

引用格式:

王晓辉, 石兆勇, 张梦歌, 杨爽, 张梦汉. 不同菌根类型植物生物量分配对干旱的响应[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2023, 49(4): 412–420.

WANG X H, SHI Z Y, ZHANG M G, YANG S, ZHANG M H. Drought-induced biomass allocation responses in different types of mycorrhizal plants[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2023, 49(4): 412–420.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



## 不同菌根类型植物生物量分配对干旱的响应

王晓辉<sup>1</sup>, 石兆勇<sup>1,2,3\*</sup>, 张梦歌<sup>1</sup>, 杨爽<sup>1</sup>, 张梦汉<sup>1</sup>

(1.河南科技大学农学院, 河南 洛阳 471023; 2.河南省乡村人居环境工程中心, 河南 洛阳 471023; 3.洛阳市共生微生物与绿色发展重点实验室, 河南 洛阳 471023)

**摘 要:** 基于干旱对全球植物生物量分配影响的数据库, 选择丛枝菌根(AM)、外生菌根(ECM)和二者兼生型菌根(AM+ECM)3 种最常见的菌根类型, 研究 3 种菌根类型植物应对干旱时各器官生物量分配的变化, 采用一般线性模型模拟分析器官间的相对生长速率, 探索不同菌根类型植物生物量分配对干旱的响应。结果表明: 在干旱条件下, AM 和 AM+ECM 植物根系生物量( $M_R$ )的分配率分别增加了 8.2%和 7.6%, 而 ECM 植物对  $M_R$  的分配则无显著变化; 干旱导致 AM 植物茎生物量( $M_S$ )分配率降低了 7.7%, ECM 和 AM+ECM 植物对  $M_S$  的分配则无显著变化; 干旱使得 AM+ECM 植物和 ECM 植物叶生物量( $M_L$ )的分配率分别下降了 9.4%和 6.5%, AM 植物  $M_L$  则无显著变化; 不同菌根类型植物遭受干旱时, AM 和 AM+ECM 植物根、茎、叶的生物量积累速率依次降低, ECM 植物茎、叶、根的生物量积累速率依次降低; 不同菌根类型植物对干旱响应的策略不同, AM 植物通过降低茎和生殖器官的生物量分配来提高对根的生物量分配; AM+ECM 植物则更倾向于通过降低叶片生物量的分配来增加对根系的分配; ECM 植物则仅仅是降低了叶片的生物量, 根和茎生物量无显著变化。在考虑植物对干旱响应策略时, 菌根应是重要的考虑因素。

**关 键 词:** 植物; 丛枝菌根; 外生菌根; 干旱; 生物量分配; 生物量积累速率

中图分类号: S423.4

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2023)04-0412-09

## Drought-induced biomass allocation responses in different types of mycorrhizal plants

WANG Xiaohui<sup>1</sup>, SHI Zhaoyong<sup>1,2,3\*</sup>, ZHANG Mengge<sup>1</sup>, YANG Shuang<sup>1</sup>, ZHANG Menghan<sup>1</sup>

(1.College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471023, China; 2.Henan Rural Human Settlements Engineering Center, Luoyang, Henan 471023, China; 3.Luoyang Key Laboratory of Symbiosis Microorganisms and Green Development, Luoyang, Henan 471023, China)

**Abstract:** Utilizing a global database detailing the impact of drought on plant biomass allocation, this study focused on the three most prevalent types: arbuscular mycorrhiza(AM), ectomycorrhiza(ECM) and amphigenetic mycorrhiza (AM+ECM). The goal was to explore alterations in organ-specific biomass allocation in these mycorrhizal plants in response to drought. Employing a general linear model, the relative growth rate among organs was simulated and analyzed, shedding light on how different mycorrhizal plants adjust their biomass allocation in reaction to drought. The results revealed that under drought conditions, the allocation of root biomass( $M_R$ ) increased by 8.2% for AM plants and 7.6% for AM+ECM plants, while ECM plants exhibited no significant change in the allocation of  $M_R$ . The allocation of stem biomass( $M_S$ ) decreased by 7.7% for AM plants under drought condition, but remained constant for ECM and AM+ECM plants. The allocation of leaf

收稿日期: 2022-11-07

修回日期: 2023-07-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171620、31670499); 河南省科技攻关项目(192102110128); 大学生科研训练计划项目 (202010464067、2020337)

作者简介: 王晓辉(1997—), 男, 河南濮阳人, 硕士研究生, 主要从事菌根生态学研究, 583715505@qq.com; \*通信作者, 石兆勇, 博士, 教授, 主要从事菌根学研究, shizy1116@126.com

biomass( $M_L$ ) experienced a decrease of 9.4% for AM+ECM plants and 6.5% for ECM plants under drought, while  $M_L$  of AM plants remained relatively stable. When subjected to drought, the biomass accumulation rates of roots, stems and leaves followed a decreasing pattern for AM and AM+ECM plants. Conversely, ECM plants witnessed a decreasing accumulation pattern for stems, leaves and roots. The strategies employed by different mycorrhizal plants in response to drought diverge: AM plants increased roots biomass by decreasing the biomass allocation of stems and reproductive organs, AM+ECM plants prioritized augmenting root biomass through diminished leaf biomass allocation, and ECM plants solely decreased the biomass of leaves with minimal changes in the biomass of roots and stems. Consequently, mycorrhiza emerges as a pivotal factor when contemplating plant response strategies to drought.

**Keywords:** plant; arbuscular mycorrhiza; ectomycorrhiza; drought; biomass allocation; biomass accumulation rate

植物可通过改变生物量在各器官间的分配来应对生存环境的变化<sup>[1]</sup>。干旱是限制植物生长发育的生境因子之一,可影响植物生物量的分配<sup>[2-4]</sup>。菌根作为生态系统中广泛分布的植物根系-真菌互惠共生体,可以促进宿主植物生物量的积累<sup>[5]</sup>,改变植物对各器官生物量的分配<sup>[6]</sup>,提高宿主植物对干旱的抵抗力和耐受性。相关研究表明,菌根与植物的共生作用可以增加植物生物量,以更好地响应全球气候变化<sup>[7]</sup>,在干旱环境下,受菌根影响,宿主植物的生物量可提高 7%~19%<sup>[8]</sup>。除了生物量积累外,菌根还可以通过调节生物量在植物各器官间的分配来应对环境胁迫<sup>[9]</sup>。相关研究<sup>[10]</sup>表明,菌根与小麦的共生关系改变了小麦在热胁迫下的养分分配,把更多的养分输送给籽粒。

不同类型菌根的生态功能存在着显著差异<sup>[11]</sup>。丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)和外生菌根(ectomycorrhiza, ECM)作为最常见的菌根类型,在生态系统中的功能受到广泛关注<sup>[12]</sup>。石兆勇等<sup>[13]</sup>研究表明,AM 类型植物和 ECM 植物的森林净初级生产力存在着显著差异。COURTY 等<sup>[14]</sup>研究表明,AM 植物和 ECM 植物的产量受菌根类型的调控。KARIMAN 等<sup>[15]</sup>的研究结果表明,AM 真菌、ECM 真菌和 AM+ECM 对宿主植物地上部生物量的促进作用存在显著差异。也有研究表明,AM 真菌与植物共生后,可以显著提高宿主植物的根系生物量和植株总生物量<sup>[16]</sup>,而 ECM 真菌虽然也可以改善宿主植物的根系生物量积累,但对宿主植物的总生物量无显著影响<sup>[17]</sup>。由此可见,AM 和 ECM 对宿主植物及其各器官生长的影响并不相同<sup>[18]</sup>。

干旱是生态系统中最常见的环境胁迫因子之一<sup>[19]</sup>。研究<sup>[2-4]</sup>证明植物会通过改变生物量分配的策略来应对干旱。菌根真菌作为自然界中长期广泛存在的微生物之一,在植物面对干旱时发挥了积极

作用<sup>[5-7]</sup>。本研究基于 EZIZ 等<sup>[20]</sup>发表的“干旱对全球植物生物量分配的影响数据库”,研究 3 种菌根类型植物应对干旱时各器官生物量分配的变化,分析不同类群植物(木本植物/草本植物、野生植物/作物、多年生植物/一年生植物)各器官对干旱的响应,采用一般线性模型模拟分析器官间的相对生长速率,以期阐明不同类型菌根植物对干旱的适应策略。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据来源与编辑

本研究数据来自于 EZIZ 等<sup>[20]</sup>发表的干旱对全球植物生物量分配影响的 Meta 分析数据库(<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ece3.3630>)。该数据库包含干旱与对照条件下植物根系生物量、茎生物量、叶生物量和生殖器官生物量,其地域范围涵盖全球。参照 YANG 等<sup>[21]</sup>和 VARGAS 等<sup>[22]</sup>对植物菌根类型的确定方法,对数据库中的植物在种水平上确定了其菌根类型,从而建立了“干旱对全球不同菌根类型植物生物量分配影响”的新数据库。新数据库包含了植物名称、菌根类型、干旱和对照条件不同器官(根、茎、叶和生殖器官)的生物量、植物类型(木本植物/草本植物、野生植物/作物、多年生植物/一年生植物)等信息,具体数据量列于表 1。基于新建立的数据库,分析了干旱胁迫下丛枝菌根(AM)、外生菌根(ECM)和二者兼生型菌根(AM+ECM)类型植物根、茎、叶和生殖器官生物量的变化情况。将 3 种菌根类型植物分成不同植物类群(草本植物/木本植物、一年生植物/多年生植物、野生植物/作物),分析不同类群植物受干旱影响时生物量分配的变化情况。为了探明生物量分配变化的机制,挑选 6 种植物类群中同时含有 3 种菌根类型的植物类群,采用一般线性模型模拟并分析了全球植物、木本植物、多年生植物和野生植物各

器官间的生物量积累速率的关系。

表 1 3 种菌根类型植物各器官的生物量样本数

Table 1 The biomass data of organs of three types of mycorrhizal plants

植物类型	生物量样本数			
	根	茎	叶	生殖器官
丛枝菌根植物	733	459	551	289
外生菌根植物	46	36	35	0
兼生型菌根植物	100	73	74	0

每个样本包含干旱和对照条件下的 2 组生物量数据。

## 1.2 数据分析

基于干旱条件下不同菌根类型植物根、茎、叶生物量分配的变化,采用对数化响应比(lnA)分析干旱对生物量的总体影响,响应比(A)和响应比的方差(v)根据文献[20]的方法进行计算。lnA 的 Meta 分析运用 Metafor 程序包,采用 lnA 的平均值以及平均值的权重值进行模拟计算,95%的置信区间中不包括 0,则认为该模拟试验具有统计学意义;lnA<0,则认为是负效应;lnA>0,则认为是正效应。

lnA 的 Meta 分析结果采用 GraphPad Prism 8.0(<https://www.rjsos.com/search?s=prism>)进行绘图。

干旱条件下不同菌根类型植物各器官的生物量积累速率(n)采用以下公式计算:

$$n = \frac{\overline{y_d} - \overline{y_c}}{D} \quad (1)$$

式中:  $\overline{y_d}$  为干旱条件下植物器官生物量的分配值均值;  $\overline{y_c}$  为对照条件下植物器官生物量的分配值均值; D 为处理天数。

植物 2 个器官间的生物量积累速率关系采用一般线性模型方程进行模拟,线性模型的斜率表征着植物遭受干旱时 2 种植物器官间的相对生长速率,当线性模拟的决定系数  $R^2>0.3$  时,表明结果具有统计学意义。若一般线性模型的斜率大于 1,则表明 Y 轴表述的器官的生长速率大于 X 轴表述的器官的生长速率;若一般线性模型的斜率小于 1,则表明 X 轴表述的器官的生长速率大于 Y 轴表述的器官的生长速率。不同菌根类型植物间斜率的差异性采用 GraphPad Prism 8.0 进行分析和绘图。若不同菌根类型植物间斜率差异不显著,则表明参与比较的 2 种菌根植物的 2 种器官的相对生长速率相同;反之,则表明参与比较的 2 种菌根植物的 2 种器官的相对生长速率不同。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱对不同菌根类型植物器官生物量分配的影响

不同菌根类型植物各器官生物量对干旱的响应比 lnA 的 Meta 分析结果(图 1)表明:受干旱影响,AM 植物和 AM+ECM 植物对根系生物量( $M_R$ )的分配率分别显著升高了 8.2%( $P<0.0001$ )和 7.6%( $P=0.0147$ ),ECM 植物对  $M_R$  的分配则无显著变化( $P=0.1119$ );对叶生物量( $M_L$ )而言,AM+ECM 和 ECM 植物对  $M_L$  的分配率分别显著降低了 9.4%( $P=0.0015$ )和 6.5%( $P=0.0489$ ),而 AM 植物则无显著变化( $P=0.8136$ );AM 植物对茎生物量( $M_S$ )的分配率显著减少 7.7%( $P<0.0001$ ),AM+ECM 和 ECM 植物对  $M_S$  的分配则无显著变化(P 值分别为 0.7553 和 0.4556);AM 植物对生殖器官生物量( $M_E$ )的分配率显著降低了 7.2%( $P<0.0001$ )。

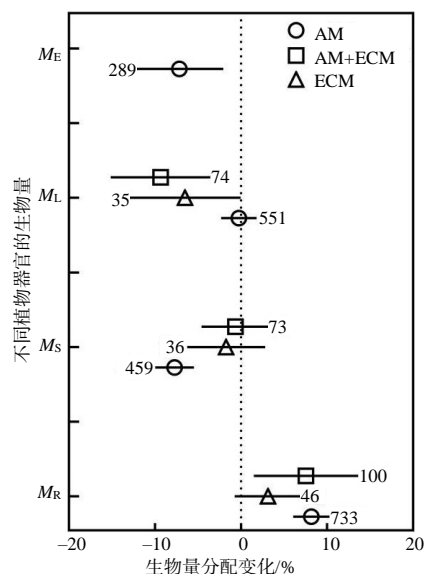


图 1 干旱条件下不同菌根类型植物器官的生物量变化

Fig.1 Changes of organ biomass of different types of mycorrhizal plants under drought condition

进一步将植物分为草本植物与木本植物、多年生植物与一年生植物、野生植物与作物,根据植物器官生物量对干旱的响应比 lnA 的 Meta 分析结果,分析相同菌根类型不同植物类群的植物和相同植物类群不同菌根类型的植物的根、茎、叶 3 个器官的生物量分配情况。

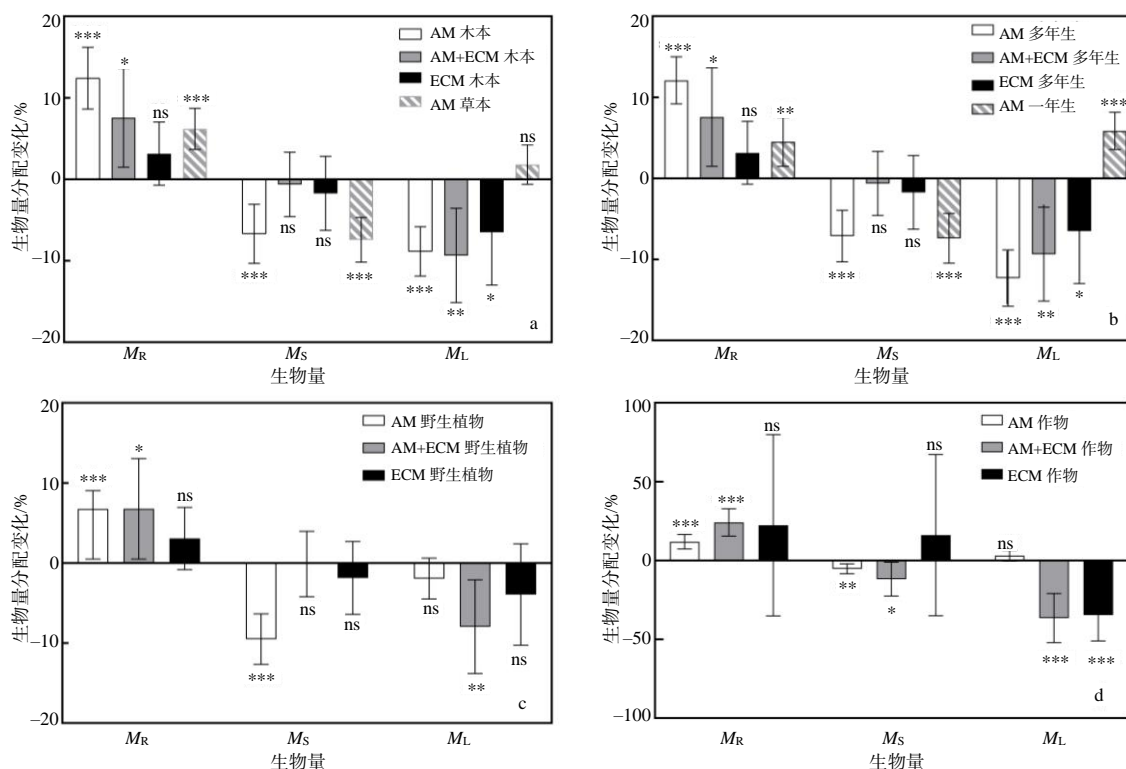
从图 2-a 可以看出,干旱条件下 AM、AM+ECM 和 ECM 3 种菌根类型木本植物对  $M_L$  的分配率均显著降低,分别为 8.9%、9.4%和 6.5%,而 AM 草本

植物对  $M_L$  的分配则无显著变化。受干旱影响 AM 木本植物和 AM 草本植物对  $M_S$  的分配率分别下降了 6.7% 和 7.4%，而 AM+ECM 和 ECM 木本植物对  $M_S$  的分配则无显著变化。干旱条件下 AM 木本植物、AM+ECM 木本植物和 AM 草本植物对  $M_R$  的分配率分别增加了 12.4%、7.6% 和 6.2%；而 ECM 木本植物的  $M_R$  则无显著变化。

从图 2-b 可以看出，受干旱影响，AM 多年生植物对  $M_L$  的分配率显著降低 12.3%，而 AM 一年生植物对  $M_L$  的分配率则显著增加 5.9%。AM 多年生和一年生植物对  $M_R$  的分配率分别提高了 12.1% 和 4.5%，对  $M_S$  的分配率则分别下降了 7.1% 和 7.4%。AM+ECM 多年生植物对  $M_S$  的分配不变，但对  $M_L$  的分配率下降 9.4%，对  $M_R$  的分配率增加 7.6%。ECM 木本植物受干旱影响生物量分配变化较小， $M_R$  与  $M_S$  无显著变化，对  $M_L$  的分配率下降 6.5%。

从图 2-c、图 2-d 可以看出，受干旱影响，AM

野生植物与 AM 作物都对  $M_R$  的分配率增加，分别增加了 6.8% 和 11.9%，对  $M_S$  的分配率分别降低 9.5% 和 5.3%，对  $M_L$  的分配无显著变化。干旱条件下，AM+ECM 野生植物与 AM+ECM 作物对  $M_R$  的分配率分别增加 6.8% 和 15.5%，对  $M_L$  的分配率分别降低 8.0% 和 36.6%；AM+ECM 的野生植物对  $M_S$  的分配不变，而 AM+ECM 的作物对  $M_S$  的分配率则下降了 11.8%。受干旱影响，ECM 野生植物与 ECM 作物都对  $M_R$  和  $M_S$  的分配不变，ECM 作物对  $M_L$  的分配率降低 34.6%，ECM 野生植物对  $M_L$  的分配不变。在野生植物范畴中，AM 植物对  $M_S$  的分配下降，对  $M_R$  的分配增加；AM+ECM 植物对  $M_L$  的分配下降，对  $M_R$  的分配增加；ECM 植物各器官生物量的分配无显著变化。AM 作物受干旱影响，对  $M_R$  的分配增加，对  $M_S$  的分配减少；而 AM+ECM 作物则对  $M_S$  和  $M_L$  的分配都减少，对  $M_R$  的分配增加；ECM 作物仅  $M_L$  分配对干旱表现出了显著减少的情况。



a 木本植物与草本植物；b 多年生植物与一年生植物；c 野生植物；d 作物。“\*\*\*”“\*\*”“\*”分别示 0.001、0.01、0.05 水平下差异有统计学意义；“ns”示差异无统计学意义。

图 2 干旱条件下不同植物类群中各个菌根类型植物器官生物量分配的变化

Fig.2 Changes of organ biomass of different types of mycorrhizal plants in different plant groups under drought conditions

2.2 不同菌根类型植物茎与根系生物量变化的关系

受干旱影响,不同菌根类型植物茎生物量的积累速率相对于根生物量的积累速率存在差异。对于全球植物而言,AM、AM+ECM 和 ECM 植物的根生物量每积累 1 g,茎生物量相对应的积累量分别为 0.45、0.50、2.47 g;在木本植物范畴中,3 种菌

根类型植物的根生物量每积累 1 g,茎生物量相对应的积累量分别为 0.60、0.50、2.47 g;在多年生植物与野生植物范畴里,3 种菌根类型植物的根生物量每积累 1 g,茎生物量相对应的积累量分别为 0.43、0.50、2.47 g(图 3)。

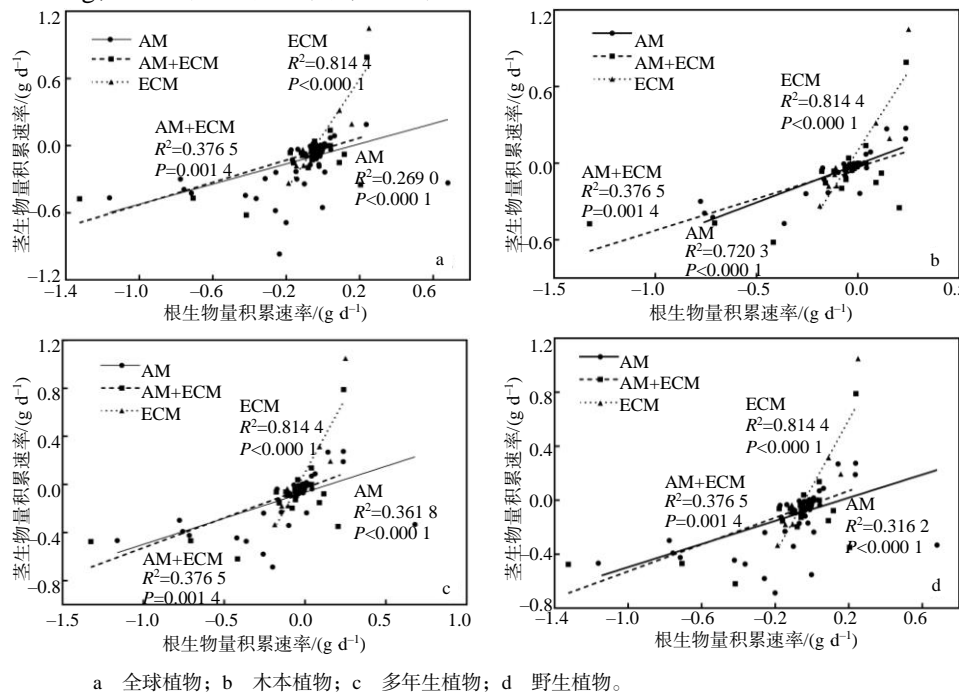


图 3 干旱条件下不同菌根类型植物茎与根系生物量积累速率的关系

Fig.3 The relationship between stem and root biomass accumulation rate of different types of mycorrhizal plants under drought conditions

从表 2 可以看出,受干旱影响,在 4 种植物类群中,ECM 植物茎生物量的积累速率相对于根生物量的积累速率与 AM 植物、AM +ECM 植物均存在显著差异;AM 与 AM+ECM 的植物面对干旱环境,根生物量的积累速率大于茎生物量的积累速率,而 ECM 植物茎生物量的积累速率大于根生物量的积累速率。

表 2 干旱条件下不同菌根类型植物茎相对于根系生物量的积累速率比值

Table 2 Biomass accumulation rate of stems relative to roots of different types of mycorrhizal types in response to drought

菌根类型	积累速率比值			
	全球植物	木本植物	多年生植物	野生植物
AM	0.45b	0.60b	0.43b	0.43b
AM+ECM	0.50b	0.50b	0.50b	0.50b
ECM	2.47a	2.47a	2.47a	2.47a

同列数据不同字母示不同菌根类型植物间的差异有统计学意义 ( $P<0.05$ )。

2.3 不同菌根类型植物叶与根系生物量变化的关系

对全球植物而言,干旱条件下 AM、AM+ECM 和 ECM 等 3 种菌根类型的植物根生物量每积累 1 g,叶生物量相对积累量分别为 0.45、0.31、1.47 g;木本植物类群中,受干旱影响,3 种菌根类型植物根生物量每积累 1 g,叶生物量的相对积累量分别为 0.43、0.31、1.47 g;在多年生植物类群中,干旱条件下 3 种菌根类型植物根生物量每积累 1 g,叶生物量的相对积累量分别为 0.49、0.31、1.47 g;野生植物受干旱影响,3 种菌根类型植物根生物量每积累 1 g,叶生物量的相对积累量分别为 0.49、0.31、1.47 g(图 4)。

从表 3 可以看出,干旱条件下全球植物和木本植物中,ECM 植物叶生物量相对于根生物量的积累速率,与其他 2 种菌根类型植物均存在显著差异,而 AM 植物和 AM+ECM 植物叶生物量相对于根生物量的积累速率没有显著差异。3 种菌根类型

的多年生植物和野生植物中，叶生物量相对根生物量的积累速率均存在显著差异。AM 与 AM+ECM 植物面对干旱环境时，根生物量的积累

速率大于叶生物量的积累速率；而 ECM 植物刚好相反，单位时间叶生物量的积累量大于同等时间内根生物量的积累量。

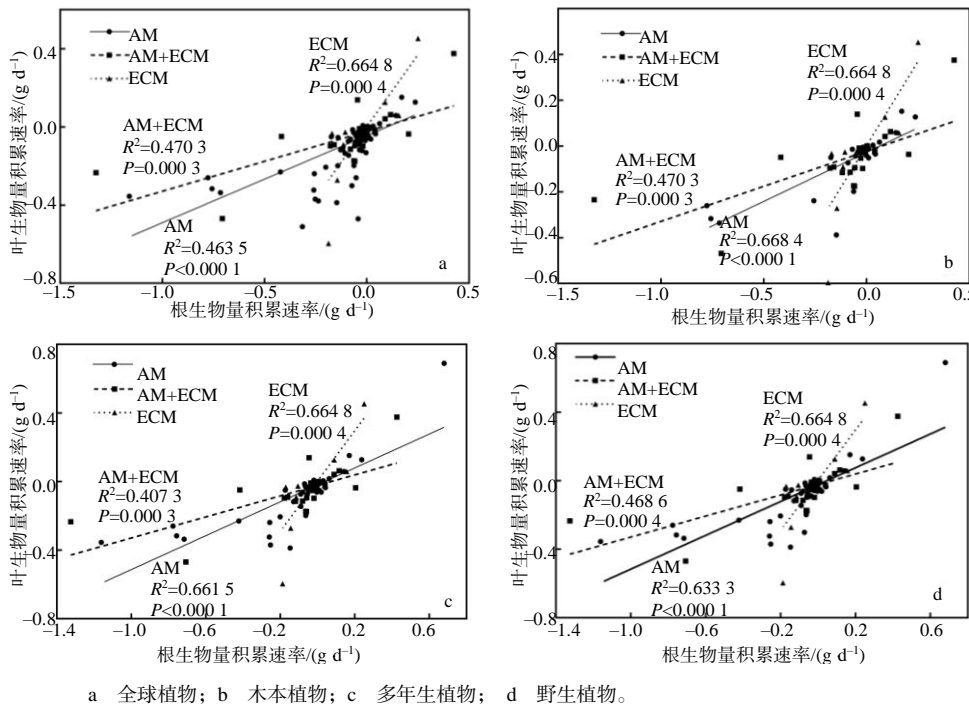


图 4 干旱条件下不同菌根类型植物叶与根系生物量积累速率的关系

Fig.4 The relationship between leaf and root biomass accumulation rate of different types of mycorrhizal plants under drought conditions

表 3 干旱条件下不同菌根类型植物叶相对于根系生物量的积累速率比值

Table 3 Biomass accumulation rate of leaves relative to roots in response to drought in different types of mycorrhizal plants

菌根类型	积累速率比值			
	全球植物	木本植物	多年生植物	野生植物
AM	0.45b	0.43b	0.49b	0.49b
AM+ECM	0.31b	0.31b	0.31c	0.31c
ECM	1.47a	1.47a	1.47a	1.47a

同列数据不同字母表示不同菌根类型植物间的差异有统计学意义 ( $P < 0.05$ )。

2.4 不同菌根类型植物叶与茎生物量变化的关系

在全球植物范畴中,干旱条件下AM、AM+ECM 和 ECM 等 3 种菌根类型植物每分配 1 g 生物量给茎,相对分配给叶的生物量分别为 0.23、0.26、0.63 g;在木本植物中,3 种菌根类型植物茎生物量每积累 1 g,叶生物量的相对积累量为 0.65、0.26、0.63 g;在多年生植物范畴里,AM+ECM 和 ECM 类型植物茎生物量每积累 1 g,叶生物量相对积累量则为 0.26、0.63 g,AM 植物的茎生物量和叶生物量的相

对积累速率的差异不显著;AM+ECM 和 ECM 类型的野生植物每分配 1 g 生物量给茎,相对分配给叶的生物量分别为 0.26、0.51 g,AM 野生植物的茎生物量和叶生物量的相对积累速率的差异不显著(图 5)。

从表 4 可以看出,观察不同菌根类型全球植物叶相对于茎的生长速率发现,AM 植物与 AM+ECM 植物的叶相对于茎的生长速率没有显著差异,而与 ECM 植物存在着显著差异,AM+ECM 植物的叶相对于茎的生长速率也与 ECM 植物存在显著差异。在木本植物类群里,AM+ECM 植物与另外 2 种菌根类型植物均存在显著差异,而 AM 植物与 ECM 植物的叶生物量相对于茎生物量的积累速率差异不显著。AM+ECM 多年生植物的叶相对于茎的生长速率与 ECM 多年生植物的叶相对于茎的生长速率有着显著差异。在野生植物范畴内,AM+ECM 和 ECM 类型植物之间的叶生物量随茎生物量的积累速率的变化无显著差异。研究发现,除去 AM 野生植物和 AM 的多年生植物之外,3 种菌根类型植物面对干旱环境胁迫,茎的生长速率均大于叶的生长速率。

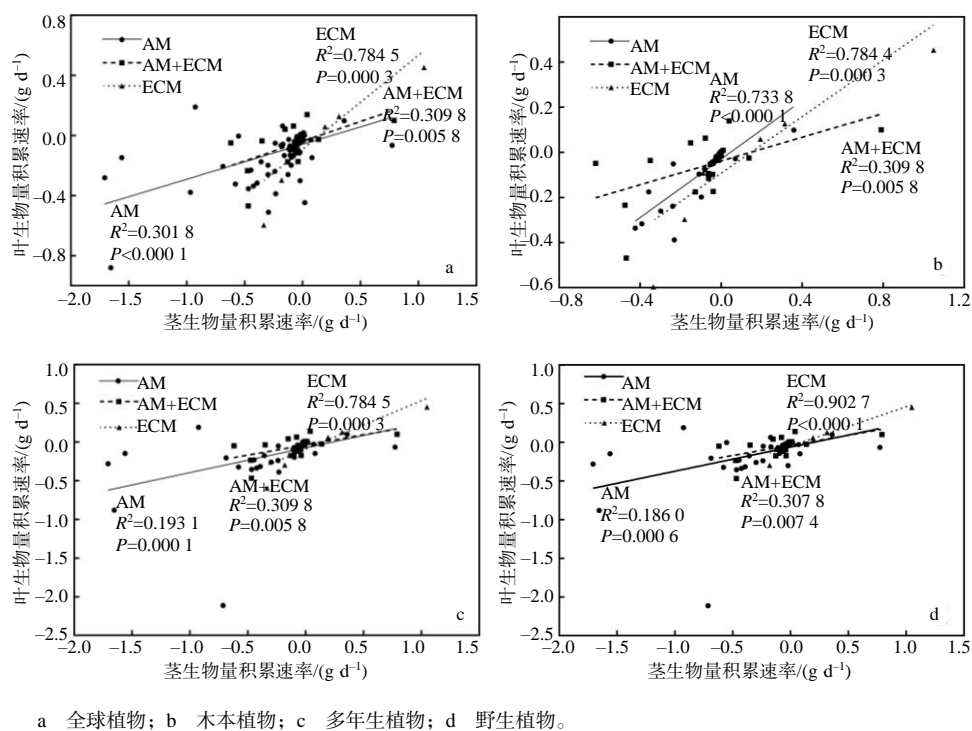


图5 干旱条件下不同菌根类型植物叶与茎生物量积累速率的关系

Fig.5 The relationship between leaf and root biomass accumulation rate of different types of mycorrhizal plants under drought conditions

表 4 干旱条件下不同菌根类型植物叶相对于茎的生物量的积累速率比值

Table 4 Biomass accumulation rates of leaves relative to stems in response to drought in different types of mycorrhizal plants

菌根类型	积累速率比值			
	全球植物	木本植物	多年生植物	野生植物
AM	0.23b	0.65a	—	—
AM+ECM	0.26b	0.26b	0.26b	0.26
ECM	0.63a	0.63a	0.63a	0.51

同列数据不同字母示不同菌根类型植物间的差异有统计学意义 ( $P<0.05$ )。

3 结论与讨论

菌根作为生态系统中重要的组成成分，能与绝大多数维管束植物形成共生关系，可以促进宿主植物的生长发育，提高对环境的适应能力<sup>[23]</sup>，但不同类型的菌根在生态系统中发挥的功能不同<sup>[24-26]</sup>。本研究结果表明，在植物通过各器官生物量的分配变化来适应干旱环境的过程中，AM、AM+ECM 和 ECM 植物的各器官生物量分配也存在着不同的差异。AM 与 AM+ECM 植物受干旱影响，对根生物量的分配显著增加，其原因可能是植物与 AM 真菌共生后，受菌根作用的影响，宿主植物增加对根系的资源投资<sup>[27]</sup>，从而加强植株的抗旱能力。ECM

植物受干旱影响，对叶生物量的分配显著下降，原因可能是与 ECM 共生的植物大多数是木本植物<sup>[28]</sup>，木本植物遭受干旱时，宿主植物会减少对叶生物量的投资<sup>[29]</sup>，从而降低植株体内的水分流失。

本研究中，受干旱胁迫的影响，全球植物生物量分配的变化随着菌根类型的不同而存在差异，这可能是在植物生长发育过程中，不同类型的菌根对宿主植物器官的生长具有不同的影响<sup>[18]</sup>。研究表明，遭受环境胁迫时，受 AM 真菌的影响，宿主植物根生物量提高 5.60 倍，而地上部生物量仅提高 2.50 倍<sup>[30]</sup>；而关于 ECM 对植物生物量影响的研究则表明，菌根作用使得宿主植物地下部分生物量提高 2.50 倍，地上部分生物量提高 2.07 倍<sup>[31]</sup>。可见，在植物生长发育过程中，不同类型的菌根对宿主植物器官生物量的影响存在着差异。另外，受干旱影响，不同菌根类型植物生物量分配的差异也可能与器官间生物量相对积累速率有关，AM 与 AM+ECM 植物受干旱影响，会优先积累根生物量，其后依次是茎生物量、叶生物量；而 ECM 植物则是茎生物量和叶生物量的积累速率大于根生物量的积累速率。

本研究中，AM 木本植物受干旱影响对叶生物量的分配降低，而 AM 草本植物对叶生物量的分配无显著变化，究其原因可能与 AM 对草本植物和木

本植物根系的促进吸收能力不同有关。KHALVATI 等<sup>[32]</sup>研究表明,草本植物大麦根系吸收的水分中有 4.0% 是由 AM 真菌菌丝贡献的;而张中峰等<sup>[33]</sup>的研究则表明,AM 真菌菌丝对本本植物青冈栎水分吸收的贡献仅有 2.2%。

本研究结果显示,ECM 木本植物生物量分配对干旱的敏感程度较低,而 AM+ECM 与 AM 木本植物生物量分配对干旱的响应更强烈,其原因可能是不同类型菌根对木本植物生长发育的促进强度不同。研究<sup>[34]</sup>表明,在重度干旱下,AM 与 AM+ECM 使得宿主植物的总生物量积累显著增加,而受 ECM 的影响,该种宿主植物总生物量积累的增幅较小。

本研究中的全球植物受到干旱影响,AM 与 AM+ECM 植物根生物量的积累速率较快,而 ECM 植物根生物量的积累速率较慢。这可能是因为植物和菌根在共同参与碳循环的过程中,AM 真菌主要影响的是植物生物量中的碳库,而 ECM 真菌主要影响的是土壤碳库<sup>[35]</sup>。

#### 参考文献:

- [1] 张超凡,燕红,潘丽铭,等. 不同水盐条件对三江蕨草生长和生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(16): 6580–6587.
- [2] 张文科,宋程威,魏冬峰,等. 丛枝菌根对干旱胁迫下油用牡丹幼苗光化学活性的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2021, 47(5): 523–529.
- [3] HANSLIN H M, BISCHOFF A, HOVSTAD K A. Root growth plasticity to drought in seedlings of perennial grasses[J]. Plant and Soil, 2019, 440(1/2): 551–568.
- [4] GALMÉS J, CIFRE J, MEDRANO H, et al. Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms[J]. Oecologia, 2005, 145(1): 21–31.
- [5] ABBASPOUR H, SAEIDI S S, AFSHARI H, et al. Tolerance of Mycorrhiza infected Pistachio(*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(7): 704–709.
- [6] 林双双,孙向伟,王晓娟,等. 我国菌根学研究进展及其应用展望[J]. 草业学报, 2013, 22(5): 310–325.
- [7] KIVLIN S N, EMERY S M, RUDGERS J A. Fungal symbionts alter plant responses to global change[J]. American Journal of Botany, 2013, 100(7): 1445–1457.
- [8] AZMAT R, MOIN S, SALEEM A, et al. New prospective for enhancement in bioenergy resources through fungal engineering[J]. Recent Patents on Biotechnology, 2017, 12(1): 65–76.
- [9] WATTS-WILLIAMS S J, PATTI A F, CAVAGNARO T R. Arbuscular mycorrhizas are beneficial under both deficient and toxic soil zinc conditions[J]. Plant and Soil, 2013, 371(1/2): 299–312.
- [10] CABRAL C, RAVNSKOV S, TRINGOVSKA I, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi modify nutrient allocation and composition in wheat(*Triticum aestivum* L.) subjected to heat-stress[J]. Plant and Soil, 2016, 408(1/2): 385–399.
- [11] AVERILL C, TURNER B L, FINZI A C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage[J]. Nature, 2014, 505: 543–545.
- [12] 冯欢,蒙盼盼,豆青,等. 菌根真菌与植物共生营养交换机制研究进展[J]. 应用生态学报, 2019, 30(10): 3596–3604.
- [13] 石兆勇,刘德鸿,王发园,等. 菌根类型对森林树木净初级生产力的影响[J]. 生态环境学报, 2012, 21(3): 404–408.
- [14] COURTNEY P E, SMITH P, KOEGEL S, et al. Inorganic nitrogen uptake and transport in beneficial plant root-microbe interactions[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2015, 34(1/2/3): 4–16.
- [15] KARIMAN K, BARKER S J, FINNEGAN P M, et al. Dual mycorrhizal associations of jarrah(*Eucalyptus marginata*) in a nurse-pot system[J]. Australian Journal of Botany, 2012, 60(8): 661–668.
- [16] LIU L, LI D, MAY L, et al. Combined application of arbuscular mycorrhizal fungi and exogenous melatonin alleviates drought stress and improves plant growth in tobacco seedlings[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2021, 40(3): 1074–1087.
- [17] 董慧,杨立学. 落叶松人工林土壤对红皮云杉和青海云杉幼苗生长的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(10): 3199–3205.
- [18] WANG C G, CHEN Z, YIN H, et al. The responses of forest fine root biomass/necromass ratio to environmental factors depend on mycorrhizal type and latitudinal region[J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2018, 123(5): 1769–1788.
- [19] GAO J B, JIAO K W, WU S H, et al. Past and future effects of climate change on spatially heterogeneous vegetation activity in China[J]. Earth's Future, 2017, 5(7): 679–692.
- [20] EZIZ A, YAN Z B, TIAN D, et al. Drought effect on plant biomass allocation: a meta-analysis[J]. Ecology and Evolution, 2017, 7(24): 11002–11010.
- [21] YANG S, SHI Z Y, ZHANG M H, et al. Stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in shrub organs linked closely with mycorrhizal strategy in Northern China[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 687347.
- [22] VARGAS R, BALDOCCHI D D, QUEREJETA J I, et al. Ecosystem CO<sub>2</sub> fluxes of arbuscular and ectomycorrhizal dominated vegetation types are differentially influenced by precipitation and temperature[J]. New Phytologist,



- 2010, 185(1): 226–236.
- [23] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal Symbiosis[M]. 3rd ed. Amsterdam: Academic Press, 2008.
- [24] LIN G G, CRAIG M E, JO I, et al. Mycorrhizal associations of tree species influence soil nitrogen dynamics via effects on soil acid-base chemistry[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2022, 31(1): 168–182.
- [25] AVERILL C, BHATNAGAR J M, DIETZE M C, et al. Global imprint of mycorrhizal fungi on whole-plant nutrient economics[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(46): 23163–23168.
- [26] ZHANG H Y, LYU X T, HARTMANN H, et al. Foliar nutrient resorption differs between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal trees at local and global scales[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(7): 875–885.
- [27] PIOTROWSKI J S, DENICH T, KLIRONOMOS J N, et al. The effects of arbuscular mycorrhizas on soil aggregation depend on the interaction between plant and fungal species[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 365–373.
- [28] ONGUENE N, KUYPER T. Importance of the ectomycorrhizal network for seedling survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon[J]. *Mycorrhiza*, 2002, 12(1): 13–17.
- [29] 刘辰宇, 马蕊, 罗文静, 等. 保水剂用量对胡杨幼苗生长、光合特性和抗逆生理的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2022, 44(3): 36–44.
- [30] 屈明华, 俞元春, 王佳, 等. 喀斯特土壤条件下丛枝菌根真菌侵染对任豆幼苗生物量分配和根系结构特征的影响[J]. *生态学杂志*, 2021, 40(3): 766–776.
- [31] 王秀丽, 柳昱旻, 高润梅. 外生菌根真菌对干旱条件下油松幼苗生长的影响[J]. *中国水土保持科学*, 2019, 17(2): 70–76.
- [32] KHALVATI M A, HU Y, MOZAFAR A, et al. Quantification of water uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae and its significance for leaf growth, water relations, and gas exchange of barley subjected to drought stress[J]. *Plant Biology*, 2005, 7(6): 706–712.
- [33] 张中峰, 张金池, 徐广平, 等. 接种菌根真菌对青冈栎水分吸收的贡献[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(8): 2285–2292.
- [34] 张中峰, 张金池, 黄玉清, 等. 接种菌根真菌对青冈栎幼苗耐旱性的影响[J]. *生态学报*, 2016, 36(11): 3402–3410.
- [35] SOUDZILOVSKAIA N A, HEIJDEN M G A, CORNELISSEN J H C, et al. Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling[J]. *New Phytologist*, 2015, 208(1): 280–293.

责任编辑: 毛友纯

英文编辑: 柳 正

(上接第 399 页)

- [9] 刘红光, 胡玲, 颜克亮, 等. 氧气含量对复烤片烟醇化品质的影响研究[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2016, 31(5): 867–873.
- [10] 刘红光, 胡玲, 赵斌, 等. 初烤、复烤烟叶协同醇化对烟叶品质的影响[J]. *烟草科技*, 2017, 50(7): 31–39.
- [11] 杨宗灿, 王鹏飞, 许衡, 等. 陈化对烟叶常规化学成分、中性致香物质含量和评吸质量的影响[J]. *河南农业大学学报*, 2017, 51(5): 615–619.
- [12] 胡亚杰, 韦建玉, 宗钊辉, 等. 云南不同烟区片烟醇化过程色度及主要化学成分变化特征研究[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(22): 143–153.
- [13] 赵铭钦, 陈秋会, 陈红华. 温湿度对烤烟陈化过程中质量变化的影响[J]. *浙江农业科学*, 2008, 49(5): 609–613.
- [14] YC/T 159—2002 烟草及烟草制品 水溶性糖的测定 连续流动法[S].
- [15] YC/T 160—2002 烟草及烟草制品 总植物碱的测定 连续流动法[S].
- [16] YC/T 161—2002 烟草及烟草制品 总氮的测定 连续流动法[S].
- [17] 刘春奎, 贾琳, 毋丽丽, 等. 河南主产烟区烤烟非挥发性有机酸含量[J]. *烟草科技*, 2014, 47(8): 62–67.
- [18] YC/T 202—2006 烟草及烟草制品 多酚类化合物 绿原酸、萜荭亭和芸香苷的测定[S].
- [19] 彭东. 光质、光强对烤烟苯丙烷代谢关键酶及多酚产物的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- [20] 范坚强, 宋纪真, 陈万年, 等. 醇化过程中烤烟片烟化学成分的变化[J]. *烟草科技*, 2003, 36(8): 19–22.
- [21] 王鹏, 寇明钰, 李东亮, 等. 烟叶不同部位、复烤工艺及醇化时间对烟草中氨基酸质量分数的影响研究[J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2017, 42(2): 53–58.
- [22] 张西仲, 徐晓燕, 韩忠明, 等. 烤烟片烟陈化过程中化学成分及相关酶活性的分析[J]. *贵州农业科学*, 2008, 36(6): 24–26.
- [23] 闫铁军. 不同产区烤烟配方模块在醇化过程中质量的变化趋势及醇化周期研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2009.
- [24] 王林, 吴风光, 刘文峰, 等. 一种提升原料可用性的片烟二次混配加工方法: CN108541995A[P]. 2021–03–16.

责任编辑: 罗慧敏

英文编辑: 罗 维