

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0547

王美宁, 蔺伟虎, 马碧花, 李苗苗, 田沛. Zn 和 Cd 处理下内生真菌对中华羊茅生长及内源激素的影响. 草业科学, 2019, 36(9): 2250-2258.

WANG M N, LIN W H, MA B H, LI M M, TIAN P. Effect of endophyte infection on growth and endogenous hormones of *Festuca sinensis* under Zn and Cd treatments. Pratacultural Science, 2019, 36(9): 2250-2258.

Zn 和 Cd 处理下内生真菌对中华羊茅 生长及内源激素的影响

王美宁, 蔺伟虎, 马碧花, 李苗苗, 田沛

(兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室 / 兰州大学农业农村部草牧业创新重点实验室 /
兰州大学草地农业科技学院, 甘肃 兰州 730020)

摘要: 本研究以 *Epichloë* 属内生真菌侵染 (E+) 及未侵染 (E-) 的中华羊茅 (*Festuca sinensis*) 为材料, 通过 Zn 和 Cd 处理, 探究两种重金属处理下内生真菌对中华羊茅生长和内源激素含量的影响。结果表明: 1) 与 CK 相比, Zn 处理增加了中华羊茅 E+ 和 E- 的株高与生物量 ($P < 0.05$); 也促进了内源激素 IAA、GA₃ 和 CTK 的合成 ($P < 0.05$), 同时抑制 ABA 合成 ($P < 0.05$)。2) 与 CK 相比, Cd 处理抑制了中华羊茅 E+ 和 E- 的株高与生物量; 抑制内源激素 IAA、GA₃ 和 CTK 的合成, 同时促进 ABA 合成 ($P < 0.05$)。3) 内生真菌提高了中华羊茅的株高和分蘖, 促进了地上生物量的积累; 促进了中华羊茅在 Zn 和 Cd 处理下 3 类生长类激素 IAA、GA₃ 和 CTK 的合成 ($P < 0.05$)。研究表明, 在 Zn 与 Cd 处理下内生真菌能通过调控植物内源激素合成以提高中华羊茅对重金属胁迫的适应性。

关键词: 内生真菌; 重金属; 株高; 生物量; 吲哚乙酸; 赤霉素; 脱落酸

中图分类号: S543⁺.903.4 文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2019)09-2250-09

Effect of endophyte infection on growth and endogenous hormones of *Festuca sinensis* under Zn and Cd treatments

WANG Meining, LIN Weihu, MA Bihua, LI Miaomiao, TIAN Pei

(State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems / Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation,
Ministry of Agriculture and Rural Affairs / College of Pastoral Agriculture Science and Technology,
Lanzhou University, Lanzhou 730020, Gansu, China)

Abstract: In the present study, the growth and endogenous hormone contents in leaves of *Festuca sinensis* infected with *Epichloë* (E+) or free (E-) were measured under Zn and Cd treatments to investigate the endophyte-mediated alleviation of abiotic stress in *Festuca*. The results are as follows: 1) Compared to control, Zn treatment could improve the plant height and biomass of *Festuca* infected with (E+) or free (E-) ($P < 0.05$); the contents of gibberellic acid (GA₃), cytokinin (CTK), and indole-3-acetic acid (IAA) increased, whereas that of abscisic acid (ABA) decreased under Zn treatment ($P < 0.05$). 2) Compared to control, Cd stress inhibited the plant height and biomass in *F. sinensis*, decreased the contents of GA₃, CTK, and IAA, and increased the content of ABA ($P < 0.05$). 3) Endophyte infection had a beneficial effect on Zn and Cd treatments; it increased the tiller number, plant height, and aboveground biomass. Further, it increased the GA₃, CTK, and

收稿日期: 2018-10-08 接受日期: 2019-03-06

基金项目: 国家自然科学基金 (31502001); 国家 973 项目 (2014CB138702)

第一作者: 王美宁 (1994-), 女, 甘肃陇南人, 在读硕士生, 研究方向为禾草内生真菌. E-mail: wangmn16@lzu.edu.cn

通信作者: 田沛 (1979-), 女, 河南新郑人, 副教授, 博士, 研究方向为禾草内生真菌. E-mail: tianp@lzu.edu.cn

IAA contents in *F. sinensis* under Zn treatment and Cd stress separately ($P < 0.05$). These results indicated that the endophyte can improve the adaptability of abiotic stress by regulating the content of endogenous hormones in *F. sinensis*.

Keywords: endophyte; heavy metals; plant height; biomass; IAA; GA₃; ABA

Corresponding author: TIAN Pei E-mail: tianp@lzu.edu.cn

禾草内生真菌是指在禾草体内渡过全部或大部分生命周期但对禾草本身不显示外部症状的一大类真菌^[1-2]。广泛研究的内生真菌主要是子囊菌门(Ascomycota)麦角科(Clavicipitaceae)的有性世代*Epichloë*和其所对应的*Neotyphdium*属内生真菌,后统一命名为*Epichloë*属内生真菌,*Epichloë*内生真菌广泛存在于野大麦(*Hordeum brevisubulatum*)、黑麦草(*Lolium perenne*)、中华羊茅(*Festuca sinensis*)等禾草中^[2-3]。禾草与内生真菌能形成稳定的共生体,宿主植物为内生真菌提供生长所需的营养环境,内生真菌寄生又能促进禾草地上与地下部分的生长,增加宿主植物生物量,提高其抗旱耐寒、耐盐碱性、抗病虫害等抗逆境胁迫能力以适应生物及非生物胁迫^[4-6]。高羊茅(*Festuca arundinacea*)和黑麦草感染内生真菌被认为能够增加其对草食动物的抵抗力,增加抗旱、耐盐等非生物胁迫能力,并且能够提高宿主植物的竞争力^[7-8]。中华羊茅是分布在我国青海、四川、甘肃等地的多年生丛生型禾本科羊茅属植物,且绝大多数中华羊茅都带有*Epichloë*内生真菌^[3]。研究发现,*Epichloë*内生真菌能协调中华羊茅在寒冷胁迫下的生理生化反应,避免其受到冻伤^[9];在水分匮乏条件下,内生真菌显著提高了中华羊茅的株高分蘖等生长指标,增加了抗旱性^[10];带菌的中华羊茅与其他禾草混播,内生真菌能增加中华羊茅的竞争力,促进伴生植物的生长,提高草地群落的稳定性^[11]。另有研究表明,中华羊茅内生真菌共生体抗逆性与其产生的生物碱有关^[12]。目前,对于中华羊茅内生真菌共生体的研究主要集中在其抗寒、抗旱及生物碱上,对于其他方面的研究不足。

植物受到胁迫时,内源激素含量会发生变化以应对植物生长发育的需要,从而影响植物的生理过程,内源激素是指由特定环境信号诱导植物细胞产生的能够对植物生理反应起到调节作用的活性物质,对植物的生命代谢至关重要,是植物逆境显示的信号。常见的植物内源激素有生长素类

(auxin)、赤霉素类(gibberellic acid)、细胞分裂素类(cytokinin)、脱落酸类(abscisic acid)及乙烯(ethylene),它们对植物生长的影响复杂多样,在细胞分裂与伸长、组织器官分化、成熟与衰老等方面,分别或相互协调地调控植物的生长、发育与分化^[13],在植物受到逆境胁迫时,植物内源激素会发生改变以应对环境胁迫^[14]。

随着全球工业的高速发展,重金属污染已经是一个严重影响植物生长以及农业生产的环境问题。Zn是植株生长发育过程中所需的营养元素,是谷氨酸脱氢酶的活化剂,缺Zn会改变植株的株型,影响植株的生长,但土壤中Zn的含量过高时就会对植物产生毒害作用,使植物新陈代谢紊乱,生长受阻,甚至导致死亡^[15];Cd是一种剧毒重金属元素,对植物的光合作用、呼吸作用、酶活性以及营养元素的吸收均有影响,Cd会破坏膜系统,使胞内物质渗出,有毒物质进入导致植株生理生化反应紊乱^[16-17]。内生真菌与禾草共生,可显著提高植物耐重金属性^[18-21],禾草内生真菌可用于重金属污染的修复,且具有如下优势:一是内生真菌伴随植物生长,带菌禾草表现出更强的生长力及抗逆性^[1-4, 22-23]。二是侵染了内生真菌的植物可能对重金属的积累更高;甚至在低浓度重金属胁迫下,内生真菌会促进宿主植物的生长^[24-25]。鉴于此,感染内生真菌的禾草有望应用于重金属污染的修复中。

中华羊茅为我国西北部重要的乡土草,其带菌率高,抗逆性强,对野外干旱、低温及盐碱胁迫等外界不良环境具有良好的适应性,中华羊茅在土壤条件严苛的环境下也会生长,能在弱酸弱碱及营养不足的土壤条件下生长^[1, 26],但对重金属胁迫下中华羊茅-内生真菌共生体的生长的研究尚未见报道。关于内生真菌能提高禾草对重金属抗性的研究较多,但关于重金属胁迫下内生真菌与寄主植物内源激素的关系的研究较少,因此研究中华羊茅内生真菌共生体对重金属的抗性以及胁迫

下植株内源激素的变化有非常重要的意义。本研究以 *Epichloë* 属内生真菌侵染 (E+) 和未侵染 (E-) 的中华羊茅为材料, 在温室环境下通过 Zn 和 Cd 处理, 分析探究在重金属处理下中华羊茅的生长与生理的变化, 探究重金属处理条件下内生真菌与内源激素含量的关系。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

在青海省平安县巴藏沟乡 (102°06' E, 36°20' N, 海拔 3 129 m) 中华羊茅植株上 采 获 种 子, 4 °C 保 存 于 兰 州 大 学 草 地 农 业 科 技 学 院 草 地 保 护 研 究 所 冰 箱。所 用 化 学 药 品 均 为 分 析 纯 的 ZnCl₂ 和 CdCl₂, 其中 Cd²⁺ 的 浓 度 100 mg·L⁻¹, Zn²⁺ 的 浓 度 500 mg·L⁻¹[27-31]。

1.2 试验设计

试验于 2017 年在兰州大学榆中校区草地农业科技 学 院 智 能 温 室 (105°26' E, 35°36' N, 海 拔 1 718 m) 开 展。中 华 羊 茅 种 子 带 菌 率 检 测 用 苯 胺 蓝 染 色 法 [32], 每 株 检 测 20 粒, 确 定 种 子 带 菌 率, 建 立 内 生 真 菌 侵 染 (E+) 及 未 侵 染 (E-) 种 群。2017 年 8 月 将 供 试 种 子 播 种 于 育 苗 盘 内, 待 其 生 长 2~3 个 分 蘖 后, 对 成 熟 分 蘖 的 叶 鞘 进 行 内 生 真 菌 带 菌 率 的 检 测, 确 认 其 带 菌 率。将 已 建 立 的 E+ 和 E- 种 群 于 10 月 移 栽 至 温 室 内。土 壤 采 用 黑 土 : 蛭 石 = 3 : 1 的 混 合 土, 供 试 花 盆 规 格 为 上 径 15.5 cm × 下 径 11.5 cm × 高 14 cm 的 圆 形 花 盆。在 花 盆 中 装 入 等 量 灭 菌 完 毕 的 冷 却 土 壤, 移 栽 中 华 羊 茅 幼 苗 1 株, 选 取 长 势 一 致 的 中 华 羊 茅 幼 苗, 至 幼 苗 生 长 1 个 月 后, 选 分 蘖 数 一 致 的 15 盆 E+ 和 15 盆 E- 植 株, 对 照 组 正 常 浇 水, 而 Zn 处 理 组 与 Cd 处 理 组 分 别 用 100 mL 的 ZnCl₂ (500 mg·L⁻¹) 与 CdCl₂ (100 mg·L⁻¹) 溶 液 处 理 2 次, 隔 14 d 浇 一 次, 处 理 28 d, 每 个 处 理 5 个 重 复, 期 间 正 常 浇 水 (温 度 : 25 ± 2 °C, 湿 度 : 42 ± 5 %)。处 理 完 毕 后 收 获 植 物 材 料 用 于 以 下 指 标 的 测 定。

1.3 指标测定

测量中华羊茅单株株高、分蘖数, 于烘箱中 60 °C/48 h 烘 干 至 恒 重, 后 用 电 子 天 平 (BSA224S-CW, Sartorius) 分 别 测 定 地 上 和 地 下 干 物 质 量。

中华羊茅植株内源激素赤霉素 (GA₃)、生长素 (IAA)、细胞分裂素 (CTK) 和脱落酸 (ABA) 测定采用酶联免疫分析 (ELISA) 试剂盒, 由上海丹施生物科技有限公司提供。在植株处理 28 d 后, 每盆取 2 g 中华羊茅叶片, 用锡箔纸包裹液氮速冻后, -80 °C 保存备用。单株取样为 1 次重复, 共 3 次重复。每盆取 1 g 中华羊茅叶片, 加入 9 mL PBS (pH 7.4), 用手工或匀浆器研磨匀浆, 离心 20 min (4 °C, 2 000 r·min⁻¹), 按照试剂盒步骤提取后, 用酶标分析仪 (Rayto RT-6100) 在 450 nm 波长下测定样品吸光度 (OD 值), 通过标准曲线计算样品中植物内源激素含量。

1.4 数据分析

本研究所有数据用 Microsoft Excel 2010 录入并作图, 各项指标用 SPSS 18.0 统计分析软件进行分析, 不同离子处理采用单因素方差分析, 对株高、分蘖和生物量, 植株内源激素赤霉素 (GA₃)、生长素 (IAA)、细胞分裂素 (CTK) 和脱落酸 (ABA), 进行 LSD 法检测差异显著性, Duncan 法进行多重差异性比较。

2 结果与分析

2.1 重金属 Zn、Cd 处理下内生真菌对中华羊茅株高、分蘖和生物量的影响

Zn 和 Cd 两种不同处理均对中华羊茅的株高有影响。3 种不同处理下, 中华羊茅 E+ 的株高均显著大于 E- 的株高 ($P < 0.05$)。与对照相比, Zn 处理显著增加了 E+ 和 E- 的株高, Cd 处理显著降低了中华羊茅的株高 ($P < 0.05$) (图 1A)。

Zn 和 Cd 两种不同处理对中华羊茅的分蘖影响不同。6 种不同处理下, 中华羊茅 E+ 的分蘖均显著大于 E- 的分蘖 ($P < 0.05$)。与对照相比, Zn 处理对中华羊茅 E+ 和 E- 分蘖的影响不显著 ($P > 0.05$); Cd 处理显著增加了 E+ 的分蘖且达到最大, E- 植株分蘖显著减少 ($P < 0.05$), 说明内生真菌能缓降 Cd 处理对中华羊茅分蘖降低的影响 (图 1B)。

Zn 和 Cd 两种不同处理影响中华羊茅的地上与地下生物量。在 Zn 处理条件下, 中华羊茅的地下生物量显著大于对照和 Cd 处理; E+ 的地上生物量与对照和 Cd 处理差异不显著 ($P > 0.05$), 且 E+ 和

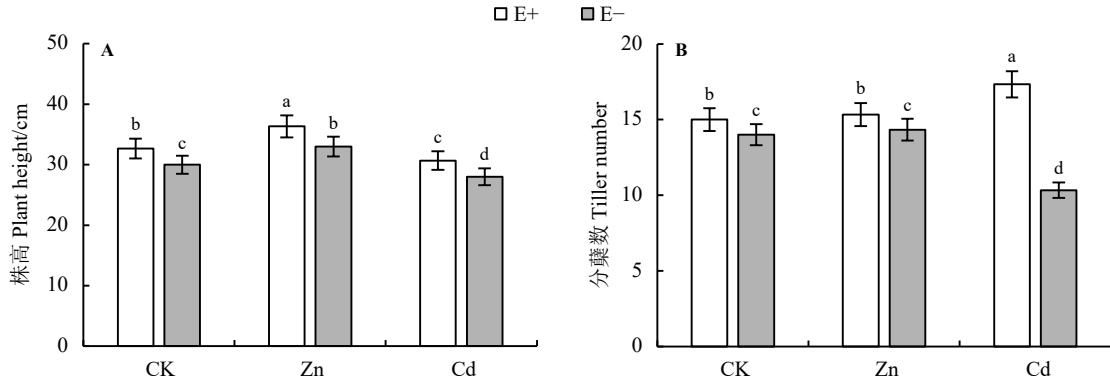


图 1 Zn、Cd 处理下内生真菌对中华羊茅的株高和分蘖的影响

Figure 1 Effect of endophyte infection on plant height and the tiller of *Festuca sinensis* under Zn and Cd treatments

不同小写字母表示不同处理下差异显著 ($P < 0.05$)。下图同。

Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments at the 0.05 level; similar for the following figures.

E-间差异不显著。Cd 处理降低了中华羊茅 E+和 E-的地上生物量和地下生物量; 且 E+的地上生物量显著大于 E-, 而地下生物量 E+与 E-差异不显著, 说明内生真菌显著增加了 Cd 处理下中华羊茅的地上生物量(表 1)。

在 Zn 和 Cd 处理下内生真菌对中华羊茅内源激素 GA₃ 有显著影响。对照组中, E+和 E-的叶片中 GA₃ 无显著差异 ($P > 0.05$)。与对照相比, Zn 处理显著增加了中华羊茅 E+和 E-叶片中 GA₃ 含量, E+叶片中 GA₃ 含量增加 39.8%, E-增加 15.2%, E+显著高于 E- ($P < 0.05$); Cd 处理使中华羊茅 GA₃ 含量显著下降 ($P < 0.05$), E+含量下降 30%, E-含量下降 40%, E+含量显著高于 E- ($P < 0.05$) (图 2A)。

中华羊茅 E+和 E-在 Zn 和 Cd 处理条件下内源激素 CTK 的含量有显著差异。对照组中, E+叶片中 CTK 显著高于 E- ($P < 0.05$)。与对照相比, Zn 处理显著增加了中华羊茅 E+和 E-叶片中 CTK 含量, E+含量增加 35.8%, E-增加 38.26%, E+显著高于 E- ($P < 0.05$); Cd 处理使中华羊茅 CTK 含量显著下降 ($P <$

0.05), E+含量减少 56.5%, E-减少 55.4% ($P < 0.05$), E+与 E-差异不显著(图 2B)。

中华羊茅 E+和 E-在 Zn 和 Cd 处理条件下内源激素 IAA 含量差异显著 ($P < 0.05$)。对照组中, E+和 E-叶片中的 IAA 含量无显著差异 ($P > 0.05$)。与对照相比, Zn 处理显著增加了中华羊茅 E+叶片中 IAA 含量, E+的 IAA 含量增加了 24.1%, E-的 IAA 含量虽然增加了但无显著变化; 对照相比, Cd 处理下中华羊茅 E+叶片的 IAA 含量与无显著差异, E-植株显著下降 ($P < 0.05$), 其中 E+减少 6.7%, E-含量减少 55%。在 Zn 和 Cd 处理下, E+叶片中的 IAA 含量均显著高于 E- ($P < 0.05$) (图 2C)。

中华羊茅 E+和 E-在 Zn 和 Cd 处理条件下 ABA 的含量有显著差异。与对照相比, 在 Zn 处理条件下, 中华羊茅 E+和 E-叶片中的 ABA 含量显著下降 ($P < 0.05$), 其中 E+下降 47%, E-下降 30%; Cd 处理显著增加了中华羊茅 E+和 E-叶片中的 ABA 含量 ($P < 0.05$), E+含量增加 30.1%, E-增加 14.4%。在 3 种不同处理下, 中华羊茅 E-的 ABA 含量均显著

表 1 重金属 Zn、Cd 处理下内生真菌对中华羊茅生物量的影响

Table 1 Effect of endophyte infection on aboveground and underground biomass of *Festuca sinensis* under Zn and Cd treatments

处理 Treatment	地上生物量 Aboveground/g		地下生物量 Underground/g	
	E+	E-	E+	E-
CK	0.59 ± 0.02ab	0.49 ± 0.01b	0.62 ± 0.03b	0.51 ± 0.04c
Zn	0.66 ± 0.01a	0.59 ± 0.04ab	0.73 ± 0.01a	0.70 ± 0.01a
Cd	0.57 ± 0.01ab	0.40 ± 0.06c	0.50 ± 0.04c	0.43 ± 0.02c

不同小写字母表示不同处理间地上或地下生物量间显著差异 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments at the 0.05 level.

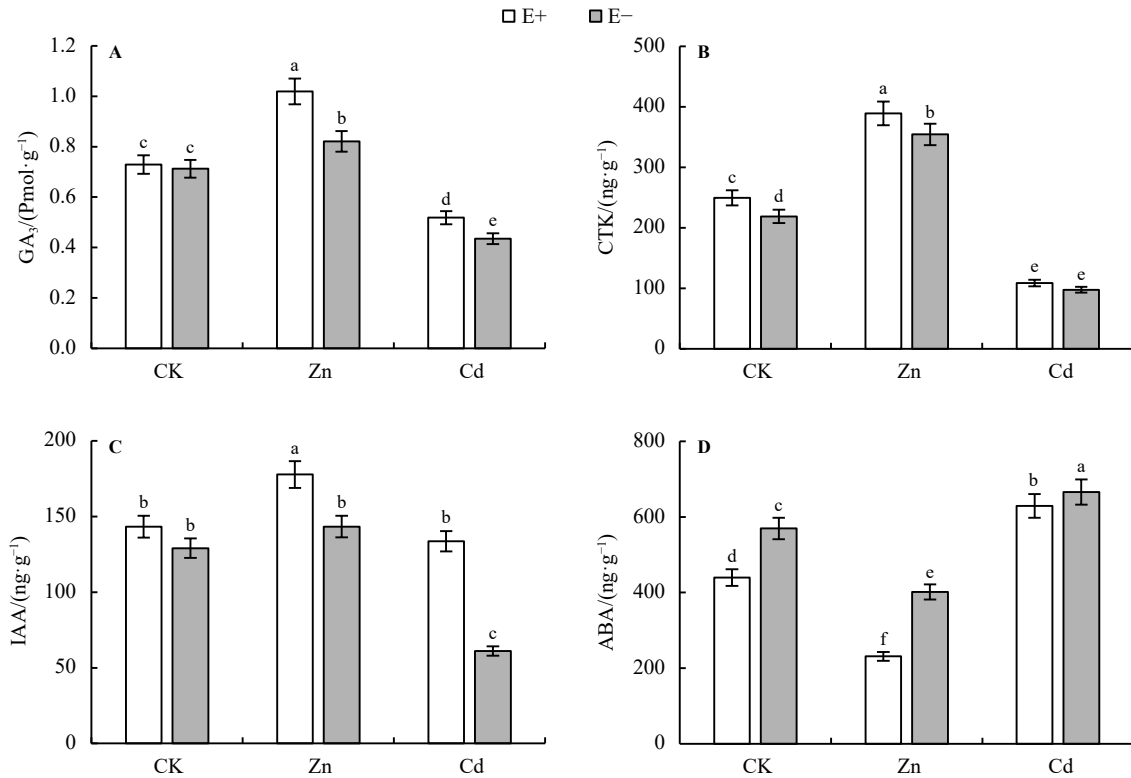


图 2 Zn、Cd 处理下内生真菌对中华羊茅内源激素的影响

Figure 2 Effect of endophyte infection on endogenous hormones in *Festuca sinensis* under Zn and Cd treatments

高于 E+ ($P < 0.05$) (图 2D)。

3 讨论与结论

重金属胁迫能引起植物一系列生理和生化变化^[33], 比如干扰植物的光合作用, 光电子传递的变化及矿质营养吸收等^[34], 植物对外界重金属等非生物胁迫的抗性是复杂多样的, 其中与内源激素含量的变化有直接关系^[35]。植物内源激素作为信号分子在重金属胁迫、干旱胁迫等胁迫-感知-反应一系列反应中起作用, 也可以介导植物对非生物胁迫的适应反应^[36]。在逆境胁迫的条件下, 植物内源激素以含量的变化来应对环境的改变^[37]。Zn 是植物生长所需的微量元素, 适量的 Zn 可以促进植物的生长, 但土壤中含量过高便会造成重金属污染^[38-39], 本研究发现, 中华羊茅对 Zn ($500 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) 的抗性较强, Zn 能显著增加了中华羊茅的株高与生物量 ($P < 0.05$), 这与前人研究发现 Zn 会促进植物生长的研究^[40]一致。但促进的浓度存在差异, 150 和 $300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Zn 会抑制羽茅 (*Achnatherum sibiricum*) 的分蘖、叶片延伸, 生物量也随浓度的升高而下降, 低浓度 Zn 种子萌发、植株生物量积累有促进

作用, 浓度过高则会出现抑制^[19, 27, 41], 说明中华羊茅对 Zn 的抗性强, 适宜在含有高浓度的 Zn 土壤中生长, 这也是中华羊茅在治理重金属 Zn 污染中的优势。有学者研究表明 Zn 是 IAA 形成的必需元素, Zn 对 IAA 前体-色氨酸的合成有影响^[42-43], 本研究发现 Zn 处理增加了中华羊茅叶片的生长类内源激素 GA₃、IAA 含量, 降低了 ABA 含量, 说明 Zn 与 IAA 的合成有关; GA₃ 可以促进 L-色氨酸转换为 D-色氨酸, 进而被合成 IAA^[43], 因此, 本研究说明 Zn 对中华羊茅体内 IAA 与 GA₃ 的合成也有影响。

Cd 作为众多污染中对植物毒害最严重的重金属之一, 可以使植物一系列的生理代谢过程发生变化, 包括光合作用、呼吸作用以及营养元素的吸收等, 直接对植物生长发育产生严重的影响^[44]。本研究发现 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Cd 会抑制中华羊茅的株高、减少生物量的积累, 减少分蘖, Cd 胁迫可以抑制醉马草 (*Achnatherum inebrians*)、披碱草 (*Elymus dahuricus*) 和野大麦幼苗胚芽的生长, 表现出叶片黄化, 胚根褐变, 且生物量也随 Cd 浓度的增加而下降^[45-47]; Cd 对高羊茅种子发芽与幼苗生长产生

持续性抑制作用^[27], 说明 Cd 对植物生长通常表现为抑制作用。Cd 显著降低了中华羊茅 GA₃、CTK 的含量, Cd 胁迫下水稻 (*Oryza sativa*) 叶片的内源激素 IAA、乙烯以及 GA₃ 含量下降^[28], 说明 Cd 胁迫会使植株体内生长类激素的含量下降。Cd 显著增加了中华羊茅叶片中胁迫激素 ABA 的含量 ($P < 0.05$), 说明植物生长过程中能通过提高 ABA 的含量, 缓解重金属 Cd 的毒害。

不论在正常生长或是在胁迫条件下, 内生真菌均能促进禾草的生长发育, 内生真菌能提高寄主植物对外界环境中重金属的耐受性。本研究中, 内生真菌提高了重金属胁迫下中华羊茅的株高、分蘖和地上、地下生物量, 且显著提高了中华羊茅在 Cd 处理下的分蘖数; 内生真菌不但提高了多年生黑麦草对 Zn 的耐受性, 增加了地上生物量^[48]; 还提高了紫羊茅 (*Festuca rubra*)、细羊茅 (*Festuca stapfil*) 在 Cu 胁迫下生物量的积累; Cd 胁迫会降低高羊茅和草地羊茅 (*Festuca pratensis*) 的生物量, 而内生真菌可以缓解 Cd 对羊茅属植物的毒害作用^[19], 这均说明内生真菌能提高了植株对重金属的抗性,

缓冲重金属对植株的毒害作用。在胁迫条件下, 内生真菌改变植物内源激素含量使植物适应逆境胁迫^[28]。本研究中, 内生真菌通过增加 3 类生长类激素含量、降低了抑制类激素含量 ABA, 促进了中华羊茅在重金属处理下的生长, 提高了对重金属的抗性, 吴慧凤^[49] 研究发现铁皮石斛 (*Dendrobium catenatum*) 接种内生真菌后植株的 GA₃ 含量达到极显著水平, 菌株 C20、C35、C42 极显著地提高 IAA 的含量, 而 ABA 的含量均极显著地低于未接菌植株; 梅映学^[28] 发现 Cd 胁迫下带菌水稻的 IAA、乙烯、GA₃ 均显著高于未带菌水稻, 均说明重金属胁迫时, 内生真菌能协调植物激素以改变植物的生长。

本研究结果说明内生真菌能通过调控植物内源激素的含量, 提高寄主植物对非生物胁迫的适应性, 目前对于内生真菌通过调控宿主植物内源激素的研究较多, 但在机理方面相关研究较少, 对于其分子水平的研究匮乏, 在未来的研究中应大量开展该方面的研究, 以期阐明内生真菌-重金属胁迫-植物三者相互作用关系, 为内生真菌抗逆研究提供科学依据。

参考文献 References:

- [1] SCHARDL C L, LCUCHTMANN A, SPICRING M J. Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55(1): 315-340.
- [2] 南志标, 李春杰. 禾草-内生真菌共生体在草地农业系统中的作用. *生态学报*, 2004, 24(3): 605-616.
NAN Z B, LI C J. Roles of the grass-*Neotyphodium* association in pastoral agriculture systems. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 605-616.
- [3] 田沛, 旷宇, 南志标. 中华羊茅的优良特性以及利用内生真菌进行育种潜力浅析. *草业科学*, 2015, 32(7): 1079-1087.
TIAN P, KUANG Y, NAN Z B. The characteristics of *Festuca sinensis* and its breeding potential. *Pratacultural Science*, 2015, 32(7): 1079-1087.
- [4] SABZALIAN M R, HATAMI B, MIRLOHI A. Mealybug, *Phenacoccus solani*, and barley aphid, *Sipha maydis*, response to endophyte - infected tall and meadow fescues. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 2010, 113(3): 205-209.
- [5] 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(4): 923-940.
- [6] VÁZQUEZ-DE-ALDANA B R, ZABALGOGEAZCOA I, GARCÍA-CRIADO B. An *Epichloë* endophyte affects the competitive ability of *Festuca rubra* against other grassland species. *Plant and Soil*, 2013, 362(1-2): 201-213.
- [7] 蔺伟虎, 汪建军, 李会强, 张光明, 田沛. 不同生长条件下内生真菌对多年生黑麦草生理特性的影响. *草业科学*, 2016, 33(8): 1574-1582.
LIN W H, WANG J J, LI H Q, ZHANG G M, TIAN P. Effects of endophytic fungi on *Perennial ryegrass* physiological characteristics under different growth conditions. *Pratacultural Science*, 2016, 33(8): 1574-1582.
- [8] HUME D E, RYAN G. D, GIBER A, HELANDER M, MIRLOHI A, SABZALIAN M R. *Epichloë* Fungal endophytes for grassland ecosystems. *Sustainable Agriculture Reviews*, 2016, 19: 233-305.
- [9] 彭清青. *Neotyphodium* 内生真菌对中华羊茅耐寒性的影响. 兰州: 兰州大学硕士学位论文, 2012.

- PENG Q Q. Effect of *Neotyphodium* endophyte on chilling tolerance to *Festuca sinensis*. Mater Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2012.
- [10] WANG J J, ZHOU Y P, LIN W H, LI M M, WANG M N, WANG Z G, KUANG Y, TIAN P. Effect of an *Epichloë* endophyte on adaptability to water stress in *Festuca sinensis*. *Fungal Ecology*, 2017, 30: 39-47.
- [11] LIN W H, WANG X X, WANG J J, NZABANITA C, XU W B, YANG L, XI H F, TIAN P, WANG Y B, LI M M, WANG M N. Intra-and interspecific competition of *Elymus nutans* griseb. and *Festuca sinensis* keng. ex eb alexeev. infected by *Epichloë* endophyte. *Bangladesh Journal of Botany*, 2018, 47(3): 699-709.
- [12] TIAN P, KUANG Y, LIN W H, WANG J J, NAN Z B. Shoot morphology and alkaloid content of *Epichloë* endophyte-*Festuca sinensis* associations. *Crop and Pasture Science*, 2018, 69(4): 430-438.
- [13] 王志坤. Cd 污染对大豆内源激素及生长发育的影响. 长沙: 湖南农业大学硕士学位论文, 2006.
WANG Z K. Effects of cadmium pollution on phytohormone contents and growth of *Glycine max* plants. Master Thesis. Changsha: Hunan Agricultural University, 2006.
- [14] 陈美静. 碱蓬内生菌 EF0801 对三种非生物胁迫水稻幼苗内源激素及有机酸的影响. 沈阳: 沈阳师范大学硕士学位论文, 2016.
CHEN M J. Effect of endophyte EF0801 infection on endogenous hormones and organic acids in rice seedlings under three types of abiotic stress. Master Thesis. Shenyang: Shenyang Normal University, 2016.
- [15] 龚红梅, 李卫国. 锌对植物的毒害及机理研究进展. *安徽农业科学*, 2009, 37(29): 14009-14015.
GONG H M, LI W G. Research progress on the toxicity of zinc to plants and its mechanism. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2009, 37(29): 14009-14015.
- [16] 李荣春. Cd、Pb 及其复合污染对烤烟叶片生理生化及细胞亚显微结构的影响. *植物生态学报*, 2000, 24(2): 238-242.
LI R C. Effects of cadmium and lead on physiological and ultra-structural features in tobacco leaves. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(2): 238-242.
- [17] 李坤, 李琳, 侯和胜, 苏绣荣, 范钦信. Cu^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Zn^{2+} 对两种单胞藻的毒害作用. *应用与环境生物学报*, 2002, 8(4): 395-398.
LI K, LI L, HOU H S, SU X R, FAN Q X. Study on toxicity of heavy metal ions to two species of marine unicellular algae. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2002, 8(4): 395-398.
- [18] 多立安, 高玉葆, 赵树兰. 重金属递进胁迫对黑麦草初期生长的影响. *植物研究*, 2006, 26(1): 117-122.
DUO L A, GAO Y B, ZHAO S L. Effects on initial growth of under heavy metal progressive stress. *Bulletin of Botanical Research*, 2006, 26(1): 117-122.
- [19] 李川. 内生真菌感染对宿主禾草重金属耐受性影响的研究. 天津: 南开大学硕士学位论文, 2009.
LI C. Effects of endophyte infection on tolerance of heavy metals in host grass. Mater Thesis. Tianjin: Nankai University, 2009.
- [20] LIU H, HECKMAN J R, MURPHY J A. Screening fine fescues for aluminum tolerance. *Journal of Plant Nutrition*, 1996, 19(5): 677-688.
- [21] ELBERSEN H W, WEST C P. Growth and water relations of field-grown tall fescue as influenced by drought and endophyte. *Grass & Forage Science*, 2010, 51(4): 333-342.
- [22] 金文进, 李春杰, 王正凤. 禾草内生真菌的多样性及意义. *草业学报*, 2015, 24(1): 168-175.
JIN W J, LI C J, WANG Z F. Research advances on diversity of grass *Epichloë* endophytes. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(1): 168-175.
- [23] 李娇, 张宝龙, 赵颖, 辛士刚, 陈强, 宋宁宁. 内生菌对提高植物抗盐碱性的研究进展. *生物技术通报*, 2014, 27(4): 14-18.
LI J, ZHANG B L, ZHAO Y, XIN S G, CHEN Q, SONG N N. Progress in endophyte improving plant salt and alkali resistance. *Biotechnology Bulletin*, 2014, 27(4): 14-18.
- [24] LODWYCKX C, TAGHAVI S, MERGEAY M, VANGRONSVELD J, CLIJSTERS H, LELIE D. The effect of recombinant heavy metal-resistant endophytic bacteria on heavy metal uptake by their host plant. *International Journal of Phytoremediation*, 2001, 3(2): 173-187.
- [25] IDRIS R, TRIFONOVA R, PUSCHENREITER M, WENZEL W, SESSITSCH A. Bacterial communities associated with flowering plants of the Ni hyperaccumulator *Thlaspi goesingense*. *Applied & Environmental Microbiology*, 2004, 70(5): 2667-2677.
- [26] 杨洋. 中华羊茅内生真菌及其对宿主抗寒性的影响. 兰州: 兰州大学硕士学位论文, 2010.
YANG Y. *Neotyphodium* endophyte in *Festuca sinensis* and effect on cold tolerance to host. Master Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2010.
- [27] 赵丹丹. Cd^{2+} 及 Cd^{2+} - Zn^{2+} 组合对苇状羊茅生长及抗逆性影响的初步研究. 成都: 四川师范大学硕士学位论文, 2008.

- ZHAO D D. Studies on growth and resistance of *Festuca arundinacea* under the stress of Cd^{2+} and Cd^{2+} - Zn^{2+} . Master Thesis. Chengdu: Sichuan Normal University, 2008.
- [28] 梅映学. 碱蓬内生菌高 Y1-1 对镉和/或铝胁迫下水稻幼苗内源激素及有机酸含量的影响. 沈阳: 沈阳师范大学硕士学位论文, 2017.
- MEI Y X. Effect of endophyte Gao Y1-1 infection on endogenous hormones and organic acids of rice seedlings under Cd and/or Al stress. Master Thesis. Shenyang: Shenyang Normal University, 2017.
- [29] 李川, 任安芝, 高玉葆. 内生真菌感染对宿主植物高羊茅耐锌耐受性的影响. 生态学报, 2010, 30(7): 1684-1690.
- LI C, REN A Z, GAO Y B. Effect of endophyte infection on Zn resistance of tall fescue. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(7): 1684-1690.
- [30] 金忠民, 沙伟, 刘丽杰, 潘林, 莫继先, 郝宇. 铅镉抗性菌株 JB11 强化植物对污染土壤中铅镉的吸收. 生态学报, 2014, 34(11): 2900-2906.
- JIN Z M, SHA W, LIU L J, PAN L, MO J X, HAO Y. Lead-and cadmium-resistant bacterial strain JB11 enhances lead and cadmium uptake in the phytoremediation of soils. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(11): 2900-2906.
- [31] 郭晓音, 严重玲, 叶彬彬. 镉锌复合胁迫对秋茄幼苗渗透调节物质的影响. 应用与环境生物学报, 2009, 15(3): 308-312.
- GUO X Y, YAN Z L, YE B B. Effect of Cd-Zn combined stress on contents of osmotic substances in *Kandelia candel* druce seedlings. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2009, 15(3): 308-312.
- [32] 南志标. 内生真菌在我国部分国产和引进禾草品种种子中的分布. *草业学报*, 1996, 5(2): 1-8.
- NAN Z B. Incidence and distribution of endophytic fungi in seeds of some native and introduced grasses in China. *Acta Prataculturae Sinica*, 1996, 5(2): 1-8.
- [33] VAN ASSCHE F, CLIJSTERS H. Effects of metals on enzyme activity in plants. *Plant, Cell & Environment*, 1990, 13(3): 195-206.
- [34] LANARAS T, MOUSTAKAS M, SYMEONIDIS L, DIAMANTOGLOU S, KARATAGLIS S. Plant metal content, growth responses and some photosynthetic measurements on field - cultivated wheat growing on ore bodies enriched in Cu. *Physiologia Plantarum*, 1993, 88(2): 307-314.
- [35] 萧浪涛, 王若仲, 丁君辉, 严钦泉. 内源激素与亚种间杂交稻籽粒灌浆的关系. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2002, 28(4): 269-273.
- XIAO L T, WANG R Z, DING J H, YAN Q Q. Relationship between endogenous hormones and grain filling of inter-subspecies hybrid rice. *Journal of Hunan Agricultural University*, 2002, 28(4): 269-273.
- [36] SENARATNA T, TOUCHELL D, BUNN E, DIXON K. Acetyl salicylic acid (Aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants. *Plant Growth Regulation*, 2000, 30(2): 157-161.
- [37] 董宝娣, 刘孟雨, 张正斌, 李全起. 水分胁迫条件下不同抗旱类型小麦灌浆初期内源激素的变化. *麦类作物学报*, 2007, 27(5): 852-858.
- DONG B D, LIU M Y, ZHANG Z B, LI Q Q. Changes of endogenous hormones in different types of winter wheat during early grain filling stage under water stress. *Journal of Triticeae Crops*, 2007, 27(5): 852-858.
- [38] 李博文, 郝晋珉. 土壤镉, 铅, 锌污染的植物效应研究进展. *河北农业大学学报*, 2002(z1): 74-76.
- LI B W, HAO J M. Research advance in effects of cadmium, lead and zinc on plants in soils contaminated with these metals. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2002(z1): 74-76.
- [39] CHAUDHARY D S, TOTAWAT K L. Zinc and phosphorus interaction on growth and nutrient uptake by wheat. *Annals of Arid Zone*, 1985, 24(1): 31-38.
- [40] 李春喜, 鲁旭阳, 邵云, 姜丽娜, 冯淑利, 李向力. As, Zn 复合污染对小麦幼苗生长及生理生化反应的影响. *农业环境科学学报*, 2006, 25(1): 43-48.
- LI C X, LU X Y, SHAO Y, JIANG L N, FENG S L, LI X L. Effects of As, Zn combined pollution on growth and physiological and biochemical reactions of wheat seedling. *Journal of Agro-Environment Science*, 2006, 25(1): 43-48.
- [41] 徐卫红, 熊治庭, 李文一, 王宏信, 刘吉振, 李仰锐. 4 品种黑麦草对重金属 Zn 的耐性及 Zn 积累研究. *西南大学学报(自然科学版)*, 2005, 27(6): 785-790.
- XU W H, XIONG Z T, LI W Y, WANG H X, LIU J Z, LI Y R. Tolerance and accumulation of zinc in four varieties of ryegrass. *Journal of Southwest Agricultural University*, 2005, 27(6): 785-790.
- [42] SKOOG F. Relationships between zinc and auxin in the growth of higher plants. *American Journal of Botany*, 1940, 27(10): 939-

951.

- [43] LAW D M. Gibberellin enhanced indole - 3 - acetic acid biosynthesis: d-tryptophan as the precursor of indole - 3 - acetic acid. *Physiologia Plantarum*, 1987, 70(4): 626-632.
- [44] 张兴旭, 南志标, 李春杰. 内生真菌提高禾草耐重金属胁迫的研究进展. *草业科学*, 2014, 31(8): 1466-1474.
ZHANG X X, NAN Z B, LI C J. Research progress of improved resistance of the grass to the heavy metal stress by endophyte. *Pratacultural Science*, 2014, 31(8): 1466-1474.
- [45] ZHANG X X, LI C J, NAN Z B. Effects of cadmium stress on growth and anti-oxidative systems in *Achnatherum inebrians*, symbiotic with *Neotyphodium gansuense*. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 175(1-3): 703-709.
- [46] ZHANG X X, LI C J, NAN Z B. Effects of cadmium stress on seed germination and seedling growth of *Elymus dahuricus* infected with the *Neotyphodium* endophyte. *Science China Life Sciences*, 2012, 55(9): 793-799.
- [47] 张兴旭. 醉马草-内生真菌共生体对胁迫的响应及其次生代谢产物活性的研究. 兰州: 兰州大学博士学位论文, 2012.
ZHANG X X. Response of *Achnatherum inebrians/Neotyphodium gansuense* symbiont to stresses and secondary metabolites activities. PhD Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2012.
- [48] 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 (*Lolium perenne*). *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(346): 945-953.
- [49] 吴慧凤. 菌根真菌对铁皮石斛种子萌发及其生长的影响. 海口: 海南大学硕士学位论文, 2011.
WU H F. Effects of mycorrhizal fungi on the seed symbiotic germination and development of *Dendrobium catenatum*. Master Thesis. Haikou: Hainan University, 2011.

(责任编辑 张瑾)

全国优秀农业期刊、中国核心期刊(遴选)数据库收录期刊

欢迎订阅 2020 年《中国种业》

《中国种业》是由农业农村部主管, 中国农业科学院作物科学研究所和中国种子协会共同主办的全国性、专业性、技术性种业科技期刊。

刊物目标定位: 以行业导刊的面目出现, 并做到权威性、真实性和及时性。主要栏目有: 种业论坛、专题综述、种业管理、研究论文、品种选育、良种良法等; 报道内容范围: 最新种业政策、各地种业管理经验、种业企业经营之道、新品种新技术等, 信息量大, 技术实用。

欢迎投稿、刊登广告

读者对象: 各级种子管理、经营企业的领导和技术人员, 各级农业科研、推广部门人员, 大中专农业院校师生, 农村专业户和广大农业生产经营者。

月刊, 大 16 开, 每期 20 元, 全年 240 元。国内统一刊号: CN 11-4413/S, 国际标准刊号: ISSN 1671-895X, 全国各地邮局均可订阅, 亦可直接汇款至编辑部订阅, 如需挂号每期另加 3 元。

邮发代号: 82-132

2020 订阅有优惠 (详情请咨询编辑部)

地址: (100081)北京市中关村南大街 12 号 中国种业编辑部

电话: 010-82105796(编辑部) 010-82105795(广告发行部)

传真: 010-82105796 网址: www.chinaseedqks.cn

E-mail: chinaseedqks@163.com

微信公众号: 中国种业 中国种业编辑部 QQ 群: 115872093

中国种业读者 QQ 群: 289113905