

DOI: 10.5846/stxb201303010325

李秀璋, 方爱国, 李春杰, 南志标. 禾草内生真菌对其它微生物的影响研究进展. 生态学报, 2015, 35(6): 1660-1671.

Li X Z, Fang A G, Li C J, Nan Z B. Advances in the researches on the effects of grass endophytes on other microbes. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(6): 1660-1671.

禾草内生真菌对其它微生物的影响研究进展

李秀璋, 方爱国, 李春杰*, 南志标

草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020

摘要: 禾草内生真菌在宿主植物的茎叶等地上组织中普遍存在, 不仅能够提高禾草对生物与非生物逆境的抗性, 而且能够对周围环境中的不同微生物类群产生影响。主要总结了禾草 *Neotyphodium/Epichloë* 内生真菌对病原真菌、丛枝菌根真菌和土壤微生物的影响及其作用机理。发现禾草内生真菌普遍存在对病原真菌的抑制作用, 而对丛枝菌根真菌存在不对称的竞争作用, 且因种类而异。禾草内生真菌对土壤微生物群落的作用则会随着土壤类型和时间等外界因素发生变化。禾草内生真菌对不同类群微生物的影响机制主要包括: 通过生态位竞争、抑菌物质分泌、诱导抗病性等对病原真菌造成影响; 通过根系化学物质释放、营养元素调节、侵染条件差异等对丛枝菌根真菌造成影响; 通过根际沉积物和凋落物等对土壤微生物群落造成影响。禾草内生真菌产生的生物碱能提高宿主植物对包括昆虫在内草食动物采食的抗性, 影响病原菌的侵入、定殖和扩展; 根组织分泌物中包含次生代谢产物能够抑制菌根真菌、土传病原真菌及其它土壤微生物的侵染与群落组成; 也可能通过次生代谢物影响禾草的其它抗性。因此, 禾草内生真菌在植物-微生物系统中的作用应该给予更多的关注和深入研究。

关键词: 禾草内生真菌; 病原真菌; 丛枝菌根真菌; 土壤微生物

Advances in the researches on the effects of grass endophytes on other microbes

LI Xiuzhang, FANG Aiguo, LI Chunjie*, NAN Zhibiao

State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems; College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: *Neotyphodium/Epichloë* endophytes are widespread symbionts of grasses that asymptotically inhabit aerial host tissues, and not only confer tolerance to biotic and abiotic stresses, but also affected different kinds of microbes. This paper mainly summarized the effects of grass endophytes to pathogenic fungi, arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and soil microbial community, and the related mechanisms. It was found that many species of pathogen fungi are inhibited by grass endophytes, although some studies demonstrated that grass endophytes had competitive and inhibited effects to AMF, the argument was still controversial. Especially, some researches in recent years demonstrated that the interaction between endophytes and AMF was changed based on different species of both fungi. Furthermore, the structure and function of soil microbial community were also affected by grass endophytes. The effects of endophyte infection on soil microbial community function and structure were relatively subtle and variable across time and soil type. The mechanisms of grass endophytes on pathogenic fungi mainly included: niche space competition, anti-fungal substances production and induced resistance etc.; on AMF mainly included: root exudates inhibition, nutrient regulation and infection conditions etc.; on soil microbial community mainly included: rhizodeposition and litter degradation etc. Alkaloids are important second metabolites by symbionts of endophyte and grass, they could deter herbivores, including insects, and reduce the invasion and colonization from pathogenic fungi; other secondary metabolites in root exudates from host plants can inhibit root colonization of AMF and affect the soil microbial community structure and function. Therefore, the role of grass endophytes in plant-microbe

基金项目: 国家“973”项目(2014CB138702); 国家自然科学基金项目(31372366); 教育部创新团队发展计划项目(IRT13019).

收稿日期: 2013-03-01; 网络出版日期: 2014-07-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chunjie@lzu.edu.cn

systems should be paid more attention and give priority support for researches.

Key Words: grass endophytes; pathogenic fungi; arbuscular mycorrhizal fungi; soil microbial community

自然界中真菌微生物种类繁多,根据其营养方式的不同可分为寄生真菌、共生真菌和腐生真菌。各个类群之间关系复杂。其中,共生真菌能够促进宿主植物的生长,而寄生真菌则导致植物生长不良甚至死亡。内生真菌是指在其生活史的部分或全部阶段生活于植物组织内,对植物没有引起明显病害症状的真菌^[1]。据不完全统计,人类发现的植物内生真菌已多达 170 余属,涉及子囊菌、担子菌、接合菌、卵菌、有丝分裂孢子真菌及其无孢菌类等多个真菌类群^[2]。在植物内生真菌的研究过程中发现,从低等的藻类植物、苔藓植物和蕨类植物到高等的裸子植物、被子植物(单子叶植物和双子叶植物),几乎都有内生真菌的存在^[3],但不是所有内生真菌都能在体外被分离得到^[4],从不同的植物体内分离的内生真菌种类也不同^[5]。此外,生长在不同的生态环境和地理条件下的不同种、属、科的植物中可能分离到相同的内生真菌;而有些内生真菌则具有宿主专一性,其宿主仅限于某个特殊种、属的植物^[6]。

近 30 年来,禾草内生真菌越来越受到国内外众多学者的关注。1977 年 Bacon 等人^[7]从高羊茅(*Festuca arundinacea*)中分离出内生真菌以来,人们为了更好的研究禾草内生真菌共生体和交流研究成果,1990 年在美国举办了首届国际禾草内生真菌大会(Quisenberry SS and Joost RE. 1990. Proceedings of the International Symposium on Acremonium/Grass Interactions. Baton Rouge, USA)。到 2012 年在中国兰州举办的第八届大会为止(Nan ZB and Li CJ, 2012. Proceedings of International Symposium on Fungal Endophyte of Grasses. Lanzhou, China),对禾草内生真菌有了更为深刻的认识 and 了解。禾草内生真菌主要集中在子囊菌纲麦角菌科(Clavicipitaceae)的香柱菌属(*Epichloë*)及其无性态 *Neotyphodium* 属中^[8]。目前众多学者一致认为将 *Neotyphodium* 属真菌并入 *Epichloë* 属,鉴于本文一致性,仍采用之前的分类及命名原则。比较禾本科植物的不同器官和组织内生真菌可以发现,内生真菌在宿主植物体内的分布具有一定的组织专一性,菌丝体只存在于植株的一定部位,而且其在宿主不同部位形态不同^[9]。禾草内生真菌多存在于种子的糊粉层,茎中心髓质或内部软组织,叶鞘的气腔和叶肉组织内,在叶鞘和种子中分布量最多,而在根中含量极微^[10]。不同生长阶段的宿主植物体内的内生真菌丰度和分布也有明显不同^[11]。

禾草内生真菌定殖于宿主植物茎叶,它的存在对不同微生物类群产生不同的作用和影响。土壤中栖息着包括共生真菌、寄生真菌和腐生真菌在内的绝大多数微生物。土壤微生物是土壤有机质和养分转化、循环的动力。它们参与土壤有机质分解、腐殖质形成、土壤养分转化和循环等过程^[12]。同时,土壤微生物对土壤形成,生态生物地球化学循环等都有重要意义^[13]。因此,研究禾草内生真菌对不同类型真菌及整个土壤微生物多样性的作用和影响,对理解禾草内生真菌与其它微生物的关系及其在生态系统中的特殊地位和作用有着重要意义。由于禾草内生真菌对细菌、放线菌及外生菌根真菌等其它微生物作用的研究还少有报道,因此本文重点讨论禾草内生真菌对病原真菌、丛枝菌根真菌和腐生真菌及其它土壤微生物的影响及其可能的影响机制。

1 禾草内生真菌对病原真菌的影响

禾草内生真菌对很多病原真菌及其引起的植物病害均能产生影响,现已报道 *Epichloë* 及 *Neotyphodium* 属内生真菌或与其寄主形成的共生体对 22 种病原真菌的菌落生长、孢子萌发、芽管伸长、病斑扩展等有影响(表 1)。有关禾草内生真菌对病原真菌的影响主要通过 PDA 平板对峙、内生真菌 PDB 液体发酵液拮抗、病原菌离体叶片接种、病原菌在体植株的接种、禾草-内生真菌共生体的浸提液对病原菌的拮抗等实验方法进行研究。

谢凤行等^[14]通过平板对峙试验研究表明,从羽茅(*Achnatherum sibiricum*)中分离出的内生真菌

(*Neotyphodium* sp.) 对枝孢霉属 (*Cladosporium* sp.)、弯孢霉属 (*Curvularia* sp.) 和拟茎点霉属 (*Phomopsis* sp.) 的抑制效果明显。高羊茅内生真菌 (*N. coenophialum*) 对玉蜀黍丝核病 (*Rhizoctonia zeae*) 和褐斑病 (*Rhizoctonia solani*) 的病原以及细交链孢 (*Alternaria alternata*)、根腐离蠕孢 (*Bipolaris sorokiniana*)、多主枝孢 (*Cladosporium cladosporioides*) 等病原真菌在平板对峙试验中也表现出一定的抗病性^[15-18]。李春杰等^[16]对醉马草内生真菌 (*N. gansuense*) 的研究发现, *N. gansuense* 的一些菌株对根腐离蠕孢 (*B. sorokiniana*)、新月弯孢 (*Curvularia lunata*)、锐顶镰孢 (*F. acuminatum*) 和细交链孢 (*A. alternata*) 的生长都有不同程度的抑制作用, 其中对根腐离蠕孢的抑制效果最为明显。黑麦草内生真菌 (*N. lolii*) 对枝孢霉属 (*Cladosporium* sp.)、弯孢霉属 (*Curvularia* sp.)、拟茎点霉属 (*Phomopsis* sp.) 德氏霉 (*D. andersenii*, *D. teres*, *D. siccanis*, *D. erythrospila*) 等均表现出一定的抗病性且抑制效果明显^[14, 19-21], 同时黑麦草内生真菌 (*N. lolii*) 在马铃薯葡萄糖液体培养基中的提取液可抑制或延迟大刀镰孢菌 (*Fusarium culmorum*) 的孢子萌发^[22]。马敏芝^[23]从 4 个黑麦草品种中分离出的 4 个 *Neotyphodium* 属内生真菌菌株对细交链孢、根腐离蠕孢、新月弯孢霉和德氏霉 4 种病原菌进行抑菌试验。结果发现, 其中 N-F1 菌株对根腐离蠕孢菌落生长和孢子萌发表现出显著的抑制作用。禾草内生真菌对病原菌的平板对峙试验结果较为一致, 除个别内生真菌菌系差异不显著外, 其余均表现出较强的拮抗作用。有研究表明禾草内生真菌对病原菌的生长具有促进作用, 如高羊茅内生真菌 (*N. coenophialum*) 和黑麦草内生真菌 (*N. lolii*) 对细交链孢及新月弯孢的菌落生长均有促进作用^[16]。

Schmidt^[24]等人研究了草地羊茅内生真菌 *N. uncinatum* 对其叶斑病的影响, 在离体叶片试验中发现对病斑扩展有抑制作用。南志标和李春杰^[25]以细交链孢 (*A. alternata*)、燕麦镰孢 (*F. avenaceum*)、大刀镰孢 (*F. culmorum*)、木贼镰孢 (*F. equiseti*) 和尖镰孢 (*F. oxysporum*) 的孢子悬浮液对圆柱披碱草 (*Elymus cylindricus*) 离体叶片进行喷洒接种, 研究发现 E+植株病斑数和病斑长度显著地低于 E-植株。在离体接种条件下, 醉马草叶片对 9 种参试真菌中除锐顶镰孢和燕麦镰孢在 E+ (带菌) 和 E- (不带菌) 叶片产生的病斑数无明显差异外, 其它各菌在 E+叶片上产生的病斑数在接种后一定时期内, 均显著少于在 E-叶片上的病斑数。其中尤以细交链孢、小孢壳二孢 (*Ascochyta leptospora*)、尖镰孢、厚垣镰孢 (*F. chlamydosporum*) 和腐皮镰孢 (*F. solani*) 作用显著。

有关禾草内生真菌在体抗病研究中, 羊茅内生真菌 (*Epichloë festucae*) 对紫羊茅 (*Festuca rubra*)、硬羊茅 (*F. brevipila*) 和兰羊茅 (*F. ovina*) 的币斑病 (*Sclerotinia homeocarpa*) 发生有抗性^[26]。田沛等^[19]研究了黑麦草在离体和整株情况下内生真菌对细交链孢、离蠕孢、新月弯孢、小孢壳二孢及 5 种镰孢霉 (*Fusarium* spp.) 等病原真菌的作用, 发现内生真菌对病原真菌的抑制程度随着病原真菌种类不同而变化。然而, 对某些病原真菌和病害, 禾草内生真菌却有促进作用, 如高羊茅内生真菌 *N. coenophialum* 增加了腐霉枯萎病 (*Pythium blight*) 的发生^[27]。杨松等^[28]研究表明, *Neotyphodium* 属内生真菌一般可显著增强禾草草粉浸提液对真菌的菌落生长、孢子萌发和芽管伸长的抑制作用, 其中 E+披碱草对细交链孢和燕麦镰孢的菌落生长抑制作用较为显著, 而 E+醉马草可显著抑制燕麦镰孢的菌落生长。在以往文献^[22]基础上进一步总结完善了禾草内生真菌 *Neotyphodium* 属对不同病原真菌的抑制作用详见 (表 1), 以阐明禾草内生真菌对于由真菌引起的植物病害生物防治的重要意义。

表 1 禾草内生真菌对病原真菌的抑制影响

Table 1 The effect of pathogenic fungi to be inhibited by grass endophytes

内生真菌 Endophytic fungi	病原真菌 Pathogenic fungi	处理方式 Treatment method	抑菌效果 Inhibition effect	文献 Literature cited
<i>N. coenophialum</i>	对枝孢霉 <i>Cladosporium</i> sp.	PDA 培养	抑制菌落生长	[14]
	弯孢霉 <i>Curvularia</i> sp.	PDA 培养	抑制菌落生长	[14]
	拟茎点霉 <i>Phomopsis</i> sp	PDA 培养	抑制菌落生长	[14]
<i>N. lolii</i>	对枝孢霉 <i>Cladosporium</i> sp.	PDA 培养	抑制菌落生长	[14]
	弯孢霉 <i>Curvularia</i> sp.	PDA 培养	抑制菌落生长	[14]
	拟茎点霉 <i>Phomopsis</i> sp	PDA 培养	抑制菌落生长	[14]

续表

内生真菌 Endophytic fungi	病原真菌 Pathogenic fungi	处理方式 Treatment method	抑菌效果 Inhibition effect	文献 Literature cited
<i>N.coenophialum</i>	禾谷丝核菌 <i>Rhizoctonia cerealis</i>	PDA 培养	抑制菌落生长	[15]
	玉蜀黍丝核菌 <i>R. zeae</i>	PDA 培养	抑制菌落生长	[15,18]
	细交链孢 <i>Alternaria alternata</i>	PDA 培养	促进或抑制菌落生长	[16,17]
	根腐离蠕孢 <i>Bipolaris sorokiniana</i>	PDA 培养	抑制菌落生长	[16]
	锐顶镰孢 <i>F. acuminatum</i>	PDA 培养	抑制菌落生长	[16]
	新月弯孢 <i>Curvularia lunata</i>	PDA 培养	促进菌落生长	[16]
<i>N. gansuense</i>	细交链孢 <i>A. alternata</i>	PDA 培养、离体或在体接种	抑制菌落生长及病斑扩展	[16]
	根腐离蠕孢 <i>B. sorokiniana</i>	PDA 培养、离体或在体接种	抑制或无影响	[16]
	新月弯孢 <i>C. lunata</i>	PDA 培养、离体或在体接种	抑制或无影响	[16]
	锐顶镰孢 <i>F. acuminatum</i>	PDA 培养、离体或在体接种	抑制、无影响或促进	[16]
	小孢壳二孢 <i>Ascochyta leptospora</i>	离体或在体接种	抑制或无影响	[16]
	燕麦镰孢 <i>F. avenaceum</i>	离体或在体接种	抑制病斑扩展	[16]
	厚垣镰孢 <i>F. chlamydosporum</i>	离体或在体接种	抑制病斑扩展	[16]
	尖镰孢 <i>F. oxysporum</i>	离体或在体接种	抑制病斑扩展	[16]
	腐皮镰孢 <i>F. solani</i>	离体或在体接种	抑制病斑扩展	[16]
	粉红粘帚霉 <i>Gliocladium roseum</i>	离体或在体接种	抑制病斑扩展	[16]
<i>N. lolii</i>	细交链孢 <i>A. alternata</i>	PDA 培养或在体接种	促进菌落生长或抑制病斑扩展	[16,19]
	新月弯孢 <i>C. lunata</i>	PDA 培养或在体接种	促进菌落生长或抑制病斑扩展	[16,19]
	锐顶镰孢 <i>F. acuminatum</i>	PDA 培养或在体接种	抑制菌落生长及病斑扩展	[16,19]
	根腐离蠕孢 <i>B. sorokiniana</i>	PDA 培养或离体接种	抑制菌落生长及病斑扩展	[16,19]
	燕麦镰孢 <i>F. avenaceum</i>	PDA 培养或离体接种	抑制菌落生长及病斑扩展	[16,19]
<i>N.coenophialum</i>	多主枝孢 <i>Cladosporium cladosporioides</i>	PDA 培养	抑制菌落生长	[17]
	德氏霉 <i>Drechslera erythrospila</i>	PDA 培养	抑制菌落生长	[18]
<i>N. uncinatum</i>	玉米丝核菌 <i>R. zeae</i>	PDB 提取液	抑制菌落生长	[18]
	德氏霉 <i>D. erythrospila</i> ,	PDA 培养或离体接种	抑制病斑扩展、延迟孢子萌发或无	[18,24]
<i>N. lolii</i>	小孢壳二孢 <i>A. leptospora</i>	离体接种	抑制病斑扩展	[19]
	厚垣镰孢 <i>F. chlamydosporum</i>	离体接种	抑制病斑扩展	[19]
	尖镰孢 <i>F. oxysporum</i>	离体接种	抑制病斑扩展	[19]
	腐皮镰孢 <i>F. solani</i>	离体接种	抑制病斑扩展	[19]
	粉红粘帚霉 <i>G. roseum</i>	离体接种	抑制病斑扩展	[19]
	德氏霉 <i>D. andersenii</i> <i>D. teres</i> <i>D. siccans</i>	PDA 培养	抑制菌落生长	[20]
<i>N. uncinatum</i>	大刀镰孢 <i>F. culmorum</i>	PDA 培养	抑制菌落生长	[20]
<i>N. lolii</i>	德氏霉 <i>D. erythrospila</i>	PDA 培养	抑制菌落生长	[21]
<i>Epichloë festucae</i>	德氏霉 <i>D. erythrospila</i> ,	PDA 培养	抑制或无	[21]
	玉米丝核菌 <i>R. zeae</i>	PDA 培养	抑制或无	[21]
<i>N. lolii</i>	大刀镰孢 <i>F. culmorum</i>	PDB 提取液	抑制或延迟孢子萌发	[22]
<i>Neotyphodium</i> spp.	细交链孢 <i>A. alternate</i>	PDA 培养、离体、在体、发酵液或浸提液	抑制菌落生长、孢子萌发及病斑扩展	[23,25,28]
	新月弯孢 <i>C. lunata</i>	PDA 培养、离体、在体、发酵液或浸提液	抑制菌落生长、孢子萌发及病斑扩展	[23,25,28]
	根腐离蠕孢 <i>B. sorokiniana</i>	PDA 培养、离体、在体、发酵液	抑制菌落生长、孢子萌发及病斑扩展	[23,25]
	德氏霉 <i>D. erythrospila</i> ,	PDA 培养、离体、在体接种	抑制菌落生长、孢子萌发及病斑扩展	[23,25]
<i>N. uncinatum</i>	根腐离蠕孢 <i>B. sorokiniana</i>	离体接种	抑制病斑扩展	[24]
<i>Neotyphodium</i> spp.	燕麦镰孢 <i>F. avenaceum</i>	PDA 培养、离体、在体接种或浸提液	抑制病斑扩展	[25,28]
	尖镰孢 <i>F. oxysporum</i>	离体及或在体接种	抑制病斑扩展	[25]
	大刀镰孢 <i>F. culmorum</i>	离体及或在体接种	抑制病斑扩展	[25]
<i>E. festucae</i>	菌核病 <i>Sclerotinia homeocarpa</i>	在体接种	抑制病害发生	[26]
<i>N.coenophialum</i>	腐霉菌 <i>Pythium</i> sp.	田间	促进病害发生	[27]

2 禾草内生真菌对菌根真菌 AMF 的影响

菌根真菌是能够与高等植物根系形成共生体的一类真菌。根据菌根形态解剖结构,可将菌根分为外生菌根(Ectomycorrhiza)、内生菌根(Endomycorrhiza)、内外生菌根(Ectendomycorrhiza)及其它菌根^[29]。丛枝菌根真菌(Abuscular mycorrhizal fungi, AMF)是比较重要的一个内生菌根真菌类群,可与80%以上陆地植物根系形成共生结构^[30]。禾草内生真菌与菌根真菌互作研究并不多见(表2),且绝大多数以AMF为材料进行。早在20世纪90年代人们便已知道禾草内生真菌能够影响土壤中的AMF。这些研究很多是有关禾草中*Neotyphodium*内生真菌与对球囊霉(*Glomus*)共生体的作用。很多试验结果表明,禾草内生真菌和菌根真菌存在相互竞争的关系,且当存在内生真菌感染时AMF菌根侵染率降低^[31-33]。Müller^[34]通过对2种禾草内生真菌*N. lolii*和*Epichloë typhina*和硬质内囊霉(*Sclerocystis* sp.)在黑麦草上的互作研究,发现内生真菌感染的黑麦草对菌根侵染率有明显抑制作用;Omacini等^[33]发现带内生真菌*N. occultans*的黑麦草降低了三种球囊霉的侵染,但却可以增加附近未感染内生真菌植株的AMF的侵染率;Mack和Rudgers^[35]同样证明了内生真菌降低了菌根侵染,并认为内生真菌和菌根真菌的互作存在不对称性,即禾草内生真菌对菌根真菌的作用相对较大。Liu等^[36]的试验结果表明禾草内生真菌不仅能够降低菌根真菌侵染率,而且菌根真菌可以减少禾草内生真菌菌丝密度及叶片中生物碱含量。Barker^[37]和Vacari^[38]的研究也发现,AMF中摩西球囊霉(*G. mosseae*)和聚生球囊霉(*G. fasciculatum*)的侵染在某种程度上能够降低感染内生真菌*N. lolii*的黑麦草的抗虫性。然而,Novas等^[39]研究中却发现内生真菌可以增加AMF的侵染率,而且其试验结果表明了在一定浓度内生真菌浸提液作用下可以增加AMF菌丝长度^[40]。Lamier等^[41]的研究进一步表明,内生真菌和不同种AMF的互作关系不同。具体表现为,禾草内生真菌*E. elymi*促进摩西球囊霉侵染,抑制近明球囊霉(*G. claroideum*)的侵染。Antunes^[42]等认为内生真菌通过两种方式改变AMF群落:一种是内生真菌的化感作用,另一种是内生真菌改变植物群落进而导致AMF群落的改变。

表2 禾草内生真菌对菌根真菌 AMF 的互作影响

Table 2 The interaction effects between grass endophytic fungi and mycorrhizal fungi AMF

内生真菌 Endophytic fungi	菌根真菌 Mycorrhizal fungi	作用效果 Results	文献来源 Literature cited
<i>Neotyphodium occultans</i>	<i>G. mosseae</i> , <i>G. caledonium</i> , <i>G. fasciculatum</i>	降低菌根真菌侵染率却增加邻株 E-的菌根侵染率	[33]
<i>Epichloë typhina</i>	<i>Sclerocystis</i> sp.	抑制菌根侵染率	[34]
<i>N. lolii</i>	<i>Sclerocystis</i> sp.	降低菌根真菌侵染率	[34]
<i>N. coenophialum</i>	<i>G. intraradices</i>	抑制菌根真菌侵染	[35]
<i>N. lolii</i>	<i>G. mosseae</i> , <i>G. intraradices</i>	降低菌根真菌侵染率	[36]
	<i>G. fasciculatum</i> ,	内生真菌抗虫性被降低	[37]
	<i>G. mosseae</i>	内生真菌抗虫性被降低	[38]
<i>Neotyphodium</i> sp.	<i>Gigasprora margarita</i> , <i>G. rosea</i>	在一定浓度浸提液作用下增加菌根真菌菌丝长度	[39-40]
<i>E. elymi</i>	<i>G. mosseae</i>	增加菌根侵染率	[41]
	<i>G. claroideum</i>	降低菌根侵染率	[41]
<i>N. coenophialum</i>	<i>G. intraradices</i>	降低孢子萌发	[42]

3 禾草内生真菌对其它土壤微生物的影响

土壤微生物参与推动生态系统的物质循环和能量流动,有机物的分解,腐殖质的形成,养分转化等生化过程,是土壤养分的储存库和植物生长可利用养分的来源之一,可作为衡量土壤肥力水平和土壤养分资源生物有效性的重要指标^[43]。土壤微生物群落组成复杂,而且大多数不能分离培养,其结构和功能受很多因素的影响,诸如生态环境、植被、种植方式等。禾草内生真菌可以引起土壤微生物群落结构和功能的变化^[44],这种影

响和变化逐渐受到学者的重视。Rudgers 和 Clay^[45]指出,禾草内生真菌对群落水平的影响大于对某个种群的影响。有学者认为禾草内生真菌对土壤微生物群落的稳定性存在一定的副作用。如 Franzluebbers 等^[46]研究发现禾草内生真菌的侵染能够显著增加土壤有机碳和氮的累积,土壤微生物量和土壤呼吸降低,土壤微生物活性受到抑制。Rudgers 和 Orr^[47]通过研究带内生真菌 *N. coenophialum* 的入侵植物高羊茅对当地不同树种生长的副作用,也发现了禾草内生真菌对土壤微生物群落的改变。根据时间变化和土壤类型的不同,禾草内生真菌侵染对土壤微生物的群落功能和结构产生的副作用有:降低对有机质、羧酸和混合物等的利用,降低革兰氏阳性细菌和丛枝菌根菌浓度等^[44]。然而,Casas 等^[48]发现存在于黑麦草中的内生真菌 *N. occultans* 能够增加土壤真菌活性,影响土壤微生物群落的代谢多样性。

腐生真菌是一类从无生命的有机质中吸取营养物质的真菌,大多存在于土壤中或动植物残体基质上,种类繁多,营养要求各不相同,在生态系统中参与植物凋落物、动物尸体和排泄物的分解过程^[49]。杨松等研究表明^[28],带内生真菌较不带内生真菌的 3 种禾草浸提液均能显著提高其对深绿木霉 (*Trichoderma atroviride*) 菌落生长、孢子萌发、芽管伸长的抑制率。有关其它腐生真菌与禾草内生真菌的相互作用鲜见于报道。相比于禾草内生真菌,非禾本科植物内生真菌与腐生真菌的研究更为广泛。非禾草内生真菌和腐生真菌在进化和生态关系上存在联系^[50],如 Promputtha^[51]等对盖裂木 (*Magnolia liliifera*) 的研究表明,一些非禾草内生真菌在叶衰老过程中会改变自身生活方式,产生降解酶,向腐生真菌转变。

4 禾草内生真菌对其它微生物的影响机制

在人们研究内生真菌对病原真菌、菌根真菌及其它土壤微生物的影响时,都在通过不同方法寻找和验证一种作用机理,进而有各种机理和假设先后提出。笔者认为或许存在一种通用机制可以解释禾草内生真菌对不同类型真菌或微生物的影响。通过对前人的研究总结发现,内生真菌所产生的次生代谢产物,无论对病原真菌、菌根真菌还是土壤微生物群落都会产生作用,如内生真菌产生的生物碱可提高宿主植物抵抗动物取食的能力,减轻致病菌的侵入和危害;根组织分泌物中存在的次生代谢产物抑制菌根真菌的侵染,同时可以改变土壤微生物群落组成等^[52-56]。

4.1 禾草内生真菌对病原真菌的影响机制

首先,禾草内生真菌菌丝广泛分布在植物叶片、叶鞘中,形成菌丝网,占据一定生态位空间,进而抵抗病原真菌的侵入和定殖^[22]。如在感染内生真菌的苇状羊茅及其它禾草的叶片上着生的菌丝网,通过生态位排斥方式对病原真菌的进入起到一定的抑制作用^[57]。

其次,内生真菌共生体产生的化学物质可作为杀菌剂抑制或杀死一些引起病害的病原真菌、细菌、病毒和原生动物^[58]。有研究发现,内生真菌产生的吡啶类化合物,倍半萜及其它挥发性物质^[59-60]与香柱菌对梯牧草上的枝孢菌和禾柄锈菌的抗性相关^[61-63],后来的大田试验也证明了内生真菌能够减少这两种病原菌的侵染^[64-65]。内生真菌感染可以产生许多生物碱等化学物质,改变寄主的生理特性^[66]。对禾草-内生真菌共生体产生不同的代谢物的研究表明,这些化合物能改变寄主植物的化学成分^[67],进而对病原真菌的繁殖造成影响。这些对病害有抗性的物质在植物组织中的积累可提高植物抗病性,降低病原真菌的繁殖及更大程度的侵染^[68]。

最后,内生真菌作为一种生物因素,在植物体内可能被识别为是一种病原真菌而诱发植物抗病性的产生。王志勇和江淑平^[69]研究发现内生真菌能够诱导激活高羊茅的防御反应机制,使高羊茅叶内防御酶 PAL 的活性增强,从而增加了 E+植株对褐斑病的抗性。田沛等^[19]研究发现在病原真菌胁迫下,内生真菌可提高多年生黑麦草植株体内 SOD 和 POD 防御酶的活性。但是关于植物诱导抗病性的机理,仍有待进一步研究,目前众多学者研究发现它是一个包括酶及基因激活,信号传输以及植物组织结构和生理生化发生变化的复杂过程^[70]。另外,前人研究表明了禾草内生真菌对病害抗性的不一致性不仅由于病害在生态系统中的表达受到病原物、寄主、环境条件和其它生物之间综合作用的影响,而且也禾草内生真菌种间差异相关。

4.2 禾草内生真菌对菌根真菌 AMF 的影响机制

与对病原真菌的抑制机理相似,尽管禾草内生真菌主要位于地上植物组织中,却能够增加植物根中的化学物质的分泌^[71],抑制地下食草生物^[72]和土壤病原菌。有研究表明,根组织分泌物中存在的次生代谢产物作为一种诱导或排斥物质存在于根围土壤中^[55,73-74]。如内生真菌菌丝密度导致生物碱含量的增加^[75],进而通过化学物质直接抑制菌根侵染。因此,内生真菌的生态效应不仅是在地上部分,如当内生真菌存在而菌根真菌 AMF 不存在时,能减缓鳞翅类幼虫的生长^[38]。有关禾草内生真菌次生代谢物影响菌根真菌 AMF 的具体机制还有待于进一步的研究证实。

内生真菌菌丝密度能够改变寄主植物营养需求,间接影响 AMF。如,内生真菌能够增加植物对磷的吸收和贮存^[56,76-77],相对减少了 AMF 的对植物的贡献^[78-79]。另外,在高羊茅上的一项研究表明,内生真菌侵染导致根毛增长,根半径减少^[80]。这说明内生真菌能够增加根表面积以便促进营养元素的吸收,这就减少了宿主植物对 AMF 的需求。如高羊茅等冷季型草坪草,菌根侵染率常常较低,与其它植物相比更加依赖于内生真菌的侵染^[81]。内生真菌还可能影响到根的构型,即使根生物量降低但也不会影响到根对营养元素的吸收和利用。有研究表明,内生真菌存在同时降低 AMF 侵染率和根的生物量,有内生真菌产生的根浸出液的刺激作用也被明显地检测到^[82]。

根据生活史理论,某一物种的各功能对于有限资源的竞争是负相关的,或者说存在一种权衡(Trade-off)^[83],宿主植物权衡不同共生体之间的资源分配。在最适条件下,两种共生体都能加强光合作用,增加全碳在植物体内的储存^[84-86]。禾草内生真菌和 AMF 都从寄主植物光合作用中获得碳源,内生真菌存在于茎叶中,会获得更大的空间优势,导致留给 AMF 的碳源减少,从而降低菌根侵染。有研究表明 AMF 消耗的碳源为植物全碳的 4%—20%^[87-88],禾草内生真菌在此方面则没有报道,但被禾草内生真菌 *Epichloë glyceriae* 侵染的植株内碳源的移动性增强^[89]。禾草内生真菌与菌根真菌 AMF 互作对其它元素的分配利用机制尚有待于更加深入的研究。

内生真菌相对于 AMF 有短期的优越性。内生真菌垂直传播,在种子中优先产生^[90],而 AMF 则通过侵染进入宿主植物。在土壤中与幼苗根系存在空间差异,同时对宿主植物的侵染需要更多的时间,短期优越性能在内生真菌和 AMF 密度之间产生较为明显的不对称作用^[35]。因此 AMF 的接种对禾草内生真菌的存在不会产生影响,但不少试验证明了禾草内生真菌能够引起 AMF 侵染率的降低。

4.3 禾草内生真菌对其它土壤微生物的影响机制

植物寄生着大量不同的微生物群落,其数量和种类受植物释放到土壤中的根际沉积物的影响^[91]。根际沉积物是植物根系释放到土壤中的有机化合物,包括根系分泌物,脱落的根细胞以及包含小分子量碳水化合物、氨基酸和有机酸的根细胞分泌物^[92]。禾草内生真菌可以通过根际沉积物和凋落物影响土壤微生物,特别是根际土壤微生物。Malinowski^[56]等人报道了带内生真菌高羊茅根际的化学物质变化归因于根系分泌物组成减少,含量增加。另一项研究也发现感染内生真菌的禾草可降低根围 pH,进而产生一个更适合于真菌而不是细菌生长的微环境^[93]。

禾草内生真菌对土壤微生物的影响也与宿主植物地上凋落物的输入有关^[94]。凋落物的分解是一个相对漫长的过程,在分解过程中凋落物的化学构成发生变化,同时土壤理化性质也会发生变化,这些变化会引起微生物的群落构成和数量的改变^[95]。其分解速率主要受 3 个方面因素的影响:气候,凋落物性质和分解生物的数量及特性^[96]。Omacini 等^[97]通过研究多花黑麦草中的内生真菌对凋落物分解的影响,发现凋落物分解速率减少了 17%;Lemon^[94]等的研究也表明,对照相比有内生真菌存在的处理的凋落物分解降低了 8%。另外,Jenkins^[98]等以两种不同的土壤类型研究感染内生真菌的高羊茅对根际和非根际土壤原核生物群落的短期影响,发现带内生真菌高羊茅的凋落物和代谢产物抑制非根际粘壤土古菌群落的构成。

5 总结与展望

内生真菌种类繁多,Rodriguez 等^[99]将其分为麦角菌类(clavicipitaceous group)和非麦角菌类(nonclavicipitaceous

group)两大类群。本文只综述了 *Neotyphodium/Epichloë* 禾草内生真菌对文献报道相对较多的病原真菌、菌根真菌及土壤微生物的影响。目前,对于禾草内生真菌和其它类真菌的互作机理的研究还很欠缺,尤其在腐生真菌和生态系统中的作用方面更是凤毛麟角。研究发现,禾草内生真菌保护宿主植物免受病原菌的危害,但同时亦可与丛枝菌根真菌等共生体共存。

土壤中存在病原真菌、共生真菌及腐生真菌等微生物共同构成了一个稳定的微生物群落,土壤微生物在促进植物生长方面的作用主要有:固定氮素、释放难溶矿质中的营养元素、提高植物的抗逆性、降解污染物、减少毒性、促进腐殖酸的形成、产生植物激素、提供物理屏障,减少病原菌侵害等^[100]。禾草内生真菌对土壤微生物群落的影响涉及到凋落物的分解,土壤有机质的输入,土壤 C 库和 N 库循环等。内生真菌对土壤微生物群落结构和功能的长期影响,甚至可以改变一个地区的植被群落演替^[50]和生态系统的进程^[101]。因此禾草内生真菌对土壤微生物群落的影响也不能忽视。

禾草-内生真菌共生体有助于植物在生物与非生物逆境条件下生长,对宿主植物在一些特殊环境的适应中起着重要作用^[102]。同时,禾草内生真菌通过宿主植物对植物、动物、微生物、土壤等产生作用和影响。以前人们认为,禾草内生真菌影响不同类型真菌及土壤微生物,通常与被感染的宿主植物竞争力及抗采食性相关^[103]。现在随着研究的深入继而发现,禾草内生真菌还能够通过改变宿主植物根的构型,根、根系分泌物成分及凋落物的分解速率等方式对其它微生物造成直接或间接的影响。这为深入研究禾草内生真菌在生态系统中的作用奠定了良好的基础。

目前在禾草内生真菌对其它微生物的作用和机理的研究中仍然存在诸多问题,如:互作关系的多样性;禾草内生真菌与其它内生真菌、内生细菌的互作;互作的生态学、生理学、生物化学和分子机理等。因此,研究禾草内生真菌与不同类型真菌及土壤微生物群落的互作关系,探明其内在作用机制,对于确定禾草内生真菌在自然界及生态系统中的地位及功能作用有着重要意义。此外,通过对禾草内生真菌与其它微生物互作关系及其机制的深入研究,也可对整个生态系统中植物与微生物互作的复杂关系、转基因技术在农业和生态系统中应用的安全评价、植物共生体对全球气候变化的响应机制^[104]等领域的工作起到一定的推动作用。

参考文献 (References):

- [1] Petrini O. Fungal endophytes of tree leaves//Andrews J H, Hirano S S. Microbial Ecology of Leaves. New York: Springer-Verlag, 1991: 179-197.
- [2] Siegel M R, Latch G C M, Johnson M C. Fungal endophytes of grasses. Annual Review of Phytopathology, 1987, 25(1): 293-315.
- [3] 邹文欣, 谭仁祥. 植物内生菌研究新进展. 植物学报, 2001, 43(9): 881-892.
- [4] 郭良栋. 内生真菌研究进展. 菌物系统, 2001, 20(1): 148-152.
- [5] Anorrd A E, Maynard Z, Gilbert G S, Coley P D, Kursar T A. Are tropical fungal endophytes hyperdiverse. Ecology Letters, 2000, 3(4): 267-274.
- [6] 李春杰. 醉马草-内生真菌共生体生物学与生态学特性的研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2005.
- [7] Bacon C W, Porter J K, Robbins J D, Luttrell E S. *Epichloë typhina* from toxic tall fescue grasses. Applied and Environmental Microbiology, 1977, 34(5): 576-581.
- [8] Schardl C L, Leuchtmann A, Spiering M J. Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55(1): 315-340.
- [9] 王银华, 任安芝, 魏宇昆, 张欣, 谢凤行, 林枫, 高玉葆. 内蒙古中东部草原羽茅内生真菌的分类. 菌物学报, 2008, 27(6): 841-851.
- [10] Clay K. Fungal endophytes, herbivores and the structure of grassland communities//Gange A C, Brown V K. Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems. Oxford: Blackwell Science Publishing, 1995: 151-169.
- [11] Bony S, Pichon N, Ravel C, Durix A, Balfourier F, Guillaumin J J. The relationship between mycotoxin synthesis and isolate morphology in fungal endophytes of *Lolium perenne*. New Phytologist, 2001, 152(1): 125-137.
- [12] Zelles L. Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharides in the characterisation of microbial communities in soil: a review. Biology and Fertility of Soils, 1999, 29(2): 111-129.
- [13] Fierer N, Schimel J P, Holden P A. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(1): 167-176.

- [14] 谢凤行, 任安芝, 王银华, 林枫, 高玉葆. 内生真菌对草坪植物病原真菌抑制作用的比较. 生态学报, 2008, 28(8): 3913-3920.
- [15] Gwinn K D, Bernhard E C. *Acremonium coenophialum* does not affect *Rhizoctonia zeae* growth *in vitro* or *in vivo*. Phytopathology, 1988, 78: 15-24.
- [16] Li C J, Gao J H, Nan Z B. Interactions of *Neotyphodium gansuense*, *Achnatherum inebrians*, and plant-pathogenic fungi. Mycological Research, 2007, 111(10): 1220-1227.
- [17] White J F, Cole G T. Endophyte-host associations in forage grasses. III. *In vitro* inhibition of fungi by *Acremonium coenophialum*. Mycologia, 1985, 77(3): 487-489.
- [18] Holzmann-Wirth A, Dapprich P, Eierdanz S. Anti-fungal substances extracted from *Neotyphodium* endophytes//Pauland V H, Dapprich P D. Proceedings of the 3rd International Conference on Harmful and Beneficial Microorganisms in Grassland, Pasture and Turf. Soest, Germany, 2000: 65-69.
- [19] Tian P, Nan Z B, Li C J, Spangenberg G. Effect of the endophyte *Neotyphodium lolii* on susceptibility and host physiological response of perennial ryegrass to fungal pathogens. European Journal of Plant Pathology, 2008, 122(4): 593-602.
- [20] Christensen M J, Latch G C M, Tapper B A. Variation within isolates of *Acremonium* endophytes from perennial rye-grasses. Mycological Research, 1991, 95(8): 918-923.
- [21] Christensen M J. Antifungal activity in grasses infected with *Acremonium* and *Epichloë* endophytes. Australasian Plant Pathology, 1996, 25(3): 186-191.
- [22] 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.
- [23] 马敏芝, 南志标. 黑麦草内生真菌对植物病原真菌生长的影响. 草业科学, 2011, 28(6): 962-968.
- [24] Schmidt S P, Osborn T G. Effects of endophyte-infected tall fescue on animal performance. Agriculture, Ecosystems and Environment, 1993, 44(1/4): 233-262.
- [25] Nan Z B, Li C J. *Neotyphodium* in native grasses in China and observations on endophyte/host interaction//Paul V H, Dapprich P D. Proceedings of the 4th International *Neotyphodium*/Grass Interactions Symposium. Soest, Germany, 2000: 41-50.
- [26] Clarke B B, White J F, Hurley R H, Torres M S, Sun S, Huff D R. Endophyte-mediated suppression of dollar spot disease in fine fescues. Plant Disease, 2006, 90(8): 994-998.
- [27] Blank C A. Interactions of tall fescue seedlings infected with *Acremonium coenophialum* with soilborne pathogens [D]. Knoxville: University of Tennessee, 1992.
- [28] 杨松, 李春杰, 黄玺, 柴青, 南志标. 被内生真菌侵染的禾草提取液对真菌的抑制作用. 菌物学报, 2010, 29(2): 234-240.
- [29] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007.
- [30] 李晓林, 冯固. 丛枝菌根生态生理. 北京: 华文出版社, 2001.
- [31] Chu-Chou M, Guo B, An Z Q, Hendrix J W, Ferriss R S, Siegel M R, Dougherty C T, Burrus P B. Suppression of mycorrhizal fungi in fescue by the *Acremonium coenophialum* endophyte. Soil Biology and Biochemistry, 1992, 24(7): 633-637.
- [32] Guo B Z, Hendrix J W, An Z Q, Ferriss R S. Role of *Acremonium* endophyte of fescue on inhibition of colonization and reproduction of mycorrhizal fungi. Mycologia, 1992, 84(6): 882-885.
- [33] Omacini M, Eggers T, Bonkowski M, Gange A C, Jones T H. Leaf endophytes affect mycorrhizal status and growth of co-infected and neighbouring plants. Functional Ecology, 2006, 20(2): 226-232.
- [34] Müller J. Artificial infection by endophytes affects growth and mycorrhizal colonisation of *Lolium perenne*. Functional Plant Biology, 2003, 30(4): 419-424.
- [35] Mack K M L, Rudgers J A. Balancing multiple mutualists: asymmetric interactions among plants, arbuscular mycorrhizal fungi, and fungal endophytes. Oikos, 2008, 117(2): 310-320.
- [36] Liu Q H, Parsons A J, Xue H, Fraser K, Ryan G D, Newman J A, Rasmussen S. Competition between foliar *Neotyphodium lolii* endophytes and mycorrhizal *Glomus* spp. fungi in *Lolium perenne* depends on resource supply and host carbohydrate content. Functional Ecology, 2011, 25(4): 910-920.
- [37] Baker G M. Mycorrhizal infection influences *Acremonium*-induced resistance to argentine stem weevil in ryegrass//Proceedings of the New Zealand Weed and Pest Control Conference. Nelson, New Zealand, 1987: 199-203.
- [38] Vicari M, Hatcher P E, Ayres P G. Combined effect of foliar and mycorrhizal endophytes on an insect herbivore. Ecology, 2002, 83(9): 2452-2464.
- [39] Novas M V, Cabral D, Godeas A M. Interaction between grass endophytes and mycorrhizas in *Bromus setifolius* from Patagonia, Argentina. Symbiosis, 2005, 40(1): 23-30.
- [40] Novas M V, Iannone L J, Godeas A M, Scervino J M. Evidence for leaf endophyte regulation of root symbionts: effect of *Neotyphodium* endophytes on the pre-infective state of mycorrhizal fungi. Symbiosis, 2011, 55(1): 19-28.

- [41] Larimer A L, Bever J D, Clay K. Consequences of simultaneous interactions of fungal endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi with a shared host grass, *Oikos*, 2012, 121(12): 2090-2096.
- [42] Antunes P M, Miller J, Carvalho L M, Klironomos J N, Newman J A. Even after death the endophytic fungus of *Schedonorus phoenix* reduces the arbuscular mycorrhizas of other plants. *Functional Ecology*, 2008, 22(5): 912-918.
- [43] 邵玉琴, 敖晓兰, 宋国宝, 刘瑞凤, 李华. 皇甫川流域退化草地和恢复草地土壤微生物生物量的研究. *生态学杂志*, 2005, 24(5): 578-580.
- [44] Buyer J S, Zuberer D A, Nichols K A, Franzluebbers A J. Soil microbial community function, structure, and glomalin in response to tall fescue endophyte infection. *Plant and Soil*, 2011, 339(1/2): 401-412.
- [45] Rudgers J A, Clay K. Endophyte symbiosis with tall fescue: how strong are the impacts on communities and ecosystems. *Fungal Biology Reviews*, 2007, 21(2/3): 107-124.
- [46] Franzluebbers A J, Nazih N, Stuedemann J A, Fuhrmann J J, Schomberg H H, Hartel P G. Soil carbon and nitrogen pools under low- and high-endophyte-infected tall fescue. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63(6): 1687-1694.
- [47] Rudgers J A, Orr S. Non-native grass alters growth of native tree species via leaf and soil microbes. *Journal of Ecology*, 2009, 97(2): 247-255.
- [48] Casas C, Omacini M, Montecchia M S, Correa O. Soil microbial community responses to the fungal endophyte *Neotyphodium* in Italian ryegrass. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 347-355.
- [49] 于淑玲. 腐生真菌在有机质分解过程中的作用研究进展. *河北师范大学学报: 自然科学版*, 2003, 27(5): 519-522.
- [50] Arnold A E. Understanding the diversity of foliar endophytic fungi: progress, challenges, and frontiers. *Fungal Biology Reviews*, 2007, 21(2/3): 51-66.
- [51] Promptutha I, Hyde K D, McKenzie E H C, Peberdy J F, Lumyong S. Can leaf degrading enzymes provide evidence that endophytic fungi becoming saprobes. *Fungal Diversity*, 2010, 41(1): 89-99.
- [52] Siegel M R, Latch G C M, Bush L P, Fannin F F, Rowan D D, Tapper B A, Bacon C W, Johnson M C. Fungal endophyte-infected grasses: alkaloid accumulation and aphid response. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16(12): 3301-3315.
- [53] Siegel M R, Latch G C M. Expression of antifungal activity in agar culture by isolates of grass endophytes. *Mycologia*, 1991, 83(4): 529-537.
- [54] Arnold A E, Mejía L C, Kylo D, Rojas E I, Maynard Z, Robbins N, Herre E A. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(26): 15649-15654.
- [55] Ponce M A, Bompadre M J, Scervino J M, Ocampo J A, Chaneton E J, Godeas A M. Flavonoids, benzoic acids and cinnamic acids isolated from shoots and roots of Italian rye grass (*Lolium multiflorum* Lam.) with and without endophyte association and arbuscular mycorrhizal fungus. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2009, 37(4): 245-253.
- [56] Malinowski D P, Alloush G A, Belesky D P. Evidence for chemical changes on the root surface of tall fescue in response to infection with the fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum*. *Plant and Soil*, 1998, 205(1): 1-12.
- [57] Kelemu S, White J F, Muñoz F, Takayama Y. An endophyte of the tropical forage grass *Brachiaria brizantha*: isolating, identifying, and characterizing the fungus, and determining its antimycotic properties. *Canadian Journal of Microbiology*, 2001, 47(1): 55-62.
- [58] Strobel G, Daisy B. Bioprospecting for microbial endophytes and their natural products. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2003, 67(4): 491-502.
- [59] Yue Q, Miller C J, White J F, Richardson M D. Isolation and characterization of fungal inhibitors from *Epichloë festucae*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2000, 48(10): 4687-4692.
- [60] Yue Q, Wang C L, Gianfagna T J, Meyer W A. Volatile compounds of endophyte-free and infected tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Phytochemistry*, 2001, 58(6): 935-941.
- [61] Koshino H, Terada S I, Yoshihara T, Sakamura S, Shimanuki T, Sato T, Tajimi A. Three phenolic acid derivatives from stromata of *Epichloë typhina* on *Phleum pratense*. *Phytochemistry*, 1988, 27(5): 1333-1338.
- [62] Koshino H, Yoshihara T, Sakamura S, Shimanuki T, Sato T, Tajimi A. A ring B aromatic sterol from stromata of *Epichloë typhina*. *Phytochemistry*, 1989, 28(3): 771-772.
- [63] Yoshihara T, Togiya S, Koshino H, Sakamura S, Shimanuki T, Sato T, Tajimi A. Three fungitoxic cyclopentanoid sesquiterpenes from stromata of *Epichloë typhina*. *Tetrahedron Letters*, 1985, 26(45): 5551-5554.
- [64] Greulich F, Horio E, Shimanuki T, Yoshihara T. Field results confirm natural plant protection by the endophytic fungus *Epichloë typhina* against the pathogenic fungus *Cladosporium phlei* on timothy leaves. *Japanese Journal of Phytopathology*, 1999, 65(4): 454-459.
- [65] Welty R E, Barker R E, Azevedo M D. Response of field-grown tall fescue infected by *Acremonium coenophialum* to *Puccinia graminis* subsp. *Graminicola*. *Plant Disease*, 1993, 77(6): 574-575.
- [66] Faeth S H. Are endophytic fungi defensive plant mutualists. *Oikos*, 2002, 98(1): 25-36.

- [67] Porter J K. Chemical constituents of grass endophytes//Bacon W C, White J F. Biotechnology of Endophytic Fungi of Grasses. Boca Raton: CRC Press, 1994: 103-123.
- [68] Harper J K, Arif A M, Ford E J, Strobel G A, Porco J A, Tomer D P, Oneill K L, Heider E M, Grant D M. Pestacin: a 1, 3-dihydro isobenzofuran from *Pestalotiopsis microspora* possessing antioxidant and antimycotic activities. *Tetrahedron*, 2003, 59(14): 2471-2476.
- [69] 王志勇, 江淑平. 内生真菌对高羊茅叶内防御酶活性的影响. *安徽农业科学*, 2007, 35(2): 361-362, 365-365.
- [70] 王瑞. 内生真菌提高高羊茅对褐斑病抗性的研究[D]. 甘肃农业大学, 2002.
- [71] Ball O J P, Barker G M, Prestidge R A, Sprosen J M. Distribution and accumulation of the mycotoxin lolitrem B in *Neotyphodium lolii*-infected perennial ryegrass. *Journal of Chemical Ecology*, 1997, 23(5): 1435-1449.
- [72] Humphries S S, Gwinn K D, Stewart A J. Effects of endophyte status of tall fescue tissues on the earthworm (*Eisenia fetida*). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2001, 20(6): 1346-1350.
- [73] Malinowski D P, Zuo H, Belesky D P, Alloush G A. Evidence for copper binding by extracellular root exudates of tall fescue but not perennial ryegrass infected with *Neotyphodium* spp. endophytes. *Plant and Soil*, 2004, 267(1/2): 1-12.
- [74] Steinkellner S, Lenzem V, Langer I, Schweiger P, Khaosaad T, Toussaint J P, Vierheilig H. Flavonoids and strigolactones in root exudates as signals in symbiotic and pathogenic plant-fungus interactions. *Molecules*, 2007, 12(7): 1290-1306.
- [75] Spiering M J, Lane G A, Christensen M J, Schmid J. Distribution of the fungal endophyte *Neotyphodium lolii* is not a major determinant of the distribution of fungal alkaloids in *Lolium perenne* plants. *Phytochemistry*, 2005, 66(2): 195-202.
- [76] Azevedo M D, Welty R E. A study of the fungal endophyte *Acremonium coenophialum* in the roots of tall fescue seedlings. *Mycologia*, 1995, 87(3): 289-297.
- [77] Rahman M H, Saiga S. Endophytic fungi (*Neotyphodium coenophialum*) affect the growth and mineral uptake, transport and efficiency ratios in tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Plant and Soil*, 2005, 272(1/2): 163-171.
- [78] Titus J H, Leps J. The response of arbuscular mycorrhizae to fertilization, mowing, and removal of dominant species in a diverse oligotrophic wet meadow. *American Journal of Botany*, 2000, 87(3): 392-401.
- [79] Blanke V, Renker C, Wanger M, Füllner K, Held M, Kuhn A J, Buscot F. Nitrogen supply affects arbuscular mycorrhizal colonization of *Artemisia vulgaris* in a phosphate-polluted field site. *New Phytologist*, 2005, 166(3): 981-992.
- [80] Malinowski D P, Alloush G A, Belesky D P. Leaf endophyte *Neotyphodium coenophialum* modifies mineral uptake in tall fescue. *Plant and Soil*, 2000, 227(1/2): 115-126.
- [81] Wilson G W T, Hartnett D C. Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany*, 1998, 85(12): 1732-1738.
- [82] Omacini M, Semmartin M, Pérez L I, Gundel P E. Grass-endophyte symbiosis: a neglected aboveground interaction with multiple belowground consequences. *Applied Soil Ecology*, 2012, 61: 273-279.
- [83] 魏宇昆, 高玉葆, 李川, 许华, 任安芝. 内蒙古中东部草原羽茅内生真菌的遗传多样性. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 640-649.
- [84] Marks S, Clay K. Physiological responses of *Festuca arundinacea* to fungal endophyte infection. *New Phytologist*, 1996, 133(4): 727-733.
- [85] Black K G, Mitchell D T, Osborne B A. Effect of mycorrhizal-enhanced leaf phosphate status on carbon partitioning, translocation and photosynthesis in cucumber. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23(8): 797-809.
- [86] Newman J A, Abner M L, Dado R G, Gibson D J, Brookings A, Parsons A J. Effects of elevated CO₂, nitrogen and fungal endophyte-infection on tall fescue: growth, photosynthesis, chemical composition and digestibility. *Global Change Biology*, 2003, 9(3): 425-437.
- [87] Snellgrove R C, Splittstoesser W E, Stribley D P, Tinker P B. The distribution of carbon and the demand of the fungal symbiont in leek plants with vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytologist*, 1982, 92(1): 75-87.
- [88] Fitter A H, Graves J D, Watkins N K, Robinson D, Scrimgeour C. Carbon transfer between plants and its control in networks of arbuscular mycorrhizas. *Functional Ecology*, 1998, 12(3): 406-412.
- [89] Pan J J, Clay K. *Epichloë glyceriae* infection affects carbon translocation in the clonal grass *Glyceria striata*. *New Phytologist*, 2004, 164(3): 467-475.
- [90] Schardl C L, Phillips T D. Protective grass endophytes: where are they from and where are they going? *Plant Disease*, 1997, 81(5): 430-438.
- [91] Treonis A M, Grayston S J, Murray P J, Dawson L A. Effects of root feeding, crane fly larvae on soil microorganisms and the composition of rhizosphere solutions collected from grassland plants. *Applied Soil Ecology*, 2005, 28(3): 203-215.
- [92] Lynch J M, Whipps J M. Substrate flow in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 1990, 129(1): 1-10.
- [93] Rousk J, Brookes P C, Bååth E. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(6): 1589-1596.
- [94] Lemons A, Clay K, Rudgers J A. Connecting plant-microbial interactions above and belowground: a fungal endophyte affects decomposition.

- Oecologia, 2005, 145(4): 595-604.
- [95] Andersson M, Kjølner A, Struwe S. Microbial enzyme activities in leaf litter, humus and mineral soil layers of European forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(10): 1527-1537.
- [96] Coûteaux M M, Bottner P, Berg B. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 10(2): 63-66.
- [97] Omacini M, Chaneton E J, Ghersa C M, Otero P. Do foliar endophytes affect grass litter decomposition? A microcosm approach using *Lolium multiflorum*. *Oikos*, 2004, 104(3): 581-590.
- [98] Jenkins M B, Franzluebbers A J, Humayoun S B. Assessing short-term responses of prokaryotic communities in bulk and rhizosphere soils to tall fescue endophyte infection. *Plant and Soil*, 2006, 289(1/2): 309-320.
- [99] Rodriguez R J, White J F, Arnold A E, Redman R S. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist*, 2009, 182(2): 314-330.
- [100] 吴建峰, 林先贵. 土壤微生物在促进植物生长方面的作用. *土壤*, 2003, 35(1): 18-21.
- [101] Siegrist J A, McCulley R L, Bush L P, Phillips T D. Alkaloids may not be responsible for endophyte-associated reductions in tall fescue decomposition rates. *Functional Ecology*, 2010, 24(2): 460-468.
- [102] Rodriguez R J, Redman R S, Henson J M. The role of fungal symbioses in the adaptation of plants to high stress environments. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 2004, 9(3): 261-272.
- [103] Clay K. The ecology and evolution of endophytes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1993, 44(1/4): 39-64.
- [104] Yang T, Chen Y, Wang X X, Dai C C. Plant symbionts: keys to the phytosphere. *Symbiosis*, 2013, 59(1): 1-14.