



丛枝菌根-黑心菊共生体对盐碱逆境的生理响应特性

方林林, 周昀晖, 杨春雪*

(东北林业大学 园林学院, 哈尔滨 150030)

摘 要:黑心菊(*Rudbeckia hirta* L.)是城市园林绿化中最常用的地被植物,具有耐寒耐旱和耐盐碱的特点。该研究以丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*)为菌剂接种基质进行黑心菊盆栽,正常培养 70 d 后分别以不同浓度(0、65、135、195 和 260 mmol · L⁻¹) NaCl 和 NaHCO₃ 溶液进行盐或碱胁迫处理,处理 10 d 后测定黑心菊菌根侵染率以及叶片叶绿素含量、丙二醛含量、抗氧化酶活性和渗透调节物质含量,以明确 AM 真菌对黑心菊根系侵染状况以及耐盐碱性的影响,为实际生产中利用黑心菊进行盐碱地修复和 AM 真菌应用提供理论依据。结果显示:(1)与对照相比,AM 真菌的侵染率和侵染强度在盐胁迫下均呈现下降趋势,在碱胁迫下则呈先上升后下降的趋势。(2)AM 真菌能够在一定程度上提高盐碱胁迫下黑心菊叶片中的叶绿素含量,降低丙二醛含量;随着盐碱胁迫浓度的增加,接种 AM 真菌不仅能提高黑心菊叶片脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白等渗透调节物质的含量,还能够增强植株超氧化物歧化酶、过氧化物酶和抗坏血酸过氧化物酶的活性,从而显著提高黑心菊的耐盐碱能力。(3)主成分分析(PCA)发现,黑心菊对盐胁迫和碱胁迫的抗性机制不尽相同,在盐处理中以叶绿素、丙二醛、POD、SOD、脯氨酸和可溶性糖为主要因子,而在碱处理中以 SOD、CAT 和脯氨酸为主导因子;VPA 分析也表明,AM 真菌对黑心菊植株生理特性的总体表征影响较盐碱胁迫更大。研究表明,低浓度碱胁迫能够促进 AM 真菌对黑心菊的侵染,接种 AM 真菌能够显著降低盐碱胁迫下黑心菊植株 MDA 含量,提高抗氧化酶活性和渗透调节物质积累,从而提高黑心菊的耐盐碱性。

关键词:黑心菊;丛枝菌根真菌;盐碱胁迫;抗氧化酶;渗透调节物质

中图分类号:Q945.79; Q948.12⁺2.2

文献标志码:A

Physiological Characteristics of Arbuscular Mycorrhiza-*Rudbeckia hirta* Symbiont under Saline-alkali Stress

FANG Linlin, ZHOU Yunhui, YANG Chunxue*

(College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150030, China)

Abstract: *Rudbeckia hirta* not only had the ability of cold, drought and saline-alkali resistance, but also was the most commonly used ground cover plant in urban landscaping. In this study, *Funneliformis mosseae* was selected as the inoculant substrate in pot experiments. 70 days after the colonization, NaCl and NaHCO₃ solutions at different concentrations (0, 65, 135, 195 and 260 mmol · L⁻¹) were subjected to salt or alkali stress. After 10 days of treatment, we determined AM fungal colonization, chlorophyll content, malondialdehyde (MDA) content, antioxidant enzymatic activity and osmotic regulation substance,

收稿日期:2022-08-05;修改稿收到日期:2022-12-22

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金(31601986);黑龙江省博士后科研启动基金(LBH-Q16005)

作者简介:方林林(1996—),男,在读硕士研究生,主要从事菌根生理生态研究。E-mail:1311521562@qq.com

* 通信作者:杨春雪,副教授,硕士生导师,主要研究方向为菌根生理生态。E-mail:senxiu99@163.com

so as to clarify the effects of AM fungus on the root colonization status and salinity tolerance of *R. hirta* and to provide a theoretical basis for the use of *R. hirta* to repair saline-alkali soil and the application of AM fungi in practical production. The results showed that: (1) compared to control, colonization rate and colonization intensity of AM fungi under salt stress were significantly reduced, while the trend of rising and then decreasing under alkali stress was shown. (2) Under saline-alkali stress, AM fungi could increase chlorophyll content and decrease MDA content in leaves of *R. hirta* to a certain extent compared with uncolonized plants. As the concentration of saline-alkali solution increases, AM fungi could not only improve the *R. hirta* proline, soluble sugar and soluble protein contents of osmotic regulation substances, also could enhance plant activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and ascorbate peroxidase (APX), which indicated that inoculation of AM fungi could improve the saline-alkali tolerance of *R. hirta*. (3) PCA analysis showed that the resistance mechanisms between salt stress and alkali stress were not the same, with chlorophyll, MDA, POD, SOD, proline and soluble sugar as the main factors in salt stress, and SOD, CAT and proline as the dominant factors in alkali stress. In addition, VPA analysis also showed that AM fungi had a greater effect on the overall physiological characteristics of *R. hirta* than saline-alkali stress. The results showed that low alkali stress could promote the colonization of *R. hirta* by AM fungi, and inoculation of AM fungi could significantly reduce the MDA content of *R. hirta* under saline-alkali stress, improved antioxidant enzyme activity and osmoregulatory substance accumulation, so as to improve the salinity tolerance of *R. hirta*.

Key words: *Rudbeckia hirta*; arbuscular mycorrhiza fungi; saline-alkali stress; antioxidant enzyme; osmotic regulating substance

土壤盐碱化不仅是农业生产的不利因素,而且已经成为全球性环境问题^[1-2]。随着时间的推移,盐碱土的面积每年都以 150 万 hm^2 向外扩张^[3]。盐碱土是由各种盐化或者碱化以及二者混合物组成的土壤^[4],其盐土中含有大量如 NaCl 和 Na_2SO_4 等可溶性盐,而碱土中主要含有 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 等具有较高 pH 的碱性盐,相对于盐土而言,碱土能够对植物产生更大的伤害^[5]。盐碱土对植物生长限制的机制是多方面共同作用的结果,如盐碱胁迫会导致土壤渗透压升高,植物根系无法从土壤中吸收水分和矿质元素,造成渗透胁迫,同时也会使植物体内产生大量活性氧,对植物细胞膜系统造成损伤,从而影响细胞内的生理生化反应^[6-9]。其次盐碱土还会对植物造成离子毒害,如盐碱土中含有大量的 Na^+ 和 Cl^- 等,它们能够引起植物细胞膜的破损,影响植物体内营养和代谢物质的运输和合成,进而导致植物生长受阻^[10-12]。为了更好地使植物在盐碱化土壤中生长,人们采取了物理、化学和生物等不同方法,研究发现运用植物与丛枝菌根真菌(AMF)共生的方法可以有效提高植物耐盐碱性^[13-15]。AMF 作为土壤中重要微生物之一,能与 80% 以上高等植物形成共生关系^[16],而且盐碱地中也存在丰富的真菌资源^[17-19]。陈飞^[20]研究发现松嫩盐碱草地星星草根围的优势菌种为摩西斗管囊霉,对于提高植物耐盐碱性具有很好效果。同时,摩西斗管囊霉也被认

为是盐碱胁迫下促进植物茁壮生长的优异真菌。

黑心菊为菊科金光菊属的一年或二年生花卉,是城市园林绿化中最常用的地被植物,不仅具有开花密集、花期长、自播繁殖的生长和观赏特性,还具有耐寒耐旱和耐盐碱的特点^[21-22]。研究已经证实,黑心菊对盐分胁迫有一定适应能力,能够通过关闭气孔、降低蒸腾、提高水分利用率等方式积极抵抗盐胁迫造成的不利影响^[22]。而碱性盐胁迫对黑心菊的生长状况和适应能力影响的研究尚且空白,以及 AMF 与黑心菊的共生关系和 AMF-黑心菊共生体系应对盐碱胁迫的研究鲜有涉及。因此,本试验以黑心菊为研究对象,探究不同盐碱胁迫下接种 AM 真菌对黑心菊生长和生理代谢的影响,为盐碱胁迫下 AMF-黑心菊共生体系的建立提供依据,同时为利用黑心菊进行盐碱地修复和 AMF 应用提供一定的理论基础。

1 材料和方法

1.1 实验材料

黑心菊种子购于甘肃省酒泉市金秋园艺种苗有限责任公司。AM 真菌接种菌剂摩西斗管囊霉(*Funneliiformis mosseae*)由北京市农林科学院植物营养与资源研究所中国 AM 真菌种质资源库(BGC)提供,接种物中包含菌丝、培养基及真菌孢子,孢子密度为每克 18 个。供试培养基质由园土和蛭石按照 3 : 1 的体积比例混匀而成,在使用前将混

合基质置于高压蒸汽灭菌锅,以 121 ℃ 条件灭菌 2 h 后充分降温以备。黑心菊实验苗于植物光照培养室中进行培养,每日光照时间 14 h,光照强度 5 000 lx,昼夜平均温度 24 ℃,空气相对湿度 60%~70%,期间对黑心菊实验苗定期定量浇水。

1.2 实验方法

1.2.1 材料培养与处理 用 KMnO_4 溶液(0.3%)将黑心菊种子浸泡消毒 30 min。种子发芽采用纸上培养法,将种子置于铺有湿润双层滤纸的培养皿中,在室温下培养至种子长出子叶。实验处理包括 AM 真菌处理和盐碱胁迫处理。AM 真菌接种采用层施法,在育苗盆(底径 10 cm,高 12.5 cm)中装入 300 g 栽培基质后,平铺 1 层菌剂,每盆 20 g,不接种处理的基质表面施加等量苯菌灵溶液处理的菌剂以抑制 AM 真菌活性。每盆移栽一颗发芽种子,浸盆处理后移入植物光照培养室。待黑心菊植株生长至 70 d 时,进行相应的盐碱胁迫处理。

根据预实验得到的黑心菊对盐碱胁迫的生理响应值, NaCl 和 NaHCO_3 胁迫处理各设定了 65、130、195 和 260 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 等 4 个浓度,同时使用不含 NaCl 和 NaHCO_3 的蒸馏水(0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)作为对照,实验共组成 18 个 AM 真菌接种和盐碱胁迫处理组合,每个处理组合 5 个生物学重复,共 90 盆实验苗,不同处理随机摆放。进行 NaCl 和 NaHCO_3 胁迫处理时,先按照每天 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的浓度梯度递增浇灌 NaCl 溶液和 NaHCO_3 溶液,直至预设的胁迫浓度,以免盐碱对黑心菊幼苗造成冲击效应。之后每 2 d 按照预设盐碱胁迫浓度浇灌 1 次,每次浇至育苗盆底部约有 20 mL 溶液流出,以保证基质中的盐碱胁迫条件恒定,胁迫持续 10 d。

1.2.2 AM 真菌侵染情况观测 胁迫结束后,将黑心菊根系清洗干净,选取侧根剪成 1 cm 根段,然后用 FAA 固定液(5 mL 福尔马林、5 mL 冰醋酸、90 mL 70% 酒精)浸没根段,固定 12 h。将根段从 FAA 固定液取出,用水冲洗,淋干,浸没在 10% KOH 溶液中水浴,90 ℃ 加热 1 h,使根段透明。加热结束后,倒去 KOH,清水轻轻漂洗根样直至水不呈黄色。用 10% H_2O_2 对根段进行脱色处理,并清洗。对洗净的根用 2% HCl 进行酸化 10 min,然后用含有 0.05% 台盼蓝的乳酸甘油试剂染色,水浴 90 ℃ 加热 30 min。染色结束后,制作临时装片,用光学显微镜(ZEISS Axio Scope A1)观察菌丝、丛枝和泡囊的形态结构。采用根段观测法,对菌根侵染、丛枝和泡囊丰度进行分级,每个处理观察 30 个根段,

重复 3 次。用 MYCOCALC 软件计算各处理的菌根侵染指标,包括侵染率(%)、侵染强度(%)、丛枝丰度(%)和囊泡丰度(%)。

1.2.3 生理生化指标测定 用剪刀分别剪取不同盐碱胁迫处理的黑心菊叶片,每份 0.5 g,用锡纸包好并做好标记后放入 -80 ℃ 超低温冰箱中保存,采用王学奎^[23]的方法测定生理生化指标。其中,叶绿素含量采用 95% 乙醇浸提法测定,丙二醛含量的测定采用硫代巴比妥酸法,超氧化物歧化酶(SOD)活性用氮蓝四唑(NBT)法测定,脯氨酸含量的测定用酸性茚三酮法,可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定,可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法。抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性采用刘萍和李明军^[24]的方法测定,过氧化物酶(POD)活性用愈创木酚法测定,过氧化氢酶(CAT)活性采用钼酸铵法测定。

1.3 数据分析

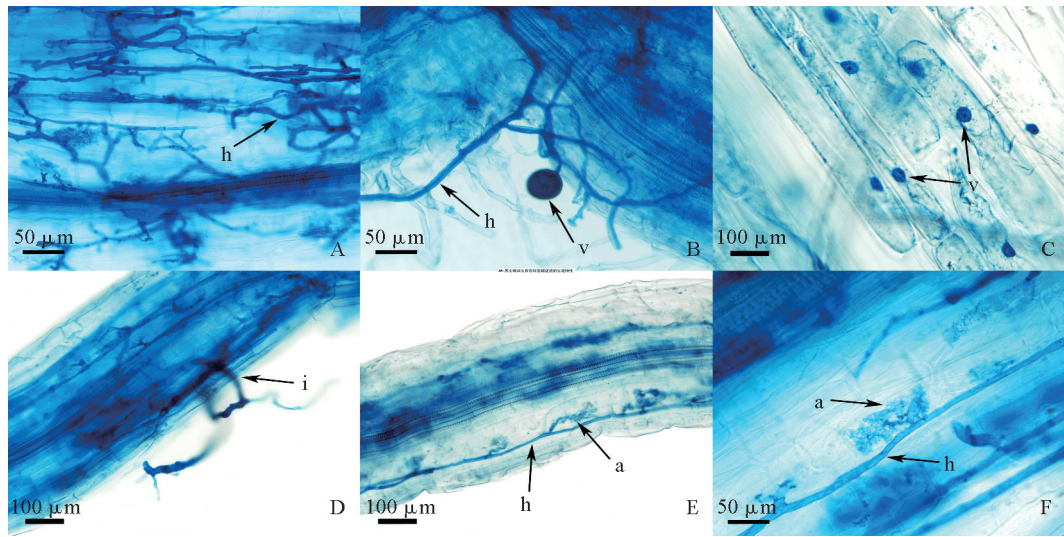
使用 SPSS 25.0 进行数据的方差齐性检验、单因素方差分析(ANOVA)、多重检验(Tukey)、双因素方差分析和 PCA 分析;结果用平均值±标准误差(standard error)表示;柱形图使用 SigmaPlot14.0 绘制,使用 Photoshop2017 进行图像处理;使用 RStudio“Vegan”包 mod 函数进行不同因素的方差分解,并使用 plot 函数可视化解析结果,以说明 AM 真菌和盐碱胁迫对逆境下植物生理指标总体表现的影响。

2 结果与分析

2.1 盐碱胁迫对 AM 真菌侵染特性的影响

接菌的黑心菊盐碱胁迫 10 d 后,在植物根系中可以观察到 AM 真菌摩西斗管囊霉的菌丝、泡囊和丛枝等侵染结构(图 1, A—F);根外菌丝能侵入植物根系,在皮层细胞间和细胞内形成内生菌丝(图 1, D);摩西斗管囊霉侵染黑心菊根系形成疆南星型丛枝(Arum-type)(图 1, E、F),菌丝末端或者中部膨大形成泡囊(图 1, C)。同期用苯菌灵溶液处理的对照组未观察到侵染结构。

同时,由表 1 可知,摩西斗管囊霉菌丝在根段中出现频率最高,其次是丛枝,而泡囊最少;在不同盐碱胁迫处理中,黑心菊侵染特性不尽相同。其中,在盐胁迫条件下,随着胁迫浓度不断增加,黑心菊根系 AM 真菌的侵染率、侵染强度和丛枝丰度不断下降,但侵染率在 260 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度时才比对照(0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)显著降低,而侵染强度和丛枝丰度均在



h. 菌丝; v. 泡囊; a. 丛枝; i. 侵染点

图 1 AM 真菌在黑心菊根系的侵染

h. Hyphae; v. Vesicle; a. Arbuscular; i. Infection site

Fig. 1 Colonization of AM fungi in root system of *Rudbeckia hirta*

表 1 盐碱胁迫下 AM 真菌对黑心菊根系的侵染特性

Table 1 The colonization characteristics of AM fungi on root of *Rudbeckia hirta* under saline-alkali stress

胁迫 Stress	处理浓度 Concentration /(mmol · L ⁻¹)	侵染率 Colonization rate/%	侵染强度 Colonization intensity/%	丛枝丰度 Arbuscule abundance/%	泡囊丰度 Vesicular abundance/%
NaCl	0	91.11±3.85a	67.67±1.53a	35.44±0.71a	1.70±0.22bc
	65	91.11±3.85a	60.55±0.39b	24.47±0.87b	2.35±0.04ab
	130	84.45±3.85ab	54.56±0.51c	17.92±0.66c	2.72±0.13a
	195	80.00±6.67ab	47.11±1.58d	16.91±0.87c	2.85±0.55a
	260	75.55±3.85b	37.02±1.52e	3.42±0.23d	1.05±0.11c
NaHCO ₃	0	91.11±3.85ab	67.67±1.53b	35.44±0.71a	1.70±0.22b
	65	95.55±3.85a	73.54±0.36a	26.67±1.10b	4.63±1.05a
	130	84.45±3.85bc	57.22±2.83c	25.98±0.34b	3.91±0.33a
	195	75.55±3.85cd	32.93±0.41d	11.91±1.23c	1.10±0.17b
	260	71.11±3.85d	29.60±2.82d	8.50±0.49d	0.78±0.19b

注:表中数值为平均值±标准误差,同列不同小写字母表示不同处理组间在 0.05 水平差异显著($P<0.05$)。下同

Note: Values in the table are mean ± standard error, and different lowercase letters within same column indicate significant differences among different treatment groups at 0.05 level ($P<0.05$). The same as below

65 mmol · L⁻¹ 浓度时就比对照显著降低;泡囊丰度呈现先上升后下降的变化趋势,并在 195 mmol · L⁻¹ 浓度时达到最大值,在 260 mmol · L⁻¹ 浓度时最小,但仅 130 和 195 mmol · L⁻¹ 浓度处理与对照差异显著。在碱胁迫处理中,根系 AM 真菌的侵染率、侵染强度和泡囊丰度均呈现先上升后下降的变化趋势,并均在 65 mmol · L⁻¹ 浓度时达到最大值,此时侵染强度和泡囊丰度与对照差异显著,在 260 mmol · L⁻¹ 浓度时最小,此时侵染率、侵染强度与

对照差异显著;丛枝丰度随着胁迫浓度增加而逐渐降低,且各浓度处理均与对照差异显著。以上结果说明黑心菊根系 AM 真菌丛枝丰度对盐碱胁迫最为敏感,而其泡囊丰度敏感性最差;高浓度盐碱胁迫抑制了 AM 真菌侵染,且受到碱胁迫的影响更大些。

2.2 盐碱胁迫下 AM 真菌对黑心菊叶绿素和渗透调节物质含量的影响

首先,表 2 结果表明,在相同的盐或碱胁迫处理条件下,接菌黑心菊植株的总叶绿素含量均高于相

应未接菌植株,但其间差异均未达到显著水平($P>0.05$)。随着盐处理浓度升高,接菌和未接菌植株中总叶绿素含量均呈现先上升后下降的趋势,且均以 $65\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理最高, $260\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理最小,但是仅 $260\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理与相应对照差异显著。随着碱处理浓度升高,接菌和未接菌植株中总叶绿素含量一直呈现下降的趋势,分别在 195 和 $260\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理时与相应对照差异显著。未接菌和接菌植株的总叶绿素含量在盐碱胁迫中下降幅度因胁迫类型不同而存在差异,未接菌植株和接菌植株总叶绿素含量在 $260\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 盐胁迫时分别比对照显著下降了 31.9% 和 33.3% ,在碱胁迫时分别比对照显著下降了 48.6% 和 38.3% 。

其次,与不接菌处理相比,接菌黑心菊叶片的可溶性蛋白含量在各浓度盐碱处理下均显著提高,在盐和碱胁迫下分别升高 $45.4\%\sim86.0\%$ 和 $10.3\%\sim86.1\%$,且均在对照条件下降幅最大,在 $195\text{ mmol}\cdot$

L^{-1} 浓度下降幅最小;接菌和未接菌黑心菊叶片可溶性蛋白的含量均随着盐胁迫浓度的增加先升后降,并均在 $130\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度下达到最大值,且均在 $130\sim260\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度下比对照显著提高;同时随着碱胁迫浓度的增加,黑心菊叶片可溶性蛋白的含量在接菌条件下逐渐增加,在未接菌条件下先升后降,分别在 260 和 $195\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度下达到最大值,各浓度处理均显著高于相应对照(表 2)。

再次,随着盐胁迫浓度的提高,接菌和不接菌的黑心菊叶片中可溶性糖含量均呈一直上升的趋势,并大多显著高于相应对照,且在相同浓度下二者间均差异显著($P<0.05$);随着碱胁迫浓度的提高,接菌和未接菌植株的可溶性糖含量都是先上升后下降,并均在 $195\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度下达到最大值,各浓度处理也大多显著高于相应对照,且除 $195\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度处理外,相同浓度下的接菌处理均显著高于未接菌处理($P<0.05$)。

表 2 盐碱胁迫下 AM 真菌对黑心菊总叶绿素及渗透调节物质含量的影响
Table 2 Effects of AM fungi on the contents of total chlorophyll and osmotic regulatory substances
in *R. hirta* under saline-alkali stress/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)

胁迫 Stress	浓度 Concentration ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	AM 真菌 AM fungus	叶绿素含量 Chlorophyll content	可溶性糖含量 Soluble sugar content	可溶性蛋白含量 Soluble protein content	脯氨酸含量 Proline content
NaCl	0	NM	$2.16\pm0.32\text{abcd}$	$1.95\pm0.13\text{f}$	$6.69\pm0.27\text{g}$	$0.71\pm0.02\text{d}$
		AM	$2.43\pm0.23\text{abc}$	$3.07\pm0.04\text{e}$	$12.45\pm0.29\text{cd}$	$0.51\pm0.01\text{ef}$
	65	NM	$2.72\pm0.31\text{ab}$	$2.19\pm0.13\text{f}$	$7.13\pm0.07\text{g}$	$1.13\pm0.06\text{c}$
		AM	$2.83\pm0.15\text{a}$	$4.03\pm0.11\text{d}$	$13.15\pm0.04\text{c}$	$1.47\pm0.01\text{b}$
	130	NM	$1.97\pm0.13\text{cde}$	$2.84\pm0.07\text{e}$	$11.62\pm0.65\text{d}$	$0.48\pm0.00\text{efg}$
		AM	$2.09\pm0.28\text{bcde}$	$4.37\pm0.01\text{d}$	$19.56\pm0.08\text{a}$	$1.33\pm0.22\text{b}$
	195	NM	$1.81\pm0.23\text{cde}$	$4.02\pm0.23\text{d}$	$10.39\pm0.60\text{e}$	$0.34\pm0.00\text{fg}$
		AM	$1.92\pm0.15\text{cde}$	$4.93\pm0.22\text{c}$	$15.11\pm0.05\text{b}$	$1.75\pm0.00\text{a}$
	260	NM	$1.47\pm0.31\text{e}$	$5.91\pm0.04\text{b}$	$9.08\pm0.58\text{f}$	$0.31\pm0.00\text{g}$
		AM	$1.62\pm0.18\text{de}$	$7.71\pm0.18\text{a}$	$14.66\pm0.57\text{b}$	$0.54\pm0.00\text{e}$
NaHCO_3	0	NM	$2.16\pm0.32\text{ab}$	$1.95\pm0.13\text{h}$	$6.69\pm0.27\text{g}$	$0.71\pm0.02\text{d}$
		AM	$2.43\pm0.23\text{a}$	$3.07\pm0.04\text{ef}$	$12.45\pm0.29\text{f}$	$0.51\pm0.01\text{f}$
	65	NM	$2.09\pm0.26\text{ab}$	$2.55\pm0.14\text{g}$	$12.93\pm0.27\text{f}$	$0.75\pm0.02\text{c}$
		AM	$2.15\pm0.16\text{ab}$	$2.84\pm0.07\text{f}$	$15.43\pm0.21\text{e}$	$1.34\pm0.01\text{a}$
	130	NM	$1.94\pm0.21\text{ab}$	$3.24\pm0.04\text{e}$	$15.67\pm0.14\text{e}$	$0.66\pm0.00\text{e}$
		AM	$2.08\pm0.19\text{ab}$	$4.32\pm0.18\text{d}$	$17.44\pm0.21\text{d}$	$0.93\pm0.01\text{b}$
	195	NM	$1.70\pm0.14\text{bc}$	$5.92\pm0.09\text{a}$	$19.28\pm0.21\text{c}$	$0.43\pm0.00\text{g}$
		AM	$1.74\pm0.16\text{bc}$	$5.69\pm0.03\text{ab}$	$21.27\pm0.04\text{b}$	$0.53\pm0.01\text{f}$
	260	NM	$1.11\pm0.31\text{c}$	$4.96\pm0.06\text{c}$	$15.47\pm0.06\text{e}$	$0.30\pm0.01\text{i}$
		AM	$1.50\pm0.29\text{bc}$	$5.47\pm0.04\text{b}$	$23.79\pm0.07\text{a}$	$0.34\pm0.00\text{h}$

注:NM 表示未接种 AM 真菌;AM 表示接种 AM 真菌;下同
Note: NM indicates that AM fungus was not colonized; AM indicates that AM fungus was colonized; The same as below

另外,接菌黑心菊植株叶片脯氨酸含量在对照条件下低于未接菌植株,而在各浓度盐碱胁迫下均显著高于相应的未接种植株,且脯氨酸增加量随着盐处理浓度的增加而先增加后降低,而随碱处理浓度的增加不断降低;随着盐碱胁迫浓度的增加,接菌和未接菌植株的脯氨酸含量均呈先上升后降低的变化趋势,两者在盐胁迫条件下分别于 195 和 65 mmol · L⁻¹ 浓度时达到最大值,于碱胁迫下均在 65 mmol · L⁻¹ 浓度时达到最大值,且各浓度处理大多与相应对照差异显著。同时,接菌、盐碱胁迫交互作用对植株脯氨酸含量有着显著影响。

2.3 盐碱胁迫下 AM 真菌对黑心菊抗氧化酶活性和细胞膜系统的影响

在相同的盐或碱胁迫处理条件下,接菌黑心菊植株的 SOD、POD、CAT 和 APX 的活性均高于相应的未接菌植株(表 3)。其中,接菌与未接菌植株间 SOD 活性在各浓度盐或碱胁迫处理下均差异显著,而两者间的 POD 和 CAT 活性在 65~130 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下差异显著,而 APX 活性在 130~

260 mmol · L⁻¹ NaCl 和 65 mmol · L⁻¹ NaHCO₃ 胁迫时差异显著($P<0.05$)。随着盐处理浓度升高,接菌和未接菌植株中 SOD、POD、CAT 和 APX 活性均呈现先上升后下降的趋势,但每种酶活性的极值因种类不同而存在差异。随着碱处理浓度升高,接菌和未接菌植株中 POD、CAT 和 APX 活性变化趋势与盐胁迫下相同,而 SOD 活性在接菌处理植株中持续上升,在未接菌处理植株则持续下降。未接菌植株的 POD 和 CAT 活性在盐碱胁迫中下降幅度均要小于接菌植株,如在 260 mmol · L⁻¹ 浓度时,未接菌植株 POD 和 CAT 活性在盐胁迫下分别比对照显著下降了 14.5%和 27.4%,在碱胁迫下分别比对照显著下降了 32.3%和 30.2%,而接菌植株 POD 和 CAT 活性在盐胁迫时分别下降 15.3%和 32.9%,在碱胁迫时分别下降 33.0%和 47.8%。当盐碱胁迫浓度为 260 mmol · L⁻¹ 时,接菌植株的 POD、SOD、APX 和 CAT 活性均与相应对照差异显著,未接菌植株的 POD 和 APX 活性在盐胁迫下与对照差异不显著,而在碱胁迫下只有 APX 活性与对照相比差异不显

表 3 盐碱胁迫下 AM 真菌对黑心菊抗氧化物酶活性的影响
Table 3 Effects of AM fungi on antioxidant enzyme activities of *R. hirta* under saline-alkali stress

胁迫 Stress	浓度 Concentration /(mmol · L ⁻¹)	AM 真菌 Mycorrhizal	过氧化物酶 POD /(U · g ⁻¹ · min ⁻¹)	超氧化物歧化酶 SOD /(U · g ⁻¹ · min ⁻¹)	过氧化氢酶 CAT /(U · g ⁻¹ · min ⁻¹)	抗坏血酸过氧化物酶 APX /(U · g ⁻¹ · min ⁻¹)
NaCl	0	NM	97.33±6.11de	119.23±4.18fg	15.82±1.64def	116.00±6.93e
		AM	114.67±12.22c	161.09±2.03d	21.30±2.49c	137.33±12.96e
	65	NM	120.27±7.60c	137.81±4.67e	18.20±0.65cde	167.47±11.66de
		AM	218.67±12.22a	173.15±1.26cd	26.87±3.55b	209.60±14.82cd
	130	NM	113.87±3.95c	128.60±4.79ef	27.08±1.50b	202.67±23.32cd
		AM	178.67±16.65b	182.99±1.27c	36.40±4.23a	266.67±28.10b
	195	NM	88.80±6.84e	111.76±9.75gh	13.43±0.75fg	203.20±9.70cd
		AM	106.13±2.01cd	228.74±5.23a	19.43±1.75cd	498.93±10.44a
	260	NM	83.20±5.60e	102.96±0.89h	11.48±1.35g	136.00±29.86e
		AM	97.07±6.66de	208.48±3.14b	14.30±1.30efg	229.33±23.22bc
NaHCO ₃	0	NM	97.33±6.11cd	119.23±4.18d	15.82±1.64c	116.00±6.93def
		AM	114.67±12.22ab	161.09±2.03c	21.30±2.49ab	137.33±12.96cd
	65	NM	106.67±4.62bc	116.43±4.57d	19.07±0.75bc	183.73±18.80b
		AM	128.00±8.00a	195.58±0.77b	21.45±1.35ab	239.20±17.44a
	130	NM	101.33±12.22bcd	108.36±4.08d	21.45±1.72ab	133.07±9.27cde
		AM	114.67±4.62ab	200.07±0.32b	23.69±1.76a	166.67±11.58bc
	195	NM	88.80±7.20de	85.27±3.14e	16.90±3.44c	100.80±9.73ef
		AM	93.33±12.22cd	206.25±2.37b	18.49±0.90bc	113.33±7.22def
	260	NM	65.87±7.48f	71.07±10.33f	11.05±1.30d	88.00±12.42f
		AM	76.80±4.23ef	223.38±2.27a	11.12±1.27d	98.67±5.21ef

著。以上结果说明黑心菊能够通过调整抗氧化酶活性来应对盐碱胁迫,而接种 AMF 能够在此基础上增强黑心菊植株的抗氧化系统活性,但因盐碱胁迫类型的不同,AMF 对黑心菊的调节机制也存在差异。

同样地,在相同的盐或碱胁迫处理条件下(图 2,A、B),接菌黑心菊植株的 MDA 含量均小于相应的未接菌植株,且当盐胁迫浓度为 65、130 和 260 mmol · L⁻¹ 时其间差异达到显著水平($P<0.05$),而当碱胁迫浓度为 130、195 和 260 mmol · L⁻¹ 时其间差异显著($P<0.05$)。随着盐或碱处理浓度升高,接菌和未接菌植株中 MDA 含量均呈现持续上升的趋势。接菌与未接菌植株的 MDA 含量在盐胁迫中上升幅度均小于碱胁迫,接菌和未接菌植株

MDA 含量在 260 mmol · L⁻¹ 盐胁迫分别比对照升高了 2.4 和 2.9 倍,在碱胁迫时分别比对照显著升高了 5.6 和 5.8 倍。

2.4 AM 真菌和盐碱胁迫对黑心菊抗生理特性影响的 PCA 和 VPA 分析

从表 4 可以看出,黑心菊在盐碱胁迫和接菌处理时都可提取出 2 个主成分(PC1、PC2)。其中盐、碱以及接菌 4 个处理的两个主成分分别总共可以解释 83.7%、87.6%、76.5%和 89.7%总数据变化量。根据表 4 中具体得分情况同时参考前人的文献后认为特征值大于或等于 0.75 的因子与所在的主成分有很高的相关性。其中,盐和碱胁迫下黑心菊的 PC1 和 PC2 中的主导因子不同,在盐处理中以叶绿素、丙二醛、POD、SOD、脯氨酸和可溶糖为主要因子,

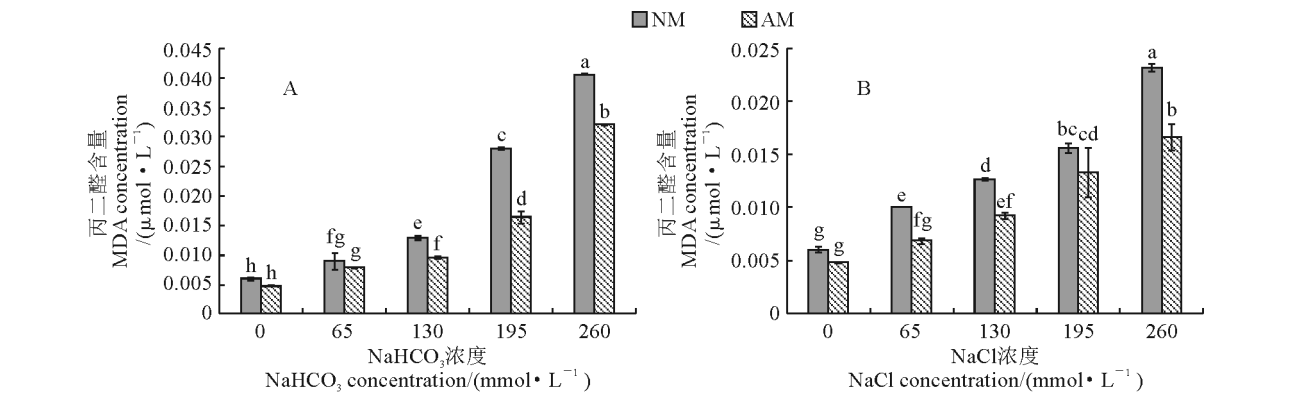


图 2 盐碱胁迫下 AM 真菌对黑心菊 MDA 含量的影响

Fig. 2 Effects of AM fungi on MDA content in *Rudbeckia hirta* under saline-alkali stress

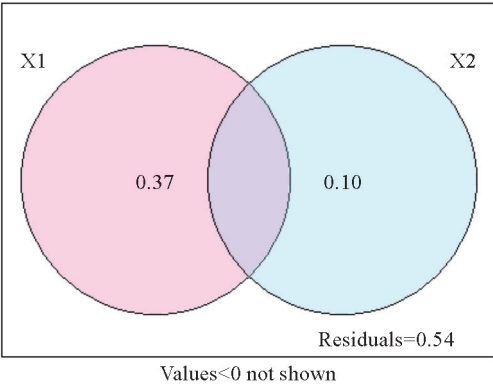
表 4 不同处理下对黑心菊生理生化指标进行主成分分析中的 PC1 和 PC2 得分

Table 4 Loadings for PC1 and PC2 of principal component analysis of chlorophyll, malondialdehyde, osmoregulatory substances, and antioxidant enzymes under different treatments

指标 Index	盐胁迫 Saline stress				碱胁迫 Alkali stress			
	不接菌 NM		接菌 AM		不接菌 NM		接菌 AM	
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
叶绿素 Chlorophyll	0.866	-0.124	-0.867	-0.111	0.719	-0.477	-0.860	0.277
丙二醛 MDA	-0.858	0.145	0.917	0.225	-0.743	0.650	0.845	-0.464
过氧化物酶 POD	0.902	0.275	0.834	0.480	0.699	-0.673	0.988	0.008
超氧化物歧化酶 SOD	0.863	0.310	-0.788	0.335	0.855	-0.301	-0.609	0.726
过氧化氢酶 CAT	0.543	0.714	-0.701	0.531	0.914	0.085	-0.647	0.539
抗坏血酸氧化酶 APX	0.015	0.865	0.479	0.741	0.753	-0.270	-0.253	0.938
脯氨酸 Proline	0.893	-0.301	-0.158	0.875	0.782	-0.618	-0.129	0.986
可溶性蛋白 Soluble protein	-0.415	0.889	0.044	0.722	0.010	0.992	0.928	-0.345
可溶性糖 Soluble sugar	-0.924	0.008	0.843	-0.018	-0.423	0.872	0.730	-0.548

注:加粗的特征值≥0.75 说明在主成分中的高相关性

Note: A bold eigenvalue ≥0.75 indicates a high correlation in the principal components



X1 为 AM 真菌处理,X2 为盐碱胁迫

图 3 AM 真菌和盐碱胁迫对黑心菊生理表现的 VPA 分析
X1 refers to AM fungal treatment, while X2 is saline-alkali stress

Fig. 3 VPA analysis of physiological manifestations
of AM fungi and saline stress on *R. hirta*

而在碱处理中以 SOD、CAT 和脯氨酸为主导因子。同样地接种和不接种处理下黑心菊的 PC1 和 PC2 中的主导因子也不同。然后进一步通过 AM 真菌和盐碱胁迫对黑心菊生理特性的 VPA 分析结果(图 3)发现,AM 真菌对黑心菊抗逆生理特性影响大于盐碱胁迫。

3 讨论

植物生长环境的改变会影响 AM 真菌的侵染状况^[25]。本研究中黑心菊根系 AM 真菌的侵染率和侵染强度随着 NaCl 浓度的增加不断下降,这与前人研究结果相一致^[26],说明过高的 Na⁺ 含量不仅抑制植物生长,而且还降低 AM 真菌的侵染能力^[27]。盐碱胁迫下孢子和其他繁殖体的萌发率会降低,萌发的菌丝在土壤中生长的范围较窄,以及寄主植物根系生长缓慢与 AM 真菌接触机会减少,进而影响 AM 真菌的侵染能力^[13]。此外,高浓度碱胁迫对黑心菊 AM 真菌侵染特性的降低大于盐胁迫,进一步说明碱胁迫不仅具有离子毒害,其较高的 pH 对 AM 真菌同样具有抑制作用。但是,低浓度碱胁迫却促进了 AM 真菌的侵染,这可能与寄主植物自身特性或摩西斗管囊霉分布地区有关。

叶绿素是高等植物进行光合作用最重要的物质,影响着植物对光的吸收、利用和转化,进而影响光合产物的合成^[28]。盐碱胁迫通常会导致植物叶片中叶绿素含量下降^[29-30],可能是因为土壤渗透胁迫导致植物无法吸收土壤中的营养物质和矿物元素尤其是对 Mg²⁺ 的吸收,进而造成植物叶片无法合成叶绿素,而接种 AM 真菌能够提高植物根系吸收

能力,还能抑制植物对 Na⁺ 的摄取,增强对 Mg²⁺ 吸收,提高植物光合作用^[31-32]。在本研究的盐碱胁迫中,通过接种 AM 真菌可以不同程度提高黑心菊叶片叶绿素含量,但效果并不显著($P>0.05$),不过在 PCA 分析中我们发现,接种与不接种处理的叶绿素含量呈负相关,这也就说明 AM 真菌能够通过调整叶绿素含量去应对盐碱胁迫。

渗透调节是植物应对逆境所采取的一种有效措施,可以通过积累可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸等物质增强自身渗透势,维持细胞内水分平衡,保证植物体内生化反应正常进行^[33-34]。许多研究表明,接种 AM 真菌可以显著提高植物体内脯氨酸含量的积累,如黄东等发现 AM 真菌能够提高苹果脯氨酸的积累^[35]。本研究中,与不接种 AM 真菌相对比,接种 AM 真菌显著促进了黑心菊叶片脯氨酸的积累,但是没有盐碱胁迫时接种 AM 真菌却降低了脯氨酸的含量,这与人研究不同^[36-37]。这可能是没有盐碱胁迫时,AM 真菌侵染植物并对植物体内各种营养物质的合成产生相应的调控,减少脯氨酸物质的合成,增加其他渗透调节物质。同时,可溶性糖和可溶性蛋白与脯氨酸一样也是重要的渗透调节物质^[38-39]。本研究发现,盐碱胁迫下接种 AM 真菌黑心菊植株的可溶性糖和可溶性蛋白含量均高于不接种植株,这一结果与 Ben^[40] 和 Rabie 等^[41] 在三叶草和绿豆上研究结果一致,说明 AM 真菌与植物共生后可以促进植物体内某些蛋白质编码基因的表达,提高植物体内可溶性糖和可溶性蛋白含量^[42-44],在盐碱胁迫下可以保持细胞膜和原生质体的稳定性,保护酶类物质不受高浓度离子危害,从而缓解由盐碱引起的渗透胁迫对黑心菊造成的伤害。

盐碱胁迫主要伤害植物细胞的膜系统。在盐碱胁迫下植物体内会产生大量活性氧(ROS)如超氧自由基($O_2^{\cdot-}$)、过氧化氢(H_2O_2)和羟基自由基($\cdot OH$)等导致膜质过氧化,改变细胞膜的选择透过性,进而影响细胞内的正常代谢反应^[45-46]。MDA 是脂质过氧化的一种产物,其含量可以代表细胞膜受损程度。本实验结果表明,随着盐碱胁迫浓度的增加黑心菊叶片 MDA 含量一直递增,且在相同浓度下碱胁迫中 MDA 的含量远高于盐胁迫,这说明碱胁迫除了渗透胁迫外,其较高的 pH 对膜系统同样具有损害。在相同胁迫浓度下,接种 AM 真菌能够显著降低 MDA 含量,缓解盐碱胁迫对植物细胞膜系统的损伤,这与前人的相关研究结果一致^[47]。同时植物自身也会产生一类清除活性氧(ROS)的抗氧化酶类

物质如 SOD、POD、CAT 和 APX 等能够清除活性氧阻止膜质过氧化,维持细胞膜的稳定性^[48-49]。在本研究中,黑心菊主要通过增强 POD 和 SOD 活性去缓解盐胁迫所带来的渗透胁迫和细胞膜系统的损伤,而主要通过增强 SOD、CAT 和 APX 活性来应对碱胁迫,这说明胁迫类型的不同植物所产生的应对机制也存在差异。贺学礼等^[50]和冯固等^[51]研究均认为 AM 真菌增加细胞膜的稳定性与 ROS 清除酶活性的增加有关,本研究也表明接种 AM 真菌可以提高 SOD、POD、CAT 和 APX 的活性,但因为盐碱胁迫类型不同,AM 真菌对这些酶具有不同调控机制,如盐胁迫中,接种 AM 真菌促使黑心菊减弱了对 SOD 的依赖性,而在碱胁迫中却加强了对

POD 的依赖性。

综上所述,低浓度碱胁迫能够促进 AM 真菌对黑心菊的侵染,而高浓度盐碱胁迫会使其侵染能力显著下降,且具有较高 pH 的碱胁迫下降更显著。与不接菌的植株相比,接种 AM 真菌能够显著降低黑心菊植株 MDA 含量,可以通过增强植物的叶绿素含量,提高抗氧化酶活性和渗透调节物质积累等方面来提高黑心菊的耐盐碱性。本研究可为丛枝菌根真菌-黑心菊共生体系在盐碱地应用提供一定的理论支持,但因研究条件有限未能进一步进行更深层次的验证,今后可通过利用分子生物学技术在基因层面对 AM 真菌调控黑心菊的耐盐碱性进行深入探讨。

参考文献:

- [1] PAUL D, LADE H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2014, **34**(4): 737-752.
- [2] SAHAB S, *et al.* Potential risk assessment of soil salinity to agroecosystem sustainability: Current status and management strategies[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, **764**: 144 164.
- [3] CHEN Q, XIE H, WEI G, *et al.* Metabolic differences of two constructive species in saline-alkali grassland in China [J]. *BMC Plant Biol*, 2022, **22**(1): 53.
- [4] 商振芳, 谢思绮, 罗旺, 等. 我国盐碱地现状及其改良技术研究进展[C]//2019 中国环境科学学会科学技术年会论文集(第三卷). 西安, 2019: 386-395.
- [5] 路浩, 王海泽. 盐碱土治理利用研究进展[J]. *现代化农业*, 2004, (8): 10-12.
LU H, WANG H Z. Research progress of saline-alkali soil treatment and utilization [J]. *Modernizing Agriculture*, 2004, (8): 10-12.
- [6] FANG S, HOU X, LIANG X. Response mechanisms of plants under saline-alkali stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, **12**: 667 458.
- [7] 申午艳, 冯政君, 秦文芳, 等. 盐碱胁迫下黑麦草生长及离子微区分布特征[J]. *草业学报*, 2020, **29**(2): 52-63.
SHEN W Y, FENG Z J, QIN W F, *et al.* Effects of saline-alkali stress on the growth and ion micro-distribution of ryegrass plants[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, **29**(2): 52-63.
- [8] MA Y X, LI G T, WANG G H, *et al.* Effects of saline-alkali mixed stress on the growth and physiological characteristics of giant Juncao (*Pennisetum giganteum* Z. X. Lin) [J]. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2021, **19**(1): 75-94.
- [9] 李子英, 丛日春, 杨庆山, 等. 盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. *生态学报*, 2017, **37**(24): 8 511-8 517.
LI Z Y, CONG R C, YANG Q S, *et al.* Effects of saline-alkali stress on growth and osmotic adjustment substances in willow seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(24): 8 511-8 517.
- [10] 刘滨硕, 康春莉, 王鑫, 等. 羊草对盐碱胁迫的生理生化响应特征[J]. *农业工程学报*, 2014, **30**(23): 166-173.
LIU B S, KANG C L, WANG X, *et al.* Physiological and biochemical response characteristics of *Leymus chinensis* to saline-alkali stress [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2014, **30**(23): 166-173.
- [11] 毛恋, 芦建国, 江海燕. 植物响应盐碱胁迫的机制[J]. *分子植物育种*, 2020, **18**(10): 3 441-3 448.
MAO L, LU J G, JIANG H Y. Mechanisms of plant responses to salt-alkali stress [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, **18**(10): 3 441-3 448.
- [12] 罗青红, 周斌, 李英仑, 等. 盐渍土壤大果沙枣树主要矿物质阳离子的吸收和分配特征[J]. *西北植物学报*, 2021, **41**(8): 1 371-1 379.
LUO Q H, ZHOU B, LI Y L, *et al.* Absorption and distribution of main mineral cations of *Elaeagnus moorcroftii* in salinized land [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(8): 1 371-1 379.
- [13] 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.
- [14] ZHANG X H, *et al.* Comparative transcriptome analysis of the garden Asparagus (*Asparagus officinalis* L.) reveals the molecular mechanism for growth with arbuscular mycorrhizal fungi under salinity stress[J]. *Plant Physiology and Bio-*

chemistry, 2019, **141**: 20-29.

[15] 张义飞, 王 平, 毕 琪, 等. 不同强度盐胁迫下 AM 真菌对羊草生长的影响[J]. 生态学报, 2016, **36**(17): 5 467-5 476.

ZHANG Y F, WANG P, BI Q, *et al.* The effect of the arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of *Leymus chinensis* under saline stress of different intensities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(17): 5 467-5 476.

[16] BOWEN G. The Biology and Physiology of Infection and Its Development [M]. Bocaaton Ela: CRC Press, 1987: 27-57.

[17] HILDEBRANDT U, JANETTA K, OUZIAD F, *et al.* Arbuscular mycorrhizal colonization of halophytes in Central European salt marshes [J]. *Mycorrhiza*, 2001, **10**(4): 175-183.

[18] 刘润进, 刘鹏起, 徐 坤, 等. 中国盐碱土壤中 AM 菌的生态分布[J]. 应用生态学报, 1999, **10**(6): 721-724.

LIU R J, LIU P Q, XU K, *et al.* Ecological distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in saline alkaline soils of China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, **10**(6): 721-724.

[19] 赵盈涵, 李 田, 邵鹏帅, 等. 黄河三角洲不同类型盐生植物土壤真菌群落结构特征[J]. 西北植物学报, 2022, **42**(5): 854-864.

ZHAO Y H, LI T, SHAO P S, *et al.* Structural characteristics of fungi communities in soil of different halophytes in the Yellow River Delta[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(5): 854-864.

[20] 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.

[21] 时丽冉, 崔兴国. NaCl 胁迫下地被菊光合生理特性及水分利用率的变化[J]. 湖北农业科学, 2010, **49**(11): 2 822-2 824.

SHI L R, CUI X G. Study on photosynthetic properties and water utilization ratio change of *Rudbeckia hirta* under NaCl stress[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2010, **49**(11): 2 822-2 824.

[22] 许桂芳, 刘明久, 黄小玲. 盐分胁迫对 4 种花卉种子萌发的影响[J]. 种子, 2007, **26**(8): 39-41.

XU G F, LIU M J, HUANG X L. Effect of salt stress on germination of four kinds of ornamental plants[J]. *Seed*, 2007, **26**(8): 39-41.

[23] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[24] 刘 萍, 李明军. 植物生理学实验[M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2016.

[25] 张旭红. 丛枝菌根真菌在不同土壤环境因子下的适应性研究[D]. 河北保定: 河北农业大学, 2003.

[26] 徐嘉美, 郭静怡, 吴 杨, 等. AM 真菌对留兰香和常夏石竹耐盐性的影响[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(12): 2 104-2 112.

XU J M, GUO J Y, WU Y, *et al.* Effect of AM fungi on the salt tolerance of *Mentha spicata* and *Dianthus plumarius* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(12): 2 104-2 112.

[27] HE Z Q, *et al.* Changes of antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress [J]. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2007, **59**(2): 128-133.

[28] KONG L, GONG X W, ZHANG X L, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis, ion balance of tomato plants under saline-alkali soil condition[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2020, **43**(5): 682-698.

[29] ZHOU Y H, LIU Y J, WANG Y D, *et al.* *Claroideoglossum etunicatum* improved the growth and saline-alkaline tolerance of *Potentilla anserina* by altering physiological and biochemical properties[J]. *Biocell*, 2022, **46**(8): 1 967-1 978.

[30] ZAI X M, FAN J J, HAO Z P, *et al.* Effect of co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing fungi on nutrient uptake and photosynthesis of beach palm under salt stress environment[J]. *Scientific Reports*, 2021, **11**: 5 761.

[31] ESTRADA B, AROCA R, AZCÓN-AGUILAR C, *et al.* Importance of native arbuscular mycorrhizal inoculation in the halophyte *Asteriscus maritimus* for successful establishment and growth under saline conditions [J]. *Plant and Soil*, 2013, **370**(1): 175-185.

[32] AUGÉ R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Mycorrhiza*, 2001, **11**(1): 3-42.

[33] 后有丽, 苏世平, 李 毅, 等. 外源脱落酸对红砂叶片渗透调节物质含量及抗氧化酶活性的影响[J]. 草业科学, 2020, **37**(2): 245-255.

HOU Y L, SU S P, LI Y, *et al.* Effects of exogenous abscisic acid on the content of osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activity in the leaves of *Reaumuria soongorica* [J]. *Pratacultural Science*, 2020, **37**(2): 245-255.

[34] FENG G, ZHANG F S, LI X L, *et al.* Uptake of nitrogen from indigenous soil pool by cotton plant inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2002, **33**(19-20): 3 825-3 836.

[35] HUANG D, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi enhanced drought resistance in apple by regulating genes in the MAPK pathway[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, **149**: 245-255.

[36] SOLEYMANIAN S, ABBASPOUR H, NAFCHI A M. Alleviation of salt stress in pistachio (*Pistacia vera* L.) seedlings inoculated with arbuscular mycorrhiza fungi[J]. *Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology*, 2017, **18**(1 and 2): 57-67.

[37] 才 华, 董 理, 邢易梅, 等. 丛枝菌根真菌对碱胁迫下紫花苜蓿耐碱性的影响[J]. 东北农业大学学报, 2019, **50**(10): 40-46.

CAI H, DONG L, XING Y M, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on alkali tolerance of alfalfa under alkaline stress[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2019, **50**(10): 40-46.

[38] 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): 14 500-14 509.

[39] YOUNESI O, MORADI A, NAMDARI A. Influence of arbuscular mycorrhiza on osmotic adjustment compounds and antioxidant enzyme activity in nodules of salt-stressed soybean (*Glycine max*) [J]. *Acta Agriculturae Slovenica*, 2013, **101**(2): 219-230.

[40] BEN K L, MORTE G A, OUARRAQI E M, *et al.* Physiological and biochemical responses to salt stress of mycorrhized and/or nodulated clover seedlings (*Trifolium alexandrinum* L.) [J]. *Agronomie*. 2003, **23**(7): 571-580.

[41] RABIE G H. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and kinetin on the response of mung bean plants to irrigation with seawater[J]. *Mycorrhiza*, 2005, **15**(3): 225-230.

[42] OUZIAD F, *et al.* Analysis of expression of aquaporins and Na⁺/H⁺ transporters in tomato colonized by arbuscular mycorrhizal fungi and affected by salt stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, **57**(1-2): 177-186.

[43] JAHROMI F, AROCA R, PORCEL R, *et al.* Influence of salinity on the *In vitro* development of *Glomus intraradices* and on the *In vivo* physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants[J]. *Microbial Ecology*, 2008, **55**(1): 45-53.

[44] 龚远博, 胡吉怀, 胡丁猛, 等. 丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下杜梨幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2022, **42**(8): 1 320-1 329.

GONG Y B, HU J H, HU D M, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and physiological traits of *Pyrus betulifolia* under salt-alkali stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(8): 1 320-1 329.

[45] TOUBALI S, TAHIRI A I, ANLI M, *et al.* Physiological and biochemical behaviors of date palm vitroplants treated with microbial consortia and compost in response to salt stress[J]. *Applied Sciences*, 2020, **10**(23): 8 665.

[46] RUIZ-SÁNCHEZ M, *et al.* The arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances the photosynthetic efficiency and the antioxidative response of rice plants subjected to drought stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, **167** (11): 862-869.

[47] 许炜萍, 谢晓红, 黄 志, 等. AMF 对弱光及盐胁迫下甜瓜生长和抗氧化酶活性的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37** (9): 1 781-1 788.

XU W P, XIE X H, HUANG Z, *et al.* Physiological responses of melon (*Cucumis melo* L.) seedlings to *Glomus* under low light and salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(9): 1 781-1 788.

[48] PANDEY R, GARG N. High effectiveness of *Rhizophagus irregularis* is linked to superior modulation of antioxidant defence mechanisms in *Cajanus cajan* (L.) Millsp[J]. *Mycorrhiza*, 2017, **27**(7): 669-682.

[49] 巩志勇, 辛建华, 商小雨, 等. 盐碱胁迫下香椿幼苗光合及抗逆生理特性[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(7): 1 199-1 209.

GONG Z Y, XIN J H, SHANG X Y, *et al.* Photosynthetic characteristics and stress tolerance physiology of *Toona sinensis* seedlings under saline-alkali stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(7): 1 199-1 209.

[50] 贺学礼, 赵丽莉, 李英鹏. NaCl 胁迫下 AM 真菌对棉花生长和叶片保护酶系统的影响[J]. 生态学报, 2005, **25**(1): 188-193.

HE X L, ZHAO L L, LI Y P. Effects of AM fungi on the growth and protective enzymes of cotton under NaCl stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(1): 188-193.

[51] 冯 固, 李晓林, 张福锁, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对玉米水分和养分状况的影响[J]. 应用生态学报, 2000, **11**(4): 595-598.

FENG G, LI X L, ZHANG F S, *et al.* Effect of AM fungi on water and nutrition status of corn plants under salt stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(4): 595-598.

(编辑:裴阿卫)