

丛枝菌根真菌介导的植物耐旱性机理研究综述

王 健^{1,2}, 徐 艳^{1,2}

¹陕西地建土地工程技术研究院有限责任公司, 陕西 西安

²陕西省土地工程建设集团有限责任公司, 陕西 西安

Email: WangJian_soil@163.com

收稿日期: 2021年2月22日; 录用日期: 2021年3月12日; 发布日期: 2021年3月22日

摘 要

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)可与85%以上的有花植物形成菌根共生体, 并通过菌丝有效地吸收宿主植物根际的水分以及无机矿质营养, 尤其是促进磷(P)的吸收, 从而促进宿主植物生长发育, 进而提高其抗逆性。越来越多的研究表明AMF可以帮助宿主植物抵抗干旱胁迫, 促进宿主植物生长。本文主要对宿主植物与AMF相互作用在缓解宿主干旱胁迫的作用机制方面进行综述, 了解AMF介导的宿主植物耐旱机制对干旱、半干旱区的植物保护非常重要, 并提出今后的研究需注意的问题和建议。

关键词

丛枝菌根真菌, 干旱胁迫, 耐旱机制

A Review on the Mechanism of Plant Drought Tolerance Mediated by Arbuscular Mycorrhizal Fungi

Jian Wang^{1,2}, Yan Xu^{1,2}

¹Institute of Land Engineering and Technology, Shaanxi Provincial Land Engineering Construction Group Co., Ltd., Xi'an Shaanxi

²Shaanxi Provincial Land Engineering Construction Group Co., Ltd., Xi'an Shaanxi

Email: WangJian_soil@163.com

Received: Feb. 22nd, 2021; accepted: Mar. 12th, 2021; published: Mar. 22nd, 2021

Abstract

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) can form mycorrhizal symbiosis with more than 80% of terrestrial plants, and can effectively absorb the mineral nutrition of the host plant rhizosphere through the hyphae, especially to improve the phosphorus nutrition status of the plant. In turn, it promotes the host plant to absorb water from the soil, promotes growth and development, and thereby improves plant resistance to stress. More and more studies have shown that AMF can help host plants resist drought stress and promote host plant growth. This article mainly reviews the mechanism of the interaction between host plants and AMF in alleviating drought stress, understands that AMF-mediated host plant drought tolerance mechanism is very important for plant protection in arid areas, and proposes issues and suggestions for future research.

Keywords

Arbuscular Mycorrhizal Fungi, Drought Stress, Drought Tolerance Mechanism

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

干旱已成为制约现代农业生产发展的关键因素,随着全球性的气候变暖和生态平衡的破坏,土地沙漠化和盐碱化愈发严重,水资源短缺正成为全人类面临的严重问题。作物耐旱性的研究因而显得尤为重要。近年来植物耐旱机制的研究发展较快,植物的耐旱性存在多种调控途径并可能发生交叉。其中在植物根际周围存在一类土壤微生物——丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) [1]。AMF能与绝大部分的有花植物形成互惠共生体即丛枝菌根。植物通过其根系向AMF输送其生长繁殖所必需的碳水化合物,而AMF通过宿主植物根系向植物输送一定量水分和无机营养以保障植物生长所需,尤其是在一些干旱、半干旱地区[2] [3]。也正是基于此原因,当前菌根类植物相对于非菌根类植物来说,具有更强的耐旱能力,进而能够在相对干旱的环境下正常生长。有研究表明,接种丛枝菌根真菌可以显著改善宿主植物的水分代谢和生理代谢,进而提高宿主植物的抗旱性。

在不同土壤含水量添加条件下,接种丛枝菌根真菌 *Glomus mosseae* 提高了酸枣(*Zizyphus spinosus*)植株叶片气孔导度、蒸腾速率,从而改善了酸枣的水分代谢,增强了酸枣植株的抗旱能力[4];也有研究表明,接种丛枝菌根真菌后,甘蔗叶片超氧化物歧化酶、过氧化氢酶活性显著提高[5]。通常认为,菌根通过大量的外部菌丝增加根系吸收表面积,从而提高植物的耐旱性[6],但也有研究表明菌根在没有菌丝结构的情况下却仍然使植物具有耐旱性。AMF对植物水分代谢的影响和提高植物耐旱性的作用机理仍然存在一定争议。为此,本文将AMF对植物耐旱性的影响研究进展情况进行综述,阐明丛枝菌根真菌提高宿主植物耐旱性的可能机理,并对今后的相关研究提出建议。

在目前大面积长时间干旱情况下,加强植物耐旱机制的研究,结合运用现代育种、生理生态和分子生物学等实验技术,将有助于学科进步和农业可持续发展。

2. 干旱胁迫对 AMF 的影响

AMF 在改良土壤结构及其保水能力的背景下应用十分广泛。AMF 物种多样性在很大程度上取决于

新方法的尝试。迄今为止, 已经认识到的 AMF 物种大约 400 多种。一方面, AMF 加强了植物对干旱胁迫的反应, 这大大改善了宿主植物的生长和作物生产。相反, 严重缺水则会直接抑制 AMF 孢子的萌发, 侵染能力以及根外菌丝伸长[7]。

在过去的几十年中, 主要了解 AMF 的群落组成和多样性受干旱压力的影响。发现在缺水的土壤中, 相对于正常的土壤 AMF 物种多样性较低。AMF 物种具有进化的特性, 在逆境(干燥)下具有进化优势。一些 AMF 分离纯化株或个别物种可以耐受干旱胁迫。经过长时间的适应后, 原生 AMF 生态型出现在了极端环境的土壤中。大量调查指出, *Glomus* 物种是地中海半干旱生态系统的典型物种, 能够在缺水的情况下生长情况[8]。

3. AMF 对干旱条件下宿主植物的影响

干旱胁迫是影响植物生长的主要生物胁迫之一, 严重影响作物的生产, 并危及生命全球粮食安全。植物通过改变自身生理状态来避免干旱带来的影响, 包括形态, 生理和分子响应[9]。水分亏缺会对植物生理学的几个方面产生负面影响, 例如, 它使光合作用作用停滞, 使酶系统结构紊乱, 减少植物养分吸收, 因此导致了荷尔蒙和营养的不平衡植物。此外, 干旱胁迫还会导致渗透胁迫, 从而导致膨松损失, 因此, 导致植物生长发育受到抑制。干旱胁迫也诱导了活性氧, 进而导致植物组织中的膜损伤和细胞死亡[10]。

植物非常依赖与根系相关的微生物区系来减轻各种环境压力, 如干旱胁迫, 地温胁迫等。其中, AMF 属于球囊霉门, 与寄主植物建立共生关系, AMF 获取来自宿主植物根部的光合产物, 包括碳水化合物。作为回报, AMF 会增加水分和养分的吸收, 以减轻干旱的负面影响, 而且改善气孔调节[11]。例如, 据研究报道, 在干旱胁迫下接种 AMF 的 *Poncirus trifoliata* 植物中的抗性显著提高[12]。此外, 为了提高用水效率, AMF 通过调节各种机制减少干旱胁迫下的氧化损伤, 有希望应用于下一代农业。为了应对干旱胁迫, AMF 介导的调控机制还包括调控植物激素的含量, 例如松香内酯, 茉莉酸和脱落酸。在茄属植物中, AMF 通过增强植物脱落酸信号通路中的 14-3-3 基因(*TFT1-TFT12*)改善了植物的水分关系调节, 进行来帮助植物抵抗干旱胁迫[13]。当前的研究与以前的报告形成了令人耳目一新的对比, 其独特之处在于不仅提供了有关 AMF 介导的在生化、分子和形态水平上的胁迫耐受性, 还综述了最新的研究人员对 AMF 在改善植物/作物抵抗干旱胁迫方面作用做出的重要贡献。

4. AMF 介导的植物耐旱性机理

4.1. 改变了宿主植物根系形态

AMF 扩展了宿主植物适应干旱环境的能力。AMF 和宿主植物虽然不存在绝对的专一性, 但一定程度上存在相对的专一性, 即一种 AMF 可以和某一类宿主植物形成共生。例如, *G. Clarum*, *G. Clarum*, *G. Etunicatum* 三种球囊霉在土壤中丰度较高, 可和绝大多数宿主植物形成共生。孢子是一种可以在不利条件下存活的繁殖体, 这可能是 AMF 长期进化出来的生存策略。迄今为止, 关于 AMF 在干旱胁迫下存活的证据已经有很多。AMF 已被证实可以耐受通过实施形态适应来应对干旱胁迫。这个适应性与根电导与根的形态发生类型的变化有关。

AMF 有减少根尖的分生组织活性的潜力, 导致不定根的形成。这些 AMF 介导的根系形态修饰可能有助于维持养分吸收和干旱胁迫下寄主植物的水分平衡。由于 AMF 由于具有非常发达的根外菌丝, 其土壤中形成致密的根外菌丝网络[14] [15]。这些菌丝与根系联系在一起, 间接扩大了宿主植物根系吸收表面积。夏建国等人研究发现 AMF 根外菌丝网络能够增大宿主植物根系吸收表面积以及改变植物根系形态以此来达到对其根系水分吸收的有效调节, 从而提高植物的抗旱性。

4.2. 改良土壤团聚结构

AMF 根外菌丝能够分泌球囊霉素土壤相关蛋白(Glomerin-related soil protein, GRSP), 这种物质具有良好的粘性, 像胶水一样能把土壤颗粒黏在一起, 增强土壤稳定性。尤其是干旱条件下, 球囊霉素的含量越高, 干旱能够轻度地提高根际球囊霉素的含量, 这些球囊霉素与 2~4、1~2 和 >0.25 mm 的水稳性团聚体呈正相关关系。其次, AMF 致密的根外菌丝填充于土壤颗粒之间, 牢牢地将土壤颗粒锁定于根外菌丝之间, 形成土壤团聚体结构骨架, 实现稳定性更高的土壤团聚体, 而这些土壤团聚体能够有效的吸收土壤中的水分及无机营养, 从而提高植物的耐旱性[16] [17]。

4.3. 提升次级代谢产物水平

洪文君等人研究发现 AMF 能够有效提升植物的抗氧化性, 从而提升宿主植物的耐旱性[18] [19]。在干旱环境下, AMF 根外菌丝通过提高其细胞分裂素的水平来促进宿主植物内源激素含量的提升。在该激素的作用下植物气孔关闭, 从而减少宿主植物叶片的蒸腾作用, 进而降低水分蒸发, 抵制干旱胁迫。此外, 在干旱条件下, AMF 还可以通过外源信号来调控自身抗氧化系统[20]。AMF 捕捉到外源干旱信息后, 会分泌大量的抗氧化酶, 消除细胞内的, 诱导其气孔关闭, 来降低由于干旱原因所导致的植物根系损伤[21]。

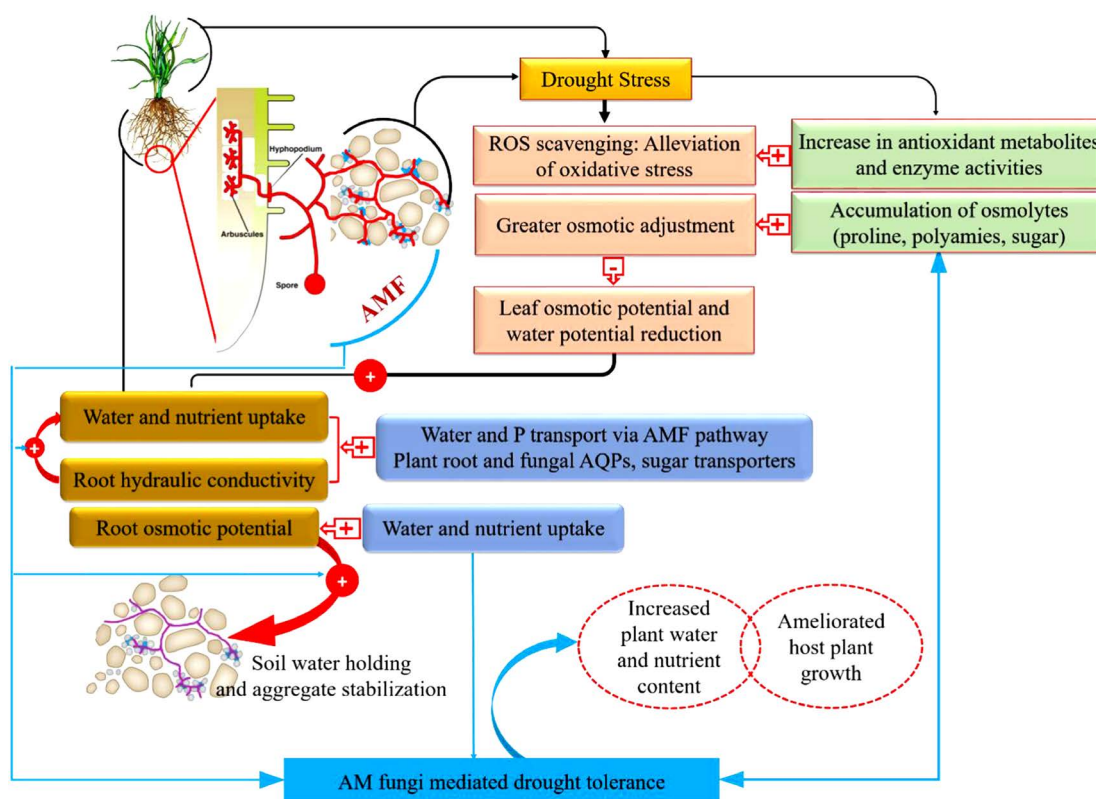


Figure 1. The symbiosis of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) can help plants maintain and regulate different processes of plants to deal with the harmful effects of drought stress on plant growth performance through direct or indirect interactions. The “+” and “-” symbols indicate the increase and decrease in the production and accumulation of specific compounds (picture from Ali, 2019)

图 1. 丛枝菌根真菌(AMF)共生可帮助植物维持和调节植物的不同过程, 以通过直接或间接相互作用来应对干旱胁迫对植物生长性能的有害影响。“+”和“-”符号表示特定化合物的产生和积累的增加和减少(图片来自 Ali, 2019)

此外, 宿主植物之所以能够在干旱胁迫下生存, 还得益于 AMF 能对宿主植物渗透压进行调节。宿主植物叶肉细胞通过积累溶质(如脯氨酸、甜菜碱等), 提高叶肉细胞渗透压, 使植物能够在干旱胁迫下保持水分[22]。在干旱胁迫下, 菌根植物叶片中脯氨酸含量上升。吴强盛(2004)在菌根化的枳(*Poncirus trifoliata*)叶片上也发现了相同的规律[23]。在水分充足时, 接种和未接种 AMF 的西红柿叶片脯氨酸含量相似, 但处于干旱胁迫时, 非菌根西红柿脯氨酸含量要显著低于比菌根西红柿[24]。研究者认为菌根植物根系中渗透物质提高对保持适合的水分吸收具有重要作用。

最后, 菌根植物在无机离子的渗透调节上也扮演重要角色, 如 AMF 柑桔幼苗细胞内 K^+ 和 Mg^{2+} 含量显著高于非菌根柑桔[25]。尽管目前已有很多研究都表明 AMF 能够增加渗透调节物质含量, 提高植物耐旱性能, 但 AMF 对宿主植物渗透调节是否具有直接决定的作用仍然不清楚。

5. 结语

由以上可以看出, AMF 可以通过增大植物根系吸收表面积, 改良土壤团聚结构以及提升次级代谢产物水平(主要是抗氧化物水平)来影响影响宿主植物对水分的利用方式, 增强其水分吸收能力, 进而提升植物的耐旱性能(图 1)[26]。AMF 是如何激活宿主的胁迫反应系统? 是否有其他机制参与了 AMF 与宿主植物的相互作用? 目前尚不得知, 但可以肯定的是 AMF 可以扩大宿主植物根系的吸收面积, 改善宿主植物的营养状况。因此, 丛枝菌根更有利于增强宿主植物抗逆性的作用是由生物、物理以及化学的综合作用导致的, 似乎更符合实际。因此, 加大 AMF 对植物耐旱性影响机制的相关研究有着深远意义。

目前, 受全球气候变暖的影响, 干旱频繁发生, 植物如何在干旱条件下生存越来越受到学者关注。AMF 对植物的有益作用被研究的越来越多, AMF 提高植物耐旱性作用也逐渐受到关注。先前的研究主要以理论研究为主, 且多为盆栽试验, 研究对象大多为幼苗, 缺乏对宿主植物其他生长阶段的研究, 尤其是菌根真菌对成年树木的水分代谢和耐旱性影响的研究少之又少, 且应用 AMF 在干旱地区进行植被恢复的研究较少, 尤其是在我国干旱半干旱地区, 植物存活率低, 植被恢复困难, 今后应加强优势 AMF 的筛选和菌根化苗木在干旱半干旱地区进行植被恢复研究。

基金项目

本项目受陕西省土地工程建设集团内部项目 DJNY2020-16 资助。

参考文献

- [1] 王晓英, 王冬梅, 陈保冬, 黄益宗, 王幼珊. 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.
- [2] 邵美双. 丛枝菌根真菌(AMF)对非宿主植物拟南芥生长的影响及效应机制探讨[D]: [硕士学位论文]. 广州: 华南师范大学, 2016.
- [3] 何跃军, 钟章成, 董鸣. AMF 对喀斯特土壤枯落物分解和对宿主植物的养分传递[J]. 生态学报, 2012, 32(8): 2525-2531.
- [4] 齐国辉, 杨文利, 张林平, 等. 丛枝菌根真菌对酸枣水分状况影响[J]. 河北果树, 2004(1): 10-12.
- [5] 王元贞, 张木清. 水分胁迫下菌根菌对甘蔗生长的效应[J]. 福建农业大学学报, 1994, 23(4): 383-385.
- [6] 张玉凤, 冯固, 李晓林. 丛枝菌根真菌对三叶草根系分泌的有机酸组分和含量的影响[J]. 生态学报, 2003, 23(1): 30-30.
- [7] 唐蕊. 柴河流域富磷区优势植物 AMF 多样性及其对根际土壤磷、氮的影响[D]: [硕士学位论文]. 昆明: 云南大学, 2018.
- [8] 胡玉金, 高春梅, 刘杏忠, 等. 保护地黄瓜根内和土壤中丛枝菌根真菌和深色有隔内生真菌多样性研究[J]. 菌物学报, 2017, 36(2): 164-176.
- [9] 齐琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2020, 18(8):

333-338.

- [10] 刘洋, 齐红岩, 刘海涛. 不同水分亏缺程度对番茄叶片显微结构及光合作用的影响[J]. 北方园艺, 2007(2): 6-8.
- [11] 庞志强, 余迪求. 干旱胁迫下的植物根系-微生物互作体系及其应用[J]. 植物生理学报, 2020, 56(2): 109-126.
- [12] 范七君. 丛枝菌根真菌及一氧化氮提高枳抗旱性及机理研究[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [13] 林子然, 张英俊. 丛枝菌根真菌和磷对干旱胁迫下紫花苜蓿幼苗生长与生理特征的影响[J]. 草业科学, 2018, 35(1): 115-122.
- [14] 包亚英, 朱伟玲, 陈洁, 王伟亮, 据淑明. 丛枝菌根真菌对植物抗寒性影响的研究进展[J]. 贵州农业科学, 2013, 41(3): 77-79.
- [15] 夏建国, 李静. 利用丛枝菌根真菌(AMF)提高植物抗旱性的研究进展[J]. 中国农学通报, 2005, 21(2): 326-329.
- [16] 祖艳群, 卢鑫, 湛方栋, 胡文友, 李元. 丛枝菌根真菌在土壤重金属污染植物修复中的作用及机理研究进展[J]. 植物生理学报, 2015, 51(10): 1538-1548.
- [17] 李少朋, 陈岫圳, 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.
- [18] 张中峰, 张金池, 黄玉清, 杨慧, 罗亚进, 罗艾谨. 丛枝菌根真菌对植物耐旱性的影响研究进展[J]. 生态学杂志, 2013, 32(6): 1607-1612.
- [19] 洪文君, 罗静, 陈运雷, 等. 接种丛枝菌根真菌对土沉香幼苗耐旱性的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2018, 163(3): 77-83.
- [20] 陈宁, 王幼珊, 李晓林, 等. 宿主植物栽培密度对 AM 真菌生长发育的影响[J]. 菌物系统, 2003, 22(1): 88-94.
- [21] 吕海霞. 丛枝菌根(真菌)对植物抗病性、抗旱性的影响[J]. 河南农业, 2019(13): 35.
- [22] 鹿金颖, 毛永民, 申连英, 等. VA 菌根真菌对酸枣实生苗抗旱性的影响[J]. 园艺学报, 2003, 30(1): 29-33.
- [23] 吴强盛, 夏仁学. 水分胁迫下丛枝菌根真菌对枳实生苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(5): 583-588.
- [24] Aroca, R., Vernieri, P. and Ruiz-Lozano, J.M. (2008) Mycorrhizal and Non-Mycorrhizal *Lactuca sativa* Plants Exhibit Contrasting Responses to Exogenous ABA during Drought Stress and Recovery. *Journal of Experimental Botany*, **59**, 2029-2041. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern057>
- [25] Wu, Q.S. and Xia, R.X. (2006) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Influence Growth, Osmotic Adjustment and Photosynthesis of Citrus under Well-Watered and Water Stress Conditions. *Journal of Plant Physiology*, **163**, 417-425. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.04.024>
- [26] Bahadur, A., Batool, A., Nasir, F., et al. (2019) Mechanistic Insights into Arbuscular Mycorrhizal Fungi-Mediated Drought Stress Tolerance in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, **20**, 4199. <https://doi.org/10.3390/ijms20174199>