

# 水稻根际细菌与丛枝菌根真菌互作的机制与进展

张丹<sup>1</sup>, 谢源博<sup>1,2</sup>, 常晶晶<sup>2\*</sup>

1 长春大学 园林学院, 吉林 长春

2 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 吉林 长春

张丹, 谢源博, 常晶晶. 水稻根际细菌与丛枝菌根真菌互作的机制与进展[J]. 微生物学报, 2026, 66(7): 3219-3232.

ZHANG Dan, XIE Yuanbo, CHANG Jingjing. Mechanisms and recent advances in cross-kingdom interactions between rhizosphere bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi of rice[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2026, 66(7): 3219-3232.

**摘 要:** 水稻作为全球种植面积最广、总产量最高的作物之一, 其产量稳定性直接关系到全球粮食安全。作为典型的菌根作物, 水稻根系被丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizas fungi, AMF)定殖后, 生长态势与抗逆性显著提升; 而根际细菌作为根际微生态的另一重要生物类群, 与 AMF 的协同作用为优化水稻生产提供了重要途径。本文综述了 AMF 与根际细菌的互作研究进展, 明确二者通过协同效应, 在促进水稻生长、提升养分吸收效率、增强环境耐受性等方面发挥核心作用, 对维持根际生态平衡与生物多样性具有重要意义。然而, 现有关于二者协同效应的研究多在受控条件下开展, 难以适配自然田间环境的复杂性。基于此, 本文提出针对性建议: 借助宏基因组等多组学、同位素示踪等技术手段解析 AMF-细菌互作的分子机制; 应用上应开展长期的田间定位试验, 筛选出优良的符合菌剂; 优化调控条件实现 AMF 的规模化繁殖; 突破 AMF 大田繁殖的瓶颈, 为推动该技术在农业生产中的实际应用提供理论支撑。

**关键词:** 根际有益细菌; 合成微生物组; 跨界协作; 养分循环; 抗逆增效

资助项目: 国家自然科学基金(32401436, U22A20593); 国家重点研发计划(2024YFD1501004); 吉林省自然科学基金优秀青年基金(20250101030JJ); 中国博士后科学基金(2024M753212)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32401436, U22A20593), the National Key Research and Development Program of China (2024YFD1501004), the Excellent Young Scientists Fund of the Jilin Provincial Natural Science Foundation (20250101030JJ), and the China Postdoctoral Science Foundation (2024M753212).

\*Corresponding author. E-mail: changjingjing@iga.ac.cn

Received: 2026-01-05; Accepted: 2026-04-13; Published online: 2026-05-09

# Mechanisms and recent advances in cross-kingdom interactions between rhizosphere bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi of rice

ZHANG Dan<sup>1</sup>, XIE Yuanbo<sup>1,2</sup>, CHANG Jingjing<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> College of Landscape Architecture, Changchun University, Changchun, Jilin, China

<sup>2</sup> Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun, Jilin, China

**Abstract:** Rice is one of the most widely cultivated and highest-yielding crops worldwide, and its yield stability is closely linked to global food security. As a typical mycorrhizal crop, rice exhibits enhanced growth and stress tolerance after colonization of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). Rhizosphere bacteria, a major component of the rhizosphere microbiome, interact synergistically with AMF, collectively contributing to enhanced nutrient acquisition and improved rice performance. This review summarizes recent advances in the interactions between AMF and rhizosphere bacteria. We highlight that their synergistic interactions regulate rice growth, nutrient acquisition, and stress tolerance, which contribute to the ecosystem stability and biodiversity of the rhizosphere. However, most available studies on the interactions between AMF and rhizosphere bacteria have been conducted under controlled conditions, which limits their applicability to the complex natural field environments. Therefore, this review proposes several suggestions for future research. First, utilize multi-omics technologies such as metagenomics and isotope tracing techniques to elucidate the molecular mechanisms underlying the AMF-bacterial interaction. Second, in practical applications, long-term field positioning trials should be conducted to screen out superior microbial agents that meet the requirements. Finally, optimize regulatory conditions to achieve large-scale propagation of AMF and overcome the bottleneck in AMF field propagation provides theoretical support for promoting the practical application of this technology in agricultural production.

**Keywords:** rhizosphere beneficial bacteria; synthetic microbiome; cross-kingdom interaction; nutrient cycling; stress resistance and growth promotion

水稻作为全球重要的粮食作物，是世界上50%以上人口的主要粮食来源<sup>[1]</sup>，其种植效益直接关系到国家粮食安全和农业经济发展<sup>[2]</sup>。根际是围绕水稻根部的核心区域，其中蕴藏着大量与水稻根系相互作用的微生物，对维持水稻健康生长和提高生产力具有重要作用<sup>[3]</sup>。值得注意的是，水稻作为典型的菌根作物，其生长发育与菌根真菌的形成及功能密切相关。

菌根是真菌与高等植物形成的共生体，是

自然界最普遍的共生形式之一<sup>[4]</sup>，具有活化根际营养元素、提高植物养分吸收效率、增强植物抗逆与抗病能力、改善根际环境等功能<sup>[5]</sup>。依据共生真菌与植物种类所形成的共生体系特点，菌根可分为四大类：外生菌根(ecto-mycorrhizas, ECM)、丛枝菌根(arbuscular mycorrhizas, AM)、兰科菌根(orchid mycorrhizas, ORM)和杜鹃花类菌根(ericoid mycorrhizas, ERM)<sup>[6]</sup>。土壤中能与植物根系形成互惠共生体的真菌称为菌根真菌

(mycorrhizal fungi)<sup>[7]</sup>。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizas fungi, AMF)是分布最广泛的菌根真菌,能与超过 85% 的维管植物建立共生关系<sup>[8]</sup>。AMF 的孢子通常潜伏于土壤中,在环境条件适宜时萌发并发育为菌丝体。在与植物的互作过程中,宿主植物根系分泌的特定物质可促进 AMF 孢子萌发;孢子萌发后,先经历菌丝生长阶段,再通过菌根分枝形成附着孢子并附着于植物根系表面,最终建立共生关系,菌丝体随之在宿主植物根内及根际扩展生长<sup>[9]</sup>。

与植物根系一样,AMF 也被根际微生物群落紧密包裹,其中对 AMF 生长发育具有积极促进作用的菌丝际细菌被称为菌根辅助细菌(mycorrhization helper bacteria, MHB)。研究表明,MHB 可促进 AMF 孢子萌发、刺激 AMF 菌丝生长,并提高 AMF 的定殖效率<sup>[10]</sup>。同样作为根际有益微生物的植物根际促生细菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)也是根际微生物组不可或缺的组成部分,这类菌群能够促进植物养分吸收、抑制病原物,对维持土壤健康和植物生长至关重要<sup>[11]</sup>。近年来,诸多受控试验表明,AMF 与根际细菌的互作可显著促进植物生长并提升产量。本文围绕 AMF 与根际细菌跨界互作这一主题,系统梳理了国内外最新研究进展,重点探讨了该互作体系在促进水稻生长、提高养分吸收效率、增强抗逆性与抗病性等方面的重要作用,解析了 AMF 与根际细菌互作机制在水稻生产中的应用潜力,并对二者互作体系的研究前景进行了展望。未来研究亟须从受控环境走向复杂多变的大田自然条件,以突破实际农业环境中的应用瓶颈,挖掘可应用于田间的潜在靶向微生物资源,深入解析 AMF 与根际细菌的跨界协作机制,提高作物抗性 & 养分吸收能力,为农业可持续发展提供解决思路。

# 1 丛枝菌根真菌生物学特性及其在水稻生产中的应用

## 1.1 丛枝菌根真菌结构与功能

丛枝菌根真菌(AMF)在 4.6 亿年前就已存在,并在植物进化过程中扮演着关键角色<sup>[12]</sup>。AMF 属于球囊菌门(*Glomeromycota*)球囊菌纲(*Glomeromycetes*),目前已知包含 4 个目,即球囊霉目(*Glomerales*)、原囊霉目(*Archaeosporales*)、类球囊霉目(*Paraglomerales*)、多样孢囊霉目(*Diversisporales*),涵盖 14 科 27 属 300 余种<sup>[13]</sup>。AMF 能与 80% 的被子植物根系形成共生关系,其中包括玉米、小麦、水稻等主要农作物<sup>[14]</sup>。AMF 与宿主植物形成共生关系后呈现出典型的互惠特征:AMF 通过改善植物生长环境、促进养分循环和水分吸收,增强植物对环境的耐受性与抗逆性;植物则为 AMF 提供生长所需的碳源<sup>[15]</sup>。丛枝菌根的核心特征是在植物根内产生“丛枝”结构<sup>[16]</sup>——这是 AMF 与宿主植物进行物质和能量交换的关键场所。其形成过程为:AMF 借助植物根表面形成的附着枝接触根系,侵入根系表层细胞后在根组织细胞中不断穿梭扩展,最终经根系皮层各细胞的持续分化形成类似树叉状的结构<sup>[17]</sup>。由于 AMF 大多不具有宿主专一性,一种真菌可定殖于多种植物根系,一种植物根系也可被多种真菌定殖,且菌丝间能相互融合,因此在土壤中形成了错综复杂的菌丝网络<sup>[18]</sup>。与宿主植物共生后,AMF 的根外菌丝广泛分枝,可延伸至根系表面 10 cm 左右的土壤中,使吸收空间扩大数十倍,通过形成菌丝网络显著增强宿主植物对土壤中营养元素的吸收能力<sup>[19]</sup>。同时,AMF 可促进植物根系产生特定的根系分泌物,招募土壤微生物群落并与其协同作用,进一步提升植物根系养分吸收效率<sup>[20]</sup>。

作为植物与土壤之间的关键介质,AMF 可吸收土壤中的营养物质并转运给植物,其根外菌丝表面还可定殖具有固氮、解磷等促生功能

的细菌,协同增强宿主植物的养分吸收能力<sup>[21]</sup>。例如,早期研究发现 AMF 可定殖于豆科植物根瘤上,将营养元素直接输入根瘤内部,从而提高豆科植物的固氮能力<sup>[22]</sup>。植物体内约 20% 的氮通过 AMF 根外菌丝摄取,AMF 可吸收铵态氮和硝态氮,并将氮素供给植物利用<sup>[23]</sup>。AMF 根外菌丝还可吸收并利用甘氨酸、丙氨酸、精氨酸等氨基酸态有机氮<sup>[24]</sup>。AMF 还具备分解和转化土壤中有机氮的能力,通过提高蛋白酶、脲酶活性将复杂有机质转化为可供植物吸收的小分子物质<sup>[25]</sup>。在磷素吸收方面,AMF 与植物根系共生时可通过分泌有机酸等物质调节根际环境,活化难溶性磷酸盐<sup>[26]</sup>;菌丝分泌物中的果糖和葡萄糖能促进解磷细菌生长,提高磷酸酶活性,增强土壤磷的有效性<sup>[27]</sup>。同时,根外菌丝还可加强宿主植物根际解磷细菌对有机磷的转化与运输,提高磷素有效性<sup>[28]</sup>。AMF 根外菌丝的延伸不仅增强了植物对矿质元素的吸收,还可降低植物根系的碳矿化速率,从而提高植物碳素利用效率,促进生长<sup>[29]</sup>。此外,与 AMF 共生的植物叶片净光合速率等指标也显著提高<sup>[30]</sup>。在生理代谢与基因调控层面,AMF 可参与宿主相关代谢过程,促进植物营养吸收和地上生物量的增加<sup>[31]</sup>。上述作用充分体现了 AMF 在植物生长发育中的重要地位,也为其与根际细菌的协同研究奠定了基础。

## 1.2 丛枝菌根真菌在水稻生产中的应用

研究发现,施用生物有机肥可有效提高稻田土壤养分含量,进而通过提升土壤肥力促进水稻增产<sup>[32]</sup>。相比之下,利用微生物与植物的共生关系改良和恢复稻田土壤是一种绿色、高效的方法,已成为近年来的研究热点。水稻是典型的菌根作物,丛枝菌根真菌作为水稻最重要的共生体之一,对水稻生长具有重要意义<sup>[33]</sup>。与 AMF 共生的水稻具有良好的水分和养分状况,与未接种 AMF 的水稻相比表现出明显的生长优势和抗逆性<sup>[34]</sup>。此外,AMF 产生的大量根外菌丝还可为水稻根际微生物提供适宜的栖息

与繁殖场所,间接调节根际微生物环境<sup>[35]</sup>。早期受技术限制,多数研究认为稻田因长期处于缺氧状态,极少或不存在 AMF<sup>[36]</sup>。然而,随着研究手段的不断升级,尤其是高通量测序技术的快速发展,越来越多的研究证实 AMF 在稻田系统中广泛存在。这可能与水稻根系发达的通气组织密切相关,该结构可通过根系泌氧在根际形成局部有氧微环境,从而间接调控 AMF 的定殖与活性<sup>[37]</sup>。在互作共生过程中,AMF 通过庞大的根外菌丝网络扩大水稻根系吸收面积,同时其分泌的有机酸、磷酸酶等可加速有机磷、有机氮的矿化,使其转化为植物可吸收的无机形态,为水稻提供氮、磷等关键矿质养分<sup>[38]</sup>;反过来,水稻通过光合作用合成的碳水化合物为 AMF 生长提供能量。

AMF 还能增强水稻的抗病与抗逆能力。接种 AMF 可通过提高生长素和水杨酸含量诱导水稻相关防御蛋白的合成,从而增强水稻对稻瘟病菌的防御能力<sup>[39]</sup>。水稻对盐胁迫极为敏感,接种 AMF 可显著提升其耐盐碱能力。AMF 既可通过调控钠离子向地上部分的转运、维持体内离子平衡以增强水稻耐盐性<sup>[40]</sup>,也能通过提高水稻光合效率缓解盐胁迫危害<sup>[41]</sup>。接种 AMF 可使水稻植株保持较高的钾钠比,其机制在于 AMF 菌丝在吸收和运输养分过程中充当了第一道屏障,优先吸收钾、钙等有益离子并阻碍钠离子进入植株,从而缓解盐胁迫<sup>[42]</sup>;此外,接种 AMF 后植物水分利用效率和蒸腾速率显著提高,且通过 AMF 庞大的根外菌丝网络促进水稻对土壤中氮、磷、铁、镁等元素的吸收,使叶片维持较高的叶绿素含量<sup>[43]</sup>。AMF 还可通过调节水稻组织中生长素、脱落酸、赤霉素等激素水平,缓解盐胁迫危害<sup>[44]</sup>。与 AMF 共生还可缓解干旱和重金属胁迫对水稻的影响。例如,在干旱胁迫下,接种 AMF 的水稻植株在株高、根长、侧根数和叶片数等方面均显著优于未接种植株<sup>[45]</sup>。在镉污染条件下,接种 AMF 可促进水稻生长和养分吸收,降低镉积累并提高耐镉

性<sup>[46]</sup>。综上所述, AMF 在水稻生长发育中扮演着不可替代的重要角色。

## 2 水稻根际细菌和丛枝菌根真菌的互作机制

如图 1 所示, 水稻根际定殖了包括细菌和真菌在内的多种微生物, 共同构成了水稻根际微生态环境。其中, AMF 与水稻根际微生物之间的相互作用是影响水稻生长和土壤特性的关键因素之一。在根际细菌中, 存在一些有益类群, 与 AMF 类似, 均具有改善植物营养供应、调节植物激素、增强植物抗逆与抗病能力等功能。根际细菌同样对水稻生长和胁迫缓解具有重要作用, 是宝贵的微生物资源。

### 2.1 水稻根际细菌和丛枝菌根真菌互作促进养分吸收和物质交换

植物的正常生长发育依赖氮、磷、钾等多

种矿质元素的持续供给。土壤养分的活化、吸收与转运是 AMF 与根际细菌协同合作的核心环节。二者通过协同调控水稻对碳、氮、磷等关键营养元素的吸收和转运过程, 显著提升土壤养分利用效率, 进而形成稳定且高效的互利共生体系, 对水稻的生长与健康具有重要作用<sup>[47]</sup>。

AMF 和根际细菌可通过协同活化土壤矿质养分, 满足水稻生长的营养需求。土壤中的营养物质大多以难溶性化合物形式存在, 难以被水稻直接吸收利用, 其有效转化高度依赖酶的催化作用<sup>[48]</sup>。AMF 自身虽不具备合成分解土壤难溶性养分相关酶的能力, 但其能够促进土壤微生物分泌多种酶, 包括纤维素酶、脲酶、蛋白酶<sup>[49]</sup>、硝酸还原酶、酸性磷酸酶<sup>[50]</sup>、碱性磷酸酶等<sup>[51]</sup>。其中, 蛋白酶和脲酶参与有机氮向无机氮的转化过程, 酶活水平直接决定了氮素转化的强度; 酸性磷酸酶等可将难溶性磷酸盐

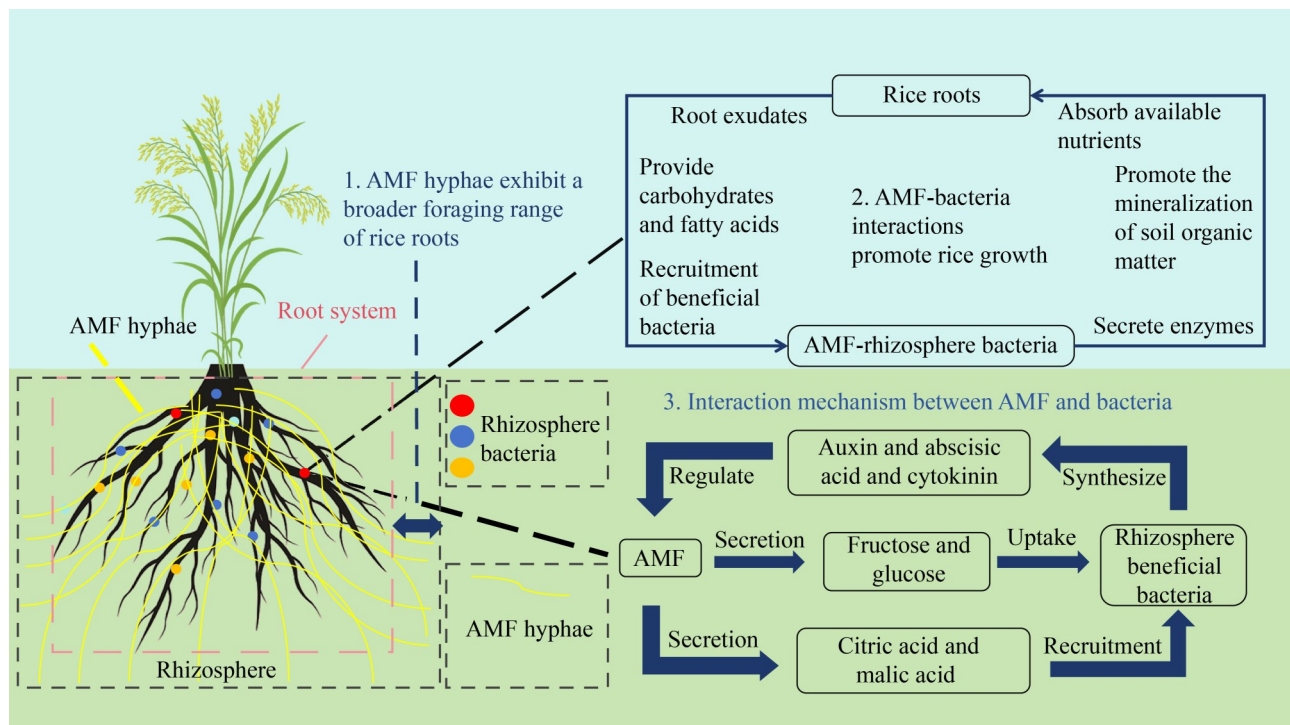


图1 AMF与根际细菌在水稻根际互作机制图

Figure 1 Mechanisms of cross-kingdom interactions between AMF and rhizosphere bacteria in the rice rhizosphere.

降解为可利用的可溶性磷<sup>[52]</sup>,有效缓解水稻生长过程中的磷素限制。此外,当水稻体内磷供应充足时,AMF与固氮菌之间可互为对方提供重要养分,对水稻健康生长具有显著促进作用<sup>[53]</sup>。AMF与水稻形成共生体系后可通过分泌代谢物改善根际微环境,为根际微生物提供适宜的生存与定殖环境,进一步强化养分活化与吸收能力。AMF在生长过程中产生的果糖、葡萄糖等相对分子质量较低的化合物可直接被解磷菌等细菌吸收利用,显著改善其在土壤中的存活与增殖能力<sup>[54]</sup>。同时,AMF发达的根外菌丝网络可为根际细菌提供稳定的定殖场所,减少土著微生物的竞争与排斥,提升外源功能菌的定殖效率<sup>[55]</sup>。盆栽试验证实,AMF和解磷菌联合接种可显著增加土壤有效磷含量和植株磷含量,且增效效果优于单一接种,表现出明显的协同效应<sup>[56]</sup>。

土壤中碳源的可利用性是决定根际微生物丰度与活性的关键因素。AMF的根外菌丝能够在其表面富集较高浓度的有机碳,为微生物提供重要的碳源支持<sup>[57]</sup>。同时,AMF与水稻共生后可促进根系结构发育,构建更为复杂的根际微环境,从而为微生物提供良好的栖息场所,促使根际细菌依附于根系周围并形成生物膜,以增强自身的环境耐受性和抗逆能力<sup>[58]</sup>。此外,AMF分泌的柠檬酸、苹果酸等有机酸还能定向招募特定功能细菌,维持根际微生物群落结构稳定,优化水稻根际生态环境,保障水稻正常生长发育<sup>[59]</sup>。基于AMF和根际细菌的功能特征,单一菌株菌剂功能相对单一,难以满足水稻生长过程中对多种养分获取与环境适应的综合需求;而AMF与根际细菌构建的互作体系<sup>[60]</sup>则可通过功能互补,更高效地促进土壤养分活化、改善根际环境,进而保障水稻稳产。

## 2.2 水稻根际细菌和丛枝菌根真菌互作增强环境耐受与抗盐能力

AMF是水稻根际微生态系统的重要组成成分,

在提升水稻非生物胁迫抗性方面发挥关键作用,尤其在增强水稻耐盐性方面表现突出<sup>[61]</sup>。近年来,在盐碱地上种植水稻已成为改良恶劣环境的重要手段。但在盐碱土环境下,高盐胁迫会严重抑制水稻根系的水分吸收效率,干扰植株正常的新陈代谢过程<sup>[62]</sup>;同时,盐胁迫还会诱导水稻气孔关闭,降低光合效率,最终造成水稻生长受阻、产量降低<sup>[63]</sup>。现有研究证实,盐胁迫条件下,将AMF与根际促生细菌联合接种能够有效提升水稻的生长势与生理活性,维持产量稳定<sup>[64]</sup>。二者协同作用的核心机制主要体现在缓解离子毒害、促进养分和水分吸收、提升光合效率<sup>[65]</sup>等方面。

盐碱土中过量的盐分离子会造成水稻体内离子稳态失衡,引发渗透胁迫,促使水稻过量积累 $\text{Na}^+$ <sup>[66]</sup>。由于离子间的拮抗效应,水稻对 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 等必需矿质元素的吸收会被显著抑制,进一步破坏体内离子平衡,加剧细胞损伤甚至导致植株死亡<sup>[67]</sup>。在盐碱胁迫下,AMF可与根际细菌协同作用,减轻毒害离子对水稻的损伤。AMF的根外菌丝能够直接拦截根系对 $\text{Na}^+$ 的吸收,将 $\text{Na}^+$ 滞留于菌丝结构内,降低植株体内 $\text{Na}^+$ 富集量<sup>[68]</sup>。同时,AMF菌根的定殖还会增加对 $\text{K}^+$ 的吸收,缓解盐碱胁迫的毒害作用<sup>[69]</sup>。AMF可通过优化水稻根系形态结构,借助根外菌丝与水稻根系形成的庞大菌丝网络,强化水分吸收与运输能力,缓解盐胁迫造成的生理干旱<sup>[70]</sup>;根际细菌的定殖和功能发挥通常受AMF调控,例如芽孢杆菌属(*Bacillus*)及耐盐节杆菌(*Arthrobacter halodurans*)等菌株对AMF根外菌丝分泌的糖类物质具有明显趋化性<sup>[71]</sup>,可在菌丝表面高效定殖和增殖。根际细菌通过加速土壤有机质矿化分解,持续为根系提供能量与营养底物,保障根系生理代谢正常进行;AMF依靠菌丝网络拓展根系吸收空间,扩大养分摄取范围,促进水稻植株物质合成与积累<sup>[72]</sup>。二者形成稳定的协同关系,共同优化水稻根际微环境,提升水稻耐盐能力。相关研

究表明, 荧光假单胞菌与 AMF 联合接种可通过提升还原性酶活性增强水稻抗氧化能力, 同时调节  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  平衡, 有效缓解盐胁迫伤害, 显著提升水稻籽粒产量<sup>[73]</sup>。假单胞菌可通过提升细胞活力和相关酶活性抑制盐碱胁迫下水稻根系、叶、芽的细胞凋亡; 而 AMF 则通过增强土壤颗粒的团聚作用改善根际土壤结构, 促进养分吸收, 为水稻抵御盐胁迫提供物质保障<sup>[74]</sup>。二者功能互补、协同增效, 为盐碱地水稻高效栽培提供了重要的微生态调控思路。

### 2.3 水稻根际细菌和丛枝菌根真菌互作介导植物激素平衡和信号交流

AMF 和根际细菌调节植物激素是增强植物生长的核心机制之一<sup>[75]</sup>。吡啶乙酸、细胞分裂素、脱落酸、赤霉素等内源激素贯穿水稻生长代谢全程, 对根系发育、养分吸收及逆境适应均起到关键作用<sup>[76]</sup>。AMF 和根际细菌可通过调节水稻激素合成途径、改善体内激素水平等方式优化根系结构、调节生长节律, 进而提升水稻对胁迫的耐受能力<sup>[77]</sup>。

在促生长调控层面, 固氮菌、解磷菌等根际细菌能够直接合成吡啶乙酸、赤霉素、细胞分裂素等生长类激素<sup>[78]</sup>, AMF 则可上调水稻激素合成相关基因的表达, 并改善矿质养分供应状况, 二者协同作用促进水稻根系伸长、侧根分化与根毛发生, 有效扩大根系养分吸收面积<sup>[79]</sup>。AMF 能够诱导水稻激素的合成与积累, 而植物激素又能作为信号分子反向调控 AMF 的定殖与共生过程, 形成双向信号反馈<sup>[80]</sup>。研究证实, 根际溶磷细菌能够分泌生长素和赤霉素, 对水稻根系构建具有显著促进作用<sup>[81]</sup>。这些细菌分泌的激素还可促进根系分泌物释放, 为 AMF 和其他根际微生物的定殖与增殖提供充足碳源。在低磷环境下, 水稻会降低细胞分裂素合成, 进而诱导 AMF 菌丝生长和定殖<sup>[82]</sup>, 强化磷素吸收效率。

针对淹水缺氧等特殊环境, 水稻主要依赖

乙烯信号通路完成逆境适应。研究表明, 根际细菌可通过代谢乙烯合成前体 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC), 将其分解为  $\alpha$ -酮丁酸和氨, 缓解乙烯过量带来的负面影响<sup>[83]</sup>; AMF 则可促进水稻不定根发生和通气组织的形成, 二者功能互补, 共同提升水稻的耐淹抗逆能力。脱落酸作为核心逆境调控激素, 参与水稻胁迫感知与水分平衡调节, AMF 和根际细菌可通过调控脱落酸合成水平降低气孔导度和水分蒸腾速率, 从而减少水分流失, 增强抗旱能力<sup>[84]</sup>。在生物胁迫防御中, AMF 的定殖可促进茉莉酸、水杨酸的合成, 提升水稻抗病水平; 同时, 根际细菌诱导的系统抗性可进一步拓宽水稻对病原菌的广谱防御能力, 形成多层次的抗病调控网络<sup>[85]</sup>。

## 3 AMF 与水稻根际细菌在水稻生产中的应用现状

随着全球粮食需求持续增长, 绿色可持续的增产技术成为水稻生产的重要发展方向<sup>[86]</sup>。依托根际有益微生物改善水稻生长、提升养分利用效率、增强抗逆能力已成为一种极具潜力、绿色高效的方法<sup>[87]</sup>。现有研究表明, AMF 与根际细菌联合应用在水稻栽培中展现出良好的应用潜力。例如, AMF 与生物炭联合施用于水稻, 可有效促进水稻磷循环并增加叶片磷含量<sup>[88]</sup>。基于不同功能的一种或多种菌株制成微生物菌剂, 能够针对性调控水稻根际微环境, 进一步推动水稻生长和产量提升<sup>[89]</sup>。

在养分吸收利用方面, AMF 与根际细菌的协同作用效果显著。解磷细菌能够活化土壤中难溶性磷, AMF 则通过菌丝网络扩大吸收范围, 二者联合可有效降低磷肥施用量; 再配合固氮类细菌, 还可实现氮肥减施而产量不受影响<sup>[90]</sup>。同时, 该复合微生物体系还能促进水稻对硒元素的吸收与转运, 缓解镉、铜、钼等元素对水稻生长的抑制作用<sup>[91]</sup>。在逆境胁迫和病害防控

中, AMF 与根际细菌的联合应用同样表现突出。AMF 与根系细菌的协同作用可显著增强水稻耐低温、耐盐碱等能力。研究发现, AMF 与菌根辅助细菌(myccorrhization helper bacteria, MHB)联合施用, 通过优化渗透平衡、调节激素、增强抗氧化系统等途径显著提高了水稻在低温胁迫下的耐受力<sup>[92]</sup>。在重金属污染环境, AMF 可改善根系离子平衡, 根际细菌则通过分泌有机酸等物质诱导水稻降低对镉、铅等金属离子的吸收<sup>[93]</sup>。此外, 芽孢杆菌、假单胞菌等根际细菌与 AMF 配合, 可借助生态位竞争和诱导系统抗性等方式有效降低水稻土传病害的发生概率<sup>[94]</sup>。

当前, AMF 和根际细菌在促进水稻养分吸收、增逆减灾、病害防控等方面已得到初步验证。二者的协同互作为水稻绿色高效栽培提供了可靠方案, 也为稻田可持续生产提供了重要的理论与技术支撑。

## 4 总结与展望

尽管水稻根际细菌与 AMF 的协同作用已展现出良好的促生和增产潜力, 但其作用机制仍存在诸多未解问题, 相关研究从实验室向田间的转化面临多方面限制。AMF 与根际细菌的跨界协同涉及土壤、微生物、植物多个层面, 构成高度复杂的动态网络体系, 目前尚未形成系统清晰的框架。现有研究对菌丝网络与根际微生物群落的互作规律认识仍较为有限, 尤其是在植物关键基因如何调控菌根共生过程、AMF 如何联合其他有益微生物协同调节土壤生态功能等核心问题上仍缺乏明确结论。同时, 微生物鉴定手段存在明显局限: 传统基于真菌孢子形态的分类方法依赖经验且分辨率有限, 难以准确反映群落结构; 分子鉴定虽然可以获得真菌个体基因组信息, 但对复杂根际微生物群落的组成和功能潜力挖掘仍不充分。从应用角度来看, 当前研究多基于可控的室内环境开展, 与田间复杂环境存在较大差异。自然条件下的

生物胁迫和非生物胁迫均会显著改变 AMF 与根际细菌的互作强度和模式, 易导致室内增效效果在田间难以体现, 二者联合的真实增产潜力仍需田间进行大量试验验证。此外, 不同土壤类型、水稻品种以及栽培方式对该互作体系的响应差异显著, 进一步限制了该互作体系在生产中的推广应用。

针对当前水稻根际细菌与 AMF 互作研究存在的不足, 未来需从机理解析和应用落地 2 个层面推进。如图 2B 所示, 在互作机理方面, 首先应借助宏基因组、转录组、代谢组等多组学技术解析 AMF-细菌互作过程中的代谢路径、养分运输和抗逆响应的核心基因模块, 阐明 AMF-细菌组合协同互作的分子对话机制。同时, 稳定同位素示踪技术(如  $^{13}\text{C}$ 、 $^{15}\text{N}$  标记)在追踪碳、氮元素于植物、AMF、细菌体系中的流动方面展现出重要潜力, 为理解物质交换机制提供了直接证据。当前研究逐渐关注基因和信号分子, 如根系分泌物、有机酸及挥发性有机物在微生物招募与互作中的调控作用, 以及菌丝网络作为“地下信息通道”在物质运输与信号传递中的功能。此外, 合成微生物群落(synthetic community, SynCom)的构建为解析 AMF 与特定功能细菌之间的协同机制提供了可控模型体系, 有助于从复杂群落中提炼关键互作关系。

在田间应用方面(图 2C), 需要开展长期田间定位试验, 综合考量不同土壤类型、不同水稻品种, 以及 pH、养分状况和气候条件等因素, 筛选具有稳定促生效应的 AMF-细菌复合微生物制剂。同时, 遵循功能互补原则, 利用微生物合成技术优化菌株搭配, 打造定殖能力强、环境稳定性高的 AMF-细菌功能组合, 开发出新型复合菌剂, 为绿色农业和可持续生产提供理论支撑。如图 2A 所示, AMF 无法进行纯培养, 其规模化繁殖需要长期依赖宿主植物共生体系。若想实现大规模扩繁, 核心在于构建低磷、高通气且温度适宜的土壤环境。在整个发育期内

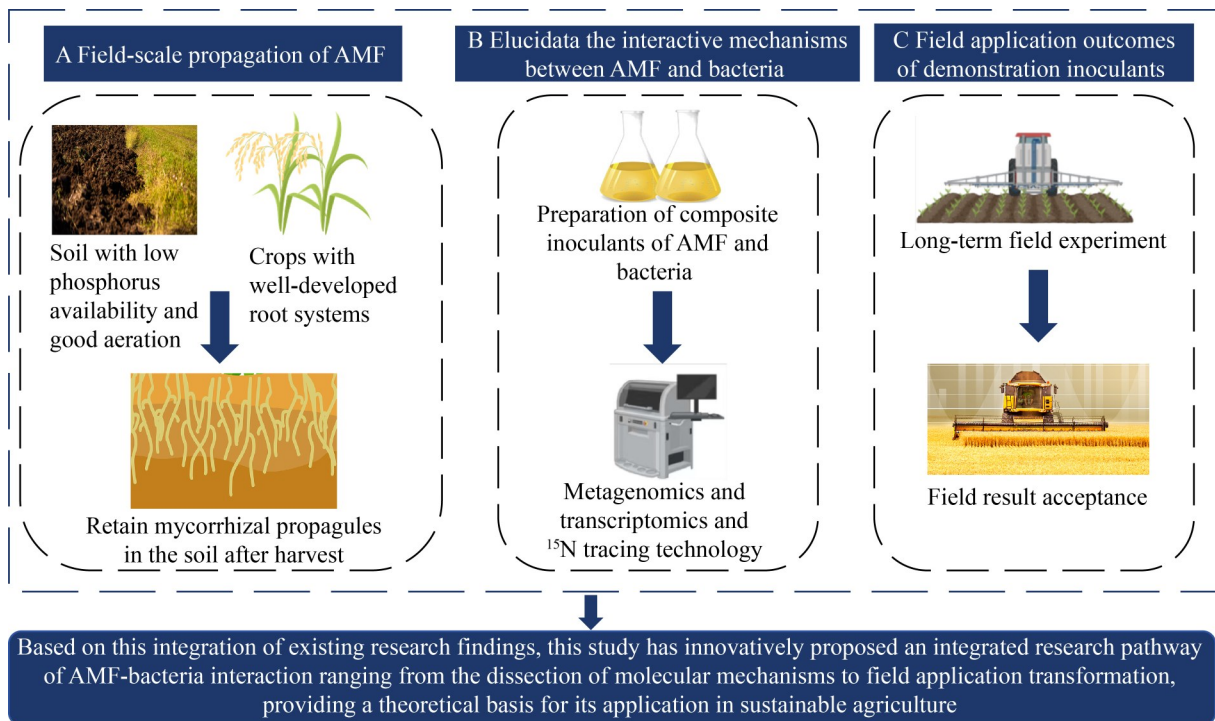


图2 AMF与根际细菌互作于农业应用模式图

Figure 2 Schematic diagram of agricultural application models for AMF-rhizobacteria interactions. A: Field-scale propagation of AMF; B: Elucidate the interactive mechanism between AMF and bacteria; C: Field application outcomes of demonstration inoculants.

须保持土壤含水量稳定且不施加任何化学肥料。宿主植物可选用玉米或苜蓿等根系易形成不定根的植物。第一茬作物收获后,需保留部分含菌根土壤作为下一季的种源以降低成本。总之,只有通过科学的宿主配置、精确的环境调控和规范的田间管理等措施才能实现AMF的大范围繁殖,以解决AMF菌剂的供给问题。

通过上述研究既能完善水稻根际微生物跨界互作的理论体系,也能推动高效微生物制剂的产业化应用,为构建稳定高效的作物根际微生物组、提升水稻产量与绿色生产水平提供坚实的理论与技术支撑。

### 作者贡献声明

张丹: 论文审阅与修订; 谢源博: 论文构思、资料检索、论文撰写与修订; 常晶晶: 研究构思和指导、论文修订。

### 作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

### 参考文献

- [1] Chen SB, Tang L, Sun J, Xu Q, Xu ZJ, Chen WF. Contribution and prospect of erect panicle type to Japonica super rice[J]. Rice Science, 2021, 28(5): 431-441.
- [2] 刘磊, 许京菊, 张耗. 水稻根际环境与氮素利用的关系研究进展[J]. 中国稻米, 2021, 27(5): 33-37.  
Liu L, Xu JJ, Zhang H. Research progress on relationship between rice rhizosphere environment and nitrogen U-tilization[J]. China Rice, 2021, 27(5): 33-37 (in Chinese).
- [3] Bao XZ, Zou JX, Zhang B, Wu LM, Yang TT, Huang Q. Arbuscular mycorrhizal fungi and microbes interaction in rice mycorrhizosphere[J]. Agronomy, 2022, 12(6): 1277.
- [4] 王浩, 吴爱姣, 刘保兴, 刘润进, 陈应龙. 菌根真菌多样性与植物多样性的相互作用研究进展[J]. 微生物学通报, 2020, 47(11): 3918-3932.  
Wang H, Wu AJ, Liu BX, Liu RJ, Chen YL. Interactions

- between mycorrhizal fungal diversity and plant diversity: a review[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(11): 3918-3932 (in Chinese).
- [5] 陈保冬, 王二涛. 丛枝菌根生态生理与应用技术研究展望[J]. *植物研究*, 2025, 45(3): 329-332.  
Chen BD, Wang ET. Research prospects on ecology, physiology and application technology of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2025, 45(3): 329-332 (in Chinese).
- [6] 储薇, 郭信来, 张晨, 周柳婷, 吴则焰, 林文雄. 丛枝菌根真菌-植物-根际微生物互作研究进展与展望[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2022, 30(11): 1709-1721.  
Chu W, Guo XL, Zhang C, Zhou LT, Wu ZY, Lin WX. Research progress and future directions of arbuscular mycorrhizal fungi-plant rhizosphere microbial interaction[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2022, 30(11): 1709-1721 (in Chinese).
- [7] 苏颖佳, 杨凯, 张乾, 徐爽, 于立忠, 张金鑫. 不同菌根类型树种土壤氮、磷有效性特征及影响因素研究进展[J]. *生态学杂志*, 2024, 43(7): 2208-2221.  
Su YJ, Yang K, Zhang Q, Xu S, Yu LZ, Zhang JX. Research progress on soil nitrogen and phosphorus availability and influencing factors of different mycorrhizal tree species[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(7): 2208-2221 (in Chinese).
- [8] Rimington WR, Duckett JG, Field KJ, Bidartondo MI, Pressel S. The distribution and evolution of fungal symbioses in ancient lineages of land plants[J]. *Mycorrhiza*, 2020, 30(1): 23-49.
- [9] Brundrett MC, Tedersoo L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity[J]. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1108-1115.
- [10] 芮文婧, 李静, 张婧, 张潇丹, 王成, 颀建明. 植物-丛枝菌根真菌-根际微生物协同作用的机制与调控[J/OL]. *园艺学报*, 2026: 1-15. (2026-03-12). <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2025-1343>.  
Rui WJ, Li J, Zhang J, Zhang XD, Wang C, Xie JM. Mechanisms and regulation of the synergistic interactions among plants, arbuscular mycorrhizal fungi, and rhizosphere microorganisms[J/OL]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2026: 1-15. (2026-03-12). <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2025-1343> (in Chinese).
- [11] Zeng WL, Xiang D, Li XM, Gao Q, Chen YD, Wang KM, Qian YY, Wang LP, Li J, Mi QL, Huang HT, Xu L, Zhao MF, Zhang YZ, Xiang HY. Effects of combined inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizosphere bacteria on seedling growth and rhizosphere microecology[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2025, 15: 1475485.
- [12] Duan SL, Jin ZX, Zhang L, Declerck S. Mechanisms of cooperation in the plants-arbuscular mycorrhizal fungi-bacteria continuum[J]. *The ISME Journal*, 2025, 19: wraf023.
- [13] 王幼珊, 刘润进. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录[J]. *菌物学报*, 2017, 36(7): 820-850.  
Wang YS, Liu RJ. A checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in the recent taxonomic system of *Glomeromycota*[J]. *Mycosystema*, 2017, 36(7): 820-850 (in Chinese).
- [14] Guigard L, Jobert L, Busset N, Moulin L, Czernic P. Symbiotic compatibility between rice cultivars and arbuscular mycorrhizal fungi genotypes affects rice growth and mycorrhiza-induced resistance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1278990.
- [15] Boorboori MR, Lackóová L. Arbuscular mycorrhizal fungi and salinity stress mitigation in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 15: 1504970.
- [16] 韩金吉, 沈小奥, 杨帆, 王非, 覃崇源, 邹东言, 胡千怡, 蔺吉祥, 王竞红. 丛枝菌根真菌(AMF)介导植物矿质元素吸收机制的研究进展[J]. *草地学报*, 2023, 31(6): 1609-1621.  
Han JJ, Shen XA, Yang F, Wang F, Qin CY, Zou DY, Hu QY, Lin JX, Wang JH. Research progress on the mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) mediated mineral elements uptake by plants[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(6): 1609-1621 (in Chinese).
- [17] Luginbuehl LH, Oldroyd GED. Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants[J]. *Current Biology*, 2017, 27(17): R952-R963.
- [18] Kokkoris V. Mycelial dynamics in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *New Phytologist*, 2026, 249(2): 691-713.
- [19] Song H, Li N, Zhang RC, Hu XQ, Zhang WY, Zhang B, Li XP, Wang Z, Xin J. Study on signal transmission mechanism of arbuscular mycorrhizal hyphal network against root rot of *Salvia miltiorrhiza*[J]. *Scientific Reports*, 2023, 13: 16936.
- [20] 黄佳慧, 黄雨轩, 张林平, 樊鹏敏, 毛宁薇, 王旭驰. 根系分泌物介导的植物-丛枝菌根真菌互作研究进展[J/OL]. *微生物学通报*, 2026: 1-24. (2026-02-27). <https://doi.org/10.13344/j.microbiol.china.251285>.  
Huang JH, Huang YX, Zhang LP, Fan PM, Mao NW, Wang XC. Research progress in root exudate-mediated plant-arbuscular mycorrhizal fungal interactions[J/OL]. *Microbiology China*, 2026: 1-24. (2026-02-27). <https://doi.org/10.13344/j.microbiol.china.251285> (in Chinese).
- [21] 谢伟, 郝志鹏, 张莘, 陈保冬. 丛枝菌根网络介导的植物间信号交流研究进展及展望[J]. *植物生态学报*, 2022, 46(5): 493-515.  
Xie W, Hao ZP, Zhang S/X, Chen BD. Research progress and prospect of signal transfer among plants mediated by arbuscular mycorrhizal networks[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(5): 493-515 (in Chinese).
- [22] Gorgia P, Tsikou D. Tripartite symbiosis between legumes, arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen fixing rhizobia: interactions and regulation[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2025: pce.15341.
- [23] Concha C, Doerner P. The impact of the rhizobia-legume symbiosis on host root system architecture[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(13): 3902-3921.
- [24] 张佳佳, 曾立雄, 雷蕾, 肖文发. 丛枝菌根途径的土壤有机碳固存机制研究进展[J]. *生态学报*, 2024, 44(12):

- 4945-4955.
- Zhang JJ, Zeng LX, Lei L, Xiao WF. Research progress of soil organic carbon sequestration mechanism by arbuscular mycorrhizal pathway[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(12): 4945-4955 (in Chinese).
- [25] 陶晶. 丛枝菌根真菌对新垦山地土壤肥力的影响研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2020.
- Tao J. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on soil fertility in mountain land[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2020 (in Chinese).
- [26] 竹嘉妮, 黄弘, 杜勇, 唐建军, 陈欣. 丛枝菌根真菌影响宿主植物蒺藜苜蓿根系酸性磷酸酶活性的跨世代效应[J]. *生态学杂志*, 2022, 41(5): 912-918.
- Zhu JN, Huang H, Du Y, Tang JJ, Chen X. The transgenerational effect of arbuscular mycorrhizal fungi on root phosphatase activity of host plant *Medicago truncatula*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2022, 41(5): 912-918 (in Chinese).
- [27] Sheteiw MS, Ali DFI, Xiong YC, Brestic M, Skalicky M, Hamoud YA, Ulhassan Z, Shaghaleh H, AbdElgawad H, Farooq M, Sharma A, El-Sawah AM. Physiological and biochemical responses of soybean plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium* under drought stress[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21: 195.
- [28] 童琳, 唐旭利, 张静, 张倩媚. 菌根形成对不同成熟度的森林优势树种磷吸收的影响[J]. *生态科学*, 2015, 34(4): 93-98.
- Tong L, Tang XL, Zhang J, Zhang QM. Influence of mycorrhizal formulation on phosphorus acquisition of dominant tree species in young forest and old-growth forest[J]. *Ecological Science*, 2015, 34(4): 93-98 (in Chinese).
- [29] Nafady NA, Sultan R, El-Zawahry AM, Mostafa YS, Alamri S, Mostafa RG, Hashem M, Hassan EA. Effective and promising strategy in management of tomato root-knot nematodes by *Trichoderma harzianum* and arbuscular mycorrhizae[J]. *Agronomy*, 2022, 12(2): 315.
- [30] Ren AT, Zhu Y, Chen YL, Ren HX, Li JY, Kay Abbott L, Xiong YC. Arbuscular mycorrhizal fungus alters root-sourced signal (abscisic acid) for better drought acclimation in *Zea mays* L. seedlings[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 167: 103824.
- [31] Mo F, Han J, Wen XX, Wang XK, Li PF, Vinay N, Jia ZK, Xiong YC, Liao YC. Quantifying regional effects of plastic mulch on soil nitrogen pools, cycles, and fluxes in rain-fed agroecosystems of the Loess Plateau[J]. *Land Degradation & Development*, 2020, 31(13): 1675-1687.
- [32] 毛妍婷, 刘宏斌, 陈安强, 杜彩艳, 郭树芳, 雷宝坤. 长期施用有机肥对减缓菜田耕层土壤酸化的影响[J]. *生态环境学报*, 2020, 29(9): 1784-1791.
- Mao YT, Liu HB, Chen AQ, Du CY, Guo SF, Lei BK. Effects of long-term application of organic fertilizers on reducing soil acidification of plough layer in vegetable fields[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2020, 29(9): 1784-1791 (in Chinese).
- [33] Paul S, Mazumder C, Biswas E, Mukherjee S. Engineering abiotic stress using the properties of soil mycorrhiza, in rice plants (*Oryza sativa*): an *silico* study[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2024, 60: 103309.
- [34] 周洋, 叶凡, 刘立军. 典型促生微生物提高盐胁迫水稻抗性的研究进展[J]. *中国水稻科学*, 2025, 39(4): 529-542.
- Zhou Y, Ye F, Liu LJ. Research progress of typical plant growth-promoting microorganism enhancing salt stress resistance in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2025, 39(4): 529-542 (in Chinese).
- [35] Zhang XQ, Wang ZC, Lu YB, Wei J, Qi SY, Wu BR, Cheng SP. Sustainable remediation of soil and water utilizing arbuscular mycorrhizal fungi: a review[J]. *Microorganisms*, 2024, 12(7): 1255.
- [36] 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 XZ, Ma YY, Zou JX, Wu LM, Yang TT, Huang Q, Zhang B, Chu HY. Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi in paddy fields[J]. *Microbiology China*, 2023, 50(1): 392-412 (in Chinese).
- [37] 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.
- [38] 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.
- [39] Tian L, Chang CL, Ma LN, Nasir F, Zhang JF, Li WQ, Tran LP, 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: 35.
- [40] Evelin H, Devi TS, Gupta S, Kapoor R. Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: current understanding and new challenges[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 470.
- [41] Elhindi KM, El-Din AS, Elgorban AM. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.)[J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2017, 24(1): 170-179.
- [42] Amanifar S, Khodabandeloo M, Mohseni Fard E, Askari MS, Ashrafi M. Alleviation of salt stress and changes in glycyrrhizin accumulation by arbuscular mycorrhiza in liquorice (*Glycyrrhiza glabra*) grown under salinity stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 160: 25-34.
- [43] 崔令军, 刘瑜霞, 林健, 石开明. 丛枝菌根真菌对盐胁迫下桉树光合生理的影响[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2021, 45(1): 101-106.

- Cui LJ, Liu YX, Lin J, Shi KM. Effects of AMF on photosynthetic characteristics of *Phoebe zhennan* under salt stress[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2021, 45(1): 101-106 (in Chinese).
- [44] Ma ZB, Zhao XC, He AB, Cao Y, Han QS, Lu YJ, Yong JWH, Huang J. Mycorrhizal symbiosis reprograms ion fluxes and fatty acid metabolism in wild jujube during salt stress[J]. *Plant Physiology*, 2022, 189(4): 2481-2499.
- [45] 庄光梅, 金梓涵. 干旱胁迫下丛枝菌根真菌对水稻生长的影响[J]. *种子科技*, 2021, 39(15): 9-10.
- Zhuang GM, Jin ZH. Effects of AMF on rice growth under drought stress[J]. *Seed Science & Technology*, 2021, 39(15): 9-10.
- [46] Zhu QY, Xu PX, Lei LL, Jing YX. Transcriptome analysis reveals decreased accumulation and toxicity of Cd in upland rice inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 177: 104501.
- [47] Xiong QQ, Hu JL, Wei HY, Zhang HC, Zhu JY. Relationship between plant roots, rhizosphere microorganisms, and nitrogen and its special focus on rice[J]. *Agriculture*, 2021, 11(3): 234.
- [48] Duan SL, Feng G, Limpens E, Bonfante P, Xie XN, Zhang L. Cross-kingdom nutrient exchange in the plant-arbuscular mycorrhizal fungus-bacterium continuum[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2024, 22(12): 773-790.
- [49] 谷文超, 张杰, 周浓, 潘兴娇, 丁博, 祁俊生, 杨敏. 不同丛枝菌根真菌组合与接种时期对滇重楼幼苗根际土壤理化性质与微生物数量的影响[J]. *中国实验方剂学杂志*, 2020, 26(22): 116-130.
- Gu WC, Zhang J, Zhou N, Pan XJ, Ding B, Qi JS, Yang M. Effect of different arbuscular mycorrhizal fungi combinations and inoculation periods on rhizosphere soil physicochemical properties and microbial quantity of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* seedlings[J]. *Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae*, 2020, 26(22): 116-130 (in Chinese).
- [50] 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.
- [51] Moitinho MR, Fernandes C, Truber PV, Marcelo AV, Corá JE, da Silva Bicalho E. Arbuscular mycorrhizal fungi and soil aggregation in a no-tillage system with crop rotation[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2020, 183(4): 482-491.
- [52] 庄馥璐, 柴小粉, 高蓓蓓, 王忆. 苹果根际解磷菌的分离筛选及解磷能力[J]. *中国农业大学学报*, 2020, 25(7): 69-79.
- Zhuang FL, Chai XF, Gao BB, Wang Y. Isolation and screening of phosphorus-solubilizing bacteria in apple rhizosphere[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2020, 25(7): 69-79 (in Chinese).
- [53] Qiu LX, Guan DX, Liu YW, Luo Y, Teng HH, Kuzyakov Y, Ma LQ. Interactions of silicon and arbuscular mycorrhizal fungi on phosphorus uptake during rice vegetative growth[J]. *Geoderma*, 2025, 454: 117184.
- [54] Toljander JF, Lindahl BD, Paul LR, Elfstrand M, Finlay RD. Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure: effects of AM mycelial exudates on soil bacteria[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 61(2): 295-304.
- [55] Islam MM, Jana SK, Sengupta S, Mandal S. Impact of rhizospheric microbiome on rice cultivation[J]. *Current Microbiology*, 2024, 81(7): 188.
- [56] Etesami H, Jeong BR, Glick BR. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi, phosphate-solubilizing bacteria, and silicon to P uptake by plant[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 699618.
- [57] Li AD, Meidl P, Wang SH, Tang B, Rillig MC, Yu GC, Chen J, Liu RZ, Lie ZY, Wu AC, Rong LL, Peng C, Liu ZF, Zhang W, Lu XK, Liu JX, Ye Q, Mo JM, Zheng MH. Atmospheric nitrogen deposition has minor impacts on the abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and their contribution to soil carbon stock in tropical forests[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2025, 204: 109746.
- [58] Chen X, Zhang ZY, Gu MH, Li H, Shohag MJI, 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.
- [59] Artursson V, Jansson JK. Use of bromodeoxyuridine immunocapture to identify active bacteria associated with arbuscular mycorrhizal hyphae[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(10): 6208-6215.
- [60] Cui JY, Guo LC, Xiong SF, Yang SL, Wang YD, Zhang SH, Sun H. Soil organic carbon induces a decrease in erodibility of black soil with loess parent materials in Northeast China[J]. *Quaternary Research*, 2024, 120: 83-92.
- [61] Saxena B, Sharma K, Kapoor R, Wu QS, Giri B. Insights into the molecular aspects of salt stress tolerance in mycorrhizal plants[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2022, 38(12): 253.
- [62] Ahmad Ganie S, 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.
- [63] Balasubramaniam T, Shen GX, Esmacili N, Zhang H. Plants' response mechanisms to salinity stress[J]. *Plants*, 2023, 12(12): 2253.
- [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] 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.
- [66] Maganizo Kamanga R. Comparative physiological responses of rice seedlings under salinity, alkalinity, and saline-alkalinity conditions[J]. *Journal of Crop Health*, 2024, 76(6): 1721-1734.
- [67] Fu JH, Liu YW, Liu XC, Guo MF, Gao JZ, Yang M, Liu XS, Wang W, Jin Y, Qu JJ. Screening of saline-alkali tolerant microorganisms and their promoting effects on rice growth under saline-alkali stress[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2024, 481: 144176.
- [68] Kong L, Gong XW, Zhang XL, Zhang WZ, Sun J, Chen BL. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis, ion balance of tomato plants under saline-alkali soil condition[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2020, 43(5): 682-698.
- [69] 屈璐璐, 郭秀芳, 贾振宇, 张跃华, 杨占坤, 马怀林, 刘亚玲. 丛枝菌根真菌提高植物非生物逆境胁迫适应性研究进展[J]. *草学*, 2024(1): 4-9.
- Qu LL, Guo XF, Jia ZY, Zhang YH, Yang ZK, Ma HL, Liu YL. Review on the progress of adaptability to abiotic stress adversity by arbuscular mycorrhizal fungi in plants[J]. *Journal of Grassland and Forage Science*, 2024 (1): 4-9 (in Chinese).
- [70] 王倩倩, 贵会平, 罗彤, 庞念厂, 彭凯, 王香茹, 马小艳. 丛枝菌根真菌提高植物耐盐性的研究进展[J]. *微生物学通报*, 2025, 52(9): 3923-3936.
- Wang QQ, Gui HP, Luo T, Pang NC, Peng K, Wang XR, Ma XY. Research progress in arbuscular mycorrhizal fungi improving plant salt tolerance[J]. *Microbiology China*, 2025, 52(9): 3923-3936 (in Chinese).
- [71] 殷小冬, 贾艳艳, 李其胜, 徐莉, 焦加国, 李青, 杨文飞, 杜小凤, 顾大路. 丛枝菌根真菌和解磷细菌复合接种对水稻丛枝菌根真菌感染率和肥料利用率的影响[J]. *江苏农业学报*, 2023, 39(8): 1680-1687.
- Yin XD, Jia YY, Li QS, Xu L, Jiao JG, Li Q, Yang WF, Du XF, Gu DL. Effects of combined inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria on colonization rate and fertilizer use efficiency in rice[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 39(8): 1680-1687 (in Chinese).
- [72] Lin SQ, He Q, Zhang MX, Huang YY, Liu HH, Mu QE, Wang S, Nie JF. Effects of cadmium stress on root exudates and soil rhizosphere microorganisms of rice (*Oryza sativa* L.) and its ecological regulatory mechanisms[J]. *Plants*, 2025, 14(11): 1695.
- [73] Klinsukon C, Lumyong S, Kuyper TW, Boonlue S. Colonization by arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of *Eucalyptus* (*Eucalyptus camaldulensis*) seedlings[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 4362.
- [74] Narwal E, Annapurna K, Choudhary J, Singh YV, Bhadana VP. Beneficial tripartite association of *Pseudomonas protegens*, AM fungi and rice promotes growth under aerobic conditions[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2025, 65(6): e70014.
- [75] Das S, Shil S, Rime J, Alice AK, Yumkhaibam T, Mounika V, Singh AP, Kundu M, Lalmangaihual HP, Hazarika TK, Singh AK, Singh S. Phytohormonal signaling in plant resilience: advances and strategies for enhancing abiotic stress tolerance[J]. *Plant Growth Regulation*, 2025, 105(2): 329-360.
- [76] Khan MIR, Kumari S, Nazir F, Khanna RR, Gupta R, Chhillar H. Defensive role of plant hormones in advancing abiotic stress-resistant rice plants[J]. *Rice Science*, 2023, 30(1): 15-35.
- [77] Mitra D, Guerra Sierra BE, 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.
- [78] Pan JY, Wang CB, Nong JL, Xie QL, Shen TM. Plant growth-promoting rhizobacteria are important contributors to rice yield in karst soils[J]. *3 Biotech*, 2023, 13(5): 158.
- [79] Siddika A, Rashid AA, Khan SN, Khatun A, Karim MM, Prasad PVV, Hasanuzzaman M. Harnessing plant growth-promoting rhizobacteria, *Bacillus subtilis* and *B. aryabhattai* to combat salt stress in rice: a study on the regulation of antioxidant defense, ion homeostasis, and photosynthetic parameters[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1419764.
- [80] Zhou Y, Xiong Q, Yin CC, Ma B, Chen SY, Zhang JS. Ethylene biosynthesis, signaling, and crosstalk with other hormones in rice[J]. *Small Methods*, 2020, 4(8): 1900278.
- [81] Liu ZP, Zhang XL, Li LB, Xu N, Hu Y, Wang C, Shi Y, Li DS. Isolation and characterization of three plant growth-promoting rhizobacteria for growth enhancement of rice seedling[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022, 41(3): 1382-1393.
- [82] 王浩, 孙丽英. 植物激素调控丛枝菌根发育的作用机制研究进展[J]. *微生物学通报*, 2022, 49(10): 4448-4466.
- Wang H, Sun LY. Mechanisms of phytohormones in regulating arbuscular mycorrhiza development[J]. *Microbiology China*, 2022, 49(10): 4448-4466 (in Chinese).
- [83] Chandran H, Meena M, Swapnil P. Plant growth-promoting rhizobacteria as a green alternative for sustainable agriculture[J]. *Sustainability*, 2021, 13(19): 10986.
- [84] Liu XQ, Niu HZ, Li JZ, Jiang DC, Chen RH, Zhang R, Li Q. Higher endogenous abscisic acid confers greater tolerance to saline-alkaline stress in *Petunia hybrida*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2024, 228: 106035.
- [85] 吕亚茹, 严俊鑫, 王菲, 谭怡, 蔺吉祥. 茉莉酸介导的丛枝菌根真菌诱导植物抗病性研究进展[J]. *中国生物防*

- 治学报, 2022, 38(3): 726-738.
- Lv YR, Yan JX, Wang F, Tan Y, Lin JX. Research progress of jasmonic acid-mediated arbuscular mycorrhizal fungi induction of plant disease resistance[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2022, 38(3): 726-738 (in Chinese).
- [86] Babalola OO, Emmanuel OC, Adeleke BS, Odelade KA, Nwachukwu BC, Ayiti OE, Adegboyega TT, Igiehon NO. Rhizosphere microbiome cooperations: strategies for sustainable crop production[J]. Current Microbiology, 2021, 78(4): 1069-1085.
- [87] Igiehon ON, Babalola OO. *Rhizobium* and mycorrhizal fungal species improved soybean yield under drought stress conditions[J]. Current Microbiology, 2021, 78(4): 1615-1627.
- [88] Wen ZH, Yang X, Zhou XW, Shi YJ, Zheng HY, Meng J. Biochar and arbuscular mycorrhizal fungi promote rice paddy phosphorus cycle by altering soil phosphorus turnover and leaf phosphorus distribution[J]. Agronomy, 2025, 15(11): 2562.
- [89] Kamath A, Shukla A, Saiyed T, Bhatt S, Rathod H, Makwana V, Soni D, Banerjee S, Patel D. Bioinoculants: the agrarian avengers[J]. Symbiosis, 2023, 91(1/2/3): 151-166.
- [90] Heydari MM, Brook RM, Jones DL. Barley growth and phosphorus uptake in response to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus solubilizing bacteria[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2024, 55(6): 846-861.
- [91] Qin Y, Cai QL, Ling YT, Chen X, Xu JM, Huang GR, Liang SH, Yuan X, Yang XM, Lu D, Wang XL, Wei YY. Arbuscular mycorrhizal fungi improve selenium uptake by modulating root transcriptome of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1242463.
- [92] Shi F, Liu FY, He X, Zhu SY, Li HH, Ding YW, Zhang B, Xu TL, Song FQ. Mycorrhizal helper bacteria further promote mycorrhizal fungi to improve cold tolerance in rice seedlings: evidence from oxidative stress, osmoregulation, photosynthesis, and related genes in rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1692304.
- [93] 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[J]. Agronomy, 2020, 10(6): 815.
- [94] Weng WF, Yan J, Zhou ML, Yao X, Gao AN, Ma C, Cheng JP, Ruan JJ. Roles of arbuscular mycorrhizal fungi as a biocontrol agent in the control of plant diseases[J]. Microorganisms, 2022, 10(7): 1266.