



中国植物丛枝菌根侵染特征研究

马路平^{1,2,3}, 石兆勇^{1,2,3*}, 张梦歌^{1,2,3}, 苑明莉^{1,2,3}

1 河南科技大学农学院, 河南 洛阳 471023

2 洛阳市共生微生物与绿色发展重点实验室, 河南 洛阳 471023

3 河南省乡村人居环境工程中心, 河南 洛阳 471023

马路平, 石兆勇, 张梦歌, 苑明莉. 中国植物丛枝菌根侵染特征研究[J]. 微生物学报, 2024, 64(7): 2566-2582.

MA Luping, SHI Zhaoyong, ZHANG Mengge, YUAN Mingli. Colonization characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi in plants distributed in China[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(7): 2566-2582.

摘要: 丛枝菌根真菌在生态系统和植物生长过程中发挥着重要作用, 目前对其生理生态功能的研究备受关注, 但主要集中在丛枝菌根真菌对植物促生作用方面。植物的菌根侵染特征是表征真菌与植物共生紧密程度的重要标志, 也是评价植物生态适应性的关键指标, 然而针对我国植物丛枝菌根发育特征及其分布特点的系统性研究尚属空白。【目的】探究我国植物丛枝菌根真菌的侵染特征, 及其在不同生态系统和气候区域中的分布规律, 为推动丛枝菌根研究的发展提供基础数据。【方法】利用全球植物菌根数据库“FungalRoot”和 605 篇中文文献的植物菌根侵染特征数据, 并补充生态系统、气候区域、植物类型和植物生长年限等共 47 700 组数据, 建立了中国植物丛枝菌根侵染信息数据库, 并以此为基础进行研究。【结果】我国植物丛枝菌根真菌侵染率在 0–55% 占 69.7%, 55%–100% 占 30.3%, 绝大多数植物丛枝菌根真菌侵染强度、菌丝丰度、泡囊丰度和丛枝丰度均分布在 40.0% 以下。丛枝菌根共生形态中, A 型占比最大, 为 56.3%。农田、荒漠、草地生态系统的植物丛枝菌根真菌侵染率相近, 分别为 51.8%、51.6%、51.8%, 而森林生态系统的侵染率较低, 为 40.4%。荒漠生态系统的植物丛枝菌根真菌侵染强度、菌丝丰度、泡囊丰度和丛枝丰度最高, 分别达到 46.0%、47.1%、37.2% 和 31.2%。根据气候区域, 植物的侵染水平由高到低排序为暖温带(53.3%)>热带(50.0%)>中温带(45.2%)>亚热带(42.2%)。草本植物的侵染水平高于木本植物, 多年生植物高于一年生植物。木本植物中, 灌木的侵染率水平最高, 为 46.3%, 其次是乔木。

资助项目: 国家自然科学基金(32171620); 河南省科技攻关项目(232102111005); 海南省重点研发计划(ZDYF2024XDNY172); 河南省自然科学基金(222300420146)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32171620), the Henan Provincial Science and Technology Research Project (232102111005), the Key Research and Development Program of Hainan Province (ZDYF2024XDNY172), and the Henan Provincial Natural Science Foundation (222300420146).

*Corresponding author. E-mail: 9903105@haust.edu.cn

Received: 2023-12-08; Accepted: 2024-03-19; Published online: 2024-03-22

和藤本植物，均为 43.9%。草本植物在侵染强度和菌丝丰度上高于木本植物，分别为 30.2% 和 32.5%，而木本植物在泡囊和丛枝丰度方面具有优势，分别为 19.5% 和 23.4%。我国丛枝菌根植物中，被子植物占据绝大多数，共有 110 科，占比达到 90.2%，蕨类、裸子、石松门植物较少。【结论】我国大部分植物丛枝菌根真菌侵染率在 55% 以下，侵染特征等指标分布在 40.0% 以下；同时，不同生态系统、气候区域、植物类型和生长年限均会对侵染特征产生不同程度的影响。

关键词：丛枝菌根；侵染特征；植物类型；生态系统；气候区域

Colonization characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi in plants distributed in China

MA Luping^{1,2,3}, SHI Zhaoyong^{1,2,3*}, ZHANG Mengge^{1,2,3}, YUAN Mingli^{1,2,3}

1 College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, Henan, China

2 Luoyang Key Laboratory of Symbiotic Microorganism and Green Development, Luoyang 471023, Henan, China

3 Henan Rural Human Settlement Environment Engineering Center, Luoyang 471023, Henan, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi play important roles in ecosystems and plant growth. The physiological and ecological roles of arbuscular mycorrhizal fungi, especially in promoting plant growth, have attracted much attention. The colonization characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi, as vital indicators of the symbiotic relationship between arbuscular mycorrhizal fungi and plants, are key parameters to evaluate the ecological adaptability of plants. However, systematic and comprehensive studies remain to be carried out regarding the colonization characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi in the plants growing in China. [Objective] This study explored the colonization parameters of arbuscular mycorrhizal fungi in the plants growing in China, as well as their distribution in different ecosystems and climate regions, aiming to provide fundamental data to advance the research on mycorrhizae. [Methods] A database of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing plants growing in China was established with the data from FungalRoot and 605 Chinese papers. Furthermore, the database was supplemented with 47 700 data sets including mycorrhizal colonization characteristics, ecosystem types, climate regions, plant types, and plant growth years. The analysis in this study was then performed based on this database. [Results] In China, 69.7% and 30.3% plants exhibited the arbuscular mycorrhizal fungal colonization rates ranging from 0 to 55% and from 55% to 100%, respectively. The majority of plants showed the arbuscular mycorrhizal fungal colonization intensity, hyphal abundance, vesicular abundance, and arbuscular abundance below 40.0%. Among the symbiotic forms of arbuscular mycorrhizal fungi, type A was the most prevalent, existing in 56.3% plants. Arbuscular mycorrhizal fungi demonstrated similar colonization rates in farmland, desert, and grassland ecosystems (51.8%, 51.6%, and 51.8%, respectively) and a low colonization rate (40.4%) in forest ecosystems. The plants in desert ecosystems showcased the highest arbuscular mycorrhizal fungal colonization intensity, hyphal abundance, vesicular abundance, and arbuscular abundance, which reached 46.0%, 47.1%, 37.2%, and 31.2%, respectively. In different climate regions, the colonization level

followed the trend of warm temperate zone (53.3%)>tropical zone (50.0%)>temperate zone (45.2%)>subtropical zone (42.2%). The colonization level was higher in herbaceous plants than in woody plants, and higher in perennial plants than in annual plants. Among woody plants, shrubs had the highest colonization rate at 46.3%, followed by trees and vines, both at 43.9%. Herbaceous plants had higher colonization intensity (30.2%) and hyphal abundance (32.5%) than woody plants, while woody plants had higher vesicular abundance (19.5%) and arbuscular abundance (23.4%). Among the plants colonized by arbuscular mycorrhizal fungi, angiosperms accounted for the majority (90.2%, belonging to 110 families), while ferns, gymnosperms, and lycophytes were less common. **[Conclusion]** In China, arbuscular mycorrhizal fungi showed the colonization rate below 55% and colonization indicators below 40.0% in most plants. Different ecosystems, climate regions, plant types, and plant growth years affected the colonization status to different degrees.

Keywords: arbuscular mycorrhizas; colonization characteristics; plant type; ecosystem; climate region

植物根系为土壤中大量的微生物提供了一个重要的生存条件和生态环境，德国植物学家 Frank 在 1885 年首次引入了希腊语“菌根”(mycorrhiza)术语^[1]。在自然生态系统中，大部分植物的根系都能被菌根真菌侵染，并且侵染仅限于植物根皮层，而不会进入维管柱。这种共生关系相当和谐，即使宿主植物细胞被真菌侵入，也不会造成组织损伤，并在一定条件下还会增强寄主植物的生长和活力^[2]。根据植物与共生真菌形成共生体的特点，将菌根主要分为四大类：外生菌根(ectomycorrhiza, ECM)、丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)、兰科菌根(orchid mycorrhiza, ORM)和杜鹃花类菌根(ericoid mycorrhiza, ERM)。其中丛枝菌根真菌具有广泛的寄主和分布范围，能与超过 85% 的维管植物建立良好的共生关系^[3]。丛枝菌根真菌已经在约 200 个科和 1 000 个属的植物中被观察到，在全球至少有 30 万种寄主植物^[4]。由于丛枝菌根具有重要的生理生态功能，目前越来越成为农业、园艺和林业研究中的热点。

根据相关研究，丛枝菌根真菌可能起源于距今约 4.6 亿年前的奥陶纪时期，并伴随着陆地植物的整个进化历程^[5]。经过数亿年的演化

和适应，丛枝菌根真菌已广泛分布在各种气候区域，包括热带、亚热带、暖温带、中温带和寒带，以及森林^[6]、农田^[7]、荒漠^[8]和草地^[9]等多种生态系统中^[10]。丛枝菌根真菌依靠寄主植物生存，但同时也增强了植物对水分和营养物质的获取^[11]，从而影响寄主植物的生理生态功能、促进植物的生长、改善生态系统结构与功能^[12]。其中，菌根侵染率是真菌与植物共生紧密程度的重要标志，也可用于评估其生态适应能力，在某些方面能决定寄主植物的逆境抗性和生存能力^[13]。此外，丛枝菌根真菌的孢子和菌丝密度也可以在一定程度上反映丛枝菌根真菌对生存策略的选择，对了解寄主植物的生长发育状况具有重要意义。甚至一些曾经被认为是非丛枝菌根真菌寄主的莎草科和石竹科植物等^[14]，也都发现了丛枝菌根真菌的侵染。这些可能预示着丛枝菌根真菌侵染状况与植物类型、气候区域、生态系统之间存在着紧密的联系。

我国气候条件复杂多样，南北跨越温带和热带两大气候区域，西北为干燥的大陆气候，东南是湿润的海洋气候，这也造就了我国极为丰富的自然条件和植物资源。目前，大多研究主要集中在利用植物接菌一种或多种丛枝菌根

真菌来研究侵染率变化和菌根对其生理功能的影响，但系统地探讨中国范围内植物丛枝菌根真菌侵染状况的研究尚未见报道。为探明我国各类型植物丛枝菌根真菌侵染率水平，以及在不同生态系统和气候区域中的侵染特征，本研究构建了中国植物丛枝菌根侵染信息数据库，并据此展开分析。本研究为我国丛枝菌根植物的侵染率水平和侵染特征分布提供了数据支持，揭示了不同生态系统、气候区域和植物类型中丛枝菌根侵染特征的差异，对理解植物与菌根真菌之间相互作用和生态学研究具有重要意义。

1 数据与方法

1.1 数据来源

本研究数据来源于：(1) 植物菌根协会的全球在线数据库“FungalRoot”，该数据库由Soudzilovskaya等建立并集成在Plutof全球生物多样性信息平台(<https://plutof.ut.ee/>)^[15]。(2)中国知识基础设施工程(China national knowledge infrastructure, CNKI)数据库。(3)中国学术期刊数据库(Chinese academic journal network publishing database, CAJD)。

英文数据库的检索条件为“mycorrhiza intensity”，地区限定为“Country China”，并在检索设置中选择全部项目，从而收集了“FungalRoot”数据库中已收录的中国区域内全部植物菌根数据。中文数据库的检索条件为，关键词“丛枝菌根&侵染”，共获得605篇中文文献。数据包含经纬度、地点、生长环境、菌根类型、菌根形态、植物种、侵染率、侵染强度、菌丝丰度、孢囊丰度、丛枝丰度、孢子密度、菌丝密度等13项，共24 804组数据。

1.2 数据处理

根据国家地球系统科学数据中心(National Earth System Science Data Center, NESSDC)划

分标准，利用经纬度信息将气候区域划分为中温带、暖温带、亚热带和热带。同时，按照生态系统类型，将其分为森林生态系统、农田生态系统、荒漠生态系统和草地生态系统。

在中国科学院植物研究所(Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, IBCAS)的中国植物+物种信息系统(<http://www.iplant.cn/>)中，根据植物种，将其所属的分类信息，界、门、纲、目、科、属进行检索归类。此外，在中国科学院植物科学数据中心(Plant Science Data Center, PSDC)，按照植物类型分为草本植物、木本植物、乔木、灌木、藤本植物；按生长年限分为一年生和多年生植物。通过以上数据收集，并补充22 896组数据，共47 700组数据，建立了中国植物丛植菌根侵染信息数据库，并以此为基础进行研究分析。本研究用Microsoft Office 365 Excel和OriginPro 2022软件进行数据分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 中国植物丛枝菌根真菌侵染率和侵染特征

通过对数据库内植物丛枝菌根真菌侵染率分布进行频度分析(图1)，发现丛枝菌根真菌侵染率在0~55%范围，占据了植物总数的69.7%，而55%~100%的区间仅占植物总数的30.3%。其中35%~55%的连续4个频度区间，植物占比都超过了7.0%，达到了30.0%。进一步分析了0~25%、25%~50%、50%~75%和75%~100%4个侵染率范围，植物占比分别为29.6%、32.1%、24.2%和14.1%。此外，植物频度出现最高和最低的侵染率范围分别为10%~15%(9.9%)和95%~100%(1.4%)。以上数据表明，大部分植物的菌根侵染率处在中低水平(55%以下)，高侵染率的植物占比较少(55%以上)。

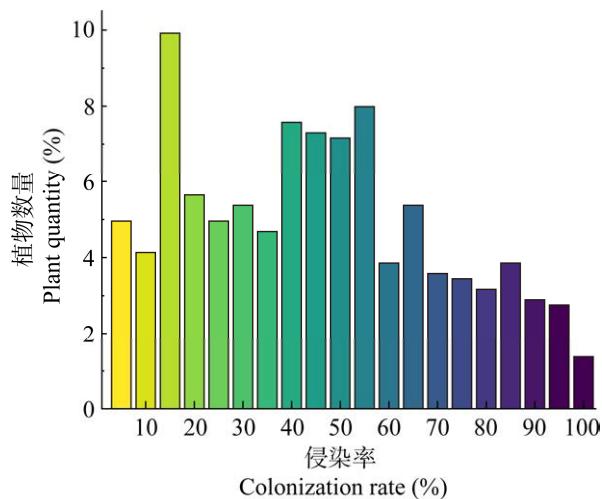


图 1 中国植物丛枝菌根真菌侵染率频度分布

Figure 1 Frequency distribution of colonization rate of arbuscular mycorrhizal fungi in Chinese plants.

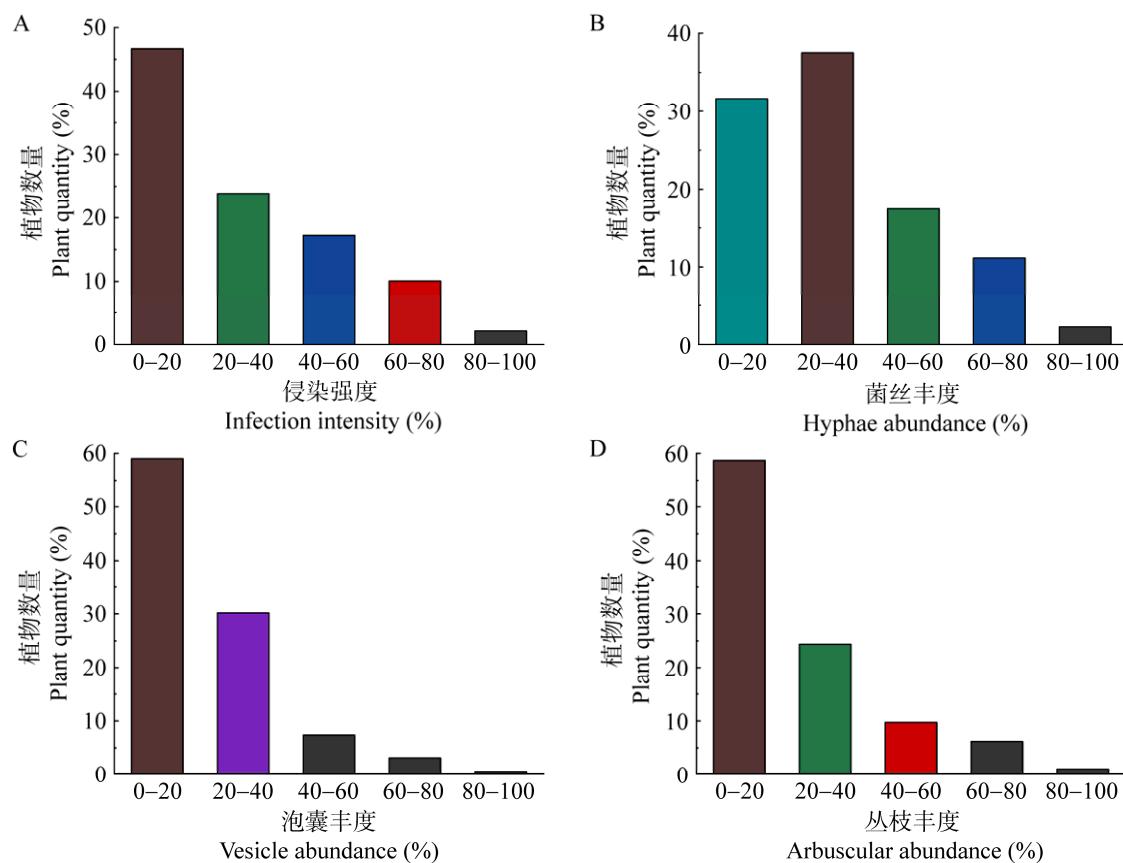


图 2 中国植物丛枝菌根真菌侵染特征频度分布

Figure 2 Frequency distribution of arbuscular mycorrhizal fungal colonization characteristics in Chinese plants. A: Infection intensity. B: Hyphae abundance. C: Vesicle abundance. D: Arbuscular abundance.

基于侵染率分布频度研究的基础上,对我国植物的丛枝菌根真菌侵染特征进行了分析(图 2),整体来看大部分植物的侵染强度、菌丝丰度、泡囊丰度和丛枝丰度均处于 40.0%以下,其中侵染强度、泡囊丰度和丛枝丰度最高频度都出现在 0–20%,分别为 46.7%、59.0% 和 58.7%,而菌丝丰度最高频度在 20%–40%,达到了 37.5%。此外,植物丛枝菌根真菌的侵染强度、菌丝丰度、泡囊丰度和丛枝丰度的频度最低都处在 80%–100%。上述研究表明,我国大部分植物的丛枝菌根真菌侵染强度、菌丝丰度、泡囊丰度和丛枝丰度均处于 40.0%以下。

通过对土壤中丛枝菌根真菌的孢子密度和菌丝密度进行频度分析(图 3),结果显示,在每

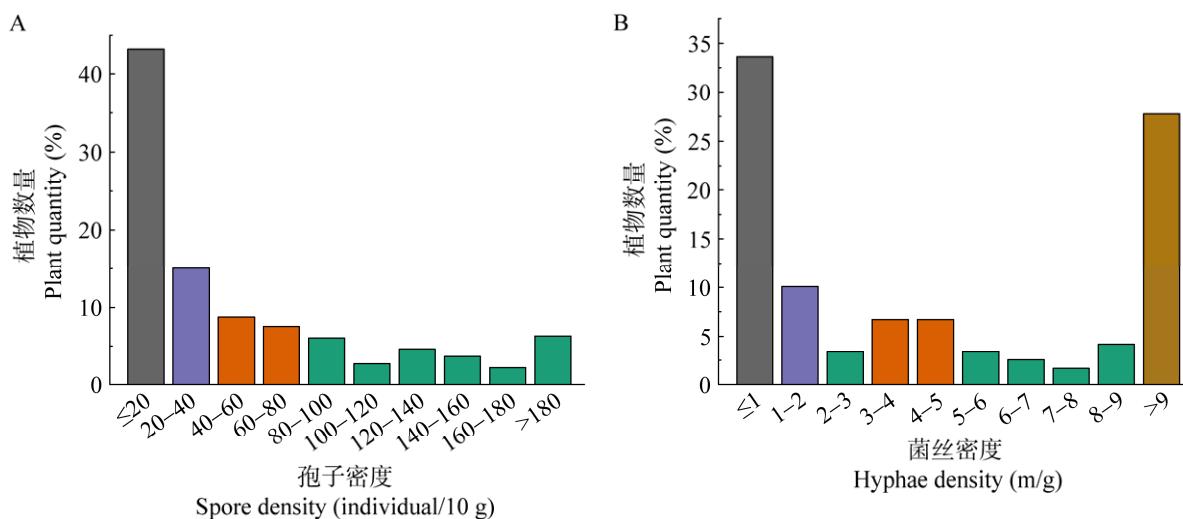


图 3 中国植物丛枝菌根真菌的孢子密度(A)和菌丝密度(B)频度分布

Figure 3 Frequency distribution of spore density (A) and hyphal density (B) of arbuscular mycorrhizal fungi in Chinese plants.

10 g 土壤中, 孢子数量在 20 个以下的植物所占比例为 43.2%, 20–40 个孢子的植物占比为 15.0%, 两者共达到了 58.2%。在菌丝密度方面, 每克土壤中菌丝小于等于 1 m 的植物占据了 33.6%, 而菌丝超过 9 m 的植物占比也达到了 27.7%。研究表明, 每 10 g 土壤中孢子数量在 40 个以下的植物占据了绝大多数; 而在菌丝密度分布上, 低水平和高水平均占据着较多植物。

在植物根系与丛枝菌根真菌共生结构形态分布中(图 4), 占据主导地位且也是最普遍的菌根类型为疆南星型(Arum)占 56.3%, 其特征为纵向分布的胞间菌丝和分枝状丛枝; 其次为重楼型(Paris)占 31.8%, 其特点是细胞内存在菌丝圈和线圈状缠绕的丛枝; 最后为中间类型(Intermediate)占 11.9%, 其特征为菌丝同时具备疆南星型和重楼型的特征与结构。在各菌根结构形态的占比中, 总体呈现疆南星型>重楼型>中间类型的分布规律。

2.2 中国不同生态系统和气候区域植物的丛枝菌根真菌侵染率和侵染特征

根据不同生态系统, 分析丛枝菌根真菌侵

染率水平(图 5A)。首先, 农田生态系统与草地生态系统的侵染率均值相同, 均为 51.8%, 荒漠与森林生态系统的侵染率均值分别为 51.6% 和 40.4%。其次, 根据植物分布的气候区域进行分析(图 5B), 侵染水平由高到低依次为暖温带、热带、中温带、亚热带, 侵染率均值分别为 53.3%、50.0%、45.2% 和 42.2%。此外, 进

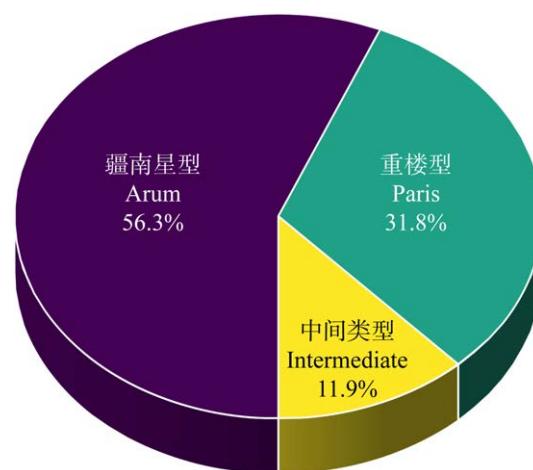


图 4 中国植物丛枝菌根的共生结构形态

Figure 4 Symbiotic structural morphology of arbuscular mycorrhizal fungi in Chinese plants.

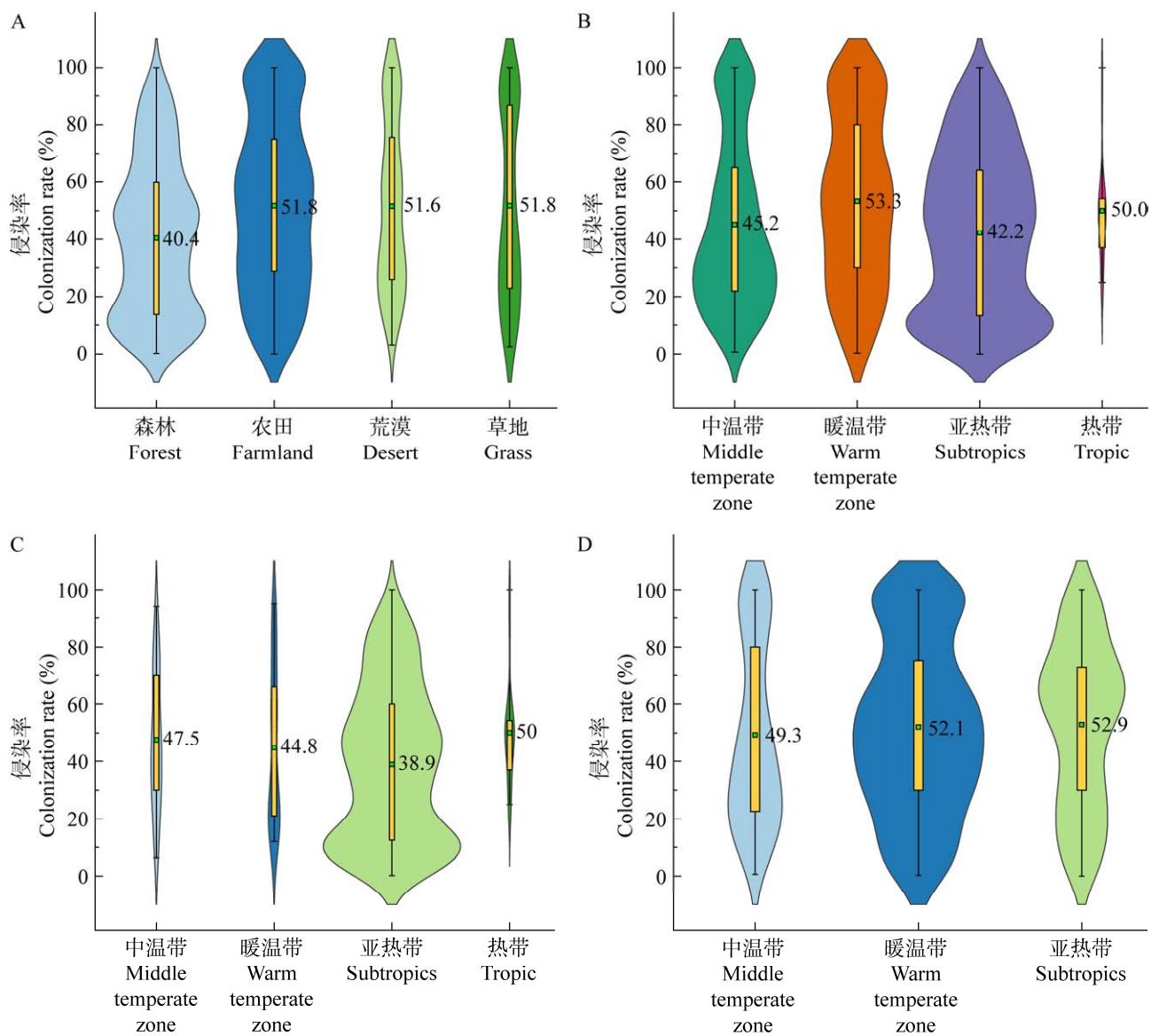


图 5 不同生态系统和气候区域中植物丛枝菌根真菌侵染率分布

Figure 5 Distribution of arbuscular mycorrhizal fungal colonization rates in different ecosystems and climate regions. A: Different ecosystem. B: Different climatic region. C: Forest ecosystem. D: Farmland ecosystem. The middle point in the violin chart is the average value, the middle box is the data from the upper quartile to the lower quartile, the black line extending from it is the maximum and minimum value of the data, and the external shape is the data density. The same below.

一步研究了森林与农田生态系统植物在不同气候区域中侵染水平的差异。在森林生态系统中(图 5C), 植物侵染水平表现为热带>中温带>暖温带>亚热带, 侵染率均值分别为 50.0%、47.5%、44.8% 和 38.9%; 在农田生态系统中(图 5D), 植

物侵染水平表现为亚热带>暖温带>中温带, 侵染率均值为 52.9%、52.1% 和 49.3%。

综上所述, 农田、草地和荒漠生态系统中植物丛枝菌根真菌的侵染率处于同一水平, 而森林生态系统的侵染率相对较低。此外, 由于我国

森林生态系统主要分布在亚热带区域(图 5C), 因此数据密度主要集中在亚热带, 其他 3 个气候区域的数据密度量相对较低。在农田生态系统中, 随着气候由中温带向亚热带转变, 植物的丛枝菌根真菌侵染水平也呈现递增趋势(图 5D)。

在生态系统侵染率频度分布研究的基础上, 又对各生态系统的侵染特征进行了分析(图 6)。结果显示, 荒漠生态系统的植物在丛枝菌根真菌侵染强度、菌丝丰度、泡囊丰度和丛枝丰度方面表现最为显著, 分别达到了 46.0%、47.1%、

37.2% 和 31.2%, 为 4 个生态系统中的最高水平。在森林生态系统中, 侵染强度仅为 23.2%, 为各生态系统中最低水平。农田生态系统中, 植物丛枝菌根真菌侵染强度达到 29.8%, 但泡囊丰度仅为 16.4%, 这说明农田生态系统中植物的菌丝较为丰富, 而泡囊相对较少。

根据各气候区域侵染率分布, 进一步探究了不同气候区域下植物丛枝菌根真菌的侵染特征(图 7)。在中温带地区, 植物丛枝菌根的菌丝丰度表现显著, 高达 47.6%, 在 4 个气候区

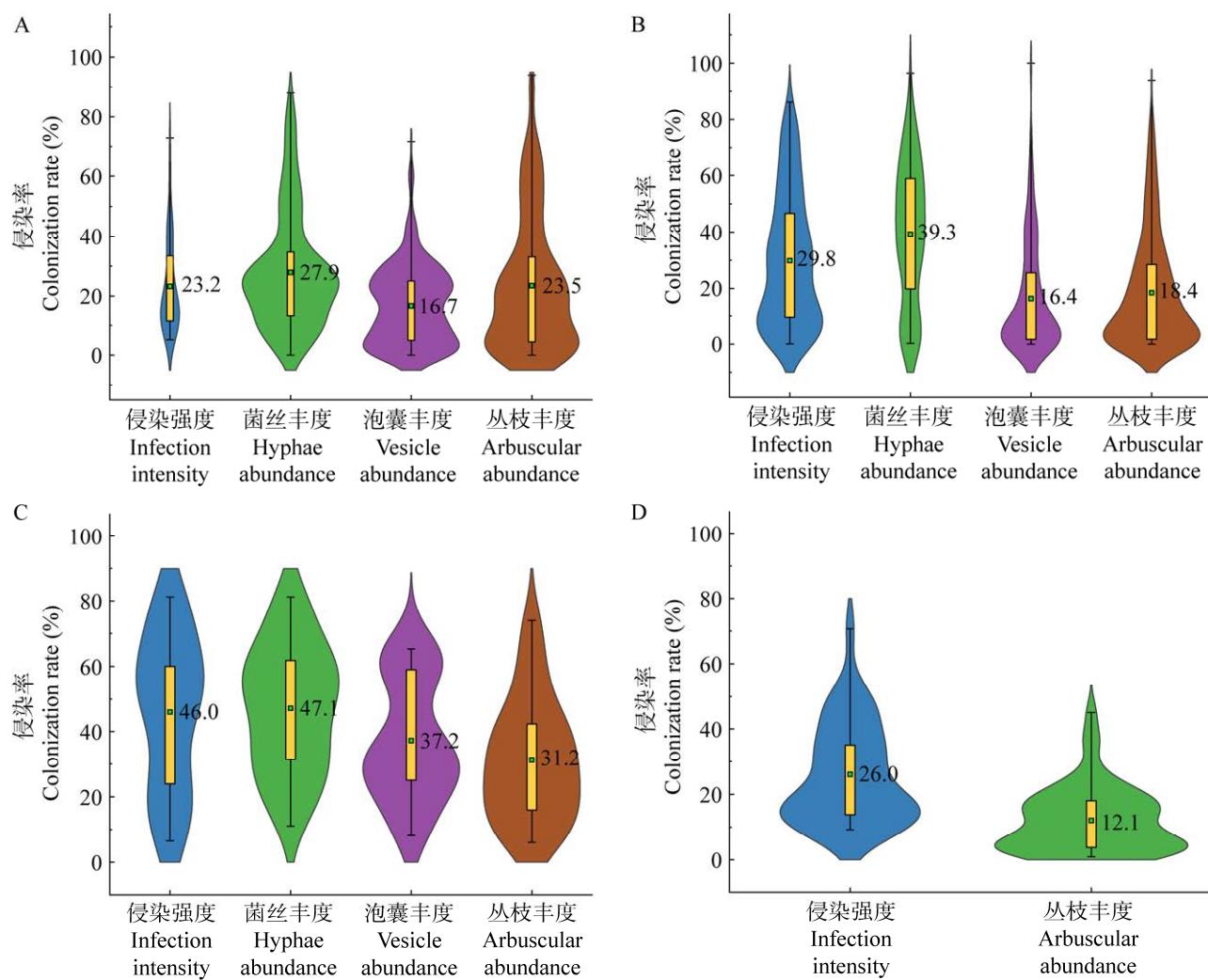


图 6 不同生态系统中植物丛枝菌根真菌的侵染特征

Figure 6 Arbuscular mycorrhizal fungal colonization characteristics of plant in different ecosystems. A: Forest ecosystem. B: Farmland ecosystem. C: Desert ecosystem. D: Grassland ecosystem.

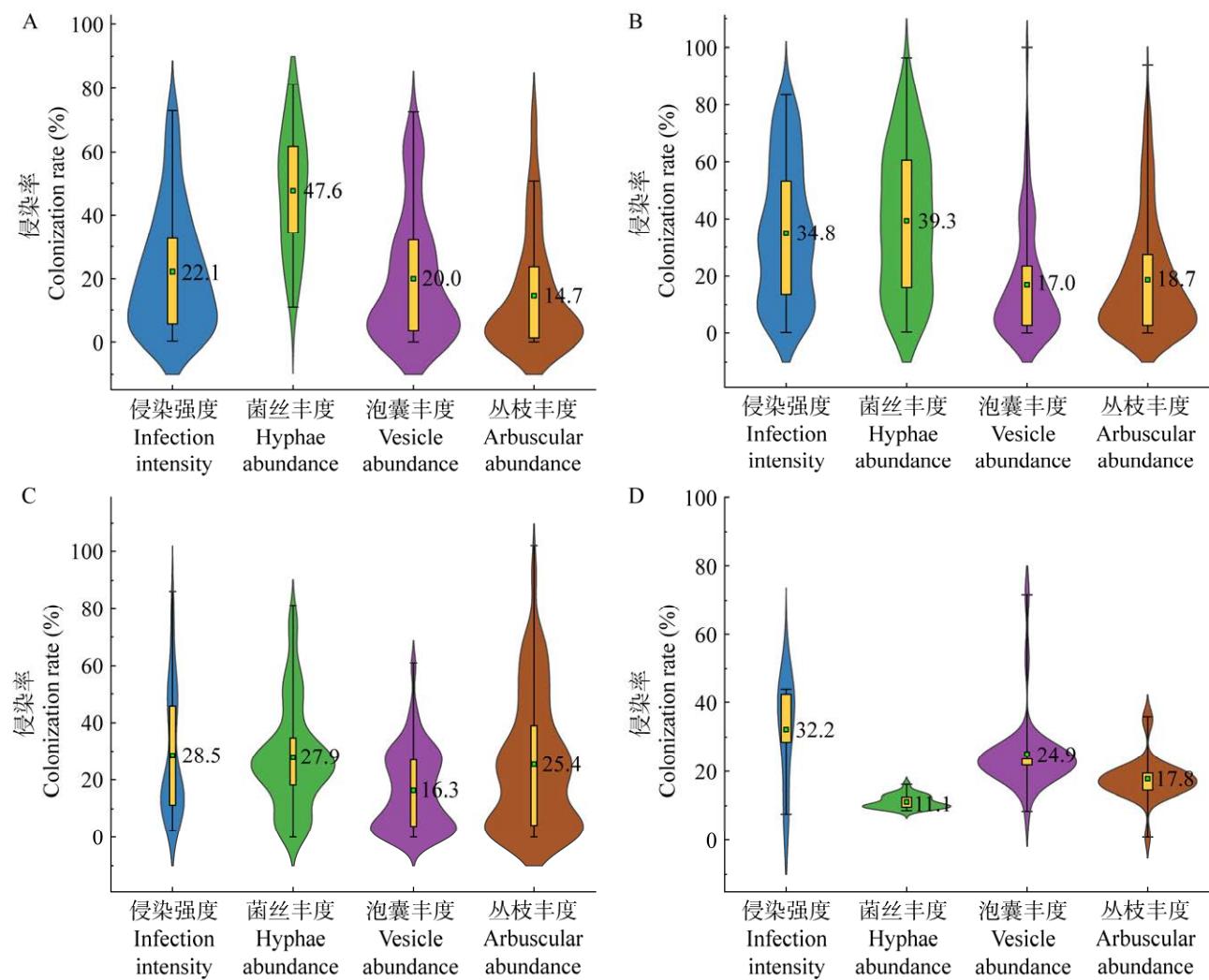


图 7 不同气候区域中植物丛枝菌根真菌的侵染特征

Figure 7 Arbuscular mycorrhizal fungal colonization characteristics of plant in different climatic regions. A: Middle temperate zone. B: Warm temperate zone. C: Subtropics. D: Tropic.

域中位居首位。在暖温带地区，植物丛枝菌根的侵染强度最高，达到了 34.8%，同样为各气候区域的最高水平。相较之下，热带地区的植物丛枝菌根真菌侵染强度虽然相对较高，但其菌丝丰度却表现出较低水平，分别为 32.2% 和 11.1%。

2.3 中国不同类型与生长年限植物的丛枝菌根真菌侵染率和侵染特征

为探究我国不同植物类型的侵染率水平差异，对数据库内植物种按草本和木本分类分析（图 8A），草本植物的侵染率均值为 48.0%，而

木本植物为 44.7%。同时，为进一步分析木本植物的侵染率状况，将其细分为乔木、灌木和藤本植物 3 类（图 8B），侵染率均值分别为 43.9%、46.3% 和 43.9%。此外，还按照植物的生长年限进行分析（图 8C），一年生植物的侵染率均值为 44.9%，多年生植物为 47.7%。在此基础上，又深入研究了多年生植物中草本和木本的侵染状况（图 8D），侵染率水平为草本>灌木>藤本>乔木，其侵染率均值分别为 50.4%、46.3%、44.1% 和 43.9%。

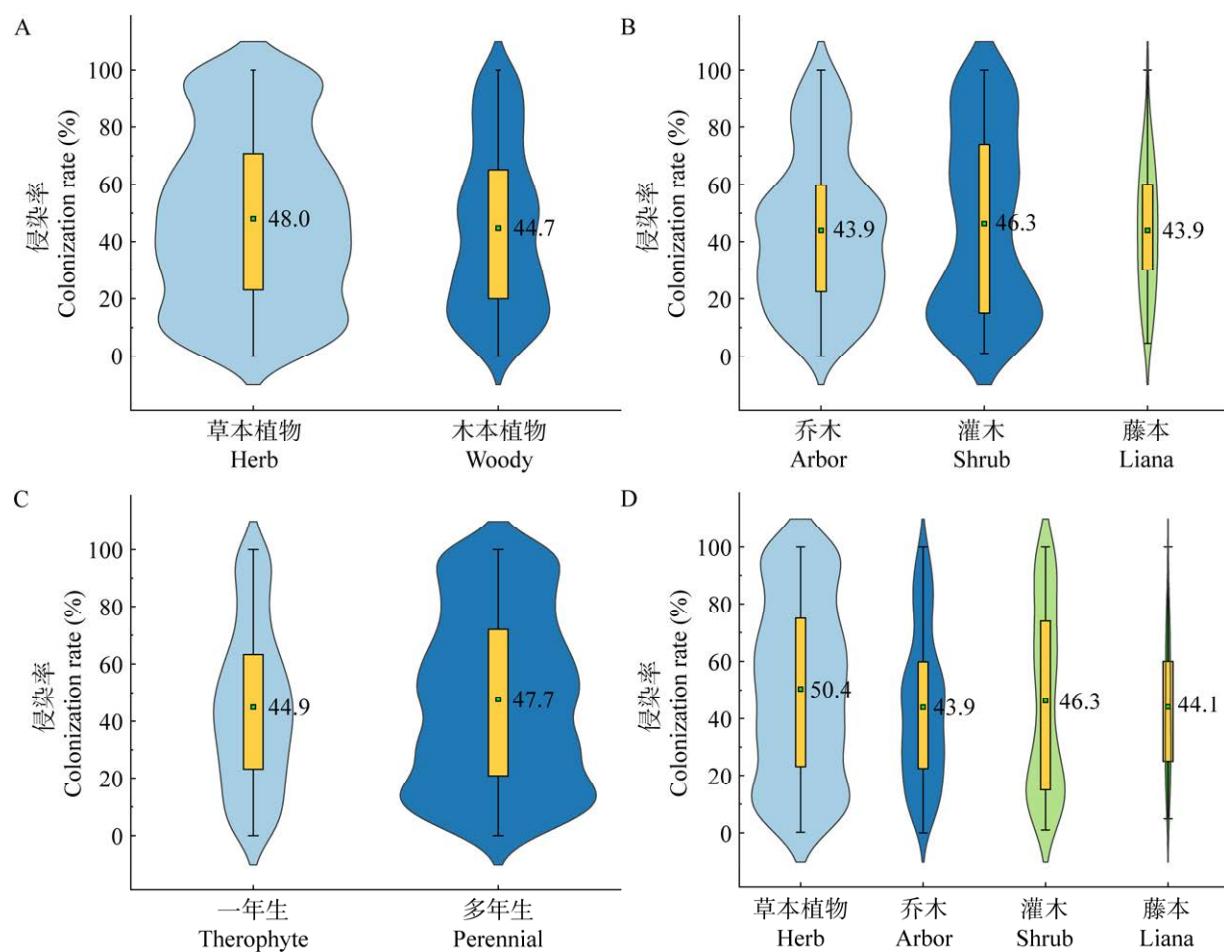


图 8 不同类型和生长年限植物的丛枝菌根侵染率分布

Figure 8 Arbuscular mycorrhizal fungal colonization rate distribution of in different plant types and different growth years. A: Plant type. B: Woody plant. C: Growth years. D: Perennial.

根据上述分析,得出结论:(1) 草本植物的侵染率均值高于木本;(2) 在木本植物中,灌木的侵染率最高;(3) 多年生植物的侵染率高于一年生植物;(4) 在多年生植物中,草本的菌根侵染率均值最高。

通过不同植物类型,对比了草本和木本的侵染特征(图 9A、9B),发现草本植物在侵染强度和菌丝丰度上均高于木本植物,分别为 30.2% 和 32.5%,而木本植物在孢囊和丛枝丰度方面表现出优势,分别为 19.5% 和 23.4%。此外,又分析了不同生长年限植物的侵染特征

(图 9C、9D),结果显示一年生植物的侵染强度和丛枝丰度较高,分别为 29.9% 和 30.9%,而多年生植物在菌丝和孢囊丰度方面表现高于一年生,分别为 31.9% 和 18.0%。

2.4 中国植物丛枝菌根真菌侵染率和特征在科水平上的分布

为对我国植物丛枝菌根真菌侵染状况进行全面评估,将数据库内植物按照门和科分类进行侵染率分析(图 10),其中被子植物占据绝大多数,共有 110 科,占比达到 90.2%。蕨类植物门、裸子植物门和石松门植物所占比例较低,

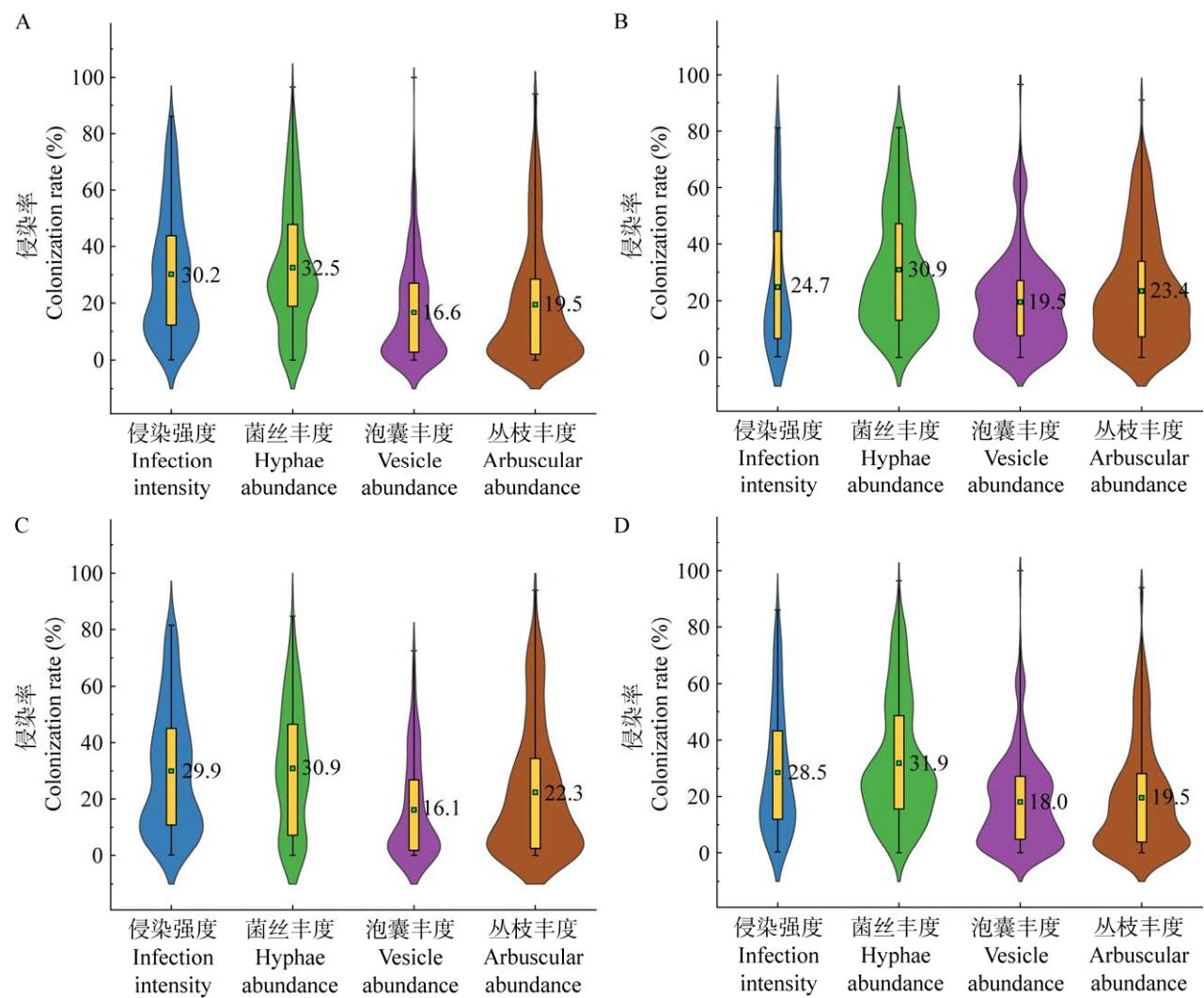


图 9 不同类型和生长年限植物的丛枝菌根侵染特征

Figure 9 Arbuscular mycorrhizal colonization characteristics of plants in different types and different growth years. A: Herbaceous plant. B: Woody plant. C: Therophyte. D: Perennial.

分别为 9 科、2 科和 1 科，占比分别为 7.4%、1.6% 和 0.8%。在被子植物门下，将科水平植物的侵染率均值由低到高进行梯度排列，最低的为蕁草科植物，侵染率均值为 1.0%，最高的是桑珠树科植物，侵染率均值为 81.1%，其中大部分植物，科水平的侵染率在 50.0% 以下，这和本研究 2.1 节结果相近。

在蕨类植物门下 9 科中，侵染率均值由高到低分别为鳞始蕨科 56.2%、铁角蕨科 44.0%、

凤尾蕨科 43.4%、金星蕨科 42.5%、桫椤科 27.2%、里白科 19.1%、金毛狗科 18.8%、木贼科 18.1% 和海金沙科 4.9%；裸子植物门下有 2 科，侵染率均值为红豆杉科 84.2% 和柏科 55.4%；石松门植物下仅有 1 科，为卷柏科，侵染率均值为 34.0%。

进一步分析了被子植物门下植物的禾本科、菊科、豆科和茄科这 4 个占比最多的科侵染特征(图 11)，侵染率水平为豆科(53.2%)>菊科

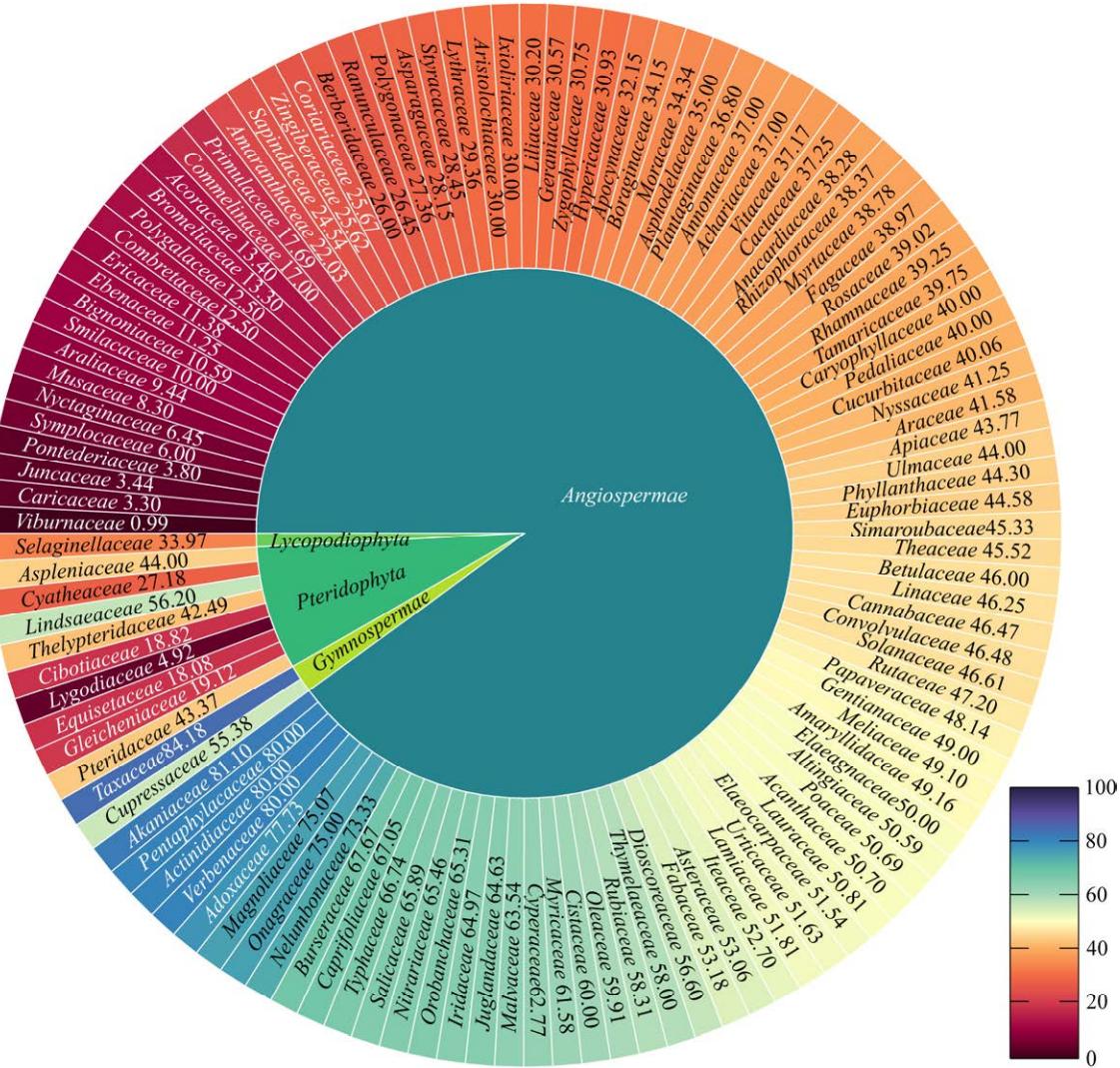


图 10 中国植物丛枝菌根真菌侵染率在科水平上的分布

Figure 10 Distribution of ARBUSCULAR MYCORRHIZAL fungi colonization rates at the level of families in Chinese plants.

(53.1%)>禾本科(50.7%)>茄科(46.6%); 其中菊科的菌丝丰度最高, 达到 42.5%; 茄科的丛枝丰度最高, 为 40.0%; 菊科和茄科的孢囊丰度同为最高, 均为 24.3%。

3 讨论

3.1 生态系统对植物丛枝菌根真菌侵染状况的影响

研究表明亚热带森林生态系统中，季节与降

水变化对侵染率、菌丝密度及孢子密度具有显著影响，其中可能存在某个降水阈值，当低于此阈值时，植物光合能力受限，从而影响从植物到真菌之间的碳流动，最终制约丛枝菌根真菌在土壤和植物根系中的丰度^[16]。另一项研究也表明，森林类型植物的侵染水平低于其他类型，可能与乔木和灌木植物拥有发达的根鞭系统，从而对丛枝菌根真菌的依赖较小有关，这也与本研究结果中，森林生态系统侵染水平低于其他生态系统相似^[17]。

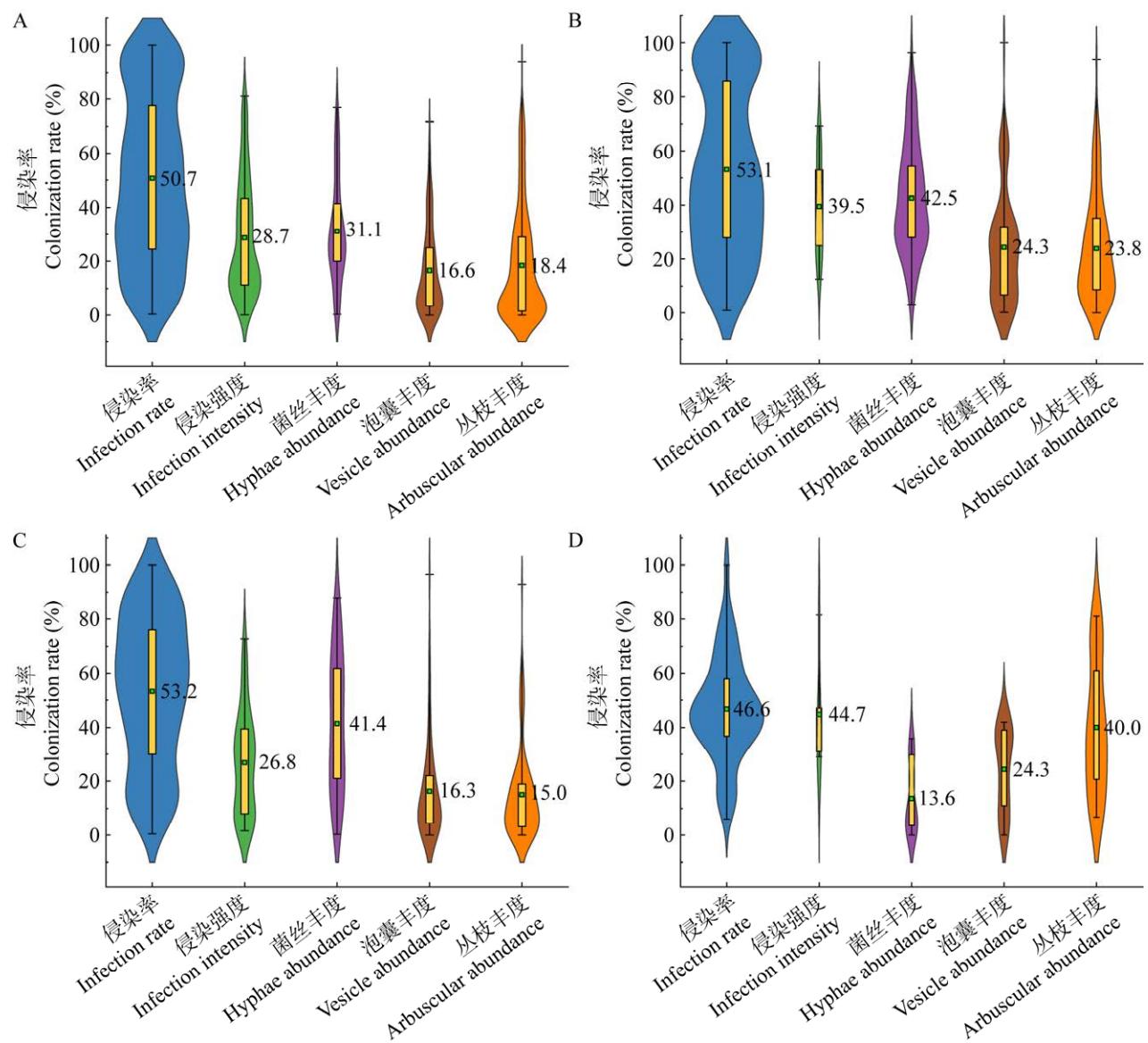


图 11 报道最多的科水平上植物的丛枝菌根侵染特征

Figure 11 Arbuscular mycorrhizal fungal colonization characteristics of plants in the four most dominant families. A: Gramineae. B: Compositae. C: Leguminosae. D: Solanaceae.

本研究中农田生态系统的侵染率水平与其他相比是较高的，在日本札幌的长期定位试验，长达 90 年的磷肥施用才会对丛枝菌根真菌产生显著影响，而短期施磷则不会产生此类影响^[18]。此外，一项持续 26 年的长期定位施肥试验结果表明，高水平的有机肥和高氮处理才会对玉米根系丛枝菌根真菌产生负面影响^[19]。另一研究显示，连续 2 年平衡施肥对土壤丛枝

菌根真菌群落多样性和菌根侵染率并无显著影响^[20]。也有研究把施用了绿麦隆、二甲四氯和氟乐灵等农药的土壤用来接种丛枝菌根真菌，探究对白三叶草生长的影响，结果表明接种丛枝菌根真菌后植株的菌根侵染率、生长量，以及氮、磷的吸收均优于未接种的对照组^[21]。此外，大豆受到摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*)侵染后，其生长不受杀虫剂乐果的影响，反而施

用 0.5 mg/L 的乐果可促进丛枝菌根真菌的孢子萌发^[22]。研究表明, 农药对丛枝菌根侵染和功能的抑制, 很很大程度上取决于药物的作用方式, 内吸性农药对丛枝菌根真菌具有负面影响, 而接触性药物对丛枝菌根真菌会产生积极影响或无作用^[23]。这可能表明菌根化植物具有较高的农药耐受性, 并能将部分有机成分转化为菌根菌及植株的养分来源^[24]。

在不同的生态系统中, 如森林、农田、荒漠和草地, 生活的植物种类是存在较大差异的, 丛枝菌根真菌作为植物共生真菌, 其寄主植物种类是影响丛枝菌根真菌侵染状况的重要因素之一^[25]。丛枝菌根真菌对寄主植物的侵染存在定殖偏好性, 这种偏好受到植物类型和生境条件的影响。有研究发现丛枝菌根真菌与 10 种不同植物的共生形式和侵染程度存在明显区别, 并且在不同生态环境中丛枝菌根真菌侵染率具有显著差异^[26]。此外, 在植物生长过程中, 根系会通过分泌和细根降解等形式, 对土壤环境产生一定的化感作用, 这种化感强度在不同植物种类之间存在明显差异^[27]。研究表明, 植物根系的分泌物和挥发物中包含某些化学物质, 如独角金内酯等, 能够显著地抑制或促进丛枝菌根真菌孢子的萌发和菌丝的分枝^[28]。由于不同植物的生理机制和生存环境各不相同, 这些因素都会对丛枝菌根真菌对寄主植物的侵染产生影响^[29], 因此丛枝菌根真菌对不同生态系统中的植物侵染程度均会有所差异。

3.2 气候区域对植物丛枝菌根真菌侵染状况的影响

不同气候区域, 特别是温度带, 对丛枝菌根真菌的侵染状况具有十分重要的影响。我国气温分布的特点是南热北冷, 大体上温度是由南向北呈逐渐递减趋势。研究表明, 温度是影响菌根真菌生长和分布的主要生态因子^[30], 菌根侵染

率与积温的关系最为密切, 大多数菌根真菌在相对较高温度下对植物的感染率较高, 随着温度的增加, 感染率也逐渐提高^[31]。当温度降低时, 年平均气温、月均温、≥0 °C 积温等明显下降, 会导致丛枝菌根真菌的生存环境恶化, 从而抑制丛枝菌根真菌的产孢和侵染, 这与本研究的结果大体相一致, 中温带地区植物侵染水平相对较低。此外, 温度对菌根和植物共生的影响, 也并不是越高越好, 前人的研究表明, 当温度超过一定范围时会降低丛枝菌根真菌的定殖^[32]。

我国降水量地区差异很大, 东南沿海湿润多雨, 而越往西北内陆, 降水量就越少, 干旱也就逐渐加重。尤其是在荒漠生态系统中, 植物面对干旱缺水、资源贫瘠、条件恶劣的环境, 就需要与丛枝菌根真菌共生扩大根系面积, 增强对水分和养分的吸收^[33]。根系在土壤下扎深度的微小差异, 就能造成植物养分总量的显著区别, 这种应对策略能够促进丛枝菌根真菌对植物根系的侵染, 更好地让植物与菌根真菌共生^[34]。此外, 研究表明在干旱条件下, 不同的丛枝菌根真菌需要相互竞争侵染植物, 以获取碳源^[35]。因此, 在荒漠生态系统中, 干旱环境可能促进了植物与丛枝菌根真菌的共生^[36], 提高了菌根真菌的侵染程度。

3.3 植物生长年限对丛枝菌根真菌侵染状况的影响

研究发现不同生长年限的植物侵染水平存在差异, 一年生和多年生植物侵染率均值分别为 44.9% 和 47.7%, 这表明多年生植物比一年生植物菌根侵染程度更高。根据相关研究^[37], 丛枝菌根真菌侵染率与寄主植物的成熟度密切相关, 多年生与一年生植株组织中丛枝菌根真菌的侵染程度存在明显差异。多年生植物组织中的丛枝菌根真菌具有较高的定殖率与分离率, 并且多年生植物组织中的丛枝菌根真菌数

量及多样性均高于一年生植物。相较于一年生植物，多年生植物组织中的丛枝菌根真菌具有更高的侵染率^[37]。分析其原因可能包括三方面：首先，随着寄主植物的生长发育丛枝菌根真菌自身的繁殖会持续积累，菌丝会不断生长蔓延，因此多年生成熟植物组织中丛枝菌根真菌的种群密度会随着植株生长而增加；其次，随着植物生长时间的增长，受到周围环境中丛枝菌根真菌侵染的几率也相应增加^[38]，因此多年生植株丛枝菌根真菌的多样性较高；最后，这种差异可能与植物组织结构和发育状态有关，即随着植物的发育其组织成分构成的改变促进了丛枝菌根真菌的繁殖与传播^[39]。

3.4 丛枝菌根侵染水平与植物类型、生态系统、气候区域之间的联系

丛枝菌根真菌与生存环境之间的联系是密不可分的^[30]，菌根真菌-寄主植物-生态系统-气候区域，四者组成了一个动态平衡整体。需要强调的是，各生态因子并不是单独地对植物菌根侵染程度产生影响，而是作为一个动态整体综合发挥作用。各个生态因子之间相互制约、相互促进、相互联系，一个生态因子的变化，可能会引起其他生态因子的一系列变化。例如，不同气候区域的降雨量会随着经纬度、海拔、地形、坡向等因素的变化而改变，也随着季节的变迁和一天的进程而变化，同时生态系统和气候区域也影响着植物类型、环境温度、土壤水分等生态因子^[40]。因此，在研究某一生态因子对植物菌根的影响时，必须重视与其他生态因子之间的联系，因为这可能是由多种因子共同作用所产生的结果。

4 结论

本研究全面评价了中国植物的丛枝菌根侵染特征，从菌根侵染的不同维度阐明了我国植物菌根形成的规律，及其在不同植物类群、气

候和生态区域中的分布格局。表明绝大多数植物能与丛枝菌根真菌形成共生，菌根侵染水平分布较广，其中 55%以下分布更多；丛枝菌根典型结构丛枝和泡囊的侵染丰度较低，疆南星型丛枝占多数，相应的土壤中都分离到真菌孢子和根外菌丝。我国植物的丛枝菌根侵染特征随植物科、生活型，以及生态系统和气候区域的分布的不同，存在较大的变异。农田、荒漠、草地生态系统的植物菌根侵染率相近，而森林生态系统相对较低；草本植物的侵染水平高于木本植物，多年生植物高于一年生；已报道的我国植物丛枝菌根侵染特征中，被子植物占据绝大多数，而蕨类、裸子和石松门植物相对较少。本研究为明确我国植物丛枝菌根侵染特征提供了全面、坚实的数据资料，有助于理解丛枝菌根的分布特征及其规律。同时，由于本研究是基于前人研究的数据所开展的，研究存在一定的局限性，如不同生态系统、气候区域、植物类型和植物生长年限数据量不均衡等，因此，要更准确反映我国植物丛枝菌根侵染特征，还需要进行大量的研究。

参考文献

- [1] FRANK B. On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with belowground fungi (an English translation of A.B. Frank's classic paper of 1885)[J]. *Mycorrhiza*, 2005, 15(4): 267-275.
- [2] 刘润进. 菌根真菌是唱响生物共生交响曲的主角: 菌根真菌专辑序言[J]. *菌物学报*, 2017, 36(7): 791-799.
- [3] RIMINGTON WR, DUCKETT JG, FIELD KJ, BIDARTONDO MI, PRESSEL S. The distribution and evolution of fungal symbioses in ancient lineages of land plants[J]. *Mycorrhiza*, 2020, 30(1): 23-49.
- [4] AL-ANI MAM. Distribution of the arbuscular mycorrhizal fungi in AlJabal alakhdar area, East Libya[J]. *Kirkuk University Journal-Scientific Studies*, 2016, 11(3): 115-135.

- [5] REDECKER D, KODNER R, GRAHAM LE. Glomalean fungi from the Ordovician[J]. *Science*, 2000, 289(5486): 1920-1921.
- [6] HEWINS CR, CARRINO-KYKER SR, BURKE DJ. Seasonal variation in mycorrhizal fungi colonizing roots of *Allium tricoccum* (wild leek) in a mature mixed hardwood forest[J]. *Mycorrhiza*, 2015, 25(6): 469-483.
- [7] BAINARD LD, CHAGNON PL, CADE-MENUN BJ, LAMB EG, LaFORGE K, SCHELLENBERG M, HAMEL C. Plant communities and soil properties mediate agricultural land use impacts on arbuscular mycorrhizal fungi in the Mixed Prairie ecoregion of the North American Great Plains[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2017, 249: 187-195.
- [8] 石兆勇, 高双成, 王发园. 荒漠生态系统中丛枝菌根真菌多样性[J]. 干旱区研究, 2008, 25(6): 783-789.
- SHI ZY, GAO SC, WANG FY. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in desert ecosystems[J]. *Arid Zone Research*, 2008, 25(6): 783-789 (in Chinese).
- [9] van GEEL M, JACQUEMYN H, PLUE J, SAAR L, KASARI L, PEETERS G, van ACKER K, HONNAY O, CEULEMANS T. Abiotic rather than biotic filtering shapes the arbuscular mycorrhizal fungal communities of European seminatural grasslands[J]. *The New Phytologist*, 2018, 220(4): 1262-1272.
- [10] 王永明, 范洁群, 石兆勇. 中国丛枝菌根真菌分子多样性[J]. *微生物学通报*, 2018, 45(11): 2399-2408.
- WANG YM, FAN JQ, SHI ZY. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungal in China[J]. *Microbiology China*, 2018, 45(11): 2399-2408 (in Chinese).
- [11] 马路平, 石兆勇, 韦文敬, 杨爽. 基于 Meta 分析菌根菌对植物叶片生理的影响[J]. *草业学报*, 2024, 33(4): 99-109.
- MA LP, SHI ZY, WEI WJ, YANG S. Meta-analysis of the effects of mycorrhizal fungi on plant leaf physiology[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(4): 99-109 (in Chinese).
- [12] AUGÉ RM. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Mycorrhiza*, 2001, 11(1): 3-42.
- [13] 王晓英, 王冬梅, 陈保冬, 黄益宗, 王幼珊. 丛枝菌根真菌群落对白三叶草生长的影响[J]. *生态学报*, 2010, 30(6): 1456-1462.
- WANG XY, WANG DM, CHEN BD, HUANG YZ, WANG YS. Growth response of white clover to inoculation with different arbuscular mycorrhizal fungi communities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(6): 1456-1462 (in Chinese).
- [14] 杨玲, 王国华, 任立成, 赵之伟. 莴苣植物的丛枝菌根[J]. *云南植物研究*, 2002, 24(1): 37-40.
- YANG L, WANG GH, REN LC, ZHAO ZW. Arbuscular mycorrhizae of the family *Amaranthaceae*[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, 24(1): 37-40 (in Chinese).
- [15] SOUDZILOVSKAIA NA, VAESSEN S, BARCELO M, HE JH, RAHIMLOU S, ABARENKOVA K, BRUNDRETT MC, GOMES SIF, MERCKX V, TEDERSOO L. FungalRoot: global online database of plant mycorrhizal associations[J]. *The New Phytologist*, 2020, 227(3): 955-966.
- [16] MAITRA P, ZHENG Y, CHEN L, WANG YL, JI NN, LÜ PP, GAN HY, LI XC, SUN X, ZHOU XH, GUO LD. Effect of drought and season on arbuscular mycorrhizal fungi in a subtropical secondary forest[J]. *Fungal Ecology*, 2019, 41: 107-115.
- [17] 史雪荣, 黄宏亮, 季杭翔, 赵明水, 张华锋, 李全, 宋新章. 氮和生物炭添加对毛竹林 AMF 侵染率和孢子密度的影响[J]. *林业科学研究*, 2023, 36(4): 165-172.
- SHI XR, HUANG HL, JI HX, ZHAO MS, ZHANG HF, LI Q, SONG XZ. Effects of nitrogen and biochar addition on arbuscular mycorrhizal fungi colonization rate and spore density in moso bamboo plantations[J]. *Forest Research*, 2023, 36(4): 165-172 (in Chinese).
- [18] CHENG Y, ISHIMOTO K, KURIYAMA Y, OSAKI M, EZAWA T. Ninety-year-, but not single, application of phosphorus fertilizer has a major impact on arbuscular mycorrhizal fungal communities[J]. *Plant and Soil*, 2013, 365(1): 397-407.
- [19] WANG MY, HU LB, WANG WH, LIU ST, LI M, LIU RJ. Influence of long-term fixed fertilization on diversity of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Pedosphere*, 2009, 19(5): 663-672.
- [20] TIAN H, DRIJBER RA, NIU XS, ZHANG JL, LI XL. Spatio-temporal dynamics of an indigenous arbuscular mycorrhizal fungal community in an intensively managed maize agroecosystem in north China[J]. *Applied Soil Ecology*, 2011, 47(3): 141-152.
- [21] 林先贵, 郝文英, 施亚琴. 三种除草剂对 VA 菌根真菌的侵染和植物生长的影响[J]. *环境科学学报*, 1991, 11(4): 439-444.
- LIN XG, HAO WY, SHI YQ. Effects of three herbicides on VA mycorrhizal infection and plant growth[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 1991, 11(4): 439-444 (in Chinese).
- [22] MENENDEZ A, MARTÍNEZ A, CHIOCCHIO V, VENEDIKIAN N, OCAMPO JA, GODEAS A. Influence of the insecticide dimethoate on arbuscular mycorrhizal colonization and growth in soybean plants[J]. *International Microbiology*, 1999, 2(1): 43-45.
- [23] JIN HY, GERMIDA JJ, WALLEY FL. Suppressive effects of seed-applied fungicides on arbuscular

- mycorrhizal fungi (AMF) differ with fungicide mode of action and AMF species[J]. *Applied Soil Ecology*, 2013, 72: 22-30.
- [24] 赵玲, 滕应, 骆永明. 中国农田土壤农药污染现状和防控对策[J]. *土壤*, 2017, 49(3): 417-427.
- ZHAO L, TENG Y, LUO YM. Present pollution status and control strategy of pesticides in agricultural soils in China: a review[J]. *Soils*, 2017, 49(3): 417-427 (in Chinese).
- [25] 杨康, 孙建茹, 王妍, 杜鄂巍, 蒙彦良, 桑晓玲, 张风娟. 入侵植物与本地植物互作对丛枝菌根真菌 AMF 侵染率的影响[J]. *菌物学报*, 2019, 38(11): 1938-1947.
- YANG K, SUN JR, WANG Y, DU EW, MENG YL, SANG XL, ZHANG FJ. Effects of invasive plants interacting with native plants on colonization of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Mycosistema*, 2019, 38(11): 1938-1947 (in Chinese).
- [26] GHANTA R, SEN M, DUTTA S. An investigation on arbuscular mycorrhizal colonization in some pteridophytes of West Bengal, India[J]. *International Journal of Advanced Research in Biological Sciences (IJARBS)*, 2016, 3(11): 143-153.
- [27] 曾凯, 张欣然, 刘赛博, 黄丹, 辛国荣, 黄晓辰. 9种蕨类植物丛枝菌根真菌侵染的结构观察[J]. *西北植物学报*, 2023, 43(5): 772-780.
- ZENG K, ZHANG XR, LIU SB, HUANG D, XIN GR, HUANG XC. Structural observation on arbuscular mycorrhizal fungal infection of nine species of pteridophytes[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2023, 43(5): 772-780 (in Chinese).
- [28] BESSERER A, BÉCARD G, JAUNEAU A, ROUX C, SÉJALON-DELMAS N. GR24, a synthetic analog of strigolactones, stimulates the mitosis and growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* by boosting its energy metabolism[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(1): 402-413.
- [29] 梁月明, 苏以荣, 何寻阳, 陈香碧. 岩溶区典型灌丛植物根系丛枝菌根真菌群落结构解析[J]. *环境科学*, 2018, 39(12): 5657-5664.
- LIANG YM, SU YR, HE XY, CHEN XB. Structure analysis of arbuscular mycorrhizal in roots from different shrubs in Karst regions[J]. *Environmental Science*, 2018, 39(12): 5657-5664 (in Chinese).
- [30] 王发园, 刘润进. 环境因子对 AM 真菌多样性的影响[J]. *生物多样性*, 2001, 9(3): 301-305.
- WANG FY, LIU RJ. Effects of environmental factors on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Chinese Biodiversity*, 2001, 9(3): 301-305 (in Chinese).
- [31] 张慧, 韩冰, 董全民, 吕进英, 史雅楠, 周华坤, 邵新庆. AMF 及短期增温增雨互作对植物吸收氮磷功能的影响[J]. *草地学报*, 2020, 28(4): 1034-1042.
- ZHANG H, HAN B, DONG QM, LÜ JY, SHI YN, ZHOU HK, SHAO XQ. Effects of AMF inoculation, short-term warming and increasing precipitation on nitrogen and phosphorus absorption of plant[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(4): 1034-1042 (in Chinese).
- [32] WILSON H, JOHNSON BR, BOHANNAN B, PFEIFER-MEISTER L, MUELLER R, BRIDGHAM SD. Experimental warming decreases arbuscular mycorrhizal fungal colonization in prairie plants along a Mediterranean climate gradient[J]. *PeerJ*, 2016, 4: e2083.
- [33] SANDERS IR, CROLL D. Arbuscular mycorrhiza: the challenge to understand the genetics of the fungal partner[J]. *Annual Review of Genetics*, 2010, 44: 271-292.
- [34] 邱虎森, 苏以荣, 黎蕾, 何寻阳, 陈香碧, 李杨. 典型喀斯特高原坡地土壤养分分布及其影响因素[J]. *土壤*, 2013, 45(6): 985-991.
- QIU HS, SU YR, LI L, HE XY, CHEN XB, LI Y. Distribution of soil nutrients and its influencing factors in slope of typical Karst Plateau[J]. *Soils*, 2013, 45(6): 985-991 (in Chinese).
- [35] 刘娜, 赵泽宇, 姜喜铃, 邢晓科. 菌根真菌提高植物抗旱性机制的研究回顾与展望[J]. *菌物学报*, 2021, 40(4): 851-872.
- LIU N, ZHAO ZY, JIANG XL, XING XK. Review and prospect of researches on the mechanisms of mycorrhizal fungi in improving plant drought resistance[J]. *Mycosistema*, 2021, 40(4): 851-872 (in Chinese).
- [36] TAN M, HASSAN MJ, PENG Y, FENG GY, HUANG LK, LIU L, LIU W, HAN LB, LI Z. Polyamines metabolism interacts with γ -aminobutyric acid, proline and nitrogen metabolisms to affect drought tolerance of creeping bentgrass[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(5): 2779.
- [37] 周娴, 李勃, 马瑜. 太白山野生桃儿七内生真菌群落组成及多样性[J]. *生物技术*, 2023, 33(1): 14-18, 47.
- ZHOU E, LI B, MA Y. Community composition and diversity characteristics of endophytic fungi isolated from wild *Sinopodophyllum hexandrum* in Taibai Mountain[J]. *Biotechnology*, 2023, 33(1): 14-18, 47 (in Chinese).
- [38] LIU JW, ZHAO J, WANG G, CHEN J. Host identity and phylogeny shape the foliar endophytic fungal assemblages of *Ficus*[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(18): 10472-10482.
- [39] MILLER WA, ROY KW. Mycoflora of soybean leaves, pods, and seeds in Mississippi[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1982, 60(12): 2716-2723.
- [40] SIVAKUMAR N. Effect of edaphic factors and seasonal variation on spore density and root colonization of arbuscular mycorrhizal fungi in sugarcane fields[J]. *Annals of Microbiology*, 2013, 63(1): 151-160.