

董硕,阿拉木萨,马群,等.丛枝菌根真菌在荒漠化防治中的作用及应用潜力[J].中国沙漠,2021,41(4):70-78.

# 丛枝菌根真菌在荒漠化防治中的作用及应用潜力

董 硕<sup>1,2</sup>, 阿拉木萨<sup>1</sup>, 马 群<sup>1</sup>, 刘志民<sup>1</sup>

(1.中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁 沈阳 110016; 2.中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:**丛枝菌根真菌是重要的微生物资源,能与绝大部分植物根系形成共生关系,其共生体系在生态环境建设和荒漠化防治中具有较高的应用价值。丛枝菌根真菌能够增加植物对营养元素的吸收,促进植物生长,增强植物的抗旱、耐盐碱、抗病以及重金属耐性,提高植物对胁迫环境的适应性。从丛枝菌根真菌的植物生理学作用、对荒漠化地区植物群落的影响、在荒漠化地区的实践应用等角度,探讨了丛枝菌根真菌在荒漠化地区的重要性及应用潜力,以期在荒漠化地区植被恢复与重建提供新思路。

**关键词:**丛枝菌根真菌;荒漠化防治;应用潜力;植物生长

文章编号: 1000-694X(2021)04-070-09

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2021.00021

中图分类号: S718.18

文献标志码: A

## 0 引言

荒漠化是干旱、半干旱及半湿润地带呈现的土地沙漠化、盐碱化及草原退化的土地退化现象<sup>[1]</sup>。荒漠化地区水资源匮乏、植被盖度低、生态环境脆弱,风蚀严重,土壤生产力低,常伴随生物群落退化、水文条件恶化等现象<sup>[2]</sup>。因长期生活在复杂、严酷的环境中,荒漠化地区植物无论在形态结构、生理功能,还是生活史等方面,均具有能够适应恶劣环境的策略。其中,与土壤微生物形成共生体就是荒漠化地区植物适应极端干旱和贫瘠环境的策略<sup>[3]</sup>。菌根共生体是生物界形成较早、分布广泛的共生体<sup>[4]</sup>。菌根真菌(mycorrhizal fungi)是专性活体营养共生真菌,与90%以上陆生植物根系形成互惠共生体——菌根<sup>[5]</sup>。早期人们将菌根分为内生菌根(endomycorrhizas, EM)、外生菌根(ectomycorrhizas, ECM)和内外生菌根(ectoendomycorrhizas, EEM)。此外,还有一些其他类型的菌根,如混合菌根(ecto and endomycorrhiza或dual mycorrhiza)、假菌根(pseudomycorrhiza)及外围菌根(peritrophic mycorrhiza)等<sup>[6]</sup>。而后,Harley<sup>[7]</sup>根据参与共生的真

菌类群、生态功能及共生体的解剖特征,重新将菌根分为7种类型,其中丛枝菌根(arbuscular mycorrhizas, AM)分布最为广泛<sup>[5]</sup>。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhiza fungi, AMF)具有最多的宿主植物种类,能与80%以上的陆生植物形成共生体<sup>[8]</sup>。AMF能够帮助植物获取养分,提高植物抗旱、抗盐碱、耐金属胁迫的能力,进而促进植物生长发育,增强植物对极端环境的适应性<sup>[9]</sup>。此外,AMF对促进植物个体间的物质交换、能量流动、信息传递也具有重要作用<sup>[10]</sup>。AMF的地理分布十分广泛,包括所有的纬度地带及生态系统,甚至在北极和受人类严重干扰的地区,均有关于AMF的报道<sup>[11]</sup>。AMF在荒漠化地区中的作用主要表现在AMF调节植物生理功能、增强抗逆性以及促进植被恢复上,本文围绕此方面进行了论述,希望藉此展示AMF促进植物适应恶劣生境的功能,更大程度地发挥AMF在荒漠化防治中的应用潜力。

## 1 AMF的植物生理学作用

AMF对宿主植物具有诸多有益作用,对荒漠化

收稿日期:2020-10-09; 改回日期:2021-02-04

资助项目:国家自然科学基金项目(41907411);辽宁强森科技有限公司课题(菌根对沙地植被生长作用试验研究与示范)

作者简介:董硕(1998—),女,河北沧州人,硕士研究生,研究方向为沙地植被过程。E-mail: dongshuo19@mails.ucas.ac.cn

通信作者:刘志民(E-mail: zmliu@iae.ac.cn)

地区植物缓解恶劣和有限资源的环境压力十分显著,主要表现在促进荒漠化地区植物生长和提升其抗逆性等方面。

### 1.1 促进植物营养元素吸收

丛枝菌根与植物形成共生体后,菌根植物具有较强的适应恶劣环境的能力,菌丝扩大了植物根系吸收面积<sup>[12]</sup>,增加植物对P、N、K、Ca、Mg和Fe等元素的吸收<sup>[13-14]</sup>。例如,接种AMF可显著促进小马鞍羊蹄甲(*Bauhinia faberi* var. *microphylla*)幼苗对P吸收,幼苗P含量增长130%以上<sup>[15]</sup>;可提高两种早春短命植物小车前(*Plantago minuta*)和尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrrhynchum*)的N、P养分的吸收量(小车前N、P、K吸收增长率分别为82.43%、118%、206%;尖喙牻牛儿苗N、P吸收增长率为107.65%、204%)<sup>[16-17]</sup>;可促进民勤绢蒿(*Seriphidium minchünense*)植物根系对N、P等矿质元素的吸收积累,对N吸收的贡献率为14.45%—20.6%,对P吸收的贡献率24.12%—30.46%<sup>[18]</sup>。

### 1.2 增强植物抗旱性

水分是限制荒漠化地区植物生长的主要环境因子<sup>[19]</sup>。植物的抗旱性是植物在干旱环境中生长、繁殖或生存,以及在干旱解除后迅速恢复生长的能力。抗旱性主要包括干旱屏蔽(drought avoidance)和耐旱性(drought tolerance)两方面。高等植物主要通过干旱屏蔽方式抵抗水分胁迫,而AMF主要通过增强植物耐旱性促进植物正常生长发育<sup>[20]</sup>。AMF可形成发达的菌丝网络延伸到根际以外土壤中,从而极大地增加植物水分勘探和吸收能力,提高植物耐旱性<sup>[21]</sup>。菌丝对植物吸水量的贡献可高达总吸水量的20%<sup>[22]</sup>。AMF还可以改善植物水分代谢,促进植物的水通道蛋白基因表达<sup>[23]</sup>,使根系水分吸收和水分运移速度增加<sup>[24]</sup>,提高宿主植物的水分利用效率和根系水力导度,从而增加植物的抗旱性<sup>[25]</sup>。Birhane等<sup>[26]</sup>发现,在脉冲式降水情况下AMF的接种使得非洲抗旱植物纸乳香(*Boswellia papyrifera*)幼苗的水分利用效率提高16%,气孔导度增加50%,并且通过增加植物粗根生物量,提高植物储水量,储存更多水分的植物,使得植物光合作用增加67%、蒸腾速率提高45%,有利于植物在干旱胁迫下正常生长。张亚敏等<sup>[15]</sup>研究发现,干旱胁迫条件下,接种AMF可使小马鞍羊蹄甲幼苗水分利

用效率增大,叶片数量、叶面积、根长和根面积增加,显著促进幼苗生长。因此,接种AMF可有效改善植物体内的水分状况,提高植物抗旱性。此外,植物内源激素可以调节植物的生长和发育,以应对干旱环境<sup>[27]</sup>。AMF侵染可影响宿主植物内源激素水平,内源激素的改变与不同种类的宿主植物、真菌以及胁迫条件强度等因素有关。AMF侵染植物根系后,可增加植物体生长素(IAA)、脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)、赤霉素(GA)和叶绿素等内源激素含量<sup>[28]</sup>,从而增强植物的光合作用、促使其生长与发育、显著提高植物根系和地上部的生物量。在干旱胁迫条件下,接种AMF可以减缓紫花苜蓿(*Medicago sativa* cv. Aragón)体内CTK的下降幅度(74.95%),促进茎的生长,增加绿叶重(52.78%),延缓叶片衰老<sup>[29]</sup>。对于蒙古扁桃(*Prunus mongolica*),AMF的侵染使体内ABA合成增加,氧化分解减弱,以此促进部分老叶脱落,降低水分消耗,并且进一步促进了其体内IAA、玉米素(zeatin)和油菜素甾醇(BR)的生物合成,以更好应对干旱胁迫<sup>[30]</sup>。

### 1.3 提高植物耐盐碱性

AMF在增强植物抗盐性方面具有功能多样性。AMF会通过促进超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)的活性,有效清除植物体内超氧自由基和活性氧,增强植物对环境中过量钠离子的耐受性,减轻对植物的毒害作用<sup>[31-33]</sup>。例如,接种AMF使得枸杞(*Lycium barbarum*)体内的SOD和POD活性分别提高11%和7.6%,并且促进了植物体内淀粉水解,增加可溶性糖和还原糖含量,进而提高植物水势,增强渗透调节能力<sup>[34]</sup>。AMF还可以一定程度地缓解盐碱胁迫对植物生长的抑制效应,显著提高植物的株高、总生物量,调节体内酚酸含量,保持植物组织的正常生理代谢,提高植物的存活率<sup>[35]</sup>。AMF通过调整盐胁迫下宿主植物的光合速率、气孔导度和叶片水势<sup>[36]</sup>,能显著减轻盐胁迫对光合作用的有害影响<sup>[37]</sup>。AMF在低盐度下可以提高植物对盐分的耐受性和产量,但是高盐度能抑制AMF孢子萌发和菌丝生长,可能对AMF产生负面影响<sup>[38]</sup>。王英男等<sup>[39]</sup>利用盆栽控制试验研究发现,在100、200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl处理的盐胁迫下接种AMF,羊草(*Leymus chinensis*)干重分别提高37.04%和29.17%。孙玉芳等<sup>[40]</sup>发现,接种

AMF 能显著提高沙枣 (*Elaeagnus angustifolia*) 苗木耐盐碱能力, 即使重度盐碱胁迫下 (含盐量 2.03%, pH 值 10.62), AMF 侵染率仍在 77% 以上, 与未接种植株相比其株高、地径以及干物质生物量都显著增加, 促进了沙枣幼苗的生长发育。

#### 1.4 提高植物抗病性

AMF 作为生物方法来防治土传病害具有广泛的潜力。AMF 能降低土传病原体 (真菌、线虫等) 对植物造成的伤害<sup>[41]</sup>。接种 AMF 后, 油橄榄 (*Olea europaea*) 根际南方根结线虫 (*Meloidogyne incognita*) 和爪哇根结线虫 (*Meloidogyne javanica*) 导致的冠瘿病发病率减少 6.3%—36.8%, 线虫繁殖力降低 11.8%—35.7%, 植株生物量增加 88.9%<sup>[42]</sup>; 洋桔梗 (*Eustoma grandiflorum*) 对腐皮镰刀菌 (*Fusarium Solani*) 和立枯丝核菌 (*Rhizoctonia Solani*) 所造成的病害能够得到有效防治, 植株存活率提高 78%<sup>[43]</sup>。此外, 李应德等<sup>[44]</sup>在探究 AMF 对紫花苜蓿根结线虫 (*Microdochium tabacinum*) 根腐病的影响时发现, AMF 在提高植物防御性酶活性同时, 降低了植物枝条萎蔫率, 从而减轻病原菌对植物造成的危害, 发病率降低 20.78%。海枣 (*Phoenix dactylifera*) 幼苗接种 AMF 后, 植物体内两种防御相关酶的活性发生变化, 显著刺激了苗高和生物量, 增加了单株叶片的数量, 保护植物免受枯萎病的侵害, 将疾病严重程度降低 8%—77%<sup>[45]</sup>。

这些生物防治的机制与以下几个方面有关:

①根系生长和形态的变化: AMF 侵染引起根系形态的显著变化, 改变了病原菌的动态和微生物种群, 并可能刺激病原菌, 产生拮抗作用, 减轻病害<sup>[46]</sup>; ②宿主营养的变化: AMF 可以通过增加必需营养元素, 使得植物更具活力及抵抗力, 补偿病原菌造成的根系生物量或功能的损失<sup>[47]</sup>; ③对定殖位点和光合产物的竞争: AMF 和根部病原菌都依赖于宿主光合产物, 同时竞争根内生存空间<sup>[48]</sup>; ④防御机制的激活: AMF 侵染后, 宿主植物产生大量的防御素、苯丙烷类代谢途径相关酶、几丁质酶、 $\beta$ -1, 3-葡聚糖酶、过氧化物酶、病程相关蛋白、富含羟脯氨酸的糖蛋白和酚类化合物, 发挥防御作用<sup>[49]</sup>。

#### 1.5 提高植物对重金属耐受性

近年来, 随着人类活动的持续增强, 荒漠化地区大气降尘中重金属累积量不断增加<sup>[50]</sup>, 荒漠化地

区植物体内重金属含量及污染风险明显提高<sup>[51]</sup>, 使得荒漠化地区植物的重金属耐受性研究备受关注。AMF 可以加强植物的防御系统, 促进植物在重金属污染的土壤中定殖。AMF 菌丝体相对于其他微生物具有很高的阳离子交换能力和较高的金属吸附能力<sup>[52]</sup>, 可以吸收土壤中的重金属元素如 Cu、Zn 和 Cd, 从而降低宿主植物的金属毒性<sup>[53]</sup>。AMF 还会释放含有柠檬酸、苹果酸、乳酸等分泌物, 这些有机酸与金属形成络合物, 降低土壤中的金属浓度<sup>[54]</sup>。AMF 可以干扰植物根际对不同金属的吸收, 以及它们从根区向地上部分的移动<sup>[55]</sup>。例如, AMF 将 Cd 结合在菌丝和皮层细胞的细胞壁上, 从而限制了吸收 Cd 的能力, 使其生长、产量和营养状况得以改善<sup>[56]</sup>。AMF 还可以降低土壤中 Cd、Ni 和 Zn 等重金属向植物体内的迁移, 当 AMF 适应土壤中长期存在较高浓度的金属时, 建立耐受性从而对宿主植物进行保护<sup>[57]</sup>。Solís-Dominguez 等<sup>[58]</sup>发现, 重金属污染下牧豆树 (*Prosopis juliflora*) AMF 侵染率仍在 38% 以上, 形成了典型的丛状物 (12%—47%) 和泡囊 (7%—18%) 结构, 能够在细胞水平将重金属“区隔化”, 阻止重金属进入植物根细胞, 减轻其对植物的生理毒害, 还促进了牧豆树生长 (植株干生物量与根长分别增加 44%—76%、27%—47%), 植物生物量的增加稀释了植物体内重金属浓度, 使得植物地上部 Cr 积累量降低了 10%—50% 倍; 此外, AMF 还通过改变牧豆树根际真菌和细菌群落结构, 进而影响重金属形态, 改变其生物有效性, 从而促进植物生长, 提高植物重金属耐受性。

荒漠化地区环境恶劣, 常年干旱少雨, 土壤贫瘠, 有机质及 N、P 养分含量匮乏; 土壤持水性差, 蒸发强烈, 土壤盐渍化问题显著; 在气候与人类活动的双重作用下, 荒漠化地区植物在营养吸收、抗旱、耐盐碱及重金属耐性等方面的能力提升显得愈加重要。然而, AMF 可以通过增加宿主植物对矿质元素的吸收和利用, 促进宿主植物的生长, 并在此基础上提高宿主植物耐受胁迫的能力, 如干旱、盐碱、重金属等。因此, 加强 AMF 与荒漠化地区植物间共生关系的研究至关重要。

## 2 AMF 对荒漠化地区植物群落的影响

AMF 通过菌丝体网络对荒漠化地区同种或异种植物间的水分、矿质养分等资源进行重新配置, 调节种间关系, 影响植物群落结构和物种多样性,



并且通过改善荒漠化地区质地松散的土壤结构,促进植被恢复,对荒漠化地区植物群落的稳定性产生影响。

## 2.1 调节植物群落结构和物种多样性

AMF 不仅能够促进植物个体养分吸收、提高植物光合作用、增加植物抗逆性,而且能够调节群落内植物种间关系、群落的演替方向及其生物多样性<sup>[59]</sup>。物种多样性的变化常与生境紧密相关,虽然不同环境梯度下 AMF 的响应规律尚未得知,但研究发现 AMF 对物种多样性的影响是通过调节菌根网络内相邻植物间的资源配置进行实现的,植物的 AMF 依赖度与灵敏度不同,植物间竞争与共存关系也不一样<sup>[60]</sup>。AMF 群落的变动往往会引起植物群落组分的变化,对植物的生存、竞争及多样性产生影响,进而可能会导致植物群落的结构和生态系统功能发生改变<sup>[61]</sup>。O'Connor 等<sup>[62]</sup>在干旱区一年生林下植被中发现,抑制 AMF 活性导致小苜蓿(*Medicago minima*)比例降低了 18.5%,十字花科垂苣荬属植物(*Carrichtera annua*)比例无明显差异,而冬鼠尾草(*Salvia verbenaca*)在群落中比例显著增加了 28.8%。与前者结果不同的是,Shi 等<sup>[63]</sup>发现荒漠化地区短命植物的菌根侵染受到抑制后,能显著降低菌根植物的密度,使得植物物种多样性和丰富度均下降。因此,AMF 对植物群落结构的影响还取决于优势植物和从属植物的菌根依赖度,即当优势植物菌根依赖度较高时,抑制 AMF 会提高物种多样性,而当从属植物菌根依赖度较高时,抑制 AMF 会降低物种多样性<sup>[64]</sup>。

## 2.2 改善土壤结构,促进植被恢复

AMF 通过影响土壤的结构和质地,改善土壤质量、土壤团聚体的稳定性和植物健康进而会影响植物-土壤系统的发育和稳定<sup>[65-67]</sup>。荒漠化地区由于长期的风蚀作用,土壤富含砂粒,结构松散,并且成土的生物作用缓慢,有机质和养分水平较低。而 AMF 的存在首先会促使植物根部生成根外菌丝,分枝结构的菌丝对周围土壤施力,造成土壤压缩,黏土颗粒重新定向,增加土壤凝聚力,并且菌丝增加了对土壤的探索,确保了颗粒与有机质之间更多的接触,促进土壤颗粒形成团聚体<sup>[68]</sup>;其次,AMF 菌丝体和孢子能够分泌一种糖蛋白——球囊霉素相关

土壤蛋白(glomalin-related soil protein, GRSP),它广泛存在于土壤中,相当于一种生物胶,将细小的土壤颗粒黏结成为直径小于 0.25 mm 的微团聚体,而后形成大团聚体,最终形成稳定的土壤单元<sup>[69]</sup>,改善了土壤团聚体的稳定性及土壤的理化特性,增加了土壤抵御风和水侵蚀的稳定性<sup>[70]</sup>。AMF 可作为荒漠化地区土壤质量和功能评价的指标,对半干旱和干旱土地恢复和植被重建产生重要作用<sup>[71]</sup>。在荒漠化地区,菌根可以稳定树冠下的土壤,在植物-土壤相互关系中具有纽带作用。AMF 通过增强养分吸收来促进植物生长,生长越旺盛的植物截留更多的土壤,这些土壤被菌丝包裹、固定逐步形成土丘,土丘为植物提供更多的养分促进菌根的定殖,形成一个良性循环<sup>[72]</sup>。山宝琴等<sup>[73]</sup>对沙生植物黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)和白沙蒿(*Artemisia sphaerocephala*)进行采样调查后发现,2 种沙蒿 AMF 定殖率均高达 90%,具有良好共生性,而且沙埋后沙蒿根围能形成 5—10 cm 甚至更高的灌丛沙丘,其根系分布广而深,能固定并维护沙层,降低风力对地表土壤的侵蚀,促进菌根的定殖与植被恢复。

## 3 AMF 在荒漠化地区的实践应用

通过前两部分对于荒漠化地区中 AMF 的植物生理学作用以及对植物群落的影响进行分析,可以发现 AMF 在荒漠化地区中具有重要的利用价值,而后结合实用性与可行性提出以下三方面。

### 3.1 AMF 有效提高了沙地造林的效率

沙地造林经常面临着造林成活率、保存率低、苗木生长缓慢和造林成效差等诸多问题,而土壤中菌根真菌的存在可能是影响造林成功与否的关键因素。菌根真菌促进植物对水和养分的吸收、提高植物对环境胁迫的耐受力<sup>[74]</sup>,促使植物适应复杂土壤环境<sup>[75]</sup>,把菌根真菌应用于造林过程中不仅可以提高造林幼苗的成活率,还能够增强造林幼苗对干旱、贫瘠土壤环境的抗性;另一方面,造林工程可改善土壤条件,提高菌根真菌丰富度和产孢量<sup>[76]</sup>。造林时应注意造林树种以及菌根真菌菌种的选择,原则上应以本地树种及本地菌根真菌菌种为首选<sup>[74]</sup>。

接种 AMF 可以增加土壤本底水平上的定殖率,从而提高苗木移栽成活率<sup>[77]</sup>。菌根化苗木不仅能

够提高林木的成活率,也能够进一步促进林木的生长。科尔沁沙地造林幼苗生长特性试验显示,接种 AMF 后的五角枫(*Acer mono*)根系侵染率从 57% 增加到 90% 以上,榆树(*Ulmus pumila*)根系侵染率从 25% 增加到 30% 以上,白蜡(*Fraxinus chinensis*)根系侵染率从 4% 增加到 37%—42%,而且接种还能显著提高以上造林树种幼苗的株高、基径、顶枝长和生物量,植株根系菌根化程度增加,促进移栽后幼苗生长发育<sup>[78]</sup>。同样,AMF 的存在可以促进荒漠化地区造林优势树种沙枣幼苗的生长。接种 AMF 后,沙枣地上器官生物量(250%)、叶片数(170%)、分枝数(100%)和株高(64%)增加,有利于植物光合作用、蒸腾作用、二氧化碳同化能力和气体交换能力提高,以及光的截留与吸收;此外,AMF 还促进沙枣根系生长,增加根长(44%)和根体积(185%),改善根构型,提高土壤酶活性,增强土壤养分吸收,增加造林成功率<sup>[79]</sup>。

### 3.2 AMF 有效促进了荒漠化地区植被恢复进程

荒漠化地区植被演替过程常受气候、水源及土壤条件影响,天然植被的恢复以增强竞争力、提高抗干扰能力为主,而人工植物群落以促进植物生长、增强植物环境适应力和提高移栽成活率为主,故 AMF 对促进和加速植被恢复过程非常重要<sup>[80]</sup>。研究发现达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)通过 AMF 菌丝网络与白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)竞争土壤 N、P,有利于增强宿主植物的竞争能力,促进生态位的分化<sup>[81]</sup>。Herrera 等<sup>[82]</sup>发现接种 AMF 可改善豆科植物的移栽存活率,并增加生物量。还有研究发现在半干旱地区进行植株移栽:第 1 年,接种外源 AMF 比接种本地 AMF 混合物的植株生长快;3—5 年后,接种本地 AMF 混合物的植株比接种外源 AMF 的植株大,甚至达到接种外源 AMF 植株生物量的两倍<sup>[83]</sup>。同样,Querejeta 等<sup>[25]</sup>发现无论是在温室内还是在大田移栽后前期(12 个月),接种外源 AMF 的油橄榄的植株与接种本地 AMF 混合物的植株尺寸相当;而在后期(18 个月),接种本地比接种外源 AMF 的植株具更明显生长优势,地上生物量大约增加 146%。因此,在荒漠化地区,非本地 AMF 刺激植物快速生长的能力可能不是植物长期表现良好的可靠指标,利用本地 AMF 作为 AM 菌剂的来源,可能是保证本地灌木物种重建成功的一种优先

接种策略。

### 3.3 AMF 可有效增加荒漠化地区产业开发的经济效益

荒漠化防治不仅要注重生态建设,还要注重经济效益的提高。荒漠化防治应充分挖掘和发挥沙区的优势,资源开发与荒漠化地区土地治理相结合,形成可持续发展的荒漠化防治道路。可值得学习与借鉴的是以色列外向型高效农业为主的荒漠治理开发模式,该模式以高科技、高投入、高产出、高质量、高效益的温室农业为特色,主要生产蔬菜、瓜果、花卉等<sup>[84]</sup>,拥有各类温室逾 3 000 hm<sup>2</sup>,年产鲜花 10 亿支以上,花卉出口占世界前三位,利用 2.2% 的农业人口在养活 884 万国民的同时,还成了欧洲主要的冬季蔬菜进口基地<sup>[85]</sup>。Meir 等<sup>[43]</sup>研究发现,AMF 对以色列温室园艺作物洋桔梗的生长和产量均有促进作用,可促进花茎长度增长(12%)和单位平方米开花植株数增加(45%)。除此之外,某些荒漠化地区植物本身就具有经济价值,刺山柑、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)是重要野生药用经济作物,接种 AMF 可使其地上生物量分别增加 75%—175%、82%—160%,地下生物量分别增加 113%—250%、90%—128%,AMF 对野生药用植物资源的保护和合理开发利用产生了深远影响<sup>[86-87]</sup>。

综上所述,在荒漠化地区 AMF 具有强大的应用潜力。AMF 可以通过增加宿主植物对矿质元素的吸收和利用,促进宿主植物的生长,并在此基础上提高宿主植物耐受胁迫的能力,对于荒漠生境中的原生植物可提高其抗逆性与竞争力,抵御环境变化<sup>[80-81]</sup>,对于人工移栽苗木可提高成活率及生态恢复效率<sup>[77-79]</sup>,还能增加荒漠化地区特色植物及作物的生产力和质量,发展特色农业<sup>[43,86-87]</sup>。此外,AMF 可以改善荒漠化地区质地松散的土壤结构,促进土壤聚集,减少养分损失<sup>[71-73]</sup>。针对荒漠化防治的三方面内容(预防潜在荒漠化的威胁、扭转正在发展中的荒漠化土地的退化、恢复荒漠化土地的生产力),AMF 在荒漠化防治中的利用具有可行性与有效性。探究 AMF 与植物在荒漠化地区的共生机制为荒漠化地区植被的恢复与重建提供了新的思路,使其在荒漠化防治中的应用前景十分广阔。

## 4 展望

目前,荒漠化地区有关 AMF 的研究主要在荒漠

化地区植物物种多样性、空间分布特征等方面,而有关荒漠化地区AMF-植物共生机制以及荒漠化地区AMF菌剂的应用等方面研究相对较少。基于此,以下几方面尚需深入开展相关研究:

加强荒漠化地区AMF多样性的调查,应用分子生物学技术针对性地筛选特定的AMF种类以及与之高效共生的宿主植物,为AMF在荒漠化地区的应用提供理论基础。

探究AMF遗传结构与功能多样性、信号传递与植物生长调节物质对AMF与植物在荒漠化地区的共生机制,以期达到减缓土地荒漠化进程,促进植被恢复的目的,为荒漠化地区植被恢复与重建提供科学依据。

目前人工培植的AMF种类较多,如何筛选合适的菌种,进行扩繁及大规模应用以便于更好地服务荒漠化防治是十分关键的问题。在以往应用中,常选用对宿主植物不具有专一性且容易侵染植物根系的AMF种类,外来引入AMF与本地AMF之间的相互关系如何?如何保障AMF应用过程中的生态适应性和功能有效性?因此应加强AMF在荒漠化地区的应用技术研发工作,探索适宜的接种方法与菌剂,提出高效的接种和抚育技术体系,保证其在复杂生境中仍有稳定的应用效果,为AMF在荒漠化地区的应用提供可靠技术支持。

#### 参考文献:

- [1] 慈龙骏.对“荒漠化”一词的认识和体会[J].科技术语研究,2000,2(4):11-13.
- [2] 殷贺,李正国,王仰麟.荒漠化评价研究进展[J].植物生态学报,2011,35(3):345-352.
- [3] 石兆勇,王发园,魏艳丽.荒漠植物的适应策略[J].安徽农业科学,2007,35(17):5222-5224.
- [4] Feijen F A A, Vos R A, Nuytinck J, et al. Evolutionary dynamics of mycorrhizal symbiosis in land plant diversification[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1):10698.
- [5] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal Symbiosis, 3rd Edition[M]. Salt Lake City, USA: Academic Press, 2008.
- [6] 郭秀珍,毕国昌.林木菌根及应用技术[M].北京:中国林业出版社,1989.
- [7] Harley J L. The significance of mycorrhiza[J]. Mycological Research, 1989, 92(2):129-139.
- [8] Wang B, Qiu Y L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants [J]. Mycorrhiza, 2006, 16 (5) : 299-363.
- [9] 赵文智,程国栋.菌根及其在荒漠化土地恢复中的应用[J].应用生态学报,2001,12(6):947-950.
- [10] 刘润进,陈应龙.菌根学[M].北京:科学出版社,2007.
- [11] Öpik M, Zobel M, Cantero J J, et al. Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Mycorrhiza, 2013, 23(5):411-430.
- [12] Thirkell T J, Cameron D D, Hodge A. Resolving the 'nitrogen paradox' of arbuscular mycorrhizas: fertilization with organic matter brings considerable benefits for plant nutrition and growth [J]. Plant, Cell & Environment, 2016, 39 (8) : 1683-1690.
- [13] Titus J, Titus P J, Nowak R S, et al. Arbuscular mycorrhizae of Mojave Desert plants [J]. Western North American Naturalist, 2002, 62:327-334.
- [14] 葛均青,于贤昌,王竹红. VAM对植物矿质营养的效应[J]. 土壤, 2002(6):337-343.
- [15] 张亚敏,马克明,李芳兰,等.干旱胁迫条件下AMF促进小羊蹄甲幼苗生长的机理研究[J].生态学报,2016,36(11):3329-3337.
- [16] 陈志超,石兆勇,田长彦,等.接种AM真菌对短命植物生长发育及矿质养分吸收的影响[J].植物生态学报,2008,32(3):648-653.
- [17] Shi Z, Mickan B, Feng G, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi improved plant growth and nutrient acquisition of desert ephemeral *Plantago minuta* under variable soil water conditions [J]. Journal of Arid Land, 2015, 7(3):414-420.
- [18] 贺学礼,高露,赵丽莉.水分胁迫下丛枝菌根AM真菌对民勤绢蒿生长与抗旱性的影响[J].生态学报,2011,31(4):1029-1037.
- [19] Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4 (1) : 25-51.
- [20] Bahadur A, Batool A, Nasir F, et al. Mechanistic insights into arbuscular mycorrhizal fungi-mediated drought stress tolerance in plants [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20:4199.
- [21] Allen M. Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils [J]. Vadose Zone Journal, 2007, 6:291-297.
- [22] Ruth B, Khalvati M, Schmidhalter U. Quantification of mycorrhizal water uptake via high-resolution on-line water content sensors [J]. Plant and Soil, 2011, 342(1):459-468.
- [23] 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.
- [24] Ruiz-Lozano J M, Porcel R, Aroca R. Does the enhanced tolerance of arbuscular mycorrhizal plants to water deficit involve modulation of drought-induced plant genes? [J]. New Phytologist, 2006, 171(4):693-698.
- [25] Querejeta J I, Allen M F, Caravaca F, et al. Differential modulation of host plant  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  by native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid environment [J]. New Phytologist, 2006, 169(2):379-387.
- [26] Birhane E, Sterck F J, Fetene M, et al. Arbuscular mycorrhizal



- fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions[J]. *Oecologia*, 2012, 169(4): 895–904.
- [27] Pozo M J, López-Ráez J A, Azcón-Aguilar C, et al. Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1431–1436.
- [28] Foo E, Ross J J, Jones W T, et al. Plant hormones in arbuscular mycorrhizal symbioses: an emerging role for gibberellins[J]. *Annals of Botany*, 2013, 111(5): 769–779.
- [29] Goicoechea N, Dolézal K, Antolín M C, et al. Influence of mycorrhizae and rhizobium on cytokinin content in drought-stressed alfalfa[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46(10): 1543–1549.
- [30] 王璐钢. 基于高通量测序技术分析菌根对蒙古扁桃抗旱机制的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015.
- [31] 张义飞, 王平, 毕琪, 等. 不同强度盐胁迫下 AM 真菌对羊草生长的影响[J]. *生态学报*, 2016, 36(17): 5467–5476.
- [32] Evelin H, Kapoor R, Giri B. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review[J]. *Annals of Botany*, 2009, 104(7): 1263–1280.
- [33] Chandrasekaran M, Boughattas S, Hu S, et al. A meta-analysis of arbuscular mycorrhizal effects on plants grown under salt stress[J]. *Mycorrhiza*, 2014, 24(8): 611–625.
- [34] 刘洪光. AM 真菌提高枸杞耐盐性的机制研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [35] 赵琦, 包玉英. 混合盐碱胁迫下丛枝菌根真菌对紫花苜蓿生长及 2 种酚酸含量的影响[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(9): 1829–1836.
- [36] Ait-El-Mokhtar M, Laouane R B, Anli M, et al. Use of mycorrhizal fungi in improving tolerance of the date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedlings to salt stress[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 253: 429–438.
- [37] 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.
- [38] Asghari H, Amerian M R, Gorbani H. Soil salinity affects arbuscular mycorrhizal colonization of halophytes[J]. *Pakistan Journal of Biological Sciences: PJBS*, 2008, 11: 1909–1915.
- [39] 王英男, 陶爽, 华晓雨, 等. 盐碱胁迫下 AM 真菌对羊草生长及生理代谢的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(6): 2187–2194.
- [40] 孙玉芳, 宋福强, 常伟, 等. 盐碱胁迫下 AM 真菌对沙枣苗木生长和生理的影响[J]. *林业科学*, 2016, 52(6): 18–27.
- [41] Sharma I P, Sharma A K. Mycorrhizal colonization and phosphorus uptake in presence of PGPRs along with nematode infection[J]. *Symbiosis*, 2019, 77(2): 185–187.
- [42] Castillo P, Nico A I, Azcón-Aguilar C, et al. Protection of olive planting stocks against parasitism of root-knot nematodes by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Plant Pathology*, 2006, 55(5): 705–713.
- [43] Meir D, Pivonia S, Levita R, et al. Application of mycorrhizae to ornamental horticultural crops: lisianthus (*Eustoma grandiflorum*) as a test case[J]. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 2010, 8.
- [44] 李应德, 闫智臣, 高萍, 等. 摩西球囊霉对紫花苜蓿烟色织孢霉根腐病的影响[J]. *中国生物防治学报*, 2018, 34(4): 598–605.
- [45] Jaiti F, Meddich A, El Hadrami I. Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi in the protection of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) against bayoud disease[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2007, 71(4): 166–173.
- [46] Barea J M, Pozo M J, Azcon R, et al. Microbial co-operation in the rhizosphere[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(417): 1761–1778.
- [47] Tahat M, Kamaruzaman, Sijam K, et al. Mycorrhizal fungi as a biocontrol agent[J]. *Plant Pathology Journal*, 2010, 9: 198–207.
- [48] Francel L J. Interactions of nematodes with mycorrhizae and mycorrhizal fungi[M]//Khan M W. *Nematode Interactions*. Dordrecht, Netherlands: Springer, 1993: 203–216.
- [49] Jung S C, Martinez-Medina A, Lopez-Raez J A, et al. Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2012, 38(6): 651–664.
- [50] Abuduwailil J, Zhaoyong Z, Fengqing J. Evaluation of the pollution and human health risks posed by heavy metals in the atmospheric dust in Ebinur Basin in Northwest China[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(18): 14018–14031.
- [51] 夏楠, 塔西甫拉提·特依拜, 依力亚斯江·努尔麦麦提, 等. 卡拉麦里南部工业区梭梭和琵琶柴重金属空间分布及污染评价[J]. *生态学报*, 2017, 37(11): 3912–3918.
- [52] Takács T, Vörös I. Effect of metal non-adapted arbuscular mycorrhizal fungi on Cd, Ni and Zn uptake by ryegrass[J]. *Acta Agronomica Hungarica*, 2003, 51: 347–354.
- [53] Hildebrandt U, Regvar M, Bothe H. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance[J]. *Phytochemistry*, 2007, 68(1): 139–146.
- [54] Gaur A, Adholeya A. Prospects of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metal contaminated soils[J]. *Current Science*, 2004, 86(4): 528–534.
- [55] Dong Y, Zhu Y G, Smith F A, et al. Arbuscular mycorrhiza enhanced arsenic resistance of both white clover (*Trifolium repens* Linn.) and ryegrass (*Lolium perenne* L.) plants in an arsenic-contaminated soil[J]. *Environmental Pollution*, 2008, 155(1): 174–181.
- [56] Garg N, Chandel S. Role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on growth, cadmium uptake, osmolyte, and phytochelatin synthesis in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. under NaCl and Cd stresses[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2012, 31(3): 292–308.
- [57] Takács T, Biró B, Vörös I. Arbuscular mycorrhizal effect on heavy metal uptake of ryegrass (*Lolium perenne* L.) in pot culture with polluted soils[M]//Horst W J, Schenk M K, Bürkert A, et al. *Plant Nutrition: Food Security and Sustainability of*

- Agro-ecosystems Through Basic and Applied Research. Dordrecht, Netherlands Springer, 2001: 480–481.
- [58] Solís-Dominguez F, Valentín-Vargas A, Chorover J, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant biomass and the rhizosphere microbial community structure of mesquite grown in acidic lead/Zinc mine tailings[J]. The Science of the Total Environment, 2011, 409: 1009–1016.
- [59] Horn S, Hempel S, Verbruggen E, et al. Linking the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi and plants: a story of interdependence? [J]. The ISME Journal, 2017, 11 (6): 1400–1411.
- [60] Van Der Heijden M G A, Horton T R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems[J]. Journal of Ecology, 2009, 97(6): 1139–1150.
- [61] Van Der Heijden M G A, Boller T, Wiemken A, et al. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure[J]. Ecology, 1998, 79(6): 2082–2091.
- [62] O'Connor P J, Smith S E, Smith F A. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland[J]. New Phytologist, 2002, 154(1): 209–218.
- [63] Shi Z, Wang Y, Xu S, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance plant diversity, density and productivity of spring ephemeral community in desert ecosystem[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2017, 45: 301.
- [64] Urcelay C, Díaz S. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity[J]. Ecology Letters, 2003, 6(5): 388–391.
- [65] Caravaca F, García C, Hernández M T, et al. Aggregate stability changes after organic amendment and mycorrhizal inoculation in the afforestation of a semiarid site with *Pinus halepensis* [J]. Applied Soil Ecology, 2002, 19(3): 199–208.
- [66] Koske R E, Polson W R. Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization? [J]. BioScience, 1984, 34(7): 420–424.
- [67] 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.
- [68] Rillig M C, Mummey D L. Mycorrhizas and soil structure[J]. New Phytologist, 2006, 171(1): 41–53.
- [69] Wright S F, Upadhyaya A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Plant and Soil, 1998, 198(1): 97–107.
- [70] 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.
- [71] Caravaca F, Barea J M, Palenzuela J, et al. Establishment of shrub species in a degraded semiarid site after inoculation with native or allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Applied Soil Ecology, 2003, 22(2): 103–111.
- [72] Carrillo-García A, De La Luz J L L, Bashan Y, et al. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert [J]. Restoration Ecology, 1999, 7(4): 321–335.
- [73] 山宝琴, 贺学礼. 2种沙蒿根围AM真菌时空分异[J]. 干旱区研究, 2011, 28(5): 813–819.
- [74] Barea J M, Palenzuela J, Cornejo P, et al. Ecological and functional roles of mycorrhizas in semi-arid ecosystems of Southeast Spain [J]. Journal of Arid Environments, 2011, 75(12): 1292–1301.
- [75] Doubková P, Vlasáková E, Sudová R. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alleviates drought stress imposed on *Knautia arvensis* plants in serpentine soil [J]. Plant and Soil, 2013, 370(1): 149–161.
- [76] Moradi M, Naji H R, Imani F, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi changes by afforestation in sand dunes [J]. Journal of Arid Environments, 2017, 140: 14–19.
- [77] Davidson B E, Novak S J, Serpe M D. Consequences of inoculation with native arbuscular mycorrhizal fungi for root colonization and survival of *Artemisia tridentata* ssp. *wyomingensis* seedlings after transplanting [J]. Mycorrhiza, 2016, 26(6): 595–608.
- [78] 张可可, 蒋德明, 余海滨, 等. 接种菌根菌剂对科尔沁沙地4种造林幼苗生长特性的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(7): 1791–1800.
- [79] Pan J, Huang C, Peng F, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and plant growth-promoting bacteria (PGPR) inoculations on *Elaeagnus angustifolia* L. in saline soil [J]. Applied Sciences, 2020, 10(3): 945.
- [80] Yang Y, Chen Y, Li W. Arbuscular mycorrhizal fungi infection in desert riparian forest and its environmental implications: A case study in the lower reach of Tarim River [J]. Progress in Natural Science, 2008, 18(8): 983–991.
- [81] 刘鸿飞. AMF在撂荒植被演替过程中的生态效应及其对种间关系的影响机制[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [82] Herrera M A, Salamanca C P, Barea J M. Inoculation of woody legumes with selected arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia to recover desertified mediterranean ecosystems [J]. Applied and Environmental Microbiology, 1993, 59(1): 129–133.
- [83] Requena N, Perez-Solis E, Azcón-Aguilar C, et al. Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2001, 67(2): 495–498.
- [84] 辛占良. 治理开发沙区创造荒漠繁荣: 借鉴以色列成功经验探索我省防治荒漠的新路子[J]. 陕西林业, 1997(1): 8–11.
- [85] 张玲. 借鉴以色列沙漠农业成功经验促进酒泉市戈壁农业发展的几点思考[J]. 甘肃农业, 2019(4): 77–78.
- [86] 刘静, 马森. 丛枝菌根真菌对超旱生植物刺山柑生长及相关生理指标的影响[J]. 西北农业学报, 2013, 22(11): 158–162.
- [87] 王颖. 甘草植物根际AM真菌多样性及其生长效应的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2008.



## The role and potential application of arbuscular mycorrhizal fungi in preventing desertification

Dong Shuo<sup>1,2</sup>, Alamusu<sup>1</sup>, Ma Qun<sup>1</sup>, Liu Zhimin<sup>1</sup>

(1. *Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*; 2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizal fungi are important microbial resources, which can establish symbiotic relationships with most of plant roots. Their symbiotic system has a high application potential in the ecological restoration and desertification controlling. Arbuscular mycorrhizal fungi can increase the absorption of nutrient elements, promote plant growth, enhance drought, salt and alkali, disease resistance and heavy metal tolerance of plants, and improve the adaptability of plants to stress environment. In this paper, the importance and application potential of arbuscular mycorrhizal fungi in desertification regions were discussed in terms of the physiological functions, influence on plant community and practical application in desertification regions, so as to provide new ideas for vegetation restoration and rebuilding in desertification regions.

**Key words:** arbuscular mycorrhizal fungi; desertification controlling; application potential; plant development