

## 丛枝菌根真菌在药用植物中的作用及机制研究进展

王希付, 张雪, 赵荣华, 俞捷, 顾雯, 李锐, 曹冠华\*, 贺森\*

(云南中医药大学 中药学院, 昆明 650500)

**[摘要]** 丛枝菌根真菌(AMF)可与绝大部分陆生植物建立菌根共生体系,并在其生长发育过程中发挥着重要作用,但目前对其在药用植物生长、活性物质生物合成、积累中的作用和抗逆胁迫中的角色及相关机制尚无系统分析和梳理。该文首先对常见的AMF研究方法进行了整理,主要包括AMF孢子的分离、形态学鉴定、化学染色、分子鉴定等方法,并将常见AMF属种形态结构列表详述。在促生长方面,AMF通过菌丝体的延长,分泌磷酸酶、有机酸等物质活化土壤矿质营养元素,提高药用植物吸收效率,从而促进药用植物的生长;在提高药用植物活性物质合成和积累方面,AMF通过调控次级产物代谢通路相关信号分子及关键酶活性,从而促进黄酮类、萜类化合物的合成与积累,进而改善药用植物的品质和质量。此外,AMF还可通过提高抗氧化酶活性、提高植物自身清除自由基的能力、络合有毒重金属、稀释高盐浓度、诱导相关胁迫基因的表达等机制,缓解干旱、重金属、高盐及高温或低温胁迫。最后,对AMF在药用植物生态种植中的应用前景和深入研究进行了展望,为推进相关研究提供借鉴和参考。

**[关键词]** 丛枝菌根真菌; 药用植物; 促进生长; 生物合成; 胁迫抗性

**[中图分类号]** R22;R289;R2-031;R284.2 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2020)11-0217-10

**[doi]** 10.13422/j.cnki.syfjx.20200811

**[网络出版地址]** <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.R.20200103.0954.001.html>

**[网络出版日期]** 2020-1-3 11:25

### Effect and Mechanism of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Herbs

WANG Xi-fu, ZHANG Xue, ZHAO Rong-hua, YU Jie, GU Wen, LI Rui, CAO Guan-hua\*, HE Sen\*

(School of Traditional Chinese Medicine, Yunnan University of Chinese Medicine,  
Kunming 650500, China)

**[Abstract]** Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) can establish mycorrhizal symbiosis system with most terrestrial plants, and play important roles in their growth and development. However, there is no systematic analysis and summarization of their roles in the growth, biosynthesis and accumulation of active substances of herbs, as well as stress-resistance mechanism. First, the main research methods of AMF were summarized in the paper, including the separation of AMF spores, morphological identification, chemical staining and molecular identification. The main morphological structures of some AMF were detailed in the table. In terms of growth promotion, AMF promoted the growth by prolonging mycelium, enhancing phosphatase secretion, organic acid, activation of soil and increasing absorption efficiency. In the aspect of biosynthesis and accumulation of flavonoids, terpenoids and other active substances in herbs, AMF improved the contents by regulating activities

**[收稿日期]** 20191111(014)

**[基金项目]** 国家自然科学基金项目(81560612);国家重点研发计划项目(2017YFC1700704);南药协同创新研究中心项目(30270100500);中央本级重大增减支项目(2060302);云南省科学技术厅-云南中医学院应用基础研究联合专项[2017FF116(-019),2017FF117(-014)];省部共建云南生物资源保护与利用国家重点实验室开放课题项目(2017KF006);云南省应用基础研究计划面上项目(2019FB122)

**[第一作者]** 王希付,在读硕士,从事中药资源研究,Tel:0871-65918127,E-mail:wxf180030@163.com

**[通信作者]** \*曹冠华,博士,高级实验师,硕士生导师,从事中药资源与菌根微生物的研究,Tel:0871-65918127,E-mail:cgh20031695@163.com;\*贺森,博士,副教授,硕士生导师,从事中药资源与分子生物学的研究,Tel:0871-65918127,E-mail:sunbelt123@163.com

of signal substances and key enzymes involved in the metabolism of secondary products. In addition, AMF could alleviate a series of stresses caused by drought, heavy metal, high salt, high or low temperature by improving the activity of antioxidant enzymes, enhancing the ability of plants to scavenge free radicals, complexing toxic heavy metals, diluting high salt concentration, or inducing the expressions of key genes. Finally, the application prospects and in-depth study of AMF in the ecological planting of herbs were discussed, in order to provide reference for promoting relevant research.

**[Key words]** arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); herbs; growth promotion; biosynthesis; stress resistance

植物内生真菌指的是一类在植物生活的某个阶段或全部阶段存活在健康植物的组织和器官内,对植物的生长发育起着重要作用,不会对植物造成明显损害的一类真菌<sup>[1]</sup>。丛枝菌根真菌(AMF)作为植物根系中最为重要的一类内生真菌(至今不能对其进行纯培养),主要包括球囊菌门(Glomeromycota)中的多孢囊霉目(Diversisporales),原囊霉目(Archaeosporales),球囊霉目(Glomerales)和类球囊霉目(Paraglomerales)<sup>[2-4]</sup>,目前,最新AMF分类系统形成了1纲4目11科27属约300种AMF<sup>[5]</sup>,其中,球囊霉属(*Glomus*)在各国出现频度最高。

AMF分布广泛,通过形态学鉴定的AMF种类约为300种,而在中国境内已发现的AMF虚拟种有145个,隶属于8科12属<sup>[6]</sup>;丛枝菌根主要分布于农田、森林、退化草原、盐碱地、煤矿、金属矿区、重金属污染土壤等环境中<sup>[7]</sup>。目前在全国共发现150个科800余种植物能够形成丛枝菌根,包括400余种野生植物和150余种大田栽培植物,包括了主要粮食作物、水果、蔬菜和传统中药材等<sup>[8]</sup>。

研究发现,80%以上的陆生高等植物根系均会形成AMF-植物根系菌根共生体系<sup>[9]</sup>,一方面AMF可以促进植物对土壤中水分、矿物元素等营养物质的吸收,增进光合作用干物质的积累;另一方面AMF寄生在宿主植物体内,它生长繁殖所需的能量可以由宿主来提供,这部分能量占宿主植物光合产物总能量的5%~10%<sup>[10]</sup>。

近年来关于植物内生真菌的研究不断取得新的进展,但AMF之于药用植物的作用和机制尚处于起步阶段,基于此,本文对AMF在药用植物的定殖分布及促进药用植物生长、活性物质生物合成和积累、胁迫抗性中的作用和机制进行了分析和归纳,为开发利用AMF并将其应用到药用植物生态种植中提供了理论依据。

## 1 AMF的分离鉴定

**1.1 AMF孢子的分离** AMF孢子的分离采用湿筛分技术<sup>[11-12]</sup>,首先将根际土样阴干,溶于自来水中,得土壤溶液,过不同目分样筛筛选,反复冲洗干净,将残留物冲洗至烧杯中,静置,倒入分液漏斗,静置,打开底部活塞排水,剩一定体积的水,关闭漏斗,从上口倒入铺有滤纸片的布氏漏斗中,抽滤、冲洗;转移至培养皿中;解剖镜下观察,根据形态,用解剖针将完整、健康的优势孢子及孢子果挑取到洁净湿润的滤纸上。

**1.2 AMF的常规鉴定** 传统的鉴定方法主要为形态学和化学染色法鉴定,该方法需要鉴定者对真菌的种属及新记录种有足够的了解,然而由于AMF生长发育所处的阶段不同,形态学鉴定时容易忽略一些不产孢子的种类,使得鉴定结果不精确。目前一些基于核酸分析的分子生物学鉴定技术可以使鉴定结果更为精确,弥补了形态学鉴定的局限性。近年来,一些新兴的分子标记技术逐渐被应用于AMF的研究领域,为AMF的分离鉴定提供了新的技术手段。见表1。

**1.3 常见AMF形态学特征** AMF中的球囊霉属(*Glomus*),硬囊霉属(*Sclerocystis*),无梗囊霉属(*Acaulospora*),根孢囊霉属(*Rhizophagus*)为AMF中几种常见的属,特别是以球囊霉属为代表的AMF在自然界中广泛分布。摩西球囊霉(*G. mosseae*),根内球囊霉(*G. intraradices*),幼套球囊霉(*G. etunicatum*),地表球囊霉(*G. versiforme*),黄金球囊霉(*G. aureum*),透光球囊霉(*G. diaphanum*)等同为球囊霉属,它们的孢子颜色多为黄色,形状多为球形或不规则形状,与Melzer's试剂反应多呈粉红色,少数为紫色,而地表球囊霉与Melzer's试剂却不反应。连孢菌丝形状呈现出圆柱形、漏斗形、小喇叭形或小火焰形。与球囊霉属一样,硬囊霉属、无梗囊霉属、根孢囊霉属,孢子的颜色多为黄色,形状多为球形或椭圆形,与Melzer's试剂反应呈现出

表 1 AMF 常见的鉴定方法

Table 1 Common identified methods of AMF

方法名称	鉴定原理(依据)	适用条件
形态学鉴定	孢壁层次作为分类鉴定的主要依据	适用于已知孢子形态大小,且在《菌根鉴定手册》中有所记录的 AMF <sup>[13]</sup>
化学染色	AMF 孢子壁层能够与染色剂如梅尔泽试剂(Melzer's)和棉蓝试剂等发生特异性反应	真菌孢子壁层能够与染色剂发生特异性显色反应 <sup>[13]</sup>
随机扩增多态性分析(RAPD)	利用一种随机合成的单寡核苷酸引物通过聚合酶链式反应(PCR)扩增靶细胞 DNA,扩增的产物通过电泳分析获得电泳图谱,进而分析 DNA 的多态性	可对无任何分子生物学方面信息的研究对象进行基因组分析 <sup>[13]</sup>
限制性片段长度多态性分析(RFLP)	用限制性内切酶酶切 DNA,用凝胶电泳分开 DNA 片段,并转移到滤膜上,用放射性标记的探针杂交显示特定的 DNA 片段	可以应用于种间乃至近缘属之间亲缘关系的研究 <sup>[14]</sup>
扩增片段长度多态性技术分析(AFLP)	选择性扩增限制性片段,可使某一特定种出现特定的 DNA 谱带,而在另一种中可能无此谱带产生	用于构建高密度的遗传图谱,使基因组能完全被分子标记覆盖,无很大的标记空隙,可以检测数量性状基因 <sup>[13]</sup>
单链构象多态性分析(SSCP)	根据 DNA 构象差别检测点突变	灵敏度高,适用于检测鉴定微小碱基的突变 <sup>[15]</sup>
核型的变性梯度电泳(DGGE)分析	将序列不同的 DNA 通过电泳中变性剂浓度梯度的不同而分开	只能分离 700 bp 以下较小的片段,较长片段的分离率下降 <sup>[13]</sup>
环介导等温扩增(LAMP)法	环介导等温扩增法是通过设计两条内在引物和两条外在引物,在 60~65 °C 下扩增目的 DNA,通过观察扩增产生的白色沉淀物来判断是否扩增出目的 DNA 片段	适用于用各种不同的引物来识别 DNA 靶位上的不同序列 <sup>[16]</sup>
激光显微解剖技术(LMD)	从宿主植物中分离出特定组织和器官,并研究宿主植物中 AMF 基因的表达	可以从植物根内全部丛枝菌根中筛选出一部分具有代表意义的菌根真菌以供研究 <sup>[16-17]</sup>

粉红色或红棕色,连孢菌丝大多无明显特征。见表 2。

## 2 AMF 促进药用植物生长的作用及机制

**2.1 AMF 促进药用植物生长的作用** AMF 广泛定殖于多种药用植物中,对其生长发育起着重要的作用。AMF 通过菌丝网络结构显著增加植物根系的长度,并分泌有机酸等物质促进植物对土壤中各种矿物营养元素的吸收;同时显著提高一些酶的活性及叶片中叶绿素的含量,使宿主更好的适应环境,从而促进药用植物的生长。见表 3。

### 2.2 AMF 促进药用植物生长的机制

**2.2.1 AMF 与植物共生机制** 宿主植物通过根系分泌一种分枝因子(BFs)促进了真菌菌丝的大量繁殖,庞大的菌丝表面积增加了植物与真菌的接触面积<sup>[28]</sup>,这便是二者信号交换的开始。与此同时,AMF 会释放出一种可扩散的“Myc 因子”(MF)信号,这种信号通过真菌细胞内的第二信使 Ca<sup>2+</sup>介导从而诱导寄主植物根系相关基因的表达<sup>[29-30]</sup>。二者形成共生关系后,促进了宿主植物对土壤营养元素

的吸收。

**2.2.2 AMF 促进磷吸收机制** 生理层面:宿主植物与 AMF 之间虽无明显的选择特异性,但二者之间却存在一定的亲和力,AMF 外部菌丝连接着同种或不同植物的根系,影响着植物间营养元素的分配和信息交流<sup>[21]</sup>。菌根的菌丝可将根外延伸至 11.7 cm 的“缺磷区”<sup>[31]</sup>,缩短了植物吸收盐分的距离,提高了磷的利用率。与非菌根植物相比,菌根植物每单位根段的磷吸收率约为前者的 2~3 倍<sup>[32]</sup>。此外,宿主植物根系会分泌一些酸性磷酸酶,草酸、柠檬酸等酸性物质,改变植物根际酸碱度,从而水解土壤中的难溶性磷和矿化土壤中的有机磷<sup>[33]</sup>。

分子层面:磷缺乏土壤中,AMF 对磷吸收的贡献率可达 50%~75%,最高可达 90%<sup>[4]</sup>,AMF 菌根吸收磷酸盐主要依靠磷酸盐转运蛋白(Pht)完成,在低磷胁迫下,Pht1 往往显著上调表达,从而增强磷酸盐吸收转运能力。目前已在多种菌根体系中发现响应 AMF 诱导而特异表达的 *Ph1* 基因,其在磷素吸收和转运中发挥着重要作用,如水稻菌根体系中

表2 常见AMF形态学特征

Table 2 Morphological characteristics of common AMF

属名	种名	形态特征	与Melzer's的反应情况	连孢菌丝形状
球囊霉属	摩西球囊霉	孢子为淡黄色至黄褐色,形状为圆形或近圆形,3层孢子壁	孢壁最外层(L1)被染成粉红色	漏斗形,连点处菌丝壁稍增厚;底部有一厚凹隔 <sup>[18]</sup>
	根内球囊霉	孢子为浅黄棕色,形状为球形,近球形,3层孢子壁	孢壁最外层(L1)被染成红色	筒状或小喇叭形,3层孢壁都伸入连孢菌丝,使连点呈张开的火焰状 <sup>[12]</sup>
	幼套球囊霉	孢子为黄棕色,形状球形或近球形,2层孢子壁	孢壁最外层(L1)被染成粉到浅红紫色	圆柱或小喇叭形,连点孔由隔封闭 <sup>[12]</sup>
	地表球囊霉	孢子为浅黄棕色,形状为球形,近球形,单生,2层孢子壁	外层(L1)不被染色	直或小喇叭形,连点处有弯隔 <sup>[12]</sup>
	黄金球囊霉	孢子为浅橘至橘色,形状为不规则形	粉红色至桔红色	圆柱形或微漏斗形 <sup>[12]</sup>
	透光球囊霉	孢子颜色为无色透明到白色,形状为球形或近球形,3层孢子壁	孢壁最外层(L1)被染成浅粉红色	圆柱或小火焰形 <sup>[12]</sup>
无梗囊霉属	大型无梗囊霉( <i>A. colossic</i> )	孢子为橘色,形状为球形至近球形	不反应	孢子内有珠状颗粒,在压碎孢子中珠状颗粒有时分散出来 <sup>[19]</sup>
	蜜色无梗囊霉( <i>A. mellea</i> )	孢子为蜂蜜色至黄棕色,单生,形状为球形	发芽壁(GW2)一孢子壁(L2)被染成红紫色 <sup>[20]</sup>	
	脆无梗囊霉( <i>A. delicata</i> )	孢子为透明至淡乳黄色,形状为球形至近球形,2层孢子壁	内层孢子壁(L2)被染成浅粉红色到粉红色 <sup>[19]</sup>	
根孢囊霉属	聚丛球囊霉( <i>R. aggregatus</i> )	孢子为棕红色,形状为球形、近球形,孢子壁有1或2层		连孢菌丝通常无隔 <sup>[12]</sup>

表3 AMF在促进植物生长中的作用

Table 3 Roles of AMF in promoting plant growth

AMF种类	植物名	作用
近明球囊霉( <i>G. claroideum</i> ),根内球囊霉	白芷( <i>Angelica dahurica</i> ) <sup>[21]</sup>	促进宿主对营养元素的吸收;促进植物生长和生物量积累
摩西斗管囊霉( <i>Funneliformis mosseae</i> )	掌叶大黄( <i>Rheum palmatum</i> ) <sup>[22]</sup>	
摩西斗管囊霉,根内根孢囊霉( <i>R. intraradices</i> ),幼套近明球囊霉( <i>Claroideoglossum etunicatum</i> )	小车前( <i>Plantago minuta</i> ),尖喙牛儿苗( <i>Erodium oxycorynchum</i> )	显著增加了根系的长度;促进植物对土壤中水分及养分的吸收;促进生物量的积累及植物株高的增加
BEG168,摩西斗管囊霉		
缩球囊霉( <i>G. constrictum</i> )	万寿菊( <i>Tagetes erecta</i> ) <sup>[23]</sup>	
珍珠巨孢囊霉( <i>Gigaspora margarita</i> ),幼套球囊霉	洋葱( <i>Allium cepa</i> ) <sup>[24]</sup>	增加柠檬酸等酸性物质分泌量,促进洋葱生长
摩西球囊霉	小麦( <i>Triticum aestivum</i> ) <sup>[25]</sup>	提高小麦根际土壤碱性磷酸酶、脱氢酶、酪蛋白酶、BAA-蛋白酶活性
异型根孢囊霉( <i>R. irregularis</i> )	刺槐( <i>Robinia pseudoacacia</i> ) <sup>[26]</sup>	显著提高植物叶片中叶绿素含量,促进植物的生长
摩西斗管囊霉、根内根孢囊霉	青冈栎( <i>Cyclobalanopsis glauca</i> ) <sup>[27]</sup>	
细凹无梗囊霉( <i>A. scrobiculata</i> ),网状球囊霉( <i>G. reticulatum</i> ),隐形球囊霉( <i>Paraglossum occlum</i> ),摩西球囊霉,地表球囊霉	生姜( <i>Zingiber officinale</i> ) <sup>[21]</sup>	改善土壤理化性质;丰富根际微生物多样性,促进对营养元素的吸收

的PT11<sup>[34]</sup>,玉米菌根体系中的ZmPt9<sup>[35]</sup>。

2.2.3 AMF促进植物对氮吸收的机制 氮素是植物需求量大,土壤供应量小的一种必须营养元素,缺氮时,AMF会加速对宿主植物的侵染<sup>[36]</sup>,促进植

物对氮素的吸收。研究发现由丛枝菌根外部菌丝吸收的氮含量占植物吸收总氮的30%左右<sup>[37]</sup>。AMF与豆科植物共生会促进豆科植物根瘤菌的生长,从而增加根瘤菌的固氮作用,供给宿主植物充

足的氮源<sup>[38]</sup>。

AMF根外菌丝通过在土壤中蔓延交错,形成错综复杂的菌丝网络,菌丝网随着植物的生长不断向外延伸,使得植物能更加深入土壤吸收氮素营养,如当土壤通风状况良好,植物处于干旱环境中时,AMF的外部菌丝会促进对土壤基质中NO<sub>3</sub><sup>-</sup>的吸收。另外,当基质中NH<sub>4</sub><sup>+</sup>是主要氮形态时,由于NH<sub>4</sub><sup>+</sup>对植物具有一定的毒害作用且容易被土壤中的成分所吸附固定,这样AMF与植物共生对氮的吸收利用就发挥着非常重要的作用<sup>[37]</sup>。

此外,有机氮也是土壤中氮的一种存在形式,植物被AMF侵染会通过谷胺酰胺途径同化土壤中的有机氮将其转变为富氮的精氨酸<sup>[39]</sup>,并以氨基酸的形式在菌丝中运输,运输至植物根表面后,由根内菌丝以无机氮的形式运输到植物体内以参与植

物体内的氮素循环。

### 3 AMF促进药用植物活性物质生物合成和积累的作用及机制

**3.1 AMF促进药用植物活性物质生物合成和积累的作用** AMF在促进药用植物萜类、酚类、醇类物质合成过程中发挥着重要作用,见表4。摩西球囊霉在白术<sup>[40]</sup>中定殖可显著增加活性物质萜烯的合成;接种聚生球囊霉则可分别促进阿育魏实<sup>[41]</sup>、胡荽<sup>[42]</sup>、茴香<sup>[43]</sup>中麝香草酚、香叶醇和芳樟醇、茴香脑的生物合成;接种了摩西球囊霉的黄芪<sup>[47]</sup>,则增加了类黄酮物质的合成;而接种了摩西球囊霉,地表球囊霉的甘草<sup>[52]</sup>,其活性物质甘草酸的合成也得到了显著提高,此外,酚类物质的合成与AMF也存在着很大的关联,在长春花<sup>[46]</sup>根部接种球囊霉属等不同AMF后,酚类物质含量得到了大幅提升。

表4 AMF定殖对药用植物活性物质生物合成和积累的影响

Table 4 Effect of AMF inoculation on biosynthesis and accumulation of active substance in herbs

AMF种类	药用植物	活性物质
摩西球囊霉	白术( <i>Atractylodes macrocephala</i> ) <sup>[40]</sup>	促进萜烯类物质的合成和积累
聚生球囊霉( <i>G. fasciculatum</i> )	阿育魏实( <i>Trachyspermum ammi</i> ) <sup>[41]</sup>	促进麝香草酚的合成和积累
大果球囊霉( <i>G. macrocarpum</i> ),聚生球囊霉	胡荽( <i>Coriandrum sativum</i> ) <sup>[42]</sup>	促进香叶醇、芳樟醇类物质的合成和积累
大果球囊霉,聚生球囊霉	茴香( <i>Foeniculum vulgare</i> ) <sup>[43]</sup>	促进茴香脑的合成和积累
大果球囊霉、聚生球囊霉、摩西球囊霉、地表球囊霉	黄花蒿( <i>Artemisia annua</i> ) <sup>[44]</sup>	促进青蒿素的合成和积累
根内球囊霉	缬草( <i>Valeriana officinalis</i> ) <sup>[43]</sup>	促进乙酸龙脑酯,1,8-桉叶素等物质的合成和积累
苏格兰球囊霉( <i>G. caledonium</i> ),摩西球囊霉	罗勒( <i>Ocimum basilicum</i> ) <sup>[44-45]</sup>	促进迷迭香酚、咖啡酸等物质的合成和积累
球囊霉属	长春花( <i>Catharanthus roseus</i> ) <sup>[46]</sup>	促进酚类化合物的合成和积累
摩西球囊霉	黄芪( <i>Astragalus membranaceus</i> ) <sup>[47]</sup>	促进类黄酮的合成和积累
摩西球囊霉、幼套球囊霉、地表球囊霉、透光球囊霉	黄槿( <i>Phellodendron amurense</i> ) <sup>[48]</sup>	促进小檗碱、药根碱、黄藤素等物质的合成和积累
内球囊霉、摩西球囊霉	半夏( <i>Pinellia ternata</i> ) <sup>[49]</sup>	促进L-麻黄碱、鸟苷等物质的合成和积累
密色无梗囊霉、根内球囊霉	喜树( <i>Camptotheca acuminata</i> ) <sup>[50]</sup>	促进喜树碱的合成和积累
聚生球囊霉	大蒜( <i>Allium sativum</i> ) <sup>[51]</sup>	促进蒜氨酸(S-烯丙基-L-半胱氨酸亚砷)的合成和积累
根内球囊霉、摩西球囊霉、缩球囊霉、地球囊霉( <i>G. geosporum</i> )	贯叶金丝桃( <i>Hypericum perforatum</i> ) <sup>[50]</sup>	促进金丝桃素、假金丝桃素等物质的合成和积累
摩西球囊霉、地表球囊霉	胀果甘草( <i>Glycyrrhiza inflata</i> ) <sup>[52]</sup>	促进甘草酸的合成和积累

**3.2 AMF促进药用植物活性物质生物合成和积累的机制** 在AMF与宿主植物长期共生的过程中,AMF通过调节植物活性物质生物合成相关基因或关键酶基因的表达,从而影响宿主植物的次级代谢过程,使相应代谢产物发生变化,其中AMF在促进

药用植物萜类和黄酮类等活性物质生物合成的机制已得到初步阐明,即AMF通过增强植物对土壤中磷的吸收利用,促进焦磷酸盐化合物(异戊烯焦磷酸盐和二甲基烯丙基焦磷酸盐)的合成,进而促进萜类化合物的合成,见图1。此外,AMF通过上调植

物体内的 3 种信号分子  $H_2O_2$ , NO 及水杨酸, 从而调控植物体内与合成黄酮类物质有关的苯丙氨酸解氨酶(PAL), 肉桂酸-4 羟化酶(C4H), 4-香豆酸 CoA 的连接酶(4CL), 查尔酮异构化酶(CHI), 查尔酮合成酶(CHS)等限速酶以及抑制咖啡酸的形成, 从而促进黄酮类物质合成<sup>[53-55]</sup>。

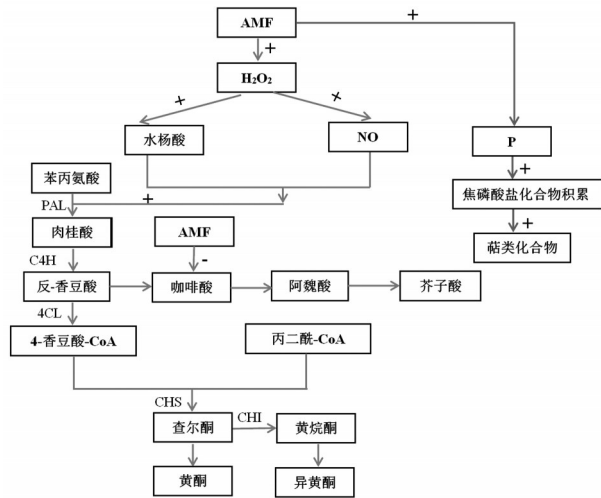


图 1 AMF 促进药用植物酮类、萜类物质生物合成的机制  
Fig. 1 Promotional mechanism of AMF on biosynthesis of ketones and terpenoids in herbs

表 5 AMF 在提高药用植物胁迫抗性中的作用

Table 5 Roles of AMF in improving stress resistance of herbs

AMF 种类	药用植物	AMF 作用
摩西球囊霉	甜菊 ( <i>Stevia rebaudiana</i> ) <sup>[56]</sup>	盐胁迫下增加磷元素的吸收
缩球囊霉	万寿菊 <sup>[10]</sup>	提高抗旱性
根内球囊霉	蒺藜苜蓿 ( <i>Medicago truncatula</i> ) <sup>[6]</sup>	提高对镉元素的降解能力
摩西球囊霉、地表球囊霉、透光球囊霉	枳 ( <i>Poncirus trifoliata</i> ) <sup>[7]</sup>	改变土壤湿度提高抗旱性
珠状巨孢囊霉、摩西斗管囊霉、变形球囊霉	枳壳 ( <i>Citrus aurantium</i> ) <sup>[57]</sup>	降低细胞膜通透性, 显著提高超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)的活性, 提高耐热性
根内根孢囊霉	苍术 <sup>[58]</sup>	高温胁迫下显著提高根茎鲜重、含水量、根干重、地下总干重、挥发油组分
根内根孢囊霉	罗勒 <sup>[59]</sup>	盐胁迫下增加对钾的吸收、降低对钠和氯化物的吸收
缩球囊霉	枸杞 ( <i>Lycium barbarum</i> ) <sup>[60]</sup>	提高蒸腾速率和光合活性, 增强抗旱能力
摩西球囊霉	枳 <sup>[61]</sup>	温度胁迫下增加可溶性蛋白含量, SOD, 过氧化氢酶(CAT)活性, 根系抗氧化活性, 增加叶绿素含量、叶绿素荧光, 促进光合作用

中会产生一些抗氧化物质, 这些物质可以对植物细胞膜进行保护, 对重金属进入植物细胞起到“屏障作用”, 并且还会对重金属进行降解, 避免重金属在植物体内积累<sup>[63]</sup>, 廖好婕等<sup>[65]</sup>指出, 在 Pb 胁迫下, AMF 会促进桉树根部固持作用、细胞壁滞留作用、液泡区隔化作用及弱活性结合态增加作用提高桉

#### 4 AMF 提高药用植物胁迫抗性

##### 4.1 AMF 在提高药用植物胁迫抗性中的作用

AMF 在植物抗胁迫过程中也起着一定的促进作用, 见表 5, 摩西球囊霉促进甜菊<sup>[56]</sup>在高盐浓度下对磷的吸收; 此外, 接种根内球囊霉还可提高蒺藜苜蓿<sup>[6]</sup>对镉耐受性, 接种根内根孢囊霉可保证罗勒在高浓度铅胁迫下的产量和品质<sup>[59]</sup>; 对万寿菊<sup>[10]</sup>和枳<sup>[7]</sup>分别接种缩球囊霉及摩西球囊霉、地表球囊霉、透光球囊霉, 可提高两种植物的抗旱性。

##### 4.2 AMF 提高药用植物胁迫抗性中的作用机制

4.2.1 重金属胁迫抗性机制 重金属以分子、离子、络合物的形式广泛分布于土壤中<sup>[62]</sup>, 已成为破坏生态环境的元凶之一, AMF 可通过缓解、抑制、转换 3 种效应来遏制重金属向植物内部聚集, 从而减轻重金属对植物的损害<sup>[63]</sup>。AMF 菌丝会通过自身的“过滤”机制, 分泌聚磷酸盐、有机酸、黏液等各种物质对土壤中的潜在有毒重金属元素进行络合, 抑制重金属从植物根系向地上部分转运, 从而降低地上部分重金属浓度以减轻重金属对植物的毒害作用<sup>[64]</sup>。此外, AMF 还会促进宿主植物分泌水杨酸、多胺等物质, 特别是在多胺的生物代谢过程

树对 Pb 的耐受性。另有研究报道, AMF 可通过调控植物中重金属诱导蛋白的表达来缓解重金属对植物的损害<sup>[66]</sup>。

4.2.2 干旱胁迫抗性机制 在干旱条件下, AMF 能促进植物吸收土壤中的水分, 提高水分利用率, 进而增强植物抗旱性。具体机制为①AMF 与植物

共生形成的菌丝网络系统保证了植物对外界营养物质的吸收,促进了宿主植物对水分的吸收利用<sup>[67]</sup>;②AMF通过增大植物叶片的气孔导度加快植物的蒸腾速率和光合速率,提高植物叶片中可溶性蛋白,可溶性糖含量,使细胞液浓度提高,细胞渗透势降低,从而增强植物抗旱能力<sup>[68]</sup>。③丛枝菌根的菌丝会分泌球囊霉素,其会发挥“超级胶水”的作用形成土壤大聚体,保持土壤的结构,固持着一定的水分以供逆境条件下植物吸收利用<sup>[69]</sup>。④AMF通过提高植物自身清除自由基的能力及抗氧化酶的活性减轻干旱胁迫对植物细胞膜造成的损害<sup>[70-71]</sup>;⑤在缺水环境条件下,AMF会提高植物根部质膜水孔蛋白基因的表达<sup>[72]</sup>,一些小分子物质如尿素、硅、氨会通过植物细胞根部细胞膜上的水孔蛋白进入植物体内,这样就形成了一定的渗透势能,从而提高植物的耐旱能力。

**4.2.3 盐胁迫抗性机制** 在盐胁迫条件下植物的一切生理代谢过程都会受到严重的影响,AMF与植物所形成的共生体系已成为盐碱土改良与恢复利用研究的新方向。接种AMF提高植物耐胁迫的机制是一个复杂的生理生化过程,现在普遍认为植物耐盐胁迫的实质是 $\text{Na}^+$ 和其他离子的代谢问题<sup>[73]</sup>。主要有以下可能途径:①丛枝菌根菌丝面积较大,能够伸入到距离根际较远的土壤之中活化吸收一部分磷和水分,提高水分利用率,以维持植物正常的营养代谢平衡从而间接地增强植物的耐盐能力。②AMF促进植物体内碳水化合物、氨基酸等渗透性物质的合成,维持植物细胞膜内外渗透平衡,在AMF的诱导下,植物通过MEP途径<sup>[74]</sup>合成脱落酸促进磷脂酸的生成改变细胞膜的通透性,从而提高耐盐性。③由于AMF促进了植物的生长,从而将 $\text{Na}^+$ 进行了稀释,减轻了盐胁迫<sup>[75]</sup>。④接种AMF会促进植物对 $\text{K}^+$ 的吸收竞争性抑制对 $\text{Na}^+$ 的吸收,维持较高的 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ ,并且 $\text{K}^+$ 浓度过高会抑制由于高 $\text{Na}^+$ 而造成的酶促反应及蛋白质合成过程<sup>[76]</sup>。⑤通过调控蛋白酶来提高耐盐性<sup>[9]</sup>。

**4.2.4 温度胁迫抗性机制** 温度是最主要的非生物胁迫因素之一,包括低温和高温胁迫<sup>[77]</sup>,在大多数情况下,高温胁迫对植物生长和生物量的积累有负面影响<sup>[78]</sup>。一些研究报道指出,菌根植物比非菌根植物更能适应高温胁迫<sup>[79-80]</sup>。在 $40\text{ }^\circ\text{C}$ 高温胁迫下<sup>[81]</sup>,用幼套球囊霉接种玉米显著提高玉米叶片的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率从而缓解高温胁迫带来的损害,低温胁迫下( $15\text{ }^\circ\text{C}$ ),接种摩西球囊

霉的积通过增加可溶性蛋白含量,SOD和CAT活性,根系抗氧化酶活性,增加叶绿素含量和叶绿素荧光促进光合作用等缓解低温胁迫<sup>[61]</sup>。AMF提高植物对温度胁迫的抗性机制,主要包括调节碳氮代谢,进而促进植物体内碳水化合物的积累与氮素吸收,植物体内蛋白质氨基酸合成量增加<sup>[82]</sup>;增加植物体内其他一些ATP酶的活性降低植物体内 $\text{H}_2\text{O}_2$ 和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)氧化酶活性<sup>[83]</sup>;在低温或高温胁迫下,AMF还可以刺激多种对温度胁迫应答有关的基因的表达<sup>[84]</sup>。

## 5 展望

AMF的定殖还会改善根际土壤微生态,并可与外界因子根围促生细菌协同作用于植物,可以提高植物对养分的吸收,提高生长量,协同修复土壤,抑制病原微生物对宿主植物的损害。目前可应用代谢组学、转录组学、蛋白组学等联合分析技术进行研究AMF作用下植物的表型、基因型、能量分配、光合作用能力及激素分泌情况,进一步明确药用植物生长、活性物质合成、积累对不同种类AMF定殖的响应及调控机制。也可以利用相关分离技术筛选出优势AMF菌种孢子,将AMF制成生物菌肥从而促进植物的生长、功效成分的合成,也为推进药用植物的生态种植,改善药用植物的品质和质量提供新的研究思路。

## 【参考文献】

- [1] KUSARI S, HERTWECK C, SPITELLER M. Chemical ecology of endophytic fungi: origins of secondary metabolites [J]. Chem Biol, 2012, 19(7): 792-798.
- [2] DE MESQUITA C P B, SARTWELL S A, ORDEMANN E V, et al. Patterns of root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes across a mostly-unvegetated, high-elevation landscape [J]. Fungal Ecol, 2018, 36: 63-74.
- [3] REDECKER D, SCHÜBLER A, STOCKINGER H, et al. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomeromycota*) [J]. Mycorrhiza, 2013, 23(7): 515-531.
- [4] MBODJ D, EFFA-EFFA B, KANE A, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice: establishment, environmental control and impact on plant growth and resistance to abiotic stresses [J]. Rhizosphere, 2018, doi:10.1016/j.rhisph.2018.08.003.
- [5] 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 [J]. 菌物学报, 2017, 36(7): 820-850.

- [6] 王永明,范洁群,石兆勇. 中国丛枝菌根真菌分子多样性[J]. 微生物学通报, 2018, 45(11): 2399-2408.
- [7] 王发园,林先贵,周健民. 丛枝菌根与土壤修复[J]. 土壤, 2004, 36(3): 251-257.
- [8] HE X H, DUAN Y H, CHEN Y L, et al. A 60-year journey of mycorrhizal research in China: past, present and future directions[J]. Sci Chin Life Sci, 2010, 53(12): 1374-1398.
- [9] DAVISON J, MOORA M, ÖPIK M, et al. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism[J]. Science, 2015, 349(6251): 970-973.
- [10] 王丹丹,魏蓉,张薇,等. 土壤水分含量和接种摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*)对伯乐树幼苗生长的影响[J]. 广西植物, 2019, 39(7): 976-985.
- [11] GERDEMANN J W, NICOLSON T H. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting [J]. Trans British MycolSoci, 1963, 46(2): 235-244.
- [12] 王幼珊,张淑彬,殷晓芳,等. 中国大陆地区丛枝菌根真菌菌种资源的分离鉴定与形态学特征[J]. 微生物学通报, 2016, 43(10): 2154-2165.
- [13] 杨春雪,李丽丽. 丛枝菌根真菌鉴定方法的研究进展[J]. 贵州农业科学, 2014, 42(7): 93-97.
- [14] REDECKER D, MORTON J B, BRUNS T D. Aestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomales*) [J]. Mol Phylogent Evol, 2000, 14(2): 276-284.
- [15] PAPAKOSTAS S, DOOMS S, CHRISTODOULOU M, et al. Identification of cultured brachionus rotifers based on RFLP and SSCP screening [J]. Mar Biotechnol, 2006, 8(5): 547-559.
- [16] NELSON T, TAUSTA S L, GANDOTRA N, et al. Laser microdissection of plant tissue: what you see is what you get[J]. Ann Rev Plant Biol, 2006, 57(1): 181-201.
- [17] BALESTRINI R, BONFANTE P. Laser microdissection (LM): applications to plant materials [J]. Plant Biosyst, 2008, 142(2): 331-336.
- [18] 葛立傲,王国娟,马焕成,等. 栎菊木共生丛枝菌根真菌的分离鉴定[J]. 贵州农业科学, 2016, 44(10): 66-69.
- [19] 王幼珊,张淑彬,张美庆. 中国丛枝菌根真菌资源与种质资源[M]. 北京:中国农业出版社, 2012.
- [20] 李岚岚,李增平,陈熠. 无梗囊霉属真菌的分类特征及国内分布[J]. 热带生物学报, 2015, 6(3): 335-346.
- [21] 赵金莉,贺学礼. AM真菌对白芷抗旱性和药用成分含量的影响[J]. 西北农业学报, 2011, 20(3): 184-189.
- [22] 杨敏,张杰,张德全,等. 丛枝菌根真菌对掌叶大黄产量及次生代谢产物的影响[J]. 中国实验方剂学杂志, 2018, 24(10): 33-37.
- [23] ASRAR A W A, ELHINDI K M. Alleviation of drought stress of marigold (*Tagetes erecta*) plants by using arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Saudi J Biol Sci, 2011, 18(1): 93-98.
- [24] TAWARAYA K, NAITO M, WAGATSUMA T. Solubilization of insoluble inorganic phosphate by hyphal exudates of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. J Plant Nutr, 2006, 29(4): 657-665.
- [25] SAIA S, BENITEZ E, GARCIA-GARRIDO J M, et al. The effect of arbuscular mycorrhizal fungi on total plant nitrogen uptake and nitrogen recovery from soil organic material [J]. J Agric Sci, 2013, 152(3): 370-378.
- [26] 何斐. 黄土高原丛枝菌根真菌(AMF)提高刺槐抗旱性机制[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2016.
- [27] 张中峰,张金池,黄玉清,等. 接种菌根真菌对青冈栎幼苗耐旱性的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(11): 3402-3410.
- [28] 徐鹏,程亭亭,张超,等. 丛枝菌根真菌对柳枝稷苗期生长作用机制的研究[J]. 草地学报, 2017, 25(5): 1097-1102.
- [29] 刘迎娜. 水稻GRAS转录因子RAD1调控丛枝菌根共生的功能研究[D]. 南京:南京大学, 2018.
- [30] WEREMIJEWICZ J, O'REILLY L S L, JANOS D P. Arbuscular common mycorrhizal networks mediate intra- and interspecific interactions of two prairie grasses [J]. Mycorrhiza, 2018, 28(1): 71-83.
- [31] HARRISON M J, VAN B M L. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* [J]. Nature, 1995, 378(6557): 626-629.
- [32] CHOI J, SUMMERS W, PASZKOWSKI U. Mechanisms underlying establishment of arbuscular mycorrhizal symbioses [J]. Annu Rev Phytopathol, 2018, 56(1): 135-160.
- [33] 童琳,唐旭利,张静,等. 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.
- [34] JEONG K, MATTES N, CATAUSAN S, et al. Genetic diversity for mycorrhizal symbiosis and phosphate transporters in rice [J]. J Integr Plant Biol, 2015, 57(11): 969-979.
- [35] LIU F, XU Y, HAN G, et al. Identification and functional characterization of a maize phosphate transporter induced by mycorrhiza formation [J]. Plant Cell Physiol, 2018, 59(8): 1683-1694.

- [36] FREY B, SCHÜEPP H. Acquisition of nitrogen by external hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Zea mays* L[J]. *New Phytol*, 1993, 124(2):221-230.
- [37] 李侠,张俊伶. 丛枝菌根真菌对氮素的吸收作用和机制[J]. 山西大同大学学报:自然科学版, 2008, 24(6):75-78.
- [38] 李倩. 采煤塌陷区土壤接种丛枝菌根真菌和根瘤菌对苜蓿及土壤养分的影响[D]. 太原:山西农业大学, 2017.
- [39] GOVINDARAJULU M, PFEFFER P E, JIN H, et al. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Nature*, 2005, 435(7043):819-823.
- [40] LU Y Q, WANG D X, LU X L, et al. Effects of AM fungi on physiological character and nutritional component of *Atractylodes macrocephala* under different N levels[J]. *Acta Bot Bor Occi Sin*, 2011, 31(2):351-356.
- [41] KAPOOR R, GIRI B, MUKERJI K G. *Glomus macrocarpum*: a potential bioinoculant to improve essential oil quality and concentration in Dill (*Anethum graveolens* L.) and Carum (*Trachyspermum ammi*(Linn.) Sprague)[J]. *World J Microb Biot*, 2002, 18(5):459-463.
- [42] KAPOOR R, GIRI B, MUKERJI K G. Mycorrhization of coriander (*Coriandrum sativum* L.) to enhance the concentration and quality of essential oil[J]. *J Sci Food Agr*, 2002, 82(4):339-342.
- [43] KAPOOR R, GIRI B, MUKERJI K G. Improved growth and essential oil yield and quality in *Foeniculum vulgare* mill on mycorrhizal inoculation supplemented with P-fertilizer[J]. *Bioresour Technol*, 2004, 93(3):307-311.
- [44] CHAUDHARY V, KAPOOR R, BHATNAGAR A K. Effectiveness of two arbuscular mycorrhizal fungi on concentrations of essential oil and artemisinin in three accessions of *Artemisia annua* L[J]. *Appl Soil Ecol*, 2008, 40(1):174-181.
- [45] LEE J, SCAGEL C F. Chicoric acid found in basil (*Ocimum basilicum* L.) leaves[J]. *Food Chem*, 2009, 115(2):650-656
- [46] ROSA-MERA C J D L, FERRERA-CERRATO R, ALEJANDRO ALARCÓN A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and potassium bicarbonate enhance the foliar content of the vinblastine alkaloid in *Catharanthus roseus* [J]. *Plant Soil*, 2011, 349(1-2):367-376.
- [47] HE X L, LI J, HE C. Effects of AM fungi on the chemical components of *Salvia miltiorrhiza* Bge [J]. *Chin Agr Sci Bull*, 2009, 25(14):182-185.
- [48] FAN J H, YANG G T, MU L Q, et al. Effect of AMF on the content of berberine, jatrorrhizine and palmatine of *Phellodendron amurense* seedlings [J]. *Prot Forest Sci Technol*, 2006, 5:24-26.
- [49] GUO Q S, CHEN L T, LIU Z Y. Study on influence of arbuscular mycorrhizal fungi on *Pinellia ternata* yield and chemical composition[J]. *Chin J Chin Med*, 2010, 35(3):333-338.
- [50] YU Y, YU T, WANG Y, et al. Effect of inoculation time on camptothecin content in arbuscular mycorrhizal *Camptotheca acuminata* seedlings [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(6):687-694.
- [51] JITE P K, BORDE M, DUDHANE M. Role bioinoculant (AM fungi) increasing in growth, flavor content and yield in *Allium sativum* L. under field condition[J]. *Not Bot Hort Agrobot Cluj*, 2009, 37(2):124-128.
- [52] LIU J, WU L, WEI S, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, nutrient uptake and glycyrrhizin production of licorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch) [J]. *Plant Growth Regul*, 2007, 52(1):29-39.
- [53] DAO T T H, LINTHORST H J M, VERPOORTE R. Chalcone synthase and its functions in plant resistance [J]. *Phytochem Rev*, 2011, 10(3):397-412.
- [54] MONEY T. Biogenetic-type synthesis of phenolic compounds[J]. *Chem Rev*, 1970, 70(5):553-560.
- [55] VOGT T. Phenylpropanoid biosynthesis[J]. *Mol Plant*, 2010, 3(1):2-20.
- [56] 王敏强,吴沛鸿,沈益康,等. 盐胁迫下接种丛枝菌根真菌对甜菊生长和氮磷吸收的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(5):960-966
- [57] 曾斌,孙中海,何科佳,等. AMF对不同温度下枳实生苗抗氧化系统的影响[J]. *湖南农业科学*, 2012(21):117-120.
- [58] 张霁,刘大会,郭兰萍,等. 不同温度下丛枝菌根对苍术根茎生物量和挥发油的影响[J]. *中草药*, 2011, 42(2):372-375.
- [59] PRASAD A, KUMAR S, KHALIQ A, et al. Heavy metals and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi can alter the yield and chemical composition of volatile oil of sweet basil (*Ocimum basilicum* L) [J]. *Biol Fertil Soils*, 2011, 47(8):853-861.
- [60] 张海涵. 黄土高原枸杞根际微生态特征及其共生真菌调控宿主生长与耐旱响应机制[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2011.

- [61] 潘传威,刘小芳,屈鹏飞,等. 丛枝菌根真菌提高温度胁迫下枳根系抗氧化能力[J]. 长江大学学报:自然科学版,2011,8(9):263-265.
- [62] 王高飞. 土壤中重金属元素形态分析方法及形态分布的影响因素[J]. 当代化工研究,2019,6:13-14.
- [63] 陈剑芬,卢小静,曾碧健,等. 根际土壤丛枝菌根真菌对重金属积累影响的研究进展[J]. 农业研究与应用,2017,3:72-77.
- [64] ZHANG X H, ZHU Y G, CHEN B D, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to resistance of upland rice to combined metal contamination of soil [J]. J Plant Nutr, 2005, 28(12): 2065-2077.
- [65] 廖好婕,谈宇,付旺,等. 丛枝菌根真菌作用下桉树对铅的耐受机制研究[J]. 基因组学与应用生物学, 2014, 33(3): 633-639.
- [66] REPETTO O, BESTEL-CORRE G, DUMAS-GAUDOT E, et al. Targeted proteomics to identify cadmium-induced protein modifications in *Glomus mosseae*-inoculated pea roots [J]. New Phytol, 2003, 157(3): 555-567.
- [67] JIANG W, DING Y, GOU G. Influences of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and mineral element absorption of chenglu hybrid bamboo seedlings [J]. Pak J Bot, 2013, 45(1): 303-310.
- [68] 吴强盛,夏仁学,胡正嘉. 丛枝菌根对枳实生苗抗旱性的影响研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(3): 459-463.
- [69] RILLIG M C, WRIGHT S F, EVINER V T. The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: Comparing effects of five plant species [J]. Plant Soil, 2002, 238(2): 325-333.
- [70] CIAIS P, REICHSTEIN M, VIOVY N, et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003 [J]. Nature (London), 2005, 437(7085): 529-533.
- [71] AROCA R, DEL M A M, VERNIERI P, et al. Plant responses to drought stress and exogenous ABA application are modulated differently by mycorrhization in tomato and an ABA-deficient mutant (*sitiens*) [J]. Microb Ecol, 2008, 56(4): 704-719.
- [72] RUIZ-LOZANO J M, COLLADOS C, BAREA J M, et al. Cloning of cDNAs encoding SODs from lettuce plants which show differential regulation by arbuscular mycorrhizal symbiosis and by drought stress [J]. J Exp Bot, 2001, 52(364): 2241-2242.
- [73] 贺学礼,赵丽莉,李英鹏. NaCl胁迫下AM真菌对棉花生长和叶片保护酶系统的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(1): 188-193.
- [74] TESTERINK C, MUNNIK T. Phosphatidic acid: a multi-functional stress signaling lipid in plants [J]. Trends Plant Sci, 2005, 10(8): 368-375.
- [75] AL-KARAKI G N, HAMMAD R, RUSAN M. Response of two tomato cultivars differing in salt tolerance to inoculation with mycorrhizal fungi under salt stress [J]. Mycorrhiza, 2001, 11(1): 43-47.
- [76] GIRI B, KAPOOR R, MUKERJI K G. Improved tolerance of *Acacia nilotica* to salt stress by arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* may be partly related to elevated K/Na ratios in root and shoot tissues [J]. Microb Ecol, 2007, 54(4): 753-760.
- [77] ALLAKHVERDIEV S I, KRESLAVSKI V D, KLIMOV V V, et al. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis [J]. Photosynth Res, 2008, 98(1/3): 541-550.
- [78] WAHID A, GELANI S, ASHRAF M, et al. Heat tolerance in plants: an overview [J]. Environ Exp Bot, 2007, 61(3): 199-223.
- [79] GAVITO M E, OLSSON P A, ROUHIER H, et al. Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular mycorrhizal fungi [J]. New Phytol, 2005, 168(1): 179-188.
- [80] HAUGEN L M, SMITH S E. The effect of high temperature and fallow period on infection of mung bean and cashew roots by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* [J]. Plant Soil, 1992, 145(1): 71-80.
- [81] ZHU X C, SONG F B, LIU S Q, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress [J]. Plant Soil, 2011, 346(1/2): 189-199.
- [82] 陈笑莹. 低温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米碳氮代谢的影响[D]. 长春:中国科学院研究生院, 2014.
- [83] LIU A, CHEN S, CHANG R, et al. Arbuscular mycorrhizae improve low temperature tolerance in cucumber via alterations in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> accumulation and ATPase activity [J]. J Plant Res, 2014, 127(6): 775-785.
- [84] CHEN S, JIN W, LIU A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) increase growth and secondary metabolism in cucumber subjected to low temperature stress [J]. Sci Hort, 2013, 160: 222-229.

[责任编辑 顾雪竹]