

DOI: 10.5846/stxb201211061548

荆元芳, 吴连杰, 马传洋, 任安芝, 高玉葆. 不同浓度和形态磷处理下内生真菌感染对高羊茅的影响. 生态学报, 2014, 34(13): 3576-3583.

Jing Y F, Wu L J, Ma C Y, Ren A Z, Gao Y B. Effects of endophyte infection on tall fescue in different phosphorus levels and forms. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(13): 3576-3583.

## 不同浓度和形态磷处理下内生真菌感染 对高羊茅的影响

荆元芳, 吴连杰, 马传洋, 任安芝, 高玉葆\*

(南开大学生命科学学院, 天津 300071)

**摘要:** 以感染内生真菌(endophyte-infected, EI)和不感染内生真菌(endophyte-free, EF)的高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.)为材料,在温室沙培条件下研究内生真菌对高羊茅适应缺磷及利用不同形态磷肥的影响。结果表明,1)缺磷条件下,高羊茅 EI 和 EF 植株生长差异不显著;正常供磷条件下,高羊茅 EI 植株拥有更多分蘖数和绿叶数。说明正常供磷条件下内生真菌改善了宿主高羊茅的生长。2)与水溶性磷相比,高羊茅根有机酸和酸性磷酸酶(acid phosphatase, APase)活性在难溶性磷条件下显著增加,而根总酚含量无显著变化。在水溶性磷条件下,高羊茅 EI 植株根总酚含量显著高于 EF 植株,此时 EI 植株比 EF 植株拥有更多分蘖数和绿叶数,说明在水溶性磷条件下内生真菌对宿主地上部生长具有一定贡献。在难溶性磷条件下,虽然高羊茅 EI 植株根总酚含量仍然高于 EF 植株,但同时 EI 植株根有机酸含量显著低于 EF 植株,因此内生真菌感染只是增大了宿主植物的根冠比,而对分蘖数和绿叶数等无显著影响,说明内生真菌对宿主利用难溶性磷贡献不大。可见,内生真菌对宿主植物的生长在水溶性磷条件下更有利。

**关键词:** 高羊茅; 内生真菌; 磷浓度; 磷形态

## Effects of endophyte infection on tall fescue in different phosphorus levels and forms

JING Yuanfang, WU Lianjie, MA Chuanyang, REN Anzhi, GAO Yubao\*

College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China

**Abstract:** Phosphorus (P) is one of the essential nutrient elements for plant growth and development, but the effective phosphorus in the soil is often low. Many studies showed that mycorrhizal fungi could improve the ability of the host plants in using sparingly soluble phosphate fertilizer. Similar to mycorrhizal fungi, endophytes are symbiotic with plants to some extent. Cool-season grasses and fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum* are reported to be mutualistic symbions. But reports on endophyte-related responses of grasses to P nutrition, particularly to P forms are limited. In this paper, endophyte-infected (EI) and endophyte-free (EF) tall fescue were used as materials and their ecophysiological response to different P levels and P forms were compared.

The experiment was carried out in the greenhouse on the campus of Nankai University. There were three phosphate fertilizer treatments, i.e. application of sparingly soluble phosphorus [ $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ] fertilizer, water-soluble phosphorus [ $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ ] fertilizer and no addition of phosphorus fertilizer. Each treatment consisted of 5 pots of EI and 5 pots of EF tall fescue plants. In addition, N, P, and K fertilizer were applied with 300, 100, and 150mg/kg, respectively. At the end of the experiment, we noted the number of tillers and leaves, and measured the dry weight of the shoot and the root. Besides, we detected the content of total phenol and organic acid as well as the activity of acid phosphatase (Apase).

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目(31270463); 国家基础学科人才培养基金(J1103503)

**收稿日期:** 2012-11-06; **网络出版日期:** 2014-02-25

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ybgao@mail.nankai.edu.cn

When no P fertilizer was added, there was no significant difference in growth between EI and EF plants, and EI plants tended to perform worse than EF plants. When normal P fertilizer was supplied, EI plants had more tillers and leaves than EF plants, which may partly prove the viewpoint that the beneficial effect of endophyte infections usually occurs in high soil nutrients conditions.

As for the responses to different phosphorus forms, we found that the root organic acid content and the acid phosphatase activity were significantly higher in the sparingly-soluble P conditions than in the water-soluble P conditions, while total phenol content of the root was similar between the two treatments. In the water-soluble P conditions, EI plants had both higher content of total phenol and more tillers, and leaves than EF plants, which indicated that the endophyte had certain contributions to shoot growth of the host plants. In the sparingly-soluble P conditions, EI roots had higher content of total phenol but lower content of organic acids than EF plants; meanwhile, endophyte infection just increased the root-shoot ratio of the host plants. This indicated that endophyte infection contributed little to the host plants in using sparingly-soluble P. Since we did not determine the root morphology of the experimental tall fescue, we could not rule out the possibility of endophyte infection changing the root morphology of tall fescue without changing the root biomass, which needs further study. Besides, whether endophyte infection is beneficial to the host plant in the P-deficient condition depends on the host plant species or varieties. In a word, our experiment indicated that endophyte infection was more beneficial to host growth when water-soluble P was supplied.

**Key Words:** tall fescue; endophyte; phosphorus level; phosphorus form

磷是植物生长发育所必需的营养元素之一。但是我国土壤全磷含量很低,有效磷含量更少,仅约占全磷的 1%,施入土壤中的磷肥一般得不到有效利用,其利用效率只有 10%—25%,其余均转化为植物难以吸收利用的难溶性磷,为此邹茗<sup>[1]</sup>提出,提高磷肥有效性有两条途径,一是减少水溶性磷肥的固定,二是促进难溶性磷肥的溶解。

据报道,菌根对宿主植物利用难溶性磷肥具有促进作用<sup>[2]</sup>。丛枝菌根能帮助植物有效利用土壤中难溶态磷如 Ca-P、Al-P,或者矿化有机磷<sup>[3]</sup>,从而促进宿主植物对难溶态磷的吸收和利用。菌根改善植物磷素营养的机理包括以下几个方面:一是通过菌丝扩大植物根系的吸收面积;二是改善根际微环境(包括分泌质子和有机酸以降低土壤 pH 值,以及分泌磷酸酶,改变土壤难溶态磷的形态和化学有效性,或刺激土壤微生物分泌有机酸,促进植物对难溶性磷的活化利用);三是促进磷元素在植物体内运输<sup>[4]</sup>。

与菌根真菌类似,内生真菌(Endophytic fungi)也是与植物共生的一类真菌,只不过内生真菌通常存在于植物地上部分。Azevedo<sup>[5]</sup>认为内生真菌很可能是植物体中的磷库,内生真菌的菌丝也可积累无机磷,这一点和菌根真菌相似。另外,周芳等<sup>[6]</sup>和 Ren 等<sup>[7]</sup>在黑麦草的研究中也发现,在缺磷条件下,内生真菌感染有助于宿主植物的生长,那么,内生真

菌感染对宿主植物的这一有益影响是否具有普遍性?如果有,其原因是否也是因为内生真菌感染导致宿主根系的吸收能力改变?或者是与内生真菌感染改变了宿主根际环境有关呢?目前的相关研究很少<sup>[8]</sup>。本文选取高羊茅为材料,探讨了沙培条件下内生真菌感染对宿主植物利用不同浓度和形态磷肥的影响,从而为更加合理的利用禾草-内生真菌共生体提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

本实验材料采用高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.),品种名为 Kentucky-31,与内生真菌 *N.coenophialum* 构成共生关系。其种子由 Keith Clay 教授赠送,留存于南开大学网室(本次实验所用的高羊茅于 2011 年 9 月在南开大学网室中采集)。

### 1.2 实验方法

采用两因素随机区组实验设计,因素之一为内生真菌感染情况,分为 EI 和 EF 两个水平;因素之二为磷肥,分为难溶性磷肥( $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ )、水溶性磷肥( $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ )和不施磷肥,每个处理 5 个重复。

播种前,用蒸馏水冲洗待用的沙子数次直至电导率接近于 0。采用(直径 23 cm,高 25 cm)白色塑料盆,每盆称重装入洗过的细沙 5 kg。分别将两种

磷肥粉末与每盆沙子充分混和,施磷量为 50 mg/kg,即每盆施磷 250 mg,同时保证氮肥 (150 mg/kg) 和钾肥 (75 mg/kg) 供给充足,即每盆施 375 mg,即 6.321 g  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  和 0.716 g KCl。

本实验于南开大学温室中进行,2011 年 12 月 13 日于每盆沙土中播种 50 粒内生真菌感染和非感染的高羊茅种子,待发芽后定株到 43 株。实验中期追肥 1 次,与初始用量相同,即本实验施肥总量为 N 300 mg/kg, P 100 mg/kg, K 150 mg/kg。

### 1.3 指标的测定

#### 1.3.1 生长指标

2012 年 4 月 4 日测定植株分蘖数和绿叶数;将地上和地下分开收获,用自来水冲洗干净,于烘箱中 70 °C 烘 24 h 后称地上干重、地下干重,并计算总干重、根冠比和分蘖重。

#### 1.3.2 生理指标

酸性磷酸酶 (APase) 活性测定参考 Mclanchlan<sup>[9]</sup>

的方法;总酚含量测定参照 Malinowski 等<sup>[10]</sup>的方法;有机酸总量测定参考肖志红等<sup>[11]</sup>。

### 1.4 数据的统计分析

采用 IBM SPSS Statistics 19 统计分析软件和 Excel 2010 绘图。

## 2 实验结果

### 2.1 不同浓度磷处理下内生真菌感染对高羊茅的影响

#### 2.1.1 分蘖数和绿叶数

内生真菌感染和磷浓度对高羊茅分蘖数和绿叶数均有显著影响,具体表现在缺磷条件下,高羊茅 EI (染菌) 和 EF (不染菌) 植株分蘖数和绿叶数均无显著差异 ( $P>0.05$ );正常供磷条件下,高羊茅 EI 植株分蘖数和绿叶数显著高于 EF 植株 ( $P<0.05$ )。无论内生真菌感染与否,缺磷导致高羊茅植株分蘖数和绿叶数显著减少 ( $P<0.01$ , 表 1, 图 1)。

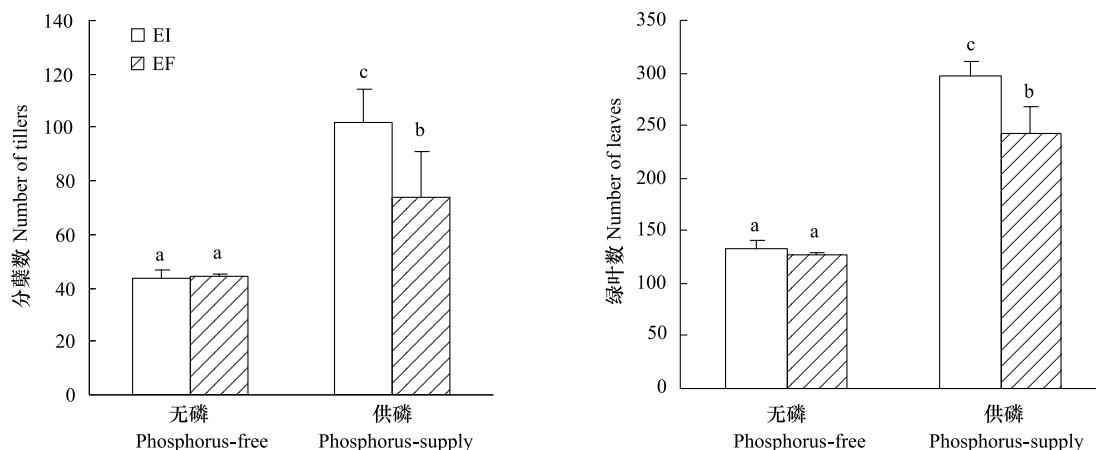


图 1 不同磷浓度条件下内生真菌感染对高羊茅分蘖数和绿叶数的影响

Fig.1 Effects of endophyte on the number of tillers and leaves of tall fescue in different phosphorus levels

EI, EF 分别表示感染内生真菌和不感染内生真菌

表 1 内生真菌和磷浓度对高羊茅生长影响的方差分析

Table 1 Analysis of variance summary of endophyte and phosphorus level effects on the growth of tall fescue

| 变量<br>Variable               | 内生真菌 (E)<br>Endophyte |     | 磷浓度 (PL)<br>Phosphorus level |     | 内生真菌×磷浓度<br>E×PL |     |
|------------------------------|-----------------------|-----|------------------------------|-----|------------------|-----|
|                              | F                     | Sig | F                            | Sig | F                | Sig |
| 分蘖数 Number of tillers        | 8.667                 | * * | 89.81                        | * * | 9.181            | * * |
| 绿叶数 Number of leaves         | 17.57                 | * * | 374.5                        | * * | 11.46            | * * |
| 地下干重 Root dry weight         | 2.313                 | NS  | 39.33                        | * * | 0.538            | NS  |
| 地上干重 Above-ground dry weight | 0.178                 | NS  | 257.2                        | * * | 0.154            | NS  |
| 总干重 Total dry weight         | 0.910                 | NS  | 176.6                        | * * | 0.341            | NS  |
| 根冠比 Root-shoot ratio         | 3.028                 | NS  | 52.81                        | * * | 0.021            | NS  |

\*, \* \* 分别表示  $P<0.05, 0.01$ , NS 表示差异不显著

### 2.1.2 生物量分配

无论内生真菌感染与否,缺磷导致高羊茅生物量显著下降,根冠比显著增加( $P<0.01$ ,表 1);无论

是缺磷还是正常供磷,内生真菌对高羊茅生物量均无显著影响( $P>0.05$ ,表 2)。

表 2 不同磷浓度下内生真菌感染对高羊茅生物量分配的影响

Table 2 Effects of endophyte infection on biomass distribution of tall fescue in different phosphorus levels

| 处理<br>Treatment         |    | 地下干重/g<br>Root dry weight | 地上干重/g<br>Above-ground dry weight | 总干重/g<br>Total dry weight | 根冠比<br>Root-shoot ratio |
|-------------------------|----|---------------------------|-----------------------------------|---------------------------|-------------------------|
| 无磷<br>Phosphorus-free   | EI | 4.906±1.022a              | 8.681±1.111a                      | 13.59±2.038a              | 0.563±0.068b            |
|                         | EF | 5.363±0.957a              | 8.706±1.178a                      | 14.07±2.075a              | 0.614±0.057b            |
| 供磷<br>Phosphorus-supply | EI | 8.123±0.842b              | 22.040±2.957b                     | 30.16±3.672b              | 0.370±0.027a            |
|                         | EF | 9.433±1.851b              | 22.730±1.699b                     | 32.17±3.322b              | 0.413±0.076a            |

同一列数字无相同字母则差异达 5% 的显著水平

### 2.2 不同形态磷处理下内生真菌感染对高羊茅的影响

#### 2.2.1 分蘖数、绿叶数和分蘖重

内生真菌对高羊茅分蘖数、分蘖重及绿叶数均有显著影响( $P<0.01$ ,表 3)。在水溶性磷条件下,高

羊茅 EI 植株分蘖数和绿叶数显著多于 EF 植株,分蘖重显著低于 EF 植株;在难溶性磷处理下,EI 植株分蘖数和绿叶数虽有高于 EF 植株的趋势,但差异不显著( $P>0.05$ ,图 2)。

表 3 内生真菌和磷形态对高羊茅生长影响的方差分析

Table 3 Analysis of variance summary of endophyte and phosphorus form effects on the growth of tall fescue

| 变量<br>Variable                     | 内生真菌(E)<br>Endophyte |     | 磷形态(PF)<br>Phosphorus form |     | 内生真菌×磷形态<br>E×PF |     |
|------------------------------------|----------------------|-----|----------------------------|-----|------------------|-----|
|                                    | F                    | Sig | F                          | Sig | F                | Sig |
| 分蘖数 Number of tillers              | 12.92                | * * | 0.174                      | NS  | 0.751            | NS  |
| 分蘖重 Average tiller dry weight      | 8.896                | * * | 6.730                      | *   | 3.110            | NS  |
| 绿叶数 Number of leaves               | 9.113                | * * | 1.119                      | NS  | 2.871            | NS  |
| 地下干重 Root dry weight               | 0.086                | NS  | 0.136                      | NS  | 5.829            | *   |
| 地上干重 Above-ground dry weight       | 0.165                | NS  | 52.791                     | * * | 0.135            | NS  |
| 总干重 Total dry weight               | 0.019                | NS  | 26.257                     | * * | 1.907            | NS  |
| 根冠比 Root-shoot ratio               | 1.258                | NS  | 25.097                     | * * | 6.615            | *   |
| 总酚 Total phenol                    | 6.335                | *   | 0.023                      | NS  | 0.037            | NS  |
| 有机酸 Organic acid                   | 16.19                | * * | 86.81                      | * * | 24.84            | * * |
| APase 活性 Acid phosphatase activity | 0.968                | NS  | 15.334                     | * * | 0.053            | NS  |

\*, \* \* 分别表示  $P<0.05$ ,  $P<0.01$ , NS 表示差异不显著

#### 2.2.2 生物量分配

在水溶性磷条件下,虽然高羊茅 EI 植株拥有更多分蘖数,由于其分蘖重显著小于 EF 植株,因此在水溶性磷条件下,内生真菌对高羊茅生物量无显著影响( $P>0.05$ ,表 4);在难溶性磷条件下,高羊茅 EF

植株根冠比变化不大,而 EI 植株根冠比显著增加,从而使得 EI 植株根冠比显著高于 EF 植株( $P<0.01$ )。不考虑内生真菌感染情况,难溶性磷导致高羊茅地上部干重和总干重低于水溶性磷,而根冠比高于水溶性磷。

表 4 不同形态磷肥处理下内生真菌感染对高羊茅干重和根冠比的影响

Table 4 Effects of endophyte infection on biomass distribution of tall fescue in different phosphorus forms

| 处理<br>Treatment           |     | 地下干重/g<br>Root dry weight | 地上干重/g<br>Above-ground dry weight | 总干重/g<br>Total dry weight | 根冠比<br>Root-shoot ratio |
|---------------------------|-----|---------------------------|-----------------------------------|---------------------------|-------------------------|
| 水溶性磷<br>Water-soluble P   | EI  | 8.123±0.842a              | 22.037±2.957b                     | 30.160±3.672b             | 0.370±0.027a            |
|                           | EF  | 9.433±1.958a              | 22.733±1.699b                     | 32.166±3.322b             | 0.413±0.070ab           |
| 难溶性磷<br>Sparingly-soluble | EI  | 9.386±1.025a              | 15.838±1.140a                     | 25.224±1.298a             | 0.596±0.085c            |
|                           | PEF | 7.715±1.424a              | 15.872±1.796a                     | 23.587±2.930a             | 0.486±0.069b            |

同一列数字无相同字母则差异达 5% 的显著水平

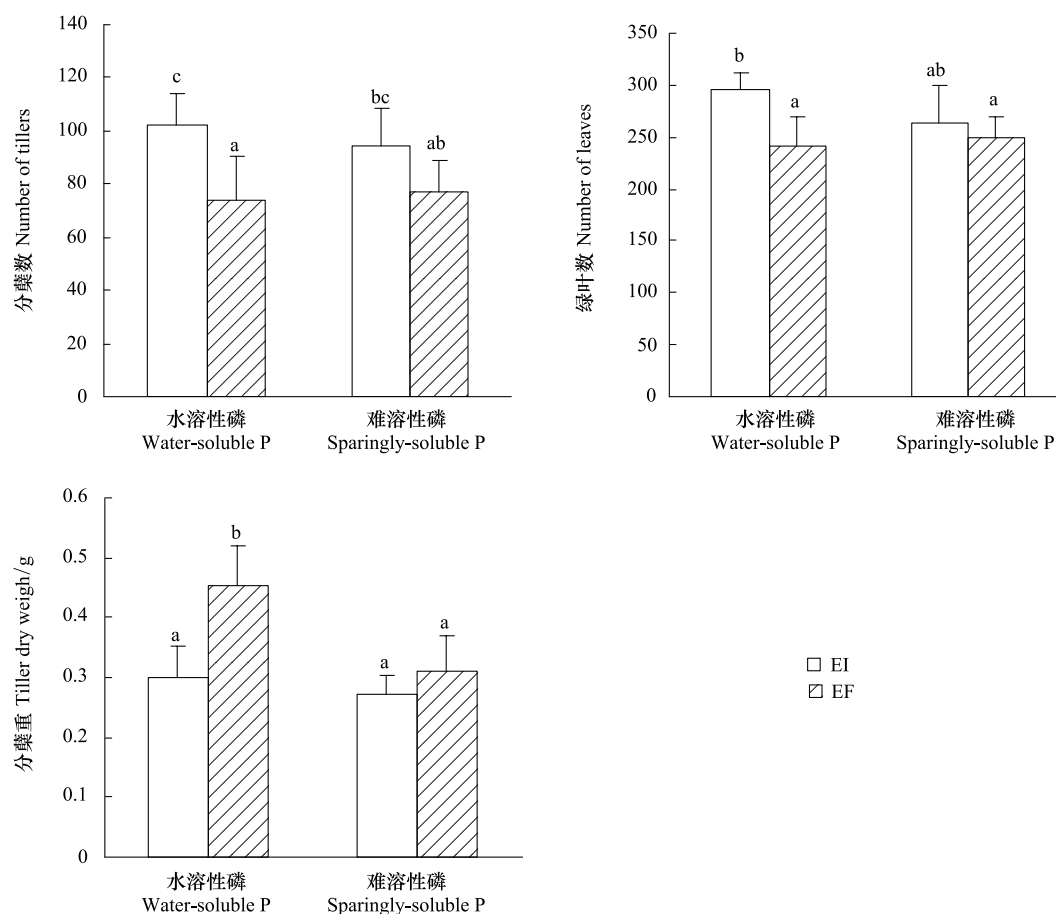


图2 不同形态磷条件下内生真菌感染对高羊茅分蘖数、绿叶数和分蘖重的影响

Fig.2 Effects of endophyte on the number of tillers, leaves and average tiller dry weight of tall fescue in different P forms

EI, EF 分别表示感染内生真菌和不感染内生真菌

### 2.2.3 根总酚含量、有机酸含量和酸性磷酸酶 (APase) 活性

内生真菌感染对高羊茅根总酚和有机酸含量均有显著影响。对于总酚, EI 植株根总酚含量显著高于 EF 植株 ( $P < 0.05$ , 图 3), 而磷形态对根总酚含量无显著影响 ( $P > 0.05$ , 表 3)。对于有机酸, 在水溶性磷条件下, 高羊茅 EI 与 EF 植株根有机酸含量无显著差异; 在难溶性磷条件下, 高羊茅 EI 植株根有机酸含量显著低于 EF 植株 ( $P < 0.05$ , 图 3)。对于 APase 活性, 在不同形态磷肥处理中, 高羊茅 EI 植株根 APase 活性均有高于 EF 植株的趋势, 但未达到显著水平 ( $P > 0.05$ , 图 3)。磷形态对 APase 活性具有显著影响, 无论内生真菌感染与否, 水溶性磷条件下高羊茅根中 APase 活性显著低于难溶性磷 ( $P < 0.01$ )。

## 3 讨论与分析

### 3.1 不同浓度磷处理下内生真菌感染对宿主植物生长的影响

很多研究表明, 内生真菌对高羊茅的营养生长有一定促进作用。例如, Clay<sup>[12]</sup> 和 De Battista<sup>[13]</sup> 等人研究发现经过 14 周生长, 高羊茅 EI 植株分蘖数和生物量均显著高于 EF 植株。然而, 越来越多的研究发现, 内生真菌感染对宿主植物生长的影响依赖于土壤养分含量, 在低养分下内生真菌对宿主植物的有利性很小或为负, 随养分含量增加有利性增大。例如, 对高羊茅<sup>[14]</sup> 和草地羊茅<sup>[15]</sup> 的研究发现, 与 EF 植株相比, EI 植株在高养分条件下生长更好, 而在低养分条件下生长较差, 推测是因为内生真菌与宿主竞争消耗养分或光合产物。Cheplick 等<sup>[16]</sup> 对黑麦草的研究发现, 内生真菌导致宿主植物生长付出一

定代价,这种代价在贫瘠环境中更明显。而且,内生真菌的影响与宿主基因型及内生真菌种类有关。任安芝等<sup>[17]</sup>对羽茅的研究也发现,内生真菌对羽茅的有益贡献在充足水分高养分条件下最大,而在低养

分条件下有所减小;在养分胁迫条件下,EF 植株分配更多的养分用于光合,而 EI 植株则更侧重于防御。

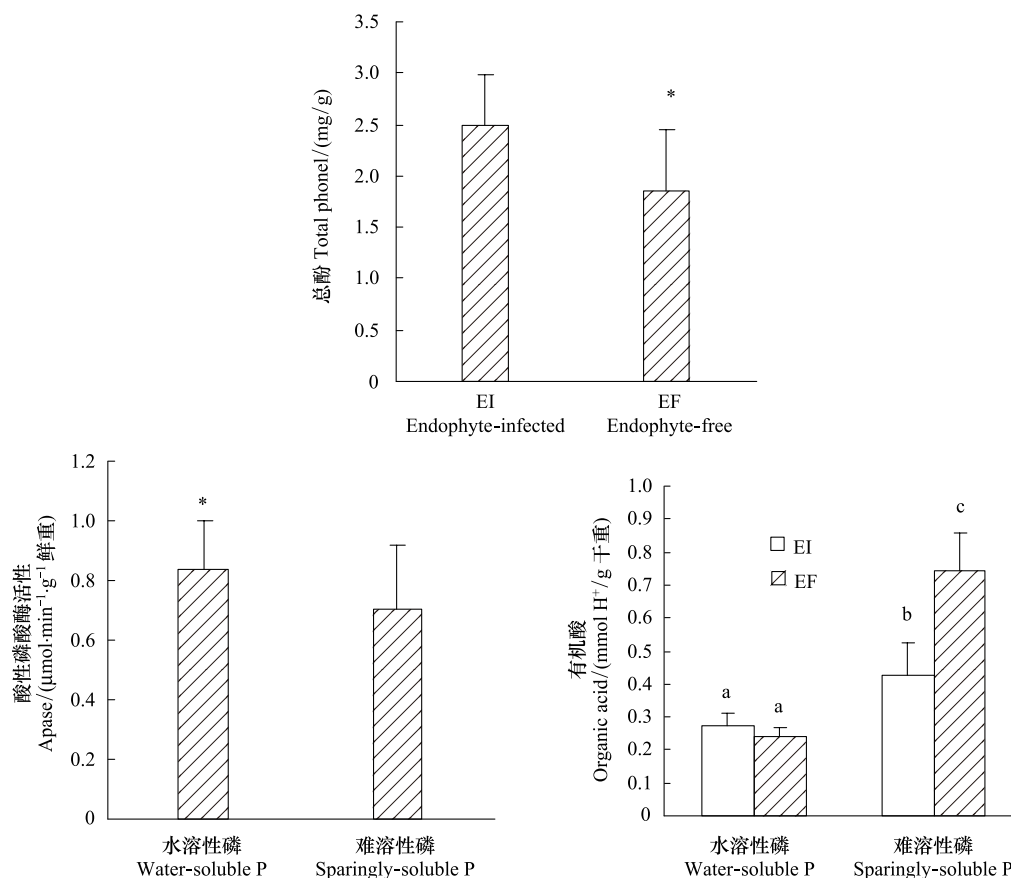


图3 不同形态磷条件下内生真菌感染对高羊茅根部总酚含量、有机酸含量和酸性磷酸酶活性的影响

Fig.3 Effects of endophyte on total phenol, organic acid content and acid phosphatase activity of tall fescue in different P forms

EI, EF 分别表示感染内生真菌和不感染内生真菌

其中,关于内生真菌感染对宿主氮素利用方面影响的研究较多。Belesky 等<sup>[18]</sup>和 Newman 等<sup>[19]</sup>研究发现,与低氮相比,在高氮水平下高羊茅 EI 植株生长显著优于 EF 植株。而关于磷素的研究比较少,以黑麦草<sup>[6-7]</sup>和羽茅<sup>[20]</sup>为材料的研究发现,在磷缺磷胁迫下,内生真菌对宿主植物生长更有利。相反,本实验发现,缺磷条件下,高羊茅 EI 和 EF 植株生长(绿叶数、分蘖数和生物量)差异不显著, EI 植株甚至比 EF 植株表现略差一些;而正常供磷条件下,高羊茅 EI 植株生长显著优于 EF 植株。这进一步证明了随着土壤养分含量增加,内生真菌对宿主植物的有利性增大的观点。

### 3.2 不同形态磷处理下内生真菌感染对宿主植物生长及生理的影响

不同形态磷处理下内生真菌感染对高羊茅的影响体现在生长和生理两个方面。

在生长方面, Belesky 等<sup>[21]</sup>对高羊茅的研究发现,在水溶性磷( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ )供给下,与 EF 植株相比, EI 植株地上和地下生物量分别增加 11%和 13%,但根冠比无显著变化。之后, Malinowski 等<sup>[8]</sup>对同一基因型高羊茅供给难溶性磷(磷矿粉)发现, EI 植株地下生物量增加 10%,地上生物量和根冠比无显著变化。本实验也发现,在水溶性磷处理下,高羊茅 EI 植株比 EF 植株拥有更多分蘖数和绿叶数,对生物量

无显著影响;而在难溶性磷处理下,内生真菌感染只是增加了宿主植物根冠比,对分蘖数和绿叶数等无显著( $P>0.05$ )影响。由此可见,内生真菌对宿主高羊茅生长在水溶性磷条件下更有利。

在生理方面,关于磷形态对植物影响的研究主要集中在总酚、有机酸和 APase 活性等方面。首先,酚类物质是重要的植物次生代谢物之一,该类物质含量的增加不仅有助于植物对食草动物的阻食和对逆境的适应<sup>[22]</sup>,而且这些化合物通过结合可溶性 Al、Fe 和 Mn,将  $\text{PO}_4^{3-}$  从难溶性磷中释放出来,增加土壤中可溶性磷含量,以提高植物对磷的吸收。据报道,感染内生真菌的禾草比不感染植株含有更多酚类化合物<sup>[6,9,23]</sup>。本研究发现,高羊茅 EI 植株根总酚含量显著高于 EF 植株( $P<0.05$ ),而磷形态对根总酚含量无显著影响( $P>0.05$ )。这说明内生真菌感染确实能使宿主高羊茅体内总酚含量增加,进而促进宿主植物磷利用效率。染菌禾草和不染菌禾草在酚类含量上的差异,说明酚类是禾草、内生真菌维持共生关系的长期策略之一,且可能与防御有关<sup>[24]</sup>。其次,有机酸在溶解、活化土壤中难溶性磷酸盐方面发挥重要作用,这些小分子量有机酸与 Fe、Al、Ca 等离子有较强的螯合能力,通过与难溶性磷中的磷酸根离子进行阴离子交换或竞争吸附反应,将磷从 Fe-P、Al-P 和 Ca-P 及其他固定态磷中释放或者置换出来,提高植物对磷的吸收利用能力<sup>[25-26]</sup>。此外,APase 活性增加也是植物对缺磷的一种适应性反应<sup>[27]</sup>。据报道,与不接种菌根和接种菌根且施水溶性磷肥的土壤相比,接种丛枝菌根且施难溶性磷矿粉的土壤 APase 活性显著增加;菌根感染率增高使枳苗根系分泌 APase 活性增强,进而使植株磷含量增加<sup>[28]</sup>。任安芝<sup>[7]</sup>等也发现在缺磷条件下,内生真菌感染导致黑麦草叶片 APase 活性显著增加。本实验发现,在难溶性磷条件下高羊茅根有机酸和 APase 活性显著增加( $P<0.05$ ),但 EI 植株根有机酸含量显著低于 EF 植株( $P<0.05$ );无论水溶性磷或难溶性磷处理,内生真菌对 APase 活性均无显著影响。说明有机酸和 APase 对活化和吸收难溶性磷确实有一定作用,但内生真菌对促进难溶性磷活化作用不大。

总之,在缺磷条件下内生真菌对宿主植物是否有利与宿主植物的种或品种有关,本研究中内生真

菌感染对高羊茅的有益影响出现在正常供水溶性磷条件下,此时,内生真菌感染显著提高了宿主根总酚含量,但对根系生物量、有机酸和 APase 活性无显著影响;而在难溶性磷条件下,虽然高羊茅 EI 植株根总酚含量仍然高于 EF 植株,但同时 EI 植株根有机酸含量显著低于 EF 植株,因此内生真菌感染对宿主利用难溶性磷贡献不大,当然,因未对根系形态进行测定,因此不能排除内生真菌感染在没有导致根生物量变化的同时却改变了宿主根系的形态,而这一点还有待于进一步研究。

## References:

- [1] Zou M. Influence of form changing of the phosphorus fertilizer in the soil on phosphate fertilizer effectiveness. *Sichuan Agriculture Technology*, 2005, (6): 36-36.
- [2] Liu J F, Xia R X, Wang M Y, Wang P. Recent advances in phosphorus acquisition from non-labile sources in plants with arbuscular mycorrhizal interaction. *Subtropical Plant Science*, 2007, 36(4): 62-66.
- [3] Smith S E, Smith F A, Jakobsen I. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology*, 2003, 133(1): 16-20.
- [4] Yi S L, Wen M X, Li X P, Shi X J. Progresses in improvement of plant P nutrition by VA mycorrhizal fungi. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2004, 20(5): 164-166.
- [5] Azevedo M D, Welty R E. A study of the fungal endophyte *Acremonium coenophialum* in the roots of tall fescue seedlings. *Mycologia*, 1995, 87(3): 289-297.
- [6] 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.
- [7] Ren A Z, Gao Y B, Zhou F. Response of *Neotyphodium lolii*-infected perennial ryegrass to phosphorus deficiency. *Plant, Soil and Environment*, 2007, 53(3): 113-119.
- [8] Malinowski D P, Brauer D K and Belesky D P. The endophyte *Neotyphodium coenophialum* affects root morphology of tall fescue grown under phosphorus deficiency. *Agronomy and Crop Science*, 1999, 183(1): 53-60.
- [9] McLachlan K D. Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants (I): Assay conditions and phosphatase activity. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1980, 31(3): 429-440.
- [10] Malinowski D P, Alloush G A, Belesky D P. Evidence for chemical changes on the root surface of tall fescue in response to infection with the fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum*. *Plant and Soil*, 1998, 205(1): 1-12.

- [11] Xiao Z H, Liu H Y, Liu Y X, Wang F, Zhang Y J. Detection of organic acid content of different hawthorn varieties. *Journal of Henan Agricultural Science*, 2006, (5): 88-89.
- [12] Clay K. Effects of fungal endophytes on the seed and seedling biology of *Lolium perenne* and *Festuca arundinacea*. *Oecologia*, 1987, 73(3): 358-362.
- [13] De Battista J P, Bacon C W, Severson R, Plattner R D, Bouton J H. Indole acetic acid production by the fungal endophyte of tall fescue. *Agronomy Journal*, 1990, 82(5): 878-880.
- [14] Cheplick G P, Clay K, Marks S. Interactions between infection by endophytic fungi and nutrient limitation in the grasses *Lolium perenne* and *Festuca arundinacea*. *New Phytologist*, 1989, 111(1): 89-97.
- [15] Wali P R, Helander M, Nissinen O, Lehtonen P, Saikkonen K. Endophyte infection, nutrient status of the soil and duration of snow cover influence the performance of meadow fescue in subarctic conditions. *Grass and Forage Science*, 2008, 63(3): 324-330.
- [16] Cheplick G P. Costs of fungal endophyte infection in *Lolium perenne* genotypes from Eurasia and North Africa under extreme resource limitation. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60(2): 202-210.
- [17] Ren A Z, Li X, Han R, Yin L J, Wei M Y, Gao Y B. Benefits of a symbiotic association with endophytic fungi are subject to water and nutrient availability in *Achnatherum sibiricum*. *Plant and Soil*, 2011, 346(1/2): 363-373.
- [18] Belesky D P, Devine O J, Pallas J E Jr, Stringer W C. Photosynthetic activity of tall fescue as influenced by a fungal endophyte. *Photosynthetica*, 1987, 21: 82-87.
- [19] Newman J A, Abner M L, Dado R G, Gibson D J, Brookings A, Parsons A J. Effects of elevated CO<sub>2</sub>, nitrogen and fungal endophyte-infection on tall fescue; growth, photosynthesis, chemical composition and digestibility. *Global Change Biology*, 2003, 9(3): 425-437.
- [20] Li X, Ren A Z, Han R, Yin L J, Wei M Y, Gao Y B. Endophyte-mediated effects on the growth and physiology of *Achnatherum sibiricum* are conditional on both N and P availability. *PLoS ONE*, 2012, 7(11): e48010.
- [21] Belesky D P, Fedders J P. Tall fescue development in response to *Acremonium coenophialum* and soil acidity. *Crop Science*, 1995, 35(2): 529-533.
- [22] Lin K M, Ye F M, Lin Y, Li Q S. Research advances of phenolic functional mechanisms in soils and plants. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(5): 1130-1137.
- [23] Malinowski M, Belesky D P, Lewis G C. Abiotic stresses in endophytic grasses // Robert C, West C P, Spiers D E, eds. *Neotrophodum in Cool Season Grasses*. Blackwell, Iowa, 2005: 187-199.
- [24] Monica S T, James F W, Zhang X, Dorothy M H, Charles W B. Endophyte-mediated adjustments in host morphology and physiology and effects on host fitness traits in grasses. *Fungal Ecology*, 2012, 5(3): 322-330.
- [25] Li Y Y, Zeng Z J, Li X F, Wang Y X, Huang Q C. Mobilization of sparingly soluble phosphate by *Secale cereale* L. and its corresponded mechanisms. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, 28(4): 724-729.
- [26] Lan Z M, Lin X J, Zhang W G, Zhang H, Wu Y Q. Effect of P deficiency on the emergence of *Astragalus* L. root exudates and mobilization of sparingly soluble phosphorus. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(8): 1521-1531.
- [27] Zhou J Z, Han X R, Xi H G. Effects of phosphorus rate on root phosphatase activities of different sugar beet genotypes. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2006, 12(2): 233-239.
- [28] Tang Z Y, He S L. Research of the mechanism of mycorrhizal promoting the citrus to uptake of insoluble phosphate. *Chinese Orange*, 1991, 20(2): 7-10.

#### 参考文献:

- [1] 邹茗. 土壤中磷肥化学形态变化对磷肥有效性的影响. *四川农业科技*, 2005, (6): 36-36.
- [2] 刘进法, 夏仁学, 王明元, 王鹏. 丛枝菌根促进植物根系吸收难溶态磷的研究进展(综述). *亚热带植物科学*, 2007, 36(4): 62-66.
- [4] 易时来, 温明霞, 李学平, 石孝均. VA 菌根改善植物磷素营养的研究进展. *中国农学通报*, 2004, 20(5): 164-173.
- [6] 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.
- [11] 肖志红, 刘红彦, 刘玉霞, 王飞, 张玉军. 不同山楂品种有机酸含量的检测. *河南农业科学*, 2006, (5): 88-89.
- [26] 兰忠明, 林新坚, 张伟光, 张辉, 吴一群. 缺磷对紫云英根系分泌物产生及难溶性磷活化的影响. *中国农业科学*, 2012, 45(8): 1521-1531.
- [22] 林开敏, 叶发茂, 林艳, 李卿叁. 酚类物质对土壤和植物的作用机制研究进展. *中国生态农业学报*, 2010, 18(5): 1130-1137.
- [25] 李耀燕, 曾志军, 黎晓峰, 王永雄, 黄秋婵. 黑麦对难溶性磷酸盐的吸收及活化机制研究. *西北植物学报*, 2008, 28(4): 724-729.
- [27] 周建朝, 韩晓日, 奚红光. 磷营养水平对不同基因型甜菜根磷酸酶活性的效应. *植物营养与肥料学报*, 2006, 12(2): 233-239.
- [28] 唐振尧, 何首林. 菌根促进柑桔吸收难溶性磷肥的机理研究. *中国柑桔*, 1991, 20(2): 7-10.