



## 丛枝菌根真菌与植物硫素营养研究进展

路成成<sup>1,2</sup> 蔡柏岩<sup>\*1,2</sup>

1 黑龙江大学农业微生物技术教育部工程研究中心 黑龙江 哈尔滨 150500

2 黑龙江大学生命科学学院 黑龙江省寒地生态修复与资源利用重点实验室 黑龙江 哈尔滨 150080

**摘要:** 丛枝菌根真菌是土壤微生物群落的重要组成部分,是最常见的地下共生菌,对植物和土壤具有多种有益作用。本文阐述了近年来丛枝菌根真菌对植物吸收土壤硫素的最新进展,在目前耕地缺硫状况下,着重分析了丛枝菌根真菌改善植物硫素营养以及丛枝菌根真菌利用硫素的分子调控机制,总结了影响菌根硫代谢的因素,并指出该研究方向仍存在的一些问题以及未来的研究侧重点。

**关键词:** 丛枝菌根真菌, 硫素营养, 调控机制

## Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi and plant sulfur nutrition

LU Chengcheng<sup>1,2</sup> CAI Baiyan<sup>\*1,2</sup>

1 Engineering Research Center of Agricultural Microbiology Technology, Ministry of Education, Heilongjiang University, Harbin, Heilongjiang 150500, China

2 Heilongjiang Provincial Key Laboratory of Ecological Restoration and Resource Utilization for Cold Region, School of Life Sciences, Heilongjiang University, Harbin, Heilongjiang 150080, China

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizal fungi are important components of soil microbial community, which have a variety of beneficial effects on plants and soil. In order to further understand this common underground symbiotic microorganism and investigate its effect on sulfur uptake and utilization of plant, we reviewed the latest research progress. In this paper, the molecular regulation mechanism of plant sulfur nutrition improved by arbuscular mycorrhizal fungi was emphatically analyzed and the factors influencing the sulfur metabolism of mycorrhizal plant were also summarized. Finally, some problems that still exist in this research direction and the focus of future research were also proposed.

**Keywords:** arbuscular mycorrhizal fungi, sulfur nutrition, regulation mechanism

硫(S)是植物生长必需的中量元素之一,是谷胱甘肽(Glutathione, GSH)、氨基酸、膜脂、细胞壁、维生素、辅酶因子和次级代谢产物硫代葡萄糖

苷等所必需的组成成分<sup>[1]</sup>。硫素参与植物体的有氧呼吸、蛋白质合成和生物固氮作用等一系列重要的生理生化过程,调节植物的各种代谢活动,对提高

**Foundation item:** National Natural Science Foundation of China (31972502)

**\*Corresponding authors:** Tel: 86-451-86609178; E-mail: caibaiyan@126.com

**Received:** 30-07-2020; **Accepted:** 24-08-2020; **Published online:** 29-10-2020  
**基金项目:** 国家自然科学基金(31972502)

**\*通信作者:** Tel: 0451-86609178; E-mail: caibaiyan@126.com

**收稿日期:** 2020-07-30; **接受日期:** 2020-08-24; **网络首发日期:** 2020-10-29

作物的产量和质量有重要作用<sup>[2]</sup>。本课题组前期的研究也证实,适宜的硫素有利于提高大豆籽粒中蛋白质<sup>[3]</sup>、异黄酮<sup>[4]</sup>和膳食纤维<sup>[5]</sup>等营养物质的含量。土壤中硫的存在形态分为无机硫和有机硫,植物主要以无机硫酸盐的形式吸收硫,但土壤中的无机硫含量极低且无法长期稳定存在。通常 95%以上的土壤硫是有机结合的形式,因此制约了植物对于硫元素的大量吸收和直接利用<sup>[6]</sup>。近年来,国家对硫化物等污染气体的排放进行了严格控制,以及农作物种植时更多地采用了无硫化肥,使得农业土壤中的有效硫远低于作物的正常生长需要,硫缺乏成为威胁作物产量的农业问题之一。以生物肥料来替代传统的化学肥料似乎是一种更环保和经济可行的选择<sup>[7]</sup>。

在土壤中,丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF)广泛存在,在营养循环和植物生长中发挥着关键作用,因为它们不仅可以促进植物对矿质养分的吸收,而且在一定程度上可以提高植物对外界胁迫的耐受性,素有“生物肥料”之称<sup>[8]</sup>。众所周知,AMF 通过根外菌丝(Extraradical Mycelium, ERM)延伸到土壤中促进磷、氮、硫、钾、钙、铜和锌等营养物质的吸收和转移,在养分循环中起着重要的作用<sup>[9-10]</sup>。

尽管硫对植物营养很重要,但 AMF 共生在植物吸收硫中的作用并没有引起广泛关注,对于其吸收途径和机理研究的广度和深度仍不够。本文总结概述了 AMF 影响植物对硫吸收的研究进展,以期将 AMF 更好地应用于农业生产。

## 1 植物缺硫胁迫

据调查,当前土壤缺硫或潜在缺硫已经成为一种普遍现象。通过测定我国 15 省市共 8 954 个土壤样品的硫含量,发现有 2 779 个土样(约占总样品的 1/3)低于有效硫临界值;目前我国约有  $4.0 \times 10^6$  hm<sup>2</sup> 的耕地存在不同程度的缺硫现象,而且缺硫面积正不断扩大<sup>[11]</sup>。植物在生长过程中一旦缺硫,尤其是土壤中硫素供应不足会使植物生长

缓慢、光合能力下降、叶片逐渐失绿变黄、代谢紊乱,最终导致作物产量和质量下降<sup>[12-13]</sup>。表 1 是不同植物缺硫后所表现症状的研究报道。图 1 显示了本实验室种植的缺硫与正常情况下盆栽大豆的生长情况。

## 2 AMF 改善植物的硫素营养

AMF 共生对磷吸收的影响已经被广泛研究,并且已经证明植物具有一种特殊的共生磷吸收途径<sup>[24-25]</sup>。关于 AMF 改善植物硫素营养以达到提高植物生物量的效果也得到许多试验证实。

Gray 等的开创性研究表明,与非菌根植物相比,三叶草(*Trifolium pratense* L.)和玉米(*Zea mays* L.)的菌根定殖显著增加了 <sup>35</sup>S 的吸收<sup>[26]</sup>。Allen 等在分室培养皿内对转化的胡萝卜(*Daucus carota* L.)根和根内球囊霉(*Glomus intraradices*)菌根进行了 <sup>35</sup>S 标记实验,分析了在改变有效硫酸根浓度和向真菌室供应半胱氨酸(Cys)、蛋氨酸(Met)或谷胱甘肽时,真菌对 <sup>35</sup>SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> 的吸收和转移,以及 <sup>35</sup>S 在宿主根部不同代谢池中的分配,结果发现在中等硫酸盐浓度(0.12 mmol/L)下真菌的吸收和转移使根中的硫含量增加了 25%,并且无论是 [<sup>35</sup>S]Cys 或 [<sup>35</sup>S]Met 在真菌室中供应, <sup>35</sup>S 都被转移到菌根根部,证明硫和有机含硫化合物都可以通过菌根途径运输至植物体<sup>[27]</sup>。通过研究菌根硫素吸收对植物营养和生长的影响,证明了菌根植物的硫营养得到显著改善以及菌根硫吸收对于植物代谢的重要性<sup>[28]</sup>。此外,接种 AMF 还提高了百脉根(*Lotus japonicus* L.)根系和地上部分的硫酸盐浓度,显著改善了植物的硫营养状况<sup>[29]</sup>。在对豆科模式植物紫花苜蓿与根内球囊霉(*Rhizophagus irregularis*)相互作用的转录组分析中,也证实了菌根真菌对硫酸盐的吸收及其向植物根和茎的转移,菌根植物对于硫素的吸收和转运比对照组更加强烈<sup>[30]</sup>。在低硫条件下,AM 共生还增加了田间种植的玉米<sup>[31]</sup>和洋葱<sup>[32]</sup>对硫素的吸收。

表 1 文献中记载的植物缺硫症状  
Table 1 Symptoms of sulfur deficiency in plants documented in the references

植物 Plants	试验条件 Test conditions	缺硫症状 Symptoms of sulfur deficiency
烟草 <sup>[14]</sup> <i>Nicotiana tabacum</i> L. <sup>[14]</sup>	水培 Hydroponics	叶色变黄, 老叶枯死, 茎细, 分蘖受阻, 抽穗不良 Old leaves are withered, leaf color turns yellow, stalks are thin, tillering is blocked, and earing is poor
苜蓿 <sup>[15]</sup> <i>Medicago sativa</i> Gaertn <sup>[15]</sup>	盆栽 Pots	叶色明显黄化, 小叶直立, 茎秆呈红色, 分枝少 The leaf color is obviously yellow, the tender leaves are erect, the stem turns red and the branches are few
油菜 <sup>[16]</sup> <i>Brassica campestris</i> L. <sup>[16]</sup>	盆栽 Pots	叶和茎逐渐呈现出紫红色斑块, 节间较短, 叶卷曲, 根系短而且稀疏 The leaves and stems are purplish red plaques with short internodes, curly leaves and short and sparse roots
小麦 <sup>[17]</sup> <i>Triticum aestivum</i> L. <sup>[17]</sup>	大田 Field	叶片及叶脉间失绿明显, 分蘖少, 茎瘦弱 The leaves become yellow, the veins gradually turn yellow, the tillers are few and the stems are thin
水稻 <sup>[18]</sup> <i>Oryza.sativa</i> L. <sup>[18]</sup>	大田 Field	叶片薄, 顶部叶片变黄; 不分蘖或分蘖极少, 生长点受损, 根系呈深褐色; 结实率低 The leaves are thin, and the upper leaves turn yellow; Non-tiller or very few tillers, growth points are damaged, dark brown roots; low seed setting rate
棉花 <sup>[19]</sup> <i>Gossypium hirsutum</i> Buch <sup>[19]</sup>	大田 Field	幼芽先变黄色, 叶片变小, 叶柄变红, 植株矮小, 生长期推迟 The young buds turn yellow, the leaves become smaller, the petioles turn red, the plants are short, and the growth period is delayed
野生水茄 <sup>[20]</sup> <i>Solanum torvum</i> Swartz <sup>[20]</sup>	水培 Hydroponics	嫩叶叶色稍淡绿, 顶部嫩叶先失绿, 渐渐向下发展; 植株矮小, 根弱, 但根尖未受损 The leaves at the top of the plant are chlorosis first, and then gradually develop downwards. The plants are short and thin, with weak roots but the root tips are not damaged
大豆 <sup>[21]</sup> <i>Glycine max</i> L. <sup>[21]</sup>	大田 Field	叶片呈淡黄色, 后期出现褐色斑点。植株短而薄, 根长而薄, 根瘤少 The leaves are yellowish, brown spots appear at the later stage. The plants are short and thin, the roots are long and thin, and the nodules are few
花生 <sup>[22]</sup> <i>Arachis hypogaea</i> L. <sup>[22]</sup>	盆栽 Pots	顶端叶片首先失绿, 小叶呈“V”形, 叶绿素含量降低, 叶色逐渐变黄甚至变白, 植株矮小 The top leaves are first chlorosis, the lobules are “V”-shaped, the chlorophyll content decreases, the leaf color gradually turns yellow or even white, and the plants are short
洋葱 <sup>[23]</sup> <i>Allium cepa</i> L. <sup>[23]</sup>	盆栽 Pots	失绿症发生在叶脉之间, 严重时全株呈黄白色, 生长受到抑制 Chlorosis occurs between the veins of the leaves. In severe cases, the whole plant is yellow-white, and growth is inhibited



图 1 本实验室种植的缺硫与正常情况下盆栽大豆的生长状况  
Figure 1 The growth status of sulfur deficient vs. normal soybean pot cultured in our laboratory

3 AMF 利用硫素的分子调控机制

AMF 能够帮助植物有效吸收更多的土壤硫素。随着 AM 相互作用对硫吸收的深入研究, 近年来, 有关硫酸盐转运蛋白(Sulfur Transporter, SULTR)对非生物胁迫耐受性影响的研究相继开展, 有关硫转运和代谢的基因陆续被鉴定出来(表 2)。AMF 能够直接从土壤环境中吸收  $\text{SO}_4^{2-}$ 、氨基酸等, 说明 AMF 中存在相应的转运蛋白。Casieri 等对蒺藜苜蓿的硫酸盐转运蛋白基因进行了表达分析, 确定了 8 个 MtSULTRs 分布在 4 组硫酸盐转运蛋白上, 其中 *MtSultr1.1* 和 *MtSULTR1.2* 基因都在 AM 共生植物的根中上调表达, 它们在

表 2 目前已鉴定出的硫转运相关基因

Table 2 Sulfur transport related genes have been identified

寄主植物 Host	丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	硫转运基因 Sulfur transporter gene
蒺藜苜蓿 <sup>[33]</sup> <i>Medicago truncatula</i> Gaertn. <sup>[33]</sup>	根内球囊霉 <i>R. irregularis</i>	<i>MtSultr1.1</i> , <i>MtSULTR1.2</i>
蒺藜苜蓿 <sup>[28]</sup> <i>Medicago truncatula</i> Gaertn. <sup>[28]</sup>	根内球囊霉 <i>R. irregularis</i>	<i>MtSULTR1.2</i> , <i>MtSULTR2.1</i> , <i>MtSULTR2.2</i> , <i>MtSULTR3.1</i> , <i>MtSULTR4.1</i> 等
百脉根 <sup>[30]</sup> <i>Lotus japonicus</i> L. <sup>[30]</sup>	根内球囊霉 <i>R. irregularis</i>	<i>LjSultr1;2</i>
大豆 <sup>[34]</sup> <i>Glycine max</i> L. <sup>[34]</sup>		<i>GmSULTR1;2b</i>

根和叶中的表达不同并受硫酸盐浓度的影响,阐明了菌根相互作用在低硫酸盐环境中的作用<sup>[33]</sup>。Sieh 等报道了在低硫条件下蒺藜苜蓿高亲和力硫酸盐转运蛋白基因 *MtSULTR1.2* 在植物的根部表达上调,促进 AM 共生体对低硫环境中硫酸盐的获取,调节低亲和力硫酸盐转运体基因(如 *MtSULTR2.1*、*MtSULTR2.2*、*MtSULTR3.1*、*MtSULTR4.1* 等)的表达来影响植物体内的硫转运,从而减轻植物对硫的缺乏<sup>[28]</sup>。随后 Giovannetti 等证明了在百脉根 *R. irregularis* 共生过程中由硫饥饿和菌根形成诱导的第 1 组硫转运蛋白基因 *LjSultr1;2*,以及该转运体在含丛枝细胞中的特异表达,揭示了 *LjSultr1;2* 转运蛋白基因的特征可能是表皮中的基础基因表达使组成型硫酸盐吸收到根中,并且转录水平的增加与 AM 形成相关。这种转运蛋白可能在硫酸盐从真菌向植物的转运中发挥特殊作用,其主要在丛枝细胞中表达,类似于 AM 特异性磷酸盐转运蛋白<sup>[29]</sup>。对大豆(*Glycine max* L.)硫转运蛋白基因 *GmSULTR1;2b* 进行克隆分析,发现其具有  $\text{SO}_4^{2-}$  活性并在根中特异性表达,并在低硫胁迫下被诱导,参与根系对  $\text{SO}_4^{2-}$  的吸收与转运<sup>[34]</sup>。总之,上述基因的发现与鉴定已经引起了人们的重视,并促进了 AMF 吸收同化土壤硫素分子机理的研究。

#### 4 影响 AM 硫代谢的因素

截至目前,关于 AMF 改善植物吸收利用土壤硫素的研究不是很多,在某些观点上至今仍存在分歧,导致在 AM 硫代谢方面的一些结论相互矛盾,比如 AM 的硫代谢与其他元素代谢之间的互惠机

制。我们认为这是由于 AM 对土壤硫素的吸收并不是受单一因素的影响,而是包括生物因素和非生物因素等多重因素的影响。

#### 4.1 生物因素

##### 4.1.1 土壤中其他微生物的影响

AMF 与土壤微生物的互作一直是菌根真菌研究热点之一。众多研究已证实 AMF 可以同土壤中的硫氧化细菌、根瘤菌、解磷细菌等有益微生物协同合作,从而促进植物的生长<sup>[35]</sup>。基于完全随机区组设计,Ansori 等在碱性土壤中研究了氧化硫硫杆菌(*Thiobacillus thiooxidans*)和 AMF-*G. intraradices* 双接种对玉米养分吸收和籽粒产量的影响,发现双接种后玉米的 P、S、Fe 等养分含量和籽粒产质量都显著增加<sup>[36]</sup>。Eweda 等也证实了用嗜酸氧化亚铁硫杆菌 A1 (*Acidithiobacillus ferrooxidans*)和 AMF 对玉米和洋葱双接种后,植株的硫含量以及产质量显著高于单接种和不接种的处理组<sup>[37]</sup>。

土壤微生物之间的互作同时也会影响微生物的生物活性。有益微生物对 AMF 的生长繁殖具有一定的促进作用,提高菌根定殖率,进而促进 AMF 对硫素的吸收和转运,改善宿主植物的硫营养<sup>[38]</sup>。以洋葱为宿主,Ames 研究了 12 种放线菌(8 种链霉菌,2 种诺卡氏菌,2 种未确定)对 2 种球囊霉 *Glomus macrocarpum* 和 *Glomus mosseae* 的影响,发现在未对土壤进行灭菌处理的情况下,有 4 种放线菌促进了 AMF 菌丝体的生长,菌丝密度和长度都有所增加,还有 7 种放线菌提高了 AM 侵染率<sup>[39]</sup>。然而,Krishna 等研究发现放线菌与 AMF 双接种时并没有促进植物生长,反而会抑制其生长<sup>[40]</sup>。

目前关于土壤微生物与 AMF 对植物吸收土壤硫素的相互作用机制尚不明确, 仍待进一步研究。

#### 4.1.2 AMF 自身特性的影响

AMF 定殖能够调节植物的硫营养, 但是接种不同的 AMF 对植物吸收利用营养元素的能力不同。以玉米为宿主植物, 通过盆栽试验接种不同的 AMF, 比如多样孢囊霉 *Diversispora spurcum* (DS)、摩西球囊霉 *Glomus mosseae* (GM) 和聚丛球囊霉 *Glomus aggregatu* (GA), 发现在其他培养条件均一致的情况下, 接种 AMF 均显著促进了玉米植株对硫素的吸收, 其中 DS 促进植株吸收硫素的能力最强, GA 的促进效果最差<sup>[41]</sup>。这一结果与张丽等以烤烟为材料接种 *G. mosseae* 和 *G. aggregatu* 研究植株对磷硫吸收能力的结论类似<sup>[42]</sup>。究其原因, 可能是因为不同种类的 AMF 具有不同的遗传特性、生理性状和解剖学构造, 其 ERM 对宿主的侵染策略及其在土壤中的生长状况也会有所差异。

### 4.2 非生物因素

#### 4.2.1 外源硫化化合物特性的影响

已有研究表明, AMF 可以将土壤中的硫素转运给宿主植物<sup>[43]</sup>, 但 AMF 对不同形态硫素的利用能力和效率不同, 这是由于不同形态硫素的分子结构和吸收载体各不相同。与无机硫相比, AMF 对于有机态硫的吸收利用尤为复杂, 吸收机制至今仍不明确。通常情况下复杂的有机硫需经其他微生物降解为无机态后再被植物体吸收利用<sup>[44]</sup>。

通常情况下, 当土壤中不缺水时, 菌丝一般不发达。硫在土壤中的移动性比较差, 除了可以直接吸收利用的无机硫外, 对于植物根系不能到达的远处的硫素或者其他形态的硫, 主要是 AMF 发挥作用, 通过其细长的 ERM 将硫素运送给植物体。本课题组在探究 AMF 与硫素之间的关系时, 对盆栽大豆设置不同的硫素水平, 发现 AMF 群落多样性受外源硫素水平的影响, 过低或过高的硫水平均会抑制大豆根系和根围土壤中的 AMF 丰度和多样性<sup>[45]</sup>。

#### 4.2.2 其他环境因素的影响

影响 AMF 吸收土壤硫素并转移给宿主植物的因素很多, 除上述因素外, 土壤的理化性质、水分、气候等也是影响 AMF 吸收利用硫素的重要原因。通过在分隔室中研究由何氏球囊霉(*Glomus hoi*)所定殖的车前草(*Plantago asiatica* L.), 结果发现生长在 24 °C 环境时, 何氏球囊霉的菌丝密度与长度是生长在 11 °C 环境下的 5 倍, 而且车前草的生物量和磷、硫含量也显著改善, 证实 AMF 外部菌丝的生长温度可以独立地影响宿主植物的生长<sup>[46]</sup>。Gallardo 等研究了盐胁迫和水分对硫酸盐转运能力的影响, 结果表明, 盐胁迫和水分胁迫下硫酸盐有效性降低, 植物根系吸收养分的能力普遍下降, AMF 在此种情况下可能是通过其菌丝吸收和转移硫酸盐到根部的能力, 使得宿主植物在低硫酸盐环境中改善硫营养<sup>[47]</sup>。因此, 我们认为外界环境因素是通过改变 AMF 的生长状况和菌丝体的发育, 进而影响 AMF 吸收土壤硫素。

### 5 展望

AMF 作为一种重要的土壤生物资源, 通过与宿主植物共生提高土壤硫素的利用率, 改善植物的营养状况, 增加作物的产量, 在农业可持续发展中展现出巨大的应用潜力<sup>[48]</sup>。近年来, 随着分子、生化研究技术的不断发展, 人们对土壤硫素在菌根共生体中的转运有了初步的认识。但是目前仍有许多问题亟待解决: (1) 关于 AMF 定殖对植物吸收硫的影响虽已有所研究, 但是对菌根真菌中硫同化及其调节机制仍知之甚少。(2) 硫酸盐转运蛋白是硫吸收转运过程中重要的蛋白, 但是目前对其组成及功能方面的研究还比较滞后, 由于 AMF 是专性共生真菌, 想要将外源质粒转入并稳定遗传很难实现, 采用反向遗传研究其特定基因功能的技术尚不成熟。(3) 究竟是 AMF 直接分泌相关酶使有机硫转化为植物可吸收利用的无机硫酸盐, 还是 AMF 通过改变根围土壤中的硫化细菌等微生物的组成和活性进而将有机硫分解, 这

些都有待进一步研究。(4) 已经证实 AMF 可以改变植物根围土壤中微生物菌群的结构和数量, 根围土壤微生物群落的改变也会影响 AMF 对硫素的吸收, 但是二者之间的相互作用关系仍然未知, 土壤微生物与 AMF 之间的生态关系仍需深入研究。因此, 今后还应从分子和蛋白水平进行深层次的研究, 进一步探讨 AMF 改善植物硫素营养的机制与途径, 从而提高 AMF 在可持续农业和环境管理中的生态效用。

## REFERENCES

- [1] Yoshimoto N, Inoue E, Watanabe-Takahashi A, Saito K, Takahashi H. Posttranscriptional regulation of high-affinity sulfate transporters in *Arabidopsis* by sulfur nutrition[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(2): 378-388
- [2] Fu Y. Study on the function and mechanism of tomato APR gene in sulfur metabolic pathway[D]. Hefei: Master's Thesis of Hefei University of Technology, 2019 (in Chinese)  
付洋. 番茄 APR 基因在硫代谢通路中的功能及作用机制研究[D]. 合肥: 合肥工业大学硕士学位论文, 2019
- [3] Li ZJ, Cai BY, Jie WG, Liu XR, Wang LY, Ge JP. Effect of sulfur on the composition and accumulation of globulin in different soybean varieties[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(6): 53-57 (in Chinese)  
李子靖, 蔡柏岩, 接伟光, 刘潇睿, 王丽阳, 葛菁萍. 硫素对不同基因型大豆球蛋白组成及含量的影响[J]. *中国农学通报*, 2012, 28(6): 53-57
- [4] Yu WJ, Li ZJ, Cai BY. Effect of sulfur on the content of kernal isoflavone in different soybean varieties[J]. *Journal of Agriculture*, 2013, 3(1): 10-14 (in Chinese)  
于文杰, 李子靖, 蔡柏岩. 硫素对不同大豆品种异黄酮含量的影响[J]. *农学学报*, 2013, 3(1): 10-14
- [5] Wei LN, Li ZJ, Cai BY. Effect of sulfur on the content of dietary fiber in different soybean varieties[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2013, 29(36): 241-245 (in Chinese)  
魏丽娜, 李子靖, 蔡柏岩. 硫素对不同大豆品种膳食纤维含量的影响[J]. *中国农学通报*, 2013, 29(36): 241-245
- [6] Shao XM. Transformation of coal and sulfur-containing model compounds biodegradation study[D]. Huainan: Master's Thesis of Anhui University of Science and Technology, 2016 (in Chinese)  
邵雪曼. 煤炭及含硫模型化合物生物降解转化的研究[D]. 淮南: 安徽理工大学硕士学位论文, 2016
- [7] Kumar A, Dames JF, Gupta A, Sharma S, Gilbert JA, Ahmad P. Current developments in arbuscular mycorrhizal fungi research and its role in salinity stress alleviation: a biotechnological perspective[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2015, 35(4): 461-474
- [8] Trisilawati O, Hartoyo B, Bermawie N, Pribadi ER. Application of AMF (Arbuscular Mycorrhizal Fungi) and organic fertilizer to increase the growth, biomass and bioactive content of centella[J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2019, 292(1): 012067
- [9] Vani MS, Hindumathi A, Reddy BN. Beneficial effect of arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum* on plant growth and nutrient uptake in tomato[J]. *Indian Phytopathology*, 2018, 71(1): 115-122
- [10] Giovannini L, Palla M, Agnolucci M, Avio L, Sbrana C, Turrini A, Giovannetti M. Arbuscular mycorrhizal fungi and associated microbiota as plant biostimulants: research strategies for the selection of the best performing inocula[J]. *Agronomy*, 2020, 10(1): 106
- [11] Wang L, Wu ZD, Shen XL. Research progress of soil sulfur fertilizer[J]. *Henan Nongye*, 2019(13): 20 (in Chinese)  
王丽, 吴忠东, 沈新磊. 土壤硫肥研究进展[J]. *河南农业*, 2019(13): 20
- [12] Bonnot T, Martre P, Hatte V, Dardevet M, Leroy P, Bénard C, Falagán N, Martin-Magniette ML, Deborde C, Moing A, et al. Omics data reveal putative regulators of einkorn grain protein composition under sulfur deficiency[J]. *Plant Physiology*, 2020, 183(2): 501-516
- [13] Lehmann J, Solomon D, Zhao FJ, McGrath SP. Atmospheric SO<sub>2</sub> emissions since the late 1800s change organic sulfur forms in humic substance extracts of soils[J]. *Environmental Science & Technology*, 2008, 42(10): 3550-3555
- [14] Xu Y. The effect of sulfur stress on growth and physiological process of tobacco[D]. Fuzhou: Master's Thesis of Fujian Agriculture and Forestry University, 2010 (in Chinese)  
徐莹. 硫素胁迫对烟草生长和生理过程的影响研究[D]. 福州: 福建农林大学硕士学位论文, 2010
- [15] Fawcett J, Rogers J, Koopman Z, Mitchell T, Schnabel M, Sawyer J. On-farm sulfur fertilization of alfalfa and corn demonstration trials[J]. *Farm Progress Reports*, 2018, 2017(1): 174
- [16] Qin M, Han Y, Qiao F, Sun XF, Yan HH, Geng GG. Effects of sulfur fertilizer on physiological indexes and soil enzyme activity of spring rape seedlings[J]. *Guihaia*, 2019, 39(6): 761-767 (in Chinese)  
秦梅, 韩燕, 乔枫, 孙小凤, 严焕焕, 耿贵工. 硫肥对春油菜幼苗生理指标和土壤酶活性的影响[J]. *广西植物*, 2019, 39(6): 761-767
- [17] Cao G, Liang MZ. Sulfur(S): The essential middle element of plants in balance culture system[J]. *Soil Fertilizer*, 2003(1): J002-J004, J001 (in Chinese)  
曹恭, 梁鸣早. 硫: 平衡栽培体系中植物必需的中量元素[J]. *土壤肥料*, 2003(1): J002-J004, J001

- [18] Tsujimoto Y, Inusah B, Katsura K, Fuseini A, Dogbe W, Zakaria AI, Fujihara Y, Oda M, Sakagami JI. The effect of sulfur fertilization on rice yields and nitrogen use efficiency in a floodplain ecosystem of northern Ghana[J]. *Field Crops Research*, 2017, 211: 155-164
- [19] Yu JM, Yin XH, Raper TB, Jagadamma S. Sulfur fertilization and sulfur sufficiency range for contemporary cotton cultivars with high yielding potentials[J]. *International Journal of Plant Production*, 2019, 13(4): 369-378
- [20] Xu LZ, Li N, He GL, Zeng XL, Yang HS, Liu DL. Experiment and analysis of deficiency symptoms of calcium, magnesium and sulfur of solanum torvum seedlings[J]. *Northern Horticulture*, 2019(4): 1-6 (in Chinese)  
许良政, 李诺, 何桂玲, 曾宪录, 杨和生, 刘德良. 水茄幼苗钙、镁、硫缺乏症的试验分析[J]. *北方园艺*, 2019(4): 1-6
- [21] Krishnan HB, Kim WS, Oehrle NW, Alaswad AA, Baxter I, Wiebold WJ, Nelson RL. Introgression of leginsulin, a cysteine-rich protein, and high-protein trait from an Asian soybean plant introduction genotype into a North American experimental soybean line[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2015, 63(11): 2862-2869
- [22] Zhou KJ, Lei HL, Xiao WN, Zhang LG. Effects of sulfur supply on sulfur content and conformation within peanut leaves[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2008, 14(6): 1154-1159 (in Chinese)  
周可金, 雷红灵, 肖文娜, 章力干. 供硫水平对花生叶片硫素含量与形态的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14(6): 1154-1159
- [23] Zhang YT, Luo Z, Guo T. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation and sulfur fertilization on growth and quality of onion[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2011, 17(5): 1283-1287 (in Chinese)  
张宇亭, 罗珍, 郭涛. 供硫和丛枝菌根真菌对洋葱生长和品质的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2011, 17(5): 1283-1287
- [24] Javot H, Penmetza RV, Terzaghi N, Cook DR, Harrison MJ. A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(5): 1720-1725
- [25] Xie XA. Transport and signaling through the AM symbiotic phosphate transceptor[D]. Wuhan: Doctoral Dissertation of Huazhong Agricultural University, 2013 (in Chinese)  
谢贤安. 丛枝菌根共生体磷信号转运受体的发现及其分子机制的研究[D]. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2013
- [26] Gray LE, Gerdemann JW. Uptake of sulphur-35 by vesicular-arbuscular mycorrhizae[J]. *Plant and Soil*, 1973, 39(3): 687-689
- [27] Allen JW, Shachar-Hill Y. Sulfur transfer through an arbuscular mycorrhiza[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(1): 549-560
- [28] Sieh D, Watanabe M, Devers EA, Brueckner F, Hoefgen R, Krajinski F. The arbuscular mycorrhizal symbiosis influences sulfur starvation responses of *Medicago truncatula*[J]. *New Phytologist*, 2013, 197(2): 606-616
- [29] Giovannetti M, Tolosano M, Volpe V, Kopriva S, Bonfante P. Identification and functional characterization of a sulfate transporter induced by both sulfur starvation and mycorrhiza formation in *Lotus japonicus*[J]. *New Phytologist*, 2014, 204(3): 609-619
- [30] Wipf D, Mongelard G, Van Tuinen D, Gutierrez L, Casieri L. Transcriptional responses of *Medicago truncatula* upon sulfur deficiency stress and arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 680
- [31] Banerjee R, Evande R, Kabil Ö, Ojha S, Taoka S. Reaction mechanism and regulation of cystathionine  $\beta$ -synthase[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Proteins and Proteomics*, 2003, 1647(1/2): 30-35
- [32] Guo T, Zhang JL, Christie P, Li XL. Pungency of spring onion as affected by inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and sulfur supply[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2007, 30(7): 1023-1034
- [33] Casieri L, Gallardo K, Wipf D. Transcriptional response of *Medicago truncatula* sulphate transporters to arbuscular mycorrhizal symbiosis with and without sulphur stress[J]. *Planta*, 2012, 235(6): 1431-1447
- [34] Ding YQ, Zhou XQ, Zuo L, Wang H, Yu DY. Identification and functional characterization of the sulfate transporter gene *GmSULTR1.2b* in soybean[J]. *BMC Genomics*, 2016, 17(1): 373
- [35] Franco-Correa M, Quintana A, Duque C, Suarez C, Rodríguez MX, Barea JM. Evaluation of actinomycete strains for key traits related with plant growth promotion and mycorrhiza helping activities[J]. *Applied Soil Ecology*, 2010, 45(3): 209-217
- [36] Ansori A, Gholami A. Improved nutrient uptake and growth of maize in response to inoculation with *Thiobacillus* and *Mycorrhiza* on an alkaline soil[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2015, 46(17): 2111-2126
- [37] Eweda W, Hassan E, Heggo A, Mohamed A. Impact of endomycorrhizae and *Acidithiobacillus ferrooxidans* with sulfur and phosphorus nutrition on onion (*Allium cepa* L.) and maize (*Zea mays* L.) plants under field conditions[J]. *British Microbiology Research Journal*, 2015, 9(2): 1-15
- [38] Nuzzo A, Satpute A, Albrecht U, Strauss SL. Impact of soil microbial amendments on tomato rhizosphere microbiome and plant growth in field soil[J]. *Microbial Ecology*, 2020, 80(2): 398-409
- [39] Ames RN. Mycorrhiza development in onion in response to inoculation with chitin-decomposing actinomycetes[J]. *New Phytologist*, 1989, 112(3): 423-427
- [40] Krishna KR, Balakrishna AN, Bagyarajf DJ. Interaction

- between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and streptomyces cinnamomeus and their effects on finger millet[J]. *New Phytologist*, 1982, 92(3): 401-405
- [41] Bai LH, Zhang SY, Zhang NM, Xia YS, Wang YS, Jiang R, Zhao H. Effect of different phosphogypsum addition levels and mycorrhizal inoculation on growth and phosphorus, sulfur and arsenic uptake by maize plants (*Zea mays* L.)[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2011, 31(11): 2485-2492 (in Chinese)  
白来汉, 张仕颖, 张乃明, 夏运生, 王幼珊, 姜蓉, 赵涵. 不同磷石膏添加量与接种菌根对玉米生长及磷、砷、硫吸收的影响[J]. *环境科学学报*, 2011, 31(11): 2485-2492
- [42] Zhang L, Zhang CG, Liu Y, Gu LJ, Zhang NM, Yue XR, Xia YS. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on tobacco growth and arsenic pollution risk from phosphogypsum addition[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2015, 21(2): 475-484 (in Chinese)  
张丽, 张传光, 柳勇, 谷林静, 张乃明, 岳献荣, 夏运生. 接种丛枝菌根真菌(AMF)对施磷石膏云烟 87 的生长以及砷污染的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21(2): 475-484
- [43] Wu SL, Hu YJ, Zhang X, Sun YQ, Wu ZX, Li T, Lv J, Li JL, Zhang J, Zheng LR, et al. Chromium detoxification in arbuscular mycorrhizal symbiosis mediated by sulfur uptake and metabolism[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 147: 43-52
- [44] Kertesz MA, Mirleau P. The role of soil microbes in plant sulphur nutrition[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(404): 1939-1945
- [45] Jie WG, Cai BY, Zhang Y, Li J, Ge JP. The effect of sulfur on the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities during the pod-setting stage of different soybean cultivars[J]. *Current Microbiology*, 2012, 65(5): 500-506
- [46] Barrett G, Campbell CD, Hodge A. The direct response of the external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi to temperature and the implications for nutrient transfer[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 78: 109-117
- [47] Gallardo K, Courty PE, Signor CL, Wipf D, Vernoud V. Sulfate transporters in the plant's response to drought and salinity: regulation and possible functions[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 580
- [48] Fazal Z, Burni T, Sher K, Badshah L, Muhammad A, Hazrat A. The effects of vesicular arbuscular mycorrhizal (VAM) association on the nutritional values of *Mentha longifolia* L. at various levels of rock phosphate amendments[J]. *Bioscience Research*, 2020, 17(1): 515-523