

王晓丽,秦 松,刘正一,等. 丛枝菌根在盐土农业可持续发展中的作用及前景[J]. 江苏农业科学,2023,51(2):10-19.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.02.002

# 丛枝菌根在盐土农业可持续发展中的作用及前景

王晓丽<sup>1</sup>, 秦 松<sup>2</sup>, 刘正一<sup>2</sup>, 任承钢<sup>2</sup>

(1. 青岛农业大学菌根生物技术研究/青岛农业大学园林与林学院, 山东青岛 266109;

2. 中国科学院烟台海岸带研究所海岸带生物资源实验室, 山东烟台 264003)

**摘要:**土壤盐化是一个世界性的资源和生态问题,可直接抑制植物的生长,间接导致生态环境的恶化,是制约农业生产发展的主要障碍之一。如何将盐土改造成有效的土地资源,关系着未来农业的可持续发展。丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是一类广泛存在于土壤中的有益微生物,能与植物根系形成互利共生体——AM。丛枝菌根对于植物的营养吸收与利用、物质积累具有有益效应,并能在减少使用化学品的同时改善土壤,从而促进作物对盐胁迫的抗性,在维持农业生态平衡中起重要作用。本文首先总结了盐土中作物面临的盐胁迫及其对土壤结构的危害,其次归纳了丛枝菌根通过促进营养元素吸收、提高干物质积累等增强作物抗盐能力的机制,并着重阐释了丛枝菌根在促进水通道蛋白表达、维持渗透平衡、保护抗氧化系统和调节植物激素信号等分子机制层面的相关研究进展。在此基础上,进一步对丛枝菌根在提高农作物品质和抗病性,以及防止盐土水分流失、稳定结构方面的应用潜力做出总结,为将菌根作为新型生物技术应用未来盐土农业的可持续发展提供理论参考。

**关键词:**丛枝菌根;盐土农业;耐盐;生态可持续;生物技术

**中图分类号:**S182 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)02-0010-10

在全球气候变暖的背景之下,陆面蒸发加剧,

导致土壤中的可溶性盐不断积累,加之人类不当的工农业生产活动,和地形地貌等自然因素一起形成了不适宜作物生长的盐土。据统计,我国盐土地面积达 9 913 万  $\text{hm}^2$ <sup>[1]</sup>,广泛发生于干旱、半干旱和半湿润地区。近年来,由于土地资源利用不当的问题频发,土壤盐化的问题日趋明显,已成为制约农林业发展的主要障碍之一。土壤盐化不仅对作物形成胁迫,导致作物减产;同时,也对生态环境构成严

收稿日期:2022-02-18

基金项目:山东省重点研发计划(编号:2019GSF109104);山东省自然科学基金面上项目(编号:ZR2021MC106)。

作者简介:王晓丽(1997—),女,山东潍坊人,硕士研究生,主要从事菌根共生研究。E-mail:1002162262@qq.com。

通信作者:任承钢,博士,助理研究员,主要从事植物-微生物互作研究。E-mail:cgren@yic.ac.cn。

[85] Bohine T, Trdan S. Environmental factors affecting the glucosinolate content in *Brassicaceae* [J]. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 2012, 10(2): 357-360.

[86] 陈 强, 张其忠, 刘 健, 等. 紫杉醇脂质体与传统紫杉醇治疗乳腺癌和非小细胞肺癌的随机对照研究[J]. *中华肿瘤杂志*, 2003, 25(2): 190-192.

[87] 田 金, 姜雪玲, 姚 丽, 等. 高压氧增强长春花碱对人宫颈癌 HeLa 细胞的抗癌活性[J]. *中华航海医学与高气压医学杂志*, 2019, 26(6): 525-528.

[88] Keck A S, Finley J W. Cruciferous vegetables: cancer protective mechanisms of glucosinolate hydrolysis products and selenium[J]. *Integrative Cancer Therapies*, 2004, 3(1): 5-12.

[89] Ji Y, Morris M E. Effect of organic isothiocyanates on breast cancer resistance protein (ABCG2) - mediated transport [J]. *Pharmaceutical Research*, 2004, 21(12): 2261-2269.

[90] Jezek J, Haggett B G, Atkinson A, et al. Determination of glucosinolates using their alkaline degradation and reaction with ferrieyanide[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1999,

47(11): 4669-4674.

[91] 单毓娟, 吴 坤. 十字花科蔬菜的癌症预防作用[J]. *国外医学(卫生学分册)*, 2005(5): 269-273.

[92] Franklin M R, Slawson M H, Moody D E. Selective induction of rat liver phase II enzymes by *N*-heterocycle analogues of phenanthrene: a response exhibiting high correlation between UDP-glucuronosyltransferase and microsomal epoxide hydrolase activities [J]. *Xenobiotica*, 1993, 23(3): 267-277.

[93] 张 璇. 不同烹饪方式和烹饪时间对西蓝花中萝卜硫苷和萝卜硫素的影响[J]. *食品安全导刊*, 2020(9): 111-112.

[94] 林旭辉, 李 荣, 姜子涛. 辣根挥发油化学成分的研究[J]. *食品科学*, 2001, 22(3): 73-75.

[95] 丁 艳, 李丽倩, 顾振新, 等. 7 种十字花科种子中黑芥子酶降解油菜籽饼粕中硫苷的产物比较分析[J]. *食品科学*, 2014, 35(13): 1-7.

[96] 肖华志, 牛丽影, 廖小军, 等. 芥末油、青芥辣、冲菜的挥发性风味成分的 SPME/GC/MS 测定[J]. *中国调味品*, 2004, 29(6): 42-45, 17.

重的威胁,造成土地资源的巨大浪费。如果能对盐土进行合理的改良和利用,将具有显著的生态和经济价值。盐土改良是指通过生物、物理或化学手段,修复盐化土壤的过程。其中,生物改良被普遍认为是绿色有效的手段,必将成为盐土治理新技术的未来发展方向<sup>[2-3]</sup>。

菌根是自然界广泛存在的菌根真菌与植物的共生体<sup>[4]</sup>,分为外生菌根、内生菌根和内外兼生菌根三大类型。其中,丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)在盐土环境中分布最为广泛,因其能在根组织内形成丛枝和泡囊等特有的结构,因此被称为泡囊-丛枝菌根,简称丛枝菌根。AM 真菌是联系土壤与植物关系最密切的微生物之一,长期在微生物促进植物耐盐的相关研究中占据主导地位。一方面,AM 真菌在从植物获取能量的同时,也促进植物对矿质元素的吸收,增强植物的耐盐能力<sup>[5]</sup>。另一方面,AM 真菌可以改良土壤结构,保水保肥,并调节土壤微生物菌落<sup>[6-8]</sup>,最终提高农作物的产量和品质。因此,探讨 AM 真菌在盐土农业中的应用潜力对未来农业可持续发展将大有裨益。

## 1 盐土对作物的危害

### 1.1 盐胁迫

首先,盐土以较高浓度的 NaCl 溶液为主,使土壤水势降低,导致植物吸水困难,造成生理干旱;同时作物细胞液与土壤溶液之间不平衡的渗透势,使得作物细胞膜通透性变大、体内水分不断外流,产生渗透胁迫,是作物应对土壤盐化的第一响应<sup>[9]</sup>。其次,土壤中  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  的不断积累,使作物体内正常离子平衡遭到破坏,进一步产生离子毒害,排斥了作物根系细胞对其他营养离子的吸收,造成营养缺乏。此外,盐分的胁迫下,活性氧(ROS)水平会急剧增加。ROS 是氧正常代谢的天然副产物,在细胞信号传导和维持体内氧化-还原平衡中具有重要作用,但过量 ROS 对生物分子(如脂质蛋白和核酸等)造成氧化损伤。盐土含盐量大, pH 值高,对作物的生长和生态环境都有影响,不仅干扰作物正常代谢活动<sup>[10]</sup>,还破坏土壤结构,增加病虫害侵染等,不利于作物生产。

1.1.1 萌发阶段 种子萌发作为作物生命史的第一阶段,对生长繁衍尤为关键。盐土条件下土壤溶液渗透压超过作物体内渗透压,作物根系严重缺水,严重时出现气孔关闭,主要受到渗透胁迫和离

子毒害作用<sup>[11]</sup>。在作物生长阶段,由于盐土满足不了种子萌发需要充足水分的要求,所以会抑制胚的发育,降低种子萌发率。Kaveh 等发现,盐分导致发芽延迟,与发芽率之间存在显著的负相关<sup>[12]</sup>。研究表明,无盐害的种子萌芽率最好,随着盐浓度的增加,种子萌芽率逐渐降低,甚至完全不萌发。苗昊翠等对锦鸡儿种子的研究也证明了盐浓度越高,对锦鸡儿种子的抑制越明显<sup>[13]</sup>。也有试验表明,低盐能够促进一些种子的萌发,呈低促高抑现象<sup>[14]</sup>,如聂江力等发现,低浓度的 NaCl 和  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  溶液均对车前种子的萌发起促进作用,但随着浓度升高,萌发明显被抑制<sup>[15]</sup>。不难发现,盐土首先抑制作物种子萌发,且浓度越高表现越明显。

1.1.2 生长阶段 光合作用是生长发育的基础,叶绿体是进行光合作用最重要的细胞器。对于大多数作物,叶绿素是叶绿体中主要的色素,其含量高低直接影响光合作用效果<sup>[16]</sup>。光合作用产生的能量一部分用于作物生长,另一部分通过加快光合速率来适应盐土<sup>[17]</sup>,但因盐分的不断积累及处理时间的延长这种适应能力会减弱,而且随着水分的缺乏,光反应过程发生改变,气孔导度降低,也减弱了作物叶片对  $\text{CO}_2$  的吸收和固定,导致总叶绿素含量下降。同时  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  的增加使营养离子大量外渗,细胞控制离子出入的能力降低,与光合作用相关的膜结构被破坏,导致作物营养失调,干扰正常的生长代谢,引起叶片发育不健全,甚至腐烂。在对杜梨幼苗和紫花苜蓿的试验中都证明了盐胁迫导致作物叶绿素含量下降,光合作用强度下降,并抑制了生长发育过程,与正常作物相比更矮小<sup>[18-19]</sup>。

盐土影响作物的整个生长过程,主要表现为个体组织和器官发育受到明显抑制作用。李树华等研究表明,盐胁迫对发芽期幼苗的主要表现是抑制根和芽的生长,其中根系最早感受逆境胁迫信号,并产生相应的生理反应,继而影响地上部分生长<sup>[20]</sup>。盐土产生的胁迫作用于整个发育过程,出现叶片萎缩、植株变矮、提前开花和衰亡的现象,缩短营养生长期和发育周期。生长抑制是盐胁迫对作物最普遍、最显著的效应,进一步造成生物量下降<sup>[21]</sup>。

### 1.2 盐土衍生型胁迫

盐土不仅对作物造成盐胁迫,还同时伴随着多种衍生型胁迫。

1.2.1 土壤板结 盐分的存在会对土壤颗粒产生

影响。随着盐分含量的积累,一方面,土壤孔隙溶液浓度逐渐升高,黏结性增强,阻碍了气体和水的运动。另一方面,土壤颗粒会发生明显聚焦,形成大颗粒,从而阻塞土壤的孔隙,使得土壤通透性降低<sup>[22]</sup>。同时盐土溶液中过多的  $\text{Na}^+$  会通过阳离子交换作用,将土壤中的  $\text{Ca}^{2+}$  置换出来, $\text{Ca}^{2+}$  可引起土壤颗粒的凝聚, $\text{Na}^+$  则使土粒分散,导致土壤湿时泥泞、干时板结,不利于作物生长<sup>[23]</sup>。

**1.2.2 根际菌群失调** 土壤盐化不利于作物根系吸收水分、营养等物质,使得土壤与农作物之间的养分转换受到阻碍,造成作物根系发育不良,抑制了根际菌群的生存空间。盐土不但可以直接通过影响微生物的环境来抑制微生物的活性<sup>[24]</sup>,也可以通过改变土壤理化性质间接来改变微生物的生活环境<sup>[25]</sup>,减少生物多样性。土壤理化性质对微生物的生存有很大影响,土壤中长时间盐分过多会引起土壤贫瘠,变成不适宜作物生长的土壤,同样阻碍微生物的活动。元炳成对河西走廊盐化土壤的研究中发现,盐土中微生物碳含量较低,活性较普通土壤弱<sup>[26]</sup>。有研究证明,盐土导致微生物种群、数量及活性与正常土壤相比有较大差别。

**1.2.3 重金属污染** 近年来,随着工业化发展的加快,废气排放、污水灌溉及含重金属农药化肥的过量使用等,导致土壤盐化和农田重金属累积问题日益凸显<sup>[27]</sup>。据有关资料显示,我国已成为化肥使用大国<sup>[28]</sup>,使得农田土壤受到盐化和重金属污染的双重危害。金属是建筑物不可或缺的构成部分,盐土遇水形成溶液后对建筑物具有腐蚀性<sup>[29]</sup>,溶液中的  $\text{Cl}^-$  会与金属发生氧化还原反应,破坏表面膜而产生腐蚀,将其氧化为金属离子,且浓度越高,腐蚀速度越快,金属离子也随之在土壤中积累,产生对作物生长不利的环境,造成作物减产。盐土重金属污染不仅会在一定程度上降低作物产量和质量,还会对人体健康产生潜在威胁。以各种形式存在的重金属,一旦进入生态环境就会迁移,比如进入水中的重金属不能被分解,而是以生物链形式危害各种生物;若进入人体会与酶发生相互作用,导致酶失活,也可能在器官中累积,造成慢性中毒。

## 2 丛枝菌根真菌提高耐盐性

丛枝菌根(AM)是一种真菌与植物互利共生、共同适应各种环境胁迫的生物联合体<sup>[30]</sup>。AM 能获得额外的养分。在对甜瓜的研究中发现,AM 植

株的糖类物质含量显著高于非菌根植株,总体上增加了 AM 植株的干质量<sup>[31]</sup>。与此同时,AM 真菌生长代谢所需的碳水化合物很大程度上依赖于寄主的自养过程<sup>[32]</sup>。据报道,寄主作物约 20% 的光合产物被 AM 真菌消耗<sup>[33]</sup>,而这种消耗会反向促进光合作用速率,以适应胁迫环境<sup>[34]</sup>。例如,Muhsin 等发现,盐处理的菌根植物比非菌根植物的叶绿素含量高,从而增加光合产物,改善盐土作物生长效应<sup>[35]</sup>。

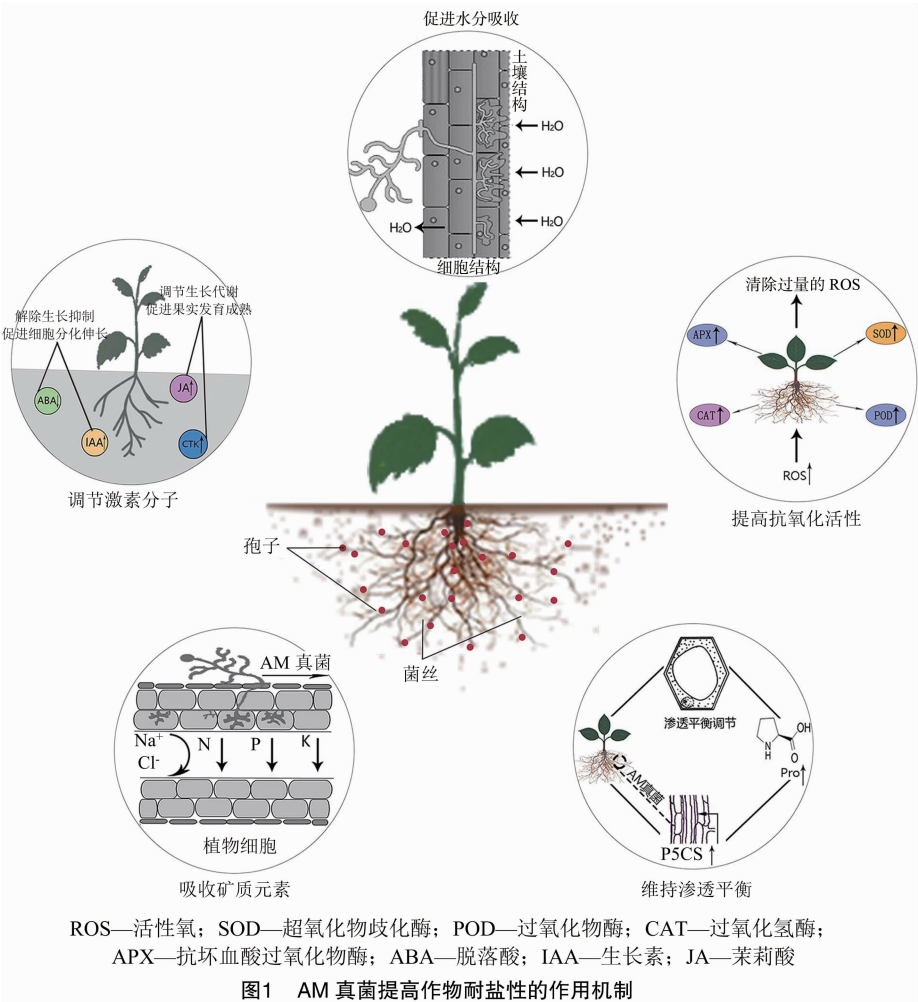
研究发现,AM 真菌还通过促进作物吸收营养元素、调控水通道蛋白基因表达、参与体内渗透平衡系统、提高系统抗氧化能力和调节激素信号分子等机制来提高耐盐性(图 1)。

### 2.1 促进矿质元素吸收

盐土中  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  的不断积累,抑制了作物对氮(N)、磷(P)、钾(K)等矿质元素的吸收<sup>[36]</sup>,导致根系和地上部的营养生长不足,造成产量下降。AM 菌丝有强大的吸收和运输能力,其长度还可以无限生长,当作物受到侵染后,能够扩大根系吸收的空间<sup>[37]</sup>,增强寄主对 P、N、K 等营养元素的吸收,营养物质得到积累,利于作物在盐土上生长。P 元素是作物生长必需的大量元素之一,而盐胁迫会降低其体内含量。试验表明,AM 真菌菌丝体通过产生的小分子有机物,可以加速物质的溶解,促进作物对磷酸盐和其他无机盐的吸收,进而提高寄主作物对 P 元素的吸收能力和对难溶性磷酸盐的利用能力,特别是在 P 元素匮乏的生境下<sup>[38]</sup>,从而对生长起到促进作用。AM 真菌可以同时影响作物对其它有益营养元素的吸收。研究发现,与未接种 AM 真菌相比,盐土条件下,接种 AM 真菌后矿质元素元素的含量明显提高(表 1),有利于改善生长状况。

### 2.2 调控水通道蛋白

AM 真菌菌丝可以深入到作物根系无法到达的土壤缝隙,增加水分吸收范围,同时也能通过提高基因表达来改善作物相对含水量。高等作物的质膜和液泡膜上存在着大量的水通道蛋白(aquaporins, AQPs),AQPs 是一种跨膜通道间的内在性蛋白。作物在盐土中生存通常伴随着干旱胁迫,这一过程中 AQPs 起着维持水分渗透平衡的作用,调节水分的跨膜快速流动,有效缓解盐土带给作物的胁迫影响;但 AQPs 的表达受盐分调节<sup>[46]</sup>,盐胁迫会使液泡膜和质膜的 AQPs 基因转录水平降低,导致表达下调。相反在盐土条件下接种 AM 真



ROS—活性氧; SOD—超氧化物歧化酶; POD—过氧化物酶; CAT—过氧化氢酶;  
APX—抗坏血酸过氧化物酶; ABA—脱落酸; IAA—生长素; JA—茉莉酸

图1 AM 真菌提高作物耐盐性的作用机制

表 1 盐胁迫下 AM 真菌提高作物矿质元素的含量

宿主作物	盐分浓度	含量提高的元素	参考文献
羊草	0.1、2.3 g/kg	N、P	[39]
高羊茅	0.08%、1.2%、1.6%	N、P、K、S、Zn、Ca、Mg	[40]
羊草	0.1、2.3 g/kg	N、P、K	[41]
小麦	0.3、13.6、25.9、38 dS/m	N、P、K、Ca、Mg	[42]
柑橘	50 mmol/L	P、K、Fe、Cu、Mg	[43]
阿拉伯胶树	10 mmol/L	P	[44]
木豆	0~100 mmol/L	N、P	[45]

菌后,与非 AM 植株相比,作物根系水通量增加,研究证明这种效应是因为 AM 真菌表达上调 AQP<sub>s</sub> 基因,使寄主获取更多水分,改善生理干旱导致的水分胁迫。贺忠群等对番茄进行 0.5% 和 1.0% 浓度的 NaCl 盐处理,并接种 AM 真菌摩西球囊霉,检测到质膜水通道蛋白基因 (LeAQP2) 表达上调<sup>[47-48]</sup>。Ouziad 等也发现在盐分处理下接种 AM 真菌的番茄叶片中,构成某些 AQP<sub>s</sub> 基因的信使 RNA 增加,从而调节番茄体内的水分情况<sup>[49]</sup>。这说明 AM 真菌

能够通过加强水通道蛋白表达来促进寄主对水分的吸收利用,改善生长状况,以此来提高作物的耐盐性。

### 2.3 维持渗透平衡

处于盐土条件下的作物,由于土壤环境的低渗透势导致作物细胞不断失水,干扰细胞正常的生长代谢。在这种情况下,需要通过降低细胞内渗透势来对植物细胞进行渗透调节<sup>[50]</sup>。盐分处理下,AM 真菌可以通过调节无机离子和合成有机渗透物质 2 种方式维持作物渗透平衡,是作物适应盐土的主要机制<sup>[51]</sup>。

Na<sup>+</sup> 作为一种有毒的阳离子会造成作物细胞损伤,而 K<sup>+</sup> 作为无机营养成分和渗透调节剂对作物调节作用至关重要<sup>[52]</sup>。随着作物在盐土中生长的时间越来越长,引起体内 Na<sup>+</sup> 积累、K<sup>+</sup> 减少,Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> 离子平衡遭到破坏,对细胞质酶活性、光合作用和生长代谢等都会产生不利影响<sup>[53]</sup>,因此需要降低作物细胞中 Na<sup>+</sup> 浓度,缓解盐土对作物的危害。研究表明,作物接种 AM 真菌能使 Na<sup>+</sup> 吸收降低、K<sup>+</sup>

吸收增加<sup>[54]</sup>。例如,接种 AM 真菌后的大豆叶片中  $K^+$  含量明显升高, $K^+/Na^+$  比例也较未接种 AM 真菌时提高,促进了植株生长<sup>[55]</sup>;AM 真菌在  $Na^+$  进入根系前能将其排除或者分隔在根细胞液泡中<sup>[56]</sup>,降低  $Na^+$  等毒害离子的吸收<sup>[57]</sup>,控制盐离子向地上部分运输,帮助寄主重新建立新的离子平衡<sup>[58]</sup>。

脯氨酸(proline,Pro)作为一种参与抵抗盐胁迫的主要有机渗透物,是衡量作物渗透调节能力的重要指标之一<sup>[59]</sup>,其含量的积累是作物面对盐土的一种自我保护性措施。据报道,接种 AM 真菌显著增强作物体内的 Pro 含量<sup>[60]</sup>,进而缓解渗透胁迫。张璐等发现,低 AM 真菌处理紫花苜蓿从无盐至高盐叶片游离脯氨酸的含量增加了 2.9 倍,保护膜系统少受伤害<sup>[61]</sup>。有报道表明,参与 Pro 合成表达的 *P5CS* 基因与耐盐性有密切联系<sup>[62]</sup>。Jahromi 等人在研究中发现,接种 AM 真菌的作物提高了 *P5CS* 基因的表达量,从而积累 Pro 的含量来调节细胞渗透平衡,改善作物在盐土中的生长特性,提高作物耐盐性<sup>[63-64]</sup>。

## 2.4 保护抗氧化系统

正常情况下,作物在生命活动中产生的活性氧(reactive oxygen species,ROS)处于动态平衡,而在受到盐分等逆境胁迫时,会诱发作物体内发生次级胁迫即氧化胁迫,动态平衡被打破,导致 ROS 过多积累,若作物自身防御机制不能及时将其清除,ROS 会对核酸、蛋白质和膜脂等生物大分子产生氧化损伤<sup>[65]</sup>,干扰细胞正常结构功能,最终抑制作物生长或死亡<sup>[66]</sup>。作物细胞清除 ROS 的抗氧化系统体系分为抗氧化酶系统和非酶系统。抗氧化酶分子系统主要包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR),对清除过量 ROS、保护作物起着重要作用;非酶系统抗氧化分子主要有抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)和谷胱甘肽(glutathione, GSH),其作用主要是清除 ROS 产生的毒性副产物<sup>[67]</sup>。

AM 真菌主要通过 2 个途径来达到提高作物抗氧化能力的目的。一是 AM 真菌本身能够编码合成抗氧化酶分子。Palma 等已从 AM 真菌球状巨孢子囊霉(*Gigaspora margarita*)上分离并鉴定了关于编码 Cu/Zn 超氧化物歧化酶(GmarCuZnSOD)的全长基因,发现它与提高菌根化作物的耐盐能力有关<sup>[68]</sup>。

二是 AM 真菌侵染作物后会增强寄主的抗氧化酶活性。已有研究发现,盐土条件下作物体内过多的 ROS 会氧化,损伤酶的活性,使其降低或丧失,从而影响作物的正常生长<sup>[69]</sup>。也有研究表明,接种 AM 真菌能增强寄主抗氧化酶的活性,提高抗氧化力<sup>[70]</sup>,从而恢复 ROS 的动态平衡,在遇到盐胁迫时减少环境对作物的伤害<sup>[71]</sup>。各种研究表明,在不同盐浓度下用 AM 真菌侵染作物,抗氧化酶活性均得到不同程度的提高。王英男等对接种 AM 真菌的羊草进行 0~200 mmol/L 的盐分处理,发现体内 SOD、POD、CAT 和 APX 的活性明显增强,提高了作物体内氧自由基的清除能力<sup>[72]</sup>;许平辉等对茶树进行盆栽试验,其 SOD、POD 和 CAT 的活性得到增强,GSH 的质量分数得到上升<sup>[73]</sup>;Abdel Leted 等发现,菌根导致辣椒体内抗氧化酶系统的活性提升,代表作物耐盐能力的提高<sup>[74]</sup>。

## 2.5 调节激素信号分子

生长素(auxin, IAA)、赤霉素(gibberellins, GA)、脱落酸(abscisic Acid, ABA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)等是重要的植物激素,作为一类信号分子,能够广泛参与作物生长发育和应对逆境的系统性胁迫响应过程。研究证明,盐胁迫可通过改变作物体内生长激素的含量来调控作物的生长发育活动,导致细胞分化的作用被抑制,促进作物提前休眠。Luo 等研究发现,盐处理下的灰杨与对照相比,其 IAA 含量明显降低<sup>[75]</sup>;罗玉婕等对 2 种海棠进行不同浓度盐胁迫处理,发现叶片中的 ABA 含量均高于对照,导致寄主生长受到抑制<sup>[76]</sup>。

激素信号分子已经被证实 AM 真菌与作物互作过程中扮演重要角色。已有研究发现,在被 AM 真菌侵染的作物根系中 GA 和 IAA 浓度与对照相比显著升高<sup>[77]</sup>;赵方贵等对烟草接种 AM 真菌后也发现体内的 IAA 含量增加,IAA/ABA 比值提高<sup>[78]</sup>。以上内容说明盐胁迫能加快生长周期,使作物提前成熟衰落,此时的植株发育不健康,长势较弱;AM 真菌通过调控它们的含量来改善作物的生长效应,促使枝芽生长,延缓叶片衰老,增强作物的耐盐性。试验证明,茉莉酸类化合物(jasmonates, JAs)能有效地介导作物对病原菌、食草动物及非生物胁迫等的防御反应,诱导一系列防御反应化学物质的合成及基因的表达,在调节作物响应盐胁迫方面扮演者着重要角色。盐土条件下,接种 AM 真菌能激活 JA 信号途径,诱导信号物质茉莉酸等的形成<sup>[79]</sup>,通过积



累 JAs 的含量使作物更有利于抵御盐胁迫<sup>[80]</sup>。Isayenkov 等发现,对蒺藜苜蓿接种 AM 真菌后,丙二烯氧化环酶(茉莉酸类物质生物合成途径中的关键酶)的表达增强,从而积累了植株体内 JA 的含量,进一步提高了植株的抗盐性<sup>[81]</sup>。

综上,AM 真菌在寄主作物根部定殖形成的互惠共生体,不仅能够改善盐土对作物构成的威胁,通过建立新的离子平衡、缓解水分亏缺和增强抗氧化能力等机制来降低作物对盐土的拮抗作用,增强抗盐能力,展示出 AM 真菌在盐土改良中的巨大潜力,还可以充分利用盐土资源来提高农业生产力。因此,AM 真菌作为一种作物生物技术在各个领域

都被广泛关注,特别是在盐土农业的可持续发展方面,具有广阔的应用前景。

### 3 AM 真菌在可持续农业中的应用

AM 真菌增强寄主耐盐性的研究已经比较深入。作为一种生态友好的生物技术,AM 真菌对盐土引起的其他胁迫也有改善的作用。研究表明,AM 真菌能够吸附重金属来修复被污染土壤,改善土壤结构,提高作物抗病害能力以及增加产量等,对盐土农业具有调节作用,并进一步使之形成一个可以自持的、平衡的农业生态系统,在农业的可持续发展中扮演重要角色(图 2)。

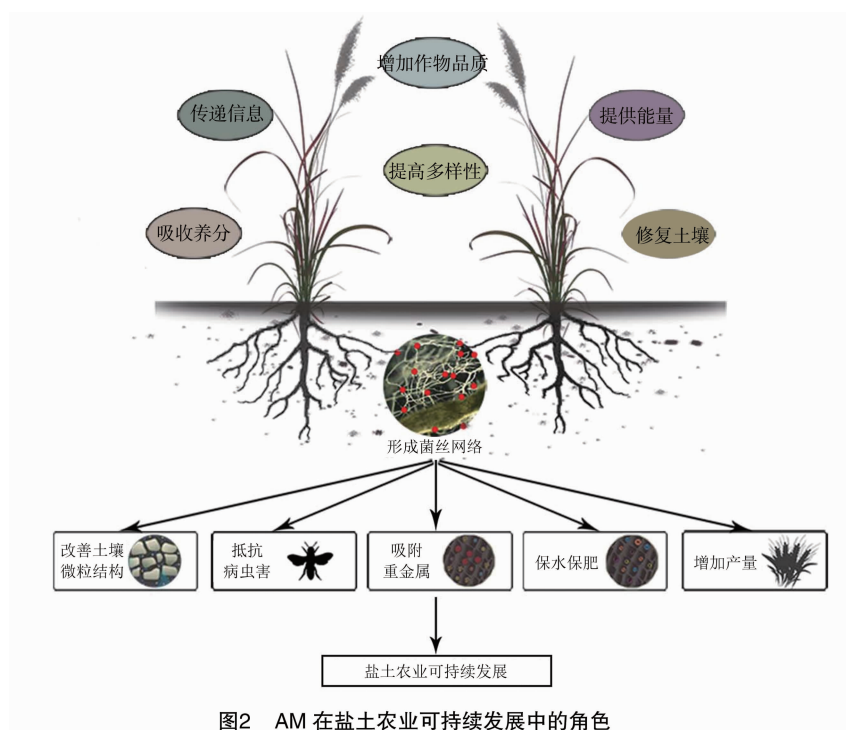


图2 AM 在盐土农业可持续发展中的角色

#### 3.1 改善土壤物理性质

菌根真菌在土壤团聚体结构形成及稳定和土壤孔隙度保持等方面具有重要作用<sup>[82]</sup>,是当前研究的热点之一。研究证明,AM 真菌能在土壤中分泌一种糖蛋白——球囊霉素相关蛋白 (glomalin-related soil protein, GRSP),具有重要的生态功能<sup>[83]</sup>:一是 GRSP 通过在菌丝表面形成保护层来防止水分和养分流失<sup>[84]</sup>,抑制其他微生物对菌丝的伤害,促进菌丝伸长扩大,对寄主产生有利影响。同时完善的菌丝网络又对土壤具有保护作用,更好地抵抗风雨的侵蚀,避免土壤肥力流失<sup>[85]</sup>。二是 GRSP 被称作“超级胶水”,能对土壤颗粒产生黏结作用,稳定

土壤结构,改善物理性状,为作物生长提供良好的水渗透率和通气状况<sup>[86]</sup>。

#### 3.2 拮抗病原菌

接种 AM 真菌作为防止农作物病虫害的一种手段,已经得到了不同研究的证明。Safir 在 1968 年首次发现 AM 真菌对病害的拮抗作用,研究中接种 AM 真菌的洋葱降低了由土棘壳孢 (*Pyrenochaeta terrestris*) 引起的根系红腐病发病率<sup>[87]</sup>,随后各国学者普遍展开 AM 真菌与作物病害关系的研究。各种现象表明,接种 AM 真菌对由土传病原物引起的病害有很好的抵抗作用,包括各种真菌、细菌、放线菌、线虫等病害。黄京华等对玉米接种 AM 真菌发

现,由真菌引起的纹枯病出现率大大降低<sup>[88]</sup>。不少研究证明,AM 真菌能降低线虫对寄主的侵染率,限制它的增殖<sup>[89]</sup>,从而提高抗病性。如果病原物入侵时作物与 AM 真菌已形成完善的共生体系,那么 AM 真菌可提前进入防御体系,减轻寄主病害程度。Ratti 等将一种 AM 真菌接种到薄荷后 15 d 再接种南方根结线虫,线虫在体内的分布密度较同步接种时显著降低<sup>[90]</sup>。晋治波等对同一番茄品种进行不同 AM 菌种处理 [ *Rhizophagus intraradices* ( Ri )、*Acaulospora mellea* ( Am ) ] 及菌种组合 *Rhizophagus intraradices* + *Acaulospora mellea* ( Ri + Am ) 发现,感病蒙特卡罗品种上接种 Ri + Am 混合菌种的处理效果优于接种单一菌种,而抗线虫仙客 1 号品种上接种单一菌种 Ri 的效果更优<sup>[91]</sup>。这说明复合菌种的使用效果对抑制土传病害表现更好,但不能盲目复合,要根据菌种的生长习性一步步筛选。

### 3.3 修复重金属污染土壤

随着现代化生产的推进,农药、化肥和大气污染物等导致的重金属不能完全被土壤中的微生物分解,过量积累而造成重金属污染,对作物产生氧化损伤,有些会通过食物链的方式以有害浓度形式进入人体内,造成慢性中毒。一方面,菌根不仅能够重金属污染的土壤中生存,而且 AM 真菌在寄主根系所形成的菌丝和孢子能吸附土壤中大量的重金属元素,起到净化修复作用,从而减轻作物体内的毒害作用<sup>[92]</sup>。另一方面,菌根通过 AM 真菌提高寄主对重金属胁迫的耐受性来实现土壤修复<sup>[93]</sup>。由于 AM 共生体很大程度上增加根系吸收面积,使作物更好地吸收 P 等营养元素和水分,改善内源代谢,增强光合作用等,显著促进作物生长<sup>[94]</sup>,进而增加作物产量。研究分析发现,AM 真菌对根系的侵染可以使作物增产约 20%<sup>[95]</sup>,进一步提高经济品质。

### 3.4 稳定土壤生态系统

菌根是陆地生态系统中生物量最大、分布最广、功能最齐全、占据最大生态位的超有机体<sup>[96]</sup>。在地下形成的庞大菌丝网络可以将多种微生物与作物共同联结,实现土壤生态系统中的物质循环、能量流动和信息传递等功能。AM 真菌通过联系作物群落结构、动物群落结构、土壤有机质结构以及土壤微生物来影响生态系统,且这 4 个过程相互产生作用。菌根作为媒介将地下部分与地上部分彼此联系,同种和不同种间都可以通过根系细长的菌

丝联系起来,对作物种群的生长互作产生作用,实现能量、信息、养分的高效利用,从而保护生物多样性。一个生态系统的物种组成越丰富,结构越稳定,生产能力越高,抵抗自然灾害的能力也越高,因此 AM 真菌提高了生态系统稳定性,使之处于一个完整有序的正反馈良性循环。研究发现,AM 真菌作为一种生物肥料<sup>[97]</sup>,形成的菌根存在于农田、果园、牧区等多种农业生态系统中,无污染毒害,可以降低对农药等农用化学品的需求,不仅有利于改善自然生态环境,对于农业生产发展也起推进作用,是维持生态农业可持续发展的一项生物新技术。

## 4 展望

土壤盐化是我国农业生态系统面临的主要问题之一,造成作物低产,严重降低土地利用效率。通过提高作物耐盐性来解决盐土问题的生物措施,具有二次污染少、生态环保的优势<sup>[98]</sup>。国内外研究已经表明 AM 真菌可以通过各种生理生化机制缓解盐胁迫,增强寄主抗盐能力。而且,AM 真菌作为一项生物技术,在减少农药和化肥使用的同时促进作物健康生长,利用菌丝吸附多余重金属来修复、改善土壤物理性状等缓解盐土引起的其他胁迫危害。因此,AM 真菌在盐土改良中有很大的应用前景。AM 真菌作为一种生物肥料和生物防护剂,对作物抗病、提高作物品质等方面发挥着积极作用,基于其在可持续农业中对改善生态环境和提高生物多样性的作用,毋庸置疑在以后会有大的发展。AM 真菌生物技术还未在农业生产中普遍应用,存在着诸多限制因素。其中几个方面的研究亟须深入开展:

(1) 加强优良 AM 真菌的鉴定和筛选。AM 真菌的多样性影响着作物多样性和生态系统多样性,且不同作物接种 AM 真菌以及接菌生长后的不同部位响应也不同,所以需要不同的 AM 真菌进行鉴定,加强应用于不同目的(抗逆、抗病、增加产量等)的菌种的筛选,针对作物 - AM 真菌的最适组合要继续深入。目前菌根共生体的研究大多是在培养室或者人工模拟条件下完成的,自然盐土下 AM 真菌与作物共生机制是否与人工培养作用机制一致需要进一步研究。

(2) 加强分子生物学领域的研究。对于通过 AM 真菌提高作物耐盐性来改良盐土的研究主要集中在生理水平,涉及到的分子层面只局限在少数基

因,比如 *AQP*s 基因、*P5CS* 基因、 $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白基因等,今后需多加利用 DNA 测序技术、RT-PCR 技术和 CRISPR/Cas9 基因编辑等现代技术手段,加强对抗氧化系统酶基因的分离与鉴定,以及渗透平衡物质基因合成的研究,进一步研究作物抗逆蛋白表达调控的分子机理,以此推动 AM 真菌分子特征、多样性等研究,促进深入挖掘及利用 AM 真菌资源,加快研究到应用进程。

(3)加强 AM 真菌在可持续农业中的利用。AM 真菌可以替代部分化肥和农药的作用,避免农产品上农药残留,从而减少农业污染,实现农业可持续发展。但是在农业生态系统中,接种 AM 真菌后大部分农业生产技术都会影响其生长和活性,比如某些耕作措施(轮作、耕作、间作)或者耕作强度等都会影响 AM 真菌菌丝的分布和损伤,从而降低 AM 真菌对作物的侵染率,降低农作物产量。免耕是近世纪农业领域中的进步技术,可在适宜情况下作为研究使用 AM 真菌的配套农业措施,从而有效的保护土壤环境。不同的农业耕作措施会不同程度影响 AM 真菌的生长发育和分布,在以后的农业生产中可以通过不同措施的结合,与 AM-植物共生体积极作用相互联系,在维持农业生态系统可持续发展中发挥作用。

#### 参考文献:

- [1] Aliasgharzad N, Bolandnazar S A, Neyshabouri M R, et al. Impact of soil sterilization and irrigation intervals on P and K acquisition by mycorrhizal onion (*Allium cepa*) [J]. *Biologia*, 2009, 64 (3): 512 – 515.
- [2] 李晓玉, 赵文廷, 白冬菊, 等. 滨海盐碱地治理模式研究创新 [J]. *农业技术与装备*, 2020 (11): 51 – 54.
- [3] 刘阳春, 何文寿, 何进智, 等. 盐碱地改良利用研究进展 [J]. *农业科学研究*, 2007, 28 (2): 68 – 71.
- [4] 贾婷婷, 宋福强. 丛枝菌根提高植物耐盐性的研究进展 [J]. *土壤通报*, 2016, 47 (6): 1499 – 1505.
- [5] 祝文婷, 陈为京, 陈建爱, 等. 丛枝菌根真菌提高植物抗盐碱胁迫能力的研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2013, 41 (5): 2061 – 2062, 2221.
- [6] 李芳, 高萍, 段廷玉. AM 菌根真菌对非生物逆境的响应及其机制 [J]. *草地学报*, 2016, 24 (3): 491 – 500.
- [7] Hallett P D, Feeney D S, Bengough A G, et al. Disentangling the impact of AM fungi versus roots on soil structure and water transport [J]. *Plant and Soil*, 2008, 314 (1/2): 183 – 196.
- [8] 叶林. 丛枝菌根真菌对西瓜盐碱胁迫的缓解效应及其调控机理 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [9] Rillig M C, Mummey D L. Mycorrhizas and soil structure [J]. *New Phytologist*, 2006, 171 (1): 41 – 53.
- [10] 孙思淼, 常伟, 宋福强. 丛枝菌根真菌提高盐胁迫植物抗氧化机制的研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2020, 31 (10): 3589 – 3596.
- [11] 王利民. 滨海盐土培肥改良利用技术及植物耐盐性研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2010.
- [12] Kaveh H, Nemati H, Farsi M, et al. How salinity affect germination and emergence of tomato lines [J]. *J Biol Environ Sci*, 2011, 5 (15): 159 – 163.
- [13] 苗吴翠, 李利民, 宋彬, 等. NaCl 胁迫对两种锦鸡儿种子萌发的影响 [J]. *新疆农业科学*, 2011, 48 (3): 498 – 503.
- [14] 李志萍, 张文辉, 崔豫川. NaCl 和  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  胁迫对栓皮栎种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. *生态学报*, 2015, 35 (3): 742 – 751.
- [15] 聂江力, 裴毅, 冯丹丹. NaCl 和  $\text{NaHCO}_3$  胁迫对车前种子萌发的影响 [J]. *北方园艺*, 2015 (5): 25 – 28.
- [16] 金樑, 陈国良, 赵银, 等. 丛枝菌根对盐胁迫的响应及其与宿主植物的互作 [J]. *生态环境*, 2007, 16 (1): 228 – 233.
- [17] Flexas J, Bota J, Galmés J, et al. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress [J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127 (3): 343 – 352.
- [18] 姜磊, 李焕勇, 张芹, 等. AM 真菌对盐碱胁迫下杜梨幼苗生长与生理代谢的影响 [J]. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 2020, 44 (6): 152 – 160.
- [19] Li R L, Shi F C, Fukuda K, et al. Effects of salt and alkali stresses on germination, growth, photosynthesis and ion accumulation in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2010, 56 (5): 725 – 733.
- [20] 李树华, 米海莉, 惠红霞, 等. NaCl 胁迫对小麦发芽的影响试验研究 [J]. *宁夏农林科技*, 2000, 41 (6): 11 – 13.
- [21] 马翠兰, 刘星辉. 盐对柚幼苗的胁迫效应分析 [J]. *热带作物学报*, 2004, 25 (1): 28 – 31.
- [22] 谢潇, 李瑞. 盐渍化对土性质的影响及其危害 [J]. *科技创新与应用*, 2020 (28): 50 – 51.
- [23] 樊自立, 马英杰, 马映军. 中国西部地区的盐渍土及其改良利用 [J]. *干旱区研究*, 2001, 18 (3): 1 – 6.
- [24] 董莉莉, 龚成霞, 苏卫国. 浅谈盐碱地的修复改良 [J]. *天津科技*, 2015, 42 (8): 68 – 69, 72.
- [25] 田平雅. 耐盐植物根际细菌多样性研究及促生菌筛选和复合菌群构建 [D]. 银川: 宁夏大学, 2019.
- [26] 元炳成. 河西走廊干旱气候条件下盐渍土微生物生态研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [27] 孟敏, 杨林生, 韦炳干, 等. 我国设施农田土壤重金属污染评价与空间分布特征 [J]. *生态与农村环境学报*, 2018, 34 (11): 1019 – 1026.
- [28] 刘刚. 我国已经成为世界上最大的化肥生产国和消费国 [J]. *农化新世纪*, 2006 (12): 35.
- [29] 阿依帕夏·阿不都克力木. 土壤盐碱化: 新疆社会经济发展面临的环境问题 [J]. *和田师范专科学校学报*, 2008, 27 (3): 193 – 194.
- [30] 王树和王晓娟, 王茜, 等. 丛枝菌根及其宿主植物对根际微生物作用的响应 [J]. *草业学报*, 2007, 16 (3): 108 – 113.



- [31] 王锐竹, 贺超兴, 王怀松, 等. 丛枝菌根真菌对不同甜瓜品种产量及营养品质的影响[J]. 园艺学报, 2010, 37(11): 1767–1774.
- [32] 贺忠群, 贺超兴, 张志斌, 等. 丛枝菌根真菌提高植物耐盐性的作用机制[J]. 西北植物学报, 2007, 27(2): 414–420.
- [33] Jakobsen I, Rosendahl L. Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants[J]. New Phytologist, 1990, 115(1): 77–83.
- [34] Feng G, Zhang F S, Li X L, et al. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots[J]. Mycorrhiza, 2002, 12(4): 185–190.
- [35] Muhsin T M, Zwiazek J J. Colonization with *Hebeloma crustuliniforme* increases water conductance and limits shoot sodium uptake in white spruce (*Picea glauca*) seedlings[J]. Plant and Soil, 2002, 238(2): 217–225.
- [36] 王晓龙, 张晓楠, 严廷良, 等. 盐胁迫下 AMF 对尖瓣海莲幼苗氮磷钾含量的影响[J]. 湖北农业科学, 2016, 55(17): 4394–4396, 4401.
- [37] 杨海霞, 李士美, 郭绍霞. 丛枝菌根真菌对紫薇耐盐性的影响[J]. 植物生理学报, 2014, 50(9): 1379–1386.
- [38] 冯 固, 张福锁. 丛枝菌根真菌对棉花耐盐性的影响研究[J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(2): 21–24.
- [39] 张义飞, 王 平, 毕 琪, 等. 不同强度盐胁迫下 AM 真菌对羊草生长的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(17): 5467–5476.
- [40] 杨海霞, 刘润进, 郭绍霞. AM 真菌摩西球囊霉对盐胁迫条件下高羊茅生长特性的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(4): 195–203.
- [41] 毕 琪. 丛枝菌根真菌对羊草耐盐性及生长效应分析[D]. 长春: 东北师范大学, 2006.
- [42] Talaat N B, Shawky B T. Influence of arbuscular mycorrhizae on yield, nutrients, organic solutes, and antioxidant enzymes of two wheat cultivars under salt stress[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2011, 174(2): 283–291.
- [43] Navarro J M, Pérez – Tornero O, Morte A. Alleviation of salt stress in citrus seedlings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi depends on the rootstock salt tolerance[J]. Journal of Plant Physiology, 2014, 171(1): 76–85.
- [44] Matamoros M A, Baird L M, Escuredo P R, et al. Stress – induced legume root nodule senescence. Physiological, biochemical, and structural alterations[J]. Plant Physiology, 1999, 121(1): 97–112.
- [45] Garg N, Pandey R. Effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and ion homeostasis in salt – stressed *Cajanus cajan* L. (Millsp.) genotypes[J]. Mycorrhiza, 2015, 25(3): 165–80.
- [46] Lopez F, Bousser A, Sissoëff I, et al. Diurnal regulation of water transport and aquaporin gene expression in maize roots; contribution of PIP<sub>2</sub> proteins[J]. Plant and Cell Physiology, 2003, 44(12): 1384–1395.
- [47] 贺忠群, 贺超兴, 闫 妍, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对番茄吸水及水孔蛋白基因表达的调控[J]. 园艺学报, 2011, 38(2): 273–280.
- [48] 贺忠群, 贺超兴. 盐渍条件下丛枝菌根真菌对番茄营养吸收及离子毒害的影响[J]. 华北农学报, 2013, 28(1): 181–186.
- [49] Ouziad F, Wilde P, Schmelzer E, et al. Analysis of expression of aquaporins and Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> transporters in tomato colonized by arbuscular mycorrhizal fungi and affected by salt stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 57(1/2): 177–186.
- [50] 蔡庆生. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2011.
- [51] 许盼云, 吴玉霞, 何天明. 植物对盐碱胁迫的适应机理研究进展[J]. 中国野生植物资源, 2020, 39(10): 41–49.
- [52] 孔亚丽, 朱春权, 曹小闯, 等. 土壤微生物介导植物抗盐性机理的研究进展[J]. 中国农业科学, 2021, 54(10): 2073–2083.
- [53] 齐 琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2020, 18(8): 2741–2746.
- [54] Chandrasekaran M, Boughattas S, Hu S J, et al. A meta – analysis of arbuscular mycorrhizal effects on plants grown under salt stress[J]. Mycorrhiza, 2014, 24(8): 611–625.
- [55] 李 涛, 刘润进, 陈 敏, 等. 盐渍条件下 AM 真菌对大豆生长和离子含量的影响[J]. 菌物学报, 2009, 28(3): 410–414.
- [56] 潘 晶, 黄翠华, 罗 君, 等. 盐胁迫对植物的影响及 AMF 提高植物耐盐性的机制[J]. 地球科学进展, 2018, 33(4): 361–372.
- [57] 刘润进, 唐 明, 陈应龙. 菌根真菌与植物抗逆性研究进展[J]. 菌物研究, 2017, 15(1): 70–88.
- [58] Hammer E C, Nasr H, Pallon J, et al. Elemental composition of arbuscular mycorrhizal fungi at high salinity[J]. Mycorrhiza, 2011, 21(2): 117–129.
- [59] 李 彦, 张英鹏, 孙 明, 等. 盐分胁迫对植物的影响及植物耐盐机理研究进展[J]. 中国农学通报, 2008, 24(1): 258–265.
- [60] 徐亚军, 赵龙飞, 邢鸿福, 等. 内生细菌对盐胁迫下小麦幼苗脯氨酸和丙二醛的影响[J]. 生态学报, 2020, 40(11): 3726–3737.
- [61] 张 璐, 张 倩, 叶宝兴. 盐胁迫下丛枝菌根真菌(AMF)对紫花苜蓿生长的影响[J]. 山东农业科学, 2010, 42(3): 32–37.
- [62] Mansour M, Wright Jr J R, Pohajdak B. Cloning, sequencing and characterization of the tilapia insulin gene[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 1998, 121(3): 291–297.
- [63] 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[J]. Microbial Ecology, 2008, 55(1): 45–53.
- [64] Ben Ahmed C, Ben Rouina B, Sensoy S, et al. Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2010, 58(7): 4216–4222.
- [65] 谢玉英. 谈话性氧与人类疾病[J]. 现代农业科技, 2009(15): 285–286, 288.
- [66] Pedranzani H, Rodríguez – Rivera M, Gutiérrez M, et al. Arbuscular

- mycorrhizal symbiosis regulates physiology and performance of *Digitaria eriantha* plants subjected to abiotic stresses by modulating antioxidant and jasmonate levels [J]. *Mycorrhiza*, 2016, 26 (2): 141 – 152.
- [67] Evelin H, Devi T S, Gupta S, et al. Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: current understanding and new challenges [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 470.
- [68] Palma J M, Longa M A, del Río L A, et al. Superoxide dismutase in vesicular arbuscular – mycorrhizal red clover plants [J]. *Physiologia Plantarum*, 1993, 87: 77 – 83.
- [69] 张文玲, 魏丽勤, 王林嵩, 等. 活性氧对生物大分子的氧化性损伤 [J]. 河南师范大学学报 (自然科学版), 2000, 28 (4): 69 – 71.
- [70] 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 [J]. 微生物学通报, 2020, 47 (11): 3880 – 3891.
- [71] 武祥玉, 崔新仪. 丛枝菌根真菌对植物生长及果实品质的影响 [J]. 天津农业科学, 2016, 22 (6): 116 – 119.
- [72] 王英男, 陶 爽, 华晓雨, 等. 盐碱胁迫下 AM 真菌对羊草生长及生理代谢的影响 [J]. 生态学报, 2018, 38 (6): 2187 – 2194.
- [73] 许平辉, 王飞权, 齐玉岗, 等. 丛枝菌根真菌对茶树抗旱性的影响 [J]. 西北农业学报, 2017, 26 (7): 1033 – 1040.
- [74] Abdel Latef A A H, He C X. Does inoculation with *Glomus mosseae* improve salt tolerance in pepper plants? [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, 33 (3): 644 – 653.
- [75] Luo Z B, Janz D, Jiang X N, et al. Upgrading root physiology for stress tolerance by ectomycorrhizas: insights from metabolite and transcriptional profiling into reprogramming for stress anticipation [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151 (4): 1902 – 1917.
- [76] 罗玉婕, 邹 旭, 彭 冶, 等. 盐胁迫对两种海棠生长和内源激素的影响 [J]. 经济林研究, 2021, 39 (1): 201 – 210.
- [77] 李宗谕, 刘福顺, 刘秀岩, 等. 盐碱胁迫和干旱胁迫对胀果甘草种子萌发及幼苗生长和内源激素影响 [J]. 时珍国医国药, 2020, 31 (6): 1464 – 1467.
- [78] 赵方贵, 董志昊, 车永梅, 等. AM 摩西球囊霉调控 IAA 代谢促进烟草生长 [J]. 农业生物技术学报, 2019, 27 (1): 63 – 70.
- [79] 王 彬, 张金政, 刘 新, 等. 丛枝菌根真菌诱导植物信号物质研究进展 [J]. 微生物学通报, 2010, 37 (2): 263 – 268.
- [80] 赵 琦. 混合盐碱胁迫下接种 AMF 对紫花苜蓿生理生长的影响 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2015.
- [81] 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.
- [82] 王 建, 周紫燕, 凌婉婷. 球囊霉素相关土壤蛋白的分布及环境功能研究进展 [J]. 应用生态学报, 2016, 27 (2): 634 – 642.
- [83] 谢小林, 顾振红, 朱红惠, 等. 球囊霉素相关土壤蛋白与根系形态的相关性研究 [J]. 菌物学报, 2013, 32 (6): 993 – 1003.
- [84] 黎剑锦, 薛 杨, 毛 瀚, 等. 丛枝菌根真菌在农业领域的作用与应用前景 [J]. 热带林业, 2020, 48 (1): 75 – 80.
- [85] Zou Y N, Srivastava A K, Wu Q S, et al. Glomalin – related soil protein and water relations in mycorrhizal citrus (*Citrus tangerina*) during soil water deficit [J]. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2014, 60 (8): 1103 – 1114.
- [86] 王 立, 贾文奇, 马 放, 等. 菌根技术在环境修复领域中的应用及展望 [J]. 生态环境学报, 2010, 19 (2): 487 – 493.
- [87] Safir G R. The influence of vesicular – arbuscular mycorrhiza on the resistance of onion to *Pyrenochaeta terrestris* [D]. America: University of Illinois at Urbana – Champaign, 1968: 11 – 25.
- [88] 黄京华, 曾任森, 骆世明. AMF 诱导下玉米次生化合物变化及玉米对纹枯病的抗性反应 [C]//中国生态学会 2006 学术年会论文集萃. 沈阳: 中国生态学会, 2006: 194 – 195.
- [89] Schouteden N, De Waele D, Panis B, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi for the biocontrol of plant – parasitic nematodes: a review of the mechanisms involved [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 1280.
- [90] Ratti N, Khaliq A, Shukla P K, et al. Effect of *Glomus mosseae* (Nicol. and Gerd.) Gerdemann and Trappe on root – knot disease of menthol mint (*Mentha arvensis* subsp. *haplocalyx* Briquet) caused by *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood [J]. *Journal of Spices and Aromatic Crops*, 2015, 9: 129 – 132.
- [91] 晋治波, 解 玲, 朱正杰, 等. 丛枝菌根真菌对不同番茄品种抗根结线虫病的影响 [J]. 微生物学通报, 2021, 48 (3): 755 – 764.
- [92] 杨文亨, 冯远娇, 王建武. 丛枝菌根真菌在寄主植物抵御生物和非生物胁迫中的作用 [J]. 生态科学, 2008, 27 (4): 267 – 271.
- [93] Słomka A, Kuta E, Szarek – Łukaszewska G, et al. Violets of the section *Melanium*, their colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and their occurrence on heavy metal heaps [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168 (11): 1191 – 1199.
- [94] 李信茹, 米屹东, 魏 源, 等. 丛枝菌根真菌 – 植物共生体系在重金属污染土壤修复上的研究进展 [J]. 现代化工, 2020, 40 (5): 14 – 18.
- [95] Bever J D, Schultz P A, Pringle A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why [J]. *BioScience*, 2001, 51 (11): 923 – 931.
- [96] 王 立, 贾文奇, 马 放, 等. 菌根技术在环境修复领域中的应用及展望 [J]. 生态环境学报, 2010, 19 (2): 487 – 493.
- [97] 黄京华, 曾任森, 骆世明. 未来的一种生物肥料: 丛枝菌根真菌 [J]. 生态科学, 2002, 21 (3): 259 – 263.
- [98] 许 茹, 金 秋, 陈祖枝, 等. 滨海盐土改良及其机械化农业生产研究 [J]. 中国资源综合利用, 2020, 38 (11): 61 – 63, 71.