



## 丛枝菌根真菌-植物-根际微生物互作研究进展与展望

储 薇, 郭信来, 张 晨, 周柳婷, 吴则焰, 林文雄

### Research progress and future directions of arbuscular mycorrhizal fungi-plant-rhizosphere microbial interaction

CHU Wei, GUO Xinlai, ZHANG Chen, ZHOU Liuting, WU Zeyan, and LIN Wenxiong

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12357/cjea.20220093>

## 您可能感兴趣的其他文章

### Articles you may be interested in

#### 干旱胁迫下丛枝菌根对大豆抗氧化代谢及根围微生物的影响

Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on antioxidant metabolism and rhizo-spheric micro-organism of soybean (*Glycine max*) under drought stress

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(4): 526-537

#### Bt基因导入对侵染丛枝菌根真菌的玉米生长生理及磷转运基因表达的影响

Effect of Bt gene insertion on growth, physiology and gene expression of phosphorus transporter gene of corn after arbuscular mycorrhizal fungi colonization

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(8): 1198-1205

#### 长期保护性耕作对丛枝菌根真菌多样性的影响

Effect of long-term conservation tillage on arbuscular mycorrhizal fungi diversity

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(7): 1048-1055

#### 接种菌根真菌对不同磷效率基因型大豆生长和磷吸收的影响

Effect of mycorrhizal fungal inoculation on the growth and phosphorus uptake by soybean genotypes with different phosphorus use efficiency

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(3): 357-364

#### 铅胁迫下接种AM真菌对龙葵根际土壤微生物群落代谢特征的影响

Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on metabolic characteristics of microbial community in *Solanum nigrum* rhizosphere soil with lead stress

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(4): 545-553

#### 生物炭和AM真菌配施对连作辣椒生长和土壤养分的影响

Effects of biochar and arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of continuous cropping pepper and soil nutrient status

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(10): 1600-1608



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

DOI: 10.12357/cjea.20220093

储薇, 郭信来, 张晨, 周柳婷, 吴则焰, 林文雄. 丛枝菌根真菌-植物-根际微生物互作研究进展与展望[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(11): 1709–1721

CHU W, GUO X L, ZHANG C, ZHOU L T, WU Z Y, LIN W X. Research progress and future directions of arbuscular mycorrhizal fungi-plant-rhizosphere microbial interaction[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(11): 1709–1721

# 丛枝菌根真菌-植物-根际微生物互作研究进展与展望\*

储薇, 郭信来, 张晨, 周柳婷, 吴则焰\*\*, 林文雄

(福建农林大学生命科学学院 福州 350002)

**摘要:** 根际微生态作为土壤生态环境的热区, 以多种方式影响着植物的生长和代谢, 许多科学家将根系视为第二次绿色革命的关键。丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)是植物最普遍的菌根共生类别之一, 与陆地植物的进化史密不可分。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)与宿主植物根系形成的菌根共生体可改变植株根系形态、改善营养状况, 从而促进宿主植物的生长发育, 提高抗逆性及抗病性, 参与植物的许多生理代谢过程, 并通过对土壤结构及微生物群落结构的调节间接影响植物的生长。本文简述了AMF与植物、根际微生物和菌根辅助菌(mycorrhizae helper bacteria, MHB)的互作研究结果, 探讨了菌根共生对植株建立、竞争、维持生物多样性及其在地球环境生态中的重要作用。尽管AMF与植株共生已经表现出良好的生产效益, 但是大多数科学文献报道的研究都是在受控条件(生长室或温室、无菌基质)下进行的, 由于AMF在自然环境中的响应可能会发生显著变化, 因此我们还需要在田间条件下评估AMF的能力。其次, 进一步探索植物与真菌分子对话中的共生基因网络和关键转录因子、破译MHB的关键代谢信号通路也十分重要。

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 菌根网络; 生态功能; 促进作用; 抗性

中图分类号: S181

开放科学码(资源服务)标识码(OSID):



## Research progress and future directions of arbuscular mycorrhizal fungi-plant-rhizosphere microbial interaction\*

CHU Wei, GUO Xinlai, ZHANG Chen, ZHOU Liuting, WU Zeyan\*\*, LIN Wenxiong

(College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

**Abstract:** Microecology of rhizosphere, a key area of soil ecology, affects plant growth and metabolism in many ways. Many scientists regard the root system as key to the second green revolution. Arbuscular mycorrhizal (AM) is one of the most common mycorrhizal symbiotic categories of plants and is closely related to the evolutionary history of terrestrial plants. Mycorrhizal symbionts formed by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and host plant roots can change plant root morphology and improve nutritional status to promote the growth and development of host plants, improve stress resistance and disease resistance, participate in many physiological metabolic processes of plants, and indirectly affect plant growth through the regulation of soil structure and microbial community structure. This paper briefly describes the interaction between AMF and plants, rhizosphere microorganisms, and mycorrhizal helper bacteria (MHB); and discusses the important role of mycorrhizal symbiosis in plant establishment, competition, maintenance of biodiversity, and its role in the Earth's ecology. Although the symbiosis between AMF and plants has shown good production bene-

\* 国家自然科学基金项目(31500443)、福建省自然科学基金项目(2022J01139)、2022年福建农林大学科技创新专项(KFb22046XA)和福建农林大学生态学一流学科建设项目资助

\*\* 通信作者: 吴则焰, 主要研究方向为森林生态学和分子生态学。E-mail: wuzeyan0977@126.com

储薇, 主要研究方向为森林生态学和分子生态学。E-mail: 849935889@qq.com

收稿日期: 2022-02-11 接受日期: 2022-05-23

\* This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (31500443), the Natural Science Foundation of Fujian Province (2022J01139), 2022 Fujian Agriculture and Forestry University Science and Technology Innovation Project (KFb22046XA), Fujian Agriculture and Forestry University Ecological First-Class Discipline Construction Project.

\*\* Corresponding author, E-mail: wuzeyan0977@126.com

Received Feb. 11, 2022; accepted May 23, 2022

fits, most of the studies reported in the scientific literatures have been carried out under controlled conditions (growth chamber or greenhouse, sterile substrate). Because the response of AMF in the natural environment may differ significantly, it is also needed to evaluate the ability of AMF under field conditions. It is also very important to further explore the symbiotic gene network and key transcription factors in the molecular dialogue between plants and fungi, and decipher the key metabolic signaling pathway of MHB.

**Keywords:** Arbuscular mycorrhiza fungi (AMF); Mycorrhizas network; Ecological function; Growth promoting effect; Resistance

菌根是土壤中部分真菌的菌丝与高等植物根系形成的一种共生体。共生真菌从植物体内获取生长发育所必要的碳源与能源物质,同时共生真菌扩大根系的吸收范围,增强植物对水和养分的吸收。菌根真菌在陆地生态系统中广泛存在,大部分现存的维管植物和非维管植物均可与之形成菌根,占全球植物种类近 80%,其中又以被子植物居多<sup>[1]</sup>。依据参与共生的真菌与植物的种类以及所形成共生体系的特点,这些菌根主要被分为 4 大类:外生菌根(ectomycorrhizas, ECM)、丛枝菌根(arbuscular mycorrhizas, AM)、兰科菌根(orchid mycorrhizas, ORM)和杜鹃花类菌根(ericoid mycorrhizas, ERM)。

其中 AM 分布最为广泛(72%),自早期陆地植物定殖起就发挥着重要作用,与植物进化史密不可分<sup>[2]</sup>。AM 的主要特点是在植物根内产生“泡囊”(vesicles)和“丛枝”(arbuscles)两大典型结构,因此称泡囊-丛枝菌根(vesicular-arbuscular mycorrhiza, VAM)。但部分类型的真菌不能在根内产生泡囊,却均可形成丛枝,故此类菌根又称丛枝菌根,此类真菌便称为丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)。AMF 属于球形菌门(Glomeromycota),被分为球囊菌纲(Glomeromycetes)、原囊霉纲(Archaeosporomycetes)、类球囊霉纲(Paraglomeromycetes) 3 类,截至目前,共发现 11 科 25 属 250 种<sup>[3]</sup>。AMF 与植物之间的相互作用提高了植物对土壤资源的利用率,能更好地应对各种环境胁迫,特别是气候变化<sup>[4]</sup>、干旱胁迫<sup>[5]</sup>、盐碱和重金属污染<sup>[6]</sup>,也增强了植物对生物干扰的耐受性<sup>[7]</sup>。随着我国生态农业的发展,菌根的研究及应用受到了广泛关注。本文综述了 AMF 与植物、其他土壤微生物和菌根网络的互作研究成果,探讨了菌根共生对植株建立、竞争、维持生物多样性及其在地球环境生态中的重要作用,并对 AM 的研究提出了展望,旨在为进一步理解 AMF 在植物互作中的生态学功能提供参考。

## 1 丛枝菌根真菌与植物互作

### 1.1 共生机制

AMF 孢子在土壤中萌发,产生的菌丝通过扁平的分枝结构接触宿主植物侧根表皮细胞,这种结构

被称为“菌基”。菌基和表皮细胞壁在软化和交织过程中附着<sup>[8]</sup>,穿透菌丝,继续发育后穿过外层根细胞层,形成松散的细胞内卷曲或分枝菌丝两种不同的定殖模式,最后到达内皮层细胞,形成树状的丛枝菌丝<sup>[9]</sup>。AMF 的菌丝从来不直接接触宿主植物细胞的细胞质,而是被限制在质外空间的不同共生界面内。这个界面被丛枝周膜(periarbuscular membrane, PAM)包裹,并将丛枝从细胞质中分离出来,形成营养物质交换的主要场所,因此被认为是所有菌根共生体的功能核心<sup>[10]</sup>。

在 AMF 的定殖过程中,AMF 激活了植物细胞分裂的相关机制<sup>[11]</sup>。植物根系则通过合成释放类胡萝卜素衍生物、类黄酮等,诱导 AMF 的能量代谢,刺激孢子的萌发和菌丝分枝<sup>[12-13]</sup>。宿主植物将合成的脂肪酸转移到真菌中以维持 AMF 定殖,该转移依赖于 RAM2 (Required for Arbuscular Mycorrhization 2) 和 ATP 结合盒转运蛋白介导的植物脂质运输途径<sup>[14]</sup>。此外脂肪酸也可诱导 AMF 在非共生阶段产生次生孢子<sup>[15]</sup>。从根分泌物中提取的一种纯化倍半萜内酯——独脚金内酯(strigolactone, sl)和合成类似物 GR24 已被证明能诱导 AMF 菌丝分支并激活其线粒体能量代谢<sup>[16]</sup>。一些非宿主植株根系的分泌物会抑制 AMF 产孢和对宿主植物的侵染。土壤 P 的有效性和宿主植物 C 含量以及与菌根的根、孢子、孢子果和根外菌丝共生的细菌也均被证明为激活或抑制 AMF 共生的信号<sup>[17-19]</sup>。蛋白磷酸酶 2A (Protein Phosphatase 2A, PP2A) 调控亚基已被证明参与植物与 AMF 之间的信号传递过程<sup>[20]</sup>。针对 AMF 共生中 N、C、P 等元素吸收、同化和转运的具体过程,研究者们已构建了多种模型<sup>[18]</sup>。

### 1.2 AMF 与宿主植物的互作

一般认为,AMF 主要以糖的形式从植物中吸收营养物质。而 AMF 通过多种途径提高共生植物对水分、营养元素的吸收和重金属元素的固持,促进植株生长<sup>[21]</sup>,特别是对胁迫环境中 P、K 等的吸收以及植物干重增加具有重要意义<sup>[22-23]</sup>。菌根植物还比非菌根植物含有更多的 C<sup>[24]</sup>、N<sup>[21]</sup>、Fe 和 Zn<sup>[25]</sup>,并且随土壤有机质的增加,养分吸收能力也会增强,但随

着 P 的增加会降低 AMF 侵染率和加剧 AMF 孢子化<sup>[26]</sup>。近些年发现兰花科 (Orchidaceae) 和杜鹃花科 (Ericaceae) 中的一些绿色光合作用植物可以从与其根共生的 AMF 中吸收 C, 这种双重营养能力被称为混合营养<sup>[27]</sup>。最新研究发现植物可以依据自身 P 营养状态, 通过 P 响应网络对直接 P 吸收途径和菌根共生 P 吸收途径进行统一调控<sup>[28]</sup>。这些真菌通过土壤中的根外菌丝网络吸收 P, 并将其传递给宿主植物。除了这一机制外, 也有人提出 AMF 通过调节土壤酶活性来提高土壤 P 的有效性<sup>[29]</sup>, 如植酸酶<sup>[30]</sup>、酸性磷酸酶<sup>[31-32]</sup>、碱性磷酸酶<sup>[33]</sup>和脲酶<sup>[34]</sup>等, 但作用强度主要取决于菌丝在土壤中的生长状况。一方面, 根系会分泌酸性磷酸酶, 在低 P 条件下, 宿主植物中参与酸性磷酸酶分泌的基因被 AMF 共生菌上调, 从而增加了菌根中酸性磷酸酶的释放<sup>[35]</sup>。另一方面, AMF 还能直接从菌丝中释放酸性磷酸酶到土壤中<sup>[36-37]</sup>。虽然 AMF 会促进 P 的总吸收, 但 AMF 菌丝的 P 运输通常比通过从土壤扩散到根部的直接获取方式更快<sup>[23]</sup>, 会干扰根的直接吸收<sup>[38]</sup>。

除养分吸收外, AMF 的形成对于促进植物提高植物抗病性、抗逆能力以及提高作物品质具有重要意义。AMF 诱导宿主植物细胞壁加厚、病程相关蛋白的积累和次生代谢的增强等防御反应<sup>[39-40]</sup>。许多研究表明, 接种 AMF 可以通过调节脱落酸 (ABA) 的浓度<sup>[41]</sup>、产生抗氧化酶 (SOD、POD、CAT) 和可溶性糖<sup>[42]</sup>、降低无机和有机溶质的净积累来提高植株

的抗旱性, 后者也可能作为渗透保护剂。AMF 通常还会诱导植物根系结构发生改变, 特别是根系长度、密度、直径和侧根数量<sup>[43-44]</sup>, 在缺水环境下, 菌根植物较好的根系结构使根外菌丝能够扩展到植物根际耗竭区之外, 从而更有效地吸收水分和低流动养分 (P、Zn、Cu 等)<sup>[45]</sup>(图 1)。据报道, 接种 AMF 可提高西瓜 [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai] 水分利用率<sup>[46]</sup>。这表明 AMF 不仅能提高水分吸收, 还能使寄主植物更有效地利用水分。这也可以归因于增强了蒸腾和气孔导度<sup>[47]</sup>, 以及增加养分的可用性<sup>[48]</sup>。AMF 对重金属离子有一定的固持作用, 从而减轻其对宿主植物的毒害<sup>[49]</sup>。以 Cd 为例, 研究者发现 AMF 能够提高暴露于高 Cd 环境下的菌根植株对 Mg、P 的吸收<sup>[50]</sup>, 从而提高叶绿素浓度, 提高光合产物的产量, 继而增加生物量<sup>[51]</sup>, 在很大程度上减轻 Cd 对地上部和根系生物量的有害影响。AMF 接种后植株中 Cd 浓度降低的另一个原因可能是由于皮层细胞内真菌结构中 Cd 的积累和生物量增加所产生的稀释效应。Xiao 等<sup>[52]</sup>证明, AMF 通过增强酸性磷酸酶以及抗氧化酶 (CAT、SOD、NM04A 等) 的活性, 提高其清除活性氧 (ROS) 的能力, 并通过稀释作用缓解 Cd 毒性, 从而减轻了秸秆还田对高 Cd 污染土壤中白羊草 [*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng] 生长的负面影响。在 Cd 胁迫条件下, AMF 网络作为一个屏障, 阻止 Cd 向地上部转移<sup>[6]</sup>。有些重金属离子水平的提高甚至可以增加 AMF 侵染率<sup>[53]</sup>。

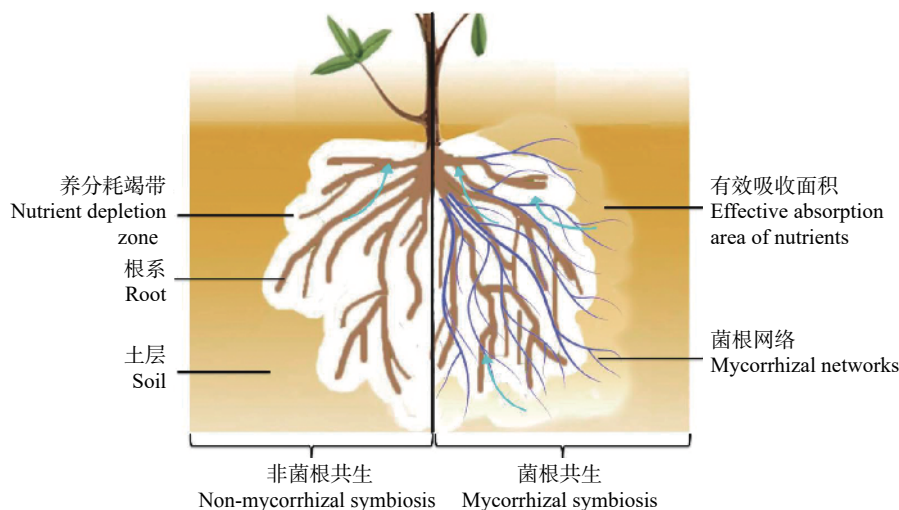


图 1 丛枝菌根定殖的积极作用

Fig. 1 Positive effect of colonization of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF)

AMF 的菌丝 (紫色) 延伸到枯竭带 (白色) 之外, 能够增加养分的有效吸收面积, 促进 AM 根吸收多种营养物质 (其中浅蓝色箭头表示养分流动方向)。但菌丝周围最终也会形成养分耗竭带。The hyphae of AMF (purple) extend beyond the depletion zone (white), which can increase the effective absorption area of nutrients and promote the absorption of multiple nutrients by AM roots. Light blue arrows indicate the direction of nutrient flow. But nutrient depletion zones also eventually form around the AM hyphae.

近些年人们发现菌根生菜 (*Lactuca sativa* L. var. *ramosa* Hort.) 叶片中花青素、类胡萝卜素和酚类物质的含量高于对照<sup>[54]</sup>, 而在草莓 (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) 果实中, AMF 定殖增加了矢车菊素-3-O-葡萄糖苷 (cyanidin-3-O-glucoside chloride) 的含量<sup>[55]</sup>。AMF 共生促进果实花青素含量的增加和脱落酸 ABA 代谢的调节, 不仅是在不断变化的环境中提高浆果品质的有效手段<sup>[4,56]</sup>, 对提高多种作物的质量和产量也有一定作用<sup>[57]</sup>。盐度条件下施用 AMF 对观赏植物也有积极作用。例如, Gómez-Bellot 等<sup>[58]</sup> 证明在盐胁迫下, *Tenuhypharum* sp. nova 能够增强植株对 P、K、Ca 和 Mg 的吸收, 同时减少有毒离子 (Na<sup>+</sup> 和 Cl<sup>-</sup>) 向茎部的转运, 对康乃馨 (*Dianthus caryophyllus* L. Kazan) 和柃木 (*Eurya japonica* Thunb.) 的生长和观赏品质有改善作用。接种 AMF 还可促进观赏植物的生长和开花, 特别是在低肥条件下。

与 AMF 共生的植物可以在营养不良的条件下获得生长优势<sup>[59]</sup>。但不同属的 AMF 在功能上存在一定差异<sup>[60]</sup>, 一些 AMF 物种甚至可能会导致生长抑制<sup>[61]</sup>。提高根际养分吸收的有效性, 促进养分从土壤向植物转移的基础是 AMF 结构和功能的多样性, 包括其侵染繁殖体、囊泡状脂质储存结构、类似树状结构的丛枝和与根相连的丝状菌丝等。赋予宿主的不同效益通常与 AMF 物种从其宿主身上提取的 C 量<sup>[62]</sup>、获得 P 的能力、营养储存策略<sup>[63]</sup> 等有关。在共生过程中, AMF 之间的竞争往往导致某些物种主导寄主定殖, 其结果取决于环境条件。不同植物种类对 AMF 具有一定的特异招募性, 植株年龄与生长阶段、根系状况等<sup>[64]</sup> 都会影响 AMF 孢子分布。AMF 与植物之间的相互选择和合理匹配, 是影响植物养分获取和菌丝发育的关键<sup>[65]</sup>。

### 1.3 AMF 与非宿主植物的互作

宿主植物可通过影响与其共生的菌根真菌而影响其他植物, 非宿主植物也可通过产生化感物质和挥发性有机化合物, 抑制与其他植物共生的菌根真菌<sup>[66]</sup>。一些与宿主植物共生的 AMF 可以进入非宿主植物的根系, 而不形成典型的菌根结构, 而这种非典型菌根定殖通常会抑制非宿主植物的生长, 但会增强诱导系统的抗性<sup>[67]</sup>。AMF 有时会扭曲非共生植物的根组织, 阻碍其根的发育和功能<sup>[68]</sup>。在轮作中, 非寄主植物如十字花科 (Brassicaceae)、藜科 (Chenopodiaceae) 等或定殖能力弱的作物如菠菜 (*Spinacia oleracea* L.) 或辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 等种植会对 AMF 群落产生显著的负面影响, 其对高度菌根化

植物的影响度可能比施用 P 或耕作更大<sup>[69]</sup>。

AMF 在保护宿主植物免受化感物质的有害影响的同时, 会将影响延伸到根际以外<sup>[70]</sup>。有研究发现 AMF 可将除草剂和化感物质运输到与之竞争的植物体内, 阻碍宿主植物附近 15~20 cm 其他植物的生长<sup>[71]</sup>。

## 2 AMF 与其他根际生物的互作

菌根真菌还介导植物与其他根际生物的互作。菌根圈内的主要成员 (根系、细菌、真菌、线虫等) 之间往往通过协同和/或拮抗作用影响土壤群落的组成、相互作用和物种多样性, 达到动态平衡。

### 2.1 AMF 与菌根辅助菌 (mycorrhizae helper bacteria, MHB) 的互作

长期以来, 菌根共生关系被认为是两类物种之间的相互作用, 然而, 研究发现 AMF 孢子壁内、孢子壁上或细胞质中承载着多种细菌。这些细菌类群通常嵌在孢子壁的外层或由包围在各种球囊霉 (Glomerales) 孢子周围的菌丝形成的微孔中 (图 2)。属于不同属的细菌构成一个密集的、活跃的细菌群落, 表现出不同的功能能力, 特别是促进 AMF 孢子萌发和非共生菌丝生长。几丁质分解细菌占从摩西管柄囊霉 (*F. mosseae*) 孢子壁分离的所有几丁质分解微生物的 72%<sup>[71]</sup>, 表明它们有能力消化 AMF 孢子的外壁, 在 AMF 孢子萌发过程中发挥着重要的作用, 因此被称为 MHB。一些 AMF 的孢子在 MHB 的存在下, 孢子萌发率和萌发程度更高。从菌根际分离的类芽孢杆菌 (*Paenibacillus* spp.) 和芽孢杆菌 (*Bacillus* spp.) 也同样促进了 AMF 的生长<sup>[72]</sup>。并且在体外培养条件下, 强壮类芽孢杆菌 (*Paenibacillus validus*) 也能诱导根内球囊霉-Sy167 产生可育孢子<sup>[73]</sup>。因此 MHB 被认为是 AMF-植物共生中的第 3 部分, 然而, 关于细菌活动对孢子萌发和菌丝生长的作用机制的信息很少。

MHB 还通过触发各种植物生长因子, 显示出促进植物生长的特性。MHB 已被报道参与生产抗生素对抗真菌植物病原体<sup>[74]</sup>、合成生物活性化合物<sup>[75]</sup> 以及供应营养<sup>[76]</sup> 等, 包括吲哚乙酸 (IAA) 的产生、固 N、磷酸盐和植酸盐的溶解<sup>[77]</sup> 等功能活动。这些功能对于 AMF 及 MHB 作为生物肥料的可能用途是非常重要的, 使 AMF 更有效地促进植物对土壤中养分的吸收, 因此也被称为 AMF 生物增强剂<sup>[78]</sup>。

值得注意的是, 由于 AMF 是一种专性植物共生体, 具有土壤基菌丝和孢子, 严格与孢子共生的细菌群

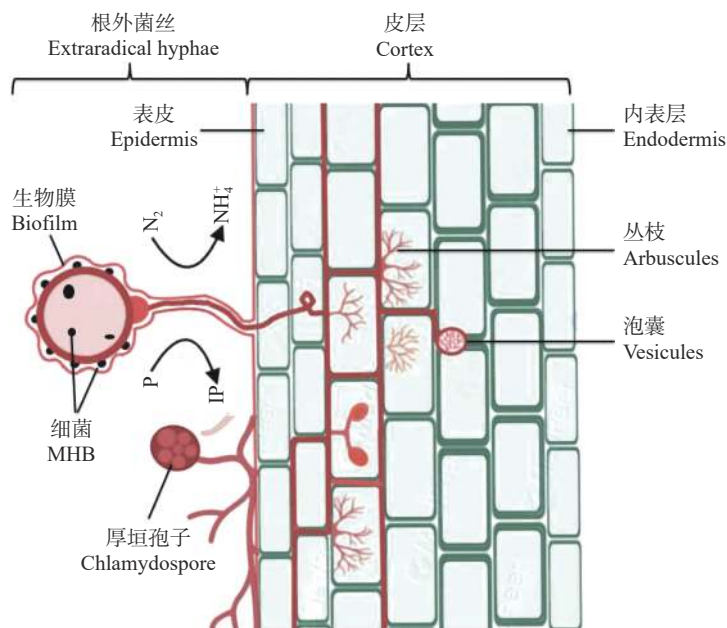


图 2 植物根部-丛枝菌根菌-菌根辅助菌之间的相互关系

Fig. 2 Interrelationship between plant roots-arbuscular mycorrhizal fungi-mycorrhizae helper bacteria

菌根辅助菌 (MHB) 可以位于孢子和菌丝内部和/或周围, 在菌丝消化后释放到根和细胞中。IP: 不溶性磷; P: 可溶性磷;  $N_2$ : 大气氮;  $NH_4^+$ : 铵。Mycorrhizae helper bacteria (MHB) can be located inside and/or around spores and hyphae and released into roots and cells after hyphae digestion. IP: insoluble phosphorus; P: soluble phosphorus;  $N_2$ : atmospheric nitrogen;  $NH_4^+$ : ammonium.

落组成可能会因特定的孢子壁组成和根系分泌物<sup>[79]</sup>, 或培养基质和寄主植物特性<sup>[80]</sup>等环境变量而变化。

## 2.2 AMF 与植物促生菌的互作

一些根际微生物通过产生植物激素或酶等促进植物生长的物质<sup>[81]</sup>、增溶必需营养素<sup>[82]</sup>或抑制植物病原体<sup>[83]</sup>来促进植物生长, 被称为植物促生菌 (plant growth promoting bacteria, PGPB)。菌根的形成有利于 PGPB 的生长和繁殖<sup>[84]</sup>, 提升根际 PGPB 数量及种类来缓解胁迫<sup>[75]</sup>。同样, 许多促生菌对 AMF 菌丝生长、根部定殖和产孢量也有着显著的积极影响<sup>[85-86]</sup>。PGPB、AMF 与其寄主植物之间存在着复杂的信号通路关系<sup>[87]</sup>。有发现<sup>[88-89]</sup>指出 AMF 和 PGPB 的双重接种降低了 Al-P、Ca-P 和 Fe-P 在土壤基质中的固定, 增强了养分吸收, 提高了杨梅的抗旱性和精油含量。AMF 与根瘤菌具有显著的协同作用, 可显著提高植株的结瘤、固氮、营养、种子产量和生物量<sup>[29]</sup>, 植物的抗逆性和抗病性也远优于单接种<sup>[90]</sup>。因此, 植物-PGPB-AMF 联合共生研究在实践应用方面具有广阔前景。然而双接种的正效应也受到不同组合 AMF、PGPB 和植物的匹配关系与环境条件的影响, 具有一定局限性。

## 2.3 AMF 与致病菌的互作

植物病害中, 真菌导致农作物减产的影响最大, 其次是植物病原性细菌和病毒。其中多种致病真菌

可通过个体发育在 AMF 共生树种中积累<sup>[91]</sup>, 而 AMF 可以增强宿主植物对许多土传真菌病原体的防御能力<sup>[92]</sup>。例如减轻链格孢属 (*Alternaria*)<sup>[93]</sup>、丝核菌属 (*Rhizoctonia*)<sup>[94]</sup>等多种病原菌的侵袭, 还可调节易感枯萎病香蕉 (*Musa nana* Lour.) 幼苗中防御相关基因的表达<sup>[95]</sup>。AMF 诱导植物对病原物防御能力的增加或感病性下降的前提条件是在病原菌污染前就形成菌根并发育良好, 而且其潜在的拮抗作用的有效性还有赖于土壤中病原物的侵染势和致病性<sup>[96]</sup>。这可能与植物免疫系统的研究所揭示的病原菌感染和 AM 定植之间的相似性有关, 导致了 AMF 共生和抗病之间的权衡。

此外, AMF 定殖可以增强宿主对叶面病原菌的抵抗力, 例如稻瘟病菌 (*Magnaporthe*)<sup>[97]</sup>。植物对病毒感染的抗性可由多种生物和非生物制剂诱导。在许多针对植物病害的病毒的研究中, AMF 作为生物诱导剂的应用已经观察到大量与诱导系统抗性 (induced systemic resistance, ISR1) 有关的化学和生理变化, 这些化学和生理变化包括细胞死亡和氧化破裂, 胼胝质的沉积和木质素, 植物抗毒素的合成和新蛋白质等<sup>[98]</sup>。

目前能够解释 AMF 抑制土传病原物提高植物抗病性的作用机制主要包括: 改善植物营养、改变根系形态结构<sup>[68]</sup>、与病原物竞争光合产物、病原菌

定殖所必需的植物脂肪酸和侵染位点<sup>[14]</sup>、调节菌根围内微生物区系<sup>[99]</sup>、组成激活植物防御机制<sup>[100]</sup>等方面。土壤负反馈和差异化菌根效应有利于 AMF 植物的共存,导致植物、土壤微生物和动物的高度多样性。目前 AMF 已被广泛应用于各种植物病原菌的生物防治方面。

#### 2.4 AMF 与土壤动物的互作

植物与菌根和固氮细菌的共生关系会促进植物生长,提高作物产量,帮助植物抵抗一些有害昆虫<sup>[101]</sup>。例如,AMF 还可降低大豆胞囊线虫 (*Heterodera glycines* Ichinohe, SCN)<sup>[102]</sup>、南方根结线虫 (*Meloidogyne incognita* Kofoid)<sup>[103]</sup> 等病原线虫对植物所造成的危害程度,甚至抑制线虫繁殖。但在另一项研究中,接种 AMF 12 周后,绿豆 [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] 根中根结线虫的种群密度增加,且与植株营养状况呈正相关<sup>[104]</sup>。蚯蚓、蚂蚁、马陆、白蚁等土壤动物对 AMF 的传播存在一定影响,它们所携带的真菌繁殖体活力也不尽相同<sup>[105]</sup>。但有一些小型节肢动物,如螨和一些弹尾目昆虫常以 AMF 的孢子和菌丝为食,因此对 AMF 的生存不利。

### 3 菌根网络 (mycorrhizal networks, MNs)

菌丝的再侵染是指根外菌丝体接触到其他植物根系时,由于菌根共生中植物和真菌之间普遍缺乏特异性,AMF 自由菌丝可通过菌丝之间自我识别高度调控菌丝间的融合程度以及融合后的作用强度,再次侵染定殖,在相同或不同种的植物之间形成联系。这种真菌菌丝在较近的距离或较短的时间内聚集并将两种或两种以上植物的根连接在一起所形成的结构,就是菌根网络。除单株 AMF 菌丝体的再侵染外,形成 MNs 的另一条重要途径是菌丝间的融合。但并非所有的菌丝之间相互接触都会发生融合,AMF 具有很强的自我识别机制,非自交不亲和<sup>[106]</sup>,但不同基因型的 AMF 在吻合度上可能存在显著差异<sup>[99]</sup>。Croll 等<sup>[107]</sup> 研究来自根内根生囊霉 (*Rhizophagus irregularis*) 的多株菌株发现,遗传上不同的 AMF 之间存在细胞质连接,通过这些连接,AMF 之间发生了遗传交换,且混交明显。

MNs 存在于所有主要的陆地生态系统中。通常彼此融合的两者的菌丝通过产生桥状结构融合在一起。短于 50  $\mu\text{m}$  被称为“短桥”,而长于 50  $\mu\text{m}$  被称为“长桥”。原生质通过菌丝桥在两个菌丝之间流动,证实了菌丝体的连续性。研究还发现一种独特的融合行为,不涉及菌丝尖端或突起的菌丝。细胞壁和膜

融合发生在一些菌丝生长非常接近的地方,以至于没有形成桥梁,在直接接触的菌丝壁已经溶解的区域也观察到原生质流,从而证实菌丝间已经发生了融合。MNs 存在的最强有力的证据来源于维管植物<sup>[108]</sup> 和非维管苔类,因其具有很强的共生特异性<sup>[109]</sup>,且已被发现其利用菌根网络从邻近的自养植物中获取 C、N<sup>[110]</sup>。菌根真菌网络的功能强度取决于宿主植物 C 分配模式、菌根特性、不同种类植物与真菌的组合,以及土壤中 N、P 浓度、温度等土壤环境因素<sup>[111]</sup>。

#### 3.1 菌根网络对单株植物的影响

通过对植物间营养转移及信号传递的影响,MNs 已被证明在广泛的生态系统中促进单株植物的萌发、存活、生长或防御调节<sup>[112]</sup>。有研究<sup>[113]</sup> 发现 AMF 介导的资源的地下竞争是营养不良系统中幼苗定植成功的重要因素。一些研究表明 MNs 连接起来的植物中,任何一方的根系开始分解时,AM 在其间的 N 和 P 的流动中起重要作用,即根内 AMF 的定殖能极大地提高受体植物从垂死的供体植物根部获得 N 和 P 的能力<sup>[17]</sup>,增强幼苗的地下竞争能力,从而促进幼苗的建立。种内成熟个体-幼苗相互作用既有促进性又有竞争性,分离土壤、AMF 和根系途径的研究发现,MNs 的积极作用部分被根系竞争所抵消<sup>[114]</sup>。Tedersoo 等<sup>[11]</sup> 认为菌根真菌通过稳定和平衡土壤养分分配、反馈给土壤拮抗剂、不同菌根效益和养分交易等机制来调节幼苗的建立和物种共存。

#### 3.2 菌根网络对植物间联系的影响

菌根菌丝体为物质在土壤中的流动提供了广泛的途径,极大地促进了植物间的相互作用,特别是养分循环和信息传递<sup>[115]</sup>,且这种促进作用随着养分胁迫的增加而增加<sup>[116]</sup>。MNs 在植物间的影响并不对称<sup>[117]</sup>,完全或部分真菌异养植物可通过 MNs 从优势植物个体获得部分或全部能量<sup>[118]</sup>。一般情况下,通过 MNs 的 C 转移对根系较小、活性较低、生长快速的植物可能更有利<sup>[111]</sup>,而转移量与供体植株苗生长速率无关<sup>[119]</sup>。但有研究表明,连接到周围植物的 MNs 对建立杂类草和禾本科 (Poaceae) 植物幼苗的生物量有负面影响<sup>[120]</sup>。当联系起来的宿主植物中有一方被寄生时,MNs 优先向未寄生的宿主植物分配更多矿质营养,这对寄生者的生长产生负反馈<sup>[121]</sup>(图 3)。

AMF 胞外菌丝体发生融合和交换细胞核的能力表明,除了营养流之外,植物激素和其他信号流也可能在网络中活跃<sup>[122]</sup>。MNs 可作为植物与植物之间的地下通信管道,在健康和病原菌感染的相邻植物之间传递抗病信号以及化感物质<sup>[71]</sup>。Alaux 等<sup>[123]</sup> 发现

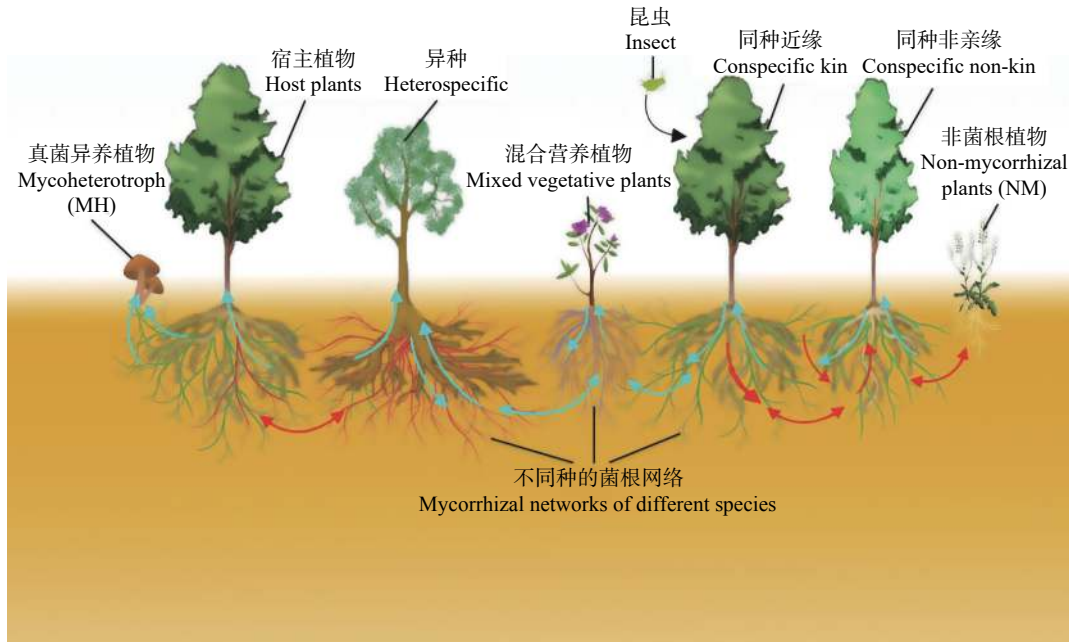


图 3 菌根网络对植物间物质循环及信号传递的影响

Fig. 3 Effects of mycorrhizal networks on material circulation and signaling between plants

图中彩色线条表示不同种的菌根网络(红、蓝、绿)。箭头中蓝色箭头表示物质循环的方向,红色箭头表示信号传递的方向,黑色箭头表示昆虫对植株的损伤。The colored lines in the figure indicate mycorrhizal networks of different species (red, blue, green). The blue arrows indicate the direction of the material cycle; the red arrows indicate the direction in which the signal is transmitted; the black arrow indicates damage to the plant by insects.

菌丝直接参与了从患病马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 幼苗到未感染马铃薯幼苗的防御信号的传递, 激活未感染植物中的防御反应。

### 3.3 菌根网络对生态系统结构和功能的影响

Engelmoer 等<sup>[124]</sup>利用人工根系(玻璃根器官培养), 研究了两种近缘 AMF 物种 (*Rhizophagus irregularis*、*Glomus aggregatum*) 在不同 P 胁迫下的根内和根外竞争关系。结果发现在根内定殖过程中, 宿主内部 AMF 物种间的竞争尤其激烈, 这两个物种对彼此的丰度都产生了负面影响。这可能是因为根际定殖时, 根内生长空间更加有限<sup>[125]</sup>。P 的有效性并没有改变这些相互作用的结果。在植物群落水平上, MNs 被认为可通过影响植物间的相互作用、植物群落多样性以及有可能通过放大或平衡植物竞争来调节植物共存<sup>[126]</sup>。在干扰后, 保护幸存的成年植株对次生林的建立很重要。从生态系统的角度来看, 在物种丰富的生态系统中, MNs 可通过促进干扰幼苗的建立, 促进森林的自我更新, 并对生态系统的变化起到负反馈作用。在极端情况下, MNs 促进作用可能仅限于单一植物物种, 通过 MNs 进行养分转移可能仅增强该物种的竞争能力<sup>[95]</sup>。在这种情况下, 它将破坏植物群落结构的稳定, 并对生态系统的变化起到正反馈的作用, 从而维持生态系统的状态。

MNs 及真菌多样性直接或间接地影响植物的扩

散和竞争, 从而形成植物种群和群落, 并调节局部尺度上的植物共存和多样性。多种类型菌根共存时, 所有菌根类型的真菌都在争夺矿物质营养, 但它们对有机营养吸收能力的不同, 使资源得到了一定程度的垂直生态位分配。树木  $\beta$  多样性的纬度格局也主要由 AM 树种决定<sup>[13]</sup>。土壤养分的细尺度干扰和空间异质性可进一步促进与不同真菌类群共生的植物共存<sup>[127]</sup>。植物菌根类型之间的生态位分化潜在增加了菌根类型之间的竞争, 同时促进了属于不同菌根类型的植物之间的共存。

植物-真菌菌根系统本身和相互连接的菌丝网络协同决定了宿主植物的功能特性, 从而决定了宿主植物的个体生态。近年来人们越来越认识到 MNs 在养分和水循环中的重要性, 及其反馈全球变化的潜力<sup>[128]</sup>。

## 4 讨论与展望

本文综述了 AMF 在菌根生物学和生态学方面的最新进展。AMF 是全球养分循环的主要驱动力, 在陆地生态系统中起着关键作用。AMF 为植物提供矿物质营养以及逆境条件下给予保护, 进而对种子的传播、幼苗的建立、种间和种内的竞争、土壤生态位的分化以及植物多样性产生特定的影响。研究发现: 1) 开展菌根真菌和 PGPB 双接种研究对改善作物生长具有重要意义。2) 获得残留成熟树木的



MNs 和菌根对植物群落受到干扰后幼苗的建立十分关键,对于因立地退化、外来 AM 杂草入侵或气候变化胁迫区域再造林至关重要。由于根系具有许多以前被忽视的潜在基因变异,许多科学家开始把根系视为生产高产作物的核心,并将注意力转向根系以期提高作物产量,并认为根系是第二次绿色革命的关键<sup>[129]</sup>。然而,这场地下革命仍处于初级阶段。作物基因型、现实农艺实践、作物-AMF 关联和作物产量之间的关系较为复杂,因此,当科学提倡将 AMF 用作可持续农业集约化的主要手段时,就需要强有力的系统农艺方法。

菌圈相互作用的新图景具有以前无法想象的复杂性。其中不同的组合:宿主植物-AMF-MHB 可能存在不同的相互作用,并提供新的多功能效益,改善植物和真菌的性能。例如, MHB 可以沿着菌丝移动到相关的土壤(菌丝圈),在那里它们可以提高养分的有效性(例如溶 P、固 N 和几丁质分解细菌)<sup>[130]</sup>,抑制植物病原体(如铁载体和产生抗生素的细菌),促进植物生长(如产生 IAA 的细菌)等。为了解 MHB 的不同组成是否决定了 AMF 分离株在传染性和效率方面的不同性能,破译 MHB 的关键代谢信号通路,并阐明其作为菌根辅助菌的功能意义显得尤为重要。接下来,应该从表现最好的群落中分离单个菌株,以研究其功能意义,并选择最佳的 AMF-MHB 组合来用作生物肥料和生物增强剂。

其次,植物和 AMF 之间的分子串扰才刚刚开始被揭示,与其他植物-微生物相互作用的知识[如根瘤菌-豆科(Fabaceae)植物、疫霉-茄科(Solanaceae)作物]相比明显滞后,目前还不清楚哪些基因调控菌根共生的建立和维持。因此,探索植物与真菌分子对话中的共生基因网络和掌握转录因子是理解植物与真菌共存和菌根共生的关键因素。

另一个重大问题是将分子数据和代谢途径与生态生理和生态过程联系起来,例如获取营养、抵御压力和疾病的保护。尽管 AMF 与植株共生已经表现出良好的生产效益,然而,由于大多数科学文献报道的研究都是在受控条件(生长室或温室、无菌基质)下进行的,AMF 在自然环境中的响应可能会发生显著变化,因为大量的生物和非生物胁迫会与这些真菌相互作用,并可能影响它们的性能。这使得评估田间条件下 AMF 提高作物生产力的能力显得尤为重要。

此外,以真菌结构特别是孢子的形态特征为依据仍是目前 AMF 菌种鉴定的主要依据<sup>[131]</sup>,但这种方

法很大程度上依赖于经验和资料的掌握。尽管分子鉴定可以为其进行补充和完善,获得各种菌根真菌的个体基因组,与植物根系相关的真菌群落的元基因组也正在被揭示,但完整的植物微生物群在很大程度上是缺失的<sup>[132]</sup>。要了解菌根真菌与菌根网络的其他成员之间的相互作用,以及菌根如何与其他土壤生物群相互作用来驱动生态系统的功能,仍然是一个重大挑战。测序技术和生物信息学的进步将有可能解决这个问题。最后,在全球环境变化的背景下,人类活动对菌根生长和功能的影响还没有得到充分的理解,仍需进一步探索。

## 参考文献 References

- [1] TEDERSOO L, BAHRAM M, ZOBEL M. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology[J]. *Science*, 2020, 367(6480): eaba1223
- [2] MIYAUCHI S, KISS E, KUO A, et al. Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 5125
- [3] TEDERSOO L, SÁNCHEZ-RAMÍREZ S, KÖLJALG U, et al. High-level classification of the fungi and a tool for evolutionary ecological analyses[J]. *Fungal Diversity*, 2018, 90(1): 135–159
- [4] TORRES N, ANTOLÍN M C, GOICOECHEA N. Arbuscular mycorrhizal symbiosis as a promising resource for improving berry quality in grapevines under changing environments[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 897
- [5] SYMANCZIK S, LEHMANN M F, WIEMKEN A, et al. Effects of two contrasted arbuscular mycorrhizal fungal isolates on nutrient uptake by *Sorghum bicolor* under drought[J]. *Mycorrhiza*, 2018, 28(8): 779–785
- [6] SHI W G, ZHANG Y H, CHEN S L, et al. Physiological and molecular mechanisms of heavy metal accumulation in nonmycorrhizal versus mycorrhizal plants[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(4): 1087–1103
- [7] HEIJDEN M G A, MARTIN F M, SELOSSE M A, et al. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406–1423
- [8] DEAMALEY J, MARTOS F, SELOSSE M A. *Fungal Associations*[M]. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2012: 39–49
- [9] LUGINBUEHL L H, OLDROYD G E D. Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants[J]. *Current Biology*, 2017, 27(17): R952–R963
- [10] ROTH R, HILLMER S, FUNAYA C, et al. Arbuscular cell invasion coincides with extracellular vesicles and membrane tubules[J]. *Nature Plants*, 2019, 5(2): 204–211
- [11] RUSSO G, CAROTENUTO G, FIORILLI V, et al. Ectopic activation of cortical cell division during the accommodation of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *New Phytologist*, 2019, 221(2): 1036–1048
- [12] KOBAYASHI Y, KAMEOKA H, SUGIMURA Y, et al. Strigolactone biosynthesis genes of rice are required for the

- punctual entry of arbuscular mycorrhizal fungi into the roots[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2018, 59(3): 544–553
- [13] ZHONG Y L, CHU C J, MYERS J A, et al. Arbuscular mycorrhizal trees influence the latitudinal beta-diversity gradient of tree communities in forests worldwide[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 3137
- [14] JIANG Y N, WANG W X, XIE Q J, et al. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi[J]. *Science*, 2017, 356(6343): 1172–1175
- [15] KAMEOKA H, TSUTSUI I, SAITO K, et al. Stimulation of asymbiotic sporulation in arbuscular mycorrhizal fungi by fatty acids[J]. *Nature Microbiology*, 2019, 4(10): 1654–1660
- [16] SALVIOLI A, GHIGNONE S, NOVERO M, et al. Symbiosis with an endobacterium increases the fitness of a mycorrhizal fungus, raising its bioenergetic potential[J]. *The ISME Journal*, 2016, 10(1): 130–144
- [17] TESTE F P, SIMARD S W. Mycorrhizal networks and distance from mature trees alter patterns of competition and facilitation in dry Douglas-fir forests[J]. *Oecologia*, 2008, 158(2): 193–203
- [18] WANG S S, CHEN A Q, XIE K, et al. Functional analysis of the OsNPF4.5 nitrate transporter reveals a conserved mycorrhizal pathway of nitrogen acquisition in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(28): 16649–16659
- [19] ROUPHAEL Y, FRANKEN P, SCHNEIDER C, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 196: 91–108
- [20] AVERKINA I O, HARRIS M, ASARE E O, et al. Pinpointing regulatory protein phosphatase 2A subunits involved in beneficial symbiosis between plants and microbes[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 183
- [21] WIPF D, KRAJINSKI F, VAN TUINEN D, et al. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks[J]. *The New Phytologist*, 2019, 223(3): 1127–1142
- [22] 孙思淼, 常伟, 宋福强. 丛枝菌根真菌提高盐胁迫植物抗氧化机制的研究进展[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3589–3596
- SUN S M, CHANG W, SONG F Q. Mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi improve the oxidative stress to the host plants under salt stress: a review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(10): 3589–3596
- [23] HERNÁNDEZ D H, LARSEN J, GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ A, et al. Cooperation between *Sporobolus airoides* and associated arbuscular mycorrhizal fungi for phosphorus acquisition under drought conditions in an oligotrophic desert ecosystem[J]. *Rhizosphere*, 2020, 15: 100225
- [24] WANG Z G, BI Y L, JIANG B, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance soil carbon sequestration in the coalfields, Northwest China[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 34336
- [25] INGRAFFIA R, AMATO G, FREND A S, et al. Impacts of arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake, N<sub>2</sub> fixation, N transfer, and growth in a wheat/faba bean intercropping system[J]. *PLoS One*, 2019, 14(3): e0213672
- [26] MURATA-KATO S, SATO R, ABE S, et al. Partial mycoheterotrophy in green plants forming Paris-type arbuscular mycorrhiza requires a thorough investigation[J]. *The New Phytologist*, 2022, 234(4): 1112–1118
- [27] SELOSSE M, ROY M. Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(2): 64–70
- [28] SHI J, ZHAO B, ZHENG S, et al. A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis[J]. *Cell*, 2021, 184(22): 5527–5540
- [29] SHETEIWY M S, ALI D F I, XIONG Y, et al. Physiological and biochemical responses of soybean plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium* under drought stress[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 195
- [30] WANG X X, HOFFLAND E, FENG G, et al. Phosphate uptake from phytate due to hyphae-mediated phytase activity by arbuscular mycorrhizal maize[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 684
- [31] TRISILAWATI O. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi biofertilizer on the growth of cashew seedling[J]. *Journal Penelitian Tanaman Industri*, 2020, 17(4): 150
- [32] THIOYE B, LEGRAS M, CASTEL L, et al. Understanding arbuscular mycorrhizal colonization in walnut plantations: the contribution of cover crops and soil microbial communities[J]. *Agriculture*, 2021, 12(1): 1
- [33] PENG Q, WU M M, ZHANG Z K, et al. The interaction of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus inputs on selenium uptake by alfalfa (*Medicago sativa* L.) and selenium fraction transformation in soil[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 966
- [34] YE S P, YANG Y J, XIN G R, et al. Studies of the Italian ryegrass-rice rotation system in Southern China: Arbuscular mycorrhizal symbiosis affects soil microorganisms and enzyme activities in the *Lolium multiflorum* L. rhizosphere[J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, 90: 26–34
- [35] NOPPHAKAT K, RUNSAENG P, KLINNAWEE L. *Acaulospora* as the dominant arbuscular mycorrhizal fungi in organic lowland rice paddies improves phosphorus availability in soils[J]. *Sustainability*, 2021, 14(1): 31
- [36] SATO T, EZAWA T, CHENG W G, et al. Release of acid phosphatase from extraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus*[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2015, 61(2): 269–274
- [37] SATO T, HACHIYA S, INAMURA N, et al. Secretion of acid phosphatase from extraradical hyphae of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus* is regulated in response to phosphate availability[J]. *Mycorrhiza*, 2019, 29(6): 599–605
- [38] SMITH S E, MANJARREZ M, STONOR R, et al. Indigenous arbuscular mycorrhizal (AM) fungi contribute to wheat phosphate uptake in a semi-arid field environment, shown by tracking with radioactive phosphorus[J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, 96: 68–74
- [39] 李海燕, 束怀瑞, 刘润进. VAM真菌诱导植物产生防御反应的生物化学及分子生物学基础[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2002, 33(1): 107–111
- LI H Y, SHU H R, LIU R J. The basis of biochemistry and molecular biology for the defence responses induced by vam fungi[J]. *Journal of Shandong Agricultural University*, 2002, 33(1): 107–111

- [40] HASHEM A, AKHTER A, ALQARAWI A A, et al. Mycorrhizal fungi induced activation of tomato defense system mitigates *Fusarium* wilt stress[J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2021, 28(10): 5442–5450
- [41] JAHROMI F, AROCA R, PORCEL R, et al. Influence of salinity on the *in vitro* development of *Glomus intraradices* and on the *in vivo* physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants[J]. *Microbial Ecology*, 2008, 55(1): 45–53
- [42] HUANG Z, ZOU Z R, HE C X, et al. Physiological and photosynthetic responses of melon (*Cucumis melo* L.) seedlings to three *Glomus* species under water deficit[J]. *Plant and Soil*, 2011, 339(1/2): 391–399
- [43] 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
- [44] JABBOROVA D, ANNAPURNA K, AL-SADI A M, et al. Biochar and arbuscular mycorrhizal fungi mediated enhanced drought tolerance in Okra (*Abelmoschus esculentus*) plant growth, root morphological traits and physiological properties[J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2021, 28(10): 5490–5499
- [45] SMITH S E, JAKOBSEN I, GRØNLUND M, et al. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1050–1057
- [46] OMIROU M, IOANNIDES I M, EHALIOTIS 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
- [47] AUGÉ R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Mycorrhiza*, 2001, 11(1): 3–42
- [48] ALVES G S, BERTINI S C B, BARBOSA B B, et al. Fungal endophytes inoculation improves soil nutrient availability, arbuscular mycorrhizal colonization and common bean growth[J]. *Rhizosphere*, 2021, 18: 100330
- [49] JANOUŠKOVÁ M, VOSÁTKA M, ROSSI L, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on cadmium accumulation by different tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) types[J]. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35(3): 502–510
- [50] EL-SAWAH A, EL-KEBLAWY A, ALI D N, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria enhance soil key enzymes, plant growth, seed yield, and qualitative attributes of guar[J]. *Agriculture*, 2021, 11(3): 194
- [51] YOU Y Q, WANG L, JU C, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and toxic element uptake of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud under zinc/cadmium stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 213: 112023
- [52] XIAO Y, ZHAO Z J, CHEN L, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi mitigate the negative effects of straw incorporation on *Trifolium repens* in highly Cd-polluted soils[J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 157: 103736
- [53] LIU L Z, GONG Z Q, ZHANG Y L, et al. Growth, cadmium accumulation and physiology of marigold (*Tagetes erecta* L.) as affected by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Pedosphere*, 2011, 21(3): 319–327
- [54] 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
- [55] CASTELLANOS-MORALES V, VILLEGAS J, WENDELIN S, et al. Root colonisation by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* alters the quality of strawberry fruits (*Fragaria × ananassa* Duch.) at different nitrogen levels[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2010, 90: 1774–1782
- [56] TORRES N, GOICOECHEA N, ZAMARREÑO A M, et al. Mycorrhizal symbiosis affects ABA metabolism during berry ripening in *Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo grown under climate change scenarios[J]. *Plant Science*, 2018, 274: 383–393
- [57] SALES F R, SILVA A O, SALES L R, et al. Native arbuscular mycorrhizal fungi exhibit biotechnological potential in improvement of soil biochemical quality and in increasing yield in sugarcane cultivars[J]. *Sugar Tech*, 2021, 23(6): 1235–1246
- [58] GÓMEZ-BELLOT M J, ORTUÑO M F, NORTES P A, et al. Mycorrhizal *Euonymus* plants and reclaimed water: Biomass, water status and nutritional responses[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 186: 61–69
- [59] HOEKSEMA J D, CHAUDHARY V B, GEHRING C A, et al. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(3): 394–407
- [60] ZHENG J Q, CUI M M, WANG C, et al. Elevated CO<sub>2</sub>, warming, N addition, and increased precipitation affect different aspects of the arbuscular mycorrhizal fungal community[J]. *The Science of the Total Environment*, 2022, 806(Pt 1): 150522
- [61] HART M M, FORSYTHE J, OSHOWSKI B, et al. Hiding in a crowd — does diversity facilitate persistence of a low-quality fungal partner in the mycorrhizal symbiosis?[J]. *Symbiosis*, 2013, 59(1): 47–56
- [62] OLSSON P A, RAHM J, ALIASGHARZAD N. Carbon dynamics in mycorrhizal symbioses is linked to carbon costs and phosphorus benefits[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 72(1): 125–131
- [63] KIERS E T, DUHAMEL M, BEESETTY Y, et al. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis[J]. *Science*, 2011, 333(6044): 880–882
- [64] MUTHUKUMAR T, UDAIYAN K, MANIAN S. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in tropical sedges of southern India[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1996, 22(1/2): 96–100
- [65] LANFRANCO L, FIORILLI V, GUTJAHR C. Partner communication and role of nutrients in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *The New Phytologist*, 2018, 220(4): 1031–1046
- [66] TESTE F P, KARDOL P, TURNER B L, et al. Plant-soil feedback and the maintenance of diversity in Mediterranean-climate shrublands[J]. *Science*, 2017, 355(6321): 173–176
- [67] GAO D M, PAN X J, RAHMAN M K U, et al. Common mycorrhizal networks benefit to the asymmetric interspecific

- facilitation via K exchange in an agricultural intercropping system[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2021, 57(7): 959–971
- [68] WAGG C, VEIGA R, VAN DER HEIJDEN M G A. Facilitation and antagonism in mycorrhizal networks[M]// HORTON T R. *Mycorrhizal Networks*. Dordrecht: Springer, 2015: 203–226
- [69] NJERU E M, AVIO L, BOCCI G, et al. Contrasting effects of cover crops on ‘hot spot’ arbuscular mycorrhizal fungal communities in organic tomato[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, 51(2): 151–166
- [70] BARTO E K, HILKER M, MÜLLER F, et al. The fungal fast lane: common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils[J]. *PLoS One*, 2011, 6(11): e27195
- [71] FILIPPI C, BAGNOLI G, CITERNESI A S, et al. Ultrastructural spatial distribution of bacteria associated with sporocarps of *Glomus mosseae*[J]. *Symbiosis*, 1998, 24: 1–12
- [72] ARTURSSON V, JANSSON J K. Use of bromodeoxyuridine immunocapture to identify active bacteria associated with arbuscular mycorrhizal hyphae[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(10): 6208–6215
- [73] HILDEBRANDT U, OUZIAD F, MARNER F J, et al. The bacterium *Paenibacillus validus* stimulates growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* up to the formation of fertile spores[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2006, 254(2): 258–267
- [74] LI B, RAVNSKOV S, XIE G L, et al. Biocontrol of *Pythium* damping-off in cucumber by arbuscular mycorrhiza-associated bacteria from the genus *Paenibacillus*[J]. *BioControl*, 2007, 52(6): 863–875
- [75] JANSA J, BUKOVSKÁ P, GRYNDLER M. Mycorrhizal hyphae as ecological niche for highly specialized hypersymbionts - or just soil free-riders?[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 134
- [76] BAREA J M, AZCÓN R, AZCÓN-AGUILAR C. Mycorrhizosphere interactions to improve plant fitness and soil quality[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2002, 81(1/2/3/4): 343–351
- [77] RICHARDSON A E, BAREA J M, MCNEILL A M, et al. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms[J]. *Plant and Soil*, 2009, 321(1/2): 305–339
- [78] BIDONDO L F, COLOMBO R P, BOMPADRE M J, et al. Cultivable bacteria associated with infective propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. Implications for mycorrhizal activity[J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, 105: 86–90
- [79] ROESTI D, INEICHEN K, BRAISSANT O, et al. Bacteria associated with spores of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus geosporum* and *Glomus constrictum*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(11): 6673–6679
- [80] LONG L K, ZHU H H, YAO Q, et al. Analysis of bacterial communities associated with spores of *Gigaspora margarita* and *Gigaspora rosea*[J]. *Plant and Soil*, 2008, 310(1/2): 1–9
- [81] MOHITE B. Isolation and characterization of indole acetic acid (IAA) producing bacteria from rhizospheric soil and its effect on plant growth[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2013, 13(3): 638–649
- [82] KRISHNAMOORTHY R, KIM K, SUBRAMANIAN P, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and associated bacteria isolated from salt-affected soil enhances the tolerance of maize to salinity in coastal reclamation soil[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2016, 231: 233–239
- [83] BENEDEUZI A, AMBROSINI A, PASSAGLIA L M P. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents[J]. *Genetics and Molecular Biology*, 2012, 35(4 suppl): 1044–1051
- [84] VAHEDI R, RASOULI-SADAGHIANI M, BARIN M, et al. Interactions between biochar and compost treatment and mycorrhizal fungi to improve the qualitative properties of a calcareous soil under rhizobox conditions[J]. *Agriculture*, 2021, 11(10): 993
- [85] VISEN A, BOHRA M, SINGH P N, et al. Two pseudomonad strains facilitate AMF mycorrhization of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) and improving phosphorus uptake[J]. *Rhizosphere*, 2017, 3: 196–202
- [86] VANNINI C, DOMINGO G, FIORILLI V, et al. Proteomic analysis reveals how pairing of a mycorrhizal fungus with plant growth-promoting bacteria modulates growth and defense in wheat[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(6): 1946–1960
- [87] STIRK W A, STADEN J. Flow of cytokinins through the environment[J]. *Plant Growth Regulation*, 2010, 62(2): 101–116
- [88] AZIZI S, KOUCHAKSARAEI M T, HADIAN J, et al. Dual inoculations of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria boost drought resistance and essential oil yield of common myrtle[J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 497: 119478
- [89] SONG C, SARPONG C K, ZHANG X F, et al. Mycorrhizosphere bacteria and plant-plant interactions facilitate maize P acquisition in an intercropping system[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2021, 314: 127993
- [90] MENG L B, ZHANG A Y, WANG F, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium* facilitate nitrogen uptake and transfer in soybean/maize intercropping system[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 339
- [91] CHEN L, SWENSON N G, JI N N, et al. Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest[J]. *Science*, 2019, 366(6461): 124–128
- [92] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis[J]. *Quarterly Review of Biology*, 2008, 3(3): 273–281
- [93] FRITZ M, JAKOBSEN I, LYNKJÆR M F, et al. Arbuscular mycorrhiza reduces susceptibility of tomato to *Alternaria solani*[J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16(6): 413–419
- [94] 黄京华, 曾任森, 骆世明. AM菌根真菌诱导对提高玉米纹枯病抗性的初步研究[J]. *中国生态农业学报*, 2006, 14(3): 167–169
- HUANG J H, ZENG R S, LUO S M. Studies on disease resistance of maize toward sheath blight induced by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, 14(3): 167–169
- [95] LIN P, ZHANG M Y, WANG M Y, et al. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungus modulates defense-related genes expression in banana seedlings susceptible to wilt disease[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2021, 16(5): 1884782
- [96] 李海燕, 刘润进, 束怀瑞. 丛枝菌根真菌提高植物抗病性的作用机制[J]. *菌物系统*, 2001, 20(3): 435–439
- LI H Y, LIU R J, SHU H R. Mechanism of AM fungi

- improving plant disease resistance[J]. *Mycosystema*, 2001, 20(3): 435–439
- [97] JACOTT C, MURRAY J, RIDOUT C. Trade-offs in arbuscular mycorrhizal symbiosis: disease resistance, growth responses and perspectives for crop breeding[J]. *Agronomy*, 2017, 7(4): 75
- [98] SINGH S, AWASTHI L P, VERMA H N. Systemic resistance inducers from plants — an ecofriendly approach for the management of viral diseases of crops[M]//AWSTHI L P. *Applied Plant Virology*. Amsterdam: Elsevier, 2020: 603–617
- [99] PEPE A, GIOVANNETTI M, SBRANA C. Different levels of hyphal self-incompatibility modulate interconnectedness of mycorrhizal networks in three arbuscular mycorrhizal fungi within the Glomeraceae[J]. *Mycorrhiza*, 2016, 26(4): 325–332
- [100] PIETERSE C M J, VAN DER DOES D, ZAMIOUDIS C, et al. Hormonal modulation of plant immunity[J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2012, 28: 489–521
- [101] PINEDA A, ZHENG S J, VAN LOON J J A, et al. Helping plants to deal with insects: the role of beneficial soil-borne microbes[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(9): 507–514
- [102] 李岩, 李俊喜, 徐丽娟, 等. 分根培养系统中AM真菌抑制大豆胞囊线虫病的效应[J]. *微生物学通报*, 2010, 37(11): 1610–1616
- LI Y, LI J X, XU L J, et al. The effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi to antagonize soybean cyst nematode disease[J]. *Microbiology China*, 2010, 37(11): 1610–1616
- [103] 王艳玲, 胡正嘉. VA菌根真菌对蕃茄线虫病的影响[J]. *华中农业大学学报*, 2000, 19(1): 25–28
- WANG Y L, HU Z J. Effect of VA mycorrhiza on nematodiasis of tomato[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2000, 19(1): 25–28
- [104] SANGWAN S, PRASANNA R. Mycorrhizae helper bacteria: unlocking their potential as bioenhancers of plant-arbuscular mycorrhizal fungal associations[J]. *Microbial Ecology*, 2021, 84(1): 1–10
- [105] HARINIKUMAR K M, BAGYARAJ D J. Potential of earthworms, ants, millipedes, and termites for dissemination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1994, 18(2): 115–118
- [106] GIOVANNETTI M, AVIO L, FORTUNA P, et al. At the root of the wood wide web: self recognition and non-self incompatibility in mycorrhizal networks[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2006, 1(1): 1–5
- [107] CROLL D, GIOVANNETTI M, KOCH A M, et al. Nonself vegetative fusion and genetic exchange in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*[J]. *New Phytologist*, 2009, 181(4): 924–937
- [108] LEAKE J, JOHNSON D, DONNELLY D, et al. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning[J]. *Canadian Journal of Botany*, 2004, 82(8): 1016–1045
- [109] GIRLANDA M, SEGRETO R, CAFASSO D, et al. Photosynthetic Mediterranean meadow orchids feature partial mycoheterotrophy and specific mycorrhizal associations[J]. *American Journal of Botany*, 2011, 98(7): 1148–1163
- [110] COURTY P E, WALDER F, BOLLER T, et al. Carbon and nitrogen metabolism in mycorrhizal networks and mycoheterotrophic plants of tropical forests: a stable isotope analysis[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 952–961
- [111] SIMARD S W, BEILER K J, BINGHAM M A, et al. Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling[J]. *Fungal Biology Reviews*, 2012, 26(1): 39–60
- [112] SONG Y Y, ZENG R S, XU J F, et al. Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks[J]. *PLoS One*, 2010, 5(10): e13324
- [113] PIETIKÄINEN A, KYTÖVIITA M M. Defoliation changes mycorrhizal benefit and competitive interactions between seedlings and adult plants[J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95(4): 639–647
- [114] BINGHAM M A, SIMARD S W. Do mycorrhizal network benefits to survival and growth of interior Douglas-fir seedlings increase with soil moisture stress?[J]. *Ecology and Evolution*, 2011, 1(3): 306–316
- [115] AWAYDUL A, ZHU W Y, YUAN Y G, et al. Common mycorrhizal networks influence the distribution of mineral nutrients between an invasive plant, *Solidago canadensis*, and a native plant, *Kummerowia striata*[J]. *Mycorrhiza*, 2019, 29(1): 29–38
- [116] ZHANG H L, WANG X Y, GAO Y Z, et al. Short-term N transfer from alfalfa to maize is dependent more on arbuscular mycorrhizal fungi than root exudates in N deficient soil[J]. *Plant and Soil*, 2020, 446(1/2): 23–41
- [117] LI C J, LI H G, HOFFLAND E, et al. Common mycorrhizal networks asymmetrically improve chickpea N and P acquisition and cause overyielding by a millet/chickpea mixture[J]. *Plant and Soil*, 2022, 472(1/2): 279–293
- [118] MERCKX V. *Mycoheterotrophy: the Biology of Plants Living on Fungi*[M]. Berlin: Springer, 2013: 19-101
- [119] TESTE F P, SIMARD S W, DURALL D M, et al. Net carbon transfer between *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* seedlings in the field is influenced by soil disturbance[J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 429–439
- [120] YUAN Y G, VAN KLEUNEN M, LI J M. A parasite indirectly affects nutrient distribution by common mycorrhizal networks between host and neighboring plants[J]. *Ecology*, 2021, 102(5): e03339
- [121] 李莎, 斯那永宗, 徐若, 等. 丛枝菌丝网络介导苜蓿植株间机械损伤信号的传递[J]. *热带亚热带植物学报*, 2021, 29(4): 382–388
- LI S, SINA Y Z, XU R, et al. Defense signal transmission between alfalfa plants through underground mycorrhizal network[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2021, 29(4): 382–388
- [122] GIOVANNETTI M, AZZOLINI D, CITERNESI A S. Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(12): 5571–5575
- [123] ALAUX P L, NAVEAU F, DECLERCK S, et al. Common mycorrhizal network induced JA/ET genes expression in healthy potato plants connected to potato plants infected by *Phytophthora infestans*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 602
- [124] ENGELMOER D J P, BEHM J E, KIERS E T. Intense competition between arbuscular mycorrhizal mutualists in an *in vitro* root microbiome negatively affects total fungal

- abundance[J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23(6): 1584–1593
- [125] MEDINA M J H, GAGNON H, PICHÉ Y, et al. Root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi is affected by the salicylic acid content of the plant[J]. *Plant Science*, 2003, 164(6): 993–998
- [126] ALAUX P L, ZHANG Y Q, GILBERT L, et al. Can common mycorrhizal fungal networks be managed to enhance ecosystem functionality?[J]. *Plants, People, Planet*, 2021, 3(5): 433–444
- [127] DESLIPPE J R, SIMARD S W. Below-ground carbon transfer among *Betula nana* may increase with warming in Arctic tundra[J]. *The New Phytologist*, 2011, 192(3): 689–698
- [128] KANG F R, YANG B, WUJISIGULENG, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate the negative effect of nitrogen deposition on ecosystem functions in meadow grassland[J]. *Land Degradation & Development*, 2020, 31(6): 748–759
- [129] GEWIN V. Food: an underground revolution[J]. *Nature*, 2010, 466(7306): 552–553
- [130] CRUZ A F, ISHII T. Arbuscular mycorrhizal fungal spores host bacteria that affect nutrient biodynamics and biocontrol of soil-borne plant pathogens[J]. *Biology Open*, 2012, 1(1): 52–57
- [131] GOTTEL N R, CASTRO H F, KERLEY M, et al. Distinct microbial communities within the endosphere and rhizosphere of *Populus deltoides* roots across contrasting soil types[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(17): 5934–5944
- [132] HACQUARD S, SCHADT C W. Towards a holistic understanding of the beneficial interactions across the *Populus* microbiome[J]. *The New Phytologist*, 2015, 205(4): 1424–1430

## 欢迎订阅 2023 年《北方园艺》

中文核心期刊(1992-2020) 中国农业核心期刊 中国农林核心期刊  
美国化学文摘社(CAS)收录期刊 2015、2016、2018 年期刊数字影响力 100 强

《北方园艺》是由黑龙江省农业科学院主管、主办的园艺类综合性学术期刊。创刊以来,《北方园艺》始终与时代同频,策划新栏目,报道行业热点,不断推出具有创新价值、学术价值和实用价值的科研成果,在全国园艺类核心期刊中排名第三;在新时代背景下,《北方园艺》积极推动传统媒体与新兴媒体的融合发展,探索新型出版模式,设有专属投稿网站和微信公众号,学术传播力不断提升。2020 年获得农林领域高质量科技期刊 T2 行列。

为增加文章的可读性和更好的体现研究成果,本刊增加了内文和封二新品种彩版宣传;作者也可将团队试验成果以音视频形式在本刊微信公众号传播,具体事宜联系编辑部。国际标准刊号:ISSN 1001-0009 国内统一刊号:CN 23-1247/S 邮发代号:14-150

半月刊 每月 15、30 日出版 单价:35.00 元 全年:840.00 元

全国各地邮局均可订阅,或直接向编辑部汇款订阅。

投稿网址: <http://bfyy.haasep.cn>

地址:黑龙江省哈尔滨市南岗区学府路 368 号《北方园艺》编辑部

邮编:150086 电话:0451-51522860 信箱:bfyybjb@vip.163.com

