



菌根真菌介导下植物对丹霞地貌山顶胁迫环境的适应机制

丁昊¹, 李淑琪¹, 孙妍¹, 梁菊¹, 张誉羚¹, 谭雪莲², 梁敏霞², 刘徐兵^{1*}

1. 中山大学生命科学学院, 广州 510275;

2. 中山大学生态学院, 深圳 518107

* 联系人, E-mail: liuxubing@mail.sysu.edu.cn

收稿日期: 2024-08-16; 接受日期: 2024-08-21; 网络版发表日期: 2024-09-09

广东省国家公园建设专项“丹霞山生物多样性科考专项”(批准号: 2021GJGY034)和国家自然科学基金(批准号: 32171523, 31922051)资助

摘要 植物与菌根真菌的互利共生关系广泛存在于森林群落中, 对植物种间竞争、群落结构、演替以及生态系统功能和稳定性均具有重要的调节作用. 现有研究通常关注菌根真菌驱动的不同菌根类型植物间生态位分化和植物-土壤反馈作用强度的差异, 而忽略了不同生境条件下寄主物种对菌根真菌依赖性的动态变化及其对局地生物多样性的影响. 本研究基于广东丹霞山独特的山顶生态效应和土壤胁迫条件, 通过对比分析山顶和山谷土壤理化性质、寄主植物根系菌根定殖率、菌根真菌子实体形态特征及多样性等指标, 系统比较了同种植物在不同生境中与菌根真菌互作强度的差异. 结果发现, 山顶林下土壤比山谷生境中更为贫瘠和干旱, 分布于山顶生境中的植物个体其根系菌根定殖率显著高于山谷, 而山顶菌根真菌子实体的个体大小普遍低于山谷中的同种个体. 这些结果表明, 森林群落中两种主要的菌根类型树种均表现出在山顶生境中对菌根真菌共生的依赖性高于山谷, 进而可以促进植物对氮磷养分及水分的获取能力, 并最终提高了寄主植物在山顶胁迫条件下的适合度. 本研究揭示了寄主植物可以通过动态调节与菌根真菌的互作强度以适应胁迫生境, 为环境异质性条件下的植物生存策略和生物多样性维持机制提供了新的视角.

关键词 丹霞地貌, 生物多样性, 菌根真菌, 山顶效应, 胁迫环境, 木本植物

丹霞地貌是由陆相红层形成、以陡崖为特征的地貌^[1]. 其发育始于第三纪晚期的喜马拉雅造山运动^[2], 是由水平或变动很轻微的厚层红色砂岩、砾岩所构成. 因岩层呈块状结构和富有易于透水的垂直节理, 经流水向下侵蚀及重力崩塌作用形成陡峭的峰林或方山地形^[3]. 丹霞地貌具有较为脆弱的生态系统^[4], 其土层较薄^[5], 土壤呈现酸性或强酸性^[6]. 因此, 丹霞地貌往往

更易遭受风力和雨水侵蚀的影响, 并且难以固存水分、有机质和养分, 造成了相应区域的土壤不断发生退化. 同时, 山地经历长期的流水侵蚀、重力崩塌和风化剥落等多种地质作用, 典型丹霞地貌往往呈现出“顶平、身陡、麓缓”的特征^[7], 其陡峭崖壁和山顶区域极薄的土层中有机质和凋落物含量低, 且难以保留水分.

引用格式: 丁昊, 李淑琪, 孙妍, 等. 菌根真菌介导下植物对丹霞地貌山顶胁迫环境的适应机制. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1719–1728
Ding H, Li S Q, Sun Y, et al. Adaptation mechanism of plants to the stressful environments of Danxia Landscape mediated by mycorrhizal fungi (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1719–1728, doi: 10.1360/SSV-2024-0142

丹霞地貌山顶与山谷的生境差异导致了其植物群落结构和组成存在山顶效应。山顶效应是指山体隆起而产生的热力效应, 使山体温度高于相同海拔的自由大气温度, 进而使山顶与山脚的温度、湿度等生态条件不同, 进而使得生物群落产生显著差异^[8]。以广东丹霞山为例, 由于山顶的平均温度高于山脚, 山顶的平均湿度低于山脚, 使得山顶植物的形态、物种和群落和山脚的有所不同^[9]。因此, 丹霞地貌的峭壁往往无大型植物生长, 山顶和山谷植物群落形成空间隔离, 并且山顶因为阳光辐射较强而水分较少, 相对于山底更为干旱高温^[9]。在这些环境胁迫条件下, 丹霞地貌山顶的植物多样性往往低于山底。然而, 已有研究表明, 在一定程度上, 丹霞地貌山顶的植物多样性依然十分丰富^[10], 丹霞山发育了良好的亚热带季雨林, 在核心区和沟谷及山顶尚保存成片的亚热带沟谷雨林和天然次生林。中国东南部丹霞地貌区植被具有明显的热带性, 同时又表现出一定的温带性, 群落内植物普遍表现出耐贫瘠、耐干旱、适应力强等特点^[11]。

植物对贫瘠、干旱等土壤胁迫环境的适应能力通常得益于其根系与菌根真菌的共生关系。菌根真菌能与93%以上的陆地植物根系形成菌根共生体, 是自然界中普遍存在的互利共生现象^[12,13]。根据解剖学与进化生态学上的差异, 菌根主要分为四种类型: 丛枝菌根(arbuscular mycorrhizas, AM)、外生菌根(ectomycorrhizas, ECM)、杜鹃花科菌根(ericoid mycorrhizas, ERM)和兰科菌根(orchid mycorrhizas, OM)^[13,14]。菌根真菌从植物中获得碳水化合物, 并促进植物对水以及磷、氮等矿物营养的吸收^[13], 从而与寄主植物形成紧密的互利共生关系。实验证明, AM真菌可获得寄主植物10%~20%的碳水化合物, ECM和ERM真菌可获得20%左右偶尔可高达50%的碳^[13]。作为交换, 菌根真菌为寄主植物提供大量的氮和磷元素。在土壤磷缺乏的条件下, AM植物会激活一系列适应性反应^[15], 其中大部分反应由磷酸盐饥饿反应(PHR)蛋白控制, 以此促进AM菌根定殖并为植物提供磷元素^[16]; 对于ECM而言, 土壤环境中的低磷条件也会促进其与寄主植物的共生强度^[17], 菌根的胞外水解酶活性会随着土壤磷浓度的下降而大幅增强, 从而促进菌根对于磷的吸收^[18]。而在低氮胁迫下, AM真菌的定殖率会显著提高^[19], ECM真菌在积累氮的同时也能为植物输送更多的氮^[20], 通过菌丝体的扩展, 植物显著增加自身

能探索到的土壤体积从而进一步适应低氮环境^[13]。在干旱的胁迫条件下, AM和ECM真菌一方面可以通过根系分泌物团聚土壤、保留土壤水分和外延菌丝等手段, 促进寄主植物根系对水分的吸收^[21], 同时也能够利用将有机物分解和再循环、改变土壤水力特性和改善矿质营养等方法, 促进植物对水分和营养物质的吸收, 从而适应干旱的环境^[22]。群落中共存的寄主植物通过与不同类别的菌根真菌合作, 实现了对土壤中限制性营养元素不同形态化合物的差异化利用, 最终促进了热带亚热带树种间的生态位分化和稳定共存^[23,24]。此外, 菌根真菌可以通过调节宿主植物根源信号合成, 提高渗透调节能力、氧化酶活性和水分吸收利用效率等手段^[19], 促进寄主植物根系对养分和水分的吸收, 适应土壤胁迫环境。菌根真菌还能够降低病原菌对植物的侵害^[25,26], 提高植物抵御恶劣环境的能力, 促进寄主在贫瘠土地上的定植, 进而提高植物群落的生产力和多样性^[23,27]。当前植物-菌根互作领域的研究通常将寄主分为ECM树种和AM树种两大类, 以探讨二者在抵御胁迫环境上的一致性差异, 而忽略了地下菌根网络与寄主互作强度随环境的变化特征。事实上, 植物在不同的土壤胁迫条件下可以采取非常灵活的“成本-收益”权衡策略^[28]。因此, 本研究拟基于丹霞地貌特有的山顶生态效应和土壤胁迫条件, 深入研究植物-菌根真菌互利共生关系及其生态功能在山顶和山谷环境中的差异, 揭示植物-菌根互作强度随异质性胁迫环境的变化特征并阐明其功能可塑性。

广东丹霞山既有与其他亚热带地区相似的植物区系成分, 又孕育着其独特的植物种质资源。现有研究描述了丹霞地貌的山顶生态效应^[2,9-11], 然而鲜有针对该效应形成机制的探讨, 丹霞地貌不同生境条件下的植物多样性形成和维持机制尚不清晰。菌根真菌通过矿质养分-碳交换连接起生态系统的地上和地下部分, 深度参与和调节陆地生态系统的物质循环过程^[29]和植物群落物种共存^[23,25,26]。因此, 本研究以广东丹霞山为研究对象, 通过对比分析该区域土壤理化性质、植物与菌根真菌互作强度以及菌根真菌子实体群落结构在丹霞地貌山顶和山谷不同生境中的差异, 探讨山顶植物如何通过菌根真菌共生关系提高自身对胁迫环境的适应机制, 阐明生境异质性条件下的植物-土壤反馈作用格局及其对区域生物多样性的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区域

丹霞山国家级自然保护区位于广东省韶关市东北郊约50 km的仁化县境内, 保护区南北长22.9 km, 东西宽17.5 km, 总面积为292 km², 其中核心区为138 km². 丹霞山地区地质构成主要是白垩纪红色砂岩, 地貌主要以海拔50~150 m的河流阶地和200~400 m的低丘、峰林构成. 该地区分布有众多的石墙、石柱、石桥等丹霞地貌类型. 其中最高峰为巴寨(海拔625 m), 次高峰为燕岩(海拔603 m), 第三峰为宝珠峰(海拔408.7 m). 区域内水网密集, 东南缘有浈江(仁化江), 中部有南北向贯穿的锦江. 丹霞山地区位于南岭山脉中段, 具有中亚热带向南亚热带过渡的季风性湿润气候特点, 水热条件较好, 有利于植物生长. 年平均气温为19.6℃, 最热月7月的平均气温约28.4℃; 最冷月1月的平均气温为9.3℃; 年降雨量1665 mm; 年平均湿度约为79.6%. 丹霞山土壤类型主要为赤红壤、山地红壤和山地黄棕壤, 总体土层较薄且呈酸性, 土壤砂粒含量高、含水量低, 肥力较差.

1.2 研究地点的选定和土壤样品分析

在保护区内选择具有代表性地段设定山顶和山谷各3个研究区域, 高海拔山顶样点包括长老峰、宝珠峰和海螺峰, 低海拔山谷包括翔龙湖、卧龙岗和通泰桥等区域. 每个样点选择无人干扰的典型植物群落, 开展土壤样品的采集和理化性质测定、植物根系样品采集和大型真菌子实体调查. 在每个样点林下随机选定12个土壤样品采集点, 各采集点间距不小于100 m, 去除表面凋落物后采集0~20 cm土壤样品, 并使用土壤pH计(上海雷磁PHD-25)测定土壤pH值, 使用便携式土壤温湿度盐度测量仪(HydraProbe Lite, Stevens, 美国)测定土壤湿度和温度. 土壤有机质含量采用重铬酸钾氧化-远红外加热法, 土壤全氮使用凯氏定氮法(Foss KjeltacTM 2300, Hoganas, 瑞典), 无机氮采用碱性水解扩散吸收法, 总磷采用HNO₃-HCl(体积比1:3)钼酸铵分光光度法(Optima 2100DV; Perkin-Elmer, 美国), 无机磷采用0.03NH₄F-0.1NHCl浸提-钼蓝比色法测定.

1.3 不同菌根类型植物的根系菌根真菌定殖率测定

以山顶和山谷均常见的6个树种为研究对象, 包括

3个ECM树种: 黄杞(*Engelhardtia roxburgiana*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、秀丽锥(*Castanopsis jucunda*), 3个AM树种: 木荷(*Schima superba*)、鼠刺(*Itea chinensis*)、山杜英(*Elaeocarpus sylvestris*). 针对每个目标树种, 在前述研究区域内各随机选择10株胸径大于1 cm的个体, 并在根系不同方向上采集5个细根样品, 每个物种共计采集50个的细根样品带回实验室进行菌根真菌定殖率测定.

对于AM植物细根样品, 使用醋酸-墨水法进行染色, 染色的具体步骤可分为透明、漂白、酸化、染色、脱色. 染色完成后, 对每个样品挑取5~10条1 cm左右的根段放置在载玻片上, 盖上24 mm×50 mm的盖玻片, 用手指进行压片操作, 封上固封剂保存, 采用放大交叉法(magnified intersections method)通过镜检测定菌根真菌定殖率, 将染色制片后的根系置于40倍物镜下进行观察, 每个根段观察10个视野, 记录每个视野中是否有丛枝、囊泡或菌丝的侵染, 记录侵染的视野数量和未侵染的视野数量, 最后计算出视野百分比记为定殖率. 对于ECM植物, 每个样品随机截取5~10个约1 cm长的细根放在培养皿中, 再置于解剖镜下直接进行观察, 将末端呈现异常短枝膨大或者在根表面具有致密的菌套(Hyphal mantle)和外延菌丝的视为被定殖根尖, 计算被定殖根尖百分比记为定殖率.

1.4 大型真菌子实体多样性调查

在上述研究区域内采用经典的样线踏查法对大型真菌进行广泛调查, 每条样线长度1 km, 于2022年4月~2024年4月期间开展多次野外调查和采样, 详细记录全部大型真菌子实体标本的生境信息, 包括采集地、经纬度、海拔、采集时间、采集人、生境、相关树种; 结合宏观形态和微观结构观察进行物种分类和鉴定, 记录同一调查期间相同样线距离内大型真菌子实体的物种多样性和个体数.

以在山顶和山谷生境中均常见的7个大型真菌物种为研究对象, 包括格纹鹅膏(*Amanita fritillaria*)、锥鳞白鹅膏(*Amanita virgineoides*)、木生条孢牛肝菌(*Boletellus emodensis*)、皱波斜盖伞(*Clitopilus crispus*)、近江粉褶蕈(*Entoloma omiense*)、糠鳞小蘑菇(*Microspalliota furfuracea*)、红菇(*Russula* sp.)等. 针对每个目标种在山谷和山顶生境中各随机选取20个子实体, 详细测定其形态特征, 包括子实体大小、菌盖及菌柄

表面特征、菌肉厚度及颜色变化、菌褶颜色及宽度、菌褶着生方式、菌环形态及位置、菌托颜色及形状等。

1.5 统计分析

采用单因素方差分析比较山顶和山谷生境中各土壤理化性质的差异显著性, 采用双因素方差分析比较生境(山顶和山谷)和菌根类型(AM和ECM)对植物根系菌根定殖率的影响, 采用独立样本 t 检验比较各菌根真菌子实体的菌盖直径和菌柄长度、分析子实体物种丰富度和个体总数在山顶和山谷生境中的差异显著性。构建线性混合效应模型(linear mixed-effects models), 以进一步分析植物与菌根真菌互作强度在山顶和山谷生境中的差异。在植物根系定殖率的模型中, 根系菌根定殖率作为因变量, 生境类型(山谷或山顶)和菌根类型(AM或ECM)及其交互作用作为固定效应, 寄主植物物种名作为随机效应以控制种间变异。在子实体形态特征的模型中, 子实体菌盖直径或菌柄高度分别作为因变量, 生境类型(山谷或山顶)作为固定效应, 7个大型真菌的物种作为随机效应。整合大型真菌子实体多样性调查样线同区域的根系样品数据, 针对山顶和山谷生境分别构建简单线性回归模型, 以分析子实

体物种丰富度与AM或ECM菌根定殖率之间的相关关系。本文所有的数据分析均在R软件(V4.3.1)中进行^[30]。

2 结果

2.1 山顶和山谷土壤理化性质的差异

丹霞山区域山顶和山脚沟谷的土壤理化性质差异较大, 相较于山谷, 山顶土壤更为贫瘠、更加干旱且温度更高(图1)。尤其是平均土壤湿度(图1C)和无机磷含量(图1F), 山顶的数值仅为山谷的一半左右, 同时山顶土壤的平均温度显著高于山谷(图1B), 水分蒸发等流失较山谷地区更快, 表明山顶区域土壤湿度不足且有效磷养分含量较低, 山顶植物处于缺水和缺磷的双重胁迫中。

2.2 植物-菌根真菌互作强度的山顶效应

对山顶和山谷均有分布的6个常见树种根系菌根定殖率的分析发现, 分布于山顶生境中的个体其根系菌根定殖率显著高于山谷生境(图2, 表1), 且AM和ECM两种菌根类型的树种均表现出山顶高于山谷的格局。同时, 相对于AM树种, ECM树种的根系具有显著更高的菌根定殖率(表1), 而生境类型与菌根类型的

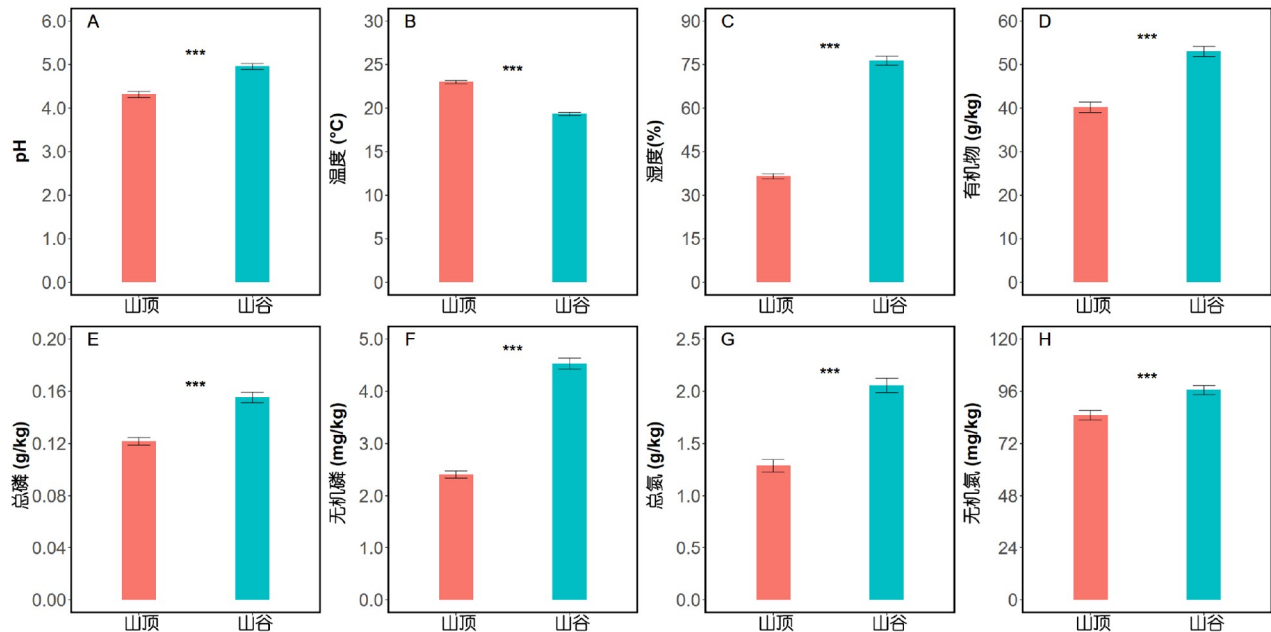


图1 丹霞山土壤理化性质在山顶和山谷生境中的差异。数据用 $\bar{x} \pm SE$ 表示, ***: $P < 0.001$

Figure 1 Differences in soil properties in valley and summit habitats of Danxia mountain. Bars represent $\bar{x} \pm SE$, ***: $P < 0.001$

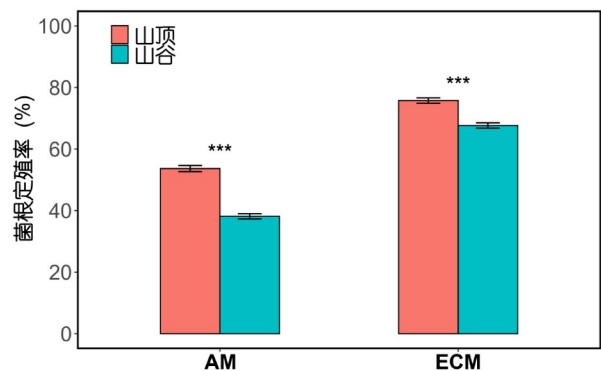


图 2 丹霞山不同菌根类型植物在山谷和山顶生境中根系菌根定殖率的差异. 数据用 $\bar{x} \pm \text{SE}$ 表示, ***: $P < 0.001$

Figure 2 Differences in mycorrhizal colonization rates of tree species with different mycorrhizal types in valley and summit habitats of Danxia mountain. Bars represent $\bar{x} \pm \text{SE}$, ***: $P < 0.001$

交互作用则显示AM树种在不同生境根系菌根定殖率的变化幅度要显著高于ECM树种(表1). 这些结果表明, 在山顶光照更为充足但土壤水分和养分胁迫环境下, 两种菌根类型的植物个体均显著加强了其根系与菌根真菌共生作用的强度, 通过为菌根提供更多光合作用产物以提高菌根定殖率, 进而促进植物根系对土壤养分和水分的获取.

2.3 菌根真菌子实体形态特征和群落结构的变化

通过比较广泛分布于山谷和山顶生境的大型真菌子实体形态特征可以发现, 山顶生境中大型真菌子实体的菌盖直径和菌柄高度普遍低于分布于山谷的同种个体(图3, 表1). 尽管不同大型真菌物种的子实体随生境的变化幅度有一定差异, 或菌盖和菌柄的差异显著性不同(图3), 但山顶子实体个体小于山谷同种个体的

趋势在7个菌根真菌物种中广泛存在(图3, 表1). 同时, 同等调查面积和强度条件下, 山谷生境中的菌根真菌子实体物种丰富度和总个体数均高于山顶生境, 但二者均未检出显著性差异(图4). 这些结果表明, 山谷相对肥沃湿润的土壤条件更有利于菌根真菌完成有性繁殖周期, 山谷地区环境更适合菌根真菌子实体的发育和成群.

菌根真菌子实体的物种丰富度与寄主植物地下根系的菌根定殖率存在广泛的负相关关系(图5), 且对于AM和ECM两种类型该负相关关系在山顶生境中均更为显著, 而在山谷生境中则不显著. 该结果表明, 植物与菌根真菌的互作强度与子实体多样性具有拮抗关系, 当环境胁迫程度更高时, 植物倾向于更加依赖少部分优势菌根真菌物种以提高适合度.

3 讨论

现有关于植物与菌根真菌互作强度的研究通常基于群落尺度的野外观测^[31,32]或幼苗移栽实验^[23~25], 丹霞山独特而典型的丹霞地貌提供了一个天然研究平台, 在同一局域尺度内山顶和山谷形成截然不同的环境和土壤条件(图1), 使得可以在相同的气候因子和物种演化历史的条件下, 选择同时分布于山顶和山谷的乔木物种(图2, 表1)和菌根真菌物种(图3)开展对比研究, 探讨局域尺度上不同强度的植物-菌根真菌互作如何促进寄主植物对生境异质性的适应性. 本研究结果表明, 森林群落中两种主要的菌根类型树种AM和ECM均表现出在山顶生境中对菌根真菌共生的依赖性高于山谷(图2), 从而可以将山顶较为充足的光照条件和光合作用效率转化为更紧密的根系-菌根真菌互

表 1 丹霞山植物-菌根真菌互作强度的线性混合效应模型分析结果^{a)}

Table 1 Coefficients of linear mixed-effects models examining how the strength of plant-mycorrhizal interactions were associated with valley and summit habitats of Danxia mountain^{a)}

因变量	固定效应	回归系数	标准误	t值	P值
菌根定殖率	生境类型(山顶)	15.503	0.820	18.897	<0.001
	菌根类型(ECM)	29.502	8.627	3.420	0.026
	生境类型: 菌根类型	-7.378	1.160	-6.359	<0.001
菌盖直径	生境类型(山顶)	-0.816	0.242	-3.373	<0.001
菌柄高度	生境类型(山顶)	-1.403	0.174	-8.042	<0.001

a) 各线性混合效应模型中, 寄主植物或大型真菌物种作为随机效应以控制种间差异. 黑体表示生境类型对相应因变量具有显著影响 ($P < 0.05$)

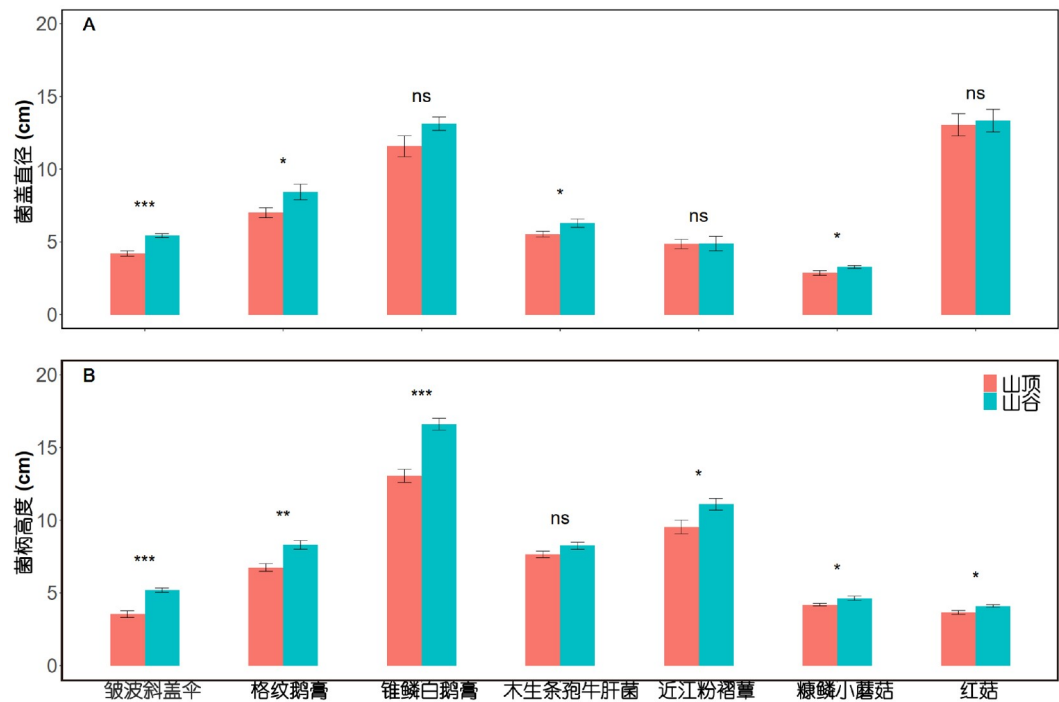


图 3 丹霞山菌根真菌子实体菌盖直径(A)和菌柄高度(B)在山谷和山顶生境中的差异。数据用 $\bar{x} \pm SE$ 表示, *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: 差异不显著

Figure 3 Differences in (a) cap diameters and (b) stipe heights of mycorrhizal fruiting bodies in valley and summit habitats of Danxia mountain. Bars represent $\bar{x} \pm SE$, *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: non-significant

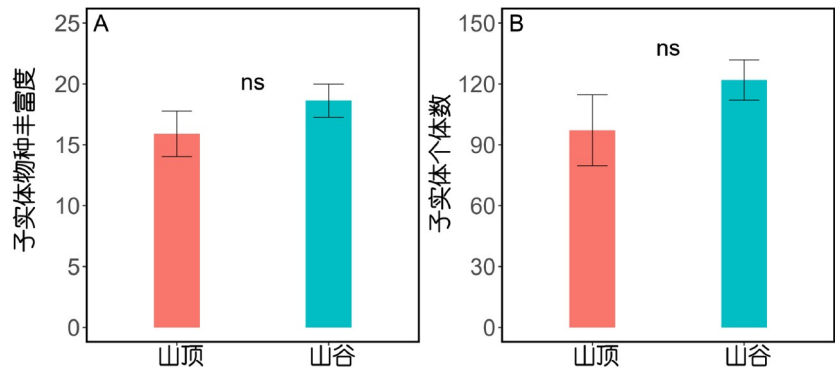


图 4 丹霞山菌根真菌子实体物种丰富度(A)和总个体数(B)在山谷和山顶生境中的差异。数据用 $\bar{x} \pm SE$ 表示, ns: 差异不显著

Figure 4 Differences in (A) species richness and (B) total individual numbers of mycorrhizal fruiting bodies in valley and summit habitats of Danxia mountain. Bars represent $\bar{x} \pm SE$, ns: non-significant ($P > 0.05$)

利共生关系, 以促进植物对氮磷养分及水分的获取能力, 并最终提高各物种在山顶胁迫条件下的适合度。

氮、磷等营养元素在植物的生长发育中有着不可或缺的作用, 自然界中较低的土壤氮磷含量是限制植物生长的主要影响因素之一^[33]。而在丹霞山特别是其山顶生境中, 土层退化等因素导致土壤的矿质营养限

制作用更为明显。本研究针对土壤理化性质的分析也验证了这种山顶效应(图1), 山顶林下土壤的氮磷含量、有机物总量以及湿度均显著低于山谷, 这可能是由于丹霞山山顶的土壤结构更为松散、土层较薄等物理特征导致其易受风力和雨水侵蚀, 从而难以固存营养成分和水分; 同时, 山顶的日照辐射强于山底, 并且

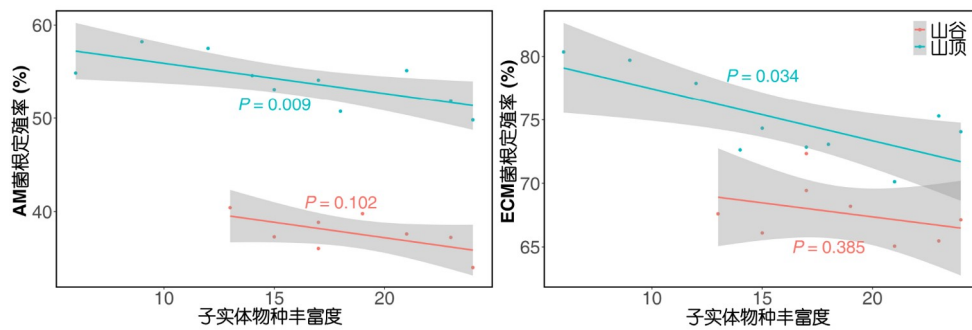


图 5 丹霞山山谷和山顶生境中菌根真菌子实体物种丰富度与寄主根系菌根定殖率的相关关系

Figure 5 Relationships between species richness of mycorrhizal fruiting bodies and mycorrhizal colonization rates of host roots in valley and summit habitats of Danxia mountain

山顶与山底处于半隔离状态, 山顶的水分较山谷更易流失, 导致山顶的土壤湿度远低于山谷, 干燥的林下环境也不利于凋落物的留存和降解. 土壤样品分析结果还显示, 山顶的土壤温度相较于山底更高, pH值相较于山谷更低, 土壤酸性程度更高(图1), 山顶区域土壤温度、湿度和酸碱度三者间的耦合作用在一定程度上加剧了对植物生长的抑制作用. 在这种条件之下, 植物难以从土壤中获得有效且足够的矿质营养与水分, 因而形成了南方湿润丹霞地貌独特的区域水热条件较好而局域尺度上较为胁迫的山顶效应^[8,9].

子实体是大型真菌的产孢结构, 由组织化的菌丝体构成, 大部分以伞状形态存在于地上. 子实体的形成有利于菌根真菌从营养生长向生殖生长转变, 其通过孢子的方式进行繁殖可极大提高其繁殖效率和传播距离, 同时也有利于菌根真菌应对生活史周期中可能出现的不利条件. 当菌丝体完成营养生长达到生理成熟后, 只有在合适的环境条件刺激下, 才会向生殖生长转化并形成子实体^[34]. 子实体多样性和生物量一般受制于土壤养分、菌根竞争、寄主植物营养状况、寄主植物幼苗生长情况等^[35,36]. 当寄主植物光合能力降低时, 其投入到菌根共生系统中的碳就会相应减少, 此时菌根真菌会调整其生殖策略并减少子实体的繁殖, 从而适应寄主植物的变化. 当寄主植物处于落叶期, 或被其他植物围绕时, 光合能力下降从而使得寄生的菌根真菌的子实体生物量降低^[36,37]. 本研究结果显示, 分布于丹霞山山顶区域的菌根真菌子实体菌盖直径及菌柄高度均明显低于生长于山谷中的同种个体(图3, 表1). 对山顶与山谷大型真菌子实体的群落结构进行调查, 发现山谷真菌的物种丰富度及个体

数目均略高于山顶(图4). 相比于山谷生境, 山顶林下土壤湿度和养分等环境条件的不足, 导致子实体的个体生长情况、物种多样性及种群大小均受到抑制. 传统上, 菌丝生物量、子实体大小和数量等指标常用于指示菌根真菌的功能及其对寄主的促进作用程度^[15], 然而本研究中植物菌根侵染率和子实体大小表现出了相反的随海拔变化趋势, 山顶生境中菌丝体的活性更强而子实体的个体更小, 表明菌根真菌的菌丝体共生强度与其子实体大小之间没有必然联系. 尽管山顶生境中寄主植物对菌根真菌的依赖性更强, 但这些菌根真菌通过子实体繁殖的方式显著受限于土壤温湿度等环境条件. 在丹霞地貌塑造的独特生态系统中, 菌根真菌子实体的多样性与寄主根系菌根定殖率存在广泛的负相关关系(图5), 且这种负相关关系在山顶生境中更为明显, 表明在环境胁迫条件下, 菌根真菌群落可能更多地通过“超级菌种(super fungal species)”机制影响寄主植物的适合度, 即在干旱贫瘠的土壤中, 与寄主植物共生的菌根真菌群落中可能存在“超级菌种”主导了菌根真菌群落对寄主根系的定殖和共生, 其对宿主生长存活和适合度的促进作用远大于群落中的其他菌根物种^[38].

菌根定殖率、菌丝生物量、土壤磷酸酶活性等是判断菌根真菌生长发育状况和菌根活性的重要指标, 常被用于评价菌根真菌与宿主植物的共生强度及其生理生态功能^[39]. 同时, 通过对寄主植物的生物量、根系发育程度、水和无机盐的吸收效率及抗病性、抗虫性的观测, 也可以进一步反映植物与真菌的互作强度, 但由于这些指标大多为间接指征, 且观测周期长、干扰因子多, 因此本研究以菌根定殖率这一更为直接和

易于测定的指标来反映植物-菌根互作强度。需要指出的是, 由于自然生态系统中植物与菌根互作网络的复杂性, 不同植物与多种菌根真菌共生时其菌根定殖率并不能完全反映互作强度的高低及其变化特征, 后续研究中应进一步结合植物-微生物互作的多组学分析和矿质养分的同位素示踪等研究手段, 深入阐明寄主植物与菌根真菌之间互作强度的动态变化特征及其对胁迫环境的适应性。

植物-菌根真菌互利共生关系被广泛证实可以通过多种方式和途径影响植物的矿质营养吸收和生长发育过程, 在植物逆境生理中有着重要作用^[13,14,39,40]。菌根真菌还能够通过地下菌丝网络显著影响植物种间竞

争、群落结构、生物入侵以及生态系统稳定性和多功能性^[14,39,41,42]。本研究针对丹霞地貌的山顶生态效应这一独特系统, 揭示了不同类型菌根植物通过动态调节与菌根真菌的互作强度以适应不同环境条件, 为生境异质性条件下的生物多样性维持提供了新的视角。现有研究通常将植物对菌根真菌的依赖性作为物种或属水平的固有属性, 本研究表明植物-菌根真菌互利共生的强度具有环境依赖性(context-dependence)。未来研究菌根真菌生态功能的时应充分考虑环境因子特别是土壤理化性质的调节作用, 从而更为全面地揭示植物-菌根真菌互作体系对生物多样性维持和生态系统固碳等功能的影响。

致谢 感谢韶关市丹霞山管理委员会在野外调查期间提供的支持, 感谢中山大学彭少麟教授、廖文波教授、周婷副教授等人在研究开展过程中给予的宝贵建议。

参考文献

- 1 Peng H, Pan Z X, Yan L B et al. A review of the research on red beds and Danxia landform (in Chinese). *Acta Geogr Sin*, 2013, 68: 1170–1181 [彭华, 潘志新, 闫罗彬, 等. 国内外红层与丹霞地貌研究述评. *地理学报*, 2013, 68: 1170–1181]
- 2 Peng H. A survey of the Danxia landform research in China (in Chinese). *Sci Geogr Sin*, 2000, 20: 203–211 [彭华. 中国丹霞地貌研究进展. *地理科学*, 2000, 20: 203–211]
- 3 Li J X. Geomorphic types in Guangdong Province (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1961, 4: 70–81 [李见贤. 广东省的地貌类型. *中山大学学报*, 1961, 4: 70–81]
- 4 Wang C, Yang Q N, Zhang C, et al. Soil organic carbon fractions and their sensitivities to land use in the typical Danxia landform area in the humid region of southeast China (in Chinese). *Ecol Environ*, 2022, 31: 1132–1140 [王超, 杨倩楠, 张池, 等. 东南湿润区典型丹霞地貌土壤有机碳组分及其敏感性研究. *生态环境学报*, 2022, 31: 1132–1140]
- 5 Wang C, Yang Q N, Zhang C, et al. The characteristics of soil phosphorus fractions and their availability under different land use types in Danxia Mountain (in Chinese). *Ecol Environ*, 2023, 32: 889–897 [王超, 杨倩楠, 张池, 等. 丹霞山不同土地利用方式土壤磷组分特征及其有效性. *生态环境学报*, 2023, 32: 889–897]
- 6 He Z X, Yan Y H, Ma Q X, et al. The bryophyte diversity of the Danxia landform in Hunan, China (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2012, 20: 522–526 [何祖霞, 严岳鸿, 马其侠, 等. 湖南丹霞地貌区的苔藓植物多样性. *生物多样性*, 2012, 20: 522–526]
- 7 Guo F S, Chen L Q, Yan Z B, et al. Definition, classification, and danxiaization of Danxia landscapes (in Chinese). *Acta Geol Sin*, 2020, 94: 361–374 [郭福生, 陈留勤, 严兆彬, 等. 丹霞地貌定义、分类及丹霞作用研究. *地质学报*, 2020, 94: 361–374]
- 8 Shen Z H, Hu Z W, Zhao J, et al. Altitudinal patterns of plant diversity on Mt Guniujiang, Anhui, China—with a discussion on the ecological impact of hilltop condition (in Chinese). *J Mount Sci*, 2007, 25: 160–168 [沈泽昊, 胡志伟, 赵俊, 等. 安徽牯牛降的植物多样性垂直分布特征——兼论山顶效应的影响. *山地学报*, 2007, 25: 160–168]
- 9 Wu J, Peng S L, Lin Z G, et al. Ecological effect on the hilltop of Danxia Landform (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2008, 28: 3390–3400 [吴瑾, 彭少麟, 林真光, 等. 丹霞地貌山顶生态效应. *生态学报*, 2008, 28: 3390–3400]
- 10 Chen B M, Li J, Peng S L, et al. Preliminary study on diversity of vegetation community and ecosystem of Danxia landform in south China (in Chinese). *Ecol Environ*, 2008, 17: 1058–1062 [陈宝明, 李静, 彭少麟, 等. 中国南方丹霞地貌区植物群落与生态系统类型多样性初探. *生态环境*, 2008, 17: 1058–1062]

- 11 Peng H, Liu P, Zhang G H. Small scale vegetation differentiation structure in Danxia Landforms, southeast China (in Chinese). *Sci Geogr Sin*, 2018, 38: 944–953 [彭华, 刘盼, 张桂花. 中国东南部丹霞地貌区小尺度植被分异结构研究. *地理科学*, 2018, 38: 944–953]
- 12 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). *Mycorrhiza*, 2005, 15: 267–275
- 13 Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed. London: Academic Press, 2008
- 14 Brundrett M C, Tedersoo L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytol*, 2018, 220: 1108–1115
- 15 Rouached H, Arpat A B, Poirier Y. Regulation of phosphate starvation responses in plants: signaling players and cross-talks. *Mol Plant*, 2010, 3: 288–299
- 16 Das D, Paries M, Hobecker K, et al. Phosphate starvation response transcription factors enable arbuscular mycorrhiza symbiosis. *Nat Commun*, 2022, 13: 477
- 17 Cairney J W G. Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root for phosphorus in forest soils. *Plant Soil*, 2011, 344: 51–71
- 18 Meeds J A, Kranabetter J M, Zigg I, et al. Phosphorus deficiencies invoke optimal allocation of exoenzymes by ectomycorrhizas. *ISME J*, 2021, 15: 1478–1489
- 19 Pu C, Yang G, Li P, et al. Arbuscular mycorrhiza alters the nutritional requirements in *Salvia miltiorrhiza* and low nitrogen enhances the mycorrhizal efficiency. *Sci Rep*, 2022, 12: 19633
- 20 Smith J M, Whiteside M D, Jones M D. Rapid nitrogen loss from ectomycorrhizal pine germinants signaled by their fungal symbiont. *Mycorrhiza*, 2020, 30: 407–417
- 21 Zhu Y, Xiong J L, Lü G C, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and plant symbiosis on plant water relation and its mechanism (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2015, 35: 2419–2427 [祝英, 熊俊兰, 吕广超, 等. 丛枝菌根真菌与植物共生对植物水分关系的影响及机理. *生态学报*, 2015, 35: 2419–2427]
- 22 Cosme M. Mycorrhizas drive the evolution of plant adaptation to drought. *Commun Biol*, 2023, 6: 346
- 23 Liu X, Burslem D F R P, Taylor J D, et al. Partitioning of soil phosphorus among arbuscular and ectomycorrhizal trees in tropical and subtropical forests. *Ecol Lett*, 2018, 21: 713–723
- 24 Liang M, Zhang X, Zhang J, et al. Different phosphorus preferences among arbuscular and ectomycorrhizal trees in a subtropical forest. *Soil Biol Biochem*, 2024, 194: 109448
- 25 Liang M, Johnson D, Burslem D F R P, et al. Soil fungal networks maintain local dominance of ectomycorrhizal trees. *Nat Commun*, 2020, 11: 2636
- 26 Johnson D, Liu X, Burslem D F R P. Symbiotic control of canopy dominance in subtropical and tropical forests. *Trends Plant Sci*, 2023, 28: 995–1003
- 27 Newsham K K, Fitter A H, Watkinson A R. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends Ecol Evol*, 1995, 10: 407–411
- 28 Jörgensen K, Clemmensen K E, Wallander H, et al. Ectomycorrhizal fungi are more sensitive to high soil nitrogen levels in forests exposed to nitrogen deposition. *New Phytol*, 2024, 242: 1725–1738
- 29 Chen B D, Fu W, Wu S L, et al. Involvements of mycorrhizal fungi in terrestrial ecosystem carbon cycling (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2024, 48: 1–20 [陈保冬, 付伟, 伍松林, 等. 菌根真菌在陆地生态系统碳循环中的作用. *植物生态学报*, 2024, 48: 1–20]
- 30 R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. 2019
- 31 Bennett J A, Maherali H, Reinhart K O, et al. Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics. *Science*, 2017, 355: 181–184
- 32 Chen L, Swenson N G, Ji N, et al. Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. *Science*, 2019, 366: 124–128
- 33 Chu C C, Wang Y, Wang E T. Improving the utilization efficiency of nitrogen, phosphorus and potassium: Current situation and future perspectives (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2021, 51: 1415–1423 [储成才, 王毅, 王二涛. 植物氮磷钾养分高效利用研究现状与展望. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51: 1415–1423]
- 34 Song L L, Xing X K, Guo S X. Morphological process and regulation mechanisms of fruiting body differentiation in macrofungi: a review (in Chinese). *Mycosystema*, 2018, 37: 671–684 [宋林丽, 邢晓科, 郭顺星. 大型真菌子实体发生的形态学过程及调控机制. *菌物学报*, 2018, 37: 671–684]
- 35 Zhang S, Vaario L M, Xia Y, et al. The effects of co-colonising ectomycorrhizal fungi on mycorrhizal colonisation and sporocarp formation in

- Laccaria japonica* colonising seedlings of *Pinus densiflora*. *Mycorrhiza*, 2019, 29: 2051–2061
- 36 Feng B, Yang Z L. Ectomycorrhizal symbioses: diversity of mycobionts and molecular mechanisms that entail the development of ectomycorrhizae (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2019, 49: 436–444 [冯邦, 杨祝良. 外生菌根共生: 共生真菌多样性及菌根形成的分子机制. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 436–444]
- 37 Kuikka K, Härmä E, Markkola A, et al. Severe defoliation of scots pine reduces reproductive investment by ectomycorrhizal symbionts. *Ecology*, 2003, 84: 2051–2061
- 38 Bennett A E, Bever J D. Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory. *Ecology*, 2007, 88: 210–218
- 39 van der Heijden M G A, Martin F M, Selosse M, et al. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol*, 2015, 205: 1406–1423
- 40 Bending G D, Read D J. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. *New Phytol*, 1995, 130: 401–409
- 41 Li S P, Fan S Y, Meng Y N, et al. Darwin's naturalization conundrum: an unsolved paradox in invasion ecology (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2024, 54: 723–738 [黎绍鹏, 范舒雅, 孟亚妮, 等. 外来生物入侵中的达尔文归化谜团. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 723–738]
- 42 Li Y, Liu X. Multitrophic biodiversity and terrestrial ecosystem multifunctionality: advances and perspectives (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2024, 54: 739–750 [李逸, 刘晓娟. 多营养级生物多样性与陆地生态系统多功能性: 研究现状与展望. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 739–750]

Adaptation mechanism of plants to the stressful environments of Danxia Landscape mediated by mycorrhizal fungi

DING Hao¹, LI ShuQi¹, SUN Yan¹, LIANG Ju¹, ZHANG YuLing¹, TAN XueLian²,
LIANG MinXia² & LIU XuBing¹

¹ School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China;

² School of Ecology, Sun Yat-sen University, Shenzhen 518107, China

The mutualistic symbioses between plants and mycorrhizal fungi are widespread in forest communities, playing crucial roles in regulating plant interspecific competition, community structure, succession, as well as ecosystem function and stability. However, previous studies primarily focused on how mycorrhizal fungi regulate the niche differentiation among plants with different mycorrhizal types and the plant-soil feedback effects, while overlooking the dynamic changes in host-mycorrhizal interactions under different habitat conditions. Based on the unique ecological effects and soil stress conditions on the hilltops of Mt. Danxia in Guangdong, this study systematically analyzed the soil physical and chemical properties, the mycorrhizal colonization rates of host roots, the morphological characteristics and diversity of fruiting bodies, to compare the differences in the intensity of plant-mycorrhizal interactions between the mountain summit and valley among individuals of the same plant species. We found that the forest soil on summit was significantly more barren and droughty than the valley habitat. The root colonization rates of mycorrhizal fungi in plant individuals distributed in the summit were significantly higher than that in the valley, while the individual sizes of mycorrhizal sporocarps on the summit were generally smaller than those of the same species in the valley. In this forest, both of the two main mycorrhizal types of tree species exhibited higher dependencies on mycorrhizal symbiosis in the summit than in the valley, indicating enhanced ability to acquire soil nutrients and water, ultimately improved fitness for host plants under the stressful conditions on the hilltops. This study reveals that tree species adapt to stressful habitats by dynamically adjusting their interactions with mycorrhizal fungi, providing a new perspective on plant adaptation strategies and biodiversity maintenance mechanisms under environmental heterogeneity.

Danxia Landscape, biodiversity, mycorrhizal fungi, hilltop ecological effect, stressful environment, woody plants

doi: 10.1360/SSV-2024-0142