

杨 宙, 邹国兴, 韩瑞才, 等. *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因导入籼稻中与丛枝菌根(AM)真菌的共生效应[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(4): 659-669.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.04.002

## *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因导入籼稻中与丛枝菌根(AM)真菌的共生效应

杨 宙, 邹国兴, 韩瑞才, 朱 珊, 汤国平, 邓 伟, 黄仁良

(江西省农业科学院水稻研究所/水稻国家工程研究中心<南昌>/农业农村部双季稻种质创新与育种重点实验室<部省共建>, 江西 南昌 330200)

**摘要:** 本研究以籼稻恢复系春恢 350 为对照, 以导入丛枝菌根(Arbuscular mycorrhizae, AM)真菌高效共生基因 *OsCERKI<sup>DY</sup>* 的单片段代换系春恢 356 为材料, 设置 4 个磷肥施用水平, 分别为磷肥施用量 0 kg/hm<sup>2</sup> (P0, 不施磷)、常规施磷量的 50% (P50)、常规施磷量的 75% (P75) 和常规施磷量 (P100, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 施用量为 75 kg/hm<sup>2</sup>), 评价 *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因在籼稻中与丛枝菌根(AM)真菌的共生效应。结果表明, 与春恢 350 相比, 春恢 356 根系中 AM 真菌定殖率大幅提升; 总体来说, 在田间不同磷肥水平下其叶绿素含量、干物质量、磷吸收量和磷肥吸收利用率高于春恢 350。2 年田间试验结果显示, 春恢 356 有效穗数在不同磷肥水平下都显著高于春恢 350 ( $P < 0.05$ ), 在 P0、P50、P75 3 个磷肥水平下春恢 356 实际产量显著高于春恢 350 ( $P < 0.05$ )。通过对水稻根际土壤微生物多样性分析, 结果显示, 与春恢 350 相比, 春恢 356 根际土壤微生物具有更高的物种丰富度和多样性, 富集了较多金黄杆菌属 (*Chryseobacterium*) 细菌和埃氏慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*) 细菌, 碳氢化合物降解功能基因和固氮作用功能基因相对丰度显著 ( $P < 0.05$ ) 或极显著 ( $P < 0.01$ ) 增加。综上所述, 将 *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因导入籼稻可以产生有益的共生效应, 可用于培育养分高效利用的水稻品种。

**关键词:** *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因; 丛枝菌根(AM)真菌; 籼稻; 共生效应

中图分类号: S511.2<sup>+</sup>1 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2026)04-0659-11

## Symbiotic effect of the *OsCERKI<sup>DY</sup>* gene introduced into *indica* rice with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi

YANG Zhou, ZOU Guoxing, HAN Ruicai, ZHU Shan, TANG Guoping, DENG Wei, HUANG Renliang  
(Rice Research Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Research Center of Rice (Nanchang)/Key Laboratory of Germplasm Innovation and Breeding of Double-cropping Rice (Co-construction by Ministry and Province), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Nanchang 330200, China)

**Abstract:** In this study, using the *indica* rice restorer line Chunhui 350 as the control and the single-segment substitution line Chunhui 356, which carries the arbuscular mycorrhizal (AM) fungus high-efficiency symbiosis gene *OsCERKI<sup>DY</sup>*,

收稿日期: 2025-05-29

基金项目: 江西省农业科学院基础研究与人才培养专项 (JX-SNKYJCRC202316); 国家红壤改良工程技术研究中心开放基金课题 (2020NETRCRSI-7); 江西省主要学科学术和技术带头人培养项目 (20232BCJ22014)

作者简介: 杨 宙 (1981-), 男, 湖北荆门人, 博士, 副研究员, 主要从事水稻遗传育种研究。(E-mail) yangzhou0822@163.com

通讯作者: 黄仁良, (E-mail) huang\_rls@126.com

, as the experimental material, four phosphorus (P) fertilizer application levels were set: 0 kg/hm<sup>2</sup> (P0), 50% of the conventional phosphorus application rate (P50), 75% of the conventional phosphorus application rate (P75), and the conventional phosphorus application rate (P100, with P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> application at 75 kg/hm<sup>2</sup>). The symbiotic effect of the *OsCERKI<sup>DY</sup>* gene with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in *indica* rice was evaluated. The

results showed that, compared with Chunhui 350, the AM fungal colonization rate in the roots of Chunhui 356 was significantly increased. Overall, under different phosphorus fertilizer levels in the field, its chlorophyll content, dry matter weight, phosphorus uptake, and phosphorus fertilizer use efficiency were higher than those of Chunhui 350. Results of the two-year field experiment showed that the effective panicle number of Chunhui 356 was significantly higher than that of Chunhui 350 under all phosphorus fertilizer levels ( $P < 0.05$ ). Under the three treatments P0, P50, and P75, the actual yield of Chunhui 356 was significantly higher than that of Chunhui 350 ( $P < 0.05$ ). Analysis of the rice rhizosphere soil microbial diversity showed that, compared with Chunhui 350, the rhizosphere soil of Chunhui 356 exhibited higher species richness and diversity, with enrichment of more bacteria from the genera *Chryseobacterium* and *Bradyrhizobium*. The relative abundances of functional genes related to hydrocarbon degradation and nitrogen fixation were significantly ( $P < 0.05$ ) or extremely significantly ( $P < 0.01$ ) increased. In conclusion, introducing the *OsCERK1<sup>DY</sup>* gene into *indica* rice can produce beneficial symbiotic effects and can be used to breed rice cultivars with high nutrient use efficiency.

**Key words:** *OsCERK1<sup>DY</sup>* gene; arbuscular mycorrhizal (AM) fungi; *indica* rice; symbiotic effect

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhizae, AM)真菌是一类分布广泛的土壤真菌,能够与 80%的陆生植物共生形成内生菌根<sup>[1]</sup>。在这个共生系统中,AM 真菌从植物体获取脂类等有机物用于自身的生长代谢,同时协助植物从土壤中吸收水分和矿物质<sup>[2]</sup>。丛枝菌根的形成可以扩大植物根系吸收面积,提升植物对土壤养分的吸收与利用效率<sup>[3-4]</sup>。当前,中国农业生产中化肥施用量大,但是化肥的利用率较低,AM 真菌与农作物的高效共生技术为解决这一问题提供了有效途径。水稻是中国主要的粮食作物,其高产很大程度上依赖于大量的肥料投入,但是水稻超过一半的生育期处于淹水环境中,真菌生长所需的氧气相对缺乏,导致大田接种 AM 真菌的效果受到影响<sup>[5]</sup>。因此,增强水稻自身与土壤中土著 AM 真菌的共生效率是提高肥料利用率的有效措施,对农业可持续发展具有重要意义。

AM 真菌与植物之间的共生以相互识别为前提,植物产生的独脚金内酯是介导二者相互识别的信号分子<sup>[6-8]</sup>。独脚金内酯是一类新型植物激素,由寄主植物合成并分泌到根际土壤中,促进真菌的菌丝生长和分支,实现与植物根系的物理接触<sup>[9-11]</sup>。后续菌根共生体的形成则涉及到复杂的基因转录调控和信号分子转导过程<sup>[12-14]</sup>。若要提高丛枝菌根真菌与植物的共生效率,关键要增强二者之间的识别,大多数的研究也集中于此。受遗传背景影响,不同水稻亚种乃至品种与 AM 的共生效率具有一定的差异。研究表明,在从野生型向栽培型驯化的过程中,作物与丛枝菌根真菌的共生能力是下降的,这些结果可为发掘 AM 高效共生基因提供参考<sup>[15-17]</sup>。

几丁质诱导的受体激酶 1 基因(*CERK1*)是研究较多的与 AM 真菌共生的相关基因,其编码产物

*CERK1* 蛋白能够特异性识别几丁质,后者是许多真菌细胞壁的重要成分。*CERK1* 蛋白最初在拟南芥中被确认参与几丁质诱导的免疫反应,后来被发现是植物免疫和共生的关键受体<sup>[18]</sup>。Huang 等<sup>[19]</sup>从东乡野生稻中成功克隆到调控水稻与丛枝菌根真菌共生效率的关键基因 *OsCERK1<sup>DY</sup>*,携带该基因的水稻能与 AM 高效共生,对磷的吸收能力和稻谷的产量都有提升作用。该研究结果被认为开辟了水稻与丛枝菌根真菌共生研究与育种利用的新领域,具有极大的实际应用价值<sup>[20]</sup>。Xu 等<sup>[21]</sup>研究发现 *OsCERK1* 蛋白处于水稻几丁质信号调控的中心,可以直接识别几丁质多糖,*OsCERK1* 蛋白中 LysM2 结构域表面的沟槽是长链和短链多糖共同的结合位点。*OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因的功能位点变异恰好位于 LysM2 结构域的编码区内,因此该研究为 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因赋予水稻与丛枝菌根真菌高效共生能力提供了直接证据。后续研究结果表明,在不同氮肥施用水平下,携带 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因的水稻品种赣菌稻 1 号干物质量、养分利用效率和单位面积产量均高于对照品种<sup>[22]</sup>。另外,研究还发现 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因能够促进水稻再生季的生长,获得更高的干物质量和单位面积产量<sup>[23]</sup>。

实际应用中需要通过杂交转育 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因,培育丛枝菌根真菌高效共生的水稻品种。不同水稻亚种乃至品种都有独特的遗传背景,是影响丛枝菌根真菌共生效应的重要因素,因此有必要对 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因在水稻新的遗传背景中共生效应进行分析。本研究通过分析携带 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因的籼稻品系在不同磷肥施用水平下的表现,评价该基因的共生效应,为培育与丛枝菌根真菌高效共生的籼稻品种提供依据。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 试验材料

供试水稻材料为春恢 350 和春恢 356, 春恢 350 是江西省农业科学院水稻研究所培育的籼型早稻恢复系, 在试验中作为对照。春恢 356 是以春恢 350 为轮回亲本, 以东乡野生稻为供体构建的单片段代换系, 遗传背景和生育期与春恢 350 相同, 已知的差异仅存在于第 8 号染色体长臂 2.4 Mb 大小的片段上, 该片段含有纯合的 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因型。丛枝菌根真菌菌株为异形根孢囊霉 (*Rhizophagus irregularis*) DAOM197198, 由华南农业大学谢贤安老师实验室馈赠, 其接种材料是通过该真菌与高效宿主植物番茄植株共同培养 5 个月后得到的含真菌孢子的砂土混合物。台盼蓝染料从合肥巴斯夫生物科技有限公司购买, 其他化学试剂为国产分析纯。

### 1.2 AM 真菌定殖效率测定

将新灭菌砂土和接种剂按 9 : 1 的比例混合均匀, 每个培养盒装 300 g, 每盒移栽 4 株萌发 3 d 的水稻幼苗, 在温度 28 ℃, 相对湿度 70%~80%, 光照 16 h/黑暗 8 h 的条件下培养 30 d。每盒作为 1 个重复, 春恢 350 和春恢 356 各设置 5 个重复。培养结束后取水稻根系洗净, 剪成 1 cm 的段, 然后置入 5 mL 离心管中, 加入 15% KOH 溶液, 92 ℃ 水浴消化 30 min。根系样品经蒸馏水漂洗后加入 2% 的 HCl 溶液, 静置 30 min, 用蒸馏水洗去多余的 HCl 溶液, 加入 0.05% 的台盼蓝染色液, 室温下放置 24 h, 滤除染色液, 用 50% 甘油洗去根系样品表面浮色, 从每个重复中随机挑取 60 条根段压片观察, 在显微镜下观察各根段, 参照 Trouvelot 等<sup>[24]</sup> 的方法对丛枝菌根真菌侵染水平和丛枝丰度进行判定分级, 最后统计各个等级的根段数量, 利用 MycoCalc 软件计算丛枝菌根真菌侵染率 ( $F$ )、丛枝菌根真菌侵染强度 ( $M$ )、相对丛枝菌根真菌侵染强度 ( $m$ )、相对丛枝率 ( $a$ ) 和绝对丛枝率 ( $A$ )。

### 1.3 田间试验设计

田间试验于 2023–2024 年在江西省南昌市进贤县温圳镇联里村 (28°21'N, 116°07'E) 进行, 试验田块前茬为冬闲田。土壤类型为灰潮土, pH 6.70, 有机质含量 29.140 g/kg, 全氮含量 0.860 g/kg, 总磷含量 0.273 g/kg, 全钾含量 4.495 g/kg, 速效氮含量 141.12 mg/kg, 有效磷含量 16.59 mg/kg, 速效钾含

量 59.60 mg/kg。

1.3.1 基础养分施用 氮肥选用尿素 (纯氮含量 46%), 总施用量 (纯 N) 150 kg/hm<sup>2</sup>, 分 3 次施用, 基肥占 50%、分蘖肥占 30%、穗肥占 20%; 磷肥选用钙镁磷肥 (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 含量 12%), 总施用量 (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>) 75 kg/hm<sup>2</sup>, 全部作为基肥一次性施用; 钾肥选用氯化钾 (K<sub>2</sub>O 含量 60%), 总施用量 (K<sub>2</sub>O) 135 kg/hm<sup>2</sup>, 分 2 次施用, 基肥和穗肥各占 50%。

1.3.2 试验设计 设置 4 个磷肥施用水平, 分别为磷肥施用量为 0 kg/hm<sup>2</sup> (P0, 不施磷)、常规施磷量的 50% (P50)、常规施磷量的 75% (P75) 和常规施磷量 (P100, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 施用量为 75 kg/hm<sup>2</sup>), 以探究不同量磷元素供给对水稻生长的影响。试验采用裂区设计, 主区为磷肥施用水平, 裂区为水稻品系; 小区面积 60 m<sup>2</sup>, 裂区面积 30 m<sup>2</sup>, 供试水稻品系为春恢 350 和春恢 356。所有小区按随机区组排列, 设置 3 次重复; 小区间筑埂并覆盖薄膜隔离, 区组间开挖排水沟, 确保各小区单独排灌, 避免水肥交叉干扰。

1.3.3 种植与田间管理 2023 年播种期为 3 月 30 日, 移栽期为 5 月 1 日; 2024 年播种期为 3 月 28 日, 移栽期为 4 月 30 日。采用人工移栽方式, 种植密度为株距 16.7 cm、行距 20.0 cm, 每蔸定植 3 株。水稻品系间预留 1 空行作为隔离行, 试验田四周种植 4 行保护行, 以减轻边际效应。病虫害采用常规综合防治措施, 水分管理采用干湿交替灌溉模式, 其他田间管理措施均保持一致。

### 1.4 测定项目与方法

1.4.1 叶绿素含量 在每个裂区中沿栽插方向固定 2 行共 20 蔸水稻, 采用 SPAD-502 型叶绿素仪测定主穗剑叶中部的相对叶绿素含量, 并计算平均值。从始穗期开始, 每 6 d 检测 1 次, 共检测 5 次。

1.4.2 干物质量和磷肥吸收利用率 在水稻分蘖期、齐穗期和成熟期, 每个裂区选 50 蔸水稻, 调查后折算每蔸分蘖数和穗数。根据折算结果选 5 蔸代表性植株取地上部, 叶片、茎秆和穗分开, 105 ℃ 杀青 30 min, 75 ℃ 烘干至恒重, 然后称重。成熟期不同组织样本经高氯酸消煮后用钼锑抗比色法测定全磷含量, 根据各组织干物质量和全磷含量计算水稻磷吸收量 (磷吸收量 = 干物质量 × 磷含量) 和磷肥吸收利用率 [磷肥吸收利用率 = (施磷区磷吸收量 - 不施磷区磷吸收量) / 施磷量 × 100%]。

1.4.3 农艺性状和产量 水稻成熟期对固定的 20

选 50 茺水稻植株, 调查后折算每茺的有效穗数。根据折算的有效穗数选 5 茺代表性植株, 收割晾干后考察穗长、有效穗数、每穗粒数、结实率和千粒重。最后收割除边行外的所有植株, 脱粒晾干并称重, 计算实际产量。

### 1.5 水稻根际土壤微生物多样性分析

2024 年在田间试验第二区组 P75 小区中取根际土壤微生物样品。水稻蜡熟期在每个裂区均匀分布的 4 个点随机选取 1 株健康植株带回室内, 抖落根系上松散的土壤, 将根系剪下放入灭菌的 50 mL 离心管。向离心管中加入 35 mL 无菌 0.01 mol/L PBS 缓冲液 (pH 7.2~7.4), 100 r/min 振荡 5 min 洗下根际土壤。取出根系后将洗涤液 2 000 r/min 离心 5 min, 倒去上清液, 保留底部沉淀作为根际土壤样品。根际土壤微生物 DNA 提取、检测、建库和测序服务委托北京百迈客生物科技有限公司完成。特异性扩增针对的是土壤细菌 *16 S rRNA* V3~V4 区, 引物序列为 338 F: 5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3' 和 806 R: 5'-GGAC-TACHVGGGTWTCTAAT-3'。扩增程序为 95 °C 预变性 5 min, 95 °C 变性 30 s, 50 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 40 s, 25 个循环后 72 °C 延伸 10 min。构建好的文库在 Illumina NovaSeq 6000 上机测序, 根际土壤微生物  $\alpha$  多样性指数、属水平物种丰度指数和 FAPROTAX 基因功能指数在百迈客云微生物多样性分析平台 (www.biocloud.net) 上进行计算和制图。

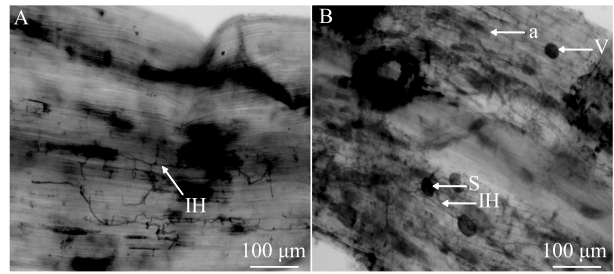
### 1.6 数据处理

用 SPSS 16.0 软件对试验数据进行各因素效应的方差分析; 用成组数据的 *t* 测验对 AM 真菌定殖效率指标、根际土壤微生物  $\alpha$  多样性指数、物种丰度指数和基因功能指数进行比较; 用成对数据的 *t* 测验对田间试验的 2 个水稻品系间的数据进行比较; 用最小显著差异法 (LSD) 法对同一水稻品系在各磷肥水平下的数据进行多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 春恢 356 的 AM 真菌定殖效率

从图 1 可见, 对照春恢 350 大部分根段中都没有出现根内菌丝, 少量根段中出现了处于发育阶段的菌丝, 但是没有出现泡囊和丛枝等共生结构 (图 1A)。春恢 356 大部分根段中都出现了各阶段的根内菌丝, 部分菌丝已经发育成熟, 并形成了泡囊和密集的丛枝 (图 1B)。



A: 春恢 350 根系 AM 真菌定殖情况; B: 春恢 356 根系 AM 真菌定殖情况。IH: 根内菌丝; V: 泡囊; S: 孢子; a: 丛枝。

图 1 丛枝菌根 (AM) 真菌在水稻根系中的定殖情况

Fig.1 Colonization of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in rice roots

从表 1 的统计结果可知, 春恢 350 根系的丛枝菌根真菌侵染率 (*F*) 为 22.00%, 侵染强度 (*M*) 较低, 根系中没有出现丛枝。春恢 356 的丛枝菌根真菌侵染率高达 69.00%, 侵染强度和相对丛枝率 (*a*) 较高, 与春恢 350 相比, 春恢 356 根系丛枝菌根真菌 5 项侵染指标均极显著提升 ( $P < 0.01$ )。

表 1 2 个水稻品系的 AM 真菌定殖效率

Table 1 Arbuscular mycorrhizal (AM) fungal colonization efficiencies of two rice lines

水稻品系	<i>F</i> (%)	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>a</i>	<i>A</i>
春恢 350	22.00	0.90	4.08	0	0
春恢 356	69.00**	18.56**	26.99**	9.63**	1.64**

*F* 代表含有真菌结构的根系占整个根系的比; *M* 代表整个根系中 AM 真菌结构形成的强度; *m* 代表菌根化的根系中 AM 真菌结构形成的强度; *a* 代表菌根化的根系中丛枝结构形成的丰度; *A* 代表在整个根系中丛枝结构形成的丰度。\*\* 表示与春恢 350 相比差异达极显著水平 ( $P < 0.01$ )。

### 2.2 不同因素对水稻叶片叶绿素相对含量的影响

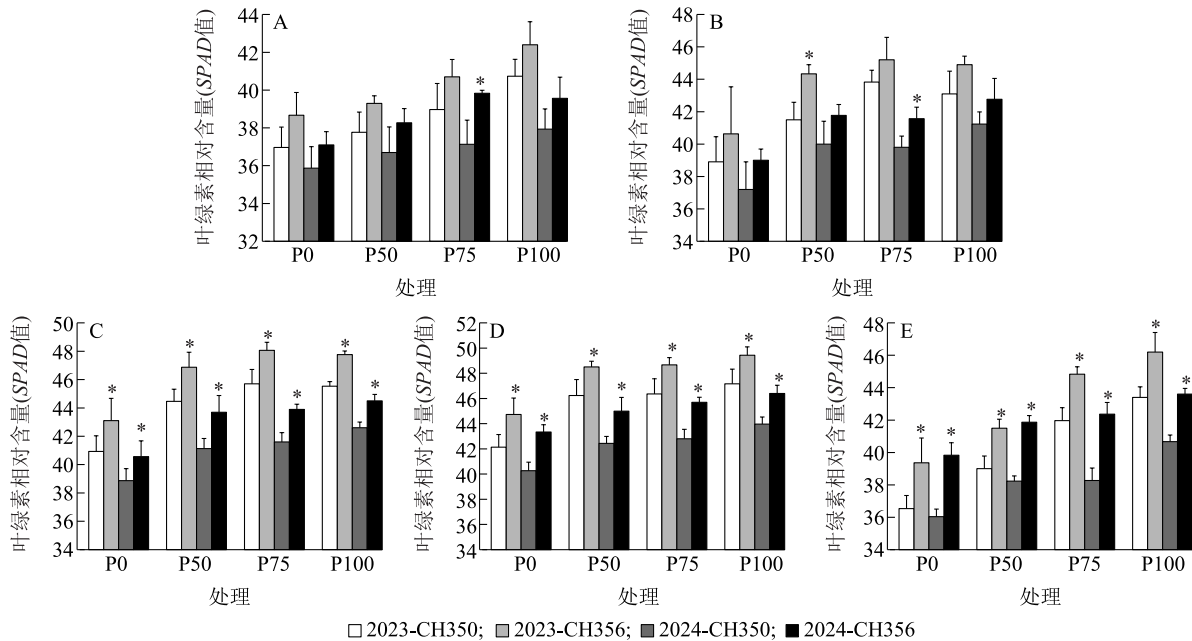
从表 2 可知, 不同因素 (年份、处理、水稻品系) 对水稻 5 个时期的叶片叶绿素相对含量都产生极显著影响 ( $P < 0.01$ ), 年份与处理之间的交互作用对始穗后 18 d 和始穗后 24 d 水稻叶片叶绿素相对含量分别产生显著 ( $P < 0.05$ ) 和极显著 ( $P < 0.01$ ) 影响。将不同的处理进行比较, 结果 (图 2) 可知, 两个水稻品系在各个时期的叶片叶绿素含量随磷肥水平的增加基本都呈上升趋势。将不同水稻品系进行比较, 总体来说, 春恢 356 的叶片叶绿素含量普遍高于春恢 350。由此可见, 不同磷肥施用水平, 春恢 356 叶片叶绿素含量比春恢 350 更高, 生育后期的衰减速度也较慢, 两年的趋势基本一致。

表 2 年份、处理与水稻品系及其交互作用对不同生育时期水稻叶绿素含量的影响效应分析结果

Table 2 Effects of year, treatment, rice line and their interactions on chlorophyll content at different growth stages

因素	对不同时期叶绿素相对含量(SPAD 值)影响效应				
	始穗期	始穗后 6 d	始穗后 12 d	始穗后 18 d	始穗后 24 d
年份(Y)	29.97**	41.89**	165.48**	138.11**	46.45**
处理(T)	19.34**	24.98**	61.31**	52.13**	117.00**
水稻品系(L)	33.10**	24.56**	78.72**	105.57**	211.56**
Y×T	1.78	1.77	2.29	3.18*	13.50**
Y×L	0.04	0.09	0.12	0.60	3.92
T×L	0.32	0.20	0.25	0.19	0.39
Y×T×L	0.25	0.18	0.08	0.04	0.33

Y×T: 年份和处理之间的交互作用; Y×L: 年份和水稻品系之间的交互作用; T×L 处理和水稻品系之间的交互作用; Y×T×L: 年份、处理、水稻品系之间的交互作用。\* 表示各因素对水稻叶片叶绿素相对含量影响达显著水平 ( $P < 0.05$ ); \*\* 表示各因素对水稻叶片叶绿素相对含量影响达极显著水平 ( $P < 0.01$ )。



2023-CH350; 2023 年春恢 350; 2023-CH356; 2023 年春恢 356; 2024-CH350; 2024 年春恢 350; 2024-CH356; 2024 年春恢 356。A: 不同磷肥水平下水稻始穗期叶片叶绿素相对含量; B: 不同磷肥水平下水稻始穗后 6 d 叶片叶绿素相对含量; C: 不同磷肥水平下水稻始穗后 12 d 叶片叶绿素相对含量; D: 不同磷肥水平下水稻始穗后 18 d 叶片叶绿素相对含量; E: 不同磷肥水平下水稻始穗后 24 d 叶片叶绿素相对含量。P0: 磷肥施用量为 0 kg/hm<sup>2</sup>, 不施磷; P50: 常规施磷量的 50%; P75: 常规施磷量的 75%; P100: 常规施磷量, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 施用量为 75 kg/hm<sup>2</sup>。图柱上 \* 表示同一种植年份, 与春恢 350 相比叶片叶绿素相对含量差异显著 ( $P < 0.05$ )。

图 2 不同磷肥水平和年份下春恢 350 与春恢 356 2 个水稻品系在各生育期叶片叶绿素含量差异分析结果

Fig.2 Analysis of differences in leaf chlorophyll content between Chunhui 350 and Chunhui 356 at different growth stages under different phosphorus fertilizer levels and years

### 2.3 不同磷肥水平下的水稻干物质和磷肥吸收利用率

从表 3 可见, 年份对水稻不同时期干物质质量、成熟期穗全磷含量、磷吸收量影响达极显著水平 ( $P < 0.01$ ); 处理、水稻品系对水稻不同时期干物质质量、成

熟期各组织中全磷含量、磷吸收量和磷肥吸收利用率影响达显著 ( $P < 0.05$ ) 或极显著 ( $P < 0.01$ ) 水平; 年份与处理之间交互作用对水稻分蘖期干物质质量影响达显著 ( $P < 0.05$ ) 水平, 对水稻成熟期茎秆和穗中全磷含量影响分别达极显著水平 ( $P < 0.01$ ) 和显著 ( $P <$

0.05)水平;年份与水稻品系之间交互作用对水稻分蘖期、抽穗期干物质质量影响达极显著( $P<0.01$ )水平,对水稻成熟期各组织中全磷含量、磷吸收量影响达极显著( $P<0.01$ )水平;处理与水稻品系之间交互作用对水稻成熟期茎秆和穗全磷含量影响达显著( $P<0.05$ )和极显著( $P<0.01$ )水平;年份、处理和水稻品系之间交互作用对水稻抽穗期干物质质量影响达显著( $P<0.05$ )水平,对水稻成熟期叶片、茎秆和穗中全磷含量影响达显著( $P<0.05$ )或极显著( $P<0.01$ )水平。从图 3A~图 3C 可见,2 个水稻品系 3 个生长时期(分蘖期、抽穗期、成熟期)干物质质量随磷肥施用量增加均呈上升趋势;对不同年份两个品系干物质质量进行比较,结果发现,春恢 356 干物质质量在不同磷肥水平下绝大多数显著高于春恢 350 ( $P<0.05$ )。从图 3D~图 3F 可见,随着磷肥施用量的增加,成熟期水稻叶片、茎秆和穗全磷含量均有不同程度变化;对不同年份两个品系全磷含量进行比较,结果发现,2023 年

春恢 356 成熟期不同组织中全磷含量大多数显著高于春恢 350 ( $P<0.05$ ),2024 年磷肥水平为常规施磷量的 50% (P50)、75% (P75) 时春恢 356 叶片中全磷含量显著高于春恢 350 ( $P<0.05$ ),常规施磷量 (P100) 水平下春恢 356 穗全磷含量显著高于春恢 350 ( $P<0.05$ )。从图 3G 可见,随着磷肥施用水平提高,两水稻品系磷吸收量均呈上升趋势,至常规施磷量 (P100) 时达到峰值;对两个水稻品系之间磷吸收量进行对比,结果发现春恢 356 均显著高于春恢 350 ( $P<0.05$ )。从图 3H 可见,水稻对磷肥的吸收利用率随着磷肥施用水平的提高呈逐渐下降趋势,磷肥水平为常规施磷量的 50% (P50) 时磷肥吸收利用率最高;对两个水稻品系之间磷肥吸收利用率进行对比,结果发现春恢 356 均显著高于春恢 350 ( $P<0.05$ )。综上,在不同磷肥水平下,春恢 356 具有更高的磷肥吸收利用率,磷吸收量显著增加,积累的磷元素形成了更多的干物质质量。

表 3 年份、处理与水稻品系及其交互作用对水稻干物质质量和磷肥吸收利用率的影响效应

Table 3 Effects of year, treatment, rice line and their interactions on rice dry matter weight and phosphorus fertilizer use efficiency

因素	对不同时期干物质质量影响效应			对水稻成熟期各组织中全磷含量影响效应			对磷吸收量影响效应	对磷肥吸收利用率影响效应
	分蘖期	抽穗期	成熟期	叶片	茎秆	穗		
年份(Y)	11.99**	35.16**	34.70**	2.18	1.51	12.32**	42.75**	0.11
处理(T)	112.12**	99.63**	113.88**	4.44*	4.82**	8.01**	274.93**	25.52**
水稻品系(L)	151.80**	191.44**	140.51**	30.43**	24.49**	49.24**	632.01**	139.12**
Y×T	3.10*	0.51	1.08	2.54	24.16**	4.23*	0.03	0.20
Y×L	16.68**	12.73**	1.79	15.96**	43.51**	30.92**	136.11**	2.41
T×L	0.84	0.68	2.14	1.09	4.00*	10.12**	2.28	0.42
Y×T×L	1.09	3.00*	0.21	9.29**	3.25*	3.33*	0.04	0.01

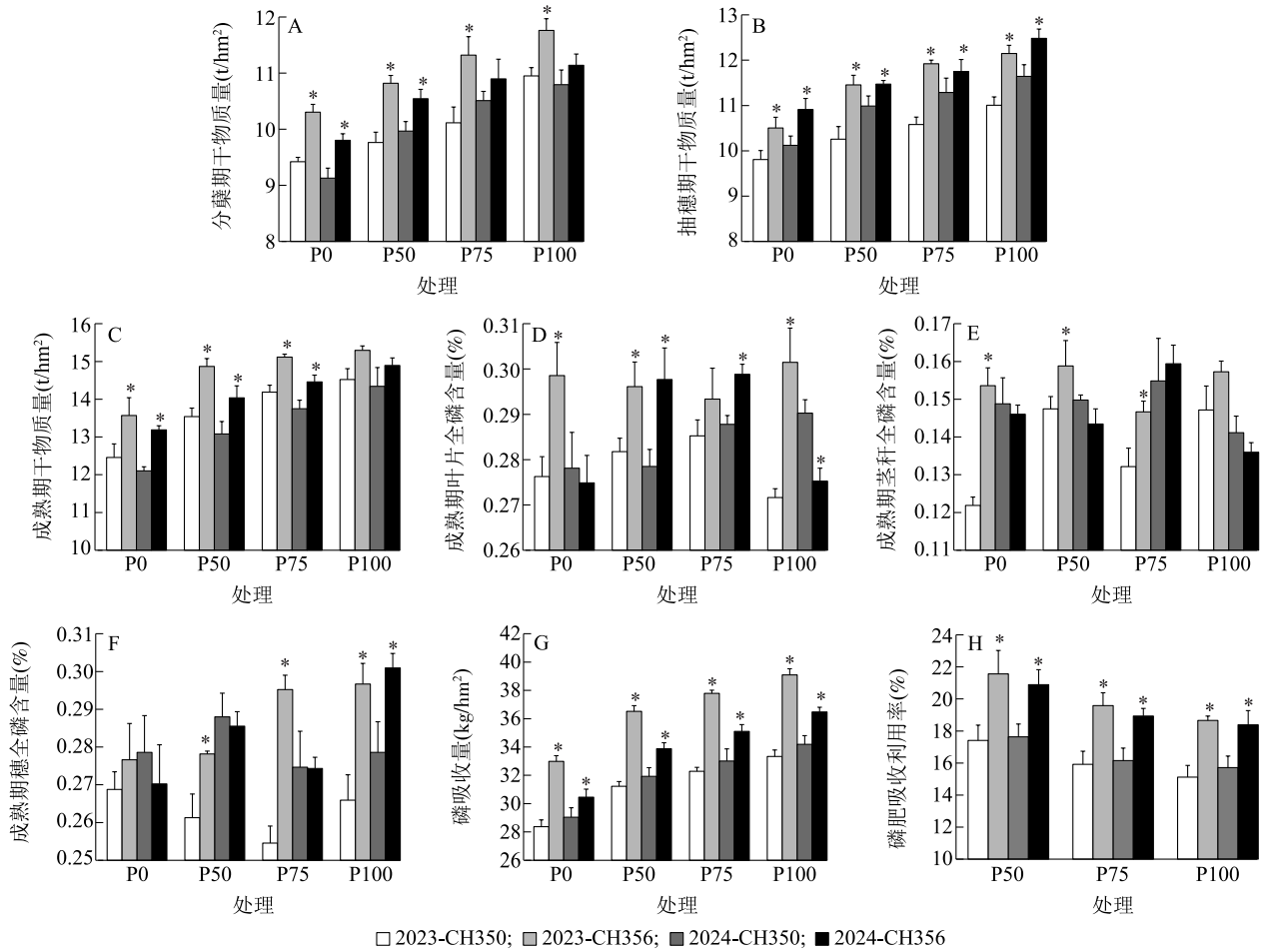
Y×T、Y×L、T×L、Y×T×L 见表 2 注。\* 表示各因素对水稻干物质质量和磷肥吸收利用率的影响达显著水平 ( $P<0.05$ ); \*\* 表示各因素对水稻干物质质量和磷肥吸收利用率的影响达极显著水平 ( $P<0.01$ )。

#### 2.4 不同因素对水稻农艺性状的影响

从表 4 可知,年份对除千粒重以外的 6 种农艺性状产生极显著 ( $P<0.01$ ) 影响;处理对水稻株高、穗长、有效穗数、结实率、实际产量影响极显著 ( $P<0.01$ ),对每穗粒数影响显著 ( $P<0.05$ );水稻品系对水稻株高、穗长、有效穗数、每穗粒数、千粒重、实际产量影响极显著 ( $P<0.01$ ),对结实率影响显著 ( $P<0.05$ )。年份与处理之间、年份与水稻品系之间、处理与水稻品系之间交互作用都对水稻结实率产生显著 ( $P<0.05$ ) 或极显著 ( $P<0.01$ ) 影响,而年份、处理和水稻品系三因素之间交互作用对 7 种农艺性状都没有产生显著影响 ( $P>$

0.05)。

从图 4 可见,随着磷肥水平上升,两个水稻品系的有效穗数和产量逐渐增加。2023 年、2024 年春恢 356 在各磷肥水平下的株高、穗长和有效穗数相比春恢 350 大多数显著增加 ( $P<0.05$ ),每穗粒数、千粒重相比春恢 350 无显著差异 ( $P>0.05$ ),结实率没有表现出一致的变化。2023 年、2024 年春恢 356 在 P0、P50、P75 磷肥水平下的实际产量都高于春恢 350 ( $P<0.05$ ),增产幅度分别为 6.7%~9.6%、7.0%~8.7%。由此可见,春恢 356 相比春恢 350 表现为株高、穗长和有效穗数增加,在低磷至中磷水平 (P0、P50、P75) 下的增产效果较为明显。



2023-CH350、2023-CH356、2024-CH350、2024-CH356 见图 2 注。A:不同磷肥水平对分蘖期水稻干物质质量的影响;B:不同磷肥水平对抽穗期水稻干物质质量的影响;C:不同磷肥水平对成熟期水稻干物质质量的影响;D:不同磷肥水平下水稻成熟期叶片中全磷含量;E:不同磷肥水平下水稻成熟期茎秆全磷含量;F:不同磷肥水平下水稻成熟期穗全磷含量;G:不同磷肥水平下水稻对磷的吸收量;H:不同磷肥水平下水稻磷肥吸收利用率。P0、P50、P75、P100 见图 2 注。图柱上 \* 表示同一种植年份,与春恢 350 相比差异显著( $P < 0.05$ )。

图 3 不同磷肥水平下水稻干物质质量和磷肥吸收利用率

Fig.3 Dry matter weight and phosphorus fertilizer use efficiency of rice under different phosphorus fertilizer levels

表 4 年份、处理和水稻品系及其交互作用对水稻主要农艺性状的影响效应

Table 4 Effects of year, treatment, rice line and their interactions on major agronomic traits of rice

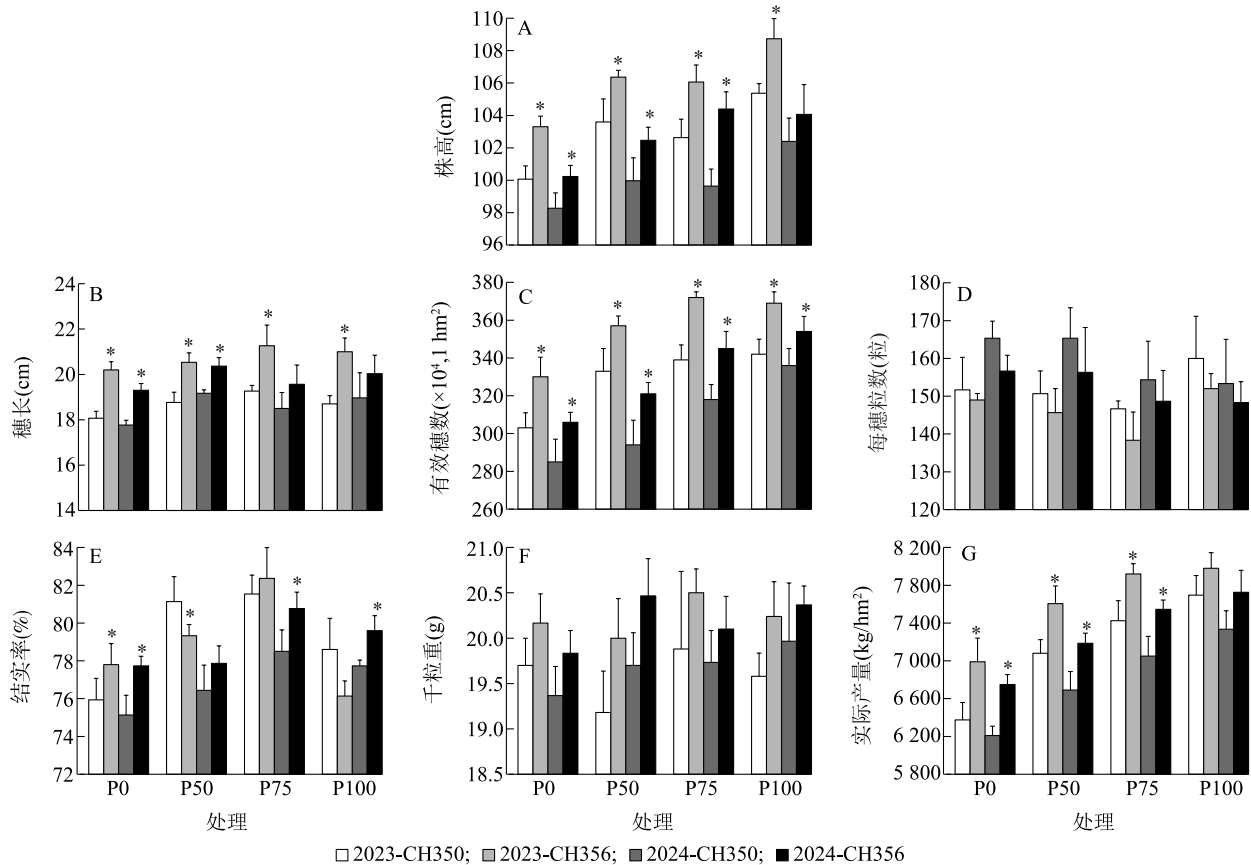
因素	株高	穗长	有效穗数	每穗粒数	结实率	千粒重	实际产量
年份(Y)	94.59 **	9.52 **	88.03 **	9.46 **	13.37 **	0.08	40.12 **
处理(T)	36.53 **	6.38 **	63.70 **	3.08 *	31.01 **	1.33	89.97 **
水稻品系(L)	87.08 **	95.09 **	105.89 **	8.78 **	7.08 *	20.95 **	88.88 **
Y×T	1.65	2.82	5.04 **	3.37 *	10.07 **	2.63	0.78
Y×L	0.56	6.19 *	0.82	0.06	15.41 **	0.32	0.01
T×L	1.43	0.22	0.43	0.02	4.16 *	0.37	1.00
Y×T×L	1.13	0.22	0.28	0.27	1.77	0.07	0.14

Y×T、Y×L、T×L、Y×T×L 见表 2 注。\* 表示各因素对水稻主要农艺性状影响达显著水平( $P < 0.05$ ); \*\* 表示各因素对水稻主要农艺性状影响达极显著水平( $P < 0.01$ )。

### 2.5 2 个水稻品系根际土壤微生物 $\alpha$ 多样性指数

从表 5 可知,与春恢 350 相比,春恢 356 根际土

壤微生物群落 Chao1 指数和 Ace 指数极显著增加 ( $P < 0.01$ ),表明春恢 356 根际土壤物种数量较多;



2023-CH350、2023-CH356、2024-CH350、2024-CH356 见图 2 注。A: 不同磷肥水平对水稻株高的影响; B: 不同磷肥水平对水稻穗长的影响; C: 不同磷肥水平对单位面积有效穗数的影响; D: 不同磷肥水平对每穗粒数的影响; E: 不同磷肥水平对水稻结实率的影响; F: 不同磷肥水平对水稻千粒重的影响; G: 不同磷肥水平对水稻单位面积实际产量的影响; P0、P50、P75、P100 见图 2 注。图柱上 \* 表示同一种植年份, 与春恢 350 相比差异显著 ( $P < 0.05$ )。

图 4 不同磷肥水平对水稻农艺性状的影响

Fig.4 Effects of different phosphorus fertilizer levels on agronomic traits of rice

Simpson 指数没有显著差异 ( $P > 0.05$ ), Shannon 指数显著增加 ( $P < 0.05$ ), 表明春恢 356 根际土壤具有相对较高的物种多样性。

从图 5A 可见, 春恢 356 根际富集较多的菌群为金黄杆菌属 (*Chryseobacterium*) 细菌和埃氏慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*) 细菌。与春恢 350 相比, 春恢 356 根际金黄杆菌属细菌的相对丰度增加了 201.5%, 达极显著水平 ( $P < 0.01$ ); 埃氏慢生根瘤菌属细菌的相对丰度增加了 28.7%, 达显著水平 ( $P < 0.05$ )。金黄杆菌属细菌能降解环境中的芳香烃和多环芳烃等有机污染物, 还具有抗菌活性, 能抑制或杀死其他有害微生物; 埃氏慢生根瘤菌属细菌具有与豆科植物共生固氮的能力。从图 5B 可见, 微生物功能种群丰度较高的主要有化能异养 (Chemoheterotrophy) 细菌、有氧化能异养 (Aerobic chemohetero-

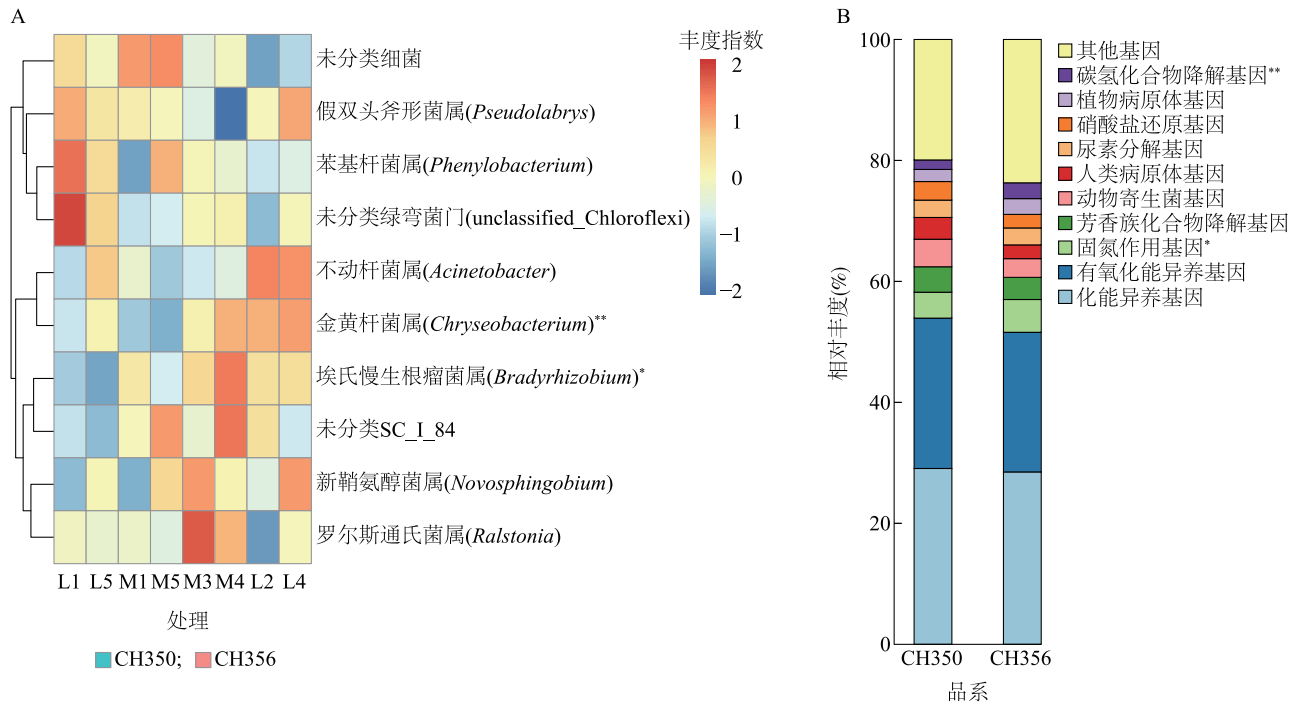
trophy) 细菌、固氮作用 (Nitrogen fixation) 细菌、芳香族化合物降解 (Aromatic compound degradation) 细菌和动物寄生菌 (Animal parasites or symbionts) 等。与春恢 350 相比, 春恢 356 根际菌群中碳氢化合物降解 (Hydrocarbon degradation) 功能基因相对丰度增加 66.4%, 达到极显著水平 ( $P < 0.01$ ); 固氮作用功能基因相对丰度增加 26.5%, 达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。

表 5 2 个水稻品系的根际土壤微生物  $\alpha$  多样性指数

Table 5  $\alpha$  diversity indices of rhizosphere soil microorganisms of the two rice lines

水稻品系	Chao1 指数	Ace 指数	Simpson 指数	Shannon 指数
春恢 350	2 720	2 716	0.997 0	10.12
春恢 356	3 269 **	3 264 **	0.997 3	10.44 *

\* 表示与春恢 350 相比差异显著 ( $P < 0.05$ ); \*\* 表示与春恢 350 相比差异极显著 ( $P < 0.01$ )。



A: 2个水稻品系根际土壤微生物属水平物种丰度; B: 2个水稻品系根际土壤微生物功能基因相对丰度。L1、L5、M1、M5、M3、M4、L2、L4为样品送检的原始编号。CH350: 春恢 350; CH356: 春恢 356。\* 表示 2 个品系之间该菌属细菌相对丰度差异达显著水平 ( $P < 0.05$ ); \*\* 表示 2 个品系之间该菌属细菌相对丰度差异达极显著水平 ( $P < 0.01$ )。

图 5 2 个水稻品系根际土壤微生物属物种相对丰度和功能基因相对丰度

Fig.5 Relative abundance of rhizosphere soil microorganisms at the genus level and functional genes in the two rice lines

### 3 讨论

水稻几丁质受体激酶 1 (*OsCERK1*) 蛋白第 118~121 个氨基酸是调节控制水稻与丛枝菌根 (AM) 真菌早期共生识别的关键区域,也是区分 *OsCERK1* 基因亚型的重要依据,其中来自东乡野生稻的 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因为 TYTT 型,来自籼稻的 *OsCERK1* 基因为 TYTK 型。春恢 350 属于籼稻,其 *OsCERK1* 基因为 TYTK 型,产生的 AM 共生效率明显弱于 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因<sup>[19]</sup>。本研究将 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因导入籼稻,替换其内源 TYTK 型 *OsCERK1* 基因后,水稻与 AM 真菌的共生效率大幅提升,共生结构数量显著增加,表明 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因在籼稻遗传背景中仍能有效发挥功能。

为植物提供磷是 AM 共生体的一个基本功能,研究表明,接种 AM 真菌的水稻植株中约 70% 总磷是通过菌根吸收的<sup>[25]</sup>。磷并不直接参与叶绿素的合成,而是在维持叶绿体膜的结构和功能中发挥作用,同时参与光合酶的合成,保障植物的光合效

率<sup>[26]</sup>。本研究中水稻叶绿素含量虽然随磷肥施用水平提高而上升,但是幅度较小,表明磷肥水平对叶绿素合成影响较小,这与李岳峰等<sup>[27]</sup>的研究结果一致。始穗后 12~24 d 携带 *OsCERK1<sup>DY</sup>* 基因的春恢 356 叶片叶绿素含量显著高于春恢 350 ( $P < 0.05$ ),推测 AM 真菌共生效应可有效促进叶绿素的合成,并能延缓水稻叶片的衰老。叶绿素是光合作用的基础物质,春恢 356 在干物质积累、有效穗数和产量方面的优势是否由叶绿素含量提高引起,有待后续对水稻光合速率的测定来判断。

水稻干物质是产量的基础,两者之间存在明显的正相关,产量形成的实质是干物质合成、积累、转运和分配的过程。矿质元素的吸收与干物质积累密切相关,且是影响干物质质量的关键因素,其供应水平会显著调控干物质的合成效率与积累量。磷作为主要的矿质元素,能对水稻干物质积累和产量形成产生重要影响<sup>[28]</sup>。本研究中,水稻干物质质量随磷肥施用水平提高呈逐渐上升趋势。其中,春恢 356 的干物质质量在 2 年试验的绝大多数处理中显著高于对照

春恢 350 ( $P < 0.05$ ), 展现出更为旺盛的生物合成能力, 而且这一特性同步提升了其磷吸收量与磷肥吸收利用率。据此推测, *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因导入籼稻背景后, 通过强化 AM 真菌共生效应, 显著增加了水稻各生育时期的干物质积累量、磷吸收量及磷肥吸收利用率, 为高产目标的实现奠定了坚实基础。

除促进植物对磷的吸收外, AM 真菌共生还能全面改善植物营养状况, 产生提升植株健壮度、增强抗逆性等积极作用<sup>[29]</sup>。本研究中, 除每穗粒数、千粒重和结实率外, 2 个水稻品系的其他农艺性状均表现出一致差异, 即春恢 356 高于春恢 350, 这一结果可能是 AM 真菌共生效应与品系自身特性共同作用的结果。春恢 356 与春恢 350 的遗传背景基本一致, 已知差异仅存在于 8 号染色体长臂 2.4 Mb 的片段上, 该片段含 AM 真菌高效共生基因 *OsCERKI<sup>DY</sup>*。土壤有效磷含量对 *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因调控的 AM 真菌共生效应产生显著影响, AM 真菌对植物根系的侵染活性及菌丝生长速率会随磷肥水平升高而降低<sup>[30-31]</sup>。水稻产量由多种因素共同决定, 春恢 356 与春恢 350 的产量差异在低磷 (P0)、中低磷 (P50)、中磷 (P75) 处理下均达到显著水平 ( $P < 0.05$ ), 据此推测, 春恢 356 的增产效应主要由 AM 真菌共生效应介导。综合分析表明, *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因驱动春恢 356 增产的核心路径是以较强的磷素吸收能力为基础, 在促进干物质高效积累的前提下, 通过增加有效穗数最终实现高产。

与根际土壤微生物的互作是 AM 真菌的重要功能之一, 其可通过促进植物固氮、加速土壤中有机关氮磷化合物转化及有机污染物降解, 改善植物营养与土壤环境<sup>[29]</sup>。本研究中, 春恢 356 的根际土壤微生物群落表现出更高的物种丰富度和多样性, 这表明 *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因导入籼稻后, 通过增强植株与 AM 真菌的识别及共生效率, 进一步介导 AM 真菌招募了更多类型的土壤微生物, 从而优化了根际微环境。具体来看, 春恢 356 根际显著富集了金黄杆菌属细菌 (具有有机污染物降解功能) 和埃氏慢生根瘤菌属细菌 (具有共生固氮功能), 且微生物群落的功能基因也集中在碳氢化合物降解与固氮作用通路, 证实 *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因可驱动根际土壤微生物群落结构与功能的定向优化。

共生关系是自然界普遍存在的互作形式<sup>[32-33]</sup>, AM 真菌与植物的共生体系所产生的有益效应远超

单一生物类群对生态系统的贡献<sup>[34]</sup>。AM 真菌作为核心功能成员, 与宿主植物、根际细菌共同构成“植物-真菌-细菌”三界互作连续体, 通过精确调控生态系统中碳循环与养分交换过程, 维持生物多样性及生态环境稳定性<sup>[35-36]</sup>。本研究结果表明, 将野生稻来源的 *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因导入籼稻, 显著强化了栽培稻与 AM 真菌及根际有益微生物的互作关联, 形成了高效共生效应, 为培育养分高效利用、环境适应性强的水稻新品种提供了重要基因资源与技术支撑。

## 4 结论

携带 *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因的水稻品系春恢 356 与对照品系春恢 350 相比, 其根系中丛枝菌根 (AM) 真菌定殖率大幅提高。总体来说, 在田间不同磷肥水平下, 春恢 356 的叶绿素含量、干物质量、磷吸收量和磷肥吸收利用率高于春恢 350。经过 2 年田间试验, 春恢 356 在低磷 (P0)、中低磷 (P50)、中磷 (P75) 处理下均比春恢 350 显著增产 ( $P < 0.05$ )。春恢 356 根际土壤微生物群落具有更高的物种丰富度和多样性, 且富集了金黄杆菌属细菌、埃氏慢生根瘤菌属细菌等有益细菌, 碳氢化合物降解功能基因和固氮作用功能基因相对丰度显著 ( $P < 0.05$ ) 或极显著 ( $P < 0.01$ ) 增加。综上, 将 *OsCERKI<sup>DY</sup>* 基因导入籼稻可诱导有益共生效应, 为培育养分高效利用型水稻品种提供了有效途径。

## 参考文献:

- [1] NEWMAN E I, REDDELL P. The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants [J]. *New Phytologist*, 1987, 106 (4): 745-751.
- [2] SHI J C, WANG X L, WANG E T. Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: from genes to ecosystems [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2023, 74 (2): 569-607.
- [3] FELLBAUM C R, GACHOMO E W, BEESETTY Y, et al. Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109 (7): 2666-2671.
- [4] PARIHAR M, MEENA V S, MISHRA P K, et al. *Arbuscular Mycorrhiza*: a viable strategy for soil nutrient loss reduction [J]. *Archives of Microbiology*, 2019, 201 (6): 723-735.
- [5] DIEDHIU A G, MBAYE F K, MBODJ D, et al. Field trials reveal ecotype-specific responses to mycorrhizal inoculation in rice [J]. *PLoS One*, 2016, 11 (12): 0167014.
- [6] AKIYAMA K, MATSUZAKI K I, HAYASHI H. Plant sesquiter-

- penes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Nature*, 2005, 435(7043): 824-827.
- [7] YONEYAMA K, XIE X N, KUSUMOTO D, et al. Nitrogen deficiency as well as phosphorus deficiency in *Sorghum* promotes the production and exudation of 5-deoxystriigol, the host recognition signal for arbuscular mycorrhizal fungi and root parasites[J]. *Planta*, 2007, 227(1): 125-132.
- [8] KRETZSCHMAR T, KOHLEN W, SASSE J, et al. A *Petunia* ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching[J]. *Nature*, 2012, 483: 341-344.
- [9] AKIYAMA K, HAYASHI H. Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots[J]. *Annals of Botany*, 2006, 97(6): 925-931.
- [10] BESSERER A, PUECH-PAGÈS V, KIEFER P, et al. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria[J]. *PLoS Biology*, 2006, 4(7): 226.
- [11] BESSERER A, BÉCARD G, JAUNEAU A, et al. GR24, a synthetic analog of strigolactones, stimulates the mitosis and growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* by boosting its energy metabolism[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(1): 402-413.
- [12] VENKATESHWARAN M, JAYARAMAN D, CHABAUD M, et al. A role for the mevalonate pathway in early plant symbiotic signaling[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(31): 9781-9786.
- [13] CHARPENTIER M, SUN J, VAZ MARTINS T, et al. Nuclear-localized cyclic nucleotide-gated channels mediate symbiotic calcium oscillations[J]. *Science*, 2016, 352(6289): 1102-1105.
- [14] PIMPRIKAR P, CARBONNEL S, PARIÉS M, et al. A CCaMK-CYCLOPS-DELLA complex activates transcription of RAM1 to regulate arbuscule branching[J]. *Current Biology*, 2016, 26(8): 987-998.
- [15] SAWERS R J H, GUTJAHR C, PASZKOWSKI U. Cereal mycorrhiza: an ancient symbiosis in modern agriculture[J]. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(2): 93-97.
- [16] SCHMIDT J E, BOWLES T M, GAUDIN A C M. Using ancient traits to convert soil health into crop yield: impact of selection on maize root and rhizosphere function[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 373.
- [17] HUANG R L, LI Z, SHEN X H, et al. The perspective of arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice domestication and breeding[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(20): 12383.
- [18] WANG G, CHEN X, YU C Z, et al. Release of a ubiquitin brake activates *OsCERK1*-triggered immunity in rice[J]. *Nature*, 2024, 629: 1158-1164.
- [19] HUANG R L, LI Z, MAO C, et al. Natural variation at *OsCERK1* regulates arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice[J]. *New Phytologist*, 2020, 225(4): 1762-1776.
- [20] LEFEBVRE B. An opportunity to breed rice for improved benefits from the arbuscular mycorrhizal symbiosis? [J]. *The New Phytologist*, 2020, 225(4): 1404-1406.
- [21] XU L, WANG J Z, XIAO Y, et al. Structural insight into chitin perception by chitin elicitor receptor kinase 1 of *Oryza sativa*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(1): 235-248.
- [22] HAN R C, YANG Z, WANG C Q, et al. Wild species rice *OsCERK1<sup>DY</sup>*-mediated arbuscular mycorrhizal symbiosis boosts yield and nutrient use efficiency in rice breeding[J]. *Molecular Breeding*, 2024, 44(3): 22.
- [23] 何颖, 韩瑞才, 杨宙, 等. 不同头季施氮水平下菌根共生稻的再生能力与产量形成特征[J]. *杂交水稻*, 2024, 39(3): 133-138.
- [24] TROUVELOT A, KOUGH J, GIANINAZZI-PEARSON V. Physiological and genetic aspect of mycorrhizae [M]. Paris: INRA Press, 1986.
- [25] YANG S Y, GRØNLUND M, JAKOBSEN I, et al. Nonredundant regulation of rice arbuscular mycorrhizal symbiosis by two members of the *PHOSPHATE TRANSPORTER1* gene family[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(10): 4236-4251.
- [26] 潘晓华, 石庆华, 郭进耀, 等. 无机磷对植物叶片光合作用的影响及其机理的研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 1997, 3(3): 201-208.
- [27] 李岳峰, 居立海, 张来运, 等. 不同施磷水平下 AM 真菌对水稻/绿豆间作中植株生长及氮磷利用的影响[J]. *江苏农业科学*, 2013, 41(3): 51-55.
- [28] 刘彦玲, 李渝, 白怡婧, 等. 长期不同施肥对水稻干物质和磷素积累与转运的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2019, 25(7): 1146-1156.
- [29] 冯固, 张福锁, 李晓林, 等. 丛枝菌根真菌在农业生产中的作用与调控[J]. *土壤学报*, 2010, 47(5): 995-1004.
- [30] KOIDE R T, LI M G. On host regulation of the vesicular: arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *New Phytologist*, 1990, 114(1): 59-74.
- [31] BOLAN N S. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants[J]. *Plant and Soil*, 1991, 134(2): 189-207.
- [32] 邵晨霞, 朱华珺, 刘絮宁, 等. 抗水稻纹枯病的昆虫病原线虫共生菌分离、鉴定及发酵条件优化[J]. *南方农业学报*, 2025, 56(4): 1005-1016.
- [33] 马俊, 李珊, 田林双, 等. 印度梨形孢与植物的共生机制及应用研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(23): 15-22.
- [34] 黄静娴. 植物-丛枝菌根真菌共生的研究进展[J]. *世界生态学*, 2024, 13(2): 255-261.
- [35] 储薇, 郭信来, 张晨, 等. 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.
- [36] DUAN S L, FENG G, LIMPENS E, et al. Cross-Kingdom nutrient exchange in the plant-arbuscular mycorrhizal fungus-bacterium continuum[J]. *Nature Reviews. Microbiology*, 2024, 22(12): 773-790.

(责任编辑: 黄克玲)