

干旱胁迫下不同丛枝菌根真菌对薏米生长和生物量分配的影响

蒋小欢¹, 梁琴^{1*}, 唐伟杰¹, 杨娜¹, 王微²

¹ 贵州中医药大学 药学院/中药民族药生态种植技术研究中心, 贵州 贵阳 550025

² 重庆文理学院 智慧农业学院/特色植物研究院, 重庆 402160

摘要: 干旱胁迫下, 植物的生长会受到不同程度的影响。丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza fungi, AM)真菌与植物共生后能扩大根系对水分和养分的吸收面积, 改善多种植物的抗逆性。而 AM 真菌能否与植物共生及共生效应程度因植物及 AM 真菌的种类不同而有差异。薏米 *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen* 性喜湿润, 干旱胁迫严重影响其生长及产量。为研究薏米能否与 AM 真菌共生及其共生后的生长与生物量分配策略变化, 本研究采用盆栽控水实验模拟干旱胁迫, 探讨不同水分条件下(正常供水、中度干旱和重度干旱)接种不同 AM 真菌(摩西斗管囊霉、幼套近明球囊霉和层状近明球囊霉)对薏米生长及生物量分配格局的影响。结果表明: 3 种 AM 真菌均能成功侵染薏米根系, 但菌根根侵染率随干旱胁迫加剧而降低; 干旱胁迫显著抑制了薏米的生长及生物量积累, 提升了叶片枯萎率及根冠比; 而接种 AM 真菌能促进薏米生长及生物量积累, 降低叶片枯萎率, 缓解干旱胁迫对薏米生长的抑制作用。不同种类 AM 真菌对薏米的影响程度不同。研究表明在干旱胁迫下接种 AM 真菌, 可促进薏米生长, 影响薏米茎、叶、根等地上地下生物量的分配, 增强对主要吸水器官根的资源投入, 从而提升薏米的耐旱性。

关键词: AM 真菌; 中草药; 药用植物; 生物量分配; 干旱

[引用本文]

蒋小欢, 梁琴, 唐伟杰, 杨娜, 王微, 2025. 干旱胁迫下不同丛枝菌根真菌对薏米生长和生物量分配的影响. 菌物学报, 44(8): 250016

Jiang XH, Liang Q, Tang WJ, Yang N, Wang W, 2025. The effects of different arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and biomass allocation of *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen* under drought stress. Mycosystema, 44(8): 250016

资助项目: 贵州中医药大学博士启动资助项目(贵中医博士启动[2020]15 号); 贵州省科技计划项目(黔科合基础-ZK[2022]一般 488); 重庆市自然科学基金(cstc2021jcyj-msxmX1019); 贵州中医药大学新苗项目(贵科合学术新苗[2023]-16 号)

This work was supported by the Guizhou University of Traditional Chinese Medicine Doctoral Start-up Funding Project (Gui Traditional Chinese Medicine Doctor Startup [2020]15th), the Guizhou Province Science and Technology Plan Project (Qiankehe Basic-ZK[2022] General 488), the Natural Science Foundation of Chongqing City (cstc2021jcyj-msxmX1019), and the Guizhou University of Traditional Chinese Medicine New Seed Project (Guikehe Academic New Seedling [2023]-16th).

*Corresponding author. E-mail: lqin0857@qq.com

ORCID: LIANG qin (0009-0002-1448-5136)

Received: 2025-01-23; Accepted: 2025-03-21

The effects of different arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and biomass allocation of *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen* under drought stress

JIANG Xiaohuan¹, LIANG Qin^{1*}, TANG Weijie¹, YANG Na¹, WANG Wei²

¹ School of Pharmacy/Traditional Chinese Medicine and Ethnic Medicine Ecological Cultivation Technology Research Center, Guizhou University of Traditional Chinese Medicine, Guiyang 550025, Guizhou, China

² College of Smart Agriculture/Institute of Special Plants, Chongqing University of Arts and Sciences, Chongqing 402160, China

Abstract: The growth of plants will be affected to different degrees under drought stress. Arbuscular mycorrhiza (AM) fungi can extend the root system to increase the absorption area of water and nutrients and improve the stress resistance of various plants after symbiosis with plants. However, whether AM fungi can symbiose with plants and the extent of symbiotic effect vary with the types of plants and AM fungi. *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen* likes moist environment, and drought stress affects its growth and yield seriously. In order to study whether *C. lacryma-jobi* var. *mayuen* can symbiose with AM fungi and its growth and biomass allocation strategy after symbiosis, a water pot-controlled experiment was conducted to simulate drought stress. AM fungi *Funneliformis mosseae*, *Claroideoglomus etunicatum*, and *Claroideoglomus lamellosum* were used as inocula and the growth and biomass allocation pattern of post-inoculated *C. lacryma-jobi* var. *mayuen* were observed under different water supply conditions (normal water supply, moderate drought, and severe drought). The results showed that the three AM fungi could successfully infect the roots of *C. lacryma-jobi* var. *mayuen*, but the infection rate decreased with the intensification of drought stress. Drought stress significantly inhibited the growth and biomass accumulation of *C. lacryma-jobi* var. *mayuen* seedlings, and increased the leaf wilting rate and root-to-shoot ratio, but inoculation with AM fungi could promote the growth and biomass accumulation of the seedlings and reduce the wilting rate of leaves, and alleviate inhibitory effect of drought stress on the growth of the seedlings. Different species of AM fungi have different degrees of impact on *C. lacryma-jobi* var. *mayuen*. The study showed that inoculation with AM fungi under drought stress can affect the allocation of aboveground and underground biomass and enhance the water-absorbability of the roots, thereby improving the drought resistance of *C. lacryma-jobi* var. *mayuen*.

Keywords: AM fungi; Chinese herbal medicine; medicinal plant; biomass allocation; drought

干旱是限制作物生长的主要灾害之一,常通过影响酶活性、矿质营养的吸收及同化等导致作物减产甚至绝收。气候变化改变了全球的气候水文格局,极端干旱气候事件在发生频率和强度上都明显增多(Su *et al.* 2018),农作物生长面临严峻挑战。丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是一类能够与 80%以上的陆生植物形成共

生体系的土壤真菌(Augé 2001),是农业可持续发展中极具潜力的重要有益微生物之一。近年来,AM 真菌在提升药用植物抗逆性(如干旱、盐碱等)及维持土壤健康可持续发展等方面的独特优势日益受到重视。AM 真菌与植物共生形成菌根后,宿主植物为 AM 真菌提供碳水化合物,而 AM 真菌则增强植物对营养和水分的吸收。

研究表明,AM 真菌在菌根植物根外的菌丝可超过植物根系长度的 13 倍,覆盖范围可超过根系的 700 倍(Camenzind & Rillig 2013; 韦莉莉等 2016)。且比植物根系更细、更密(Smith & Smith 2011),能增加与土壤的接触面积,获取到植物根系无法触及的土壤缝隙中的水分和营养,为宿主植物提供更多水、营养物质和病原体防护,在一定程度上影响多种植物对生物(病虫害)和非生物胁迫(如干旱、高温等)的抗性(Zhang *et al.* 2010; 周生亮和郭良栋 2021; Oliveira *et al.* 2022)。然而,AM 真菌与植物能否建立共生关系及共生效应大小依赖于 AM 真菌以及植物的种类。植物中不同器官之间的资源分配一直是植物生态学中的重要课题(Weiner 2004; McCarthy & Enquist 2007; Dolezal *et al.* 2021; Enquist & Niklas 2022)。调整生物量分配是植物在应对环境压力时的一种适应机制(Poorter & Nagel 2000)。根据最优分配理论,植物会将更多的生物量分配给捕获最有限资源的器官。因此,在水分或养分水平低的环境中,植物在根上的投资更多,而在茎与叶上的投资较少(Qi *et al.* 2019; Dolezal *et al.* 2021)。而支持异速生长分配理论的学者认为,不同器官的相对生长速率之间的比例关系是自然选择的结果,在生物体的整个生命周期中都是相当稳定的,与短期环境波动无关,干旱对植物不同部位之间的异速生长几乎没有影响(Huxley 1924, 1932; Eziz *et al.* 2017)。异速生长分配理论已在不同环境梯度下生长的植物中得到了验证。例如,研究发现在二氧化碳富集条件下,一年生草本植物不同部位之间的异速生长斜率相当稳定(Bernacchi *et al.* 2000)。一项 Meta 分析报告也认为相较于最优分配理论,异速生长分配理论更能解释干旱诱导的生物量分配策略变化(Eziz *et al.* 2017)。目前关于两种理论的争论仍在继续(Eziz *et al.* 2017; Dolezal *et al.* 2021)。大量研究证明,AM 真菌与植物共生能够缓解干旱胁迫的负面影响。有研究报道,干旱胁迫显著增加了植物的根冠比,但接种 AM 真菌后植物的根冠比并未增加。理由是接种 AM 真菌改善了植株缺水的压力,从而缓解干旱胁迫对生物量

分配的影响(Chen *et al.* 2020; Tang *et al.* 2024)。而另有报道认为,与地上部分相比,干旱胁迫下接种 AM 真菌更有利于根系的生长,因此接种 AM 真菌能够获得更大的根冠比,以提升植株整体的水、养获取能力(Chandrasekaran 2022)。可见,在干旱胁迫下 AM 真菌如何影响植物的生物量分配格局,目前仍无定论(Frew 2023; Tang *et al.* 2024)。

常用中药薏苡仁(药食两用)来源于禾本科薏苡属植物薏米 *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen* (Roman.) Stapf。薏米性喜湿润,干旱严重影响其生长及产量(黄玉兰 2017; 周宇 2022; 杨云等 2023),使得薏米产业发展受到明显制约。因此,采用绿色可持续发展技术提升薏米耐旱性的研究对于在干旱地区以及全球气候暖干化背景下的薏米种植具有重要意义。AM 真菌能否与薏米共生形成菌根,在干旱胁迫下 AM 真菌能否促进薏米生长,缓解干旱胁迫造成的不利影响? 在干旱胁迫下接种 AM 真菌,对薏米的生物量分配格局将产生何种影响? 这些问题尚未可知。本研究以薏米为研究对象,探究干旱胁迫下接种 AM 真菌怎样影响薏米的生长及其对干旱胁迫的抵御能力,以期应对全球气候变化下的中药材生态种植、生物菌肥的开发及薏米在干旱地区的推广种植提供科学依据,为干旱胁迫及 AM 真菌对植物生物量分配影响的理论研究提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 实验处理

实验于贵州中医药大学药学院育苗大棚内进行,棚内温度变化范围为 25–30 °C。实验前用白三叶草对 AM 菌剂进行扩繁,3 个月后收获作为实验菌剂备用。实验采用“兴仁小白壳”薏米品种作为实验材料。采用盆栽控水试验模拟干旱胁迫,共设置 3 种水分处理:正常供水(well-watered, WW, 土壤含水量为田间最大持水量的 75%–80%)、中度干旱(moderate drought, MD, 土壤含水量为田间最大持水量的 45%–50%)、重度干旱(severe drought, SD, 土壤含水量为田间

最大持水量的 25%–30%)。在每种水分处理下设置 4 种接菌处理：分别接种 3 种 AM 真菌[摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae* (Fm)、幼套近明球囊霉 *Claroideoglo mus etunicatum* (Ce)、层状近明球囊霉 *Claroideoglo mus lamellosum* (Cl)]和不接菌对照(CK)。因此，试验共设置 12 个处理，各 15 个重复，总计 180 盆。具体处理包括：(1) 正常供水(WW-CK)；(2) 正常供水+摩西斗管囊霉(WW-Fm)；(3) 正常供水+幼套近明球囊霉(WW-Ce)；(4) 正常供水+层状近明球囊霉(WW-Cl)；(5) 中度干旱(MD-CK)；(6) 中度干旱+摩西斗管囊霉(MD-Fm)；(7) 中度干旱+幼套近明球囊霉(MD-Ce)；(8) 中度干旱+层状近明球囊霉(MD-Cl)；(9) 重度干旱(SD-CK)；(10) 重度干旱+摩西斗管囊霉(SD-Fm)；(11) 重度干旱+幼套近明球囊霉(SD-Ce)；(12) 重度干旱+层状近明球囊霉(SD-Cl)。

实验前，挑选健康、饱满的薏米种子用 10% 的 H₂O₂ 消毒 10 min，蒸馏水清洗干净，用少量无菌水浸泡过夜。于 2024 年 4 月 14 日，在灭菌的穴盘(提前用 75% 的乙醇对穴盘擦拭消毒)中播种薏米种子，覆少量灭菌土(高压蒸汽灭菌锅 121 °C 高温灭菌 2 h)进行育苗。幼苗出土 2 周后，选择长势一致的幼苗移栽到灭菌的花盆中继续培养，每个花盆装灭菌土量为 5.5 kg，同时每盆施放对应菌剂 60 g，对照组不接菌剂，生长期间各处理组正常浇水。2024 年 6 月 10 日开始进行干旱胁迫，采用称重法补水法控制土壤水分，1 个月 后测量其菌根侵染率、株高、基茎、生物量等指标。

1.2 指标测定

菌根侵染率采用台盼蓝染色法(盛萍萍等 2011)测定，叶宽、叶长、叶面积采用 Ci-203 激光叶面积仪测定。健康叶片数为无干枯、虫害的叶片数。将茎、叶作为地上部分，根系作为地下部分，采用烘干称量法分别测定地上、地下生物量。部分指标依据以下公式计算。

菌根依赖性(%)=(菌根苗全株干重-非菌根苗全株干重)/非菌根苗全株干重×100 (李娇娇 2021)

叶片长宽比=叶长/叶宽

根冠比(%)=根系干重/茎叶干重×100

1.3 数据处理和分析

数据分析采用 SPSS.26 软件，采用双因素方差分析和 LSD 多重比较分析不同干旱胁迫和接菌处理间的形态生长、叶片特征及生物量分配差异，结果以平均值±标准误差表示，差异显著水平为 α=0.05；采用 Excel 进行隶属函数分析对 3 种菌剂的效果进行了综合评价。所有制图运用 Origin 2024 软件进行。

2 结果与分析

2.1 薏米根系的菌根侵染率和菌根依赖性

未接菌对照组中没有发现菌根侵染情况，而 3 种 AM 真菌均能侵染薏米根系，形成内生菌丝。双因素方差分析表明，单独进行干旱处理和接菌处理对薏米的菌根侵染率均有显著影响 ($P<0.05$)，而干旱和接菌处理对菌根侵染率的交互作用不显著(表 1)。在相同水分条件下，3 种 AM 真菌对薏米的侵染率差异不大；但干旱胁迫降低了 AM 真菌的侵染率，且接种不同 AM 真菌的响应不同。在正常供水条件下，3 种 AM 真菌均能成功侵染薏米根系形成菌根，且各接菌处理组的菌根侵染率均大于 80%。与正常供水相比，重度干旱处理显著降低了 Fm 和 Cl 对薏米的菌根侵染率(分别降低了 21.33%和 36.07%)，而对 Ce 无显著影响(图 1)。即使在重度干旱胁迫

表 1 干旱和接种处理对薏米菌根侵染率和菌根依赖性的双因素方差分析

Table 1 The effects of drought and AMF inoculation treatments on the mycorrhizal infection rate and mycorrhizal dependence of *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen*

处理 Treatment	菌根侵染率 Mycorrhizal colonization rate	菌根依赖性 Mycorrhizal dependence
干旱 Drought	**	*
接菌 Inoculation	*	***
干旱×接菌 Drought × Inoculation	ns	***

注：*、**、***分别表示在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平显著；ns 表示不显著。下同

Note: *, **, and *** indicate significant difference at $P<0.05$, $P<0.01$ and $P<0.001$ levels respectively, and ns indicates non-significant difference. The same below.

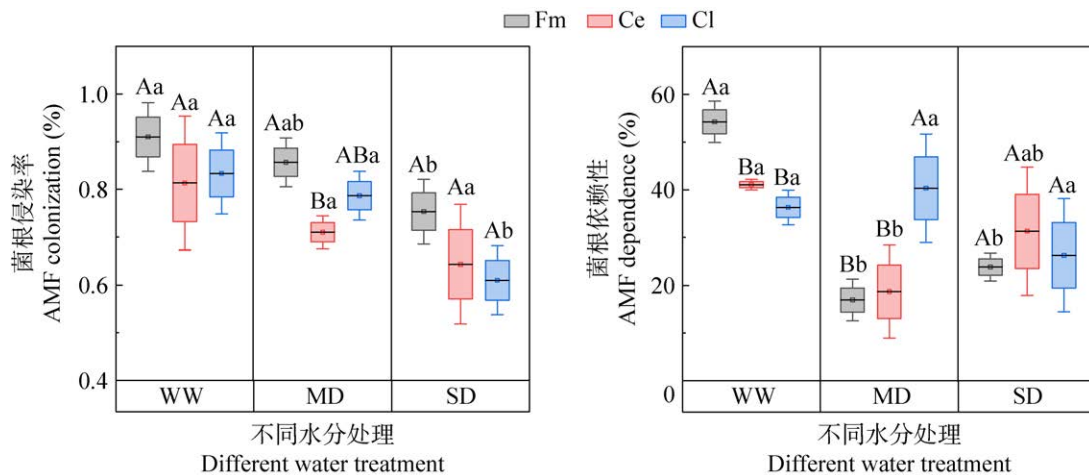


图 1 干旱胁迫下薏米的菌根侵染率、菌根依赖性 不同的大写字母表示相同干旱胁迫条件下, 不同接菌处理间差异显著 ($P<0.05$); 不同小写字母表示相同接种处理下, 不同干旱胁迫处理间差异显著 ($P<0.05$). Fm: 摩西斗管囊霉, Ce: 幼套近明球囊霉, Cl: 层状近明球囊霉, WW: 正常供水, MD: 中度干旱, SD: 重度干旱

Fig. 1 AMF colonization and AMF dependence of *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen* under drought stress. Different capital letters indicate significant differences among different inoculation treatments under the same drought stress conditions ($P<0.05$); Different lowercase letters indicate significant differences among different drought stresses under the same inoculation treatment ($P<0.05$). Fm: *Funneliformis mosseae*, Ce: *Claroideoglomus etunicatum*, Cl: *Claroideoglomus lamellosum*, WW: Well-watered, MD: Moderate drought, SD: Severe drought.

下, 侵染率最低的 Cl 仍大于 50%。以上结果表明无论在正常供水条件下还是干旱胁迫下, AM 真菌均能与薏米根系共生形成菌根, 为 AM 真菌影响薏米生长及耐旱性提供了前提保障。

数据表明, 薏米对 3 种 AM 真菌均有一定程度的菌根依赖性, 随着干旱胁迫增强, 接种 Fm 的薏米菌根依赖性随之增强, 接种 Ce 的薏米菌根依赖性呈现先降低后升高的趋势, 而接种 Cl 的薏米菌根依赖性无显著差异(图 1)。说明薏米对菌根的依赖性程度随菌剂种类的不同而有显著差异($P<0.001$)(表 1、图 1); 干旱胁迫会显著影响薏米的菌根依赖性($P<0.05$), 但其影响小于菌剂种类的影响; 菌根依赖性对于干旱胁迫的响应也因菌剂种类不同而异(表 1)。

2.2 不同水分条件下接种 AM 真菌对薏米形态特征的影响

经双因素方差分析发现, 单独进行干旱处理和接菌处理对薏米株高、基茎、总叶片数、健康叶片数和叶片枯萎率均有显著影响($P<0.001$), 且二者间的交互作用显著影响株高、基茎和健康

叶片数(表 2)。随着干旱胁迫增强, 各处理下的薏米株高和基茎均显著降低。接菌处理能显著提高薏米的株高和基茎, 且在正常供水条件下, 3 个接菌组间无显著差异。在干旱胁迫下, 各接菌处理组的株高和基茎仍显著高于未接菌对照组, 但接种不同种类 AM 真菌对薏米的影响不同, 其作用大小依次为 $Ce>Cl>Fm$ 。其中 Ce 对薏米株高和基茎的提升作用最强, 在正常供水、中度干旱和重度干旱处理下, 使薏米的株高和基茎分别提升了 13.63%、25.48%、24.89% 和 16.89%、29.79%、46.65%。

薏米总叶片数和健康叶片数同样受到了干旱和接菌的影响, 但二者影响的方向不同。干旱胁迫显著降低了薏米的总叶片数和健康叶片数(表 2)。在正常水分条件下, 接菌组的总叶片数显著高于对照组, 3 个接菌组较对照组分别提升了 17.65%、11.83% 和 20.65%, 但 3 个接菌组间无显著差异。在干旱胁迫下, 接菌组的总叶片数有高于对照组的趋势, 但除接种 Fm 处理组外其余接菌组与对照组相比差异均未达显著水平。在

正常供水和中度干旱胁迫下,所有接菌组的健康叶片数均显著高于对照组;在重度干旱下,只有接种 Fm 处理组的健康叶片数显著高于对照组,其余接菌组与对照组之间差异不显著。3 种菌剂对薏米总叶片数和健康叶片数的促进作用大小依次为 Fm>Cl>Ce。反之,随着干旱胁迫加剧,叶片枯萎率不断升高。在正常供水和中度干旱下,各接菌处理组的叶片枯萎率均显著低于未接菌对照组;而在重度干旱下,所有处理组的叶片枯萎率均急剧上升,但此时各接菌组的叶片枯萎率仍低于未接菌对照组,且接种 Fm 处理组显著低于 Cl 和 Ce 处理组。以上结果说明,干旱胁迫降低了薏米的株高、基茎和叶片数,增加叶片枯萎率,而在干旱胁迫下接种 AM 真菌能促进薏米株高、基茎和叶片的生长,降低叶片的枯萎率,

维持更多的健康叶片。在 AM 真菌促进薏米茎生长的过程中,对基茎的影响大于株高的影响。

2.3 不同水分条件下接种 AM 真菌对薏米叶片特征的影响

单独进行干旱胁迫或只接种 AM 真菌处理对叶宽、叶长、叶片长宽比和叶面积均有极显著影响,而在干旱和接种 AM 真菌双重处理下,叶长、叶片长宽比和叶面积有显著变化,但叶宽变化则不显著(表 3)。随着干旱程度的增加,所有处理组的薏米叶宽均显著降低。正常供水条件下,各接菌处理组的叶宽与对照组间差异不显著;在中度干旱下,接种 Fm 和 Cl 的薏米叶宽显著高于对照组;在重度干旱下仅接种 Fm 的薏米叶宽显著高于对照组(提高了 28.34%)。总体上看,各接菌组对叶宽的促进作用依次为

表 2 不同水分条件下接种不同 AM 真菌对薏米形态特征的影响
Table 2 The impact of inoculating AM fungi on the morphological characteristics of *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen* under different water conditions

处理 Treatment		株高 Seedlings height (mm)	基茎 Basal diameter (mm)	总叶片数 Total leaf number	健康叶片数 Number of healthy leaves	叶片枯萎率 Leaf withering rate (%)
WW	CK	111.33±0.58 Ba	6.10±0.26 Ba	11.33±0.58 Ba	6.00±0.00 Ca	46.97±2.63 Ac
	Fm	124.00±1.00 Aa	7.00±0.17 Aa	13.33±0.58 Aa	10.00±0.00 Aa	24.91±3.17 Bb
	Ce	126.50±2.18 Aa	7.13±0.38 Aa	12.67±0.58 Aa	8.67±0.58 Ba	31.41±6.75 Bc
	Cl	123.67±3.06 Aa	7.07±0.15 Aa	13.67±0.58 Aa	10.33±0.58 Aa	24.36±3.74 Bc
MD	CK	86.33±1.53 Cb	4.70±0.10 Cb	9.33±0.58 Bb	3.00±0.00 Cb	67.78±1.92 Ab
	Fm	99.00±2.65 Bb	5.57±0.21 Bb	11.67±1.53 Aa	7.00±1.00 Ab	40.04±1.61 Ca
	Ce	108.33±0.58 Ab	6.10±0.26 Ab	9.67±0.58 Bb	4.67±0.58 Bb	51.85±3.21 Bb
	Cl	108.67±3.21 Ab	5.97±0.38 ABb	10.00±0.00 Bb	4.67±0.58 Bb	53.33±5.77 Bb
SD	CK	76.33±1.15 Cc	3.73±0.15 Cc	8.00±1.00 Bc	1.33±0.58 Bc	83.33±7.22 Aa
	Fm	89.33±.31 Bc	4.17±0.06 Bc	9.33±0.58 Ab	4.67±0.58 Ac	49.63±8.98 Ba
	Ce	95.33±1.15 Ac	5.47±0.06 Ac	8.00±1.00 Bc	2.67±1.15 Bc	67.33±10.35 Aa
	Cl	90.33±1.53 Bc	5.10±0.36 Ac	9.00±0.00 ABc	2.67±0.58 Bc	70.37±6.41 Aa
干旱 Drought		***	***	***	***	***
接菌 Inoculation		***	***	***	***	***
干旱×接菌 Drought × Inoculation		**	*	ns	**	ns

注:不同的大写字母表示相同干旱胁迫条件下,不同接菌处理间差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示相同接种处理下,不同干旱胁迫处理间差异显著($P<0.05$)。CK: 对照组; Fm: 摩西斗管囊霉; Ce: 幼套近明球囊霉; Cl: 层状近明球囊霉; WW: 正常供水; MD: 中度干旱; SD: 重度干旱
Note: Different capital letters indicate significant differences among different inoculation treatments under the same drought stress conditions ($P<0.05$); Different lowercase letters indicate significant differences among different drought stresses under the same inoculation treatment($P<0.05$). CK: Control group; Fm: *Funneliformis mosseae*; Ce: *Claroideoglomus etunicatum*; Cl: *Claroideoglomus lamellosum*; WW: Well-watered; MD: Moderate drought; SD: Severe drought.

表 3 不同水分条件下接种不同 AM 真菌对薏米叶片特征的影响

Table 3 Effects of inoculating AM fungi on the leaf characteristics of *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen* under different water conditions

处理		叶宽	叶长	叶片长宽比	叶面积
Treatment		Leaf width (mm)	Leaf length (mm)	Leaf aspect ratio	Leaf area (mm ²)
WW	CK	31.16±1.06 Aa	262.39±9.93 Ba	8.42±0.15 Ba	4 344.72±230.87 Ca
	Fm	32.58±1.23 Aa	345.00±15.02 Aa	10.61±0.79 Aa	7 289.00±267.08 Ba
	Ce	34.44±3.21 Aa	369.73±31.52 Aa	10.85±1.84 Aa	7 444.00±190.08 Ba
	Cl	31.45±2.74 Aa	379.39±4.48 Aa	12.13±1.10 Aa	8 342.70±360.47 Aa
MD	CK	23.06±2.19 Bb	206.06±23.73 Ab	8.94±0.70 Aa	2 478.31±333.93 Bb
	Fm	28.34±1.86 Ab	241.73±32.64 Ab	8.52±0.79 Ab	3 430.38±136.46 Ab
	Ce	26.53±.47 ABb	235.92±16.24 Ab	8.96±1.30 Aa	3 419.18±88.34 Ab
	Cl	28.85±0.84 Aa	235.92±7.87 Ab	8.18±0.13 Ab	3 652.47±158.59 Ab
SD	CK	20.04±0.88 Bc	92.01±2.19 Cc	4.60±0.13 Bb	829.39±74.92 Cc
	Fm	25.72±0.53 Ab	142.83±26.24 Bc	5.55±1.01 Bc	2 524.70±59.76 Ac
	Ce	20.89±3.49 ABb	219.33±37.62 Ab	10.94±3.96 Aa	2 638.09±38.46 Ac
	Cl	22.64±1.42 ABb	190.83±5.81 Ac	8.46±0.81 ABb	2 223.37±97.16 Bc
干旱 Drought		***	***	***	***
接菌 Inoculation		**	***	**	***
干旱×接菌 Drought × Inoculation		ns	**	**	***

Fm>Cl>Ce。随着干旱胁迫增强,各处理组的叶长均急剧锐减(表 3)。但在相同水分条件下,接菌组的叶长大于未接菌对照组,3 种接菌处理的效果呈现为 Cl 和 Ce 处理间无显著差异,但二者均大于 Fm 处理。在重度干旱条件下,Ce 对叶长的促进效果最显著,相对于该水分条件下的未接菌对照组提升了 138.38%。不仅如此,在正常供水下,接菌处理组的叶片长宽比显著高于未接菌对照组,与未接菌对照组相比,Fm、Ce、Cl 这 3 个接菌处理组分别提高了 26.00%、28.86%和 44.06%。在重度干旱胁迫下,仅接种 Ce 处理组的叶片长宽比显著高于对照组,较未接菌处理提高了 137.83%。随着干旱胁迫加剧,所有处理组的叶面积均显著降低(表 3)。但在相同水分条件下,所有接菌组的叶面积均显著高于未接菌对照组。在正常水分条件下,接种 Cl 的薏米叶面积提升效果最显著,其次是接种 Ce 和 Fm 的薏米,3 种接菌处理较未接菌对照组分别提高了 92.02%、71.33%和 67.77%;在重度干旱条件下,接种 Ce 和 Fm 的薏米叶面积最大,其次是接种 Cl 的处理组,依次为未接菌对照组(SD-CK)的 218.08%、204.40%和 168.07%。以上结果说明,干旱胁迫抑制了薏米叶面积的生长,

而接种 AM 真菌能促进薏米叶面积的增长,但对于叶片的不同指标,3 种菌剂的作用效果不同。

2.4 不同水分条件下接种 AM 真菌对薏米生物量积累及分配的影响

双因素方差分析结果显示,干旱和接菌处理对薏米地下干重、地上干重、总干重和根冠比均有显著影响($P<0.001$),且二者之间交互作用显著(表 4)。随着干旱胁迫加重,各处理下的薏米地下干重均显著降低,未接菌对照组在中度和重度干旱胁迫下,依次比正常供水条件下降了 75.47%和 20.75%;但在相同水分条件下,3 种接菌处理组的地下干重均显著高于未接菌对照组,其中 Ce 的提升作用最强,在正常供水、中度干旱、重度干旱胁迫下,依次比未接菌对照组提升了 101.89%、55.10%、64.29%。3 种菌剂对地下干重的促进作用依次为 Ce>Cl>Fm。地上干重随干旱程度增加的变化趋势与地下干重相似,但干旱对地上干重的抑制作用更强,在中度(MD-CK)和重度(SD-CK)干旱胁迫下,较正常供水组(WW-CK)依次降低了 40.05%和 54.03%。在相同水分条件下,3 个接菌组的地上干重仍然显著高于未接菌对照组,其中 Cl 的提升作用最大,在正常供水、中度干旱、重度干旱胁迫下,依次

比未接菌对照组提升了 33.60%、36.77%、19.88%。不同菌剂在不同水分处理下对地上干重的提升效果不同。在正常水分条件下, C1 与 Ce 处理组间无显著差异, 但二者均显著高于 Fm 处理组; 在中度干旱下, C1 展现出最优效果, 其地上干重分别为 Fm 和 Ce 处理组的 1.23 倍、1.27 倍, 而 Fm 和 Ce 处理组间差异不显著; 到重度干旱时, 3 种接菌处理组间差异不显著, 但三者均显著高于对照组。随着干旱胁迫加剧, 薏米的总干重也显著降低, 在相同水分条件下, 3 个接菌处理组的总干重仍显著高于未接菌对照组, 但接种不同 AM 真菌的薏米总干重响应程度不同。在正常供水条件下, 接种 Ce 的薏米总干重最高, 比对照组增加了 40.94%; 在中度干旱胁迫下, 接种 C1 的薏米总干重最高, 比对照组增加了 40.07%; 在重度干旱胁迫下, 接种 Ce 的薏米总干重最高, 比对照组增加了 27.70%。总体上看, 3 种菌剂中 Ce 和 C1 对薏米总干重的提升效果优于 Fm。随着干旱胁迫增加, 所有处理组薏米的根冠比均不断提高。在所有处理下, 接种 Ce 处理组的根冠比均显著高于对照组, 在正常供水、中度干旱和重度干旱处理下, Ce 处理组较 CK 组的根冠比分别提升了

51.58%, 41.53%和 30.08%。而接种 Fm 的根冠比仅在重度干旱胁迫下显著高于 CK 组, 接种 C1 的根冠比仅在正常供水和重度干旱胁迫下显著高于 CK 组。以上结果表明, 干旱胁迫显著降低了薏米的生物量, 其中对地上生物量的降低更为明显, 但根冠比却随干旱胁迫增强而升高; 而在干旱胁迫下接种 AM 真菌提升了薏米的生物量, 其中对地下干重的提升作用大于地上干重, 因此进一步提升了根冠比。

2.5 不同 AM 真菌对薏米影响的综合评价
由于接种不同种类 AM 真菌后, 对薏米同一性状指标的影响不同, 而接种同一种 AM 真菌对不同性状指标的影响也不同, 为了综合评价 3 种 AM 真菌对薏米抗旱性影响的强弱, 对薏米的所有指标进行了隶属函数分析(表 5)。结果表明, 各接菌处理的隶属函数平均值均高于未接菌 CK 组, 说明接种 AM 真菌能够促进薏米生长。不同种类 AM 真菌对薏米生长的促进作用不同, 在正常供水下, Ce>Fm>C1, 在中度干旱条件下, C1>Ce>Fm 在重度干旱条件下, Ce>C1>Fm。总体上看, 接种 3 种 AM 真菌均能促进薏米生长, 但 AM 真菌种类会影响其作用效果, 其中 C1 和 Ce 的作用优于 Fm。

表 4 不同水分条件下接种不同 AM 真菌对薏米生物量的影响
Table 4 The impact of inoculating AM fungi on the biomass of *Coix lacryma-jobi* var. *mayuen* under different water conditions

处理		地下干重	地上干重	总干重	根冠比
Treatment		Root dry weigh (g)	Shoot dry weight (g)	Total dry weight (g)	Root to shoot ratio (%)
WW	CK	0.53±0.01 Ca	3.72±0.03 Ca	4.25±0.02 Ca	14.27±0.31 Cc
	Fm	0.74±0.04 Ba	4.21±0.19 Ba	4.95±0.21 Ba	12.77±0.97 Cb
	Ce	1.07±0.02 Aa	4.93±0.03 Aa	5.99±0.01 Aa	21.63±0.48 Ab
	C1	0.82±0.10 Ba	4.97±0.06 Aa	5.79±0.16 Aa	16.43±1.84 Bc
MD	CK	0.49±0.02 Bb	2.23±0.03 Cb	2.72±0.04 Cb	21.89±0.71 Bb
	Fm	0.63±0.03 Ab	2.47±0.02 Bb	3.11±0.04 Bb	24.95±0.98 Ba
	Ce	0.76±0.04 Ab	2.40±0.11 BCb	3.15±0.14 Bb	30.98±2.94 Aa
	C1	0.75±0.13 Aa	3.05±0.15 Ab	3.81±0.27 Ab	24.58±2.93 Bb
SD	CK	0.42±0.03 Cc	1.71±0.08 Bc	2.13±0.10 Bc	24.72±0.82 Ca
	Fm	0.57±0.02 Bc	2.07±0.07 Ac	2.64±0.06 Ac	27.50±1.53 Ba
	Ce	0.69±0.03 Ac	2.04±0.07 Ac	2.72±0.09 Ac	32.65±1.26 Aa
	C1	0.63±0.04 Ba	2.05±0.09 Ac	2.68±0.13 Ac	30.95±0.85 Aa
干旱 Drought		***	***	***	***
接菌 Inoculation		***	***	***	***
干旱×接菌 Drought × Inoculation		**	***	***	*

表 5 不同种类 AM 真菌的隶属函数值及排名
Table 5 The subordinate function values of different AMF and their rank

隶属函数值 Subordinate function value	胁迫强度 Stress intensity											
	WW				MD				SD			
	CK	Fm	Ce	Cl	CK	Fm	Ce	Cl	CK	Fm	Ce	Cl
菌根侵染率 Mycorrhizal colonization rate	0.000	1.000	0.890	0.915	0.000	0.939	0.780	0.866	0.000	0.829	0.707	0.671
菌根依赖性 Mycorrhizal dependence	0.000	1.000	0.757	0.669	0.000	0.312	0.344	0.743	0.000	0.440	0.577	0.485
株高 Seeding height	0.698	0.950	1.000	0.944	0.199	0.452	0.638	0.645	0.000	0.259	0.379	0.279
基茎 Basal diameter	0.696	0.961	1.000	0.980	0.284	0.539	0.696	0.657	0.000	0.127	0.510	0.402
总叶片数 Total number of leaf	0.588	0.941	0.824	1.000	0.235	0.647	0.294	0.353	0.000	0.235	0.000	0.176
叶片枯萎率 Leaf withering rate	0.383	0.009	0.120	0.000	0.736	0.266	0.466	0.491	1.000	0.429	0.729	0.780
健康叶片数 Number of healthy leaves	0.519	0.963	0.815	1.000	0.185	0.630	0.370	0.370	0.000	0.370	0.148	0.148
叶长 Leaf length	0.593	0.880	0.966	1.000	0.397	0.521	0.501	0.501	0.000	0.177	0.443	0.344
叶宽 Leaf width	0.772	0.871	1.000	0.792	0.210	0.576	0.451	0.612	0.000	0.394	0.059	0.180
叶片长宽比 Leaf aspect ratio	0.508	0.798	0.830	1.000	0.576	0.521	0.580	0.476	0.000	0.127	0.842	0.514
叶面积 Leaf area	0.468	0.860	0.881	1.000	0.219	0.346	0.345	0.376	0.000	0.226	0.241	0.186
地下干重 Root dry weigh	0.168	0.495	1.000	0.615	0.101	0.327	0.523	0.515	0.000	0.227	0.410	0.330
地上干重 Shoot dry weight	0.490	1.000	0.785	0.795	0.127	0.202	0.183	0.327	0.000	0.088	0.095	0.083
总干重 Total dry weight	0.480	1.000	0.873	0.828	0.133	0.235	0.247	0.380	0.000	0.115	0.149	0.124
根冠比 Root to shoot ratio	0.075	0.000	0.446	0.185	0.459	0.613	0.916	0.594	0.601	0.741	1.000	0.914
平均值 Average value	0.429	0.782	0.812	0.781	0.258	0.475	0.489	0.527	0.107	0.319	0.419	0.374
排名 Ranking	4	2	1	3	4	3	2	1	4	3	1	2

3 讨论

干旱是自然界中最常见的逆境胁迫因子之一，常导致作物受害，其影响不容忽视。根据最佳分配理论，为抵御环境胁迫，植物可通过调整其功能性状和生物量分配格局以提高获取限制性资源的能力，增强其对逆境的适应性(Dolezal *et al.* 2021)。AM 真菌是在土壤中广泛分布的一类真菌，能与多种植物共生形成丛枝菌根，在多种逆境条件下促进宿主植物生长，提升宿主植物

对逆境胁迫的抵御能力，堪称“绿色植物生长调节剂” (史加勉等 2023; Zeng *et al.* 2023)。AM 真菌对植物发生效应的前提是能够成功侵染植物根系，并在其中定殖形成共生菌根。本研究发 现 AM 真菌能与薏米共生形成菌根，但 AM 真菌的侵染率随干旱胁迫加剧而降低。尽管有报道称干旱胁迫增加了菌根在植物根系中的定殖 (Rahimzadeh & Pirzad 2017; Chareesri *et al.* 2020)或者 AM 真菌与植物的共生情况不受水分条件的影响(Duan *et al.* 2021)，但干旱胁迫似乎

在大多数情况下都抑制了 AM 真菌在植物根系中的定殖(Huang *et al.* 2011; Sun *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2024)。可能是土壤缺水抑制或延迟了 AM 真菌孢子萌发,从而抑制或延迟了菌根发育,最终导致干燥土壤中的菌根活性降低(Sun *et al.* 2017; Dong *et al.* 2023)。也有研究表明,干旱胁迫不仅抑制植物生长,而且会通过抑制 AMF 特异性脂质的生物合成和转移来抑制 AMF 定殖(Zhang *et al.* 2024; Li *et al.* 2025)。本研究中,尽管干旱胁迫降低了 AM 真菌对薏米的侵染率,但在所有处理下,3 种菌剂的侵染率均保持在 50%以上,表明所选菌剂对薏米的侵染能力较强,仍有可能对薏米植株发挥菌根效应。

本研究中,干旱胁迫显著抑制了薏米植株的茎、叶生长,这与黄玉兰(2017)、杨云等(2023)的研究结果相符。但在干旱胁迫下接种 AM 真菌显著促进了薏米株高、基茎的增长,并显著降低了叶片枯萎率。可能是由于更细、更长的 AM 菌丝能够穿透根毛无法触及的土壤孔隙,吸收和运输不能被根利用的水分和营养。故接种 AM 真菌后,庞大的根外菌丝增加了薏米对水分的吸收和运输(Sun *et al.* 2017),同时对氮、磷营养的吸收也可能增强(Millar & Bennett 2016)。有研究表明,AM 真菌可以促进水通道蛋白基因的表达,通过调节水通道蛋白的功能来调节根系中水分和养分的运输(Chitarra *et al.* 2016)。另一方面,AM 真菌可直接通过根外菌丝体(Sato *et al.* 2019)或通过诱导根磷酸酶的分泌(Cheng *et al.* 2021),增加分泌到土壤中的磷酸酶,从而促进土壤有机磷的分解,缓解干旱胁迫对植物养分动态的影响。除了 P 营养外,研究也报道了 AM 真菌可通过增强植物对 N、K、Ca、Mg、Na 等营养元素的吸收、改变植物内源激素的合成等,从而在干旱胁迫下促进植物的生长,缓解干旱胁迫对植物的不利影响(Nie *et al.* 2024)。然而,AM 真菌究竟是通过哪一种途径促进薏米生长的,还有待进一步研究揭示。

生物量及其分配方式的改变是植物应对外界环境变化的综合响应(McConnaughay & Coleman 1999; Dolezal *et al.* 2021),对植物的存

活和生长发育具有关键作用。本研究显示,干旱胁迫显著抑制了薏米的生物量积累,接种 AM 真菌的薏米在正常供水和不同干旱胁迫下,均促进了薏米地上、地下及总生物量的积累,且对地下生物量的促进作用更为强烈。李文彬等(2018)和于萌等(2019)也发现菌根化幼苗的生物量较非菌根化幼苗更高,更能适应干旱环境。可能是由于 AM 真菌与植物共生后,在根内形成了泡囊、菌丝、丛枝等侵染结构,在土壤中也形成了大量的根外菌丝,与寄主植物根系、根际土壤一同构筑起庞大的复合网络,增加了水分和营养的吸收范围,进而提高了植物的生物量。植物吸收水分和矿质营养的器官主要是根系,根系的生长决定了水、营养吸收和地上器官的发育(黄小辉等 2019; 程鑫等 2023)。本研究中,随着干旱胁迫加剧,薏米的根冠比显著升高;接种 AM 真菌后,薏米的根冠比进一步提升,显著高于相同水分条件下的未接菌对照组。这一现象可能与 AM 真菌对根系生长环境的改善有关。研究表明,接种 AMF 后,土壤中球囊霉素相关土壤蛋白(GRSP)的含量增加,进一步增强了土壤团聚体的稳定性,使得土壤更容易保持水分(Xu *et al.* 2024)。另一方面,AM 真菌能通过增强宿主植物的根系活力、促进根系分泌物增加,改善植物根际微生物的群落结构,这可能加速土壤有机质的矿化过程,进一步提高土壤养分的有效性,使植物在干旱胁迫下能够获取更多的水分和养分资源,从而进一步促进地下根系的生长(Duan *et al.* 2023; 段海霞等 2025)。此外,AM 真菌能够增强植物的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性,从而降低活性氧(ROS)的积累,保护细胞膜结构的完整性(Wu *et al.* 2022),减轻干旱胁迫引起的氧化损伤。这一机制可能进一步解释了 AM 真菌在干旱胁迫下对薏米生物量积累的促进作用。

4 结论

AM 真菌能与薏米共生形成菌根,但其共生关系随干旱胁迫加剧而减弱。干旱、接菌以及二者共同作用均对薏米生长具有显著影响。干旱胁

迫显著抑制薏米株高、基茎、叶片数、叶面积的生长和生物量积累,增加叶片枯萎率及根冠比。接种 AM 真菌在正常供水和干旱胁迫下均能促进薏米生长,降低叶片枯萎率,并进一步提升薏米根冠比。不同 AM 真菌对薏米生长的影响不同,同种 AM 真菌对薏米茎、叶、根不同部位特征的影响程度也不同。总体上看,C1 和 Ce 对薏米的生长的促进作用优于 Fm。干旱胁迫下,无论是否接种 AM 真菌,薏米的根冠比均显著提升,表明薏米通过调整生物量分配格局来适应干旱胁迫,接菌并未改变薏米对干旱胁迫的适应策略,但进一步提升了薏米对干旱胁迫的耐受能力。研究结果可为全球暖干化背景下以及干旱地区薏米的生态种植提供科学参考,为 AM 真菌在可持续农业发展中的应用提供参考数据,也可作为干旱胁迫及 AM 真菌对植物生物量分配影响的理论研究提供基础数据。

作者贡献

蒋小欢:实验、数据处理、数据分析和论文撰写;梁琴:论文构思、实验设计、提供实验材料、指导实验和论文修改;唐伟杰:论文方向指导和论文修改;杨娜:数据整理和图片绘制;王微:论文构思和论文修改。

利益冲突

作者声明,该研究不存在任何潜在利益冲突的商业或财务关系。

[REFERENCES]

Augé RM, 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11(1): 3-42

Bernacchi CJ, Coleman JS, Bazzaz FA, McConnaughay KDM, 2000. Biomass allocation in old-field annual species grown in elevated CO₂ environments: no evidence for optimal partitioning. *Global Change Biology*, 6(7): 855-863

Camenzind T, Rillig MC, 2013. Extraradical arbuscular mycorrhizal fungal hyphae in an organic tropical montane forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 64: 96-102

Chandrasekaran M, 2022. Arbuscular mycorrhizal fungi mediated enhanced biomass, root morphological traits and nutrient uptake under drought stress: a meta-analysis. *Journal of Fungi*, 8(7): 660

Chareesri A, Deyn GBD, Sergeeva L, Polthance A, Kuyper TW, 2020. Increased arbuscular mycorrhizal fungal colonization reduces yield loss of rice (*Oryza sativa* L.) under drought. *Mycorrhiza*, 30(2): 315-328

Chen W, Meng PP, Feng H, Wang CY, 2020. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiological performance of *Catalpa bungei* C.A. Mey. under drought stress. *Forests*, 11(10): 1117

Cheng HQ, Zou YN, Wu QS, Kuča K, 2021. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate drought stress in trifoliate orange by regulating H⁺-ATPase activity and gene expression. *Frontiers in Plant Science*, 12: 659694

Cheng X, Wu CZ, Wei QY, Li W, Wei X, 2023. Growth and physiological responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi to drought stress. *Scientia Silvae Sinicae*, 59(2): 58-66 (in Chinese)

Chitarra W, Pagliarini C, Maserti B, Lumini E, Siciliano I, Cascone P, Schubert A, Gambino G, Balestrini R, Guerrieri E, 2016. Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress. *Plant Physiology*, 171(2): 1009-1023

Dolezal J, Jandova V, Macek M, Liancour P, 2021. Contrasting biomass allocation responses across ontogeny and stress gradients reveal plant adaptations to drought and cold. *Functional Ecology*, 35(1): 32-42

Dong J, Jiang YM, Lyu MK, Cao C, Li XJ, Xiong XL, Lin WS, Yang ZJ, Chen GS, Yang YS, Xie JS, 2023. Drought changes the trade-off strategy of root and arbuscular mycorrhizal fungi growth in a subtropical Chinese fir plantation. *Forests*, 14(1): 114

Duan HX, Luo CL, Shi Q, Kang SP, Zhao L, Xiong YC, 2025. Research progress in the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant-soil systems. *Acta Ecologica Sinica*, 45(1): 475-491 (in Chinese)

Duan HX, Luo CL, Zhu SY, Wang W, Naseer M, Xiong YC, 2021. Density-and moisture-dependent effects of arbuscular mycorrhizal fungus on drought acclimation in wheat. *Ecological Applications*, 31(8): e02444

Duan SL, Declerck S, Feng G, Zhang L, 2023. Hyphosphere interactions between *Rhizophagus irregularis* and *Rhizoglyphus* promote carbon-phosphorus exchange at the peri-arbuscular space in *Medicago truncatula*. *Environmental Microbiology*, 25(4): 867-879

Enquist BJ, Niklas KJ, 2022. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 295(5559): 1517-1520

- Eziz A, Yan ZB, Tian D, Han WX, Tang ZY, Fang JG, 2017. Drought effect on plant biomass allocation: a meta-analysis. *Ecology and Evolution*, 7(24): 11002-11010
- Frew A, 2023. Water availability alters the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi and determines plant mycorrhizal benefit. *Plants, People, Planet*, 5(5): 683-689
- Huang XH, Chen DJ, Feng DL, 2019. The effects of arbuscular mycorrhiza fungi on the growth of mulberry in different nursery substrates. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 43(3): 9-16 (in Chinese)
- Huang YL, 2017. The physiological and biochemical regulation of uniconazole to *Coix lachrymal-jobi* L. seedlings and transcriptome analysis under PEG drought stress. PhD Dissertation, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Heilongjiang. 1-135 (in Chinese)
- Huang Z, Zou ZR, He CX, He ZQ, Zhang ZB, Li JM, 2011. Physiological and photosynthetic responses of melon (*Cucumis melo* L.) seedlings to three *Glomus* species under water deficit. *Plant and Soil*, 339(1-2): 391-399
- Huxley JS, 1924. Constant differential growth-ratios and their significance. *Nature*, 114(2877): 895-896
- Huxley JS, 1932. Problems of relative growth. *Nature*, 129(3265): 775-777
- Li J, Zhou LY, Chen G, Yao MY, Liu ZG, Li XR, Yang XP, Yang Y, Cai DR, Tuerxun Z, Li B, Nie TK, Chen XJ, 2025. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance drought resistance and alter microbial communities in maize rhizosphere soil. *Environmental Technology & Innovation*, 37: 103947
- Li JJ, 2021. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and drought resistance of pear seedlings under water stress. MS Thesis, Southwest University, Chongqing. 1-102 (in Chinese)
- Li WB, Lu WQ, Xie JW, Liu YM, Liu RJ, Guo SX, 2018. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and cut flower physiology of *Tulipa gesneriana*. *Mycosystema*, 37(4): 456-465 (in Chinese)
- McCarthy MC, Enquist BJ, 2007. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 21(4): 713-720
- McConnaughay KDM, Coleman JS, 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 80(8): 2581-2593
- Millar NS, Bennett AE, 2016. Stressed out symbiotes: hypotheses for the influence of abiotic stress on arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia*, 182(3): 625-641
- Nie WJ, He QH, Guo HG, Zhang WJ, Ma L, Li JL, Wen D, 2024. Arbuscular mycorrhizal fungi: boosting crop resilience to environmental stresses. *Microorganisms*, 12(12): 2448
- Oliveira TC, Cabral JSR, Santana LR, Tavares GG, Santos LDS, Paim TP, Müller C, Silva FG, Costa AC, Souchie EL, Mendes GC, 2022. The arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus* improves physiological tolerance to drought stress in soybean plants. *Scientific Reports*, 12(1): 9044
- Poorter H, Nagel O, 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology*, 27(6): 595-607
- Qi YL, Wei W, Chen CG, Chen LD, 2019. Plant root-shoot biomass allocation over diverse biomes: a global synthesis. *Global Ecology and Conservation*, 18: e00606
- Rahimzadeh S, Pirzad A, 2017. Arbuscular mycorrhizal fungi and *Pseudomonas* in reduce drought stress damage in flax (*Linum usitatissimum* L.): a field study. *Mycorrhiza*, 27(6): 537-552
- Sato T, Hachiya S, Inamura N, Ezawa T, Cheng W, Tawarayama K, 2019. Secretion of acid phosphatase from extraradical hyphae of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus* is regulated in response to phosphate availability. *Mycorrhiza*, 29(6): 599-605
- Sheng PP, Liu RJ, Li M, 2011. Methodological comparison of observation and colonization measurement of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycosystema*, 30(4): 519-525 (in Chinese)
- Shi JM, Wang C, Zheng Y, Gao C, 2023. Research progress on the responses of morphological structure, species diversity and community composition of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen deposition. *Mycosystema*, 42(1): 118-129 (in Chinese)
- Smith SE, Smith FA, 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 62(1): 227-250
- Su BD, Huang JL, Fischer T, Wang YJ, Kundzewicz ZW, Zhai JQ, Sun HM, Wang AQ, Zeng XF, Wang GJ, Tao H, Gemmer M, Li XC, Jiang T, 2018. Drought losses in China might double between the 1.5 °C and 2.0 °C warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(42): 10600-10605
- Sun XG, Shi J, Ding GJ, 2017. Combined effects of arbuscular mycorrhiza and drought stress on plant growth and mortality of forage sorghum. *Applied Soil Ecology*, 119: 384-391
- Tang B, Man J, Romero F, Bergmann J, Lehmann A, Rillig

- MC, 2024. Mycorrhization enhances plant growth and stabilizes biomass allocation under drought. *Global Change Biology*, 30(7): e17438
- Wei LL, Lu CY, Ding J, Yu S, 2016. Functional relationships between arbuscular mycorrhizal symbionts and nutrient dynamics in plant-soil-microbe system. *Acta Ecologica Sinica*, 36(14): 4233-4243 (in Chinese)
- Weiner J, 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(4): 207-215
- Wu Q, Liu YF, Xie ZZ, Yu B, Sun Y, Huang JL, 2022. OsNAC016 regulates plant architecture and drought tolerance by interacting with the kinases GSK2 and SAPK8. *Plant Physiology*, 189(3): 1296-1313
- Xu G, Pan J, Rehman M, Li X, Cao S, Wang C, Wang X, Chen C, Nie J, Wang M, 2024. Arbuscular mycorrhizal fungi-mediated drought stress tolerance in kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.): a mechanistic approach. *Plant Growth Regulation*, 103(3): 803-824
- Yang Y, Zhou Y, Ban XW, Zhou MQ, Wang J, Yang XY, Lei J, Yang CL, 2023. Effects of morphological and physiological characteristics of *Coix lachrymal-jobi* L. seedlings under drought stress. *Molecular Plant Breeding*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230706.1405.006.html> (in Chinese)
- Yu M, Zhang YS, Fu W, Wu ZX, Xie W, Zhang X, Hao ZP, Chen BD, 2019. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi *Rhizophagus irregularis* and super absorbent polymers on growth and drought tolerance of *Medicago sativa*. *Mycosystema*, 38(11): 1976-1991 (in Chinese)
- Zeng QC, Lebreton A, Auer L, Man XW, Jia LK, Wang GS, Gong S, Lombard V, Buée M, Wu G, Dai YC, Yang ZL, Martin FM, 2023. Stable functional structure despite high taxonomic variability across fungal communities in soils of old-growth montane forests. *Microbiome*, 11(1): 217
- Zhang W, Xia KL, Feng ZW, Qin YQ, Zhou Y, Feng GD, Zhu HH, Yao Q, 2024. Tomato plant growth promotion and drought tolerance conferred by three arbuscular mycorrhizal fungi is mediated by lipid metabolism. *Plant Physiology and Biochemistry*, 208: 108478
- Zhang Y, Zhong CL, Chen Y, Chen Z, Jiang QB, Wu C, Pinyopusarerk K, 2010. Improving drought tolerance of *Casuarina equisetifolia* seedlings by arbuscular mycorrhizas under glasshouse conditions. *New Forests*, 40: 261-271
- Zhou SL, Guo LD, 2021. Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi associated with plants in desert areas. *Mycosystema*, 40(10): 2523-2536 (in Chinese)
- Zhou Y, 2022. Comprehensive physiological, biochemical, and transcriptomic analysis of *Coix lacryma-jobi* under drought stress conditions. MS Thesis, Guizhou University, Guizhou. 1-112 (in Chinese)
- [附中文参考文献]**
- 程鑫, 吴纯泽, 韦庆钰, 李伟, 卫星, 2023. 水曲柳丛枝菌根真菌接菌苗对干旱胁迫的生长和生理响应. *林业科学*, 59(2): 58-66
- 段海霞, 罗崇亮, 师茜, 康生萍, 赵玲, 熊友才, 2025. 丛枝菌根真菌对植物-土壤系统影响的研究进展. *生态学报*, 45(1): 475-491
- 黄小辉, 陈道静, 冯大兰, 2019. 不同基质条件下丛枝菌根真菌对桑树生长的影响. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 43(3): 9-16
- 黄玉兰, 2017. PEG 模拟干旱条件下烯效唑对薏苡幼苗生理生化的调控及转录组分析. 黑龙江八一农垦大学博士学位论文, 黑龙江. 1-135
- 李娇娇, 2021. 丛枝菌根真菌对干旱胁迫下梨树幼苗生长以及抗旱性的影响. 西南大学硕士论文, 重庆. 1-102
- 李文彬, 卢文倩, 谢佳委, 刘艳敏, 刘润进, 郭绍霞, 2018. 丛枝菌根真菌对郁金香生长及其切花生理的影响. *菌物学报*, 37(4): 456-465
- 盛萍萍, 刘润进, 李敏, 2011. 丛枝菌根观察与感染率测定方法的比较. *菌物学报*, 30(4): 519-525
- 史加勉, 王聪, 郑勇, 高程, 2023. 丛枝菌根真菌形态结构、物种多样性和群落组成对氮沉降响应研究进展. *菌物学报*, 42(1): 118-129
- 韦莉莉, 卢昌熠, 丁晶, 俞慎, 2016. 丛枝菌根真菌参与下植物-土壤系统的养分交流及调控. *生态学报*, 36(14): 4233-4243
- 杨云, 周宇, 班秀文, 周明强, 王健, 杨小雨, 雷静, 杨成龙, 2023. 干旱胁迫对薏苡幼苗形态和生理特征的影响. *分子植物育种*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230706.1405.006.html>
- 于萌, 张永帅, 付伟, 吴照祥, 谢伟, 张莘, 郝志鹏, 陈保冬, 2019. 保水剂和丛枝菌根真菌异形根胞囊霉对紫花苜蓿生长与抗旱性的影响. *菌物学报*, 38(11): 1976-1991
- 周生亮, 郭良栋, 2021. 荒漠地区植物丛枝菌根真菌研究进展. *菌物学报*, 40(10): 2523-2536
- 周宇, 2022. 薏苡响应干旱胁迫的生理生化及转录组分析. 贵州大学硕士学位论文, 贵州. 1-112