

# 菌根真菌增强植物抗盐碱胁迫能力的研究进展

揣泽尧, 王冬梅

(北京林业大学 水土保持学院, 北京 100083)

**摘要:** 土壤盐碱化是一个全球性问题, 我国盐碱化土壤面积较大, 严重影响当前农业发展, 因此提高植物抗盐碱胁迫能力, 盐碱土壤改良已成为当前我国生物科学面临的重大课题之一。菌根真菌是生态系统中普遍存在的土壤微生物, 它在增强寄主植物的抗盐碱胁迫能力中的作用逐渐引起国内外学者的广泛关注。笔者从盐碱胁迫下菌根真菌对植物生长、营养吸收的影响, 和菌根真菌提高植物抗盐碱胁迫能力的机理两方面, 对近年来国内外有关研究成果进行了综述。同时也对当前研究中存在的问题以及今后的研究方向进行了探讨。

**关键词:** 菌根真菌; 植物; 抗盐碱能力

中图分类号: S432.4 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2010)增刊-0254-05

## Resource Status of Mycorrhizal Fungi Increase Plant Saline-alkaline Tolerance

CHUAI Ze-yao WANG Dong-mei

(School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract** Salinization is a compelling global problem and large area of China is covered by saline-alkali soil which has imposed severe influence over the agricultural development. Therefore, improving the salt-alkaline resistance of plants and reforming soil structure have been a very challenging issue to biological science. Mycorrhizal fungi are soil microorganisms universally existing in the ecological system, and they play a significant role in increasing the salt-alkaline resistance in the host plants, which has drawn increasing attention of scholars both at home and abroad. This article reviews recent national and international academic achievements based on the effects of mycorrhizal fungi on the growth and nutrition absorption of plants under salinity-alkalinity stress and the mechanism of the improvement of the plants' salt resistance. Furthermore, it also probes into current challenging issues and research tendency in the near future.

**Key words** Mycorrhizal fungi; Mycorrhizal plant; Saline-alkaline tolerance

土壤盐碱化是一个全球性问题, 盐碱土约占地球陆地总面积的 25%, 我国约有 0.27 亿  $\text{hm}^2$  盐碱土, 约占我国耕地总面积的 10%<sup>[1,2]</sup>, 因此, 改良土壤盐碱结构, 提高植物抗盐碱胁迫能力已成为我国生物科学的一个重大课题。我国对盐碱地修复的传统方法主要集中在通过井、沟、渠结合进行合理灌排的物理措施和施用化学改良剂的化学措施来降低土壤盐碱化程度以使得植物生长; 利用生物措施改良盐碱环境或是提高植物抗盐碱性的研究是近年来盐碱地改良利用的新方向<sup>[3,4]</sup>。

菌根 (Mycorrhiza) 是土壤中的菌根真菌与高等植物的根系形成的一种共生体。菌根真菌广泛存在于农田、森林、盐碱地、矿山等各种陆地生态系统中。

1885 年, 德国人 Frank<sup>[5]</sup> 最先报道了植物根系与土壤中一类真菌的共生现象 (Symbiosis), 他将这种土壤与植物根系的共生体称为菌根 (Mycorrhiza)。大部分陆生植物以及绝大多数的农作物都可形成菌根。大量研究表明, 接种菌根真菌均能显著促进宿主植物的生长, 促进植物对 P、K、N 等元素的吸收, 提高植物成活率, 增强植物抗性。

菌根真菌用于盐碱地不仅可以减少化学制剂的使用量、减轻环境压力, 降低盐碱程度, 对于退化土壤的恢复有良好的改良作用, 在盐碱地修复中有着广阔的应用前景。关于菌根真菌增强植物耐盐碱能力方面的研究, 国内外的专家学者已进行了一些研究。Rozema 等<sup>[6]</sup> 试验证明, 在盐分胁迫下菌根可以

收稿日期: 2010-11-01

基金项目: 国家自然科学基金 (30872075); “十一五”林业科技支撑计划盐碱地造林技术研究 (2006BAD03A0305)

作者简介: 揣泽尧 (1985-), 男, 辽宁阜新人, 硕士, 主要从事盐碱地改良方面的研究。

通讯作者: 王冬梅 (1963-), 女, 河北人, 教授, 博士, 主要从事水土保持与荒漠化防治方面的研究。

促进 *A. tripolium* 叶片的伸长, 王幼珊等<sup>[7]</sup>做了 AM 真菌抗盐碱菌株的筛选工作, 冯固等<sup>[8, 9]</sup>做了菌根提高作物耐盐能力的初报。

## 1 盐胁迫对接种植物生长及营养吸收的影响

菌根真菌一旦与植物根系建立菌根的结构, 发达的根外菌丝帮助寄主植物吸收更多的矿质营养元素, 特别是磷。菌根既能促进植物对可溶性磷的吸收, 又能提高植物对难溶性磷和有机磷的利用。试验表明, 一旦植物根系形成 AM, 植物会主要依赖真菌菌丝提供磷酸盐, 而降低自身的吸收能力。接种菌根后植物对磷的吸收随施磷量的增加而下降。在低磷土壤中, AM 能显著提高植物吸磷能力。唐振尧等<sup>[10]</sup>利用磷矿粉培育柑橘, 接种 AMF 的植株其干物质比无菌根的多 1 倍以上, 并认为这可能是因为 AM 的菌丝能同这些难溶性磷的颗粒接触得更为紧密, 比较容易吸收这些离子态磷。在辣椒上, AM 使其吸磷量提高 41% ~ 188%<sup>[11]</sup>。在茶树上, 王曙光等<sup>[12]</sup>指出接种 AMF 后茶树茎叶中 P 的总含量明显高于对照。林智<sup>[13]</sup>试验表明茶树接种 AMF 同时施磷矿粉处理的茶树叶片含磷量较对照增加 41%, 特别是在施磷矿粉的条件下, 叶片含磷量比对照增加 87%, 茶树整株的吸磷量是对照的 3 倍。贺超兴等<sup>[14]</sup>研究指出, 各种丛枝菌根共生微生物接种后对番茄幼苗生长发育和矿质元素吸收有很好的改善和促进作用, 特别是对 P、K 吸收作用显著, 对番茄干质量有明显增加作用。刘晓捷等<sup>[15]</sup>研究指出, AMF 侵染葡萄根系形成菌根共生体与其建立共生关系后, 能显著增加巨峰葡萄扦插苗的生长量, 增加植株的 N、P 含量, 但对 K 含量无显著促进作用。

菌根除了帮助植物吸收 P 外, 也影响其他元素的吸收。已有的试验结果表明, 在盐胁迫下菌根真菌还可以增加植物对 N、K、Cu、Fe、Ca、Zn、B 的吸收。接种 AMF 提高了整株烟草的含 K 量, 促进黄瓜对 R、Mn、Zn, 辣椒对 Zn、Cu、Mn、Fe 以及莴苣对 Zn、S 的吸收<sup>[16]</sup>。Fitter 周文龙等<sup>[17]</sup>报道了 AM 对 S、Cu、Zn、Rb 等矿质营养元素的吸收和运输具有很大作用。王发园等<sup>[18]</sup>研究指出, 接种 AMF 可以促进海州香薷向地上部转运 Cu, 提高其地上部分 Cu 吸收量。林智<sup>[13]</sup>报道茶树接种 AMF 后叶片中 K、Cu、Fe 的含量显著高于对照; Zn、Mn、Ca、Mg、Na 的含量没有显著变动。

Guttay<sup>[19]</sup>发现菌根真菌促进糖槭树在盐渍土壤上的生长。Herrieletal<sup>[20]</sup>首先证实, 在 NaCl 胁迫下接种 *Glomus fasciculatus* 和 *Gigasporae margarita* 两种

AM 真菌对洋葱和辣椒有促进作用。Yano-Melo 等<sup>[21]</sup>对香蕉的研究表明, 盐胁迫下接种 *G. etunicatum*、*G. clarum* 和 *Acaulospora scrobiculata* 都显著提高了香蕉的生长速率, 其中 *G. clarum* 对香蕉根系干质量 (80%)、地上部干质量 (83%) 和总叶面积 (60%) 促进效果最好。Sharifi 等<sup>[22]</sup>研究结果表明, 在不同 NaCl 浓度 (0、50、100、150、200 mmol/L) 下, 接种 *G. etunicatum* 显著提高大豆植株地上部和地下部鲜质量和干质量; 假若 *G. etunicatum* 预先进行 NaCl 处理, 促进生长的效果也显著高于没有预先处理的。Ruiz 等<sup>[23]</sup>发现, 在盐胁迫条件下菌根化植株根和芽的干重比非菌根化植株高, 并且随着盐胁迫的增强前者比后者降低幅度小。冯固等<sup>[24]</sup>观察了盐胁迫对 AM 形成及 AM 对植物耐盐性的影响, 发现随着土壤中 NaCl 水平的提高, 棉花、大豆、玉米和甜瓜的根系和地上部的生长均呈递减趋势, 接种 AMF 后 4 种植物的生长量都有不同程度的增加。在同等水平盐胁迫条件下, 菌根植物比非菌根植物生物产量高, 受到的盐伤害小, 但在低盐水平下, AMF 的作用不明显。虽然 AM 在一定程度上提高了植物的耐盐胁迫能力, 但是盐胁迫也对 AMF 产生了一定的负面影响。试验表明, 在达到一定盐度后, 植物的菌根侵染率和孢子量与盐度呈负相关。盐胁迫主要通过减缓或抑制孢子萌发、阻碍菌丝生长等间接影响真菌的传播、菌根的形成及菌根的功能<sup>[25]</sup>。Zwiazek 等<sup>[26]</sup>对 ECM 接种的木本植物进行研究, 发现接种后促进了植物的生长。黄艺等<sup>[27]</sup>以油松为试材, 在自然盐碱土上接种外生菌根, 表明外生菌根真菌具有缓解盐碱土壤对植物生长量增长的抑制作用。Isabella<sup>[28]</sup>等通过试验也发现, 未接种的洋葱由于 P 亏缺生长矮小, 接种后缓解了 P 亏缺和盐的影响, 其地上部分的生物量增加; 而对于未接种的洋葱, 虽然施加 P 降低了盐胁迫的影响, 但是影响程度不如接种明显。

## 2 菌根真菌提高植物抗盐碱胁迫能力的机理

### 2.1 促进植物吸收矿质养分, 增强抗盐碱性

许多研究发现, 在盐胁迫下, 菌根加强了植物对营养物质的吸收, 抑制过量的 Na 盐在植株地上部分的积累, 促进植物的生长。尤其是在 P 缺乏的条件下, P 营养的改善是植物抗盐能力增加的关键<sup>[29-32]</sup>。接种后, 植株地上部分 P 含量明显高于对照, 地下部分 Na 含量较高, 减少了对植物体的胁迫。Pfeifer 等<sup>[33, 34]</sup>发现盐胁迫与施磷的交互作用对植物吸收矿质养分影响较大, 植株体内 Na<sup>+</sup> 浓度主

要受 P 的吸收量控制, P 吸收增加使 Na 的吸收减少。这些研究结果显示, 菌根真菌可能通过增加寄主植物对 P 的吸收, 增加植物抗盐碱胁迫的能力。

Ruiz 等<sup>[35-37]</sup>研究表明, 当非菌根植物体内磷浓度与菌根植物相同, 甚至高于菌根植物时, 菌根植物叶片的  $\text{CO}_2$  交换速率、蒸腾速率、气孔导度及水分利用效率等均明显高于非菌根植物, 因此认为 VA 菌根真菌提高植物耐盐性是生理方面的原因。

## 2.2 改善植物体内元素平衡, 增强抗盐碱性

在盐胁迫条件下, 植物与菌根真菌的互惠关系可以改善植物体内的元素平衡。菌根能增加植株 P、Zn 含量, 同时减少 Na 的含量。对耐盐碱植物生理代谢的研究表明, 植物耐盐机理的实质就是  $\text{Na}^+$  与其他离子的代谢关系问题。盐胁迫使植株体内 P 和 S 的含量减少, 而 Na、K 和 Cl 的含量增加。在土壤中, Cl 与  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  和  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{Na}^+$  与  $\text{K}^+$  离子之间存在竞争性吸收, 增加土壤中  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$  的比例, 或施加 N、P 都可以降低  $\text{Na}^+$  和 Cl 在植株体内的相对含量, 从而减轻离子毒害、提高植物的耐盐性<sup>[38-40]</sup>。与不接种的对照植株相比, 接种植株体内  $\text{Na}^+$  和 Cl 含量较低, 而  $w(\text{K})/w(\text{Na})$ 、 $w(\text{Ca})/w(\text{Na})$ 、 $w(\text{P})/w(\text{Na})$ 、 $w(\text{P})/w(\text{Cl})$  值较高<sup>[41]</sup>。研究表明, 菌根真菌能够调节植物体内的离子平衡, 降低盐害离子的相对含量, 达到增高植株 P、Zn 的含量, 减轻质膜和酶损伤程度, 从而减轻离子植物生理毒害。同时, 菌根真菌还能间接改善植物体内的激素平衡, 促进植物生长<sup>[24]</sup>。

也有研究显示, 在许多木本植物中, 氯离子比钠离子更具有危害性。在氯离子存在的条件下, 植物呈现更大的叶危害。在过量 NaCl 和  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  条件下生长的植物, 在 NaCl 中的植物其地上部分钠离子含量更高一些。氯离子通过改变膜油脂组成、修正膜渗透性, 进而改变了对钠离子的吸收<sup>[42]</sup>。在根部, Cl 离子浓度影响了整体盐积累速率, 降低了植物生长<sup>[43]</sup>。菌根真菌通过减少植物叶片中 Cl 积累, 从而保证了植物光合作用的正常<sup>[31]</sup>。

## 2.3 改变植物水分吸收, 促进抗盐碱性

造成植物生理性缺水是盐碱胁迫对植物生长的主要影响。改善植物吸水能力或提高水分利用效率, 能间接增加植物的抗盐碱胁迫能力。

菌根能通过改变植物组织结构增强其水分吸收能力, 进而增加其抗盐碱性。菌根通过改变植物根部结构, 提高植物水势, 从而增加其抗盐碱性<sup>[44, 45]</sup>。菌根真菌在与植物形成菌根的过程中, 根系分生组织活性受到抑制, 改变了植物根系形态, 导致了不定

根和侧根数量大量增加, 这种特殊的菌根结构, 增强植物根系活力, 促进根系水分吸收<sup>[44, 46-48]</sup>。

在盐碱胁迫下, 菌根能够增加植物水分含量, 提高植株水势, 同时, 其水分利用率也比非菌根植物高<sup>[49]</sup>。刘润进等<sup>[50, 51]</sup>认为, 菌丝吸收的直接作用, 以及改善植物矿质营养状况和改变内源激素平衡状况的间接作用, 共同影响植物的水分代谢。通过改变水分代谢增加植物体含水量或植物体细胞水势, 菌根达到了增加其寄主植物抗盐碱胁迫能力的目的。

## 2.4 改变植物组织渗透调节能力, 增强植物体抗盐碱性

碱性盐胁迫下, 菌根真菌通过改变植物体内碳水化合物和氨基酸的含量和组成, 改变根组织中的渗透平衡, 减少植物对 Na 离子和 Cl 离子的吸收, 提高植物耐盐能力<sup>[52-54]</sup>。有研究显示, 菌根真菌可能通过增加植物根系中的可溶性糖达到改变根系渗透压<sup>[41]</sup>。冯固等在研究中发现, 在盐胁迫条件下, 接种的玉米叶片脯氨酸含量显著低于不接种玉米的叶片脯氨酸含量<sup>[8]</sup>。

菌根还能干扰植物基本代谢途径中的酶活性, 影响植物的代谢速率, 从而影响植物抗盐碱性。Jindal 等<sup>[53]</sup>研究了不同浓度盐胁迫下 VAM 菌根真菌对豆科植物氮代谢的影响后发现, VAM 菌根真菌通过影响植物氮代谢途径中的关键酶活性, 提高植物对氮的吸收能力, 在高盐条件下, 菌根植株叶片的含糖量高于非菌根植株; 在低盐条件下, 菌根化的豆科植物在开花期叶片脯氨酸含量高于非菌根化植株, 叶片脯氨酸含量增加是植物对盐胁迫适应能力增强的表现。

## 3 研究展望

综上所述, 菌根真菌能够增强盐碱胁迫下植物的生长、改变根系形态、提高矿质元素和水分的吸收, 改善植物组织渗透平衡, 从而缓解盐胁迫对植物的伤害, 有利于植物在盐碱地的生长, 因此, 在盐碱土壤改良与植株恢复中, 菌根真菌有着广阔的应用前景。为给盐碱地治理提供生物材料和理论上的支持, 建议从以下几方面开展进一步研究:

①广泛调查研究我国各种立地条件下的菌根资源, 以菌根诱导植物快速响应的目标基因为重点, 加强高效菌根真菌菌种的筛选工作。

②应该应用生理生态学研究获得的最新成果, 深入研究菌根发生机制, 全面了解菌根真菌和菌根植物抗盐碱胁迫机理; 应该在大田试验的基础上, 加强菌根真菌对土壤生物恢复作用的研究, 以促进

其在实际生产方面的作用。

③目前国内外学者在提高寄主的抗旱、抗极端温度、湿度和 pH 值、抗重金属毒害特别是菌根真菌提高寄主植物的抗病能力上都做了大量的试验,也得出处了很多重要的结论。但是大多试验都是体现在某一特定的逆境中或者是某一特定的盐碱浓度中菌根菌对提高植物抗逆性、各项生理指标像侵染率、孢子萌发、菌丝生长等的变化的研究上,对内、外生菌根菌在盐碱程度梯度变化影响下对植物生理影响的变化趋势的研究还较少,也是今后本研究所侧重的方面和解决的问题。

④微生物菌肥是指由单一或多种特定功能菌株,通过发酵工艺生产的能为植物提供有效养分或防治植物病虫害的微生物接种剂。为了实现农业的可持续发展,世界各国都在利用土壤中的有益微生物来改善作物根际微生态区系,将土壤中含有丰富的难溶性磷、钾及微量元素释放出来,或将农作物难以利用的物质转化为可被利用的有效营养物质。因此,鉴于菌根菌具有优良的改良盐碱地土壤和提高作物抗逆性的特性,探讨如何将有机肥料与某些适宜的菌根菌结合,制成菌根菌生物有机肥,达到使作物优质高产和改良土壤的双重功效,也是今后研究的一个重要的研究方向。

⑤中国盐碱地资源较为丰富,通过生态修复,合理开发利用盐碱地资源,变不利条件为有利因素,是促进土壤盐碱化地区可持续发展的重要途径之一。采用菌根菌对盐碱化土地进行生态修复已经取得了一些成功。由于菌根菌的应用为盐碱化土地的生态修复开辟了新的途径和方法,建议继续对盐碱地菌根菌设计和开展相关的环境胁迫试验,以便分离和筛选出更多的优良菌根的菌株,应用于受胁迫条件影响的盐碱地的恢复。

⑥在具体的施肥实践中,人们往往只重视氮、磷、钾三大元素肥料的施用,忽视铁、铜、锌、硼、钼、锰等微量元素的使用。实践证明,微量元素肥料是不能用三要素肥料来代替的。所以,在研究土壤中 P、N、K 水平与菌根形成和菌根植物抗盐碱性的关系的同时,关注菌根菌对盐碱地土壤中微量元素的释放与吸收,防止施肥过程中的木桶理论,为盐碱地利用中的全面施肥做指导。

## 参考文献:

[1] 吴强盛,刘 琴. 果树对盐胁迫的响应和耐盐机制 [J]. 长江大学学报:自然科学版, 2007(4): 9-12

[2] 刘友良,毛良才,汪良驹. 植物耐盐性研究进展 [J]. 植物生理学通讯, 1987(4): 1-7.

[3] 谢承陶. 盐渍土改良原理与植物抗盐 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1993

[4] Ruizl JM, Azcon R. Grass tetany of ruminants [J]. Adv Agron, 1970, 22: 332-374

[5] 赵可夫,李法曾. 中国盐生植物 [M]. 北京: 科学出版社, 1999

[6] Rozma J A p W. Occurrence and ecological significance of VAM in the salt marsh environment [J]. Acta Botanica Nethlandica, 1986, 35(4): 457-467.

[7] 王幼珊,张美庆,张 驰. VA 菌根真菌抗盐碱菌株的筛选 [J]. 土壤学报, 1994, 21(5): 79-83

[8] 冯 固,李晓林,张福锁,等. 施磷和接种 AM 真菌对玉米耐盐性的研究 [J]. 植物资源与环境学报, 2000, 9(2): 22-26

[9] 冯 固,张福锁. 丛枝菌根真菌对棉花耐盐性的影响研究 [J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(2): 21-24

[10] 唐振尧,何首林. 菌根促进柑桔吸收难溶性磷肥的机理研究 - I. 磷酸酶活性对柑桔吸收磷的作用 [J]. 中国南方果树, 1991(2): 7-10

[11] 李 敏,辛 华,郭绍霞,等. AM 真菌对盐渍土壤中番茄、辣椒生长和矿质养分吸收的影响 [J]. 莱阳农学院学报, 2005, 22(1): 38-41.

[12] 王曙光,林先贵,董元华,等. 丛枝菌根 (AM) 对无性繁殖茶苗生长及茶叶品质的影响 [J]. 植物学通报, 2002, 19(4): 462-468

[13] 林 智. VA 菌根对茶树生长和矿质元素吸收的影响 [J]. 茶叶科学, 1993, 2(1): 15-20

[14] 贺超兴,张志斌,王怀松,等. 丛枝菌根真菌对番茄苗期生长及矿质营养吸收的作用 [J]. 中国蔬菜, 2006(1): 9-11.

[15] 刘晓捷,曾 明,杜建斌,等. AM F 对葡萄扦插苗矿质营养及生长的影响 [J]. 中国蔬菜, 2005, 20(10): 286-289

[16] 李登武,王冬梅,贺学礼. 丛枝菌根真菌对烟草钾素吸收的研究 [J]. 应用生态学报, 2003, 14(10): 1719-1722

[17] 周文龙,张政勤,姚丽贤. 接种 VA 菌根对高粱吸收中、微量元素的影响 [J]. 热带亚热带土壤科学, 1998, 7(1): 72-74

[18] 王发园,林先贵,尹 睿. 丛枝菌根真菌对海州香薷生长及其 Cu 吸收的影响 [J]. 环境科学, 2005(9): 174-180

[19] Guttay A J R. Impact of deicing salt upon the endomycorrhizae of roadside sugarmaples [J]. Soil Sci Soc Amer J, 1976, 40: 952-954

[20] Al-karak i G N, Hamm ad R, Rusan M. Response of two tomato cultivars differing in salt tolerance to inoculation with mycorrhizal fungi under salt stress [J]. Mycorrhiza, 2001, 11: 43-47

[21] Yano-M elo A M, Saggin O J M a i L C. Tolerance of mycorrhized banana (Musa sp. cv. pacovan) plantlets to saline stress [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2003, 9(5): 343-348

[22] Sharifi M, Ghorbanli M, Ebrahimzadeh H. Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with salt pre-treated mycorrhizal fungi [J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 16(4): 1144-1156

- [23] RuizojM, Azcon R, Gomezn. A alleviation of salt stress by arbuscularmycorrhiza Glomus species in lactuca sativaplants[J]. Physioplant 1996, 98(4): 767- 772
- [24] 冯 固, 白灯莎, 杨茂秋. 盐胁迫对 VA 菌根形成及接种 VAM 真菌对植物耐盐性的效应 [J]. 应用生态学报, 1999, 10(1): 79- 82
- [25] 唐 明. VA 菌根提高植物抗盐碱和抗重金属能力的研究进展 [J]. 土壤, 1998, 30(5): 251- 254
- [26] Muhsin T M, Zw izek T J. Colonization with Hekelma crustulinifom increases water conductance and limits shoot sodium uptake in white spruce (*Picea glauca*) seedlings [J]. Plant and Soil 2002, 23(8): 217- 225.
- [27] 黄 艺, 姜学艳, 梁振春, 等. 外生菌根真菌接种和施磷对油松幼苗抗盐性的影响 [J]. 生态环境, 2004, 13(4): 622- 625
- [28] Cantrell I C, Lindeman R G. Preinoculation of lettuce and onion with VA mycorrhizal fungi reduces deleterious effects of soil salinity [J]. Plant and Soil 2001, 23(3): 269- 281.
- [29] George E, Marschner H, Jakobsen I. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil [J]. Crit Rev Biotechnol 1995, 15: 257- 270
- [30] Bolann S. A critical review of the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants [J]. Plant Soil 1991, 13(4): 189- 208
- [31] Burkert B, Robson A. Zn uptake in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) by three vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a root-free sandy soil [J]. Soil Biol Biochem 1994, 26(1): 117- 124
- [32] Graham JH. Citrus mycorrhizae: potential benefits and interactions with pathogens [J]. Hort Science 1986, 21(1): 302- 306
- [33] Copeman R H, Martin C A, Stutz J C. Tomato growth in response to salinity and mycorrhizal fungi from saline or nonsaline soil [J]. Hort Science 1996, 3(1): 341- 344
- [34] 毕银丽, 丁保建, 全文智, 等. VA 菌根对白三叶吸收水分和养分的影响 [J]. 草地学报, 2001, 9(2): 154- 158
- [35] Ruiz-Lozano JM, Azcon R, Gomez M. Alleviation of salt stress by arbuscularmycorrhizal Glomus species in Lactuca sativa plants [J]. Physiologia Plantarum, 1996, 9(8): 767- 772
- [36] Schubert A, Lubraco G. Mycorrhizal inoculation enhances growth and nutrient uptake of micropropagated apple rootstocks during weaning in commercial substrates of high nutrient availability [J]. Applied Soil Ecology, 2000, 1(5): 113- 118
- [37] Morin E, Fortin J A, Hamelc *et al*. Apple rootstock response to vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a high phosphorous soil [J]. J Am Soc Hort Science 1994, 19(1): 578- 583.
- [38] Gattan S R, Grieve M. Mineral element acquisition and growth response of plants grown in saline environments [J]. Agriculture, Ecosystem and Environment 1992, 3(8): 275- 300
- [39] Awad A S, Edwards D G, Campbell L C. Phosphorus enhancement of salt tolerance of tomato [J]. Crop Science 1990, 30: 123- 128
- [40] Gouia H, Ghorbal M H, Touraine B. Effects of NaCl on flows of N and mineral ions and on NO<sub>3</sub><sup>-</sup> reduction rate within whole plants of salt-sensitive bean and salt-tolerant cotton [J]. Plant Physiol 1994, 10(5): 1409- 1418
- [41] 冯 固, 杨茂秋, 白灯莎. 盐胁迫下 VA 菌根真菌对无芒雀麦体内矿质元素含量及组成的影响 [J]. 草业学报, 1998, 3: 21- 28
- [42] Franklin J A, Zw lazek J J. Effect of NaCl and Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> on red-osier dogwood (*Comus stolonifera* Michx.) seedlings [J]. Plant and Soil 2001, 23(3): 261- 268
- [43] Dalton F N, Maggio A, Pianni G. Simulation of shot chloride accumulation: separation of physical and biochemical processes governing plant sal tolerance [J]. Plant and Soil 2000, 21(9): 1- 11.
- [44] Berta G, Fusconi A, Trotta A, *et al*. Morphogenetic modifications induced by the mycorrhizal fungus strain E3 in the root system of Alliumporum L. [J]. New Phytol 1990, 11(4): 207- 215.
- [45] Davies F T, Porter J R, Lindeman R G. Drought resistance of mycorrhizal pepper plants: independent of leaf phosphorus concentration, response in gas exchange and water relations [J]. Physioplant 1993, 8(7): 45- 53.
- [46] 冯 固, 李晓林, 张福锁, 等. VA 菌根提高植物耐盐性研究进展 [J]. 西北农业大学学报, 1999, 27(3): 94- 100
- [47] 姚艳玲, 冯 固, 白灯莎. 买买提艾力. NaCl 胁迫下 VA 菌根对玉米耐盐能力的影响 [J]. 新疆农业科学, 1999(1): 20- 22
- [48] Guttay A J R. Impact of deicing salt upon the endomycorrhizae of roadside sugar maples [J]. Soil Sci Soc Amer J 1976, 4: 952- 954
- [49] Duan X, Neuman D, Reiber J *et al*. Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought [J]. J Exp Bot 1996, 4(7): 1541- 1550
- [50] 刘润进, 郝文英. VA 菌根真菌对植物水分代谢的影响 [J]. 土壤学报, 1994, 3(增刊): 46- 53
- [51] 冯 固, 李晓林, 张福锁, 等. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对玉米水分和养分状况的影响 [J]. 应用生态学报, 2000, 11(4): 595- 598
- [52] Rosendahl C N, Rosendahl S. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (Glomus spp.) on the response of cucumber (*Cucumis sativus* L.) to salt stress [J]. Environ Exp Bot 1991, 31(3): 313- 318
- [53] Jindal V, A twal A, Sekson B S, *et al*. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on metabolism of moong plants under NaCl salinity [J]. Plant Physiol Biochem, 1993, 3(1): 475- 481.
- [54] Duke E R, Johnson C R, Koch K E. Accumulation of phosphorus, dry matter and betaine during NaCl stress of slip-root citrus seedlings colonized with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on zero, one or two halves [J]. New Phytol 1986, 10(4): 583- 590