丛枝菌根真菌-植物共生体耐盐机制的研究进展

任承钢, 孔存翠, 李岩, 刘卫, 解志红*

中国科学院烟台海岸带研究所, 海岸带生物学与生物资源利用重点实验室, 烟台 264003

* 联系人, E-mail: zhxie@yic.ac.cn

收稿日期: 2015-12-06; 接受日期: 2016-02-27; 网络版发表日期: 2016-08-18

中国科学院百人计划项目、中国科学院重点部署项目(批准号: KZZD-EW-14)、烟台市科技发展计划(批准号: 2013JH021)和山东省自主创新及成果转化专项(批准号: 2014ZZCX07303)资助

摘要 土壤盐碱化严重制约农业发展并影响生态环境. 丛枝菌根真菌(AMF)与植物形成的共生体作为生态系统的有机组成部分, 因其形成的广泛性, 可增强植物抗盐碱胁迫的能力, 具有不可忽视的生态调节作用. 本文从盐胁迫对 AMF 发育的影响、盐胁迫下 AMF 对植物生长的影响、AMF 增强植物耐盐性的内在机制等 3 个方面阐述了丛枝菌根真菌-植物共生体耐盐性的机制. 并结合当前研究存在的难题以及发展趋势对今后本领域的研究方向做出展望.

关键词 土壤盐碱化, 丛枝菌根, 盐胁迫, 氧化胁迫, 植物营养平衡

土壤盐碱化已经成为全球性的重大问题. 由于区域性降水量小, 蒸发强烈, 地下水位上升, 造成地下水所含有的盐分残留在土壤表层, 不能被淋溶排走, 因而盐分越积越多, 尤其是一些易溶解的 Na_2CO_3 和 NaCl 等, 形成盐碱化土壤, 主要集中于干旱、半干旱内陆和滨海地区. 此外, 由于灌溉农业的发展、森林过度砍伐、工业污染加剧和过量使用化肥等原因, 土壤次生盐碱化在世界范围内日趋严重, 尤其在干旱、半干旱地区表现的尤为明显. 土壤盐碱化已经成为生态环境恶化, 限制农业发展的重要因素之一^[1].

丛枝菌根是一种古老的真菌植物共生体, 化石证据^[2]和分子进化数据^[3]显示, 早在 4.5 亿年前, 丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)就已经

与最古老的陆生植物形成了菌根共生体. 在漫长的进化过程中, 菌根真菌与陆生植物一起参与塑造了现在的陆地生态系统. 如今自然界中, 菌根分布仍十分广泛, 已发现 80% 以上的陆生植物物种都存在与菌根真菌共生的情况^[4].

许多报道证实盐碱土中也存在着丰富的丛枝菌根^[5], 且土壤盐碱程度的高低与 AMF 的定殖情况有着微妙的关系. 在这一特殊的生态系统中, 几乎所有植物均能被菌根真菌侵染, 连一般认为不能形成丛枝菌根的植物在盐碱土中也能形成菌根共生体^[6]. 在黄河三角洲盐碱地中主要野生植物根围存在有 32 种 AMF, 其中 *Acaulospora* 属 6 种, *Archaeospora* 属 2 种, *Glomus* 属 24 种^[7]. 在新疆、宁夏等地的盐碱土壤中, 一些本不易形成菌根的莎草科(Cyperaceae)和蓼科

引用格式: 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. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 1062-1068
Ren C G, Kong C C, Li Y, et al. Advances in salt tolerance ability of arbuscular mycorrhizal fungi-plant symbionts. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 1062-1068, doi: 10.1360/N052016-00066

(Polygonaceae)植物, 如寸草苔(*Carex duriuscula* C. A. Mey.)、筛草(*Carex kobomugi* Ohwi)、盐角草(*Salicornia europaea*)、碱蓬(*Suaeda glauca* (Bunge) Bunge)、盐爪爪(*Kalidium foliatum* (Pall.) Moq.)等也有 AMF 侵染现象^[8]. Landwehr 等人^[9]调查了匈牙利草原的碱化土壤和德国哈尔兹石灰质土壤中的植物 AMF 定殖状况, 显示这些高离子浓度和高电导率的土壤中的植物(如紫菀(*Aster tataricus* L. f.)、车前草(*Plantago depressa* Willd.)、艾草(*Artemisia argyi*)等)仍有较高的菌根侵染率, 侵染真菌主要是 *Glomus* 属真菌. 从生物进化的角度看, 盐碱土壤中 AMF 与植物的共生更有利于双方在胁迫环境中的生存, 在促进植物生长和调节生态环境方面发挥着重要作用.

1 盐胁迫对 AMF 的影响

1.1 盐胁迫影响 AMF 孢子萌发和生长

研究表明, 盐碱土壤中存在大量的 AMF, 其生长发育、数量和种类受土壤环境和宿主植物的影响. 土壤盐浓度增加对丛枝菌根真菌孢子萌发的影响因菌种而异. 在 NaCl 处理条件下, 球状巨孢子囊霉(*Gigaspora margarita*)的孢子随着 NaCl 浓度的增加萌发率减少^[10]; 而巨孢球囊霉(*Gigaspora* spp.)孢子的萌发受 NaCl 浓度的影响较小^[11]; 光壁无梗囊霉(*Acaulospora trappe*)和易误巨孢囊霉(*Gigaspora decipien*)菌丝生长会不同程度地减缓, 摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)的菌丝生长被 NaCl 完全抑制; 高浓度 NaCl 会抑制 *Gigaspora decipien* 的菌丝分支, 却能增加其菌丝直径, 而对美丽盾巨孢囊霉(*Scutellospora calospora*)却无同样的作用^[11].

1.2 盐胁迫抑制菌根的形成

高浓度的盐胁迫能抑制丛枝菌根真菌的生长和发育能力, 表现为丛枝和孢囊数量的减少, 芽管伸长和分支受到抑制. 研究显示, 在温室盆栽条件下, 不同碱化度土壤中盐生植物芨芨草(*Achnatherum splendens*)和非盐生植物高羊茅(*Festuca arundinaceae*)均能被丛枝菌根真菌侵染, 碱化度小于 10% 的非盐碱土壤中高羊茅比芨芨草的菌根侵染率高, 而碱化度大于 20% 的盐碱土壤中, 芨芨草的菌根侵染率则显著大于高羊茅^[12]. 丛枝菌根的生长主要依靠宿主

植物能提供的光合产物. 盐碱土壤环境中耐盐能力弱的植株生长受到更多抑制, 光合产物减少成为抑制菌根形成的关键因素. 由此可知, 盐碱胁迫环境中 AMF 与宿主对彼此抵御逆境的作用是相辅相成的.

2 盐胁迫下 AMF 对植物的影响

2.1 促进植物对营养的吸收

在共生体系中, 植物同样依赖 AMF 为其提供营养元素, 特别是在盐碱环境中, 营养元素匮乏, 植物对菌根需求增强. 具体体现之一是 AMF 能提高植物对难溶性磷和有机磷的利用效率, 使植物得以在磷匮乏的土壤中维持根系的生长发育和体内许多重要的代谢过程的进行, 并最终缓解胁迫造成的各种伤害. 研究显示, 接种不同 AMF 的番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)幼苗对矿质元素特别是磷和钾的吸收有明显提高^[13], 在葡萄(*Vitis vinifera* L.)^[14]、莴苣(*Lactuca saliva*)、洋葱(*Allium cepa*)^[15]等植物上做相似试验, 结果也证明 AMF 对植物的磷吸收的确有促进作用. Mohammad 等人^[16]的研究显示, 接种 AMF 的宿主植物吸收磷元素的能力要高于对照组, 同时还发现在磷充足的情况下接种与未接种组植物材料的磷吸收能力没有明显差别. AMF 对除磷外的其他元素的吸收和利用也有明显影响. 例如, 在盐胁迫下, AMF 能影响豆科植物的氮代谢过程, 将土壤无机氮直接吸收, 转运给宿主植物, 还能增加植物对根瘤生长发育所需锌和铜等元素的吸收, 从而促进根瘤的形成和固氮. 此外, 在盐胁迫下 AMF 对植物吸收钾、铁、钙、镁、锰、硼有促进作用^[17]. 周文龙等人^[18]研究表明, 菌根植物对铷等矿质营养元素的吸收也明显高于非菌根的对照组.

2.2 提高植物的抗盐碱性

自从发现 AMF 能够侵染盐生植物以来, 许多研究证实盐胁迫下接种 AMF 可增强植物的耐盐能力^[19]. 冯固和张福锁^[20]研究发现, 盐胁迫下用 AMF 接种后, 玉米(*Zea mays*)和棉花(*Gossypium hirsutum*)的营养元素和水分的吸收均得到明显的改善, 生长量、产量也同时得到提高. 用 AMF 处理后, 番茄^[21]、辣椒(*Capsicum annuum* L.)^[22]和生菜(*Lactuca sativa*)^[23]的耐盐能力均有所提高.

3 AMF 提高植物耐盐性的作用机制

已有的研究表明, 共生体系中 AMF 通过多种途径, 改善了植物营养吸收、水分代谢和渗透平衡(图 1), 使其能有效抵御盐碱胁迫. 相关机制研究进展可归纳为以下几个方面:

3.1 调节矿质元素的吸收

盐碱胁迫致使植物难以吸收生长必须的矿质元素, 造成植物营养失衡, 生长和代谢均受到抑制, 因此提高矿质元素的吸收, 是增强植物抗盐碱性的限制因素之一. 以磷元素为例, 由于盐碱土中钙、镁、锌等离子会使磷酸根离子水溶性降低, 扩散性低, 造成植物对磷的吸收障碍, 离子平衡受到影响. 而 AMF 能通过共生菌根上菌丝的生长, 延伸到根际缺磷区以外的区域吸收磷元素, 或是通过分泌胞外酶、螯合物来提高养分的吸收. 在盐胁迫条件下, 菌根植物通过 AMF 加强对移动性差的元素(磷、锌和铜)的吸收来提

高其代谢活力^[24,25].

过多的 Na^+ 离子是造成土壤盐碱化的本质原因, 降低其相对吸收量也是缓解盐碱胁迫的重要途径. 在盐渍土壤中, 植物对 K^+ 与 Na^+ 为竞争性吸收, 怎样维持细胞内高 K^+/Na^+ 比是植物能否抵御胁迫的关键. Wu 和 Zou^[26] 研究发现, 接种 *Glomus mosseae* 和隐类球囊霉(*Paraglomus occultum*) 既提高了红橘(*Citrus reticulata*) 根系的 K^+/Na^+ 比, 还提高了 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 比和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比.

3.2 提高水分吸收效率

植物细胞由于外界盐分过高而无法有效摄取水分, 从而造成生理性干旱. AMF 可以通过改变植物的组织结构, 提高植物体本身的吸水能力或水分利用率, 增加植物的抗盐碱能力. 有研究者认为菌丝直径比根毛更细, 能深入根毛所不能触及的土壤孔隙中吸收水分; AM 真菌菌丝体形成的菌丝网以及植物不定根、侧根的增加极大扩展了根的吸收面积, 增加了

图 1 AMF 缓解植物宿主盐碱胁迫伤害的机制

丛枝菌根真菌在根组织表面形成附着胞结构(ap)通过根内菌丝(h)的延伸深入根皮层, 在其中形成丛枝(a)和囊泡(v)

吸水能力,使生理干旱得到有效缓解^[27,28].

此外,植物细胞膜上的水孔蛋白(aquaporins, AQPS)具有高效运转水分子的作用.在盐胁迫引起的生理性干旱过程中,水孔蛋白则起着维持渗透平衡的作用^[29].虽然对盐胁迫条件下植物水孔蛋白的研究较多,但AMF对植物盐胁迫下水孔蛋白影响的分子机理仍处于起步阶段.有研究显示,在非胁迫环境下,AMF可诱导植物水孔蛋白基因表达^[30,31].盐胁迫下,AMF提高植物的耐盐性与其加强水分运输的分子机制以及水孔蛋白基因表达变化的调控机制还不是很清楚,有待深入研究.

3.3 提高渗透调节能力

维持植物对土壤的渗透平衡对提高其抗盐性具有重要的作用.研究表明,接种AMF后,植物体内的碳水化合物、氨基酸及其衍生物的含量以及糖等起渗透调节作用的物质积累得到提高,减轻了土壤盐分对植物的胁迫作用.其中,脯氨酸是一种广泛起作用的渗透调节物质,耐盐植物在盐胁迫条件下会大量积累脯氨酸来保持细胞的高渗状态.然而冯固等人^[32]的研究表明,玉米接种AMF后,叶片中脯氨酸含量明显降低.还有研究表明,接种AMF后宿主植物脯氨酸含量升高,但同种植物的不同部位脯氨酸含量变化趋势相反^[33].而一项分子水平上的研究表明,接种根内球囊菌(*Glomus intraradices*)的莴苣在50 mmol/L NaCl下脯氨酸合成的关键酶P5CS基因表达量低于未接种的植株,在100 mmol/L NaCl下P5CS基因在菌根和非菌根化莴苣上的表达量相似^[34].因此,脯氨酸的调节作用还需要更深入的研究.此外,甜菜碱、果聚糖、肌醇和多胺等也都是已报道的渗透调节剂^[35].这些调节剂既可以稳定生物大分子的结构和功能,解除高盐浓度对酶活性的伤害,又可以影响气孔开放和光合作用,同时保持一个水分向植物运输的水势,增强植物的抗盐碱能力.AMF菌根植株是否可能通过对这些物质的诱导来发挥提高宿主植物抗盐碱胁迫的能力,有待进一步研究.

3.4 改变植株体内激素水平

植物在多种逆境诱导下可通过改变内源脱落酸(abscisic acid, ABA)水平来诱导渗透调节蛋白的合成,进而增强植物的抵御逆境胁迫的能力^[36].ABA在植物感受外界环境刺激及其相关的信号传导中起着关

键的作用,胁迫因子首先诱导了ABA的合成,而ABA又启动了下游相关基因的表达,ABA对这些基因的调控主要是在转录水平上实现的,在这些基因的启动子区域都有ABA的顺式调控成分,如ABA应答元件(ABA-responsive element)^[37].AMF对植物内源激素的影响研究国内外报道较少.已有的研究表明,在非胁迫环境下,AMF侵染植物后,植物内源ABA发生了变化,与未接种株相比根部含有更多ABA,推断这一现象与宿主植物抗性提高有关^[38].但菌根植物是如何通过ABA调节来抵御盐碱胁迫的机制仍不清楚.

3.5 增强抗氧化防御系统和相关基因的表达

在正常状态下,植物体内活性氧自由基(O_2^- , H_2O_2 , $\cdot OH$ 等)的生成和消除是处在动态平衡之中.盐胁迫会破坏植物活性氧的动态平衡,过量的自由基造成膜质过氧化,生成丙二醛(malondialdehyde, MDA)等物质,损害生物膜及其功能.而植物自身诱导产生的抗氧化酶类(超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase from *micrococcus lysodeikticus*, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APOX)、过氧化物酶(peroxidase, POD)等)能清除活性氧,对植物起着重要保护作用^[39].Talaat和Shawky^[40]研究显示,AMF接种能显著降低盐胁迫条件下小麦(*Triticum aestivum*)的MDA和 H_2O_2 含量.Heikham和Rupam^[41]研究表明,在苦豆(*Sophora alopecuroides* L.)的菌根植株中,SOD, CAT和APOX活性明显增强.已报道盐胁迫下和共生体有关的抗氧化胁迫基因不多,从*Gigaspora margarita*中已分离鉴定的编码Cu/Zn超氧化物歧化酶(GmarCuZnSOD)全长基因与提高菌根植物的耐盐能力有关^[42].Ruiz-Lozano等人^[43]发现,接种AMF的莴苣在干旱胁迫下与非接种株相比根部SOD的活性得到增加,于是对莴苣根部两种Mn-SOD和一种Fe-SOD基因的表达进行检测,结果显示,Mn-SOD II基因表达量的增加和菌根化莴苣应对干旱胁迫有关.而盐胁迫条件下菌根植物中与抗氧化酶相关的基因水平的研究还较少见,而相关研究将为阐明AMF提高植物耐盐性机制提供更翔实的证据,因此亟待加强.

4 展望

土壤盐碱化是一个世界性问题,大约20%的灌

溉农业用地受到盐碱化的影响, 我国约有 0.27 亿公顷盐碱土壤^[44]. 国内外研究已充分证实 AMF 在多方面增强植物的抗盐碱能力, 但还有许多问题需要进一步研究.

首先, 目前对 AMF 提高植物耐盐性的研究还局限在少数基因上(如 *P5CS* 基因), 许多的盐胁迫诱导产生的特异基因如 *SOS* 基因、抗氧化酶控制的基因在菌根和非菌根化植物上的表达还是未知的. 因此, 进一步在分子水平上开展研究是未来研究的一个重要方向. 其次, 由于植物对 Na^+ 和 K^+ 的吸收之间存在竞争性, 目前的研究通过测定 K^+/Na^+ 的比值分析菌根对植物耐盐性的影响还远远不够. 加强超微结构方面或非损伤性的细胞定位方面的研究, 也许可以

更充分地了解 AMF 提高植物耐盐性的机制. 最后, AMF 与不同寄主植物间的亲和力不同, 每个菌种或每个寄主植物都有相对高效的共生伙伴. 现有的研究表明, 在不同胁迫强度、不同植物宿主, 最适宜的菌种也有所不同. 因此, 应研究筛选不同盐碱度土壤、不同作物、园艺植物的最适菌种, 扩大高效 AMF 耐盐菌种的应用规模和范围.

此外, 虽然 AM 真菌的扩大应用一直受到无法纯培养的限制, 但仍有颇具实践意义的手段值得验证. 例如, 将盐碱地改良苗木培育过程中进行菌根化, 就可以进一步提高这些园艺作物以及林业苗木育苗中的耐盐能力, 可一定程度上提高 AM 真菌的利用效率和范围.

参考文献

- 1 Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol Environ Safety*, 2005, 60: 324–349
- 2 Pirozynski K A, Malloch D W. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems*, 1975, 6: 153–164
- 3 Simon L, Bousquet J, Levesque R C, et al. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature*, 1993, 363: 67–69
- 4 Malloch D W, Pirozynski K A, Raven P H. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants (a review). *Proc Natl Acad Sci USA*, 1980, 77: 2113–2118
- 5 Hildebrandt U, Ouziad F, Marner F J, et al. The bacterium *Paenibacillus validus* stimulates growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* up to the formation of fertile spores. *FEMS Microbiol Lett*, 2006, 254: 258–267
- 6 Hildebrandt U, Janetta K, Ouziad F, et al. Arbuscular mycorrhizal colonization of halophytes in Central European salt marshes. *Mycorrhiza*, 2001, 10: 175–183
- 7 王发园, 刘润进. 黄河三角洲盐碱地的丛枝菌根真菌. *菌物系统*, 2002, 12: 196–202
- 8 盛敏, 唐明, 迪丽努尔, 等. 西北盐碱土主要植物丛枝菌根研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2007, 35: 74–78
- 9 Landwehr M, Hildebrandt U, Wilde P, et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus geosporum* in European saline, sodic and gypsum soils. *Mycorrhiza*, 2002, 12: 199–211
- 10 Hirrel M C. The effect of sodium and chloride salts on the germination of *Gigaspora margarita*. *Mycologia*, 1981, 43: 610–617
- 11 Juniper S, Abbott L K. Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 2006, 1: 24–28
- 12 刘润进, 李元美, 袁玉清, 等. 土壤碱化度对高羊茅和芨芨草菌根发育的影响. *莱阳农学院学报*, 1999, 16: 79–83
- 13 贺超兴, 张志斌, 王怀松, 等. 丛枝菌根真菌对番茄苗期生长及矿质营养吸收的作用. *中国蔬菜*, 2006, 1: 9–11
- 14 刘晓捷, 曾明, 杜建斌, 等. AMF 对葡萄扦插苗矿质营养及生长的影响. *中国蔬菜*, 2005, 20: 286–289
- 15 Ruiz-Lozano J M, Azcon R, Genez M. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhiza *Glomus* species in *Lactuca saliva* plants. *Phvsiolecia Plantavum*, 1996, 98: 767–772
- 16 Mohammad M J, Malkawi H I, Shibli R. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus fertilization on growth and nutrient uptake of barley grown on soils with different levels of salts. *J Plant Nutr*, 2003, 26: 125–127
- 17 Rabie G H. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and kinetin on the response of mungbean plants to irrigation with seawater. *Mycorrhiza*, 2005, 15: 225–230
- 18 周文龙, 张政勤, 姚丽贤. 接种 VA 菌根对高粱吸收中、微量元素的影响. *热带亚热带土壤科学*, 1998, 7: 72–74
- 19 Chien V H, Marco A L G, Yuriko O, et al. Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 851–856
- 20 冯固, 张福锁. 丛枝菌根真菌对棉花耐盐性的影响研究. *中国生态农业学报*, 2003, 11: 21–24
- 21 贺忠群, 邹志荣, 贺超兴, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对番茄细胞膜透性及谷光甘肽过氧化物酶活性的影响. *西北农林科技大学*

- 学报, 2006, 34: 53–64
- 22 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. 莱阳农学院学报, 2005, 22: 38–41
- 23 郑义艳, 冯固. 盐胁迫和 AM 真菌对生菜生长的效应. 土壤学报, 2006, 43: 966–971
- 24 邹琦, 王学臣. 作物高产高效生理学研究进展. 北京: 中国农业科学出版社, 1990. 61–65
- 25 李晓林. VA 菌根对不同植物磷、锌、铜养分吸收的意义和对根际土壤有效磷的影响. 北京: 中国农业大学, 1990
- 26 Wu Q S, Zou Y N. Arbuscular mycorrhizal symbiosis improves growth and root nutrient status of citrus subjected to salt stress. *Sci Asia*, 2009, 35: 388–391
- 27 Evelin H, Kapoor R, Giri B. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Ann Bot*, 2009, 104: 1263–1280
- 28 Allen M F. Influence of vesicular arbuscular mycorrhizae on water movement through *bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag ex Steud. *New Phytol*, 1982, 91: 191–196
- 29 Hasegawa P W, Bressan R A, Zhu J K, et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2000, 51: 463–499
- 30 Roussel H, Bruns S, Gianinazzi-Pearson V, et al. Induction of a membrane intrinsic protein-encoding mRNA in arbuscular mycorrhiza and elicit or stimulated cell suspension cultures of parsley. *Plant Sci*, 1997, 126: 203–210
- 31 Krajinski F, Biela A, Schubert D, et al. Arbuscular mycorrhiza development regulates the mRNA abundance of Mtaqp1 encoding a mercury-insensitive aquaporin of *Medicago truncatula*. *Planta*, 2000, 211: 85–90
- 32 冯固, 李晓林, 张福锁, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对玉米水分和养分状况的影响. 应用生态学报, 2000, 11: 595–598
- 33 Sharifi M, Ghorbanli M, Ebrahimzadeh H. Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with pretreated mycorrhizal fungi. *J Plant Physiol*, 2007, 164: 1144–1151
- 34 Jahromi F, Aroca R, Porcel R, et al. Influence of salinity on the *in vitro* development of *Glomus intraradices* and on the *in vivo* physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. *Microb Ecol*, 2008, 55: 45–53
- 35 孙计平, 丁燕芳, 李雪君, 烤烟抗旱性鉴定研究进展. 河南农业科学, 2014, 43: 6–9
- 36 Bano A, Ullah F, Nosheen A. Role of abscisic acid and drought stress on the activities of antioxidant enzymes in wheat. *Plant Soil Environ*, 2012, 58: 181–185
- 37 Bernstein L, Francois L E, Clark R A. Interactive effects of salinity and fertility on yields of grains and vegetables. *Adv Agron*, 1974, 66: 412–421
- 38 Danneberg G, Latu S C, Zimmer W, et al. Influence of vesicular arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.). *J Plant Physiol*, 1992, 141: 33–39
- 39 Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci*, 2002, 7: 405–410
- 40 Talaat N B, Shawky B T. Protective effects of arbuscular mycorrhizal fungi on wheat (*Triticum aestivum* L.) plants exposed to salinity. *Environ Exp Botany*, 2014, 98: 20–31
- 41 Heikham E, Rupam K. Arbuscular mycorrhizal symbiosis modulates antioxidant response in salt-stressed *Trigonella foenum-graecum* plants. *Mycorrhiza*, 2014, 24: 197–208
- 42 Palma J M, Longa M A, Rio L A D, et al. Superoxide dismutase in vesicular-arbuscular red clover plants. *Physiol Plantarum*, 1993, 87: 77–83
- 43 Ruoz-Lozano J M, Collados C, Barea J M, et al. Cloning of cDNAs encoding SODs from lettuce plants which show differential regulation by arbuscular mycorrhizal symbiosis and by drought stress. *J Exp Botany*, 2001, 52: 2241–2242
- 44 蔺吉祥, 高战武, 王颖, 等. 盐碱胁迫对紫花苜蓿种子发芽的协同影响. 草业学报, 2014, 22: 312–318

Advances in Salt Tolerance Ability of Arbuscular Mycorrhizal Fungi-plant Symbionts

REN ChengGang, KONG CunCui, LI Yan, LIU Wei & XIE ZhiHong

Key Laboratory of Biology and Utilization of Biological Resources of Coastal Zone, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China

Soil salinization seriously hampers agricultural development and impacts the ecosystem. Symbiotic relations formed between arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and host plants are widespread in natural environments, and have enormous adjustment function because of their enhanced saline-alkali tolerance ability. In this review, we discuss AMF-plant symbiosis salt tolerance mechanism, with emphasis on the following three aspects: developmental effects of salt stress on the AMF, effects of AMF on plant growth under salt stress, and internal mechanism of AMF-enhanced salt tolerance in plants. Furthermore, this review also probes into the current challenging issues and prospects of research in the near future.

soil salinization, arbuscular mycorrhizal fungi, salt stress, oxidative stress, plant nutrient equilibrium

doi: 10.1360/N052016-00066