

# 丛枝菌根真菌提高植物抗逆性研究进展

谌诺君<sup>1</sup>, 李 辉<sup>2</sup>, 赵子豪<sup>2</sup>, 杨春雪<sup>1\*</sup>

(1. 东北林业大学 园林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040; 2. 东北林业大学 林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

**摘要:** 丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是土壤中广泛存在的一类真菌,可以降低水分、干旱、低温、盐碱、重金属胁迫和病虫害等逆境条件对植物造成的伤害,提高植物在逆境中的抗性。首先介绍了 AM 真菌的形态特征,之后对各种逆境条件下 AM 真菌的作用进行论述,为 AM 真菌在逆境条件下的进一步推广应用提供参考和借鉴。

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 植物; 抗逆性

中图分类号: Q914.83 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2014)10-0001-05

## Research Progress on Arbuscular Mycorrhizal Fungi Improving Plant Stress Resistance

CHEN Nuo-jun<sup>1</sup>, LI Hui<sup>2</sup>, ZHAO Zi-hao<sup>2</sup>, YANG Chun-xue<sup>1\*</sup>

(1. College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;

2. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizal(AM) fungi is a kind of fungi widely existing in the soil, which can significantly reduce the damages to plants by strengthening the resistance under the adversity conditions such as water stress, drought stress, low temperature stress, salt stress, stress of heavy metals as well as diseases and insect pests. This paper firstly introduced the morphological characteristics of AM fungi, and then reviewed the research progress of AM fungi improving the plants tolerance to stress, which can give some important reference for further application of AM fungi in the adversity conditions.

**Key words:** AM fungi; plant; stress resistance

目前,随着全球气候的不断变化,低温、干旱、水涝、土壤盐渍化、重金属污染和病虫害等不良环境条件对植物生存和生长的影响逐渐加重,在多种逆境胁迫同时存在的情况下,植物的生长发育受到严重威胁,提高植物的抗逆性显得尤为重要。丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是一类能与90%以上植物形成共生体的真菌<sup>[1]</sup>,可以提高植物在盐碱、洪涝、干旱等逆境下的生存能力<sup>[2]</sup>。AM真菌能够促进植物对土壤中矿质元素,尤其是磷的吸收<sup>[2]</sup>,提高植物在干旱、低温和盐碱胁迫下的抗性,

同时在提高果实品质、作物生物产量方面也有明显效果<sup>[3]</sup>。综述了 AM 真菌在提高植物抗逆性方面的研究进展,旨在为 AM 真菌在逆境条件下的进一步推广应用提供参考和借鉴。

### 1 AM 真菌的形态特征

丛枝菌根的形态结构包括泡囊、丛枝、内生菌丝、外生菌丝及孢子和孢子果,AM真菌的菌丝进入细胞内产生菌丝圈和连续不断的二叉分枝,形成一个树状结构<sup>[4]</sup>(图1),即丛枝。AM真菌可形成不

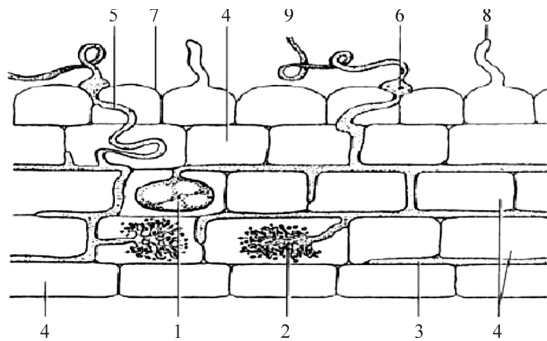
收稿日期: 2014-03-17

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金项目(DL10BA15); 黑龙江省博士后资助经费项目(LBH-Z11250); 哈尔滨市科技创新人才研究专项资金项目(RC2011QN002041); 东北林业大学大学生创新创业训练计划项目(201310225020)

作者简介: 谌诺君(1993-),女,湖北怀化人,在读本科生,研究方向: 植物景观设计。E-mail: nuonuojun369@163.com

\* 通讯作者: 杨春雪(1977-),女,黑龙江伊春人,副教授,博士,主要从事植物逆境生物学研究。E-mail: senxiu99@163.com

同形态结构的丛枝,其中,Arum(A)型和 Paris(P)型最为典型<sup>[5]</sup>。Szymon 等<sup>[6]</sup>对 15 种药用植物观察发现,大多数植物中 AM 真菌形成 A 型,少数形成 P 型,部分是中间型。有些 AM 真菌在内生菌丝端部或者其他某个部位(主要是端部)形成球形、圆形、卵形或不规则形状的泡囊(图 1),而有些 AM 真菌则没有泡囊结构<sup>[7]</sup>。



引自文献[7]。1. 泡囊; 2. 丛枝; 3. 胞间菌丝; 4. 宿主细胞; 5. 胞内生菌丝; 6. 侵入点; 7. 宿主表皮细胞; 8. 宿主根毛; 9. 外生菌丝

图 1 丛枝菌根结构模式

## 2 AM 真菌对植物抗逆性的影响

### 2.1 抗寒性

植物受到低温伤害时,质膜的结构和功能受到伤害,导致细胞膜透性增大,电解质外渗,电导率增大<sup>[8]</sup>,AM 真菌在低温胁迫下能促进植物对矿质养分的吸收和转运,进而增强植物的抗寒性<sup>[9]</sup>。

刘爱荣等<sup>[10]</sup>在低温条件下对黄瓜(*Cucumis sativus*)幼苗接种摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)后发现,黄瓜幼苗的抗氧化酶活性显著高于未接种植株,AM 真菌促进了过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)在 mRNA 水平上的表达,降低了膜脂过氧化化的程度,从而缓解了低温胁迫对细胞的伤害。低温下的番茄(*Lycopersicon esculentum*)在接种摩西球囊霉后,显著缓解了膜脂过氧化作用对番茄幼苗的伤害,提高了果实的色泽<sup>[11]</sup>。Paradis 等<sup>[12]</sup>认为,植物叶绿素含量的多少及叶片叶绿素荧光参数的大小可以直接影响植物在低温下的抗性。朱光灿等<sup>[13]</sup>对低温胁迫下的玉米(*Zea mays*)接种幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)后发现,菌根玉米的相对叶绿素含量高于未接种植株,且具有较高的最大荧光(Fm)、可变荧光(Fv)和最大光化学效率(Fv/Fm),说明 AM 真菌通过增加叶片的叶绿素含量、改变叶绿素荧光参数来提高植物在低温下的抗性。

### 2.2 抗旱性

干旱严重影响了根系的吸水能力,造成质膜损伤,导致植株枯萎最后死亡<sup>[14]</sup>。AM 真菌能明显增加土壤通过根输送到植物叶片的水量,提高植物对干旱的耐受力<sup>[15]</sup>。

魏源等<sup>[16]</sup>研究发现,AM 真菌由于其特有的菌丝结构,能通过缠绕土壤微粒形成土壤微聚体,使土壤保持一定的空隙,而植物则通过土壤空隙吸取水分和营养,提高了植物在干旱胁迫下的抗性。干旱胁迫下,摩西球囊霉和根内球囊霉(*Glomus intraradices*)混合接种,显著提高了蒙古扁桃(*Amygdalus mongolica*)和宽叶车前(*Plantago major*)的地下部鲜质量、干质量和地上部干质量<sup>[17-18]</sup>。AM 真菌的根外菌丝在干旱条件下能产生细胞分裂素(CTK)等内源激素,通过增加宿主植物内源激素脱落酸(ABA)的水平,促使气孔关闭,降低叶片蒸腾,减少水分损失来保护柑橘属(*Citrus*)植物<sup>[19]</sup>。接种 AM 真菌还能影响宿主植物其他内源激素水平,如:对向日葵(*Helianthus annuus*)接种摩西球囊霉后,内源激素(IAA、ZR 和 GA)合成基因在宿主植物花瓣中强烈表达,花瓣凋落的时间明显晚于未接种植株,延长了向日葵在干旱条件下的观赏时间<sup>[20]</sup>。干旱胁迫下,摩西球囊霉还能提高小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)和刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的叶片相对含水量,降低叶片中水分饱和和亏缺(WSD)值,显著增强根系的活力<sup>[17,21]</sup>。

### 2.3 耐涝性

土壤含水量过多会使植物长时间进行无氧呼吸,不利于植物的生长,并且导致土壤的 pH 值降低,严重影响植物对 N、P 的吸收。这种影响远远大于干旱造成的影响<sup>[22]</sup>。AM 真菌能增强植物的耐涝性,增强植物对 N、P、K 等元素的吸收利用,从而促进植物的生长<sup>[23]</sup>。

根内球囊霉通过激活贮藏脂质的生物合成促进了磷脂酸和己糖代谢,使苯并(a)芘基因易位和下移,大大减少了水淹条件下根系对苯并(a)芘的吸收,使根细胞免受有毒物质的危害<sup>[24]</sup>。沾屑多孢囊霉(*Diversispora spurca*)是最新发现的 7 个 AM 真菌菌种之一<sup>[25]</sup>,它能增加水淹 37 d 后的柑橘(*Citrus reticulata* Blanco)和紫檀属植物(*Pterocarpus officinalis*)的不定根数量及根表面积,增加氧气向浸水部分扩散<sup>[26-27]</sup>。摩西球囊霉能提高海水浸涝下沙生类植物的耐涝性,促进通气组织的发育<sup>[28]</sup>。此外,AM 真菌能够提高大把狼尾草(*Bidens frondosa*)和旱莲草(*Eclipta prostrata*)的光合作用和组织中渗透调节物

质含量,增强植株在水涝下的长势<sup>[29]</sup>。

#### 2.4 耐盐性

土壤盐渍化抑制了植物对土壤中营养和水分的利用。严重时,细胞会由于渗透作用而破裂,甚至死亡<sup>[30]</sup>。AM 真菌能够降低植物根围 pH 值,增加土壤团聚体数量,从而降低盐离子对植物的毒害<sup>[31]</sup>。

在 100 mmol/L NaCl 水平下,接种根内球囊霉和摩西球囊霉能促进柑橘属植株对 P、K、Mg 等营养元素的吸收,从而增强植物的光合作用,但印度酸橘(*Citrus reshni*)对 Mg 的吸收能力明显强于阿蕾蒙(*Citrus macrophylla*),说明 AM 真菌提高盐胁迫下不同柑橘属植物光合作用的强弱效果不同<sup>[32]</sup>。Allen<sup>[33]</sup>认为,土壤含盐量过高会使土壤的空隙变小,阻止植物对土壤中水分的吸收,对格兰马草(*Bouteloua gracilis*)接种聚生球囊霉(*Glomus fasciculatus*)后发现,AM 真菌的菌丝直径比植物的根毛小,可以伸进根毛所不能穿入的微小土壤孔隙中,吸取水分和营养;同时,AM 真菌的菌丝会形成菌丝网,这在一定程度上扩大了植物的侧根和不定根的吸收面积,从而增强了植物在盐胁迫下的抗性。人工接种 AM 混合菌剂(*Glomus mosseae*、*G. intraradices*、*G. etunicatum*)后,米老排(*Mytilarea laeosis*)和红花(*Carthamus tinctorius*)的干质量显著高于未接种对照,高盐下生长的红花叶片中脯氨酸和可溶性蛋白仍能保持一定含量<sup>[34-35]</sup>。在不同浓度(0.5%和 1.0%)NaCl 胁迫下,对番茄接种摩西球囊霉能促进植株对水分和营养的吸收,使番茄的质膜水孔蛋白基因(*LeAQP2*)表达上调<sup>[36-37]</sup>。根内球囊霉通过降低盐碱条件下生菜(*Lactuca sativa*)的 ABA 分泌量刺激独脚金内酯的产生,而独脚金内酯可刺激 AM 真菌菌丝与寄主植物建立信号分子关联,从而强化 AM 真菌与盐碱植物的共生关系<sup>[38]</sup>。

#### 2.5 耐重金属毒害能力

土壤受到重金属的污染后,会严重影响植物的生长,并引起各种各样的病害症状<sup>[39]</sup>。AM 真菌能够不同程度地提高植物抗重金属危害的能力,减少重金属向植物地上部的运输,从而减轻植物受重金属的毒害<sup>[40]</sup>。

AM 真菌通过菌丝对重金属的过滤和菌丝固持作用降低了 Mn 对小麦(*Triticum aestivum*)组织造成的伤害,抑制了小麦对 As 的摄入量,从而刺激小麦对 P、S 的吸收,缓解了金属毒害<sup>[41]</sup>。此外,AM 真菌中具有半胱氨酸配位体,它能与土壤中过量的 Zn 和 Cd 发生螯合作用<sup>[42]</sup>,形成一类被称为“金属硫因”类的结合物质<sup>[43]</sup>,这可能是 AM 真菌解除三

叶草(*Trifolium repens*)受 Zn 毒害的机制之一<sup>[44]</sup>。蚯蚓能够吸持南瓜(*Cucurbita moschata*)地下部 3~5 环高分子量的多环芳烃(PAHs)化合物<sup>[45]</sup>,同时接种 AM 真菌和蚯蚓可以促进 AM 真菌侵染南瓜,显著提高南瓜修复土壤中 Phe(菲)、Ant(蒽)、Pyr(芘)、BkF[苯并(k)荧蒽]、BaP[苯并(a)芘]、BPer[苯并(g,h,i)芘]等 PAHs 污染物的效率,降低 PAHs 对根系的胁迫,有利于南瓜转移根系吸收的高浓度 PAHs 化合物至地上部,提高南瓜在高浓度 PAHs 污染土壤中的存活率<sup>[46]</sup>。荫性球囊霉(*Glomus tenebrosus*)能明显降低 Cd 对铁线蕨(*Pellaea viridis*)和海岸松(*Pinus pinaster*)幼苗的伤害<sup>[47-48]</sup>。AM 真菌分泌的一种糖蛋白——球囊霉素(glomalin),可以固持一定量的重金属,如 Cu、Pb、Ni 等<sup>[49]</sup>,有效减少了尾矿中稀土元素和 La、Ce、Pr、Nd 等重金属对玉米和高粱(*Sorghum bicolour*)的伤害<sup>[50]</sup>。

#### 2.6 耐病性

病原菌侵染植物后导致植物长势变弱,生长发育受阻,对植物造成严重危害<sup>[51]</sup>。AM 真菌能够改善植物营养和水分状况,诱导植物体内酶的活性,增加植物细胞内生化拮抗物质的含量,从而提高其抗病性和耐病性<sup>[52]</sup>。

根内球囊霉能够改变油橄榄树(*Olea europaea*)根际微生物区系的平衡,刺激对土传病原菌有拮抗作用的放线菌的活性,使有益放线菌数量增加,从而抵抗病原物的侵袭<sup>[53]</sup>。AM 真菌可增强植物的抗氧化能力,使植物的细胞壁在一定程度上加厚<sup>[54]</sup>,如,将集球囊霉(*Glomus fasciculatum*)接种到患有枯萎病和炭疽病的仙客来(*Cyclamen persicum*)中后,SOD 活性和抗坏血酸含量增加,植物抗氧化能力增强<sup>[55]</sup>。摩西球囊霉提高了不同品种番茄对镰刀菌的抗性,但抗性程度不一致<sup>[56]</sup>。聚丛球囊霉(*Glomus aggregatum*) + 生防制剂 20 mL 能有效防治烟草青枯病,摩西球囊霉 + 生防制剂 20 mL 也能在一定程度上降低烟草感染青枯病的概率,但效果不如聚丛球囊霉<sup>[57]</sup>。

### 3 展望

综上所述,AM 真菌能够提高植物在低温、干旱、水涝、土壤盐渍化、重金属污染和病虫害等逆境下的抗性。AM 真菌已广泛应用于干旱、半干旱地区造林,改良盐碱土壤,保护生态等方面<sup>[58-59]</sup>。但菌根生物学作为一门新兴的学科分支,仍需进一步研究。首先,AM 真菌的抗逆性机制没有统一的结论,

深入研究 AM 真菌提高植物在逆境中的耐受力时缺乏针对性,应加强 AM 真菌提高植物抗性的分子生物学机制研究。其次,AM 真菌的种类众多,每一种 AM 真菌提高植物在逆境下的生活力的效果不同,所以有必要建立 AM 真菌—植物—逆境数据库,筛选和鉴定出在单一逆境下和复合逆境下发挥作用的 AM 真菌菌种,扩大 AM 真菌的实际应用范围。最后,由于目前针对 AM 真菌提高植物抗性研究的试验材料和指标侧重点不同,得出的结论差异性较大,且所有的试验都是单因子胁迫下的抗性试验,而在实际生产中,环境条件复杂,这对 AM 真菌在复杂逆境下的应用指导意义有限。

#### 参考文献:

- [1] 刘润进,李晓龙. 丛枝菌根及其应用[M]. 北京:科学出版社,2000.
- [2] Abbaspour H, Saeidi-Sar S, Afshari H, et al. Tolerance of mycorrhiza infected pistachio (*Pistacia vera*) seedling to drought stress under glasshouse conditions[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(7): 704-709.
- [3] 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.
- [4] 袁志林,陈连庆. 菌根共生体形成过程中的信号识别与转导机制[J]. 微生物学通报, 2007, 34(1): 161-164.
- [5] Dickson S. The Arum-Paris continuum of mycorrhizal symbioses[J]. New Phytologist, 2004, 163: 187-200.
- [6] Szymon Z, Janusz B, Waldemar B. Fungal root endophyte associations of medicinal plants[J]. Nova Hedwigia, 2012, 94: 525-540.
- [7] 孔佩佩. 丛枝菌根真菌对切花月季和切花菊生长及温度胁迫耐受性的影响[D]. 北京:中国农业科学院, 2011.
- [8] Zhu X C, Song F B, Xu H W. Arbuscular mycorrhizae improves low temperature stress in maize via alterations in host water status and photosynthesis[J]. Plant and Soil, 2010, 331(1/2): 129-137.
- [9] Lu M H, Lou Q F, Chen J F. A review on chilling injury and cold tolerance in *Cucumis sativus* [J]. Chin Bull Bot, 2004, 21: 578-586.
- [10] 刘爱荣,陈双臣,刘燕英,等. 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.
- [11] 闫妍,孙超,于贤昌,等. 低温胁迫对接种丛枝菌根真菌番茄幼苗生理特性的影响[J]. 中国农业大学学报, 2011, 16(6): 64-69.
- [12] Paradis R, Dalpe Y, Charest C. The combined effect of arbuscular mycorrhizas and short-term cold exposure on wheat[J]. New Phytologist, 1995, 129: 633-642.
- [13] 朱先灿,宋凤斌,徐洪文. 低温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(2): 470-475.
- [14] Caravaca F, Barea J M, Palenzuela J, et al. Establishment of shrub species in a degraded semiarid site after inoculation with native or allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Applied Soil Ecology, 2003, 22(2): 103-111.
- [15] Yamato M, Ikeda S, Iwase K. Community of arbuscular mycorrhizal fungi in drought resistant plants, *Moringa* spp., in semiarid regions in Madagascar and Uganda[J]. Mycoscience, 2009, 50(2): 100-105.
- [16] 魏源,王世杰,刘秀明,等. 丛枝菌根真菌及在石漠化治理中的应用探讨[J]. 地球与环境, 2012, 40(1): 84-92.
- [17] 张华. AM 真菌对小叶锦鸡儿和蒙古扁桃生长、抗旱性及总黄酮含量的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古大学, 2013.
- [18] Ferrazzano S, Williamson P S. Benefits of mycorrhizal inoculation in reintroduction of endangered plant species under drought conditions[J]. Journal of Arid Environments, 2013, 98: 123-125.
- [19] Wu Q S, Srivastava A K, Zou Y N. AMF induced tolerance to drought stress in citrus: A review[J]. Scientia Horticulturae, 2013, 164: 77-87.
- [20] Gholamhoseini M, Ghalavand A, Dolatabadian A, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on growth, yield, nutrient uptake and irrigation water productivity of sunflowers grown under drought stress [J]. Agricultural Water Management, 2013, 117: 106-114.
- [21] 田帅. 水分胁迫下丛枝菌根真菌对刺槐生理生化特性的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2013.
- [22] García L, Mendoza R, Pomar M C. Deficit and excess of soil water impact on plant growth of *Lotus tenuis* by affecting nutrient uptake and arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Plant and Soil, 2008, 304: 117-131.
- [23] Ray A M, Inouye R S. Effects of water-level fluctuations on the arbuscular mycorrhizal colonization of *Typha latifolia* L [J]. Aquatic Botany, 2006, 84(3): 210-216.
- [24] Maryline C, Joël F, Djouher D, et al. The arbuscular mycorrhizal *Rhizophagus irregularis* activates storage lipid biosynthesis to cope with the benzo(a) pyrene oxidative stress [J]. Phytochemistry, 2014, 97: 30-37.
- [25] 张英,高清明,郭良栋. 中国丛枝菌根真菌七个新记录种[J]. 菌物学报, 2007, 26(2): 174-178.
- [26] Wu Q S, Zou Y N, Huang Y M. The arbuscular mycorrhizal fungus *Diversispora spurca* ameliorates effects of waterlogging on growth, root system architecture and antioxidant enzyme activities of citrus seedlings[J]. Fungal Ecology, 2013, 6(1): 37-43.
- [27] Fougères L, Renciot S, Muller F, et al. Arbuscular mycorrhizal colonization and nodulation improve flooding tolerance in *Pterocarpus officinalis* Jacq seedlings[J]. Mycorrhiza, 2007, 17(3): 159-166.
- [28] Camprubi A, Abril M, Estaun V, et al. Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to the survival of psammophilic plants after sea water flooding [J]. Plant and Soil, 2012, 351(1/2): 97-105.

- [29] Stevens K J, Wall C B, Janssen J A. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on seedling growth and development of two wetland plants, *Bidens frondosa* L. and *Eclipta prostrata* (L.) L. grown under three levels of water availability[J]. Mycorrhiza, 2011, 21(4): 279-288.
- [30] 樊丽. 丛枝菌根真菌对草莓耐盐性及果实品质的影响[D]. 北京:中国农业科学院, 2011.
- [31] 宰学明, 郝振萍, 张焕仕, 等. NaCl 胁迫下 AM 真菌对滨梅叶片中抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响[J]. 植物生理学报, 2013, 49(1): 41-46.
- [32] Navarro J M, Pérez-Tornero O, Morte A. Alleviation of salt stress in citrus seedlings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi depends on the rootstock salt tolerance[J]. Journal of Plant Physiology, 2014, 171(1): 76-85.
- [33] Allen M F. Influence of vesicular arbuscular mycorrhizae on water movement through *Bouteloua gracilis* Lag ex Steud[J]. New Phytol, 1982, 91: 191-196.
- [34] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京:科学出版社, 2007: 386-387.
- [35] 曾广萍, 张霞, 刘红玲, 等. 盐胁迫下 AM 真菌对红花耐盐性的影响[J]. 植物生理学报, 2011, 47(11): 1069-1074.
- [36] 贺忠群, 贺超兴, 闫妍, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对番茄吸水及水孔蛋白基因表达的调控[J]. 园艺学报, 2011, 38(2): 273-280.
- [37] 贺忠群, 贺超兴. 盐渍条件下丛枝菌根真菌对番茄营养吸收及离子毒害的影响[J]. 华北农学报, 2013, 28(1): 181-186.
- [38] Aroca R, Ruiz-Lozano J M, Zamarreño A M, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants[J]. Journal of Plant Physiology, 2013, 170(1): 47-55.
- [39] Christie P, Li X L, Chen B D. Arbuscular mycorrhiza can depress translocation of zinc to shoots of host plants in soils moderately polluted with zinc[J]. Plant and Soil, 2004, 261(1/2): 209-217.
- [40] Wang F Y, Lin X G, Yin R. Heavy metal uptake by arbuscular mycorrhizas of *Elsholtzia splendens* and the potential for phytoremediation of contaminated soil[J]. Plant and Soil, 2005, 269(1/2): 225-232.
- [41] Brito I, Carvalho M, Alho L, et al. Managing arbuscular mycorrhizal fungi for bioprotection: Mn toxicity[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2014, 68: 78-84.
- [42] Dehn B, Schuepp H. Influence of VAM on the uptake and distribution of heavy metal in plants[J]. Agric Ecosyst Environ, 1989, 29: 79-83.
- [43] Lerch K. Copper metal lithopone in a copper binding protein from *Neurospora crassa* [J]. Nature, 1980, 284: 368-370.
- [44] 杨秀梅. 丛枝菌根真菌对铅锌尾矿植被恢复作用的试验研究[D]. 北京:北京林业大学, 2008.
- [45] Jonker M T, Van Der Heijden S A, Kreitinger J P, et al. Predicting PAH bioaccumulation and toxicity in earthworms exposed to manufactured gas plant soils with solid-phase microextraction[J]. Environmental Science and Technology, 2007, 41(21): 7472-7478.
- [46] 白建峰, 秦华, 张承龙, 等. 蚯蚓和丛枝菌根真菌对南瓜修复多环芳烃污染土壤的影响[J]. 土壤通报, 2013, 44(1): 202-206.
- [47] Turnau K, Przybyłowicz W J, Ryszka P, et al. Mycorrhizal fungi modify element distribution in gametophytes and sporophytes of a fern *Pellaea viridis* from metaliferous soils[J]. Chemosphere, 2013, 92(9): 1267-1273.
- [48] Sousa N R, Ramos M A, Marques A P. A genotype dependent-response to cadmium contamination in soil is displayed by *Pinus pinaster* in symbiosis with different mycorrhizal fungi[J]. Applied Soil Ecology, 2014, 76: 7-13.
- [49] 王发园, 林先贵. 丛枝菌根在植物修复重金属污染土壤中的作用[J]. 生态学报, 2007, 27(2): 793-801.
- [50] Guo W, Zhao R X, Zhao W J, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on maize (*Zea mays* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) grown in rare earth elements of mine tailings[J]. Applied Soil Ecology, 2013, 72: 85-92.
- [51] 王倡宪, 李晓林, 宋福强, 等. 两种丛枝菌根真菌对黄瓜苗枯萎病的防效及根系抗病相关酶活性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(1): 53-57.
- [52] Affokpon A, Coyne D L, Lawouin L, et al. Effectiveness of native West African arbuscular mycorrhizal fungi in protecting vegetable crops against root-knot nematodes[J]. Biol Fertil Soils, 2011, 47(2): 207-217.
- [53] Mechri B, Manga A G B, Tekaya M, et al. Changes in microbial communities and carbohydrate profiles induced by the mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) in rhizosphere of olive trees (*Olea europaea* L.) [J]. Applied Soil Ecology, 2014, 75: 124-133.
- [54] Clegg S, Gobran G R. Effects of aluminium on growth and root reactions of phosphorus stressed *Betula pendula* seedlings[J]. Plant and Soil, 1995, 169(1): 173-178.
- [55] Maya M A, Matsubara Y I. Tolerance to *Fusarium* wilt and anthracnose diseases and changes of antioxidative activity in mycorrhizal cyclamen[J]. Crop Protection, 2013, 47: 41-48.
- [56] Steinkellner S, Hage-Ahmed K, García-Garrido J M, et al. A comparison of wild-type, old and modern tomato cultivars in the interaction with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and the tomato pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* [J]. Mycorrhiza, 2012, 22(3): 189-194.
- [57] 曾维爱, 龙世平, 李宏光, 等. 苗期接种不同丛枝菌根真菌对烟草青枯病防治效果的影响[J]. 南方农业学报, 2011, 42(6): 612-615.
- [58] 刘春艳, 王桂森, 郝永娟, 等. 菌根生物技术在盐碱地造林绿化中的应用前景[J]. 天津农业科学, 2010, 16(5): 111-114.
- [59] 常勃, 李建华, 卢朝东, 等. 微生物复垦技术在矿区生态重建中的应用[J]. 山西农业科学, 2012, 40(10): 1071-1074.