

DOI:10.11686/cyxb2024122

http://cyxb.magtech.com.cn

李媛, 孟思宇, 冯晓云, 等. 内生真菌对根寄生逆境下紫花针茅根系形态的影响. 草业学报, 2025, 34(1): 135—150.

LI Yuan, MENG Si-yu, FENG Xiao-yun, et al. Effect of the *Epichloë* endophyte on the root morphology of *Stipa purpurea* infected by the hemiparasite *Pedicularis kansuensis*. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(1): 135—150.

内生真菌对根寄生逆境下紫花针茅根系形态的影响

李媛^{1,2,3**}, 孟思宇^{1**}, 冯晓云^{1,2,3}, 鲍根生^{1,2,3*}

(1. 青海大学畜牧兽医科学院, 青海 西宁 810003; 2. 青海省畜牧兽医科学院, 青海 西宁 810016; 3. 青海省青藏高原优质牧草种质资源利用重点实验室, 青海 西宁 810016)

摘要: 甘肃马先蒿是一种根寄生杂草, 利用吸器在紫花针茅根部建立营养摄取通道, 并掠夺性获取紫花针茅体内营养物质, 从而抑制紫花针茅生长。研究表明, *Epichloë* 内生真菌与紫花针茅共生能缓解甘肃马先蒿寄生对紫花针茅的生长抑制作用, 这可能与内生真菌调控紫花针茅根系形态特征有关。本研究以带菌(E+)、不带菌(E-)紫花针茅为研究对象开展盆栽试验, 探究甘肃马先蒿寄生密度对紫花针茅根系形态的影响。结果表明: 1) 甘肃马先蒿寄生显著降低了紫花针茅地上和根系生物量, 抑制了紫花针茅根系的生长发育, 且随寄生密度增加, 紫花针茅生物量和根系形态指数持续降低, 但E+植株的生物量和根系形态优于E-植株。2) 通过结构方程模型分析发现, 甘肃马先蒿寄生能抑制紫花针茅根长、根表面积和根系拓扑指数, 导致紫花针茅生物量降低, 且随寄生密度的增大, 甘肃马先蒿对紫花针茅生长的抑制作用不断增强。内生真菌通过改变紫花针茅根长、根表面积和外部连接数等根系形态特征对甘肃马先蒿寄生作出正向的积极响应, 进而增加紫花针茅生物量。由此可见, 内生真菌能通过调控根系形态特征来增强紫花针茅根系和地上生物量, 进而缓解甘肃马先蒿对紫花针茅的根寄生危害, 这将为利用禾草内生真菌共生体这一特殊资源对根寄生杂草防控提供新思路。

关键词: 香柱菌属内生真菌; 紫花针茅; 甘肃马先蒿; 根寄生植物; 根系形态

Effect of the *Epichloë* endophyte on the root morphology of *Stipa purpurea* infected by the hemiparasite *Pedicularis kansuensis*

LI Yuan^{1,2,3**}, MENG Si-yu^{1**}, FENG Xiao-yun^{1,2,3}, BAO Gen-sheng^{1,2,3*}

1. Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University, Xining 810003, China; 2. Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Xining 810016, China; 3. Key Laboratory of Superior Forage Germplasm in the Qinghai-Tibetan Plateau, Xining 810016, China

Abstract: The root hemiparasite *Pedicularis kansuensis* derives nutrients from its host, *Stipa purpurea*, through structures known as haustoria, and this suppresses the growth of *S. purpurea*. Previous studies have shown that *Epichloë* endophytes, microorganisms that form a symbiotic relationship with their host, are able to ameliorate the damage to *S. purpurea* caused by the hemiparasite *P. kansuensis*. The potential mechanism of this effect may be that *Epichloë* positively regulates the root morphology of its host infected with the hemiparasite. In this study, we conducted a pot experiment to compare the root morphology between endophyte-infected (E+) and endophyte-free (E-) *S. purpurea* parasitized by *P. kansuensis* at different densities. Our results indicate that parasitism by *P.*

收稿日期: 2024-04-10; 改回日期: 2024-06-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(32060398, U21A20239)资助。

作者简介: 李媛(1999—), 女, 甘肃平凉人, 在读硕士。E-mail: liy19991226@163.com; 孟思宇(1997—), 女, 辽宁铁岭人, 在读博士。E-mail: 2012370280@qq.com. ** 共同第一作者 These authors contributed equally to this work.

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: baogensheng2008@hotmail.com

kansuensis decreased both the shoot and root biomass of *S. purpurea*, and resulted in substantially decreased values of all the measured root morphological traits. The values of biomass and root morphological traits of *S. purpurea* sharply decreased with increasing density of *P. kansuensis*. The values of biomass and root morphological parameters of *S. purpurea* parasitized by *P. kansuensis* were higher in the E+ group than in the E- group. A structural equation model indicated that as the total length, surface area, and topological index of *S. purpurea* roots decreased, the biomass of *S. purpurea* decreased. The inhibitory effect of *P. kansuensis* on the growth of *S. purpurea* was positively related to the density of *P. kansuensis*. By contrast, the presence of the *Epichloë* endophyte facilitated the accumulation of biomass of *S. purpurea* parasitized by *P. kansuensis* through altered root morphological traits including root total length and surface area, and the number of externally connected grass roots. In conclusion, *Epichloë* endophytes are able to alleviate stress imposed by a hemiparasite upon *P. kansuensis* by facilitating change in its root morphological traits. Our findings reveal new information about the mutualistic relationship between *Epichloë* endophytes and their hosts, and demonstrate that the introduction of the *Epichloë* symbiont is an effective biological method to control hemiparasitic weeds.

Key words: *Epichloë* endophyte; *Stipa purpurea*; *Pedicularis kansuensis*; root hemiparasite plant; root morphology

根系是植物获取和运输土壤养分的重要器官^[1],植物为最大程度地利用土壤养分资源和最小代价保持根系代谢成本间的动态平衡,常通过调整根系构型以应对逆境,保证自身的正常生长发育^[2]。其中,土壤营养状况和外源养分供应在很大程度上决定了根系数量、延伸和生长方向的变化,是影响根系形态的关键因素^[3]。一般情况下,植物通过增加根毛的数量、体积或根茎比等途径来适应营养贫瘠的生长环境^[4]。众多研究证明共生微生物能通过改变宿主植物的根系形态来协助宿主适应营养胁迫,进而提高宿主的生物量和成活率^[5-8]。例如:翟书林等^[5]研究发现接种根内根孢囊霉(*Rhizophagus intraradices*)能改变紫花苜蓿(*Medicago sativa*)的根平均直径、分叉数、表面积和体积等根系形态来提高紫花苜蓿对盐碱胁迫的适应能力。彭飞^[6]在羊草(*Leymus chinensis*)接种幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)的研究中发现,干旱胁迫复水处理羊草的根长、根表面积、根体积、须根长、须根表面积和须根体积均能恢复到正常水分处理的状态。Sui等^[7]研究表明大王马先蒿(*Pedicularis rex*)和三色马先蒿(*Pedicularis tricolor*)寄生白三叶(*Trifolium repens*)后,根际接种丛枝菌根真菌(*Glomus mosseae*)或同时接种丛枝菌根真菌和根瘤菌(*Rhizobium leguminosarum*)能显著降低白三叶根冠比和抑制寄生器官—吸器的数量。Bao等^[8]研究也证明了香柱菌属(*Epichloë* sp.)内生真菌能通过增加紫花针茅(*Stipa purpurea*)的分蘖、根长、根冠比、地上和根系生物量等方式来提高紫花针茅对甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)根寄生胁迫的耐受能力。由此可见,共生微生物能增强宿主对根寄生胁迫的耐受性和适应性,这主要与共生微生物改变宿主根系形态,提高根系生物量以及抑制根寄生植物吸器和根系发育有关^[7,9-11]。然而,关于禾草内生真菌如何调控根寄生胁迫下宿主根系形态的研究较少。

禾草内生真菌属于子囊菌纲(Ascomycetes)肉座菌目(Hypocreales)麦角菌科(Clavicipitaceae)香柱菌属^[12-13],是一类仅侵染冷季型禾草茎叶而不表现外部病害症状的真菌^[14-15]。全球范围内80属300余种冷季型禾草与51种香柱菌属内生真菌在长期的适应进化中形成禾草内生真菌共生体^[16]。大量研究表明,禾草不仅为内生真菌提供生存空间和生长所必需的养分,而且种子成为内生真菌传播的重要载体^[17]。作为回报,内生真菌通过合成家畜中毒或昆虫拒食的生物碱来减少草食家畜和昆虫的采食;同时,内生真菌通过调控宿主生理生化及养分获取能力增强禾草对干旱、低温、盐、低氮、低磷、重金属等非生物逆境的耐受能力^[18-21]。研究表明,内生真菌能通过增加禾草地上分蘖和改变根系形态等途径增强养分获取能力和对生物和非生物胁迫的耐受能力^[11,22-24]。例如,Chen等^[22]研究发现,感染内生真菌的野大麦(*Hordeum brevisubulatum*)在盐胁迫条件下能增厚叶脉、茎秆表皮和根部皮层厚度,进而增强其对盐胁迫逆境的耐受能力。Xu等^[23]研究发现土壤缺水条件下内生真菌通过增加中华羊茅(*Festuca sinensis*)根系长度和根体积来提高其对干旱逆境的抗性。Chen等^[24]研究也证明内生真菌通过增加根系活力、氮和磷元素吸收能力,加强多年生黑麦草(*Lolium perenne*)对低氮环境的适应能力。Bao等^[11]研究表明甘

肃马先蒿寄生紫花针茅后,内生真菌能通过增加根系长度和降低禾草根部长寄生器官—吸器数量的方式来缓解紫花针茅对甘肃马先蒿的根寄生危害。由此可见,内生真菌能通过调控根系形态进而提升宿主禾草对逆境的适应能力,这可能是缓解禾草遭受生物或非生物胁迫的关键途径。

甘肃马先蒿属一年生或越年生的根部半寄生植物,是青藏高原退化草地中大面积滋生的一种毒杂草,已成为重度退化草地的主要先锋指示性植物。其主要利用根部寄生器官—吸器与同域生长的豆科和禾本科植物建立寄生关系,获取生长所需的部分水分、碳水化合物和养分^[25],造成禾本科和豆类植物盖度降低,导致草地生产力下降^[26-27]。前期研究发现,高寒草原优势禾草—紫花针茅是甘肃马先蒿的主要寄生对象,甘肃马先蒿在紫花针茅退化草地中发生大面积蔓延,盖度高达40%,且与同域其他植物建立根寄生关系^[25]。青海高原地区禾本科植物香柱菌属内生真菌侵染率检测发现紫花针茅平均带菌率高达90%^[25-28]。另外,部分研究发现内生真菌通过调控紫花针茅体内有关生长和逆境预警相关内源激素水平的方式缓解甘肃马先蒿对紫花针茅的根寄生危害^[28],然而有关内生真菌如何通过调控根系形态来缓解甘肃马先蒿根寄生危害的作用机理尚不明晰。基于此,本研究通过开展温室盆栽试验,以带菌(E+)或不带菌(E-)紫花针茅与不同密度甘肃马先蒿建立的寄生体系为研究对象。主要说明以下问题:1)不同密度甘肃马先蒿寄生条件下紫花针茅的地上和根系生物量及根系形态特征是如何变化的?2)内生真菌侵染能否通过改变紫花针茅的根系形态对根寄生危害过程作出响应并影响地上生物量,进而增强禾草对根寄生胁迫的耐受能力?通过解答上述问题,阐明禾草内生真菌是如何通过改变根寄生危害下寄主植物的根系形态来适应营养胁迫,可为进一步开展根寄生植物的生物防控工作奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 带菌(E+)和未带菌(E-)种子的获取 2020年牧草成熟期,在青海省海北藏族自治州海晏县(37°07'09" N, 100°38'42" E,海拔3370 m)的紫花针茅天然草地上,按照单株采集方法分别采集紫花针茅和甘肃马先蒿单株各10个。按照李春杰等^[29]的方法对采集的单株紫花针茅刮取部分茎髓后,使用苯胺蓝染色,在显微镜20倍视野下观察是否出现蓝色菌丝,若细胞间隙内出现光滑的蓝色菌丝即判定为带菌植株,检测结果显示,采集的10株紫花针茅带菌率高达100%。同时,取出一半E+紫花针茅种子进行内生真菌剔除,创制E-紫花针茅种群。具体方法:采用70%甲基托布津(日曹,江苏龙灯化学有限公司)将一半E+种子浸种8 h,期间每隔2 h搅拌混匀一次。浸种结束后,用蒸馏水冲洗数次,直至洗净种子表面残留的甲基托布津,获得紫花针茅E-型种子^[30]。剩余一半的E+种子用蒸馏水浸种8 h,使得E+种子保持相同的发芽条件。

1.1.2 植物培养基质准备 为排除土壤作为基质,其含有的各种营养物质、土壤菌根真菌,以及其他土壤微生物对试验结果的影响,故选用去离子水冲洗干净,后经121℃高压灭菌2 h并晾干的沙子(粒径1~2 mm)作为植物盆栽培养基的基质。

1.2 试验设计

2021年12月,于青海省畜牧兽医科学院智能温室内进行盆栽试验。从供试E+、E-紫花针茅和甘肃马先蒿种子中随机挑选籽粒饱满、大小一致、无病虫害的成熟种子,用1%次氯酸钠消毒10 min后,用去离子水冲洗6次,然后用灭菌滤纸吸干所有种子表面残留的去离子水并室温晾干,保存于4℃冰箱备用。将3粒消毒后的E+或E-紫花针茅种子间隔5 cm播种于盛有2 kg灭菌沙子的聚乙烯花盆(直径10 cm、高度15 cm)中。保持供水充足,每盆每周加入200 mL Hogland培养液。智能温室温度控制在(22±3)℃,设定光照和黑暗16 h/8 h,补光灯光照强度控制在300~700 μmol·m⁻²·s⁻¹。幼苗出苗6周后,参照李春杰等^[29]的方法复检紫花针茅E+、E-幼苗内生真菌带菌状况,结果显示,E+紫花针茅内生真菌带菌率100%,E-紫花针茅幼苗带菌率为0%。

甘肃马先蒿不同寄生强度处理:在距E+、E-紫花针茅幼苗2 cm处播种6粒消毒的甘肃马先蒿种子,待观察到甘肃马先蒿幼苗快速生长则判定为甘肃马先蒿与E+或E-紫花针茅植株建立根寄生关系^[31]。参照Bao等^[8,11]关于紫花针茅(E+或E-)与甘肃马先蒿根寄生体系中寄生强度的设定方法,间除盆内多余甘肃马先蒿和紫花针茅幼苗。基于天然草地群落中甘肃马先蒿种群密度和土壤种子库中甘肃马先蒿种子数量的调查结果,将未出现

甘肃马先蒿的紫花针茅(E+或E-)处理设定为未寄生,1株甘肃马先蒿寄生1株紫花针茅认定为轻度寄生,3株甘肃马先蒿寄生1株紫花针茅认定为重度寄生^[25,32]。同时,将E+或E-的紫花针茅单播种植设定为对照。共6个处理,即E+或E-紫花针茅单播、1株E+或E-紫花针茅被1株甘肃马先蒿寄生和1株E+或E-紫花针茅被3株甘肃马先蒿寄生,每个处理16次重复,共计96盆(图1)。按照完全随机区组将花盆放置于苗床上,为避免边际效应,每周将花盆位置进行调换。

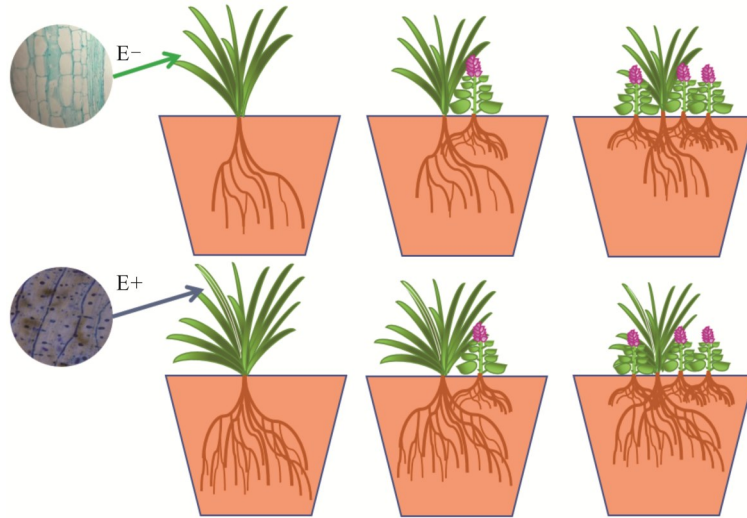


图1 紫花针茅和甘肃马先蒿种植模式

Fig. 1 Planting pattern of *S. purpurea* and *P. kansuensis*

E+: 带内生真菌的紫花针茅 Endophyte-infected *S. purpurea*; E-: 不带内生真菌的紫花针茅 Endophyte-free *S. purpurea*. 下同 The same below.

1.3 测定指标及方法

甘肃马先蒿成功寄生紫花针茅3个月后进行取样和根系扫描,取样过程如下:每个处理随机选取3盆,将整株植物和沙子轻轻取出并放置于注满水的盆内(直径40 cm×高度30 cm)静置24 h。翌日,用手轻摇植株抖落黏附于根系的沙子,然后用去离子水轻轻冲洗紫花针茅根部,然后将紫花针茅的茎叶和根系分开,分别获得植物的地上部和根部。

将完整根系置于装有水的根盘内,用镊子和毛刷将根系铺开,随后采用根系扫描仪(Epson7500,分辨率为400 bpi,北京)对根系进行扫描并保存图像,后用LA-S植物根系分析系统(杭州万深检测科技有限公司)对根系形态参数进行分析。根系形态指标包括:根系总长度、根投影面积、根表面积、根体积、根尖数、根平均直径、根节点数、根分叉数、根交叉数、根连接数、外部连接数、内部连接数和分形维数。根据Bouma等^[33]和Fitter^[34]的方法,测定供试样品的根系拓扑结构,采用拓扑指数(topological index, TI)表示根系拓扑结构,公示如下:

$$TI = \frac{\lg A}{\lg M}$$

式中:A指最长根系通道所有内部连接数,M指根系所有外部连接数。

另外,各处理随机挑选3个重复(3盆)用于紫花针茅地上和根系生物量测定。将紫花针茅E+、E-植株按茎叶和根系分开,清洗干净后装至信封内,置于65℃烘箱内烘至恒重并称重。同时,根系总长度、总面积和体积与根系干重比值分别为比根长、比根面积和比根体积。根冠比=地下部分干重/地上部分干重。

1.4 数据分析

采用双因素方差分析方法比较甘肃马先蒿寄生密度和内生真菌感染状态及二者交互作用对紫花针茅根系形态特征的影响。同时,采用单因素方差分析方法并结合Duncan比较法对甘肃马先蒿寄生密度及带菌、不带菌紫花针茅根系形态特征进行多重比较($P < 0.05$)。另外,采用结构方程模型(structural equation modeling, SEM)综

合分析甘肃马先蒿寄生密度和内生真菌对紫花针茅根系形态参数和根系生物量的影响。将根系形态参数作为关键因子,甘肃马先蒿寄生密度和内生真菌侵染状态作为起始变量,根系拓扑指数、分形维数、根系和地上生物量设为目标变量。选取 R 语言中偏最小二乘路径模块 (partial least squares path modeling, PLS-PM) 构建分段结构方程。所有数据均用“平均值±标准误”表示,利用 IBM SPSS Statistics 26.0 软件进行数据处理,使用 Sigmaplot 14.0 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 内生真菌对不同密度甘肃马先蒿寄生紫花针茅生物量、比根和根冠比的影响

内生真菌侵染和甘肃马先蒿寄生密度及二者交互作用对紫花针茅地上和根系生物量均存在极显著影响 ($P < 0.01$, 表 1)。随甘肃马先蒿寄生密度增加,紫花针茅地上和根系生物量持续降低(图 2a,b)。甘肃马先蒿寄生紫花针茅后,E+植株地上和根系生物量均显著高于E-植株($P < 0.05$)。其中,未寄生E+紫花针茅的地上和根系生物量最高,分别为 7.73 和 1.91 $\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$;相比之下,高密度寄生E-紫花针茅的地上和根系生物量最低,分别为 1.13 和 0.37 $\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$ 。

表 1 内生真菌侵染和甘肃马先蒿寄生密度对紫花针茅生物量、比根及根冠比影响的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA analysis for the effect of *Epichloë* endophyte status and density of *P. kansuensis* on biomass, specific root, ratio of root to shoot of *S. purpurea*

项目 Item	处理 Treatments	df	F	P
地上生物量 Shoot biomass	内生真菌带菌状态 Es	1	2516.90	<0.01
	寄生密度 Pd	2	1060.58	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	136.99	<0.01
根系生物量 Root biomass	内生真菌带菌状态 Es	1	321.32	<0.01
	寄生密度 Pd	2	96.93	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	9.75	<0.01
比根长度 Specific root length	内生真菌带菌状态 Es	1	10.36	<0.01
	寄生密度 Pd	2	3.83	0.04
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	0.34	0.72
比根面积 Specific root area	内生真菌带菌状态 Es	1	14.14	<0.01
	寄生密度 Pd	2	21.46	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	0.69	0.51
比根体积 Specific root volume	内生真菌带菌状态 Es	1	8.11	<0.01
	寄生密度 Pd	2	12.95	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	4.12	0.03
根冠比 Ratio of root to shoot	内生真菌带菌状态 Es	1	0.01	0.91
	寄生密度 Pd	2	1.27	0.30
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	1.24	0.30

Es: *Epichloë* endophyte status; Pd: Parasite density; df: 自由度 Degree of freedom. 下同 The same below.

内生真菌侵染和甘肃马先蒿寄生密度对紫花针茅比根长度、比根面积和比根体积均存在显著影响,而二者的交互作用仅对比根体积存在显著影响(表 1, $P < 0.05$)。随甘肃马先蒿寄生密度增加,E+、E-紫花针茅比根面积和E-紫花针茅比根长度先增加后降低,而E+紫花针茅比根长度持续增加(图 2c,d);同时,E-植株的比根长度和比根面积均显著高于E+植株。其中,1株甘肃马先蒿寄生的E-紫花针茅比根长度和比根面积最高(分别为 6339.92 $\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 1556.96 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$);而未寄生E+紫花针茅的比根长度最小,仅为 2021.92 $\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$ (图 2c),3

株甘肃马先蒿寄生的E+紫花针茅比根面积最小,仅为 $750.63\text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ (图2d)。随甘肃马先蒿寄生密度增加,紫花针茅比根体积却持续降低,且E+植株比根体积均高于E-植株(图2e)。未寄生E+紫花针茅的比根体积最大($164.53\text{ cm}^3\cdot\text{g}^{-1}$),而3株甘肃马先蒿寄生E-紫花针茅的比根体积最小($32.66\text{ cm}^3\cdot\text{g}^{-1}$,图2e)。

内生真菌侵染和甘肃马先蒿寄生密度及二者交互作用对紫花针茅根冠比均无显著影响(表1, $P>0.05$)。随甘肃马先蒿寄生密度增加,E+紫花针茅根冠比先增加后降低,而E-植株的根冠比持续增加(图2f)。未寄生和轻度寄生E+紫花针茅的根冠比高于E-植株,而重度寄生E-紫花针茅的根冠比显著高于E+植株(图2f, $P<0.05$)。

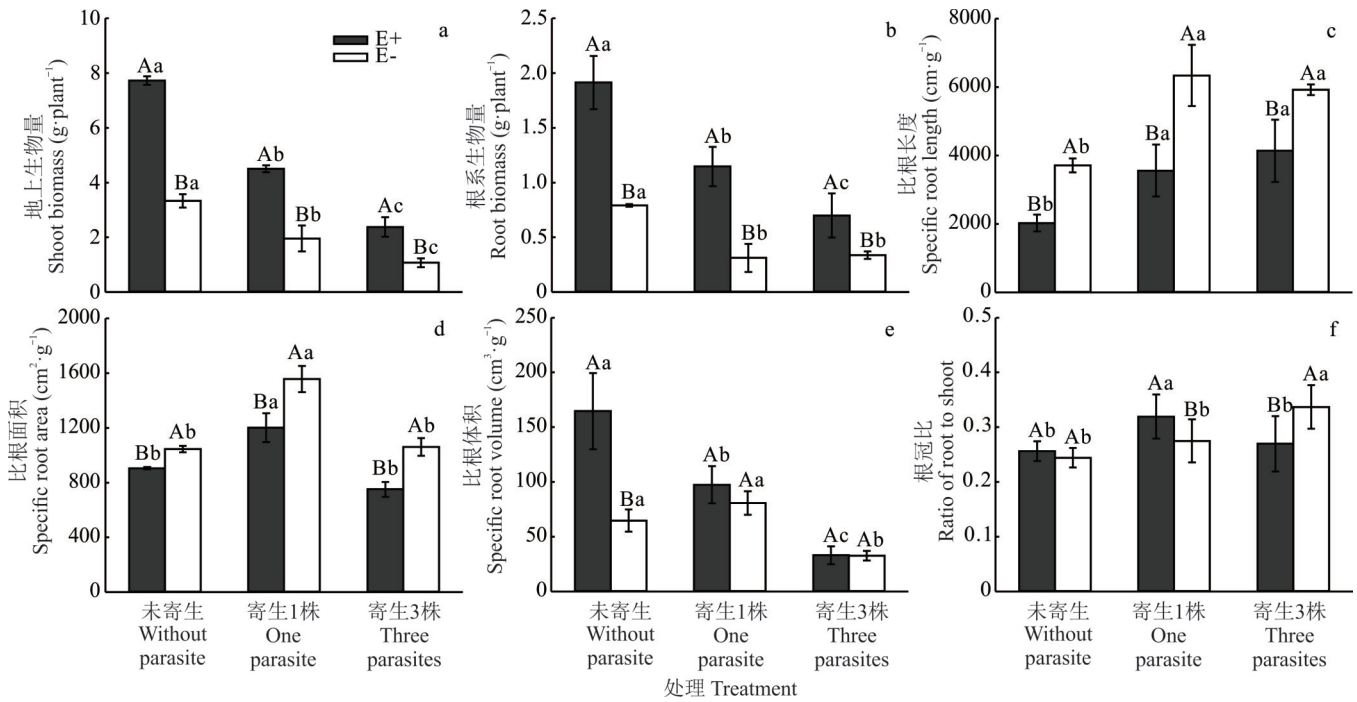


图2 甘肃马先蒿寄生密度和内生真菌侵染对紫花针茅生物量、比根及根冠比的影响

Fig. 2 Effects of *P. kansuensis* density and *Epichloë* endophyte status on the biomass, specific root, ratio of root to shoot of *S. purpurea*

不同大写字母表示相同甘肃马先蒿寄生密度下带菌和不带菌紫花针茅间差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示不同甘肃马先蒿寄生密度下带菌或不带菌紫花针茅间差异显著($P<0.05$)。未寄生表示E+或E-紫花针茅自然生长,寄生1株表示1株紫花针茅(E+或E-)植株被1株甘肃马先蒿寄生,寄生3株表示1株紫花针茅(E+或E-)植株被3株甘肃马先蒿寄生。下同。Different capital letters indicate significant differences between E+ and E- *S. purpurea* under identical parasite density of *P. kansuensis* ($P<0.05$), different lowercase letters indicate significant differences in E+ or E- for *S. purpurea* among different parasite density of *P. kansuensis* ($P<0.05$). Without parasite indicates *S. purpurea* naturally grew in the absence of *P. kansuensis*. It is noted that one and three parasites indicate single *S. purpurea* seedling was parasitized by one or three *P. kansuensis*, respectively. The same below.

2.2 内生真菌对不同密度甘肃马先蒿寄生紫花针茅根部形态特征的影响

内生真菌侵染对紫花针茅根系总长度、根投影面积、根面积、根表面积、根尖数、根节点数、根分叉数、根连接数、外部连接数和内部连接数存在显著影响(表2, $P<0.05$),而对根体积、根平均直径、根交叉数无显著影响。甘肃马先蒿寄生密度对紫花针茅根系总长度、根投影面积、根面积、根表面积、根平均直径、根尖数、根节点数、根分叉数、根交叉数、根连接数、外部连接数和内部连接数均有极显著影响($P<0.01$),而对根体积无显著影响($P>0.05$)。内生真菌和寄生密度对紫花针茅各根系形态特征指标不存在显著交互作用($P>0.05$)。随甘肃马先蒿寄生密度的增加,紫花针茅根系总长度、根投影面积、根面积、根表面积、根体积、根尖数、根节点数、根分叉数、根交叉数、根连接数和内部连接数均呈下降趋势(图3)。除根节点数、根分叉数、根交叉数、根连接数和内部连接数外,E+紫花针茅的根系总长度、根投影面积、根面积、根表面积、根体积、根平均直径、根尖数和外部连接数均高于E-植株,而这与甘肃马先蒿寄生或未寄生无关。未寄生甘肃马先蒿的E+紫花针茅根系总长度、根投影面

表 2 内生真菌侵染和甘肃马先蒿寄生密度对紫花针茅根系形态特征影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA results for the effect of *Epichloë* endophyte status and density of *P. kansuensis* on root morphological characteristics of *S. purpurea*

项目 Item	处理 Treatments	df	F	P
根系总长度 Total root length	内生真菌带菌状态 Es	1	12.71	<0.01
	寄生密度 Pd	2	20.40	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	2.44	0.11
根投影面积 Root projection area	内生真菌带菌状态 Es	1	11.56	<0.01
	寄生密度 Pd	2	9.00	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	2.17	0.14
根面积 Root area	内生真菌带菌状态 Es	1	13.51	<0.01
	寄生密度 Pd	2	1.96	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	2.39	0.11
根表面积 Root surface area	内生真菌带菌状态 Es	1	11.56	<0.01
	寄生密度 Pd	2	9.00	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	2.17	0.14
根体积 Root volume	内生真菌带菌状态 Es	1	4.52	0.44
	寄生密度 Pd	2	1.72	0.20
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	0.36	0.09
根平均直径 Mean root diameter	内生真菌带菌状态 Es	1	3.56	0.07
	寄生密度 Pd	2	8.41	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	0.66	0.52
根尖数 Root tip number	内生真菌带菌状态 Es	1	10.04	<0.01
	寄生密度 Pd	2	8.96	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	2.45	0.11
根节点数 Root node number	内生真菌带菌状态 Es	1	5.99	0.02
	寄生密度 Pd	2	13.32	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	1.88	0.17
根分叉数 Root bifurcation number	内生真菌带菌状态 Es	1	6.49	0.02
	寄生密度 Pd	2	14.89	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	1.84	0.18
根交叉数 Root crossing number	内生真菌带菌状态 Es	1	2.51	0.13
	寄生密度 Pd	2	8.32	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	1.38	0.27
根连接数 Number of root connections	内生真菌带菌状态 Es	1	5.12	0.03
	寄生密度 Pd	2	12.90	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	1.73	0.20
外部连接数 Number of external connections	内生真菌带菌状态 Es	1	9.42	<0.01
	寄生密度 Pd	2	22.14	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	3.36	0.05
内部连接数 Number of internal connections	内生真菌带菌状态 Es	1	4.53	0.04
	寄生密度 Pd	2	12.83	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	1.61	0.22
分形维数 Fractal dimension	内生真菌带菌状态 Es	1	0.62	0.44
	寄生密度 Pd	2	8.78	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	0.63	0.54
拓扑指数 Topological index	内生真菌带菌状态 Es	1	5.30	0.03
	寄生密度 Pd	2	51.49	<0.01
	内生真菌带菌状态×寄生密度 Es×Pd	2	0.54	0.59

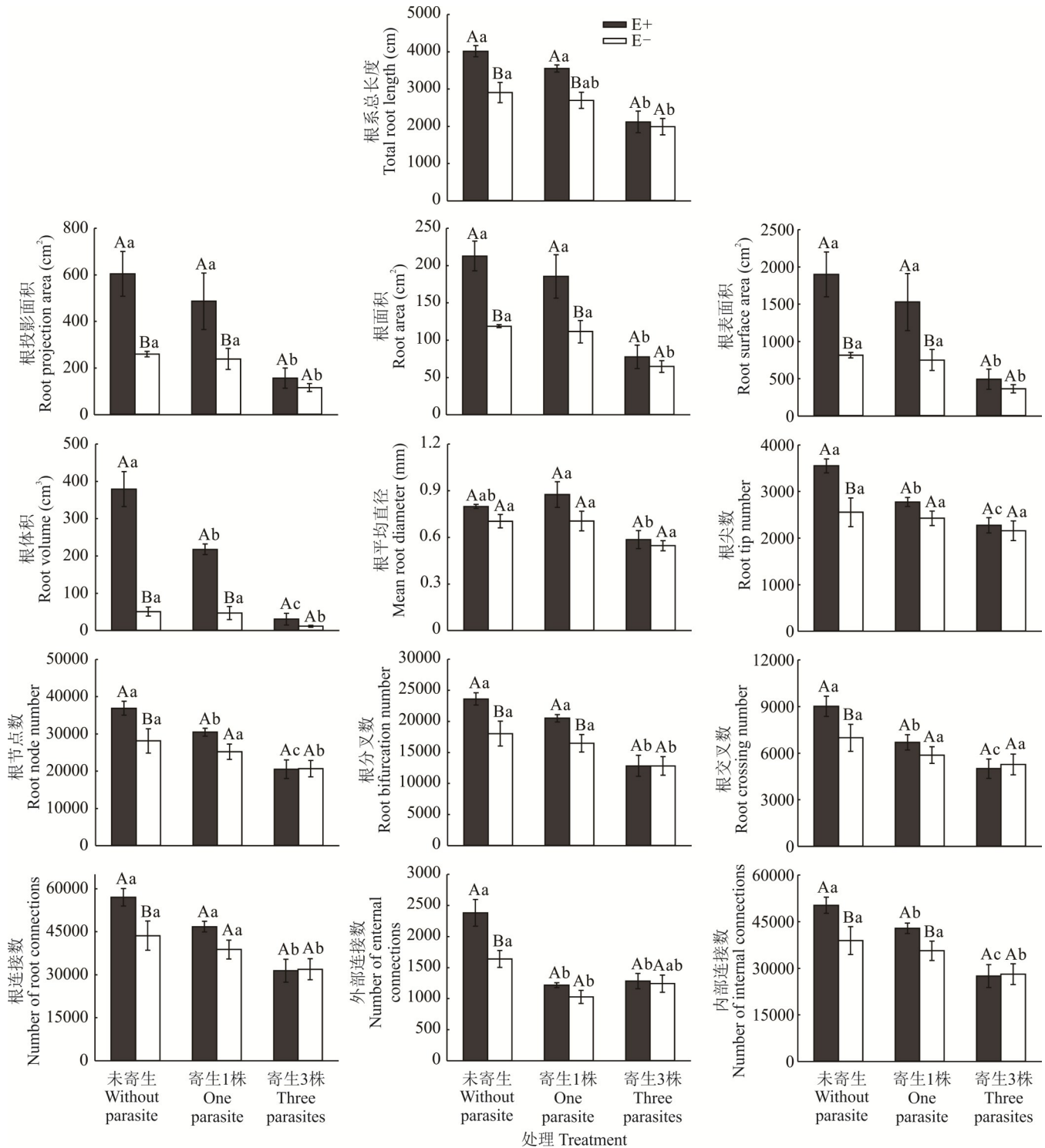


图3 甘肃马先蒿寄生密度和内生真菌侵染对紫花针茅根系形态的影响

Fig. 3 Effects of *P. kansuensis* density and *Epichloë* endophyte status on the root morphological characteristics of *S. purpurea*

积、根面积、根表面积、根体积、根尖数、根节点数、根分叉数、根交叉数、根连接数、外部连接数和内部连接数均最高(图3);而甘肃马先蒿寄生1株的E+紫花针茅根平均直径最高(0.88 mm)。

2.3 内生真菌对不同密度甘肃马先蒿寄生紫花针茅根系分形维数和拓扑指数的影响

内生真菌侵染仅对紫花针茅根系拓扑指数存在显著影响(表2, $P < 0.05$),而甘肃马先蒿寄生对紫花针茅根系分形维数和拓扑指数均存在极显著影响($P < 0.01$),但二者的交互作用对分形维数和拓扑指数无显著影响($P > 0.05$)。寄生1株紫花针茅的分形维数和拓扑指数高于未寄生、寄生3株紫花针茅(图4)。未寄生和低密度

寄生时, E+紫花针茅的分形维数高于E-, 而E-紫花针茅的拓扑指数高于E+。随寄生密度增加, 紫花针茅拓扑指数先增加后降低。

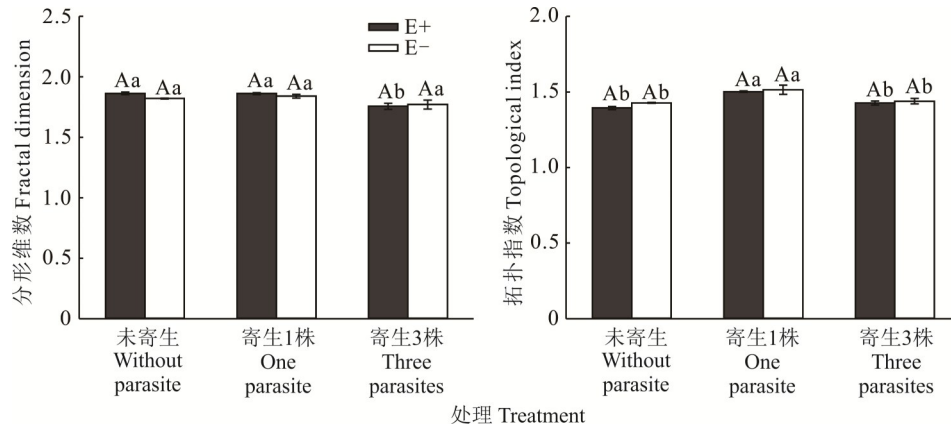


图 4 甘肃马先蒿寄生和内生真菌侵染对紫花针茅根系分形维数和拓扑指数的影响

Fig. 4 Effects of *P. kansuensis* density and *Epichloë* endophyte status on root fractal dimension and topological index of *S. purpurea*

2.4 紫花针茅带菌状态和甘肃马先蒿寄生密度与根部形态特征及生物量的关联分析

SEM分析结果表明,紫花针茅带菌状态、甘肃马先蒿寄生密度与紫花针茅根系构型和地上、根系生物量存在相关性(图5)。其中,带菌状态与紫花针茅根系总长度、根表面积和外部连接数呈显著正相关,路径系数分别为0.369、0.418和0.195($P < 0.05$);而甘肃马先蒿寄生密度与紫花针茅根系总长度和根表面积呈极显著负相关,路径系数分别为-0.680和-0.540($P < 0.001$),但与根体积呈极显著正相关,路径系数为0.303($P < 0.01$),与根平均直径呈显著正相关,路径系数为0.202($P < 0.05$)。另外,根表面积、根连接数、根交叉数、根尖数、根分叉数与紫花针茅分形维数呈正相关,路径系数分别为0.663、7.628、1.367、5.375和2.182;而紫花针茅分形维数与根系总长度、根体积、根平均直径和根节点数呈负相关,路径系数分别为-2.186、-0.211、-0.435和-1.014。另外,带菌状态与紫花针茅分形维数显著负相关,路径系数为-0.193($P < 0.05$)。除根体积外,其他根系形态构型都与紫花针茅拓扑指数存在相关性。同时,甘肃马先蒿寄生密度与紫花针茅拓扑指数呈极显著负相关,路径系数为-0.312($P < 0.01$)。紫花针茅带菌状态与紫花针茅根系生物量存在正相关关系,而甘肃马先蒿寄生密度与紫花针茅根系生物量存在负相关关系。

3 讨论

3.1 甘肃马先蒿寄生对紫花针茅根部形态特征的影响

根寄生植物借助根部吸器形成的木质部通道掠夺寄主体内水分、碳水化合物和营养物质以满足自身生长需求^[35-36]。研究表明,根寄生植物能转移寄主体内20%~80%有机碳、9%~100%氮和10%~35%磷用于自身生长和发育^[37]。此外,寄主体内营养的持续流失导致寄主处于营养胁迫状态,故根寄生植物是寄主生长过程中潜在的一种生物逆境。同时,根系不仅是寄主获取养分的主要通道,也是根寄生植物通过吸器建立营养通道的发生部位,故根系是寄主对根寄生逆境响应的最敏感地带^[38]。本研究发现,随着甘肃马先蒿寄生密度增加,紫花针茅根系形态指标下降而根冠比增加,尤其重度寄生E-紫花针茅的根冠比显著高于其他处理,这与植物处于营养胁迫逆境下根系形态特性的变化一致^[39-42]。例如:王履清等^[39]研究发现,低氮胁迫下小麦(*Triticum aestivum*)的根冠比增加而整体生物量却降低。陈燕等^[40]比较氮磷添加对三色马先蒿和大王马先蒿根系发育影响的研究发现,低营养(低氮和低磷)处理能显著促进三色马先蒿侧根发育,而严重抑制大王马先蒿侧根发育。同时,田玉清等^[41]研究发现,土壤氮水平和马先蒿寄生对长芒棒头草(*Polypogon monspeliensis*)的根系生长和空间分布存在交互作

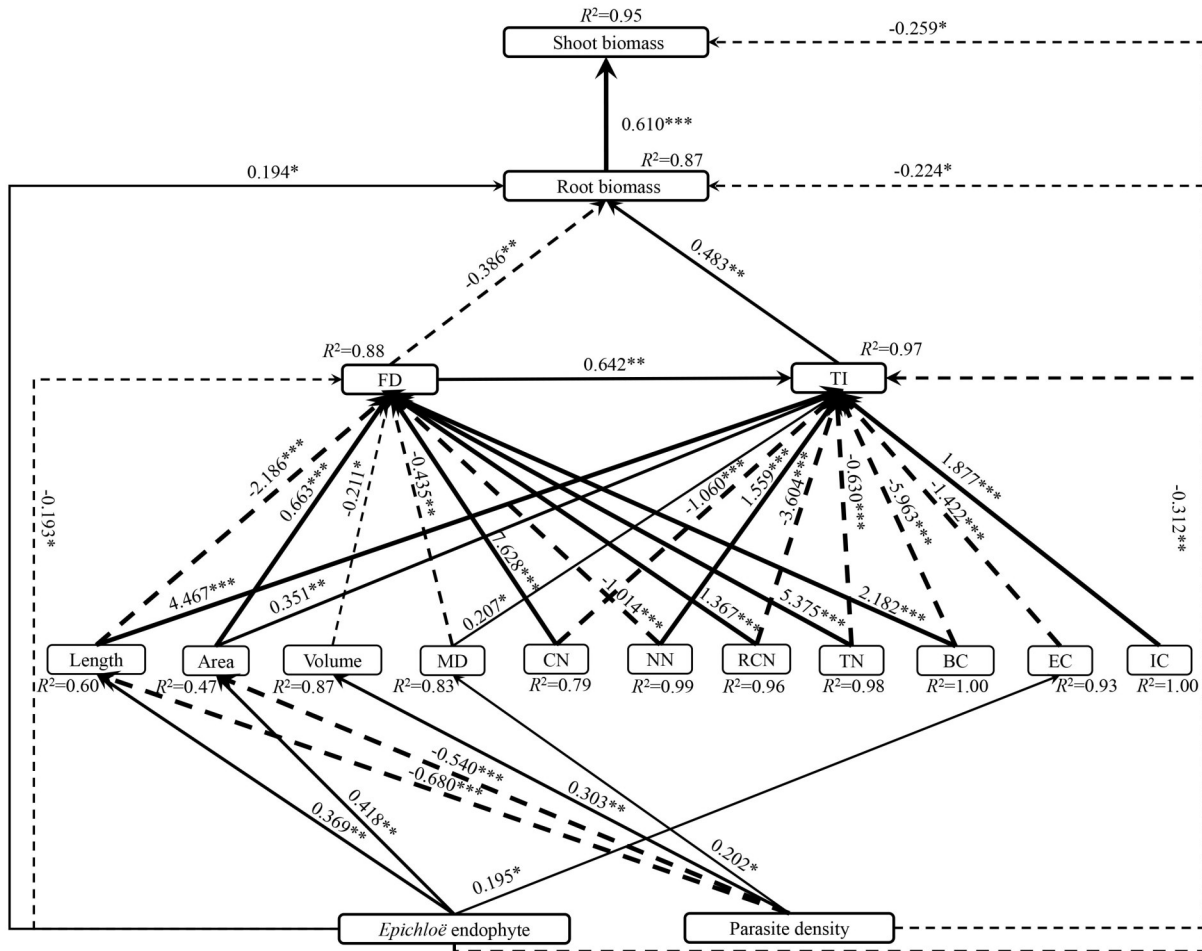


图5 内生真菌带菌状态和甘肃马先蒿寄生密度对紫花针茅根系构型、地上和根系生物量影响的结构方程模型

Fig. 5 Structural equation model (SEM) based on effects of *Epichloë* endophyte status and *P. kansuensis* density on root architecture and shoot and root biomass of *S. purpurea*

实线和虚线分别代表正、负相关性。线上的数字是标准化路径系数,表示关系强度。线的宽度和值大小与相关系数成正比。 R^2 表示解释方差的比例。Dotted line demonstrated the negative correlation between variables, while the solid line demonstrated a positive correlation between variables. The value above the lines demonstrated the normalized path coefficients of variables, which indicated the strength of the correlation. The width of line and the value above the line are proportional to the correlation coefficient. R^2 indicated the proportion of the interpreted variance. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$. *Epichloë* endophyte: 紫花针茅带菌状态; Parasite density: 甘肃马先蒿寄生密度; Length: 根系总长度 Total root length; Area: 根表面积 Root surface area; Volume: 根体积 Root volume; MD: 根平均直径 Mean root diameter; CN: 根连接数 Number of root connections; NN: 根节点数 Root of node number; RCN: 根交叉数 Root crossing number; TN: 根尖数 Root tip number; BN: 根分叉数 Root bifurcation number; EC: 外部连接数 Number of external connections; IC: 内部连接数 Number of internal connections; FD: 分形维数 Fractal dimension; TI: 拓扑指数 Topological index; Root biomass: 根系生物量; Shoot biomass: 地上生物量。

用,长芒棒头草能通过调控根系滞后发育的途径对马先蒿寄生胁迫作出主动逃避行为。杨太新等^[42]研究发现随着管花肉苁蓉(*Cistanche tubulosa*)寄生密度增加,怪柳(*Tamarix chinensis*)的株高、茎粗、一级分枝数、主根长、侧根数、茎叶和根干重显著降低,而寄生怪柳的根冠比高于未寄生怪柳。由此可见,营养供给不足条件下,植物会优先分配营养物质至根系,促进根系生长发育,表现出主根伸长、侧根增多、根直径降低,这有利于根系拓展并增加与土壤接触面积,提升植物对土壤中养分的吸收能力^[43]。然而,营养胁迫条件下,植物优先分配资源至根部,限制了地上部茎叶的生长,进而使根冠比大幅提高^[44]。这是植物应对营养胁迫的积极防御策略,通过将营养物质输送至根部促进根系发育来获取土壤中更多的养分^[45],获取的养分通过根系再次输送至地上组织并促进植物茎叶生长^[46]。此外,根寄生植物寄生会导致寄主体内营养资源流失,造成寄主处于一种营养胁迫状态。与其他植物应对营养胁迫响应相似,根寄生会迫使寄主将更多的资源分配到根部,造成寄主植物根冠比增加^[47]。同时,根寄生

植物的吸器常形成于寄主侧根部位,侧根数量和长度增加也会为吸器的形成创造条件。吸器形成阶段会造成寄主侧根组织形成机械伤口,导致侧根损伤甚至断裂,吸器造成的寄主根系形态的改变具有不可逆性,从而使得寄主根面积和根体积降低,导致根系获取养分能力降低,并最终造成寄主生长受限^[48]。

3.2 内生真菌侵染对甘肃马先蒿寄生下紫花针茅根系形态的影响

共生微生物对营养胁迫下寄主的调控作用主要是通过改变根系构型,获取更多的资源,进而促进寄主植物生长,提高寄主对生物和非生物逆境的适应能力^[31,49-54]。本研究发现,内生真菌对宿主植物根系的生长具有正向调控作用。甘肃马先蒿寄生紫花针茅后,内生真菌侵染的紫花针茅根系形态特征优于未侵染内生真菌的紫花针茅,且紫花针茅根冠比随着寄生强度的增加而增大。这种现象已在丛枝菌根通过改变宿主根系形态对生物或非生物逆境作出积极响应的研究中得到证实^[49-51]。例如:杜红等^[49]研究发现接种变形球囊霉(*Glomus versiforme*)能通过增加黑麦草根总长度、根总投影面积、根总体积、根尖数和根分叉数,进而提高黑麦草根系活力,最终增强黑麦草对镉胁迫逆境的耐受性。Jaborova等^[50]也发现接种丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungus, AMF)的秋葵(*Abelmoschus esculentus*)对干旱逆境表现出明显的适应性,具体表现为株高、叶面积、茎叶和根系生物量增加,根变长变粗、根体积增大。李晴等^[51]研究表明接种摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*)和根内根孢囊霉两种AMF能显著降低元宝枫(*Acer truncatum*)根冠比,增加根表面积、根体积和粗根根长。由此可见,植物共生微生物主要通过改变根系构型和提高植物根系活力^[52-53],促进根系发育,进而提高其吸收水分和养分的能力,促进地上和地下部分的养分交流,促使根系更健壮生长,最终增强植物对不利生长环境的适应能力^[54]。同时,共生微生物能通过调控宿主植物体内细胞分裂素、赤霉素等生长类内源激素含量和增加根毛中多糖类物质来改变逆境生长条件下宿主的根系构型^[55-56]。例如:Bao等^[11]研究表明,香柱菌属内生真菌侵染能促进甘肃马先蒿寄生紫花针茅根长和根系活力,这与增加紫花针茅体内生长素和细胞分裂素含量有关。另外,共生微生物能调控宿主植物将更多的光合产物和养分分配至根系,增加根冠比,进而缓解根寄生植物对宿主植物的根寄生危害^[57]。本研究发现未寄生和轻度寄生的E+紫花针茅的植株根冠比高于E-植株,说明内生真菌调控紫花针茅分配更多的光合产物至根部,促进紫花针茅主根伸长变粗和侧根发育,导致根冠比增加^[58]。根冠比增加能进一步促进根系发育生长,进而增加根系与土壤接触面积,有利于根系获取更多养分输送至地上茎叶并促进茎叶生长^[44]。例如,Sui等^[7]研究发现,马先蒿寄生接种根瘤菌的白三叶根冠比显著高于未接种的白三叶。由此可见,内生真菌能促进紫花针茅根系形态和质量的增加,主动调节根系生长,增加对根系投资,以提高根系整体的养分吸收效率,获取更多养分,这在一定程度上补偿了寄生造成的养分损失,缓解了甘肃马先蒿寄生对紫花针茅生长的抑制作用^[59]。

3.3 内生真菌与甘肃马先蒿寄生互作对紫花针茅根系构型的影响

紫花针茅是甘肃马先蒿和香柱菌属内生真菌的共同寄主^[25],内生真菌能提高受到根寄生胁迫的紫花针茅的营养吸收能力^[8,11],而甘肃马先蒿是紫花针茅营养资源消耗的潜在库^[60]。本研究发现甘肃马先蒿抑制紫花针茅根系发育,随甘肃马先蒿寄生密度增加其抑制作用增强。然而,内生真菌侵染却促进了根寄生胁迫下紫花针茅根系的生长,表现出E+紫花针茅的生物量和根系形态指数高于E-紫花针茅。这主要是内生真菌侵染能增加根寄生胁迫下紫花针茅根系总长度和根表面积等根系形态参数,提高紫花针茅根系拓扑结构,一方面内生真菌的存在加强了根系与土壤的联系并从中获得养分;另一方面,根毛和侧根等较细的根系使植物能够更有效地利用光合产物^[58]。这也进一步说明,禾草携带内生真菌后能扩大植物根系的吸收范围,促进植物与土壤的养分传递^[44],进而影响植物的生长发育^[59]。众多研究发现内生真菌通过调控禾草根系构型来提高禾草对营养胁迫(低氮、低磷)环境的适应能力^[61-62]。例如,周芳等^[62]发现低磷条件下,内生真菌通过提高根系有机酸、酚类物质含量和酸性磷酸酶活性,增加黑麦草的单位根长和根系干重,导致根表面积增加。如前所述根寄生植物是禾草正常生长过程中的一种营养胁迫,故内生真菌也能通过改变根寄生危害下紫花针茅根系构型来提高禾草对根寄生逆境的耐受能力^[63]。例如,Zhang等^[63]研究表明内生真菌侵染增加了甘肃马先蒿寄生下紫花针茅的根长和根系生物量,降低了甘肃马先蒿吸器数量。本研究还发现低密度甘肃马先蒿寄生的带菌紫花针茅根系总长度、根面积和根系外部连接数的增加以及根体积和根平均直径的降低能进一步提高根系分形维数和拓扑指数,造成紫花针茅侧根生长和

发育加速,获取土壤养分能力提升,并最终导致紫花针茅根系生物量增加,从而提高根冠比。潜在的作用机理主要为:一方面,禾草接种共生微生物能抑制吸器形成、减少禾草营养流失,进而改善根寄生植物的生长环境^[11];同时,共生微生物能诱导禾草根分泌物组成发生变化,改变禾草根际周围氮吸收和代谢相关微生物的组成,加速土壤氮转化和丰盈土壤氮含量,保障禾草正常生长,从而增强禾草对根寄生胁迫的耐受力^[64-66]。另外,共生微生物侵染宿主能促进宿主根系表皮细胞壁的木质化,这将有利于宿主根系的发育和分枝,从而改变宿主植物根系形态,最终减轻根部寄生植物对宿主的寄生危害^[49]。另一方面,由于禾草共生微生物可能将生物电信号传递给植物根系,引起根系中细胞膜的通透性发生改变,增加根系总长度、根表面积、根分叉数和根连接数等根系指数^[67]。这种优良的根系改变有助于维持其根系活力,促进其根系形态结构发育,使根系充分利用深层土壤的稳定环境,从而吸收更多的水分和养分促进根系生长,获得更高的生物产量^[68]。植物根系越发达,越有助于根系分泌物的合成与分泌,进而有利于植物对土壤中营养成分的吸收,植株的株高、茎秆质量随之增加^[46]。

4 结论

本研究发现,甘肃马先蒿寄生能抑制紫花针茅根系生长,且抑制作用随甘肃马先蒿寄生密度的增加而增强;然而,香柱菌属内生真菌侵染能增加根寄生胁迫紫花针茅的根系总长度和根表面积,拓展紫花针茅根系与土壤接触面,促进紫花针茅获取土壤中更多的养分,最终提高紫花针茅对根寄生逆境的耐受能力。由此可见,内生真菌能通过促进紫花针茅根系生长和抑制甘肃马先蒿生长等途径有效缓解甘肃马先蒿对紫花针茅根寄生危害,这将为利用禾草内生真菌共生体这一特殊资源进行根寄生杂草防控提供新视角。

参考文献 References:

- [1] Hetrick B A D. Mycorrhizas and root architecture. *Experientia*, 1991, 47: 355—362.
- [2] Linkohr B I, Williamson L C, Fitter A H, *et al.* Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2002, 29(6): 751—760.
- [3] de Dorlodot S, Forster B, Pages L, *et al.* Root system architecture: Opportunities and constraints for genetic improvement of crops. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(10): 474—481.
- [4] Giehl R F H, Gruber B D, von Wirén N. It's time to make changes: Modulation of root system architecture by nutrient signals. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(3): 769—778.
- [5] Zhai S L, Liu X L, Yao L Y, *et al.* Effect of AMF inoculation on root configuration of alfalfa under mixed saline-alkali stress. *Feed Research*, 2023, 46(21): 90—94.
翟书林, 刘晓琳, 姚璐莹, 等. 混合盐碱下接种丛枝菌根真菌(AMF)对紫花苜蓿根系构型的影响. *饲料研究*, 2023, 46(21): 90—94.
- [6] Peng F. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and nutrient interaction on the drought resistance of *Leymus chinensis*. Changchun: Northeast Normal University, 2019.
彭飞. 丛枝菌根真菌与营养互作对羊草抗旱性的影响. 长春: 东北师范大学, 2019.
- [7] Sui X L, Zhang T, Tian Y Q, *et al.* A neglected alliance in battles against parasitic plants: Arbuscular mycorrhizal and rhizobial symbioses alleviate damage to a legume host by root hemiparasitic *Pedicularis* species. *New Phytologist*, 2018, 221(1): 470—481.
- [8] Bao G S, Song M L, Wang Y Q, *et al.* *Epichloë* endophyte infection enhances the tolerance of *Stipa purpurea* to parasitic stress through the regulation of antioxidants and phytohormones. *Plant and Soil*, 2021, 466(1): 239—256.
- [9] Bao G S, Song M L, Wang Y Q, *et al.* Effects of *Pedicularis kansuensis* parasitism on the photosynthetic characteristics of host grass—*Epichloë* symbionts. *Acta Microbiologica Sinica*, 2020, 60(2): 294—305.
鲍根生, 宋梅玲, 王玉琴, 等. 甘肃马先蒿寄生对禾草内生真菌共生体光合特性的影响. *微生物学报*, 2020, 60(2): 294—305.
- [10] Bao G S, Wang Y Q, Song M L, *et al.* Effects of *Pedicularis kansuensis* parasitism on physiological characteristics of grass—*Epichloë* symbiont under different hemiparasite density. *Acta Microbiologica Sinica*, 2020, 60(3): 590—600.
鲍根生, 王玉琴, 宋梅玲, 等. 甘肃马先蒿不同寄生密度对紫花针茅内生真菌共生体生理特性的影响. *微生物学报*, 2020,

- 60(3): 590–600.
- [11] Bao G S, Song M L, Wang Y Q, *et al.* Does *Epichloë* endophyte enhance host tolerance to root hemiparasite? *Microbial Ecology*, 2021, 82(1): 35–48.
- [12] Ren A Z, Gao Y B. Recent research progress on grass-endophyte symbiosis. *Microbiology China*, 2004, 31(2): 130–133.
任安芝, 高玉葆. 禾草类内生真菌的研究进展. *微生物学通报*, 2004, 31(2): 130–133.
- [13] Li S Q, Chen Z J, Chen T X, *et al.* Bibliometric analysis of research on endophytic fungi in grasses and non-grasses based on the CNKI database. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(6): 121–132.
李淑琴, 陈振江, 陈泰祥, 等. 基于CNKI数据库的禾草与非禾草内生真菌文献计量分析. *草业学报*, 2021, 30(6): 121–132.
- [14] Nan Z B, Li C J. Roles of the grass–*Neotyphodium* association in pastoral agriculture systems. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 605–616.
南志标, 李春杰. 禾草—内生真菌共生体在草地农业系统中的作用. *生态学报*, 2004, 24(3): 605–616.
- [15] Siegel M R, Latch G C M, Johnson M C. Fungal endophytes of grasses. *Annual Review Phytopathology*, 1987, 25: 293–315.
- [16] Du M X, Wang T, Li C J, *et al.* Advances in the taxonomy of the genus *Epichloë* endophytic fungi in grasses. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(12): 3575–3586.
杜明祥, 王添, 李春杰, 等. 禾草 *Epichloë* 属内生真菌分类学研究进展. *草地学报*, 2023, 31(12): 3575–3586.
- [17] Leuchtman A. Systematics, distribution, and host specificity of grass endophytes. *Natural Toxins*, 1992, 1(3): 150–162.
- [18] Omacini M, Semmartin M, Pérez L I, *et al.* Grass-endophyte symbiosis: A neglected aboveground interaction with multiple belowground consequences. *Applied Soil Ecology*, 2011, 61: 273–279.
- [19] Scharl C L, Florea S, Pan J, *et al.* The *Epichloë*: Alkaloid diversity and roles in symbiosis with grasses. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(4): 480–488.
- [20] Xia C, Zhang X, Christensen M J, *et al.* *Epichloë* endophyte affects the ability of powdery mildew (*Blumeria graminis*) to colonise drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*). *Fungal Ecology*, 2016, 16: 26–34.
- [21] Wang X Y, Qin J H, Chen W, *et al.* Pathogen resistant advantage of endophyte-infected over endophyte-free *Leymus chinensis* is strengthened by pre-drought treatment. *European Journal of Plant Pathology*, 2016, 144(3): 477–486.
- [22] Chen T X, White J F, Li C J. Fungal endophyte *Epichloë bromicola* infection regulates anatomical changes to account for salt stress tolerance in wild barley (*Hordeum brevisubulatum*). *Plant and Soil*, 2021, 461: 533–546.
- [23] Xu W B, Li M M, Lin W H, *et al.* Effects of *Epichloë sinensis* endophyte and host ecotype on physiology of *Festuca sinensis* under different soil moisture conditions. *Plants*, 2021, 10(8): 1649.
- [24] Chen Z J, Jin Y Y, Yao X, *et al.* Fungal endophyte improves survival of *Lolium perenne* in low fertility soils by increasing root growth, metabolic activity and absorption of nutrients. *Plant and Soil*, 2020, 452(1): 185–206.
- [25] Bao G S, Suetsugu K, Wang H S, *et al.* Effects of the hemiparasitic plant *Pedicularis kansuensis* on plant community structure in a degraded grassland. *Ecological Research*, 2015, 30(3): 507–515.
- [26] Bao G S, Song M L, Wang Y Q, *et al.* Effects of parasitism by a root hemiparasite on mutualistic relationship between host grasses and their *Epichloë* endophytes. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(2): 42–51.
鲍根生, 宋梅玲, 王玉琴, 等. 甘肃马先蒿寄生对禾草内生真菌共生体共生关系的影响. *草业学报*, 2020, 29(2): 42–51.
- [27] Rimer S, Cameron D D, Wacker R, *et al.* An anatomical study of the haustoria of *Rhinanthus minor* attached to roots of different hosts. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2007, 202(3): 194–200.
- [28] Bao G S, Song M L, Wang Y Q, *et al.* Interactive effects of different densities of *Pedicularis kansuensis* parasitism and *Epichloë* endophyte infection on the endogenous hormone levels and alkaloid contents of *Stipa purpurea*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(4): 147–156.
鲍根生, 宋梅玲, 王玉琴, 等. 不同密度甘肃马先蒿寄生和内生真菌互作对紫花针茅内源激素及生物碱含量的影响. *草业学报*, 2020, 29(4): 147–156.
- [29] Li C J, Nan Z B, Liu Y, *et al.* Methodology of endophyte detection of drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*). *Edible Fungi of China*, 2008, 27(suppl.): 16–19.
李春杰, 南志标, 刘勇, 等. 醉马草内生真菌检测方法的研究. *中国食用菌*, 2008, 27(suppl.): 16–19.

- [30] Yao X, Li X Z, Zhu X X, *et al.* Effects of two fungicides on *Neotyphodium* seed-borne fungal endophyte of *Festuca sinensis*. *Pratacultural Science*, 2013, 30(10): 1517–1522.
姚祥, 李秀璋, 朱小晓, 等. 两种杀菌剂对中华羊茅种传内生真菌的影响. *草业科学*, 2013, 30(10): 1517–1522.
- [31] Sui X L, Li A R, Chen Y, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi: Potential biocontrol agents against the damaging root hemiparasite *Pedicularis kansuensis*? *Mycorrhiza*, 2014, 24(3): 187–195.
- [32] Shang Z H, Yang S H, Shi J J, *et al.* Seed rain and its relationship with above-ground vegetation of degraded *Kobresia* meadows. *Journal of Plant Research*, 2013, 126: 63–72.
- [33] Bouma T, Nielsen K, Van Hal J, *et al.* Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. *Functional Ecology*, 2001, 15(3): 360–369.
- [34] Fitter A. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist*, 1987, 106(1): 61–77.
- [35] Phoenix G K, Press M C. Linking physiological traits to impacts on community structure and function: The role of root hemiparasitic Orobanchaceae (ex-Scrophulariaceae). *Journal of Ecology*, 2005, 93(1): 67–78.
- [36] Huang X Y, Guan K Y, Li A R. Biological trait and their ecological significances of parasitic plants: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(8): 1838–1844.
黄新亚, 管开云, 李爱荣. 寄生植物的生物学特性及生态学效应. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1838–1844.
- [37] Joel D M, Gressel J, Musselman L J. *Parasitic Orobanchaceae parasitic mechanisms and control strategies*. Berlin, Germany: Springer, 2013: 87–110.
- [38] Zhao Q Q, Diao P F, Liao J, *et al.* Research progresses in molecular communication between parasitic plants and hosts. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54(4): 519–527.
赵琦琪, 刁鹏飞, 廖坚, 等. 寄生植物和寄主间的分子交流研究进展. *植物生理学报*, 2018, 54(4): 519–527.
- [39] Wang L Q, Zhang B J, Tang N. Effects of nitrogen deficiency on the photosynthetic characteristics of wheat. *Hubei Agricultural Sciences*, 2014, 53(8): 1758–1761.
王履清, 张边江, 唐宁. 氮素匮乏对小麦光合特性的影响. *湖北农业科学*, 2014, 53(8): 1758–1761.
- [40] Chen Y, Guan K Y, Li A R, *et al.* Effects of nitrogen and phosphorus supply on root morphology of two *Pedicularis* species. *Plant Diversity and Resources*, 2014, 36(1): 56–64.
陈燕, 管开云, 李爱荣, 等. 氮磷供给对两种马先蒿根系形态建成的影响. *植物分类与资源学报*, 2014, 36(1): 56–64.
- [41] Tian Y Q, Sui X L, Zhang T, *et al.* Effects of soil nitrogen heterogeneity and parasitism by *Pedicularis* species on growth and root spatial distribution of *Polypogon monspeliensis*. *Guihaia*, 2020, 40(12): 1838–1848.
田玉清, 隋晓琳, 张婷, 等. 土壤氮素异质性分布和马先蒿寄生对长芒棒头草生长发育及根系分布的影响. *广西植物*, 2020, 40(12): 1838–1848.
- [42] Yang T X, Du Y H, Liu G K, *et al.* Effect of parasitic *Cistanche tubulosa* on photosynthesis characteristic and growth of annual *Tamarix chinensis*. *Modern Chinese Medicine*, 2015, 17(4): 375–378, 386.
杨太新, 杜艳华, 刘国库, 等. 管花肉苁蓉寄生对一年生怪柳光合特性及生长的影响. *中国现代中药*, 2015, 17(4): 375–378, 386.
- [43] Li D D, Tian M Y, Cai J, *et al.* Effects of low nitrogen supply on relationships between photosynthesis and nitrogen status at different leaf position in wheat seedlings. *Plant Growth Regulation*, 2013, 70: 257–263.
- [44] Mei L L, Yang X, Cao H B, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi alter plant and soil C:N:P stoichiometries under warming and nitrogen input in a semiarid meadow of China. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2019, 16(3): 397.
- [45] Trachsel S, Kaeppler S M, Brown K M, *et al.* Maize root growth angles become steeper under low N conditions. *Field Crops Research*, 2013, 140: 18–31.
- [46] Gealy D R, Moldenhauer K A K, Duke S. Root distribution and potential interactions between allelopathic rice, sprangle top (*Leptochloa* spp.), and barnyardgrass (*Echinochloa crusgalli*) based on ¹³C isotope discrimination analysis. *Journal of Chemical Ecology*, 2013, 39(2): 186–203.
- [47] Neumann U, Vian B, Weber H C, *et al.* Interface between haustoria of parasitic members of the Scrophulariaceae and their hosts: A histochemical and immunocytochemical approach. *Protoplasma*, 1999, 207: 84–97.
- [48] Watling J R, Press M C. Impacts of infection by parasitic angiosperms on host photosynthesis. *Plant Biology*, 2001, 3(3):

244—250.

- [49] Du H, Li Y P, Cheng W, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant roots and soil microenvironment under cadmium stress. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2022, 34(5): 1039—1048.
杜红, 李玉鹏, 程文, 等. 丛枝菌根真菌改善镉胁迫下植物根系和土壤微环境的效应. *浙江农业学报*, 2022, 34(5): 1039—1048.
- [50] Jabborova D, Annapurna K, Al-Sadi A M, *et al.* Biochar and arbuscular mycorrhizal fungi mediated enhanced drought tolerance in okra (*Abelmoschus esculentus*) plant growth, root morphological traits and physiological properties. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2021, 28(10): 5490—5499.
- [51] Li Q, Duan W Y, Li X, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and root morphology of *Acer truncatum*. *Journal of Northwest Agriculture & Forestry University (Natural Science Edition)*, 2024, 52(1): 79—86.
李晴, 段文艳, 李鑫, 等. 丛枝菌根真菌对元宝枫生长及其根系形态的影响. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2024, 52(1): 79—86.
- [52] Wu J D, Chen Q, Liu X X, *et al.* Preliminary study on mechanisms of growth promotion in rice colonized by *Piriformospora indica*. *Chinese Journal of Rice Science*, 2015, 29(2): 200—207.
吴金丹, 陈乾, 刘晓曦, 等. 印度梨形孢对水稻的促生作用及其机理的初探. *中国水稻学*, 2015, 29(2): 200—207.
- [53] Yuan Z L. Study on the growth and physiological effects of a broad-spectrum endophytic fungal strain B3 on rice. Nanjing: Nanjing Normal University, 2005.
袁志林. 一株广谱内生真菌B3对水稻生长及生理影响研究. 南京: 南京师范大学, 2005.
- [54] Guo X W, Li K, Guo Y S, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) strains on growth and root exudation characteristics of grapevine. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2009, 40(4): 392—395.
郭修武, 李坤, 郭印山, 等. 丛枝菌根真菌对连作土壤中葡萄生长及根系分泌特性的影响. *沈阳农业大学学报*, 2009, 40(4): 392—395.
- [55] Berta G, Fusconi A, Trotta A. VA mycorrhizal infection and the morphology and function of root systems. *Environmental and Experimental Botany*, 1993, 33(1): 159—173.
- [56] Zangaro W, Nishidate F R, Camargo F R S, *et al.* Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedlings growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 2005, 21(5): 529—540.
- [57] Ma J F, Xin M, Xu C C, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen addition on nitrogen uptake of rice genotypes with different root morphologies. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(7): 728—737.
马炬峰, 辛敏, 徐陈超, 等. 丛枝菌根真菌与氮添加对不同根形态基因型水稻氮吸收的影响. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 728—737.
- [58] Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, *et al.* Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 2018, 555: 94—97.
- [59] Sun C Y, Zeng Y H, Ma J Q, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on *Artemisia annua* L. growth and chemical composition of root exudates. *Journal of Tropical Crops*, 2020, 41(9): 1831—1837.
孙晨瑜, 曾燕红, 马俊卿, 等. 丛枝菌根真菌对黄花蒿生长和根系分泌物化学组成的影响. *热带作物学报*, 2020, 41(9): 1831—1837.
- [60] Těšitel J, Těšitelová T, Fisher J P, *et al.* Integrating ecology and physiology of root hemiparasitic interaction: Interactive effects of abiotic resources shape the interplay between parasitism and autotrophy. *New Phytologist*, 2015, 205(1): 350—360.
- [61] Hou W P, Wang J F, Christensen M J, *et al.* Metabolomics insights into the mechanism by which *Epichloë gansuensis* endophyte increased *Achnatherum inebrians* tolerance to low nitrogen stress. *Plant and Soil*, 2021, 463: 487—508.
- [62] Zhou F, Gao Y B, Ma W J. Effects of phosphorus deficiency on growth of perennial ryegrass-fungal endophyte symbiont and phenolic content in root. *Plant Physiology Communications*, 2003, 39(4): 321—324.
周芳, 高玉葆, 马文江. 缺磷对黑麦草—内生真菌共生体生长和根中酚含量的影响. *植物生理学通讯*, 2003, 39(4): 321—324.
- [63] Zhang P, Meng S Y, Bao G S, *et al.* Effect of *Epichloë* endophyte on the growth and carbon allocation of its host plant *Stipa purpurea* under hemiparasitic root stress. *Microorganisms*, 2023, 11(11): 2761.
- [64] Korell L, Sandner T, Matthies D, *et al.* Effects of drought and N level on the interactions of the root hemiparasite *Rhinanthus*

- alectorolophus* with a combination of three host species. *Plant Biology*, 2020, 22: 84–92.
- [65] Chen Z J, Jin Y Y, Yao X, *et al.* Gene analysis reveals that leaf litter from *Epichloë* endophyte-infected perennial ryegrass alters diversity and abundance of soil microbes involved in nitrification and denitrification. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 154(1): 108123.
- [66] Yang B, Ma H Y, Wang X M, *et al.* Improvement of nitrogen accumulation and metabolism in rice (*Oryza sativa* L.) by the endophyte *Phomopsis liquidambari*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 82: 172–182.
- [67] Wei Y Q, Chen J X, Zheng Y L, *et al.* Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in *Cycas panzhihuaensis* at different tree ages in Dry Hot Valley. *Journal of Northwest Forestry University*, 2022, 37(4): 203–209.
魏玉倩, 陈健鑫, 郑艳玲, 等. 干热河谷不同树龄攀枝花苏铁丛枝菌根真菌多样性研究. *西北林学院学报*, 2022, 37(4): 203–209.
- [68] Liu H, Yao T, Li J H, *et al.* Effect of various arbuscular mycorrhizal fungi on growth of tomato. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2017, 52(4): 75–81.
刘欢, 姚拓, 李建宏, 等. 丛枝菌根真菌对番茄生长的影响. *甘肃农业大学学报*, 2017, 52(4): 75–81.