

DOI: 10.20103/j.stxb.202312212780

段海霞, 罗崇亮, 师茜, 康生萍, 赵玲, 熊友才. 丛枝菌根真菌对植物-土壤系统的影响研究进展. 生态学报, 2025, 45(1): 475-491.

Duan H X, Luo C L, Shi Q, Kang S P, Zhao L, Xiong Y C. Research progress in the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant-soil systems. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(1): 475-491.

## 丛枝菌根真菌对植物-土壤系统的影响研究进展

段海霞<sup>1</sup>, 罗崇亮<sup>2,\*</sup>, 师茜<sup>1</sup>, 康生萍<sup>1</sup>, 赵玲<sup>3</sup>, 熊友才<sup>3</sup>

1 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 西宁 810016

2 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008

3 兰州大学生态学院, 草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州 730000

**摘要:** 土壤微生物和植物-土壤系统之间的相互作用对于维持生态系统的功能与应对气候变化至关重要。丛枝菌根真菌 (AMF) 可以影响植物与土壤之间的物质交流, 提高植物生产力和抗逆性, 在改善土壤质量和养分循环方面发挥着重要作用。有研究表明, AMF 与植物共生抑制植物产量积累, 不利于维持土壤生态功能和可持续性。AMF 在调控植物-土壤系统中表现出的作用不一致, 这可能与环境条件有关。因此, 需总结现有研究, 系统的阐明 AMF 对植物-土壤系统生产力、抗逆性和养分循环的作用及其机理。总结了 AMF 与植物-土壤系统共生关系和共生机理的研究进展; 阐述了 AMF 对植物-土壤系统生产力和抗逆性的作用机制; 探讨了 AMF 对植物-土壤系统养分循环的作用过程。提出 AMF-植物-土壤系统共生领域中尚待系统深入研究的关键科学问题, 并分析了当前该领域研究存在的不足与今后的研究方向, 以期对农业生态系统的可持续发展提供新的思路。

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 共生; 抗逆性; 养分循环; 农业可持续发展

## Research progress in the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant-soil systems

DUAN Haixia<sup>1</sup>, LUO Chongliang<sup>2,\*</sup>, SHI Qian<sup>1</sup>, KANG Shengping<sup>1</sup>, ZHAO Ling<sup>3</sup>, XIONG Youcai<sup>3</sup>

1 State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining 810016, China

2 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

3 State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-ecosystems, College of Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

**Abstract:** Interactions between soil microorganisms and plants-soil systems are crucial for maintaining ecosystem functionality and addressing climate change. Soil microorganisms regulate the ecological functions and stability of plant-soil systems through influencing plant growth, nutrient cycling, and soil fertility, and have broad application prospects in sustainable agricultural development. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are pivotal components of the sustainable development of the ecosystem, which can affect nutrient exchange between plants and soil, improve plant productivity, stress resistance and play an important role in improving soil quality and nutrient cycling. Under environmental stress conditions, AMF colonization could promote plant uptake of soil moisture and nutrients, improve plant productivity and stress resistance, and play a key role in improving soil quality and nutrient cycling. However, studies have shown that AMF can inhibit plant yield accumulation, which is not conducive to maintaining soil ecological function and sustainability. Currently, research on the effects of AMF on plant-soil systems is inconsistent, which might be related to environmental conditions. Therefore, it is necessary to summarize the existing research results systematically and clarify the role and mechanism of AMF on plant-soil systems productivity, stress resistance and nutrient cycling. The review summarized the

基金项目: 青海省自然科学基金青年项目 (2022-ZJ-970Q); 国家自然科学基金项目 (32360328)

收稿日期: 2023-12-21; 网络出版日期: 2024-08-08

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luochl@nwipb.cas.cn

development and symbiotic mechanism of the symbiotic relationship between AMF and plant-soil systems. The exchange of carbon sources and phosphorus nutrients is the core of plant-AMF symbiosis. In the plant-AMF symbiosis system, plants transfer about 20% of photosynthetic products to AMF for its growth. In return, AMF hyphae absorb nutrients such as phosphorus and nitrogen from the soil to promote the growth of the host plant. This review also discussed the mechanism of AMF on plant-soil systems productivity and stress resistance. There is a 'trade-off' between plants and AMF symbiosis. When the benefits of the host plant exceed the input costs, it promotes the symbiosis between AMF and the plant, while the costs exceed the benefits, the host plant weakens the symbiotic relationship with AMF. In addition, the review highlighted the effects of AMF on nutrient cycling in plant-soil systems. Finally, critical scientific issues in the AMF-plant-soil symbiosis that required further systematic research were proposed, and the shortcomings of current research and proposed future research were discussed to promote research in this field, in order to provide new ideas for the sustainable development of agricultural ecosystems. In future research, it is necessary to establish an AMF-plant-soil environment database based on specific environmental conditions, AMF strains, and plant types to enhance the role of AMF in agricultural production, environmental remediation, and climate change response.

**Key Words:** arbuscular mycorrhizal fungi; symbiosis; resistance to adversity; nutrient cycling; sustainable development of agriculture

由于全球耕地资源减少、人口增加、气候变化加剧,粮食安全面临重大挑战<sup>[1-2]</sup>。在过去几十年里,农业生态系统中工业化肥的投入是提高农作物产量的主要动力<sup>[3]</sup>。然而,化肥的过度使用导致土壤养分利用率降低、土壤退化、温室气体排放加剧,水污染和粮食不安全等问题日益突出<sup>[4-6]</sup>。寻求可持续性的农业生产策略以实现农作物高效高产,同时最大限度地减少环境影响是未来农业生产的主要挑战<sup>[7]</sup>。土壤微生物通过影响植物生长发育、植物抗逆性、养分循环和土壤肥力等<sup>[8]</sup>途径调节植物-土壤系统生态功能和稳定性<sup>[9]</sup>,在农业可持续发展中具有广阔的应用前景<sup>[10-11]</sup>。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)作为常见的植物共生真菌,是植物与微生物联系中最为古老的微生物,能与90%以上的开花植物根系建立共生关系,是参与农业可持续发展最重要的微生物之一<sup>[12]</sup>。随着不断进化,AMF逐渐丧失了降解有机物的酶系,形成了只能完全依赖宿主植物生长繁殖的专性共生菌<sup>[13-14]</sup>。AMF侵染植物后,在宿主根表皮层细胞间和细胞内形成大量菌丝,菌丝延伸分化形成泡囊和丛枝结构,同时菌丝依靠从根系获得的营养向根外扩展分枝,形成庞大的根外菌丝体,可以提高宿主植物对土壤水分和营养元素(特别是氮和磷元素)的吸收能力<sup>[12, 15-17]</sup>。AMF在改善植物矿质营养<sup>[18-20]</sup>、促进植物生长发育<sup>[20-22]</sup>、增强植物抗逆性<sup>[22-24]</sup>和调节养分循环<sup>[25-28]</sup>等方面具有重要的生态学作用。AMF可以通过侵染不同植物在植物根系产生大量菌丝,不同宿主之间的菌丝体通过交叉形成共生菌丝网络,调节植物间养分等资源的分配,改善植物种间竞争关系<sup>[29-30]</sup>。

自19世纪以来,科学家们进行大量的菌根研究,旨在揭开AMF与植物共生的神秘面纱,其中早期研究主要关注AMF的形态特征及对植物营养方面的贡献<sup>[15, 18, 31]</sup>。经过150多年的不懈探索,尤其是近年来分子生态学技术的飞速发展,极大地促进了AMF对植物-土壤系统抗逆性和物质循环影响的研究。目前,国内外关于AMF的研究主要分为两大方向:(1)探究植物-土壤-AMF共生体之间的相互作用,重点关注AMF如何促进植物-土壤系统物质循环和植物生长发育<sup>[17-19, 21, 31]</sup>;(2)应用AMF进行生态恢复,其中包括应用AMF修复污染区域土壤以及提高植物抗逆性作用机理的研究<sup>[18, 24, 32-36]</sup>。AMF作为养分交换的通道,能够促进植物和土壤进行养分交流,在生态系统养分循环中起重要的调节作用<sup>[12, 37]</sup>,然而很少研究从植物-AMF-土壤系统整体考察植物生长发育、抵御逆境、养分循环及其作用机理。本文基于近年来国内外关于AMF与植物-土壤系统共生的研究,对AMF多样性、AMF-植物-土壤系统共生机理及其对植物-土壤系统中植物生产力、抗逆性和营养元素循环的生态学作用以及机制进行归纳,提出了该研究领域尚存的不足和研究前景,以为农业生态系

统的可持续发展和减缓气候变化提供理论依据。

## 1 丛枝菌根真菌与植物-土壤系统共生关系的发展

### 1.1 丛枝菌根真菌的多样性

菌根-植物共生体是生态系统中普遍存在也是最重要的共生形式之一<sup>[38]</sup>。1885 年德国植物生理学家 Frank 发现一些微生物菌丝与橡树 (*Quercus palustris* Münchh.)、山毛榉 (*Fagus longipetiolata* Seemen) 等植物根系可结合形成共生体,并首次将其描述为菌根<sup>[39]</sup>。菌根真菌与植物共生的基础是二者之间的物质交换,即真菌从植物体内获取碳水化合物等营养物质,植物则依靠菌根真菌获取更多的矿质营养、水分以及其他有益物质,从而巩固互惠互利的共生关系<sup>[40]</sup>。目前菌根主要分为 7 大类:外生菌根、丛枝菌根、内外生菌根、兰科菌根、浆果鹃类菌根、水晶兰类菌根和杜鹃花类菌根,其中丛枝菌根分布最为广泛,能与 72% 的陆生维管植物形成共生关系<sup>[38-39]</sup>。丛枝菌根的主要特点是在植物根系内产生“泡囊”(vesicles)和“丛枝”(arbuscules)两大典型结构(图 1),因此被称为泡囊-丛枝菌根,但是有一部分类型的真菌不能在宿主根内产生泡囊,却能形成丛枝,故此类真菌被称为丛枝菌根真菌<sup>[39]</sup>。

随着真菌分类学和 AMF 基因序列比对研究的发展,专家学者不断发现新的 AMF 种类,AMF 逐渐形成一个新的分支:球囊菌门(Glomeromycota)球囊菌纲(Glomeromycetes)<sup>[41]</sup>。目前,在分类学地位上,AMF 有 5 个目,包括球囊霉目(Glomerales)、类球囊霉目(Paraglomerales)、原囊霉目(Archaeosporales)、巨孢囊霉目(Gigasporales)和多孢类霉目(Diversisporales),细分后涵盖 14 个科、26 个属、300 余种<sup>[12, 39, 41]</sup>,其中,球囊霉属(*Glomus*)在全球土壤中出现频度最高。AMF 分布非常广泛,其种类丰富程度在热带森林、草地、温带森林和各种人为干扰的环境(如农、林、牧及其混合系统)中逐渐降低<sup>[32]</sup>。

目前形态学鉴定的 AMF 种类约有 300 种,而在中国境内发现的 AMF 虚拟种有 145 个,隶属于 8 科 12 属<sup>[41]</sup>。AMF 与植物的共生现象是极为普遍和重要的,这种共生关系起源于 4 亿年前,对植物从水生到陆地上定殖具有重要的作用<sup>[39]</sup>。在中国共发现 150 个科 800 余种植物能够与 AMF 共生形成菌根,其中有 400 余种野生植物和 150 余种大田栽培植物,包括主要粮食作物、水果、蔬菜等植物<sup>[38-39]</sup>。AMF 作为专性共生菌只能依赖宿主植物生长繁殖<sup>[13-14]</sup>,之前的研究认为植物与 AMF 共生是由一系列环境因子驱动的,如土壤 pH、磷含量、土壤水分等因子,但是,近年来研究证实 AMF 的多样性及其与植物共生关系的建立是由其遗传谱系、物种进化、环境因子和历史事件共同驱动形成的。因此,利用以环境因素驱动菌根进化的有限数据来归纳并推测菌根在全球尺度上的分布可能存在缺陷<sup>[43]</sup>,准确评估 AMF 分子种的数量是非常困难的,菌根多样性的研究道路还需要不断探索,不断改进。今后进一步的研究工作应致力于利用 DNA 体外扩增技术和特异性的分子标记等分子生物学技术在基因水平上更准确地鉴定 AMF 分子种,同时需要筛选和鉴定不同区域、不同环境下的 AMF,为 AMF 基础和应用研究提供可靠的研究材料。

### 1.2 丛枝菌根真菌与植物-土壤系统共生的分子基础

随着社会发展和科技进步,AMF 分子领域的研究在广度和深度上不断取得进展。20 世纪 90 年代开始,以描述新种、完善分类系统、改进培养技术为主,在各地菌种资源库逐步建立后,AMF 接种实验及效果评价相关研究逐渐增加。随着分子测序技术不断发展,AMF 与植物共生的分子机理成为菌根方向的研究热点<sup>[44]</sup>。

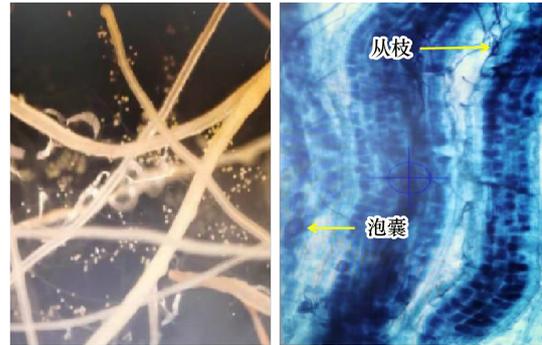


图 1 显微镜下的丛枝菌根结构

Fig.1 Photos of arbuscular mycorrhizal fungi structure under a microscope

左图为被丛枝菌根真菌侵染的番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 根系,右图为被丛枝菌根真菌侵染的番茄根系染色切片

然而,目前 AMF 与植物建立共生关系过程的机制还不明确,总结现有研究,发现 AMF 与植物共生大致可以分为 5 个阶段:(1)共生前的识别;(2)接触与侵入点的形成;(3)入侵外皮层;(4)形成丛枝结构;(5)形成囊泡和孢子<sup>[45]</sup>。AMF 侵染植物后,植物通过根系分泌独角金内酯信号分子诱导 AMF 释放菌根(Myc)因子,Myc 因子通过 AMF 细胞内的  $Ca^{2+}$  介导从而诱导寄主植物根系相关基因的表达<sup>[46]</sup>,促进菌丝的大量繁殖、增加孢子的萌发<sup>[47]</sup>。大量菌丝的形成扩大了植物与 AMF 的接触面积<sup>[12]</sup>,利于 AMF 与植物进行信号交换,进而诱导宿主植物与 AMF 共生。Shi 等<sup>[48]</sup>在关于水稻(*Oryza sativa* L.)-AMF 共生体的研究中发现水稻根吸收磷途径(直接吸收途径)和共生磷营养吸收途径(共生吸收途径)均受到宿主植物磷信号网络的统一调控,同时该研究证明转录因子 PHRs(Phosphate Starvation Response)是 AMF 与植物共生的关键调控因子。碳源与磷营养的交换是植物-AMF 共生的核心,在植物-AMF 共生体系中,植物向 AMF 传递 20%左右的光合产物供其生长,作为回报,AMF 菌丝为宿主植物吸收土壤中磷和氮等营养元素促进其生长发育<sup>[16]</sup>。之前的研究认为糖是植物为 AMF 提供碳源营养的主要形式<sup>[49]</sup>。然而,Jiang 等<sup>[40]</sup>发表于《Science》的论文,首次揭示了 AMF 与植物共生过程中,脂肪酸是植物传递给菌根真菌的主要碳源形式,推翻了教科书中的“糖”理论。

在植物-AMF 共生体中,AMF 内生菌丝侵入植物根皮层,进而发育为丛枝结构,成为植物与 AMF 进行物质与信息交换的主要场所<sup>[12, 39]</sup>。AMF 侵染植物之后在其根系细胞中还可以形成用于储存脂质的囊泡储存器官,同时在土壤中产生大量孢子,这种孢子可以存活多年。AMF 外生菌丝则在土壤中不断发展,形成庞大的地下公共菌根菌丝网络,帮助宿主从土壤中吸收水分和矿质元素,从而改善宿主的营养状况,提高植物的抗逆能力。菌丝网络是植物间以及 AMF 与植物之间物质(矿质元素和水分等)运输的“高速公路”<sup>[50]</sup>,可以将同一物种或不同物种、不同属甚至是不同科的植物根系联系起来。近年来,研究发现 AP2/ERF 超家族转录因子 WR15a 通过靶向植物脂肪酸转运蛋白 STR 和磷酸盐转运蛋白 PT4 编码基因启动子中的 AW-box 元件来同时激活其表达,从而作为启动 AMF 共生双向营养交换的分子开关<sup>[51]</sup>。然而,植物脂肪酸的合成、代谢及输出是一个耗能的过程,在丛枝由分枝、成熟到退化的连续发育阶段中,植物必须根据自身营养状态和需求,从时空和强度上对营养交换的速率进行动态调节,从而维持 AMF-植物共生关系的稳定。AMF 多样性及其与植物的共生关系是由其遗传谱系和环境因子共同驱动形成的<sup>[43]</sup>,AMF 与植物共生关系的建立和维持很大程度上取决于生态系统中土壤水分和养分的供应状况<sup>[15, 18-19, 28]</sup>。鉴于此,今后关于 AMF 与植物共生机理的研究应当考虑不同土壤养分梯度或变异的影响,以进一步揭示 AMF 介导的营养信号调控过程。

## 2 丛枝菌根真菌对植物-土壤系统生产力和抗逆性的作用及机制

### 2.1 丛枝菌根真菌对植物-土壤系统生产力的影响及其机制

大量研究认为 AMF 在与植物根系形成共生体过程中,通过参与宿主生理生化代谢与基因调控,改善植物营养吸收、促进植物籽粒形成和地上生物量积累,对提高生态系统可持续生产力具有重要意义<sup>[17, 19, 22-24]</sup>。Duan 等<sup>[26]</sup>研究表明,接种 AMF 摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)可以促进小麦(*Triticum aestivum* L.)根系吸收更多水分和营养元素,从而利于生物量积累并提高籽粒产量。最近一项 Meta 分析证明,接种 AMF 总体上提高了植物生产力和土壤质量<sup>[19]</sup>。山豆(*Lathyrus quinquenervius* (Miq.) Litv.)-玉米(*Zea mays* L.)间作系统接种 AMF 摩西球囊霉提高了土壤中水和磷的可利用性并增加了营养元素利用效率,改善了玉米和山豆的种间竞争关系,优化了山豆的繁殖分配策略,对间作系统总产量具有促进作用<sup>[22]</sup>。AMF-植物共生促进植物生物量积累包括以下两个主要原因(图 2):(1)AMF 共生体通过产生菌丝结构提高了宿主根系对土壤营养元素和水分的吸收,尤其是氮和磷元素<sup>[12, 25]</sup>;(2)AMF 共生可以促进宿主植物根系生物量积累,从而促进根系分泌物的增加,这可能会加速微生物驱动的有机质矿化过程,从而提高养分有效性,促进植物生物量积累<sup>[7]</sup>。AMF 菌根植物主要通过根和菌丝两种通道吸收矿质元素和水分,这种多样化的营养摄取途径提高了菌根植物的营养吸收利用率。

然而,一些研究表明,接种 AMF 对植物生产力没有作用甚至会抑制其生长发育,减少植物生物

量<sup>[23, 52-54]</sup>, 这让人们对 AMF 普遍促进宿主植物生长提出了质疑。Mortimer 等<sup>[55]</sup>认为 AMF 共生体呼吸速率的提高消耗了宿主部分光合产物, 抑制了生物量的积累。Xavier 和 Germida<sup>[56]</sup>则发现, AMF 与宿主共生增加的同化物质与其呼吸消耗相抵消, 植物生物量没有显著变化。受这些对比结果的启发, 我们认为 AMF 对植物生产力的影响可能与 AMF 多样性、试验控制因素、地理位置、土壤水分、肥力和质量有关。

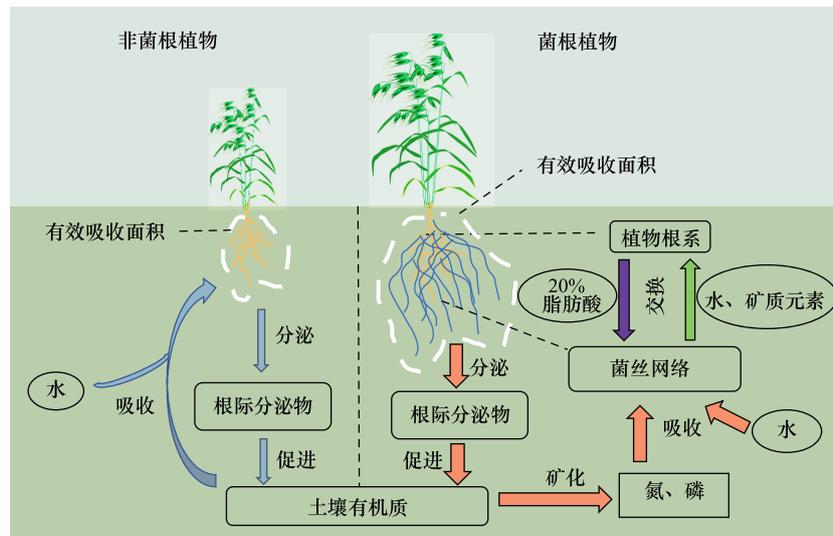


图 2 丛枝菌根真菌和植物共生促进植物生物量积累机制示意图

Fig.2 Diagrammatic sketch of the mechanism of promoting plant biomass accumulation through symbiosis between arbuscular mycorrhizal fungi and plants

箭头粗细表示作用强弱

AMF 与植物的相互作用取决于植物生长和营养特征对环境的响应程度, 即植物与 AMF 共生存一种权衡 (trade-off) 关系。当宿主植物收益大于投入成本时, 会促进 AMF 与植物共生, 当成本大于收益时, 宿主植物则会弱化与 AMF 的共生关系。Zhang 等<sup>[17]</sup>在最新的一项研究中揭示了 AMF-植物之间相互权衡的分子机制, 他们发现 AP2/ERF 蛋白 ERM1/WRI5a-ERF12-TOPLESS 转录复合体形成一个自我调节的正-负反馈环, 动态调控营养交换和丛枝发育过程, 从而维持互惠共生关系的稳定。AP2/ERF 蛋白 ERM1 和 WRI5a 在菌根共生早期的营养交换中发挥正调控作用, 并在共生后期被重新分配以避免自身碳源的过度输出, ERM1 和 WRI5a 在共生后期适度激活 ERF12 的表达, 从而对脂质的转运过程“踩下刹车”, 防止植物自身资源的无效输出。

## 2.2 丛枝菌根真菌对植物-土壤系统抗逆性的影响及其机制

AMF 作为优质的微生物菌肥, 不仅可以促进植物生长发育和生物量积累, 也能提高宿主植物对环境胁迫的抗逆性。根据现有研究, 我们归纳并总结了 AMF 共生提高植物抗逆性的主要机理 (图 3): AMF 通过激活植物体内脱落酸、油菜素甾体、赤霉素和生长素等植物激素介导的系统性抗性<sup>[57]</sup>, 提高植物抗氧化酶活性, 调节渗透物质<sup>[35, 58]</sup>, 提高宿主光合作用<sup>[36, 59]</sup>, 促进营养物质吸收利用<sup>[32, 34]</sup>, 维持细胞离子平衡, 促进宿主植物的生长; AMF 分泌球囊霉素相关土壤蛋白 (Glomalin-related soil protein, GRSP) 改良土壤结构, 并促进宿主产生大量根际分泌物调节土壤环境, 改善植物根系结构<sup>[60]</sup>; AMF 还可以通过竞争病原体生态位点等途径来提高植物抗逆能力。此外, AMF 与根瘤菌 (*Rhizobium*)、植物共生放线菌 (*Actinomycetes*)、纳氏酒香酵母 (*Brettanomyces naardensis*) 等益生菌具有协同增效的作用, 可以共同促进宿主植物生长发育, 改善土壤质量<sup>[61-63]</sup>, 但其作用机制有待进一步研究。

### 2.2.1 提高植物抗旱性

干旱是影响植物生长发育和生物量积累最有害的非生物因素之一<sup>[64]</sup>, 全球干旱半干旱地区长期的干旱威胁农业生态系统的可持续性, 影响其他生态系统的生态服务功能<sup>[65]</sup>。AMF 能提高植物的抗旱性和水分利

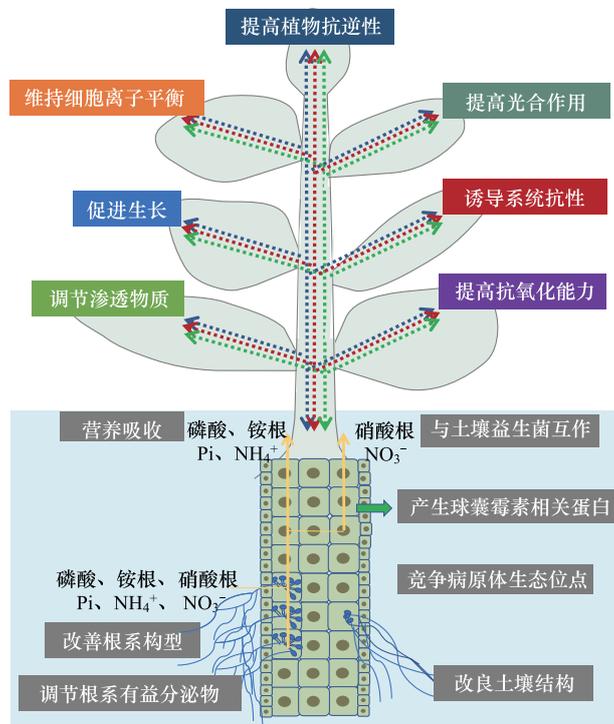


图3 丛枝菌根真菌提高宿主植物抗逆性机制示意图

Fig.3 Diagrammatic sketch of the mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi enhance the stress resistance of host plants

用效率已成为普遍共识。Duan 等<sup>[21]</sup>发现接种摩西球囊霉显著提高干旱条件下(40%田间持水量)小麦的生物量、籽粒产量以及分蘖数(图4)。Kavadia 等<sup>[66]</sup>研究发现,在干旱胁迫下(30%田间持水量),接种 AMF 可以提高鹰嘴豆(*Cicer arietinum* L.)根系吸收水分的能力,还可以调节 AMF 菌丝对土壤水分的再分配,从而提高宿主植物抗逆性。也有研究表明,土壤水分充足条件下,接种 AMF 并没有显著影响玉米和山豆间作的产量和水分利用效率,而干旱条件下(32%田间持水量)AMF 提高玉米和山豆的产量、水分利用效率、氮和磷利用效率,AMF 不仅可以直接吸收水分还可以促进矿物质元素吸收,间接提高植物的抗旱性<sup>[22]</sup>。最近的研究表明,干旱胁迫条件下(35%田间持水量),三种 AMF 均提高了番茄耐旱能力,其中根内根孢囊霉(*Rhizophagus intraradices*)的促生长作用低于异形根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*)和摩西球囊霉<sup>[24]</sup>。可见,AMF 对植物的抗旱性与 AMF 菌种有关,需要从形态、生理、代谢和分子多方面深入探索不同 AMF 菌种对植物抗逆性的作用机制。

目前关于 AMF 增强植物耐旱性的研究已有大量报道,研究范围涉及形态学、生理学、生物化学和分子等方面<sup>[18-19, 35]</sup>。AMF 与植物共生主要通过以下 7 个方面提高植物抗旱能力:(1)AMF 促进植物叶片净光合速率和气孔导度的提高,增加纵向蒸腾拉力,从而提升植物根系吸水动力<sup>[59]</sup>; (2)AMF 提高植物可溶性蛋白和氨基酸等大分子,这些物质作为渗透保护剂可以降低植物渗透势,提高抗氧化酶活性,降低脯氨酸积累和其他

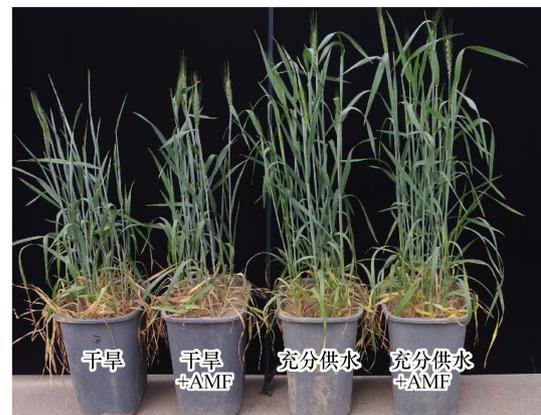


图4 丛枝菌根真菌对于干旱和充分供水条件下旱地小麦的影响

Fig.4 The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on dryland wheat under drought and well watered conditions

AMF: 丛枝菌根真菌

含 N 物质引起的氧化损伤等<sup>[35]</sup>,赋予作物优良的抗旱性;(3) AMF 促进植物分泌激素来调节宿主根系构型,增加根系长度、密度、直径和侧根数量<sup>[67]</sup>,提高植物对水分的吸收能力;(4) AMF 共生使根外菌丝能够扩展到植物根际营养和水分耗竭区之外,更有效地吸收水分和养分<sup>[18, 34]</sup>,从而提高抗逆性;(5) AMF 可以通过分泌合成 GRSP,有利于土壤大团聚体的形成,改良土壤结构,从而增强植物对水分和矿质元素的吸收;(6) AMF 可以形成大量的菌丝体桥通过连接相邻植物从而优化植株之间的资源配置,缓解相邻植物之间的种内或种间竞争关系<sup>[68]</sup>;(7) AMF 可以调控宿主基因表达,提高其抗旱能力<sup>[18]</sup>。例如,Singh 等<sup>[69]</sup>研究表明在干旱胁迫时,木豆(*Cajanus cajan* (L.) Druce)和小米(*Setaria italica* (L.) Beauv. var. *germanica* (Mill.) Schrad.)间作系统中,具有深根系的木豆通过液压方式将底层水提升至干燥的表层土,表层的浅根系小米通过 AMF 菌丝网络利用液压水,提高其存活率。最新的一项研究发现 AMF 介导菌根植物响应干旱胁迫的一种分子调控机制,即 AMF 异形根孢囊霉转录激活子 RiMsn2 调控丛枝菌根形成,通过 RiHog1-RiMsn2-STREs 模块控制其体内干旱胁迫响应基因的表达,进而增强宿主植物耐旱性<sup>[70]</sup>。综上所述,共生系统中植物受到干旱胁迫的防御反应有所差异,这取决于不同的寄主植物和 AMF 种类,进一步的工作应致力于研究不同区域 AMF 优势种对植物抗旱能力的作用。其次,国内外关于 AMF 促进植物抗逆性的研究主要集中在生理生化水平上,在分子水平方面仍需深入探究。

### 2.2.2 提高植物抗盐碱能力

土壤盐碱化是影响农业生产以及生态环境的一个全球性问题,也是影响植物生产力最主要的非生物胁迫之一<sup>[71]</sup>。我国盐碱化耕地面积高达 921 万  $\text{hm}^2$ ,占全国总耕地面积的 7%,并且数值逐年增加<sup>[72]</sup>。盐胁迫下植物细胞处于高渗透势状态,其吸收水分和营养物质能力降低,高浓度盐离子胁迫不仅会限制植物生长发育还对植物产生特殊毒害<sup>[73]</sup>。AMF 共生可以通过促进宿主植物的生长、保护宿主植物光系统、增强抗氧化系统、调节渗透调节物质、改变根系构型和维持细胞离子平衡等 6 个途径增强宿主耐盐能力<sup>[74]</sup>。Diao 等<sup>[32]</sup>研究发现,中度盐胁迫(100 mmol/L NaCl)抑制了碱蓬(*Suaeda salsa*)生物量积累,接种 AMF 摩西球囊霉显著提高了宿主碳和氮积累,进而促进生物量积累,从而提高其抗盐能力。Liu 等<sup>[75]</sup>在最近的研究中发现,中度(100 mmol/L NaCl)和高度(200 mmol/L NaCl)盐胁迫条件下接种 4 种混合 AMF 可以有效提高花生(*Arachis hypogaea* L.)叶绿素含量和光化学猝灭系数,保护宿主光系统,增强花生耐盐能力。也有研究表明,中度盐胁迫(100 mmol/L NaCl)下 AMF 共生提高了紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶活性,利于清除宿主细胞内过量的活性氧,降低膜脂过氧化水平,从而减轻高浓度盐离子对宿主的损害<sup>[76]</sup>。高度盐胁迫下(300 mmol/L NaCl),接种 AMF 能够调节沙枣(*Elaeagnus angustifolia* L.)的丙二醛、脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白等渗透调节物质含量进而调节植物细胞的渗透性,从而提高其抗逆性<sup>[77]</sup>。此外,盐胁迫条件下,接种 AMF 可以提高植物游离多胺量<sup>[78]</sup>,多胺在 AMF 的调节下可以改变柑橘(*Citrus reticulata* Blanco)的根系构型、菌根侵染率、丛枝和囊泡数量,进而提高宿主植物的耐盐性<sup>[79]</sup>。Jia 等<sup>[34]</sup>发现,盐胁迫条件下(2—15 dS/m NaCl) AMF 定殖显著降低了沙打旺(*Astragalus dsurgens* Pall.)植株的 Na 和 Cl 离子浓度,提高其耐盐性。Liu 等<sup>[80]</sup>研究表明,AMF 侵染能够提高棉花(*Gossypium* spp)和玉米在低(5.69 g/kg NaCl)、高(11.87 g/kg NaCl)、极高(24.36 g/kg NaCl)三种浓度盐胁迫下的矿质元素含量。

关于 AMF 对宿主植株耐碱性影响的研究较少,Wang 等<sup>[35]</sup>在弱碱性(pH 7.8)胁迫下接种 AMF 摩西球囊霉通过促进玉米生长发育、提高植物激素和抗氧化酶的水平,增强了玉米的抗逆性。Cartmill 等<sup>[81]</sup>使用混合 AMF(球囊霉属)在高碳酸氢根( $\text{HCO}_3^-$ )浓度(7.5 g/mol 和 10.0 g/mol)条件下侵染长春花(*Catharanthus roseus* L.),结果证明 AMF 定殖显著促进长春花植株的生长,提高抗氧化活性和光合速率,提高了宿主对高碱度土壤的耐受性。AMF-植物共生体有利于缓解盐碱对植物的毒害,并且改善植物体内营养水平,维持细胞离子平衡,提高宿主植物耐盐碱能力。因此,接种 AMF 可以通过多种途径缓解植物在盐碱胁迫下受到的损害,对盐碱土壤的修复具有巨大潜在价值。在今后的研究中需致力于筛选速效侵染并具有强抗性基因表达的菌株。

### 2.2.3 提高植物对重金属抗性

土壤重金属污染已经成为全球关注的问题,而农田污染一般为多种重金属复合污染。具有流动性的重金属会通过土壤进入植物体内,抑制植物生长,危害人类健康<sup>[82]</sup>。AMF可以减少植物对重金属的吸收,改善矿质营养的吸收利用,从而使植物对重金属污染土壤表现出一定的抗性,有利于宿主植物的生长,对粮食安全和生态环境具有重要意义<sup>[33, 36]</sup>。通过归纳总结前人研究结果,我们发现 AMF 在重金属污染土壤中显著提升植物生产力的机理主要包括以下 7 个方面:(1)提升光合作用促进宿主生长发育<sup>[36]</sup>;(2)促进营养元素吸收<sup>[83]</sup>;(3)激活抗氧化酶的活性<sup>[84]</sup>;(4)降低丙二醛和过氧化氢含量<sup>[85]</sup>;(5)抑制重金属从根系向地上部分的转运<sup>[86]</sup>;(6)通过菌丝吸附重金属<sup>[87]</sup>;(7)通过上调多种代谢物(主要为黄酮类化合物)影响代谢物-土壤-微生物的相互作用,形成抗重金属和促进营养循环的核心功能菌群<sup>[85-86]</sup>。Madejón 等<sup>[83]</sup>发现,在重金属胁迫条件下,接种 AMF 能够增强植物对营养元素和水分的吸收,增强叶片的光合作用,促进植物生长,提高植株生物量,从而提高其抗重金属胁迫的能力。沈亚琴等<sup>[84]</sup>研究表明,接种 AMF 摩西管柄球囊霉(*Funneliformis mosseae*)可以促进锑(Sb)污染土壤中玉米的生长发育,抑制玉米地上部 Sb 积累对重金属 Sb 起到了“生物稀释”作用,缓解了重金属对植物的毒害。AMF 类球囊霉属(*Paraglomus* sp.)可以通过其真菌结构(细胞间菌丝体、细胞内菌丝体等)在美人蕉(*Canna indica* L.)根系中吸附积累过量的铅(Pb),减轻了 Pb 对植物细胞的毒性作用,限制了 Pb 的迁移<sup>[87]</sup>。Wang 等<sup>[85]</sup>在紫花苜蓿根部接种 AMF 摩西球囊霉,发现 AMF 减少了镉(Cd)的迁移,Cd<sup>2+</sup>转变为有机结合态,AMF 增加了根际土壤有效氮磷含量、胞外酶活性、有机质含量和氧化还原电位,能抑制重金属从根系向地上部分的转运,同时 AMF 共生上调 739 种代谢物导致微生物群落变化,以帮助植物抵抗重金属毒性并促进养分循环。综上所述,国内外已开展了众多 AMF 与植物抗重金属胁迫研究工作,取得了可喜可贺的成就。然而,最近的研究表明粉煤灰改良土壤种植的大麦(*Hordeum vulgare* L.)植物接种 AMF 会富集土壤重金属,可能会显著增加进入人类食物链的重金属量,对农业土壤和粮食安全造成巨大危害<sup>[33]</sup>。这让人们对“万能的”AMF 提出了质疑,在未来的研究中持续探索 AMF 在不同环境条件下的功能多样性和适应性,将有助于更全面地了解 AMF 的实际应用潜力。

### 2.2.4 提高植物抵抗土壤致病菌的能力

关于 AMF 与各类植物真菌性、细菌性、线虫危害等病原菌之间的相互关系,以及 AMF-植物共生对许多土传微生物病原体防御能力的研究报告不断出现<sup>[88]</sup>。有研究表明,接种 AMF 可以减轻镰刀菌属(*Fusarium*)、链格孢属(*Alternaria*)、丝核菌属(*Rhizoctonia*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)等多种病原菌对宿主植物的危害<sup>[63, 88-90]</sup>。AMF 也可以增强宿主对叶面病原菌如稻瘟病菌(*Magnaporthe*)的抗病能力<sup>[91]</sup>。在病原菌感染植物前就与 AMF 共生并形成菌根是 AMF 诱导植物增强病原菌防御能力或感病性下降的前提条件,而且 AMF 作用效果取决于 AMF 多样性、丰富度,土壤病原物的侵染势和致病性等因素<sup>[82, 89]</sup>。AMF 对病原菌作用效果的不同可能与病原菌感染和 AMF 定殖之间的相似性有关,即植物和 AMF 形成共生关系与植物抵抗病菌之间的权衡。

目前 AMF 已被广泛应用于农作物、观赏植物、森林树木等各种植物病原菌的生物防治<sup>[92]</sup>,了解 AMF 抗病作用机制对更好的应用 AMF 具有重要意义。综合已有研究,我们认为 AMF 定殖通过促进宿主植物的生长(促进营养物质吸收、提高光合作用)、诱导植株抗病防御体系的形成(调控基因表达、激活植物激素和增强抗氧化系统)、分泌根系分泌物调节土壤环境、改善植物根系结构和竞争病原体生态位点等 5 个主要途径提高植物抗病能力。例如,AMF 添加可以有效促进水稻生物量和籽粒产量的提高,从而增强其对稻瘟病菌等叶面病原菌的抵抗力<sup>[60]</sup>。湛蔚等<sup>[93]</sup>研究发现,杨树(*Populus* L.)幼苗根部接种 AMF 摩西球囊霉有效抵抗受聚生小穴壳菌的感染,AMF 共生提高了杨树叶片叶绿素和可溶性蛋白含量,显著提升了光合作用水平,增强了抗病能力。AMF 与茶树(*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze)共生主要通过激活茶树体内脱落酸、油菜素甾体、赤霉素和生长素等植物激素,从而增强其抗病能力<sup>[57]</sup>。此外,研究发现接种 AMF 摩西球囊霉能显著提高草莓(*Fragaria × ananassa* Duch.) SOD、POD 和 CAT 含量及活性,增强宿主抗氧化能力,从而达到降低枯萎病发

病率的目的<sup>[94]</sup>。AMF 可以在宿主根系形成菌丝网络,改变根系形态结构,同时菌丝网络作为天然的物理机械屏障,可有效防止致病菌对植物根系的入侵<sup>[95]</sup>。AMF 与病原菌在宿主植物根系附着位点上有着相同的位点,在空间生存上属于竞争关系,AMF 与病原体竞争附着点可以抑制病原体与宿主植物结合,降低病原体的侵染率<sup>[40]</sup>。当 AMF 成功侵染植物根系,致病菌就很难再入侵植物,抑制了致病菌的侵染率和繁殖率。相反,当病原体占优势时,AMF 就会受到抑制,从而降低抗病害作用<sup>[82]</sup>。综上所述,关于 AMF-植物共生抵抗病虫害的研究主要集中于单一 AMF 属(球囊霉属)或者单一菌种诱导植物产生的抗性反应。今后在研究工作和实际生产活动中,需扩展 AMF 和其它有益微生物结合进行防治病害研究,探索适用于不同植物病害的组合菌肥。

### 3 丛枝菌根真菌对植物-土壤系统养分循环的作用及其机制

AMF 作为介导宿主植物-土壤之间矿质元素循环的关键驱动因子<sup>[19, 37, 96]</sup>,与植物共生形成的菌丝体可以促进植物高效吸收利用土壤中多种营养元素,并通过合成球囊霉素相关蛋白等途径增强土壤碳固持<sup>[12, 19]</sup>,这种资源交换形成了共生关系的基础。AMF 驱动的全球碳、氮、磷循环是生态系统中最重要物质循环<sup>[28]</sup>,但是,目前关于 AMF 对植物-土壤系统矿质元素吸收利用的机制并不明确。图 5 展示了 AMF 对植物-土壤系统养分循环的主要机理。

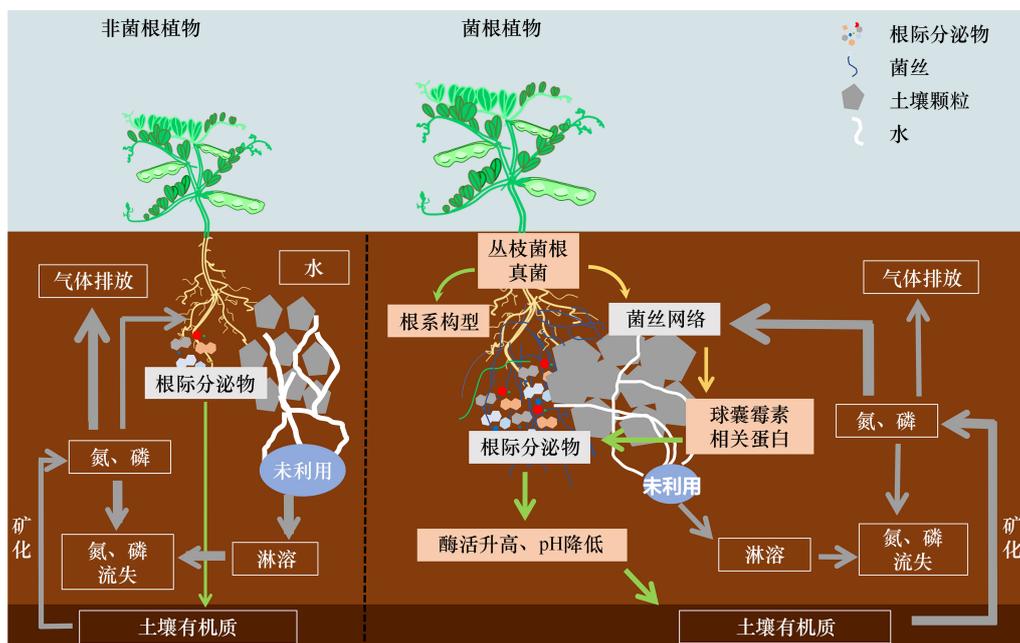


图 5 丛枝菌根真菌共生促进植物对土壤营养元素吸收的作用机制示意图

Fig.5 Diagrammatic sketch of the mechanism of promoting plant uptake of soil nutrients by arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis

绿色箭头:促进/调节;黄色箭头:产生;灰色箭头:流向;箭头粗细表示作用强弱

#### 3.1 丛枝菌根真菌共生对土壤有机质的作用机制

在生态系统中,土壤碳封存通常被认为是能够缓解全球气候变化的潜在途径<sup>[97]</sup>。AMF 是植物光合碳输入土壤和介导土壤矿质养分被植物吸收利用的关键媒介<sup>[96]</sup>,这种以资源交换为基础的共生关系有助于提高土壤质量<sup>[19]</sup>。以往的研究大多关注 AMF 产生的有机化合物(球囊霉素)作为土壤“粘合剂”促进土壤团聚体的形成和有机质的固持,往往忽视了 AMF 介导的多种生物地球化学过程对土壤有机质的调控作用<sup>[98]</sup>。鉴于此,我们通过总结现有研究,发现 AMF 主要通过以下 6 种途径促进土壤碳循环和固存:

(1) AMF 促进植物地下部分生物量积累,通过根际 C 沉积增加土壤有机质的输入量,该途径是土壤有机

质的关键来源<sup>[98]</sup>; (2) AMF 与植物共生形成大量菌丝促进宿主吸收矿质营养物质, 同时菌丝和植物根系形成菌根结构不断调节和粘合土壤微粒聚集有助于土壤大团聚体的形成, 从而阻碍土壤有机物的分解<sup>[27]</sup>; (3) AMF 通过与有机质分解者竞争土壤养分, 减少有机质分解<sup>[40]</sup>, 促进土壤 C 的固持; (4) AMF 菌丝际微生物驱动土壤有机质分解和再合成, 同时 AMF 分泌物可以降低土壤 pH, 有利于抑制土壤有机质分解<sup>[15]</sup>; (5) AMF 分泌球囊霉素影响土壤物理结构, 驱动有机质运输、重新分布、转化和储存<sup>[99]</sup>; (6) AMF 能显著增加土壤蛋白酶、脲酶、纤维二糖水解酶等活性, 显著降低土壤铵态氮含量<sup>[100]</sup>, 导致分解有机质的微生物活性下降, 有助于土壤有机质储存。

目前关于野外大田条件下 AMF 对农田土壤质量的研究也逐渐增多。Duan 等<sup>[26]</sup>研究发现在黄土高原干旱半干旱地区, 大田接种 AMF 促进土壤有机质增加, 对土壤质量的提高具有巨大潜力。Tao 和 Liu<sup>[19]</sup>在最近的一项 Meta 分析中研究了关于 AMF 对土壤有机碳 (SOC) 影响的 6014 篇文章, 结果表明 AMF 接种总体上增加了 SOC 存量和植物生物量积累。Tian 等<sup>[99]</sup>研究表明与不接种 AMF 相比, 接种 AMF 显著提高了大田土壤 > 2 mm 大团聚体比例和土壤酶活性, 表明接种 AMF 是一种很有前途的土壤固碳方法。AMF 可以显著影响土壤有机质分解和养分循环<sup>[25, 28]</sup>, 有利于提高土壤质量和促进农业可持续发展。此外, 菌根可以提高宿主根系对氮和磷的吸收和转运<sup>[101]</sup>, 还可以通过增强土壤聚集性和改善土壤结构来提高土壤质量<sup>[99]</sup>。然而, 在肥沃或酸性土壤中接种 AMF 可能会耗尽 SOC<sup>[19]</sup>。AMF 影响土壤碳循环与固持的差异性可归因于 AMF 物种的多样性、寄主植物的特性以及影响土壤有机质稳定性和分解的实验条件 (例如土壤养分水平、pH 值、水分含量等), 其中植物根系、初始土壤 SOC 含量和 pH 是影响 AMF 介导 SOC 周转的关键因素<sup>[19]</sup>。因此, 需要明确土壤基本特征、AMF 繁殖体丰度、多样性和传染性的准确信息, 以保证高效发挥 AMF 调节土壤矿质循环和维持土壤结构稳定性的生态学作用。

### 3.2 丛枝菌根真菌共生对土壤磷元素的作用机制

磷是植物生长发育不可或缺的元素, 但土壤中的磷多以难溶性形态或有机形态存在, 大部分磷无法被植物直接吸收利用<sup>[102]</sup>。AMF 能够与植物根系形成共生系统, 为宿主植物提供大量磷元素和水分<sup>[43]</sup>, 缓解植物磷匮乏现象, 进而促进植物生长发育<sup>[25-26, 28]</sup>。解磷菌对土壤磷循环十分重要, 解磷菌可以将土壤中不被植物利用的磷分解成植物可以利用的有效磷。AMF 通过水解无机磷和矿化有机磷两个途径来提高土壤磷的有效性<sup>[103]</sup>。有研究报道, AMF 定殖显著提高土壤中解磷细菌数量和土壤磷酸酶活性, 从而促进土壤有效磷含量增加<sup>[104]</sup>。谢欢等<sup>[105]</sup>发现, AMF 与杉木 (*Cunninghamia lanceolata* L.) 根系共生促进中等易分解态有机磷和原生矿物态磷向易分解态转换, 提高土壤磷的有效性。在盐渍土中接种 AMF, 可将土壤中不溶和难溶性磷活化为植物可用磷和缓效磷, 提高土壤磷可用率<sup>[106]</sup>。Zhang 等<sup>[107]</sup>研究发现, AMF 菌丝分泌物中的果糖和葡萄糖均能够刺激解磷细菌生长, 并提高土壤磷酸酶活性, 这主要是因为果糖刺激了解磷细菌磷酸酶基因和分泌系统相关基因的表达, 从而提高了土壤磷有效性。Jiang 等<sup>[108]</sup>研究发现, AMF 胞体外菌丝可以刺激和加强有机磷的富集和矿化作用及解磷细菌在有机磷斑块中的迁移和转运, 从而提高土壤有效磷含量。

AMF 促进植物生长的效应与菌根侵染改善植物磷营养密切相关, 尤其在磷限制土壤中。研究表明, AMF 菌丝可以诱导蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula* L.) 分泌磷酸酶矿化土壤有机磷、释放葡萄糖酸溶解难溶性无机磷, 促进低磷土壤中菌丝对无机磷酸盐的吸收与转运, 进一步增强了植物对磷的吸收<sup>[109]</sup>。AMF 定殖也可以显著提高小麦幼苗对磷的吸收, 尤其是在低磷土壤中<sup>[110]</sup>。AMF 定殖在宿主根系形成大量菌丝结构, 极大的提高了水分和营养元素的吸收表面积, 且大量菌丝可以减小营养物质的运输阻力, 有效促进土壤磷运输到宿主植物根系<sup>[12]</sup>, AMF 对微生物群落形成、功能基因富集和有机磷矿化的贡献大于根毛<sup>[111]</sup>。然而, 也有一些研究认为菌根对植物磷吸收和生长均没有影响, 有时甚至出现抑制作用。Reddell 等<sup>[112]</sup>在一项盆栽试验中发现, 当土壤磷浓度大于 10 mg/kg 时, AMF 侵染率显著降低, 而当磷浓度超过 100 mg/kg 时, AMF 不能成功侵染细枝木麻黄 (*Casuarina cunninghamiana* Miq.), 对宿主磷吸收和生长发育没有影响。最近的研究发现, 随着磷浓度从 20 mg/kg 增加到 100 mg/kg 时, AMF 对入侵植物和本地植物生长和磷吸收的影响均由正向转为负

向作用<sup>[113]</sup>。也有研究表明当土壤磷含量很低时,AMF 接种对宿主植物磷吸收产生抑制作用<sup>[43, 114]</sup>。以上研究让我们对菌根促进矿质养分吸收和植物生长产生疑问。事实上,AMF 促进植物吸收土壤磷的能力只在一个很窄的浓度范围内(20—100 mg P/kg),土壤有效磷浓度过高或过低均会影响 AMF 对磷的吸收<sup>[43]</sup>。与此同时,研究发现菌根植物普遍存在于磷匮乏的生境中,这可能是由于菌根提高了植物对外界逆境环境防御作用导致的,而非简单地通过促进植物对磷的吸收。因此,关于菌根对植物生长发育和矿质养分吸收与利用的认识也需要走出固有理论,打破认识“樊笼”。

关于 AMF 与植物共生促进植物对土壤营养元素和水分吸收的机制主要有以下 5 点:(1)AMF 和宿主植物共生形成大量菌丝并交错形成网络结构,增加了宿主根系和土壤间的接触面积,从而提高植物吸收土壤水分和营养物质的能力<sup>[80]</sup>。AMF 的根外菌丝直径通常为 2—27  $\mu\text{m}$ ,小于植物根系直径,可以通过延伸提高宿主对磷的吸收和利用<sup>[115]</sup>;(2)AMF 促进宿主植物根系分泌酸性磷酸酶(如草酸、柠檬酸等酸性物质),这些物质可改变植物根际土壤 pH,进而促进矿质元素由植物难以利用的有机态转化为易被吸收的有效态<sup>[15]</sup>;(3)AMF 与植物共生可以通过谷氨酰胺途径同化土壤中的有机氮将其转变为精氨酸,一部分直接被菌丝利用,一部分被分解为无机氮运输到植物体以参与植物体内的氮素循环<sup>[116]</sup>;(4)AMF 能够诱导磷转运蛋白基因的表达,使寄主植物产生更多的磷转运蛋白<sup>[51]</sup>;(5)AMF 可以通过促进宿主根系形态构型的变化,增加不定根和侧根数,最终提高植物对水分和营养元素的吸收<sup>[12, 15]</sup>。

### 3.3 丛枝菌根真菌共生对土壤氮元素的作用机制

农业生态系统的养分损失威胁着全球环境和人类健康,尤其是氮素损失<sup>[117]</sup>。农田土壤氮含量较低,导致氮素成为植物生长发育和农业生产的限制元素,然而 AMF 对氮素利用状况的研究开展却相对较晚<sup>[118]</sup>。AMF 菌丝对氮的吸收和转运是由植物碳交换引起的,这与磷和碳交换的奖励机制相似<sup>[27]</sup>。目前菌根技术作为生物肥料在农业可持续管理和土壤生态修复等方面应用普遍,AMF 与氮素之间的关系亟需阐明,相关研究应该受到重视。

无机态氮是植物可以利用的重要氮源,其中硝态氮( $\text{NO}_3^-$ )和铵态氮( $\text{NH}_4^+$ )是植物能直接利用的两种无机氮形态<sup>[119]</sup>。Cuenca 和 Azcón<sup>[120]</sup>应用刺桐(*Erythrina variegata* L.)为试验材料,通过供应单一氮源  $\text{NO}_3^-$  并接种 AMF,结果发现 AMF 共生促进刺桐生物量大量积累,植物氮含量也有所提高,土壤矿化氮含量降低,该研究表明 AMF 促进植物利用土壤  $\text{NO}_3^-$ 。Duan 等<sup>[26]</sup>和 Johnson 等<sup>[37]</sup>的研究也证明了接种 AMF 可以促进宿主植物吸收土壤无机氮,尤其是  $\text{NO}_3^-$ 。然而,Gou 等<sup>[117]</sup>最新的研究表明,在大豆根际接种 AMF 提高了宿主固氮基因丰度(36.9%)和氮素吸收,同时 AMF 添加也具有促进土壤颗粒固化调节土壤氮损失的潜力。此外,AMF 可以与其他有益微生物协同作用,促进氮固定改善土壤氮限制。上述研究中 AMF 与植物共生对土壤氮素水平影响不一致的原因可能受不同植物物种和土壤类型影响所致。AMF 定殖显著增加玉米(非固氮植物)氮含量,土壤无机氮( $\text{NO}_3^-$ )和总氮含量显著降低<sup>[121]</sup>。而固氮植物与 AMF 共生之后,AMF 协同固氮菌促进生物固氮,达到肥田效果。例如,Yu 等<sup>[122]</sup>发现 AMF 和重氮营养体主要形成正向共生关系,通过调节红树林根际微生物胞外酶活性和改变红树林根际微环境来影响红树林生态系统的生物固氮过程,提高红树林生态系统的固氮效率,改善土壤氮限制。最近的一项大田研究结果表明,玉米与 AMF 共生可以通过菌丝吸收和转移与其相邻豆科植物白相思树(*Faidherbia albida*)固定的氮,AMF 菌丝转移的氮占到了玉米叶片氮含量的 33%<sup>[123]</sup>。由此可知,AMF 对介导植物吸收转移豆科植物源氮和增强农业生态系统的功能具有巨大潜力。

Bender 等<sup>[124]</sup>在大田栽培条件下,利用不能与 AMF 共生的番茄突变体以及能与 AMF 共生的番茄作为试验材料,研究发现与 AMF 共生的番茄植株有效抑制了土壤  $\text{NO}_3^-$  淋溶,这可能是由于 AMF 形成菌丝网络增大了对土壤氮的截留,同时 AMF 也影响了参与氮循环的微生物活性。此外,AMF 定殖不仅能利用土壤  $\text{NO}_3^-$ ,对  $\text{NH}_4^+$  的吸收量更大。Hawkins 等<sup>[125]</sup>研究发现 AMF 摩西球囊霉菌丝吸收的  $\text{NH}_4^+$  显著高于  $\text{NO}_3^-$ , $\text{NH}_4^+$  的吸收量约是  $\text{NO}_3^-$  的 15 倍,且 AMF 菌丝吸收  $\text{NH}_4^+$  的速度显著大于  $\text{NO}_3^-$ ,这是因为吸收和同化  $\text{NH}_4^+$  的代谢能量成本较低。AMF 菌丝与土壤中硝化细菌和反硝化细菌竞争  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$ ,抑制了硝化细菌和反硝化细菌作用,有

助于减少土壤一氧化二氮( $N_2O$ )的排放<sup>[27]</sup>,对改善生态环境和发展绿色农业具有重要意义。最近的研究证明,AMF 摩西球囊霉菌丝可以富集反硝化细菌,尤其是假单胞菌(*Pseudomonas*),促进  $N_2O$  还原,从而减少了蚕豆(*Vicia faba* L.)根茬区  $N_2O$  排放<sup>[126]</sup>,该研究为利用跨界微生物相互作用发展可持续农业和减缓气候变化开辟了新途径。

耕层土壤(0—30 cm)中 90%以上的氮以有机态形式存在,AMF 能吸收、利用像甘氨酸、谷氨酸、精氨酸等这些简单的有机氮。AMF 吸收利用有机氮的能力有所区别,对氨基酸的吸收和传递能力低于  $NH_4^+$ <sup>[125]</sup>。Joanne 等<sup>[127]</sup>发现,AMF 根内球囊霉形成大量根外菌丝有利于对土壤有机氮利用。此外,AMF 明球囊霉(*Glomus clarum*)、近明球囊霉(*Glomus claroideum*)和根内球囊霉与俄国野生新麦草(*Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski)共生的研究表明这 3 种 AMF 菌种均加速了菌丝室内有机氮的矿化<sup>[128]</sup>,验证了 AMF 可以利用土壤有机氮这一结论。AMF 菌丝网络通过刺激微生物驱动土壤有机氮矿化,该过程释放的矿化氮可以更好地被植物利用,尤其是在氮限制环境中,AMF 菌丝网络可为宿主植物提供额外的氮,从而提高宿主对营养元素的竞争力<sup>[129]</sup>。AMF 添加可以通过提高植物氮含量和土壤微生物生物量氮,降低土壤有效氮含量,从而降低土壤  $N_2O$  的排放,同时抑制分解有机质的微生物活性<sup>[130]</sup>,促进土壤大团聚体形成,增加了 SOC 的固存,进而对缓解全球气候变化有不可忽视的潜在意义。

以上盆栽或离体组织培养实验结果证明 AMF 通过利用土壤中无机氮和有机氮提高植物获取氮素营养效率,并减少根茬区  $N_2O$  排放。然而,在有机农场大田条件下对番茄接种 AMF 的研究表明,AMF 促进番茄生长和对氮、磷的吸收,但对土壤  $N_2O$  排放没有影响<sup>[131]</sup>。由此可见,实验条件不同 AMF 对土壤氮素利用效果往往存在差异。目前的研究多在控制条件中进行,而自然环境复杂多样,土壤中 AMF 种类繁多,AMF 各菌种之间存在相互作用也可能影响 AMF 作用效果,下一步工作需探索自然环境下 AMF 对氮素的利用,同时,也需考虑 AMF 的多样性和差异性,为进一步研究 AMF 对土壤氮素的吸收和转移作用提供理论依据。

#### 4 展望

综上所述,AMF 在改善植物对营养元素的吸收、促进植物生长发育、增强植物抗逆性、调节物质循环以及减少温室气体排放等方面具有巨大潜力。但是,需要注意的是 AMF 对植物-土壤系统生产力和生态功能的调控作用受到植物种类、AMF 种类、气候变化、土壤类别和土壤营养水平等多种因素的影响。而目前国内外关于 AMF 与植物-土壤系统共生关系的研究大多是在受控条件(生长室或温室、无菌基质)下进行的,这些实验中获得的结果不同于野外环境中植物和 AMF 的相互作用和共生协同效应。因此,目前的研究缺乏针对不同生态系统生产力和功能特征演变规律的探索和认知,未来的研究仍需在广度和深度上进一步开展开放环境和气候变化模拟的验证试验。其次,土壤接种 AMF 可能不可靠,存在转移病原体、积累重金属和消耗土壤 SOC 的风险,需要明确土壤基本特征、AMF 繁殖体丰度、多样性和传染性的准确信息,以保证高效发挥 AMF 调节土壤矿质循环和维持土壤结构稳定性的生态学功能。

如何将 AMF 高效地投入大面积的农业生产和土壤修复工程中,仍然是未来研究的重要方向。不同 AMF 菌种对植物的作用有所差异,对土壤磷吸收效率促进作用越高的 AMF 菌株往往对其他逆境胁迫也有较强的抵抗能力,可将 AMF 对磷的吸收能力作为筛选优良 AMF 菌株的关键指标。其次,关于 AMF 对植物-土壤系统调控机制的研究大部分只关注于单一胁迫因子,而自然环境条件是复杂多变的,持续探索 AMF 在不同环境条件下的响应特征及适应性机制,有助于全球气候变化背景下不同生态系统功能、生物多样性和稳定性的维持。此外,针对不同植物筛选匹配高效优质的 AMF 菌株,并探究单种和多种混合 AMF 菌株对植物生产力、抗逆性、植物-土壤反馈效应的作用机理,可为研发高效高产的 AMF 微生物菌肥提供理论依据。气候变化和人为干扰会通过影响 AMF 共生系统而引起生态系统中物质循环的解耦合,应特别关注不同环境和人为干扰等条件下,AMF-植物-土壤系统中营养元素循环作用过程。今后的研究需根据具体环境条件、AMF 菌种和植物类型建立 AMF-植物-土壤-环境数据库,提高 AMF 在农业生产、环境修复和应对气候变化中的作用。

AMF 与植物的互作机制逐渐被揭示,但 AMF 与其他有益微生物的互作机理研究相对滞后,更好地理解 AMF 与其他有益微生物的互作关系对于可持续农业管理和生态恢复技术的优化是十分必要的,也是未来研究的热点课题。考虑到我国不同地区的地理属性、土壤条件和气候特征存在巨大差异,AMF 和其他土壤微生物共同应用于农业生产和植物适应性管理的响应规律可能也有所不同。因此,需要将传统生物学手段结合现代分子技术,扩展 AMF 和其它有益微生物,如根瘤菌、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、放线菌等土壤益生菌进行双接种或多接种试验手段和研究方法,深入探究干旱、盐碱、重金属污染、病虫害威胁等逆境胁迫条件下的适宜菌种组合。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Beddington J R, Crute I R, Haddad L, Lawrence D, Muir J F, Pretty J, Robinson S, Thomas S M, Toulmin C. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science*, 2010, 327(5967): 812-818.
- [ 2 ] Wheeler T, von Braun J. Climate change impacts on global food security. *Science*, 2013, 341(6145): 508-513.
- [ 3 ] Zheng W L, Luo B L, Hu X Y. The determinants of farmers' fertilizers and pesticides use behavior in China: an explanation based on label effect. *Journal of Cleaner Production*, 2020, 272: 123054.
- [ 4 ] 王二涛. 植物-根瘤菌共生固氮. *中国基础科学*, 2016, 18(1): 21-27, 2.
- [ 5 ] Sun R B, Wang F H, Hu C S, Liu B B. Metagenomics reveals taxon-specific responses of the nitrogen-cycling microbial community to long-term nitrogen fertilization. *Soil Biology & Biochemistry*, 2021, 156: 108214.
- [ 6 ] Smith L E D, Siciliano G. A comprehensive review of constraints to improved management of fertilizers in China and mitigation of diffuse water pollution from agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2015, 209: 15-25.
- [ 7 ] Mo F, Han J, Wen X X, Wang X K, Li P F, Vinay N, Jia Z K, Xiong Y C, Liao Y C. Quantifying regional effects of plastic mulch on soil nitrogen pools, cycles, and fluxes in rain-fed agroecosystems of the Loess Plateau. *Land Degradation & Development*, 2020, 31(13): 1675-1687.
- [ 8 ] Köhl L, Oehl F, Van der Heijden M G A. Agricultural practices indirectly influence plant productivity and ecosystem services through effects on soil biota. *Ecological Applications*, 2014, 24(7): 1842-1853.
- [ 9 ] 付刚, 沈振西. 放牧改变了藏北高原高寒草甸土壤微生物群落. *草业学报*, 2017, 26(10): 170-178.
- [ 10 ] Wagg C, Bender S F, Widmer F, Van der Heijden M G A. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(14): 5266-5270.
- [ 11 ] Bender S F, Wagg C, Van der Heijden M G A. An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(6): 440-452.
- [ 12 ] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007.
- [ 13 ] Kiers E T, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah J A, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum C R, Kowalchuk G A, Hart M M, Bago A, Palmer T M, West S A, Vandenkoornhuyse P, Jansa J, Bücking H. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 2011, 333(6044): 880-882.
- [ 14 ] Tisserant E, Malbreil M, Kuo A L, Kohler A, Symeonidi A, Balestrini R, Charron P, Duensing N, Frei dit Frey N, Gianinazzi-Pearson V, Gilbert L B, Handa Y, Herr J R, Hijri M, Koul R, Kawaguchi M, Krajinski F, Lammers P J, Masclaux F G, Murat C, Morin E, Ndikumana S, Pagni M, Petitpierre D, Requena N, Rosikiewicz P, Riley R, Saito K, San Clemente H, Shapiro H, van Tuinen D, Bécard G, Bonfante P, Paszkowski U, Shachar-Hill Y Y, Tuskan G A, Young J P W, Sanders I R, Henrissat B, Rensing S A, Grigoriev I V, Corradi N, Roux C, Martin F. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(50): 20117-20122.
- [ 15 ] 韦莉莉, 卢昌熠, 丁晶, 俞慎. 丛枝菌根真菌参与下植物—土壤系统的养分交流及调控. *生态学报*, 2016, 36(14): 4233-4243.
- [ 16 ] 陈保冬, 于萌, 郝志鹏, 谢伟, 张莘. 丛枝菌根真菌应用技术研究进展. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 1035-1046.
- [ 17 ] Zhang Q, Wang S S, Xie Q J, Xia Y J, Lu L, Wang M X, Wang G, Long S Y, Cai Y F, Xu L, Wang E T, Jiang Y N. Control of arbuscule development by a transcriptional negative feedback loop in *Medicago*. *Nature Communications*, 2023, 14: 5743.
- [ 18 ] Abdalla M, Bitterlich M, Jansa J, Püschel D, Ahmed M A. The role of arbuscular mycorrhizal symbiosis in improving plant water status under drought. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(16): 4808-4824.
- [ 19 ] Tao J Y, Liu X Y. Does arbuscular mycorrhizal fungi inoculation influence soil carbon sequestration? *Biology & Fertility of Soils*, 2024, 60(2): 213-225.
- [ 20 ] Sui X L, Zhang T, Tian Y Q, Xue R J, Li A R. A neglected alliance in battles against parasitic plants: arbuscular mycorrhizal and rhizobial symbioses alleviate damage to a legume host by root hemiparasitic *Pedicularis* species. *New Phytologist*, 2019, 221(1): 470-481.
- [ 21 ] Duan H X, Luo C L, Zhou R, Zhao L, Zhu S G, Chen Y L, Zhu Y, Xiong Y C. AM fungus promotes wheat grain filling via improving rhizospheric water & nutrient availability under drought and low density. *Applied Soil Ecology*, 2024, 193: 105159.
- [ 22 ] Zhu S G, Duan H X, Tao H Y, Zhu L, Zhou R, Yang Y M, Zhang X L, Wang W Y, Zhu H, Zhang W, Wang R Q, Tao X P, Xiong Y C.

- Arbuscular mycorrhiza changes plant facilitation patterns and increases resource use efficiency in intercropped annual plants. *Applied Soil Ecology*, 2023, 191: 105030.
- [23] Nacoan S, Ekprasert J, Riddech N, Mongkolthananuk W, Jogloy S, Vorasoot N, Cooper J, Boonlue S. Growth enhancement of sunchoke by arbuscular mycorrhizal fungi under drought condition. *Rhizosphere*, 2021, 17: 100308.
- [24] Zhang W, Xia K L, Feng Z W, Qin Y Q, Zhou Y, Feng G D, Zhu H H, Yao Q. Tomato plant growth promotion and drought tolerance conferred by three arbuscular mycorrhizal fungi is mediated by lipid metabolism. *Plant Physiology & Biochemistry: PPB*, 2024, 208: 108478.
- [25] Thirkell T J, Charters M D, Elliott A J, Sait S M, Field K J. Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours? Considerations for achieving food security. *Journal of Ecology*, 2017, 105(4): 921-929.
- [26] Duan H X, Luo C L, Li J Y, Wang B Z, Naseer M, Xiong Y C. Improvement of wheat productivity and soil quality by arbuscular mycorrhizal fungi is density- and moisture-dependent. *Agronomy for Sustainable Development*, 2021, 41(1): 3.
- [27] Wang F, Zhang L, Zhou J C, Rengel Z, George T S, Feng G. Exploring the secrets of hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi: processes and ecological functions. *Plant & Soil*, 2022, 481(1): 1-22.
- [28] Bao X Z, Wang Y T, Olsson P A. Arbuscular mycorrhiza under water—carbon phosphorus exchange between rice and arbuscular mycorrhizal fungi under different flooding regimes. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 129: 169-177.
- [29] Daisog H, Sbrana C, Cristani C, Moonen A C, Giovannetti M, Bärberi P. Arbuscular mycorrhizal fungi shift competitive relationships among crop and weed species. *Plant & Soil*, 2012, 353(1): 395-408.
- [30] Qiao X, Bei S K, Li H G, Christie P, Zhang F S, Zhang J L. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to overyielding by enhancing crop biomass while suppressing weed biomass in intercropping systems. *Plant & Soil*, 2016, 406(1): 173-185.
- [31] 李娇娇, 曾明. 丛枝菌根对植物根际逆境的生态学意义. *应用生态学报*, 2020, 31(9): 3216-3226.
- [32] Diao F W, Jia B B, Wang X H, Luo J Q, Hou Y Z, Li F Y, Guo W. Proteomic analysis revealed modulations of carbon and nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi associated with the halophyte *Suaeda salsa* in a moderately saline environment. *Land Degradation & Development*, 2022, 33(11): 1933-1943.
- [33] Goswami V, Deepika S, Diwakar S, Kothamasi D. Arbuscular mycorrhizas amplify the risk of heavy metal transfer to human food chain from fly ash ameliorated agricultural soils. *Environmental Pollution*, 2023, 329: 121733.
- [34] Jia B B, Diao F W, Ding S L, Shi Z Q, Xu J, Hao L J, Li F Y, Guo W. Differential effects of arbuscular mycorrhizal fungi on three salt-tolerant grasses under cadmium and salt stress. *Land Degradation & Development*, 2023, 34(2): 506-520.
- [35] Wang B L, Wang C, Liu X L, Xue R, Liu M L, Xu G X, Li Z Y. Effects of earthworm (*Eisenia fetida*) and arbuscular mycorrhizal fungi improving plant hormones and antioxidant enzymes under simulated acid rain stress. *Applied Soil Ecology*, 2023, 182: 104729.
- [36] Khan S R, Ahmad Z, Khan Z, Khan U, Asad M, Shah T. Synergistic effect of silicon and arbuscular mycorrhizal fungi reduces cadmium accumulation by regulating hormonal transduction and lignin accumulation in maize. *Chemosphere*, 2024, 346: 140507.
- [37] Johnson N C, Angelard C, Sanders I R, Kiers E T. Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change. *Ecology Letters*, 2013, 16: 140-153.
- [38] 王浩, 吴爱姣, 刘保兴, 刘润进, 陈应龙. 菌根真菌多样性与植物多样性的相互作用研究进展. *微生物学通报*, 2020, 47(11): 3918-3932.
- [39] 刘润进, 李晓林. 丛枝菌根及其应用. 北京: 科学出版社, 2000.
- [40] Jiang Y N, Wang W X, Xie Q J, Liu N, Liu L X, Wang D P, Zhang X W, Yang C, Chen X Y, Tang D Z, Wang E T. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science*, 2017, 356(6343): 1172-1175.
- [41] 王幼珊, 刘润进. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录. *菌物学报*, 2017, 36(7): 820-850.
- [42] 向丹, 徐天乐, 李欢, 陈保冬. 丛枝菌根真菌的生态分布及其影响因子研究进展. *生态学报*, 2017, 37(11): 3597-3606.
- [43] Albornoz F E, Dixon K W, Lambers H. Revisiting mycorrhizal dogmas: are mycorrhizas really functioning as they are widely believed to do? *Soil Ecology Letters*, 2021, 3(1): 73-82.
- [44] 王晓燕, 王微, 王幼珊, 严巧娣, 应欣怡, 林小靖. 基于 CiteSpace 软件的丛枝菌根真菌近 30 年研究态势分析. *菌物学报*, 2022, 41(5): 802-818.
- [45] 葛诗蓓, 姜小春, 王羚羽, 喻景权, 周艳虹. 园艺植物丛枝菌根抗非生物胁迫的作用机制研究进展. *园艺学报*, 2020, 47(9): 1752-1776.
- [46] He J M, Zhang C, Dai H L, Liu H, Zhang X W, Yang J, Chen X, Zhu Y Y, Wang D P, Qi X F, Li W C, Wang Z H, An G Y, Yu N, He Z H, Wang Y F, Xiao Y L, Zhang P, Wang E T. A LysM receptor heteromer mediates perception of arbuscular mycorrhizal symbiotic signal in rice. *Molecular Plant*, 2019, 12(12): 1561-1576.
- [47] 宋福强, 王立, 马放. 丛枝菌根真菌—紫穗槐共生体系的研究. 北京: 科学出版社, 2013.
- [48] Shi J C, Zhao B Y, Zheng S, Zhang X W, Wang X L, Dong W T, Xie Q J, Wang G, Xiao Y P, Chen F, Yu N, Wang E T. A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis. *Cell*, 2021, 184(22): 5527-5540.
- [49] Trépanier M, Bécard G, Moutoglou P, Willemot C, Gagné S, Avis T J, Rioux J A. Dependence of arbuscular-mycorrhizal fungi on their plant host for palmitic acid synthesis. *Applied & Environmental Microbiology*, 2005, 71(9): 5341-5347.
- [50] Bever J D, Dickie I A, Facelli E, Facelli J M, Klironomos J, Moora M, Rillig M C, Stock W D, Tibbett M, Zobel M. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(8): 468-478.

- [51] Jiang Y N, Xie Q J, Wang W X, Yang J, Zhang X W, Yu N, Zhou Y, Wang E T. *Medicago* AP2-domain transcription factor WR15a is a master regulator of lipid biosynthesis and transfer during mycorrhizal symbiosis. *Molecular Plant*, 2018, 11(11): 1344-1359.
- [52] Ryan M H, Kirkegaard J A. The agronomic relevance of arbuscular mycorrhizas in the fertility of Australian extensive cropping systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2012, 163: 37-53.
- [53] Jayne B, Quigley M. Influence of arbuscular mycorrhiza on growth and reproductive response of plants under water deficit: a meta-analysis. *Mycorrhiza*, 2014, 24(2): 109-119.
- [54] Berruti A, Lumini E, Balestrini R, Bianciotto V. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers; let's benefit from past successes. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 6: 1559.
- [55] Mortimer P E, Pérez-Fernández M A, Valentine A J. The role of arbuscular mycorrhizal colonization in the carbon and nutrient economy of the tripartite symbiosis with nodulated *Phaseolus vulgaris*. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, 40(5): 1019-1027.
- [56] Xavier L J C, Germida J J. Selective interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium leguminosarum* bv. viceae enhance pea yield and nutrition. *Biology & Fertility of Soils*, 2003, 37(5): 261-267.
- [57] Liu C Y, Hao Y, Wu X L, Dai F J, Abd-Allah E F, Wu Q S, Liu S R. Arbuscular mycorrhizal fungi improve drought tolerance of tea plants via modulating root architecture and hormones. *Plant Growth Regulation*, 2024, 102(1): 13-22.
- [58] Wang Y, Zou Y N, Shu B, Wu Q S. Deciphering molecular mechanisms regarding enhanced drought tolerance in plants by arbuscular mycorrhizal fungi. *Scientia Horticulturae*, 2023, 308: 111591.
- [59] Ren A T, Zhu Y, Chen Y L, Ren H X, Li J Y, Abbott L K, Xiong Y C. Arbuscular mycorrhizal fungus alters root-sourced signal ( abscisic acid) for better drought acclimation in *Zea mays* L. seedlings. *Environmental & Experimental Botany*, 2019, 167: 103824.
- [60] 储薇, 郭信来, 张晨, 周柳婷, 吴则焰, 林文雄. 丛枝菌根真菌-植物-根际微生物相互作用研究进展与展望. *中国生态农业学报: 中英文*, 2022, 30(11): 1709-1721.
- [61] 宁楚涵, 李文彬, 张晨, 刘润进. 丛枝菌根真菌与放线菌对辣椒和茄子的促生防病效应. *应用生态学报*, 2019, 30(9): 3195-3202.
- [62] Eke P, Adamou S, Fokou R, Nya V D, Fokou P V T, Wakam L N, Nwaga D, Boyom F F. Arbuscular mycorrhizal fungi alter antifungal potential of lemongrass essential oil against *Fusarium solani*, causing root rot in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Heliyon*, 2020, 6(12): e05737.
- [63] Wang X, Ding T, Li Y, Guo Y, Li Y, Duan T. Dual inoculation of alfalfa (*Medicago sativa* L.) with *Funnelliformis mosseae* and *Sinorhizobium medicae* can reduce *Fusarium* wilt. *Journal of Applied Microbiology*, 2020, 129(3): 665-679.
- [64] Shukla N, Awasthi R P, Rawat L, Kumar J. Biochemical and physiological responses of rice (*Oryza sativa* L.) as influenced by *Trichoderma harzianum* under drought stress. *Plant Physiology & Biochemistry: PPB*, 2012, 54: 78-88.
- [65] Barkaoui K, Roumet C, Volaire F. Mean root trait more than root trait diversity determines drought resilience in native and cultivated Mediterranean grass mixtures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2016, 231: 122-132.
- [66] Kavadia A, Omirou M, Fasoula D, Trajanoski S, Andreou E, Ioannides I M. Genotype and soil water availability shape the composition of AMF communities at chickpea early growth stages. *Applied Soil Ecology*, 2020, 150: 103443.
- [67] Wu Q S, Srivastava A K, Zou Y N. AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: a review. *Scientia Horticulturae*, 2013, 164: 77-87.
- [68] Rahimzadeh S, Pirzad A. Arbuscular mycorrhizal fungi and *Pseudomonas* in reduce drought stress damage in flax (*Linum usitatissimum* L.); a field study. *Mycorrhiza*, 2017, 27(6): 537-552.
- [69] Singh D, Mathimaran N, Boller T, Kahmen A. Bioirrigation: a common mycorrhizal network facilitates the water transfer from deep-rooted pigeon pea to shallow-rooted finger millet under drought. *Plant & Soil*, 2019, 440(1): 277-292.
- [70] Fan X N, Xie H Y, Huang X R, Zhang S Y, Nie Y Y, Chen H, Xie X N, Tang M. A module centered on the transcription factor Msn2 from arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* regulates drought stress tolerance in the host plant. *New Phytologist*, 2023, 240(4): 1497-1518.
- [71] Athar H U R, Zafar Z U, Ashraf M. Glycinebetaine improved photosynthesis in canola under salt stress: evaluation of chlorophyll fluorescence parameters as potential indicators. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 2015, 201(6): 428-442.
- [72] 陈淑敏, 金钊, 张晶, 褚光琛, 桑维峻, 林杭生. 陕北不同沟道土地盐碱化现状及影响因素. *地球环境学报*, 2020, 11(1): 81-89.
- [73] van Zelm E, Zhang Y X, Testerink C. Salt tolerance mechanisms of plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, 71: 403-433.
- [74] 黄文镜, 杨树华, 葛红, 寇亚平, 赵鑫, 贾瑞冬, 陈己任. AMF对观赏植物生长发育影响的研究进展. *中国农学通报*, 2023, 39(7): 55-63.
- [75] Liu Y X, Lu J H, Cui L, Tang Z H, Ci D W, Zou X X, Zhang X J, Yu X N, Wang Y F, Si T. The multifaceted roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in peanut responses to salt, drought, and cold stress. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 36.
- [76] 谭英, 尹豪. 盐胁迫下根施 AMF 和褪黑素对紫花苜蓿生长、光合特征以及抗氧化系统的影响. *草业学报*, 2024, 33(6): 64-75.
- [77] Liang B B, Wang W J, Fan X X, Kurakov A V, Liu Y F, Song F Q, Chang W. Arbuscular mycorrhizal fungi can ameliorate salt stress in *Elaeagnus angustifolia* by improving leaf photosynthetic function and ultrastructure. *Plant Biology*, 2020, 23: 232-241.
- [78] Sharma K, Gupta S, Thokchom S D, Jangir P, Kapoor R. Arbuscular mycorrhiza-mediated regulation of polyamines and aquaporins during abiotic stress: deep insights on the recondite players. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 642101.
- [79] Wu Q S, He X H, Zou Y N, Liu C Y, Xiao J, Li Y. Arbuscular mycorrhizas alter root system architecture of *Citrus tangerine* through regulating metabolism of endogenous polyamines. *Plant Growth Regulation*, 2012, 68(1): 27-35.

- [80] Liu S L, Guo X L, Feng G, Maimaitiaili B, Fan J L, He X H. Indigenous arbuscular mycorrhizal fungi can alleviate salt stress and promote growth of cotton and maize in saline fields. *Plant & Soil*, 2016, 398(1): 195-206.
- [81] Cartmill A D, Valdez-Aguilar L A, Bryan D L, Alarcón A. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance tolerance of vinca to high alkalinity in irrigation water. *Scientia Horticulturae*, 2008, 115(3): 275-284.
- [82] 罗巧玉, 王晓娟, 林双双, 李媛媛, 孙莉, 金樑. AM 真菌对重金属污染土壤生物修复的应用与机理. *生态学报*, 2013, 33(13): 3898-3906.
- [83] Madejón E, Doronila A I, Sanchez-Palacios J T, Madejón P, Baker A J M. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and biosolids enhance the growth of a native Australian grass on sulphidic gold mine tailings. *Restoration Ecology*, 2009, 18: 175-183.
- [84] 沈亚琴, 魏源, 陈志鹏, 曾清如, 侯红. 镉胁迫下丛枝菌根真菌对玉米生长与镉吸收及抗氧化酶的影响. *环境科学研究*, 2017, 30(5): 712-719.
- [85] Wang H R, Du X R, Zhang Z Y, Feng F J, Zhang J M. Rhizosphere interface microbiome reassembly by arbuscular mycorrhizal fungi weakens cadmium migration dynamics. *iMeta*, 2023, 2(4): e133.
- [86] Zhu S X, Sun S X, Zhao W, Sheng L Y, Mao H, Yang X Q. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviated the effects of Cd stress on *Passiflora edulis* growth by regulating the rhizosphere microenvironment and microbial community structure at the seedling stage. *Scientia Horticulturae*, 2024, 328: 112879.
- [87] Lv Y C, Liu J J, Fan Z H, Fang M J, Xu Z Y, Ban Y H. The function and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in ecological floating beds used for remediation of Pb contaminated wastewater. *Science of the Total Environment*, 2023, 872: 162233.
- [88] Biasi R, Brunori E, Vanino S, Bernardini A, Catalani A, Farina R, Bruno A, Chilosi G. Soil-plant interaction mediated by indigenous AMF in grafted and own-rooted grapevines under field conditions. *Agriculture*, 2023, 13(5): 1051.
- [89] 杨娅琳, 武自强, 刘丽, 张东华, 马焕成, 伍建榕. 油茶炭疽病发生与丛枝菌根真菌(AMF)关系研究. *生物学杂志*, 2023, 40(5): 35-40.
- [90] Pu C J, Ge Y, Yang G, Zheng H, Guan W, Chao Z, Shen Y, Liu S, Chen M L, Huang L Q. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance disease resistance of *Salvia miltiorrhiza* to *Fusarium* wilt. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 975558.
- [91] Jacott C, Murray J, Ridout C. Trade-offs in arbuscular mycorrhizal symbiosis: disease resistance, growth responses and perspectives for crop breeding. *Agronomy*, 2017, 7(4): 75.
- [92] 张宸瑞, 李晓岗, 顾雯, 杨培, 余从涛, 贺森, 曹冠华. 丛枝菌根真菌促进植物抵抗生物胁迫作用机制的研究进展. *中草药*, 2023, 54(9): 3022-3031.
- [93] 湛蔚, 刘洪光, 唐明. 菌根真菌提高杨树抗溃疡病生理生化机制的研究. *西北植物学报*, 2010, 30(12): 2437-2443.
- [94] 赵菊莲. 丛枝菌根真菌诱导草莓枯萎病抗性机理研究. *北方园艺*, 2013(17): 115-117.
- [95] Mathur S, Sharma M P, Jajoo A. Improved photosynthetic efficacy of maize (*Zea mays*) plants with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) under high temperature stress. *Journal of Photochemistry & Photobiology B, Biology*, 2018, 180: 149-154.
- [96] Jiang S J, Liu Y J, Luo J J, Qin M S, Johnson N C, Öpik M, Vasar M, Chai Y X, Zhou X L, Mao L, Du G Z, An L Z, Feng H Y. Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal community structure and functioning along a nitrogen enrichment gradient in an alpine meadow ecosystem. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1222-1235.
- [97] Ryan M H, Graham J H. Little evidence that farmers should consider abundance or diversity of arbuscular mycorrhizal fungi when managing crops. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1092-1107.
- [98] Wu S L, Fu W, Rillig M C, Chen B D, Zhu Y G, Huang L B. Soil organic matter dynamics mediated by arbuscular mycorrhizal fungi—an updated conceptual framework. *New Phytologist*, 2024, 242(4): 1417-1425.
- [99] Tian X L, Wang C B, Bao X G, Wang P, Li X F, Yang S C, Ding G C, Christie P, Li L. Crop diversity facilitates soil aggregation in relation to soil microbial community composition driven by intercropping. *Plant & Soil*, 2019, 436(1): 173-192.
- [100] 赵乾旭, 史静, 张仕颖, 年夫照, 张乃明, 陈雪娇, 夏运生. 土著丛枝菌根真菌(AMF)与不同形态氮对紫色土间作大豆生长及氮利用的影响. *菌物学报*, 2017, 36(7): 983-995.
- [101] Pellegrino E, Öpik M, Bonari E, Ercoli L. Responses of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi: a meta-analysis of field studies from 1975 to 2013. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 84: 210-217.
- [102] Ge S B, He L Q, Jin L J, Xia X J, Li L, Ahammed G J, Qi Z Y, Yu J Q, Zhou Y H. Light-dependent activation of HY5 promotes mycorrhizal symbiosis in tomato by systemically regulating strigolactone biosynthesis. *New Phytologist*, 2022, 233(4): 1900-1914.
- [103] 孙金华, 毕银丽, 裘浪, 江彬. 土壤中丛枝菌根真菌对宿主植物磷吸收作用机制综述. *土壤通报*, 2016, 47(2): 499-504.
- [104] 竹嘉妮, 黄弘, 杜勇, 唐建军, 陈欣. 丛枝菌根真菌影响宿主植物蒺藜苜蓿根际酸性磷酸酶活性的跨世代效应. *生态学杂志*, 2022, 41(5): 912-918.
- [105] 谢欢, 张秋芳, 陈廷廷, 曾泉鑫, 周嘉聪, 吴玥, 林惠瑛, 刘苑苑, 尹云锋, 陈岳民. 氮添加促进丛枝菌根真菌和根系协作维持土壤磷有效性. *植物生态学报*, 2022, 46(7): 811-822.
- [106] 侯殿明. 丛枝菌根真菌对盐渍土辣椒生长、生理代谢及土壤无机磷组分的影响. *江苏农业科学*, 2022, 50(15): 101-107.
- [107] Zhang L, Feng G, Declerck S. Signal beyond nutrient, fructose, exuded by an arbuscular mycorrhizal fungus triggers phytate mineralization by a phosphate solubilizing bacterium. *The ISME Journal*, 2018, 12(10): 2339-2351.
- [108] Jiang F Y, Zhang L, Zhou J C, George T S, Feng G. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying

- bacteria along their extraradical hyphae. *New Phytologist*, 2021, 230(1): 304-315.
- [109] Duan S L, Declerck S, Feng G, Zhang L. Hyphosphere interactions between *Rhizophagus irregularis* and *Rahnella aquatilis* promote carbon-phosphorus exchange at the peri-arbuscular space in *Medicago truncatula*. *Environmental Microbiology*, 2023, 25(4): 867-879.
- [110] 吕鉴于, 高文俊, 牛群, 郝鲜俊, 张铠珏, 张杰, 洪坚平. 丛枝菌根真菌对采煤塌陷复垦土壤磷形态和玉米吸磷量的影响. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(1): 81-87.
- [111] Zhou J, Zhang L, Feng G, George T S. Arbuscular mycorrhizal fungi have a greater role than root hairs of maize for priming the rhizosphere microbial community and enhancing rhizosphere organic P mineralization. *Soil Biology & Biochemistry*, 2022, 171: 108713.
- [112] Reddell P, Yun Y, Shipton W A. Cluster roots and mycorrhizae in *Casuarina cunninghamiana*: their occurrence and formation in relation to phosphorus supply. *Australian Journal of Botany*, 1997, 45(1): 41.
- [113] Chen E J, Liao H X, Chen B M, Peng S L. Arbuscular mycorrhizal fungi are a double-edged sword in plant invasion controlled by phosphorus concentration. *New Phytologist*, 2020, 226(2): 295-300.
- [114] Bolan N S, Robson A D, Barrow N J. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the availability of iron phosphates to plants. *Plant & Soil*, 1987, 99(2): 401-410.
- [115] Lehmann A, Veresoglou S D, Leifheit E F, Rillig M C. Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants: A meta-analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 69: 123-131.
- [116] Govindarajulu M, Pfeffer P E, Jin H R, Abubaker J, Douds D D, Allen J W, Bücking H, Lammers P J, Shachar-Hill Y. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 2005, 435: 819-823.
- [117] Gou X M, Hu Y X, Ni H Q, Wang X, Qiu L P, Chang X C, Shao M G, Wei G H, Wei X R. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate erosional soil nitrogen loss by regulating nitrogen cycling genes and enzymes in experimental agro-ecosystems. *Science of the Total Environment*, 2024, 906: 167425.
- [118] Marschner P. *Mineral Nutrition of Higher Plant (Second Edition)*. Beijing: China Agricultural University Press, 2013, 160-168.
- [119] Lu J L. *Plant Nutrition (Second Edition, Volume one)*. Beijing: China Agricultural University Press, 2003, 25-31.
- [120] Cuenca G, Azcón R. Effects of ammonium and nitrate on the growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal *Erythrina poeppigiana* O.I. Cook seedlings. *Biology & Fertility of Soils*, 1994, 18(3): 249-254.
- [121] Bender S F, Conen F, Van der Heijden M G A. Mycorrhizal effects on nutrient cycling, nutrient leaching and N<sub>2</sub>O production in experimental grassland. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 80: 283-292.
- [122] Yu H, Liu X Y, Yang C, Peng Y S, Yu X L, Gu H, Zheng X F, Wang C, Xiao F S, Shu L F, He Z L, Wu B, Yan Q. Co-symbiosis of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and diazotrophs promote biological nitrogen fixation in mangrove ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 2021, 161: 108382.
- [123] Dierks J, Blaser-Hart W J, Gamper H A, Six J. Mycorrhizal fungi-mediated uptake of tree-derived nitrogen by maize in smallholder farms. *Nature Sustainability*, 2022, 5: 64-70.
- [124] Bender S F, Plantenga F, Neftel A, Jocher M, Oberholzer H R, Köhl L, Giles M, Daniell T J, Van der Heijden M G A. Symbiotic relationships between soil fungi and plants reduce N<sub>2</sub>O emissions from soil. *The ISME Journal*, 2014, 8(6): 1336-1345.
- [125] Hawkins H J, Johansen A, George E. Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant & Soil*, 2000, 226(2): 275-285.
- [126] Li X, Zhao R T, Li D D, Wang G Z, Bei S K, Ju X T, An R, Li L, Kuyper T W, Christie P, Bender F S, Veen C, Van der Heijden M G A, van der Putten W H, Zhang F S, Butterbach-Bahl K, Zhang J L. Mycorrhiza-mediated recruitment of complete denitrifying *Pseudomonas* reduces N<sub>2</sub>O emissions from soil. *Microbiome*, 2023, 11(1): 45.
- [127] Leigh J, Hodge A, Fitter A H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*, 2009, 181(1): 199-207.
- [128] Atul-Nayyar A, Hamel C, Hanson K, Germida J. The arbuscular mycorrhizal symbiosis links N mineralization to plant demand. *Mycorrhiza*, 2009, 19(4): 239-246.
- [129] Hodge A, Campbell C D, Fitter A H. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*, 2001, 413: 297-299.
- [130] Shen Y W, Zhu B. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce soil nitrous oxide emission. *Geoderma*, 2021, 402: 115179.
- [131] Cavagnaro T R, Barrios-Masias F H, Jackson L E. Arbuscular mycorrhizas and their role in plant growth, nitrogen interception and soil gas efflux in an organic production system. *Plant & Soil*, 2012, 353(1): 181-194.