

醉马草内生真菌共生体研究进展

李春杰 姚 祥 南志标*

草地农业生态系统国家重点实验室, 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, 兰州 730020

摘 要 有关醉马草(*Achnatherum inebrians*)内生真菌(*Epichloë gansuensis*, *E. inebrians*)共生体的研究, 代表了我国禾草内生真菌研究领域的重要方向, 使中国的醉马草-内生真菌与美国的苇状羊茅(*Festuca arundinacea*)-内生真菌(*E. coenophiala*)和新西兰的多年生黑麦草(*Lolium perenne*)-内生真菌(*E. festucae* var. *lolii*)成为禾草内生真菌国际三大研究分支。该文综述了近30年来对醉马草内生真菌共生体的系统研究, 包括: 内生真菌的分布、带菌率、检测方法、多样性, 内生真菌提高宿主的抗旱、耐寒、耐盐碱、耐重金属、抗虫、抗病等抗逆性及其机理, 共生体产生的生物碱等次生代谢物, 对草食动物的毒性, 及其在草地生态系统中的作用等。研究者实验证实了醉马草本身无毒, 只有当内生真菌与醉马草共生并产生麦角新碱和麦角酰胺等麦角类生物碱后才能导致采食醉马草家畜中毒。文章展望了醉马草内生真菌基因组学和功能分析, 利用杀菌剂杀死内生真菌进行醉马草脱毒, 利用无毒内生真菌菌株进行饲用醉马草新品种选育, 利用有毒醉马草内生真菌共生体进行抗虫防鸟的机场绿化新品种选育及生物源农药与医药开发等。

关键词 禾草; 内生真菌; 展望; 毒草防控与利用; 生物防治

李春杰, 姚祥, 南志标 (2018). 醉马草内生真菌共生体研究进展. 植物生态学报, 42, 793–805. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0001

Advances in research of *Achnatherum inebrians*-*Epichloë* endophyte symbionts

LI Chun-Jie, YAO Xiang, and NAN Zhi-Biao*

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, China

Abstract

Research on drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*)-endophytic fungi (*Epichloë gansuensis*, *E. inebrians*) represented an important area of endophyte research in China. Compared with tall fescue (*Festuca arundinacea*)-endophyte (*E. coenophiala*) in the United States and perennial ryegrass (*Lolium perenne*)-endophyte (*E. festucae* var. *lolii*) in New Zealand, *A. inebrians*-endophyte research in China is becoming a leading branch of endophyte research. The studies of *A. inebrians*-endophyte symbionts over the past three decades were reviewed, mainly including endophyte distribution, detection methods, infection rate, fungal diversity, stress tolerances of drought, cold, salt, heavy metal, pest, disease and their mechanisms, secondary metabolite of alkaloids, feeding experiments and its ecological functions etc. Research reveals that drunken horse grass itself has no toxicity, the grazed animals will be intoxicated if the grass bears infection by *Epichloë* endophytes and produces ergot alkaloids. Future research will focus on *E. gansuensis* and *E. inebrians* genomics and endophyte functions. In other research we will create new grass cultivars that are 1) sanitized of the endophyte and non-toxic, 2) utilizing novel endophytes that deter birds feeding and 3) utilizing endophytes that are modified to produce novel fungicides, pesticides or medicines.

Key words grasses; fungal endophytes; future perspectives; toxic grass control and utilization; bio-control

Li CJ, Yao X, Nan ZB (2018). Advances in research of *Achnatherum inebrians*-*Epichloë* endophyte symbionts. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 793–805. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0001

醉马草(*Achnatherum inebrians*)是我国北方天然草原主要的烈性毒草之一, 主要分布于我国北方和西北部的天然草原(史志诚, 1997)及蒙古国, 对羊、牛、马等家畜有毒(任继周, 1954)。早在1876年

收稿日期Received: 2018-01-02 接受日期Accepted: 2018-07-17

基金项目: 国家重点基础研究发展规划(“973”计划)(2014CB138702)、长江学者和创新团队发展计划资助(IRT_17R50)、国家自然科学基金(30070546)、中央高校基本科研业务费(lzujbky-2017-kb10和lzujbky-2018-kb10)和111引智基地(B12002)。Supported by the National Basic Research Program of China (2014CB138702), the Natural Science Foundation of China (31372366), the Program for Changjiang Scholars and Innovative Research Team in University of China (IRT17R50), the Fundamental Research Funds for the Central Universities (LZUJBKY-2017-kb10, 2018-kb10), and the 111 Project (B12002).

* 通信作者Corresponding author (hibiao@lzu.edu.cn)

美国学者将采自于内蒙古的“醉马草”定名为醉马针茅(*Stipa inebrians*) (Hance, 1876; Bruehl *et al.*, 1994), 耿以礼(1959)将其分类地位从针茅属(*Stipa*)调整到芨芨草属(*Achnatherum*), 命名为醉马草(*A. inebrians*), 沿用至今。由于其抗逆性强, 有毒而不被当地家畜采食, 逐渐扩散蔓延。在我国西部的主要牧区, 醉马草严重降低了草原生产力(任继周和贾宗周, 1961), 每年仅因草地产草量减少造成的直接经济损失超过1亿元, 已经成为草地畜牧业健康发展的主要限制因素。

禾草内生真菌是指在禾草中度过全部或大部分生命周期, 而禾草不显示外部症状的一类真菌(Siegel *et al.*, 1987)。本文所指内生真菌仅限于与禾草专一共生的香柱菌(*Epichloë*)及其无性态*Neotyphodium*属真菌。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、植物与动物及微生物与动物之间的错综复杂的关系(南志标和李春杰, 2004)。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, 共生体产生有毒生物碱, 给草地畜牧业生产造成巨大损失。国际上有关禾草内生真菌的研究, 以美国苇状羊茅(*Festuca arundinacea*)-内生真菌(*E. coenophiana*)和新西兰多年生黑麦草(*Lolium perenne*)-内生真菌(*E. festucae* var. *lolii*)的研究最为典型(南志标和李春杰, 2004)。从内生真菌系统分类学(Matthew *et al.*, 2017; Shymanovich *et al.*, 2017)等基础研究到高带菌率抗逆新品种选育(Johnson *et al.*, 2013)等应用研究, 从分子机理(Clayton *et al.*, 2017)等微观尺度到内生真菌生态学(Adams *et al.*, 2017)等宏观尺度, 已经形成了较为完整的研究体系。然而, 与新西兰和美国相比, 我国的禾草内生真菌研究还有一定的差距。

近30年来对醉马草内生真菌(*Epichloë gansuensis*, *E. inebrians*)共生体进行的系统研究, 明确了醉马草内生真菌的分布(李春杰, 2005)与多样性(金文进, 2009; 金文进等, 2015), 确定了内生真菌的分类地位(Li *et al.*, 2004; Chen *et al.*, 2015), 明确了内生真菌提高禾草抗旱(李春杰, 2005; 李飞, 2007; Xia *et al.*, 2015)、耐盐(缙小媛, 2007)、耐寒(陈娜, 2008, 2011; Chen *et al.*, 2016)、耐重金属(Zhang *et al.*, 2010a, 2010b)、抗虫(Zhang *et al.*, 2012)、抗病(Li *et al.*, 2007; Xia *et al.*, 2015)、抗线虫(郭长辉等,

2016)等特性及部分抗逆机理, 明确了内生真菌可提高宿主醉马草的竞争能力(黄玺, 2011), 探讨了醉马草内生真菌互作的生态学作用(Yao *et al.*, 2015, 2016), 明确了共生体中麦角生物碱的种类、含量及动态变化规律(代乐英, 2010; 张兴旭等, 2011; Zhang *et al.*, 2011, 2015; 张兴旭, 2012; 胡春霞, 2013; 万志文, 2017), 通过饲喂实验证实了内生真菌侵染醉马草并产生麦角新碱和麦角酰胺是导致采食家畜中毒的真正原因(李春杰等, 2009; Liang *et al.*, 2017)。有关醉马草内生真菌的研究引起了国内外的广泛关注, 于2012年在中国兰州成功召开了第八届国际禾草内生真菌大会(8th International Symposium for Fungal Endophytes of Grasses, ISFEG)。有关醉马草内生真菌共生体的研究, 代表了我国禾草内生真菌研究领域的重要方向, 使中国的醉马草-内生真菌与美国的苇状羊茅-内生真菌和新西兰的多年生黑麦草-内生真菌成为禾草内生真菌国际三大研究分支。因此, 有必要对醉马草内生真菌的研究进行系统的总结, 为禾草内生真菌共生体的深入研究, 挖掘内生真菌资源, 探讨合理利用途径和生态功能, 及草地畜牧业的健康与可持续发展奠定基础。

1 醉马草的分布和内生真菌带菌率

醉马草主要分布在我国甘肃、新疆、内蒙古、青海、西藏、宁夏、四川、陕西等省区(史志诚, 1997), 蒙古也有分布(新疆八一农学院, 1979)。

美国学者Bruehl等(1994)最早在采自我国新疆的醉马草种子中发现了内生真菌, 随后我国学者也报道了新疆醉马草种子的内生真菌带菌率为96%(李保军等, 1996), 幼苗带菌率为85%(李学森等, 1998)。研究者调查发现新疆、青海、甘肃、内蒙古、宁夏和西藏六省区的植株带菌率均在95%以上, 有的高达100%(表1)。文献记载醉马草多生长于海拔1 700–4 200 m、年降水量200–300 mm的草地(史志诚, 1997), 研究者发现在新疆降水量低至124 mm和西藏海拔高达4 300 m的区域亦有醉马草及其内生真菌(表1)分布。

2 醉马草内生真菌检测方法

与羊茅属和黑麦草属等常见禾草相比, 醉马草质地坚硬, 常规的禾草内生真菌检测方法不适于醉马草内生真菌的检测。研究者在国际禾草内生真菌

表1 醉马草主要分布区的环境条件及内生真菌带菌率
Table 1 The distribution and its natural conditions of *Achnatherum inebrians* and its *Epichloë* endophyte infection rate

指标 Index	新疆 Xinjiang	青海 Qinghai	甘肃 Gansu	内蒙古 Nei Mongol	宁夏 Ningxia	西藏 Xizang
年降水量 Annual precipitation (mm)	124–277	282–450	129–558	213–300	286–323	262–977
海拔 Elevation (m)	1 200–2 200	2 600–3 910	1 647–3 056	1 750–2 090	1 883–1 937	3 028–4 305
纬度 Latitude (N)	41.78°–47.97°	34.15°–37.28°	34.77°–38.83°	38.90°–39.02°	36.48°–36.55°	29.48°–30.17°
经度 Longitude (E)	74.82°–94.82°	99.77°–101.77°	99.62°–105.20°	105.83°–105.90°	105.67°–105.72°	96.07°–97.28°
带菌率 Infection rate (%)	97.7 (83–100)	98.3 (75–100)	98.9 (80–100)	95.8 (80–100)	100	97.0 (0–100)

括号内数字为带菌率范围。
Numbers in brackets are range of infection rate.

检测方法的基础上发明了适合于醉马草等硬质禾草内生真菌的检测方法, 并获得了国家发明专利(ZL200410025944.0)(李春杰和南志标, 2009)。

常见的检测方法包括: 茎髓检测法(Clark *et al.*, 1983)、种子检测法(Welty *et al.*, 1986)和叶鞘检测法(李春杰等, 2008; 李春杰和南志标, 2009)。其次, 还有分子检测法(汪琳等, 2011)、荧光检测法(Card *et al.*, 2013)和血清学检测法(酶联免疫吸附, 组织免疫印迹)。相比而言, 茎髓检测法简便、省时, 分子与生化检测法费时、费工、费用高。

3 内生真菌在醉马草体内的分布

冰冻切片和光学显微镜检测表明: 内生真菌菌丝体主要分布在醉马草的叶鞘、茎髓和种子内(李春杰, 2005)。在叶鞘内侧表皮内, 内生真菌菌丝体沿叶脉平行排列; 茎髓部呈不规则排列; 种子内表皮下大量的菌丝体平行或网状排列, 只有少数菌丝体位于种子的糊粉层。透射电镜检测表明: 醉马草种皮中观察到的菌丝体多分布在种皮细胞附近, 比较密集; 茎组织细胞的间隙有大量菌丝体, 其中茎节间维管束附近也能发现少量菌丝体。但未在植株的根部及种子的颖片、稃壳和芒中检测到菌丝体(赵晓静, 2015)。这一特点明显不同于高羊茅和多年生黑麦草的大多数内生真菌菌丝体位于种子的糊粉层(White *et al.*, 1993; 赵晓静, 2015)。

4 醉马草内生真菌多样性

4.1 种类多样性

美国学者Bruehl等(1994)和新西兰学者Miles等(1996)从我国新疆的醉马草种子和幼苗中分离得到了内生菌, 但未鉴定真菌种。随后研究者对我国甘肃、青海、新疆、内蒙古等主要牧区醉马草内生真菌的系统调查发现: 醉马草植株的内生真菌带菌率

高达100% (Nan & Li, 2000)。Li等(2004)从分布于甘肃肃南的醉马草中分离并正式发表了亚洲第一个禾草内生真菌新种——甘肃内生真菌(*Neotyphodium gansuense*), 并明确了其生物学与生理学特性(Li *et al.*, 2008), 根据最新国际真菌命名法规, 现更名为甘肃香柱菌(*Epichloë gansuensis*)(Leuchtmann *et al.*, 2014); 而分离于我国新疆天山的醉马草内生真菌则为甘肃香柱菌醉马草变种*E. gansuensis* var. *inebrians* (Moon *et al.*, 2007; Leuchtmann *et al.*, 2014), 研究者与国际内生真菌学专家美国的Christopher Schardl合作, 将其分类地位由变种提升为种——醉马草香柱菌(*E. inebrians*)(Chen *et al.*, 2015)。截至目前, 共生于醉马草的内生真菌至少有2种, 即: 甘肃香柱菌(*E. gansuensis*)和醉马草香柱菌(*E. inebrians*), 均未发现有性态阶段。是否还有更多的种类, 有待于对蒙古和我国更多区域的内生真菌进行系统的分类学研究。

4.2 形态与生长多样性

甘肃香柱菌: 气生菌丝体形成白色的棉状菌落, 其背面中央淡褐色到深褐色, 培养基龟裂(Li *et al.*, 2004)。菌落形态分为5类(金文进, 2009): (1)菌落较薄, 似蘑菇状表面具菌褶; (2)菌落白色棉状, 较致密, 有淡黄色分泌物; (3)菌落白色棉状, 较疏松, 中央向边上有一条放射状褶皱; (4)菌落灰白色、白色, 棉状, 致密, 中央突起; (5)菌落白色, 棉状, 致密, 边上有突起, 气生菌丝较发达。分生孢子单生, 亚球状、短椭圆状、半球状, 无色, 表面光滑, 常常横生于产孢细胞的顶端。

醉马草香柱菌: 菌落表面蜡状不规则、中间凸起、高度回旋状, 奶油至浅棕色, 菌丝在分枝处有隔, 2.8–4.2 μm宽, 偶尔至6.5 μm。未见其分生孢子(Moon *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2015)。

适合于甘肃香柱菌菌落生长的培养基为马铃薯

葡萄糖琼脂培养基和燕麦粉琼脂培养基,而适合于其产孢的培养基为玉米粉琼脂培养基、水琼脂培养基和咸水营养培养基(Li *et al.*, 2008)。甘肃甘南、甘肃肃南、青海、内蒙和新疆5个地理种群的菌株中,甘肃甘南和内蒙古的最适生长温度是20 °C、其他3个种群是25 °C,低于5 °C均不能生长。甘肃肃南菌株的最适生长pH值为5–7,甘肃甘南、新疆和内蒙古内生真菌的最适生长pH值为7–9,青海内生真菌的最适生长pH值为5–9(金文进, 2009)。

4.3 遗传多样性

甘肃香柱菌菌株菌系之间的遗传距离存在差异(金文进, 2009)。上述5个地理种群中,甘肃肃南和甘南种群内生真菌的遗传多样性Shannon指数较高,内蒙古和青海种群内生真菌的相对较低。大多数变异存在于5个内生真菌种群内部,但种群间也有一定的基因流(金文进, 2009)。

已知的甘肃香柱菌和醉马草香柱菌存在基因型差异(陈丽, 2015; Chen *et al.*, 2015)。由于醉马草内生真菌共生体在我国北方分布广、地理环境差异大,因此,有必要进一步对全国不同地理种群的内生真菌进行遗传多样性的系统研究。

4.4 产碱功能多样性

产碱功能基因检测发现,目前已知的共生于醉马草的两种内生真菌的产碱多样性存在差异(Chen *et al.*, 2015)。醉马草香柱菌菌株有麦角类生物碱合成所需的基因簇*EAS1*和*EAS2*,但没有吲哚双萜类生物碱合成所需的基因簇*IDT*,交配型为*mtA*;与醉马草香柱菌相反,甘肃香柱菌有吲哚双萜类生物碱合成所需的基因簇*IDT*,但是没有合成麦角类生物碱的*EAS*基因簇,交配型为*mtB*(Chen *et al.*, 2015)。然而,这两类醉马草内生真菌共生体中均可检测到麦角新碱和麦角酰胺,结果详见本文第6部分。基因检测结果与共生体中生物碱种类与含量的检测结果之间的匹配和关系,有待于进一步深入的研究。

5 醉马草-内生真菌共生体的抗逆性

研究者在我国率先开展了乡土草-内生真菌共生体的调查研究(南志标, 1996a, 1996b; Nan & Li, 2000),研究证实了内生真菌提高宿主共生体抗非生物(干旱、寒冷、盐碱、重金属、瘠薄等)与生物(病、虫、线虫等)逆境的能力(南志标等, 2016; Wang *et al.*, 2018a, 2018b),可促进宿主禾草的生长(李春杰,

2005; 南志标, 1996c),并探讨了部分抗逆机理。

5.1 非生物抗性

5.1.1 耐旱性

内生真菌可提高干旱胁迫条件下醉马草种子萌发率和植株耐旱性。无论是温室或田间干旱胁迫条件下,带菌(E+)醉马草种子发芽率、发芽指数、胚根长、胚芽长,植株分蘖数、生物量、根冠比均显著高于不带菌(E-)醉马草(李春杰, 2005; 李飞, 2007; 李秀璋, 2017),增加旱后恢复能力和水分利用效率(Xia *et al.*, 2018)。可能的机理是适度干旱胁迫条件下内生真菌的侵染增加了E+醉马草的叶片含水量、脯氨酸和过氧化物酶的含量(李飞, 2007),调节了气孔的开闭及增强了其光合与养分的吸收能力(Xia *et al.*, 2018)。基于转录组学的耐旱分子机理有待于进一步研究。

5.1.2 耐盐性

内生真菌可提高盐胁迫条件下醉马草种子萌发率和植株耐盐性。NaCl胁迫条件下,E+醉马草种子发芽率、发芽指数、胚根长、胚芽长、根冠比,株高和分蘖数等各项指标均优于E-醉马草(缙小媛, 2007)。其机理是盐胁迫条件下内生真菌的存在提高了E+植株的光合能力、氮代谢酶活性和氮利用效率(待发表),叶片含水量、电导率、K⁺/Na⁺、可溶性糖含量、脯氨酸含量和过氧化物酶活性(缙小媛, 2007)。K⁺、Na⁺分配与转运机制有待于进一步研究。

5.1.3 耐寒性

内生真菌可提高低温胁迫条件下醉马草种子的萌发率和植株的耐寒性。5–10 °C低温胁迫下,E+醉马草种子发芽率、发芽指数、胚根长、胚芽长均高于E-种子;在10 °C低温条件下醉马草E+植株的根长、分蘖数、地下生物量、根冠比等指标显著高于E-植株。可能的机理是低温胁迫下内生真菌的侵染提高了醉马草光化学效率、可溶性糖、可溶性蛋白、超氧化物歧化酶、抗坏血酸还原酶和过氧化物酶活性等(陈娜, 2008; 2011)。通过两年的越冬实验发现E+醉马草显著高的株高和分蘖数导致了显著的低的死亡率(陈娜, 2008)。进一步发现在10 °C低温胁迫条件下,E+、E-醉马草种子萌发诱导基因差异表达,有109个基因上调表达,43个基因下调表达。功能聚类分析表明它们参与了生物碱的合成、脂肪酸代谢、蛋白周转、胁迫响应基因、核酸代谢、转录、信号

转导及其他多种代谢途径(Chen *et al.*, 2016)。耐寒功能基因挖掘与验证等分子机理及生理生化机理有待于进一步研究。

5.1.4 耐重金属

内生真菌可提高重金属胁迫条件下醉马草种子萌发率和植株耐重金属毒害的能力。胁迫条件下, 内生真菌侵染显著提高了醉马草种子发芽率、发芽指数、胚根长、胚芽长、鲜质量、干质量及脯氨酸含量、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物酶的活性(Zhang *et al.*, 2010a)。成株E+醉马草株高、地上生物量、地下生物量、分蘖数、根长、根数均高于E-醉马草, 其生理机理是内生真菌的侵染提高了醉马草的植株含水量、叶绿素含量、超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶的活性(Zhang *et al.*, 2010b)。但胁迫条件下该共生体对镉元素的分配转运机制需进一步研究。

5.1.5 耐瘠薄

内生真菌可提高低氮胁迫条件下醉马草的生长能力。可使E+醉马草生物量显著高于E-醉马草, 其生理机制是内生真菌的侵染增强宿主在低NO₃和NH₄⁺及总氮含量下的氮使用和氮吸收效率(Wang *et al.*, 2018b); 生化机制是低氮胁迫条件下内生真菌通过调节葡萄糖-6-磷酸脱氢酶的活性降低了H₂O₂的含量, 从而提高了醉马草硝酸还原酶、亚硝酸还原酶和谷胱甘肽合酶的活性(Wang *et al.*, 2018b), 以及增加了醉马草光合效率的能力(Wang *et al.*, 2018a)来维持宿主生长。

5.2 生物抗性

5.2.1 抗虫性

内生真菌的侵染显著增强了醉马草的抗虫性。E+醉马草植株上禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*)和朱砂叶螨(*Tetranychus cinnabarinus*)的虫口密度显著低于E-植株(李春杰, 2005)。离体叶片饲喂实验表明, 与E+叶片比较, 朱砂叶螨对E-叶片表现出了明显的取食喜好; 禾谷缢管蚜取食E+叶片的死亡率显著高于取食E-叶片的死亡率(张兴旭, 2008, 2012; Zhang *et al.*, 2012)。室内饲喂和田间取食实验发现, 内生真菌的侵染显著降低了亚洲小车蝗(*Oedaleus decorus*)和针毛收获蚁(*Messor aciculatus*)对醉马草叶片和种子的取食量(Zhang *et al.*, 2012)。有关麦角新碱、麦角酰胺等生物碱致毒剂量等抗虫机理, 有

待进一步研究。

有趣的是, E+醉马草根际土壤线虫密度显著高于E-醉马草, 而类群数、多样性指数、均匀度指数差异不显著(郭长辉等, 2016)。是否与根系分泌物有关, 有待于进一步实验验证。

5.2.2 抗病性

内生真菌可抑制禾草病原真菌的生长, 提高醉马草的抗病性。对峙培养表明内生真菌纯培养能够显著抑制根腐离蠕孢(*Bipolaris sorokiniana*)、新月弯孢(*Curvularia lunata*)、锐顶镰刀菌(*Fusarium acuminatum*)和链格孢(*Alternaria alternata*)等4种病原真菌的生长(Li *et al.*, 2007); 离体叶片接种病原菌实验表明E+叶片病斑显著小于E-叶片(Li *et al.*, 2007)。温室盆栽实验表明, 内生真菌的侵染可以通过促进宿主醉马草的生长和生物量累积降低白粉病菌(*Blumeria graminis*)的定殖, 降低发病率、病情指数提高抗病性(Xia *et al.*, 2015)。不同土壤含水量条件下抗病性研究表明, E+醉马草的白粉病发病率和病情指数均显著低于E-醉马草, 株高、分蘖和生物量均显著高于E-醉马草, 干旱胁迫条件下表现得更为明显(Xia *et al.*, 2016); 初步机理认为通过内生真菌侵染降低病情指数、提高光合速率、胞间CO₂浓度、叶片气孔导度和蒸腾速率显著提高了醉马草的光合能力和干物质的积累(Xia *et al.*, 2016)。醉马草内生真菌共生体水浸液对病原真菌有显著的抑制作用(孙一丹等, 2015; 李秀璋, 2017), 进一步的浸膏、挥发油、石油醚提取物等对链格孢、根腐离蠕孢、新月弯孢、燕麦镰孢(*F. avenaceum*)、腐皮镰孢(*F. solani*)和绿色木霉(*Trichoderma viride*)具有一定的抗菌活性(Zhang *et al.*, 2014a, 2014b)。具体抗侵入、抗扩展、拮抗物质等抗病机理, 有待于进一步研究。

6 醉马草内生真菌共生体生物碱等次生代谢物

6.1 生物碱的种类

1984年张友杰和朱子清从醉马草中分离到了麦角新碱和异麦角新碱(张友杰和朱子清, 1984)。1992年党晓鹏等发现了一种醉马草的生物碱, 命名为醉马草毒素(C₈H₂₂N₂C₁₂, 二氯化六甲基乙二铵), 并认为该毒素是醉马草主要的有毒成分(党晓鹏等,

1992)。直到1996年新西兰Miles等学者与新疆草原研究所合作在新疆被*Neotyphodium*内生真菌感染的醉马草中发现了大量的麦角新碱和麦角酰胺, 确定了醉马草-内生真菌共生体产生的两种最主要的生物碱(Miles *et al.*, 1996); 我国学者也检测到了麦角新碱和麦角酰胺(李春杰, 2005), 并获得了麦角新碱和异麦角新碱提取物(张兴旭, 2012)。2004年颜世利等在新疆醉马草中分离得到了8个化合物, 却未发现麦角新碱和麦角酰胺(颜世利等, 2004)。以上多个研究表明, 很可能还有其他一些次生代谢产物有待于进一步鉴定。

6.2 生物碱的含量

麦角新碱和麦角酰胺的含量因醉马草内生真菌共生体的植株部位、生育期、生长环境、地理种群等而异, 一般种子和分蘖中的含量最高, 其中甘肃肃南种子中的麦角新碱含量高达1 082 mg·kg⁻¹ (李春杰, 2005)。不同生育期麦角新碱和麦角酰胺的含量表现为: 苗期>穗期>成株期(李春杰, 2005)。叶片中生物碱的含量随着生育期的延长呈先增长后下降的趋势, 成株干枯分蘖的生物碱含量明显低于新鲜的植株(李春杰, 2005)及人工培养条件下产生麦角碱的含量(高嘉卉, 2006)。醉马草种群内不同器官中麦角新碱及麦角酰胺含量均不同, 麦角生物碱的含量与种群生长的年平均气温正相关, 麦角新碱和麦角酰胺在果穗和叶鞘中的含量高于叶片和茎秆(代乐英, 2010)。且不同的环境中, 共生体生物碱产量不同, 适当的营养元素及外源激素处理可以提高醉马草内生真菌共生体生物碱含量(胡春霞, 2013; 王萍等, 2014; 王萍, 2015; 万志文, 2017), 适当的刈割可以提高醉马草体内生物碱的含量(张兴旭等, 2011), 盐和干旱胁迫可以提高醉马草生物碱含量(Zhang *et al.*, 2011)。高浓度短时间的Mn、Zn和Fe 3种微量元素处理有利于刺激醉马草内生真菌共生体麦角酰胺和麦角新碱积累和温度对醉马草生物碱含量的影响(万志文等, 2016a)。白粉病的感染显著影响了醉马草植株生物碱的含量。干旱胁迫条件下白粉病的感染增加麦角生物碱的含量(Li *et al.*, 2018)。上述研究表明, 醉马草在霜后的干枯植株生物碱含量较低, 在优良牧草缺乏的情况下, 可以适当少量取食。由于生物碱在种子和分蘖中含量较高, 可以大量提取进行工业化生产。

7 醉马草内生真菌共生体对家畜的毒性实验

在天然草地上, 采食醉马草引起家畜中毒的事件时有发生, 家畜误食后会引引起食量减少、步履不整、蹒跚如醉(任继周, 1954), 重者2–3 h即可死亡(何明海, 2001)。我国多位学者先后进行了醉马草对家养动物的饲喂实验, 并发现了中毒现象(曹光荣等, 1991; 王凯和党晓鹏, 1991), 但均未将内生真菌与家畜中毒联系起来。研究者通过E+与E-的醉马草实验证实了由内生真菌侵染宿主并产生的麦角碱是引起家畜中毒的真正原因, 而醉马草本身并没有毒。

李春杰等(2009)通过E+、E-醉马草灌服家兔(*Oryctolagus cuniculus*)实验证实E+醉马草可使家兔中毒, 死亡率达66.7%; 中毒剂量为9.612–24.030 mg麦角新碱和5.343–13.358 mg麦角酰胺, 致死剂量为38.448–52.866 mg麦角新碱和21.373–29.388 mg麦角酰胺。而E-植株灌服和饲喂家兔则无异常。临床症状和病变包括: 中毒家兔体温、呼吸速率和心率偏高; 中毒死亡的家兔脑、心、肝、肺、脾出现病变, 血液中白细胞浓度增高, 红细胞数量、血红蛋白含量和血小板数下降, 血液中谷丙转氨酶、谷酰转氨酶和碱性磷酸酶的含量降低; 尿液pH降低, 潜血和蛋白质含量增高。

Liang等(2017)进一步通过E+、E-醉马草饲喂10–12月龄小尾寒羊(*Ovis aries*)实验进一步证实了E+醉马草可使小尾寒羊中毒, 死亡率为20%。临床症状和病变包括: 中毒小尾寒羊的采食量、饮水量和体重显著下降, 体温和心率显著升高; 解剖和组织切片发现肝脏、肺脏、肾脏和脑的脏器系数显著升高, 子宫的脏器系数显著降低; 反映肾功能的尿素氮、肌酐和尿酸显著升高, 血清蛋白中总蛋白显著下降; 血清中的谷丙转氨酶、谷草转氨酶和谷酰转氨酶活性显著升高, 而碱性磷酸酶显著降低; 尿液中的酮体、潜血显著呈阳性, pH显著呈酸性。

澳大利亚学者Norton与新疆草原研究所李学森合作, 以新疆细毛羊为对象进行饲喂实验, 发现羊取食一定量的醉马草, 可增加对其他草的取食量(Norton *et al.*, 2009a)。并发现取食含有少量麦角新碱的醉马草干草可以降低采食量和羊的生产力(Norton *et al.*, 2009b)。

建议进一步建立大面积的E+、E-醉马草实验草地, 进行羊、牛、马等大型草食家畜的放牧实验评

定E+醉马草对家畜健康的影响。

8 醉马草内生真菌共生体在生态系统中的作用

8.1 内生真菌对醉马草个体和种群的影响

内生真菌的侵染, 可通过提高醉马草的抗逆性而促进其在逆境胁迫条件下的生长, 提高E+醉马草个体和种群的竞争力。与E-醉马草种群相比, 内生真菌提高E+醉马草种群在干旱(李飞, 2007)、盐(缙小媛, 2007)、低温(Chen *et al.*, 2016)、重金属(Zhang *et al.*, 2010a, 2010b; 万志文等, 2016b)等非生物胁迫与病原菌(Li *et al.*, 2007; Xia *et al.*, 2015)、害虫(Zhang *et al.*, 2012)等生物胁迫条件下的种子萌发力、株高、分蘖和生物量。详见本文第5部分。

8.2 醉马草内生真菌共生体对群落的影响

当醉马草内生真菌共生体种子与其伴生植物针茅(*Stipa capillata*)和硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)的种子处在同一条件下萌发时, 醉马草对这两种牧草种子萌发和幼苗生长有显著抑制作用(黄玺等, 2010)。醉马草内生真菌共生体草粉对多年生黑麦草、高羊茅和草地早熟禾(*Poa pratensis*) 3种草坪草种子的萌发均有一定的抑制作用(杨松等, 2010)。醉马草的根、茎、叶浸提液对无芒雀麦(*Bromus inermis*), 红豆草(*Onobrychis viciaefolia*)和紫花苜蓿(*Medicago sativa*) 3种牧草种子的萌发有抑制作用(赛米拉克孜·台外库力等, 2015); 醉马草内生真菌共生体产生的生物碱和挥发油对黑麦草种子萌发具有抑制作用(夏超等, 2015)。可见内生真菌的存在显著增强了醉马草对群落中其他植物种子的竞争作用。

8.3 醉马草内生真菌共生体对草地生态系统的影响

在甘肃甘南天然草地上, 与伴生植物硬质早熟禾和长芒草(*Stipa bungeana*)相比, 醉马草内生真菌共生体根际土壤中真菌数量为其伴生种根际土壤中的1.31–1.56倍、细菌数量为1.56–2.65倍, 且醉马草根际土壤中有机质、全氮、速效磷和速效钾的含量均显著高于其伴生种(黄玺等, 2013)。高通量测序结果表明内生真菌的侵染使醉马草根系真菌群落多样性和组分显著变化(Zhong *et al.*, 2018)。在新疆草地, 醉马草与大多数物种表现为高的负相关(董莉莉等, 2014; 靳瑰丽等, 2014)。然而研究者对甘肃、青海和内蒙古的醉马草内生真菌共生体研究显示, 在退

化的草地中其具有提高草地植物和节肢动物多样性的作用且能增加土壤种子库含量(Yao *et al.*, 2015)。在过度放牧的草地上, 草地植物病害处于抑制状态, 醉马草感染白粉病和锈病(*Puccinia stipae-sibiricae*), 这两种病原菌同时被白粉寄生孢(*Ampelomyces quisqualis*)和锈寄生孢(*Sphaerellopsis filum*)寄生, 对这种多重寄生关系研究发现, 感病的醉马草及其携带的病原菌寄生菌对草地植物病害起到了调控作用(姚祥, 2015; Yao *et al.*, 2016)。由此可见, 醉马草内生真菌共生体对草地生物多样性的保护和草地健康具有促进作用。然而该共生体对土壤养分及其他理化性质和土壤微生物的影响尚未可知。土壤养分、质地和微生物对草地的生产力的影响, 将对未来探索醉马草内生真菌共生体在改善草地质量和维持草地生态系统功能具有积极的意义。

9 醉马草的利用

针对醉马草内生真菌共生体引起的家畜中毒现象, 早在1954年, 任继周率先开展焚烧防除醉马草的研究工作。随后有很多学者提出多种方法防除醉马草, 如: 草甘膦(石定燧等, 1989; 高原, 2001)、茅草枯(钱顺云和张正礼, 1986)灭除和人工铲除(史志诚, 1997), 但均不能根除, 且对草地破坏较大。近年来, 有学者评价了醉马草引起的草地产草量及家畜的损失(王缠石等, 2007; 姚海潮等, 2007)。基于生态保护的角度, 尝试了生物防治, 如: 机械条播优良豆科牧草红豆草或紫花苜蓿, 再实施围栏封育可以抑制醉马草的生长发育, 可提高草地品质(李学森等, 1996; 苏里唐汗, 2010; 黄玺等, 2012; 杨合龙等, 2015)。然而由于红豆草和紫花苜蓿难以适应高寒地区, 可在低海拔地区尝试。利用高温高湿(李春杰和南志标, 2009)或杀菌剂拌种(Norton *et al.*, 2009a; 李娜娜等, 2016)可有效地杀死醉马草体内的内生真菌菌丝体。进一步探索更为高效的内吸性杀菌剂, 用于醉马草脱毒和潜在的放牧利用很有必要。

10 展望

变害为宝, 开发禾草新品种: 由于醉马草纤维含量高, 有学者提出醉马草可以作为造纸材料(萨赫都拉·霍曼等, 1996; Li *et al.*, 2015)。尿素氨化处理显著降低了醉马草体内的麦角新碱含量且提高了蛋白质含量(邓凯东等, 1998)。醉马草蛋白质含量高达

15.07%, 为探索其作为优良饲料提供了可能性(贾纳提等, 1998)。鉴于醉马草的毒性是由内生真菌引起的, 杀死内生真菌将是醉马草脱毒的重要研究方向。目前尚缺乏田间大面积剔除内生真菌的有效杀菌剂, 研究者正在进行野外大面积杀除内生真菌的实验, 尝试将其植株内生真菌杀死, 至少使其成为可食的中等牧草。进一步通过基因敲除, 阻断产生麦角生物碱的合成途径, 创制不产碱的无毒菌株, 培育抗逆无毒的饲草新品种。另一方面, 利用醉马草对家畜和昆虫的毒性, 选育高毒的醉马草新品种用于机场绿化, 利用内生真菌的抗虫驱鸟特性(Pennell *et al.*, 2017), 预防飞机鸟击事件的发生。同时亦可利用内生真菌的耐旱、耐寒、耐重金属等特性用于高速公路的护坡绿化及矿区修复。

共生机理研究: 关于内生真菌提高醉马草抗生物与非生物逆境的研究比较深入, 然而其共生机理需要探究的方面还很多, 如: 共生基因、抗逆基因、代谢途径、信号转导等等。天然草地不被内生真菌感染的醉马草很少, 可通过对比带与不带内生真菌醉马草植株的全基因组, 在基因水平上找出内生真菌侵染的原因及其互作关系。

醉马草内生真菌与麦角病菌(*Claviceps*)的关系: 研究者调查发现醉马草内生真菌往往与其麦角病同时发生, 且均可产生麦角类生物碱。因麦角菌和香柱菌(*Epichloë*)同属麦角菌科, 有关这两类真菌的进化关系和生物碱合成途径与代谢机理值得深入探究。

醉马草内生真菌共生体起源: 目前在我国北方很多草地已发现醉马草内生真菌共生体, 但是其最初的起源地在哪里值得研究。我国农业的发展史历经草地农业和耕地农业的更迭, 周代以前以草地农业为主(任继周, 2013), 醉马草与草地农业紧密相连, 探寻醉马草种子在中亚及我国的踪迹及其年代有助于了解我国农业的更迭历程。

开发生物源农药: 由于内生真菌能增强醉马草的抗病性和抗虫性, 具有抑菌、杀虫活性物质, 且共生体可产生大量的麦角类生物碱等次生代谢物, 因此具有开发成为杀菌剂、杀虫剂等巨大潜力的生物源农药。

开发医药产品: 由于醉马草内生真菌共生体产生的麦角新碱具有消肿、消炎、止痛等作用 and 疗效, 可用于临床分娩的药物。通过筛选生物碱产量高的单株(代乐英, 2010)并大面积种植, 为开发医用麦角

新碱等药品提供了可能(Miles *et al.*, 1996)。

参考文献

- Adams AE, Kazenel MR, Rudgers JA (2017). Does a foliar endophyte improve plant fitness under flooding? *Plant Ecology*, 218, 711–723.
- Bruehl GW, Kaiser WJ, Klein RE (1994). An endophyte of *Achnatherum inebrians*, an intoxicating grass of northwest China. *Mycologia*, 86, 773–776.
- Cao GR, Dang XP, Duan DX, Li SJ, Zhou JH (1991). Poisoning test of *Achnatherum inebrians*. *Chinese Journal of Veterinary Science and Technology*, 21(9), 26–27. [曹光荣, 党晓鹏, 段得贤, 李绍君, 周进海 (1991). 醉马草中毒试验. *中国兽医科技*, 21(9), 26–27.]
- Card SD, Rolston MP, Park Z, Cox N, Hume DE (2013). Assessment of fluorescein-based fluorescent dyes for tracing *Neotyphodium* endophytes in plant. *Mycologia*, 105, 221–229.
- Chen L (2015). *Molecular Detection, Genotypes and Chemotypes of Epichloë endophytes in Achnatherum inebrians*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [陈丽 (2015). 醉马草内生真菌分子检测、基因型及产碱多样性的研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Chen L, Li XZ, Li CJ, Swoboda GA, Young CA, Sugawara K, Leuchtmann A, Schardl CL (2015). Two distinct *Epichloë* species symbiotic with *Achnatherum inebrians*, drunken horse grass. *Mycologia*, 107, 863–873.
- Chen N (2008). *Genetic Diversity of Drunken Horse Grass (Achnatherum inebrians) and Effects of Its Endophyte Infection on Cold Tolerance*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [陈娜 (2008). 醉马草遗传多样性及内生真菌对其抗寒性影响. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Chen N (2011). *Molecular Mechanism Involved in Low Temperature Resistance of Endophyte Infected Drunken Horse Grass During Seed Germination*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [陈娜 (2011). 内生真菌提高醉马草低温萌发能力的分子机制. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Chen N, He RL, Chai Q, Li CJ, Nan ZB (2016). Transcriptomic analyses giving insights into molecular regulation mechanisms involved in cold tolerance by *Epichloë* endophyte in seed germination of *Achnatherum inebrians*. *Plant Growth Regulation*, 80, 367–375.
- Clark EM, White JF, Patterson RM (1983). Improved histochemical techniques for the detection of *Acremonium coenophialum* in tall fescue and methods of *in vitro* culture of the fungus. *Journal of Microbiological Methods*, 1, 149–155.
- Clayton W, Eaton CJ, Dupont PY, Gillanders T, Cameron N, Saikia S, Scott B (2017). Analysis of simple sequence repeat

- (SSR) structure and sequence within *Epichloë* endophyte genomes reveals impacts on gene structure and insights into ancestral hybridization events. *PLOS ONE*, 12, e0183748. DOI: 10.1371/journal.pone.0183748.
- Dai LY (2010). *Ergot Alkaloids in Symbiont of Achnatherum inebrians and Neotyphodium gansuense*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [代乐英 (2010). 醉马草内生真菌共生体麦角生物碱的研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Dang XP, Cao GR, Duan DX, Li SJ, Zhao XW, Zhou JH (1992). Studies on the toxic constituent of *Achnatherum inebrians*. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 23, 366–371. [党晓鹏, 曹光荣, 段得贤, 李绍君, 赵效文, 周进海 (1992). 醉马草的有毒成分研究. 畜牧兽医学报, 23, 366–371.]
- Deng KD, Peng HH, Li WR, Warren BE, Fletcher IG (1998). The ergonovine content and the nutritive value of ammoniated drunken horse grass with urea. *Pratacultural Science*, 15(4), 10–13. [邓凯东, 彭海宏, 李文蓉, Warren BE, Fletcher IG (1998). 尿素氮化醉马草的麦角新碱含量及其营养价值. 草业科学, 15(4), 10–13.]
- Dong LL, An SZ, Jin GL, Xun QL, Wei P, Qu HM (2014). Dynamic population changes of *Achnatherum inebrians* seedlings. *Pratacultural Science*, 31, 499–503. [董莉莉, 安沙舟, 靳瑰丽, 苟其蕾, 魏鹏, 屈慧敏 (2014). 不同生境下醉马草幼苗数量的变化规律. 草业科学, 31, 499–503.]
- Gao JH (2006). *Detection of Ergot Alkaloid Production by Neotyphodium gansuense in vitro and Sequencing the dmaW Gene of N. lolii Isolates AR1 and Lp19*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [高嘉卉 (2006). *Neotyphodium gansuense* 离体麦角碱的检测和 *N. lolii* 麦角碱基因的测序. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Gao Y (2001). Significant control of glyphosate on *Achnatherum inebrians*. *Chinese Journal of Animal Husbandry and Veterinary Medicine*, 5, 8. [高原 (2001). 用草甘膦杀灭醉马草效果明显. 畜牧兽医科技信息, 5, 8.]
- Gou XY (2007). *Effects of Neotyphodium Endophyte on Salt Tolerance to Drunken Horse Grass (Achnatherum inebrians)*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [侯小媛 (2007). 内生真菌对醉马草耐盐性的影响研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Guo CH, Li XZ, Liu L, Cao JX, Li CJ (2016). Effect of the *Epichloë* endophyte on the soil nematode community in the rhizosphere of *Achnatherum inebrians*. *Acta Pratacultural Sinica*, 25, 140–148. [郭长辉, 李秀璋, 柳莉, 曹建新, 李春杰 (2016). 内生真菌对醉马草根际土壤线虫群落的影响. 草业学报, 25, 140–148.]
- Hance HF (1876). On a Mongolian grass producing intoxicating in cattle. *Journal of Botany*, 14, 210–212.
- He MH (2001). Investigation on poisoning of sheep. *Chinese Qinghai Journal of Animal and Veterinary Science*, 31, 27. [何明海 (2001). 放牧绵羊醉马草中毒调查. 青海畜牧兽医杂志, 31, 27.]
- Hu CX (2013). *Effects of N, P and Tryptophan on Growth and Ergot Alkaloid Content in Achnatherum inebrians Symbiotic with Neotyphodium gansuense*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [胡春霞 (2013). 氮、磷和色氨酸对醉马草内生真菌共生体生长及麦角生物碱含量的影响. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Huang X (2011). *Effects of Neotyphodium gansuense on Competition of Achnatherum inebrians*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [黄玺 (2011). 甘肃内生真菌对醉马草竞争性的影响. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Huang X, Li CJ, Nan ZB (2012). Competition effects between *Medicago sativa* and *Achnatherum inebrians*. *Acta Pratacultural Sinica*, 21(1), 59–65. [黄玺, 李春杰, 南志标 (2012). 紫花苜蓿与醉马草的竞争效应. 草业学报, 21(1), 59–65.]
- Huang X, Li CJ, Nan ZB, Yang S, Chai Q (2010). Effects of *Achnatherum inebrians* infected with *Neotyphodium* endophyte on accompanying species of *stipa capillata* and *Poa sphondylodes*. *Acta Pratacultural Sinica*, 19(5), 87–93. [黄玺, 李春杰, 南志标, 杨松, 柴青 (2010). 醉马草内生真菌对其伴生种硬秆早熟禾和针茅生长的影响. 草业学报, 19(5), 87–93.]
- Huang X, Li XZ, Chai Q, Li CJ (2013). Effects of *Achnatherum inebrians/Neotyphodium* endophyte symbiont on microflora and nutrient of soil. *Pratacultural Science*, 30, 352–356. [黄玺, 李秀璋, 柴青, 李春杰 (2013). 醉马草内生真菌共生体对土壤微生物和养分的影响. 草业科学, 30, 352–356.]
- Jianati, Sahedula HM, Nuerlan (1998). Study of sheep feed by *Achnatherum inebrians*. *Journal of Animal Industry in Xinjiang*, (4), 31. [贾纳提, 萨赫都拉·霍曼, 努尔兰 (1998). 醉马草饲喂试验研究. 新疆畜牧业, (4), 31.]
- Jin GL, Dong LL, An SZ, He L, Liang N, Zhang MN (2014). Interspecific relationship of *Achnatherum inebrians* and communities in the north slope of Tianshan Mountain. *Acta Agrestia Sinica*, 22, 1179–1185. [靳瑰丽, 董莉莉, 安沙舟, 何龙, 梁娜, 张梦妮 (2014). 天山北坡醉马草群落种间关联分析. 草地学报, 22, 1179–1185.]
- Jin WJ (2009). *Diversity of Neotyphodium Endophytes Symbiotic with Achnatherum inebrians*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [金文进 (2009). 醉马草内生真菌多样性的研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Jin WJ, Li CJ, Wang ZF (2015). Research advances on diversity of grass *Epichloë* endophytes. *Acta Pratacultural Sinica*, 24, 168–175. [金文进, 李春杰, 王正凤 (2015). 内生真菌多样性及其意义. 草业学报, 24, 168–175.]
- Johnson LJ, de Bonth ACM, Briggs LR, Caradus JR, Finch SC,

- Fleetwood DJ, Fletcher LR, Hume DE, Johnson RD, Popay AJ, Tapper BA, Simpson WR, Voisey CR, Card SD (2013). The exploitation of epichloae endophytes for agricultural benefit. *Fungal Diversity*, 60, 171–188.
- Keng YL (1959). *Illustration of China Main Plants—Poaceae*. Science Press, Beijing. [耿以礼 (1959). 中国主要植物图说——禾本科. 科学出版社, 北京.]
- Leuchtmann A, Bacon CW, Schardl CL, White JF, Tadych M (2014). Nomenclatural realignment of *Neotyphodium* species with genus *Epichloë*. *Mycologia*, 106, 202–215.
- Li BJ, Zheng XH, Sahedula, Sun SC (1996). An investigation of endophyte-grasses in north-west of China. *Grassland of China*, (2), 29–32. [李保军, 郑晓红, 萨赫都拉, 孙穗长 (1996). 新疆部分禾草的植物内生菌调查. 中国草地, (2), 29–32.]
- Li CJ (2005). *Biological and Ecological Characteristics of Achnatherum inebrians/Neotyphodium Endophyte Symbiont*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [李春杰 (2005). 醉马草-内生真菌共生体生物学与生态学特性的研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Li CJ, Gao JH, Nan ZB (2007). Interactions of *Neotyphodium gansuense*, *Achnatherum inebrians* and plant-pathogenic fungi. *Mycological Research*, 111, 1220–1227.
- Li CJ, Nan ZB (2009). Detection technology of endophytic fungus in hard grass: China, ZL200410025944.0. 2009-07-08. [李春杰, 南志标 (2009). 硬质禾草内生真菌检测技术: 中国, ZL200410025944.0. 2009-07-08.]
- Li CJ, Nan ZB, Li F (2008). Biological and physiological characteristics of *Neotyphodium gansuense* symbiotic with *Achnatherum inebrians*. *Microbiological Research*, 163, 431–440.
- Li CJ, Nan ZB, Liu Y, Volk HP, Dapprich P (2008). Methodology of endophyte detection of drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*). *Edible Fungi of China*, 27, 16–19. [李春杰, 南志标, 刘勇, Volk HP, Dapprich P (2008). 醉马草内生真菌检测方法的研究. 中国食用菌, 27, 16–19.]
- Li CJ, Nan ZB, Volker HP, Dapprich PD, Liu Y (2004). A new *Neotyphodium* species symbiotic with drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*) in China. *Mycotaxon*, 90, 141–147.
- Li CJ, Nan ZB, Zhang CJ, Zhang CY, Zhang YH (2009). Effects of drunken horse grass infected with endophyte on Chinese rabbit. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 11(2), 84–90. [李春杰, 南志标, 张昌吉, 张崇岳, 张燕慧 (2009). 醉马草内生真菌对家兔的影响. 中国农业科技导报, 11(2), 84–90.]
- Li F (2007). *Effects of Endophyte Infection on Drought Resistance to Drunken Horse Grass (Achnatherum inebrians)*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [李飞 (2007). 内生真菌对醉马草抗旱性影响的研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Li H, Sun H, He Z (2015). *Achnatherum inebrians* straw as a potential raw material for pulp and paper production. *Journal of Cleaner Production*, 101, 193–196.
- Li NN, Zhao YF, Xia C, Zhong R, Zhang XX (2016). Effects of thiophanate methyl on seed borne *Epichloë* fungal endophyte of *Achnatherum inebrians*. *Pratacultural Science*, 33, 1306–1314. [李娜娜, 赵玉凤, 夏超, 钟睿, 张兴旭 (2016). 甲基托布津对醉马草种带内生真菌的灭菌活性. 草业科学, 33, 1306–1314.]
- Li NN, Xia C, Zhong R, Ju YW, Nan ZB, Christensen MJ, Zhang XX (2018). Interactive effects of water stress and powdery mildew (*Blumeria graminis*) on the alkaloid production of *Achnatherum inebrians*, infected by *Epichloë*, endophyte. *Science China Life Sciences*, 61, 1–3.
- Li XS, Ren JZ, Feng KM, Lei TS, Ar YD, Zhang XZ, Muhtaer, Shuanghuer (1996). Study on ecological control of *Achnatherum inebrians*. *Acta Prataculturæ Sinica*, 6(2), 14–17. [李学森, 任继生, 冯克明, 雷特生, 阿依丁, 张学洲, 穆合塔尔, 双湖尔 (1996). 醉马草生态控制的研究. 草业学报, 6(2), 14–17.]
- Li XS, Zhang XZ, Gu X, Zheng Y (1998). Relationship of toxic substance in *Achnatherum inebrians* and endophytic fungi. *Grass-feeding Livestock*, (4), 44–47. [李学森, 张学洲, 顾祥, 郑瑛 (1998). 醉马草有毒物质与其内生真菌的关系. 草食家畜, (4), 44–47.]
- Li XZ (2017). *Study on the Evolution and Interactions of Epichloë gansuensis with Host Seed-borne Fungi and Rhizospheric Microorganism*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [李秀璋 (2017). 醉马草内生真菌与宿主种带真菌、根际微生物的互作及其进化研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Liang Y, Wang H, Li C, Nan Z, Li F (2017). Effects of feeding drunken horse grass infected with *Epichloë gansuensis*, endophyte on animal performance, clinical symptoms and physiological parameters in sheep. *BMC Veterinary Research*, 13, 223. DOI: 10.1186/s12917-017-1120-6.
- Matthew AC, Brian AT, Wayne RS, Richard DJ, Wade M, Arvina R, Yonathan L, Pierre-Yves D, Linda JJ, Barry S, Austen RDG, Murray PC (2017). *Epichloë hybrida*, sp. nov., an emerging model system for investigating fungal allopolyploidy. *Mycologia*, 109, 715–729.
- Miles CO, Lane GA, di Menna ME, Garthwaite I, Piper EL, Ball OJP, Latch GCM, Allen JM, Hunt MB, Bush LP, Min FK, Fletcher I, Harris PS (1996). High levels of ergonovine and lysergic acid amide in toxic *Achnatherum inebrians* accompany infection by an *Acremonium*-like endophytic fungus. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 44, 1285–1290.
- Moon CD, Guillaumin JJ, Ravel C, Li C, Craven KD, Schardl CL (2007). New *Neotyphodium* endophyte species from the grass tribes Stipeae and Meliceae. *Mycologia*, 99, 895–905.

- Nan ZB (1996a). Incidence and distribution of endophytic fungi in seeds of some native and introduced grasses in China. *Acta Prataculturae Sinica*, 5(2), 1–8. [南志标 (1996a). 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, 5(2), 1–8.]
- Nan ZB (1996b). Incidence and distribution of endophytic fungi in seedlings and plants of some native and introduced grasses in China. *Acta Prataculturae Sinica*, 5(3), 13–17. [南志标 (1996b). 内生真菌在我国部分国产和引进禾草品种的幼苗及成株中的分布. 草业学报, 5(3), 13–17.]
- Nan ZB (1996c). Effects of *Acremonium* endophyte on the growth of *Hordeum bogdanii*. *Pratacultural Science*, 13, 16–18. [南志标 (1996c). 内生真菌对布顿大麦草生长的影响. 草业科学, 13, 16–18.]
- Nan ZB, Li CJ (2000). *Neotyphodium* in native grasses in China and observations on endophyte/host interaction. In: Paul VH, Dapprich PD eds. *Proceedings of the 4th International Neotyphodium/Grass Interactions Symposium*. Soest, Germany. 41–50.
- Nan ZB, Li CJ (2004). Roles of the grass-*Neotyphodium* association in pastoral agriculture systems. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 605–616. [南志标, 李春杰 (2004). 禾草内生真菌在草地农业系统中的作用. 生态学报, 24, 605–616.]
- Nan ZB, Wang SM, Wang YR, Fu H, Li CJ, Duan TY (2016). Stress tolerance mechanisms of 6 native plant species growing in China's northern grassland and their utilization. *Chinese Science Bulletin*, 61, 239–249. [南志标, 王锁民, 王彦荣, 傅华, 李春杰, 段廷玉 (2016). 我国北方草地6种乡土植物抗逆机理与应用. 科学通报, 61, 239–249.]
- Norton BW, Li XS, Fletcher I (2009a). The grazing preferences of sheep on pastures containing drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*) in Xinjiang Province, China. In: Papachristou TG, Parisi ZM, Salem HB, Morand-Fehr P eds. *Twelfth Seminar of the Sub-Network FAO-CIHEAM on Sheep and Goat Nutrition*. Thessaloniki, Greece. 105–110.
- Norton BW, Li XS, Fletcher I (2009b). The effects of endophyte content on the nutritive value of drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*) fed to sheep in Xinjiang Province, China. In: Papachristou TG, Parisi ZM, Salem HB, Morand-Fehr P eds. *Twelfth Seminar of the Sub-Network FAO-CIHEAM on Sheep and Goat Nutrition*. Thessaloniki, Greece. 147–152.
- Pennell CGL, Rolston MP, van Koten C, Hume DE, Card SD (2017). Reducing bird numbers at New Zealand airports a unique endophyte product. *New Zealand Plant Protection*, 70, 224–234.
- Qian SY, Zhang ZL (1986). Control of *Achnatherum inebrians* by dalapon in grassland. *Gansu Animal and Veterinary Sciences*, (4), 49. [钱顺云, 张正礼 (1986). 茅草枯灭除草原醉马草试验. 甘肃畜牧兽医, (4), 49.]
- Ren JZ (1954). Several common poisonous weeds in the northwestern grasslands. *Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, (2), 56–60. [任继周 (1954). 西北草原上几种常见的毒草. 畜牧与兽医, (2), 56–60.]
- Ren JZ (2013). China's historical shifting between grassland-agriculture and cropland-agriculture. *Agricultural History of China*, 32(1), 3–8. [任继周 (2013). 中国草地农业系统与耕地农业系统的历史嬗替. 中国农史, 32(1), 3–8.]
- Ren JZ, Jia ZZ (1961). Effect of burning on the *Achnatherum inebrians*. *Journal of Gansu Agricultural University*, (2), 1–5. [任继周, 贾宗周 (1961). 焚烧对醉马草的效果. 甘肃农业大学学报, (2), 1–5.]
- Sahedula HM, Nuerlan, Jianate, Ma KR, Zhang JL, Guo XZ, Hali, Wu CY, Li SG, Wan GF, Zhen BL, Wang F, Wu DC, Zhu JY (1996). Drunken horse grass paper and manufacture method: China, ZL95118010.X. 1996-10-30. [萨赫都拉·霍曼, 努尔兰, 加娜特, 马克让, 张江玲, 郭选政, 哈里, 吴沧阳, 李世国, 万国富, 真标林, 王甫, 吴东成, 朱俊义 (1996). 醉马草纸及其制作方法: 中国, ZL95118010.X. 1996-10-30.]
- Saimilakezi T, Jin GL, Zhang Y, Caidengba J, Chui GY, Hubisihaletu (2015). Study on allelopathic effect of *Achnatherum inebrians* on several forage. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 52, 1715–1722. [赛米拉克孜·台外库力, 靳瑰丽, 张勇娟, 才登巴·金保, 崔国盈, 胡毕斯哈勒图 (2015). 醉马草对几种牧草化感作用的研究. 新疆农业科学, 52, 1715–1722.]
- Shi DS, Ma RC, Han XZ, Bibulaai, Daerjia, Jiang QQ (1989). Report on control of *Achnatherum inebrians*. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, (2), 7–12. [石定燧, 马瑞昌, 韩新忠, 比布拉艾, 达尔加, 蒋全勤 (1989). 禾本科醉马草防除试验报告. 新疆农业大学学报, (2), 7–12.]
- Shi ZC (1997). *Important Toxic Plants in Chinese Grasslands*. China Agriculture Press, Beijing. 166–176. [史志诚 (1997). 中国草地重要有毒植物. 中国农业出版社, 北京. 166–176.]
- Shymanovich T, Charlton ND, Musso AM, Scheerer J, Cech NB, Faeth SH, Young CA (2017). Interspecific and intraspecific hybrid *Epichloë* species symbiotic with the North American native grass *Poa alsodes*. *Mycologia*, 109, 459–474.
- Siegel MR, Latch GCM, Johnson MC (1987). Fungal endophytes of grasses. *Annal Review of Phytopathology*, 25, 293–315.
- Sulitanghan (2010). Research on threaten and control of *Achnatherum inebrians*. *Journal of Animal Industry in Xinjiang*, (4), 56. [苏里唐汗 (2010). 关于草地醉马草的危害及防除办法的探讨. 新疆畜牧业, (4), 56.]
- Sun YD, Zhang XX, Gu LJ, Li XZ, Wang P, Li CJ (2015).

- Antifungal activity of the crude extraction of endophyte-infected and endophyte-free drunken horse grass. *Pratacultural Science*, 32, 508–514. [孙一丹, 张兴旭, 古丽君, 李秀璋, 王萍, 李春杰 (2015). 醉马草-内生真菌共生体中生物碱的抑菌活性. *草业科学*, 32, 508–514.]
- Wan ZW (2017). *Effects of Temperature, Illumination and pH Factor on Growth and Contents of Ergot Alkaloids of Epichloë Endophyte Symbiotic Achnatherum inebrians*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [王志文 (2017). 温度、光照和pH对醉马草内生真菌共生体生长及麦角生物碱含量的影响. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Wan ZW, Fen JR, Wang P, Li CJ (2016a). Ergot alkaloids content of symbiont of *Epichloë gansuensis*-*Achnatherum inebrians* under different Mn, Zn and Fe condition. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 36, 1427–1434. [王志文, 冯疆蓉, 王萍, 李春杰 (2016a). Mn、Zn和Fe对醉马草内生真菌共生体麦角酰胺和麦角新碱含量的影响. *西北植物学报*, 36, 1427–1434.]
- Wan ZW, Wang P, Zhang XX, Li CJ (2016b). Effects of manganese and SA on germination of *Achnatherum inebrians* seed containing or free of endophyte. *Acta Agrestia Sinica*, 24, 107–113. [王志文, 王萍, 张兴旭, 李春杰 (2016b). 锰、水杨酸与内生真菌互作对醉马草种子萌发的影响. *草地学报*, 24, 107–113.]
- Wang CS, Gao ZK, Xu WY (2007). The investigation of drunken horse grass in Xianqian town, Gaize County. *Journal of Tibet Science and Technology*, (3), 31–33. [王缠石, 高志楷, 徐文勇 (2007). 改则县先遣乡醉马草调研报告. *西藏科技*, (3), 31–33.]
- Wang JF, Nan ZB, Christensen MJ, Li CJ (2018a). Glucose-6-phosphate dehydrogenase plays a vital role in *Achnatherum inebrians* plants host to *Epichloë gansuensis* by improving growth under nitrogen deficiency. *Plant and Soil*, 430, 37–48.
- Wang JF, Nan ZB, Christensen MJ, Zhang XX, Tian P, Zhang ZX, Niu XL, Gao P, Chen TX, Ma LX (2018b). Effect of *Epichloë gansuensis* endophyte on the nitrogen metabolism, nitrogen use efficiency, and stoichiometry of *Achnatherum inebrians* under nitrogen limitation. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66, 4022–4031.
- Wang K, Dang XP (1991). Poisoning test of *Achnatherum inebrians* on sheep. *Chinese Journal of Veterinary Science and Technology*, 21(7), 32–33. [王凯, 党晓鹏 (1991). 醉马草对羊的毒性试验. *中国兽医科技*, 21(7), 32–33.]
- Wang L, Liao F, Huang GM, Liu YT, Luo JF, Zhou Q (2011). Double-colored real-time fluorescence PCR method for detection of *Neotyphodium gansuense* from drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*). *Journal of Agricultural Biotechnology*, 19, 973–980. [汪琳, 廖芳, 黄国明, 刘跃庭, 罗加凤, 周琦 (2011). 双色荧光PCR检测醉马草内生真菌(*Neotyphodium gansuense*). *农业生物技术学报*, 19, 973–980.]
- Wang P (2015). *Effects of Microelement and Exogenous Hormone on Growth and Ergot Alkaloid Content Achnatherum inebrians-Epichloë gansuensis Symbiont*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [王萍 (2015). 微量元素和外源激素对醉马草内生真菌共生体生长及麦角生物碱含量的影响. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Wang P, Zhang XX, Zhao XJ, Li CJ (2014). Effects of ethphon and salicylic acid on growth and ergot alkaloids concentrations of *Achnatherum inebrians* seedlings. *Pratacultural Science*, 31, 2113–2118. [王萍, 张兴旭, 赵晓静, 李春杰 (2014). 乙烯利及水杨酸对醉马草幼苗生长及生物碱含量的影响. *草业科学*, 31, 2113–2118.]
- Welty RE, Milbrath GM, Faulkenberry D, Azevedo MD, Meek L, Hall K (1986). Endophyte detection in tall fescue seed by staining and ELISA. *Seed Science and Technology*, 14, 105–116.
- White JF, Morgan-Jones G, Morrow AC (1993). Taxonomy, life cycle, reproduction and detection of *Acremonium* endophytes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 44, 13–37.
- Xia C, Christensen MJ, Zhang XX, Nan ZB (2018). Effect of *Epichloë gansuensis* endophyte and transgenerational effects on the water use efficiency, nutrient and biomass accumulation of *Achnatherum inebrians* under soil water deficit. *Plant and Soil*, 424, 555–571.
- Xia C, Li N, Zhang XX, Feng Y, Christensen MJ, Nan ZB (2016). An *Epichloë* endophyte improves photosynthetic ability and dry matter production of its host *Achnatherum inebrians*, infected by *Blumeria graminis*, under various soil water conditions. *Fungal Ecology*, 22, 26–34.
- Xia C, Zhang XX, Christensen MJ, Nan ZB, Li CJ (2015). *Epichloë* endophyte affects the ability of powdery mildew (*Blumeria graminis*) to colonise drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*). *Fungal Ecology*, 16, 26–33.
- Xia C, Zhong R, Zhang XX, Nan ZB (2015). Allelopathic effects of volatile compounds from endophyte-free and infected *Achnatherum inebrians* on *Lolium perenne*. *Pratacultural Science*, 32, 658–666. [夏超, 钟睿, 张兴旭, 南志标 (2015). 醉马草挥发油对多年生黑麦草种子萌发及幼苗生理变化的影响. *草业科学*, 32, 658–666.]
- Xinjiang August 1st Agricultural College (1979). *Identification Key of Plants in Xinjiang*. Vol. 1. Xinjiang People's Publishing House, Ürümqi. 253. [新疆八一农学院 (1979). 新疆植物检索表(第一册). 新疆人民出版社, 乌鲁木齐. 253.]
- Yan SL, Ba H, Haji AA (2004). Studies on the toxic constituent of *Achnatherum inebrians*. *Natural Products Research and Development*, 16, 395–398. [颜世利, 巴杭, 阿吉艾克拜尔 (2004). 新疆醉马草化学成分的研究. *天然产物研究与开发*, 16, 395–398.]

- Yang HL, Song YB, Sun ZJ, Jin GL, An SZ, Shi ZM, Ayiguli A (2015). Effects of different reseeding patterns on population characteristics of *Achnatherum inebrians* and diversity of grassland community. *Guizhou Agricultural Sciences*, 43(10), 67–71. [杨合龙, 宋跃斌, 孙宗玖, 靳瑰丽, 安沙舟, 石智明, 阿义古力·艾斯达吾列提 (2015). 牧草不同补播方式对醉马草种群特征及其草地群落多样性的影响. 贵州农业科学, 43(10), 67–71.]
- Yang S, Huang X, Chai Q, Li CJ, Nan ZB (2010). Allelopathic effects of endophytic fungi of *Achnatherum inebrians* Keng on the seed and seedling of three turf grasses. *Acta Agrestia Sinica*, 18, 78–83. [杨松, 黄玺, 柴青, 李春杰, 南志标 (2010). 醉马草内生真菌对3种草坪草种子与种苗的化感效应. 草地学报, 18, 78–83.]
- Yao HC, Li XZ, Yang DQ, Duoqi DZ (2007). The investigation on the hazard of drunken horse grass in Gaize County. *Journal of Tibet Science and Technology*, (2), 29–31. [姚海潮, 李晓忠, 杨德全, 多吉顿珠 (2007). 改则县醉马草危害情况调研报告. 西藏科技, (2), 29–31.]
- Yao X (2015). *The Ecological Regulating Effect of Achnatherum inebrians-Epichloë gansuensis Symbiont on Biodiversity and Diseases*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [姚祥 (2015). 醉马草内生真菌共生体对草地生物多样性和病害的生态调控作用. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Yao X, Christensen MJ, Bao G, Zhang C, Li X, Li C, Nan Z (2015). A toxic endophyte-infected grass helps reverse degradation and loss of biodiversity of over-grazed grasslands in northwest China. *Scientific Reports*, 5, 18527. DOI: 10.1038/srep18527.
- Yao X, Fan Y, Chai Q, Johnson RD, Nan ZB, Li CJ (2016). Modification of susceptible and toxic herbs on grassland disease. *Scientific Reports*, 7, 30635. DOI: 10.1038/srep30635.
- Zhang XX (2008). *Effects of Endophyte Infection on Pest Resistance to Drunken Horse Grass*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [张兴旭 (2008). 内生真菌对醉马草抗虫性的影响研究. 硕士学位论文. 兰州大学, 兰州.]
- Zhang XX (2012). *Response of Achnatherum inebrians/Neotyphodium gansuense Symbiont to Stress and Secondary Metabolites Activities*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [张兴旭 (2012). 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. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Zhang XX, Fan XM, Li CJ, Nan ZB (2010a). Effects of cadmium stress on seed germination, seedling growth and antioxidative enzymes in *Achnatherum inebrians* plants infected with a *Neotyphodium* endophyte. *Plant Growth Regulation*, 60, 91–97.
- Zhang XX, Li CJ, Nan ZB (2010b). Effects of cadmium stress on growth and anti-oxidative systems in *Achnatherum inebrians* symbiotic with *Neotyphodium gansuense*. *Journal of Hazardous Materials*, 175, 703–709.
- Zhang XX, Li CJ, Nan ZB (2011). Effects of cutting frequency and height on alkaloid production in endophyte-infected drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*). *Science China: Life Science*, 41, 422–426. [张兴旭, 李春杰, 南志标 (2011). 刈割高度和频度对醉马草(*Achnatherum inebrians*)内生真菌共生体麦角生物碱的影响. 中国科学: 生命科学, 41, 422–426.]
- Zhang XX, Li CJ, Nan ZB (2011). Effects of salt and drought stress on alkaloid production in endophyte-infected drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*). *Biochemical Systematics and Ecology*, 39, 471–476.
- Zhang XX, Li CJ, Nan ZB, Matthew C (2012). *Neotyphodium* endophyte increases *Achnatherum inebrians* (drunken horse grass) resistance to herbivores and seed predators. *Weed Research*, 52, 70–78.
- Zhang XX, Nan ZB, Li CJ, Gao K (2014a). Cytotoxic effect of ergot alkaloids in *Achnatherum inebrians* infected by the *Neotyphodium gansuense* endophyte. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, 62, 7419–7422.
- Zhang XX, Wu YP, Nan ZB (2014b). Antifungal activity of petroleum ether extracts from *Achnatherum inebrians* infected with *Neotyphodium gansuense*. *Science China: Life Sciences*, 57, 1234–1235.
- Zhang YJ, Zhu ZQ (1984). Studies on the chemical compositions of *Achnatherum inebrians*. *Chemical Journal of Chinese Universities*, 3(S1), 150–152. [张友杰, 朱子清 (1984). 醉马草化学成分的研究. 高等学校化学学报, 3(S1), 150–152.]
- Zhao XJ (2015). *Studies on Detecting Methods and Microstructure of Epichloë endophytes of Grasses*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [赵晓静 (2015). 禾草内生真菌显微结构及其检测方法的研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Zhong R, Xia C, Ju YW, Li NN, Zhang XX, Nan ZB, Christensen MJ (2018). Effects of *Epichloë gansuensis* on root-associated fungal communities of *Achnatherum inebrians* under different growth conditions. *Fungal Ecology*, 31, 29–36.

责任编辑: 高玉葆 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0001