

丛枝菌根真菌对 NaCl 胁迫和非胁迫下拟南芥相关指标的影响

宋娟^{1,2}, 吴祝华², 王靖涵^{1,2}, 陈凤毛^{2,①}, 闵莉静^{1,2}, 罗伊¹

(1. 湖州师范学院, 浙江湖州 313000; 2. 南京林业大学林草学院、水土保持学院, 江苏南京 210037)

摘要: 为探究丛枝菌根真菌对拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.] 耐盐性的影响, 测定了接种摩西斗管囊霉 [*Funneliformis mosseae* (T. H. Nicolson et Gerd.) C. Walker et A. Schüßler] 和细凹无梗囊霉 (*Acaulospora scrobiculata* Trappe) 后及 (或) 质量体积分数 2% NaCl 胁迫下拟南芥种子萌发率、幼苗鲜质量和根长及抗逆相关基因表达情况。结果显示: 在无 NaCl 胁迫下, 接种细凹无梗囊霉显著 ($P < 0.05$) 提高了拟南芥种子萌发率, 接种 2 种菌均显著提高了幼苗鲜质量而降低了幼苗根长; 在 NaCl 胁迫下, 接种 2 种菌均明显提高了种子萌发率及幼苗鲜质量和根长, 且以细凹无梗囊霉的影响更为明显。在 NaCl 胁迫和非胁迫下, 接种摩西斗管囊霉使 *PAP1*、*PDF1*、*POD* 表达水平显著上调, 接种细凹无梗囊霉使 *NCED3* 表达水平显著上调。总体来看, 摩西斗管囊霉和细凹无梗囊霉均能够促进拟南芥种子萌发和幼苗生长并提高其耐盐性, 且细凹无梗囊霉的作用更为明显。

关键词: 摩西斗管囊霉; 细凹无梗囊霉; 盐胁迫; 拟南芥; 种子萌发; 幼苗生长

中图分类号: Q948.12⁺2.3; Q948.113 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2024)06-0113-04

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2024.06.14

Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on relative indexes of *Arabidopsis thaliana* under NaCl stress and non-stress SONG Juan^{1,2}, WU Zhuhua², WANG Jinghan^{1,2}, CHEN Fengmao^{2,①}, MIN Lijing^{1,2}, LUO Yi¹ (1. Huzhou Normal University, Huzhou 313000, China; 2. College of Forestry and Grassland, College of Soil and Water Conservation, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2024, 33(6): 113-116

Abstract: To investigate the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on salt tolerance of *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh., the seed germination rate, fresh mass and root length of seedlings, and expression of stress resistance related genes in *A. thaliana* after inoculation with *Funneliformis mosseae* (T. H. Nicolson et Gerd.) C. Walker et A. Schüßler and *Acaulospora scrobiculata* Trappe and (or) under mass volume fraction of 2% NaCl stress were measured. The results show that under no NaCl stress, inoculation with *A. scrobiculata* significantly ($P < 0.05$) increases the seed germination rate of *A. thaliana*, while inoculations with both fungi significantly increase the fresh mass of seedlings but reduce the root length of seedlings; under NaCl stress, inoculations with both fungi significantly increase the seed germination rate and fresh mass and root length of seedlings, and the effect of *A. scrobiculata* is more evident. Under both NaCl stress and non-stress, inoculation with *F. mosseae* significantly upregulates the expression levels of *PAP1*, *PDF1*, and *POD*, while inoculation with *A. scrobiculata* significantly upregulates the expression level of *NCED3*. Overall, both *F. mosseae* and *A. scrobiculata* can promote the seed germination and seedling growth of *A. thaliana* and enhance its salt tolerance, and the effect of *A. scrobiculata* is more evident.

Key words: *Funneliformis mosseae* (T. H. Nicolson et Gerd.) C. Walker et A. Schüßler; *Acaulospora scrobiculata* Trappe; salt stress; *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.; seed germination; seedling growth

土壤盐渍化对土壤质量、农作物生长和生态环境造成了严重危害, 给农业生产和可持续发展带来了巨大挑战。目前全球盐渍化土壤面积约 $9.55 \times 10^9 \text{ hm}^2$ ^[1]; 中国盐渍化土壤面积约 $3.69 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 占全国可利用土地面积的 4.88%^[2]。如何缓解或降低盐碱化对植物造成的损害, 已逐渐成为研究热点。已有研究表明接种有益微生物 [如丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)] 是修复盐碱地、提高植物耐盐性的有

效手段^[3]。

AMF 是自然界中普遍存在的一种内共生真菌, 具有促进植物生长, 增强植株抗逆性的功能^[4]。摩西斗管囊霉 [*Funneliformis mosseae* (T. H. Nicolson et Gerd.) C. Walker et A. Schüßler] 是土壤中一种常见的 AMF^[5], 可促进盐胁迫下胡杨 (*Populus euphratica* Oliv.) 幼苗生长^[6]。细凹无梗囊霉 (*Acaulospora scrobiculata* Trappe) 亦属于 AMF^[7], 可促进 Pb 胁迫

收稿日期: 2024-01-16

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31100471)

作者简介: 宋娟 (1987—), 女, 陕西咸阳人, 博士, 讲师, 主要从事森林微生物研究。

①通信作者 E-mail: cfengmao@njfu.edu.cn

引用格式: 宋娟, 吴祝华, 王靖涵, 等. 丛枝菌根真菌对 NaCl 胁迫和非胁迫下拟南芥相关指标的影响 [J]. 植物资源与环境学报, 2024, 33(6): 113-116.

迫下杨梅 (*Morella rubra* Lour.) 幼苗生长^[8]。相关研究报道, AMF 可以诱导莴苣 (*Lactuca sativa* Linn.) 脱落酸 (ABA) 合成相关基因 *LsNCED2* 的表达, 从而增强植株对盐胁迫的耐受性^[9]; AMF 还通过提高沙枣 (*Elaeagnus angustifolia* Linn.) 苗木叶片的过氧化物酶 (POD) 活性来提高植株的耐盐性^[10]。本研究以模式植物拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.] 为材料, 比较了在接种摩西斗管囊霉和细凹无梗囊霉后及 (或) 质量体积分数 2% NaCl 胁迫下拟南芥的种子萌发率、幼苗鲜质量和根长及抗逆相关基因的表达水平, 以期 AMF 促生及抗逆作用机制研究提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

摩西斗管囊霉和细凹无梗囊霉均由北京市农林科学院植物营养与资源研究所提供, 编号分别为 BJ04 和 HK02A。野生型拟南芥种子由作者所在实验室提供。

1.2 方法

1.2.1 实验设计 拟南芥种子用体积分数 30% H₂O₂ 浸泡 6 min 后, 用蒸馏水冲洗 3~5 遍, 置于灭菌培养皿中的无菌滤纸上, 每个培养皿 20 粒种子, 于 25 °C 恒温培养箱培养。实验设 6 个处理, 分别为无 NaCl 胁迫下不接菌 [对照 (CK)]、NaCl 胁迫下不接菌 (NaCl)、无 NaCl 胁迫下接种摩西斗管囊霉 (BJ04)、无 NaCl 胁迫下接种细凹无梗囊霉 (HK02A)、NaCl 胁迫下接种摩西斗管囊霉 (NaCl-BJ04)、NaCl 胁迫下接种细凹无梗囊霉 (NaCl-HK02A)。2 种菌均按每个培养皿 200 个孢子施加, NaCl 胁迫处理为在每个培养皿中加入质量体积分数 2% NaCl 溶液, 每 24 h 更换 1 次盐溶液和滤纸, 以保持 NaCl 水平恒定; 无 NaCl 胁迫处理则施以等量蒸馏水。每个处理 3 个培养皿, 视为 3 个重复。

1.2.2 种子萌发率测定 种子萌发以露白为标准, 分别在处理 1、2、3、4 d 记录不同处理拟南芥种子的萌发数量, 按照公式

“种子萌发率 = (萌发种子数/供试种子总数) × 100%” 计算种子萌发率。

1.2.3 幼苗生长指标测定 处理 7 d 后, 用游标卡尺 (精度 0.02 mm) 测量拟南芥幼苗主根长 (根颈至根尖的距离), 用电子天平 (精度 0.1 mg) 称量拟南芥单株幼苗鲜质量, 每个处理测量 6 株。

1.2.4 基因表达分析 对 ABA 合成相关基因 *NCED3*、乙烯合成相关基因 *ERF1*、茉莉酸 (JA) 合成相关基因 *PDF1*、花青素合成相关基因 *PAP1*、过氧化物酶基因 *POD* 进行表达分析, 以 *Actin* 为内参基因。取处理 7 d 后的拟南芥幼苗, 采用 TRIzol 试剂 (上海源叶生物科技有限公司), 按照说明书中的方法提取拟南芥幼苗总 RNA, 用 RR047A 逆转录试剂盒 [宝日生物技术 (北京) 有限公司] 合成 cDNA。 *NCED3*、*ERF1* 和 *PDF1* 的引物序列来源于文献 [11], *Actin* 引物序列来源于文献 [12], 用 Primer 5 软件设计 *PAP1* 和 *POD* 引物序列, 分别为 5'-CTGAGTAAGAAACATGAACCGTG-3' (*PAP1*-F)、5'-GTAACTGTGAAGGATCGAGG-3' (*PAP1*-R) 和 5'-CGCCAACACTCTTTGACAACAAG-3' (*POD*-F)、5'-ACTCATCCTTATCATTCGCTTCGC-3' (*POD*-R)。荧光定量逆转录 PCR (qRT-PCR) 反应体系总体积为 20.0 μL, 包括正、反向引物各 0.4 μL, cDNA 2.0 μL, SYBR Green supermix 10.0 μL, ddH₂O 补齐。扩增程序: 95 °C 预变性 30 s; 95 °C 变性 10 s, 60 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 10 s, 40 个循环。实验设置 3 个生物学重复。采用 2^{-ΔΔC_t} 法计算相对表达量。

1.3 数据统计分析

采用 EXCEL 2013 软件进行数据统计, 采用 SPSS 13.0 软件进行单因素方差分析和多重比较 (最小显著差异法)。

2 结果和分析

2.1 AMF 对 NaCl 胁迫和非胁迫下拟南芥种子萌发的影响

结果 (表 1) 显示: 与无 NaCl 胁迫下不接菌 (对照) 相比,

表 1 丛枝菌根真菌对 NaCl 胁迫和非胁迫下拟南芥种子萌发率及幼苗鲜质量和根长的影响 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 1 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on seed germination rate and fresh mass and root length of seedlings of *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh. under NaCl stress and non-stress ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间种子萌发率/% Seed germination rate at different treatment times				幼苗鲜质量/mg Fresh mass of seedling	幼苗根长/mm Root length of seedling
	1 d	2 d	3 d	4 d		
CK	41.3±4.5a	41.7±1.4b	42.7±1.3b	43.0±0.9c	0.27±0.01c	5.86±0.48a
NaCl	6.0±1.3c	16.0±0.9f	24.0±0.9d	26.7±0.7e	0.12±0.02d	1.77±0.08c
BJ04	10.7±1.6b	22.0±4.0e	44.3±3.6b	44.3±5.1c	0.38±0.01ab	3.28±0.13bc
NaCl-BJ04	12.7±1.1b	26.7±3.8d	32.7±1.4c	32.7±4.1d	0.26±0.00c	2.51±0.57c
HK02A	42.0±1.4a	50.3±0.6a	57.7±3.8a	58.0±1.2b	0.43±0.01a	4.70±0.13ab
NaCl-HK02A	7.0±2.2c	37.0±1.3c	58.0±4.2a	65.0±3.7a	0.32±0.00bc	4.29±0.28ab

¹⁾ 同列中不同小写字母表示在不同处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($P < 0.05$) between different treatments.

²⁾ CK: 无 NaCl 胁迫下不接菌 (对照) No NaCl stress and non-inoculation (the control); NaCl: NaCl 胁迫 NaCl stress; BJ04: 接种摩西斗管囊霉 Inoculation with *Funneliformis mosseae* (T. H. Nicolson et Gerd.) C. Walker et A. Schüßler; HK02A: 接种细凹无梗囊霉 Inoculation with *Acaulospora scrobiculata* Trappe.

2 种 AMF 明显延迟了拟南芥种子萌发时间, 细凹无梗囊霉显著 ($P < 0.05$) 提高了处理 2~4 d 的种子萌发率, NaCl 胁迫处理显著抑制种子萌发。接种摩西斗管囊霉明显提高了 NaCl 胁迫下的种子萌发率, 相较于 NaCl 胁迫处理, NaCl 胁迫下接种摩西斗管囊霉和细凹无梗囊霉的拟南芥种子萌发率在处理 2 d 时分别提高了 66.9% 和 131.2%, 在处理 4 d 时分别提高了 22.5% 和 143.4%; 并且, 在处理 3 和 4 d 时, NaCl 胁迫下接种细凹无梗囊霉处理的种子发芽率显著高于对照。以上结果表明细凹无梗囊霉对 NaCl 胁迫及无胁迫下拟南芥种子萌发的促进作用更加明显。

2.2 AMF 对 NaCl 胁迫和非胁迫下拟南芥幼苗鲜质量和根长的影响

结果(表 1)显示: 与无 NaCl 胁迫下不接菌(对照)相比,

2 种 AMF 显著提高了拟南芥幼苗鲜质量, 但降低了幼苗根长; NaCl 胁迫显著抑制了幼苗鲜质量和根长。NaCl 胁迫下, 接种摩西斗管囊霉和细凹无梗囊霉整体上显著提高了幼苗鲜质量和根长, 细凹无梗囊霉的促进作用更为明显。

2.3 AMF 对 NaCl 胁迫和非胁迫下拟南芥抗逆相关基因表达的影响

结果(表 2)显示: 与无 NaCl 胁迫下不接菌(对照)相比, 接种摩西斗管囊霉处理的拟南芥 *PAP1*、*PDF1*、*POD* 表达水平均显著上调, 接种细凹无梗囊霉处理的 *NCED3* 表达水平显著上调; NaCl 胁迫使 5 个基因的表达水平均下调。NaCl 胁迫下, 接种摩西斗管囊霉使 *PAP1*、*PDF1*、*POD*、*NCED3* 表达水平均上调, 接种细凹无梗囊霉使 *PAP1*、*POD* 的表达水平略微上调, 使 *NCED3* 表达水平大幅上调。

表 2 丛枝菌根真菌对 NaCl 胁迫和非胁迫下拟南芥中抗逆相关基因表达的影响 ($\bar{X} \pm SD$)

Table 2 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on expression of stress resistance related genes in *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh. under NaCl stress and non-stress ($\bar{X} \pm SD$)

处理 ¹⁾ Treatment ¹⁾	各基因的相对表达量 ²⁾ Relative expression of each gene ²⁾				
	<i>PAP1</i>	<i>PDF1</i>	<i>POD</i>	<i>ERF1</i>	<i>NCED3</i>
CK	1.17±0.28bc	1.18±0.29b	0.99±0.29bc	1.00±0.06a	1.63±0.12bc
NaCl	0.64±0.14c	0.16±0.14c	0.51±0.05c	0.79±0.05ab	0.28±0.04c
BJ04	3.11±0.10a	4.99±1.07a	3.47±0.43a	0.23±0.04c	1.04±0.14c
NaCl-BJ04	1.38±0.66bc	0.62±0.18c	1.22±0.49b	0.63±0.08ab	0.69±0.08c
HK02A	2.25±0.06ab	0.64±0.14c	0.83±0.17bc	0.42±0.15bc	9.56±0.73a
NaCl-HK02A	1.00±0.09bc	0.13±0.02c	0.68±0.18bc	0.58±0.03bc	4.41±0.47b

¹⁾ CK: 无 NaCl 胁迫下不接菌(对照) No NaCl stress and non-inoculation (the control); NaCl: NaCl 胁迫 NaCl stress; BJ04: 接种摩西斗管囊霉 Inoculation with *Funneliformis mosseae* (T. H. Nicolson et Gerd.) C. Walker et A. Schüßler; HK02A: 接种细凹无梗囊霉 Inoculation with *Acaulospora scrobiculata* Trappe.

²⁾ 同列中不同小写字母表示在不同处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($P < 0.05$) between different treatments.

3 讨论和结论

土壤盐渍化的发生及扩大已成为制约农业可持续健康生产的重要因子, 特别是在干旱和半干旱地区^[13]。种子是农业生产实践中最基本的生产资料, 其萌发对植物的生存和繁衍起着决定性作用, 但种子在萌发过程中对外界环境的适应能力较差, 对胁迫的响应尤为明显^[14]。有研究表明, 促生菌能显著提高鹅观草 [*Elymus kamoji* (Ohwi) S. L. Chen]^[15]、醉马草 [*Achnatherum inebrians* (Hance) Keng ex Tzvelev]^[16] 的种子萌发率; 内生真菌与黑麦草 (*Lolium perenne* Linn.) 共生除了能够在干旱条件下提高种子萌发率并促进胚根生长外, 还可以缩短种子萌发所需时间^[17]。本研究中, 在质量体积分数 2% NaCl 胁迫下接种摩西斗管囊霉和细凹无梗囊霉的拟南芥种子萌发率均显著提高, 其中细凹无梗囊霉对 NaCl 胁迫和非胁迫下拟南芥种子萌发的促进作用更加明显。

盐胁迫条件下, 接种 AMF 可诱导植物体内 ABA、JA 等内

源激素的合成, 提高植物抵抗盐碱胁迫的能力^[18]。蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula* Gaertn.) 接种 AMF 可有效积累 JA, 提高植株抗盐性^[19]。本研究中, 接种摩西斗管囊霉大幅提高了无 NaCl 胁迫下拟南芥幼苗 JA 合成相关基因 *PDF1* 表达水平, 但对质量体积分数 2% NaCl 胁迫下 *PDF1* 的表达影响不显著, 这可能与接菌方式或苗龄有关。ABA 能够调控植物的许多生理特性, 如诱导抗逆基因的表达, 提高保护酶的活性, 从而减轻盐害^[20]。本研究中, 在无 NaCl 胁迫或质量体积分数 2% NaCl 胁迫下接种细凹无梗囊霉的拟南芥幼苗中 ABA 合成相关基因 *NCED3* 的表达水平均显著上调, 表明细凹无梗囊霉可能通过促进拟南芥中 ABA 积累来抵抗盐胁迫。

花青素是一种具有天然生物活性的植物色素, 可增强植物对高温、低温、盐胁迫、干旱、虫害和疾病等的抵抗能力^[21]。据报道, 在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下, 耐盐基因型水稻 (*Oryza sativa* Linn.) 的花青素含量显著高于盐敏感基因型水稻^[22]。本研究中, 接种摩西斗管囊霉和细凹无梗囊霉菌株提高了 NaCl 胁迫下拟南芥中花青素合成相关基因 *PAP1* 的表达, 因此, 推测接种摩西斗管囊霉和细凹无梗囊霉可有效调节

植物叶色变化,提高植物的耐盐性。

综上所述,摩西斗管囊霉和细凹无梗囊霉均能够促进拟南芥种子萌发和幼苗生长,且接种摩西斗管囊霉、细凹无梗囊霉能够调节植物激素、花青素、抗氧化酶等相关基因的表达,具有缓解盐胁迫的潜力。

参考文献:

- [1] SUN H J, SHI W M, ZHOU M Y, et al. Effect of biochar on nitrogen use efficiency, grain yield and amino acid content of wheat cultivated on saline soil[J]. *Plant, Soil and Environment*, 2019, 65(2): 83-89.
- [2] 杨劲松, 姚荣江, 王相平, 等. 中国盐渍土研究: 历程、现状与展望[J]. *土壤学报*, 2022, 59(1): 10-27.
- [3] VAN HA C, LEYVA-GONZÁLEZ M A, OSAKABE Y, et al. Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress[J]. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(2): 851-856.
- [4] REN H Y, GUI W Y, BAI Y F, et al. Long-term effects of grazing and topography on extra-radical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi in semi-arid grasslands [J]. *Mycorrhiza*, 2018, 28(2): 117-127.
- [5] 王丹丹, 魏 蓉, 张 薇, 等. 土壤水分含量和接种摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*)对伯乐树幼苗生长的影响[J]. *广西植物*, 2019, 39(7): 976-985.
- [6] 再努尔·吐尔逊, 高文礼, 陈晓楠, 等. 菌根对盐胁迫下胡杨幼苗生长和叶绿素荧光特性的影响[J]. *西北农林科技大学学报*, 2022, 50(4): 58-65.
- [7] OTGONSUREN B, LEE M J. A native arbuscular mycorrhizal fungus, *Acaulospora scrobiculata* stimulated growth of Mongolian crested wheatgrass (*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.) [J]. *Mongolian Journal of Biological Sciences*, 2010, 8(2): 33-41.
- [8] 苏芳芳. AMF和 *Frankia* 双接种对杨梅幼苗生长及铅胁迫耐受性的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2015: 37-39.
- [9] AROCA R, RUIZ-LOZANO J M, ZAMARREÑO Á M, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170: 47-55.
- [10] 常 伟. 丛枝菌根化沙枣苗木耐盐胁迫机制研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2020: 43-49.
- [11] KONG W L, WANG Y H, WU X Q. Enhanced iron uptake in plants by volatile emissions of *Rahnella aquatilis* JZ-GX1 [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 704000.
- [12] DINOLFO M I, CASTAÑARES E, STENGLEIN S A. Resistance of *Fusarium poae* in *Arabidopsis* leaves requires mainly functional JA and ET signaling pathways[J]. *Fungal Biology*, 2017, 121(10): 841-848.
- [13] AL-KARAKI G N. Nursery inoculation of tomato with arbuscular mycorrhizal fungi and subsequent performance under irrigation with saline water[J]. *Scientia Horticulturae*, 2006, 109: 1-7.
- [14] MA H, LIANG Z. Effects of different soil pH and soil extracts on the germination and seedling growth of *Leymus chinensis* [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2007, 24(2): 181-188.
- [15] BU Y Y, GUO P, JI Y L, et al. Effects of *Epichloë sinica* on *Roegneria kamoji* seedling physiology under PEG-6000 simulated drought stress[J]. *Symbiosis*, 2019, 77: 123-132.
- [16] LI X Z, SIMPSON W R, SONG M L, et al. Effects of seed moisture content and *Epichloë endophyte* on germination and physiology of *Achnatherum inebrians* [J]. *South African Journal of Botany*, 2020, 134: 407-414.
- [17] 李春杰, 郎鸣晓, 陈振江, 等. *Epichloë* 内生真菌对禾草种子萌发影响研究进展[J]. *草业学报*, 2022, 31(3): 192-206.
- [18] 李 琴, 陈 琪, 贺芙蓉, 等. 丛枝菌根真菌促进南美蟛蜞菊生长及对难溶磷的吸收[J]. *热带亚热带植物学报*, 2020, 28(4): 339-46.
- [19] ISAYENKOV S, MROSK C, STENZEL I, et al. Suppression of allene oxide cyclase in hairy roots of *Medicago truncatula* reduces jasmonate levels and the degree of mycorrhization with *Glomus intraradices* [J]. *Plant Physiology*, 2005, 139(3): 1401-1410.
- [20] HUANG G T, MA S L, BAI L P, et al. Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants [J]. *Molecular Biology Reports*, 2012, 39(2): 969-987.
- [21] LIU Y, TIKUNOV Y, SCHOUTEN R E, et al. Anthocyanin biosynthesis and degradation mechanisms in *Solanaceous* vegetables: a review [J]. *Frontiers in Chemistry*, 2018, 6: 52.
- [22] CHUTIPAIJIT S, CHA-UM S, SOMPORNPAILIN K. High contents of proline and anthocyanin increase protective response to salinity in *Oryza sativa* L. spp. *indica* [J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(10): 1191-1198.

(责任编辑: 吴芯夷)