

TIỀM NĂNG CỦA NẤM RỄ NỘI CỘNG SINH ARBUSCULAR MYCORRHIZA TRONG CANH TÁC NÔNG NGHIỆP BỀN VỮNG

Lưu Thị Thúy Hải^{1*}, Huỳnh Nga², Lê Trúc Linh³

POTENTIAL BENEFITS OF ARBUSCULAR MYCORRHIZA FUNGI IN SUSTAINABLE AGRICULTURAL CULTIVATION

Luu Thi Thuy Hai^{1*}, Huynh Nga², Le Truc Linh³

Tóm tắt – Nấm rễ nội cộng sinh Arbuscular Mycorrhiza có mối quan hệ tương hỗ với 80% thực vật sống ở trên cạn. Nấm Arbuscular Mycorrhiza được xem như một loại phân bón sinh học nhờ chúng có những ảnh hưởng tích cực lên sinh trưởng và năng suất của cây trồng. Nấm Arbuscular Mycorrhiza có thể giúp giảm đến 50% lượng phân bón hoá học do chúng có thể giúp thực vật tăng cường khả năng hấp thu các chất dinh dưỡng khoáng một cách hiệu quả như đạm, lân, kali, canxi, kẽm, từ đó giúp tăng năng suất cây trồng. Ngoài ra, nấm rễ nội cộng sinh còn có tiềm năng sử dụng như một loại thuốc bảo vệ thực vật sinh học nhờ vào khả năng đối kháng sinh học với nhiều loại nấm mốc, virus và tuyến trùng gây bệnh trên cây trồng. Bên cạnh đó, nấm Arbuscular Mycorrhiza cũng có khả năng giúp cây trồng chống chịu với các tác nhân phi sinh học như khô hạn, mặn và độc tính của kim loại nặng. Hợp chấtglomalin được tiết ra bởi nấm rễ có khả năng kết dính các hạt đất lại với nhau tạo nên cấu trúc đất ổn định, giúp nâng cao chất lượng đất. Do vậy, nấm Arbuscular Mycorrhiza có tiềm năng sử dụng rất cao trong phát triển nông nghiệp bền vững dưới bối cảnh biến đổi khí hậu như khô hạn, xâm nhập mặn.

Từ khoá: Arbuscular Mycorrhiza, chịu hạn mặn, đối kháng sinh học, phân bón sinh học.

Abstract – The Arbuscular Mycorrhiza fungi have a mutualistic relationship with 80% of terrestrial plants. Arbuscular Mycorrhiza fungi are considered as a biofertilizer source because of their positive effects on plant growth and productivity. They can help to reduce the amount of chemical fertilizers by up to 50% due to their ability in enhancing crops to uptake mineral nutrients efficiently such as nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, zinc... thereby increasing crop yield. Moreover, this endosymbiotic fungus also shows its potential as a biopesticide due to its ability to biologically antagonize a wide range of fungi, viruses, and nematodes, which cause diseases on plants. Besides, Arbuscular Mycorrhiza fungi also help plants to resist to abiotic stresses such as drought, salinity, and toxicity of heavy metals. The glomalin compound secreted by mycorrhizal fungi has the ability to bind tiny soil particles together to form a stable soil structure and aggregates, helping to improve soil quality. Thus, Arbuscular Mycorrhiza fungi have a high use potential in sustainable agricultural development under the context of climate change such as drought, salinity intrusion.

Keywords: Arbuscular Mycorrhiza, biofertilizer, biological antagonism, drought and salinity resistance.

I. ĐẶT VẤN ĐỀ

Nấm rễ nội cộng sinh Arbuscular Mycorrhiza (AM), hay Arbuscular Mycorrhiza fungi (AMF), giúp thực vật phát triển khoẻ mạnh dưới tác động

^{1,2,3}Khoa Nông nghiệp - Thủy sản, Trường Đại học Trà Vinh

Ngày nhận bài: 06/12/2021; Ngày nhận kết quả bình duyệt: 07/2/2022; Ngày chấp nhận đăng: 22/02/2022

*Tác giả liên hệ: lthai@tvu.edu.vn

^{1,2,3}School of Agriculture and Aquaculture, Tra Vinh University

Received date: 06th December 2021; Revised date: 07th February 2022; Accepted date: 22nd February 2022

*Corresponding author: lthai@tvu.edu.vn

stress của môi trường như điều kiện khô hạn, độc tính của kim loại nặng [1–3] nhờ vào các hoạt động phối hợp phức tạp giữa nấm rễ và thực vật dẫn đến tăng cường khả năng quang hợp, tỉ lệ hô hấp và độ nhạy khí khổng (stomatal conductance) ở thực vật [1, 2], hoặc hệ sợi nấm giúp cố định kim loại nặng bằng sự tạo chelate. Vì vậy, nó làm giảm ảnh hưởng của độc tính kim loại nặng lên thực vật [3].

Nấm AM xâm nhập vào tế bào rễ cây và hình thành nên chùm sợi nấm (arbuscule) hoặc hình thành túi bóng (vesicle); đồng thời, hình thành hệ sợi nấm phát triển xung quanh vùng rễ và lan rộng ra xung quanh [4]. Việc hình thành mạng lưới liên kết giữa nấm và hệ rễ của thực vật giúp tăng khả năng tiếp cận của hệ rễ với diện tích bề mặt đất; làm tăng khả năng hấp thu dinh dưỡng cũng như nước từ đất và tăng năng suất cây trồng [2]. Nấm AM cải thiện sự hấp thu và vận chuyển các chất dinh dưỡng như đạm, lân, kali, kẽm, đồng và các chất vi lượng khác của thực vật, tăng tính khả dụng của dinh dưỡng và tăng cường khả năng khoáng hoá nguồn chất hữu cơ trong đất [2, 5]. Nấm AM giúp cải thiện chất lượng đất nhờ tiết ra glomalin (một loại glycoprotein đặc biệt). Chất này sẽ bao phủ lấy chất hữu cơ cũng như các hạt đất, tạo nên một lớp bảo vệ ở bề mặt để chống mất nước và chất dinh dưỡng trong đất. Bên cạnh đó, chúng hoạt động như một chất kết dính, từ đó làm tăng tính ổn định của kết cấu đất [6]. Nấm AM còn có tiềm năng trong việc hỗ trợ thực vật chống chịu đối với các tác nhân phi sinh học như khô hạn, độc tính của kim loại nặng, độ mặn, nhiệt độ cao hoặc thấp [4, 7], cũng như ức chế sự phát triển của các tác nhân gây bệnh [4, 8].

Trong những năm gần đây, rất nhiều nghiên cứu về vai trò của nấm rễ AM trong sản xuất nông nghiệp đã được thực hiện. Vì vậy, trong nghiên cứu này, lợi ích của nấm rễ AM đối với cây trồng sẽ được tổng hợp và thảo luận.

II. LỢI ÍCH CỦA NẤM RỄ AM TRONG CANH TÁC NÔNG NGHIỆP BỀN VỮNG

A. Giới thiệu chung về nấm rễ nội cộng sinh AM

Nấm rễ nội cộng sinh AM là nhóm sinh vật cộng sinh phổ biến nhất trong hệ sinh thái đất, chúng tạo quan hệ tương hỗ với 80% các loài

thực vật sống trên cạn và đối với cây trồng khoảng 90% [5]. Hệ thống cộng sinh này đã xuất hiện cách đây khoảng 400 triệu năm [9, 10] và có thể đóng vai trò quan trọng trong việc xâm chiếm trên cạn của tổ tiên thực vật [11]. Nấm AM thuộc ngành Mucoromycota, ngành phụ Glomeromycotina, lớp Glomeromycetes [12]. Lớp này gồm bốn bộ là Glomerales, Archaeosporales, Paralomeriales và Diversioporales, 11 họ và 25 chi [13].

Mối quan hệ cộng sinh giữa nấm và thực vật có vai trò quan trọng trong cấu trúc và chức năng của hệ sinh thái. Sự trao đổi hai chiều giữa nguồn carbon được cố định bởi thực vật và chất dinh dưỡng hấp thu được bởi nấm là điểm đặc trưng của mối quan hệ cộng sinh này và có ý nghĩa lớn đối với dòng chảy, sự dự trữ của nguồn carbon và dinh dưỡng trong hệ sinh thái. Nấm có thể hấp thu lên tới 20% lượng sản phẩm carbohydrate do thực vật quang hợp, ngược lại nấm rễ giúp thực vật tăng khả năng hấp thu chất dinh dưỡng và nước từ đất [14, 15] cũng như chống lại rất nhiều yếu tố stress sinh học và phi sinh học [4, 7]. Vì vậy, nấm rễ cộng sinh có tầm quan trọng trong phát triển nông nghiệp bền vững.

B. Nấm AM có chức năng như một loại phân bón sinh học

Phân sinh học (Biofertilizer) được định nghĩa như một sản phẩm có chứa các vi sinh vật sống, có tác động trực tiếp hoặc gián tiếp đến sự phát triển của cây trồng và năng suất cây trồng theo nhiều cơ chế khác nhau [16]. Nấm AM được xem như một loại phân sinh học (và không gây hại cây trồng như phân hoá học), chúng là sinh vật chỉ thị cho độ phì nhiêu của đất về mặt vật lí, hoá học và sinh học. Nấm AM thể hiện mối tương quan thuận cao với tính ổn định của cấu trúc đất, hàm lượng nước, hàm lượng chất hữu cơ, hàm lượng carbon, lân tổng số, mật số của nấm và vi khuẩn trong đất [17]. Diaz' Franco et al. [18] chứng minh rằng nấm rễ *Rhizophagus intraradices* giúp giảm 50% lượng phân bón hoá học theo phương pháp canh tác truyền thống ($120N - 40P_2O_5 - 00K_2O$), năng suất của cây cao lương trong cả hai vụ không có sự khác biệt có ý nghĩa giữa chế độ phân 100% và chế độ phân 50% + nấm rễ. Đặc biệt, nấm rễ được chứng minh là hiệu quả

trong việc giảm đầu vào của phân lân trong canh tác [19, 20]. Việc giảm hoặc thay thế phân vô cơ thông qua việc sử dụng nấm AM cho thấy lợi nhuận có thể tăng hơn so với việc sử dụng hoàn toàn phân hoá học, cũng như giúp bảo tồn các hệ thống sản xuất trong hệ sinh thái nông nghiệp.

C. Nấm AM và dinh dưỡng khoáng

Vai trò quan trọng của nấm AM trong việc hấp thu, chuyển hoá chất dinh dưỡng và giúp gia tăng diện tích bề mặt rễ cây đã được minh chứng trong rất nhiều nghiên cứu trước đây. Hệ sợi nấm rễ phát triển lan rộng ra môi trường xung quanh hệ rễ và chúng có thể vươn tới những nơi mà rễ cây không thể tiếp cận được. Vì vậy, nấm rễ có thể tiếp cận và hấp thu được nhiều nguồn nước, dinh dưỡng hơn để cung cấp cho cây trồng [21]. Một lí do nữa là do đường kính của sợi nấm nhỏ (1–20 μm) nên chúng còn có thể xâm nhập vào vi tế khổng của các hạt đất (có đường kính < 0,08 mm) để hút nước và dinh dưỡng, nơi mà hệ rễ cây không thể xâm nhập được [22].

Nấm rễ AM có khả năng thúc đẩy sự hấp thu các chất dinh dưỡng khoáng như đạm (N), lân (P), kali (K), kẽm (Zn), đồng (Cu) trong hầu hết các loại cây trồng [2, 5, 23], đặc biệt là hiệu quả trong việc giúp cây trồng tăng khả năng hấp thu chất dinh dưỡng trong đất bị thiếu hụt dinh dưỡng, nhất là P [20, 24]. Nấm AM là một phương tiện hữu hiệu để cây trồng khai thác dạng P khó tiêu trong đất và có thể cung cấp một cách bền vững để duy trì năng suất cao khi giảm lượng phân lân bón vào đất [24, 25].

Việc trồng ớt ngọt (*Capsicum annuum*) khi chủng nấm AM trong điều kiện nhà kính giúp tăng năng suất 18%, tăng số lượng trái và trọng lượng trái so với nghiệm thức đối chứng cùng phân bón hoá học nhưng không chủng nấm. Đặc biệt, việc tăng năng suất ớt ngọt chủ yếu được ghi nhận trong giai đoạn cuối của thời kỳ thu hoạch, khi dinh dưỡng trong đất trở nên cạn kiệt và điều kiện nhiệt độ không tối ưu [26]. Chỉ số diệp lục tố của lá (chỉ thị cho tình trạng N của cây) ở các cây ớt có chủng nấm rễ cũng tăng cao hơn trong giai đoạn cây trồng được cung cấp lượng đạm thấp (chỉ 0,8 g N/m²/tuần) [26]. Việc chủng nấm rễ *Glomus mosseae* trong canh tác nông nghiệp giúp tăng năng suất của sáu loại cây trồng ở điều kiện

đồng ruộng gồm dưa hấu, dưa lưới, dưa leo, cà chua, cà tím và ớt ngọt so với không chủng nấm rễ với mức tăng dao động 7–55%, tùy thuộc vào từng loại cây trồng và phương pháp chủng nấm rễ (phương pháp nhúng rễ cây vào dung dịch nấm rễ và phương pháp bón gốc) [23]. Hàm lượng chất dinh dưỡng P và Zn cũng cao hơn trong các cây được chủng với nấm rễ cộng sinh [23]. Năng suất của hai giống lúa Loto và Gines khi được chủng với *Rhizophagus irregularis* tăng lần lượt 41,61% và 28,68% so với lúa không chủng nấm rễ [27]. Ngoài ra, hàm lượng P ở thực vật có nấm rễ cộng sinh cũng tăng đáng kể so với không có nấm rễ [27]. Nấm AM cũng tăng cường khả năng hấp thu các nguyên tố dinh dưỡng gồm N, P, K, Fe và Z ở các cây đậu bắp, cà chua, cà tím, ớt, và cây rau dền. Đồng thời, các chỉ tiêu về sinh trưởng như chiều cao cây, chiều dài và trọng lượng của thân và rễ ở các cây trồng có chủng nấm rễ đều tăng trưởng tốt hơn so với những cây không có chủng nấm rễ [28].

Việc giảm đầu vào của phân hoá học nhưng vẫn đảm bảo năng suất là một yêu cầu cần thiết để giảm nguy cơ thoái hoá đất và giảm chi phí sản xuất cũng như nâng cao chất lượng nông sản, nhằm bảo vệ sức khoẻ cho cộng đồng. Nấm rễ nội cộng sinh cho thấy tiềm năng rất lớn trong canh tác nông nghiệp thân thiện với môi trường như hiện nay. Việc sử dụng nấm rễ giúp giảm lượng phân hoá học trong canh tác nhưng vẫn đảm bảo năng suất cho cây trồng.

D. Nấm AM và các stress phi sinh học

Khô hạn

Khô hạn là một yếu tố stress phi sinh học quan trọng nhất ảnh hưởng xấu lên sự sinh trưởng và phát triển của thực vật. Từ đó, nó làm giảm năng suất cây trồng. Khô hạn ảnh hưởng đến thực vật theo nhiều cách khác nhau, ví dụ thiếu nước sẽ dẫn tới giảm khả năng quang hợp, giảm hô hấp, giảm tổng hợp protein, tạo ra nhiều gốc tự do (Reactive Oxygen Species - ROS) [29]. Tuy nhiên, nhiều nghiên cứu cho thấy nấm AM có thể hỗ trợ thực vật tăng khả năng chống chịu trong điều kiện khô hạn [4, 7].

Sự cộng sinh của nấm AM đã cải thiện đáng kể khả năng sinh trưởng và khả năng chịu hạn của nhiều loại cây trồng như bắp, lúa mì, chanh,

cà chua, đậu bắp, carob [30–35]. Trong điều kiện nhà lưới và duy trì điều kiện khô hạn ở mức 50% thủy dung ngoài đồng trong 40 ngày sinh trưởng, cây đậu bắp (*Abelmoschus esculentus*) có chủng nấm rễ cộng sinh thể hiện khả năng chống chịu tốt với điều kiện khô hạn [34]. Chiều cao cây, trọng lượng khô của thân, của rễ, chiều dài của rễ và thể tích rễ của cây đậu bắp có bổ sung nấm rễ cao hơn tương ứng với 16,6%, 21,0%, 40,0%, 38,3% và 60,0% so với cây đậu bắp ở nghiệm thức đối chứng không chủng nấm rễ [34]. Ngoài ra, hai loài nấm rễ *Funneliformis mosseae* and *Rhizophagus intraradices* tác động tích cực lên sinh trưởng của cây cà chua trong điều kiện khô hạn (thể năng nước ở cuống lá được duy trì mở mức nhỏ hơn -1 MPa trong thời gian ba tuần cuối của thí nghiệm) [30]. Nghiên cứu còn cho thấy các chỉ tiêu về chiều cao cây và sinh khối tươi của thân cây cà chua đều cao hơn so với nghiệm thức đối chứng không chủng nấm rễ. Đặc biệt, nghiệm thức chủng nấm *F. mosseae* cho kết quả chiều cao cây và sinh khối tươi của thân cao hơn so với đối chứng lần lượt là 13,94% và 23,99% [30]. Kết quả này cũng cho thấy mức độ ảnh hưởng của nấm rễ phụ thuộc vào loài nấm rễ và loại thực vật [30]. Bên cạnh đó, nấm rễ AM còn giúp tăng khả năng chống chịu của cây bắp trong điều kiện khô hạn [32]. Chủng 2000 bào tử nấm rễ *Rhizophagus irregularis* trên một chậu có thể tích là 3,25 L. Sau 14 ngày gieo hạt tạo điều kiện khô hạn nhân tạo bằng cách ngưng tưới liên tục trong 14 ngày, ở điều kiện này, trọng lượng khô, chiều cao của thân và hàm lượng nước của thân và rễ bắp ở các nghiệm thức bổ sung nấm rễ đều cao hơn lần lượt 123,4%, 20,3% và 152,2% so với nghiệm thức đối chứng không chủng nấm rễ [32]. Ở điều kiện độ ẩm chỉ đạt 25% mức thủy dung ngoài đồng, tiến hành trộn 150 g chế phẩm nấm rễ (tương ứng 400 bào tử chế phẩm của bốn chủng nấm *Glomus mosseae*, *G. intraradices*, *G. etunicatum* và *Scutellospora dipurpurescens*) với 150 kg hạt lúa mì trước khi gieo. Sau 15, 30 và 45 ngày ở điều kiện khô hạn, sinh trưởng của cả hai giống lúa mì PAN3497 và SST806 đều cải thiện đáng kể hơn so với nghiệm thức đối chứng không bổ sung nấm rễ trong cùng điều kiện. Tỷ lệ cải thiện cao nhất được ghi nhận đối với số lá sau 45 ngày stress, mức tăng so với đối chứng

tương ứng 46,3% và 66,6% đối với PAN3497 và SST806 [35]. Bowles et al. [2] cũng chỉ ra rằng nấm AM giúp gia tăng khoảng 25% năng suất cà chua ở cả điều kiện tưới nước đầy đủ và giảm 50% trong điều kiện đồng ruộng.

Cơ chế của nấm rễ giúp thực vật cộng sinh tăng khả năng chống chịu với điều kiện khô hạn có thể do nhiều nguyên nhân. Thứ nhất, nấm rễ làm thay đổi hình thái và cấu trúc của bộ rễ, nấm AM được chứng minh có khả năng ức chế hoạt động của mô phân sinh, do đó, rễ cây hình thành thêm nhiều rễ phụ. Những thay đổi về hình thái rễ bởi nấm AM có thể hỗ trợ thực vật duy trì sự hấp thu dinh dưỡng và cân bằng nước trong điều kiện khô hạn [36]. Thứ hai, hệ sợi nấm ăn rộng ra môi trường đất, vì vậy, nó làm tăng khả năng hút nước và chất dinh dưỡng ở những nơi mà bộ rễ thực vật không thể vươn tới [36]. Thứ ba, tăng hàm lượng chất chống oxy hoá glutathione, ascorbate (vitamin C), carotenoid, flavonoids, phenolics, tocopherol [30, 35–37]. Thứ tư, tăng tổng hợp các enzyme chống oxy hoá ascorbate peroxidase, superoxide dismutase, catalase, glutathione reductase (GR), guaiacol peroxidase và glutathione peroxidase [30, 35–37]. Thứ năm, tổng hợp đường Trehalose: Trehalose là một disaccharide được cấu tạo từ hai phân tử đường glucose, có liên quan đến phản ứng của thực vật với các yếu tố gây stress phi sinh học như khô hạn hoặc nhiễm mặn. Khi có sự hiện diện của nấm AM, thực vật tăng cường khả năng tích lũy trehalose [38]. Thứ sáu, điều chỉnh sự thẩm thấu tế bào: thực vật cộng sinh với nấm AM đều tăng khả năng tích lũy đường hoà tan, tinh bột hoà tan, các chất vô cơ hoà tan (P, K, Na và Ca) ở cả lá và rễ của cây, độ nhạy khí khổng, tăng hàm lượng nước tương đối (relative water content) để duy trì áp lực trương nước (turgor pressure) và duy trì các chức năng trao đổi chất nhằm chống lại điều kiện khô hạn [32, 33]. Cuối cùng, điều chỉnh khả năng vận chuyển nước trong điều kiện khô hạn: trong điều kiện khô hạn tạm thời, thực vật có nấm rễ cộng sinh tăng biểu hiện của gen tổng hợp nên các aquaporin (các kênh dẫn nước có mặt trên màng tế bào), từ đó tăng cường tính khả năng vận chuyển nước của rễ (tăng hệ số thẩm nước của rễ – root hydraulic conductance), nhưng ở thực vật không có nấm rễ thì biểu hiện của các gen này và hệ số thẩm nước

của rễ lại giảm [30, 39].

Đất nhiễm mặn

Đất nhiễm mặn cũng là một yếu tố chính góp phần làm mất khả năng sản xuất của đất canh tác. Ước tính đến năm 2050, 50% đất canh tác trên toàn thế giới bị nhiễm mặn [40]. Muối ảnh hưởng đến sự sinh trưởng, phát triển của cây do tăng áp suất thẩm thấu của đất và gây trở ngại lên quá trình hấp thu dinh dưỡng của thực vật. Nồng độ muối cao trong dung dịch đất làm giảm khả năng hút nước của rễ, làm giảm sự sinh trưởng của cây trồng do gây ngộ độc ion (thực vật tích lũy nhiều ion Na^+ , Cl^- và/hoặc B^+ gây phá hủy tế bào thực vật), mất cân bằng dinh dưỡng và gây trở ngại cho quá trình quang hợp [40]. Việc sử dụng phân bón hoá học và nguồn nước tưới tiêu không chất lượng là hai nhân tố ảnh hưởng đến độ mặn của đất [40]. Như đã trình bày ở trên, nấm rễ AM được coi như một loại phân sinh học ảnh hưởng tích cực lên chất lượng đất, việc sử dụng nấm rễ trong canh tác nông nghiệp có thể hạn chế việc sử dụng phân bón vô cơ trong canh tác nông nghiệp để tăng năng suất cây trồng [18]. Hơn thế nữa, rất nhiều nghiên cứu chứng minh rằng nấm rễ AM có khả năng hỗ trợ thực vật chống chịu với điều kiện mặn [19], [41–43]. Hai giống lúa mì, giống chịu mặn (giống Roshan) và giống mẫn cảm với điều kiện mặn (giống Bahar) được trồng trong chậu ở điều kiện mặn với nồng độ 0 mM, 75 mM và 150 mM của muối NaCl. Cả hai chủng nấm rễ *Funneliformis mosseae* và *Rhizophagus intraradices* đều làm tăng trọng lượng khô của thân và rễ của hai giống lúa ở cả điều kiện bình thường và điều kiện mặn [43]. Hàm lượng chất dinh dưỡng như P, N, K trong thân ở nghiệm thức có chủng nấm rễ đều cao hơn so với nghiệm thức đối chứng không chủng nấm rễ. Tuy nhiên, nồng độ ion Na^+ có xu hướng giảm ở các nghiệm thức có bổ sung nấm rễ, đặc biệt trong điều kiện mặn. Vì vậy, nó dẫn đến tăng tỉ lệ K^+/Na^+ , giúp giảm nguy cơ bị ngộ độc ion cho cây trồng [43]. Thêm vào đó, cả hai giống lúa đều tăng tích lũy proline (proline có vai trò quan trọng trong việc làm giảm stress liên quan đến thẩm thấu), tăng hoạt tính enzyme chống oxy hoá, giảm các gốc oxy hoá tự do (ROS) như H_2O_2 và giảm peroxy hoá lipid (lipid peroxidation) trong điều kiện mặn và có chủng nấm rễ cộng sinh [43]. Một nghiên

cứu khác cũng đã chứng minh nấm rễ cộng sinh giúp cây đậu phộng tăng khả năng chịu hạn. Chỉ số chống chịu (tolerance index) với điều kiện mặn ở 300 mM và 500 mM của muối NaCl ở cây có bổ sung nấm rễ cộng sinh lần lượt là 55,0% và 42,3%, so với những cây không có chủng nấm rễ, lần lượt với 51,0% và 32,0% [19]. Nấm rễ hỗ trợ thực vật tăng khả năng chống chịu với mặn thông qua việc tăng sự tích lũy proline và tăng khả năng hấp thu chất dinh dưỡng và quang hợp [19]. Cây ớt chuông xanh được trồng trong điều kiện nhà lưới với ba chế độ nước tưới: không mặn (0,5 dS/m), mặn trung bình (2,4 dS/m) và độ mặn cao (4,8 dS/m). Kết quả cho thấy, nấm rễ cộng sinh đã làm tăng năng suất ớt chuông xanh thông qua khả năng tăng cường hấp thu dinh dưỡng của cây trong cả ba chế độ tưới không mặn, mặn trung bình và độ mặn cao so với đối chứng không chủng nấm rễ lần lượt là 38%, 42% và 26% [19].

Ngoài những lợi ích được trình bày ở trên, nấm rễ cộng sinh còn cho thấy có vai trò làm tăng được tính của cây được liệu, nấm rễ cho thấy hiệu quả của nó trong việc tăng hàm lượng chất chống oxy hoá phenolic ở cây cỏ mực, đồng thời ở điều kiện mặn thì thành phần/hàm lượng của từng hợp chất phenolic cũng thay đổi [44]. Nghiên cứu này giúp hiểu rõ hơn về các yếu tố (nấm rễ và độ mặn) ảnh hưởng đến các hợp chất phenolic của cây cỏ mực, tạo điều kiện tối ưu hoá sản xuất từng loại polyphenol cụ thể trong cây được liệu [44]. Việc tăng lượng chất chống oxy hoá ở thực vật như hợp chất phenolic dưới điều kiện nhiễm mặn và có sự hiện diện của nấm rễ có thể là một cơ chế kháng của thực vật đối với các điều kiện bất lợi của môi trường [44]. Tuy nhiên, đây là một hướng nghiên cứu rất mới, đòi hỏi cần có nhiều nghiên cứu tiếp theo để làm rõ thêm vai trò của nấm rễ trong việc giúp tăng cường được tính ở cây được liệu.

Nhìn chung, nấm AM có thể làm giảm bớt các tác động tiêu cực của độ mặn lên các đặc điểm sinh lí và sinh hoá của thực vật. Khả năng kháng mặn của nấm rễ được chứng minh liên quan đến nhiều cơ chế khác nhau. 1) Nấm AM hỗ trợ thực vật tăng khả năng hấp thu nước và tăng hiệu quả sử dụng nước của cây, từ đó làm tăng sức trương của tế bào và làm giảm sự mất nước của cây trồng do độ mặn gây ra [45, 46]. 2) Duy trì tỉ lệ

K^+/Na^+ : nồng độ K^+ cao để điều hoà áp suất thẩm thấu của tế bào, điện thế màng và hoạt động của enzyme trong tế bào. Do đó, tỉ lệ K^+/Na^+ trong tế bào chất cao là cần thiết cho sự sinh trưởng và phát triển bình thường của cây [47]. Nấm rễ giúp cây trồng tăng khả năng hấp thu chất khoáng, tăng sự hấp thu K^+ và giảm sự hấp thu Na^+ . Vì vậy, tỉ lệ K^+/Na^+ ở mức tương đối cao luôn được duy trì [19, 45, 46]. 3) Tăng tổng hợp và tích lũy các chất hữu cơ hoà tan: các hợp chất có trọng lượng phân tử thấp và độ hoà tan cao như proline, đường hoà tan tổng số, đường sucrose, axit amin tự do được tổng hợp và tích lũy nhiều hơn ở thực vật có chủng nấm rễ và ở điều kiện mặn [43, 48]. Các chất hoà tan này hoạt động như những chất bảo vệ thẩm thấu, duy trì sự cân bằng thẩm thấu, ổn định protein và màng tế bào, bảo vệ thực vật chống lại tác hại do gốc tự do gây ra và duy trì tỉ lệ $NADP^+/NADPH$ ở ngưỡng thích hợp [49]. 4) Tăng cường hoạt động của enzyme chống oxy hoá: các enzyme như peroxidase, catalase, ascorbate peroxidase, superoxide dismutase, guaiacol peroxidase được tổng hợp nhiều ở thực vật có nấm rễ trong điều kiện mặn để làm giảm hoạt động của các gốc tự do gây phá huỷ tế bào [43, 48].

Kim loại nặng

Đất canh tác nông nghiệp dễ bị ảnh hưởng tiêu cực bởi nhiều độc chất trong đất, ví dụ các kim loại nặng như Zn, Cu, Cd, Ni, và Mo. Những độc chất này gây ảnh hưởng đến chất lượng đất và độ phì nhiêu của đất [50]. Mặc dù chỉ cần một lượng nhỏ, nhưng nhiều kim loại có vai trò rất quan trọng đối với cây trồng, chúng đóng vai trò như những đồng yếu tố (cofactor) của nhiều enzyme tế bào. Tuy nhiên, ở hàm lượng cao, chúng lại gây độc cho cây trồng [51]. Nấm rễ AM được chứng minh là có vai trò quan trọng trong việc giúp cây trồng tăng sức chống chịu trong điều kiện đất bị ô nhiễm với kim loại nặng. Nhờ vào khả năng phát triển trong một khu vực rộng lớn của hệ sợi nấm rễ, giúp nấm rễ có tiết diện bề mặt lớn. Vì vậy, nó làm tăng vị trí hấp thu kim loại nặng và từ đó ngăn cản sự vận chuyển của kim loại nặng vào thực vật [52]. Kỹ thuật phân tích phổ EDS (Energydispersive X-ray spectroscopy) cho thấy ba kim loại nặng Cd, Cu và Zn được tích lũy trong thành tế bào và không bào của

sợi nấm và hầu như không tìm thấy sự thay đổi về hàm lượng của các kim loại này nằm tự do trong tế bào chất [53]. Nấm AM tạo ra glomalin – một loại protein nằm trên thành tế bào và bào tử của nấm rễ có tác dụng chelate Cu, Cd, Fe, Pb, Zn, Cr, và giảm tính khả dụng của kim loại nặng [54], từ đó giảm khả năng vận chuyển kim loại nặng lên thân cây [55]. Nấm rễ cộng sinh còn tiết ra nhiều axit hữu cơ như axit citric, axit malic, axit lactic, axit succinic. Các axit này kết hợp với các kim loại nặng để tạo thành phức hợp và giảm nồng độ của kim loại trong đất [25, 56]. Các axit hữu cơ được nấm tiết ra cũng sẽ liên kết với các kim loại và giải phóng các dinh dưỡng cần thiết như lân có trong các phức hợp với kim loại [25].

Tác động tích cực của nấm AM trong nhiều nghiên cứu gần đây cho thấy sự quan tâm của các nhà khoa học đến tiềm năng của nấm rễ trong chiến lược dùng thực vật để xử lý đất bị ô nhiễm do kim loại nặng. Thí nghiệm trong điều kiện nhà kính sử dụng đất nhiễm kim loại Cd (sử dụng dưới dạng $CdCl_2$) ở các nồng độ khác nhau 0 mM, 2,25 mM và 6,25 mM cho thấy ở các nghiệm thức cỏ ca ri *Trigonella* chủng với nấm AM các chỉ tiêu sinh trưởng như chiều cao cây, chiều dài rễ, trọng lượng khô của thân và rễ, số lượng lá, hàm lượng chlorophyll và protein trong thân đều cao hơn nghiệm thức không chủng nấm rễ [57]. Sự chuyển vị của Cd từ rễ lên thân ở các nghiệm thức có chủng nấm rễ thấp hơn so với nghiệm thức không chủng nấm rễ. Ngoài ra, hoạt tính của các enzyme chống oxy hoá như superoxide dismutase và peroxidase nghiệm thức có chủng nấm rễ cũng cao hơn [57]. You et al. [58] đã chứng minh rằng ở nghiệm thức có chủng nấm rễ AM, hệ số chuyển vị của kim loại nặng Cd và Zn từ rễ lên thân cây của cây sậy thường *Phragmites australis* thấp hơn so với nghiệm thức không chủng nấm. Sinh khối thực vật và hoạt tính của các enzyme chống oxy hoá superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, catalase và peroxidase tăng khác biệt ý nghĩa thống kê ở nghiệm thức chủng nấm rễ và điều này làm giảm stress do kim loại nặng gây ra. Có thể thấy rằng, việc sử dụng hệ thống nấm rễ AM – thực vật là một trong những biện pháp sinh học có hiệu quả cao trong xử lý đất ô nhiễm với kim

loại nặng.

E. Nấm AM và tác nhân gây bệnh

Việc lạm dụng thuốc bảo vệ thực vật trong canh tác nông nghiệp gây những tác động tiêu cực lên môi trường, đặc biệt là tiêu diệt các sinh vật không phải là đối tượng phòng trừ. Vì vậy, việc sử dụng các biện pháp thân thiện với môi trường để bảo vệ mùa màng chống lại côn trùng gây hại và các tác nhân gây bệnh đã và đang thu hút được nhiều nghiên cứu quan tâm. Trong đó, nấm rễ AM được xem như một nhân tố kiểm soát sinh học đối với nhiều tác nhân gây bệnh quan trọng trên thực vật như *Verticillium dahlia*, *Phytophthora parasitica*, *Fusarium oxysporum*, *Phythium aphanidermatum*, *Neonectria ditissima*, *Potato virus Y* (PVY), *Tobacco mosaic virus* (TMV), *Cucumber green mottle mosaic virus* (CGMMV) và bệnh tuyến trùng nematodes [59–61].

Berdeni et al. [62] đã chứng minh lợi ích của nấm rễ đối với cây thân gỗ lâu năm về khả năng kháng bệnh hại. Hai chủng nấm rễ là *Funneliformis mosseae* và *Rhizophagus irregularis* đã giúp giảm 18% tỉ lệ nhiễm trên cây táo (*Malus pumila*) đối với bệnh loét do nấm *Neonectria ditissima* gây ra. Nấm rễ AM còn có khả năng kháng nấm *Fusarium oxysporum* gây bệnh thối rễ trên một số loại rau như cây cà chua, cây ớt chuông, cây cà tím và cây bí ngòi [63]. Chủng nấm rễ *Glomus intraradices* của bốn loại sản phẩm thương mại khác nhau còn cho thấy có khả năng ức chế sự lây nhiễm của nấm *F. oxysporum* trên tất cả các đối tượng cây trồng trong thí nghiệm, trong đó, tỉ lệ lây nhiễm *Fusarium* đã giảm 50% ở cây cà chua được xử lí với sản phẩm nấm rễ của hãng Bacto_Prof [63]. Khi cây cà chua *Solanum lycopersicum* Mill. được chủng nấm rễ *Funneliformis mosseae*, tỉ lệ nhiễm bệnh đốm vòng (hay còn gọi là bệnh úa sớm – early blight disease) do nấm *Alternaria solani* gây ra giảm rất đáng kể so với nghiệm thức đối chứng không chủng nấm rễ. Kết quả cho thấy tỉ lệ lá cà chua mắc bệnh đốm vòng ở các nghiệm thức có chủng nấm gây bệnh (*A. solani*) kết hợp chủng dòng nấm rễ (*F. mosseae*) đạt 40,1% và thấp hơn có ý nghĩa thống kê khi so sánh với nghiệm thức đối chứng chỉ chủng nấm bệnh (đạt 63,0%). Mức

độ nghiêm trọng của bệnh ở nghiệm thức chủng nấm rễ đạt 17,2% và thấp hơn rất nhiều so với nghiệm thức đối chứng không chủng nấm rễ cộng sinh (44,5%) [64]. Nấm rễ AM còn cho thấy có khả năng đối kháng tốt với nấm gây bệnh héo rũ *Verticillium* spp. Loại nấm này có đa dạng ở các loại cây chủ và gây chết đối với các cây chủ của nó [59, 61]. Các chủng nấm *Glomus etunicatum*, *G. intraradices* và *G. versiforme* đều được chứng minh là có khả năng làm giảm mức độ nghiêm trọng của bệnh héo rũ trên cây bông do nấm *V. dahlia* [65]. Nghiên cứu này cho thấy, cây bông ở nghiệm thức có chủng nấm *G. intraradices* làm giảm ở mức thấp nhất tỉ lệ nghiêm trọng của bệnh (mức độ nghiêm trọng của bệnh được tính dựa trên chỉ số của tổng số lá bị bệnh héo, úa, hoại tử trên tổng số lá của mỗi cây) so với cây ở nghiệm thức đối chứng không chủng nấm rễ và các nghiệm thức chủng nấm rễ *G. etunicatum* và *G. versiforme* [65]. Villani et al. [61] cũng chứng minh rằng khi có sự hiện diện của nấm rễ AM *G. viscosum*, mức độ nghiêm trọng của bệnh héo rũ do nấm *V. dahlia* giảm trên cây atisô (*Cynara scolymus* L.). Ở nghiệm thức có chủng nấm rễ *V. dahlia*, mức độ nghiêm trọng của bệnh trên lá cây đạt 3,9, trong khi ở nghiệm thức chủng nấm rễ và nấm bệnh chỉ đạt 1,6 (thang mức độ nghiêm trọng của bệnh là từ 0-4, trong đó 0: không có triệu chứng héo; 1: lá úa giữa các gân lá ở các lá phía dưới; 2: hoại tử trung bình và làm rụng lá phía dưới; 3: hoại tử lá nghiêm trọng và rụng lá; và 4: rụng lá nghiêm trọng kèm theo còi cọc, úa lá và hoại tử các lá còn lại) [61].

Nấm rễ cũng được xem là một tác nhân kiểm soát sinh học đối với tuyến trùng kí sinh trên rất nhiều đối tượng thực vật [66]. Nghiên cứu của Vos et al. [67] cho thấy số lượng tuyến trùng *Meloidogyne incognita* đã giảm mạnh ở những cây cà chua có chủng nấm rễ cộng sinh *Glomus mosseae* so với đối chứng không chủng nấm rễ sau 12 ngày cây cảm nhiễm tuyến trùng. Pham et al. [68] sử dụng chế phẩm nấm rễ bao gồm ba chủng nấm là *Glomus* spp., *Gigaspora* spp., *Acaulospora* spp. và một số vi sinh vật có lợi khác như vi khuẩn cố định đạm, hoà tan lân và nấm đối kháng *Trichoderma* để đánh giá khả năng kháng tuyến trùng của nấm rễ trong canh tác cây cà phê (*Coffea canephora*) ở điều

kiện nhà lưới và đồng ruộng. Kết quả cho thấy ở các nghiệm thức có chủng nấm rễ số lượng tuyến trùng của loài *Pratylenchus coffeae* và loài *Meloidogyne incognita* đều thấp hơn và khác biệt ý nghĩa thống kê khi so sánh với các nghiệm thức đối chứng (không chủng nấm rễ và không ghép gốc) và nghiệm thức sử dụng gốc ghép ở cả hai điều kiện thí nghiệm là nhà lưới và ngoài đồng. Cụ thể, mật số của cả hai loài tuyến trùng ở nghiệm thức có nấm rễ đều giảm khoảng 40% so với ở nghiệm thức đối chứng (không chủng nấm rễ). Nghiên cứu cũng chỉ ra rằng, ở nghiệm thức kết hợp chủng nấm rễ và sử dụng cây ghép làm số lượng tuyến trùng đạt mức thấp nhất so với tất cả các nghiệm thức còn lại [68].

Nhiều cơ chế có liên quan đến khả năng đối kháng với các tác nhân gây bệnh của nấm rễ AM như: i) kích hoạt cơ chế tự bảo vệ của thực vật, trong sự có mặt của nấm rễ AM, thực vật tăng cường sản xuất tích lũy các thành phần như phytoalexin, các hợp chất phenolic, pathogenesis-related (PR), protein (các protein được thực vật tạo ra khi có mầm bệnh tấn công), hydroxyproline-rich glycoproteins (HRGP), jasmonic acid, ascorbate, các enzyme của con đường tổng hợp phenylpropanoid, chitinases, β -1,3-glucanases, peroxidases, callose, superoxide dismutase, monodehydroascorbate reductase [4, 61, 64, 69–71], giảm sự tích lũy lipid peroxidation và H₂O₂ để giảm sự phá hủy tế bào do H₂O₂ gây ra khi có mầm bệnh tấn công [61], [70]; ii) cạnh tranh dinh dưỡng với mầm bệnh trong vùng rễ [4, 69]; iii) hỗ trợ thực vật tăng cường hấp thu chất dinh dưỡng, giúp cây trồng khỏe mạnh hơn, từ đó thực vật sẽ tăng cường được sức đề kháng, bù đắp lại những mất mát về dinh dưỡng và tổn thương về chức năng gây ra bởi mầm bệnh gây hại cho thực vật; iv) làm thay đổi về thành phần cũng như hàm lượng chất tiết từ rễ thực vật (root exudates): nấm rễ AM có vai trò trong việc làm thay đổi thành phần cũng như hàm lượng dịch tiết từ rễ thực vật, từ đó làm ức chế sự phát triển của mầm bệnh [4, 69, 71, 72].

Nhìn chung, nấm rễ có những lợi ích to lớn trong các mô hình canh tác nông nghiệp ứng phó với những bất lợi của biến đổi khí hậu như tình trạng xâm nhập mặn, khô hạn, cũng như các vấn đề dịch bệnh và ô nhiễm kim loại nặng trong đất

nông nghiệp. Việc hiểu rõ về lợi ích cũng như cơ chế kháng lại các stress sinh học hoặc phi sinh học cũng như cơ chế phối hợp của nấm rễ AM với cây chủ có thể giúp cải thiện năng suất và chất lượng cây trồng. Đặc biệt, một hướng nghiên cứu mới nên được thực hiện nhiều hơn nữa là lợi ích của nấm rễ trong việc tăng cường sản xuất cũng như tích lũy các hoạt chất sinh học ở nhóm cây được liệu trong điều kiện stress của môi trường như đất nhiễm mặn, khô hạn.

F. Nấm AM và đặc điểm vật lí của đất

Bên cạnh vai trò quan trọng của nấm rễ AM trong mối quan hệ về dinh dưỡng với thực vật, nấm rễ còn ảnh hưởng tích cực đến sự hình thành và ổn định kết cấu đất, tạo nên các đại tế khổng (kích thước > 0,08 mm) giúp cho nước và không khí có thể xâm nhập vào đất và ngăn chặn xói mòn [73]. Nấm rễ tác động lên kết cấu đất ở nhiều mức độ khác nhau. Ở mức độ quần xã thực vật: nấm rễ AM ảnh hưởng đến thành phần loài của quần xã thực vật và các loài thực vật khác nhau lại có ảnh hưởng khác nhau đến kết cấu đất [74]. Sự đa dạng của các loài nấm rễ trong hệ sinh thái làm giúp tăng hiệu suất sinh khối của quần xã thực vật. Có thể thấy rằng, sản lượng sơ cấp thuần (Net Primary Production-NPP) cung cấp lượng carbon có thể được đưa vào đất như rác thải thực vật hoặc sự phát triển của bộ rễ và đây là yếu tố quan trọng quyết định đến kết cấu của hạt đất [75]. Ảnh hưởng của hệ rễ thực vật ở mức cá thể: các quá trình liên quan đến rễ ảnh hưởng đến sự hình thành và ổn định của kết cấu đất được chia làm năm nhóm gồm: sự xâm nhập của hệ rễ, sự thay đổi chế độ nước trong đất, sự tiết dịch của rễ, sự phân hủy rễ cây chết và sự liên kết của các hạt đất với rễ cây [76]. Hình thái và cấu trúc của rễ ảnh hưởng đến sự xâm nhập của rễ vào đất và sự liên kết của các hạt đất vào rễ cây. Nấm rễ AM có thể làm thay đổi hình thái của rễ, và đồng thời sự xâm nhập của rễ vào trong đất tạo ra áp suất nén có thể lên đến 2 MPa gây nén cục bộ vùng đất quanh rễ. Sự nén cục bộ này dẫn giúp tăng cường sự hình thành và ổn định của vi hạt đất (microaggregate). Có thể thấy rằng, nấm rễ đã gián tiếp ảnh hưởng lên cấu trúc của đất. Chế độ nước trong đất cũng tác động lên cấu trúc đất: giảm lượng nước trong đất có thể giúp tăng

sự kết dính của các cấp hạt sa cấu đất với hợp chất hữu cơ để hình thành nên vi hạt đất. Nấm rễ giúp thực vật tăng khả năng hấp thu nước có thể dẫn đến một chu kì quá ẩm hoặc quá khô ở môi trường xung quanh rễ. Vì vậy, nó ảnh hưởng lớn đến sự hình thành của kết cấu đất [75]. Khi cộng sinh với thực vật, các nghiên cứu cho thấy nấm rễ giúp tăng hiệu suất quang hợp ở thực vật, lượng carbon hữu cơ được tạo ra nhiều hơn. Do đó, thực vật có thể tăng sự tổng hợp các chất hữu cơ ở rễ, dẫn đến tăng sự kết dính của các phần tử đất và tăng cường sự hình thành kết cấu đất [75]. Trong sự có mặt của nấm rễ, quá trình phân huỷ các rễ chết được tăng cường [77], và do đó, cấu trúc đất cũng có sự thay đổi do các thành phần hoá học được giải phóng ra từ quá trình này [76]. Ảnh hưởng của hệ sợi nấm AM: nấm AM có khả năng tiết ra glomalin. Glomalin được xem như một chất kết dính tự nhiên giúp ổn định cấu trúc đất [75, 78]. Nấm AM cũng được xem là một trong các tác nhân quan trọng điều khiển mật số và cấu trúc quần thể vi sinh vật đất thông qua các sản phẩm hữu cơ được tiết ra từ nấm được vi sinh vật sử dụng như nguồn thức ăn. Sự phát triển của khu hệ vi sinh vật đất như vi khuẩn, nấm mốc sẽ tác động lên quá trình hình thành và ổn định kết cấu đất. Đồng thời, tất cả hoạt động của hệ nấm liên quan đến rễ thực vật như được mô tả ở trên có thể làm tăng kích thước của các lỗ đất, làm tăng khả năng tiếp cận của vi sinh vật với nước, không khí và các chất dinh dưỡng trong các tế khổng đất và những sự thay đổi về quần thể vi sinh vật này sẽ dẫn đến những tác động lên sự hình thành và ổn định của kết cấu đất [75]. Nhìn chung, nấm rễ có thể ảnh hưởng trực tiếp đến sự hình thành và ổn định của kết cấu đất như thông qua việc tiết ra glomalin hoặc ảnh hưởng gián tiếp thông qua việc tác động lên thành phần loài thực vật, hệ rễ thực vật hoặc quần thể vi sinh vật trong đất.

III. KẾT LUẬN

Nấm AM được xem như một loại phân sinh học vì chúng có khả năng khai thác và hấp thu nhiều loại dinh dưỡng khoáng vi đa lượng như đạm, lân, kali, canxi, kẽm, đặc biệt là lân, từ đó giúp tăng năng suất cây trồng. Nấm rễ còn có khả năng chống lại các stress sinh học như khả

năng đối kháng với nhiều loại nấm mốc gây bệnh nghiêm trọng trên thực vật, virus, tuyến trùng và các stress phi sinh học như khô hạn, mặn, tính độc của kim loại nặng. Ngoài ra, nấm AM còn giúp cải thiện chất lượng đất thông qua khả năng hình thành và ổn định cấu trúc đất. Việc hiểu được các cơ chế của nấm rễ AM trong sự chống chịu với stress sinh học hoặc phi sinh học cũng như cơ chế phối hợp của nó với vật chủ có thể giúp cải thiện năng suất và chất lượng cây trồng, đặc biệt là khả năng tăng hoạt chất sinh học ở cây được liệu có chủng nấm rễ cộng sinh trong điều kiện stress của môi trường như đất nhiễm mặn, khô hạn. Nấm rễ AM cần được nghiên cứu ở tất cả các cấp nhằm hiểu sâu hơn về vai trò của chúng trong tự nhiên như một loại phân bón sinh học và cho sản xuất nông nghiệp bền vững.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

- [1] Birhane E, Sterck FJ, Fetene M, Bongers F, Kuyper TW. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. *Oecologia*. 2012;169(4): 895–904.
- [2] Bowles TM, Barrios-Masias FH, Carlisle EA, Cavagnaro TR, Jackson LE. Effects of arbuscular mycorrhizae on tomato yield, nutrient uptake, water relations, and soil carbon dynamics under deficit irrigation in field conditions. *Science Total Environment*. 2016;566: 1223–1234. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.05.178.
- [3] Dhalaria R, Kumar, D, Kumar H, Nepovimova E, Kuča K, Torequl Islam M, Verma R. Arbuscular mycorrhizal fungi as potential agents in ameliorating heavy metal stress in plants. *Agronomy*. 2020;10: 1–22. Doi:10.3390/agronomy10060815..
- [4] Ganugi P, Masoni A, Pietramellara G, Benedettelli S. A review of studies from the last twenty years on plant–arbuscular mycorrhizal fungi associations and their uses for wheat crops. *Agronomy*. 2019;9(12): 1–15. Doi.org/ 10.3390/agronomy9120840.
- [5] Smith SE, Read DJ. The symbionts forming arbuscular mycorrhizas. In *Mycorrhizal symbiosis*. 3rd ed. Academic, London. 2008; p. 13–41.
- [6] Zou YN, Srivastava AK, Wu QS. Glomalin: a potential soil conditioner for perennial fruits. *International Journal of Agriculture and Biology (IJAB)*. 2016;18: 293–297. Doi: 10.17957/IJAB/15.0085..
- [7] Begum N, Qin C, Ahanger MA, Raza S, Khan MI, Ashraf M, Ahmed N, Zhang L. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance *Frontiers in plant science*. 2019;10: 1–15. Doi.org/10.3389/fpls.2019.01068..

- [8] Pozo MJ, Azcon-Aguilar C, Dumas-Gaudot E, Barea JM. Beta-1,3- Glucanase activities in tomato roots inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and/or *Phytophthora parasitica* and their possible involvement in bioprotection. *Plant Science*. 1999;141: 149–157.
- [9] Krings M, Taylor TN, Hass H, Kerp H, Dotzler N, Hermsen EJ. Fungal endophytes in a 400-million-year-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytologist*. 2007;174(3): 648–657.
- [10] Selosse MA, Strullu-Derrien C, Martin FM, Kamoun S, Kenrick P. Plants, fungi and oomycetes: a 400-million-year affair that shapes the biosphere. *New Phytologist*. 2015;206: 501–506.
- [11] Simon L, Bousquet J, Levesqué RC, Lalonde M. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature*. 1993;363(6424): 67–69.
- [12] Spatafora JW, Chang Y, Benny GL, Lazarus K, Smith ME, Berbee ML, Bonito G, Corradi N, Grigoriev I, Gryganskyi A, James TY. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*. 2016;108(5): 1028–1046.
- [13] Redecker D, Schüßler A, Stockinger H, Stürmer SL, Morton JB, Walker C. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*. 2013;23(7): 515–531.
- [14] Wright DP, Read DJ, Scholes JD. Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. *Plant, Cell & Environment*. 1998;21(9): 881–891.
- [15] Thirkell TJ, Pastok D, Field KJ. Carbon for nutrient exchange between arbuscular mycorrhizal fungi and wheat varies according to cultivar and changes in atmospheric carbon dioxide concentration. *Global change biology*. 2020;26(3): 1725–1738.
- [16] Malusa E, Vassilev N. A contribution to set a legal framework for biofertilisers. *Applied microbiology and biotechnology*. 2014;98(15): 6599–6607.
- [17] Syibli MA, Muhibudin A and Djauhari S. Arbuscular mycorrhiza fungi as an indicator of soil fertility *AGRIVITA, Journal of Agricultural Science*. 2013;35(1): 44–53.
- [18] Diaz Franco A, Espinosa Ramirez M, Ortiz Chairez FE. Reducción de la fertilización inorgánica mediante Micorriza Arbuscular en sorgo *Revista internacional de contaminación ambiental*. 2019;35(3): 683–692. Abstract in English.
- [19] Al-Khaliel AS. Effect of salinity stress on mycorrhizal association and growth response of peanut infected by *Glomus mosseae*. *Plant, Soil and Environment*. 2010;56(7): 318–324.
- [20] Nguyen TD, Cavagnaro TR, Watts-Williams SJ. The effects of soil phosphorus and zinc availability on plant responses to mycorrhizal fungi: a physiological and molecular assessment. *Scientific reports*. 2019;9(1): 1–13.
- [21] Huang GM, Zou YN, Wu QS, Xu YJ, Kuča K. Mycorrhizal roles in plant growth, gas exchange, root morphology, and nutrient uptake of walnuts. *Plant, Soil and Environment*. 2020;66(6): 295–302.
- [22] Dod JC, Bodington CL, Rodriguez A, Gonzalez-Chavez C, Mansur I. Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant and soil*. 2000;226(2): 131–151.
- [23] Ortaş İ, Akpınar C, Demirbas A, Sari N. Mycorrhizae-inoculated vegetable seedling production and use in field experiments for ecological farming. *Acta Horticulturae*. 2019;1253: 93–100. doi: 10.17660/ActaHortic.2019.1253.13.
- [24] Hou L, Zhang X, Feng G, Li Z, Zhang Y, Cao N. Arbuscular mycorrhizal enhancement of phosphorus uptake and yields of maize under high planting density in the black soil region of China. *Scientific reports*. 2021;11(1): 1–11.
- [25] Andrino A, Guggenberger G, Kernchen S, Mikutka R, Sauheitl L, Boy J. Production of organic acids by Arbuscular Mycorrhizal Fungi and their contribution in the mobilization of phosphorus bound to iron oxides. *Frontiers in plant science*. 2021;12: 1–13. doiorg/10.3389/fpls.2021.661842..
- [26] Ombodi A, GoGan AC, Birkas Z, Kappel N, Morikawa CK, Koczka N., Posta K. Effects of mycorrhiza inoculation and grafting for sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) crop under low-tech greenhouse conditions. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 2019;47(4): 1238–1245.
- [27] Campo S, Martin-Cardoso H, Olivé M, Pla E, Catala-Fornier M, Martinez-Eixarch M, San Segundo B. Effect of root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi on growth, productivity and blast resistance in rice. *Rice*. 2020;13(1): 1–14.
- [28] Ali MM, Sani MN, Aminuzzaman FM, Mridha MAU. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, nutrient uptake and disease suppression of some selected vegetable crops. *Azarian Journal of Agriculture*. 2018;5(6): 190–196.
- [29] Fathi A, Tari DB. Effect of drought stress and its mechanism in plants. *International Journal of Life Sciences*. 2016;10(1): 1–6.
- [30] Chitarra W, Pagliarani C, Maserti B, Lumini E, Siciliano I, Cascone P, Schubert A, Gambino G, Balestrini R, Guerrieri E. Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress. *Plant Physiology*. 2016;171(2): 1009–1023.
- [31] Zeighami Nejad K, Ghasemi M, Shamili M, Damizadeh GR. Effect of mycorrhiza and vermicompost on drought tolerance of lime seedlings (*Citrus aurantifolia* cv. Mexican Lime). *International Journal of Fruit Science*. 2020;20(3): 646–657.
- [32] Hu Y, Xie W, Chen B. Arbuscular mycorrhiza improved drought tolerance of maize seedlings by altering photosystem II efficiency and the levels of key metabolites. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*. 2020;7(1): 1–14.

- [33] Boutasknit A, Baslam M, Ait-El-Mokhtar M, Anli M, Ben-Laouane R, Douira A, El Modafar C, Mitsui T, Wahbi S, Medich A. Arbuscular mycorrhizal fungi mediate drought tolerance and recovery in two contrasting carob (*Ceratonia siliqua* L.) ecotypes by regulating stomatal, water relations, and (in) organic adjustments. *Plants*. 2020;9(1): 1–19. doi:10.3390/plants9010080.
- [34] Jabborova D, Annapurna K, Al-Sadi AM, Alharbi SA, Datta R, Zuan ATK. Biochar and Arbuscular mycorrhizal fungi mediate enhanced drought tolerance in Okra (*Abelmoschus esculentus*) plant growth, root morphological traits and physiological properties. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2021;28(10): 5490–5499.
- [35] Abdi N, van Biljon A, Steyn C, Labuschagne MT. Bread Wheat (*Triticum aestivum*) Responses to Arbuscular Mycorrhizae inoculation under drought Stress conditions. *Plants*. 2021;10(9): 1–13. doi.org/10.3390/plants10091756.
- [36] Bahadur A, Batool A, Nasir F, Jiang S, Mingsen Q, Zhang Q, Pan J, Liu Y, Feng H. Mechanistic insights into arbuscular mycorrhizal fungi-mediate drought stress tolerance in plants. *International journal of molecular sciences*. 2019;20 (17): 1–18. doi: 10.3390/ijms20174199.
- [37] Essahibi A, Benhiba L, Babram MA, Ghoulam C, Qaddoury A. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on the functional mechanisms associated with drought tolerance in carob (*Ceratonia siliqua* L.). *Trees*. 2018;32(1): 87–97.
- [38] Farias-Rodríguez R, Mellor RB, Arias C, Peña-Cabrales JJ. The accumulation of trehalose in nodules of several cultivars of common bean (*Phaseolus vulgaris*) and its correlation with resistance to drought stress. *Physiologia Plantarum*. 1998;102(3): 353–359.
- [39] Barzaná G, Aroca R, Bienert GP, Chaumont F, Ruiz-Lozano JM. New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2014;27(4): 349–363.
- [40] Machado RMA, Serralheiro RP. Soil salinity: effect on vegetable crop growth. Management practices to prevent and mitigate soil salinization. *Horticulturae*. 2017;3(2): 1–13. doi:10.3390/horticulturae3020030.
- [41] Ebrahim MK, Saleem AR. Alleviating salt stress in tomato inoculated with mycorrhizae: Photosynthetic performance and enzymatic antioxidants. *Journal of Taibah University for Science*. 2017;11(6): 850–860.
- [42] Al-Karaki GN. Effects of mycorrhizal fungi inoculation on green pepper yield and mineral uptake under irrigation with saline water. *Adv. Plants & Agriculture Research*. 2017;6(5): 164–169.
- [43] Fayaz F, Zahedi M. Beneficial effects of arbuscular mycorrhizal fungi on wheat (*Triticum aestivum* L.) nutritional status and tolerance indices under soil salinity stress. *Journal of Plant Nutrition*. 2021; 1–17. doi.org/10.1080/01904167.2021.1952228.
- [44] Duc NH, Vo AT, Hadidi I, Đao H, Posta K. Arbuscular mycorrhizal fungi improve tolerance of medicinal plant *Eclipta prostrata* (L.) and induce major changes in polyphenol profiles under salt stresses. *Frontiers in Plant Science*. 2021;11: 1–18. doi.org/10.3389/fpls.2020.612299.
- [45] Elhindi KM, ElDin AS, Elgorban AM. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Saudi journal of biological sciences*. 2017;24(1): 170–179.
- [46] Klinsukon C, Lumyong S, Kuyper TW, Boonlue S. Colonization by arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of eucalyptus (*Eucalyptus camaldulensis*) seedlings. *Scientific Reports*. 2021;11(1): 1–10.
- [47] Fang S, Hou X, Liang X. Response Mechanisms of plants under Saline-Alkali stress. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12: 1–20. doi.org/10.3389/fpls.2021.667458.
- [48] Qin W, Yan H, Zou B, Guo R, Ci D, Tang Z, Zou X, Zhang X, Yu X, Wang Y, Si T. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate salinity stress in peanut: Evidence from pot-grown and field experiments. *Food and Energy Security*. 2021; 1–24. doi.org/10.1002/fes3.314.
- [49] Gupta B, Huang B. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *International journal of genomics*. 2014;2014: 1–18. doi.org/10.1155/2014/701596.
- [50] Vrba J, Kopacek J, Bittl T, Nedoma J, Štrojsová A, Nedbalová L, Kohout L, Fott J. A key role of aluminium in phosphorus availability, food web structure, and plankton dynamics in strongly acidified lakes. *Biologia*. 2006;61 (SUPP20): 441–451.
- [51] Arif N, Yadav V, Singh S, Singh S, Ahmad P, Mishra RK, Sharma S, Tripathi DK, Dubey NK, Chauhan DK. Influence of high and low levels of plant-beneficial heavy metal ions on plant growth and development. *Frontiers in environmental science*. 2016;4: 1–11. doi.org/10.3389/fenvs.2016.00069.
- [52] Joner EJ, Briones R, Leyval C. Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant Soil*. 2000;226: 227–234.
- [53] Gonzalez-Guerrero M, Melville LH, Ferrol N, Lott JN, Azcon-Aguilar C, Peterson RL. Ultrastructural localization of heavy metals in the extraradical mycelium and spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Canadian Journal of Microbiology*. 2008;54 (2): 103–110.
- [54] Ferrol N, Tamayo E, Vargas P. The heavy metal paradox in arbuscular mycorrhizas: from mechanisms to biotechnological applications. *Journal of experimental botany*. 2016;67(22): 6253–6265.
- [55] Yu Z, Zhao X, Su L, Yan K, Li B, He Y, Zhan F. Effect of an arbuscular mycorrhizal fungus on maize growth and cadmium migration in a sand column.

- Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021;225: 1–9. doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112782.
- [56] Herrera H, Valadares R, Oliveira G, Fuentes A, Almonacid L, do Nascimento, SV, Bashan Y, Arriagada C. Adaptation and tolerance mechanisms developed by *mycorrhizal Bipinnula fimbriata plantlets* (Orchidaceae) in a heavy metal-polluted ecosystem. *Mycorrhiza*. 2018;28 (7): 651–663.
- [57] Abdelhameed RE, Metwally RA Alleviation of cadmium stress by arbuscular mycorrhizal symbiosis. *International journal of phytoremediation*. 2019;21(7): 663–671.
- [58] You Y, Wang L, Ju C, Wang G, Ma F, Wang Y, Yang D. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and toxic element uptake of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud under zinccadmium stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021;213: 1–10.
- [59] Goicoechea N. Mycorrhizal fungi as bioprotectors of crops against Verticillium Wilt—A hypothetical scenario under changing environmental conditions. *Plants*. 2020;9(11): 1–15.
- [60] Diagne N, Ngom M, Djighaly PI, Fall D, Hocher V, Svistoonoff S. Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and performance: Importance in biotic and abiotic stressed regulation. *Diversity*. 2020;12: 1–25.
- [61] Villani A, Tommasi F, Paciolla C. The Arbuscular Mycorrhizal fungus *Glomus viscosum* improves the tolerance to Verticillium Wilt in artichoke by modulating the antioxidant defense systems. *Cells*. 2021;10(8): 1–15.
- [62] Berdeni D, Cotton TEA, Daniell TJ, Bidartondo MI, Cameron Đ, Evans KL. The effects of arbuscular mycorrhizal fungal colonisation on nutrient status, growth, productivity, and canker resistance of apple (*Malus pumila*). *Frontiers in microbiology*. 2018;9: 1–14.
- [63] Al-Hmoud G, Al-Momany A Effect of four mycorrhizal products on Fusarium root rot on different vegetable crops. *Journal of Plant Pathology & Microbiology*. 2015;6(2): 1–5.
- [64] Song Y, Chen D, Lu K, Sun Z, Zeng R. Enhanced tomato disease resistance primed by arbuscular mycorrhizal fungus. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6: 1–13.
- [65] Kobra N, Jalil K, Youbert G. Arbuscular mycorrhizal fungi and biological control of Verticillium-wilted cotton plants. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. 2011;44(10): 933–942.
- [66] Schouteden N, De Waele D, Panis B, Vos CM. Arbuscular mycorrhizal fungi for the biocontrol of plant-parasitic nematodes: A review of the mechanisms involved. *Frontiers in Microbiology*. 2015;6: 1–2.
- [67] Vos C, Schouteden N, van Tuinen D, Chatagnier O, Elsen A, De Waele D, Panis B, Gianinazzi-Pearson V. Mycorrhiza-induce resistance against the root–knot nematode *Meloidogyne incognita* involves priming of defense gene responses in tomato. *Soil Biology and Biochemistry*. 2013;60: 45–54.
- [68] Pham TT, Giang BL, Nguyen NH, Dong Yen PN, Minh Hoang VD, Lien Ha BT, Le NTT. Combination of mycorrhizal symbiosis and root grafting effectively controls nematode in replanted coffee soil. *Plants*. 2020;9(5): 1–11.
- [69] Zeng RS. Disease resistance in plants through mycorrhizal fungi induce allelochemicals. In *Allelochemicals: biological control of plant pathogens and diseases*. Springer, Dordrecht. 2006; p. 181–192.
- [70] Li Y, Liu Z, Hou H, Lei H, Zhu X, Li X, He X, Tian C. Arbuscular mycorrhizal fungi-enhanced resistance against *Phytophthora sojae* infection on soybean leaves is mediate by a network involving hydrogen peroxide, jasmonic acid, and the metabolism of carbon and nitrogen. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2013;35(12): 465–3475.
- [71] Mustafa G, Khong NG, Tisserant B, Randoux B, Fontaine J, Magnin-Robert M, Reignault P, Sahraoui ALH. Defence mechanisms associated with mycorrhiza-induce resistance in wheat against powdery mildew. *Functional Plant Biology*. 2017;44(4): 443–454.
- [72] Tahat MM, Sijam K. Arbuscular mycorrhizal fungi and plant root exudates bio-communications in the rhizosphere *African Journal of Microbiology Research*. 2012;6(46): 7295–7301.
- [73] Adamec A, Andrejiová A. Mycorrhiza and Stress Tolerance of Vegetables: A Review. *Acta Horticulturae et Regiotecturae*. 2018;21(2): 30–35.
- [74] Van Der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*. 1998;396: 69–72.
- [75] Rillig MC, Mummey DL. Mycorrhizas and soil structure *New Phytologist*. 2006;171(1): 41–53.
- [76] Six J, Bossuyt H, Degryze S, Deneff K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*. 2004;79: 7–31.
- [77] Liu X, Luo Y, Cheng L, Hu H, Wang Y, Du Z. Effect of root and mycelia on fine root decomposition and release of carbon and nitrogen under *Artemisia halodendron* in a semi-arid sandy grassland in China. *Frontiers in plant science*. 2021;12: 1–12. doi.org/10.3389/fpls.2021.698054.
- [78] Singh PK, Singh M, Tripathi BN. Glomalin: an arbuscular mycorrhizal fungal soil protein. *Protoplasma*. 2013;250(3): 663–669.

