



丛枝菌根真菌与深色有隔内生真菌生态修复功能与作用

毕银丽^{*}, 解琳琳

中国矿业大学(北京)地球科学与测绘工程学院, 北京 100083

摘要:生态修复是目前全球关注的热点问题,如何增加植被的覆盖度及生态修复效率是目前研究的重点。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhiza fungi, AMF)和深色有隔内生真菌(dark septate endophyte, DSE)均是自然界植物根际分布广泛的一类内生真菌,均能与植物形成菌根共生体,具有一定的促进植物生长、抵抗逆境及修复污染土壤等功能与作用,在生态修复中具有广泛的应用潜力。本文综述了 AMF 及 DSE 两种微生物的功能、作用及其在生态修复应用中的研究进展,并进一步对 AMF 和 DSE 在生态修复中存在的问题和前景进行展望。

关键词: 丛枝菌根真菌, 深色有隔内生真菌, 生态修复

近年来,由于矿业开采、土地过度开发、空气和水污染等因素造成了严重的生态环境问题,随着社会经济的发展,生态环境问题日益突出,生态修复越来越受到社会的关注,具有重要的现实意义。我国是煤炭能源大国,煤矿开采对矿区环境造成了巨大的破坏,导致植被退化和土壤质量下降,土壤结构、地形、地貌、景观生态和生物群落发生不可逆转的改变^[1]。在工业化快速发展的过程中,如何改良和修复污染土壤,恢复植被群落,改善生态环境已成为目前关注的热点问题。近年来微生物修复技术发展很快,被认为是一种高效率低成本的生态修复方法。丛枝菌根真

菌(arbuscular mycorrhiza fungi, AMF)和深色有隔内生真菌(dark septate endophytes, DSE)在自然生态系统中分布广泛,能够同时定殖于不同植物或同一植物的不同/相同组织中^[2]。两种微生物是否在生态修复中存在相互作用,其相互作用的机理和条件如何,联合作用在生态修复中是正效应还是负效应,均值得研究者进行深入的研究。

自然条件下,AMF 和 DSE 往往能共同侵染植物根系,在微生物修复中均具有重要生态作用^[3-4]。研究表明,AMF 和 DSE 均有促进植物生长、改善营养运移、提高植物抗病性和抵御不良环境胁迫的功能^[4],与其他土壤微生物之间可能具有共

基金项目: 国家自然科学基金(51974326); 首都科技领军人才(Z18110006318021)

^{*}通信作者。Tel/Fax: +86-10-62339048; E-mail: ylb188@126.com

收稿日期: 2020-03-21; 修回日期: 2020-05-10; 网络出版日期: 2020-07-11

生协同关系,可增加代谢物传递效率,改善土壤微环境,促进植物根际微生物活动,从而促进植物的生长发育。AMF 和 DSE 的生物特性和强大的生态学功能在受损的生态重建和植被恢复过程中能够发挥积极作用。

1 AMF 在生态修复中的作用

AMF 能与陆地生态系统中 80%左右的植物形成菌根联合体^[5],AMF 是根际微生物群落的重要组成部分,在生态修复中可发挥重要作用。菌根联合体能促进植物根系生长,增加植物对营养的吸收,帮助植物抵御病原微生物,增强对生物和非生物胁迫的耐受性,加速植株生长和种群建成,并能优化植被分布,改善生态格局^[6-7]。AMF 菌丝生长发育并向根际外延伸,将根与周围的土壤微生境连接起来,扩大根系面积,通过根际强大的菌丝网络吸收与运输水分和营养物质,以供植物生长发育。此外,AMF 分泌的球囊霉素(glomalin)在土壤改良等方面具有重要作用^[8]。研究证明,AMF 能够显著提高土地复垦率,形成一个植被成活率高、健康、可持续发展的陆地生态系统^[1]。因此,AMF 与植物共生在促进植被种群恢复、维持生态平衡和稳定等方面可发挥巨大潜力。

1.1 AMF 对土壤改良作用

AMF 可从宿主植物体内获取碳水化合物,使 AMF 成为光合产物的重要碳库,为自身生命活动提供能量和碳骨架。同时,AMF 菌丝可以增加植物对土壤中限制性资源的获取,如磷等矿质元素和水分。研究表明,菌根植物每单位根段的 P 吸收率约为非菌根植物的 2-3 倍^[9],AMF 促进植物根系对氮的吸收,使其对豆科植物的结瘤和固氮

也有显著的积极作用^[10]。AMF 同化硝态氮和铵态氮到菌丝体,防止其通过反硝化作用逸散,改善土壤养分,提高土壤氮资源利用率,改善植物生存环境。不同土壤因子对土壤微生物活性有不同程度的影响。同时,AMF 可提高土壤磷酸酶、蛋白酶、脲酶等酶活性,被认为是土壤酶活性进行生化反应的来源之一^[11]。

AMF 有利于改善土壤理化性质,改良和稳定土壤结构,同时,土壤性质也会影响 AMF 的生态分布特性、侵染能力和孢子密度等。AMF 的菌丝能够分泌产生球囊霉素,AMF 菌丝壁和孢子的降解能够将球囊霉素释放到土壤中,有效防止有机碳的流失,增加土壤有机碳库,增强土壤团聚体的稳定性,改善土壤结构与质量。因此,球囊霉素被认为是从 AMF 与土壤环境相互作用的重要媒介物质。球囊霉素一方面通过自身特点将土壤颗粒粘结在一起,达到增加土壤团聚体的目的,另一方面可间接改善土壤微环境,使土壤保持良好的透气通水状况,减少养分流失,改善土壤的理化状况,提高土壤质量^[8]。AMF 分泌球囊霉素是一种对宿主植物生长环境适应的积极应答机制。在不同种植制度和土地管理措施下,土壤球囊霉素含量与土壤团聚体的数量和水稳定性显著相关,接种丛枝菌根真菌有利于土壤水分的保持与高效运输,提高土壤水分的利用率。

目前,将 AMF 用于大田试验,探究其生态效应的研究已经初见成效。Qiu 等^[12]研究发现,在养分缺乏的半干旱生态系统中,接种 AMF 可以提高采煤沉陷区的土壤养分有效性和酶活性,增加土壤肥力。AMF 与采煤沉陷土壤中氮吸收酶的潜在活性相关,可能影响采煤沉陷土壤的氮循环,提高土壤肥力^[13]。此外,不同接种处理下,

对采煤沉陷区土壤修复进行长期定位监测试验,接种 AMF 增加了土壤中球囊霉素的含量,有效地改善了土壤质量^[14]。

1.2 AMF 对重金属污染的修复作用

AMF 根外菌丝的螯合作用和过滤机制有利于菌丝体与重金属离子结合,形成重金属的“区室化”,抑制重金属离子(如 Cd、Cs 等)从根转移到地上部而积累在根内组织中,减轻地上枝叶中的重金属含量和在生物链中的快速迁移^[15]。接种 AMF 也可以改善植物根围微生物群落组成,刺激重金属抗性的土壤微生物活性,降低重金属的生物活性^[16]。菌根可能通过调节根际中的金属形态来阻止过量金属进入植物,如将高毒性的无机砷转化为有机砷,或通过分泌球囊霉素等固持一定量的重金属,抵抗重金属对植物的毒害作用^[17]。接种 AMF 能增加玉米植株的脯氨酸含量,明显缓解了重金属的生物毒性,菌丝细胞壁中的纤维素、几丁质衍生物与重金属离子结合并固定在细胞壁上,使重金属深入细胞受阻,结果表明,AMF 提高植物重金属耐性可由改善宿主植物的解毒功能来实现^[18]。AMF 对重金属的抗性与重金属的浓度显著相关,在重金属胁迫下,接种 AMF 能提高土壤酶活性和植物生物量。

1.3 AMF 对植物逆境的促生作用

AMF 根外菌丝能在土壤中形成菌丝网络,增加根系吸收范围和面积,改变根系形态,调节根系水力导度、影响根系水分吸收能力。因此,AMF 可以促进植物对水分的吸收利用,改善植物生长状况,增强植物的抗旱性。Huang 等^[19]研究表明,接种 AMF,能够改变气孔开度,提高渗透调节等作用,增强苹果幼苗的抗旱性。Yooyongwech 等^[20]发现,接种 AMF 后,可使脯

氨酸和可溶性糖积累,提高甘薯对干旱胁迫的耐受性。

植物与 AMF 共生是对低温胁迫非常有效的应对策略,AMF 共生可以为宿主植物提供营养补给、提高多种代谢酶活性并增强低温胁迫下植物的抗氧化酶(SOD、CAT 和 POD)活性^[21]。Liu 等^[22]研究发现,低温胁迫下,接种 AMF 的蓝莓根和叶中的磷含量显著高于未接种处理。低温环境下,玉米接种 AMF,还可使氮代谢相关酶硝酸还原酶活性升高^[23]。

AMF 可以提高植物的高温抗性^[24]。马通等^[25]研究发现,接种 AMF 能够降低植物叶片中丙二醛的积累,提高根系活力,减缓细胞膜过氧化程度、降低细胞膜透性;同时,接种 AMF 显著提高了植物叶片中可溶性糖含量,使植物在高温下的渗透调节能力增强,提高植物的耐热性。AMF 能够缓解高温环境对植物损伤的生理机制,可能与相关的耐热基因表达及生物信号传导等因素有关,具体生理响应仍需进一步证实。

土壤盐碱化过程中,有效矿质元素向难溶性盐的转化加剧,并且大量的 Na^+ 增加会破坏植物根际的离子平衡,不利于植物的营养吸收。AMF 和宿主植物互作可以释放有机酸,降低土壤 pH,活化土壤中有有机磷和难溶磷等,通过调节土壤 pH 促进难吸收的矿质元素向易于植物吸收的有效态转化利用,降低 Na^+ 在植物体中的积累和盐离子代谢途径对植物生长的干扰,提高植物对盐的耐受性^[26-27]。Garg 等^[28]研究表明,接种 AMF 可以通过调节脯氨酸代谢和降低 Na 的摄取,提高植物的耐盐性。接种 AMF 还可以提高盐胁迫条件下玉米、小麦等农作物根系对土壤水分的吸收,促进作物生长^[29-30]。

AMF 根内与根外菌丝组成的菌丝网络可建立起一道天然屏障, 增加病原微生物对植物根系侵染的难度。接种 AMF 能为植物提供有效的生理防御, 抑制多种病原菌的侵害^[31]。同时, 接种 AMF 能够激发植物的次级代谢物质积累(如苯丙氨酸解氨酶、多酚氧化酶), 增强植物对枯萎病的抗性, 也能通过提高抗氧化酶活性来增强对叶斑病等的耐受性^[32]。

接种 AMF 能促进植株的成活和生长发育。Song 等^[33]研究表明, 接种 AMF 能够提高玉米产量, 增强玉米抗逆性, 提高土壤酶活性。Bi 等^[4,34-35]通过室内模拟采煤沉陷地面裂隙, 研究根系损伤对植物生长的影响, 发现接种 AMF 可以减轻根系的机械损伤, 伤根 1/3 时其内源激素水平提高, 植株营养状况可以达到未受伤的对照水平, 并能增加植物地上和地下部生物量, 增加受损根内 N、P、K、Mg 和 Ca 浓度, 为采煤沉陷地区的微生物修复提供理论依据。Golubkina 等^[36]发现接种 AMF 能提高葱属等蔬菜的产量、矿物质含量和抗氧化物的活性。利用 AMF 进行修复的生态系统中, 生物多样性增加, 土壤碳积累也呈现增加的趋势^[13]。因此, AMF 在生态修复过程中具有较好的作用效应与潜能。

2 DSE 在生态修复中的作用

内生真菌在植物各器官中普遍存在, 有研究发现, 在甘蔗茎部近芽处的切面有与 DSE 相似的真菌结构, 因此推测, DSE 不仅能在植物根中定殖, 也可能侵染到植物茎秆, 该推测有待进一步证实^[37]。DSE 是主要分布于植物根细胞内或细胞间隙的一类小型内生真菌, 在多种极端环境的植物根系中, 该类真菌具有较高的定殖率。在 114 科

320 属约 600 种植物的根中观察到 DSE 的存在, 近几年对 DSE 生态调查结果显示, 其宿主植物种类范围明显扩大, 在菌根和非菌根植物中均可定殖^[38]。DSE 能在植物根皮层和维管组织中定殖, 与 AMF 仅能定殖于宿主植物根皮层有所不同。DSE 在宿主植物根内一般能形成有隔的深色菌丝和微菌核等结构并伴有不同程度的黑化, 菌丝和微菌核多呈现不同形态。有研究表明, 菌丝粗细差异和隔间距可能与宿主植物的养分运输有关^[39]。目前, 仅通过形态学鉴定 DSE 种类尚不准确, 利用形态学结合 PCR 技术对 DSE 进行鉴定得到普遍运用。DSE 多糖、蛋白质和黑色素等化学成分是维持 DSE 与宿主植物密切且复杂的生态关系的关键因子, 同时也是 DSE 发挥生物学功能的基础物质。研究表明, 在不利条件下, DSE 细胞壁中的黑色素具有通过提高自身耐受性来抵御不利环境的功能, 保护真菌菌丝体免受非生物胁迫(如高温、干旱、重金属等)的伤害^[40]。在贫瘠的土壤中, DSE 可能会将有限的营养物质分配给微菌核, 以保证 DSE 自身的生存。

2.1 DSE 促进宿主对养分的吸收

DSE 能够促进宿主植物养分的吸收利用, 增加根系长度和生物量。接种 DSE 真菌 *Phialocephala fortinii*, 可以有效分解土壤有机磷和氮化合物, 促进芦笋(*Asparagus officinalis*)的生长, DSE 可以增加植物地上部磷的浓度^[21,37]; 也可以促使难溶性磷酸盐(如磷酸钙)释放 P 以供吸收利用^[3]。DSE 还能参与生长素的生物合成途径, DSE 通过分泌释放植物激素以及产生可溶性和挥发性有机化合物或通过呼吸作用产生的 CO₂ 增强光合作用, 使植物生物量增加, 刺激植物生长^[41]。已有研究表明, 接种 DSE 可提高矿质营养的生物量和矿物

水平。对蒙古沙冬青接种 DSE, 能显著提高植株分枝数、提高生物量, 并能提高植株对钾、钙的转运能力^[42]。DSE 无明显的宿主专一性, 从玉米中分离出的 DSE 菌株 *Exophiala pisciphila* 可以增加高粱在干旱胁迫下地上部和地下部的干重^[43]。从非农业环境中分离的 DSE 菌株可以对番茄的生长产生积极影响, 这对于农业生产和园艺实践具有重要意义^[44]。DSE 与植物之间相互影响, 不同植物的生理结构和代谢特征的差异可能会影响根际内生真菌的多样性, 而 DSE 在不同植物根系分布的异质性也可能通过改变土壤组成和提高土壤肥力来影响宿主植物间的竞争关系。

2.2 DSE 增强宿主对重金属的抗性

在重金属污染的土壤中, DSE 可以通过限制根与地上部之间重金属离子的迁移以及增加叶绿素浓度和蒸腾速率来促进植物生长并限制对宿主的金属毒性^[45]。同时, DSE 菌丝具有吸附重金属的能力, Wang 等^[45]研究发现, DSE 可以提高植物对 Cd 胁迫的耐受性, Cd 污染环境中, DSE 可以通过触发抗氧化系统、将 Cd 由活性状态改变为非活性, 并将亚细胞中的 Cd 重新分配到细胞壁, 降低 Cd 的生物毒性, 促进植株生长, Cd 在 DSE 菌丝中的积累可能是植物抵抗 Cd 胁迫的重要策略。接种 DSE 同样能提高宿主植物抗重金属离子胁迫的能力。Ban 等^[46]研究表明, DSE 定殖率与 Pb 的迁移负相关, Diene 等^[47]研究了接种 DSE 对番茄中 Cs 积累的反应, DSE 显著降低了番茄中 Cs 的积累, 并显著增加了番茄生物量。

DSE 可以合成多种抗氧化酶, 提高植物根茎中抗氧化酶活性, 降低重金属含量, 以防止重金属胁迫下的氧化损伤^[48]。在铬胁迫条件下, DSE

菌丝生长速度、抗氧化能力和抗氧化酶活性均与铬离子浓度显著相关^[49]。DSE 应激表达功能基因上调可以保证 DSE 的正常生理活动。研究发现, 玉米接种 DSE, 能够改善植物光合作用、植物激素平衡并降低叶片中重金属离子水平, 对玉米生长具有积极影响^[50]。植物耐受性的增强可能是由于宿主和微生物群落共同作用的结果。DSE 可通过上调细胞壁的生物合成途径, 对细胞壁进行重塑, 促进植物细胞壁中重金属离子的“区室化”, 降低原生质体中重金属离子的进入, 使植物对重金属的耐受性增强^[51]。此外, 在铅胁迫下, 玉米接种 DSE, 能有效降低铅胁迫对光合系统的损害, 减少寄主植物叶片中铅的积累, 这主要是由菌丝对铅的生物吸附和寄主植物的生理变化引起的, 从而提高寄主植物对铅的耐受性^[52]。筛选出具有重金属抗性的 DSE 菌株对生物能源作物的可持续生产具有重要意义。

2.3 DSE 促进植物抗逆境的适应性作用

作为宿主植物与土壤环境之间的桥梁, DSE 能够增加植物和土壤之间的接触面积, DSE 分泌大量的酶可将土壤中的有机氮和难溶性磷等转化为可利用的形式, 扩大营养库, 从而促进植物生长和对胁迫环境的耐受性^[53]。Santos 等^[54]指出, 在干旱环境中, DSE 在植物根围的黏质菌丝能帮助植物保持水分, 将营养物质输送至植物内部; 此外, DSE 还可以增加宿主植物的脯氨酸含量和抗氧化酶活性。DSE 黑色素可使细胞壁的机械强度增强, 提高细胞抗辐射、抗热的能力, 增强宿主植物抗逆性^[40]。干旱胁迫条件下, 接种 DSE 可提高根细胞超微结构稳定性, 维持细胞膜、细胞核、线粒体等细胞器的完整性, 缓解干旱胁迫对细胞器的损害; 同时, 接种 DSE 还可以

通过调节根系内源激素的含量和比例来调节根系形态结构,促进根系生长,抵御干旱胁迫环境,从而提高宿主抗旱性^[55]。DSE 还能与非菌根植物建立良好共生关系,González-Teuber 等^[56]研究发现,接种 DSE 可以刺激干旱胁迫下根系发育,加大根系生物量的分配,促进宿主和非宿主植物根部生长。干旱条件下,裸果木中分离的多株 DSE 能有效定殖于蒙古沙冬并与其形成根菌联合体,显著增加植物分枝数、总生物量以及钾和钙含量,增加植物的抗旱性^[42]。在盐胁迫下,DSE 增强植物耐受性与超氧化物歧化酶(SOD)活性有关^[57]。接种 DSE 能够降低盐胁迫下的丙二醛含量,使植物体内保护酶活性显著增加,并对植物具有明显的促生作用。DSE 不仅能够通过增强植物对营养元素(C、N、P)的吸收、保护植物免受生物(如病原体)和非生物胁迫(如重金属和干旱),还能提高植物对逆境环境的适应性。DSE 的生态影响效应主要取决于菌株特性、宿主植物以及土壤等因素,研究表明,DSE 对草本植物和禾本科植物的促生作用高于灌木和乔木^[58]。

3 AMF 和 DSE 在生态修复中的联合作用

研究表明,养分匮乏环境下,两种真菌的定殖率或可达到最高^[59]。在水稻的不同生长时期,发现存在 AMF 和 DSE 双重定殖现象,定殖率从种植开始到 3 个月时呈上升趋势,然后开始下降,可能与植物成熟后需要较少的营养有关^[60]。也有研究发现,在 *Deschampsia flexuosa* 根内,真菌定殖由以 AMF 为主向以 DSE 为主的真菌群落演替,也可能与真菌对营养的获取不同有关^[61]。目

前,AMF 和 DSE 的联合效应研究较少,二者之间是协同促进还是存在碳源或空间竞争等尚不明确,也有可能是从竞争到协同的关系。例如,在离体条件下,DSE 的分泌物可以刺激胡萝卜毛根部 AMF 的前期发育;相反,*Phialocephala turiciensis* 也能够降低三叶草中巨孢囊霉的定殖率^[53,62]。

高春梅等^[63]研究 AMF 和 DSE 对黄瓜抗线虫病害的影响,证明 AMF 和 DSE 联合接种能够抑制根结线虫的繁殖、降低根结线虫病理毒害、促进植物生长发育。同样,对 AMF 和 DSE 高镉胁迫下对玉米根系的影响进行研究,结果表明,AMF 单接种以及 AMF 与 DSE 双接种,均能显著增加玉米叶片的叶绿素含量、玉米生物量、根长、侧根分枝数等;两种真菌均能显著降低玉米地上部 Cd 含量和 Cd 转移系数,有效地限制 Cd 从玉米根部到地上部的迁移^[64]。Berthelot 等^[65]利用实时荧光定量 PCR 技术对 AMF 和 DSE 之间的联合作用进行研究,发现 AMF 和 DSE 双接种能有效缓解氧化胁迫,降低地上部 Cd 的浓度,支持生物量可持续生产。AMF 和 DSE 联合效应的生理机制如何,AMF、DSE 和不同植物三者之间的生态效应如何还有待进一步的研究探索。

4 展望

AMF 及 DSE 均是具有广泛应用前景的真菌。AMF 的功能作用研究报道较多,AMF 表现出较稳定的抗逆生态特性,使得其具有应用上的广泛性,目前已经在煤矿区土地复垦中取得了较好的生态效应,修复 7 年后仍持续发挥着生态效应。DSE 作为一类内生真菌,其种类分布广但功能作用还有待深入发掘,目前 DSE 研究多处于室内盆

栽试验阶段, 推广应用研究很少。DSE 耐受菌株的筛选以及 DSE 纯培养菌剂产品的研发, 将是未来的主要研究方向和目标。AMF 与 DSE 两种内生真菌在生态修复的应用技术也会成为微生物复垦新的热点。AMF 和 DSE 在提升植被成活率、植被环境适应性以及生态功能稳定性方面体现出良好的应用前景, 对于生态环境可持续发展具有更为深远的意义。

参考文献

- [1] Bi YL. Research advance of application of arbuscular mycorrhizal fungi to ecological remediation in subsided land of coal mining areas. *Mycosystema*, 2017, 36(7): 800–806. (in Chinese)
毕银丽. 丛枝菌根真菌在煤矿区沉陷地生态修复应用研究进展. *菌物学报*, 2017, 36(7): 800–806.
- [2] Thangavelu M, Raji M. Arbuscular mycorrhizal and dark septate endophyte fungal associations in *Asparagus*. *Turkish Journal of Botany*, 2016, 40: 662–675.
- [3] Surono, Narisawa K. The dark septate endophytic fungus *Phialocephala fortinii* is a potential decomposer of soil organic compounds and a promoter of *Asparagus officinalis* growth. *Fungal Ecology*, 2017, 28: 1–10.
- [4] Bi YL, Xiao L, Sun JH. An arbuscular mycorrhizal fungus ameliorates plant growth and hormones after moderate root damage due to simulated coal mining subsidence: a microcosm study. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(11): 11053–11061.
- [5] Aseel DG, Rashad YM, Hammad SM. Arbuscular mycorrhizal fungi trigger transcriptional expression of flavonoid and chlorogenic acid biosynthetic pathways genes in tomato against *Tomato Mosaic Virus*. *Scientific Reports*, 2019, 9: 9692.
- [6] Bahadur A, Batoool A, Nasir F, Jiang SJ, Qin MS, Zhang Q, Pan JB, Liu YJ, Feng HY. Mechanistic insights into arbuscular mycorrhizal fungi-mediated drought stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(17): 4199.
- [7] Selvakumar G, Shagol CC, Kim K, Han S, Sa TM. Spore associated bacteria regulates maize root K^+/Na^+ ion homeostasis to promote salinity tolerance during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *BMC Plant Biology*, 2018, 18: 109.
- [8] Zhang J, Tang XL, He XH, Liu JX. Glomalin-related soil protein responses to elevated CO_2 and nitrogen addition in a subtropical forest: Potential consequences for soil carbon accumulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 83: 142–149.
- [9] Choi J, Summers W, Paszkowski U. Mechanisms underlying establishment of arbuscular mycorrhizal symbioses. *Annual Review of Phytopathology*, 2018, 56(1): 135–160.
- [10] Yang HS, Xu JL, Guo Y, Koide RT, Dai YJ, Xu MM, Bian LP, Bian XM, Zhang Q. Predicting plant response to arbuscular mycorrhizas: the role of host functional traits. *Fungal Ecology*, 2016, 20: 79–83.
- [11] Wu QS, Li Y, Zou YN, He XH. Arbuscular mycorrhiza mediates glomalin-related soil protein production and soil enzyme activities in the rhizosphere of trifoliolate orange grown under different P levels. *Mycorrhiza*, 2015, 25(2): 121–130.
- [12] Qiu L, Bi YL, Jiang B, Wang ZG, Zhang YX, Zhakypbek Y. Arbuscular mycorrhizal fungi ameliorate the chemical properties and enzyme activities of rhizosphere soil in reclaimed mining subsidence in northwestern China. *Journal of Arid Land*, 2019, 11(1): 135–147.
- [13] Xiao L, Bi YL, Du SZ, Wang Y, Guo C. Effects of re-vegetation type and arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on soil enzyme activities and microbial biomass in coal mining subsidence areas of Northern China. *Catena*, 2019, 177: 202–209.
- [14] Bi YL, Wang K, Wang J. Effect of different inoculation treatments on AM fungal communities and the sustainability of soil remediation in Daliuta coal mining subsidence area in northwest China. *Applied Soil Ecology*, 2018, 132: 107–113.
- [15] Zu YQ, Lu X, Zhan FD, Hu WY, Li Y. A review on roles and mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metals-polluted soils. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(10): 1538–1548. (in Chinese)
祖艳群, 卢鑫, 湛方栋, 胡文友, 李元. 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. *植物生理学报*, 2015, 51(10): 1538–1548.
- [16] Wang YT, Qiu Q, Li SS, Xin GR. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on heavy metal uptake of maize under Cd and Cu combined pollution conditions. *Science and Technology Review*, 2014, 32(21): 15–20. (in Chinese)
王宇涛, 邱丘, 李韶山, 辛国荣. 镉、铜复合污染下丛枝菌根真菌对玉米重金属吸收的影响. *科技导报*, 2014, 32(21): 15–20.

- [17] Zhang X, Ren BH, Wu SL, Sun YQ, Lin G, Chen BD. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences arsenic accumulation and speciation in *Medicago truncatula* L. in arsenic-contaminated soil. *Chemosphere*, 2015, 119: 224–230.
- [18] Chen BD, Sun YQ, Zhang X, Wu SL. Underlying mechanisms of the heavy metal tolerance of mycorrhizal fungi. *Environmental Science*, 2015, 36(3): 1123–1132. (in Chinese)
陈保冬, 孙玉青, 张莘, 伍松林. 菌根真菌重金属耐性机制研究进展. *环境科学*, 2015, 36(3): 1123–1132.
- [19] Huang D, Ma MN, Wang Q, Zhang MX, Jing GQ, Li C, Ma FW. Arbuscular mycorrhizal fungi enhanced drought resistance in apple by regulating genes in the MAPK pathway. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 149: 245–255.
- [20] Yooyongwech S, Samphumphuang T, Tisarum R, Theerawitaya C, Cha-Um S. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) improved water deficit tolerance in two different sweet potato genotypes involves osmotic adjustments via soluble sugar and free proline. *Scientia Horticulturae*, 2016, 198: 107–117.
- [21] Hardoim PR, Van Overbeek LS, Berg G, Pirttilä AM, Compant S, Campisano A, Döring M, Sessitsch A. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2015, 79(3): 293–320.
- [22] Liu XM, Xu QL, Li QQ, Zhang H, Xiao JX. Physiological responses of the two blueberry cultivars to inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus under low-temperature stress. *Journal of Plant Nutrition*, 2017, 40(18): 2562–2570.
- [23] Liu N, Chen X, Song F, Liu FL, Liu S, Zhu XC. Effects of arbuscular mycorrhiza on growth and nutrition of maize plants under low temperature stress. *Philippine Agricultural Scientist*, 2016, 99(3): 246–252.
- [24] Zhu XC, Song FB, Liu SQ, Liu TD. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress. *Plant and Soil*, 2011, 346(1): 189–199.
- [25] Ma T, Liu RJ, Li M. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on heat-tolerance of *Lactuca sativa* L. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(11): 1919–1926. (in Chinese)
马通, 刘润进, 李敏. 丛枝菌根真菌对生菜耐热性的效应. *植物生理学报*, 2015, 51(11): 1919–1926.
- [26] Wei LL, Lu CY, Ding J, Yu S. Functional relationships between arbuscular mycorrhizal symbionts and nutrient dynamics in plant-soil-microbe system. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(14): 4233–4243. (in Chinese)
韦莉莉, 卢昌熠, 丁晶, 俞慎. 丛枝菌根真菌参与下植物-土壤系统的养分交流及调控. *生态学报*, 2016, 36(14): 4233–4243.
- [27] Hailemariam M, Birhane E, Gebresamuel G, Gebrekiros A, Desta Y, Alemayehu A, Muruts H, Araya T, Norgrove L. Arbuscular mycorrhiza effects on *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. growth under varying soil water and phosphorus levels in northern Ethiopia. *Agroforestry Systems*, 2018, 92(2): 485–498.
- [28] Garg N, Baher N. Role of arbuscular mycorrhizal symbiosis in proline biosynthesis and metabolism of *Cicer arietinum* L. (Chickpea) genotypes under salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2013, 32(4): 767–778.
- [29] Selvakumar G, Kim K, Shagol CC, Joe MM, Sa TM. Spore associated bacteria of arbuscular mycorrhizal fungi improve maize tolerance to salinity by reducing ethylene stress level. *Plant Growth Regulation*, 2017, 81(1): 159–165.
- [30] Talaat NB, Shawky BT. Protective effects of arbuscular mycorrhizal fungi on wheat (*Triticum aestivum* L.) plants exposed to salinity. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 98: 20–31.
- [31] Ahammed GJ, Mao Q, Yan YR, Wu MJ, Wang YQ, Ren JJ, Guo P, Liu AR, Chen SC. Role of melatonin in arbuscular mycorrhizal fungi-induced resistance to Fusarium wilt in cucumber. *Phytopathology*, 2020, 110(5): 999–1009.
- [32] Li Y, Duan T, Nan Z, Li Y. Arbuscular mycorrhizal fungus alleviates alfalfa leaf spots caused by *Phoma medicaginis* revealed by RNA-seq analysis. *Journal of Applied Microbiology*, 2019. doi: 10.1111/jam.14387
- [33] Song ZH, Bi YL, Zhang J, Gong YL, Yang HH. Arbuscular mycorrhizal fungi promote the growth of plants in the mining associated clay. *Scientific Reports*, 2020, 10: 2663.
- [34] Bi YL, Zhang J, Song ZH, Wang ZG, Qiu L, Hu JJ, Gong YL. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate root damage stress induced by simulated coal mining subsidence ground fissures. *Science of the Total Environment*, 2019, 652: 398–405.
- [35] Bi YL, Sun JH, Zhang J, Song ZH, Cai Y, Sun H. Remediation effects of plant root growth inoculated with AM fungi on simulation subsidence injured. *Journal of China Coal Society*, 2017, 42(4): 1013–1020. (in Chinese)
毕银丽, 孙金华, 张健, 宋子恒, 蔡云, 孙欢. 接种菌根真菌对模拟开采伤根植物的修复效应. *煤炭学报*, 2017, 42(4): 1013–1020.
- [36] Golubkina N, Krivenkov L, Sekara A, Vasileva V, Tallarita A,

- Caruso G. Prospects of arbuscular mycorrhizal fungi utilization in production of allium plants. *Plants*, 2020, 9: 279.
- [37] Fors RO, Júnior OJS, Carneiro MAC, Berbara RLL. Selection of arbuscular mycorrhizal fungi for sugarcane in four soils with the presence of dark septate endophytes. *Acta Scientiarum Agronomy*, 2020, 42: e42477.
- [38] Gucwa-Przepióra E, Chmura D, Sokółowska K. AM and DSE colonization of invasive plants in urban habitat: a study of Upper Silesia (southern Poland). *Journal of Plant Research*, 2016, 129(4): 603–614.
- [39] Xie LL, He XL, Wang K, Hou LF, Sun Q. Spatial dynamics of dark septate endophytes in the roots and rhizospheres of *Hedysarum scoparium* in northwest China and the influence of edaphic variables. *Fungal Ecology*, 2017, 26: 135–143.
- [40] Berthelot C, Perrin Y, Leyval C, Blaudez D. Melanization and ageing are not drawbacks for successful agro-transformation of dark septate endophytes. *Fungal Biology*, 2017, 121(8): 652–663.
- [41] Berthelot C, Leyval C, Foulon J, Chalot M, Blaudez D. Plant growth promotion, metabolite production and metal tolerance of dark septate endophytes isolated from metal-polluted poplar phytomanagement sites. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(10): fiw144.
- [42] Li X, He XL, Hou LF, Ren Y, Wang SJ, Su F. Dark septate endophytes isolated from a xerophyte plant promote the growth of *Ammopiptanthus mongolicus* under drought condition. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 7896.
- [43] Zhang QM, Gong MG, Yuan JF, Hou Y, Zhang HM, Wang Y, Hou X. Dark septate endophyte improves drought tolerance in *Sorghum*. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2017, 19(1): 53–60.
- [44] Yakti W, Kovács GM, Vági P, Franken P. Impact of dark septate endophytes on tomato growth and nutrient uptake. *Plant Ecology and Diversity*, 2018, 11(5/6): 637–648.
- [45] Wang JL, Li T, Liu GY, Smith JM, Zhao ZW. Unraveling the role of dark septate endophyte (DSE) colonizing maize (*Zea mays*) under cadmium stress: physiological, cytological and genic aspects. *Scientific Reports*, 2016, 6: 22028.
- [46] Ban YH, Xu ZY, Zhang HH, Chen H, Tang M. Soil chemistry properties, translocation of heavy metals, and mycorrhizal fungi associated with six plant species growing on lead-zinc mine tailings. *Annals of Microbiology*, 2015, 65(1): 503–515.
- [47] Diene O, Sakagami N, Narisawa K. The role of dark septate endophytic fungal isolates in the accumulation of cesium by Chinese cabbage and tomato plants under contaminated environments. *PLoS One*, 2014, 9(10): e109233.
- [48] Zhu LL, Li T, Wang CJ, Zhang XR, Xu LJ, Xu RB, Zhao ZW. The effects of dark septate endophyte (DSE) inoculation on tomato seedlings under Zn and Cd stress. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(35): 35232–35241.
- [49] Zhan FD, He YM, Li T, Yang YY, Toor GS, Zhao ZW. Tolerance and antioxidant response of a dark septate endophyte (DSE), *Exophiala pisciphila*, to cadmium stress. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2015, 94(1): 96–102.
- [50] He YM, Yang ZX, Li MR, Jiang M, Zhan FD, Zu YQ, Li T, Zhao ZW. Effects of a dark septate endophyte (DSE) on growth, cadmium content, and physiology in maize under cadmium stress. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(22): 18494–18504.
- [51] Jia HL, Wang XH, Wei T, Zhou R, Muhammad H, Hua L, Ren XH, Guo JK, Ding YZ. Accumulation and fixation of Cd by tomato cell wall pectin under Cd stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 167: 103829.
- [52] Ban YH, Xu ZY, Yang YR, Zhang HH, Chen H, Tang M. Effect of dark septate endophytic fungus *Gaeumannomyces cylindrosporus* on plant growth, photosynthesis and Pb tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Pedosphere*, 2017, 27(2): 283–292.
- [53] Della Mónica IF, Saparrat MCN, Godeas AM, Scervino JM. The co-existence between DSE and AMF symbionts affects plant P pools through P mineralization and solubilization processes. *Fungal Ecology*, 2015, 17: 10–17.
- [54] dos Santos SG, da Silva PRA, Garcia AC, Zilli JÉ, Berbara RLL. Dark septate endophyte decreases stress on rice plants. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2017, 48(2): 333–341.
- [55] Liu Y, Wei XL. Dark septate endophyte improves drought tolerance of *Ormosia hosiei* Hemsley & E. H. Wilson by modulating root morphology, ultrastructure, and the ratio of root hormones. *Forests*, 2019, 10(10): 830.
- [56] González-Teuber M, Urzúa A, Plaza P, Bascañán-Godoy L. Effects of root endophytic fungi on response of *Chenopodium quinoa* to drought stress. *Plant Ecology*, 2018, 219(3): 231–240.
- [57] Pan XY, Qin Y, Yuan ZL. Potential of a halophyte-associated endophytic fungus for sustaining Chinese white poplar growth under salinity. *Symbiosis*, 2018, 76(2): 109–116.
- [58] Mayerhofer MS, Kernaghan G, Harper KA. The effects of fungal root endophytes on plant growth: a meta-analysis. *Mycorrhiza*, 2013, 23(2): 119–128.
- [59] Mohana B, Kameshwari S, Rao H. Arbuscular mycorrhizal

- and root colonizing dark septate endophytic fungal associations in *Urginea indica* and *Urginea wightii* accessions. *European Journal of Medicinal Plants*, 2020, 31: 11–16.
- [60] Chakraborty K, Banik S, Debnath A, Das AR, Saha AK, Das P. Arbuscular mycorrhiza and dark septate endophyte fungal associations of *Oryza sativa* L. under field condition: colonization features and their occurrence. *Plant Science Today*, 2019, 6(1): 63–70.
- [61] Huusko K, Ruotsalainen AL, Markkola AM. A shift from arbuscular mycorrhizal to dark septate endophytic colonization in *Deschampsia flexuosa* roots occurs along primary successional gradient. *Mycorrhiza*, 2017, 27(2): 129–138.
- [62] Scervino JM, Gottlieb A, Silvani VA, Pégola M, Fernández L, Godeas AM. Exudates of dark septate endophyte (DSE) modulate the development of the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Gigaspora rosea*. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(8): 1753–1756.
- [63] Gao CM, Li M, Liu RJ. Combination effects of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes on promoting growth of cucumber plants and resistance to nematode disease. *Mycosystema*, 2016, 35(10): 1208–1217. (in Chinese)
高春梅, 李敏, 刘润进. AMF 和 DSE 组合菌剂促生防线虫病效应. *菌物学报*, 2016, 35(10): 1208–1217.
- [64] He YM, Fan XM, Zhang GQ, Li B, Li TG, Zu YQ, Zhan FD. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes on maize performance and root traits under a high cadmium stress. *South African Journal of Botany*, 2019. doi: 10.1016/j.sajb.2019.09.018
- [65] Berthelot C, Blaudez D, Beguiristain T, Chalot M, Leyval C. Co-inoculation of *Lolium perenne* with *Funneliformis mosseae* and the dark septate endophyte *Cadophora* sp. in a trace element-polluted soil. *Mycorrhiza*, 2018, 28(3): 301–314.

Functions of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes in ecological restoration

Yinli Bi*, Linlin Xie

College of Geoscience and Surveying Engineering, China University of Mining Technology (Beijing), Beijing 100083, China

Abstract: The needs to increase vegetation coverage and plants' immunity in ecological restoration are important topics of current research. Microbe-assisted phytoremediation has been considered as the most promising technology for the remediation of ecology. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and dark septate endophyte (DSE) are soil-borne beneficial fungi that form root-fungus association with plant roots and provide a variety of benefits to the host plants. Moreover, AMF and DSE generally help plants uptake nutrient better and can enhance plant tolerance to many biotic and abiotic stresses, and thus they can be used to control fungal diseases and promote plant growth in extreme environment and polluted soil. The purpose of the present research is to investigate the function and application of AMF and DSE in ecological restoration and provide a basis in studying synergic mechanisms by these fungi. The possible problems and prospects of AMF and DSE in ecological restoration are involved.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi, dark septate endophyte, ecological restoration

(本文责编: 李磊)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (51974326) and by the Capital Science and Technology Talents Training Project (Beijing) (Z18110006318021)

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-10-62339048; E-mail: ylb88@126.com

Received: 21 March 2020; Revised: 10 May 2020; Published online: 11 July 2020