

# 氮素与盐碱胁迫互作对羊草—丛枝菌根共生体 根系离子与有机酸含量的影响

王英男<sup>1</sup>, 彭晓媛<sup>1</sup>, 华晓雨<sup>1</sup>, 杨春雪<sup>2</sup>, 阎秀峰<sup>1</sup>, 蔺吉祥<sup>1</sup>

(1. 东北林业大学 盐碱地生物资源环境研究中心/东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室,

哈尔滨 150040; 2. 东北林业大学 园林学院, 哈尔滨 150040)

**摘要:**为明确氮沉降与盐碱胁迫互作对羊草—丛枝菌根共生体根系渗透调节与离子转运的影响,利用盆栽试验分析了羊草根系中无机离子与有机酸含量的变化。结果表明:随着盐、碱胁迫浓度的增加,羊草根中积累了大量的  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Mg}^{2+}$ , 并抑制了对  $\text{K}^+$  的吸收,与此同时盐胁迫下积累了大量的  $\text{Cl}^-$  来维持根部的渗透与离子平衡,而碱胁迫下  $\text{Cl}^-$  含量变化不大。接种 AM 真菌一定程度上降低了  $\text{Na}^+$  的积累,并缓解了  $\text{K}^+$  含量的降低,提高  $\text{NO}_3^-$  含量从而改善羊草根部的离子平衡。在氮沉降下,  $\text{Na}^+$  含量有所增加,且  $\text{K}^+$  含量降低,使羊草—丛枝菌根共生体对盐碱胁迫抵抗能力减弱。盐胁迫对羊草根中有机酸含量变化影响很小,而碱胁迫则使有机酸含量大幅提高,接种 AM 真菌使羊草根中有机酸含量呈下降趋势。上述研究结果表明,接种 AM 真菌可以显著提高羊草根的抗盐碱能力,而氮沉降的增加对丛枝菌根共生体的耐盐碱能力产生了一定程度的削弱,且铵态氮抑制作用更为显著。研究结果为探求羊草—丛枝菌根共生体对氮沉降及盐碱胁迫的响应和反馈提供一定的理论依据。

**关键词:**羊草; 丛枝菌根真菌; 氮沉降; 盐碱胁迫; 有机酸

中图分类号:S501

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2019)02-0118-08

## Effects of Nitrogen Deposition on the Ion Balance and Organic Acids of the *Leymus chinensis*—AM Symbiont Roots Under Saline-Alkali Stress

WANG Yingnan<sup>1</sup>, PENG Xiaoyuan<sup>1</sup>, HUA Xiaoyu<sup>1</sup>, YANG Chunxue<sup>2</sup>, YAN Xiufeng<sup>1</sup>, LIN Jixiang<sup>1</sup>

(1. Alkali Soil Natural Environmental Science Center/Key Laboratory of Saline-Alkali Vegetation

Ecology Restoration, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040,

China; 2. College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

**Abstract:** In order to clarify the effects of the interaction of nitrogen deposition and salt-alkali stress on *Leymus chinensis*-arbuscular mycorrhizal symbiont osmotic adjustment and ion transport, the pot control experiments were conducted to analyze the changes of inorganic ion and organic acid content in *Leymus chinensis* roots. The results showed that with the improvement of salt-alkali stresses, the roots of *Leymus chinensis* seedling accumulated a lot of  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  and  $\text{Mg}^{2+}$ , and also inhibited the absorption of  $\text{K}^+$ . Meanwhile, it has accumulated a large amount of  $\text{Cl}^-$  to maintain the osmotic and ionic balance in roots. Inoculation with AM fungi reduced the accumulation of  $\text{Na}^+$ , and the decrease of  $\text{K}^+$  content was relieved under stresses, improving the content of  $\text{NO}_3^-$  to improve the ion balance of *Leymus chinensis*.  $\text{Na}^+$  content has increased under nitrogen deposition and resulted in the decreased resistance of *Leymus chinensis*-arbuscular mycorrhizal symbiosis to salt stress. Salt stress has little effect on organic acid content of *Leymus chinensis* seedling roots. Under alkaline stress, the content of organic acid increased. Inoculation of AM fungi decreased the content of organic acid in seedling roots. The inoculation with AM fungi could significantly improve the resistance of *Leymus chinensis* seedling roots. The increase of nitrogen deposition partially weakens the salinity tolerance of arbuscular mycorrhizal symbiosis, and the effect of ammonium nitrogen deposition is more significant. The results can provide certain theoretical basis for the response and feedback of the interaction

of nitrogen deposition and salt-alkali stress to *Leymus chinensis*—AM symbiosis.

**Keywords:** *Leymus chinensis*; arbuscular mycorrhizal fungi; nitrogen deposition; salinity-alkalinity stress; organic acid

羊草(*Leymus chinensis*),又名碱草,属禾本科赖草属根茎型多年生禾草,广泛分布于俄罗斯的外贝加尔、蒙古国的东北部以及中国东北平原西部和内蒙古高原东部等地<sup>[1]</sup>。羊草是我国东北松嫩草地的建群种,既可分布在地带性的草甸草原和典型草原中,也可群生于非地带性的盐碱地以及低洼地段上<sup>[2]</sup>。近年来,随着环境的不断恶化以及人类活动的干扰,盐碱地面积也不断地扩大,严重制约着农业及畜牧业的发展。羊草具有生态适应性广,可塑性强,对干旱和盐碱化生境具有较高耐受性等优良特点<sup>[3]</sup>。因此,被认为是盐碱地生物改良最有前景的牧草之一<sup>[4]</sup>。

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhizal, AM)真菌广泛分布于各类陆地生态系统中,能与80%以上高等植物形成共生关系,促进宿主植物根系对土壤水分和矿质营养的吸收和利用,提高植物抗逆性,促进植物生长<sup>[5-8]</sup>。近年来,利用菌根技术提高宿主植物对盐碱胁迫环境的适应能力已经成为生物改良盐碱地研究中的热点领域。AM与宿主植物形成共生关系后,能够通过根外菌丝改变根形态结构,从而增加共生体根系的长度和养分吸收面积,提高宿主植物的水分含量,改善对矿质离子吸收等过程,进而影响宿主植物对盐碱胁迫的响应,从而提高宿主植物抗逆性<sup>[9]</sup>。

以往的研究多关注盐碱胁迫对植物—AM共生体的影响<sup>[10-12]</sup>,却忽略了大气氮沉降与盐碱胁迫的协同作用<sup>[13]</sup>。事实上,由于化石燃料的燃烧、氮肥施用等人为活动的增加,我国大部分地区存在高氮沉降现象,并已成为世界三大高氮沉降地区之一<sup>[14]</sup>。氮沉降增加对AM共生体的生长发育、根系及根外菌丝对养分的吸收均会产生显著影响,而关于氮沉降对植物—AM共生体抗逆性影响的研究还并不多见。基于此,本文以羊草根为研究对象,探讨不同类型氮素对盐碱胁迫下羊草—AM共生体根系无机离子和有机酸含量的影响,一方面为利用羊草进行生物改良退化盐碱草地以及菌肥的应用提供科学依据,另一方面也为探求羊草—AM共生体对氮沉降及盐碱胁迫的响应和反馈提供必要的技术支持。

## 1 材料方法

### 1.1 材料与试剂

本实验培养羊草幼苗基质为农田土、河沙混合(体积比3:1),培养基质置于高压蒸汽灭菌锅中(日本三洋公司,型号:MLS-3780),在121℃、240 kPa条

件下高温、高压灭菌2 h,以消除土壤中可能存在的真菌孢子及其它土壤微生物,风干备用。盆钵为塑料盆,上口内径15 cm,盆底内径12 cm,高12 cm,用10%的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>浸泡15 min,风干后每盆装灭菌混合土2 kg。接种所用的*Glomus mosseae*(BGC HEB02)由北京农林科学院植物营养与资源研究所提供。接种体由土壤、孢子、菌丝组成。接种处理将20 g接种物放入种子下方2 cm左右深的土层处,不接种处理每盆加入20 g灭菌的菌种。且不接种处理中施加20 ml未灭菌接种物水滤液,以保证不同处理间除AM真菌以外的微生物区系保持一致。

供试羊草种子(千粒重约为2.4 g)于2013年7月采自我国吉林省长岭县松嫩草地西南部,东北师范大学草业科学定位研究站的人工羊草草地。地理位置为123°44'E,44°44'N。挑选饱满一致的羊草种子,用0.1%的HgCl<sub>2</sub>溶液消毒10 min,然后再用蒸馏水冲洗3遍,在自然条件下风干。将消毒后的羊草种子置于铺有湿润双层滤纸的培养皿中于20~30℃变温培养箱中24 h促进羊草种子萌发。萌发后的幼苗移栽至盆中,每盆8株。移栽成功后,每日用0.5倍改进的Hoagland营养液250 ml浇灌。营养液包括以下成分:5.00 mmol/L Ca<sup>2+</sup>, 2.00 mmol/L Mg<sup>2+</sup>, 6.04 mmol/L K<sup>+</sup>, 22.2 μmol/L EDTA-Fe<sup>2+</sup>, 6.72 μmol/L Mn<sup>2+</sup>, 3.16 μmol/L Cu<sup>2+</sup>, 0.765 μmol/L Zn<sup>2+</sup>, 2.10 mmol/L SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, 1.00 mmol/L H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>, 46.3 mmol/L H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>, 0.566 μmol/L H<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub>。实验全程在温室内进行,平均温度25℃。

出苗120 d后,开始进行胁迫处理。本实验设置0 mmol/L(CK), 100 mmol/L NaCl(S<sub>1</sub>), 200 mmol/L NaCl(S<sub>2</sub>), 100 mmol/L NaHCO<sub>3</sub>(A<sub>1</sub>), 200 mmol/L NaHCO<sub>3</sub>(A<sub>2</sub>)5个处理组<sup>[15]</sup>。每组处理设置接种处理(+AM)、未接种处理(-AM), 3个氮水平:0 mmol/L(N<sub>0</sub>), 10 mmol/L NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>(N<sub>1</sub>), 10 mmol/L NH<sub>4</sub>Cl : NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> 3:1(N<sub>2</sub>)<sup>[16]</sup>, 每个处理共4次重复,胁迫处理共7天。

### 1.2 测定指标与方法

1.2.1 样品制备 将收获的幼苗用去离子冲洗,收集根样称重(鲜重FW)后,置于干燥箱中105℃杀青15 min,再于80℃烘干至恒重后称重(干重DW),并计算含水量(M),公式:

$$M = \frac{FW - DW}{FW}$$

称取根干样0.05 g置于离心管中,加入10 ml去离子水,于沸水浴提取20 min,冷却后离心,上清液待测。

1.2.2 有机酸含量测定 试验用草酸、苹果酸、酒石酸、甲酸、乳酸、乙酸、柠檬酸及琥珀酸均采用分析纯,测定时配置成一定浓度的标准液。

采用离子色谱法测定有机酸,离子色谱仪:美国 DIONEX 公司,型号:DX-300,附 AI-450 色谱工作站;色谱柱:ICE-AS6 分析柱;电导检测器:CDM-II;干扰抑制器:AMMS-ICE II;移动相:0.4 mmol/L 全氟丁酸;流速:1.0 ml/min;柱温:20℃。用一次性注射器吸取待测样品 5 ml 过微孔滤膜(水系,0.22 μm)后进样测定。试验用水为超纯水。

1.2.3 离子含量测定 羊草根阳离子采用原子吸收分光光度计测定(TAS-990, Purkinje General, 北京),采用离子色谱法测定阴离子,离子色谱仪:美国 DIONEX 公司,型号:DX-300,附 AI-450 色谱工作站;色谱柱:AS4A-SC;电导检测器:CDM-II;流动相:1.8 mmol/L  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ /1.7 mmol/L  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ;流速:2.0 ml/min;柱温:20℃。用一次性注射器吸取待测样品 5 ml 过微孔滤膜(水系,0.22 μm)后进样测定。试验用水为超纯水。试验用  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{NaCl}$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  均采用分析纯,测量时配置成一定浓度的标准液。

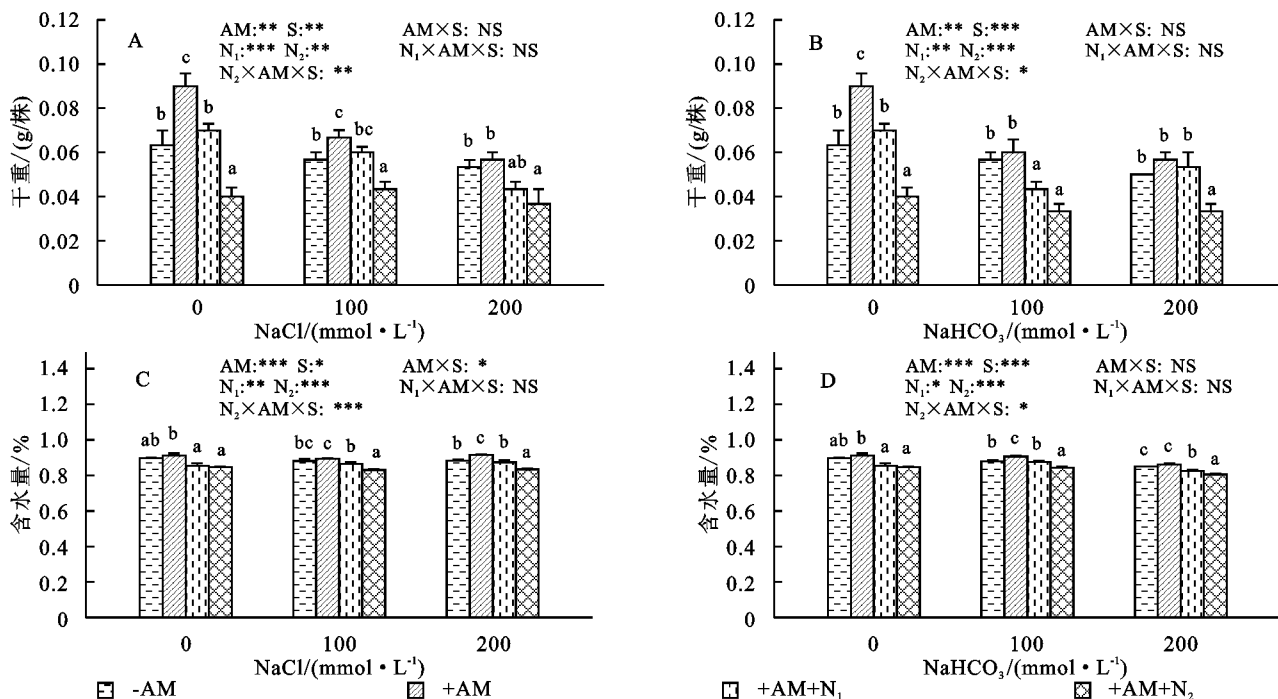
### 1.3 数据分析

本试验数据处理采用 SPSS 软件(Version 13.0, SPSS Inc, Chicago, Illinois),采用 Duncan 方法进行多重比较,显著水平为 0.05。采用多因素方差分析检验接种 AM 真菌、盐碱胁迫与氮素形态的交互作用对羊草根离子及有机酸的含量影响。采用 Sigmaplot 10.0 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 氮沉降对盐碱胁迫下羊草—丛枝菌根共生体根干重及含水量的影响

随着盐、碱胁迫浓度的升高,羊草根干重显著降低,且在碱胁迫下降幅更大,在高浓度盐碱胁迫下与对照组相比分别下降了 15.9%,20.6% ( $p<0.05$ ,图 1A—1B)。接种 AM 真菌后,羊草根干重在盐碱胁迫下均有一定程度提高,但仅在盐胁迫下达到显著。氮素添加一定程度上降低了各处理中羊草根干重,且  $\text{N}_2$  处理中羊草根干重较  $\text{N}_1$  处理下降更为明显。如在 100 mmol/L  $\text{NaCl}$  处理组中, $\text{N}_1$  处理与未施氮组相比仅下降了 10%,而  $\text{N}_2$  处理则使干重下降了 35.1%。羊草根含水量的变化趋势与干重变化趋势基本相同(图 1C—1D)。



注:图 A,C 为盐胁迫,图 B,D 为碱胁迫;不同小写字母表示差异显著( $p<0.05$ );\*\*\*表示  $p<0.001$ ,\*\*表示  $p<0.01$ ,\*表示  $p<0.05$ ,NS 表示无显著差异,下同。

图 1 氮沉降与盐碱胁迫下羊草根干重及含水量浓度的变化

### 2.2 氮沉降对盐碱胁迫下羊草—丛枝菌根共生体根中阳离子含量的影响

随着盐、碱胁迫浓度的升高,羊草根中  $\text{Na}^+$  含量显著增加,且在碱胁迫条件下增加幅度更大( $p<0.05$ ,图 2A—2B)。接种 AM 真菌显著降低了在盐、碱胁迫下羊

草根中  $\text{Na}^+$  含量( $p<0.05$ ),在 200 mmol/L  $\text{NaCl}$  处理下, $\text{Na}^+$  含量降低幅度最大(13.1%)。氮素添加使 CK, 200 mmol/L  $\text{NaCl}$ , 100 mmol/L  $\text{NaHCO}_3$  处理根中  $\text{Na}^+$  含量显著提高( $p<0.05$ ),且在高浓度盐胁迫处理中, $\text{N}_1$ ,  $\text{N}_2$  间差异显著( $p<0.05$ ),与 +AM 处理相比分

别提高了 6%, 11.8%。与 Na<sup>+</sup> 含量变化趋势相反, 羊草根中 K<sup>+</sup> 含量随着盐、碱胁迫浓度的提高呈下降趋势, 且在碱胁迫中下降幅度更为明显 (图 2C—2D)。接种 AM 真菌显著增加了在盐、碱胁迫下羊草根中 K<sup>+</sup> 含量 ( $p < 0.05$ ), 在 200 mmol/L NaHCO<sub>3</sub> 处理下, K<sup>+</sup> 含量增加幅度最大 (41.9%)。氮素添加对 CK 处理中 K<sup>+</sup> 含量无显著影响; 在碱胁迫处理中, 氮素添加显著降低了根中 K<sup>+</sup> 含量 ( $p < 0.05$ ), 且在 200 mmol/L NaHCO<sub>3</sub> 处理下, 下降幅度最大 (N<sub>1</sub>: 11.7%, N<sub>2</sub>: 28.2%), 而在盐胁迫处理中, 仅 N<sub>2</sub> 处理

显著降低了羊草根中 K<sup>+</sup> 含量 ( $p < 0.05$ )。随着盐、碱胁迫浓度的提高, 羊草根中 Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> 含量均显著增加 ( $p < 0.05$ ), 且在碱胁迫条件下增加幅度均更为明显 (图 2E—2H)。除 200 mmol/L NaCl 处理 Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> 及 200 mmol/L NaHCO<sub>3</sub> 处理 Ca<sup>2+</sup> 含量较—AM 处理显著降低外, 其他处理中接种 AM 真菌对 Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> 含量并未产生显著影响。氮素添加小幅提高了羊草根中 Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> 含量, 但除在高浓度盐、碱胁迫外, 其他处理中均未达到显著水平。

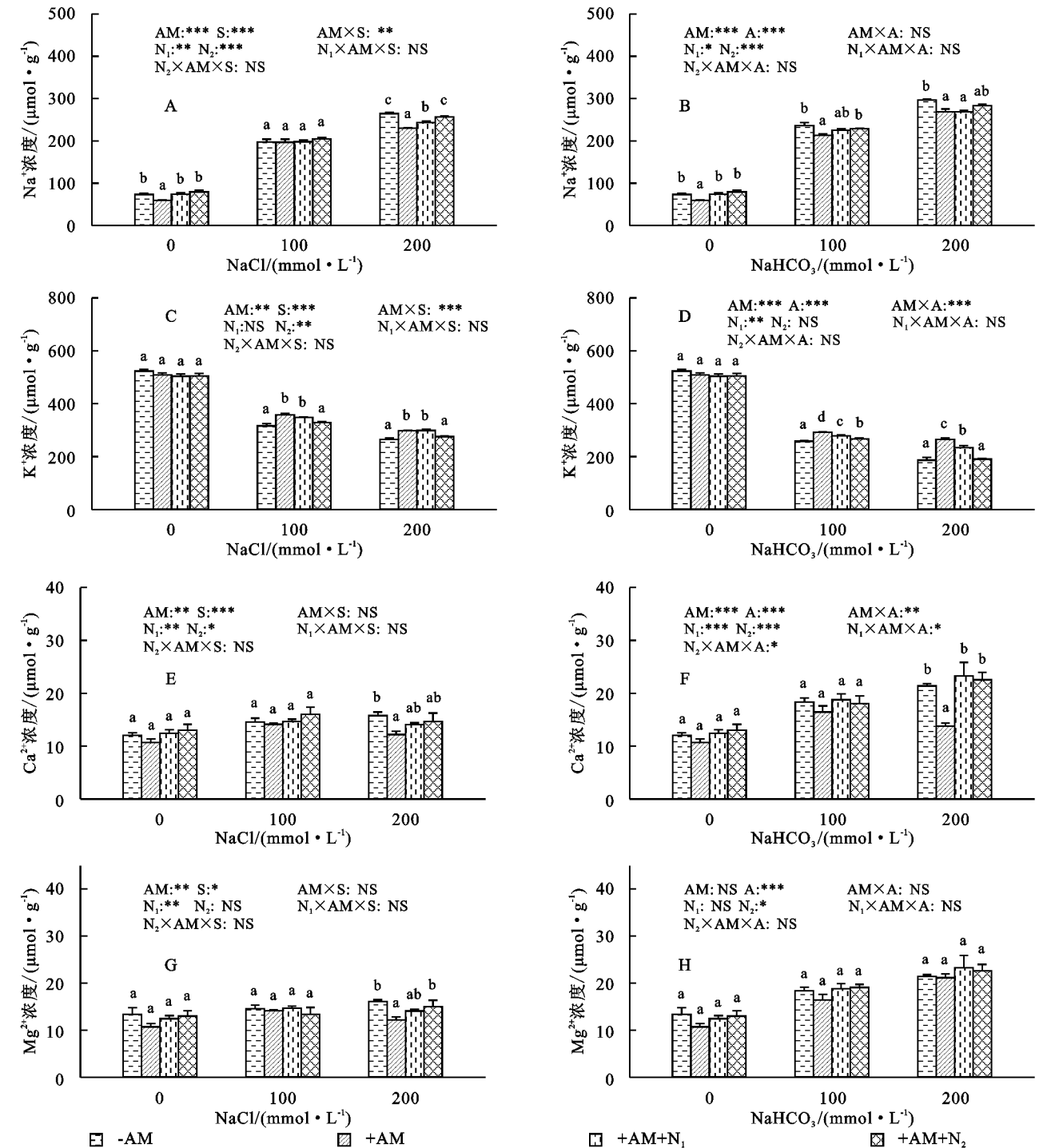


图 2 氮沉降与盐碱胁迫下羊草根中 Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> 及镁离子浓度的变化

### 2.3 氮沉降对盐碱胁迫下羊草—丛枝菌根共生体根中阴离子含量的影响

随着盐胁迫浓度的提高,羊草根中  $\text{Cl}^-$  含量呈显著上升趋势( $p < 0.05$ ,图 3A)。接种 AM 真菌使盐胁迫处理下的  $\text{Cl}^-$  含量显著降低( $p < 0.05$ ),且低浓度盐胁迫下降幅度更大(21.8%)。与盐胁迫相反,低浓度碱胁迫处理下接种 AM 真菌使根中  $\text{Cl}^-$  含量显著提高,与—AM 处理相比提高了 25.5%( $p < 0.05$ ,图 3B)。氮素添加处理中仅  $\text{N}_2$  对盐胁迫下的羊草根中  $\text{Cl}^-$  含量产生显著影响( $p < 0.05$ ),在低浓度盐胁迫下与+AM 处理相比提高了 18.6%,而在高浓度盐胁迫处理下, $\text{Cl}^-$  含量却降低了 20.9%。在盐、碱胁迫处理下,接种 AM 真菌、氮素添加均未对羊草根中  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  含量产生显著影响。在 CK 中, $\text{N}_2$  对  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  含量产生显著影响,其中  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  含量与+AM 处理相比下降了 7.9%,而  $\text{SO}_4^{2-}$  含量提高了 9%( $p < 0.05$ ,图 3C—3F)。随着盐、碱胁迫浓度的上升,接种 AM 真菌处理组与未接种组根中  $\text{NO}_3^-$  含量呈显著下降趋势,但在碱胁迫处理下下降趋势更为明显( $p < 0.05$ ,图 3G—3H)。接种 AM 真菌仅使碱胁迫处理下羊草根中  $\text{NO}_3^-$  显著提高( $p < 0.05$ )。氮素添加处理中,仅在高浓度盐胁迫、低浓度碱胁迫处理下  $\text{N}_2$  显著降低了羊草根中  $\text{NO}_3^-$  含量( $p < 0.05$ ),而在其他处理中,氮素添加并未对接种 AM 真菌羊草幼苗  $\text{NO}_3^-$  含量产生显著影响。

### 2.4 氮沉降对盐碱胁迫下羊草—丛枝菌根共生体根中有机酸含量的影响

本实验中,我们在羊草根中分别检测到了柠檬酸、苹果酸、乙酸、草酸 4 种有机酸。随着盐、碱胁迫浓度的上升羊草根中柠檬酸含量呈显著上升趋势( $p < 0.05$ ),但在碱胁迫处理下上升趋势更为明显。接种 AM 真菌使羊草根中柠檬酸含量显著降低( $p < 0.05$ )。在盐胁迫处理组中,氮素添加使柠檬酸含量显著降低( $p < 0.05$ ),但  $\text{N}_1$ ,  $\text{N}_2$  处理的降低幅度并无明显差异。而在碱胁迫处理组中,当胁迫浓度高于 100 mmol/L 时,氮素添加显著提高了羊草叶片柠檬酸含量( $p < 0.05$ ),其中  $\text{N}_1$  处理提高了 23.6%, $\text{N}_2$  提高了 26.2%(图 5A—5B)。随碱胁迫浓度的提高羊草根中苹果酸、乙酸含量均呈显著上升趋势( $p < 0.05$ )。在盐胁迫下,接种 AM 真菌及氮素添加均未对根中苹果酸、乙酸含量产生显著影响。在碱胁迫处理中,接种 AM 真菌仅使苹果酸含量显著降低( $p < 0.05$ ),而对乙酸含量并无显著影响;与接种 AM 真菌的影响相

反,氮素添加使乙酸含量显著增加( $p < 0.05$ ),而对苹果酸含量无显著影响(图 4D—4F)。

## 3 讨论

盐碱胁迫下,土壤中过量的  $\text{Na}^+$  影响植物对  $\text{K}^+$  与其他离子的吸收及其在细胞内的区域化分布,导致离子稳态破坏。本研究表明,随着盐、碱胁迫程度的提高,羊草根中  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  含量也呈增加趋势,同时伴随着  $\text{K}^+$  的亏缺。另外,在盐胁迫下伴随着  $\text{Na}^+$  含量大幅增加,羊草根中  $\text{Cl}^-$  含量也显著增加。产生这种现象一方面由于  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$  相互竞争减少了植物对  $\text{K}^+$  的吸收,另一方面是  $\text{Na}^+$  影响了生物膜对离子的选择性,进而影响了羊草对离子的吸收。维持植物体细胞内的离子平衡对植物正常的生长发育至关重要<sup>[17-18]</sup>,接种 AM 真菌可以提高盐、碱胁迫下植物根系液泡膜 H-ATPase, H-PPiase 和液泡  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白的活性,保持液泡膜和质膜的完整性,调控矿质离子的吸收/运转和分配,从而提高宿主植物抗逆性<sup>[19-20]</sup>。本研究表明,接种 AM 真菌缓解了盐、碱胁迫下羊草  $\text{K}^+$  含量的降低,减少了  $\text{Na}^+$  的累积,同时降低了  $\text{Cl}^-$  含量,提高  $\text{NO}_3^-$ , 从而改善 AM 共生体的离子平衡,使羊草根干重及含水量均有一定程度提高,这很可能是 AM 真菌增强羊草耐盐性的主要原因之一。此外,盐、碱胁迫诱导了  $\text{Ca}^{2+}$  与  $\text{Mg}^{2+}$  含量增加,但由于其本身含量较低,导致其对渗透调节的作用很小,并不会对羊草的生理代谢起至关重要的作用。氮素施用使羊草幼苗根部  $\text{Na}^+$  含量在盐碱胁迫下较接种组相比明显升高,伴随着  $\text{Na}^+$  含量的升高  $\text{Cl}^-$  含量也显著高于接种组,而  $\text{K}^+$  含量较接种组有一定程度的下降,且氮素添加使羊草根干重及含水量显著降低,且  $\text{N}_2$  处理下降更为明显,说明氮沉降在一定程度上对羊草—AM 共生体抗逆性产生一定的消极影响,且这种消极影响在  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  为主导时更为明显,这主要是氮沉降增加了土壤中的  $\text{NH}_4^+$  量,而 AM 共生体对它优先吸收的倾向,通过拮抗作用抑制了植物对  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  和  $\text{NO}_3^-$  等离子的吸收,进而导致离子失衡的加剧,最终使氮沉降下 AM 共生体对盐碱胁迫抵抗能力降低。此外,通过对比盐、碱胁迫下接种 AM 真菌与氮素添加处理发现,盐胁迫下接种 AM 真菌对于根部离子平衡的改善效果强于碱胁迫;而碱胁迫下,氮素添加对于 AM 共生体根部抗逆性削弱作用明显强于

盐胁迫。产生这种现象的主要原因,主要是由于盐、碱胁迫对羊草根部产生影响机理不同,盐胁迫对羊草根部生长的抑制归因于渗透胁迫与离子效应,而碱胁迫

除了具有与盐胁迫相同的抑制效应外,又附加了高 pH 值伤害,使有毒的离子与  $H^+$  的交互作用远大于单纯离子对羊草根部的影响<sup>[21]</sup>。

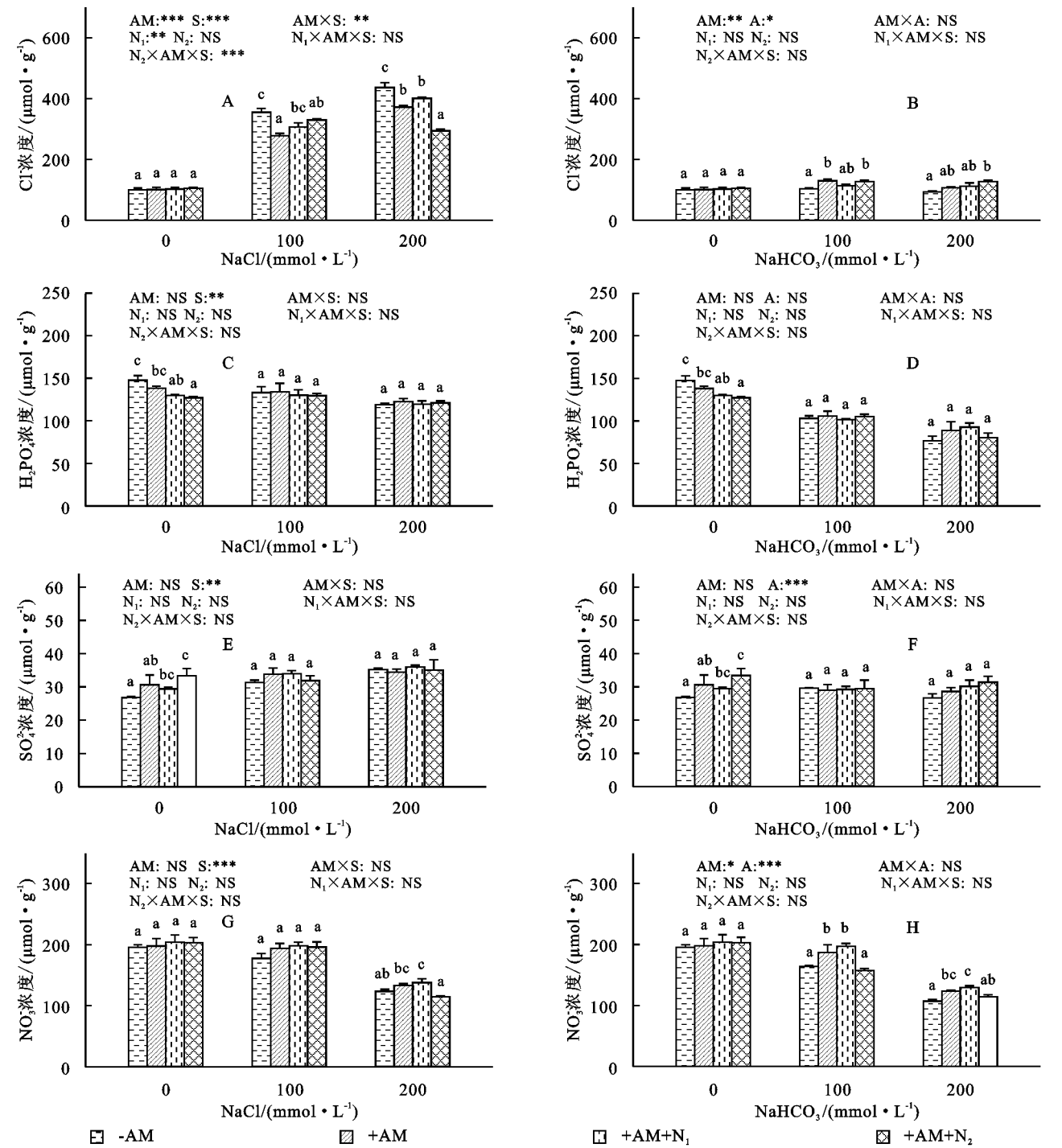


图 3 氮沉降与盐碱胁迫下羊草根中  $Cl^-$ 、 $H_2PO_4^-$ 、 $SO_4^{2-}$ 、 $NO_3^-$  浓度的变化

积累有机酸是植物对多种逆境胁迫的生理响应,并已经有报道指出有机酸代谢与植物抗盐、碱性密切相关<sup>[22-23]</sup>。本实验结果表明,在盐胁迫下植物根中仅柠檬酸含量增加显著;而在碱胁迫下根中柠檬酸、苹果酸、乙酸含量显著增加。在盐碱胁迫下草酸的含量并无显著变化,这也预示着草酸在植物应对盐胁迫

过程中并未起到明显作用。当接种 AM 真菌后,我们发现在 -AM 中由于盐碱胁迫处理含量而显著上升的柠檬酸、苹果酸,接种 AM 真菌后其含量呈现下降趋势,这与 AM 真菌与植物形成共生体后提高了宿主植物抗逆性有着密不可分的关系。在氮沉降背景下我们发现,盐胁迫下 +AM 处理中苹果酸,

碱胁迫下+AM 处理中柠檬酸、苹果酸、草酸含量均有一定程度的升高(仅碱胁迫下柠檬酸、乙酸达到显著  $p < 0.05$ ), 在模拟氮沉降条件为  $\text{NH}_4\text{Cl} : \text{NH}_4\text{NO}_3 = 3 : 1$  时, 即铵态氮为主导时有机酸含量上升更为显著。产生这种现象主要有两种可能的原因, 一方面由于氮沉降所造成的土壤氮素输入过量对 AM 产生消极影响, 宿主植物需要合成更多的有机酸来应对胁迫损伤, 另一方面, 由于  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  有着不同的氧化还原电位, 因此其吸收和同化机制截然不

同。 $\text{NH}_4^+$  是植物从根部吸收并在根部直接同化的, 而  $\text{NO}_3^-$  则主要由根部吸收并上运至叶片, 在叶片中被还原和同化。 $\text{NH}_4^+$  的吸收使细胞质碱化, pH 值增加, 而  $\text{NO}_3^-$  的吸收则是通过质膜上的  $\text{H}^+/\text{NO}_3^-$  共运门运入细胞质的, 导致细胞质酸化, pH 值下降。铵态氮主导的氮沉降类型与硝态氮主导的氮沉降类型通过宿主植物的吸收从而导致细胞质内 pH 值的改变, 从根本上影响了某些酶的活性, 导致有机酸含量的变化。

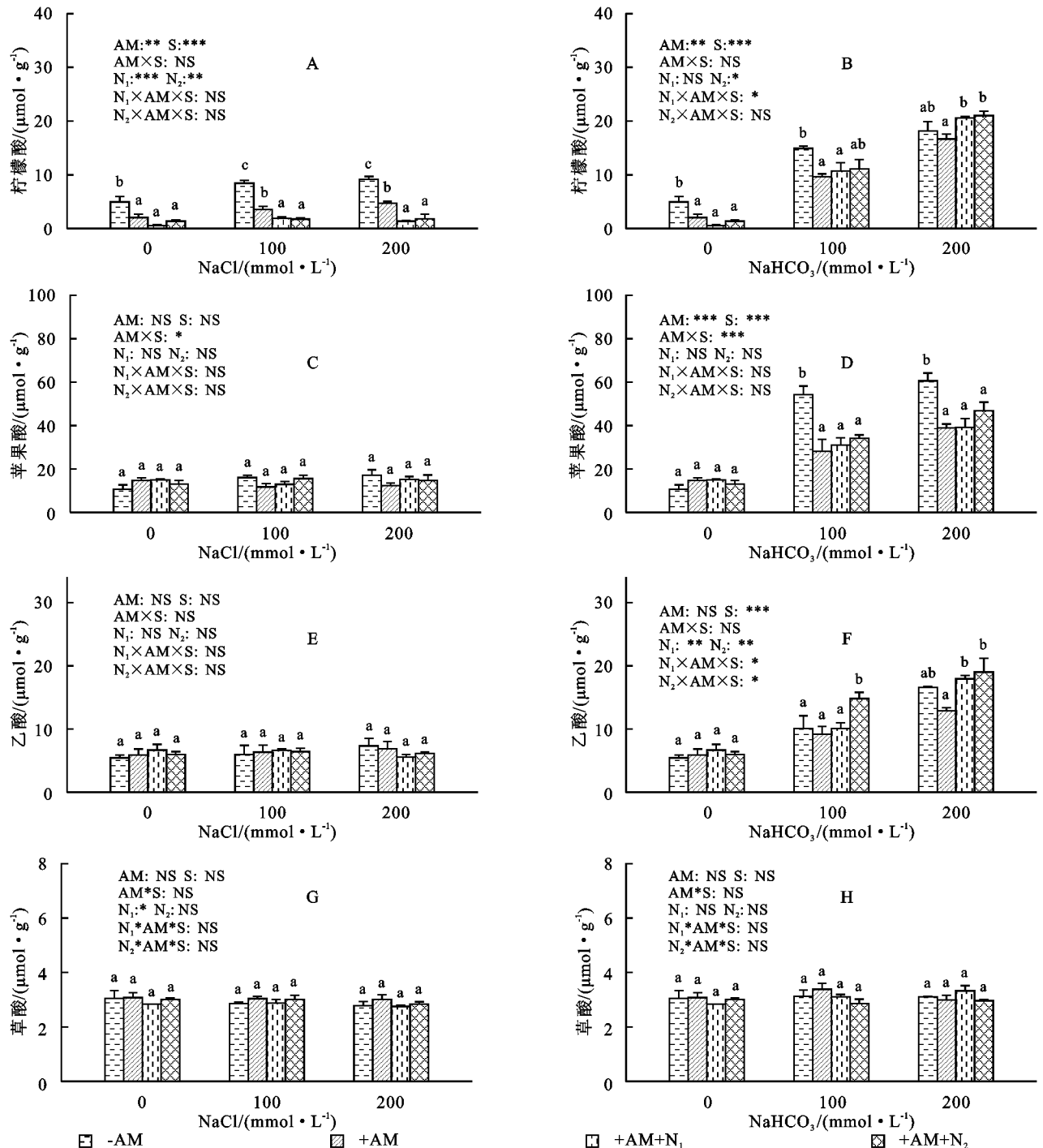


图 4 氮沉降与盐碱胁迫下羊草根中柠檬酸、苹果酸、乙酸及草酸含量的变化

## 4 结论

综上所述,在盐碱胁迫下 AM 真菌能够改变植物体内无机离子与有机酸含量,进而改善宿主植物根部的渗透平衡、减轻离子毒害,大幅提高宿主植物的耐盐碱能力,从而缓解盐碱胁迫对植物根部的伤害,有利于植物在盐碱环境下的生长。氮沉降的增加对丛枝菌根共生体的耐盐碱能力产生了一定程度的削弱,且铵态氮为主导的氮沉降削弱作用更为显著。

### 参考文献:

- [1] 李博. 中国的草原[M]. 北京:科学出版社,1990.
- [2] 祝廷成. 羊草生物生态学[M]. 长春:吉林科学技术出版社,2004.
- [3] 李晓宇,蔺吉祥,李秀军. 羊草苗期对盐碱胁迫的生长适应及  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  代谢响应[J]. 草业学报,2013,22(1):201-209.
- [4] 蔺吉祥,刘涵锐,华晓雨,等. 不同采收时期的羊草种子在碱胁迫下发芽能力的比较[J]. 草原与草坪,2017,37(5):64-68.
- [5] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal Symbiosis[M]. 2nd ed. London: Academic Press, 1997.
- [6] Pozo M J, Azcón-Aguilar C. Unraveling mycorrhiza-induced resistance[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2007, 10(4):393-398.
- [7] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses[J]. Nature Reviews Microbiology, 2008, 6(10):763-775.
- [8] Bonfante P, Genre A. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis[J]. Nature Communications, 2010, 1(4):48-59.
- [9] 王英男,陶爽,蔺吉祥,等. 盐碱胁迫下 AM 真菌对羊草生长及生理代谢的影响[J]. 生态学报,2018,38(6):1-7.
- [10] 杨海霞,刘润进,郭绍霞. AM 真菌摩西球囊霉对盐胁迫条件下高羊茅生长特性的影响[J]. 草业学报,2014, 23(4):195-203.
- [11] 曹岩坡,代鹏,戴素英. 丛枝菌根真菌(AMF)对盐胁迫下芦笋幼苗生长及体内  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  含量和分布的影响[J]. 生态学杂志,2015,34(6):1699-1704.
- [12] 杨海霞,李士美,郭绍霞. 丛枝菌根真菌对紫薇耐盐性的影响[J]. 植物生理学报,2014(9):1379-1386.
- [13] 蔺吉祥,杨雨衡,王英男. 氮沉降对植物—丛枝菌根共生体影响的研究进展[J]. 草原与草坪,2015(3):88-94.
- [14] Galloway J N, Aber J D, Erisman J W. The Nitrogen Cascade[J]. Bioscience, 2009, 53(4):341-356.
- [15] Xiaoyu Li, Jixiang Lin, Chunsheng Mu. Rhizomes help the forage grass *Leymus chinensis* to adapt to the salt and alkali stresses[J]. Scientific World Journal, 2014, 7:1-15.
- [16] Li J, Rui G, Zhu T, et al. Water- and plant-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to warming and nitrogen addition on the Songnen Grassland in Northeast China[J]. Plos One, 2012, 7(9):e45205.
- [17] 吴雪霞,陈建林,查丁石. 低温胁迫对茄子幼苗叶片光合特性的影响[J]. 华北农学报,2008,23(5):185-189.
- [18] 贾晓红,周再知,马华明,等. 缺素对土沉香幼苗根系生长和叶绿素荧光参数的影响[J]. 热带作物学报,2015, 36(4):660-664.
- [19] 朱义,赵长江,薛盈文,等. 外源钙对盐胁迫下玉米幼苗不同器官离子含量的影响[J]. 玉米科学,2012,20(3): 68-72.
- [20] 王宁,周晓星,刘俊祥,等. 盐胁迫对柳树无性系 SH31 离子含量及光合作用的影响[J]. 林业科学研究,2015, 28(4):565-569.
- [21] 王英男,齐明明,张金伟,等. 水势介导的不同胁迫对虎尾草种子发芽的影响[J]. 草原与草坪,2015(5):28-31.
- [22] Estrada B, Aroca R, Maathuis F J, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi native from a Mediterranean saline area enhance maize tolerance to salinity through improved ion homeostasis[J]. Plant Cell & Environment, 2013, 36(10):1771-1782.
- [23] Evelin H, Giri B, Kapoor R. Ultrastructural evidence for AMF mediated salt stress mitigation in *Trigonella foenum-graecum*[J]. Mycorrhiza, 2013, 23(1):71-86.