

丛枝菌根真菌在植物抵抗非生物胁迫中的作用研究进展

王欣雨, 金海如*

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2024年1月22日; 录用日期: 2024年2月21日; 发布日期: 2024年2月28日

摘要

大量研究结果显示菌根植物相比于非菌根植物对于各类非生物胁迫具有更高的耐受性, 说明丛枝菌根 (Arbuscular Mycorrhiza, AM) 真菌在植物抵御非生物胁迫的过程中发挥着重要作用。本文对近年来AM真菌协助植物抵御干旱、盐胁迫、重金属污染和极端气温的研究进行了归纳和总结, 分析了非生物胁迫下AM真菌对植物抗逆性的影响, 展望了今后的研究方向, 以期研发应用于实际生产中的微生物肥料和菌根学研究的扩充提供一定的理论参考。

关键词

丛枝菌根真菌, 非生物胁迫, 抗逆性

Advances in the Research on the Role of Arbuscular Mycorrhiza Fungi in Plant Resistance to Abiotic Stresses

Xinyu Wang, Hairu Jin*

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Jan. 22nd, 2024; accepted: Feb. 21st, 2024; published: Feb. 28th, 2024

Abstract

The results of a large number of studies have shown that mycorrhizal plants have higher tolerance to various abiotic stresses compared to non-mycorrhizal plants, indicating that Arbuscular My-

*通讯作者。

corrhiza fungi play an important role in plant resistance to abiotic stresses. In this paper, we summarize the recent studies on AM fungi assisting plants to resist drought, salt stress, heavy metal pollution and extreme temperatures, analyze the effects of AM fungi on plant resistance under abiotic stresses, and look forward to the direction of future research, with a view to providing certain theoretical references for the research and development of microbial fertilizers applied in actual production and the expansion of mycorrhizal research.

Keywords

Arbuscular Mycorrhiza Fungi, Abiotic Stress, Resistance

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

生态平衡的破坏已经威胁到了植物的生长, 很多植物正面临着干旱、水涝、极端气温、强紫外线等非生物胁迫。植物仅靠自身的抗逆性并不能达到很好的抵御效果, 所以通常会借助一些根际微生物群落来保护它们免受各种环境压力, 丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhiza, AM)真菌是其中最普遍的, 它们与各种土壤中大多数的陆地植物的根部建立互惠关系[1] [2]。

在菌根共生中, AM 真菌很大程度上依赖于寄主植物提供的碳水化合物和脂质, 而 AM 真菌则通过根外菌丝帮助寄主植物从远距离的土壤中获得水分和矿质元素养分(特别是氮、磷), 这种双向资源交换的显著特征是这种共生和生态系统服务的功能要求[3]。除了为植物提供水分和养分外, 菌根共生还增强了植物对生物胁迫和非生物胁迫的抵抗力[4]。例如, AM 真菌可以促进植物生长性状[5], 减少活性氧(ROS)积累[6], 增加抗氧化酶和过氧化物酶的活性[7], 改善光合作用[8], 促进不同植物激素的产生[9]来增强寄主植物在极端气温、干旱、盐碱度、重金属和其它污染条件下的适应能力。近年来国内外学者在各类环境胁迫下研究 AM 真菌共生提高植物抗逆性方面开展了大量的研究, 相关研究数量在不断增加, 但对大量研究文献的总结归类需不断完善。鉴于 AM 真菌的重要性及其在农业中的应用, 本文综述了其在植物应对主要的全球变化因素中的作用, 为相关研究人员的研究提供参考依据和新的思路。

2. 丛枝菌根真菌协助植物应对非生物胁迫

2.1. 盐胁迫

植物在土壤中盐分较高的情况下受到盐胁迫, 降低了水分的吸收和运输, 抑制了代谢过程, 影响了养分吸收和细胞浸润平衡, 导致植物角质层破碎, 细胞膜渗漏, 这导致植物生长迟缓[10]。土壤盐渍化会破坏叶片光合器官, 因此在盐胁迫下维持光合功能是植物耐盐的重要目标。有许多研究表明, 盐胁迫下 AM 真菌与植物共生可以促进植物生长, 提高植物耐盐性[11] [12]。接种 AM 真菌后, 根系钠(Na)浓度明显低于非菌根植株, 气孔导度(Gs)和胞间 CO₂ 浓度(Ci)增加, 导致净光合速率(Pn)也增加。此外, 在高盐胁迫下, AM 植物的脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白、谷胱甘肽(GSH)和还原抗坏血酸(ASA)高于非菌根化植物[13]。盐胁迫抑制紫花苜蓿的生长和养分吸收, 导致光系统 I (PSI)和光系统 II (PSII)化学活性和光合能力下降。接种 AM 真菌提高了盐胁迫下紫花苜蓿叶片的 PSII 和 PSI 活性, 缓解了紫花苜蓿叶片 PSII 供体侧和受体侧电子转移的抑制作用。同时, 接种 AM 真菌不仅提高了紫花苜蓿在盐胁迫下的气孔导度, 而

且显著增强了其固定 CO₂ 的能力[14]。Li 等[15]探究不同盐分条件对多年生黑麦草生长和生理代谢的影响, 发现 AM 真菌在盐胁迫下通过提高植株的株高和生物量来促进植株生长, 通过增加提高多年生黑麦草的 Pn、Ci、Gs 和蒸腾速率(Tr)来增强其光合能力, 但是对植株的超氧化物歧化酶(SOD)活性、丙二醛(MDA)、Pro 含量、可溶性糖含量和可溶性蛋白含量没有显著影响。接种 AM 真菌可以减轻盐胁迫对细胞膜完整性的损伤。在盐胁迫处理下, 叶片细胞超微结构严重受损, 即细胞膜结构不完整, 细胞膜分离明显, 叶绿体数量减少。菌根定植后, 细胞膜损伤得到改善、无质体溶解和叶绿体数量增加[16]。

综上所述, 盐胁迫可导致气孔孔径大小变化, 下调光合作用能力, 降解光合色素, 对光合系统产生过度的能量损伤, 破坏植物细胞和叶绿体的结构, 最终抑制整个光合系统的功能。接种 AM 真菌可以促进光合电子传递的高效, 减缓对 PSII 反应中心的破坏, 显著提高叶片的净光合作用速率, 保护叶绿体的膜结构和完整性。

2.2. 重金属

重金属不易通过水浸出或被微生物降解, 对植物生长的持续性和有害影响, 如代谢过程的破坏、养分稳态和有益微生物活动。重金属可以固定在内部和外部来源的真菌菌丝中, 其能够将重金属固定在细胞壁中并将它们储存在液泡中, 或者可以与细胞质中的一些其他物质整合, 从而降低植物中的金属毒性[17]。如 Li 等[18]的研究表明在汞(Hg)胁迫下, AM 真菌植株共生体通过分泌一系列物质和改变根际土壤的理化性质来降低 Hg 的利用, 将更多的 Hg 固定在土壤中。

镉(Cd)胁迫下接种 AM 真菌可以通过加速抗坏血酸 - 谷胱甘肽(AsA-GSH)循环, 促进 GSH 和金属硫蛋白(MTs)的产生, 促进甲基乙二醛(MG)的降解, 并诱导 GRSP(球囊蛋白相关土壤蛋白)分泌来减轻 Cd 诱导的氧化损伤, 从而促进植株的生长[19]。AM 真菌共生会增加细胞壁多糖含量, 将 Cd 结合在细胞壁中并减少 Cd 向地上植物组织的运输[20]。另外, Cd 胁迫下接种 AM 真菌可显著上调根间代谢中各种氨基酸的产生, 并增加有机酸和植物激素的合成[21]。Gao 等[22]研究发现 AM 真菌共生显著增加了植物的生物量, 促进了光合色素的形成, 增加了植物养分含量的吸收, 降低了植株中的 Cd 浓度。同时, 还通过改善渗透调节物质和降低膜脂过氧化产物来减轻 Cd 胁迫。

接种 AM 真菌的植物为增强铅(Pb)污染土壤的植物修复提供了一种有前途的新策略。在 Pb 胁迫下, AM 真菌主要通过增强抗氧化防御能力 SOD、过氧化物酶(POD)、和过氧化氢酶(CAT)活性以及光合作用效率, 显著提高植物根部铅的积累和植物生长[23]。Zhou 等研究表明 AM 真菌增加了根部对 Pb 的吸收, 并减少了 Pb 向芽的转化, 提高菌根植物芽和根中的 SOD、POD、CAT 和谷胱甘肽 S 转移酶(GST)活性[24]。AM 接种可以通过增加果胶和半纤维素中的多糖含量以及诱导细胞壁过氧化物酶活性来改善宿主植物的生长并增加细胞壁中的 Pb 固定[25], 通过降低 Pb 诱导的调节 ROS, 通过减少过氧化氢(H₂O₂)的生成[26]以及增加 Pb 胁迫下的抗氧化反应来维持 ROS 稳态。同时, AM 真菌共生促进重要次生代谢产物(总酚、类黄酮、类胡萝卜素)的积累, 增强了植株的抗氧化能力[27]。

2.3. 干旱

AM 真菌可以调节植物对耐受干旱胁迫的生理和分子反应, 并且通过增强它们的抗氧化防御系统使其具有很强的应对干旱引起的氧化损伤的能力[28]。干旱胁迫下, 土壤微生物生物量碳(MBC)、微生物量氮(MBN)和微生物量磷(MBP)均低于正常供水, 但接种 AM 真菌对 MBC、MBN、MBP 积累的促进达显著水平, 同时, 接种 AM 真菌还提高了土壤酶的活性, 增加了植株各器官的氮、磷积累量[29]。有研究者探究 AM 真菌接种对不同水分条件下小麦植株生长的影响, 结果表明, 接种 AM 真菌对于旱下小麦植株的耐旱性有一定的改善作用, 有效提高了小麦植株的生物量和作物生产力。菌根共生通过改善小麦植

株的水分状况和叶绿素生物合成来减轻干旱胁迫的抑制作用,其地上部磷含量均高于非菌根植株[30]。高等植物中的 14-3-3 蛋白可以激活质膜 H^+ -ATP 酶并从根系排出质子,在非生物胁迫下对根系扩张的维持和养分的溶解起关键性作用,并能帮助植物获得矿质元素磷。此外,植物 H^+ -ATP 酶活性还受菌根定植调节。Han 等[31]在不同程度的干旱胁迫条件下,以毛果杨为研究对象,通过实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 鉴定出 13 个 14-3-3 基因(*PcGRF1-PcGRF13*),其中 AM 真菌诱导的 *PcGRF10* 和 *PcGRF11* 表达量在干旱胁迫下显著上调,与 SOD、POD 活性呈正相关,另外,接种 AM 真菌处理植株可溶性糖含量、营养元素含量均显著高于对照组,表明菌根共生植物的 14-3-3 蛋白家族基因可能通过抗氧化和渗透调节来增强植物的耐旱性。调节活性氧(ROS)的产生和 ROS 清除对于干旱胁迫下植物的生长至关重要。呼吸爆发氧化酶同源物(*Rboh*s)是 ROS 生成过程中的关键酶,参与植物的干旱胁迫响应[32]。据报道,木棉 *Rboh* 家族基因表达水平在 AM 真菌接种和干旱胁迫下存在很大差异。在干旱胁迫下接种 AM 真菌,木棉根系中的 *BcRbohA*、*BcRbohD*、*BcRbohE*、*BcRbohH* 的表达量显著下调,茎中的 *BcRbohD*、*BcRbohDX2*、*BcRbohFX1* 表达量显著下调,表明接种 AM 真菌可以通过减少木棉幼苗的 ROS 生成,从而维持 ROS 稳态[33]。

2.4. 极端温度

高温对植物的形态、生理和生化过程具有破坏性影响。AM 真菌通过保持 PSI 和 PSII 的稳定性,改善高温暴露的破坏作用,增强光合作用,提高土壤质量和促进作物生长,从而提高产量[34]。在高温胁迫下,AM 真菌能够提供有利于非活性 β 和 γ 中心转化为活性 α 中心和 Q_B 非还原中心转化为还原中心的条件[35],AM 真菌共生植物具有较好的高温根系水分吸收能力,能够保证高光合能力,防止光合器官受损。高温下 AM 共生能缓解番茄、辣椒、黄瓜严重的热应激[36]。随着温度的升高,莴苣的总叶绿素和类胡萝卜素含量逐渐减少,在相同温度下,接种 AM 真菌莴苣总叶绿素和类胡萝卜素含量分别提高了 5.3% 和 4.3%。其中,在 35°C 温度下生长的 AM 真菌-莴苣共生体叶绿素 a (Chl a) 和叶绿素 b (Chl b) 含量分别比不接种 AM 真菌的植株增加了 4.5% 和 4.5%。此外,AM 真菌改善了植物的光化学性质,并保护了 PSII 在高温下免受损害,缓解了高温造成的损伤[37]。也有许多研究表明,低温下 AM 真菌可以促进植物氨基酸含量的增加。Zhu 等[38]的研究发现低温下菌根植株的叶片中苏氨酸(Thr)、甘氨酸(Gly)、异亮氨酸(Ile)、亮氨酸(Leu)、苯丙氨酸(Phe)、赖氨酸(Lys)、组氨酸(His)和精氨酸(Arg)浓度和根系中 Thr、Gly、Lys、His 和缬氨酸(Val)浓度均高于非菌根植株。另外,低温胁迫下 AM 真菌还能促进幼苗的生长、提高抗氧化酶的活性和渗透调节能力,维持植物激素平衡[39]。

3. 总结

AM 真菌能够通过多种途径缓解非生物胁迫对植物造成的损害,如影响植物各器官养分吸收、根系对水分的吸收能力、光合色素含量、ROS 的产生与清除、抗氧化酶活性、AM 真菌诱导的基因表达,最终提高植物的抗逆性。

4. 展望

以往关于 AM 真菌应用非生物胁迫中的研究还存在一定的不足:1) 大多数研究都是通过盆栽实验进行的,培养基质的理化性质、培养条件(光照强度、温度、水分和光照时间等)都在可控范围内。然而,其它的一些因素,如气候变化、土著 AM 真菌和根际微生物的多样性也可能会影响试验的结果,因此需要进一步通过田间或野外实验来进行探究与验证。2) 目前的试验大多应用固定的几种 AM 真菌菌种,具有一定的局限性。然而在实际应用过程中 AM 真菌对植物生长和根系定植的反应程度因 AM 真菌物种以及胁迫的类型和水平而异。因此,增加研究中寄主植物的种类和 AM 真菌的物种对后续挖掘新菌种和筛选

耐逆性强的 AM 真菌菌株具有重要意义。3) 菌根共生对提高植物抗逆性的具体机制尚缺乏一定的研究。基于此, 今后的研究可以借助各种先进技术(蛋白质组学、基因组学和代谢组学)为丛枝菌根共生的机制提供新的见解; 筛选更多的本土 AM 真菌菌株, 通过多种菌种或 AM 真菌与功能相关的根际微生物联用, 提高共生的有效性, 增强其在实际应用中的价值。总而言之, 利用各种方法在各个层面探索 AM 真菌, 以进一步研究它们在自然界中作为可持续农业生产生物肥料的作用具有重要意义。

基金项目

浙江省公益技术应用研究计划项目(LGN20D010002)。

参考文献

- [1] 何青, 崔皓钧, 马书荣. 外生菌根对植物非生物胁迫的缓解作用及作用机理研究进展[J]. 微生物学通报, 2021, 48(5): 1755-1764.
- [2] Bennett, A.E. and Groten, K. (2022) The Costs and Benefits of Plant-Arbuscular Mycorrhizal Fungal Interactions. *Annual Review of Plant Biology*, **73**, 649-672. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102820-124504>
- [3] Kakouridis, A., Hagen, J.A., Kan, M.P., *et al.* (2022) Routes to Roots: Direct Evidence of Water Transport by Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Host Plants. *New Phytologist*, **236**, 210-221. <https://doi.org/10.1111/nph.18281>
- [4] Israel, A., Langrand, J., Fontaine, J., *et al.* (2022) Significance of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Mitigating Abiotic Environmental Stress in Medicinal and Aromatic Plants: A Review. *Foods*, **11**, Article 2591. <https://doi.org/10.3390/foods11172591>
- [5] Xia, H., Yang, C., Liang, Y., *et al.* (2022) Melatonin and Arbuscular Mycorrhizal Fungi Synergistically Improve Drought Tolerance in Kiwifruit Seedlings by Increasing Mycorrhizal Colonization and Nutrient Uptake. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article 1073917. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1073917>
- [6] Chandrasekaran, M. (2022) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Mediated Alleviation of Drought Stress via Non-Enzymatic Antioxidants: A Meta-Analysis. *Plants*, **11**, Article 2448. <https://doi.org/10.3390/plants11192448>
- [7] Hu, S., Hu, B., Chen, Z., *et al.* (2020) Antioxidant Response in Arbuscular Mycorrhizal Fungi Inoculated Wetland Plant under Cr Stress. *Environmental Research*, **191**, Article ID: 110203. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.110203>
- [8] Li, H., Zhang, L., Wu, B., *et al.* (2023) Physiological and Proteomic Analyses Reveal the Important Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Enhancing Photosynthesis in Wheat under Cadmium Stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **261**, Article ID: 115105. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.115105>
- [9] Hashem, A., Alqarawi, A.A., Radhakrishnan, R., *et al.* (2018) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Regulate the Oxidative System, Hormones and Ionic Equilibrium to Trigger Salt Stress Tolerance in *Cucumis sativus* L. *Saudi Journal of Biological Sciences*, **25**, 1102-1114. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2018.03.009>
- [10] Jia, T., Wang, J., Chang, W., *et al.* (2019) Proteomics Analysis of *E. angustifolia* Seedlings Inoculated with Arbuscular Mycorrhizal Fungi under Salt Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, **20**, Article 788. <https://doi.org/10.3390/ijms20030788>
- [11] Liu, Y., Lu, J., Cui, L., *et al.* (2023) The Multifaceted Roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Peanut Responses to Salt, Drought, and Cold Stress. *BMC Plant Biology*, **23**, Article No. 36. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04053-w>
- [12] Liu, C., Dai, Z., Cui, M., *et al.* (2018) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Alleviate Boron Toxicity in *Puccinellia tenuiflora* under the Combined Stresses of Salt and Drought. *Environmental Pollution*, **240**, 557-565. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.04.138>
- [13] Zong, J., Zhang, Z., Huang, P. and Yang, Y.H. (2023) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Alleviates Salt Stress in *Xanthoxerces sorbifolium* through Improved Osmotic Tolerance, Antioxidant Activity, and Photosynthesis. *Frontiers in Microbiology*, **14**, Article 1138771. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1138771>
- [14] Liang, S.C., Jiang, Y., Li, M.B., *et al.* (2019) Improving Plant Growth and Alleviating Photosynthetic Inhibition from Salt Stress Using AMF in Alfalfa Seedlings. *Journal of Plant Interactions*, **14**, 482-491. <https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1662101>
- [15] Li, W., Zhai, Y., Hu, X., *et al.* (2023) Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on the Growth and Metabolism of Perennial Ryegrass (*Lolium perenne*) under Salt Stress. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, **51**, Article 12649. <https://doi.org/10.15835/nbha51112649>
- [16] Liang, B.B., Wang, W.J., Fan, X.X., *et al.* (2021) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Can Ameliorate Salt Stress in

- Elaeagnus angustifolia* by Improving Leaf Photosynthetic Function and Ultrastructure. *Plant Biology*, **23**, 232-241. <https://doi.org/10.1111/plb.13164>
- [17] Zhao, L., Yang, T., Zhou, J. and Peng, X.W. (2023) Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on *Robinia pseudoacacia* L. Growing on Soils Contaminated with Heavy Metals. *Journal of Fungi*, **9**, Article 684. <https://doi.org/10.3390/jof9060684>
- [18] Li, X., Zhou, M., Shi, F., *et al.* (2023) Influence of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Mercury Accumulation in Rice (*Oryza sativa* L.): From Enriched Isotope Tracing Perspective. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **255**, Article ID: 114776. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.114776>
- [19] Li, H., Wang, H., Zhao, J., *et al.* (2022) Physio-Biochemical and Transcriptomic Features of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Relieving Cadmium Stress in Wheat. *Antioxidants*, **11**, Article 2390. <https://doi.org/10.3390/antiox11122390>
- [20] Pan, J., Cao, S., Xu, G., *et al.* (2023) Comprehensive Analysis Reveals the Underlying Mechanism of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Kenaf Cadmium Stress Alleviation. *Chemosphere*, **314**, Article ID: 137566. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.137566>
- [21] Li, W., Chen, K., Li, Q., *et al.* (2023) Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Alleviating Cadmium Stress in *Medicago truncatula* Gaertn. *Plants*, **12**, Article 547. <https://doi.org/10.3390/plants12030547>
- [22] Gao, Y., An, T., Kuang, Q., *et al.* (2023) The Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in the Alleviation of Cadmium Stress in Cereals: A Multilevel Meta-Analysis. *The Science of the Total Environment*, **902**, Article ID: 166091. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166091>
- [23] Yang, Y., Huang, B., Xu, J., *et al.* (2022) Heavy Metal Domestication Enhances Beneficial Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Lead (Pb) Phytoremediation Efficiency of *Bidens Parviflora* through Improving Plant Growth and Root Pb Accumulation. *Environmental Science and Pollution Research International*, **29**, 32988-33001. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-18588-2>
- [24] Zhou, Y., Wei, M., Li, Y., *et al.* (2023) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Improve Growth and Tolerance of *Platyclusus orientalis* under Lead Stress. *International Journal of Phytoremediation*, **25**, 1967-1978. <https://doi.org/10.1080/15226514.2023.2212792>
- [25] Zhang, X., Hu, W., Xie, X., *et al.* (2021) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Promote Lead Immobilization by Increasing the Polysaccharide Content within Pectin and Inducing Cell Wall Peroxidase Activity. *Chemosphere*, **267**, Article ID: 128924. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128924>
- [26] Zhang, X., Zhang, H., Lou, X., *et al.* (2019) Mycorrhizal and Non-Mycorrhizal *Medicago Truncatula* Roots Exhibit Differentially Regulated NADPH Oxidase and Antioxidant Response under Pb Stress. *Environmental Experimental Botany*, **164**, 10-19. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.04.015>
- [27] Hristozkova, M., Geneva, M., Stancheva, I., *et al.* (2016) Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Attenuation of Heavy Metal Impact on *Calendula officinalis* Development. *Applied Soil Ecology*, **101**, 57-63. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.01.008>
- [28] Li, J., Meng, B., Chai, H., *et al.* (2019) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Alleviate Drought Stress in C3 (*Leymus chinensis*) and C4 (*Hemarthria altissima*) Grasses via Altering Antioxidant Enzyme Activities and Photosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, **10**, Article 499. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00499>
- [29] 李越, 李利, 张斌, 等. 接种 AMF 提高干旱胁迫下土壤微生物活性和燕麦抗旱能力[J]. 植物营养与肥料学报, 2023, 29(6): 1135-1149.
- [30] Metwally, A., Azoon, M., Nagady, N., *et al.* (2019) Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis Alleviates Drought Stress Imposed On Wheat Plants (*Triticum aestivum* L.). *Applied Ecology Environmental Research*, **17**, 13713-13727. https://doi.org/10.15666/aeer/1706_1371313727
- [31] Han, Y., Lou, X., Zhang, W., *et al.* (2022) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Enhanced Drought Resistance of *Populus cathayana* by Regulating the 14-3-3 Family Protein Genes. *Microbiology Spectrum*, **10**, e0245621. <https://doi.org/10.1128/spectrum.02456-21>
- [32] Zhang, Y., Zhang, Y., Luo, L., *et al.* (2022) Genome Wide Identification of Respiratory Burst Oxidase Homolog (*Rboh*) Genes in Citrus Sinensis and Functional Analysis of *CsRbohD* in Cold Tolerance. *International Journal of Molecular Sciences*, **23**, Article 648. <https://doi.org/10.3390/ijms23020648>
- [33] Li, Z., Zhang, Y., Liu, C., *et al.* (2022) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Contribute to Reactive Oxygen Species Homeostasis of *Bombax ceiba* L. under Drought Stress. *Frontiers in Microbiology*, **13**, Article 991781. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.991781>
- [34] Mathur, S., Agnihotri, R., Sharma, M.P., *et al.* (2021) Effect of High-Temperature Stress on Plant Physiological Traits and Mycorrhizal Symbiosis in Maize Plants. *Journal of Fungi*, **7**, Article 867. <https://doi.org/10.3390/jof7100867>
- [35] Mathurs, S. and Anjana, J. (2020) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Protects Maize Plants from High Temperature Stress by Regulating Photosystem II Heterogeneity. *Industrial Crops and Products*, **143**, Article ID: 111937.

- <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111934>
- [36] Indermaur, E.J., Day, C.T.C. and Smart, C.D. (2022) First Report of *Didymella rhei* Causing Leaf Spot on Rhubarb in New York. *Plant Disease*, **107**, 222. <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-22-0573-PDN>
- [37] Yan, Z., Ma, T.S., Guo, S., *et al.* (2021) Leaf Anatomy, Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence of Lettuce as Influenced by Arbuscular Mycorrhizal Fungi under High Temperature Stress. *Scientia Horticulturae*, **280**, Article ID: 109933. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.109933>
- [38] Zhu, X.C., Song, F.B. and Liu, F.L. (2016) Altered Amino Acid Profile of Arbuscular Mycorrhizal Maize Plants under Low Temperature Stress. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **179**, 186-189. <https://doi.org/10.1002/jpln.201400165>
- [39] 朱恒达, 王策, 李伟, 等. 丛枝菌根真菌和外源褪黑素提高黄瓜抗冷性的生理机制[J]. 植物生理学报, 2022, 58(7): 1254-1262.