

丛枝菌根真菌促进植物抵抗生物胁迫作用机制的研究进展

张宸瑞¹, 李晓岗¹, 顾雯^{1,2,3}, 杨培^{1,2}, 余从涛¹, 贺森^{1,2,3*}, 曹冠华^{1,2,3*}

1. 云南中医药大学中药学院 云南省南药可持续利用重点实验室, 云南 昆明 650500

2. 云南中医药大学 昆明市澜湄区域传统药物资源开发利用研发中心, 云南 昆明 650500

3. 云南中医药大学 云南省傣医药与彝医药重点实验室, 云南 昆明 650500

摘要: 丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是一类广泛定殖于植物根系, 对植物生长发育起着重要作用的共生内生真菌。归纳分析了 AMF 介导宿主植物提高对细菌、真菌、线虫等病原微生物胁迫抗性能力, 发现 AMF 对不同病原微生物的抑制效果有着明显特异性, 且受植物的种类、AMF 多样性、定殖密度等因素影响。AMF 主要通过激活茉莉酸、水杨酸等植物激素介导的系统性抗性, 调控 ERF 等转录因子表达, 增强营养物质吸收, 改善植物根系结构, 竞争病原体生态位点, 调节根系有益分泌物等途径来提高植物抗病能力, 并可与植物共生放线菌 (plant symbiotic actinomycetes, PSA), 深色有隔内生真菌 (dark septate endophytes, DSE)、哈茨木霉 *Trichoderma harzianum* 等益生菌存在协同增效作用。明确 AMF 提高植物抗病原微生物胁迫能力的作用机制对实施生态农业、中药绿色种植、生物防控植物病害具有重要的参考价值 and 理论意义。

关键词: 丛枝菌根真菌; 病原胁迫; 营养吸收; 根系结构; 转录因子; 协同抗性

中图分类号: R286.2 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2023)09-3022-10

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2023.09.034

Research progress on mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi promoting plant resistance to biological stress

ZHANG Chen-rui¹, LI Xiao-gang¹, GU Wen^{1,2,3}, YANG Pei^{1,2}, YU Cong-tao¹, HE Sen^{1,2,3}, CAO Guan-hua^{1,2,3}

1. Yunnan Key Laboratory of Southern Medicine Utilization, School of Chinese Materia Medica, Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China

2. Kunming Lancang-Mekong Regional R&D Central for the Development Utilization of Traditional Medicine Resources, Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China

3. Yunnan Key Laboratory for Dai and Yi Medicines, Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are a class of symbiotic endophytic fungi that widely colonize plant roots and play important roles in the growth and development. In this manuscript, the roles of AMF in enhancing the host plant resistance to pathogenic stress were summarized and analyzed, of which the plant diseases were mainly caused by bacteria, fungi, nematodes and other pathogenic microorganisms. The results showed that the inhibitory effect of AMF on different pathogenic microorganisms had obvious specificity, and was affected by plant species, AMF diversity and colonization density. AMF-mediated resistant mechanisms were mainly summarized as the activation of systemic resistance mediated by plant hormones (e.g., jasmonic acid and salicylic acid), the expression regulation of transcription factors (ERF), the improvement of nutrient absorption ability, the optimization of plant root structure, the competition for pathogen ecological sites, and the regulation of beneficial root exudates. In addition, plant symbiotic actinomycetes

收稿日期: 2022-09-09

基金项目: 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设项目”(2060302-2101-24); 昆明市国际(对外)科技合作基地(GHJD-2021030); 云南省中医药应用基础研究联合专项(202001AZ070001-010, 202101AZ070001-014); 国家自然科学基金项目(82260743); 云南省基础研究计划面上项目(202201AT070219, 202001AT070109); 云南省“万人计划”青年拔尖人才专项(YNWR-QNBJ-2020-279); 云南省“兴滇英才支持计划”青年人才项目(XDYC-QNRC-2022-0469); 云南省教育厅科学研究基金项目(2023Y0458); 云南省南药可持续利用研究重点实验室项目(202105AG070012)

作者简介: 张宸瑞(1998—), 男, 硕士研究生, 主要从事中药资源开发利用研究。E-mail: 734837501@qq.com

***通信作者:** 贺森, 教授, 博士, 主要从事中药资源与分子生物学的研究。E-mail: sunbelt123@163.com

曹冠华, 高级实验师, 博士, 主要从事中药资源与菌根微生物的研究。E-mail: cgh20031695@163.com

(PSAs), dark septate endophytes (DSE) and *Trichoderma harzianum* are capable to generate synergistic interaction with AMF. It is of great reference value and theoretical significance for the implementation of ecological agriculture, green planting of Chinese medicinal herbs and biological control of plant diseases to clarify the mechanism of AMF on improving plant disease resistance.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); pathogenic stress; nutrient absorption; root structure; transcription factor; synergistic resistance

丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是一类广泛定殖于植物根系, 对植物生长发育起着重要作用的共生内生真菌。研究显示, AMF 能与 80% 的陆生高等植物形成互惠共生体^[1], 在植物的逆境生长中发挥着积极作用。AMF 从宿主中获取有机物的同时利用菌丝汲取土壤中氮、磷、钾等矿物质营养、水分和有机碳等养分来反馈给宿主, 使得共生关系更加牢靠^[2-4]。

病害损害是影响植物生长、代谢产物合成、作物产量、中药种植最主要的因素之一, 而明确由 AMF 介导的植物抗病胁迫能力提升的作用机制对实施生态种植、生物防控植物病害则具有重要的参考价值和实践意义。研究证实, AMF 在提高宿主植物微生物病原胁迫抗性方面发挥着重要作用, 但其作用机制复杂多样, 尚未见系统研究报道。

1 AMF 多样性及功能

随着研究不断深入及对不同种类 AMF 基因序列比对, AMF 种类不断增加, 形成一个新的分支: 球囊菌门 (Glomeromycota) 球囊菌纲 (Glomeromycetes)^[5]。目前, 在分类学地位上, AMF 包括球囊霉目 (Glomerales)、类球囊霉目 (Paraglomerales)、原囊霉目 (Archaeosporales)、巨孢囊霉目 (Gigasporales) 和多孢类霉目 (Diversisporales) 5 个目以及细分后的 14 个科、26 个属、300 余种^[6]。AMF 分布非常广泛, 在热带森林、草地、温带森林和各种人为干扰的环境 (如农林等) 中均可检测到 AMF 定殖^[7], 但其种类丰富程度按上述环境类别逐渐降低。

研究证实, AMF 功能多样, 不但能够提高宿主的抗旱性与耐涝性、抗热性与耐寒性、抗盐性与耐酸性、耐重金属性以及抗病性与耐虫性, 还可增强宿主对杂草、海雾、紫外线以及机械损伤的耐受性^[8-10]。目前, 关于 AMF 提高植物微生物病害胁迫抗性的研究不断增多, 取得了一定研究进展, 但尚无 AMF-植物协同增强微生物病害胁迫抗性机制的系统报道。

2 AMF 在提高宿主植物病原微生物胁迫抗性中的作用

Safir 等^[11]首次发现摩西球囊霉 *Glomus*

mosseae 能够显著降低洋葱 *Allium cepa* L. 中红根腐病菌 *Pyrenochaeta terrestris* 的侵染, 从而提高植株的抗病能力。随后, 越来越多的研究证实, AMF 在增强宿主植物对病原真菌、细菌、线虫等胁迫抗性方面作用显著, 且 AMF 对不同病原微生物的抑制效果有着明显特异性, 受植物种类、AMF 多样性、定殖密度等多种因素的影响。

2.1 AMF 在提高宿主植物病原真菌胁迫抗性中的作用

真菌是引起植物病害最主要的因素之一, 能侵染植物造成枯萎病、根腐病、青枯病、冠腐病、炭疽病等恶性疾病。综合已有研究发现, AMF 定殖可以显著提高宿主植物病原真菌胁迫抗性, 改善病灶表象, 降低发病率和死亡率, 详见表 1。

尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum*、腐皮镰刀菌 *Fusarium solani*、大丽轮枝菌 *Verticillium dahliae* 等是引起植物发生枯萎病、根腐病、黄萎病、红腐病、猝倒病的主要病原真菌种类, 致使植物生长严重受损, 直至枯萎死亡。研究发现, 将 AMF 根内球囊霉 *Glomus intraradices*、地表球囊霉 *Glomus versiforme*、摩西球囊霉、缩球囊霉 *Glomus constrictum* 等接种至西瓜 *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai^[12-13]、黄瓜 *Cucumis sativus* L.^[14]、丹参 *Salvia miltiorrhiza* Bunge^[15]、茅苍术 *Atractylodes lancea* (Thunb.) DC.^[16] 等发病植株根部, 可明显降低枯萎病和根腐病发病率, 提高发病植株抗病能力, 推测与 AMF 促进植株生长^[17]、激活植物激素介导的系统性抗性^[18] 等作用密切相关; 同时接种深色有隔内生真菌 (dark septate endophytes, DSE) 可以起到协同增效作用, 进一步降低黄瓜枯萎病发病率^[19]。植物炭疽病是由炭疽菌 *Anthrax* spp. 侵染引发, 如草莓 *Fragaria ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier^[20-21]、黄瓜^[22] 等, 导致植株产生红色条纹病斑及根茎处聚集红色孢子团症状, 施加摩西球囊霉、地表球囊霉等 AMF 菌剂至发病植株根部, 可显著增强发病植株抗性, 改善植株炭疽病发病状况。

表 1 常见植物真菌病害及 AMF 增强抗性机制

Table 1 Common plant fungal diseases and enhanced resistance mechanism of AMF

病害名称	病原真菌	植物种类	病害表现	AMF 种类	作用机制	文献
枯萎病	尖孢镰刀菌	西瓜、黄瓜、甜瓜 <i>Cucumis melo</i> L.、草莓、海枣 <i>Phoenix dactylifera</i> L.、仙客来 <i>Cyclamen persicum</i> Mill.、番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	发病初期植株根部发黄并逐渐向上发展;后期生长停滞,根茎部腐烂变色,坏死直至枯萎死亡	地表球囊霉、根内球囊霉、摩西球囊霉、缩球囊霉	增加营养物质吸收,促进叶片及地上部分生长;提高多酚氧化酶活性,增强抗氧化能力;减少根部病原菌数量;提高抗病性,降低枯萎病发病率	12-14, 15-22, 23-26
根腐病	大丽轮枝菌、尖孢镰刀菌、腐皮镰刀菌、立枯丝核菌、豌豆丝囊霉 <i>Aphanomyces euteiches</i> 、桑卷担菌 <i>Helicobacidium mompa</i>	丹参、茅苍术、宁夏枸杞 <i>Lycium barbarum</i> L.、番茄、豌豆 <i>Pisum sativum</i> L.、芦笋 <i>Asparagus officinalis</i> L.、菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	根木质部完全腐烂成黑褐色,叶面枯黄,严重时植株大面积枯死	摩西球囊霉、地表球囊霉、根内球囊霉、幼套球囊霉 <i>Glomus etunicatum</i>	促进植物吸收更多养分,激发宿主防御机制;促进根系生长,减小死亡率	15-16, 27-31
炭疽病	炭疽菌	草莓、黄瓜	发病初期,有红色条纹病斑,后期迅速扩展为深褐色、凹陷和硬的病斑。环境潮湿下,会产生粉红色孢子团	摩西球囊霉、地表球囊霉	增加抗氧化酶活性,降低病害严重程度	20-22
黄萎病	大丽轮枝菌	棉花 <i>Gossypium</i> spp.	发病初期新生叶片出现斑驳状黄色斑点,发病面积扩大后变成褐色干枯。病斑呈掌状枯焦或花西瓜皮状	地表球囊霉	增强植物对营养元素和水分吸收,促进植株生长	32-33
红腐病	尖孢镰刀菌	洋葱	发病部位褐变,皮层腐烂,表皮内外长有粉红色的霉状物;植株黄化、矮小或萎凋后死亡	摩西球囊霉	增强植物营养成分吸收,提高抗病性	10,34
猝倒病	尖孢镰刀菌	黄瓜	幼苗茎基部出现椭圆形或不规则形暗褐色凹陷病斑。地下根部皮层变褐色或腐烂,病部具轮纹状或淡褐色网状霉层	地表球囊霉、摩西球囊霉、西管柄囊霉 <i>Funneliformis mosseae</i>	增加营养物质吸收,促进生长,提高抗病性	26

2.2 AMF 在提高宿主植物线虫胁迫抗性中的作用

线虫是引起植物病害的另一大因素,主要包括南方根结线虫 *Meloidogyne incognita*、根腐线虫 *Pratylenchus penetrans*、异常珍珠线虫 *Nacobbus aberrans*、大豆胞囊线虫 *Heterodera glycines*,其中以根结线虫最为普遍,危害最为显著。线虫寄生在番茄^[35-38]、凤仙花 *Impatiens balsamina* L.^[39]、黄瓜^[40]等植物体内,通过掠夺宿主营养物质进行生长繁殖,导致植物地上部分茎叶卷曲、组织坏死^[17],根系成结,从而造成宿主植物生长发育受到抑制,抗性降低,易并发其他病害。接种 AMF 摩西球囊霉、根内球囊霉、巨孢囊霉 *Scutellospora* sp.、无梗囊霉 *Acaulospora* sp.^[37]、地表球囊霉等则可以提高宿主植物对线虫的胁迫抗性,减小发病面积^[35-38]。部分

植物线虫病害表现及 AMF 改善效果见表 2。

2.3 AMF 在提高宿主植物病原细菌胁迫抗性中的作用

植物病原细菌虽不能直接穿过宿主表皮进入细胞导致植株染病,但是可以通过伤口侵入宿主感染而引发疾病。细菌侵染的病害症状与真菌病害类似,但传播方式有所不同,主要包括植株间接触、生物物种间传播以及通过水、土壤等无机条件传播^[43]。目前对 AMF 介导提高植物抗病原细菌胁迫能力的报道相对较少。烟草 *Nicotiana tabacum* L.^[44-45]感染青枯假单胞菌 *Pseudomonas solanacearum* 后,叶片萎焉,根、茎逐渐变黑至腐烂变空,直至枯死^[45];将地表球囊霉接种至染病烟草根部则可以提高烟草抗性,降低青枯病发病率和植株病死率^[44]。AMF 提高植物抗病原微生物胁迫能力作用机制见图 1。

表 2 常见植物线虫病害及 AMF 增强抗性机制

Table 2 Common plant nematode diseases and enhanced resistance mechanism of AMF

病害线虫	植物种类	病状表现	AMF 种类	作用及机制	文献
南方根结线虫	番茄、凤仙花、黄瓜	发病初期，侧根及须根形成珠状瘤状物及小根结，后期病变为淡褐色，表面龟裂易腐烂；地上部分萎焉，叶片黄化，开花延迟，落花落果	摩西球囊霉、巨孢囊霉、根内球囊霉、无梗囊霉、地表球囊霉	降低线虫侵染率，减少线虫卵囊；激发宿主防御机制，提高相关酶活性，促进营养物质吸收，株高等生物量显著增加	35-40
根腐线虫	番茄	地下根茎变为黑褐色腐朽，地上部分植株矮小，叶片发黄，严重时枯死	摩西球囊霉、巨孢囊霉、根内球囊霉、无梗囊霉、地表球囊霉	抑制线虫卵囊增长，提高相关酶活性，降低线虫侵染率和发病率	35
异常珍珠线虫	番茄	枝条发育不良，甚至萎焉，线虫种群密度升高，严重时导致植株死亡	摩西球囊霉、巨孢囊霉、根内球囊霉、无梗囊霉、地表球囊霉	提高相关酶活性，抑制线虫卵囊生长、减少线虫卵囊数量、降低线虫侵染率，降低发病率	41
大豆胞囊线虫	大豆 <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	叶片黄化，苗期可造成死苗；开花减少；主根一侧鼓包或破裂，发育不良；须根露出白色亮晶小颗粒（线虫胞囊，雌成虫），后期变黄褐色	摩西球囊霉、副冠球囊霉、 <i>Glomus coronatum</i> 、聚生球囊霉、 <i>Glomus fasciculatum</i> 、巨孢囊霉、根内球囊霉	AMF 定殖位点数量和孢子数量，增强相关酶活性，显著降低发病率和线虫侵染速率	42

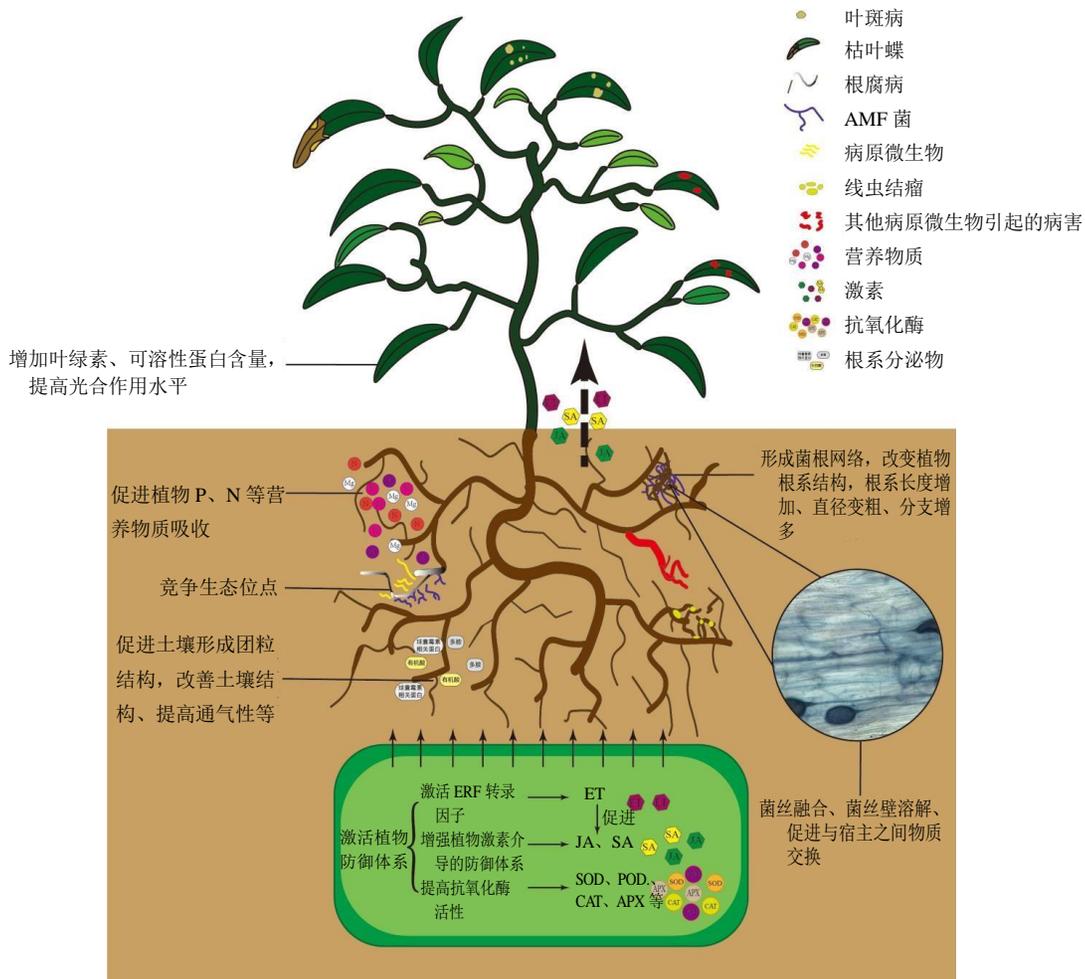


图 1 AMF 提高植物抗病原微生物胁迫能力作用机制示意图

Fig. 1 Schematic diagram of mechanism of AMF on improving plant tolerance to pathogen microorganisms

3 AMF 提高植物抗病原微生物胁迫作用机制

综合已有研究, AMF 主要通过激活茉莉酸、水杨酸等^[46]植物激素介导的系统性抗性^[11]、调控乙烯响应因子等转录因子表达、增强营养物质吸收、改善植物根系结构^[47]、竞争病原体生态位点、调节根系有益分泌物来提高植物抗病能力, 并可与中华根瘤菌 *Sinorhizobium medicae*^[48-49]、DSE^[16]、植物共生放线菌 (plant symbiotic actinomycetes, PSA)^[50]、哈茨木霉^[23]、香柱菌属 *Epichloë*^[51]、纳氏酒香酵母 *Brettanomyces naardensis*^[52]等益生菌存在协同增效作用, 但协同增效机制有待进一步研究。

3.1 增强植物激素介导的系统性抗性

植物激素在调节植物生长、发育及对微生物病原体、昆虫、食草动物和有益微生物的免疫反应中起着重要作用, 使植物能够快速适应周围环境。在受到病害侵袭时, 植物会通过激活激素介导的菌根诱导抗性 (mycorrhiza induced resistance, MIR)^[15]来增强抵抗能力。在植物感染病害时, 茉莉酸^[53-55]、水杨酸^[56]、乙烯^[57-58]、脱落酸^[59]、生长素^[60]等激素浓度会发生明显变化, 系统性抗性增强, 而 AMF 的

定殖则能够更好地调节这些信号物质的分泌, 通过多通路调控进一步增强植物系统性抗性。见表 3。

林熠斌等^[54]研究发现将摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* 接种在受茄链格孢菌 *Alternaria solani* 侵染的番茄根部时, 叶片茉莉酸代谢通路脂氧合酶、丙二烯氧化物环化酶等关键酶活性显著提高, 茉莉酸信号受体基因 (*COII*) 表达显著上调, 推测摩西斗管囊霉可以通过调控茉莉酸介导的植物防御体系, 来增强番茄对茄链格孢菌的抗病性。枸橘 *Poncirus trifoliata* (L.) Raf. 受到柑桔溃疡病菌 *Xanthomonas axonopodis* pv. *citri* 侵染后, 在其根部施加隐类球囊霉 *Paraglomus occultum* 菌剂后, 会改变内源性水杨酸浓度, 并激活茉莉酸-水杨酸防御体系, 刺激枸橘产生离子、抗病蛋白等信号分子, 降低发病率^[56]。Velivelli¹等^[46]获得了类似结果, 发现根内根孢囊霉 *Rhizophagus irregularis* 在提高马铃薯 *Solanum tuberosum* L. 立枯丝核菌 *Rhizoctonia solani* 致病抗性时会激活 *ERF3* 基因表达, 产生乙烯, 影响水杨酸和茉莉酸的合成, 从而增强相应植物防御体系抗性, 降低发病率。

表 3 AMF 协同植物激素增强植物病原微生物胁迫抗性作用机制

Table 3 Synergetic mechanism of AMF and phytohormone on improving plant tolerance to pathogen microorganisms

病害名称	病原微生物	植物种类	植物激素种类	AMF 种类	AMF 与植物激素关系	作用机制	文献
根腐病、炭腐茄链格孢菌病、早疫病	皮镰孢菌	菜豆、番茄	茉莉酸	摩西斗管囊霉、聚丛球囊霉 <i>Glomus aggregatum</i> 、珠状巨孢囊霉 <i>Gigaspora margarita</i> 、根内球囊霉	显著增加茉莉酸含量	控制营养物质的储存, 增强植株对坏死性病菌的抗性。	52-55
溃疡病	柑桔溃疡病菌	枸橘	水杨酸	隐类球囊霉	降低水杨酸含量	刺激植株产生离子、抗病蛋白等信号分子, 激活机体防御反应	56
立枯病	立枯丝核菌	马铃薯	乙烯	根内根孢囊霉	调节茉莉酸、乙烯含量	与茉莉酸协同增强植株对坏死性病菌的抗性	46,57-58
灰霉病	灰葡萄球菌 <i>Botrytis cinerea</i>	番茄	脱落酸	摩西球囊霉	显著降低脱落酸含量	促进茉莉酸分泌, 与茉莉酸协同抗病, 增强植株对坏死性病菌抗性	59
立枯病	立枯丝核菌	黄瓜	生长素	地表球囊霉	诱导植株积累生长素, 促进植株生长	协调水杨酸含量, 间接发挥抗病作用	60

3.2 提高抗氧化酶活性

植物抗氧化系统负责清除体内活性氧,维持活性氧的产生和清除处于动态平衡。植物遭受病原感染时,植物体会产生高浓度的活性氧,如过氧化氢、超氧阴离子和羟基自由基,这些高浓度的活性氧会对自身细胞产生毒害作用,而超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶等则能够清除高浓度活性氧,从而降低活性氧对植物细胞的毒害作用,直接增强植株的抗病害能力^[61-63]。研究证实,摩西球囊霉等 AMF 能够显著提高,由尖孢镰刀菌造成的病变植株的超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶含量及酶活,增强宿主抗氧化能力,降低枯萎病发病率^[64]。此外,摩西球囊霉还可通过提高杨树 *Populus L.*超氧化物歧化酶和苯丙氨酸解氨酶、几丁质酶和 β -1, 3-葡聚糖酶活性,显著降低由聚生小穴壳菌 *Dothiorella gregaria* 侵染引起的杨树发病率,降幅高达 40%^[65]。

3.3 提高植物营养物质吸收能力和光合作用水平

提高宿主植物对磷、氮、水分等营养物质的吸收能力是 AMF 最早被证实的功能之一,随后发现,AMF 的定殖还可促进光合作用。提高营养物质吸收和提升光合作用水平是促进植物生长、增强胁迫抗性的 2 大因素,有研究将其归纳为“生长稀释效应”^[52]。研究发现,AMF 可通过与宿主植物形成菌根网络 (common mycorrhizal networks, CMN)^[4] 促进磷素、 Mg^{2+} 、 K^+ 、 P^{3+} 等营养元素的吸收,从而增强番茄^[66]、玉米^[67-68]、向日葵 *Helianthus annuus L.*^[52] 对枯纹病、根腐病和木炭腐病等疾病抗性。湛蔚等^[65] 研究发现,在受聚生小穴壳菌感染的杨树幼苗根部接种摩西球囊霉,可使叶片中叶绿素含量提高 110.51%、可溶性蛋白含量提高 200%,显著提升了光合作用水平,增强了抗病能力。

3.4 改善植物根系结构

AMF 与宿主植物属于共生关系,促进植物生长的同时,其菌丝可以将邻近植物的根部连接起来,形成共同的菌根网络^[4]。Giovannetti 等^[69] 通过显微观察发现球囊霉属不同真菌形成菌根网络后,其菌丝会发生融合、菌丝壁溶解、细胞核迁移、原生质体流动,促进了菌种之间的物质交流。宏观上,AMF 能够使宿主植物的根系长度增加、直径变大、根系分支增多,更有利于根系扩展延伸、营养物质吸收以及病菌侵染速度延缓^[70]。微观上,AMF 能够穿过根的表皮、外皮层和皮层细胞层,改变根系细胞

分列分化速度,使细胞壁木质化速度加快、根尖细胞层数增多、表皮加厚,从而减缓病原体对根系的深度侵染^[71]。

3.5 与病原微生物竞争生态位点,提高根系分泌物浓度

AMF 与病原微生物在宿主植物根系附着位点上有着相同的位点,在空间生存上属于竞争关系,AMF 与病原体竞争附着点可以抑制病原体与宿主植物结合,降低病原体的侵染率。相反,当病原体尤其是真菌病原体占优势时,AMF 的竞争作用就会受到抑制,从而抗病害作用降低^[63,71]。Tabin 等^[72] 研究发现,聚生球囊霉通过与沉香 *Aquilaria agallocha* Roxb. 猝倒病致病菌瓜果腐霉菌 *Pythium aphanidermatum* 竞争附着位点,降低发病率。

植物能够通过根系分泌物调节周围土壤环境,使环境更利于植物生长。研究发现,AMF 通过诱导调节植物根系产生的氨基酸等分泌物浓度,从而改变周围土壤 pH 值,改善微生物群落结构,抑制病原菌生长繁殖,降低植物感染风险^[71]。AMF 玫瑰红巨孢囊霉 *Gigaspora rosea*^[73] 菌根及其根外菌丝可贯穿于土壤颗粒间极小的孔隙,其分泌物,如有机酸、多胺等可作为土壤颗粒间粘着的吸附剂,促进土壤团粒结构形成,改善土壤 pH、水稳定性、通气性、透水性,提高氧化还原电位 (oxidation-reduction potential, Eh),增强植株胁迫抗性,抵御病原微生物感染^[1,47]。

3.6 与益生微生物协同增强防御抗性

AMF 除直接作用于植物,协同提高病原微生物胁迫抗性外,还可与中华根瘤菌、DSE 等内生真菌以及荧光假单胞菌 *Pseudomonas fluorescens* 等根际促生微生物 (plant growth promoting rhizobacteria, PGPR) 产生协同增效作用,增强对病原微生物的防御抗性 (表 4)。

研究发现,幼套球囊霉、香柱菌属单独或联合使用均能抑制黑麦草 *Lolium perenne L.* 中由麦根腐平脐蠕孢菌 *Bipolaris sorokiniana* 导致的叶斑病发病率,且协同效果更好;作用机制显示,二者主要通过增加植物 β -1, 3-葡聚糖酶和木质素等关键物质活性,破坏病原菌细胞壁结构,从而减轻病害损害程度,降低叶斑病发生率。当纳氏酒香酵母和双网无梗囊霉 *Acaulospora bireticulata*、地管柄囊霉 *Funneliformis geosporum*、摩西管柄囊霉共同接种时,通过促进向日葵对 Mg^{2+} 、 K^+ 、 P^{3+} 等营养物质

表4 AMF 协同益生菌增强植物病原微生物胁迫抗性机制

Table 4 Synergetic mechanism of AMF and probiotic microorganism on improving plant tolerance to pathogen microorganisms

病害名称	病原微生物	植物种类	益生菌种类	AMF 种类	协同机制	文献
茎叶黑斑病	苜蓿茎点霉 <i>Phoma medicaginis</i>	紫花苜蓿	中华根瘤菌	摩西斗管囊霉	AMF 显著增加根瘤的形成; 根瘤菌增加 AMF 定殖的根长百分比, 共同改善植株营养, 降低发病率	48-49
枯萎病	镰刀菌 <i>Fusarium</i> sp.	紫花苜蓿	中华根瘤菌	摩西斗管囊霉	增加植株营养吸收, 促进植株生长, 增强系统抗性	48-49
线虫病	南方根结线虫	黄瓜	深色有隔内生真菌 列维勒茎点霉 <i>Phoma leveillei</i>	摩西斗管囊霉、地表球囊霉、光壁无梗囊霉 <i>Acaulospora laevis</i> 、全球盾巨孢囊霉 <i>Scutellospora aurigloba</i>	相互增加在植株的定殖率, 共同促进植株生长, 降低发病率	16
灰霉病	灰葡萄球菌	茄子 <i>Solanum melongena</i> L.、 辣椒 <i>Capsicum annuum</i> L.	植物共生放线菌	摩西斗管囊霉、地表球囊霉	相互促进定殖; 促进植株生长, 降低植株的病情指数	50
枯萎病	尖孢镰刀菌	甜瓜	哈茨木霉	根内球囊霉、摩西球囊霉、近明球囊霉 <i>Glomus claroideum</i> 、缩球囊霉	提高 AMF 定殖率, 增加磷利用率, 改善营养状况, 增强植株对病原菌拮抗作用	23,74
叶斑病	麦根腐平脐蠕孢菌	黑麦草	香柱菌属	幼套球囊霉	增加寄主植物中与疾病抗性相关的 β -1,3 葡聚糖酶、几丁质和茉莉酸含量	51
炭疽病	炭疽菌	向日葵	纳氏酒香酵母	双网无梗囊霉、地管柄囊霉、摩西斗管囊霉	纳氏酒香酵母通过提供维生素 B ₁₂ 来促进 AMF 菌根的发育	52
立枯病	立枯丝核菌	马铃薯	假单胞菌	根内根孢囊霉	与 AMF 相互促进激活防御体系; 激活 <i>ERF3</i> 基因表达, 产生乙烯, 提高抗病性	46
黑胫病	禾谷镰刀菌 <i>Gaeumannomyces graminis</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	荧光假单胞菌	摩西球囊霉	促进 AMF 定殖, 增加营养物质积累, 增强抗病性	75
枯萎病	南方根结线虫	番茄	芽孢杆菌 <i>Bacillus</i> sp.、多粘芽孢杆菌 <i>Bacillus polymyxa</i>	地表球囊霉、摩西球囊霉	与 AMF 相互促进定殖, 增加磷等营养元素积累, 增强抗病性	76

吸收, 减小丙二醛含量等协同增效作用, 降低由菜豆壳孢菌引起的根腐病和木炭腐病发病率^[50]。此外, 纳氏酒香酵母还可产生大量的维生素 B₁₂, 其对 AMF 定殖及菌根生长具有显著促进作用。研究发现, 在感染茎点霉 *Phoma medicaginis* 导致根腐病和枯萎病的紫花苜蓿 *Medicago sativa* L. 中, AMF 摩西管柄囊霉与中华根瘤菌存在积极的互作效果。摩西管柄囊霉能够增加植株对磷和氮的吸收, 帮助根瘤菌克服因土壤无机磷缺少而造成根瘤减少的情况, 而中华根瘤菌能够固定大气中的氮, 保证植株氮元素的充足供应, 同时增加摩西管柄囊霉的定殖率及根长百分比, 促进植株生长。此外, 二者还可以诱导紫花苜蓿积累更多与疾病相关的抗氧化酶、植物水解酶和植物激素, 增强防御系统; 促进植株养分吸收和生长, 发挥“生长稀释效应”, 降低患病程度, 从而

达到协同抗病效果^[48-49]。DSE、植物共生放线菌、哈茨木霉、假单胞菌 *Pseudomonas* sp. 等与 AMF 之间同样存在着协同增效效果, 协同增效机制与前面所述基本类似。

4 结语与展望

AMF 在促进植物营养物质吸收, 代谢产物积累、环境胁迫抗性改善方面的作用已相对清晰, 明确其提高宿主植物病原微生物胁迫抗性机制对研制生防制剂, 实施中药生态种植, 发展绿色农业, 改善药材和农产品质量具有重要的理论和实践意义。目前, 关于 AMF 提高宿主植物病原微生物胁迫抗性分子机制的研究相对薄弱, 对 AMF、病原微生物、植物三者之间的关系有待进一步研究, 如 AMF 与病原微生物之间的直接拮抗关系在植物防御抗性中的作用比重和作用机制, AMF 是如何调控植物防御

体系的, 信号物质是什么。随着代谢组学、基因组学和蛋白组学联合分析技术的发展, 为阐明上述问题提供了可能性。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 阮仕琴, 陶刚, 娄璇, 等. 丛枝菌根真菌生态功能及其与共生植物互作机理 [J]. 中国土壤与肥料, 2022(5): 237-244.
- [2] 陈保冬, 于萌, 郝志鹏, 等. 丛枝菌根真菌应用技术研究进展 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(3): 1035-1046.
- [3] 胡海玲, 马钰雯, 耿赫阳, 等. 丛枝菌根真菌 AMF 提高植物抗逆性的组学技术研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 2022, 28(10): 1928-1936.
- [4] 曹本福, 姜海霞, 刘丽, 等. 丛枝菌根菌丝网络在植物互作中的作用机制研究进展 [J]. 应用生态学报, 2021, 32(9): 3385-3396.
- [5] 王幼珊, 刘润进. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录 [J]. 菌物学报, 2017, 36(7): 820-850.
- [6] 黄艳飞, 吴庆丽, 万群, 等. 丛枝菌根真菌的研究进展 [J]. 现代农业, 2019(12): 9-12.
- [7] 向丹, 徐天乐, 李欢, 等. 丛枝菌根真菌的生态分布及其影响因子研究进展 [J]. 生态学报, 2017, 37(11): 3597-3606.
- [8] Deng J, Li F, Duan T Y. *Claroideogloium etunicatum* reduces leaf spot incidence and improves drought stress resistance in perennial ryegrass [J]. *Australasian Plant Pathol*, 2020, 49(2): 147-157.
- [9] Ding T T, Zhang W Z, Li Y D, et al. Effect of the AM fungus *Sieverdingia tortuosa* on common vetch responses to an anthracnose pathogen [J]. *Front Microbiol*, 2020, 11: 542623.
- [10] 祖艳群, 卢鑫, 湛方栋, 等. 丛枝菌根真菌在土壤重金属污染植物修复中的作用及机理研究进展 [J]. 植物生理学报, 2015, 51(10): 1538-1548.
- [11] Safir GR. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the resistance of onion to *Pyrenochaeta terrestris* [D]. Illinois: University of Illinois at Urbana-Champaign, 1968: 70.
- [12] 李淑君, 王兵爽, 王媛, 等. 丛枝菌根育苗缓解西瓜枯萎病的机制 [J]. 土壤学报, 2021, 58(3): 744-754.
- [13] 李敏, 孟祥霞, 姜吉强, 等. AM 真菌与西瓜枯萎病关系初探 [J]. 植物病理学报, 2000, 30(4): 327-331.
- [14] 王倡宪, 李晓林, 宋福强, 等. 两种丛枝菌根真菌对黄瓜苗期枯萎病的防效及根系抗病相关酶活性的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(1): 53-57.
- [15] 杨立. 丛枝菌根真菌对丹参根部病害的抗病性及其机理研究 [D]. 成都: 西南交通大学, 2012.
- [16] 曹敏, 胡开治, 刘燕琴, 等. 丛枝菌根真菌对茅苍术实生苗生长及根腐病发生的影响 [J]. 安徽农业大学学报, 2022, 49(3): 418-423.
- [17] 王海希, 郝志鹏, 张莘, 等. 丛枝菌根真菌防治尖孢镰孢枯萎病的效应、机制及其应用研究进展 [J]. 微生物学通报, 2022, 49(7): 2819-2837.
- [18] Morandi D, Gollotte A, Camporota P. Influence of an arbuscular mycorrhizal fungus on the interaction of a binucleate *Rhizoctonia* species with Myc⁺ and Myc⁻ pea roots [J]. *Mycorrhiza*, 2002, 12(2): 97-102.
- [19] 高春梅, 李敏, 刘润进. AMF 和 DSE 组合菌剂促生防线虫病效应 [J]. 菌物学报, 2016, 35(10): 1208-1217.
- [20] Li Y H, Yanagi A, Miyawaki Y, et al. Disease tolerance and changes in antioxidative abilities in mycorrhizal strawberry plants [J]. *J Japan Soc Hort Sci*, 2010, 79(2): 174-178.
- [21] 徐铭毅, 赵娜, 赵阳. 草莓炭疽病的发生与防治 [J]. 上海蔬菜, 2018(1): 65-67.
- [22] Saldajeno M G B, Hyakumachi M. The plant growth-promoting fungus *Fusarium equiseti* and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* stimulate plant growth and reduce severity of anthracnose and damping-off diseases in cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings [J]. *Ann Appl Biol*, 2011, 159(1): 28-40.
- [23] Martínez-Medina A, Roldán A, Pascual J A. Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and *Trichoderma harzianum* under conventional and low input fertilization field condition in melon crops: Growth response and *Fusarium* wilt biocontrol [J]. *Appl Soil Ecol*, 2011, 47(2): 98-105.
- [24] 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]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 2007, 71(4/5/6): 166-173.
- [25] Maya M A, Matsubara Y I. Tolerance to *Fusarium* wilt and anthracnose diseases and changes of antioxidative activity in mycorrhizal cyclamen [J]. *Crop Prot*, 2013, 47: 41-48.
- [26] Ren L X, Lou Y S, Sakamoto K, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal colonization on microbial community in rhizosphere soil and *Fusarium* wilt disease in tomato [J]. *Commun Soil Sci Plant Anal*, 2010, 41(11): 1399-1410.
- [27] 吕燕, 王文彬, 苟琪, 等. 根腐病对宁夏枸杞根区土壤丛枝菌根真菌群落的影响 [J]. 生物技术通报, 2021, 37(12): 29-40.
- [28] Saldajeno M G B, Ito M, Hyakumachi M. Interaction between the plant growth-promoting fungus *Phoma* sp.

- GS8-2 and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*: Impact on biocontrol of soil-borne diseases, microbial population, and plant growth [J]. *Australasian Plant Pathol*, 2012, 41(3): 271-281.
- [29] Bødker L, Kjølner R, Rosendahl S. Effect of phosphate and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* on disease severity of root rot of peas (*Pisum sativum*) caused by *Aphanomyces euteiches* [J]. *Mycorrhiza*, 1998, 8(3): 169-174.
- [30] Matsubara Y, Kayukawa Y, Yano M, et al. Tolerance of *Asparagus* seedlings infected with arbuscular mycorrhizal fungus to violet root rot caused by *Helicobasidium mompa* [J]. *Engel Gakkai Zasshi*, 2000, 69(5): 552-556.
- [31] Filion M, St-Arnaud M, Jabaji-Hare S H. Quantification of *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli* in mycorrhizal bean plants and surrounding mycorrhizosphere soil using real-time polymerase chain reaction and direct isolations on selective media [J]. *Phytopathology*, 2003, 93(2): 229-235.
- [32] 补娟, 崔卫东, 罗明, 等. 接种丛枝菌根真菌对棉花生长和黄萎病的影响 [J]. *新疆农业科学*, 2009, 46(3): 549-555.
- [33] 郑伟丽, 凤舞剑. 淮北地区棉花枯萎病和黄萎病的诊断与防控策略 [J]. *现代化农业*, 2021(11): 7-9.
- [34] 李继红. 茄子白粉病、红腐病、果实疫病、花腐病、绵疫病和交链孢果腐病的识别与防治 [J]. *农业灾害研究*, 2012, 2(8): 19-22.
- [35] Vos C M, Tesfahun A N, Panis B, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi induce systemic resistance in tomato against the sedentary nematode *Meloidogyne incognita* and the migratory nematode *Pratylenchus penetrans* [J]. *Appl Soil Ecol*, 2012, 61: 1-6.
- [36] 盛萍萍, 王彬, 苑学霞, 等. AM 真菌诱导的番茄信号物质及其对根结线虫的抑制效应 [J]. *植物病理学报*, 2012, 42(3): 323-327.
- [37] Vos C, Schouteden N, van Tuinen D, et al. Mycorrhiza-induced resistance against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* involves priming of defense gene responses in tomato [J]. *Soil Biol Biochem*, 2013, 60: 45-54.
- [38] 晋治波, 解玲, 朱正杰, 等. 丛枝菌根真菌对不同番茄品种抗根结线虫病的影响 [J]. *微生物学通报*, 2021, 48(3): 755-764.
- [39] Bañuelos J, Trejo D, Alarcon A, et al. The reduction in proline buildup in mycorrhizal plants affected by nematodes [J]. *J Soil Sci Plant Nutr*, 2012, 12(2): 263-270.
- [40] 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.
- [41] Lax P, Becerra A G, Soteras F, et al. Effect of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* on the false root-knot nematode *Nacobbus aberrans* in tomato plants [J]. *Biol Fertil Soils*, 2011, 47(5): 591-597.
- [42] 李海燕, 刘润进, 束怀瑞. 丛枝菌根真菌与大豆胞囊线虫相互作用研究初报 [J]. *植物病理学报*, 2002, 32(4): 356-360.
- [43] 张峰, 段廷玉, 闫飞扬, 等. 丛枝菌根真菌与根际微生物的互作 [J]. *草业科学*, 2014, 31(9): 1673-1685.
- [44] 朱红惠, 龙良坤, 羊宋贞, 等. AM 真菌对青枯菌和根际细菌群落结构的影响 [J]. *菌物学报*, 2005, 24(1): 137-142.
- [45] 刘先良. 接种丛枝菌根真菌对烟草生长及烟草青枯病的影响 [D]. 重庆: 西南大学, 2014.
- [46] Velivelli S L, Lojan P, Cranenbrouck S, et al. The induction of Ethylene response factor 3 (ERF₃) in potato as a result of co-inoculation with *Pseudomonas* sp. R41805 and *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 - A possible role in plant defense [J]. *Plant Signal Behav*, 2015, 10(2): e988076.
- [47] 储薇, 郭信来, 张晨, 等. 丛枝菌根真菌-植物-根际微生物互作研究进展与展望 [J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2022, 30(11): 1709-1721.
- [48] Gao P, Li Y D, Guo Y N, et al. Co-inoculation of lucerne (*Medicago sativa*) with an AM fungus and a rhizobium reduces occurrence of spring black stem and leaf spot caused by *Phoma medicaginis* [J]. *Crop Pasture Sci*, 2018, 69(9): 933.
- [49] Wang X, Ding T, Li Y, et al. Dual inoculation of alfalfa (*Medicago sativa* L.) with Funnelliformis mosseae and *Sinorhizobium medicae* can reduce *Fusarium* wilt [J]. *J Appl Microbiol*, 2020, 129(3): 665-679.
- [50] 宁楚涵, 李文彬, 张晨, 等. 丛枝菌根真菌与放线菌对辣椒和茄子的促生防病效应 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(9): 3195-3202.
- [51] Guo Y E, Gao P, Li F, et al. Effects of AM fungi and grass endophytes on perennial ryegrass *Bipolaris sorokiniana* leaf spot disease under limited soil nutrients [J]. *Eur J Plant Pathol*, 2019, 154(3): 659-671.
- [52] Nafady N A, Hashem M, Hassan E A, et al. The combined effect of arbuscular mycorrhizae and plant-growth-promoting yeast improves sunflower defense against *Macrophomina phaseolina* diseases [J]. *Biol Control*, 2019, 138: 104049.
- [53] Eke P, Adamou S, Fokom R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi alter antifungal potential of lemongrass

- essential oil against *Fusarium solani*, causing root rot in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) [J]. *Heliyon*, 2020, 6(12): e05737.
- [54] 林熠斌, 杨玉瑞, 黄荣雪, 等. 茉莉酸介导丛枝菌根真菌诱导番茄抗早疫病的机制 [J]. *生态学报*, 2020, 40(7): 2407-2416.
- [55] Pieterse C M J, Van der Does D, Zamioudis C, *et al.* Hormonal modulation of plant immunity [J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2012, 28: 489-521.
- [56] Zhang Y C, Zou Y N, Liu L P, *et al.* Common mycorrhizal networks activate salicylic acid defense responses of trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*) [J]. *J Integr Plant Biol*, 2019, 61(10): 1099-1111.
- [57] Spoel S H, Dong X N. Making sense of hormone crosstalk during plant immune responses [J]. *Cell Host Microbe*, 2008, 3(6): 348-351.
- [58] Lorenzo O, Piqueras R, Sánchez-Serrano J J, *et al.* ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense [J]. *Plant Cell*, 2003, 15(1): 165-178.
- [59] Fiorilli V, Catoni M, Francia D, *et al.* The arbuscular mycorrhizal symbiosis reduces disease severity in tomato plants infected by *Botrytis cinerea* [J]. *J Plant Pathol*, 2011, 93(1): 237-242.
- [60] 贺忠群, 李焕秀, 汤浩茹. 立枯丝核菌侵染下 AMF 对黄瓜内源激素的影响 [J]. *中国农学通报*, 2010, 26(17): 187-190.
- [61] 刘芳洁. 菌根真菌提高紫苏根腐病抗性的机制研究 [J]. *江苏农业科学*, 2018, 46(11): 78-81.
- [62] Liu J, Matsubara Y I. Changes in SOD isozyme in mycorrhizal asparagus inoculated with *Fusarium oxysporum* [J]. *Plant Root*, 2016, 10: 26-33.
- [63] 卜宣尹, 杨卫丽. 植物内生菌抑菌机制和抑菌次生代谢产物的研究进展 [J]. *现代药物与临床*, 2021, 36(10): 2200-2206.
- [64] 赵菊莲. 丛枝菌根真菌诱导草莓枯萎病抗性机理研究 [J]. *北方园艺*, 2013(17): 115-117.
- [65] 湛蔚, 刘洪光, 唐明. 菌根真菌提高杨树抗溃疡病生理生化机制的研究 [J]. *西北植物学报*, 2010, 30(12): 2437-2443.
- [66] Merrild M P, Ambus P, Rosendahl S, *et al.* Common arbuscular mycorrhizal networks amplify competition for phosphorus between seedlings and established plants [J]. *New Phytol*, 2013, 200(1): 229-240.
- [67] 黄京华, 曾任森, 骆世明. AM 菌根真菌诱导对提高玉米纹枯病抗性的初步研究 [J]. *中国生态农业学报*, 2006, 14(3): 167-169.
- [68] Mathur S, Sharma M P, Jajoo A. Improved photosynthetic efficacy of maize (*Zea mays*) plants with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) under high temperature stress [J]. *J Photochem Photobiol B Biol*, 2018, 180: 149-154.
- [69] Giovannetti M, Azzolini D, Citernes A S. Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, 65(12): 5571-5575.
- [70] 侯劲炜, 胡君利, 吴福勇, 等. 丛枝菌根真菌的抑病功能及其应用 [J]. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(5): 941-951.
- [71] 邓杰. AM 真菌与禾草内生真菌影响多年生黑麦草叶斑病的机制研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2021.
- [72] Tabin, Arunachalam, Shrivastava, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on damping-off disease in *Aquilaria agallocha* Roxb. seedlings [J]. *Trop Ecol*, 2009, 50(2): 243-248.
- [73] Bais H P, Weir T L, Perry L G, *et al.* The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 233-266.
- [74] 谢琳淼, 常春丽, 姚志红, 等. 哈茨木霉对紫羊茅和草地早熟禾的促生及抗性诱导作用 [J]. *草业科学*, 2018, 35(9): 2079-2086.
- [75] Behn O. Influence of *Pseudomonas fluorescens* and arbuscular mycorrhiza on the growth, yield, quality and resistance of wheat infected with *Gaeumannomyces graminis* [J]. *J Plant Dis Prot*, 2008, 115(1): 4-8.
- [76] Liu R J, Dai M, Wu X, *et al.* Suppression of the root-knot nematode [*Meloidogyne incognita* (Kofoid & White) Chitwood] on tomato by dual inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria [J]. *Mycorrhiza*, 2012, 22(4): 289-296.

[责任编辑 时圣明]