



高明含,李丽丽,杨洪一,等.菌根真菌促进植物氮磷吸收的研究进展[J].黑龙江农业科学,2023(10):126-131.

# 菌根真菌促进植物氮磷吸收的研究进展

高明含<sup>1</sup>,李丽丽<sup>2</sup>,杨洪一<sup>1,3</sup>,李红艳<sup>2</sup>,田新华<sup>2</sup>,张玲<sup>2</sup>

(1.东北林业大学 生命科学学院,黑龙江 哈尔滨 150040; 2.黑龙江省林业科学研究所,黑龙江 哈尔滨 150081; 3.黑龙江省酶与类酶工程重点实验室,黑龙江 哈尔滨 150040)

**摘要:**菌根是自然界普遍存在的一种植物共生体,菌根真菌与植物的互惠共生关系可促进土壤中矿质养分的活化与释放,提高土壤养分生物有效性,从而改善植物营养状况。本文分别从菌丝结构、生理生化、分子生物学等几个方面对菌根真菌如何摄取氮、磷元素,氮、磷代谢转运的分子机理,以及菌根真菌对植物吸收氮、磷的影响等方面的研究进展进行综述,并探讨了目前存在的主要问题与未来的研究重点。

**关键词:**菌根真菌;氮素;磷素;转运蛋白基因

自然界中的生物在漫长的进化过程中,建立了有助于生物生存及物种延续的复杂的相互作用网络。地球上大部分植物根部都有菌根真菌定殖,其宿主植物包括森林树木、野草和农作物,分布于高山和寒带、热带森林、草原和农田等环境中。菌根真菌依赖宿主植物,在根际进行生命活动并与宿主植物的根系互惠共生,一些植物甚至必须依赖菌根真菌的定殖来生存。大多数菌根中,植物为真菌提供碳水化合物,而真菌为植物提供必需的矿物、水分,以及增加植物对生物胁迫的耐受性,从而提高宿主植物的适应性。传统农业生产中往往施用农药与化肥,忽视了菌根真菌等有益微生物的生物学作用。在未来的可持续生态农业体系中,菌根真菌具有巨大的应用价值。

菌根一词源自希腊语中的“真菌”和“根”。菌根真菌在土壤中形成广泛的菌丝网络,可以连接整个植物群落,提高营养转移水平。菌根生长出专门的区域,称为共生界面,与寄主植物相互作用。受研究手段限制,在分子生物学出现之前,菌根的研究一般为描述性方法,“组学”时代的到来使人们更加深入了解真菌与植物如何相互作用相互影响,而高通量技术、真菌、植物和相关微生物的基因组测序、转录组学分析、突变体集合的可用性、RNA 干扰系和用荧光标签转化的植物,这些科技手段使植物-微生物相互作用及其对养分吸

收转运机制更加明晰。本文对菌根真菌摄取氮、磷元素及其代谢转运的分子机理和菌根真菌对植物吸收氮、磷的影响等研究进展进行了综述,以期研究菌根真菌对矿质养分活化的机制奠定基础。

## 1 菌根真菌简介

德国学者弗兰克发现一些土壤真菌会与植物根系形成对植物生长有利的互惠共生体,真菌从植物中摄取碳水化合物的同时帮助植物从土壤中吸收矿物元素和水分,这种共生体称为菌根(Mycorrhizae)。菌根真菌根据形态学特征分为外生菌根真菌(Ectomycorrhizal Fungi, EMF)、内生及内外生菌根真菌(Ectoendomycorrhizas, EEM)<sup>[1]</sup>。EMF 菌丝形成一层致密的菌套,在根部皮层的细胞间隙包围细胞并形成的网状结构,该结构称为哈蒂氏网,是外生菌根形成的重要标志,哈蒂氏网通常只侵入外皮层组织的细胞间隙,不侵入细胞内部<sup>[2]</sup>。在丛枝菌根中,菌丝穿过植物根细胞皮层,形成细胞内菌丝团和分枝菌丝,延伸到内部皮层细胞,在细胞里产生树状的丛枝,菌丝被丛枝周膜包裹<sup>[3]</sup>。菌根真菌侵入植物根后,根的直径变粗,外延的真菌菌丝增加了营养交换的面积,菌根共生增加了植物对氮、磷、钾等营养的吸收效率。

## 2 菌根真菌与氮素

氮素是生物生长的必需元素之一,是植物生长的主要限制养分,参与许多化合物如酶、氨基酸、叶绿素、维生素、核酸的合成。但大多数植物难以利用复杂的有机化合物,它们依靠菌根真菌庞大的菌丝网络来吸收同化土壤中的无机氮和有机氮,所以菌根是生态系统中营养循环的重要一环。

收稿日期:2023-03-16

基金项目:黑龙江省自然科学基金项目(LH2020C101);黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(YB2022-04);黑龙江省博士后科研启动金(LBH-Q16203)。

第一作者:高明含(1996—),女,硕士研究生,从事微生物学研究。E-mail:g1132898200@163.com。

通信作者:李丽丽(1978—),女,博士,研究员,从事微生物学研究。E-mail:18830701@qq.com。

## 2.1 菌根真菌对氮源的利用

2.1.1 对无机氮的利用 在生态系统中,土壤中的氮大部分是以有机形式存在,而立即提供给植物使用的无机氮,如铵盐和硝酸盐,因为静电作用被固定在土壤胶体上,所以在土壤中的总氮占比非常低。研究表明,菌根真菌的细胞膜上具有运输  $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{NO}_3^-$  和谷氨酰胺的转运蛋白,菌根真菌与植物根系形成共生关系后,菌根真菌可直接吸收利用土壤中的硝态氮和氨态氮供给宿主植物利用<sup>[4]</sup>。不同的菌根真菌对不同的无机氮源利用倾向不同。大多数的 EMF 通常以氨盐作为主要的无机氮源,这是因为 EMF 吸收硝酸盐后需消耗更多的能量将其还原为铵,如白松露 (*Tuber borchii*)<sup>[5-6]</sup>、毒蝇伞 (*Amanita muscaria*)<sup>[7]</sup>。然而,有些 EMF 偏好利用硝态氮,如双色腊蘑 (*Laccaria bicolor*)<sup>[8]</sup>、彩色豆马勃 (*Pisolithus tinctorius*)<sup>[9]</sup>,这些 EMF 能够产生硝酸还原酶和蛋白酶,它们的基因组中同时也存在硝酸盐转运体、硝酸盐还原酶,使其能吸收利用硝酸盐。因此,EMF 利用无机氮源的差异可能与是否有硝酸还原酶以及同化  $\text{NH}_4^+$  的途径有关。此外,铵盐存在时,EMF 对硝酸盐的摄取会被抑制<sup>[10]</sup>;也有研究对丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizas fungi, AMF) 利用氨态氮和硝态氮的能力进行比较,在两种氮源并存时发现 AMF 更倾向于利用  $\text{NH}_4^+$ <sup>[11]</sup>。Tanaka 等<sup>[12]</sup>使用网隔分室系统研究表明 AMF 的菌丝吸收转运至玉米<sup>15</sup>  $\text{NH}_4^+$  的量大约是<sup>15</sup>  $\text{NO}_3^-$  的 10 倍。总体来看,氨盐是相对容易被菌根真菌吸收、利用的氮源。

2.1.2 对有机氮的利用 土壤中有机氮大多数结构复杂,不能被植物直接利用,他们很大程度上依赖于与其共生的菌根真菌,通过分泌酰胺酶、蛋白酶等水解酶,将复杂的有机物分解成小分子氮,通过根外菌丝质膜上的载体吸收运送到宿主植物根系中。AMF 可以吸收利用尿素、蛋白质、几丁质等有机氮,其中吸收尿素比其他有机氮源更快<sup>[13]</sup>。EMF 能分泌一系列肽酶来利用土壤中的蛋白质,产生短肽产物<sup>[14]</sup>;杜鹃花类菌根 (Ericoid Mycorrhizas, ERM) 真菌可分泌几丁质酶、蛋白酶、糖酶等酶类,可从复杂的有机物中吸收氮<sup>[15]</sup>。Talbot 等<sup>[16]</sup>发现菌根真菌普遍含有氨基酸转运蛋白,并且可以利用至少 1 种氨基酸。综上,不同的菌根真菌吸收氮素的能力不同,有的倾向于利用无机氮,有的则通过分泌特定的酶来分解复杂有机物,从而能够利用有机氮。

## 2.2 菌根真菌的氮代谢途径

氮元素在菌根共生体中被吸收后,首先被有机化为精氨酸,经过多聚磷协同作用,由根外菌丝传递给根内菌丝,再传递给宿主植物。菌根真菌的氮代谢研究中,目前对 AMF 研究的较为深入。土壤中的氮一旦被转移到 AMF 的细胞质中,经一系列酶促反应被同化为精氨酸,精氨酸是菌根真菌吸收利用氮素的重要中间产物,其通过菌丝转运至根内组织;当土壤中的  $\text{NH}_4^+$  经真菌膜上的转运蛋白进入菌丝体后,主要通过谷氨酰胺合成酶-谷氨酸合成酶 (GS-GOGAT) 途径被迅速同化为氨基酸<sup>[17]</sup>;当土壤中的  $\text{NO}_3^-$  被 AMF 吸收后, $\text{NO}_3^-$  被硝酸还原酶 (NR) 还原为亚硝酸盐,随后被亚硝酸还原酶 (NiRs) 转化为  $\text{NH}_4^+$ ,再经过 GS-GOGAT 的联合作用,以及脉循环途径合成氨基酸<sup>[14]</sup>。在氮代谢途径中 GS 和 NR 是关键酶,其活性的高低代表了真菌吸收氮素的强弱。此外,在氮素同化过程中还有另外一种途径,就是在有 NAD(P) 参与的谷氨酸脱氢酶 (GDH) 作用下合成有机氮,该途径在正常氮素供应条件下, GDH 同化的氮素较少<sup>[18]</sup>。氮转化成精氨酸后,转运至根内菌丝中,再经过脉循环形成铵态氮,并通过真菌氮离子泵把  $\text{NH}_4^+$  托运到菌根-植物交界处之间的空隙,然后在植物离子泵的作用下,完成植物细胞对氮的吸收过程<sup>[19]</sup>。

## 2.3 菌根真菌增强寄主植物对氮吸收的机理

2.3.1 对无机氮的吸收机理 菌根真菌之所以能够吸收土壤中机氮来满足宿主植物对于氮素的需求,原因在于菌根真菌具有从土壤中捕获铵离子和硝酸盐的转运体,以及编码利用有机氮源所必须的一套酶和转运体。目前分别从 AMF、EMF 中分离出 7 个铵盐转运蛋白基因,属于 Mep/Amt 多基因家族,这些转运蛋白基因分别是 AMT1、AMT2、AMT3<sup>[20-21]</sup>。以 AMF 为例, GintAMT1 是一种高亲和力的  $\text{NH}_4^+$  转运体,在低  $\text{NH}_4^+$  供应条件下 GintAMT1 可被高度诱导,但在高浓度  $\text{NH}_4^+$  的重新供应后被下调<sup>[21]</sup>,因此, GintAMT1 可能在缺少  $\text{NH}_4^+$  的条件下,如在酸性土壤中获取  $\text{NH}_4^+$  的过程中起着关键作用; GintAMT2 为高亲和力的  $\text{NH}_4^+$  转运体<sup>[20]</sup>,而 GintAMT3 为低亲和力的  $\text{NH}_4^+$  转运体,细胞内氮含量的高低可以调节  $\text{NH}_4^+$  转运蛋白的表达。也有研究者分别从 EMF 和 AMF 中分离出 3 个与  $\text{NO}_3^-$  转运相关的转运蛋白基因 HcNrt2<sup>[22]</sup>、TbNrt2<sup>[23]</sup> 和 GiNT<sup>[24]</sup>,并证实  $\text{NO}_3^-$  可以诱导这

些基因的表达。基于菌根真菌种类的多样性,推测还存在更多的转运蛋白基因及其功能尚待发现。

**2.3.2 菌根真菌对有机氮的吸收机理** 土壤中的氮元素大多为有机氮,不能被植物直接利用,而菌根共生体可以吸收一些简单的有机氮,如谷氨酸、甘氨酸等。在菌根真菌中目前发现了4个与氨基酸转运相关的蛋白基因,2个是从EMF毒蝇伞(*Amanita muscaria*)<sup>[25]</sup>和粘滑菇(*Hebeloma cylindrosporum*)<sup>[26]</sup>中发现的,2个是在AMF摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)中发现的,其为参与跨真菌膜运输氨基酸的氨基酸渗透酶GmosAAP1。GmosAAP1被证明通过质子耦合和能量依赖的过程来运输脯氨酸,并显示出对中性、非极性和疏水性氨基酸的相对特定底物谱,其他一些氨基酸,如丝氨酸、甘氨酸和谷氨酰胺也能与该转运体结合<sup>[16]</sup>。另有研究显示,EMF也含有转运尿素和多肽的转运蛋白基因:*PiDur3*<sup>[27]</sup>、*HcPTR2A*和*HcPTR2B*<sup>[28]</sup>。

虽然菌根真菌为寄主运输氮,但是也会保留一部分氮来满足自身需求。在氮充足的条件下,菌根真菌会保留不同量的氮维持自身需求,但在氮有限的条件下,真菌仅将一小部分吸收的氮转移到植物中,这可能会加剧宿主植物的氮缺失<sup>[29]</sup>。

### 3 菌根真菌与磷元素

磷作为植物生长的必需营养元素,在植物生长、发育、代谢过程中发挥重要作用。自然界中磷存在形式分为有机磷和无机磷两种,只有一少部分可直接被植物吸收利用,且磷极易被土壤吸附和固定,导致土壤中磷有效性较低,土壤缺磷制约了大多数作物的生长<sup>[30]</sup>。植物克服磷匮乏的一种主要方式是形成菌根共生体,延伸的菌丝网络增加吸收表面积,提高在耗竭区以外吸取磷酸盐养分的能力。

#### 3.1 菌根真菌改善植物磷的吸收

土壤中的磷具有难迁移性和难溶解性<sup>[31]</sup>,如果磷补充不足很容易围绕植物根系产生磷耗竭区。以AMF为例,AMF根外菌丝体围绕着宿主植物的根系产生庞大菌丝网络,向四周磷营养充分的区域延伸,吸收磷素和水的空间远远大于植物根系,所以在磷素缺乏区AMF菌丝吸收磷比植物根系更有优势。Zheng等<sup>[32]</sup>研究AMF菌丝能生长在土壤缝隙中,并将所吸收的磷元素沿着菌丝体传送至宿主植物。同时AMF菌根中存在一种独特的信号级联,被称为氧化还原-生长素-

独角金内酯(Strigolactone, SL)系统信号级联。土壤中若存在AMF,真菌菌丝会通过SL系统信号级联吸收有机磷传递给宿主植物,增加土壤有机磷的吸收<sup>[33]</sup>。此外,菌根真菌对植物生产力的作用也会受到土壤有效磷含量的影响。土壤有效磷含量低时,更有利于AMF与植物共生,促进植物群落提高生产力;土壤有效磷含量高时,会抑制菌根真菌生长及孢子的发育,降低菌根真菌的感染率或者植物直接通过根系来吸收磷素满足自身需求,降低了宿主植物对AM的依赖性<sup>[34]</sup>。而EMF的磷营养吸收策略与AMF略有不同,EMF真菌会在宿主植物的短侧根周围形成一个菌丝套,并渗透到表皮和皮质细胞之间,形成高度分支的哈蒂氏网结构,通常养分和碳在真菌-植物的界面之间转移<sup>[35-36]</sup>。总之,菌根共生可以加强广泛的树木类群对磷的获取,尤其当该元素在土壤中较贫乏时。

#### 3.2 菌根真菌对土壤磷素的摄取机制

菌根共生的植物有两种方式从土壤中吸收磷元素,一种是通过植物根部的表皮细胞以及菌根真菌延伸的菌丝来直接吸收土壤中的磷素,这种吸收方式速度较慢且消耗能量较大;另一种是菌根真菌的菌丝表面存在高效的磷酸盐转运系统,主动并广泛地吸收土壤磷素,是植物在磷胁迫环境下吸收磷素的重要方式。

**3.2.1 AMF的土壤磷素摄取机制** AMF之所以具有水解无机磷的能力,是因为其根外菌丝会分泌有机酸,提高土壤磷酸酶活性,能够与土壤中的磷等离子发生络合作用,降低菌丝根际pH,溶解矿物释放磷元素,继而供给宿主植物。不仅如此,AMF矿化难溶的有机磷也伴随着根际解磷细菌的协同作用,解磷细菌产生有机酸,使土壤酸化,螯合 $\text{Fe}^{3+}$ 、 $\text{Al}^{3+}$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 等金属离子从而将磷酸根释放出来,促进有机磷溶解,提高土壤有效磷含量<sup>[37]</sup>。菌根真菌凭借高亲和力磷转运蛋白发挥作用,增强土壤有效磷的摄取和再传输。目前,AMF中已鉴定出的磷转运蛋白有GvPT、GiPT和GmosPT,在低磷情况下促使根外菌丝增强对磷转运蛋白基因的表达,促进菌根对土壤中磷的吸收<sup>[38]</sup>。

**3.2.2 EMF的土壤磷素摄取机制** EMF对无机磷的摄取方式与AMF类似,但多数EMF溶解无机磷的能力有限,如马勃和牛肝菌等对无机磷盐的溶解率为0.5%<sup>[31]</sup>。在矿化有机磷过程中,EMF自身能够释放有机酸(草酸、乙酸、苹果酸



等)、质子和多种磷酸酶,加快有机磷降解为无机磷的过程<sup>[39]</sup>。此外,EMF 根际的细菌群落在该过程也起到关键作用,有研究表明,根际细菌能够产生植酸酶,将根系周围的植酸转化为无机磷。Ranoarisoa 等<sup>[38]</sup>发现枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)111b 会分泌植酸酶将松树根际土壤中的植酸水解,再经 EMF 等其他微生物吸收传递给植物。目前已在多个 EMF 中发现了两个高亲和力无机磷酸盐转运蛋白 HcPT1<sup>[40]</sup> 和 HcPT2<sup>[41]</sup>,HcPT1 的表达在磷限制条件下增强,而环境中磷的浓度对 HcPT2 的表达影响不大。此外,从美味牛肝菌(*Boletus edulis*)、浅黄根须腹菌(*Rhizopogon luteolus*)、球根白丝膜菌(*Leucocortinarius bulbiger*)中分别发现了 BePT<sup>[42]</sup>、RIPT、LbPT<sup>[43]</sup> 高亲和力磷转运蛋白。

菌根真菌将磷元素吸收至真菌细胞质后,在体内转化成多聚磷,以细胞质为载体运送至共生界面,可直接被植物利用。

### 3.3 菌根作用下植物吸收利用磷的特点

菌根真菌促进植物磷吸收,关键在于其诱导了植物根系磷酸转运蛋白的高效表达。菌根真菌侵入植物根系会诱导磷酸转运蛋白在细胞质膜上表达提高,其中特异性植物磷转运蛋白绝大部分都属于 Pht1 转运体家族,一般在植物根系外皮层高度表达。大多数 Pht1 家族磷转运蛋白是通过质膜逆着氢离子浓度,驱动低浓度磷酸根离子转运到根表皮细胞内,增强植物对磷的吸收<sup>[44]</sup>。向缺乏磷的玉米接种 AMF,发现磷转运蛋白 Pht1:2 和 Pht1:6 在根部的表达水平明显上调,这表明 AMF 共生提高磷转运基因表达从而能够改善植物磷饥饿<sup>[45]</sup>;Loth-Pereda 等<sup>[46]</sup>发现,毛果杨在接种 EMF 后磷饥饿能诱发 PtPT9 和 PtPT12 的高度表达;从豆科植物蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)分离出来的 MtPT4 是最近的研究热点,该蛋白属于 Pht1 转运体家族中的第一亚族,其主要作用是帮助宿主植物从外界获取磷和磷在植物体内的转运<sup>[47]</sup>。此外,目前已在拟南芥、番茄等植物上鉴定出一些酸性磷酸酶基因(PAPs)<sup>[48]</sup>,证实在低磷条件下促使酸性磷酸酶基因表达上调,从而增加磷酸酶的活性。刘春艳等<sup>[49]</sup>发现沙培枳接种 AMF 后,增加了磷酸酶活性并诱导根系酸性磷酸酶基因 *PtaPT3*、*PtaPT5* 和 *PtaPT6* 的表达,提高了植物吸收磷的水平。许多研究证实,有的植物在接种菌根真菌后酸性磷酸酶或碱性磷酸酶的活性均高于未接种菌根的植物,不仅如此,菌根

真菌也可影响植物根际环境,如降低土壤 pH、矿化植酸钙、提升磷酸酶的活性,从而提升磷的可利用性。菌根共生体系是互利互惠的,在菌根真菌为宿主植物吸收磷酸盐的同时,植物也为其提供自身光合作用产生的碳水化合物与脂肪酸等,这种关系多数由宿主主导,其可提高碳利用率,增加养分转移的效率,进而产生稳定的合作关系。

## 4 总结与展望

氮、磷元素是植物生长发育的重要元素,植物作为生产者,与土壤真菌形成高度进化的共生体——菌根,形成的菌丝网络能够促进植物与土壤之间的营养交流,对于增强植物生长、帮助植物抵御逆境胁迫和维护生态平衡发挥着重要作用。迄今为止,虽然关于菌根真菌改善植物吸收氮、磷的研究已经取得了一些进展,但是对于其吸收和运输机理还存在一些争议,因为在复杂的生态系统中影响植物吸收养分的因素是多方面的,如动植物间的竞争、各种元素的含量及形态、土壤中的微生物互作等,所以在在大田中难以确定菌根真菌与植物间氮、磷等元素的传递机制。随着科技的发展,分子生物学技术越来越多地应用到菌根学研究中,使得人们了解菌根真菌如何通过对氮、磷转运蛋白的表达和相关基因的调控来达到调控离子转运通道、增强氮、磷元素吸收的目的。共生体系分泌各种有机酸、水解酶以及质子等来改变土壤理化性质,提高氮、磷元素的有效含量,使得菌根真菌和植物两者互利共生,尤其在贫瘠的土壤中宿主植物依靠菌丝体摄取养分维持生长,但当养分过度匮乏时,菌根真菌是否还能发挥作用,而且现在对于菌根真菌的研究多数集中在 EMF 和 AMF,对于其他种类菌根真菌的研究少之又少,仍需要进一步地探究。其次仍要重视菌根真菌诱导的养分信号变化机制,即使现在已分离出不少氮、磷转运蛋白基因,也对其基因调控机制有了部分了解,然而研究程度较为粗浅,菌根真菌诱导宿主植物养分吸收的分子变化机制也有待深入研究,从而揭示完整的氮、磷元素吸收转化的流程。随着生物技术的发展,高通量测序以及基因沉默技术可以对传导过程中的抑制基因进行敲除或敲减,从而加强宿主植株对土壤氮、磷元素的吸收。未来也可深入研究在自然生态系统中农药的施用、土壤环境以及土壤微生物之间的竞争对菌根真菌促进植物氮磷吸收的影响,开展大规模田间实验并扩大菌根真菌菌剂的应用范围。

## 参考文献:

- [1] HARLEY J L. The significance of mycorrhiza[J]. Mycological Research, 1989, 92(2): 129-139.
- [2] 廖晓初. 氮源对外生菌根生长、氮吸收和硝酸还原酶活性的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2006.
- [3] 闫国永, 卢洁, 邱露瑶, 等. AM 和 EcM 菌根特征及其对环境变化的响应[J]. 曲阜师范大学学报(自然科学版), 2022, 48(2): 106-112.
- [4] 周崇莲, 齐玉臣. 外生菌根与植物营养[J]. 生态学杂志, 1993(1): 37-44.
- [5] 王倩, 李振双, 杨富成, 等. 外生菌根共生对林木氮素吸收的促进作用[J]. 世界林业研究, 2021, 34(3): 19-24.
- [6] MONTANINI B, MORETTO N, SORAGNI E, et al. A high-affinity ammonium transporter from the mycorrhizal ascomycete *Tuber borchii*[J]. Fungal Genetics and Biology, 2002, 36(1): 22-34.
- [7] WILLMANN A, WEISS M, NEHLS U. Ectomycorrhiza-mediated repression of the high-affinity ammonium importer gene AmAMT2 in *Amanita muscaria* [J]. Current Genetics, 2007, 51(2): 71-78.
- [8] KEMPPAINEN M J, CRESPO M C A, PARDO A G. fHANT-AC genes of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* are not repressed by L-glutamine allowing simultaneous utilization of nitrate and organic nitrogen sources[J]. Environmental Microbiology Reports, 2010, 2(4): 541-553.
- [9] 张小燕. 4 种外生菌根真菌吸收氮素营养的特性[J]. 微生物学杂志, 2013, 33(1): 14-19.
- [10] WILLMANN A, THOMFOHRDE S, HAENSCH R, et al. The poplar NRT2 gene family of high affinity nitrate importers: impact of nitrogen nutrition and ectomycorrhiza formation[J]. Environmental and Experimental Botany, 2014, 108: 79-88.
- [11] 李侠, 张俊伶. 丛枝菌根根外菌丝对不同形态氮素的吸收能力[J]. 核农学报, 2007(2): 195-200.
- [12] TANAKA Y, YANO K. Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied [J]. Plant, Cell & Environment, 2005, 28(10): 1247-1254.
- [13] 金海如, 蒋湘艳. AM 真菌氮代谢与运转研究新进展[J]. 菌物学报, 2009, 28(3): 466-471.
- [14] CASIERI L, LAHMIDI N A, DOIDY J, et al. Biotrophic transportome in mutualistic plant-fungal interactions[J]. Mycorrhiza, 2013, 23(8): 597-625.
- [15] GOVINDARAJULU M, PFEFFER P E, JIN H, et al. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. Nature, 2005, 435(7043): 819-823.
- [16] TALBOT J M, TRESEDER K K. Controls over mycorrhizal uptake of organic nitrogen[J]. Pedobiologia, 2010, 53(3): 169-179.
- [17] BREUNINGER M, TRUJILLO C G, SERRANO E, et al. Different nitrogen sources modulate activity but not expression of glutamine synthetase in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Fungal Genetics and Biology, 2004, 41(5): 542-552.
- [18] SMITH S E, STJOHN B J, SMITH F A, et al. Activity of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in *Trifolium subterraneum* L. and *Allium cepa* L.: effects of mycorrhizal infection and phosphate nutrition [J]. New Phytologist, 1985, 99(2): 211-227.
- [19] GUETHER M, NEUHÄUSER B, BALESTRINI R, et al. A mycorrhizal-specific ammonium transporter from *Lotus japonicus* acquires nitrogen released by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Plant Physiology, 2009, 150(1): 73-83.
- [20] PÉREZ-TIENDA J, TESTILLANO P S, BALESTRINI R, et al. GintAMT2, a new member of the ammonium transporter family in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* [J]. Fungal Genetics and Biology, 2011, 48(11): 1044-1055.
- [21] LÓPEZ-PEDROSA A, GONZÁLEZ-GUERRERO M, VALDERAS A, et al. GintAMT1 encodes a functional high-affinity ammonium transporter that is expressed in the extraradical mycelium of *Glomus intraradices* [J]. Fungal Genetics and Biology, 2006, 43(2): 102-110.
- [22] JARGEAT P, REKANGALT D, VERNER M C, et al. Characterisation and expression analysis of a nitrate transporter and nitrite reductase genes, two members of a gene cluster for nitrate assimilation from the symbiotic basidiomycete *Hebeloma cylindrosporum* [J]. Current Genetics, 2003, 43(3): 199-205.
- [23] MONTANINI B, GABELLA S, ABBÀ S, et al. Gene expression profiling of the nitrogen starvation stress response in the mycorrhizal ascomycete *Tuber borchii* [J]. Fungal Genetics and Biology, 2006, 43(9): 630-641.
- [24] TIAN C, KASIBORSKI B, KOUL R, et al. Regulation of the nitrogen transfer pathway in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: gene characterization and the coordination of expression with nitrogen flux[J]. Plant Physiology, 2010, 153(3): 1175-1187.
- [25] NEHLS U, KLEBER R, WIESE J, et al. Isolation and characterization of a general amino acid permease from the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria* [J]. New Phytologist, 1999, 144(2): 343-349.
- [26] WIPF D, BENJIDIA M, TEGEDER M, et al. Characterization of a general amino acid permease from *Hebeloma cylindrosporum* [J]. FEBS Letters, 2002, 528(1-3): 119-124.
- [27] MOREL M, JACOB C, FITZ M, et al. Characterization and regulation of PiDur3, a permease involved in the acquisition of urea by the ectomycorrhizal fungus *Pa.xillus involutus* [J]. Fungal Genetics and Biology, 2008, 45(6): 912-921.
- [28] BENJIDIA M, RIKIRSCH E, MÜLLER T, et al. Peptide uptake in the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*: characterization of two di- and tripeptide transporters (HcPTR2A and B) [J]. The New Phytologist, 2006, 170(2): 401-410.
- [29] FRANKLIN O, NÄSHOLM T, HÖGBERG P, et al. Forests trapped in nitrogen limitation-an ecological market perspective on ectomycorrhizal symbiosis [J]. The New Phytologist, 2014, 203(2): 657-666.
- [30] 孙金华, 毕银丽, 裴浪, 等. 土壤中丛枝菌根真菌对宿主植物磷吸收作用机制综述[J]. 土壤通报, 2016, 47(2): 499-504.
- [31] 薛英龙, 李春越, 王芙蓉, 等. 丛枝菌根真菌促进植物摄取

- 土壤磷的作用机制[J]. 水土保持学报, 2019, 33(6): 10-20.
- [32] ZHENG C, CHAI M, JIANG S, et al. Foraging capability of extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi to soil phosphorus patches and evidence of carry-over effect on new host plant[J]. Plant and Soil, 2015, 387(1): 201-217.
- [33] ZHOU Y, GE S, JIN L, et al. A novel CO<sub>2</sub>-responsive systemic signaling pathway controlling plant mycorrhizal symbiosis[J]. New Phytologist, 2019, 224(1): 106-116.
- [34] CHEN B, ROOS P, BORGAARD O K, et al. Mycorrhiza and root hairs in barley enhance acquisition of phosphorus and uranium from phosphate rock but mycorrhiza decreases root to shoot uranium transfer[J]. The New Phytologist, 2005, 165(2): 591-598.
- [35] ANDERSON I C, CAIRNEY J W G. Ectomycorrhizal fungi: exploring the mycelial frontier [J]. FEMS Microbiology Reviews, 2007, 31(4): 388-406.
- [36] NÚÑEZ J A D, SERRANO J S, BARREAL J A R, et al. The influence of mycorrhization with *Tuber melanosporum* in the afforestation of a Mediterranean site with *Quercus ilex* and *Quercus faginea* [J]. Forest Ecology and Management, 2006, 231(1): 226-233.
- [37] 梅言, 戴传超, 贾永. 外生菌根真菌及其菌根辅助细菌协同解磷的研究进展[J]. 生态学杂志, 2022, 41(8): 1619-1627.
- [38] RANOARISOA M P, TRAP J, PABLO A L, et al. Micro-food web interactions involving bacteria, nematodes, and mycorrhiza enhance tree P nutrition in a high P-sorbing soil amended with phytate[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 143: 107728.
- [39] 徐丽娇, 姜雪莲, 郝志鹏, 等. 丛枝菌根通过调节碳磷代谢相关基因的表达增强植物对低磷胁迫的适应性[J]. 植物生态学报, 2017, 41(8): 815-825.
- [40] van AARLE I M, VIENNOIS G, AMENC L K, et al. Fluorescent in situ RT-PCR to visualise the expression of a phosphate transporter gene from an ectomycorrhizal fungus [J]. Mycorrhiza, 2007, 17(6): 487-494.
- [41] TATRY M V, KASSIS E E, LAMBILLIOTTE R, et al. Two differentially regulated phosphate transporters from the symbiotic fungus *Hebeloma cylindrosporum* and phosphorus acquisition by ectomycorrhizal *Pinus pinaster* [J]. The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology, 2009, 57(6): 1092-1102.
- [42] WANG J, LI T, WU X, et al. Molecular cloning and functional analysis of a H<sup>+</sup>-dependent phosphate transporter gene from the ectomycorrhizal fungus *Boletus edulis* in southwest China[J]. Fungal Biology, 2014, 118(5-6): 453-461.
- [43] ZHENG R, WANG J, LIU M, et al. Molecular cloning and functional analysis of two phosphate transporter genes from *Rhizopogon luteolus* and *Leucocortinarius bulbiger*, two ectomycorrhizal fungi of *Pinus tabulaeformis* [J]. Mycorrhiza, 2016, 26(7): 633-644.
- [44] 周德贵, 周少川, 王重荣, 等. 植物磷利用研究在水稻分子设计育种中的应用[J]. 分子植物育种, 2018, 16(16): 5386-5396.
- [45] GRACE E J, COTSAPTIS O, TESTER M, et al. Arbuscular mycorrhizal inhibition of growth in barley cannot be attributed to extent of colonization, fungal phosphorus uptake or effects on expression of plant phosphate transporter genes[J]. The New Phytologist, 2009, 181(4): 938-949.
- [46] LOTH-PEREDA V, ORSINI E, COURTY P E, et al. Structure and expression profile of the phosphate pht1 transporter gene family in mycorrhizal *Populus trichocarpa* [J]. Plant Physiology, 2011, 156(4): 2141-2154.
- [47] RECORBET G, ABDALLAH C, RENAUT J, et al. Protein actors sustaining arbuscular mycorrhizal symbiosis: underground artists break the silence[J]. The New Phytologist, 2013, 199(1): 26-40.
- [48] HEGEMAN C E, GRABAU E A. A novel phytase with sequence similarity to purple acid phosphatases is expressed in cotyledons of germinating soybean seedlings[J]. Plant Physiology, 2001, 126(4): 1598-1608.
- [49] 刘春艳, 吴强盛, 邹英宁. AM 真菌对根吸收磷和分泌磷酸酶的影响[J]. 菌物学报, 2017, 36(7): 942-949.

## Research Progress of Mycorrhizal Fungi Promoting Nitrogen and Phosphorus Uptake in Plants

GAO Minghan<sup>1</sup>, LI Lili<sup>2</sup>, YANG Hongyi<sup>1,3</sup>, LI Hongyan<sup>2</sup>, TIAN Xinhua<sup>2</sup>, ZHANG Ling<sup>2</sup>

(1. College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. Research Institute of Heilongjiang Forestry Science, Harbin 150081, China; 3. Key Laboratory for Enzyme and Enzyme-Like Material Engineering of Heilongjiang, Harbin 150040, China)

**Abstract:** Mycorrhizal fungi are a kind of plant symbiont ubiquitous in nature. The mutual-symbiotic relationship between mycorrhizal fungi and plants can promote the activation and release of mineral nutrients in soil, improve the biological availability of soil nutrients, and thus improve the nutritional status of plants. In this paper, the research progress of how mycorrhizal fungi take up nitrogen and phosphorus, the molecular mechanism of nitrogen and phosphorus metabolism and transport, and the influence of mycorrhizal fungi on plant uptake of nitrogen and phosphorus from the aspects of mycelial structure, physiology, biochemistry and molecular biology were introduced. And the main problems and future research priorities were also analyzed.

**Keywords:** mycorrhizal fungi; nitrogen; phosphorus; transporter gene