

• 综 述 •

药用植物-内生菌-根际微生物互作研究进展

程龙媛, 张国卉, 孙 燕, 赵金龙, 倪春杨, 孙 悦, 徐凌川*

山东中医药大学药学院, 山东 济南 250355

摘 要: 药用植物是中药的原材料之一, 其品质高低是中医药产业保持活力的根源。以往研究强调道地产区、生态环境及基因型对中药材产量的影响, 而近几年植物微生物组研究的发展为提升药用植物品质提供了新思路, 内生菌与根际微生物对药用植物的作用受到广泛关注。科学合理利用药用植物-内生菌-根际微生物三者互作的原理, 对促进药用植物生长、提高药用植物品质、消除连作障碍等具有重要意义。通过对近年来药用植物与内生菌及根际微生物的研究现状进行综述, 为深入了解内生菌、根际微生物与药用植物间的三者互作关系提供参考。

关键词: 药用植物; 内生菌; 根际微生物; 相互作用; 土壤

中图分类号: R282 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2024)15-5264-10

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2024.15.026

Research progress on tripartite interaction of medicinal plants-endophytic fungi-rhizosphere microbes

CHENG Longyuan, ZHANG Guohui, SUN Yan, ZHAO Jinlong, NI Chunyang, SUN Yue, XU Lingchuan

School of Pharmacy, Shandong University of Traditional Chinese Medicine, Jinan 250355, China

Abstract: Medicinal plants are one of the raw materials of traditional Chinese medicine (TCM), and their quality is the root of the TCM industry to maintain its vitality. Previous studies have emphasized the influence of local production areas, ecological environments and genotypes on the yields of Chinese medicinal plants, while the development of plant microbiome research in recent years has provided new ideas to enhance the quality of medicinal plants, and the roles of endophytic bacteria and rhizosphere microbes on medicinal plants have received widespread attention. The scientific and rational utilization of the principle of medicinal plants-endophytic fungi-rhizosphere microbes interactions is of great significance in promoting the growth of medicinal plants, improving the quality of medicinal plants and eliminating the barriers of continuous cultivation. By reviewing the current status of research on medicinal plants, endophytic fungi and rhizosphere microbes in recent years, this study can provide a reference for the in-depth understanding of the triple interactions between endophytic fungi, rhizosphere microbes and medicinal plants.

Key words: medicinal plants; endophytic fungi; rhizosphere microbes; interaction; soil

我国研究中医药的历史源远流长, 药用植物资源丰富, 据统计, 药用植物种类达 11 146 种之多, 常用药材近 500 种^[1]。中医药屡次为抗击重大疫情做出贡献, 引起了国内外的广泛关注。中药资源作为我国重要的战略性资源, 同时具有地域特征明显、药用成分变化大、有效成分含量波动大的特点。中

药材的品质受到药用植物品种、土壤、气候因子、农艺措施、采收加工贮藏方式等因素的影响^[2]。药用植物本身具有特定的药用价值, 其携带的内生菌经研究也可以产生具有药用价值的化合物及新的天然产物; 或作为生物防治剂, 降低病虫害对药用植物的威胁、提高药材产量、缓解连作障碍等。

收稿日期: 2024-01-08

基金项目: 山东省科技攻关项目 (2010GSF275); 山东省教育厅科研项目 (J08LH10); 国家中医药管理局全国中药资源普查资助项目 (GZY-KJS-2018-004); 山东省重点产业关键技术资助项目 (2016CYJS08A01-8); 山东省中医药管理局中医药科技发展计划资助项目 (2019-0976)

作者简介: 程龙媛 (2000—), 女, 硕士研究生, 研究方向为中药质量控制与品质评价。E-mail: cly189543767252236@126.com

***通信作者:** 徐凌川 (1962—), 教授, 从事中药质量控制、资源开发利用及药用真菌研究与应用。E-mail: xulingchuan518@sina.com

植物内生菌是指生活史的部分或全部阶段生活于健康植物组织或器官内部及细胞间隙,而不对植物引发致病反应的微生物^[3],内生菌不论在正常环境或逆境都可以促进植物的生长,还可以通过提高植物的养分吸收效率、调节相关植物激素而使寄主植物受益。根际是指在植物根系附近并受植物生长影响的土壤区域,是植物与外界环境进行沟通的主要场所,该区域有特定微生物群定殖,并受到植物根部释放的分泌物的影响。在根际中存在“植物-土壤-微生物”互作的复杂网络,植物根系通过释放根系分泌物充当三者沟通的媒介^[4],而存在于植物根际的微生物,称为根际微生物,被认为是植物的第 2 基因组^[5],根际微生物与植物的生长发育密切相关,有强烈的根际效应^[6],根际微生物具有调控植物生长、抵御病虫害、增强抗逆能力、缓解连作障碍、影响次生代谢产物的作用^[7]。药用植物中菌种资源丰富,没有内生菌的植物极其罕见^[8]。若缺少内生菌的调控,药用植物抗逆与抗病虫能力将会降低^[9],研究发现,内生菌及根际微生物对宿主植物具有正向调控作用,如促进植物生长、增强植物抗逆性、修复污染土壤、促进次生代谢产物积累等。本文主要对研究最充足的三方共生关系之一,即药用植物、内生菌和根际微生物间的共生关系研究进展进行综述,为深入了解内生菌、根际微生物与药用植物间的三者互作关系提供参考。

1 内生菌及根际微生物对药用植物的影响

1.1 内生菌对药用植物的影响

1.1.1 促进药用植物生长 内生菌对宿主植物的促生机制已被初步解析,主要为以下 3 方面:(1)促进宿主植物吸收土壤中难吸收的营养物质直接促进植物生长,如通过表达氮化酶活性,增加植物的氮供应^[10];或是分泌酸性磷酸酶溶解沉淀的磷酸盐增加植物对磷的利用率^[11],如意苡中分离得到的溶磷内生菌 L21 和 R24 对意苡生长有显著促进作用^[12];植物可以通过内生菌产生的铁络合剂吸收铁元素^[13];(2)分泌或促使宿主植物产生植物激素,生长素和乙烯是植物-内生菌相互作用中最重要激素,内生菌产生的生长素可以增加植物的根系生物量和表面积,并增加宿主植物的侧根数量^[14];1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate, ACC)是植物内源激素乙烯合成的直接前体,乙烯浓度升高会抑制植物生长,部分内生菌可以产生 ACC 脱氨酶^[15],水解乙烯的前体 ACC 从而降低乙

烯浓度,解除乙烯的生长抑制,促进植物生长;(3)以拮抗植物病原体的方式,抑制病原体从而间接促进植物的生长。对于某些具有物种特异性的内生菌,其促生长能力还与宿主植物基因型相关^[16],而内生菌基因型也会影响对宿主植物的生长促进作用^[17]。张雪梅等^[18]发现红景天内生真菌 *Fusarium* sp. HJT-P-2 次级代谢产物会促进红景天根的生长;多花黄精的内生菌提高了种子的发芽势与发芽率,且对萌发幼苗的生长具有不同程度的促生功效^[19]。

1.1.2 提高药用植物次生代谢产物产量 次生代谢产物作为药用植物的药效成分来源之一,提升药用植物品质方法之一就是提高药用植物中次生代谢产物的含量。研究发现,内生菌可以促进宿主植物自身次生代谢产物的积累。刘王锁等^[20]发现银柴胡内生菌与药材主要有效成分及产量成正相关。Ye 等^[21]从鱼腥草中分离出 3 株内生菌并与鱼腥草共培养,发现其中 2 种内生菌可以促进鱼腥草有效药用成分的积累,另一种有促生长作用。Ding 等^[22]把毛脉酸模组织培养苗与内生菌共培养,实验表明内生菌可以显著提高毛脉酸模幼苗的生物活性次生代谢产物产量。

内生菌不仅可促进宿主产生代谢产物,从植物内生菌中还可以直接分离出大量具有多种生物活性的新型天然产物。其分泌的具有生物活性的次生代谢产物可以提高宿主植物对生物胁迫的耐受性,如提高宿主对食草动物的抗性,防止植物病原体的定植等,其中一些次生代谢产物已被证明具有医学或环境意义^[23]。大量研究证实,部分内生菌产生的次生代谢物与其宿主植物产生的次生代谢物相同,可以解决生长困难或濒临灭绝的药用植物的产量低下问题。在过去几年,实验室已经分离培养出一些有潜力合成具药用价值产物的内生菌,如 1993 年 Stierle 等^[24]通过培养安德鲁紫杉菌合成紫杉醇;刘欣等^[25]从喜树内生真菌中筛选出 4 株可以产生喜树碱的菌种,并发现其中的泡盛曲霉抗肿瘤活性最强;石杉生长缓慢,只能在野外发现和采集,不能栽培,Cao 等^[26]通过培养石杉的内生真菌生产治疗阿尔茨海默病的石杉碱甲等,不仅增加了濒临灭绝的药用植物的产量,还扩大了候选药物化合物的资源库。

1.1.3 增强药用植物抗逆能力 自然环境条件多变,植物在生长中会遇到各种逆境,造成生长缓慢、产量下降等问题。植物在几万年的进化中演化出相

应的防御机制,在逆境中根据特定的根系分泌物和植物防御反应选择特定内生菌,药用植物通过与内生菌互作,进而适应逆境。大量研究表明,内生菌对植物免疫系统具有重要作用^[27],除了产生抗病原菌代谢物外,内生菌还可以诱导宿主植物产生抗性、与病原菌竞争、群体感应淬灭等。内生菌可以通过产生抗病原菌代谢物提高寄主植物抵抗病原体的能力,Yao 等^[28]在山豆根中分离出内生菌进行共培养,有 24 株内生菌株对 3 种山豆根病原真菌的抑制率在 50% 以上;骨碎补内生菌 *Lecanicillium* sp. GZWMJZ-847 对植物病原菌具有抑制作用^[29]。除了产生抗病原菌代谢物外,内生菌还可以作为植物防御系统的组成部分发挥作用,通过激活系统防御反应,促使多种功能性防御酶活性上升^[30],赋予植物对病原体甚至昆虫、食草性动物的广谱抗性,提高植物对生物胁迫的抗性,这种内生菌发挥作用,使宿主植物对某些病害由易感转为抗病的现象称为诱导系统抗性^[31],如石斛内生菌的主要菌种木霉菌可以分泌高活性的几丁质酶,分解病原菌的细胞壁^[32]。此外,内生菌还会与致病菌竞争生态位及资源,抑制病原菌的生长,从而提升植物抗病能力,如木霉菌与共存真菌和入侵真菌竞争,抑制病原菌生长^[33]。群体感应是病原菌在复杂的环境中生存的重要机制,通过调节细菌的生理活动,涉及个体间的交流、繁殖、生物膜的形成^[34],有些内生菌会通过淬灭病原菌的群体感应而控制其生长,石榴叶内生真菌 *Phoomopsis liquidambari* 的代谢产物中分离得到了 4-羟基肉桂酸,并在后续实验中发现 4-羟基肉桂酸可以抑制 *traI* 和 *traR* 的转录水平,从而淬灭病原菌的群体感应^[35]。

除生物胁迫外,植物遭到的逆境还包括非生物胁迫,如寒冷、干旱、盐碱、重金属超标等,内生菌通过合成或诱导宿主产生次生代谢物,帮助宿主植物调整与环境的相互作用^[36]。石斛内生菌诱导石斛产生小分子酚类化合物,以此抵抗干旱环境^[37];内生菌可以提高荒漠植物的抗旱能力及抗盐能力,从而应对干旱及盐胁迫的环境,主要机制为促进植物吸水、吸收氮素、溶磷、抗氧化及增加渗透势等^[38];采用银杏叶片内生菌乙醇提取物浸泡处理过的凤尾鸡冠花抗旱能力显著提升,推测为内生菌次生代谢物改变凤尾鸡冠花对糖信号的感知能力^[39];内生真菌印度梨形孢可以调控次生代谢物的生物合成,激活过氧化酶的活性,提高青蒿对砷胁迫的抗性^[40]。

1.2 根际微生物对药用植物的影响

根际,即环绕在植物根部并受其影响的狭窄土壤区域,被认为是地球上最复杂的生态系统之一^[41]。药用植物通过根分泌物招募根际菌群,药用植物的基因组、生长阶段、环境均会导致根分泌物出现差异,从而招募不同的根际微生物群。根际微生物包括固氮菌、菌根真菌、生防微生物、真菌和原生动物^[42]。根际微生物与药用植物的相互作用机制极其复杂,通常分为直接机制和间接机制。直接机制包括利用微生物特性,直接促进植物生长,如产生赤霉素、生长素、ACC 脱氢酶、细胞分裂素、铁载体,溶磷作用、固氮作用等;间接机制包括抑制或阻碍植物病原菌和真菌增殖,如产生细胞壁降解酶、氰化氢、抗生素、诱导系统抗性、与病原菌竞争生存位点、群体猝灭等。

1.2.1 调节药用植物-环境互作 由于根际微生物可以调节植物与环境的互相作用,这使其成为植物与外界循环沟通的重要组成部分。微生物群落在分解土壤矿物质方面具有重要作用,矿物质中含有的阳离子不仅是其自身生长所必需的,也是植物生长必需的营养。如滇重楼在经过丛枝菌根处理后,其根际土壤中的氮、磷、钾等元素含量显著提高^[43]。微生物群可以促进自然界的氮循环,给宿主提供氮,根瘤菌能够合成固氮酶,增强植物对氮的吸收^[44];根际微生物还可以在缺铁环境下产生铁载体,增强宿主对抗逆境的能力。土壤中是否含有充足的碳元素对植物与微生物群具有关键作用,有些植物根际中存在可以风化石物的菌种,风化土壤矿物质,有效促进游离矿物元素含量增加,并能促进营养贫瘠土壤中的植物生长^[45]。一些根际微生物通过释放水解酶分解土壤中的有机物,在环境的有机循环中承担着重要角色,如放线菌专门分解木材和纸张中的纤维素和木脂素及昆虫外骨骼中的甲壳素^[46],还可以修复被有机污染物污染的土壤,在回收有机碳方面发挥重要作用,并能够降解复杂的聚合物^[47];链霉菌在碳氢化合物的降解中也具有重要作用^[48],许多菌株通过产生纤维素和半纤维素降解酶及胞外过氧化物酶来降解木脂素及其相关化合物^[49]。根际微生物通过处理、转化,使土壤中的游离矿物元素、氮、磷、钾等营养元素增加,从而促进药用植物生长、提高次生代谢产物含量。

1.2.2 提高药用植物抗逆能力 根际为植物根部抵御土传病原体的攻击提供了前线防御^[50],某些可

以拮抗病原体的根际微生物被称为生防菌,可以促进植物生长的生防菌被称为植物根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR),不仅促进植物生长,还可以防止一种或多种有害微生物对植物的侵染。一些 PGPR 可以产生植物激素茉莉酸或乙烯调节植物免疫系统,刺激植物产生诱导性系统抗性,还可以通过产生抗生素和氰化氢的方式拮抗病原微生物。抗生素是根际微生物用来对抗植物病原体的主要机制,可用来有效防控病原微生物,能够作用于病原菌的细胞膜、细胞壁、蛋白系统等,实现有效的防病效果^[51]。氰化氢是一种广谱抗菌化合物,一定浓度的氰化氢可以提高植物应对生物胁迫的能力,抑制植物根系真菌病害^[52]。在北苍术^[53]、防风^[54]及浙贝母^[55]中都分离得到了不同数量的生防菌,经研究均能促进以上药用植物生长、防治病害并改善其品质。近年来,研究发现在根际微生物产生的代谢产物类型多样,其中挥发性有机化合物能够通过土壤孔隙扩散,抑制植物病原菌的菌丝生长,促进植物生长,是诱导植物系统抗性的决定性因素^[56],如二甲硫醚可以干扰病原菌的群体感应,从而抑制病原菌的生长,间接促进植物生长^[57]。

根际微生物还可以缓解非生物胁迫,如干旱、重金属、紫外线和机械伤害等,通过调节植物激素,调节植物生理状态,拮抗环境胁迫。Fitzpatrick 等^[58]研究发现根际微生物可以抑制植物对干旱的压力反应,干旱使植物微生物群落组成发生巨大变化,使内层放线菌丰度增加 1 倍以上,链霉菌属丰度增加了 3 倍。此外根际微生物还可以产生生长素、脱落酸等植物激素协助宿主植物抵抗盐胁迫,生长素可以调节植物细胞的渗透压以抵抗盐胁迫,脱落酸可以调节植物的蒸腾作用和气孔状态,生长素与脱落酸在耐盐碱的根际微生物中发挥主要作用。干旱可促使植物产生植物激素乙烯,当植物在 ACC 氧化酶的存在下产生乙烯超过其阈值时,就会产生胁迫乙烯,影响植物的地上部分和根的发育,而根际微生物可以通过合成 ACC 脱氨酶抑制乙烯^[59]。干旱条件下,丛枝菌根可调节小茴香的渗透能力,干旱程度越高,丛枝菌根对小茴香叶片养分含量与渗透调节参数的正向影响就越大^[60];产自新疆盐碱荒漠的黑果枸杞根际有大量的耐盐碱菌株,热孜亚·吐尔逊等^[61]从黑果枸杞中分离得到 10 株耐盐碱的根际细菌,均具有不同的产生生长素和 ACC 脱氨酶的能力。

1.2.3 修复土壤 植物的生长状况有很大一部分

依赖于土壤的状态。随着人口的增加,对药用植物的需求大大增加,从而导致化肥与农药的大规模运用,而化肥和农药的使用导致土壤质量和肥力的退化,如使用氮磷化肥会促进土壤酸化和硝酸基增加,导致土壤严重污染。因此,植物无法获得这些养分,从而导致产量下降。受到污染的土壤可以通过生物修复缓解,包括植物修复、微生物修复、动物修复。尽管生物修复需要大量时间进行,也是修复土壤污染最具成本效益的手段之一。近年来,有研究者提出“根际修复”的概念,本质上是植物修复技术与微生物修复技术的结合,主要方式为根际微生物提高植物对重金属的吸收或将可溶性重金属固定在根际^[62]。植物从污染的土壤中吸取、转化污染物质,再利用根际微生物对其进行处理,以便其可以通过将废物转化为危险性较小的化合物来有效地减少污染物负荷^[63]。对于更加严重的土壤污染,如石油及煤燃烧产生的多环芳烃污染物,根际微生物群落可以提高多环芳烃的生物降解率^[64]。Mohd 等^[65]发现并报道了一株可以将可溶性砷转化为不溶性砷的根际真菌,不溶性砷对土壤中的细菌、真菌、植物和黏菌的毒性都有所降低,并且不会再影响植物的生长与叶绿素的含量;李卓蔚等^[66]将不同解有机磷细菌接种到被重金属污染的滇重楼根际中,结果发现滇重楼的根际土壤均被不同程度修复,可以有效控制滇重楼土壤重金属污染的风险。

土壤微生物群落多样性与土壤状况、植物生产力成正比,还可以抑制土壤中的病原菌群落,轮作与间作系统的运转可以有效保持土壤中的根际微生物多样性,保证药材的产量与质量,而单一作物会使土壤中根际微生物多样性下降。Liu 等^[67]在田间试验中,对柴胡的 3 种植植方式进行了评估,分别是连作模式、柴胡-玉米间作模式和柴胡-玉米轮作模式,实验结果显示,柴胡-玉米轮作模式中根际土壤细菌丰富度最高,产量也最高。处于连作模式下种植的半夏,不仅产量和质量显著下降,而且土壤中微生物多样性下降,大部分为假单胞菌、根瘤菌和链霉菌,而轮作土壤中除了以上 3 种外,还出现了黄杆菌、鞘氨醇单胞菌和节杆菌^[68]。

2 药用植物对内生菌及根际微生物的影响

2.1 药用植物对内生菌的影响

内生菌可以以菌丝或孢子形式通过变形或渗透等途径对宿主植物进行侵染,其中主要途径之一是根际微生物。微生物识别根分泌物中的特定化合物

并向根部移动, 到达根系表面后通过特殊机制渗透进入植物内部^[69]。虽然内生菌通常通过根进入植物, 但也可以通过植物的茎、叶、花等地上部位进入植物^[70], 植物的蒸腾作用支持内生菌的孢子或菌丝在植物体内移动并在茎与叶内定植^[71]。与对病原体的反应相比, 植物对内生菌的防御反应较弱, 是因为内生菌抑制模式受体的识别并产生了特定的微生物相关分子模式。有研究发现植物通过调节植物激素控制内生菌的定植, 双子叶植物使用水杨酸和乙烯作为信号分子, 控制一些内生菌的定植^[72]; 在单子叶植物中, 如水稻中茉莉酸的添加被证明干扰了固氮菌的定植, 表明涉及茉莉酸信号通路的植物防御反应也可能控制根系内的内生菌定植^[73]。

2.2 药用植物对根际微生物的影响

植物在根际释放的根际分泌物是影响根际微生物群落分类和代谢的关键因素, 也是植物与微生物、环境交流的媒介。根际分泌物一般含有初级代谢物与次级代谢物, 包括氨基酸、有机酸、糖、醇、多胺、脂肪酸、嘌呤、植物激素、萜类、类黄酮类和苯并恶唑酮类等^[74]。根际分泌物的成分取决于多个因素, 如植物基因型、植物生长时间和土壤环境条件, 如贝母根分泌物包括有机酸、氨基酸、可溶性糖、总酚酸和有机物等, 有机物质包括醚、烯烃、醛和酮、酯、酚和醇等, 其中, 醛类和酮类含量较高, 各组分类及占比随着生长阶段而变化^[75]。

植物可以通过改变根分泌物的成分改变根际微生物群的组成, 招募有益微生物或抑制病原微生物的生长, 如根分泌物中的挥发性有机化合物可以改变根际微生物组的菌群组成和生长动态^[76]。宿主植物以光合作用的产物充当微生物群落的养料, 以多糖形成胶体为根际微生物提供保护和流动的介质。微生物具有趋化性, 对根际分泌物的趋化反应是植物选择根际微生物与微生物定植植物的重要步骤^[77]。在已阐明组分的根际分泌物中, 根际微生物的引诱剂大多为低相对分子质量的化合物, 如雄株番木瓜和雌株番木瓜根际分泌物中含有性激素不同, 导致了根际微生物群落结构的差异^[78]; 人参中根系分泌物影响根际微生物群落的种类及丰度, 进而影响人参根系生长及人参皂苷的积累^[79]。

植物微小 RNA (microRNA, miRNA) 是由 21 或 22 个核苷酸组成, 是重要的 mRNA 转录后调节因子^[80]。在菌根真菌与植物互作过程中, 植物 miRNA 能够调节植物-微生物的相互作用, 在微生物和植物

之间转移, 以高度特异的方式调控基因表达, 通过转录后基因沉默和翻译调控来调节蛋白质, 影响互作过程中某些基因和蛋白的变化, 以建立和维持共生体系^[81]。目前, 关于植物 miRNA 在植物与根际微生物互作中作用的相关研究主要为 2 个方面, 对豆科植物-根瘤菌共生的影响及 miRNA 对微生物群落定植的影响^[82]。Devers 等^[83]在对豆科模式植物蒺藜苜蓿 miRNA 和降解组进行了高通量测序, 得到了 243 个新 miRNA, 并确定了特定 miRNA 积累的增加及 miRNA 介导的共生相关基因的裂解程序是调控丛枝菌根共生网络的重要组成部分; Lauressergues 等^[84]研究发现紫花苜蓿中的 microRNA-miR171h 若过表达, 则丛枝菌根定植过程被抑制; 而若植物携带 miR171h 抗性基因, 丛枝菌根共生反应增强并延至根的伸长区; Ji 等^[85]在枳实与真菌共生背景下构建了 miRNA-mRNA 网络, 并发现枳属 ptr-miR159b 的过表达影响了枳实与真菌的共生。

3 药用植物内生菌与根际微生物互作

研究发现, 与植物相关的微生物群落并不随机组合, 而是遵循一定规则, 并发展为一个和谐运作的微生物组。微生物群落的定殖受到彼此之间复杂相互作用的影响, 其潜在的机制尚未完全了解, 但内生菌的定植可以提高根际微生物群落丰富度, 内生菌和根际微生物的协同作用会对药用植物的生长与品质产生积极影响, 并且内生菌与根际微生物在一定条件下可以互相转变。在研究甘草的内生真菌和丛枝菌根真菌互作时, 发现其内生真菌与丛枝菌根具有互利共生关系^[86]; Chen 等^[87]在研究不同生长阶段的淫羊藿内生真菌与根际微生物多样性时, 发现其线性判别分析、方差分析都显示其根际土壤微生物和内生真菌可以相互转变; 研究发现内生菌的定殖使根际微生物高度多样化, 增强生态系统功能的稳定性^[88]; Ju 等^[89]发现醉马草的内生真菌 *Epichloë gansuensis* 可影响其根际微生物群落的多样性和丰富度。内生菌的施用会与一些根际微生物产生协同作用, 进而对植物产生积极影响^[90], 如内生菌株 HSB1 和 FZB42 的施用对枸杞根际固有菌群的丰度与功能产生了不同程度的影响, 可以有效抑制引起根腐病的尖孢镰刀菌, 并促进枸杞幼苗生长^[91]。

在逆境下, 感染内生菌的宿主植物相较于未感染的植物抗逆能力更强, 而根际微生物中的丛枝菌根真菌可以与宿主植物形成菌根, 扩大宿主植物根系吸收范围, 从而增强宿主植物抗逆能力, 已有大

量研究证实内生菌对根际微生物抗逆能力的影响。在干旱环境下接种了深色有隔内生真菌（dark septate endophyte, DSE）的黄芪、甘草、枸杞的根际土壤微生物丰度都出现了显著增加。He 等^[92]发现蒙古黄芪双接种 DSE 与深绿木霉可丰富根际有益菌群，改变土壤养分状况，促进旱地药用植物的种植。在干旱条件下，接种 DSE 的甘草根系土壤中丛枝菌根真菌丰富度显著增加，有助于甘草在干旱条件下的生长和存活^[93]；而对于干旱条件下的枸杞接种 DSE，土壤中丛枝菌根真菌、革兰阴性菌和放线菌的丰度同样升高^[94]。Hashem 等^[95]发现，在盐胁迫下，联合接种内生真菌和丛枝菌根真菌的金合欢整株干质量、根瘤数和豆血红蛋白含量显著高于单独接种丛枝菌根真菌或内生真菌的金合欢。醉马草中的内生真菌 *Epichloë gansuensis* 在镉胁迫下通过诱导根系分泌物增加氨基酸和有机酸含量来招募根际有益细菌，从而促进镉胁迫下的醉马草生长^[96]；同样在镉胁迫下，接种内生真菌的商陆可使其根际微生物代谢功能得到增强，修复镉污染土壤的同时，显著提升了商陆的镉吸收率与碳源利用率^[97]。

4 结语与展望

本文总结了内生菌、根际微生物对宿主药用植

物的影响，及不同菌群间的相互作用。在自然生态系统中，植物的生存和生长能力很大程度上取决于内生和根际的微生物，越来越多的研究表明，在药用植物、内生菌、根际微生物三者间存在协同作用，某些菌株间的相互作用使植物适应铁、氮和磷等元素的缺乏，促进药用植物生长发育、次生代谢物质合成，提升药用植物抗逆能力，也可改善药用植物的连作障碍，修复污染土壤，见图 1。三者互作研究对药用植物的发展具有重要的实践和指导意义，可以更深入地了解药用植物和多种微生物间的相互作用，加强互作机制的研究，对药用植物的高质高产提供理论指导，在后续研究中，应从以下几点进行深入探索：（1）尽管关于药用植物微生物组基础研究发展迅速，但将这些研究结果运用于实际生产中的速度却滞后，这是由于环境异质性对微生物组定殖和持续存在有很大的影响，应深入研究药用植物与微生物相互作用机制，将有益微生物从实验室转化运用到田间生产中；（2）内生菌与根际微生物的定殖与互作对药用植物品质的形成至关重要，深入研究内生菌与根际微生物提升药用植物品质、改善营养物质的获取与利用的机制，并探寻根际微生物与土壤的相互作用及其对药用植物产生的影响，

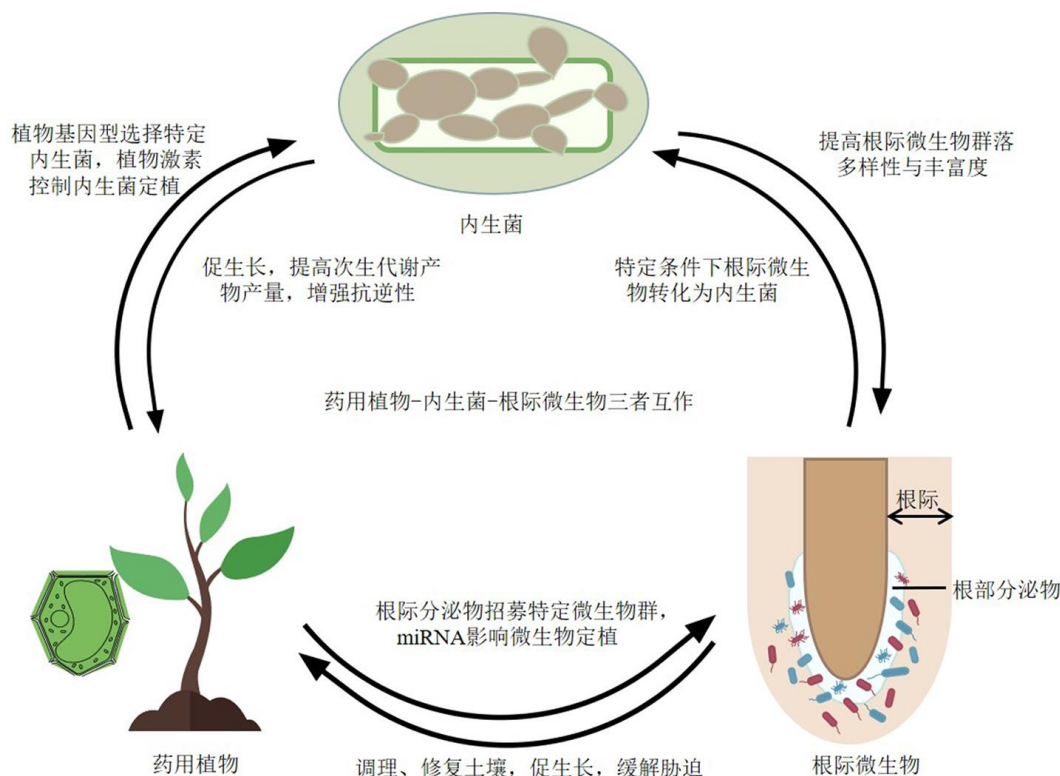


图 1 药用植物-内生菌-根际微生物互作示意图

Fig. 1 Schematic diagram of interaction among medicinal plants, endophytic fungi and rhizosphere microbes

探究其缓解药用植物连作障碍的机制；(3) 筛选药用植物生防菌株，深入研究生防菌株抑制病原菌或诱导药用植物免受病原体侵害、缓解环境胁迫的机制；(4) 新兴技术手段的发展，如分子生物学、基因编辑工具、高通量技术等加速工程菌株的构建，以期获得更多新型天然产物或增加药用植物次生代谢产物产量，对新药的开发具有重要意义。进行以上研究，对于发展创新的可持续农业和环境保护策略至关重要。因此，对于药用植物微生物的研究应重点关注三者互作机制，充分利用发展的研究方法和技术手段来保护和开发珍贵而丰富的药用植物及相关微生物资源。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 王英伟. 中国药用植物资源的开发与利用 [J]. 林业勘查设计, 2017(1): 16-17.
- [2] 杨毅, 田侃, 倪新兴, 等. 中药材品质影响因素实证研究 [J]. 中药材, 2016, 39(6): 1251-1256.
- [3] 王志伟, 纪燕玲, 陈永敢. 植物内生菌研究及其科学意义 [J]. 微生物学通报, 2015, 42(2): 349-363.
- [4] 张宝华. 药用植物与根际微生物互作研究进展 [J]. 化工设计通讯, 2021, 47(5): 195-196.
- [5] 张瑞福. 根际微生物: 农业绿色发展中有大作为的植物第二基因组 [J]. 生物技术通报, 2020, 36(9): 1-2.
- [6] 国辉, 毛志泉, 刘训理. 植物与微生物互作研究进展 [J]. 中国农学通报, 2011, 27(9): 28-33.
- [7] 祝蕾, 严辉, 刘培, 等. 药用植物根际微生物对其品质形成的影响及其作用机制的研究进展 [J]. 中草药, 2021, 52(13): 4064-4073.
- [8] Partida-Martínez L P, Heil M. The microbe-free plant: Fact or artifact? [J]. *Front Plant Sci*, 2011, 2: 100.
- [9] Timmusk S, Paalme V, Pavlicek T, et al. Bacterial distribution in the rhizosphere of wild barley under contrasting microclimates [J]. *PLoS One*, 2011, 6(3): e17968.
- [10] Montañez A, Blanco A R, Barlocco C, et al. Characterization of cultivable putative endophytic plant growth promoting bacteria associated with maize cultivars (*Zea mays* L.) and their inoculation effects *in vitro* [J]. *Appl Soil Ecol*, 2012, 58: 21-28.
- [11] van der Heijden M G A, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems [J]. *Ecol Lett*, 2008, 11(3): 296-310.
- [12] 普凤雅, 谷书杰, 何永宏, 等. 溶磷内生菌的筛选鉴定及其对薏苡生长发育的影响 [J]. 福建农业学报, 2022, 37(7): 946-953.
- [13] Ma Y, Rajkumar M, Zhang C, et al. Beneficial role of bacterial endophytes in heavy metal phytoremediation [J]. *J Environ Manage*, 2016, 174: 14-25.
- [14] Dias A C F, Costa F E C, Andreote F D, et al. Isolation of micropropagated strawberry endophytic bacteria and assessment of their potential for plant growth promotion [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2009, 25(2): 189-195.
- [15] Nikolic B, Schwab H, Sessitsch A. Metagenomic analysis of the 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase gene (*acdS*) operon of an uncultured bacterial endophyte colonizing *Solanum tuberosum* L [J]. *Arch Microbiol*, 2011, 193(9): 665-676.
- [16] Long H H, Schmidt D D, Baldwin I T. Native bacterial endophytes promote host growth in a species-specific manner; phytohormone manipulations do not result in common growth responses [J]. *PLoS One*, 2008, 3(7): e2702.
- [17] Cook D, Grum D S, Gardner D R, et al. Influence of endophyte genotype on swainsonine concentrations in *Oxytropis sericea* [J]. *Toxicon*, 2013, 61: 105-111.
- [18] 张雪梅, 冯伟星, 唐小渊, 等. 红景天内生真菌 *Fusarium* sp. HJT-P-2 次级代谢产物及其促进植物生长活性的研究 [J]. 沈阳药科大学学报, 2023, 40(8): 1000-1004.
- [19] 杜佳慧, 徐伟芳, 杨晓冬, 等. 多花黄精产吡唑乙酸内生菌的分离筛选及其对黄精种子萌发的影响 [J]. 生物技术通报, 2022, 38(12): 223-232.
- [20] 刘王锁, 李振凯, 高敏, 等. 不同生境银柴胡根内生菌群落特征及其与药材主要有效成分、产量的相关性分析 [J]. 微生物学通报, 2024, 51(1): 262-278.
- [21] Ye H T, Luo S Q, Yang Z N, et al. Endophytic fungi stimulate the concentration of medicinal secondary metabolites in *Houttuynia cordata* Thunb [J]. *Plant Signal Behav*, 2021, 16(9): 1929731.
- [22] Ding C H, Wang Q B, Guo S L, et al. The improvement of bioactive secondary metabolites accumulation in *Rumex gmelini* Turcz through co-culture with endophytic fungi [J]. *Publ Braz Soc Microbiol*, 2018, 49(2): 362-369.
- [23] 刘朝波, 钱刚, 李林. 内生菌与药用植物活性成分生产的研究进展 [J]. 遵义医科大学学报, 2021, 44(6): 801-806.
- [24] Stierle A, Strobel G, Stierle D. Taxol and taxane production by *Taxomyces andreanae*, an endophytic fungus of Pacific yew [J]. *Science*, 1993, 260(5105): 214-216.
- [25] 刘欣, 许丽. 产抗肿瘤活性物质喜树内生菌分离鉴定 [J]. 生物技术, 2023, 33(4): 442-447.
- [26] Cao D, Sun P, Bhowmick S, et al. Secondary metabolites

- of endophytic fungi isolated from *Huperzia serrata* [J]. *Fitoterapia*, 2021, 155: 104970.
- [27] Soliman S S, Greenwood J S, Bombarely A, et al. An endophyte constructs fungicide-containing extracellular barriers for its host plant [J]. *Curr Biol*, 2015, 25(19): 2570-2576.
- [28] Yao Y Q, Lan F, Qiao Y M, et al. Endophytic fungi harbored in the root of *Sophora tonkinensis* Gapnep: Diversity and biocontrol potential against phytopathogens [J]. *Microbiologyopen*, 2017, 6(3): e00437.
- [29] 陈旭丽, 王立平, 吴耽, 等. 骨碎补内生菌 *Lecanicillium* sp. GZWMJZ-847 中 3 个新 3-氢化萘特特拉姆酸衍生物 [J]. 中草药, 2023, 54(13): 4096-4103.
- [30] 卜宣尹, 杨卫丽. 植物内生菌抑菌机制和抑菌次生代谢产物的研究进展 [J]. 现代药物与临床, 2021, 36(10): 2200-2206.
- [31] Van Wees S C M, Van der Ent S, Pieterse C M J. Plant immune responses triggered by beneficial microbes [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(4): 443-448.
- [32] 朱江敏, 赵英梅, 白坚, 等. 石斛共生真菌木霉菌拮抗作用的初步研究 [J]. 杭州师范大学学报: 自然科学版, 2011, 10(4): 340-344.
- [33] Johnson J M, Alex T, Oelmüller R. *Piriformospora indica*: The versatile and multifunctional root endophytic fungus for enhanced yield and tolerance to biotic and abiotic stress in crop plants [J]. *J Trop Agric*, 2014, 52(2): 103-122.
- [34] Abisado R G, Benomar S, Klaus J R, et al. Bacterial quorum sensing and microbial community interactions [J]. *mBio*, 2018, 9(3): e02331-e02317.
- [35] Zhou J W, Ji P C, Jiang H, et al. Quorum sensing inhibition and metabolic intervention of 4-hydroxycinnamic acid against *Agrobacterium tumefaciens* [J]. *Front Microbiol*, 2022, 13: 830632.
- [36] 马勤, 雷瑞峰, 迪力热巴·阿不都肉苏力, 等. 环境胁迫下内生菌与宿主代谢相互作用研究进展 [J]. 生物技术通报, 2021, 37(3): 153-161.
- [37] 刘雪. 石斛内生菌的研究进展 [J]. 食品安全导刊, 2022(14): 166-168.
- [38] 伊帕热·帕尔哈提, 祖力胡玛尔·肉孜, 田永芝, 等. 荒漠植物内生菌多样性及其增强农作物抗旱和耐盐性的研究进展 [J]. 生物技术通报, 2022, 38(12): 88-99.
- [39] 陈利云, 呼丽萍, 汪之波. 内生菌醇提取物对鸡冠花生长与抗逆性的影响 [J]. 江西农业学报, 2020, 32(3): 61-64.
- [40] Rahman S U, Khalid M, Kayani S I, et al. The ameliorative effects of exogenous inoculation of *Piriformospora indica* on molecular, biochemical and physiological parameters of *Artemisia annua* L. under arsenic stress condition [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2020, 206: 111202.
- [41] Hinsinger P, Bengough A G, Vetterlein D, et al. Rhizosphere: Biophysics, biogeochemistry and ecological relevance [J]. *Plant Soil*, 2009, 321(1): 117-152.
- [42] Mendes R, Garbeva P, Raaijmakers J M. The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms [J]. *FEMS Microbiol Rev*, 2013, 37(5): 634-663.
- [43] 张海珠, 李杨, 张彦如, 等. 菌根真菌处理下滇重楼对营养元素的吸收和积累 [J]. 环境化学, 2019, 38(3): 615-625.
- [44] Babalola O O. Beneficial bacteria of agricultural importance [J]. *Biotechnol Lett*, 2010, 32(11): 1559-1570.
- [45] Puente M E, Bashan Y, Li C Y, et al. Microbial populations and activities in the rhizoplane of rock-weathering desert plants. I. Root colonization and weathering of igneous rocks [J]. *Plant Biol*, 2004, 6(5): 629-642.
- [46] Bhatti A A, Haq S, Bhat R A. Actinomycetes benefaction role in soil and plant health [J]. *Microb Pathog*, 2017, 111: 458-467.
- [47] Goodfellow M, Williams S T. Ecology of actinomycetes [J]. *Annu Rev Microbiol*, 1983, 37: 189-216.
- [48] Radwan S S, Barabás G, Sorkhoh N A, et al. Hydrocarbon uptake by *Streptomyces* [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 1998, 169(1): 87-94.
- [49] Mason M G, Ball A S, Reeder B J, et al. Extracellular heme peroxidases in actinomycetes: A case of mistaken identity [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67(10): 4512-4519.
- [50] Cook R J, Thomashow L S, Weller D M, et al. Molecular mechanisms of defense by rhizobacteria against root disease [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92(10): 4197-4201.
- [51] 王宇, 金剑雪, 李凤良. 微生物农药在植物病虫害防治中的应用策略 [J]. 现代农机, 2022(5): 107-109.
- [52] Ramette A, Frapolli M, Défago G, et al. Phylogeny of HCN synthase-encoding *hcnBC* genes in biocontrol fluorescent pseudomonads and its relationship with host plant species and HCN synthesis ability [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2003, 16(6): 525-535.
- [53] 李超楠, 李洪涛, 李运朝, 等. 北苍术根腐病原菌分离鉴定及其生防菌筛选 [J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(12): 2824-2830.
- [54] 孙卓, 王妍, 韩忠明, 等. 防风根际真菌的分离鉴定及其生防潜力评价 [J]. 生物技术通报, 2023, 39(1): 264-273.
- [55] 程雪梅, 李迪帅, 蒋征, 等. 生防菌剂对浙贝母产量、质量及根际土壤环境的影响 [J]. 中药材, 2023, 46(2): 284-292.

- [56] Wheatley R E. The consequences of volatile organic compound mediated bacterial and fungal interactions [J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2002, 81(1/2/3/4): 357-364.
- [57] Chernin L, Toklikishvili N, Ovadis M, *et al.* Quorum-sensing quenching by rhizobacterial volatiles [J]. *Environ Microbiol Rep*, 2011, 3(6): 698-704.
- [58] Fitzpatrick C R, Copeland J, Wang P W, *et al.* Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(6): E1157-E1165.
- [59] Qu Q, Zhang Z Y, Peijnenburg W J G M, *et al.* Rhizosphere microbiome assembly and its impact on plant growth [J]. *J Agric Food Chem*, 2020, 68(18): 5024-5038.
- [60] Zardak S G, Dehnavi M M, Salehi A, *et al.* Effects of using arbuscular mycorrhizal fungi to alleviate drought stress on the physiological traits and essential oil yield of fennel [J]. *Rhizosphere*, 2018, 6: 31-38.
- [61] 热孜亚·吐尔逊, 郑勇, 阿丽亚·外力, 等. 黑果枸杞根际耐盐碱细菌的筛选及其促生特性分析 [J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2022, 61(5): 862-872.
- [62] 袁正通, 范晓丹, 王雪琦, 等. 土壤重金属污染的微生物-植物联合修复技术研究进展 [J]. 天津城建大学学报, 2023, 29(4): 253-261.
- [63] Gouda S, Kerry R G, Das G, *et al.* Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture [J]. *Microbiol Res*, 2018, 206: 131-140.
- [64] Kotoky R, Rajkumari J, Pandey P. The rhizosphere microbiome: Significance in rhizoremediation of polyaromatic hydrocarbon contaminated soil [J]. *J Environ Manage*, 2018, 217: 858-870.
- [65] Mohd S, Kushwaha A S, Shukla J, *et al.* Fungal mediated biotransformation reduces toxicity of arsenic to soil dwelling microorganism and plant [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2019, 176: 108-118.
- [66] 李卓蔚, 袁林, 叶明燕, 等. 解有机磷细菌对滇重楼根茎、须根及根际土壤重金属元素的影响 [J]. 天然产物研究与开发, 2022, 34(11): 1930-1938.
- [67] Liu L, Cao H L, Geng Y N, *et al.* Response of soil microecology to different cropping practice under *Bupleurum chinense* cultivation [J]. *BMC Microbiol*, 2022, 22(1): 223.
- [68] He Z G, Mao R J, Dong J E, *et al.* Remediation of deterioration in microbial structure in continuous *Pinellia ternata* cropping soil by crop rotation [J]. *Can J Microbiol*, 2019, 65(4): 282-295.
- [69] Afzal I, Shinwari Z K, Sikandar S, *et al.* Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants [J]. *Microbiol Res*, 2019, 221: 36-49.
- [70] Zinniel D K, Lambrecht P, Harris N B, *et al.* Isolation and characterization of endophytic colonizing bacteria from agronomic crops and prairie plants [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2002, 68(5): 2198-2208.
- [71] Compant S, Reiter B, Sessitsch A, *et al.* Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by plant growth-promoting bacterium *Burkholderia* sp. strain PsJN [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2005, 71(4): 1685-1693.
- [72] Iniguez A L, Dong Y M, Carter H D, *et al.* Regulation of enteric endophytic bacterial colonization by plant defenses [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2005, 18(2): 169-178.
- [73] Miché L, Battistoni F, Gemmer S, *et al.* Upregulation of jasmonate-inducible defense proteins and differential colonization of roots of *Oryza sativa* cultivars with the endophyte *Azoarcus* sp [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2006, 19(5): 502-511.
- [74] Pétriacq P, Williams A, Cotton A, *et al.* Metabolite profiling of non-sterile rhizosphere soil [J]. *Plant J*, 2017, 92(1): 147-162.
- [75] Zhou N, Mei C M, Zhu X Y, *et al.* Research progress of rhizosphere microorganisms in *Fritillaria* L. medicinal plants [J]. *Front Bioeng Biotechnol*, 2022, 10: 1054757.
- [76] Kulkarni O S, Mazumder M, Kini S, *et al.* Volatile methyl jasmonate from roots triggers host-beneficial soil microbiome biofilms [J]. *Nat Chem Biol*, 2024, 20(4): 473-483.
- [77] Feng H C, Fu R X, Hou X Q, *et al.* Chemotaxis of beneficial rhizobacteria to root exudates: The first step towards root-microbe rhizosphere interactions [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22(13): 6655.
- [78] Zhou Y M, Pang Z Q, Yuan Z N, *et al.* Sex-based metabolic and microbiota differences in roots and rhizosphere soils of dioecious papaya (*Carica papaya* L.) [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 991114.
- [79] 焦红红, 黄璐琦, 袁媛. 人参的“优形”及其遗传与环境互作机制研究进展 [J]. 中国中药杂志, 2023, 48(12): 3125-3131.
- [80] Axtell M J, Meyers B C. Revisiting criteria for plant microRNA annotation in the era of big data [J]. *Plant Cell*, 2018, 30(2): 272-284.
- [81] Fabiańska I, Sosa-Lopez E, Bucher M. The role of nutrient balance in shaping plant root-fungal interactions: Facts and speculation [J]. *Curr Opin Microbiol*, 2019, 49: 90-96.
- [82] 薛莲英, 杨智宇, 李天芳, 等. 植物内生菌生物学功能及 microRNA 对植物-内生菌互作的影响 [J]. 福建农业学报, 2022, 37(2): 267-272.

- [83] Devers E A, Branscheid A, May P, *et al.* Stars and symbiosis: microRNA- and microRNA*-mediated transcript cleavage involved in arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Plant Physiol*, 2011, 156(4): 1990-2010.
- [84] Lauressergues D, Delaux P M, Formey D, *et al.* The microRNA miR171h modulates arbuscular mycorrhizal colonization of *Medicago truncatula* by targeting NSP2 [J]. *Plant J*, 2012, 72(3): 512-522.
- [85] Ji C Y, Song F, He C, *et al.* Integrated miRNA-mRNA analysis reveals candidate miRNA family regulating arbuscular mycorrhizal symbiosis of *Poncirus trifoliata* [J]. *Plant Cell Environ*, 2023, 46(6): 1805-1821.
- [86] Dang H L, Zhang T, Wang Z K, *et al.* Succession of endophytic fungi and arbuscular mycorrhizal fungi associated with the growth of plant and their correlation with secondary metabolites in the roots of plants [J]. *BMC Plant Biol*, 2021, 21(1): 165.
- [87] Chen J W, Wu Y, Zhuang X, *et al.* Diversity analysis of leaf endophytic fungi and rhizosphere soil fungi of Korean *Epimedium* at different growth stages [J]. *Environ Microbiome*, 2022, 17(1): 52.
- [88] Mahmud K, Lee K, Hill N S, *et al.* Influence of tall fescue *Epichloë* endophytes on rhizosphere soil microbiome [J]. *Microorganisms*, 2021, 9(9): 1843.
- [89] Ju Y W, Zhong R, Christensen M J, *et al.* Effects of *Epichloë gansuensis* endophyte on the root and rhizosphere soil bacteria of *Achnatherum inebrians* under different moisture conditions [J]. *Front Microbiol*, 2020, 11: 747.
- [90] Hori Y, Fujita H, Hiruma K, *et al.* Synergistic and offset effects of fungal species combinations on plant performance [J]. *Front Microbiol*, 2021, 12: 713180.
- [91] Uwaremwe C, Yue L, Wang Y, *et al.* An endophytic strain of *Bacillus amyloliquefaciens* suppresses *Fusarium oxysporum* infection of Chinese wolfberry by altering its rhizosphere bacterial community [J]. *Front Microbiol*, 2021, 12: 782523.
- [92] He C, Liu C, Liu H F, *et al.* Dual inoculation of dark septate endophytes and *Trichoderma viride* drives plant performance and rhizosphere microbiome adaptations of *Astragalus mongholicus* to drought [J]. *Environ Microbiol*, 2022, 24(1): 324-340.
- [93] He C, Wang W Q, Hou J L. Plant growth and soil microbial impacts of enhancing licorice with inoculating dark septate endophytes under drought stress [J]. *Front Microbiol*, 2019, 10: 2277.
- [94] He C, Han T T, Tan L, *et al.* Effects of dark septate endophytes on the performance and soil microbia of *Lycium ruthenicum* under drought stress [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 898378.
- [95] Hashem A, Abd Allah E F, Alqarawi A A, *et al.* The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic bacteria enhances plant growth of *Acacia gerrardii* under salt stress [J]. *Front Microbiol*, 2016, 7: 1089.
- [96] Jin J, Huang R, Wang J F, *et al.* Increase in Cd tolerance through seed-borne endophytic fungus *Epichloë gansuensis* affected root exudates and rhizosphere bacterial community of *Achnatherum inebrians* [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(21): 13094.
- [97] Li B, Wu B, Dong Y, *et al.* Endophyte inoculation enhanced microbial metabolic function in the rhizosphere benefiting cadmium phytoremediation by *Phytolacca acinosa* [J]. *Chemosphere*, 2023, 338: 139421.

[责任编辑 赵慧亮]