

· 专题一:石油矿业安全领域学科发展(矿业与安全工程) ·

丛枝菌根真菌提高植物高温胁迫抗逆性及 在矿区生态修复应用展望

毕银丽^{1, 2*} 薛子可¹

1. 中国矿业大学(北京)煤炭资源与安全开采国家重点实验室,北京 100083

2. 西安科技大学 西部矿山生态环境修复研究院,西安 710054

[摘 要] 随着全球气候变暖,局部极端高温天气对植被的影响越来越受到关注。本文论述了高温胁迫对植物生长、光合作用、生理生化和分子机制的损伤与限制,以及为缓解高温胁迫下的限制作用,接种丛枝菌根真菌(AMF)对促进植物生长、抗氧化物的活性和含量、抗病虫害的能力、光合效率以及耐热基因等系统的影响。考虑西部煤矿开采破坏区域地质结构,严重影响植被生理生态的健康发展,降低植物覆盖度,更容易引起极端高温气候的发生,严重限制矿区生态环境修复,进一步探讨了接种 AMF 对矿区植被、土壤生态修复的作用,展示了未来深入研究 AMF 的方向,为西部矿山恢复生态的可持续发展提供了理论依据。

[关键词] 高温胁迫;丛枝菌根真菌;植物抗逆性;矿山生态修复;微生物修复

植物在生长发育过程中受各种非生物因子胁迫,其中温度对植物生长发育尤为关键。随着人类活动和温室气体(CH₄、CO₂等)的不断排放,全球气候变暖导致更多极端气候的发生,例如夏季煤矿区气温超过 40℃。随着极端温度的出现,植物受损程度也随之加重,严重影响植物生长发育和繁殖^[1]。

高温引起的热胁迫影响植物外部形态、组织结构和各生理过程,阻碍植物的生长发育。高温胁迫下,植物膜蛋白和脂质结构遭到破坏,逐渐变为液晶相^[2],引起细胞液外渗、活性氧(ROS)大量积累和氧化损伤等^[3],同时,高温破坏光合电子传输效率,降低光合作用速率^[4]。植物则迅速做出响应,抗氧化剂和渗透保护剂等代谢产物显著提高以应对高温胁迫损伤^[5],这是植物的保护性应激反应,对植物适应高温逆境具有重要意义^[6]。此外,高温导致分子伴侣从与热激因子(Heat Shock Factor, HSF)相关的组成性抑制状态下被释放出来,从而激活植物对高温的响应,保护植物减轻高温损伤^[7]。然而,这种保护作用有限,随着高温胁迫时间的增加,酶的活性中



毕银丽 西安科技大学教授,博士生导师,教育部“长江学者”特聘教授。主要研究方向为矿山地质环境、土地复垦与生态修复方面的研究及应用,累计在西部陕西、内蒙古、宁夏、新疆等干旱半干旱煤矿区建立起上万亩生态修复示范基地。研究成果获国家科技进步奖二等奖 2 项,省部级科技奖 11 项。拥有专利产权 40 项,软件著作权 4 项,微生物复垦团体标准 4 项,专著 3 部,发表论文 200 多篇。获得中国青年科技奖、中国青年女科学家奖提名奖、中国生态文明先进个人、孙越崎能源大奖、教育部新世纪优秀人才、陕西创新人才长期计划人选、首都科技领军人才等荣誉。兼任中国煤炭学会常务理事兼党委委员,煤炭行业生物修复工程中心主任、土地复垦与生态修复专委会副主任、菌根与内生真菌专委会副主任等。

心遭到破坏,其活性降低^[8]。

植物除了自身对高温胁迫做出感应并迅速应对外,微生物与植物共生参与植物抵抗温度胁迫的应用越来越得到认可^[9, 10]。其中,丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF)能与 80% 以上的陆地植物形成了显著共生关系,在植物应对胁迫环境中发挥重要作用。研究发现,接种 AMF 促

收稿日期:2021-09-18;修回日期:2021-11-12

* 通信作者,Email: ylb88@126.com

本文受到国家自然科学基金项目(51974326, 51574253)和首都科技领军人才培养工程(北京)(Z18110006318021)的资助。

进渗透调节物质的积累,提高细胞液浓度,从而降低细胞水势,提高细胞保水能力^[11]。同时,AMF增加气孔导度和叶绿素含量,促进植物光合效率,提高抗氧化剂的活性与含量,保护细胞膜的完整性^[12]。此外,AMF分泌的球囊霉素,有效增加土壤的稳定性,改善土壤结构和理化性质间接影响植物生长^[13]。

近年来,作为我国主要能源的煤炭,开发重心已经向西部转移,西部矿区成为我国重要的产煤基地。煤炭资源开采导致植被覆盖减少,造成地表裸露、沉陷和大规模生态退化等,进一步导致极端高温与干旱气候频发^[14, 15],生态修复成效较低。因此,接种AMF对矿区植物应对高温胁迫的反应及生态修复的影响成为本研究的核心之一。本文论述了高温胁迫对植物的危害,探讨了接种AMF对植物应对高温胁迫的效应,包括对植物生长,抗氧化酶的活性,抗氧化渗透调节物质的含量,植物抗病虫害的能力,光合效率,耐热基因等的影响,AMF共生不仅有助于植被的恢复及增强其抗逆性,也为西部矿山的可持续发展提供理论依据,对矿山修复具有重要的生态意义。

1 高温胁迫对植物生理生态的危害

植物的生理生化反应必须在适当的温度下进行。温度升高,生理生化反应加快,温度升高超过植物的忍受范围时变为高温胁迫,阻碍植物生长、发育和生理活动,甚至导致植物死亡(图1)。



图1 高温胁迫下植物的应激反应

1.1 高温胁迫对植物生长的抑制

高温胁迫抑制了作物生长,导致叶片变黄,死亡率增加,随高温胁迫的加剧,单株鲜重、叶片长度和宽度以及单位面积产量等均降低^[1, 16]。张侨等在研究不同温度对种子萌发的影响时发现,当温度高于25℃时,随温度上升,叶用莴苣种子发芽率、发芽指数和活力指数均呈下降趋势,35℃以上高温的抑制作用明显^[17]。而随着高温胁迫时间增加,植物花粉量、萌发率和花粉管生长量下降显著,5h高温处理的花粉量仅为对照的1.9%,且基本不萌发^[18]。此外,高温抑制番茄幼苗营养生长,加快番茄花芽分化进程,减少花芽分化数和大小,最终导致产量降低^[19]。因此,了解高温下植物的表观特征信息,尤其是不同植物时期、不同温度和不同时间胁迫的变化,对合理利用和实际生产中促进植物的耐热性具有重要意义。

1.2 高温胁迫降低光合效率

光合作用是物质转化和能量代谢的关键。高温胁迫降低了光合效率,缩短植物的生命周期,降低生产力^[20]。早期认为光合作用的抑制是由于气孔导度(G_s)降低,导致 CO_2 的供应受阻,降低光合效率。然而,大量研究发现高温破坏叶绿体结构和光合色素量,降低光合效率^[21]。随着高温胁迫程度的增加和胁迫时间的延长,光合天线色素水平降低,PS II的光能转换效率受到影响,ROS清除酶系统被钝化,导致放氧复合体的失活^[22, 23],对光合机构造成不可逆的损伤。近年来光合机理的研究表明,高温阻碍了光合反应中心的能量传递,并导致跨膜质子梯度下降,限制了卡尔文循环,降低 CO_2 同化率^[24]。因此,对光合作用的深入理解有助于研究植物的耐热性以及作物产量的不利影响^[25]。

1.3 高温胁迫对植物生理生化影响

高温胁迫下,叶绿体和线粒体功能受损,导致超氧自由基($O_2^{\cdot-}$)、过氧化氢(H_2O_2)和羟基自由基($\cdot OH$)等活性氧的加速生成和大量积累^[26],造成细胞氧化损伤,酶蛋白变性失活,呼吸代谢减弱,并可能触发细胞程序性死亡^[27]。此外,脂质过氧化的指标丙二醛(MDA)含量在植物中显著增加,引起蛋白质、核酸等生命大分子的交联聚合,严重损害植物的正常生长。植物通过应激反应,促进超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等的活性,以及抗坏血酸(AsA)和多胺(PAs)含量的增加,使活性氧地生成和清除达到动态平衡,减弱过氧化作用^[28]。

渗透调节是植物降低渗透势、抵抗逆境胁迫的一种重要方式。高温环境下导致植物水势和相对含水量显著降低,影响植物生长发育^[29]。植物大量产生多种渗透调节物质,如可溶性蛋白,可溶性糖,脯氨酸(Pro)、谷胱甘肽(GSH)等的积累以降低渗透势、调节细胞内的渗透压,是抵抗高温胁迫的重要方式^[30, 31]。例如,脯氨酸是植物应对非生物胁迫的主要渗透保护剂,能够有效提升植物原生胶体的稳定性,防止水分流失^[32]。深入了解植物在高温下的生理生化变化,能够减轻或避免氧化损伤,保护植物细胞结构和功能,促进植物耐热性。同时,了解高温胁迫下生理生化的内在机理,例如,抗氧化物和代谢产物相关合成酶作用的关系,为未来的机理研究奠定基础。

1.4 高温胁迫对植物分子变化的影响

植物热激蛋白(Heat Shock Protein, HSP)含量增加是对高温胁迫最明显的反应,HSP广泛分布于内质网、细胞质、叶绿体和线粒体等部位。当植物受到高温胁迫时,HSP参与细胞内新合成蛋白质的折叠、组装、转运以及蛋白质复性,是维持细胞存活和受损蛋白修复的重要“分子伴侣”,在保护植物免受胁迫方面发挥关键作用^[33]。在高温胁迫下,转基因植物叶片中HSP70的表达显著提升,防止非天然蛋白在胁迫条件下聚集和协助蛋白折叠恢复功能^[34]。HSP100蛋白是植物耐热性的重要组成,与蛋白质分解有关,并与HSP70合作辅助蛋白复性。此外,HSP100参与有害多肽的降解和清除。探讨高温胁迫下植物热激蛋白的响应,为进一步研究植物的耐受性提供参考。

2 植物接种 AMF 在高温胁迫下的响应

AMF在自然界广泛存在,不同类型土壤中均有发现,并与80%以上的植物形成菌根共生体。AMF还能促进植物生成多种有机物质,对植物的生长、抗逆性、土壤微生物群等有重要作用(图2)。

2.1 植物接种 AMF 在高温胁迫下生长的响应

AMF通过其巨大的菌丝网络,促进水分和矿质营养通过根际表皮细胞和根毛从根际直接运输到植物体内,改善植物矿质营养含量^[35]。大量研究发现,接种AMF能极大促进植物的生长,增加了高温胁迫下宿主生物量和耐受性^[36]。Maya等发现接种聚生球囊霉(*Glomus fasciculatum*)显著提高了仙客来的生物量^[37]。Zhu等进一步发现,幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)能增加植物株高、叶片数、叶面积、冠幅、根长和根数目,显著促进植物生长^[38]。

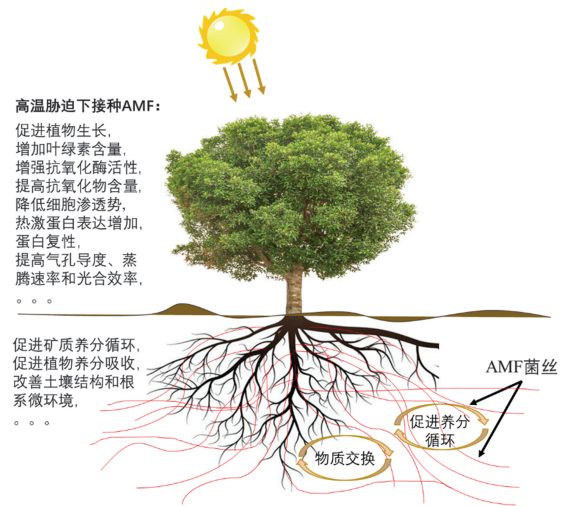


图2 接种 AMF 在植物应对高温胁迫中的作用

同时,幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)在高温下显著提高玉米叶片气孔导度和蒸腾速率,提高气体交换能力,促进植物在高温胁迫下的正常生长^[39]。

除环境温度的升高外,土壤温度的升高也能引起植物的热激反应。例如,热带沙漠土壤生境。研究表明,AMF能有效改善土壤有机质含量、土壤团粒结构、土壤透气性和土壤pH等,减轻高温对植物根系生长发育造成的胁迫^[40]。Bunn等利用高温草地土壤中分离的耐热AMF接种发现,植物生物量和总根长更大,水分状况更好^[41],这与其外部菌丝提高根系水分提取能力密切相关^[38]。Cheng等进一步研究表明,接种摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*)通过改变根系分泌物成分及球囊霉素、磷酸酶和土壤团聚体稳定性等,改善根系微环境,减轻胁迫损害^[42]。

此外,高温胁迫下AMF改变了植物根系周围的微生物区系,刺激对土传病原物有拮抗作用的微生物活性,增加有益微生物数量。同时,AMF有利于根瘤菌、解磷细菌、固氮菌和放线菌等的增加^[43],促进植物对矿质养分的吸收,改善植物抗逆性。

2.2 植物接种 AMF 在高温胁迫下光合作用的响应

光合作用是对温度胁迫最敏感的过程之一,在植物有明显症状之前,光合作用就会被抑制^[44]。PS II中激发能捕获的感光元件对高温最为敏感,高温胁迫下,感光元件脱落,影响PS II的正常功能^[45]。Mathur等在44℃下发现接种AMF的玉米植株PS II活性反应中心密度、PS II的量子效率、线性电子传输、激发能捕获、净光合速率等均有所提高,初级光化学反应效率(Fv/Fo)提高显著^[46]。这意味着AMF增强了PS II在高温下的初级光化学反应,减

轻温度胁迫对植物的毒性影响,保护了植物光合系统的正常运转。

此外,高温引起叶片叶绿素合成速率降低,降解速率加快,导致植株枯萎黄化,生长发育受到抑制^[47]。接种近明球囊霉(*Glomus claroideum*)的植株发现,叶绿素含量增加,减轻了叶肉叶绿体的损伤。AMF菌丝可能增加了玉米植株对 Mg^{2+} 的吸收,进而增加了玉米植株的总叶绿素含量,在随后的植物生长中增强光合作用和 CO_2 同化能力,提高植株耐受高温的能力。

2.3 植物接种 AMF 在高温胁迫下生理生化的响应

植物细胞膜感受到高温胁迫后,体内活性氧的产生和清除的动态平衡遭到破坏,引起膜蛋白和膜内脂的变化,破坏植物细胞^[48]。为减轻温度胁迫诱导的氧化损伤,植物启动抗氧化系统。例如,超氧化物歧化酶(SOD)有助于将 O_2^- 脱毒为 H_2O_2 ,产生的 H_2O_2 将通过CAT、POD解毒^[49]。高温胁迫下,接种AMF显著提高植株体内SOD、POD、CAT、抗坏血酸过氧化酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)等酶活性,并促进抗坏血酸—谷胱甘肽系统(ASA-GSH)循环,显著提高还原型抗坏血酸(ASA)、谷胱甘肽(GSH)含量和氧化还原比例(ASA/DHA、GSH/GSSG),增强抗氧化能力,缓解植物所受的伤害。马通等在 $35^\circ C$ 下接种摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)的生菜根系活力、可溶性糖、脯氨酸、可溶性蛋白和叶绿素含量均显著高于对照^[50]。此外,接种AMF的植物可以通过抑制NADPH氧化酶活性来减少 H_2O_2 的积累并提高温度耐受性^[51]。AMF共生增加了植物根系的吸收面积(根外菌丝的扩展),显著提高根系对水分和矿质营养分的吸收效率,增加可溶性糖和可溶性蛋白含量,从而维持细胞的稳定^[52]。

渗透调节物质的含量一般与植物的抗性呈正相关。邢红爽等研究发现,高温($40^\circ C$)下接种摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*)的植物叶片脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白和叶绿素等含量以及根系活力比对照提高 $46\% \sim 70\%$ ^[53]。也有研究发现,接种AMF的植物能够降低温度胁迫对幼苗造成的伤害,并增强根系活力、可溶性糖和脯氨酸含量^[54]。此外,接种AMF显著提高可溶性糖含量和硝酸还原酶(NR)活性,抑制MDA含量的升高,减轻细胞膜伤害,改善植物在高温下的稳定性。

2.4 植物接种 AMF 在高温胁迫下耐热基因的响应

高温胁迫下,植物热激蛋白(Heat Shock Protein, HSP)能够辅助蛋白在胁迫下维持正常折

叠状态,从而正常行使功能^[55]。研究发现,高温胁迫诱导生菜叶片中HSP90基因表达上调,AMF处理的生菜HSP90基因表达显著高于对照,提高生菜的耐热性。HSP90基因的表达受热激因子(Heat Shock Factor, HSF)的调控,正常环境时,HSF以单体的形式和HSP90二聚体相结合。受到高温胁迫时,HSP90与HSF分离,HSF结构发生变化,转化为三聚体形式紧密结合于热激元件上,诱导HSP90基因的转录^[56]。这一过程中,AMF共生可能通过信号诱导激活HSF,诱导HSP基因的大量表达,提高植物的耐热性,维持并促进植物的健康生长。

目前,大量研究探讨了AMF的作用,并指出AMF有广泛的耐高温性^[57],但其效率和机理仍不清楚。同样,高温胁迫下不同植物和AMF物种之间如何选择特定组合,以获得最高菌根有效性的研究也较少。此外,不同菌种与AMF组合,例如植物促生真菌(PGPF)和AMF共同作用促进植物耐受性,也是未来生态修复的研究方向之一。

3 接种 AMF 对西部煤矿高温胁迫生态修复的影响

3.1 西部矿山煤炭开采对植物生理生态影响

西部煤炭资源开发利用,对区域气候环境、地质结构、植被生长和景观生态造成了一系列影响^[58]。尤其是植被生理生态方面,露天开采剥离表土,导致原生土壤环境扰动,彻底破坏植被。井工开采导致地表裂缝及沉陷微地形发育,破坏根系发育,影响植物生长。孟东平等研究表明,煤炭开采降低野生植被物种丰富度,改变了采空区地面植物群落的物种组成^[59]。同时,采矿形成大量废渣尾矿,也造成排土场大面积的土壤堆积,受到风雨冲刷,产生泥沙与径流等不同程度的水土流失现象,带走丰富的土壤养分,造成氮、磷、钾等植物生长所需营分的流失。此外,矿山开采产生的酸性废水、尾矿废水、矸石淋滤等污水浸染土壤,造成土壤板结和重金属污染,严重影响植被生理生态的健康发展,降低植物多样性和覆盖度^[60]。

3.2 接种 AMF 对西部煤矿高温胁迫生态修复效应

西部煤炭开发过程中的表土剥离、开采沉陷、固废堆放、水土流失和水资源污染等,降低植被覆盖度,而西部矿区主要为沙质土,土壤沙化和植被覆盖度低导致气温和土壤表面温度超过 $40^\circ C$ 和 $60^\circ C$,尤其是西部矿区春季,叶片还未茂盛,气温骤升,树干灼伤情况频发,制约了植被成活,阻碍生态修复的

进行。近年来,随着微生物修复技术的大规模应用,接种 AMF 在矿山生态修复中的作用越来越受到重视。毕银丽等研究表明接种 AMF 增强采煤沉陷区土壤微生物活性、改善土壤肥力并提高植株抗逆性^[61]。接种 AMF 改善植被在高温胁迫下的耐受性,促进植物生长,提高生物量和植被覆盖度,植被覆盖度高既能防止水土流失与土壤沙化,改善矿区景观生态,也增大了大气湿度,降低了地表辐射,减缓高温胁迫^[62]。此外,AMF 庞大的菌丝量及其分泌物可以显著改善矿区土壤质地,刺激不同微生物种群的繁殖,改善土壤微环境,与植被生长形成相互促进的良性循环,对矿山生态修复具有重要现实意义^[63]。

生态修复成为了西部矿山绿色可持续发展的主要突破口和关键所在。基于微生物修复技术的应用,在未来矿山生态修复过程中,不但要深入研究 AMF 对植物生长、耐受性、土壤微环境等的作用,也要不断挖掘 AMF 与多种微生物、外源激素等联合施用方法,不仅有助于管理高温胁迫下植物的生长、产量和病虫害等,而且在维持植物正常生理生化功能,改善植物—土壤—微生物三者之间的关系具有重要意义,可进一步扩大微生物的应用深度和广度,提升高温胁迫下的人工修复植被覆盖度。

4 小 结

西部矿山开采导致水土流失和土壤沙化,高温胁迫成为生态修复的主要障碍因素之一。接种丛枝菌根真菌可以促进植物生长,保护细胞膜的功能、改善光合效率和抗病性,减轻植物氧化胁迫,减缓高温胁迫危害,是提高矿区生态修复效率的重要技术。因此,西部矿区生态修复中,利用丛枝菌根真菌,不仅可缓解高温胁迫等逆境,同时促进植物、土壤及生态群落的协同修复,并结合多种微生物组合和绿肥等方法,进一步扩大微生物应用的深度和广度,为西部矿山生态修复提供理论与实践基础。

参 考 文 献

- [1] 薛思嘉,杨再强,李军. 高温对小白菜品质的影响及模拟研究. 中国生态农业学报, 2017, 25(7): 1042—1051.
- [2] Nakagawa ACS, Ario N, Tomita Y, et al. High temperature during soybean seed development differentially alters lipid and protein metabolism. Plant Production Science, 2020, 23(4): 504—512.
- [3] Janicka-Russak M, Kabała K, Wdowikowska A, et al. Response of plasma membrane H⁺-ATPase to low temperature in cucumber roots. Journal of Plant Research, 2012, 125(2): 291—300.
- [4] Hayat S, Masood A, Yusuf M, et al. Growth of Indian mustard (*Brassica juncea* L.) in response to salicylic acid under high-temperature stress. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2009, 21(3): 187—195.
- [5] 姚玉璧,杨金虎,肖国举,等. 气候变暖对马铃薯生长发育及产量影响研究进展与展望. 生态环境学报, 2017, 26(3): 538—546.
- [6] 张海娜,鲁向晖,金志农,等. 高温条件下稀土尾砂干旱对 4 种植物生理特性的影响. 生态学报, 2019, 39(7): 2426—2434.
- [7] 陆伟,耿玉璐,郑宇茜,等. 热激转录因子在植物胁迫应答和生长发育中的作用. 分子植物育种, 2020, 18(3): 905—914.
- [8] 刘晓慧,尚静,朱宗文,等. 高温胁迫对丝瓜幼苗抗氧化酶活性及基因表达的影响. 分子植物育种, 2020, 18(24): 7989—7996.
- [9] 李书鑫,杨文莹,朱先灿,等. 丛枝菌根真菌提高植物抵御低温胁迫能力的生理机制研究进展. 生态与农村环境学报, 2019, 35(12): 1516—1523.
- [10] 张春楠,张瑞芳,王红,等. 丛枝菌根真菌影响作物非生物胁迫耐受性的研究进展. 微生物学通报, 2020, 47(11): 3880—3891.
- [11] Zubek S, Majewska ML, Błaszczkowski J, et al. Invasive plants affect arbuscular mycorrhizal fungi abundance and species richness as well as the performance of native plants grown in invaded soils. Biology and Fertility of Soils, 2016, 52(6): 879—893.
- [12] Yang HS, Zhang Q, Dai YJ, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth depend on root system: a meta-analysis. Plant and Soil, 2015, 389(1/2): 361—374.
- [13] 张伟珍,古丽君,段廷玉. AM 真菌提高植物抗逆性的机制. 草业科学, 2018, 35(3): 491—507.
- [14] 胡海峰,廉旭刚,蔡音飞,等. 山西黄土丘陵采煤沉陷区生态环境破坏与修复研究. 煤炭科学技术, 2020, 48(4): 70—79.
- [15] 毕银丽,彭苏萍,杜善周. 西部干旱半干旱露天煤矿生态重构技术难点及发展方向. 煤炭学报, 2021, 46(5): 1355—1364.
- [16] 张晓晶,张思远,李春青,等. 高温胁迫对两个不同耐性水稻幼苗生长的影响(英文). Agricultural Science & Technology, 2014, 15(4): 576—578, 584.
- [17] 张侨,韩莹琰,范双喜,等. 高温胁迫下不同品种叶用莴苣种子萌发特性. 西北农业学报, 2010, 19(5): 171—176.
- [18] 叶正文,杜纪红,苏明申,等. 高温对桃花粉发育及小孢子产生的影响. 园艺学报, 2010, 37(3): 355—362.
- [19] 袁慧敏,王草伏,樊佳茹,等. 高温对番茄幼苗生长和花芽分化的影响. 西北植物学报, 2019, 39(10): 1768—1775.
- [20] Xalxo R, Yadu B, Chandra J, et al. Alteration in carbohydrate metabolism modulates thermotolerance of plant under heat stress, 2020.
- [21] Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam MM, et al. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 14(5): 9643—9684.

- [22] Kirilovsky D, Büchel C. Evolution and function of light-harvesting antenna in oxygenic photosynthesis. *Advances in Botanical Research*, 2019, 91: 247—293.
- [23] Xiao W, Wang H, Liu W, et al. Special issue in honour of Prof. Reto J. Strasser—Action of alamethicin in photosystem II probed by the fast chlorophyll fluorescence rise kinetics and the JIP-test. *Photosynthetica*, 2020, 58 (SPECIAL ISSUE): 358—368.
- [24] Dias AS, Semedo J, Ramalho JC, et al. Bread and durum wheat under heat stress: a comparative study on the photosynthetic performance. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2011, 197(1): 50—56.
- [25] Foyer CH. Reactive oxygen species, oxidative signaling and the regulation of photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 154: 134—142.
- [26] Nosaka Y, Nosaka AY. Generation and detection of reactive oxygen species in photocatalysis. *Chemical Reviews*, 2017, 117(17): 11302—11336.
- [27] Robson CA, Zhao DY, Vanlerberghe GC. Interactions between mitochondrial electron transport, reactive oxygen species, and the susceptibility of *Nicotiana tabacum* cells to programmed cell death. *Botany*, 2008, 86(3): 278—290.
- [28] Awasthi R, Bhandari K, Nayyar H. Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops. *Frontiers in Environmental Science*, 2015, doi: 10.3389/fenvs.2015.00011.
- [29] Cansev A. Physiological effects of high temperature treatments on leaves of olive cv. gemlik. *Plant Archives*, 2012, 12(1): 521—525.
- [30] 赵森, 于江辉, 肖国樱. 高温胁迫对爪哇稻剑叶光合特性和渗透调节物质的影响. *生态环境学报*, 2013, 22(1): 110—115.
- [31] Hasanuzzaman M, Bhuyan MHMB, Anee TI, et al. Regulation of ascorbate-glutathione pathway in mitigating oxidative damage in plants under abiotic stress. *Antioxidants (Basel, Switzerland)*, 2019, 8(9): 384.
- [32] 谢虹, 杨兰, 李忠光. 脯氨酸在植物非生物胁迫耐性形成中的作用. *生物技术通报*, 2011(2): 23—27, 60.
- [33] 罗玲, 许肖恒, 杨康, 等. 非生物胁迫下植物衰老和热激蛋白响应. *草业科学*, 2020, 37(11): 2320—2333.
- [34] Batcho AA, Sarwar MB, Rashid B, et al. Heat shock protein gene identified from *Agave sisalana* (AsHSP70) confers heat stress tolerance in transgenic cotton (*Gossypium hirsutum*). *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 2021, 33(2): 141—156.
- [35] 孔佩佩, 杨树华, 贾瑞冬, 等. 不同丛枝菌根真菌对切花菊矿质营养和抗氧化酶的影响. *Agricultural Science & Technology*, 2011, 12(10): 1477—1480.
- [36] Oussouf FM, Essahibi A, Qaddoury A. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on growth, water status and oxidative metabolism in olive plantlets under water deficit. In: the first international American Moroccan Agricultural Sciences Conference (AMAS conference D), 2013.
- [37] Maya MA, Matsubara YI. Influence of arbuscular mycorrhiza on the growth and antioxidative activity in *Cyclamen* under heat stress. *Mycorrhiza*, 2013, 23(5): 381—390.
- [38] Zhu XC, Song FB, Liu SQ, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress. *Plant and Soil*, 2011, 346(1/2): 189—199.
- [39] Ghorbanian D, Harutyunyan S, Mazaheri D, et al. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and different levels of phosphorous on growth of corn in water stress conditions. *African journal of agricultural research*, 2012, 7(16): 2575—2580.
- [40] Miransari M. Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Plant Biology*, 2010, 12(4): 563—569.
- [41] Bunn R, Lekberg Y, Zabinski C. Arbuscular mycorrhizal fungi ameliorate temperature stress in thermophilic plants. *Ecology*, 2009, 90.
- [42] Cheng HQ, Giri B, Wu QS, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi mitigate drought stress in citrus by modulating root microenvironment. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2021.
- [43] Harrier LA, Watson CA. The potential role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the bioprotection of plants against soil-borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems. *Pest Management Science*, 2004, 60(2): 149—157.
- [44] Yan ZN, Ma T, Guo SX, et al. Leaf anatomy, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of lettuce as influenced by arbuscular mycorrhizal fungi under high temperature stress. *Scientia Horticulturae*, 2021, 280: 109933.
- [45] Mathur S, Agrawal D, Jajoo A. Photosynthesis: Response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2014, 137: 116—126.
- [46] Mathur S, Sharma MP, Jajoo A. Improved photosynthetic efficacy of maize (*Zea mays*) plants with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) under high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2018, 180: 149—154.
- [47] Beltrano J, Ronco MG. Improved tolerance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to drought stress and rewatering by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus claroideum*: effect on growth and cell membrane stability. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2008, 20(1): 29—37.
- [48] Zheng GW, Tian B, Zhang FJ, et al. Plant adaptation to frequent alterations between high and low temperatures: remodelling of membrane lipids and maintenance of unsaturation levels. *Plant, Cell & Environment*, 2011, 34(9): 1431—1442.
- [49] Azarabadi S, Abdollahi H, Torabi M, et al. ROS generation, oxidative burst and dynamic expression profiles of ROS-scavenging enzymes of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) in response to *Erwinia amylovora* in pear (*Pyrus communis* L.). *European Journal of Plant Pathology*, 2017, 147(2): 279—294.
- [50] 马通, 刘润进, 李敏. 丛枝菌根真菌对生菜耐热性的效应. *植物生理学报*, 2015, 51(11): 1919—1926.
- [51] Liu AR, Chen SC, Chang R, et al. Arbuscular mycorrhizae improve low temperature tolerance in cucumber via alterations in H₂O₂ accumulation and ATPase activity. *Journal of Plant Research*, 2014, 127(6): 775—785.

- [52] Fougnyes L, Renciot S, Muller F, et al. Arbuscular mycorrhizal colonization and nodulation improve flooding tolerance in *Pterocarpus officinalis* jacq. seedlings. *Mycorrhiza*. 2007, 17(3):159—166.
- [53] 邢红爽, 孙鹏飞, 李峰, 等. 丛枝菌根真菌对薰衣草耐热性的影响. *菌物学报*, 2019, 38(5): 698—706.
- [54] Ali SZ, Sandhya V, Grover M, et al. *Pseudomonas* sp. strain AKM-P6 enhances tolerance of *Sorghum* seedlings to elevated temperatures. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, 46(1): 45—55.
- [55] Halasi M, Váraljai R, Benevolenskaya E, et al. A novel function of molecular chaperone HSP70. *Journal of Biological Chemistry*, 2016, 291(1): 142—148.
- [56] Lohmann C, Eggert-Schumacher G, Wunderlich M, et al. Two different heat shock transcription factors regulate immediate early expression of stress genes in *Arabidopsis*. *Molecular Genetics and Genomics*; MGG, 2004, 271(1): 11—21.
- [57] Bunn R, Lekberg Y, Zabinski C. Arbuscular mycorrhizal fungi ameliorate temperature stress in thermophilic plants. *Ecology*, 2009, 90(5): 1378—1388.
- [58] 李海东, 沈渭寿, 卞正富. 西部矿产资源开发的生态环境损害与监管. *生态与农村环境学报*, 2016, 32(3): 345—350.
- [59] 孟东平, 王应刚, 万江丽, 等. 煤炭开采对野生植物物种丰富度和物种组成的影响. *生态学杂志*, 2012, 31(2): 299—303.
- [60] 严群, 黄俊文, 唐美香, 等. 矿山废水的危害及治理技术研究进展. *金属矿山*, 2010(8): 183—186.
- [61] 毕银丽, 孙江涛, 王建文, 等. AM 真菌对采煤沉陷区黄花菜生长及根际土壤养分的影响. *生态学报*, 2018, 38(15): 5315—5321.
- [62] 苗春光, 杨惠惠, 毕银丽, 等. 丛枝菌根真菌与沙棘对露天矿排土场的联合改良效应. *煤田地质与勘探*, 2021, 49(2): 202—206.
- [63] 毕银丽, 郭晨, 王坤. 煤矿区复垦土壤的生物改良研究进展. *煤炭科学技术*, 2020, 48(4): 52—59.

Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Resistance of Plants to High Temperature Stress and Application Prospect of Ecological Restoration in Mine Area

Bi Yinli^{1, 2*} Xue Zike¹

1. State Key Laboratory of Coal Resources and Safe Mining, China University of Mining and Technology (Beijing), Beijing 100083

2. Institute of Ecological Environment Restoration in Mine Areas of West China, Xi'an University of Science and Technology, Xi'an 710054

Abstract With global warming, more attention has been paid to the effect of extreme high temperature weather on plants. In this paper, the damage and limitation of high temperature stress on plant growth, photosynthesis, physiological and biochemical, and molecular mechanisms were discussed. In order to promote the resistance of plants to high temperature stress, inoculating arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) to promote plant growth, the activity and content of antioxidants, the ability to resist plant diseases, photosynthetic efficiency, heat-resistant genes systems. The coal mining in the west destroys the regional geological structure, seriously affects the healthy development of vegetation physiology and ecology, reduces the plant coverage rate, and is more likely to cause the occurrence of local extreme high temperature climate, which severely restricts the ecological environment restoration of the mining area. We discussed the effect of AMF inoculation on the ecological restoration of vegetation and soil in the mining area, and showed the direction for in-depth study of AMF in the future, which provided a theoretical basis of the sustainable development of mine ecological restoration of western China.

Keywords high temperature stress; arbuscular mycorrhizal fungi; plant stress resistance; mine ecological remediation; microbial restoration

(责任编辑 姜钧译)

* Corresponding Author, Email: ylbi88@126.com