

# 丛枝菌根真菌在农业中的应用： 研究进展与挑战

郝志鹏<sup>1</sup>, 谢伟<sup>1</sup>, 陈保冬<sup>1,2\*</sup>

1. 中国科学院生态环境研究中心, 城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

2. 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要** 丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌能够和大多数农作物形成互利共生体系, 有效改善作物矿质营养, 减轻环境胁迫对作物生长的不利影响, 提高作物产量和品质。由于AM真菌的功能多面性, 其在农业生产中具有潜在重要作用和广阔应用前景。结合AM真菌农业应用技术途径和适用情景, 讨论了作物种植制度和管理措施对AM真菌功能的影响及可能的调控途径, 分析了菌根技术发展趋势及面临的机遇和挑战, 提出加强AM真菌功能多面性及其应用途径优化研究, 将有助于促进AM真菌菌剂相关产业的发展以及AM真菌在农业生产中的广泛应用。

**关键词** 丛枝菌根真菌; 微生物肥料; 抗逆性; 土壤改良; 田间管理

中国农业在快速发展的同时也面临着资源紧缺、污染加剧及粮食产量和安全等问题, 直接影响到农业发展的可持续性<sup>[1]</sup>。2015年第二次全国土地调查结果, 中国人均耕地面积仅有世界人均数量的45%; 农业土壤耕层变浅, 养分非均衡化, 土壤酸化、盐渍化和沙化, 以及水土流失等土壤退化问题较为严重。中国耕地中低产田面积比例高(>70%), 土壤质量整体水平较低, 有机质含量小于

1%的农业土壤面积达到26%<sup>[2]</sup>。尽管化肥和农药等在农业生产中发挥了重要作用, 但不合理施用导致的粮食安全和生态环境问题受到广泛关注。总体上, 中国土壤污染形势严峻, 其中农田土壤重金属污染率约为20%, 受农药污染的面积达900万hm<sup>2</sup>, 对农用化学品过度依赖的生产模式难以持续<sup>[3]</sup>。

相比化学投入品, 农业微生物技术产品具有绿色环保的优势, 已成为保障农业可持续发展的重要

收稿日期: 2021-06-30; 修回日期: 2021-12-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(42077039, 41571250, U21A2024)

作者简介: 郝志鹏, 副研究员, 研究方向为丛枝菌根真菌生态生理及应用技术, 电子信箱: zphao@rcees.ac.cn; 陈保冬(通信作者), 研究员, 研究方向为土壤生态学, 电子信箱: bdchen@rcees.ac.cn

引用格式: 郝志鹏, 谢伟, 陈保冬. 丛枝菌根真菌在农业中的应用: 研究进展与挑战[J]. 科技导报, 2022, 40(3): 87-98; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2022.03.008

技术选项。适用的微生物技术能够有效修复退化和污染土壤,提高土壤质量,促进植物养分吸收,增强植物对病虫害的抗性,最终提高农作物产量和品质,保障粮食和食品安全<sup>[4-5]</sup>。目前国家明确了“藏粮于地、藏粮于技”战略指导思想,已通过多项战略规划和行动方案,包括《生物产业发展规划》(中华人民共和国中央人民政府国务院,2013),《到2020年化肥使用量零增长行动方案》(中华人民共和国农业部,2015)等,有力地推动了农业微生物技术的应用与发展。近年来,中国农业微生物产业得到跨越式发展,其中微生物肥料年产能超过3000万t,每年应用面积累计 $2.7 \times 10^7$  hm<sup>2</sup>以上,产品种类繁多,使用菌种达170多种<sup>[6]</sup>。

丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是最具代表性的植物共生真菌,能够与绝大多数陆生植物形成互惠共生体系<sup>[7-8]</sup>。AM真菌侵入宿主植物根系皮层细胞,根内菌丝经过连续的二叉分枝形成典型的“丛枝(arbuscule)”结构,AM真菌亦由此得名<sup>[9-10]</sup>。在AM共生体系中,AM真菌自宿主植物获取所需碳源,同时帮助植物从土壤中吸收矿质养分和水分<sup>[11-12]</sup>。诸多研究表明,AM真菌能够增强宿主植物对各种环境胁迫的适应能力<sup>[13]</sup>,并与其他土壤有益微生物(如固氮菌、解磷菌等)协同作用,调控植物生长生理<sup>[14-15]</sup>。此外,AM真菌还能够通过多种机制促进土壤团聚体的形成,稳定土壤结构<sup>[16-17]</sup>。由于AM真菌不具有严格宿主专一性,其可在不同植物根系之间建立菌丝连接(菌丝桥),并通过根外菌丝网络实现不同植物间的资源再分配,从而维持植物群落结构及功能稳定<sup>[8,18]</sup>。在生态系统水平,AM真菌深度参与物质循环<sup>[19]</sup>,调节生态系统对环境变化的响应<sup>[20-21]</sup>。由于其具有不可替代的生态重要性(图1),AM真菌逆境生理和生态学研究已成为土壤生态学领域的热点,同时菌根技术在农业生产和环境保护中的应用也得到越来越多的关注<sup>[7,22-23]</sup>。

在农业生态系统中,AM真菌能够与除十字花科、藜科等少数作物种类之外的大多数粮食、蔬菜、油料、花卉及药用作物建立共生体系<sup>[24]</sup>。AM真菌的农业应用能够减少化肥施用量,提高肥料利用效

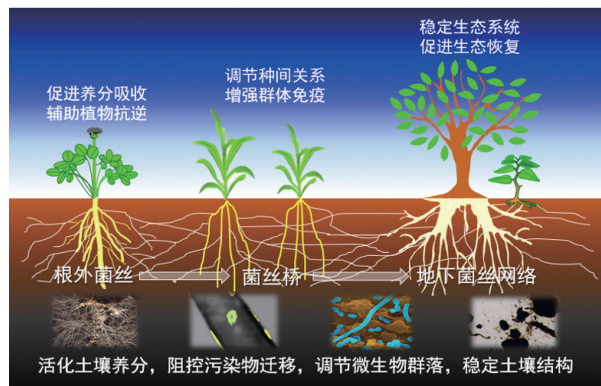


图1 丛枝菌根(AM)真菌的功能多面性

率;控制病害发生,减少农药的施用;增强宿主植物对干旱、盐碱和重金属污染等环境胁迫的适应性<sup>[25-26]</sup>。菌根技术的推广应用符合国家可持续发展需求。

## 1 AM真菌在农业生产中的功能多面性

### 1.1 改善作物矿质营养

AM真菌的核心功能是促进作物对土壤中矿质养分的吸收。研究表明,特定条件下,作物所需90%以上的磷(P)等能够由AM真菌提供<sup>[27]</sup>。AM真菌根外菌丝极大地拓展了根系吸收养分的范围<sup>[28]</sup>,能够直接从土壤吸收无机P和氮(N,包括NH<sub>4</sub><sup>+</sup>、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>),并将这些矿质养分转化为利于高效转运的多聚磷酸盐(poly-Pi)和精氨酸<sup>[11]</sup>,同时诱导作物特异性养分转运蛋白的高效表达,提高养分的转运效率<sup>[29]</sup>。在缺钾(K)条件下,AM真菌能够诱导植物膜上K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>转运蛋白的上调表达<sup>[30]</sup>。González-Guerrero等<sup>[31]</sup>也从根内球囊霉(*Glomus intraradices*)中分离鉴定了锌(Zn)转运蛋白(GintZnT1)。AM真菌菌丝体作为连接宿主作物和土壤的桥梁,也是矿质养分转运的“高速公路”<sup>[32]</sup>。

### 1.2 增强作物抗逆性

AM真菌能够调节作物的水分生理,缓解干旱胁迫对作物的不利影响<sup>[33-34]</sup>。Li等<sup>[12,35]</sup>利用无根毛突变体大麦(*Hordeum vulgare*)为供试材料,揭示了AM真菌根外菌丝在改善作物水分生理方面的直

接作用和功能独特性,进一步克隆了AM真菌2个水孔蛋白基因 *GintAQPF1* 和 *GintAQPF2* 并验证了基因功能,提供了AM真菌促进作物水分吸收的直接证据。在AM真菌改善作物抵御水分胁迫的间接机制方面,AM真菌能够诱导宿主作物根系水孔蛋白基因表达,提高玉米 (*Zea mays*) 的抗旱性<sup>[33]</sup>。AM真菌还能够提高宿主作物光合速率,改善根系导水性,并通过调节胁迫响应激素脱落酸(ABA)的信号通路<sup>[36]</sup>,提高作物的水分利用效率。

AM真菌能够通过多种途径影响作物对重金属的吸收、累积和解毒过程,在重金属污染土壤中对作物起到关键保护作用<sup>[37]</sup>。Chen等<sup>[38]</sup>研究表明,AM真菌能够通过改善作物P营养促进作物生长而对作物体内的重金属产生稀释解毒效应,并减少重金属由根系向地上部运输。AM真菌具有砷甲基转移酶基因(*arsM*)<sup>[39]</sup>,能够促进植物体内砷甲基化及挥发过程,降低砷的植物毒害<sup>[40-41]</sup>。AM真菌根外菌丝能够主动吸收重金属并被根内根外菌丝固持<sup>[42-43]</sup>,表明AM真菌在重金属污染土壤修复中具有潜在重要作用。

AM真菌还能通过各种机制增强作物的抗病性<sup>[44-45]</sup>。AM真菌不仅能够直接与病原生物竞争作物光合产物及根系的侵染位点<sup>[46]</sup>,还通过提高作物矿质营养水平,促进植株生长,补偿由病原生物造成的生物量和生理功能的损失而间接增强作物抗病能力<sup>[47]</sup>。AM真菌侵染作物的早期能激活宿主微弱的防御反应,而当菌根共生体系形成后,作物的防御反应维持在较低的水平上,这为作物在受到病原生物胁迫时产生快速反应创造了条件,从而增强宿主对病原生物的诱导性抗性<sup>[48]</sup>。另外,AM真菌侵染作物后会改变根际环境,进而影响根际微生物区系组成及多样性,对抑病土壤的形成起到积极作用<sup>[49]</sup>。

### 1.3 提高作物产量和产品品质

AM真菌在农业中的应用最重要的效应就是促进作物生长,提高作物产量<sup>[50-51]</sup>。玉米、黄瓜(*Cucumis sativus*)、西瓜(*Citrullus lanatus*)等是菌根响应程度较高的作物,控制试验充分证明了接种AM真菌对于提高农作物产量具有显著积极作用<sup>[52]</sup>。

虽然因试验条件限制,很多盆栽模拟试验仅考虑了AM真菌对农作物营养生长阶段植物生物量的影响,但AM真菌在复杂的田间环境条件下对作物产量的改善作用也得到试验证实<sup>[51]</sup>。Ramírez-Flores等<sup>[53]</sup>利用玉米共生信号通路(common symbiotic signaling pathway, CSSP)突变结合数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)的方法,构建了AM真菌易感(susceptible)和免疫(resistant)品系,证实了中等投入田间条件下AM真菌对玉米产量的贡献超过了30%。由于谷类作物不可替代的重要地位,目前AM真菌菌剂生产和应用也主要针对玉米、小麦(*Triticum aestivum*)、水稻(*Oryza sativa*)等谷类作物<sup>[7,54]</sup>。

除了提高作物产量,AM真菌对于提高特定作物产品品质也具有积极作用。Xie等<sup>[50,55]</sup>证实干旱胁迫下接种AM真菌能够促进药用植物甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)植株的生长,并提高根系药效成分甘草酸的含量。田间试验表明,AM真菌能够显著提高棉花(*Gossypium* spp.)的纤维品质和西瓜的含糖量<sup>[52]</sup>。李芳等<sup>[51]</sup>采用菌根化育苗-移栽方法,证实了接种AM真菌显著提高了籽粒中Zn、Mg等矿质养分的含量。接种AM真菌还可以缩短园艺作物种苗的出圃期,提高移栽成活率、促进作物生长、增强抗病性,最终提高产品品质,增加园艺作物的经济附加值<sup>[23]</sup>。

## 2 AM真菌应用技术

AM真菌接种效应受到多种因素的共同影响,不仅对作物、土壤等有一定要求,同时也与AM真菌菌剂质量、菌剂施用方式和配套管理措施密切相关(图2)。在AM真菌应用实践中,对这些方面都需要充分关注。

### 2.1 优质AM真菌菌剂

#### 2.1.1 AM真菌的来源

根据菌剂中AM真菌来源,可将AM真菌分为外源菌和土著菌(图2)。土著AM真菌经过作物与土壤环境作用的双重筛选,具有较强的环境适应性及生存优势,而外源AM真菌进入土壤后可能会与

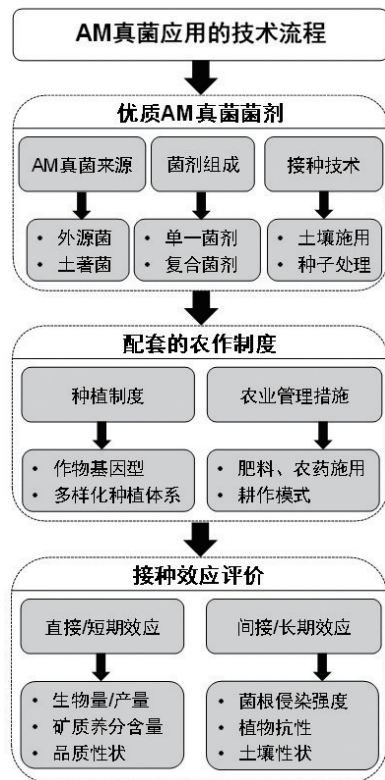


图2 AM真菌应用技术流程

土著 AM 真菌产生强烈竞争作用导致接种失败<sup>[56]</sup>。Bender 等<sup>[57]</sup>发现土著 AM 真菌丰度和外源 AM 真菌能否成功接种密切相关。Frew<sup>[58]</sup>对大麦 (*Hordeum vulgare*) 和高粱 (*Sorghum bicolor*) 分别接种单一外源 AM 真菌、混合外源 AM 真菌和土著 AM 真菌群落,发现接种土著 AM 真菌对调节作物生物量分配和提高叶片 P 含量的作用更显著。然而,不同地区土壤中土著 AM 真菌变异较大,筛选和富集土著 AM 真菌过程繁琐,制约了土著 AM 真菌菌剂生产和推广使用<sup>[59]</sup>。

现代集约化农业生产中,由于化肥尤其是磷肥的过量施用、土壤翻耕及单一作物种植制度,导致土著 AM 真菌丰度和多样性降低,功能下降,接种外源 AM 真菌成为调节土壤 AM 真菌群落结构和功能的重要手段<sup>[60]</sup>。外源 AM 真菌菌剂中通常包含异形根孢囊霉 (*Rhizophagus irregularis*) 和摩西西管囊霉 (*Funneliformis mosseae*) 等种类。这些菌种具有对作物适应性广,接种效应持续时间长等特点,被称为 AM 真菌中的“超级菌”<sup>[23,61]</sup>。如 Köhl 等<sup>[62]</sup>发现即使土壤中土著 AM 真菌丰度较高,

接种外源 AM 真菌仍能够成功侵染作物根系并促进作物生长。研究表明,外源 AM 真菌与土著 AM 真菌间的竞争作用可以通过增加接种剂量,改变接种方式及改善农田管理措施如接种前翻耕等减缓,进而增强外源 AM 真菌的竞争优势<sup>[63]</sup>。

### 2.1.2 单一菌剂和复合菌剂

菌剂组成是影响 AM 真菌菌剂品质的关键因素。菌剂组成包括仅含 1 种 AM 真菌构成的单一菌剂和由多种 AM 真菌或 AM 真菌与其他微生物组成的复合菌剂。陈保冬等<sup>[23]</sup>及 Basiru 等<sup>[54]</sup>分析了目前世界上商用 AM 真菌菌剂生产及使用情况,发现构成菌剂的 AM 真菌种类主要为 *R. irregularis* (39%), *F. mosseae* (21%) 和幼套近明球囊霉 (*Claroideoglossum etunicatum*) (16%), 其中由单一 AM 真菌构成的菌剂产品占 34%, 含多种 AM 真菌种类的菌剂占 66%, 表明目前复合菌剂是商业菌剂生产及实际使用的主要类型。

单一菌剂和复合菌剂在生产及应用效果方面各有利弊。单一菌剂在生产上具有一定优势,如目前商用液体菌剂的生产主要采用 *R. irregularis* DAOM197198 菌株,其可与胡萝卜毛根共培养实现大规模量产<sup>[54]</sup>。单一菌剂中繁殖体数量和孢子活性较高,对根系侵染能力强,能够有效提高外源 AM 真菌的竞争优势和接种成功率。考虑到 AM 真菌菌株间生物学特征和功能差异,不同 AM 真菌及 AM 真菌与其他有益微生物组成的复合菌剂在功能上具有一定的互补作用,可以拓宽菌剂适用范围<sup>[64]</sup>。然而,混合接种相对减少了单一 AM 真菌菌株的繁殖体数量,而一定的繁殖体数量是外源 AM 真菌能够成功侵染作物根系的前提条件<sup>[65]</sup>;同时复合菌剂提高了低效应的 AM 真菌孢子密度和对根系的侵染,可能造成不同 AM 真菌菌株之间的竞争作用,因此复合菌剂接种时需要重视菌种组成及相对比例<sup>[66]</sup>。另外,复合菌剂在生产和商业化方面也面临着一系列的技术难题,包括如何定量检测和评价复合菌剂中各类 AM 真菌丰度及功能等。

尽管单一菌剂和复合菌剂在生产和应用方面各有优劣,复合菌剂尤其是 AM 真菌与其他有益微生物以及一些植物激素、营养类物质如独脚金内

酯、氨基酸及腐殖酸等组成的复合菌剂是未来菌剂研制和生产应用的发展方向。最近的研究表明, AM真菌和固氮菌及解磷细菌间存在协同作用<sup>[15,67]</sup>。固氮菌和解磷细菌通过影响植物根系分泌物, 提高土壤N、P有效性, 从而促进AM真菌功能发挥。独脚金内酯等植物激素类物质对AM真菌和植物的生长也具有促进作用, 既可作为一种刺激剂促进菌根共生体系的建立, 也可激发土著AM真菌对作物的侵染<sup>[68]</sup>。然而, 目前世界商用AM真菌复合菌剂中仅有19%含有其他有益微生物如固氮菌及解磷细菌, 而仅有7%的复合菌剂含腐殖酸及矿质营养元素<sup>[54]</sup>, 因而复合菌剂的研制在未来还有很大的发展空间。

### 2.1.3 接种方式

目前商用AM真菌菌剂中90%为固体菌剂(粉剂占65%, 颗粒剂占25%), 而液体菌剂仅占10%<sup>[54]</sup>, 菌剂施用多采用土壤施用或种子处理的方式。土壤施用方式主要包括撒施、沟施、穴施及拌种等, 一般将一定量的菌剂、作物种子及生长基质混匀后施入土壤, 也可以先底施菌剂后播种<sup>[23]</sup>。土壤施用方式可减少菌剂对种子和子叶的物理伤害, 降低菌剂生产中可能混入的杀虫剂和杀菌剂等对种子的影响, 提高小粒径种子接触到菌剂而增加根系被侵染的几率<sup>[54]</sup>。然而, 为保证良好的接种效果, 土壤施用方式对菌剂质量要求较高, 施用量较大。

近年来, AM真菌种子包衣化处理受到了越来越多的重视。该技术的主要优点是所需菌剂较少, 后期运输及施用经济成本较低, 且能够以种子为靶标对菌剂及相关活性成分进行精准“投送”<sup>[54]</sup>。这一技术目前面临的主要问题是无法对包衣厚度进行很好控制而影响种子萌发<sup>[69]</sup>, 并且单粒种子接种量和均匀性较低, 影响了其商业生产和推广应用<sup>[70]</sup>。尽管如此, 由于包衣种子潜在的优势, 可能会成为未来AM真菌菌剂大规模商用的重要方式。

## 2.2 配套农作制度

农作制度是作物种植的土地利用方式及与之相适应的技术措施的总称, 也被称为耕作制度。作物配置、种植顺序(如轮作、连作)、种植方式(如混(间)作、套作、单作)等种植制度, 以及土壤耕作、土

壤培肥、水分管理、病虫害和杂草控制等管理措施会对农田AM真菌的群落组成和多样性产生显著影响<sup>[71-72]</sup>。研究与AM真菌应用相配套的农作制度, 能够更好的发挥AM真菌在农业生态系统中的功能。

### 2.2.1 种植制度

作物种类及品种(基因型)是影响AM共生建成最重要的因素之一。Meta分析表明, 与野生品种相比, 栽培品种尽管表现出积极的菌根响应, 但与AM真菌共生的密切程度(根系侵染率)显著降低<sup>[73]</sup>。不同时期选育的作物品种对AM真菌的响应也存在显著差异, Zhu等<sup>[74]</sup>研究表明, 20世纪90年代选育出的小麦品种相对于20世纪50年代或19世纪末的小麦品种具有较低的菌根响应, 而且菌根响应与作物P利用效率显著负相关。Chu等<sup>[75]</sup>研究显示, 高P土壤条件下, 晚育成的玉米品种相对于早期育成的品种具有更强烈的菌根响应。这些研究表明不同作物基因型对AM真菌的响应存在遗传水平的差异。围绕AM共生潜势进行作物品种的选育, 有助于充分发挥菌根共生效能, 实现作物高产稳产的育种目标<sup>[76]</sup>。

长期单一作物品种连续栽培的种植模式通常导致土壤中土著AM真菌群落多样性和丰度降低<sup>[77]</sup>。Cofre等<sup>[78]</sup>对比大豆单作和大豆-玉米轮作的研究表明, 轮作地AM真菌孢子丰富度虽然低于未开垦草地, 但显著高于单作地, AM真菌对作物的侵染率也表现出类似的趋势。轮作和间作等对AM真菌多样性的影响主要是因为不同作物对AM真菌的依赖性和偏好性存在差异<sup>[79]</sup>。更高的作物多样性及其管理的遗留效应能够对AM真菌群落的丰富度和多样性产生积极作用<sup>[80]</sup>。前茬或间作的高菌根依赖性作物能够促进AM真菌繁殖体在土壤中的积累<sup>[81]</sup>, AM真菌与作物间的互利关系也随时间推移而延长, 进而提高农田生产力和稳定性<sup>[82]</sup>。利用植物-土壤反馈的生态学原理, 通过合理的轮作、混(间)作、套作等多样化种植体系能够显著优化土壤中AM真菌的丰度、群落组成及其生态功能。

### 2.2.2 配套管理措施

AM真菌-作物之间共生关系的转变很大程度

上取决于土壤养分供应状况。AM 真菌和作物双方分别具有独特而精确的方式调控资源供给,通过“互惠-补偿策略”来维持矿质养分-光合产物之间的“公平交易”<sup>[83]</sup>。研究表明,磷肥的投入能够抑制植物源共生信号独脚金内脂合成通路关键基因表达,而独脚金内脂信号强度的降低使根际 AM 真菌孢子萌发和菌丝分枝显著下降<sup>[84]</sup>。作物还可以根据土壤 P 水平调节脂类物质和糖类向 AM 真菌的分配,而共生界面可利用碳是诱导 AM 真菌吸收、传递养分的关键因素<sup>[85]</sup>。过量施用磷肥会造成源自 AM 真菌的养分贡献率下降,进而导致宿主植物向 AM 真菌的碳供应减少,这种负反馈调节深刻影响了共生体系的形成和发展,进而改变了共生体系的生理生态功能。研究表明,土壤中 N 等其他养分缺乏对 AM 菌根共生形成具有促进作用,能有效平衡高 P 营养对 AM 真菌功能的抑制<sup>[86]</sup>。AM 真菌作为一种生物肥料,能够显著降低作物生产体系中肥料的投入,而适宜的土壤养分管理模式是调节 AM 真菌改善作物生长和抗逆性等功能发挥的重要途径。相关领域基础研究发展较快,但是应用研究相对滞后,使得 AM 真菌在农业生产实践中的应用缺乏必要的技术支持。

农药对 AM 真菌功能的影响较为复杂,这与农药的种类、施用量、施用时间及施用方式等直接相关。杀菌剂(尤其是杀真菌剂)的大量频繁使用对 AM 真菌的群落组成和功能都会造成不利影响。基于此,AM 真菌对农药施用的响应被用作化学农药土壤生态风险评价的重要指标<sup>[87]</sup>。内吸性杀菌剂苯菌灵(Benomyl)广泛应用于控制作物叶部和根部病害。土壤施用苯菌灵能显著降低土壤中 AM 真菌孢子数量和活性菌丝密度,抑制 AM 共生的形成和菌根途径养分传递<sup>[88]</sup>。由于苯菌灵对 AM 真菌的选择性抑制,常被用于田间原位条件下控制 AM 真菌与作物共生的对照处理<sup>[89]</sup>。广谱保护性的杀菌剂百菌清(Chlorothalonil)作为非内吸性杀菌剂,能直接与真菌细胞中的三磷酸甘油醛脱氢酶发生作用,抑制糖代谢进而抑制真菌生长代谢,也会影响 AM 真菌与作物的共生。商业化的复配杀菌剂立达霉(Ridomil,中文商品名包括瑞毒霉、甲霜安、

瑞多霉等)显著提高了黄瓜的菌根感染率和丛枝丰度,可能与低剂量毒物刺激作用相关<sup>[90]</sup>。与杀菌剂不同,杀虫剂和除草剂等农药对 AM 真菌的影响相对较小<sup>[91]</sup>。这些农药与具有生物防治功能的 AM 真菌联合施用能够更好地控制病原微生物和杂草,并减少农药施用量,降低环境风险。相对于灌根等化学农药土壤处理,地上部施用壳多糖(chitin,又称几丁质、甲壳素)等生物防治与免疫诱抗剂与土壤接种 AM 真菌构建的绿色防治体系有可能实现高效病害防治<sup>[92]</sup>。综上所述,AM 真菌对施用农药的响应具有农药及真菌种类特异性,并受到环境条件的显著影响。因此,深入研究 AM 真菌与农药的相互作用机制,有助于综合评估和筛选适宜高效的 AM 真菌与农药组合。

常规耕作会影响土壤结构的稳定性,破坏 AM 真菌根外菌丝的连接和菌根网络的形成,进而影响 AM 真菌群落组成和功能<sup>[93]</sup>。保护性耕作,如免耕、少耕和深松耕等,是降低土壤侵蚀和改善土壤质量的有效手段。长期定位免耕试验发现,免耕处理 AM 真菌菌丝密度显著升高<sup>[94]</sup>。免耕和轮作,以及免耕和秸秆覆盖等管理措施为 AM 真菌的生存提供了更适宜的环境条件,为合理利用 AM 真菌改善土壤微环境,促进作物生长和发育提供了重要支持。

## 2.3 AM 真菌接种效应的评价

### 2.3.1 直接效应

最受关注的 AM 真菌接种效应是对作物产量(生物量)以及营养元素含量的影响。Zhang 等<sup>[95]</sup>通过 Meta 分析发现,尽管由于作物种类,包括同一作物不同品种对 AM 真菌接种响应差异导致 AM 真菌接种可能提高或降低作物生物量,或对生物量无显著影响,但 AM 真菌接种总体上仍然能够促进作物生长。由于田间条件下 AM 真菌接种效应对环境依赖程度高,结果变异大,一些研究者认为作物生物量可能并不是评价目前农业耕作模式下 AM 真菌接种效应的最佳指标<sup>[7]</sup>。AM 真菌接种对作物矿质养分尤其是 N、P 吸收产生重要影响<sup>[10]</sup>。一些研究也表明尽管 AM 真菌接种对作物生物量无显著影响,但能促进作物对 P 的吸收,改善作物矿质营养<sup>[59]</sup>。值得注意的是,作物生长阶段及菌根发育阶

段对作物N、P等吸收会产生重要影响,导致作物营养状况处于动态变化中。因此,单一采用作物矿质营养如P状况评价AM真菌接种效应需格外谨慎<sup>[96]</sup>。

### 2.3.2 间接效应

共生体系的建成和良好发育是AM真菌发挥功能的必要条件,因此菌根侵染强度也是评价田间条件下AM真菌接种效应的重要指标<sup>[100]</sup>。随着现代分子技术如高通量测序技术及定量PCR技术的发展,分析接种后根系中各类AM真菌丰度及多样性变化,并结合传统染色镜检方法能为判定AM真菌接种成功与否及接种效应提供更为科学的依据。然而,菌根侵染强度和AM真菌功能之间的关系还存在一些争论,如Elliott等<sup>[97]</sup>发现AM真菌接种并未提高作物地上部分生物量,但接种提高了菌根侵染率并改变了根系AM真菌群落结构。Bender等<sup>[57]</sup>利用实时荧光定量PCR技术发现尽管外源AM真菌能够成功侵染作物根系,但根系AM真菌总体侵染强度没有改变,同时发现只有AM真菌总体侵染强度,而非外源AM真菌丰度显著增加时玉米产量才能提高。此外,长期来看AM真菌接种还会对土壤微生物群落结构、土壤结构、土壤养分淋失以及作物对逆境胁迫抵抗性等产生重要影响<sup>[98]</sup>,如何构建科学指标以评估AM真菌接种的直接和间接效应、短期与长远效应将是未来研究的重点,也关乎AM真菌菌剂的推广应用。

## 3 AM真菌应用的挑战

大多数有关AM真菌生理功能的研究是在实验室模拟条件下利用模式AM真菌-作物组合开展的,而AM真菌在大田复杂环境中的功能稳定性才是制约其应用的关键,因而推进AM真菌应用迫切需要开展田间条件下AM真菌功能及其调控途径研究<sup>[99]</sup>。在进一步明确AM真菌多样性、共生形成和功能对农业管理措施响应程度的基础上,分析AM真菌的适用条件和范围,有针对性地研发AM真菌产品以满足特定应用情形,建立相应的农业措施配套操作规程是未来研究的重点。

高通量测序等现代微生物生态研究技术的应用促进了研究者对农业生态系统中AM共生体系复杂性的认识,土著AM真菌的群体特征及其空间异质性和环境依赖性成为近年来菌根生态学领域的研究热点<sup>[100-101]</sup>。AM真菌功能多样性的新发现进一步支持了菌根技术的应用潜力,例如Sosa-Hernández等<sup>[102]</sup>研究发现亚表层土壤中AM真菌具有独特的组成特征,并且在减肥增效、固碳和减少农业温室气体排放等方面具有潜在的重要贡献,而利用轮作和覆盖种植深根型菌根植物,以及减少农业管理措施干扰,能够进一步定向调控亚表层土壤AM真菌群落的功能。这些针对复杂田间条件的试验设计有助于揭示AM真菌功能多样性,也为管理和优化耕地中AM真菌群落提供了新途径。

传统认为AM真菌是专性植物共生真菌,通过与宿主植物共培养是获取AM真菌菌剂的主要途径,而受益于AM真菌与其宿主植物之间的碳转运的认识,AM真菌的纯培养技术取得了一定突破。最近的研究发现植物源脂肪酸是AM真菌生长发育的关键营养物质<sup>[103]</sup>,以14-碳的脂肪酸豆蔻酸盐(Myristate)为碳源,AM真菌在无宿主植物的条件下完成了生命周期(从孢子到孢子)<sup>[104]</sup>。这些研究为通过发酵技术获得高产量、高品质的AM真菌菌剂带来了希望。尽管自然条件下AM真菌对豆蔻酸盐添加的响应有待于进一步研究,但植物源脂肪酸等碳源的施用为定向调控土壤中AM真菌繁殖体的数量,增强AM真菌对植物的积极作用提供了新的可能性。

## 4 结论

作为一种环境友好型的微生物技术,AM真菌在农业和园艺作物栽培中具有广泛应用的前景。在土壤贫瘠、干旱、盐碱、重金属污染及作物发生病虫害等不利条件下,适当应用菌根技术能够有效改善土壤环境,提高作物的产量和品质,减少农药和化肥的施用,消减环境污染风险,对于实现农业可持续发展具有重要意义。据预测,未来菌根相关产品的商业产值年增长率将达到14.8%左右,至2025

年产值将达到40亿元人民币<sup>[105]</sup>。加强AM真菌功能多样性及其应用途径优化研究,将有助于促进AM真菌菌剂相关产业的发展以及AM真菌在农业生产中的广泛应用,为中国生态文明建设和可持续发展提供重要支持。

### 参考文献(References)

- [1] 徐明岗, 卢昌艾, 张文菊, 等. 我国耕地质量状况与提升对策[J]. 中国农业资源与区划, 2016, 37(7): 8-14.
- [2] 沈仁芳, 王超, 孙波. “藏粮于地、藏粮于技”战略实施中的土壤科学与技术问题[J]. 中国科学院院刊, 2018, 33(2): 135-144.
- [3] 陈印军, 方琳娜, 杨俊彦. 我国农田土壤污染状况及防治对策[J]. 中国农业资源与区划, 2014, 35(4): 1-5.
- [4] 范丙全. 我国生物肥料研究与应用进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(6): 1602-1613.
- [5] Macik M, Gryta A, Frac M. Biofertilizers in agriculture: An overview on concepts, strategies and effects on soil microorganisms[J]. *Advances in Agronomy*, 2020, 162: 31-87.
- [6] 李俊, 姜昕, 马鸣超, 等. 我国微生物肥料产业需求与技术创新[J]. 中国土壤与肥料, 2019(2): 1-5.
- [7] Rillig M C, Aguilar-Trigueros C A, Camenzind T, et al. Why farmers should manage the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *New Phytologist*, 2019, 222(3): 1171-1175.
- [8] Tedersoo L, Bahram M, Zobel M. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology[J]. *Science*, 2020, 367: eaba1223.
- [9] 李晓林, 冯固. 丛枝菌根生态生理[M]. 北京: 华文出版社, 2001.
- [10] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal symbiosis*[M]. London: Academic Press, 2008.
- [11] Wang W X, Shi J C, Xie Q J, et al. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(9): 1147-1158.
- [12] Li T, Hu Y J, Hao Z P, et al. First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*[J]. *New Phytologist*, 2013, 197(2): 617-630.
- [13] Smith S E, Facelli E, Pope S, et al. Plant performance in stressful environments: Interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas [J]. *Plant and Soil*, 2009, 326(1/2): 3-20.
- [14] Ivanov S, Fedorova E E, Limpens E, et al. Rhizobium-legume symbiosis shares an exocytotic pathway required for arbuscule formation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(81): 8316-8321.
- [15] Zhang L, Feng G, Declerck S. Signal beyond nutrient, fructose, exuded by an arbuscular mycorrhizal fungus triggers phytate mineralization by a phosphate solubilizing bacterium[J]. *ISME Journal*, 2018, 12(10): 2339-2351.
- [16] Rillig M C, Aguilar-Trigueros C A, Bergmann J, et al. Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1385-1388.
- [17] Morris E K, Morris D J P, Vogt S, et al. Visualizing the dynamics of soil aggregation as affected by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *ISME Journal*, 2019, 13(7): 1639-1646.
- [18] Barto E K, Weidenhamer J D, Cipollini D, et al. Fungal superhighways: Do common mycorrhizal networks enhance below ground communication?[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(11): 633-637.
- [19] Veresoglou S D, Chen B D, Rillig M C. Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling[J]. *Soil Biology Biochemistry*, 2012, 46: 53-62.
- [20] Terrer C, Vicca S, Hungate B A, et al. Mycorrhizal association as a primary control of the CO<sub>2</sub> fertilization effect [J]. *Science*, 2016, 353(6294): 72-74.
- [21] Martínez-García L B, De Deyn G B, Pugnaire F I, et al. Symbiotic soil fungi enhance ecosystem resilience to climate change[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(12): 5228-5236.
- [22] Wang F Y. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in mining-impacted sites and their contribution to ecological restoration: Mechanisms and applications[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2017, 47(20): 1901-1957.
- [23] 陈保冬, 于萌, 郝志鹏, 等. 丛枝菌根真菌应用技术研究进展[J]. 应用生态学报, 2019, 30(3): 1035-1046.
- [24] Genre A, Lanfranco L, Perotto S, et al. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 649-660.
- [25] Chen M, Arato M, Borghi, et al. Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi—from ecology to application [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1270.
- [26] Rillig M C, Sosa-Hernández M A, Roy J, et al. Towards an integrated mycorrhizal technology: Harnessing mycor-

- rhiza for sustainable intensification in agriculture[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1625.
- [27] Li H, Smith S E, Holloway R E, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses[J]. *New Phytologist*, 2006, 172(3): 536–543.
- [28] Li X L, George E, Marschner H. Phosphorus depletion and pH decrease at the root-soil and hyphae-soil interfaces of VA-mycorrhizal white clover fertilized with ammonium[J]. *New Phytologist*, 1991, 119(3): 397–404.
- [29] Limpens E, Geurts R. Transcriptional regulation of nutrient exchange in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(12): 1421–1423.
- [30] Garcia K, Chasman D, Roy S, et al. Physiological responses and gene co-expression network of mycorrhizal roots under K<sup>+</sup> deprivation[J]. *Plant Physiology*, 2017, 173(3): 1811–1823.
- [31] González-Guerrero M, Azcon-Aguilar C, Mooney M, et al. Characterization of a *Glomus intraradices* gene encoding a putative Zn transporter of the cation diffusion facilitator family[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2005, 42(2): 130–140.
- [32] Wipf D, Krajinski F, van Tuinen D, et al. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: From arbuscules to common mycorrhizal networks[J]. *New Phytologist*, 2019, 223(3): 1127–1142.
- [33] 李涛, 陈保冬. 丛枝菌根真菌通过上调根系及自身水孔蛋白基因表达提高玉米抗旱性[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(9): 973–981.
- [34] Evelin H, Devi T S, Gupta S, et al. Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: Current understanding and new challenges[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 470.
- [35] Li T, Lin G, Zhang X, et al. Relative importance of an arbuscular mycorrhizal fungus (*Rhizophagus intraradices*) and root hairs in plant drought tolerance[J]. *Mycorrhiza*, 2014, 24(8): 595–602.
- [36] Xu L J, Li T, Wu Z X, et al. Arbuscular mycorrhiza enhances drought tolerance of tomato plants by regulating the 14–3–3 genes in the ABA signaling pathway[J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, 125: 213–221.
- [37] 陈保冬, 张莘, 伍松林, 等. 丛枝菌根影响土壤-植物系统中重金属迁移、转化和累积过程的机制及其生态应用[J]. *岩矿测试*, 2019, 38(1): 1–25.
- [38] Chen B D, Xiao X Y, Zhu Y G, et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* gives contrary effects on phosphorus and arsenic acquisition by *Medicago sativa* Linn[J]. *Science of the Total Environment*, 2007, 379: 226–234.
- [39] Li J L, Sun Y Q, Zhang X, et al. A methyltransferase gene from arbuscular mycorrhizal fungi involved in arsenic methylation and volatilization[J]. *Chemosphere*, 2018, 209: 392–400.
- [40] Zhang X, Ren B H, Wu S L, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences arsenic accumulation and speciation in *Medicago truncatula* L. in arsenic-contaminated soil[J]. *Chemosphere*, 2015, 119: 224–230.
- [41] Li J L, Chen B D, Zhang X, et al. Arsenic transformation and volatilization by arbuscular mycorrhizal symbiosis under axenic conditions[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 413: 125390.
- [42] Wu S L, Zhang X, Sun Y Q, et al. Transformation and immobilization of chromium by arbuscular mycorrhizal fungi as revealed by SEM-EDS, TEM-EDS, and XAFS [J]. *Environmental Science and Technology*, 2015, 49(24): 14036–14047.
- [43] Chen B D, Nayuki K, Kuga Y, et al. Uptake and intraradical immobilization of cadmium by arbuscular mycorrhizal fungi as revealed by stable isotope tracer and synchrotron radiation  $\mu$ X-ray fluorescence analysis[J]. *Microbes and Environments*, 2018, 33(3): 257–263.
- [44] Hao Z P, Xie W, Chen B D. Arbuscular mycorrhizal symbiosis affects plant immunity to viral infection and accumulation[J]. *Viruses*, 2019, 11(6): 534.
- [45] Poveda J, Abril-Urias P, Escobar C. Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: *Trichoderma*, mycorrhizal and endophytic fungi[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 992.
- [46] Harrier L A, Watson C A. The potential role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the bioprotection of plants against soil-borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems[J]. *Pest Management Science*, 2004, 60(2): 149–157.
- [47] Schouteden N, De Waele D, Panis B, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi for the biocontrol of plant-parasitic nematodes: A review of the mechanisms involved[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 1280.
- [48] Hao Z P, Fayolle L, van Tuinen D, et al. Local and systemic mycorrhiza-induced protection against the ectoparasitic nematode *Xiphinema* index involves priming of defence gene responses in grapevine[J]. *Journal of Experi-*

- mental Botany, 2012, 63(10): 3657–3672.
- [49] da Silva J C P, de Medeiros F H V, Campos V P. Building soil suppressiveness against plant-parasitic nematodes[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2018, 28(5): 423–445.
- [50] Xie W, Hao Z P, Yu M, et al. Improved phosphorus nutrition by arbuscular mycorrhizal symbiosis as a key factor facilitating glycyrrhizin and liquiritin accumulation in *Glycyrrhiza uralensis*[J]. *Plant and Soil*, 2019, 439(1/2): 243–257.
- [51] 李芳, 徐丽娇, 谢伟, 等. 菌根化育苗对玉米生长和养分吸收的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(1): 42–50.
- [52] Roupheal Y, Franken P, Schneider C, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 196: 91–108.
- [53] Ramírez-Flores M R, Pérez-Limon S, Li M, et al. The genetic architecture of host response reveals the importance of arbuscular mycorrhizae to maize cultivation[J]. *eLife*, 2020, 9: e61701.
- [54] Basiru S, Mwanza H P, Hijri M. Analysis of arbuscular mycorrhizal fungal inoculant benchmarks[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(1): 81.
- [55] Xie W, Hao Z P, Zhou X F, et al. Arbuscular mycorrhiza facilitates the accumulation of glycyrrhizin and liquiritin in *Glycyrrhiza uralensis* under drought stress[J]. *Mycorrhiza*, 2018, 28(3): 285–300.
- [56] Verbruggen E, van der Heijden M G A, Rillig M C, et al. Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: Factors determining inoculation success[J]. *New Phytologist*, 2013, 197(4): 1104–1109.
- [57] Bender S F, Schlaeppi K, Held A, et al. Establishment success and crop growth effects of an arbuscular mycorrhizal fungus inoculated into Swiss corn fields[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2019, 273: 13–24.
- [58] Frew A. Contrasting effects of commercial and native arbuscular mycorrhizal fungal inoculants on plant biomass allocation, nutrients, and phenolics[J]. *Plants, People, Planet*, 2021, 3(5): 538–540.
- [59] Wehner J, Antunes P M, Powell J R, et al. Plant pathogen protection by arbuscular mycorrhizas: A role for fungal diversity[J]. *Pedobiologia*, 2010, 53(3): 197–201.
- [60] Lekberg Y, Koide R T. Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(1): 189–204.
- [61] Pellegrino E, Bedini S, Avio L, et al. Field inoculation effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi in a Mediterranean agricultural soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(2): 367–376.
- [62] Köhl L, Lukasiewicz C E, van der Heijden M G A. Establishment and effectiveness of inoculated arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2016, 39(1): 136–146.
- [63] Munkvold L, Kjølner R, Vestberg M, et al. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 357–364.
- [64] Feddermann N, Finlay R, Boller T, et al. Functional diversity in arbuscular mycorrhiza—the role of gene expression, phosphorous nutrition and symbiotic efficiency[J]. *Fungal Ecology*, 2010, 3(1): 1–8.
- [65] Niwa R, Koyama T, Sato T, et al. Dissection of niche competition between introduced and indigenous arbuscular mycorrhizal fungi with respect to soybean yield responses[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1–11.
- [66] Berruti A, Lumini E, Balestrini R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: Let's benefit from past successes[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 6: 1559.
- [67] de Novais C B, Sbrana C, da Conceição Jesus E, et al. Mycorrhizal networks facilitate the colonization of legume roots by a symbiotic nitrogen-fixing bacterium[J]. *Mycorrhiza*, 2020, 30(2/3): 389–396.
- [68] Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. *Nature*, 2008, 455(7210): 189–194.
- [69] Acha A J, Vieira H D. Digital image processing of coated perennial-soybean seeds and correlation with physiological attributes[J]. *Journal of Seed Science*, 2020, 42: e202042004.
- [70] O'Callaghan M. Microbial inoculation of seed for improved crop performance: Issues and opportunities[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2016, 100(13): 5729–5746.
- [71] Gianinazzi S, Gollotte A, Binet M N, et al. Agroecology: The key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services[J]. *Mycorrhiza*, 2010, 20(8): 519–530.
- [72] 闫飞扬, 段廷玉, 张峰. 农业管理措施对 AM 真菌功能影响的研究进展[J]. *草业科学*, 2014, 31(12): 2230–2241.
- [73] Lehmann A, Barto E K, Powell J R, et al. Mycorrhizal responsiveness trends in annual crop plants and their

- wild relatives—a meta-analysis on studies from 1981 to 2010[J]. *Plant and Soil*, 2012, 355(1/2): 231–250.
- [74] Zhu Y G, Smith S E, Barritt A R, et al. Phosphorus (P) efficiencies and mycorrhizal responsiveness of old and modern wheat cultivars[J]. *Plant and Soil*, 2001, 237(2): 249–255.
- [75] Chu Q, Zhang L, Zhou J, et al. Soil plant-available phosphorus levels and maize genotypes determine the phosphorus acquisition efficiency and contribution of mycorrhizal pathway[J]. *Plant and Soil*, 2020, 449: 357–371.
- [76] Jacott C N, Murray J D, Ridout C J. Trade-offs in arbuscular mycorrhizal symbiosis: Disease resistance, growth responses and perspectives for crop breeding[J]. *Agronomy*, 2017, 7(4): 75.
- [77] Thirkell T J, Charters M D, Elliott A J, et al. Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours? Considerations for achieving food security[J]. *Journal of Ecology*, 2017, 105(4): 921–929.
- [78] Cofre N, Becerra A G, Marro N, et al. Soybean growth and foliar phosphorus concentration mediated by arbuscular mycorrhizal fungi from soils under different no-till cropping systems[J]. *Rhizosphere*, 2020, 16: 100254.
- [79] Deng Y, Feng G, Chen X, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization is considerable at optimal Olsen-P levels for maximized yields in an intensive wheat-maize cropping system[J]. *Field Crops Research*, 2017, 209: 1–9.
- [80] Guzman A, Montes M, Hutchins L, et al. Crop diversity enriches arbuscular mycorrhizal fungal communities in an intensive agricultural landscape[J]. *New Phytologist*, 2021, 231(1): 447–459.
- [81] Gosling P, Jones J, Bending G D. Evidence for functional redundancy in arbuscular mycorrhizal fungi and implications for agroecosystem management[J]. *Mycorrhiza*, 2016, 26(1): 77–83.
- [82] Orío A G A, Brucher E, Ducasse D A. Switching between monocot and dicot crops in rotation schemes of Argentinean productive fields results in an increment of arbuscular mycorrhizal fungi diversity[J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, 98: 121–131.
- [83] Kiers E T, Duhamel M, Beesetty Y, et al. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis[J]. *Science*, 2011, 333(6044): 880–882.
- [84] Bonneau L, Huguet S, Wipf D, et al. Combined phosphate and nitrogen limitation generates a nutrient stress transcriptome favorable for arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Medicago truncatula*[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 188–202.
- [85] Mueller L M, Harrison M J. Phytohormones, miRNAs, and peptide signals integrate plant phosphorus status with arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 50: 132–139.
- [86] Nouri E, Breuillin-Sessoms F, Feller U, et al. Phosphorus and nitrogen regulate arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Petunia hybrida*[J]. *PLoS One*, 2014, 9(3): e90841.
- [87] 张旭红, 林爱军, 崔玉静. 丛枝菌根真菌对百菌清引起的旱稻 (*Oryza sativa* L.) 毒性的影响[J]. *环境科学*, 2007, 28(5): 1107–1112.
- [88] Merryweather J, Fitter A. Phosphorus nutrition of an obligately mycorrhizal plant treated with the fungicide benomyl in the field[J]. *New Phytologist*, 1996, 132(2): 307–311.
- [89] Welc M, Ravnskov S, Kieliszewska-Rokicka B, et al. Suppression of other soil microorganisms by mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi in root-free soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1534–1540.
- [90] Rabab A M, Reda E A. Impact of Ridomil, Bavistin and Agrothoate on arbuscular mycorrhizal fungal colonization, biochemical changes and potassium content of cucumber plants[J]. *Ecotoxicology*, 2019, 28: 487–498.
- [91] Hage-Ahmed K, Rosner K, Steinkellner S. Arbuscular mycorrhizal fungi and their response to pesticides[J]. *Pest Management Science*, 2019, 75(3): 583–590.
- [92] O’Herlihy E A, Duffy E M, Cassells A C. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi and chitosan sprays on yield and late blight resistance in potato crops from microplants[J]. *Folia Geobotanica*, 2003, 38(2): 201–207.
- [93] Hu J, Yang A, Zhu A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity, root colonization, and soil alkaline phosphatase activity in response to maize-wheat rotation and no-tillage in North China[J]. *Journal of Microbiology*, 2015, 53(7): 454–461.
- [94] Moitinho M R, Fernandes C, Truber P V, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and soil aggregation in a no-tillage system with crop rotation[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2020, 183(4): 482–491.
- [95] Zhang S, Lehmann A, Zheng W, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain yields: A meta-analysis[J]. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 543–555.
- [96] Kobae Y. Dynamic phosphate uptake in arbuscular mycorrhizal roots under field conditions[J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2019, 6: 159.

- [97] Elliott A J, Daniell T J, Cameron D D, et al. A commercial arbuscular mycorrhizal inoculum increases root colonization across wheat cultivars but does not increase assimilation of mycorrhiza-acquired nutrients[J]. *Plants, People, Planet*, 2021, 3(5): 588–599.
- [98] Cavagnaro T R, Bender S F, Asghari H R, et al. The role of arbuscular mycorrhizas in reducing soil nutrient loss[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(5): 283–290.
- [99] Ferlian O, Biere A, Bonfante P, et al. Growing research networks on mycorrhizae for mutual benefits[J]. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(1): 975–984.
- [100] Powell J R, Rillig M C. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function[J]. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1059–1075.
- [101] Pickles B J, Truong C, Watts-Williams S J, et al. Mycorrhizas for a sustainable world[J]. *New Phytologist*, 2020, 225(3): 1065–1069.
- [102] Sosa-Hernández M A, Leifheit E F, Ingrassia R, et al. Subsoil arbuscular mycorrhizal fungi for sustainability and climate-smart agriculture: A solution right under our Feet[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 744.
- [103] 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.
- [104] Sugiura Y, Akiyama R, Tanaka S, et al. Myristate can be used as a carbon and energy source for the asymbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(41): 25779–25788.
- [105] Srivastava S, Johny L, Adholeya A. Review of patents for agricultural use of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Mycorrhiza*, 2021, 31: 127–136.

## Application of arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture: Research progress and challenges

HAO Zhipeng<sup>1</sup>, XIE Wei<sup>1</sup>, CHEN Baodong<sup>1,2\*</sup>

1. State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China
2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract** Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi are ubiquitous soil fungi in natural and agricultural ecosystems and can form symbiotic associations with most crops. AM symbiosis can assist plant uptake of mineral nutrients, enhance plant tolerance to various environmental stresses, and improve crop production and product quality. In this review, we overview the potential role and application of AM fungi in agricultural production, and summarize the influences of cropping system and field management on AM functions. Challenges and opportunities for future research to develop AM fungal technology are also briefly discussed. Comprehensive investigation on multifunction of AM fungi and optimization of their application scenarios will promote the development and wide practice of mycorrhizal technology, which will further support the development of sustainable agriculture and construction of ecological civilization in China.

**Keywords** arbuscular mycorrhizal fungi; biofertilizer; stress tolerance; soil amelioration; field management ●



(责任编辑 徐丽娇)