丛枝菌根真菌缓解连作障碍的研究进展

李 亮[1,2] 蔡柏岩[1,2*]

([1]黑龙江大学生命科学学院, 哈尔滨 150080; [2]黑龙江省普通高等学校微生物学重点实验室, 哈尔滨 150080)

摘 要 多年连作能够导致作物产量和农产品品质下降,严重制约着我国农业生产的可持续发展,已成为我国农业耕作的难题之一。研究表明,丛枝菌根(arbuscular mycorrhizae, AM)真菌能够改善连作土壤环境,提高植物吸收营养元素和水分的能力,诱导植物增强对连作土传病害的抗病性。探索 AM 真菌缓解连作障碍是近年生态学和农业生产中的研究热点。本文总结了 AM 真菌改善连作土壤环境、促进寄主植物对营养元素和水分的吸收、提高寄主植物的耐盐性、与病原菌竞争、与拮抗菌结合抗病、诱导植物产生防御性酶、调节次生代谢产物合成等方面的研究结果,分析了 AM 真菌缓解连作障碍的作用机制,旨在为今后研发 AM 真菌控制连作障碍的技术提供理论依据。

关键词 连作; 丛枝菌根; 寄主植物; 作用机制

Advances in arbuscular mycorrhizal fungi alleviating continuous cropping obstacles. LI Liang[1,2], CAI Bai-yan[1,2*] ([1]*College of Life Science*, *Heilongjiang University*, *Harbin* 150080, *China*; [2]*Key Laboratory of Microbiology of General Institutes of Higher Education*, *Harbin* 150080, *China*).

Abstract: Continuous cropping for many years can lead to reductions in crop yields and agricultural product quality, which severely restricts the sustainable development of agriculture. This is a leading issue in agricultural cultivation in China. Arbuscular mycorrhizae (AM) fungi can improve the continuous cropping soil environment, enhance the capacity of plant uptake of nutrients and water, and improve plant resistance to soil-borne diseases as a result of continuous cropping. Recently, scientists working in ecology and agricultural production have explored the effect of AM fungi in alleviating the challenges posed by continuous cropping. In this review, we summarize the results of a wide range of research into AM fungi, including improving the continuous cropping soil environment, promoting the uptake of host-plants of nutrients and water, improving the salt tolerance of host plants and their competitiveness against pathogenic bacteria, and disease resistance to antagonistic bacteria. Furthermore, the role of AM fungi in the induction of protective enzyme expression and the effects on secondary metabolite generation, amongst other effects, are also discussed in this context. Overall, we aim to provide a theoretical basis for the future development of technology that utilizes AM fungi in solving continuous cropping obstacles.

Key words: continuous cropping; arbuscular mycorrhizae; host plant; functional mechanism.

随着人们对有机纯天然农作物产品需求量的增加,呈现出同一块耕地上连续耕作同种有机农作物的现象,从而导致连作障碍日益严重。而连作障碍的形成及加重的原因是十分复杂的,并不是单一因素所导致的,是通过植物-土壤-微生物三者之间的互相影响产生的综合作用的结果。产生连作障碍的主要因素包括土壤生境劣变、植物自毒现象、土传病原真菌等,这些因素都会导致作物减产。目前,大豆、玉米、马铃薯、棉花等多种大田作物都有不同程度连作现象(时鹏等, 2010; 顾美英等, 2012; Jie *et al.*, 2013; 马玲等, 2015),尤其是大豆连作尤为严重,可减少大豆生产量 70%~80%,严重时导致没有收获,造成更大的产量损失(Liu *et al.*, 2007)。因

国家自然科学基金项目(31570487)资助。
收稿日期: 2015-08-10 接受日期: 2016-02-26
*通讯作者 E-mail: caibaiyan@126.com

此,连作障碍已经阻碍了我国农业生产的正常发展。

目前对连作障碍的防治主要采用了化学法和促生菌法两类技术。其中最为普遍的是化学喷洒法,但此方法不仅会对土壤中有益微生物造成伤害,而且使土壤中生态环境失衡,最终影响作物生长。相关报道利用促生菌缓解连作障碍的效果很不稳定,其中原因可能是促生菌施用后,易受到其他土壤因素的影响很难定殖生长,最终导致死亡(Fliebach *et al.*,2009)。因此,寻找一种即环保又能对作物有益处的方法迫在眉睫。

丛枝菌根(arbuscular mycorrhizae, AM)是陆地生态系统中能与 80%以上高等维管植物建立共生关系,形成特定"菌根"结构的有益微生物(Whiteside *et al.*,2012)。AM 真菌能够扩大寄主植物根系吸收面积,促进寄主植物对于土壤养分的吸收,增强植物对非生物胁迫的抗逆性,提高植株的抗病能力(Asghari *et al.*,2012)。并且土壤中 AM 真菌是生物量最大、作用最显著的有益真菌,能够减轻寄生疫霉(*Phytophthora parasitica*)、立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、镰刀菌(*Fusarium solani*)、青枯菌(*Ralstonia solanacearum*)等连作引起的病原菌病害(Hage-Ahmed *et al.*, 2013; Lewandowski *et al.*, 2013; Vos *et al.*,2013)。研究表明,接种 AM 真菌后能减少由病原体引起的根系损伤,并明显增加根系次生代谢物含量,从而抑制病原体的繁殖(Hao *et al.*,2010);AM 真菌还可以诱导植物产生防御性酶,有助于减少病原体引起的损伤(Garmendia *et al.*,2006)。因此,研究 AM 真菌对于连作作物的作用机制具有重要的实践意义和应用价值。

1　连作障碍机制

1.1　连作导致土壤生境的劣变

长期连作导致土壤板结,使耕层土壤中的容重和非毛细管孔隙层增大,破坏土壤团粒结构,降低土壤通透性,并且土壤含盐量逐渐增强,必然造成土壤中一种或几种养分的匮乏,而另一些养分富集,结果导致土壤的养分失衡。烤烟长期连作后土壤中的有效养分水平均高于临界值,造成 P、S、K 等元素的明显富集,最终导致烟地养分比例失调,从而影响烟株的生长(彭有才等,2009);连作还会引起花生根系中多种微量元素含量的变化,如 Mo、Zn、Mn、Fe、Cu、B 元素含量显著降低(王兴祥等,2010)。因此,连作可能导致土壤中某一种养分过度消耗,结果迫使这些元素对作物的供应不足,甚至失去种植这种作物的可能性,即所谓"土壤衰竭"(苗淑杰等,2007)。此外,土壤酶活性是评价土壤肥力和表征土壤生物活性的重要指标。长期连作会使土壤中的酶活性下降。研究表明,非洲菊连作土壤酶活性降低,土壤过氧化氢酶和中性磷酸酶活性呈下降趋势(马海燕等,2011)。种植怀牛膝(*Radix achyranthis bidentatae*)能够显著增加脲酶、蛋白酶、蔗糖酶的活性,但长期种植会使这 3 种酶活性不同程度的减弱,多酚氧化酶却明显增强(郝慧荣等,2008)。

1.2　连作导致植物自毒作用加剧

植株通过淋溶、残体分解、根系分泌向环境中释放化学物质,而对自身产生的直接或间接的毒害作用,称为自毒作用。随着连作年限的增加,酚酸类物质大量积累,浓度含量逐渐升高,最终加剧植物自毒现象。大多数酚酸物质具有较强的化感活性,抑制植物自身种子萌发、幼苗生长、根系对养分的吸收等,进而产生连作障碍(王延平等,2010)。在研究水稻连作减产的原因时发现,水稻秸秆腐解以及根分泌物作用可释放大量的酚酸物质,其中包括:对羟苯甲酸、香豆酸、丁香酸、香草酸、杏仁酸和阿魏酸(Chou *et al.*,1992)。随着连作年限增长,棕榈酸和邻苯二甲酸二丁酯浓度增加,对马铃薯生长产生了抑制作用(张文明等,2015)。

1.3　土传病原真菌

连作会导致土壤中微生态环境发生变化,土壤肥力由"细菌型"向"真菌型"转化,促进了真菌病原菌生长和繁殖,加重了连作障碍病害的发生。Tewoldemedhin 等(2011)从连作果园苹果腐烂的根中分离到了大量的尖孢镰刀菌。Van Os 等(2001)研究鸢尾根腐病时发现,连续种植,根腐病病原菌腐霉(*Pythium* sp.)数量明显升高。此外,近些年来对于连作栽培的研究很多,不同连作年限不同作物中土壤微生物群落结构的变化规律具有差异。通过 T-RFLP技术对黄瓜进行分析,结果表明,随着黄瓜种植茬次的增加细菌的优势菌群中(属)数量呈先下降后升高的趋势,连作到第 7 茬下降到最低,第 9 茬又有所升高,而真菌的优势菌群种(属)数量呈下降后上升再下降的趋势,在第 7 茬时达到最高,第 9 茬又有所下降(乔蓬蕾等,2014)。大蒜短期连作(5~10 年)细菌、放线菌数量急剧增加,真菌数量缓慢增加;但连作 15~20 年土壤氨化细菌、放线菌等数量下降,真菌数量增加,土壤微生态环境呈变劣趋

势,大蒜产量也随之显著下降,连作障碍较为明显(刘素慧等,2010)。长期连作20年病原真菌菌群与短期连作3年真菌菌群相比,其中3年连作大豆根围土壤镰孢菌种群为强致病力菌,而在连作20年根围土壤中砖红镰孢菌等均为非致病性镰孢菌,而植物根系非致病性镰孢菌种群作为腐生真菌,可以抑制相同生存环境中寄生性病原镰孢菌的生长繁殖(魏巍等,2014)。由此可见,大豆连作20年可能促进了非致病性菌的生长,降低了大豆根围土壤中强致病力镰孢菌种群的生长,从而降低病原镰孢菌的种群致病能力。

综上所述,连作栽培方式的确使得土壤微生物群落由"细菌型"向"真菌型"转变,细菌、放线菌菌群数量会随着连作年限增长而下降,真菌数量会随着连作年限增长而上升或者出现马鞍型的状况,但不同连作年限不同作物的土壤微生物群落的变化规律不同,出现这种规律可能与植株种类、土壤种植类型、栽培措施、连作年限、根系分泌物等种类和数量等有关。研究表明,连作年限越长可能不会引起土壤微生物菌群的持续破坏,因为微生物能够调整菌群结构以适应外部环境的变化,从而保持一个长期健康的群落结构,形成抑制性土壤(魏巍等,2014)。另外,不同作物受外界生物(如病原菌、拮抗菌)、非生物因子(土壤营养含量)的刺激,植物会改变其根系分泌物的组分及含量来适应环境的变化。因此,探究不同作物长期连作和短期连作土壤中微生物的群落结构变化规律是十分重要的,这为缓解连作障碍提供一些理论实践依据,继而有针对性的防治连作危害。

2 AM真菌缓解连作障碍的作用机制

2.1 AM真菌对连作植物生境影响

2.1.1 AM真菌能改善土壤的理化性状 AM真菌菌丝发育后能够改变连作土壤中理化性状,提高寄主植物根细胞膜的通透性,进一步使根围微生态环境发生变化。研究表明,菌根发育能有效改善土壤有机质含量、土壤团粒结构、透气性(孙吉庆等,2012)。并且其菌丝贯穿于土壤颗粒间极小的孔隙,其分泌物球囊素、有机酸等可作为土壤颗粒间粘着的吸附剂,促进土壤团粒结构的形成,改善土壤的pH(罗巧玉等,2013),增强土壤中脲酶、蔗糖酶、过氧化氢酶等酶活性(Zhao *et al.*, 2010; Xun *et al.*, 2015),从而减缓作物连作危害。

2.1.2 AM真菌促进植物对养分和水分的吸收 AM真菌根外菌丝通过蔓延交错在土壤中形成大量的菌丝网,能够帮助寄主植物更加深入地吸收土壤中营养成分、水分,并驱动土壤养分循环,加强土壤和寄主植物的联系,是构成共生体互惠关系的重要通道(Hodge *et al.*, 2010; Laparre *et al.*, 2014)。尤其是对土壤中移动性差、浓度低及可溶性差的矿质元素(如磷、硫等)的有效性,通过共生体转运给根部利用,有效提高了寄主植物对环境中营养元素的利用(Veresoglou *et al.*, 2011)。AM真菌有助于寄主植物对铁、锌、钴、铜、钼、锰和镓等微量元素的吸收(Lucélia *et al.*, 2015)。Jin等(2012)在接种AM真菌后发现根外菌丝吸收土壤中不同形态的氮素,通过一系列代谢转化反应生成精氨酸,精氨酸沿着根外菌丝进入根内菌丝中分解释放出无机氮,无机氮穿过根内菌丝进入寄主植株根系,继而提高植物对N元素的吸收。因此,AM真菌能够缓解因连作障碍导致植株缺少水分、养分的问题。

2.1.3 AM真菌提高植物耐盐性的能力 AM真菌通过调节植物吸收和积累无机溶质和小分子可溶性有机溶剂帮助植物建立新的细胞离子稳态和恢复渗透平衡,从而改善连作土壤盐渍化现象。接种AM真菌后,可溶性糖和可溶性蛋白的含量均比对照组高,从而增强牡丹的高盐耐受性(郭绍霞等,2010)。同时,AM真菌能够增强寄主植物根系中超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶等酶活性从而提高寄主植物的抗盐能力(Evelin *et al.*, 2014)。另一方面,当锦葵根系NaCl浓度为100 mmol · mL^{-1}时,摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)能够增强根部中Na^+、Cl^-、K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}的含量,并始终维持Na^+/K^+,Ca^{2+}/Mg^{2+},Na^+/Ca^{2+}比例的平衡,从而防止高浓度盐分对锦葵的损伤(Zhang *et al.*, 2014)。因此,AM真菌不仅能够通过调节植物渗透势,保持离子平衡,防治离子毒害,而且可以通过影响植物体内渗透调节物质来提高植物的耐盐性,从而缓解连作障碍。

2.1.4 AM真菌减少植物土壤中酚酸类物质的积累 AM真菌通过调节植物根系分泌物能够有效地降解酚酸类物质,减少酚酸类物质的积累(Zeng *et al.*, 2006)。马通等(2014)研究表明,AM真菌可以减少连作西瓜土壤中酚酸类物质的积累,继而缓解西瓜的自毒现象。

2.2 AM真菌对连作土传病原物的影响

2.2.1 AM真菌与病原菌竞争 AM真菌与寄主植

物共生后,其菌丝会迅速占据相应的生态位,这必然与病原物产生一定竞争关系并减少病原物的侵染位点,同时,当病原菌侵染菌根植物时,AM 真菌会诱导寄主植物根系中脯氨酸的糖蛋白立即启动快速防御反应,使细胞壁的强度加大,增强病原真菌侵入根系的难度,降低病原真菌对根系的侵染率。当在沉香根系中接种聚生球囊霉(*Glomus fasciculatum*)时,根系位点被 AM 真菌侵染,则可抑制瓜果腐霉菌(*Pythium aphanidermatum*)的侵染,降低植株的发病指数(Tabin *et al.*,2009)。

2.2.2　AM 真菌与其他拮抗菌协同抗病　AM 真菌还可以与土壤其他有益微生物发生协同作用,刺激对土传病原物有拮抗作用的微生物活性,使部分有益微生物数量增加,这些微生物也会减少病原物的数量,增强植株的抵御能力。如 AM 真菌与菌根围其他拮抗菌:木霉属(*Teichoderma* spp.)、粘帚霉属(*Gliocladium* spp.)、链霉菌(*Streptomyces* spp.)这些有益的促生菌形成协同作用,有利于降低植物土传病害的危害(刘润进等,2007),明显减轻连作障碍。AM 真菌能够与促生细菌(plant growth-promoting rhizobacteria,PGPR)相互作用,从而抑制植物立枯丝核菌的生长(Bharadwaj *et al.*,2011)。在不同番茄根系同时接种摩西球囊霉和根内球囊霉能够对茉莉酸含量起到调节作用,从而抵御真菌引起的病害(Lopéz-Ráez *et al.*,2010)。

2.2.3　AM 真菌调节根系分泌物抵御病害　AM 真菌侵染到寄主植物后会调节植物根系分泌物,根内菌丝和根外菌丝表面能够产生酚类化合物、生物碱、植保素等次生代谢产物,并且这些次生代谢生物能够抵御病害(Jaiti *et al.*,2007)。AM 真菌可以帮助棉花根系积累大量酚类化合物,这些化合物可以提高棉花抵御大丽轮枝真菌的能力(补娟等,2009),也能够有效提高不同连作年限西瓜根内总酚含量,增强西瓜根系抗病能力(马通等,2014)。同时,AM 真菌可以诱导植物根系产生植保素,降低植物枯萎病病害发生率及病症严重程度(Li *et al.*,2010;Song *et al.*,2011)。

2.2.4　AM 真菌诱导植物合成信号物质抵御病害　AM 真菌侵染宿主植物后能较早地诱导合成水杨酸、茉莉酸、过氧化氢、一氧化氮等信号物质,这些信号物质在激活植物防御体系中发挥着重要的作用(Hause *et al.*,2007)。SA 是重要的能够激活植物过敏反应和系统获得抗性的内源信号物质,AM 真菌所诱导的 SA 虽然仅是数量和暂时的增加,但对植物激活植物防御系统、提高植物抗病性方面有显著的作用(刘润进等,2007)。接种摩西球囊霉同时外施加 SA 能有效抑制尖镰孢对西红柿的感染,降低病情指数(EI-Khallal,2007)。JA 作为长距离传导的植物防御性信号物质,首先在根部合成积累,然后传导至植物的茎叶中。向已感染尖镰孢菌 20 天的西红柿幼苗根系分别接种聚生球囊霉或大果球囊霉,接菌的西红柿茎叶中 JA 含量是未接菌西红柿的 9 倍,且病害程度分别下降 75% 和 78%(Kapoor *et al.*,2008)。

2.2.5　AM 真菌诱导植物提高防御性酶活性　接种 AM 真菌后能够更加迅速地诱导植物产生相应的防御性酶类抵御病原物入侵,例如:苯丙氨酸解氨酶(L-phenylalanin ammonia-lyase)、几丁质酶、β-1,3-葡聚糖酶、过氧化物酶等。其中苯丙氨酸解氨酶是催化植物产生次生代谢产物的关键酶,同时,也提高了植物几丁质酶、β-1,3-葡聚糖酶等酶活性。AM 真菌可以诱导连作西瓜根内苯丙氨酸解氨酶、几丁质酶、β-1,3-葡聚糖酶、过氧化氢物酶等酶合成,提高其酶活性,并且上述酶比不接种提前 2 周出现,从而提高西瓜抗连作障碍的能力。根内球囊霉(*Rhizophagus irregularis*)与大丽轮枝菌同时接种到橄榄苗根系中,结果表明 AM 真菌可以提高橄榄苗根系中超氧化物歧化酶和过氧化物酶的活性,从而抑制大丽轮枝菌的生长(Espinosa *et al.*,2014)。因此,说明 AM 真菌所诱发的防御反应的微启动,能使寄主植物根系先倾向于对第二次侵染产生快速反应,从而有利于提高寄主植物对连作土传病原物的抗性特点。

2.2.6　AM 真菌调控植物防卫基因表达　AM 真菌侵染寄主植物能够诱导寄主植物防御相关基因的表达,接种 AM 真菌后,在转录水平上调控 *PAL5* 基因和病程相关蛋白几丁质酶基因 *ChibI* 等防卫基因的表达,诱导病程相关蛋白合成,增加作物对病害的抗性(Li *et al.*,2005)。Hilou 等(2014)分析比较了接种 AM 真菌和不接种对照蒺藜苜蓿根系转录物谱,发现接种 AM 真菌的蒺藜苜蓿积累较多的 JA 来调节基因控制的转录物质、共生体次级代谢物质和防御抗性蛋白相关酶基因编码的表达产物,并且对根腐丝囊霉菌有一定的抑制作用。

综上所述,AM 真菌能够促进寄主植物对养分、水分的吸收,提高了寄主植物的抗逆性并通过多机制之间的协同作用改善了连作土壤生境状况,抑制

了连作土壤中土传病原物的生长,从而缓解连作障碍的危害。

3 问题与展望

AM真菌通过直接或间接作用改善连作地块土壤环境,提高了植物对连作土传病原物的抵御能力。可见,AM真菌可以有效地改善连作引起的减产现象,并且其具有广阔的市场前景和生产应用价值。但要想将AM真菌菌剂应用到生产实践中去,还亟需解决一些问题。

(1)AM真菌不能够纯培养,必须要与植物共生后才能生存,其种类繁多,大部分AM真菌所具备的功能尚不清楚,因此,未来应有效地建立AM真菌基因库,并对不同种类的AM真菌进行筛选和功能归类,同时将具有不同功能的AM真菌接种到不同植物中,探究其对不同植物的抗病能力,最终做到"有病可依,有病可治"的效果,从而更好地发挥不同种类AM真菌对不同植物的保护防治作用。

(2)AM真菌对连作障碍的研究报道相对较少,其对于短期连作障碍具有一定的缓解能力,但对于长期连作的防治效果研究不多,其能否更好地应用到长期连作土壤中发挥强大作用还需研究。因此,明确AM真菌缓解短期连作障碍和长期连作障碍的机制区别还要进一步探究。

(3)AM真菌可与其他有益土壤微生物协同作用缓解连作障碍,因此,了解土壤中不同微生物的功能和群落结构,有助于发挥AM真菌与不同土壤微生物的协同能力,从而达到防治病害的效果。

(4)未来研究工作中可以利用蛋白质组学、代谢组学等先进技术和方法深入的探索AM真菌诱导植物产生抗病性的机制,为进一步缓解连作障碍提供一定的理论依据。可以预见,随着对AM真菌的深入研究,未来AM真菌菌剂有望大量应用于农业生产实践中去,以缓解连作障碍所带来的危害。

参考文献

补 娟, 崔卫东, 罗 明, 等. 2009. 接种丛枝菌根真菌对棉花生长的黄萎病的影响. 新疆农业科学, **46**(6): 1235-1244.

顾美英, 徐万里, 茆 军, 等. 2012. 新疆绿洲农田不同连作年限棉花根围土壤微生物群落多样性. 生态学报, **32**(10): 3031-3040.

郭绍霞, 刘润进. 2010. 丛枝菌根真菌 *Glomus mosseae* 对盐胁迫下牡丹渗透调节的影响. 植物生理学通讯, **46**(10): 1007-1012.

郝慧荣, 李振方, 熊 君, 等. 2008. 连作怀牛膝根围土壤微生物区系及酶活性的变化研究. 中国生态农业学报, **16**(2): 307-311.

刘润进, 陈应龙. 2007. 菌根学. 北京: 科学出版社.

刘素慧, 刘世琦, 张自坤, 等. 2010. 大蒜连作对其根围土壤微生物和酶活性的影响. 中国农业科学, **43**(5): 1000-1006.

罗巧玉, 王晓娟, 李媛媛, 等. 2013. AM真菌在植物病虫害生物防治中的作用机制. 生态学报, **33**(19): 5997-6005.

马 玲, 马 琨, 杨桂丽, 等. 2015. 马铃薯连作栽培对土壤微生物多样性的影响. 中国生态农业学报, **23**(5): 589-596.

马 通, 李桂舫, 刘润进, 等. 2014. AM真菌对连作西瓜根内和根围土壤酚酸类物质和黄铜含量的影响. 北方园艺, (8): 1-4.

马海燕, 徐 瑾, 郑成淑, 等. 2011. 非洲菊连作对土壤理化性状与生物性状的影响. 中国农业科学, **44**(18): 3733-3740.

苗淑杰, 乔云发, 韩晓增. 2007. 大豆连作障碍的研究进展. 中国生态农业学报, **15**(3): 203-206.

彭有才, 刘 挺, 赵俊杰, 等. 2009. 连作对土壤性状影响的研究进展. 江西农业学报, **21**(9): 100-103.

乔蓬蕾, 周新刚, 吴凤芝. 2014. 不同连作茬次黄瓜根围土壤微生物群落的T-RFLP分析. 生态学杂志, **33**(10): 2640-2649.

时 鹏, 高 强, 王淑平, 等. 2010. 玉米连作及其施肥对土壤微生物群落功能多样性的影响. 生态学报, **30**(22): 6173-6182.

孙吉庆, 刘润进, 李 敏. 2012. 丛枝菌根真菌提高抗逆性的效应及其机制研究进展. 植物生理学报, **48**(9): 845-852.

王兴祥, 张兆林, 戴传超. 2010. 连作花生土壤障碍原因及消除技术研究进展. 土壤, **42**(4): 505-512.

王延平, 王华田. 2010. 植物根分泌的化感物质及其在土壤中的环境行为. 土壤通报, **41**(3): 501-506.

魏 巍, 许艳丽, 朱 琳, 等. 2014. 长期连作对大豆根围土壤镰孢菌种群的影响. 应用生态学报, **25**(2): 497-504.

张文明, 岳慧珍, 张春红, 等. 2015. 连作障碍不同生育期根系分泌物的成分检测及其自毒作用. 中国生态农业学报, **23**(2): 215-224.

Asghari HR, Cavagnaro TR. 2012. Arbuscular mycorrhizas reduce nitrogen loss via leaching. *PLoS ONE*, **7**: e29825.

Bharadwaj DP, Alström S, Lundquist PO. 2011. Interactions among *Glomus irregulare*, arbuscular mycorrhizal spore-associated bacteria, and plant pathogens under in vitro conditions. *Mycorrhiza*, **22**: 437-447.

Chou CH, Leu LL. 1992. Allelopathic substances and interactions of *Delonix regia* (Boj) Raf. *Journal of Chemical Ecology*, **18**: 353-367.

EI-Khallal SM. 2007. Induction and modulation of resistance in tomato plants against *Fusarium* wilt disease by bioagent fungi (arbuscular mycorrhiza) and/or hormonal elicitors (jasmine acid & salicylic acid): 1. Changes in growth, some metabolic activities and endogenous hormones related to defence mechanism. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, **1**: 691-705.

Espinosa F, Garrido I, Ortega A, *et al*. 2014. Redox activities and ROS, NO and phenylpropanoids production by axenically cultured intact olive seedling roots after interaction with a mycorrhizal or a pathogenic fungus. *PLoS ONE*, **9**: e100132.

Evelin H, Kapoor R. 2014. Arbuscular mycorrhizal symbiosis modulates antioxidant response in salt-stressed *Trigonella*

foenum-graecum plants. *Mycorrhiza*, **24**: 197-208.
Fließbach A, Winkler M, Matthias PL, *et al*. 2009. Soil amendment with *Pseudomonas fluorescens* CHA0: Lasting effects on soil biological properties in soils low in microbial biomass and activity. *Microbial Ecology*, **57**: 611-623.
Garmendia I, Aguirreolea J, Goicoechea N. 2006. Defence-related enzymes in pepper roots during interactions with arbuscular mycorrhizal fungi and/or *Verticillium dahlia*. *BioControl*, **51**: 293-310.
Hage-Ahmed K, Krammer J, Steinkellner S. 2013. The intercropping partner affects arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* interactions in tomato. *Mycorrhiza*, **23**: 543-550.
Hao W, Ren LX, Ran W, *et al*. 2010. Allelopathic effects of root exudates from watermelon and rice plants on *Fusarium oxysporum* f. sp. *Plant and Soil*, **336**: 485-497.
Hause B, Mrosk C, Isayenkov S, *et al*. 2007. Jasmonates in arbuscular mycorrhizal interactions. *Phytochemistry*, **68**: 101-110.
Hilou A, Zhang HZ, Franken P, *et al*. 2014. Do jasmonates play a role in arbuscular mycorrhiza-induced local bioprotection of *Medicago trucatula* against root rot disease caused by *Aphanomyces eyteiches*? *Mycorrhiza*, **24**: 45-54.
Hodge A, Fitter AH. 2010. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**: 13754-13759.
Jaiti F, Meddich A, El-Hadrami I. 2007. Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi in the protection of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) against bayoud disease. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, **71**: 166-173.
Jie WG, Liu XR, Cai BY. 2013. Diversity of rhizosphere soil arbuscular mycorrhizal fungi in various soybean cultivars under different continuous cropping regimes. *PLoS ONE*, **8**: e72898.
Jin HR, Liu J, Liu J, *et al*. 2012. Forms of nitrogen uptake, translocation, and transfer via arbuscular mycorrhizal fungi: A review. *Science China: Life Sciences*, **55**: 355-364.
Kapoor R. 2008. Induced resistance in mycorrhizal tomato is correlated to concentration of jasmonic acid. *Online Journal of Biological Sciences*, **8**: 49-56.
Laparre J, Malbreil M, Letisse F, *et al*. 2014. Combining metabolomics and gene expression analysis reveals that propionyl- and butyryl-carnitines are involved in late stages of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Molecular Plant*, **7**: 554-566.
Lewandowski TJ, Dunfield KE, Antunes PM. 2013. Isolate identity determines plant tolerance to pathogen attack in assembled mycorrhizal communities. *PLoS ONE*, **8**: e61329.
Li HY, Liu RJ, Shu HR, *et al*. 2005. *ChibI* and *PAL5* directly involved in the defense responses induced by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatus* against nematode. *Mycosystema*, **24**: 385-393.
Li YH, Yangagi A, Miyawaki Y, *et al*. 2010. Disease tolerance and changes in anioxidative abilities in mycorrhizal strawberry plants. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, **79**: 174-178.
Liu JY, Maldonado-Mendoza I, Lopez-Meyer M, *et al*. 2007. Arbuscilar mycorrhizal symbiosis is accompanied by local and systemic alterations in gene expression and an increase in disease resistance in the shoots. *The Plant Journal*, **50**: 529-544.
Lopéz-Ráez JA, Verhage A, Fernandez I, *et al*. 2010. Hormonal and transcriptional profiles highlight common and differential host responses to arbuscular mycorrhizal fungi and the regulation of the oxylipin pathway. *Journal of Experimental Botany*, **61**: 2589-2601.
Lucélia C, Claúdio RFSS, Admir JG. 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of contaminated areas by trace elements: Mechanisms and major benefits of their applications [EB/OL]. [2015-08-28]. http://link.springer.com/article/10.1007/s11274-015-1918-y.
Song YY, Cao M, Xie LJ, *et al*. 2011. Induction of DIMBOA accumulation and systemic defense responses as mechanism of enhanced resistance of mycorrhizal corn (*Zea mays* L.) to sheath blight. *Mycorrhiza*, **21**: 721-731.
Tabin T, Arunachalam A, Shrivastava K, *et al*. 2009. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on damping-off disease in *Aquilaria agallocha* Roxb. seedlings. *Tropical Ecology*, **50**: 243-248.
Tewoldemedhin YT, Mazzola M, Botha WJ, *et al*. 2011. Characterization of fungi (*Fuarium* and *Rhizoctonia*) and oomycetes (*Phytophthora* and *Pythium*) associated with apple orchards in South Africa. *European Journal of Plant Pathology*, **130**: 215-229.
Van Os GJ, van Ginkel JH. 2001. Suppression of *Pythium* root rot in bulbous Iris in relation to biomass and activity of the soil microflora. *Soil Biology and Biochemistry*, **33**: 1447-1454.
Veresoglou SD, Shaw LJ, Sen R. 2011. *Glomus intraradices* and *Gigaspora margarita* arbuscular mycorrhhizal associations differentially affect nitrogen and potassium nutrition of *Plantago lanceolata* in a low fertility dune soil. *Plant and Soil*, **340**: 481-490.
Vos C, Schouteden N, van Tuinen D, *et al*. 2013. Mycorrhiza-induced resistance against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* involves priming of defense gene responses in tomato. *Soil Biology and Biochemistry*, **60**: 45-54.
Whiteside MD, Digman MA, Gratton E, *et al*. 2012. Organic nitrogen uptake by arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **55**: 7-13.
Xun FF, Xie BM, Liu SS, *et al*. 2015. Effect of plant growth-promoting bacteria (PGPR) and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculation on oats in saline-alkali soil contaminated by petroleum to enhance phytoremediation. *Environmental Science and Pollution Research*, **22**: 598-608.
Zeng RS, Mallik AU. 2006. Selected ectomycorrhizal fungi of black spruce (*Picea mariana*) can detoxify phenolic compounds of *Kalmia angustifolia*. *Journal of Chemical Ecology*, **32**: 1473-1489.
Zhang SZ, Qin FF, Qin P, *et al*. 2014. Evidence that arbuscular mycorrhizal and phosphate-solubilizing fungi alleviate NaCl stress in the halophyte *Kostelezkya virginica*: Nutrient uptake and ion distribution within root tissues. *Mycorrhiza*, **24**: 383-395.
Zhao M, Li M, Liu RJ. 2010. Effects of arbuscular mycorrhizae on microbial population and enzyme activity in replant soil used for watermelon production. *International Journal of Engineering, Science and Technology*, **2**: 17-22.

作者简介　李　亮,男,1989 年生,硕士研究生,主要从事微生物生态学研究。E-mail: 399754613@qq.com
责任编辑　魏中青