

DOI: 10.20103/j.stxb.202403110488

文欢, 张正坤, 李启云, 路杨, 隋丽. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高球孢白僵菌定殖对玉米植株生长及光合的影响. 生态学报, 2025, 45(2): 974-983.

Wen H, Zhang Z K, Li Q Y, Lu Y, Sui L. Effects of *Beauveria bassiana* colonization on the growth and photosynthesis of maize plants under elevated CO<sub>2</sub>. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(2): 974-983.

# 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高球孢白僵菌定殖对玉米植株生长及光合的影响

文欢<sup>1,2</sup>, 张正坤<sup>1</sup>, 李启云<sup>1,2,3</sup>, 路杨<sup>1</sup>, 隋丽<sup>1,\*</sup>

1 吉林省农业科学院植物保护研究所, 吉林省农业微生物重点实验室, 农业农村部东北作物有害生物综合治理重点实验室, 公主岭 136100

2 吉林农业大学植物保护学院, 长春 130118

3 吉林农业科技学院, 吉林 132101

**摘要:** 球孢白僵菌 (*Beauveria bassiana*) 能够在植物内生并促进植物的生长, 同时能够提高植物抗胁迫能力。全球大气 CO<sub>2</sub> 浓度不断升高, CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物生长具有重要影响, 同时对植物-微生物互作也会产生调控作用。然而, CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下球孢白僵菌定殖对植物生长发育的影响及其作用机制鲜有研究。为明确 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下球孢白僵菌定殖对植物生长的影响及作用机理, 采用盆栽控制试验, 在开顶式气室内研究 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下球孢白僵菌定殖对玉米植株生长参数和光合特性的作用。结果表明, 采用灌根法能够使球孢白僵菌成功定殖于玉米植株中, 对玉米生长有正向调控作用。在 CO<sub>2</sub> 浓度增加条件下经球孢白僵菌处理的玉米植株, 全生育期内玉米植株高度、叶面积、生物量和百粒重均有所提高。此外, 利用激光共聚焦显微镜观察结果显示, 各处理组间玉米叶片气孔数量和形态大小变化情况均存在一定差异, 在玉米各生育期内, 球孢白僵菌处理组气孔数量比对照组显著降低, 在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下接种球孢白僵菌, 气孔数量显著增加, 同时, 在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下接种球孢白僵菌, 气孔长度和气孔宽度在各生育期均降低, 其中球孢白僵菌处理组气孔长度和宽度最小。CO<sub>2</sub> 浓度升高和球孢白僵菌定殖对玉米光合指标影响显著, 其中净光合速率和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度显著升高, 蒸腾速率和气孔导度均降低。研究结果表明, CO<sub>2</sub> 浓度升高和球孢白僵菌定殖能够通过增强植物的光合作用促进植物生长。研究解析了 CO<sub>2</sub> 浓度增加条件下球孢白僵菌对玉米植株生长的影响及其作用机理, 为明确球孢白僵菌定殖促进玉米生长发育和提高玉米产量提供科学依据, 为进一步指导气候变化背景下虫生真菌的应用提供技术支撑和理论指导。

**关键词:** 气候变化; 虫生真菌; 内生定殖; 促生作用; 光合特性

## Effects of *Beauveria bassiana* colonization on the growth and photosynthesis of maize plants under elevated CO<sub>2</sub>

WEN Huan<sup>1,2</sup>, ZHANG Zhengkun<sup>1</sup>, LI Qiyun<sup>1,2,3</sup>, LU Yang<sup>1</sup>, SUI Li<sup>1,\*</sup>

1 Jilin Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Northeast China, Ministry of Agriculture and Rural Areas, Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Science, Gongzhuling 136100, China

2 College of Plant Protection, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China

3 Jilin Agricultural Science and Technology University, Jilin 132101, China

**Abstract:** *Beauveria bassiana* can colonize and promote the growth of many plants, especially improving the biotic/abiotic stress resistance of host plants. Elevated CO<sub>2</sub> is one of the key environmental drivers with far-reaching to plant growth, and it also has a regulatory effect on plant-microbial interaction. However, little is known about the effects and mechanisms of

基金项目: 吉林省农业科技创新工程项目 (CXGC2024JJ011); 国家自然科学基金项目 (32271683)

收稿日期: 2024-03-11; 网络出版日期: 2024-10-10

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: suiyaoyi@163.com

*B. bassiana* on plant growth and development under elevated CO<sub>2</sub> concentration. To clarify the effects and mechanisms of *B. bassiana* colonization on plant growth under increased CO<sub>2</sub> concentration, maize and *B. bassiana* were studied in this study as important species in agroecosystem, and a controlled experiment was conducted to study the effects of *B. bassiana* colonization on the growth and photosynthetic characteristics of maize plants under elevated CO<sub>2</sub> were studied in Open-top chambers (OTCs). The results showed that the root irrigation method facilitated the colonization of *B. bassiana* in maize, which promoted maize growth, and the maize treated with *B. bassiana* demonstrated increased plant height, leaf area, biomass, and weight per 100 seeds throughout the entire growth period under elevated CO<sub>2</sub> concentration. Furthermore, it was found that there were significant differences in the number and morphological size of stomata in maize leaves among different groups under laser confocal microscopy, the number of stomata in the *B. bassiana* treatment was significantly lower than that in the control group, and the number of stomata was significantly increased under elevated CO<sub>2</sub> concentration, at all growth stages, at the same time, the length and width of stomata decreased at each growth stage when *B. bassiana* was inoculated with increased CO<sub>2</sub> concentration, and the length and width of stomata in *B. bassiana* treatment were the smallest; the increase of CO<sub>2</sub> concentration and colonization of *B. bassiana* had significant effects on the photosynthetic indicators of maize leaves, such as net photosynthetic rate and intercellular CO<sub>2</sub> concentration were significantly increased, and the transpiration rate and stomatal conductance were both decreased. This study indicated that the colonization of *B. bassiana* in maize plants with increased CO<sub>2</sub> concentration could enhance photosynthesis of the plants, and promote the growth of host plants under elevated CO<sub>2</sub> concentration. This study elucidated the effect and mechanism of *B. bassiana* in promoting maize growth, the findings provided a scientific basis for promoting the growth and improving the yield of maize. Moreover, this study provided technical support and theoretical guidance for the application of entomopathogenic fungi in the context of climate change.

**Key Words:** climate change; entomopathogenic fungi; entophytic colonization; growth-promoting; photosynthetic characteristics

光合作用是植物最重要的代谢活动之一,绿色植物通过光合作用将无机物转化为有机物并且释放出氧气,为植物的生命活动提供能量和物质<sup>[1-2]</sup>。CO<sub>2</sub>是植物进行光合作用的重要原料,也是植物正常生长的必需条件,CO<sub>2</sub>浓度升高对植物生长有积极的促进作用。在 CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,植物的光合效率显著提高,植物叶片的气孔导度与蒸腾速率明显降低,水分利用效率、净光合速率和胞间 CO<sub>2</sub>浓度显著增高<sup>[3-4]</sup>。CO<sub>2</sub>能够通过植物叶片上的气孔进入植物体内,并在叶绿体中与水一起参与光合作用,气孔不仅调控植物与外界环境进行气体和水分交换,在光合作用的调节中也发挥重要作用,调节气孔导度可以控制植物水分利用效率和碳同化能力<sup>[5-6]</sup>。在 CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,植物的光合作用和呼吸作用显著增强,植物体内碳水化合物的浓度得到一定程度的提高,碳水化合物作为植物正常生长所不可缺少的物质,为植物的生长提供能源和原料<sup>[7-8]</sup>。

大气 CO<sub>2</sub>浓度升高是全球气候变化中重要的影响因素,不仅对植物的生长产生深远影响,同时也会影响到微生物与植物之间的互作效应<sup>[9-10]</sup>。有研究发现气候变化能够通过影响植物共生菌的特性而改变植物-微生物之间的作用关系,进而对寄主植物产生影响。例如,在 CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,丛枝菌根真菌能够更好地在植物中定殖,并对寄主植物生长产生促进作用<sup>[11-12]</sup>;在环境因素变化条件下,一些有益微生物(如植物内生菌,根瘤固氮菌等)能够显著提高寄主植物的生物量<sup>[13-15]</sup>。球孢白僵菌作为一种重要的生防微生物,近年来其植物内生性受到国内外研究者的广泛关注,大量研究表明,球孢白僵菌具有多重生态学功能,在植物中定殖不但能促进植物生长,同时能够提高寄主植物的抗性<sup>[16-17]</sup>,目前关于其促生作用机理研究主要集中在提高植物抗性和酶活性等方面,很少有研究关注环境因素变化条件下,球孢白僵菌定对植物产生的影响,尤其在 CO<sub>2</sub>浓度升高背景下球孢白僵菌与植物互作对植物生长的影响及其作用机制鲜有研究。

本研究以球孢白僵菌和玉米为试验对象,为明确 CO<sub>2</sub>浓度升高背景下球孢白僵菌在玉米中的定殖能力及

对植株生长的作用。采用灌根法构建球孢白僵菌-玉米共生体,利用开顶式气候室(Open-top chambers,OTCs)控制 CO<sub>2</sub>浓度,以玉米的植株高度、叶面积、生物量和产量,气孔参数和光合指标为指标,评价 CO<sub>2</sub>浓度升高背景下球孢白僵菌内生定殖对玉米生长和光合作用的影响。假设 CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,球孢白僵菌在玉米植株中定殖,能够使植株光和特性发生改变,同时对寄主植物生长产生促进作用。本研究能够进一步阐明气候变化背景下虫生真菌-植物之间的作用关系,为促进植物生长和提高植物产量提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

#### 1.1.1 供试玉米品种

本试验选取的玉米品种为玉米自交系 B73,由中国农业科学院植物保护研究所提供。

#### 1.1.2 供试菌种

本试验选用的菌种为球孢白僵菌 BbOFDH1-5-GFP,该菌种保藏在中国微生物菌种保藏中心,菌种保藏号 CGMCC No.15673。将保存在-80℃的 BbOFDH1-5-GFP 菌种取 100 μL 菌液于含有草铵磷的 PDA 固体培养基中,在 26℃ 培养箱中恒温培养,固体培养 14—21 天产生孢子即可。

### 1.2 试验设计

本试验在公主岭农业有害生物防治野外科学观测试验站(OTC 试验平台)中进行,采用盆栽控制试验,共设置 4 个处理,分别为:正常大气 CO<sub>2</sub>浓度(约为 400 μmol/mol),不接种球孢白僵菌处理组(Control);正常大气 CO<sub>2</sub>浓度(约为 400 μmol/mol),接种球孢白僵菌处理组(Bb);CO<sub>2</sub>浓度升高(约为 600 μmol/mol),不接种球孢白僵菌处理组(eCO<sub>2</sub>);CO<sub>2</sub>浓度升高,接种球孢白僵菌处理组(浓度约为 600 μmol/mol)(eCO<sub>2</sub>+Bb)。每个处理种植 12 盆玉米,每个处理 4 个重复,共计 192 株玉米。

本研究利用 16 个开顶式气室(OTC)开展(图 1)。OTC 装置中气室支撑框架为内置角铁的铝合金,正八边形(内角 135°),八边形直径 4.26 m,高 2.95 m。气室顶部为截形锥体,锥体底角为 45°,斜边长 0.80 m。为防止外部昆虫进入气室对试验产生干扰,气室顶部用纱网(80 目)覆盖。eCO<sub>2</sub> 处理组中通过 OTC 进气孔添加 CO<sub>2</sub>气体,实现 CO<sub>2</sub>浓度达到约为 600 μmol/mol,正常大气 CO<sub>2</sub>浓度处理组中,不额外补充 CO<sub>2</sub>气体。每个 OTC 内二氧化碳传感器(JQAW-8VACD, ColliHigh Company, Beijing, China)每 60 s 监测和调整一次浓度,以确保相对稳定的二氧化碳浓度水平。



图 1 本研究的试验场地

Fig.1 The experimental site used in this study

### 1.3 试验方法

#### 1.3.1 种植玉米

选取 576 粒无病虫害、颗粒饱满、大小均一的玉米种子,对玉米种子进行表面消毒,将经过消毒的玉米种子放入无菌培养皿中并加入无菌水,在 26℃ 培养箱中进行催芽处理,连续 3 天每天更换 1 次无菌水。选用直径为 32 cm,高为 36 cm 的花盆进行播种。每盆装入 17.5 kg 土壤。选取发芽程度大小均一的玉米种子进行播种,播种在土下 5 cm 处,每盆播种 3 粒。在 OTC 中进行种植,一个 OTC 内种植 12 盆玉米,一共 16 个 OTC。定期浇水并观察长势,在玉米苗期进行间苗,选取长势一致的幼苗,每盆留苗 1 株。

#### 1.3.2 球孢白僵菌的定殖及检测

球孢白僵菌的接种方式为灌根处理,用 0.05% Tween-80 溶液配置浓度为  $1 \times 10^8$  个孢子/mL 的球孢白僵菌孢悬液,共灌根 3 次,灌根时间分别为出苗第 7、14 天和第 21 天。在每株幼苗沿根部浇灌 50 mL 球孢白僵菌

孢子悬液。取样时期为三次灌根后 24 h,每处理每株取 1 片叶子,参照 Sui 等<sup>[18]</sup>的方法使用 PDA 检测法测定球孢白僵菌的定殖率。对玉米叶片进行表面消毒,在超净工作台内依次使用 75%的乙醇(C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>OH)、1%的次氯酸钠(NaClO)、75%的乙醇(C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>OH)、无菌水进行消毒;将玉米叶片的边缘剪掉,从其余的叶片剪取 9 个 1 cm<sup>2</sup>的正方形,用无菌的滤纸将叶片表面多余的水分吸干,用镊子将叶片摆放在 PDA 固体培养基上,放入 26℃ 培养箱中恒温培养。在培养 7 天后,每天观察并记录植物组织上菌体生长情况。定殖率计算方法如下:

$$\text{定殖率}(\%) = \text{植物组织出现菌落的培养皿数量} / \text{培养皿总数} \times 100$$

### 1.3.3 植物生长指标检测方法

**株高:**使用直尺测定叶片伸直后土壤表面至顶点的长度。测量时期为玉米苗期、拔节期、喇叭口期、抽穗期和乳熟期。

**叶面积:**叶片的取样部位为自上而下数第三片叶,测量叶片长、宽,叶长为玉米叶片基部至叶尖端的长度,叶宽为叶片中部的最宽处,叶面积= $k \times \text{长} \times \text{宽}$ , $k=0.75$ 。测量时期为玉米苗期、拔节期、喇叭口期、抽穗期和乳熟期。每个处理随机选取 3 株玉米进行测量,4 次重复。

**生物量与百粒重:**收获期将植株地上部分(包括叶片、茎鞘、穗轴和籽粒),地下部分(根)置于 80℃ 烘箱中烘干至恒重,测量地上部和地下部生物量;测量玉米籽粒百粒重,每株选取顶端第一个玉米叶腋下的玉米穗进行测定。每个处理随机选取 5 株玉米进行测量,4 次重复。

### 1.3.4 植物气孔特征参数的测定

在玉米苗期、拔节期、喇叭口期、抽穗期和乳熟期,选取玉米植株自上而下数第三片叶,截取相同长度叶片中间部位。每个处理随机选取 5 株玉米进行测量。参照韩玉薪<sup>[19]</sup>的测定方法,对叶片表皮进行灰尘处理,在叶片正面和背面中部涂抹一层薄薄的指甲油,待指甲油自然变干后,剥取指甲油样本,放置在激光共聚焦显微镜载玻片上,盖上盖玻片,并进行观察。

**气孔数量:**分别将样片置于激光共聚焦显微镜下,放大倍数为 10 x。计数每个样本 5 个视野的气孔个数,取平均值。

**气孔长度和宽度:**分别将样片置于激光共聚焦显微镜下(型号:LEICA SP8),放大倍数为 40 x。测量每个样本 5 个视野的面积,取平均值,再计数每个样本 5 个视野的气孔长度和宽度,取平均值。

### 1.3.5 植物光合特性的测定

使用 LI-6400 光合测量系统测定接种球孢白僵菌后玉米叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度,每次测定时间为上午 9:00—12:00,每株测定 1 片叶子,选取自上而下完全展开的第三片叶片进行测量,每个处理随机选取 3 株玉米,每片叶子测 3 次,取平均值<sup>[20]</sup>。

### 1.3.6 数据处理

数据采用 IBM SPSS Statistics 22 进行双因素方差分析,运用 LSD 多重比较法(显著性水平设为 0.05)对不同处理下的各项指标进行差异性分析,利用 GraphPad 8.0.2 软件做图。

## 2 结果与分析

### 2.1 球孢白僵菌在玉米植株中的定殖

PDA 检测结果表明,在不同 CO<sub>2</sub>浓度条件下,球孢白僵菌均能在玉米植株中定殖,其中 Bb 处理组定殖率为 35.4%,eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组定殖率为 37.5%,二者差异不显著,接种球孢白僵菌处理组定殖率均显著高于未接种处理组(图 2)。

### 2.2 球孢白僵菌定殖对玉米植株生长的影响

研究结果表明,球孢白僵菌定殖,CO<sub>2</sub>浓度升高及二者的交互作用对玉米植株高度和叶面积产生显著影响。在玉米各个生育期内,不同大气 CO<sub>2</sub>浓度条件下,球孢白僵菌处理组的植株高度均显著高于对照组。在大气 CO<sub>2</sub>浓度条件下,Bb 处理组的叶面积显著高于对照组;在 CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组的叶面

积较 eCO<sub>2</sub>处理组有升高趋势。球孢白僵菌定殖和 CO<sub>2</sub>浓度升高对玉米植株生物量、百粒重有显著促进作用。总生物量最高的为 eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组,在大气 CO<sub>2</sub>浓度条件下,Bb 处理组的总生物量与对照组相比增加 9.5% ( $P<0.001, F=19.929$ );在 CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组与 eCO<sub>2</sub>处理组相比,总生物量有增加趋势 ( $P=0.120, F=2.473$ )。百粒重最高的处理组为 eCO<sub>2</sub>+Bb,Bb 处理组百粒重比对照组增加 14.5% ( $P<0.001, F=13.163$ ),eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组比 eCO<sub>2</sub>处理组增加 11.8% ( $P=0.754, F=0.100$ ) (图 3)。

### 2.3 玉米叶片的气孔特征

利用激光共聚焦显微镜观察,发现各处理组间玉米叶片气孔数量和形态大小变化情况均存在一定差异 (图 4)。在玉米各生育期,球孢白僵菌定殖和 CO<sub>2</sub>浓度升高对玉米植株气孔数量影响显著。在玉米苗期,Bb 处理组气孔数量比对照组降低 12.5% ( $P<0.01, F=9.049$ ),eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组气孔数量比 eCO<sub>2</sub>处理组增加 3.9% ( $P<0.001, F=26.956$ ),玉米拔节期、喇叭口期和乳熟期的气孔数量与苗期趋势一致。在玉米全生育期

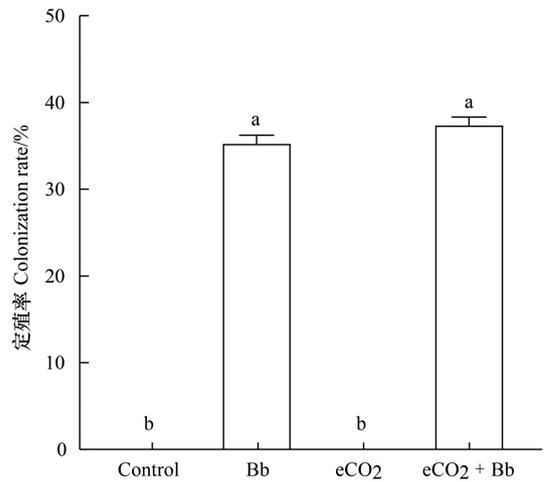


图 2 球孢白僵菌在玉米中的定殖率

Fig.2 Colonization rate of *Beauveria bassiana* in maize

Control:正常大气 CO<sub>2</sub>浓度,不接种球孢白僵菌处理组;Bb:正常大气 CO<sub>2</sub>浓度,接种球孢白僵菌处理组;eCO<sub>2</sub>:CO<sub>2</sub>浓度升高,不接种球孢白僵菌处理组;eCO<sub>2</sub>+Bb:CO<sub>2</sub>浓度升高,接种球孢白僵菌处理组;a 代表  $P<0.05$ ;b 代表  $P<0.01$ ;

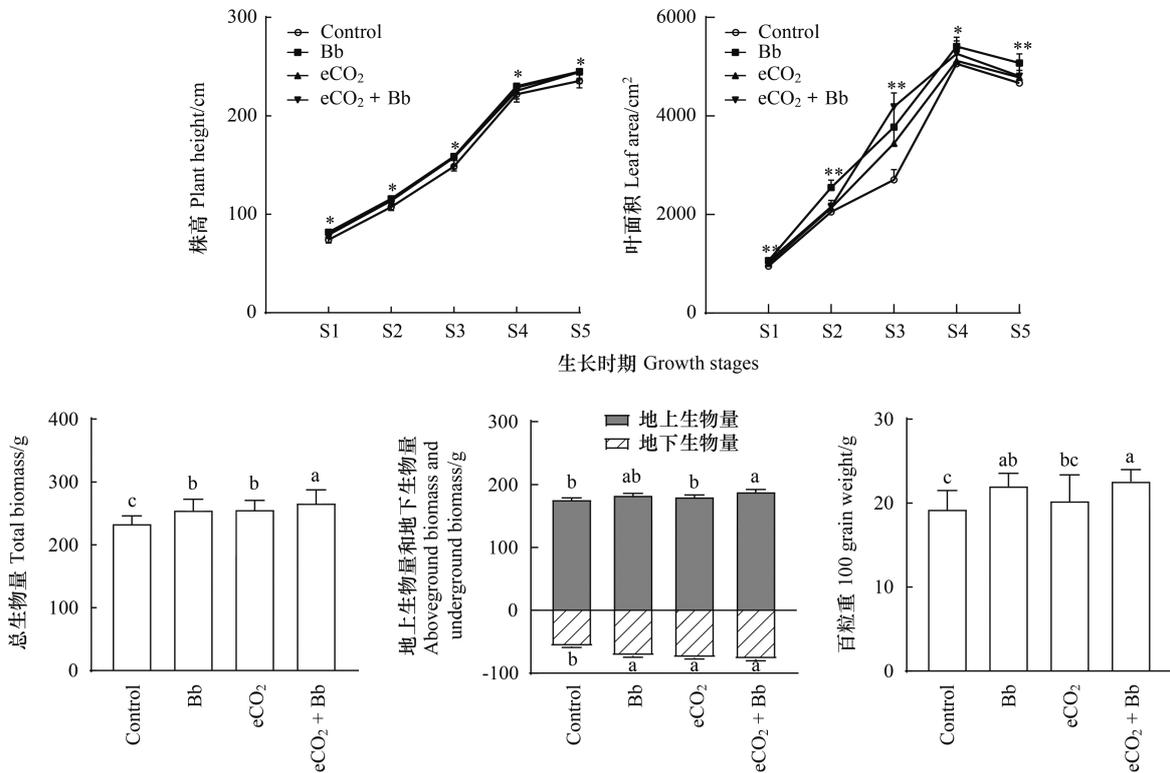


图 3 CO<sub>2</sub>浓度升高和球孢白僵菌定殖对玉米生长的影响

Fig.3 The effects of increased CO<sub>2</sub> concentration and colonization of *Beauveria bassiana* on the growth and development of maize

S1, 苗期;S2,拔节期;S3,喇叭口期;S4,抽穗期;S5,乳熟期; \* 代表不同处理时期试验结果差异显著 ( $P<0.05$ ), \*\* 代表不同处理时期试验结果差异极显著 ( $P<0.01$ )

内,CO<sub>2</sub>浓度升高和球孢白僵菌的交互作用对玉米叶片气孔长度、宽度均产生显著影响。对照组玉米叶片内气孔长度和宽度显著高于其他处理组,eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组气孔长度和宽度最小(图 5)。

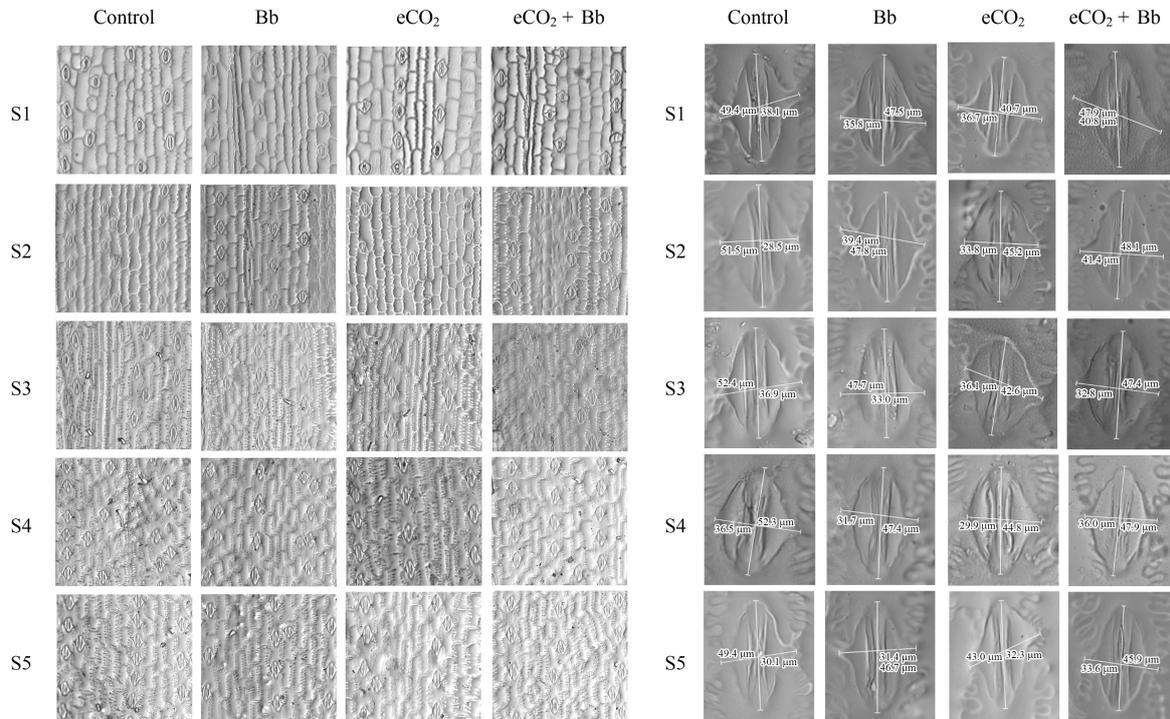


图 4 在激光共聚焦显微镜下观察到的不同处理组玉米叶片气孔数量和气孔大小

Fig.4 Observation of the number and size of stomata in maize leaves of different treatment groups under laser confocal microscopy

## 2.4 玉米叶片的光合特征

通过测定玉米叶片光合特征可知,CO<sub>2</sub>浓度升高和球孢白僵菌定殖对玉米叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和玉米叶片胞间 CO<sub>2</sub>浓度产生显著影响。其中 Bb 处理组与对照组相比,净光合速率升高了 30.3% ( $P < 0.01$ ,  $F = 16.991$ ),eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组与 eCO<sub>2</sub>处理组相比,净光合速率降低了 14.2% ( $P = 0.424$ ,  $F = 0.711$ ),eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组与对照组相比,净光合速率显著升高了 22.9% ( $P < 0.01$ ,  $F = 16.991$ );玉米叶片蒸腾速率结果表明,对照组的蒸腾速率最大,Bb 处理组比对照组下降 10.3% ( $P < 0.05$ ,  $F = 10.833$ ),eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组比 eCO<sub>2</sub>处理组下降 3.7% ( $P = 0.250$ ,  $F = 1.540$ ),eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组与对照组相比,蒸腾速率显著下降了 4.5% ( $P < 0.05$ ,  $F = 10.833$ );CO<sub>2</sub>浓度升高和球孢白僵菌定殖条件下,对照组的气孔导度显著高于其他处理组;eCO<sub>2</sub>+Bb 处理组的胞间 CO<sub>2</sub>浓度显著高于其他处理组,对照组胞间 CO<sub>2</sub>浓度最低(图 6)。

## 3 讨论

随着大气 CO<sub>2</sub>浓度的升高,自然生态系统中多种生物的生长状态发生改变。大气 CO<sub>2</sub>浓度升高对农作物、树木和其他类型植物的作用已经有了较为深入细致的研究,但多数研究都是针对于 C3 植物,对 C4 植物的研究还比较少<sup>[21-22]</sup>。在本研究中,在大气 CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,玉米的株高、叶面积、生物量和产量均增加,该结果与前人研究结果一致。例如,高洁等<sup>[23]</sup>研究发现,随着 CO<sub>2</sub>浓度的升高,作物的株高、周长、叶片数量等生长指标提高。Leakey 等<sup>[24]</sup>研究发现,CO<sub>2</sub>浓度升高会显著提高植物的生物量和产量。CO<sub>2</sub>浓度升高不仅能够对植物生长产生影响,也会影响微生物对寄主植物的作用。已有研究表明,球孢白僵菌在植物中定殖,同时能够促进植物的生长,例如 Lopez 等研究发现,经球孢白僵菌处理的陆地棉,其生物量、株高、营养生长期开花数量均显著增加<sup>[25]</sup>。Dash 等通过球孢白僵菌 B13 菌株对绿豆进行种子处理,植株株高、地上和地下

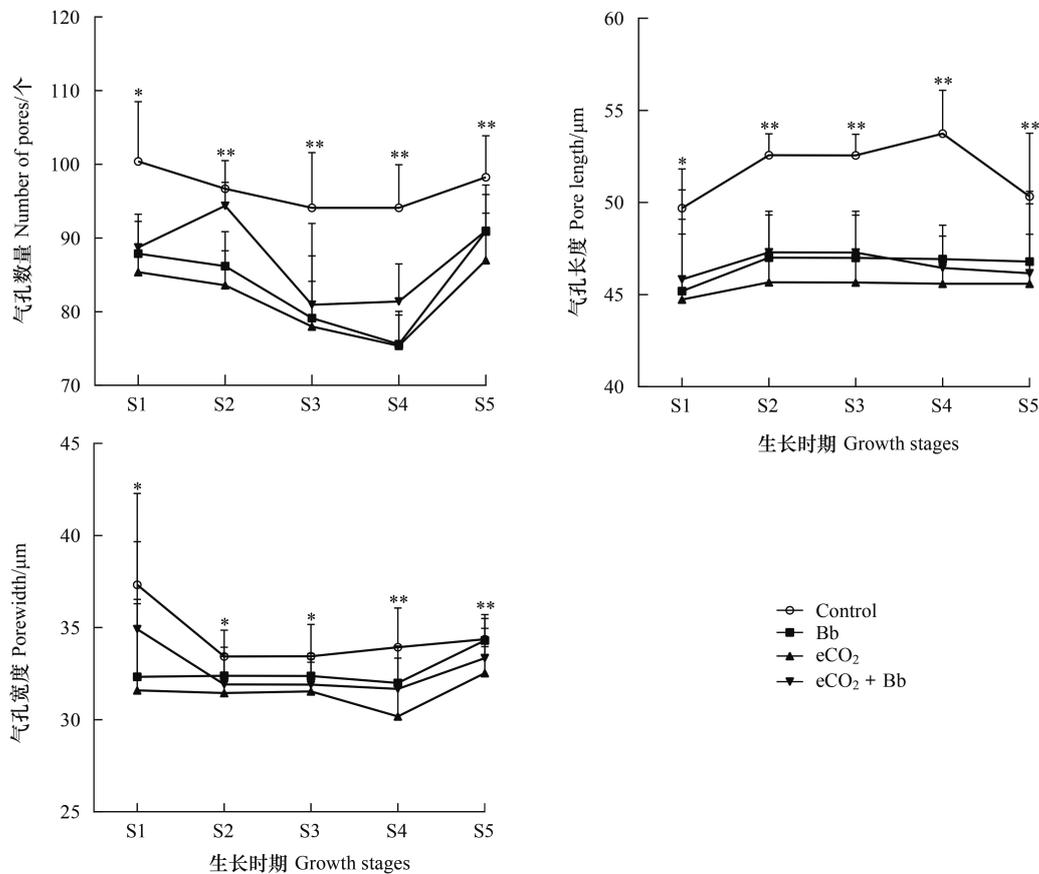


图5 CO<sub>2</sub>浓度升高和球孢白僵菌定殖对玉米叶片气孔特征参数的影响

Fig.5 The effects of increased CO<sub>2</sub> concentration and colonization of *Beauveria bassiana* on stomatal characteristic parameters of maize leaves

部鲜重显著高于对照组<sup>[26]</sup>。本研究发现,在CO<sub>2</sub>浓度升高条件下接种球孢白僵菌,玉米的生长指标也表现为增加,说明大气CO<sub>2</sub>浓度升高后球孢白僵菌定殖有利于玉米的干物质的积累,推测由于植物光合速率会随着大气CO<sub>2</sub>浓度升高而增加,进而促进植物干物质的积累和产量的提升。

CO<sub>2</sub>是植物进行光合作用的底物,CO<sub>2</sub>浓度升高,植物会通过关闭气孔或进行气孔震荡来减少对CO<sub>2</sub>的吸收,因此减少CO<sub>2</sub>吸收最显著的方式就是降低气孔密度<sup>[27-28]</sup>。汤访评等通过研究发现,在CO<sub>2</sub>浓度升高后,春兰叶片的气孔密度显著下降<sup>[29]</sup>。本研究也得到了相似结论。还有研究表明,影响植物光合作用的因素主要是气孔密度和气孔长宽度<sup>[30]</sup>,Baker等研究发现,在CO<sub>2</sub>浓度升高后,玉米植株的气孔长度和气孔宽度与对照组相比显著降低,且不同品种对CO<sub>2</sub>浓度升高的表现不同<sup>[31]</sup>。本试验结果表明,对照组的气孔长宽度大于eCO<sub>2</sub>处理组,说明CO<sub>2</sub>浓度升高,引起气孔长宽度减小。目前关于接种球孢白僵菌对玉米气孔特征的影响研究较少,在大气CO<sub>2</sub>浓度升高条件下球孢白僵菌定殖玉米,气孔特征显著降低可能是因为在CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,球孢白僵菌定殖加快了植物叶片气孔关闭,从而减少水分蒸发,有利于植物的光合作用<sup>[32]</sup>。

随着CO<sub>2</sub>浓度的升高,植物的光合作用得到促进,如谢晓金等研究发现,水稻和玉米的净光合速率和胞间CO<sub>2</sub>浓度随着CO<sub>2</sub>浓度的增加而增加,气孔导度和蒸腾速率随着CO<sub>2</sub>浓度的增加而降低<sup>[33]</sup>;张秀云等在研究中发现,在CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,马铃薯叶片气孔导度和蒸腾速率相对对照有所下降<sup>[34]</sup>。本研究结果表明,在大气CO<sub>2</sub>浓度升高条件下接种球孢白僵菌的玉米,净光合速率和胞间CO<sub>2</sub>浓度升高,蒸腾速率和气孔导度均降低,说明大气CO<sub>2</sub>浓度升高条件下球孢白僵菌定殖在一定程度上提高了玉米叶片的光合作用。净光合速

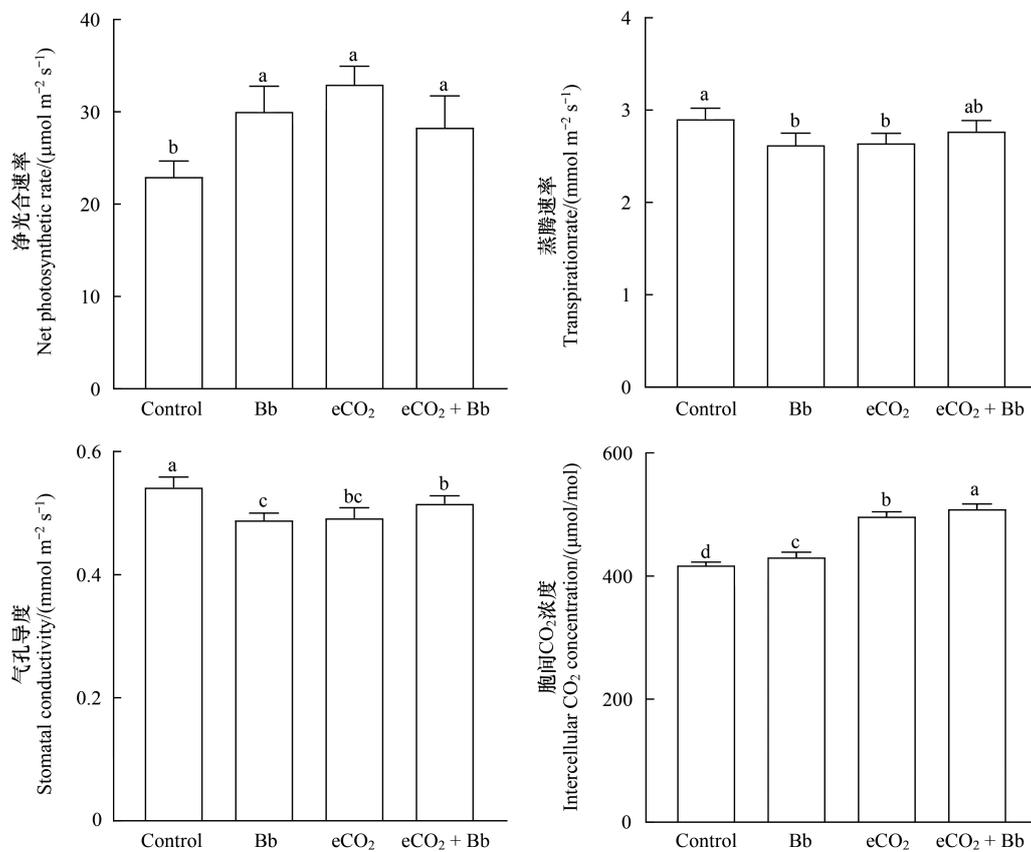


图6 CO<sub>2</sub>浓度升高条件下球孢白僵菌定殖对玉米光合特征参数的影响

Fig.6 The effect of colonization of *Beauveria bassiana* under elevated CO<sub>2</sub> concentration on photosynthetic characteristic parameters of maize

率和胞间 CO<sub>2</sub>浓度升高的原因可能是长期的高浓度 CO<sub>2</sub>使玉米叶片的部分气孔关闭,叶片的气孔阻力增大,导致外界环境的 CO<sub>2</sub>通量降低,而叶片内部原有的 CO<sub>2</sub>又作为光合作用的原料不断被消耗<sup>[35-36]</sup>。玉米叶片气孔导度和蒸腾速率下降与胞间 CO<sub>2</sub>浓度增大,光合作用增强相关,植物合成的碳水化合物增多,碳水化合物在液泡中的浓度升高,引起细胞渗透势增大,保卫细胞吸水导致部分气孔关闭,气孔导度减小,气孔阻力增加,对水分的利用率也随之增加,从而导致其蒸腾速率减低。CO<sub>2</sub>是植物光合作用的重要原料。有研究表明,大气 CO<sub>2</sub>浓度升高对植物有一定的“施肥效应”<sup>[37]</sup>,不仅有利于植物的光合作用及生产力的提高,也会影响到植物组织内的化学成分和营养物质的改变<sup>[38]</sup>。同样地,大气 CO<sub>2</sub>浓度升高对自然生态系统中的微生物也会产生一定影响。首先,CO<sub>2</sub>浓度升高能够对环境微生物群落组成及多样性产生影响;其次,CO<sub>2</sub>对微生物生长、细胞及细胞膜形态发育和微生物代谢等方面均可能产生调控作用<sup>[39]</sup>。因此,本研究认为大气 CO<sub>2</sub>浓度升高对球孢白僵菌-植物互作也会产生调控作用,进而促进植物生长。

#### 4 结论

本研究通过盆栽控制试验,发现在不同 CO<sub>2</sub>浓度条件下,球孢白僵菌定殖有利于植物株高、叶面积、生物量和产量的增加,促进了玉米的生长;同时,玉米的气孔数量、气孔长度和气孔宽度均显著降低,净光合速率和胞间 CO<sub>2</sub>浓度显著升高,蒸腾速率和气孔导度显著降低。以上实验结果证明,在不同 CO<sub>2</sub>浓度条件下,球孢白僵菌定殖对玉米生长和光合作用均有积极影响,同假设一致。研究气候变化对植物和虫生真菌之间互作关系的影响,不仅可以更好地理解植物-微生物在农业生态系统中所发挥的功能,还能够为制定合理有效的农业管理措施提供建议。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] 张弥, 吴家兵, 关德新, 施婷婷, 陈鹏狮, 纪瑞鹏. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1575-1578.
- [ 2 ] Zhu X G, Long S P, Ort D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 235-261.
- [ 3 ] 房世波, 沈斌, 谭凯炎, 高西宁. 大气 CO<sub>2</sub> 和温度升高对农作物生理及生产的影响. 中国生态农业学报, 2010, 18(5): 1116-1124.
- [ 4 ] 宗毓铮, 张函青, 李萍, 张东升, 林文, 薛建福, 高志强, 郝兴宇. 大气 CO<sub>2</sub> 与温度升高对北方冬小麦旗叶光合特性、碳氮代谢及产量的影响. 中国农业科学, 2021, 54(23): 4984-4995.
- [ 5 ] 尹晓伟. 油菜素甾醇类物质和光信号调控番茄光合作用的生理与分子机制研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2022.
- [ 6 ] Carter R, Woolfenden H, Baillie A, Amsbury S, Carroll S, Healicon E, Sovatzoglou S, Braybrook S, Gray J E, Hobbs J, Morris R J, Fleming A J. Stomatal opening involves polar, not radial, stiffening of guard cells. Current Biology, 2017, 27(19): 2974-2983.
- [ 7 ] Aliche E B, Prusova-Bourke A, Ruiz-Sanchez M, Oortwijn M, Gerkema E, Van As H, Visser R G F, van der Linden C G. Morphological and physiological responses of the potato stem transport tissues to dehydration stress. Planta, 2020, 251(2): 45.
- [ 8 ] Nikinmaa E, Hölttä T, Hari P, Kolari P, Mäkelä A, Sevanto S, Vesala T. Assimilate transport in phloem sets conditions for leaf gas exchange. Plant, Cell & Environment, 2013, 36(3): 655-669.
- [ 9 ] Tylianakis J M, Didham R K, Bascompte J, Wardle D A. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 2008, 11(12): 1351-1363.
- [ 10 ] Rasmussen P U, Bennett A E, Tack A J M. The impact of elevated temperature and drought on the ecology and evolution of plant-soil microbe interactions. Journal of Ecology, 2020, 108(1): 337-352.
- [ 11 ] Bunn R, Lekberg Y, Zabinski C. Arbuscular mycorrhizal fungi ameliorate temperature stress in thermophilic plants. Ecology, 2009, 90(5): 1378-1388.
- [ 12 ] Kivlin S N, Emery S M, Rudgers J A. Fungal symbionts alter plant responses to global change. American Journal of Botany, 2013, 100(7): 1445-1457.
- [ 13 ] Compant S, Van Der Heijden M G A, Sessitsch A. Climate change effects on beneficial plant-microorganism interactions. FEMS Microbiology Ecology, 2010, 73(2): 197-214.
- [ 14 ] 段海霞, 师茜, 康生萍, 苟海青, 罗崇亮, 熊友才. 丛枝菌根真菌和根瘤菌与植物共生研究进展. 草业学报, 2024, 33(5): 166-182.
- [ 15 ] Tang B, Man J, Lehmann A, Rillig M C. Arbuscular mycorrhizal fungi benefit plants in response to major global change factors. Ecology Letters, 2023, 26(12): 2087-2097.
- [ 16 ] 隋丽, 路杨, 姜媛媛, 万婷玉, 徐文静, 张正坤, 李启云. 内生性虫生真菌在生物防治中的研究现状与展望. 玉米科学, 2021, 29(6): 169-174, 183.
- [ 17 ] 隋丽, 路杨, 迟瑞凯, 赵宇, 张正坤, 李启云. 玉米大斑病胁迫下球孢白僵菌对玉米植株的影响及定殖规律. 中国生物防治学报, 2023, 39(4): 804-812.
- [ 18 ] Sui L, Zhu H, Xu W J, Guo Q F, Wang L, Zhang Z K, Li Q Y, Wang D L. Elevated air temperature shifts the interactions between plants and endophytic fungal entomopathogens in an agroecosystem. Fungal Ecology, 2020, 47: 100940.
- [ 19 ] 韩玉薪. 不同 CO<sub>2</sub> 浓度下调亏灌溉对玉米光合特性和气孔参数的影响[D]. 邯郸: 河北工程大学, 2021.
- [ 20 ] 牛晓光, 杨荣全, 李明, 段碧华, 刁田田, 马芬, 郭李萍. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高与氮肥互作对玉米光合特性及产量的影响. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(2): 255-264.
- [ 21 ] Morison J I L, Lawlor D W. Interactions between increasing CO<sub>2</sub> concentration and temperature on plant growth. Plant, Cell & Environment, 1999, 22(6): 659-682.
- [ 22 ] Rezaei E E, Webber H, Asseng S, Boote K, Durand J L, Ewert F, Martre P, MacCarthy D S. Climate change impacts on crop yields. Nature Reviews Earth & Environment, 2023, 4: 831-846.
- [ 23 ] 高洁, 赵轩, 刘丽平, 轩辕国超, 祁智. 高浓度 CO<sub>2</sub> 对不同植物生长发育、产量和品质的影响. 北方农业学报, 2020, 48(4): 28-34.
- [ 24 ] Leakey A D B, Ainsworth E A, Bernacchi C J, Rogers A, Long S P, Ort D R. Elevated CO<sub>2</sub> effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(10): 2859-2876.
- [ 25 ] Lopez D C, Sword G A. The endophytic fungal entomopathogens *Beauveria bassiana* and *Purpureocillium lilacinum* enhance the growth of cultivated cotton (*Gossypium hirsutum*) and negatively affect survival of the cotton bollworm (*Helicoverpa zea*). Biological Control, 2015, 89: 53-60.
- [ 26 ] Dash C K, Bamisile B S, Keppanan R, Qasim M, Lin Y W, Islam S U, Hussain M, Wang L D. Endophytic entomopathogenic fungi enhance the growth of *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae) and negatively affect the development and reproduction of *Tetranychus urticae* Koch (Acari:

- Tetranychidae). *Microbial Pathogenesis*, 2018, 125: 385-392.
- [27] 孟凡超, 张佳华, 郝翠, 周正明, 李辉, 刘丹, 王凯, 张华. CO<sub>2</sub>浓度升高和不同灌溉量对东北玉米光合特性及产量的影响. *生态学报*, 2015, 35(7): 2126-2135.
- [28] Wang G X, Zhao S L. RLC circuit simulation of stomatal oscillation of *Glycyrrhiza inflata* under atmospheric drought condition. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1993, 4: 1-5.
- [29] 汤访评, 赵宏波. 二氧化碳倍增对春兰叶片结构的影响. *浙江林学院学报*, 2010, 27(4): 626-629.
- [30] Bellasio C, Quirk J, Beerling D J. Stomatal and non-stomatal limitations in savanna trees and C4 grasses grown at low, ambient and high atmospheric CO<sub>2</sub>. *Plant Science*, 2018, 274: 181-192.
- [31] Baker J, Hartwell Allen L, Boote K, Pickering N. Rice responses to drought under carbon dioxide enrichment. 2. Photosynthesis and evapotranspiration. *Global Change Biology*, 1997, 3(2): 129-138.
- [32] Horie T, Baker J T, Nakagawa H, Matsui T, HanYong K. Crop ecosystem responses to climatic change; rice//Climate change and global crop productivity. UK: CABI Publishing, 2000: 81-106.
- [33] 谢晓金, 李仁英, 张耀鸿, 刘璐, 申双和, 包云轩. CO<sub>2</sub>浓度升高对水稻和玉米叶片光合生理特性的影响. *江苏农业科学*, 2016, 44(10): 120-123.
- [34] 张秀云, 姚玉璧, 雷俊, 牛海洋, 赵鸿. CO<sub>2</sub>浓度升高与增温对马铃薯产量及品质的复合影响. *干旱地区农业研究*, 2019, 37(4): 240-246.
- [35] 肖国举, 张强, 王静. 全球气候变化对农业生态系统的影响研究进展. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1877-1885.
- [36] Del Pozo A, Pérez P, Morcuende R, Alonso A, Martínez-Carrasco R. Acclimatory responses of stomatal conductance and photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> and temperature in wheat crops grown at varying levels of N supply in a Mediterranean environment. *Plant Science*, 2005, 169(5): 908-916.
- [37] Hungate B A, Dukes J S, Shaw M R, Luo Y Q, Field C B. Nitrogen and Climate Change. *Science*, 2003, 302(5650): 1512-1513.
- [38] 师志冰, 周勇, 李夏, 任安芝, 高玉葆. CO<sub>2</sub>浓度升高条件下内生真菌感染对宿主植物的生理生态影响. *生态学报*, 2013, 33(19): 6135-6141.
- [39] Yu T, Chen Y G. Effects of elevated carbon dioxide on environmental microbes and its mechanisms; a review. *Science of the Total Environment*, 2019, 655: 865-879.