

内生真菌感染对宿主植物高羊茅锌耐受性的影响

李 川, 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(*Neotyphodium coenophialum*)和未感染内生真菌的高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.)为实验材料,在营养液中加入 ZnSO_4 进行锌胁迫实验,分析内生真菌对宿主植物锌耐受性的影响。与未感染内生真菌的植株相比,内生真菌感染对高羊茅的总生物量没有显著增益作用,但增加了分蘖数和叶片延伸生长累积值。内生真菌感染降低了高羊茅中 Zn^{2+} 的总含量,改变了锌在高羊茅中的分配,增加叶鞘中锌的含量,减少叶片中锌的含量。在高锌浓度下,内生真菌感染对净光合速率的变化没有影响,但是显著提高了其宿主的 PS II 光化学效率(F_v/F_m)。总体来看,内生真菌感染改善宿主高羊茅的锌耐受性。

关键词:高羊茅;内生真菌;锌胁迫

Effect of endophyte infection on Zn resistance of tall fescue

LI Chuan, REN Anzhi, GAO Yubao*

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

Abstract: The effect of Zn on tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) infected with or free from *Neotyphodium coenophialum* was studied by addition of ZnSO_4 to the nutrient solution to analyse the effect of endophyte infection. Compared with the endophyte-free tall fescue, endophyte infection did not improve the total biomass of tall fescue, but the symbiotic plants showed higher values of tiller number and cumulative leaf length. The presence of the fungus in the plant led to a limitation of the total Zn concentration and modified the pattern by decreasing the Zn concentration in leaves and increasing the Zn concentration in sheaths. Under high Zn stress, the alleviation of negative effect on net photosynthetic rate was not shown, but endophyte infection increased photosystem II (PSII) activities. In conclusion, endophyte infection had a beneficial effect of Zn stress on the host tall fescue.

Key Words: *Festuca arundinacea* Schreb.; endophyte; Zn stress

内生真菌是存在于健康植物的茎叶中,没有引起明显病害症状的一类真菌。到目前为止,全世界至少在调查过的 80 个属的 290 多种禾本科植物中发现有与之共生的内生真菌^[1],但就已报道的研究工作来看,大量的研究集中在两个有重要经济意义的植物种即高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.)和黑麦草(*Lolium perenne* L.)上面,二者分别与内生真菌 *Neotyphodium coenophialum* 和 *N. lolii* 构成共生关系。尽管内生真菌和宿主植物的相互关系与共生体双方的种(或品种)以及共生体的生存环境^[2]关系密切,内生真菌与高羊茅和黑麦草等人工禾草的互惠共生关系已被大量的实验证据所证实,具体表现在一方面植物为内生真菌提供光合产物和矿物质;另一方面内生真菌的代谢物能刺激植物的生长发育^[3],提高宿主植物对生物胁迫和非生物胁迫的抵抗能力,其中的生物胁迫主要包括食草动物^[4]和食草昆虫^[5]的取食、其它真菌^[6]的危害以及其它植物的竞争^[7]等;非生物胁迫包括干旱、低养分^[8]和高温^[9]等,其中以内生真菌增强植物抗旱性方面的研究起步较早,报道也较多^[10-11]。

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30770348, 30970460);国家教育部高等学校博士学科点专项科研基金资助项目(20060055012);国家教育部留学回国人员科研启动基金资助项目(2009-2011)

收稿日期:2009-02-23; **修订日期:**2009-09-01

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

利用菌根真菌与植物的共生关系提高植物的重金属耐性已被证明是一种行之有效的手段^[12-13],与菌根植物类似,感染内生真菌的植物也是真菌与植物的共生体,但内生真菌主要存在于植物的地上部分而不是根的组织中,而且感染内生真菌的草坪草具有如下优势:一是内生真菌存在于植物的地上部分,同时内生真菌感染对宿主植物的生长具有促进作用,因此染菌植物有可能借助于菌丝本身对重金属的积累以及较高的生物量等优势而在重金属的植物提取中发挥作用;二是内生真菌能增强宿主植物的拒食性以及抗干旱和耐贫瘠等的能力,比较适合在退化土壤上生长;三是以高羊茅和黑麦草为代表的草坪草分布范围广、繁殖力高。鉴于此,感染内生真菌的草坪草有望应用于重金属污染的修复中。但就目前来看,关于内生真菌增强宿主植物重金属耐性方面的研究在近几年来才受关注,相关报道也较少^[14-16]。

本文以感染和未感染内生真菌的高羊茅为实验材料,在温室环境中对高羊茅种群进行不同浓度的锌胁迫处理,通过对比较感染和未感染植株在生长、光合生理以及重金属累积和转运等方面的差异,探讨内生真菌在宿主植物高羊茅重金属耐性方面的贡献,为将感染内生真菌的草坪草进一步用于重金属污染的修复提供基础依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料的建植

实验材料为高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.),品种名为 Kentucky-31,与内生真菌 *Neotyphodium coenophialum* 构成共生关系。内生真菌感染和不感染的高羊茅种子由美国印第安纳大学 Keith Clay 教授惠赠(不感染种子最初是通过使用杀真菌剂对感染植株进行处理以获得不感染植株以及不感染种子,本研究所采用的种子至少是处理之后的 10 代以上,详细方法见文献^[17])。选取饱满的高羊茅种子于蛭石中培养。待植株生长出 2—3 个分蘖时,参考 Latch 等^[18]的苯胺兰染色法,使用显微镜检测叶鞘以区分感染(endophyte-infected, E+)和未感染(endophyte-free, E-)植株。选取长势良好、大小一致的 E+ 和 E- 植株的分蘖分别移入盛有 1/2 浓度 Hoagland 完全营养液的 1L 培养缸中,每缸 6 孔,每孔 1 个分蘖,每 3d 更换营养液,24h 连续通气,自然光照。E+ 和 E- 分蘖分别移栽 12 缸,共 24 缸。

1.2 锌胁迫处理

本实验同时考虑内生真菌、锌胁迫两个因素。内生真菌包括感染和未感染,锌胁迫设 0、50、150、300 mg·L⁻¹,每个处理设 3 个重复。预培养 1 周后,将植株移入含有不同浓度 ZnSO₄ 的 1/2 浓度 Hoagland 完全营养液中进行锌胁迫处理。高羊茅的培养和胁迫实验均在温室中进行。胁迫过程中注意及时补充由于叶片蒸腾损失的水分。胁迫处理共持续 14d。

1.3 各项指标的测定

每一培养缸中随机标记 2 株分蘖。每 3d 测量标记株的叶长。在胁迫前期(第 4 天)、中期(第 8 天)和后期(第 12 天),用 LI-6400 便携式光合作用测定仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定标记植株的净光合速率。光强由 LI-6400-02BLED 红蓝光源自动控制到 800 μmol·m⁻²·s⁻¹,叶温控制在(25 ± 0.5)℃。在光合测定当天,用 Handy PEA(Hansatech, UK)非调制式荧光仪测定标记植株的叶绿素荧光。

胁迫处理结束后,计数每一培养缸植株的总分蘖数,分别收获各培养缸植株的根、叶鞘和叶片,称量干重。烘干后的样品充分粉碎后,采用 HNO₃-HClO₄ 消化法消解,ICP 测定样品中锌含量。

1.4 统计分析

采用单因素方差分析检验染菌与不染菌植株间和胁迫处理间的差异,采用双因素方差分析检验内生真菌感染和 Zn 胁迫之间的交互作用。

2 结果与分析

2.1 光合作用

2.1.1 净光合速率

光合速率是反映光合作用强弱的最重要也是最直接的指标,光合速率越大,表明植物光合作用的水平越

高。从图 1 可以看出, Zn^{2+} 胁迫减低了高羊茅的净光合速率, 而随着处理时间加长, 净光合速率下降的程度也逐渐变大。在胁迫后期, 当培养液中 Zn^{2+} 浓度从 0 增加到 $300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, E + 植株的净光合速率从 $14.65 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下降到 $8.24 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 与对照相比, 下降了 43.8%; E - 植株的净光合速率从 $13.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下降到 $6.25 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 与对照相比, 下降了 52.5%。虽然 E - 植株净光合速率的降低程度高于 E + 植株, 但是在所有 Zn^{2+} 处理中, 内生真菌感染都没有对高羊茅植株间的净光合速率产生显著影响。

2.1.2 叶绿素荧光

F_v/F_m 是 PS II 最大光化学量子产量, 反映了 PS II 反应中心的最大光能转换效率。该参数在非胁迫条件下变化极小, 且不受物种和生长条件的影响, 是反映 PS II 光化学效率的稳定指标^[19]。由图 2 可知, 虽然在整个 Zn^{2+} 处理期间, 高羊茅的 F_v/F_m 值随着 Zn^{2+} 胁迫浓度的提高而降低, 但降低的幅度都不是很大。在胁迫后期, Zn^{2+} 胁迫浓度为 $300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 与对照相比, E + 植株的 F_v/F_m 值下降了 5.1%, E - 植株的 F_v/F_m 值下降了 8.9%。而在 3 次测定中, 当胁迫浓度最高时 ($300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$), E + 植株的 F_v/F_m 值都要显著高于 E - 植株。

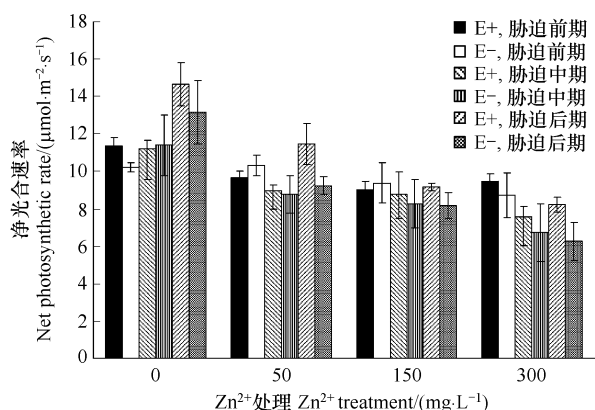


图 1 不同浓度锌处理下内生真菌感染对高羊茅净光合速率的影响

Fig. 1 Effect of endophyte infection on net photosynthetic rate of tall fescue under different Zn^{2+} concentrations

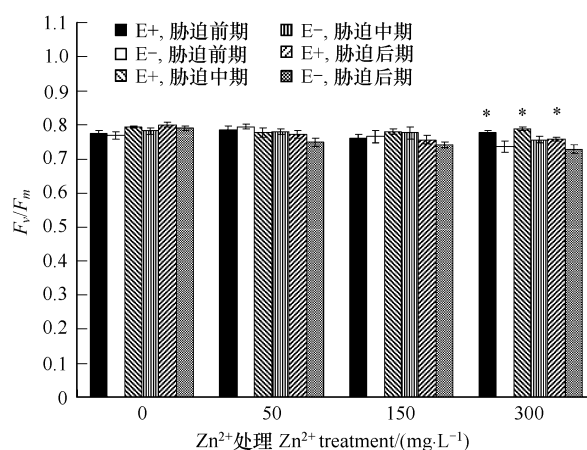


图 2 不同浓度锌处理下内生真菌感染对高羊茅 F_v/F_m 的影响

Fig. 2 Effect of endophyte infection on F_v/F_m of tall fescue under different Zn^{2+} concentrations

* 表示同一处理差异显著

2.2 植物生长

2.2.1 总分蘖数

胁迫处理结束后, 所有的高羊茅植株的分蘖数都有所增加。但增加的程度因为 Zn^{2+} 处理浓度的不同和感染内生真菌与否而存在差异 (图 3)。不论 E + 植株还是 E - 植株, 总分蘖数都有随着处理浓度升高而减少的趋势。但是在低浓度 Zn^{2+} 处理 ($50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) 时, E - 植株的总分蘖数高于对照, E + 植株则没有这个现象。在设置的所有 Zn^{2+} 处理中, E + 植株的总分蘖数都要高于 E - 植株, 在 Zn^{2+} 浓度为 0 和 $300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, E + 植株更是显著高于 E - 植株。说明不论是否存在锌胁迫, 内生真菌的感染都增强了高羊茅的分蘖能力。

2.2.2 生物量分配

随着 Zn^{2+} 处理浓度的升高, 高羊茅各部分生物量

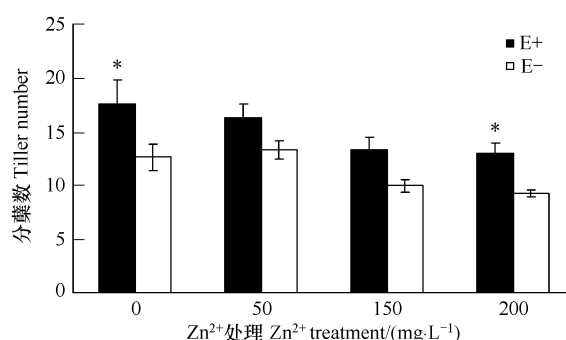


图 3 不同浓度锌处理下内生真菌感染对高羊茅分蘖能力的影响

Fig. 3 Effect of endophyte infection on tiller number of tall fescue under different Zn^{2+} concentrations

* 表示同一处理差异显著

和总生物量大都随之降低(表 1),但 E + 和 E - 植株间又有所不同。在对照组中,E + 植株的叶片生物量和总生物量都要显著高于 E - 植株。在 Zn^{2+} 处理下,虽然各部分的生物量存在着 E + 植株高于 E - 植株的趋势,但是 E + 和 E - 植株之间没有表现出显著性差异。只有在 Zn^{2+} 胁迫浓度为 $300\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,E + 植株的根生物量显著高于 E - 植株,同时,与对照相比,E + 植株根生物量占总生物量的比例从 21.9% 显著提高到 25.0%,而叶片比重则从 53.4% 显著降低到 47.4%,E - 植株则没有这一现象。说明内生真菌感染不但促进了高羊茅的营养生长,也改变了高羊茅生物量的分配格局。在低浓度 Zn^{2+} 处理($50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)时,E - 植株的总生物量高于对照,而 E + 植株并没有这个趋势。

表 1 不同浓度锌处理下内生真菌感染对高羊茅生物量分配格局的影响¹⁾

Table 1 Effect of endophyte infection on biomass-allocation pattern of tall fescue under different Zn^{2+} concentrations

锌处理/($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) Zn^{2+} concentration		重量 Weight/g			
		根 Root	叶鞘 Sheath	叶片 Leaf	总生物量 Total biomass
0	E +	$0.94 \pm 0.07\text{a}$	$1.06 \pm 0.05\text{a}$	$2.29 \pm 0.09\text{a}$	$4.29 \pm 0.16\text{a}$
	E -	$0.78 \pm 0.04\text{abc}$	$0.96 \pm 0.12\text{a}$	$1.66 \pm 0.26\text{b}$	$3.40 \pm 0.39\text{b}$
50	E +	$0.83 \pm 0.06\text{ab}$	$0.86 \pm 0.10\text{ab}$	$1.81 \pm 0.11\text{b}$	$3.50 \pm 0.26\text{ab}$
	E -	$0.81 \pm 0.03\text{ab}$	$0.88 \pm 0.05\text{ab}$	$1.82 \pm 0.04\text{b}$	$3.51 \pm 0.04\text{ab}$
150	E +	$0.85 \pm 0.10\text{ab}$	$0.91 \pm 0.11\text{ab}$	$1.95 \pm 0.28\text{b}$	$3.71 \pm 0.48\text{ab}$
	E -	$0.66 \pm 0.03\text{bc}$	$0.82 \pm 0.10\text{ab}$	$1.55 \pm 0.16\text{b}$	$3.03 \pm 0.24\text{bc}$
300	E +	$0.76 \pm 0.11\text{b}$	$0.84 \pm 0.03\text{ab}$	$1.44 \pm 0.06\text{c}$	$3.04 \pm 0.19\text{bc}$
	E -	$0.59 \pm 0.02\text{c}$	$0.68 \pm 0.04\text{b}$	$1.24 \pm 0.08\text{c}$	$2.51 \pm 0.12\text{c}$

同一列中右上角字母不同表示差异显著

2.2.3 叶片延伸生长

随着处理时间的延长,所有处理的高羊茅植株的叶片延伸生长累积值都随之增加。但不论 E + 植株还是 E - 植株,叶片延伸生长的速度都随着处理浓度升高而降低(图 4)。只有在低浓度 Zn^{2+} 处理($50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)时,E - 植株的叶片延伸生长累积值高于对照,E + 植株则没有这个现象。在 Zn^{2+} 浓度为 $0, 150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $300\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,E + 植株叶片延伸生长总累积值显著高于 E - 植株。说明在正常生长和锌胁迫生长时,内生真菌的感染都能增强了高羊茅叶片延伸生长的能力。

2.3 高羊茅各部分中锌的含量

从表 2 中可以看出,随着培养液中 Zn^{2+} 浓度的增加,不论是否感染内生真菌,高羊茅单位干重的 Zn^{2+} 含量也呈上升趋势。内生真菌的感染降低了高羊茅中 Zn^{2+} 的总含量,当培养液中 Zn^{2+} 浓度为 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $300\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,E + 和 E - 植株的 Zn^{2+} 含量表现出显著性差异。在高羊茅的不同部位中,锌在高羊茅体内有 70% 以上积累在根部。在叶鞘和叶片中的积累量大致相当。当培养液中 Zn^{2+} 浓度为 50 和 $300\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,内生真菌的感染同样显著降低了高羊茅根中 Zn^{2+} 的含量。相似的结果也出现在植株的叶片中,但只有 Zn^{2+} 处理浓度达到 $300\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,二者之间才表现出显著性差异。而在叶鞘中,E + 植株的 Zn^{2+} 含量则要高于 E - 植株,并且在 Zn^{2+} 处理浓度为 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,两者差异显著。说明与 E - 植株相比,E + 植株地上部倾向于在叶鞘中而不是在叶片中积累 Zn^{2+} 。

对上述结果进行进一步的双因素方差分析,结果发现(表 3), Zn^{2+} 胁迫处理对所有测定的指标都有显著影响。而内生真菌的感染对高羊茅的总分蘖数,总生物量,净光合速率, F_v/F_m 值以及叶片和根系中的 Zn 含

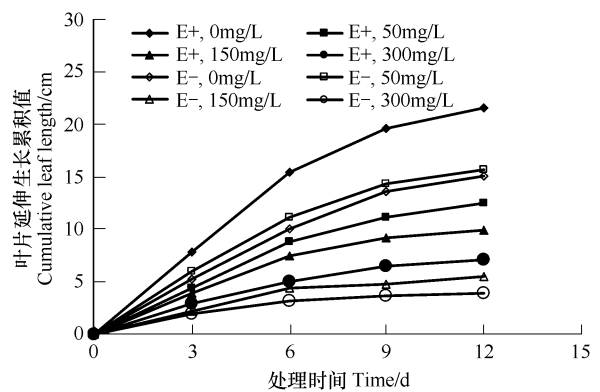


图 4 不同浓度锌处理下内生真菌感染对高羊茅叶片延伸生长累积值的影响

Fig. 4 Effect of endophyte infection on cumulative leaf length of tall fescue under different Zn^{2+} concentrations

量都有较为显著的影响。在叶片和根系的 Zn 含量中,Zn²⁺ 胁迫处理和内生真菌感染之间存在着交互作用。

表 2 不同浓度锌处理下内生真菌感染对高羊茅各部分中锌含量的影响

Table 2 Effect of endophyte infection on Zn²⁺ content of different part of tall fescue under different Zn²⁺ concentrations

锌处理/(mg·L ⁻¹) Zn ²⁺ concentration		锌含量 Zn ²⁺ content/(mg·g ⁻¹ DW)			
		根 Root	叶鞘 Sheath	叶片 Leaf	总含量 Total content
0	E +	0.36 ± 0.07e	0.36 ± 0.06e	0.47 ± 0.10d	1.18 ± 0.18d
	E -	0.57 ± 0.07e	0.24 ± 0.08e	0.52 ± 0.08d	1.17 ± 0.22d
50	E +	11.75 ± 0.84d	1.18 ± 0.15cd	1.61 ± 0.20c	12.48 ± 1.87c
	E -	15.47 ± 1.11c	0.98 ± 0.10d	1.84 ± 0.24c	14.53 ± 1.22c
150	E +	16.02 ± 0.31bc	2.48 ± 0.08b	2.18 ± 0.29c	15.91 ± 1.57c
	E -	18.96 ± 1.52b	1.75 ± 0.26c	1.94 ± 0.32c	21.93 ± 3.14ab
300	E +	17.19 ± 2.07bc	4.38 ± 0.19a	3.20 ± 0.12b	17.66 ± 1.09b
	E -	24.38 ± 0.84a	4.31 ± 0.43a	4.52 ± 0.29a	23.03 ± 1.55a

同一列中右上角字母不同表示差异显著

表 3 内生真菌感染和锌胁迫处理对高羊茅影响的双因素方差分析

Table 3 two-way ANOVA of the influence of endophyte infection and Zn²⁺ stress on tall fescue

变量 Variable	内生真菌感染 Endophyte infection	Zn	交互作用 Interaction
总分蘖数 Tiller number	* * *	* *	NS
总生物量 Total biomass	*	* *	NS
叶片延伸积累量 Cumulative leaf length	NS	* * *	NS
净光合速率 Net photosynthetic rate	*	* * *	NS
<i>F_v</i> / <i>F_m</i>	* *	* * *	NS
叶片锌含量 Zn ²⁺ content of leaf	*	* *	*
叶鞘锌含量 Zn ²⁺ content of sheath	NS	* * *	NS
根系锌含量 Zn ²⁺ content of root	* * *	* * *	*

*, **, *** 分别表示 $P < 0.05, 0.01, 0.001$, NS 表示结果不显著

3 讨论与结论

许多研究表明,内生真菌的感染可以促进宿主禾草生物量的积累,增加植株的分蘖数。Rahman 和 Saiga^[20] 发现在营养受限的情况下,内生真菌感染显著提高了高羊茅的地上部生物量和分蘖数。Bonnet 等^[14] 在对锌胁迫下的黑麦草进行研究时发现,内生真菌显著提高了黑麦草的分蘖数,但是对生物量没有显著的促进作用。本实验也得到了相似的结论。在本实验中,内生真菌在总生物量基本不变的基础上,增加了高羊茅的分蘖数,增加了根的生物量和比重,叶片生物量占总生物量的比例虽然有所下降,但是增加了叶片延伸总量。这可以使植株减少叶面积的损失,从而获得更多的光合产物,同时维持根系吸水能力,从而减少在锌胁迫对植株造成的损伤。

低浓度重金属胁迫促进植物生长的现象在其它研究中也有所发现^[21-22]。在本实验中,在 Zn²⁺ 浓度为 50 mg·L⁻¹ 时,E - 植株的总生物量,分蘖数和叶片延伸总量高于对照,而 E + 植株没有这个现象。这可能是因为植物体内的内生真菌提高了高羊茅感知外界胁迫的能力,加快了植株生理生化变化的速度。

Creek 和 Wade^[23] 发现包括高羊茅在内的一些植物的根系分泌物中含有酚类物质,而酚类物质可以与一些重金属螯合,从而降低它们的生物活性。Malinowski 等^[24] 的研究发现内生真菌的感染显著提高了高羊茅根系分泌物中酚类物质的含量,进一步的研究发现高羊茅根系分泌物可以显著降低铝,铜等重金属的毒性^[25-26]。本实验中,内生真菌感染显著降低了根系中锌的含量,可能是因为内生真菌促进高羊茅根部分泌了更多的酚类物质,从而减少了锌在高羊茅根部的积累,进一步降低了植株整体的锌含量。在植株的地上部,与 E - 植株相比,E + 植株在叶鞘积累了更多的锌,进而减少了叶片中的积累量。叶鞘是内生真菌菌丝的主要生

长分布区,而包括菌根真菌的真菌早已是公认的重金属生物吸附剂。Marques 等^[12]研究发现菌根真菌增强了 *Solanum nigrum* 对锌的吸收和积累,而植物体中最主要的积累部位就是根系。高羊茅叶鞘中的菌丝可能也类似的机制吸附了大量的锌,使锌向叶片的运输量减少。

在锌胁迫下,净光合速率的下降是与叶片中锌的含量密切相关的。过量的锌可以与 RuBP 羧化酶中 Mg^{2+} 发生置换,降低 RuBP 羧化酶的活性,也会抑制叶绿素的合成^[27]。Monnet 等^[15]发现内生真菌在减少黑麦草叶片中锌含量的同时,也可能以相似的机制降低了叶片中镁的含量。这可能就是本实验里 E + 植株叶片中锌含量低于 E - 植株,但是净光合速率没有显著差异的原因。

Van Assche 和 Clijsters^[28]发现锌和锰在 PS II 的水裂解过程中存在原位竞争,从而造成锌胁迫下 F_v/F_m 值的下降。研究表明内生真菌能够减少锌胁迫下黑麦草 F_v/F_m 值的下降^[14-16]。内生真菌没有降低叶片中锰的含量^[15],因此这种对 PS II 的保护作用应该是源于叶片中锌含量的降低。Bonnet^[14]发现只有当锌处理浓度达到 50mmol/L 时,才能使黑麦草的 F_v/F_m 值迅速下降,在其它较低的浓度下,只有在 17 天后才能表现出显著的效应。这应该是本实验中 F_v/F_m 值降低幅度偏小的原因。

在锌胁迫下,内生真菌感染降低了植株整体的锌含量,改变了锌在高羊茅地上部的分布。虽然对总生物量和净光合速率没有显著作用,但增加了高羊茅的分蘖数和叶片延伸总量,同时也减少了 PS II 最大光化学量子产量 F_v/F_m 的下降,使高羊茅能够获得更多的光合产物。结果表明,内生真菌感染对其宿主高羊茅的锌胁迫耐受性有一定的增益作用。

References:

- [1] Zou W X, Tan R X. Recent Advances on Endophyte Research. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43 (9): 881-892.
- [2] Marks S, Clay K. Low resource availability differentially affects the growth of host grasses infected by fungal endophytes. *International Journal of Plant Sciences*, 2007, 168(9): 1269-1277.
- [3] Rahman M H, Saiga S. Endophytic fungi (*Neotyphodium coenophialum*) affect the growth and mineral uptake, transport and efficiency ratios in tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Plant and Soil*, 2005, 272: 163-171.
- [4] Burns J C, Fisher D S. Use of Gamagrass as Hay or Silage in animal Production Systems. *Crop Science*, 2006, 48: 96-105.
- [5] Zust T, Hyrri S A, Muller C B. Endophytic fungi decrease available resources for the aphid *Rhopalosiphum padi* and impair their ability to induce defences against predators. *Ecological Entomology*, 2008, 33(1): 80-85.
- [6] Van Hecke M M, Treonis A M, Kaufman J R. How does the fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum* affect tall fescue (*Festuca arundinacea*) rhizodeposition and soil microorganisms? *Plant and Soil*, 2005, 275: 101-109.
- [7] Quigley P E. Effects of *Neotyphodium lolii* infection and sowing rate of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) on the dynamics of ryegrass/subterranean clover (*Trifolium subterraneum*) swards. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2000, 50: 47-56.
- [8] 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.
- [9] Marks S, Clay K. Physiological responses of *Festuca arundinacea* to fungal endophyte infection. *New Phytologist*, 1996, 133: 727-733.
- [10] Zhang Y P, Nan Z B. Growth and anti-oxidative systems changes in *Elymus dahuricus* is affected by *Neotyphodium* endophyte under contrasting water availability. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2007, 193: 377-386.
- [11] Hesse U, Schöberlein W, Wittenmayer L, Förster K, Warnstorff K, Diepenbrock W, Merbach W. Influence of water supply and endophyte infection (*Neotyphodium* spp) on vegetative and reproductive growth of two *Lolium perenne* L genotypes. *European Journal of Agronomy*, 2005, 22: 45-54.
- [12] Marques A P G C, Oliveira R S, Samardjieva K A. *Solanum nigrum* grown in contaminated soil: Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on zinc accumulation and histolocalisation. *Environmental Pollution*, 2007, 145: 691-699.
- [13] Hildebrandt U, Regvar M, Bothe H. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry*, 2007, 68: 139-146.
- [14] Bonnet M, Camares O, Veisseire P. Effects of zinc and influence of *Acremonium lolii* on growth parameters, chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activities of ryegrass. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 346: 945-953.
- [15] Monnet F, Vaillant N, Hitmi A, Coudret A, Sallanon H. Endophytic *Neotyphodium lolii* induced tolerance to Zn stress in *Lolium perenne*. *Physiologia Plantarum*, 2001, 113: 557-563.

- [16] Monnet F, Vaillant N, Hitmi A, Sallanon H. Photosynthetic activity of *Lolium perenne* as a function of endophyte status and zinc nutrition. *Functional Plant Biology*, 2005, 32: 131-139.
- [17] Marks S, Clay K. Physiological response of *Festuca arundinacea* to fungal endophyte infection. *New Phytologist*, 1996, 133(4): 727-733.
- [18] Latch G C M, Christensen M J, Samuels G J. Five endophytes of *Lolium* and *Festuca* in New Zealand. *Mycotaxon*, 1984, 20: 535-550.
- [19] Zhang S R A. Discussion on Chlorophyll Fluorescence Kinetics Parameters and Their Significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444-448.
- [20] Rahman M H, Saiga S. Endophytic fungi (*Neotyphodium coenophialum*) affect the growth and mineral uptake, transport and efficiency ratios in tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Plant and Soil*, 2005, 272: 163-171.
- [21] Wang Y B, Huang Y J, Yan M, Yang H F, Zhen Q. Effects of Cu on Growth and activate oxygen metabolism of *Festuca arundinacea*. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2006, 20(6): 167-170.
- [22] Duo L A, Gao Y B, Zhao S L. Growth Responses of *Poa pratensis* to the Stress of Four Heavy Metals. *Acta Botanica Sinica*, 2006, 26(1): 183-187.
- [23] Creek R, Wade G L. Excretion of phenolic compounds from the roots of *Festuca arundinacea*, *Eragrostis curvula*, and *Lespedeza striata*. *Transactions of the Kentucky Academy of Science*, 1982, 46: 51-55.
- [24] Malinowski D P, Alloush G A, Belesky D P. Evidence for chemical changes on the roots surface of tall fescue in response to infection with fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum*. *Plant and Soil*, 1998, 205: 1-12.
- [25] Malinowski D P, Belesky D P. Infection with leaf fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum* increase aluminium sequestration on root surfaces of tall fescue. *Journal of Plant Nutrition*, 1999, 22: 1335-1349.
- [26] Malinowski D P, Zuo H, Belesky D P, Alloush G A. Evidence for copper binding by extracellular root exudates of tall fescue but not perennial ryegrass infected with *Neotyphodium* spp. endophytes. *Plant and Soil*, 2004, 267: 1-12.
- [27] Van Assche F, Clijsters H. Inhibition of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* by treatment with toxic concentration of Zn; effects on ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Journal of Plant Phytologist*, 1986, 125: 55-360.
- [28] Van Assche F, Clijsters H. Inhibition of photosynthesis by treatment of *Phaseolus vulgaris* with toxic concentration of Zn; effects on electron transport and photophosphorylation. *Physiologia Plantarum*, 1986, 66: 717-721.

参考文献:

- [1] 邹文欣, 谭仁祥. 植物内生菌研究新进展. *植物学报*, 2001, 43(9): 881-892.
- [19] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4): 444-448.
- [21] 王友保, 黄永杰, 严密, 杨红飞, 甄泉. 铜污染对高羊茅生长及活性氧代谢影响的研究. *水土保持学报*, 2006, 20(6): 167-170.
- [22] 多立安, 高玉葆, 赵树兰. 早熟禾对4种重金属胁迫生长响应特征. *西北植物学报*, 2006, 26(1): 183-187.