

丛枝菌根真菌促进植物摄取土壤磷的作用机制

薛英龙¹, 李春越¹, 王苾蓉¹, 王益², 刘津¹, 常顺¹, 苗雨¹, 党廷辉³

(1. 陕西师范大学地理科学与旅游学院, 西安 710119; 2. 中国科学院地球环境研究所, 西安 710061; 3. 西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 磷在土壤中易被固定沉淀, 在植物磷利用率低的情况下, 过度施肥会造成磷肥浪费, 可能通过地表径流、地下水溶解等方式, 造成水体富营养化产生面源污染, 对人类生产生活造成较大影响。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)和植物结合所形成的共生菌根可以显著增强植株对磷的吸收利用。通过 AMF 可以提高宿主植株对磷的吸收转运的特性, 从 AMF 促进植株对磷元素的摄取机制、AMF 促进植物磷摄取分子机理、AMF 作用下根系分泌物对植株磷利用的影响与根际微生物对 AMF 磷元素利用的影响 4 个方面的研究进展进行分析总结。AMF 可以通过改变宿主植株的根系形态和菌丝网络的形成, 扩大植株对养分吸收范围; 释放有机酸、磷酸酶和质子等根系分泌物改变土壤结构和理化性质, 与根际微生物共同作用降解土壤中难溶性磷酸盐; 诱导相关磷转运蛋白基因的特异性表达, 提高植株对磷的转运能力而促进其吸收。

关键词: 丛枝菌根真菌; 共生体; 磷转运蛋白; 根际微生物

中图分类号: Q939.96

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2019)06-0010-11

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcxb.2019.06.002

Mechanisms of Phosphorus Uptake from Soils by Arbuscular Mycorrhizal Fungi

XUE Yinglong¹, LI Chunyue¹, WANG Congrong¹, WANG Yi²,

LIU Jin¹, CHANG Shun¹, MIAO Yu¹, DANG Tinghui³

(1. School of Geography and Tourism, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119;

2. Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Sciences, Xi'an 710061; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agricultural and Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract: Phosphorus is easy to be fixed and precipitated in the soil. Under the condition of low phosphorus utilization rate of plants, over-fertilization will lead to waste of phosphorus fertilizer, which may lead to eutrophication of water body and non-point source pollution through surface runoff, groundwater dissolution, etc., which has a great impact on human production and life. Combining arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) with plants, the symbiotic mycorrhizal fungi formed could significantly enhance the uptake and utilization by plants. This paper analyzes and summarizes the research progress in four aspects: the mechanism of AMF promoting plant phosphorus uptake, the molecular mechanism of AMF promoting plant phosphorus uptake, the influence of root exudates under the action of AMF on plant phosphorus utilization, and the influence of rhizosphere microorganisms on AMF phosphorus utilization. AMF can expand the range of nutrient uptake by plants by changing the root morphology of host plants and the formation of mycelium network; The release of organic acids, phosphatases, protons and other root secretions changed the soil structure and physicochemical properties, and decreased the solubility of insoluble phosphate in the soil under the combined action of rhizosphere microorganisms; Specific expression of related phosphorus transporter genes was induced to improve the ability of phosphorus transport in plants and promote their absorption.

Keywords: AMF; symbionts; phosphate transporter protein; rhizospheric microorganism

收稿日期: 2019-08-09

资助项目: 国家重点研发计划项目(2016YFD0800105); 国家自然科学基金项目(41501255); 陕西省自然科学基金项目(2019JM-518); 中央高校基本科研业务费专项(GK201603073)

第一作者: 薛英龙(1993—), 男, 硕士研究生, 主要从事水土资源与生态恢复研究。E-mail: xueyinglong807@163.com

通信作者: 李春越(1978—), 女, 博士, 副教授, 主要从事水土资源与生态环境研究。E-mail: chunyue_li@snnu.edu.cn

磷是植物生长发育所必需的营养元素之一,土壤中能够被植物吸收利用的磷称为土壤有效磷。由于土壤对磷具有强吸附固定作用,施加的磷肥很快会被土壤固定,导致土壤有效磷含量较低,土壤磷胁迫极大地限制植物的生长和产量^[1]。同时由于植物的当季磷利用水平较低,土壤中固定的磷又会造成面源污染,导致大量的磷肥流入水体,造成湖泊、河流等水体富营养化,对人类的生产生活和生态环境造成严重影响^[2]。因此,提高磷利用率对促进植物生长、增加作物产量以及减少环境污染至关重要。土壤微生物资源的合理利用可以有效缓解土壤中的磷胁迫^[3],其中丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)通过对植物根系的侵染,可以提高宿主植物对磷、氮等营养元素的吸收,从而改善植物营养状况,促进其生长发育和增加抗逆性^[4]。

AMF 在自然界中分布广泛,能与绝大多数陆地植物形成互利共生关系,AMF 帮助宿主植物吸收土壤中的磷,而植物提供光合作用的部分产物来帮助 AMF 生长发育,即 AMF 和植物形成丛枝菌根共生体^[5]。AMF 的根外菌丝与植物根系相比,可以延伸到更远的区域,缩短养分在土壤中的扩散距离,以达到扩大根际吸收范围而增强磷、氮和水分的吸收利用,进而提高碳水化合物代谢和光合效率等,促进植物生长和增加抗逆性^[6]。菌根植物吸收与利用磷的能力显著高于非菌根植物,Manaut 等^[7]研究发现,角豆树(*Ceratonia siliqua*)接种 AMF 与非菌根相比,土壤氮、可溶性磷及土壤活化磷、氮均显著提高。AMF 通过刺激宿主植株根系分泌有机酸和酸性磷酸酶,使土壤中一些难溶态磷元素活化而提高植物磷元素获取。例如,从土壤中获得的多聚磷酸盐,经由多聚磷酸酶转化而被植物吸收利用,可缓解植物根际磷匮乏现象。菌根的形成受到土壤磷水平的影响。当土壤遭受低磷胁迫时,可通过施加磷肥等方式提高磷供应,以促进植物生长发育;但当磷水平超过一定界限时,则会抑制 AMF 生长^[8]。AMF 和植株建立共生关系时具有一定的选择性,不同种类 AMF 对同一植株起到的作用可能截然不同,土壤中土著 AMF 对植株的促进作用最为显著。

目前,关于 AMF 提高宿主植物磷元素摄取的研究已经广泛开展,对提高作物产量和植株存活率等方面的研究已经取得很大进展,但在机理方面的研究仍处于起步阶段。本文根据国内外近年来的各项研究成果,对 AMF 的各种作用机制进行探讨,以期在利用 AMF 提高根际磷摄取效率、促进植株生长和生态系统稳定等方面取得更为科学的依据。

1 AMF 促进植株摄取磷元素机制

1.1 AMF 对宿主植株根系的影响

丛枝菌根真菌在陆地生态系统中普遍存在,它能够和植物形成共生体——丛枝菌根,从而改变植物的根系形态,扩大根系对养分的吸收范围,进而增强宿主植株对磷、氮等养分吸收和利用(表 1)。植株在受到 AMF 侵染后,其生物量得到增加,植株根系形态发生变化^[9]。宿主植株通过分泌类黄酮(flavonoid)和菌根真菌分泌的生长素(auxin)进行信号识别,植物根系细胞在生长素诱导作用下,抑制植株根系生长和促进侧根形成。另外,也有研究^[10]表明,AMF 通过分泌倍半萜调控植株生长素信号通路,促进宿主植株侧根生长。三叶草(*Trifolium*)植株菌根化后可显著提高植株根系一级侧根和二级侧根数量^[11];番茄(*Lycopersicon esculentum*)幼苗接种 AMF 菌株后显著增加主根长和降低植株的根冠比及一级侧根长^[12];油松(*Pinus tabulaeformis*)菌根化处理和接种相比,显著提高植物根系总长度、投影面积、表面积、平均直径和分叉数^[13]。在遭受环境胁迫时,接种 AMF 的植株根系会进行相应的调整以增强植株抗逆性,如干旱胁迫下柑橘(*Poncirus trifoliata*)接种摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*)后显著增加植物根系总长度、投影面积、表面积、平均直径、体积和 1, 2, 3 级侧根数量^[14]。有研究^[15]表明,AMF 可能通过影响宿主植物生长素、细胞分裂素和乙烯等激素分泌,进而导致植物根系形态发生变化;江夏等^[12]研究发现,接种根内球囊霉(*Glomus intraradices*)后植株根冠比显著降低,这可能是由于植物分泌的细胞分裂素含量增加而引发的变化。此外,多胺水平和磷含量的变化也会对 AMF 诱导宿主植株根系形态变化产生影响^[16]。不同类型的 AMF 对宿主植株的定殖时间及定殖效果存在差异,两者适应性越高的情况下,AMF 对宿主植株贡献程度越大^[17],这与杨前宇等^[18]研究结果相吻合;李芳等^[19]发现,2 种菌株混合作用时,可显著降低宿主植株发病率,提高叶绿素含量,促进植株光合作用、磷吸收和生长发育。在自然环境中往往是多种菌株和植株互作,因此还需使用分子生物学方法研究不同菌株混合施用,AMF 对宿主植株的侵染效果是否优于单一菌种施用,以期在更加符合生态系统的情况下探索 AMF 的作用机制。接种 AMF 产生的根外菌丝、丛枝、泡囊等都能扩大植株根系的吸收范围,对植株磷营养的摄取起到促进作用^[20]。

1.2 菌丝体对土壤磷素的摄取机制

丛枝被认为是共生体系中最关键的部分,是 AMF 和宿主植株进行物质交换的场所,被喻为

AMF 功能结构中的核心^[21]。丛枝双膜结构将 AMF 和宿主植株既隔开又结合,从形式方面发现,AMF 位于丛枝膜一侧,宿主植物位于丛枝前体质膜一侧;从功能方面来讲,双膜结构中的离子通道和附着在上面的转运蛋白是共生体间进行物质交换的场所。丛枝在植物细胞上发育成熟后,存活时间仅为 1~3 天便开始衰老死亡,同时宿主细胞恢复到最原始的状态可被新的丛枝再次定殖。丛枝一边输出矿质养分,一边获取碳源以维持共生效率^[21]。

菌丝体也是植株和 AMF 进行物质交换的场所,宿主植株对养分的摄取可以分为 2 种方式:一种是根系中根毛的获取——根系直接吸收方式;另一种是依靠菌根中根外菌丝获取——菌根吸收方式^[22]。相比于植株根系直接获取,菌丝具有更多的优势,由于其生物量和表面积巨大,从而增强与土壤的相互作用,扩大宿主植株根系的吸收范围。菌丝平均直径比根系小 2 个数量级,因此,可以进入根系无法穿过的土壤孔隙,增强宿主植株对毛管水和矿质养分的吸收,提高对磷的存储和转运能力,以及葡萄糖、蔗糖等养分的摄取^[23]。如无根毛突变体大麦(*Cerantonia siliqua*)植株接种 AMF 处理后,根外菌丝可替代根毛摄取磷元素^[24]。但是由于菌丝在根内的比表面积远不如丛枝,所以胞内菌丝和胞间菌丝虽然也参与磷的转运,但其转运效率不如丛枝。

由于 AMF 和植株在形成共生体时没有严格的专一性,当根外菌丝在向外延伸过程中遇到其他植株根系会发生再次侵染形成菌丝网络^[25]。这些菌丝网络可以在同种及异种植株间传递养分,在植株间养分传递和自然界养分循环过程中发挥着重要作用^[26]。菌丝网络通过侵染不同的植株,将营养状况各异的植

株连接起来传递养分,使养分资源分配形成一个动态的平衡^[27]。在供体和受体植株磷营养存在差异的前提下,经过菌丝网络的迁移作用亦可完成磷元素的摄取。在土壤营养比较匮乏的环境中,菌丝对磷元素的传递作用更加显著。

1.3 AMF 对土壤磷形态的影响

土壤中的磷根据其分布形态可分为有机态磷和无机态磷。土壤磷是植物生长发育所需磷素的主要来源,土壤磷素的形态和含量是其有效性的关键。在有效磷含量低、固磷能力较强的土壤中,AMF 可以通过矿化有机磷,或帮助植物有效利用土壤中难溶性无机态磷,提高根际土壤的磷有效性,促进植物对矿质养分的摄取和生长^[28]。钟雄等^[29]通过对菌丝室红壤进行不同形态磷处理后发现,接种 AMF 均一定程度增加 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 Al-P 、 Org-P 、 O-Al-P 、 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 的含量;张宇亭等^[30]研究发现,接种 AMF 的宿主植物显著提高根际土壤中无机磷的吸收量(Olsen-P 及 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 和 Fe-P)。已有研究^[28]表明,AMF 可以和自然界大部分植物形成共生关系,并提高宿主植物对土壤磷素的摄取,但不同的 AMF 对土壤磷素的转化规律具有显著差异。罗园园等^[28]发现,接种不同的 AMF 对土壤中玉米侵染效应各组分磷含量的影响各不相同,接种摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)对玉米侵染效应和 Hedley 磷形态各组分的贡献最大;任爱天等^[31]研究发现,接种摩西球囊霉显著提高紫花苜蓿的吸磷量,但接种根内球囊霉对宿主植物吸磷效果影响较小。因此,接种 AMF 可有效促进土壤磷形态变化以及宿主植物对矿质养分的吸收,并且接种适宜的 AMF 能够更好地促进土壤磷素向有利于宿主植物吸收的方向转化。

表 1 AMF 对植物根系生长及形态的影响

AMF	宿主植株	试验条件	菌根效应	参考文献
摩西球囊霉,地表球囊霉,隐类球囊霉	毛桃	盆栽	G.和 G.比 P 显著增加根系总长、投影面积、表面积、体积	[23]
幼套近明囊霉,多孢球囊霉,摩西管柄囊霉,根瘤内根瘤菌	枸橘	盆栽	F、D.和 R.根系总长度、投影面积、比表面积和体积显著增加,而 C.仅增加根的总长度	[32]
摩西球囊霉	红橘	盆栽	显著增加根系投影面积、表面积和根粗,但降低根系平均直径	[33]
摩西球囊霉,地表球囊霉,球囊霉	桃树	盆栽	G.和 G.显著增加根长、投影面积、表面积和体积	[34]
根内球囊霉,苏格兰球囊霉,珠状巨孢囊霉,地表球囊霉	柑橘	温室	显著降低总根长、表面积和体积	[35]
根内球囊霉,珠状巨孢囊霉	荔枝	盆栽	根系的分支强度、根长和一级侧根数显著增加	[36]
摩西球囊霉,隐类球囊霉	红橘	盆栽	显著提高根系长度、投影面积和表面积	[37]
巨孢囊霉	欧洲桉木	温室	显著提高一级侧根和二级侧根数量	[38]

2 AMF 促进植物对磷的摄取分子机理

2.1 AMF 对磷元素吸收和转运途径

菌根真菌能提高宿主植株对磷元素的摄取效率,降低土壤中因淋洗和反硝化造成的养分流失。Bender

等^[39]研究发现,接种 AMF 可显著增加土壤磷及植物磷,减少磷的淋溶损失。AMF 通过对无机磷的水解和有机磷的矿化,以达到提高宿主植株摄取磷水平的目的。通过胞外菌丝将土壤中的磷吸收到真菌细

胞质中,在运输过程中转化为多聚磷;随后在胞间菌丝的作用下将多聚磷降解为可被植物吸收的磷^[40]。在植、菌的共生界面处又依靠菌根特异性磷转运蛋白发挥作用,将游离状态的磷酸盐由质外体空间传输到皮层细胞。在根际土壤中 AMF 利用广泛的菌丝体网络,通过附着在菌丝上面的高亲和力磷转运蛋白摄取远离根系地区的磷,解决了磷元素在土壤溶液中扩散效率低的问题。在某种程度上,AMF 所形成的菌根体系可以部分或完全替代植株根系,完成宿主植株对磷营养的摄取^[41]。

分子生物学研究^[42]表明,AMF 和宿主植株之间磷转运可分为主动运输和被动运输两部分,发生在菌丝、丛枝和宿主表皮细胞之间。无机磷的转运过程见图 1。菌丝从土壤中摄取磷元素,转变为可溶性的多聚磷酸盐后传递到根内真菌组织的被动运输,在转运至丛枝周腔前将多聚磷酸盐降解为磷酸盐,最后通过丛枝界面传输到植株根系皮层细胞中^[43]。其中,共生体中菌丝和根系的磷浓度梯度是磷被动运输的关键因素,磷在菌丝体传输与细胞质流动相一致。多聚磷在多聚磷酸酶或多聚磷诱导酶的作用下发生降解,从而导致磷浓度增加^[44]。丛枝界面和根系之间是以主动运输为主体的养分交流过程,双方将彼此所需的营养物质输送到丛枝周腔内,随后通过主动运输的方式获取养分。共生体系中 AMF 通过侵染宿主植株为植株提供磷、氮等矿质营养,宿主为菌根提供生长发育所必需的碳水化合物等能量,从而使 AMF 不断加强侵染宿主植株,提高植株根系侵染效率,相互作用下提高菌丝生物量和养分摄取能力,促进宿主植株生长发育^[45]。

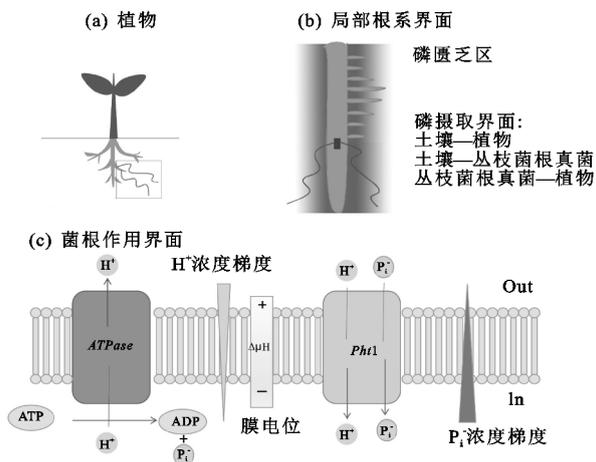


图 1 共生体系中磷的转运机理^[42]

2.2 AMF 对宿主植株光合生理影响

很多研究表明,AMF 通过增强宿主植株光合作用和矿质营养元素利用水平,促进植株生长发育。邹慧等^[46]研究西南桦(*Betula alonoides*)在土著 AMF 侵染作用下,菌根化植株叶绿素含量、光合参数以及

叶绿素荧光参数与非菌根植株差异性,接种处理的叶绿素含量、净光合速率和生物量均显著高于空白对照,进而提高宿主植株磷、氮等利用率。菌根侵染程度和植株生长发育紧密相关,植物生长和光合生理特性也会受到土壤营养状况的影响。AMF 不能进行光合作用获取碳水化合物,只能通过和宿主植株进行物质交换维持自身生长发育。共生体系在不同生长条件下,菌根真菌的生长受到宿主植株交换碳源的影响,进而影响 AMF 对土壤活化和难溶性磷的分解。邹慧等^[46]研究中还发现,宿主植株中叶绿素含量和菌根侵染率呈显著正相关。菌根真菌对宿主植株侵染程度越高,宿主提供的碳源也相应增加,从而促进菌根生长和矿质养分的活化^[47]。

2.3 AMF 通过调节相关基因的表达增强植物利用磷元素

AMF 通过诱导自身和植株根系的高亲和力磷转运蛋白高效表达,增强土壤中有效磷的摄取,从而转运到植株所需部位^[42]。目前,AMF 中已检测出来的磷转运蛋白有 3 种:*GvPT*、*GiPT* 和 *GmosPT*,在遭受低磷胁迫时,会使根外菌丝增强对磷转运蛋白基因的表达,促进菌根吸收土壤中的磷传输给宿主植株^[48]。当磷由菌丝转运至丛枝时,AMF 诱导宿主植株 *Ph1* 家族部分成员在丛枝前体质膜上表达,以增强植株对菌根中磷的摄取,如在蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)上接种根内球囊霉显著增强丛枝中某些磷转运蛋白表达^[49];马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)菌根中分离出 *StPT3* 蛋白会增强磷吸收^[50]。菌根的形成还能够特异性诱导多种基因表达,尤其是与磷转运蛋白基因最为紧密,如水稻(*Oryza sativa* L.)接种根内球囊霉会增强某些磷转运蛋白基因的表达^[51];蒺藜苜蓿菌根化后 *MtPT4* 磷转运蛋白基因表达显著增强^[52]。对双子叶植物和单子叶植物磷酸盐转运蛋白基因研究^[53]发现,AMF 的菌根特异性表现在对丛枝菌根中磷转运蛋白基因的表达,即不同种类 AMF 对磷转运蛋白基因表达程度不同,可能由于 AMF 在促进宿主植株对磷和其他养分摄取方面多样性所引起的差异性表达。

目前,绝大多数 AMF 特异性植物磷转运蛋白都属于 *Ph1* 转运体家族,其中 *Ph1* 家族磷转运蛋白位于植物根系的表皮细胞上,且大部分都属于高亲和力磷转运蛋白,因此是 AMF 提高植物利用土壤磷素的关键基因。*Ph1* 家族大多数磷转运蛋白和相关的真菌转运蛋白都是利用质膜对氢离子浓度驱动作用,将低浓度磷酸根离子转运到根表皮细胞内,从而增强宿主植株对磷元素的摄取^[15]。通过对多种植株进行基因序列和转录分析发现,不同植株中 *Ph1* 家族成

员数量存在差异性,AMF 对 *Ph1* 家族基因调控机制也不尽相同,如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻的基因组测定显示,其中分别含有 9,11 个 *Ph1* 转运体家族成员用于土壤有效磷摄取和植株体内磷元素转运^[54];在水稻 11 个 *Ph1* 转运体家族成员中,*OsPT11* 当 AMF 入侵时才显示表达,其余 10 个在根部进行表达。通过对拟南芥中磷转运蛋白启动子研究^[55]中发现,该家族中 *Ph1*;3 和 *Ph1*;4 启动子不仅负责植株根系从土壤中摄取磷的工作,还承担植株内部磷元素向维管组织转运的任务。目前研究^[56]最为深入的是 *MtPT4* 蛋白,该蛋白属于 *Ph1* 转运体家族中第一亚族,从豆科模式植物蒺藜苜蓿分离得出。*MtPT4* 蛋白通过向宿主植物转运磷,获得维持丛枝发育和 AMF 自身生长代谢所需营养物质,在整个过程中扮演着类似于信号物质的作用。

在 AMF 特异性磷转运蛋白之外,植株自身也存在其他磷转运蛋白。从表 2 可以看出,目前已知最早的植物磷转运蛋白基因是从拟南芥上分析得到的 *Ph1* 基因,随后新的编码磷转运蛋白基因也在马铃薯、玉米(*Zea mays* L.)等植物上被克隆发现^[57]。大部分磷转运基因启动子属于 *Ph1* 家族,且主要在根系外皮层中强烈表达,彼此间序列和结构的相似性很高。在对番茄磷素转运研究^[58]中表明,只在根部发现磷转运蛋白基因 *LePT1* 的 mRNA 转录物。Chiou 等^[59]对特异

性结合苜蓿研究发现,当磷匮乏时会刺激根部增加 *MtPT1* 磷转运蛋白丰度,且该蛋白和根际土壤中磷浓度显著相关。这些基因在磷匮乏时会发生响应,但与 AMF 侵染没有明显正相关关系,甚至会因为共生关系的建立产生抑制现象。如接种真菌的蒺藜苜蓿中 *MtPT2* 基因^[60]和玉米菌根化后的 *ZEAm*; *Ph1*;3 基因^[61]。高亲和力磷酸蛋白基因结构复杂,其表达的分子机制研究尚不明确,但有研究推断,在磷胁迫作用下某些磷转运蛋白基因启动子中顺式原件结合受到抑制,因此促进某些基因的转录。

另有研究^[15]发现,AMF 既可以通过诱导磷转运蛋白的表达来提高植物对土壤磷素的吸收,也能够改变植物根系基因型的表达以适应低磷胁迫。大量试验^[62]证明,不同浓度和形态磷的供给会促使植物根系形态发生显著变化,包含根系总长度、主根长、侧根长、根系投影面积、比表面积和体积等。植物在遭受低磷胁迫时,根系会受到遗传因素的影响发生形态变化,且不同植物和不同基因型间涉及到的根系变化具有复杂性。Chevalier 等^[63]通过对 73 个拟南芥基因型的主根长度研究发现,宿主植物在处于低磷胁迫时共有 1/2 的基因型长度减少,没有明显变化的基因型长度占 1/4;Shimizu 等^[64]在水稻作物中发现,在低磷胁迫时基因 *qREP-6* 主要控制植株侧根长,同时与植株地上部的含磷量和分蘖数呈正相关关系。

表 2 丛枝菌根作用对磷转运蛋白或基因的影响

AMF	宿主植株	名称	类型	表达部位	参考文献
根内球囊霉	观赏辣椒,茄子,烟草	<i>Ph1</i> , <i>Ph2</i> 基因	植物磷酸转运蛋白	丛枝结构	[65]
摩西球囊霉	黄瓜	<i>GmosPT</i> 基因	植物磷酸转运蛋白	根内菌丝	[61]
根内球囊霉	蒺藜苜蓿	<i>GintPT</i> 基因	AM 真菌中的磷酸转运蛋白	根外菌丝	[49]
根内球囊霉	马铃薯	<i>StPT3</i> 基因	植物磷酸转运蛋白	丛枝结构	[50]
根内球囊霉	水稻	<i>OsPT11</i> 基因	植物磷酸转运蛋白	丛枝结构	[51]
地表球囊霉	蒺藜苜蓿	<i>MtPT4</i> 基因	<i>MtPT4</i> 基因特异性表达显著增强	丛枝结构	[66]
地表球囊霉,根内球囊霉	蒺藜苜蓿	<i>MtPT4</i> 基因	AM 特异性的植物磷酸转运蛋白	丛枝结构	[60]
根内球囊霉	玉米	<i>Ph1</i> ; 6 基因	植物磷酸转运蛋白	丛枝结构	[67]

3 AMF 作用下根系分泌物对植株磷利用的影响

在提高农业生产和增强生态系统稳定性的过程中,人们发现植株容易遭受温度、pH、水分、重金属等不同根际环境的影响^[67]。AMF 和宿主植株建立共生体系后,通过菌根自身或诱导宿主植株根系释放有机酸、磷酸酶等根系分泌物,营造适宜植株生长的根际环境,以提高植株抗逆性、改善土壤结构、增强植株抗干旱、抗重金属胁迫等能力^[68]。如小麦(*Triticum aestivum* L.)接种 AMF 可以影响土壤水分保持,增加叶片含水量和植株对土壤有效磷的吸收,进而对植物生长和生态稳定性起到促进作用^[69]。

菌根化植株在生长过程中根系及菌丝向生长介质释放或分泌各种物质,促使根际土壤中有有机质和矿物发生溶解转化,增强植株吸收难溶性磷。目前所知的根系分泌物包括:有机酸、磷酸酶和质子等。有机酸是植物分泌物的一种重要有机物,分泌的有机酸种类有乙酸、丙二酸、草酸、柠檬酸、酒石酸、葡萄糖酸、乳酸、苹果酸等,随着分泌物的渗入导致土壤酸度增加,使得土壤中难溶性磷酸盐向有效解离的方向移动,进而促进作物的生长^[70]。AMF 和植株形成共生体系后,植株呼吸作用明显增强,由于大量二氧化碳释放生成的碳酸和碳酸氢根离子,导致土壤酸化及 pH 降低^[45];菌根根系分泌有机酸含量增加,促使土壤总磷中部分难溶性磷酸盐活化,从而土壤中有效磷

含量显著增加^[71]。其他矿物元素得到溶解活化,促进植株对钙、镁等离子的吸收。如 Tawaraya 等^[72] 研究证实了菌根化植株比非菌根植株难溶性磷释放效果显著增强,根系分泌物对 FePO_4 发挥作用。另外,植株分泌的质子也会对土壤中难溶性磷酸盐的溶解发挥作用,分泌的质子导致根际土壤 pH 降低,从而提高总磷中有效磷的利用率^[73]。不同类型的 AMF 生长所适应的 pH 范围不一样,如巨孢囊霉属 (*Gigaspora*) 多聚集在 $\text{pH} < 7$,球囊霉属主要出现在 pH 为 5~9 的环境中^[24]。AMF 在不同 pH 范围下,其对宿主植株产生的侵染效率也不相同,从而影响植株对磷、氮等矿质元素的吸收和生长发育。

土壤中有有机磷是植物生长发育所摄取磷的主要来源,只有经过各种磷酸酶的矿化作用,才可以转化为可被植物吸收的有效磷。植株菌根化可以显著增强根际土壤磷酸酶活性,促使土壤有机磷活化水解,使宿主植株吸收非菌根植株无法获取的磷、氮形式^[29]。根内菌丝磷酸酶活性表示菌根内部活性菌丝占全部菌丝的比例,代表菌根共生体中参与磷代谢的菌丝比例。由于磷酸酶对难溶性磷酸盐进行解离时所需最适 pH 的不同,可将其分为酸性磷酸酶 (acid phosphatase) 和碱性磷酸酶 (alkaline phosphatase)。酸性磷酸酶作为一种重要的水解酶存在于植物体和

土壤中,它不仅在植物体碳水化合物转化吸收和蛋白质合成中发挥着作用,而且还与土壤中有有效磷的摄取密不可分。碱性磷酸酶是 AMF 和植株共生系统中的一种特异性酶。AMF 不仅可以增强宿主植株根系磷酸酶活性,其自身也会通过酸性磷酸酶和碱性磷酸酶的分泌,改变周围土壤的某些理化性质,从而直接或者间接促进植物对土壤有效磷的吸收,以及对土壤磷的生物有效性产生一定的影响^[74]。AMF 对磷酸酶活性和碱性磷酸酶在不同土壤中影响程度各异,但接种 AMF 后发现,磷酸酶活性基本都显著提高,进而提高植物对难溶性磷的利用率,如接种根内球囊霉对树牵牛花 (*Ipomoea carnea*) 的酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性均有所增强^[75];大豆 (*Glycine max*) 接种缩球囊霉显著提升根际土壤中酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性^[76];玉米植株菌根化后也增强了土壤磷酸酶活性^[77];柑橘根际土壤的研究过程中发现,接种 AMF 土壤中磷酸酶活性发生明显增强^[34];Tarafdar 等^[78] 研究表明,菌根根际磷酸酶活性最强,非根际土壤与之相比呈递减趋势。另外,pH 的变化也会对土壤中磷酸酶活性产生影响,在最适 pH 下磷酸酶活性达到最高^[79]。国内外大量试验结果进一步验证 AMF 在根际土壤难溶性磷分解转化过程中起着重要作用(表 3)。

表 3 AMF 对根系分泌物的影响

AMF	宿主植株	根系分泌物	试验条件	菌根效应	参考文献
摩西球囊霉	红三叶草	有机酸	盆栽	有机酸总量显著降低	[80]
放射形土壤杆菌	欧洲赤松,山毛榉	有机酸	温室	有机酸总量无明显变化,单位根干重有机酸含量降低	[81]
摩西球囊霉	玉米	酸性和碱性磷酸	温室	增强土壤酸性和碱性磷酸酶活性	[82]
根内球囊霉	树牵牛花	酸性和碱性磷酸	温室	增强土壤酸性和碱性磷酸酶活性	[75]
缩球囊霉	大豆	酸性和碱性磷酸	盆栽	显著提高土壤酸性和碱性磷酸酶活性	[76]
根内球囊霉	玉米	磷酸酶	温室	增强了磷酸酶活性	[77]
摩西球囊霉,地表球囊霉,透光球囊霉	柑橘	酸性磷酸酶	盆栽	显著提高土壤酸性磷酸酶和总磷酸酶活性	[34]
摩西球囊霉	小麦	酸性和碱性磷酸	盆栽	显著提高土壤酸性磷酸酶和总磷酸酶活性	[78]

4 根际微生物对 AMF 磷元素利用的影响

AMF 和根际促生菌(PGPR)是根际微生物的主要组成部分。过去研究者们主要集中在 AMF 对植物的影响或者 PGPR 对植物的作用,即分别研究促进植物生长和提高抗逆性等方面的机理;后来国内外学者^[83] 开始研究 AMF 和 PGPR 共同作用下对植物的影响,发现两者协同作用增加作物产量、改善植物矿质营养和显著提高抗病性等。

在研究菌根真菌和根际微生物互相作用的过程中,人们^[84] 逐渐发现,溶磷微生物在促进菌根真菌磷元素利用方面起着不可忽视的作用。伴随着 AMF 根外菌丝在根际的延伸,溶磷细菌在根系的定殖数量也逐渐增加。溶磷微生物可以分解转化无机磷化合物,矿化有机磷化合物,以增强植株对磷元素的摄

取^[85]。溶磷微生物可以通过产生有机酸将难溶性磷酸盐溶解,螯合 Fe^{3+} 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等金属离子将磷酸根释放出来,从而增加土壤中的可溶性磷含量^[86]。如在玉米和薰衣草 (*Lavandula angustifolia*) 种子幼苗期接种溶磷细菌后发现,菌根植株对磷元素摄取显著增加,同时菌根植株根际溶磷细菌数量和存活时间均比非菌根植株数量多且时间久,因此,AMF 和溶磷细菌混合接种可以更好地促进植物生长^[87]。

AMF 和 PGPR 协同作用主要表现在促进植物对磷、氮等矿质元素的吸收和循环。当遭受低磷胁迫时,菌根真菌对磷的摄取效果明显增加,PGPR 中固氮菌对氮的利用率也会显著增强,因此,混合接种和单独接种相比能够显著促进植物生长发育^[88]。如沙打旺在摩西球囊霉和根瘤菌 (*Rhizobium*) 作用下,促

进植株生长和氮、磷、钾吸收^[89];在丝囊霉菌(*Aphanomyces*)和塔宾曲霉(*Aspergillus tubingensis*)作用下,促进竹子对磷和重金属的吸收^[90]。其次,AMF和PGPR相互作用能够提高植株抗病性和作物产量,如黄瓜植株在地表球囊霉(*Glomus versiforme*)和南方根结线虫(*Meloidogyne incognita*)共同作用下,植株病情指数显著下降,磷含量和作物产量增加^[91],在根内球囊霉和南方根结线虫作用下,植株磷含量增加,线虫产卵数显著下降^[92]。AMF和PGPR共同作用下改善植株根系形态和提高根际土壤相关酶活性,从而促进植株生长发育。如大豆植株在菌根真菌和根瘤菌作用下,明显提高植物固氮酶活性和磷吸收^[93];油松(*Pinus tabulaeformis*)在2种外生菌根菌共同作用下,显著提高植株根系和针叶抗氧化酶活性,扩大根系吸收范围^[13]。目前,对AMF和PGPR互作关系研究中,仅局限于个别球囊霉和根际微生物上,并不能在群落水平上反映两者的互作结果。因此,AMF和PGPR互作关系需要从某个生态系统中进行研究,深入发现和揭示AMF和PGPR在根际环境中的作用,以便于有效地利用其促进植物生长发育。

5 结论与展望

目前关于菌根真菌和植物形成的共生体系中物质交换场所的研究主要集中在丛枝方面,但在根内菌丝上发现磷转运蛋白也存在表达,且根内菌丝上亦存在和丛枝一样双膜结构,所以推测根内菌丝也是菌植物物质交换的场所之一,具体作用机理和发生时间仍需进一步研究。AMF和植物两者之间互利共生,相比于含磷量高的土壤,相对贫瘠的土壤环境中菌根真菌发挥的作用更加显著,宿主植物可以依靠菌丝体摄取养分维持生长,但是当养分过度匮乏时,菌根真菌是否还能发挥作用?作用范围又有多少?AMF在贫瘠土壤中的相对作用范围有待进一步研究。AMF促进宿主植物对土壤磷的吸收主要依赖分解难溶性无机态磷和矿化有机态磷来提高土壤磷的有效性,但不同AMF对磷的形态影响显著性大小,以及对难溶性无机态磷和有机态磷之间的转化规律仍有待探索。菌根真菌和植株物质交换过程中,植物提供碳水化合物维持AMF生长,菌根真菌向植株供给磷、氮等营养元素。但是菌根真菌生长所需碳源种类和碳源转化摄取过程尚不明确,以及植物对钾、钙、镁、锌等矿物质养分的交换形式也有待研究,可作为AMF和植物相互作用的一个研究方向。接种AMF能提高植物光合作用效率与菌根侵染率,促进植物生长发育,同时提高宿主向菌根真菌提供碳水化合物,两者相互促进,互利共生。但是光合作用对菌根磷氮转化及宿主能量供给有什么影响?具体作用方式是什么?有待

试验研究。

在共生体系中,AMF通过对磷转运蛋白的表达以达到调控离子转运通道的目的,进而促进宿主植物对土壤磷养分的转运及吸收。虽然磷转运蛋白对植物磷摄取和转运发挥着重要作用,但大部分菌根真菌对磷转运蛋白及其结构组成方面的研究处于滞后时期,现阶段通过对菌根磷转运蛋白基因的克隆,从而研究其表达特征和揭示菌根真菌对磷吸收的分子机制。但是无论从菌根真菌对植株的形态学机制还是分子学机制方面,AMF关于植物磷摄取的研究程度都较为粗浅。另外,目前已知的多数都是从丛枝菌根真菌和外生菌根方面,关于其他菌根方面的研究也需进一步加强。共生体系中有有机酸、质子等的分泌,使得根际土壤pH降低、理化性质发生改变,难溶性磷活化溶解转为可利用有效磷被宿主吸收。当土壤中难溶性磷含量较高时,宿主植物对磷的吸附和固定能力是否随pH降低而增强?AMF又是如何进行难溶性磷的溶解转化?土壤pH和共生体系对磷的摄取能力有待研究。AMF和根际微生物互作关系复杂,具有很大的局限性和探索性。AMF和PGPR的协同作用,一方面可以增加作物产量,增加植物抗逆性;另一方面不仅对根结线虫没有影响,反而加重植株真菌性病害。目前的研究只是开展了AMF中小部分菌属,菌根真菌和微生物在作用程度、方式及互作范围方面仍有很大研究空间。因而,有必要进一步加强AMF和PGPR互作关系的研究。混合接种较单一接种更有利于促进宿主吸收磷元素,自然环境中AMF的存在形式也是混合接种。但是不同菌根真菌对植物侵染效率及适应程度不同,导致共生体系间能量转换与养分摄取也存在差异。因此,当不同土壤环境下,混合接种AMF数目过多时,是否仍能够促进作物生长?促进效果如何?混合接种真菌的数目和种类范围急需深入研究。

在农业生产活动中,大量施用磷、氮等营养物质,造成的土壤板结、水体富营养化等面源污染问题,已经成为影响我国农业发展的重要因素之一。土壤磷是植物生长发育必不可少的营养元素,但是由于磷在土壤中扩散系数较低,易被土壤吸附固定以难溶矿物态或有机态的形式存在,如磷酸根易与 Fe^{3+} 、 Al^{3+} 、 Mg^{2+} 等金属离子结合,或与土壤中胶体物质结合变成难溶性固态磷。植物根系主要靠吸收土壤中可溶性磷酸盐来满足生长发育,土壤磷素匮乏和植物磷利用率低的情况,已经成为限制农作物生长的主要因素。接种AMF作为可以提高土壤磷利用率的生物技术,对现代农业的可持续发展有着十分重要的意义。关于接种AMF以提高宿主植株磷利用率的研

究方向,目前需要的关注点为:(1)对 AMF 和植物的共生体系而言,植物生长趋势的强弱和菌根侵染率的高低紧密相关。不同的菌株在植物根系的定殖程度具有显著差异,针对不同浓度和形态磷的处理下,选择兼容性较高的菌种可以有效提高侵染率,进而诱导植株根系形态发生变化,提高植物对土壤难溶性无机态磷和有机态磷的吸收利用。另外,内生真菌的菌丝可以积累土壤中的无机磷,而内生真菌和菌根真菌结构相似,因此需加强 AMF 的菌丝对土壤磷素的研究,进一步探索菌根真菌对土壤磷素的作用机制,从而加强植物对土壤矿质养分的摄取和不同逆境胁迫的抵抗能力。同时,加强植物光合作用和 AMF 侵染效率的研究,探究不同 AMF 对宿主植物碳水化合物的获取和光合特性的影响,进而提高作物产量和品质,增强其对土壤的适应性。(2)加强共生体系下宿主植物对氮磷摄取的研究,根外菌丝通过将无机磷分解为可溶性正磷酸盐、可溶性聚磷酸盐、聚磷酸盐颗粒 3 种形态以便于植物利用,同时 NH_4^+ 、 NO_3^- 等也被根外菌丝摄取并转化成便于运输的精氨酸,但涉及 3 种形态磷在转运通道内的转化规律,以及精氨酸和甲硫氨酸等物质的分解利用并没有深入探索,且不同矿质养分是如何由丛枝界面到达双膜结构也有待进一步研究。因此,需加强植、菌间氮、磷等矿质养分的交换过程的研究,探讨氮素的施加对菌根碳源的获取及磷素供应情况的影响,以期了解共生体系在养分受限时如何调控植株变化与养分获取,可以有效改善植物对土壤养分的吸收利用和营养状况。(3)重视 AMF 和宿主植物之间基因转化与代谢分析,揭示菌根真菌诱导的养分信号变化机制。深入研究对菌根化植株磷信号传导具有调控作用的抑制型基因,通过定点编辑和同源克隆等分子生物学技术进行分析,对传导过程中的抑制基因进行敲除或敲减,从而加强宿主植株对土壤磷素的吸收。另外,对参与菌、植间土壤磷素溶解、吸收、运输等过程的多个基因进行系统化整理,以期形成一个完整的土壤磷素吸收和利用的网络体系。(4)加强根际土壤中微生物的研究,利用分子生物学技术、组织化学分析和同位素标记等方法开展更深层次的探索,使得土壤中 AMF 与根际微生物互作效果达到最佳状态。随着互作机制研究的不断探索和完善,AMF 与根际微生物在生态学方面将会取得突破性进展,对于提高植物吸收土壤磷素和抗逆性等方面具有重要意义。(5)把菌根研究从室内模拟逐渐转向田间试验,加强土著菌根的分离试验与混合接种等应用研究。筛选出更加优质的 AMF,以提高土壤肥力和植物生长,进而在实际生产应用和改善生态环境中发挥重要作用。

参考文献:

- [1] Richardson A E, Hocking P J, Simpson R J, et al. Plant mechanisms to optimise access to soil phosphorus [J]. *Crop and Pasture Science*, 2009, 60: 124-143.
- [2] Anderson D M, Glibert P M, Burkholder J M. Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences [J]. *Estuarine*, 2002, 25 (4): 704-726.
- [3] Cibichakravarthy B, Kumutha K, Balachandar D. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity in phosphorus-deficient alfisols of a dry North-western agro-ecosystem of Tamil Nadu, India [J]. *Annals of Microbiology*, 2015, 65(1): 143-153.
- [4] Xie X Y, Weng B S, Cai B P, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *kandelia obovata* (Sheue, Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil [J]. *Applied Soil Ecology*, 2014, 75: 162-171.
- [5] Smith S E, Jakobsen I, Gronlund 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.
- [6] Sharif M, Claassen N. Action mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi in phosphorus uptake by *Capsicum annum* L. [J]. *Pedosphere*, 2011, 21(4): 502-511.
- [7] Manaut N, Sanguin H, Ouahmane L, et al. Potentialities of ecological engineering strategy based on native arbuscular mycorrhizal community for improving afforestation programs with carob trees in degraded environments [J]. *Ecological Engineering*, 2015, 79: 113-119.
- [8] Hooker J E, Munro M, Atkinson D. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi induced alteration in poplar root system morphology [J]. *Plant and Soil*, 1992, 145: 207-214.
- [9] Liu H L, Tan Y, Nell M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization of *glycyrrhiza glabra* roots enhances plant biomass, phosphorus uptake and concentration of root secondary metabolites [J]. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(2): 186-194.
- [10] 冯邦, 杨祝良. 外生菌根共生: 共生真菌多样性及菌根形成的分子机制 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2019, 49(4): 436-444.
- [11] Chen W L, Li J, Zhu H H, et al. The differential and interactive effects of arbuscular mycorrhizal fungus and phosphorus on the lateral root formation in *Poncirus trifoliata* (L.) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 217: 258-265.
- [12] 江夏, 陈伟立, 徐春香, 等. 丛枝菌根真菌和磷水平对番

- 茄幼苗侧根形成的影响[J].应用生态学报,2015,26(4):1186-1192.
- [13] 祁金玉,邓继峰,尹大川,等.外生菌根菌对油松幼苗抗氧化酶活性及根系构型的影响[J].生态学报,2018,39(8):2826-2832.
- [14] Liu J, Guo C, Chen Z L, et al. Mycorrhizal inoculation modulates root morphology and root phytohormone responses in trifoliolate orange under drought stress[J].Emirates Journal of Food and Agriculture,2016,28(4):251-256.
- [15] 周德贵,周少川,王重荣,等.植物磷利用研究在水稻分子设计育种中的应用[J].分子植物育种,2018,16(16):5386-5396.
- [16] 吴会会,邹英宁,吴强盛.干旱胁迫下菌根真菌对枳根系形态、内源激素和土壤结构的影响[J].中国南方果树,2018,47(3):14-17.
- [17] 黄咏明,吴黎明,宋放,等.根系修剪和接种丛枝菌根真菌对枳实生苗根系形态的影响[J].中国南方果树,2019,48(2):5-10.
- [18] 杨前宇,何聪芬,梁立雄,等.菌根真菌对 3 种兰花幼苗生长作用研究[J].核农学报,2019,33(4):687-695.
- [19] 李芳,邓杰,郭艳娥,等.禾草内生真菌与丛枝菌根互作对多年生黑麦草生长及叶斑病的影响[J].植物保护学报,2019,46(2):352-361.
- [20] 舒波,李伟才,刘丽琴,等.丛枝菌根(AM)真菌与共生植物物质交换研究进展[J].植物营养与肥料学报,2016,22(4):1111-1117.
- [21] Gutjahr C, Parniske M. Cell biology: Control of partner lifetime in a plant-fungus relationship[J].Current Biology,2017,27(11):R420-R423.
- [22] Smith S E, Smith F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales[J].Annual Review Plant Biology,2011,62:227-250.
- [23] Wu Q S, Li G H, Zou Y N. Improvement of root system architecture in peach (*Prunus persica*) seedlings by arbuscular mycorrhizal fungi, related to allocation of glucose/sucrose to root[J].Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca,2011,39(2):232-236.
- [24] 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.
- [25] Kytöviita M M, Vestberg M, Tuomi J. A test of mutual aid in common mycorrhizal networks: Established vegetation negates benefit in seedlings [J].Ecology,2003,84(4):898-906.
- [26] Yao Q, Li X, Ai W, et al. Bi-directional transfer of phosphorus between red clover and perennial ryegrass via arbuscular mycorrhizal hyphal links[J].European Journal of Soil Biology,2003,39(1):47-54.
- [27] Simard S W, Jones M D, Durall D M. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants[J].Ecological Studies,2003,157:33-74.
- [28] 罗园园,郝鲜俊,张铠珏.接种 AM 真菌对煤矿区废弃土壤不同磷素形态的影响[J].西南农业学报,2019,32(2):381-388.
- [29] 钟雄,王硕,包立,等.间作作物菌根菌丝对红壤磷形态的影响[J].中国生态农业学报,2018,26(11):1624-1633.
- [30] 张宇亭,朱敏,线岩相注,等.接种 AM 真菌对玉米和油菜种间竞争及土壤无机磷组分的影响[J].生态学报,2012,32(22):7091-7101.
- [31] 任爱天,鲁为华,杨洁晶,等.不同磷水平下 AM 真菌对紫花苜蓿生长和磷利用的影响[J].中国草地学报,2014,36(6):1-7.
- [32] Liu C Y, Srivastava A K, Wu Q S. Mycorrhizal fungi regulate root responses and leaf physiological activities in trifoliolate orange[J].Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca,2017,45(1):17-21.
- [33] Wu Q S, He X H, Zou Y N, et al. Arbuscular mycorrhizas alter root system architecture of citrus tangerine through regulating metabolism of endogenous polyamines[J].Plant Growth Regulation,2012,68(1):27-35.
- [34] Wu Q S, Zou Y N, He X H. Differences of hyphal and soil phosphatase activities in drought-stressed mycorrhizal trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*) seedlings [J].Scientia Horticulturae,2011,129(2):294-298.
- [35] Yao Q, Wang L R, Zhu H H, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on root system architecture of trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.) seedlings [J].Scientia Horticulturae,2009,121(4):458-461.
- [36] Yao Q, Zhu H H, Chen J Z. Growth responses and endogenous IAA and iPAs changes of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) seedlings induced by arbuscular mycorrhizal fungal inoculation[J].Scientia Horticulturae,2005,105(1):145-151.
- [37] Wu Q S, Zou Y N, He X H. Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings under salt stress[J].Acta Physiologiae Plantarum,2009,32(2):297-304.
- [38] Orfanoudakis M, Wheeler C T, Hooker J E. Both the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* and *Frankia* increase root system branching and reduce root hair frequency in *alnus glutinosa*[J].Mycorrhiza,2010,20(2):117-126.
- [39] Bender S F, Conen F, van der Heijden M G A. Mycorrhizal effects on nutrient cycling, nutrient leaching and N₂O production in experimental grassland[J].Soil Biology and Biochemistry,2015,80:283-292.
- [40] Ezawa T, Cavagnaro T R, Smith S E, et al. Rapid accumulation of polyphosphate in extraradical hyphae of

- an arbuscular mycorrhizal fungus as revealed by histochemistry and a polyphosphate kinase-luciferase system [J]. *New Phytologist*, 2004, 161(2): 387-392.
- [41] Nagy R, Drissner D, Amrhein N, et al. Mycorrhizal phosphate uptake pathway in tomato is phosphorus-repressible and transcriptionally regulated [J]. *New Phytol*, 2009, 181(4): 950-959.
- [42] Karandashov V, Bucher M. Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas [J]. *Plant Sciences*, 2005, 10(1): 22-29.
- [43] Simon A D, Giedd K N, Schwartz A, et al. Polyphosphates in intraradical and extraradical hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(12): 549-553.
- [44] Capaccio L C M, Callow J A. The enzymes of polyphosphate metabolism in vesicular-arbuscular mycorrhizas [J]. *New Phytologist*, 1982, 91(1): 81-91.
- [45] 屈明华, 俞元春, 李生, 等. 丛枝菌根真菌对矿质养分活化作用研究进展 [J]. *浙江农林大学学报*, 2019, 36(2): 394-405.
- [46] 邹慧, 王春胜, 曾杰. 土著菌根真菌对西南桦无性系幼苗光合生理的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2019, 39(1): 1-7.
- [47] 张海珠, 李杨, 张彦如, 等. 菌根真菌处理下滇重楼对营养元素的吸收和积累 [J]. *环境化学*, 2019, 38(3): 615-625.
- [48] 徐丽娇, 姜雪莲, 郝志鹏, 等. 丛枝菌根通过调节碳磷代谢相关基因的表达增强植物对低磷胁迫的适应性 [J]. *植物生态学报*, 2017, 41(8): 815-825.
- [49] Fiorilli V, Lanfranco L, Bonfante P. The expression of *GintPT*, the phosphate transporter of *Rhizophagus irregularis*, depends on the symbiotic status and phosphate availability [J]. *Planta*, 2013, 237(5): 1267-1277.
- [50] Rausch C, Daram P, Brunner S, et al. A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato [J]. *Nature*, 2001, 414(22): 462-465.
- [51] Paszkowski U, Kroken S, Roux C, et al. Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2002, 99(20): 13324-13329.
- [52] Pumplin N, Harrison M J. Live-cell imaging reveals periarbuscular membrane domains and organelle location in *Medicago truncatula* roots during arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(2): 809-819.
- [53] 王浩, 方燕, 刘润进, 等. 丛枝菌根中养分转运、代谢、利用与调控研究的最新进展 [J]. *植物生理学报*, 2018, 54(11): 1645-1658.
- [54] Goff S A, Rieke D, Lan T H, et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*) [J]. *Science*, 2002, 296(5565): 92-100.
- [55] Mudge S R, Rae A L, Diatloff E, et al. Expression analysis suggests novel roles for members of the *Pht1* family of phosphate transporters in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2002, 31(3): 341-353.
- [56] 郭艳娥, 李芳, 李应德, 等. AM 真菌促进植物吸收利用磷元素的机制 [J]. *草业科学*, 2016, 33(12): 2379-2390.
- [57] Muchhal U S, Pardo J M, Raghothama K G. Phosphate transporters from the higher plant *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1996, 93(19): 10519-10523.
- [58] Liu C, Muchhal U S, Uthappa M, et al. Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissues by phosphorus [J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(1): 91-99.
- [59] Chiou T J, Liu H, Harrison M J. The spatial expression patterns of a phosphate transporter (*MtPT1*) from *Medicago truncatula* indicate a role in phosphate transport at the root-soil interface [J]. *The Plant Journal*, 2001, 25(3): 281-293.
- [60] Harrison M J, Dewbre G R, Liu J Y. A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(10): 2413-2429.
- [61] Benedetto A, Magurno F, Bonfante P, et al. Expression profiles of a phosphate transporter gene (*GmosPT*) from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae* [J]. *Mycorrhiza*, 2005, 15(8): 620-627.
- [62] Guo W B, Zhao J, Li X X, et al. A soybean β -expansin gene *GmEXPB2* intrinsically involved in root system architecture responses to abiotic stresses [J]. *The Plant Journal*, 2011, 66(3): 541-552.
- [63] Chevalier F, Pata M, Nacry P, et al. Effects of phosphate availability on the root system architecture: Large-scale analysis of the natural variation between *Arabidopsis* accessions [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26(11): 1839-1850.
- [64] Shimizu A, Kato K, Komatsu A, et al. Genetic analysis of root elongation induced by phosphorus deficiency in rice (*Oryza sativa* L.): Fine QTL mapping and multivariate analysis of related traits [J]. *Theoretical and Applied Genetic*, 2008, 117(6): 987-996.
- [65] Chen A Q, Hu J, Sun S B, et al. Conservation and divergence of both phosphate- and mycorrhiza-regulated physiological responses and expression patterns of phosphate transporters in solanaceous species [J]. *New Phytologist*, 2007, 173(4): 817-831.
- [66] Nagy R, Vasconcelos M J, Zhao S, et al. Differential regulation of five *Pht1* phosphate transporters from maize (*Zea mays* L.) [J]. *Plant Biology*, 2006, 8(2): 186-197.

- [67] Deepika S, Kothamasi D. Soil moisture: A regulator of arbuscular mycorrhizal fungal community assembly and symbiotic phosphorus uptake[J]. *Mycorrhiza*, 2015, 25(1):67-75.
- [68] Gosling P, Hodge A, Goodlass G, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming[J]. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2006, 113(1/4):17-35.
- [69] Rooney D C, Prosser J I, Bending G D, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal colonisation on the growth and phosphorus nutrition of *Populus euramericana* c. v. Ghoy[J]. *Biomass and Bioenergy*, 2011, 35(11):4605-4612.
- [70] Parfitt R L. The availability of P from phosphate-goethite bridging complexes: Desorption and uptake of ryegrass[J]. *Plant and Soil*, 1979, 53:55-65.
- [71] 辜夕容, 倪亚兰, 江亚男, 等. 接种双色蜡蘑对马尾松根际土壤无机磷和活性铝含量的影响[J]. *土壤学报*, 2018, 55(5):1179-1188.
- [72] Tawaraya K, Naito M, Wagatsuma T. Solubilization of insoluble inorganic phosphate by hyphal exudates of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2006, 29(4):657-665.
- [73] Hinsinger P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review[J]. *Plant and Soil*, 2001, 237:173-195.
- [74] 苏友波, 林春, 张福锁, 等. 不同 AM 菌根菌分泌的磷酸酶对根际土壤有机磷的影响[J]. *土壤*, 2003, 35(4):334-338.
- [75] Amaya-carpio L, Davies Jr F T, Fox T, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic fertilizer influence photosynthesis, root phosphatase activity, nutrition, and growth of *Ipomoea carnea* ssp. *fistulosa* [J]. *Photosynthetica*, 2009, 47(1):1-10.
- [76] Abdel-Fattah G M, Asrar A A, Al-Amri S M, et al. Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus fertilization on the gas exchange, growth and phosphatase activity of soybean (*Glycine max* L.) plants[J]. *Photosynthetica*, 2014, 52(4):581-588.
- [77] Wang F, Jiang R F, Kertesz M A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae mediating acidification can promote phytate mineralization in the hyphosphere of maize (*Zea mays* L.) [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 65:69-74.
- [78] Tarafdar J C, Marschner H. Efficiency of VAM hyphae in utilisation of organic phosphorus by wheat plants[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1994, 40(4):593-600.
- [79] Turner B L. Variation in pH optima of hydrolytic enzyme activities in tropical rain forest soils[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(19):6485-6493.
- [80] 张玉凤, 冯固, 李晓林. 丛枝菌根真菌对三叶草根分泌的有机酸组分和含量的影响[J]. *生态学报*, 2003, 23(1):30-37.
- [81] Leyval C, Berthelin J. Rhizodeposition and net release of soluble organic compounds by pine and beech seedlings inoculated with rhizobacteria and ectomycorrhizal fungi[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1993, 15(4):259-267.
- [82] 苏友波, 林春, 王三根. AM 菌根磷酸酶对玉米菌根际土壤磷的影响及其细胞化学定位[J]. *西南农业大学学报*, 2003, 25(2):115-130.
- [83] Behn O. Influence of *Pseudomonas fluorescens* and arbuscular mycorrhiza on the growth, yield, quality and resistance of wheat infected with *Gaeumannomyces graminis* [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2008, 115(1):4-8.
- [84] Linderman R G. Mycorrhizal interactions in the rhizosphere[J]. *The Rhizosphere and Plant Growth*, 1991, 14:343-348.
- [85] Rodríguez H, Fraga R. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion[J]. *Biotechnology Advances*, 1999, 17:319-339.
- [86] Marschner P. The role of rhizosphere microorganisms in relation to P uptake by plants[J]. *The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions*, 2008, 7:165-176.
- [87] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [88] Hall I R, Scott R S, Johnstone P D. Effect of vesicular arbuscular mycorrhizas on response of "Grasslands Huia" and "Tamar" white clovers to phosphorus[J]. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1977, 20(3):349-355.
- [89] 吴福勇, 武玉坤, 毕银丽, 等. 水分胁迫下 AM 真菌和根瘤菌对沙打旺生长及养分吸收的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2013, 31(4):161-166.
- [90] 宋福强, 程蛟, 常伟, 等. 田间施加 AM 菌剂对大豆生长效应的影响[J]. *中国农学通报*, 2013, 29(6):69-74.
- [91] 陈书霞, 姜永华, 刘宏久, 等. AM 真菌和根结线虫互作对黄瓜生长及生理特征的影响[J]. *植物保护学报*, 2012, 39(3):253-259.
- [92] Zhang L D, Zhang J L, Christie P, et al. Effect of inoculation with the arbuscular mycorrhizal fungus *glomus intraradices* on the root-knot nematode *meloidogyne incognita* in cucumber[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2009, 32(6):967-979.
- [93] 丁效东, 张林, 李淑仪, 等. 丛枝菌根真菌与根瘤菌接种对大豆根瘤分布及磷素吸收的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2012, 18(3):662-669.