

doi:10.11937/bfyy.20170284

丛枝菌根真菌缓解对羟基苯甲酸抑制草莓生长的作用

朱晓琴, 张 涵, 刘士龙, 裴冬丽

(商丘师范学院 生命科学学院, 河南省高校植物与微生物互作重点实验室, 河南 商丘 476000)

摘 要:以草莓为试材,采用接种丛枝菌根(AM)真菌和添加对羟基苯甲酸(PHBA)的方法,研究了根内球囊霉和摩西球囊霉对草莓自毒物质对羟基苯甲酸胁迫的缓解作用,即对草莓光合作用、根系结构和抗氧化酶活性的影响。结果表明:0.5 mmol·L⁻¹ PHBA浓度时,接种根内球囊霉显著提高了草莓净光合速率、气孔导度、胞间CO₂浓度和蒸腾速率;摩西球囊霉显著提高了草莓的净光合速率、胞间CO₂浓度和瞬时水分利用效率;根内球囊霉明显提高了草莓实际光化学效率(Φ_{PSII})、荧光淬灭系数(qP)、电子传递速率(ETR);摩西球囊霉提高了 Φ_{PSII} 和ETR。0.5 mmol·L⁻¹ PHBA浓度时,根内球囊霉明显增加了草莓根长、根投影面积、根表面积、根体积、根尖数、根分叉数,摩西球囊霉显著增加了根长和根尖数。0.5 mmol·L⁻¹ PHBA胁迫下,2株AM真菌均明显提高了草莓根部超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶活性。2株AM真菌通过增强草莓光合能力、根系发育和提高抗氧化酶活性缓解了PHBA对草莓的毒害作用,根内球囊霉改善根系结构和提高抗氧化酶活性的效果较摩西球囊霉明显,可能与菌根侵染率相关。

关键词:草莓;对羟基苯甲酸;丛枝菌根真菌;光合作用;根系结构;抗氧化酶活性

中图分类号: S 668.4; Q 949.32 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2017)14-0044-07

草莓(*Fragaria ananassa* Duch.)是重要的浆果类水果,在我国广泛种植。由于草莓种植主要采用设施温棚栽培,连作现象普遍,致使草莓连作障碍作用明显发生,严重降低草莓生长和产量。根系分泌物的自毒作用是引起草莓连作障碍的主要原因之一。研究发现,草莓根系分泌物不利于组培苗的生根,其生长和生物量明显下降,显著抑制草莓幼苗的生理活性^[1-2]。草莓根系分泌物中酚酸类物质含量较高,其中对羟基苯甲酸(*p*-

hydroxybenzoic acid, PHBA)是酚酸类物质的主要成分^[3],试验证明PHBA对植物生长和生理指标有明显的抑制作用^[4-6]。

连作障碍是植物-土壤-微生物互作的复杂结果,如何利用益生微生物缓解连作障碍的研究有着重要的意义和应用前景^[7]。丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌是广泛分布在土壤中的益生微生物,能与80%以上的高等植物形成共生关系^[8]。AM真菌能促进宿主根系发育^[9],影响根系分泌物种类和含量^[10-11],促进宿主植物的营养吸收^[12],提高植物抗逆性^[13-14]。利用AM真菌的该方面功能,缓解作物连作障碍或根系分泌物自毒作用的研究亟待开展。研究表明,AM真菌可以减少连作西瓜土壤中酚酸类物质的积累,继而缓解西瓜的自毒现象^[15]。在玉米根抽提物对下茬玉米苗生长影响的研究中发现,AM真

第一作者简介:朱晓琴(1975-),女,博士,讲师,研究方向为植物微生物互作。E-mail:zhuxq320@126.com

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31571997);河南省科技攻关资助项目(142102110185);河南省高等学校重点科研资助项目(15A210045)。

收稿日期:2017-04-17

菌能够缓解玉米的自毒作用,促进玉米苗生长^[16]。

AM 真菌能与草莓形成良好的共生关系,并能促进草莓生长,齐国辉等^[17]研究发现 AM 真菌能提高重茬草莓的生物量及果实中维生素 C 和糖含量,促进草莓提前开花。对于 AM 真菌缓解 PHBA 对草莓生理和根系发育胁迫的研究尚鲜见报道。该试验以草莓为试材,分别接种根内球囊霉 (*Rhizophagus irregularis*) 和摩西球囊霉 (*Funnelformis mosseae*),研究 AM 真菌缓解 PHBA 对草莓光合作用、根系发育和抗氧化物酶活性的影响,以期挖掘 AM 真菌缓解草莓连作障碍的应用潜力提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为没有生根的草莓组培苗,品种为“丰香”,供试基质为洗净灭菌的河沙,沙子 180 ℃ 烘干 3 h,备用。盆钵高 17 cm,直径 20 cm,内装入 1 kg 河沙,每钵栽一棵草莓苗。

AM 菌剂为根内球囊霉 (BGC HEB07D *Rhizophagus irregularis*)、摩西球囊霉 (BGC HEB02 *Funnelformis mosseae*) 由中国丛枝菌根真菌种质资源库 (Bank of Glomales in China, BGC) 提供,菌剂中含沙子、AM 孢子和 AM 侵染的根段,菌剂中孢子含量约 40 个·g⁻¹。

1.2 试验方法

根据王艳芳等^[4]方法,进行 PHBA 浓度筛选的预试验,最终确定 PHBA 浓度为 0.5 mmol·L⁻¹ 以蒸馏水 (0 mmol·L⁻¹ PHBA) 为对照。菌剂处理:草莓移栽时,在草莓根系最下面 1 cm 处接种 10 g AM 菌剂,共设接种根内球囊霉、摩西球囊霉和不接种 (non-AM) 3 个水平;每个处理 5 次重复。盆钵随机摆放于温室中,自然光照,室温 20~28 ℃,湿度 60%~85%,每 3 d 定时补充足量的 PHBA 溶液,直至溶液从底部流出;对照补充蒸馏水,每周定时浇一次 Hoagland 营养液,每盆每次 50 mL。

1.3 项目测定

1.3.1 AM 菌根侵染率

根据 PHILLIPS 等^[18]方法,有适当改动:用

流水轻轻地冲洗草莓根部,冲洗干净后再用无菌水冲洗 3~5 次,然后用吸水纸把根上的水分吸去,再从根周围剪取约 1 g 的细根并剪成约 1 cm 的长度;将细根放在 10% 的 KOH 溶液中进行透明,并 90 ℃ 水浴加热 30~50 min,根据根的透明和软化程度,适当调整加热时间;用蒸馏水冲洗去 KOH,加入 10% H₂O₂ 室温放置 10 min,再用蒸馏水冲洗;用 0.05% (W/V) 台盼蓝常温染色,检查染色结果,适时结束染色;倒去染色液,加入乳酸甘油脱色。最后把染色好的菌根平行放在载玻片上压片,并在光学显微镜 (OLYMPUS BX51, Japan) 下放大 100 倍或 200 倍,根据根段是否被侵染统计菌根侵染情况,每个处理至少统计 100 条根段,计算得出菌根侵染率^[19-20]。菌根侵染率 (%) = 被侵染根断条数 / 总根断条数 × 100。

1.3.2 光合作用相关参数测定

测量气体交换参数主要包括净光合速率 (P_n),胞间 CO₂ 浓度 (C_i),气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r),利用便携式光合仪 LI-6400 (LI-COR, Lincoln, NE, USA) 在晴天 08:30—11:30 测量。测量条件如下:开放式气路,光强是 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,CO₂ 浓度 400 $\text{cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$,叶片温度 25 ℃,空气流速 0.5 $\text{dm}^3 \cdot \text{min}^{-1}$ 。并根据下列公式计算叶片的羧化效率 (CE) 和瞬时水分利用效率 (WUE)。每次测量时,待读数稳定后连续记录 3 次数值^[21]。 $CE = P_n / C_i$; $WUE = P_n / G_s$ 。

1.3.3 叶绿素荧光参数测定

采用便携式光合仪在室温条件下测定。叶子暗适应 30 min,接着测定暗适应条件下的最小荧光 (F_o);最大荧光 (F_m)。然后用作用光连续照射叶片,记录光适应条件下的最大荧光 (F_m')、最小荧光 (F_o') 和稳定荧光 (F_s) 及电子传递速率 (ETR)。并根据以上参数计算光化学淬灭系数 (q_P)、非光化学淬灭系数 (q_N)、光系统 II (PSII) 的光实际光化学效率 (Φ_{PSII}),计算公式如下^[22]: $q_P = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o')$, $q_N = 1 - (F_m' - F_o') / (F_m - F_o)$, $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s) / F_m'$ 。

1.3.4 根系结构测定

用自来水缓缓冲洗草莓根系,保持根系的完整,再用蒸馏水冲洗干净,把根系铺开,尽量使根

不交叉不重叠,用根系扫描仪(EPSON TWAIN PRO,Canada)扫描根系,再用 WinRHIZO 2005a 根系分析系统分析根系总长度、根体积、根表面积、根直径、根尖数、根分叉数等根系形态指标。

1.3.5 抗氧化酶活性测定

参照高俊凤^[23]方法。超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光化还原法测定,过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定,过氧化氢酶(CAT)活性采用羟胺氧化法测定。

1.4 数据分析

采用 SPSS 16.0 软件对数据进行方差分析,差异显著性检验(Duncan 法)显著性 $P < 0.05$,利用 Sigmaplot 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 PHBA 处理对草莓 AM 侵染率的影响

由图 1 可知,对照(0 mmol · L⁻¹ PHBA)的根内球囊霉对草莓的侵染率较高,为 93%,摩西球囊霉侵染率为 65%,0.5 mmol · L⁻¹ PHBA 处理使草莓 AM 侵染率降低,但没有显著影响。

2.2 PHBA 处理对光合作用参数的影响

由图 2 可知,接种 AM 真菌明显促进了草莓的光合作用,对草莓 P_n 和 C_i 有显著影响;PHBA

胁迫降低了草莓光合能力,对草莓 P_n 、 G_s 和 CE 有显著抑制作用。在不施加 PHBA 时,接种根内球囊霉和摩西球囊霉都提高了草莓 P_n 和 C_i ,分别比 non-AM 处理提高 27.27%、33.20% 和 30.65%、27.47%,施加 0.5 mmol · L⁻¹ PHBA 时,分别比 non-AM 处理提高 36.58%、36.59% 和 23.83%、14.72%;在 0.5 mmol · L⁻¹ PHBA 胁迫下,根内球囊霉提高了草莓 G_s 和 Tr ,分别提高 64.16% 和 65.88%;根内球囊霉和摩西球囊霉对草莓 CE 没有明显作用。在 0、0.5 mmol · L⁻¹ PHBA 处理下,摩西球囊霉分别提高了草莓的 WUE 142.90% 和 87.73%。

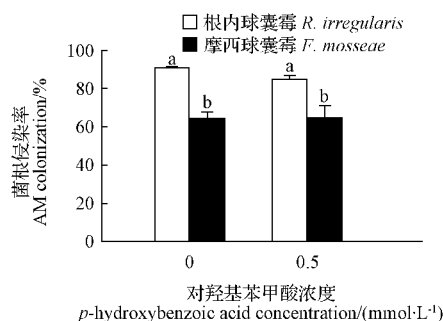


图 1 对羟基苯甲酸对草莓 AM 侵染率的影响

Fig. 1 Effects of *p*-hydroxybenzoic acid on AM colonization of strawberry

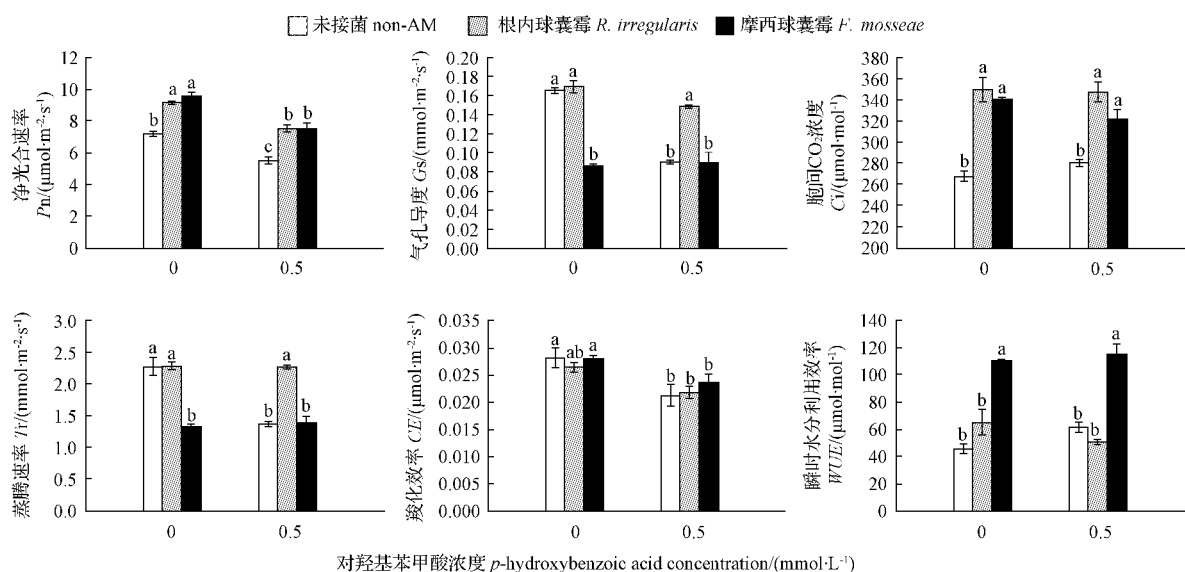


图 2 AM 真菌和对羟基苯甲酸对草莓光合参数的影响

Fig. 2 Effects of AM fungi and *p*-hydroxybenzoic acid on photosynthetic parameters of strawberry

2.3 PHBA 处理对叶绿素荧光参数的影响

由图 3 可知,接种 AM 真菌明显提高了草莓叶绿素荧光参数 Φ_{PSII} 和 ETR ,但施加 PHBA 对草莓 Φ_{PSII} 和 ETR 有显著抑制作用,对 qP 和 qN 影响不显著。接种根内球囊霉明显提高草莓 Φ_{PSII} 、 qP 和 ETR ,没有 PHBA 胁迫时,分别比

non-AM 处理增加 46.45%、46.37%和 48.77%,
0.5 mmol · L⁻¹ PHBA 胁迫时,分别增加 34.86%、
35.18%和 48.42%;接种摩西球囊霉显著提高 Φ_{PSII}
和 ETR ,没有 PHBA 胁迫时,分别比 non-AM 处理
增加 30.36%和 30.54%,0.5 mmol · L⁻¹ PHBA 胁迫
时,分别比 non-AM 处理增加 29.72%和 29.81%。

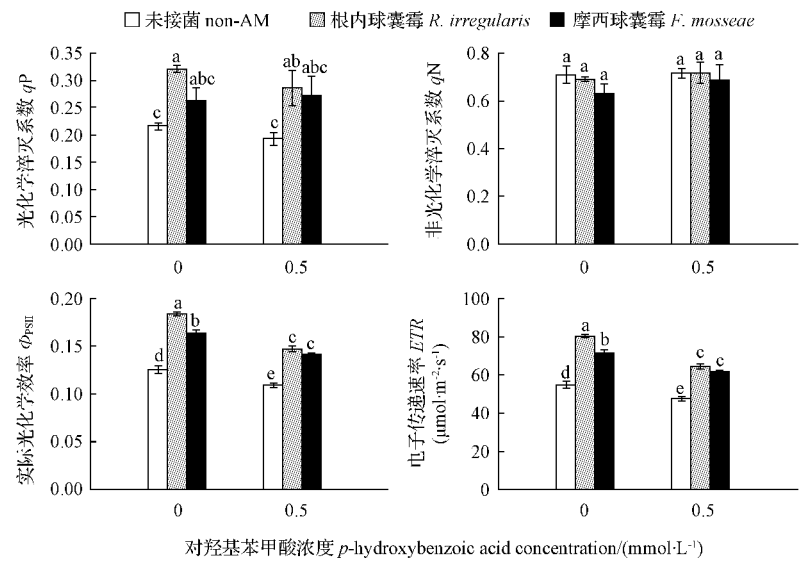


图 3 AM 真菌和对羟基苯甲酸对草莓叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of AM fungi and *p*-hydroxybenzoic acid on chlorophyll fluorescence parameters of strawberry

2.4 根系结构

由表 1 可知,接种 AM 真菌,明显促进了草莓根系发育,但是 0.5 mmol · L⁻¹ PHBA 显著抑

制了草莓的根系发育,明显降低了根长、根投影面积、根表面积、根体积、根尖数和根分叉数。在没有 PHBA 胁迫时,接种根内球囊霉显著比 non-AM

表 1 丛枝菌根真菌(AMF)和对羟基苯甲酸(PHBA)对草莓根长、根投影面积、根表面积、根体积、根尖数和根分叉数的影响

Table 1 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and *p*-hydroxybenzoic acid (PHBA) on length, project area, surface area, root volume, tips and forks number of strawberry

| PHBA 浓度 <i>p</i> -hydroxybenzoic acid concentration/(mmol · L ⁻¹) | AMF 接种 AMF status | 根长 Root length /cm | 根投影面积 Project area /cm ² | 根表面积 Surface area /cm ² | 根体积 Root volume /cm ³ | 根尖数 Tips number | 分叉数 Forks number |
|---|-----------------------------|--------------------------|---|--|--|--------------------|---------------------|
| 0 | Non-AMF | 1 057±74.37e | 29.84±1.85d | 93.75±5.82d | 0.675±0.04c | 1 682±227bc | 3 459±346c |
| | 根内球囊霉 <i>R. irregularis</i> | 2 588±80.35a | 68.92±0.42a | 217.00±1.32a | 1.459±0.03a | 3 559±400a | 9 449±573a |
| | 摩西球囊霉 <i>F. mosseae</i> | 2 081±54.87b | 57.33±1.85b | 180.00±5.82b | 1.272±0.06a | 3 387±254a | 8 337±119a |
| 0.5 | Non-AMF | 899±14.60e | 26.85±5.57d | 84.35±17.51d | 0.639±0.16c | 1 351±134c | 3 091±565c |
| | 根内球囊霉 <i>R. irregularis</i> | 1 674±14.24c | 45.38±1.01c | 143.00±3.16b | 0.972±0.05b | 3 306±209a | 5 901±263b |
| | 摩西球囊霉 <i>F. mosseae</i> | 1 335±21.94d | 36.11±0.89d | 113.00±2.80d | 0.786±0.03bc | 2 333±158b | 4 227±269bc |
| 显著性 Significance | | | | | | | |
| PHBA | | 0** | 0** | 0** | 0** | 0.014* | 0** |
| AMF | | 0** | 0** | 0** | 0** | 0** | 0** |
| PHBA×AMF | | 0** | 0.002** | 0.002** | 0.012 | 0.226 | 0.016* |

注:同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$),* $P<0.05$,** $P<0.01$ 。下同。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level, * $P<0.05$, ** $P<0.01$. The same below.

处理提高了草莓根长、根投影面积、根表面积、根体积、根尖数和根分叉数,分别增加 144.84%、130.97%、131.47%、116.15%、111.59%和 173.17%,在 0.5 mmol·L⁻¹ PHBA 胁迫时,分别比 non-AM 处理增加 86.21%、69.01%、69.53%、52.11%、144.71%和 90.91%。接种摩西球囊霉也改善了草莓根系结构,没有 PHBA 胁迫时,分别比 non-AM 处理增加 96.88%、92.12%、92.00%、88.44%、101.37%和 141.02%,在 0.5 mmol·L⁻¹ PHBA 胁迫时,显著增加了根长和根尖数,分别提高了 48.50%和 72.69%。

表 2 丛枝菌根真菌(AMF)和对羟基苯甲酸(PHBA)对草莓抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性的影响

Table 2 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and *p*-hydroxybenzoic acid (PHBA) on the activities of SOD, POD, CAT of strawberry

| PHBA 浓度 <i>p</i> -hydroxybenzoic acid concentration /(mmol·L ⁻¹) | AMF 接种 AMF status | 超氧化物歧化酶活性 SOD activity | | 过氧化物酶活性 POD activity | | 过氧化氢酶活性 CAT activity | |
|---|-----------------------------|---------------------------|---------------|-------------------------|--------------|-------------------------|-------------|
| | | 根 | | 根 | | 根 | |
| | | Root | Leaf | Root | Leaf | Root | Leaf |
| 0 | Non-AMF | 299.00±6.04bc | 286.40±6.28a | 18.61±0.85c | 20.32±0.76ab | 14.52±0.47a | 13.53±0.73a |
| | 根内球囊霉 <i>R. irregularis</i> | 320.00±9.96b | 286.90±7.21a | 22.92±0.41a | 20.92±1.21ab | 15.94±1.26a | 13.68±0.32a |
| | 摩西球囊霉 <i>F. mosseae</i> | 362.63±18.41a | 278.36±5.04a | 20.42±0.71bc | 23.25±1.36a | 14.16±0.37a | 15.28±0.32a |
| 0.5 | Non-AMF | 182.12±14.66d | 174.62±14.70c | 11.50±0.76e | 12.94±1.00c | 9.48±0.39b | 7.75±0.45c |
| | 根内球囊霉 <i>R. irregularis</i> | 252.50±20.06c | 224.06±19.85b | 20.92±0.34b | 17.13±0.22b | 13.53±0.48a | 11.13±0.37b |
| | 摩西球囊霉 <i>F. mosseae</i> | 288.70±2.13bc | 199.09±4.38bc | 14.61±0.29d | 18.46±0.49b | 11.34±0.58b | 9.92±0.65b |
| 显著性 Significance | | | | | | | |
| PHBA | | 0** | 0** | 0** | 0** | 0.00* | 0** |
| AMF | | 0** | 0.115 | 0** | 0.002** | 0.004** | 0.003** |
| PHBA×AMF | | 0.183 | 0.124 | 0.003** | 0.181 | 0.148 | 0.014* |

3 讨论

接种 AM 真菌能够促进植物根系发育和矿物质营养吸收,增强植物的抗逆性^[12],但目前关于 AM 真菌缓解植物连作障碍自毒作用的研究还很少。PHBA 是引起植物连作障碍的重要原因之一,研究如何缓解 PHBA 对植物的胁迫有着重要的实际意义。AM 菌丝在入侵植物根系过程中,会引起植物生长和结构功能的一系列变化^[24],引起根系结构特征改变,促进植物生长和提高酶活性等。该研究发现接种 AM 真菌能够促进草莓根系发育,提高草莓光合能力和抗氧化酶活性,表明 AM 真菌能够缓解 PHBA 对草莓生长的抑制作用。

2.5 抗氧化酶活性

由表 2 可知,0.5 mmol·L⁻¹ PHBA 胁迫显著降低了草莓的 SOD、POD、CAT 活性。0 mmol·L⁻¹ PHBA 时,根内球囊霉提高草莓根部 POD 活性,提高 23.16%,摩西球囊霉明显提高草莓根部 SOD 活性,提高 21.28%,2 种 AM 真菌对草莓叶部 SOD、POD、CAT 活性影响不显著;在 0.5 mmol·L⁻¹ PHBA 浓度时,与 non-AM 处理相比,接种根内球囊霉显著提高了草莓根和叶 SOD、POD、CAT 活性,摩西球囊霉除了对根部 CAT 和叶部 SOD 活性没有显著影响,也显著提高了草莓的其它抗氧化酶活性。

植物生长状态主要依赖其根系结构和根系营养吸收能力,该研究结果表明,接种 AM 真菌使草莓根长、根表面积、根投影面积等增加,改善了根系结构。WU 等^[12]研究也表明,接种 AM 真菌能够增加枳树苗根长、根表面积等根生长参数,促进枳对矿物质营养的吸收,其中包括对叶绿素分子的重要组成成分 Mg²⁺ 的吸收,进而提高植物光合能力。该试验中接种 AM 真菌提高了草莓的光合作用和叶绿素荧光的相关参数,提高草莓对光能和 CO₂ 的利用,这与 AM 真菌增强植物对 Mg²⁺ 的吸收,增加叶绿素含量有关^[21],SHENG 等^[13]的研究表明接种 AM 真菌能提高玉米的光合作用和叶绿素荧光 Φ_{PSII} 、 qP 、 qN 等参数。

接种 AM 真菌能够提高抗氧化酶活性^[25]。

抗氧化酶 SOD、POD、CAT 等都是植物重要的次生代谢物,接种 AM 真菌增强植物对 N、P 以及矿物质元素的吸收,影响植物次生代谢,趋向于提高逆境中植物的抗氧化酶活性,这是 AM 真菌提高植物抗逆性的主要原因^[26]。

AM 菌丝和形成的菌根结构影响根系分泌物的种类和含量。马通等^[15]在 AM 真菌对三叶草根分泌物有机酸组分和含量的影响研究发现,AM 真菌使有机酸含量降低,对组分也有明显影响,认为 AM 真菌菌丝吸收了根系分泌物有机酸,所以降低了有机酸含量。DŽAFIĆ等^[16]研究表明接种摩西球囊霉使玉米根系分泌的水溶性物质增加,缓解了连作玉米自毒作用,有利于连作玉米的生长。该研究结果显示,接种 AM 真菌能够缓解 PHBA 对草莓的胁迫,可能是接种 AM 真菌降低草莓根系分泌物有机酸含量,AM 菌根增加了对 PHBA 的吸收,因而降低了 PHBA 对草莓的毒害作用。

由于不同的 AM 真菌菌丝生长速度不同,对植物的侵染率也不同,该研究结果表明,根内球囊霉对草莓的侵染率比摩西球囊霉的侵染率高,这是因为根内球囊霉菌丝生长较快引起的^[27];但是摩西球囊霉和根内球囊霉的侵染率不受 PHBA 浓度影响,可能是 AM 菌根对 PHBA 有一定抗性或耐受性的原因。该研究中根内球囊霉在促进草莓根系发育、提高光合能力及抗氧化酶活性方面都优于摩西球囊霉,可能是根内球囊霉对草莓侵染率较高的原因。

综上所述,接种 AM 真菌能够促进草莓的根系发育和光合能力,提高草莓抗氧化酶活性,降低 PHBA 对草莓的毒害作用,其中根内球囊霉缓解 PHBA 对草莓毒害作用的效果比摩西球囊霉的效果明显。该研究为开发 AM 真菌缓解草莓连作障碍自毒作用的应用提供参考依据。

参考文献

[1] 高志华,张学英,葛会波,等. 草莓根系分泌物障碍效应的模拟研究[J]. 植物营养与肥料学报,2008(14):189-193.
[2] 甄文超,曹克强,代丽,等. 连作草莓根系分泌物自毒作用的模拟研究[J]. 植物生态学报,2004(28):828-832.
[3] 甄文超,王晓燕,孔俊英,等. 草莓根系分泌物和腐解物中的酚酸类物质及其化感作用[J]. 河北农业大学学报,2004,27(4):74-78.

[4] 王艳芳,沈向,陈学森,等. 生物炭对缓解对羟基苯甲酸伤害平邑甜茶幼苗的作用[J]. 中国农业科学,2013,47(5):968-976.
[5] 孙莎莎,巩彪,温丹,等. 对羟基苯甲酸胁迫下褪黑素对黄瓜胚根生理生化特性的影响[J]. 应用生态学报,2016,27(3):897-903.
[6] 齐永志,甄文超. 对羟基苯甲酸胁迫对不同草莓品种光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 园艺学报,2016,43(6):1157-1166.
[7] 李亮,蔡柏岩. 丛枝菌根真菌缓解连作障碍的研究进展[J]. 生态学杂志,2016,35(5):1372-1377.
[8] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. 3rd ed. New York: Academic Press, 2008: 31-134.
[9] 邹英宁,吴强盛,李艳,等. 丛枝菌根真菌对枳根系形态和蔗糖、葡萄糖含量的影响[J]. 应用生态学报,2014,25(4):1125-1129.
[10] KAISER C, KILBURN M R, CLODE P L, et al. Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: mycorrhizal pathway vs direct root exudation[J]. New Phytologist, 2015, 205(4):1537-1551.
[11] 郭修武,李坤,郭印山,等. 丛枝菌根真菌对连作土壤中葡萄生长及根系分泌特性的影响[J]. 沈阳农业大学学报,2009,40(4):392-395.
[12] WU Q S, ZOU Y N, HE X H. Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings under salt stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2010, 32(2):297-304.
[13] SHENG M, TANG M, CHEN H, et al. Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress[J]. Mycorrhiza, 2008, 18(6-7):287-296.
[14] POZO M J, JUNG S C, MARTÍNEZ-MEDINA A, et al. Symbiotic endophytes[M]. Berlin Heidelberg: Springer, 2013: 37.
[15] 马通,李桂舫,刘润进,等. AM 真菌对连作西瓜根内和根围土壤酚酸类物质和黄酮含量的影响[J]. 北方园艺,2014(8):1-4.
[16] DŽAFIĆ, PONGRAC P, LIKAR M, et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* alleviates autotoxic effects in maize (*Zea mays* L.)[J]. European Journal of Soil Biology, 2013, 58:59-65.
[17] 齐国辉,陈贵林,吕桂云,等. 丛枝菌根真菌对重茬草莓产量和品质的影响[J]. 果树学报,2001(18):341-344.
[18] PHILLIPS J M, HAYMAN D S. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection[J]. Transactions of the British mycological Society, 1970, 55:158-161.
[19] GIOVANNETTI M, MOSSE B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots[J]. New Phytologist, 1980, 84:489-500.
[20] SUN X G, TANG M. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on root traits and root volatile organic compound emissions of *Sorghum bicolor*[J]. South African Journal of Botany, 2013, 88:373-379.

- [21] ZHU X Q, WANG C Y, CHEN H, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis, carbon content, and calorific value of black locust seedlings[J]. *Photosynthetica*, 2014, 52(2): 247-252.
- [22] GENTY B, BRAINTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1989, 990(1): 87-92.
- [23] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 211-217.
- [24] HANDA Y, NISHIDE H, TAKEDA N, et al. RNA-seq transcriptional profiling of an arbuscular mycorrhiza provides insights into regulated and coordinated gene expression in *Lotus japonicus* and *Rhizophagus irregularis*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2015, 56(8): 1490.
- [25] PEDRANZANI H, RODRIGUEZ-RIVERA M, GUTIERREZ M, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis regulates physiology and performance of digitaria eriantha plants subjected to abiotic stresses by modulating antioxidant and jasmonate levels[J]. *Mycorrhiza*, 2016, 26(2): 141-152.
- [26] MERLOS M A, ZITKA O, VOJTECH A, et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* differentially regulates the copper response of two maize cultivars differing in copper tolerance[J]. *Plant Science*, 2016, 253: 68-76.
- [27] PENG J, LI Y, SHI P, et al. The differential behavior of arbuscular mycorrhizal fungi in interaction with *Astragalus sinicus* L. under salt stress[J]. *Mycorrhiza*, 2011, 21: 27-33.

Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Growth of Strawberry Under *p*-hydroxybenzoic Acid Stress

ZHU Xiaoqin, ZHANG Han, LIU Shilong, PEI Dongli

(Department of Life Sciences, Shangqiu Normal University/Key Laboratory of Plant-Microbe Interactions, Shangqiu, Henan 476000)

Abstract: *Fragaria ananassa* Duch. was used as material, the effects of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi *Rhizophagus irregularis* and *Funneliformis mosseae* on photosynthesis, root system, and antioxidant enzymes of strawberry under *p*-hydroxybenzoic acid (PHBA) stress were investigated. The results showed that, under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ PHBA concentration, *Rhizophagus irregularis* enhanced the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance, intercellular CO_2 concentration (C_i), and transpiration rate; *Funneliformis mosseae* increase P_n , C_i , and water-use efficiency. Under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ PHBA concentration, *Rhizophagus irregularis* enhanced effective quantum yield of PSII (Φ_{PSII}), photochemical quenching coefficient (qP) and photosynthetic electron transport rate (ETR). *Funneliformis mosseae* increased Φ_{PSII} and ETR. Under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ PHBA stress, *Rhizophagus irregularis* greatly improved the root system, including the root length, surface, volume, tips, forks. Under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ PHBA stress, *Rhizophagus irregularis* and *Funneliformis mosseae* significantly increased the activities of superoxide dismutase, peroxidase, and catalase in strawberry root. AM fungi alleviated PHBA stress on strawberry by the higher P_n , Φ_{PSII} , ETR and greater root system, and the higher activities of antioxidant enzymes than non-mycorrhizal seedlings. Strawberry inoculated with *Rhizophagus irregularis* had the greater root system and higher activities of antioxidant enzymes than those of seedlings colonized with *Funneliformis mosseae*, it might be *Rhizophagus irregularis* had the higher colonization in strawberry.

Keywords: strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.); *p*-hydroxybenzoic acid; arbuscular mycorrhizal fungi; photosynthesis; root system; antioxidant enzymes activity