

# 丛枝菌根共生调控植物生长发育研究进展

彭涛

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2024年11月12日; 录用日期: 2024年12月11日; 发布日期: 2024年12月19日

## 摘要

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)能与陆地上大部分宿主植物形成共生体, 是陆生植物根系中广泛存在的一种真菌类群, 具有促进植物生长发育等功能, 对于土壤生态环境的物质循环及营养交换方面发挥重要作用, 本文从丛枝菌根真菌与宿主植物共生以及AMF促进植物抵抗土壤盐化和干旱等非生物胁迫从而减少植物体受到损害等方面进行综述, 并对未来的研究方向进行分析和展望, 以期为该领域的研究现状和发展提供参考以及在非生物胁迫条件下提高作物产量、农业化应用等方面提供科学依据。

## 关键词

丛枝菌根真菌, 非生物胁迫, 营养交换, 生理机制

# Research Progress on Symbiosis of Mycorrhizal Fungi on Plant Growth and Development

Tao Peng

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Nov. 12<sup>th</sup>, 2024; accepted: Dec. 11<sup>th</sup>, 2024; published: Dec. 19<sup>th</sup>, 2024

## Abstract

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) can form symbionts with most of the host plants on land, which is a fungi that widely exists in the roots of terrestrial plants. Arbuscular mycorrhizal fungi play an important role in promoting plant growth and development. In this paper, the symbiosis between mycorrhizal fungi and host plants and the promotion of AMF in plant resistance to abiotic stresses such as soil salinity and drought are reviewed, and the future research directions are analyzed and prospected, in order to provide reference for the research status and development of this field and provide scientific

basis for improving crop yield and agricultural application under abiotic stress conditions.

## Keywords

Mycorrhizal Fungi from the Branch, Abiotic Stress, Nutrient Exchange, Physiological Mechanism

Copyright © 2024 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

在这个复杂的陆地环境中，植物需要接受不同的信号，并对外界刺激做出反应，以此来适应固定的生活方式。由于土壤中营养物质可利用的有限性，植物为了能够从土壤中获得充足的营养以满足其生长发育，可通过与丛枝菌根真菌共生的方式满足这一需求，通过与丛枝菌根真菌形成的丛枝结构作为共生界面来进行营养的交换，目前对于菌根共生过程中的信号识别、共生机制已有较为清晰的研究，然而对于这一共生界面的发育调控途径及 AMF 对于植物生长的调控机制还有待深入探究。

## 2. AMF 促进植物对于营养元素的吸收

目前已有研究表明，在低 Pi 水平条件下 AMF 对于植物根系的侵染能够被诱导发生[1] [2]，在前面对 AMF 通过根表皮或根毛直接从土壤中获取营养以及通过形成菌根共生的形式依靠菌丝吸收营养物质两种途径进行了介绍，存在于土壤中的磷酸离子可通过 AMF 的胞外菌丝的  $H^+$ : Pi 转运体被转运到真菌的液泡中，进而以长链多聚磷酸盐(PolyPs)的形式转运到 AMF 的菌丝中，随后 AMF 将 PolyP 进一步水解为 Pi，并通过磷转运体蛋白 PAM 将其转运至宿主皮质细胞内[3]-[6]，由此说明 AMF 的共生能促进 P 元素由无机磷向多聚磷酸盐形式的转变及植物细胞内磷酸盐的运输。此外，AMF 同样能够促进植物对氮元素的吸收[7]，氮主要以无机氮和有机氮的两种形式存在于土壤中， $NH_4^+$ 是植物和微生物可利用的氮源，充当氮代谢的中间产物， $NH_4^+$ 和  $NO_3^-$ 能够被 AMF 所吸收并储存在外生菌根中[8]，继而转变成氨基酸(主要为精氨酸)的形式转移至内生菌根中，在内生菌根中精氨酸被分解及转运到植物细胞中[9]-[12]。除氮磷等主要营养元素外，AMF 与植物形成共生关系后，同样能够促进植物对微量营养元素的吸收[13]-[16]，该实验研究结果说明 AMF 的共生促进植物氮的循环从而促进植物对于 N 元素的吸收。胡振琪[17]等研究人员以苜蓿为实验材料，在接种 AMF 后种植在内蒙古露天煤矿区土壤中探究其接种前后的植物养分的吸收情况，发现在接种 *G. mosseae* 后苜蓿的地上部分的氮、磷、钾以及地下部分的氮吸收含量明显高于其他处理组。王晓瑜[18]等研究了 AMF 真菌摩西管柄囊霉对于苜蓿生长发育及其养分吸收的影响，发现在接种 AMF 后，苜蓿的根腐发病率降低，以及其叶绿素含量、茎叶 N、P 含量较为显著增加。张炜忠[19]探究了在接种扭形球囊霉(*Glomus tortuosum*)前后豌豆对于 N、P 等营养元素的吸收情况，发现豌豆根部以及地上部分的磷的含量均有提高，同时对于豌豆的产量的提高具有促进作用。综上所述，说明接种 AMF 可以改变营养元素的存在形式，一定程度上缓解土壤营养物质可利用的有限性，从而促进植物根等部位对于营养元素的吸收以供植物生长发育所需要。

## 3. AMF 提高植物的耐旱性和耐盐胁迫能力

在植物的不同发育阶段，干旱和盐常常作为非生物胁迫因素阻碍植物的生长发育，因此作物生产的规模化和产量在一定程度上受到限制[9]，在干旱或盐胁迫条件下，植物的光合作用和植物的蒸腾作用会受到

较大影响,此外氧化损伤和渗透胁迫会被诱导发生[20]。过量的盐( $\text{Na}^+$ )和氯( $\text{Cl}^-$ )会造成土壤盐度的增加,同时会造成植物细胞渗透压降低、细胞失水,造成植物细胞内的生理干旱胁迫,使得植物气孔关闭、光合作用减少[20]。据统计,全世界约有20%的灌溉土壤受到不同程度的盐碱化的影响,农业灌溉方式不当、施肥过度以及海平面上升导致盐分侵入沿海地区等原因,导致土壤恶化现象不断加剧[21]。因此提高植物对于盐等非生物胁迫的抗性逐渐成为科学家们目前研究的热点。已有研究表明在大部分的盐碱土壤中均含有较多的AMF,但其生长发育及数量与土壤分布的环境和共生的宿主植物密切相关。在盐胁迫下,接种AMF能够促进土壤中植物根系结构的发育,进而促进植物对于营养物质和水分的吸收以供其生长发育[22],Chandrasekaran [23]等研究人员通过Meta分析研究了接种AMF后对于水稻的生长发育和营养吸收的影响,研究结果发现在生理盐水平条件下,接种AMF能够提高水稻根、茎中的生物量,以及提高了水稻对于N、P、K等营养元素的吸收,而在盐胁迫条件下,AMF接种后的植物中超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和抗氧化酶的活性显著高于接种AMF前的活性。研究结果说明接种AMF能够促进盐胁迫下植物对于营养元素的吸收,同时接种AMF能够减少对 $\text{Na}^+$ 的吸收及通过改变物质体内过氧化物及活性氧含量来减轻植物受到的盐胁迫,从而维持植物正常生命活动的进行。Pan Jing [24]等人通过Meta分析研究了在盐胁迫下接种AMF对于植物体内抗氧化酶活性以及其光合能力的影响,发现在盐胁迫下接种AMF后降低了植物体内丙二醛的水平,同时促进了植物对于能量的获取和抗氧化酶活性的提高来缓解盐胁迫给植物生长带来的损害。冯固[25]等人研究了接种AMF对盐胁迫下玉米和棉花对于营养元素的吸收和水分获取的影响,发现在盐胁迫下棉花对于营养元素P含量的需求增加,且接种AMF可以促进植物的生长以及其耐盐性,说明植物对于其非生物胁迫的抵抗力可能与其对于营养物质吸收的能力相关,此外说明AMF对于提高植物的抗逆性在多个植物物种中均有促进作用。李倩[26]等人为研究AMF对于苜蓿抗盐特性,采用幼套球囊霉、摩西球囊霉、根内球囊霉三种AMF在不同盐浓度条件下对于紫花苜蓿的影响,研究发现接种AMF后苜蓿中脯氨酸含量和可溶性糖含量、丙二醛(MAD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)含量随着盐含量升高呈现出先升高后降低的趋势,一定程度上缓解了盐胁迫带来的影响,其中接种摩西球囊霉的效果优于接种其他两种AMF。综上所述,在盐胁迫条件下,AMF通过共生促进宿主植物对于矿质元素、营养物质的吸收以及碳水化合物、糖类渗透调节物质在植物中的积累和植物诱导产生的SOD、CAT的积累能帮助植物清除活性氧以保证植物的正常生长发育的多种途径帮助宿主植物对于盐胁迫的抵抗。

除了盐胁迫作为主要非生物胁迫因素影响植物生长发育外,干旱同样作为另一非生物胁迫因素调节植物生长,植物在长期处于干旱的条件下时,体内诸多生理过程均会受到抑制,从而造成植物对于养分的吸收及自身生长发育受到不同程度的限制,甚至严重的会造成植物的死亡[27]。当植物处于干旱条件下时,其形态结构会发生较为明显的变化,从而在一定程度上缓解干旱给植物带来的负面影响。作为吸收水分的重要营养器官植物的根系而言,在耐旱性方面发挥着重要作用,在干旱条件下,为适应缺水环境植物根系的根长、根密度、根冠比等均会发生变化[28]。孔钰凤[29]等研究人员探究了野生大豆和栽培大豆在接种根内球囊霉前后对于干旱胁迫的影响,发现在接种后虽然对茎的生长作用不明显,但是能显著促进其根系的生长,此外,显著增强了植株中的脯氨酸和过氧化氢酶活性。余洁[30]等通过对荆条接种摩西球囊霉探究其在干旱条件下体内各项指标的含量进而研究了接种AMF促进了荆条的抗旱性,研究发现在对荆条接种摩西球囊霉后,荆条中SOD、POD、CAT酶的活性显著提高,从而提高水稻幼苗的抗旱性。此外有研究表明,AMF可以通过提高植物体内抗氧化酶的活性从而减少干旱胁迫对植物造成的损害,接种AMF可以降低植物细胞内MAD的含量,提高抗氧化水平,增强植物抗旱性[31]。

#### 4. 总结

AMF类群广泛存在于植物根系结构中,在植物共生过程中具有多种生态功能,AMF与宿主细胞之

间进行营养交换的基础和前提是两者形成共生体, AMF 的共生可以促进宿主植物对于营养元素的吸收, 此外 AMF 的共生同时能够增强植物对于非生物胁迫的耐受性, 对于植物的生长发育具有重要意义, 因此了解宿主植物与菌根真菌间的营养交流机制对共生体的建立和菌根真菌调控植物营养吸收具有重要意义, 同时对于现代农业的改良具有潜在意义。

## 5. 展望

本文综述了 AMF 促进植物对于营养元素的吸收以及 AMF 在植物抗盐抗旱、对于植物生长发育方面的影响, 从农业生产和生态系统的角度进行描述。目前关于 AMF 与宿主植物的共生以及营养交换的机制研究较为深入, 但是对于 AMF 共生下促进植物对于抗盐抗旱等非生物胁迫的分子机制及信号途径的研究较少, 此外, 对于 AMF 对植物生长发育的调控可能与其营养吸收相关, 可以对于其信号通路的上下游关系等分子层面展开较为深入的研究。此外, 基于气候变化形式, 对于 AMF 对宿主植物个体及其生态系统水平的研究较为少见, 阐明 AMF 与宿主植物共生过程与碳循环过程之间的联系是很有必要的。

## 参考文献

- [1] Bary, A. (1866) Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. W. Engelmann. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.120970>
- [2] Frank, A.B. (1887) Ueber neue Mycorrhiza-Formen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, **5**, 395-409.
- [3] Frey-Klett, P., Garbaye, J. and Tarkka, M. (2007) The Mycorrhiza Helper Bacteria Revisited. *New Phytologist*, **176**, 22-36. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02191.x>
- [4] 李晓林, 冯固. 丛枝菌根生态生理[M]. 北京: 华文出版社, 2001.
- [5] 李楠海. 丛枝菌根真菌和磷水平对桔梗养分吸收及产量和质量的影响[D]: [硕士学位论文]. 长春: 吉林农业大学, 2021.
- [6] 王幼珊, 刘润进. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录[J]. 菌物学报, 2017, 36(7): 820-850.
- [7] 王凤凤. 不同植物群落下生物结皮 AM 真菌研究[D]: [硕士学位论文]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2017.
- [8] Tian, C., Kasiborski, B., Koul, R., *et al.* (2010) Regulation of the Nitrogen Transfer Pathway in the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis: Gene Characterization and the Coordination of Expression with Nitrogen Flux. *Plant Physiology*, **153**, 1175-1187.
- [9] Shi, J., Wang, X. and Wang, E. (2023) Mycorrhizal Symbiosis in Plant Growth and Stress Adaptation: From Genes to Ecosystems. *Annual Review of Plant Biology*, **74**, 569-607. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-061722-090342>
- [10] Chiu, C.H., Roszak, P., Orvošová, M. and Paszkowski, U. (2022) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Induce Lateral Root Development in Angiosperms via a Conserved Set of MAMP Receptors. *Current Biology*, **32**, 4428-4437.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.08.069>
- [11] Smith, S.E. and Smith, F.A. (2011) Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Nutrition and Growth: New Paradigms from Cellular to Ecosystem Scales. *Annual Review of Plant Biology*, **62**, 227-250. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846>
- [12] Yang, S., Grønlund, M., Jakobsen, I., Grottemeyer, M.S., Rentsch, D., Miyao, A., *et al.* (2012) Nonredundant Regulation of Rice Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis by Two Members of the Phosphate Transporter1 Gene Family. *The Plant Cell*, **24**, 4236-4251. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.104901>
- [13] Harrison, M.J., Dewbre, G.R. and Liu, J. (2002) A Phosphate Transporter from *Medicago truncatula* Involved in the Acquisition of Phosphate Released by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *The Plant Cell*, **14**, 2413-2429. <https://doi.org/10.1105/tpc.004861>
- [14] 瞿宋林, 吴一凡, 刘忠宽, 等. 丛枝菌根真菌对紫花苜蓿生长发育特性的影响[J]. 草地学报, 2022, 30(10): 2529-2534.
- [15] Govindarajulu, M., Pfeffer, P.E., Jin, H., Abubaker, J., Douds, D.D., Allen, J.W., *et al.* (2005) Nitrogen Transfer in the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Nature*, **435**, 819-823. <https://doi.org/10.1038/nature03610>
- [16] Chalk, P., Souza, R., Urquiaga, S., Alves, B. and Boddey, R. (2006) The Role of Arbuscular Mycorrhiza in Legume Symbiotic Performance. *Soil Biology and Biochemistry*, **38**, 2944-2951. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.05.005>

- [17] 胡振琪, 纪晶晶, 王幼珊, 等. AM 真菌对复垦土壤中苜蓿养分吸收的影响[J]. 中国矿业大学学报, 2009, 38(3): 428-432.
- [18] 王晓瑜, 丁婷婷, 李彦忠, 等. AM 真菌与根瘤菌对紫花苜蓿镰刀菌萎蔫和根腐病的影响[J]. 草业学报, 2019, 28(8): 139-149.
- [19] 张炜忠. 丛枝菌根真菌和根瘤菌互作对豌豆生长及蛋白质组的影响[D]: [硕士学位论文]. 兰州: 兰州大学, 2022.
- [20] Zhu, J. (2002) Salt and Drought Stress Signal Transduction in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, **53**, 247-273. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329>
- [21] Kamran, M., Parveen, A., Ahmar, S., Malik, Z., Hussain, S., Chattha, M.S., *et al.* (2019) An Overview of Hazardous Impacts of Soil Salinity in Crops, Tolerance Mechanisms, and Amelioration through Selenium Supplementation. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article No. 148. <https://doi.org/10.3390/ijms21010148>
- [22] Navarro, J.M., Pérez-Tornero, O. and Morte, A. (2014) Alleviation of Salt Stress in Citrus Seedlings Inoculated with Arbuscular Mycorrhizal Fungi Depends on the Rootstock Salt Tolerance. *Journal of Plant Physiology*, **171**, 76-85. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.06.006>
- [23] Chandrasekaran, M., Boughattas, S., Hu, S., Oh, S. and Sa, T. (2014) A Meta-Analysis of Arbuscular Mycorrhizal Effects on Plants Grown under Salt Stress. *Mycorrhiza*, **24**, 611-625. <https://doi.org/10.1007/s00572-014-0582-7>
- [24] Pan, J., Peng, F., Tedeschi, A., Xue, X., Wang, T., Liao, J., *et al.* (2020) Do Halophytes and Glycophytes Differ in Their Interactions with Arbuscular Mycorrhizal Fungi under Salt Stress? A Meta-Analysis. *Botanical Studies*, **61**, Article No. 13. <https://doi.org/10.1186/s40529-020-00290-6>
- [25] 冯固, 张福锁. 丛枝菌根真菌对棉花耐盐性的影响研究[J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(2): 21-24.
- [26] 李倩, 郑爱琴, 马玉一, 等. AMF 对紫花苜蓿抗盐生理特性的影响[J]. 草原与草坪, 2017, 37(5): 85-91.
- [27] 张力. 耐盐植物对含盐污水净化效果及生理生化响应[D]: [硕士学位论文]. 舟山: 浙江海洋学院, 2013.
- [28] 黄翼. 水分胁迫下 7 种柑橘砧木品种的抗逆性评价[D]: [硕士学位论文]. 重庆: 西南大学, 2014.
- [29] 孔钰凤, 朱先灿, 张建峰, 等. 野生大豆与栽培大豆抗旱性对接种丛枝菌根真菌的响应[J]. 土壤与作物, 2017, 6(1): 25-31.
- [30] 余洁. 丛枝菌根真菌对荆条生长和抗旱性的影响[D]: [硕士学位论文]. 郑州: 河南农业大学, 2019.
- [31] Aalipour, H., Nikbakht, A., Etemadi, N., Rejali, F. and Soleimani, M. (2020) Biochemical Response and Interactions between Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Plant Growth Promoting Rhizobacteria during Establishment and Stimulating Growth of Arizona Cypress (*Cupressus arizonica* G.) under Drought Stress. *Scientia Horticulturae*, **261**, Article ID: 108923. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108923>