

## 丛枝菌根真菌对药用植物生产的影响研究

彭雪<sup>1</sup>, 郭二丹<sup>1</sup>, 仇莹莹<sup>1</sup>, 徐皓<sup>1,2\*</sup>

(1. 陕西理工大学生物科学与工程学院, 陕西汉中 723000; 2. 陕西理工大学秦巴生物资源与生态环境重点实验室(培育), 陕西汉中 723000)

**摘要** 丛枝菌根真菌是一类在植物根系分布广泛的共生微生物, 可以与 80% 以上的维管植物形成专性活体营养的互惠共生体。其菌丝能够与药用植物根系形成错综复杂的菌丝网络, 在药用植物的养分吸收、生长发育、活性物质的合成与积累以及非生物胁迫的耐受性等方面都有积极的影响。综述丛枝菌根真菌在促进药用植物的生长发育、活性物质合成和积累以及提高药用植物的抗非生物胁迫能力和病虫害的抗性等方面研究, 以期丛枝菌根真菌在药用植物生产中的应用提供一定的理论支撑。

**关键词** 丛枝菌根真菌; 药用植物; 生长和发育; 生物合成; 非生物胁迫

**中图分类号** S 567 **文献标识码** A

**文章编号** 0517-6611(2022)21-0013-05

**doi:** 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.21.004

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



### Research on Effect of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in the Production of Medicinal Plants

PENG Xue, GUO Er-dan, QIU Ying-ying et al (College of Biological Science and Engineering, Shaanxi University of Technology, Hanzhong, Shaanxi 723000)

**Abstract** Arbuscular mycorrhizal fungi is a kind of symbiotic microorganisms widely distributed in plant roots, which can form obligate living nutrient mutualistic symbiosis with more than 80% of vascular plants. Its hyphae can form an intricate hyphae network with the roots of medicinal plants, which has a positive impact on the nutrient absorption, growth and development, synthesis and accumulation of active substances, and tolerance to abiotic stresses of medicinal plants. This article reviews the role of arbuscular mycorrhizal fungi in promoting the growth and development of medicinal plants, the synthesis and accumulation of active substances, and improving the resistance of medicinal plants to abiotic stress and pests and diseases; in order to provide theoretical support for the application of arbuscular mycorrhizal fungi in the production of medicinal plants

**Key words** Arbuscular mycorrhizal fungi; Medicinal plants; Growth and development; Biosynthesis; Abiotic stress

药用植物在我国分布较为广泛, 对其的认识、利用和培育具有几千年的历史, 主要用于中医治疗过程, 在保健品和食品等方面也广泛应用。除了关注药用植物的产量外, 还要关注其品质, 由于人们的过度采挖, 野生药用植物资源逐年减少, 而人工栽培的药用植物存在药效下降、产量不高、病虫害、过量施用化肥、农药残留超标、安全堪忧等问题<sup>[1]</sup>。因此, 药用植物的提质增效迫在眉睫, 种植栽培技术提升是重中之重。2019年, 《中共中央 国务院关于促进中医药传承创新发展的意见》明确要求“推行中药材生态种植”, 菌根栽培技术就是贯彻中药材种植的绿色发展理念应运而生的。它既是一种绿色生态菌剂, 也是一种应用前景很好的微生物肥料。菌根栽培技术中使用最为广泛的真菌是丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)。

丛枝菌根真菌是一种植物根系微生物, 广泛存在于自然界中, 可以与 80% 以上的维管植物形成共生结构<sup>[2]</sup>, 作用方式即菌丝侵入植物根部后, 形成丛枝结构, 从而与宿主交换营养物质<sup>[3]</sup>。宿主植物为丛枝菌根真菌提供碳源多数以脂肪酸的形式, 而丛枝菌根真菌则可以通过相通的根外和根内菌丝形成菌丝网来扩大植物根系与土壤的接触面积, 进而提高植物对水分及必要营养成分的吸收, 形成一种互利互助、

互通有无的共生结构<sup>[4-6]</sup>。AMF 显著作用于药用植物, 能增加对营养元素的吸收效率, 增强光合作用, 利于药用植物的生长, 提高产量<sup>[7]</sup>; 能改善营养元素配比, 调控次级产物代谢过程, 促进药用植物活性物质的合成、转运与积累, 使药用植物品质提升<sup>[8]</sup>; 能提高抗氧化酶活性, 稀释高盐浓度, 络合重金属, 调控相关抗性基因表达, 提高药用植物在不良环境中的耐受性<sup>[9]</sup>。因此, AMF 在药用植物生产中有着良好的应用前景, 但在药用植物中的作用机制尚不明确, 有待进一步阐述。

该研究归纳和分析了丛枝菌根真菌对药用植物生长、有效成分的合成与积累以及在提高药用植物抗非生物胁迫的能力和对抗病虫害的抗性等方面的作用和机制, 为丛枝菌根真菌在药用植物生产上广泛应用提供理论依据。

#### 1 AMF 对药用植物养分吸收和生长的影响

植物从土壤中获取养分的途径有 2 种, 第一种是由根毛直接吸收的根系途径, 另一种是菌丝发挥根毛作用吸收土壤营养的菌根途径, 这 2 个途径既相互独立又相互作用, 共同从土壤中吸收植物所需的营养物质<sup>[10]</sup>。丛枝菌根真菌可以促进 P、N、S、Zn、Cu、Ca 等矿质元素的吸收<sup>[11]</sup>。磷在植物生长发育中具有重要作用, 土壤中缺磷会限制植物生长, 有关统计表明, 中国约 50% 的农田土质中都缺少磷元素, 而 AMF 在促进植物磷元素吸收方面具有一定的作用。首先, AMF 对磷的吸收效率相对于植物根系更高, 原因在于 AMF 菌丝体中没有隔膜的阻挡, 磷在真菌菌丝中的流动速度更快, 且菌根菌丝对磷有一种较大的储存量, 也利于将磷持续提供给植物<sup>[12]</sup>; 其次, AMF 可以通过与解磷细菌合作, 实现对有机磷

**基金项目** 陕西省秦巴生物资源与生态环境重点实验室(培育)科技攻关项目(SXC-2109); 汉中市汉台区科技计划项目(2021kx-07); 陕西理工大学研究生创新基金项目(SLG YCX2126); 陕西省重点研发计划一般项目(2022SF-543)。

**作者简介** 彭雪(1998—), 女, 陕西汉中, 硕士研究生, 研究方向: 中药材资源开发与利用。\* 通信作者, 教授, 硕士生导师, 从事中药材资源开发与利用研究。

**收稿日期** 2022-01-29; **修回日期** 2022-03-03

的活化利用。研究发现,AMF菌丝分泌物可诱导解磷细菌向菌丝移动并定殖,解磷细菌分泌磷酸酶,活化土壤中的有机磷<sup>[13-14]</sup>;AMF除通过根外菌丝直接摄取土壤有效磷外,还通过调控宿主体内一些关键的功能基因如磷转运蛋白基因的表达,从而有效地改善植物的缺磷状态<sup>[15]</sup>。徐丽娇等<sup>[16]</sup>以玉米接种AMF,结果显示低磷胁迫下,AMF显著上调了玉米碳磷代谢相关基因的表达来响应低磷胁迫,推测碳磷代谢相关基因的表达可能是由AMF的分泌物来调控的。由此可见,菌根植株可以获得土壤中有磷浓度低到非菌根植株所不能吸收到的磷,保证植株正常生长。刘春艳等<sup>[17-18]</sup>通过盆栽试验对枳进行AMF接种,结果表明,AMF的接种显著提高了有效磷的含量,又对菌根和非菌根的根系分泌物进行收集和分析发现,菌根分泌H<sup>+</sup>和有机酸促进了难溶磷酸盐的降解,增加了土壤的可用含磷量;齐俊香等<sup>[19]</sup>研究表明,丹参植株接种双网无梗囊霉可以促进丹参对磷元素的吸收。植物在生长发育中对氮素的需求量很大,因此氮素也成了植物生长的限制因子,接种AMF可加强对氮素的吸收和传递。首先AMF根外菌丝通过在土壤中蔓延交错,形成错综复杂的菌丝网络,菌丝网随着植物的生长不断向外延伸,使得植物能更加深入土壤吸收氮素营养;其次,AMF的孢子中存在内生固氮菌,在孢子萌发时可以迁移到菌丝表面,成为菌丝际固氮菌来提高植物的固氮能力<sup>[20]</sup>;此外,土壤中的大部分氮源是以有机氮形式存在的,植物难以将其直接利用,众多研究表明,AMF根外菌丝可以吸收土壤中的有机氮,并通过谷氨酰胺途径同化土壤中的有机氮将其转变为富氮的精氨酸<sup>[21]</sup>,并在菌丝中通过氨基酸的方式运输,到达植物根表面后,根内菌丝会再通过无机氮的方式运输到植物体内参与氮素循环。Leigh等<sup>[22]</sup>利用<sup>15</sup>N标记的氮培养植物,发现植物体内20%的氮是通过根外菌丝吸收的<sup>15</sup>N,证明了根外菌丝对氮的吸收是从枝菌根真菌提高植物对氮素利用率的一个重要方式。硫可以降低土壤的pH、调节植物的代谢活动,在碱性农业土壤中广泛运用,对提高作物的产量和品质都有一定的作用。AMF可帮助植物吸收更多的土壤硫素,Gray等<sup>[23]</sup>的开创性研究表明,硫和有机含硫化物都可以通过菌根途径运输至植物体。Giovannetti等<sup>[24]</sup>研究表明,接种AMF提高了百脉根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。其机制为百脉根共生过程中由硫饥饿和菌根形成诱导了硫转运蛋白基因*LjSultr1;2*,且该转运体在含枝细胞中特异表达。

综上所述,AMF通过促进药用植物对营养元素的吸收来促进药用植物的生长,此外,AMF也可显著提高水分利用效率、叶片中叶绿素的含量、光合效率、酶活性等来促进药用植物的生长。李文彬等<sup>[25]</sup>研究表明,接种摩西斗管囊霉和幼套近明球囊霉叶绿素含量提高,增强了郁金香对光能的利用效率,从而促进了郁金香的生长,增加了郁金香植株的生物量。

## 2 AMF对药用植物次生代谢产物的积累影响

植物次生代谢产物主要包括萜类化合物(单萜、倍半萜、双萜等)、酚类物质(黄酮类、简单酚类、醌类等)和含氮化

物(生物碱、胺类、非蛋白氨基酸等)。许多药用植物活性成分如萜类、黄酮类、生物碱等都属于次生代谢产物,药用植物活性成分的含量多少是衡量药用植物品质的一个标准。大量研究表明,接种AMF能够改变植物次生代谢产物的含量,同时,接种AMF对药用植物产品质量也有积极的影响。

**2.1 AMF对药用植物萜类物质代谢的影响** 萜类化合物是中草药中的一类比较重要的化合物,许多化合物是中草药中的有效成分。阳文武等<sup>[26]</sup>研究表明,接种27种AMF,其中大部分都提高了云木香根中的木香烯内酯、去氢木香内酯及总内酯含量。韩冰洋等<sup>[27]</sup>也发现,接种AMF可以提高腺花香茶的萜类成分含量。Mandal等<sup>[28]</sup>发现,AMF接种通过上调黄花蒿叶片中*DXS*和*DXR*基因表达和提高黄花蒿叶片腺毛密度,改变腺毛结构,增加腺毛“库”容量来促进青蒿素(倍半萜)的积累。以往的研究表明,AMF通过营养机制和非营养机制2个方面来促进药用植物萜类化合物的合成。首先,萜类化合物合成途径中,磷元素是其初始底物,也是MEP途径和MVA途径中共同底物IPP/DMAPP的重要构成元素,接种AMF通过提高磷元素来间接促进药用植物萜类化合物的合成<sup>[29-30]</sup>;其次,植物根系被AMF侵染后,其合成途径的关键酶活性和基因表达水平发生了改变,这也对萜类化合物的合成有影响;最后,AMF通过调节转运蛋白活性进而影响萜类化合物的转运,并且改变萜类化合物的积累部位——“库”的容量和活力影响萜类化合物的运输模式和含量积累。

**2.2 AMF对药用植物黄酮类物质代谢的影响** 黄酮类化合物广泛存在于自然界的植物中,属植物次生代谢产物,其中有很多是具有药用价值的化合物。贺学礼等<sup>[31]</sup>研究表明,在同一施氮水平下,接种AMF可显著提高黄芪植株黄酮含量。De Assis等<sup>[32]</sup>通过盆栽试验发现,AMF促进了香蜂草的生长和柠檬醛、总酚和黄酮类化合物的积累。Selvaraj<sup>[33]</sup>报道了AMF对广藿香属植物化学成分的影响,观察到接种过的植物比对照组的总酚和类黄酮含量更高。以往的研究发现,AMF通过上调植物体内的3种信号分子H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、NO及水杨酸,从而调控植物体内与合成黄酮类物质有关的苯丙氨酸解氨酶(PAL)、肉桂酸-4羟化酶(C4H)、4-香豆酸CoA的连接酶(4-CL)、查尔酮异构化酶(CHI)、查尔酮合成酶(CHS)等限速酶以及抑制咖啡酸的生成,从而促进黄酮类物质合成<sup>[34]</sup>。

**2.3 AMF对药用植物含氮化合物(主要为生物碱)代谢的影响** 生物碱是一类具有显著生物活性的含氮的碱性有机化合物,是中草药的重要活性成分之一。研究表明,接种AMF可以增加药用植物的生物碱含量。黄檗为药用植物,其有效成分为生物碱,范继红等<sup>[35]</sup>对黄檗实生苗接种*Glomus*属的AMF菌剂后发现,其主要生物碱(小檗碱、药根碱及掌叶防己碱)含量得到显著增加。周加海等<sup>[36]</sup>在川黄柏幼苗上接种2属7种AMF后发现菌根幼苗的小檗碱含量均明显高于非菌根植物。魏改堂等<sup>[37]</sup>通过在不同磷水平的土壤中对曼陀罗接种漏斗孢球囊霉和地表球囊霉,发现其莨菪碱和

东莨菪碱的含量显著提高,从而得出 AMF 可能通过提高植物激素的水平,使宿主植物的次生代谢发生改变来提高其生物碱含量的结论。有研究也发现,在药用植物的不同生长时期进行 AMF 接种对生物碱的含量变化也有影响,郭巧生等<sup>[38]</sup>通过试验发现,半夏在生长中期接种 AMF,其生物碱含量更高。于洋<sup>[39]</sup>也发现,在喜树幼苗出土 20 d 接种 AMF 均能显著提高幼苗全株的喜树碱含量,但是在幼苗出土 40 和 60 d 时,接种 AMF 则影响不显著。深入研究发现,AMF 的早期接种是影响喜树的生物碱含量,后期接种则是促进喜树植物的生物量积累。

### 3 非生物胁迫下 AMF 对药用植物的影响

非生物胁迫如干旱、极端温度、盐分、重金属污染等对土壤危害极大,可导致土壤退化,对药用植物的种植造成了严重威胁。而 AMF 作为一种可以与植物共生的有益微生物,可以促进作物根系生长,增加作物有效吸收面积,促进植物生长和繁殖,降低非生物胁迫对药用植物生长的不良影响。目前,AMF 在宿主作物抵御非生物胁迫中所发挥的作用逐渐引起国内外研究学者的广泛关注。

**3.1 干旱胁迫下 AMF 对药用植物的影响** 水是万物之源,植物生长和发育都离不开水。植物体内缺少水分会导致叶片萎蔫,叶面积减小,气孔关闭,光合速率和光合能力大大降低;干旱胁迫也会对植物根系造成损害,使根系呼吸作用加强,活性氧的积累增多,进而使植物矿质营养元素的吸收能力下降,阻碍植物的生长,严重时可导致植物的死亡<sup>[40]</sup>。接种 AMF 能增强药用植物的抗旱性,直接作用是根外的菌丝相对于根毛具有直径更小、菌丝网面积更大的优势,故其可行使根毛的功能吸收更多的水分,缓解植物缺水的状况<sup>[41]</sup>;间接作用是 AMF 的菌丝与土壤微粒形成土壤团粒结构<sup>[42]</sup>来提高植物对水分的利用,以及改善植物根系构型、提高植物光合能力、增强对矿质营养元素的吸收、降低植物氧化损伤、增强植物渗透调节能力及诱导相关基因表达等提高药用植物对干旱的耐性<sup>[43]</sup>。张菲等<sup>[44]</sup>研究表明,干旱处理下,AMF 的接种通过增大根系的体积、降低脯氨酸含量以及上调抗氧化酶基因等来响应植物的干旱胁迫;何斐<sup>[45]</sup>研究表明,AMF 的侵染能提高刺槐的光合作用来增强其对干旱的耐受性,保证其在土壤缺水的条件下存活。张海涵<sup>[46]</sup>研究表明,枸杞接种 AMF 通过根系和叶片形态的改善,气孔导度和光合速率的提高来减轻干旱胁迫对植物产生的有害影响。贺学礼等<sup>[47]</sup>研究表明,接种 AMF 能直接促进宿主植物根系对土壤水分和矿质元素吸收,并间接改善植株体内生理代谢活动来提高民勤绢蒿的抗旱性。陈婕等<sup>[48-49]</sup>研究表明,干旱条件下,紫穗槐和白芷接种 AMF 可通过提高根系活力、植株体内渗透调节物质含量和抗氧化酶的活性来促进紫穗槐和白芷生长,提高抗旱性。

**3.2 温度胁迫下 AMF 对药用植物的影响** 高温和低温都能对药用植物造成不可估量的损失。温度胁迫对植物的正常生长和发育节律造成了负面影响<sup>[50]</sup>。一些研究报道指出,菌根植物比非菌根植物更能适应高温、低温对植物的胁迫。

AMF 提高植物对温度胁迫的抗性机制,主要包括调节碳氮代谢,进而促进植物体内碳水化合物化合物的积累与氮素吸收,增加植物体内蛋白质氨基酸合成量<sup>[51]</sup>;增加植物体内其他一些 ATP 酶的活性,降低植物体内  $H_2O_2$  和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)氧化酶活性<sup>[52]</sup>;在低温或高温胁迫下,AMF 还可以刺激多种对温度胁迫应答有关的基因的表达。曾斌等<sup>[53-54]</sup>通过盆栽试验发现,不同温度下接种 AMF 可通过提高根的根系活力、渗透调节物质、抗氧化酶活性等来提高根对高温和低温的耐受性。

**3.3 高盐胁迫下 AMF 对药用植物的影响** 土壤中大量可溶性盐离子的积累会对药用植物的生长产生有害影响,一是造成干旱胁迫和渗透反应,二是产生氧化胁迫和脱水反应。AMF 广泛存在于盐渍土根际周围,其较细的菌丝扩大了植物根系的吸收面积,能够帮助宿主植物改善养分吸收状况、维持离子稳态、提高水分利用率和增强抗氧化代谢等。AMF-植物共生体具有高效的 ROS 清除系统,并可调节和诱导宿主植物表达多种耐盐相关基因,有效提高植物在盐胁迫下的早期抗性和生长能力,接种 AMF 还可调节植物激素的平衡,进而参与生长过程,增加植物对盐胁迫的抗性<sup>[55]</sup>。徐瑶等<sup>[56]</sup>研究表明,接种摩西球囊霉素能减少盐对叶绿素合成的干扰作用,从而提高叶绿素含量;同时,提高渗透调节物质含量、增强矿质元素的吸收、减小膜脂过氧化程度以及降低高盐浓度时  $Na^+$  的吸收来缓解红花的盐胁迫。Li 等<sup>[57]</sup>研究发现,接种 AMF 通过提高光合能力、加速养分吸收和激活抗氧化系统减轻了卫矛盐胁迫下的中毒症状。Jia 等<sup>[58]</sup>研究表明,在盐胁迫条件下,AMF 通过增加狭叶松果菊的次级代谢能力,提高宿主叶片中可溶性糖类和可溶性蛋白含量,从而缓解盐胁迫对松果菊植物的伤害。刘洪光<sup>[59]</sup>研究表明,与枸杞共生的地衣球囊霉素显著缓解了由盐胁迫导致的叶和根系的生长激素吲哚-3-乙酸(IAA)和脱落酸(ABA)含量下降,调节了枸杞的激素水平,增强了抗性。

**3.4 重金属胁迫下 AMF 对药用植物的影响** 工业的发展使土壤重金属浓度过高,会使植物体内产生某种对酶和代谢具有毒害作用的物质,使植物根系和叶面积等生理特征发生变化,影响植物的生长,严重时可引起植物的死亡,破坏生态环境;植物富集太多重金属进而使人体内也积累大量的重金属,影响人体的健康<sup>[60]</sup>。如今,重金属污染已引起广泛关注,研究表明,AMF 可通过提高植物对重金属的抗耐性和修复重金属的能力来减轻重金属对植物的损害。首先,AMF 菌丝可以充当防御作用,AMF 菌丝体可以吸附重金属,并将其固定,阻滞了重金属进入植物体内,减轻了重金属对植物的危害<sup>[61]</sup>;AMF 还可分泌小分子有机酸、球囊霉素等,改变植物根际微环境,降低重金属的生物活性<sup>[62]</sup>;其次,提高营养元素吸收、光合作用效率、水分利用效率等来促进植物的生长,增强植物的环境胁迫抗性<sup>[63]</sup>;最后,AMF 通过提高植物抗氧化酶活性来清除重金属毒害产生的自由基,减少膜脂过氧化,进而提高宿主植物对重金属胁迫的耐受性<sup>[64]</sup>。何铮<sup>[65]</sup>研究表明,接种 AMF 可以丰富 Cd 污染土壤中微生物

种类并提高其活性,进而使得土壤环境更适宜大叶女贞生长;其次,接种 AMF 强化了菌根真菌对大叶女贞根系的感染能力,形成互利共生体系,在增加植物对水分、养分吸收的同时,缓解了 Cd 胁迫对大叶女贞造成的毒害。廖好婕等<sup>[66]</sup>指出,在 Pb 胁迫下,AMF 会促进桉树根部固持作用、细胞壁滞留作用、液泡区隔化作用及弱活性结合态增加作用,提高桉树对 Pb 的耐受性。王志<sup>[67]</sup>研究表明,接种 AMF 可以提高蒲公英对矿质养分(主要是 P)的吸收促进植株生长,稀释植株体内的铬浓度,缓解铬对蒲公英的毒害作用;AMF 接种还降低了蒲公英叶片脯氨酸含量,提高了蒲公英的耐铬性。赵英鹏<sup>[68]</sup>研究表明,接种 AMF 能够明显提高景天三七体内叶绿素含量及 SOD、POD、CAT 的活性,提高抗铅胁迫能力,诱导产生更多的 Pro 和 Pr,显著降低植株地下及地上部分铅积累量,明显缓解铅胁迫对景天三七的伤害,增强其抗逆性。AMF 与葫芦巴属(*Trigonella*)植物共生,在重金属镉胁迫下,能够提高光合色素含量和蛋白质含量,促进宿主植物的生长发育,该研究表明 AMF 能够增强宿主植物对重金属镉胁迫的耐受性<sup>[69]</sup>。

#### 4 AMF 在药用植物生长过程抵抗病虫害中发挥的作用

药用植物在生长发育过程中常常会受到致病生物真菌、细菌、线虫等的侵染而使药用植物正常新陈代谢受到干扰,外部形态上呈现反常的病变现象,如枯萎、腐烂、斑点、霉粉、花叶等。药用植物的病虫害对其产量和品质造成了严重的影响。生物防治法中的利用植物-微生物互作是病虫害绿色防控的重要技术,也是当前病虫害防治研究的热点领域。许多研究表明,AMF 在药用植物病虫害防治上有重大作用。AMF 接种主要是通过提高药用植物营养成分状况、次生代谢产物积累<sup>[70]</sup>,改变根系形态,与病原微生物竞争侵染位点<sup>[71]</sup>和宿主植物提供的光合作用产物以及激活宿主植物的防御系统等<sup>[72]</sup>机制来提高药用植物的抗病虫害能力。Liu 等<sup>[73]</sup>研究表明,AMF 的应用通过促进氮和磷的吸收,招募有益细菌和真菌,抑制土传病原体等途径来提高西洋参抗病虫害的能力,改善西洋参的连作障碍。刘芳洁<sup>[74]</sup>以紫苏为材料,探究了 AMF 的接种对提高紫苏根腐病的抗性的机制,结果表明 AMF 的接种对紫苏幼苗根腐病的防治效果达到了 76.82%,主要是通过激活紫苏的防御系统,如提高紫苏根系酶活性、脯氨酸含量,降低丙二醛含量等来提高紫苏对根腐病的抗性。唐燕等<sup>[75]</sup>的研究也表明,AMF 在增强星油藤根腐病抗性和降低发病率方面具有重要作用。接种 AMF 通过改善养分状况,促进与其他微生物共存,在根系位点形成菌根共生结构,改善植物与土壤的相互作用,抑制了瓜果腐霉菌的侵染,降低了沉香的发病率<sup>[76]</sup>。Chen 等<sup>[77]</sup>研究表明,在低氮条件下,接种 AMF 能够显著提高三裂叶蟛蜞菊对立枯丝核菌的抗性。AMF 不仅在药用植物抗病虫害方面具有重要作用,在其他经济农作物、林业方面也意义重大。AMF 可以减轻番茄根结线虫病的危害<sup>[78]</sup>;降低线虫在香蕉中的定殖,从而减轻咖啡根腐线虫对香蕉根系的伤害<sup>[79]</sup>;增强辣椒疫病、西桦溃疡(干腐)病的抗性<sup>[80-81]</sup>。

#### 5 展望

综上所述,从枝菌根在提高药用植物的生长发育、活性物质合成和积累以及提高药用植物的抗非生物胁迫能力,提高病虫害的抗性等方面发挥着重要作用。接种 AMF 真菌可以为药用植物提供营养元素,刺激药用植物的生长;通过影响药用植物的次生代谢过程,促进萜类和黄酮类等活性物质的合成来提高药用植物的品质;通过增加抗氧化酶活性,可溶性糖和可溶性蛋白的含量,增强植株的抗氧化能力。因此,AMF 在农业生产中具有非常广阔的应用前景。

目前,从枝菌根真菌的作用和调控机制已大致清楚,接下来可进一步明确研究接种不同种类 AMF 对药用植物生长、活性物质合成、积累的响应及调控机制,也可利用相关分离技术筛选出优势 AMF 菌种孢子,将 AMF 制成生物菌肥从而促进植物的生长、功效成分的合成,也为推进药用植物的生态种植,改善药用植物的品质和质量提供新的研究思路。

#### 参考文献

- [1] 张亚琴,邓秋林,文秋姝,等. 浅谈科学施肥在中药材生态种植中的作用与措施[J]. 中国中药杂志,2020,45(20):4846-4852.
- [2] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. New York: Academic Press, 2010.
- [3] SMITH S E, JAKOBSEN I, GRØNLUND M, et al. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. [J]. Plant physiology, 2011, 156(3): 1050-1057.
- [4] JIANG Y N, WANG W X, XIE Q J, et al. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi [J]. Science, 2017, 356(6343): 1172-1175.
- [5] LUGINBUEHL L H, MENARD G N, KURUP S, et al. Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant [J]. Science, 2017, 356(6343): 1175-1178.
- [6] CHOI J, SUMMERS W, PASZKOWSKI U. Mechanisms underlying establishment of arbuscular mycorrhizal symbioses [J]. Annual review of phytopathology, 2018, 56: 135-160.
- [7] 童琳,唐旭利,张静,等. 菌根形成对不同成熟度的森林优势树种磷吸收的影响[J]. 生态科学, 2015, 34(4): 93-98.
- [8] 张华,孙纪全,包玉英. 从枝菌根真菌影响植物次生代谢产物的研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2015, 23(8): 1093-1103.
- [9] 张春楠,张瑞芳,王红,等. 从枝菌根真菌影响作物非生物胁迫耐受性的研究进展[J]. 微生物学通报, 2020, 47(11): 3880-3891.
- [10] SMITH S E, SMITH F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales [J]. Annual review of plant biology, 2011, 62: 227-250.
- [11] GIOVANNINI L, PALLA M, AGNOLUCCI M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and associated microbiota as plant biostimulants: Research strategies for the selection of the best performing inocula [J]. Agronomy, 2020, 10(1): 1-14.
- [12] 路成成,蔡柏岩. AM 真菌改善植物磷营养吸收和转运机制的研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(26): 50-54.
- [13] 孙宁康,江飞焰,张林,等. 从枝菌根真菌 *Rhizophagus irregularis* 菌丝分泌物可诱导解磷细菌 *Rhazella aquatilis* 向菌丝移动[J]. 科学通报, 2021, 66(32): 4157-4168.
- [14] 石晶晶,张林,江飞焰,等. AM 真菌菌丝际细菌具有固氮解磷双重功能[J]. 土壤学报, 2021, 58(5): 1289-1298.
- [15] 谢贤安. 从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, 2013.
- [16] 徐丽娇,姜雪莲,郝志鹏,等. 从枝菌根通过调节碳磷代谢相关基因的表达增强植物对低磷胁迫的适应性[J]. 植物生态学报, 2017, 41(8): 815-825.
- [17] 刘春艳,吴强盛,邹英宁. AM 真菌对枳吸收磷和分泌磷酸酶的影响[J]. 菌物学报, 2017, 36(7): 942-949.
- [18] 刘进法,王鹏,罗园,等. 低磷胁迫下 AM 真菌对枳实生苗吸磷效应及根系分泌有机酸的影响[J]. 亚热带植物科学, 2010, 39(1): 9-13.

- [19] 齐俊香, 杨晓宇, 王紫月, 等. AM 真菌、水分和施磷水平对丹参生长及品质的影响[J]. 河北大学学报(自然科学版), 2016, 36(5): 509-516.
- [20] MINERDI D, FANI R, GALLO R, et al. Nitrogen fixation genes in an endosymbiotic *Burkholderia* strain[J]. Applied and environmental microbiology, 2001, 67(2): 725-732.
- [21] GOVINDARAJULU M, PFEFFER P E, JIN H R, et al. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Nature, 2005, 435(7043): 819-823.
- [22] LEIGH J, HODGE A, FITTER A H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material[J]. New phytologist, 2009, 181(1): 199-207.
- [23] GRAY L E, GERDEMANN J W. Uptake of sulphur-35 by vesicular-arbuscular mycorrhizae[J]. Plant and soil, 1973, 39(3): 687-689.
- [24] GIOVANNETTI M, TOLOSANO M, VOLPE V, et al. 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.
- [25] 李文彬, 卢文倩, 谢佳委, 等. 丛枝菌根真菌对郁金香生长及其切花生理的影响[J]. 菌物学报, 2018, 37(4): 456-465.
- [26] 阳文武, 郭冬琴, 曹纬国, 等. 27 种丛枝菌根真菌接种对盆栽木香生理生化及主要萜类成分的影响[J]. 热带作物学报, 2020, 41(9): 1822-1830.
- [27] 韩水洋, 王科东, 周泳, 等. 丛枝菌根真菌对腺花香茶菜萜类成分的影响[J]. 中药材, 2013, 36(2): 191-195.
- [28] MANDAL S, UPADHYAY S, WAJID S, et al. Arbuscular mycorrhiza increase artemisinin accumulation in *Artemisia annua* by higher expression of key biosynthesis genes via enhanced jasmonic acid levels[J]. Mycorrhiza, 2015, 25(5): 345-357.
- [29] WELLING M T, LIU L, ROSE T J, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi: effects on plant terpenoid accumulation[J]. Plant biology, 2016, 18(4): 552-562.
- [30] ZENG Y, GUO L P, CHEN B D, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and active ingredients of medicinal plants: Current research status and perspectives[J]. Mycorrhiza, 2013, 23(4): 253-265.
- [31] 贺学礼, 刘婕, 赵丽莉. 接种丛枝菌根对不同施氮水平下黄芪生理特性和营养成分的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(9): 2118-2122.
- [32] DE ASSIS R M A, CARNEIRO J J, MEDEIROS A P R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic manure enhance growth and accumulation of citral, total phenols, and flavonoids in *Melissa officinalis* L[J/OL]. Industrial crops and products, 2020, 158[2021-08-21]. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112981>.
- [33] SELVARAJ T, NISHA M C, RAJESHKUMAR S. Effect of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi on some growth parameters and phytochemical constituents of *Pogostemon patchouli* Pellet[J]. Maejo international journal of science and technology, 2009, 3(1): 222-234.
- [34] VOGT T. Phenylpropanoid biosynthesis[J]. Molecular plant, 2010, 3(1): 2-20.
- [35] 范继红, 杨国亭, 穆立蕾, 等. 接种丛枝菌根菌对黄檗木主要 3 种生物碱含量的影响[J]. 防护林科技, 2006(5): 24-26.
- [36] 周加海, 范继红. AM 真菌对川黄柏幼苗生长及小檗碱含量的影响[J]. 北方园艺, 2007(12): 25-27.
- [37] 魏改堂, 汪洪钢. VA 菌根真菌对药用植物曼陀罗(*Datura stramonium* L.) 生长、营养吸收及有效成分的影响[J]. 中国农业科学, 1989, 22(5): 56-61.
- [38] 郭巧生, 程俐陶, 刘作易. 丛枝菌根真菌对半夏产量及化学成分的影响[J]. 中国中药杂志, 2010, 35(3): 333-338.
- [39] 于洋. 喜树幼苗丛枝菌根形成与喜树碱含量的对应分析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2010.
- [40] AMIRI R, NIKBAKHT A, ETEMADI N. Alleviation of drought stress on rose geranium [*Pelargonium graveolens* (L.) Herit.] in terms of antioxidant activity and secondary metabolites by mycorrhizal inoculation[J]. Scientia horticulturae, 2015, 197: 373-380.
- [41] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [42] 张中峰. 菌根真菌对青冈栎幼苗耐旱性和土壤特性的影响及机理研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2015.
- [43] 喻志, 梁坤南, 黄桂华, 等. 丛枝菌根真菌对植物抗旱性研究进展[J]. 草业科学, 2021, 38(4): 640-653.
- [44] 张菲, 邹英宁, 吴强盛. AM 真菌摩西管柄囊霉对干旱胁迫下枳抗氧化酶基因表达的影响[J]. 菌物学报, 2019, 38(11): 2043-2050.
- [45] 何斐. 黄土高原丛枝菌根真菌(AMF)提高刺楸抗旱性机制[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [46] 张海涵. 黄土高原枸杞根际微生态特征及其共生真菌调控宿主生长与耐旱响应机制[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [47] 贺学礼, 高露, 赵丽莉. 水分胁迫下丛枝菌根 AM 真菌对民勤绵蒿生长与抗旱性的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(4): 1029-1037.
- [48] 陈婕, 谢靖, 唐明. 水分胁迫下丛枝菌根真菌对紫穗槐生长和抗旱性的影响[J]. 北京林业大学学报, 2014, 36(6): 142-148.
- [49] 赵金莉, 贺学礼. AM 真菌对白芷抗旱性和药用成分含量的影响[J]. 西北农业学报, 2011, 20(3): 184-189.
- [50] GAVITO M E, OLSSON P A, ROUHIER H, et al. Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular mycorrhizal fungi[J]. New phytologist, 2005, 168(1): 179-188.
- [51] 陈笑莹. 低温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米碳氮代谢的影响[D]. 长春: 中国科学院研究生院(东北地理与农业生态研究所), 2014.
- [52] LIU A R, CHEN S C, CHANG R, et al. Arbuscular mycorrhizae improve low temperature tolerance in cucumber via alterations in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> accumulation and ATPase activity[J]. Journal of plant research, 2014, 127(6): 775-785.
- [53] 曾斌, 孙中海, 何科佳, 等. AMF 对不同温度下枳实生苗抗氧化系统的影响[J]. 湖南农业科学, 2012(21): 117-120.
- [54] 潘传威, 刘小芳, 屈鹏飞, 等. 丛枝菌根真菌提高温度胁迫下枳根系抗氧化能力[J]. 长江大学学报(自然科学版), 2011, 8(9): 245-247.
- [55] 孙思淼, 常伟, 宋福强. 丛枝菌根真菌提高盐胁迫植物抗氧化机制的研究进展[J]. 应用生态学报, 2020, 31(10): 3589-3596.
- [56] 徐瑶, 樊艳, 俞云鹤, 等. 丛枝菌根真菌对盐胁迫下红花幼苗生长及耐盐生理指标的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(12): 3395-3402.
- [57] LI Z, WU N, MENG S, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) enhance the tolerance of *Euonymus maackii* Rupr. at a moderate level of salinity[J]. PLoS One, 2020, 15(4): 1-16.
- [58] JIA T T, WANG J, CHANG W, et al. Proteomics analysis of *E. angustifolia* seedlings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi under salt stress[J]. International journal of molecular sciences, 2019, 20(3): 1-24.
- [59] 刘洪光. AM 真菌提高枸杞耐盐性的机制研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [60] 郑飞, 郭欣, 郭博洋, 等. 重金属污染评估及其生物健康效应[J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(9): 1264-1273.
- [61] 陈剑芬, 卢小静, 曾碧健, 等. 根际土壤丛枝菌根真菌对重金属积累影响的研究进展[J]. 农业研究与应用, 2017(3): 72-77.
- [62] MEIER S, BORIE F, BOLAN N, et al. Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Critical reviews in environmental science and technology, 2012, 42(7): 741-775.
- [63] 邢淑萍, 陈保冬, 郝志鹏, 等. 根际微生物增强宿主植物耐铬能力生理机制研究进展[J]. 生态毒理学学报, 2021, 16(1): 2-14.
- [64] 王磊, 吴子龙, 张浩, 等. 丛枝菌根真菌促进植物抗重金属镉的研究进展[J]. 北方园艺, 2021(1): 137-142.
- [65] 何铮. 镉胁迫下丛枝菌根真菌对大叶女贞生长及镉耐受性的影响[J]. 西部林业科学, 2020, 49(1): 87-91.
- [66] 廖好婕, 谈宇, 付旺, 等. 丛枝菌根真菌作用下桉树对铅的耐受机制研究[J]. 基因组学与应用生物学, 2014, 33(3): 633-639.
- [67] 王志. 丛枝菌根真菌及根际促生菌对蒲公英生长和铬耐性的影响[D]. 南昌: 江西农业大学, 2019.
- [68] 赵英鹏. 铅胁迫下丛枝菌根真菌(AMF)对景天三七生长和生理特性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2018.
- [69] ABDELHAMEED R E, METWALLY R A. Alleviation of cadmium stress by arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. International journal of phytoremediation, 2019, 21(7): 663-671.
- [70] KAUR S, SUSEELA V. Unraveling arbuscular mycorrhiza-induced changes in plant primary and secondary metabolome[J]. Metabolites, 2020, 10(8): 1-30.
- [71] AZCÓN-AGUILAR C, BAREA J M. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens—an overview of the mechanisms involved[J]. Mycorrhiza, 1997, 6(6): 457-464.
- [72] 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.
- [73] LIU N, SHAO C, SUN H, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi biofertilizer improves American ginseng (*Panax quinquefolius* L.) growth under the continuous cropping regime[J/OL]. Geoderma, 2020, 363[2021-08-25]. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.114155>.
- [74] 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.

况识别当前发展的优劣势,不断优化乡村振兴实施方案,为后续的发展指明方向。未来对乡村振兴绩效考核指标体系进行深入研究时可从以下几个方面展开:第一,拓展指标体系维度划分方式,从多个角度构建乡村振兴绩效考核指标体系,例如新农村建设视角、农村金融视角、社会资本视角、多功能农业视角等。第二,在选取指标构建考核指标体系时综合运用定性、定量指标,并且在结合当地实际情况的同时,注意指标的普适性、科学性及其可操作性。第三,基于乡村振兴的长期性及动态性,构建指标体系时既应该考虑到当前的现实情况,也应考虑未来的发展方向,并且在发展的过程中不断对指标体系进行修改和完善,对乡村振兴绩效进行科学且全面的衡量。该研究从构建依据、维度划分、涵盖指标、赋权方法以及实证研究 5 个方面对乡村振兴绩效考核指标体系进行总结与分析,对乡村振兴绩效考核与指标体系构建有一定参考价值。

### 参考文献

- [1] 张雪,周密,黄利,等.乡村振兴战略实施现状的评价及路径优化:基于辽宁省调研数据[J].农业经济问题,2020,41(2):97-106.
- [2] 张挺,李润榕,徐艳梅.乡村振兴评价指标体系构建与实证研究[J].管理世界,2018,34(8):99-105.
- [3] 陈俊梁,史欢欢,林影.乡村振兴水平评价体系与方法研究:以华东 6 省为例[J].华东经济管理,2021,35(4):91-99.
- [4] 郭豪杰,龙蔚,张德亮.基于投影寻踪模型对乡村振兴的评价[J].世界农业,2019(12):44-52.
- [5] 修长百,邢霞,闫晖.奈曼旗乡村振兴发展水平评价及其空间分异格局[J].内蒙古民族大学学报(社会科学版),2020,46(6):69-78.
- [6] 张琦.巩固拓展脱贫攻坚成果同乡村振兴有效衔接:基于贫困治理绩效评估的视角[J].贵州社会科学,2021(1):144-151.
- [7] 张焱,赵鸭桥,周铝,等.基于改进 TOPSIS 法的乡村振兴评价及地区比较[J].中国农业资源与区划,2021,42(2):207-217.
- [8] 田万慧,张永凯.乡村振兴发展水平评价及区域差异分析:基于甘肃深度贫困地区的调研[J].福建农林大学学报(哲学社会科学版),2020,23(6):1-10.
- [9] 刘七军,胡森坤,李昭楠,等.微观视角下民族地区乡村振兴评价实证分析:以宁夏回族自治区三县(区)为例[J].中国农机化学报,2020,41(11):225-236.
- [10] 张晓杰,刘芳清,刘静波,等.村域乡村振兴评价指标体系构建:以津州市金鱼岭街道大关村为例[J].安徽农业科学,2021,49(7):212-214,254.
- [11] 王富江,卢金钟.基于层次分析法下陕西省乡政府乡村振兴绩效分析:以小壕兔乡为例[J].内蒙古统计,2020(5):44-46.
- [12] 周平,渠涛,邵波.战略起点视角下山东省乡村振兴效果评价及影响因素研究[J].青岛科技大学学报(社会科学版),2020,36(3):41-48.
- [13] 程明,钱力,倪修凤,等.深度贫困地区乡村振兴效率评价与影响因素研究:以安徽省金寨县样本数据为例[J].华东经济管理,2020,34(4):16-26.
- [14] 陈炎伟,王强,黄和亮.福建省县域乡村振兴发展绩效评价研究[J].福建论坛(人文社会科学版),2019(9):182-190.
- [15] 陈秧分,黄修杰,王丽娟.多功能理论视角下的中国乡村振兴与评估[J].中国农业资源与区划,2018,39(6):201-209.

(上接第 17 页)

- [75] 唐燕,葛立傲,普晓兰,等.从枝菌根真菌(AMF)对星油藤根腐病的抗性研究[J].西南林业大学学报(自然科学),2018,38(6):127-133.
- [76] TABIN T, ARUNACHALAM A, SHRIVASTAVA K, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on damping-off disease in *Aquilaria agallocha* Roxb. seedlings[J]. Tropical ecology, 2009, 50(2):243-248.
- [77] CHEN Q, WU W W, QI S S, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi improve the growth and disease resistance of the invasive plant *Wedelia trilobata* [J]. Journal of applied microbiology, 2021, 130(2):582-591.
- [78] 晋治波,解玲,朱正杰,等.从枝菌根真菌对不同番茄品种抗根结线虫

- [16] 李坦,徐帆.长江经济带省域乡村振兴指数动态评价[J].江苏农业学报,2020,36(3):751-759.
- [17] 田东伶.山西省乡村振兴发展水平综合评价研究[J].科技和产业,2020,20(9):105-110.
- [18] 韦家华,连漪.乡村振兴评价指标体系研究[J].价格理论与实践,2018(9):82-85.
- [19] 严晗.河南省乡村振兴综合评价与实现度研究[J].湖北农业科学,2021,60(4):5-9,30.
- [20] 周栋良.乡村振兴评价指标体系构建研究[J].湖南生态科学学报,2019,6(3):60-64.
- [21] 武前波,孙文秀,叶佳钰.“五态融合”视角下新时代乡村振兴建设绩效评价研究:以浙江文村、东梓关村、望仙村为例[J].中国名城,2021,35(3):80-89.
- [22] 张丹.济宁市乡村振兴驱动因子识别及评价研究[J].中国农业资源与区划,2021,42(3):256-264.
- [23] 郭文强,武赛龙,屈楠楠.绿色发展视角下乡村振兴评价研究[J].齐齐哈尔大学学报(哲学社会科学版),2020(2):21-25,49.
- [24] 侯小雪,蔡凌曦.绿色创新经济理论在乡村振兴实践应用中的评价研究[J].安徽农学通报,2019,25(12):6-10,31.
- [25] 周胜勇.绿色创新经济理论在乡村振兴实践应用中的评价[J].产业科技创新,2019(33):49-51.
- [26] 向武胜,蒋辉,彭娇娇,等.基于农户视角的乡村产业振兴水平评价分析:以湖南省乡村振兴“千村调研”数据为样本[J].吉首大学学报(自然科学版),2020,41(3):67-73,89.
- [27] 王斌,程洪野,吕朝凤.安徽省乡村振兴综合能力评价研究[J].中国经贸导刊,2021(4):89-91.
- [28] 范荣,何颖.徐州市乡村振兴战略评价体系研究[J].金融经济,2019(10):38-40.
- [29] 上海市乡村振兴指数研究课题组.上海市乡村振兴指数指标体系构建与评价[J].科学发展,2020(9):56-63.
- [30] 郑兴明.基于分类推进的乡村振兴潜力评价指标体系研究:来自福建省 3 县市 6 个村庄的调查数据[J].社会科学,2019(6):36-47.
- [31] 郭翔宇,余志刚,李丹.社会主义新农村的评价标准、指标体系与方法[J].农业经济问题,2008,29(3):73-76.
- [32] GLADWIN C H, LONG B F, BABB E M, et al. Rural entrepreneurship: One key to rural revitalization[J]. American journal of agricultural economics, 1989, 71(5):1305-1314.
- [33] GREENE M J. Agriculture diversification initiatives: State government roles in rural revitalization[R]. Rural economic alternatives(USA), 1988.
- [34] 闫周府,吴方卫.从二元分割走向融合发展:乡村振兴评价指标体系研究[J].经济学家,2019(6):90-103.
- [35] 沈剑波,王应宽,朱明,等.乡村振兴水平评价指标体系构建及实证[J].农业工程学报,2020,36(3):236-243.
- [36] 马瑛,吴冰,贾榕榕.乡村旅游引导乡村振兴绩效评价研究:以太原市王吴村为例[J].中国农业资源与区划,2021,42(12):124-131.
- [37] 李刚,李双元,平建硕.基于改进熵值 TOPSIS 灰色关联度模型的青海省乡村振兴评价及障碍因子分析[J].中国农业资源与区划,2021,42(12):115-123.
- [38] 毛锦凰,王林涛.乡村振兴评价指标体系的构建:基于省域层面的实证[J].统计与决策,2020,36(19):181-184.
- [39] 沈费伟,肖泽干.浙江省美丽乡村的指标体系构建与实证分析[J].华中农业大学学报(社会科学版),2017(2):45-51,132.
- [40] 鲁邦克,许春龙,孟祥兰.中国省际乡村振兴发展速度测度与时空异质性研究:基于组合加权主成分分析的综合评价方法[J].数理统计与管理,2021,40(2):205-221.
- [41] 王建英.乡村振兴评价体系构建及实施成效分析:基于河南省市域面板数据的验证[J].山西农业大学学报(社会科学版),2021,20(3):16-22.

病的影响[J].微生物学通报,2021,48(3):755-764.

- [79] ELSEN A, GERVACIO D, SWENNEN R, et al. AMF-induced biocontrol against plant parasitic nematodes in *Musa* sp.: A systemic effect[J]. Mycorrhiza, 2008, 18(5):251-256.
- [80] OZGONEN H, ERKILIC A. Growth enhancement and *Phytophthora* blight (*Phytophthora capsici* Leonian) control by arbuscular mycorrhizal fungal inoculation in pepper[J]. Crop protection, 2007, 26(11):1682-1688.
- [81] 李丽,伍建榕,马焕成,等.从枝菌根真菌(AMF)对西南桦溃疡(干腐)病的抗性调查研究[J].云南农业大学学报(自然科学),2015,30(3):369-375.