

段 明. 基于 Illumina MiSeq 技术分析谷子根际丛枝菌根真菌群落多样性[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(6): 222–229.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.06.031

基于 Illumina MiSeq 技术分析谷子根际丛枝菌根真菌群落多样性

段 明

(山西农业大学实验教学中心, 山西太谷 030801)

摘要:为研究谷子(*Setaria italica*)根际丛枝菌根真菌(AMF)群落的多样性特征,以便充分发掘和利用 AMF 优势菌群。本试验对土壤进行正常浇水与干旱处理,土壤含水量分别为 7.6% 和 3.7%,并采集谷子(豫谷、安陵和沁黄 3 个品种)根系及无寄主对照土壤(CK),获得全部 DNA 并对其中的 18S rRNA 基因进行 PCR 扩增,并运用 MiSeq 高通量测序技术和生物信息学研究谷子的根际 AMF 及群落特征。物种多样性分析结果显示,在正常浇水与干旱处理下,谷子根系与 CK 的 OTU 数量在 1 632~4 290 个之间,共检测并鉴定出 AMF 126 种,隶属 1 门 9 属。其中,按优势种的占比高低依次是原囊霉属(*Acaulospora*)、球囊霉属(*Glomus*)、类球囊霉属(*Paraglomus*)和双型囊霉属(*Ambispora*)。与 CK 相比,谷子根际 AMF 群落多样性减少,AMF 在原囊霉属水平上丰度显著降低。但正常浇水与干旱处理下,谷子根际 AMF 群落多样性并未发生显著变化。研究揭示了谷子根际 AMF 群落组成,主要为球囊霉属;与 CK 相比,3 个谷子品种 AMF 群落分布在多样性及丰度方面具有普遍的相似性。此外,与正常浇水相比,干旱条件下谷子根际丛枝菌根群落多样性及丰度保持稳定,维持在较高的水平,可保证谷子根系对水分和养分的高效吸收与利用。

关键词:谷子;丛枝菌根;Illumina MiSeq 技术;群落多样性

中图分类号:S515.01;S182 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)06-0222-08

谷子[*Setaria italica* (L.) Beauv]为禾本科狗尾草属,耐旱、耐贫瘠、水分利用率高^[1]。目前,已成为单子叶作物抗逆研究的模式植物^[2]。研究发现,丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)可使谷子根系高效利用土壤中磷元素,进而有利于产量的提高^[3],AMF 通过与宿主共生来提高植物的抗

旱性。谷子抗旱性很强的特点除了与自身生理生态性质有关,其根系周围 AMF 的结构及多样性也不容忽视。因此,通过宏基因组测序分析不同品种谷子根系 AMF 种群特征,探索与谷子自身抗旱能力之间的相关性具有重要意义。AMF 隶属球囊菌门,与绝大多数陆生植物都能形成普遍存在的内共生关系。在土壤微生物群体中,AMF 的定殖依赖于特异信号的识别、传导和交换,这个过程涉及植物根细胞将菌丝的内化,进而 AMF 附着枝从根表面渗入到根内,将菌丝纵向蔓延在根系周围形成丛枝^[4]。研究表明,AMF 群落结构主要受非生物与生物两大因

收稿日期:2022-05-13

基金项目:山西省自然科学研究面上项目(编号:20210302123395);
山西农业大学科技创新基金(编号:2017GPY01)。

作者简介:段 明(1984—),男,山东威海人,博士,副教授,主要从事植物抗逆分子生物学研究。E-mail:duanming840305@163.com。

[27] 闫洪奎,王欣然. 长期定位试验下秸秆还田配套深松对土壤性状及玉米产量的影响[J]. 华北农学报, 2017, 32(增刊1): 250–255.

[28] 李新华,郭洪海,朱振林,等. 不同秸秆还田模式对土壤有机碳及其活性组分的影响[J]. 农业工程学报, 2016, 32(9): 130–135.

[29] 冀保毅,赵亚丽,郭海斌,等. 深耕和秸秆还田对不同质地土壤团聚体组成及稳定性的影响[J]. 河南农业科学, 2015, 44(3): 65–70, 107.

[30] 李 景,吴会军,武雪萍,等. 长期保护性耕作提高土壤大团聚体含量及团聚体有机碳的作用[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(2): 378–386.

[31] 程教擘,陈力力,李梦丹,等. 不同耕作方式对稻田土壤微生物

的影响[J]. 湖南农业科学, 2017(8): 8–10.

[32] 武 均,蔡立群,齐 鹏,等. 不同耕作措施下旱作农田土壤团聚体中有机碳和全氮分布特征[J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(3): 276–284.

[33] 刘红梅,李睿颖,高晶晶,等. 保护性耕作对土壤团聚体及微生物学特性的影响研究进展[J]. 生态环境学报, 2020, 29(6): 1277–1284.

[34] 冯 彪,青格尔,高聚林,等. 不同耕作方式对土壤酶活性及微生物量和群落组成关系的影响[J]. 北方农业学报, 2021, 49(3): 64–73.

[35] 路怡青,朱安宁,张佳宝,等. 免耕和秸秆还田对土壤酶活性和微生物群落的影响[J]. 土壤通报, 2014, 45(1): 85–90.

素影响。非生物因素如在森林、草原和沼泽生态系统中,AMF 群落结构表现出显著差异^[5]。生物因素主要指宿主本身对 AMF 的影响,植物会选择与之互利共生的 AMF^[6],但目前这种说法还存在争议。AMF 最重要的生态功能就是与宿主建立共生关系来促进植株的生长,提高农业产量。研究发现,植物与 AMF 形成稳定的共生关系有利于它们的生存及对逆境胁迫的抗性。植物向 AMF 提供脂类以合成生命所需的脂肪酸;反过来,定殖于根系的 AMF 为植物提供水分和养分,促进对土壤氮磷及矿质营养的吸收和转运^[7],从而促使植株生长发育,提高植株对胁迫的耐受性。此外,AMF 对植株分子和生理生化过程的调控亦具有很大影响。研究表明,接种 AMF 后,植物的光合、渗透调节及抗氧化能力得到大幅提高,抗旱性与未接种的植物相比也显著增强^[8];此外,植物体内抗旱相关基因的表达也受到 AMF 强烈的诱导^[9]。近期一些研究表明,谷子根系中的 AMF 可有效提高对磷元素的吸收进而达到增产的效果^[3],而接种根际固氮细菌也可显著促进狗尾草的生长发育^[10],这 2 项研究均与谷子密切相关。谷子耐旱适应性强,然而,目前对谷子抗旱性的研究主要集中在基因表达调控方面。MiSeq 高通量测序具有准确性高和通量大的特点,为谷子根际微生物的研究创造了条件,为此,采用高通量测序技术研究干旱胁迫下不同谷子品种根际 AMF 群落分布特征,以便充分发掘和利用 AMF 优势菌群,为谷子抗旱研究奠定基础。本研究通过宏基因组测序分析鉴定与干旱相关的丛枝菌根真菌,并解析干旱条件下谷子根系丛枝菌根群体的结构特征。

1 材料与方法

1.1 试验材料

谷子材料选用豫谷 1 号(YG)、沁黄(QH)、安陵(AN)3 个品种。2018 年,将 3 个品种种植于山西农业大学校外农作站旱棚中,苗期开始进行不浇水干旱处理,10 d 后取样,通过抖根法至土壤不再下落,根际土壤即为黏在根系表面的土壤,去除土壤

杂质,连同植物根系放于 -80 ℃ 保存备用。3 个品种进行 3 次重复,CK 为不含谷子根系的土壤对照。

1.2 土壤宏基因组 DNA 的提取及检测

利用土壤专用的基因组试剂盒(天根)提取土壤中微生物基因组 DNA,提取后放置于 -80 ℃ 冰箱保存。

1.3 PCR 扩增以及 Illumina MiSeq 测序

AMF 的扩增采用引物 AMV4.5NF(5' - AAGCT CGTAGTTGAATTTTCG - 3')和 AMDGR(5' - CCCAA CTATCCCTATTAATCAT - 3')。扩增完成后,对 PCR 产物进行定量分析,在上海派森诺生物科技股份有限公司进行 Illumina MiSeq 测序。

1.4 高通量数据分析

利用 FLASH 软件与 QIIME 软件对测序结果进行比对分析。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质的测定

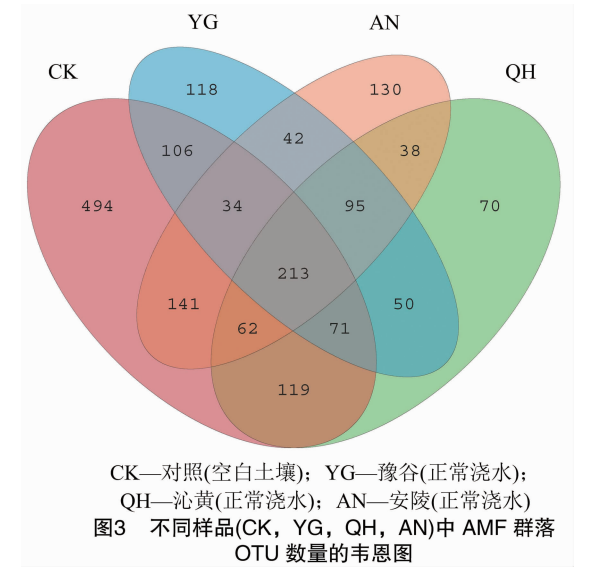
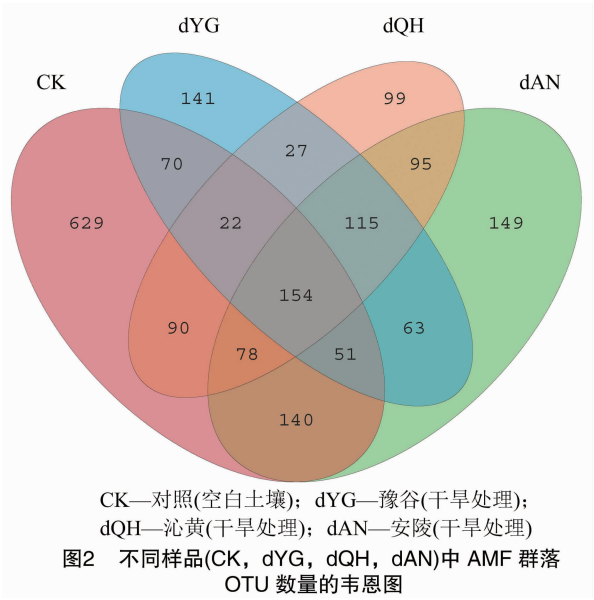
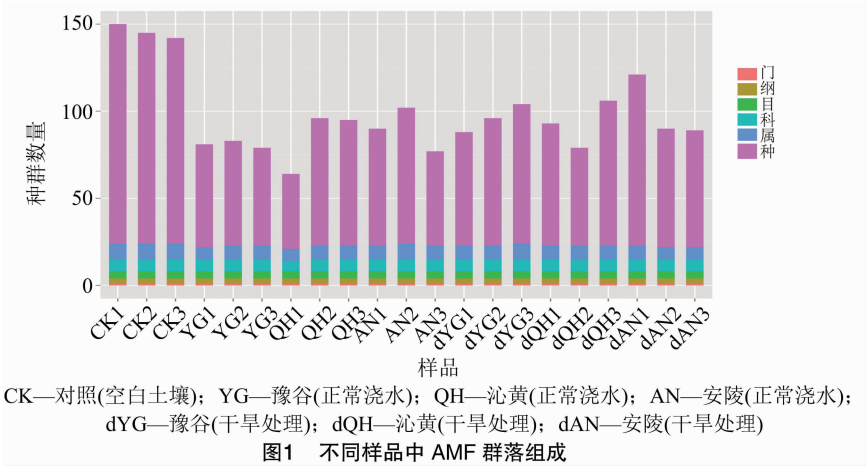
由表 1 可知,试验土壤在正常浇水与干旱条件下的含水量分别为 7.64% 和 3.69%,测定结果显示,土壤的 pH 值分别为 8.46 和 8.09,按土壤 pH 值分级标准,试验土壤呈碱性。按照土壤养分等级标准观察,速效氮含量为 61.4 ~ 70.4 mg/kg,属于四级水平,速效磷含量为 22.42 ~ 28.12 mg/kg,属于二级级水平,速效钾含量为 183.6 ~ 185.3 mg/kg,属于二级水平,有机质含量为 21.62 ~ 25.05 g/kg,属于三级水平。

2.2 OTU 统计及分类学分析

按 97% 序列相似度进行归并和操作分类单元(OTU)划分,由图 1 可知,谷子根际 AMF 群落的多样性及种群丰度显著低于 CK。统计结果表明,谷子根系与 CK 土壤中 OTU 数量在 1 632 ~ 4 290 之间,鉴定出 126 种 AMF。根据试验要求,对不同样本绘制 Venn 图,分为 2 组:正常浇水谷子(YG、AN、QH)与干旱处理谷子(dYG、dAN、dQH)。由图 2、图 3 可知,CK 与 YG、AN、QH 进行聚类,共有 OTUs 213 个;CK 与 dYG、dAN、dQH 进行聚类,共有 OTUs 154 个。

表 1 不同土壤类型氮、磷、钾含量

土壤类型	含水量 (%)	pH 值	含量 (mg/kg)			含量 (g/kg)			
			速效氮	速效磷	速效钾	有机质	总氮	总磷	总钾
正常	7.64	8.46	61.4	28.12	183.6	21.62	1.383	0.473	26.19
干旱	3.69	8.09	70.4	22.42	185.3	25.05	1.553	0.211	25.06



子样品中 AMF 的丰富度和多样性,可根据检测结果计算得出 Chao1 指数、ACE 指数、辛普森指数和香农指数。由表 2 可知,CK 样品的 Chao1 指数为 734. 12, ACE 指数为 751. 29; 而谷子根际样品的 Chao1 指数在 218. 50 ~ 489. 12 之间, ACE 指数在 222. 18 ~ 498. 00 之间,表明 CK 样品中 AMF 的丰富度与微生物群落多样性最高。

表 2 不同样品中的 AMF 群落多样性指数

样品	Chao1 指数	ACE 指数	辛普森指数	香农指数
CK1	717.58	736.05	0.91	5.43
CK2	752.22	769.61	0.95	6.01
CK3	732.58	748.22	0.95	6.13
YG1	343.28	352.47	0.86	4.12
YG2	371.17	379.96	0.91	4.93
YG3	314.62	318.84	0.63	2.99
QH1	330.72	319.90	0.78	3.83
QH2	426.24	447.60	0.83	4.50
QH3	355.51	370.57	0.85	4.42
AN1	393.28	402.34	0.86	4.00
AN2	384.39	397.92	0.85	4.15
AN3	315.70	318.24	0.89	4.25
dYG1	218.50	221.18	0.72	2.99
dYG2	377.90	374.42	0.80	3.91
dYG3	396.00	396.00	0.87	4.90
dQH1	306.87	302.24	0.87	4.00
dQH2	284.00	284.00	0.83	4.02
dQH3	489.12	474.63	0.89	4.91
dAN1	489.00	498.00	0.94	5.72
dAN2	350.00	350.00	0.89	4.64
dAN3	357.00	357.00	0.91	4.79

注:CK 表示对照(空白土壤);YG 表示豫谷(正常浇水);QH 表示沁黄(正常浇水);AN 表示安陵(正常浇水);dYG 表示豫谷(干旱处理);dQH 表示沁黄(干旱处理);dAN 表示安陵(干旱处理)。

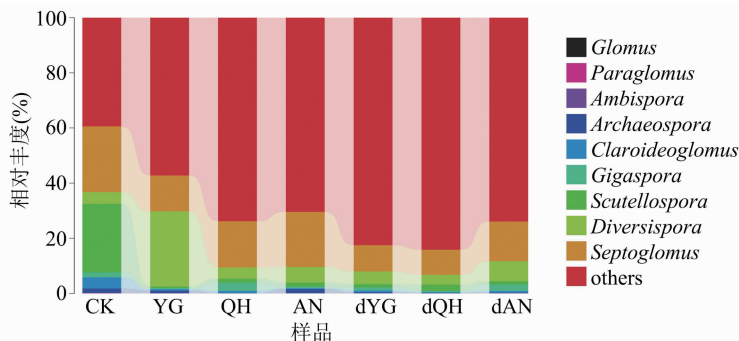
2.3 谷子根际 AMF 群落 α - 多样性分析

AMF 的种类及丰度存在很大变异,通过检测谷

2.4 各分类水平的 AMF 群落数统计

不同的分类学结果表明,在门水平上,所有样品序列都归入球囊菌门;在纲水平上,所有样品序列注释到明确分类地位的有 3 个纲,分别为球囊菌纲、类球囊菌纲和原囊菌纲;在目分类水平上,所有样品共注释到明确地位的有 4 个目,分别为球囊霉目、类球囊霉目、原囊霉目和多样孢囊霉目;在科分类水平上,注释到明确分类地位的有 7 个科,分别为

球囊霉科、类球囊霉科、双型囊霉科、原囊霉科、巨孢囊霉科、近明球囊霉科和多样孢囊霉科。由图 4 可知,在属分类水平上,从 CK 以及谷子根际土壤样品中注释到明确分类地位的共有 9 个属,依次是球囊霉属、类球囊霉属、双型囊霉属、原囊霉属、近明球囊霉属、巨孢囊霉属、盾巨孢囊霉属、多样孢囊霉属和隔球囊霉属。其中,原囊霉属在 CK 中占优势,类球囊霉属在谷子根际样品中占优势。



CK—对照(空白土壤); YG—豫谷(正常浇水); QH—沁黄(正常浇水); AN—安陵(正常浇水); dYG—豫谷(干旱处理); dQH—沁黄(干旱处理); dAN—安陵(干旱处理); *Glomus*—球囊霉属; *Paraglomus*—类球囊霉属; *Ambispora*—双型囊霉属; *Archaeospora*—原囊霉属; *Claroideoglossum*—近明球囊霉属; *Gigaspora*—巨孢囊霉属; *Scutellospora*—盾巨孢囊霉属; *Diversispora*—多样孢囊霉属; *Septoglossum*—隔球囊霉属; others—其他属

图4 不同样品 AMF 在属水平上的群落差异

使用 R 软件,对丰度较高的属进行聚类分析和绘制热图。由图 5 可知,红色为样本中丰度较高的属,绿色为丰度较低的属。

2.5 谷子根际 AMF 群落 β -多样性分析

主成分分析(PCA)是基于欧氏距离评价样本之间的相似度,以不同样本中的 AMF 属进行作图,得到 PCA 图。由图 6 可知,主成分 1(PC1)和主成分 2(PC2)贡献率分别为 65.17%、23.85%,可较好地反映样本间种群结构差异的影响因素。

其中,○组代表单纯土壤样品,CK1、CK2 距离较近,但与 CK3 距离较远;□组代表正常浇水条件下的 AN 谷子根际样品,AN1、AN3 距离较近,但与 AN2 距离较远;◇组代表正常浇水条件下的 QH 谷子根际样品,QH1、QH3 距离较近,但与 QH2 距离较远;▽组代表正常浇水条件下的 YG 谷子根际样品,YG1、YG2 距离较近,但与 YG3 距离较远;△组代表干旱条件下的 AN 谷子根际样品,dAN1、dAN2、dAN3 距离较近;+组代表干旱条件下的 QH 谷子根际样品,dQH1、dQH2、dQH3 距离较近;×组代表干旱条件下的 YG 谷子根际样品,dYG1、dYG2、dYG3 距离较近。由此可得出以下结论:第一,CK 与谷子

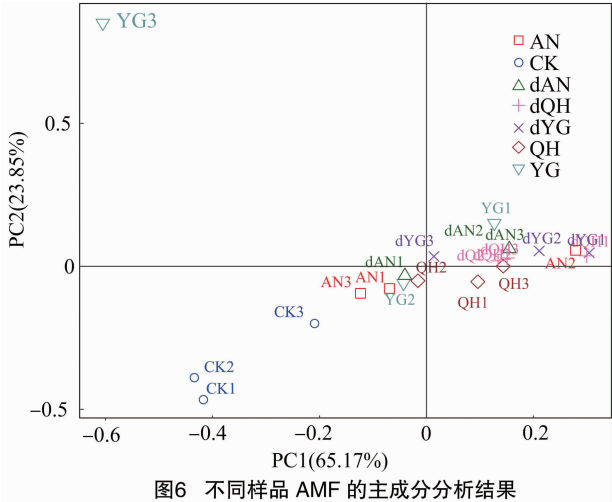
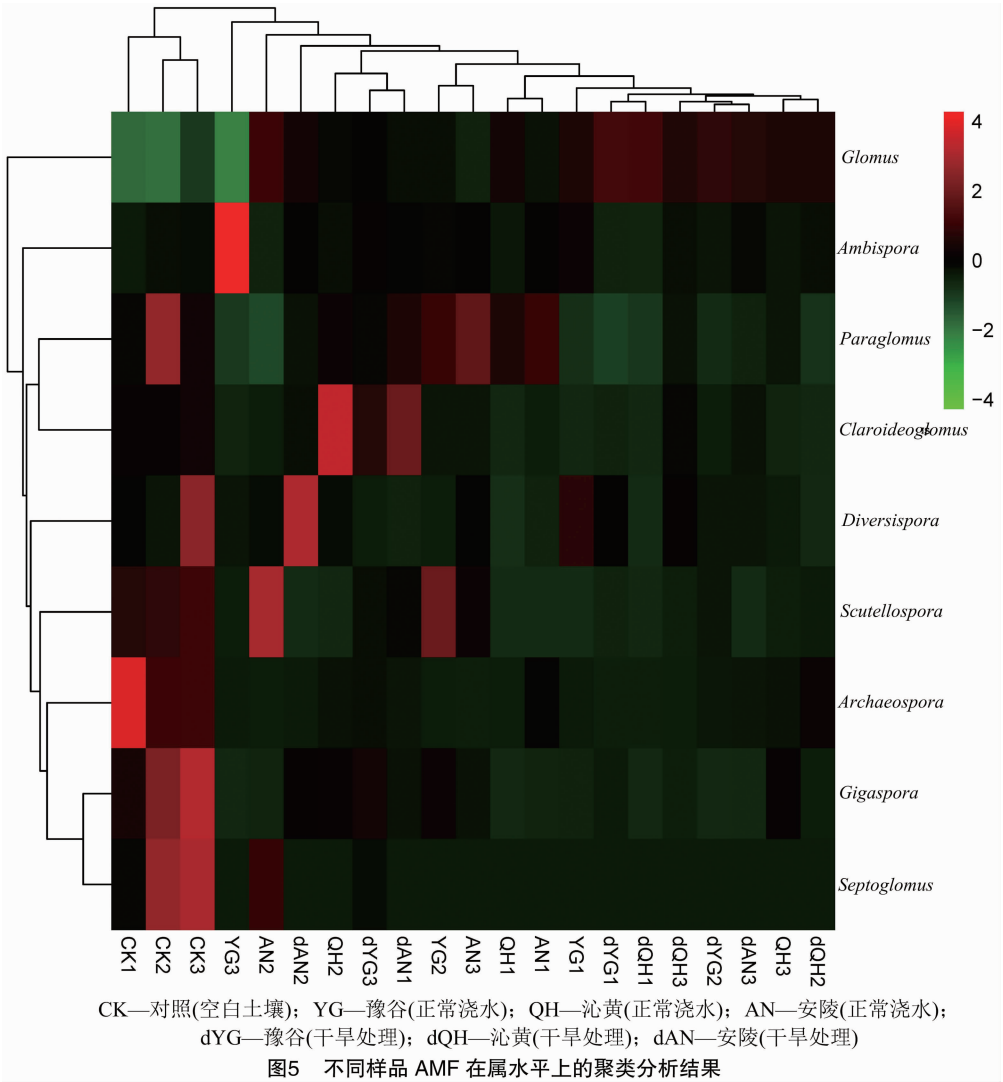
根际样品能够较好地分开,表明寄主有无是影响 AMF 群落结构差异的主要因素;第二,同一谷子品种、不同处理以及同一处理、不同谷子品种并不能完全聚在一起,表明处理条件和品种类型是影响 AMF 群落结构差异的次要因素。

2.6 AMF 系统发育树分析

为直观清晰地反映各分类单元在样本中的丰度及进化信息,利用软件 MEGAN 构建种群分类等级树。由图 7 可知,CK 中 AMF 主要是原囊霉属(*Archaeospora*)和巨孢囊霉属(*Gigaspora*);YG 中 AMF 主要是双型囊霉属(*Ambispora*);球囊霉属(*Glomus*)和类球囊霉属(*Paraglomus*)在所有样品中均匀分布。

2.7 样本 AMF 组成的差异分析

由表 3 可知,CK 与谷子根际样品相比,在属水平上丛枝菌根存在显著差异;干旱处理后,YG 与 QH 品种根际丛枝菌根在属水平上具有差异,AN 品种根际丛枝菌根群落未发生显著差异。由图 8 可知,样本组间最显著的分类单元,分别为双型囊霉属、原囊霉属、近明球囊霉属、巨孢囊霉属、球囊霉属、类球囊霉属、盾巨孢囊霉属、隔球囊霉属。



3 结论与讨论

植物与微生物之间的互利共生关系源于胞内

信号物质的交换。植物根系通过释放独脚金内酯(SLs)可诱导 AMF 产生分枝,并促进菌丝在根部的定殖^[11]。AMF 的定殖依赖于特异信号的识别、传导和交换,这个过程涉及植物根细胞将菌丝内化,进而 AMF 附着枝从根表面渗入至根内,将菌丝纵向蔓延在根系周围形成丛枝^[12-13]。

土壤作为一种复杂的基质是植物赖以生存的场所^[14],而根际是植物根系与土壤的界面,是大量微生物的栖息地,微生物受益于植物根系的代谢产物^[15]。AM 是自然界分布较为广泛而古老的一种共生菌^[16],它的共生体现在营养物质的交换,植物向它提供约 20% 的光合产物,反过来它帮助植物有效地吸收土壤中的矿质元素及水分^[17-18],它们的相互作用影响着植物的生长发育、养分吸收及对胁迫的耐受性^[19]。此外,土壤的组成及结构对植物生理及根系分泌物也有调控作用,不同植物根系形态的

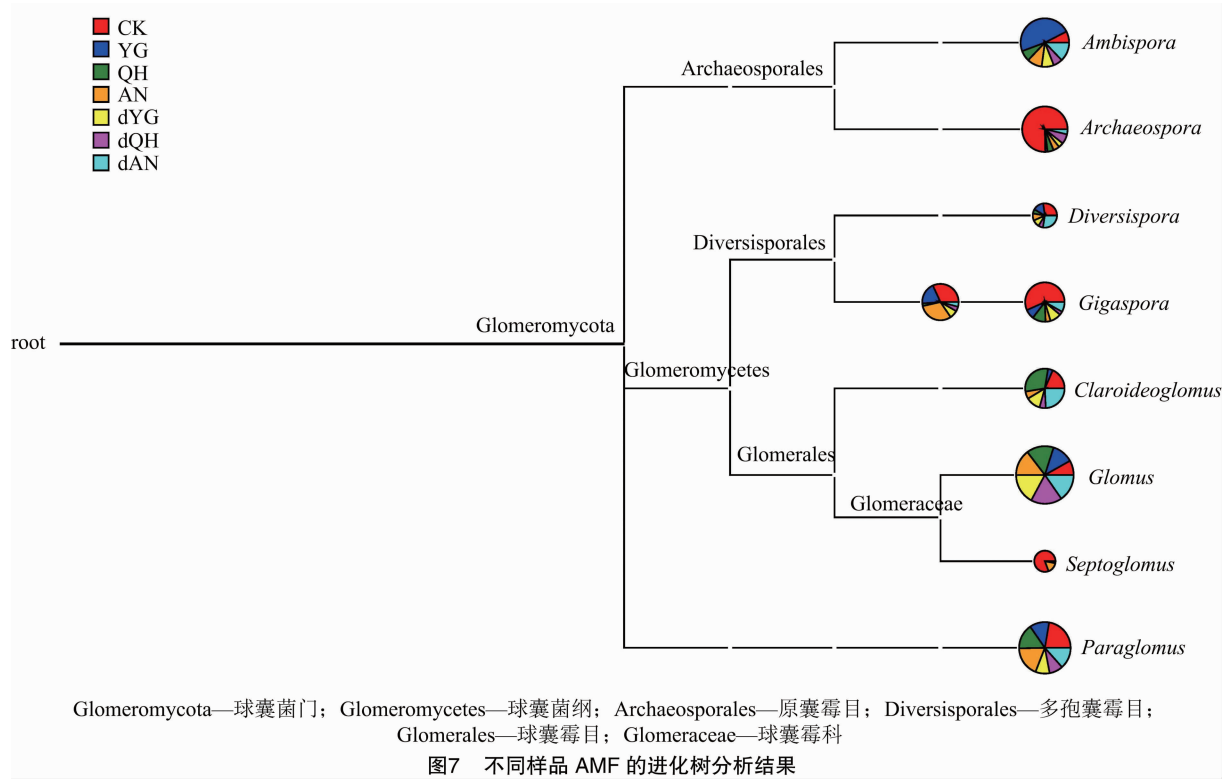


表 3 样本间分类学组成的差异分析结果

组	门	属
AN - CK	1	2
AN - QH	1	0
AN - YG	1	0
AN - dAN	1	0
AN - dQH	1	0
AN - dYG	1	0
QH - CK	1	5
QH - YG	1	1
QH - dYG	1	0
QH - dQH	1	2
QH - dAN	1	2
YG - CK	1	3
YG - dAN	1	1
YG - dQH	1	2
YG - dYG	1	3
CK - dAN	1	5
CK - dQH	1	5
CK - dYG	1	4
dAN - dQH	1	2
dAN - dYG	1	0
dQH - dYG	1	0

不同、分泌物数量及种类的不同均会对植物根系表面的微生物产生选择性,改变微生物群落组成^[20]。

前期 Tang 等证明,YG 与 AN 分别为抗旱性强与干旱敏感的谷子品种,QH 介于两者之间;干旱条件下,与 YG 相比,AN 的生长显著受到抑制;而在正常浇水条件下,AN 的光合能力与生长状况要好于 YG^[2]。影响植物的抗旱性因素很多,诸如基因型、环境及植物与微生物的共生互作等。为此,本研究选择 YG、AN 和 QH 等 3 个抗旱性不同的材料,利用高通量测序技术对谷子根际丛枝菌根真菌群落进行了研究。多样性分析结果表明,CK 与谷子根际丛枝菌根真菌多样性指数及丰度指数存在显著差异,宿主谷子的根际丛枝菌根真菌丰度指数和多样性指数均低于 CK,特别是原囊霉属、巨孢囊霉属和隔球囊霉属显著减少,这表明宿主的生理代谢及根系分泌物在一定程度上影响了丛枝菌根真菌的分布特征。此外,无论正常浇水还是干旱条件下,这些指数在不同谷子品种之间存在普遍的相似性,并未表现出明显的差异,只是少数菌属在品种间表现出独特性。这表明在干旱条件下,根系的生理代谢依然维持在较高的水平,与正常浇水条件下的群落特征基本一致。分析原因可能有 3 点:第一,在自然生态系统中,植物往往能与 AMF 形成互惠互利的关系,这种关系的形成有利于提高植物抵抗各种胁迫的能力,是依赖于植物根系的菌丝协助获取矿质营养及水分而实现的。与其他植物不同,谷子耐旱、

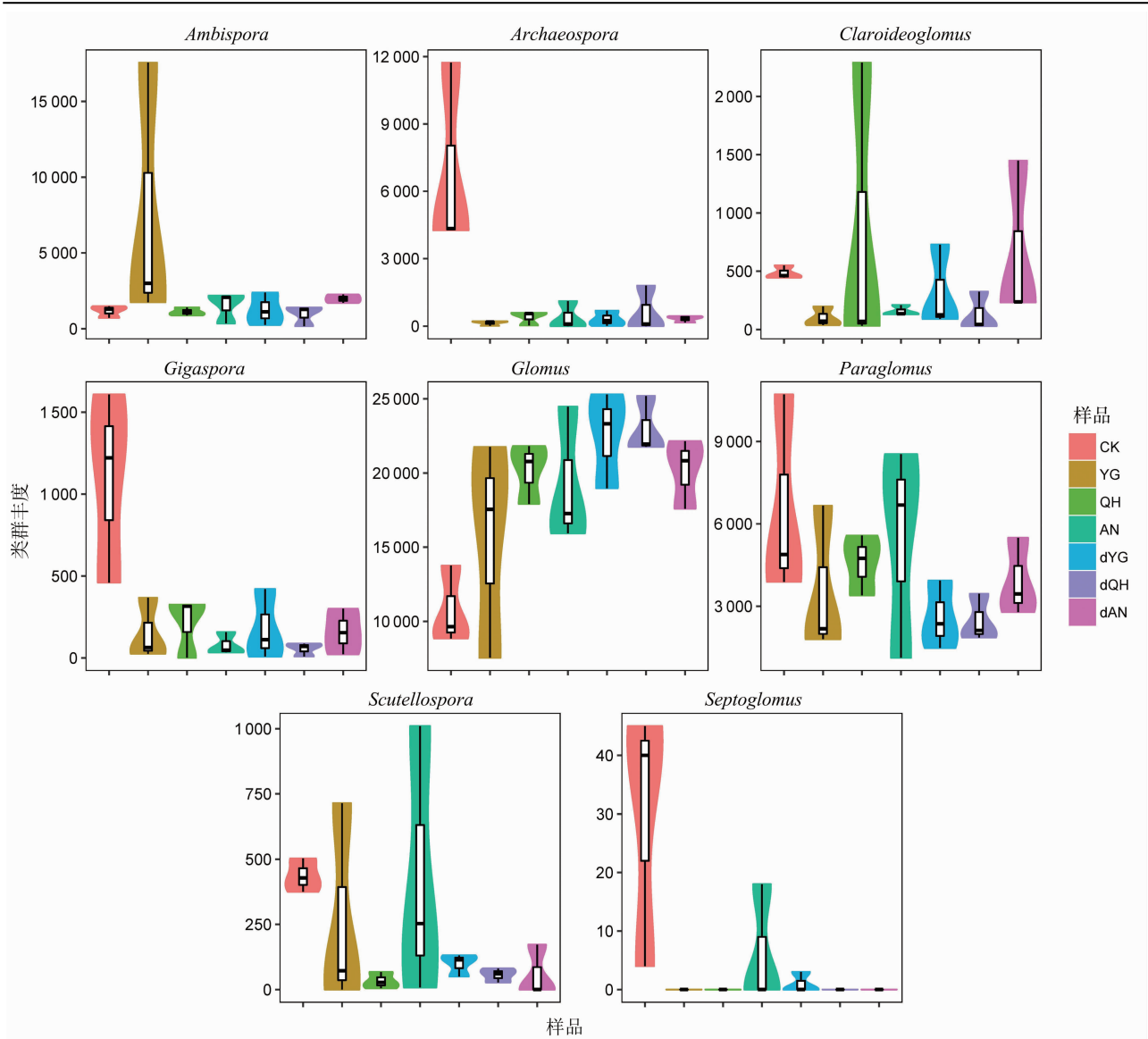


图8 样品在属水平下差异最显著的 AMF

耐贫瘠,水分利用率高,而根系是其重要基础。因此,在干旱胁迫下,AMF 依然保持种类多样的特征,与谷子建立很好的共生。第二,研究表明不同生态型的土壤类型能强烈影响 AMF 的群落结构及多样性水平^[4],本试验土壤类型为基本农田用地,土壤呈弱碱性,根据有机质及氮磷钾含量分级标准来看,营养状况属于中高级,较为适宜作物生长。谷子根际 AMF 是否受到土壤理化性质的影响有待进一步探讨。第三,干旱的设置,造成品种间 AMF 的相似是否受到干旱时间和程度的影响有待进一步研究。Maestre 等对除南极洲以外各大洲 80 个旱地的微生物多样性进行了全面分析,结果表明,随着干旱程度的增加,土壤微生物的多样性及丰度出现降低,这些结果主要是由于干旱对土壤有机碳含量

造成的负面影响;干旱条件会改变土壤细菌群落结构,绿弯菌门和 α -变形菌相对丰度增加,而酸杆菌门和疣微菌门的丰度减少,试验结果与以往研究报道情况相反,土壤 pH 值不是影响细菌多样性的主要因素,真菌群落以子囊菌为主^[21]。然而,目前本研究结果表明,干旱条件下,谷子根系丛枝菌根真菌群落结构及分布并未发生显著变化,是否由于宿主与真菌互作的关系或谷子的抗旱性特征有关有待进一步研究。

由图 6、图 7 可知,球囊霉属和类球囊霉属在所有样本中分布较为均匀,表明这 2 个 AMF 属受谷子根系分泌物影响较小;原囊霉属和巨孢囊霉属在谷子根际样本中含量很低,明显低于 CK,表明这 2 个 AM 属受谷子根系分泌物影响较大。

综上所述,本研究对 3 个谷子品种(豫谷、沁黄、安陵)在正常生长与干旱条件下 AMF 的群落组成试验中,发现干旱条件下,AMF 群落组成及丰度并未发生显著变化,与谷子本身耐旱有很大关系。在今后的研究中,应当从干旱程度及土壤选择等因素分析对 AMF 群落的影响,以期发现谷子抗旱与 AMF 的关系。本研究结果为进一步探索 AMF 的多样性,选择及鉴定合适的 AMF 菌种进行定殖谷子奠定了基础。

参考文献:

- [1] Diao X M, Schnable J L, Bennetzen J, et al. Initiation of *Setaria* as a model plant[J]. *Front Agr Sci Eng*, 2014, 1(1): 16–20.
- [2] Tang S, Li L, Wang Y Q, et al. Genotype – specific physiological and transcriptomic responses to drought stress in *Setaria italica* (an emerging model for Panicoideae grasses) [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 10009.
- [3] Ceasar S A, Hodge A, Baker A, et al. Phosphate concentration and arbuscular mycorrhizal colonisation influence the growth, yield and expression of twelve PHT1 family phosphate transporters in foxtail millet (*Setaria italica*) [J]. *PLoS One*, 2014, 9(9): e108459.
- [4] Kobae Y, Kameoka H, Sugimura Y, et al. Strigolactone biosynthesis genes of rice are required for the punctual entry of arbuscular mycorrhizal fungi into the roots [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2018, 59(3): 544–553.
- [5] Rodríguez – Echeverría S, Teixeira H, Correia M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi communities from tropical Africa reveal strong ecological structure [J]. *The New Phytologist*, 2017, 213(1): 380–390.
- [6] Honnay O, Helsen K, van Geel M. Plant community reassembly on restored semi – natural grasslands lags behind the assembly of the arbuscular mycorrhizal fungal communities [J]. *Biological Conservation*, 2017, 212: 196–208.
- [7] Courty P E, Smith P, Koegel S, et al. Inorganic nitrogen uptake and transport in beneficial plant root – microbe interactions [J]. *Crit Rev Plant Sci*, 2015, 34: 4–16.
- [8] Wu N, Li Z, Wu F, et al. Comparative photochemistry activity and antioxidant responses in male and female *Populus cathayana* cuttings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi under salt [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 37663.
- [9] Li T, Hu Y J, Hao Z P, et al. First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* [J]. *The New Phytologist*, 2013, 197(2): 617–630.
- [10] Martin P. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 763–75.
- [11] Luginbuehl L H, Oldroyd G E D. Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants [J]. *Current Biology*, 2017, 27(17): R952–R963.
- [12] MacLean A M, Bravo A, Harrison M J. Plant signaling and metabolic pathways enabling arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(10): 2319–2335.
- [13] Pimprikar P, Gutjahr C. Transcriptional regulation of arbuscular mycorrhiza development [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2018, 59(4): 678–695.
- [14] Nielsen U N, Wall D H, Six J. Soil biodiversity and the environment [J]. *Annual Review of Environment and Resources*, 2015, 40: 63–90.
- [15] Sasse J, Martinoia E, Northen T. Feed your friends; do plant exudates shape the root microbiome? [J]. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(1): 25–41.
- [16] Lanfranco L, Bonfante P, Genre A. The mutualistic interaction between plants and arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Microbiology Spectrum*, 2016, 4(6): 10. 1128/microbiolspec. FUNK – 0012 – 2016.
- [17] Roth R, Paszkowski U. Plant carbon nourishment of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 39: 50–56.
- [18] Smith S E, Jakobsen I, Grønlund M, et al. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition [J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1050–1057.
- [19] Dessaux Y, Grandclément C, Faure D. Engineering the rhizosphere [J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(3): 266–278.
- [20] Philippot L, Raaijmakers J M, Lemanceau P, et al. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(11): 789–799.
- [21] Maestre F T, Delgado – Baquerizo M, Jeffries T C, et al. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(51): 15684–15689.