引用格式:曹漫,杨圣艳,周冰洁,等.铁素环境与接种菌根真菌 *Phialocephala* 对蓝莓苗生长和营养元素的影响[J].福建农林大学学报(自然科学版),2025,54(2):163-173.

CAO M, YANG S Y, ZHOU B J, et al. Effect of iron environment and inoculation with mycorrhizal fungi *Phialocephala* on growth and nutrient content of blueberry seedlings[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2025,54(2):163-173.

铁素环境与接种菌根真菌 *Phialocephala* 对蓝莓苗生长和营养元素的影响

曹 漫[1], 杨圣艳[1], 周冰洁[1], 吴新亮[1], 胡琦鹏[1,2], 侯智霞[1]

(1.北京林业大学蓝莓研究与发展中心,北京 100083;2.上海市白茅岭农场有限公司,上海 200040)

摘要:【目的】明确蓝莓在不同铁素环境中的生长和营养特性及其对菌根真菌 *Phialocephala* 的响应特征,为探索生产中蓝莓缺铁问题的成因及可能的解决方案提供依据。【方法】以一年生盆栽蓝莓'薄雾'苗为试材,在正常铁(M2)、难溶铁(M3)及缺铁(M0)3 种环境下以及该铁素环境下接种 *Phialocephala*(M2J、M3J、M0J)培养 180 d 后,测定和分析蓝莓苗的生长发育和营养特性。【结果】M2 苗生长健壮,枝叶和根系状态最好,株高、基径、根长及根表面积均最大,M0 和 M3 出现新生叶失绿、卷曲等症状;M2 根系的 Mg 和 Fe 含量均显著高于 M0 和 M3,M0 根系的 P 和 K 含量显著高于 M2 和 M3,M3 各部位的 Mn 含量均显著高于 M0 和 M2;蓝莓苗的枝长、基径均与 P 和 Zn 含量呈显著正相关关系,基径与 Mn 含量呈显著负相关关系,根系生长指标与除 P 和 Mn 外的其他营养元素含量均呈显著正相关关系。接种后,*Phialocephala* 对蓝莓苗的侵染率达 57.14%~63.46%,M0J 和 M3J 仍出现新生叶失绿、卷曲等症状,M2J 单株生物量增大;各接菌处理根长较未接种处理显著增长;各接菌处理叶和茎中的 N 含量显著下降,根系中的 K 和 Mn 含量显著上升;M2J 茎、叶中的 Mg、Fe 和 Zn 含量以及 M3J 根系中的 N、P 和 Fe 含量均显著上升;苗的枝长和基径均与 N 含量呈显著正相关关系,根长和根表面积与 N、P、K、Mg 含量呈显著正相关关系。【结论】缺铁和难溶铁环境会抑制蓝莓苗的生长;接种菌根真菌 *Phialocephala* 显著提升了正常铁环境下的植株生物量及所有处理的根长,在一定程度上有利于蓝莓苗对营养元素的利用。

关键词: 蓝莓; 缺铁; 难溶铁; 菌根真菌; 生长发育; 矿质养分; 响应特征

中图分类号: S663.9

文献标识码: A

文章编号:1671-5470(2025)02-0163-11

DOI:10.13323/j.cnki.j.fafu(nat.sci.).202405026

开放科学(资源服务)
标识码(OSID)

Effect of iron environment and inoculation with mycorrhizal fungi *Phialocephala* on growth and nutrient content of blueberry seedlings

CAO Man[1], YANG Shengyan[1], ZHOU Bingjie[1], WU Xinliang[1], HU Qipeng[1,2], HOU Zhixia[1]

(1.Center for Blueberry Research and Development, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2.Shanghai Baimaoling Farm Co., Ltd., Shanghai, 200040, China)

Abstract:【Objective】The growth and nutritional characteristics of blueberry in different iron (Fe) environments and their response to inoculation with mycorrhizal fungi *Phialocephala* were clarified to provide basis for exploring the causes and possible solutions to iron deficiency in blueberry production.【Method】One-year-old potted blueberry 'Misty' seedlings were used as the tested materials to analyze its growth and nutritional characteristics after cultivation in 3 iron environments, namely normal iron supply (M2), only insoluble iron (M3) and iron deficiency (M0), as well as inoculation with fungi *Phialocephala* (M2J, M3J and M0J) in these iron environments for 180 d.【Result】M2 blueberry seedlings were robust, with the best branching and rooting condition, and the greatest plant height, basal diameter, root length and root surface area, while seedlings from M0 and M3 showed symptoms of green loss of the young leaves and curling; M2 was contributed to significantly higher magnesium (Mg) and Fe contents in the roots than M0

收稿日期:2024-05-24 **修回日期**:2024-06-28

基金项目:北京林业大学科技项目(2022BLRD07);国家重点研发项目(2017YFD0601204-3)。

通信作者:侯智霞(1973—),女,教授,博士生导师。研究方向:经济林(果树)培育与利用。Email:hzxn2004@163.com。

and M3, while M0 resulted in significantly greater phosphorus (P) and potassium (K) contents in the roots than M2 and M3, and manganese (Mn) content was significantly higher in all parts of M3 seedlings than those from M0 and M2. Moreover, branch length and basal diameter of seedlings were significantly positively correlated with P and Zn contents, basal diameter was significantly negatively correlated with Mn content, and root growth indicators were significantly positively correlated with most nutrient contents except for P and Mn. Inoculation with *Phialocephala* fungi resulted in infestation rate of 57.14%-63.46%; M0J and M3J led to the chlorosis and curling of young leaves, while M2J was contributed to increased biomass of seedlings; inoculation led to significantly greater root length and K and Mn contents in the roots, while gave rise to significantly lower N content in the leaves and stems compared with the uninoculated ones; Mg, Fe and zinc (Zn) contents in the stems and leaves of M2J seedlings and N, P and Fe contents in the roots of M3J seedlings were significantly increased. Both branch length and basal diameter were significantly positively correlated with N content, while root length and root surface area were significantly positively correlated with N, P, K and Mg contents. 【Conclusion】Iron deficiency and insoluble iron environments inhibit the growth of blueberry seedlings; inoculation with fungi *Phialocephala* significantly enhanced plant biomass under normal iron condition and root length in all treatments, which to some extent favored the utilization of mineral elements by blueberry seedlings.

Key words: blueberry; iron deficiency; insoluble iron; mycorrhizal fungi; growth and development; mineral nutrient; response characteristics

铁(Fe)作为植物体内必需且含量最高的微量元素[1],在植物的叶绿素合成、呼吸、激素调节和酶促反应中发挥重要作用[2]。植物中的 Fe 主要由根系吸收土壤中的可溶性 Fe^{2+} 获得,而 Fe^{3+} 由于具有较低的溶解度而难于被植物吸收和利用[3]。缺 Fe 时叶绿素合成受阻,叶绿体形态结构异常[4],影响植株光合作用,表现为新叶失绿、生物量下降,严重时植株死亡。缺铁性失绿在喜酸性植物中比较常见,如桃树(*Prunus persica*)[5]、李子(*P. salicina*)[6]等,在蓝莓(*Vaccinium*)中也经常出现[7]。相比于传统的施用叶面肥的方式,施用微生物具有经济、有效、方法简单和环境友好等特点。许多微生物能通过一类高亲和力 Fe 结合载体的小分子从细胞外介质或环境中获得 Fe^{3+}[8],且能分泌对 Fe 具有螯合作用的酚类物质使其被植物吸收和利用[9]。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)和深色有隔内生真菌(dark septate endophytes, DSE)是研究较广的内生真菌,其可以促进植物对 Fe 的吸收。例如:在紫花苜蓿(*Medicago sativa*)根系缺 Fe 的情况下接种 AMF,可以显著增强根际/根质体中 Fe 的利用度[10];在枳(*Poncirus trifoliata*)缺 Fe 条件下接种 AMF 地表球囊霉(*Glomus versiforme*),能减轻枳因缺 Fe 引发的黄化症状[11];DSE 是经常定殖于杜鹃(*Rhododendron simsii*)根系的真菌,能在植物根部形成黑化的隔膜、胞内菌丝和小菌核[12],他们可通过产生 Fe 载体、金属硫蛋白等提高宿主的金属元素运输能力[13]。但是,蓝莓在不同铁素环境下接种 DSE 后的生长和营养特性尚不明确,接种 DSE 会对蓝莓的缺铁性失绿产生什么影响需要进一步探究。

蓝莓具有很高的经济价值和营养价值,喜酸性土壤,土壤 pH 在 4.5~5.5 之间比较适宜[14]。蓝莓根系在土壤中分布较浅且无根毛,对水分和养分的吸收依赖于与其共生的菌根真菌,几乎所有的野生蓝莓都会在自然条件下形成菌根,但人工栽培的蓝莓菌根相对较少[15]。菌根真菌物种多样性丰富,但不同菌株对不同植物的作用存在差异。根际微生物可以通过增加 Fe 的生物利用度来促进植物对 Fe 的吸收[16],但低供应量的 Fe^{2+} 可能会引起植物和微生物对 Fe 的竞争[17]。因此,找到一种适合蓝莓应对缺铁性失绿的菌株显得格外重要。

本研究选取生产上常用的蓝莓品种'薄雾'(Misty)为研究对象,设置不同的铁素环境,分析不同环境下蓝莓苗的生长指标以及氮(N)、磷(P)、钾(K)等营养元素含量的变化特征,同时分析接种 DSE *Phialocephala*[18][本实验室保存菌株,分离自笃斯越橘(*Vaccinium uliginosum*)根系]对蓝莓苗生长及营养元素含量的影响,以期为进一步研究铁素对蓝莓生长的调控机理奠定基础,并为解决生产中蓝莓缺 Fe 的问题提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验设计

以一年生的盆栽蓝莓'薄雾'苗为试材,栽培基质为蛭石(经 120 ℃、20 min 高温高压灭菌,蛭石粒径为 3~5 mm)。盆的规格为 8 cm×9 cm,试材置于恒温培养室中。

试验设置 3 种铁素环境:(1)蓝莓苗正常生长的铁素环境,将 50 μmol · L^{-1} Na-Fe-EDTA[19]溶于 Hogland 营养液后进行浇灌,即 M2;(2)仅有难溶铁的环境,将 50 μmol · L^{-1} Fe_2O_3 与蛭石充分混匀,即 M3;(3)缺 Fe 环境(仅有蛭石),即 M0。将这 3 种铁素环境下的蓝莓苗平均分成两组:一组接种活体真菌(即 M2J、M3J、M0J),菌株选用本实验室保存的 *Phialocephala* 9-8 菌株,用磁力搅拌器将在 PDA 培养液中扩繁好的球状真菌菌丝团打散后,用注射器取 30 mL 菌液分别在靠近根系的上、下、左、右 4 个位点以及正中间进行注射接种;另一组不接种真菌,作为对照组。试验共 6 个处理,每个处理 3 个重复,每个重复 20 株苗。日常管理以去除铁离子的 Hogland 营养液(pH 调为4.8[20])浇灌蓝莓苗,培养期间每个营养钵每月浇一次 150 mL 营养液,定期调查植株生长状况。180 d 后整株取样,每株取一定数量的二级根[21],剪成长度为 1 cm 的小段,用 FAA 固定液(38% 甲醛 5 mL+乙酸 5 mL+50%酒精 90 mL+甘油 5 mL)固定后用于分析根系侵染率;其余部分经烘箱 105 ℃杀青 15 min,然后在 80 ℃下烘干至恒定质量,备用。

1.2　测定方法

1.2.1　*生长指标测定*　分别于处理后 60、90、120、150、180 d,每个处理随机选取 3 盆(每盆两株)蓝莓苗,观察、记录生长指标。用电子游标卡尺测定枝条基径(精确到 0.01 mm);用卷尺测定枝条长度(精确到 0.1 cm),然后计算每一盆总和,记为枝长。180 d 后整株取样,每个重复随机取 10 株苗,洗净,擦干表面水分后,分为根、茎、叶 3 个部分,分别称其质量,将各部分的质量相加作为单株总生物量,精确到 0.01 g。参考柯尊嵩等[22]的方法测定植株的根长和根表面积;根冠比以苗的根长与枝长的比值表示。

1.2.2　*侵染率测定*　参考 Guo et al[23]的方法计算真菌的侵染率。

1.2.3　*营养元素含量测定*　准确称取烘干样品 0.20 g,经硫酸—双氧水高温消煮后,利用 Smart Chem 450 全自动间断化学分析仪测定 N 和 P 含量,采用火焰原子吸收分光光度计法测定 Fe、K、镁(Mg)、锌(Zn)和锰(Mn)的含量[24]。

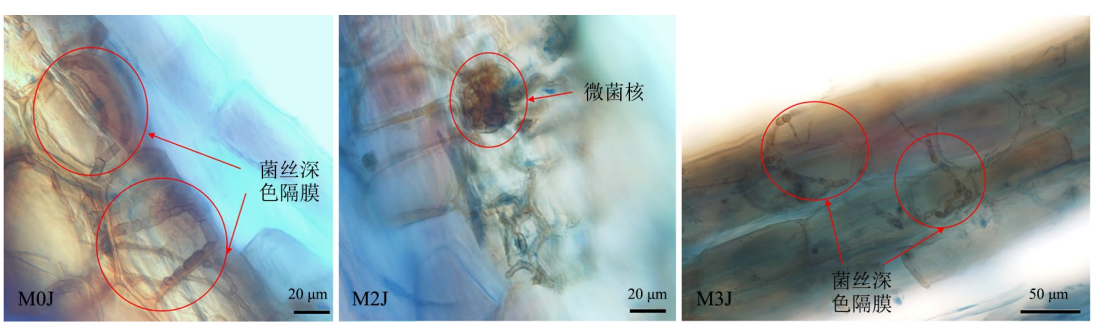
1.3　数据分析

运用 Microsoft Excel 2019 软件整理数据并绘制图表,采用 SPSS 26.0 软件的单因素(one-way ANOVA)和 Duncan′s 法进行方差分析和多重比较,用 Pearson 分析法分析各指标间的相关性,用 Origin 2023 软件作相关性图。

2　结果与分析

2.1　不同铁素环境下真菌的侵染率

3 种铁素环境下接种 *Phialocephala* 9-8 菌株后,侵染率依次为 62.85%(M0J)、57.14%(M2J)、63.46%(M3J),表明 *Phialocephala* 能较好地侵染蓝莓苗(图 1)。



M0J 和 M3J 中红圈表示菌丝深色隔膜;M2J 中红圈表示微菌核。

The red circles in M0J and M3J represent dark diaphragm of mycelium; the red circle in M2J represents microsclerotia.

图 1　菌根真菌侵染根系切片观察

Fig.1　Slice observation of root infested by mycorrhizal fungi

2.2　铁素环境和接种真菌对植株生长的影响

2.2.1　*整株生长状况及枝长和基径*　M2 生长健壮,新梢较多,叶片绿色、大且厚实平展;M0 和 M3 新生叶片较小,处理 180 d 时,新生叶片发白,部分叶片呈黄红色,叶缘卷曲,部分叶尖枯萎。相较于未接种真菌处理,M2J 叶片增大,M0J 和 M3J 外观状况没有明显改善(图 2)。

在处理期间,M0 和 M3 的枝长较 M2 显著减

小,但在处理 180 d 时,M3 的枝长较 M0 显著增大,表明相较于难溶铁环境,缺 Fe 环境对枝长的影响更大(图 3A)。如图 3B 所示,M0 和 M3 的基径分别较 M2 减小 9.20%和 26.09%,且在处理期间 M3 的基径均显著低于 M0,说明难溶铁环境相比于缺 Fe 环境对苗基径的影响更大。

接种真菌 180 d 时,M2J 的枝长较 M2 减小 11.08%,M0J 和 M3J 分别较 M0 和 M3 减小 17.38%和 8.23%(图 3A)。在处理 90 d 和 150 d 时,M2J 的基径较 M2 分别减小 9.87%和 10.02%;在处理 120、150、180 d 时,M0J 的基径较 M0 分别减小16.17%、17.67%、17.83%;在处理 60 d 和 180 d 时,M3J 的基径较 M3 分别增加 35.32%和 18.11%(图 3B)。这说明接种真菌对苗的枝长没有明显的促生效果,但对难溶铁环境下苗的基径生长有一定促进作用。

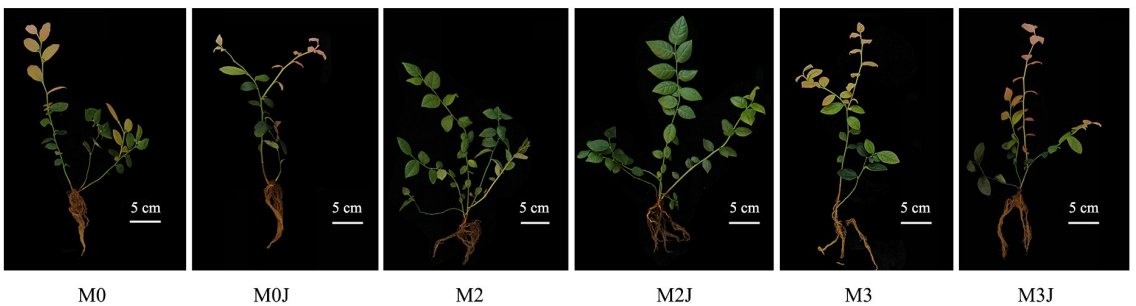
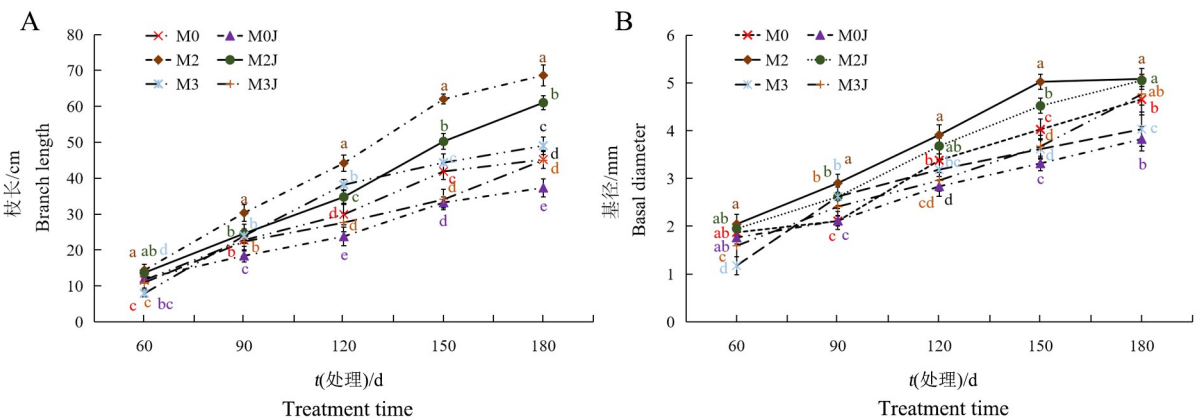


图 2　不同处理下植株的生长状况(处理 180 d)

Fig.2　Seedling growth under different treatments (treatment for 180 d)



不同小写字母表示同一处理时间下不同处理间差异显著(P<0.05),相同小写字母表示差异不显著(P>0.05)。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments at the same treatment time (P<0.05), the same lowercase letters indicate no significant differences (P>0.05).

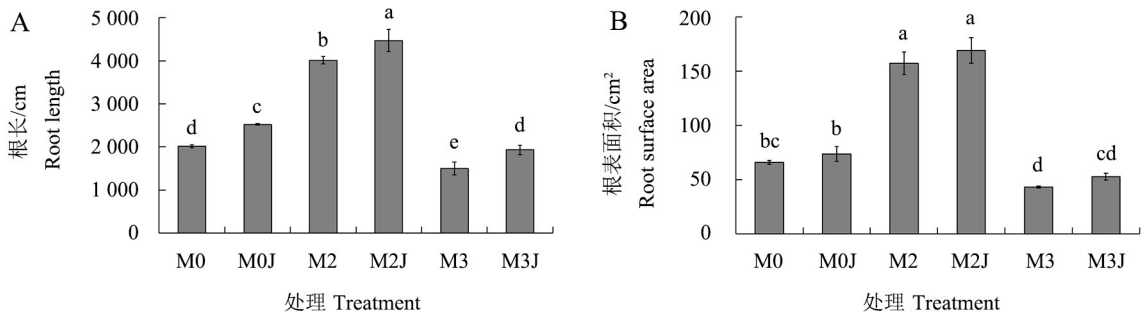
图 3　不同处理下蓝莓苗的枝长(A)和基径(B)

Fig.3　Branch length (A) and basal diameter (B) of blueberry seedlings under different treatments

2.2.2　根长和根表面积　在处理 180 d 时,M0 和 M3 的根长较 M2 分别减小 49.70%和 62.49%(图 4A);M0 和 M3 的根表面积较 M2 分别减小 58.01%和 72.51%(图 4B)。相较于未接种真菌处理,不同铁素环境下接种真菌的根长均显著增加,M2J 的根长较 M2 增加 11.40%,M0J 和 M3J 的根长分别较 M0 和 M3 增加 25.10%和 28.54%(图 4A);不同铁素环境下接种真菌能增加植株根表面积,但与未接菌处理差异不显著(图 4B)。

2.2.3　单株总生物量　M0 和 M3 的单株总生物量较 M2 分别减少 12.02%和 18.44%。接种真菌后,M2J 的单株总生物量较 M2 增加 12.70%,M0J 和 M3J 分别较 M0 和 M3 减少 32.92%和 13.23%(图 5)。

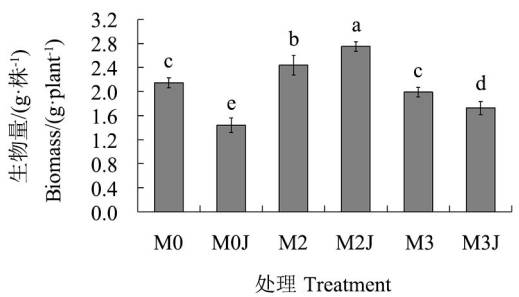
2.2.4　根冠比　如图 6 所示,M0 和 M3 的单株根冠比较 M2 分别减小 23.49%和 47.33%。接种真菌后,3 种铁素环境下的根冠比均有不同程度的增加,M0J、M2J 和 M3J 分别较 M0、M2 和 M3 增加 51.25%、25.16%和 40.04%。



不同小写字母表示不同处理间差异显著(P<0.05),相同小写字母表示差异不显著(P>0.05)。
Different lowercase letters indicate significant differences among different treaments (P<0.05), the same lowercase letters indicate no significant differences (P>0.05).

图 4　不同处理下蓝莓苗的根长(A)及根表面积(B)(处理 180 d)

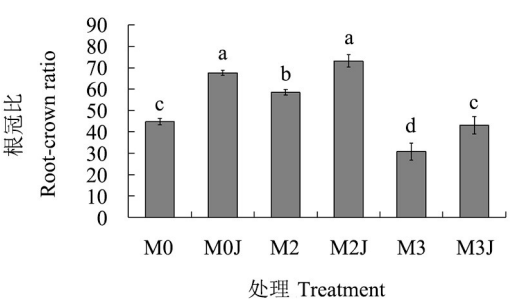
Fig.4　Root length (A) and root surface area (B) of blueberry seedlings under different treatments (treatment for 180 d)



不同小写字母表示不同处理间差异显著(P<0.05),相同小写字母表示差异不显著(P>0.05)。
Different lowercase letters indicate significant differences among different treaments (P<0.05), the same lowercase letters indicate no significant differences (P>0.05).

图 5　不同处理下蓝莓苗的单株总生物量(处理 180 d)

Fig.5　Biomass of individual blueberry seedling under different treatments (treatment for 180 d)



不同小写字母表示不同处理间差异显著(P<0.05),相同小写字母表示差异不显著(P>0.05)。
Different lowercase letters indicate significant differences among different treaments (P<0.05), the same lowercase letters indicate no significant differences (P>0.05).

图 6　不同处理下蓝莓苗的单株根冠比(处理 180 d)

Fig.6　Individual root-crown ratio of blueberry seedlings under different treatments (treatment for 180 d)

2.3　铁素环境和接种真菌对植株营养元素含量的影响

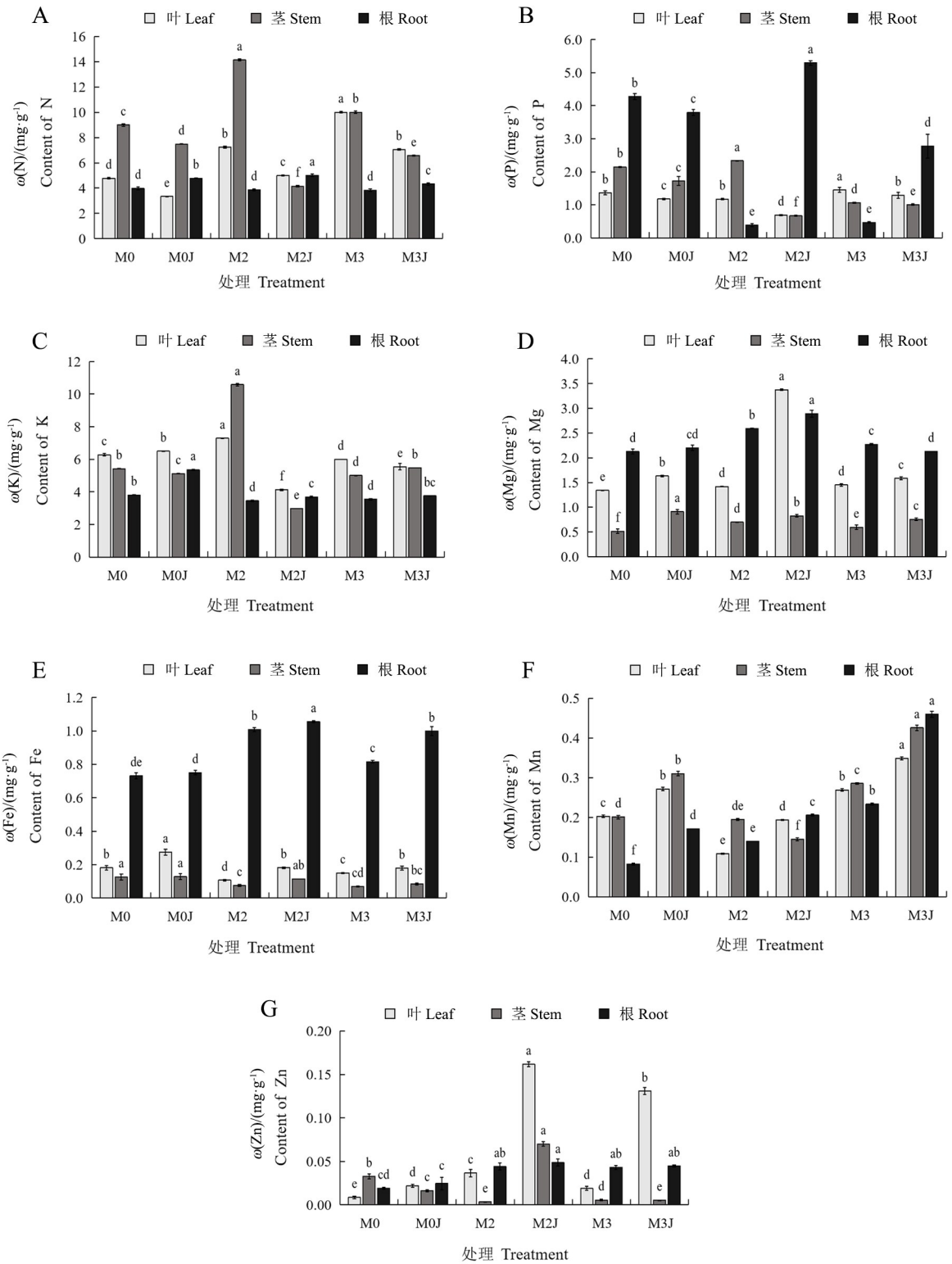
相较于 M2,M0 叶和茎部位 N、K 及 Mg 含量均显著降低(图 7A、7C、7D),根部 P、Mg、Fe、Mn 和 Zn 含量变化明显,其中,Mg、Fe、Mn 和 Zn 含量分别减少 17.92%、27.46%、40.77%和 56.63%(图 7D-G),但 P 含量却增加 9.97 倍(图 7B);M3 相较于 M2,茎中的 N、P、K、Mg 含量分别减少 29.21%、54.49%、52.67%、14.80%(图 7A-D),但各部位 Mn 含量均显著增加(图 7F),根部 Fe 含量减少19.08%(图 7E)。

接种真菌后,M2J 各部位的 Mg、Fe 及 Zn 含量较 M2 均显著增加(图 7D、7E、7G),根部 N、P、K 含量较 M2 分别增加 29.87%、12.58 倍、6.94%,而叶和茎中的 N、P、K 含量均显著减少(图 7A-C);M0J 各部位的 P 含量较 M0 显著减少(图 7B),而 Mn 含量显著增加(图 7F),叶中 N 含量减少 30.18%(图 7A),Zn 含量增加 1.57 倍(图 7G),叶和茎中 Mg 含量显著增加(图 7D);M3J 的地上部分 N 和 P 含量较 M3 显著减少,但在根部增加 12.70%和 4.90 倍(图 7A-B),根中 Fe 含量增加 22.43%(图 7E),叶中 Zn 含量增加 5.96 倍(图 7G),叶、茎、根中 Mn 含量分别增加 29.60%、49.09%和 96.59%(图 7F)。

2.4　各指标之间的相关性

分别将未接菌处理和接菌处理地上部分和地下部分的各项指标数据进行 Pearson 相关性分析(图 8)。未接种真菌的地上部分:枝长与 N、P、Mg 和 Zn 含量呈显著正相关关系,与 K 含量呈极显著正相关关系;基径与 P 和 Zn 含量呈显著正相关关系,与 Mn 含量呈显著负相关关系;K 含量与 N、P 含量呈显著正相关关系;Fe 含量与基径呈正相关关系,与枝长及 N、K、Mg 和 Mn 含量呈显著负相关关系(图 8A)。接种真菌的地上部分:各指标间基本呈正相关关系,其中,Fe 含量与基径和 Mn 含量之间的相关性不显著,与其他指标均呈显著正相关关系(图 8B)。接菌后 Mg、Mn 和 Fe 含量与其他指

标之间的关系由未接种时基本呈负相关关系,转为呈正相关关系,且 Fe 与 Mg 含量之间的关系转为极显著正相关,这表明接种真菌对于蓝莓苗地上部分的影响主要体现在 Mg、Mn、Fe 含量上。

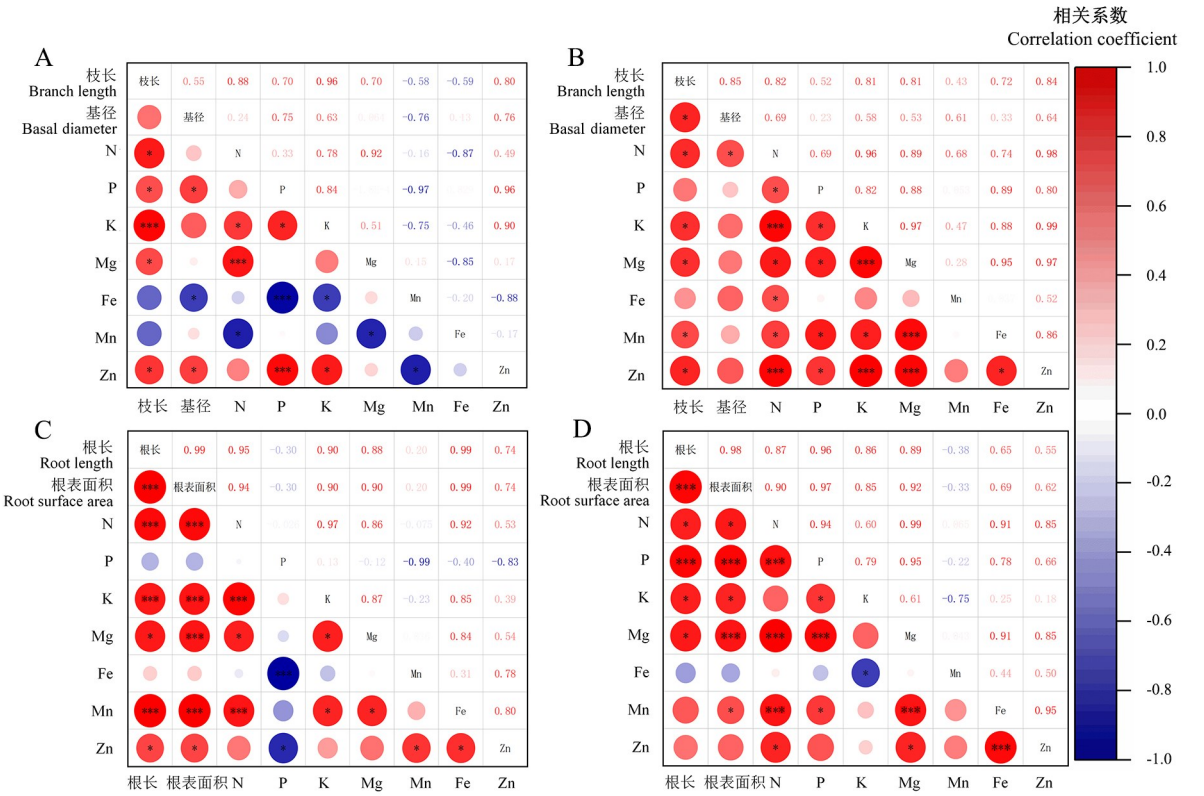


不同小写字母表示同一部位不同处理间差异显著(P<0.05),相同小写字母表示差异不显著(P>0.05)。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treaments in the same part (P<0.05), the same lowercase letters indicate no significant differences (P>0.05).

图 7　不同处理下蓝莓苗各部位的营养元素含量(处理 180 d)

Fig.7　Nutrient content of blueberry seedlings under different treatments (treatment for 180 d)



A.未接种真菌的地上部分;B.接种真菌的地上部分;C.未接种真菌的地下部分;D.接种真菌的地下部分。
* 表示显著相关(P<0.05);*** 表示极显著相关(P<0.001)。

A.Aboveground fraction without fungal inoculation; B.Aboveground fraction with fungal inoculation; C.Underground fraction without fungal inoculation; D.Underground fraction with fungal inoculation. * indicates significant correlation (P<0.05); *** indicates extremely significant correlation (P<0.001).

图 8　各指标间的相关性

Fig.8　Correlation between different indicators

未接种真菌的地下部分:根长和根表面积与 N、K、Mg、Zn 和 Fe 含量呈显著正相关关系;Fe 含量与除 P、Mn 含量外的其他指标均呈显著正相关关系;P 含量与 Mn、Zn 含量呈显著负相关关系(图 8C)。接种真菌的地下部分:根长和根表面积与 N、P、K、Mg 含量呈显著正相关关系,P 含量与 K、Mg、Fe 含量呈显著正相关关系,Mn 含量与 K 含量呈显著负相关关系(图 8D)。接种真菌对地下部分的影响主要体现在 P 含量上。

3　讨论

3.1　铁素环境对蓝莓苗生长及营养元素含量的影响

苗高、基径以及根系生长状况可以反映苗木生长状态。缺 Fe 或低 Fe 胁迫下,叶绿体结构异常[4],植物的光合和呼吸作用受阻,生命活动减弱。因此,缺 Fe 植株在地上部分的形态可能表现为株高、茎粗和叶面积等显著减小[25]。研究表明,适温下缺 Fe 的番茄(*Lylopersicon esculentum*)植株的根长和根表面积显著减小[26]。本研究结果显示,铁素环境会显著影响蓝莓苗的生长,M2 苗的枝长、基径、根长、根表面积均显著大于 M0 和 M3,且苗木健壮程度、叶片颜色和大小均明显优于 M0 和 M3。植物通过韧皮部由地上部(尤其是叶片)向根部输出 Fe 常被作为缺 Fe 的信息反馈[27],这表明叶片和根系可能是响应 Fe 的重要器官。本研究中,M2 的根部 Fe 含量最高,而地上部分的 Fe 含量则表现为 M0 显著高于 M2 和 M3,这可能是由于缺 Fe 引起的植株矮小,使得 Fe 的积累密度升高,且 Fe 本身的移动性较低。这表明蓝莓植株缺 Fe 表现为根部 Fe 含量降低以及地上部 Fe 含量升高。

N、P、K 是植物生长发育过程中重要的大量元素。在土壤中,磷酸盐与氧化铁结合,生成无法被植物吸收、利用的不溶性复合物,而外部 Fe 含量会影响植株对磷酸盐的吸收,Fe 和磷酸盐信号通路之间存在负控制作用[28]。在一定程度上总铁和活性铁含量及其吸收量随 Fe 和 K 含量的增加而增

加,但当 Fe 和 K 含量过高时,其增加效应会减弱[29]。这说明植株对 Fe 的吸收、利用能力及其体内 Fe 含量都会影响自身 N、P、K 含量。研究表明:杜梨(*Pyrus betulifolia*)植株中 N 含量会随着 Fe 含量的下降而下降,同时,缺 Fe 会降低植株对 P 的吸收量并增加地上部分的 K 含量[30];水稻(*Oryza sativa*)缺 P 会导致植株内 Fe 的有效性显著增强,适当降低 P 含量有利于提高植株对 Fe 的吸收能力[31];东方梨(*Pyrus pyrifolia*)缺乏 Fe 的叶片含有更多的 P、K、Mg 和 Mn[32]。生长在缺 Fe 环境下的蓝莓植株由于生命活动的减弱,N 含量下降;而由于磷酸盐与 Fe^{3+} 的相互作用,植株体内的 P 含量表现为 M0>M2>M3,P 含量在各处理根部的差异最明显,这表明缺 Fe 直接影响了根部对 P 的吸收。由于有效铁的减少,蓝莓苗对 K 的吸收能力降低,主要表现在地上部分,而根部的 K 含量差异不显著。

除大量元素外,Fe 含量还与微量元素有着密切的关系。Zn 在植物体内间接影响生长素的合成,Zn 的吸收率与 Fe 供应量呈负相关关系,长时间的缺 Fe 会由于过量的 Zn 供应引起典型的 Fe 缺乏症状[33]。在蓝莓植株中这种现象主要体现在茎上,M0 的茎中 Zn 含量显著高于 M2 和 M3,但在叶片和根系中并无该现象,这可能是由于 Zn 在茎中暂时存储或植株通过自身调控 Zn-Fe 平衡以应对过量 Zn 毒性。Fe 和同样在光合作用中发挥重要作用的 Mn 之间也存在拮抗作用。研究表明,栽种柑橘(*Citrus aurantium*)幼苗的基质中 Fe 的存在会降低植株中的 Zn 和 Mn 含量[34]。在蓝莓中,M3 的根系中 Mn 含量显著高于 M2 和 M0,M0 和 M3 的地上部分 Mn 含量显著高于 M2,这可能与正常铁环境下根部较高的 Fe 含量有关。研究表明,缺 Fe 环境下的南丰蜜橘(*Citrus reticulata*)的茎和根中 Mg 元素含量显著降低[35]。本研究结果也表明难溶铁和缺 Fe 环境下,蓝莓植株茎和根中的 Mg 含量显著下降。

3.2 不同铁素环境下接种菌根真菌对蓝莓苗生长和营养元素含量的影响

菌根真菌定殖于宿主根部可以改善其获取营养物质的状况,作为交换,植物将光合碳输送给定殖真菌[36],这表明接种真菌在一定程度上可以促进植株生长。本研究中,正常铁环境下接种真菌,蓝莓植株的地上部分生长指标以及总生物量均有所提高。Li et al[37]研究发现,在泥炭藓中有杜鹃花类菌根真菌(EMF)或 DSE 定殖的情况下,DSE 更能促进兔眼蓝莓(*Vaccinium virgatum*)的营养生长,其对根系生长的促进作用尤为显著。本研究中,真菌 *Phialocephala* 的侵染率高达 57.14% ~ 63.46%,这表明该真菌能较好地和蓝莓根系共生。接种真菌对蓝莓苗的积极作用主要体现在根系部分,3 种铁素环境下接种真菌均显著增加了根长,而枝条的总生长量和总基径反而在一定程度上受到抑制,根冠比变高,说明接种真菌可以促进光合产物向根部转移,从而促进根系的生长。M0J 和 M3J 苗都出现了明显的失绿症状,株高、基径较未接种真菌的植株显著降低,推断蓝莓幼苗长期处于缺 Fe 和难溶铁环境下,菌根真菌和幼苗之间存在竞争关系,加之植株缺 Fe 会导致叶绿体结构异常,叶片发黄,抑制了植株的光合作用,最终限制了蓝莓苗的生长。

正常环境下接种真菌可以促进植株对各营养元素的吸收。本研究中,在缺 Fe 和难溶铁环境下接种菌根真菌后,蓝莓植株地下部分的 N 和 P 含量均有不同程度的提高,并且 N 和 P 含量之间存在显著正相关关系,这表明 DSE 可能具有促进植株根系发育的作用。正常铁环境下接种真菌使得叶片的 Mg 含量显著上升,这与学者对山毛榉(*Fagus longipetiolata*)的研究结果[38]相同。Vergara et al[39]研究发现,番茄接种 DSE 后,有机氮源处理组的 N、P、K、钙(Ca)、Mg、Fe、Mn 和 Zn 含量均有所提高,而在无机氮源处理下仅 K 含量提高,这表明 DSE 促生作用的发挥可能需要一定的有机氮源。本研究中,缺 Fe 和难溶铁环境下接种真菌的促生效果并不明显,可能与有机氮源的缺少有关。Zhu et al[40]研究发现,接种 DSE 的西红柿(*Solanum lycopersicum*)枝条和根部的镉(Cd)和 Zn 积累量变低;而 Yung et al[41]研究发现,在淡蓝山荭蔓(*Noccaea caerulescens*)中接种 DSE 会使得 Zn 的积累量上升。这表明接种 DSE 对不同植物微量元素吸收的影响存在差异。本研究中,正常铁和难溶铁环境下接种真菌后蓝莓植株地上部分的 Zn 积累量大幅上升,正常铁环境下接种真菌后 Mg、Mn、Fe 含量均表现为显著上升状态。这表明本研究使用的真菌

可以在一定程度上提升蓝莓植株吸收、积累微量元素的能力,还可促进植株根部在难溶铁环境下对 Fe 的吸收、积累。

4　结论

正常铁环境下生长的蓝莓植株长势明显优于难溶铁和缺 Fe 环境下的植株;接种 DSE 并不能有效改善植株的缺 Fe 症状,但可促进正常铁环境下植株的生长以及难溶铁和缺 Fe 环境下植株根系的生长,且各营养元素含量变化显著。关于真菌 *Phialocephala* 对蓝莓植株营养元素的具体作用机制还有待进一步研究。

参考文献(References)

[1] HUNT J R. Bioavailability of iron, zinc, and other trace minerals from vegetarian diets[J]. The American Journal of Clinical Nutrition, 2003,78(3):633S-639S. DOI: 10.1093/ajcn/78.3.633S.

[2] MÜLLER C, KUKI K N, PINHEIRO D T, et al. Differential physiological responses in rice upon exposure to excess distinct iron forms[J]. Plant and Soil, 2015,391(1):123-138. DOI: 10.1007/s11104-015-2405-9.

[3] LIANG G. Iron uptake, signaling, and sensing in plants [J]. Plant Communications, 2022,3(5):100349. DOI: 10.1016/j.xplc.2022.100349.

[4] HSIEH E J, WATERS B M. Alkaline stress and iron deficiency regulate iron uptake and riboflavin synthesis gene expression differently in root and leaf tissue: implications for iron deficiency chlorosis[J]. Journal of Experimental Botany, 2016,67(19):5671-5685. DOI: 10.1093/jxb/erw328.

[5] EICHERT T, PEGUERO-PINA J J, GIL-PELEGRÍN E, et al. Effects of iron chlorosis and iron resupply on leaf xylem architecture, water relations, gas exchange and stomatal performance of field-grown peach (*Prunus persica*)[J]. Physiologia Plantarum, 2010,138(1):48-59. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2009.01295.x.

[6] GONZALO M J, DIRLEWANGER E, MORENO M Á, et al. Genetic analysis of iron chlorosis tolerance in *Prunus rootstocks*[J]. Tree Genetics & Genomes, 2012,8(5):943-955. DOI: 10.1007/s11295-012-0474-y.

[7] DARNELL R L, CRUZ-HUERTA N. Uptake and assimilation of nitrate and iron in cultivated and wild *Vaccinium* species[J]. International Journal of Fruit Science, 2011,11(2):136-150. DOI: 10.1080/15538362.2011.578518.

[8] PECORARO L, WANG X, SHAH D, et al. Biosynthesis pathways, transport mechanisms and biotechnological applications of fungal siderophores[J]. Journal of Fungi, 2021,8(1):21. DOI: 10.3390/jof8010021.

[9] VALIPOUR M, KHOSHGOFTARMANESH A H, BANINASAB B. Physiological responses of hawthorn (*Crataegus persica* Pojark.) and quince (*Cydonia oblonga* Mill.) rootstocks to bicarbonate-induced iron deficiency in nutrient solution[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2018,181(6):905-913. DOI: 10.1002/jpln.201700576.

[10] RAHMAN M A, PARVIN M, DAS U, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis mitigates iron (Fe)-deficiency retardation in alfalfa (*Medicago sativa* L.) through the enhancement of Fe accumulation and sulfur-assisted antioxidant defense[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020,21(6):2219. DOI: 10.3390/ijms21062219.

[11] 王明元,夏仁学,王幼珊,等.缺铁和过量重碳酸盐胁迫下丛枝菌根真菌对枳生长的影响[J].园艺学报,2008,35(4):469-474. DOI: 10.3321/j.issn:0513-353X.2008.04.001.
WANG M Y, XIA R X, WANG Y S, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth of *Poncirus trifoliata* seedlings under iron deficiency and heavy bicarbonate stresses[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2008,35(4):469-474. DOI: 10.3321/j.issn:0513-353X.2008.04.001.

[12] SADOWSKY J J, HANSON E J, SCHILDER A M C. Root colonization by ericoid mycorrhizae and dark septate endophytes in organic and conventional blueberry fields in Michigan[J]. International Journal of Fruit Science, 2012,12(1/2/3):169-187. DOI: 10.1080/15538362.2011.619346.

[13] ZHENG J D, XIE X G, LI C Y, et al. Regulation mechanism of plant response to heavy metal stress mediated by endophytic fungi[J]. International Journal of Phytoremediation, 2023,25(12):1596-1613. DOI: 10.1080/15226514.2023.2176466.

[14] CASPERSEN S, SVENSSON B, HÅKANSSON T, et al. Blueberry-soil interactions from an organic perspective [J]. Scientia Horticulturae, 2016,208:78-91. DOI: 10.1016/j.scienta.2016.04.002.

[15] 尤式备,徐佳慧,郭怡文,等.蓝莓根毛缺失的机制及内生菌根真菌的促生作用[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2020,46(4):417-427. DOI: 10.3785/j.issn.1008-9209.2019.10.241.
YOU S B, XU J H, GUO Y W, et al. Mechanism of root hair deficiency and growth-promoting effect of endophytic mycorrhizal fungi in blueberry[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2020,46(4):417-427. DOI: 10.3785/j.issn.1008-9209.2019.10.

241.

[16] RODRIGUEZ R J, WHITE J F, Jr, ARNOLD A E, et al. Fungal endophytes: diversity and functional roles [J]. The New Phytologist, 2009, 182(2): 314-330. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x.

[17] MARSCHNER P, CROWLEY D, RENGEL Z. Rhizosphere interactions between microorganisms and plants govern iron and phosphorus acquisition along the root axis — model and research methods[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(5): 883-894. DOI: 10.1016/j.soilbio.2011.01.005.

[18] 白永超,陈露,卫旭芳,等.大兴安岭笃斯越橘内生真菌及矿质养分特性分析[J].林业科学,2017,53(10):50-59. DOI: 10.11707/j.1001-7488.20171006.
BAI Y C, CHEN L, WEI X F, et al. Analysis on the characteristics of endophytic fungi and mineral nutrient of *Vaccinium uliginosum* in the Daxing'an mountains[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2017, 53(10): 50-59. DOI: 10.11707/j.1001-7488.20171006.

[19] RAHIMI S, TALEBI M, BANINASAB B, et al. The role of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in improving iron acquisition by altering physiological and molecular responses in quince seedlings[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 155: 406-415. DOI: 10.1016/j.plaphy.2020.07.045.

[20] 李亚东,陈伟,张志东,等.土壤 pH 值对越桔幼苗生长及元素吸收的影响[J].吉林农业大学学报,1994,16(3):51-54.
LI Y D, CHEN W, ZHANG Z D, et al. Influence of soil pH on growth and leaf nutrient of blueberry[J]. Journal of Jilin Agricultural University, 1994, 16(3): 51-54.

[21] 张敏,王贺新,徐国辉,等.朝鲜越桔的解剖结构及其环境适应性[J].生态学杂志,2018,37(9):2581-2588. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201809.038.
ZHANG M, WANG H X, XU G H, et al. Anatomical structure and environmental adaptability of *Vaccinium hirtum* Thunb. var. *koreanum* (Nakai) Kitamura[J]. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(9): 2581-2588. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201809.038.

[22] 柯尊嵩,冯波,李帆.基于 WinRHIZO 的川中紫色土坡地冬小麦根系生长发育[J].西南农业学报,2021,34(11):2348-2355. DOI: 10.16213/j.cnki.scjas.2021.11.006.
KE Z S, FENG B, LI F. Root growth and development of winter wheat on purple soil slope of Sichuan based on WinRHIZO[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2021, 34(11): 2348-2355. DOI: 10.16213/j.cnki.scjas.2021.11.006.

[23] GUO X L, WANG Y Q, HU J B, et al. Mixed inoculation of dark septate endophytic and ericoid mycorrhizal fungi in different proportions improves the growth and nutrient content of blueberry seedlings[J]. Plant Biosystems, 2023, 157: 497-506. DOI: 10.1080/11263504.2023.2165558.

[24] 王芳芳,郭素娟,廖逸宁,等.土壤环境调控对板栗细根形态和产量的影响[J].果树学报,2021,38(7):1123-1135. DOI: 10.13925/j.cnki.gsxb.20210105.
WANG F F, GUO S J, LIAO Y N, et al. Effects of interrow grass mulching and fertilization on morphology of fine roots and yield of Chinese chestnut[J]. Journal of Fruit Science, 2021, 38(7): 1123-1135. DOI: 10.13925/j.cnki.gsxb.20210105.

[25] JIMÉNEZ M R, CASANOVA L, SAAVEDRA T, et al. Responses of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants to iron deficiency in the root zone[J]. Folia Horticulturae, 2019, 31(1): 223-234. DOI: 10.2478/fhort-2019-0017.

[26] 何明明,王秀峰,韩会会,等.亚适温条件下缺铁和硝酸盐胁迫对番茄幼苗生长及铁吸收的影响[J].应用生态学报,2017,28(3):901-910. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201703.017.
HE M M, WANG X F, HAN H H, et al. Effects of iron deficiency and NO_3^- stress on tomato seedlings growth and iron absorption under suboptimal temperature[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(3): 901-910. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201703.017.

[27] BIENFAIT H F. Mechanisms in Fe-efficiency reactions of higher plants[J]. Journal of Plant Nutrition, 1988, 11: 605-629. DOI: 10.1080/01904168809363828.

[28] BATTY L C, YOUNGER P L. Effects of external iron concentration upon seedling growth and uptake of Fe and phosphate by the common reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex. Steudel[J]. Annals of Botany, 2003, 92(6): 801-806. DOI: 10.1093/aob/mcg205.

[29] CELIK H, ASIK B B, GUEREL S, et al. Effects of potassium and iron on macro element uptake of maize[J]. Zemdirbyste-Agriculture, 2010, 97(1): 11-22. DOI: 10.3906/tar-0911-59.

[30] 王金珠,王子东,刘建龙,等.不同生态型杜梨对缺铁胁迫的生理响应及耐缺铁性评价[J].果树学报,2023,40(2):262-273. DOI: 10.13925/j.cnki.gsxb.20220253.
WANG J Z, WANG Z D, LIU J L, et al. Physiological response to iron deficiency stress and evaluation of tolerance to iron deficiency of different ecotypes of *Pyrus betulifolia*[J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(2): 262-

273. DOI: 10.13925/j.cnki.gsxb.20220253.

[31] ZHENG L Q, HUANG F L, NARSAI R, et al. Physiological and transcriptome analysis of iron and phosphorus interaction in rice seedlings[J]. Plant Physiology, 2009, 151(1):262-274. DOI: 10.1104/pp.109.141051.

[32] KIM S J, LEE H J. Causes for Fe deficiency chlorosis in oriental pear (*Pyrus pyrifolia*) trees [J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2003, 44(2):215-219.

[33] DE OLIVEIRA N T, NAMORATO F A, RAO S, et al. Iron counteracts zinc-induced toxicity in soybeans[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 194:335-344. DOI: 10.1016/j.plaphy.2022.11.024.

[34] MARTÍNEZ-CUENCA M R, QUIÑONES A, IGLESIAS D J, et al. Effects of high levels of zinc and manganese ions on Strategy I responses to iron deficiency in *Citrus* [J]. Plant and Soil, 2013, 373(1):943-953. DOI: 10.1007/s11104-013-1861-3.

[35] 周高峰,李碧娴,付燕玲,等.'南丰蜜橘'缺铁、锰、锌的症状及其光合特性和营养状况研究[J].园艺学报, 2019, 46(4):691-700. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2018-0627.
ZHOU G F, LI B X, FU Y L, et al. Effects of iron, manganese and zinc deficiency on the symptom, photosynthetic characteristics and nutrient status of 'Nanfeng' tangerine[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2019, 46(4):691-700. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2018-0627.

[36] SHI J C, WANG X L, WANG E T. Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: from genes to ecosystems[J]. Annual Review of Plant Biology, 2023, 74:569-607. DOI: 10.1146/annurev-arplant-061722-090342.

[37] LI Y C, CHEN S J, LI K T. Symbiotic fungi in nature Finnish peat moss promote vegetative growth in rabbiteye blueberry cuttings[J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2021, 62(2):191-198. DOI: 10.1007/s13580-020-00313-y.

[38] POSTMA J W M, OLSSON P A, FALKENGREN-GRERUP U. Root colonisation by arbuscular mycorrhizal, fine endophytic and dark septate fungi across a pH gradient in acid beech forests[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(2):400-408. DOI: 10.1016/j.soilbio.2006.08.007.

[39] VERGARA C, ARAUJO K E C, URQUIAGA S, et al. Dark septate endophytic fungi help tomato to acquire nutrients from ground plant material[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 2437. DOI: 10.3389/fmicb.2017.02437.

[40] ZHU L L, LI T, WANG C J, et al. The effects of dark septate endophyte (DSE) inoculation on tomato seedlings under Zn and Cd stress[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2018, 25(35):35232-35241. DOI: 10.1007/s11356-018-3456-2.

[41] YUNG L, BLAUDEZ D, MAURICE N, et al. Dark septate endophytes isolated from non-hyperaccumulator plants can increase phytoextraction of Cd and Zn by the hyperaccumulator *Noccaea caerulescens*[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2021, 28(13):16544-16557. DOI: 10.1007/s11356-020-11793-x.

(责任编辑:杨郁霞)