

丛枝菌根真菌调控根系构型与矿质元素平衡提高西瓜植株耐盐性的研究

王策^{1,2} 谢宏鑫^{1,2} 刘润进¹ 李伟¹ 郭绍霞¹ 李敏^{1,2*}

① 青岛农业大学菌根生物技术研究所 山东 青岛 266109

② 青岛农业大学园艺学院 山东 青岛 266109

摘要: 丛枝菌根 (arbuscular mycorrhiza, AM) 真菌可通过多种途径或机制来增强植物的耐盐性, 进而促进植株的生长发育。本研究在盆栽条件下设西瓜 *Citrullus lanatus* 品种 ‘京欣四号’ 幼苗接种变形球囊霉 *Glomus versiforme* 和不接种以及施加和不施加 100mmol/L NaCl 共 4 个处理, 测定植株根系菌根侵染状况、根系构型及其根茎叶中钾 (K)、钙 (Ca)、磷 (P)、钠 (Na) 含量、 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+ 和植株生长状况等。AM 真菌显著增加了盐胁迫下西瓜植株总根长度、根表面积、根体积和根尖数量, 改善了根系构型; 促进了西瓜根系对 K、Ca 和 P 的吸收, 提高了茎 Ca 和 P 含量、根系 K 和 P 含量、 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ , 而降低了根 Na^+ 含量; 茎 P 和 Na^+ 、叶 K 和 Ca 的含量显著高于其他器官相应含量。典范对应分析表明, 根系 K 含量、 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 与总根长度、主根长度、根表面积、根体积、根尖数量、根平均直径呈正相关; 叶 K^+/Na^+ 与主根长度呈正相关; 根系 Na^+ 含量与根系总根长、根平均直径和根尖数量呈负相关。接种 AM 真菌改善了矿质元素平衡及其分配状况。盐胁迫后西瓜植株对菌根的依赖性增强。结果表明, K、Ca、P 是 AM 真菌介导植物耐盐性的关键养分; K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 是重要的矿质元素平衡指标, 接种 AM 真菌能调控植物根系构型和矿质元素平衡状况, 从而缓解盐胁迫对西瓜生长的抑制作用, 提高植株的耐盐性。

关键词: 盐胁迫, 丛枝菌根真菌, 西瓜, 矿质元素

[引用本文] 王策, 谢宏鑫, 刘润进, 李伟, 郭绍霞, 李敏, 2021. 丛枝菌根真菌调控根系构型与矿质元素平衡提高西瓜植株耐盐性的研究. 菌物学报, 40(10): 2800-2810

Wang C, Xie HX, Liu RJ, Li W, Guo SX, Li M, 2021. Salt tolerance of watermelon plants through AM fungus adjusting root architecture and mineral element balance. Mycosystema, 40(10): 2800-2810

基金项目: 山东省重大科技创新项目 (2019JZZY010715); 山东省重点研发计划 (2019GNC106043)

Supported by the Major Scientific Innovation Project of Shandong Province (2019JZZY010715), and the Key Technology Research and Development of Shandong Province (2019GNC106043).

* Corresponding author. E-mail: minli@qau.edu.cn

ORCID: WANG Ce (0000-0002-9022-7799), LI Min (0000-0003-1466-6324)

Received: 2021-06-11, accepted: 2021-07-14

Salt tolerance of watermelon plants through AM fungus adjusting root architecture and mineral element balance

WANG Ce^{1, 2} XIE Hong-Xin^{1, 2} LIU Run-Jin¹ LI Wei¹ GUO Shao-Xia¹ LI Min^{1, 2}

①Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Agricultural University of Qingdao, Qingdao, Shandong 266109, China

②College of Horticulture, Agricultural University of Qingdao, Qingdao, Shandong 266109, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi can enhance the salt tolerance of plants and promote the growth and development of plants through various mechanisms. In this study, seedlings of watermelon *Citrullus lanatus* 'Jingxin 4' were inoculated with AM fungus *Glomus versiforme*, and applied with 100mmol/L NaCl solution to determine the mycorrhizal colonization status, root architecture, the content of potassium (K), calcium (Ca), phosphorus (P) and sodium (Na) in roots, stems and leaves, the ratio of K^+/Na^+ and Ca^{2+}/Na^+ , and the growth of pot plants under chamber conditions. The results showed that AM fungi significantly increased the total root length, root surface area, root volume and root tip number of watermelon plants under salt stress, and improved root architecture characteristics, promoted the absorption of K, Ca and P, increased the content of Ca and P in stem, of K and P in root, and the ratio of K^+/Na^+ and Ca^{2+}/Na^+ , but decreased the content of Na^+ in root. The content of P and Na^+ in stem, and of K and Ca in leaves was significantly higher than that in other organs. Canonical correspondence analysis showed that root K content, K^+/Na^+ and Ca^{2+}/Na^+ were significantly positively correlated with total root length, taproot length, root surface area, root volume, root tip number, and average diameter of roots. Leaf K^+/Na^+ was positively correlated with taproot length. The root Na^+ content was negatively correlated with the total root length, average root diameter and the number of root tips. The equilibrium and distribution of mineral elements were improved by AM fungi. The dependence of watermelon plants on mycorrhiza was enhanced after salt stress. It is concluded that K, Ca and P are the key nutrients for AM fungus-mediating salt tolerance in plants, while K^+/Na^+ and Ca^{2+}/Na^+ are important mineral element equilibrium indexes. AM fungal inoculation can regulate the root architecture and mineral element balance of the plant, thus alleviating the inhibition effect of salt stress on the growth of watermelon and improving the salt tolerance of the plant.

Key words: salt stress, arbuscular mycorrhizal fungi, watermelon, mineral elements

业已证实,丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌侵染植物根系形成的互惠共生体能增加根系分枝,促进养分吸收、改善植株水分代谢、增强植物的抗逆性(刘润进和王琳

2018; Cruz *et al.* 2020; Nejad *et al.* 2021)。接种 AM 真菌可改变植物的空间构型、增强生理代谢和介导基因表达以提高对非生物胁迫的抗性(Diagne *et al.* 2020; Hadian-Deljou *et*

al. 2020; Zai et al. 2021)。AM 真菌可以改善植物磷 (P)、氮 (N) 和微量元素营养, 增加植物生物量, 有利于提高植物的耐盐性, 从而缓解盐胁迫对植物生长的抑制作用 (Hashem et al. 2018; Wang et al. 2020; Diao et al. 2021)。

越来越多的证据表明, 矿质养分, 特别是钾 (K)、钙 (Ca) 和磷 (P) 元素的吸收和利用与植物的耐盐性有关。接种 AM 真菌显著促进了黄瓜对 K、Ca、镁 (Mg)、锌、铁、锰和铜等矿质元素的吸收, 而显著降低钠 (Na^+) 等有害离子的吸收 (Hashem et al. 2018)。Zai et al. (2021) 对滨梅 *Prunus maritima* 接种 AM 真菌摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* 和溶磷真菌 *Apophysomyces spartima*, 并施加 170mmol/L NaCl 处理, 结果表明, 盐渍化不利于菌根侵染, 但增加了溶磷真菌的种群数量; AM 真菌和溶磷真菌双接种能缓解盐胁迫抑制植株生长和养分吸收的效应。他们认为, AM 真菌和溶磷真菌协同增加了 N、P、K 养分吸收、根系生长和净光合效率, 进而减轻了盐胁迫对滨梅生长的有害影响。AM 真菌显著促进了榉树根系和叶片对 P、K、Ca、Mg 等的吸收, 并调节根系的 K^+/Na^+ , 从而缓解了渗透胁迫引起的营养缺乏 (Wang et al. 2020b)。可见, AM 真菌对植物 K、Ca 和 P 元素吸收和分配及其矿质元素离子平衡状况的调控作用是提高植物耐盐性的关键 (Hidri et al. 2019)。矿质元素的吸收是由根系生长发育特征即根系构型主导的; AM 真菌能促进根系的生长发育 (刘润进和王琳 2018; Sahur et al. 2020; Rahimi et al. 2021)。

最近发现坛紫菜植株中的盐分离子 (如 Na^+) 分布可以反映对盐离子的响应和运输, 同时, 吸收 Na^+ 会间接影响植株对矿质营养元素 (如 Ca、P 和 K 等) 的吸收和利用 (Wang et al. 2020c)。而我们对 AM 真菌是如何介导 K、Ca、P 和 Na^+ 的吸收, 这些元素的平衡状

况, 及其与根系构型之间的关系了解甚少。本研究通过测定分析 AM 真菌介导西瓜根系构型、根茎叶中 K、Ca、P、 Na^+ 的分布和平衡状况特点及其与根系构型的关系, 以探究 AM 真菌提高西瓜植株耐盐性的可能途径, 从而有助于进一步阐明 AM 真菌提高植物耐盐性的机制。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试西瓜品种 ‘京欣 4 号’ 种子购自北京京研益农公司。将其洗净后置于 70% 乙醇溶液浸泡灭菌 5min, 冲洗 4 次后, 30℃ 浸泡 8h, 沥干水分, 将其平铺在培养皿的滤纸上, 28℃ 恒温培养箱内催芽备用。供试 AM 真菌为变形球囊霉 *Glomus versiforme*, 由青岛农业大学菌根生物技术研究所提供, 经三叶草扩繁, 以其孢子、菌丝和菌根根段为 AM 真菌菌剂。将上述菌剂过 200 目筛后, 作为接种物, 每 1mL 接种物约 20 个孢子。

栽培基质为河砂, 将其过 10 目筛后用流水反复冲洗 20 次, 自然风干 1d 经高压蒸汽灭菌 (121℃, 2h) 后, 将 400g 上述基质装入花盆 (576cm³) 备用。氯化钠 (NaCl) 溶液的制备: 以氯化钠为溶质配置 100mmol/L 氯化钠溶液。

1.2 试验设计

试验设西瓜施加 100mmol/L 氯化钠、接种 AM 真菌、接种 AM 真菌+100mmol/L 氯化钠和不接种不施加盐对照, 共 4 个处理, 完全随机排列, 12 次重复。

1.3 播种、接种、盐处理与盆栽管理

本试验在青岛农业大学科技楼人工气候室 (8:00–22:00 光照, 温度 25℃; 其余时间无光, 温度 16℃, 全天湿度为 50%) 进行盆栽试验。

将 50mL 上述 AM 真菌接种物加入花盆,

并与其基质混匀；对照则施加等量接种物的滤液及其经过灭菌处理的接种物。然后，每盆播种 2–3 个萌芽种子，出苗 7d 后每盆保留 1 株。盆栽幼苗根据需要浇灌 $\frac{1}{4}$ 磷的 Hoagland 营养液。出苗 35d 后进行盐胁迫处理，每 7d 施加 1 次，每次施加上述盐液 30mL，共 3 次。自第一次盐处理的第 21 天进行取样以测定相关指标。

1.4 指标测定

1.4.1 西瓜幼苗菌根侵染状况：按照刘润进和陈应龙（2007）的方法测定菌根总侵染率、丛枝着生率和单位根长泡囊数等。

1.4.2 西瓜幼苗根系构型：每处理取 3 株用根系扫描仪（WinRHIZO Version 2016a, Regent Instruments Inc., Canada）测定根系构型。

1.4.3 西瓜幼苗矿质元素含量：从收获的植株上取其根系、茎和叶，冷冻干燥 18h 后，于研钵内磨成粉末状并称取 0.5000g 左右倒入消煮管内，加入 10mL 硝酸以及 2mL 高氯酸，同时设置不加西瓜植株材料只加硝酸和高氯酸的对照，加盖后静置 24h 后将消煮管置于 240℃ 加热器中消煮，消煮 4h 后溶液呈淡黄色或透明状时用去离子水定容至 50mL，用 ICP-OES-Optima 8x00 等离子光谱仪测定西瓜幼苗根系、茎和叶中各元素含量（王小平和项苏留 2006）。

1.4.4 西瓜幼苗生物量和菌根依赖性：从各处理中随机选取 5 株，采常规方法测量株高、主根长和茎粗。将植株根、茎、叶分样、清洗并用纸吸干，105℃ 杀青 10min 后 80℃ 烘至恒重。根据获得的地上部干重、根干重等计算菌根依赖性和冠根比。

$$\text{菌根依赖性(MD, \%)} = \frac{\text{接种菌根真菌处理的植株干重}}{\text{对照植株干重}} \times 100\%$$

1.5 数据分析

试验数据采用 DPS 7.5 和 SPSS 11.5 统计分析软件对数据进行方差分析，差异显著性水平 $P < 0.05$ ，采用 Canoco 5 软件进行典范对应分析。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对西瓜幼苗菌根侵染状况的影响

盐胁迫抑制变形球囊霉的侵染，降低丛枝定殖率和单位根长泡囊定殖数量（表 1）。

2.2 AM 真菌和盐胁迫对西瓜幼苗根系构型的影响

单接种 AM 真菌与不接种不加盐对照的西瓜幼苗总根长、根表面积、根体积、根尖数量和根平均直径无显著差异，但显著大于单加盐或 AM 真菌+盐处理。接种 AM 真菌+盐处理的总根长、根表面积、根体积和根尖数量显著大于单盐处理（表 2）。

表 1 盐胁迫下西瓜幼苗菌根侵染状况

Table 1 Mycorrhizal colonization status of watermelon seedlings under salt stress

处理	菌根侵染率	丛枝定殖率	泡囊数
Treatment	Mycorrhizal colonization (%)	Arbuscular colonization (%)	Number of vesicles
Control	0	0	0
<i>Glomus versiforme</i>	93 a	90 a	12 a
NaCl	0	0	0
<i>G. versiforme</i> +NaCl	84 b	81 b	7 b

注：同一列不同小写字母表示在 0.05 水平显著差异。下同

Note: Different letters in the same column indicate significant differences at 0.05 level. The same below.

2.3 AM 真菌和盐胁迫对西瓜幼苗根系、茎和叶中钾、钙、磷和钠含量的影响

单接种 AM 真菌处理的西瓜植株各器官钾和钙的含量均显著高于其他处理;叶钾和钙的含量显著高于茎和根的,茎磷含量显著高于叶和根的,而根和茎的钠含量显著高于叶的。接种 AM 真菌+盐处理的根系钾和磷、茎钙和磷的含量显著高于单加盐处理的,而根钠含量则显著低于单加盐处理的;茎磷和钠、叶钾和钙的含量显著高于其他器官的 (表 3)。

2.4 AM 真菌和盐胁迫对西瓜幼苗根系、茎和叶中 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 影响

单接种 AM 真菌处理的西瓜植株的根系和叶中的 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 显著大于其他处理。接种 AM 真菌+盐处理的根系 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 显著高于单加盐处理 (表 4)。

2.5 根系构型与矿质元素的典范对应分析

根系钠含量与总根长、根表面积、根尖数量和根系平均直径呈显著负相关,其中总根长与根系钠含量的相关性最高。根系钾含

表 2 接种 AM 真菌和施加盐对西瓜幼苗根系构型的影响

Table 2 Effects of AM fungal inoculation and salt addition on root architecture of watermelon seedlings

处理	总根长	主根长	根表面积	根体积	根尖数	根平均直径
Treatment	Total root length (cm)	Main root length (cm)	Total root surface area (cm ²)	Total root volume (cm ³)	Numbers of root tips	Average diameter of root (mm)
Control	4 222±64 a	24±0.5 ab	229±12.0 a	2.6±0.2 a	3 598±188 a	0.7±0.05 a
<i>Glomus versiforme</i>	4 395±58 a	27±0.7 a	243±10.8 a	2.8±0.2 a	3 813±170 a	0.8±0.04 a
NaCl	3 436±49 c	20±0.1 c	138±9.2 c	1.0±0.2 c	2 167±145 c	0.4±0.04 b
<i>G. versiforme</i> +NaCl	3 845±36 b	21±1.0 bc	180±6.8 b	1.6±0.1 b	2 793±106 b	0.5±0.03 b

表 3 接种 AM 真菌和施加盐对西瓜幼苗根系、茎和叶中钾、钙、磷和钠含量的影响

Table 3 Effects of AM fungal inoculation and salt addition on the content of K, Ca, P and Na in roots, stems and leaves of watermelon seedlings

处理	根系				茎				叶			
	Roots				Stems				Leaves			
	K	Ca	P	Na	K	Ca	P	Na	K	Ca	P	Na
	(g/kg)	(g/kg)	(mg/kg)	(g/kg)	(g/kg)	(g/kg)	(mg/kg)	(g/kg)	(g/kg)	(g/kg)	(mg/kg)	(g/kg)
Control	7.5 bB	1.6 bC	21 bB	1.8 cA	7.1 aC	2.8 bB	24 cA	1.5 bB	8.9 cA	10.8 cA	25 cA	0.6 bC
<i>G. versiforme</i>	8.4 aB	2.1 aC	28 aC	1.7 cA	6.0 abC	4.4 aB	60 aA	1.6 bA	15.8 aA	16.0 aA	35 bB	0.4 bB
NaCl	4.3 dC	1.4 cC	17 cB	3.1 aB	5.0 bB	2.3 cB	38 bA	7.7 aA	11.6 bA	12.0 bA	37 abA	3.6 aB
<i>G. versiforme</i> +NaCl	5.3 cB	1.4 cC	26 aC	2.3 bC	5.0 bB	3.0 bB	63 aA	7.3 aA	12.5 bA	12.7 bA	39 aB	3.5 aB

注: 表中同一行同一元素平均数后的不同大写字母表示 $P<0.05$ 水平差异显著
Notes: Different capital letters following the mean of the same element in the same row indicate significant differences at $P<0.05$ level.

表 4 接种 AM 真菌和施加盐对西瓜幼苗根系、茎和叶中 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 的影响

Table 4 Effects of AM fungal inoculation and salt addition on the ratio of K^+/Na^+ and Ca^{2+}/Na^+ in roots, stems and leaves of watermelon seedlings

处理 Treatment	根系 Roots		茎 Stems		叶 Leaves	
	K^+/Na^+	Ca^{2+}/Na^+	K^+/Na^+	Ca^{2+}/Na^+	K^+/Na^+	Ca^{2+}/Na^+
Control	4.09±0.14 b	0.91±0.008 b	4.83±0.14 a	1.94±0.193 b	15.14±0.15 b	18.31±1.878 b
<i>G. versiforme</i>	4.80±0.13 a	1.11±0.047 a	3.70±0.16 b	2.72±0.210 a	35.50±1.22 a	36.00±4.774 a
NaCl	1.41±0.08 d	0.45±0.013 d	0.66±0.08 c	0.315±0.014 c	3.21±0.12 c	3.31±0.346 c
<i>G. versiforme</i> +NaCl	2.28±0.12 c	0.59±0.034 c	0.69±0.17 c	0.404±0.017 c	3.54±0.13 c	3.60±0.212 c

量与总根长度、主根长度、根表面积、根体积、根尖数量呈显著正相关，与根系平均直径呈极显著正相关。根系 K^+/Na^+ 与总根长度、主根长度、根表面积、根体积呈显著正相关，与根尖数和根平均直径呈极显著正相关（图 1A 和表 5）。

茎钠含量和叶钠含量与根平均直径呈显著负相关，与根体积呈极显著负相关。叶 K^+/Na^+ 与主根长呈显著正相关（图 1B、图 1C

和表 5）。另外， Ca^{2+}/Na^+ 与根系构型的相关性分析结果同 K^+/Na^+ （结果未给出）。

2.6 AM 真菌和盐胁迫对西瓜幼苗生长的影响

单加盐处理的株高、茎粗、地上部干重和根干重显著低于其他处理。接种 AM 真菌+盐处理的植株生长量显著高于单加盐处理，而冠根比则低于其他处理。盐胁迫下西瓜植株的菌根依赖性显著大于非盐胁迫下的处理（表 6）。

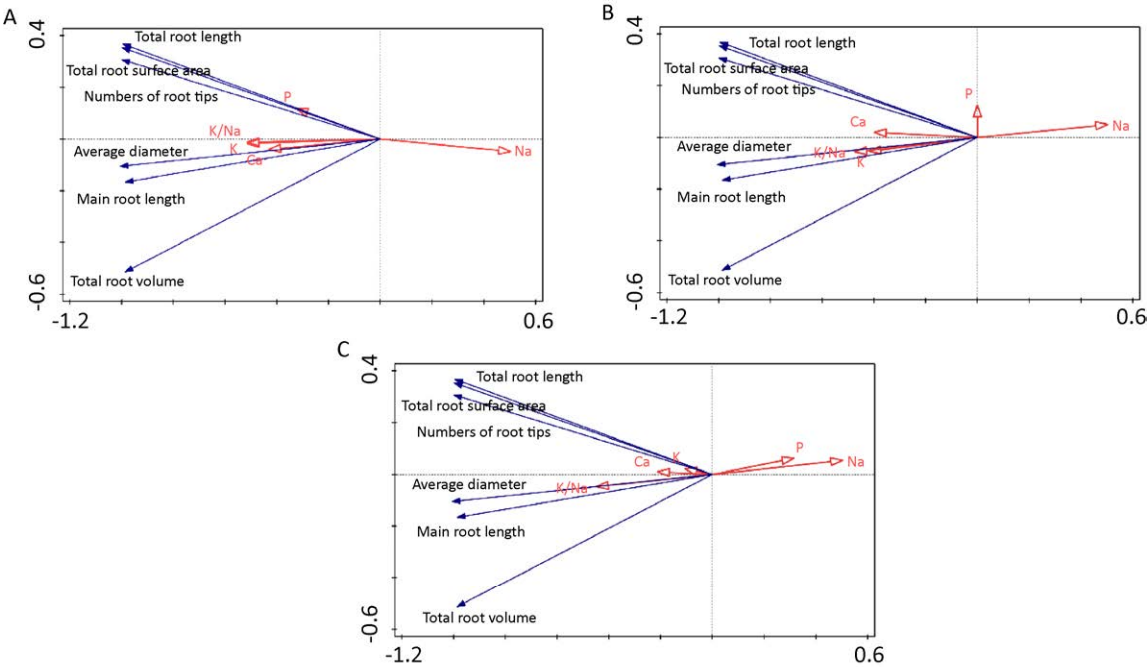


图 1 西瓜幼苗根系构型与其根（A）、茎（B）、叶（C）中矿质元素的典范对应分析

Fig. 1 Canonical correspondence analysis of root architecture and mineral elements in root (A), stem (B) and leaf (C) of watermelon seedlings.

表 5 根系构型与根、茎、叶中矿质元素含量的相关性分析

Table 5 Correlation analysis of root architecture and mineral elements in root, stem and leaf

根系构型 Root architecture	根系 Roots					茎 Stems					叶 Leaves				
	K	Ca	P	Na	K ⁺ /Na ⁺	K	Ca	P	Na	K ⁺ /Na ⁺	K	Ca	P	Na	K ⁺ /Na ⁺
总根长 Total root length	0.98 [*]	0.84	0.72	-0.99 [*]	0.99 [*]	0.73	0.81	0.12	-0.92	0.85	0.27	0.46	-0.52	-0.92	0.85
主根长 Main root length	0.99 [*]	0.94	0.68	-0.92	0.99 [*]	0.68	0.88	0.13	-0.93	0.83	0.41	0.60	-0.44	-0.94	0.96 [*]
根表面积 Total root surface area	0.99 [*]	0.82	0.68	-0.99 [*]	0.99 [*]	0.78	0.78	0.05	-0.94	0.88	0.22	0.42	-0.57	-0.94	0.84
根体积 Total root volume	0.99 [*]	0.86	0.49	-0.90	0.98 [*]	0.84	0.72	-0.13	-1.0 ^{**}	0.94	0.17	0.38	-0.66	-1.0 ^{**}	0.89
根尖数 Number of root tips	0.99 [*]	0.83	0.67	-0.98 [*]	1.0 ^{**}	0.78	0.77	0.04	-0.94	0.89	0.22	0.42	-0.58	-0.95	0.85
平均直径 Average diameter of root	1.0 ^{**}	0.85	0.60	-0.95 [*]	1.0 ^{**}	0.81	0.77	-0.03	-0.97 [*]	0.92	0.21	0.42	-0.61	-0.98 [*]	0.88

注：*在 0.05 级别（双尾），相关性显著；**在 0.01 级别（双尾），相关性显著
Notes: *At the level of 0.05 (double-tailed), the correlation was significant; **at the level of 0.01 (double-tailed), the correlation was significant.

表 6 接种 AM 真菌和施加盐对西瓜幼苗生长状况和菌根依赖性的影响

Table 6 Effects of AM fungal inoculation and salt addition on growth status of watermelon seedlings

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	茎粗 Stem diameter (mm)	地上部干重 Shoot dry mass (g)	根干重 Root dry mass (g)	冠根比 Root/Shoot ratio	菌根依赖性 Mycorrhizal dependency (%)
Control	22±0.5 b	44±0.9 b	1.5±0.06 b	0.3±0.01 b	5.0±0.04 a	0
<i>Glomus versiforme</i>	27±0.7 a	56±1.6 a	2.1±0.07 a	0.5±0.03 a	4.2±0.03 a	111 b
NaCl	11±0.1 c	32±0.3 c	0.9±0.02 c	0.2±0.01 c	4.5±0.03 a	0
<i>G. versiforme</i> +NaCl	19±1.0 b	42±0.5 b	1.3±0.05 b	0.4±0.02 ab	3.2±0.03 b	165 a

3 讨论

研究表明，盐胁迫显著抑制了变形球囊

霉对西瓜根系的侵染，不利于菌根生长发育和功能的发挥。而盐胁迫下西瓜对 AM 真菌的依赖性增强，这可能是由于盐渍条件下，植

株需要更多的地上部碳素同化物汇流根系，以增加根系渗透势和促进其生长，进而增强根系的吸收功能，以应对盐胁迫下对根系养分和水分吸收造成的抑制作用；同时，主动吸收 K 和 P 等矿质养分，以及抗氧化酶的合成需求更多的能量和碳素同化物，这就必然更加依赖 AM 真菌来促进植株光合作用，提高光合效率和生产力，以满足植株耐盐效能的需求 (Chandrasekaran *et al.* 2014; Wang *et al.* 2020b)。

盐胁迫后，植物通常会改变根系结构来调控根系对 Na^+ 的吸收，增强植物的耐盐性 (罗达等 2019)。Wang (2020a) 发现玉米耐盐性与主根深度呈正相关，与地上部 Na^+ 含量呈负相关。本研究表明盐胁迫抑制了西瓜根系的正常发育和伸长生长，使根系发育严重受阻，根系构型特征恶化，不利于增加矿质养分和抵抗盐害。本研究表明，AM 真菌通过增加总根长和根尖数、增大根表面积和根系平均直径来抑制根系对 Na^+ 的吸收，增加对 K^+ 的吸收，从而使 K^+/Na^+ 趋于平衡，以达到增加根系活跃吸收面积来响应和适应盐胁迫 (郭建荣等 2017)。

接种 AM 真菌可以提高西瓜总根长，扩大根系营养吸收面积，使根系更发达，提高西瓜幼苗的生物量和干物质的积累，这支持了 Tigka & Ipsilantis (2020) 在生菜上的试验结果。但盐胁迫下接种 AM 真菌降低西瓜幼苗冠根比的结果与非胁迫条件下接种 AM 真菌增加番茄冠根比的试验结果相反 (江夏等 2015)。这可能是因为盐胁迫提高了土壤溶液的渗透压，降低了水势，造成了植物的生理干旱，植物需要更长的根去吸收土壤中的水分和养分，促进植物根系生长，使其生物量增加，以应对盐胁迫 (Wang *et al.* 2018)。

土壤中富集的有害盐离子影响着植物对

矿质营养的吸收 (Loudari *et al.* 2020)。本研究表明，非盐胁迫下西瓜植株的 Na^+ 主要集中在根系和茎中，叶中 Na^+ 含量较少；而盐胁迫时植株各部分均有大量的 Na^+ 富集。盐胁迫下，接种 AM 真菌减少西瓜根系对 Na^+ 的吸收和积累，并促进 Na^+ 向地上部运输，从而减少根系所受的 Na^+ 胁迫 (Parihar *et al.* 2020)。

植物在抵抗盐害过程中，不仅关键矿质元素的绝对含量和分配模式发挥重要作用，而且关键矿质养分与 Na^+ 的相对比值，例如， K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 更能反映植物体内的营养平衡、生理代谢与健康状况。通常，低养分吸收量及其利用率是造成植物生长量下降的重要因素。 K^+/Na^+ 过低会导致植物细胞缺水、膜功能障碍和离子毒性。因此，植物在盐胁迫下必须维持细胞质中高 K^+/Na^+ ，这是植物维持正常细胞功能和生长发育必不可少的 (赵振杰等 2020)。盐胁迫下，AM 真菌促进了西瓜根系中 K、P 和茎 P 的积累，降低了 Na^+ 的积累，提高根系 K^+/Na^+ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ ，从而缓解西瓜的盐胁迫。这可能是与 AM 真菌上调植物根系 K^+ 转运蛋白的表达，从而使 K^+ 吸收量增加有关，而 K^+ 、 Na^+ 吸收存在竞争关系 (Fall *et al.* 2017)，AM 真菌通过调节寄主植物根系中 AKT2、SOS1 和 SKOR 基因的表达水平来限制 Na^+ 的吸收和积累，来维持 K^+ 和 Na^+ 的稳态 (Estrada *et al.* 2013)。而且， Ca^{2+} 是植物生长信号的重要细胞信使 (Zhu *et al.* 2013)。 Ca^{2+} 在植物中的积累有利于 AM 真菌的定殖，从而使植物更好地生长 (Jarstfer *et al.* 1998)。研究结果表明，盐胁迫降低了西瓜对 P 和 Ca 的吸收和利用，而接种 AM 真菌可以改善西瓜幼苗对 Ca 和 P 的吸收与利用，这可能与 AM 真菌调节 K^+ 、 Na^+ 转运体和 H^+ 泵的表达，创造了运输磷元素和钙元素的条

件,降低 Na^+ 和 Cl^- 的含量,减少过多 Na^+ 和 Cl^- 的毒性有关(Theerawitaya *et al.* 2020),从而促进了植株生长(Elhindi *et al.* 2017)。

综上所述,AM 真菌与植物空间构型特别是根系构型关系密切,本研究首次揭示 AM 真菌介导的根系构型与关键矿质养分含量、分配及其与 Na^+ 的相对平衡状况与植物耐盐性的作用关系;AM 真菌通过与植物根系构建互惠共生体,直接介导根系构型,矿质元素的吸收、分配和利用,进而调控植物的耐盐性。西瓜是中国乡村振兴中重要的经济作物,研究增强其抗逆性尤其是耐盐性途径不仅具有理论价值,而且也具备广泛的现实意义和广阔的应用前景。

[REFERENCES]

- Chandrasekaran M, Boughattas S, Hu SJ, Oh SH, Sa T, 2014. A meta-analysis of arbuscular mycorrhizal effects on plants grown under salt stress. *Mycorrhiza*, 24(8): 611-625
- Cruz R, Alberton O, Lorencete M, Cruz G, Gasparotto-Junior A, Cardozo-Filho L, Souza S, 2020. Phytochemistry of *Cymbopogon citratus* (D.C.) Stapf inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth promoting bacteria. *Industrial Crops and Products*, Doi: 10.1016/j.indcrop.2020.112340
- Diagne N, Ndour M, Djighaly PI, Ngom D, Ngom M, Ndong G, Svistoonoff S, Cherif-Silini H, 2020. Effect of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on salt stress tolerance of *Casuarina obesa* (Miq.). *Frontiers in Sustainable Food Systems*, <https://www.researchgate.net/publication/346966925>
- Diao FW, Dang ZH, Xu J, Ding SL, Hao BH, Zhang ZC, Zhang JX, Wang LX, Guo W, 2021. Effect of arbuscular mycorrhizal symbiosis on ion homeostasis and salt tolerance-related gene expression in halophyte *Suaeda salsa* under salt treatments. *Microbiological Research*, 245: 126688
- Elhindi KM, El-Din AS, Elgorban AM, 2017. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Saudi Journal of Biological Sciences*, 24(1): 170-179
- Estrada B, Aroca R, Barea JM, Ruiz-Lozano JM, 2013. Native arbuscular mycorrhizal fungi isolated from a saline habitat improved maize antioxidant systems and plant tolerance to salinity. *Plant Science*, 201-202: 42-51
- Fall F, Diégane D, Fall D, Bakhoun N, Thioye B, Kane A, Ndiaye C, Ndiaye I, Mustapha A, 2017. Growth and physiological responses of *Sporobolus robustus* Kunth seedlings to salt stress. *Arid Land Research and Management*, 31(1): 46-56
- Guo JR, Zheng CC, Li YD, Fan H, Wang BS, 2017. Effects of NaCl treatment on root system characteristics and activity of the euhalophyte *Suaeda salsa*. *Plant Physiology Journal*, 53(1): 63-70 (in Chinese)
- Hadian-Deljou M, Esna-Ashari M, Mirzaie-Asl A, 2020. Alleviation of salt stress and expression of stress-responsive gene through the symbiosis of arbuscular mycorrhizal fungi with sour orange seedlings. *Scientia Horticulturae*, Doi: 10.1016/j.scienta.2020.109373
- Hashem A, Alqarawi AA, Radhakrishnan R, Al-Arjani AF, Aldehaish HA, Egamberdieva D, Allah E, 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 25(6): 1102-1114
- Hidri R, Mahmoud O, Farhat N, Cordero I, Pueyo J, Debez A, Barea J, Abdelly C, Azcon R, 2019. Arbuscular mycorrhizal fungus and rhizobacteria affect the physiology and performance of *Sulla coronaria* plants subjected to salt stress by mitigation of ionic imbalance. *Journal of Plant*

- Nutrition and Soil Science, 182(3): 1-12
- Jarstfer AG, Farmer-Koppenol P, Sylvia DM, 1998. Tissue magnesium and calcium affect arbuscular mycorrhiza development and fungal reproduction. *Mycorrhiza*, 7(5): 237-242
- Jiang X, Chen WL, Xu CX, Zhu HH, Yao Q, 2015. Influences of arbuscular mycorrhizal fungus and phosphorus level on the lateral root formation of tomato seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26(4): 1186-1192 (in Chinese)
- Liu RJ, Chen YL, 2007. *Mycorrhizology*. Science Press, Beijing. 386-388 (in Chinese)
- Liu RJ, Wang L, 2018. *Biological symbiotics*. Science Press, Beijing. 145-166 (in Chinese)
- Loudari A, Benadis C, Naciri R, Soulaïmani A, Oukarroum A, 2020. Salt stress affects mineral nutrition in shoots and roots and chlorophyll a fluorescence of tomato plants grown in hydroponic culture. *Journal of Plant Interactions*, 15(1): 398-405
- Luo D, Shi YJ, Song FH, Li JC, 2019. Effects of salt stress on growth, photosynthetic and fluorescence characteristics, and root architecture of *Corylus heterophylla* × *C. avellan* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30(10): 3376-3384 (in Chinese)
- Nejad R, Kafi M, Jari SK, Mozafari H, Motesharezadeh B, 2021. Arbuscular mycorrhizal fungi improve growth physiological status and nutrients accumulation of *Ailanthus altissima* seedlings under cadmium pollution and salinity. *Russian Journal of Plant Physiology*, 68(2): 266-273
- Parihar M, Rakshit A, Rana K, Tiwari G, Jatav SS, 2020. Arbuscular mycorrhizal fungi mediated salt tolerance by regulating antioxidant enzyme system, photosynthetic pathways and ionic equilibrium in pea (*Pisum sativum* L.). *Biologia Futura*, 71(3): 289-300
- Rahimi S, Baninasab B, Talebi M, Gholami M, Zarei M, 2021. Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation improves iron deficiency in quince via alterations in host root phenolic compounds and expression of genes. *Scientia Horticulturae*, Doi: 10.1016/j.scienta.2021.110165
- Sahur A, Nasaruddin, Muthmainnah, 2020. Growth response of pepper (*Piper nigrum* L.) on application arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and the shallot filtrate. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 486(1): 012130
- Theerawitaya C, Tisarum R, Samphumphuang T, Takabe T, ChaUm S, 2020. Expression levels of the Na⁺/K⁺ transporter *OsHKT2; 1* and vacuolar Na⁺/H⁺ exchanger *OsNHX1*, Na enrichment, maintaining the photosynthetic abilities and growth performances of indica rice seedlings under salt stress. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 26(3): 513-523
- Tigka T, Ipsilantis I, 2020. Effects of sand dune, desert and field arbuscular mycorrhizae on lettuce (*Lactuca sativa* L.) growth in a natural saline soil. *Scientia Horticulturae*, Doi: 10.1016/j.scienta.2020.109191
- Wang H, Liang L, Liu B, Huang D, Liu S, Liu R, Siddique KHM, Chen Y, 2020a. Arbuscular mycorrhizas regulate photosynthetic capacity and antioxidant defense systems to mediate salt tolerance in maize. *Plants*, 9(11): 1430
- Wang J, Zhai L, Ma J, Zhang J, Wang GG, Liu X, Zhang SF, Song J, Wu YK, 2020b. Comparative physiological mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects on leaves and roots of *Zelkova serrata*. *Mycorrhiza*, 30: 341-355
- Wang W, Xing L, Xu K, Ji D, Xie C, 2020c. Salt stress-induced H₂O₂ and Ca²⁺ mediate K⁺/Na⁺ homeostasis in *Pyropia haitanensis*. *Journal of Applied Phycology*, 32(6): 1-12
- Wang XP, Xiang SL, 2006. Studies on the contents of twenty elements in different parts of garlic by using ICP-OES, AAS and AFS combined with microwave decomposition method. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 26(10): 1907-1911 (in Chinese)

- Wang YH, Wang MQ, Yan L, Wu AP, Huang JY, 2018. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nitrogen uptake of *Chrysanthemum morifolium* under salt stress. PLoS One, 7(4): 12181
- Zai XM, Fan JJ, Hao ZP, Liu XM, Zhang WX, 2021. Effect of co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing fungi on nutrient uptake and photosynthesis of beach palm under salt stress environment. Scientific Reports, Doi: 10.1038/s41598-021-84284-9
- Zhao ZJ, Zhang HL, Wang MJ, Zhang XM, Li LX, 2020. Salt stress-related regulation mechanism of intracellular pH and ion homeostasis in plants. Chinese Journal of Applied Ecology, 56(3): 337-344 (in Chinese)
- Zhu S, Zhou X, Wu X, Jiang Z, 2013. Structure and function of the CBL-CIPK Ca^{2+} -decoding system in plant calcium signaling. Plant Molecular Biology Reporter, 31(6): 1193-1202

[附中文参考文献]

- 郭建荣, 郑聪聪, 李艳迪, 范海, 王宝山, 2017. NaCl 处理对真盐生植物盐地碱蓬根系特征及活力的影响. 植物生理学报, 53(1): 63-70
- 江夏, 陈伟立, 徐春香, 朱红惠, 姚青, 2015. 丛枝菌根真菌和磷水平对番茄幼苗侧根形成的影响. 应用生态学报, 26(4): 1186-1192
- 刘润进, 陈应龙, 2007. 菌根学. 北京: 科学出版社. 386-388
- 刘润进, 王琳, 2018. 生物共生学. 北京: 科学出版社. 145-166
- 罗达, 史彦江, 宋锋惠, 李嘉诚, 2019. 盐胁迫对平欧杂种榛幼苗生长、光合荧光特性及根系构型的影响. 应用生态学报, 30(10): 3376-3384
- 王小平, 项苏留, 2006. 微波消解 ICP-OES, AAS 和 AFS 测定大蒜不同部位 20 种元素含量. 光谱学与光谱分析, 26(10): 1907-1911
- 赵振杰, 张海龙, 王明晶, 张小萌, 李立新, 2020. 植物耐盐性相关细胞内 pH 和离子稳态的调控机制. 植物生理学报, 56(3): 337-344

(本文责编: 韩丽)