

黑麦草-内生真菌共生体对磷缺乏的生理生态反应

任安芝, 高玉葆*, 周 芳, 陈 磊

(南开大学生命科学学院, 天津 300071)

摘要:选取感染和未感染的黑麦草为材料,在田间盆栽条件下研究内生真菌感染对宿主植物抵抗磷胁迫方面的贡献。结果表明,土壤中缺磷或内生真菌感染对黑麦草地上部生长的影响不显著,但内生真菌感染对植株地下部生长和生理指标有明显影响。缺磷条件下,内生真菌感染有助于黑麦草地下部分的生长,表现在根系总长度更长,生物量更大;同时根中酚类物质和有机酸的含量也显著高于未感染植株,但因酚类物质和有机酸总量增加的同时并未伴随着二者浓度的增加,由此推测,内生真菌在改变宿主黑麦草根系代谢活动方面的贡献有限。此外,内生真菌感染显著提高了宿主植物的磷利用效率,这可能与缺磷条件下内生真菌感染植株具有更高的酸性磷酸酶活性有关。

关键词:黑麦草;内生真菌;磷胁迫

文章编号:1000-0933(2007)12-5433-08 中图分类号:Q143 ,Q938 ,Q949.32 文献标识码:A

Effects of endophyte infection on ecophysiological response of perennial ryegrass under phosphorus deficiency

REN An-Zhi, GAO Yu-Bao*, ZHOU Fang, CHEN Lei

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

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5433 ~ 5440.

Abstract: *Neotyphodium* endophytes and cool-season grasses are mutualistic symbionts. The host grasses provide necessary photosynthates for the fungi. The endophytes often enhance the hosts' growth and protect them from biotic and abiotic stresses, contributing to their widespread adaptability. Abiotic attributes affected by *Neotyphodium* endophytes include drought resistance, light, temperature and mineral stresses. Studies on endophyte-related responses of grasses to nutrient acquisition have focused upon the influence of soil nitrogen (N) availability, since this element is a constituent of alkaloids in infected plants. Similar to N nutrition, phosphorus (P) availability influences ergot alkaloid production in EI (endophyte-infected) grasses. But reports of endophyte-related responses of grasses to P nutrition are relatively limited. In this paper, *Lolium perenne* L. cv. SR4000 infected by *Neotyphodium lolii* (originally from Beijing Clover Seed Company, China) was employed to establish EF (endophyte-free) and EI populations. EI and EF ryegrasses were grown in the field and tested for their ecophysiological response to P deficiency.

The experiment was carried out at the campus experiment site of Nankai University, Tianjin. There were two separate 2-month periods of P stress treatment. The first began in mid July. The second began in late Sept. Two-factor randomized-

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(2007CB106802);国家自然科学基金资助项目(30770348);天津市自然科学基金资助项目(BE020071)

收稿日期:2006-09-22; **修订日期:**2007-05-24

作者简介:任安芝(1969~),女,山西人,博士,副教授,主要从事植物生理生态学和污染生态学研究。

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

Foundation item: The project was financially supported by National Key Basic Research Special Foundation Project, China (No. 2007CB106802), National Natural Science Foundation of China (No. 30770348), Tianjin Natural Science Foundation (No. BE020071)

Received date:2006-09-22; **Accepted date:**2007-05-24

Biography: REN An-Zhi, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in physiological ecology and pollution ecology.

block design was used. The first factor was P treatment and two levels of P treatments were imposed, i. e. P supply (P +) and P deficiency (P -); the other factor was endophyte status, i. e. EI and EF. Each treatment was replicated five times. P + treatment was achieved by addition of P to the soil in the form of Hoagland nutrient solution. For P - treatment, 2000 μM KCl was added instead of KH_2PO_4 . Two liters nutrient solution per pot was added once a month, and four times in total.

The results showed that endophyte infection did not have significant effect on leaf growth but did improve root development of perennial ryegrass under P deficiency. In response to P deficiency, EI roots were longer and had higher mass than EF roots. The root: shoot ratio was also greater in EI individuals. The content of total phenolics and organic acids was greater in EI roots than in EF roots at low P supply. However, the concentration of both did not increase with endophyte infection. The results suggest that higher root dry weight contributes to higher content of total phenolics and organic acids for EI plants, and endophyte infection might have negligible effects on chemical modification of perennial ryegrass. Endophyte infection did not increase the rate of P uptake but did improve P use efficiency when P was limited. Higher P use efficiency of EI ryegrass might result from higher acid phosphatase activity (APA) for EI ryegrass. Higher APA may contribute to ryegrass ability to reuse a limited P source, which is further beneficial to the development of ryegrass roots.

Key Words: *Lolium perenne* L.; endophyte; phosphorus deficiency

内生真菌与禾本科植物之间常表现为互惠共生关系,表现在内生真菌可促进宿主植物的营养生长^[1~2],增强宿主植物对生物胁迫^[3~6]和非生物胁迫的抵抗能力。大量的研究表明,内生真菌感染可以提高宿主植物抵抗高温^[7]、干旱^[8~10]、强光^[11]、营养缺乏^[12~14]等的的能力。就内生真菌感染对宿主植物养分利用效率影响方面的研究而言,目前涉及的多为内生真菌感染对于植物氮素利用方面的影响,以高羊茅为材料进行的研究,如 Arechavaleta^[13]发现低氮水平时内生真菌感染的高羊茅(*Festuca arundinacea*)叶片比未感染叶片分别厚 18% (60d 后)和 25% (160d 后);Lyons 等人^[15]的研究表明,内生真菌感染影响高羊茅 KY31 叶片和叶鞘内有有机和无机氮的累积,且感染植株叶片内谷氨酰胺合成酶的活性在高氮和低氮水平时均比未感染植株高。在以黑麦草为材料进行的研究中,Ravel^[16]认为氮肥不足时感染植株的叶片数和分蘖数均比未感染植株多;Lewis^[12]也报道氮肥不足时感染植株比未感染植株具有更高的氮利用效率;然而,也有研究表明,内生真菌感染对宿主植物利用有限氮肥方面的贡献不大^[14]。这说明内生真菌和宿主植物的关系与宿主植物的种、品种以及所处的环境条件等多种因素有关。

与氮相类似,磷也与共生体体内的生物碱合成有关^[17]。Azevedo^[18]认为内生真菌可能是植物体中的磷库,他发现内生真菌的菌丝可以积累无机磷,这一点和菌根真菌相似,推测在磷不足时可能为宿主植物提供磷以满足其生长需要,但缺乏足够的实验证据。其后,Malinowski 等^[19]以高羊茅为材料的研究发现,与未感染植株相比,感染植株的根直径更小且具有更长的根毛,从而增加了对磷的吸收能力;另外,感染植株产生的根系分泌物具有更高的铁还原能力^[20]。那么,进一步的问题就是,内生真菌是改变了宿主植物的根系结构还是改变了根系的化学活动?各自的贡献有多大?有哪些物质参与了根系化学活动的改变?本文以感染内生真菌的多年生黑麦草为材料,探讨了田间土培条件下磷缺乏对宿主植物生长和根系生理生化特性的影响,以期了解内生真菌感染对黑麦草磷利用效率的影响,为更好地利用黑麦草——内生真菌这一共生体提供依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

实验材料为感染内生真菌 *Neotyphodium lolii* 的多年生黑麦草(*Lolium perenne* L.),品种为 SR4000。种子自北京克劳沃种子购进,其内生真菌感染率高于 90%。选取均匀、饱满的种子,一部分先经过加热处理(43℃ 恒温水浴保温 15min,再经过 57℃ 恒温水浴保温 25min)后再摆放于湿滤纸上,室温萌发(用以产生 EF 种群);另一部分则直接摆放于湿滤纸上,室温萌发(用以产生 EI 种群)。待第一个分蘖长出 1 个月后,对所

有植株的分蘖进行逐株检测,最终获得 100% 感染率的 EI 种群和 0% 感染率的 EF 种群。种群于 1999 年构建后,分别于 2000、2001 和 2002 年连续 3 次采用无性系构建种群,本研究所采用的实验种群即为第 3 年构建的长势一致的 EI 和 EF 种群。

1.2 实验方法

1.2.1 实验设计

选择长势良好、大小一致的 EI 和 EF 植株移入直径 28cm 高 25cm 的塑料盆中,每盆 13 株,EI 和 EF 各 10 盆,共 20 盆。每盆装土 12.5kg。盆内所装填的土壤是来自天津市红光农场的沙质壤土,土壤的田间持水量和永久萎蔫系数分别为 25.4% 和 5.3%,土壤有机质含量为 1.05%,总氮含量为 270 mg kg^{-1} ,总磷含量为 0.09%,有效磷含量 3.1 mg kg^{-1} ,速效钾含量为 9.2 mg kg^{-1} ,当移入塑料盆的植株恢复正常生长时实施磷素缺乏处理。实验于南开大学试验田自然温度和光照条件下进行。

缺磷实验分 2 个阶段进行,第 1 阶段从 7 月 15 日至 9 月 14 日,9 月 15 日刈割 1 次;第 2 阶段从 9 月 30 日至 10 月 30 日。采用双因素完全随机区组设计。因素之一为内生真菌感染状况,分为 EI 和 EF 两个水平;因素之二为磷胁迫,分为正常供磷(Hoagland 全营养液)和缺磷(全营养液中用 KCl 代替 KH_2PO_4)两个水平,即共 2×2 个处理,各设 5 个重复。处理期间每月浇营养液 1 次,共 4 次,每次 2L。处理期间根据需要浇等量的蒸馏水,以保证水分供应充足。

1.2.2 生理生态指标的测定

在每盆中随机标记 2 个长势中等的植株,每 3d 测量标记植株的叶片、叶鞘长度和叶片宽度,以最先长出来的那一片叶作为该分蘖的第 1 片叶,新生的那一片叶作为最后一片叶,依次累加,每次测量后便可得到截至该天的叶长、叶宽累积值,延伸速率即为实验期内的累积伸长量与天数的比值。叶面积可由以下公式得出:叶面积 = $0.905 \times \text{叶长} \times \text{叶宽}$,其中 0.905 为黑麦草叶片形状因子。每 6d 计数每盆中标记株的叶片数,每 7d 计数每盆中的分蘖数。最后收获前,记录整盆分蘖数和叶片数。

第 1 处理期结束后,只收获各盆的地上部分(留茬高度为 5cm),第 2 处理期结束后收获各盆中植株的叶片、叶鞘和根,洗去根表面残留的土壤,用 CI-203 根长测定仪测定根的总长度。然后称鲜重,在烘箱中于 70°C 烘干 24h,称其干重。总酚含量的测定参照 Malinowski 等^[20]的方法;酸性磷酸酶活性和有机酸总量的测定参照沈宏等^[21]的方法;磷含量用钒钼黄比色法测定^[22]。

1.2.3 数据统计

数据统计采用 SPSS13.0 统计分析软件 Two-way ANOVA 进行。

2 结果

2.1 缺磷条件下内生真菌感染对黑麦草地上部分的影响

2.1.1 叶生长

在实验周期的第 1 个阶段,无论内生真菌感染与否,磷的供应量对黑麦草地上部分的营养生长均无显著影响;在第 2 阶段,与供磷条件下相比,缺磷条件下 EF 植株的叶宽和叶鞘生长速率显著下降,而此时 EI 植株的叶宽和叶鞘生长无显著变化,致使 EI 植株的叶宽和叶鞘生长速率有高于 EF 植株的趋势,但因叶片延伸生长受内生真菌的影响不大,致使在实验周期结束时感染和未感染植株的叶面积之间无显著差异。

2.1.2 分蘖数及分蘖重

在整个实验期内,各实验种群的总分蘖数都表现为随时间的推移而增加。在实验末期,分别对每盆分蘖数和单个分蘖重进行了统计,结果发现,内生真菌的存在对黑麦草的分蘖能力没有促进作用,相反在缺磷条件下, EI 种群的分蘖数有低于 EF 种群的趋势(图 2a)。就每个分蘖的重量而言,在正常供磷条件下, EI 和 EF 种群之间无显著差异,在缺磷条件下,内生真菌的存在有使单个分蘖重量增加的趋势(图 2b),但未构成显著差异。

2.2 缺磷条件下内生真菌感染对黑麦草地下部分的影响

2.2.1 总根长

在实验期末,用根系测量系统对各处理植物根系的总长度进行测量(图 3)。统计结果表明,无论是磷胁

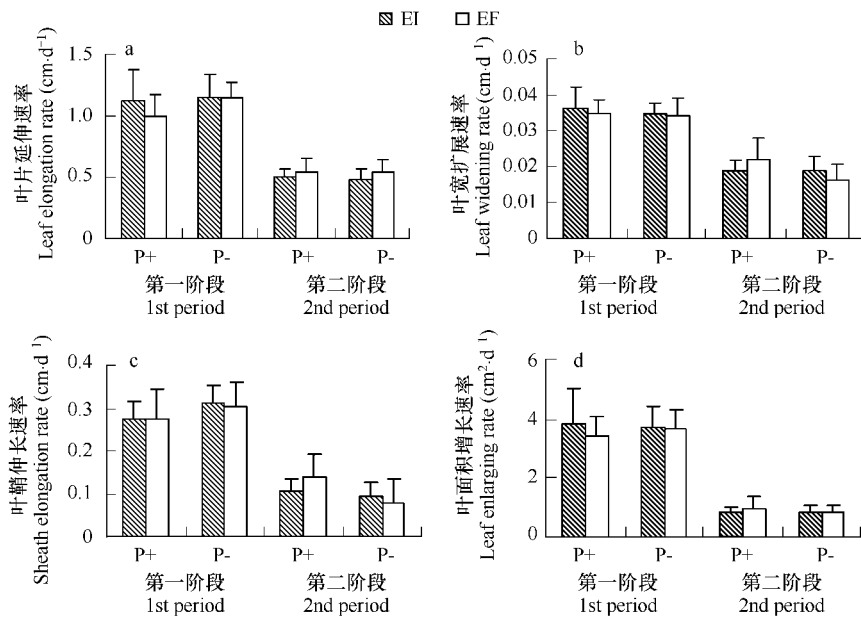


图1 供磷(P+)和缺磷(P-)条件下内生真菌感染对黑麦草叶生长的影响

Fig. 1 Effects of endophyte infection on leaf growth of perennial ryegrass under P supply (P+) and P stress (P-) conditions

图中误差线代表标准差,下同 bar in the figure denotes standard error, the same below

a. 叶片延伸速率; b. 叶宽扩展速率; c. 叶鞘伸长速率; d. 叶面积增长速率 a. Leaf elongation rate; b. Leaf widening rate; c. Sheath elongation rate; d. Leaf area enlarging rate

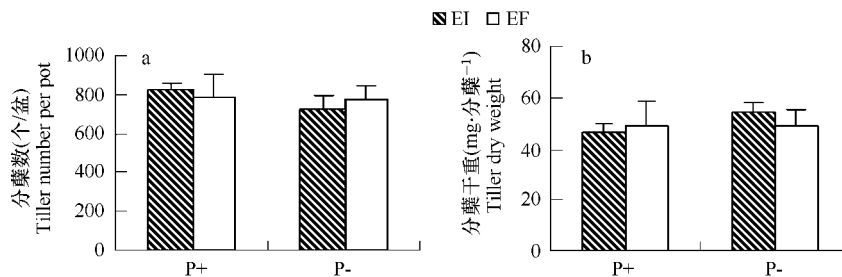


图2 供磷(P+)和缺磷(P-)条件下内生真菌感染对黑麦草分蘖生长的影响

Fig. 2 Effects of endophyte infection on tiller growth of perennial ryegrass under P supply (P+) and P stress conditions (P-)

a: 分蘖数 tiller number; b: 单个分蘖重量 dry weight per tiller

迫还是内生真菌侵染,单一因素对黑麦草幼苗根系总长度的影响均不显著,而二者的交互作用对根系总长度具有极显著的影响,表现在供磷条件下,EI 种群的根系总长度和 EF 种群之间无显著差异;而在缺磷下,EI 种群的根系总长度有所增加,EF 种群的根系总长度减少,结果表现为 EI 种群的根系总长度显著高于 EF 种群。

2.2.2 总酚含量

内生真菌感染影响了根中一些重要生理指标的变化。对于酚类物质,无论内生真菌感染与否,缺磷时地下部酚类物质总含量都大量增加,EI 植株增加尤为显著(表1)。进一步对单位根系重量中的酚含量(即总酚浓度)进行分析,发现缺磷同样都导致内生真菌感染和未感染植株根系总酚浓度的增加,但二者之间并无显著差异,由此可知,相对于未感染植株而言,缺磷条件下内生真菌感染植株根系中总酚含量的显著增加是由其较高的根系生物量所致。

2.2.3 有机酸含量

在正常供磷条件下,EI 与 EF 植株根中的有机酸总量无显著差异;在缺磷条件下,EF 植株的有机酸总量

无明显变化,而 EI 植株的有机酸总量显著增加(表 2),最终导致 EI 植株根系的有机酸总量显著高于 EF 植株。进一步对单位重量根系中有机酸的含量(有机酸浓度)进行分析,发现缺磷条件下内生真菌感染与未感染植株根中的有机酸浓度也无显著差异。

表 1 正常供磷(P+)和缺磷(P-)条件下内生真菌感染对黑麦草根总酚含量和总酚浓度的影响

Table 1 Effects of endophyte infection on total phenolic content and concentration in roots of perennial ryegrass under P supply (P+) and P stress conditions (P-)

项目 Item		总酚含量 (mg/盆) Total phenolic content (mg/pot)	总酚浓度 (% DW) Phenolic concentration
P +	EI	0.81c	0.0027c
	EF	1.39bc	0.0049b
P -	EI	2.64a	0.0086a
	EF	1.90b	0.0081a

字母相同差别不显著,字母不同则差别显著 ($\alpha = 0.05$) Same

letter denotes non-significant difference while different letters denote a as in Table 1

significant difference ($\alpha = 0.05$)

表 2 正常供磷(P+)和缺磷(P-)条件下内生真菌感染对黑麦草根有机酸含量和有机酸浓度的影响

Table 2 Effects of endophyte infection on organic acids content and concentration in roots of perennial ryegrass under P supply (P+) and P stress conditions (P-)

磷水平 P level		有机酸含量 (μmolH^+ /盆) Content of organic acid (μmolH^+ pot ⁻¹)	有机酸浓度 (μmolH^+ g ⁻¹ DW) Concentration of organic acid
P +	EI	0.40b	0.018a
	EF	0.57b	0.021a
P -	EI	0.79a	0.026a
	EF	0.53b	0.023a

表中数据说明见表 1 Explanation of the data in the table are the same

2.2.4 酸性磷酸酶活性

在正常供磷条件下, EI 植株根中的酸性磷酸酶活性有低于 EF 植株的趋势;在缺磷条件下, EF 植株无明显变化,而 EI 植株的酸性磷酸酶活性增加(图 4),最终导致 EI 植株根系的酸性磷酸酶活性高于 EF 植株。统计结果表明,无论是内生真菌感染还是磷供应,单一因素对酸性磷酸酶活性均无显著影响,但二者的交互作用对该活性有显著影响,即缺磷和内生真菌感染二者的交互作用会导致黑麦草叶片酸性磷酸酶活性的显著提高。

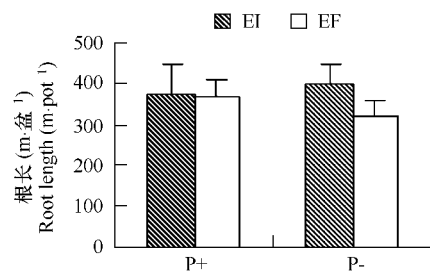


图 3 供磷(P+)和缺磷(P-)条件下内生真菌感染对黑麦草总根长的影响

Fig. 3 Effects of endophyte infection on total root length of perennial ryegrass under P supply (P+) and P stress conditions (P-)

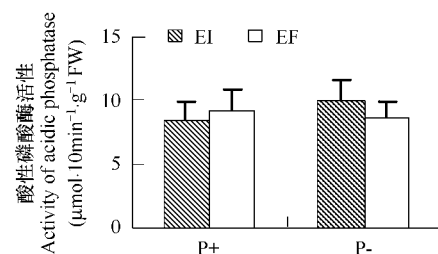


图 4 供磷(P+)和缺磷(P-)条件下内生真菌感染对黑麦草根酸性磷酸酶活性的影响

Fig. 4 Effects of endophyte infection on activity of acidic phosphatase in the root of perennial ryegrass under P supply (P+) and P stress (P-) conditions

2.3 缺磷条件下内生真菌感染对黑麦草生物量及其分配格局的影响

在本实验条件下缺磷对黑麦草各器官的生物量均无显著影响(表 3),表现在无论内生真菌感染与否,叶片、叶鞘及根系干重在供磷和缺磷条件下皆无显著差异。就内生真菌的影响而言,无论正常供磷还是缺磷,内生真菌感染对黑麦草地上部分的生物量(包括叶片和叶鞘)均无显著影响;而对于根系,在缺磷条件下, EI 种群的根系生物量与正常供磷条件下无显著差异,而 EF 种群的根系生物量迅速下降,结果导致与 EF 种群相比, EI 种群的根冠比更高,总生物量更大,说明内生真菌的存在有利于使其宿主植物在缺磷条件下仍然维持正常的生长发育。

表3 正常供磷(P+)和缺磷(P-)条件下内生真菌感染对黑麦草生物量分配格局的影响

Table 3 Effect of endophyte infection on biomass allocation of perennial ryegrass under P supply (P+) and P stress (P-) conditions

项目 Item		叶片干重 Leaf DW(g)	叶鞘干重 Sheath DW(g)	地上部干重 Shoot DW(g)	根干重 Root DW(g)	地下/地上 Root: Shoot	总生物量(g) Total biomass
P+	EI	21.29 ± 1.390 ^a	16.96 ± 2.282 ^a	38.25 ± 1.578 ^a	29.92 ± 7.347 ^a	0.79 ± 0.305 ^{ab}	68.17 ± 9.043 ^a
	EF	20.92 ± 2.930 ^a	15.98 ± 3.535 ^a	36.90 ± 4.851 ^a	27.21 ± 6.636 ^{ab}	0.76 ± 0.262 ^{ab}	64.11 ± 4.811 ^{ab}
P-	EI	21.19 ± 3.446 ^a	17.13 ± 5.141 ^a	38.32 ± 5.915 ^a	30.58 ± 3.142 ^a	0.82 ± 0.175 ^a	68.90 ± 4.873 ^a
	EF	21.45 ± 2.777 ^a	17.08 ± 6.044 ^a	38.53 ± 8.102 ^a	23.20 ± 3.334 ^b	0.62 ± 0.118 ^b	61.73 ± 6.151 ^b

表中数据以平均值 ± 标准差表示; 右上角字母相同差别不显著, 字母不同则差别显著 ($\alpha = 0.05$) Data are presented in the format of mean ± STDEV; same letter denotes non-significant difference while different letters denote a significant difference ($\alpha = 0.05$)

2.4 内生真菌感染对黑麦草磷吸收和利用的影响

由表4可以看出, 内生真菌感染对宿主植物体内的磷含量有影响, 这一影响随植物的不同器官而不同, 对于叶片而言, 在正常供磷时 EI 植株叶片中的磷含量显著高于 EF 植株, 在缺磷时与 EF 植株无显著差异; 在叶鞘中, EI 植株的磷含量有低于 EF 植株的趋势, 而且在磷胁迫时达到显著水平; 对于根系, 无论是正常供磷还是缺磷条件下, EI 和 EF 植株中的磷含量都相当接近, 但从表3可知, 内生真菌增加了黑麦草的地下部生物量, 因此, 就根系中的总含磷量而言, EI 植株高于 EF 植株。

进一步对黑麦草对磷的吸收和利用效率进行计算(表5), 发现在正常供磷时, EI 植株的磷吸收速率高于 EF 植株, 缺磷时, 二者的吸收速率均下降, 且下降至相似水平; 磷利用效率的变化趋势与此相反, 在正常供磷时, EI 和 EF 植株的磷利用效率无显著差异, 当磷缺乏时, 二者均迅速增加各自的磷利用效率, 只是 EI 植株增加的幅度更大些, 从而导致 EI 植株的磷利用效率显著高于 EF 植株, 说明内生真菌的感染有利于增强其宿主黑麦草在缺磷条件下的磷利用效率, 以增强其宿主植物对磷胁迫的耐性。

表4 正常供磷(P+)和缺磷(P-)条件下内生真菌感染对黑麦草全磷含量的影响

Table 4 Endophyte effects on the concentration of total phosphorus in shoot and root of perennial ryegrass under P supply (P+) and P stress (P-) conditions

		全 P 含量(%) Concentration of total P	
		P+	P-
叶片 Blade	EI	0.414 ± 0.028 ^a	0.186 ± 0.021 ^a
	EF	0.339 ± 0.028 ^b	0.205 ± 0.014 ^a
叶鞘 Sheath	EI	0.315 ± 0.013 ^a	0.140 ± 0.016 ^b
	EF	0.339 ± 0.043 ^a	0.182 ± 0.009 ^a
根部 Root	EI	0.210 ± 0.021 ^a	0.121 ± 0.007 ^a
	EF	0.211 ± 0.007 ^a	0.125 ± 0.012 ^a

表中数据说明见表3 Explanation of the data in the table are the same as in Table 3

表5 正常供磷(P+)与缺磷(P-)条件下内生真菌感染对黑麦草磷吸收和利用的影响

Table 5 Effects of endophyte infection on P use efficiency and P uptake rate of perennial ryegrass under P supply (P+) and P stress (P-) conditions

		P+		P-	
磷吸收速率 (mg·day ⁻¹ ·pot ⁻¹) P uptake rate	EI	1.539 ± 0.176a		0.744 ± 0.075a	
	EF	1.412 ± 0.079b		0.765 ± 0.107a	
磷利用效率 (gDW · mg ⁻¹ P) P use efficiency	EI	0.356 ± 0.013c		0.734 ± 0.054a	
	EF	0.364 ± 0.037c		0.622 ± 0.011b	

表中数据说明见表3 Explanation of the data in the table are the same as in Table 3

3 讨论

磷胁迫对内生真菌未感染植株地下部的影响要比感染植株明显, Malinowski 等^[23]认为内生真菌可能通过两种途径影响宿主植物对磷胁迫的反应: 一是根的形态发生变化, 根变得细长, 表面积增大, 对磷的吸收能力增加^[19]; 二是根部代谢活动改变, 如产生更多的酚类化合物^[20], 酚类可通过结合可溶性的 Al、Fe 和 Mn(这些元素可与磷结合从而导致磷的不可利用)来增加土壤中的可利用磷以提高对磷的吸收。本研究结果表明: 在缺磷条件下, 与未感染种群相比, 内生真菌的存在不仅促使其宿主黑麦草种群的根系更长、生物量更大, 而且产生更多的酚类化合物和有机酸, 进一步证实了 Malinowski 等的假设。但值得注意的是, 内生真菌感染在

导致宿主植物根系产生更多的酚类化合物和有机酸的同时并未伴随着根系中二者浓度的增加,也就是说感染植株中酚类化合物和有机酸的显著增加与其高的根系生物量有关,而内生真菌在改变宿主黑麦草根系代谢活动方面的贡献可能很有限。

在缺磷条件下,植物根系在分泌有机酸的同时常常伴随着酸性磷酸酶的产生^[24~26],有机酸如柠檬酸的存在可提高酸性磷酸酶的水解能力,从而使植物吸收更多的磷^[27]。酸性磷酸酶在植物体中的作用是将植物体内的磷脂类化合物水解为无机磷酸盐,酶活性升高能使植株体内仅有的磷多次反复利用,酸性磷酸酶活性越高,磷重复利用越快。此外,酸性磷酸酶还可将复杂的有机磷化合物水解成可为植物吸收利用的正磷酸盐,因此植物根系中酸性磷酸酶活性的提高也被认为是植物适应磷缺乏的一种表现^[28,29]。已有研究表明,磷胁迫下菌根真菌的存在可以分别提高其宿主植物大豆和玉米根系酸性磷酸酶的活力^[30,31],且提高程度不仅与真菌生物量有关,而且与土壤中磷的供应状况有关。内生真菌对其宿主植物是否具有同样的贡献,目前尚无文献报道,本研究结果表明,磷胁迫下内生真菌感染可提高宿主植物的酸性磷酸酶活性。

在缺磷条件下,内生真菌感染对其宿主植物磷的吸收和利用效率会产生一定的影响。Malinowski 等人^[17]在对高羊茅的研究中发现,低磷条件下,感染内生真菌的高羊茅地上和地下部磷含量均显著高于未感染植株;Azevedo 和 Welty^[18]发现内生真菌菌丝体中含有高浓度的磷,认为内生真菌可能是宿主高羊茅体内的竞争性磷库,但内生真菌的这一影响会因共生植物种类、基因型的不同而不同^[32~33]。本研究发现在缺磷条件下,无论是地上部分(包括叶片和叶鞘)还是地下部分,内生真菌的感染均没有提高磷的百分含量,但因内生真菌增加了黑麦草的地下部生物量,因此,就根系中的总含磷量而言,EI 种群显著高于 EF 种群。进一步分析表明,内生真菌的感染虽然没有改善其宿主植株的磷吸收能力,但显著提高了宿主植株的磷利用效率,使有限的磷元素得到充分的多次利用,这可能和内生真菌感染植株较高的酸性磷酸酶活力有关。

References:

- [1] Clay K. The ecology and evolution of endophytes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1993, 44: 39—64.
- [2] Rahman M H, Saiga S. Endophytic fungi affect the growth and mineral uptake, transport and efficiency ratios in tall fescue. *Plant and Soil*, 2005, 272 (1-2): 163—171.
- [3] Burns J C, Fisher D S. Intake and digestion of 'Jesup' tall fescue hays with a novel fungal endophyte, without an endophyte, or with a wild-type endophyte. *Crop Science*, 2006, 46 (1): 216—223.
- [4] Pennell C G L, Popay A J, Ball O J P, *et al.* Occurrence and impact of pasture mealybug and root aphid on ryegrass with and without infection by *Neotyphodium* fungal endophytes. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 2005, 48 (3): 329—337.
- [5] Van Hecke M M, Treonis A M, Kaufman J R. How does the fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum* affect tall fescue rhizodeposition and soil microorganisms? *Plant and Soil*, 2005, 275 (1-2): 101—109.
- [6] Eerens J P J, Visker M H P W, Lucas R J, *et al.* Influence of the ryegrass endophyte on phyto-nematodes. *Neotyphodium/grass interactions*. New York: Plenum Press, 1997, 153—156.
- [7] Marks S, Clay K. Physiological responses of *Festuca arundinacea* to fungal endophyte infection. *New Phytologist*, 1996, 133: 727—733.
- [8] Elmi A A, West C P. Endophyte infection effects on stomatal conductance, osmotic adjustment and drought recovery of tall fescue. *New Phytol*, 1995, 131: 61—67.
- [9] Hesse U, Schoberlein W, Wittenmayer L, *et al.* Effects of *Neotyphodium* endophytes on growth, reproduction and drought-stress tolerance of three *Lolium perenne* L. genotypes. *Grass and Forage Science*. 2003, 58: 407—415.
- [10] Hesse U, Schoberlein W, Wittenmayer L, *et al.* Influence of water supply and endophyte infection on vegetative and reproductive growth of two *Lolium perenne* L. genotypes. *European Journal of Agronomy*, 2005, 22 (1): 45—54.
- [11] Mcleod A R, Rey A, Newsham K K, *et al.* Effects of elevated ultraviolet radiation and endophytic fungi on plant growth and insect feeding in *Lolium perenne*, *Festuca rubra*, *F. arundinacea* and *F. pratensis*. *Journal of Phytochemistry and Photobiology B: Biology*, 2001, 62: 97—107.
- [12] Lewis G C. Effects of biotic and abiotic stress on the growth of three genotypes of *Lolium perenne* with and without infection by the fungal endophyte *Neotyphodium lolii*. *Annals of Applied Biology*, 2004, 144: 53—63.
- [13] Arachevala M, Bacon C W, Hoveland C S, *et al.* Effect of the tall fescue endophyte on plant response to environmental stress. *Agronomy Journal*, 1989, 81: 83—90.

- [14] Durand J L, Ghesquiere M, Ravel C. Effects of endophyte on long term productivity and tiller number in perennial ryegrass. *Grassland Science in Europe*, 2002, 7: 528 — 529.
- [15] Lyons P C, Evans J J, Bacon C W. Effects of the fungal endophyte *Acremonium coenophialum* on nitrogen accumulation and metabolism in tall fescue. *Plant Physiology*, 1990, 92: 726 — 732.
- [16] Ravel C. Beneficial effects of *Neotyphodium lolii* on the growth and the water status in perennial ryegrass cultivated under nitrogen deficiency or drought stress. *Agronomie*. 1997, 17: 171 — 181.
- [17] Malinowski D P, Belesky D P, Hill N S, *et al.* Influence of phosphorus on the growth and ergot alkaloid content of *Neotyphodium coenophialum*-infected tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Plant and Soil*, 1998, 198: 53 — 61.
- [18] Azevedo M P, Welty R E. A study of the fungal endophyte *Acomonium coenophialum* in the roots of tall fescue seedlings. *Mycologia*, 1995, 87: 289 — 297.
- [19] Malinowski D P, Brauer D K, Belesky D P. The endophyte *Neotyphodium coenophialum* affects root morphology of tall fescue growth under phosphorus deficiency. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 1999, 183: 53 — 60.
- [20] 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 — 12.
- [21] Shen H, Shi W M, Wang X C, *et al.* Study on adaptation mechanisms of different crops to low phosphorus stress. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2001, 7(2): 172 — 177.
- [22] Bao S D. Agrochemical analysis of soil. Chinese Agricultural Press, 2000. 44 — 49.
- [23] Malinowski D P, Belesky D P. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses: Mechanisms of drought and mineral stress tolerance. *Crop Science*, 2000, 40: 923 — 940.
- [24] Gilbert G A, Knight J D, Vance C P, *et al.* Acid phosphatase activity in phosphorus-deficient white lupin roots. *Plant Cell and Environment*, 1999, 22, 801 — 810.
- [25] Miller S S, Liu J, Allan D L, *et al.* Molecular control of acid phosphatase secretion into the rhizosphere of proteoid roots from phosphorus-stressed white lupin. *Plant Physiology*, 2001, 127, 594 — 606.
- [26] Neumann G, Massonneau A, Martinoia E, *et al.* Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development in white lupin. *Planta*, 1999, 208, 373 — 382.
- [27] Watt M, Evans J R. Proteoid roots. Physiology and development. *Plant Physiol.* 1999, 121, 317 — 323.
- [28] Goldstein A H, Baertlein D A, McDaniel R G. Phosphate starvation inducible metabolism in *Lycopersicon esculentum*. *Plant Physiology*, 1998, 87: 711 — 715.
- [29] Wasaki J, Yamamura T, Shinana T, *et al.* Secreted acid phosphatase is expressed in cluster roots of lupin in response to phosphorus deficiency. *Plant and Soil*, 2003, 248: 129 — 136.
- [30] Pacovsky R S. Carbohydrate, protein and amino acid status of Glycine-Glomus-Bradyrhizobium symbiosis. *Physiologia Plantarum*, 1991, 75: 346 — 354.
- [31] Fries L L M, Pacovsky R S, Stafir G R, *et al.* Phosphorus effect on phosphatase activity in endomycorrhizal maize. *Physiologia Plantarum*, 1998, 103: 162 — 171.
- [32] Beatriz R, Vázquez-de-Aldana, Bzlbino García-Criado, *et al.* Influence of fungal endophyte infection on nutrient element content of tall fescue. *Journal of Plant Nutrition*, 1999, 22 (1): 163 — 176.
- [33] Malinowski D P, Ghiath A, Belesky D P. Leaf endophyte *Neotyphodium coenophialum* modifies mineral uptake in tall fescue. *Plant and Soil*, 2000, 227: 115 — 126.

参考文献:

- [21] 沈宏, 施卫明, 王校常, 曹志洪. 不同作物对低磷胁迫的适应机理研究. *植物营养与肥料学报*, 2001, 7(2): 172 ~ 177.
- [22] 鲍士旦主编. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2000. 44 ~ 49.