

禾草内生真菌与丛枝菌根互作对多年生黑麦草生长及叶斑病的影响

李 芳 邓 杰 郭艳娥 高 萍 李彦忠 段廷玉*

(兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学农业农村部草牧业创新重点实验室,
兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020)

摘要:为明确禾草内生真菌和丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)互作对多年生黑麦草 *Lolium perenne* 生长发育及叶斑病的影响,设置禾草内生真菌处理(由带有和不带禾草内生真菌种子建立)、AMF(幼套球囊霉 *Claroideoglomus etunicatum* 和根内球囊霉 *Rhizophagus intraradices*)单独接种和混合接种处理及不接菌处理(对照),并在植物生长6周后接种或不接种多年生黑麦草叶斑病病原菌根腐离蠕孢 *Bipolaris sorokiniana*,测定各处理多年生黑麦草的发病率、叶绿素含量、净光合速率、水分利用效率、AMF 侵染率、P 含量和生物量。结果表明:接种病原菌2周后,多年生黑麦草叶斑病的发病率为25.00%~38.75%,禾草内生真菌和幼套球囊霉均在一定程度上降低了多年生黑麦草的发病率,二者共同作用时发病率显著降低了35.48%。禾草内生真菌与AMF互作能在一定程度上提高植物叶绿素含量,促进光合作用,并促进P吸收和植物生长,二者的互作效应因禾草内生真菌与AMF组合而异,但均优于二者单独使用时的效应,其中禾草内生真菌与幼套球囊霉互作对多年生黑麦草生长及叶斑病防治的效果最好。

关键词:丛枝菌根真菌;禾草内生真菌;多年生黑麦草;叶斑病

Influence of interactions between grass endophyte and arbuscular mycorrhizal fungi on growth and leaf spot disease of perennial ryegrass

Li Fang Deng Jie Guo Yan'e Gao Ping Li Yanzhong Duan Tingyu*

(State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, Gansu Province, China)

Abstract: To clarify the effects of grass endophyte and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on growth and leaf spot disease of perennial ryegrass, perennial ryegrass infected with (E^+) and without (E^-) grass endophyte, and two AMF, *Claroideoglomus etunicatum* and *Rhizophagus intraradices* individual or mixed were used to establish the grass endophyte and AMF treatments, and the *Bipolaris sorokiniana* conidia was inoculated with (B^+) or without (B^-) to above treatments six weeks after seedling emergence. Chlorophyll content, net photosynthetic rate, water use efficiency, percentage of AMF colonization, disease incidence, plant dry weight and P content were analysed. The results showed that two weeks after inoculation, the disease incidence of *B. sorokiniana* was 25.00%–38.75%. The presence in plants of both grass endophyte and *C. etunicatum* decreased plants incidence to some extent, and the disease incidence was significantly decreased by 35.48% in the treatment that inoculated with *C. etunica-*

tum and infected with grass endophyte. The combination of AMF and grass endophyte had stronger positive effects on increase chlorophyll content, promote plant photosynthesis, improve P uptake and plant growth compared with the individual inoculation of AMF or grass endophyte, the effects were varied with the combination of AMF and grass endophyte, of which the combination of *C. etunicatum* and grass endophyte was best across the treatments.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); grass endophyte; perennial ryegrass; leaf spot disease

多年生黑麦草 *Lolium perenne* 是我国北方过渡带和南方夏季温度、湿度相对较低地区的重要牧草和草坪草(柳小妮, 2002), 具有分蘖能力强、成坪速度快、耐践踏和绿期长等特点(邵麟惠等, 2010)。病害是限制多年生黑麦草生产与利用的主要因素, 真菌、细菌、病毒、线虫等多种病原微生物易引起黑麦草病害, 仅我国就发现了 14 属 24 种真菌所引起的黑麦草病害, 如黑斑病(李春杰和南志标, 1998)、离蠕孢叶斑病(李春杰和南志标, 2002)、褐斑病、腐霉枯萎病(李鹏等, 2005)和锈病(马敏芝和南志标, 2011)等。病害严重影响牧草的产量和质量, 亦会影响草坪景观, 降低坪用价值(南志标, 1990; 2000)。化学杀菌剂能有效防治植物病原真菌引起的病害(秦虎强等, 2016; 王晓坤等, 2017), 但是在草地上大量使用化学杀菌剂需要投入大量资金, 且易污染环境(南志标, 2000)并使植物病原菌产生抗药性(胡健等, 2009), 尤其是作为饲用牧草, 因其直接被牛羊等家畜采食, 对化学药剂的使用更应慎之又慎。

积极利用微生物手段防治病害是经济且有效的措施(Prestidge, 1993)。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是一类常见的菌根真菌, 属球囊菌门, 广泛存在于农业生态系统中, 可与约 90% 的维管植物根系形成共生体(Renker et al., 2003)。我国 AMF 资源丰富, 截止 2017 年已发现并报道的 AMF 有 147 种, 约占全球已报道球囊菌门 AMF 种数的一半(王幼珊和刘润进, 2017)。禾草内生真菌是指在禾草中渡过全部或大部分生命周期, 而禾草不显示外部症状的一大类真菌, 且禾草多可被禾草内生真菌侵染(Siegel et al., 1987), 其菌丝体存在于植物的地上部分, 但在根系中并未发现其存在(南志标和李春杰, 2004)。全世界已报道并命名的 *Epichloë* 属禾草内生真菌有 42 种, 我国已报道有 7 种(Leuchtmann et al., 2014; 李秀璋等, 2015)。

作为农业生态系统中的重要微生物成员, AMF 和禾草内生真菌已被证实可以提高植物对 N、P、K 等养分(方爱国和李春杰, 2014; 贺超等, 2016)、水分(南志标和李春杰, 2004; 贺学礼等, 2012)的吸收和

利用效率, 从而促进植物生长, 提高植物对虫害(Barker, 1987; Pineda et al., 2010)、病害(Yao et al., 2002; 郭涛等, 2015)等生物逆境和盐碱(王正凤等, 2009; Garg & Pandey, 2015)、低温(宋梅玲等, 2010; 朱先灿等, 2010)、重金属(Bissonnette et al., 2010; Zhang et al., 2010)等非生物逆境的抗性。对于提高植物在农业生态系统中的竞争力, 维持农业生态系统的持久性和连续性具有重要意义(van der Heijden et al., 2006)。但上述 2 类共生微生物互作对牧草生长及病害发生的影响研究尚不多见。本试验拟通过探究 AMF、禾草内生真菌与病原菌的互作生理机制, 以期利用 AMF 和禾草内生真菌来防治植物病害、提高和维持农业生态系统生产力提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试植物及土壤: 草种为多年生黑麦草, 种子分为带有禾草内生真菌(E^+)和不带禾草内生真菌(E^-), 由兰州大学草地农业科技学院马敏芝博士收集提供。挑选大小一致且籽粒饱满的多年生黑麦草种子, 先用 75% 酒精消毒 3 min, 再用 3% 次氯酸钠表面消毒 10 min, 用蒸馏水冲洗 3 次, 摆放在有湿润滤纸的培养皿中, 于 25℃ 恒温培养箱黑暗催芽 24 h, 备用。供试土壤购于兰州市花市, 黑壤土, 土壤过 2 mm 筛后与河沙按 1:1 比例充分混合, 于 121℃ 高压灭菌 2 次, 每次灭菌 1 h, 间隔 24 h, 混合基质 pH 5.85, 速效 P 含量为 19.17 mg/kg。

供试 AMF 及病原菌: AMF 包括幼套球囊霉 *Claroideoglomus etunicatum* 和根内球囊霉 *Rhizophagus intraradices*, 均购自北京市农林科学研究院植物营养与资源研究所, 经三叶草扩繁所得。病原真菌根腐离蠕孢 *Bipolaris sorokiniana* 由本实验室分离自田间多年生黑麦草病株上。病原菌在马铃薯葡萄糖琼脂(potato dextrose agar, PDA)培养基上培养 4 周后, 刮下培养基表面上的孢子和菌丝, 用纱布过滤后, 将所有病原菌孢子收集到灭菌容器中, 充分分散后配制成浓度约为 1×10^6 个/mL 的孢子悬浮液。

培养基:PDA培养基:去皮马铃薯200 g、葡萄糖20 g、琼脂15~20 g、蒸馏水1 000 mL。

试剂及仪器:试验所有试剂均为国产分析纯。723型可见分光光度计,上海光谱仪器有限公司;LI-6400XT光合测定仪,美国LI-COR公司;HYP-320消煮炉,上海纤检仪器有限公司。

1.2 方法

1.2.1 试验处理及多年生黑麦草发病率测定

试验于2014年7—10月在兰州大学榆中校区智能温室进行。将事先过筛和灭菌的土壤装入盆中,建立不同AMF土壤处理:幼套球囊霉(AM1)、根内球囊霉(AM2)、幼套球囊霉+根内球囊霉混合菌剂(Mix),以灭活AMF菌剂(NM)作为对照。接种物含有真菌孢子、菌丝、侵染根段等繁殖体及混合基质,单独接种幼套球囊霉和根内球囊霉的处理每盆接种20 g菌剂,混合菌剂为10 g幼套球囊霉+10 g根内球囊霉,对照处理为20 g灭活菌剂。将事先催芽的E⁺和E⁻种子分别移栽6株于上述AMF处理土壤中,生长2周后,检测多年生黑麦草叶鞘中内生真菌菌丝(Florea et al., 2015),并选择生长较一致的保留3株。建立AM1E⁺、AM1E⁻、AM2E⁺、AM2E⁻、MixE⁺、MixE⁻、NME⁺、NME⁻共8个处理。多年生黑麦草定苗6周后,用喷雾法将根腐离蠕孢孢子悬浮液喷于叶片上,每盆接种10 mL孢子悬浮液(B⁺),以接种10 mL蒸馏水作为对照(B⁻),用黑色塑料袋保湿24 h。生长2周后用于指标测定。试验共16个处理,每个处理设4次重复,共64盆。多年生黑麦草生长期间隔日浇水,根据水分损失情况补充至土壤重量10%。

将生长2周后的各处理多年生黑麦草,每盆随机选取25片叶片,作为1个重复,统计发病的叶片数,发病率=发病叶片数/25×100%。

1.2.2 多年生黑麦草叶绿素含量和光合作用指标测定

叶绿素含量测定:采用王学奎(2006)的丙酮浸提法测定。将1.2.1中生长2周后的各处理多年生黑麦草,收获前各取0.1 g新鲜植物叶片,剪碎后装入15 mL离心管中,各管加80%丙酮10 mL后置于黑暗处浸提24 h,期间每隔2 h摇匀1次,待叶片无绿色后,将提取液在波长665、645、652 nm下测定吸光度值,以80%丙酮为空白对照,计算叶绿素含量。

光合作用指标测定:将1.2.1中生长2周后的各处理多年生黑麦草,收获前在温室内于09:00—11:00利用光合测定仪,选取分蘖期植株第2片叶,采用开路测量法测定植株净光合速率及水分利用效率等指标。每盆取5个值,作为1个重复。

1.2.3 多年生黑麦草AMF侵染率和病原菌分离率测定

将1.2.1中生长2周后的各处理多年生黑麦草,齐地面剪下并选取发病植株,清洗干净叶片表面尘土,将叶片分别在75%酒精和1% NaClO中消毒,然后用蒸馏水冲洗3次,用灭菌滤纸擦干表面水分后,切成约1 cm左右的小段并均匀摆放在PDA培养基上,每皿5~6小段,统计病原菌分离情况并计算分离率。分离率=分离到目标菌的组织块数/总组织块数×100%。

采用染色镜检法(Koske & Gemma, 1989)测定菌根侵染率。将1.2.1中生长2周后收获的各处理多年生黑麦草,分别取0.2 g左右冲洗干净的根系,装入15 mL离心管,倒入10% KOH溶液10 mL浸泡植物根系。在60℃水浴锅中水浴60 min,观察根系表皮颜色是否已消除。如颜色已消除,则将去色根系在1 mol/L的HCl中浸泡10 s左右,然后用蒸馏水冲洗3次,再装入原离心管。在各处理好的离心管中加入0.05% Trypan-Blue染色剂(曲利苯蓝 Trypan-Blue)10 mL,于80℃水浴锅中保持5~10 min,倒出染色剂后加入固定液(乳酸:甘油:水=1:1:1)保存,用十字交叉法统计各处理多年生黑麦草的菌根侵染情况并计算侵染率(Giovannetti & Mosse, 1980)。

1.2.4 多年生黑麦草生物量和P含量测定

将1.2.1中生长2周后收获的各处理多年生黑麦草,测定其地上和地下生物量。首先将地上部分及根部均称取鲜重(W_1),然后在105℃杀青20 min后,于80℃烘箱烘48 h,称取干重(W_2)。根据测定叶绿素和AMF侵染率等相关指标所损耗的鲜重(W_3)与干重比,计算获得生物量。生物量= $W_2/W_1 \times W_3 + W_2$ 。

将1.2.1中生长2周后收获的各处理多年生黑麦草的地上部分及根部先用研钵磨碎,然后各称取0.2 g放入赶酸杯,按1:1:8的比例分别加入硫酸、高氯酸和硝酸,于420℃下在通风橱内进行消煮并定容。吸取定容后的消煮液5 mL于50 mL容量瓶中,加水稀释至30 mL,加入1~2滴二硝基酚指示剂,调节反应体系的pH后,加入5 mL显色剂,摇匀后定容。在温度高于15℃的条件下静置30 min后,以蒸馏水作空白溶液来参比调节仪器零点,用分光光度计于波长700 nm处测定吸光度值,并计算P含量。 $\omega(P) = \rho(P) \times (V_1/V_2) \times V_3 \times 10^{-4}/m$, P含量=每盆多年生黑麦草的生物量× $\omega(P)$,式中: $\omega(P)$ 为植物磷的质量分数, $\rho(P)$ 为从校准曲线或回归方程求得的显色液中磷的质量浓度, V_1 为消煮液定容体积, V_2 为吸取测定的消煮液体积, V_3 为显色液体积, m 为称样

量,10⁻⁴是将浓度单位mg/L换算为百分含量的换算因数。

1.3 数据分析

试验数据用SPSS 19.0统计软件进行分析,首先要对数据进行Levene’s方差齐性检验,若方差齐性($P<0.05$),则可采用三因素方差分析进一步检验;若方差不齐($P>0.05$)则先用ARCSIN转换数据,再通过三因素方差分析,用最小显著差数(LSD)法检验AMF、禾草内生真菌和病原菌3种微生物间的互作对多年生黑麦草生长的影响是否显著。

2 结果与分析

2.1 禾草内生真菌和AMF对草生长及叶斑病的影响

病原菌侵染显著影响多年生黑麦草的发病率、AMF侵染率、叶绿素含量、水分利用效率、地下生物量、地上和地下P含量。感染禾草内生真菌除对多年生黑麦草的发病率无显著影响外,对其余所有指标均有显著影响。对于AMF而言,仅幼套球囊霉显著影响多年生黑麦草的发病率、AMF侵染率、净光合速率、水分利用效率、地上和地下P含量、地上和

地上生物量,而根内球囊霉及混合菌剂处理除对AMF侵染率、净光合速率和水分利用效率有显著影响外,对其余指标均无显著影响。禾草内生真菌与病原菌互作显著影响多年生黑麦草的净光合速率和地下P含量;禾草内生真菌和AMF互作显著影响多年生黑麦草的净光合速率、地上和地下P含量、地上和地下生物量;病原菌与AMF互作显著影响多年生黑麦草的发病率、叶绿素含量、地上和地下P含量;禾草内生真菌、病原菌和AMF三者间无显著交互作用(表1)。

2.2 禾草内生真菌和AMF对发病率的影响

接种病原菌2周后,多年生黑麦草的发病率为25.00%~38.75%。禾草内生真菌和幼套球囊霉均在一定程度上降低了多年生黑麦草的发病率。与NME⁻对照相比,禾草内生真菌单独侵染时发病率虽有所降低,但差异不显著。单独接种幼套球囊霉时发病率较对照NME⁻显著降低了22.58%,幼套球囊霉和禾草内生真菌互作时发病率较对照NME⁻显著降低了35.48%($P<0.05$)。其它处理与NME⁻对照之间均无显著差异(图1)。

表1 禾草内生真菌与丛枝菌根真菌对多年生黑麦草生长及叶斑病影响的交互作用
Table 1 Interaction between grass endophyte and arbuscular mycorrhizal fungi on growth and leaf spot disease of perennial ryegrass

指标 Index	根腐离蠕孢 <i>B. sorokiniana</i>	禾草内生真菌 Grass endophyte	丛枝菌根真菌AMF			交互作用Interaction			
			幼套球囊霉 <i>C. etunicatum</i>	根内球囊霉 <i>R. intraradices</i>	混合菌 剂Mix	E×B	E×M	B×M	E×B×M
发病率Incidence	<0.001	ns	0.013	ns	ns	ns	ns	0.005	ns
AMF侵染率 AMF colonization rate	0.007	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	ns	ns	ns	ns
叶绿素含量 Chlorophyll content	<0.001	0.047	ns	ns	ns	ns	ns	0.019	ns
净光合速率 Net photosynthetic rate	ns	<0.001	<0.001	0.003	<0.001	0.011	0.005	ns	ns
水分利用效率 Water use efficiency	<0.001	0.010	0.008	0.008	0.004	ns	ns	ns	ns
地上P含量 Shoot P content	0.007	<0.001	0.002	ns	ns	ns	0.016	0.001	ns
地下P含量 Root P content	<0.001	<0.001	<0.001	ns	ns	0.003	0.004	0.005	ns
地上生物量 Shoot dry weight	ns	<0.001	0.001	ns	ns	ns	0.001	ns	ns
地下生物量 Root dry weight	0.001	0.012	0.010	ns	ns	ns	0.001	ns	ns

E×B: 禾草内生真菌与病原菌的交互作用; E×M: 禾草内生真菌与AMF的交互作用; B×M: 病原菌与AMF的交互作用; E×B×M: 禾草内生真菌、病原菌和AMF三者间的交互作用; ns表示经LSD法检验在0.05水平差异不显著。E×B: Interaction between grass endophyte and *Bipolaris sorokiniana*; E×M: interaction between grass endophyte and AMF; B×M: interaction between *Bipolaris sorokiniana* and AMF; E×B×M: interaction among grass endophyte, *Bipolaris sorokiniana* and AMF; ns indicates there is no significant difference at 0.05 level by LSD test.

2.3 禾草内生真菌和AMF对AMF侵染率的影响

未接种AMF(NM)的多年生黑麦草根系未检测到菌根结构,接种AMF的多年生黑麦草均受到不同

程度的侵染。单独接种混合菌剂的多年生黑麦草AMF侵染率最高,达48.50%,单独接种幼套球囊霉的AMF侵染率次之,为47.50%(图2)。与未感染禾

草内生真菌(E⁻)的处理相比,感染禾草内生真菌虽降低了AMF侵染率,但差异不显著。与未接种病原菌(B⁻)处理相比,感染病原菌(B⁺)后仅接种混合菌剂处理的AMF侵染率显著降低18.35%($P<0.05$)。

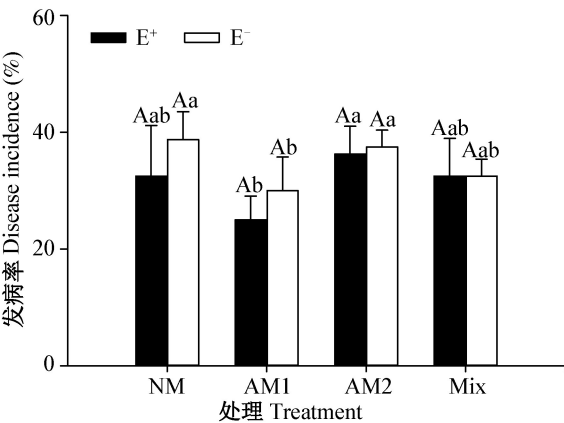


图1 禾草内生真菌与丛枝菌根真菌互作处理下多年生黑麦草的发病率

Fig. 1 Disease incidence of perennial ryegrass with and without grass endophyte and arbuscular mycorrhiza fungi

E⁺/E⁻: 感染/未感染禾草内生真菌; NM: 未接种AMF; AM1: 接种幼套球囊霉; AM2: 接种根内球囊霉; Mix: 接种幼套球囊霉+根内球囊霉。图中数据为平均数±标准误。不同大写字母表示E⁺与E⁻植株间、不同小写字母表示不同AMF处理间经LSD法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。E⁺/E⁻: With/without grass endophyte; NM: no arbuscular mycorrhiza fungi; AM1: *Claroideoglomus etunicatum*; AM2: *Rhizophagus intraradices*; Mix: *Claroideoglomus etunicatum*+*Rhizophagus intraradices*. Data are mean±SE. Different uppercase letters indicate significant difference between E⁺ and E⁻ plants at $P<0.05$ level by LSD test. Different lowercase letters indicate significant difference among mycorrhizal treatments at $P<0.05$ level by LSD test.

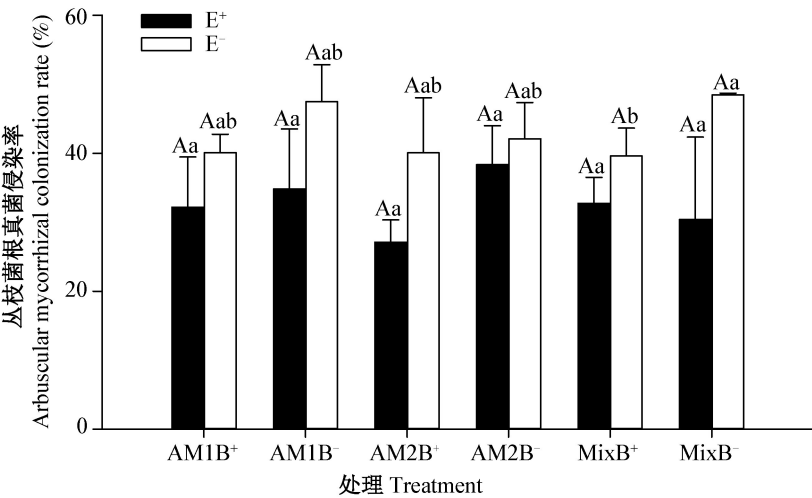


图2 禾草内生真菌、丛枝菌根真菌及病原菌处理下多年生黑麦草的AMF侵染率

Fig. 2 AMF colonization rate of perennial ryegrass with and without grass endophyte, arbuscular mycorrhiza fungi and *Bipolaris sorokiniana*

E⁺/E⁻: 感染/未感染禾草内生真菌; AM1B⁺: 接种幼套球囊霉+根腐离蠕孢; AM1B⁻: 接种幼套球囊霉; AM2B⁺: 接种根内球囊霉+根腐离蠕孢; AM2B⁻: 接种根内球囊霉; MixB⁺: 接种幼套球囊霉+根内球囊霉+根腐离蠕孢; MixB⁻: 接种幼套球囊霉+根内球囊霉。图中数据为平均数±标准误。不同大写字母表示E⁺与E⁻植株之间、不同小写字母表示不同AMF和病原菌组合处理之间经LSD法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。E⁺/E⁻: With/without grass endophyte; AM1B⁺: *Claroideoglomus etunicatum*+*Bipolaris sorokiniana*; AM1B⁻: *Claroideoglomus etunicatum*; AM2B⁺: *Rhizophagus intraradices*+*Bipolaris sorokiniana*; AM2B⁻: *Rhizophagus intraradices*; MixB⁺: *Claroideoglomus etunicatum*+*Rhizophagus intraradices*+*Bipolaris sorokiniana*; MixB⁻: *Claroideoglomus etunicatum*+*Rhizophagus intraradices*. Data are mean±SE. Different uppercase letters indicate significant difference between E⁺ and E⁻ plants at $P<0.05$ level by LSD test. Different lowercase letters indicate significant differences between different mycorrhizal and *B. sorokiniana* combinations at $P<0.05$ level by LSD test.

2.4 禾草内生真菌和AMF对光合指标的影响

未接种AMF(NM)对照和接种幼套球囊霉(AM1)处理下,不管是否感染禾草内生真菌,接种病原菌均显著降低了多年生黑麦草叶绿素含量,降幅为27.52%~55.71%;接种病原菌也显著降低了未感染禾草内生真菌植株水分利用效率,降幅分别为50.25%和47.19%($P<0.05$)。接种根内球囊霉(AM2)条件下,无论感染或未感染禾草内生真菌,接种病原菌均显著降低了多年生黑麦草水分利用效率,降幅分别为45.46%和49.36%($P<0.05$)。接种混合菌剂条件下,接种病原菌显著降低了感染禾草内生真菌植株水分利用效率,降幅为47.94%($P<0.05$,表2)。

接种病原菌条件下,未接种AMF(NM)对照和接种幼套球囊霉(AM1)的多年生黑麦草感染禾草内生真菌后,净光合速率较未感染植株分别显著提高40.81%和16.74%,水分利用效率较未感染植株分别显著提高65.39%和60.17%($P<0.05$);接种混合菌剂的多年生黑麦草感染禾草内生真菌后,净光合速率较未感染植株显著提高64.32%($P<0.05$);单独接种幼套球囊霉的多年生黑麦草净光合速率较未接种AMF(NM)对照显著提高161.40%($P<0.05$),单独接种混合菌剂的多年生黑麦草叶绿素含量和净光合速率较未接种AMF(NM)对照显著提高61.82%和77.21%($P<0.05$,表2)。

表2 禾草内生真菌、丛枝菌根真菌及病原菌处理下多年生黑麦草叶绿素含量、净光合速率和水分利用效率

Table 2 Chlorophyll content, net photosynthetic rate and water use efficiency of perennial ryegrass with and without grass endophyte, arbuscular mycorrhiza fungi and *Bipolaris sorokiniana*

处理 Treat- ment	叶绿素含量Chlorophyll content (mg/m ²)		净光合速率Net photosynthetic rate ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		水分利用效率Water use efficiency (mmol CO ₂ /mol H ₂ O)	
	E ⁺	E ⁻	E ⁺	E ⁻	E ⁺	E ⁻
NMB ⁺	710.40±104.61 Ac	535.42±23.78 Ae	3.83±0.65 Ac	2.72±0.60 Bd	26.81±3.65 Abc	16.21±2.33 Bd
NMB ⁻	1 057.63±65.73 Aab	1 208.81±152.07 Aa	4.95±1.27 Ac	3.12±0.48 Bcd	34.52±3.66 Aab	32.58±2.92 Aab
AM1B ⁺	924.26±131.96 Abc	646.63±69.44 Ade	8.30±0.49 Aab	7.11±0.68 Ba	29.52±3.78 Aab	18.43±1.54 Bcd
AM1B ⁻	1 275.14±23.50 Aa	1 095.53±57.28 Bab	9.49±1.33 Aa	6.19±0.90 Bab	39.10±4.78 Aa	34.90±3.57 Aa
AM2B ⁺	925.43±26.65 Abc	734.62±89.39 Acde	5.07±1.68 Ac	4.40±1.03 Acd	18.87±1.80 Ac	15.93±2.59 Ad
AM2B ⁻	1 022.28±71.87 Aabc	950.95±89.67 Aabc	6.10±1.52 Abc	4.21±0.88 Bcd	34.60±4.64 Aab	31.46±2.16 Aab
MixB ⁺	902.81±44.34 Abc	866.39±164.74 Abcd	7.92±0.89 Aab	4.82±0.96 Bbc	18.53±0.68 Ac	17.86±2.50 Acd
MixB ⁻	1 001.74±225.14 Aabc	934.90±43.35 Aabcd	9.22±0.95 Aa	4.84±0.83 Bbc	35.59±2.59 Aab	25.48±5.21 Abc

E⁺/E⁻: 感染/未感染禾草内生真菌; NMB⁺: 仅接种病原菌; NMB⁻: 既不接种AMF也不接种病原菌; AM1B⁺: 接种幼套球囊霉+根腐离蠕孢; AM1B⁻: 接种幼套球囊霉; AM2B⁺: 接种根内球囊霉+根腐离蠕孢; AM2B⁻: 接种根内球囊霉; MixB⁺: 接种幼套球囊霉+根内球囊霉+根腐离蠕孢; MixB⁻: 接种幼套球囊霉+根内球囊霉。表中数据为平均数±标准误。同行不同大写字母表示E⁺与E⁻植株之间、同列不同小写字母表示不同AMF与病原菌处理组合之间经LSD法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。E⁺/E⁻: With/without grass endophyte; NMB⁺: only *Bipolaris sorokiniana*; NMB⁻: neither *Bipolaris sorokiniana* nor AMF; AM1B⁺: *Claroideoglomus etunicatum*+*Bipolaris sorokiniana*; AM1B⁻: *Claroideoglomus etunicatum*; AM2B⁺: *Rhizophagus intraradices*+*Bipolaris sorokiniana*; AM2B⁻: *Rhizophagus intraradices*; MixB⁺: *Claroideoglomus etunicatum*+*Rhizophagus intraradices*+*Bipolaris sorokiniana*; MixB⁻: *Claroideoglomus etunicatum*+*Rhizophagus intraradices*. Data are mean±SE. Different uppercase letters in the same row indicate significant difference between E⁺ and E⁻ plants at $P<0.05$ level by LSD test. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between different mycorrhizal and *B. sorokiniana* combinations at $P<0.05$ level by LSD test.

2.5 禾草内生真菌和AMF对P含量和生物量的影响

对于未接种AMF(NM)对照而言,接种病原菌显著降低了感染禾草内生真菌多年生黑麦草的地上生物量和地上P含量,降幅分别为22.13%和32.97%($P<0.05$)。接种幼套球囊霉条件下,不管是否感染禾草内生真菌,接种病原菌均显著降低了多年生黑麦草的地上P含量和地下P含量,降幅为23.53%~44.65%,同时,也显著降低了未感染禾草内生真菌

的地下生物量,降幅为27.38%($P<0.05$)。接种根内球囊霉条件下,接种病原菌显著降低了未感染禾草内生真菌植株的地下P含量,降幅为40.86%。接种混合菌剂条件下,接种病原菌显著降低了感染禾草内生真菌植株的地下P含量,降幅为35.14%(表3)。

接种病原菌条件下,接种根内球囊霉的黑麦草感染禾草内生真菌后,地下P含量较未感染植株显著提高102.55%($P<0.05$);接种混合菌剂的多年生

黑麦草感染禾草内生真菌后,地上P含量、地上生物量和地下生物量较未感染植株分别显著提高49.65%、44.94%和28.33% ($P<0.05$);单独接种根内

球囊霉的多年生黑麦草,地下生物量和地下P含量较未接种AMF(NM)对照显著降低了24.48%和56.90%(表3)。

表3 禾草内生真菌、丛枝菌根真菌及病原菌处理下多年生黑麦草的地上、地下生物量和P含量

Table 3 Shoot dry weight, root dry weight, shoot P content and root P content of perennial ryegrass with and without grass endophyte, arbuscular mycorrhiza fungi and *Bipolaris sorokiniana*

处理 Treat- ment	地上P含量 Shoot P content (mg/pot)		地下P含量 Root P content (mg/pot)		地上生物量 Shoot dry weight (g)		地下生物量 Root dry weight (g)	
	E ⁺	E ⁻	E ⁺	E ⁻	E ⁺	E ⁻	E ⁺	E ⁻
NMB ⁺	12.22±2.06 Ac	14.54±1.36 Abcd	4.85±0.31 Ad	6.38±1.03 Ab	1.90±0.28 Ac	2.19±0.15 Abc	1.16±0.11 Ac	1.43±0.05 Aab
NMB ⁻	18.23±1.80 Ab	18.31±2.50 Aab	6.45±0.72 Acd	5.24±0.21 Ab	2.44±0.11 Ab	2.45±0.21 Aab	1.38±0.13 Abc	1.42±0.10 Aab
AM1B ⁺	18.87±1.03 Ab	15.86±1.34 Abc	7.81±0.94 Abc	6.11±0.68 Ab	2.68±0.07 Aab	2.43±0.23 Aab	1.46±0.12 Aabc	1.22±0.19 Abc
AM1B ⁻	25.61±1.26 Aa	20.74±1.34 Aa	14.11±1.42 Aa	8.28±0.17 Ba	3.02±0.16 Aa	2.79±0.20 Aa	1.79±0.10 Aa	1.68±0.02 Aa
AM2B ⁺	18.50±2.46 Ab	13.33±1.88 Acde	5.57±0.44 Acd	2.75±0.76 Bc	2.70±0.26 Aab	2.03±0.12 Abc	1.33±0.11 Abc	1.08±0.05 Ac
AM2B ⁻	15.26±2.58 Abc	9.67±0.68 Ac	7.35±0.48 Abcd	4.65±0.35 Bb	2.55±0.24 Aab	1.81±0.05 Bc	1.58±0.07 Aab	1.21±0.09 Bbc
MixB ⁺	16.91±0.27 Abc	11.30±1.23 Bde	6.00±0.34 Acd	4.65±0.53 Ab	2.58±0.11 Aab	1.78±0.11 Bc	1.54±0.06 Aab	1.20±0.08 Bbc
MixB ⁻	19.08±0.47 Ab	13.15±0.95 Bcde	9.25±1.26 Ab	5.44±0.37 Bb	2.55±0.10 Aab	1.79±0.14 Bc	1.74±0.18 Aa	1.18±0.09 Bbc

E⁺/E⁻: 感染/未感染禾草内生真菌; NMB⁺: 仅接种病原菌; NMB⁻: 既不接种AMF也不接种病原菌; AM1B⁺: 接种幼套球囊霉+根腐离蠕孢; AM1B⁻: 接种幼套球囊霉; AM2B⁺: 接种根内球囊霉+根腐离蠕孢; AM2B⁻: 接种根内球囊霉; MixB⁺: 接种幼套球囊霉+根内球囊霉+根腐离蠕孢; MixB⁻: 接种幼套球囊霉+根内球囊霉。表中数据为平均值±标准误。同行不同大写字母表示E⁺与E⁻植株之间、同列不同小写字母表示不同AMF与病原菌处理组合之间经LSD法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。E⁺/E⁻: With/without grass endophyte; NMB⁺: only *Bipolaris sorokiniana*; NMB⁻: neither *Bipolaris sorokiniana* nor AMF; AM1B⁺: *Claroideoglossum etunicatum*+*Bipolaris sorokiniana*; AM1B⁻: *Claroideoglossum etunicatum*; AM2B⁺: *Rhizophagus intraradices*+*Bipolaris sorokiniana*; AM2B⁻: *Rhizophagus intraradices*; MixB⁺: *Claroideoglossum etunicatum*+*Rhizophagus intraradices*+*Bipolaris sorokiniana*; MixB⁻: *Claroideoglossum etunicatum*+*Rhizophagus intraradices*. Data are mean±SE. Different uppercase letters in the same row indicate significant difference between E⁺ and E⁻ plants at $P<0.05$ level by LSD test. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference among different mycorrhizal and *B. sorokiniana* combinations at $P<0.05$ level by LSD test.

3 讨论

关于内生真菌和AMF能够提高植物抗病性的报道很多(Yao et al., 2002; Saldajeno et al., 2012; 王欣禹等, 2014)。本研究结果表明, 禾草内生真菌和AMF(除根内球囊霉)均在一定程度上降低了多年生黑麦草叶斑病的发病率, 但与对照相比, 仅幼套球囊霉单独接种处理能显著降低多年生黑麦草叶斑病发病率。这可能是由于不同AMF的菌根结构吸收的养分不同(贺忠群等, 2010), 且不同的AMF诱导植物抗病的基因和基因表达量也不同(王小坤等, 2012), 因而对病害的抵抗程度不同。禾草内生真菌与幼套球囊霉共同作用时, 多年生黑麦草发病率低于二者单独存在时的发病率, 表明这2种共生微生物抵抗病害逆境的效应是叠加的。

光合作用的强弱是衡量植物生长状况的重要指标, 而叶绿素是植物进行光合作用不可缺少的, 其含

量的多少影响植物光合作用的强弱。病菌侵染会破坏叶片绿色组织, 从而使植物的光合作用减弱(Scholes & Rolfe, 1996)。这与本研究发现病原菌侵染多年生黑麦草后, 感病植株平均叶绿素含量、平均净光合速率和平均水分利用效率均显著降低的结果相似。Belesky et al. (1989)研究结果表明, 禾草内生真菌能促进植物光合作用, 降低病原菌对高羊茅的胁迫强度, 从而降低病害对植物的损伤, 这可能与禾草内生真菌的存在能够提高宿主植物叶片的延展性有关(南志标和李春杰, 2004)。Kamińska et al. (2010)研究结果表明, 接种AMF可以增加植物对病原菌的耐受性, 接种AMF后植物光合特性的增加可能原因是AMF能产生激素, 如细胞分裂素(Torelli et al., 2000), 而细胞分裂素的产生和光合活性相关。此外, Heath (2002)发现, AMF能与病原菌竞争光合产物, 因而使病原菌的致病力下降。这些均与本研究结果一致, 感染内生真菌和接种AMF的多年生黑

麦草植株净光合速率显著高于对照处理,说明禾草内生真菌和AMF均能在一定程度上促进植物的光合作用。

接种AMF的多年生黑麦草根部长有明显的侵染菌根结构,其中,单独接种混合菌剂的AMF侵染率最高,单独接种幼套球囊霉的AMF侵染率次之,而单独接种根内球囊霉的AMF侵染率最低。Duan et al.(2011)报道接种根内球囊霉的小麦,其AMF侵染率低于珠状巨孢囊霉 *Gigaspora margarita* 和二者混合接种处理,这与本研究结果不同,可能因为当2种AMF混合接种于小麦时,二者存在竞争作用,因而侵染率处于2种AMF单独接种处理之间。这表明在寄主植物根系混合接种2种AMF时,二者间的相互作用与寄主植物类型有关。本研究结果表明,感染内生真菌的多年生黑麦草其AMF侵染率低于未感染内生真菌植株,这与Mack & Rudgers(2008)和Müller(2003)的研究结果一致,原因可能是禾草内生真菌和2类AMF微生物之间也存在竞争,且这种竞争作用受P含量和水溶性碳水化合物含量的影响(Liu et al., 2011);此外,禾草内生真菌相对于AMF有短期的优越性(Mack & Rudgers, 2008)。Zambolim & Schenck(1983)发现AMF侵染率和病害严重程度呈负相关,接种病原菌处理的菌根侵染率降低了38%。这与本研究中接种病原菌后,接种混合菌剂的多年生黑麦草的AMF侵染率显著降低了18.35%的结果相似,可能是因为AMF与病原菌在寄主体内存在位点竞争或对抗作用(Maya & Matsubara, 2013)。

Maya & Matsubara(2013)研究发现,接种尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum* 和胶孢炭疽菌 *Colletotrichum gloeosporioides* 引发的枯萎病和炭疽病会显著降低仙客来 *Cyclamen persicum* 地上、地下生物量,这与本研究结果相似,可能是因为病原菌侵染植物后导致植物光合作用减弱,水分、养分吸收能力变弱,因而生长受阻,长势变弱(Scholes & Rolfe, 1996)。禾草内生真菌和AMF已被报道分别可以促进植物对P的吸收并提高植物生物量(Marschner & Dell 1994; Smith & Read 1996; 南志标和李春杰, 2004)。本研究结果表明,接种混合菌剂的多年生黑麦草感染禾草内生真菌后,地上、地下生物量和地上P含量均显著高于未感染禾草内生真菌植株,这可能是因为禾草内生真菌和AMF能够促进多年生黑麦草的光合作用和P吸收(方爱国和李春杰, 2014; 贺超等, 2016),从而导致多年生黑麦草地上生物量

和地下生物量的增加。但单独接种根内球囊霉处理反而降低了多年生黑麦草的地下生物量和地下P含量,这可能与AMF对P的吸收有关,表明AMF能通过P吸收影响植物生长(Duan et al., 2011)。禾草内生真菌与AMF共同作用时,感染多年生黑麦草平均地上生物量、地下生物量、地上P含量和地下P含量均显著高于二者都不存在或二者单独存在的处理,表明病原菌侵染多年生黑麦草后,AMF与禾草内生真菌能共同促进多年生黑麦草生长,提高其抗病性,且这种效应可叠加。

参 考 文 献 (References)

- Barker GM. 1987. Mycorrhizal infection influences *Acremonium*-induced resistance to Argentine stem weevil in ryegrass. // New Zealand Plant Protection Society. Wellington: New Zealand Weed and Pest Control Conference, pp. 199–203
- Belesky DP, Stringer WC, Hill NS. 1989. Influence of endophyte and water regime upon tall fescue accessions. I. Growth characteristics. *Annals of Botany*, 63(5): 495–503
- Bissonnette L, St-Arnaud M, Labrecque M. 2010. Phytoextraction of heavy metals by two Salicaceae clones in symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi during the second year of a field trial. *Plant and Soil*, 332(1/2): 55–67
- Duan TY, Facelli E, Smith SE, Smith FA, Nan ZB. 2011. Differential effects of soil disturbance and plant residue retention on function of arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis are not reflected in colonization of roots or hyphal development in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(3): 571–578
- Fang AG, Li CJ. 2014. Effects of *Neotyphodium* endophyte and AMF on *Hordeum brevisubulatum* growth. *Pratacultural Science*, 31(3): 457–461 (in Chinese) [方爱国, 李春杰. 2014. *Neotyphodium* 属禾草内生真菌和球囊霉属菌根真菌对野大麦生长的影响. *草业科学*, 31(3): 457–461]
- Florea S, Schardl CL, Hollin W. 2015. Detection and isolation of *Epichloë* species, fungal endophytes of grasses. *Current Protocols in Microbiology*, 38(1): 1–24
- Garg N, Pandey R. 2015. Effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and ion homeostasis in salt-stressed *Cajanus cajan* genotypes. *Mycorrhiza*, 25(3): 165–180
- Giovannetti M, Mosse B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New phytologist*, 84(3): 489–500
- Guo T, Liu XL, Shen H. 2015. The effect of transfer between roots of different tobacco plants through common arbuscular mycorrhiza networks on enzyme activities related to disease resistance. *Journal of Plant Protection*, 42(3): 390–395 (in Chinese) [郭涛, 刘先良, 申鸿. 2015. 丛枝菌根菌丝桥传递作用对烟草抗病性相关酶活性的影响. *植物保护学报*, 42(3): 390–395]
- He C, Chen WY, He XL, Jiang Q, Zhao LL. 2016. Interactive effects of

- arbuscular mycorrhizal fungi under different soil water and fertilizer conditions on the plant growth and nutrients of *Scutellaria baicalensis* Georgi. *Acta Ecologica Sinica*, 36(10): 2798–2806 (in Chinese) [贺超, 陈伟燕, 贺学礼, 姜桥, 赵丽莉. 2016. 不同水肥因子与AM真菌对黄芩生长和营养成分的交互效应. *生态学报*, 36(10): 2798–2806]
- He XL, Ma L, Meng JJ, Wang P. 2012. Effects of AM fungi on the growth and nutrients of *Salvia miltiorrhiza* Bge. under different soil water and fertilizer conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 32(18): 5721–5728 (in Chinese) [贺学礼, 马丽, 孟静静, 王平. 2012. 不同水肥条件下AM真菌对丹参幼苗生长和营养成分的影响. *生态学报*, 32(18): 5721–5728]
- He ZQ, Li HX, Tang HR. 2010. Effect of different arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and fruit quality of tomato. *Northern Horticulture*, (9): 8–10 (in Chinese) [贺忠群, 李焕秀, 汤浩茹. 2010. 不同AM真菌对番茄养分吸收及果实品质的影响. *北方园艺*, (9): 8–10]
- Heath MC. 2002. The root nodule-arbuscular mycorrhizae-plant pathogen relationship. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 60(3): 101–102
- Hu J, Jiang QJ, Han LB, Wang L. 2009. Status and research advances on fungicide resistance in turfgrass pathogens. *Acta Prataculturae Sinica*, 18(2): 194–203 (in Chinese) [胡健, 蒋勤军, 韩烈保, 王丽. 2009. 草坪草病原菌的抗药性现状及研究进展. *草业学报*, 18(2): 194–203]
- Kamińska M, Klamkowski K, Berniak H, Treder W. 2010. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on aster yellows phytoplasma-infected tobacco plants. *Scientia Horticulturae*, 125(3): 500–503
- Koske RE, Gemma JN. 1989. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycological Research*, 92(4): 486–505
- Leuchtmann A, Bacon CW, Schardl CL, White JF Jr., Tadych M. 2014. Nomenclatural realignment of *Neotyphodium* species with genus *Epichloë*. *Mycologia*, 106(2): 202–215
- Li CJ, Nan ZB. 1998. Preliminary report on fungi diseases of turfgrasses in Gansu Province, China. *Pratacultural Science*, 15(1): 48–50 (in Chinese) [李春杰, 南志标. 1998. 甘肃草坪草真菌病害初报. *草业科学*, 15(1): 48–50]
- Li CJ, Nan ZB. 2002. Effects of mixture sowing on establishment and diseases of turf. *Pratacultural Science*, 19(8): 63–66 (in Chinese) [李春杰, 南志标. 2002. 混播对草坪建植与病害的影响. *草业科学*, 19(8): 63–66]
- Li P, Wang SZ, Qi SH, Yuan HZ. 2005. Survey on the main diseases of turfgrass and study on the effects of some fungicides. *Pesticide Science and Administration*, 26(3): 18–21 (in Chinese) [李鹏, 王淑芝, 齐淑华, 袁会珠. 2005. 北京地区主要草坪病害的调查及室内药剂筛选试验. *农药科学与管理*, 26(3): 18–21]
- Li XZ, Yao X, Li CJ, Nan ZB. 2015. Potential analysis of grass endophytes *Neotyphodium* as biocontrol agents. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39(6): 621–634 (in Chinese) [李秀璋, 姚祥, 李春杰, 南志标. 2015. 禾草内生真菌作为生防因子的潜力分析. *植物生态学报*, 39(6): 621–634]
- Liu Q, Parsons AJ, Xue H, Fraser K, Ryan GD, Newman JA, Rasmussen S. 2011. Competition between foliar *Neotyphodium lolii* endophytes and mycorrhizal *Glomus* spp. fungi in *Lolium perenne* depends on resource supply and host carbohydrate content. *Functional Ecology*, 25(4): 910–920
- Liu XN. 2002. Studies on adaptability of Pinnacle in China. *Grassland and Turf*, (3): 51–52 (in Chinese) [柳小妮. 2002. 多年生黑麦草顶峰的引种适应性研究. *草原与草坪*, (3): 51–52]
- Ma MZ, Nan ZB. 2011. Effect of fungal endophytes against rust disease of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) on growth and physiological indices. *Acta Prataculturae Sinica*, 20(6): 150–156 (in Chinese) [马敏芝, 南志标. 2011. 内生真菌对感染锈病黑麦草生长和生理的影响. *草业学报*, 20(6): 150–156]
- Mack KML, Rudgers JA. 2008. Balancing multiple mutualists: asymmetric interactions among plants, arbuscular mycorrhizal fungi and fungal endophytes. *Oikos*, 117(2): 310–320
- Marschner H, Dell B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 159(1): 89–102
- Maya MA, Matsubara Y. 2013. Tolerance to *Fusarium* wilt and anthracnose diseases and changes of antioxidative activity in mycorrhizal cyclamen. *Crop Protection*, 47(5): 41–48
- Müller J. 2003. Artificial infection by endophytes affects growth and mycorrhizal colonisation of *Lolium perenne*. *Functional Plant Biology*, 30(4): 419–424
- Nan ZB. 1990. Effect of rust on the growth and nutritive composition of forage legumes. *Acta Prataculturae Sinica*, 1(1): 83–87 (in Chinese) [南志标. 1990. 锈病对豆科牧草生长和营养成分的影响. *草业学报*, 1(1): 83–87]
- Nan ZB. 2000. Establishing sustainable management system for diseases of pasture crops in China. *Acta Prataculturae Sinica*, 9(2): 1–9 (in Chinese) [南志标. 2000. 建立中国的牧草病害可持续管理体系. *草业学报*, 9(2): 1–9]
- Nan ZB, Li CJ. 2004. Roles of the grass-*Neotyphodium* association in pastoral agriculture systems. *Acta Ecologica Sinica*, 24(3): 605–616 (in Chinese) [南志标, 李春杰. 2004. 禾草-内生真菌共生体在草地农业系统中的作用. *生态学报*, 24(3): 605–616]
- Pineda A, Zheng SJ, van Loon JJ, Pieterse CM, Dicke M. 2010. Helping plants to deal with insects: the role of beneficial soil-borne microbes. *Trends in Plant Science*, 15(9): 507–514
- Prestidge RA. 1993. Causes and control of perennial ryegrass staggers in New Zealand. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 44(1): 283–300
- Qin HQ, Zhao ZB, Gao XN, Wang Q, Du PL, Huang LL. 2016. Bactericidal activities of four bactericides and their field application against *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*. *Journal of Plant Protection*, 43(2): 321–328 (in Chinese) [秦虎强, 赵志博, 高小宁, 王强, 杜培龙, 黄丽丽. 2016. 四种杀菌剂防治猕猴桃溃疡病的效果及田间应用技术. *植物保护学报*, 43(2): 321–328]
- Redecker D, Schüssler A, Stockinger H, Stürmer SL, Morton JB, Walker C. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*,

- 23(7): 515–531
- Renker C, Heinrichs J, Kaldorf M, Buscot F. 2003. Combining nested PCR and restriction digest of the internal transcribed spacer region to characterize arbuscular mycorrhizal fungi on roots from the field. *Mycorrhiza*, 13(4): 191–198
- Saldajeno MGB, Ito M, Hyakumachi M. 2012. Interaction between the plant growth promoting fungus *Phoma* sp. GS8-2 and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*: impact on biocontrol of soil-borne diseases, microbial population, and plant growth. *Australasian Plant Pathology*, 41(3): 271–281
- Scholes JD, Rolfe SA. 1996. Photosynthesis in localised regions of oat leaves infected with crown rust (*Puccinia coronata*): quantitative imaging of chlorophyll fluorescence. *Planta*, 199(4): 573–582
- Shao LH, Li QX, Liu ZX, Su AL. 2010. Adaptability evaluation of 57 cool season turfgrass varieties in Beijing region. *Pratacultural Science*, 27(8): 69–75 (in Chinese) [邵麟惠, 李庆旭, 刘自学, 苏爱莲. 2010. 北京地区 57 个冷季型禾草草坪品种的生态适应性评价. *草业科学*, 27(8): 69–75]
- Siegel MR, Latch GCM, Johnson MC. 1987. Fungal endophytes of grasses. *Annual Review of Phytopathology*, 25: 293–315
- Smith SE, Read DJ. 1996. *Mycorrhizal symbiosis* (3rd edition). London: Academic Press
- Song ML, Li CJ, Peng QQ, Liang Y, Nan ZB. 2010. Effects of *Neotyphodium* endophyte on germination of *Hordeum brevisubulatum* under temperature and water stress conditions. *Acta Agrestia Sinica*, 18(6): 833–837 (in Chinese) [宋梅玲, 李春杰, 彭清青, 梁莹, 南志标. 2010. 温度和水分胁迫下内生真菌对野大麦种子发芽的影响. *草地学报*, 18(6): 833–837]
- Torelli A, Trotta A, Acerbi L, Arcidiacono G, Berta G, Branca C. 2000. IAA and ZR content in leek (*Allium porrum*), as influenced by P nutrition and arbuscular mycorrhizae, in relation to plant development. *Plant and Soil*, 226(1): 29–35
- van der Heijden MGA, Streitwolf-Engel R, Riedl R, Siegrist S, Neudecker A, Ineichen K, Bollner T, Wiemken A, Sanders IR. 2006. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytologist*, 172(4): 739–752
- Wang XK. 2006. Principle and technology of plant physiological and biochemical experiments. Beijing: Higher Education Press, pp. 134–136 (in Chinese) [王学奎. 2006. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, pp. 134–136]
- Wang XK, Guo BB, Gao YY, Mu W, Liu F. 2017. The toxicity of six triazole fungicides to *Cladosporium fulvum* and their safety and field efficacy in the control of tomato leaf mold. *Journal of Plant Protection*, 44(4): 671–678 (in Chinese) [王晓坤, 郭贝贝, 高杨杨, 慕卫, 刘峰. 2017. 六种三唑类杀菌剂对番茄叶霉病菌的毒力及其安全性和田间防效评价. *植物保护学报*, 44(4): 671–678]
- Wang XK, Guo SX, Li M, Zhao HH. 2012. Molecular mechanisms of improving plant disease resistance by arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science)*, 29(3): 170–175 (in Chinese) [王小坤, 郭绍霞, 李敏, 赵洪海. 2012. 丛枝菌根真菌提高植物抗病性的分子机制. *青岛农业大学学报(自然科学版)*, 29(3): 170–175]
- Wang XY, Zhou Y, Ren AZ, Gao YB. 2014. Effect of endophyte infection on fungal disease resistance of *Leymus chinensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 34(23): 6789–6796 (in Chinese) [王欣禹, 周勇, 任安芝, 高玉葆. 2014. 内生真菌感染对宿主羊草抗病性的影响. *生态学报*, 34(23): 6789–6796]
- Wang YS, Liu RJ. 2017. A checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in the recent taxonomic system of Glomeromycota. *Mycosystema*, 36(7): 820–850 (in Chinese) [王幼珊, 刘润进. 2017. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录. *菌物学报*, 36(7): 820–850]
- Wang ZF, Li CJ, Jin WJ, Nan ZB. 2009. Effect of *Neotyphodium* endophyte infection on salt tolerance of *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. *Acta Agrestia Sinica*, 17(1): 88–92 (in Chinese) [王正凤, 李春杰, 金文进, 南志标. 2009. 内生真菌对野大麦耐盐性的影响. *草地学报*, 17(1): 88–92]
- Yao M, Tweddell R, Désilets H. 2002. Effect of two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of micropropagated potato plantlets and on the extent of disease caused by *Rhizoctonia solani*. *Mycorrhiza*, 12(5): 235–242
- Zambolim L, Schenck NC. 1983. Reduction of the effects of pathogenic, root-infecting fungi on soybean by the mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*. *Phytopathology*, 73(10): 1402–1405
- Zhang XX, Li CJ, Nan ZB. 2010. Effects of cadmium stress on growth and anti-oxidative systems in *Achnatherum inebrians* symbiotic with *Neotyphodium gansuense*. *Journal of Hazardous Materials*, 175(1/2/3): 703–709
- Zhu XC, Song FB, Xu HW. 2010. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic characteristics of maize under low temperature stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21(2): 470–475 (in Chinese) [朱先灿, 宋凤斌, 徐洪文. 2010. 低温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米光合特性的影响. *应用生态学报*, 21(2): 470–475]

(责任编辑:李美娟)