

DOI: 10.5846/stxb201110141518

李涛 杜娟 郝志鹏 张莘 陈保冬. 丛枝菌根提高宿主植物抗旱性分子机制研究进展. 生态学报 2012, 32(22): 7169–7176.

Li T, Du J, Hao Z P, Zhang X, Chen B D. Molecular basis for enhancement of plant drought tolerance by arbuscular mycorrhizal symbiosis: a mini-review. Acta Ecologica Sinica 2012, 32(22): 7169–7176.

丛枝菌根提高宿主植物抗旱性分子机制研究进展

李 涛 杜 娟 郝志鹏 张 莘 陈保冬*

(中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085)

摘要: 丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM) 对于植物适应各种逆境胁迫具有重要生态学意义。有关菌根共生体对植物抵御干旱胁迫的积极作用已有较多文献报道: 无论在植物个体层面——AM 调节植物水分生理, 还是在生态层面——干旱条件下菌根真菌和宿主植物之间的互动关系, 人们都已有了一定的认识。然而, 目前对于菌根植物适应干旱胁迫的生理和分子机制还缺乏系统深入的研究。综述了近年来相关研究成果, 从干旱胁迫相关植物基因入手, 讨论了 AM 对晚期胚胎富集蛋白(LEA)、脯氨酸合成限速酶 Δ^1 -吡咯啉-5-羧酸合成酶(P5CS)、水孔蛋白(MIPs)及脱落酸合成途径重要酶 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED) 编码基因的可能调控机制, 旨在揭示 AM 共生体提高植物抗旱性的分子基础和实质贡献, 同时通过分析当前研究工作薄弱之处及未来研究热点, 期望推动相关研究进展。

关键词: 丛枝菌根真菌; 干旱; 抗旱基因

Molecular basis for enhancement of plant drought tolerance by arbuscular mycorrhizal symbiosis: a mini-review

LI Tao, DU Juan, HAO Zhipeng, ZHANG Xin, CHEN Baodong*

State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis, a ubiquitous symbiotic association established between AM fungi and roots of higher plants in most terrestrial ecosystems, is essentially important for plant adaptation to various environmental stresses, such as nutrient deficiency, environmental pollution and drought, etc. Many studies proved the positive influences of AM on plant drought tolerance and made efforts to uncover the underlying mechanisms: for plant individuals, AM fungi could stimulate plant physiological responses to drought stress; at the ecosystem level, AM fungi could interact with host plant to adapt to an adverse environment. However, systematic study is still necessary to reveal the fundamental role of AM fungi in improving plant drought tolerance.

In this mini-review we summarized recent research progresses in the involvements of AM fungi in regulation of plant drought tolerance related genes, such as LEA encoding late embryogenesis-abundant proteins, P5CS encoding Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase, MIPs encoding major intrinsic proteins, and NCED encoding 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase. As seen in reports, AM fungi could up- or down-regulate these genes under drought stresses, however, there were conflicting results as for the mycorrhizal effects on gene expressions in different experiments. In most cases, this could be attributed to incomparable experimental conditions, considering that 1) not all members in a gene family had been examined in each experiment; 2) different symbiotic associations (plant-AM fungus combinations) might exert different strategies to resist drought stresses, and each fungal species/strain might exhibit different capacity to assist host plant

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KZCX2-YW-BR-17); 城市与区域生态国家重点实验室自主方向项目(SKLURE2008-1-03)

收稿日期: 2011-10-14; 修订日期: 2012-05-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bdchen@rcees.ac.cn

against environmental adversities; 3) gene expression varies in different plant tissues at different plant developmental stages. Obviously, it is still necessary to carry out further research for a better understanding of AM regulation of drought tolerance related genes in host plants, and model plants and AM fungal strains might be ideal choices to make sure of comparable results from different experiments.

In addition to a full discussion on the insufficiency of previous studies, we also introduced the advances of proteomics in AM physiology and proposed perspectives for future research by the end of this review.

Key Words: arbuscular mycorrhizal fungi; drought; drought-tolerance genes

在陆地生态系统中,尤其在干旱和半干旱地区,水分是限制生态系统生产力的资源要素^[1-3]。水分胁迫通过抑制光合作用使植物生长减缓、繁殖力下降乃至死亡,进而造成群落逆向演替和结构单一,组成物种减少甚至灭绝^[4-5]。韩雄等^[6]对毛乌素沙地不同地下水梯度下植物群落多样性的研究表明,地下水位下降能降低植物群落的丰富度、均匀度和物种多样性指数。从另一角度来讲,植物自身抗旱性以及植物群落多样性对于维持干旱区生态系统稳定性至关重要。作为干旱区生态系统重要组成部分和生态系统物质循环与能量流动中枢环节,植被是退化生态系统恢复的关键所在^[7]。

丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌在自然界中广泛存在,能与绝大多数的陆地高等植物形成共生体系,是迄今发现的与植物关系最为密切的土壤微生物之一。丛枝菌根根外菌丝体能在土壤中形成庞大的菌丝网络,对于生物间的养分交换、能量流动、信息传递,以及维持生态系统生物多样性和系统稳定性都具有不可替代的作用^[8]。干旱胁迫条件下,AM共生体依靠其高效的营养物质吸收和转运系统^[9],提高了植物养分吸收效率,缓解了干旱胁迫对宿主植物造成的伤害。然而,AM共生体提高宿主植物抵御干旱胁迫的机制并不仅仅局限于养分的吸收和转运方面。它对宿主植物和生态系统的积极影响还包括提高植物净光合速率^[10];改变进出植物的水流速率,提高根系导水性,增加叶片水势^[11-13];促进宿主植物某些新陈代谢过程,例如增加生长素合成^[14];影响胁迫响应因子脱落酸(ABA)的合成^[15-20];改善土壤结构,提高其稳定性^[21]等等。尽管目前AM影响宿主植物抗旱性的机制研究相对较多,但总体上还不够系统深入,并且在某些方面还存在争议。本文总结近年相关文献,在分子和蛋白水平上综述了AM真菌提高植物抗旱性的机制,希望有助于人们进一步认识AM真菌在增强植物抗旱性方面的实质贡献,以及AM真菌在维系干旱半干旱地区脆弱生态系统结构和功能稳定中的重要地位,同时通过分析当前研究工作的不足及未来研究动向,期望推动相关研究工作进展。

1 AM共生体增强植物抗旱性分子机制

植物水分生理研究仅能揭示AM真菌影响植物抗旱性的一些表现现象,但本质上AM真菌对于植物抗旱性的调节还是基于对相关基因的调控,即通过对某些基因的上调或者是下调以及诱导新的逆境基因表达来增强植物抗旱性。然而,目前对于AM真菌提高植物抗旱性分子机制的了解还远远不够^[13]。在此概述可能会受AM真菌调控的一些重要的抗旱相关基因,并分析它们对于AM真菌提高植物抗旱性的潜在重要作用。

1.1 LEA

植物种子在发育成熟阶段遭受干旱胁迫时,晚期胚胎富集蛋白(Late embryogenesis-abundant proteins, LEA)即成为其抵御干旱胁迫的关键因子^[22]。现已证明,在细胞失水过程中,LEA蛋白能够维持其它蛋白、囊泡和内膜结构,并滞留钙等离子,从而起到阻滞水分流失和充当分子伴侣的作用。这对于植物抵御干旱胁迫具有重要意义^[23]。Baru等^[22]研究表明过表达LEA能够增强转基因水稻(*Oryza sativa* L.)抵御渗透胁迫的能力。

在LEA蛋白家族中,研究比较多的是脱水素(LEA D-11 family),它是由干旱胁迫所诱导出来的可溶性蛋白,在植物脱水反应中起到了非常重要的作用^[23]。试验表明,AM能够减少脱水素在植物体内的积累量。

Ruiz-Lozano 等^[23]从大豆(*Glycine max*)根部克隆了两个编码脱水素的基因——*gmlea 8* 和 *gmlea 10*, 并且分析了它们在大豆抗旱过程中的贡献, 以及接种 *Glomus mosseae* 和 *G. intraradices* 对基因表达的影响。其试验结果表明, 在不接种 AM 真菌的情况下, *gmlea* 的表达受干旱胁迫诱导, 说明脱水素在提高植物抗旱性方面起到了重要作用; 而在接种处理下, 这两个基因的表达虽然也受干旱胁迫诱导, 但表达量却低于不接种对照。对这种结果的解释是: LEA 的积累受两种途径影响——ABA 依赖途径和非 ABA 依赖途径^[24]; 而 AM 真菌以增加根部 ABA 含量为起点, 通过改变根的生长和发育, 影响土壤结构来改善植物水分状况^[25-26], 从而提高植物的抗旱性。由此, 可以看出大豆中 LEA 的积累受非 ABA 依赖途径影响, 并且 LEA 蛋白的积累并不是 *G. mosseae* 和 *G. intraradices* 提高大豆抗旱性的机制。

然而, 还应当考虑到的是不同 AM 真菌种间的功能差异, 不仅体现在菌根影响宿主植物养分吸收或生长方面的差异, 而且体现在分子水平上, 即不同 AM 真菌对于相同基因的表达调控也存在差异^[27]。再者, 由于 Ruiz-Lozano 等仅克隆了两个 LEA 基因, 对此家族其它基因未作系统研究, 并且 LEA 的积累有累加效应^[24], 其在细胞中积累总量也未作测定。因此对于 LEA 在 AM 真菌提高植物抗旱性方面的作用还有待深入探讨。

1.2 P5CS

干旱胁迫条件下, 土壤水势的降低会迫使植物失水, 从而对植物造成伤害。植物应对干旱的策略之一就是在根部积累渗透胁迫物质, 以降低植物细胞水势, 从而达到减少植株失水的目的。比较普遍的渗透调节物质是脯氨酸, 它在植物抵御干旱胁迫、盐害和重金属污染等非生物胁迫方面发挥着重要作用^[28]。在脯氨酸积累过程中, 从头合成途径起主导作用, 同时也会伴随着降解, 其生物合成的前两步是依靠具有 γ -谷氨酰激酶和谷氨酸- γ -半醛脱氢酶双重活性的 Δ^1 -吡咯啉-5-羧酸合成酶(Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase, P5CS) 催化完成。P5CS 是脯氨酸合成的限速酶^[29], 过表达 P5CS 能够增加转基因烟草(*Nicotiana tabacum*) 脯氨酸产生, 从而提高其在渗透胁迫的抵御能力^[30]。

在 AM 真菌-植物共生体系中研究脯氨酸的渗透调节作用还比较少, 并且就现有的研究结果来看, 存在矛盾对立的现象。一些研究表明, 干旱胁迫条件下, 菌根植物具有较高的脯氨酸积累^[31-32], 并且同一试验也证明了不同 AM 真菌对于脯氨酸的积累会有不同程度的影响^[31]。Ramakrishnan 等^[33]研究表明, 干旱条件下, 菌根植物较非菌根植物有更低的脯氨酸积累。同样, 为了证明干旱胁迫条件下菌根植物中 P5CS 的表达类型, Ruiz-Lozano 等^[23]从大豆(*Glycine max*) 克隆了编码 P5CS 的基因 *gmP5CS*。试验结果表明, 干旱胁迫下, 非菌根植物 *gmP5CS* 表达上调, 结果与 Parvanova 等^[34]相同, 但在菌根植物中其表达较非菌根植物低, 说明在干旱胁迫条件下, AM 真菌并不能上调此基因的表达。黄志^[35]等从甜瓜(*Cucumis melo*) “中蜜 3 号”中克隆了编码 P5CS 的基因 *MeP5CS*。试验结果表明, *MeP5CS* 基因在甜瓜组织中的表达受 AMF 和水分胁迫双重诱导, 且与甜瓜的组织特异性和水分胁迫处理时间有关。水分胁迫条件下, 接种 AMF 可以显著增加甜瓜幼苗根部脯氨酸的积累量, 菌根甜瓜幼苗的脯氨酸积累与 *MeP5CS* 基因的表达呈正相关。特定 AM 真菌-植物共生组合抗旱机制不同, 即不同 AM 真菌分别与不同宿主共生后, AM 真菌所产生的功能多样性可能是上述矛盾结果产生的主要原因。因此, 我们应在 AM 真菌功能多样性的基础上阐明 P5CS 在其提高植物抗旱性方面的关键机制。

1.3 MIP

水孔蛋白(Major Intrinsic Proteins, MIPs 或 Aquaporin) 是一种水通道蛋白, 它能调节水分子顺水势梯度的被动运输。水孔蛋白的发现可视为阐明植物响应水分胁迫机制的关键进展。水孔蛋白主要分布在能进行快速分裂或生长的细胞区域, 同时在有水分或是可溶性小分子大量通过的区域也有较高的富集度, 如植物与共生细菌或真菌营养物质交换界面^[36]。根据序列的相似度水孔蛋白可以分为四大类, 即液泡膜整合蛋白(Tonoplast Integral Proteins, TIPs)^[37]、质膜整合蛋白(Plasma membrane Integral Proteins, PIPs)^[38]、类根瘤素主要内在蛋白(Nodulin-like major Intrinsic Proteins, NIPs)^[39]和微小基本主要内在蛋白(Small basic major Intrinsic Proteins, SIPs)^[40]。这些水孔蛋白对于水分子的跨膜运输尤为重要。例如, 水孔蛋白通常是在根部大

量表达,这样有利于根部吸收水分,以供植物生长所需^[41]。在下调一种或者多种编码 PIPs 基因的突变体中,植物根部的吸水能力显著降低^[42]。不过,目前就水孔蛋白基因表达与植物抗旱性关系的研究还存在不同的结论,例如有研究表明干旱致使根部吸水能力降低,可能是由于部分编码 PIPs 基因的表达无显著变化和部分 PIPs 的表达显著下调^[43-44],因而这方面还有待于进一步研究^[41]。

目前,越来越多的研究者认为 AM 真菌调控定位在植物根部的编码水孔蛋白的基因可能是菌根增强植物抗旱性的一种机制。为了验证这个假设,Ruiz-Lozano 等^[23]从大豆(*Glycine max*)克隆了编码 PIPs 的基因-*gmPIP2*。试验结果表明,干旱胁迫条件下,接种 *G. mosseae* 和 *G. intraradices* 下调了此基因的表达,这种下调机制也可以说是 AM 真菌提高植物抗旱性的机制之一,因为基因下调降低了膜的透水性,有利于细胞保水^[45]。此结果与 Ouziad 等^[45]的结论相同。在盐胁迫条件下,Ouziad 等^[45]以 *G. geosporum* 和 *G. intraradices* 混合菌剂为材料研究 AM 真菌对番茄(*Lycopersicon esculentum* Miller)抗盐性的影响,其结果表明接种处理下调了番茄根部编码一种 PIP 和一种 TIP 的基因。不过,上述结果并不能完全令人信服,其原因是 PIP 和 TIP 都是多基因家族,仅分析几种基因并不能充分说明问题。Zézé 等^[46]分别分析了干旱胁迫条件下接种 AM 真菌菌株“*Aoufous Complex*”(作者鉴定为 *G. mosseae*)和不接种处理三叶草(*Trifolium alexandrinum*)的 MIP 基因家族。作者发现接种处理能够诱导更多的 MIP 基因表达,说明接种处理能够保障宿主在干旱条件下吸收更多的水分,以减轻其所受生理损伤,但基因的精确定位还有待于进一步的研究。除了促进植物根系吸收水分来缓解水分胁迫以外,AM 真菌还能调控水分在植株体内的再分配以及水分的散失量,以此提高植物抗旱性。Aroca 等^[47]研究表明干旱胁迫能促进番茄(*Lycopersicon esculentum* Miller)干旱敏感型突变体 *sitiens* 根系和地上部的三个水孔蛋白基因的表达,以实现水分从根到地上部的再分配。除此之外,AM 真菌还显著降低了 *sitiens* 的蒸腾速率来调控植物体内的水分代谢,以此来增加植物对干旱胁迫的适应性。综上所述,AM 真菌可通过调控植物水孔蛋白表达来改善植物水分状况,从而增强植物抗旱性。AM 真菌调控定位在植物根部的编码水孔蛋白的基因是菌根增强植物抗旱性的一种机制,但为了更全面的了解这一作用机制,应着眼于整个 MIP 基因家族,并对基因家族成员的功能做系统深入的探讨。

1.4 NCED

脱落酸(ABA)是一种重要的胁迫响应因子,它能诱导或是上调许多植物抗性基因的表达,以减少环境胁迫给植物造成的生理损伤^[15-16, 48-49]。控制 ABA 合成的基因和酶已经在不同植物中被确认^[50]。9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, NCED)是 ABA 合成途径的重要酶,它催化环氧类胡萝卜素氧化裂解成黄素,是公认的 ABA 合成限速酶^[19, 51]。在干旱胁迫下,番茄根部和叶片中的 NCED mRNA 丰度增加^[52]。相同的结果也在豌豆叶片^[53]和玉米叶片^[54]中得到验证。

就目前来看,AM 真菌对 ABA 合成途径影响的研究报道较少,除 Aroca 等^[47]以外,未见其它报道。干旱胁迫条件下,Aroca 等对定位在番茄根部和地上部的 *Slnced* 基因做了表达分析,结果表明 AM 真菌能增加根部 *Slnced* 基因的表达,但对定位在地上部的 *Slnced* 基因表达无影响。此研究能够证明,AM 真菌是通过调控根部 NCED 表达,促进 ABA 生成,进而诱导磷脂酸形成而发挥作用^[55]。这种信号反应,在植物抗逆过程中起重要作用,比如调节根的生长发育以适应逆境环境,以及促进脯氨酸形成等^[56]。AM 真菌诱导根部 ABA 含量提高已被 Herrera-Medina 等^[17]证实。Herrera-Medina 等^[17]研究表明,AM 真菌在侵染初期也会引起植物根部 ABA 含量上升,并且 ABA 含量的增加能促进 AM 真菌的侵染。同时 *G. intraradices* 能提高番茄根部 ABA 含量,进而增强番茄的抗旱性。从搜集到的文献了解到,ABA 在合成过程中也存在着降解^[20],再加上 AM 真菌通过调节根的生长发育来缓解干旱条件下植物所受到的损伤,相应地降低了地上部 ABA 合成速率^[14],这可能是造成地上部 *Slnced* 基因表达不受 AM 真菌调控的主要原因。作为此推论的辅证,Estrada-Luna 等^[57]研究表明干旱胁迫下,*G. albidum*,*G. claroides* 和 *G. diaphanum* 的混合菌剂能够降低青椒(*Capsicum annuum*)叶片内 ABA 含量。类似结果也出现在 Goicoechea 等^[18]的试验中。

综上所述,AM 真菌能够通过调节根部 NCED 的表达,促进 ABA 合成,进而通过 ABA 来调节植物整体的

生理生化反应以应对干旱胁迫。应当注意的是除了存在于不同植物组织中, NCED 在植物发展的不同阶段也都有不同形式的表达, 还有待于深入研究。研究干旱胁迫条件下 AM 真菌对 NCED 表达的影响, 将有助于深入剖析 AM 真菌如何影响植物体内 ABA 含量, 为后续研究 AM 真菌对植物抗旱性的生理机制奠定基础。

2 蛋白质组学在研究菌根植物抗旱机制中的可能应用

蛋白质是植物对环境变化做出应答的关键因子^[58]。蛋白质组就是一个生物系统在特定生理或病理状态下表达的所有种类的蛋白质。蛋白质组学除对蛋白质进行定性、定量研究外, 还包括: 蛋白质翻译后修饰、蛋白质定位、蛋白质相互作用, 以及蛋白质活性乃至蛋白质功能。由于蛋白质组学研究有别于基因组学研究, 有些问题用基因组学研究思路和方法并不能解决。本文在此介绍蛋白质组学在 AM 真菌提高植物抗旱性方面的可能应用, 以期推动相关机理研究。

通过 Macro-和 Micro-array 方法分析转录特征, 能够得到 AM 共生形成过程中基因组所发生的重要改变。现已证明, 由 AM 所诱导的部分基因参与信号的基因调节、细胞壁的生物合成以及植物部分次生代谢途径的改变^[53, 59-61]。尽管这些分析能够提供关于 AM 相关基因的丰富信息, 但还是应该注意, 一个基因并不会仅转录一个转录子, 并且一个转录子也并不会仅翻译一种蛋白质^[62]。因此, 对于后基因组的研究应该注意两个事实: 其一, mRNA 丰度和蛋白质丰度之间没有很清晰的相关性; 其二, 基因表达并不能提供关于亚细胞蛋白质的定位和翻译后蛋白质的修饰信息, 这些信息通常对于某些功能研究相当重要^[62]。

Bestel-Corre 等^[63]首次研究了 AM 共生体的蛋白质组学。他们分析了 *G. mosseae* 对苜蓿 (*Medicago truncatula* J5) 根部总蛋白的影响。结果表明, 接种处理的苜蓿根部有 55 种蛋白有别于不接种处理。这 55 种蛋白包括由 AM 真菌新诱导的, 以及上调的和下调的蛋白。通过质谱分析能够清楚蛋白的修饰结构, 从而为功能分析和相关机理研究奠定基础。

目前虽未见关于蛋白质组学应用于干旱胁迫下菌根植物的研究报道, 但可以从 Ruiz-Lozano 等^[20]的研究中得到一些启示。Ruiz-Lozano 等^[20]用 Western 杂交测定了玉米根部 3 个水孔蛋白的蛋白积累量, 结果表明, 干旱胁迫条件下, *G. intraradices* 显著增加了这 3 个水孔蛋白的蛋白积累量, 从而改善了玉米植株的相对含水量。他们的研究还表明, 其中编码 ZmPIP2; 1 的基因的表达并未受 AM 真菌显著调控。这说明蛋白质组学研究是有别于基因组研究的。为了更好的诠释 AM 真菌对植物抗旱性影响的机理, 除加强蛋白质组学研究外, 还应把基因组学与蛋白质组学很好地结合起来。

3 研究展望

AM 共生体在宿主植物抵御非生物及生物胁迫中起着非常关键的作用。AM 真菌的广谱逆境适应性能够很好地应对复杂的区域生态环境, 这使得菌根技术的应用一定程度上能够克服区域植被恢复中不利的气候、土壤因素。鉴于 AM 真菌的广阔应用前景, 利用菌根技术进行生态恢复, 尤其进行荒漠化草原的生态重建和农牧交错区生态系统稳定性的维持将是一个很有前景的研究领域。总体上目前有关菌根植物抗逆机制的研究仍多滞留在植物个体生理水平(如水分、营养物质的吸收和对干旱胁迫的生理响应等), 对于 AM 植物抗旱分子机制的了解还远远不足。以后的研究需要在以下几个方面继续加强:

(1) 利用基因芯片技术检测菌根植物体内受干旱胁迫调控的基因, 同时要充分考虑相关基因的组织定位以及植物的生长阶段, 以便更确切地分析 AM 共生体对植物基因表达的调控机制;

(2) 利用分子生物技术, 克隆丛枝菌根真菌中水分生理相关基因并明确其基因功能, 探明丛枝菌根真菌对植物抗旱的直接贡献;

(3) 结合蛋白质组学分析方法, 在蛋白层面阐明 AM 真菌在增强植物抗旱性方面的分子基础, 以求对菌根共生体抗逆机制有更为本质和全面的认识。

References:

[1] Boyer J S. Plant productivity and environment. Science, 1982, 218(4571): 443-448.

- [2] Chapin F S III , Matson P A , Mooney H A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer ,2002: 71–93.
- [3] Ciais P H , Reichstein M , Viovy N , Granier A , Ogee J , Allard V , Aubinet M , Buchmann N , Bernhofer C , Carrara A , Chevallier F , de Noblet N , Friend A D , Friedl J , Grünwald T , Heinesch B , Keronen P , Knohl A , Krinner G , Loustau D , Manca G , Matteucci G , Miglietta F , Ourcival J M , Papale D , Pilegaard K , Rambal S , Seufert G , Soussana J F , Sanz M J , Schulze E D , Vesala T , Valentini R. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* ,2005 ,437(7058) : 529–533.
- [4] Qian Y B , Zhang L Y , Wu Z N , Zhou H R. Characteristics of eco-environment in the margin regions of the junggar basin , xinjia. *Arid Land Geography* ,2003 ,26(1) : 30–36.
- [5] Qian Y B , Jiang J , Wu Z N. Soil heterogeneity and its impact on ecological distribution of plant community in the aiby lake area. *Arid Land Geography* ,2003 ,26(3) : 217–222.
- [6] Han X , Niu H , Shi Z , Kang J X , Song L J , Li H P , Zhao M L. The research of plant community diversity under different groundwater gradient in maowusu sandy area. *Inner Mongolia Prataculture* ,2007 ,19(4) : 5–9.
- [7] Chen Y N , Hao X M , Li W H , Chen Y P , Ye Z X , Zhao R F. An analysis of the ecological security and ecological water requirements in the inland river of arid region. *Advances in Earth Science* ,2008 ,23(7) : 732–738.
- [8] Liu R J , Chen Y L. Mycorrhizology. Beijing: Science Press ,2007: 447–448.
- [9] Varma A , Hock B. Mycorrhiza: Structure , Function , Molecular Biology and Biotechnology. New York: Springer ,1998: 305–391.
- [10] Song H X , Peng Y Y , Zhong Z C. Photosynthetic responses of AMF-infected and AMF-free *Bidens pilosa* L. to drought stress conditions. *Acta Ecologica Sinica* ,2008 ,28(8) : 3744–3751.
- [11] Augé R M. Water relations , drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* ,2001 ,11(1) : 3–42.
- [12] Porcel R , Ruiz-Lozano J M. Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential , solute accumulation , and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. *Journal of Experimental Botany* ,2004 ,55(403) : 1743–1750.
- [13] Ruiz-Lozano J M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza* ,2003 ,13(6) : 309–317.
- [14] Fester T , Hause B. Drought and symbiosis—why is abscisic acid necessary for arbuscular mycorrhiza? *New Phytologist* ,2007 ,175(3) : 383–386.
- [15] Testerink C , Munnik T. Phosphatidic acid: a multifunctional stress signaling lipid in plants. *Trends in Plant Science* ,2005 ,10(8) : 368–375.
- [16] Himmelbach A , Yang Y , Grill E. Relay and control of abscisic acid signaling. *Current Opinion in Plant Biology* ,2003 ,6(5) : 470–479.
- [17] Herrera-Medina M J , Steinkellner S , Vierheilig H , Ocampo Bote J A , García Garrido J M. Abscisic acid determines arbuscule development and functionality in the tomato arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist* ,2007 ,175(3) : 554–564.
- [18] Goicoechea N , Antolin M C , Sánchez-Díaz M. Gas exchange is related to the hormone balance in mycorrhizal or nitrogen-fixing alfalfa subjected to drought. *Physiologia Plantarum* ,1997 ,100(4) : 989–997.
- [19] Xiong L M , Zhu J K. Regulation of abscisic acid biosynthesis. *Plant Physiology* ,2003 ,133(1) : 29–36.
- [20] Ruiz-Lozano J M , del Mar Alguacil M , Bárzana G , Vernieri P , Aroca R. Exogenous ABA accentuates the differences in root hydraulic properties between mycorrhizal and non mycorrhizal maize plants through regulation of PIP aquaporins. *Plant Molecular Biology* ,2009 ,70(5) : 565–579.
- [21] Wright S F. Management of arbuscular mycorrhizal fungi // Zobel R W , Wright S F , eds. *Roots and Soil Management: Interactions between Roots and the Soil*. Madison: American Society of Agronomy , Crop Science Society of America , Soil Science Society of America ,2005: 183–197.
- [22] Babu R C , Zhang J X , Blum A , Ho T H D , Wu R , Nguyen H T. *HVA1* , a LEA gene from barley confers dehydration tolerance in transgenic rice (*Oryza sativa* L.) via cell membrane protection. *Plant Science* ,2004 ,166(4) : 855–862.
- [23] Ruiz-Lozano J M , Porcel R , Aroca R. Does the enhanced tolerance of arbuscular mycorrhizal plants to water deficit involve modulation of drought-induced plant genes? *New Phytologist* ,2006 ,171(4) : 693–698.
- [24] Giordani T , Natali L , D’Ercole A , Pugliesi C , Fambrini M , Vernieri P , Vitagliano C , Cavallini A. Expression of a dehydrin gene during embryo development and drought stress in ABA-deficient mutants of sunflower (*Helianthus annuus* L.) . *Plant Molecular Biology* ,1999 ,39(4) : 739–748.
- [25] Augé R M , Sylvia D M , Park S , BATTERY B R , Saxton A M , Moore J L , Cho K. Partitioning mycorrhizal influence on water relations of *Phaseolus vulgaris* into soil and plant components. *Canadian Journal of Botany* ,2004 ,82(4) : 503–514.
- [26] Porcel R , Azcón R , Ruiz-Lozano J M. Evaluation of the role of genes encoding for dehydrin proteins (LEA D-11) during drought stress in arbuscular mycorrhizal *Glycine max* and *Lactuca sativa* plants. *Journal of Experimental Botany* ,2005 ,56(417) : 1933–1942.
- [27] Burleigh S H , Cavagnaro T , Jakobsen I. Functional diversity of arbuscular mycorrhizas extends to the expression of plant genes involved in P nutrition. *Journal of Experimental Botany* ,2002 ,53(374) : 1593–1601.
- [28] Armengaud P , Thiery L , Buhot N , Grenier-De March G , Savouré A. Transcriptional regulation of proline biosynthesis in *Medicago truncatula* reveals developmental and environmental specific features. *Physiologia Plantarum* ,2004 ,120(3) : 442–450.
- [29] Hu C A , Delauney A J , Verma D P S. A bifunctional enzyme (Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase) catalyzes the first two steps in proline

- biosynthesis in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1992, 89(19): 9354–9358.
- [30] Ábrahám E, Rigó G, Székely G, Nagy R, Koncz C, Szabados L. Light-dependent induction of proline biosynthesis by abscisic acid and salt stress is inhibited by brassinosteroid in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology*, 2003, 51(3): 363–372.
- [31] Ruiz-Lozano J M, Azcón R, Gómez M. Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses. *Applied and Environmental Microbiology*, 1995, 61(2): 456–460.
- [32] Goicoechea N, Szalai G, Antolín M C, Sánchez-Díaz M, Paldi E. Influence of arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium* on free polyamines and proline levels in water-stressed alfalfa. *Journal of Plant Physiology*, 1998, 153(5/6): 706–711.
- [33] Ramakrishnan B, Johri B N, Gupta R K. Influence of the VAM fungus *Glomus caledonius* on free proline accumulation in water-stressed maize. *Current Science*, 1988, 57(19): 1082–1084.
- [34] Parvanova D, Ivanov S, Konstantinova T, Karanov E, Atanassov A, Tsvetkov T, Alexieva V, Djilianov D. Transgenic tobacco plants accumulating osmolytes show reduced oxidative damage under freezing stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2004, 42(1): 57–63.
- [35] Huang Z, Zou Z R, Huang H H, He C X, Zhang Z B, Wang H S, Li J M. Cloning, analysis and expression of a drought-related gene *MeP5CS* from Melon. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, 37(8): 1279–1286.
- [36] Tyerman S D, Niemietz C M, Bramley H. Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25(2): 173–194.
- [37] Karlsson M, Johansson I, Bush M, McCann M C, Maurel C, Larsson C, Kjellbom P. An abundant TIP expressed in mature highly vacuolated cells. *The Plant Journal*, 2000, 21(1): 83–90.
- [38] Suga S, Imagawa S, Maeshima M. Specificity of the accumulation of mRNAs and proteins of the plasma membrane and tonoplast aquaporins in radish organs. *Planta*, 2001, 212(2): 294–304.
- [39] Guenther J F, Roberts D M. Water-selective and multifunctional aquaporins from *Lotus japonicus* nodules. *Planta*, 2000, 210(5): 741–748.
- [40] Chaumont F, Barriau F, Wojcik E, Chrispeels M J, Jung R. Aquaporins constitute a large and highly divergent protein family in maize. *Plant Physiology*, 2001, 125(3): 1206–1215.
- [41] Javot H, Maurel C. The role of aquaporins in root water uptake. *Annals of Botany*, 2002, 90(3): 301–313.
- [42] Siefritz F, Tyree M T, Lovisolo C, Schubert A, Kaldenhoff R. PIP1 plasma membrane aquaporins in tobacco: from cellular effects to function in plants. *The Plant Cell*, 2002, 14(4): 869–876.
- [43] Aharon R, Shahak Y, Winer S, Bendov R, Kapulnik Y, Galili G. Overexpression of a plasma membrane aquaporin in transgenic tobacco improves plant vigor under favorable growth conditions but not under drought or salt stress. *The Plant Cell*, 2003, 15(2): 439–447.
- [44] Smart L B, Moskal W A, Cameron K D, Bennett A B. *Mip* genes are down-regulated under drought stress in *Nicotiana glauca*. *Plant and Cell Physiology*, 2001, 42(7): 686–693.
- [45] Ouziad F, Wilde P, Schmelzer E, Hildebrandt U, Bothe H. Analysis of expression of aquaporins and Na^+/H^+ transporters in tomato colonized by arbuscular mycorrhizal fungi and affected by salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 57(1/2): 177–186.
- [46] Zézé A, Brou Y C, Meddich A, Marty F. Molecular identification of MIP genes expressed in the roots of an arbuscular mycorrhizal *Trifolium alexandrinum* L. under water stress. *African Journal of Agricultural Research*, 2008, 3(1): 78–83.
- [47] Aroca R, del Mar Alguacil M, Vernieri P, Ruiz-Lozano J M. Plant responses to drought stress and exogenous ABA application are modulated differently by mycorrhization in tomato and an ABA-deficient mutant (*Sitiens*). *Microbial Ecology*, 2008, 56(4): 704–719.
- [48] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53(1): 247–273.
- [49] Nambara E, Marion-Poll A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56(1): 165–185.
- [50] Iuchi S, Kobayashi M, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. A stress-inducible gene for 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase involved in abscisic acid biosynthesis under water stress in drought-tolerant cowpea. *Plant Physiology*, 2000, 123(2): 553–562.
- [51] Thompson A J, Jackson A C, Parker R A, Morpeth D R, Burbidge A, Taylor I B. Abscisic acid biosynthesis in tomato: regulation of zeaxanthin epoxidase and 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase mRNAs by light/dark cycles, water stress and abscisic acid. *Plant Molecular Biology*, 2000, 42(6): 833–845.
- [52] Qin X Q, Zeevaert J A D. The 9-*cis*-epoxycarotenoid cleavage reaction is the key regulatory step of abscisic acid biosynthesis in water-stressed bean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, 96(26): 15354–15361.
- [53] Liu J Y, Blaylock L A, Harrison M J. cDNA arrays as a tool to identify mycorrhiza-regulated genes: identification of mycorrhiza-induced genes that encode or generate signaling molecules implicated in the control of root growth. *Canadian Journal of Botany*, 2004, 82(8): 1177–1185.
- [54] Tan B C, Schwartz S H, Zeevaert J A D, McCarty D R. Genetic control of abscisic acid biosynthesis in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1997, 94(22): 12235–12240.
- [55] Di Paolo G, de Camilli P. Phosphoinositides in cell regulation and membrane dynamics. *Nature*, 2006, 443(7112): 651–657.

- [56] Wang X M. Regulatory functions of phospholipase D and phosphatidic acid in plant growth, development, and stress responses. *Plant Physiology*, 2005, 139(2): 566–573.
- [57] Estrada-Luna A A, Davies F T Jr. Arbuscular mycorrhizal fungi influence water relations, gas exchange, abscisic acid and growth of micropropagated chile ancho pepper (*Capsicum annuum*) plantlets during acclimatization and post-acclimatization. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160(9): 1073–1083.
- [58] Dumas-Gaudot E, Recorbet G. Proteomes in arbuscular mycorrhizal symbiosis // Samaj J, Thelen J J, eds. *Plant Proteomics*. Heidelberg: Springer-Verlag, 2007: 326–345.
- [59] Liu J Y, Blaylock L A, Endre G, Cho J, Town C D, VandenBosch K A, Harrison M J. Transcript profiling coupled with spatial expression analyses reveals genes involved in distinct developmental stages of an arbuscular mycorrhizal symbiosis. *The Plant Cell*, 2003, 15(9): 2106–2123.
- [60] Brechenmacher L, Weidmann S, van Tuinen D, Chatagnier O, Gianinazzi S, Franken P, Gianinazzi-Pearson V. Expression profiling of up-regulated plant and fungal genes in early and late stages of *Medicago truncatula*-*Glomus mosseae* interactions. *Mycorrhiza*, 2004, 14(4): 253–262.
- [61] Hohnjec N, Vieweg M F, Pühler A, Becker A, Küster H. Overlaps in the transcriptional profiles of *Medicago truncatula* roots inoculated with two different *Glomus* fungi provide insights into the genetic program activated during arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiology*, 2005, 137(4): 1283–1301.
- [62] Peck S C. Update on proteomics in Arabidopsis. Where do we go from here? *Plant Physiology*, 2005, 138(2): 591–599.
- [63] Bestel-Corre G, Dumas-Gaudot E, Poinot V, Dieu M, Dierick J F, van Tuinen D, Remacle J, Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S. Proteome analysis and identification of symbiosis-related proteins from *Medicago truncatula* Gaertn. by two-dimensional electrophoresis and mass spectrometry. *Electrophoresis*, 2002, 23(1): 122–137.

参考文献:

- [4] 钱亦兵, 张立运, 吴兆宁, 周华荣. 新疆准噶尔盆地边缘部分地段生态环境特征. *干旱区地理*, 2003, 26(1): 30–36.
- [5] 钱亦兵, 蒋进, 吴兆宁. 艾比湖地区土壤异质性及其对植物群落生态分布的影响. *干旱区地理*, 2003, 26(3): 217–222.
- [6] 韩雄, 牛海, 史智, 康俊霞, 宋丽军, 李和平, 赵萌莉. 毛乌素沙地不同地下水分梯度下植物群落多样性的研究. *内蒙古草业*, 2007, 19(4): 5–9.
- [7] 陈亚宁, 郝兴明, 李卫红, 陈亚鹏, 叶朝霞, 赵锐锋. 干旱区内陆河流域的生态安全与生态需水量研究——兼谈塔里木河生态需水量问题. *地理科学进展*, 2008, 23(7): 732–738.
- [8] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007: 447–448.
- [10] 宋会兴, 彭远英, 钟章成. 干旱生境中接种丛枝菌根真菌对三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.) 光合特征的影响. *生态学报*, 2008, 28(8): 3744–3751.
- [35] 黄志, 邹志荣, 黄焕焕, 贺超兴, 张志斌, 王怀松, 李建明. 甜瓜抗旱性相关基因 *MeP5CS* 的克隆、序列分析及表达. *园艺学报*, 2010, 37(8): 1279–1286.