

· 中药农业 ·

多年生乌拉尔甘草复合丛枝菌根真菌接种效应研究<sup>△</sup>汪金叶<sup>1,2</sup>, 王升<sup>2,3,4</sup>, 张燕<sup>2,3</sup>, 张乃晏<sup>5</sup>, 杨明<sup>5</sup>, 小杉实加<sup>6</sup>, 孙楷<sup>2,3\*</sup>, 郭兰萍<sup>2,3,4\*</sup>

1. 安徽中医药大学 药学院, 安徽 合肥 230012;

2. 中国中医科学院 中药资源中心 道地药材国家重点实验室培育基地, 北京 100700;

3. 农业农村部 中药材生物学与栽培重点实验室, 北京 100700;

4. 德兴市中医研究院 试验培训基地, 江西 德兴 334220;

5. 盛实百草药业有限公司, 天津 300301;

6. 株式会社津村, 日本 300-1192

**[摘要]** 目的: 探究2种丛枝菌根真菌复合与独立接种对田间栽培多年生乌拉尔甘草生长与有效成分积累的长期短期效应。方法: 选取摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* 与根内根孢囊霉 *Rhizophagus intraradices* 2种丛枝菌根真菌菌种, 在大田条件下对乌拉尔甘草进行单菌种与复合菌种接种处理, 分别于栽培的第1年和第2年采集乌拉尔甘草样品, 分析其形态指标和有效成分甘草酸、甘草苷含量。结果: 田间试验结果表明, 复合接种和摩西斗管囊霉单接种均对乌拉尔甘草中甘草酸与甘草苷含量有提升作用, 其中复合接种提升效果最为显著, 其次为摩西斗管囊霉单接种, 根内根孢囊霉单接种处理无显著提升作用。接种处理组乌拉尔甘草种苗的生长指标与对照组差异无统计学意义。接种丛枝菌根真菌显著提高了甘草苷含量与甘草酸含量的比值, 接种组甘草苷、甘草酸的积累速率呈显著正相关且与对照组有明显差异。结论: 揭示了大田条件下复合丛枝菌根真菌接种的长期效应, 发现摩西斗管囊霉与根内根孢囊霉复合接种可以提高大田栽培乌拉尔甘草的品质, 并对甘草苷与甘草酸的含量比例有调节作用, 为人工栽培乌拉尔甘草过程中丛枝菌根真菌利用提供参考。

**[关键词]** 乌拉尔甘草; 摩西斗管囊霉; 根内根孢囊霉; 甘草酸; 甘草苷**[中图分类号]** R282.2 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1673-4890(2023)04-0839-08**doi:**10.13313/j.issn.1673-4890.20230209004**Effects of Co-inoculation with Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Perennial *Glycyrrhiza uralensis***WANG Jin-ye<sup>1,2</sup>, WANG Sheng<sup>2,3,4</sup>, ZHANG Yan<sup>2,3</sup>, ZHANG Nai-wu<sup>5</sup>, YANG Ming<sup>5</sup>, KOSUGI Mika<sup>6</sup>,  
SUN Kai<sup>2,3\*</sup>, GUO Lan-ping<sup>2,3,4\*</sup>

1. School of Pharmacy, Anhui University of Chinese Medicine, Hefei 230012, China;

2. State Key Laboratory Base of Dao-di Herbs, National Resource Center for Chinese Materia Medica,  
China Academy of Chinese Medical Sciences, Beijing 100700, China;3. Key Laboratory of Biology and Cultivation of Herb Medicine, Ministry of Agriculture and Rural Affairs,  
Beijing 100700, China;

4. Dexing Research and Training Center of Chinese Medical Sciences, Dexing 334220, China;

5. China Medico Corporation, Tianjin 300301, China;

6. Tsumura &amp; Co., 300-1192, Japan

**[Abstract]** **Objective:** To explore the long-term and short-term effects of co-inoculation and single inoculation with two arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and accumulation of active components of perennial *Glycyrrhiza uralensis* in field cultivation. **Methods:** *G. uralensis* was inoculated individually or in combination with *Funneliformis mosseae* and *Rhizophagus intraradices* under field conditions. *G. uralensis* samples were collected in the first and second years of

<sup>△</sup> **[基金项目]** 国家自然科学基金重大项目(81891014); 中国中医科学院科技创新工程项目(CI2021A03905, CI2021B013); 中国中医科学院优秀青年科技人才培养专项(ZZ13-YQ-094)

\* **[通信作者]** 孙楷, 助理研究员, 研究方向: 中药资源与栽培; E-mail: sunkaipku@163.com  
郭兰萍, 研究员, 研究方向: 中药生态农业; E-mail: glp01@126.com

cultivation to analyze the morphological indexes and the content of glycyrrhizic acid and liquiritin. **Results:** The results of the field experiment showed that both co-inoculation and single inoculation with *F. mosseae* could increase the glycyrrhizic acid and liquiritin content in *G. uralensis*, in which the co-inoculation had the most significant effect, followed by single inoculation with *F. mosseae*. The single inoculation with *R. intraradices* had no significant effect. There was no significant difference in the growth indexes between the inoculation groups and the control group. The inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi significantly increased the content ratio of liquiritin to glycyrrhizic acid, and the accumulation rates of liquiritin and glycyrrhizic acid in the inoculation groups showed significantly positive correlations and were different from that in the control group. **Conclusion:** This study revealed the long-term effects of arbuscular mycorrhizal fungi co-inoculation under field conditions, and found that the co-inoculation with *F. mosseae* and *R. intraradices* could improve the quality of *G. uralensis* cultivated in the field and regulate the content ratio of liquiritin to glycyrrhizic acid, which is expected to provide a reference for the utilization of arbuscular mycorrhizal fungi in the artificial cultivation of *G. uralensis*.

**[Keywords]** *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.; *Funneliformis mosseae*; *Rhizophagus intraradices*; glycyrrhizic acid; liquiritin

甘草为豆科植物甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. (俗称乌拉尔甘草)、胀果甘草 *G. inflata* Bat. 或光果甘草 *G. glabra* L. 的干燥根和根茎<sup>[1]</sup>。其药用历史悠久,素有“十方九草,无草不成方”之称<sup>[2-3]</sup>。甘草发挥临床疗效的物质基础主要是黄酮类和三萜皂苷类化合物,其中甘草酸和甘草苷是评价甘草药材质量的主要指标成分<sup>[4]</sup>。除了药用,甘草还可用于干旱和半干旱地区退化生态系统的修复,在食品、日用化工及畜牧业等领域也有广泛应用<sup>[5]</sup>。乌拉尔甘草是历代甘草的主要药材来源,其品质和药效更佳。巨大的市场需求使野生乌拉尔甘草遭到过度采挖,资源面临枯竭,人工栽培甘草成为目前甘草药材商品市场供应的重要来源<sup>[6-8]</sup>。由于生长环境和生长期的不同,栽培与野生甘草药材之间存在较大质量差异,人工栽培甘草有效成分含量难以达标,制约了甘草产业发展<sup>[9]</sup>。因此,加强乌拉尔甘草人工栽培技术研究,提高其药材质量,是解决甘草资源匮乏的根本途径<sup>[10]</sup>。

丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌是广泛存在于陆地生态系统土壤中的一类真菌,能侵染自然界中约90%维管植物的根系,与其建立互惠共生的菌根共生体<sup>[11]</sup>。AM真菌能通过该共生体系发挥诸多生理和生态功能,如促进植物生长发育、增强植物对养分和水分的吸收与利用、提高宿主植物的抗逆性和抗病性、改善土壤成分和肥力等<sup>[12-13]</sup>。在干旱地区接种AM真菌可以增强植物在水分缺乏、养分贫瘠环境下的生存竞争能力<sup>[14]</sup>。AM真菌具有丰富的物种多样性、功能多样性和遗传多样性,近年来作为菌根生物肥料在农业、园艺和生态修复等领域得到较为广泛的应用,其与药用植物共生效应的

研究也受到越来越多的关注<sup>[15-16]</sup>。大量研究表明,AM真菌在药用植物的生长发育、活性物质生物合成和积累及胁迫抗性等方面均发挥着积极作用<sup>[17]</sup>;接种AM真菌能显著促进甘草营养生长,以及干物质与有效成分的积累<sup>[18-20]</sup>。AM真菌与甘草共生效应的深入研究对推进甘草生态种植和提高栽培甘草药材的产量和质量具有重要意义。

现有研究多在室内盆栽条件下开展,受限于实验室条件且栽培时间相对较短,尚未有大田条件下甘草长期菌根化育苗的研究报道。AM真菌效应的发挥在田间可能受到AM真菌种类、寄主、土壤环境与接种方法等诸多因素的影响,导致结果与室内盆栽研究产生差异,因此有必要开展田间试验,为进一步探索甘草菌根化育苗技术和甘草多菌种联合接种育苗提供科学依据。本研究以乌拉尔甘草为研究对象,选取摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* (Fm) 与根内根孢囊霉 *Rhizophagus intraradices* (Ri) 为接种的AM真菌菌种,设置独立与双重接种试验处理,在野外条件下进行了为期2年的田间试验,考察不同菌种与接种方式对甘草生长指标与甘草酸、甘草苷含量的影响,以期促进甘草生产中AM真菌菌剂的合理利用。

## 1 材料

### 1.1 甘草种子及菌剂

甘草种子采自内蒙古鄂尔多斯市杭锦旗,经中国中医科学院中药资源中心郭兰萍研究员鉴定为豆科植物甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. 的种子,种子千粒质量为10~12 g,采用常规栽培管理。AM真

菌菌株摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* 与根内根孢囊霉 *Rhizophagus intraradices* 由长江大学吴强盛教授提供, 使用“浙风糯3号”玉米(浙江大学作物科学研究所)与瑞文德白三叶草(北京市种子分公司)混合扩繁。

## 1.2 仪器

1260型高效液相色谱系统(美国Agilent公司); ME204型电子天平(瑞士Mettler-Toledo公司); Pacific T-II型超纯水仪(美国Thermo公司); SB-800DTD型超声清洗机(宁波新芝生物科技股份有限公司); DHG-9140A型电热恒温鼓风干燥箱(上海一恒科学仪器有限公司)。

## 1.3 试剂

对照品甘草苷(批号: 111610-201908, 纯度: 95.0%)、甘草酸铵(批号: 110731-202021, 纯度: 96.2%)均购于中国食品药品检定研究院; 磷酸、无水乙醇(分析纯, 天津市风船化学试剂科技公司); 乙腈(色谱纯, 德国Merck公司); 超纯水为实验室自制。

## 2 方法

### 2.1 试验设计

试验于内蒙古赤峰市喀喇沁旗甘草培育基地(N41°55', E118°41')进行。试验地土壤基本理化性质见表1。设置单独接种Ri、单独接种Fm、复合接种Fm+Ri和对照(CK), 4个菌剂接种试验处理组。试验采用完全随机区组设计, 每个处理设置5个重复, 采用田间小区试验, 小区面积为4 m<sup>2</sup>, 小区间设置隔离, 播种密度为60 g/小区。AM真菌在甘草播种时进行接种, 将菌剂等量加入每个播种穴内, 每克菌剂含孢子(50.0±9.7)个, 每小区使用菌剂1 kg。双重接种处理组中2种菌剂等量混匀, 所有接种处理组菌剂的总接种量保持一致。对照组加入等量经高温灭菌的菌剂。接种后3个月采用醋

酸墨水染色法<sup>[21]</sup>染色、网格交叉法<sup>[22]</sup>与计数方法<sup>[23]</sup>统计侵染率, Fm处理组的侵染率为(36.7±5.5)%、Ri处理组的侵染率为(42.4±4.3)%、Fm+Ri处理组的侵染率为(47.8±4.6)%, 表明该方法能有效侵染菌根。

### 2.2 生长指标测定

分别于播种后的第1年9月和第2年9月对甘草进行取样, 每个处理随机取12株, 测定生长指标株高、主根长、根干质量、茎干质量与芦头直径, 取平均值。甘草株高、主根长采用钢卷尺测量, 芦头直径采用游标卡尺测量, 生物量采用天平称量。

### 2.3 甘草酸和甘草苷含量测定

分别于播种后的第1年9月和第2年9月对甘草进行取样, 每个处理随机取12株, 每4株作为1个混合样, 晾干, 采用常温、避光、防潮方式保存。样品粉碎后过60目筛, 40℃烘烤48 h, 按《中华人民共和国药典》2020年版(一部)甘草药材【含量测定】项下方法<sup>[1]</sup>测定甘草酸和甘草苷含量。

### 2.4 数据分析

采用Microsoft Excel 2016进行数据录入与整理, 运用SPSS 18.0软件进行数据分析。

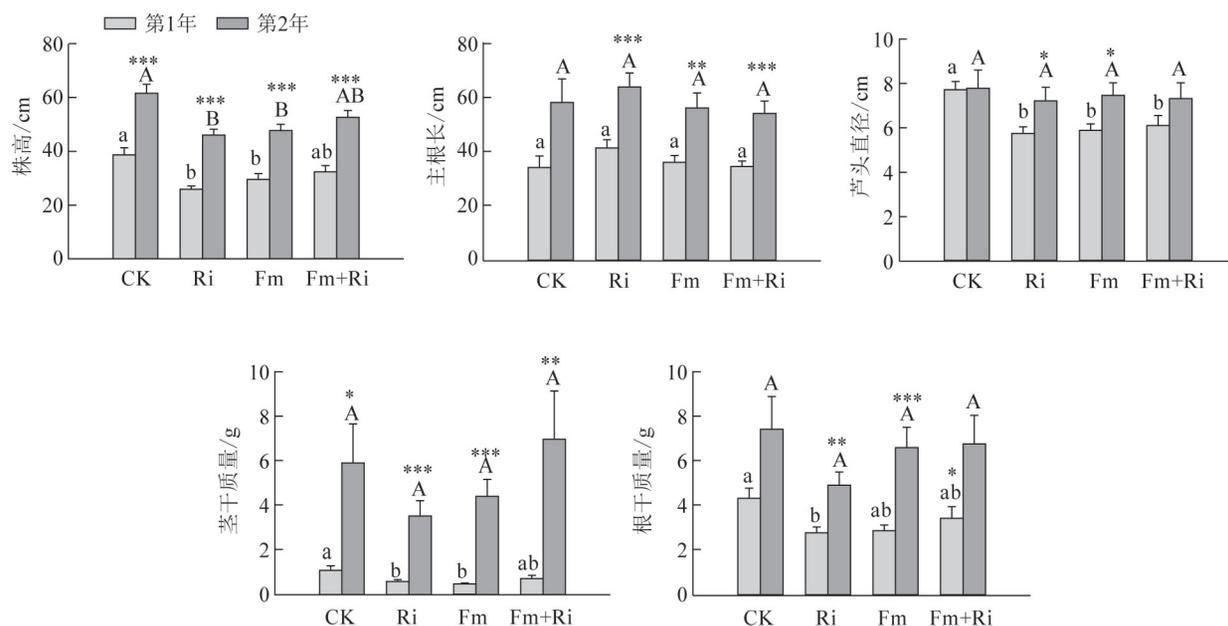
## 3 结果

### 3.1 不同接种处理对甘草生长指标和生物量的影响

接种AM真菌后, 不同处理组间甘草的生长指标表现出一定差异(图1)。第1年, 复合接种处理对甘草的株高、主根长、茎干质量、根干质量无显著影响, 单独接种Ri与单独接种Fm显著降低了甘草的株高、茎干质量与芦头直径, 所有接种处理均显著降低了甘草的芦头直径。第2年, 除单独接种Ri与单独接种Fm显著降低了甘草的株高外, 其他处理组间株高、主根长、茎干质量、根干质量与芦头直径差异无统计学意义。

表1 甘草不同处理组土壤理化性质

处理	质量分数							pH
	全氮/mg·kg <sup>-1</sup>	全磷/mg·kg <sup>-1</sup>	全钾/%	有机质/g·kg <sup>-1</sup>	铵态氮/mg·kg <sup>-1</sup>	速效磷/mg·kg <sup>-1</sup>	速效钾/mg·kg <sup>-1</sup>	
CK	891.0	238.0	2.0	16.1	6.7	8.7	78.7	5.4
Ri	963.3	253.0	2.0	17.6	6.1	6.8	88.1	5.3
Fm	886.8	256.0	2.0	17.4	7.6	8.5	91.2	5.5
Fm+Ri	961.8	246.5	2.0	17.7	6.7	8.6	101.0	5.3



注：不同小写字母表示第1年不同处理组间 $P<0.05$ ；不同大写字母表示第2年不同处理组间 $P<0.05$ ；同一处理组间不同年份 $P<0.05$ ，\*\* $P<0.01$ ，\*\*\* $P<0.001$ ；图2同。

图1 不同AM真菌独立与双重接种对甘草生长的影响 ( $\bar{x}\pm s, n=4$ )

各生长指标在不同处理组内的增长动态与规律存在差异。第2年，3个接种处理组甘草的主根长与根干质量与第1年相比均有显著增长，而CK增长不显著。单独接种的2个处理组甘草的芦头直径与第1年相比均有显著增长，复合接种组与CK相比增长不显著。与CK相比，各处理组的株高、茎干质量均有显著增长。

### 3.2 不同接种处理对甘草酸和甘草苷积累的影响

不同处理组间甘草酸与甘草苷含量有较大差异(图2)。在接种的第1年，接种处理未显著改变甘草的甘草苷含量；接种的第2年，复合接种处理组甘草的甘草苷含量显著高于CK，其次为单独接种Fm处理，而单独接种Ri甘草的甘草苷含量与CK差异无统计学意义。在接种的第1年，所有接种处理组的甘草酸含量与CK差异无统计学意义；接种的第2

年，复合接种与单独接种Fm处理组甘草的甘草酸含量显著高于CK，而单独接种Ri处理组甘草苷含量显著低于CK。在不同处理组内，甘草酸与甘草苷的积累动态存在差异。3个接种处理组甘草酸与甘草苷含量较第1年均有显著增加，对照组甘草酸含量增加显著，而甘草苷含量无显著增加。

### 3.3 不同接种处理对甘草酸与甘草苷积累相关度的影响

与CK相比，单独接种Fm处理组、单独接种Ri处理组及复合接种处理组中2年间甘草酸与甘草苷含量差异均有统计学意义( $P<0.001$ ，图3)，表明接种AM真菌处理后，甘草酸与甘草苷积累保持了稳定的成比例线性增长关系。在不同接种处理下，甘草酸与甘草苷线性关系的斜率差异有统计学意义( $P<0.001$ )。

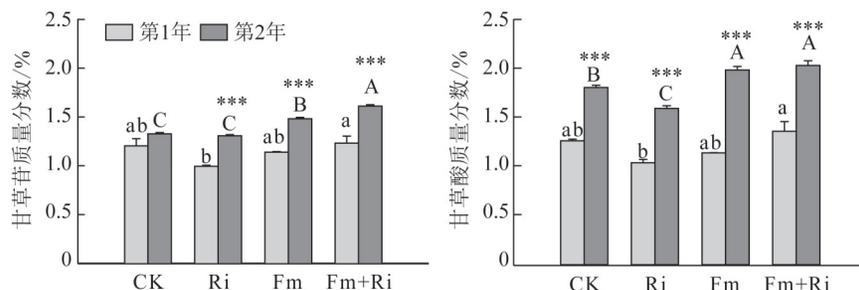


图2 不同AM真菌独立与双重接种对甘草酸及甘草苷积累的影响 ( $\bar{x}\pm s, n=4$ )

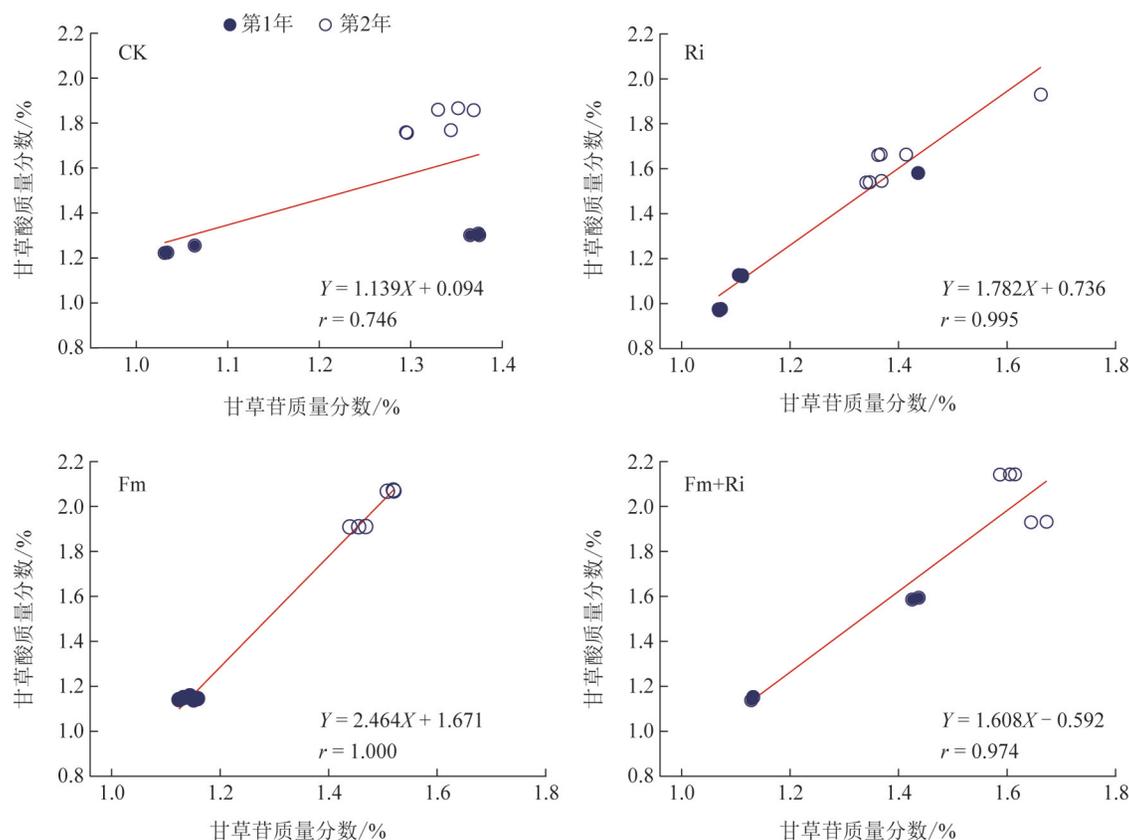
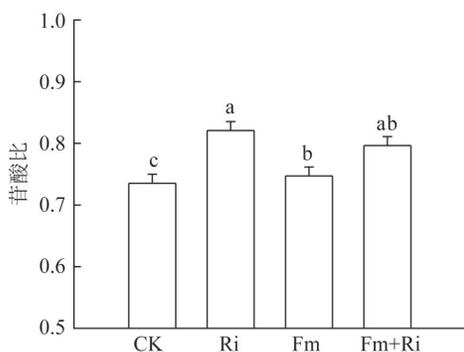


图3 不同AM真菌独立与双重接种处理下甘草酸及甘草苷的线性分析

### 3.4 不同接种处理对甘草苷含量与甘草酸含量比值(苷酸比)的影响

不同处理组的苷酸比相比CK均有显著提高,且增长程度差异有统计学意义( $P < 0.05$ ,图4)。其中,单独接种Ri处理组对甘草的苷酸比提升最为明显,其次为复合接种处理组,再次为单独接种Fm处理组。



注:不同小写字母表示不同处理组间 $P < 0.05$ 。

图4 不同AM真菌独立与双重接种对苷酸比的影响  
( $\bar{x} \pm s, n=4$ )

## 4 讨论

本研究结果表明,在大田条件下复合接种Fm与

Ri可以显著提升乌拉尔甘草中甘草酸与甘草苷的含量,有助于甘草品质的提升。Amanifer等<sup>[24]</sup>发现,实验室条件下单独接种Fm能促进光果甘草植株的生长并增加甘草酸的含量;Xie等<sup>[25]</sup>的室内研究试验表明,单独接种Ri可以促进甘草生长和增加甘草酸和甘草苷的积累;Liu等<sup>[26]</sup>发现,Fm与地肤球囊霉混合接种可以促进甘草生长和甘草酸积累,但两者并非协同作用;王振楠等<sup>[27]</sup>研究发现,Fm与Ri混合接种对促进红花生长和产量增加效果最好;Zubek等<sup>[28]</sup>发现,Fm与异型根孢囊霉*Rhizophagus irregularis*混合接种可增加三色堇中黄酮类化合物含量;还有研究表明,Fm与Ri在提高酚类物质含量上具有协同效应<sup>[29]</sup>。然而,此前尚未有研究对甘草双重接种Fm与Ri的效果进行探究,甘草接种AM真菌后在田间的长期真实效果也尚未见报道。本研究证实了大田条件下,Fm与Ri双重接种对甘草酸和甘草苷的积累有协同促进作用。

本研究中2种AM真菌双重接种的协同增效可能与不同菌种间的功能互补有关。前人研究表明,AM真菌的不同分类群具有功能互补性,在混合接种时

产生协同作用<sup>[30]</sup>。Koide等<sup>[31]</sup>提出,根部AM真菌菌种间存在磷吸收的功能互补;Jansa等<sup>[32]</sup>发现,接种根内球囊霉和近明球囊霉 *Claroideoglossum claroideum* 对韭葱磷吸收促进作用优于单接种,认为AM真菌之间的协同作用可能是基于真菌对磷吸收的差异;李响<sup>[33]</sup>研究表明,盆栽条件下Fm与Ri混合接种相比单独接种能更好地促进毛红椿幼苗生长和提高氮、磷、钾吸收量;Crossay等<sup>[34]</sup>发现,来自不同类群的AM真菌混合接种比单一接种能更有效地提高植物生物量、矿物质营养、钙镁比和对重金属的耐受性。另外,具有协同作用的AM真菌群落还可更好地促进土壤团聚体稳定性,继而可改善土壤营养状况<sup>[35]</sup>。相较单菌种接种,具有协同互补作用的2种AM真菌菌剂联用在生产中可能更具优势。

本研究进行了大田条件下甘草2种AM真菌的双重接种,但大田试验存在多种不可控因素对宿主植物产生不确定影响,引入更多种AM真菌混合接种或AM真菌与根瘤菌(rhizobium)联用是否对大田条件下产量品质的稳定提高有更佳的作用尚待探索。大田中复杂的土壤理化性质、微生物环境及气象因素等都可能影响大田试验结果异于室内盆栽试验。首先,大田中植物可利用土壤资源相对较大,有利于植物的营养获取,不利于AM真菌改善营养作用的体现<sup>[36]</sup>;其次,试验期内较多的降水可导致AM真菌缓解干旱胁迫的作用无法充分展现<sup>[37]</sup>;此外,Verbruggen等<sup>[38]</sup>认为,物种兼容性、田间承载能力和优先效应是影响AM真菌对植物作用的3个决定性因素。复杂菌剂可能更有利于在大田条件下形成优势,如有研究表明接种4种或6种AM真菌的混合菌剂后,滇重楼和木香的生长发育与有效成分含量均得到显著提升<sup>[39-40]</sup>;Liu等<sup>[41]</sup>发现,含有6种球囊霉混合菌剂联合作用可以增加甘草地上部和根部干质量;干旱胁迫下,AM真菌和根瘤菌共同接种可以更有效地促进甘草生长和提高抗旱能力<sup>[42]</sup>。未来,研制低价高效、性效稳定的甘草专用多菌联用菌剂是一个重要方向。

本研究发现,接种AM真菌后,乌拉尔甘草中甘草酸与甘草苷的比例发生了显著变化,具体表现为甘草苷相对比例的显著增加。同时,在2年的栽培中,所有接种组甘草苷与甘草酸的积累速率均维持较为稳定的增长,并与CK形成明显差异。前人研究发现,栽培甘草中甘草酸与甘草苷呈正相关,

但随着生长年限增加,甘草苷与甘草酸的比例呈逐年下降趋势,表明甘草苷较甘草酸更难积累<sup>[43]</sup>。Xie等<sup>[25]</sup>的研究也表明,接种Ri可提高甘草苷与甘草酸的比值。此外有研究发现,接种AM真菌可改变茅苍术挥发油中苍术醇、 $\beta$ -桉叶油醇及苍术素和广藿香挥发油中广藿香醇及 $\delta$ -愈创木烯的相对百分含量,促进主要有效成分的积累,从而提高品质和产量<sup>[44-45]</sup>。接种AM真菌对甘草中苷酸比有提升作用,有助于提高甘草的质量。目前对于AM真菌如何改变苷酸比的机制尚未明确,有待进一步研究。

本研究探索了Fm与Ri 2种AM真菌对于甘草种苗生长与有效成分积累的影响,发现大田条件下复合接种对甘草酸和甘草苷的积累有协同促进作用。目前,仅观察到AM真菌复合接种的效果,其协同增效的机制还有待于进一步研究。本研究成果为甘草生产中AM真菌菌剂的合理利用提供了参考。

## 参考文献

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典:一部[M]. 北京:中国医药科技出版社,2020:88.
- [2] 李明,张清云,安钰,等. 盐池杨黄灌区甘草土壤养分丰缺初步研究[J]. 宁夏农林科技,2013,54(7):58-60.
- [3] 刘刚,吴燕,刘育辰,等. 乌拉尔甘草化学成分研究进展[J]. 中国现代中药,2021,23(11):2006-2016.
- [4] 于福来,王文全,侯俊玲,等. 种质与环境对二年生甘草群体主要生物活性成分的影响[J]. 中国中药杂志,2013,38(10):1479-1483.
- [5] 李学斌,陈林,李国旗,等. 中国甘草资源的生态分布及其繁殖技术研究[J]. 生态环境学报,2013,22(4):718-722.
- [6] 康逢义,李雁. 甘肃省甘草资源可持续利用的对策[J]. 甘肃农业,2013(2):53-54.
- [7] 王继永,王文全,刘勇,等. 乌拉尔甘草生物特性及资源培育研究进展[J]. 世界林业研究,2003,16(2):28-32.
- [8] 魏胜利,王文全,王海. 我国中西部地区甘草资源及其可持续利用的研究[J]. 中国中药杂志,2003,28(3):202-206.
- [9] 魏胜利,王文全,王继永,等. 我国不同产区野生与栽培甘草的甘草酸含量及其影响因子的初步研究[J]. 中国中药杂志,2012,37(10):1341-1345.
- [10] 黄明进,王文全,魏胜利. 我国甘草药用植物资源调查及质量评价研究[J]. 中国中药杂志,2010,35(8):947-952.
- [11] SMITH S E, SMITH F A. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth[J]. Mycologia, 2012, 104(1): 1-13.
- [12] 阮仕琴,陶刚,姜璇,等. 丛枝菌根真菌生态功能及其与共生植物互作机理[J]. 中国土壤与肥料,2022(5):237-244.

- [13] 李娇娇,曾明. 丛枝菌根对植物根际逆境的生态学意义[J]. 应用生态学报,2020,31(9):3216-3226.
- [14] 包玉英,孙芬,闫伟. 内蒙古荒漠地区丛枝菌根植物的初步研究[J]. 干旱区资源与环境,2005,19(3):180-184.
- [15] STUERMER S L, STUERMER R, PASQUALINI D. Taxonomic diversity and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi (*Phylum Glomeromycota*) in three maritime sand dunes in Santa Catarina state, south Brazil[J]. Fungal Ecol, 2013, 6(1): 27-36.
- [16] 陈保冬,于萌,郝志鹏,等. 丛枝菌根真菌应用技术研究进展[J]. 应用生态学报,2019,30(3):1035-1046.
- [17] 王希付,张雪,赵荣华. 丛枝菌根真菌在药用植物中的作用及机制研究进展[J]. 中国实验方剂学杂志,2020,26(11):217-226.
- [18] 饶小莉,沈德龙,李俊,等. 甘草内生细菌的分离及拮抗菌株鉴定[J]. 微生物学通报,2007,34(4):700-704.
- [19] CHEN M L, YANG G, SHENG Y, et al. Glomus mosseae inoculation improves the root system architecture, photosynthetic efficiency and flavonoids accumulation of liquorice under nutrient stress[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 931.
- [20] 范继红,毕红艳,高琼,等. AM真菌对土壤含水量不同条件下甘草生长及甘草酸含量的影响[J]. 土壤与作物,2017,6(3):217-222.
- [21] 杨亚宁,巴雷,白晓楠,等. 一种改进的丛枝菌根染色方法[J]. 生态学报,2010,30(3):774-779.
- [22] MCGONIGLE T P, MILLER M H, EVANS D G, et al. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi[J]. New Phytol, 1990, 115(3): 495-501.
- [23] ABBOTT L K, ROBSON A D, DE BOER G. The effect of phosphorus on the formation of hyphae in soil by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum*[J]. New Phytol, 1984, 97(3): 437-446.
- [24] AMANIFER S, KHODABANDELOO M, FARD E M, et al. Alleviation of salt stress and changes in glycyrrhizin accumulation by arbuscular mycorrhiza in liquorice (*Glycyrrhiza glabra*) grown under salinity stress[J]. Environ Exp Bot, 2019, 160: 25-34.
- [25] XIE W, HAO Z P, YU M, et al. Improved phosphorus nutrition by arbuscular mycorrhizal symbiosis as a key factor facilitating glycyrrhizin and liquiritin accumulation in *Glycyrrhiza uralensis* [J]. Plant Soil, 2019, 439(1): 243-257.
- [26] LIU J N, WU L J, WEI S L, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, nutrient uptake and glycyrrhizin production of licorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch)[J]. Plant Growth Regul, 2007, 52(1): 29-39.
- [27] 王振楠,杨美玲,刘鸯,等. 丛枝菌根真菌对红花生长及根际土壤微环境的影响[J]. 江苏农业学报,2016,32(4):904-909.
- [28] ZUBEK S, ROLA K, SZEWCZYK A, et al. Enhanced concentrations of elements and secondary metabolites in *Viola tricolor* L. induced by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Plant Soil, 2015, 390(1): 129-142.
- [29] CECCARELLI N, CURADI M, MARTELLONI L, et al. Mycorrhizal colonization impacts on phenolic content and antioxidant properties of artichoke leaves and flower heads two years after field transplant [J]. Plant Soil, 2010, 335(1): 311-323.
- [30] YANG H S, ZHANG Q, KOIDE R T, et al. Taxonomic resolution is a determinant of biodiversity effects in arbuscular mycorrhizal fungal communities [J]. J Ecol, 2017, 105(1): 219-228.
- [31] KOIDE R T. Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. New Phytol, 2000, 147(2): 233-235.
- [32] JANSÁ J, SMITH F A, SMITH S E. Are there benefits of simultaneous root colonization by different arbuscular mycorrhizal fungi? [J]. New Phytol, 2008, 177 (3) : 779-789.
- [33] 李响. 不同丛枝菌根真菌对毛红椿幼苗生长和生理特性的影响[D]. 南昌:江西农业大学,2020.
- [34] CROSSAY T, MAJOREL C, REDECKER D, et al. Is a mixture of arbuscular mycorrhizal fungi better for plant growth than single-species inoculants? [J]. Mycorrhiza, 2019, 29(4): 325-339.
- [35] SCHREINER R P, BETHLENFALVAY G J. Plant and soil response to single and mixed species of arbuscular mycorrhizal fungi under fungicide stress [J]. Appl Soil Ecol, 1997, 7(1): 93-102.
- [36] HAMEL C, STRULLU D G. Arbuscular mycorrhizal fungi in field crop production: Potential and new direction[J]. Can J Plant Sci, 2006, 86(4): 941-950.
- [37] 范英. 赤峰市年降水和四季降水变化特征分析[J]. 内蒙古水利,2022(6):18-21.
- [38] VERBRUGGEN E, VAN DER HEIJDEN M G A, RILLIG M C, et al. Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: Factors determining inoculation success[J]. New Phytol, 2013, 197(4): 1104-1109.
- [39] 黎海灵,郭冬琴,杨敏,等. 不同丛枝菌根真菌组合对滇重楼光合生理和化学成分的影响[J]. 中国实验方剂学杂志,2021,27(7):134-143.
- [40] 谷文超,阳文武,张杰,等. 混合接种丛枝菌根真菌对木

- 香幼苗生长及化学成分的影响[J]. 中国实验方剂学杂志, 2020, 26(14): 173-181.
- [41] LIU H L, TAN Y, NELL M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization of *Glycyrrhiza glabra* roots enhances plant biomass, phosphorus uptake and concentration of root secondary metabolites [J]. J Arid Land, 2014, 6(2): 186-194.
- [42] HAO Z P, XIE W, JIANG X L, et al. Arbuscular mycorrhizal fungus improves rhizobium-glycyrrhiza seedling symbiosis under drought stress [J]. Agronomy, 2019, 9(10): 572.
- [43] 冯薇. 不同来源甘草组分比较研究[D]. 北京: 北京中医药大学, 2007.
- [44] 梁雪飞, 唐梦君, 吕立新, 等. 三种丛枝菌根真菌对茅苍术的生长、生理及主要挥发油成分的影响[J]. 生态学杂志, 2018, 37(6): 1871-1879.
- [45] 刘璐. 丛枝菌根真菌诱导下的广藿香生长及其有效成分积累的研究[D]. 南宁: 广西大学, 2020.

(收稿日期: 2023-02-09 编辑: 戴玮)