

禾本科植物内生真菌资源及其物种多样性

王志伟*, 纪燕玲, 陈永敢, 亢 燕

(南京农业大学生命科学学院, 南京 210095)

摘要:植物内生真菌是当代微生物资源研究的一个热门话题,对禾本科植物内生真菌资源研究进行了总结。与冷季型禾本科植物共生的麦角菌科 *epichloë* 内生真菌是目前的研究重点,包括偶尔在宿主植物体表形成子座的 *Epichloë* 属真菌和几乎完全不形成症状的 *Neotyphodium* 属真菌。具体介绍该真菌类群的物种多样性及其地理分布多样性,概括了它们在全球各大区域的分布特征。对近年来中国迅速发展的 *epichloë* 内生真菌的研究作了总结,最后展望了国际国内 *epichloë* 内生真菌资源探索的发展方向。特别指出:冷季型禾本科植物内生真菌在南美洲和亚洲,暖季型禾本科植物内生真菌在热带亚热带地区的研究还相对薄弱,值得今后继续加强探索和挖掘。

关键词:禾本科植物内生真菌;资源;物种多样性;分布

Endophytic fungi resources and species diversity in grass family

WANG Zhiwei*, JI Yanling, CHEN Yonggan, KANG Yan

College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: Plant endophytes are gaining more and more attention around the world. This article summarized the studies on endophytic fungi inhabited in various grasses grown in the world, especially focused on clavicipitaceous endophytes inhabited in cool-season grasses. Symptomatic *Epichloë* spp., occasionally produce stromata on the culm of the host, and asymptomatic *Neotyphodium* spp., usually never produce any symptoms, were regarded as *epichloë* endophytes. Fungal species in *epichloë* endophytes and their geographic distributions all over the world were discussed. Furthermore, recent achievements in investigations on grass endophytes native to China were summarized and prospects on grass endophyte survey in the world were also discussed. Finally, based on these information, a potential of new endophytes harbored within warm-season grasses grown in most areas of the world and cool-season grasses grown in South America and Asia was predicted. In conclusion, bioresources of grass endophytes and their biodiversity should be abundant worldwide, and grass endophytes are worth full for collecting attentions in biological sciences.

Key Words: grass endophytes; resources; species diversity; distribution

动物体内存在着多种微生物,很久之前就为人们所熟知。虽然一百多年前就出现了关于植物中的微生物的记录,但没有引起广泛的重视。直到几十年前植物组织培养盛行后,植物体内存在微生物这一事实才逐渐引起人们的注意。“内生真菌(Endophyte)”一词是在 100 多年前由 de Bary 将“Endo-”(希腊语 endon,内部的)和“-phyte”(希腊语 phyton,植物;当时真菌还是被认为是植物界的一部分)合成而来,专指生活在植物组织内的真菌,用以区别于生活在植物表面的表生真菌(Epiphyte)。后来这个词汇的定义和解释多次被修改,目前用法十分混乱^[1-4]。

但是,在实际研究工作中,很多研究者往往将从无显著异常的植物体内分离得到的微生物不加区别地统

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30670008,30800156)

收稿日期:2009-06-26; **修订日期:**2009-11-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zwwang@njau.edu.cn

称为内生菌。这样一来,植物内生菌就成了不但包含各种各样的细菌,也包括偶然进入植物体内的腐生菌、在宿主体内的潜伏、静息或条件致病的病原菌、以及菌根菌等成员十分庞杂的微生物群体^[5-7],有时与土壤微生物及植物病原微生物等也难以区分(微生物学以及天然产物相关论文中有很多类似的例子)。近年来植物内生菌在国内外受到空前的关注,众多研究论文发表,关于内生菌的概念难以统一^[4, 7]。科研人员可根据各自的研究角度选择相应的概念及其使用范畴^[1-4, 7]。本文从微生物资源的角度,主要介绍和宿主植物有一定宿主特异性的禾本科植物内生真菌的资源 and 物种多样性。

1 禾本科植物内生真菌的类群

禾本科植物是人类赖以生存的最重要的草本植物,许多重要的粮食作物、饲料作物、生态成员以及遗传资源都是禾本科植物,其中有水稻、玉米等 1 年生种类,麦类等 2 年生种类,甘蔗、牧草等多年生种类。禾本科植物有的喜冷,在秋冬播种,次年春夏开花结果,被称为冷季型禾本科植物(Cool-season grasses;如麦类植物等);有的喜暖,在春夏播种,当年秋冬开花结果,被称为暖季型禾本科植物(Warm-season grasses;如稻、玉米、高粱等植物);有的生长在陆地,有的生长在旱地,有的则旱陆皆可。它们大部分靠种子进行繁殖和传播,有的则依赖根状茎(Rhizomes)进行繁殖,也有的是两者兼有。它们在地球上广阔的空间内生存,支撑着人类的生存和繁荣。在禾本科植物体内,广泛存在着不显眼的具有高度特异性的内生真菌,其中有些对宿主植物的生存和繁殖具有重要的积极意义。

1.1 冷季型禾本科植物的麦角菌科内生真菌

在冷季型禾本科植物内生真菌中,较有名的为麦角菌科 *Epichloë*^[8]、*Gliocladium*^[9]、*Neotyphodium*^[10] 和 *Phialophora*^[9] 等属的成员。这些内生真菌完全或者几乎完全存在于宿主植物地上部分的组织内,其中绝大部分成员依赖活的植物体才能生存和繁殖^[11-13]。这些真菌的主要宿主是禾本科(Gramineae)植物,也有一些莎草科(Cyperaceae)植物^[11]。这些宿主植物生长在温带至寒带的以草原和耕地为主的农牧区生态环境中,有些是农田杂草,有些则具有重要畜牧业价值。目前,这些禾本科植物内生真菌在畜牧科学、生态科学、草坪绿化、以及生物资源等领域中受到高度的重视^[11, 14-16],其中研究最多、最受关注的是 *Epichloë* 属和 *Neotyphodium* 属真菌^[17]。

Epichloë 属内生真菌现有 11 个种,它们感染禾亚科(Poöideae)燕麦族、短颖草族、短柄草族、雀麦族、臭草族、早熟禾族、小麦族等 7 个族至少 20 属的禾本科植物(表 1)。*Neotyphodium* 属内生真菌现有 20 个种,它们感染早熟禾亚科(Poöideae)剪股颖族、燕麦族、雀麦族、臭草族、早熟禾族、针茅族、小麦族等 7 个族至少 19 属的禾本科植物(表 2)。*Epichloë* 属和 *Neotyphodium* 属内生真菌的宿主植物的绝大部分都是多年生植物,极少为两年生植物。除 *E. typhina* 和 *N. typhinum* 外,*Epichloë* 属和 *Neotyphodium* 属内其它各种与各自的宿主植物之间具有比较严格的宿主特异性^[7, 12, 18-21]。至今的研究数据显示,绝大部分 *Neotyphodium* 属真菌起源于 *Epichloë* 属真菌,两属成员之间联系十分密切^[16, 20, 22-23]。因此,这两个属的内生真菌也被合称为 *epichloë* 内生真菌(*epichloë endophytes*)^[12, 16]。

Epichloë 内生真菌一般在宿主植物体内生活,大多数种能通过宿主植物的种子进行传播^[13, 16, 19]。在春夏之交冷季型禾本科植物抽穗前夕,*Epichloë* 属内大部分种以及极个别的 *Neotyphodium* 属真菌偶尔能在宿主植物的部分分蘖上形成子座,堵塞茎秆内部幼穗抽出的通道,阻碍该分蘖的抽穗^[16, 19, 21]。因此,在早先的记录中往往被认为是植物病原菌^[24]。但是,这种在宿主体表形成子座的现象属于少数,且有严格的季节性^[12-13]。除抽穗前夕,*Epichloë* 属真菌在宿主植物体内的密度稳定,不会发生异常增加,更不会在宿主植物体表形成其它症状^[13]。无论在形成子座时还是在其它时段,内生真菌均生活在植物组织的细胞间隙,不侵入细胞之内,不造成宿主植物的组织或细胞的崩溃、坏死等现象,对宿主植物细胞并没有直接的伤害^[13, 19, 21]。因而,*Epichloë* 属内各种更具有内生真菌的特征。

1.2 暖季型禾本科植物的麦角菌科内生真菌

生活在暖季型禾本科植物体内、很大程度上依赖活体宿主才能生存和繁殖的真菌有:*Balansia*^[25-26]、

Balansiopsis^[26]、*Atkinsonella*^[27-29]、*Echinadothis*^[30]、*Ephelis*^[31]、*Parepichloë*^[32] 等属的部分真菌以及 *Acremonium implicatum*^[33-34]。还有一些真菌的营养菌丝出现在叶片或其它植物组织的表面,但不影响宿主植物的结实,如 *Atkinsonella*、*Balansia*、*Echinadothis*、*Ephelis*、*Myriogenospora* 和 *Parepichloë* 的其它一些种就是如此^[26, 28, 30, 32, 35-36]。因此,上述部分属中既含有内生菌(Endophytes)的成员,同时也含有表生菌(Epiphytes)的成员。在暖季型禾本科植物中,表生菌和内生菌有时难以区分。

1996 年以前,所有的冷季型禾本科植物内生真菌的无性世代均被安置在 *Acremonium* 属中,作为 *Albo-Lanosa* 节独立存在^[18]。随着 *Albo-Lanosa* 节独立成为 *Neotyphodium* 属,禾本科植物内生真菌曾经一度从 *Acremonium* 属中完全消失^[10]。2001 年,Kelemu 等人从哥伦比亚的暖季型禾本科牧草珊状臂形草[*Brachiaria brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) Stapf.]中发现了和宿主植物的关系与 *Neotyphodium* 属真菌极为相似,但菌物学特征完全不同的真菌。根据分子系统发育学特征等分类学信息,该菌被鉴定为 *Acremonium implicatum*^[33]。和 *epichloë* 真菌类似,*Ac. implicatum* 具有明显的宿主特异性、能种传,但分生孢子很小,且不感染冷季型植物^[33, 34]。从此,*Acremonium* 属中又出现了禾本科植物内生真菌。这是我国热带农业专家黄东益博士在国际热带农业研究中心(CIAT)工作时参与的工作。

Balansia 属成员均能在暖季型禾本科植物或莎草科植物体表形成各具特征的子座,并产生大型分生孢子,其无性世代也被鉴定为 *Ephelis* sp.。感染暖季型禾本科植物的 *Balansia* 和 *Ephelis* 与感染冷季型的 *Epichloë* 和 *Neotyphodium* 形成明显的对照^[36]。*Balansia* 属真菌中有些种是典型的内生真菌,而还有一些则在植物叶片等体表进行表生生活(Epiphytic),不能进入宿主植物的种子内部进行种传。根据其分生孢子座(Conidiomata)的形态,*Balansia* 属又分成两个亚属:呈杯型的为 *Eubalansia* 亚属,呈其它形状的均为 *Dothichloe* 亚属。*Dothichloe* 亚属的全部 7 个成员以及 *Eubalansia* 亚属中的 *Balansia claviceps* 和 *B. obtecta* 都是典型的内生真菌,均能从茎秆中检测到^[36]。据 White 介绍,*B. claviceps* 在南北美洲和菲律宾均有记录,而在包括中国在内的欧亚大陆和非洲至今没有记录;*Balansia* 属的其它真菌则主要在南北美洲有一些记录,其它地方均没有报道^[37]。20 世纪 90 年代初期,日本曾经有过 *Ephelis* 属(麦角菌科有丝分裂真菌 mitosporic Clavicipitaceae)内生真菌的记录^[31]。

与 *Balansia* 属及 *Epichloë* 属真菌类似,生产 *Ephelis* 型或(及) *Neotyphodium* 型的分生孢子的还有 *Atkinsonella*、*Balansiopsis* 和 *Myriogenospora* 等属的真菌^[28, 32, 35-36]。这些麦角菌科 Balansieae 族的成员,关系复杂,在分类鉴定上往往出现差错和混乱。为此,美国的 Bacon 和 White 等做了大量的工作,建立了以分生孢子生产能力为基础的识别方案:Balansieae 族的成员能产生大型(*Ephelis* 型)和小型(*Neotyphodium* 型)两类分生孢子,仅产小型分生孢子的为 *Epichloë* 属;仅产大型分生孢子的为 *Balansia* 属和 *Myriogenospora* 属;两种均生产的为 *Atkinsonella* 属;而两种均不产的为 *Balansiopsis* 属^[35-37]。至今仅发现一个种 *Balansiopsis pilulaeformis* 例外,它能产大型分生孢子^[36],但它不是内生性的。在 *Balansiopsis* 属真菌中仅有从巴西的亚玛逊地区的 *Gaduae* sp. 中发现的 *B. gaduae*,它具有典型的内生真菌特征^[36]。其它 *Balansiopsis* 属真菌与 *Atkinsonella* 属和 *Myriogenospora* 属真菌一样,虽然能在宿主植物的花序上形成黑色子座,但是在花序以外的植物组织(包括茎秆)内一般检测不到,在宿主植物体内也没有系统的分布,因此,至今它们有时仍然不被认为是植物内生真菌^[28, 35, 38-39]。因此,*Balansiopsis* 属真菌中可被称为内生真菌的还属于少数。*Atkinsonella* 属真菌一度被认为是严格意义上的植物内生真菌,但是后来被证实是典型的表面共生菌(Epibionts)^[28]。虽然依然有些文章将这些真菌称作内生真菌(Endophytic fungi),但是,它们一般应被作为植物表面共生菌(Plant epibionts)或者植物表生菌(Plant epiphytes)来处理。

1.3 禾本科植物种传的非麦角菌科内生真菌

从禾本科植物种子中能检测到很多真菌,但除上述麦角菌科内生真菌以外,能通过种子传播、且有一定的宿主特异性的内生真菌却不多。至今能找到的例子有 *Gliocladium*-like 内生真菌、*Phialophora*-like 内生真菌^[9, 40-41] 以及 *Ramulispora trichachnicola*(= *Pseudocercospora trichachnicola*)^[42]。

Gliocladium-like 和 *Phialophora*-like 内生真菌都能从许多羊茅属植物的叶鞘和种子中分离到,其分生孢子分别与 *Gliocladium* 属(肉座菌目有丝分裂真菌 mitosporic Hypocreales)真菌和 *Phialophora* 属(间座目 Diaporthales 巨座壳科 Magnaporthaceae)真菌类似^[9]。有些菌物学家称它们为“p-内生真菌(p-endophytes)”,分类地位不定^[9, 40]。p-内生真菌在植物体内的形态及在 PDA 平板上的菌落与麦角菌科内生真菌非常相似。但在淀粉牛乳培养基中,p-内生真菌能够产生非常明显的亮黄色色素,据此即可区分^[41]。

1990 年 White 等人从美国的暖季型禾草酸草(*Trichachne insularis*)中分离到了一种内生真菌,它在宿主植物体内的菌丝形态与麦角菌科内生真菌相似,能稳定种传,但是在培养基上的表现以及分生孢子特征和 *Cercospora* 以及 *Pseudocercospora* 等属真菌比较接近。根据经典分类学特征,这种真菌被鉴定为 *Pseudocercospora trichachnicola*,属于子囊菌门座囊菌纲煤炱目球腔菌科假小尾孢属(*Pseudocercospora*)有丝分裂真菌(mitosporic Mycosphaerellaceae)^[42]。这个能够种传的非麦角菌科内生真菌后来又被转移到球腔菌科座枝孢属(*Ramulispora*),被更名为 *R. trichachnicola*^[43]。

1.4 其它的禾本科植物内生真菌

还有一些从禾本科植物中检测到非系统侵染的、非种传的内生真菌的少量报道。这些真菌多为腐生菌或对宿主植物有很弱病原性的真菌,例如枝顶孢属的 *Acremonium strictum*、交链孢霉属的 *Alternaria alternata*、芽枝霉属的 *Cladosporium cladosporioides*、镰孢霉属的串珠镰刀菌[*Fusarium verticillioides*(= *Fu. moniliforme*)]和附球霉属的 *Epicoccum purpurascens* 以及某些 *Phoma* 属真菌和某些 *Phomopsis* 属真菌等^[44-47]。其中最引人注目的要数梨形孢属(*Piriformospora*)的 *P. indica*^[48]。

在研究菌根菌的过程中,Verma 等人 1997 年从印度西北部的沙漠中发现了一类能在植物根部皮层内形成典型的梨形厚垣孢子的担子菌^[48]。这个菌株能感染多种单子叶和双子叶植物,包括玉米、水稻、小麦、大麦等重要农作物。它能在宿主植物的根部定殖,促进植物的生长;但是在根部以外的组织,如茎秆、叶鞘和种子等地上部分检测不到,这些特征和菌根菌类似。然而,分离菌株不仅在形态上和菌根菌有明显差别,而且很容易在实验室进行人工培养,在系统发育关系上和 *Rhizoctonia solani* 以及 *Thanatephorus praticola* 有一定的相关性。经过经典菌物学和系统发育学研究,分离菌株被认为是和 *Rhizoctonia* 近缘的新属新种,定名为“*Piriformospora indica* Verma 等”^[48]。特别需要指出的是,*P. indica* 能显著增加大麦的抗病性能和耐盐性,能增强拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)获取氮素的能力,在烟草(*Nicotiana tabacum*)和拟南芥中能提高硝酸还原活性^[49-50]。这个属现在被移到了蜡壳耳目 *Sebacinales* 中,Verma 等人对该菌申请了专利保护。

但是,绝大多数非系统侵染、非种传的内生真菌都属于植物表生真菌或者植物病原真菌的分类群,如 *Alternaria* 属、*Cladosporium* 属、*Fusarium* 属、*Epicoccum* 属、*Phoma* 属和 *Phomopsis* 属真菌等,它们的成员从植物体的表面经常能分离得到^[45, 47],我国很多科研人员都有直接的接触。交链孢霉属的 *Al. alternata* 是常见的植物病原菌,点枝顶孢菌(*Ac. strictum*)和串珠镰刀菌(*Fu. verticillioides*)有时也作为内生真菌出现在文献中,但是,它们不但会引起玉米的病害,有些菌株而且会产生毒素,对人类和动物等也有一定的危害,在植物保护以及植物检疫、食品检疫等领域中受到了高度关注^[46]。因此,虽然有人直接从宿主植物体内中检测并分离到了这些真菌,但它们毕竟和典型内生真菌在生物学和生态学特征等方面有着很大的差别,真正将它们作为内生真菌来研究的人很少。

2 禾本科植物 *epichloë* 内生真菌资源及其分布

国际上各地区的禾本科植物中的内生真菌分布有所不同。例如,虽然内生真菌的研究在新西兰十分深入,但宿主几乎全部为自欧洲引进的牧草;而大洋洲原产的禾本科植物,内生真菌含量很少,往往检测不出来。20 世纪 80 年代以来人们在新西兰和澳大利亚等地进行了详细的调查,两国都仅有各一例内生真菌的报道^[51-53]。在南美洲,多种本土野草中检测到了 *Neotyphodium* 型内生真菌,但一直没有发现在植株上形成子座的内生真菌^[54]。在北美洲,内生真菌的研究主要在美国,很多本土及外来禾本科植物中都含有内生真菌^[11]。White、Schardl 等人在内生真菌的资源 and 物种多样性研究方面作出了巨大的贡献^[12, 18, 37, 55]。在欧洲地中海周

边,特别是地中海北部被认为是禾本科植物的重要发源地之一,许多重要的内生真菌宿主都原产自那里。在 Leutschmann 等人的引领下,欧洲各地都相继报道了禾本科植物内生真菌的存在,显示出欧洲的内生真菌多样性^[56-57]。非洲的情形也和欧洲类似^[53, 58]。但是,由于内生真菌在欧洲和非洲都没有造成明显的畜牧业危害,欧非各国没有特别组织深入的研究。

在亚洲, *epichloë* 内生真菌研究的重要力量在中国,近年来多个新种接连在中国被发现,显示出我国拥有丰富的禾本科植物内生真菌资源^[19, 21, 59-64]。日本在 20 世纪 80 年代初就开始了内生真菌的研究,是亚洲最早开展禾本科植物内生真菌研究的国家。但是,日本在野草中的内生真菌的探索一直等到 90 年代中期才开始^[65],从日本发现的几种内生真菌几乎全部和我国产的真菌类似或者完全相同^[19, 64, 66-67]。因此,有些禾本科植物内生真菌可能在亚洲东部地区进行自然传播。

目前,已报道的 *Epichloë* 属真菌 11 个种中,1 个是 18 世纪末记录的古典种,1 个是 21 世纪新报道的种,其余 9 个种在 20 世纪 90 年代内在欧洲和北美洲被相继发现^[16-17, 19]。这些真菌与禾本科早熟禾亚科 (Poöideae) 7 个族 20 属以上的禾本科植物共生,广泛分布在欧洲和北美洲,在亚洲仅中国和日本有一些报道 (表 1)^[19, 26, 68-70]。但是迄今为止从亚洲报道的 *Epichloë* 属内生真菌至今仅有 1 个种^[19],在南美洲、非洲等南半球的本土禾本科植物中没有出现关于 *Epichloë* 属内生真菌的报道^[16-17, 54]。

表 1 *Epichloë* 属内生真菌的宿主植物种群及在世界范围内的分布
Table 1 Host populations and their geographic distribution of *Epichloë* species

发表年份	内生真菌 Endophyte	宿主植物 Host plants			地理分布 Distribution
		族 Tribe	属 Genera	种 Species	
1798	<i>E. typhina</i>	燕麦族 Aveneae	鸭茅属 <i>Dactylis</i>	<i>D. glomerata</i>	北美洲,欧洲,日本
		短柄草族 Brachypodieae	短柄草属 <i>Brachypodium</i>	<i>Bp. pinnatum</i> , <i>Bp. phoenicoides</i>	
		早熟禾族 Poeae	早熟禾属 <i>Poa</i>	<i>P. nemoralis</i> , <i>P. pratensis</i> , <i>P. trivialis</i> ,	
			黑麦草属 <i>Lolium</i>	<i>L. perenne</i>	
				<i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Arrhenatherum elatius</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Puccinellia distans</i>	
		其它	其它		
1990	<i>E. sylvatica</i>	短柄草族 Brachypodieae	短柄草属 <i>Brachypodium</i>	<i>Bp. sylvaticum</i>	欧洲,中国,日本
1992	<i>E. baconii</i>	翦股颖族 Agrostideae	翦股颖属 <i>Agrostis</i>	<i>A. capillaries</i>	欧洲
			拂子茅属 <i>Calamagrostis</i>	<i>C. villosa</i>	
1992	<i>E. clarkii</i>	燕麦族 Aveneae	绒毛草属 <i>Holcus</i>	<i>H. lanatus</i>	欧洲
1993	<i>E. amarillans</i>	翦股颖族 Agrostideae	<i>Sphenopholis</i> 属	<i>Sphenopholis btusata</i>	北美洲,亚洲
			翦股颖属 <i>Agrostis</i>	<i>A. hiemalis</i>	
1994	<i>E. festucae</i>	早熟禾族 Poeae	羊茅属 <i>Festuca</i>	<i>F. rubra</i> subsp. <i>commutata</i> , <i>F. rubra</i> subsp. <i>rubra</i> , <i>F. valesiaca</i> , <i>F. longifolia</i>	欧洲,北美洲
			黑麦草属 <i>Lolium</i>	<i>L. giganteum</i> ,	
1994	<i>E. bromicola</i>	雀麦族 Bromeae	雀麦属 <i>Bromus</i>	<i>B. erectum</i> , <i>B. benekenii</i> , <i>B. ramosus</i>	欧洲
1999	<i>E. brachyelytri</i>	短颖草族 Brachyelytreae	短颖草属 <i>Brachyelytrum</i>	<i>Br. erectum</i>	北美洲
1999	<i>E. elymi</i>	小麦族 Triticeae	披碱草属 <i>Elymus</i>	<i>E. canadensis</i> , <i>E. virginicus</i> , <i>E. villosus</i> , <i>E. hystrix</i>	北美洲
1999	<i>E. glyceriae</i>	臭草族 Meliceae	甜茅属 <i>Glyceria</i>	<i>G. striata</i>	北美洲
2006	<i>E. yangzii</i>	小麦族 Triticeae	鹅观草属 <i>Roegneria</i>	<i>R. kamoji</i>	中国,日本

Neotyphodium 属是 1996 年 Glenn 等将枝顶孢属 (*Acremonium* Link) 中 *Albo-lanosa* 节中独立出来成立的,最初只有 8 个有效种^[10]。截止到 2009 年春,已经增加到 20 个种和 5 个变种,广泛分布于世界各地,在亚欧大陆、南北美洲、澳洲和非洲都有报道^[11, 20-21, 53, 63-64, 67, 71-74]。此外,在中国依然有大量的含有 *Neotyphodium* 属内生真菌的禾本科植物尚未做详细的鉴定^[61, 75-76, 80-81]。这些真菌的起源、表型、遗传特征以及宿主特异性等都

具有十分丰富的多样性(表 2)。

表 2 *Neotyphodium* 属内生真菌的宿主植物种群及在世界范围内的分布
Table 2 Host species and their geographical distribution of *Neotyphodium* endophytes

发表年份 Endophyte	内生真菌 Endophyte	宿主植物 Host plants			地理分布 Distribution
		族 Tribe	属 Genera	种 Species	
1982	<i>N. coenophialum</i>	早熟禾族 Poae	羊茅属 <i>Festuca</i>	<i>Lolium arundinaceum</i> = <i>Festuca arundinacea</i>	欧洲
1984	<i>N. lolii</i>	早熟禾族 Poae	黑麦草属 <i>Lolium</i>	<i>Lolium perenne</i>	欧洲;新西兰
1987	<i>N. starrii</i>	雀麦族 Bromae	雀麦属 <i>Bromus</i>	<i>Bromus anomalus</i>	北美洲
		早熟禾族 Poae	羊茅属 <i>Festuca</i>	<i>F. arizonica</i> , <i>F. obtusa</i> , <i>F. subulata</i>	
1987	<i>N. huerfanum</i>	早熟禾族 Poae	羊茅属 <i>Festuca</i>	<i>F. arizonica</i>	北美洲
1987	<i>N. chisosum</i>	针茅族 Stipeae	针茅属 <i>Stipa</i>	<i>Stipa eminens</i> , <i>S. lobata</i> , <i>S. robusta</i> , <i>S. viridula</i>	北美洲南部
				<i>F. gigantean</i> , <i>F. glauca</i> , <i>F. heterophylla</i> , <i>F. longifolia</i> , <i>F. rubra</i> , <i>F. ovina</i> , <i>F. pulchella</i> , <i>F. valesiaca</i>	
1987	<i>N. typhinum</i>	早熟禾族 Poae	羊茅属 <i>Festuca</i>		北美洲
		小麦族 Triticeae	冰草属 <i>Agropyron</i>	<i>Agropyron racemiferum</i> ; <i>Agropyron</i> spp.	日本
1990	<i>N. chilense</i>	燕麦族 Aveneae	鸭茅属 <i>Dactylis</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	
1990	<i>N. uncinatum</i>	早熟禾族 Poae	羊茅属 <i>Festuca</i>	<i>F. pratensis</i>	欧洲
1992	<i>N. typhinum</i> var. <i>ammophilae</i>	剪股颖族 Agrostideae	沙茅草属 <i>Ammophila</i>	<i>Ammophila breviligulata</i>	北美洲
1992	<i>N. typhinum</i> var. <i>bulliforme</i>	剪股颖族 Agrostideae	剪股颖属 <i>Agrostis</i>	<i>Agrostis capillaris</i>	欧洲(英国)
1992	<i>N. typhinum</i> var. <i>fasciculatum</i>	燕麦族 Aveneae	鸭茅属 <i>Dactylis</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	欧洲(英国)
1999	<i>N. tembladerae</i>	早熟禾族 Poae	羊茅属 <i>Festuca</i>	<i>F. hieronymi</i> , <i>F. argentina</i>	南美洲(阿根廷)
			早熟禾属 <i>Poa</i>	<i>Poa huecu</i> , <i>Poa</i> spp.	
2000	<i>N. occultans</i>	早熟禾族 Poae	黑麦草属 <i>Lolium</i>	<i>L. rigidum</i> varieties, <i>L. multiflorum</i> , <i>L. canariense</i> , <i>L. pericum</i> , <i>L. remotum</i> , <i>L. subulatum</i> , <i>L. temulentum</i>	欧洲
2000	<i>N. typhinum</i> var. <i>canariense</i>	早熟禾族 Poae	黑麦草属 <i>Lolium</i>		
			早熟禾属 <i>Poa</i>	<i>Lolium canariense</i> <i>Poa nemoralis</i>	欧洲(西班牙 Canary 岛)
2001	<i>N. siegelii</i>	早熟禾族 Poae	黑麦草属 <i>Lolium</i>	<i>Lolium pretense</i>	欧洲(德国)
2002	<i>N. melicicola</i>	针茅族 Stipeae	臭草属 <i>Melica</i>	<i>Melica racemosa</i> , <i>Melica decumbens</i>	非洲(南非)
2002	<i>N. aotearoae</i>	燕麦族 Aveneae	<i>Echinopogon</i> 属	<i>Echinopogon ovatus</i>	欧洲,大洋洲
2002	<i>N. australiense</i>	燕麦族 Aveneae	<i>Echinopogon</i> 属	<i>Echinopogon ovatus</i>	欧洲,大洋洲
2004	<i>N. gansuense</i>	针茅族 Stipeae	芨芨草属 <i>Achnatherum</i>	<i>Achnatherum inebrians</i>	中国(甘肃)
2007	<i>N. gansuense</i> var. <i>inebrians</i>	针茅族 Stipeae	芨芨草属 <i>Achnatherum</i>	<i>Achnatherum inebrians</i>	中国(新疆)
2007	<i>N. guerinii</i>	针茅族 Stipeae	臭草属 <i>Melica</i>	<i>M. ciliate</i> , <i>M. transsilvanica</i>	欧洲
2007	<i>N. funkii</i>	针茅族 Stipeae	芨芨草属 <i>Achnatherum</i>	<i>A. robustum</i>	北美洲
2009	<i>N. sinicum</i>	小麦族 Triticeae	鹅观草属 <i>Roegneria</i>	<i>R. kamoji</i> , <i>R. japonensis</i> , <i>R. ciliaris</i> , <i>R. hybrida</i> ; <i>R. mayebarana</i>	中国,日本
2009	<i>N. stromatolongum</i>	剪股颖族 Agrostideae	拂子茅属 <i>Calamagrostis</i>	<i>Calamagrostis epigeios</i>	中国(华东)
2009	<i>N. sinofestuae</i>	早熟禾族 Poae	羊茅属 <i>Festuca</i>	<i>F. parvigluma</i>	中国(华东)

3 我国禾本科植物 *epichloë* 内生真菌物种多样性

我国的内生真菌研究主要集中于冷季型禾本科植物的 *epichloë* 内生真菌,而暖季型禾本科植物内生真菌很少。

我国产禾本科植物中的内生真菌最早是由国外开展研究的。1991 年美国 Clement 等人利用从我国北方地区收集到的禾本科植物种质资源,检测到 3 种大麦属植物(*Hordeum* spp.) 含有 *Neotyphodium* 型内生真菌^[77-79]。1994 年,新西兰的 Miles 等人从我国新疆的醉马草(*Achnatherum inebrians* Keng ex P. O. Kuo) 中发现了内生真菌,这个菌一度被称为“*N. inebrians*”。但由于 *N. inebrians* 的分类学描述不规范,导致命名无效,最后在 2007 年被正式定名为 *N. gansuense* var. *inebrians*^[20]。1996—1997 年孙长穗和李宝军等联合,从醉马草(*Ach. inebrians*)、阿拉套羊茅(*Festuca clatavica*)和布顿大麦草(*H. bogdanii*)中检测到了 *Neotyphodium* 型内生真菌^[80-81]。

1996 年南志标等人从布顿大麦草(*H. budanii*)中检测到了内生真菌^[75]。2000 年在第四届国际禾本科植物内生真菌研讨会上,他们发表了我国禾本科十几个属植物中含有内生真菌的见解^[15]。根据能查阅到的少量资料,有些内生菌检出率很低^[15]。2004 年他们将醉马草(*Ach. inebrians*)中的内生真菌作为新种命名为“*N. gansuense*”^[60]。这是我国 *epichloë* 真菌研究的前驱性工作。

高玉葆在对内蒙古草原的禾本科牧草进行生态调查的过程中,从羽茅(*Ach. sibiricum*)中发现了内生真菌,部分分离菌株分别与 *N. chisosum* 和 *N. huerfanum* 十分类似^[76, 82]。

2000 年以来以农耕区为主,展开了禾草内生真菌的资源调查,先后在鹅观草属(*Roegneria*)、羊茅属(*Festuca*)、拂子茅属(*Calamagrostis*)和雀麦属(*Bromus*)植物中发现了 *epichloë* 真菌^[21, 59, 61-64, 67, 83]。宿主为拂子茅[*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.]、小颖羊茅(*Festuca parvigluma* Steud.)的内生真菌,分别被命名为 *Neotyphodium stromatolongum*^[21]和 *N. sinofestucæ*^[63];从鹅观草(*Roegneria* spp.)中发现 *epichloë* 真菌的新种,分别命名为 *Epichloë yangzii* 和 *N. sinicum*^[19, 64, 84]。*E. yangzii* 和欧洲的 *E. bromicola* 同属 MP-VI 交配类群,但除宿主和地域分布的差异外,两者在遗传多样性和系统发育学研究中也显示出显著的差异^[19, 64, 69, 85-86]。这些研究表明:对于 *epichloë* 真菌来说,宿主和地域分布的差异是影响新种形成的重要因素。

近 5a 来国际上发表的禾本科植物内生真菌新种的半数以上源自我国,并由我国科研人员发表^[19-21, 63-64]。但是,仍有大部分禾本科植物内生真菌尚未得到仔细深入的研究^[15]。可以说,只有在中国原产的宿主植物中的资源得到充分挖掘和研究后,才能更好地充实和完善全球禾本科植物内生真菌物种多样性的全貌。

关于冷季型禾本科植物内生真菌,我国已经开始了一系列的研究,并且已经进入第一个阶段性成果的收获期。但是,针对暖季型禾本科植物的内生真菌,仅有黄贵修在海南有一例研究。黄贵修研究员在哥伦比亚也参与过 Kelemu 等人的关于 *Ac. implicatum*^[33, 87]的研究。回国后,他从海南的臂形草(*Brachiaria* sp.)中也发现了内生真菌。此外,也从海南发现了类似 *Balansia* 属真菌/禾草共生体的暖季型植物样品。这些都说明了我国禾本科植物内生真菌的普遍性和多样性。我国研究暖季型禾本科植物内生真菌资源的科研力量亟待加强。

4 展望

禾本科植物广泛分布在从热带到寒带的幅员广大的地域,这些植物生长在旱地、湿地和水中等各种地理环境中。禾本科植物根据其生理特征又分冷季型和暖季型两大类,各个类型中都含有重要的粮食作物、经济作物和药用植物。禾本科植物内生真菌的研究对这些作物的影响值得关注。

经过 20 多年的努力,禾本科植物内生真菌资源在世界各地陆续展开了研究,并获得了显著的成果。但是,这些研究的内容主要集中在冷季型禾本科植物内生真菌中。在全球范围内,暖季型禾本科植物的内生真菌的研究除美国以外尚未充分展开。因此,全球广大热带-亚热带国家和地区的暖季型禾本科植物的内生真菌资源挖掘的潜力很大。

同时,欧亚大陆的广大地区都有禾本科植物的分布,很多禾本科植物还是亚洲原产,在亚洲有着十分丰富的物种多样性^[88]。除鹅观草属植物外,还有些植物和欧美各洲的植物有较大的差别,这些地区可能还有未被发现的新的内生真菌资源。特别需要指出的是,中亚、西亚到东欧的大部分国家和地区,也许是仅余的冷季型禾本科植物 *epichloë* 内生真菌未调查地区。这些地区近 20a 来政局动荡,社会不稳定,很少有人进行禾本科

植物中的内生真菌系统性调查。在印度,植物内生真菌研究意外地集中在菌根菌及其相关的研究上, *epichloë* 内生真菌的调查几乎还是空白^[4, 7, 48-50]。因此,择机开展对这些区域的禾本科植物内生真菌调查,将有机会发现新的内生真菌资源。

此外,南美洲至今没有发现具有子座形成能力的内生真菌^[33,54,72],这是一件奇怪的事情。根据 Schardl 等提出的 *Neotyphodium* 型内生真菌起源的学说^[16-17, 22-23],南美洲 *Neotyphodium* 型内生真菌源自何方值得深思。要么南美洲的 *Epichloë* 属真菌很少在宿主植物体表形成子座,要么很可能在南美洲的某个地域还存在着具有子座形成能力的 *epichloë* 真菌。以上两种情况都表明该地区 *epichloë* 真菌值得深入研究。

我国幅员辽阔,禾本科植物种类十分丰富。北自吉林省,南至福建南部,东起山东威海,西至新疆喀什,都发现了冷季型禾本科植物中的 *epichloë* 内生真菌,中国的禾本科植物内生真菌资源十分丰富。加强这些禾本科植物内生真菌的研究,特别是暖季型禾本科植物内生真菌的研究,不仅对于禾本科作物和禾本科牧草的保护和利用有着重要的意义,对于微生物资源的挖掘和利用也有着非常积极意义。

致谢:感谢江苏省农业科学院李伟为本文整理了部分数据和信息;感谢于汉寿博士对本工作提出宝贵建议。

References:

- [1] Bacon C W, Siegel M R. Endophyte parasitism of tall fescue. *Journal of Production Agriculture*, 1988, 1(1): 45-55.
- [2] Petrini O. Fungal endophytes of tree leaves// Andrew J H, Hirano S S eds. *Microbial Ecology of Leaves*. New York: Springer Verlag, 1991: 179-197.
- [3] Wilson D. Endophyte: the evolution of a term, and clarification of its use and definition. *Oikos* 1995, 73(2): 274-276.
- [4] Bayman P. Fungal Endophytes// Kubicek C P, Druzhinina I S eds. *Environmental and Microbial Relationships*. 2 ed. New York: Springer, 2007: 213-227.
- [5] Zou W X, Tan R X. Recent Advances on Endophyte Research. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(9): 881-892.
- [6] Guo L D. Advances of researches on endophytic fungi. *Mycosystema*, 2001, 20(1): 148-152.
- [7] Schulz B, Boyle C. The endophytic continuum. *Mycological Research*, 2005, 109(6): 661-686.
- [8] Sampson K. The systemic infection of grasses by *Epichloë typhina* (Pers.) Tul. *Transactions of the British Mycological Society*, 1933, 18: 30-47.
- [9] Latch G C M, Christensen M J, Samuels G J. Five endophytes of *Lolium* and *Festuca* in New Zealand. *Mycotaxon*, 1984, 20(2): 535-550.
- [10] Glenn A E, Bacon C W, Price R, Hanlin R T. Molecular phylogeny of *Acremonium* and its taxonomic implications. *Mycologia*, 1996, 88(3): 369-383.
- [11] Clay K. Clavicipitaceous endophytes of grasses: their potential as biocontrol agents. *Mycological Research*, 1989, 92(1): 1-12.
- [12] Schardl C L, Leuchtmann A, Spiering M J. Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 315-340.
- [13] Shen J, Tao W W, Chen C, Chen Y G, Wang Z W. Seed transmission characteristics and distribution in host plants of *Epichloë yangzii*. *Pratacultural Science*, 2009, 26(6): 80-90.
- [14] Hoveland C S. Importance and economic significance of the *Acremonium* endophytes to performance of animals and grass plant. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1993, 44(1/4): 3-12.
- [15] Nan Z B, Li C J. Roles of the grass-*Neotyphodium* association in pastoral agriculture systems. *Acta Ecologica Sinica* 2004, 24(3): 605-616.
- [16] Schardl C L, Leuchtmann A. The *Epichloë* endophytes of grasses and the symbiotic continuum// Dighton J, White Jr JF, Oudemans, P V eds. *The Fungal Community*. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 2005: 475-503.
- [17] Schardl C L, Scott B, Florea S, Zhang D X. *Epichloë* Endophytes; Clavicipitaceous Symbionts of Grasses// Deising H B ed. *The Mycota V: Plant Relationships* 2 ed. Berlin Heidelberg: Springer, 2009: 275-306.
- [18] White Jr J F, Morgan-Jones G, Morrow A C. Taxonomy, life cycle, reproduction and detection of *Acremonium* endophytes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1993, 44(1/4): 13-37.
- [19] Li W, Ji Y L, Yu H S, Wang Z W. A new species of *Epichloë* symbiotic with Chinese grasses. *Mycologia*, 2006, 98(4): 560-570.
- [20] Moon C D, Guillaumin J, Ravel C, Li C, Craven K, Schardl C L. New *Neotyphodium* endophyte species from the grass tribes Stipeae and Meliceae. *Mycologia*, 2007, 99(6): 895-905.
- [21] Ji Y L, Zhan L H, Kang Y, Sun X H, Yu H S, Wang Z W. A new stromata-producing *Neotyphodium* species symbiotic with clonal grass *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. grown in China. *Mycologia*, 2009, 101(2): 200-205.
- [22] Schardl C L, Leuchtmann A, Tsai H, Collett M, Watt D, Scott D. Origin of a fungal symbiont of perennial ryegrass by interspecific hybridization of a mutualist with the ryegrass choke pathogen, *Epichloë typhina*. *Genetics*, 1994, 136(4): 1307-1317.
- [23] Tsai H, Liu J, Staben C, Christensen M J, Latch G C M, Siegel M R, Schardl C L. Evolutionary diversification of fungal endophytes of tall fescue grass by hybridization with *Epichloë* species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1994, 91(7): 2542-2546.

- [24] Fang Z D. Plant Disease in Chinese Agriculture. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1996:292-293.
- [25] Diehl W W. *Balansia* and the Balansiae in America//Agriculture Monograph 4ed. Washington: US Department of Agriculture 1950, 82.
- [26] White Jr J F. Endophyte-host associations in grasses. XX. Structural and reproductive studies of *Epichloë amarillans* sp. nov. and comparison to *E. typhina*. Mycologia, 1994, 86(4): 571-580.
- [27] Clay K, Jones J P. Transmission of the fungus *Atkinsonella hypoxylon* (Clavicipitaceae) by cleistogamous seed of *Danthonia spicata* (Gramineae). Canadian Journal of Botany, 1984, 62: 2893-2898.
- [28] Leuchtmann A, Clay K. Morphological, cultural and mating studies on *Atkinsonella*, including *A. texensis*. Mycologia, 1989, 81(5): 692-701.
- [29] Morgan-Jones G, White Jr J F. Concerning *Atkinsonella texensis*, a pathogen of the grass *Stipa leucotricha*: development morphology and mating system. Mycotaxon, 1989, 35(2): 455-467.
- [30] White Jr J F. Structure and mating system of the graminicolous fungal epibiont *Echinodothia tuberiformis* (Clavicipitales). American Journal of Botany, 1993a, 81: 1465-1471.
- [31] Tanaka E, Kawasaki S, Matsumura K, Kusuda R, Tanaka C, Peng Y L, Tsukiboshi T, Tsuda M. Phylogenetic studies of *Ephelis* species from various locations and hosts in Asia. Mycological Research, 2001, 105(07): 811-817.
- [32] White Jr J F, Reddy P. Examination of structure and molecular phylogenetic relationships of some graminicolous symbionts in genera *Epichloë* and *Parepichloë*. Mycologia, 1998, 90(2): 226-234.
- [33] Kelemu S, White Jr 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.
- [34] Dong Yi, H, Segenet K. *Acremonium implicatum*, a seed-transmitted endophytic fungus in *Brachiaria* grasses. Plant Disease, 2004, 88(11): 1252-1254.
- [35] White Jr J F, Glenn A E. A study of two fungal epibionts of grasses: structural features, host relationships, and classification in the genus *Myriogenospora* (Clavicipitales). American Journal of Botany, 1994, 81(2): 216-223.
- [36] White Jr J F. Taxonomic relationships among the members of the Balansiae (Clavicipitales) // Bacon C W, White Jr J F eds. Biotechnology of Endophytic Fungi of Grasses. Boca Raton: CRC Press, 1994: 3-20.
- [37] White Jr J F. Systematics of the Graminicolous clavicipitaceae: applications of morphological and molecular approaches // Bacon C W, Hill N S eds. *Neotyphodium*/Grass Interactions. New York: Plenum Press, 1997: 27-39.
- [38] Luttrell E S, Bacon C W. Classification of *Myriogenospora* in the Clavicipitaceae. Canadian Journal of Botany, 1977, 55(15): 2090-2097.
- [39] Rykard D M, Bacon C W, Luttrell E S. Host relations of *Myriogenospora atramentosa* and *Balansia epichloë* (Clavicipitaceae). Phytopathology, 1985, 75(8): 950-956.
- [40] Siegel M R, Schardl C L, Phillips T D. Incidence and compatibility of nonclavicipitaceous fungal endophytes in *Festuca* and *Lolium* grass species. Mycologia, 1995, 87(2): 196-202.
- [41] Bacon C W, White Jr J F. Stains, media, and procedures for analyzing endophytes // Bacon C W, White Jr J F eds. Biotechnology of Endophytic Fungi of Grasses. Boca Raton: CRC Press, 1994: 47-56.
- [42] White Jr J F, Morrow A C, Morgan-Jones G. Endophyte-host associations in forage grasses. XII. A fungal endophyte of *Trichachne insularis* belonging to *Pseudocercospora*. Mycologia, 1990, 82(2): 218-226.
- [43] Braun U. A monograph of *Cercospora*, *Ramularia* and allied genera (Phytopathogenic Hyphomycetes) // IHW-Verlag, Eching, 1995, 1: 37.
- [44] Riesen T K, Close R C. Endophytic fungi in propiconazole-treated and untreated barley leaves. Mycologia, 1987, 79(4): 546-552.
- [45] Bacon C W, Hinton D M. Symptomless endophytic colonization of maize by *Fusarium moniliforme*. Canadian Journal of Botany, 1996, 74(8): 1195-1202.
- [46] Bacon C W, Yates I E. Endophytic root colonization by *Fusarium* species: histology, plant Interactions, and toxicity // Schulz B, Boyle C, Sieber T N ed. Microbial Root Endophytes. Berlin: Springer, 2006: 133-152.
- [47] Jordaan A, Taylor J E, Rossenkhan R. Occurrence and possible role of endophytic fungi associated with seed pods of *Colophospermum mopane* (Fabaceae) in Botswana. South African Journal of Botany, 2006, 72(2): 245-255.
- [48] Verma S, Varma A, Rexer K H, Hassel A, Kost G, Sarbhoy A, Bisen P, Bütehorn B, Franken P. *Piriformospora indica*, gen. et sp. nov., a new root-colonizing fungus. Mycologia, 1998, 90(5): 896-903.
- [49] Peškan-Berghöfer T, Shahollari B, Giong P H, Hehl S, Markert C, Blanke V, Kost G, Varma A, Oelmüller R. Association of *Piriformospora indica* with *Arabidopsis thaliana* roots represents a novel system to study beneficial plant-microbe interactions and involves early plant protein modifications in the endoplasmic reticulum and at the plasma membrane. Physiologia Plantarum, 2004, 122(4): 465-477.
- [50] Waller F, Achatz B, Baltruschat H, Fodor J, Becker K, Fischer M, Heier T, Huckelhoven R, Neumann C, von Wettstein D. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2005, 102(38): 13386-13391.
- [51] Miles C O, di Menna M E, Jacobs S W L, Garthwaite I, Lane G A, Prestidge R A, Marshall S L, Wilkinson H H, Schardl C L, Ball O J P. Endophytic fungi in indigenous Australasian grasses associated with toxicity to livestock. Applied and Environmental Microbiology, 1998, 64(2): 601-606.
- [52] Aldous D E, Isaacs S, Mebalds M I. Endophytes in the genus *Neotyphodium* are not found in Australian native grasses. Australasian Plant

- Pathology, 1999, 28: 183-186.
- [53] Moon C D, Miles C O, Jarlfors U, Schardl C L. The evolutionary origins of three new *Neotyphodium* endophyte species from grasses indigenous to the Southern Hemisphere. *Mycologia*, 2002, 94(4): 694-711.
- [54] Gentile A, Rossi M S, Cabral D, Craven KD, Schardl CL. Origin, divergence, and phylogeny of *epichloë* endophytes of native Argentine grasses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2005, 35(1): 196-208.
- [55] Schardl C L. *Epichloë* species: fungal symbionts of grasses. *Annual Review of Phytopathology*, 1996, 34: 109-130.
- [56] Leuchtmann A. Isozyme characterization, persistence, and compatibility of fungal and grass mutualists. In: Bacon C W, White Jr J F ed. *Biotechnology of Endophytic Fungi of Grasses*. Boca Raton: CRC Press, 1994: 21-33.
- [57] Jensen A M D, Roulund N. Occurrence of *Neotyphodium* endophytes in permanent grassland with perennial ryegrass (*Lolium perenne*) in Denmark. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2004, 104(3): 419-427.
- [58] Clement S L, Elbertson L R, Youssef N N, Davitt C M, Doss R P. Incidence and diversity of *Neotyphodium* fungal endophytes in tall fescue from Morocco, Tunisia, and Sardinia. *Crop Science*, 2001, 41(2): 570-576.
- [59] Ji Y L, Wang Z W, Yu H S, Wang S M. *Neotyphodium uncinatum*, an endophytic fungus obtained from *Festuca arundinacea* Schreb. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2003, 26(2): 47-50.
- [60] Li C J, Nan Z B, Paul V H, Dapprich P D, Liu Y. A new *Neotyphodium* species symbiotic with drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*) in China. *Mycotaxon*, 2004, 90(1): 141-147.
- [61] Wang Z W, Wang S M, Ji Y L, Zhao M W, Yu H S. Plant endophyte research 6: Detection and distribution of endophytic fungus in Gramineous plants in saline alkali area in Dongying. *Pratacultural Science*, 2005, 22(2): 60-64.
- [62] Zhan L H, Ji Y L, Kang Y, Sun X H, Yu H S, Wang Z W. Grass endophyte researches 3: A new grass-endophyte association developed from *Calamagrostis* sp. and *Neotyphodium* sp. producing stromata without sexual spores. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2008, 31(4): 55-60.
- [63] Chen Y G, Ji Y L, Yu H S, Zhang C W, Wang Z W. A new *Neotyphodium* species from *Festuca parvigluma* Steud. grown in China. *Mycologia*, 2009, 101(5): 681-685.
- [64] Kang Y, Ji Y L, Sun X H, Zhan L H, Li W, Yu H S, Wang Z W. Taxonomy of *Neotyphodium* endophytes of Chinese native *Roegneria* plants. *Mycologia* 2009, 101(2): 211-219.
- [65] Wang Z W, Yoshida S, Shimanuki T, Tajimi A. Japanese grass endophyte research 2, Detection of endophyte from *Agropyron* sp. plants (in Japanese). *Journal of Japanese Society of Grassland Science*, 1996, 43: 150.
- [66] Yanagida N, Irie T, Tanaka E, Teramoto C, Kuwabara K, Tajimi A. New choke diseases and their molecular phylogenetic analysis in *Agropyron ciliare* var. *minus* and *Agropyron tsukushiense* var. *transiens*. *Mycologia*, 2005, 97(6): 1287-1291.
- [67] Kang Y, Ji Y L, Zhan L H, Sun X H, Li W, Yu H S, Wang Z W. Distribution and morphological characters of *Neotyphodium* endophytes in some grasses. *Pratacultural Science*, 2008, 25(12): 111-116.
- [68] White Jr J F. Endophyte-host associations in grasses. XIX. A systematic study of some sympatric species of *Epichloë* in England. *Mycologia*, 1993, 85(3): 444-455.
- [69] Leuchtmann A, Schardl C L. Mating compatibility and phylogenetic relationships among two new species of *Epichloë* and other congeneric European species. *Mycological Research*, 1998, 102(10): 1169-1182.
- [70] Schardl C L, Leuchtmann A. Three new species of *Epichloë* symbiotic with North American grasses. *Mycologia*, 1999, 91(1): 95-107.
- [71] Craven K D, Blankenship J D, Leuchtmann A, Highnight K, Schardl C L. Hybrid fungal endophytes symbiotic with the grass *Lolium pratense*. *Sydowia*, 2001, 53(1): 44-73.
- [72] Cabral D, Cafaro MJ, Saidman B, Lugo M, Reddy P V, White Jr J F. Evidence supporting the occurrence of a new species of endophyte in some South American grasses. *Mycologia*, 1999, 91(2): 315-325.
- [73] Moon C, Scott B, Schardl C L, Christensen M J. The evolutionary origins of *Epichloë* endophytes from annual ryegrasses. *Mycologia*, 2000, 92(6): 1103-1118.
- [74] Moon C D, Craven K D, Leuchtmann A, Clement S L, Schardl C L. Prevalence of interspecific hybrids amongst asexual fungal endophytes of grasses. *Molecular Ecology*, 2004, 13(6): 1455-1467.
- [75] Nan Z B. Incidence and Distribution of endophytic fungi in seeds of some native and introduced grasses in China. *Acta Prataculturæ Sinica*, 1996, 5(2): 1-8.
- [76] Wei Y K, Gao Y B, Zhang X, Su D, Wang Y H, Xu H, Lin F, Ren A Z, Chen L, Nie L Y. Distribution and diversity of *Epichloë/Neotyphodium* fungal endophytes from different populations of *Achnatherum sibiricum* (Poaceae) in the Inner Mongolia Steppe, China. *Fungal Diversity*, 2007, 24: 329-345.
- [77] Wilson A D, Clement S L, Kaiser W J. Endophytic fungi in a wild *Hordeum* germplasm collection. *Plant Genetic Resources Newsletter*, 1991, 87: 1-4.
- [78] Clement S L, Kaiser W J, Eichenseer H. *Acremonium* endophytes in germplasms of major grasses and their utilization for insect resistance//Bacon C W, White Jr J F eds. *Biotechnology of Endophytic Fungi of Grasses*. Boca Raton: CRC Press, 1994: 185-199.
- [79] Clement S L, Wilson A, Lester D, Davitt C. Fungal endophytes of wild barley and their effects on *Diuraphis noxia* population development.

Entomologia Experimentalis et Applicata, 1997, 82(3): 275-281.

- [80] Li B J, Zheng X H, Shahe D L, Sun S C. An investigation of endophyte-grasses in north-west of China. Grassland of China, 1996, 2: 29-32
- [81] Li B J, Zheng X H, Sun S C. A survey of endophytic fungi in some native forage grasses of northwestern China // Bacon C W, Hill N S eds. *Neotyphodium/Grass Interactions*. New York (USA): Plenum Press, 1997: 69-71.
- [82] Wang Y H, Ren A Z, Wei Y K, Zhang X, Xie F X, Lin F, Gao Y B. Endophytic fungi from *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng in mid-eastern Inner Mongolia steppe. *Mycosystema*, 2008, 27(6): 841-851.
- [83] Zhan L H, Ji Y L, Yu H S, Kang Y, Sun X H, Wang Z W. Grass endophyte researches 8. Distribution and morphological characteristics of *Neotyphodium* sp. grown in *Calamagrostis* spp. in China. *Pratacultural Science*, 2009, 26(1): 13-18.
- [84] Li W, Ji Y L, Yu H S, Wang Q Y, Wu K, Wang Z W. Distribution and morphological characters of *Epichloë* endophytes in the middle and lower basin of Yangtze River. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2006, 29(2): 39-44.
- [85] Chen Y G, Ji Y L, Kang Y, Sun X H, Zhan L H, Yu H S, Wang Z W. Grass endophyte researches 5. Genetic diversity in some Chinese epichloë endophytes. *Mycosystema*, 2008, 27(6): 863-872.
- [86] Li W, Ji Y L, Yu H S, Mo L X, Li F F, Wang Z W. Genetic diversity and rDNA-ITS sequence analysis of endophytic fungi isolated from gramineous plants in China. *Mycosystema*, 2006, 25(2): 217-226.
- [87] Kelemu S, Huang D Y, Huang G X, Takayama Y. Detecting and differentiating *Acremonium implicatum*: developing a PCR-based method for an endophytic fungus associated with the genus *Brachiaria*. *Molecular Plant Pathology*, 2003, 4(2): 115-118.
- [88] Cai L B. Geographical distribution of *Roegneria* C. Koch (Poaceae). *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2002, 22 (4): 913-923.

参考文献:

- [5] 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.
- [6] 郭良栋. 内生真菌研究进展. *菌物系统*, 2001, 20(1): 148-152.
- [13] 申靖, 陶文文, 陈昌, 陈永敢, 王志伟. *Epichloë yangzii* 的种传特性及其在宿主主体内的分布. *草业科学*, 2009, 26(6): 80-90.
- [15] 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.
- [24] 方中达. 中国农业植物病害. 北京: 中国农业出版社, 1996: 292-293.
- [59] 纪燕玲, 王志伟, 于汉寿, 王世梅. 分离自苇状羊茅 (*Festuca arundinacea* Schreb.) 的内生真菌 *Neotyphodium uncinatum*. *南京农业大学学报*, 2003, 26(2): 47-50.
- [61] 王志伟, 王世梅, 纪燕玲, 赵明文, 于汉寿. 中国禾本科植物内生真菌研究——东营市盐碱地区的禾本科植物内生真菌的检测与分布特征. *草业科学*, 2005, 22(2): 60-64.
- [62] 詹漓晖, 纪燕玲, 亢燕, 孙相辉, 于汉寿, 王志伟. 禾本科植物内生真菌研究 3. 产生子座而无有性孢子的 *Neotyphodium* 属内生真菌拂子茅属植物新共生体. *南京农业大学学报*, 2008, 31(4): 55-60.
- [67] 亢燕, 纪燕玲, 詹漓晖, 孙相辉, 李伟, 于汉寿, 王志伟. 部分禾本科植物 *Neotyphodium* 属真菌的分布和形态特征. *草业科学*, 2008, 25(12): 111-116.
- [75] 南志标. 内生真菌在我国部分国产和引进禾草品种种子中的分布. *草业学报*, 1996, 5(2): 1-8.
- [80] 李保军, 郑晓红, 沙赫都拉, 孙穗长. 新疆部分禾草的植物内生菌调查. *中国草地*, 1996: 29-32.
- [82] 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.
- [83] 詹漓晖, 纪燕玲, 于汉寿, 亢燕, 孙相辉, 王志伟. 禾本科植物内生真菌研究 8. 中国部分地区拂子茅属植物 *Neotyphodium* 属内生真菌分布及形态学特征. *草业科学*, 2009, 26(1): 13-18.
- [84] 李伟, 纪燕玲, 于汉寿, 王庆亚, 吴坤, 王志伟. 长江中下游地区 *Epichloë* 属真菌的分布及形态特征. *南京农业大学学报*, 2006, 29(2): 39-44.
- [85] 陈永敢, 纪燕玲, 亢燕, 孙相辉, 詹漓晖, 于汉寿, 王志伟. 禾本科植物内生真菌研究 5. 中国产部分 epichloë 内生真菌的遗传多样性. *菌物学报*, 2008, 27(6): 863-872.
- [86] 李伟, 纪燕玲, 于汉寿, 莫凌霄, 李飞凤, 王志伟. 中国产禾本科植物内生真菌的遗传多样性及 rDNA-ITS 系统发育分析. *菌物学报*, 2006, 25(2): 217-226.
- [88] 蔡联炳. 鹅观草属的地理分布. *西北植物学报*, 2002, 22 (4): 913-923.