



# 内生真菌种类和母本基因型对内生真菌-禾草共生体叶形状和叶面积的影响

秦天姿 任安芝\* 樊晓雯 高玉葆

南开大学生命科学学院, 天津 300071

**摘要** *Epichloë* 内生真菌感染能够影响宿主植物的生长发育, 但关于内生真菌感染对宿主植物叶形状和叶面积的研究很少。该研究以羽茅(*Achnatherum sibiricum*)为实验材料, 采用长宽系数计算和扫描测定叶面积相结合的方法探究内生真菌种类和羽茅母本基因型对羽茅-内生真菌共生体叶形状和叶面积的影响。结果表明: 内生真菌感染与否、内生真菌种类和宿主母本基因型对反映叶形状的叶校正系数、叶片长度、宽度和长宽比均无显著影响, 经计算与验证, 确定了羽茅叶片的校正系数为0.594 9。采用该校正系数及叶长宽计算的叶面积与实测叶面积无显著差异, 且二者均未受到内生真菌感染与否、内生真菌种类或宿主植物母本基因型的显著影响。

**关键词** 内生真菌; 羽茅; 叶面积; 母本基因型; 校正系数

秦天姿, 任安芝, 樊晓雯, 高玉葆 (2020). 内生真菌种类和母本基因型对内生真菌-禾草共生体叶形状和叶面积的影响. 植物生态学报, 44, 654–660. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0037

## Effects of endophyte fungal species and host plant genotype on the leaf shape and leaf area of endophyte-grass symbionts

QIN Tian-Zi, REN An-Zhi\*, FAN Xiao-Wen, and GAO Yu-Bao

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

### Abstract

**Aims** *Epichloë* infection can play an important role in the growth and development of host plants. However, few studies have been reported on the effects of endophyte infection on leaf shape and area of host plants.

**Methods** Our study used *Achnatherum sibiricum* as experimental material, and explored the effects of endophyte species and host plant genotype on the leaf shape and area of *A. sibiricum*-endophyte symbionts through the combination of the length and width method with the revised correction coefficient and the scanning calculation method.

**Important findings** Endophyte infection status, endophyte species and host plant genotype had no significant influences on the correction coefficient of leaf size calculation, leaf length, leaf width and leaf length-width ratio reflecting leaf shape. By calculation and verification, we determined that the correction coefficient of leaf size calculation of *A. sibiricum* was 0.594 9. There was no significant difference between the leaf areas measured by length and width method with the revised correction coefficient and the scanning calculation method. In addition, the leaf areas measured by two methods were not significantly affected by endophyte infection, endophyte species and plant maternal genotype.

**Key words** fungal endophyte; *Achnatherum sibiricum*; leaf area; maternal genotype; correction coefficient

Qin TZ, Ren AZ, Fan XW, Gao YB (2020). Effects of endophyte fungal species and host plant genotype on the leaf shape and leaf area of endophyte-grass symbionts. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 654–660. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0037

内生真菌是指分布在健康植物组织中、在植物中度过大部分或全部生活史, 但又不会对宿主植物产生明显病症的一类真菌(Carroll, 1988)。大量研究

表明, 内生真菌感染不仅可以促进宿主植物的生长 (Novas *et al.*, 2003; Vila-Aiub *et al.*, 2005; Kannadan & Rudgers, 2008; Song *et al.*, 2015), 而且还可以提

收稿日期Received: 2020-02-10 接受日期Accepted: 2020-03-31

基金项目: 国家自然科学基金(31971425)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31971425).

\* 通信作者Corresponding author (renanzhi@nankai.edu.cn)

高宿主植物对生物干扰和非生物胁迫的抵抗能力(Bittleston *et al.*, 2011; Estrada *et al.*, 2014; Song *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2018)。

关于内生真菌对宿主植物生长的促进作用主要体现在分蘖数增加(Clay, 1987; Vila-Aiub *et al.*, 2005; Oberhofer *et al.*, 2014; 刘慧等, 2015), 根系生长(Vila-Aiub *et al.*, 2005)和生物量增加(Clay, 1987; 刘慧等, 2015)等方面。叶作为植物的光合器官对植物生长具有重要影响, 并且对于生态系统中的能量转换过程至关重要(张林和罗天祥, 2004)。叶片形状结构与植物的光合、呼吸、植物品质产量等密切相关(Rymbai *et al.*, 2014)。叶面积作为评价植物生长状况的重要参数, 其大小可直接影响叶片光截取和碳获取能力(Knapp, 2001), 且可用于反映植物的生长发育、抗逆性能和营养情况。那么内生真菌对宿主生长的影响是否与叶形状和面积的改变有关? 目前的相关报道很少, 且结果有较大差异。杜永吉等(2010)以4个高羊茅(*Festuca arundinacea*)品种为研究对象, 发现与不染菌植株相比, 染菌植株的叶片更宽, 但叶片长度随不同品种而异, 其中2个品种染菌植株的叶片更长, 而另外2个品种的叶片长度在染菌和不染菌植株之间无显著差异。Kannadan和Rudgers (2008)在对*Poa alsodes*的研究中, 发现染菌植株比未染菌植株的叶片短, 但二者的叶面积并无显著差异。在对C<sub>4</sub>禾草*Panicum rigidulum*的研究中, Ren和Clay (2009)发现, 染菌植株的叶片更短更窄, 叶面积也更小。

已有研究表明, 内生真菌对宿主植物生长的影响不仅与内生真菌的存在与否有关, 也与内生真菌的种类有关(Iannone *et al.*, 2012; Simpson *et al.*, 2012)。Simpson等(2012)在黑麦草(*Lolium perenne*)中分离到两种不同形态的内生真菌, 其中, 菌落呈棉絮状的菌株对植物生长无显著影响; 但菌落呈黏液状的菌株使得宿主植株矮化。雀麦属(*Bromus*)的一种野生牧草*Bromus auleticus*可与两种内生真菌*Epichloë tembladerae*和*Epichloë pampeanum*共生, *E. tembladerae*感染显著降低宿主植物种子产量, 而*E. pampeanum*对宿主种子产量无显著影响(Iannone *et al.*, 2012)。那么内生真菌种类是否会影响宿主植物叶面积, 目前尚无相关报道。

关于内生真菌对宿主禾草叶面积影响的报道很少, 其原因之一在于多数禾草叶面积的在体测定比

较困难。叶面积的测定方法有离体和在体测定两类, 离体测定包括打孔称质量法、图像处理法、求积仪法和方格纸法等, 对叶片的破坏性较大, 不利于后续生物量及其他相关指标的测定; 在体测定植物叶面积是一种比较理想的方法, 其中, 叶面积仪法是大多数研究者选择的方法, 但是此方法对于叶片细小、质地较软的植物叶面积的测定适用性较差, 包括高粱(*Sorghum bicolor*)(李雁鸣, 1993a, 1993b), 玉米(*Zea mays*)和水稻(*Oryza sativa*)(郁进元等, 2007)等农作物在内的大部分禾本科植物的叶面积可由系数法(又称长宽系数法)求得, 因为这些植物的叶形较为规则, 因此由相应校正系数( $k$ )乘以长宽积来计算叶片叶面积的方法是比较常见的。校正系数, 也可称为叶片形状系数(周元刚等, 2016), 其值与矩形度计算方法相同, 即为植物叶片实际面积与最小外接矩形面积之比, 因此可表示叶片在其相应外接矩形的相似程度(Du *et al.*, 2007)。且校正系数的数值与叶形状有关, 会随着植物种类的不同而有所差异, 因此对于每种植物需要进行大量测量以获得校正系数。对同种植物而言, 可通过比较不同处理下植物的叶片长度、宽度、长宽比和校正系数等这些反映叶片形状的参数来分析叶形状的变化。

基于以上研究背景, 本文以天然禾草羽茅(*Achnatherum sibiricum*)为研究对象, 在考虑宿主母本基因型的条件下, 研究内生真菌感染与否、不同种类内生真菌、同种但不同传播方式的内生真菌对宿主植物叶形状和叶面积的影响, 本文拟探究以下2个问题:

(1)羽茅的叶片形状是否随内生真菌种类和母本基因型的不同而发生变化?

(2)羽茅的叶面积是否随内生真菌种类和母本基因型的不同而发生变化?

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

羽茅是禾本科芨芨草属(*Achnatherum*)的一种天然禾草, 野外调查研究表明, 内蒙古中东部草原区的羽茅内生真菌感染率很高, 接近100% (Wei *et al.*, 2006), *Epichloë gansuensis* (Eg)和*Epichloë sibirica* (Es)是感染羽茅的两个优势菌株(Zhang *et al.*, 2009), Es通过宿主种子进行垂直传播; Eg有Eg1和Eg2两种不同的形态, Eg1不产生子座, 通过宿主种

子垂直传播,而Eg2有时产生子座,可能兼具垂直和水平传播(Li *et al.*, 2015)。

本研究所用羽茅种子采集自中国农业科学院呼伦贝尔草原生态系统国家野外实验站。考虑到羽茅是异花授粉植物,我们将采自同一穗的羽茅种子作为一个母本基因型,并且采集间隔大于5 m。采用苯胺蓝染色法(Latch *et al.*, 1984)进行内生真菌感染率检测,结果发现采集种子染菌率为100%。随机选取若干来自不同母本基因型的羽茅种子进行内生真菌的分离鉴定,本实验室前期研究发现,同一穗的羽茅种子感染同种内生真菌,因而我们可获得分别感染Es、Eg1和Eg2 3种内生真菌的羽茅种子。

本实验选取分别感染3种内生真菌的羽茅为研究材料,每种内生真菌选取3个母本基因型。其中,感染Es羽茅的3个母本基因型定义为G1、G2和G3;感染Eg1羽茅的3个母本基因型定义为G4、G5和G6;感染Eg2羽茅的3个母本基因型定义为G7、G8和G9。未染菌种子(E-)由上述相应感染内生真菌的种子60℃条件下处理30天得到,前期研究已表明此灭菌方法不会影响羽茅种子的发芽率和幼苗生长情况(李夏等, 2010)。

## 1.2 实验方法

本实验同时考虑内生真菌感染与否、内生真菌种类和传播方式以及宿主植物母本基因型的影响。实验开始前选取饱满的9个母本基因型的E+和E-羽茅种子分别播种于小样方(90 cm × 90 cm)中,所有处理分别设置3个重复,共计54组。实验所用植株于2012年种植于南开大学网室之中,本实验采用的叶片于2019年7月份收集。

每处理根据植株长势情况选择不同叶龄的叶片,利用CanoScan LiDE 700F扫描仪(Canon, Tokyo, Japan)和Image J软件测定叶片的实际叶面积。同时利用直尺测定叶片的长度和最大宽度,根据以下公式计算羽茅的校正系数 $k$ :

$$k = A / (L \times W)$$

式中, $A$ 为叶面积( $\text{cm}^2$ );  $L$ 和 $W$ 分别为叶片的长度(cm)和最大宽度(cm)。

## 1.3 数据分析

采用Microsoft Excel 2010进行数据的处理和作图。通过SPSS 20.0对数据进行多因素方差分析,用以探究内生真菌感染和羽茅母本基因型的不同对羽茅叶片长度、宽度、长宽比和叶面积的影响(母本基

因型是嵌套于不同内生真菌的); 为了解不同内生真菌的存在对羽茅叶片长度、宽度、长宽比和羽茅叶面积的影响,只取感染内生真菌的羽茅植株(E+)数据,利用SPSS 20.0对羽茅叶片长度、宽度、长宽比和叶面积进行方差分析,来探究内生真菌种类和传播方式对羽茅叶片长度、宽度、长宽比和叶面积的影响。

本研究中校正系数即为叶片长宽积和实际羽茅叶面积拟合方程的斜率,因此探究不同处理对羽茅叶片校正系数的影响,实际是对叶片长宽积与实际叶面积拟合方程斜率的影响,故利用广义线性混合模型(GLMM)来探究内生真菌感染和羽茅母本基因型的不同对校正系数的影响。

## 2 结果

### 2.1 不同内生真菌和宿主母本基因型对叶片形状的影响

#### 2.1.1 内生真菌种类和宿主母本基因型对羽茅叶片长度、宽度和长宽比的影响

内生真菌感染与否、内生真菌种类及传播方式均未显著影响宿主植物羽茅的叶片长度、宽度和长宽比;羽茅母本基因型的不同也未使羽茅的叶片长度、宽度和长宽比产生明显不同。并且两种因素间无显著交互作用(表1, 表2)。

表1 不同内生真菌-羽茅共生体中,内生真菌感染及宿主母本基因型对羽茅叶片长度、宽度和长宽比影响的方差分析

Table 1 Analysis of variance for the effects of endophyte infection and host plant genotype on leaf length, width and length-width ratio of *Achnatherum sibiricum*-endophyte symbionts

	叶长 Leaf length (cm)		叶宽 Leaf width (cm)		长宽比 Length-width ratio	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
E	3.503	0.068	0.563	0.457	1.970	0.167
PG (EG)	0.372	0.893	1.955	0.095	1.596	0.171
E × PG (EG)	0.349	0.906	0.801	0.532	1.728	0.143

E, 内生真菌感染; PG (EG), 植物母本基因型(嵌套于不同内生真菌)。E, endophyte infection; PG (EG), plant maternal genotype (nested within endophyte species).

表2 内生真菌种类对羽茅叶片长度、宽度和长宽比影响的单因素方差分析

Table 2 One-way analysis of variance for the effects of endophyte species on leaf length, width and leaf length-width ratio of *Achnatherum sibiricum*

	叶长 Leaf length (cm)		叶宽 Leaf width (cm)		长宽比 Length-width ratio	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
内生真菌种类 Endophyte species	0.190	0.828	1.024	0.374	1.917	0.169

### 2.1.2 内生真菌种类和宿主母本基因型对羽茅叶片校正系数的影响

本研究利用广义线性混合模型(GLMM)探究不同处理对羽茅叶片校正系数的影响, 实际是对叶片长宽积与实际叶面积拟合方程斜率的影响。结果表明, 内生真菌感染、植物母本基因型以及二者与长宽积的交互作用对叶面积均无显著影响, 但叶片长宽积与羽茅叶面积存在显著线性关系(表3)。固定系数结果表明只有叶片长宽积与叶面积存在显著线性关系(固定系数为0.596,  $p < 0.001$ )。该结果表明叶片长宽积和叶面积之间的线性关系不受内生真菌感染与否、不同羽茅母本基因型的影响。

Es和Eg1是不同种类内生真菌, 但它们具有相同的传播方式, Eg1和Eg2是具有不同传播方式的同种内生真菌, GLMM结果表明羽茅叶片长宽积和叶面积的线性关系不受内生真菌种类的影响; 且传播方式不同也未影响羽茅叶片长宽积和叶面积的线性关系(表4)。固定系数结果表明只有叶片长宽积与叶

表3 不同内生真菌-羽茅共生体中, 内生真菌感染及宿主母本基因型对羽茅叶片长宽积和叶面积影响的广义线性混合模型分析

Table 3 Analysis of generalized linear mixed model for the effects of endophyte infection and host plant genotype on leaf length-width product and leaf area of different *Achnatherum sibiricum*-endophyte symbionts

羽茅叶面积 Leaf area of <i>A. sibiricum</i>		
	<i>F</i>	<i>p</i>
校正模型 Corrected Model	595.131	<0.001
E	1.112	0.292
PG (EG)	0.843	0.537
LWP	15 233.050	<0.001
E × PG (EG)	0.683	0.707
E × LWP	0.707	0.401
PG (EG) × LWP	1.567	0.131
E × PG (EG) × LWP	1.858	0.063

E, 内生真菌感染; PG (EG), 植物母本基因型(嵌套于不同内生真菌); LWP, 叶片长宽积。

E, endophyte infection; PG (EG), plant genotype (nested within endophyte species); LWP, leaf length-width product.

表4 内生真菌种类对羽茅叶片长宽积和叶面积的广义线性混合模型分析

Table 4 The generalized linear mixed model analysis for the effects of endophyte species on leaf length-width product and area of *Achnatherum sibiricum*

羽茅叶面积 Leaf area of <i>A. sibiricum</i>		
	<i>F</i>	<i>p</i>
校正模型 Corrected Model	2 687.209	<0.001
EG	0.041	0.989
LWP	10 131.957	<0.001
EG × LWP	0.381	0.683

EG, 内生真菌种类; LWP, 叶片长宽积。

EG, endophyte species; LWP, leaf length-width product.

面积存在显著线性关系(固定系数为0.591,  $p < 0.001$ )。

综上所述, 羽茅叶片长宽积和叶面积具有显著线性关系, 且不受内生真菌感染与否、内生真菌种类和宿主母本基因型的显著影响, 即羽茅叶片校正系数不受内生真菌感染与否、内生真菌种类和宿主母本基因型的显著影响。

### 2.1.3 羽茅叶片的校正系数

以上结果表明内生真菌感染、宿主基因型以及内生真菌种类都不会影响羽茅叶片的校正系数。因此, 我们将本次实验的939组数据进行回归分析, 结果表明羽茅叶片的校正系数为0.594 9 ( $F = 82\ 090.714$ ,  $R^2 = 0.952\ 5$ ), 回归方程在 $p < 0.01$ 水平显著(图1)。并随机选取100片叶片, 由回归得到的校正系数, 利用长宽法得到羽茅的叶面积计算值, 与测定结果比较, 验证了长宽法的可行性(图2)。

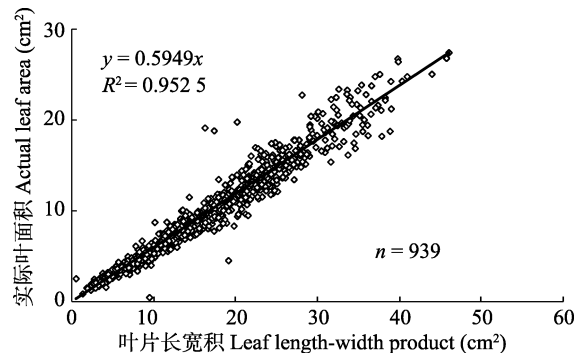


图1 羽茅叶片实际叶面积与长宽积的关系。n, 总叶片数量。

Fig. 1 The linear relationship between the actual leaf area and length-width product of *Achnatherum sibiricum*. n, total number of leaves.

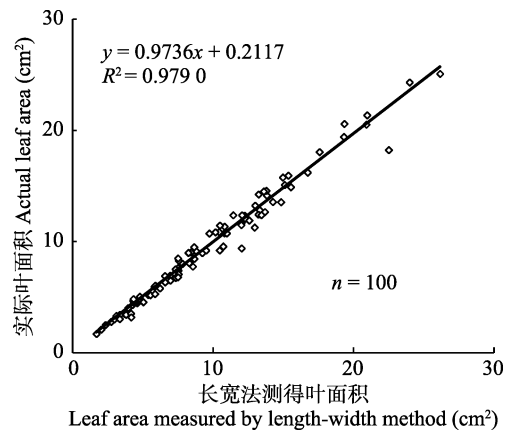


图2 实际叶面积与长宽法测得叶面积的关系。n, 选取的叶片数。

Fig. 2 The linear relation between actual leaf area and leaf area measured by length-width method. n, selected number of leaves.

表5 不同内生真菌-羽茅共生体中, 内生真菌感染及宿主母本基因型对羽茅平均叶面积影响的方差分析

Table 5 Analysis of variance for the effects of endophyte infection and host plant genotype on average leaf area of different *Achnatherum sibiricum*-endophyte symbionts

	实际叶面积 Actual leaf area (cm <sup>2</sup> )		长宽法测得叶面积 Leaf area measured by length-width method (cm <sup>2</sup> )	
	F	p	F	p
E	1.677	0.202	2.324	0.135
PG (EG)	1.101	0.377	1.256	0.297
E × PG (EG)	0.291	0.937	0.205	0.973

E, 内生真菌感染; PG (EG), 植物母本基因型(嵌套于不同内生真菌)。  
E, endophyte infection; PG (EG), plant maternal genotype (nested within endophyte species).

表6 内生真菌种类对羽茅平均叶面积影响的单因素方差分析

Table 6 One-way analysis of variance for the effects of endophyte species on average leaf area of *Achnatherum sibiricum*

	实际叶面积 Actual leaf area (cm <sup>2</sup> )		长宽法测得叶面积 Leaf area measured by length-width method (cm <sup>2</sup> )	
	F	p	F	p
内生真菌种类 Endophyte species	0.843	0.443	0.114	0.892

## 2.2 内生真菌种类和宿主母本基因型对羽茅叶片叶面积的影响

无论是实测羽茅平均叶面积, 还是由长宽系数法所得的计算值, 都未受到内生真菌感染与否、内生真菌种类及传播方式的显著影响, 羽茅母本基因型的不同也未使叶面积产生显著差异, 并且这两种因素间没有显著的交互作用(表5, 表6)。

## 3 讨论

大量研究表明, 内生真菌感染能够促进宿主植物的生长(Clay, 1987; Vila-Aiub *et al.*, 2005; Oberhofer *et al.*, 2014), 叶片作为植物光合和蒸腾的主要器官, 其数量、大小和形状特征与自身捕获光能的能力密切相关, 并且会影响植物群体光能分布和光合能力(罗俊等, 2005), 与植物产量有关。植物叶面积也是与产量关系最密切且对环境因子变化敏感的一个参数, 对植物生长发育十分重要。那么内生真菌对宿主生长的促进作用是否与叶形状和叶面积有关呢? Cheplick (1997)在对黑麦草的研究中, 通过杀菌剂处理获得内生真菌感染和不感染植株, 发现在高养分条件下, 内生真菌对宿主植物叶面积的影响与生长时间有关, 在生长11周时, 染菌植株与不染菌植株相比, 叶面积较小, 生物量较低; 但生长25周后, 染菌植株和不染菌植株的叶面积无显著差

异, 但染菌植株的生物量更高。感染内生真菌的黑麦草与利用20 °C光照培养箱存放18个月得到的不染菌植株相比, 叶宽和叶长/叶宽的值并未发生显著变化, 但叶长和叶面积显著增大, 并且总生物量也增大(任安芝和高玉葆, 2003)。但在*Poa alsodes*中, 内生真菌感染虽然显著改变了植物的叶片长度, 但并没有影响植物的叶表面积, 也没有显著改变宿主植物的生物量(Kannadan & Rudgers, 2008)。Ren和Clay (2009)对采自自然生境中的染菌与不染菌*Panicum rigidulum*植株进行研究, 结果表明内生真菌显著降低了宿主植物的叶片长度和叶面积, 但却显著增加了地上生物量。对羽茅而言, 本实验室前期研究表明: 内生真菌感染能够促进宿主植物的生长和生物量的增加(贾彤等, 2011; Ren *et al.*, 2011), 而本实验进一步发现内生真菌感染与否、内生真菌种类和植物母本基因型均对羽茅的叶长、叶宽、叶片长宽比、叶校正系数和叶面积无显著影响, 因此, 内生真菌对羽茅生长的促进作用与促进分蘖生长(Ren *et al.*, 2011)有关, 而与宿主叶面积和叶形状之间没有明显的相关性。

关于内生真菌对宿主植物叶形状的影响, 目前鲜有相关报道, 而关于内生真菌对宿主植物叶面积的影响, 在仅有的报道中结果并不一致, 其原因除与内生真菌-禾草共生体双方种类的不同以及生长条件的不同有关(Cheplick, 1997; Kannadan & Rudgers, 2008)外, 也与染菌和不染菌实验种群的构建方式有关, 对于通过杀菌剂方式获得的不染菌植株, 杀菌处理本身可能会对植物生长产生影响, 因此可能会造成内生真菌的作用会随着生长时间的延长而发生改变; 对于染菌和不染菌植株直接采集于自然生境的情况而言, 染菌和不染菌植株之间的差异可能不单单是内生真菌感染与否的差异, 可能植物本身的生长就存在差异。

叶面积作为可体现植物生长状况的指标之一, 其大小与植物光合产物的积累密切相关。虽然采用叶面积仪进行在体测定叶面积的方法比较理想, 但对于叶片狭长且质地较软的禾本科植物如羽茅而言, 利用叶面积仪难以完成精确测量。本研究中, 我们采用长宽系数法求得的羽茅校正系数为0.594 9, 与水稻常用的校正系数0.75 (王勋等, 2005)和小麦(*Triticum aestivum*)的校正系数0.67 (李浩然等, 2018)相比, 叶片更为狭长的天然禾草羽茅的校正系数相

对更小, 由校正系数计算的羽茅叶面积与实际测得的叶面积有很好的-致性, 这为今后在体快速测定羽茅叶面积提供了方便。

## 参考文献

- Bittleston LS, Brockmann F, Weislo W, van Bael SA (2011). Endophytic fungi reduce leaf-cutting ant damage to seedlings. *Biology Letters*, 7, 30–32.
- Carroll G (1988). Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology*, 69, 2–9.
- Cheplick GP (1997). Effects of endophytic fungi on the phenotypic plasticity of *Lolium perenne* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 84, 34–40.
- Clay K (1987). Effects of fungal endophytes on the seed and seedling biology of *Lolium perenne* and *Festuca arundinacea*. *Oecologia*, 73, 358–362.
- Du JX, Wang XF, Zhang GJ (2007). Leaf shape based plant species recognition. *Applied Mathematics and Computation*, 185, 883–893.
- Du YJ, Sun XB, Han LB (2010). Effect of *Neotyphodium starrii* infected on photosynthetic and orphological characteristics of tall fescue under high temperature. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 30, 41–47. [杜永吉, 孙鑫博, 韩烈保 (2010). 内生真菌感染对高羊茅光合和形态特性的影响. 中南林业科技大学学报, 30, 41–47.]
- Estrada C, Rojas EI, Weislo WT, van Bael SA (2014). Fungal endophyte effects on leaf chemistry alter the *in vitro* growth rates of leaf-cutting ants' fungal mutualist, *Leucocoprinus gongylophorus*. *Fungal Ecology*, 8, 37–45.
- Iannone LJ, Pinget AD, Nagabhyru P, Scharld CL, de Battista JP (2012). Beneficial effects of *Neotyphodium tembladerae* and *Neotyphodium pampeanum* on a wild forage grass. *Grass and Forage Science*, 67, 382–390.
- Jia T, Ren AZ, Wang S, Gao YB (2011). Effect of Endophytic fungi on growth and photosynthetic characteristics of *Achnatherum sibiricum*. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 4811–4817. [贾彤, 任安芝, 王帅, 高玉葆 (2011). 内生真菌对羽茅生长及光合特性的影响. 生态学报, 31, 4811–4817.]
- Kannadan S, Rudgers JA (2008). Endophyte symbiosis benefits a rare grass under low water availability. *Functional Ecology*, 22, 706–713.
- Knapp AK (2001). Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291, 481–484.
- Latch GCM, Christensen MJ, Samuels GJ (1984). Five endophytes of *Lolium* and *Festuca* in New Zealand. *Mycotaxon*, 20, 535–550.
- Li HR, Li HL, Wang HG, Li DX, Li RQ, Li YM (2018). Further study on the method of leaf area calculation in winter wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 38, 455–459. [李浩然, 李慧玲, 王红光, 李东晓, 李瑞奇, 李雁鸣 (2018). 冬小麦叶面积测算方法的再探讨. 麦类作物学报, 38, 455–459.]
- Li X, Han R, Ren AZ, Gao YB (2010). Using high-temperature treatment to construct endophyte-free *Achnatherum sibiricum*. *Microbiology China*, 37, 1395–1400. [李夏, 韩荣, 任安芝, 高玉葆 (2010). 高温处理构建不感染内生真菌羽茅种群的方法探讨. 微生物学通报, 37, 1395–1400.]
- Li X, Zhou Y, Zhu MJ, Qin JH, Ren AZ, Gao YB (2015). Stroma-bearing endophyte and its potential horizontal transmission ability in *Achnatherum sibiricum*. *Mycologia*, 107, 21–31.
- Li YM (1993a). A preliminary study on the correction value (*k*) of leaf area of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 16, 32–36. [李雁鸣 (1993a). 高粱叶面积校正值(*k*)的初步研究. 河北农业大学学报, 16, 32–36.]
- Li YM (1993b). Preliminary study on the method of leaf area measurement in oats (*Avena* spp.). *Journal of Agricultural University of Hebei*, 16, 25–28. [李雁鸣 (1993b). 燕麦 (*Avena* spp.)叶面积测定方法的初步研究. 河北农业大学学报, 16, 25–28.]
- Liu H, Chen W, Zhou Y, Li X, Ren AZ, Gao YB (2015). Effects of endophyte and arbuscular mycorrhizal fungi on growth of *Leymus chinensis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 477–485. [刘慧, 陈薇, 周勇, 李夏, 任安芝, 高玉葆 (2015). 内生真菌和丛枝菌根真菌对羊草生长的影响. 植物生态学报, 39, 477–485.]
- Luo J, Zhang H, Deng ZH, Xu LN, Gao SJ, Chen RK, Chen YQ (2005). Relationship between canopy characters and leaf morphology at different positions of sugarcane. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 11, 28–31. [罗俊, 张华, 邓祖湖, 徐良年, 高三基, 陈如凯, 陈由强 (2005). 甘蔗不同叶位叶片形态与冠层特征的关系. 应用与环境生物学报, 11, 28–31.]
- Novas MV, Gentile A, Cabral D (2003). Comparative study of growth parameters on diaspores and seedlings between populations of *Bromus setifolius* from Patagonia, differing in *Neotyphodium* endophyte infection. *Flora*, 198, 421–426.
- Oberhofer M, Güsewell S, Leuchtman A (2014). Effects of natural hybrid and non-hybrid *Epichloë* endophytes on the response of *Hordelymus europaeus* to drought stress. *New Phytologist*, 201, 242–253.
- Ren AZ, Clay K (2009). Impact of a horizontally transmitted endophyte, *Balansia henningsiana*, on growth and drought tolerance of *Panicum rigidulum*. *International Journal of Plant Sciences*, 170, 599–608.
- Ren AZ, Gao YB (2003). Growth characteristics of endophyte-infected and endophyte-free *Lolium perenne* L. seedlings

- under osmotic stress conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 2307–2317. [任安芝, 高玉葆 (2003). 渗透胁迫下内生真菌感染对黑麦草幼苗生长的影响. *生态学报*, 23, 2307–2317.]
- Ren AZ, Li X, Han R, Yin LJ, Wei MY, Gao YB (2011). Benefits of a symbiotic association with endophytic fungi are subject to water and nutrient availability in *Achnatherum sibiricum*. *Plant and Soil*, 346, 363–373.
- Rymbai H, Laxman RH, Dinesh MR, Sunoj VSI, Ravishankar KV, Jha AK (2014). Diversity in leaf morphology and physiological characteristics among mango (*Mangifera indica*) cultivars popular in different agro-climatic regions of India. *Scientia Horticulturae*, 176, 189–193.
- Simpson WR, Schmid J, Singh J, Faville MJ, Johnson RD (2012). A morphological change in the fungal symbiont *Neotyphodium lolii* induces dwarfing in its host plant *Lolium perenne*. *Fungal Biology*, 116, 234–240.
- Song ML, Chai Q, Li XZ, Yao X, Li CJ, Christensen MJ, Nan ZB (2015). An asexual *Epichloë* endophyte modifies the nutrient stoichiometry of wild barley (*Hordeum brevisubulatum*) under salt stress. *Plant and Soil*, 387, 153–165.
- Vila-Aiub MM, Gundel PE, Ghersa CM (2005). Fungal endophyte infection changes growth attributes in *Lolium multiflorum* Lam. *Austral Ecology*, 30, 49–57.
- Wang JF, Nan ZB, Christensen MJ, Zhang XX, Tian P, Zhang ZX, Niu XL, Gao P, Chen T, Ma LX (2018). Effect of *Epichloë gansuensis* endophyte on the nitrogen metabolism, nitrogen use efficiency, and stoichiometry of *Achnatherum inebrians* under nitrogen limitation. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66, 4022–4031.
- Wang X, Dai TB, Jiang D, Jing Q, Cao WX (2005). Yield formation and source-sink characteristics of rice genotypes under two different eco-environments. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 615–619. [王勋, 戴廷波, 姜东, 荆奇, 曹卫星 (2005). 不同生态环境下水稻基因型产量形成与源库特性的比较研究. *应用生态学报*, 16, 615–619.]
- Wei YK, Gao YB, Xu H, Su D, Zhang X, Wang YH, Lin F, Chen L, Nie LY, Ren AZ (2006). Occurrence of endophytes in grasses native to Northern China. *Grass and Forage Science*, 61, 422–429.
- Yu JY, He Y, Zhao ZF, Wang D (2007). Study on the correction coefficient of measuring crop leaf area by length-width method. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 35, 37–39. [郁进元, 何岩, 赵忠福, 王栋 (2007). 长宽法测定作物叶面积的校正系数研究. *江苏农业科学*, 35, 37–39.]
- Zhang L, Luo TX (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 844–852. [张林, 罗天祥 (2004). 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 28, 844–852.]
- Zhang X, Ren AZ, Wei YK, Lin F, Li C, Liu ZJ, Gao YB (2009). Taxonomy, diversity and origins of symbiotic endophytes of *Achnatherum sibiricum* in the Inner Mongolia Steppe of China. *FEMS Microbiology Letters*, 301, 12–20.
- Zhou YG, Li HL, Jiang TC, Dou ZH, Liu J, Wu SF, Feng H, Zhang TB, He JQ (2016). Temporal and spatial variations of leaf shape coefficients of summer maize. *Scientia Agricultura Sinica*, 49, 4520–4530. [周元刚, 李华龙, 蒋腾聪, 窦子荷, 刘健, 吴淑芳, 冯浩, 张体彬, 何建强 (2016). 夏玉米叶片形状系数的时间和空间变异. *中国农业科学*, 49, 4520–4530.]

责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 李 敏