

植物根系/菌根途径获取养分的碳磷互惠机制

段世龙^{1,2}, 严文辉¹, 冯 固¹, 张 林^{1*}

(1 中国农业大学资源与环境学院 / 植物-土壤相互作用教育部重点实验室 / 国家农业绿色发展研究院, 北京 100193;
2 比利时法语鲁汶大学地球与生命研究院, 新鲁汶 B-1348)

摘要: 植物在进化过程中形成了多种从土壤获取养分的策略: 一方面, 植物可以直接通过根表皮细胞和根毛直接吸收土壤矿质养分(根系途径); 另一方面, 植物根系与丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌共生, 通过AM真菌菌丝从土壤中获得矿质养分(菌根途径), 特别是磷素。AM真菌菌丝释放分泌物, 形成物理、化学和生物学性质不同于其他土壤区域的微域土区, 称为菌丝际。许多具有解磷功能的微生物在菌丝际定殖, 帮助AM真菌矿化土壤有机磷, 溶解难溶性无机磷, 提高植物菌根途径的磷吸收效率。植物获取磷资源需要将大量光合产物转运至根系或菌根真菌。在碳磷互惠过程中, 植物需要根据碳投入经济和磷资源收益在两种途径之间进行权衡, 将有限的碳资源进行合理分配。本文系统梳理了植物通过菌根途径获取养分的碳磷互惠机制, 讨论了土壤不同供磷水平对根系/菌根途径获取磷时植物碳分配策略的影响和AM真菌根外菌丝对土壤养分异质性的响应, 总结了菌丝内磷稳态调节的分子机制及AM真菌在菌丝际通过分泌物招募解磷功能微生物的菌根供磷机制。未来研究应通过多学科交叉创新, 采用新技术新方法量化根系/菌根途径的碳分配与磷吸收, 明确菌丝分泌物的关键组分在调控菌丝际细菌群落中的功能与作用。

关键词: 菌根真菌; 植物碳分配; 土壤养分异质性; 解磷微生物; 碳磷互惠

Carbon-phosphorus reciprocal mechanism for plants to acquire nutrients through the root/mycorrhizal pathway

DUAN Shi-long^{1,2}, YAN Wen-hui¹, FENG Gu¹, ZHANG Lin^{1*}

(1 College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University / Key Laboratory of Plant-Soil Interactions / National Academy of Agriculture Green Development, Ministry of Education, Beijing 100193, China; 2 Earth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve B-1348, Belgium)

Abstract: Plants have evolved multiple strategies for obtaining nutrients from soil. They can absorb mineral nutrients directly via root epidermal cells and root hairs (the root pathway), and also obtain mineral nutrients, especially P, by forming mutualistic symbionts with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi (the mycorrhizal pathway). The hyphosphere is defined as the narrow region of the soil around the hyphae where the physical, chemical, and biochemical conditions are different from the bulk soil due to the influence of hyphal exudates. Many microbes with phosphate-solubilizing function colonize in the hyphosphere and help AM fungi to mineralize soil organic phosphorus and solubilize non-soluble inorganic phosphorus, improving the efficiency of P uptake via the mycorrhizal pathway by plants. To effectively obtain P, plants allocate a large amount of photoassimilate to roots or mycorrhizal fungi. Therefore, plants need to make trade-off between the root pathway and the mycorrhizal pathway based on carbon input and P benefits. In this review, we systematically reviewed the carbon-phosphorus reciprocity of nutrient acquisition via mycorrhizal pathway by plants. The effects of P supply levels in soil on plant carbon allocation strategies during roots/mycorrhizal access to phosphorus, and the response of AM fungi extraradical hyphae to soil nutrient heterogeneity are discussed. The molecular mechanism of the

收稿日期: 2022-11-21 接受日期: 2023-01-01

基金项目: 国家自然科学基金(42277112); 北京市自然科学基金(6212020); 中国国家留学基金(202206350052)。

联系方式: 段世龙 E-mail: slduan0707@163.com; * 通信作者 张林 E-mail: linzhang@cau.edu.cn

regulation of phosphorus homeostasis in the hyphae and the mycorrhizal phosphorus supply mechanism of AM fungi recruiting P-solubilizing microbes through hyphal exudates in the hyphosphere are summarized. Future research should use new technologies and methods to quantify carbon allocation and P uptake in the root/mycorrhizal pathway, and to clarify the functions and roles of key components of hyphal exudates in regulating the bacterial community in the hyphosphere.

Key words: mycorrhizal fungi; plant carbon allocation; soil nutrient heterogeneity; phosphorus-solubilizing microbes; carbon and phosphorus reciprocity

磷肥是粮食作物的“口粮”, 对保障粮食安全具有重要意义。我国磷矿资源仅占全球 5%, 磷肥的消耗量却占全球的 24%^[1]。然而, 磷肥当季利用率低, 通常只有 10~25%^[2]。磷肥施入土壤后, 大部分磷酸根常被具有强烈吸附作用的土壤矿物固定, 无效化严重^[3]。由于过量施用磷肥, 从 1980 年到 2012 年, 我国农田土壤平均磷素积累量为 1926 kg/hm² P₂O₅, 形成一个巨大的累积态磷库^[4], 一方面造成磷矿资源的大量浪费, 另一方面导致磷流失到水体中污染环境。因此, 如何提高土壤磷利用效率, 既是农业生产中需要解决的重大问题, 也是植物、微生物及其互作研究的国际前沿热点问题。

植物在长期进化过程中形成了多种从土壤中获取养分的途径, 除了通过根表皮细胞和根毛吸收的根系途径外, 还可以通过与微生物间的共生关系从土壤中吸收养分^[5]。在众多土壤微生物中, 丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM) 真菌可以与陆地生态系统中三分之二以上的植物共生, 包括绝大多数的农作物^[6]。AM 真菌根外菌丝可以越出根际区, 将植物吸收养分的范围从根系表面延伸到 12 cm 以外, 其最重要的功能是帮助植物从土壤中获取生长发育必需的无机磷酸盐^[7]。尽管 AM 真菌本身不具备矿化有机磷的能力, 但其根外菌丝向土壤中释放含碳化合物, 显著改变微域土区的物理、化学和生物学性质, 形成菌丝际, 并特异性招募具有解磷功能的微生物协助 AM 真菌从有机资源中获取磷^[8]。AM 真菌根外菌丝吸收磷酸盐后, 迅速将其合成聚磷酸盐, 在液泡中进行长距离运输至根内菌丝高度分支的丛枝结构, 随后聚磷酸盐水解为磷酸盐释放进入菌根共生界面, 进而转运至植物根系皮层细胞, 植物这种依赖于根系与 AM 真菌共生的养分吸收途径称为菌根途径^[9-10]。

自然条件下, 根系和菌根途径都是植物获取土壤磷的有效途径, 但二者均需消耗植物的光合产物: 一方面, 植物将碳水化合物分配到自身的根系

结构, 通过根系分泌进入土壤招募功能性微生物帮助植物直接获取土壤磷^[11]; 另一方面, 植物将碳水化合物分配至菌根真菌, 通过维持菌根共生体系获取磷资源。在此过程中, 来自植物的碳水化合物被菌丝代谢, 产生有机分子以菌丝分泌物的形式释放到菌丝际作为微生物生长发育的碳源, 刺激细菌生长, 激发细菌解磷功能^[12-13] (图 1)。植物为高效从土壤中获取磷资源, 会根据碳投入经济和磷资源收益在两种途径之间进行权衡, 将有限的碳资源进行合理分配。这种碳分配机制是植物高效利用土壤磷的关键。本文将从根系/菌根途径碳分配的权衡机制, 菌根菌丝生长对土壤养分异质性的响应和菌根真菌招募解磷微生物的机制三个方面展开论述。

1 根系/菌根途径碳分配的权衡机制

最初为评估根系途径与菌根途径对植物生长和磷吸收的贡献, 采用植物地上部生物量和磷含量计算菌根生长响应度指数和菌根磷响应度指数: (菌根植物生物量或磷含量-非菌根植物生物量或磷含量)/菌根植物生物量或磷含量×100%。这种计算方法能直观反映不同 AM 真菌对宿主植物生长和磷吸收的相对贡献, 其前提是假设根系途径和菌根途径相互独立、互不影响, 但有研究表明, 菌根途径发挥功能时会抑制宿主植物根系途径对磷的吸收^[14-16]。此外, 当 AM 真菌抑制宿主植物的生长与磷吸收时, 利用该公式计算出的菌根生长响应度指数和菌根磷响应度指数为负值, 然而这种情况下菌根途径对宿主植物磷吸收仍有贡献^[17]。随后, Smith 等^[17-18]将³³P 同位素示踪法与根盒隔网两分室培养体系相结合, 改进计算菌根途径对宿主植物磷吸收相对贡献的方法: (宿主植物³³P 比活度/菌丝室³³P 比活度)×(根室土壤有效磷含量/菌丝室土壤有效磷含量)×(根室土壤菌丝密度/菌丝室土壤菌丝密度)×100%, 该方法在改进实验装置的基础上测定³³P 比活度以定量菌根途径在植物总磷吸收中的贡献。Smith 等^[17-18]通过

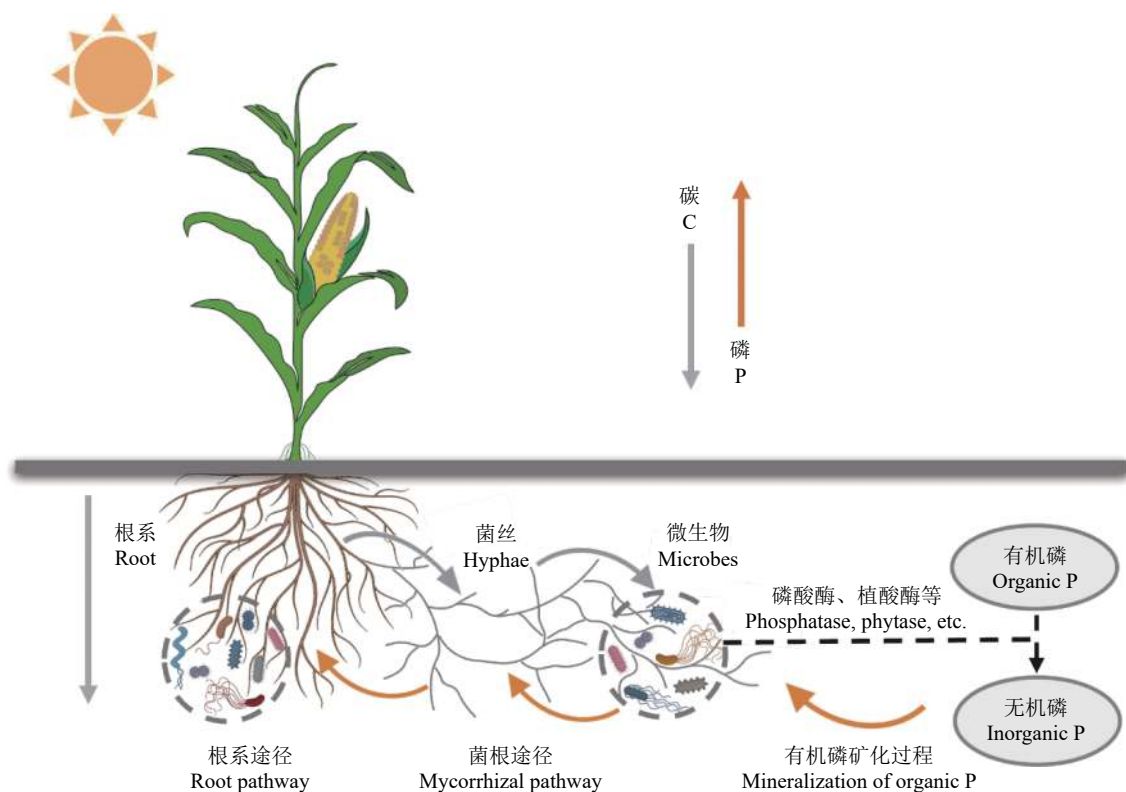


图1 植物获取磷的碳分配机制

Fig. 1 The carbon allocation mechanism of plants to acquire phosphorus

该方法发现番茄与 *Glomus caledonium* 共生时, 菌根途径可以贡献 70% 的磷, 蒺藜苜蓿与 *G. caledonium* 共生时, 植物则完全依赖菌根途径吸收磷。此外, *G. caledonium* 在土壤中的菌丝密度由与番茄共生时的 32 m/g 提高至与蒺藜苜蓿共生时的 42 m/g。近年来, 研究发现根系和菌根这两条磷吸收途径的磷酸盐转运蛋白基因表达也能够用来反映不同途径对宿主植物磷吸收的相对贡献。在玉米中, 磷转运蛋白基因 *ZmPHT1;1-1;4* 主要在根系皮层细胞和根毛中表达, 用于吸收土壤中的磷, 基因 *ZmPHT1;6* 在含有丛枝的皮层细胞中特异性表达, 用于转运 AM 真菌释放在菌根共生界面中的磷^[19-20]。例如, Chu 等^[21]发现玉米被 *Rhizophagus intraradices* 侵染时, 磷转运蛋白基因 *ZmPHT1;1*, *ZmPHT1;3* 和 *ZmPHT1;4* 的表达水平较低, 而 *ZmPHT1;6* 的表达水平高达数百倍甚至上千倍, 这表明菌根途径对植物磷吸收的贡献较大。

植物碳水化合物在根系和菌根间的分配受到多种因素, 尤其是土壤养分状况的影响。当土壤供磷水平较低时, 植物光合作用受到磷营养的限制, 碳水化合物合成较少, 植物为满足自身生长发育的需要, 优先将更多的碳水化合物分配到根系结构中,

此时植物倾向于通过根系途径从土壤中获取磷, 菌根途径对植物磷吸收的贡献仅接近 30%。而土壤供磷水平较高时, 植物对磷的需求通过根系即可满足, 因而减少碳水化合物在 AM 真菌中的分配, 此时菌根途径对植物磷吸收的贡献更小, 不足 20%。只有土壤供磷水平维持在适宜范围内 (8~15 mg/kg), 植物才会将更多的碳水化合物分配至菌根, 通过菌根途径从土壤中大量获取磷, 此时该途径能最大限度的发挥作用, 对植物磷吸收的贡献高达 60%^[21-22]。不同磷形态也能够影响土壤磷的有效性, 进而改变植物在根系/菌根中的碳分配, 最终影响菌根贡献率^[23]。在单一植物体系下, 根系与菌根对植物磷吸收的贡献往往与碳在两条途径中的分配呈正相关关系, 即 AM 真菌可获得用于自身的生长发育的碳水化合物越多, 菌根途径贡献率就越高。然而有研究表明, 当亚麻与高粱间作时, 亚麻以 30% 的碳水化合物投入量获得了 AM 真菌提供的 94% 的磷, 极大地促进了亚麻的生长, 而高粱以 70% 的碳水化合物投入量获得了 AM 真菌提供的 6% 的磷, 其生物量也没有显著增加^[24], 这表明同一 AM 真菌侵染不同植物时, 可能会存在养分交换的“欺骗”行为。

除了根系/菌根途径间碳分配存在权衡, 植物碳

水化合物在不同 AM 真菌间的分配也存在权衡。农田土壤中, 一种 AM 真菌可同时侵染多种植物, 一种植物也可同时与多种 AM 真菌共生, 这些 AM 真菌为宿主提供磷的能力各不相同, 而植物能够将碳水化合物优先分配给更有益的 AM 真菌来维持菌根共生^[25-26]。Bever 等^[25]采用¹⁴C 标记的 CO₂ 发现, 两种不同的 AM 真菌 (*Glomus claroideum* 和 *Scutellospora fulgida*) 侵染同一宿主时, *S. fulgida* 对植物生长发育的贡献更大, 植物则将更多的碳水化合物分配给 *S. fulgida* 从而稳定获得更多的收益。但这种共生选择并不是单向的, Kiers 等^[26]研究表明不仅是植物, AM 真菌在共生维持的过程中也具有选择合作者和分配养分资源的能力, 这种养分交换是建立互惠共生的关键。植物可以检测、区分和奖励最好的真菌伙伴并提供更多碳水化合物, 真菌伙伴通过给宿主 (那些提供更多碳水化合物的植物) 增加磷供给来加强合作。这种现象可以用市场经济理论来解释, 资源不平等是生态系统的典型特征, 不同物种之间的贸易伙伴关系 (互利互惠) 可以帮助“个体”应对这种资源不平等。因此, 贸易可以使“个体”能够以低成本交换他们可以提供的商品, 以换取原本不可能或者更难获得的资源^[27-28]。植物与 AM 真菌以碳磷交换为主的贸易关系使得双方在进化过程中被保留下来演变成典型的互利共生。

2 菌根菌丝生长对土壤养分异质性的响应

AM 真菌根外菌丝能够感受土壤养分异质性。在养分较为缺乏的土壤中, 菌丝可以生长进入养分斑块并进行大量增殖, 来自宿主植物的碳水化合物也会伴随菌丝的生长分泌到养分斑块中。这种现象早在二十世纪六十年代就被科学家所发现, 并推测 AM 真菌能够获取凋落物中的矿质养分, 同时将养分转移到宿主植物中^[29]。Hodge 等^[30]采用¹³C 和¹⁵N 双标记的黑麦草叶发现, AM 真菌能够加速复杂有机物质的降解, 帮助植物获取有机养分中的氮素。之后, Leigh 等^[31]利用相同技术证实了这一现象, 土壤有机斑块中多达 1/3 的氮素被 AM 真菌捕获并转移到宿主植物中, 且不同 AM 真菌对有机养分的捕获能力不同。关于磷的研究, Feng 等^[32]发现 AM 真菌的根外菌丝可以在富含有机磷 (如植酸钠、卵磷脂、RNA 等) 的斑块中大量增殖, 帮助植物获取有机磷源, 且随着植物的生长, AM 真菌对宿主植物磷吸

收的贡献逐渐增大, 第 70 天高达 31%。这些现象表明 AM 真菌根外菌丝在土壤中的生长并非是均匀的, 当菌丝生长到无机养分较多的区域可以直接吸收利用, 生长到有机养分较多的区域可以在其中大量增殖并加速有机养分的分解, 转化为无机养分再吸收利用。

AM 真菌能够通过磷从丰富到贫瘠斑块的跨菌丝网络运输来应对土壤养分异质性。由于 AM 真菌的根外菌丝网络长达数米甚至数十米, 同时生长在土壤养分完全不同的区域中, 而菌丝没有细胞壁间隔, 养分可以在菌丝网络中快速移动。例如, 量子点技术能够追踪菌丝网络中不同颜色的荧光纳米粒子, 可用于量化 AM 真菌向宿主植物的磷转运。Whiteside 等^[33]利用该技术发现, AM 真菌的磷转运策略在整个菌丝网络中并不统一: 当菌丝网络生长在磷资源均衡的土壤中, AM 真菌倾向于储存更多的磷; 当菌丝网络生长在磷资源高度不均一的土壤中, AM 真菌储存的磷较少, 储存磷的器官 (液泡) 面积较低, AM 真菌将资源转移到需求量大的区域从而在与植物的碳磷互惠交易中获取更多的收益, 更高的碳回报使 AM 真菌在交易中投入更多的磷。Van't Padje 等^[34]发现, 当菌丝网络中磷的有效性骤减或骤增时, AM 真菌能够控制磷向宿主植物的转移: 外界环境中磷含量骤减时, AM 真菌能够将菌丝网络中的磷进行再分配, 此时, AM 真菌为了稳定的获取碳水化合物, 将离宿主植物根系更近磷库中的磷转运给植物确保磷的稳定供应; 外界环境中磷含量骤增时, AM 真菌转运至宿主植物根系的磷没有显著增加, 此时 AM 真菌将吸收过多的磷进行储存, 直到宿主植物的需求增加时提供给植物, 提高磷的交易价值。此外, 宿主植物的养分需求也能够影响 AM 真菌的磷转运, 随着 AM 真菌与宿主植物共生时间的增加, AM 真菌将更多的磷转运给幼嫩的根系^[35]。

随着多学科交叉创新的进步, 各种新型技术手段也逐渐应用于菌根研究, 菌根响应土壤磷异质性的分子机制也取得了重要进展。在真核生物中, 磷的摄取、运输、储存和信号转导由含有未知功能的 SPX 结构域蛋白进行调控, 这些含有 135~380 个残基的小结构域位于细胞膜磷酸盐转运蛋白^[36]、液泡磷酸盐转运蛋白^[37]和磷酸盐信号蛋白^[38]的 N 末端, 或作为独立的单域蛋白出现^[39]。SPX 结构域的核心由螺旋束组成, 螺旋束提供带正电荷的配体, 能够与肌醇聚磷酸盐 (InsPs) 结合, 并与之相互作用。InsPs

介导磷酸盐信号转导,通过调节含有 SPX 结构域蛋白的酶或转运活性来调节细胞磷酸盐稳态,特别是在磷缺乏或磷充足条件下^[40]。例如,在水稻中,SPX 结构域蛋白可与响应磷酸盐饥饿的转录调控因子 PHR 结合,后者在磷限制的条件下介导一系列相关基因的表达从而调控细胞内磷水平^[41]。AM 真菌像植物一样拥有磷稳态调节系统,在满足宿主植物磷需求的过程中从土壤中大量吸收磷。在已公布的 *Rhizophagus irregularis* 基因组中,Ezawa 和 Saito^[42]通过同源比对发现了 10 个含有 SPX 结构域蛋白的基因 (*VTC2*、*VTC4*、*PHO91*、*GDE1-1*、*GDE1-2*、*SER2*、*SYG1-1*、*SYG1-2*、*SPX1* 和 *NLA*),这些基因在菌丝内聚磷酸盐积累时显著上调,调节菌丝内的磷稳态^[42-43]。最近,在菌根共生界面 *R. irregularis* 的丛枝膜上鉴定出含有 SPX 结构域蛋白的磷酸盐双向转运蛋白基因 *RiPT7*,其在含有丛枝结构的根系皮层细胞中特异性表达,调节共生界面的磷稳态^[44]。

3 菌根真菌招募解磷微生物的机制

植物在菌根中分配碳水化合物,目的是借助该途径获取更多的磷。但研究表明,AM 真菌矿化有机磷的能力较弱,其基因组不含编码植酸酶的基因,该酶能够水解农田土壤中普遍存在的有机磷形态^[45]。此外,多种 AM 真菌的基因组测序与转录组分析也表明,AM 真菌大量缺乏编码碳水化合物降解酶基因,尤其是糖苷水解酶基因^[45-47]。AM 菌是专一性的活体异养微生物,其生长发育所需的碳源均来自宿主植物,这些特性决定了 AM 真菌无法单独从土壤有机资源中获取养分。Leigh 等^[48]通过离体培养实验证实,在无菌条件下 AM 真菌不能从复杂有机物质(如黑麦草叶)中获取养分,AM 真菌在有机物质中的增殖也没有提高宿主植物对有机养分的吸收。这意味着 AM 真菌无法通过自身实现有机磷的矿化,但其利用来自植物的碳水化合物进行代谢,产生有机分子化合物(如糖类、氨基酸、羧酸盐等)并以菌丝分泌物的形式释放到菌丝际,被土壤微生物利用。因此,AM 真菌加速有机物质的降解,帮助植物获取有机养分可能是由于 AM 真菌菌丝际的功能微生物发挥了作用。

在自然生态系统中,土壤微生物往往由于没有足够的碳源而处于休眠状态^[49],AM 真菌分泌的碳水化合物一方面使位于菌丝际的微生物迅速恢复活性,另一方面吸引土体土中的功能微生物在菌丝际

定殖^[50-51]。例如,Zhang 等^[50]发现定殖在菌丝际的细菌群落与土体中的细菌群落差异显著,位于菌丝际的细菌能够分泌大量的碱性磷酸酶,在很大程度上促进土壤有机磷的矿化,弥补 AM 真菌不能矿化有机磷的能力。随后,Emmett 等^[51]通过分析 AM 真菌菌丝际细菌群落特征发现,菌丝际富集着大量具有解磷功能的细菌。这些现象表明 AM 真菌能够“操控”土壤细菌矿化有机磷,满足自身的磷需求,菌丝分泌物在定向调控细菌群落中发挥着重要作用。目前菌丝分泌物的测定通常采用无菌两分隔培养皿装置,其中一侧为根室(固体),用于培养与 AM 真菌共生且转移 Ri T-DNA 质粒的毛根,另一侧为菌丝室(液体),用于收集菌丝分泌物进行成分分析。Zhang 等^[12]在根室中接种胡萝卜 (*Daucus carota* L.) 毛根作为宿主植物,采用 GC/MS 的分析方法检测到两种磷水平下 (0 和 35 $\mu\text{mol/L}$ KH_2PO_4) *R. irregularis* 分泌的总碳浓度约为 4 mmol/L。随后进一步检测出菌丝分泌物的成分主要为果糖、葡萄糖和海藻糖^[13]。由于分析技术的限制,先前有关 AM 真菌菌丝分泌物认识主要集中于碳水化合物组。最近,Luthfiana 等^[52]在根室中接种亚麻 (*Linum usitatissimum* L.) 毛根作为宿主植物,在两种磷水平下 (3 $\mu\text{mol/L}$ 和 30 $\mu\text{mol/L}$) 分析 *Rhizophagus clarus* 和 *R. irregularis* 菌丝分泌物的组分,采用毛细管电泳/飞行时间质谱法共检测出 141 种代谢物,其中 131 种代谢物(如核酸、磷酸酯、脱氧胸苷二磷酸等)系首次在 AM 真菌菌丝分泌物中被发现,且不同磷浓度下菌丝分泌物的成分与浓度也存在差异。此外,AM 真菌全基因组测序发现许多编码假定的可分泌效应蛋白的基因在根外菌丝中特异性表达,而在根内菌丝中几乎不表达^[53],这表明 AM 真菌也可能分泌蛋白质/肽到土壤中。

菌丝分泌物不仅能够为细菌生长发育提供碳源,其特定组分也可作为信号分子激发细菌解磷功能。例如,菌丝分泌物中果糖作为信号分子诱导细菌磷酸酶基因的表达,激活细菌 II 型与 IV 型分泌系统,产生更多的磷酸酶分泌进入土壤,加强有机磷的矿化^[13]。随后,为明确果糖对土壤细菌群落是否有调控作用,Zhang 等^[54]在盆栽试验中分别添加 AM 真菌能够分泌的低浓度果糖 (20 $\mu\text{mol/L}$) 和相当于菌丝分泌总碳浓度的高浓度果糖 (4 mmol/L)。结果表明,20 $\mu\text{mol/L}$ 的果糖不能显著改变土壤细菌群落结构,4 mmol/L 的果糖可以定向调控玉米菌丝际细菌群落,细菌群落结构向专门利用果糖和葡萄糖进行能量代谢的物种(如糖化细菌)转变。这项研究中,果

糖并不能作为招募具有磷酸酶基因细菌的信号, 但可以为细菌生长发育提供碳源, 促使细菌数量显著增加, 进而提高土壤磷酸酶活性, 加强有机磷的矿化。AM 真菌还能作为解磷细菌在土壤中移动的“高速公路”, 带有鞭毛的细菌可以在 AM 真菌根外菌丝表面形成的水膜中定向移动至有机磷斑块, 菌丝分泌物在这个过程中起诱导作用^[55]。这些结果表明, AM 真菌在长期进化中能定向招募一些具有解磷功能的微生物, 弥补其无法利用有机磷的缺陷。

4 总结与展望

植物借助根系途径和菌根途径从土壤中吸收磷, 并通过碳水化合物的分配对两种途径进行调控, 在自然条件下, AM 真菌可以响应土壤养分异质性, 从而高效的为植物提供磷资源。但 AM 真菌在供磷过程中, 由于自身无法利用有机资源, 因此将来自植物的碳水化合物通过代谢产生有机含碳化合物, 以菌丝分泌物的形式释放进入菌丝际, 刺激细菌生长, 激发细菌解磷功能, 加强土壤有机磷的矿化, 促进 AM 真菌对无机磷酸盐的吸收, 最终向植物供给磷养分。目前, 根系/菌根途径碳分配权衡机制的相关研究多集中于外部因素 (如土壤磷有效性、磷资源均衡程度等) 如何影响两种途径对植物磷吸收的贡献, 而碳在两种途径的分配及定量化的研究较少。量子点技术有助于开发碳的相关标记物, 定量植物光合产物在菌根中的分配, 深入理解植物通过菌根途径获取养分的碳磷互惠机制。在菌根真菌招募解磷功能微生物的机制上, 与菌丝分泌物的有关研究均采用毛根作为宿主, 不能进行光合作用, 菌根碳源来自固体培养基中外源添加的蔗糖, 离真实的自然条件有很大差别。土壤条件下由于分析技术的不成熟并不能原位监测菌丝分泌物的组成及潜在的信号分子或趋化性物质, 这些物质吸引功能性微生物在菌丝际定殖并发挥作用的机制尚不清楚。离体培养的植物体系有望用于菌丝分泌物的研究, 明确关键成分在菌根真菌调控菌丝际细菌群落中的功能; 基因组学、转录组学和代谢组学对揭示菌丝际微生物组的潜在功能至关重要, 有助于理解菌丝际 AM 真菌-细菌相互作用对植物营养与性状的影响。

参考文献:

- [1] 张亮, 杨卉凡, 冯安生, 谭秀民. 全球磷矿资源开发利用现状及市场分析[J]. *矿产保护与利用*, 2017, 5(5): 105–112.
Zhang L, Yang H P, Feng A S, Tan X M. Study on general situation

and analysis of supply and demand of global phosphate resources[J]. *Conservation and Utilization of Mineral Resources*, 2017, 5(5): 105–112.

- [2] 安迪, 杨令, 王冠达, 等. 磷在土壤中的固定机制和磷肥的高效利用[J]. *化工进展*, 2013, 32(8): 1967–1973.
An D, Yang L, Wang G D, *et al.* Mechanisms of phosphorus fixation in soils and efficient utilization of phosphate fertilizer[J]. *Chemical Industry and Engineering Progress*, 2013, 32(8): 1967–1973.
- [3] 张清, 陈智文, 刘吉平, 等. 提高磷肥利用率的研究现状及发展趋势[J]. *世界农业*, 2007, (2): 50–52.
Zhang Q, Chen Z W, Liu J P, *et al.* Research status and development trend of improving phosphorus fertilizer utilization rate[J]. *World Agriculture*, 2007, (2): 50–52.
- [4] 马进川. 我国农田磷素平衡的时空变化与高效利用途径[D]. 北京: 中国农业科学院博士学位论文, 2018.
Ma J C. Temporal and spatial variation of phosphorus balance and solutions to improve phosphorus use efficiency in Chinese arable land[D]. Beijing: PhD Dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018.
- [5] Lambers H, Raven J A, Shaver G R, Smith S E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, 23(2): 95–103.
- [6] Smith S E, Smith F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62: 227–250.
- [7] Li X L, George E, Marschner H. Phosphorus depletion and pH decrease at the root-soil and hyphae-soil interfaces of VA mycorrhizal white clover fertilized with ammonium[J]. *New Phytologist*, 1991, 119(3): 397–404.
- [8] Zhang L, Zhou J, George T S, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra[J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(4): 402–411.
- [9] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 763–775.
- [10] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal symbiosis* (3rd edition)[M]. London, UK: Academic Press, 2008.
- [11] Badri D V, Vivanco J M. Regulation and function of root exudates[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2009, 32(6): 666–681.
- [12] Zhang L, Xu M G, Liu Y, *et al.* Carbon and phosphorus exchange may enable cooperation between an arbuscular mycorrhizal fungus and a phosphate-solubilizing bacterium[J]. *New Phytologist*, 2016, 210(3): 1022–1032.
- [13] Zhang L, Feng G, Declerck S. Signal beyond nutrient, fructose, exuded by an arbuscular mycorrhizal fungus triggers phytate mineralization by a phosphate solubilizing bacterium[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(10): 2339–2351.
- [14] Smith S E, Dickson S, Morris C, Smith F A. Transfer of phosphate from fungus to plant in VA mycorrhizas: Calculation of the area of symbiotic interface and of fluxes of P from two different fungi to A *Allium porrum* L[J]. *New Phytologist*, 1994, 127(1): 93–99.
- [15] Zhu Y G, Smith S E, Barritt A R, Smith F A. Phosphorus (P) efficiencies and mycorrhizal responsiveness of old and modern wheat cultivars[J]. *Plant and Soil*, 2001, 237(2): 249–255.

- [16] Graham J H, Abbott L K. Wheat responses to aggressive and non-aggressive arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Plant and Soil*, 2000, 220(1): 207–218.
- [17] Smith S E, Smith F A, Jakobsen I. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses[J]. *Plant Physiology*, 2003, 133(1): 16–20.
- [18] Smith S E, Smith F A, Jakobsen I. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake[J]. *New Phytologist*, 2004, 162(2): 511–524.
- [19] Nagy R, Vasconcelos M J V, Zhao S, *et al.* Differential regulation of five Pht1 phosphate transporters from maize (*Zea mays* L.)[J]. *Plant Biology*, 2006, 8(2): 186–197.
- [20] Willmann M, Gerlach N, Buer B, *et al.* Mycorrhizal phosphate uptake pathway in maize: vital for growth and cob development on nutrient poor agricultural and greenhouse soils[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 533.
- [21] Chu Q, Zhang L, Zhou J C, *et al.* Soil plant-available phosphorus levels and maize genotypes determine the phosphorus acquisition efficiency and contribution of mycorrhizal pathway[J]. *Plant and Soil*, 2020, 449(1): 357–371.
- [22] Zhang L, Chu Q, Zhou J W, *et al.* Soil phosphorus availability determines the preference for direct or mycorrhizal phosphorus uptake pathway in maize[J]. *Geoderma*, 2021, 403: 115261.
- [23] Li H, Smith S E, Holloway R E, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses[J]. *New Phytologist*, 2006, 172(3): 536–543.
- [24] Walder F, Niemann H, Natarajan M, *et al.* Mycorrhizal networks: common goods of plants shared under unequal terms of trade[J]. *Plant Physiology*, 2012, 159(2): 789–797.
- [25] Bever J D, Richardson S C, Lawrence B M, *et al.* Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(1): 13–21.
- [26] Kiers E T, Duhamel M, Beesetty Y, *et al.* Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis[J]. *Science*, 2011, 333(6044): 880–882.
- [27] Werner G D A, Strassmann J E, Ivens A B F, *et al.* Evolution of microbial markets[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(4): 1237–1244.
- [28] Hammerstein P, Noë R. Biological trade and markets[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 371(1687): 20150101.
- [29] Bunn R A, Simpson D T, Bullington L S, *et al.* Revisiting the ‘direct mineral cycling’ hypothesis: arbuscular mycorrhizal fungi colonize leaf litter, but why?[J]. *The ISME Journal*, 2019, 13(8): 1891–1898.
- [30] Hodge A, Campbell C D, Fitter A H. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material[J]. *Nature*, 2001, 413(6853): 297–299.
- [31] Leigh J, Hodge A, Fitter A H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material[J]. *New Phytologist*, 2008, 181(1): 199–207.
- [32] Feng G, Song Y C, Li X L, Christie P. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to utilization of organic sources of phosphorus by red clover in a calcareous soil[J]. *Applied Soil Ecology*, 2003, 22(2): 139–148.
- [33] Whiteside M D, Werner G D A, Caldas V E A, *et al.* Mycorrhizal fungi respond to resource inequality by moving phosphorus from rich to poor patches across networks[J]. *Current Biology*, 2019, 29(12): 2043–2050.
- [34] Van't Padje A, Werner G D, Kiers E T. Mycorrhizal fungi control phosphorus value in trade symbiosis with host roots when exposed to abrupt ‘crashes’ and ‘booms’ of resource availability[J]. *New Phytologist*, 2020, 229(5): 2933–2944.
- [35] Van't Padje A, Oyarte Galvez L, Klein M, *et al.* Temporal tracking of quantum-dot apatite across in vitro mycorrhizal networks shows how host demand can influence fungal nutrient transfer strategies[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(2): 435–449.
- [36] Liu J, Yang L, Luan M, *et al.* A vacuolar phosphate transporter essential for phosphate homeostasis in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(47): E6571–E6578.
- [37] Hothorn M, Neumann H, Lenherr E D, *et al.* Catalytic core of a membrane-associated eukaryotic polyphosphate polymerase[J]. *Science*, 2009, 324(5926): 513–516.
- [38] Park B S, Seo J S, Chua N H. NITROGEN LIMITATION ADAPTATION recruits PHOSPHATE2 to target the phosphate transporter PT2 for degradation during the regulation of *Arabidopsis* phosphate homeostasis[J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(1): 454–464.
- [39] Duan K, Yi K, Dang L, *et al.* Characterization of a sub-family of *Arabidopsis* genes with the SPX domain reveals their diverse functions in plant tolerance to phosphorus starvation[J]. *The Plant Journal*, 2008, 54(6): 965–975.
- [40] Wild R, Gerasimaite R, Jung J Y, *et al.* Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains[J]. *Science*, 2016, 352(6288): 986–990.
- [41] Shi J, Zhao B, Zheng S, *et al.* A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis[J]. *Cell*, 2021, 184(22): 5527–5540.
- [42] Ezawa T, Saito K. How do arbuscular mycorrhizal fungi handle phosphate? New insight into fine-tuning of phosphate metabolism[J]. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1116–1121.
- [43] Kikuchi Y, Hijikata N, Yokoyama K, *et al.* Polyphosphate accumulation is driven by transcriptome alterations that lead to near-synchronous and near-equivalent uptake of inorganic cations in an arbuscular mycorrhizal fungus[J]. *New Phytologist*, 2014, 204(3): 638–649.
- [44] Xie X, Lai W, Che X, *et al.* A SPX domain-containing phosphate transporter from *Rhizophagus irregularis* handles phosphate homeostasis at symbiotic interface of arbuscular mycorrhizas[J]. *New Phytologist*, 2022, 234(2): 650–671.
- [45] Tisserant E, Malbreil M, Kuo A, *et al.* Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(50): 20117–20122.
- [46] Tisserant E, Kohler A, Dozolme-Seddas P, *et al.* The transcriptome of

- the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* (DAOM 197198) reveals functional tradeoffs in an obligate symbiont[J]. *New Phytologist*, 2012, 193(3): 755–769.
- [47] Venice F, Ghignone S, Salvioli di Fossalunga A, *et al.* At the nexus of three kingdoms: the genome of the mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* provides insights into plant, endobacterial and fungal interactions[J]. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(1): 122–141.
- [48] Leigh J, Fitter A H, Hodge A. Growth and symbiotic effectiveness of an arbuscular mycorrhizal fungus in organic matter in competition with soil bacteria[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 76(3): 428–438.
- [49] Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Active microorganisms in soil: Critical review of estimation criteria and approaches[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 67: 192–211.
- [50] Zhang L, Shi N, Fan J, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi stimulate organic phosphate mobilization associated with changing bacterial community structure under field conditions[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(7): 2639–2651.
- [51] Emmett B D, Lévesque-Tremblay V, Harrison M J. Conserved and reproducible bacterial communities associate with extraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(8): 2276–2288.
- [52] Luthfiana N, Inamura N, Tantriani, *et al.* Metabolite profiling of the hyphal exudates of *Rhizophagus clarus* and *Rhizophagus irregularis* under phosphorus deficiency[J]. *Mycorrhiza*, 2021, 31(3): 403–412.
- [53] Zeng T, Holmer R, Hontelez J, *et al.* Host-and stage-dependent secretome of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* [J]. *The Plant Journal*, 2018, 94(3): 411–425.
- [54] Zhang L, Peng Y, Zhou J C, *et al.* Addition of fructose to the maize hyphosphere increases phosphatase activity by changing bacterial community structure[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107724–107732.
- [55] Jiang F Y, Zhang L, Zhou J C, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying bacteria along their extraradical hyphae[J]. *New Phytologist*, 2021, 230(1): 304–315.