

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

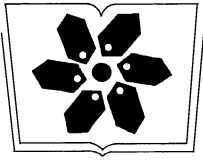
Acta Ecologica Sinica



第33卷 第9期 Vol.33 No.9 **2013**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 9 期 2013 年 5 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 可持续发展研究的学科动向 茶 娜, 邬建国, 于润冰 (2637)
- 代谢异速生长理论及其在微生物生态学领域的应用 贺纪正, 曹 鹏, 郑袁明 (2645)
- 植物内生菌促进宿主氮吸收与代谢研究进展 杨 波, 陈 晏, 李 霞, 等 (2656)
- 中国园林生态学发展综述 于艺婧, 马锦义, 袁韵珏 (2665)

个体与基础生态

- 基于最小限制水分范围评价不同耕作方式对土壤有机碳的影响 陈学文, 王 农, 时秀焕, 等 (2676)
- 草原土壤有机碳含量的控制因素 陶 贞, 次旦朗杰, 张胜华, 等 (2684)
- 外源钙离子与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎形态结构的影响 车秀霞, 陈惠萍, 严巧娣, 等 (2695)
- 毛竹出笋后快速生长期茎秆色素含量与反射光谱的相关性 刘 琳, 王玉魁, 王星星, 等 (2703)
- 巴郎山异型柳叶片功能性状及性状间关系对海拔的响应 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 等 (2712)
- 外源磷或有机质对板蓝根吸收转运砷的影响 高宁大, 耿丽平, 赵全利, 等 (2719)
- 不同猎物饲喂对南方小花蝽捕食量和喜好性的影响 张昌容, 鄧军锐, 莫利锋 (2728)
- 捕食风险对东方田鼠功能反应格局的作用 陶双伦, 杨锡福, 姚小燕, 等 (2734)
- 基于线粒体细胞色素 c 氧化酶亚基 I 基因序列的帘蛤科贝类分子系统发育研究
..... 程汉良, 彭永兴, 董志国, 等 (2744)
- 不同实验生态环境对海刺猬遮蔽行为的影响 常亚青, 李云霞, 罗世滨, 等 (2754)

种群、群落和生态系统

- 基于 RS 与 GIS 的赣江上游流域生态系统服务价值变化 陈美球, 赵宝苹, 罗志军, 等 (2761)
- 长江口及邻近海域富营养化指标响应变量参照状态的确定 郑丙辉, 朱延忠, 刘录三, 等 (2768)
- 长江口及邻近海域富营养化指标原因变量参照状态的确定 郑丙辉, 周 娟, 刘录三, 等 (2780)
- 鸭绿江口及邻近海域生物群落的胁迫响应 宋 伦, 王年斌, 杨国军, 等 (2790)
- 杭州西溪湿地大型底栖动物群落特征及与环境因子的关系 陆 强, 陈慧丽, 邵晓阳, 等 (2803)
- 生物土壤结皮对荒漠土壤线虫群落的影响 刘艳梅, 李新荣, 赵 昕, 等 (2816)
- 大棚模拟条件下角倍蚜春季迁飞数量动态及其与气象因子的关系 李 杨, 杨子祥, 陈晓鸣, 等 (2825)
- 宁南山区植被恢复对土壤团聚体水稳定及有机碳粒径分布的影响 程 曼, 朱秋莲, 刘 雷, 等 (2835)
- 1958—2008 年太白山太白红杉林碳循环模拟 李 亮, 何晓军, 胡理乐, 等 (2845)
- 不同干扰对黄土区典型草原物种多样性和生物量的影响 陈芙蓉, 程积民, 刘 伟, 等 (2856)
- 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析 胡尔查, 王晓江, 张文军, 等 (2867)
- 西南干旱对哀牢山常绿阔叶林凋落物及叶面积指数的影响 纪金华, 章永江, 张一平, 等 (2877)
- 阿尔泰山小东沟林区乔木物种丰富度空间分布规律 井学辉, 曹 磊, 臧润国 (2886)

景观、区域和全球生态

太湖流域生态风险评价 许妍,高俊峰,郭建科 (2896)

基于 GIS 的关中-天水经济区土地生态系统固碳释氧价值评价 周自翔,李晶,冯雪铭 (2907)

资源与产业生态

淹水条件下控释氮肥对污染红壤中重金属有效性的影响 梁佩筠,许超,吴启堂,等 (2919)

研究简报

高温强光对小麦叶绿体 Deg1 蛋白酶和 D1 蛋白的影响及水杨酸的调节作用

..... 郑静静,赵会杰,胡巍巍,等 (2930)

不同 CO₂ 浓度变化下干旱对冬小麦叶面积指数的影响差异 李小涵,武建军,吕爱锋,等 (2936)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 308 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 32 * 2013-05



封面图说: 肥美的当雄草原——高寒草甸是在寒冷的环境下,发育在高原和高山的一种草地类型。其植被组成主要是多年生草本植物,冬季往往有冰雪覆盖,土壤主要为高山草甸土。当雄草原位于藏北高原,藏南与藏北的交界地带,海拔高度为 5200—4300m,受海洋性气候影响,呈现高原亚干旱气候,年平均降水量 293—430mm。主要有小嵩草草甸、藏北嵩草草甸和沼泽草甸等,覆盖度为 60%—90%,其中小嵩草草甸分布面积最大,连片分布于广阔的高原面上。高寒草甸草层低,草质良好,是畜牧业优良的夏季牧场。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201202050147

杨波, 陈晏, 李霞, 任承钢, 戴传超. 植物内生菌促进宿主氮吸收与代谢研究进展. 生态学报, 2013, 33(9): 2656-2664.

Yang B, Chen Y, Li X, Ren C G, Dai C C. Research progress on endophyte-promoted plant nitrogen assimilation and metabolism. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(9): 2656-2664.

植物内生菌促进宿主氮吸收与代谢研究进展

杨 波¹, 陈 晏¹, 李 霞², 任承钢¹, 戴传超^{1,*}

(1. 南京师范大学生命科学学院, 江苏省微生物与功能基因组学重点实验室, 江苏省微生物资源产业化工程技术研究中心, 南京 210023;

2. 江苏省农业科学院 粮食作物研究所, 南京 210014)

摘要: 内生菌与植物共生能够提高宿主的氮吸收与氮代谢水平, 这可能是由于内生菌在植物体内引发的多种效应的综合结果。植物内生菌能够通过促进植物根系发育和固氮作用为宿主植物提供更多的无机氮素; 能够通过分泌多种胞外酶系如漆酶、蛋白水解酶等使宿主植物更好地利用有机氮素; 能够提高宿主氮代谢关键酶如硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)等酶的活性; 能够提高宿主植物激素水平和维生素含量从而促进宿主氮代谢; 能够通过影响宿主植物氮代谢促进宿主植物分蘖、提高宿主植物叶绿素含量和光合速率等等。综述了国内外关于植物内生菌促进宿主氮代谢的相关报道, 归纳了植物内生菌影响宿主氮素吸收与代谢的可能机制, 并展望了关于植物内生菌促进宿主氮代谢机制方面的研究方向。

关键词: 植物内生菌; 氮吸收; 固氮作用; 氮代谢; 植物激素; 关键酶

Research progress on endophyte-promoted plant nitrogen assimilation and metabolism

YANG Bo¹, CHEN Yan¹, LI Xia², REN Chenggang¹, DAI Chuanchao^{1,*}

1 College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Jiangsu Key Laboratory for microbes and functional genomics, Jiangsu Engineering and Technology Research Center for Industrialization of Microbial Resources, Nanjing 210023, China

2 Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China

Abstract: Endophytes are microbes that reside within the living tissues of host plants without substantively harming them. They are ubiquitous in most plant species, latently residing in or actively colonizing the tissues. Infection by endophytes can improve the level of host plant nitrogen assimilation and metabolism. The mechanisms mediated by endophytes are complex; when symbiotic with plants, the ability to fix and solubilize mineral nutrients otherwise unavailable to plants allows plant-associated bacteria to act as biofertilizers. Endophytes are able to improve the level of host plant nitrogen assimilation and metabolism by promoting the growth and development of roots and by the fixation of nitrogen (diazotrophy). Nitrogen is often a limiting factor for plant growth because atmospheric nitrogen exists as dinitrogen (N₂), a form that is inaccessible to all organisms except a few specially adapted prokaryotes. For all other organisms (including plants), nitrogen needs to be in the form of either ammonia or nitrate before it can be used. Diazotrophic bacteria possess nitrogenase, an O₂-sensitive enzyme that catalyzes the reduction of atmospheric nitrogen to ammonia. Higher plants cannot carry out this process in the absence of these bacteria. Endophytes can also produce multiple ectoenzymes, such as laccase and proteolytic enzymes. These ectoenzymes facilitate the hydrolyzing and mineralizing of some polypeptides and soluble proteins for plant use. The function of ectoenzymes suggests that endophytes can help the host plants to use organic nitrogen as well as atmospheric. In

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30770073); 江苏高教优势学科建设工程资助项目; 南京市科委工程中心创新能力提升项目资助(201105058)

收稿日期: 2012-02-05; 修订日期: 2012-08-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: daichuanchao@njnu.edu.cn

addition, endophytes also clearly enhance the activities of key enzymes in the nitrogen assimilation and metabolism pathways of their hosts. In plants, glutamine synthetase (GS) and nitrate reductase (NR) are the enzymes that are mainly responsible for the assimilation of ammonium, and enhanced activity in these two key enzymes greatly improves plant metabolism. Furthermore, endophytes are also able to promote the production of phytohormones such as ethylene, auxins, indole-3-acetic acid (IAA), cytokinins, abscisic acid or combinations thereof, as well as the production of vitamins such as zeatin, vitamin B1, and vitamin B6. Both phytohormones and vitamins are important in nitrogen metabolism. Interestingly, endophyte infection results in higher NH_4^+ concentrations in the plant tissue, but NO_3^- concentrations are decreased. Tiller production, chlorophyll content and photosynthetic rate are also affected by endophytes; infected plants produce more tillers and have greater chlorophyll content than uninfected ones, and photosynthetic rates are also increased. In this thesis, we will give a brief summary of the aspects that deserve special attention in researching the role of endophytes in enhancing plant nitrogen assimilation and metabolism. We will also attempt to outline the mechanisms of endophyte-affected plant nitrogen assimilation and metabolism to highlight future research prospects.

Key Words: endophytes; nitrogen assimilation; nitrogen fixation; nitrogen metabolism; phytohormones; key enzymes

氮的有效供给是农业可持续发展的基本保证之一,为了满足人口增长对农产品的需求,提高单位土地面积的粮食产量,农田氮肥用量逐年增加。但是,大量偏施氮肥使土壤物理性状恶化、化肥利用率迅减;氮素的淋失直接污染水资源、造成水体环境的富营养化;偏施氮肥也不利于农作物产量进一步提高和优质农产品的生产^[1]。因此,近年来关于如何促进植物氮吸收、提高氮肥利用率、减少氮肥施用的研究已成为全球农业与生物科学领域的一大热点问题。植物-内生菌的共生关系是近年来研究提高植物氮素利用的新领域。

植物与周围环境生物的互作是一种普遍现象,其中植物-微生物的相互作用是重要形式之一。在叶际和根际区域,植物体时刻与众多的有害、有益和中性微生物共同生存,并产生直接或间接的接触。在长期的协同进化过程中,植物对微生物的侵染已经形成一种适应性的机制,能识别来自微生物的信号分子并作出相应的生理反应。¹³C 同位素标记技术显示根际组织中存在相当复杂的植物-真菌、植物-细菌共生体,对促进植物养分吸收和提高植物抗性起重要作用^[2]。植物内生菌是指那些在其生活史的一定阶段或全部阶段生活于健康植物的各种组织和器官内部的真菌或细菌,被感染的宿主植物(至少是暂时)不表现出外在病症,可通过组织学方法或从严格表面消毒的植物组织中分离或从植物组织内直接扩增出微生物的方法来证明其内生^[3],而且内生菌能与植物形成互惠互利的共生关系^[4],如产生多种植物激素、促进植物生长、提高植物氮吸收与氮代谢水平^[5-6]。本文综述了近年来有关植物内生菌促进宿主氮吸收、提高宿主氮代谢、减少氮肥施用的研究进展,以使读者全面、及时的了解这一领域的研究动态。

1 植物内生菌促进宿主氮吸收

1.1 植物内生菌促进宿主对无机氮素的吸收

1.1.1 植物内生菌通过促进宿主根部发育获得更多无机氮素

土壤中的氮素和施入土壤中的氮肥经根系才能进入植物体内,而植物吸收氮素能力的强弱很大程度上取决于根系形态特征、分布及其根系活力。如水稻根系在形态上表现为根系总长、根系半径、根体积和有效吸收面积等,水稻根系的纵向分布与其氮素吸收的关系也十分密切^[7],而内生菌能够促进根的生长和根系活力^[8]。Dai 等人^[9]研究发现接种广谱植物内生真菌 B3 能促进水稻生根;袁志林等人^[10]表明水稻接种内生真菌后能提高水稻的根系活力。Redman 等人^[11]研究表明,内生菌的定殖促进了水稻的根部生长和发育,影响了植物体内营养在根和芽中的分配,定时拍照技术揭示了与内生菌共生的植物优先将营养分配给根部而不是芽部,而根部的发育则有利于植物对氮素的吸收和利用。Mullen 等人^[12]在美国科罗拉多州的落基山早春雪融时,给 *Ranunculus adoneus* 接种未鉴定的深色有隔内生真菌(DSE),同时加施氮肥,发现接种 DSE 能提高植物形成的丛枝(AM)菌根菌的比例,并促进新根的发生,进而促进植物对氮素的吸收,因而提出给早春低温地

区的作物接种 DSE 有利于作物对氮素的吸收。

1.1.2 植物内生菌通过生物固氮作用获得更多无机氮素

具有固氮作用的植物内生菌主要是指定殖在植物内部与植物宿主联合固氮的固氮菌^[13]。近年来,国内外的研究者先后对不同地域的甘蔗、水稻、黑麦草等禾本科植物中的内生固氮菌进行了分离研究,并且评估了它们的固氮促生能力^[14]。除禾本科植物外,还从棕榈树、果树、咖啡树、黑松等林木中也发现了内生固氮菌^[14],其中有些种分布广泛,而有些仅局限于部分地区的部分植物,具有较强的寄主专一性。近年来的文献报道的内生固氮菌有:固氮醋杆菌(*Gluconacetobacter diazotrophicus*)、塞鲁普蒂卡草螺菌(*Herbaspirillum seropedicae*)及固氮弧菌(*Azoarcus*)、伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia*)、固氮螺菌(*Azospirillum*)、克雷伯氏菌(*Klebsiella*)、芽孢杆菌(*Bacillus*)、肠杆菌(*Enterobacter*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、固氮根瘤菌(*Azorhizobium*)等属中的一些种^[15-21]。

1987年 Dobereiner 实验室的 Lima 等人^[22]研究证明了甘蔗一生中所需氮素的 60% 以上是来自生物固氮作用,并在 1988 年该实验室从甘蔗体内分离到了具有特殊功效的内生固氮菌重氮营养醋杆菌(*Acetobacter diazotrophicus*)。目前甘蔗内生固氮菌已在巴西等国家广泛应用于甘蔗生产,施用该种内生固氮菌肥能够显著降低氮肥的施用量。最近 Thaweenut 的研究^[23]表明甘蔗内生固氮菌表达的 *nifH* 基因与根瘤菌类似。1986 年德国的 Barbara^[24]从巴基斯坦的卡拉草内分离到了固氮弧菌(*Azoarcus* sp.),证明了生长在巴基斯坦常年不施任何氮肥的盐碱土中的卡拉草,每年的生物学产量可达到 20—40 t/hm²,显然这与固氮弧菌的作用是密切相关的。Adel 等人^[25]在野生水稻中分离得到内生菌 *Herbaspirillum* sp. B501,并发现该菌有较高的乙炔还原活性,证实了其在水稻内生固氮菌。Ueda 等^[26]通过扩增 *nifH* 基因分析了日本水稻根中的固氮细菌,表明水稻根中存在 8 个新的 *nifH* 类型,有些是从未分离报道过的,它们为水稻提供了相当一部分氮素;Roger 等人^[27]表明微生物固氮作用(BNF)每年为湿地水稻提供的氮素为 50 kg/hm²,固氮螺菌属(*Azospirillum*)与水稻共生为水稻提供了植物总氮的 66%。

目前认为内生固氮菌促进植物氮吸收主要通过其为宿主植物提供无机氮源:内生固氮菌都含有固氮酶,他们以相当高的数量存在植物组织内,几乎可以在宿主植物的各种营养器官内发挥固氮作用,为植物提供无机氮源,而不会引起宿主任何不良反应^[16,19];内生固氮细菌在内根际的固氮则对植物氮含量有直接贡献。有些固氮菌将固定的氮素直接提供给植物吸收同化,有些则将固定大气中的氮气部分提供给宿主吸收利用^[28],其余部分则被细菌转化为细胞氮,由于细菌的生命周期比植物短得多,细菌死亡崩解后释放的氮素也能逐步为植物根系吸收。

1.2 植物内生菌促进宿主对有机氮素的吸收

内生菌侵染植物能分泌多种胞外酶,如漆酶、蛋白水解酶等^[29],这些酶的存在为宿主植物利用有机养分提供了条件。史央等人^[30]证实与水稻共生的内生真菌 B3 能产生漆酶;Addy 等人^[31]发现 DSE 可在以鸟嘌呤或尿酸为唯一氮源的培养基上生长,揭示了其对有机氮素的利用。DSE 也具有多种胞外酶活性,Bååth 等人^[32]在一种未鉴定的深色真菌中检测到了纤维素水解酶和蛋白水解酶活性;Ahlich-Schlegel 证明^[33]DSE 具有漆酶、脂肪酶、淀粉酶和多酚氧化酶活性。Upson 等人^[34]研究发现 DSE 能在宿主植物的根际周围矿化多肽类物质和一些氨基酸,从而使植物根际更好地利用它们作为氮源。DSE 所具有的这些胞外酶活性暗示着其对有机碳、氮、磷的潜在利用能力。另有报道^[35]称内生菌处理的植物根际脲酶活性增高,而且有些内生菌自身具有分泌脲酶的能力^[36],这都有利于植物对尿素的利用。

2 植物内生菌促进宿主氮代谢

2.1 植物内生菌影响宿主体内不同形态氮素含量

Lyons 等人^[5]在研究 *Neotyphodium coenophialum* 与高羊茅(*Festuca arundinacea*)共生时发现内生真菌对感染植株的氮积累和氮代谢有显著的影响。感染植株叶片和叶鞘中的氨浓度均增加,而硝酸盐浓度降低;同时,感染内生菌可显著提高宿主植物体内可溶性氨基酸的总量,特别是谷氨酰胺和天冬酰胺。袁志林等人^[37]用

内生真菌 B3 感染水稻后,发现 B3 可以产生多种游离氨基酸,这些氨基酸可以作为水稻合成激素类物质的前体,从而影响水稻的氮代谢。比如,B3 菌株中游离的甲硫氨酸(Met)的含量是水稻叶片中含量的 3—15 倍,有的水稻品种甚至不含 Met,而 L-Met 是乙烯的生物合成前体。上述植物内生菌影响宿主体内不同形态氮素含量可能是由于内生菌影响了宿主氮代谢关键酶的活性。

2.2 植物内生菌影响宿主体内氮代谢相关酶活性

2.2.1 硝酸还原酶(NR)

在植物氮代谢的过程中,进入体内的硝酸盐在其被同化为氨基酸之前,必须还原成 NH_3 。参与该过程的两种酶是硝酸还原酶和亚硝酸还原酶,前者在细胞质内将 NO_3^- 还原为 NO_2^- ,后者在叶绿体内将 NO_2^- 还原为 NH_3 。硝酸还原酶(NR)是硝态氮同化为氨的过程中的限速酶,该酶可作为植物氮素同化能力强弱的指标^[38]。史应武等人^[39]发现对甜菜接种内生真菌 F11 后,显著提高了甜菜硝酸还原酶(NR)的活性;欧阳雪庆等人^[40]表明甘蔗内生固氮菌浸种后,甘蔗叶片硝酸还原酶活性明显升高;Broek 等人^[41]发现固氮螺菌不仅能分泌植物激素,而且能分泌硝酸还原酶,从而促进宿主从土壤中同化氮素,促进植物生长。

2.2.2 谷氨酰胺合成酶(GS)/谷氨酸合成酶(GOGAT)

高等植物根部吸收的铵离子或由硝酸盐还原产生的氨,都先形成谷氨酸和天门冬氨酸,氨(NH_3)同化过程的主要酶系是谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)^[42]。正常氨同化时,GS/GOGAT 循环占 95% 以上,GDH 起辅助作用^[43-45],但当体内 NH_3 浓度过高或解除 NH_3 中毒时,GDH 作用较大^[46-47]。谷氨酰胺合成酶(GS)直接催化谷氨酸与氨发生反应,生成谷氨酰胺。谷氨酰胺合成后,与 α -酮戊二酸反应,在谷氨酸合成酶(GOGAT)的作用下,生成谷氨酸。谷氨酸和谷氨酰胺能进一步合成其它酰胺、氨基酸和蛋白质。因此,谷氨酰胺合成酶活性与作物产量有关^[48]。谷氨酰胺合成酶(GS)是处于氮代谢中心的多功能酶,它有两种同工酶,分别为定位于胞质和叶绿体的 GS1 和 GS2,执行不同的生理功能。位于叶绿体中的 GS2 的主要功能是把叶绿体和光呼吸再合成的 NH_4^+ 合成为谷氨酰胺(Gln)^[49],而处在胞质中的 GS1 则主要是参与根部含氮化合物的合成与运输。

Thomas 和 Gonzalez 等^[50-51]证实,GS 活性的提高有利于植物氨同化和氮素转化。近几年研究表明,GS/GOGAT 途径除了参与氨的初级同化外,还参与叶片中光呼吸释放的氨的再同化和氨基酸、蛋白质的转化等与氨有关的代谢过程。内生菌的感染能提高谷氨酰胺合成酶(GS)的活性,欧阳雪庆等人^[40]表明甘蔗接种内生固氮菌对其谷氨酰胺合成酶活性具有普遍而明显的促进作用;史应武等人^[39]研究表明,内生真菌 F11 感染的甜菜,无论是在其根部还是在叶部,GS 活性都有显著的提升,从而促进氮素代谢,促进甜菜生长,提高甜菜产量。Lyons 等人^[5]在研究 *Neotyphodium coenophialum* 与高羊茅(*Festuca arundinacea*)共生时发现内生真菌的感染亦能提高高羊茅体内的谷氨酰胺合成酶活性,从而促进氨的同化,提高植物对土壤氮的利用效率;类似的关于内生菌提高植物谷氨酰胺酶活性的说法在水稻、玉米等作物中均有报道^[21,52],由此可见,内生菌能够通过提高植物谷氨酰胺合成酶活性从而影响植物氮代谢水平。

2.3 植物内生菌对宿主体内氮代谢相关微量生长调节物质的影响

2.3.1 植物内生菌通过产生各种植物激素影响宿主氮代谢

植物内生菌能自身合成或者促进植物合成多种植物生长激素,如生长素(IAA)、细胞分裂素(CTKs)、赤霉素(GA)、乙烯和脱落酸等(ABA)^[37,53-56]。Biswas^[57]试验表明,外源施加 IAA,可增加种子蛋白质和游离氨基氮含量,促进氮代谢。Hurek 等人^[58]发现内生菌 *Azoarcus* sp. 能够分泌生长素,促进植物发根,使植物根的面积增加,从而提高植物对氮素等营养物质的摄入量。细胞分裂素(CTKs)与氮素利用关系密切,Beck 的研究^[59]认为 CTKs 作为一种信号应答于外源氮素的变化并参与调节植株代谢和发育。Harms^[60]发现细胞分裂素(CTK)之一玉米素能明显抑制大豆外植体叶片内 N 等元素含量水平的下降,特别是 N 含量。由此可见,内生菌产生的各种植物激素在促进植物氮代谢方面起到了一定的作用。

2.3.2 植物内生菌通过产生多种维生素从而影响宿主氮代谢

维生素是生物体内重要的有机物之一,它作为生物催化剂参与各项重要代谢活动,在植物生长过程中也是必不可少的。王珂等人^[8]表明维生素能提高小麦叶片硝酸还原酶的活性,提高小麦根系和叶片的玉米素核苷类 ZRs、生长素(IAA)的含量,从而促进根系发育和分支根的形成,这无疑对氮素的吸收和同化是有利的。微生物在代谢过程中会产生多种水溶性维生素,如 VB1、VB2、VB6 等。袁志林等人^[37]发现内生菌感染水稻后能产生 VB1;周德平等人^[61]表明内生真菌感染兰花后能产生 VB6 的前体 PABA 和 VB1。由此可见,内生菌可能通过产生维生素类物质影响植物氮代谢。

3 植物内生菌通过调节宿主氮吸收与代谢从而影响宿主生长发育

3.1 植物内生菌通过影响植物氮代谢从而促进宿主分蘖

分蘖是水稻等禾谷类作物最重要的农艺性状之一,它直接决定着水稻穗数的多少并进而影响水稻单位面积的产量^[48]。植物分蘖受氮素水平的显著影响,丁艳锋等^[62]认为外界氮素通过影响植株氮营养调节分蘖发生,某节位分蘖能否发生与叶片、叶鞘含氮率密切相关。氮能促进水稻分蘖,稻苗含氮量在 2.5% 以下,分蘖生长停止,含氮量超过 3.0%—3.5% 时,分蘖才能迅速进行^[63]。Gregory 等人^[64]发现内生真菌感染黑麦草(*Lolium perenne*)后可增加其分蘖数;史央等人^[30]研究发现内生真菌 B3 与水稻共生后能促进水稻分蘖;Belesky 和 Fedders^[65]表明内生菌感染高羊茅(*Festuca arundinacea*)后,通过同化更多的营养用于植物分蘖。内生菌可能通过提高植物的氮素水平进而促进植物分蘖。

3.2 植物内生菌提高宿主体内叶绿素含量和光合速率

植物光合作用与植物氮代谢关系十分密切。氮代谢需要植物光合作用提供碳源和能量,而光合作用又需要氮代谢提供酶蛋白和光合色素,二者需要共同的还原力、ATP 和碳骨架^[66]。核酮糖二磷酸羧化加氧酶(Rubisco)是 1,5-二磷酸核酮糖和 CO₂ 生成二分子 3-磷酸甘油酸反应的酶,该酶在植物中的含量非常丰富,大约占总可溶性蛋白的一半。Rubisco 也与氮的利用相关,它既是光合作用的限速因子,又是氮素代谢的关键酶之一^[67]。

有研究表明^[68],在光照充足的条件下,叶片含氮量与光合作用能力成正相关,其最直接的原因是卡尔文循环和类囊体所含的蛋白质占据叶蛋白质的绝大部分,叶片含氮量的增加使 Rubisco 的绝对量和相对量增加,而其他的光合组分(如细胞色素 f)的相对含量不变^[69]。Chaintreuil 等人^[70]发现水稻内有一种具有光合作用能力的内生菌,并且它也被证实是豆荚茎瘤中固氮菌的一个株系;李霞等^[71-72]研究表明内生真菌 B3 感染水稻后,可以提高水稻的光合速率,有利于维持植物的光合作用能力;史央等人^[30]证明内生真菌 B3 的感染可以提高宿主水稻体内的叶绿素含量,叶绿素是重要的蛋白质类物质,其含量的增加预示着植物体内氮代谢的提升,合成了更多的含氮物质,同时也提高了植物光合作用的水平。

4 总结与展望

内生菌与植物共生关系是一种古老的生物之间的互动方式,影响二者共生关系的因素有很多,有环境因素(如土壤类型和营养条件)、内生菌与宿主植物的基因型和宿主的生长发育阶段等^[73-74],虽然内生菌的存在对于植物高效吸收利用氮素起着重要的作用,但是其内在机制仍不清楚。现有的文献报道多是从生理水平概述了内生菌对植物氮吸收、氮代谢的促进,目前的研究尚停留在内生菌提高植物氮代谢相关酶活性的表观阶段,未发现有报道对其内在机理作出详细阐述。内生菌改变宿主氮代谢除了涉及氮素同化和基础代谢外,可能还与内生菌菌体在体外条件下对氮素利用的机制有关,有的内生真菌能够在体外培养条件下利用 NH₄⁺ 和 NO₃⁻ 作为氮源,而有的只能利用 NH₄⁺ 作为氮源而不能利用 NO₃⁻^[75-76]。关于内生菌提高宿主氮素利用率是由内生菌产生的酶的直接作用或是内生菌间接刺激宿主相关酶表达的间接作用现在仍不可知^[77]。

内生菌与植物共生后,可能是产生某种信号,植物体接受该信号后,能够刺激氮代谢相关酶基因的选择性高效表达,使酶活性升高,从而使植物氮代谢加强。随着基因组学、蛋白质组学和微生物分子生物学技术的日趋成熟,最近也出现了关于内生菌提高植物抗性基因表达的报道,比如, Sun 等人^[78]的研究表明内生菌在甘

蓝体内定殖后,会促进甘蓝叶片中抗旱相关基因的表达,并提高抗旱相关蛋白的表达,从而赋予甘蓝更强的抗旱能力;Ownley 等人^[79]发现内生菌的侵染能增强植物抗病基因的表达,这些研究手段将能更加深入的揭示内生菌促进植物氮代谢的机制。综观已有的研究进展和存在的问题,作者认为今后的研究应着重从以下 3 个方面进行研究验证:(1)内生菌的侵染会使植物体内氮素利用相关基因的高效表达,从而促进植物氮代谢;(2)内生菌的侵染会增强宿主体内氮吸收相关基因的表达,如铵盐转运蛋白基因及硝酸盐转运蛋白基因的表达,从而提高宿主植物对氮素的运输和再利用。(3)内生菌对植物根际土壤微生物群落结构的影响,内生菌的存在能使根际土壤的氮代谢相关微生物数量增多,如氢氧化细菌、氢氧化古菌、固氮菌等。

随着研究的深入,植物内生菌对植物氮吸收、氮代谢的促进机制将会更加清晰,植物内生菌用于农业生产从而代替氮肥的施用,从而减轻过量氮肥使用带来的环境破坏起到重要作用。所以,植物内生菌促进植物氮吸收与氮代谢具有重要的研究价值。

References:

- [1] Graham P, Vance C. Nitrogen fixation in perspective; an over view of research and extension needs. *Field Crops research*, 2000, 65:93-106.
- [2] Vandenkoombhuysse P, Mahe S, Ineson P, Staddon P, Ostle N, Cliquet J B, Francez A J, Fitter A H, Young J P W. Active root-inhabiting microbes identified by rapid incorporation of plant-derived carbon into RNA. *Proceeding of the National Academy of Science*, 2007, 104(43): 16970-16975.
- [3] Bayman P, Lebrun L L, Tremblay R L, Lodge D J. Variation in endophytic fungi from roots and leaves of *Lepanthes* (Orchidaceae). *New Phytologist*, 1997, 135:143-149.
- [4] Stone J K, Bacon C W, White J F. An overview of endophytic microbes; endophytism defined, *Microbial Endophytes*//Bacon C W and White J F, eds. New York: Marcel Dekker, 2000; 3-30.
- [5] 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.
- [6] Sirrenberg A, Gobel C, Grond S, Czempinski N, Czempinski A, Czempinski P, Santos P, Feussner I, Pawlowski K. *Pinformospora indica* affects plant growth by auxin production. *Physiologia Plantarum*, 2007, 131(4):581-589.
- [7] Fan J B, Zhang Y L, Wang D S, Duan Y H, Ye L T, Shen Q R. Research progress on high nitrogen uptake and utilization by rice plants. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2008, 31(2):129-134.
- [8] Wang K, Yang Y A, Yuan K N. Effects of three vitamins on the growth and physiological properties in wheat. *Bulletin of Science and Technology*, 1995(5):301-305.
- [9] Dai C C, Yuan Z L, Yang Q Y, Shi Q S, Li X. The effects of increasing production of endophytes *phomopsis* B3 on rice. *Agricultural Science and Technology*, 2008, 9(1):39-42.
- [10] Yuan Z L, Dai C C, Li X, Tian L S, Yang Q Y. Change of physiological characteristics of rice after inoculated with endophytic fungi and it's resistance to rice blast disease. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2005 (3): 61-63.
- [11] Redman R S, Kim Y O, Woodward C J D A, Greer C, Espino L, Doty S L, Rodriguez. Increased fitness of rice plants to abiotic stress via habitat adapted symbiosis: a strategy for mitigating impacts of climate change. *PLoS ONE*, 2011, 6(7):e14823.
- [12] Mullen R B, Schmidt S K, Jaeger C H. Nitrogen uptake during snowmelt by the snow buttercup, *Ranunculus adoneus*. *Arctic and Alpine Research*, 1998, 30(2): 121-125.
- [13] Qin L P, Huang S L, Li Y R. Research progress in endophytic diazotroph. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(2):150-152.
- [14] Reis V M, Olivares F L, Oliveira A L M, Reis Junior F B, Baldani J I, Dobreiner J. Technical approaches to inoculate micropropagated sugarcane plants with *Acetobacter diazotrophicus*. *Plant Soil*, 1999, 206, 205-211.
- [15] Saravanan V S, Madhaiyan M, Jabez O, Thangaraju M, Sa T M. Ecological occurrence of *Gluconacetobacter diazotrophicus* and nitrogen-fixing acetobacteraceae members; their possible role in plant growth promotion. *Microbial Ecology*, 2008, 55, 130-140.
- [16] D bereiner J, Pimentel J P, Olivares F L, Urquiaga S. Bacteria diazotróficaspodem ser endófitas e/ ou fitopatogênicas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 1990, 6(2):319-324.
- [17] Ashbolt N J, Inkerman P A. Acetic acid bacterial biota of the pink sugarcane mealybug, *S accharococcus sacchar*, and its environs. *Applied and Environmental Microbiology*, 1990, 56:707-712.
- [18] Isopi R, Fabbri P, Gallo M, Puppi G. Dual inoculation of *Sorghum-bicolor* (L) Moench ssp. *bicolor* with vesicular-arbuscular mycorrhizas and *Acetobacter-diazotrophicus*. *Symbiosis*, 1995, 18:43-55.

- [19] Zhang L M, Fang P, Zhu R Q. Recent advances in research and application of associated nitrogen-fixation with graminaceous plants. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, (9):1650-1654.
- [20] Wang Z F, Guo J. Significance of associative nitrogen fixation Bacteria in nitrogen cycle of ecological system. Acta Microbiologica Sinica, 1987, 14(4):171-174.
- [21] Britto D T, Kronzucker H J. Bioengineering nitrogen acquisition in rice: can novel initiatives in rice genomics and physiology contribute to global food security? BioEssays, 2004, 26:683-692.
- [22] Lima E, Boddey R M, Döbereiner J. Quantification of biological nitrogen fixation associated with sugar cane using a ^{15}N aided nitrogen balance. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19:165-170.
- [23] Thaweenut N, Hachisuka Y, Ando S, Yanagisawa S, Yoneyama T. Two seasons' study on *nifH* gene expression and nitrogen fixation by diazotrophic endophytes in sugarcane (*Saccharum* spp. hybrids): expression of *nifH* genes similar to those of rhizobia. Plant Soil, 2011, 338:435-449.
- [24] Reinhold-Hurek B, Hurek T. Life in grasses: diazotrophic endophytes. Trends in Microbiol, 1986, 6:139-144.
- [25] Elbeltagy A, Nishioka K, Sato T, Suzuki H, Ye B, Hamada T, Isawa T, Mtsui H, Minamisawa K. Endophytic colonization and in planta nitrogen fixation by a *Herbaspirillum* sp. isolated from wild rice species. Applied and Environmental Microbiology, 2001, 67(11):5285.
- [26] Cruz L M, Souza E M, Weber O B, Baldani, J I, Döbereiner J, Pedrosa, F O. 16S ribosomal DNA characterization of nitrogen-fixing bacteria isolated from banana (*Musa* spp.) and pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merrill). Applied and Environmental Microbiology, 2001, 67(5):2375-2379.
- [27] Roger P A, Ladha J K. Biological N_2 fixation in wetland rice fields: estimation and contribution to nitrogen balance. Plant Soil, 1992, 141:41-55.
- [28] Sun L, Song W. Applications of culture-independent method in the researching of endophytic bacteria and plant rhizobacteria. Progress in Natural Science, 2006, (16)2:140-145.
- [29] Yuan Z L, Zhang C L, Liu F C. Recent advance on physiological and molecular basis of fungal endophyte-plant interactions. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9):4430-4439.
- [30] Shi Y, Dai C C, Wu Y C, Yuan Z L. Study on the degradation of wheat straw by endophytic fungi. ACTA scientiae circumstantiae, 2004, 24(1):144-149.
- [31] Addy H D, Piercey M M, Currah R S. Microfungal endophytes in root. Canadian Journal of Botany, 2005, 83:1-13.
- [32] Bääth E, Söderström B. Degradation of macromolecules by microfungi isolated from different podzolic soil horizons. Canadian Journal of Botany, 1980, 58:422-425.
- [33] Ahlich-Schlegel K. Vorkommen und charakterisierung von dunklen, septierten hyphomycete (DSH) in Gehölzwurzeln [D]. Zürich, Switzerland: Eidgenössische Technische Hochschule, 1997.
- [34] Upton R, Read D J, Newsham K K. Nitrogen form influences the response of *Deschampsia antarctica* to dark septate root endophytes. Mycorrhiza, 2009, 20:1-11.
- [35] Dai C C, Xie H, Wang X X, Li P D, Li Y L, Zhang T L. The effects of intercropping with medicinal plants and addition of endophytic fungi on soil microflora and peanut yield. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(8):2105-2111.
- [36] Tan Z Y, Hurek T, Gyaneshwar P, Ladha J K, Hurek B B. Novel endophytes of rice form a taxonomically distinct subgroup of serratia marcescens. System Applied Microbiology, 2001, 24:245-251.
- [37] Yuan Z L, Dai C C, Shi Y, Wang A Q, Zhang D Z. Study of the mechanism of a strain of endophytic fungi's stimulation the growth of rice. Jiangsu Agricultural Sciences, 2004, 2:10-13.
- [38] Tang Y W, Lin Z W, Chen J X. Study on the correlation between nitrate reductase activity and nitrogen response in crop plant and its application in biochemical breeding. Scientia Agricultura Sinica, 1985, 15(6):39-45.
- [39] Shi Y W, Lou K, Li C. Effects of Endophytic Fungus on Sugar Content and Key Enzymes Activity in Nitrogen and Sugar Metabolism of Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.). Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(5):946-951.
- [40] Ouyang X Q, Luo T, Yang L T, Li Y R. Effects of sett-soaking with sugarcane endophytic diazotroph solution on N metabolism related enzymes activities at the early growth stage of sugarcane. Guangxi Agricultural Sciences, 2010, 41(5):416-418.
- [41] Broek V A, Vanderleyden J. Genetics of the Azospirillum-plant root association. Critical Reviews in Plant Sciences, 1995, 14:445-466.
- [42] Host Marschner. Mineral Nutrition of Higher Plants (2nd edition). Harcourt Brace and Company Publishers, Academic Press, 1997, 239-242.
- [43] Lea P J, Miflin B J. Alternative route for nitrogen assimilation in higher plants. Nature, 1974, 251:533-540.
- [44] Refouelete E, Daguin F. Polymorphic glutamate dehydrogenase in lilac vitro plants as revealed by combined preparative IEF and native PAGE: Effect of ammonium deprivation; darkness and atmospheric CO_2 enrichment upon isomerization. Plant Physiology, 1999, 105:199-206

- [45] Qusji G O, Madu W C. Ammonium ion salvage by glutamate dehydrogenase during defence response in maize. *Phytochemistry*, 1996, 42: 1491-1498.
- [46] Melo-oliveira R, Oliveira I C, Coruzzi G M. Arabidopsis mutant analysis and gene regulation define a nonredundant role for glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93:4718-4723.
- [47] Cren M, Hirel B. Glutamine synthetase in higher plant: Regulation of gene and protein expression from the Organ to the Cell. *Plant and Cell Physiology*, 1999, 40(12): 1187-1193.
- [48] Sun G R, Zhu P, Liu W F, Xiao Y H. Glutamine synthetase activity and rice heterosis prediction. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1994, 12(2):149-153.
- [49] Tobin A K, Yamaya T. Cellular compartmentation of ammonium assimilation in rice and barley. *Journal of experimental botany*, 2001, 52(356): 591-604.
- [50] Becker T W, Carrayol E, Hirel B. Glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase isoforms in maize leaves: localization, relative Proportion and their role in ammonium assimilation or nitrogen transport. *Planta*, 2000, (211):800-806.
- [51] Gonzalez-Moro B, Menu-Petite A, Lacuesta M, González-Murua C, Muñoz-Rueda A. Glutamine synthetase from mesophyll and bundle sheath maize cells: isoenzyme complement and different sensitivities to phosphino-thricin. *Plant cell Reports*, 2000, 19(11):1127-1134.
- [52] Shen L X, Wang P. Determination of C-N Metabolism Indices in Ear-leaf of Maize(*Zea mays* L.). *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(24):155-157.
- [53] Lazarovits G, Nowak J. Rhizobacteria for improvement of plant growth and establishment. *Hortscience*, 1997, 32:188.
- [54] Taghavi S, Garafola C, Monchy S, Newman L, Hoffman A, Weyens N, Barac T, Vangronsveld J, Lelie D. Genome survey and characterization of endophytic bacteria exhibiting a beneficial effect on growth and development of poplar trees. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75, 748-757.
- [55] Tharek M, Dzulaikha, Salwani S, Amir H G, Najimudin N. Ascending endophytic migration of locally isolated diazotroph, *enterobacter* sp. Strain USML2 in rice. *Biotechnology*, 2011, 10(6): 521-527.
- [56] Feng Y, Shen D, Song W. Rice endophyte *Pantoea agglomerans* YS19 promotes host plant growth and affects allocations of host photosynthates. *Journal of Applied Microbiology*, 2006, 100, 938-945.
- [57] Biswas A K, Choudhuri M A. Deferral of leaf senescence and increased productivity in rice. *Nuclear Agriculture*, 1978, (7):14-18.
- [58] Hurek T, Reinhold-Hurek B. *Azoarcus* sp. Strain BH72 as a model for nitrogen-fixing grass endophytes. *Journal of Biotechnology*, 2003, 106: 169-178.
- [59] Beck E H. Regulation of shoot/root ratio by cytokinins from roots in *Urtica dioica*: Opinion. *Plant Soil*, 1996, 185: 3-12
- [60] Harms H. Effects of lower applied nitrogen and kinetin on nitrogen redistribution during grain in wheat. I. Grain growth. accumulation and redistribution of nitrogen. *Angewandte Botanik*, 1990, 64:3-4, 253-260.
- [61] Zhou D P, Wu S H, Jiang Z F, Zhang X. Functions and application-future of the endophytic fungi from orchid. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2005, 21(3): 110-113.
- [62] Ding Y F. Regulations of Rice Population Quality by Nitrogen Nutrition [D]. Nanjing Agricultural University, 1997, pp 20-24.
- [63] Rong X M, Liu Q, Zhu H M. Advance in research on source-sink relationship and carbon and nitrogen metabolism of rice plants. *Chinese Journal of Rice Science*, 1998, 12: 63-69.
- [64] Gregory P, Cheplick. Host genotype overrides fungal endophyte infection in influencing tiller and spike production of *Lolium perenne* (Poaceae) in a common garden experiment. *American Journal of Botany*, 2008, 95(9): 1063-1071.
- [65] Belesky D P, Fedders J M. Tall fescue development in response to *Acremonium coenophialum* and soil acidity. 1995, *Crop Science*, 35, 529-533.
- [66] Li C H, Liu K, Lian Y X. The recent progress of research on carbon and nitrogen metabolism in maize. *Journal of Henan Agricultural University*, 2000, 34(4):318-323.
- [67] Brown R H. A difference in N use efficiency in C₃ and C₄ plants and its implication in adaption and evaluation. *Crop Science*, 1987, (18):93-98.
- [68] Waren C R, Dreyer E, Adams M A. Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores. *Trees*, 2003, 17:359-366.
- [69] Tadahiko M, Physiological nitrogen efficiency in rice; nitrogen utilization photosynthesis, and yield potential. *Plant and Soil*, 1997, 196:201-210.
- [70] Chaintreuil C, Giraud E, Prin Y, Lorquin J, Bâ A, Gillis M, Lajudie P, Dreyfus B. Photosynthetic bradyrhizobia are natural endophytes of the African wild rice (*Oryza breviligulata*). *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(12): 37-47.
- [71] Li X, Wang C, Ren C G, Dai C C. Effect of endophytic fungus B3 and different amounts of nitrogen applied on growth and yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2009, 25(6):1207-1212.
- [72] Yuan Z L, Dai C C, Li X, Tian L S, Wang X X. Extensive host range of an endophytic fungus affects the growth and physiological functions in rice

- (*Oryza sativa* L.). *Symbiosis*, 2007, 43:21-28.
- [73] Kuklinsky-Sobral J, Araujo W L, Mendes R, Geraldi I O, Pizzirani-Kleiner A A, Azevedo J L. Isolation and characterization of soybean-associated bacteria and their potential for plant growth promotion. *Environmental Microbiology*, 2004, 6, 1244-1251.
- [74] Rosenblueth M, Martínez-Romero E. Bacterial endophytes and their interactions with hosts. *Molecular Plant- Microbe Interactions*, 2006, 19: 827-837.
- [75] Ferguson N H, Rice J S, Allgood N G. Variation in nitrogen utilization in *Acremonium coenophialum* isolates. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, 59:3602-3604.
- [76] Naffaa W, Ravel C, Guillaumin J J. Nutritional requirements for growth of fungal endophytes of grasses. *Canadian Journal of Microbiology*, 1998, 44: 231-237.
- [77] 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.
- [78] Sun C, Johnson J M, Cai D G, Sherameti I, Oelmüller R, Lou B G. *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167: 1009-1017.
- [79] Ownley B H, Gwinn K D, Vega F E. Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution. *BioControl*, 2010, 55, 113-128.

参考文献:

- [7] 樊剑波, 张亚丽, 王东升, 段英华, 叶利庭, 沈其荣. 水稻氮素高效吸收利用机理研究进展. *南京农业大学学报*, 2008, 31(2):129-134
- [8] 王柯, 杨玉爱, 袁可能. 维生素(B, C, PP)对小麦生理特性及生长的影响. *科技通报*, 1995(5):301-305
- [10] 袁志林, 戴传超, 李霞, 田林双, 杨启银. 水稻接种内生真菌 B3 后生理特性的变化及对稻瘟病的抗性研究. *江苏农业科学*, 2005(3): 61-63
- [13] 覃丽萍, 黄思良, 李杨瑞. 植物内生固氮菌的研究进展. *中国农学通报*, 2005, 21(2):150-152
- [19] 张丽梅, 方萍, 朱日清. 禾本科植物联合固氮研究及其应用现状展望. *应用生态学报*, 2004, 15(9):1650-1654
- [28] 孙磊, 宋未. 非培养方法在植物内生细菌和根际细菌研究中的应用. *自然科学进展*, 2006, (16)2:140-145
- [29] 袁志林, 章初龙, 林福呈. 植物与内生真菌互作的生理与分子机制研究进展. *生态学报*, 2008, 28(9):4430-4439
- [30] 史央, 戴传超, 吴耀春, 袁志林. 植物内生真菌强化还田秸秆降解的研究. *环境科学学报*, 2004, 24(1):144-149
- [37] 袁志林, 戴传超, 史央, 王安琪, 张德珍. 内生真菌 B3 促进水稻生长的机理研究. *江苏农业科学*, 2004, (2): 10-13
- [38] 汤玉玮, 林振武, 陈敬祥. 硝酸还原酶活力与作物耐肥性的相关及其在生化育种上应用的探讨. *中国农业科学*, 1985, 15(6):39-45
- [39] 史应武, 娄恺, 李春. 内生真菌对甜菜主要农艺性状及氮糖代谢关键酶活性的影响. *作物学报*, 2009, 35(5): 946-951
- [40] 欧阳雪庆, 罗霆, 杨丽涛, 李杨瑞. 甘蔗内生固氮菌液浸种对甘蔗生长前期氮代谢相关酶活性的影响. *广西农业科学*, 2010, 41(5): 416-418
- [48] 孙国荣, 朱鹏, 刘文芳, 肖翊华. 谷氨酰胺合成酶活性与水稻杂种优势预测. *武汉植物学研究*, 1994, 12(2):149-153
- [52] 申丽霞, 王璞. 玉米穗位叶碳氮代谢的关键指标测定. *中国农学通报*, 2009, 25(24):155-157
- [61] 周德平, 吴淑杭, 姜震方, 张栩. 兰科植物内生真菌的功能及应用前景. *上海农业学报*, 2005, 21(3): 110-113
- [63] 荣湘民, 刘强, 朱红梅. 水稻的源库关系及碳、氮代谢的研究进展. *中国水稻科学*, 1998, 12: 63-69
- [66] 李潮海, 刘奎, 连艳鲜. 玉米碳氮代谢研究进展. *河南农业大学学报*, 2000, 34(4):318-323
- [71] 李霞, 王超, 任承刚, 戴传超. 植物内生菌 B3 和不同施氮量对水稻生长和产量的影响. *江苏农业学报*, 2009, 25(6):1207-1212

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33, No. 9 May, 2013 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Analysis of subject trends in research on sustainable development CHA Na, WU Jianguo, YU Runbing (2637)
- Metabolic scaling theory and its application in microbial ecology HE Jizheng, CAO Peng, ZHENG Yuanming (2645)
- Research progress on endophyte-promoted plant nitrogen assimilation and metabolism
..... YANG Bo, CHEN Yan, LI Xia, et al (2656)
- Review on the development of landscape architecture ecology in China YU Yijing, MA Jinyi, YUAN Yunjue (2665)

Autecology & Fundamentals

- Evaluating tillage practices impacts on soil organic carbon based on least limiting water range
..... CHEN Xuewen, WANG Nong, SHI Xiuhuan, et al (2676)
- Controls over soil organic carbon content in grasslands TAO Zhen, CI Dan Langjie, ZHANG Shenghua, et al (2684)
- Antagonistic interactive effects of exogenous calcium ions and parasitic *Cuscuta australis* on the morphology and structure of
Alternanthera philoxeroides stems CHE Xiuxia, CHEN Huiping, YAN Qiaodi, et al (2695)
- Correlation between pigment content and reflectance spectrum of *Phyllostachys pubescens* stems during its rapid growth stage
..... LIU Lin, WANG Yukui, WANG Xingxing, et al (2703)
- Response of leaf functional traits and the relationships among them to altitude of *Salix dissa* in Balang Mountain
..... FENG Qihong, CHENG Ruimei, SHI Zuomin, et al (2712)
- Effects of phosphate and organic matter applications on arsenic uptake by and translocation in *Isatis indigotica*
..... GAO Ningda, GENG Liping, ZHAO Quanli, et al (2719)
- Effect of different preys on the predation and prey preference of *Orius similis* ... ZHANG Changrong, ZHI Junrui, MO Lifeng (2728)
- Effects of predation risk on the patterns of functional responses in reed vole foraging
..... TAO Shuanglun, YANG Xifu, YAO Xiaoyan, et al (2734)
- Phylogenetic analysis of Veneridae (Mollusca: Bivalvia) based on the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene fragment ...
..... CHENG Hanliang, PENG Yongxing, DONG Zhiguo, et al (2744)
- Effects of different ecological environments in the laboratory on the covering behavior of the sea urchin *Glyptocidaris crenularis*
..... CHANG Yaqing, LI Yunxia, LUO Shibin, et al (2754)

Population, Community and Ecosystem

- The ecosystem services value change in the upper reaches of Ganjiang River Based on RS and GIS
..... CHEN Meiqiu, ZHAO Baoping, LUO Zhijun, et al (2761)
- The reference condition for Eutrophication Indicator in the Yangtze River Estuary and adjacent waters — response variables
..... ZHENG Binghui, ZHU Yanzhong, LIU Lusan, et al (2768)
- The reference condition for eutrophication Indicator in the Yangtze River Estuary and adjacent waters — Causal Variables
..... ZHENG Binghui, ZHOU Juan, LIU Lusan, et al (2780)
- The stress response of biological communities in China's Yalu River Estuary and neighboring waters
..... SONG Lun, WANG Nianbin, YANG Guojun, et al (2790)
- Ecological characteristics of macrobenthic communities and its relationships with environmental factors in Hangzhou Xixi Wetland
..... LU Qiang, CHEN Huili, SHAO Xiaoyang, et al (2803)
- Effects of biological soil crusts on desert soil nematode communities LIU Yanmei, LI Xinrong, ZHAO Xin, et al (2816)
- Associations between weather factors and the spring migration of the horned gall aphid, *Schlechtendalia chinensis*
..... LI Yang, YANG Zixiang, CHEN Xiaoming, et al (2825)
- Effects of vegetation on soil aggregate stability and organic carbon sequestration in the Ningxia Loess Hilly Region of northwest
China CHENG Man, ZHU Qiulian, LIU Lei, et al (2835)

- Simulation of the carbon cycle of *Larix chinensis* forest during 1958 and 2008 at Taibai Mountain, China LI Liang, HE Xiaojun, HU Lile, et al (2845)
- Effects of different disturbances on diversity and biomass of communities in the typical steppe of loess region CHEN Furong, CHENG Jimin, LIU Wei, et al (2856)
- Age structure and point pattern of *Butula platyphylla* in Wulashan Natural Reserve of Inner Mongolia HU Ercha, WANG Xiaojiang, ZHANG Wenjun, et al (2867)
- The impacts of the Southwest China drought on the litterfall and leaf area index of an evergreen broadleaf forest on Ailao Mountain QI Jinhua, ZHANG Yongjiang, ZHANG Yiping, et al (2877)
- Spatial distribution of tree species richness in Xiaodonggou forest region of the Altai Mountains, Northwest China JING Xuehui, CAO Lei, ZANG Runguo (2886)
- Landscape, Regional and Global Ecology**
- The ecological risk assessment of Taihu Lake watershed XU Yan, GAO Junfeng, GUO Jianke (2896)
- The value of fixing carbon and releasing oxygen in the Guanzhong-Tianshui economic region using GIS ZHOU Zixiang, LI Jing, FENG Xueming (2907)
- Resource and Industrial Ecology**
- Effect of different controlled-release nitrogen fertilizers on availability of heavy metals in contaminated red soils under waterlogged conditions LIANG Peijun, XU Chao, WU Qitang, et al (2919)
- Research Notes**
- Effect of heat and high irradiation stress on Deg1 protease and D1 protein in wheat chloroplasts and the regulating role of salicylic acid ZHENG Jingjing, ZHAO Huijie, HU Weiwei, et al (2930)
- The difference of drought impacts on winter wheat leaf area index under different CO₂ concentration LI Xiaohan, WU Jianjun, LÜ Aifeng, et al (2936)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于1981年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索自然奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大16开本,300页,国内定价90元/册,全年定价2160元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路18号 电话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 欧阳志云 编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段靖

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981年3月创刊)

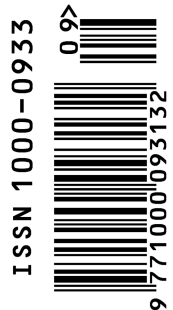
第33卷 第9期 (2013年5月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 9 (May, 2013)

编辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路18号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路18号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出版	科学出版社 地址:北京东黄城根北街16号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发行	科学出版社 地址:东黄城根北街16号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail: journal@espg.net	Distributed by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@espg.net
订购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京399信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营	京海工商广字第8013号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元