

裘智杰, 索 萌, 王照贝, 等. 被孢霉在可持续农业生产中的应用研究进展[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(4): 762-768.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.04.020

被孢霉在可持续农业生产中的应用研究进展

裘智杰, 索 萌, 王照贝, 杨洪岩
(东北林业大学生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要: 被孢霉是典型的土壤腐生真菌, 广泛存在于土壤及植物体内。近期大量研究结果表明, 土壤中的被孢霉具有促进植物生长和帮助植物抑制病害的潜力。本文基于被孢霉的分类地位及共性特征, 分别从被孢霉降解农业废弃物和有机污染物修复土壤, 溶磷、产铁载体促进土壤营养元素转化, 分泌植物激素和脂肪酸类物质促进植物生长, 分泌拮抗物质调控根际微生物种群丰度, 诱导植物自身防御反应提高植物抗病性等方面总结了被孢霉的研究与应用进展。并且对今后被孢霉在可持续农业生产中的应用前景进行了展望, 以期研制安全、稳定、高效的农业生产中微生物菌剂提供方向, 为优化植物促生及抑病策略奠定基础。

关键词: 被孢霉; 土壤改良; 促生; 抗病; 生物防治;

中图分类号: S154.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2024)04-0762-07

Research progress on the application of *Mortierella* in sustainable agricultural production

QIU Zhi-jie, SUO Meng, WANG Zhao-bei, YANG Hong-yan
(College of Life Science, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: *Mortierella* is a typical saprophytic fungus in soil and plants. Recent studies have shown that *Mortierella* in soil has the potential to promote plant growth and help plant control disease. Based on the taxonomic status and common characteristics of *Mortierella*, this article summarized the research and application progress of *Mortierella* in the degradation of agricultural waste and organic pollutants to remediate soil, promoting the transformation of soil nutrients through phosphorus and iron production carriers, secreting plant hormones and fatty acid substances to promote plant growth, secreting antagonistic substances to regulate the abundance of rhizosphere microbial populations, inducing plant defense reactions to improve plant disease resistance. And the future application prospects of *Mortierella* in sustainable agricultural production were discussed to provide direction for the development of safe, stable, and efficient microbial agents for agricultural production, and to lay a foundation for optimizing plant growth promotion and disease inhibition strategies.

Key words: *Mortierella*; soil improvement; growth promotion; disease resistance; biocontrol

土壤是植物赖以生存的物质基础, 其理化性质、酶活性、微生物群落结构与植物生长发育密切相关。一些有害细菌、真菌、病毒等会随着病残体生活在土

壤中, 当条件合适时从植物根部或者茎部侵染植物从而引发土传病害。根腐病是较为严重的土传病害之一^[1], 化学防治是目前根腐病防治的主流方法, 其具有起效快、作用持久等优点, 但过量的药物会导致病原微生物抗药性增强、农产品药物残留和环境污染等问题, 因此迫切需要开发更加安全、环保、可持续的病害防治产品, 以促进绿色农业的可持续发展。生物防治应用有益微生物调节土壤微生态系

收稿日期: 2023-05-15

基金项目: 黑龙江省自然科学基金项目(LH2022C013)

作者简介: 裘智杰(1999-), 女, 黑龙江五常人, 硕士研究生, 主要从事土壤微生物学研究。(E-mail) 2071748338@qq.com

通讯作者: 杨洪岩, (E-mail) yanghy@nefu.edu.cn

统,能够有效保护植物免受病原微生物侵害,是一种环境友好的植物病害防治方式。目前市场上已有大量商业化微生物制剂^[2], *Trichoderma harzianum*、*Bacillus amyloliquefaciens*、*Streptomyces lydicus*^[3-5]等微生物都被广泛应用,这些微生物能够有效定殖在根际土壤或植物体内,帮助植物抵御病害。

被孢霉(*Mortierella*)是一种典型的土壤腐生真菌,在土壤物质循环中起着重要作用^[6]。被孢霉具有极强的环境适应性和广泛的基质利用性,其在土壤中分解各类碳水化合物以促进物质循环的功能已得到广泛认知。近期越来越多的研究结果显示,被孢霉丰度与土壤的健康程度有关,其促进植物生长和抑制植物病原菌的功能不断被揭示,本研究聚焦被孢霉促生和抑病功能与机制,总结目前国内外研究进展,为被孢霉属真菌作为生物防治剂在农业领域中的应用和优化土传病害防治策略提供理论和技术支持。

1 被孢霉的特征

被孢霉属(*Mortierella*)属真菌界(Fungi),被孢霉门(Mortierellomycota),被孢霉纲(Mortierellomycetes),被孢霉目(Mortierellales),被孢霉科(Mortierellaceae)(<http://www.mycobank.org>)。已知被孢霉是一种典型腐生真菌,在森林土壤中丰度较高^[7]。体外培养发现,大多数被孢霉菌落具有典型的环层条带或者类似玫瑰花型,颜色常为白色或者浅灰色;菌丝有特殊的腥味,内含有丰富的油滴;孢囊梗分枝或不分枝,纤细,无色,向顶端逐渐变尖;无囊轴或囊轴不明显;孢子囊球形,单孢或多孢;囊壁消解,多具有囊领;接合孢子裸露或有菌丝包被,配囊柄钳状^[8]。被孢霉属内许多菌种因具有产生大量多不饱和脂肪酸的特性而闻名,如高山被孢霉(*Mortierella alpina*)可以合成花生四烯酸,其含量可占脂质总量的60%以上,是唯一获得FDA和欧盟委员会认证的膳食脂质花生四烯酸的来源^[9]。

长期以来,被孢霉作为土壤腐生真菌在促进土壤物质循环、恢复土壤肥力方面表现出色。同时近年来的很多研究结果显示,被孢霉不仅可以促进植物生长,还能特异性抑制某些病原菌从而防治对应的土传病害。

2 被孢霉的土壤修复功能与机制

微生物的土壤修复主要是指利用土著微生物或

具有高效降解能力的功能性微生物,在适宜条件下,降低土壤中有害污染物活性或者将污染物降解成无害物质的过程^[10]。秸秆直接还田既可以解决秸秆处理难的问题,还可以提高土壤肥力。但是秸秆中的纤维素、木质素等在自然条件下很难被降解。研究结果表明被孢霉能够降解半纤维素、纤维素,从而加速秸秆在土壤中的分解^[11]。如*Mortierella elongata* PFY可将秸秆中的木质素降解52.4%^[12]。*Mortierella verticillata*和*Mortierella humilis*可降解秸秆中的纤维素^[13]。可见被孢霉可以有效降解农业废弃物和有机污染物,从而实现土壤修复。

在降低重金属活性及降解毒性有机物方面,被孢霉同样表现突出,如*Mortierella* sp.能够通过降解2,4-二氯苯酚(DCP)和敌草隆^[14-15]恢复受污染土壤。*Mortierella* sp. Gr4则可以降解苯脲类有机污染物^[16]。研究还发现,将被孢霉与其他微生物复合接种可以增强土壤修复功能。如将*Mortierella* sp.与*Mucor circinelloides*和*Actinomucor* sp.混合进行生物修复不仅可以有效降低重金属活性,还可以显著缩短修复时间,改善矿山尾矿恶劣的生态环境^[6]。在冻融环境下,将*Mortierella alpina*和*Pseudomonas* sp.共同固定在载体中可以修复多环芳烃污染的土壤^[17]。

3 被孢霉的植物促生作用及机制

3.1 被孢霉通过溶磷作用促进植物生长

磷(P)是农作物生长发育所必需的营养元素,土壤中95%以上的磷以难溶的磷酸盐形式存在,不能被植物直接吸收利用^[18]。已知土壤中的溶磷微生物能够将难溶性无机磷转化为植物可吸收利用的磷形式供给植物吸收,从而促进植物生长^[19-20]。研究结果表明,玉米根际土壤中接种*Mortierella capitata*可以增加土壤中磷酸酶的活性,促进植物对磷的吸收,从而促进玉米的生长^[21]。在蓖麻和海滨锦葵根际土壤中添加*Mortierella* sp.可以提高土壤有效磷含量,促进植物对磷的吸收,显著提高蓖麻和海滨锦葵的株高和茎粗^[22];在鳄梨果园土壤中添加被孢霉可显著增加土壤有效磷含量,并且帮助植物和菌根真菌获得磷,以达到促生的作用^[23];在紫花苜蓿根际土壤中接种被孢霉和丛枝菌根真菌后,可以提高土壤酶活性和有效磷含量,缓解盐分对植物生长的负面影响^[24]。

根据上述研究结果,被孢霉作为土壤溶磷真菌能够促进植物吸收磷元素,帮助植物生长。推测其机制为被孢霉能够分泌有机酸等物质直接活化难溶性无机磷和有机磷,还可通过与丛枝菌根真菌互作间接活化磷,促进植物对磷的吸收利用,从而促进植物生长。

3.2 被孢霉通过产生铁载体促进植物生长

铁(Fe)是植物生长必需的微量营养元素,在植物生命活动过程中发挥至关重要的作用。土壤中的Fe主要以 Fe^{2+} 和 Fe^{3+} 两种形式存在,植物仅能吸收 Fe^{2+} 。自然条件中的 Fe^{2+} 不稳定,易被氧化为 Fe^{3+} ,从而无法直接被植物吸收利用。铁载体是植物根际促生菌分泌的低相对分子质量的有机化合物,能够螯合 Fe^{3+} 使其还原为 Fe^{2+} 供给植物利用^[25],已发现多种微生物具有该能力,但是到目前为止只有少数研究者探索了被孢霉产铁载体的能力。如分离于番红花的内生 *Mortierella alpina* CS10E4 菌株和人参根际的 *Mortierella* sp.CQ1 菌株可以产生铁载体帮助植物生长^[26]。还有研究发现在 Zn^{2+} 质量浓度为200 $\mu\text{g/ml}$ 的液体培养基中,*Mortierella* sp.CQ1 菌株铁载体产量最高达到39.62 $\mu\text{g/ml}$,比无 Zn^{2+} 处理提高15%^[27]。此外,在限铁条件下培养的 *Mortierella vinaceae* 可合成根铁素多羧酸盐型铁载体^[28]。

上述研究结果表明,被孢霉具有产生铁载体的能力,推测其机制为被孢霉通过产生铁载体在根际螯合铁或分泌有机酸溶解含铁矿物质,促进作物对铁元素的吸收利用,从而促进植物的生长。

3.3 被孢霉通过产生激素促进植物生长

植物激素是指植物通过自身代谢产生的、在很低浓度下就能产生明显生理效应的一些有机小分子信号物质^[29]。除植物体本身能够产生激素外,植物根际促生菌也具有产生激素促进植物生长的能力。由根际促生菌所产的激素包括生长素(IAA)、赤霉素(GA)、细胞分裂素(CTK)、脱落酸(ABA)、乙烯(ETH)、油菜素甾醇(BR)、茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)等^[30]。已发现被孢霉所产的激素包括IAA、GA和ABA。

IAA是最早被发现的能够促进植物生长和增强植物对病原菌感知能力的激素。已有研究结果表明,*Mortierella antarctica* 和 *Mortierella verticillata* 均能够合成IAA促进冬小麦幼苗生长^[31],*Mortierella hyalina* 能够产生IAA促进拟南芥生长^[32],本课题

组自主分离的 *Mortierella alpina* YW25 在培养基上可产141.37 mg/L的IAA,远高于同期已报道菌株的IAA产量^[33]。被孢霉不仅能够直接合成IAA,还可以增强宿主植物IAA和GA信号途径的基因表达,从而促进植物生长^[34]。ABA能引起芽休眠、叶子脱落和抑制细胞生长,参与植物的生长发育过程,而且有助于保护植物免受极端温度、干旱和盐胁迫的影响^[35]。ABA介导的信号在植物面对生物和非生物压力时,能激活抗逆基因的表达^[30]。研究结果表明,分离于大田土壤的 *Mortierella elongata* 基因组中存在ABA生物合成基因,将 *Mortierella elongata* 接种于玉米根际土壤中,检测到植物ABA水平提高了40%^[36]。ABA水平的提高有助于 *Mortierella elongata* 在玉米根系上定殖^[37]。GA是控制植物根生长和种子萌发的激素,植物根际促生菌分泌的GA会使植株体内谷氨酸、苏氨酸、苯丙氨酸、甘氨酸、脯氨酸和精氨酸含量增加,使宿主植物的生物量增加^[38]。研究发现, *Mortierella antarctica* 和 *Mortierella verticillata* 可以合成GA促进冬小麦幼苗生长^[31]。

除了能够合成以上几种激素外,被孢霉还能够合成ACC-脱氨酶。在植物组织中较高的乙烯水平通常导致植物的生长受到强烈抑制,ACC-脱氨酶能够降低植物组织中乙烯的含量从而促进植物生长^[39]。研究结果表明, *Mortierella antarctica* 可以合成ACC-脱氨酶促进植物生长^[31,40]。

3.4 被孢霉通过合成脂质类物质促进植物生长

脂质是一类普遍存在的生物分子,为生物体提供能量和储存碳素,介导细胞信号,并调节应激反应^[41]。被孢霉菌丝体能够合成多种脂质,包括棕榈酸、油酸、亚油酸、花生四烯酸、豆蔻酸、硬脂酸等^[42]。一系列外源脂质添加试验结果表明上述脂质能够促进植物生长。如油酸和棕榈酸可促进黄瓜和番茄幼苗的生长,使幼苗茎粗增加,生物量等多项生长指标有所增加,并且提高幼苗的根系活力和壮苗指数^[43];豆蔻酸可明显增加茄子株高和茎粗^[44],棕榈酸和油酸能够促进辣椒的生长发育^[45];棕榈酸和油酸能够增加黄瓜和番茄根和茎的干质量,对黄瓜和番茄的生长有促进作用^[46]。上述研究结果证实脂质类物质在促进植物生长方面具有重要作用,有关其促生机制的研究结果表明其主要通过调控植物脂质运输和土壤微环境促进植物生长。如 *Mor-*

tierella capitata 施入土壤后,植物根脂质转运基因、脂质结合蛋白基因均显著上调,说明 *Mortierella capitata* 脂质的释放通过刺激植物脂质运输相关基因的表达来促进植物生长^[21]。添加某些外源脂质,如添加外源豆蔻酸可以改变根际土壤微生物数量,增加土壤中碳、氮、磷含量,提高土壤养分利用率,进而促进植物生长^[44]。

4 被孢霉的抑病功能与机制

4.1 通过分泌拮抗物质抑制病原菌

根际有益微生物分泌的一些活性物质可抑制病原菌的生长。现有研究表明,被孢霉合成的脂质类物质对植物病原菌有抑制作用。如 *Mortierella alpina* 培养滤液中的脂质及主要成分花生四烯酸可以直接抑制病原菌生长和真菌毒素的生成^[47]。从 *Mortierella hygrophila* 培养滤液中分离出含有 30% 花生四烯酸的脂质混合物,喷洒于叶面后发现可以抑制马铃薯晚疫病病原菌 *Phytophthora infestans*、马铃薯黑痣病病原菌 *Rhizoctonia solani* 和葡萄白粉病病原菌 *Uncinula necator*^[48]。此外,体外抑菌试验结果证实,被孢霉合成的棕榈酸可以抑制西瓜枯萎病的病原菌 *Fusarium oxysporum* 菌丝体的生长和孢子的产生^[49],油酸可以显著抑制终极腐霉 (*Pythium ultimum*) 和可可丛枝病菌 (*Crinipellis perniciosus*)^[50]。棕榈酸、豆蔻酸、亚油酸等能够抑制 *Alternaria solani*、*Fusarium oxysporum* 菌丝体生长和孢子的产生^[46]。被孢霉所产的脂质类物质中花生四烯酸、棕榈酸、油酸等具有抑制尖孢镰刀菌等病原真菌的能力,但抑菌机理尚待揭示。

4.2 被孢霉诱导植物自身防御反应提高植物抗病能力

系统性抗性 (Systemic resistance) 是指植物在遭受病原微生物侵染时产生的防御机制。该过程主要通过触发或增强植物的天然抗病能力以阻断病原菌侵染^[51]。根据产生机制的不同,系统性抗性可分为获得性系统性抗性 (Systemic acquired resistance, SAR) 与诱导性系统性抗性 (Induced systemic resistance, ISR)。茉莉酸 (Jasmonic acid, JA) 是激活 ISR 的主要植物激素^[52],水杨酸 (Salicylic acid, SA) 的积累及信号传导功能对于激活 SAR 至关重要^[53]。

已有研究表明,植物源脂质如花生四烯酸不仅具有直接抑制病原微生物的作用,而且能够调

节植物的防御过程,通过刺激植物产生系统性抗性,即调控 JA 或 SA 途径相关基因的表达,以调动植物的防御系统,从而增强植物的抗病性^[54]。花生四烯酸可通过上调拟南芥 JA 合成途径相关基因表达增加 JA 含量,通过下调 SA 合成途径相关基因表达减少 SA 含量,还可通过调节应激胁迫转录网络发挥抗病作用^[55]。

已证实被孢霉中 *Mortierella alpina* CS10E4 可以通过在植物体内释放花生四烯酸诱导番红花对球茎腐烂病病原菌 *Fusarium oxysporum* 的抗性^[26], *Mortierella elongata* 能够调节毛果杨体内 JA 和 SA 途径基因的表达以增强植物抗性^[34]。本课题组研究发现 *Mortierella alpina* 合成的总脂质及花生四烯酸能够激活人参防御系统,使 JA 和 SA 合成相关的基因表达水平发生变化,从而诱导植物系统性抗性,增强人参抗病性。系统性抗性的诱导可以激活植物防御基因表达,与其他生防机制一同组成根际有益微生物-植物共生体系的抗病屏障。

4.3 被孢霉通过调控土壤微生物群落提高植物抗病性

微生物间的相互作用是土壤微生态的重要组成部分,接种有益微生物可以通过调控微生物群落以增加有益微生物的丰度和降低有害微生物的丰度^[56-57]。被孢霉菌丝在降解有机物的过程中会影响其他微生物类群对养分的吸收^[58],引起微生物丰度变化。本课题组将 *Mortierella alpina* 接种于人参根际土壤中,发现 *Mortierella alpina* 可以调控人参根部微生物组成,增加根际及根部有益微生物的相对丰度,降低人参根际土壤中尖孢镰刀菌的丰度,从而帮助人参抵御病原菌的侵染^[33]。被孢霉能够合成包括豆蔻酸、棕榈酸在内的多种脂质,外源添加这些脂质能够在植物根际富集益生菌,帮助植物抵御病原菌的入侵。经豆蔻酸和棕榈酸处理后,茄子根际拮抗真菌和细菌数量均有所增加^[59]。

5 展望

被孢霉属菌是常见的土壤真菌,不仅可以分解土壤中的各类物质促进物质循环外,近期众多研究结果表明被孢霉属菌对植物生长还有促进作用,且可提高植物抗病性。现有研究结果明确了被孢霉的促生机制,如被孢霉可通过溶磷、产生铁载体等机制促进植物对磷、铁等营养元素的吸收,通过分泌植物

激素和脂质来促进植物生长。在专性抑病机制研究方面,目前研究结果表明,被孢霉可以通过分泌拮抗物质直接抑制病原菌,也可以通过刺激植物防御系统以及调控根际土壤微生物群落间接帮助植物抵御病原菌的入侵。尽管现阶段对被孢霉的功能认知取得了可喜的进展,但由于根际环境的复杂性,以下方面还有待进一步研究:(1)被孢霉在植物与根际微生物互作中的调控机制。目前通过调控根际微生物群落,重塑植物根际微生态的研究已成为该领域研究的热点。现有研究结果表明,在植物根际土壤中接种被孢霉能够富集某些根际益生菌,但其具体的调控机制鲜少有报道,可以进一步通过多组学联用深入解析被孢霉根际调控功能。(2)被孢霉合成的代谢产物在根际互作中的功能。许多被孢霉具有合成激素的能力,现有研究结果表明,激素在根际互作中具有多重作用,如正向调控植物对病原菌的防御反应,迅速介导植物气孔关闭阻止病原菌的侵染以增强植物抗性^[60-61]。因此进一步揭示被孢霉所产激素在根际互作中的功能,将有助于深入理解被孢霉的根际生态系统调控机制。

参考文献:

- [1] 黄贻杰,董林林,尉广飞,等. 抗人参根腐病生防菌剂的研发与评价[J]. 中国实验方剂学杂志,2022,28(2):182-190.
- [2] DE-SILVA N, BWRROOKS S, LUMYONG S, et al. Use of endophytes as biocontrol agents[J]. Fungal Biology Reviews, 2019, 2(33):133-148.
- [3] 孙洪宝,李茂营,吴慧玲,等. 生防菌链霉菌对西瓜枯萎病防治及幼苗生长的影响[J]. 科学技术与工程杂志,2020,20(13):5074-5079.
- [4] BRITO R A S, CAVAICVANTE G P, STOCK V M, et al. *Trichoderma* species show biocontrol potential against *Ceratocystis* wilt in mango plants[J]. European Journal of Plant Pathology, 2020, 3(158):781-788.
- [5] WANG X H, WANG C D, LI Q, et al. Isolation and characterization of antagonistic bacteria with the potential for biocontrol of soil-borne wheat diseases[J]. Journal of Applied Microbiology, 2018, 6(125):1868-1880.
- [6] CUI Z J, ZHANG X, YANG H H, et al. Bioremediation of heavy metal pollution utilizing composite microbial agent of *Mucor circinelloides*, *Actinomucor* sp. and *Mortierella* sp.[J]. Journal of Environmental Chemical Engineering, 2017, 5(4):3616-3621.
- [7] KOZUE S, YOSHIYUKI I, SOH S, et al. Impacts of conversion from natural forest to cedar plantation on the structure and diversity of root-associated and soil microbial communities[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 167:104027.
- [8] 程 晗,陈崇艺,朱露露,等. 1株高产油脂长孢被孢霉 MD-3菌株的诱变育种[J]. 食品科学,2022,43(10):180-188.
- [9] CHANG L L, LU H Q, CHEN H Q, et al. Lipid metabolism research in oleaginous fungus *Mortierella alpina*: current progress and future prospects[J]. Biotechnology Advances, 2022, 54:107794.
- [10] 冯 娟,杨凯淇,王高红,等. 土壤生物修复技术的研究现状与发展[J]. 陕西农业科学,2023,69(3):104-109.
- [11] KOECHLI C, CAMPBELL A, PEPE-RANNEY C, et al. Assessing fungal contributions to cellulose degradation in soil by using high-throughput stable isotope probing[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 130:150-158.
- [12] 乔 乔,王 淮,姚日生,等. 长孢被孢霉 PFY 降解木质素的初步研究[J]. 化工进展,2012,31(增刊1):80-85.
- [13] VARNAITE R, PASKEVICIUS P, RAUDONIENE V. Cellulose degradation in rye straw by micromycetes and their complexes[J]. Ekologija, 2008, 54(1):29-31.
- [14] NAKAGAWA A, OSAWA S, HIRATA T, et al. 2,4-dichlorophenol degradation by the soil fungus *Mortierella* sp.[J]. Bioscience Biotechnology and Biochemistry, 2006, 70(2):525-527.
- [15] ELLUEGAARD L, AAMAND J, KRAGELUND B B, et al. Strains of the soil fungus *Mortierella* show different degradation potentials for the phenylurea herbicide diuron[J]. Biodegradation, 2013, 24(6):765-774.
- [16] BADAWI N, RONHEDE S, OLSSON S, et al. Metabolites of the phenylurea herbicides chlorotoluron, diuron, isoproturon and linuron produced by the soil fungus *Mortierella* sp.[J]. Environmental Pollution, 2009, 157(10):2806-2812.
- [17] SU D, PU Y, GONG C J, et al. Application of cold-adaptive *Pseudomonas* sp. SDR4 and *Mortierella alpina* JDR7 co-immobilized on maize cob in remediating PAH-contaminated freeze-thawed soil[J]. Environmental Advances, 2021, 4:100063.
- [18] SUN H Y, WU H Y, ZHOU J, et al. Incubation experiment demonstrates effects of carbon and nitrogen on microbial phosphate-solubilizing function[J]. Science China: Life Sciences, 2016, 60(4):436-438.
- [19] RAQWAT P, DAS S, SHANKHDHAR D, et al. Phosphate-solubilizing microorganisms: mechanism and their role in phosphate solubilization and uptake[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2020, 21(1):49-68.
- [20] OSORIO N W, HABTE M. Soil phosphate desorption induced by a phosphate-solubilizing fungus[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2014, 45(4):451-460.
- [21] LI F, ZHANG S Q, WANG Y, et al. Rare fungus, *Mortierella capitata*, promotes crop growth by stimulating primary metabolisms related genes and reshaping rhizosphere bacterial community[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 151:108017.
- [22] 秦超琦,吴向华,郑 琨,等. 解磷菌剂对海滨盐土有效磷含量及耐盐油料植物生长的影响[J]. 生态学杂志,2009(9):1835-1841.
- [23] TAMAYO-VELEZ Á, OSORIO N W. Soil fertility improvement by

- litter decomposition and inoculation with the fungus *Mortierella* sp. in avocado plantations of colombia [J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2018, 49(2): 139-147.
- [24] ZHANG H S, WU X H, LI G, et al. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing fungus (*Mortierella* sp.) and their effects on *Kosteletzkya virginica* growth and enzyme activities of rhizosphere and bulk soils at different salinities [J]. Biology and Fertility of Soils, 2011, 47(5): 543-554.
- [25] JIAN L R, BAI X L, ZHANG H, et al. Promotion of growth and metal accumulation of alfalfa by coinoculation with *Sinorhizobium* and *Agrobacterium* under copper and zinc stress [J]. Plant Biology, 2019, 7: e6875.
- [26] WANI Z A, KUMAR A, SULTAN P, et al. *Mortierella alpina* CS10E4, an oleaginous fungal endophyte of *Crocus sativus* L. enhances apocarotenoid biosynthesis and stress tolerance in the host plant [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 1-11.
- [27] ABDALLAH H K, HO J J. Zinc ions affect siderophore production by fungi isolated from the *Panax ginseng* rhizosphere [J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2018, 29(1): 105-113.
- [28] THIEKEN A, WINKELMANN G. Rhizoferrin: a complexone type siderophore of the Mucorales and entomophthorales (Zygomycetes) [J]. FEMS Microbiology Letters, 1992, 73(1/2): 37-41.
- [29] 黎家, 李传友. 新中国成立 70 年来植物激素研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 2019, 49(10): 1227-1281.
- [30] TSUKANOVA K A, CHEBOTAR V K, MEYER J J M, et al. Effect of plant growth-promoting rhizobacteria on plant hormone homeostasis [J]. South African Journal of Botany, 2017, 113: 91-102.
- [31] OZIMEK E, JAROSZU4K-SCISEL J, BOHACZ J, et al. Synthesis of indoleacetic acid, gibberellic acid and ACC-deaminase by *Mortierella* strains promote winter wheat seedlings growth under different conditions [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(10): 3218-3218.
- [32] JOHNSON J M, LUDWIG A, FURCH A C U, et al. The beneficial root-colonizing fungus *Mortierella hyalina* promotes the aerial growth of arabidopsis and activates calcium-dependent responses that restrict *Alternaria brassicae*-induced disease development in roots [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2018, 32(3): 351-363.
- [33] WANG Y, WANG L, SUO M, et al. Regulating root fungal community using mortierella alpina for *Fusarium oxysporum* resistance in *Panax ginseng* [J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 850917.
- [34] LIAO H L, BONITO G, ROJAS J A, et al. Fungal endophytes of *Populus trichocarpa* alter host phenotype, gene expression, and rhizobiome composition [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2019, 32(7): 853-864.
- [35] HEWAGE K A H, YANG J F, WANG D, et al. Chemical manipulation of abscisic acid signaling: a new approach to abiotic and biotic stress management in agriculture [J]. Advanced Science, 2020, 7(18): 2001265.
- [36] LI F, CHEN L, REDMILE-GORDON M, et al. *Mortierella elongata*'s roles in organic agriculture and crop growth promotion in a mineral soil [J]. Land Degradation & Development, 2018, 29(6): 1642-1651.
- [37] YASUDA M, ISHIKAWA A, JIKUMARU Y, et al. Antagonistic interaction between systemic acquired resistance and the abscisic acid-mediated abiotic stress response in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2008, 20(6): 1678-1692.
- [38] KANG S M, WAQAS M, HAMAYUN M, et al. Gibberellins and indole-3-acetic acid producing rhizospheric bacterium *Leifsonia xyli* SE134 mitigates the adverse effects of copper-mediated stress on tomato [J]. Journal of Plant Interactions, 2017, 12(1): 373-380.
- [39] HA-TRAN D M, NGUYEN T T M, HUNG S H, et al. Roles of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in stimulating salinity stress defense in plants: a review [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(6): 3154.
- [40] KUZNIAR A, WLODARCZYK K, WOLINSKA A. Agricultural and other biotechnological applications resulting from trophic plant-endophyte interactions [J]. Agronomy, 2019, 9(12): 779.
- [41] MACABUHAY A, ARSOVA B, WALKER R, et al. Modulators or facilitators? Roles of lipids in plant root-microbe interactions [J]. Trends in Plant Science, 2022, 27(2): 180-190.
- [42] 唐鑫, 陈海琴, 姚青蔚, 等. 高产花生四烯酸高山被孢霉的诱变育种研究 [J]. 中国油脂, 2018, 43(8): 104-108.
- [43] 李晶, 阮维斌, 陈永智, 等. 天然脂肪酸类物质对温室连作黄瓜和番茄幼苗生长的影响 [J]. 农业环境科学学报, 2008, 27(3): 1022-1028.
- [44] 尹玉玲, 汤泳萍, 谢启鑫, 等. 豆蔻酸对茄子根际土壤微生物生理类群和土壤酶活性的影响 [J]. 江苏农业学报, 2017, 33(1): 181-184.
- [45] 张福建, 陈昱, 吴超群. 外源脂肪酸对辣椒生长及根际土壤环境的影响 [J]. 浙江农业学报, 2017, 29(5): 760-766.
- [46] LIU S Y, RUAN W B, LI J, et al. Biological control of phytopathogenic fungi by fatty acids [J]. Mycopathologia, 2008, 166(2): 93-102.
- [47] OLGA N S, ZHAZIRA N S, AMANKELDY K S, et al. Antifungal potential of organic acids produced by mortierella alpina [J]. International Journal of Engineering and Technology, 2018, 7(4): 1218-1221.
- [48] EROSHIN V K, DEDYUKHINA E G. Effect of lipids from *Mortierella hygrophila* on plant resistance to phytopathogens [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2002, 18(2): 165-167.
- [49] MA K X, KOU J M, MUHAMMAD K U R, et al. Palmitic acid mediated change of rhizosphere and alleviation of *Fusarium* wilt disease in watermelon [J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2021, 28(6): 3616-3623.
- [50] DALE W, LYND A R, ANNE M, et al. Antifungal activities of four fatty acids against plant pathogenic fungi [J]. Mycopathologia, 2004, 157(1): 87-90.
- [51] DHOUB H, ZOUARI I, ABDALLAH D B I, et al. Potential of a

- novel endophytic *Bacillus velezensis* in tomato growth promotion and protection against *Verticillium* wilt disease[J]. *Biological Control*, 2019, 139:104092.
- [52] LEE-DIAZ A S, MACHEDA D, SAHA H, et al. Tackling the context-dependency of microbial-induced resistance[J]. *Agronomy*, 2021, 11(7):1293-1293.
- [53] 范志金, 刘秀峰, 刘凤丽, 等. 水杨酸在诱导系统获得抗性中的信号传导作用[J]. *农药*, 2004, 43(6):257-260.
- [54] ZŁOTEK U, WÓJCIK W. Effect of arachidonic acid elicitation on lettuce resistance towards *Botrytis cinerea*[J]. *Scientia Horticulturae*, 2014, 179:16-20.
- [55] SAVCHENKO T, WALLEY J W, CHEHAB E W, et al. Arachidonic acid: an evolutionarily conserved signaling molecule modulates plant stress signaling networks[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(10):3193-3205.
- [56] YANG H W, LI J, XIAO Y H, et al. An integrated insight into the relationship between soil microbial community and tobacco bacterial wilt disease[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8:2179.
- [57] 高 芬, 闫 欢, 王梦亮, 等. 土壤微生物菌群变化对土传病害的影响及生物调控[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(13):160-164.
- [58] 宁 琪, 陈 林, 李 芳, 等. 被孢霉对土壤养分有效性和秸秆降解的影响[J]. *土壤学报*, 2022, 59(1):206-217.
- [59] 尹玉玲, 刘 圆, 汤泳萍, 等. 豆蔻酸和棕榈酸诱导茄子根际拮抗菌与黄萎菌数量消长的关系[J]. *生态学报*, 2015, 35(20):6728-6733.
- [60] LYONS R, STILLER J, POWELL J, et al. *Fusarium oxysporum* triggers tissue-specific transcriptional reprogramming in *Arabidopsis thaliana*[J]. *PLoS One*, 2015, 10(4):e0121902.
- [61] TON J, MAUCHHH-MANI B. β -amino-butyric acid-induced resistance against necrotrophic pathogens is based on ABA-dependent priming for callose[J]. *The Plant Journal*, 2004, 38:119-130.

(责任编辑:成纾寒)