

漂浮水生蕨类满江红研究进展: 从系统分类、共生固氮到多元化应用

李静, 查萍, 商冠东, 林荣呈*

湘湖实验室(农业浙江省实验室)生物技术研究院, 杭州 311231

摘要 满江红(*Azolla* spp.)是一类与固氮蓝藻(*Nostoc azollae*)形成高效专性共生体系的漂浮水生蕨类, 在农业绿色发展与生态环境治理中得到广泛应用。通过高效固氮固碳、快速生物量积累与活性代谢产物合成, 显著提升了其生态适应性与资源化利用价值。满江红广泛分布于热带、亚热带及温带地区; 其与蓝藻形成的专性共生体系由特化叶腔结构支撑, 通过碳氮耦合调控实现高效固氮, 相关基因组与多组学资源已初步建立。满江红在营养组成、功能代谢及环境适应性方面具有独特优势, 已形成饲料蛋白、稻田绿肥、生态修复、生物质能源等多元化应用模式。该文系统综述了满江红的分类演化、生物学特性、共生固氮分子机制及多元化应用进展, 展望了未来研究应重点关注功能基因挖掘、种质创新、抗营养因子脱除及高值产物规模化制备等方向。

关键词 满江红, 共生固氮, 饲用蛋白, 稻田绿肥, 生物质高值化

李静, 查萍, 商冠东, 林荣呈 (2026). 漂浮水生蕨类满江红研究进展: 从系统分类、共生固氮到多元化应用. 植物学报 **61**, 1–16.

当前全球农业发展正面临饲料供给、氮肥依赖与生态保护的多重矛盾, 农业低碳转型与绿色可持续发展面临严峻挑战。全球饲用蛋白需求持续上涨, 2025–2034 年饲料蛋白消费量将因畜牧、水产养殖发展增长 15% (OECD/FAO, 2025)。目前豆粕主导饲用蛋白市场, 占比超三分之二, 鱼粉多用于高端水产饲料(OECD/FAO, 2025)。全球蛋白原料供给结构趋于单一, 加剧了供应链的脆弱性与不稳定性。2000–2019 年, 南美洲大豆(*Glycine max*)种植面积翻番, 9%的毁林土地被用于大豆种植, 巴西亚马逊地区种植面积涨幅超十倍, 林地破坏问题日益严峻(Song et al., 2021)。与此同时, 全球 37.7%的海洋渔业资源因长期过度捕捞丧失可持续开发能力, 直接限制了鱼粉的产业供给(FAO, 2024)。氮肥方面, 全球年施用量超 1.2 亿吨, 但农田氮素利用效率不足 40% (Gu et al., 2023)。多余氮素一方面以氧化亚氮(N_2O)的形式排放, 另一方面随农田地表径流、土壤淋溶进入水体, 诱发水体富营养化、水土污染等生态问题。同时, 合成氮肥全产业链碳排放占全球温室气体排放的 2.1% (Menegat et al., 2022)。此外, 绿色生物制造仍依赖异养发酵体系, 过度消耗粮食基碳氮源, 陆生植物底盘受耕地约束, 成为低碳转型瓶颈。

满江红(*Azolla* spp.) (红萍、绿萍)作为一类独特的水生蕨类植物, 兼具生物固氮、高效固碳、高蛋白含量及环境修复等多重功能。满江红与蓝藻形成的稳定垂直传代的共生体系, 无需外源氮肥即可快速生长, 生物量倍增时间仅 2–3 天, 水面漂浮生长不占用耕地 (Srivastava et al., 2023)。我国利用满江红作为稻田绿肥、改良农田土壤的应用历史悠久, 拥有千年的传统稻作应用基础, 是适配我国稻作系统的优良本土生物资源。

现阶段, 国内外围绕满江红开展了种质分类演化、共生互作机制、农艺性状调控、水土生态修复、饲料资源化开发等多角度研究, 积累了丰富的基础理论与应用研究成果。本文系统整合相关研究成果, 全面综述满江红的分类演化、种质分布、生物学特性与共生固氮机制, 梳理其在稻田绿肥、生态修复、饲用蛋白、生物质利用等领域的应用进展, 总结当前产业发展瓶颈并提出未来研究展望, 旨在为满江红资源的规模化、高值化应用提供科学参考。

1 满江红的分类、生物学特性与全球分布

1.1 满江红的分类系统

满江红属(*Azolla*) (Lamarck, 1783)为满江红科(*Azollaceae*)漂浮水生蕨类, 早期分类学曾将

收稿日期: 2026-05-26; 接受日期: 2026-06-22

基金项目: 杭州市领军型创新团队项目(No.TD2024008)

* 通讯作者。E-mail: linrongcheng@xhlab.ac.cn

其归入槐叶苹科(Salvinaceae), 后基于系统发育证据确立为独立科(Szczesniak et al., 2009), 该属植物与固氮蓝藻(*Nostoc azollae*), 形成专性垂直共生关系, 在农业生产与生态环境治理领域具有重要应用价值(Kumar et al., 2019)。化石记录显示, 满江红属的起源可追溯至晚白垩世, 是一类具有悠久演化历史的古老植物类群(Vajda and McLoughlin, 2005; Hermesen et al., 2019)。随着分类学技术的革新, 满江红的分类系统经历了从传统形态分类到现代多学科证据整合分类的漫长演进过程(表 1)。

表 1 满江红属主要物种的分类学特征、地理分布及分类争议概况

Table 1 Overview of taxonomic characteristics, geographical distribution, and taxonomic controversies of major species in the genus *Azolla*

物种名称	传统分类	现代分类	形态特征	地理分布	分类变动	来源
<i>Azolla caroliniana</i>	<i>Azolla</i> 亚属 三胞组	三胞亚属	小型植株, 叶片卵形	原产北美洲东部, 现广布全球热带、温带水域; 我国长江流域稻田及湿地为优势种群	分类地位稳定, 异名 <i>A. cristata</i> 被视为同物异名	Saunders and Fowler, 1993; Kumar et al., 2019
<i>Azolla filiculoides</i>	<i>Azolla</i> 亚属 三胞组	三胞亚属	植株中等, 耐寒性强	原产美洲, 现广布全球热带、温带水域; 1977 年引入我国, 为我国北方稻区与湿地优势栽培种	模式种, 分类地位明确, <i>A. rubra</i> 曾被视为其变种	Madeira et al., 2019; Kour, 2025
<i>Azolla Mexicana</i>	<i>Azolla</i> 亚属 三胞组	三胞亚属	中等大小, 叶缘锯齿明显, 适应热带气候	自然分布范围狭窄, 集中分布于北美密西西比河以西区域, 人工引种扩散规模小	与 <i>A. caroliniana</i> 的形态界限曾存争议, 分子证据支持独立种地位	Kumar et al., 2019
<i>Azolla microphylla</i>	<i>Azolla</i> 亚属 三胞组	三胞亚属	叶片微小, 繁殖能力强	原产中南美洲, 现已引种至全球多地, 热带湿地分布较多	常与 <i>A. filiculoides</i> 混淆, 但孢子结构差异显著, 异名 <i>A. bonariensis</i>	Zheng et al., 2009a; Korsa et al., 2024
<i>Azolla rubra</i>	<i>Azolla</i> 亚属 三胞组	三胞亚属	强光下呈现红色, 植株较小	大洋洲特有种, 自然分布于澳大利亚、新西兰境内河湖溪流沿岸	曾被视为 <i>A. filiculoides</i> 的变种, 分子证据支持独立种地位	Saunders and Fowler, 1993; Kumar et al., 2019
<i>Azolla pinnata</i>	<i>Azolla</i> 亚属 九胞组	九胞亚属	羽状分枝, 蛋白质含量高(25%–35%)	原生分布非洲、亚洲、大洋洲, 在中日韩及东南亚应用历史悠久; 我国长江以南传统稻作区有原生及栽培分布	分类地位稳定, 异名 <i>A. imbricate</i>	Yao et al., 2018; Kour et al., 2025
<i>Azolla nilotica</i>	<i>Tetrasporocarpia</i> 亚属	九胞亚属	大型植株, 四孢子囊	自然分布于非洲东部, 苏丹南部至津巴布韦一带季节性水域	分类变动, 从独立亚属变为 <i>Rhizosperma</i> 亚属成员	Kumar et al., 2019; Madeira et al., 2019

满江红属的分类研究始于 18 世纪末。Lamarck 于 1783 年建立了 *Azolla* 属, 早期分类体系主要依据宏观形态特征, 如植物体大小、分枝模式、叶序排列等进行物种划分。Strasburger (1873) 通过显微观察首次发现并描述了满江红叶腔内共生的固氮蓝藻, 这一发现不仅揭示了满江红独特的生物学特性, 也为后续分类研究奠定了重要基础。这一阶段的分类系统相对简单, 主要依赖地理分布和表型特征进行物种界定。Konar 和 Kapoor (1972) 对满江红的营养器官和生殖器官进行了系统的解剖学研究, 为传统形态分类提供了更为精细的微观形态学依据。Lumpkin 和 Plucknett (1982) 基于孢子果的形态特征, 将满江红属划分为 2 个亚属: 三胞满江红亚属 (Subgen. *Azolla*) 和九胞满江红亚属 (Subgen. *Rhizosperma*), 该分类系统在很长一段时间内被广泛采用。Saunders 和 Fowler (1993) 结合细胞学与形态解剖学证据, 提出了新的分类系统, 该体系经陈坚和徐国忠(2003)系统梳理总结, 将满江红属重新划分为满江红亚属 (Subgen. *Azolla*) 和四孢亚属 (Subgen. *Tetrasporocarpia*); 其中满江红亚属进一步分为三胞组 (Sect. *Azolla*) 和九胞组 (Sect.

Rhizosperma), 而四孢亚属仅包含尼罗满江红(*A. nilotica*) 1 个物种。

现代分类系统整合了形态学、细胞学、分子系统学和生态学多维度证据, 建立了更为自然、客观的分类框架(Kumar et al., 2019; Lydia et al., 2023)。目前普遍认可的 7 个物种划分为两大亚属: *Euazolla* 即三胞亚属(包括 *A. filiculoides*, *A. rubra*, *A. microphylla*, *A. mexicana*, *A. caroliniana*)和 *Rhizosperma* 即九胞亚属(包括 *A. pinnata*, *A. nilotica*)。在满江红属物种的分类鉴定中, 由于其形态特征高度相似, 传统分类方法存在较大局限性, 目前普遍采用叶绿体 *rbcL*、*trnL-trnF*、*trnG-trnR* 序列与核基因组 ITS1 序列相结合的分子标记技术开展物种鉴定(Madeira et al., 2019)。

早期分子系统发育研究已清晰阐明了满江红属的演化历程。从属起源到现生类群分化发生 7 次关键演化事件: 约在 80 Ma, 发生满江红全基因组复制事件, 为固氮蓝藻的代际垂直传递提供了遗传基础, 标志着满江红属及其共生体系的起源; 约在 49 Ma, 该属分化为三胞亚属与九胞亚属两大支系, 这一分化与北极满江红事件同期发生, 后续两大支系分别在渐新世、中新世和上新世发生多次分化。

1.2 满江红的全球分布格局

满江红的自然分布区覆盖美洲、非洲、亚洲和大洋洲四大洲。由于其显著的经济价值和生态价值, 被引种至世界各地(Kour et al., 2024), 在许多地区形成了稳定的归化种群, 部分种类甚至成为入侵物种(表 1)。

细叶满江红(*A. filiculoides*)原产于美洲, 由于其耐寒性强被广泛引种至欧洲、非洲、亚洲、澳大利亚和新西兰, 是目前世界范围内扩散最广的满江红种类之一(Madeira et al., 2019)。该种于 1977 年从东德引入中国(唐龙飞和郑德英, 1993), 可耐受 -5°C 低温, 显著扩展了满江红在中国北方的种植范围, 是中国早期推广面积的引进种(曹建中和白克智, 1989)。卡洲满江红(*A. caroliniana*)原产于北美东部, 目前已在全球热带与温带水域广泛分布, 包括欧洲、亚洲与非洲部分地区(Gevrek et al., 2004)。在乌克兰等欧洲国家, 该种已成为入侵物种, 在多瑙河三角洲等地形成稳定种群(Prokopuk, 2016)。由于其耐热、耐寒性适中、生物量高且与稻作系统高度适配, 卡洲满江红在引入后迅速扩张, 已成为许多区域的优势满江红种类。羽状满江红(*A. pinnata*)是原生分布范围最广的物种之一, 自然分布于非洲、亚洲及澳大利亚, 在中国、印度、日本、韩国等东南亚国家均有悠久的利用历史(Korsa et al., 2024)。该种历史上长期作为绿肥在我国长江以南及西南省份广泛种植, 是中国传统农业中典型的满江红物种。小叶满江红(*A. microphylla*)原产于中美洲和南美洲, 现已被引入世界各地作为饲料和绿肥使用, 在热带湿地生态系统中尤为常见(Korsa et al., 2024)。墨西哥满江红(*A. mexicana*)的分布相对局限, 主要集中于北美密西西比河以西地区, 自然扩散范围较小(Aber et al., 2010)。红满江红(*A. rubra*)为大洋洲特有种, 主要分布于澳大利亚与新西兰的湖泊与溪流沿岸(Ocampo-Ariza et al., 2018)。尼罗满江红(*A. nilotica*)仅分布于非洲东部, 从苏丹南部至津巴布韦一带的季节性水域中(Korsa et al., 2024)。

我国境内的满江红以引进种与传统种质并存, 空间分布差异明显。长江流域包括安徽、湖北、湖南、四川等省的湿地与稻田中, 卡洲满江红已占据绝对优势, 北方稻区以耐寒性更强的细叶满江红为主, 是北方湿地与稻田的优势栽培种(Madeira et al., 2019)。长江以南传统产区则保留羽状满江红的历史分布, 在福建、广东、浙江、四川等地仍有利用痕迹(Madeira et al., 2019)。除此之外, 我国以细绿萍、卡州萍、小叶萍为亲本, 通过有性杂交、回交转育与系统选育等手段, 培育出龙引细绿萍、闽育 1 号小叶萍、闽北官路细绿萍等一系列优良品系。这些选育材料在生物量、固氮能力、饲用品质及综合抗逆性等方面均显著优于野生种质, 已成为当前满江红产业化、规模化应用的主推品种(孙涛和崔国文, 2010; 郑向丽等, 2021)。

1.3 满江红的生物学特性

满江红的生长发育受多种环境因子的综合调控。其适宜生长温度为 $18-28^{\circ}\text{C}$, 在 $20-30^{\circ}\text{C}$ 范围内均可保持旺盛的生长状态; 适宜光照强度为 $15-18\text{ lx}$; 适宜的相对湿度区间为 $55\%-83\%$; 水体 pH 值适应范围为 $5.5-7.5$, 偏好微酸性至中性的水环境(Sadeghi et al., 2013)。满江红对水体深度要求不严格, 但以 $5-20\text{ cm}$ 的浅水环境生长最佳, 偏好静止或缓流的水体环境, 常见于池塘、沟渠、稻田和湖泊边缘(Sadeghi et al., 2013; Kour et al., 2024)。满江红具有较强的环境耐受性和较宽的生态适应幅度, 对温度、光照、水体 pH 值 及其他水环境因子表现出良好的生态可塑性(Korsa et al., 2024)。对细叶满江红的引种适应性研究表

明, 该品种具有较强的抗逆能力, 可在 5–40°C 的温度区间内存活生长, 同时可耐受 2–8 g·L⁻¹ 的盐度及 pH4–10 的酸碱环境(姚晓玲 等, 2003)。满江红具有高效的光合作用系统, 其光合速率受温度、光照和营养状况的共同影响。在适宜条件下, 生物量倍增时间仅为 2–3 天, 表现出较快的生长速率(Korsa et al., 2024)。满江红的生物固氮效率显著, 每公顷稻田在 30 天内的固氮量可达 30–60 kg, 是改善稻田氮素平衡、减少化学氮肥施用的优质生物资源(Kollah et al., 2016)。

满江红属物种普遍具备较强的环境适应性与高效的光合固氮能力, 但不同物种在抗逆特性、固氮效率及污染修复功能上存在明显种间分化。细叶满江红生物量积累量大, 重金属去除效率高, 是研究最为深入的满江红物种之一, 但高温环境下生长受限(Goala et al., 2025)。卡洲满江红常应用于农业径流治理与水体富营养化防控, 现多将其应用于人工湿地系统中处理轻度污染水体(Deval et al., 2012)。羽叶满江红对氮、磷营养盐去除能力强, 栽培成本低, 在综合工业废水、生活污水、农业水体中均有良好表现(Kumar et al., 2020)。小叶满江红可耐高氨氮与复杂有机污染物, 是有机污染水体修复的理想选择(Annisa et al., 2021)。墨西哥满江红、红满江红及尼罗满江红受分布范围限制, 现阶段研究应用较少。

1.4 满江红研究现状与热点分析

为系统揭示国内外满江红研究的主题结构与热点方向, 本研究基于 Web of Science 1901–2026 年(检索截止日期为 2026 年 4 月)收录的 3 785 篇全球外文文献与中国知网(CNKI) 1954–2026 年(检索截止日期为 2026 年 4 月)收录的 461 篇中文文献, 按出现频次降序筛选前 100 位(WoS 最低入选频次 30 次、CNKI 为 2 次), 分别构建关键词共现网络并进行聚类分析(图 1)。

在全球研究网络(图 1A)中, 经筛选得到 100 个重要关键词, 形成 5 个主要聚类模块, 覆盖基础生理、共生固氮、生态适应、污染修复与资源利用五大研究方向。聚类 1 以“fern”“evolution”“photosynthesis”为核心, 代表满江红系统发育与生理生态基础研究; 聚类 2 聚焦“phytoremediation”“heavy metals”“accumulation”, 体现重金属污染修复是当前国际应用研究的热点; 聚类 3 围绕“aquatic plants”“biomass”“nitrogen”, 关注满江红在水生生态系统营养循环中的作用; 聚类 4 以“adsorption”“wastewater”“aqueous solution”为核心, 指向水体净化与吸附特性研究; 聚类 5 以“*Azolla*”“*Azolla pinnata*”“symbiosis”“nitrogen fixation”为核心, 凸显满江红-蓝藻共生固氮体系的重要研究地位。其中, “growth”“water”等关键词节点的连接强度最高, 反映出国际满江红研究呈现出显著的多学科交叉特征, 横跨植物学、生态学、环境科学与农业科学等多个学科领域。

国内研究网络(图 1B)则呈现更为聚焦的应用导向格局, 形成 4 个主要聚类主题。节点以“满江红”“红萍”“水生植物”“污水净化”“重金属”“共生固氮”为主, 研究主题高度集中于满江红-蓝藻共生机制、稻田绿肥应用、水体生态修复及生理抗逆四大领域。

综合来看, 国内研究侧重于应用技术开发与实践推广, 国际研究聚焦于基础科学问题的系统阐释, 二者共同推动满江红在农业固氮、生态修复与生物质资源化利用领域的创新与发展。

2 满江红-蓝藻的协同进化、分子机制与组学资源

2.1 共生体系的结构基础

满江红与蓝藻的共生关系起源于约 6 000 万年前, 宿主与蓝藻在漫长的协同进化中均丧失了独立生存能力, 形成了双向依赖且蓝藻可随宿主繁殖实现垂直传递的永久性“超有机体(superorganism)”(Carrapiço, 2010)。与苔藓-蓝藻、禾本科-内生真菌等可重建的短期共生不同, 满江红共生一旦建立便无法解除: 宿主失去蓝藻后, 即便外源补充氮素也会出现生长停滞与胁迫表型(Brouwer et al., 2017; Güngör et al., 2024)。而共生蓝藻完全丧失自主生长能力, 目前无法被其它自由生活蓝藻替代(Gates et al., 1980)。

这种不可替代的共生关系建立在高度特化的组织结构基础之上, 其中叶腔微环境是支撑高效固氮的重要单元(Büyüktaş et al., 2026)。满江红叶片腹面表皮在发育早期特化内陷, 形成与外界相对隔离的封闭气室, 内部充满气体并由宿主细胞分泌粘性基质, 为蓝藻提供专属的定殖空间(Zheng et al., 2009b)。宿主通过主动的氧清除机制严格调控叶腔内的氧分压, 维持稳定的低氧微环境; 共生蓝藻进一步通过高比例的异形胞分化强化厌氧微环境, 其异形胞占比可达细胞总数的 18%–30%, 是自由生活蓝藻异形胞比例的 3–6 倍(Dijkhuizen et al., 2018; de Vries and de Vries, 2018)。

共生蓝藻通过两条路径实现与宿主满江红的世代同步传递: 无性繁殖时, 茎尖分生组织长期维持少量运动态蓝藻(能动丝状体, *hormogonia*), 随新生叶腔发育同步定植; 有性繁殖时, 蓝藻定向迁移至大孢子果的囊盖腔(*indusium chamber*), 同步分化为抗逆性强的厚壁孢子进入休眠状态, 待大孢子萌发后重新定殖于子代叶腔(Perkins and Peters', 1993; Zheng et al., 2009a)。

图 1 基于国内外文献的满江红研究关键词共现网络对比分析

Figure 1 Comparative analysis on keyword co-occurrence network of *Azolla* research based on domestic and foreign literature

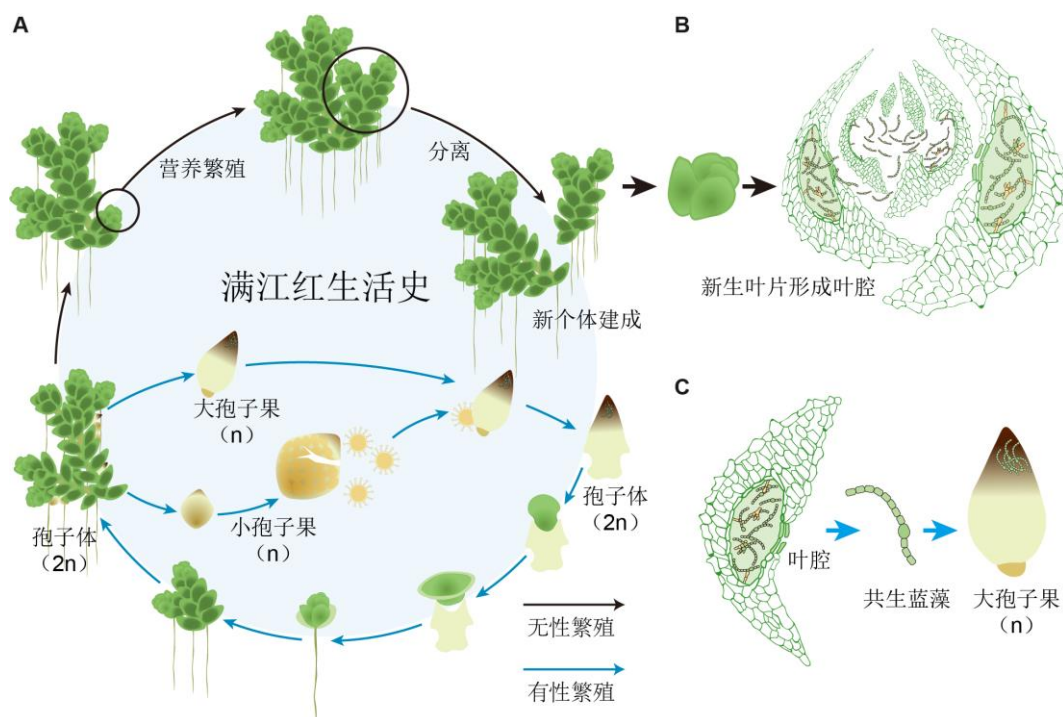


图 2 满江红的生活史、叶片结构及共生蓝藻垂直传递示意图

(A) 满江红的生活史包含无性繁殖与有性繁殖两条路径：无性繁殖通过芽体增殖、分株形成与分离实现种群快速扩张；有性繁殖通过大、小孢子果产生配子体，经受精后形成新的孢子体，完成世代交替；**(B)** 叶片横切面，新生叶片形成叶腔，容纳具固氮功能的共生蓝藻；**(C)** 有性繁殖时蓝藻传递路径，母株蓝藻储存于大孢子果内，孢子苗萌发后蓝藻定植新生叶腔，完成共生蓝藻垂直传递。

Figure 2 Schematic diagram of the life cycle, leaf structure and vertical transmission of symbiotic cyanobacteria in *Azolla*

(A) The life cycle of *Azolla* involves two pathways: asexual reproduction and sexual reproduction. Asexual reproduction enables rapid population expansion through ramet formation and separation. Sexual reproduction produces gametophytes via megasporocarps and microsporocarps, which develop into new sporophytes after fertilization, completing the alternation of generations; **(B)** Transverse section of leaves. Newly developed leaves form leaf cavities to accommodate nitrogen-fixing symbiotic cyanobacteria; **(C)** Transmission pathway of symbiotic cyanobacteria during sexual reproduction. Symbiotic cyanobacteria from maternal sporophytes are stored within megasporocarps; upon sporeling germination, cyanobacteria colonize new leaf cavities to complete vertical transmission of symbiotic cyanobacteria.

2.2 高效共生固氮与碳氮耦合的分子调控机制

满江红与蓝藻形成高度协同的碳氮耦合共生体系，其特化结构支撑着双向物质转运。在碳源交换方面，满江红通过 *SWEET* (sugars will eventually be exported transporters) 基因编码的糖转运蛋白向叶腔特异性输出果糖；蓝藻则通过 *PTS* (phosphoenolpyruvate-dependent phosphotransferase system) 高效摄取果糖。果糖不仅作为碳源和能源物质，还能在转录水平显著诱导蓝藻 *nifH* (nitrogen fixation gene H)、*nifK* (nitrogen fixation gene K) 等固氮基因的表达，同时激活氧化戊糖磷酸途径，为固氮反应提供充足的 ATP 与还原力 (Rozen et al., 1986; Ekman et al., 2008; Li et al., 2018)。在氮素转运方面，蓝藻将固定的氮素以 NH_3 的形式通过 *AmtB* (ammonium transporter B) 输出至叶腔基质；满江红则通过 *AMT2-4* (ammonium transporter 2-4) 特异性介导铵离子进入植物细胞，完成氮素从共生体到宿主的精准传递 (Ran et al., 2010; Li et al., 2018)。

该体系的高效运转依赖于基因层面的功能特化与分子调控。在长期协同进化过程中，共生蓝藻发生了显著的基因组缩减：丢失了磷酸果糖激酶等自主代谢基因以及硝酸盐、尿素转运蛋白编码基因，但完整保留了全部固氮基因簇；宿主满江红则定向上调钼转运蛋白和铁转运蛋白编码基因的表达，为固氮酶的生物合成提供必需的钼、铁辅因子 (Ran et al., 2010; Li et al., 2018)。宿主的植物激素网络对共生体系的碳氮稳态进行精细的时空调控：水杨酸促进蓝藻增殖并上调固氮基因表达，茉莉酸调控共生体的发育节奏与种群平衡，脱落酸则增强逆境条件下碳氮耦合的稳定性 (de Vries and de Vries, 2018; Güngör et al., 2024)。此外，蓝藻释放的含 DNA 的膜囊泡 (membrane vesicles, MVs) 参与生物膜构建，宿主表皮毛

形成特化的物质交换界面,联合叶腔内的异养细菌群落,共同维持共生微环境的代谢平衡与免疫稳态(Zheng et al., 2009b; Dijkhuizen et al., 2018)。

2.3 满江红的基因组与多组学资源

高质量的组学资源是解析满江红共生分子机制与开展遗传改良的重要基础。Li 等(2018)发表了细叶满江红与近缘种槐叶苹(*Salvinia cucullata*)的高质量染色体级别参考基因组。该研究揭示了满江红特有的全基因组复制事件,鉴定出与蓝藻共生特异性相关的铵转运蛋白 AMT2-4、钼转运蛋白 AfMOT1 (*Azolla filiculoides* Molybdate Transporter 1)等候选基因,并发现蕨类广谱抗虫蛋白 Tma 12 (*Tectaria macrodonta* protein 12)可能起源于细菌的水平基因转移(Li et al., 2018)。Song 等(2025)进一步完成了卡洲满江红(*A. caroliniana*)的染色体水平基因组组装, contig N50 达到 1.6 Mb, 组装为 22 条假染色体, BUSCO 完整性达 87.5%, 为解决满江红分类学争议、开展群体遗传学研究与全基因组选择育种提供了重要参考(Song et al., 2025)。同时, 功能组学层面, 不同环境条件与共生状态下的转录组、蛋白质组与代谢组数据已逐步公开, 初步揭示了与共生建立、碳氮交换、次生代谢调控相关的通路, 为合成生物学元件挖掘提供了数据支撑(Ekman et al., 2008; Brilli et al., 2022)。

2.4 满江红的异孢生活史与共生垂直传递机制

满江红具有典型的异孢蕨类生活史, 受环境信号的精准调控, 采取以无性繁殖为主、有性繁殖为辅的繁殖策略(Büyüktaş et al., 2026)。满江红的整个生活史过程中始终与固氮蓝藻保持稳定的内共生关系, 蓝藻可通过两种繁殖方式实现世代间的稳定垂直传递(Zheng et al., 2009a)。

在光照充足、水分与营养适宜等有利环境条件下, 无性繁殖是满江红的主要繁殖方式, 且仅发生于孢子体(2n)世代(图 2A)。满江红主要通过侧枝断离和次生侧芽发育进行营养繁殖: 成熟的侧枝自然脱落即可形成独立的新植株; 其茎尖分生组织长期维持少量运动态蓝藻(能动丝状体), 随着新生叶片的发育, 宿主会引导这些能动丝状体进入新形成的叶腔(图 2B), 并分化为具有固氮功能的营养丝状体, 确保子代植株始终携带完整的固氮共生体(Perkins and Peters', 1993)。

当遭遇营养匮乏、极端温度或光周期改变等环境胁迫时, 孢子体从无性繁殖切换至有性繁殖(图 2A)。孢子果在孢子体分枝点成对分化为雄性小孢子果和雌性大孢子果。其中仅大孢子果承担蓝藻的垂直传递功能: 其内部发育单个大孢子囊, 早期形成的闭合囊盖会主动募集母株叶腔中的蓝藻进入囊盖腔(图 2C); 小孢子果内部分化多个小孢子囊, 经减数分裂产生的单倍体小孢子被包裹于表面带钩毛的聚合孢子囊(massulae)中。小孢子萌发形成雄配子体, 进一步分化产生具鞭毛的精子, 精子游至大配子体颈卵器处完成受精, 形成二倍体合子(Zheng et al., 2009A)(图 2A)。合子发育为孢子苗后, 预先储存在大孢子果囊盖腔中的蓝藻定植于孢子苗新生叶腔, 重新建立稳定共生关系, 最终孢子苗生长为成熟孢子体, 完成有性生活史闭环(Zheng et al., 2009a; Büyüktaş et al., 2026)(图 2A)。

3 满江红的物质基础与营养功能特性

3.1 基础营养组成与氨基酸特征

满江红是具有重要开发价值的非常规植物蛋白资源, 其干物质粗蛋白含量达 20%–35%, 营养优势突出(Mosha, 2018; El Naggat and El-Mesery, 2022; Yang et al., 2025)。氨基酸组成均衡合理, 必需氨基酸占总氨基酸的 37.9%, 赖氨酸、蛋氨酸、苏氨酸等限制性必需氨基酸及谷氨酸含量丰富, 氨基酸模式优于大多数常见青绿饲料与水生植物(Brouwer et al., 2018; Dohaie et al., 2020)。满江红常规营养组分全面, 含有适量的粗脂肪、纤维素、半纤维素和灰分; 碳水化合物含量适中, 能够为动物提供稳定的能量来源; 且木质素含量低, 适口性好, 易于消化吸收(Mosha, 2018; El Naggat and El-Mesery, 2022; Korsá et al., 2024)。此外, 满江红还富含维生素 A、维生素 B₁₂、β-胡萝卜素及钙、磷、钾、铁、铜、锰、锌等多种矿物质元素, 同时含有益生菌、生物聚合物与生长促进因子等活性成分, 营养组成全面均衡(Winstead et al., 2024)。

3.2 脂质、多酚组成及消化特性

满江红含有丰富的脂质组分, 富含二十碳五烯酸(EPA, Omega-3 脂肪酸的一种), 具有重要的营养与生理保健价值; 同时富含 3-脱氧花青素、单宁、多酚、黄酮类等天然抗氧化物质, 能够有效清除自由基, 增强机体抗氧化能力, 改善动物健康状况(Dohaie et al., 2020; Winstead et al., 2024)。消化特性研究表明, 满江红的表观蛋白质消化率可达 78.45%, 蛋白

质与干物质消化性能良好, 动物对其营养物质的利用率高, 是兼具营养优势与消化优势的优质饲料原料(Bujak et al., 2024)。

3.3 高值功能代谢物组成与生物活性

满江红含有种类丰富的次生代谢产物, 包括 3-脱氧花青素、二氢查尔酮、白藜芦醇、异黄酮、红粉苔素、绿原酸、水解单宁等多种活性物质, 具有抗氧化、抗炎、心血管保护、抗菌抗病毒及植物抗逆等多种生物活性(Costarelli et al., 2021)。在低温强光等逆境胁迫下, 满江红叶色转红, 植株中各类色素与活性物质的含量显著升高, 进一步提升了其功能价值(Costarelli et al., 2021; Cannavò et al., 2023)。

4 满江红的多元化应用场景与价值转化

4.1 可持续饲料蛋白源的开发与应用

目前满江红的应用已拓展至农业生产、生态修复、生物质资源化利用等多个领域(图 3)。其中, 非粮可持续饲料蛋白替代是当前研究热点, 已在水产和畜禽养殖领域得到广泛应用(Hua et al., 2019; Rahmah et al., 2022)。研究表明, 满江红作为优质蛋白补充料, 广泛适用于多种淡水鱼类, 其替代效果因鱼种、食性、满江红品种及加工方式而异(Mosha, 2018; Rahmah et al., 2022)。卡洲满江红可安全替代巴沙鱼(*Pangasius bocourti*)饲料中 10% 的鱼粉蛋白质, 显著提高增重率、特定生长率、蛋白质效率比及营养利用率, 并改善饲料转化率(Rahmah et al., 2022)。尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)饲料中添加卡洲满江红可显著提升其生长性能, 增强皮肤黏液与血清免疫水平, 提高抗病能力(Das et al., 2018)。满江红对罗非鱼、鲤科鱼类均表现出良好的饲喂适配性, 但替代比例需严格控制: 尼罗罗非鱼的适宜替代比例为 10%–45%, 多数鲤科鱼类为 10%–25% (Mosha, 2018)。在小规模养殖模式中, 直接投喂新鲜满江红、部分替代配合饲料, 可简化养殖管理、降低生产成本(Caruso et al., 2023)。

满江红还可作为优质的畜禽饲料, 其营养均衡、适口性好、木质素含量低、易于消化吸收, 是理想的青饲料与蛋白补充源(Chander and Kumar, 2017; Kour et al., 2020)。奶牛日粮中添加 5%–25% 的小叶满江红, 可提高乳脂率, 使产奶量增加 7%–13%, 显著提升养殖效益(Chander and Kumar, 2017)。在家禽养殖中, 肉用鸡日粮添加 30% 满江红, 可提高增重、改善饲料效率、降低热应激死亡率(Mahanthesh et al., 2018); 蛋鸭每日投喂 200 g 新鲜满江红, 可替代 20% 常规饲料, 提升产蛋量、蛋重、饲料效率并加深蛋黄颜色(Swain et al., 2018); 蛋鸡日粮中添加满江红, 可提高产蛋率、改善蛋品质、增强蛋壳强度(Manan et al., 2017)。

满江红作为饲料蛋白源生产成本低廉、栽培管理简便、可利用养殖废水进行资源化培育、能有效减少对鱼粉等传统蛋白原料的依赖, 契合绿色低碳养殖的发展理念(Hua et al., 2019)。

4.2 农业生态与环境修复应用

4.2.1 水稻绿肥与减氮增效

满江红是我国传统稻作体系中应用历史悠久的优质水生绿肥, 是实现稻田减肥增效、培育耕地地力的重要生物资源(蔡道基等, 1962; 唐龙飞和郑德英, 1993; 邓素芳等, 2022)。研究表明, 满江红可替代稻田 25% 的尿素用量, 提升水稻氮素利用率与籽粒产量(Yao et al., 2018), 使水稻增产幅度达 30% (Safriyani et al., 2020; Simarmata et al., 2021)。其残体腐解后可向土壤补充碳、氮、磷、钾及多种中微量元素, 活化根际微生物群落, 实现耕地地力的持续提升(Bagheri Novair et al., 2020; Yang et al., 2022)。田间试验证实, 每公顷翻压 30 吨红萍还田, 可替代稻田 20% 的氮钾肥投入, 稻谷产量显著提升 11.11%, 同时土壤多项肥力指标同步改善(邓素芳 et al., 2022)。

满江红还可优化稻田微生态, 实现病虫害绿色防控与低碳生产。其在水面形成的致密覆盖层可有效抑制杂草萌发, 植株提取物对福寿螺、蚊虫幼虫等稻田有害生物具有显著的抑制作用, 可有效减少化学农药施用(Biswas et al., 2005; Ravi et al., 2020)。此外, 满江红通过光合作用固碳增氧, 显著降低稻田 CH₄ 和 N₂O 等温室气体的排放(Liu et al., 2017; Brouwer et al., 2018)。

研究还发现, 满江红可缓解稻田氨挥发引发的次生盐害, 增强作物的耐盐能力; 同时通过向水体释放氧气, 优化根际微生态和土壤微生物群落结构(Chen et al., 2012; Akhtar et al., 2021)。目前, 稻-满江红轮作、稻-满江红-渔的综合种养模式已在我国长江流域及东南

亚水稻主产区应用推广,实现了化肥减量、水稻增产、水产提质的多重协同效益(陈若谷等, 2023; Yang et al., 2025)。

4.2.2 环境修复功能与生态治理

植物修复因低成本、高安全、无二次污染的优势,被广泛应用于水土污染治理(Mostafa et al., 2021)。满江红适应性强、生物量大、污染物富集能力突出,可有效净化农业、生活与工业污水,富集水土环境中的重金属(Naghipour et al., 2018; Saxena et al., 2019)。

满江红对镉、铅、铜、镍、砷等多种重金属具备优异的富集固化能力,可通过物理吸附、胞外固定、细胞器封存多重机制实现重金属富集(谭煜健等, 2017; Banach et al., 2020)。在稻田淹水条件下,满江红可通过调节土壤氧化还原电位和 pH 值,改变重金属的赋存形态,显著抑制水稻对镉、砷等重金属的吸收和积累(Liu et al., 2021; Agnihotri et al., 2022)。研究表明,小叶满江红可有效缓解镍胁迫对玉米的毒害作用,其通过细胞壁吸附和液泡区室化作用固定镍离子,提升玉米的抗氧化能力和光合效率,从而缓解重金属胁迫导致的生长抑制(万合锋等, 2015)。

满江红可高效去除水体中的氮、磷等营养盐,有效缓解水体富营养化问题;同时对水体重金属、工业染料、药物残留等多种污染物具有良好的吸附和降解效果(Akinbile et al., 2016)。此外,满江红可与微生物燃料电池技术耦合,在净化废水的同时产出电能,实现污染治理与能源回收的一体化(Hemalatha et al., 2020; Ye and Yang, 2021)。

总体而言,满江红修复重金属污染水土环境,具备生态友好、成本低廉、可规模化应用的突出优势,在农田污染治理与水体生态修复中拥有广阔的应用前景。

4.3 生物质资源化与高值化利用基础

4.3.1 生物质能源化利用

满江红生物质具有结构组分优良、木质素含量低、易于降解转化等特点,是优质的生物质能源原料。其干物质中含有 41.4%的碳水化合物、12%的木质素和 10.3%的无机质,这种组分结构非常适宜构建从饲料利用到残渣能源转化的生物炼制体系,能够在实现资源高效利用的同时,满足绿色循环生产的要求(Dohaei et al., 2020)。

满江红的脂质提取率可达 18.1%,且脂肪酸品质优异;其中二十碳五烯酸占总脂肪酸的比例高达 39.8% ($2 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 干物质)。这种富含 ω -3 脂肪酸的脂质组成使其完全符合生物柴油的生产标准,是制备绿色生物柴油的理想原料(Brouwer et al., 2016; Dohaei et al., 2020)。

满江红高值组分提取后的剩余残渣可进一步进行能源化利用,形成闭环式循环利用模式。相关研究表明,去除单宁后的满江红残渣厌氧发酵产甲烷性能显著提升,甲烷产量可达 $250.1 \text{ mL} \cdot \text{g}^{-1}$ 挥发性固体(VS),较原始生物质提高 12%,能源转化效率优势显著(Hemalatha et al., 2019; Dohaei et al., 2020)。此外,满江红生物质可通过热解工艺制备生物炭;所制备的生物炭具有良好的导电性和结构稳定性,可作为微生物燃料电池的电极材料,从而实现废水处理与清洁能源产出的耦合(Brouwer et al., 2016; Hemalatha et al., 2019)。

依托满江红构建的“稻-满江红-鱼/鸭”复合种养模式,可在提升土地利用率、实现农田养分闭环循环的基础上,持续稳定产出生物质原料(Safriyani et al., 2020)。再通过饲料资源化利用、残渣厌氧发酵、生物炭能源转化的梯次利用模式,提升满江红生物质的综合利用率 and 经济附加值(Muradov et al., 2014)。

4.3.2 高值天然产物开发基础

满江红及其共生蓝藻复合体系能够合成多种高值次生代谢产物,是天然功能产物开发的优质生物资源。满江红可合成并积累黄酮、多糖、类胡萝卜素、多酚、花青素等多种次生代谢活性物质,其中咖啡酸、绿原酸、单宁酸等典型功能组分含量丰富,具有优良的抗氧化、抗炎等生物活性,为天然功能物质的开发奠定了扎实基础(Dohaei et al., 2020)。同时,满江红蛋白水解物具有抗氧化、降压、降糖等多种生理功能,部分优良种质可直接加工为功能性食品,在新型健康食品乃至太空专用食品的研发中展现出良好的应用前景(Winstead et al., 2024)。

目前,满江红天然产物开发仍面临一些技术瓶颈:野生种质资源的代谢物含量受生长环境和生育期影响较大,存在波动明显、目标产物提取纯度偏低等问题,传统提取工艺难以满足规模化、产业化生产的需求。因此,依托分子育种、基因编辑、合成生物学等现代生物技术对满江红及其共生蓝藻体系进行定向改造,实现目标高值代谢物的定向富集和高效合成,是未来突破产业瓶颈、推动满江红高值产物产业化应用的重要方向。



图 3 满江红的多元化传统应用场景

满江红与固氮蓝藻形成自然界中高效的专性共生体系，在可持续饲料蛋白开发、农业生态改良、环境修复及生物质高值化利用等领域具有广阔应用前景。

Figure 3 Diverse traditional application scenarios of *Azolla*

Azolla forms the most efficient obligate symbiotic system in nature with nitrogen-fixing *Anabaena*, presenting broad application prospects in sustainable feed protein development, agricultural ecological improvement, environmental remediation, and biomass valorization.

5 展望

满江红是与固氮蓝藻形成永久垂直共生体系的水生蕨类，其化石记录可追溯至晚白垩纪 (Vajda and McLoughlin, 2005; Hermesen et al., 2019)，在我国作为稻田绿肥已有上千年应用历史。它兼具高效固氮、快速生长、非耕地种植、营养优良等优势，已在农业减氮、饲料蛋白替代、水土污染修复与生物质资源化等领域展现出重要应用价值。

结合前文文献计量分析结果，当前满江红研究已构建起基础生物学解析、功能特性挖掘及生态农业应用为核心的研究框架。尽管满江红的基础研究与应用实践已取得长足进展，但当前研究仍存在明显短板。首先，现有栽培种多为野生种质或简单选育材料，性状稳定性差，缺乏针对不同应用场景的专用品种；其次，高值化利用程度低，对高值代谢物的开发仍停留在实验室阶段；此外，传统应用模式多为单一功能利用，未形成闭环循环体系，且满江红的遗传转化体系尚未成熟，难以实现优良性状的定向改良。同时，其较强的扩散能力可能引发生态入侵风险，相关防控技术仍有待完善。因此，未来对满江红的研究应关注以下方向。

第一，深化共生互作分子机制解析，挖掘固氮、抗逆、高产与高值代谢物积累的功能基因，建立高效的组织培养、遗传转化、基因编辑体系。满江红与共生蓝藻形成垂直遗传的稳定共生体系，与豆科植物依赖外源根瘤菌的结瘤固氮机制本质不同，是研究植物-微生物共生互作及代谢协同调控的独特模型。目前，二者如何协同调控代谢稳态、逆境适应以及高产性状与黄酮、多酚等高值代谢物积累的分子机制尚未系统解析。未来可整合转录组、代谢组与宏基因组等多组学分析，比较不同发育阶段及逆境下宿主与蓝藻的基因表达和代谢谱动态，解析时空表达特征与代谢耦合规律，构建共生互作调控网络，定位与固氮效率、生物量、多酚含量等性状关联的候选基因。围绕满江红遗传转化技术的建立与完善，需先构建稳定的离体再生体系。选取满江红孢子体根状茎、幼叶等为外植体，优化愈伤诱导与再生参数，筛选适配农杆菌菌株并优化侵染条件，探索 CRISPR/Cas9 等基因编辑工具的可行性，同时拓展原生质体介导的遗传转化路径，建立稳定可重复的遗传操作体系。此外，建立共生蓝藻的分离纯化与体外培养体系，可为共生机制研究提供均一材料及蓝藻基因操作的受体系统。上述研究的完善，将为揭示满江红-蓝藻共生互作分子机理奠定基础，也为种质创

新与高值化利用提供理论依据与技术储备。

第二,开展杂交育种与分子标记辅助育种,培育性状稳定、抗逆性强、目标性状突出的饲料、绿肥与生态修复专用品种。当前满江红种质资源的遗传背景尚未得到系统解析,调控蛋白含量、固氮效率、抗逆性及环境净化能力的关键遗传位点与互作机制尚不明确;且现有育种体系缺乏针对不同应用场景的定向设计,专用优良品种少,成为制约其规模化推广与高值化利用的重要因素。对此,可依托现有种质资源开展全生育期表型鉴定与基因型解析,明确关键性状的遗传位点及其调控规律。同时针对不同应用场景设定差异化选育方向:饲料专用品种聚焦提升粗蛋白含量与适口性、降低单宁等抗营养因子;绿肥专用品种侧重生物量积累与固氮效率;生态修复专用品种则重点增强重金属富集与水体氮磷净化能力。依托转录组开发分子标记、定位数量性状位点,提升选育效率,获得目标性状突出的稳定专用品系,推动满江红从传统农业辅助资源向多元化、高值化新型生物资源升级。

第三,开发低成本、规模化的种植、收获与加工技术,优化抗营养因子去除工艺,建立全组分梯次利用的生物炼制体系。满江红中单宁等抗营养因子尚缺乏高效、低成本的降解脱除技术,生物炼制仍处于实验室探索阶段,尚未形成完整的技术体系。针对上述问题,可通过露天规模化种植试验,明确不同温度、光照及养分条件下的生物量积累规律,建立标准化种植流程;同时依托植物工厂精准调控光质、光周期与营养条件,实现高值代谢物的定向积累。此外,筛选高效降解单宁的微生物菌株,优化发酵参数,形成成熟的抗营养因子脱除工艺。在此基础上,构建全组分梯次利用流程,高效萃取分离多酚、黄酮等活性成分,剩余残渣经厌氧消化制备生物燃气或生物有机肥等,逐步打通全组分生物炼制的技术体系。

第四,推广“稻-满江红-渔”“养殖废水-满江红-饲料”等闭环循环模式,建立生态风险评估与防控体系。“稻-满江红-渔”共生模式依托满江红的共生固氮功能,可实现稻田土壤地力的低成本提升,替代部分化学氮肥投入,达到降本增效的生产目标。依托选育获得的专用品种,结合不同区域稻作与水产养殖的生产特征,明确适宜的鱼萍配比、水产养殖密度、满江红水面覆盖度及采收周期等种养参数,提升氮磷循环利用效率与生产效益。“养殖废水-满江红-饲料”循环模式可实现养殖尾水的氮磷消减与生物质资源化转化,但需重点关注满江红对水体重金属及有毒有害污染物的生物富集。开展生态安全评估:针对稻田、养殖池塘、自然水体等场景,确定安全采收阈值,构建物理阻隔、机械清除与生物调控相结合的综合防控方案,为满江红的规模化推广提供安全保障。

作者贡献声明

李静:收集和整理文献,撰写及修改论文;查萍:收集和整理文献;商冠东:修改论文;林荣呈:构思论文选题、指导论文撰写及论文修改。

利益冲突:所有作者均声明不存在利益冲突

Conflict of Interests: The authors declare that there is no conflict of interests

©The author(s) 2026. This is an open access article under the CC BY-NC-ND 4.0 license (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>)

参考文献

- 蔡道基, 邵杰传, 程励励 (1962). 稻田绿肥——红萍(满江红)的养殖和利用的研究. 土壤通报 51–55.
- 曹建中, 白克智 (1989). 温度对三种满江红光合及固氮活性的影响. 植物学报 6, 95–98.
- 陈坚, 徐国忠 (2001). 满江红属系统学研究的新进展. 植物学报 18, 485–489.
- 陈若谷, 胡正华, 曾科, 姚元林, 尹斌, 庄锦贵 (2023). 稻田养萍模式下不同施氮量对稻田氨挥发及红萍生物固氮作用的影响. 土壤 55, 245–253.
- 邓素芳, 詹杰, 杨燕秋, 郑慧芬, 应朝阳 (2022). 单季稻红萍绿肥还田的节肥增产效应. 福建农业学报 37, 954–960.
- 孙涛, 崔国文 (2010). 优良水生牧草新品种——细绿萍. 黑龙江畜牧兽医 55–57.
- 谭煜健, 胡南, 张辉, 胡劲松, 黄新伟, 丁德馨 (2017). 满江对不同形态铀的吸附行为. 环境科学学报 37, 3713–3719.
- 唐龙飞, 郑德英 (1993). 我国红萍育种概况及其展望. 福建省农科院学报 40–44.
- 万合锋, 龙朝波, 兰晨, 龙云川, 秦华军, 武玉祥, 袁果 (2015). 满江红资源化利用及对环境修复作用的研究进展. 福建农业学报 30, 1120–1126.
- 姚晓玲, 姜彦成, 王德萍, 黄典典, 宋娅丽 (2003). 新疆引种蕨状满江红的生态适应性及生物

- 学功能初探. 植物资源与环境学报 43–46.
- 郑向丽, 徐国忠, 邓素芳, 林忠宁, 应朝阳 (2021). 闽北官路细绿萍生长性能及营养成分分析. 福建农业科技 51, 15–18.
- OECD/FAO (2025). 经合组织-粮农组织 2025–2034 年 农业展望, Paris and Rome. pp. 22, 56.
- Aber JS, Owens LC, Aber SW, Eddy T, Schulenberg JH, Sundberg M, Penner RL (2010). Recent *Azolla* bloom at Cheyenne Bottoms, Kansas. *Trans Kans Acad Sci* 113, 56–63.
- Agnihotri P, Sikdar S, Maitra M, Choudhury SS, Mitra AK (2022). Effect of combination of *Azolla microphylla* and As(V)-resistant bacterial consortium on growth, oxidative stress and arsenic accumulation in rice plant under As(V) stress. *Vegetos* 35, 796–802.
- Akhtar M, Sarwar N, Ashraf A, Ejaz A, Ali S, Rizwan M (2021). Beneficial role of *Azolla* sp. in paddy soils and their use as bioremediators in polluted aqueous environments: Implications and future perspectives. *Arch Agron Soil Sci* 67, 1242–1255.
- Akinbile CO, Ogunrinde TA, Che BT Man H, Aziz HA (2016). Phytoremediation of domestic wastewaters in free water surface constructed wetlands using *Azolla pinnata*. *Int J Phytoremediation* 18, 54–61.
- Annisa K, Sutarno S, Santosa S (2021). *Azolla microphylla* and *Pseudomonas aeruginosa* for bioremediation of bioethanol wastewater. *Biodiversitas* 22, 1799–1805.
- Bagheri Novair S, Mirseyed Hosseini H, Etesami H, Razavipour T (2020). Rice straw and composted *Azolla* alter carbon and nitrogen mineralization and microbial activity of a paddy soil under drying-rewetting cycles. *Appl Soil Ecol* 154, 103638.
- Banach AM, Kuźniar A, Grządziel J, Wolińska A (2020). *Azolla filiculoides* L. as a source of metal-tolerant microorganisms. *PLoS One* 15, e0232699.
- Biswas M, Parveen S, Shimozawa H, Nakagoshi N (2005). Effects of *Azolla* species on weed emergence in a rice paddy ecosystem. *Weed Biol Manag* 5, 176–183.
- Brouwer P, Bräutigam A, Buijs VA, Tazelaar AOE, Van Der Werf A, Schlüter U, Reichart GJ, Bolger A, Usadel B, Weber APM, Schluepmann H (2017). Metabolic adaptation, a specialized leaf organ structure and vascular responses to diurnal N₂ fixation by *Nostoc azollae* sustain the astonishing productivity of *Azolla* ferns without nitrogen fertilizer. *Front Plant Sci* 8, 442.
- Brouwer P, Schluepmann H, Nierop KG, Elderson J, Bijl PK, Van Der Meer I, De Visser W, Reichart G, Smeekens S, Van Der Werf A (2018). Growing *Azolla* to produce sustainable protein feed: the effect of differing species and CO₂ concentrations on biomass productivity and chemical composition. *J Sci Food Agric* 98, 4759–4768.
- Brouwer P, Van Der Werf A, Schluepmann H, Reichart GJ, Nierop KGJ (2016). Lipid yield and composition of *Azolla filiculoides* and the implications for biodiesel production. *BioEnergy Res* 9, 369–377.
- Bujak JP, Pereira AL, Azevedo J, Bujak AA, Leshyk V, Pham Gia M, Stadtlander T, Vasconcelos V, Winstead DJ (2024). *Azolla* as a safe food: suppression of cyanotoxin-related genes and cyanotoxin production in its symbiont, *Nostoc azollae*. *Plants* 13, 2707.
- Büyüktaş D, Lorberg ES, De Vries S (2026). Evolution of molecular communication in the permanent *Azolla* symbiosis. *New Phytol* 249, 1666–1674.
- Cannavò S, Bertoldi A, Valeri MC, Damiani F, Reale L, Brilli F, Paolucci F (2023). Impact of high light intensity and low temperature on the growth and phenylpropanoid profile of *Azolla filiculoides*. *Int J Mol Sci* 24, 8554.
- Carrapiço F (2010). *Azolla* as a superorganism: its implication in symbiotic studies. In: Seckbach J, Grube M, eds. *Symbioses and Stress. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, Vol 17. Dordrecht: Springer. pp. 225–241.
- Caruso D, Lusiastuti AM, Pouil S, Samsudin R, Arifin OZ, Slembrouck J (2023). Can *Azolla filiculoides* be a complementary feed resource for ecological intensification in small-scale fish farming? *Aquat Living Resour* 36, 9.
- Chander H, Kumar G (2017). A study on the potential of *Azolla pinnata* as livestock feed supplement for climate change adaptation and mitigation. *Asian J Adv Basic Sci* 5, 65–

- Chen M, Deng S, Yang Y, Huang Y, Liu C** (2012). Efficacy of oxygen-supplying capacity of *Azolla* in a controlled life support system. *Adv Space Res* **49**, 487–492.
- Collinson ME, Smith SY, van Konijnenburg-van Cittert JHA, Batten DJ, Van Der Burgh J, Barke J, Marone F** (2013). New observations and synthesis of paleogene heterosporous water ferns. *Int J Plant Sci* **174**, 350–363.
- Costarelli A, Cannavò S, Cerri M, Pellegrino RM, Reale L, Paolocci F, Pasqualini S** (2021). Light and temperature shape the phenylpropanoid profile of *Azolla filiculoides* fronds. *Front Plant Sci* **12**, 727667.
- Das M, Rahim F, Hossain Md** (2018). Evaluation of fresh *Azolla pinnata* as a low-cost supplemental feed for Thai silver barb *Barbonymus gonionotus*. *Fishes* **3**, 15.
- de Vries S, de Vries J** (2018). *Azolla*: a model system for symbiotic nitrogen fixation and evolutionary developmental biology. In: Fernández H, ed. Current Advances in Fern Research. Cham: Springer. pp. 21–46.
- Dijkhuizen LW, Brouwer P, Bolhuis H, Reichart GJ, Koppers N, Huettel B, Bolger AM, Li FW, Cheng S, Liu X, Wong GK, Pryer K, Weber A, Bräutigam A, Schluepmann H** (2018). Is there foul play in the leaf pocket? The metagenome of floating fern *Azolla* reveals endophytes that do not fix N₂ but may denitrify. *New Phytol* **217**, 453–466.
- Dohaei M, Karimi K, Rahimmalek M, Satari B** (2020). Integrated biorefinery of aquatic fern *Azolla filiculoides* for enhanced extraction of phenolics, protein, and lipid and methane production from the residues. *J Clean Prod* **276**, 123175.
- Ekman M, Tollback P, Bergman B** (2008). Proteomic analysis of the cyanobacterium of the *Azolla* symbiosis: identity, adaptation, and NifH modification. *J Exp Bot* **59**, 1023–1034.
- El Naggat S, El-Mesery HS** (2022). *Azolla pinnata* as unconventional feeds for ruminant feeding. *Bull Natl Res Cent* **46**, 66.
- FAO** (2024). The state of world fisheries and aquaculture 2024. Rome: Food and Agriculture Organization. pp. 42.
- Gates JE, Fisher RW, Goggin TW, Azrolan NI** (1980). Antigenic differences between *Anabaena azollae* fresh from the *Azolla* fern leaf cavity and free-living cyanobacteria. *Arch Microbiol* **128**, 126–129.
- Gevrek M, Samanci B, Yağmur B, Arabaci O, Özkaynak E** (2004). Studies on the adaptation of *Azolla mexicana* in the Aegean and the Mediterranean regions. *Plant Prod Sci* **7**, 50–54.
- Goala M, Bachheti A, Kumar V** (2025). A comprehensive review of recent advances in phytoremediation of wastewaters using *Azolla* species. *3 Biotech* **15**.
- Gu B, Zhang X, Lam SK, Yu Y, van Grinsven HJM, Zhang S, Wang X, Bodirsky BL, Wang S, Duan J, Ren C, Bouwman L, de Vries W, Xu J, Sutton MA, Chen D** (2023). Cost-effective mitigation of nitrogen pollution from global croplands. *Nature* **613**, 77–84.
- Güngör E, Bartels B, Bolchi G, Heeren RMA, Ellis SR, Schluepmann H** (2024). Biosynthesis and differential spatial distribution of the 3-deoxyanthocyanidins apigenidin and luteolinidin at the interface of a plant-cyanobacteria symbiosis exposed to cold. *Plant Cell Environ* **47**, 4151–4170.
- Hemalatha M, Sarkar O, Venkata Mohan S** (2019). Self-sustainable azolla-biorefinery platform for valorization of biobased products with circular-cascading design. *Chem Eng J* **373**, 1042–1053.
- Hemalatha M, Sravan JS, Min B, Venkata Mohan S** (2020). Concomitant use of *Azolla* derived bioelectrode as anode and hydrolysate as substrate for microbial fuel cell and electro-fermentation applications. *Sci Total Environ* **707**, 135851.
- Hermesen EJ, Jud NA, De Benedetti F, Gandolfo MA** (2019). *Azolla* sporophytes and spores from the Late Cretaceous and Paleocene of Patagonia, Argentina. *Int J Plant Sci* **180**, 737–754.
- Hua K, Cobcroft JM, Cole A, Condon K, Jerry DR, Mangott A, Praeger C, Vucko MJ, Zeng C, Zenger K, Strugnell JM** (2019). The future of aquatic protein: implications for protein sources in aquaculture diets. *One Earth* **1**, 316–329.

- Kollah B, Patra AK, Mohanty SR (2016). Aquatic microphylla *Azolla*: a perspective paradigm for sustainable agriculture, environment and global climate change. *Environ Sci Pollut Res* **23**, 4358–4369.
- Korsa G, Alemu D, Ayele A (2024). *Azolla* plant production and their potential applications. *Int J Agron* **2024**, 1–12.
- Kour D, Ramniwas S, Kumar S, Rai AK, Singh S, Rustagi S, Yadav AN, Ahluwalia AS (2024). *Azolla* for agro-environmental sustainability. *Vegetos* **38**, 1748–1759.
- Kour M, Khan N, Singh R, Mahajan V, Amrutkar SA, Kumar D (2020). Effect of *Azolla* (*Azolla pinnata*) supplementation on milk yield, composition and economics in crossbred HF cows. *Int J Curr Microbiol Appl Sci* **9**, 2661–2666.
- Kumar U, Nayak AK, Panneerselvam P, Kumar A, Mohanty S, Shahid M, Sahoo A, Kaviraj M, Priya H, Jambhulkar NN, Dash PK, Mohapatra SD, Nayak PK (2019). Cyanobiont diversity in six *Azolla* spp. and relation to *Azolla*-nutrient profiling. *Planta* **249**, 1435–1447.
- Li FW, Brouwer P, Carretero-Paulet L, Cheng S, de Vries J, Delaux PM, Eily A, Koppers N, Kuo LY, Li Z, Simenc M, Small I, Wafula E, Angarita S, Barker MS, Bräutigam A, dePamphilis C, Gould S, Hosmani PS, Huang YM, Huettel B, Kato Y, Liu X, Maere S, McDowell R, Mueller LA, Nierop KGJ, Rensing SA, Robison T, Rothfels CJ, Sigel EM, Song Y, Timilsena PR, Van de Peer Y, Wang H, Wilhelmsson PKI, Wolf PG, Xu X, Der JP, Schluepmann H, Wong GK, Pryer KM (2018). Fern genomes elucidate land plant evolution and cyanobacterial symbioses. *Nat Plants* **4**, 460–472.
- Liu C, Guo B, Li H, Fu Q, Li N, Lin Y, Xu G (2021). *Azolla* incorporation under flooding reduces grain cadmium accumulation by decreasing soil redox potential. *Sci Rep* **11**, 6325.
- Liu J, Xu H, Jiang Y, Zhang K, Hu Y, Zeng Z (2017). Methane emissions and microbial communities as influenced by dual cropping of *Azolla* along with early rice. *Sci Rep* **7**, 40635.
- Lydia N, Basamba TA, Nyakoojo C, Mustafa AS, Saidi N, Mutumba GM, Ssenku JE (2023). Ecological distribution and genetic diversity of *Azolla* in Uganda. *BMC Plant Biol* **23**, 1–10.
- Madeira PT, Dray FA, Tipping PW (2019). Molecular identification of *Azolla* in the Yangtze River Watershed, China. *Aquat Bot* **159**, 103149.
- Mahanthesh MT, Aparna Hebbar H, Kotresh Prasad C, Deepandita Barman, Badariprasad, PR, Narappa G, Pradeep Nag BS (2018). Impact of *Azolla* (*Azolla pinnata*) as a feed ingredient in commercial broiler production. *Int J Livest Res* **8**, 1–6.
- Manan L, Kumar K, Latha P (2017). *Azolla*-a low cost and effective feed supplement to poultry birds. *Int J Curr Microbiol Appl Sci* **6**, 3622–3627.
- Menegat S, Ledo A, Tirado R (2022). Greenhouse gas emissions from global production and use of nitrogen synthetic fertilisers in agriculture. *Sci Rep* **12**, 14490.
- Metzgar JS, Schneider H, Pryer KM (2007). Phylogeny and divergence time estimates for the fern genus *Azolla* (Salvinaceae). *Int J Plant Sci* **168**, 1045–1053.
- Mosha SS (2018). A review on significance of *Azolla* meal as a protein plant source in finfish culture. *J Aquac Res Dev* **9**, 544–550.
- Mostafa AA, Hegazy AK, Mohamed NH, Hafez RM, Azab E, Gobouri A, Saad HA, Fattah AME, Mustafa YM (2021). Potentiality of *Azolla pinnata* R. Br. for phytoremediation of polluted freshwater with crude petroleum oil. *Separations* **8**, 39.
- Muradov N, Taha M, Miranda AF, Kadali K, Gujar A, Rochfort S, Stevenson T, Ball AS, Mouradov A (2014). Dual application of duckweed and *Azolla* plants for wastewater treatment and renewable fuels and petrochemicals production. *Biotechnol Biofuels* **7**, 30.
- Naghypour D, Ashrafi SD, Gholamzadeh M, Taghavi K, Naimi-Joubani M (2018). Phytoremediation of heavy metals (Ni, Cd, Pb) by *Azolla filiculoides* from aqueous solution: a dataset. *Data Brief* **21**, 1409–1414.
- Ocampo-Ariza C, Bufford JL, Hulme PE, Champion PD, Godsoe W (2018). Strong fitness differences impede coexistence between an alien water fern (*Azolla pinnata* R. Br.) and its native congener (*Azolla rubra* R. Br.) in New Zealand. *Biol Invasions* **20**,

- 2889–2897.
- Perkins SK, Peters GA** (1993). The *Azolla-Anabaena* symbiosis: endophyte continuity in the *Azolla* life-cycle is facilitated by epidermal trichomes. *New Phytol* **123**, 53–64.
- Prokopuk MS** (2016). New record of *Azolla caroliniana* in water bodies of Kiev. *Hydrobiol J* **52**, 54–58.
- Rahmah S, Nasrah U, Lim LS, Ishak SD, Rozaini MZH, Liew HJ** (2022). Aquaculture wastewater-raised *Azolla* as partial alternative dietary protein for *Pangasius catfish*. *Environ Res* **208**, 112718.
- Ran L, Larsson J, Vigil-Stenman T, Nylander JAA, Ininbergs K, Zheng WW, Lapidus A, Lowry S, Haselkorn R, Bergman B** (2010). Genome erosion in a nitrogen-fixing vertically transmitted endosymbiotic multicellular cyanobacterium. *PLoS One* **5**, e11486.
- Ravi R, Rajendran D, Oh W D, Mat Rasat MS, Hamzah Z, Ishak IH, Mohd Amin MF** (2020). The potential use of *Azolla pinnata* as an alternative bio-insecticide. *Sci Rep* **10**, 19245.
- Rozen A, Arad H, Schönfeld M, Tel-Or E** (1986). Fructose supports glycogen accumulation, heterocysts differentiation, N₂ fixation and growth of the isolated cyanobiont *Anabaena azollae*. *Arch Microbiol* **145**, 187–190.
- Sadeghi J, Zarkami R, Sabetraftar K, Van Damme P** (2013). A review of some ecological factors affecting the growth of *Azolla* spp. *Casp J Environ Sci* **11**, 65–76.
- Safriyani E, Hasmeda M, Munandar M, Sulaiman F, Holidi H** (2020). Increasing the growth and production of irrigated rice through the integrated application of rice-duck-*azolla*. *Acta Agrobot* **73**, 22.
- Saunders RMK, Fowler K** (1993). The supraspecific taxonomy and evolution of the fern genus *Azolla* (Azollaceae). *Pl Syst Evol* **184**, 175–193.
- Saxena G, Purchase D, Mulla SI, Saratale GD, Bharagava RN** (2019). Phytoremediation of heavy metal-contaminated sites. *Rev Environ Contam Toxicol* **249**, 71–131.
- Simarmata T, Prayoga MK, Setiawati MR, Adinata K, Stöber S** (2021). Improving the climate resilience of rice farming in flood-prone areas through *Azolla* biofertilizer and saline-tolerant varieties. *Sustainability* **13**, 12308.
- Song MJ, Rizzieri YC, Li FW, Freund F, Escalona M, Toffelmier E, Miller C, Shaffer HB, Nguyen O, Marimuthu MPA, Chumchim N, Tribble C, Fairbairn CW, Seligmann W, Rothfels CJ** (2025). The genome assembly of the duckweed fern, *Azolla caroliniana*. *J Hered* **5**, 691–701.
- Song XP, Hansen MC, Potapov P, Adusei B, Pickering J, Adami M, Lima A, Zalles V, Stehman SV, Di Bella CM, Conde MC, Copati EJ, Fernandes LB, Hernandez-Serna A, Jantz SM, Pickens AH, Turubanova S, Tyukavina A** (2021). Massive soybean expansion in South America since 2000 and implications for conservation. *Nat Sustain* **4**, 786–795.
- Sood A, Uniyal PL, Prasanna R, Ahluwalia AS** (2012). Phytoremediation potential of aquatic macrophyte, *Azolla*. *Ambio* **41**, 122–137.
- Speelman EN, Van Kempen MM, Barke J, Brinkhuis H, Reichart GJ, Smolders AJ, Roelofs JG, Sangiorgi F, de Leeuw JW, Lotter AF, Sinninghe Damsté JS** (2009). The Eocene Arctic *Azolla* bloom: Environmental conditions, productivity and carbon drawdown. *Geobiology* **7**, 155–170.
- Srivastava N, Patil A, Srivastava A, Singh S, Arya M** (2023). *Azolla*: an important Biofertilizer used to enhance the crop production. *Int J Agric Stat Sci* **19**, 859–862.
- Strasburger E** (1873). Ueber *Azolla*. Jena: H. Dabis.
- Swain B, Naik P, Sahoo S, Mishra S, Kumar D** (2018). Effect of feeding of *Azolla* (*Azolla pinnata*) on the performance of white pekin laying ducks. *Int J Curr Microbiol Appl Sci* **7**, 2215–2221.
- Szczesniak E, Blachuta J, Krukowski M, Picinska-Faltynowicz J** (2009). Distribution of *Azolla filiculoides* Lam. (Azollaceae) in Poland. *Acta Soc Bot Pol* **78**, 241–246.
- Vajda V, McLoughlin S** (2005). A new Maastrichtian-Paleocene *Azolla* species from Bolivia. *Alcheringa* **29**, 305–329.
- Winstead D, Di Gioia F, Jauregui M, Jacobson M** (2024). Nutritional properties of raw

- and cooked *Azolla caroliniana* Willd, an aquatic wild edible plant. *Food Sci Nutr* **12**, 2050–2060.
- Yang Y, Yang Y, Deng S, Ying Z (2025). Role of *Azolla* in sustainable agriculture and climate resilience. *Front Plant Sci* **16**, 1661720.
- Yang YQ, Deng SF, Yang YQ, Ying ZY (2022). Comparative analysis of the endophytic bacteria inhabiting the phyllosphere of aquatic fern *Azolla* species. *BMC Microbiol* **22**, 246.
- Yao Y, Zhang M, Tian Y, Zhao M, Zeng K, Zhang B, Zhao M, Yin B (2018). *Azolla* biofertilizer for improving low nitrogen use efficiency in an intensive rice cropping system. *Field Crops Res* **216**, 158–164.
- Ye H, Yang G (2021). Effect of *Azolla imbricata* and *Spirodela polyrrhiza* on Chromium (VI) removal and power generation in a plant microbial fuel cell. *Int J Electrochem Sci* **16**, 211044.
- Zheng W, Bergman B, Chen B, Zheng S, Xiang G, Rasmussen U (2009a). Cellular responses in the cyanobacterial symbiont during its vertical transfer between plant generations in the *Azolla microphylla* symbiosis. *New Phytol* **181**, 53–61.
- Zheng W, Rang L, Bergman B (2009b). Structural characteristics of the cyanobacterium-*Azolla* symbioses. In: Pawlowski K, ed. *Prokaryotic Symbionts in Plants*. Berlin: Springer. pp. 235–263.

Advances Research in the Floating Aquatic Fern *Azolla*: Taxonomy, Symbiotic Nitrogen Fixation, and Diversified Utilization

Jing Li, Ping Zha, Guandong Shang, Rongcheng Lin*

Biotechnology Institute, Xianghu Laboratory, Hangzhou 311231, China

Abstract *Azolla* spp. is a unique floating aquatic fern that forms an obligate nitrogen-fixing symbiosis with the cyanobacterium *Nostoc azollae*, and has found extensive applications in green agricultural development and ecological and environmental governance. Through efficient nitrogen and carbon fixation, rapid biomass accumulation and bioactive metabolite synthesis, it significantly enhances its ecological adaptability and resource utilization value. *Azolla* is widely distributed in tropical, subtropical and temperate regions. Its obligate symbiosis with cyanobacteria is supported by specialized leaf cavities, and achieves efficient nitrogen fixation via carbon-nitrogen coupling. Relevant genomic and multi-omics resources have been initially established. *Azolla* has unique advantages in nutritional composition, functional metabolism and environmental adaptability, and has formed diversified application modes such as feed protein, paddy green manure, pollution remediation and biomass energy. This paper systematically reviews the taxonomic evolution, biological characteristics, molecular mechanism of symbiotic nitrogen fixation and diversified applications of *Azolla*, and proposes that future research should focus on directions including functional gene mining, germplasm innovation, anti-nutritional factor removal and large-scale production of high-value products.

Key words *Azolla*, symbiotic nitrogen fixation, feed protein, rice green manure, biomass valorization

Li J, Zha P, Shang GD, Lin RC (2026). Advances research in the floating aquatic fern *Azolla*: taxonomy, symbiotic nitrogen fixation, and diversified utilization. *Chin Bull Bot* **61**, 1–16.

* Author for correspondence. E-mail: linrongcheng@xhlab.ac.cn

(责任编辑: 白羽红)

通讯作者简介

林荣呈, 研究员, 博士生导师。国家杰出青年科学基金获得者, 湘湖实验室(农业浙江省实验室)植物光生物转化团队首席科学家。长期从事植物光合作用与光生物学研究。发表论文 100 余篇, 获授权专利 13 件。现任中国植物生理与分子生物学学会常务理事, 中国植物学会理事。