

禾草-内生真菌共生体在草地农业系统中的作用

南志标, 李春杰

(兰州大学草地农业科技学院, 甘肃草原生态研究所, 中国农业科学院草原生态研究所, 兰州 730020)

摘要:综述了国内外近年对禾草-内生真菌(*Neotyphodium*)的研究进展。全世界现已报道 14 种禾草内生真菌,与 23 个属的禾草形成共生体,我国已在 13 属 25 种天然草地禾草中发现内生真菌,其中发草属(*Descampsia*)、大麦属(*Hordeum*)和赖草属(*Leymus*)以往在国际文献中未曾报道。内生真菌在禾草体内产生的生物碱,致使采食带菌禾草的马、牛、羊、鹿等家畜产生中毒症状,每年给美国、新西兰等国造成的经济损失达 6.4 亿美元之多,对其毒理研究取得了进展。已发现我国醉马草(*Achnatherum inebrians*)对家畜的毒性与内生真菌的侵染有关。内生真菌侵染增加可使禾草对 42 种害虫的抗性,并可增加对某些线虫和病害的抗性。与不带菌禾草相比,带菌禾草的另一特点是抗逆性强,牧草产量高。国际在该领域的研究主要集中在多年生黑麦草(*Lolium perenne*)和高羊茅(*Festuca arundinacea*)。我国的研究发现,带菌布顿大麦草(*Hordeum bodganii*)和圆柱披碱草(*Elymus cylindricus*)的牧草产量分别增加 33.3%和 278.8%,分蘖数分别增加 136.8%和 84.5%。目前,国际研究的重点包括大规模开展内生真菌生物学与生态学特性的研究,创造不含对家畜有害毒素的有益禾草-内生真菌共生体,培育带内生真菌的草坪草品种,培育抗毒的家畜新品种,开展基因工程研究以及天然草地中内生真菌的作用等。

关键词:内生真菌;禾草;家畜;草坪草;真菌毒素;草地农业生态系统

Roles of the grass-*Neotyphodium* association in pastoral agriculture systems

NAN Zhi-Biao, LI Chun-Jie (College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University; Gansu Grassland Ecological Research Institute; Grassland Ecological Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences; Lanzhou 730020, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 605~616.

Abstract: *Neotyphodium* (syn. = *Acremonium*) endophytes are a group of fungi which live for all, or at least a significant part of their life cycle asymptotically within grass plant parts. Innumerable studies on graminicolous endophytic fungi have been carried out internationally in the fields of mycology, pasture agronomy, animal and plant sciences and veterinary science during the last 25 years. Research on endophytes started in the early 1990's in China. In this paper research progress on the grass-endophyte association both in China and overseas was reviewed and key areas for further study were suggested.

Fourteen *Neotyphodium* species have been formally identified and reported from 23 genera of grasses in the world literature. Endophytes have been found in 13 genera and 25 species of forage grasses in native grasslands in China. Among these host plants, *Descampsia*, *Hordeum* and *Leymus* genera have not been reported as *Neotyphodium* hosts previously in the world literature. Endophytes produce alkaloids within the host plant, which are toxic to livestock, including cattle, sheep, horses and deer grazed on *Neotyphodium* infected grasses. It has been estimated that the livestock industry in the United States and New Zealand suffers more than 640 million US dollars in lost production annually due to the endophytes. Fortunately the mechanism of toxicity has been understood and the chemicals responsible for livestock toxicosis identified. It was found that the toxicity of drunken horse grass in China was related to endophyte infection. The effects of endophyte infection on drunken

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018602);国家高技术研究发展计划 863 计划资助项目(2001AA244081);国家自然科学基金资助项目(30070546, 39570517)

收稿日期:2003-09-23; **修订日期:**2003-12-28

作者简介:南志标(1951~),男,河北曲阳县人,博士,教授,主要从事草原科学研究。E-mail: zhibiao@lzu.edu.cn

Foundation item: the National Key Basic Research Special Foundation of China (No. G2000018602), the National High Technology Research and Development Program of China (No. 2001AA244081) and the Natural National Science Foundation of China (30070546, 39570517)

Received date:2003-09-23; **Accepted date:**2003-12-28

Biography: NAN Zhi-Biao, Ph. D., Professor, main research field: grassland science. E-mail: zhibiao@lzu.edu.cn

horse grass toxicity to livestock are being studied in a series of feeding trials. One of the most beneficial effects conferred by endophytes on their host grasses is the production of toxins and feeding deterrents which reduce insect grazing. About 42 insect species have been reported worldwide to be deterred or adversely affected by feeding on endophyte infected grasses. Another beneficial effect imparted to grasses by endophytes is tolerance to environmental stresses. Compared with grass not infected, plants with endophytes showed better adaptation to drought and heat conditions, and produced higher herbage dry matter yield. Reported research of this type has mainly focused on ryegrass (*Lolium perenne*) and tall fescue (*Festuca arundinacea*). Glasshouse and field studies carried out in China showed that, compared to the plants not infected with endophyte, the herbage dry weight of endophyte-infected *Hordeum bogdanii* and *Elymus cylindricus* was increased by 33.3% and 278.8%, and number of tillers per plant by 36.8% and 84.5%, respectively.

Key areas for further research internationally include large scale research into the endophyte-grass association, and biology and ecology of endophytes, creating novel endophyte-grass association which are not toxic to livestock deter the negative effects of insects, breeding new turfgrass cultivars by introducing endophytes into existing turfgrass cultivars, selecting and breeding toxin tolerant livestock, genetic engineering research, and research into the role of endophytes in native grassland development.

Key words: endophytic fungi; grass; livestock; turfgrass; mycotoxin; pastoral agriculture system
文章编号: 1000-0933(2004)03-0605-12 **中图分类号:** Q143 **文献标识码:** A

禾草-内生真菌 (grass endophyte; fungal endophyte, or endophytic fungi) 是指在禾草中渡过全部或大部分生命周期, 而禾草不显示外部症状的一大类真菌^[1]。广义而言, VA 菌根菌、真菌子囊菌门的瘤座菌属 (*Balansia*)、真菌半知菌类的 *Neotyphodium* 属, 均属内生真菌^[2], 本文所指内生真菌则仅限定于 *Neotyphodium* 属。禾草-内生真菌-家畜的关系, 集中反映了草地农业生态系统中, 植物与微生物, 植物与动物, 微生物与动物之间的错综复杂的关系 (图 1)。一方面, 真菌与禾草共同形成互惠互利的共生体, 带菌禾草抗虫、抗旱, 生长迅速, 竞争性强。另一方面, 共生体产生毒素, 给草原畜牧业生产造成巨大损失。正是禾草-内生真菌共生体的双重特性, 引起了国际多学科科学者的兴趣, 开展了大量研究, 成为近 20a 来研究热点领域之一。自 20 世纪 90 年代以来, 已连续召开 4 次国际内生真菌/禾草互作大会 (International Symposium on *Neotyphodium*/grass Interactions), 第 4 届大会将于 2004 年 5 月在美国召开, 专著、文集屡有出版^[3~8]。

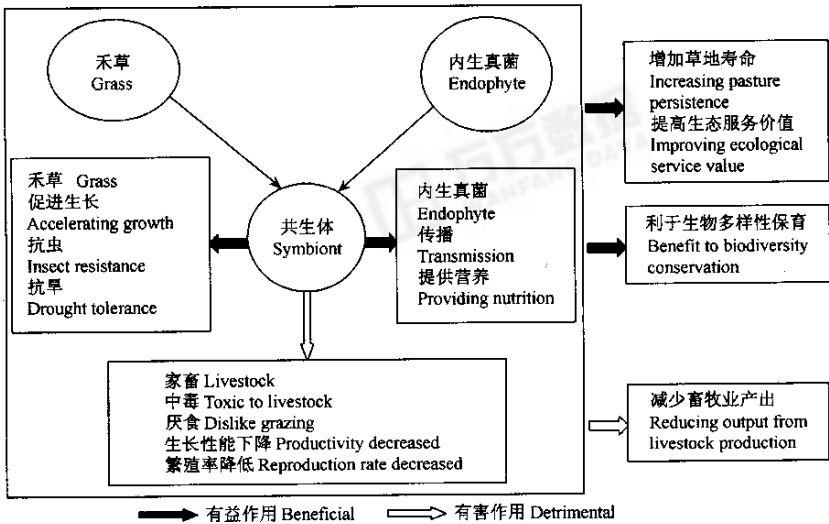


图 1 草地农业生态系统中内生真菌、禾草和家畜的相互作用

Fig. 1 Endophyte, grass and livestock interactions in pastoral agriculture ecosystem

我国是草原大国, 有丰富的禾草资源, 对禾草内生真菌的研究始于 20 世纪 90 年代初^[9], 在国家自然科学基金、国家人事部留学归国人员基金和甘肃省自然科学基金的支持下, 开展了内生真菌在禾草中的分布^[10~13], 内生真菌与禾草抗逆性的关系^[14~16, 12]等方面的研究, 具有立足我国禾草资源, 突出我国优势的特色。但总体而言, 研究的深度与广度与美国、新西兰等国均

有很大差距,因此,有必要对国内外在该领域的研究进展做一扼要总结,以为进一步的研究奠定基础。

1 内生真菌的特点

迄今为止,全世界已正式报道的内生真菌 *Neotyphodium* 属 14 种(表 1),另有数种新的禾草-内生真菌共生体已被发现,有待于进行种的分类学鉴定和命名^[17~20,12]。

1.1 生活周期

根据内生真菌的生活周期及其与寄主的关系,可将内生真菌分为 3 种类型^[17]。第 1 种,在寄主体内度过大部分生活周期,但最终在寄主体外产生症状,形成包围花序的子座,即通常所称的香柱病(*Epichloe*)。属于这一类型的内生真菌主要是 *N. typhinum*。截止目前在草地早熟禾(*Poa pratensis*),匍匐剪股颖(*Agrostis stolonifera*),鸭茅(*Dactylis glomerata*)等禾草上发现的内生真菌均为这一类型。第 2 种,真菌仅在寄主部分枝条上形成子座,种子产量受到影响,但仍可收获一些种子,由于内生真菌的侵入,寄主的抗逆性增强,有时反而会增加牧草种子产量。属于这一类型的内生真菌主要是 *N. starrii*, 被其侵染的牧草有弯穗雀麦(*Bromus anomalus*)、加拿大披碱草(*Elymus canadensis*)、佛吉尼亚野麦草(*E. virginicus*)、亚利桑那羊茅(*F. arizonica*)和细狐茅(*F. rubra* var. *commutata*)。第 3 种类型,内生真菌在寄主外部不产生任何症状,只有通过显微镜镜检或免疫学方法,方可确定禾草是否带菌。大多数内生真菌均属于这一类型,其中最主要的是 *N. lolii*, *N. coenophialum* 和 *N. uncinatum*, 分别侵染多年生黑麦草(*Lolium perenne*)、高羊茅(*F. arundinacea*)和草地羊茅(*F. pratensis*)等多种具有重要经济价值的禾本科植物。

表 1 国际文献中已正式确认的禾草-*Neotyphodium* 内生真菌共生体
Table 1 Formally recognised *Neotyphodium*-grass association in the literature worldwide

内生真菌 <i>Neotyphdium</i>	共生禾草 <i>Symbiotic grasses</i>	文献来源 <i>Literature cited</i>
<i>N. aotearoae</i>	<i>Echinopogon ovatus</i>	21
<i>N. australiense</i>	<i>Echinopogon ovatus</i>	21
<i>N. chilense</i>	鸭茅 <i>Dactylis glomerata</i>	22, 23
<i>N. chisosum</i>	针茅 <i>Stipa eminens</i>	23, 25
<i>N. coenophialum</i>	高羊茅 <i>Festuca arundinacea</i>	23,25
<i>N. huerfanum</i>	亚利桑那羊茅 <i>F. arizonica</i>	26, 23
<i>N. lolii</i>	多年生黑麦草 <i>Lolium perenne</i>	23,27
<i>N. melicicola</i>	臭草 <i>Melica racemosa</i> , <i>M. decumbens</i>	21
<i>N. occutans</i>	多花黑麦草 <i>L. multiflorum</i> ,黑麦草 <i>L. rigidum</i> ,毒麦 <i>L. temulentum</i>	28
<i>N. siegelii</i>	草地黑麦草 <i>Lolium pratense</i>	29
<i>N. starrii</i>	雀麦 <i>Bromus anomalus</i> ,亚利桑那羊茅 <i>F. arizonica</i> ,羊茅 <i>F. obtusa</i> ,远东羊茅 <i>F. subulata</i>	23, 30
<i>N. tembladerae</i>	阿根廷羊茅 <i>F. argentina</i> ,羊茅 <i>F. hieronymi</i> ,早熟禾 <i>Poa huecu</i>	31
<i>N. typhinum</i>	羊茅属 <i>F. gigantean</i> , <i>F. heterophylla</i> , <i>F. longifolia</i> , <i>F. rubra</i> , <i>F. glauca</i> , <i>F. ovina</i> , <i>F. pulchella</i> , <i>F. valesiaca</i>	23, 25, 32
<i>N. uncinatum</i>	草地羊茅 <i>F. pratensis</i>	23, 33

1.2 菌丝在植株体内的分布

内生真菌菌丝体存在于禾草的所有地上部分:茎秆、叶鞘、叶片、花序及种子,但未发现存在于根系中。菌丝体在种子中的密度最高,主要分布在糊粉层中,胚组织内分布很少。在禾草的营养器官中,以近地面的茎基部分生组织中的菌丝体密度最高,其次为叶鞘^[1]。菌丝体胞间分布,分生组织及幼嫩部位的密度高于成熟组织,随着植物组织趋于成熟,菌丝体的密度逐渐减少。这可能和内生真菌对糖的利用能力有关,研究发现内生真菌可很好利用阿拉伯糖和木糖,但不能利用蔗糖^[17]。

1.3 传播

内生真菌的传播有两种方式,种子传播和接触传播^[34]。接触传播又称为横向传播即带菌病株在田间通过介体,可将病菌传给相邻的健康植株,这种方式仅发生在香柱病植株,在内生真菌的传播中居于次要地位,仅少数真菌种以此种方式传播。种子传播,又称垂直传播或母系传播,即通过种子传带,将内生真菌由一代传至下一代,带菌与不带菌植株田间接触,不能传播真菌。绝大多数内生真菌均为种子传播,其是内生真菌传播的主要方式。如前所述,植株分生组织中存在大量内生真菌菌丝,在种子形成过程中,胚珠、心皮等均带有内生真菌,在胚形成以后,内生真菌菌丝侵入叶原基和胚芽鞘原基,但不侵入根原基和胚根鞘原基,这可能和叶、根原基分泌的可供内生真菌利用的糖的含量有关,从而完成了真菌对新形成种子的侵入与定殖。随着种子的萌发,幼苗的叶片、胚芽鞘和中胚轴等部位均含有大量的内生真菌菌丝,形成新一代带菌植株。植株和种子中的内生真菌可在人工培养基上培养并产生孢子,但孢子不具备直接侵入寄主的能力^[35,36,17]。截止目前,尚未发现内生真菌在自然界中腐生存在。

1.4 生物碱

内生真菌之所以在近 20a 来,引起学术界的巨大兴趣,便是因其产生生物碱,严重影响草地畜牧业生产。目前,已发现 10 余种生物碱与内生真菌有关^[37]其中最主要的是吡咯双萜类(如 lolitrem B),吡咯并吡嗪类(如波胺),麦角碱类(如麦角酸)和饱和吡咯化合物(如黑麦草碱)(表 2)。这些生物碱在内生真菌与禾草形成共生体后,在植物体内产生。人工培养条件下的内生真菌可单独产生 lolitrem B,波胺和麦角酸,但不能产生黑麦草碱。上述 4 种生物碱对昆虫均有毒性,但毒性最强的是波胺和黑麦草碱;除波胺以外的其余 3 种生物碱,均对哺乳动物有毒性,但毒性最强的是麦角酸和 lolitrem B,前者是内生真菌 *N. coenophialum* 和高羊茅产生的,后者是 *N. lolii* 和黑麦草产生的,分别是引致牛的狐茅中毒症和羊的蹒跚病的主要原因^[38~42]。

表 2 禾草-内生真菌共生体产生的生物碱的主要种类及其对哺乳动物和昆虫的毒性
Table 2 Main alkaloid types produced by grass *Neotyphodium* association and their toxicity to mammals and insects

化合物类 Alkaloid types	化合物 Compounds	哺乳动物 Mammals	昆虫 Insects
麦角碱 Ergopeptine	麦角酸 Ergovaline	+++	+
吡咯双萜 Indolditerpene	Lolitrem B	+++	+
吡咯并吡嗪 Pyrrolopyrazine	波胺 Peramine	—	+++
饱和吡咯化合物 Pyrrolizidine	黑麦草碱 Loline	+	+++

+++ 毒性极强 Strong toxicity;+ 有毒性 Toxicity;— 无毒性 Non toxicity

2 内生真菌在禾本科植物中的分布

内生真菌在禾本科早熟禾亚科植物中分布最为普遍,该亚科植物主要分布在温带地区,是典型的 C3 光合型植物^[43],在我国有 60 个属^[44]。目前大约在该亚科 30% 的种中发现有内生真菌^[17]。另有人估计,在全世界温带禾草中可能有 10% 的种类带有内生真菌^[45]。内生真菌在早熟禾亚科中的广泛分布,可能反映出在禾草-内生真菌的长期共同进化过程中,内生真菌对该亚科植物适应的结果^[17]。

2.1 国际已报道的带菌禾本科植物属

据不完全统计,目前美国、新西兰、欧洲等国已报道 23 个属的禾草带有 *Neotyphodium* 属内生真菌^[17,46,12],它们是芨芨草属(*Achnatherum*)、冰草属(*Agropyron*)、剪股颖属、*Ammophila* 属、短柄草属(*Brachypodium*)、雀麦属(*Bromus*)、拂子茅属(*Calamagrostis*)、单蕊草属(*Cinna*)、鸭茅属、发草属(*Descampsia*)、*Echinopogon* 属、披碱草属(*Elymus*)、偃麦草属(*Elytrigia*)、羊茅属、猬草属(*Hystrix*)、黑麦草属、臭草属(*Melica*)、早熟禾属、棒头草属(*Polypogon*)、鹅观草属(*Roegneria*)、细坦麦属(*Sitanion*)、楔鳞茅属(*Sphenopholis*)和针茅属(*Stipa*)。

2.2 我国已知的带菌禾草

截止目前,已在我国天然草地的 13 属 25 种禾草中发现了内生真菌,其中发草属、大麦属和赖草属为以往国际文献未曾报道过的带菌属(表 3)。自国外引进的黑麦草、羊茅、剪股颖等属牧草或草坪草亦带有内生真菌^[47,9]。

2.3 内生真菌在不同地理种群中的分布

内生真菌在同种禾草不同地理种群中的分布特征是目前涉及较少的领域,但已发现内生真菌在某些禾草群体中的分布因地理区域而异(表 4)。如在美国德州西部山地的弯穗雀麦中内生真菌(*N. starrii*)的检出率为 43%,而在其他地区采集到的样品中内生真菌检出率则非常低^[17]。在其他禾草群体中,亦发现有区域分布的特征。在我国同样发现了不同地域同种禾草群体中带菌率的差异,如产于甘肃山丹的中华羊茅带菌率为 100%,而采自甘肃甘南州的同种牧草,种子带菌率仅为 4。

表 3 我国已知带菌国产禾草及其种子带菌率^[10~13]

Table 3 Incidence of *Neotyphodium* endophyte found in native grasses in China^[10~13]

禾草属 Genera	种 Species	带菌率 Incidence (%)
芨芨草属 <i>Achnatherum</i>	醉马草(甘肃) <i>A. inebrians</i>	88.5
	醉马草(新疆) <i>A. inebrians</i> *	96.0
冰草属 <i>Agropyron</i>	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	53.9
雀麦属 <i>Bromus</i>	无芒雀麦 <i>Bromus inermis</i>	6.0
	大雀麦 <i>B. magnus</i>	10
发草属 <i>Descampsia</i>	发草 <i>D. caespitosa</i>	2.0
披碱草属 <i>Elymus</i>	圆柱披碱草 <i>E. cylindricus</i>	100
	披碱草 <i>E. dahuricus</i>	100
	垂穗披碱草 <i>E. nutans</i>	100
	麦宾草 <i>E. tangutorum</i>	20~100
	披碱草 <i>Elymus</i> sp.	50
偃麦草属 <i>Elytrigia</i>	达乌里偃麦草 <i>E. dahuricus</i>	22.2
羊茅属 <i>Festuca</i>	阿拉套羊茅* <i>F. alataavica</i>	100
	素羊茅 <i>F. modesta</i>	6.0
	紫羊茅 <i>F. rubra</i>	80~100
	中华羊茅(山丹) <i>F. sinensis</i>	100
	中华羊茅(甘南) <i>F. sinensis</i>	4.5
大麦属 <i>Hordeum</i>	布顿大麦草* <i>H. bodganii</i>	100
	布顿大麦草 <i>H. bodganii</i>	18
	紫野麦草 <i>H. violaceum</i>	80~100
	羊草 <i>L. chinensis</i>	12
赖草属 <i>Leymus</i>	高山早熟禾 <i>P. alpina</i>	4.0
早熟禾属 <i>Poa</i>	草地早熟禾 <i>P. pratensis</i>	2.0
	硬质早熟禾 <i>P. sphondylodes</i>	80
	西藏早熟禾 <i>P. tibetica</i>	6.0
	长芒棒头草 <i>Polypogon monspeliensis</i>	20
鹅观草属 <i>Roegneria</i>	肃草 <i>R. stricta</i>	80
针茅 <i>Stipa</i>	紫针茅 <i>S. purpurea</i>	60

* 来自文献^[13],其余均来自文献^[10~12] From literature 13, all others from literature 10~12

5%。这种内生真菌在同种禾草不同地理种群中分布的差异可能反映了带菌禾草从其侵染的中心地带向其他区域扩散的过程,对某些带菌率 100%的禾草而言,也可能是在长期的生态适应过程中,不带菌的禾草由于不具备对逆境的适应(见下节)逐渐被淘汰,而使带菌禾草得以生存繁衍,该领域显然是今后值得注重的方向之一。

表 4 美国不同区域禾草群体中内生真菌的检出率(%)

Table 4 Regional distribution of endophyte infection rate in 4 grass species in the USA

禾草 Grass	东北 Northeast	东南 Southeast	北部 North	南部 South	西北 Northwest	西南 Southwest
冬季剪股颖 <i>A. hiemalis</i>	63.2	87.5	83.3	41.0	0.0	12.5
粗单蕊草 <i>C. arundinacea</i>	66.7	100.0	50.0	75.0	0.0	0.0
加拿大披碱草 <i>E. canadensis</i>	50.0	0.0	55.6	75.7	66.7	73.3
泽地早熟禾 <i>P. palustris</i>	76.9	0.0	44.4	0.0	2.6	0.0

* 根据文献[17]计算 Calculated from literature [17]

3 内生真菌对禾草的影响

3.1 增加对有害生物的抗性

内生真菌的侵染给禾草带来的最显著的有益特性便是增加寄主的抗虫性。与不带内生真菌的同种禾草相比,目前,至少已知带菌禾草可显著增加对 35 属牧草害虫的抗性(表 5),主要是危害禾草茎基部、叶鞘及地上其他部分的害虫,包括鞘翅目如阿根廷茎象虫(*Listronotus bonariensis*)和早熟禾象甲(*Sphenophorus parvulus*),鳞翅目如小地老虎(*Agrotis segetum*)、苍螟(*Crambus* spp.),异翅目如白翅长蝽(*Blissus leucopterus*),同翅目如叶蝉(*Agallia constricta*)和直翅目如蟋蟀(*Acheta domesticus*)等。随着对内生真菌研究的进一步深入,带菌禾草抗虫的种类将不断地增加。带菌禾草增加抗虫性的原因主要是真菌在寄主体内产生生物碱(表 1),这种抗性与内生真菌在禾草体内的分布及在禾草各部位生物碱浓度有直接关系。如前所述,内生真菌主要分布在禾草的茎基部、叶鞘、花序和种子中,在这些组织中,真菌毒素(生物碱)的浓度也最高,这或许是带菌禾草主要抗危害禾草茎基部及地上部分害虫的主要原因^[45]。昆虫一般拒食含有生物碱的禾草,从而形成了对禾草的保护。少量采食了带菌禾草的昆虫,生物碱往往改变其肠道上皮细胞膜的渗透性,引致消化系统功能停止,最终导致昆虫死亡。带菌禾草体内生物碱含量的高低受植物生长、温度、营养和季节等条件影响^[48]。随之也影响带菌禾草对虫的抗性。以黑麦草为材料的研究发现,在冬季和早春,其产生的生物碱数量低于其他季节,因此,在这一时期,带菌禾草抗虫性也较低。

内生真菌的侵染亦可增加寄主植物抗某些线虫的能力。目前已知在带有内生真菌的高羊茅生长的土壤内,其螺旋线虫(*Helicotylenchus dihystra*)、根结线虫(*Meloidogyne margl- andi*)、根斑线虫(*Paratylenchus scribneri*)、*P. projectus* 和 *Tylenchorhynchus acutus* 等群体数量显著低于不带菌禾草生长的土壤,但具体机制尚不明了^[48,50]。

内生真菌的侵染可以提高禾草的抗病能力。主要表现为抵抗病原菌的侵入、抑制病原菌的生长、抑制孢子的萌发、抑制病斑的扩展和阻止传毒介体昆虫等方面。内生真菌在植物的

叶片、叶鞘等部位的存在,形成菌丝防护网,占据了一定的空间和生态位,而抵抗病原菌的侵入和定殖^[51]。在实验室发现离体条件下的内生真菌的纯培养可以产生毒素或生物碱等物质,对病原真菌的生长具有抑制作用。温室和田间的研究发现含有内生

表 5 已报道的受带有内生真菌的禾草影响的害虫种类^[1,48,49]

Table 5 Insects reported in the world literature to be deterred or adversely affected by feeding on edophyte infected grasses ^[1,48,49]

目 Order	属或种 Genus or species
鞘翅目 Coleoptera	蜉金龟属 <i>Aphodium tasmaniae</i>
	玉米铜色跳甲 <i>Chaetocnema pulicaria</i>
	禾草蛱蝶 <i>Costelytra zealandica</i>
	圆头犀金龟属 <i>Cyclocephala lurida</i>
	黑异爪蔗龟 <i>Heteronychus arator</i>
	阿根廷茎象虫 <i>Listronotus bonariensis</i>
	早熟禾象甲 <i>Sphenophorus parvulus</i>
	龙颈象属 <i>S. inaequalis</i>
	龙颈象属 <i>S. minimus</i>
	龙颈象属 <i>S. venatus</i>
鳞翅目 Lepidoptera	面粉甲 <i>Trilobium castaneum</i>
	地老虎属 <i>Agrotis infusa</i>
	黄地老虎 <i>A. segetum</i>
	草螟属 <i>Crambus</i> spp.
	毛虫 <i>Graphania mutans</i>
	秘夜蛾属 <i>Mythimna convecta</i>
	早熟未结网毛虫 <i>Parapediasia teterrella</i>
	南方粘虫 <i>Persectania ewingii</i>
	草地蛀虫 <i>Philobota productella</i>
	灰翅夜蛾属 <i>Spodoptera frugiperda</i>
异翅目 Heteroptera	灰翅夜蛾属 <i>S. eridania</i>
	早熟禾粉蝽? <i>Balanococcus poae</i>
	玉米长蝽 <i>Blissus leucopterus-hirtus</i>
	乳草蝽 <i>Oncopeltus fasciatus</i>
同翅目 Homoptera	圆痕叶蝉属 <i>Agallia constricta</i>
	麦双尾蚜 <i>Diuraphis noxia</i>
	闪叶蝉属 <i>Draeculacephala antica</i>
	闪叶蝉属 <i>Draeculocephala</i> spp.
	胭脂叶蝉 <i>Endria inimica</i>
	冠线叶蝉属 <i>Exitianus exitiosus</i>
	叶蝉 <i>Graminella nigrifrons</i>
	叶蝉 <i>Prosapia bicincta</i>
	禾谷缢管蚜 <i>Rhopalosiphum padi</i>
	麦二叉蚜 <i>Schizaphis graminum</i>
直翅目 Orthoptera	甘蔗蚜 <i>Sipha flava</i>
	家蟋蟀 <i>Acheta domesticus</i>
	飞蝗 <i>Locusta migratoria</i>
	油葫芦属 <i>Teleogryllus commondus</i>
	油葫芦属 <i>T. oceanicus</i>
蜱螨目 Acarina	甘蔗啮瘿螨 <i>Abacarus hystrix</i>

真菌的植株(E+)对某些病原菌有较强的抗性,可抑制叶片病斑的扩展和叶部真菌的繁殖(表 5)。内生真菌也可以通过阻止传播病毒的介体昆虫而减轻禾草病毒病的发生。种植 3 年的高羊茅小区实验发现,E+小区大麦黄化矮缩病毒病(BYDV)的发病率为 31%,而 E-小区中则为 73%^[52],显然是由于带菌高羊茅影响了传毒昆虫禾谷缢管蚜的取食^[48,53]。

表 6 受内生真菌抑制的禾草病原真菌和禾草病害

Table 6 Fungal pathogens or diseases of grasses to be inhibited by <i>Neotyphodium</i> endophytes				
内生真菌 <i>Neotyphodium</i>	病原真菌或病害 Pathogen or disease	结果 Results	试验条件 Experimental conditions	文献 Literature
<i>N. coenophialum</i>	细交链孢 <i>Alternaria alternata</i> , 多主枝孢 <i>Cladosporium cladosporioides</i> , 禾谷丝核菌 <i>Rhizoctonia cerealis</i>	抑制菌落生长 Inhibited colony growth	PDA	[54]
	德氏霉 <i>D. erythrospila</i>	抑制菌落生长 Inhibited colony growth	PDA	[55]
	高羊茅苗病 Tall fescue seedling disease <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Magnaporthe poae</i> , <i>Pythium aphanidermatum</i>	E+ 种苗抗病,成活率高 E+ seedling showed disease tolerance and higer survival rate	温室 Glasshouse	[56]
	高羊茅苗病 Tall fescue seedling disease <i>R. zeae</i>	出苗率与内生真菌带菌率显著正相关 Seedling emergence rate positively correlated with endophyte incidence detected in seeds	温室 Glasshouse	[57]
	高羊茅锈病 Tall fescue rust, <i>Puccinia graminis</i>	E+ 植株降低病害的严重度 E+ plants had lower disease severity	田间 Field	[58]
	高羊茅锈病 Tall fescue rust, <i>Puccinia graminis</i>	E+ 苗抗病 E+ seedling showed rust resistance	温室 Glasshouse	[59]
<i>N. lolii</i>	德氏霉 <i>Drechslera andersenii</i> , <i>D. siccans</i> , <i>D. teres</i>	抑制菌落生长 Inhibited colony growth	PDA	[60]
	德氏霉 <i>D. erythrospila</i> , 禾谷炭疽菌 <i>Colletotrichum graminicola</i>	抑制菌落生长 Inhibited colony growth	PDA	[61]
	德氏霉 <i>D. erythrospila</i>	抑制菌落生长 Inhibited colony growth	PDA	[55]
	大刀镰孢 <i>Fusarium culmorum</i>	抑制或延迟孢子萌发 Inhibited or delayed spore germination	PDB 提取液 Extracts from PDB culture	[60]
	黑麦草叶斑病 Perennial ryegrass leafspot <i>Pyrenophora semeniperda</i>	E+ 植株抗叶斑病 E+ plant resistance to the disease	田间 Field	[62]
<i>N. uncinatum</i>	德氏霉 <i>D. erythrospila</i> , 玉米丝核菌 <i>R. zeae</i>	抑制菌落生长 Inhibited colony growth	PDA	[55]
	大刀镰孢 <i>Fusarium culmorum</i>	抑制或延迟孢子萌发 Inhibited or delayed spore germination	PDB 提取液 Extracts from PDB culture	[60]
	草地羊茅叶斑病 Meadow fescue leaf spot <i>D. erythrospil</i> , <i>Bipolaris sorokiniana</i>	抑制病斑扩展 Restricted lesion develpment	离体叶片 Detached leaf	[63]
<i>N. sp.</i>	冰草,圆柱披碱草和紫羊茅的叶片入侵真菌 Leaf invading fungi of <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Elymus cylindricus</i> and <i>Festuca rubra</i>	E+ 叶片的真菌分离率显著降低 E+ leaves had lower fungal invasion	田间 Field	[12]
<i>N. sp.</i>	圆柱披碱草叶斑病 Leaf spot of <i>Elymus cylindricus</i> (细交链孢 <i>A. alternata</i> , 燕麦镰孢 <i>F. avenaceum</i> ,大刀镰孢 <i>F. culmorum</i> ,尖镰孢 <i>F. oxysporum</i>)	E+ 叶片病斑数和病斑长度显著减少 E+leaves had fewer and smaller lesion	离体叶片 Detached	[12]

3. 2 促进生长与增加抗旱性

内生真菌给禾草带来的另一个重要的有益特性便是促进植物生长。一般认为,禾草的分蘖由吲哚乙酸等植物生长激素控制,内生真菌具有产生吲哚乙酸的能力,这或许是其促进分蘖的原因之一^[64]。新西兰的 Latch 等 1985 年首次发现在多年生黑麦

草生长最适条件下,带有内生真菌 *N. lolii* 的无性系比不带菌者的干物质产量增加 38%,叶面积、枝条数及根量亦均显著大于不带菌者^[64]。随后,在美国开展的众多试验证实了带有内生真菌 *N. coenophialum* 的高羊茅的生产性能显著高于不带菌者。其建植迅速,播后 4 个月草地盖度增加 20%~30%^[65]。牧草产量增加 22%~55%,枝条数增加 20%~45%,种子数量或重量增加 26%~41%,将上述各项指标综合平均,带菌较不带菌者的生产性能增加 31%^[65]。国际学术界在此领域的研究似乎集中于多年生黑麦草和高羊茅,尚未顾及其他种牧草。笔者在兰州进行的温室试验发现,内生真菌对布顿大麦草的侵染显著促进寄主植物生长,与不带菌的植株相比,带菌植株的分蘖数增加 136.8%,牧草产量增加 33.3%,根干重增加 30%^[47]。田间条件下,以圆柱披碱草为材料进行的试验获得了类似结果,带菌植株每株的分蘖数增加 84.5%,地上部干重增加 278.7%,每枝分蘖重增加 105.3%^[12]。

内生真菌的侵染可增加寄主植物的抗旱性。其主要原因是带菌禾草通过促进植物的根系发育、叶片生长、气孔开闭和渗透调节而诱发植物所表现的避旱、耐旱及受旱后的恢复等^[67,68]。避旱表现为形态学和生理学方面的适应性,主要包括:扩张根系促进水分吸收,减少蒸腾损失和植物组织中水分的贮藏。而耐旱表现为生理生化方面的适应性,主要包括:积累和转运吸收,渗透调节和维持细胞壁的弹性^[68]。在干旱条件下,带菌禾草发生形态改变,其叶片很快卷曲、气孔关闭、叶片加厚,所有这些变化均有利于减少水份的散失。在生理上,带菌禾草较不带菌者可快速地产生大量脱落酸,而脱落酸可刺激气孔关闭。同时,由于气孔的关闭、气孔阻力增大、光合作用降低和叶片中含糖量的增高,导致严重干旱条件下,带菌禾草的存活率增高。上述结果表明,在内生真菌-禾草的相互作用中,真菌具有分泌植物激素类物质或抗蒸腾物质,调控植物细胞膨压及渗透性的能力^[66,68],但这仍有待于试验的进一步证实。带菌草地羊茅可促进根系生长,具有调节土壤水损耗、适应干旱和干旱后恢复的能力^[70,71]。Lewis^[72]分别对带菌(E+)与不带菌(E-)的 31 个基因型的黑麦草和 10 个基因型的其它禾草,进行了不同水分胁迫条件下的抗旱试验,结果发现黑麦草和紫羊茅的 E+ 植株表现出了明显的耐旱性,生物量显著高于 E- 植株($P<0.05$);且大多数 E+ 植株在停止干旱胁迫后可以恢复生长,而 E- 植株则不能再恢复而死亡^[72]。在干旱胁迫条件下,与不带菌者相比,带菌高羊茅分蘖基部的含水量高^[73],夏季干旱后恢复的状况比不含内生真菌的草坪为优^[74];与非感染群体相比,带菌黑麦草 SOD 和 POD 保护酶的活性^[14]、叶内游离脯氨酸的含量^[15]以及净同化速率和水分利用效率^[16]明显的高于不带菌者。

内生真菌还可以提高禾草对营养物质的利用效率和能力。美国的研究发现带菌禾草在低氮水平下的生产能力与不带菌禾草在高氮水平下的相近。氮肥与生物碱的产生可相互作用,增加施氮量可增加禾草体内生物碱的浓度,从而增加其抗虫性,进一步促进禾草生长^[45]。带菌禾草可以调节在 P 缺乏中根系的反应和活性,带菌高羊茅比不带菌者在缺 P 胁迫条件下更能表现出对 P 的有效利用和耐性^[75~77]。与不带菌者相比,带有内生真菌的紫羊茅对高浓度铝元素^[78,79]和锌元素^[80]的具有较强耐性。内生真菌的带菌状况与 Cu^{++} 的浓度密切相关,不带菌的 E- 高羊茅中 Cu^{++} 的浓度高于带菌者,而使家畜保持低 Cu^{++} 而减轻高羊茅的中毒症成为可能^[81]。

带菌禾草的适口性是一个尚无定论的问题,Bush 和 Burrus^[82]研究发现高羊茅牧草的营养价值并未因内生真菌的侵染而改变,与不带菌的牧草相比,其粗蛋白含量、耐酸纤维、中性纤维和体外干物质消化率均无显著差异^[82]。但无数放牧试验表明,牛和羊在带菌率高的草地上放牧时,其采食量降低 10%~50%^[48],正是家畜对带菌禾草的厌食,形成了对带菌禾草的保护,使其得以繁衍。

由于内生真菌给禾草带来了如此之大的影响,有的学者提出,有必要重新评价以往育成的禾本科牧草品种^[48],以正确鉴别内生真菌的作用和禾草本身的遗传特性。这同时也使禾本科牧草育种面临新的挑战。有人建议,在育种时,可先杀死育种材料中的内生真菌,选育真正具有抗虫、耐旱或快速生长的材料。而后,再将内生真菌导入禾草^[82]。但由此会产生禾草-内生真菌是否亲合,禾草遗传性状是否会发生改变等一系列问题。或许杀死禾草中原有的内生真菌,导入较为理想的内生真菌菌系,是更为可行的办法。

4 对家畜的影响

内生真菌 *N. lolii* 和多年生黑麦草产生的生物碱 Lolitrem B 是引致新西兰绵羊蹒跚病的主要原因,由 *N. coenophialum* 和高羊茅产生的麦角酸则引致美国牛的狐茅中毒症。这两种病害,每年给美、新两国畜牧业生产造成的损失高达 6.4 亿美元^[63]。我国虽未见到类似家畜病害的报导,但我国的草地畜牧业生产亦已长期遭受内生真菌的危害,醉马草是普遍分布在我国西北地区的多年生禾本科植物,长期以来,便认识到其对马、牛、羊等家畜均有毒性,采食该草后,家畜精神呆钝、进食量减少、步履不整、蹒跚如醉^[84]。近年的研究表明,醉马草带有内生真菌,其与寄主产生的麦角新碱和麦角酰胺两类生物碱可能是引致家畜中毒的主要原因^[85],这为重新认识醉马草的作用提供了重要基础资料。

4.1 中毒症状及生产性能

内生真菌本身可以产生一系列的生物碱,刺激宿主植物合成生物碱,产生次级代谢产物,对放牧家畜产生毒性,表现出麻醉、昏睡等中毒症状(表 7)。牛在带有内生真菌的高羊茅草地上放牧后,所表现的症状为日增重减少,与在不带菌草地放牧者相

比,去势牛的日增重减少 30%~100%,草地中高羊茅的带菌率每增加 10%,家畜的平均日增重便降低 0.45kg。欧州牛(*Bos taurus*)比含有婆罗门血统(*Bos indicus*)的牛对生物碱更敏感,日增重降低更严重。奶牛日产乳量至少降低 25%,奶牛日增重减少 30%~40%,有时会呈现负增长,受胎率降低 17%~42%。草地中牧草带菌率每增加 10%,日产乳量便降低 0.15kg,受胎率降低 3.5%,日增重降低 0.04kg,同时,妊娠期延长一个月左右。共同症状是皮毛粗糙,多诞,呼吸率上升,体温增高,在夏季高温月份最为严重。严重中毒时,牛的疾病症状还包括跛,局部性缺血坏死,末端部分坏疽,有时畜蹄可失去,被称之为狐茅蹄^[63,86]。由于体温过高,家畜的放牧行为改变,喜好站立在阴凉处或水中,白日采食时间由 52%降至 34%,在阴凉处站立时间由 15%增加至 51%,而夜间采食时间则由 8%增至 22%^[63]。

表 7 禾草-内生真菌(*Neotyphodium*)共生体对草食家畜的影响^[87]
Table 7 Effects of *Neotyphoidum*-grass association on livestock ^[87]

禾草-内生真菌共生体 Grasses <i>Neotyphodium</i> association	家畜影响 Effects on livestock	分布 Distribution
睡眠草 <i>Achnatherum robustum</i> 和 <i>N. chisosum</i>	马、羊麻醉 Horse, sheep narcosis	北美 North America
醉马草 <i>A. inebrians</i> 和 <i>N. sp.</i>	牛、羊麻醉 Horse, sheep narcosis	中国 China
毒麦 <i>Lolium temulentum</i> 和 <i>N. occutans</i>	家畜中毒 Livestock toxicosis	欧洲,亚洲 Europe, Asia
多年生黑麦草 <i>L. perenne</i> 和 <i>N. lolii</i>	牛、羊蹒跚 Cattle, sheep staggers	北美,新西兰,澳大利亚 North America, New Zealand, Australia
早熟禾(<i>Poa huecu</i>)和 <i>N. tembladerae</i>	家畜蹒跚 Livestock staggers	南美 South America
臭草 <i>Melica descumbens</i> 和 <i>N. melicicola</i>	家畜蹒跚、麻醉 Livestock staggers, narcosis	非洲 Africa
<i>Echinopogon ovatus</i> 和 <i>N. australiense</i> <i>N. aotearoae</i>	牛、羊蹒跚 Cattle, sheep staggers	澳大利亚,新西兰 Australia, New Zealand
阿根廷羊茅 <i>Festuca argentina</i> 和 <i>N. tembladerae</i>	家畜中毒 Livestock toxicosis	南美 South America
苇状羊茅 <i>F. arundinacea</i> 和 <i>N. coenophialum</i>	牛、羊中毒 Cattle, sheep toxicosis	北美 North America
羊茅 <i>F. hieronymi</i> 和 <i>N. tembladerae</i>	家畜中毒 Livestock toxicosis	南美 South America

在严重感染内生真菌的多年生黑麦草草地上放牧的绵羊或山羊发生蹒跚病,这是一种神经失调病害,家畜未受惊吓时,不显示症状,当被惊吓时,往往表现为严重的肌肉痉挛、虚脱。严重发生时,家畜因受惊引起滚坡或溺水而造成死亡。该病对家畜造成的更主要的危害是日增重减少和繁殖率下降,该病亦危害马、鹿等^[88,1,89]。

内生真菌引致的家畜病害均减少家畜体内的激素生成,引起内分泌失调,其可使去势牛、犊牛、羊、羔羊等家畜血清中催乳激素含量下降 49%~92%^[86]。

4.2 防治措施

牛的狐茅中毒症与羊的蹒跚病等均系在带有内生真菌的草地上放牧所致,建立不带内生真菌的草地似乎是理想的防治措施。然而,在美国,高羊茅草地达 1700 万 hm²,在新西兰,黑麦草为主的草地是最主要的放牧地,重建所有草地几乎是难以办到的。而且,不带内生真菌的牧草建植困难、生长缓慢、易受虫害危害,难以管理。在经过探索以后,两国的科技工作者得出的一致结论是重建不带内生真菌的草地是不现实的^[34,88],生产中采用的防病措施包括:加强草地管理,减少家畜采食的毒素量;补饲或添加剂以降低毒性等。

加强放牧管理是减少家畜病害的关键措施,内生真菌菌丝在禾草的穗部和茎基部密度最高,生物碱的浓度也相应最高。在美国采用增加放牧压,或早春喷洒植物生长调节剂,减少高羊茅果穗的形成,显著地改善了牛的采食量和日增重^[86,41]。在新西兰,则是采取快速轮牧制度,即每日轮换放牧地,使牧草有充分时间生长,避免家畜采食茎基部^[88],此外,两种家畜病害均是在夏季高温时期发生严重,有条件时,在病害高发期,避免家畜在内生真菌侵染率高的草地上放牧。

很多学者曾探讨给家畜补饲药物或添加剂,以减少摄入毒素的活性或调整家畜的生理代谢,降低毒素的作用,试用的种类包括维生素 B₁、硅酸铝、吉郎诺尔(Zeranol)催肥剂、铜、硒、锌等,其中补饲维生素 B₁,在某些试验中有减轻病害危害的效果^[41]。

5 当前国际研究的重点与进展

(1) 内生真菌生物学特性及其寄主范围的调查

在全世界范围内大规模调查内生真菌的分布、寄主种,研究内生真菌的生态学与生物学特性,并鉴定其所产生的生物碱,寻找产生抗虫生物碱(Peramine 或 Loline)而不产生对家畜有害毒素的生物碱(Ergovaline, Lolitrem B, Ergonovine, Ergine 等)的内生真菌菌系。

(2) 创造有益的禾草-内生真菌共生体

将抗虫、促进植物生长,而对家畜无害的内生真菌引入牧草,建立有益无害的共生体。新西兰已成功地建立了含有对家畜无毒素的内生真菌菌系的多年生黑麦草和高羊茅共生体,已完成在新西兰、澳大利亚和美国进行田间放牧试验,作为新品种投入了市场。

(3) 研究抗内生真菌毒素的家畜疫苗

美国在小动物研究方面已取得令人鼓舞的结果,现正在深入研究之中。

(4) 培育抗内生真菌毒素的绵羊新品种

新西兰的科研人员已确认,绵羊对内生真菌毒素的抗性是遗传性状,培育抗毒的家畜新品种是可能的^[90]。

(5) 培育带内生真菌的草坪草品种

草坪业中,不存在因内生真菌毒素而引致家畜中毒的问题,而内生真菌为草坪草带来的抗逆、抗虫、耐践踏等特性正是草坪业所需要的,美、新等国已积极开展培育含内生真菌的草坪草品种,并已有数十个羊茅和黑麦草品种投放市场^[45,83,91]。在商用的来自美国和欧洲的草坪草种子中,内生真菌含量已经作为与发芽率和净度相提并论的重要指标,出现在种子标签上。我国在利用内生真菌提高禾草抗逆性育种方面的研究刚刚起步,期望能在我国常见的草坪草抗旱育种中有所突破。

(6) 遗传工程

进行基因排序、定位、鉴别产生有害毒素的基因^[45]。现已明确,在 *N. coenophialum* 真菌中,产生麦角酸的是 *dmaW* 基因,最终目的是采用基因破坏技术,使其不在高羊茅中表达。

(7) 天然草地群落中内生真菌的作用

有关内生真菌研究多集中在个体或种群水平上,而群落水平上如:早期群落和后期群落、草坪和放牧草地群落、热带草地群落和温带草地群落、林地和天然草地群落生态和群落演替中内生真菌的侵染、带菌情况以及群落的动态变化等方面的研究有待加强和深入。因为相对于人工草地而言,天然草地群落中的内生真菌带菌状况及其产生生物碱的量受各种条件,如:内生真菌基因型、植物种类、禾草基因型、环境因素、草食动物、放牧强度等的影响,容易发生变化。

References:

- [1] Siegel M R, Latch G C M and Johnson M C. Fungal endophytes of grasses. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1987, **25**:293~315.
- [2] Clay K. Fungal endophytes of grasses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1991, **21**:275~297.
- [3] Hume D E, Latch G C M and Easton H S. *Proceedings of the Second International Symposium on Acremonium/Grass Interactions*. Palmerston North, New Zealand, 1993. 1~224.
- [4] Joost R and Quisenberry S. Proceeding of the Symposium on *Acremonium/Grass Interactions*. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1993, **44**:1~324.
- [5] Bacon C W and White J F. *Biotechnology of Endophytic Fungi of Grasses*. Florida, USA. CRC Press, 1994. 1~214.
- [6] Redlin S C and Carris L M. *Endophytic Fungi in Grasses and Woody Plants*. Minnesota, USA. APS Press, 1996. 133~207.
- [7] Bacon C W and Hill N S. *Proceedings of the Symposium on Neotyphodium/Grass Interactions*. New York. Plenum Press, 1997. 1~452.
- [8] Paul V H and Dapprich P D. *Proceedings of the 4th International Neotyphodium/Grass Interactions Symposium*. Soest, Germany. University of Paderborn Press, 2000. 1~546.
- [9] Li C Y. Detection of *Acremonium* endophyte in 31 cultivars of *Festuca arundinacea* and 21 cultivars of *Lolium perenne* introduced from overseas. *Proceedings of 5th Conference of Chinese Grassland Society*. Beijing. China Science and Technology Press, 1991. 101~105.
- [10] Nan Z B. Effects of *Acremonium* endophyte on the growth of *Hordeum bogdanii*. *Pratacultural Science*, 1996, **13**(1):16~18.
- [11] Nan Z B. Incidence and distribution of endophytic fungi in seedlings and plants of some native and introduced grasses in China. *Acta Prataculturae Sinica*, 1996, **5**(3):13~17.
- [12] Nan Z B & Li C J. *Neotyphodium* in native grasses in China and observations on endophyte/host interaction. In: V H Paul and P D Dapprich eds. *Proceedings of the 4th International Neotyphodium/grass Interactions Symposium*. Soest, Germany, 2000. 41~50.
- [13] Li B J, Zheng X H, Sun S C. A survey of endophytic fungi in some native forage grasses of northwestern China. In: C V Bacon and N S Hill eds. *Neotyphodium/Grass Interactions*. Plenum Press, New York, 1997. 69~71.
- [14] Chen S P, Gao Y B, Liang Y, et al. Effects of endohpyte infection on protective enzyme activities in leaves of *Lolium perenne* under water stress. *万方数据* *Appl. Environ. Boil.*, 2001, **7**(4):348~354.
- [15] Chen S P, Gao Y B, Liang Y, et al. Effects of endohpyte infection on the concentration of free prolin and ABA of leaves of *Lolium*

- perenne* under water stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(12):1964~1972.
- [16] Liang Y, Gao Y B, Chen S P, *et al.* Effects of endophyte infection on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Lolium perenne* under drought stress. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**(5):537~543.
 - [17] White J F, Morgan-Jones G and Morrow A C. Taxonomy, life cycle, reproduction and detection of *Acremonium* endophytes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1993, **44**:13~37.
 - [18] Bruehl G W, Kaiser W J, Klein R E. An endophyte of *Achnatherum inebrians*, an intoxicating grass of northwest China. *Mycologia*, 1994, **86**(6): 773~776.
 - [19] Kaiser W J, Bruehl G W, Davitt C M, *et al.* *Acremonium* isolates from *Stipa robusta*. *Mycologia*, 1996, **88**(4):539~547.
 - [20] Guillaumin J J, Frain M, Pichon N, *et al.* Survey of the fungal endophytes in wild grass species of the Auvergne region (central France). In: V H Paul, and P D Dapprich eds. *Proceedings of the 4th International Neotyphodium/grass Interactions Symposium*. Soest, Germany, 2000. 85~92.
 - [21] Moon C D, Miles C O, Jarlfors U, *et al.* The evolutionary origins of three new *Neotyphodium* endophyte species from grasses indigenous to the Southern Hemisphere. *Mycologia*, 2002, **94**(4):694~711.
 - [22] Morgan-Jones G, White J F and Piontelli E L. Endophyte-host associations in forage grasses XIII. *Acremonium chilense*, an undescribed endophyte occurring in *Dactylis glomerata* in Chile. *Mycotaxon*, 1990, **39**:441~454.
 - [23] Glenn A E, Bacon C W, Price R, *et al.* Molecular phylogeny of *Acremonium* and its taxonomic implications. *Mycologia*, 1996, **88**(3):369~383.
 - [24] White J F and Morgan-Jones G. Endophyte-host associations in forages VII. *Acremonium chisosum*, a new species isolated from *Stipa eminens* in Texas. *Mycotaxon*, 1987, **28**:179~189.
 - [25] Morgan-Jones G and Gams W. Notes on hyphomycetes XLI. An endophyte of *Festuca arundinacea* and the anamorph of *Epichloe typhina*, new taxa in one of two new sections of *Acremonium*. *Mycotaxon*, 1982, **15**:311~318.
 - [26] White J F Jr, Cole G T, and Morgan-Jones G. 1987. Endophyte-host associations in forage grasses VI. A new species of *Acremonium* isolated from *Festuca arizonica*. *Mycologia*, **79**:148~152.
 - [27] Latch G C M, Christensen M J and Samuels. Five endophytes of *Lolium* and *Festuca* in New Zealand. *Mycotaxon*, 1984, **20**:535~550.
 - [28] Moon C D, Scott B, Schardl C L, *et al.* The evolutionary origins of *Epichloe* endophytes from annual ryegrasses. *Mycologia*, 2000, **92**: 1103~1118.
 - [29] Craven K D, Blankenship J D, Leuchtmann A, *et al.* Hybrid fungal endophytes symbiotic with the grass *Lolium pratense*. *Sydowia*, 2001, **53**:44~73.
 - [30] White J F Jr, and Morgan-Jones G. Endophyte-host associations in forage grasses X. Cultural studies on some species of *Acremonium* sect. *albo-lanosa*, including a new species, *A. starrii*. *Mycotaxon*, 1987, **30**:87~95.
 - [31] Cabral D, Cafaro M J, Saidman B, *et al.* Evidence supporting the occurrence of a new species of endophyte in some South American grasses. *Mycologia*, 1999, **91**:315~325.
 - [32] White J F and Morgan-Jones G. Endophyte-host associations in forage grasses IX. Concerning *Acremonium typhinum*, the anamorph of *Epichloe typhina*. *Mycotaxon*, 1987, **29**:289~500.
 - [33] Gams W, Petrini O and Schmidt D. *Acremonium uncinatum*, a new endophyte in *Festuca pratensis*. *Mycotaxon*, 1990. 67~71.
 - [34] Schardl C L and Phillips T D. Protective grass endophytes where are they from and where are they going? *Plant Disease*, 1997, **81**(5): 430~438.
 - [35] White J F and Cole G T. Endophyte-host associations in forage grasses IV. The endophyte of *Festuca versuta*. *Mycologia*, 1986, **78**:102~107.
 - [36] White J F, Morrow A C, Moren-Jones G, *et al.* Endophyte-host associations in forage grasses XIV. Primary stromata formation and seed transmission in *Epichloe typhina*: developmental and regulatory aspects. *Mycologia*, 1991, **83**:72~81.
 - [37] Bacon C W. Toxic endophyte-infected tall fescue and rene grasses: Historic perspectives. *J. Anim. Sci.*, 1995, **73**:861~870.
 - [38] Bacon C W, Porter J K, Robbins J D, *et al.* *Epichloe typhina* from toxic tall fescue. *Applied Environmental Microbiology*, 1977, **34**:576~581.
 - [39] Fletcher L R and Harvey I C. An association of a *Lolium* endophytes with ryegrass staggers. *New Zealand Veterinary Journal*, 1981, **29**:185~186.
 - [40] Gallagher R T, Hawkes A D and Stewart J M. Rapid determination of the Neurotoxins Lolitrem B in perennial ryegrass by high-performance liquid chromatography with fluorescence detection. *J. Chromatogr.*, 1985, **321**:217~226.
 - [41] Stuedemann J A and Thompson F N. Management strategies and potential opportunities to reduce the effects of endophyte - infected tall fescue on animal performance. In: D E Hume, G C M Latch and H S Easton, eds. *Proceedings of the Second International Symposium on Acremonium/Grass Interactions*; Plenary Papers. AgResearch, Grasslands Research Centre, Palmerston North, New Zealand, 1993. 103~114.
 - [42] Lane G A, Tapper B A, Davies E, *et al.* Occurrence of extreme alkaloid levels in endophyte-infected perennial ryegrass, tall fescue and meadow fescue. In: C V Bacon and N S Hill, eds. *Neotyphodium/Grass Interactions*, Plenum Press, New York, 1997. 433~436.
 - [43] Chapman G P and Peat W E, eds. Wang Y R translated. *An introduction to the Grasses* (including bamboos and cereals). Beijing: Science Publishing House Press, 1996.
 - [44] Xu Z. *Grass Flora of China, Automated Taxonomic Descriptions and Making Keys*. Huhhot: Nei Monggol People's Publishing House, 1997. 71~78.

- [45] Bacon C W, Richardson M D and White J F. Modification and uses of endophyte-enhanced turfgrasses: A role for molecular technology. *Crop Science*, 1997, **37**(5):1415~1425.
- [46] Lewis G C. Effect of drought stress on genotypes of *Lolium perenne* and other grass species with and without *Neotyphodium/Epichloe* infection. In: V H Paul and P D Dapprich, eds. *Proceedings of the 4th International Neotyphodium/grass Interactions Symposium*. Soest, Germany, 2000. 201~205.
- [47] 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.
- [48] Latch G C M. Physiological interactions of endophytic fungi and their hosts. Biotic stress tolerance imparted to grasses by endophytes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1993, **44**:143~156.
- [49] Rowan D D and Latch G C M. Utilization of endophyte-infected perennial ryegrasses for increased insect resistance. In: C W Bacon and J F White, eds. *Biotechnology of Endophytic Fungi of Grasses*. Florida, USA. CRC, Press, 1994. 169~183.
- [50] Eerens J P J, Visker M H P W, Lucas R J, et al. Influence of the ryegrass endophyte (*Neotyphodium lolii*) in a cool moist environment IV. Plant parasitic nematodes. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1998, **41**:209~217.
- [51] Moy M, Belanger F, Duncan R, et al. Identification of epiphyllous mycelial nets on leaves of grasses infected by *Clavicipitaceous* endophytes. *Symbiosis*, 2000, **20**:291~302.
- [52] West C P, Izeor E, Robbins R T, et al. *Acremonium coenophialum* effects on infestations of barley yellow dwarf virus and soil-borne nematodes and insects in tall fescue. *Proceedingd of International Symposium on Neotyphodium/Grass Interactions*. Louisinana, USA. 1990. 196~198.
- [53] Latch G C M. An overview of *Neotyphodium*-grass interactions. In: C V Bacon and N S Hill, eds. *Neotyphodium/Grass Interactions*, Plenum Press, New York, 1997. 1~7
- [54] White J F and Cole G T. Endophyte-host association in forage grasses III. *In vitro* inhibition of fungi by *Acremonium coenophialum*. *Mycologia*, 1985, **77**(3):487~489.
- [55] Christensen M J. Antifungal activity in grasses infected with *Acremonium* and *Epichloe* endophytes. *Australasian Plant Pathology*, 1996, **25**(3):186~191.
- [56] Blank C A, Gwinn K D and Gavin A M. Tolerance of tall fescue to soilborne pathogens is influenced by *Acremonium coenophialum*. In: D E Hume, G C M Latch and H S Easton, eds. *Proceedings of the 2nd International Symposium on Acremonium/Grass Interactions*. AgResearch Grasslands Research Centre, Palmerston North, New Zealand, 1993. 145~150.
- [57] Gwinn K D and Gavin A M. Relationship between endophyte infestation level of tall fescue seed lots and *Rhizoctonia zeae* seedling disease. *Plant Disease*, 1992, **76**(9):911~914.
- [58] West C P, Turner K, Phillipies J M, et al. Arkansas report. In: *Proceedings of Tall fescue Toxicosis Workshop*. GA, USA. , 1989. 23~25.
- [59] Welty R E, Barker R E and Azevedo M D. Reaction of tall fescue infected and noninfected by *Acremonium coenophialum* to *Puccinia graminis* subsp. *Graminicola*. *Plant Disease*, 1991, **75**(9): 883~886.
- [60] Holzmann-Wirth A, Dapprich P, Eierdanz S, et al. Anti-fungal substances extracted from *Neotyphodium* endophytes. In: V H Paul and P D Dapprich, eds. *Proceedings of The 3rd International Conference on Harmful and Beneficial Microorganisms in Grassland, Pasture and Turf*. Soest, Germany, 2000. 65~69.
- [61] Christensen M J, Latch G C M and Tapper B A. Variation among isolates of *Acremonium* endophytes from perennial ryegrass. *Mycol. Res.*, 1991. 918~923.
- [62] Wheatley W M, Nicol H I, Hunt E R, et al. An association between perennial ryegrass endophyte, a leafspot caused by *Pyrenophora semeniperda* and preferential grazing by sheep. In: V H Paul and P D Dapprich eds. *Proceedings of The 3rd International Conference on Harmful and Beneficial Microorganisms in Grassland, Pasture and Turf*. Soest, Germany, 2000. 71~75.
- [63] Schmidt S P and Oshorn T G. Effects of endophyte - infected tall fescue on animal performance. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1993, **44**:233~262.
- [64] Latch G C M, Hunt W F and Musgrave D R. Endophytic fungi affect growth of perennial ryegrass. *New Zealand Journal of Agriculture Research*, 1985, **28**:165~168.
- [65] Joost R E. *Acremonium* in fescue and ryegrass: boon or bane? A review. *Journal of Animal Science*, 1995, **73**:881~888.
- [66] Clay K. The ecology and evolution of endophytes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1993, **44**:39~64.
- [67] West C P and Gwinn K D. Role of *Acremonium* in drought, pest and disease tolerances of grasses. In: D E Hume, G C M Latch and H S Easton, eds. *Proceedings of the 2nd International Symposium on Acremonium/Grass Interactions: Plenary Papers*. Palmerston North, New Zealand, 1993. 11~30.
- [68] Malinowski D P and Belesky D P. Adaptation of endophyte-infected cool-season grasses to environment stresses; Mechanisms of drought and mineral stress tolerance. *Crop Science*, 2000, **40**(4):923~940.
- [69] Bacon C W. Abiotic stress tolerances (moisture, nutrients) and photosynthesis in endophyte-infected tall fescue. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1993, **44**:123~142.
- [70] Malinowski D P, Leuchtman A, Schmidt D, et al. Symbiosis with *Neotyphodium uncinatum* endophyte may increase the competitive ability of meadow fescue. *Agronomy Journal*, 1997, **89**:833~839.
- [71] Malinowski D P, Leuchtman A, Schmidt D, et al. Growth and water status in meadow fescue is affected by *Neotyphodium* and *Phialophora* species endophytes. *Agronomy Journal*, 1997, **89**:673~678.

- [72] Lewis G C. *Neotyphodium* endophytes: incidence, diversity and hosts in Europe. In: V H Paul and P D Dapprich, eds. *Proceedings of the 4th International Neotyphodium/grass Interactions Symposium*. Soest, Germany, 2000. 123~130.
- [73] Buck G W, West C P and Elbersen H W. Endophyte effect on drought tolerance in diverse *Festuca* species. In: C V Bacon and N S Hill, eds. *Neotyphodium/Grass Interactions*, Plenum Press, New York, 1997. 141~143.
- [74] Funk C R, Halisky P M, Ahmad S, *et al.* How endophytes modify turfgrass performance and response to insect pests in turfgrass breeding and evaluation trials. In: F Lemaire ed. *Proc. 5th Int. turf Res. Conf. Avignon*, Versailles, France, 1985. 137~145.
- [75] Malinowski D P, Brauer D K, Belesky D P. *Neotyphodium coenophialum*-endophyte affects root morphology of tall fescue grown under phosphorus deficiency. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 1999, **183**:53~60.
- [76] Malinowski D P, Belesky D P. Endophyte infection enhances the ability of tall fescue to utilize sparingly available phosphorus. *Journal of Plant Nutrition*, 1999, **22**:835~853.
- [77] Malinowski D P, Alloush G A and Belesky D P. Leaf endophyte *Neotyphodium coenophialum* modifies mineral uptake in tall fescue. *Plant and Soil*, 2000, **227**:115~126.
- [78] Malinowski D P, Belesky D P. Infection with leaf fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum* increases aluminum sequestration on root surfaces of tall fescue. *Journal of Plant Nutrition*, 1999, **22**:1335~1349.
- [79] Zaurov D E, Bonos S, Murphy J A, *et al.* Endophyte infection can contribute to aluminum tolerance in fine fescues. *Crop Science*, 2001, **41**:1981~1984.
- [80] Bonnet M, Camares O and Veisseire P. Effects of zinc and influence of *Acremonium lolii* on growth parameters, chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activities of ryegrass (*Lolium perenne* cv Apollo). *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**(346): 945~953.
- [81] Dennis S B, Allen V G, Saker K E, *et al.* Influence of *Neotyphodium coenophialum* on copper concentration in tall fescue. *J. Anim. Sci.* 1998, **76**:2687~2693.
- [82] Bush L P and Burrus P B. Tall fescue forage quality and agronomic performance as affected by the endophyte. *Journal of Production Agriculture*, 1988, **1**(1):55~60.
- [83] Funk C R, White R H and Breen J P. Importance of *Acremonium* endophytes in turfgrass breeding and management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1993, **44**:215~232.
- [84] Ren J Z. Common Poisonous Plants in North-Western Grasslands of China. *Journal of Gansu Agricultural University*, 1959, **1**: 9~16.
- [85] Miles C O, Lane G A, Menna M E, *et al.* High levels of ergonovine and lysergic acid amide in toxic *Achnatherum inebrians* accompany infection by an *Acremonium*-like endophytic fungus. *Agric. Food Chem.*, 1996, **44**(5):1285~1290.
- [86] Paterson J, Forcherio C, Larson B, *et al.* The effects of fescue toxicosis on beef cattle productivity. *Jorunal of Animal Science*, 1995, **73**:889~898.
- [87] Faeth S H and Bultman T L. Endophytic fungi and interactions among host plants, herbivores and natural enemies. In: T Tscharnfre and B A Hawkins, eds. *Multitrophic Level Interactions*. Cambridge University Press, Cambridge UK., 2002. 89~123
- [88] Prestidge R A. Cause and control of perennial ryegrass in New Zealand. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1993, **44**:283~300.
- [89] Cross D L, Redmond L M and Strickland J R. Equine fescue toxicosis: signs and solutions. *J. Anim. Sci.*, 1994, **73**:899~908.
- [90] Morris C A, Towers N R, Mwheeler, *et al.* Breeding lines of sheep divergent for resistance/susceptibility to ryegrass staggers. In: Linda Garthwaite, ed. *Toxinology and Food Safety Research Report*. AgResearch, Ruakura Research Centre, Hamilton, New Zealand, 1995. 7.
- [91] Funk C R, Belanger F C and Murphy J A. Role of endophytes in grasses used for turf and soil conservation. In: C W Bacon and J F White, eds. *Biotechnology of Endophytic Fungi of Grasses*. Florida, USA, CRC Press, 1994. 201~208.

参考文献:

- [9] 李翠英. 31 份芨芨草、21 份多年生黑麦草内生菌的检验. 中国草原学会第五次全国学术会议论文编审组编, 中国草地科学研究与发展战略. 北京: 中国科学技术出版社, 1991. 101~105.
- [10] 南志标. 内生真菌对布顿大麦草生长的影响. 草业科学, 1996, **13**(1):16~18.
- [11] 南志标. 内生真菌在我国部分国产和引进品种的幼苗及成株中的分布. 草业学报, 1996, **5**(3):13~17.
- [13] 李保军, 郑晓红, 沙赫都拉, 等. 新疆部分禾草的植物内生真菌调查. 中国草地, 1996, **2**:29~32.
- [14] 陈世苹, 高玉葆, 梁宇, 等. 水分胁迫下内生真菌感染对黑麦草叶内保护酶系统活力的影响. 应用与环境生物学报, 2001, **7**(4):348~354.
- [15] 陈世苹, 高玉葆, 梁宇, 等. 水分胁迫下内生真菌感染对黑麦草叶内游离脯氨酸和脱落酸含量的影响. 生态学报, 2001, **21**(12):1964~1972.
- [16] 梁宇, 高玉葆, 陈世苹, 等. 干旱胁迫下内生真菌感染对黑麦草实验种群光合、蒸腾和水分利用的影响. 植物生态学报, 2001, **25**(2):537~543.
- [43] 查普曼, 彼特著. 王彦荣译. 禾本科植物导论(包括竹子及禾谷类作物). 北京: 科学出版社, 1996. 50~59.
- [44] 徐柱主编. 中国禾草属志——计算机自动分类、检索与描述. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1997. 71~78.
- [47] 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.
- [84] 任继周. 西北草原上几种常见的毒草. 甘肃农业大学学报, 1959, **1**: 9~16.