

# AM 真菌影响三叶草根系抗氧化酶活性的系统效应

张瑞芹<sup>1,2</sup> 卢致霖<sup>2</sup> 陈洁雯<sup>2</sup> 唐鑫<sup>2</sup> 赵海泉<sup>1\*</sup> 朱红惠<sup>3</sup> 姚青<sup>2</sup>

(1. 安徽农业大学生命科学学院 安徽 合肥 210095)

(2. 华南农业大学园艺学院 广东 广州 510642)

(3. 广东省微生物研究所 广东 广州 510070)

**摘要:** 对三叶草接种 AM 真菌根内球囊霉, 用盆栽试验和分根试验测定根系的菌根侵染率和抗氧化酶活性, 研究 AM 真菌对根系抗氧化酶活性的影响以及该影响的系统性。结果表明, 盆栽试验中接种根内球囊霉显著提高了根系中 SOD、POD、CAT 的活性, 表明 AM 真菌可以促进根系的抗氧化酶活性; 分根试验中一半根系接种了根内球囊霉的植株, 其另一半未接种的根系 SOD、POD 活性也增加, 表明 AM 真菌对根系抗氧化酶系统的促进具有系统效应。由于抗氧化酶系统是植物产生抗逆性的生理生化基础, 可以推测, AM 真菌对根系抗氧化酶活性的系统性提高有助于保护根系整体, 而非仅仅保护受侵染根段。

**关键词:** 丛枝菌根真菌, 三叶草, 抗氧化酶活性, 系统性诱导

## The systematical effect of the influence of AM fungus on the antioxidase activities in the roots of clover plants

ZHANG Rui-Qin<sup>1,2</sup> LU Zhi-Lin<sup>2</sup> CHEN Jie-Wen<sup>2</sup> TANG Xin<sup>2</sup> ZHAO Hai-Quan<sup>1\*</sup>  
ZHU Hong-Hui<sup>3</sup> YAO Qing<sup>2</sup>

(1. College of Life Science, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 210095, China)

(2. College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China)

(3. Guangdong Institute of Microbiology, Guangzhou, Guangdong 510070, China)

**Abstract:** Clover plants (*Trifolium repens* L.) were inoculated with arbuscular mycorrhizal (AM) fungus, *Glomus intraradices*, in pot and split-root experiments. The mycorrhizal colonization and antioxidase activities in roots were measured for the influence of *Glomus intraradices* on the root antioxidase activities and the systematization of the influence. Results indicated that *G. intraradices* significantly enhanced the activities of SOD, POD, CAT in roots in the pot experiment, suggesting an increased an-

tioxidase activity by AM fungus. For the plants with half roots inoculated with *G. intraradices* in the split-root experiment, the activities of SOD, POD also increased in the other half roots without *G. intraradices*, suggesting the systematization of the increase in antioxidant by AM fungus. Given that the antioxidant system is the physiological and biochemical basis of the resistance to diverse stresses in plants, this systematical increase may contribute to the protection of the entire roots, not of the infected ones only.

**Keywords:** Arbuscular mycorrhizal fungus, Clover plants, Antioxidase activities, Systemical induction

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, 简称 AM)是由球囊菌门(Glomeromycota)的真菌与植物根系形成的共生体, 习惯上我们称球囊菌门的这类真菌为丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, 简称 AM 真菌)。AM 真菌分布极为广泛, 能与陆地上 80% 以上的植物形成共生关系<sup>[1]</sup>。作为土壤习居菌, AM 真菌通过与植物根系建立具有特定形态结构和功能的互惠共生体, 在生理生化水平上影响植物<sup>[2-3]</sup>, 促进植物个体的生长, 进而在群落水平上影响植物, 改善植物的生态过程<sup>[4]</sup>。一般认为, AM 真菌在促进农林牧业生产、维持和提高生物多样性与生态系统生产力、保证环境安全性和可持续发展等方面做出了巨大贡献<sup>[5]</sup>。

已有大量的试验表明, AM 真菌能激活植物对多种生物或非生物胁迫的防御机制, 从而提高植物的抗逆性, 包括对病虫害、重金属污染、盐害、干旱等胁迫的抗性<sup>[6-8]</sup>。AM 真菌提高植物的抗病性一直受到广泛关注, 诱导酚类物质的合成是其中一个重要机制<sup>[9]</sup>。在遭遇逆境胁迫时, 植物抗逆性的形成在很大程度上依赖于抗氧化酶系统的启动<sup>[10]</sup>。超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)和抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)是植物体内主要的抗氧化酶系统, 胁迫条件下细胞内产生的活性氧(Reactive oxygen species, ROS)能够有效地启动抗氧化酶系统<sup>[11]</sup>。研究发现, AM 真菌提高植物的抗逆性与 AM 真菌促进植物的抗氧化酶系统有一定相关性, 在柑橘抗旱性和辣椒抗病性上均有报道<sup>[8,12]</sup>。然而, AM 真菌诱导启动抗氧化酶系统是否具有系统性? 即同一根系中未受到 AM 真菌感染的根段是否也会启动抗氧化酶系统, 这一问题目前仍无答案。

本文通过盆栽试验和分根试验相结合的方式, 研究 AM 真菌对三叶草根系抗氧化酶活性的影响, 以及该影响是否存在系统性。通过本试验, 我们能够更清楚地了解 AM 真菌诱导植物抗逆性的机制, 更有效地在农业生产中利用 AM 真菌对植物抗逆性的系统诱导, 也为以后研究 AM 真菌诱导植物产生系统抗性的信号途径打下基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试植物为白三叶草(*Trifolium repens* L.); 供试 AM 真菌菌种为根内球囊霉(*Glomus intraradices*), 菌剂为侵染根段、菌丝和栽培基质的混合物, 由广东省微生物研究所提供。试验所用的塑料盆和育苗盘购自市场; 试验所用的基质为稻田土和河沙的混合物(1:2), 其中稻田土的化学特征为 pH 6.9、有机质 0.47%、有效氮 0.158 g/kg、有效磷 0.027 g/kg、有效钾 0.465 g/kg。河沙经水洗后晾干, 和土壤均过筛(2 mm 孔径), 高压蒸汽灭菌( $1 \times 10^5$  Pa 2 h)后待用。塑料盆和育苗盘用 70%酒精进行表面消毒, 三叶草种子用 10%的次氯酸钠表面消毒 30 min, 经流水冲洗 0.5 h 后放到培养箱里 28 °C 下催芽, 待播种。

### 1.2 试验设计

为了研究接种 AM 真菌对三叶草根系抗氧化酶系统的影响及其系统性, 本试验除了盆栽试验外专门设计了分根试验。分根试验中一半根系接种 AM 真菌, 另一半不接种, 用于评价 AM 真菌对抗氧化酶系统影响的系统性。

**1.2.1 盆栽试验:** 试验以塑料盆为栽培容器, 设置接种(M)和对照(NM) 2 个处理, 每个处理 12 盆, 共 24 盆。每个塑料盆装有基质 420 g, 接种处理中菌剂接种量是基质的 10%。播种出苗 1 周后定苗, 每盆

25 株。每周浇水 3 次, 浇水的量为最大持水量的 80%。植株分 3 次采样, 分别为移栽后第 7、9、11 周, 每次采样随机取接种和对照处理的各 4 盆(4 个重复), 仔细将植株从基质中取出, 洗净根系基质后测定生物量, 再取根系用于测定菌根侵染率和抗氧化酶的活性。

**1.2.2 分根实验:** 三叶草种子进行催芽处理后萌发, 待胚芽长到大约 1.5 cm 时, 切除胚根(0.5 cm 根尖)以刺激侧根充分发育, 然后种植在高压蒸汽灭菌的河沙中, 以 1/10 强度的 Hoagland 营养液补充养分。25 d 后可以观察到幼苗的侧根发育充分, 进行分根操作。每个分根系统由育苗盘的两个小室组成, A 小室和 B 小室各装有 145 g 基质(图 1), 移栽 8 株幼苗进行分根定植。试验设置 3 个处理, 即两个小室均不接种菌剂(NM/NM)、两个小室中的 1 个接种菌剂(NM/M)、两个小室均接种菌剂(M/M), 其中接种菌剂的小室含 10% 的菌剂。每个处理 9 盆, 移栽后分别在第 5、7、9 周采样, 每次随机采样 3 盆(3 个重复)。植株的取样、处理和测定与盆栽试验一致。

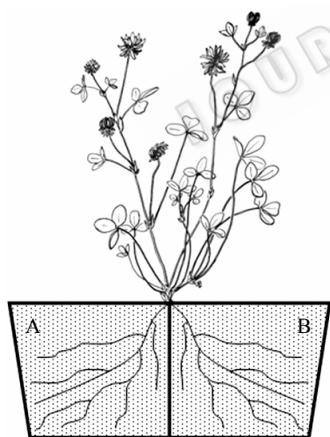


图 1 分根试验示意图

Fig. 1 Illustration of the split-root experiment

注: A、B 代表分隔的两个根室。

Note: A and B indicate two separated root compartments.

### 1.3 指标测定

**1.3.1 SOD、POD、CAT 活性:** 取 0.1 g 根样, 加 0.01 g PVPP, 加 0.1 g 石英砂, 加入 1.5 mL 磷酸缓冲液(pH 7.8, 50 mmol/L)冰浴匀浆。4 °C、10 000 r/min

离心 20 min, 得到上清液即为粗提酶液。粗提酶液可用于检测 SOD、POD 和 CAT 3 种酶的活性。

SOD 活性的测定采用 Giannopolitis 和 Ries 的方法稍加调整, 以抑制 NBT 还原反应 50% 所需的酶量为 1 个酶活力单位<sup>[13]</sup>; POD 采用愈创木酚法<sup>[14]</sup>在 470 nm 下测动力学活性, 每隔 0.5 min 测 1 次, 共测 3 min; CAT 采用过氧化氢消光系数法<sup>[15]</sup>在 240 nm 下测动力学活性, 每 0.5 min 测 1 次, 共测 3 min。按吸光值每分钟变化 0.01 为 1 个酶活力单位。

**1.3.2 侵染率测定:** 侵染率采用 Phillips 和 Haymann<sup>[16]</sup>的曲利苯蓝染色法染色, 采用 Bireman 和 Linderman 的分级法计算根系的侵染率<sup>[17]</sup>。

### 1.4 统计分析

采用 SPSS17.0 软件的 ANOVA 过程做差异性显著性测验, 采用 Duncan 氏多重比较分析各处理间的差异。

## 2 结果与分析

### 2.1 菌根侵染率与生物量

表 1 的数据表明, 盆栽试验中未接种的对照处理中根系未见 AM 真菌侵染, 接种处理的根系侵染率都在 60% 以上, 且随着时间的推移而升高。尽管接种处理的植株生物量比对照略高, 但是两者之间没有达到显著水平。

表 1 盆栽试验中不同处理的三叶草根系侵染率和植株生物量

Table 1 The root colonization and biomass of clover plants in different treatments of the pot experiment

取样时间 Harvest time	处理 Treatments	生物量 Biomass (g)	侵染率 Colonization (%)
移栽后 7 周 7 weeks after transplanting	NM	4.16 <sup>NS</sup>	0
	M	4.47	60.9
移栽后 9 周 9 weeks after transplanting	NM	9.65 <sup>NS</sup>	0
	M	10.10	68.6
移栽后 11 周 11 weeks after transplanting	NM	16.32 <sup>NS</sup>	0
	M	16.99	73.0

注: <sup>NS</sup>: 同一取样时间的 NM 和 M 处理间的差异不显著(*t* 检验, *P*=0.05)。

Note: <sup>NS</sup>: The non-significance (*t*-test, *P*=0.05) between NM and M treatments at the same harvest time.

在分根试验中, 未接种的小室中根系没有发现侵染, 而接种的小室中根系侵染率都很高(>70%), 处理之间没有差异(表 2)。从植株的生长来看, 随着采样时间的延长, 生物量逐渐提高。值得注意的是, 在移栽后的第 5 周, M/M 处理的生物量显著低于 NM/NM 处理的生物量, NM/M 处理则介于两者之间; 在移栽后的第 9 周, M/M 处理的生物量则显著高于 NM/NM 的生物量, NM/M 处理还是介于两者之间(表 2)。这一方面说明, 在养分水平较高的基质中 AM 真菌侵染可能短暂抑制植物的生长, 也说明了 AM 真菌侵染的植株可能表现出较快的生长速度。

表 2 分根试验中不同处理的三叶草根系侵染率和植株生物量				
Table 2 The root colonization and biomass of clover plants in different treatments of the split-root experiment				
采样时间	处理	生物量	侵染率	
Harvest time	Treatments	Biomass (g/pot)	Colonization (%)	
移栽后 5 周 5 weeks after transplanting	NM/NM	NM	6.16 b	0
		NM		0
	NM/M	NM	5.14 ab	0
		M		72.3 a
	M/M	M	4.05 a	72.3 a
		M		74.6 a
移栽后 7 周 7 weeks after transplanting	NM/NM	NM	7.02 a	0
		NM		0
	NM/M	NM	7.22 a	0
		M		73.2 a
	M/M	M	7.41 a	72.3 a
		M		71.9 a
移栽后 9 周 9 weeks after transplanting	NM/NM	NM	8.05 a	0
		NM		0
	NM/M	NM	9.83 ab	0
		M		74.6 a
	M/M	M	10.39 b	73.2 a
		M		74.1 a

注: 不同字母表示在同一取样时间条件下不同处理之间的差异达到显著水平(邓肯氏多重比较,  $P=0.05$ )。

Note: Different letters indicate significant differences among the different treatments at the same harvest time (Duncan's multiple range test,  $P=0.05$ ).

2.2 AM 真菌对根系抗氧化酶活性的影响

表 3 的数据表明, 盆栽试验中 AM 真菌能够提高 SOD、POD、CAT 的活性。除了 POD 在移栽后 11 周、CAT 在移栽后 7 周外, 3 种酶的活性在 3 个采样时间点上都因接种 AM 真菌而显著提高。

表 3 盆栽试验中不同处理的三叶草根系抗氧化酶活性				
Table 3 The antioxidant activities in the roots of clover plants in different treatments of the pot experiment (U/g FW)				
采样时间	处理	SOD	POD	CAT
Harvest time	Treatments			
移栽后 7 周 7 weeks after transplanting	NM	33.0 *	810.7 *	90.8 <sup>NS</sup>
	M	82.6	977.2	112.5
移栽后 9 周 9 weeks after transplanting	NM	53.0 *	777.8 *	75.0 *
	M	95.2	913.8	147.3
移栽后 11 周 11 weeks after transplanting	NM	46.8 *	792.3 <sup>NS</sup>	—
	M	102.6	917.1	—

注: \*和 <sup>NS</sup> 分别表示同一取样时间的 NM 和 M 处理间的差异显著和不显著( $t$  检验,  $P=0.05$ )。

Note: \* and <sup>NS</sup> indicate the significance and non-significance ( $t$ -test,  $P=0.05$ ) between NM and M treatments at the same harvest time, respectively.

在分根试验中, 3 种处理的 6 个根系的 SOD 活性在移栽后 5 周尚未见差异, 但是在移栽后 7、9 周出现显著差异, 大致表现为 M/M 处理、NM/M 处理、NM/NM 处理的活性依次降低(表 4)。尤其值得注意的是, 在 NM/M 处理中, 尽管接种 AM 真菌的根系 SOD 活性稍高于未接种 AM 真菌的根系, 但是后者仍然显著高于 NM/NM 处理的根系。这表明一半根系接种 AM 真菌能够系统地诱导另一半未接种的根系中 SOD 活性提高。与 SOD 类似, 接种 AM 真菌对根系 POD 活性的诱导也表现出一定的系统性, 这种系统性在移栽后 7 周非常明显, 而在接种后 5、9 周并不明显(表 4)。相反, 接种 AM 真菌对根系 CAT 活性的影响没有明确的规律, 通过比较 NM/NM 和 M/M 两个处理, AM 真菌在移栽后 5、9 周提高 CAT 活性, 而移栽后 7 周则降低 CAT 活性, NM/M 处理中也不存在系统诱导现象(表 4)。

表 4 分根试验中不同处理的三叶草根系抗氧化酶活性  
Table 4 The antioxidase activities in the roots of clover plants in different treatments of the split-root experiment (U/g FW)

抗氧化酶 Antioxidase	采样时间 Harvest time	NM/NM 处理		NM/M 处理		M/M 处理	
		NM/NM treatment		NM/M treatment		M/M treatment	
		NM	NM	NM	M	M	M
SOD	移栽后 5 周	256.3a	261.1a	290.8a	307.6a	303.8a	308.9a
	5 weeks after transplanting						
	移栽后 7 周	172.6a	179.7a	244.4b	262.5b	331.0c	334.4c
	7 weeks after transplanting						
	移栽后 9 周	161.5ab	148.3a	183.7b	210.4c	244.2d	233.9cd
	9 weeks after transplanting						
POD	移栽后 5 周	606.8a	660.2a	684.4a	861.5a	788.4a	804.9a
	5 weeks after transplanting						
	移栽后 7 周	562.5a	614.0a	712.2ab	866.9b	653.4ab	645.3ab
	7 weeks after transplanting						
	移栽后 9 周	730.5a	707.4a	608.7a	733.5a	767.9a	777.8a
	9 weeks after transplanting						
CAT	移栽后 5 周	72.6ab	98.9b	60.6a	125.1c	98.4b	148.0c
	5 weeks after transplanting						
	移栽后 7 周	90.2bc	72.5b	105.1c	69.6b	69.1b	35.7a
	7 weeks after transplanting						
	移栽后 9 周	65.3a	79.1a	65.6a	62.1a	117.5b	85.0a
	9 weeks after transplanting						

注: 不同字母表示同一行中不同处理之间的差异达到显著水平(邓肯氏多重比较,  $P=0.05$ ).  
Note: Different letters indicate significant differences among the different treatments in the same line (Duncan's multiple range test,  $P=0.05$ ).

3 讨论

在本研究的盆栽试验中, 接种 AM 真菌并没有使三叶草植株的生物量增加, 可能与单株植株根系所占有的土体较大, 养分来源较多有关。反之, 在容器体积较小的分根试验中, 接种 AM 真菌提高了生物量, 在后期出现了显著差异, 生物量从两边都不接种(NM/NM 处理)的 8.1 g 增加到两边都接种(M/M 处理)的 10.4 g。这很可能是因为本研究所用的土壤中矿质养分(尤其是磷)含量较高, 使得盆栽试验中 AM 真菌促进养分吸收的效应不明显。高肥力土壤中 AM 真菌没有促生效应或者促生效应不明显的现象已有较多报道<sup>[1,18]</sup>。另一方面, 本研究中高肥力土壤的使用也是必要的, 可以排除 AM 真菌提高抗氧化酶活性的养分效应途径, 即抗氧化酶活性的提高只是 AM 真菌侵染的结果, 而不是植株养分水平提高的结果。

本研究的盆栽试验和分根试验中都观察到 AM 真菌提高了三叶草根系中抗氧化酶的活性。盆栽试验中 SOD、POD、CAT 活性的提高非常明

显, 接种处理比对照的活性分别提高 80%–150%、17%–20%、24%–96%(表 3)。在分根试验中, 仅观察到 SOD 和 POD 的活性系统性提高, 分别提高 12.4%–38.7%和 8.0%–21.1%(表 4), 这表明 AM 真菌系统诱导抗氧化酶活性提高的强度和幅度低于原位诱导的强度和幅度。AM 真菌原位提高根系抗氧化酶活性的现象在柑橘、玉米、番茄等植物上都有报道<sup>[8,19–20]</sup>, 但是系统诱导未侵染根段中抗氧化酶活性的提高却未见前人报道。植物组织中抗氧化酶活性的提高通常是对各种胁迫诱导的 ROS 产生的保护性反应, 旨在防止 ROS 对细胞产生伤害。因此, AM 真菌侵染的根系中抗氧化酶活性的提高很可能表明根系中出现了 ROS, 事实上, 已有研究发现 AM 真菌侵染导致根系中 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 等 ROS 增加<sup>[21]</sup>。同样, AM 真菌系统诱导未受侵染的根段中抗氧化酶活性的提高则表明 AM 真菌诱导的 ROS 出现了长距离运输, 从侵染根段扩散到未受侵染的根段。Orozco-Cardenas 和 Ryan 曾经报道了 ROS 在番茄叶片中的长距离运输<sup>[22]</sup>, 为这一推测提供了一定的证据。

AM 真菌系统诱导未受侵染根段抗氧化酶活性提高具有重要的价值, 其中的信号传递过程更具有重要的理论意义<sup>[23]</sup>。不仅如此, AM 真菌对植物根系抗氧化酶活性的系统诱导还具有极为重要的实践意义。在自然条件下, AM 真菌对植物的侵染程度一般不高, 有的甚至不到 10%<sup>[24]</sup>。在这种情况下, AM 真菌既能提高侵染根段的抗氧化酶活性, 增强这一部分根系对各种胁迫(如干旱、盐害、土传病害等)的抗性, 还能通过系统诱导机制来提高未受侵染根段的抗氧化酶活性, 增强它们对胁迫的抗性, 从而使得整个根系都受到 AM 真菌的保护。

## 参 考 文 献

- [1] Smith SE, Read DJ. Mycorrhizal Symbiosis[M]. London: Academic Press, 2008.
- [2] George E, Haeussler K, Kothari SK, et al. Contribution of mycorrhizal hyphae to nutrient and water uptake of plants//Read DJ, Lewis DH, Fitter AH, et al(eds). Mycorrhizas in Ecosystems. Oxon, UK: CAB International, 1992: 42–48.
- [3] Sheng M, Tang M, Chen H, et al. Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress[J]. Mycorrhiza, 2008, 18(6/7): 287–296.
- [4] Yao Q, Zhu HH. Arbuscular mycorrhizal fungi: a below-ground regulator of plant diversity in grasslands and the hidden mechanisms//Runas J, Dahlgren T (eds). Grassland Biodiversity: Habitat Types, Ecological Processes and Environmental Impacts. New York: Nova Science Publisher, 2010: 303–316.
- [5] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京: 科学出版社, 2007, 12–47.
- [6] 朱红惠, 姚青, 李浩华, 等. AM 真菌对青枯菌的抑制和对酚类物质的影响[J]. 微生物学通报, 2004, 31(1): 1–5.
- [7] Bothe H, Regvar M, Turnau K. Arbuscular mycorrhiza, heavy metal and salt tolerance//Sherameti I, Varma A (eds). Soil heavy metals. Heidelberg: Springer, 2009: 87–111.
- [8] Wu QS, Xia RX, Zou YN. Improved soil structure and citrus growth after inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi under drought stress[J]. European Journal of Soil Biology, 2008, 44(1): 122–128.
- [9] Yao Q, Zhu HH, Zeng RS. Role of phenolic compounds in plant defence: Induced by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Allelopathy Journal, 2007, 20(1): 1–14.
- [10] 齐宏飞, 阳小成. 植物抗逆性研究概述[J]. 安徽农业科学. 2008, 36(32): 13943–13946.
- [11] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55: 373–399.
- [12] Alejo-Iturvide F, Márquez-Lucio MA, Morales-Ramírez I, et al. Mycorrhizal protection of chili plants challenged by *Phytophthora capsici*[J]. European Journal of Plant Pathology, 2008, 120(1): 13–20.
- [13] Giannopolitis CN, Ries SK. Superoxide dismutases: I. occurrence in higher plants[J]. Plant Physiology, 1997, 59(2): 309–314.
- [14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- [15] Klapheck S, Zimmer I, Cosse H. Scavenging of hydrogen peroxide in the endosperm of *Ricinus communis* by ascorbate peroxidase[J]. Plant Cell & Physiology, 1990, 31(7): 1005–1013.
- [16] Phillips JM, Hayman DS. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection[J]. Transaction in British Mycological Society, 1970, 55(1): 158–161.
- [17] Biermann B, Linderman RG. Quantifying vesicular-arbuscular mycorrhizae: a proposed method towards standardization[J]. New Phytology, 1981, 87(1): 63–67.
- [18] Yao Q, Li XL, Christie P. Factors affecting arbuscular mycorrhizal dependency of wheat genotypes with different phosphorus efficiencies[J]. Journal of Plant Nutrition, 2001, 24(9): 1409–1419.
- [19] Tang M, Chen H, Huang JC, et al. AM fungi effects on the growth and physiology of *Zea mays* seedlings under diesel stress[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(5): 936–940.
- [20] Hajiboland R, Aliasgharzadeh N, Laiegh SF, et al. Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants[J]. Plant and Soil, 2010, 331(1/2): 313–327.
- [21] Fester T, Hause G. Accumulation of reactive oxygen species in arbuscular mycorrhizal roots[J]. Mycorrhiza, 2005, 15(5): 373–379.
- [22] Orozco-Cardenas M, Ryan CA. Hydrogen peroxide is generated systemically in plant leaves by wounding and systemin via the octadecanoid pathway[J]. Proceeding in Natural Academic Science of USA, 1999, 96(11): 6553–6557.
- [23] 张瑞芹, 赵海泉, 朱红惠, 等. 丛枝菌根真菌诱导植物产生酚类物质的研究进展[J]. 微生物学通报, 2010, 37(8): 1216–1221.
- [24] Welsh AK, Burke DJ, Hamerlynck EP, et al. Seasonal analyses of arbuscular mycorrhizae, nitrogen-fixing bacteria and growth performance of the salt marsh grass *Spartina patens*[J]. Plant and Soil, 2010, 330(1/2): 251–266.