

光照强度和光周期对醉马草内生真菌共生体幼苗生长和生物碱积累的影响

刘 静, 万志文, 陈振江, 李秀璋, 曹 莹, 李春杰*

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

摘 要: 该研究通过测定不同光周期(8、12、14 和 16 h · d⁻¹)和光照强度(1 500、2 500 和 3 500 lux)处理下醉马草内生真菌共生体幼苗的形态指标以及叶绿素、可溶性糖、麦角酰胺和麦角新碱的含量, 以明确醉马草内生真菌共生体幼苗生长和生物碱积累的最适光照条件, 为醉马草内生真菌共生体的应用提供理论依据。结果发现: (1) 醉马草内生真菌共生体幼苗株高、叶绿素和可溶性糖含量随着光照时间的延长而增加, 并在光周期为 16 h · d⁻¹ 时显著 ($P < 0.05$) 高于其他处理; 根长、单株分蘖数和单株生物量均先升高后降低, 且均在 14 h · d⁻¹ 处理下达到最大值。(2) 随着光照强度的增加, 醉马草内生真菌共生体幼苗 4 个形态指标以及叶绿素和可溶性糖含量均呈增加的趋势, 并在光照强度为 3 500 lux 时均达到最大值。(3) 随着处理时间的延长, 醉马草内生真菌共生体幼苗麦角酰胺和麦角新碱的含量在不同光周期处理下均呈上升的趋势, 并在光周期为 12 h · d⁻¹ 和光照强度为 2 500 lux 处理下麦角酰胺和麦角新碱的含量均显著高于其他处理 ($P < 0.05$), 且在处理第 15 天时达到最大值。研究表明, 适宜的光照环境能显著促进醉马草内生真菌共生体幼苗生长和生物碱的积累, 并以 12 h · d⁻¹ 光周期和 2 500 lux 光照处理下最有利于麦角酰胺和的麦角新碱积累。

关键词: 醉马草; 内生真菌; 麦角新碱; 麦角酰胺; 光周期; 光照强度

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Different Illumination Intensity and Photoperiod on Growth and Ergot and Ergot Alkaloids Concentrations of Symbiont of *Epichloë gansuensis*-*Achnatherum inebrians* Seedling

LIU Jing, WAN Zhiwen, CHEN Zhenjiang, LI Xiuzhang, CAO Ying, LI Chunjie*

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

Abstract: We conducted a study to investigate morphological indicators, chlorophyll, soluble sugar, ergine and ergonovine contents under different photoperiods (8, 12, 14 and 16 h · d⁻¹) and illumination intensities (1 500, 2 500 and 3 500 lux), to explore the optimum conditions for the growth of the symbiotic *Achnatherum inebrians* seedling and the accumulation of alkaloids. it was found that: (1) the plant height, chlorophyll and soluble sugar content of symbiotic *A. inebrians* seedling were increased with the prolonging of photoperiod, which were significantly ($P < 0.05$) lower than that of other three treatments under 16 h · d⁻¹, but the root length, tiller amount per plant and biomass per plant were increased first and then de-

收稿日期: 2017-06-20; 修改稿收到日期: 2017-10-10

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2014CB138702); 国家自然科学基金项目(31372366); 长江学者和创新团队发展计划(IRT_17R50)

作者简介: 刘 静(1992—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事禾草内生真菌研究。E-mail: liuj16@lzu.edu.cn

* 通信作者: 李春杰, 教授, 博士生导师, 主要从事禾草内生真菌共生体及草类植物病理学研究。E-mail: chunjie@lzu.edu.cn

creaseds, which had a peak value under $14 \text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$. (2) The plant four morphological indicators, chlorophyll and soluble sugar content of symbiotic *A. inebrians* seedling were increased with the illumination intensity increased that had a peak value under 3 500 lux. (3) With the prolonging of treatment time, the content of ergine and ergonovine were increased in different photoperiods. The contents of ergine and ergonovine were significantly ($P < 0.05$) higher than that of other treatments under $12 \text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$ and 2 500 lux, which had a peak value at 15 days. It can be seen that the appropriate light environment can significantly promote the growth of symbiont of *Epichloë gansuensis*-*Achnatherum inebrians* seedling and the accumulation of alkaloids, and the most suitable condition for the accumulation of ergine and ergonovine were $12 \text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$ and 2 500 lux.

Key words: *Achnatherum inebrians*; endophyte; ergonovine; ergine; photoperiod; illumination intensity

禾草内生真菌所产生生物碱主要有四大类至少 10 种,分别是以震颤素(lolitre B)为代表的吲哚双萜类(indol diterpene)、以波胺(peramine)为代表的吡咯并吡嗪类(pyrrolopyrazine)、以麦角新碱(ergonovine)和麦角酰胺(ergine)为代表的麦角碱类(ergot alkaloids)、以黑麦草碱(loine)为代表的饱和吡咯类化合物(pyrrolizidine)等^[1-3]。生物碱作为植物产生的次生代谢产物,其含量主要受两类因素的影响,一是生物因子,如宿主植物的基因型、与生物碱合成相关的酶、病虫害、内生真菌的遗传特性、食草动物、人工干扰等^[4-7],二是非生物因子,如温度、pH、营养元素(N、P、Mn、Zn 和 Fe 等)的供给、外源色氨酸、乙烯利和水杨酸等^[8-13]。

醉马草(*Achnatherum inebrians*)是禾本科芨芨草属多年生草本植物,是中国西北天然草场主要的烈性毒草之一,主要分布在中国甘肃、内蒙、青海、西藏等地^[14]。1996 年,李保军等检测到新疆醉马草种子内生真菌的带菌率为 100%^[15]。1998 年李学森等也报道了中国新疆醉马草种子带菌率为 98%,幼苗内生真菌带菌率为 85%^[16]。2000 年南志标和李春杰调查发现,中国甘肃省醉马草植株的内生真菌带菌率近乎 100%^[17]。2010 年,代乐英^[18]通过镜检发现肃南醉马草植株平均带菌率为 100%,天祝和夏河带菌率分别为 98%和 90%。禾草内生真菌是指在禾草体内度过大部分或者全部生命周期,但却不会引起禾草外部显示任何病害症状的一大类真菌^[19]。禾草内生真菌与醉马草是一种互惠共生的关系,醉马草为内生真菌提供营养物质和传播途径^[20],禾草内生真菌的代谢物能促进醉马草的生长发育^[21-23],并提高其抗病抗虫的能力^[24-25]。醉马草内生真菌共生体可产生两种重要的麦角生物碱,即麦角酰胺和麦角新碱,其不仅对家畜和食草昆虫具有一定的毒性^[26-27],可将其作为生物农药开发利用,而且已被广泛应用于临床^[28]。目前,国内外对

醉马草中生物碱的研究主要集中在麦角酰胺和麦角新碱含量的影响因素方面,但关于光照强度和光周期对麦角酰胺和麦角新碱含量的影响尚未见报道。

光是植物生长发育最重要的环境因子之一,直接参与植物最重要的生理进程光合作用。光合作用为植物提供直接的能量和物质来源,不同的光照强度和光周期会使植物光合作用的效率有所不同。植物光合速率在特定的范围内随着光照强度的增强有所增加^[29]。李志刚等^[30]认为弱光可降低百喜草(巴哈雀稗, *Paspalum notatum*)、苇状羊茅(*Festuca arundinacea*)和鸭茅(*Dactylis glomerata*)3 种牧草的生物量、光合能力、可溶性糖含量。余阳俊^[31]研究表明加强光照强度不仅促进大白菜的生殖生长,还促进营养生长。而光对次生代谢产物含量的影响比较复杂,它对含氮化合物、萜类化合物和酚类化合物三大类次生代谢产物的含量作用不一^[32-33]。醉马草内生真菌共生体中麦角酰胺和麦角新碱含量在逆境条件下均有所增加^[5],但是关于不同光照处理下醉马草内生真菌共生体麦角生物碱的积累的研究目前尚无报道,因此本试验拟在不同光周期和光照强度处理下考察醉马草内生真菌共生体幼苗的生长和产碱情况,通过高效液相色谱检测其麦角新碱和麦角酰胺的含量变化,以明确醉马草内生真菌共生体幼苗生长和生物碱积累的最适光照条件,为将醉马草内生真菌共生体幼苗大田种植和应用于水土保持及绿化环境提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验所用的醉马草种子于 2014 年 9 月份采自甘肃肃南($100^{\circ}33.139' \text{ E}$, $37^{\circ}13.823' \text{ N}$),2015 年 4 月通过镜检发现其带菌率 100%,随机选取 1 株被内生真菌 *Epichloë gansuensis* 侵染的醉马草上的种子用于本试验。

1.2 材料培养与处理

1.2.1 材料培养 挑选表面健康、籽粒饱满的醉马草种子播种于装有 300 g 蛭石的聚乙烯花盆(口径 15 cm,底径 10 cm,深 12 cm)中,每盆 10 粒,在兰州大学榆中校区智能温室[光周期 12 h 光照(12 h · d⁻¹),温度(20±1) °C,光照强度 120 μmol · m⁻² · s⁻¹]内培养幼苗。每周定量浇灌 200 mL Hoagland 营养液。

1.2.2 光周期处理 待醉马草幼苗生长到 5 周龄后,每盆定植到 5 株,分别移入 4 个光照培养箱,每个培养箱 5 盆,温度均设为 22 °C,光照强度均设为 2 500 lux,光周期分别设置为每天 8 h 光照/16 h 黑暗(8 h · d⁻¹)、12 h 光照/12 h 黑暗(12 h · d⁻¹)、14 h 光照/10 h 黑暗(14 h · d⁻¹)和 16 h 光照/8 h 黑暗(16 h · d⁻¹),每个处理 5 次重复。每隔 3 d 进行一次样品采集,在处理 3 d、6 d、9 d、12 d 和 15 d 分别取醉马草内生真菌共生体幼苗检测其麦角酰胺和麦角新碱含量。处理 15 d 后,分别测定醉马草内生真菌共生体幼苗在不同光周期处理下的株高、根长、分蘖数、生物量以及叶绿素和可溶性糖含量。

1.2.3 光照强度处理 待醉马草幼苗生长到 5 周龄后,每盆定植到 5 株,分别移入 3 个光照培养箱,每个培养箱 5 盆,温度均设为 22 °C,光周期设为 12 d/12n,光照强度分别设置为 1 500、2 500 和 3 500 lux,每个处理 5 次重复。每隔 3 d 进行一次样品采集,在处理 3 d、6 d、9 d、12 d 和 15 d 分别取醉马草内生真菌共生体幼苗检测其麦角酰胺和麦角新碱含量。处理 15 d 后,分别测定醉马草内生真菌共生体幼苗在不同光照强度处理下的株高、根长、分蘖数、生物量以及叶绿素和可溶性糖含量。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 形态指标 单株醉马草内生真菌共生体幼苗的株高和根长采用测量法,单株幼苗分蘖数采用计数法,单株幼苗生物量的测定采用称量法。

1.3.2 叶绿素含量 采用丙酮提取法^[34]测定叶绿素含量。取新鲜植物叶片,擦净组织表面污物,去除中脉剪碎。称取剪碎的新鲜样品 2 g,放入研钵中,加少量石英砂和碳酸粉及 3 mL 95%乙醇,研成匀浆,再加乙醇 10 mL,继续研磨至组织变白。静置 3 ~5 min。取滤纸 1 张置于漏斗中,用乙醇湿润,沿玻棒把提取液倒入漏斗,滤液流至 100 mL 棕色容量瓶中;用少量乙醇冲洗研钵、研棒及残渣数次,最后连同残渣一起倒入漏斗中。用滴管吸取乙醇,将滤纸上的叶绿体色素全部洗入容量瓶中。直至滤纸

和残渣中无绿色为止。最后用乙醇定容至 100 mL 摇匀。取叶绿体色素提取液在波长为 652、654 和 665 nm 下测定吸光度 A₆₅₂、A₆₅₄ 和 A₆₆₅,以 95%乙醇为空白对照。

总叶绿素含量=(A₆₅₂/34.5)×(V/1 000 W)

式中,W 为样品重量,V 为提取液体积

1.3.3 可溶性糖含量 采用蒽酮法^[35]测定可溶性糖含量。称取鲜样 0.1 g 放入试管中,加蒸馏水 5 mL,封口于沸水中提取 1 h,提取液过滤至 25 mL 容量瓶,用蒸馏水反复漂洗残渣并定容至刻度。吸取待测液 0.2 mL,加入试管中,再加蒸馏水 2.3 mL,摇匀,随后沿试管壁迅速加入蒽酮试剂 6.5 mL,立即摇匀,置试管架上冷却至室温,以添加蒽酮试剂和蒸馏水的空白管作对照,在 620 nm 波长处测定吸光度值,按多点校准法建立标准曲线,测定待测管中提取液可溶性糖含量。标准曲线方程为:y = 0.111x + 0.013 8,R² = 0.988。

1.3.4 麦角酰胺和麦角新碱含量 (1)麦角生物碱的提取:参考李春杰^[21]和周莲玉^[36]的方法,将待测醉马草幼苗在零下 20 °C 的冰柜冷冻 12 h,然后在冷干机中-60 °C 条件下干燥 24 h,取出速于研钵中研磨成粉末。称取草粉 50 mg 装于 1.5 mL 的 eppendorf 离心管中,加入 1 mL 提取液(三氯甲烷:甲醇:氨水=75:25:2),颠倒混匀,室温黑暗条件下过夜。后经 15 °C、10 000 r · min⁻¹ 条件下离心 5 min,于通风厨中黑暗条件挥发至干;每个离心管加入 0.75 mL 的甲醇:四氯甲烷(1:2)和 0.25 mL 的 25 mmol · L⁻¹ 酒石酸,颠倒混匀后,于离心机(Beckman,Germany)中在 21 °C、12 000 r · min⁻¹ 条件下离心 5 min,吸取上清液 0.5 mL 过有机相 PCX(Bond ElutPlexa PCX, 60 mg, 3 mL, 50/pk)柱(提前用 2 mL 甲醇活化),再用 1 mL 纯净水冲洗,最后用 1 mL 95%甲醇和 5%的氨水混合液收集,收集后的液体经 0.22 μm 孔径的有机相过滤垫过滤至 1.5 mL 棕色色谱瓶,放于 4 °C 冰箱待用。(2)麦角生物碱含量的测定:采用万志文^[8-9]的上机方法,用 Ailent 1100series 高效液相色谱系统(Agilent,USA)、Eclipse XDB-C18 反相(250 mm×4.6 mm,5 μm)色谱柱和流动相(A 为 0.1 mol · L⁻¹ NH₄OAc,B 为乙腈),按照 0 °C 5 min A 液的浓度从 95%~85%、5~10 min A 液的浓度从 85%~80%、10~15 min A 液的浓度从 80%~90%、15~20 min A 液的浓度从 90%~95%的梯度洗脱;检测波长(Ex) 为 312 nm,发射波长(Em)为 427 nm,流

速为 1.0 mL/min,进样量为 20 μ L,将麦角酰胺和麦角新碱标样分别稀释至 0.375、0.75、1.5 和 3 mg/kg,各取相同浓度梯度的 2 种标样混合,以外标法建立相关标准直线方程。通过色谱数据工作站软件(Chem Station for L C. Rev. A. 10.01,USA)监测进程并测定峰值面积,根据相关方程和样品稀释的倍数,计算样品中 2 种生物碱的浓度。

1.4 数据处理

所有试验数据的统计和分析分别采用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 22.0 统计分析软件进行。

2 结果与分析

2.1 光周期和光照强度对醉马草内生真菌共生体幼苗生长的影响

由表 1 可知,随着光照时间的延长,醉马草内生真菌共生体幼苗株高呈逐渐增加的趋势,并在光周期为 16 h \cdot d⁻¹时幼苗株高达到最大值,且显著($P<0.05$)高于 8 h \cdot d⁻¹和 12 h \cdot d⁻¹光照处理;同时,共生体幼苗的单株分蘖数和单株生物量均随着光照时间的延长而呈先增加后降低的趋势,并均在光周期为 14 h \cdot d⁻¹时达到最大值,并且均显著($P<0.05$)高于其他 3 个处理;但是,共生体幼苗的根长在不同的光周期处理下无显著差异。表 1 还显示,随着光照强度的增加,醉马草内生真菌共生体幼苗株高、根长、分蘖和生物量均呈逐渐增加的趋势,并均在光照强度为 3 500 lux 时达到最大值。其中,3 500 lux 处理时各生长指标均显著高于相应 1 500

lux 处理,且 3 500 lux 处理下幼苗株高和单株生物量还显著高于 2 500 lux 处理。可见,适宜的光周期和光照强度能显著促进醉马草内生真菌共生体幼苗的生长。

2.2 光周期和光照强度对醉马草内生真菌共生体幼苗叶绿素和可溶性糖含量的影响

表 2 显示,随着光照时间的延长,醉马草内生真菌共生体幼苗叶绿素和可溶性糖均呈逐渐增加的趋势,并在光周期为 16 h \cdot d⁻¹时达到最大值,且显著高于其他 3 个处理;在光周期为 14 h \cdot d⁻¹时,幼苗叶绿素含量显著高于 8 h \cdot d⁻¹处理,其可溶性糖显著高于 8 h \cdot d⁻¹和 12 h \cdot d⁻¹处理;光周期为 12 h \cdot d⁻¹时,幼苗叶绿素含量显著高于 8 h \cdot d⁻¹处理。同时,随着光照强度的增加,醉马草内生真菌共生体幼苗叶绿素和可溶性糖也均呈增加的趋势,叶绿素含量在光照强度为 3 500 lux 时达到最大值,并且在各个处理之间差异显著($P<0.05$);而幼苗可溶性糖含量在各个光照强度处理之间无显著变化。因此,适当增加光照时间和光照强度有利于醉马草内生真菌共生体幼苗叶绿素和可溶性糖含量提高。

2.3 光周期和光照强度对醉马草内生真菌共生体幼苗麦角生物碱含量的影响

2.3.1 光周期对麦角酰胺和麦角新碱含量的影响

由表 3 可知,随着处理时间的延长,醉马草内生真菌共生体幼苗麦角酰胺和麦角新碱含量在不同光周期处理下均呈逐渐上升的趋势,在处理第 15 天达到最大值,且大多显著高于其他处理时间;在处理 6~15 d 时,同期内幼苗麦角酰胺和麦角新碱含量均以

表 1 不同光周期和光照强度处理下醉马草幼苗株高、根长、分蘖和生物量的变化

Table 1 The plant height, root length, tiller amount and biomass of *A. inebrians* seedlings under different photoperiod and illumination intensity conditions

处理 Treatment		株高 Plant height/cm	根长 Root length/cm	单株分蘖数 Tiller amount per plant	单株生物量 Biomass per plant/g
光周期 Photoperiod/(h · d ⁻¹)	8	40.52±0.47c	19.03±1.02a	2.80±0.25b	0.13±0.003d
	12	42.66±0.24b	19.42±0.17a	3.36±0.16b	0.15±0.009c
	14	46.67±0.98a	19.96±0.32a	4.20±0.25a	0.29±0.006a
	16	47.84±0.31a	19.16±1.12a	2.60±0.29b	0.20±0.006b
光照强度 Illumination intensity/lux	1 500	35.45±1.07c	16.99±1.24b	2.10±0.40b	0.11±0.002c
	2 500	42.66±0.24b	19.42±0.17ab	3.36±0.16a	0.15±0.009b
	3 500	44.99±0.55a	20.27±0.59a	3.90±0.29a	0.23±0.012a

注:表中数据为平均值 \pm 标准误($n=5$);同列不同字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$);下同
Note: Data are present as mean \pm SE($n=5$);The different lower case letters within the same column mean significant difference at 0.05 level;The same as below

光周期 12 h · d⁻¹ 处理最高,并大多显著高于同期其他光周期处理。其中,处理 15 d 时,光周期 12 h · d⁻¹ 处理麦角酰胺(250.01 mg · kg⁻¹)和麦角新碱(263.08 mg · kg⁻¹)含量是相同光周期处理 3 d 时(11.01 和 96.65 mg · kg⁻¹)的 22.71 倍和 2.72 倍;处理 15 d 时,光周期 16 h · d⁻¹ 处理麦角酰胺和麦角新碱含量均最低,分别是相同光周期处理 3 d 时的 2.32 倍和 1.62 倍,它在 4 个光周期处理中增加幅度最小,积累速度缓慢。另外,在相同处理时间内,相同光周期处理幼苗麦角新碱含量始终明显高于相应麦角酰胺含量。可见,适宜的光周期处理较长时间能显著促进幼苗麦角新碱和麦角酰胺积累,并以 12 h · d⁻¹ 光周期处理最佳。

表 2 不同光周期和光照强度处理下醉马草幼苗叶绿素和可溶性糖含量的变化

Table 2 The contents of chlorophyll and soluble sugar in *A. inebrians* seedlings under different photoperiod and illumination intensity conditions

处理 Treatment		叶绿素 Chlorophyll (mg · g ⁻¹)	可溶性糖 Soluble sugar (mg · g ⁻¹)
光周期 Photoperiod (h · d ⁻¹)	8	3.98±0.09c	0.017±0.0003c
	12	4.43±0.17b	0.017±0.0007c
	14	4.55±0.05b	0.021±0.0004b
	16	5.74±0.14a	0.025±0.0009a
光照强度 Illumination intensity/lux	1 500	3.35±0.11c	0.020±0.001a
	2 500	4.43±0.17b	0.025±0.001a
	3 500	4.99±0.11a	0.026±0.002a

2.3.2 光照强度对麦角酰胺和麦角新碱含量的影响 由表 4 可知,在光照强度为 2 500 lux 时,醉马草内生真菌共生体幼苗麦角酰胺积累量随着处理时间的延长呈大幅上升趋势,且处理时间之间大多差异显著;麦角酰胺含量在处理 15 d 时达到最大值,并显著高于同期其他两个光强处理,分别是 1 500 和 3 500 lux 处理的 8.84 和 9.54 倍。在 1 500 lux 光强强度下,幼苗麦角酰胺含量处理在 9—15 d 时显著升高,但在处理 9 d、12 d 和 15 d 间变化不显著;在光照强度为 3 500 lux 时,幼苗麦角酰胺含量随着处理时间的延长呈先上升后降低趋势,并在处理 12 d 达到最大值且显著高于 3 d、6 d 和 15 d 处理,其余处理时间之间无显著变化。

同时,随着处理时间的延长,醉马草内生真菌共生体幼苗麦角新碱含量在各光照强度下总体均呈上升的趋势,均在处理 15 d 时达到最大值,并显著高于其余处理时间;在相同处理间内,其中,幼苗麦角新碱含量均以 2 500 lux 光照强度处理最高,并大多显著高于同期其余光照处理,而其余同期处理间差异多不显著。其中,处理 15 d 时,2 500 lux 光照强度处理幼苗麦角新碱含量分别是 1 500 和 3 500 lux 处理的 1.47 和 1.84 倍;处理 15 d 时,2 500 和 3 500 lux 光照强度处理幼苗麦角新碱含量分别是相同光照处理 3 d 时的 2.72 倍和 1.48 倍。同样,在相同光照强度和处理时间下,幼苗麦角新碱含量均大多远高于相应麦角酰胺含量(表 4)。可见,适宜的光照强度处理较长时间能显著促进幼苗麦角新碱和麦角酰胺积累,并以 2 500 lux 光照强度处理效果最佳。

表 3 不同光周期处理下醉马草幼苗麦角酰胺和麦角新碱含量的变化

Table 3 The ergine and ergnovine contents in *A. inebrians* seedlings under different photoperiod conditions

麦角生物碱 Ergot alkaloids	处理 Treatment (h · d ⁻¹)	处理时间 Treatment time/d				
		3	6	9	12	15
麦角酰胺含量 Ergine content (mg · kg ⁻¹)	8	20.37±0.50aD	21.99±0.54abCD	25.63±1.04bcC	38.64±0.08bB	44.79±2.26bA
	12	11.01±2.94cD	24.95±2.94aD	70.55±4.83aC	152.08±17.50aB	250.01±9.33aA
	14	13.06±0.71bcC	17.90±1.45bC	31.61±1.23bB	44.42±0.62bA	47.96±3.53bA
	16	13.55±0.93bC	18.62±0.37bBC	22.05±1.42cBC	27.62±2.79bAB	31.47±5.37bA
麦角新碱含量 Ergnovine content (mg · kg ⁻¹)	8	89.35±1.43aC	90.47±3.70cC	95.04±6.17cC	116.71±0.56bcB	144.66±12.65bA
	12	96.65±7.44aD	147.63±3.27aC	208.68±5.56aB	215.67±9.50aB	263.08±19.67aA
	14	58.76±3.71bB	115.50±12.54bA	124.94±5.19bA	136.99±3.41bA	141.45±16.71bA
	16	62.49±1.31bB	84.03±5.18cAB	91.94±5.88cAB	98.07±9.19cA	101.09±19.58bA

注:同行不同大写字母表示处理时间之间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

Note: The different capital letters within same row indicate significant difference among times at 0.05 level; The same as below

表 4 不同光照强度处理下醉马草幼苗麦角酰胺和麦角新碱含量的变化

Table 4 The ergine and ergnovine contents in <i>A. inebrians</i> seedlings under different illumination intensity conditions		处理时间 Treatment time/d				
麦角生物碱 Ergot alkaloids	处理 Treatment (/lux)	3	6	9	12	15
麦角酰胺含量 Ergine content (/mg · kg ⁻¹)	1 500	14.60±1.27bB	13.14±1.04aB	28.89±1.11bA	27.49±1.96bA	28.29±2.08bA
	2 500	11.01±0.30bD	24.95±2.94aD	70.55±4.83aC	152.08±17.50aB	250.01±9.33aA
	3 500	23.35±3.04aB	24.76±6.23aB	32.80±3.12bAB	40.73±3.11bA	26.20±2.45bB
麦角新碱含量 Ergnovine content (/mg · kg ⁻¹)	1 500	68.15±2.59bC	98.74±6.39bB	112.01±6.28bB	101.35±2.80bB	178.73±11.86bA
	2 500	96.65±7.44aD	147.63±3.27aC	208.68±5.56aB	215.67±9.50aB	263.08±19.67aA
	3 500	96.62±7.15aC	107.27±5.44bBC	123.97±1.88bAB	121.91±5.63bAB	142.87±11.74bA

3 讨 论

3.1 光周期、光照强度与醉马草内生真菌共生体幼苗生长的关系

光强可以影响植物的光合物质生产、运输和分配^[37],是影响植物生长的一个重要因素。光周期可以调节植物的生长发育^[38-40]。两者均通过影响植物生理生化来调节种子萌发、幼苗生长、开花及休眠等过程。株高、根长、分蘖和生物量是衡量植物生长发育的重要形态指标。有研究表明,不同植物最适光周期不同,甜瓜^[41]、扁茎大豆^[42]和芸薹^[31]的最适光周期为 16、12 和 24 h · d⁻¹。本试验中,随着光周期的增加,醉马草内生真菌共生体幼苗株高呈增加的趋势,在光周期为 16 h · d⁻¹时达到最大值,根长、分蘖和幼苗单株生物量均在光周期为 14 h · d⁻¹达到最大值,这是因为光照时间超过一定的范围将不利于分蘖的生长和生物量的积累,并且与幼苗种类及所处的生长环境有关。陈璇等^[43]认为遮荫抑制了石楠幼苗生长和生物量的积累。而邓伟等^[44]研究表明随着光照强度降低,马蹄金的株高和地上部分总生物量均有所增加,单株生物量也呈增长趋势。本试验中,随着光照强度的增加,醉马草内生真菌共生体幼苗 4 个形态指标均呈增加的趋势,并在光照强度为 3 500 lux 时达到最大值,此结果与马冰^[45-46]的研究结果一致。

植物在响应光照变化的同时会产生一系列相关变化,如光合速率和渗透调节物质。可溶性糖是胁迫诱导的小分子之一,其种类主要包括葡萄糖、海藻糖、蔗糖等,这些可溶性糖类参与细胞的渗透调节,也是植物体中重要的能源和碳源,植物遭受逆境胁迫时常常会积累大量的可溶性糖,含量越多,表明植物抗逆能力越强。同时可溶性糖是植物叶片碳运输及代谢过程的主要形式,是衡量植物体内碳代谢的重要指标^[47],反映植物固定能量的水平^[48]。光照

是作物进行光合作用的前提条件,光照强度和光周期直接决定叶片接受光的面积,影响植物的光合作用。叶绿素是植物进行光合作用的重要物质,其含量的多少与叶片的光合速率息息相关^[49]。黄瓜和番茄^[39]等作物上研究表明光周期的增加对幼苗可溶性糖有显著的影响,在大豆^[50]和鸢尾^[51]等植物的研究表明长日照条件下植物叶片净光合速率大于短日照,这些变化会引起光合产物积累的差异,进而影响植物在不同光周期下生长的变化。光照的减弱可以降低植物内可溶性糖^[30,52]和叶绿素的含量^[53-54]。本试验结果表明,醉马草幼苗叶绿素和可溶性糖含量随着光照周期和光照强度的增加而增加,在光周期为 16 h · d⁻¹和光照强度为 3 500 lux 时达到最大值。这是因为随着光强的增加,植株光合速率均有所提高,光合产物也随之增加,不仅增加了叶片中叶绿素含量,还增强了植物的渗透调节功能。

3.2 光周期、光照强度与醉马草内生真菌共生体幼苗麦角生物碱含量的关系

万志文等^[8-9,13]研究发现,短时间高温有利于醉马草麦角新碱和麦角酰胺的积累,长时间高温反而会使 2 种碱降解,随着处理时间的延长,22/15 ℃时 2 种麦角碱的积累量最高;麦角酰胺和麦角新碱的积累在酸性条件下受到抑制,在强碱性(pH 11)条件下达到峰值;并且高浓度短时间的 Mn、Zn 和 Fe 元素处理有利于刺激醉马草内生真菌共生体麦角碱的积累。李春杰^[21]研究表明,醉马草共生体中麦角酰胺和麦角新碱的含量幼苗期叶鞘显著高于叶片,成熟期则叶片显著大于叶鞘,且随着生育期的延长,2 种麦角碱含量呈先增加后降低的趋势。胡春霞^[11]发现,色氨酸处理显著增加了醉马草内生真菌共生体麦角新碱和麦角酰胺的含量,高浓度 N 或中浓度 P 处理有利于麦角酰胺、麦角新碱积累。张兴旭等^[5]研究表明,刈割高度的增加有利于麦角新碱和麦角酰胺的积累,说明适当的逆境条件对醉马草

共生体麦角碱的产生具有一定的促进作用。而光与植物次生代谢产物的生物合成及积累也有着密切关系。麦角酰胺和麦角新碱是醉马草内生真菌共生体产生的最主要的生物碱^[55],其作为醉马草内生真菌共生体的次生代谢产物,也受光照的影响。麦角生物碱是一类碱性含氮次生代谢产物,光照强弱可以直接影响植物对氮素的利用效率,因此可推测,一方面光照可以通过间接影响植物吸收利用氮素来影响 2 种麦角生物碱的含量,另一方面醉马草和内生真菌互作产生麦角新碱和麦角酰胺,2 种麦角碱含量直接受寄主植物和内生真菌共生体生长情况的影响,光照周期和光照强度直接作用于共生体的光合作用进程,通过影响植物生长发育进而影响产碱。本试验首次考察了醉马草内生真菌共生体在不光照处理下的产碱情况,结果表明随着处理时间的延长,醉马草内生真菌共生体幼苗麦角酰胺和麦角新碱含量在不同光周期处理下均呈上升的趋势,并于处理 15 d、光周期为 12 h · d⁻¹时达到最大值,分别为 250.01 和 263.08 mg · kg⁻¹,而在光周期为 16 h · d⁻¹时 2 种碱的积累量最少。由此可见,在光照保证了寄主植物正常生长的前提下,适中的光周期(12 h · d⁻¹)更利于麦角新碱和麦角酰胺的积累,超过或者低于 12 h · d⁻¹均会抑制醉马草内生真菌共生

体产碱。同时,有研究表明光强减弱会导致生物碱含量的增加^[56],但也有试验结果显示光强的减弱不利于某些生物碱的合成^[57]。本试验结果表明,随着处理时间延长至 15 d 时,醉马草内生真菌共生体幼苗麦角新碱和麦角酰胺积累量在光照强度为 2 500 lux 时最大,并且显著高于 1 500 lux 和 3 500 lux 处理,说明适当的光照强度有利麦角碱的积累。二甲稀丙基色氨酸合酶(dimethylallyltryptophan synthase,DMATS)已被证明是整个麦角生物碱合成过程中的限速酶,色氨酸既是共生体中麦角碱生物合成的前体也是该关键酶的诱导物^[58]。因此可推测,麦角生物碱随光强变化的原因可能是由于光强直接影响参与 2 种麦角碱合成的酶和合成生物碱的前提物质色氨酸的水平,适当光照可能提高其活性并有利于麦角碱的积累。

综上所述,本研究首次在不同光照周期和光照强度处理下探讨了醉马草内生真菌共生体幼苗的生长和 2 种麦角碱含量的变化规律,总体来说,在光周期为 16 h · d⁻¹和光照强度为 3 500 lux 时共生体的生长最佳,而在光周期为 12 h · d⁻¹和光照强度为 2 500 lux 处理下最适于麦角酰胺和麦角新碱的积累,但光周期和光强刺激对醉马草内生真菌共生体的产碱机理还有待进一步研究。

参考文献:

[1] 徐 瑞,南志标,周雁飞,等. 披碱草内生真菌共生体中麦角生物碱的组织分布与季节动态[J]. 草业学报,2012,21(3):84-92.
XU R,NAN Z B,ZHOU Y F,et al. Distribution and seasonal dynamics of ergot alkaloids in endophytic fungus symbiont[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(3):84-92.

[2] 高嘉卉,南志标. 禾草内生真菌生物碱的研究进展[J]. 生态学报,2007,27(6):2 531-2 546.
GAO J H,NAN Z B. A review of bioprotective alkaloids of grass-fungal endophytesymbioses[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007,27(6):2 531-2 546.

[3] 李秀璋,姚 祥,李春杰,等. 禾草内生真菌作为生防因子的潜力分析[J]. 植物生态学报,2015,39(6):621-634.
LI X Z,YAO X, LI C J, et al. Potential analysis of grass endophytes *Neotyphodium* as biocontrol agents[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*,2015,39(6):621-634.

[4] JAKUBCZYK D, CHENG J Z, et al. Biosynthesis of the ergot alkaloids[J]. *Natural Product Reports*, 2014, 31(10):1 328-1 338.

[5] ZHANG XX, LI C J, NAB Z B. Effects of cutting frequency and height on alkaloid production in endophyte-infected drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*) [J]. *Science China Life Sciences*, 2011, 54(6):567-571.

[6] 代乐英,黄 玺,李春杰,等. 麦角生物碱在醉马草内生真菌共生体中的空间分布[J]. 草业学报,2010,19(6):215-221.
DAI L Y, HUANG X, LI C J, et al. Spatial variation of ergot alkaloids in drunken horse grass infected by *Neotyphodium gansuense* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, 19(6):215-221.

[7] 代乐英. 醉马草内生真菌共生体麦角生物碱的研究[D]. 兰州:兰州大学,2010.

[8] 万志文,曹 莹,陈振江,等. 温度对醉马草内生真菌共生体幼苗生长和生物碱产量的影响[J]. 草业科学,2016,33(7):1 353-1 360.
WAN Z W, CAO Y, CHEN Z J, et al. Effects of different temperatures on growth and ergot alkaloids concentrations of *Achnatherum inebrians* seedling-*Epichloë* sp. seedling[J]. *Pratacultural Science*, 2016, 33(7):1 353-1 360.

[9] 万志文,冯骊蓉,陈振江,等. 不同 pH 对醉马草内生真菌共生体幼苗生长和产碱的影响[J]. 西北植物学报,2016,36(4):715-720.
WAN Z W, FENG J R, CHEN Z J, et al. Effects of different pH on growth and ergot alkaloids concentrations of symbiont of *Epichloë ansuensis*-*Achnatherum inebrians* seedling[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(4):

- 715-720.
- [10] 王 萍,张兴旭,赵晓静,等. 乙烯利及水杨酸对醉马草幼苗生长及生物碱含量的影响[J]. 草业科学,2014,**31**(11):2 113-2 118.
WANG P, ZHANG X X, ZHAO X J, *et al.* Effects of ethphon and salicylic acid on growth and ergot alkaloids concentrations of seedlings [J]. *Pratacultural Science*, 2014, **31**(11):2 113-2 118.
- [11] 胡春霞. 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[D]. 兰州:兰州大学, 2013
- [12] 王 萍. 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[D]. 兰州:兰州大学, 2014.
- [13] 万志文, 冯疆蓉, 王 萍, 等. 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[J]. 西北植物学报, 2016,**36**(7):1 427-1 434.
WAN Z W, FENG J R, WANG P, *et al.* Ergot alkaloids content of symbiont of *Epichloë gansuensis*-*Achnatherum inebrians* under different Mn, Zn and Fe conditions[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016,**36**(7):1 427-1 434.
- [14] 史志诚. 中国草地重要有毒植物[M]. 北京:中国农业出版社, 1997:166-176.
- [15] 李保军, 郑晓红, 孙穗长, 等. 新疆部分禾草的植物内生菌调查[J]. 中国草地学报, 1996, (2):29-32.
LI B J, ZHENG X H, SUN H C, *et al.* Investigation of endophyte-grasses in North-West of China[J]. *Grassland of China*, 1996, (2):29-32.
- [16] 李学森, 张学洲, 顾 祥, 等. 醉马草有毒物质与其内生真菌的关系[J]. 草食家畜, 1998, (4):44-46.
LI X S, ZHANG X Z, GU X, *et al.* The relationship between toxic substances and *Achnatherum inebrians* endophytic fungi[J]. *Grass-feeding Livestock*, 1998, (4):44-46.
- [17] NAN Z, LI C J. Neotyphodium in native grasses in China and observations on endophyte/host interaction. [C]//PAUL V H, DAPPRICH P D ed. Proceedings of the 4th International Neotyphodium/Grass Interactions Symposium. Soest. Germany, 2000: 41-50.
- [18] 代乐英, 黄 玺, 李春杰, 等. 麦角生物碱在醉马草内生真菌共生体中的空间分布[J]. 草业学报, 2010,**19**(6):215-221.
DAI L Y, HUANG X, LI C J, *et al.* spatial variation of ergot alkaloids in drunken horse grass infected by neotyphodium gansuense[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, **19**(6): 215-221.
- [19] SCHARDL C L, LEUCHTMANN A, SPIERING M J. Symbioses of grasses with seed borne fungal endophytes[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, **55**(55):315-40.
- [20] 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[J]. 生态学报, 2004,**24**(3):605-616.
NAN Z, LI C J. Roles of the grass-Neotyphodium association in pastoral agriculture systems[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(3):605-616.
- [21] 李春杰. 醉马草-内生真菌共生体生物学与生态学特性的研究[D]. 兰州:兰州大学, 2005 .
- [22] 缙小媛. 内生真菌对醉马草耐盐性的影响研究[D]. 兰州:兰州大学, 2007.
- [23] 陈 娜. 醉马草遗传多样性及内生真菌对其抗寒性影响[D]. 兰州:兰州大学, 2008.
- [24] 张兴旭. 内生真菌对醉马草抗虫性影响的研究[D]. 兰州:兰州大学, 2008.
- [25] 柳 莉. 醉马草内生真菌共生体对外源激素处理下低温及白粉病胁迫的响应[D]. 兰州:兰州大学, 2016.
- [26] SCHARDL C L, PANACCIONE D G, TUDZYNSKI P. Ergot alkaloids—biology and molecular biology[J]. *Alkaloids Chemistry & Biology*, 2006, **63**(6):45-86.
- [27] ZHANG X X, LI C J, NAN Z B, *et al.* Neotyphodium, endophyte increases *Achnatherum inebrians*, (drunken horse grass) resistance to herbivores and seed predators[J]. *Weed Research*, 2012,**52**(1):70-78.
- [28] YOUNG C A, SCHARDL C L, PANACCIONE D G, *et al.* Genetics, genomics and evolution of ergot alkaloid diversity [J]. *Toxins*, 2015, **7**(4):1 273-1 302.
- [29] 白 琰, 龙瑞军, 等. 红砂的净光合速率与蒸腾速率的日变化特征[J]. 甘肃农业大学学报, 2006, **41**(2):56-58.
BAI Y, LONG R J, LIU Y B. Diurnal changes of net photosynthetic rate and transpiration rate of *Reaumuria soongorica* [J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2006, **41**(2):56-58.
- [30] 李志刚, 侯扶江, 安 渊. 不同光照强度对三种牧草生长发育的影响[J]. 中国草地学报, 2009,**31**(3):55-61.
LI Z G, HOU F J, AN Y. Effects of different light intensities on growth and development of three kinds of forages. [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2009, **31**(3):55-61.
- [31] 余阳俊, 张凤兰, 赵越云, 等. 光周期与夜间补光强光对芸薹种抽薹开花的影响[J]. 华北农学报, 2007, **22**(6):114-118.
YU Y J, ZHANG F L, ZHAO X Y, *et al.* Effect of day length and supplementary light luminosity at night on bolting and florescence of *Brassica campestris* L. [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2007, **22**(6):114-118.
- [32] 王博文, 王 洋, 阎秀峰. 强光对喜树幼苗喜树碱含量及分配的影响[J]. 黑龙江大学自然科学学报, 2006, **23**(2):260-264.
WANG B W, WANG Y, YAN X F. Effect of light intensity on camptothecin content and a location in *Camptotheca acuminata* seedlings [J]. *Journal of Natureal Science of Heilongjiang University*, 2006, **23**(2):260-264.
- [33] WANG J H, MACHADO C. The determinant step in ergot alkaloid biosynthesis by an endophyte of perennial ryegrass [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2004, **41**(2):189-198.
- [34] DERE S, GUNES T, SIVACI R. Spectrophotometric determination of chlorophyll-a, b and total carotenoid contents of some algae species using different solvents[J]. *Turkish Journal of Botany*, 1998, **22**(1):13-17.
- [35] 李合生. 植物生理生化试验原理与技术(面向 21 世纪课程教材) [M]. 北京:高等教育出版社, 2000:134-278.
- [36] ZHOU L Y, LI C J, ZHANG X X, *et al.* Effects of cold shocked *Epichloë*, infected *Festuca sinensis*, on ergot alkaloid accumulation[J]. *Fungal Ecology*, 2015, (14):99-104.
- [37] 吴能表, 李琳琳, 杨卫星, 等. 强光对长春花叶片碳氮及次生代谢产物积累的影响[J]. 草业科学, 2014, **31**(8):1 508-1 514.

WU N B, LI L L, YANG W X, *et al.* Effects of light intensity on carbon-nitrogen metabolism and secondary metabolite of *Catharanthus roseus* leaves[J]. *Pratacultural Science*, 2014, **31**(8):1 508-1 514.

[38] PARKS B M, FOLTA K M, SPALDING E P. Photocontrol of stem growth[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, (4): 436-440.

[39] 邬奇, 苏娜娜, 崔瑾. 不同光周期下黄瓜和番茄幼苗生长与 ZT 和 IAA 的相关性[J]. 园艺学报, 2013, **40**(4):755-761.

WU Q, SU N N, CUI J. The correlation between endogenous ZT and IAA contents with the growth of cucumber and tomato seedlings under different photoperiod[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, **40**(4):755-761.

[40] NAOKI H, YOSHINORI H, ATSUSHI O, *et al.* Effect of photoperiod on growth of the plants, and sesamin content and CYP81Q1 gene expression in the leaves of sesame(*Sesamum indicum* L.) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, (75):212-219.

[41] 李世栋. 不同光温条件对厚皮甜瓜幼苗生长及生理特性影响的研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2007.

[42] 吴存祥, 刘金, 李兴宗, 等. 扁茎大豆的花序形态受光周期调控[J]. 中国油料作物学报, 2004, **26**(1):36-41.

WU C X, LIU J, LI X Z, *et al.* Photoperiod regulates morphology of terminal inflorescence in fasciated soybean[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Scieives*, 2004, **26**(1):36-41.

[43] 陈璇, 谢军. 光照对 3 种石楠属植物形态和生长的影响[J]. 农业与技术, 2013, (7):97-98.

CHEN X, XIE J. Effects of light on the morphology and growth of three species of *Photinia serrulata*[J]. *Agriculture and Technology*, 2013, (7):97-98.

[44] 邓伟, 吴哲, 吴铁明, 等. 光照强度对马蹄金生长的影响[J]. 今日科苑, 2007, (18):202-203.

DENG W, WU Z, WU T M, *et al.* Effect of light intensity on the growth of *Dichondra repens* Forst[J]. *Modern Science*, 2007, (18):202-203.

[45] 马冰. 光照和温度对高寒草甸六种常见禾本科植物幼苗生长和生物量分配的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2016.

[46] 杨延杰, 李天来, 林多, 等. 光照强度对番茄生长及产量的影响[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2007, **24**(3): 199-202.

YANG Y J, LI T L, LIN D, *et al.* Effects of different light intensity on growth and yield of tomato[J]. *Journal of Qingdao Agricultural University*, 2007, **24**(3):199-202.

[47] 武维华. 植物生理学[M]. 北京: 科学出版社, 2008:91-92.

[48] 唐中华, 杨蕾, 梁胜楠, 等. 土壤不同水分条件对长春花(*Catharanthus roseus*)生活史型的影响[J]. 生态学报, 2007, **27**(7):2 742-2 747.

TANG Z H, YANG L, LIANG S N, *et al.* Effects of different water conditions on life cycle forms and physiological metabolisms of *Catharanthus roseus*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(7):2 742-2 747.

[49] 黎国健, 丁少江, 周旭平. 华南 12 种垂直绿化植物的生态效应[J]. 华南农业大学学报, 2008, **29**(2):11-15.

LI G Q J, DING S J, ZHOU X P. Ecological effects of the twelve species for vertical greening in South China[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2008, **29**(2):11-15.

[50] 周三, 赵可夫. 耐盐野生大豆(*Glycine soja*)的光周期效应[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2002, **28**(2):145-152.

ZHOU S, ZHAO K F. Photoperiodic effect of salt - tolerant wild soybean (*Glycine soja*) [J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2002, **28**(2):145-152.

[51] 裴海霞, 石雷, 张金政, 等. 不同光周期对德国鸢尾‘Royal touch’的花芽分化和光合作用的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2006, **14**(6):477-481.

PEI H X, SHI L, ZHANG J Z, *et al.* Effects of different photoperiods on flower bud differentiation and photosynthesis in *Iris germanica* ‘Royal touch’[J]. *Journal of Tropical & Subtropical Botany*, 2006, **14**(6):477-481.

[52] 徐江宇, 吴沙沙, 漆子钰, 等. 不同光照处理对 8 种植物生理特性的影响[C]// 2016 年中国观赏园艺学术研讨会论文集. 湖南长沙: 中国观赏园艺研究进展, 2016:330-336.

[53] FRANKLIN K A, PRAEKELT U, STODART W M, *et al.* Phytochromes B, D, and E act redundantly to control multiple physiological responses in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2003, **131**(3):1 340.

[54] 汤照云, 刘彤, 王艳艳. 不同光照条件下新疆小拟南芥可塑性反应的生理生化特性[J]. 中国农学通报, 2006, **22**(11): 158-160.

TANG Z Y, LIU T, WANG Y Y, *et al.* The physiological biochemistry characters of *Arshidopsis Pumila*’s plasticity reaction in different light conditions[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, **22**(11):158-160.

[55] MILES C O, LANE G A, di MENNA M E, *et al.* High levels of ergonovine and lysergic acid amide in toxic *Achnatherum minebrians* accompany infection by an *Acremonium* like endophytic fungus[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1996, **44**(5):1 285-1 290.

[56] 周昕, 汪贵斌, 刘琳, 等. 光强对喜树幼苗生长及喜树碱含量的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2016, **40**(3):9-14.

ZHOU X, WANG G B, LIU L, *et al.* Effects of light intensity on the growth of *Camptotheca acuminata* seedlings and camptothecin contents[J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Sciences Edition), 2016, **40**(3):9-14.

[57] 郑明, 周冀衡, 黄勇. 光照强度对烤烟烟苗生长和代谢产物含量的影响[J]. 作物研究, 2009, **23**(3):181-183.

ZHENG M, ZHOU J H, HUANG Y. Effects of illumination intensity on growth of tobacco seedling and content of metabolites[J]. *Crop Research*, 2009, **23**(3):181-183.

[58] 陈娜. 内生真菌提高醉茅草低温萌发能力的分子机制[D]. 兰州: 兰州大学, 2011.

(编辑: 裴阿卫)