内生真菌对羽茅抗病性的影响

牛毅 高远 李隔萍 任安芝* 高玉葆

南开大学生命科学学院, 天津 300071

摘要 为探讨不同种类内生真菌对宿主植物羽茅(*Achnatherum sibiricum*)抗病性的影响, 以感染不同内生真菌的天然禾草羽茅为实验材料, 进行了体外纯培养的内生真菌、感染内生真菌的离体叶片和在体叶片对3种植物病原真菌的抑菌实验。结果表明: 体外纯培养条件下, 分离自羽茅的内生真菌*Neotyphodium sibiricum*、*Neotyphodium gansuensis*和*Epichloë gansuensis*对新月弯孢霉(*Curvularia lunata*)、根腐离蠕孢(*Bipolaris sorokiniana*)和枝孢霉(*Cladosporium* sp.)等3种病原真菌都具有抑制作用, 其中*N. sibiricum*的抑制作用最强, 对新月弯孢霉、根腐离蠕孢和枝孢霉的抑菌率分别为47.8%、40.1%、39.4%; 内生真菌培养滤液也可以有效抑制这3种病原真菌的孢子萌发, 其中*N. gansuensis*的抑制作用最强, 新月弯孢、根腐离蠕孢和枝孢霉的孢子萌发率分别为9.8%、8.7%、8.5%。对于离体叶片, *N. sibiricum*和*N. gansuensis*感染可以有效降低叶片受3种病原真菌侵染后的病斑数和孢子浓度, 其中*N. sibiricum*对根腐离蠕孢的抑制作用显著高于*N. gansuensis*, 而*E. gansuensis*只降低新月弯孢和枝孢霉侵染的病斑数以及枝孢霉侵染的孢子浓度。在体条件下, 内生真菌均可以显著降低病原真菌侵染羽茅后的病斑数、病斑长度和孢子浓度, 其中*E. gansuensis*的抑菌作用趋于最弱, 而*N. sibiricum*的抑菌作用趋于最强。

关键词 病原真菌; 内生真菌; 羽茅; 抗病性

引用格式: 牛毅, 高远, 李隔萍, 任安芝, 高玉葆 (2016). 内生真菌对羽茅抗病性的影响. 植物生态学报, 40, 925–932. doi: 10.17521/cjpe.2015.0417

Effect of different species of endophytes on fungal disease resistance of *Achnatherum sibiricum*

NIU Yi, GAO Yuan, LI Ge-Ping, REN An-Zhi*, and GAO Yu-Bao

College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China

Abstract

Aims *Achnatherum sibiricum*, a native grass species, is widely distributed in the steppe of Nei Mongol, China. In this study, three endophytic fungi, i.e., *Neotyphodium sibiricum*, *N. gansuensis* and *Epichloë gansuensis*, were isolated from *A. sibiricum* and examined the effect of the endophytes on the resistance of *A. sibiricum* to fungal disease.

Methods Three fungi: *Curvularia lunata*, *Bipolaris sorokiniana* and *Cladosporium* sp. were chosen as the target pathogens. Three experiments were carried out to evaluate the effects of endophytic inoculation of *A. sibiricum* on its pathogen resistance: 1) endophyte *in vitro*, 2) inoculated detached leaves and 3) intact plants. They were infected with the three pathogens above mentioned, separately. Seven days later, inhibition rates, the number of lesions, lesion length and concentration of spores were measured.

Important findings The results showed that all endophytes significantly reduced the growth of pathogens fungi *in vitro*, and *N. sibiricum* had the strongest effect: its bacteriostasis rate to *Curvularia lunata*, *B. sorokiniana* and *Cladosporium* sp. were 47.8%, 40.1% and 39.4%, respectively. Culture filtration of three endophytes also effectively reduced pathogen spore germination, in which *N. gansuensis* showed the strongest impact. The germination rates of *Curvularia lunata*, *B. sorokiniana* and *Cladosporium* sp. were only 9.8%, 8.7% and 8.5%, respectively. *Neotyphodium sibiricum* and *N. gansuensis* could reduce lesion number and spore concentration of detached host leaves after the pathogens inoculation. *Epichloë gansuensis* reduced lesion number of detached leaves after inoculation with *Curvularia lunata* and *Cladosporium* sp., and decreased spore concentration of the pathogens fungi of *Cladosporium* sp. In the intact leaves, three endophytes reduced lesion number, lesion length and spore concentration as well after inoculation of the pathogens with those infected with *N. sibiricum* showing the strongest resistance, while with *Epichloë gansuensis*, the weakest resistance.

收稿日期Received: 2015-11-22 接受日期Accepted: 2016-04-22

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: renanzhi@nankai.edu.cn)

Key words fungal pathogen; endophyte; *Achnatherum sibiricum*; pathogens-fungi resistance

Citation: Niu Y, Gao Y, Li GP, Ren AZ, Gao YB (2016). Effect of different species of endophytes on fungal disease resistance of *Achnatherum sibiricum*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 925–932. doi: 10.17521/cjpe.2015.0417

内生真菌是指存在于健康植物的茎叶中, 并不引起明显病害症状的一类真菌(Carroll, 1988)。内生真菌能提高宿主植物对病虫害的抗性(Christensen, 1996; Fletcher, 1999; Cassandra & Thomas, 2015), 并对某些食草动物也会产生毒性(Fletcher, 1999)。如Siegel和Latch (1991)发现从苇状羊茅(*Festuca arundinacea*)中分离的内生真菌*Phialophora*-like sp.在体外培养条件下可以抑制多种禾草病原真菌; Niones和Takemoto (2014)发现分离自*Festuca pulchella*的内生真菌*Epichloë* 437对根腐离蠕孢(*Bipolaris sorokiniana*)等6种病原真菌的生长产生抑制作用。进一步研究发现, 内生真菌-禾草共生体对病原真菌的抵抗能力不仅与内生真菌有关, 而且与宿主植物密切相关, 如Perez等(2013)发现感染内生真菌可减少*Claviceps purpurea*引起的黑麦草(*Lolium perenne*)染病叶片; 但是Burpee和Bouton (1993)发现内生真菌并没有提高高羊茅(*Festuca elata*)对*Rhizoctonia solani*的抵抗性; Krauss等(2007)则发现感染了内生真菌的黑麦草反而更容易受到*Claviceps purpurea*的侵染。

内生真菌不仅存在于人工禾草中, 在天然禾草中也广泛分布, 目前已知与天然禾草共生的*Epichloë*属内生真菌共有43种(Leuchtmann *et al.*, 2014)。一种禾草宿主可感染多种内生真菌, 如Sullivan和Faeth (2004)发现在亚利桑那的羊茅(*Festuca ovina*)自然种群中至少感染有2种内生真菌——*Neotyphodium tembladerae*和*Neotyphodium huerfanum*; Iannone等(2012)发现不同地理种群的雀麦(*Bromus japonicus*)中也感染有2种内生真菌——*Neotyphodium pampeanum*和*Neotyphodium tembladerae*; Leuchtmann和Oberhofer (2013)甚至在三柄麦(*Hordelymus europaeus*)中发现有6种内生真菌。不同禾草-内生真菌共生体的抗病性不同, 那么对于同种禾草而言, 其抗病能力是否因内生真菌种类的不同而不同呢?

羽茅(*Achnatherum sibiricum*)是禾本科芨芨草属的一种多年生草本植物, 多见于我国东北、华北和黄土高原, 内蒙古的各类草场中也较为常见。本

文以羽茅-内生真菌共生体为研究对象, 比较天然染菌和不染菌羽茅在离体和在体条件下对新月弯孢霉(*Curvularia lunata*)、根腐离蠕孢(*Bipolaris sorokiniana*)和枝孢霉(*Cladosporium* sp.)的抑制作用, 探讨内生真菌感染是否能够提高宿主植物对病原真菌的抗性? 以及不同种类内生真菌对宿主羽茅抗病性的影响是否存在差异?

1 材料和方法

1.1 实验材料

植物材料: 羽茅种子采自中国农业科学院呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站(119.67° E, 49.10° N)。在种子采集时, 采集间隔至少为5 m。将获得的种子带回实验室, 自然风干1个月后储存在4 °C冰箱。苯胺蓝染色法鉴定的结果表明, 所采种子的染菌率为100%。参考李夏等(2010)的方法, 将羽茅种子放入烘箱, 在60 °C下烘一个月得到不染菌(E-)的羽茅种子。

内生真菌: 将羽茅种子在50%的H₂SO₄中浸泡20 min, 用无菌水洗净后再放入3%的NaClO溶液中浸泡20 min, 然后用无菌水洗净。将表面灭菌后的羽茅种子放到PDA培养基上。待白色菌丝从种子表面或边缘长出时, 挑取菌丝进行3次单孢纯化以获得单孢菌落。通过形态学和分子系统发育分析相结合的方法, 将分离到的内生真菌分为2种3个形态型: *Neotyphodium sibiricum* (Ns)、*Neotyphodium gansuensis* (Ng)和*Epichloë gansuensis* (Eg, 为*N. gansuensis*的有性型)。

病原真菌: 根腐离蠕孢和新月弯孢由兰州大学草地农业科技学院提供; 枝孢霉由华南农业大学资源环境学院植物病理系提供。

1.2 实验方法

1.2.1 内生真菌的抑菌实验

内生真菌活菌对病原真菌的抑制: 参考刘晓光等(1999)的方法进行, 以计算抑菌率。

抑菌率(%) = (对照半径 - 对峙培养病原菌半径) / 对照半径

内生真菌培养滤液抑制病原真菌孢子萌发实

验: 参考张广民等(1995)的方法制备内生真菌培养滤液, 之后在无菌条件下将病原真菌接到平板PDA上培养7天, 制备成病原真菌孢子悬液, 并用血球计数板测量孢子浓度, 测5次, 取平均值, 测得根腐离蠕孢、枝孢霉、新月弯孢孢子浓度分别为 125×10^5 、 35×10^5 、 105×10^5 No.·mL⁻¹。参考谢凤行等(2008)的方法, 在清洁无菌的双凹载玻片的凹陷穴中, 滴加200 μ L的内生真菌培养滤液, 晾干后再加入150 μ L病原真菌孢子悬液, 以添加无菌水的为对照, 培养10 h后检查病原真菌孢子萌发率, 5组重复。

1.2.2 离体叶片的抗菌侵染实验

离体叶片的接种和病害的测定参考Nan和Li (2000)的方法, 在离羽茅叶尖1.5 cm处剪取羽茅叶片8 cm, 将其固定在培养皿中, 喷洒病原真菌孢子悬液, 然后每天喷洒无菌水保持湿润, 在接种24 h后每天进行病斑数和病斑长度的测量。连续观测7天后, 剪取1.5 cm叶片, 放入2 mL离心管中, 加入1 mL无菌水后在漩涡振荡器上振荡3 min, 用血球计数板测量病原真菌孢子浓度。

1.2.3 在体植株的抗菌侵染实验

活体植株的接种和病害的测定参考Nan和Li (2000)的方法, 喷洒完病原真菌孢子悬液后立即用黑色塑料袋将盆罩住, 使之在湿润状态下36 h后把塑料袋取下。7天后, 在每个花盆中随机剪取5片叶片, 测定病斑数和病斑长度。测定完成后, 进行孢子浓度的测定。

1.3 数据处理

采用Microsoft Excel和SPSS 13.0软件对内生真菌抑菌率实验、抑制病原真菌孢子萌发实验、离体实验以及在体实验进行双因素方差分析。

2 结果和分析

2.1 内生真菌的抑菌实验

对峙实验结果表明, 3种内生真菌对3种病原真菌均有抑制作用, 而且抑制程度有差异, 内生真菌Ns对新月弯孢(47.8%)、根腐离蠕孢(40.1%)和枝孢霉(39.4%)的抑菌率显著高于Eg (31.7%、26.1%、28.8%)和Ng (10.1%、27.1%、19.8%); Eg对新月弯孢和枝孢霉的抑制作用强于Ng, 但是对于根腐离蠕孢的抑制作用与Ng无显著差异(表1; 图1)。

内生真菌培养滤液对病原真菌的孢子萌发率有显著影响(表1; 图2), 与对照相比, 内生真菌培养滤

表1 不同内生真菌对3种病原真菌抗性的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA for pathogens fungi resistance of different morphotypes of endophytes

	抑菌率		平均孢子萌发率	
	Inhibition rate (%)		Average spore germination rate (%)	
	F	p	F	p
E	131.323	0.000	643.791	0.000
P	0.837	0.441	12.453	0.000
E × P	14.210	0.010	5.788	0.000

E, 内生真菌感染状态; P, 不同病原真菌。

E, endophyte infection status; P, different pathogens fungi.

图1 不同内生真菌对3种病原真菌的平均抑菌率(平均值±标准误差)。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。Eg, *Epichloë gansuensis*; Ng, *Neotyphodium gansuensis*; Ns, *Neotyphodium sibiricum*。

Fig. 1 Mean inhibition rate of different morphotypes of endophytes on three species of pathogens fungi (mean $\pm$ SE). Different small letters indicate significant difference ($p < 0.05$). Eg, *Epichloë gansuensis*; Ng, *Neotyphodium gansuensis*; Ns, *Neotyphodium sibiricum*.

图2 不同内生真菌培养滤液对病原真菌孢子萌发率的影响(平均值±标准误差)。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。CK, 对照; Eg, *Epichloë gansuensis*; Ng, *Neotyphodium gansuensis*; Ns, *Neotyphodium sibiricum*。

Fig. 2 Effect of culture filtrate on germination rate of the pathogenic fungi spores (mean $\pm$ SE). CK, control; Eg, *Epichloë gansuensis*; Ng, *Neotyphodium gansuensis*; Ns, *Neotyphodium sibiricum*. Different small letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

图3 *Neotyphodium gansuensis*培养滤液对根腐离蠕孢孢子萌发的影响。左图中根腐离蠕孢孢子的萌发受到了抑制, 发芽率低。
Fig. 3 Influence of culture filtrate of *Neotyphodium gansuensis* on spore germination of *Bipolaris sorokiniana*. *Bipolaris sorokiniana* spore germination is inhibited in the left picture, germination rate is low.

表2 感染不同内生真菌的活体植株对3种病原真菌抗性的双因素方差分析
Table 2 Two-way ANOVA for three resistances of pathogenic fungi of intact plants infected different endophyte

	离体实验 Detached experiment						在体实验 Intact experiment					
	病斑数 Mean number of lesions		病斑长度 Mean length of lesions		孢子浓度 Spore concentration of pathogens fungi		病斑数 Mean number of lesions		病斑长度 Mean length of lesions		孢子浓度 Spore concentration of pathogens fungi	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
E	8.94	0.000	6.65	0.001	107.20	0.000	11.25	0.000	5.14	0.011	17.90	0.000
P	109.50	0.000	485.30	0.000	677.50	0.000	20.90	0.000	37.57	0.000	66.43	0.000
E × P	3.21	0.010	4.05	0.002	17.32	0.000	9.25	0.000	14.70	0.000	4.28	0.000

E, 内生真菌感染状态; P, 不同病原真菌。
E, endophyte infection status; P, different pathogens fungi.

液显著降低病原真菌孢子萌发率, 其中, Ng对3种病原真菌孢子萌发的抑制作用均最强, Eg对病原真菌孢子萌发的抑制作用最弱, Ns的抑制作用居中; 同时, 内生真菌培养滤液处理过的病原真菌孢子即使萌发, 其上长出的菌丝长度也显著低于添加无菌水的对照(图3)。

2.2 离体叶片的抗菌实验

不论感染内生真菌与否, 3种病原真菌在接种7天后均能在离体叶片上形成明显可见的病斑。内生真菌感染显著降低了宿主叶片的病斑数(表2; 图4), 表现在接种3种病原真菌后, E- (未接种内生真菌)叶片的病斑数均显著高于感染内生真菌的叶片(除感染Eg的叶片在接种根腐离蠕孢后的病斑数与E叶片无显著差异外); 就2种内生真菌而言, 感染Eg的叶片在接种根腐离蠕孢和新月弯孢后其病斑数显著高于Ns和Ng, 感染Ng的叶片在接种根腐离蠕孢后其病斑数显著高于感染Ns的叶片, 感染Ns的叶片在接种3种病原真菌时其病斑数显著低于Eg和Ns。

内生真菌感染显著降低了宿主叶片的病原孢子浓度(表2; 图4), 经显微镜检测, E叶片的病原孢子

浓度显著高于感染Ns和Ng的叶片, 与感染Eg的叶片孢子浓度在受到新月弯孢和根腐离蠕孢侵染时没有显著差异; 就2种内生真菌而言, 感染Eg的叶片在接种根腐离蠕孢和新月弯孢后的病原孢子浓度显著高于感染Ns和Ng的叶片, 而枝孢霉感染后孢子浓度在不同种类内生真菌之间无显著差异。

在接种枝孢霉后, 内生真菌感染均显著降低了宿主叶片的病斑长度(表2; 图4), 而在接种新月弯孢和根腐离蠕孢后, 内生真菌感染未降低宿主叶片的病斑长度。就2种内生真菌而言, 叶片病斑长度在不同种类内生真菌之间无显著差异。

2.3 在体植株的抗菌侵染实验

内生真菌与病原真菌的交互作用对宿主羽茅的抗病性有显著影响(表2), 接种3种病原真菌7天后, 在所侵染Ns、Ng、Eg和E-的植株中, 除了Eg在受到根腐离蠕孢侵染后孢子浓度与E-没有显著性差异之外, E-植株的病斑数、病斑长度和孢子浓度均显著高于感染内生真菌的植株(图5)。就2种内生真菌而言, 感染Eg的叶片在接种3种病原真菌后其病斑数均相对较高, 感染Ng的叶片在接种新月弯孢和枝孢霉后

图4 感染不同内生真菌的羽茅离体叶片受病原真菌侵染后的病斑数、病斑长度以及病原真菌的孢子浓度(平均值 $\pm$ 标准误差)。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。CK, 对照; Eg, *Epichloë gansuensis*; Ng, *Neotyphodium gansuensis*; Ns, *Neotyphodium sibiricum*。

Fig. 4 Mean number and length of lesions and spore concentration on detached leaves of *Achnatherum sibiricum* after inoculation with pathogens-fungi (mean $\pm$ SE). Different small letters indicate significant difference ($p < 0.05$). CK, control; Eg, *Epichloë gansuensis*; Ng, *Neotyphodium gansuensis*; Ns, *Neotyphodium sibiricum*.

其病斑数均显著高于感染Ns的叶片, 感染Ns的叶片除接种根腐离蠕孢外, 其病斑数均最低。

内生真菌感染显著降低了宿主叶片的病原孢子浓度(表2; 图5), 经显微镜检测, E-叶片的病原孢子浓度显著高于感染Ns和Ng的叶片, 与感染Eg的叶片孢子无显著性差异; 就2种内生真菌而言, 除感染Eg的叶片在接种根腐离蠕孢后的病原孢子浓度显著高于感染Ns和Ng的叶片外, 叶片病原孢子

图5 感染不同内生真菌的羽茅在体叶片受病原真菌侵染后的病斑数、病斑长度以及病原真菌的孢子浓度(平均值 $\pm$ 标准误差)。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。CK, 对照; Eg, *Epichloë gansuensis*; Ng, *Neotyphodium gansuensis*; Ns, *Neotyphodium sibiricum*。

Fig. 5 Mean number and length of lesions and spore concentration on intact leaves of *A. sibiricum* after inoculation with pathogens-fungi (mean $\pm$ SE). Different small letters indicate significant difference ($p < 0.05$). CK, control; Eg, *Epichloë gansuensis*; Ng, *Neotyphodium gansuensis*; Ns, *Neotyphodium sibiricum*.

浓度在不同种类内生真菌之间无显著差异。

在接种3种病原真菌后, 内生真菌感染均显著降低了宿主叶片的病斑长度(表2; 图5), 就2种内生真菌而言, 除感染Ng的叶片在接种新月弯孢后的病斑长度显著高于感染Ns和Eg的叶片外, 叶片病斑长度在不同种类内生真菌之间无显著差异。

3 讨论

关于内生真菌感染对宿主植物抗病性的影响,已有的报道多集中在以人工禾草如高羊茅和黑麦草为材料的研究上,而以天然禾草为实验材料的研究中,已有研究表明*Neotyphodium*属内生真菌可以提高亚利桑那羊茅对*Laetisaria fuciformis* (Bonos *et al.*, 2005)和*Fusarium oxysporum* (Reddy & Faeth, 2010)的抗性; Xia等(2015)发现*Epichloë gansuensis*可以显著提高醉马草(*Achnatherum inebrians*)对*Blumeria graminis*的抗性; Vignale等(2013)发现*Epichloë*属内生真菌可以提高野生禾草*Bromus au-leticus*对*Ustilago bullata*的抗性; 本实验室的前期研究中也发现感染*Epichloë bromicola*的羊草与不感染对照相比具有更强的抗病能力(王欣禹等, 2014)。然而, Wali等(2006)在对*Festuca elatior*的研究中却发现*Neotyphodium*属内生真菌会降低宿主植物对*Typhula ishikariensis*的抗性。我们的研究显示: 在对峙实验和病原真菌孢子萌发实验中, 2种内生真菌均显著降低了病原真菌的生长速度和孢子萌发率; 在以离体叶片为材料的研究中, 除了Eg对根腐离蠕孢没有抑制作用之外, 3种内生真菌感染不同程度地增强了宿主对3种病原真菌的抑制作用; 在体植株的抗菌侵染实验结果表明, 2种内生真菌对3种病原真菌均有抗性, 在受到病原真菌侵染7天后, 感染内生真菌的植株病斑数、病斑长度和孢子浓度均显著低于未感染内生真菌的植株。

本研究发现, 内生真菌对病原真菌的抑制作用随内生真菌种类的不同而不同。对峙实验中, *N. sibiricum*的抑菌率要高于*N. gansuensis*和*E. gansuensis*, 在病原真菌孢子萌发的实验中, *N. gansuensis*对病原真菌孢子萌发的抑制作用最好, 而*E. gansuensis*对病原真菌孢子萌发的抑制作用最差。关于内生真菌对病原真菌的抑菌机制, 主要包括竞争作用和产生抑菌活性物质(谢凤行等, 2008)。竞争作用主要是对养分和生存空间的争夺, 这在生长速度较快的真菌中体现较为明显, 本实验中所使用的3株内生真菌生长速度均较病原真菌慢, 而且生长速度最慢的*N. sibiricum*却有着最高的抑菌率, 生长速度最快的*E. gansuensis*的抑菌率却是最低的, 因此竞争可能不是引起抗菌能力差异的主要机制, 在病原真菌孢子萌发实验中, *E. gansuensis*抑菌病原真菌孢子

萌发的效果也是最差的, 所以我们推测, 产生的代谢物不同可能是引起3种内生真菌抑菌能力差异的主要原因。至于是哪些代谢物出现差异还需进一步的研究。

本研究发现, 内生真菌对宿主植物抗病性的有益影响也随内生真菌种类的不同而不同。总体看来, *E. gansuensis*对宿主植物抗病能力的提升最小, 而*N. sibiricum*对宿主植物抗病能力的提升最大。造成这种差异的原因可能与*E. gansuensis*和*N. sibiricum*的传播方式有关, 关于内生真菌的传播方式是否会影响到禾草-内生真菌共生体的相互作用, 目前的报道主要是研究不同传播方式的内生真菌对不同宿主植物的影响, 而关于不同传播方式内生真菌对同种禾草影响的研究极少 (Brem & Leuchtman, 2001)。由于完全垂直传播的内生真菌只能通过宿主的种子或营养传播, 因此人们推测营垂直传播的*Neotyphodium*属内生真菌更倾向于降低对宿主的不利或给宿主带来有利影响(Ewald, 1987, 1994); 营混合传播的*Epichloë*属内生真菌可以通过产生子座而得以传播, 对宿主植物的依赖性小, 因此人们推测其对宿主植物的有益影响可能较小(Clay & Schardl, 2002; Cheplick & Faeth, 2009)。进一步对感染内生真菌的天然禾草生物碱含量测定中也发现, *Neotyphodium*属内生真菌有的只产生波胺, 有的产生波胺和黑麦草碱, 而*Epichloë*属内生真菌有的只产生波胺, 有的不产生生物碱(Leuchtman *et al.*, 2000)。本研究中营混合传播的*E. gansuensis*对宿主植物抗病能力的有益影响显著低于营垂直传播的*N. sibiricum*, 这一结果为上述预测提供了初步的实验证据。

本研究主要通过体外、离体和活体实验揭示了羽茅中常见的3种内生真菌抗病能力的差异, 在未来的研究中, 一项重要的工作是通过比较不同种类内生真菌所产生的代谢物质的差异, 以阐明不同内生真菌抗病性以及其它抗逆性差异的原因, 这将不仅有助于我们更好地了解内生真菌与宿主禾草之间的相互关系, 而且也将对农牧业的发展带来十分积极的影响。

基金项目 国家自然科学基金(31270463和31570-433)和教育部博士点基金项目(20130031110023)。

致谢 感谢呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站提供支持。

参考文献

- Bonos SA, Wilson MM, Meyer WA, Funk CR (2005). Suppression of red thread in fine fescues through endophyte-mediated resistance. *Applied Turfgrass Science*, doi:10.1094/ATS-2005-0725-01-RS.
- Brem D, Leuchtman A (2001). *Epichloë*grass endophytes increase herbivore resistance in the woodland grass *Brachypodium sylvaticum*. *Oecologia*, 126, 522–530.
- Burpee LL, Bouton JH (1993). Effect of eradication of the endophyte *Acremonium coenophialum* on epidemics of *Rhizoctonia* blight in tall fescue. *Plant Disease*, 77, 157–159.
- Carroll G (1988). Fungal endophytes in stems and leaves: From latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology*, 69, 2–9.
- Cassandra LS, Thomas RG (2015). Endophytic association of the pine pathogen *Fusarium circinatum* with corn (*Zea mays*). *Fungal Ecology*, 13, 120–129.
- Cheplick GP, Faeth SH (2009). *Ecology and Evolution of the Grass-endophyte Symbiosis*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Christensen MJ (1996). Antifungal activity in grasses infected with *Acremonium* and *Epichloë* endophytes. *Australasian Plant Pathology*, 25(3), 186–191.
- Clay K, Schardl C (2002). Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *The American Naturalist*, 160, 99–127.
- Ewald PW (1987). Transmission modes and evolution of the parasitism-mutualism continuum. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 503, 295–306.
- Ewald PW (1994). *Evolution of Infectious Disease*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Fletcher LR (1999). “Non-toxic” endophytes in ryegrass and their effects on livestock health and production. In: Woodfield DR, Matthew C eds. *Ryegrass Endophyte: An Essential New Zealand Symbiosis. Grassland Research and Practice Series No. 7*. New Zealand Grassland Association, Palmerston North. 133–139.
- Iannone L, Pinget A, Nagabhyru P (2012). Beneficial effects of *Neotyphodium tembladerae* and *Neotyphodium pampeanum* on a wild forage grass. *Grass and Forage Science*, 67, 382–390.
- Krauss J, Harri SA, Bush L, Husi R, Bigler L, Power SA, Muller C (2007). Effects of fertilizer, fungal endophytes and plant cultivar on the performance of insect herbivores and their natural enemies. *Functional Ecology*, 21, 107–116.
- Leuchtman A, Bacon CW, Schardl CL (2014). Nomenclatural realignment of *Neotyphodium* species with genus *Epichloë*. *Mycologia*, 106, 202–215.
- Leuchtman A, Oberhofer M (2013). The *Epichloë* endophytes associated with the woodland grass *Hordelymus europaeus* including four new taxa. *Mycologia*, 105, 1315–1324.
- Leuchtman A, Schmidt D, Bush LP (2000). Different levels of protective alkaloids in grasses with stroma-forming and seed-transmitted *Epichloë/Neotyphodium* endophytes. *Journal of Chemical Ecology*, 26, 1025–1036.
- Li X, Han R, Ren AZ, Gao YB (2010). Using high-temperature treatment to construct endophyte-free *Achnatherum sibiricum*. *Microbiology China*, 37, 1395–1400. (in Chinese with English abstract) [李夏, 韩荣, 任安芝, 高玉葆 (2000). 高温处理构建不感染内生真菌羽茅种群的方法探讨. 微生物学通报, 37, 1395–1400.]
- Liu XG, Gao KX, Gu JC, Du JL, Tang XG (1999). Testing on the antagonism of the dominant of endophytic fungi from *Populus tomentosa*, *Chaetomium* ND35 in the laboratory. *Scientia Silvae Sinicae*, 35, 57–62. (in Chinese with English abstract) [刘晓光, 高克祥, 谷建才, 杜建玲, 唐秀光 (1999). 毛白杨内生菌优势种毛壳ND35室内拮抗作用的研究. 林业科学, 35, 57–62.]
- Nan ZB, Li CJ (2000). *Neotyphodium* in native grasses in China and observations on endophyte/host interaction. *Proceedings of the 4th International Neotyphodium/Grass Interactions Symposium*. Soest, Germany. 41–50.
- Niones JT, Takemoto D (2014). An isolate of *Epichloë festucae*, an endophytic fungus of temperate grasses, has growth inhibitory activity against selected grass pathogens. *Journal of General Plant Pathology*, 80, 337–347.
- Perez LI, Gundel PE, Ghersa CM, Omacini M (2013). Family issues: Fungal endophyte protects host grass from the closely related pathogen *Claviceps purpurea*. *Fungal Ecology*, 6, 379–386.
- Reddy MN, Faeth SH (2010). Damping-off of *Festuca arizonica* caused by *Fusarium*. *American Journal of Plant Sciences*, 1, 104–105.
- Siegel MR, Latch GCM (1991). Expression of antifungal activity in agar culture by isolates of grass endophytes. *Mycologia*, 83, 529–537.
- Sullivan TJ, Faeth SH (2004). Gene flow in the endophyte *Neotyphodium* and implications for coevolution with *Festuca arizonica*. *Molecular Ecology*, 13, 649–656.
- Vignale MV, Astiz-Gasso MM, Novas MV, Iannone LJ (2013). *Epichloë* endophytes confer resistance to the smut *Ustilago Bullata* in the wild grass *Bromus auleticus* (Trin.). *Biological Control*, 67, 1–7.
- Wali PR, Helander M, Nissinen O, Saikkonen K (2006). Susceptibility of endophyte-infected grasses to winter pathogens (snow molds). *Canadian Journal of Botany*, 84, 1043–1051.
- Wang XY, Zhou Y, Ren AZ, Gao YB (2014). Effect of endophyte infection on fungal disease resistance of *Leymus chinensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 6789–6796. (in Chinese with English abstract) [王欣禹, 周勇, 任安芝, 高玉葆 (2014). 内生真菌感染对宿主羊草抗病性的影响. 生态学报, 34, 6789–6796.]

Xia C, Zhang X, 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.

Xie FX, Ren AZ, Wang YH, Lin F, Gao YB (2008). A comparative study of the inhibitive effect of fungal endophytes on turf grass fungus pathogens. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3913–3920. (in Chinese with English abstract) [谢凤行, 任安芝, 王银华, 林枫, 高玉葆 (2008). 内生真菌对草坪植物病原真菌抑制作用的比较. *生态学报*, 28, 3913–3920.]

Zhang GM, Wang ZF, Liu YR, Zhang XG, Jiang JM (1995). Study on selectivity toxicity to tobacco of cultural filtrates from pathogen of tobacco black death. *Journal of Shandong Agricultural University*, 26, 131–136. (in Chinese with English abstract) [张广民, 王智发, 刘延荣, 张修国, 姜金明 (1995). 烟草低头黑病菌培养滤液对烟草毒性及作用特性的研究. *山东农业大学学报*, 26, 131–136.]

责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 李 敏

植物生态学报官网

微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布

微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览