

DOI: 10.5846/stxb201410292118

王强, 王茜, 王晓娟, 张亮, 张云飞, 黄利春, 金樑. AM 真菌在有机农业发展中的机遇. 生态学报, 2016, 36(1): - .

Wang Q, Wang Q, Wang X J, Zhang L, Zhang Y F, Huang L C, Jin L. The application of arbuscular mycorrhizal fungi in organic farming systems. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(1): - .

AM 真菌在有机农业发展中的机遇

王 强¹, 王 茜¹, 王晓娟², 张 亮¹, 张云飞², 黄利春³, 金 樑^{2,*}

1 兰州大学 草地农业生态系统国家重点实验室 草地农业科技学院, 兰州 730020

2 上海自然博物馆 自然史研究中心, 上海科技馆, 上海 200127

3 科尔沁右翼前旗农业技术推广中心, 科尔沁 137713

摘要: 在农田生态系统中, 许多农作物均为丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌的优良宿主植物, 当 AM 真菌与这些宿主植物建立共生关系之后, AM 真菌的存在有益于宿主植物的生长。然而, 传统农业耕作模式中化学肥料和农药的施用、耕作制度的不断调整和非宿主植物的种植等都不利于 AM 真菌的建植。有机农业生态系统排除了化学肥料和农药的施用, 减少了对 AM 真菌生长不利的因素, 促进了土壤中 AM 真菌数量的增加和群落多样性的提高。同时, AM 真菌可以通过多种方式改善土壤物理结构、提高农作物对于干旱胁迫的耐受能力以及宿主植物对病虫害的抗性/耐性、抑制杂草生长、促进营养物质的吸收, 进而提高植物的生长和改善产品的品质。基于此, 本文围绕 AM 真菌在有机农业发展中的生态学功能展开论述, 分析当前有机农业生态系统存在的问题, 探讨利用 AM 真菌发展有机农业的可行性及其发展的机遇, 以期促进 AM 真菌在有机农业发展中的应用。

关键词: AM 真菌; 有机农业; 抗病性; 营养吸收; 产品品质

The application of arbuscular mycorrhizal fungi in organic farming systems

WANG Qiang¹, WANG Qian¹, WANG Xiaojuan², ZHANG Liang¹, ZHANG Yunfei², HUANG Lichun³, JIN Liang^{2,*}

1 State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, School of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

2 Natural History Research Center, Shanghai Natural History Museum, Shanghai Science & Technology Museum, Shanghai 200127, China

3 Agricultural Technology Extension and Service Center, Ke'erqin 137713, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi are one of the most important rhizosphere microorganisms in agroecosystems. It has been demonstrated that symbiosis with AM fungi can enhance the growth of host plants by improving water and nutrient absorption and increasing their tolerance ability to stress conditions. However, the positive effects of symbiosis with AM are usually being limited by the application of chemical fertilizers, pesticides, and other agronomic practices in traditional farming systems. In order to produce safe foods and maintain the balance of the natural environment, organic farming without the use of chemical fertilizers or pesticides has been practiced all over the world, and increasing attention has focused on the role of AM fungi in organic farming systems. The aim of this review was to present the advantages and enhance the application of AM fungi in organic farming systems. AM fungi influenced the physical structure of soil, alleviated environmental stress damage, increased nutrient acquisition and biomass production, and improved the quality of crop products by the external hyphae. We also discuss and analyze the challenges of AM fungi application in organic farming systems. Based on the above, AM fungi could promote the development of organic farming in the future.

基金项目: 本研究由国家自然科学基金(No.31270558), 上海科技馆引进高层次人才科研启动经费和兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2013-86)资助。

收稿日期: 2014-10-29; 修订日期: 2015-03-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinliang@sstm.org.cn

Key Words: AM fungus; organic agriculture; resistance; nutrient absorption; quality of product

有机农业生态系统,即“维持土壤、生态系统和人类三者持续健康发展的生产系统”,是目前唯一有效的农业可持续发展生态系统^[1]。有机农业生产严格限制化学肥料、除草剂和杀虫剂的使用,通过施用有机肥料和采用作物轮作等方式提高土壤肥力,保护作物免受害虫和致病菌的危害^[1]。因此,有机农业生态系统的土壤肥力和生产力将更依赖于土壤微生物的生物过程,即土壤微生物在有机农业发展中具有重要作用,这也是有机农业生态系统功能发挥和有机农业可持续发展的关键因素^[2]。

丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是维持农业生态系统可持续发展的重要土壤功能微生物之一。AM真菌能够与地球上80%的陆生高等植物建立共生关系,形成特定的菌根共生结构。在形成菌根共生体后,能够改善宿主植物的营养状况,促进宿主植物提高对土壤中P、N、Zn、Cu、Ca等矿质元素的吸收,同时,AM真菌在植物生长、植物保护、土壤结构改善和提高农产品品质等过程中也发挥了重要的功能^[3-4]。此外,研究发现,在有机农业土壤管理条件下,AM真菌多样性、根系侵染率和孢子丰富度均显著提高,表明AM真菌在维持土壤肥力和物理结构稳定中发挥了重要功能,可以替代化学肥料和农药的使用^[5-6]。图1示意了传统农业系统和有机农业系统中AM真菌的种群多样性、根外菌丝传输距离以及对土壤结构改善作用的差异,在有机农业生态系统中AM真菌的侵染水平更高、繁殖体数量更多,菌丝间融合几率更大。

基于此,本文拟围绕当前AM真菌在发展有机农业中的机遇进行综述,探讨有机农业生态系统存在的问题,以及如何提高AM真菌在有机农业生态系统中的功能,以期为促进AM真菌在有机农业发展中的应用提供依据。

1 AM真菌在传统农业和有机农业发展中的现状

在自然生态系统中,AM真菌的多样性对植物群落的结构和生产力均具有重要作用。传统农业生态系统中,许多农业耕作措施如化学肥料、生物肥料和农药的施用、单作、深耕以及种植非菌根植物,均会显著破坏土壤微生物之间的交流,对AM真菌种群的生物多样性、侵染力、球囊霉素等产生负面影响^[8-9],导致传统农业生态系统中AM真菌严重缺乏,不能为植物提供更多的利益,而且也打破了土壤微生物生境的平衡。此外,在传统农业生态系统中机械化的操作和人类的活动严重破坏了AM真菌与宿主植物之间的共生关系,也切断了菌丝的连接,但菌丝具有自愈能力,而菌丝的愈合又要求宿主植物提供大量的光合产物,导致AM真菌与宿主植物之间的利益交换失衡,即AM真菌为宿主植物提供更少的营养元素,如N、P、K等,但AM真菌从宿主植物吸收更多的光合产物,最终使得AM真菌可能对植物的生长产生消极作用或中性效应(共生逐渐趋向于寄生)。但在有机农业中,通过采用轮作措施等有利于土壤营养循环和病虫害及杂草的控制措施,以及有机肥料的施用能够改善土壤的理化性质,因此AM真菌对土壤结构的稳定具有重要作用^[5]。AM真菌在有机农业发展和生态系统功能的维持中具有不可替代的作用,有机农业可以利用复杂的生物系统使得有益微生物对植物的利益最大化,因此将传统农业转变为有机农业后,AM真菌的群落多样性、菌根接种体潜力、根系侵染率

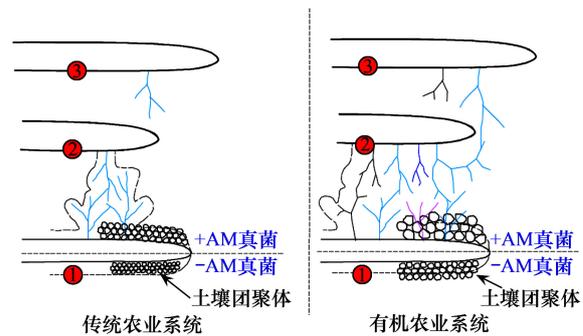


图1 传统农业系统和有机农业系统中AM真菌的种群多样性、根外菌丝传输距离和改善土壤结构的对比示意图(改编自Barto等^[7])。

Fig.1 Difference of the population diversity of AM fungi, transmission distance of external hyphae, and improvement of soil structure between the traditional agricultural system and organic agricultural system (Revised from Barto *et al.*)

不同颜色的线条代表不同的AM真菌种群,红色圆圈数字1、2、3代表根外菌丝可以到达的目标距离

和球囊霉素含量均显著增加^[3]。研究表明,在有机农业栽培管理条件下,可以显著提高 AM 真菌对玉米(*Zea mays*)、洋葱(*Allium cepa*)、小麦(*Triticum aestivum*)等农作物的根系菌根侵染率,加强 AM 真菌与农作物之间的互动,通过根外菌丝体为农作物吸收、转运更多的营养物质,进而提高农产品的产量^[10-11]。此外,在有机农业生态系统中,通过采用合理的机械除草,作物秸秆、鸟粪和鸡粪等有机肥料的合理配比施用等管理措施,也可以显著提高 AM 真菌的多样性^[3]。

Kahiluoto 和 Vestberg^[12]发现在有机农业种植条件下,AM 真菌可以增加农作物所需的有效 P 含量。但是,在不同的农业生态系统中 AM 真菌的功能也存在差异。如 Gadenmaier 等^[13]在温带气候区域的粘性土壤中进行长达 6 年的有机作物轮作研究,测定耕作、肥料、微生物动态在有机农业生态系统中对土壤结构和肥力指标,如土壤有机碳含量、微生物生物量、微生物活性、土壤营养的影响,发现减少耕作可以使土壤表层的有机碳、微生物和土壤营养分层,而且土壤表层的有机碳含量受到微生物活性、气候、地形、土壤结构和作物管理方式(如肥料、耕作和作物轮作)的影响。同时,土壤有机碳含量和作物的保护措施也会影响 AM 真菌的群落结构和繁殖特性^[14-15]。此外,物种多样性重建对发挥 AM 真菌群落的功能也具有重要意义。研究发现,传统农业耕作地在转变为有机农业耕作地后的 2—3 年期间,AM 真菌的根系菌根侵染率和孢子数量显著增加^[5]。然而,有关田间 AM 真菌的再侵染机制、再侵染时间和加速侵染过程的有效管理措施等方面的研究尚少,当前的有机农业管理措施尚不能全面适合 AM 真菌的生长,如土壤中 P 元素含量过高^[16]等。

现代人工培育农作物品种与地方土著品种对 AM 真菌的依赖性也存在差异。Hetric 等^[17]和 Zhu 等^[18]均研究了传统小麦品种和人工育成小麦品种的 AM 菌根侵染率,发现人工育成品种的侵染率低于传统(或地方)品种。Steinkellner 等^[19]采用番茄研究发现,人工培育的农作物品种以适应高水肥条件、获得高产量为目标,因而对 AM 真菌的依赖性降低,从 AM 共生体处获得的益处较少,而地方乡土品种由于在特定区域长期种植,与土壤生态系统中的土著 AM 真菌彼此相互适应。因此,AM 真菌对有机农业生态系统功能的重要性和对农作物性能的改善作用尚待进一步研究。

2 当前有机农业存在的问题

自 20 世纪 80 年代中后期以来,有机农业在我国得到了快速发展,在世界有机农业中所占的份额逐年上升。已经开发出多种有机农产品,如有机豆类、有机小麦、有机玉米、有机蔬菜、有机葵花籽等。有机农业代表了农业系统未来的发展方向,具有广阔的前景。然而,有机农业生产是一项新兴的农业发展技术,在基本理论和实践应用中尚存在很多亟待解决的问题,主要包括如下几个方面:1) 由于化学肥料的禁用,致使田间营养物质补充渠道受阻,N、P、K 等肥料消耗速度加速。有机农作物生长需要的营养物质多通过与豆科作物轮作或由作物残茬、粪肥等营养物质的循环提供。然而,这些营养物质的循环利用并不能满足有机农业生态系统中的作物生产,一些有机农业生态系统正面临着土壤中 P 元素和 K 元素的可利用率低、生产力下降等问题^[20];2) 部分适宜种植有机农作物的区域面临干旱胁迫。有机农业分布格局与地域气候条件、土壤类型、地形条件、降水量相关,其中降水量是影响有机农业分布格局的主要因素。例如面积约占我国领土三分之一的甘肃、新疆、青海等西北地区环境污染小,病害程度轻,适合发展有机农业,但该地区降雨量较少,缺水严重,进而限制了有机农业的发展,导致该地区成为我国有机农业分布最少的地带;3) 土壤结构尚待改善。有机农业已经成为修复土壤退化的一个重要工具,多采用生物制剂作为生物肥料或生物农药,其免耕和减少耕作操作措施是降低土壤侵蚀和提高土壤肥力的有效手段^[21]。免耕和少耕制度也改善了土壤的微生物环境和经济性能,但是由于此耕作模式容易导致杂草蔓延和土壤营养物质分层,土壤表层的有机碳含量受到微生物活性、土壤结构的影响,因此,目前在有机农业操作中尚未广泛应用^[13];4) 病虫害危害严重。在传统农业转变为有机农业的过度期间,有机农业的发展面临病虫害危害的问题^[22],当病虫害暴发时,有机农业不可以使用化学农药,容易导致致病菌和害虫的大面积传播,农作物损失严重;5) 杂草难以有效控制。在有机农业发展中,禁止化学除草剂的使用导致杂草群落潜在增加,进而限制了有机农作物的营养吸收能力及生产力下

降^[20]。在传统农业转化为有机农业期间,杂草大幅增加,危害不断加重^[23],因此,杂草的防控已经成为限制有机农业发展的关键因素之一;(6)有机作物的营养品质尚待提高。Herencia 等^[24]在钙质肥沃的土壤中进行长达9年的试验,目的在于比较有机肥料和矿质肥料对有机农作物营养品质的影响。试验期间测定了大量营养元素的含量、干物质和植物可食用部位中硝酸盐的含量。结果发现,在施用有机肥料条件下,植物可食用部位中硝酸盐含量显著降低(含有更低的N元素和更高的P元素)。试验也证明,不同的种植季节、土壤结构和土壤基质类型也会影响农作物的产量和品质。

AM 真菌对植物具有综合促生效应,植物对 AM 真菌存在不同程度的依赖性,即菌根依赖性。图2示意了AM 真菌对植物的促生效应,若接种 AM 真菌(+AM 真菌),则可以促进植物生长,改善作物品质,提高植物叶片蒸腾速率和气孔导度,促进植物吸收矿质元素,改善植物水分代谢以及提高植物抗/耐病性和抗逆性(抗盐性、耐酸性、耐寒性等);未接种 AM 真菌(-AM 真菌)通常容易出现缺素,坏斑,品质差,生长势、蒸腾速率和气孔传导速率下降,也容易受到盐碱胁迫、干旱胁迫(萎焉)和土传真菌和线虫的危害。

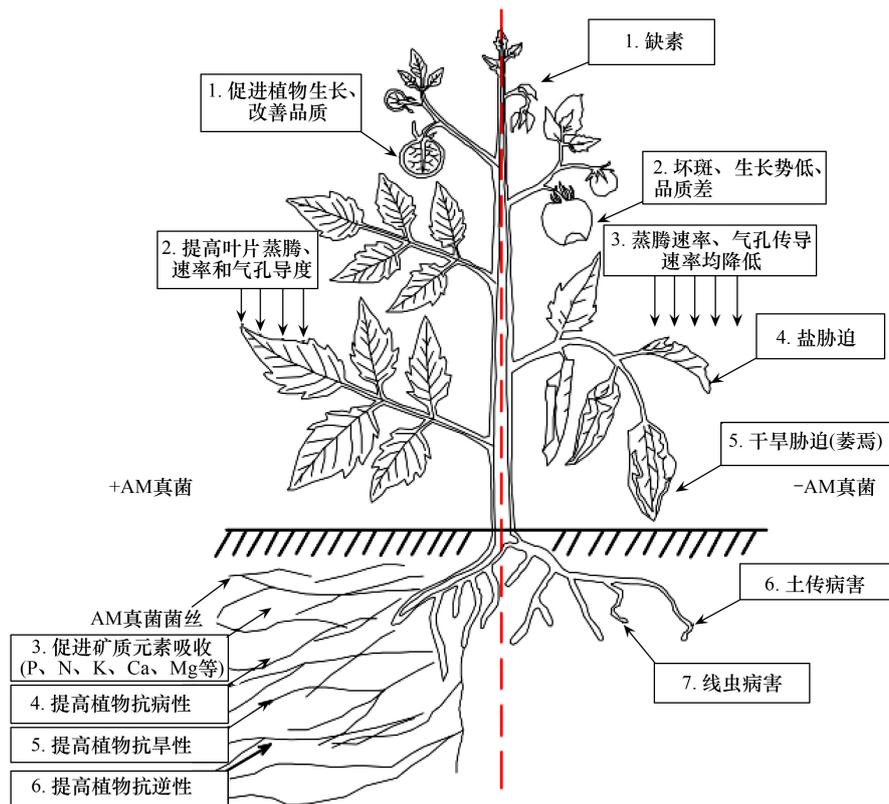


图2 AM 真菌对植物生长的促进效应示意图

Fig.2 The promoting effects of AM fungi on host plants growth 同一生境下,虚线将植物分为相等的两部分,+AM 表示接种 AM 真菌,-AM 表示未接种 AM 真菌

3 AM 真菌对有机农业发展的促生效应

3.1 提高农作物产量

AM 真菌的主要功能是改善植物的矿质营养,是目前有机农业领域非常重要的一种“生物肥料”。研究发现,AM 真菌可以促进植物从土壤中吸收 P 元素,增加 P 元素的总吸收量和利用率^[25]。植物生长环境中有效 P 的含量是植物和 AM 真菌共生效应的主要控制因素,这可能与促进植物生长,提高植物产量具有密切关系。

AM 真菌除了促进 P 元素的吸收之外,在促进宿主植物吸收其他营养元素方面也具有重要地位。研究表明,AM 共生体的形成能够促进宿主植物对土壤中 N、K、Zn、Cu、Ca 等矿质元素的吸收^[26](图2)。在某些条件

下,这些元素的有效性也会调控 AM 共生体的形成和发展^[27]。因此,AM 真菌与宿主植物之间的相互作用,可以改善植物营养状况,提高植物产量。

有机农业的发展要求不投入任何化学肥料,这将增加低 P 土壤中 AM 真菌代替其他肥料的可能性。此外,有机农业生态系统的建立为 AM 真菌的繁殖提供了适宜的条件,从而进一步保证了 AM 真菌为有机农作物提供营养元素的良性循环,达到替代化学肥料施用的目标。

3.2 提高水分的利用率

当前,全球干旱地区越来越多,干旱气候频繁发生。因此,人们对于干旱逆境下 AM 真菌对植物水分利用率的影响更加关注。目前,已有证据表明 AM 真菌能够促进植物根系对水分的吸收利用,改善植物水分代谢,提高抗旱性^[28-29]。在干旱胁迫条件下,AM 真菌也能够改善植物的水分状况,其作用比正常供水下更显著,增强其抗/耐旱性,促进植物生长^[30]。Asrar 和 Elhindi^[31]将万寿菊(*Tagetes erecta*)种植在不同干旱胁迫条件下,研究 AM 真菌对万寿菊的生长、色素含量和 P 元素含量的影响。结果表明,在干旱胁迫条件下,接种 AM 真菌与不接种处理对比,AM 真菌能够促进植物的所有生长参数,也可以促进光合色素的形成,而且菌根植物中总色素含量也显著高于非菌根植物。Gholamhoseini 等^[32]采用向日葵(*Helianthus annuus*)作为实验材料,在接种 AM 真菌条件下,研究干旱胁迫对向日葵生长、营养吸收、产量、籽粒含油量、水分利用率的影响。结果表明,在干旱胁迫条件下,相比未接种植物,接种 AM 真菌的向日葵植株结实率高、籽粒饱满、籽粒含油量高。此外,也有其他一些研究获得相同的结果,如 AM 真菌可以缓解干旱胁迫对草莓(*Fragaria virginiana*)、玉米和番茄(*Solanum lycopersicum*)的影响^[33-34]。因此,AM 真菌可以有效缓解植物遭受干旱胁迫所产生的危害(图 2),可以在我国西部干旱地区推广应用,发展有机农业生产。

3.3 改善土壤结构

研究发现,AM 真菌对土壤结构也有直接的改善作用^[35]。在农业生态系统中,传统耕作方式、不恰当的管理、低水平的土壤有机质含量都会破坏农田土壤结构,因此 AM 真菌在农业环境中具有特别重要的作用^[36]。AM 真菌和植物形成菌根后,其根外菌丝不断延伸到更大范围的土壤中,形成庞大的菌丝体网络结构。菌根及根外菌丝穿过土壤颗粒间的微小空隙,与土壤颗粒密切接触,产生一种胞外的糖蛋白称为球囊霉素,该物质可以改善土壤透气性、水分流通性、提高土壤微生物的活性,进而提高土壤生态系统的生物量^[37],同时,球囊霉素也可以增强土壤颗粒的稳定性,影响土壤碳源的贮藏量,防止其他糖类物质的流失^[38]。此外,Bethlenfalva 等^[39]证实 AM 真菌的根外菌丝和土壤大团聚体稳定结构的形成具有直接关系,而且土壤中植物的根系和 AM 真菌根外菌丝的“粘线袋”作用也可以将土壤小颗粒聚合成为大团聚体的稳定结构^[37](图 1)。因此,AM 真菌可以显著改善农田的土壤结构。

3.4 病虫害防控

有机农业生态系统中禁止使用化学农药,因此,急需寻找防治农作物病虫害的绿色、环境友好型治理技术。研究证实已有 30 多种 AM 真菌能够抑制尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)、大丽花轮枝孢(*Verticillium dahliae*)、立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、烟草疫霉(*Phytophthora nicotianae*)、白腐病(*Sclerotium cepivorum*)、根腐丝囊霉(*Aphanomyces euteiches*)等植物真菌病害(表 1)^[40-51],也可以控制大豆胞囊线虫(*Heterodera glycines*)、南方根结线虫(*Meloidogyne incognita*)、爪哇根结线虫(*Meloidogyne javanica*)、香蕉穿孔线虫(*Radopholus similis*)、咖啡短体线虫(*Pratylenchus coffeae*)、小麦孢囊线虫(*Heterodera avenae*)等线虫病害(表 2)^[52-61]。AM 真菌能够通过改变植物根系形态结构,调节宿主植物体内次生代谢产物的合成,改善根际微环境,与病原微生物竞争光合产物和侵染空间,激活、诱导植株体内抗病防御体系的启动等多种机制,抑制真菌、细菌、线虫等病原体对番茄、玉米、马铃薯(*Solanum tuberosum*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)、蚕豆(*Vicia faba*)、柑橘(*Citrus reticulata*)、香蕉(*Musa paradisiaca*)等农作物和园艺植物的危害,从而达到最佳的防治效果^[62-63]。此外,AM 真菌与植物形成共生菌根网络(common mycorrhizal networks, CMNs)后,对食草昆虫(如蚜虫)也具有一定的拮抗和抑制效应^[64],因为 CMNs 可以为不同植株之间的信号传输提供通道,当群体中的一株植物遭受

昆虫采食时,该植株就会产生信号物质,信号物质通过 CMNs 快速传输到其它植株,启动一个早期的警戒信号系统。此外,食草性昆虫导致植物挥发性物质产生系统性变化,尤其是水杨酸甲酯,可以使豆科植物(如蚕豆)趋避蚜虫,同时引诱蚜虫的天敌,如寄生蜂等^[65]。因此,接种 AM 真菌可以有效防治有机农作物的病虫害,促进农作物的生长(图 2)。

AM 真菌是植物根际最普遍、生物量最大、作用最显著的有益真菌类群。AM 真菌的侵染可以有效防治农作物的病虫害,从而有利于有机农业种植面积的扩大,反之,有机农业的发展又可以有效地保护 AM 真菌的多样性,提高 AM 真菌的种群密度。

表 1 接种 AM 真菌可以有效控制的真菌病害

Table 1 The fungal diseases that could be controlled by inoculation of AM fungi

病原真菌 Pathogen	病害种类 Disease	作物 Crop	AM 真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	参考文献 References
尖孢镰刀菌 (<i>Fusarium oxysporum</i>)	镰刀菌根腐病	番木瓜(<i>Carica papaya</i>)	幼套球囊霉(<i>Glomus etunicatum</i>) 摩西球囊霉(<i>Glomus mosseae</i>) 根内球囊霉(<i>Glomus intraradices</i>)	[40]
		番茄	幼套球囊霉 摩西球囊霉 地球囊霉(<i>Glomus geosporum</i>)	[41]
	黄萎病	菜豆(<i>Phaseolus vulgaris</i>)	摩西球囊霉	[42]
		芦笋(<i>Asparagus officinalis</i>)	根内球囊霉	[43-44]
大丽花轮枝孢 (<i>Verticillium dahliae</i>)	根和茎腐烂病	棉花(<i>Gossypium hirsutum</i>)	地表球囊霉(<i>Glomus versiforme</i>)	[45]
		辣椒(<i>Capsicum annuum</i>)	沙漠球囊霉(<i>Glomus deserticola</i>)	[46]
立枯丝核菌(<i>Rhizoctonia solani</i>)	根、茎、果腐	绿豆(<i>Vigna radiate</i>)	根内球囊霉	[47]
		番茄	副冠球囊霉(<i>Glomus coronatum</i>) 摩西球囊霉	[48] [49]
烟草疫霉 (<i>Phytophthora nicotianae</i>)	枯萎	洋葱	<i>Glomus</i> sp. Zac-19	[50]
白腐病(<i>Sclerotium cepivorum</i>)	根腐	豌豆(<i>Pisium sativum</i>)	根内球囊霉	[51]
根腐丝囊霉 (<i>Aphanomyces euteiches</i>)				

表 2 接种 AM 真菌可以有效控制的植物线虫病害

Table 2 The plant nematode diseases that could be controlled by inoculation of AM fungi

AM 真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	病原线虫 Plant parasitic nematode	宿主植物 Host plant	参考文献 References
聚生球囊霉(<i>Glomus fasciculatum</i>)	大豆胞囊线虫	大豆(<i>Glycine max</i>)	[52]
地表球囊霉(<i>Glomus versiforme</i>)	南方根结线虫	黄瓜	[53-54]
	南方根结线虫	橄榄(<i>Canarium album</i>)	[55]
副冠球囊霉(<i>Glomus coronatum</i>)	瓜哇根结线虫		
	南方根结线虫	番茄	[56]
根内球囊霉(<i>Glomus intraradices</i>)	香蕉穿孔线虫	香蕉	[57]
	咖啡短体线虫		
幼套球囊霉(<i>Glomus etunicatum</i>)	南方根结线虫	黄瓜	[53]
	瓜哇根结线虫	橄榄	[55]
摩西球囊霉(<i>Glomus mosseae</i>)	大豆胞囊线虫	大豆	[58]
	大豆胞囊线虫	大豆	[58]
珠状巨孢囊霉(<i>Gigaspora margarita</i>)	南方根结线虫	橄榄;番茄	[55,59]
	瓜哇根结线虫	橄榄	[55]
<i>Rhizophagus irregularis</i>	南方根结线虫	橄榄	[55]
	小麦胞囊线虫	小麦	[60]
	香蕉穿孔线虫	香蕉	[61]

3.5 抑制杂草生长

研究证实,AM 真菌的侵染可以抑制田间杂草的生长,表明 AM 真菌具有影响杂草群落结构的特性^[66]。

基于此,菌根学家已经开始关注利用 AM 真菌对杂草生态功能和杂草种群的调控功能。当前研究热点是探讨 AM 真菌对杂草的生长特性、种内及种间竞争的影响机制^[66]。此外,AM 真菌对杂草的萌发、建植、宿主和非宿主杂草植物胁迫耐受性的生态功能也具有重要影响^[23]。

研究表明,在杂草植物种子萌发和早期生长阶段均会受到 AM 真菌的显著影响,其中部分研究发现 AM 真菌与农田杂草之间存在寄生或敌对效应^[66]。Francis 和 Read^[67]采用孔径为 40 μm 的细筛网隔离实验装置(筛网可以阻止植物根系通过,但允许 AM 真菌菌丝体穿过),在草地生态系统中建立半自然杂草实验系统。研究结果表明,杂草种子的萌发、早期生长均受到 AM 真菌的显著影响。在 AM 真菌存在的条件下,非宿主的杂草物种,如灰菜(*Chenopodium album*)和大爪草(*Spergula arvensis*)的种子萌发、早期生长和存活率均显著下降,分析原因是由于在 AM 真菌和杂草相互作用中,AM 真菌的侵染破坏和扭曲了杂草植物根系的形态结构,包括须根系的减少、根长和根系直径降低^[67-68]。此外,研究也证实,在 AM 真菌侵染的情况下,非宿主杂草物种的早期生长率显著降低^[69]。因此,AM 真菌可以通过多种方式影响农业生态系统中自然杂草群落的变化,包括改变菌根营养杂草物种(宿主植物)的相对丰富度、非宿主杂草植物的密度等。通过以上机制,杂草和 AM 真菌之间的相互作用可能降低了由杂草造成的作物产量损失,限制杂草群落的扩展、增加杂草对土壤质量和有益微生物的积极效应。因此,探究 AM 真菌对杂草的防控机制,将为田间杂草的管理提供一种新的生态学方法。但是,该方法的推广将要求在农业生态系统中增加 AM 真菌的多样性和丰富度。有机农业生态系统的发展有益于 AM 真菌和其他有益微生物的繁殖生长。因此,在有机农业生态系统中,AM 真菌可以有效地调控农田杂草,进而替代除草剂等有害物质的使用,为有机农业的发展作出贡献。

3.6 改善农作物品质

研究证实,接种 AM 真菌可以显著改善多种作物的品质^[70]。影响农作物品质的特性主要包括生物活性物质(硫代葡萄糖酸盐、类胡萝卜素和纤维素)、基本营养物质(蛋白质、维生素、矿质元素)的含量以及感官性状,如外观(形状、大小、色泽)和质感等^[71]。Li 等^[70, 72]发现接种摩西球囊霉和地球球囊霉能够增加黄瓜果实中的粗蛋白、可溶性糖含量和 16 种氨基酸的总含量、西瓜果肉中可溶性糖含量及芋头球茎淀粉和氨基酸含量。Mena-Violante 等^[73]也证明接种 AM 真菌可以增加青椒的果实鲜重、大小(长度、宽度和花梗长度)、色泽、叶绿素含量、类胡萝卜素含量等,进而显著改善农作物果实品质(图 2)。

4 展望

综上所述,AM 真菌在有机农业发展中面临着良好的机遇,即可以通过多种方式,促进农作物吸收营养元素、改善土壤结构、提高农作物对于旱胁迫的耐受能力,以及提高宿主植物对病虫害的抗/耐性、抑制杂草生长、改善农作物的品质。但是,AM 真菌在有机农业实际应用中尚存在一些限制性因素,如何促进 AM 真菌在有机农业生态系统中的功能是当前研究的重点,尚需加强以下领域的研究:

1) 优化有机肥料配比。在有机农业管理法规中,虽然其他类型的肥料,如农家肥料、堆肥、缓释型矿质肥料均允许施用,并且这些有机和无机肥料有益于 AM 真菌的繁殖,但是大多数有机农场并没有定期使用。此外,高 P 农家肥料(如鸡粪等)的过度施用,也不利于 AM 真菌的生长与繁殖,AM 真菌的生态功能尚未得到有效发挥。因此,急需优化有机肥料配比,以期提高 AM 真菌的促生效益,降低有机农业的生产成本。

2) AM 真菌对植物病原物、植食性昆虫的抑制效应。研究证实,AM 真菌具有调控植物与植物病原物、植食性昆虫互作的功能。但是,AM 真菌对致病菌和昆虫的抑制效应相对缓慢,而且单一 AM 真菌或混合 AM 真菌对其影响不同,存在正效应、中性效应和负效应三种结果^[74]。因此,尚需开展温室和大田试验,系统研究 AM 真菌与不同植物病原物、植食性昆虫间的相互作用关系及其相关机制。此外,植物病原物与植食性昆虫对植物、菌根真菌的影响存在协同效应^[75]。因此,AM 真菌对不同病原物+不同植食性昆虫+不同种类植物组合的相互作用和防控机制尚待深入研究。

3) 开展田间条件下 AM 真菌对杂草的防控机制研究。在有机农业生态系统中,耕作制度是控制杂草的一

个关键部分,而少耕和免耕会导致多年生杂草数量的增加。因此,如何在有机农业生态系统中减少耕作频率的同时,能够有效控制杂草的生长,是当前限制有机农业发展的关键因素之一^[76]。虽然在温室条件下研究证明 AM 真菌可以有效控制杂草的生长,但是,温室可控生态系统并不能完全替代野外田间生境系统。因此,尚需在田间生境下,接种商业菌剂,进一步研究 AM 真菌在控制杂草方面的功能,以期减少耕作带来的负面影响。

4) 发展合理配套的轮作系统。在有机农业生态系统中,轮作能够满足作物的营养需求、有效控制病虫害的危害程度。同时,该措施也会影响 AM 真菌的多样性,合理的轮作可以增加 AM 真菌的生态功能。良好的菌根宿主植物,如车轴草(*Trifolium* spp.)、苜蓿(*Medicago* spp.)、野豌豆(*Vicia* spp.)等豆科作物种植均有利于 AM 真菌的建植和扩繁,提高 AM 真菌接种体在土壤中的传播潜力^[77]。菌根宿主植物收获后,马铃薯、玉米等菌根依赖性植物的种植可以充分的利用该潜力。但是,若种植非菌根依赖性植物,如芸薹属作物将极大地浪费 AM 真菌提供的益处,消耗地力。因此,在有机农业发展中合理的轮作已经成为当前研究的重点之一,研究如何在有机农业生态系统中设置配套的轮作系统,以期维持 AM 真菌多样性,为有机农作物提供更多的营养物质。

5) 建立宿主植物—AM 真菌—土壤基质三者有效兼容的组合物。不同的 AM 真菌种类将会对宿主植物产生不同的促生效应。研究发现,即使是相同植物种植在同种土壤基质中,宿主植物对 AM 真菌的响应力也存在差异^[78]。因此,尚需精心选择接种体,以确保建立一个宿主植物—AM 真菌—土壤基质三者有效兼容的组合物。此外,未来有机农业的研究,应将改善作物性状和 AM 真菌群落多样性作为一个整体开展试验。

参考文献 (References):

- [1] IFOAM. IFOAM basic standards for organic production and processing. Germany: IFOAM Publications, 2006.
- [2] Gosling P, Hodge A, Goodlass G, Bending G D. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2006, 113(1): 17-35.
- [3] Bedini S, Avio L, Sbrana C, Turrini A, Migliorini P, Vazzana C, Giovannetti M. Mycorrhizal activity and diversity in a long-term organic Mediterranean agroecosystem. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(7): 781-790.
- [4] Giovannetti M, Avio L, Barale R, Ceccarelli N, Cristofani R, Iezzi A, Mignolli F, Picciarelli P, Pinto B, Reali D, Sbrana C, Scarpato R. Nutraceutical value and safety of tomato fruits produced by mycorrhizal plants. *British Journal of Nutrition*, 2012, 107(2): 242-251.
- [5] Gosling P, Ozaki A, Jones J, Turner M, Rayns F, Bending G D. Organic management of tilled agricultural soils results in a rapid increase in colonisation potential and spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2010, 139(1): 273-279.
- [6] Ryan M H, Tibbett M. The role of arbuscular mycorrhizas in organic farming // Kirchmann H, Bergström L, eds. *Organic Crop Production- Ambitions and Limitations*. Netherlands: Springer, 2008: 189-229.
- [7] Barto E K, Weidenhamer J D, Cipollini D, Rillig M C. Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends in Plant Science*, 2012, 17(11): 633-637.
- [8] Mäder P, Fliessbach A, Dubois D, Gunst L, Fried P, Niggli U. Soil fertility and biodiversity in organic farming. *Science*, 2002, 296(5573): 1694-1697.
- [9] Tilman D, Cassman K G, Matson P A, Naylor R, Polasky S. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 2002, 418(6898): 671-677.
- [10] Galvín G A, Parádi I, Burger K, Baar J, Kuyper T W, Scholten O E, Kik C. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in onion roots from organic and conventional farming systems in the Netherlands. *Mycorrhiza*, 2009, 19(5): 317-328.
- [11] Dai M, Hamel C, Bainard L D, Arnaud M S, Grant C A, Lupwayi N Z, Malhi S S, Lenke R. Negative and positive contributions of arbuscular mycorrhizal fungal taxa to wheat production and nutrient uptake efficiency in organic and conventional systems in the Canadian prairie. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 74: 156-166.
- [12] Kahiluoto H, Vestberg M. The effect of arbuscular mycorrhiza on biomass production and phosphorus uptake from sparingly soluble sources by leek (*Allium porrum* L.) in Finnish field soils. *Biological Agriculture & Horticulture*, 1998, 16(1): 65-85.
- [13] Gadermaier F, Berner A, Fließbach A, Friedel J K, Mäder P. Impact of reduced tillage on soil organic carbon and nutrient budgets under organic farming. *Renewable Agriculture and Food Systems*, 2010, 27(1): 68-80.

- [14] Hu J L, Lin X G, Wang J H, Chu H Y, Yin R, Zhang J B. Population size and specific potential of P-mineralizing and-solubilizing bacteria under long-term P-deficiency fertilization in a sandy loam soil. *Pedobiologia*, 2009, 53(1): 49-58.
- [15] Wang F Y, Hu J L, Lin X G, Qin S W, Wang J H. Arbuscular mycorrhizal fungal community structure and diversity in response to long-term fertilization; a field case from China. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2011, 27(1): 67-74.
- [16] Dekkers T B M, van der Werff P A. Mutualistic functioning of indigenous arbuscular mycorrhizae in spring barley and winter wheat after cessation of long-term phosphate fertilization. *Mycorrhiza*, 2001, 10(4): 195-201.
- [17] Hetrick B A D, Wilson G W T, Cox T S. Mycorrhizal dependence of modern wheat varieties, landrace, and ancestors. *Canadian Journal of Botany*, 1992, 70(10): 2031-2040.
- [18] Zhu Y G, Smith S E, Barritt A R, Smith F A. Phosphorus (P) efficiencies and mycorrhizal responsiveness of old and modern wheat cultivars. *Plant and Soil*, 2001, 237(2): 249-255.
- [19] Steinkellner S, Hage-Ahmed K, García-Garrido J M, Illana A, Ocampo J A, Vierheilig H. A comparison of wild-type, old and modern tomato cultivars in the interaction with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and the tomato pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *Lycopersici*. *Mycorrhiza*, 2012, 22(3): 189-194.
- [20] Gosling P, Shepherd M. Long-term changes in soil fertility in organic arable farming systems in England, with particular reference to phosphorus and potassium. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2005, 105(1): 425-432.
- [21] Arnold S, Lindner S, Leeb B, Martin E, Kettering J, Nguyen T T, Koellner T, Ok Y S, Huwe B. Conventional and organic farming; soil erosion and conservation potential for row crop cultivation. *Geoderma*, 2014, 219-220: 89-105.
- [22] Santos V B, Aratjo A S F, Leite L F C, Nunes L A P L, Melo W J. Soil microbial biomass and organic matter fractions during transition from conventional to organic farming systems. *Geoderma*, 2012, 170: 227-231.
- [23] Albrecht H. Development of arable weed seed banks during the 6 years after the change from conventional to organic farming. *Weed Research*, 2005, 45(5): 339-350.
- [24] Herencia J F, García-Galavís P A, Dorado J A R, Maqueda C. Comparison of nutritional quality of the crops grown in an organic and conventional fertilized soil. *Scientia Horticulturae*, 2011, 129(4): 882-888.
- [25] Koide R T, Goff M D, Dickie I A. Component growth efficiencies of mycorrhizal and nonmycorrhizal plants. *New Phytologist*, 2000, 148: 163-168.
- [26] Kaya C, Ashraf M, Sonmez O, Aydemir S, Tuna A L, Cullu M A. The influence of arbuscular mycorrhizal colonisation on key growth parameters and fruit yield of pepper plants grown at high salinity. *Scientia Horticulturae*, 2009, 121(1): 1-6.
- [27] Ryan M H, Angus J F. Arbuscular mycorrhizae in wheat and field pea crops on a low P soil, increased Zn-uptake but no increase in P-uptake or yield. *Plant and Soil*, 2003, 250(2): 225-239.
- [28] Yang Y R, Tan M, Sulpice R, Chen H, Tian S, Ban Y H. Arbuscular mycorrhizal fungi alter fractal dimension characteristics of *Robinia pseudoacacia* L. seedlings through regulating plant growth, leaf water status, photosynthesis, and nutrient concentration under drought stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, 33(3): 612-625.
- [29] Zhang Z F, Zhang J C, Huang Y Q. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the drought tolerance of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings under greenhouse conditions. *New Forests*, 2014, 45(4): 545-556.
- [30] Egerton-Warburton L M, Querejeta J I, Allen M F. Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(6): 1473-1483.
- [31] Asrar A W A, Elhindi K M. Alleviation of drought stress of marigold (*Tagetes erecta*) plants by using arbuscular mycorrhizal fungi. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2011, 18(1): 93-98.
- [32] Gholamhoseini M, Ghalavand A, Dolatabadian A, Jamshidi E, Khodaei-Joghan A. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on growth, yield, nutrient uptake and irrigation water productivity of sunflowers grown under drought stress. *Agricultural Water Management*, 2013, 117: 106-114.
- [33] Borowicz V A. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi on strawberry tolerance to root damage and drought stress. *Pedobiologia*, 2010, 53(4): 265-270.
- [34] Bázquez A, Aroca R, Paz J A, Chaumont F, Martínez-Ballesta M C, Carvaja M, Ruiz-Lozano J M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases relative apoplastic water flow in roots of the host plant under both well-watered and drought stress conditions. *Annals of Botany*, 2012, 109(5): 1009-1017.
- [35] 彭思利, 申鸿, 张宇亭, 郭涛. 不同丛枝菌根真菌侵染对土壤结构的影响. *生态学报*, 2012, 32(3): 863-870.
- [36] Smith F A, Grace E J, Smith S E. More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 2009, 182(2): 347-358.
- [37] Bedini S, Pellegrino E, Avio L, Pellegrini S, Bazzoffi P, Argese E, Giovannetti M. Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41

- (7): 1491-1496.
- [38] Rillig M C, Wright S F, Allen M F. Rise in carbon dioxide changes soil structure. *Nature*, 1999, 400(6745): 628-628.
- [39] Bethlenfalvay G J, Cantrell I C, Mihara K L, Schreiner R P. Relationships between soil aggregation and mycorrhizae as influenced by soil biota and nitrogen nutrition. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, 28(4): 356-363.
- [40] Hernández-Montiela L G, Rueda-Puente E O, Córdoba-Matsona M V, Holguín-Peña J R, Zulueta-Rodríguez R. Mutualistic interaction of rhizobacteria with arbuscular mycorrhizal fungi and its antagonistic effect on *Fusarium oxysporum* in *Carica papaya* seedlings. *Crop Protection*, 2013, 47: 61-66.
- [41] Hage-Ahmed K, Krammer J, Steinkellner S. The intercropping partner affects arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* interactions in tomato. *Mycorrhiza*, 2013, 23(7): 543-550.
- [42] Dar G H, Zargar M Y, Beigh G M. Biocontrol of Fusarium root rot in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by using symbiotic *Glomus mosseae* and *Rhizobium leguminosarum*. *Microbial Ecology*, 1997, 34(1): 74-80.
- [43] Matsubara Y, Ohba N, Fukui H. Effect of arbuscular mycorrhizal fungus infection on the incidence of fusarium root rot in asparagus seedlings. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2001, 70(2): 202-206.
- [44] Matsubara Y I, Hasegawa N, Fukui H. Incidence of Fusarium root rot in asparagus seedlings infected with arbuscular mycorrhizal fungus as affected by several soil amendments. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2002, 71(3): 370-374.
- [45] Zhang G Y, Raza W, Wang X H, Ran W, Shen Q R. Systemic modification of cotton root exudates induced by arbuscular mycorrhizal fungi and *Bacillus vallismortis* HJ-5 and their effects on Verticillium wilt disease. *Applied Soil Ecology*, 2012, 61: 85-91.
- [46] Garmendia I, Goicoechea N, Aguirreolea J. Moderate drought influences the effect of arbuscular mycorrhizal fungi as biocontrol agents against Verticillium-induced wilt in pepper. *Mycorrhiza*, 2005, 15(5): 345-356.
- [47] Kjølner R, Rosendahl S. The presence of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* influences enzymatic activities of the root pathogen *Aphanomyces euteiches* in pea roots. *Mycorrhiza*, 1997, 6(6): 487-491.
- [48] Kasiandari R S, Smith S E, Smith F A, Scott E S. Influence of the mycorrhizal fungus, *Glomus coronatum*, and soil phosphorus on infection and disease caused by binucleate Rhizoctonia and *Rhizoctonia solani* on mung bean (*Vigna radiata*). *Plant and Soil*, 2002, 238(2): 235-244.
- [49] Lioussanne L, Jolicœur M, St-Arnaud M. Role of the modification in root exudation induced by arbuscular mycorrhizal colonization on the intraradical growth of *Phytophthora nicotianae* in tomato. *Mycorrhiza*, 2009, 19(6): 443-448.
- [50] Torres-Barragán A, Zavale-Tamejia E, Gonzalez-Chavez C, Ferrera-Cerrato R. The use of arbuscular mycorrhizae to control onion white rot (*Sclerotium cepivorum*) under field conditions. *Mycorrhiza*, 1996, 6(4): 253-257.
- [51] Bødker L, Kjølner R, Kristensen K, Rosendahl S. Interactions between indigenous arbuscular mycorrhizal fungi and *Aphanomyces euteiches* in field-grown pea. *Mycorrhiza*, 2002, 12(1): 7-12.
- [52] 李海燕, 刘润进, 李艳杰, 束怀瑞, 李玉. AM 真菌和胞囊线虫对大豆根内酶活性的影响. *菌物系统*, 2003, 22(4): 613-619.
- [53] Zhang L D, Zhang J L, Christie P, Li X L. Pre-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi suppresses root knot nematode (*Meloidogyne incognita*) on cucumber (*Cucumis sativus*). *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 45(2): 205-211.
- [54] 陈书霞, 姜永华, 刘宏久, 程智慧. AM 真菌和根结线虫互作对黄瓜生长及生理特征的影响. *植物保护学报*, 2012, 39(3): 253-259.
- [55] Castillo P, Nico A I, Azcón-Aguilar C, Del Río Rincón C, Calvet C, Jiménez-Díaz R M. Protection of olive planting stocks against parasitism of root-knot nematodes by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Pathology*, 2006, 55(5): 705-713.
- [56] Diedhiou P M, Hallmann J, Oerke E C. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and a non-pathogenic *Fusarium oxysporum* on *Meloidogyne incognita* infestation of tomato. *Mycorrhiza*, 2003, 13(4): 199-204.
- [57] Elsen A, Gervacio D, Swennen R, Waele D D. AMF-induced biocontrol against plant parasitic nematodes in *Musa* sp.: a systemic effect. *Mycorrhiza*, 2008, 18(5): 251-256
- [58] Tylka G L, Hussey R S, Roncadori R W. Interactions of Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus, and *heterodera glycines* on soybean. *Journal of Nematology*, 1991, 23(1): 122-133.
- [59] Vos C, Claerhout S, Mkandawire R, Panis B, Waele D D, Elsen A. Arbuscular mycorrhiza fungi reduce root-knot nematode penetration through altered root exudation of their host. *Plant and Soil*, 2012, 354(1): 335-345.
- [60] 王小坤, 赵洪海, 李敏, 刘润进. 丛枝菌根真菌与小麦胞囊线虫的相互作用. *植物病理学报*, 2014, 44(1): 97-106.
- [61] Koffi M C, Vos C, Draye X, Declercq S. Effects of *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 on the reproduction of *Radopholus similis* in banana plantlets grown under in vitro culture conditions. *Mycorrhiza*, 2013, 23(4): 279-288.
- [62] Miransari M. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 89(4): 917-930.
- [63] Garg N, Chandel S. Arbuscular mycorrhizal networks: process and functions. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2010, 30(3):

581-599.

- [64] Vannett R L, Rasmann S. Arbuscular mycorrhizal fungi mediate below-ground plant-herbivore interactions: a phylogenetic study. *Functional Ecology*, 2012, 26(5): 1033-1042.
- [65] Babikova Z, Gilbert L, Bruce T J A, Birkett M, Caulfield J C, Woodcock C, Pickett J A, Johnson D. Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecology Letters*, 2013, 16(7): 835-843.
- [66] Veiga R S L, Jansa J, Frossard E, van der Heijden M G. Can arbuscular mycorrhizal fungi reduce the growth of agricultural weeds? *PLoS One*, 2011, 6(12): e27825.
- [67] Francis R, Read D J. Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73 (Suppl 1): 1301-1309.
- [68] Brito I, Carvalho M, Goss M J. Soil and weed management for enhancing arbuscular mycorrhiza colonization of wheat. *Soil Use and Management*, 2013, 29(4): 540-546.
- [69] Jordan N R, Zhang J, Huerd S. Arbuscular-mycorrhizal fungi: potential roles in weed management. *Weed Research*, 2000, 40(5): 397-410.
- [70] 李敏, 刘润进. AM 真菌对蔬菜品质的影响. *中国生态农业学报*, 2002, 10(4): 62-64.
- [71] Schreiner M, Huyskens-Keil S, Krumbein A, Schonhof I, Linke M. Environmental effects on product quality // Shewfelt R L, Brückner B, eds. *Fruit and Vegetable Quality: An Integrated View*. Lancaster: Technomic, 2000: 85-94.
- [72] Li M, Liu R J, Christie P, Li X L. Influence of three arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorous on growth and nutrient status of taro. *Communication in Soil science and Plant Analysis*, 2005, 36(17-18): 2383-2396.
- [73] Mena-Violante H G, Ocampo-Jiménez O, Dendooven L, Martínez-Soto G, González-Castañeda J, Davies F T Jr, Olalde-Portugal V. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance fruit growth and quality of chile ancho (*Capsicum annum* L. cv San Luis) plants exposed to drought. *Mycorrhiza*, 2006, 16(4): 261-267.
- [74] 高春梅, 王淼淼, 弥岩, 万方浩, 刘润进. 丛枝菌根真菌与植食性昆虫的相互作用. *生态学报*, 2014, 34(13): 3481-3489.
- [75] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007.
- [76] Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Mäder P, Boller T, Wiemken A. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(5): 2816-2824.
- [77] Bond W, Grundy A C. Non-chemical weed management in organic farming systems. *Weed Research*, 2001, 41(5): 383-405.
- [78] Klironomos J N, Hart M M. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza*, 2002, 12(4): 181-184.