

稻田生态系统中丛枝菌根真菌的研究进展

包晓哲¹, 马玉颖², 邹积祥¹, 伍龙梅¹, 杨陶陶¹, 黄庆¹, 张彬^{*1}, 褚海燕²

1 广东省农业科学院水稻研究所 广东省水稻育种新技术重点实验室 广东省水稻工程实验室, 广东 广州 510640

2 中国科学院南京土壤研究所, 江苏 南京 210008

包晓哲, 马玉颖, 邹积祥, 伍龙梅, 杨陶陶, 黄庆, 张彬, 褚海燕. 稻田生态系统中丛枝菌根真菌的研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(1): 392-412.

BAO Xiaozhe, MA Yuying, ZOU Jixiang, WU Longmei, YANG Taotao, HUANG Qing, ZHANG Bin, CHU Haiyan. Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi in paddy fields[J]. Microbiology China, 2023, 50(1): 392-412.

摘要: 水稻是世界上近一半人口的主粮作物, 也被认为是研究丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)与非豆科植物共生的模式寄主植物。由于研究手段的限制, 长期以来对稻田 AMF 多样性和生态功能的认识不够深入。近 10 年来, 随着高通量测序技术的发展, 越来越多的研究表明, AMF 在稻田生态系统中普遍存在。新技术的发展极大地推动了稻田生态系统中 AMF 生态功能及其与水稻互作的研究。本文综述了稻田生态系统丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)共生体的建立、AMF 的多样性及其影响因素、AMF 的生态功能、AMF 在水稻栽培中的潜在应用等, 并对未来 AMF 与水稻研究进行了展望。研究表明, AM 共生体的建立依赖 AMF 和水稻间一系列复杂的信号识别、交换和传导机制; 相较于稻田湿地环境, 旱作环境水稻根中 AMF 的定殖率更高, 而且受寄主植物、环境因子和栽培管理措施等因素影响; AMF 在调控水稻生长、营养吸收、抵御环境胁迫、降低稻田甲烷(CH₄)和氧化亚氮(N₂O)排放等方面发挥着重要功能; AMF 与其他微生物联合作用可以更好地帮助水稻吸收养分和抵御环境胁迫。基于稻田生态系统 AMF 研究进展和未来发展趋势的分析, 本文讨论了该研究领域目前存在的问题和不足, 指出后续研究应深入探讨 AMF 多样性水平及其生态功能之间的联系, 加深对水稻-AMF 相互识别的信号机制及共生建立和维持的分子级联反应的认识, 并深入挖掘 AMF 促进水稻养分吸收、增强水稻抗逆性、降低稻田温

资助项目: 国家自然科学基金青年基金(32101827); 广东省自然科学基金(2022A1515010822); 科技创新战略专项资金(高水平农科院建设)(R2019YJ-YB2002); 广东省农业科学院水稻研究所“优谷计划”重点项目(2021YG03); 广东省水稻育种新技术重点实验室项目(2020B1212060047)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32101827), the Natural Science Foundation of Guangdong Province (2022A1515010822), the Special Fund for Scientific Innovation Strategy-Construction of High-Level Academy of Agriculture Science (R2019YJ-YB2002), the Key Program for Elite Rice Project of Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences (2021YG03), and the Guangdong Provincial Key Laboratory of New Technology in Rice Breeding Project (2020B1212060047).

*Corresponding author. E-mail: zhangbin@gdaas.cn

Received: 2022-03-08; Accepted: 2022-08-04; Published online: 2022-09-08

室气体排放等分子机制。

关键词: 丛枝菌根真菌; 水稻; 多样性; 生态功能; 应用

Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi in paddy fields

BAO Xiaozhe¹, MA Yuying², ZOU Jixiang¹, WU Longmei¹, YANG Taotao¹, HUANG Qing¹, ZHANG Bin^{*1}, CHU Haiyan²

¹ Guangdong Key Laboratory of New Technology in Rice Breeding, Guangdong Rice Engineering Laboratory, Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, Guangdong, China

² Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, Jiangsu, China

Abstract: Rice feeds nearly half of the world's population, and it is also considered as the model host plant for studying the symbiosis between arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and non-legumes. The diversity and ecological roles of AMF in paddy fields have not been well understood for a long time due to the limitation of research methods. Studies have demonstrated that AMF are ubiquitous in paddy fields with the development of high-throughput sequencing technology in the last decade. The application of new techniques greatly promoted the research on the ecological roles of AMF and the interactions between AMF and rice in paddy ecosystems. In this review, we summarized the process of the establishment of arbuscular mycorrhizal (AM) symbionts, the diversity and influencing factors of AMF, and the ecological roles of AMF in paddy ecosystems. Furthermore, the potential application of AMF in rice cultivation and future research on the interactions between AMF and rice have been prospected. The establishment of AM symbionts depends on a series of complex signal recognition, exchange, and conduction between AMF and rice. The AMF colonization rate of rice plants is higher in the upland environment than that in the paddy environment, and it is affected by host plants, environmental factors, and cultivation management measures. AMF play a key role in regulating rice growth and nutrient absorption, resisting environmental stress, and reducing methane (CH₄) and nitrous oxide (N₂O) emissions from paddy fields. AMF can act together with other microorganisms to help rice absorb nutrients and resist environmental stresses. This paper reviews the research progress and development trends of AMF in paddy fields and discusses the inadequacy in this research field. In the future, efforts should be made to explore the relationship between the diversity and ecological roles of AMF, the mutual signal recognition between rice and AMF, and the molecular cascade reactions in the establishment and maintenance of AM symbiosis. Moreover, it is essential to understand the underlying molecular mechanisms of AMF promoting rice nutrient absorption, enhancing rice stress resistance, and reducing greenhouse gas emissions from rice fields.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi; rice; diversity; ecological role; application

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是地球上分布最广泛的一类土壤共生真菌,可以与超过 80%的陆生维管植物形成共生关系^[1]。在 AMF 与寄主植物形成的共生体系中,寄主植物为 AMF 提供生存所需的脂类和糖类物质,而 AMF 也能够利用根外庞大的菌丝网络帮助寄主植物获取矿质养分,提高寄主植物抵御生物和非生物胁迫的能力,同时丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)共生体在促进生物圈物质循环及维持生态系统稳定性方面也具有重要的作用^[2]。由于 AMF 的功能多样性,菌根生物学技术在农林和环境领域的应用受到广泛关注。

水稻(*Oryza sativa*, Os)是世界上最重要的粮食作物之一,是全球超过一半人口的主食^[3],也被认为是研究 AMF 与非豆科植物共生的模式寄主植物。除旱稻之外,水稻种植在常年淹水的厌氧湿地环境中。厌氧环境使土壤的还原性较强,氧化还原电位(electric potential half cells, Eh)值低甚至为负值,非常不利于 AMF 这类好氧微生物的生存和功能发挥。长期以来,关于水稻与 AMF 互作的分子和生化机制的研究基本都是在旱稻(或以旱稻为寄主)的条件下进行。自 Barea 等在 1991 年发现 AMF 能够在稻田淹水环境下存在之后,尤其是随着高通量测序技术的发展^[4],越来越多的研究表明 AMF 在稻田生态系统中广泛存在^[5-8]。根据 Web of Science 核心文集的检索结果,同时出现关键词“arbuscular mycorrhizal”和“rice”的文章数量呈指数型增长(图 1)。由于传统观点认为稻田湿地中 AMF 定殖率和多样性较低,以往对稻田生态系统中 AMF 多样性和生态功能的研究和述评中,往往忽略稻田湿地环境中 AMF 多样性和生态功能部分的研究。全面、系统地介绍稻田生态系统(包括稻田湿地和稻田旱作土壤) AMF 与水稻共生建立过程、AMF 的多样性及影响因素、

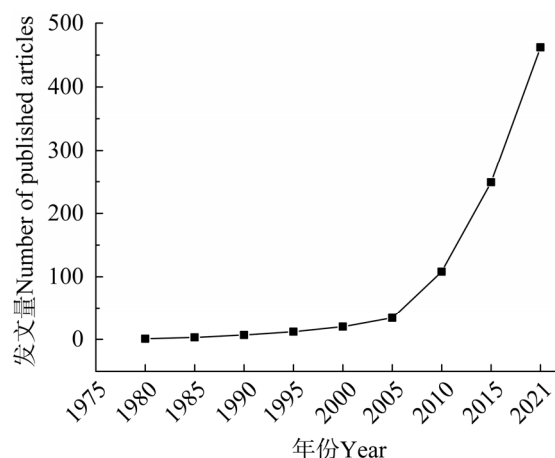


图 1 历年来发表的 AMF 与水稻相关文章数量趋势图 数据来源于 Web of Science 核心文集(时间: 1975–2021 年)

Figure 1 Tendency of the published articles in AMF and rice over years. Data were collected from Web of Science core collection (time: 1975–2021).

AMF 的生态功能及 AMF 在水稻栽培中的潜在应用势在必行。本文旨在综述稻田生态系统中 AMF 研究的最新进展,探讨当前存在的问题及其可能的解决途径,以期为今后 AMF 与水稻的互作研究提供参考。

1 AMF 与水稻共生过程

在过去的 10 年中,对植物-AMF 相互识别的信号及 AM 共生建立和维持的分子级联反应的认识取得了重大进展,从豆科植物,如蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*, Mt)和百脉根(*Lotus japonica*, Lj)中克隆了许多参与 AMF 侵染前信号识别、根系侵染和丛枝发育的基因,这些基因很多都是共生通路中的关键组成。例如,钙离子(Ca^{2+})激活因子,包括百脉根共生受体样蛋白激酶基因(*Lotus japonica symbiosis receptor-like kinase*, LjSYMRK)/蒺藜苜蓿类受体激酶基因(*Medicago truncatula does not make infection 2*, MtDMI2)、百脉根钙离子通道基因 LjCASTOR、

百脉根钙离子通道基因 *LjPOLLUX*/蒺藜苜蓿钙离子通道基因 (*Medicago truncatula does not make infection1*, *MtDMI1*)、百脉根核孔复合蛋白基因 (*Lotus japonica nucleoporin 85*, *LjNUP85*)/ (*Lotus japonica nucleoporin133*, *LjNUP133*)/ (*Lotus japonica nucleoporin-localized protein*, *LjNENA*); 钙离子信号译码器, 包括百脉根钙/钙调素蛋白激酶基因 (*Lotus japonica calcium- and calmodulin-dependent protein kinase*, *LjCCaMK*)/蒺藜苜蓿钙/钙调素蛋白激酶基因 (*Medicago truncatula does not make infection 3*, *MtDMI3*); 下游共生信号通路的激活因子, 包括百脉根细胞核未知功能蛋白基因 (*Lotus japonica CCaMK phosphorylation substrate*, *LjCYCLOPS*)/蒺藜苜蓿细胞核未知功能蛋白基因 (*Medicago truncatula interacting protein of DMI3*, *MtIPD 3*)、蒺藜苜蓿共生基因 (*Medicago truncatula VAPYRIN*, *MtVPY*)、百脉根结瘤信号通道蛋白基因 (*Lotus japonica nodulation signaling pathway 1*, *LjNSP1*)、蒺藜苜蓿结瘤信号通道蛋白基因 (*Medicago truncatula nodulation signaling pathway 2*, *MtNSP2*)和百脉根 E3 泛素连接酶基因 *LjCerberus*^[9]。水稻中也发现了一些豆科植物共生相关的同源基因。例如, 水稻细胞膜类受体激酶基因 (*Oryza sativa chitin elicitor receptor kinase 1*, *OsCERK1*)、共生受体样蛋白激酶基因 (*Oryza sativa symbiosis receptor-like kinase*, *OsSYMRK*)、钾离子通道基因 *OsCASTOR*、钾离子通道基因 *OsPOLLUX*、钙/钙调素蛋白激酶基因 (*Oryza sativa calcium- and calmodulin-dependent protein kinase*, *OsCCaMK*)/ (*Oryza sativa does not make infection3*, *OsDMI3*)、转录因子基因 (*Oryza sativa CCaMK phosphorylation substrate*, *OsCYCLOPS*)/ (*Oryza sativa interacting protein of DMI3*, *OsIPD3*)、GIBBERELLIC-ACID INSENSITIVE (GAI), REPRESSOR of GAI (RGA), and SCARECROW (SCR)(GRAS) 转录因子基因

(*Oryza sativa nodulation signaling pathway 1*, *OsNSP1*) 和 (*Oryza sativa nodulation signaling pathway 2*, *OsNSP2*)(表 1)。由于水稻主要种植在不利于 AMF 存活和根系感染的淹水环境中, 因此, 水稻与 AMF 共生的研究相对较少^[26]。

1.1 AMF 预侵染和相互识别

AMF 与水稻共生关系的建立始于共生体双方物理接触前的信号传导, 包括水稻释放的独角金内酯(strigolactones, SLs)和角质单体及 AMF 孢子分泌的菌根因子(mycorrhizal factors, myc factors)^[27]。水稻中的 SLs 生物合成始于 β -胡萝卜素异构酶 D27 (DWARF27, D27)对 β -胡萝卜素的异构化, 该异构化产物被两种类胡萝卜素裂解双加氧酶(DWARF10, D10)和(DWARF17, D17)裂解, 从而形成卡内酯^[28]。卡内酯再被水稻的细胞色素 P450 家族成员(*Os01g0700900*, *Os900*)氧化后进一步转化为 5-脱氧独脚金醇(2'-epi-5-deoxystrigol); 水稻 *Os900* 是拟南芥细胞色素 P450 家族成员(more axillary growth 1, MAX1)的同系物^[11]。水稻 *OsNSP1* 和 *OsNSP2* 是 GRAS 家族的 2 个转录因子, 在 SLs 合成过程中不可或缺^[12]。当 AMF 孢子感知到水稻释放的 SLs 和角质单体后, AMF 也会释放一些菌根因子; 菌根因子其化学本质是一类短链几丁质寡聚物(chitin oligomers, Cos)和脂质几丁寡聚糖(lipo-chitooligosaccharides, LCOs), 在水稻中已鉴定的菌根因子尚未能引起与 AMF 相关基因的转录^[27]。

1.2 水稻信号感知

水稻接收到菌根因子信号后, 信号从根表皮细胞的质膜传递到细胞核内。水稻 *OsCERK1* 是真菌几丁寡聚糖的潜在受体, 对 AM 共生体的建立至关重要^[13]。同时它也是豆科植物菌根因子受体(Nod factor receptor 1, NFR1)/(LysM receptor kinase 3, LYK3)最接近的水稻同源物,

表 1 AMF 与水稻共生建立相关基因

Table 1 Genes associated with the symbiosis establishment of AMF and rice

AMF 与水稻共生建立过程 AMF-rice symbiosis establishment process	基因名 Gene	基因 ID Gene ID	功能 Function	参考文献 References
AMF 预侵染和相互识别 AMF pre-infection and mutual recognition				
SLs 生物合成 SLs biosynthesis	<i>D27</i>	Os11g0587000	β -胡萝卜素异构化 β -carotene isomerization	[10]
	<i>D10</i>	Os01g0746400	裂解异构化产物, 形成卡内酯; 并参与 AMF 菌足形成 Cleavage of β -carotene isomerization products to carnetes; and participation in AMF hyphopodium formation	[10]
	<i>D17</i>	Os04g0550600	裂解异构化产物, 形成卡内酯; 并参与 AMF 菌足形成 Cleavage of β -carotene isomerization products to carnetes; and participation in AMF hyphopodium formation	[10]
	<i>Os900</i>	Os01g0700900	氧化卡内酯 Carlactone oxidation	[11]
	<i>OsNSP1</i>	Os03g0408600	GRAS 转录因子 GRAS-domain transcription factor	[12]
	<i>OsNSP2</i>	Os03g0263300	GRAS 转录因子 GRAS-domain transcription factor	[12]
寄主信号感知 Symbiotic signal perception				
Myc-factor 识别 Myc-factor perception	<i>OsCERK1</i>	Os08g0538300	真菌几丁寡聚糖的潜在受体, 促进共生; 识别几丁质或肽聚糖并触发植物免疫反应 Potential receptor for fungal chito oligosaccharide signals to promote AM symbiosis; recognition of chitin or peptidoglycan and triggering of plant immunity responses	[13-14]
预侵染信号识别 Pre-infection signals recognition	<i>OsSYMRK</i>	Os07g0568100	感知共生信号, 通过自身激酶结构域传递到寄主细胞内部 Perceived symbiotic signals and transmitted them to the host cell interior via its intracellular kinase domain	[15]
	<i>OsCASTOR</i>	Os03g0843600	编码钾离子通道蛋白, 激活细胞核中钙离子的振荡 Encoded a potassium channel protein that activated Ca^{2+} spiking in the nucleus	[16]
	<i>OsPOLLUX</i>	Os01g0870100	编码钾离子通道蛋白, 激活细胞核中钙离子的振荡 Encoded a potassium channel protein that activated Ca^{2+} spiking in the nucleus	[16]

(待续)

(续表 1)

AMF 与水稻共生建立过程	基因名	基因 ID	功能	参考文献
AMF-rice symbiosis establishment process	Gene	Gene ID	Function	References
寄主信号转导	<i>OsCCaMK/</i>	Os05g0489900	编码 Ca ²⁺ /CaM 依赖的蛋白激酶, 激活	[17]
Symbiotic signal transduction	<i>OsDMI3</i>		下游 AM 共生基因	
	<i>OsCYCLOPS/</i>	Os06g0115600	作为 CCaMK 的底物发生磷酸化并促	[18]
	<i>OsIPD3</i>		进 AM 共生基因转录	
			The phosphorylation target of CCaMK and promotion of AM symbiosis genes transactivation	
AMF 共生体形成	<i>OsRAMI</i>	MTR_7g027190	介导 AMF 菌足形成	[19-20]
AM symbiosis establishment	<i>D3</i>	Os06g0154200	介导 AMF 菌足形成	[10]
	<i>OsNOPE1</i>	Os04g01520	介导 AMF 菌足形成	[21]
	<i>OsSTR1</i>	Os09g0401100	参与植物将脂肪酸传递给 AMF 的过	[22]
丛枝形成			程中	
Arbuscule formation	<i>OsSTR2</i>	Os07g0191600	参与植物将脂肪酸传递给 AMF 的过	[22]
			程中	
	<i>OsADK1</i>	PRJNA796622	调控丛枝发育	[23]
			Arbuscule development	
共生过程中的养分交换				
Nutrient exchange during the symbiotic process				
直接 P 吸收途径	<i>OsPT2</i>	Os03g0150800	水稻直接 P 吸收途径 P 吸收	[24-25]
Direct P uptake pathway	<i>OsPT6</i>	Os08g0564000	水稻直接 P 吸收途径 P 吸收	[24-25]
	<i>OsPT11</i>	Os01g0657100	将磷酸盐从丛枝转运到皮层细胞	[24]
菌根 P 吸收途径			P transport from the arbuscules to the	
Mycorrhizal P uptake pathway	<i>OsPT13</i>	Os04g0186800	cortical cells	
			P 信号感知	[24]
			P signal perception	
直接 N 吸收途径	<i>OsAMT1;1</i>	Os04g0509600	水稻直接 N 吸收途径 N 吸收	[25]
Direct N uptake pathway	<i>OsAMT1;3</i>	Os02g0620500	水稻直接 N 吸收途径 N 吸收	[25]
	<i>OsAMT3;1</i>	Os01g0870300	将 NH ₄ ⁺ 转移到皮层细胞	[25]
菌根 N 吸收途径			N uptake via the direct N uptake pathway	
Mycorrhizal N uptake pathway			Transfer of ammonium to the cortical cells	

识别几丁质或肽聚糖并触发植物免疫反应,但 OsCERK1 如何实现此双重功能尚未可知^[13-14]。水稻 *OsSYMRK* 基因位于细胞膜上,编码 LRR-类受体蛋白激酶(leucine-rich repeat receptor-like kinase, LRR-RLK),其能感知共生信号,通过自身激酶结构域传递到寄主细胞内部,被认为是未知菌根因子受体的共受体^[15]。水稻 *OsCASTOR* 和 *OsPOLLUX* 基因位于 *OsSYMRK* 基因下游,编码位于细胞核膜上的 2 个钾离子通道蛋白,激活细胞核中钙离子的振荡^[16]。

1.3 水稻信号转导

钙离子振荡信号必须被识别并转导才能激活共生信号通路下游的基因表达。利用水稻共生功能缺失突变体发现了钙离子振荡的转导器 *OsCCaMK/OsDMI3*^[17]。在水稻 *OsCCaMK/OsDMI3* 基因下游, *OsCYCLOPS* 基因编码的蛋白通过其 C-末端的卷曲螺旋结构域与 *OsCCaMK/OsDMI3* 在细胞核内发生相互作用,并且作为 *OsCCaMK* 的底物发生磷酸化^[18]。*OsCCaMK* 和 *OsCYCLOPS* 形成的复合物与调节蛋白 DELLA 相互作用,诱导下游调节因子的表达^[19]。苜蓿中的 2 个 DELLA 蛋白(DELLA1 和 DELLA2)及豌豆中的 2 个 DELLA 蛋白(LA 和 CRY)在功能上存在冗余,都能独自促进丛枝的发育^[29],但在水稻中,单个 DELLA 蛋白(*slender rice 1*, *OsSLR1*)发挥了同样的作用。

1.4 AM 共生体形成

在 AM 共生体形成阶段,AMF 菌丝与水稻根系接触后形成菌足。水稻根部细胞在感受到菌根因子信号后,通过重组细胞质骨架形成 AMF 侵入前器官(*prepenetration apparatus*, PPA),该结构包括许多 AMF 附着位点。菌足在成功躲避水稻防御系统后可通过 PPA 的引导进入根系皮层细胞完成 AMF 的入侵过程^[20]。在菌足和 PPA 形

成过程中,菌根因子仍发挥与 AM 共生体形成前阶段类似的作用,引发水稻胞内钙离子振荡,从而促进 AMF 和水稻相关组织形态发生改变^[30]。*Oryza sativa reduced arbuscular mycorrhiza 1* (*OsRAM1*, 水稻中又名 *OsGRAS2*)是一种 GRAS 结构域转录因子,在水稻中介导了 AMF 菌足的形成^[29,31]。在百脉根中, *reduced arbuscular mycorrhiza 1* (*RAM1*) 通过与 *CCaMK* 和 *CYCLOPS* 复合体直接结合被激活^[19],但在水稻中, *CCaMK* 和 *CYCLOPS* 是否参与了 AMF 菌足的形成尚未可知^[27]。此外, *SLs* 也参与了 AMF 菌足的形成,研究发现将水稻 *D10* 和 *D17* 基因敲除后, AMF 菌足的形成大量减少, *DWARF3* (*D3*)也促进了 AMF 菌足的发育,但是其机制尚未可知^[10]。水稻 *Oryza sativa no perception 1* (*OsNOPE1*) 基因编码的 N-乙酰葡萄糖胺 (*N-acetylglucosamine*, *GlcNAc*)对 AMF 菌足的形成也是必需的^[21]。

1.5 丛枝形成

丛枝在 AM 共生过程中扮演着重要的角色,其被寄主植物细胞质膜所衍生出的围丛枝膜 (*periarbuscular membrane*, *PAM*)完全包裹。2022 年水稻中鉴定出一个关键蛋白激酶(*Oryza sativa arbuscule development kinase 1*, *OsADK1*),其在调控丛枝发育的过程中发挥着不可或缺的作用^[23]。位于 *PAM* 膜上的 2 个 *half-size ABC* 转运体,即 (*stunted arbuscule 1*, *STR1*)和 (*stunted arbuscule 2*, *STR2*),参与水稻将脂肪酸传递给 AMF 的过程,进而直接影响丛枝的形成^[22]。此外, *MYB* 家族转录因子(*Oryza sativa phosphate starvation response 2*, *OsPHR2*)是响应磷(P)水平并调控丛枝菌根共生的关键因子,其直接影响丛枝菌根在水稻根部的定殖,在菌根磷酸盐吸收和水稻产量增加过程中发挥关键作用^[32]。

1.6 共生过程中的营养交换

水稻中有 2 条营养吸收途径,一条是直接营养吸收途径,水稻在感知土壤中的氮(N)、P 等营养元素浓度后,通过根表皮和根毛直接从土壤中吸收营养;另一条是菌根营养吸收途径,通过 AMF 根外菌丝获取营养^[24-25]。当土壤中的 P 被 AM 菌丝体吸收时, P 聚集形成 polyP, polyP 链沿着菌丝移动,在丛枝中重新水解为 P,并通过水稻 PAM 膜上的 P 转运体(*Oryza sativa* phosphate transporter11, OsPT11)转运到皮层细胞^[24]。水稻 PAM 膜上另外一个磷酸盐转运子(phosphate transporter13, PT13)对磷酸盐转运无实质作用,其主要功能可能是 P 信号感知^[24]。AMF 既可以利用无机态的 N 如铵盐或硝酸盐,也可以利用有机态的 N 如氨基酸,然而铵盐可能是 N 吸收的主要形式,因为其可以直接进入谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶循环并转化为精氨酸^[25,33]。在丛枝中,精氨酸又重新转化为铵盐,然后转移到围丛枝空间,并由位于 PAM 膜上的铵盐转运体(*Oryza sativa* ammonium transporter 3;1, OsAMT3;1)转移到皮层细胞。接种 AMF 后, *OsAMT3;1* 基因上调表达,而 *Oryza sativa* ammonium transporter 1;1 (*OsAMT1;1*)和 *Oryza sativa* ammonium transporter 1;3 (*OsAMT1;3*)基因下调表达, *OsAMT1;1* 和 *OsAMT1;3* 基因可能是水稻直接 N 吸收途径的主效基因^[25,34]。

2 稻田生态系统中 AMF 群落研究进展

2.1 稻田生态系统中 AMF 多样性研究概况

2.1.1 稻田湿地中 AMF 的多样性

关于稻田淹水环境下水稻根中是否存在 AMF 的定殖,不同研究的结论不同。早期由于研究手段的限制,很多研究发现在缺氧的稻田环境中极少或者几乎不存在 AMF 的定殖,但也同

时指出,淹水环境下的稻田土壤中存在足够的 AMF 繁殖体,当土壤变干之后,这些 AMF 繁殖体仍然能够侵染水稻^[35-36]。随着高通量测序技术的发展,越来越多的研究证实 AMF 能够在稻田湿地环境中生存,甚至在持续淹水 30 d 的环境下,水稻根中仍然存在 AMF 的定殖^[5]。此外, Li 等调查湖南省 9 个稻田样地的 AMF 侵染率时发现其根内 AMF 侵染率接近 5%^[6]; Wang 等对广州市、清远市稻田湿地的调查发现 AMF 在高化肥施用的稻田湿地环境中普遍存在,并且在孕穗期和成熟期,水稻根内具有较高的 AMF 多样性水平^[7]; Chen 等调查了东南 4 省 7 个不同地区水稻根系中 AMF 的定殖情况,发现在广东省惠州市 AMF 的定殖率达到最高值(19.5%),而且球囊霉属(*Glomus*)为优势属^[8]。目前,在稻田湿地环境中报道的 AMF 真菌属包括:球囊霉属(*Glomus*)、根孢囊霉属(*Rhizophagus*)、盾巨囊霉属(*Scutellospora*)、管柄囊霉属(*Funneliformis*)、硬囊霉属(*Sclerocystis*)、无梗囊霉属(*Acaulospora*)、近明囊霉属(*Claroideoglomus*)、类球囊霉属(*Paraglomus*)、和平囊霉属(*Pacispora*)、巨孢囊霉属(*Gigaspora*)、雷德克囊霉属(*Redeckera*)、双型囊霉属(*Ambispora*)和多孢球囊霉属(*Diversispora*)^[37-41]。

2.1.2 稻田旱作环境中 AMF 的多样性

相较于稻田湿地环境,稻田旱作环境水稻根中 AMF 的定殖率较高。对孟加拉国东南部旱作水稻样地的调查发现,水稻根中 AMF 的定殖率在 14%–47%之间,球囊霉属和类球囊霉属是优势属,其次是盾巨囊霉属、无梗囊霉属、近明囊霉属、多孢球囊霉属、巨孢囊霉属和原囊霉属(*Archaeospora*)^[42]。对尼日利亚西南部旱作水稻样地的调查同样发现了水稻根内较高的 AMF 定殖率(33.6%–76.2%),球囊霉属是丰度最高的属,摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*=*Glomus*

mosseae)是丰度最高的种(96.2%),其次是根内根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*=*Glomus intraradices*)、幼套近明球囊霉(*Claroideoglomus etunicatum*)和 *Glomus clareium*^[43]。此外还有硬囊霉属、根孢囊霉属、雷德克囊霉属、双型囊霉属等^[44]。稻田旱作环境中 AMF 多样性与稻田湿地环境中相当,可能原因是随着高通量测序技术的发展,越来越多稻田湿地中的 AMF 种类被检测出来。

2.1.3 稻田生态系统中常见 AMF 的种类

近 30 年来,随着新技术的发展与应用,对 AMF 的分类有了很大的进步。近年来普遍接受的 AMF 分类系统将 AMF 单独归为球囊菌门,下设有 1 纲 4 目 11 科 25 属近 315 个物种^[40-41]。据不完全统计,稻田生态系统中已见报道的 AMF 属包括根孢囊霉属、管柄囊霉属、球囊霉属、盾巨囊霉属、无梗囊霉属、近明囊霉属、类球囊霉属、多孢球囊霉属、巨孢囊霉属、双型囊霉属、原囊霉属、和平囊霉属、硬囊霉属、雷德克囊霉属、伞房球囊霉属(*Corymbiglomus*)和齿盾囊霉属(*Dentisculata*)等 16 个^[7-8,45-47]。从 2013 年完成根内根孢囊霉 DAOM197198 全基因组测序至今,研究共报道了 2 目 8 个 AMF 种类的全基因组信息^[48-49]。根内根孢囊霉 DAOM197198 是最早完成全基因组测序的菌株,因此也被一直作为 AMF 研究的模式菌株,也是 AMF 与水稻互作研究中最常用的菌株。除此之外,摩西管柄囊霉、地表球囊霉(*Glomus versiforme*)、地球囊霉(*Glomus geosporum*)和幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)也是 AMF 与水稻互作研究中较为常用的菌株^[50-52]。

2.2 稻田生态系统中 AMF 多样性的影响因素

稻田生态系统中 AMF 物种多样性及其分布特征受多种因素的影响,是各种生物和非生物因

素共同作用的结果。

2.2.1 寄主植物

由于 AMF 是水稻根内专性共生真菌,水稻品种、生长发育时期、根系形态和分泌物等均可能影响 AMF 的识别和侵染,进而影响 AMF 的群落组成和多样性等。不同水稻品种在长势、生理代谢、养分吸收等各个方面存在显著不同,这些不同也可影响 AMF 的多样性。例如,Parvin 等通过比较 2 个传统水稻品种和 3 个现代高产品种根系中的 AMF 多样性发现,传统品种根系的 AMF 多样性高于现代品种,现代育种导致的水稻农艺性状、生理特性、AMF 共生信号途径基因的改变可能是导致 AMF 多样性降低的主要原因^[46]。此外,不同水稻品种根系分泌的具有不同活性的 SLs 结构类似物,可能影响 AMF 对水稻根的特异性侵染,进而影响 AMF 在稻田中的多样性和分布特征^[53]。水稻品种对 AMF 多样性影响的强度及影响机制尚有待研究。水稻不同生长发育时期对养分需求量的不同显著影响水稻根内 AMF 的多样性。例如,Wang 等通过调查华南稻田湿地水稻不同生育期根内 AMF 的多样性发现,相较于营养生殖期(幼苗期和分蘖期),生殖生长期(孕穗期和成熟期)水稻根内具有较高的 AMF 多样性水平^[7],可能原因是水稻生殖生长期对养分的需求量更高,对 AMF 的需求更强,因而 AMF 的多样性更高。水稻是丛生根系系统,主要包括冠根、大侧根、小侧根 3 种不同的根系类型。2015 年有两项研究报告不同水稻根系形态影响 AMF 的定殖情况^[54-55],AMF 主要在大侧根中定殖,而冠根和小侧根中几乎不存在 AMF 的定殖。主要原因是冠根具有高度木质化的屏障,而且具有较多通气组织,AMF 很难侵染;小侧根无皮层组织,AMF 不能形成丛枝结构;大侧根细胞壁具有弹性的皮层组织,AMF 可以在水稻的大侧根中定殖。目前尚无研究重点

关注不同根系形态水稻根内 AMF 的多样性情况。

2.2.2 环境因子和栽培管理措施

稻田生态系统中 AMF 群落还受到湿地环境因子(如水分、土壤理化因子等)和栽培管理措施(如施肥、水稻轮作等)的影响^[26]。区别于陆地生态系统,湿地生态系统(包括稻田湿地生态系统)中淹水环境是影响 AMF 群落的首要因素。淹水环境可通过影响水稻根表铁膜、根系构型和根系解剖结构影响 AMF 侵染率,如形成铁膜、降低根系分枝指数(大侧根数目/冠根长度)、改变通气组织面积等^[56-57]。水稻根系发达的通气组织可以给 AMF 提供更多的根系泌氧,增加 AMF 的侵染,但发达的通气组织也可能挤压皮层细胞的面积,降低 AMF 的定殖^[56],其影响 AMF 侵染和多样性水平的机制还有待更深入的研究。土壤理化因子也是稻田中影响 AMF 群落结构和多样性的重要因素。Parvin 等对孟加拉国水稻根系进行调查发现,除了土壤盐分和 As 含量之外,土壤 pH、水分、有机质含量和植物有效 P 含量对 AMF 群落组成有重要影响^[46]; Ibne Baki 等对孟加拉国旱稻根系进行调查发现,AMF 的定殖率受 pH 影响,而 AMF 群落组成与土壤速效 P 含量极显著相关^[42]; Sarkodee-Addo 等分析了加纳 6 个不同地区雨养水稻根内 AMF 的群落结构,发现土壤速效 P 是影响 AMF 群落结构的主要决定因素^[38]。此外,水稻栽培管理措施,如施肥、水稻轮作等也会影响 AMF 的多样性。高化肥投入可通过降低寄主对 AMF 的依赖进而降低 AMF 多样性和寄主根内定殖率。例如, Lumini 等发现稻田传统管理方式(单施化肥)相较于有机管理方式(化肥+有机肥)AMF 群落多样性更低^[36]; Watanarojanaporn 等同样报道,传统栽培制度(高肥料投入)相较于稻田集约化管理制度(低肥料投入)AMF 多样性更低;传统栽培管理制度下,水稻根中只存在球囊霉属真菌,而稻田集约化管

理制度下水稻根中存在球囊霉属和无梗囊霉属的 AMF^[58]。轮作是水稻的一种重要种植模式,不仅有利于防治病虫害、改善土壤肥力,还能达到增产增收的目的。长期单一种植水稻会导致 AMF 的某些属(如伞房球囊霉属、球囊霉属、根孢囊霉属等)消失,但出现齿盾囊霉属^[59]。相较于单一种植水稻,水稻-大豆轮作可以显著增加下一季稻田的 AMF 孢子密度,而水稻-洋葱轮作的结果与之相反^[60]。水稻生产过程中还会受到各种病虫害的影响。Tian 等报道感染稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)的水稻根系 AMF 总侵染率和丛枝侵染率仍然在 20%以上^[61],与无染病稻田旱地的研究相差不大。Bernaola 等发现感染稻水象甲、秋夜蛾、纹枯病的水稻根系 AMF 侵染率都在 6%以上^[62],与稻田湿地其他研究相比,AMF 侵染率未受到水稻病虫害的影响。由于相关研究较少,无法明确判断病虫害对 AMF 多样性的影响。

3 稻田生态系统中 AMF 的生态功能

水稻是 AMF 与非豆科植物互作研究中的模式寄主。在以往 AMF 与旱稻或旱作水稻互作的研究中,AMF 可以与水稻建立良好的共生关系,并对水稻一系列生理活动包括养分吸收、抗性等重要影响^[63-64]。当 AMF 与种植于湿地环境的水稻互作时,由于受到稻田厌氧环境的影响,AMF 在水稻根中的侵染率显著降低,与此同时,菌根 P 吸收途径也受到抑制;我们前期的研究发现,在淹水环境下,菌根植株的 P 水平始终高于或接近于非菌根植株,表明在淹水环境下仍然有大量的 P 通过菌根途径提供给水稻,AMF 在稻田淹水环境中仍然发挥着重要的功能^[65]。稻田生态系统中 AMF 的生态功能参见图 2。

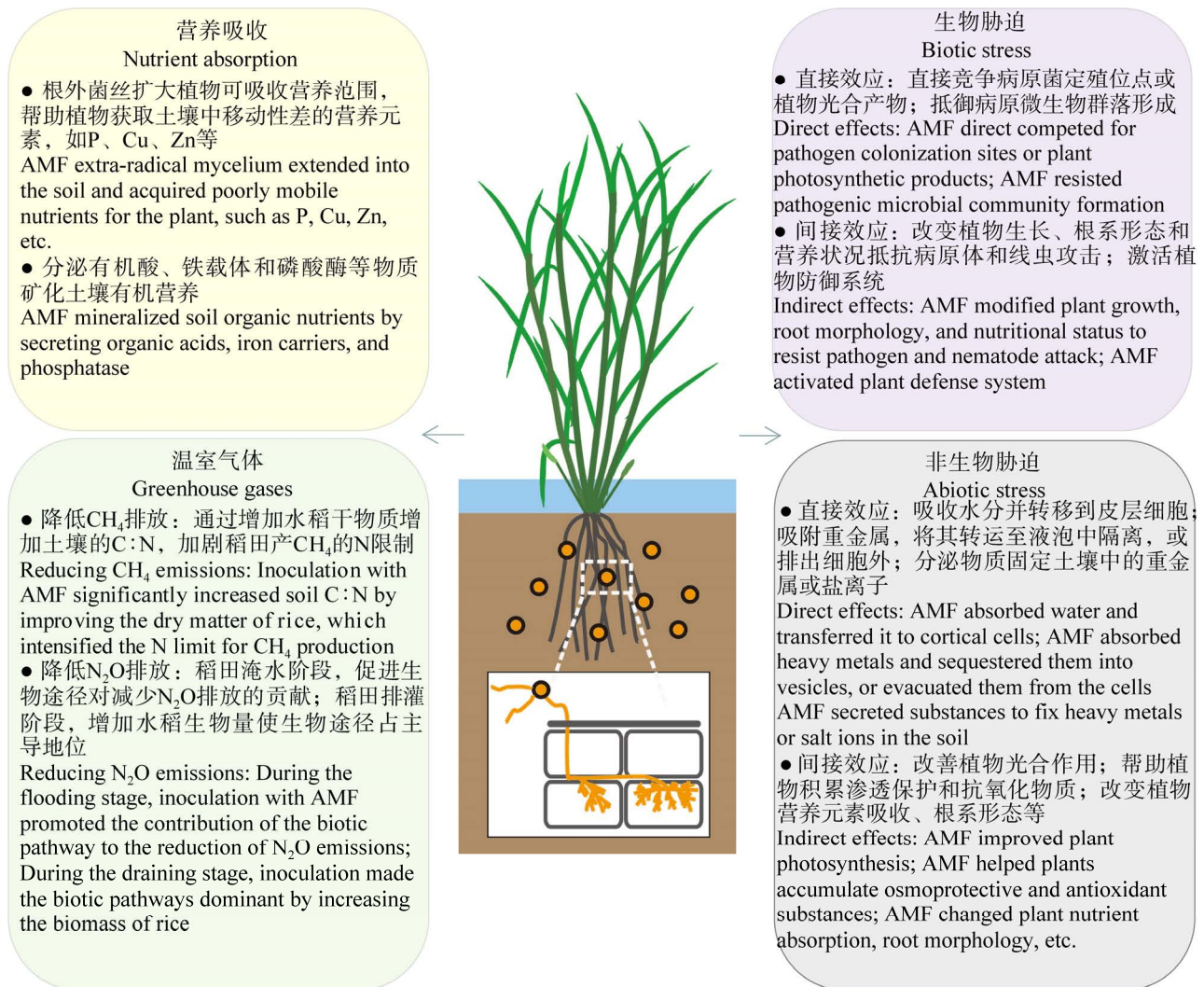


图2 稻田生态系统中 AMF 的生态功能

Figure 2 Ecological functions of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in paddy fields.

3.1 AMF 对水稻生长发育的效应

AMF 对水稻生长发育的效应不一致, 既有促生效应^[66-67], 也有抑制效应^[65,68-69]。AMF 与水稻互作的结果主要取决于它们之间的养分交换。当 AMF 给水稻提供的矿质营养高于水稻的碳(C)投入时, 菌根效应表现为正效应, 当 AMF 给水稻提供的矿质营养弥补不了水稻较高的 C 消耗时, 菌根效应表现为负效应^[1,70]。AMF 与水稻互作的结果也取决于 AMF 种类和水稻基因型^[71]。不同 AMF 分泌的蛋白多数具有谱系特异

性, 因此可能影响水稻特异性和水稻的转录重组过程^[72]; 即使接种同一种 AMF, 不同水稻基因型的菌根效应也有差异^[73]。因此, 在进行 AMF 与水稻互作的研究时, 选用合适的水稻-AMF 组合至关重要。此外, 稻田环境因子(如淹水、遮荫等)和栽培管理措施(如施肥、轮作等)也是影响 AMF 与水稻互作的重要因素。淹水主要通过影响水稻根系构型和解剖结构、水稻与 AMF 之间的“碳磷交易”, 以及土壤氧化还原电位和 pH, 进而影响菌根效应^[54-56,65,74-75]; 我们最近的一项

研究表明, 遮荫环境通过降低水稻与 AMF 之间的养分交换, 以及诱导水稻的防御反应, 进而影响水稻的菌根响应^[76]。稻田栽培管理措施(如施肥、轮作等)也是影响 AMF 与水稻互作的重要因素。施肥主要通过影响水稻的营养情况, 进而影响 AMF 的生态功能^[1,77]; 轮作主要通过提高土著 AMF 的活性增加水稻的营养吸收^[78]。越来越多的证据表明寄主植物和 AMF 之间的关系并非单一的正效应或者负效应, 而是表现为从共生到寄生的连续体, 包括典型的互惠共生、偏利共生及寄生等多种形式。同时, 在一定条件下, 共生和寄生的关系也可以相互转化^[79]。

3.2 AMF 对水稻养分吸收利用的效应

AMF 不能进行光合作用, 需要从水稻获取碳水化合物以满足自己的生长需求, 与此同时, 它也会为水稻提供所需的矿质养分, 主要包括 P、N 等^[66-67,80]。AMF 主要通过根外庞大菌丝网络扩大水稻可吸收的土壤营养范围, 同时, AMF 分泌的有机酸、铁载体和磷酸酶等物质还能矿化土壤有机 P 和有机 N, 促进水稻对无机 P、N 的吸收^[81]。例如, 接种 AMF 显著提高了土壤 AMF 孢子数、土壤酶活和水稻根系分泌物中草酸、马来酸和乳酸的分泌, 增加了水稻的养分吸收和产量^[81]。此外, AMF 还增加了 P、N 向水稻籽粒中的再分配, 进而增加水稻产量, 并降低稻田 P、N 损失^[82]。例如, 一项大田试验结果表明, 低肥力水平下, 接种 AMF 显著增加了水稻的穗/地上部 N 比和穗/地上部 P 比^[82]。但与很多陆生植物相似, 土壤高 P 和高 N 水平也会抑制 AMF 对水稻 P、N 吸收的效应。可能的原因: 一是较高的土壤 P、N 浓度会抑制水稻根部分泌 SLs, 进而抑制 AMF 在水稻根系的定殖^[53]; 二是土壤高 P 和高 N 水平改变了水稻的营养状况, 降低了对 AMF 的依赖, 从而抑制了 AMF 的侵染、菌丝的伸长和生长、AMF 的代谢活性等, 进而抑制了

AMF 对水稻 P 和 N 的吸收^[1,77,82]。

AMF 不仅能够增加水稻 N、P 等大量元素的吸收, 还能通过直接或间接的作用影响水稻对微量元素的吸收。已报道的微量元素主要包括铁(Fe)、铜(Cu)、钠(Na)、硼(B)、锌(Zn)、铝(Al)、锰(Mn)、硒(Se)等^[83-84]。AMF 可以通过间接改变水稻根围其他微生物群落的丰度, 或与其他微生物共同作用增加水稻的微量养分吸收^[52]。例如, 接种 AMF 增加了土壤中厚壁菌门(*Firmicutes*)细菌的丰度及 Se 的可利用性, 水稻籽粒中 Se 的积累增加^[52]。AMF 对水稻微量元素吸收的直接作用机制未见报道。在其他植物中, 对于一些移动性较强的微量元素, 如 Cu、Zn, AMF 主要通过其根外菌丝网络扩大植物根系的吸收范围, 帮助植物获取它们; 对于一些易被土壤固定、移动性较弱的元素, AMF 主要通过分泌一些有机酸、铁载体和磷酸酶等物质矿化它们, 从而帮助植物吸收^[85]。目前的研究大多局限于 AMF 对水稻微量元素吸收的效应, AMF 帮助水稻吸收微量元素的机制需进一步明确。

3.3 AMF 对水稻抵御生物和非生物胁迫的效应

AMF 除了能够帮助水稻有效吸收营养物质外, 还能够增强水稻对于害虫、杂草和病原菌等生物胁迫的抵抗能力, 并提高水稻对干旱、盐碱、重金属等非生物逆境胁迫的抵抗能力。

3.3.1 AMF 对水稻抵御生物胁迫的效应

水稻在生长的各个时期和阶段都容易遭受病虫害侵害。水稻常见病害主要包括水稻白叶枯病、恶苗病、纹枯病、稻瘟病 4 种; 虫害主要包括二化螟、三化螟、大螟、稻纵卷叶螟、稻飞虱 5 种^[86]。AMF 帮助水稻防御草食昆虫的研究较少且结论不一。例如, 接种根内根孢囊霉可以增强水稻植株对象鼻虫(*Lissorhoptrus oryzophilus*)

的抗性^[68]，接种摩西管柄囊霉可以抑制根结线虫(*Meloidogyne graminicola*)的繁殖^[87]。然而也有研究发现，接种 AMF 之后水稻植株上的稻水象甲和秋夜蛾幼虫的数量更多^[63]。AMF 帮助水稻防御虫害的机制有待进一步探讨。AMF 与水稻共生可以增强对稻瘟病菌的抗性。例如，Tian 等研究发现，接种 AMF 可以提高栽培稻和野生稻对稻瘟病菌的抗性^[61]；Campo 等对 12 个水稻品种进行盆栽试验同样发现，接种 AMF 可以提高水稻对稻瘟病菌的抗性^[88]。AMF 主要通过激活生长素和水杨酸途径诱导水稻病程相关蛋白的合成，增强水稻对稻瘟病菌的防御能力^[61]。总体上，关于 AMF 与水稻共生体能否及如何防御水稻病虫害尚未阐明，需要进一步研究 AMF 抵抗病原菌、线虫攻击在分子水平上的应答机制。

3.3.2 AMF 对水稻抵御非生物胁迫的效应

AMF 还具有提高水稻抵御干旱、盐碱、重金属等非生物胁迫的能力。水稻由于长时间生长在淹水环境中，相较于其他作物对于干旱胁迫更敏感^[89]。不少研究报道，AMF 可以帮助水稻抵御干旱胁迫^[50,90-91]。AMF 主要通过改变水稻生理状态增强水稻对干旱的耐受性，主要机制包括：(1) 增加水稻光合效率或水分利用效率^[50]；(2) 帮助水稻积累渗透保护和抗氧化物质，减少过氧化氢(H_2O_2)的积累和脂质氧化损伤^[50]。例如，有研究表明，干旱胁迫下，菌根共生水稻的叶绿素荧光、气孔导度、ABA 和 IAA 含量较非菌根共生水稻显著升高^[90]；也有研究发现，菌根共生水稻剑叶蔗糖、总可溶性糖、游离脯氨酸含量、叶片叶绿素荧光和净光合速率较非共生水稻显著升高^[50]。

水稻是一种对盐胁迫敏感的植物，不少研究发现 AMF 可以增强水稻抗盐碱的能力^[64,92-93]。AMF 主要从营养、生理和生化等方面帮助水稻抵御盐胁迫。AMF 可以通过减少 Na^+ 的吸收，

以及从地上部向地上部的转运增强水稻的耐盐能力，AMF 也可以通过提高水稻光合作用效率改善水稻在盐胁迫下的生长^[92]。例如，Norouzinia 等研究发现，盐胁迫下，AMF 增加了水稻叶片总叶绿素含量、植株 K^+/Na^+ 比，降低了地上部 Na^+ /地下部 Na^+ 比^[93]。此外，AMF 还可以帮助水稻积累渗透调节物质，如脯氨酸、甜菜碱、糖类等，并增强抗氧化酶活性或增加抗氧化物质积累，增强水稻抵御盐胁迫的能力^[64,93]。例如，Norouzinia 等通过大田实验的分析研究表明，接种 AMF 通过降低土壤中 H_2O_2 含量、增加水稻过氧化氢酶(catalase, CAT)活性和游离脯氨酸含量，降低盐胁迫的负面效应^[93]。

水稻对土壤重金属和准金属具有很强的富集能力，易导致稻米中重金属和准金属含量超标。关注最多的稻田重金属和准金属污染包括镉(Cd)、Zn、铅(Pb)、Cu、As 等，而接种 AMF 可以减轻 Cu、Zn、Pb、Cd 和 As 等对水稻的毒害作用^[94]。AMF 主要通过直接效应和间接效应来缓解重金属胁迫。直接效应是指 AMF 通过菌丝结构吸附重金属，将重金属转运至液泡中隔离，或排至细胞外，或分泌某些物质(如球囊霉素、抗氧化胁迫酶等)固定土壤中的重金属，减轻重金属的生理毒害^[95-96]。间接效应是指 AMF 通过影响水稻生长(如改变养分吸收、根系形态等)、根围环境(如改变根围土壤的物理和化学性质等影响重金属形态)等方式间接缓解重金属对水稻的毒性^[97-98]。以 As 为例，AMF 通过直接效应缓解水稻 As 胁迫的机制主要包括：(1) AMF 根外菌丝分泌球囊霉素，这种富 Fe 糖蛋白与 As (III) 结合形成 As (III)-Fe-As (III)复合物，降低土壤 As 毒性^[99]；(2) AMF 将菌根 P 吸收途径吸收的 As 甲基化并分泌到周围环境中，同时减少直接 P 吸收途径吸收的 As (V)^[100]。AMF 通过间接效应缓解水稻 As 胁迫的机制主要包括：(1) AMF

通过促进水稻生长(提高光合效率、水分利用效率、P吸收等)增加水稻的P:As比,引起稀释效应,从而减轻As对水稻的毒害作用^[101]; (2) AMF增强水稻的抗氧化酶防御系统,从而提高对As的抗性^[102]; (3) AMF可以降低水稻籽粒非有机/有机As浓度比^[103]; (4) AMF下调*Lsi1*和*Lsi2*两个硅酸盐吸收基因的表达,降低As(III)的吸收^[104],上调*GiPT*基因的表达,降低As(V)的吸收^[105]。

3.4 AMF对稻田温室气体排放的效应

在水稻-AMF-土壤系统中,AMF是水稻与土壤之间C、N元素转运的主要枢纽;其能够从水稻中获取一部分的C用于自身生长,并通过菌丝把C向根围及根围以外的土壤迁移,增加稻田土壤的C固持;与此同时,AMF也能够通过菌丝的延伸扩展植物根系的吸收范围,吸收无机和有机N源并转移至水稻根中,促进水稻的N吸收^[106]。这种共生模式也许会改变C、N元素在土壤-植物-大气中的分配,进而影响稻田甲烷(CH₄)和氧化亚氮(N₂O)等温室气体的排放^[107-108]。

在全球范围内,稻田被视为大气CH₄的主要来源,其对全球CH₄年排放的贡献约为11%^[109]。稻田CH₄的产生主要由产甲烷菌(*Methanogenus*)和甲烷氧化菌(*Methanotrophs*)共同决定^[110],AMF对稻田CH₄排放的影响很少受到关注。仅有的研究发现,接种AMF可以通过增加水稻的干物质来增加土壤的C:N,从而加剧稻田产CH₄的N限制,进而降低稻田CH₄的排放量^[107]。N₂O在大气中的含量很低,属于痕量气体,但其单分子增温潜势却是二氧化碳(CO₂)的298倍^[111]。N₂O是土壤微生物硝化和反硝化过程的产物,其中,硝化过程主要与氨氧化细菌[奇古菌门(*Thaumarchaeota*)]和氨氧化古菌[[β-变形菌纲中的亚硝化单胞菌属(*Nitrosomonas*)和亚硝化螺菌属(*Nitrospira*)]相关^[112],而反硝化

过程主要与根瘤菌(*Rhizobium*)、伯克霍尔德氏菌目(*Burkholderiales*)和红环菌目(*Rhodocyclales*)相关^[113-114],关于AMF对稻田N₂O排放影响的报道也很少。已有研究发现,接种AMF后稻田土壤的N₂O排放量显著低于未接种土壤。稻田N₂O的排放主要受环境途径(蒸腾、蒸发和降水等)和生物途径(水稻对可溶性N的同化作用)的控制。在稻田淹水阶段,环境途径占主导地位,接种AMF促进了生物途径对减少N₂O排放的贡献;在稻田排灌阶段,非接种处理环境途径占主导地位,接种处理通过增加水稻生物量使生物途径占主导地位;因此,接种AMF有降低稻田N₂O排放的潜力^[108]。

4 AMF在水稻栽培中的潜在应用

AMF在农业生产中应用时可以单独使用,也可以与其他微生物制剂联合使用。单一AMF菌剂中繁殖体数量和孢子活性较高,侵染水稻这类非典型寄主植物时具有较强的优势。然而,单一AMF菌剂未考虑不同AMF菌株间生物学特征和功能差异,而且对水稻生长发育的效应不一致,因此在稻田应用时,AMF与其他微生物组成的复合菌剂效果可能会更好^[115]。AMF与其他生物防治剂(或农药)联合使用可以产生叠加效应,帮助水稻吸收养分,抵御非生物和生物胁迫等。已报道可以与AMF联合使用的根围微生物包括假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、偶氮螺旋菌属(*Azospirillum*)、伯克霍尔德菌属(*Burkholderia*)、草本螺旋菌属(*Herbaspirillum*)、类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)和嗜热一氧化碳链霉菌(*Streptomyces thermocarboxydus*)等^[116-117]。这些根围微生物与AMF共同作用促进水稻生长发育的研究相对较多。例如,织片草螺菌(*Herbaspirillum seropedicae*)和AMF共同作用促进了水稻生长^[117];接种生脂固氮螺菌(*Azospirillum*

lipoferum)、巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)和 AMF 促进了水稻生长,增加了水稻产量^[118];接种巴西固氮螺菌(*Azospirillum brasilense*)、伯克霍尔德菌(*Burkholderia cepacia*)和 AMF 不仅促进了水稻生长,还促进了水稻对 P 的吸收^[119]。根围微生物与 AMF 共同作用也可以增强水稻抗胁迫能力。例如,接种丝核菌(*Rhizoctonia solani*)和 AMF 减少了水稻纹枯病的发病^[120];接种巴西固氮螺菌和 AMF 提高了水稻光合效率和气孔导度,增加了抗坏血酸盐和脯氨酸含量,进而增强了水稻抗旱能力^[121];在盐胁迫下,接种恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)、荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)和 AMF 通过增加水稻 CAT 活性、脯氨酸含量,提高水稻分蘖数、穗数、粒数、生物产量和籽粒产量,降低 H₂O₂ 含量,进而缓解盐胁迫对水稻植株的影响^[93]。虽然已有一些 AMF 与根围微生物联合使用促进水稻生长和抗逆的案例,但 AMF 与根围微生物共同作用的研究还处于起始阶段,对于 AMF 与根围微生物如何相互作用,以及它们共同作用增强水稻养分吸收和抗逆的内在机制尚不清楚,未来应加强在这方面的研究。

5 展望

随着研究方法与新技术的改进,已有明确的证据显示稻田生态系统中广泛存在 AMF 与水稻的共生^[6-7,42,76],这为研究稻田生态系统中 AMF 的生态功能及其与水稻的互作提供了重要的前提条件。基于以往 AMF 与水稻互作的研究进展,我们认为未来在 AMF 与水稻互作的研究中还有以下几个方向需要重点关注。

(1) 应加强稻田生态系统中 AMF 物种多样性的研究,并深入探讨 AMF 的群落组成或多样性水平及其在稻田生态系统中所发挥的生态功能之间的联系。尽管已有研究关注稻田生态系统

中 AMF 的存在情况,但对于不同地域稻田生态系统中 AMF 整体群落的状态还所知较少。并且,关于水稻与 AMF 互作的分子和生化机制的研究基本都是在水稻旱作(或以旱稻为寄主)的条件下进行,稻田湿地环境中 AMF 生态功能的研究尚不深入。

(2) 对水稻-AMF 相互识别的信号及 AMF 共生建立和维持的分子级联反应的认识还有待加强。虽已有一些参与到 AMF 与水稻共生过程中的基因被克隆,功能也得到验证,但 AMF 与水稻共生建立的整个过程尚未研究清楚,仍有大量参与其中的基因未被发掘,已克隆的某些基因的调控机制也有待继续探讨。

(3) 已有的关于 AMF 促进水稻养分吸收、增强水稻抗逆性、降低稻田温室气体排放等的机制研究还停留在生理、生化层面,分子层面的机制仍有待进一步研究。

REFERENCES

- [1] SMITH SE, READ DJ. Mycorrhizal Symbiosis[M]. Third Edition. Cambridge, UK: Academic Press, 2010.
- [2] POWELL JR, RILLIG MC. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function[J]. New Phytologist, 2018, 220(4): 1059-1075.
- [3] GADAL N, SHRESTHA J, POUDEL MN, POKHAREL B. A review on production status and growing environments of rice in Nepal and in the world[J]. Archives of Agriculture and Environmental Science, 2019, 4(1): 83-87.
- [4] BAREA JM. Vesicular-arbuscular mycorrhizae as modifiers of soil fertility[A]//STEWART BA. Advances in Soil Science[M]. New York: Springer, 1991: 1-40.
- [5] VALLINO M, GREPPI D, NOVERO M, BONFANTE P, LUPOTTO E. Rice root colonisation by mycorrhizal and endophytic fungi in aerobic soil[J]. Annals of Applied Biology, 2009, 154(2): 195-204.
- [6] LI H, YE ZH, CHAN WF, CHEN XW, WU FY, WU SC, WONG MH. Can arbuscular mycorrhizal fungi improve grain yield, as uptake and tolerance of rice grown under aerobic conditions?[J]. Environmental Pollution, 2011, 159(10): 2537-2545.
- [7] WANG YT, LI T, LI YW, BJÖRN LO, ROSENDAHL S, OLSSON PA, LI SS, FU XL. Community dynamics of

- arbuscular mycorrhizal fungi in high-input and intensively irrigated rice cultivation systems[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(8): 2958-2965.
- [8] CHEN XW, WU FY, LI H, CHAN WF, WU SC, WONG MH. Mycorrhizal colonization status of lowland rice (*Oryza sativa* L.) in the southeastern region of China[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(6): 5268-5276.
- [9] OLDROYD GED. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(4): 252-263.
- [10] YOSHIDA S, KAMEOKA H, TEMPO M, AKIYAMA K, UMEHARA M, YAMAGUCHI S, HAYASHI H, KYOZUKA J, SHIRASU K. The D3 F-box protein is a key component in host strigolactone responses essential for arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(4): 1208-1216.
- [11] CARDOSO C, ZHANG YX, JAMIL M, HEPWORTH J, CHARNIKHOVA T, DIMKPA SON, MEHARG C, WRIGHT MH, LIU JW, MENG XB, WANG YH, LI JY, MCCOUCH SR, LEYSER O, PRICE AH, HARRO J, BOUWMEESTER BH, RUYTER-SPIRA C. Natural variation of rice strigolactone biosynthesis is associated with the deletion of two MAX1 orthologs[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(6): 2379-2384.
- [12] LIU W, KOHLEN W, LILLO A, DEN CAMP RO, IVANOV S, HARTOG M, LIMPENS E, JAMIL M, SMACZNIAK C, KAUFMANN K, YANG WC, HOOVELD JEJG, CHARNIKHOVA T, BOUWMEESTER HJ, BISSELING T, GEURTS R. Strigolactone biosynthesis in *Medicago truncatula* and rice requires the symbiotic GRAS-type transcription factors NSP1 and NSP2[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(10): 3853-3865.
- [13] ZHANG XW, DONG WT, SUN J, FENG F, DENG YW, HE ZH, OLDROYD GED, WANG ET. The receptor kinase CERK1 has dual functions in symbiosis and immunity signalling[J]. *The Plant Journal*, 2015, 81(2): 258-267.
- [14] 黄仁良. OsCERK1 的自然变异调控水稻与丛枝菌根真菌共生[D]. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2019. HUANG RL. Natural variation at OsCERK1 regulates arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice[D]. Wuhan: Doctoral Dissertation of Huazhong Agricultural University, 2019 (in Chinese).
- [15] MARKMANN K, GICZEY G, PARNISKE M. Functional adaptation of a plant receptor-kinase paved the way for the evolution of intracellular root symbioses with bacteria[J]. *PLoS Biology*, 2008, 6(3): e68.
- [16] CHEN CY, FAN C, GAO MQ, ZHU HY. Antiquity and function of *CASTOR* and *POLLUX*, the twin ion channel-encoding genes key to the evolution of root symbioses in plants[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(1): 306-317.
- [17] MILLER JB, PRATAP A, MIYAHARA A, ZHOU L, BORNEMANN S, MORRIS RJ, OLDROYD GED. Calcium/calmodulin-dependent protein kinase is negatively and positively regulated by calcium, providing a mechanism for decoding calcium responses during symbiosis signaling[J]. *Plant Cell*, 2014, 25(12): 5053-5066.
- [18] YANO K, YOSHIDA S, MÜLLER J, SINGH S, BANBA MR, VICKERS K, MARKMANN K, WHITE C, SCHULLER B, SATO S, ASAMIZU E, TABATA S, MUROOKA Y, PERRY J, WANG TL, KAWAGUCHI M, IMAIZUMI-ANRAKU H, HAYASHI M, PARNISKE M. CYCLOPS, a mediator of symbiotic intracellular accommodation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(51): 20540-20545.
- [19] PIMPRIKAR P, CARBONNEL S, PARIÉS M, KATZER K, KLINGL V, BOHMER MJ, KARL L, FLOSS DS, HARRISON MJ, PARNISKE M, CAROLINE GUTJAHR. A CcCaMK-CYCLOPS-DELLA complex activates transcription of RAM1 to regulate arbuscule branching[J]. *Current Biology*, 2016, 26(8): 1-12.
- [20] GENRE A, CHABAUD M, FACCIO A, BARKER DG, BONFANTE P. Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*[J]. *Plant Cell*, 2008, 20(5): 1407-1420.
- [21] NADAL M, SAWERS R, NASEEM S, BASSIN B, KULICKE C, SHARMAN A, AN G, AN K, AHERN KR, ROMAG A, BRUTNELL TP, GUTJAHR C, GELDNER N, ROUX C, MARTINOIA E, KONOPKA JB, PASZKOWSKI U. An N-acetylglucosamine transporter required for arbuscular mycorrhizal symbioses in rice and maize[J]. *Nature Plants*, 2017, 3: 17073.
- [22] GUTJAHR C, RADOVANOVIC D, GEOFFROY J, ZHANG Q, SIEGLER H, CHIAPELLO M, CASIERI L, AN K, AN G, GUIDERDONI E, KUMAR CS, SUNDARESAN V, HARRISON MJ, PASZKOWSKI U. The half-size ABC transporters STR1 and STR2 are indispensable for mycorrhizal arbuscule formation in rice[J]. *The Plant Journal*, 2012, 69(5): 906-920.
- [23] GUO R, WU YN, LIU CC, LIU YN, TIAN L, CHENG JF, PAN ZY, WANG D, WANG B. OsADK1, a novel kinase regulating arbuscular mycorrhizal symbiosis in

- rice[J]. *New Phytologist*, 2022, 234(1): 256-268.
- [24] JEONG K, MATTES N, CATAUSAN S, CHIN JH, PASZKOWSKI U, HEUER S. Genetic diversity for mycorrhizal symbiosis and phosphate transporters in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2015, 57(11): 969-979.
- [25] PÉREZ-TIENDA J, CORRÊA A, AZCÓN-AGUILAR C, FERROL N. Transcriptional regulation of host NH_4^+ transporters and GS/GOGAT pathway in arbuscular mycorrhizal rice roots[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 75: 1-8.
- [26] MBODJ D, EFFA-EFFA B, KANE A, MANNEH B, GANTET P, LAPLAZE L, DIEDHIOU AG, GRONDIN A. Arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice: establishment, environmental control and impact on plant growth and resistance to abiotic stresses[J]. *Rhizosphere*, 2018, 8: 12-26.
- [27] BONFANTE P, GENRE A. Arbuscular mycorrhizal dialogues: do you speak 'plantish' or 'fungish'?[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(3): 150-154.
- [28] SETO Y, SADO A, ASAMI K, HANADA A, UMEHARA M, AKIYAMA K, YAMAGUCHI S. Carlactone is an endogenous biosynthetic precursor for strigolactones[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(4): 1640-1645.
- [29] YU N, LUO DX, ZHANG XW, LIU JZ, WANG WX, JIN Y, DONG WT, LIU JY, LIU H, YANG WB, ZENG LJ, LI Q, HE ZH, OLDROYD GED, WANG ET. A DELLA protein complex controls the arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants[J]. *Cell Research*, 2014, 24(1): 130-133.
- [30] RUYTER-SPIRA C, AL-BABILI S, van DER KROL S, BOUWMEESTER H. The biology of strigolactones[J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(2): 72-83.
- [31] GOBBATO E, MARSH JF, VERNIÉ T, WANG ET, MAILLET F, KIM J, MILLER JB, SUN J, BANO SA, RATET P, MYSORE KS, DÉNARIÉ J, SCHULTZE M, OLDROYD GED. A GRAS-type transcription factor with a specific function in mycorrhizal signaling[J]. *Current Biology*, 2012, 22(23): 2236-2241.
- [32] DAS D, PARIES M, HOBECKER K, GIGL M, DAWID C, LAM HM, ZHANG JH, CHEN MX, GUTJAHR C. Phosphate starvation response transcription factors enable arbuscular mycorrhiza symbiosis[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 477.
- [33] COURTY PE, SMITH P, KOEGEL S, REDECKER D, WIPF D. Inorganic nitrogen uptake and transport in beneficial plant root-microbe interactions[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2015, 34(1/2/3): 4-16.
- [34] KOEGEL S, MIEULET D, BADAY S, CHATAGNIER O, LEHMANN MF, WIEMKEN A, BOLLER T, WIPF D, BERNÈCHE S, GUIDERDONI E, COURTY PE. Phylogenetic, structural, and functional characterization of AMT3;1 , an ammonium transporter induced by mycorrhization among model grasses[J]. *Mycorrhiza*, 2017, 27(7): 695-708.
- [35] ILAG LL, ROSALES AM, ELAZEGUI FA, MEW TW. Changes in the population of infective endomycorrhizal fungi in a rice-based cropping system[J]. *Plant and Soil*, 1987, 103(1): 67-73.
- [36] LUMINI E, VALLINO M, ALGUACIL MM, ROMANI M, BIANCIOTTO V. Different farming and water regimes in Italian rice fields affect arbuscular mycorrhizal fungal soil communities[J]. *Ecological Applications*, 2011, 21(5): 1696-1707.
- [37] PANNEERSELVAM P, KUMAR U, SENAPATI A, PARAMESWARAN C, ANANDAN A, KUMAR A, JAHAN A, PADHY SR, NAYAK AK. Influence of elevated CO_2 on arbuscular mycorrhizal fungal community elucidated using Illumina MiSeq platform in sub-humid tropical paddy soil[J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 145: 103344.
- [38] SARKODEE-ADDO E, YASUDA M, LEE CG, KANASUGI M, FUJII Y, OMARI RA, ABEBRESE SO, BAM R, ASUMING-BREMPOG S, DASTOGEER KMG, OKAZAKI S. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with rice (*Oryza sativa* L.) in Ghana: effect of regional locations and soil factors on diversity and community assembly[J]. *Agronomy*, 2020, 10(4): 559.
- [39] SURENDRAKUMAR K, PANDEY RR, MUTHUKUMAR T. Arbuscular mycorrhizal fungi in roots and rhizosphere of black rice in terrace fields of north-east India[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 2021, 91(2): 277-287.
- [40] BRUNS TD, CORRADI N, REDECKER D, TAYLOR JW, ÖPIK M. Glomeromycotina: what is a species and why should we care?[J]. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 963-967.
- [41] SANDERS IR. Sex, plasticity, and biologically significant variation in one *Glomeromycotina* species[J]. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 968-970.
- [42] IBNE BAKI MZ, SUZUKI K, TAKAHASHI K, CHOWDHURY SA, ASILOGLU R, HARADA N. Molecular genetic characterization of arbuscular mycorrhizal fungi associated with upland rice in Bangladesh[J]. *Rhizosphere*, 2021, 18: 100357.
- [43] OLUBODEA A, BABALOLAA O, DAREA M, ADEYEMIB NO, ADERIBIGBEB S, OKONJIC C, SAKARIYAWOB O. Diversity of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi in rhizosphere of upland rice (*Oryza sativa* L.) varieties in southwest Nigeria[J]. *Acta Fytotechnica et Zootechnica*, 2020, 23(2): 42-48.

- [44] ALGUACIL MDM, TORRES MP, MONTESINOS-NAVARRO A, ROLDÁN A. Soil characteristics driving arbuscular mycorrhizal fungal communities in semiarid Mediterranean soils[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2016, 82(11): 3348-3356.
- [45] KLINNAWEE L, NOIRUNGSEE N, NOPPHAKAT K, RUNSAENG P, CHANTARACHOT T. Flooding overshadows phosphorus availability in controlling the intensity of arbuscular mycorrhizal colonization in Sangyod Muang Phatthalung lowland indica rice[J]. Science Asia, 2021, 47(2): 202.
- [46] PARVIN S, van GEEL M, YEASMIN T, LIEVENS B, HONNAY O. Variation in arbuscular mycorrhizal fungal communities associated with lowland rice (*Oryza sativa*) along a gradient of soil salinity and arsenic contamination in Bangladesh[J]. Science of the Total Environment, 2019, 686: 546-554.
- [47] PARVIN S, van GEEL M, ALI MM, YEASMIN T, LIEVENS B, HONNAY O. A comparison of the arbuscular mycorrhizal fungal communities among Bangladeshi modern high yielding and traditional rice varieties[J]. Plant and Soil, 2021, 462(1/2): 109-124.
- [48] CHEN ECH, MORIN E, BEAUDET D, NOEL J, YILDIRIR G, NDIKUMANA S, CHARRON P, ST-ONGE C, GIORGI J, KRÜGER M, MARTON T, ROPARS J, GRIGORIEV IV, HAINAUT M, HENRISSAT B, ROUX C, MARTIN F, CORRADI N. High intraspecific genome diversity in the model arbuscular mycorrhizal symbiont *Rhizophagus irregularis*[J]. New Phytologist, 2018, 220(4): 1161-1171.
- [49] CHEN EC, MATHIEU S, HOFFRICHTER A, SEDZIELEWSKA-TORO K, PEART M, PELIN A, NDIKUMANA S, ROPARS J, DREISSIG S, FUCHS J, BRACHMANN A, CORRADI N. Single nucleus sequencing reveals evidence of inter-nucleus recombination in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. eLife, 2018, 7: e39813.
- [50] TISARUM R, THEERAWITAYA C, SAMPHUMPHUANG T, PHISALAPHONG M, SINGH HP, CHA-UM S. Promoting water deficit tolerance and anthocyanin fortification in pigmented rice cultivar (*Oryza sativa* L. subsp. *indica*) using arbuscular mycorrhizal fungi inoculation[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2019, 25(4): 821-835.
- [51] LI H, CHEN XW, WU L, LUO N, HUANG WX, MO CH, LI YW, XIANG L, ZHAO HM, CAI QY, WONG MH. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on redox homeostasis of rice under Cd stress[J]. Plant and Soil, 2020, 455(1): 121-138.
- [52] CHEN X, ZHANG ZY, GU MH, LI H, SHOHAG MJ, SHEN FK, WANG XL, WEI YY. Combined use of arbuscular mycorrhizal fungus and selenium fertilizer shapes microbial community structure and enhances organic selenium accumulation in rice grain[J]. Science of the Total Environment, 2020, 748: 141166.
- [53] MITRA D, B E GS, KHOSHRU B, de LOS SANTOS VILLALOBOS S, BELZ C, CHAUDHARY P, SHAHRI FN, DJEBAILI R, ADEYEMI NO, EL-BALLAT EM, EL-ESAWI MA, MORADI S, MONDAL R, SENAPATI A, PANNEERSELVAM P, das MOHAPATRA PK. Impacts of arbuscular mycorrhizal fungi on rice growth, development, and stress management with a particular emphasis on strigolactone effects on root development[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2021, 52(14): 1591-1621.
- [54] FIORILLI V, VALLINO M, BISELLI C, FACCIO A, BAGNARESI P, BONFANTE P. Host and non-host roots in rice: cellular and molecular approaches reveal differential responses to arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 636.
- [55] GUTJAHR C, SAWERS RJH, MARTI G, ANDRÉS-HERNÁNDEZ L, YANG SY, CASIERI L, ANGLIKER H, OAKELEY EJ, WOLFENDER JL, ABREU-GOODGER C, PASZKOWSKI U. Transcriptome diversity among rice root types during asymbiosis and interaction with arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(21): 6754-6759.
- [56] VALLINO M, FIORILLI V, BONFANTE P. Rice flooding negatively impacts root branching and arbuscular mycorrhizal colonization, but not fungal viability[J]. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(3): 557-572.
- [57] 丁艳, 邢媛, 任蒙莲. 低磷水稻根表铁膜形成对养分吸收的影响[J]. 安徽科技学院学报, 2021, 35(5): 47-52.
- DING Y, XING Y, REN ML. Effects of phosphorus on iron plaque on root surface of rice seedlings and nutritional absorption[J]. Journal of Anhui Science and Technology University, 2021, 35(5): 47-52 (in Chinese).
- [58] WATANAROJANAPORN N, BOONKERD N, TITTABUTR P, LONGTONGLANG A, YOUNG JPW, TEAUMROONG N. Effect of rice cultivation systems on indigenous arbuscular mycorrhizal fungal community structure[J]. Microbes and Environments, 2013, 28(3): 316-324.
- [59] ZHANG JX, LUO SS, MA LN, LIN XL, ZHANG JF, ZHANG JJ, LI XJ, WANG HB, TIAN CJ. Fungal community composition in sodic soils subjected to long-term rice cultivation[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2020, 66(10): 1410-1423.
- [60] PARANAVITHANA TM, MARASINGHE S, PERERA GAD, RATNAYAKE RR. Effects of crop rotation on

- enhanced occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi and soil carbon stocks of lowland paddy fields in seasonally dry tropics[J]. *Paddy and Water Environment*, 2021, 19(1): 217-226.
- [61] TIAN L, CHANG CL, MA LN, NASIR F, ZHANG JF, LI WQ, TRAN LSP, TIAN CJ. Comparative study of the mycorrhizal root transcriptomes of wild and cultivated rice in response to the pathogen *Magnaporthe oryzae*[J]. *Rice*, 2019, 12(1): 35.
- [62] BERNAOLA L, COSME M, SCHNEIDER RW, STOUT M. Belowground inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases local and systemic susceptibility of rice plants to different pest organisms[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 747.
- [63] TISARUM R, THEERAWITAYA C, SAMPHUMPHUANG T, POLISPITAK K, THONGPOEM P, SINGH HP, CHA-UM S. Alleviation of salt stress in upland rice (*Oryza sativa* L. ssp. *indica* cv. *Leum Pua*) using arbuscular mycorrhizal fungi inoculation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 348.
- [64] WISSUWA M, GONZALEZ D, WATTS-WILLIAMS SJ. The contribution of plant traits and soil microbes to phosphorus uptake from low-phosphorus soil in upland rice varieties[J]. *Plant and Soil*, 2020, 448(1/2): 523-537.
- [65] BAO XZ, WANG YT, OLSSON PA. Arbuscular mycorrhiza under water—carbon—phosphorus exchange between rice and arbuscular mycorrhizal fungi under different flooding regimes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 129: 169-177.
- [66] de ANDRADE SAL, DOMINGUES JR AP, MAZZAFERA P. Photosynthesis is induced in rice plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi and are grown under arsenate and arsenite stress[J]. *Chemosphere*, 2015, 134: 141-149.
- [67] GEWAILY S. Influence of arbuscular mycorrhizal (AMF) inoculation on the performance of Sakha 107 rice cultivar under different irrigation intervals[J]. *Environment, Biodiversity and Soil Security*, 2019, 3(2019): 119-130.
- [68] COSME M, STOUT MJ, WURST S. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices*) on the oviposition of rice water weevil (*Lissorhoptus oryzophilus*)[J]. *Mycorrhiza*, 2011, 21(7): 651-658.
- [69] ZHANG X, WU SL, REN BH, CHEN BD. Water management, rice varieties and mycorrhizal inoculation influence arsenic concentration and speciation in rice grains[J]. *Mycorrhiza*, 2016, 26(4): 299-309.
- [70] LI HY, SMITH FA, DICKSON S, HOLLOWAY RE, SMITH SE. Plant growth depressions in arbuscular mycorrhizal symbioses: not just caused by carbon drain?[J]. *New Phytologist*, 2008, 178(4): 852-862.
- [71] DIEDHIU AG, MBAYE FK, MBODJ D, FAYE MN, PIGNOLY S, NDOYE I, DJAMAN K, GAYE S, KANE A, LAPLAZE L, MANNEH B, CHAMPION A. Field trials reveal ecotype-specific responses to mycorrhizal inoculation in rice[J]. *PLoS One*, 2016, 11(12): e0167014.
- [72] KAMEL L, KELLER-PEARSON M, ROUX C, ANÉ JM. Biology and evolution of arbuscular mycorrhizal symbiosis in the light of genomics[J]. *New Phytologist*, 2017, 213(2): 531-536.
- [73] SUZUKI S, KOBAE Y, SISAPHAITHONG T, Tomioka R, TAKENAKA C, HATA S. Differential growth responses of rice cultivars to an arbuscular mycorrhizal fungus, *Funneliformis mosseae*[J]. *Journal of Horticulture*, 2015, 2(3): 142.
- [74] BERNAOLA L, CANGE G, WAY MO, GORE J, HARDKE J, STOUT M. Natural colonization of rice by arbuscular mycorrhizal fungi in different production areas[J]. *Rice Science*, 2018, 25(3): 169-174.
- [75] WANG YT, LI YW, BAO XZ, BJÖRN LO, Li SS, OLSSON PA. Response differences of arbuscular mycorrhizal fungi communities in the roots of an aquatic and a semiaquatic species to various flooding regimes[J]. *Plant and Soil*, 2016, 403(1): 361-373.
- [76] WANG YT, BAO XZ, LI SS. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on rice growth under different flooding and shading regimes[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 756752.
- [77] 马炬峰, 辛敏, 徐陈超, 祝琬莹, 毛传澡, 陈欣, 程磊. 丛枝菌根真菌与氮添加对不同根形态基因型水稻氮吸收的影响[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 728-737.
- MA JF, XIN M, XU CC, ZHU WY, MAO CZ, CHEN X, CHENG L. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen addition on nitrogen uptake of rice genotypes with different root morphologies[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(7): 728-737 (in Chinese).
- [78] WANG QF, ZHOU DP, CHU CB, ZHAO Z, ZHOU J, WU SH. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to rice-upland crop rotations in an 8-year paddy ecosystem[J]. *ESSOAr*, 2022.
- [79] JOHNSON NC, WILSON GWT, WILSON JA, MILLER RM, BOWKER MA. Mycorrhizal phenotypes and the law of the minimum[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1473-1484.
- [80] ZHANG X, WANG L, MA F, YANG JX, SU M. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on carbon and nitrogen distribution and grain yield and nutritional quality in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2017, 97(9): 2919-2925.
- [81] PANNEERSELVAM P, SAHOO S, SENAPATI A, KUMAR U, MITRA D, PARAMESWARAN C, ANANDAN A, KUMAR A, JAHAN A, NAYAK AK.

- Understanding interaction effect of arbuscular mycorrhizal fungi in rice under elevated carbon dioxide conditions[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2019, 59(12): 1217-1228.
- [82] ZHANG SJ, WANG L, MA F, BLOOMFIELD KJ, YANG JX, ATKIN OK. Is resource allocation and grain yield of rice altered by inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi?[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2015, 8(4): 436-448.
- [83] NARWAL E, ANNAPURNA K, CHOUDHARY J, SANGWAN S. Effect of arbuscular mycorrhizal fungal colonization on nutrient uptake in rice aerobic conditions[J]. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2018, 7(4): 1072-1093.
- [84] IQBAL MT, AHMED IAM, ISIK M, SULTANA F, ORTAŞ I. Role of mycorrhizae inoculations on nutrient uptake in rice grown under aerobic and anaerobic water management[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2021, 44(4): 550-568.
- [85] 陈雪. 丛枝菌根真菌对水稻硒吸收、积累的机理研究[D]. 南宁: 广西大学硕士学位论文, 2019.
- CHEN X. The mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on selenium uptake and accumulation in rice[D]. Nanning: Master's Thesis of Guangxi University, 2019 (in Chinese).
- [86] BEWKE GB. Review on integrated pest management of important disease and insect pest of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *World Scientific News*, 2018, 100: 184-196.
- [87] SHRINKHALA M. Study on the bioprotective effect of endomycorrhizae against *M. graminicola* in rice[D]. Leuven: Doctoral Dissertation of Catholic University of Leuven, 2001.
- [88] CAMPO S, MARTÍN-CARDOSO H, OLIVÉ M, PLA E, CATALA-FORNER M, MARTÍNEZ-EIXARCH M, SEGUNDO BS. Effect of root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi on growth, productivity and blast resistance in rice[J]. *Rice*, 2020, 13(1): 42.
- [89] GANIE SA, AHAMMED GJ. Dynamics of cell wall structure and related genomic resources for drought tolerance in rice[J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 40(3): 437-459.
- [90] CHAREESRI A, de DEYN GB, SERGEEVA L, POLTHANEE A, KUYPER TW. Increased arbuscular mycorrhizal fungal colonization reduces yield loss of rice (*Oryza sativa* L.) under drought[J]. *Mycorrhiza*, 2020, 30(2/3): 315-328.
- [91] DAS D, BASAR NU, ULLAH H, SALIN KR, DATTA A. Interactive effect of silicon and mycorrhizal inoculation on growth, yield and water productivity of rice under water-deficit stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2021, 44(18): 2756-2769.
- [92] PARVIN S, van GEEL M, YEASMIN T, VERBRUGGEN E, HONNAY O. Effects of single and multiple species inocula of arbuscular mycorrhizal fungi on the salinity tolerance of a Bangladeshi rice (*Oryza sativa* L.) cultivar[J]. *Mycorrhiza*, 2020, 30(4): 431-444.
- [93] NOROUZINIA F, ANSARI MH, AMINPANAH H, FIROZI S. Alleviation of soil salinity on physiological and agronomic traits of rice cultivars using arbuscular mycorrhizal fungi and *Pseudomonas* strains under field conditions[J]. *Revista de Agricultura Neotropical*, 2020, 7(1): 25-42.
- [94] ZHANG XH, ZHU YG, CHEN BD, LIN AJ, SMITH SE, SMITH FA. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to resistance of upland rice to combined metal contamination of soil[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2005, 28(12): 2065-2077.
- [95] SHAHABIVAND S, MAIVAN HZ, GOLTAPPEH EM, SHARIFI M, ALILOO AA. The effects of root endophyte and arbuscular mycorrhizal fungi on growth and cadmium accumulation in wheat under cadmium toxicity[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 60: 53-58.
- [96] CORNEJO P, PÉREZ-TIENDA J, MEIER S, VALDERAS A, BORIE F, AZCÓN-AGUILAR C, FERROL N. Copper compartmentalization in spores as a survival strategy of arbuscular mycorrhizal fungi in Cu-polluted environments[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 925-928.
- [97] 许隽, 胡浩, 曾艳, 曾奥, 贺月林, 唐少军, 杨祎, 雷平. 丛枝菌根真菌对镉胁迫水稻秧苗生长发育的影响[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2021, 49(10): 30-35, 45.
- XU J, HU H, ZENG Y, ZENG A, HE YL, TANG SJ, YANG Y, LEI P. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and development of rice seedlings under cadmium stress[J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2021, 49(10): 30-35, 45 (in Chinese).
- [98] LUO N, LI X, CHEN AY, ZHANG LJ, ZHAO HM, XIANG L, CAI QY, MO CH, WONG MH, LI H. Does arbuscular mycorrhizal fungus affect cadmium uptake and chemical forms in rice at different growth stages?[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 599/600: 1564-1572.
- [99] SHARMA S, SINGH N, KAPOOR R. Arbuscular mycorrhizal fungi in redeeming arsenic toxicity in plants[A]//VARMA A, PRASAD R, TUTEJA N. *Mycorrhiza-Eco-Physiology, Secondary Metabolites, Nanomaterials*[M]. Cham: Springer, 2017: 107-133.
- [100] MALDONADO-MENDOZA IE, HARRISON MJ. *RiArsB* and *RiMT-11*: two novel genes induced by arsenate in arbuscular mycorrhiza[J]. *Fungal Biology*,

- 2018, 122(2/3): 121-130.
- [101] SPAGNOLETTI F, LAVADO RS. The arbuscular mycorrhiza *Rhizophagus intraradices* reduces the negative effects of arsenic on soybean plants[J]. *Agronomy*, 2015, 5(2): 188-199.
- [102] MITRA D, DJEBAILI R, PELLEGRINI M, MAHAKUR B, SARKER A, CHAUDHARY P, KHOSHURU B, GALLO MD, KITOUNI M, BARIK DP, PANNEERSELVAM P, das MOHAPATRA PK. Arbuscular mycorrhizal symbiosis: plant growth improvement and induction of resistance under stressful conditions[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2021, 44(13): 1993-2028.
- [103] LI H, CHEN XW, WONG MH. Arbuscular mycorrhizal fungi reduced the ratios of inorganic/organic arsenic in rice grains[J]. *Chemosphere*, 2016, 145: 224-230.
- [104] DOLPHEN R, THIRAVETYAN P. Reducing arsenic in rice grains by leonardite and arsenic-resistant endophytic bacteria[J]. *Chemosphere*, 2019, 223: 448-454.
- [105] GONZÁLEZ-CHÁVEZ MDCA, del PILAR ORTEGA-LARROCEA M, CARRILLO-GONZÁLEZ R, LÓPEZ-MEYER M, XOCONOSTLE-CÁZARES B, GOMEZ SK, HARRISON MJ, FIGUEROA-LÓPEZ AM, MALDONADO-MENDOZA IE. Arsenate induces the expression of fungal genes involved in As transport in arbuscular mycorrhiza[J]. *Fungal Biology*, 2011, 115(12): 1197-1209.
- [106] WEN ZH, CHEN YX, LIU ZQ, MENG J. Biochar and arbuscular mycorrhizal fungi stimulate rice root growth strategy and soil nutrient availability[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2022, 113: 103448.
- [107] ZHANG X, WANG L, MA F, YANG JX. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on CH₄ emissions from rice paddies[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2017, 19(1): 39-45.
- [108] ZHANG X, WANG L, MA F, SHAN D. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on N₂O emissions from rice paddies[J]. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2015, 226(7): 222.
- [109] IPCC. *Climate change 2013-the physical science basis*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2014: 465-570.
- [110] DING LJ, CUI HL, NIE SA, LONG XE, DUAN GL, ZHU YG. Microbiomes inhabiting rice roots and rhizosphere[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2019, 95(5): f040.
- [111] IPCC. *Climate Change 2007-The Physical Science Basis*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [112] LI YY, CHAPMAN SJ, NICOL GW, YAO HY. Nitrification and nitrifiers in acidic soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 290-301.
- [113] YOSHIDA M, ISHII S, OTSUKA S, SENOO K. Temporal shifts in diversity and quantity of nirS and nirK in a rice paddy field soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(10): 2044-2051.
- [114] YOSHIDA M, ISHII S, OTSUKA S, SENOO K. nirK-harboring denitrifiers are more responsive to denitrification-inducing conditions in rice paddy soil than nirS-harboring bacteria[J]. *Microbes and Environments*, 2010, 25(1): 45-48.
- [115] 郝志鹏, 谢伟, 陈保冬. 丛枝菌根真菌在农业中的应用: 研究进展与挑战[J]. *科技导报*, 2022, 40(3): 87-98.
- HAO ZP, XIE W, CHEN BD. Application of arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture: research progress and challenges[J]. *Science & Technology Review*, 2022, 40(3): 87-98 (in Chinese).
- [116] OKONJI CJ, SAKARIYAWO OS, OKELEYE KA, OSUNBIYI AG, AJAYI EO. Effects of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on soil properties and yield of selected rice varieties[J]. *Journal of Agricultural Sciences*, 2018, 63(2): 153-170.
- [117] HOSEINZADE H, ARDAKANI MR, SHAHDI A, ASADI RAHMANI H, NOORMOHAMMADI G, MIRANSARI M. Rice (*Oryza sativa* L.) nutrient management using mycorrhizal fungi and endophytic *Herbaspirillum seropedicae*[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 15(6): 1385-1394.
- [118] PREMKUMARI SM, PRABINA BJ. Impact of the mixed consortium of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on the growth and yield of rice (*Oryza Sativa* L.) under the system of rice intensification (SRI)[J]. *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*, 2017, 2(2): 881-885.
- [119] BEURA K, PRADHAN AK, GHOSH GK, KOHLI A, SINGH M. Root architecture, yield and phosphorus uptake by rice: response to rock phosphate enriched compost and microbial inoculants[J]. *International Research Journal of Pure and Applied Chemistry*, 2020, 21(19): 33-39.
- [120] BABY UI, MANIBHUSHANRAO K. Influence of organic amendments on arbuscular mycorrhizal fungi in relation to rice sheath blight disease[J]. *Mycorrhiza*, 1996, 6(3): 201-206.
- [121] RUIZ-SÁNCHEZ M, ARMADA E, MUÑOZ Y, GARCÍA de SALAMONE IE, AROCA R, RUIZ-LOZANO JM, AZCÓN R. *Azospirillum* and arbuscular mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(10): 1031-1037.