



# 内生真菌和丛枝菌根真菌提高植物逆境适应性研究进展

赵鑫<sup>1</sup>, 赵丽丽<sup>1,2\*\*</sup>, 王普昶<sup>3</sup>, 陈超<sup>1</sup>

(1. 贵州大学 动物科学学院 草业科学系, 贵州 贵阳 550025; 2. 国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵州 贵阳 550001; 3. 贵州省草业研究所, 贵州 贵阳 550006)

**摘要:** 内生真菌 (endophytic fungi) 和丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhiza fungi, AMF) 能与绝大多数植物形成互惠共生体, 这种共生体中宿主植物为真菌提供其生长繁殖所需的营养物质, 真菌则有效促进宿主植物的生长并提高其抗逆性. 内生真菌和丛枝菌根真菌在宿主植物抵御生物胁迫和非生物胁迫中所起的作用逐渐引起国内外学者的关注, 因此作者综述了内生真菌和丛枝菌根真菌在植物抵御干旱胁迫、盐碱胁迫和重金属胁迫等非生物胁迫以及致病菌和线虫侵染等生物胁迫中的作用, 以使读者能及时并全面地了解这一领域的研究动态.

**关键词:** 内生真菌; 丛枝菌根真菌; 生物胁迫; 非生物胁迫

**中图分类号:** X503.23 **文献标志码:** A **文章编号:** 0258-7971(2020)03-0577-15

目前, 植物生理学研究已明确干旱、盐碱、重金属等非生物胁迫和病原菌、线虫、昆虫等生物胁迫对植物造成危害的主要机制<sup>[1-2]</sup>. 内生真菌 (endophytic fungi) 和丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhiza fungi, AMF) 两类共生微生物均可提高宿主植物在非生物和生物胁迫中的抗性. 内生真菌与宿主植物形成共生体后产生生物碱或是刺激宿主合成生物碱或其他次生代谢物来提高宿主抗逆性; 丛枝菌根真菌通过与宿主植物的根系形成菌丝体扩大植物根系对土壤中营养元素的吸收范围进而促进植物的生长, 提高植物在逆境中的生存能力<sup>[3]</sup>. 目前, 关于植物逆境适应性的研究进展和研究论文的报道较多, 但系统性地总结内生真菌和丛枝菌根真菌与宿主植物逆境适应性关系的研究综述较少, 因此本综述主要针对近年来国内外关于内生真菌和丛枝菌根真菌提高植物逆境适应性的研究结果进行归纳和总结, 拟为后期深入研究真菌提高植物逆境适应机制提供参考.

## 1 内生真菌和丛枝菌根真菌的含义、种类

植物内生真菌是指在健康的植物组织内或器官中度过全部或大部分生命周期, 并且在植物外部不表现出明显症状的一类真菌<sup>[4]</sup>. 内生真菌能够与宿主植物形成互利共生的关系, 一方面在内生真菌生长的过程中产生的次生代谢产物能有效地促进宿主植物生长并提高其抗逆性; 另一方面可以从宿主植物体内汲取供自身生长的碳水化合物和其他营养元素<sup>[5]</sup>. 植物内生真菌大部分属于双核菌门子囊菌亚门中的盘菌纲 (Discomycetes) 和腔菌纲 (Loculoascomycetes) 等, 内生真菌于植物的根、茎、叶、花和果实等细胞间隙均有分布<sup>[6]</sup>.

菌根真菌 (MF) 主要包括外生菌根真菌 (ectotrophic mycorrhiza fungi, ECMF) 和丛枝菌根真菌等共 7 类菌根<sup>[7]</sup>, 丛枝菌根真菌形成的菌根为丛枝菌根 (arbuscular mycorrhiza, AM)<sup>[8]</sup>. 丛枝菌根真菌能与地球上 80% 的高等植物形成互惠共生体<sup>[9]</sup>, 在这种共生体中真菌运送土壤中矿质元素、水分到植

收稿日期: 2019-07-10; 接受日期: 2020-03-28; 网络出版日期: 2020-04-27

基金项目: 国家重点研发计划 (2016YFC0502607-04); 贵州省科技计划重大专项 (黔科合重大专项字 [2016]3002 号); 贵州省科技计划 (黔科合支撑 [2018]2258 号).

作者简介: 赵鑫 (1996-), 女, 贵州人, 硕士生, 主要从事牧草种质资源研究及育种.

\*\* 通信作者: 赵丽丽 (1981-), 女, 博士, 内蒙古人, 教授, 主要从事牧草种质资源等研究工作. E-mail: zhaolili\_0508@163.com.

物根部供植物吸收利用,植物则为真菌提供其生长繁殖所需的光合产物.截止至 2019 年 6 月,全世界丛枝菌根真菌有 218 种<sup>[10]</sup>,隶属于 10 个属,其中内养囊霉属 (*Entrophospora*)36 种,地管囊霉属 (*Geosiphon*)3 种,和平囊霉属 (*Pacispora*)1 种,多孢囊霉属 (*Diversispora*)5 种,无梗囊霉属 (*Acaulospora*)1 种,巨孢囊霉属 (*Gigaspora*)12 种,球囊霉属 (*Glomus*)117 种,硬囊霉属 (*Sclerocystis*)6 种,原囊霉属 (*Archaeospora*)3 种,盾巨孢囊霉属 (*Scutellospora*)34 种,最普遍、最广泛存在于豆科植物和禾本科植物的根皮层.

## 2 内生真菌在植物逆境中的作用

### 2.1 内生真菌提高宿主植物对非生物胁迫的抗性

2.1.1 抗旱性 内生真菌提高植物抗旱性的机理主要包括生理生化适应、形态适应和干旱恢复.表 1 列举了国内外部分内生真菌提高寄主植物抗旱性研究结果.

生理生化适应是内生真菌提高寄主体内同化物的积累和转移、渗透调节、细胞壁弹性的维持.宋文玲等<sup>[11]</sup>研究发现水分胁迫下感染内生真菌的菊花中可溶性蛋白含量、超氧化物歧化酶(SOD)、

过氧化物酶(POD)以及苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性高于未感染植株;Malinowski 等<sup>[12]</sup>研究发现内生真菌侵染的高羊茅植株叶片和叶鞘中葡萄糖和果糖含量比未受侵染植株多.在干旱条件下,受内生真菌侵染的小麦的可溶性糖和脯氨酸的含量升高,丙二醛含量降低,从而增加小麦对水分的吸收,缓解了干旱对小麦生长的抑制<sup>[13]</sup>.另外,Xu 等<sup>[14]</sup>研究发现内生真菌侵染的玉米植株的脯氨酸积累降低,抗氧化酶活性升高.

形态适应是内生真菌促使寄主植物通过扩大其根系范围而提高水分的吸收,降低呼吸损耗,进而在植物组织中储存水分抵御干旱.李苗苗<sup>[15]</sup>和 Nagabhyru 等<sup>[16]</sup>的研究结果发现,在重度水分胁迫并经过恢复期后,感染内生真菌的黑麦草分蘖数、生物量显著高于未感染植株,感染内生真菌的水稻根系生物量的比例增大,在面临多次的严重干旱胁迫下,发达的根系对于植物的抗旱能力具有重要意义.在干旱胁迫下,侵染内生真菌的高羊茅的气孔关闭比未被侵染植株的更迅速,从而降低呼吸损耗的水分,感染内生真菌的高羊茅水分含量比未被侵染植株高<sup>[17-18]</sup>.这可能是由于角质层较厚或叶片导度降低,减慢了呼吸流速度,或者是侵染内生真菌

表 1 内生真菌提高宿主植物抗旱性研究结果

Tab. 1 The research results of improving drought resistance of host plants by endophytic fungi

内生真菌	宿主	结果	参考文献
<i>Botrytis</i> sp., <i>Chaetomium globosum</i>	菊花 <i>Chrysanthemum</i>	感染内生真菌植株中的可溶性蛋白含量、SOD、POD、PAL活性提高,细胞膜脂氧化程度降低.	[11]
<i>Neotyphodium</i> spp.	高羊茅 <i>Festuca arundinacea</i>	内生真菌侵染的高羊茅植株叶片和叶鞘葡萄糖和果糖含量比未受侵染植株多.	[12]
<i>Alternaria alternata</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	内生真菌侵染的小麦的可溶性糖和脯氨酸的含量升高,丙二醛含量降低.	[13]
<i>Piriformospora indica</i>	玉米 <i>Zea mays</i> L.	内生真菌侵染的玉米植株的脯氨酸积累降低,抗氧化酶活性升高.	[14]
<i>Neotyphodium lolii</i>	黑麦草 <i>Lolium perenne</i>	感染内生真菌植株分蘖数、生物量显著高于未感染植株.	[15]
<i>Fusarium culmorum</i> , <i>Curvularia protuberata</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	感染内生真菌水稻根系生物量的比例增大,分配到茎和叶的比例减小.	[16]
<i>Neotyphodium coenophialum</i>	高羊茅 <i>Festuca arundinacea</i>	内生真菌侵染的高羊茅比未被侵染植株的气孔关闭更迅速;感染内生真菌植株的水分含量比未被侵染植株高.	[17-18]
<i>Piriformospora indica</i>	旱稻 <i>Oryza sativa</i> L.	内生真菌侵染的植株比未受侵染的植株叶片卷曲程度低.	[19]
<i>Neotyphodium coenophialum</i>	黑麦草 <i>Lolium perenne</i> L.	内生真菌的存在改善了植物生长和种子产量.	[20]

的植株中积累的可溶物高于未被侵染的植株积累。Malinowski 等<sup>[12]</sup> 研究指出感染内生真菌的植株叶片的叶片卷曲, 更窄更厚现象比未感染内生真菌的高羊茅植株更普遍, 这些现象均有助于植物对水分的吸收、减少水分丧失, 从而提高植物的抗旱能力。以上寄主植物比未受感染的植物更早的表现出可能是寄主植物的激素水平改变使叶片对水分缺失做出快速应答, 诱导寄主植物产生持续的内部胁迫, 使植物预先适应或感受到干旱和其它胁迫, 或内生真菌作为植物的外来生物组分而产生的生化信号使植物产生适应反应的变化。

干旱恢复是内生真菌促使寄主植物在干旱胁迫缓解后通过根系快速吸收水分和组织快速恢复功能, 恢复生长。韦巧等<sup>[19]</sup> 对早稻的研究结果表明, 干旱条件下未受侵染植株的生物量和根长以及水分利用效率明显高于内生真菌侵染的植株, 叶片卷曲程度也高于内生真菌侵染的植株。这表明内生真菌间接影响干旱胁迫下植株对水分的利用效率, 内生真菌可能以减少自身生长来帮助干旱条件下的植株维持正常的生理生化过程, 并且促进寄主植物在土壤水分恢复后迅速恢复生长<sup>[20]</sup>。

2.1.2 耐盐碱性 盐碱导致植株生长缓慢, 甚至抑制其正常发育, 给农业生产带来了很大的威胁。内生真菌通过调节膜透性、提高光合作用、增加水分

利用效率、改善营养代谢和植物激素代谢, 减少离子毒害等一系列生理生化反应诱导宿主植物适应盐碱环境。因此为了降低盐碱对植物的不利影响, 鉴定筛选耐盐碱内生真菌并运用到植物中提高寄主植物的耐盐碱性成了许多研究者的目标。表 2 列举了国内外部分内生真菌提高寄主植物耐盐碱性研究结果。孙海彦等<sup>[21]</sup> 在盐田原生态系统中从 36 株菌株中筛选获得 6 株黑酵母菌 (*Hortaea werneckii*) 耐盐内生真菌, 其中 4 株在 4% NaCl 下生长最快, 2 株在 8% NaCl 下生长更好; 并从翅碱蓬<sup>[22]</sup>、草木樨<sup>[23]</sup> 等盐生植物中分离鉴定出多个内生真菌菌株。周连玉等<sup>[24]</sup>、Bu 等<sup>[25]</sup> 和 Baltruschat 等<sup>[26]</sup> 研究发现内生真菌侵染能提高盐碱胁迫下的中华羊茅幼苗苗长与根长、苗鲜重; 促进盐碱胁迫下水稻和大麦的地上生物量和株高显著提高。在盐碱胁迫下, 被内生真菌感染的披碱草<sup>[27]</sup>、鸭茅<sup>[28]</sup>、德兰臭草<sup>[29]</sup> 等植株的分蘖数、生物量、脯氨酸、可溶性糖含量、过氧化物酶活性均显著高于未感染植株; 在野大麦<sup>[30]</sup>、水稻和砂丘草<sup>[31]</sup> 上也得出类似的结论, 详见表 2。内生真菌促生作用可能与内生真菌的菌株类型及宿主植物种类有关, 已发现某些内生真菌感染并未促进宿主生长, 如在盐胁迫下并未发现内生真菌 *Neotyphodium lolii* 促进宿主黑麦草的营养生长, 反而在高盐浓度下, 内生真菌侵

表 2 内生真菌提高宿主植物耐盐碱性研究结果

Tab. 2 The research results of improving saline-alkali resistance of host plants by endophytic fungi

内生真菌	宿主	结果	参考文献
<i>Neotyphodium</i> EF0801	水稻 <i>Oryza sativa</i>	内生真菌促进植株生物量和株高。	[25]
<i>Piriformospora indica</i>	大麦 <i>Hordeum vulgare</i>		[26]
<i>Epichloë</i>	披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>	感染内生真菌植株的分蘖数、地上和地下干重、脯氨酸和可溶性糖含量以及根冠比均显著高于未感染植株。	[27]
—	鸭茅 <i>Dactylis glomerata</i>	感染内生真菌植株的地上生物量和叶片可溶性糖含量显著增加, 过氧化物酶活性显著降低。	[28]
<i>Neotyphodium gansuense</i>	德兰臭草 <i>Melica transsilvanica</i>	感染内生真菌植株的叶绿素、脯氨酸、可溶性糖、丙二醛含量高于未感染植株。	[29]
<i>Epichloë</i>	野大麦 <i>Hordeum spontaneum</i>	感染植株的发芽率、发芽指数、根苗长, 光合速率、蒸腾速率、胞间CO <sub>2</sub> 浓度、气孔导度、相对含水量及叶绿素、类胡萝卜素和游离脯氨酸的含量显著高于未感染植株。	[30]
<i>Fusarium culmorum</i>	水稻和砂丘草 <i>Oryza sativa</i> and <i>Elymus arenarius</i>	不带菌植株在胁迫7d时严重脱水枯萎, 14d死亡; 带内生真菌植株可正常生长, 且生物量高于不带菌。	[31]

—表示在文献中未出现内生真菌种类和名称。



染后的黑麦草分蘖数明显下降<sup>[32]</sup>.

**2.1.3 耐重金属性** 重金属不仅影响植物种子萌发、根系活力和生物量,还影响植物一系列的生物化学和生理代谢过程.内生真菌的侵染不仅能改善重金属在寄主根部和地上部的运输,缓解重金属的胁迫,而且能增强宿主植物对重金属的耐受性,增加分蘖数和生物量.表 3 列举了国内外部分内生真菌提高寄主植物耐重金属性的研究结果.由表 3 可知, *Neotyphodium* 属内生真菌能够提高宿主植物对金 (Au)、银 (Ag)、铜 (Cu)、锌 (Zn)、铝 (Al)、铅 (Pb) 和镉 (Cd) 等重金属的耐受性. Malinowski 等<sup>[33]</sup> 研究发现内生真菌的侵染有效缓解了 Cu 毒害对高羊茅的影响,感染内生真菌的高羊茅具有相对较多须根数. Zaurov 等<sup>[34]</sup> 研究发现在重金属 Al 胁迫下,感染内生真菌细羊茅的干物质高于未感染植株.在高浓度重金属 Cd 胁迫下,内生真菌侵染的醉马草<sup>[35-37]</sup>、披碱草<sup>[38]</sup>、高羊茅<sup>[39]</sup> 和草甸羊茅<sup>[40]</sup> 亦缓解了重金属毒害对植物生长的影响. Monnet 等<sup>[41]</sup> 与 Bonnet 等<sup>[42]</sup> 研究发现,与未被侵染植株相比,内生真菌的侵染可以提高黑麦草对 Zn 胁迫的耐受性,明显促进宿主植物干物质的积累,光合作用增强.

## 2.2 内生真菌提高宿主植物对生物胁迫的抗性

### 2.2.1 抗虫性 内生真菌感染的植物可以产生超

胺、麦角胺、麦角肽生物碱、黑麦草碱 B、吡咯碱等生物碱和毒素,这些生物碱和毒素对植食性昆虫和寄生性线虫有毒性或降低植物的适口性,从而提高宿主植物对植食性昆虫和寄生性线虫的抗性<sup>[43]</sup>.感染内生真菌的羊茅和黑麦草能对阿根廷象鼻虫、麦长管蚜等重要害虫产生拒食作用,使宿主植物表现出对这些重要害虫的高度抗性.感染香柱菌属内生真菌的植物对根斑线虫、根结线虫以及同翅目、鞘翅目、鳞翅目等 6 目昆虫叶显示出明显的抗性. Yazdani 等<sup>[44]</sup> 研究发现,感染内生真菌的黑麦草 (*Lolium perenne*) 能减轻阿根廷茎象甲 (*Listronotus bonariensis*) 对黑麦草危害,同时能对很好的对草地螟 (*Loxostege sticticalis*) 进行控制.兰琪等<sup>[45]</sup> 从黑麦草和芦苇 (*Festuca arundinacea*) 中分离出枝顶孢属 (*Acrmonium*) 等 6 个属的内生真菌,其中枝顶孢属 (*Acrmonium*) 菌类对蚜虫具有很好的控制作用.

**2.2.2 抑制致病菌侵染** 内生真菌提高寄主抗病性主要表现在两个方面:一是内生真菌在植物叶片、叶鞘等部位形成菌丝防护网,占据一定的空间和生态位,从而抵抗病原菌的侵入和定殖;二是宿主的抗病性表现为减少病害介体的传播以及改变植物的营养,从而促进植物的生长并增强抗性.杨松等<sup>[46]</sup> 用带有与不带有内生真菌的野大麦 (*Hor-*

表 3 内生真菌提高宿主植物耐重金属性研究结果

Tab. 3 The research results of improving heavy metal tolerance of host plants by endophytic fungi

内生真菌	重金属	宿主	结果	参考文献
<i>Neotyphodium coenophialum</i>	Cu	高羊茅 <i>Festuca arundinacea</i>	感染内生真菌的高羊茅具有相对较多须根数.	[33]
<i>Neotyphodium coenophialum</i>	Al	细羊茅 <i>Festuca stapfii</i>	感染内生真菌植株干物质高于未感染植株.	[34]
<i>Neotyphodium gansuense</i>	Cd	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	在高Cd浓度下,感染内生真菌的植物种子萌发率、萌发指数、芽长、根长和干生物量值显著高于未感染植株.	[35]
<i>Neotyphodium gansuense</i>	Cd	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	感染内生真菌植株干、鲜质量高于未感染植株.	[36] [37]
<i>Neotyphodium</i>	Cd	披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>	感染内生真菌种子萌发率和幼苗生长高于未感染种子.	[38]
<i>Neotyphodium coenophialum</i>	Cd	高羊茅 <i>Festuca arundinacea</i>	感染内生真菌植株生物量、分蘖	[39]
<i>Neotyphodium uncinatum</i>		草甸羊茅 <i>Festuca pratensis</i>	数和绿叶数高于未感染植株.	[40]
<i>Neotyphodium lolii</i>	Zn	黑麦草 <i>Lolium perenne</i>	感染内生真菌植株干质量和分蘖	[41]
<i>Acremonium loli</i>			数高于未感染植株,内生真菌侵染增强了光合作用.	[42]

*deumbrevisubulatum*)、醉马草 (*Achnatherum inebrians*) 和披碱草 (*Elymus dahuricus*) 的草粉浸提液, 并不带有 *Neotyphodium* 属内生真菌的草粉浸提液作为对照, 对绿色木霉 (*Trichoderma viride*)、根腐离蠕孢 (*Bipolaris sorokiniana*) 和细交链孢 (*Alternaria alternata*) 等致病菌进行了抑菌活性研究. 结果表明, 带有 *Neotyphodium* 属内生真菌的野大麦、披碱草和醉马草草粉浸提液一定程度上抑制了绿色木霉、根腐离蠕孢、细交链孢等致病菌的菌落生长、芽管长度和孢子萌发率. 马敏芝等<sup>[47]</sup> 通过采用平板培养、菌落生长及孢子萌发等方法, 用从不同多年生黑麦草 (*Lolium perenne*) 品种的中分离到的 4 株内生真菌菌株对德氏霉 (*Drechslera sp.*)、新月弯孢霉 (*Curvularia lunata*)、小麦根腐离蠕孢 (*Bipolaris sorokiniana*) 和细交链孢 (*Alternaria alternata*) 等病原真菌进行室内生物测定. 结果表明, 4 株内生真菌菌株均能抑制病原菌的生长, 但不同内生真

菌抑菌效果不同, 尤其对小麦根腐离蠕孢的菌落生长和孢子萌发表现出较强的抑制作用(表 4).

### 3 丛枝菌根真菌在植物逆境中的作用

#### 3.1 丛枝菌根真菌提高宿主植物对非生物胁迫的适应性

3.1.1 抗旱性 国内外研究普遍认为丛枝菌根真菌通过菌丝的吸收作用, 改善了干旱逆境中植株内源激素平衡状况和矿质营养, 促使植株叶片水势下降, 气孔阻力减小, 植物蒸腾作用增加, 从而加快光合速率, 提高植株耐旱能力. Hardie<sup>[48]</sup> 通过试验证实剪断丛枝菌根植物的菌丝依然能够使丛枝菌根促进植物吸收土壤水分, 提高植株的抗旱性. 贾振宇等<sup>[49]</sup> 研究表明干旱胁迫下接种丛枝菌根真菌后羊草植株生物量、生长速度以及可溶性糖、脯氨酸含量显著高于未接种植株, 而丙二醛含量显著低于未接种植株. 于洁等<sup>[50]</sup> 采用盆栽试验研究干旱胁

表 4 内生真菌提高宿主植物耐生物胁迫性研究结果

Tab. 4 The research results of improving the tolerance of host plants to biological stress by endophytic fungi

内生真菌	宿主	害虫	病原真菌	结果	参考文献
<i>Neotyphodium lolii</i>	黑麦草 <i>Lolium perenne</i>	草地螟 <i>Loxostege sticticalis</i>	—	内生真菌感染能控制害虫、减轻危害.	[44]
		阿根廷茎象甲 <i>Listronotus bonariensis</i>			
	黑麦草 <i>Lolium perenne</i>				
<i>Acremonium loli</i>	芦苇草 <i>Festuca arundinacea</i>	蚜虫 <i>choAphidoidea</i>	—	枝顶孢属菌类可以控制蚜虫的危害.	[45]
	醉马草 <i>Achnatherum inebrian</i>		细交链孢 <i>Alternaria alternata</i>		
<i>Neotyphodium lolii</i>	披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>	—	根腐离蠕孢 <i>Bipolaris sorokiniana</i>	抑制菌落生长、孢子萌发率和芽管长度.	[46]
	野大麦 <i>Hordeum brevisubulatum</i>		燕麦镰孢菌 <i>Fusarium avenaceum</i>		
			绿色木霉 <i>Trichoderma viride</i>		
			细交链孢 <i>Alternaria alternata</i>		
<i>Neotyphodium lolii</i>	黑麦草 <i>Lolium perenne</i>	—	小麦根腐离蠕孢 <i>Bipolaris sorokiniana</i>	抑制菌落生长和孢子萌发.	[47]
			新月弯孢霉 <i>Curvularia lunat</i>		
			德氏霉 <i>Drechslera sp.</i>		

—表示在文献中未出现害虫或病原真菌的种类及名称. 下同.

迫下摩西管柄囊霉、地表多孢囊霉及两者混合接种对紫花苜蓿抗旱性的影响,结果表明 3 种处理均不同程度地提高了紫花苜蓿的生物量、株高和酶活性,降低了脯氨酸、丙二醛含量.接种 AMF 后的葡萄<sup>[51]</sup>、任豆<sup>[52]</sup>、玉米<sup>[53-54]</sup>、大豆<sup>[55]</sup>、连翘<sup>[56]</sup>和鸭茅<sup>[57]</sup>等植株对干旱环境胁迫的适应性均得到了提高(表 5)

3.1.2 耐盐碱性 丛枝菌根真菌能够提高牧草的耐盐能力.在盐胁迫下,大部分丛枝菌根真菌仍然能与牧草形成共生关系,植物根系的吸收范围随着根外菌丝的伸展扩大而扩大,促使植物能够吸收更多的水分和营养元素,进而一定程度地改变根组织中的渗透平衡以及植物体内氨基酸和碳水化合物的含量和组成,使植物对 Na<sup>+</sup>和 Cl<sup>-</sup>的吸收量下降,降低 Na<sup>+</sup>和 Cl<sup>-</sup>的相对比例或含量,缓解由离子引起的生理毒害和质膜、酶受离子受损的程度,从而增强植物耐盐碱胁迫的能力,促进植物在胁迫条件下的生长.杨海霞等<sup>[58]</sup>研究发现,接种丛枝菌根真菌能明显缓解由于盐胁迫而导致高羊茅和草地早熟禾生物量、叶绿素含量、耐盐系数和草坪外观品质降低的趋势,显著促进高羊茅和草地早熟禾的生长,提高植物叶片中叶绿素的相对含量、耐盐系数和草坪外观品质,增强耐盐性;接种丛枝菌根真菌

的大叶女贞在盐碱胁迫下的株高、茎粗、地径及总干质量、超氧化物歧化酶、过氧化物酶及过氧化氢酶活性、可溶性蛋白显著高于未接种植株<sup>[59]</sup>;在柑桔<sup>[60]</sup>、野芹<sup>[61]</sup>和百合<sup>[62]</sup>等植物上也得出类似的结论,详见表 6.付红丽<sup>[63]</sup>也发现盐胁迫对羊草生长产生显著的抑制作用,盐胁迫显著降低羊草地上和地下生物量、羊草生殖潜力、相对株高生长速率和比叶面积等指标,接种丛枝菌根真菌能够促进无盐胁迫下羊草的生长,但对盐胁迫下羊草生长的促进作用不显著.菌根提高牧草抗盐碱胁迫的能力,因菌种不同而表现不同.紫花苜蓿在盐碱胁迫下接种菌种均能显著影响植株生长和部分生理指标,增强植株的耐盐碱性,但同一植株接种不同菌株后的耐盐碱能力表现不同.王娜等<sup>[64]</sup>研究发现紫花苜蓿接种 3 种丛枝菌根真菌处理的侵染率表现为混合菌剂>地表球囊霉>根内球囊霉,而郭艳妮<sup>[65]</sup>研究发现在胁迫条件下,摩西球囊霉的促进作用大于幼套球囊霉和根内球囊霉,根内球囊霉的促进作用大于幼套球囊霉,且差异显著.

3.1.3 耐重金属性 关于根际土壤丛枝菌根真菌能够提高植物耐金属性主要有两种说法.一种认为根际土壤丛枝菌根真菌能促进某些植物的根对 Cd、Ce、Pb 等重金属的吸收且对重金属向植物地

表 5 丛枝菌根真菌提高宿主植物抗旱性研究结果

Tab. 5 The research results of improving drought tolerance of host plants by arbuscular mycorrhizas fungi

丛枝菌根真菌	宿主	结果	参考文献
<i>Glomus mosseae</i> Dive. <i>versiforme</i>	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	接种植株生物量、生长速度、脯氨酸、可溶性糖含量显著高于未接种处理,丙二醛含量显著低于未接种处理.	[49]
<i>Glomus mosseae</i>	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	接种植株生物量、株高和酶活性增加高于未接种处理,脯氨酸、丙二醛含量低于未接种处理.	[50]
<i>Glomus mosseae</i>	葡萄 <i>Vitis vinifera</i>	丛枝菌根真菌能增强葡萄苗叶片的保护酶活性,降低植株叶片膜脂过氧化程度.	[51]
<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus etunicatum</i> , <i>Glomus intraradices</i>	任豆 <i>Zenia insignis</i>	接种植株叶片相对含水量、可溶性糖含量显著高于未接种植株.	[52]
<i>Glomus intraradices</i>	玉米 <i>Zea mays</i>	接种植株生物量、株高、地径、水分利用效率、叶片 SPAD 值、可溶性蛋白含量和叶片过氧化氢酶活性高于未接种处理.	[53] [54]
<i>Glomus intraradices</i>	大豆 <i>Glycine max</i>	接种处理能刺激植株根系伸长生长,脯氨酸含量与过氧化氢酶(CAT)活性显著高于未接种处理.	[55]
<i>Glomus fasciculatum</i> , <i>Glomus constrictum</i>	连翘 <i>Forsythia suspensa</i>	接种植株的叶绿素和游离脯氨酸的含量增加, SOD 活性增强,MDA 和膜损伤降低,随感染率的增加,幼苗死亡率降低.	[56]
<i>Glomus intraradices</i> , <i>Glomus mosseae</i>	鸭茅 <i>Dactylis glomerata</i>	与未接种的植株相比,接种丛枝菌根真菌后植株的茎干重、分蘖高度和叶片数明显提高.	[57]



上部运输有抑制作用,降低植物体内重金属的积累;同时接种丛枝菌根真菌的植物分泌降解金属或者改变重金属的化学形态的抗氧化物质,降低其生物有效性,从而达到减缓重金属对植物的毒害作用.李明亮等<sup>[66]</sup>研究发现丛枝菌根真菌通过改变花生根系的形态结构来吸附固持重金属 Cd,从而减少 Cd 向花生植株地上部分的转移,降低 Cd 胁迫对花生植株造成的伤害,进而促进花生生长,提高植株生物量;陈良华等<sup>[67]</sup>研究发现接种丛枝菌根真菌能显著提高雌雄美洲黑杨的 Pb 和 Cd 富集系数,能不同程度提高其对 Pb 和 Cd 的积累能力,降低 Pb 和 Cd 向植株地上部分的迁移率,增强植株的耐重金属性;在田菁<sup>[68]</sup>、水稻<sup>[69]</sup>和玉米<sup>[70]</sup>上也得出类似的结论,详见表 7.另一种认为是根际土壤丛枝菌根真菌种类对植物吸收重金属有重要影响,其影响程度取决于与植物的生长环境和种植密度.王芳等<sup>[71]</sup>研究发现接种丛枝菌根真菌不同程度地促进了玉米的生长,在重度 Ce 污染土壤接种摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*)对玉米生长的促进作用显著高于聚丛球囊霉(*Glomus aggregatum*),而在轻度和中度 Ce 污染土壤二者之间无显著性差异;接种显著改善了玉米的营养状况,一定程度上显著降低了玉米植株的 C:N:

P,在轻度和中度 Ce 污染土壤聚丛球囊霉(*Glomus aggregatum*)对营养元素吸收的促进作用要显著高于摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*),而在重度 Ce 污染土壤则反之;刘芳等<sup>[72]</sup>也得出类似的结论,在镉污染条件下,在重金属 Cd 胁迫下,5 种菌种均促进了紫花苜蓿的生长,但不同菌种的促进作用不同.不管是哪种影响重金属效应的说法,其结果都是根际土壤丛枝菌根真菌影响宿主植物对重金属的吸收.

### 3.2 丛枝菌根真菌提高宿主植物对生物胁迫的适应性

#### 3.2.1 抑制致病菌侵染

至今为止研究表明,丛枝菌根真菌由于能缓解致病菌对寄主植物的侵染而具有一定的生物防治价值. Carlsen 等<sup>[73]</sup>研究发现,接种丛枝菌根真菌的白三叶缓解根系中的终极腐霉菌(*Pythium ultimum*)的生长,其生物量显著下降.李树林等<sup>[74]</sup>和王倡宪等<sup>[75]</sup>也分别证实了接种丛枝菌根真菌的茄子和黄瓜中黄萎病和枯萎病的发病率和病情指数得到明显缓解.植物中酚酸、黄酮类化合物、防御酶等防御物质的含量显著影响病原菌的入侵,植物的防御系统可能由于丛枝菌根真菌的侵染而被激活,使得防御相关的物质含量升高,使得致病菌的侵染得到缓解.

表 6 丛枝菌根真菌提高寄主植物耐盐碱性研究结果

Tab. 6 The research results of improving saline-alkali resistance of host plants by arbuscular mycorrhizas fungi

丛枝菌根真菌	宿主	结果	参考文献
	高羊茅		
<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus intraradices</i>	<i>Festuca arundinacea</i> 草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	接种植株的叶绿素含量、耐盐系数和草坪外观品质高于未接种植株.	[58]
<i>Glomus mosseae</i>	大叶女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	接种植株的株高、茎粗、地径、总干质量、超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶活性、可溶性蛋白显著高于未接种植株.	[59]
<i>Diversispora versiformis</i>	柑桔 <i>Poncirus trifoliata</i>	与非菌根接种相比,菌根接种显著提高了植株高度、茎粗、叶数、茎段生物量和根系生物量、长度、表面积和体积.	[60]
<i>Glomus mosseae</i> , <i>Acaulospora laevis</i>	野芹 <i>Cicer arietinum</i>	丛枝菌根真菌改善了植株的生长、产量和养分吸收.	[61]
<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus versiforme</i>	百合 <i>Lilium brownii</i>	接种丛枝菌根真菌对植株的生长、叶绿素含量、净光合速率、气孔导度和叶片蒸腾均有显著影响.	[62]
<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus etunicatum</i>	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	接种丛枝菌根真菌能够促进无盐胁迫下羊草的生长,但对盐胁迫下羊草生长的促进作用不显著.	[63]
<i>Glomus versiforme</i> , <i>Glomus intraradices</i>	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	不同浓度盐胁迫下,所有接种植株的生物量、叶绿素含量增加,叶片相对电导率和丙二醛的含量降低.	[64]
<i>Glomus versiforme</i> , <i>Glomus intraradices</i> , <i>Glomus etunicatum</i>	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	接种植株的抗氧化酶活性、脯氨酸、可溶性糖、丙二醛、可溶性蛋白的含量高于未接种植株.	[65]

表 7 丛枝菌根真菌提高植物耐重金属性研究结果

Tab. 7 The research results of improving heavy metal tolerance of host plants by arbuscular mycorrhizas fungi

丛枝菌根真菌	重金属	宿主	结果	参考文献
<i>Glomus intraradices</i>	Cd	花生 <i>Arachis hypogaea</i>	丛枝菌根真菌通过改变花生根系的形态结构来吸附固持重金属 Cd, 从而减少 Cd 向花生植株地上部分的转移, 降低 Cd 胁迫对花生植株造成的伤害, 进而促进花生生长, 提高植株生物量.	[66]
<i>Glomus intraradices</i>	Pb /Cd	雌雄美洲黑杨 <i>Populus deltoides</i>	接种丛枝菌根真菌能显著提高雌雄美洲黑杨的 Pb 和 Cd 富集系数, 能不同程度提高 2 种性别对 Pb 和 Cd 的积累能力, 降低 Pb 和 Cd 向雌雄美洲黑杨地上部分的迁移率.	[67]
<i>Glomus mosseae</i>	Zn/Cu	田菁 <i>Sesbania rostrata</i> 大麻田菁 <i>Sesbania cannabina</i> 紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	3种豆科植物中铜、锌的根/茎比均显著提高, 丛枝菌根真菌定植表明菌根固定化了重金属, 减少了重金属对芽的易位.	[68]
<i>Funnelliformis mosseae</i>	Cd	水稻 <i>Oryza sativa</i>	丛枝菌根真菌侵染下水稻的株高、根长、根冠比等营养生长指标高于非侵染植物.	[69]
<i>Glomus mosseae</i>	Cd/Zn/Cu/ Pb/Mn	玉米 <i>Zea mays</i>	菌根植物生物量明显高于非菌根植物, Cd、Cu、Zn、Mn 浓度明显低于非菌根植物.	[70]
<i>Glomus aggregatum, Funnelliformis mosseae</i>	Ce	玉米 <i>Zea mays</i>	接种丛枝菌根真菌显著促进 Ce 胁迫下玉米的生长和对营养元素 N、P、K 的吸收, 一定程度上显著降低了玉米植株的 C : N : P, 改善了玉米的营养状况.	[71]
<i>Glomus versiforme, Glomus intraradices, Glomus etunicatum, G. aggregatum, G. tortuosum</i>	Cd	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	接种植株的株高、根瘤菌数量、地上生物量、总生物量、地上植株氮含量和整株含氮量高于接种处理.	[72]

3.2.2 抑制线虫的入侵 接种丛枝菌根真菌的植物减轻了植物寄生线虫对植物生长危害, 促进植物生长. 植物寄生线虫和丛枝菌根真菌之间的相互作用决定了植物的生长与抑制, 当他们同时出现在植物组织以及植物根际时就导致他们对食物来源和生存空间的竞争. 李海燕等<sup>[76]</sup>的研究发现, 丛枝菌根真菌能够减轻‘巨峰’葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 扦插苗上南方根结线虫 (*Meloidogyne incognita*) 病害的发生, 一定程度上补偿了线虫所造成的损害, 使葡萄植株地上生物量、地下生物量、茎粗、光合速率和植株高度增加, 根围土壤中卵块直径及二龄幼虫数量降低. 科学家也在香蕉 (*Musa paradisiaca*)<sup>[77]</sup>、马铃薯 (*Solanum tuberosum*)<sup>[78]</sup> 和

橄榄树 (*Olea europaea*)<sup>[79]</sup> 等植物中有类似发现, 接种丛枝菌根真菌能促进寄主植物生长发育, 减少寄生线虫的侵染. 丛枝菌根真菌缓解寄主植物寄生线虫侵染的主要机制是通过改善菌根围微生物区系、植物营养、诱导植物产生各种植物激素和次生代谢产物或是通过丛枝菌根真菌与植物寄生线虫竞争侵染位点, 从而改变植物细胞壁形态, 阻碍线虫取食等直接或间接原因所致 (表 8).

#### 4 内生真菌与丛枝菌根真菌互作对植物逆境适应性的影响

不论是在自然生境还是人工栽培条件下, 内生真菌和丛枝菌根真菌均能够同时和宿主植物形成



表 8 丛枝菌根真菌提高植物耐生物胁迫研究结果

Tab. 8 The research results of improving the tolerance of host plants to biological stress by arbuscular mycorrhizas fungi

丛枝菌根真菌	宿主	害虫	病原真菌	结果	参考文献
<i>Glomus mosseae</i> , <i>G. claroideum</i>	白三叶 <i>Trifolium repens</i>	—	终极腐霉菌 <i>Pythium ultimum</i>	与丛枝菌根真菌共生的白三叶草根系统中的终极腐霉菌的生物量显著下降.	[73]
<i>Glomus</i> sp.	茄子 <i>Solanum melongena</i>	—	大丽花轮枝孢 <i>Verticillium dahliae</i> Kleb	茄子黄萎病病情指数降低30%左右.	[74]
<i>Glomus etunicatum</i>	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	—	黄瓜尖孢镰刀菌 <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i>	接种植株根系干重增加, 提高了根内可溶性糖和游离脯氨酸含量, 显著减少了根围真菌数量, 降低了发病率和病情指数. 降低根围土壤中二龄幼虫数量、卵块直径、平均每个卵块的卵量及平均每克葡萄根系上的卵量, 还可提高葡萄植株光合速率、增加植株高度、茎粗、叶面积、地上生物量和地下生物量.	[75]
<i>Glomus versiforme</i> , <i>Gigaspora margarita</i> , <i>Glomus mosseae</i> ,	葡萄 <i>Vitis vinifera</i>	根结线虫 <i>Meloidogyne incognita</i>	—	缓解寄生线虫的侵染, 促进寄主植物生长发育.	[76]
<i>Glomus mosseae</i>	香蕉 <i>Musa nana</i>	根结线虫 <i>Meloidogyne incognita</i>	—	缓解寄生线虫的侵染, 促进寄主植物生长发育.	[77]

共生关系. Porras-Alfaro 等<sup>[80]</sup>利用免培 (culture independent) 方法发现, 植株体内存在着菌根真菌和内生真菌等丰富多样的真菌类群, 所以植物同时形成两种共生关系的现象在生态系统中十分常见. 内生真菌与丛枝菌根真菌的相互作用随真菌种类的不同而不同, 两者之间既有竞争作用也有协同作用. 乌日罕等<sup>[81]</sup>研究发现, 2 种丛枝菌根真菌孢子萌发均被香柱菌属内生真菌的培养滤液明显抑制. 方爱国等<sup>[82]</sup>比较了温室条件下内生真菌与丛枝菌根真菌共生体共存及单独存在时对野大麦生长的影响, 发现内生真菌可抑制丛枝菌根真菌的侵染; 内生真菌和菌根真菌均可显著增加野大麦地上生物量, 菌根真菌可显著增加其地下生物量. 刘慧等<sup>[83]</sup>通过比较了摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*) 和幼套球囊霉 (*Glomus etunicatum*) 两种丛枝菌根真菌和内生真菌单独及混合接种对羊草 (*Leymus chinensis*) 生长的影响, 发现摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*) 对羊草有明显的促进作用, 而摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*) 和内生真菌之间存在一定的拮抗作用, 即摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*) 对内生真菌产生了一定的抑制作用. Vicari 等<sup>[84]</sup>和 Barker<sup>[85]</sup>的研究表明感染内生真菌 *E. festucae* 的黑麦草使被聚生

球囊霉 (*G. fasciculatum*) 和摩西球囊霉 (*G. mosseae*) 侵染后的抗虫性降低. 也有研究发现, 内生真菌 *E. elymi* 可以促进摩西球囊霉侵染, 抑制近明球囊霉 (*G. claroideum*) 的侵染<sup>[86]</sup>, 即摩西球囊霉和内生真菌 *E. elymi* 共同作用于寄主植物时, 对植物的生长效应是叠加的. Müller<sup>[87]</sup>研究发现接种丛枝菌根真菌 *N. lolii* 的黑麦草的冠根比被提高; 而接种丛枝菌根真菌 *Epichloë typhina* 的黑麦草的冠根比被降低. 大量研究揭示, 内生真菌和丛枝菌根真菌同时与某一宿主植物形成共生关系时会发生协同作用, 当内生真菌感染对宿主植物产生危害时, 接种丛枝菌根真菌可能减轻内生真菌对宿主植物产生的危害, 同时接种丛枝菌根真菌会抑制内生真菌对宿主植物有利影响.

## 5 问题与展望

综上所述, 在逆境条件下, 感染内生真菌和丛枝菌根真菌的植物的生存能力强于未感染植物, 内生真菌和丛枝菌根真菌的感染能够促进植物的生长发育以及增强植物的抗逆性. 就目前取得的成绩还远远不够, 依然还有很多的未知问题需要解决, 其中①虽然内生真菌和丛枝菌根真菌单独或共同

作用能提高宿主植物抵抗逆境的能力,但有些真菌种类及具体作用不清楚;②内生真菌和丛枝菌根真菌的次生代谢产物多种多样,这些次生代谢产物如何参与植物在逆境下的抗逆作用还需要大量的研究;③内生真菌和丛枝菌根真菌与不同类型的真菌互作关系及抗逆机制不清楚。随着生物信息学和分子生物学等技术的发展,对植物内生真菌和丛枝菌根真菌的研究也有望深入,揭示其提高寄主抗逆性的分子机理是今后重要的研究方向之一;④由于菌种的作用会受到温度、降雨和 pH 等外界因素的影响,且在生产应用中,这些外界因素是不可控的,同时生产中很多情况下难以排除试验所需菌种以外的其他微生物对植物的影响,进而影响所需菌种的作用。

据此,内生真菌或丛枝菌根真菌提高寄主植物抗逆性的研究可以集中在以下几个方面:一是根据不同逆境类型、不同寄主植物筛选最适的内生真菌或丛枝菌根真菌菌株,确保接种特定菌株后能大大提高植物适应逆境的能力;二是利用多种现代先进研究技术如宏基因组学等分子生物学手段研究植物-内生真菌或丛枝菌根真菌共生体响应逆境的特异信号传导和代谢途径,以及研究内生真菌或丛枝菌根真菌的抗性基因,并筛选抗性基因以期提高真菌在逆境下的耐受性,这也是今后提高植物抗性的重要手段;三是在以上两点基础上,利用植物内生真菌和丛枝菌根真菌促进植物生长、提高植物产量、防治植物病害、促进农业生态系统及草地生态系统可持续发展。

### 参考文献:

- [1] 何凌仙子,贾志清,刘涛,等.植物适应逆境胁迫研究进展[J].*世界林业研究*,2018,31(2):13-18. DOI: 10.13348/j.cnki.sjlyyj.2018.0003.y.  
He L X Z, Jia Z Q, Liu T, et al. Research progress in plants adaptability towards adversity stress[J]. *World Forestry Research*, 2018, 31(2): 13-18.
- [2] 许存宾.植物应答逆境胁迫分子机制的研究进展[J].*生物技术*,2018,36(9):44-46. DOI: CNKI:SUN:ZJKJ.0.2018-09-036.  
Xu B C. Research progress in the molecular mechanism of plant response to stress[J]. *Biotechnology*, 2018, 36(9): 44-46.
- [3] 王涛,魏淑芳,魏琴,等.油樟叶内生真菌的多样性研究[J].*云南大学学报:自然科学版*,2007,29(3):300-302. DOI: 10.3321/j.issn:0258-7971.2007.03.017.  
Wang T, Wei S F, Wei Q, et al. Diversity of endophytic fungi from leaves of *Cinnamomum longepaniculatum*[J]. *Journal of Yunnan University: Natural Sciences Edition*, 2007, 29(3): 300-302.
- [4] Guo L D, Huang G R, Wang Y. Seasonal and tissue age influences on endophytic fungi of *Pinus tabulaeformis* (Pinaceae) in the Dongling Mountains, Beijing[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(8): 997-1003. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2008.00394.x.
- [5] 金蕊,刘飞虎,杨明攀.不同品种工业大麻的内生真菌多样性及其分布特征[J].*云南大学学报:自然科学版*,2013,35(5):697-702. DOI: 10.7540/j.ynu.20130039.  
Jin R, Liu F H, Yang M Z. Diversity and distribution of endophytic fungi from different cultivars of *Cannabis sativa* L[J]. *Journal of Yunnan University: Natural Sciences Edition*, 2013, 35(5): 697-702.
- [6] Carroll G. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont[J]. *Ecology*, 1988, 69(1): 2-9. DOI: 10.2307/1943154.
- [7] 刘润进,陈应龙.菌根学[M].北京:科学出版社,2007.  
Liu R J, Chen Y L. *Mycorrhizology*[M]. Beijing: Science Press, 2007.
- [8] 杨安娜,李凌飞,赵之伟.滑桃木的丛枝菌根[J].*云南大学学报:自然科学版*,2004,26(1):85-87. DOI: 10.3321/j.issn:0258-7971.2004.01.019.  
Yang A N, Li L F, Zhao Z W. Arbuscular mycorrhizas of *Trewia nudiflora*[J]. *Journal of Yunnan University: Natural Sciences Edition*, 2004, 26(1): 85-87.
- [9] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*[M]. London: Academic Press, 2010.
- [10] 吴强盛.园艺植物丛枝菌根研究与应用[M].北京:科学出版社,2010.  
Wu Q S. *Research and application of arbuscular mycorrhiza in horticultural plants*[M]. Beijing: Science Press, 2010.
- [11] 宋文玲,刘晓珍,蔡信之,等.2株内生真菌对菊花抗旱特性的影响[J].*中国中药杂志*,2011,36(3):302-306. DOI: 10.4268/cjcm20110316.  
Song W L, Liu X Z, Cai X Z, et al. Effect of PEG stress on plantlets of *Chrysanthemum morifolium* induced by endophytic *Botrytis* sp.[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2011, 36(3): 302-306.
- [12] Malinowski D P, Belesky D P. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses[J]. *Crop Science*, 2000, 40(4): 923. DOI: 10.2135/cropsci2000.404923x.
- [13] 强晓晶.披碱草内生真菌对小麦抗旱性的影响机制[D].北京:中国农业科学院,2019.

- Qiang X J. Effects of endophytic fungi on drought resistance of wheat[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2019.
- [14] Xu L, Wang A, Wang J, et al. *Piriformospora indica* confers drought tolerance on *Zea mays* L. through enhancement of antioxidant activity and expression of drought-related genes[J]. *The Crop Journal*, 2017, 5(3): 251-258. DOI: [10.1016/j.cj.2016.10.002](https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.10.002).
- [15] 李苗苗, 古丽君, 马碧花, 等. 中华羊茅内生真菌共生体对多年生黑麦草种子萌发和幼苗生长的影响[J]. *草原与草坪*, 2019, 39(1): 35-42. DOI: [10.3969/j.issn.1009-5500.2019.01.005](https://doi.org/10.3969/j.issn.1009-5500.2019.01.005).
- Li M M, Gu L J, Ma B H, et al. Effects of *Festuca sinensis* - endophyte symbiont on germination and seedling growth of *Lolium perenne*[J]. *Grassland and Turf*, 2019, 39(1): 35-42.
- [16] Nagabhyru P, Dinkins R D, Wood C L, et al. Tall fescue endophyte effects on tolerance to water-deficit stress[J]. *BMC Plant Biology*, 2013, 13: 127. DOI: [10.1186/1471-2229-13-127](https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-127).
- [17] Assuero S G, Matthew C, Kemp P D, et al. Morphological and physiological effects of water deficit and endophyte infection on contrasting tall fescue cultivars[J]. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 2000, 43(1): 49-61. DOI: [10.1080/00288233.2000.9513408](https://doi.org/10.1080/00288233.2000.9513408).
- [18] Hume D E, Sewell J C. Agronomic advantages conferred by endophyte infection of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) in Australia[J]. *Crop and Pasture Science*, 2014, 65(8): 747-757. DOI: [10.1071/CP13383](https://doi.org/10.1071/CP13383).
- [19] 韦巧, 武美燕, 张文英, 等. 内生真菌印度梨形孢对旱稻苗期生长及抗旱性的影响[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(9): 2 642-2 648. DOI: [10.13292/j.1000-4890.201809.030](https://doi.org/10.13292/j.1000-4890.201809.030).
- Wei Q, Wu M Y, Zhang W Y, et al. Effect of the endophytic fungus *Piriformospora indica* on the growth and drought tolerance of rice seedling under drought stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(9): 2 642-2 648.
- [20] Hesse U, Hahn H, Andreeva K, et al. Investigations on the influence of endophytes on plant growth and seed yield of genotypes[J]. *Crop Science*, 2004, 44(5): 1 689-1 695. DOI: [10.2135/cropsci2004.1689](https://doi.org/10.2135/cropsci2004.1689).
- [21] 孙海彦, 尹慧祥, 陈惠琴, 等. 一株耐盐植物内生真菌的筛选与鉴定[J]. *安徽农业科学*, 2018, 46(19): 108-110. DOI: [10.3969/j.issn.0517-6611.2018.19.032](https://doi.org/10.3969/j.issn.0517-6611.2018.19.032).
- Sun H Y, Yi H X, Chen H Q, et al. The screening and identification on an endophytic fungi of halotolerant[J]. *Anhui Agric Sci*, 2018, 46(19): 108-110.
- [22] 钮旭光, 宋立超, 韩梅, 等. 盐生植物翅碱蓬的内生真菌多样性分析[J]. *微生物学通报*, 2012, 39(10): 1 388-1 395.
- Niu X G, Song L C, Han M, et al. Diversity of endophytic fungi of *Suaeda heteroptera* Kitag[J]. *Microbiology Bulletin*, 2012, 39(10): 1 388-1 395.
- [23] 刘宁, 贾炜, 董姣姣, 等. 北方潮间带药用盐生植物内生真菌的分离及鉴定[J]. *中国海洋药物*, 2011, 30(2): 7-11.
- Liu N, Jia W, Dong J J, et al. Identification and isolation of endophyte fungi from north intertidal Halophytes plants[J]. *Chinese Journal of Marine Drugs*, 2011, 30(2): 7-11.
- [24] 周连玉, 张帅, 更周才让, 等. 盐胁迫下内生真菌感染对中华羊茅幼苗生长的影响[J]. *北方园艺*, 2016(9): 65-68. DOI: [10.11937/bfyy.201609019](https://doi.org/10.11937/bfyy.201609019).
- Zhou L Y, Zhang S, Gengzhou C, et al. Effect of epichloë on seedling growth of *Festuca sinensis* under salt stress[J]. *Northern Horticulture*, 2016(9): 65-68.
- [25] Bu N, Li X, Li Y, et al. Effects of Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> stress on photosynthesis and antioxidative enzymes in endophyte infected and non-infected rice[J]. *Ecotoxicology & Environmental Safety*, 2012, 78: 1-40. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2011.11.007](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2011.11.007).
- [26] Baltruschat H J, Fodor B D, Harrach E, et al. Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants[J]. *New Phytologist*, 2008, 180(2): 501-510. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2008.02583](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02583).
- [27] 施宠, 黄炜, 王纯利. 内生真菌对披碱草耐盐性的影响[J]. *新疆农业大学学报*, 2016, 39(4): 277-280. DOI: [10.3969/j.issn.1007-8614.2016.04.004](https://doi.org/10.3969/j.issn.1007-8614.2016.04.004).
- Shi C, Huang E, Wang C L. Effects of endophytic fungi on salt tolerance of *Elymus dahuricus*[J]. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 2016, 39(4): 277-280.
- [28] 姬承东, 周芸芸. 内生真菌-鸭茅互作对宿主植物抗盐性的影响[J]. *安徽农业科学*, 2015, 43(5): 109-112.
- Ji C D, Zhou Y Y. Effects of interaction between endophytic fungi and *Dactylis glomerata* on the salt resistance of host plant[J]. *Anhui Agricultural Sciences*, 2015, 43(5): 109-112.
- [29] 张晶晶, 安沙舟. 内生真菌对德兰臭草幼苗抗盐性的影响[J]. *中国草地学报*, 2017, 39(3): 115-120. DOI: [10.16742/j.zgcdxb.2017-03-18](https://doi.org/10.16742/j.zgcdxb.2017-03-18).
- Zhang J J, An S Z. Effects of endophytic fungi on salt resistance of *Melica transsilvanica* seedlings[J]. *Chinese Journal of Grassland Science*, 2017, 39(3): 115-120.
- [30] 宋梅玲. 野大麦内生真菌共生体耐盐性的生理机制研



- 究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2015.
- Song M L. Mechanisms of salt tolerance improved by *Epichloe* endophytic in wild barley[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2015.
- [31] Rodriguez R J, Henson J, van Volkenburgh E, et al. Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis[J]. *The ISME Journal*, 2008, 2(4): 404-416. DOI: [10.1038/ismej.2007.106](https://doi.org/10.1038/ismej.2007.106).
- [32] 任安芝, 高玉葆, 章瑾, 等. 内生真菌感染对黑麦草抗盐性的影响 [J]. *生态学报*, 2006, 26(6): 1 750-1 757. DOI: [10.3321/j.issn:1000-0933.2006.06.016](https://doi.org/10.3321/j.issn:1000-0933.2006.06.016).
- Ren A Z, Gao Y B, Zhang J, et al. Effect of endophyte infection on salt resistance of ryegrass[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1 750-1 757.
- [33] Malinowski D P, Belesky D P, Lewis G C. Abiotic stresses in endophytic grasses[M]// *Neotyphodium in Cool-Season Grasses*. Blackwell Publishing Ltd, 2008. DOI: [10.1002/9780470384916.ch8](https://doi.org/10.1002/9780470384916.ch8).
- [34] Zaurov D E, Bonos S, Murphy J A, et al. Endophyte infection can contribute to aluminum tolerance in fine fescues[J]. *Crop Science*, 2001, 41: 1 981-1 984. DOI: [10.2135/cropsci2001.1981](https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1981).
- [35] Zhang X, Fan X, Li C, et al. Effects of cadmium stress on seed germination, seedling growth and antioxidative enzymes in *Achnatherum inebrians* plants infected with a *Neotyphodium* endophyte[J]. *Plant Growth Regulation*, 2010, 60(2): 91-97. DOI: [10.1007/s10725-009-9422-8](https://doi.org/10.1007/s10725-009-9422-8).
- [36] Zhang X X, Li C J, Nan Z B. Effects of cadmium stress on growth and anti-oxidative systems in *Achnatherum inebrians* symbiotic with *Neotyphodium gansuense*[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 175: 703-709. DOI: [10.1016/j.jhazmat.2009.10.066](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.10.066).
- [37] 张兴旭. 醉马草—内生真菌共生体对胁迫的响应及其次生代谢产物的活性研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2012.
- Zhang X X. Response of *Achnatherum inebrians*/*Neotyphodium gansuense* symbiont to stresses and secondary metabolites activities[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2012.
- [38] Zhang X X, Li C J, Nan Z B. Effects of cadmium stress on seed germination and seedling growth of *Elymus dahuricus* infected with the *Neotyphodium* endophyte[J]. *Science China Life Sciences*, 2012, 55(9): 793-799. DOI: [10.1007/s11427-012-4359-y](https://doi.org/10.1007/s11427-012-4359-y).
- [39] Soleimani M, Hajabbasi M A, Afyuni M, et al. Effect of endophytic fungi on cadmium tolerance and bioaccumulation by *Festuca arundinacea* and *Festuca pratensis*[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2010, 12: 535-549. DOI: [10.1080/15226510903353187](https://doi.org/10.1080/15226510903353187).
- [40] Ren A Z, Li C, Gao Y B. Endophytic fungus improves growth and metal uptake of *Lolium arundinaceum* Darbyshire Ex.Schreb[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2011, 13: 233-243. DOI: [10.1080/15226511003671387](https://doi.org/10.1080/15226511003671387).
- [41] Monnet F, Vaillant N, Hitmi A, et al. Endophytic *Neotyphodium lolii* induced tolerance to Zn stress in *Lolium perenne*[J]. *Physiologia Plantarum*, 2001, 113: 557-563. DOI: [10.1034/j.1399-3054.2001.1130415](https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1130415).
- [42] Bonnet M, Camares O, Veisseire P. Effects of zinc and influence of *Acremonium lolii* on growth parameters, chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activities of ryegrass (*Lolium perenne* L. cv. Apollo)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 945-953.
- [43] Pinkerton B S, Undersander D J. Germination in *Festuca arundinacea* as affected by the fungal endophyte, *Acremonium coenophialum*[M]// Quisenberry S S, Joost R E. Proceedings of the international symposium on *Acremonium*/grass interactions, Louisiana Agricultural Experiment Station: Baton Rouge, 1990: 176.
- [44] Yazdani M, Baker G, Degraaf H, et al. First detection of Russian wheat aphid *Diuraphis noxia* Kurdjumov (Hemiptera: Aphididae) in Australia: A major threat to cereal production[J]. *Austral Entomology*, 2018, 57(4): 410-417. DOI: [10.1111/aen.12292](https://doi.org/10.1111/aen.12292).
- [45] 兰琪, 姜广华, 吴文君. 农用植物内生真菌研究进展 [J]. *世界农药*, 2002, 24(3): 10-11. DOI: [10.3969/j.issn.1009-6485.2002.03.003](https://doi.org/10.3969/j.issn.1009-6485.2002.03.003).
- Lan Q, Jiang G H, Wu W J. Research progress on endophytic fungi from agricultural plants[J]. *World Pesticides*, 2002, 24(3): 10-11.
- [46] 杨松, 李春杰, 黄玺, 等. 被内生真菌侵染的禾草提取液对真菌的抑制作用 [J]. *菌物学报*, 2010, 29(2): 234-240.
- Yang S, Li C J, Huang X, et al. Antifungal activity of acetone extracts of grasses infected with *Neotyphodium endophytes*[J]. *Mycosystema*, 2010, 29(2): 234-240.
- [47] 马敏芝, 南志标. 黑麦草内生真菌对植物病原真菌生长的影响 [J]. *草业科学*, 2011, 28(6): 962-968.
- Ma M Z, Nan Z B. Effects of fungal endophytes from perennial ryegrass on the growth of plant pathogens[J]. *Pratacultural Science*, 2011, 28(6): 962-968.
- [48] Hardie K. The effect of removal of extraradical hyphae on water uptake by vesicular—arbuscular mycorrhizal plants[J]. *New Phytologist*, 1985, 101: 677-684. DOI: [10.1111/j.1469-8137.1985.tb02873](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1985.tb02873).
- [49] 贾振宇, 于洁, 德英, 等. 丛枝菌根真菌接种对羊草抗旱性的影响 [J]. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(1): 132-136. DOI: [10.13448/j.cnki.jalre.2017.022](https://doi.org/10.13448/j.cnki.jalre.2017.022).

- Jia Z Y, Yu J, De Y, et al. The effect of arbuscular mycorrhiza fungi on drought resistance of *Leymus chinensis*[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2017, 31(1): 132-136.
- [50] 于洁, 贾振宇, 梁燕, 等. 丛枝菌根真菌接种对紫花苜蓿抗旱性的影响 [J]. 中国草地学报, 2016, 38(5): 13-18. DOI: [10.16742/j.zgcdxb.2016-05-03](https://doi.org/10.16742/j.zgcdxb.2016-05-03).  
Yu J, Jia Z Y, Liang Y, et al. Effect of arbuscular mycorrhiza fungus on drought resistance of alfalfa (*Medicago sativa*)[J]. Chinese Journal of Grassland, 2016, 38(5): 13-18.
- [51] 熊丙全, 余东, 阳淑, 等. 丛枝菌根真菌对葡萄幼苗抗旱性的影响研究 [J]. 中国果树, 2018(2): 8-12. DOI: [10.16626/j.cnki.issn1000-8047.2018.02.003](https://doi.org/10.16626/j.cnki.issn1000-8047.2018.02.003).  
Xiong B Q, Yu D, Yang S, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on drought resistance of grape (*Vitis vinifera* L.) seedlings[J]. China Fruits, 2018(2): 8-12.
- [52] 宋凤鸣, 刘建华, 刘登彪, 等. 3 种丛枝菌根真菌对任豆生长和抗旱性的影响研究 [J]. 西南林业大学学报: 自然科学, 2018, 38(6): 97-105. DOI: [10.11929/j.issn.2095-1914.2018.06.013](https://doi.org/10.11929/j.issn.2095-1914.2018.06.013).  
Song F M, Liu J H, Liu D B, et al. Effects of 3 kinds of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and drought resistance of *Zenia insignis*[J]. Journal of Southwest Forestry College: Natural Sciences, 2018, 38(6): 97-105.
- [53] 张延旭, 毕银丽, 裘浪, 等. 接种丛枝菌根对玉米生长与抗旱性的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(2): 91-94. DOI: [10.16302/j.cnki.1000-7601.2015.02.015](https://doi.org/10.16302/j.cnki.1000-7601.2015.02.015).  
Zhang Y X, Bi Y L, Qiu L, et al. Influence of mycorrhiza on the growth and drought resistance of maize[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2015, 33(2): 91-94.
- [54] 秦子娟, 朱敏, 郭涛. 干旱胁迫下丛枝菌根真菌对玉米生理生化特性的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(2): 510-516. DOI: [10.11674/zwyf.2013.0229](https://doi.org/10.11674/zwyf.2013.0229).  
Qin Z X, Zhu M, Guo T. Influence of mycorrhizal inoculation on physiological and biochemical characteristics of maize (*Zea mays*) under water stress[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2013, 19(2): 510-516.
- [55] 胡振兴, 刘灵, 陈丽萍, 等. 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 [J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(4): 526-537. DOI: [10.13930/j.cnki.cjea.170517](https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.170517).  
Hu Z X, Liu L, Chen L P, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on antioxidant metabolism and rhizospheric micro-organism of soybean (*Glycine max*) under drought stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018, 26(4): 526-537.
- [56] Pingjuan Z, Feng A, Ming T. Effects of arbuscular mycorrhiza fungi on drought resistance of *Forsythia suspensa*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007, 27(2): 396-399. DOI: [10.1016/S1872-2075\(07\)60055-7](https://doi.org/10.1016/S1872-2075(07)60055-7).
- [57] Kyriazopoulos A P, Orfanoudakis M, Abraham E M, et al. Effects of arbuscular mycorrhiza fungi on growth characteristics of *dactylis glomerata* L. under drought stress conditions[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2014, 42(42): 132-137. DOI: [10.15835/nbha4219411](https://doi.org/10.15835/nbha4219411).
- [58] 杨海霞, 徐萌, 刘宁, 等. 丛枝菌根真菌对两种草坪草耐盐性的影响 [J]. 草业科学, 2014, 31(7): 1 261-1 268. DOI: [10.11829/j.issn.1001-0629.2013-0031](https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2013-0031).  
Yang H X, Xu M, Liu N, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on salinity tolerance of two turfgrass[J]. Pratacultural Science, 2014, 31(7): 1 261-1 268.
- [59] 张爱娣, 郑仰雄, 黄东兵. 丛枝菌根真菌对大叶女贞耐盐性的影响 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(19): 137-141. DOI: [10.15889/j.issn.1002-1302.2018.19.034](https://doi.org/10.15889/j.issn.1002-1302.2018.19.034).  
Zhang A T, Zhen Y X, Huang D B. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on salt tolerance of *Ligustrum lucidum*[J]. Jiangsu Agricultural Science, 2018, 46(19): 137-141.
- [60] Zhang Y C, Wang P, Wu Q H, et al. Arbuscular mycorrhizas improve plant growth and soil structure in trifoliolate orange under salt stress[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2017, 63(4): 491-500. DOI: [10.1080/03650340.2016.1222609](https://doi.org/10.1080/03650340.2016.1222609).
- [61] Kadian N, Yadav K, Badda N, et al. AM fungi ameliorates growth, yield and nutrient uptake in *Cicer arietinum* L. Under salt stress[J]. Russian Agricultural Sciences, 2013, 39(4): 321-329. DOI: [10.3103/S1068367413040058](https://doi.org/10.3103/S1068367413040058).
- [62] 马亚斌, 李伟, 徐萌, 等. AM 真菌对盐胁迫下百合生长和光合作用的影响 [J]. 青岛农业大学学报: 自然科学版, 2014, 31(3): 157-161.  
Ma Y B, Li W, Xu M, et al. Effects of arbuscular mycorrhiza fungi on growth and photosynthesis of lily under salt stress[J]. Journal of Qingdao Agricultural University: Nature Science, 2014, 31(3): 157-161.
- [63] 付红丽. 丛枝菌根真菌对松嫩草地羊草耐盐性的影响 [D]. 长春: 东北师范大学, 2018.  
Fu H L. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on salt tolerance of *Leymus chinensis* of songnen grassland[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2018.
- [64] 王娜, 陈飞, 岳英男, 等. 松嫩盐碱草地 2 种优势丛枝菌根真菌对紫花苜蓿耐盐性的影响 [J]. 江苏农业科

- 学, 2017, 45(24): 146-148. DOI: [10.15889/j.issn.1002-1302.2017.24.038](https://doi.org/10.15889/j.issn.1002-1302.2017.24.038).
- Wang N, Chen F, Yue Y N, et al. Effects of two dominant arbuscular mycorrhizal fungi on salt tolerance of alfalfa in songnen saline meadow[J]. *Jiangsu Agricultural Science*, 2017, 45(24): 146-148.
- [65] 郭艳妮. 不同耐盐性苜蓿接种丛枝菌根真菌对盐胁迫的生理响应[D]. 晋中: 山西农业大学, 2015.
- Guo Y N. The physiological response of different salt-tolerance *Medicago sativa* L. colonized by arbuscular mycorrhiza fungi to salt Stress[D]. Jinzhong: Shanxi Agricultural University, 2015.
- [66] 李明亮, 李欢, 王凯荣, 等. Cd 胁迫下丛枝菌根对花生生长、光合生理及 Cd 吸收的影响[J]. *环境化学*, 2016, 35(11): 2 344-2 352. DOI: [10.7524/j.issn.0254-6108.2016.11.2016032804](https://doi.org/10.7524/j.issn.0254-6108.2016.11.2016032804).
- Li M L, Li H, Wang K R, et al. Effect of arbuscular mycorrhizae on the growth, photosynthetic characteristics and cadmium uptake of peanut plant under cadmium stress[J]. *Environmental Chemistry*, 2016, 35(11): 2 344-2 352.
- [67] 陈良华, 胡相伟, 杨万勤, 等. 接种丛枝菌根真菌对雌雄美洲黑杨吸收铅镉的影响[J]. *环境科学学报*, 2017, 37(1): 308-317. DOI: [10.13671/j.hjkxxb.2016.0247](https://doi.org/10.13671/j.hjkxxb.2016.0247).
- Chen L H, Hu X W, Yang W Q, et al. Effects of arbuscular mycorrhizae fungi inoculation on absorption of Pb and Cd in females and males of *Populus deltoides* when exposed to Pb and Cd pollution[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2017, 37(1): 308-317.
- [68] Lin A J, Zhang X H, Wong M H, et al. Increase of multi-metal tolerance of three leguminous plants by arbuscular mycorrhizal fungi colonization[J]. *Environmental Geochemistry & Health*, 2007, 29(6): 473-481. DOI: [10.1007/s10653-007-9116-y](https://doi.org/10.1007/s10653-007-9116-y).
- [69] 杨基先, 赵廷, 王立, 等. 低镉浓度下丛枝菌根真菌对植物的保护作用[J]. *哈尔滨工业大学学报*, 2018, 50(2): 77-81. DOI: [10.11918/j.issn.0367-6234.201604148](https://doi.org/10.11918/j.issn.0367-6234.201604148).
- Yang J X, Zhao T, Wang L, et al. Protective effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants under low concentration of cadmium[J]. *Journal of Harbin Institute of Technology*, 2018, 50(2): 77-81.
- [70] Weissenhorn I, Leyval C, Belgy G, et al. Arbuscular mycorrhizal contribution to heavy metal uptake by maize (*Zea mays*, L.) in pot culture with contaminated soil[J]. *Mycorrhiza*, 1995, 5(4): 245-251. DOI: [10.1007/BF00204957](https://doi.org/10.1007/BF00204957).
- [71] 王芳, 郭伟, 马朋坤, 等. 丛枝菌根真菌对铈污染土壤上玉米生长和铈吸收的影响[J]. *环境科学*, 2016, 37(1): 309-316. DOI: [10.13227/j.hjkx.2016.01.040](https://doi.org/10.13227/j.hjkx.2016.01.040).
- Wang F, Guo W, Ma P K, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and Ce uptake of maize grown in Ce-contaminated Soils[J]. *Environmental Science*, 2016, 37(1): 309-316.
- [72] 刘芳, 景戎旋, 胡健, 等. 镉污染和接种丛枝菌根真菌对紫花苜蓿生长和氮吸收的影响[J]. *草业学报*, 2017, 26(2): 69-77. DOI: [10.11686/cyxb2016133](https://doi.org/10.11686/cyxb2016133).
- Liu F, Jing W X, Hu J, et al. Effects of cadmium and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the growth and nitrogen uptake of alfalfa (*Medicago sativa*)[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, 26(2): 69-77.
- [73] Carlsen S C K, Understrup A, Fomsgaard I S, et al. Flavonoids in roots of white clover: interaction of arbuscular mycorrhizal fungi and a pathogenic fungus[J]. *Plant and Soil*, 2008, 302(1-2): 33-43. DOI: [10.1007/s11104-007-9452-9](https://doi.org/10.1007/s11104-007-9452-9).
- [74] 李树林, 赵士杰, 郑红丽, 等. VA 菌根真菌和覆膜对茄子黄萎病及茄根区微生物量的影响[J]. *内蒙古农业大学学报: 自然科学版*, 2005, 26(1): 1-4. DOI: [10.3969/j.issn.1009-3575.2005.01.001](https://doi.org/10.3969/j.issn.1009-3575.2005.01.001).
- Li S L, Zhao S J, Zheng H L, et al. Effect of vam fungi and plastic-cover on verticillium wilt of eggplant and microail population in deggplant root zone[J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University: Natural Science Edition*, 2005, 26(1): 1-4.
- [75] 王倡宪, 郝志鹏. 丛枝菌根真菌对黄瓜枯萎病的影响[J]. *菌物学报*, 2008, 27(3): 395-404. DOI: [10.3969/j.issn.1672-6472.2008.03.009](https://doi.org/10.3969/j.issn.1672-6472.2008.03.009).
- Wang C X, Hao Z P. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on fusarium wilt of cucumber seedlings[J]. *Mycosystema*, 2008, 27(3): 395-404.
- [76] 李海燕, 刘润进, 束怀瑞. 丛枝菌根真菌与葡萄南方根结线虫的相互作用及其对寄主的影响[J]. *园艺学报*, 2002, 29(6): 510-514. DOI: [10.3321/j.issn:0513-353X.2002.06.002](https://doi.org/10.3321/j.issn:0513-353X.2002.06.002).
- Li H Y, Liu R J, Su H R. Interaction between AM fungi and grape *Meloidogyne incognita*[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2002, 29(6): 510-514.
- [77] Jaizme-Vega M C, Tenoury P, Pinochet J, et al. Interactions between the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and *Glomus mosseae* in banana[J]. *Plant and Soil*, 1997, 196(1): 27-35. DOI: [10.1023/a:1004236310644](https://doi.org/10.1023/a:1004236310644).
- [78] Ryan N A, Duffy E M, Cassells A C, et al. The effect of mycorrhizal fungi on the hatch of potato cyst nematodes[J]. *Applied Soil Ecology*, 2000, 15(2): 233-240. DOI: [10.1016/s0929-1393\(00\)00099-8](https://doi.org/10.1016/s0929-1393(00)00099-8).
- [79] Castillo P, Nico A I, C. Azcón-Aguilar, et al. Protec-



- tion of olive planting stocks against parasitism of root-knot nematodes by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Plant Pathology (Oxford)*, 2006, 55(5): 705-713. DOI: [10.1111/j.1365-3059.2006.01400](https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2006.01400).
- [80] Porras-Alfaro A, Herrera J, Sinsabaugh R L, et al. Novel root fungal consortium associated with a dominant desert grass[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(9): 2 805-2 813. DOI: [10.1128/AEM.02769-07](https://doi.org/10.1128/AEM.02769-07).
- [81] 乌日罕, 刘慧, 吴曼, 等. 感染羽茅的香柱菌属内生真菌对丛枝菌根真菌孢子萌发的影响 [J]. *应用生态学报*, 2018, 29(12): 257-263. DOI: [10.13287/j.1001-9332.201812.040](https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.201812.040).  
Wu Y H, Liu H Wu M, et al. Effects of *Epichloe endophytes* of *Achnatherum sibiricum* on spore germination of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(12): 257-263.
- [82] 方爱国, 李春杰. *Neotyphodium* 属禾草内生真菌和球囊霉属菌根真菌对野大麦生长的影响 [J]. *草业科学*, 2014, 31(3): 457-461. DOI: [10.11829/j.issn.1001-0629.2013-0115](https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2013-0115).  
Fang A G, Li C J. Effects of *Neotyphodium* endophyte and AMF on *Hordeum brevisubulatum* growth[J]. *Pratacultural Science*, 2014, 31(3): 457-461.
- [83] 刘慧, 陈薇, 周勇, 等. 内生真菌和丛枝菌根真菌对羊草生长的影响 [J]. *植物生态学报*, 2015, 39(5): 477-485. DOI: [10.17521/cjpe.2015.0046](https://doi.org/10.17521/cjpe.2015.0046).  
Liu H, Chen W, Zhou Y, et al. Effects of endophyte and arbuscular mycorrhizal fungi on growth of *Leymus chinensis*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(5): 477-485.
- [84] Vicari M, Hatcher P E, Ayres P G. Combined effect of foliar and mycorrhizal endophytes on an insect herbivore[J]. *Ecology*, 2002, 83(9): 2 452-2 464. DOI: [10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2452:CEOFAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2452:CEOFAM]2.0.CO;2).
- [85] Barker G M. Mycorrhizal infection influences *Acremonium*-induced resistance to Argentine stem weevil in ryegrass[C]. *Proceedings of New Zealand Weed and Pest Control Conference*. Wellington: New Zealand Weed and Pest Control Conference, 1987: 199-203.
- [86] Larimer A L, Bever J D, Clay K. Consequences of simultaneous interactions of fungal endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi with a shared host grass[J]. *Oikos*, 2012, 121(12): 2 090-2 096. DOI: [10.1111/j.1600-0706.2012.20153.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20153.x).
- [87] Müller J. Artificial infection by endophytes affects growth and mycorrhizal colonisation of *Lolium perenne*[J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30(4): 419-424. DOI: [10.1071/FP02189](https://doi.org/10.1071/FP02189).

## Review on the progress of adaptability to adversity by endophytic fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in plants

ZHAO Xin<sup>1</sup>, ZHAO Li-li<sup>1,2\*\*</sup>, WANG Pu-chang<sup>3</sup>, CHEN Chao<sup>1</sup>

(1. Department of Pratacultural Science, College of Animal Science, Guizhou University, Guiyang 550025, China;

2. National Karst Rock Desertification Control Engineering Research Center, Guiyang 550001, China;

3. Guizhou Provincial Institute of Grass Industry, Guiyang 550006, China)

**Abstract:** Endophytic fungi and arbuscular mycorrhiza fungi can develop symbiosis with most of the terrestrial plants, in which host plants provide fungi with nutrients, and fungi effectively promote the growth of host plants and enhance the stress resistance. In recent years, the importance of protecting host plants from biotic and abiotic stresses have been concerned. The effects of endophytic fungi and arbuscular mycorrhizal fungi on host plants under abiotic stresses were reviewed from the aspect of endophytic fungi and arbuscular mycorrhizal fungi improving the adaptability of plants to adversity, which would provide comprehensive and updated information in this field.

**Key words:** endophytic fungi; arbuscular mycorrhiza fungi; abiotic stresses; biotic stresses