中国油料作物学报
Chinese Journal of Oil Crop Sciences
2026,48(4):248-257
doi:10.19802/j.issn.1007-9084.2025207

花生共生固氮机制及影响因素研究进展

韩琴[1],朱烨[1],历铭[1],洪宇轩[1],张奇[1*],李培武[1,2*]
(1.农业农村部油料作物生物学与遗传育种重点实验室/农业农村部油料产品质量安全风险评估实验室/农业农村部生物毒素检测重点实验室/国家农业检测基准实验室(生物毒素)/中国农业科学院油料作物研究所,湖北 武汉,430062;
2.湘湖实验室,浙江 杭州,311200)

摘要:花生是我国重要的油料作物,其高产优质对保障粮油安全和推动农业绿色发展具有重要意义。花生为豆科作物,可通过共生固氮获取氮素供植株生长发育,有效利用共生固氮可显著减少对化学氮肥的依赖,降低生产成本并减少化学肥料对环境的污染。然而花生共生固氮机理复杂,影响其固氮效率的因素较多,如水分、温度、pH、土壤氮素含量及土壤微生物等。本文系统总结了花生-根瘤菌共生固氮机制的研究进展和影响花生根瘤形成和发育的主要因素,旨在为深化花生共生固氮理论研究及提升其在农业生产中的应用潜力提供参考。

关键词:花生;结瘤;共生固氮;影响因素
中图分类号:S565.2　　**文献标识码:**A　　**文章编号:**1007-9084(2026)04-0248-10

Peanut symbiotic nitrogen fixation: research progress on mechanisms and influencing factors

HAN Qin[1], ZHU Ye[1], LI Ming[1], HONG Yu-xuan[1], ZAHNG Qi[1*], LI Pei-wu[1,2*]
(1. *Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs / Laboratory of Risk Assessment for Oilseeds Products (Wuhan), Ministry of Agriculture and Rural Affairs / Key Laboratory of Detection for Mycotoxins , Ministry of Agriculture and Rural Affairs / National Reference Laboratory for Agricultural Testing (Biotoxin) / Oil Crops Research Institute of the Chinese Academy of Agricultural Sciences, Wuhan* 430062, *China*; 2. *Xianghu Laboratory, Hangzhou* 311200, *China*)

Abstract: Peanut is a crucial oil crop in China, and achieving high yield and quality in its production is of great significance for ensuring food security and promoting green agricultural development. As a leguminous crop, peanut can obtain nitrogen through symbiotic nitrogen fixation to support its growth and development. Effective utilization of this process can significantly reduce reliance on chemical nitrogen fertilizers, lower production costs, and minimize environmental pollution caused by chemical fertilizers. However, the mechanism of symbiotic nitrogen fixation in peanut is complex and numerous factors influence its efficiency, such as moisture, temperature, pH, soil nitrogen content, and soil microorganisms. In this review, we summarize the establishment of the peanut-rhizobia symbiotic nitrogen fixation system, its underlying mechanisms, and key factors affecting the formation and development of peanut nodules. It aims to provide valuable insights for advancing theoretical research on symbiotic nitrogen fixation in peanuts and enhancing its practical applications in agricultural production.

Key words: peanut; nodulation; symbiotic nitrogen fixation; influencing factors

氮是植物最重要的元素之一,对于植物体的生长、发育和繁殖必不可少。在农业生产中,为保障产量而施加氮肥是一项主要成本,但比成本高昂更严峻的问题是:在发展中国家,农作物对氮肥的利用效率极低,仅约为施加量的一半[1]。由于人口的不断增加和不利的环境条件,全球粮食生产供应面

收稿日期:2025-09-19
基金项目:国家自然科学基金(32441047、32471627);湖北省科技重大专项(2023BBA002);中国农业科学院基本科研业务费(1610172023001)
作者简介:韩琴(1985-),女,博士,副研究员,主要从事微生物组与共生固氮研究,E-mail: hanqin@caas.cn
* 通讯作者:张奇(1975-),男,博士,研究员,主要从事农产品质量安全研究,E-mail: zhangqi01@caas.cn; 李培武(1961-),男,博士,研究员,主要从事农产品质量安全研究,E-mail: lipeiwu@oilcrops.cn

临日益严峻的压力。通过增加化肥或有机肥料使用量来提高农作物的产量,有助于增加世界粮食供应。然而长期过度使用氮肥不仅能够改变土壤酸碱度和土壤微生物多样性,甚至改变豆科植物-根瘤菌共生的进化[2],即植物向"不依赖共生"的方向进化,而根瘤菌向"低效固氮或非共生"的方向进化。

花生(*Arachis hypogaea* L.)是我国重要的油料作物,其产量和消费量居世界第一[3],因此花生的提质增产对于我国食用油安全及其国际竞争力至关重要。花生也是一种豆科植物,具有共生固氮的能力,它与土壤中的根瘤菌建立共生关系[4],将空气中的N_2转化为植物可利用的氨,并从植物中获得光合作用产物[5]。共生固氮是花生获取氮素的重要途径之一,其固氮量可满足花生生长需要氮量的30%~80%,并提高后茬作物产量[6],因此结瘤固氮对花生生长、发育以及产量提高具有重要意义。

豆科植物与根瘤菌共生结瘤固氮是一个复杂的生物学过程,其共生体系建立过程(信号识别、侵染、定殖和衰老等多个节点)受到寄主严格调控[7],此外,根瘤固氮也是一个消耗能量的过程,寄主通过结瘤自调控途径控制根瘤数量[8]。因此,影响植株结瘤固氮的要素有很多,例如外界环境因素中的温度、水分、pH和土壤氮素含量等,最近与植物相关的微生物也被报道同样能够对寄主-根瘤菌共生产生影响。本文系统地总结了花生结瘤固氮机制研究进展以及影响花生结瘤固氮的因素,以期为提高花生根瘤数量和高效固氮提供理论基础。

1 花生结瘤固氮机制研究进展

1.1 花生根瘤菌的种类和分布

根瘤菌是一类广泛分布于土壤中的革兰氏阴性细菌,能够与花生建立共生关系的根瘤菌主要为慢生根瘤菌属[7]。我国花生根瘤菌的优势种群包括*Bradyrhizobium liaoningense*、*B. yuanmingense*和*B. japonicum*[9]。广东省作为中国花生主产区之一,发现其花生根瘤菌类群为*B. diazoefficiens*, *B. japonicum*, *B. yuanmingense*, *B. arachidis*, *B. guangdongense*, *B. guangxiense*, *B. iriomotense*和*B. liaoningense*以及14种新发现的*Bradyrhizobium*菌属物种。在广东省的花生慢生根瘤菌群落中,其分布模式主要受土壤钾含量和pH值的影响,其中有效钾(P=0.016)和土壤pH值(P=0.046)解释了采样点花生慢生根瘤菌的最大变异部分(81.5%, P=0.0380。*Bradyrhizobium* sp. XII仅从珠海pH值为中性或微碱性、有效钾含量很高的土壤样本中分离出来。*Bradyrhizobium* sp. I, IV和XV偏好分布在速效钾相对较高的中性或微酸性土壤中。*Bradyrhizobium* sp. XI, *Bradyrhizubium* sp. XIV和XVI主要分布在有效磷含量高的土壤样品中。*Bradyrhizobium* sp. XVI约占受试菌株总数的31%,主要分布在有机质含量、有效氮、全磷和氮含量低的薄土中[10]。在中国南阳的酸性土壤中,花生根瘤菌多以*B. guangdongense*为主,偶尔也存在*B. ottawaense*或其它三种慢生根瘤菌,而这些差异主要受土壤pH值和有效磷含量的影响[11]。Zhang[12]对河南省的花生根瘤菌多样性开展了调查,发现豫东、豫北与豫南花生根瘤菌群落存在差异,主要的根瘤菌菌种包括:*B. liaoningense*, *B. yuanmingense*, *B. zhengyangense*和新发现的*Bradyrhizobium*菌属物种,其分布同样与土壤理化特性密切相关。Zhang等[13]进一步对来自河南的219株花生根瘤菌进行分析发现,将21个代表菌株划分为8个类群,其中*B. guangdongense*覆盖5个IGS类型(占总数的75.2%),*B. guangzhouense*涵盖2个IGS类型(占2.7%),*B. zhengyangense*对应1个IGS类型(占11.3%),其余为5个新种。基于功能基因的比较分析表明,在我国花生种植土壤中,慢生根瘤菌属内较易发生基因水平转移,这些结果表明花生根瘤菌具有较高的遗传多样性。对于国外花生根瘤菌,Mohammed等[14]发现土壤pH值和矿物质含量不同会影响非洲土壤中花生慢生根瘤菌种群的分布;通过16S rRNA基因的系统发育分析和蛋白质编码基因(*atpD*、*glnII*、*gyrB*和*rpoB*)以及共生基因(*nifH*和*nodC*)的多位点序列分析表明,克斯坦特花生主要与慢生根瘤菌属的成员建立共生关系,这些成员与*B. vignae* 7-2T, *B. kavangense* 14-3T, *B. subterraneum* 58-2-1T, *B. pachyrhizi* PAC48T和*B. elkanii*等典型菌株和新发现的*Bradyrhizobium*菌属物种密切相关。作为全球土壤中最丰富的根瘤菌群之一,慢生根瘤菌据估算包含约880个物种[15],这充分体现了其极高的物种多样性与丰富的系统发育资源。因此,系统性地发掘花生根瘤菌资源并深入研究其环境适应性机制,对于提升花生的共生固氮效率至关重要。

1.2 花生根瘤菌侵染及结瘤机制

植物根瘤是根瘤菌侵染并定殖于植物根部后,诱导根部组织增生膨大而形成的一种共生结构。主要包括三种入侵模式:其一,侵染线入侵,即根毛

入侵,包括蒺藜苜蓿和大豆等。其二,表皮侵染,不依赖于结瘤因子(nod factor, NF)[16]。其三,裂缝侵染。缝隙进入是一种特殊的根瘤菌侵染机制,主要见于部分亚热带豆科植物,如花生属和柱花草属[17]。根瘤菌通过花生植株主根与侧根交界处裂缝进入根部,在皮层细胞间向深层扩展,并在蔓延过程中侵染并激活皮层细胞,进行内吞作用,以一种未知的方式,将感染传播到每个细胞,然后被根瘤菌侵染的细胞通过反复分裂,逐渐形成了根瘤的分生组织,而根瘤的分生组织不断膨大,在根部凸起形成根瘤,该过程通常依赖NF途径[18, 19]。

根瘤菌与花生植株之间建立共生关系是一种互相识别身份,交换信号的过程,在这一过程中,花生根系在低氮条件下释放类黄酮物质,诱导根瘤菌产生趋化性运动并向根部聚集,同时刺激其合成胞外多糖及结瘤因子,结瘤因子被根表上的受体感知后,进而激发结瘤信号通路启动结瘤的过程,这些物质在寄主精准识别根瘤菌的过程中至关重要[20]。Raul等[21]结合转录组测序和BLAST搜索,鉴定出在花生中能够诱导结瘤且此前尚未注释的基因;通过与苜蓿、百脉根和大豆之间的比较显示,在111个已知参与根瘤共生固氮的基因中,有61个花生直系同源基因上调,表明豆科植物中根瘤发育机制相似。然而有研究表明花生的裂缝侵染方式存在依赖和不依赖结瘤因子的信号途径。Guha等[22]报道结瘤因子缺陷菌株*BTAi1*、*WBOS2*和*WBOS4*表现出与*ORS285*相当的花生结瘤能力。在花生结瘤过程中的基因调控研究中,Karmakar等[23]基于转录组学分析,鉴定出多个已知共生信号通路中结瘤相关基因的同源基因,包括*NFR5*、*NSP2*、*NIN*和*ERNI*;进一步研究也证明结瘤因子受体*AhNFR5*和转录因子*CYCLOPS*基因在花生结瘤中起重要作用[24, 25]。另外结瘤信号通路2(*NSP2*)同源基因的天然多态性导致花生失去结瘤能力,即*AhNSP2-B07*或*Nb*和*AhNSP2-A08*或*Na*,共同调控花生的结瘤[26, 27]。花生中的*NIN*信号通路与模式豆科植物只有部分相似性,结瘤过程中*NIN*的表达局限于根中柱鞘和皮层,表明*NIN*与根瘤菌进入根表皮无关。与此相似的还有*NPL*的同源基因,其在花生中变成假基因或表现出可忽略的表达[28]。花生*AhCCaMK*基因也具有影响根瘤固氮酶活性的能力[29]。在结瘤初期,花生根瘤自调控系统(autoregulation of nodulation, AON)中的*AhCLE13*、*AhSUNN*和*AhKLAVIER*蛋白表达显著上调,表明AON系统积极参与并调控花生根瘤的数量[30]。

最近研究发现多个在花生根瘤中特异表达的基因(如*AhNIGT1. 2*、*AhPUGN1. 1*和*AhMsrA*),其中*AhNIGT1. 2*在根瘤中高表达,且显著响应高氮、低氮、高磷、低磷和根瘤菌,它可能通过影响硝酸盐转运和*NLP1*相关基因的表达,参与花生结瘤的调控过程[31]。*AhPUGN1. 1*定位于细胞核中,可能通过影响结瘤过程、钙离子信号及细胞分裂素信号通路中关键基因的表达调控花生结瘤[32]。而*AhMsrA*正向调控*AhNIN*以及*AhCCamK*等共生标记基因的表达,是花生裂缝进入感染模式的关键调控因子[33]。相比于其它豆科作物,总体上国内外研究花生结瘤固氮相关内容较少,其结瘤信号通路还需深入研究。

2 花生根瘤形成和发育的影响因素

2.1 环境因素

光、高温、干旱、CO_2浓度、土壤氮及其他营养元素等环境因素均对根瘤的形成发育有影响。光对结瘤的影响至关重要,黑暗条件下豆科植物很少结瘤,因为光诱导茎部到根部的移动信号*GmSTF3/4*和*FLOWERING LOCUS T*(*GmFTs*)相互依赖,激活*NIN*和*NF-YA1/YB1*,且花生与根瘤菌共生需要消耗大量的能量,光不仅能通过碳水化合物影响结瘤,还能通过光敏色素PHYs影响结瘤[37]。温度影响根瘤菌的存活率,且花生-慢生根瘤菌的共生对根部环境温度较其他豆科植物更为敏感。花生通常生长在土壤表面温度高于35℃的热带或亚热带地区,而根瘤菌在培养中生长的最佳温度范围是28~31℃,许多根瘤菌无法在37℃下生长;Dardanelli等[38]研究表明,当花生根部环境温度升高至37℃可降低慢生根瘤菌对N_2的固定作用,但不影响结瘤。同时有研究表明,当花生根部环境温度达到40℃时,慢生根瘤菌会产生热休克蛋白,结瘤完全被抑制[39]。干旱对植株结瘤的负面影响早于蒸腾速率和光合作用,主要取决于干旱的强度、持续时间和植物发育阶段,而对结瘤和产量的影响通常发生在共生关系建立和结瘤形成、开花或籽粒灌浆期间[40]。在CO_2浓度升高的情况下,豆科植物结瘤和共生固氮效率显著提高,同时刺激植物的光合作用,使碳的可利用性增加,进而增强植物与固氮细菌之间的信号交换,促进根瘤形成和活性增加;同样对结瘤相关的植物激素也有一定的影响,如生长素、细胞分裂素和油菜素内酯等[41]。营养元素氮素对结瘤有负调节效果,通过类黄酮代谢、活性氧积累、植物激素、CLE蛋白等多种途径抑制结瘤[42]。高浓度的氮

表1 花生结瘤相关基因及功能

Table 1 Genes and functions associated with peanut nodulation

基因名称 Gene name	功能描述 Functional description	参考文献 References
AhNFR5	结瘤因子受体;在花生结瘤过程中起重要作用 NF receptor; Plays a crucial role in peanut nodulation	[24, 25]
CYCLOPS	转录因子;在花生结瘤中起重要作用 Transcription factor; Plays a crucial role in peanut nodulation	[24, 25]
AhNSP2-B07 (*Nb*)	*NSP2*同源基因,天然多态性可导致结瘤能力丧失;与*AhNSP2-A08*共同调控结瘤表型 *NSP2* homologous genes, natural polymorphisms may result in loss of nodulation ability; Co-regulate nodulation phenotypes with *AhNSP2-A08*	[26, 27]
AhNSP2-A08 (*Na*)	*NSP2*同源基因,天然多态性可导致结瘤能力丧失;与*AhNSP2-B07*共同调控结瘤表型 *NSP2* homologous genes, natural polymorphisms may result in loss of nodulation ability; Co-regulate nodulation phenotypes with *AhNSP2-A08*	[26, 27]
NIN	共生信号通路中的关键结瘤相关基因;在花生中表达局限于根中柱鞘和皮层,与根瘤菌进入根表皮无关,与模式植物仅部分相似 Key nodulation-associated genes in symbiotic signaling pathways; Expression in peanuts is confined to the root pericycle and cortex, unrelated to rhizobial entry into root epidermis, and only partially similar to model plants	[28]
ERN1	共生信号通路中结瘤相关同源基因 Nodulation-associated homologs in symbiotic signaling pathways	[24, 25]
NPL	同源基因,可能与结瘤相关;在花生中变为假基因或表达极低,功能不显著 Homologous genes, potentially associated with nodulation; In peanuts, they become pseudogenes or exhibit extremely low expression, with negligible function	[28]
AhCCaMK	影响根瘤固氮酶活性;具有调控根瘤功能的能力 Affects nodule nitrogenase activity; Possesses the ability to regulate nodule function	[29]
AhCLE13 *AhSUNN* *AhKLAVIER*	AON中的信号分子;在结瘤前期表达上调,在花生中积极参与结瘤数量的调控 Signaling molecules in AON; Up-regulated during pre-nodulation stages, actively involved in regulating nodule number in peanuts	[30]
AhNIGT1.2	通过影响硝酸盐转运和*NLP1*相关基因的表达,进而调控花生的结瘤 Regulating peanut nodulation by influencing nitrate transport and the expression of *NLP1*-related genes	[31]
AhPUGN1.1	定位于细胞核中,通过影响结瘤过程、钙离子信号及细胞分裂素信号通路中关键基因的表达调控花生结瘤 Localized within the cell nucleus, it regulates peanut nodulation by influencing the expression of key genes involved in nodulation processes, calcium ion signaling, and cytokinin signaling pathways	[32]
AhMsrA	关键调控因子;正向调控*AhNIN*和*AhCCamK*等共生标记基因的表达 Key regulatory factors; Upregulate the expression of symbiosis marker genes such as *AhNIN* and *AhCCamK*	[33]
AhLYR3 *AhEPR3*	花生-根瘤菌共生关系的重要因子;花生与根瘤菌共生时高表达 Key factors in the peanut-Rhizobium symbiotic relationship; Highly expressed during peanut-Rhizobium symbiosis	[23, 34]
AhSYMRK	增强慢生根瘤菌侵染花生根系及根瘤原基的能力 Enhance the ability of *Bradyrhizobium* to infect peanut root systems and form root nodule primordia	[35]
AhCID2	对花生根瘤形成和固氮具有重要作用 Plays a crucial role in peanut nodule formation and nitrogen fixation	[36]

(硝态氮)会抑制根瘤菌的侵染过程,阻碍根瘤原基的形成与发育,从而显著降低植物的结瘤数量;同时它还会抑制豆血红蛋白的合成,进而降低根瘤的固氮酶活性,并促进根瘤的衰老进程与结构崩解[43]。营养元素如Co能够促进花生根瘤菌的生长,增加单株结瘤数量和根瘤鲜重,同时提升花生的生物量积累与叶片叶绿素含量,并降低根/冠比[44]。

近年来地膜使用越来越广,地膜覆盖能改善花生生长环境、提高花生产量,但长期施用导致大量微塑料如聚氯乙烯(PVC)和己二酸聚丁烯(PBAT)被释放到土壤环境中,转录组分析结果表明PVC和PBAT能够通过影响花生黄酮生物合成途径、异黄酮生物合成途径、苯丙烷生物合成途径以及生物碱合成途径来激活植株抗逆系统、抑制根瘤形成并减

少木质素合成,显著降低花生叶绿素含量和根瘤数[45]。短期来看,地膜带来显著增产效益但导致新兴的胁迫源微塑料污染,长期使用会严重危害土壤健康和植株健康生长,后续应该开发更环保可降解的材料,这是维持产量和提升花生共生固氮效率的有效策略。

2.2 植物激素

植物激素是植物抵抗非生物和生物胁迫(如干旱、缺氧、紫外线辐射、重金属、病原体和草食动物)的关键信号,它们通常是将植物环境信号与发育过程(包括结瘤)整合在一起的枢纽。已有研究表明,根瘤发育与固氮作用如同许多植物生长发育过程一样,受植物激素影响,包括细胞生长素(auxin,IAA)、分裂素(cytokinin,CTK)、赤霉素(gibberellins,GAs)、乙烯(ethylene,ETH)和脱落酸(abscisic acid,ABA)等[46]。IAA在建立豆科植物-根瘤共生信号中发挥重要作用,IAA输入转运蛋白(AUX1/LAX)与生长素外排转运蛋白(*PIN*)共同在根系中形成生长素梯度,其浓度在静止中心达到峰值;IAA不均匀分布会影响细胞分裂、伸长与分化,从而驱动侧根和根瘤的形成[47]。通过利用IAA转运的天然与人工抑制剂(如类黄酮和邻苯二甲酸)进行干预,并结合IAA的直接与间接测定,研究表明:在根瘤形成过程中,IAA会在根瘤原基部位出现特异性聚集[48]。CTK和IAA参与根瘤的形成、生长、分化及定位,根瘤菌侵染会迅速诱导多个CTK生物合成基因的上调,导致根瘤形成区域的CTK积累与响应。最近的研究发现,CTK信号传导对于苜蓿维持周期性至关重要,这会影响对细菌反应的根区大小以及结瘤过程的进展[49]。赤霉素GAs能够通过DELLA蛋白抑制侵染线的形成,同时又借助DELLAs促进根瘤形成,最终保障根瘤作为固氮器官的功能[50]。大豆可能会选择控制生物活性GA的生产,以调节根瘤大小,从而更利于植物生长[51]。在花生中是否存在相似的功能还有待研究。乙烯ETH通常被视为根瘤形成的负调控因子,而在花生结瘤过程中乙烯信号相关的蛋白表达显著上调,参与调控根瘤发育[19]。ABA对豆科植物根瘤的形成与发育具有抑制作用,主要通过干扰*Nod*因子产生的Ca^{2+}峰,抑制信号转导[52]。植物激素间同样存在交互调控效应,例如CTK与IAA可促进ETH合成,在激活植物免疫同时抑制根瘤形成与发育[53],在花生以及其它的豆科植物中,植物激素间的关系不是孤立的,而是构成一个精密的协同调控。

2.3 黄酮类化合物

在植物中,类黄酮参与保护免受非生物和生物胁迫(黄酮和黄酮醇)、繁殖(异黄酮)和组织色素沉着(黄酮醇和花青素)[54]。共生固氮是豆科植物一个重要的农艺性状,在低氮条件下,豆科植物的根向根际土壤释放大豆苷元、染料木苷等黄酮类信号物质,诱导土壤中根瘤菌*Nod*基因的表达,形成结瘤因子[55]。早期研究表明,黄酮类化合物在豆科作物结瘤过程的三个不同阶段均发挥重要作用:首先,它们被分泌至根际,可诱导根瘤菌中结瘤因子的产生与识别;其次,在根瘤菌侵染阶段,黄酮类化合物进一步促进结瘤因子的生物合成;最后,研究还发现该类化合物对IAA的运输以及根瘤原基的细胞分裂具有调控作用[56]。另外,调控异黄酮合成的关键酶*IFS*和修饰及分泌的*GmMaT*均能够促进大豆结瘤[57]。对黄酮类化合物功能的研究可以追溯到1986年,当时苜蓿中的木犀草素和白三叶草中的7,4'-二羟基黄酮被发现可以作为*Nod*基因的诱导物[55,58]。大豆苷元、木犀草素、芹菜素和染料木苷均能不同程度诱导花生的根瘤菌*NodC*基因的表达,但会受到根瘤菌类型和外界pH的影响[59]。慢生根瘤菌*SEMIA6144*和类黄酮柚皮苷共接种能促进花生的结瘤[60]。不同植物分泌的黄酮的种类、含量以及在不同生长时期均存在显著差异,宿主分泌黄酮类化合物的组合是根瘤菌能够成功建立共生关系的决定因素之一[61]。Gao等[62]通过广靶代谢方法在花生根中鉴定到168种黄酮类化合物。Wang等[47]对非结瘤花生品种和结瘤花生进行转录组测序分析发现,非结瘤花生品种和结瘤花生根际中黄酮类化合物丰度存在显著差异,且在结瘤花生中含量明显更高,包括花青素、黄酮类化合物、黄酮醇和异黄酮等,揭示花生植株中异黄酮、黄酮醇和黄酮类化合物的生物合成对结瘤具有重要作用。在花生种子中,大豆苷元的含量要远少于大豆,花生根和根系分泌物中黄酮的种类以及在结瘤中起主要作用的黄酮类型还不是很明确,需要进一步研究。

2.4 根际微生物

从根瘤菌定殖于植物根系开始,到发挥固氮性能的进程中,除了需要考虑根瘤菌与宿主植物之间的互作,还需要考虑根瘤菌与土壤环境及根际微生物之间的相互作用。植物根际存在数量巨大且种类繁多的微生物,被称为"植物的第二基因组"[63]。例如植物生长促进根际PGPR等根际有益微生物可以通过活化土壤养分、产生植物激素(如吲哚乙酸、

赤霉素等)、分泌拮抗物质等方式促进植物生长;根际病原菌青枯菌会通过三型分泌系统抑制苜蓿结瘤[64],而有益细菌或真菌可刺激大豆,苜蓿等豆科植物根系发育,增加根瘤菌侵染位点,提高固氮效率并提高豆科植物的产量[65, 66]。Han等[67]研究表明根际微生物参与了大豆快慢生根瘤菌的地理分布及在根瘤中定殖的比例。Wang等[68]研究发现根际富集的微生物组模块能够协同根瘤菌促进大豆生长。在花生中同样存在多种微生物对根瘤菌的共生效率具有协同效应[69]。枫香拟茎点霉能通过诱导植物激素的产生,影响花生结瘤基因的表达和根系分泌物的组成,克服连作障碍以及协助根瘤菌到达植物根际等多种途径促进花生结瘤从而提高产量[59, 70, 71]。此外拟茎点霉还能分泌黄酮,启动慢生根瘤信号,增强慢生根瘤对根系分泌物的反应,促使花生提早结瘤[72]。花生与玉米和油菜间作会导致花生根际代谢谱(如苯丙素生物合成途径的激活,类黄酮和香豆素积累)及细菌的结构和功能发生改变,这些变化增强了自由生活的细菌分离株的生长和固氮活性[73]。最近我们的研究也表明,混合的芽孢杆菌也显著促进花生的结瘤固氮,并促进产量的增加[74, 75]。同样,根际也存在着病原微生物(如病原细菌和病原真菌),它们会侵染植物并引起病害,造成作物减产甚至死亡[76]。在花生中,黄曲霉毒素污染已被证明与干旱条件下花生的固氮能力显著负相关,干旱条件下维持营养吸收和固氮的能力可能是抗旱品种耐受黄曲霉毒素的机制[77]。根瘤固氮需要低氧环境,干旱会破坏根瘤内部的氧扩散屏障,导致内部氧浓度升高,而固氮酶遇氧会失活,从而直接终止固氮[78,79]。而干旱会大大增强花生黄曲霉感染和黄曲霉毒素污染,黄曲霉菌作为一种腐生真菌,在土壤中与根瘤菌存在竞争关系,它们可能通过参与根际的碳源、氮源和其他营养的竞争,从而间接削弱了根瘤菌的种群活性和结瘤竞争力,暗示曲霉菌也会影响花生的结瘤[80]。国内外对于病原菌的研究主要集中在对植物的病害作用、与根瘤菌两者间互作和生防菌对其防治机制,而对于结瘤固氮方面的研究相对较少。

3 展望

花生作为重要的豆科油料和经济作物,其与根瘤菌共生固氮的能力是维持土壤肥力、减少化学氮肥依赖、实现农业可持续发展的关键。目前的研究已初步揭示了花生根瘤菌的多样性和分布特征,花生-根瘤菌共生体系的复杂调控网络,土壤理化元素及根际微生物等在花生结瘤固氮中的作用,但对花生结瘤固氮机制的研究还远远不够,且影响植株结瘤效果的要素有很多,在实际应用中也仍面临各种挑战,仍需进一步深入研究。

未来对花生结瘤固氮的研究可以集中在:(1)构建覆盖不同生态区的花生根瘤菌资源库,结合基因组与表型组数据,筛选具有高环境适应性及抗逆能力的优良菌株。同步挖掘花生宿主中调控结瘤固氮效率的关键基因与信号通路,重点解析结瘤早期识别、细胞内侵染及氮反馈调控等分子机制。在此基础上,利用基因编辑与分子标记辅助选择,创制具有高效固氮能力的花生新种质;(2)深入研究全球气候变化背景下,CO_2浓度升高、干旱、高温等非生物胁迫对花生—根瘤菌共生体系的复合影响。同时,结合现代农业管理措施(如轮作制度、地膜覆盖和水肥一体化等),解析其对根瘤形成与固氮功能的调控机制,建立适应未来气候与生产模式的协同优化栽培体系;(3)突破传统“宿主—根瘤菌”二元研究框架,将视角扩展至根际以及根内微生物组。通过多组学手段,揭示根际及根内微生物群落如何参与并调控花生结瘤进程与固氮稳定性,重点解析有益微生物与根瘤菌在根际的互作网络,为通过调控根际或根内微生物提升固氮效率提供理论依据;(4)研发复合型微生物菌剂,整合根瘤菌与具有促生、抗病功能的益生菌。创新接种剂载体材料,探索具有靶向定殖与缓释功能的新型制剂。结合纳米材料与生物传感技术,发展智能化接种与精准调控技术,显著提升根瘤菌在根际的存活、竞争与定殖能力。随着多组学技术(基因组、转录组、蛋白组、代谢组和微生物组)的深度融合与人工智能分析方法的引入,为探究花生结瘤固氮机理机制提供了更多新的思路,以期为提高花生根瘤形成和高效固氮提供理论基础。

参考文献:

[1] Li H, Hu B, Chu C C. Nitrogen use efficiency in crops: lessons from *Arabidopsis* and rice[J]. J Exp Bot, 2017, 68(10): 2477-2488. DOI:10.1093/jxb/erx101.

[2] Abd-Alla M H, Al-Amri S M, El-Enany A E. Enhancing *Rhizobium* - legume symbiosis and reducing nitrogen fertilizer use are potential options for mitigating climate change[J]. Agriculture, 2023, 13(11): 2092. DOI: 10.3390/agriculture13112092.

[3] 廖伯寿. 我国花生生产发展现状与潜力分析[J]. 中国

油料作物学报, 2020, 42(2): 161-166. DOI: 10.19802/j.issn.1007-9084.2020115.

[4] Zhang W, Wang X X, Yang Z, et al. Physiological mechanisms behind endophytic fungus *Phomopsis* liquidambari -mediated symbiosis enhancement of peanut in a monocropping system[J]. Plant Soil, 2017, 416(1): 325-342. DOI:10.1007/s11104-017-3219-8.

[5] Hensley D A, Dukes M D, Zurweller B A, et al. Novel digital assessment technique used to describe peanut nodulation life history [J]. Rhizosphere, 2021, 19: 100374. DOI:10.1016/j.rhisph.2021.100374.

[6] 吴正锋, 陈殿绪, 郑永美, 等. 花生不同氮源供氮特性及氮肥利用率研究[J]. 中国油料作物学报, 2016, 38(2): 207-213. DOI:10.7505/j.issn.1007-9084.2016.02.011.

[7] Porter S S, Dupin S E, Denison R F, et al. Host-imposed control mechanisms in legume-rhizobia symbiosis [J]. Nat Microbiol, 2024, 9(8): 1929-1939. DOI: 10.1038/s41564-024-01762-2.

[8] 张雪, 邱丽娟, 阎哲, 等. 豆科植物结瘤自调控分子机制研究进展[J]. 土壤与作物, 2022, 11(1): 1-9. DOI:10.11689/j.issn.2095-2961.2022.01.001.

[9] Li Y H, Wang R, Sui X H, et al. *Bradyrhizobium nanningense* sp. nov., *Bradyrhizobium guangzhouense* sp. nov. and *Bradyrhizobium zhanjiangense* sp. nov., isolated from effective nodules of peanut in Southeast China [J]. Syst Appl Microbiol, 2019, 42(5): 126002. DOI: 10.1016/j.syapm.2019.126002.

[10] Chen J Y, Hu M J, Ma H M, et al. Genetic diversity and distribution of bradyrhizobia nodulating peanut in acid-neutral soils in Guangdong Province[J]. Syst Appl Microbiol, 2016, 39(6): 418-427. DOI: 10.1016/j.syapm.2016.06.002.

[11] Zhang J J, Peng S S, Li S, et al. *Arachis hypogaea* L. from acid soils of Nanyang (china) is frequently associated with *Bradyrhizobium guangdongense* and occasionally with *Bradyrhizobium ottawaense* or three *Bradyrhizobium* genospecies[J]. Microb Ecol, 2022, 84(2): 556-564. DOI:10.1007/s00248-021-01852-2.

[12] Zhang J J, Zhao Z Y, Zhu C C, et al. Diverse peanut bradyrhizobial communities in Chinese soils: insights from eastern, central, and northern Henan Province[J]. Microb Ecol, 2025, 88(1): 65. DOI:10.1007/s00248-025-02547-8.

[13] Zhang J J, Feng Y F, Wang J Q, et al. Diverse *Bradyrhizobium* spp. with similar symbiosis genes nodulate peanut in different regions of China: characterization of symbiovar sv. *Arachis*[J]. Plants, 2023, 12(21): 3776. DOI:10.3390/plants12213776.

[14] Mohammed M, Jaiswal S K, Dakora F D. Insights into the phylogeny, nodule function, and biogeographic distribution of microsymbionts nodulating the orphan kersting's groundnut [*Macrotyloma geocarpum* (harms) marechal & baudet] in African soils[J]. Appl Environ Microbiol, 2019, 85(11): e00342-19. DOI: 10.1128/AEM.00342-19.

[15] Ormeño-Orrillo E, Martínez-Romero E. A genomotaxonomy view of the *Bradyrhizobium* genus[J]. Front Microbiol, 2019, 10: 1334. DOI:10.3389/fmicb.2019.01334.

[16] Madsen L H, Tirichine L, Jurkiewicz A, et al. The molecular network governing nodule organogenesis and infection in the model legume *Lotus japonicus*[J]. Nat Commun, 2010, 1(1): 10. DOI:10.1038/ncomms1009.

[17] Sprent J I. Evolving ideas of legume evolution and diversity: a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation[J]. New Phytol, 2007, 174(1): 11-25. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02015.x.

[18] Bonaldi K, Gargani D, Prin Y, et al. Nodulation of *Aeschynomene afraspera* and A. indica by photosynthetic *Bradyrhizobium* Sp. strain ORS285: the nod-dependent versus the nod-independent symbiotic interaction [J]. Mol Plant Microbe Interact, 2011, 24(11): 1359-1371. DOI:10.1094/MPMI-04-11-0093.

[19] Sharma V, Bhattacharyya S, Kumar R, et al. Molecular basis of root nodule symbiosis between *Bradyrhizobium* and 'crack-entry' legume groundnut (*Arachis hypogaea* L.)[J]. Plants, 2020, 9(2): 276. DOI: 10.3390/plants9020276.

[20] Ibáñez F, Wall L, Fabra A. Starting points in plant-bacteria nitrogen-fixing symbioses: intercellular invasion of the roots[J]. J Exp Bot, 2017, 68(8): 1905-1918. DOI:10.1093/jxb/erw387.

[21] Raul B, Bhattacharjee O, Ghosh A, et al. Microscopic and transcriptomic analyses of dalbergoid legume peanut reveal a divergent evolution leading to nod-factor-dependent epidermal crack-entry and terminal bacteroid differentiation[J]. Mol Plant Microbe Interact, 2022, 35(2): 131-145. DOI:10.1094/MPMI-05-21-0122-R.

[22] Guha S, Molla F, Sarkar M, et al. Nod factor-independent 'crack-entry' symbiosis in dalbergoid legume *Arachis hypogaea*[J]. Environ Microbiol, 2022, 24(6): 2732-2746. DOI:10.1111/1462-2920.15888.

[23] Karmakar K, Kundu A, Rizvi A Z, et al. Transcriptomic analysis with the progress of symbiosis in 'crack-entry' legume *Arachis hypogaea* highlights its contrast with 'infection thread' adapted legumes[J]. Mol Plant Microbe Interact, 2019, 32(3): 271-285. DOI:10.1094/MPMI-06-18-0174-R.

[24] Das D R, Horváth B, Kundu A, et al. Functional con-

servation of *CYCLOPS* in crack entry legume *Arachis hypogaea* [J]. Plant Sci, 2019, 281: 232-241. DOI: 10.1016/j.plantsci.2018.12.003.

[25] Shu H M, Luo Z L, Peng Z, et al. The application of CRISPR/Cas9 in hairy roots to explore the functions of AhNFR1 and AhNFR5 genes during peanut nodulation [J]. BMC Plant Biol, 2020, 20(1): 417. DOI:10.1186/s12870-020-02614-x.

[26] Peng Z, Chen H Q, Tan L B, et al. Natural polymorphisms in a pair of NSP2 homoeologs can cause loss of nodulation in peanut [J]. J Exp Bot, 2021, 72(4): 1104-1118. DOI:10.1093/jxb/eraa505.

[27] Zhao Z F, Wang Y C, Peng Z, et al. Allelic expression of AhNSP2-B07 due to parent of origin affects peanut nodulation [J]. Front Plant Sci, 2023, 14: 1193465. DOI:10.3389/fpls.2023.1193465.

[28] Bhattacharjee O, Raul B, Ghosh A, et al. Nodule INception-independent epidermal events lead to bacterial entry during nodule development in peanut (*Arachis hypogaea*) [J]. New Phytol, 2022, 236(6): 2265-2281. DOI:10.1111/nph.18483.

[29] Sinharoy S, DasGupta M. RNA interference highlights the role of CCaMK in dissemination of endosymbionts in the Aeschynomeneae legume *Arachis* [J]. Mol Plant Microbe Interact, 2009, 22(11): 1466-1475. DOI: 10.1094/MPMI-22-11-1466.

[30] 吴月, 隋新华, 戴良香, 等. 慢生根瘤菌及其与花生共生机制研究进展[J]. 中国农业科学, 2022, 55(8): 1518-1528. DOI:10.3864/j.issn.0578-1752.2022.08.004.

[31] 李晓亮, 何海通, 何苏秦, 等. 硝酸盐诱导的GARP类转录因子AhNIGT1.2调控花生结瘤的功能分析[J]. 生物工程学报, 2025, 41(2): 657-669. DOI: 10.13345/j.cjb.240407.

[32] He H T, Liu W Q, Xu Y W, et al. Nodule-specific AhPUGN1.1 positively regulates nodulation in peanuts [J]. aBIOTECH, 2025, 6(3): 542-553. DOI: 10.1007/s42994-025-00222-7.

[33] Wang L X, Mai C H, He S Q, et al. Dynamic 3D chromatin organization and epigenetic regulation of gene expression in peanut nodules [J]. J Integr Plant Biol, 2025, 67(10): 2624-2642. DOI:10.1111/jipb.70007.

[34] 何海通. 花生特异基因AhPUGN1.1调控根瘤形成的功能研究[D]. 太谷: 山西农业大学, 2024. DOI: 10.27285/d.cnki.gsxnu.2024.000287.

[35] Saha S, Paul A, Herring L, et al. Gatekeeper tyrosine phosphorylation of SYMRK is essential for synchronizing the epidermal and cortical responses in root nodule symbiosis [J]. Plant Physiol, 2016, 171(1): 71-81. DOI: 10.1104/pp.15.01962.

[36] 朱雨婷. 花生AhCID2基因调控花生结瘤固氮的功能研究[D]. 太谷: 山西农业大学, 2022. DOI:10.27285/d.cnki.gsxnu.2022.000464.

[37] Ji H T, Xiao R H, Lyu X G, et al. Differential light-dependent regulation of soybean nodulation by papilionoid-specific HY5 homologs [J]. Curr Biol, 2022, 32(4): 783-795.e5. DOI:10.1016/j.cub.2021.12.041.

[38] Dardanelli M S, Woelke M R, Gonzalez P S, et al. The effects of nonionic hyperosmolarity and of high temperature on cell-associated low molecular weight saccharides from two peanut rhizobia strains [J]. Symbiosis, 1997, 23(01): 73-84.

[39] Michiels J, Verreth C, Vanderleyden J. Effects of temperature stress on bean-nodulating *Rhizobium strains* [J]. Appl Environ Microbiol, 1994, 60(4): 1206-1212. DOI:10.1128/aem.60.4.1206-1212.1994.

[40] Cerezini P, Kuwano B H, dos Santos M B, et al. Strategies to promote early nodulation in soybean under drought [J]. Field Crops Res, 2016, 196: 160-167. DOI: 10.1016/j.fcr.2016.06.017.

[41] Niu B J, Bai N, Liu X F, et al. The role of *GmHSP23.9* in regulating soybean nodulation under elevated CO_2 condition [J]. Int J Biol Macromol, 2024, 274: 133436. DOI:10.1016/j.ijbiomac.2024.133436.

[42] Aranjuelo I, Arrese-Igor C, Molero G. Nodule performance within a changing environmental context [J]. J Plant Physiol, 2014, 171(12): 1076-1090. DOI: 10.1016/j.jplph.2014.04.002.

[43] Du M K, Gao Z, Li X X, et al. Excess nitrate induces nodule greening and reduces transcript and protein expression levels of soybean leghaemoglobins [J]. Ann Bot, 2020, 126(1): 61-72. DOI: 10.1093/aob/mcaa002.

[44] 喻敏, 黄怀琼. Co对花生—根瘤菌共生固氮的促生作用[J]. 西南农业学报, 1997, 10(2): 71-75.

[45] Wu J X, Wu Z F, Yu T Y, et al. Polyvinyl chloride and polybutylene adipate microplastics affect peanut and *Rhizobium* symbiosis by interfering with multiple metabolic pathways [J]. J Hazard Mater, 2024, 475: 134897. DOI:10.1016/j.jhazmat.2024.134897.

[46] Zheng H, Fu X Q, Shao J, et al. Transcriptional regulatory network of high-value active ingredients in medicinal plants [J]. Trends Plant Sci, 2023, 28(4): 429-446. DOI:10.1016/j.tplants.2022.12.007.

[47] Wang J G, Diao R N, Wu Z F, et al. Transcriptomic and metabolomic analyses reveal the roles of flavonoids and auxin on peanut nodulation [J]. Int J Mol Sci, 2023, 24(12): 10152. DOI:10.3390/ijms241210152.

[48] Boot K J M, van Brussel A A N, Tak T, et al. Lipochitin

Oligosaccharides from *Rhizobium leguminosarum* bv. viciae Reduce Auxin Transport Capacity in *Vicia sativa* subsp. *nigra* Roots [J]. Mol Plant Microbe Interactions®, 1999, 12(10): 839-844. DOI: 10.1094/mpmi.1999.12.10.839.

[49] Soyano T, Akamatsu A, Takeda N, et al. Periodic cytokinin responses in *Lotus japonicus Rhizobium* infection and nodule development [J]. Science, 2024, 385(6706): 288-294. DOI: 10.1126/science.adk5589.

[50] Davies P J. Reflections from the Janus face of gibberellin in legume nodulation [J]. J Exp Bot, 2018, 69(8): 1824-1828. DOI: 10.1093/jxb/ery102.

[51] Nett R S, Bender K S, Peters R J. Production of the plant hormone gibberellin by rhizobia increases host legume nodule size [J]. ISME J, 2022, 16(7): 1809-1817. DOI: 10.1038/s41396-022-01236-5.

[52] Zhao X R, Mai C H, Xia L T, et al. Molecular insights into the positive role of soybean nodulation by GmWRKY17 [J]. Int J Mol Sci, 2025, 26(7): 2965. DOI: 10.3390/ijms26072965.

[53] Guinel F C. Ethylene, a hormone at the center-stage of nodulation [J]. Front Plant Sci, 2015, 6: 1121. DOI: 10.3389/fpls.2015.01121.

[54] Agati G, Azzarello E, Pollastri S, et al. Flavonoids as antioxidants in plants: Location and functional significance [J]. Plant Sci, 2012, 196: 67-76. DOI: 10.1016/j.plantsci.2012.07.014.

[55] Redmond J W, Batley M, Djordjevic M A, et al. Flavones induce expression of nodulation genes in *Rhizobium* [J]. Nature, 1986, 323(6089): 632-635. DOI: 10.1038/323632a0.

[56] Wasson A P, Pellerone F I, Mathesius U. Silencing the flavonoid pathway in *Medicago truncatula* inhibits root nodule formation and prevents auxin transport regulation by rhizobia [J]. Plant Cell, 2006, 18(7): 1617-1629. DOI: 10.1105/tpc.105.038232.

[57] Ahmad M Z, Zhang Y R, Zeng X S, et al. Isoflavone malonyl-CoA acyltransferase GmMaT2 is involved in nodulation of soybean by modifying synthesis and secretion of isoflavones [J]. J Exp Bot, 2021, 72(4): 1349-1369. DOI: 10.1093/jxb/eraa511.

[58] Peters N K, Frost J W, Long S R. A plant flavone, luteolin, induces expression of *Rhizobium meliloti* nodulation genes [J]. Science, 1986, 233(4767): 977-980.

[59] Xie X G, Zhang F M, Yang T, et al. Endophytic fungus drives nodulation and N_2 fixation attributable to specific root exudates [J]. mBio, 2019, 10(4) DOI: 10.1128/mbio.00728-19.

[60] Cesari A B, Paulucci N S, Dardanelli M S. Smart bioinoculants for *Arachis hypogaea*: controlled release of *Bradyrhizobium* and the role of naringin in symbiosis enhancement [J]. Plants, 2025, 14(11): 1601. DOI: 10.3390/plants14111601.

[61] Liu C W, Murray J D. The role of flavonoids in nodulation host-range specificity: an update [J]. Plants, 2016, 5(3): 33. DOI: 10.3390/plants5030033.

[62] Gao Y, Dong X, Wang R J, et al. Effects of exogenous calcium on flavonoid biosynthesis and accumulation in peanut roots under salt stress through multi-omics [J]. Front Nutr, 2024, 11: 1434170. DOI: 10.3389/fnut.2024.1434170.

[63] Ling N, Wang T T, Kuzyakov Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions [J]. Nat Commun, 2022, 13(1): 836. DOI: 10.1038/s41467-022-28448-9.

[64] Benezech C, Le Scornet A, Gourion B. *Medicago-Sinorhizobium-Ralstonia*: a model system to investigate pathogen-triggered inhibition of nodulation [J]. Mol Plant Microbe Interact, 2021, 34(5): 499-503. DOI: 10.1094/MPMI-11-20-0319-SC.

[65] Hungria M, Nogueira M A, Araujo R S. Soybean seed co-inoculation with *Bradyrhizobium* spp. and *Azospirillum brasilense*: a new biotechnological tool to improve yield and sustainability [J]. Am J Plant Sci, 2015, 6(6): 811-817. DOI: 10.4236/ajps.2015.66087.

[66] Alemneh A A, Zhou Y, Ryder M H, et al. Mechanisms in plant growth-promoting rhizobacteria that enhance legume-rhizobial symbioses [J]. J Appl Microbiol, 2020, 129(5): 1133-1156. DOI: 10.1111/jam.14754.

[67] Han Q, Ma Q, Chen Y, et al. Variation in rhizosphere microbial communities and its association with the symbiotic efficiency of rhizobia in soybean [J]. ISME J, 2020, 14(8): 1915-1928. DOI: 10.1038/s41396-020-0648-9.

[68] Wang M X, Ge A H, Ma X Z, et al. Dynamic root microbiome sustains soybean productivity under unbalanced fertilization [J]. Nat Commun, 2024, 15(1): 1668. DOI: 10.1038/s41467-024-45925-5.

[69] 张俊杰, 王楠, 李硕, 等. 一种花生高效复合微生物菌剂及其应用 [J]. 花生学报, 2022, 51(2): 86-92. DOI: 10.14001/j.issn.1002-4093.2022.02.012.

[70] Zhang W, Sun K, Shi R H, et al. Auxin signalling of *Arachis hypogaea* activated by colonization of mutualistic fungus *Phomopsis* liquidambari enhances nodulation and N_2-fixation [J]. Plant Cell Environ, 2018, 41(9): 2093-2108. DOI: 10.1111/pce.13170.

[71] Zhang W, Li X G, Sun K, et al. Mycelial network-mediated rhizobial dispersal enhances legume nodulation [J]. ISME J, 2020, 14(4): 1015-1029. DOI: 10.1038/s41396-020-0587-5.

[72] Zhang W, Luo X, Mei Y Z, et al. Priming of rhizobial nodulation signaling in the mycosphere accelerates nodulation of legume hosts[J]. New Phytol, 2022, 235(3): 1212-1230. DOI:10.1111/nph.18192.

[73] Qiao M J, Sun R B, Wang Z X, et al. Legume rhizodeposition promotes nitrogen fixation by soil microbiota under crop diversification[J]. Nat Commun, 2024, 15(1): 2924. DOI:10.1038/s41467-024-47159-x.

[74] Zhang G G, Yang R N, Ma X D, et al. ARC microbial inoculants promote peanut growth and yield while suppressing *Aspergillus flavus* infection[J]. Oil Crop Sci, 2025, 10(2): 109-117. DOI:10.1016/j.ocsci.2025.04.002.

[75] Zhou Y, Tang X Q, Yue X F, et al. Killing two birds with one stone: ARC-BBBE can simultaneously green control aflatoxin and promote peanut super-nodulation [J]. Oil Crop Sci, 2022, 7(2): 86-87. DOI:10.1016/j.ocsci.2022.05.001.

[76] Raaijmakers J M, Paulitz T C, Steinberg C, et al. The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms[J]. Plant Soil, 2009, 321(1/2): 341-361.

[77] Htoon W, Kaewpradit W, Vorasoot N, et al. Relationships between nutrient uptake and nitrogen fixation with aflatoxin contamination in peanut under terminal drought [J]. Agronomy, 2019, 9(8): 419. DOI:10.3390/agronomy9080419.

[78] Jiang S Y, Jardinaud M F, Gao J P, et al. *NIN*-like protein transcription factors regulate leghemoglobin genes in legume nodules[J]. Science, 2021, 374(6567): 625-628. DOI:10.1126/science.abg5945.

[79] Kunert K J, Vorster B J, Fenta B A, et al. Drought stress responses in soybean roots and nodules[J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 1015. DOI: 10.3389/fpls.2016.01015.

[80] Wang C Q, Kuzyakov Y. Mechanisms and implications of bacterial-fungal competition for soil resources [J]. ISME J, 2024, 18(1): wrae073. DOI:10.1093/ismejo/wrae073.

(责任编辑:胡志勇)