

藻菌共生体在稻田土壤养分循环及肥力提升中的应用研究进展^①

王秋雨^{1,2}, 张倩¹, 刘俊琢^{2*}, 吴永红²

(1 沈阳工业大学化工装备学院, 辽宁沈阳 111003; 2 土壤与农业可持续发展全国重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 211135)

摘要: 近年来, 藻、菌生物肥在稻田中的应用逐渐受到重视, 藻、菌间协同共生可显著影响稻田生态系统内碳氮磷形态、生物有效性及转化过程。以“algae-bacteria symbiosis”“algae-bacteria synergy”“藻菌共生”“藻菌协同”等作为检索词, 在 Web of Science 数据库和中国知网平台检索 2020—2024 年相关文献, 并通过 CiteSpace 软件进行共现分析, 结果表明目前关于藻菌共生的研究主要集中在农田排水氮磷去除、土壤重金属钝化等方面, 对稻田土壤养分高效利用与肥力提升的研究相对较少, 对藻菌共生促进养分高效利用的机制不够清晰。本文重点总结了藻和菌在稻田养分循环、重金属钝化等方面的研究现状, 特别是阐述了藻菌共作机制及其对稻田养分循环的影响, 探讨了藻菌共生在稻田生态系统中的潜在价值及未来发展方向。

关键词: 藻菌共生; 土壤养分循环; 协同机制

中图分类号: X172 文献标志码: A

Research Progresses on Application of Algal-bacterial Symbiosis in Nutrient Cycling and Fertility Enhancement of Paddy Soil

WANG Qiuyu^{1,2}, ZHANG Qian¹, LIU Junzhuo^{2*}, WU Yonghong²

(1 College of Chemical Engineering and Equipment, Shenyang University of Technology, Liaoyang, Liaoning 111003, China; 2 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, China)

Abstract: In recent years, the application of algal and bacterial biofertilizers in paddy fields has been gradually gaining attention, and the synergistic symbiosis between algae and bacteria can significantly affect the carbon, nitrogen and phosphorus patterns, bioavailability, and transformation processes in paddy ecosystems. In this paper, “algae-bacteria symbiosis” and “algae-bacteria synergy” were used as search terms to retrieve relevant literature from 2020—2024 in the Web of Science database and the China Knowledge Network Platform, and co-occurrence analyses were carried out by using CiteSpace software. The results showed that the current research on algal and bacterial symbiosis mainly focuses on the removal of nitrogen and phosphorus from farmland drainage and the passivation of heavy metals in soil, while the research on the efficient use of nutrients and fertility enhancement of paddy soil is relatively less, and the mechanism of algal and bacterial symbiosis to promote the efficient use of nutrients is not clear enough. This paper summarized the current research progresses of algae and bacteria in nutrient cycling and fertility enhancement in paddy fields, especially described the mechanism of algal-bacterial symbiosis and its impact on nutrient cycling in paddy fields, and proposed the potential implementation of algal-bacterial symbiosis in paddy field ecosystems and its direction of future development.

Key words: Algal-bacterial symbiosis; Soil nutrient cycling; Synergistic mechanism

藻菌共生主要是指藻类(蓝藻、绿藻和硅藻等)和细菌(固氮菌、解磷菌等)之间通过代谢产物交换或互补形成的一种协同作用关系。藻类通过光合作用产生

有机物为细菌提供营养, 而细菌则通过分解有机质释放出植物所需的矿物质元素, 两者协同作用, 提高土壤肥力^[1]。与单一微生物群落相比, 藻菌共生体系通

①基金项目: 国家重点研发计划项目(2023YFD1901304)和国家自然科学基金项目(42377343)资助。

* 通信作者(jzhlui@issas.ac.cn)

作者简介: 王秋雨(1999—), 男, 安徽省淮北市人, 硕士, 主要研究方向为周丛生物与稻田养分行。E-mail: w1983438892@163.com

过不同微生物间的协同与竞争作用,表现出更复杂的种间互作关系,进而形成更加稳定的生态系统^[2]。当前农田生态系统面临养分有效性低与面源污染加剧等严峻问题^[3],如何充分发掘藻菌协同作用及其生态应用价值潜力具有重要的科学意义和经济价值。因此,本文对 2020—2024 年藻菌共生领域的研究进行了文献计量学分析,以揭示该领域的主要研究内容和热点。同时,基于已有文献进一步总结了藻菌共生对氮、磷迁移与转化过程的影响,展望了藻菌共生未来的潜在研究方向,以期深化对生态系统中生物地球化学循环过程的认识,为通过调控藻菌共生体系为面源污染精准防控和土壤健康培育提供理论依据。

1 藻菌共生研究文献计量学分析

在 Web of Science 数据库中,以“algae-bacteria symbiosis”或“algae-bacteria synergy”作为主题检索

词,检索 2020—2024 年最新文献,共得到相关文献 144 篇。使用 CiteSpace 软件可视化信息,发现藻菌共生主要与“growth”“nutrient removal”“diversity”“waste water treatment”等关键词同时出现(图 1)。其中,“algae-bacteria symbiosis”作为主题检索词,相关文献高达 130 篇,其次与藻菌共生相关的关键词“algal”“bacterial community”分别出现 7 次和 6 次,并且近 5 年相关研究热点词“growth”“nutrient removal”和“diversity”出现频次分别高达 27、21 和 18 次。这表明近年来藻菌共生研究的重点主要集中在氮磷迁移转化和多样性方面,尤其是与农业肥力保持和面源污水处理相关的方面。然而,藻菌共生与稻田相关的关键词“rice paddy”在相关内容中仅出现 2 次,这表明藻菌共生在稻田领域的研究与应用还存在大量尚待解决的问题。因此,未来藻菌共生在稻田土壤环境中的研究值得引起更多的关注。

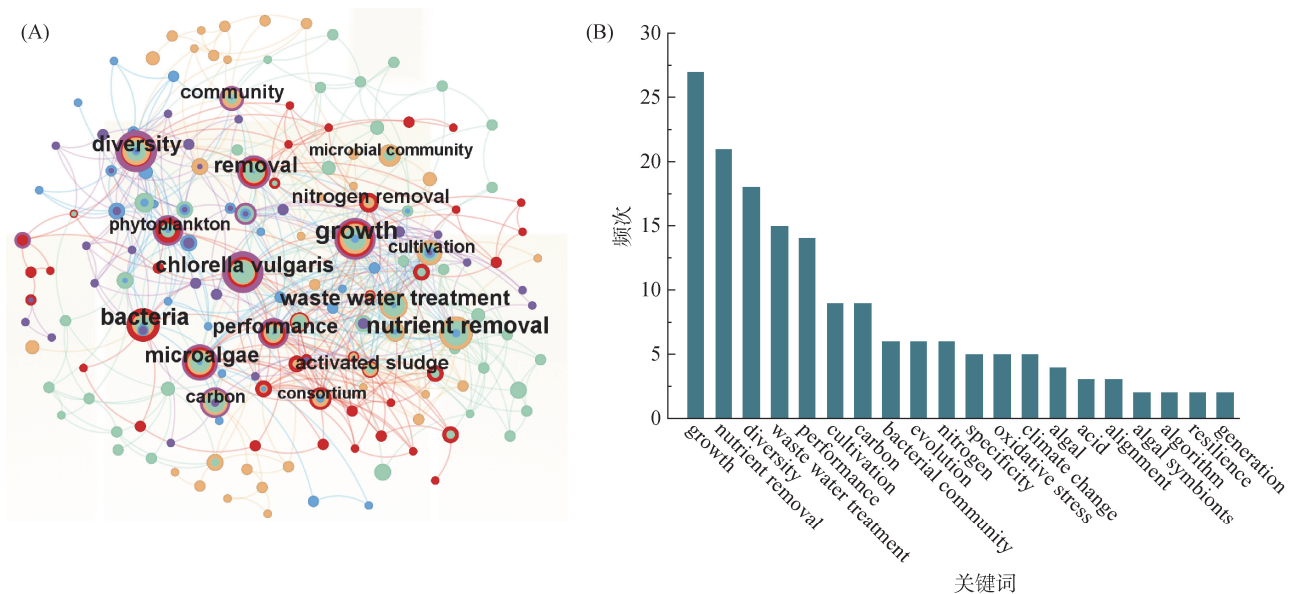


图 1 2020—2024 年 Web of Science 中有关“algae bacteria symbiosis”文献的关键词网络共现谱图(A)和统计(B)

Fig. 1 Co-occurrence network analysis (A) and statistics (B) of keywords of algae bacteria symbiosis-related literature on the Web of Science from 2020 to 2024

在中国知网(CNKI)数据库中,以“藻菌共生”或“藻菌协同”作为主题检索词,检索 2020—2024 年最新文献,共得到相关文献共 41 篇。其中,关键词“藻菌共生”出现频次约为 20 次,并且关键词网络共现谱图相对来说较为单调(图 2),这表明在 CNKI 数据库中关于藻菌共生的研究内容较少。统计 2020—2024 年研究热点词,发现“污水处理”“膜污染”“脱氮除磷”和“小球藻”等关键词出现频次较高,共计 22 次,表明目前藻菌共生研究热点仍集

中在对污水处理尤其是氮磷去除上。

统计 Web of Science 和 CNKI 两数据库中 2020—2024 年该领域每年的发文数量(图 3),可见藻菌共生相关论文成果产出较为稳定,每年发文量为 30 余篇,且主要以英文论文的形式刊出,中文论文年平均发文量不足 10 篇,说明以中文发表的有关藻菌共生的研究与成果有待提升。值得一提的是,2022 年相关论文发表数量最多,达 40 余篇,说明此年藻菌共生的研究热度最高、成果最多。

源污染的主要来源之一,氮磷的流失是化肥过度使用的主要原因^[15]。然而,稻田中的藻类具有减少氮磷流失的作用。藻类通过呼吸和吸附固定水中氮和磷,将其转化为自身生长物质,实现氮磷原位截留,进而降低面源污染风险^[16]。Liu 等^[17]调查发现,稻田藻类可有效固持氮磷,每公顷稻田中的藻类可积累约 10 kg 磷、20 kg 氮,大大减少稻田氮磷流失。Lu 等^[18]研究了藻类对土-水界面磷含量及形态的影响,结果显示,周丛藻类处理的上覆水中总磷、水溶性总磷、水溶性无机磷和水溶性有机磷的浓度均显著降低(<0.05 mg/L),而在对照(无藻类)的上覆水中总磷浓度升高至 1.8 mg/L 以上。此外,藻类的存在也减缓了土壤中铁磷、铝磷的流失^[18]。这些结果表明,稻田中的藻类能够有效截留水中的磷或减缓磷的释放,并将磷储存为磷汇,从而形成磷释放与沉淀的缓冲区,显著减少稻田上覆水中氮磷的流失。

2.3 钝化重金属

农药的使用、污水灌溉以及大气沉降是稻田重金属污染的主要来源^[19]。藻类凭借其独特的生物学特性(较大的比表面积和高吸附活性)及代谢机制,在农业重金属污染物治理中扮演着重要角色。首先,藻类具有强大的生物吸附能力。藻类表面富含多糖和蛋白质等功能基团,这些基团可与重金属离子形成络合物,从而有效吸附重金属^[20]。例如,在酸化和镉污染的水稻土壤中,固氮蓝藻能够吸附重金属镉,减少稻米中的镉含量^[21]。其次,部分藻类能够通过调控基因表达和酶的活性,降低重金属的积累。Ranjan 等^[22]研究鱼腥藻(*Anabaena* sp.)与水稻幼苗的共培养系统,发现其在缓解砷毒性方面具有显著作用。该研究表明,鱼腥藻增强了两种氮依赖基因 *NR* 和 *SAMT* 的表达及谷胱甘肽硫转移酶等抗氧化酶的活性,从而减少了水稻对砷的积累,减轻了砷毒性。

稻田中的藻类能够有效减少上覆水中的氮磷流失,并且在促进养分循环、提高土壤肥力方面展现出显著效果。然而,藻类的生长依赖于光照等自然条件。当条件不适宜时,藻类的生长可能受到抑制。此外,尽管藻类能够吸收部分氮磷,但在某些条件下,它们也可能与水稻等作物形成资源竞争。值得注意的是,一些有益微生物能够活化藻类中的闭蓄态磷^[23],加速氮磷的矿化和转化,促进磷的释放。同时,细菌还能够将复杂的有机物分解为水稻更易吸收的营养形式,通过与藻类协同作用,提升养分循环效率,增加氮磷的利用率,进而维持稻田生态系统的平衡。

3 固氮菌、解磷菌等在稻田中的应用研究

近年来关于稻田功能微生物群落(如固氮菌、解磷菌、解钾菌等)的研究备受关注^[24-25]。这些研究深入探讨了微生物在提高氮、磷等养分利用率,改良土壤结构及抑制病原菌等方面的作用,为生产微生物菌肥和提高土壤肥力提供了重要的科学指导。

3.1 微生物菌肥

微生物肥料商业化应用已经十分广泛,并在提高土壤肥力和水稻产量方面效果显著。涂保华等^[26]使用复合微生物菌肥使土壤有效磷、碱解氮和有机质含量分别提高了 43.43%、9.75% 和 18.75%,相较于单一微生物菌肥效果更加显著;同时,与单施化肥处理相比,酸杆菌(*Acidobacteria*)、放线菌(*Actinobacteria*)和浮霉菌(*Planctomycetes*)的相对丰度分别提高了 21.28%、24.47%、33.34%。这些结果表明,复合菌剂肥料不仅能提高稻田土壤的肥力,还能增加土壤微生物的多样性和活性。廖欣等^[27]研究表明,酵素菌剂与有机肥配施使土壤有机质、有效磷、碱解氮含量分别显著提升 11.53%、39.74%、36.65%,蔗糖酶和脲酶的活性分别增加 4.85%、37.73%,水稻产量提高 11.55%。微生物菌肥种类和功能各不相同,表 1 总结了目前商业化微生物菌肥的主要类型及其作用。

表 1 商业化微生物菌肥种类
Table 1 Commercial microbial fertilizer types

菌肥种类	作用效果
根瘤菌肥	具有结瘤、固氮作用 ^[28]
固氮菌肥	含有固氮微生物(如根瘤菌、自由固氮菌等),能固定大气中的氮气,并将其转化为植株可利用的氮 ^[29]
解磷菌肥	含有解磷微生物(如芽孢杆菌、假单胞菌),能将土壤中不溶性的磷转化为植物可以吸收利用的可溶性磷 ^[30]
解钾菌肥	有效分解土壤中云母等,释放矿质钾供植物吸收利用 ^[31]

近年来,我国微生物菌肥市场规模逐年扩张(图 4)。从 2017 年的 162.4 亿元显著增长至 2023 年的 471.4 亿元,增长了 190.3%;2021 年增长尤为显著,较 2020 年增长了 105%;2021 年以来,呈现持续稳步增长态势。未来微生物菌肥在肥料市场的占比可能会进一步升高^[32-34]。

3.2 固定氮与活化磷

土壤微生物在稻田氮、磷等养分循环与转化过程中发挥着重要作用^[35]。固氮菌(如根瘤菌、圆褐固氮菌)能够在固氮酶作用下将大气中的氮气固定为氨,并进一步转化为植物可利用的铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$);这

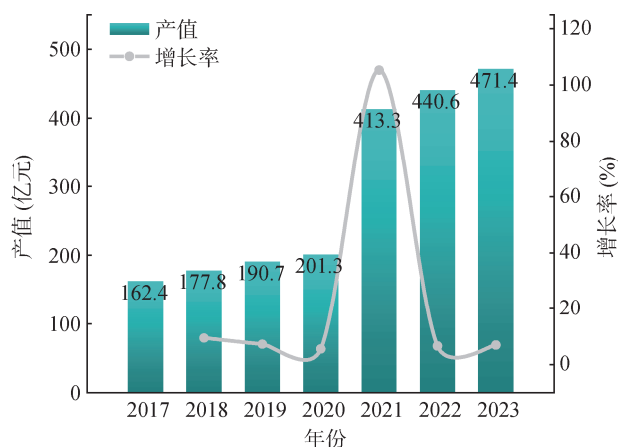


图 4 我国微生物菌肥市场规模及增速

Fig. 4 Microbial fertilizer market scale and growth rate in China

些固氮菌还可分泌蛋白酶、脲酶等，将有机氮(如蛋白质、氨基酸和腐殖质)转化为无机氮，进而提高土壤碱解氮含量^[29]。解磷菌(如芽孢杆菌、假单胞菌)能够分泌有机酸(如柠檬酸、草酸)，将土壤中难溶的磷酸盐转化为植物易吸收的形态。另一方面，解磷微生物还通过产生胞外酶(如磷酸酯酶、磷酸二酯酶、植酸酶和磷脂酶)来矿化土壤有机磷，提升磷的利用效率^[36-39]，为稻田土壤的磷活化提供有效的生物手段。此外，细菌还可以将有机磷(如植物残体中的磷)矿化为无机磷酸盐，从而使土壤中的磷元素更易被植物利用。

生物菌肥能够有效促进土壤中氮磷活化，增强土壤微生物活性，提高土壤肥力^[40]。然而，生物菌肥也存在一定局限性。例如，微生物的环境依赖性较强，活化养分的效果稳定性不高。温度、湿度、pH 和氧气含量等环境条件均会影响菌群的有效繁殖，从而影响其对养分的转化效率^[41]。此外，生物菌肥通常见效较慢，需要一定时间建立菌群并进行生物过程，在急需养分的情况下，单独使用生物菌肥可能无法立即满足作物的需求。

4 藻菌共生在稻田中的应用研究

营养物质循环是藻菌共生体系最基础的相互作用机制之一。在稻田中，细菌和微藻群落相互作用并在附着物上生长，形成藻菌共生体^[18]。在藻菌共生体内，藻和菌形成稳定的共生关系，促进复杂的营养物质循环与转化。藻类通过光合作用将 CO_2 和 H_2O 转化为有机物，并释放 O_2 ^[42]； O_2 被需氧细菌消耗，释放的 CO_2 被藻类利用合成有机物； O_2 还是异养细菌和硝化细菌氧化 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和有机物的关键因素^[43]。藻类合成的有机物部分可以作为细菌的营养物质来

源，细菌将藻类产生的有机物分解，释放出氮、磷等无机营养物质，这些营养物质又可以被藻类吸收利用；凋亡的藻类被细菌分解利用，释放到土壤中的有机物等营养物质促进物质循环和水稻生长^[44]。藻菌共生体可以吸收和储存稻田中的生物可利用磷，如何将被关闭的磷释放出来供水稻植株利用是一个关键问题。然而，解磷菌可以激活藻菌共生体中的闭蓄态磷^[23]。解磷菌通过代谢(例如通过呼吸氧化或葡萄糖等有机碳源的发酵)分泌有机酸(2-酮葡萄糖酸、葡萄糖酸、草酸等)或胞外酶，使难溶性磷酸盐溶解，从而激活并释放藻菌共生体中被封闭的磷^[45]。

藻菌之间的共生互利关系不仅包含物质交换，还包含代谢互补与信息交流。在代谢互补方面，一些细菌能够合成某些藻类无法自行合成的必需维生素(如维生素 B_{12})。Acosta 等^[46]在浮萍中发现细菌合成了维生素 B_{12} ，并证实该维生素被浮萍所利用。Kazamia 等^[47]发现绿藻 (*Lobomonas rostrat*) 和根瘤菌 (*Rhizobium loti*) 在共生培养过程中，微藻为细菌提供有机碳化合物，细菌为微藻提供维生素 B_{12} ，以此互补物质需求。在信息交流方面，群感效应(quorum sensing, QS)信号分子的传导是藻菌相互作用的重要形式。信号分子可以与细胞膜或细胞质内的特定受体蛋白结合，从而激活下游靶基因的表达，例如，一些脂质分子、细菌产生的信号分子(如 AHLs)以及藻类产生的化感物质(如类黄酮)。Amin 等^[48]研究发现，亚硫酸盐杆菌(*Sulfitobacter*)通过分泌激素吡啶乙酸来促进硅藻细胞分裂，且吡啶乙酸是由细菌利用硅藻分泌的色氨酸和内源色氨酸合成的，吡啶乙酸和色氨酸作为信号分子，促进了藻菌之间信息交流和营养交换。

图 5 总结了藻菌共生的作用机制，这种互利关系使藻类和细菌能够在各种环境条件下相互支持、协同发展。藻菌共生作用在自然生态系统中广泛存在，在农业尤其是稻田土壤养分活化与微生态环境改善等方面也展现出巨大的应用潜力^[49]。通过文献整理，表 2 总结和对比了藻菌配施与单施在养分活化、土壤微生物多样性提升等方面的应用效果。

在农业微生物领域，藻类和细菌均有很大的发展应用潜力。稻田藻菌共生的应用是一种通过引入藻类和细菌共生体系来改善土壤肥力和稻田生态环境的技术。宋维民等^[52]在黑龙江水稻主产区开展的田间试验中，增施固氮蓝藻和促生细菌 SM13 处理的水稻产量和稻米品质均有显著提高。Zhang 等^[57]研究发现，在添加小球藻与细菌群落处理下，增加了土壤有

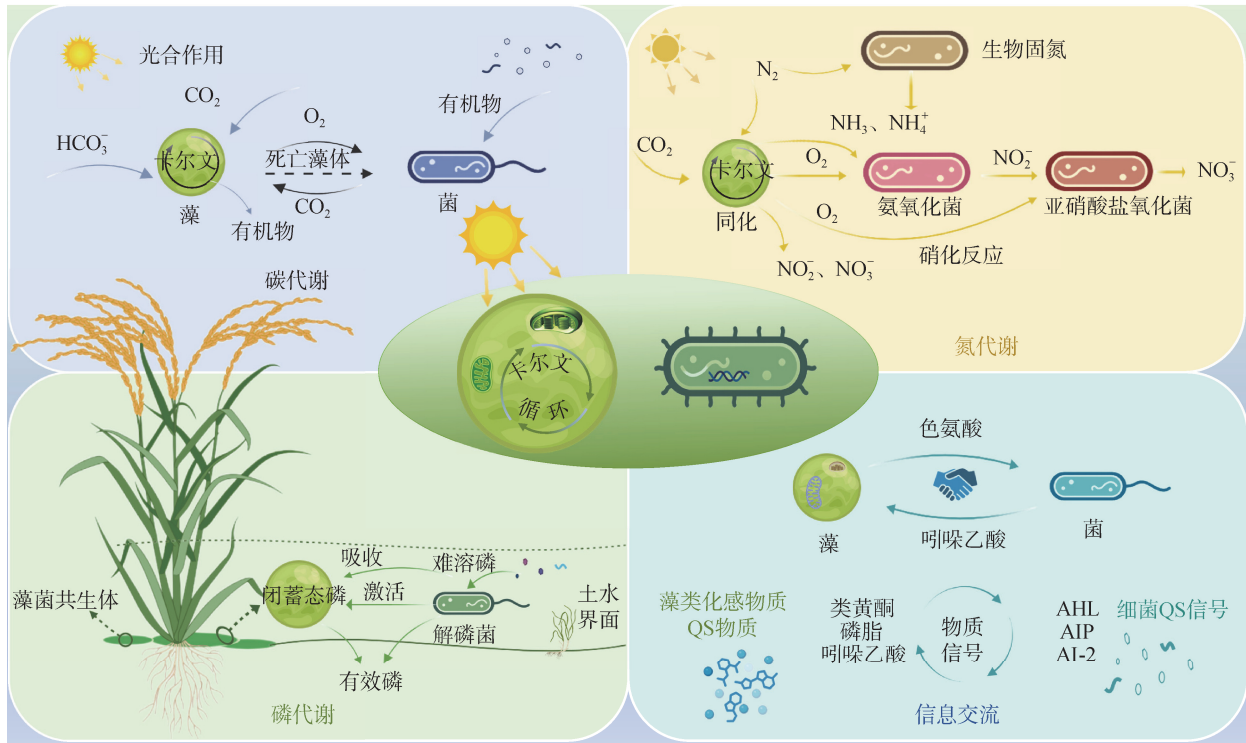


图 5 藻菌共生的作用机制
Fig. 5 Mechanism of algae-bacteria symbiosis

表 2 藻菌配施与单施效果对比
Table 2 Comparison of effects of combined application of algae and bacteria with single application

功能	藻类单施	菌剂单施	藻菌配施
养分活化	藻类分泌有机酸溶解土壤矿物质, 提高养分含量 ^[10]	菌剂分解土壤有机质, 转化为可吸收的养分 ^[26]	藻菌协同作用增强养分有效性, 活化难溶性养分, 土壤有效磷、全氮、有机碳含量分别增加 9.0%、11.36%、2.6% ^[50]
土壤微生物多样性增加	藻类通过光合作用为土壤微生物提供有机物质 ^[42]	菌剂可以直接增加土壤中的有益微生物种群 ^[51]	藻类和有益菌相互作用, 增加微生物多样性, 芽孢杆菌、小球藻相对丰度分别增加 27.9%、3.18% ^[50]
水稻增产	藻类可以改善土壤结构, 促进水稻根系生长, 间接提高产量 ^[11]	菌剂可促进水稻养分吸收, 增强抗病性, 提高产量 ^[27]	藻菌配施效果叠加, 水稻穗质量提高 2.36%, 每穴穗数增加 7.89%, 水稻产量增加 10% ^[52]
土壤结构改善	藻类可通过分泌黏性物质改善土壤团粒结构, 增强保水保肥能力 ^[53]	菌剂可促进有机质分解, 增加土壤有机质含量, 改善土壤通气性 ^[54]	藻菌协同可同时增强土壤的肥力和透气性, 团聚体比例增幅 70% ^[54]
抗逆性提升	藻类含有多种生物活性物质, 有助于提高水稻对干旱、盐碱等的耐受能力 ^[54]	菌剂可通过代谢产物提升作物抗病、抗虫能力 ^[55-56]	藻类和菌剂协同作用, 对水稻叶瘟和穗颈瘟的防效达到 65.07% 和 63.00%, 抑菌率超过 50% ^[51]

机碳、硝态氮和铵态氮含量, 同时脲酶、蔗糖酶和过氧化氢酶活性提高, 增强了土壤固氮潜力和硝化潜力, 水稻产量提高了 60.3%。张慧洁等^[50]研究发现, 巨大芽孢杆菌和小球藻配合施用, 土壤 pH 从 5.2 提高至 5.6, 有效磷含量显著提高了 9.0%, 土壤微生物反应活性提高了 17.76%, 为藻、菌复合生物肥的开发和利用提供了可靠的理论基础。Srivastava 等^[58]研究表明, 小球藻 (*Chlorella*) 和恶臭假单胞菌 (*Pseudomonas*

putida) 互动, 通过调节磷酸盐运输和相关酶的基因表达进而减少了水稻对砷的吸收。总体上, 利用藻菌共生作用促进养分循环、提高土壤肥力已经取得初步效果, 但关于稻田藻菌共生的研究还需要大量的探索。

5 总结与展望

藻菌共生能够提高养分利用效率, 减少化肥的使用, 减少环境污染。该技术作为新型农业技术, 在应

用中仍面临一定的挑战,但随着研究的深入,藻菌共生在稻田中的应用前景将更加广阔。

5.1 藻菌共生技术应用的挑战

藻菌共生相互作用的理论研究还不够全面,这导致利用藻菌共生仍面临一些潜在的生态风险与挑战^[59]。首先,藻菌共生体作为复杂联合体,各组分和功能以及微生物之间的相互联系尚未清晰^[2]。其次,需要在精细的空间尺度上控制藻菌共生体过量生长,避免其竞争水稻生长所需的养分和空间^[44]。此外,藻菌共生的最佳组合和应用条件尚需进一步研究,如不同微藻和有益菌的共生效果存在差异,如何选择合适的藻菌组合去应对不同地区的土壤和气候条件?最后,鉴于目前的研究主要集中在短期内藻菌共生对作物增产的效果方面,缺乏对长期效果的系统研究,藻菌共生促进养分循环、提高土壤肥力的长期稳定性和持续性有待进一步验证,因此,需要进一步开展长期定位试验,评估藻菌共生的长期效益和稳定性。

5.2 未来研究方向

藻菌共生体复杂的组成是其强大功能的基础,但同时其作用机制十分复杂。因此,未来研究应重点关注以下几个方面:第一,分析不同的藻菌共生体组成的差异以及各组分的功能和作用机制,如特定物种的功能和微生物之间的联系;第二,通过筛选和培育高效菌株和藻类,优化藻菌组合,筛选适合不同稻田环境的最佳藻菌组合,提高藻菌共生的效果;第三,量化研究并开展长期田间试验,通过大尺度的原位监测和细致的实验室微观培养分析,建立相关模型,定量评估藻菌共生体作为生产者、分解者等角色的贡献,以及评估藻菌共生对稻田生态系统的长期影响,深入探讨其作用机制和影响因素,揭示藻菌共生的内在规律,为技术推广提供科学依据。

参考文献:

- [1] 马桂霞, 赵文祥, 母锐敏, 等. 水体中氮、磷在微藻及藻-菌共生系统中的迁移转化[J]. 工业水处理, 2024, 44(10): 100-107.
- [2] Bonito G. Ecology and evolution of algal-fungal symbioses[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2024, 79: 102452.
- [3] Ongley E D, Zhang X L, Yu T. Current status of agricultural and rural non-point source Pollution assessment in China[J]. *Environmental Pollution*, 2010, 158(5): 1159-1168.
- [4] Sun X Y, Li X P, Tang S, et al. A review on algal-bacterial symbiosis system for aquaculture tail water treatment[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 847: 157620.
- [5] Wu Y H, Liu J Z, Rene E R. Periphytic biofilms: A promising nutrient utilization regulator in wetlands[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 248: 44-48.
- [6] Liu J Z, Zhou Y M, Sun P F, et al. Soil organic carbon enrichment triggers *in situ* nitrogen interception by phototrophic biofilms at the soil-water interface: From regional scale to microscale[J]. *Environmental Science & Technology*, 2021, 55(18): 12704-12713.
- [7] De P K. The role of blue-green algae in nitrogen fixation in rice-fields[J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 1939, 127(846): 121-139.
- [8] Watanabe A, Nishigaki S, Konishi C. Effect of nitrogen-fixing blue-green algae on the growth of rice plants[J]. *Nature*, 1951, 168(4278): 748-749.
- [9] Reinecke D, Bischoff L S, Klassen V, et al. Nutrient recovery from wastewaters by algal biofilm for fertilizer production part 1: Case study on the techno-economical aspects at pilot-scale[J]. *Separation and Purification Technology*, 2023, 305: 122471.
- [10] Ronga D, Biazzi E, Parati K, et al. Microalgal biostimulants and biofertilisers in crop productions[J]. *Agronomy*, 2019, 9(4): 192.
- [11] Lamb T I, Berghahn E, Pita F M, et al. Isolation and selection of microalgae capable of stimulating rice plant development and seed production[J]. *Algal Research*, 2023, 74: 103203.
- [12] Yong J J Y, Chew K W, Khoo K S, et al. Prospects and development of algal-bacterial biotechnology in environmental management and protection[J]. *Biotechnology Advances*, 2021, 47: 107684.
- [13] Wang S C, Sun P F, Zhang G B, et al. Contribution of periphytic biofilm of paddy soils to carbon dioxide fixation and methane emissions[J]. *The Innovation*, 2022, 3(1): 100192.
- [14] Maity J P, Bundschuh J, Chen C Y, et al. Microalgae for third generation biofuel production, mitigation of greenhouse gas emissions and wastewater treatment: Present and future perspectives—A mini review[J]. *Energy*, 2014, 78: 104-113.
- [15] 施卫明, 王远, 闵炬. 中国农业面源污染防治研究进展与工程案例[J]. *土壤学报*, 2023, 60(5): 1309-1323.
- [16] Liu J Z, Wu Y H, Wu C X, et al. Advanced nutrient removal from surface water by a consortium of attached microalgae and bacteria: A review[J]. *Bioresource Technology*, 2017, 241: 1127-1137.
- [17] Liu J Z, Sun P F, Sun R, et al. Carbon-nutrient stoichiometry drives phosphorus immobilization in phototrophic biofilms at the soil-water interface in paddy fields[J]. *Water Research*, 2019, 167: 115129.
- [18] Lu H Y, Wan J J, Li J Y, et al. Periphytic biofilm: A buffer for phosphorus precipitation and release between sediments and water[J]. *Chemosphere*, 2016, 144: 2058-2064.
- [19] 余琼阳, 李婉怡, 张宁, 等. 农田土壤重金属污染现状与安全利用技术研究进展[J]. *土壤*, 2024, 56(2): 229-241.

- [20] Wang C Q, Lin X, Zhang X X, et al. Research advances on production and application of algal biochar in environmental remediation[J]. *Environmental Pollution*, 2024, 348: 123860.
- [21] Hu T, Chen A W, Jiang Y X, et al. Application of a newly recorded diazotrophic *Cyanobacterium* in acidified and Cd contaminated paddy soil: Promotes rice yield and decreases Cd accumulation[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 814: 152630.
- [22] Ranjan R, Kumar N, Dubey A K, et al. Diminution of arsenic accumulation in rice seedlings co-cultured with *Anabaena* sp. Modulation in the expression of lower silicon transporters, two nitrogen dependent genes and lowering of antioxidants activity[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 151: 109–117.
- [23] Beheshti M, Ali Alikhani H, Ali Pourbabaee A, et al. Periphytic biofilm and rice rhizosphere phosphate-solubilizing bacteria and fungi: A possible use for activating occluded P in periphytic biofilms in paddy fields[J]. *Rhizosphere*, 2021, 19: 100395.
- [24] Liesack W, Schnell S, Revsbech N P. Microbiology of flooded rice paddies[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2000, 24(5): 625–645.
- [25] Geisseler D, Linquist B A, Lazicki P A. Effect of fertilization on soil microorganisms in paddy rice systems—A meta-analysis[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 452–460.
- [26] 涂保华, 符菁, 赵远, 等. 基于光合菌剂的复合微生物菌肥对土壤速效养分含量及微生物群落结构多样性的影响[J]. *西南农业学报*, 2019, 32(12): 2878–2884.
- [27] 廖欣, 王忍, 张印, 等. 酵素菌剂与有机肥配施对水稻产量、品质和土壤养分的影响[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(14): 95–101.
- [28] Zhang X X, Wu J X, Kong Z S. Cellular basis of legume–*Rhizobium* symbiosis[J]. *Plant Communications*, 2024, 5(11): 101045.
- [29] Nawaz T, Joshi N, Nelson D, et al. Harnessing the potential of nitrogen-fixing cyanobacteria: A rich bio-resource for sustainable soil fertility and enhanced crop productivity[J]. *Environmental Technology & Innovation*, 2024, 36: 103886.
- [30] Cheng Y Y, Narayanan M, Shi X J, et al. Phosphate-solubilizing bacteria: Their agroecological function and optimistic application for enhancing agro-productivity[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 901: 166468.
- [31] Sattar A, Naveed M, Ali M, et al. Perspectives of potassium solubilizing microbes in sustainable food production system: A review[J]. *Applied Soil Ecology*, 2019, 133: 146–159.
- [32] Asadu C O, Ezema C A, Ekwueme B N, et al. Enhanced efficiency fertilizers: Overview of production methods, materials used, nutrients release mechanisms, benefits and considerations[J]. *Environmental Pollution and Management*, 2024, 1: 32–48.
- [33] 张鑫. 2022 年中国微生物菌肥行业发展现状及前景展望, 国内市场产销量大幅增长[EB/OL]. (2022-10-23)[2024-09-27].<https://www.huaon.com/channel/trend/845065.html>.
- [34] 黄龙健. 行业报告: 微生物肥料市场规模超 400 亿, 新技术产业化是破局点 [EB/OL].(2023-03-13)[2024-9-27].https://www.sohu.com/a/653467776_120167070.
- [35] Luo G W, Xue C, Jiang Q H, et al. Soil carbon, nitrogen, and phosphorus cycling microbial populations and their resistance to global change depend on soil C: N: P stoichiometry[J]. *mSystems*, 2020, 5(3)
- [36] 吴汉卿, 阮楚晋, 万炜, 等. 基于知识图谱分析的土壤氮循环功能基因研究进展[J]. *土壤学报*, 2023, 60(1): 7–22.
- [37] Kaviraj M, Kumar U, Chatterjee S, et al. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA): A unique biogeochemical cycle to improve nitrogen (N) use efficiency and reduce N-loss in rice paddy[J]. *Rhizosphere*, 2024, 30: 100875.
- [38] Hu B, Lu J Y, Qin Y X, et al. A critical review of heterotrophic nitrification and aerobic denitrification process: Influencing factors and mechanisms[J]. *Journal of Water Process Engineering*, 2023, 54: 103995.
- [39] Li H P, Han Q Q, Liu Q M, et al. Roles of phosphate-solubilizing bacteria in mediating soil legacy phosphorus availability[J]. *Microbiological Research*, 2023, 272: 127375.
- [40] 杨凯, 杜延全, 张西兴, 等. 不同有机物料与化肥配施对土壤真菌群落结构和生态功能的影响[J]. *土壤*, 2024, 56(1): 222–228.
- [41] Wu H W, Cui H L, Fu C X, et al. Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: A review[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 909: 168627.
- [42] Zhou L, Wu Y H, Liu J Z, et al. Importance of periphytic biofilms for carbon cycling in paddy fields: A review[J]. *Pedosphere*, 2024, 34(1): 36–43.
- [43] Bankston E, Wang Q C, Higgins B T. Algae support populations of heterotrophic, nitrifying, and phosphate-accumulating bacteria in the treatment of poultry litter anaerobic digestate[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2020, 398: 125550.
- [44] Abate R, Oon Y L, Oon Y S, et al. Diverse interactions between bacteria and microalgae: A review for enhancing harmful algal bloom mitigation and biomass processing efficiency[J]. *Heliyon*, 2024, 10(17): e36503.
- [45] Ali Alikhani H, Beheshti M, Ali Pourbabaee A, et al. Phosphorus use management in paddy fields by enriching periphyton with its phosphate-solubilizing bacteria and fungi at the late stage of rice growth[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2023, 23(2): 1896–1912.
- [46] Acosta K, Sree K S, Okamoto N, et al. Source of Vitamin B₁₂ in plants of the Lemnaceae family and its production by duckweed-associated bacteria[J]. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2024, 135: 106603.
- [47] Kazamia E, Czesnick H, Nguyen T T V, et al. Mutualistic interactions between vitamin B₁₂-dependent algae and

- heterotrophic bacteria exhibit regulation[J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(6): 1466–1476.
- [48] Amin S A, Hmelo L R, van Tol H M, et al. Interaction and signalling between a cosmopolitan phytoplankton and associated bacteria[J]. *Nature*, 2015, 522(7554): 98–101.
- [49] Ramanan R, Kim B H, Cho D H, et al. Algae–bacteria interactions: Evolution, ecology and emerging applications[J]. *Biotechnology Advances*, 2016, 34(1): 14–29.
- [50] 张慧洁, 刘俊琢, 吴永红. 藻、菌配合施用对水稻土磷有效性及微生物群落的影响[J]. *土壤学报*, 2022, 59(5): 1369–1377.
- [51] 胡展, 付祖姣, 郭照辉, 等. 复合微生物菌剂对水稻稻瘟病的生防效应[J]. *微生物学通报*, 2024, 51(2): 483–493.
- [52] 宋维民, 王丽艳, 郭永霞, 等. 秸秆还田条件下固氮蓝藻复合菌剂与促生细菌 SM13 对水稻产量及稻米品质的影响[J]. *南方农业学报*, 2021, 52(3): 762–768.
- [53] Liu Q Q, Zhou H G, Sun M X, et al. Improvement of soil structure and bacterial composition by long-term application of seaweed fertilizer[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2023, 23(4): 5122–5132.
- [54] Al-Maliki S, Ebreesum H. Changes in soil carbon mineralization, soil microbes, roots density and soil structure following the application of the arbuscular mycorrhizal fungi and green algae in the arid saline soil[J]. *Rhizosphere*, 2020, 14: 100203.
- [55] Etesami H. Enhancing crop disease management through integrating biocontrol bacteria and silicon fertilizers: Challenges and opportunities[J]. *Journal of Environmental Management*, 2024, 371: 123102.
- [56] Prismantoro D, Akbari S I, Permadi N, et al. The multifaceted roles of *Trichoderma* in managing rice diseases for enhanced productivity and sustainability[J]. *Journal of Agriculture and Food Research*, 2024, 18: 101324.
- [57] Zhang S X, Rasool G, Wang S, et al. Biochar and *Chlorella* increase rice yield by improving saline-alkali soil physicochemical properties and regulating bacteria under aquaculture wastewater irrigation[J]. *Chemosphere*, 2023, 340: 139850.
- [58] Srivastava S, Srivastava S, Bist V, et al. *Chlorella vulgaris* and *Pseudomonas putida* interaction modulates phosphate trafficking for reduced arsenic uptake in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2018, 351: 177–187.
- [59] Ren Z J, Li H X, Sun P, et al. Development and challenges of emerging biological technologies for algal-bacterial symbiosis systems: A review[J]. *Bioresource Technology*, 2024, 413: 131459.

(责任编辑：于 飞)