

专论与综述

丛枝菌根真菌在蔬菜生产中的研究进展

王蕾¹ 张春楠¹ 李洪波² 王红^{3,4,5} 王鑫鑫^{*3,4,5}

1 河北农业大学资源与环境科学学院 河北 保定 071001

2 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所 北京 100081

3 河北省山区农业技术创新中心 河北 保定 071001

4 河北农业大学河北省山区研究所 河北 保定 071001

5 国家北方山区农业工程技术研究中心 河北 保定 071001

摘要:近年来,丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF)在设施蔬菜生产中的应用表明,在蔬菜的育苗过程中接种 AMF 可以生产出秧苗质量好、抗性强、品质高的菌根苗。通过对 AMF 的作用效果分析,发现接种 AMF 可以改善蔬菜营养与水分的供应状况,增强蔬菜对环境胁迫的耐受性,增加蔬菜根部疾病及线虫的抗性,提高蔬菜产量和产品质量,具有重要的农业意义。基于 AMF 对于蔬菜的有益作用,本文综述了 AMF 在促进蔬菜生长、提高蔬菜产量和品质、缓解其非生物胁迫和控制病原菌以及与其他生物防治剂(或农药)联合施用等方面的研究进展,以期为 AMF 在蔬菜生产中的应用提供参考。

关键词:丛枝菌根真菌, 蔬菜生产, 菌根接种, 联合接种, 生物防治

Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi in vegetable production

WANG Lei¹ ZHANG Chunnan¹ LI Hongbo² WANG Hong^{3,4,5} WANG Xinxin^{*3,4,5}

1 College of Resources and Environment Science, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071001, China

2 Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

3 Agricultural Technology Innovation Center in Mountainous Areas of Hebei Province, Baoding, Hebei 071001, China

4 Mountainous Area Research Institute of Hebei Province, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071001, China

5 Agricultural Engineering Technology Research Center of National North Mountainous Area, Baoding, Hebei 071001, China

Abstract: In recent years, the application of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in greenhouse vegetable production has shown that AMF inoculation during vegetable seedling breeding can produce mycorrhizal

Foundation items: Independent Program of State Key Laboratory of North China Crop Improvement and Regulation (NCCIR2020ZZ-4); Key Research and Development Program of Ningxia Hui Autonomous Region (2019BBF02026)

***Corresponding author:** Tel: 86-312-7526344; E-mail: sywxx@hebau.edu.cn

Received: 19-01-2021; **Accepted:** 13-04-2021; **Published online:** 06-05-2021

基金项目: 华北作物改良与调控国家重点实验室自主课题(NCCIR2020ZZ-4); 宁夏回族自治区重点研发专项(2019BBF02026)

***通信作者:** Tel: 0312-7526344; E-mail: sywxx@hebau.edu.cn

收稿日期: 2021-01-19; **接受日期:** 2021-04-13; **网络首发日期:** 2021-05-06

seedlings with good quality and strong resistance. Via various mycorrhizal effects, the application of AMF in vegetables production has proven that AMF can improve the nutrition and water supply of vegetables, enhance the tolerance of vegetables to environmental stress, increase the resistance of vegetable root diseases and nematodes, and improve the yield and product quality of vegetables. These functions of AMF are of importance in agriculture. Based on the beneficial effects of AMF on vegetables, this paper reviews the research progress of AMF in promoting vegetable growth, increasing vegetable yield and quality, alleviating its abiotic stress, controlling pathogens, and applying AMF in combination with pathogenic bacteria (or pesticides), so as to provide reference for the application of AMF in vegetable production in the future.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi, vegetable production, mycorrhizal inoculation, combined inoculation, biological control

蔬菜是我们日常生活中的必需品, 其产品质量安全至关重要, 关系着国计民生。除了蔬菜的表现特征外, 我们还必须考虑其营养价值(比如矿物质和维生素等的含量)、蔬菜风味和其他感官特性等, 但是目前设施蔬菜生产大部分是有机肥和化肥的高投入体系, 往往会导致蔬菜中硝酸盐积累增加、肥料利用率降低、资源浪费、污染环境和病虫害严重等问题。因此, 加强蔬菜管理、改善蔬菜产品质量尤为重要。丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF)作为一类具有重要生态意义与农业意义的有益微生物^[1], 能够与大多数的植物形成共生关系, 保护植物免受生物和非生物胁迫^[2]。AMF与宿主植物形成共生体以后, 可以改善宿主植物营养物质(如磷和氮)供应, 从而提高作物产量、品质及抗逆性^[3-5]。因此, AMF在蔬菜生产中有着良好的应用前景。

本文围绕前人对于 AMF 的研究总结了蔬菜接种 AMF 的效果, 发现蔬菜在低菌根或无菌根接种的基质中与在可耕性生产系统中栽培往往存在差异。一方面, AMF 的生长以及对植物养分吸收的影响受到土壤养分(如磷和氮)和植物种类的影响^[6-7]; 另一方面, AMF 接种剂种类较多, 植物对不同 AMF 种类的响应也有所差异^[8-9]。因此, AMF 接种在提高蔬菜产量和品质方面不仅具有巨大的潜力, 同时也需要更深入的研究。

近年来, 许多研究报道了 AMF 对蔬菜生长和品质方面的影响, 但由于宿主植物相关基因型与

AMF 接种方法和环境条件的复杂性及相互作用, AMF 对植物养分供应和生理形态变化的影响并不相同。叶菜、果菜及根茎类蔬菜是我们日常生活中最常食用的蔬菜种类, 因此, 本文综述了 AMF 在叶菜、果菜及根茎类蔬菜生长、养分吸收、品质、生物胁迫耐受性、生物防治以及和其他生防治剂联合使用等方面的作用, 以期 AMF 在蔬菜生产中的合理应用提供参考。

1 AMF 在蔬菜生长和养分吸收中的作用

AMF 可显著促进蔬菜作物的生长发育, 接种 AMF 的一个最直观的效应就是促进生长、增加产量。AMF 可以促进蔬菜根系生长, 增加对营养元素的吸收面积, 增强对养分的吸收利用, 促进蔬菜生长发育, 提高地上生物量, 从而提高产量; AMF 被认为在最佳和次优条件下激活了植物一系列生理和分子机制, 如增强光合作用、增加养分吸收和转运以及激活次生代谢, 从而刺激了植物化学物质的生产^[10]。研究表明, 在蔬菜作物中, 除十字花科(Brassicaceae)、苋科(Amaranthaceae)和藜科(Chenopodiaceae)不能或不易形成丛枝菌根结构, 其他如茄科(Solanaceae)、葫芦科(Cucurbitaceae)和百合科(Liliaceae)等均可形成丛枝菌根结构^[11]。

1.1 促进蔬菜生长发育

洋葱(*Allium cepa*)和大葱(*A. fistulosum*)同属于葱属植物, 从其功能营养与可食用部位来看, 洋葱为鳞茎类蔬菜、大葱为叶菜类蔬菜。与 AMF 接种

后,生长及营养元素水平都有所提高。张宇亭等^[12]研究表明,接种 AMF (*Diversispora epigaea*)的洋葱在以珍珠岩为生长基质的盆栽中,其生物量、地上部干重、株高和直径均显著高于未接种洋葱;在3种硫营养水平下(0.1、1.75和4.0 mmol/L),与未接种洋葱植株相比,地上部生物量分别增加了69%、41%和65%,并且接种 AMF 显著改善了宿主植株体内的磷营养水平,促进了洋葱生长。吉春龙^[13]研究了 AMF 对大葱生长的影响,试验以河沙为培养基质,同样控制硫元素水平,结果表明接种 AMF 可以在一定程度上促进大葱生长,提高大葱地上部以及根系硫含量,大葱的株高及品质也均有显著提高。由此可见,AMF 在不同硫营养水平供应下,与未接种的植株相比生物量都有所提高,说明一定的供硫水平下接种 AMF 可以促进葱属作物的生长。

同样,接种 AMF 也有利于茄科作物的生长。最常食用的茄科类蔬菜包括番茄(*Solanum lycopersicum*)、辣椒(*Capsicum annuum*)、茄子(*S. melongena*)和马铃薯(*S. tuberosum*)等,前3种茄科类蔬菜作物在营养功能与可食用部位来看属于果类蔬菜,马铃薯为根茎类蔬菜。许朋阳^[14]的研究发现,接种 AMF 能够显著增加番茄的侧根数量,增加番茄的生物量。周宝利等^[15]在对茄子的研究中发现,接种 AMF 后茄子植株的株高、茎粗、地上鲜重和根长等指标均有显著提高。在对辣椒和茄子的研究中,宁楚涵等^[16]发现接种 AMF 后辣椒和茄子的光合性能、根系活力和生长量都有所提高。白灯莎等^[17]主要研究了马铃薯接种 AMF 后的表现,发现接种 AMF 的马铃薯块茎产量提高8%,吸磷量增加15%。AMF 在侵染作物根系以后,可以明显促进作物生长,起到增加产量的作用,同时还改善了蔬菜作物体内的营养元素水平^[14-17]。

豆科作物能与根瘤菌共生形成根瘤,固定空气中的氮素^[18]。在豆科作物中,土壤中的根瘤菌(*Rhizobium*)与 AMF 可以共同参与调节作物根际环境,影响豆科作物生长与养分利用^[19-20]。刘云龙

等^[21]的试验表明,接种 AMF 后可以显著提高大豆(*Glycine max*)植株对氮、磷养分的吸收利用,并显著增加大豆根瘤数,促进生物固氮,进而显著提高大豆地上部分的生物量。刘圆圆等^[22]在对菜豆(*Phaseolus vulgaris*)的研究中发现,接种土著 AMF 可以显著提高作物对氮素的吸收量和土壤酶的活性,增加菜豆的植株生物量。然而也有研究表明,豌豆(*Pisum sativum*)对 AMF 侵染没有响应^[23]。这说明蔬菜与 AMF 之间存在相互选择性,不同蔬菜或者相同蔬菜的不同品种对同一真菌的响应有所不同,接种同一真菌并不能对所有的蔬菜都具有显著的促进作用,也会存在一些不响应的宿主作物。

1.2 改善蔬菜养分供应水平

AMF 与高等植物形成共生关系,有利于吸收扩散受限的植物养分,如磷、锌、铜等^[24]。研究表明,AMF 改善了多种作物的养分供应。菌丝可以从土壤中吸收无机磷,而且其分泌的有机酸和磷酸酶等物质还能矿化有机磷,从而帮助植物吸收生长发育所需的磷含量^[25]。肖靓^[26]对西瓜(*Citrullus lanatus*)养分吸收的研究表明,与非菌根西瓜苗相比,在土壤中施用不同种类有机肥的条件下,接种 AMF (*Rhizophagus intraradices*)的西瓜苗植株各部位磷含量都显著升高,而且老叶中钾含量也显著提高;坐果期各部位磷含量显著提高,并且新叶及老叶、茎中钾含量都显著提高。李敏等^[27]的研究发现,接种 AMF 显著提高了菜豆荚中的氮含量,比对照高出17%。马铃薯植株在低土壤磷浓度下接种 AMF (*R. intraradices*)后,与非菌根植株相比,表现出生长促进作用,根茎比及磷利用率更高^[28]。

此外,AMF 不仅能够增加氮磷钾等大量元素的吸收,还能通过直接或间接的作用增加中微量元素的吸收。Jentschke 等^[29]指出,与无菌根植株相比,菌根植株增加了钙和镁等离子有效性,促进了植物吸收。Sorensen 等^[30]的研究表明,将韭菜(*A. tuberosum*)移栽植物接种 AMF (*R. intraradices*)可以增加它们的锌供应(除增加磷吸收和生长促进之外)。苗

秀妍^[31]的研究发现,给大豆接种 AMF 后,土壤中有效态锌和可溶性硒含量增加了,从而促进根系对锌和硒的吸收利用。

由此可见,AMF 对于蔬菜作物营养元素的改善作用十分明显,但是 AMF 对宿主植物的影响受到 AMF 菌剂种类和接种方法(如根内接种和根段接种)的影响,即使是同一品种的蔬菜作物,使用不同方法接种不同真菌基因型也会产生不同的效果。Charron 等^[32]发现接种 AMF 的洋葱与非菌根对照植物相比,磷组织浓度显著增加,接种方法(根段接种高于根内接种)和接种 AMF 的种类(*D. epigaea* 高于 *R. intraradices*)对其影响显著。

2 AMF 在改良蔬菜品质中的作用

在蔬菜生产过程中,虽然农民最关注的常常是产量,但是世界各地的消费者往往最关注的是产品的品质。大量的研究结果证实了 AMF 不仅对植物生长有积极的影响,而且对植物产品质量也有积极的影响^[33]。

洋葱在供硫 1.75 mmol/L 和 4 mmol/L 时,接种 AMF (*D. epigaea*)显著增加了宿主植物的酶解丙酮酸(Enzyme Produced Pyruvic Acid, EPY)含量^[12]。在甘薯(*Ipomoea batatas*)中,接种 AMF (*R. intraradices* 和 *Funneliformis mosseae*)均显著提高了甘薯块茎中 β -胡萝卜素的含量,其中接种 *R. intraradices* 效果更好^[34]。Baslam 等^[35-39]详细阐述了 AMF 对生菜(*Lactuca sativa*)营养品质的影响,接种 AMF 可以诱导类胡萝卜素、酚类和一些矿物质营养物质的积累,并且在一定程度上改善了叶绿素和酚醛树脂的积累,从而提高了生菜营养品质。另外,研究还发现菌根共生促进了生菜叶片类胡萝卜素和花色苷等抗氧化物质的提高,这些增强作用在水分亏缺条件下比在最佳灌溉条件下更高,说明生菜在接种 AMF 的情况下即使干旱也能达到不减产的效果,并且能够提高生菜中抗氧化物质的积累^[36]。

AMF 除了对植物的化学成分有直接影响外,还可以通过减少农药的使用或降低蔬菜农药残留量

间接地提高蔬菜的化学品质。Wang 等^[40]指出,AMF 在提高蔬菜产量、减少蔬菜及其生长介质中的有机磷农药残留以及对有机磷农药污染土壤的植物修复方面具有良好的潜力。例如,在蔬菜生产中广泛使用的有机磷杀虫剂——辛硫磷经常在蔬菜作物中被发现残留,从而对人体健康和环境安全构成潜在威胁。陈欣^[41]在研究 AMF 对葱的辛硫磷残留的影响时也发现,蔬菜和土壤中的辛硫磷残留量随着农药施用量的增加而升高,接种 AMF 显著降低了蔬菜和土壤中的辛硫磷残留量,并且显著促进了蔬菜的生长。由此可见,AMF 在蔬菜的生产和蔬菜农药残留方面有非常好的应用潜力,同时也为农药污染土壤的生物修复提供了可靠依据。然而目前在 AMF 提高蔬菜质量安全、减少蔬菜农药残留量相关方面的研究还比较少,这一领域的工作仍需进一步展开。

3 AMF 在蔬菜生长中抵抗非生物胁迫的作用

随着科学技术的迅速发展,人类的环保意识需要加强,农业可持续发展、生物多样性及环境保护方面的研究是现在科学发展的新趋势。在蔬菜种植体系中,盐碱、干旱、高温、低温及重金属等由环境导致的非生物胁迫往往会对蔬菜生产造成不良影响。AMF 作为一种可以与植物共生的有益微生物,可以促进作物根系生长,增加作物有效吸收面积,促进植物生长和繁殖,降低非生物胁迫对蔬菜生长的不良影响。目前,AMF 在宿主作物抵御非生物胁迫中所发挥的作用逐渐引起国内外研究者的广泛关注。

3.1 盐分胁迫

盐分是最严重的非生物环境胁迫之一,盐碱地严重影响着我国的农业生产,其降低了全球 20%以上灌溉土地的作物产量^[42]。在蔬菜种植体系中,由于农药、肥料使用不当以及不合理的耕作方式使土壤板结,次生盐渍化日趋严重^[43]。盐胁迫下抗氧化酶系统会发生改变,而这些变化往往与植物对逆境的抗性水平有关^[44]。许多研究表明,盐胁迫

下接种 AMF 可以增强宿主植物的抗逆性,促进植物生长。

盐胁迫下接种 AMF 可以通过促进植株体内的渗透调节和提高抗氧化酶活性有效降低细胞膜脂过氧化水平,进而缓解盐胁迫对蔬菜造成的伤害以及盐胁迫条件对蔬菜幼苗生长的抑制^[45]。接种 AMF (*F. mosseae*)的番茄植株在盐胁迫下的生长、光合速率、抗氧化酶活性、根和茎叶质量均有明显提高^[46]。刘耀臣等^[47]发现 AMF 对盐胁迫下芹菜(*Apium graveoliens*)的生长和生理指标会产生显著影响,接种 AMF 的处理与未接种相比,其株高、茎粗、地上部鲜重和地下部鲜重的受抑制程度显著降低,芹菜植株内可溶性糖和脯氨酸含量有所升高,超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性都得到了显著提升。在对盐胁迫下黄瓜(*Cucumis sativus*)生长、果实产量和品质的研究中发现,与未接种植株相比,接种 AMF 的黄瓜果实产量更高、营养品质更好,体内的氮、磷、钾、铜和锌含量分别比对照提高了 7%、12%、28%、14%和 10%,说明 AMF 在盐渍化土壤依然可以有效促进黄瓜植株生长和对矿物质营养的吸收,改善黄瓜的营养品质,提高其果实产量^[48]。

以上研究表明,AMF 在盐胁迫条件下对常见蔬菜的改善作用非常明显,这种改善作用不仅表现在蔬菜品质及产量上,同时对蔬菜养分吸收的改善作用也十分明显。接种 AMF 通常通过改善植株的矿物质吸收、渗透调节、叶绿素合成和抗氧化酶活性等来保护植株免受盐分胁迫。虽然有研究表明盐胁迫不利于 AMF 的生长,但是这种胁迫并没有影响 AMF 发挥有效作用,说明在盐胁迫下接种 AMF 对于蔬菜作物的生长是有利的^[46,48]。

3.2 水分胁迫

我国大部分地区处于干旱半干旱状态,而过度的干旱会造成农业的严重损失^[49]。干旱胁迫作为限制作物生产力最严重的非生物胁迫之一^[50],会对作物形态、水分代谢和植物光合作用产生不利影响,

在世界各地引起了广泛关注。AMF 可以通过改变植物生理状态来增强植物对水分胁迫的耐受性。研究表明,菌根植物比非菌根植物能更好、更快地调节脱落酸水平,使叶片蒸腾和根系水分运动在干旱和恢复期间达到更充分的平衡^[51]。

干旱胁迫下,AMF 通过改变蔬菜的生理特性和相关基因表达,从而增强蔬菜作物的耐旱性能。在 Jezdinsky 等^[52]的一项试验中,与未接种对照相比,接种 AMF 可以提高干旱胁迫下辣椒植株的光合速率和水分利用效率。在对培育番茄的抗旱性研究中发现,轻度水分胁迫和重度水分胁迫条件下,接种 AMF (*D. epigaea* 和 *F. mosseae*)可提高培育番茄公顷产量 2%–28%,同时可以防治培育番茄脐腐病的发生,增加培育番茄叶片叶绿素含量、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性^[53]。接种 AMF 还可以提高干旱胁迫下番茄^[54]、西瓜^[50]等的水分利用效率,这是因为接种 AMF 提高了宿主作物的蒸腾效率,改变了宿主的营养吸收^[55]。

国内外学者对于蔬菜接种 AMF 的研究发现,在降低植株萎蔫频率^[52]、提高矿物质营养及水分的吸收能力^[20]、提高叶片中叶绿素和脯氨酸的含量^[56]等方面,AMF 都能够很好地发挥作用。此外,AMF 还可以通过调节蔬菜体内的超氧化物歧化酶、过氧化物酶及过氧化氢酶来提高植物抗氧化能力,缓解水分胁迫对蔬菜作物造成的损害^[57]。

3.3 温度胁迫

高温胁迫会对植物形态、生理生化和生长产生负面的影响,造成蔬菜生长不良,最终导致植物生产力下降。有研究表明,接种 AMF 可以提高生菜的热性,35 °C 下接种 AMF (*F. mosseae*)的生菜叶片中超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶等防御酶活性分别比不接种 AMF 增加了 68%、129%和 89%;接种了 AMF 的生菜中可溶性糖、脯氨酸及可溶性蛋白的含量显著高于未接种的生菜植株;此外,接种处理的生菜根系活力和叶绿素含量分别比对照增加了 26%和 27%,生菜耐热性能显著提

高^[58]。黄瓜是对根区温度敏感的蔬菜, 接种 AMF 均能改善生长在根区低温(15 °C)、高温(35 °C)和最适温(25 °C)下黄瓜的抗性^[59]。

低温胁迫影响热带和亚热带植物的代谢和分布^[60], 造成植物光合能力减弱^[61]、质膜通透性增大^[62]、酶活性降低和产生有毒物质等^[63], 最终可能导致植物死亡。植物在漫长的进化过程中会产生一系列保护机制应对低温胁迫, 尤其是与 AMF 共生是一种应对低温胁迫十分有效的策略^[64-65]。AMF 提高植物低温胁迫能力的可能机制包括: 提高根系导水率^[66]; 提高超氧化物歧化酶等抗氧化酶活性, 清除活性氧^[67]; 提高植物对营养元素吸收能力^[68]。Aroca 等^[69]发现, 低温胁迫下接种 AMF 的菜豆根系导水率与常温相比基本一致, 而未接种 AMF 的菜豆根系导水率下降 57%; 刘爱荣等^[70]发现低温条件下接种 AMF 的黄瓜幼苗叶片中超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶等酶活性比未接种分别增加了 11%、21%、19%和 20%。由此可见, AMF 可以通过增加抗氧化酶基因的表达来提高宿主植物清除活性氧的能力^[67,70]。此外, AMF 还可以通过促进宿主植物对营养元素的吸收, 改善菌根植物营养状况, 从而提高宿主植物抵御低温胁迫的能力^[57]。马俊^[71]发现, 低温胁迫下接种 AMF 的黄瓜叶片和根系中氮素均高于未接种黄瓜。低温胁迫下接种 AMF 的黄瓜茎和根系中磷含量显著高于未接种 AMF 植株, 说明在低温条件下 AMF 依然可以为宿主植物提供磷元素^[72]。

3.4 重金属胁迫

土壤中重金属浓度升高, 无论是必需的还是非必需的, 都会对植物产生毒害作用, 导致植物生长及营养获取受阻、生物量减少, 最终导致植物死亡^[73]。AMF 与宿主植物根共生可以增加植物根系吸收面积, 这是因为真菌菌丝在根际以外探索了更大的非根际土壤, 从而提高了植物对水和矿质养分的吸收, 在胁迫条件下产生了更大的生物量^[74]。在重金属镉(20 mg/kg)的污染下, 同时接种 3 种

AMF (*F. mosseae*、*Claroideoglomus etunicatum* 和 *R. intraradices*)显著提高了番茄的根、茎、叶和果实的干物质重, 总干重也显著增加^[75]。

综合大量研究结果, AMF 在蔬菜作物抵御非生物环境胁迫中起着十分重要的作用, 无论在何种非生物胁迫环境中, AMF 都可以通过不同的机制提高蔬菜抗逆性, 改善蔬菜作物的营养状况, 促进蔬菜作物生长, 提高其产量和品质。

4 AMF 在蔬菜生长中抵抗生物胁迫的作用

土传病害严重制约着我国的蔬菜生产, AMF 作为土壤中最重要有益真菌之一, 可以促进植物生长, 提高植物抗病性, 减轻致病菌和线虫病害的发生^[76]。因此, 如何合理运用 AMF 解决蔬菜生产中的病害引起了广泛关注。

4.1 AMF 在蔬菜抗线虫中的作用

根结线虫病是典型的土传病害, 主要危害蔬菜的根系, 破坏蔬菜根部细胞的组织结构与活力, 阻碍矿质营养及水分的运输, 导致植株发生病害^[77]。AMF 通过侵染植株根系形成互惠共生体, 可以抑制线虫的生长发育, 抵御线虫的侵入, 可以减少对植物的感染^[78]。王维华等^[79]在接种南方根结线虫 (*Meloidogyne incognita*)的黄瓜盆栽试验中发现, 接种 AMF 组合均能显著降低线虫卵囊数和每个卵囊的含卵数量, 抑制线虫的繁殖数量。Melvin 等^[80]的研究发现 AMF 有效抑制了辣椒中根结线虫的发育, 并提高了番茄植物对线虫感染的耐受性。AMF 的接种促进了宿主植物复杂的生理变化, 这些生理变化包括防御机制的激活、防御酶活性的增加、杀线虫化合物的产生、根木质化的增加和细胞壁组成的改变, 这可以减少侵入和感染蔬菜根系的线虫数量^[81]。

4.2 AMF 在蔬菜抗病原菌中的作用

植物病原菌导致的植物病害会降低蔬菜的产量和品质, 造成生产上的重大损失。接种 AMF 能够有效抑制病原菌的活性, 降低植物发病率和病情指数^[82]。AMF 和根围促生细菌(Plant Growth-

Promoting Rhizobacteria, PGPR)能够抑制青枯菌(*Ralstonia solanacearum*)活性、降低青枯病对马铃薯的危害,这可能与马铃薯植株内抗病性相关酶活性的提高有关^[83]。周宝利等^[15]发现接种 AMF 激活了植株抗病机制,可降低茄子黄萎病发病率和发病指数。姜璇^[84]的研究结果表明 AMF 可以与辣椒建立稳定的共生关系,并有效促进了辣椒植株的生长,对辣椒疫病具有一定的生物防治作用。贺忠群等^[85]的试验表明,接种 AMF 能够显著提高黄瓜苗期对立枯病的抗性,这可能是因为 AMF 与宿主植物互利共生,激发了抵抗病害的相关机制,如提高了保护酶活性、与病原菌竞争、抑制病菌对宿主的侵害,从而降低发病率,促进植株生长。另外,AMF 可使洋葱白腐病蔓延延迟,移栽后可有效预防白腐病,而且菌根化植物的产量增加了 22%^[86]。

总之,AMF 可以提高蔬菜作物抵御病原体和线虫攻击的能力,这一能力在很多蔬菜作物中都有所体现。AMF 的生物防治作用主要表现为 4 种可能的机制^[87]: (1) 通过增强或改变植物的生长、形态和营养抵抗病原体和线虫攻击; (2) 直接竞争或抑制病原菌的形成; (3) 形成植物防御机制,诱导抗性相关的生化变化; (4) 抵抗病原微生物群落形成。目前关于 AMF 与病原体微生物之间相互作用的研究已经取得了很大进展,但还有很多亟待解决的问题需要进一步的研究,尤其需要进一步阐明 AMF 抵抗病原体和线虫攻击在分子水平上的应答机制。

5 AMF 与其他生物防治剂(或农药)的联合使用

AMF 与其他生物防治剂(或农药)联合使用可以产生叠加效应,这是因为与单独接种 AMF 相比,通过双重接种提高了养分的吸收,保护了植物病原体,提高了蔬菜生长过程中的抗病能力。

AMF 与其他生物制剂联合接种对黄瓜幼苗的影响已有报道。Saldajeno 等^[88]研究表明,在黄瓜幼苗接种镰刀菌(*Fusarium* spp.)的前 6–12 天内接种 AMF,可以提高黄瓜幼苗对腐烂病的防御率。此后,

Saldajeno 等^[88–89]又对 AMF 与其他真菌复合施用抑制黄瓜病毒进行了研究,结果表明,在黄瓜种植过程中,腐殖质生长的真菌与 AMF (*F. mosseae*)复合施用,促进了黄瓜生长,抑制了由黄瓜花叶病毒(Cucumber mosaic virus, CMV)、炭疽病菌(*Colletotrichum* spp.)和立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)导致的黄瓜叶病毒、炭疽病和幼苗的腐烂引起的病害。胡玉金等^[90]的研究发现,在黄瓜根内接种 AMF 和 DSE (暗隔内生真菌)组合处理的各指标显著高于单接种 AMF 或 DSE,其中组合处理的株高、茎粗、地上及地下部干重和产量均高于其他处理,而且降低线虫繁殖数量及黄瓜发病率的效果最好。通过以上试验研究发现,联合接种不仅可以提高蔬菜作物的抗病能力,而且蔬菜作物的生长及营养的吸收都要高于单接种,说明菌株联合接种对作物的有益作用具有协同效应。

Tanwar 等^[91]研究了 2 种 AMF (*F. mosseae* 和 *Acaulospora laevis*)与木霉菌(*Trichoderma Pers.*)联合施用对尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)引起的番茄枯萎病的生物防治潜力,结果发现,在盆栽条件下,土壤接种 *F. mosseae*,同时在番茄移栽之前根部接种木霉菌,番茄幼苗具有较好的存活能力和抗枯萎病能力。AMF (*Glomus fasciculatum*)、木霉菌和荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)这 3 种生物防治剂结合使用能够促进番茄生长,对感染尖孢镰刀菌的番茄植株疾病传播的控制效果最高可达 94%^[92]。Reddy 等^[93]通过番茄抗病性参数发现,双接种 AMF (*G. fasciculatum*)和腐霉菌(*Pythium aphanidermatum*)显著抑制了病原菌在番茄根组织中的生长发育。单独接种 AMF 和双接 AMF 与荧光假单胞菌联合接种豆类植株,在田间条件下都可以减少根腐病发病率,但 AMF 与荧光假单胞菌联合接种对于控制疾病和增加产量更有效^[94]。由此表明,通过使用多种生物防治剂诱导多种防御机制,比单独使用生物接种剂更能提高抗病性水平。

印楝饼剂与 AMF 联用能提高蔬菜作物对线虫

的防治效果。Rao 等^[95]研究了印楝饼剂与 AMF (*F. mosseae*)组合对番茄线虫的防控作用, 结果表明, 菌根番茄幼苗在印楝饼剂改良土中移栽时受线虫侵染最少, 在印楝饼剂改良土中进行菌根幼苗移栽处理后, 植株生长参数增加, 根结指数下降, 最终线虫种群减少。Reimann 等^[96]发现, 在番茄线虫防治中, AMF (*R. intraradices*)与根瘤菌联合接种产生了叠加效应, 这些微生物的单一接种使瘦的数量减少了 24%–39%, 而双接种则减少了 60%。这些研究表明, 植物促进有益微生物与 AMF 的特定组合可以减少线虫侵染, 共同作为促进蔬菜健康生长的

有效工具。

目前我国对于 AMF 与其他生物防治剂(或农药)双接种的研究还比较少, 但是国外很多学者已经对 AMF 与其他生物防治剂(或农药)联合接种进行了研究, 并取得了较好的效果。单一接种 AMF 可以提高蔬菜的抑病能力、增加产量, AMF 与其他生物防治剂(或农药)的联合使用会有叠加效果, 从而使蔬菜作物抵抗疾病能力更强、长势更好(图 1)。蔬菜苗期是病原菌最敏感的时期, 因此 AMF 与其他生物防治剂(或农药)在苗期联合接种非常重要。

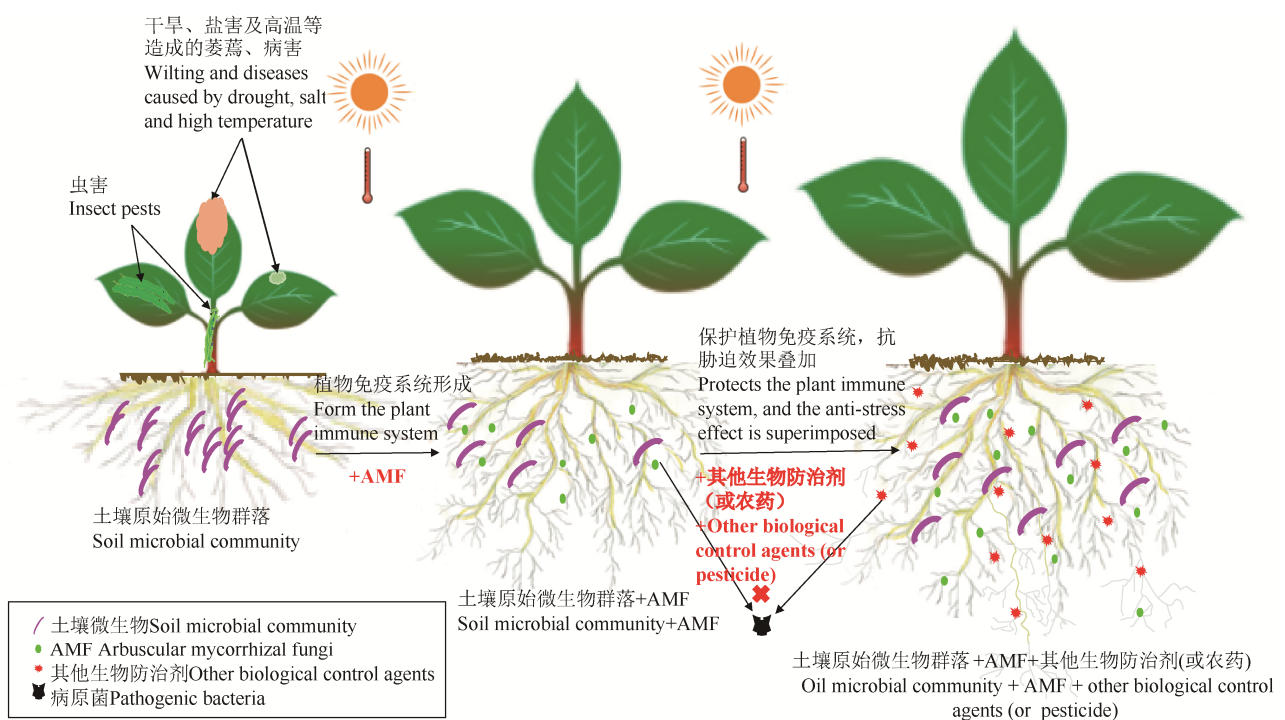


图 1 土壤原始微生物群落、AMF 侵染及 AMF 与其他生物防治剂(或农药)联合使用效果图

Figure 1 Effect diagram of soil original microbial community, AMF infection and combined use of AMF and other biological control agents (or pesticide)

注: 蔬菜在生长过程中会面临各种生物和非生物胁迫, 土壤中存在的一些有益微生物通过相互作用可以缓解胁迫造成的负面影响, 但病虫害仍然时有发生。AMF 侵染植物根系可以增强宿主作物对生物和非生物胁迫的抵抗力, 但 AMF 与其他生物防治剂(或农药)的联合使用会有叠加效果, 这是因为双重接种增加了蔬菜对养分的吸收利用, 保护了土壤中的有益微生物, 提高了蔬菜生长过程中的抗病能力, 使蔬菜作物长势更好

Note: In the process of vegetables growing, vegetables will face various biological and abiotic stresses. Some beneficial microorganisms in the soil can mitigate the negative effects of stress through interaction, but diseases and insect pests still occur. Plant roots with mycorrhizal infection can enhance the host of biological and abiotic stress resistance, but the combination with AMF and other biological control agents (or pesticides) will have an additive effect on vegetable crops. It is because that the dual inoculations increase nutrient uptake of vegetables, protect beneficial microbes in soil, and improve the disease resistance in the vegetables growth

6 结论与展望

AMF 促进蔬菜生长、改善品质的效果受蔬菜品种、AMF 种类以及蔬菜与 AMF 之间相互作用的影响。此外,环境条件(如营养和水的供应)也会显著影响 AMF 对蔬菜的促进效果。在 AMF 数量低、生长条件较差的土壤或基质中,接种 AMF 可以促进蔬菜生长,提高其对非生物胁迫的耐受性及病原体的抵抗力,改善品质。接种 AMF 对蔬菜的促进效果显而易见,但是将 AMF 接种与其他生物肥料或生物农药的应用相结合,可能是一种更加有效的蔬菜作物栽培策略。

目前,关于单一 AMF 对同科蔬菜的不同影响、AMF 接种方法和使用范围及减少蔬菜农药残留量等相关方面的研究还比较少。综合国内外关于蔬菜生产中 AMF 作用的研究动态,未来的研究重点应该集中在以下几个方面:(1) 找到有利于 AMF 生存和功能发挥的管理措施及作物与 AMF 种类的最佳组合,提高 AMF 的应用效果。(2) AMF 是一种共生真菌,只有侵染植物根系才能存活,因此需要研究不同的 AMF 接种方法,使其更广泛、更方便地应用于蔬菜生产当中。(3) 目前的研究大多集中在室内环境可控的盆栽试验,而田间试验环境复杂,AMF 的有效性会受到很大影响,如何使 AMF 从基础研究向应用研究转变是未来的研究重点。(4) 科研单位及各大农业高校应用 AMF 频繁,但农民及公众对于 AMF 的了解度和接受度不够,需要科研人员进行大力科学普及。(5) 对于 AMF 在防治病原菌、根结线虫等方面的研究有待深入。AMF 的投入施用是一种环境友好型的生物应用技术,可以代替一些化肥和农药的使用,在提高产量和品质的同时减少环境污染,在资源环境问题极为严重的情况下,施用 AMF 技术一定会展现出广阔的应用前景。

REFERENCES

- [1] Guo T, Wang MX, Shen H. Progress of studies on effect of AMF inoculation on vegetable quality[J]. China Vegetables, 2009(6): 1-6 (in Chinese)
郭涛,王明霞,申鸿. 丛枝菌根真菌影响蔬菜品质研究进展[J]. 中国蔬菜, 2009(6): 1-6
- [2] Nanjundappa A, Bagyaraj DJ, Saxena AK, Kumar M, Chakdar H. Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and *Bacillus* spp. in soil enhancing growth of crop plants[J]. Fungal Biology and Biotechnology, 2019, 6(1): 1-10
- [3] Tan LP, Liu MY, Ma YQ, He CX, Zhao J. Research progress on arbuscular mycorrhizal fungi in vegetables[J]. China Vegetables, 2018(4): 21-29 (in Chinese)
谭亮萍,刘明月,马艳青,贺超兴,赵激. 蔬菜丛枝菌根真菌研究概况及进展[J]. 中国蔬菜, 2018(4): 21-29
- [4] Wang XX, Hoffland E, Feng G, Kuyper TW. Phosphate uptake from phytate due to hyphae-mediated phytase activity by arbuscular mycorrhizal maize[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 684
- [5] Wang XX, Hoffland E, Feng G, Kuyper TW. Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases phosphorus uptake and productivity of mixtures of maize varieties compared to monocultures[J]. Journal of Applied Ecology, 2020, 57(11): 2203-2211
- [6] Feng HY, Feng G, Wang JG, Li XL. Regulation of P status in host plant on alkaline phosphatase (alp) activity in intraradical hyphae and development of extraradical hyphae of AM fungi[J]. Mycosystema, 2003, 22(4): 589-598 (in Chinese)
冯海艳,冯固,王敬国,李晓林. 植物磷营养状况对丛枝菌根真菌生长及代谢活性的调控[J]. 菌物系统, 2003, 22(4): 589-598
- [7] Wang XX, Wang XJ, Sun Y, Cheng Y, Liu ST, Chen XP, Feng G, Kuyper TW. Arbuscular mycorrhizal fungi negatively affect nitrogen acquisition and grain yield of maize in a N deficient soil[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 418
- [8] He XL, Li B. Selection research of VA mycorrhizal fungus and plant[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1999, 19(3): 471-475 (in Chinese)
贺学礼,李斌. VA 菌根真菌与植物相互选择性的研究[J]. 西北植物学报, 1999, 19(3): 471-475
- [9] Wang XX, Hoffland E, Mommer L, Feng G, Kuyper TW. Maize varieties can strengthen positive plant-soil feedback through beneficial arbuscular mycorrhizal fungal mutualists[J]. Mycorrhiza, 2019, 29(3): 251-261
- [10] Rouphael Y, Franken P, Schneider C, Schwarz D, Giovannetti M, Agnolucci M, Pascale SD, Bonini P, Colla G. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops[J]. Scientia Horticulturae, 2015, 196: 91-108
- [11] Li M, Liu RJ. Recent advances of study on vegetable mycorrhizas[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2000, 16(6): 1-4 (in Chinese)

- 李敏, 刘润进. 蔬菜作物菌根研究新进展[J]. 中国农学通报, 2000, 16(6): 1-4
- [12] Zhang YT, Luo Z, Guo T. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation and sulfur fertilization on growth and quality of onion[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2011, 17(5): 1283-1287 (in Chinese)
张宇亭, 罗珍, 郭涛. 供硫和丛枝菌根真菌对洋葱生长和品质的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(5): 1283-1287
- [13] Ji CL. The effects on the yield of the *Allium fistulosum* and the utilize of sulfur in powdered coal by sulfur or arbuscular mycorrhizal fungi[D]. Jinhua: Master's Thesis of Zhejiang Normal University, 2011 (in Chinese)
吉春龙. 硫素与丛枝菌根真菌影响大葱生长及菌根对粉煤硫利用的研究[D]. 金华: 浙江师范大学硕士学位论文, 2011
- [14] Xu PY. Regulation of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus on plant lateral root formation and involved auxin signaling pathways[D]. Guangzhou: Master's Thesis of South China Agricultural University, 2017 (in Chinese)
许朋阳. AMF 和磷对植物侧根形成的调控及其生长素信号途径[D]. 广州: 华南农业大学硕士学位论文, 2017
- [15] Zhou BL, Zheng JD, Bi XH, Cai LL, Guo WW. Effects of mycorrhizal fungi on eggplant *Verticillium* wilt and eggplant growth[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(4): 1026-1030 (in Chinese)
周宝利, 郑继东, 毕晓华, 蔡莲莲, 郭伟伟. 丛枝菌根真菌对茄子黄萎病的防治效果和茄子植株生长的影响[J]. 生态学杂志, 2015, 34(4): 1026-1030
- [16] Ning CH, Li WB, Zhang C, Liu RJ. Growth-promotion and disease control effects on chili and eggplant by arbuscular mycorrhizal fungi and plant symbiotic actinomycetes[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(9): 3195-3202 (in Chinese)
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[J]. 应用生态学报, 2019, 30(9): 3195-3202
- [17] Bai DS, Zhang SM, Sun LB. Effect of inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and yield of micro propagated potato[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2011(1): 80-82 (in Chinese)
白灯莎·买买提艾力, 张少民, 孙良斌. 接种丛枝菌根真菌对脱毒马铃薯微型薯生长及产量的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2011(1): 80-82
- [18] Bellenger JP, Darnajoux R, Zhang X, Kraepiel AML. Biological nitrogen fixation by alternative nitrogenases in terrestrial ecosystems: a review[J]. Biogeochemistry, 2020, 149(1): 53-73
- [19] Massa N, Cesaro P, Todeschini V, Capraro J, Scarafoni A, Cantamessa S, Copetta A, Anastasia F, Gamalero E, Lingua G, et al. Selected autochthonous rhizobia, applied in combination with AM fungi, improve seed quality of common bean cultivated in reduced fertilization condition[J]. Applied Soil Ecology, 2020, 148: 103507
- [20] He SB, Guo LX, Li J, Wang Y, Liu ZM, Cheng YY, Hu TM, Long MX. Advances in arbuscular mycorrhizal fungi and legumes symbiosis research[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2017, 26(1): 187-194 (in Chinese)
何树斌, 郭理想, 李菁, 王焱, 刘泽民, 程宇阳, 呼天明, 龙明秀. 丛枝菌根真菌与豆科植物共生体研究进展[J]. 草业学报, 2017, 26(1): 187-194
- [21] Liu YL, Qian HY, Zhang X, Zheng CY, Deng AX, Jiang Y, Zhang WJ. Impacts of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on legume crop growth and N bio-fixation and phosphorus uptake[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202105.022 (in Chinese)
刘云龙, 钱浩宇, 张鑫, 郑成岩, 邓艾兴, 江瑜, 张卫健. 丛枝菌根真菌对豆科作物生长和生物固氮及磷素吸收的影响[J]. 应用生态学报, 2021. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202105.022
- [22] Liu YY, Zhao QX, Deng X, Wang B, Zhang NM, Zong QF, Xia YS. Effects of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen forms on plant nitrogen utilization and the influencing factors in a pepper-common bean intercropping system[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(2): 245-254 (in Chinese)
刘圆圆, 赵乾旭, 邓曦, 王豹, 张乃明, 宗庆富, 夏运生. 土著 AMF 与氮形态对辣椒|菜豆间作系统植株氮利用及其影响因素研究[J]. 中国生态农业学报: 中英文, 2020, 28(2): 245-254
- [23] Smith FA, Smith SE. What is the significance of the arbuscular mycorrhizal colonisation of many economically important crop plants?[J]. Plant and Soil, 2011, 348(1/2): 63-79
- [24] Bagyaraj DJ, Sharma MP, Maiti D. Phosphorus nutrition of crops through arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Current Science, 2015, 7(108): 1288-1293
- [25] Tong L, Tang XL, Zhang J, Zhang QM. Influence of mycorrhizal formulation on phosphorus acquisition of dominant tree species in young forest and old-growth forest[J]. Ecological Science, 2015, 34(4): 93-98 (in Chinese)
童琳, 唐旭利, 张静, 张倩媚. 菌根形成对不同成熟度的森林优势树种磷吸收的影响[J]. 生态科学, 2015, 34(4): 93-98
- [26] Xiao L. Investigation of the effect of arbuscular mycorrhizal on nutrients absorption and disease resistance of

- watermelon[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2016 (in Chinese)
- 肖靛. 丛枝菌根育苗提高西瓜养分吸收和抗病能力的效应研究[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2016
- [27] Li M, Jiang DF, Meng XX, Liu RJ, Li XL. Effects of Arbuscular mycorrhizal fungi on growth, yield and quality of *Phaseolus vulgaris* L. in field[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 1999, 7(3): 43-46 (in Chinese)
- 李敏, 姜德锋, 孟祥霞, 刘润进, 李晓林. 丛枝菌根菌对大田菜豆生长、产量及品质的影响[J]. 生态农业研究, 1999, 7(3): 43-46
- [28] Davies FT, Calderón CM, Huaman Z. Influence of arbuscular mycorrhizae indigenous to Peru and a flavonoid on growth, yield, and leaf elemental concentration of 'Yungay' potatoes[J]. HortScience, 2005, 40(2): 381-385
- [29] Jentschke G, Brandes B, Kuhn AJ, Schröder WH, Becker JS, Godbold DL. The mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* transports magnesium to Norway spruce seedlings. Evidence from stable isotope labeling[J]. Plant and Soil, 2000, 220(1/2): 243-246
- [30] Sorensen JN, Larsen J, Jakobsen I. Management strategies for capturing the benefits of mycorrhizas in the production of field-grown vegetables[J]. Acta Horticulturae, 2003(627): 65-71
- [31] Miao XY. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation and trace element fertilization on growth and accumulation of zinc and selenium in soybean[D]. Nanning: Master's Thesis of Guangxi University, 2019 (in Chinese)
- 苗秀妍. 丛枝菌根真菌和微肥施用对大豆生长及锌、硒积累的影响[D]. 南宁: 广西大学硕士学位论文, 2019
- [32] Charron G, Furlan V, Bernier-Cardou M, Doyon G. Response of onion plants to arbuscular mycorrhizae[J]. Mycorrhiza, 2001, 11(4): 187-197
- [33] Zangaro W, Rostiola LV, Souza PB, Almeida Alves R, Lescano LEAM, Rondina ABL, Nogueira MA, Carrenho R. Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil[J]. Mycorrhiza, 2013, 23(3): 221-233
- [34] Tong Y, Gabriel-Neumann E, Ngwene B, Krumbein A, Baldermann S, Schreiner M, George E. Effects of single and mixed inoculation with two arbuscular mycorrhizal fungi in two different levels of phosphorus supply on β -carotene concentrations in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) tubers[J]. Plant and Soil, 2013, 372(1/2): 361-374
- [35] Baslam M, Garmendia I, Goicoechea N. Elevated CO₂ may impair the beneficial effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the mineral and phytochemical quality of lettuce[J]. Annals of Applied Biology, 2012, 161(2): 180-191
- [36] Baslam M, Goicoechea N. Water deficit improved the capacity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) for inducing the accumulation of antioxidant compounds in lettuce leaves[J]. Mycorrhiza, 2012, 22(5): 347-359
- [37] Baslam M, Garmendia I, Goicoechea N. Enhanced accumulation of vitamins, nutraceuticals and minerals in lettuces associated with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF): a question of interest for both vegetables and humans[J]. Agriculture, 2013, 3(1): 188-209
- [38] Baslam M, Garmendia I, Goicoechea N. The arbuscular mycorrhizal symbiosis can overcome reductions in yield and nutritional quality in greenhouse-lettuces cultivated at inappropriate growing seasons[J]. Scientia Horticulturae, 2013, 164: 145-154
- [39] Baslam M, Garmendia I, Goicoechea N. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) improved growth and nutritional quality of greenhouse-grown lettuce[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2011, 59(10): 5504-5515
- [40] Wang FY, Tong RJ, Shi ZY, Xu XF, He XH. Inoculations with arbuscular mycorrhizal fungi increase vegetable yields and decrease phoxim concentrations in carrot and green onion and their soils[J]. PLoS One, 2011, 6(2): e16949
- [41] Chen X. Influences of arbuscular mycorrhizae on phoxim residues in vegetables[D]. Luoyang: Master's Thesis of Henan University of Science and Technology, 2010 (in Chinese)
- 陈欣. 丛枝菌根对蔬菜辛硫磷残留的影响[D]. 洛阳: 河南科技大学硕士学位论文, 2010
- [42] Bai JH, Qin Y, Liu JH, Wang YQ, Sa RL, Zhang N, Jia RZ. Proteomic response of oat leaves to long-term salinity stress[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2017, 24(4): 3387-3399
- [43] He ZQ, He CX, Yan Y, Zhang ZB, Wang HS, Li HX, Tang HR. Regulative effect of arbuscular mycorrhizal fungi on water absorption and expression of aquaporin genes in tomato under salt stress[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2011, 38(2): 273-280 (in Chinese)
- 贺忠群, 贺超兴, 闫妍, 张志斌, 王怀松, 李焕秀, 汤浩茹. 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
- [44] Sanoubar R, Cellini A, Gianfranco G, Spinelli F. Osmoprotectants and antioxidative enzymes as screening tools for salinity tolerance in radish (*Raphanus sativus*)[J]. Horticultural Plant Journal, 2020, 6(1): 14-24
- [45] Cao YP, Dai P, Dai SY. Effects of arbuscular mycorrhiza fungi (AMF) on osmoregulation substances and antioxidant enzyme activities of *Asparagus* plant under salt stress[J]. Journal of Southwest University: Natural Science Edition, 2017, 39(5): 43-48 (in Chinese)
- 曹岩坡, 代鹏, 戴素英. 丛枝菌根真菌(AMF)对盐胁迫下芦笋植株渗透调节物质及抗氧化酶活性的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2017, 39(5): 43-48

- [46] Zhu XQ, Duan MX, Zhang Y, Cheng HY, Tang N, Pei DL. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and salicylic acid on salt tolerance in tomato[J]. Northern Horticulture, 2019(14): 1-5 (in Chinese)
朱晓琴, 段明晓, 张亚, 程海洋, 唐凝, 裴冬丽. 丛枝菌根真菌和水杨酸对番茄幼苗耐盐性的影响[J]. 北方园艺, 2019(14): 1-5
- [47] Liu YC, Wang Z, Wang C, Xie HX, Li M. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and the physiological characteristics of celery under salt stress[J]. Northern Horticulture, 2019(18): 47-51 (in Chinese)
刘耀臣, 王震, 王策, 谢宏鑫, 李敏. 丛枝菌根真菌对盐胁迫下芹菜生长和生理指标的影响[J]. 北方园艺, 2019(18): 47-51
- [48] Han B, Guo SR, He CX, Yan Y, Yu XC. Effects of arbuscular mycorrhiza fungi (AMF) on the plant growth, fruit yield, and fruit quality of cucumber under salt stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(1): 154-158 (in Chinese)
韩冰, 郭世荣, 贺超兴, 闫妍, 于贤昌. 丛枝菌根真菌对盐胁迫下黄瓜植株生长、果实产量和品质的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(1): 154-158
- [49] Zhou R, Yu XQ, Ottosen CO, Zhao TM. High throughput sequencing of circRNAs in tomato leaves responding to multiple stresses of drought and heat[J]. Horticultural Plant Journal, 2020, 6(1): 34-38
- [50] Omirou M, Ioannides IM, Ehalotis C. Mycorrhizal inoculation affects arbuscular mycorrhizal diversity in watermelon roots, but leads to improved colonization and plant response under water stress only[J]. Applied Soil Ecology, 2013, 63: 112-119
- [51] Aroca R, Vernieri P, Ruiz-Lozano JM. Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery[J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(8): 2029-2041
- [52] Jezdinský A, Vojtíšková J, Slezák K, Petříková K, Pokluda R. Effect of drought stress and *Glomus* inoculation on selected physiological processes of sweet pepper (*Capsicum annuum* L. cv. 'Slávy')[J]. Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis, 2013, 60(3): 69-76
- [53] Wang B. Arbuscular mycorrhizal fungi improve salt and drought resistance to processing tomato and study of their mechanisms[D]. Shihezi: Master's Thesis of Shihezi University, 2013 (in Chinese)
王斌. 丛枝菌根真菌提高加工番茄抗盐和抗旱效能及其机理研究[D]. 石河子: 石河子大学硕士学位论文, 2013
- [54] Subramanian KS, Santhanakrishnan P, Balasubramanian P. Responses of field grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal colonization under varying intensities of drought stress[J]. Scientia Horticulturae, 2006, 107(3): 245-253
- [55] Smith SE, Smith FA. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales[J]. Annual Review of Plant Biology, 2011, 62: 227-250
- [56] Chen BD, Yu M, Hao ZP, Xie W, Zhang X. Research progress in arbuscular mycorrhizal technology[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(3): 1035-1046 (in Chinese)
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[J]. 应用生态学报, 2019, 30(3): 1035-1046
- [57] Zhang WZ, Gu LJ, Duan TY. Research progress on the mechanism of AM fungi for improving plant stress resistance[J]. Pratacultural Science, 2018, 35(3): 491-507 (in Chinese)
张伟珍, 古丽君, 段廷玉. AM 真菌提高植物抗逆性的机制[J]. 草业科学, 2018, 35(3): 491-507
- [58] Ma T, Liu RJ, Li M. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on heat-tolerance of *Lactuca sativa* L.[J]. Plant Physiology Journal, 2015, 51(11): 1919-1926 (in Chinese)
马通, 刘润进, 李敏. 丛枝菌根真菌对生菜耐热性的效应[J]. 植物生理学报, 2015, 51(11): 1919-1926
- [59] Liu RJ, Tang M, Chen YL. Recent advances in the study of mycorrhizal fungi and stress resistance of plants[J]. Journal of Fungal Research, 2017, 15(1): 70-88 (in Chinese)
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
- [60] Lu JY, Nawaz MA, Wei NN, Cheng F, Bie ZL. Suboptimal temperature acclimation enhances chilling tolerance by improving photosynthetic adaptability and osmoregulation ability in watermelon[J]. Horticultural Plant Journal, 2020, 6(1): 49-60
- [61] Li XJ, Cui HJ. Research progress on the physiological response of plants to environmental stress[J]. Journal of Shandong Forestry Science and Technology, 2018, 48(6): 90-94 (in Chinese)
李晓靖, 崔海军. 低温胁迫下植物光合生理研究进展[J]. 山东林业科技, 2018, 48(6): 90-94
- [62] Zhu PJ, Pang XH, Liang C, Tan QL, Yan L, Zhou QG, Ou KW. Effects of cold stress on reactive oxygen metabolism and antioxidant enzyme activities of sugarcane seedlings[J]. Crops, 2018(4): 131-137 (in Chinese)
朱鹏锦, 庞新华, 梁春, 谭秦亮, 严霖, 周全光, 欧克维. 低温胁迫对甘蔗幼苗活性氧代谢和抗氧化酶的影响[J]. 作物杂志, 2018(4): 131-137
- [63] Theocharis A, Clément C, Barka EA. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures[J]. Planta, 2012, 235(6): 1091-1105

- [64] Nguyen D, Rieu I, Mariani C, Dam NM. How plants handle multiple stresses: hormonal interactions underlying responses to abiotic stress and insect herbivory[J]. *Plant Molecular Biology*, 2016, 91(6): 727-740
- [65] Zhu XC, Song FB, Liu FL. Arbuscular mycorrhizal fungi and tolerance of temperature stress in plants[A]//*Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Tolerance of Drought Stress in Plants*[M]. Singapore: Springer Press, 2017: 163-194
- [66] Liu ZL, Ma LN, He XY, Tian CJ. Water strategy of mycorrhizal rice at low temperature through the regulation of PIP aquaporins with the involvement of trehalose[J]. *Applied Soil Ecology*, 2014, 84: 185-191
- [67] Zhu XC, Song FB, Xu HW. Influence of arbuscular mycorrhiza on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activity of maize plants under temperature stress[J]. *Mycorrhiza*, 2010, 20(5): 325-332
- [68] Chen XY, Song FB, Zhu XC, Sun LY, Ma F, Liu SQ. Effect of arbuscular mycorrhizal fungus on nitrogen metabolism of maize seedlings under low temperature stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2014, 29(4): 205-212 (in Chinese)
陈笑莹, 宋凤斌, 朱先灿, 孙露莹, 马福, 刘胜群. 低温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米幼苗氮代谢的作用[J]. *华北农学报*, 2014, 29(4): 205-212
- [69] Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano JM. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses?[J]. *The New Phytologist*, 2007, 173(4): 808-816
- [70] Liu AR, Chen SC, Liu YY, Li YN, He CX. Effects of AM fungi on leaf photosynthetic physiological parameters and antioxidant enzyme activities under low temperature[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(12): 3497-3503 (in Chinese)
刘爱荣, 陈双臣, 刘燕英, 李艳楠, 贺超兴. 丛枝菌根真菌对低温下黄瓜幼苗光合生理和抗氧化酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(12): 3497-3503
- [71] Ma J. Alleviative effects and its mechanism of exogenous arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on cucumber seedlings under cold stress[D]. Yangling: Doctoral Dissertation of Northwest A & F University, 2016 (in Chinese)
马俊. 丛枝菌根真菌对黄瓜幼苗低温胁迫的缓解效应及其调控机理[D]. 杨凌: 西北农林科技大学博士学位论文, 2016
- [72] Ma J, Janoušková M, Li YS, Yu XC, Yan Y, Zou ZR, He CX. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on cucumber growth and phosphorus uptake under cold stress[J]. *Functional Plant Biology*, 2015, 42(12): 1158-1167
- [73] Singh S, Parihar P, Singh R, Singh VP, Prasad SM. Heavy metal tolerance in plants: Role of transcriptomics, proteomics, metabolomics, and ionomics[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1143
- [74] Upadhyaya H, Panda SK, Bhattacharjee MK, Dutta S. Role of arbuscular mycorrhiza in heavy metal tolerance in plants: prospects for phytoremediation[J]. *Mycorrhiza*, 2010, 2(7): 16-27
- [75] Jiang L, Yang Y, Xu WH, Wang CL, Chen R, Xiong SJ, Xie WW, Zhang JZ, Xiong ZT, Wang ZY, et al. Effects of ryegrass and arbuscular mycorrhiza on activities of antioxidant enzymes, accumulation and chemical forms of cadmium in different varieties of tomato[J]. *Environmental Science*, 2014, 35(6): 2349-2357 (in Chinese)
江玲, 杨芸, 徐卫红, 王崇力, 陈蓉, 熊仕娟, 谢文文, 张进忠, 熊治庭, 王正银, 等. 黑麦草-丛枝菌根对不同番茄品种抗氧化酶活性、镉积累及化学形态的影响[J]. *环境科学*, 2014, 35(6): 2349-2357
- [76] Jin ZB, Xie L, Zhu ZJ, Liu F. Effect of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in tomato cultivars[J]. *Microbiology China*, 2021, 48(3): 755-764 (in Chinese)
晋治波, 解玲, 朱正杰, 刘芳. 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
- [77] Liu YP, Zhang T, Wang QL, Yao XD, Song DY, Wang GG, Jia YZ, Yao QJ, Sun ZQ. Research progress of biocontrol agents against root knot *Nematodes* in protected vegetable production[J]. *China Cucurbits and Vegetables*, 2020, 33(10): 9-14 (in Chinese)
刘勇鹏, 张涛, 王秋岭, 姚小丹, 宋丹阳, 王改革, 贾延钊, 姚秋菊, 孙治强. 生物菌剂防治设施蔬菜根结线虫研究进展[J]. *中国瓜菜*, 2020, 33(10): 9-14
- [78] Li JJ, Zeng M. Ecological significance of arbuscular mycorrhiza on plant rhizosphere stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(9): 3216-3226 (in Chinese)
李娇娇, 曾明. 丛枝菌根对植物根际逆境的生态学意义[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(9): 3216-3226
- [79] Wang WH, Xu L, Liu RJ. Effects of combined inoculation with various arbuscular mycorrhizal fungi on plant resistance to root-knot nematode disease in cucumber[J]. *Mycosystema*, 2017, 36(7): 1010-1017 (in Chinese)
王维华, 许琳, 刘润进. 不同 AMF 组合提高黄瓜抗根结线虫效果的比较[J]. *菌物学报*, 2017, 36(7): 1010-1017
- [80] Melvin RH, Caroline DC, Michel P, Laurent L, Renaud C, Ariane F, Nathalie M, Benoit I, Marie OC. Protective effects of mycorrhizal association in tomato and pepper against *Meloidogyne incognita* infection, and mycorrhizal networks for early mycorrhization of low mycotrophic plants[J]. *Phytopathologia Mediterranea*, 2020, 59(2): 377-384

- [81] Albuquerque Da Silva Campos M. Bioprotection by arbuscular mycorrhizal fungi in plants infected with *Meloidogyne nematodes*: a sustainable alternative[J]. Crop Protection, 2020, 135: 105203
- [82] Li F, Zhang F, Gao P, Duan TY. Progress of research on the interactions of arbuscular mycorrhizal fungi, grass endophyte and plant pathogens in agro-ecosystem[J]. Pratacultural Science, 2016, 33(2): 219-229 (in Chinese)
李芳, 张峰, 高萍, 段廷玉. 农业生态系统中 AM 真菌、禾草内生真菌及病原菌互作[J]. 草业科学, 2016, 33(2): 219-229
- [83] Tan SP, Sun WX, Liu RJ. Combination of *Glomus* spp. *Bacillus* sp. M3-4 promotes plant resistance to bacterial wilt in potato[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2015, 45(6): 661-669 (in Chinese)
谭树朋, 孙文献, 刘润进. 球囊霉属真菌与芽孢杆菌 M3-4 协同作用降低马铃薯青枯病的发生及其机制初探[J]. 植物病理学报, 2015, 45(6): 661-669
- [84] Lou X. Colonization process of arbuscular mycorrhizal fungi and their biological control of pepper *Phytophthora* blight[D]. Guiyang: Master's Thesis of Guizhou Normal University, 2019 (in Chinese)
娄璇. 丛枝菌根真菌的定殖过程及其对辣椒疫病生物防治研究[D]. 贵阳: 贵州师范大学硕士学位论文, 2019
- [85] He ZQ, Li HX, Tang HR. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on cucumber *Rhizoctonia* rot[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2010, 28(2): 200-204 (in Chinese)
贺忠群, 李焕秀, 汤浩茹. 丛枝菌根真菌对黄瓜立枯病的影响[J]. 四川农业大学学报, 2010, 28(2): 200-204
- [86] Torres-Barragán A, Zavaleta-Mejía E, González-Chávez C, Ferrera-Cerrato R. The use of arbuscular mycorrhizae to control onion white rot (*Sclerotium cepivorum* Berk.) under field conditions[J]. Mycorrhiza, 1996, 6(4): 253-257
- [87] Vos CM, Tesfahun AN, Panis B, De Waele D, Elsen A. Arbuscular mycorrhizal fungi induce systemic resistance in tomato against the sedentary nematode *Meloidogyne incognita* and the migratory nematode *Pratylenchus penetrans*[J]. Applied Soil Ecology, 2012, 61: 1-6
- [88] Saldajeno MGB, Hyakumachi M. The plant growth-promoting fungus *Fusarium equiseti* and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* stimulate plant growth and reduce severity of anthracnose and damping-off diseases in cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings[J]. Annals of Applied Biology, 2011, 159(1): 28-40
- [89] Saldajeno MGB, Elsharkawy MM, Chandanie WA, Ito M, Hyakumachi M. Enhanced resistance due to the simultaneous application of plant growth-promoting fungi (PGPF) and arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) in cucumber[J]. IOBC/WPRS Bull, 2013, 89: 161-164
- [90] Hu YJ, Gao CM, Liu XZ, Liu RJ. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes in the greenhouse cucumber roots and soil[J]. Mycosystema, 2017, 36(2): 164-176 (in Chinese)
胡玉金, 高春梅, 刘杏忠, 刘润进. 保护地黄瓜根内和土壤中丛枝菌根真菌和深色有隔内生真菌多样性研究[J]. 菌物学报, 2017, 36(2): 164-176
- [91] Tanwar A, Aggarwal A, Kaushish S, Chauhan S. Interactive effect of AM fungi with *Trichoderma viride* and *Pseudomonas fluorescens* on growth and yield of broccoli[J]. Plant Protection Science, 2013, 49(3): 137-145
- [92] Tayal P, Kapoor R, Bhatnagar AK. Functional synergism among *Glomus fasciculatum*, *Trichoderma viride* and *Pseudomonas fluorescens* on *Fusarium* wilt in tomato[J]. Journal of Plant Pathology, 2011, 93(3): 745-750
- [93] Reddy BN, Raghavender CR, Sreevani A. Approach for enhancing mycorrhiza-mediated disease resistance of tomato damping-off[J]. Indian Phytopathology, 2006, 59(3): 299-304
- [94] Neeraj, Singh K. Organic amendments to soil inoculated arbuscular mycorrhizal fungi and *Pseudomonas fluorescens* treatments reduce the development of root-rot disease and enhance the yield of *Phaseolus vulgaris* L.[J]. European Journal of Soil Biology, 2011, 47(5): 288-295
- [95] Rao MS, Reddy PP, Mohandas S. Effect of integration of endomycorrhiza (*Glomus mosseae*) and neem cake on the control of root-knot nematode on tomato[J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 1995, 102(5): 526-529
- [96] Reimann S, Hauschild R, Hildebrandt U, Sikora RA. Interrelationships between *Rhizobium etli* G12 and *Glomus intraradices* and multitrophic effects in the biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato[J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 2008, 115(3): 108-113