

doi:10.11937/bfyy.20183865

丛枝菌根真菌和水杨酸对番茄幼苗耐盐性的影响

朱晓琴, 段明晓, 张亚, 程海洋, 唐凝, 裴冬丽

(商丘师范学院 植物与微生物互作河南省高校重点实验室, 河南 商丘 476000)

摘要:以番茄为试材,采用接种丛枝菌根(AM)真菌摩西球囊霉(*Funneliformis mosseae*)和施用外源水杨酸(SA)的方法,研究了盐胁迫下番茄生长、光合作用、抗氧化酶活性等的变化,以期 AM 真菌与水杨酸在提高番茄耐盐性方面的应用提供理论支持。结果表明:6 g·L⁻¹ NaCl 胁迫下,接种摩西球囊霉、施加外源水杨酸(400 μmol·L⁻¹ SA)或摩西球囊霉和水杨酸联用 3 种处理均明显增加了番茄根和茎叶的质量,提高了叶绿素含量和气孔导度、蒸腾速率、电子传导速率和光化学猝灭系数等光合指标。接种 AM 真菌和施加水杨酸提高了抗氧化酶和超氧化物歧化酶活性,摩西球囊霉和水杨酸提高番茄抗盐性具有明显协同效应。表明接种 AM 真菌摩西球囊霉配合施用外源水杨酸能协同提高番茄耐盐胁迫。

关键词:AM 真菌;水杨酸;番茄;盐胁迫

中图分类号:S 641.2 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2019)14-0001-05

番茄(*Solanum lycopersicum* L.)是重要的蔬菜与水果兼用作物,其营养丰富、味道鲜美,广为人们所喜爱。设施栽培水分蒸发量大,使土壤盐分移至土表;又因缺乏雨淋等原因,容易引起土壤次生盐渍化。设施番茄种植地出现土壤盐渍化现象比较普遍,番茄对盐比较敏感,所以土壤盐渍化限制了番茄的种植。有文献报道盐胁迫降低番茄种子的发芽率和影响幼苗的抗氧化酶活性^[1],降低番茄对 N、P、K 营养元素的吸收^[2],影响番茄叶绿素含量,抑制其光合作用^[3]。土壤次生盐渍化严重影响设施番茄栽培的效益,给番茄产业发展带来很大困难,制约了番茄设施栽培的可持续发展。

提高番茄的耐盐性,有效利用大面积的盐渍

地,成为番茄生产研究的关注点。丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌能与陆地上 80% 以上的高等植物形成共生关系,能够促进根系发育和营养吸收^[4]。接种 AM 真菌能显著提高番茄植株地上部分 P 和 K 的含量,降低 Na 的浓度^[5]。AM 真菌能够改良土壤、调节植物渗透势、促进植株生长^[6],影响植物体内激素水平和水分利用情况,从而提高植物抗盐能力^[7]。水杨酸(salicylic acid, SA)是重要的植物激素,外源施用 SA 能在一定程度上增强植物抗逆性。孙德智等^[8]报道 SA 缓解盐对番茄幼苗光合系统的伤害,张倩等^[9]发现 SA 能提高小麦耐盐的生理特性。该研究探讨了 AM 真菌与外源 SA 对提高植物耐盐性的影响,以期番茄在盐渍化土壤环境中种植提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 植物材料

番茄品种“黑珍珠”种子购买自四季春种业。

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

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31571997);河南省自然科学基金资助项目(182300410058);河南省科技攻关资助项目(182102110330)。

收稿日期:2019-02-14

1.1.2 丛枝菌根真菌菌剂

AM 真菌菌剂由中国丛枝菌根真菌种质资源库提供,选用摩西球囊霉(*Funneliformis mosseae*, FM),每株接 50 g 菌剂,1 g 菌剂约含 40 个孢子。将已经长出 2 叶 1 心叶的番茄苗移栽,把菌剂均匀的放在根的周围,继续培养 30 d 后进行盐胁迫处理。

1.1.3 其它材料

试验培养基质为河沙和泥土 1:1 混合。选用花盆盆栽,盆高 17 cm,盆口直径 20 cm,每盆装基质 1 kg。

1.2 试验方法

1.2.1 预试验

预试验采用水培番茄幼苗,设置 NaCl 浓度分别为 0、2、4、6、8、10 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 6 个处理,每处理 4 次重复,每次 1 株,观察记录番茄苗的生长状况。观察显示,番茄苗在 0 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 2 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下生长状况良好;在 4 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下出现小部分叶片干枯现象;在 6 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下部分叶片干枯,生长状况不佳;在 8 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 10 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下叶片基本全部干枯死亡。结果显示番茄苗在 6 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度下可以生长,但受到胁迫,所以选取 6 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 浓度可以作为试验浓度。设置 SA 浓度分别为 0、100、200、400、600、800 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 6 个处理,每个处理按 6 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度分别加入 NaCl,每处理 4 个重复,每次 1 株,观察记录番茄苗的生长状况。结果显示 6 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl+400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA 番茄生长较好,水杨酸 SA 效果明显。

1.2.2 试验处理

在番茄长到 2 叶 1 心叶时移栽并接入菌剂,每盆接入大约 200 个左右的孢子,每周浇 40 mL Hoagland 营养液。盐浓度和水杨酸浓度按预试验结果,设置对照(CK)、接菌(FM)、盐处理(6 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl、盐和水杨酸处理(6 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl+400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA)、接菌并进行盐处理(6 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl+FM)、接菌并进行盐和水杨酸处理(6 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl+FM+400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA) 6 个处理,每个处理 1 株,重复 6 次,共 36 株。盐胁迫处理 2 周后测定相关指标。

1.3 项目测定

1.3.1 生长量测定

盐处理后分别测定植株的株高、鲜质量和干质量,随机选取 3 株作为重复。从露出培养土的部位开始测量到植株最高点的距离作为株高;将番茄植株冲洗干净,吸去表面水分,称量鲜质量,然后置于 105 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱中杀青 10 min,再转为 80 $^{\circ}\text{C}$,烘至恒质量后称得茎叶和根的干质量。

1.3.2 菌根侵染率测定

选取新鲜的番茄细根,用剪刀将根段剪成 1 cm 长的根段。将根段放入盛有 10% 氢氧化钾溶液的试管中,85 $^{\circ}\text{C}$ 水浴锅中加热 30 min。清水冲洗后用 0.05% 曲利苯蓝进行染色,在 90 $^{\circ}\text{C}$ 水浴锅中加热 20~30 min,染色后制作装片放在显微镜下观察侵染情况并记录结果^[10]。

1.3.3 叶绿素含量测定

采用分光光度计法测定叶绿素含量^[11]。

1.3.4 叶绿素荧光参数测定

使用便携式光合仪测定不同处理的番茄叶片叶绿素荧光参数。晚上对番茄进行遮光处理,第 2 天 06:00 测定番茄叶片在暗适应下的最大荧光(F_m)和最小荧光(F_o),接着将植物置于光下,2 h 后测量同一片番茄叶片在光适应条件下的最大荧光(F_m')、最小荧光(F_o')、稳定荧光(F_s)和电子传递速率(ETR)^[16],并计算叶绿素荧光光化学猝灭系数。

1.3.5 抗氧化酶活性和丙二醛含量测定

番茄叶的超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑光化还原法,过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法,丙二醛含量测定采用硫代巴比妥酸法,以上测定指标均参照高俊凤^[20]的方法。

1.4 数据分析

试验数据采用 SPSS 软件进行一元方差分析($P \leq 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 AM 真菌和水杨酸对番茄生物量、侵染率和叶绿素含量的影响

从图 1 可以看出,接种 FM 番茄根系和茎叶

的鲜质量和干质量相对于 NaCl 胁迫处理均有明显提高。盐胁迫对植株影响较大,番茄根系和茎叶的鲜、干质量降低较多。FM、NaCl+SA 和 NaCl+FM 处理组相对于单独盐胁迫均提高了番

茄根系的鲜质量和干质量,FM、NaCl+FM 和 NaCl+FM+SA 明显提高了茎叶的鲜质量,FM、NaCl+SA 和 NaCl+FM 提高了茎叶的干质量。

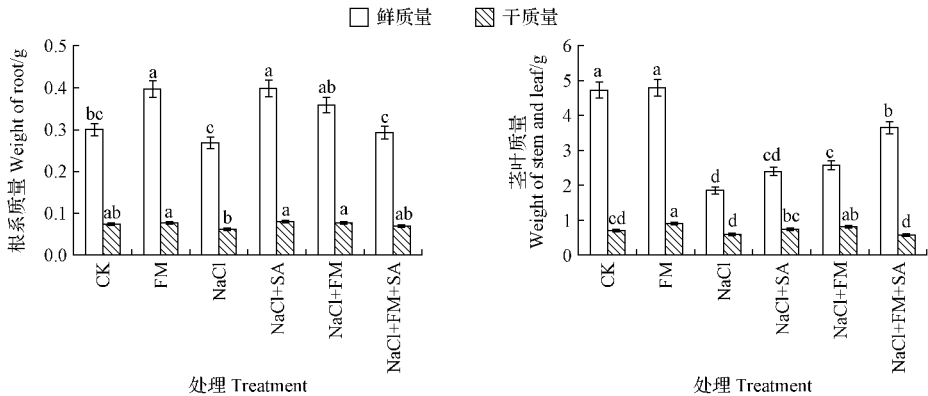


图 1 番茄根系和茎叶鲜、干质量

Fig. 1 Fresh and dry weight of tomato root, stem, and leaf

由表 1 可知,FM 侵染番茄根系,测得侵染率为 27.5%,盐胁迫后菌根侵染率明显降低,联合施用 SA 可以明显提高菌根侵染率,比盐胁迫环境下接种 FM 的侵染率提高了近 2.6 倍。接种 FM 相对于盐胁迫提高了番茄株高。接种 FM 和施用 SA 能增高番茄在盐胁迫环境下叶绿素含量 ($P<0.05$),以 FM+SA 处理效果最佳。FM+SA 联用比单纯盐胁迫下叶绿素含量增加了 1 倍以上。

表 1 不同处理对摩西球囊霉侵染率、番茄株高和叶绿素含量的影响

Table 1 The effects of *Funnelli formis mosseae* and SA on the height, AM colonization and chlorophyll content of tomato plants

处理 Treatment	株高 Height /cm	侵染率 AM colonization /%	叶绿素含量 Chlorophyll content /(mg · g ⁻¹)
CK	19.57±2.20a	0.00	1.710±0.001c
FM	19.38±2.64a	27.50±2.31a	1.780±0.001b
NaCl	14.43±2.71b	0.00	0.980±0.001f
NaCl+SA	15.63±2.78b	0.00	1.250±0.004e
NaCl+FM	15.85±3.73b	11.67±4.08b	1.530±0.003d
NaCl+SA+FM	14.68±3.00b	30.00±17.89a	2.040±0.001a

注:不同字母表示差异显著($P\leq 0.05$)。下同。

Note: Different letters show significant difference at 0.05 level. The same below.

2.2 AM 真菌和水杨酸对番茄抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

接种 FM 和 SA 能增强番茄在盐胁迫环境下的 POD 活性,并明显降低 MDA 含量 ($P<0.05$)。FM+SA 处理比仅有 NaCl 处理的番茄 POD 活性提高了近 0.5 倍,而 MDA 含量则降低了 40%。盐胁迫环境下添加 SA 后对 MDA 含量有抑制作用,添加 FM 也表现相似的结果;而在盐胁迫环境下,添加 SA 和 SA+FM 处理对番茄中 SOD 活性有明显的提高(表 2)。

表 2 摩西球囊霉和 SA 对番茄丙二醛含量和抗氧化酶活性的影响

Table 2 The effects of *Funnelli formis mosseae* and SA on the content of MDA and antioxidant enzymes activities in tomato

处理 Treatment	丙二醛含量 MDA content /(μmol · g ⁻¹ FW)	过氧化物酶活性 POD activity /(U · g ⁻¹ · min ⁻¹)	超氧化物歧 化酶活性 SOD activity /(U · g ⁻¹)
CK	0.214±0.001e	2.804±0.055a	0.089±0.002b
FM	0.556±0.001d	2.404±0.090b	0.058±0.001c
NaCl	1.090±0.003a	1.810±0.067c	0.032±0.001d
NaCl+SA	0.654±0.001c	2.498±0.119b	0.110±0.001a
NaCl+FM	0.780±0.000b	2.785±0.097a	0.025±0.001d
NaCl+SA+FM	0.777±0.001b	2.700±0.065a	0.065±0.001c

2.3 AM 真菌和水杨酸对番茄光合及叶绿素荧光参数的影响

由表 3 可知,接种 FM 能显著提高番茄植株的气孔导度、电子传递速率、光化学猝灭系数。在盐胁迫环境下,添加 SA 能够显著增强气孔导度、

蒸腾速率、电子传递速率、光化学猝灭系数;添加 FM+SA 比 NaCl 处理的气孔导度增加了 37%,蒸腾速率提高了 28.3%。接种 FM 会降低胞间 CO₂ 浓度,而且高盐胁迫下,施用 SA 或者 SA+FM 联合施用也会降低胞间 CO₂ 浓度。

表 3 摩西球囊霉和 SA 对番茄光合及叶绿素荧光参数的影响

Table 3 The effects of *Funneliformis mosseae* and SA on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of tomato

处理 Treatment	气孔导度 Gs/(mol·m ⁻² ·s ⁻¹ H ₂ O)	胞间 CO ₂ 浓度 Ci/(μmol·mol ⁻¹ CO ₂)	蒸腾速率 Tr/(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹ H ₂ O)	电子传递速率 ETR/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光化学猝灭系数 qP
CK	0.032±0.010d	440.4±26.53a	0.698±0.221d	11.45±4.039b	0.026±0.009b
FM	0.057±0.011b	428.9±12.98b	1.190±0.184bc	23.52±4.808a	0.054±0.011a
NaCl	0.046±0.006c	450.9±6.50a	1.017±0.108c	13.31±3.884b	0.030±0.009b
NaCl+SA	0.090±0.044a	406.8±9.68c	1.600±0.626a	23.92±8.341a	0.055±0.019a
NaCl+FM	0.025±0.008d	457.0±29.14a	0.597±0.187d	5.68±3.827c	0.013±0.009c
NaCl+SA+FM	0.063±0.018b	393.5±24.46c	1.305±0.311b	12.91±3.961b	0.029±0.009b

3 结论与讨论

该试验以番茄为试材,接种 AM 真菌摩西球囊霉(*F. mosseae*)和施用外源水杨酸,研究了盐胁迫下番茄生长、光合作用、抗氧化酶活性等的变化。结果表明在 NaCl 胁迫下,接种摩西球囊霉、施加外源水杨酸或者摩西球囊霉和水杨酸联用 3 种处理均可明显提高番茄的生长、光合作用和抗氧化酶活性。高盐胁迫往往会抑制植物生长和菌根发育^[12],但施用一定浓度的外源 SA 能提高种子发芽率^[13],促进幼苗生长^[14],接种 AM 真菌能减轻高盐胁迫对植物造成的危害^[15],所以研究施用外源 SA 和接种 AM 真菌缓解盐胁迫具有重要意义。盐碱地中含有多种 AM 真菌种类,并可以侵染大多数植物形成菌根,AM 真菌所分泌的酶类和有机酸,可以促进土壤中矿物质和有机质的分解,加速营养物质的循环^[17],植物根系吸收营养物质,促进植株的生长发育。SA 作为一种酚类植物激素,对提高植物的抗逆性有显著作用。该试验观察到高盐胁迫下,FM 和 SA 联合施用能增加植物体根系和茎叶的干质量和鲜质量。施用 SA 不仅对 FM 的侵染率有很大提高,而且 FM 和 SA 对盐胁迫给番茄株高造成的伤害有一定的缓解作用。

膜脂过氧化作用的最终分解产物是丙二醛,其含量反映了植物遭受逆境伤害的程度^[21]。在高盐胁迫下,FM 和 SA 联合施用降低了番茄植

株的膜脂过氧化作用,减少丙二醛的积累,有效缓解盐胁迫对番茄生长的不利影响。AM 真菌能够促进植物对 N、P 及矿物质的吸收,提高植物免疫能力及抗氧化酶活性^[22]。

该试验结果显示,在正常环境里接种 FM 和施用 SA 能显著提高光合作用的相关指标,如提高光合电子传递速率、光化学猝灭系数、气孔导度、蒸腾速率,提高植株的光合作用效率,进而促进植物生长发育。秦立金^[18]研究表明,盐胁迫会对叶绿素含量产生影响,叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量随着盐胁迫的加重呈先上升后下降的趋势,该研究发现,接种 FM、施用外源 SA 或 FM 和 SA 联合施用的番茄苗相对于单纯盐胁迫的番茄苗,叶绿素含量有明显的提高,其中以 FM 和 SA 联合施用效果最佳。光合作用是植物生长发育的基础,朱先灿等^[19]的研究证明,由于 AM 真菌能够对逆境植物叶片光合器官的损伤起到缓解作用,提高叶肉细胞的光合活性,所以最终可以提高光合能力。

因此,从番茄生长情况及抗氧化酶活性及光合作用方面,表明适宜浓度的水杨酸和 FM 均可显著提高番茄的耐盐性,并且 FM 和 SA 在提高番茄耐盐性方面具有协同效应,希望能为寻找缓解设施栽培造成的番茄次生盐害的有效措施提供理论依据。

参考文献

[1] 刘丹,胡宝忠,徐永清,等.盐胁迫对有机番茄萌发及苗期生

理特性的影响[J]. 北方园艺, 2015(11): 23-27.

[2] 张纪涛, 徐猛, 韩坤, 等. 盐胁迫对番茄幼苗的营养及生理效应[J]. 西北农业学报, 2011, 20(2): 128-133.

[3] 张芬, 张波, 田丽萍, 等. 盐胁迫对番茄幼苗叶片光合特性及叶绿素和 β -胡萝卜素含量的影响[J]. 北方园艺, 2014(11): 15-20.

[4] 朱晓琴, 王春燕, 盛敏, 等. 丛枝菌根真菌对刺槐热值、碳和灰分含量的影响[J]. 植物生态学报, 2013, 37(11): 1028-1034.

[5] 李敏, 辛华, 郭绍霞, 等. AM 真菌对盐渍土壤中番茄辣椒生长和矿质养分吸收的影响[J]. 莱阳农学院学报, 2005, 22(1): 38-41.

[6] 李少朋, 陈咄圳, 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.

[7] 任承钢, 孔存翠, 李岩, 等. 丛枝菌根真菌-植物共生体耐盐机制的研究进展[J]. 中国科学(生命科学), 2016, 46(9): 1062-1068.

[8] 孙德智, 韩晓日, 彭靖, 等. 外源 NO 和水杨酸对盐胁迫下番茄幼苗光合机构的保护作用[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(3): 457-464.

[9] 张倩, 明荣, 陈为峰, 等. 外源一氧化氮与水杨酸对盐胁迫下小麦幼苗生理特性的影响[J]. 土壤学报, 2018, 55(5): 1254-1263.

[10] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京: 科学出版社, 2007.

[11] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.

[12] 葛兆健, 姚瑶, 赵海燕, 等. NaCl 胁迫对醋栗番茄、樱桃番茄

和番茄幼苗生长、叶片气体交换和离子平衡的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2016, 25(3): 45-51.

[13] 王楠, 高静, 黄文静, 等. 早、盐胁迫下黄芪种子萌发及其对水杨酸的响应[J]. 草业科学, 2018, 35(1): 106-114.

[14] 刘广明, 李金彪, 王秀萍, 等. 外源水杨酸对黑麦草幼苗盐胁迫的缓解效应研究[J]. 土壤学报, 2016, 53(4): 995-1002.

[15] ZHU X Q, TANG M, ZHANG H Q. Arbuscular mycorrhizal fungi enhanced the growth, photosynthesis, and calorific value of black locust under salt stress[J]. Photosynthetica, 2017, 55(2): 378-385.

[16] 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-general Subjects, 1989, 990: 87-92.

[17] 杨海霞, 郭绍霞, 刘润进. 盐碱地生境中丛枝菌根真菌多样性与功能变化特征[J]. 应用生态学报, 2015, 26(1): 311-320.

[18] 秦立金. 盐胁迫对樱桃番茄幼苗生理生化特性的影响[J]. 赤峰学院学报(自然科学版), 2014, 30(1): 13-15.

[19] 朱先灿, 宋凤斌, 徐洪文. 低温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(2): 470-475.

[20] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[21] 翟晓虎, 杨海锋, 陈慧英, 等. 丙二醛的毒性作用及检测技术研究进展[J]. 上海农业学报, 2018, 34(1): 144-148.

[22] 徐丽娇, 郝志鹏, 谢伟, 等. 丛枝菌根真菌根外菌丝跨膜 H^+ 和 Ca^{2+} 流对干旱胁迫的响应[J]. 植物生态学报, 2018, 42(7): 764-773.

Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Salicylic Acid on Salt Tolerance in Tomato

ZHU Xiaoqin, DUAN Mingxiao, ZHANG Ya, CHENG Haiyang, TANG Ning, PEI Dongli

(Henan Provincial Key University Laboratory of Plant-Microbe Interactions, Shangqiu Normal University, Shangqiu, Henan 476000)

Abstract: In this research, the effects of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and salicylic acid on the growth, photosynthesis, and antioxidant enzymes activities of tomato under NaCl stress were explored. The results showed that AM fungi and exogenous salicylic acid ($400 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA) enhanced the weight of tomato roots, stems, and leaves under $6 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl stress. FM, SA, and FM + SA treatments had higher chlorophyll content, gas conductance, ETR, and qP than those of salt treatment. FM and SA improved the POD and SOD activities of tomato under salt stress. The results showed that inoculation of AM fungi and application of exogenous salicylic acid under salt stress can improve the salt resistance of tomatoes.

Keywords: Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi; salicylic acid; tomato; salt stress