈先增加后减小的趋势,各接种处理均在 N2 施氮量出现最大值,原因可能是适量施氮可促进叶绿素的合成,致使光合作用增强,从而促进叶面积增大;接种 AM 真菌后藜麦叶面积显著增加,且接种 Gm 后藜麦叶面积增幅大于接种 Gt,这与周继莹对番茄的研究结果一致<sup>[14]</sup>。同时,随施氮量的增加藜麦株高、基径和地上部生物量也呈先增加后减小的趋势,高氮水平(N3)抑制地上部生长,且接菌处理后并没有改变整体变化规律,接种 Gm 效果优于 Gt。原因是在一定施氮量范围内接种 AM 真菌,被侵染的土壤中可以被植物利用的水解性氮增多<sup>[15]</sup>,并扩大了根系吸收营养的范围,进而促进了植株地上部的生长,前人对小麦研究也发现相似的结果<sup>[16]</sup>;高氮水平破坏了内生真菌与藜麦的共生环境,限制了藜麦根系的生长使得根系吸收利用营养的范围减小,从而减弱了藜麦地上生长。

同时,本实验中各接种处理条件下藜麦的总根长、根表面积、根系平均直径、根系体积、根系活力和根重均随着施氮量的增加呈先增加后减小的趋势。说明适量的施氮量(0.4 g/kg)对藜麦根系生长有促

进作用,过量施氮(0.6 g/kg)反而抑制了藜麦根系的生长,可能是因为渗透压的加大不利于根系对氮素的吸收利用,在红小豆中发现相似结果<sup>[12]</sup>。接种丛枝菌根真菌后藜麦根系指标较未接种处理显著增大,且在 N2 施氮量下接种 Gm 生长效果最佳。接种处理没有影响根系指标的变化规律,说明接种 AM 真菌具有促进藜麦根系生长的作用,藜麦可通过根外菌丝增强植物对土壤中氮素的吸收能力<sup>[16]</sup>,主要是由于丛枝菌根真菌加强了植物对土壤中各类氮素形态的利用<sup>[17]</sup>,进而加强藜麦根系形态指标和根系活力的增长。

接种 AM 真菌和施氮量水平还会影响到藜麦的抗逆生理指标。首先,在逆境胁迫下会诱导增强保护酶抗氧化防御系统活性,主要包括 SOD 和 POD 酶,这些保护酶协同作用去除植物体内产生的过量活性氧自由基,使体内自由基的产生和消除处于平衡状态<sup>[18]</sup>。不良环境会诱导膜脂过氧化,而 MDA 含量高低反映了膜脂过氧化的程度,是检测植物细胞膜的伤害程度的重要指标<sup>[19]</sup>。本实验结果表明,在各接种处理条件下随着施氮量的增加,藜麦根系 SOD 活性和 POD 活性均随施氮量的增加呈先增加后减小的趋势,而其 MDA 含量呈先减小后增加的趋势,说明低氮或高氮水平都不利于增强植

物根系氧清除酶系统的活性;却同时导致 MDA 含量的增加。另外,在施氮量相同时,接种 AM 真菌后藜麦根系 SOD 活性和 POD 活性显著增加,而 MDA 含量相应减小,又说明接种 AM 真菌能有效促进清除藜麦体内过多的活性氧自由基,从而减轻了高氮和低氮胁迫对藜麦细胞膜脂过氧化的伤害,且接种 Gm 的促进效应优于接种 Gt。其次,可溶性糖和脯氨酸作为 2 种重要渗透调节物质,能在一定范围调节细胞渗透压,缓解细胞受损伤程度<sup>[20]</sup>。本研究中,藜麦根系可溶性糖和脯氨酸的含量随施氮量的增加呈先减小后增加的趋势,并在接种 AM 真菌后显著高于未接菌(NG)处理,且接种 Gm 后的增加作用优于接种 Gt。说明接种 AM 真菌可以诱导藜麦根系可溶性糖和脯氨酸的生成,促进植株体内渗透调节物质的积累,增强细胞渗透调节能力和逆境适应能力,提高植物的抗逆性。

综上所述,藜麦在施氮量 0.4 g/kg 时接种摩西球囊霉,可显著增加藜麦的根系侵染率和菌根依赖性指数,促进藜麦地上部及根系的生长,同时增加藜麦根系抗氧化酶活性和渗透调节物质的积累,减少了体内有害物质的积累,进而提高藜麦对氮肥的吸收利用率,以减少施肥所带来的土壤污染以及资源的浪费。

参考文献:

[1] 刘锁荣, 范文虎. 促进山西藜麦种植规模化及产业链形成的建设[J]. 山西农业科学, 2011, **39**(7): 767-769.  
LIU S R, FAN W H. Suggestion to promote scale cultivation and formation of production chain of quinoa in Shanxi[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Science*, 2011, **39**(7): 767-769.

[2] 任贵兴, 杨修仕, 么 杨. 中国藜麦产业现状[J]. 作物杂志, 2015, **5**(1): 1-5.  
REN G X, YANG X S, ME Y. Current situation of quinoa industry in China[J]. *Crops*, 2015, **5**(1): 1-5.

[3] ROUSSEAU J V D, SYLVIA D M, FOX A J. Contribution of ecomycorrhiza to the potential nutrient-absorbing surface of pine[J]. *New Phytologist*, 1994, **128**(4): 639-644.

[4] MIRANSARI M. Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress[J]. *Plant Biology*, 2010, **12**(4): 563-569.

[5] NOYD R K, PFLEGER F L, NORLAND M R. Field responses to added organic matter arbuscular mycorrhizal fungi and

fertilizer in reclamation of taconite iron retailing[J]. *Plant and Soil*, 1996, **179**(4): 89-97.

[6] 张宇亭, 朱 敏, 线岩相注, 等. 接种 AM 真菌对玉米和油菜种间竞争及土壤无机磷组分的影响[J]. 生态学报, 2012, **32**(22): 7 091-1 101.  
ZHANG Y T, ZHU M, XIANYAN X G, et al. Influence of mycorrhizal inoculation on competition between plant species and inorganic phosphate form[J]. *Acta Ecology Sinica*, 2012, **32**(22): 7 091-7 101.

[7] HODGE A, FITTER A H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for Ncycling[J]. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2010, **107**(31): 13 754-13 759.

[8] 王幼珊, 张淑彬, 张美庆, 等. 中国丛植菌根真菌资源[M]. 北京: 中国农业出版社, 2012: 165-168.

[9] 高俊凤. 植物生理生态学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 140-143.

[10] 王丽燕. NaCl 处理对野大豆生理生化特性的影响[J]. 大豆科学, 2008, **27**(6): 1 067-1 071.

WANG L Y. Effects of NaCl stress on physiological and biochemical characters of glycine soja[J]. *Soybean Science*, 2008, **27**(6):1 067-1 071.

[11] 孟德云, 侯林琳, 杨 莎, 等. 外源多胺对盆栽花生盐胁迫的缓解作用[J]. 植物生态学报, 2015, **39**(12): 1 209-1 215.

MENG D Y, HOU L L, YANG S, *et al.* Exogenous polyamines alleviating salt stress on peanuts (*Arachis hypogaea*) grown in pots[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(12): 1 209-1 215.

[12] 李 鑫, 张永清, 王大勇. 水氮耦合作用对红小豆根系生理生态及产量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2015, **23**(12): 1 511-1 519.

LI X, ZHANG Y Q, ZHANG D Y, *et al.* Effects of coupling water and nitrogen on root physio-ecological indices and yield of adzuki bean[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2015, **23**(12): 1 511-1 519.

[13] 李少朋, 毕银丽, 陈咄圳, 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): 4 181-4 188.

LI S P, BI Y L, CHEN P Z, *et al.* Effects of AMF on soil improvement and maize growth in mining area under drought stress[J]. *Acta Ecology Sinica*, 2013, **33**(13): 4 181-4 188.

[14] 周继莹, 成自勇, 王 峰, 等. 覆膜沟灌条件下不同水氮处理对番茄生长指标和产量的影响[J]. 甘肃农业大学报, 2013, **48**(6):68-77.

ZHOU J Y, CHENG Z Y, WANG F. Effects of irrigation and nitrogen on growth indices and yield of tomato under furrow irrigation and plastic mulch cropping model[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2013, **48**(6): 68-77.

[15] 史建伟, 王孟本, 于立忠, 等. 土壤有效氮及其相关因素对植物细根的影响[J]. 生态学杂志, 2007, **26**(10): 1 634-1 639.

SHI J W, WANG M B, YU L Z, *et al.* Effects of soil available nitrogen and related factors on plant fine root[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, **26**(10): 1 634-1 639.

[16] 马 放, 苏 蒙, 王 立, 等. 丛植菌根真菌对小麦生长的影响[J]. 生态学报, 2014, **34**(21):6 107-6 114.

MA F, SU M, WANG L, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi(AMF) on the growth of wheat[J]. *Acta Ecology Sinica*, 2014, **34**(21): 6 107-6 114.

[17] 刘进法, 夏任学, 王明元. 接种丛植菌根真菌对枳吸收利用磷酸铝的影响[J]. 应用生态学报, 2008, **19**(10): 2 155-2 160.

LIU J F, XIA R X, WANG M Y, *et al.* Effects of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on AlPO<sub>4</sub> uptake by poncirus trifoliata[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, **19**(10): 2 155-2 160.

[18] 邓 胤, 申 鸿, 郭 涛. 丛植菌根利用氮素研究进展[J]. 生态学报, 2009, **29**(10): 5 627-5 635.

DENG Y, SHEN H, GUO T. Review of researches on nitrogen utilized by arbuscular mycorrhiza[J]. *Acta Ecology Sinica*, 2009, **29**(10): 5 627-5 635.

[19] 衣 莹, 张玉龙, 郭志富, 等. 冬小麦叶片对低温胁迫的生理响应[J]. 华北农学报, 2013, **28**(1): 144-148.

YI Y, ZHANG Y L, GUO Z F, *et al.* Physiological responses of winter wheat's leaves to low temperature stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2013, **28**(1): 144-148.

[20] 李岳峰. 丛植菌根改善旱作水稻/绿豆间作系统中作物生长和氮磷利用的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2008.

(编辑:裴阿卫)