果 树 学 报 2026，43（1）：39-51
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20250181

丛枝菌根真菌调节钠钾离子平衡和AsA-GSH循环提高苹果砧木M9-T337的耐盐碱性

陈 鹏[1]，席跟向[2]，梁军杰[1]，贾军平[1*]，张喜凤[3]，李 健[3]

（[1]静宁县果业服务中心，甘肃静宁 743400；[2]静宁县第一中学，甘肃静宁 743400；
[3]静宁飞天林果科技有限公司，甘肃静宁 743400）

摘 要：【目的】探究丛枝菌根真菌（arbuscular mycorrhizal fungi，AMF）对苹果砧木M9-T337耐盐碱性的影响机制。**【方法】**以1年生M9-T337幼苗为材料，采用盐碱胁迫（NaCl∶$NaHCO_2$=1∶1，pH=8.36）结合AMF接种处理，分析其对幼苗生长、离子平衡及抗氧化系统的影响。**【结果】**AMF显著缓解盐碱胁迫对植株生长的抑制，使地上部和根系生物量分别显著提高17.13%和30.06%。通过调控*MdSOS2*、*MdNHX2*和*MdGORK1*基因表达，AMF促进Na^+外排和液泡区隔化，降低叶片Na^+含量并维持K^+吸收，使Na^+/K^+比值显著下降28.96%。同时，AMF增强抗氧化酶活性及提高AsA-GSH循环效率，减少H_2O_2和$O_2^-\cdot$积累，缓解氧化损伤。**【结论】**AMF通过协同调控离子平衡与抗氧化系统，打破盐碱胁迫下“离子毒害-氧化损伤”恶性循环，显著提升M9-T337的耐盐碱性，为盐碱地果园菌根共生技术的应用提供理论依据。

关键词：苹果；M9-T337；丛枝菌根真菌；离子平衡；活性氧（ROS）；AsA-GSH循环

中图分类号：S661.1 **文献标志码：**A **文章编号：**1009-9980(2026)01-0039-13

Arbuscular mycorrhizal fungi regulate ion homeostasis and the AsA-GSH cycle to enhance saline-alkaline tolerance in apple rootstock M9-T337

CHEN Peng[1], XI Genxiang[2], LIANG Junjie[1], JIA Junping[1*], ZHANG Xifeng[3], LI Jian[3]

([1]Jingning County Fruit Industry Service Center, Jingning 743400, Gansu, China; [2]Jingning County No. 1 Middle School, Jingning 743400, Gansu, China; [3]Jingning Feitian Linguo Technology Co., Ltd., Jingning 743400, Gansu, China)

Abstract:【Objective】Salt-alkali stress, involving elevated sodium (Na^+) levels and high pH conditions, poses a significant threat to crop growth and productivity in saline-alkali soils, which are widespread in many regions of the world. Finding effective strategies to mitigate the harmful effects of such stress on crops is crucial for sustainable agricultural development. This study aimed to investigate the effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculation on the growth, physiological responses, and salt-alkali stress tolerance of apple rootstock M9-T337. The primary objective was to explore how AMF inoculation enhances salt-alkali tolerance, particularly by regulating ion homeostasis and modulating the ascorbate-glutathione (AsA-GSH) cycle in plants subjected to saline-alkali stress. The study provides a deeper understanding of the mechanisms underlying AMF-mediated tolerance in apple rootstocks, which are important for fruit production in marginal environmental conditions.【Methods】The experiment was conducted using one-year-old M9-T337 apple rootstock seedlings, which were transplanted into pots containing a sterilized substrate composed of soil, perlite, and vermiculite (3∶1∶1). These pots were sterilized in an autoclave at 121 ℃ for 2 hours to eliminate any microbial contaminants. The seedlings were subject to three treatments: (1) a control group receiving clean water irrigation (CK), (2) a saline-alkali stress group irrigated with 300 mL of a solution of 200 mmol·L^{-1} NaCl∶

收稿日期：2025-04-07 **接受日期：**2025-07-05

基金项目：甘肃省陇原青年人才项目

作者简介：陈鹏，男，高级农艺师，主要从事果树栽培生理与技术集成推广方面的工作。E-mail：308031862@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. E-mail：514954059@qq.com

$NaHCO_2$ (1∶1, pH 8.36) (SA) every 6 days, and (3) a saline-alkali stress group treated with AMF inoculation (SA+AMF). The AMF inoculum used was Claroideoglomus etunicatum (Ce, BGC G203C), with a spore count of 40 spores · g^{-1}. A total of 90 seedlings were used, with 10 seedlings per treatment and three biological replicates for each treatment. The AMF inoculum was added to the substrate after transplantation, and after 45 days. The seedlings were harvested 30 days after the onset of saline-alkali stress to measure growth parameters, ion content, and the antioxidant system response.【Results】The results revealed that saline-alkali stress severely inhibited the growth of M9-T337 seedlings, as evidenced by significant reductions in biomass, stem thickness, leaf area, plant height increment, and leaf relative water content. However, AMF inoculation alleviated these negative effects. Specifically, the shoot and root biomass of AMF-treated seedlings increased by 35.7% and 28.6%, respectively, compared to those under saline-alkali stress alone. Additionally, stem thickness, leaf area, plant height increment, and leaf relative water content were significantly higher in the AMF-treated seedlings, demonstrating the positive impact of AMF on plant growth under stress conditions. The physiological responses of AMF-treated seedlings were also significantly enhanced, as indicated by substantial increases in antioxidant enzyme activities. The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) increased by 30.45%, 38.87%, and 19.35%, respectively, compared to the saline-alkali stressed group. This increase in antioxidant enzyme activities resulted in a reduction in hydrogen peroxide (H_2O_2) and superoxide anion ($O_2^{-}\cdot$) accumulation by 18.09% and 27.03%, respectively, thus mitigating the oxidative damage caused by salt-alkali stress. In terms of ion homeostasis, AMF inoculation had a significant effect on the ion content in the seedlings. The AMF-treated seedlings exhibited a marked reduction in the sodium ion (Na^+) content in the leaves by 18.02%, and a decrease in the sodium-to-potassium (Na^+/K^+) ratio by 28.96%, suggesting that AMF helped to maintain an optimal ion balance under saline-alkali conditions. The potassium ion (K^+) content in the leaves of AMF-treated seedlings also increased by 15.40%, indicating that AMF promoted K^+ uptake and enhanced its transport to the leaves. These changes in ion balance are critical for reducing the toxic effects of Na^+ accumulation in the plant tissues. AMF likely facilitated the efflux of Na^+ from the root system and its compartmentalization into vacuoles, and improved the selective uptake of K^+. Gene expression analysis further confirmed the role of AMF in regulating ion transport. Key genes involved in Na^+ exclusion (*MdSOS2*), Na^+ sequestration (*MdNHX2*), and K^+ uptake (*MdGORK1*) were upregulated in AMF-treated seedlings, contributing to improved ionic balance under stress conditions. Moreover, AMF inoculation enhanced the activity of the AsA-GSH cycle, which plays a vital role in plant responses to oxidative stress. The activities of ascorbate peroxidase (APX) and glutathione reductase (GR) in AMF-treated seedlings increased by 48.89% and 21.38%, respectively, leading to a more efficient AsA-GSH cycle, which might help to scavenge reactive oxygen species (ROS) and reduce oxidative damage. The increased antioxidant capacity in the AMF-treated seedlings was associated with a lower level of oxidative stress markers, such as H_2O_2 and $O_2^{-}\cdot$, in the plant tissues. These findings suggest that AMF inoculation not only improves ion homeostasis but also enhances the plant's ability to cope with oxidative stress under saline-alkali conditions.【Conclusion】The findings of this study demonstrate that AMF inoculation significantly enhanced the salt-alkali tolerance of apple rootstock M9-T337 by improving both ion homeostasis and antioxidant capacity. AMF treatment effectively reduced Na^+ accumulation in the leaves, enhanced K^+ uptake, and lowered the Na^+/K^+ ratio, thereby mitigating ion toxicity. Additionally, AMF inoculation enhanced the AsA-GSH cycle, improving the plant's antioxidant defense system and reducing oxidative damage caused by salt-alkali stress. These results suggest that AMF can be a powerful tool to enhance the growth and stress tolerance

of apple rootstocks in saline-alkali soils, offering potential applications in sustainable fruit production. The insights gained from this study also provide a theoretical basis for the practical use of mycorrhizal symbiosis technology to improve the resilience of crops in saline-alkali soils.

Key words: Apple; M9-T337; Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); Ion balance; Reactive oxygen species (ROS); AsA-GSH cycle

土壤盐碱化是全球农业可持续发展面临的重大挑战。研究表明，全球约13.81亿万hm^2土地受到盐碱化影响。中国盐碱地面积约为1亿万hm^2，主要分布在西北内陆和东部沿海地区[1]。盐碱胁迫通过离子毒害（Na^+/K^+失衡）、渗透胁迫（水分吸收受限）与氧化损伤（活性氧积累）等多重机制抑制植物生长[2-3]。其中，高浓度Na^+不仅破坏细胞膜完整性，干扰K^+吸收，导致离子稳态失衡，还会诱导活性氧（ROS）过量积累，引发脂质过氧化与蛋白质损伤[4-5]。苹果（*Malus domestica*）作为我国主要的经济果树，其在盐碱胁迫下常表现为根系发育受阻、生物量降低及离子失衡（Na^+过度积累、K^+外流）[6-7]。苹果砧木M9-T337因具有矮化特性广泛用于集约化栽培，但该品种对盐碱胁迫耐受性较弱，叶片黄化、光合效率下降及氧化损伤等问题严重制约盐碱地苹果建园的整齐性以及后续的生产力[8]。

丛枝菌根真菌（arbuscular mycorrhizal fungi，AMF）作为与植物共生的关键微生物，其菌丝网络可帮助宿主植物扩大养分吸收范围，并通过调控离子转运蛋白（如SOS1、HKT1）表达，减少Na^+向地上部运输，同时激活SOD、POD、CAT等抗氧化酶系统以清除ROS[9-11]。研究表明，AMF在单一盐或碱胁迫下通过增强渗透调节能力、提高抗氧化酶活性、诱导AsA-GSH循环相关基因表达等方式提高植物的抗逆性[12-13]。例如，在辣椒（*Capsicum annuum* L.）中，AMF处理可以增加K^+的积累，减少Na^+和Cl^-的积累，从而减轻离子失衡[14]。在杨树（*Populus* spp.）中，AMF可以提高蒸腾速率，有效缓解植株水分流失，显著增加幼苗生物量。同时，AMF能够通过增强抗氧化酶（SOD、POD、CAT）系统活性、提高活性氧清除效率，从而抑制脯氨酸（Pro）与丙二醛（MDA）的过度积累，进而维持细胞膜的结构完整性与功能稳定性[15]。AMF在不同逆境下的应用均有相关报道，且多见于彩叶草[16]、棉花[17]、番茄[18]等植物，而在苹果砧木M9-T337中的应用却鲜有报道，亟须研究其在苹果砧木中是否也具有相同的作用机制。

基于此，以苹果砧木M9-T337为试材，通过对比分析植株生长表型、Na^+/K^+分布及抗氧化系统动态变化，从离子平衡（Na^+/K^+吸收）与氧化平衡（抗氧化酶系统及AsA-GSH循环）的双视角，系统解析AMF缓解盐碱胁迫的生理机制。笔者首次提出并验证以下科学假设：AMF通过协同调控SOS信号通路（促进Na^+外排）和AsA-GSH循环（增强ROS清除能力），打破盐碱胁迫下“离子毒害-氧化损伤”恶性循环，从而增强苹果砧木耐盐碱性。该研究结果将为AMF增强果树盐碱抗性的生理机制提供理论依据，并为盐碱地区苹果园生物改良技术开发奠定基础。

1　材料和方法

1.1　材料

1年生苹果砧木M9-T337幼苗购自山东惠农园艺有限公司，统一放置于甘肃农业大学温室进行管理，后续进行试验处理。

丛枝菌根真菌幼套近明球囊霉（*Claroideoglomus etunicatum*，Ce，BGC G203C）购自中国丛枝菌根种质资源库（BGC）。2023年11月以白三叶草（*Trifolium repens* L.）作为宿主植物进行扩繁。培养3个月后，收获盆中所有培养物（孢子、菌丝、根段和栽培基质）作为菌剂，平均活性孢子含量为40个•g^{-1}。

1.2　试验设计

试验采用单因素完全随机区组设计。共设置对照（清水灌溉，CK）、盐碱胁迫（200 mmol·L^{-1} NaCl∶$NaHCO_2$=1∶1，pH=8.36，电导率为0.42 mS·cm^{-1}，SA）和在盐碱胁迫基础上接种丛枝菌根真菌（Ce，SA+AMF）3个处理。每个处理设置3次生物学重复，每个重复10株幼苗，共90株幼苗。试验所用M9-T337幼苗均在直径25 cm、深度38 cm的花盆（移栽前喷洒75%乙醇消毒）中栽培，每盆移栽1株。每盆基质为2.50 kg，基质由土壤、珍珠岩与蛭石按体积比3∶1∶1混合配制，121 ℃高压灭菌2 h。接种AMF处理的接种量为30 g菌剂。菌剂的具体接种过程为：将灭

菌后的基质填充至花盆约1/3深度后，将30 g菌剂均匀铺撒于表面，在菌剂表面均匀铺撒一层基质，然后将幼苗移栽至花盆中，继续填充基质至花盆约3/4深度。接种AMF 45 d后进行盐碱胁迫处理。每6 d浇灌一次盐碱混合液（300 mL），共浇灌3次，其余时间则按相同量浇水以保持浓度一致。对照组则浇灌相同量清水。为了保证盐碱胁迫环境的稳定性，盆下配有托盘，以便将渗出的盐碱溶液倒回花盆内。自盐碱胁迫处理时开始计时，第30天采集幼苗中上部分的功能叶片。一部分鲜样用锡纸包裹后液氮冷冻，放置于−80 ℃超低温冰箱，用于后续生理指标测定；另一部分称量地上部及地下部鲜质量，然后装入信封袋，105 ℃杀青30 min，75 ℃烘干至恒质量，再称量记录各部分的干质量，粉碎待用。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 表型观察 于胁迫后第30天，每个处理组随机选取1株生长状况相似度达80%的幼苗进行表型拍照。

1.3.2 生物量测定 于胁迫后第30天，每个处理组随机选择3株幼苗，先用清水将根系冲洗干净，再将地上部分和地下部分完整分开并称量其鲜质量，然后置于105 ℃烘箱杀青30 min，75 ℃烘干至恒质量，再称量记录各部分的干质量。最后根据得到的数据计算出各处理的根冠比（R/S）和叶片相对含水量（WC）。

1.3.3 生理指标测定 超氧化物歧化酶（SOD）活性测定采用NBT法[19]；过氧化物酶（POD）活性测定采用愈创木酚法[20]；过氧化氢酶（CAT）活性测定采用过氧化氢氧化法[21]；过氧化氢（H_2O_2）含量、超氧阴离子（$O_2^{\cdot-}$）产生速率、还原型抗坏血酸（AsA）含量、脱氢抗坏血酸（DHA）含量、谷胱甘肽（GSH）含量、还原氧化型谷胱甘肽（GSSG）含量、抗坏血酸氧化酶（AAO）活性、谷胱甘肽还原酶（GR）活性、坏血酸过氧化物酶（APX）活性、氢抗坏血酸还原酶（MDHAR）活性均采用试剂盒（苏州科铭生物技术有限公司）测定。

1.3.4 Na^+和K^+含量测定 Na^+和K^+含量测定参考Kamble等[22]的方法。首先，将叶片干燥并研磨，准确称取5 g粉末干样品，用H_2SO_4-H_2O_2进行消煮，然后用火焰光度计测定Na^+和K^+含量。

1.3.5 盐碱胁迫相关响应基因的实时荧光定量PCR（qRT-PCR）分析 基于前期研究报道的苹果盐碱胁迫响应机制[23-24]，选取钠钾平衡及抗氧化系统相关基因进行qRT-PCR分析。针对钠钾平衡，测定*MdSOS2*和*MdSOS3*（盐过敏感基因，调控Na^+外排）、*MdGORK1*（高亲和性K^+转运蛋白，介导K^+吸收与Na^+/K^+选择性运输）及*MdNHX2*（液泡膜Na^+/H^+逆向转运蛋白，促进Na^+液泡区隔化）的表达水平；针对抗氧化系统，测定*MdAREBI*和*MdSOD1*（ROS清除）的基因表达水平。选取3组处理植株的叶片，采用TRIzol法（Invitrogen，USA）提取总RNA，经PrimeScript RT试剂盒（TaKaRa，Japan）反转录为cDNA，通过NCBI Primer-BLAST设计特异性引物（表1），以*MdActin*为内参[23]，按照AG试剂的说明书进行操作。

1.4 数据处理

采用Microsoft Office Excel 2019处理数据，使用Origin 2022绘制图表。统计分析使用IBM SPSS Statistics 25。采用方差分析（ANOVA）比较各处理组间的均值，并用邓肯检验确定差异显著性（$P<0.05$）。

2 结果与分析

2.1 丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗生长表型的影响

由图1可知，在盐碱胁迫30 d后，单一胁迫（SA）

表1 qRT-PCR引物

Table 1 qRT-PCR primer

基因Gene	正向引物Forward primer (5'→3')	反向引物Reverse primer (5'→3')
MdEF (*Actin*)	ATTCAAGTATGCCTGGGTGC	CAGTCAGCCTGTGATGTTCC
MdMDH (*Actin*)	CGTGATTGGGTACTTGGAAC	TGGCAAGTGACTGGGAATGA
MdAREB1	AGAGACAACAAACTTTGGGAGAGATG	TCACCATAGAATCCACCATTATTAGGC
MdSOD1	CGCTGCTGCCGCTGTTAAG	TGCTCGCCGCCACCTTG
MdNHX2	ATCACCAGCACCATCACAGTTG	AGACAGGAAGCAAGATTCTCACAAG
MdSOS2	CAATATGTAGCGGAGCGGTCAG	GCAGATAGATTTAGCCCTTGGGATAG
MdSOS3	GCACGAATCTGATCTGGTACTCTC	TTCCTTCCACTCTTCTTCATCAATCC
MdGORK1	ACCGCAACCTCATCGCTCTC	GTACCTCACTCCCTCTTCTTTCCC

CK. 清水灌溉；SA. 盐碱胁迫[200 mmol·L^{-1} 盐碱溶液浇灌（NaCl∶$NaHCO_2$ =1∶1）]；SA+AMF. 盐碱胁迫基础上接种丛枝菌根真菌（Ce）。下同。

CK. Clear water irrigation; SA. salt stress [200 mmol·L^{-1} salt solution irrigation (NaCl∶$NaHCO_2$ = 1∶1)]; SA+AMF. On the basis of salt stress, the arbuscular mycorrhizal fungus (Ce) was inoculated. The same below.

图1　丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗生长表型的影响

Fig. 1　Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of apple rootstock M9-T337 seedlings under saline-alkali stress

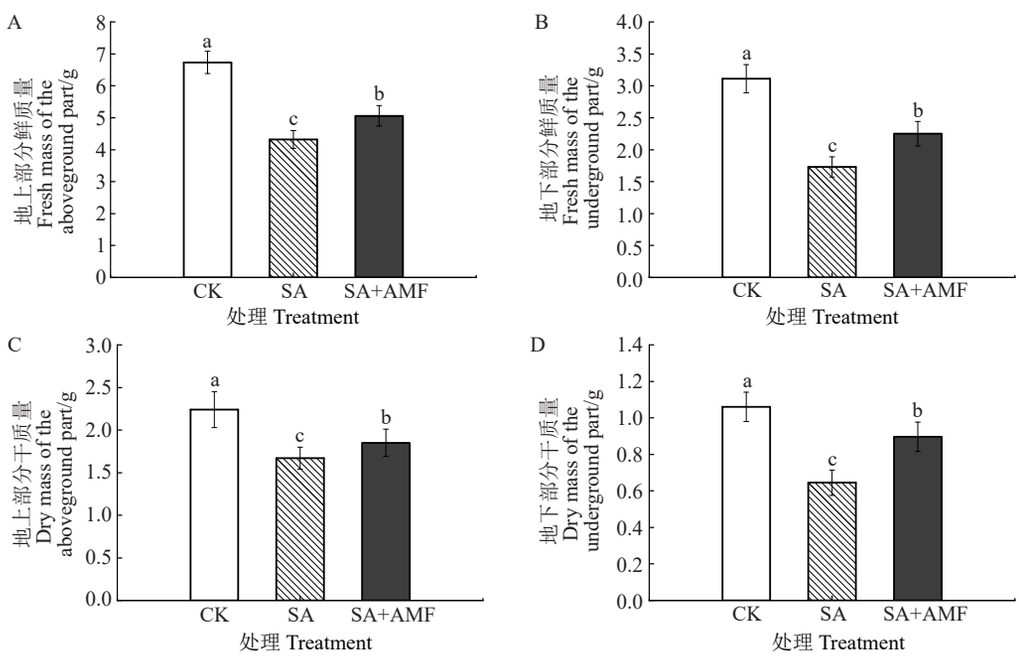
处理的M9-T337幼苗的生长状况明显差于CK，具体表现为植株中部叶片边缘出现黄化及枯萎现象。相反，SA+AMF处理的M9-T337幼苗仅底部叶片出现黄化，且未出现边缘枯萎现象。

2.2　丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗生物量的影响

由图2可知，盐碱胁迫30 d后，SA处理的M9-T337幼苗的地上和地下部分的干、鲜质量均较CK显著下降，干质量降幅分别为25.45%和39.15%，鲜质量降幅分别为35.80%和44.37%。而SA+AMF处理的植株地上和地下部分的干、鲜质量均显著高于SA处理，干质量较SA处理分别升高10.78%和38.91%，鲜质量较SA处理分别升高17.13%和30.06%。

2.3　丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗地上部生长指标的影响

由图3可知，SA处理显著抑制了M9-T337幼苗



不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。下同。

Different small letters indicate significant difference at 0.05 level. The same below.

图2　丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗生物量的影响

Fig. 2　Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on biomass of apple rootstock M9-T337 seedlings under saline-alkali stress

的生长。具体表现为茎粗、叶面积和株高增长量及叶片相对含水量均显著低于CK，降幅分别为66.67%、66.84%、51.65%和35.00%。值得注意的是，SA+AMF处理的茎粗、叶面积和株高增长量及叶片相对含水量均显著高于SA处理。其中SA+AMF处理的株高增长量的增幅最大，为86.38%。

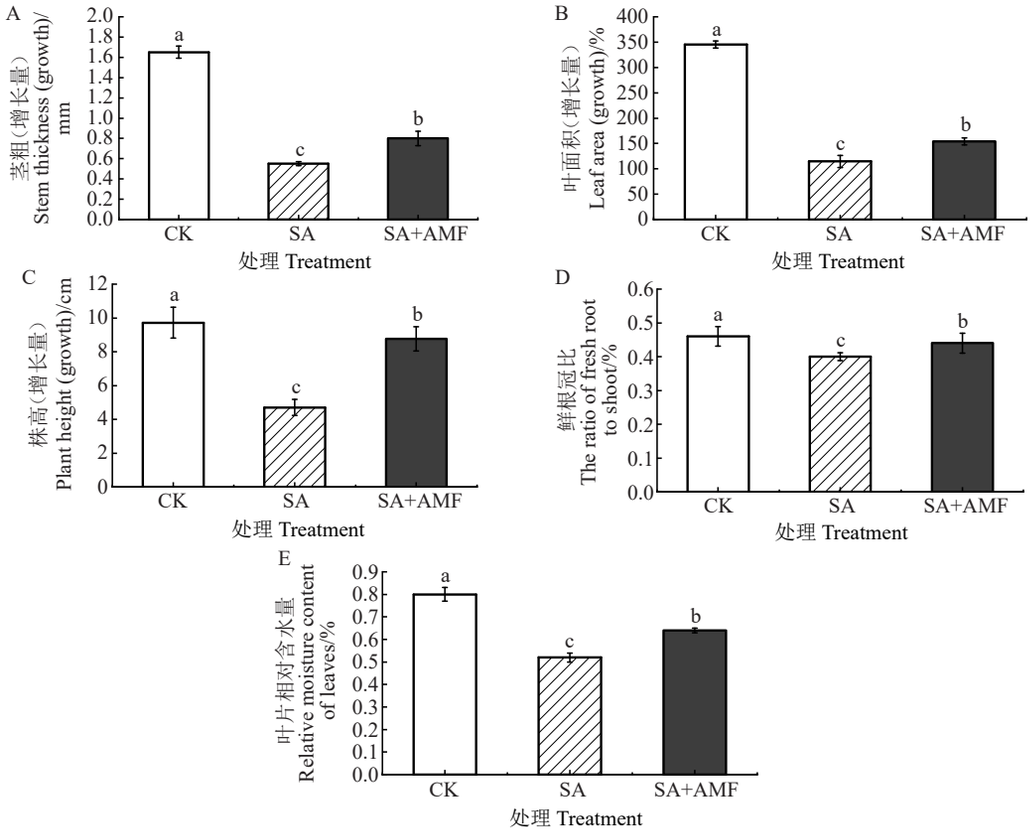


图3 丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗生长指标的影响

Fig. 3 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth index of apple rootstock M9-T337 seedlings under saline-alkali stress

2.4 丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

由图4可知，SA处理的M9-T337幼苗叶片的SOD、POD和CAT活性均较CK显著升高，增幅分别为12.85%、19.21%和17.89%。值得注意的是，SA+AMF处理叶片的SOD、POD和CAT表现出更高的活性，与SA处理相比，分别显著提高30.45%、38.87%和19.35%。

2.5 丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗叶片ROS含量的影响

由图5可知，SA处理M9-T337幼苗叶片的H_2O_2含量和$O_2^{\cdot-}$产生速率均较CK显著升高，分别为CK的2.03倍和2.39倍。SA+AMF处理的叶片H_2O_2含量和$O_2^{\cdot-}$产生速率均较SA处理呈现不同程度的下降，但仍显著高于CK，分别较SA处理显著下降18.09%和27.03%。

2.6 丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗叶片AsA-GSH循环的影响

2.6.1 AsA-GSH循环相关酶活性 由图6可知，SA处理的M9-T337幼苗叶片的APX、GR和MDHAR活性均较CK呈现不同程度的升高，其中GR活性增幅最大，为142.11%。而SA+AMF处理的APX、GR和MDHAR活性较SA处理显著升高，分别较SA处理升高48.89%、21.38%和70.27%。值得注意的是，SA处理的M9-T337幼苗叶片的AAO活性较CK显著降低，降幅为70.83%，而SA+AMF处理的叶片AAO活性显著高于SA处理，但较CK显著降低26.39%。

2.6.2 AsA-GSH循环相关物质含量 由图7可知，SA处理的M9-T337幼苗叶片的AsA和GSH含量均下降，较CK分别显著降低29.09%和45.71%。SA+AMF处理叶片的AsA和GSH含量显著低于CK，但显著高于SA处理，分别比CK显著下降29.09%和

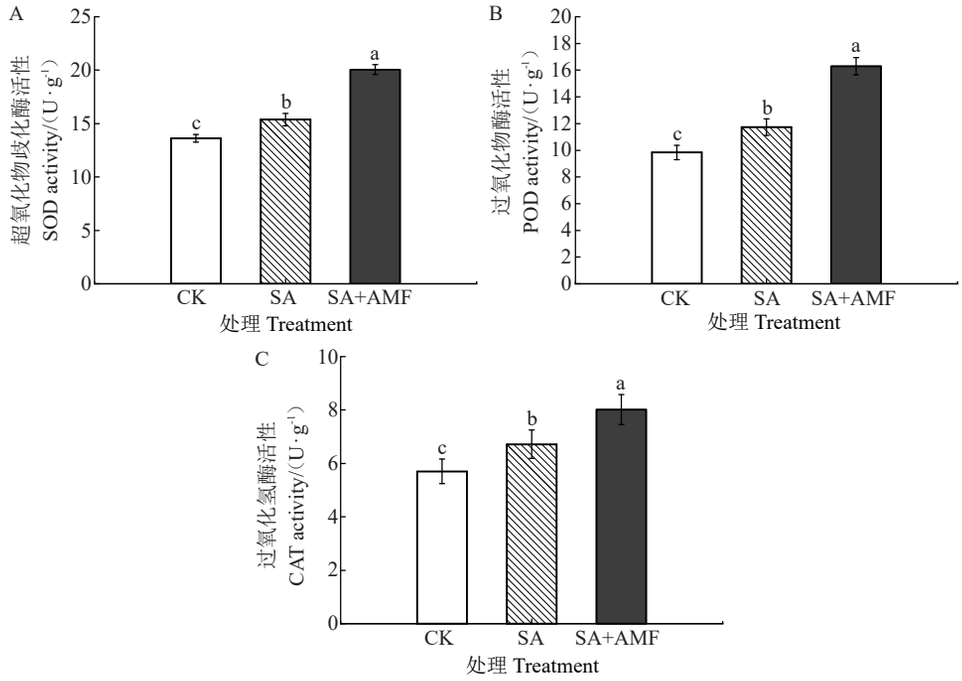


图4　丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 4　Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on antioxidant enzyme activities in leaves of apple rootstock M9-T337 seedlings under saline-alkali stress

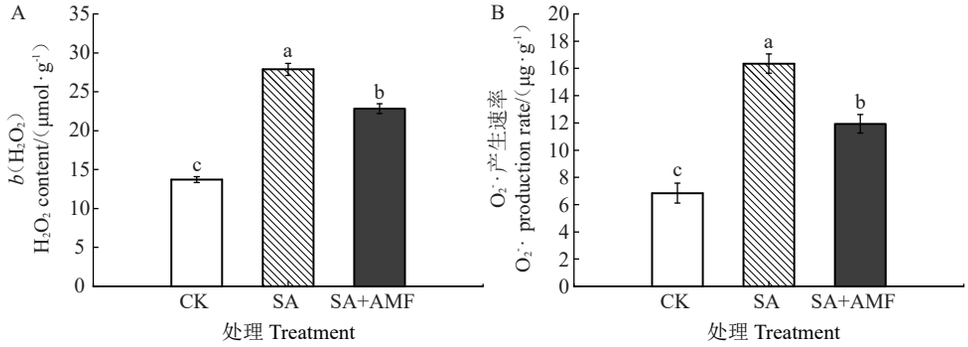


图5　丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗叶片ROS含量的影响

Fig. 5　Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on ROS content in leaves of apple rootstock M9-T337 seedlings under saline-alkali stress

9.29%。与此相反的是，SA处理叶片的DHA和GSSG含量均较CK显著升高，分别为CK的1.69倍和1.68倍，而SA+AMF处理叶片的DHA和GSSG含量均显著低于SA处理，分别较SA处理显著下降10.40%和12.12%。

2.7　丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗叶片Na^+和K^+含量的影响

由图8可知，SA处理显著降低了M9-T337幼苗叶片的K^+含量，较CK下降40.05%。相比之下，SA+AMF处理叶片的K^+含量较SA显著升高，增幅为15.40%。值得注意的是，SA处理叶片的Na^+和Na^+/K^+均较CK呈现不同程度的升高，增幅分别为90.41%和217.59%。与SA处理相比，SA+AMF处理显著降低了叶片的Na^+和Na^+/K^+，降幅分别为18.02%和28.96%。

2.8　丛枝菌根真菌对苹果砧木M9-T337幼苗盐碱胁迫应答基因表达的影响

由图9可知，盐碱胁迫对钠钾平衡以及ROS清除相关基因的表达产生显著影响。与CK相比，SA处理下*MdAREB1*、*MdNHX2*、*MdSOS2*、*MdSOS3*和*MdGORK1*的表达量显著升高，分别为CK的1.65倍、6.43倍、2.31倍、3.27倍和8.82倍。相比之下，SA+AMF处理下*MdAREB1*、*MdNHX2*、*MdSOS2*、*MdSOS3*和*MdGORK1*的表达量均较SA处理显著升高，分别

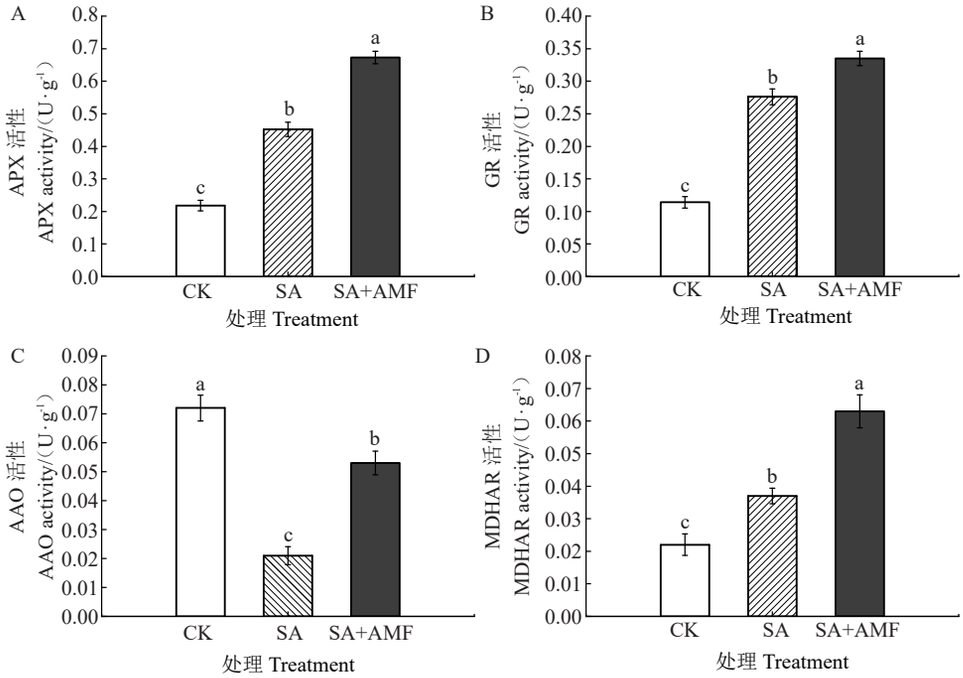


图6 丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗叶片AsA-GSH循环相关酶活性的影响

Fig. 6 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on AsA-GSH cycle-related enzyme activities in leaves of apple rootstock M9-T337 seedlings under saline-alkali stress

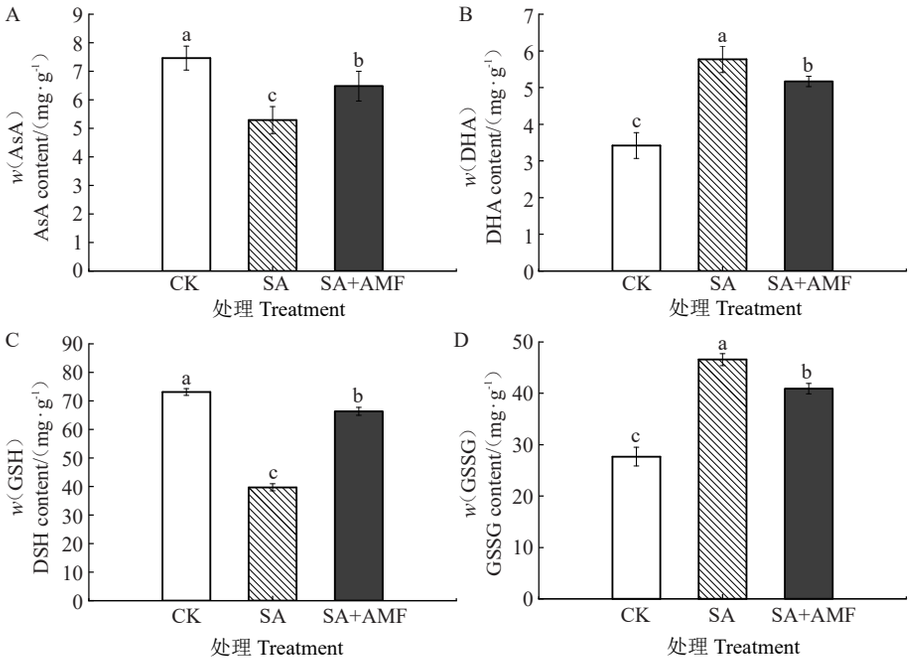


图7 丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗叶片AsA-GSH循环相关物质含量的影响

Fig. 7 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the content of AsA-GSH cycle-related substances in leaves of apple rootstock M9-T337 seedlings under saline-alkali stress

为SA处理的1.38倍、1.22倍、1.15倍、1.49倍和1.23倍。值得注意的是，*MdSOD1*的表达量呈现出相反的变化趋势，SA处理下*MdSOD1*表达量仅为CK的45.00%，而在AMF预处理下*MdSOD1*表达量较SA处理显著升高，增幅为73.33%，但仍显著低于CK。

2.9 AMF对盐碱胁迫下苹果砧木M9-T337幼苗生理效应的综合评价

将处理后M9-T337幼苗叶片的27个生理指标

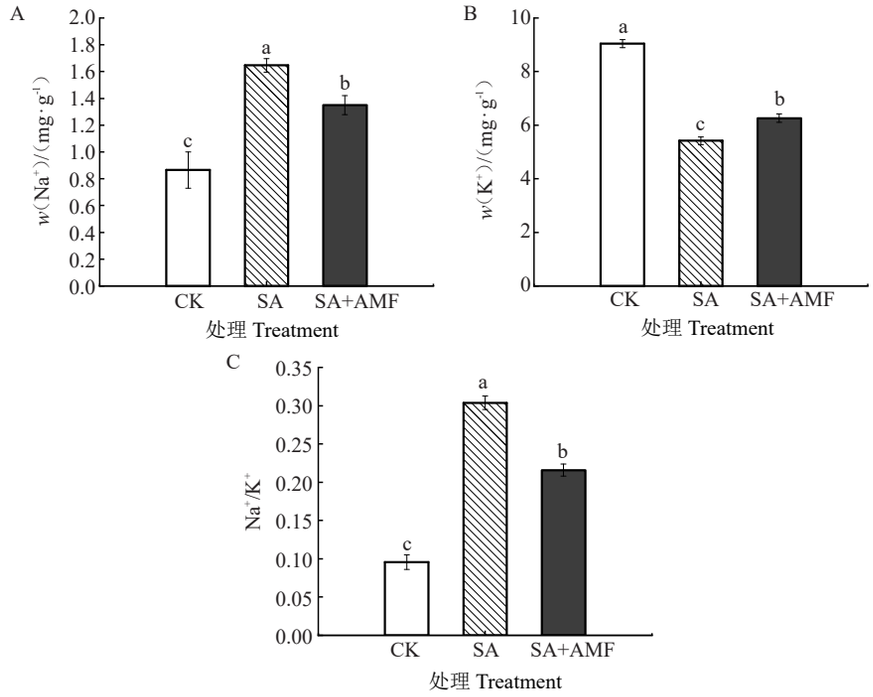


图8　丛枝菌根真菌对盐碱胁下苹果砧木M9-T337幼苗叶片Na^+和K^+含量的影响

Fig. 8　Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on Na^+ and K^+ content in leaves of apple rootstock M9-T337 seedlings under saline-alkali stress

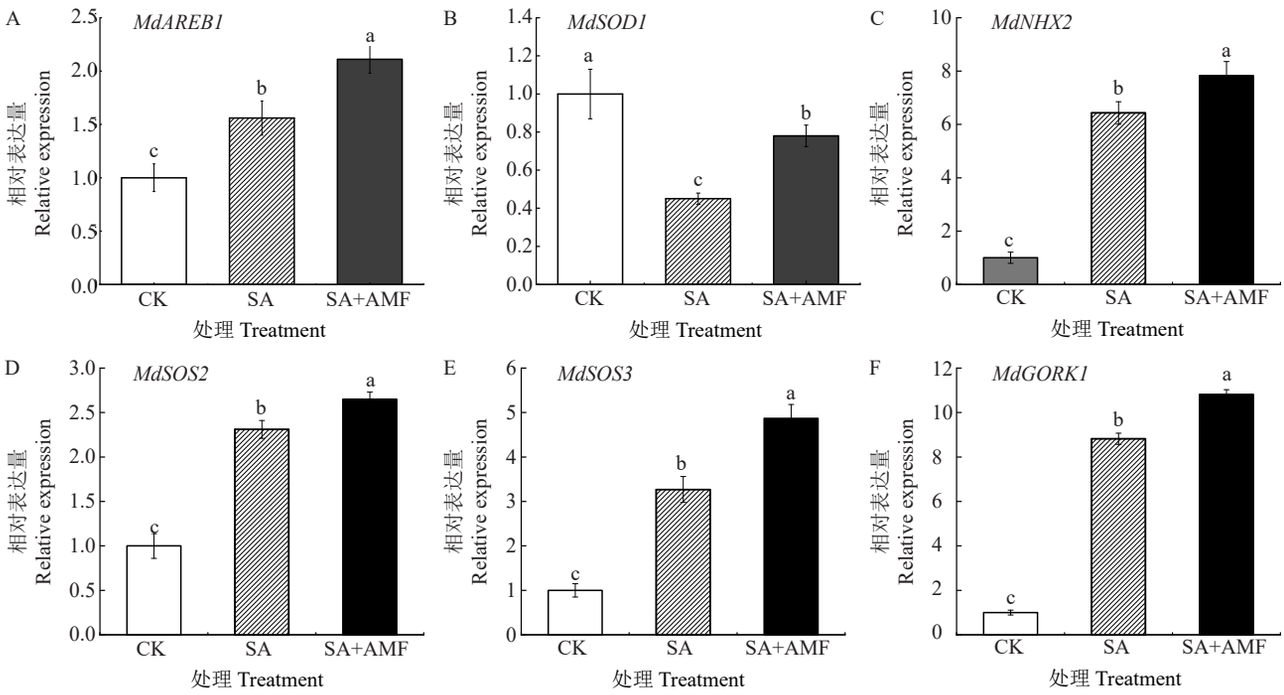
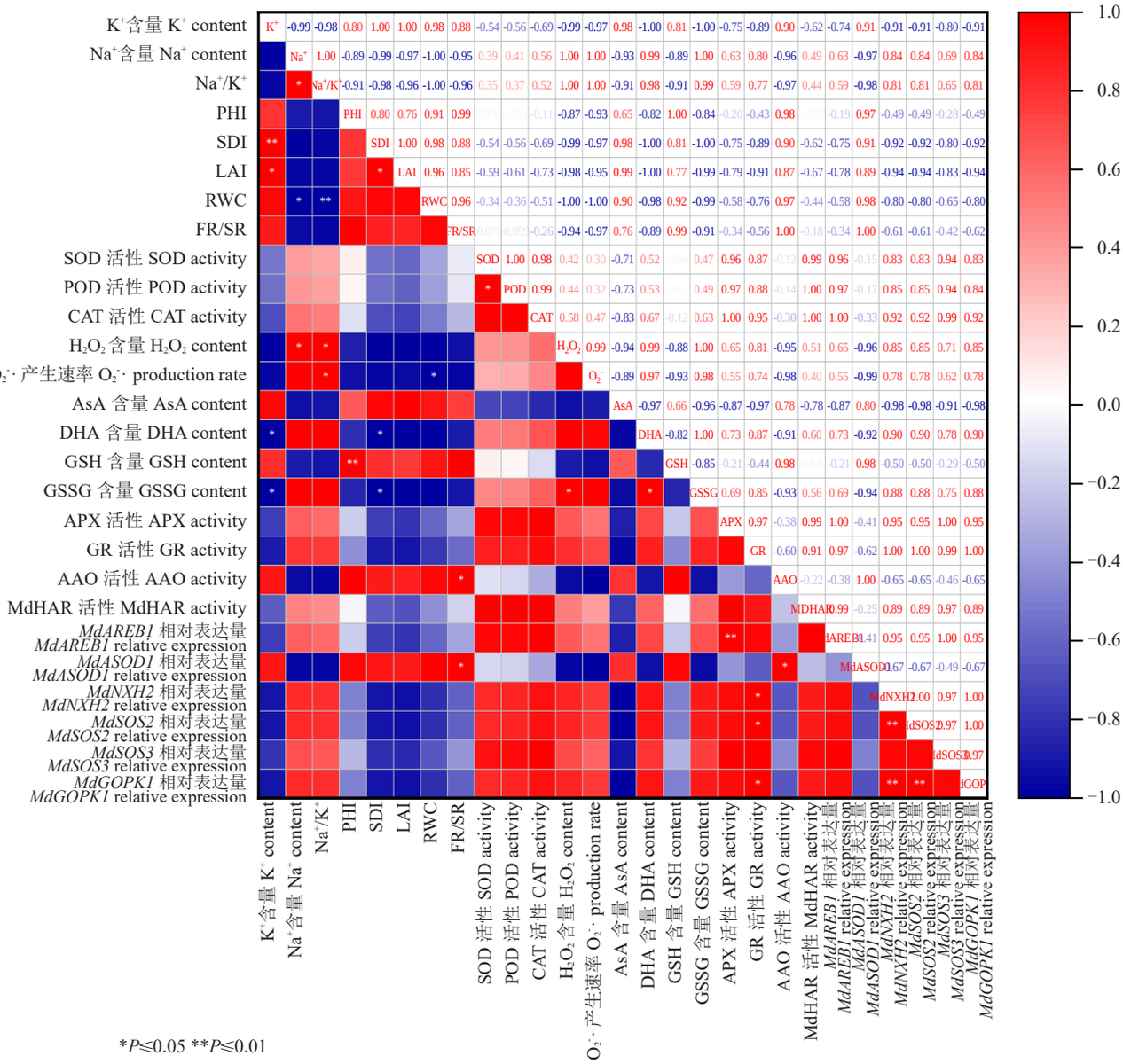


图9　丛枝菌根真菌对苹果砧木M9-T337幼苗盐碱胁迫应答基因表达的影响

Fig. 9　Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the expression of saline-alkali stress response genes in apple rootstock M9-T337 seedlings

进行相关性分析（图10）。结果表明，M9-T337幼苗叶片的K^+含量与SDI呈极显著正相关（$P<0.01$），与LAI呈显著正相关（$P<0.05$），与DHA和GSSG含量呈显著负相关（$P<0.05$）；Na^+含量与H_2O_2含量呈显著正相关；GR活性与*MdNHX2*、*MdSOS2*和*MdGOPK1*的表达水平呈显著正相关（$P<0.05$）。



PHI. 株高增长量；SDI. 茎粗增长量；LAI. 叶面积增长量；RWC. 叶片相对含水量；FR/SR. 鲜根冠比。

PHI. Plant height increase; SDI. Stem diameter increase; LAI. Leaf area increase; RWC. Relative water content of leaves; FR/SR. Fresh root to shoot ratio.

图 10 相关性分析

Fig. 10 Correlation analysis

为综合评价盐碱胁迫下M9-T337幼苗对AMF的生理响应特性，将27个指标进行主成分分析。提取特征值大于1的2个主成分，累计方差贡献率达98.688%，达到分析要求（表2）。将提取的2个主成分的得分值代入综合评价函数$F=F1\times78.556\%+F2\times20.132\%$，计算每个处理的综合得分（表3）。其中，

表 2 主成分及方差贡献率

Table 2 Principal component and variance contribution rate

主成分 Principal component	特征值 Eigenvalue	方差贡献率 Proportion of variance/%	累计方差贡献率 Cumulative variance contribution rate/%
PC1	21.210	78.556	78.556
PC2	5.790	20.132	98.688

表 3 综合得分排名

Table 3 Comprehensive score ranking

处理 Treatment	*F*1	*F*2	综合得分 Comprehensive score	综合得分排名 Comprehensive score ranking
CK	−1.149 8	−0.106 0	−0.924 6	3
SA	0.666 7	−0.942 8	0.333 9	2
SA+AMF	0.483 1	1.048 8	0.590 7	1

SA+AMF处理综合得分最高，为0.590 7。因此，AMF对盐碱胁迫下M9-T337幼苗具有较好的缓解效应。

3 讨　论

植物生物量、根冠比及光合效率是衡量抗盐碱性的核心表型指标，直接反映植物对胁迫的适应能力[25]。生物量的维持表明碳同化与分配的协调性，根冠比的优化有助于平衡水分吸收与地上部生长，而光合效率的稳定性则是逆境下能量供应的保障[26]。研究结果表明，SA处理的M9-T337幼苗的地上部和根系生物量相较CK显著下降，而AMF预处理显著提升了M9-T337幼苗的地上部和根系生物量，与Han等[15]提出的“菌根依赖性生物量补偿效应”理论相符。SA处理的M9-T337幼苗中部叶片边缘出现黄化及枯萎现象，而SA+AMF处理的幼苗仅有底部叶片黄化，无边缘枯萎现象，这可能是菌根共生通过调控叶绿体发育相关基因的表达实现光合修复[27]，从而改善了盐碱胁迫下M9-T337幼苗的生长状况。值得注意的是，SA+AMF处理幼苗的根冠比较SA处理显著提升（19.3%），表明AMF可能通过调节碳素的分配格局，在一定程度上增强了根部作为同化物“库”的能力，同时降低了叶片作为“源”的负担，从而维持了植物源-库之间的动态平衡，促进了盐碱胁迫下M9-T337幼苗的生长发育[27]。进一步分析生长指标发现，SA处理显著抑制了M9-T337幼苗的生长，其茎粗、叶面积和株高增长量及根冠比、叶片相对含水量均显著低于CK，而SA+AMF处理下的这些生长指标均显著高于SA处理。这些结果充分表明，AMF通过多方面的调节作用，显著增强苹果砧木M9-T337幼苗在盐碱胁迫下的生长性能和耐逆性。

抗氧化酶（SOD、POD、CAT）活性与AsA-GSH循环是植物清除ROS的关键防线，其协同效率决定了膜脂过氧化（MDA含量）和氧化损伤的严重程度[28]。酶促系统直接中和ROS，而非酶促系统通过维持抗坏血酸-谷胱甘肽的动态平衡修复氧化损伤[29]。笔者在本研究中发现，AMF显著增强M9-T337幼苗的抗氧化酶活性。具体而言，AMF显著提升了SOD、POD和CAT活性，这些酶作为植物体内过量ROS的清除剂，能够迅速将ROS转化为无害物质，从而减轻了膜脂过氧化引发的氧化损伤。进一步分析发现，AMF可能通过提升AsA-GSH循环中APX、GR和MDHAR等关键酶活性，加快AsA和GSH的再生与循环，增强非酶抗氧化机制的效率，协同清除多余的ROS。

Na^+/K^+稳态是植物耐盐碱的核心生理指标，直接决定细胞的渗透调节、酶活性及膜电位的稳定性[30]。笔者发现，SA处理相较CK显著降低了M9-T337幼苗叶片的K^+含量，同时使Na^+和Na^+/K^+显著升高，表明盐碱胁迫严重破坏了M9-T337幼苗的离子平衡。而接种AMF（SA+AMF处理）能够显著缓解离子失衡状况，使叶片K^+含量显著回升，同时降低Na^+含量和Na^+/K^+。这一现象可能与AMF增强根际离子选择性吸收能力、调节Na^+外排与K^+保持过程有关，从而提升了植株对离子胁迫的耐受性[31]。AMF处理能够上调苹果中*MdSOS2*与*MdNHX2*等与Na^+转运相关的基因表达，这可能通过增强液泡膜上Na^+/H^+逆向转运活性，促进Na^+向液泡的区隔，从而有效降低细胞质中Na^+浓度，缓解其毒性累积[32]。

在复合盐碱胁迫下，*GORK1*介导的K^+选择性吸收与*AREB1*主导的ABA信号通路协同激活，是区别于单一胁迫的核心抗性特征，直接决定了离子选择性与胁迫信号转导的耦合效率[26]。AMF预处理显著上调了*MdGORK1*的表达，表明AMF可能通过提高根系对K^+的主动吸收能力，部分缓解了由H^+泵抑制造成的K^+流失[33]。同时，AMF预处理也显著诱导了*MdAREB1*的高表达，表明AMF可能通过ABA信号通路增强胁迫响应能力，与付海奇等[34]提出的激素-代谢物互作模型一致。这些发现揭示了复合胁迫下AMF调控网络的复杂性。

植物对盐碱胁迫的响应是一个极其复杂的生理生化过程，单一指标不足以全面评价植物的抗盐碱能力。为了全面评估AMF对盐碱胁迫下M9-T337幼苗的调控作用，采用主成分分析法对3个处理下的27个指标进行了综合评价。结果显示两个主成分（PC1和PC2）的贡献率分别为78.556%和20.132%，累计贡献率为98.688%。主成分分析结果表明，AMF可以有效缓解盐碱胁迫对M9-T337幼苗的损害。

4 结　论

笔者系统揭示了丛枝菌根真菌（AMF）在缓解

苹果砧木M9-T337幼苗盐碱胁迫中的多层调控机制。AMF通过协同调节离子稳态（上调*MdSOS2*、*MdNHX2*、*MdGORK1*等基因表达）、提高K^+吸收及Na^+区隔化效率，有效缓解了离子毒害。同时，AMF还通过激活AsA-GSH循环与抗氧化酶系统，提高了氧自由基清除能力，减轻了膜脂过氧化损伤，从而维持了细胞膜稳定性。此外，AMF还可能通过改善源-库关系、提高根冠比与光合效率，全面改善幼苗在盐碱逆境下的生理活性与生长表现。研究结果不仅丰富了对AMF在果树砧木耐逆调控中作用机制的理解，也为盐碱地苹果建园提供了理论依据与技术支撑。

参考文献 References：

[1] LIU L L，WANG B S. Protection of halophytes and their uses for cultivation of saline-alkali soil in China[J]. Biology，2021，10(5)：353.

[2] 关秀玲，申健. 植物响应盐碱胁迫的生理和分子机制研究进展[J]. 江苏农业科学，2024，52(21)：10-16.
GUAN Xiuling，SHEN Jian. Research progress on physiological and molecular mechanisms of plant in response to salt alkali stress[J]. Jiangsu Agricultural Sciences，2024，52(21)：10-16.

[3] HASANUZZAMAN M，BHUYAN M H M B，PARVIN K，BHUIYAN T F，ANEE T I，NAHAR K，HOSSEN M S，ZULFIQAR F，ALAM M M，FUJITA M. Regulation of ROS metabolism in plants under environmental stress：A review of recent experimental evidence[J]. International Journal of Molecular Sciences，2020，21(22)：8695.

[4] TEBINI M，CHIEB M，LUU D T，DAILLY H，LUTTS S，AHMED H B，CHALH A. Assessment of salt stress effects on antioxidant levels and membrane transport protein in *Amaranthus caudatus*[J]. Journal of Plant Growth Regulation，2025，44(6)：3318-3329.

[5] 仪泽会，毛丽萍，赵婧. 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗生长、抗氧化能力及渗透调节能力的影响[J]. 植物生理学报，2020，56(9)：1943-1954.
YI Zehui，MAO Liping，ZHAO Jing. Effects of grafting on growth，antioxidant capacity and osmotic adjustment capacity of green pepper seedlings under mixed salt-alkali stress[J]. Plant Physiology Journal，2020，56(9)：1943-1954.

[6] XIAN X L，ZHANG Z X，WANG S C，CHENG J，GAO Y L，MA N Y，LI C L，WANG Y X. Exogenous melatonin strengthens saline-alkali stress tolerance in apple rootstock M9-T337 seedlings by initiating a variety of physiological and biochemical pathways[J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture，2024，11(1)：58.

[7] JIA X M，ZHU Y F，ZHANG R，ZHU Z L，ZHAO T，CHENG L，GAO L Y，LIU B，ZHANG X Y，WANG Y X. Ionomic and metabolomic analyses reveal the resistance response mechanism to saline-alkali stress in *Malus halliana* seedlings[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2020，147：77-90.

[8] ZHAI J T，XIAN X L，ZHANG Z X，WANG Y X. Nano-zinc oxide can enhance the tolerance of apple rootstock M9-T337 seedlings to saline alkali stress by initiating a variety of physiological and biochemical pathways[J]. Plants，2025，14(2)：233.

[9] EVELIN H，DEVI T S，GUPTA S，KAPOOR R. Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis：Current understanding and new challenges[J]. Frontiers in Plant Science，2019，10：470.

[10] 段海霞，罗崇亮，师茜，康生萍，赵玲，熊友才. 丛枝菌根真菌对植物-土壤系统的影响研究进展[J]. 生态学报，2025，45(1)：475-491.
DUAN Haixia，LUO Chongliang，SHI Qian，KANG Shengping，ZHAO Ling，XIONG Youcai. Research progress in the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant-soil systems[J]. Acta Ecologica Sinica，2025，45(1)：475-491.

[11] 苑海鹏，叶云舒，司皓，纪秋研，张玉红. 丛枝菌根真菌对植物逆境胁迫抗性及次生代谢产物合成的影响[J]. 生物技术通报，2024，40(6)：45-56.
YUAN Haipeng，YE Yunshu，SI Hao，JI Qiuyan，ZHANG Yuhong. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant stress resistance and secondary metabolite synthesis[J]. Biotechnology Bulletin，2024，40(6)：45-56.

[12] 王子贺，刘雅洁，金蕴，卢晓瑜，李进华，杨春雪. 盐胁迫下丛枝菌根真菌接种和虎尾草伴生对羊草生长和生理特性的影响[J]. 中国草地学报，2024，46(6)：22-35.
WANG Zihe，LIU Yajie，JIN Yun，LU Xiaoyu，LI Jinhua，YANG Chunxue. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation and association with *Chloris virgata* on growth and physiological characteristics of *Leymus chinensis* under salt stress[J]. Chinese Journal of Grassland，2024，46(6)：22-35.

[13] 谭英，尹豪. 盐胁迫下根施AMF和褪黑素对紫花苜蓿生长、光合特征以及抗氧化系统的影响[J]. 草业学报，2024，33(6)：64-75.
TAN Ying，YIN Hao. Effects of root application of an arbuscular mycorrhizal fungus and melatonin on the growth，photosynthetic characteristics，and antioxidant system of *Medicago sativa* under salt stresss[J]. Acta Prataculturae Sinica，2024，33(6)：64-75.

[14] DERE S. Mitigating the adverse effects of salt stress on pepper plants through arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and beneficial bacterial (PGPR) inoculation[J]. Horticulturae，2024，10(11)：1150.

[15] HAN S，CHENG Y，WU G Q，HE X W，ZHAO G Z. Enhancing salt tolerance in poplar seedlings through arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis[J]. Plants，2024，13(2)：233.

[16] 侯亚男，江帆，周舒扬，陈丁尹，朱怡杰，缪怡宁，岑锎，王怡芳，

吴敏，刘鹏. 镉胁迫下丛枝菌根真菌对彩叶草生理代谢和根系损伤的影响[J]. 生物工程学报，2025，41(2)：680-692.
HOU Yanan，JIANG Fan，ZHOU Shuyang，CHEN Dingyin，ZHU Yijie，MIAO Yining，CEN Kai，WANG Yifang，WU Min，LIU Peng. Arbuscular mycorrhizal fungi improve physiological metabolism and ameliorate root damage of *Coleus scutellarioides* under cadmium stress[J]. Chinese Journal of Biotechnology，2025，41(2)：680-692.

[17] 彭梓程，杜洪力，王铭，张凤华，杨海昌. 丛枝菌根真菌调控盐碱胁迫下棉花生长及离子平衡的研究[J]. 中国农业科技导报(中英文)，2025，27(2)：33-41.
PENG Zicheng，DU Hongli，WANG Ming，ZHANG Fenghua，YANG Haichang. Research on AMF regulation of cotton growth and ion balance under salt alkali stress[J]. Journal of Agricultural Science and Technology，2025，27(2)：33-41.

[18] CHANDRASEKARAN M，BOOPATHI T，MANIVANNAN P. Comprehensive assessment of ameliorative effects of AMF in alleviating abiotic stress in tomato plants[J]. Journal of Fungi，2021，7(4)：303.

[19] 谢芳，任利明，丁飞，张硕新. 褪黑素对干旱胁迫下花椒影响的生理和转录组分析[J]. 西北林学院学报，2023，38(4)：1-10.
XIE Fang，REN Liming，DING Fei，ZHANG Shuoxin. Physiological and transcriptomic analyses of the effects of melatonin on *Zanthoxylum bungeanum* under drought stress[J]. Journal of Northwest Forestry University，2023，38(4)：1-10.

[20] 山雨思，代欢欢，何潇，辛正琦，吴能表. 外源茉莉酸甲酯和水杨酸对盐胁迫下颠茄生理特性和次生代谢的影响[J]. 植物生理学报，2019，55(9)：1335-1346.
SHAN Yusi，DAI Huanhuan，HE Xiao，XIN Zhengqi，WU Nengbiao. Effects of exogenous methyl jasmonate and salicylic acid on physiological characteristics and secondary metabolism of *Atropa belladonna* under NaCl stress[J]. Plant Physiology Journal，2019，55(9)：1335-1346.

[21] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京：高等教育出版社，2003.
ZOU Qi. Experimental guidance for plant physiology[M]. Beijing：Higher Education Press，2003.

[22] KAMBLE D，CHAVAN P，JONDHALE V. Study of potassium and sodium content of Mahad-Raigad tertiary soil by flame photometry[J]. Asian Journal of Research in Chemistry，2021：417-420.

[23] 张瑞. 垂丝海棠响应盐碱胁迫的生理特性及基于转录组学分析的 *MhPR1* 功能基因验证[D]. 兰州：甘肃农业大学，2021.
ZHANG Rui. Response of *Malus halliana* to saline-alkali stress and verification of *MhPR1* functional based on transcriptomic[D]. Lanzhou：Gansu Agricultural University，2021.

[24] 孙志娟，刘文杰，郑晓东，袭祥利，马长青，刘晓丽，王彩虹，田义轲. 褪黑素对盐碱胁迫下平邑甜茶幼苗生长的影响及其机制[J]. 园艺学报，2023，50(8)：1697-1710.
SUN Zhijuan，LIU Wenjie，ZHENG Xiaodong，XI Xiangli，MA Changqing，LIU Xiaoli，WANG Caihong，TIAN Yike. Effects and functional mechanism of melatonin on the growth of *Malus hupehensis* seedlings under saline-alkali stress[J]. Acta Horticulturae Sinica，2023，50(8)：1697-1710.

[25] WEN Y Q，SHI F，ZHANG B，LI K，CHANG W，FAN X X，DAI C L，SONG F Q. *Rhizophagus irregularis* and biochar can synergistically improve the physiological characteristics of saline-alkali resistance of switchgrass[J]. Physiologia Plantarum，2024，176(3)：e14367.

[26] ZHU J K. Abiotic stress signaling and responses in plants[J]. Cell，2016，167(2)：313-324.

[27] SHINDE S，NAIK D，CUMMING J R. Carbon allocation and partitioning in *Populus tremuloides* are modulated by ectomycorrhizal fungi under phosphorus limitation[J]. Tree Physiology，2018，38(1)：52-65.

[28] HASANUZZAMAN M，BHUYAN M H M B，ZULFIQAR F，RAZA A，MOHSIN S M，AL MAHMUD J，FUJITA M，FOTOPOULOS V. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress：Revisiting the crucial role of a universal defense regulator[J]. Antioxidants，2020，9(8)：681.

[29] HE Y，ZHOU J X，HU Y F，FANG C Y，YU Y J，YANG J，ZHU B，RUAN Y L，ZHU Z J. Overexpression of sly-miR398b increased salt sensitivity likely *via* regulating antioxidant system and photosynthesis in tomato[J]. Environmental and Experimental Botany，2021，181：104273.

[30] AMANIFAR S，TOGHRANEGAR Z. The efficiency of arbuscular mycorrhiza for improving tolerance of *Valeriana officinalis* L. and enhancing valerenic acid accumulation under salinity stress[J]. Industrial Crops and Products，2020，147：112234.

[31] PORCEL R，AROCA R，AZCON R，RUIZ-LOZANO J M. Regulation of cation transporter genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice plants subjected to salinity suggests improved salt tolerance due to reduced Na^+ root-to-shoot distribution[J]. Mycorrhiza，2016，26(7)：673-684.

[32] KHALID M，HASSANI D，LIAO J L，XIONG X，BILAL M，HUANG D F. An endosymbiont *Piriformospora indica* reduces adverse effects of salinity by regulating cation transporter genes，phytohormones，and antioxidants in *Brassica campestris* ssp. *chinensis*[J]. Environmental and Experimental Botany，2018，153：89-99.

[33] CHENG H Q，ZOU Y N，WU Q S，KUČA K. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate drought stress in trifoliate orange by regulating H^+-ATPase activity and gene expression[J]. Frontiers in Plant Science，2021，12：659694.

[34] 付海奇，刘晓，宋姝，吕婉嘉，杨永青. 次生代谢物调控植物抵抗盐碱胁迫的机制[J]. 植物生理学报，2023，59(4)：727-740.
FU Haiqi，LIU Xiao，SONG Shu，LÜ Wanjia，YANG Yongqing. Mechanisms of secondary metabolites regulating plant resistance to salinity and alkali stress[J]. Plant Physiology Journal，2023，59(4)：727-740.