

## 内生真菌提高药用植物胁迫抗性作用机制的研究进展

武 越<sup>1,2,3</sup>, 龙仙女<sup>1</sup>, 陈 迪<sup>1</sup>, 唐树爽<sup>1</sup>, 郑泰雄<sup>1</sup>, 王艳林<sup>4</sup>, 何凌涛<sup>1</sup>, 曹冠华<sup>1,2,3\*</sup>, 贺 森<sup>1,2,3\*</sup>

1. 云南中医药大学中药学院暨云南省南药可持续利用重点实验室, 云南 昆明 650500

2. 道地药材品质保障与资源持续利用全国重点实验室, 北京 100700

3. 云南中医药大学 中药研究国际科技合作基地, 云南 昆明 650500

4. 文山苗乡三七科技有限公司, 云南 文山 663108

**摘 要:** 内生真菌主要指一类广泛定植于植物根系表层或细胞间隙的益生真菌, 包括丛枝菌根真菌和深色有隔内生真菌 2 大类。除能够促进植物生长、增强次生代谢产物积累外, 内生真菌还可提高宿主重金属、干旱、高盐等非生物胁迫及病害生物胁迫抗性。系统综述了内生真菌增强药用植物对重金属、干旱、盐碱及病害胁迫抗性的作用及机制。研究表明, 内生真菌主要通过促进养分吸收、增强抗氧化系统、改善光合效率、调控植物激素及诱导活性物质合成等途径提高植物胁迫抗性, 且内生真菌的响应机制因胁迫因子的不同而有所差异, 但相关分子机制及关键代谢通路仍不明确。基于现有研究, 总结了不同因子胁迫下内生真菌的响应机制, 绘制了相应的调控网络图, 为深入解析植物-内生真菌互作机制及药用植物生态栽培提供理论依据。

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 深色有隔内生真菌; 药用植物; 胁迫抗性; 重金属; 干旱; 高盐

**中图分类号:** R286.12 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2025)22-8458-15

**DOI:** 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.22.034

## Research progress on mechanism of endophytic fungi in enhancing stress resistance of medicinal plants

WU Yue<sup>1,2,3</sup>, LONG Xiannv<sup>1</sup>, CHEN Di<sup>1</sup>, TANG Shushuang<sup>1</sup>, ZHENG Taixiong<sup>1</sup>, WANG Yanlin<sup>4</sup>, HE Lingtao<sup>1</sup>, CAO Guanhua<sup>1,2,3</sup>, HE Sen<sup>1,2,3</sup>

1. Yunnan Key Laboratory of Southern Medicine Sustainable Utilization, College of Traditional Chinese Medicine, Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China

2. State Key Laboratory for Quality Ensurance and Sustainable Use of Dao-di Herbs, Beijing 100700, China

3. Chinese Pharmaceutical Research International Science and Technology Cooperation Base of Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China

4. Wenshan Miaoxiang Sanqi Technology Co., Ltd., Wenshan 663108, China

**Abstract:** Endophytic fungi are probiotic fungi that widely colonize the root surface or intercellular spaces of plants, primarily including arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. In addition to promoting plant growth and enhancing the accumulation of secondary metabolites, endophytic fungi can also improve the host's resistance to abiotic stresses such as heavy metals, drought, and high salinity, as well as to biotic stresses like diseases. This review systematically summarizes the mechanisms by which endophytic fungi enhance the resistance of medicinal plants to heavy metal, drought, salinity, and disease stresses. Studies demonstrate that endophytic fungi primarily improve stress resistance through facilitating nutrient uptake, enhancing antioxidant systems,

收稿日期: 2025-04-06

**基金项目:** 云南省中医药应用基础研究联合专项 (202101AZ070001-014, 02001AZ070001-009); 国家自然科学基金资助项目 (82260743); 国家自然科学基金资助项目 (82360750); 云南省基础研究计划资助项目 (202501AS070141, 202201AT070219); 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设项目”(2060302-2404-05); 云南省“万人计划”青年拔尖人才专项 (YNWR-QNBJ-2020-279); 云南省“兴滇英才支持计划”青年人才项目 (XDYC-QNRC-2023-0526); 云南省科技厅-云南省国际科技特派员 (个人) 项目 (202403AK140080); 云南省教育厅科学研究基金研究生项目 (2025Y0604)

**作者简介:** 武 越, 硕士研究生, 研究方向为中药资源开发。E-mail: 15628841535@163.com

**\*通信作者:** 曹冠华, 正高级实验师, 硕士生导师, 从事中药资源与菌根微生物研究。E-mail: cgh20031695@163.com

贺 森, 博士, 教授, 硕士生导师, 从事中药资源与分子生物学研究。E-mail: sunbelt123@163.com

optimizing photosynthetic efficiency, regulating phytohormones, and inducing bioactive compound synthesis. The response mechanisms of endophytic fungi vary due to different stress factors, but the associated molecular mechanisms and key metabolic pathways are not yet fully understood. Based on current evidence, the response mechanisms of endophytic fungi under different stress factors were summarized, and the corresponding regulatory network diagrams were drawn. This review provides a critical theoretical foundation for elucidating plant-endophyte interactions and advancing the ecological cultivation of medicinal plants.

**Key words:** arbuscular mycorrhizal fungi; dark septate endophyte; medicinal plants; stress resistance; heavy metals; drought; high salt

药用植物是一类可以被用来防病、治病的植物。药用植物中常含有皂苷、黄酮、生物碱等次生代谢产物,具有极高的药用价值<sup>[1]</sup>,人类将植物作为药物使用已经有 5 000 多年的历史<sup>[2]</sup>,世界卫生组织列出具有药用价值的植物有 21 000 多种<sup>[3]</sup>,而我国是药用植物资源最丰富的国家之一,其中《神农本草经》《本草纲目》等书籍中记载了上千种具有药用价值的植物。中国种植药用植物历史悠久,种植面积广阔,约有  $2.2 \times 10^6 \text{ hm}^2$ <sup>[4]</sup>,但由于受环境因素影响,药用植物在自然或人工栽培条件下,均会面临重金属、盐、干旱等无机胁迫和病虫害生物等生物胁迫,轻者影响其生长和活性物质积累,重者直接导致植株死亡。在药用植物种植过程中,采用多手段人工干预是企业、药农最常用的方式,包括开垦新地、施用农药等,其中施加内生真菌菌肥也是目前最常采用的方法之一。

内生真菌是广泛定植于植物各组织器官,且对宿主植物不会产生有害影响的一类共生微生物<sup>[5]</sup>。植物内生真菌的种类繁多,包括子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、接合菌门(Zygomycota)和无孢菌类(Agonomycetales)中的众多属种<sup>[6]</sup>。研究发现,在 80% 以上的陆生植物中均有内生真菌定植,但内生真菌多样性和丰度不尽相同,与宿主种类和环境因素密切相关<sup>[7]</sup>。基于分类特征,植物内生真菌主要包括丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)和深色有隔内生真菌(dark septate endophytic fungi, DSE) 2 大类。AMF 是一类广泛定植于植物根系的互惠共生内生真菌,可与 90% 以上的植物根系形成互惠共生体<sup>[7]</sup>。并在植物根细胞内或间隙形成“泡囊”“丛枝”“孢子”“菌丝”等结构<sup>[8]</sup>。DSE 是植物根系中普遍存在的一类小型内生真菌,菌丝具横隔,颜色较深,并可在植物细胞中形成微菌核等典型形态结构,具有促进植物生长和增强胁迫抗性的能力<sup>[9]</sup>。基于最新研究,本文以药用植物为对象,归纳了 AMF 和 DSE 在提高药用植物重金属、干旱、盐碱无机胁迫和病害有机胁迫中的作用,并从生理和分子 2 个层面总结了

其作用机制。本文对深入研究 AMF、DSE 促进药用植物生长和活性物质合成、积累的调控机制具有重要的参考价值和借鉴意义,有助于内生真菌菌剂的推广应用和药用植物生态种植的实施。

## 1 内生真菌提高药用植物重金属胁迫抗性中的作用及机制

### 1.1 重金属胁迫对药用植物的影响

重金属是指密度大于  $4.5 \text{ g/cm}^3$  的金属,包括镉(Cd)、砷(As)、铜(Cu)等。根据 2014 年第 2 次全国土壤污染状况调查结果,我国土壤重金属污染总体状况较为严峻,土壤重金属超标率为 16.1%,其中农用地超标率为 19.4%<sup>[10]</sup>。重金属可通过生物富集作用在植物中过度积累,造成药用和食用安全隐患。重金属离子在植物体内积累会使其产生活性氧、丙二醛等氧化应激物质,造成不同程度的膜氧化损伤,直至死亡。此外,重金属的积累还会抑制植物光合作用、阻碍根系生长、抑制水分运输、种子萌发<sup>[11-14]</sup>。研究显示,在铅(Pb)的胁迫下,桑树种子萌发率低于 50%,胚芽和胚根抑制率分别为 100% 和 99.5%<sup>[15]</sup>。马月花<sup>[16]</sup>和朱红霞等<sup>[17]</sup>发现在 Cd 和 Pb 的胁迫条件下,黄芪幼苗叶片明显变黄,并且植物光合色素含量下降了 50% 以上;马齿苋抗氧化系统,抗氧化酶活性显著降低,生长受到严重抑制。

### 1.2 内生真菌提高药用植物重金属胁迫抗性的作用机制

研究证实,在药用和非药用植物中,接种 AMF 或 DSE 均可提高宿主植物重金属胁迫抗性,修复重金属胁迫损伤,改善生长状况,促进生长和提升生物量(表 1),但不同种类的内生真菌和植物之间存有适配性,作用效果也因植物、内生真菌种类和环境因子的不同而有所差异。罗鹏程等<sup>[18]</sup>发现在 Cd 胁迫条件下,接种 AMF 幼套球囊霉能够提高香蒲生物量(56.7%),在 Pb 胁迫条件下,将摩西球囊霉接种在景天三七根系,发现其植株根长和茎粗分别提高 4.22 cm 和 0.15 mm;在 Pb 处理浓度为 1 000 mg/kg 时,植物叶片的总叶绿素含量提高了 16.02%,

表 1 内生真菌在提高药用植物重金属胁迫抗性中的作用

Table 1 Roles of endophytic fungi in enhancing stress resistance to heavy metal in medicinal plants

| 药用植物 | 内生真菌                                                                                 | 重金属种类及质量浓度                                     | 重金属的胁迫作用                            | 内生真菌的改善作用                                   | 文献 |
|------|--------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------------|----|
| 香蒲   | AMF: 幼套球囊霉<br><i>Glomus etunicatum</i>                                               | Cd (0~5 mg·L <sup>-1</sup> )                   | 植株总生物量显著下降; 光合色素含量显著下降              | 总叶绿素含量增加, 植物抗氧化系统增强                         | 18 |
| 景天三七 | AMF: 摩西球囊霉<br><i>Glomous mosseae</i>                                                 | Pb (0~1000 mg·kg <sup>-1</sup> )               | 植株根长和茎粗分别下降45%和29%, 总叶绿素含量下降6.91%   | CAT、SOD、POD活性增强, Pb含量下降                     | 19 |
| 醉马草  | AMF: 异形根孢囊霉<br><i>Rhizophagus irregularis</i> 、摩西斗管囊霉 <i>Funneliformis mosseae</i> 等 | Cd <sup>2+</sup> (0~0.9 mmol·L <sup>-1</sup> ) | 地上鲜质量显著降低                           | 显著提高地上部分鲜质量和根鲜质量                            | 21 |
| 黄花蒿  | AMF: 印度梨形孢<br><i>Piriformospora indica</i>                                           | As (0~150 μmol·L <sup>-1</sup> )               | SOD、POD酶活性显著降低, 植株总酚类化合物和黄酮类化合物含量降低 | SOD、CAT活性分别增加1.6和1.5倍, 植物总酚、黄酮和酚酸类化合物含量显著上升 | 22 |
| 紫苜蓿  | DSE: 嗜热柱顶孢霉<br><i>Scytalidium lignicola</i>                                          | Cd (0~10 mg·kg <sup>-1</sup> )                 | 植物叶片数、株高、根长、根表面积显著降低                | 植物根系生物量提高33.3%, 地上部分生物量提高143.8%             | 23 |
| 沙东青  | DSE: 泛生顶囊霉<br><i>Acrocalymma vagum</i>                                               | Cd (0~10 mg·kg <sup>-1</sup> )                 | 植物株高显著降低                            | 植物根表面积和根长分别增加24.4%和45.1%                    | 23 |
| 烟草   | DSE: 泛生顶囊霉                                                                           | Cd <sup>2+</sup> (5 mg·kg <sup>-1</sup> )      | 叶片发黄、根系受到抑制                         | Cd <sup>2+</sup> 含量降低26.28%; 叶片、根毛数量增加      | 24 |

CAT-过氧化氢酶; SOD-超氧化物歧化酶; POD-过氧化物酶。  
CAT-catalase; SOD-superoxide dismutase; POD-peroxidase.

而植物 Pb 含量则下降 36.08%<sup>[19]</sup>。钟斯文<sup>[20]</sup>将从樟子松中分离的 DSE 菌株菊异茎点霉 *Paraphoma chrysanthemicola* (A041) 制成菌剂回接至 1 年生和 3 年生幼苗, 发现其可以显著提高 Cd 胁迫幼苗植株的苗高、地径、干质量和鲜质量等生理指标, 促进其生长。

**1.2.1 生理机制** 内生真菌提高宿主植物重金属胁迫耐性机制包括“抗氧化系统提高”“协同植物激素调控”“生长稀释效应”“菌丝过滤”“根系分泌物组成的改变”和“还原解毒”6 种<sup>[9]</sup>。研究证实, 重金属胁迫条件下, 接种 AMF 或 DSE 可以提高植物的抗氧化系统, 消减由金属离子诱导产生的羟基、过氧化氢等氧自由基。在 As 胁迫条件下, 接种印度梨形孢可显著提高黄花蒿 SOD、POD、抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX)、CAT 和谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR) 活性<sup>[22]</sup>。Zhu 等<sup>[25]</sup>发现在 Zn 和 Cd 复合胁迫下, 接种 DSE 甘瓶霉可显著提高番茄幼苗抗氧化酶活性, 且显著降低了氧化应激物质丙二醛的含量。

诸多研究证实, 由植物激素介导的防御机制在提高植物重金属胁迫抗性中发挥着重要作用, 如由

茉莉酸、脱落酸、赤霉素介导的信号通路。AMF 或 DSE 的定植则会强化这一过程, 其可改变激素浓度, 提高关键酶活性, 从而促进植物生长、活性物质积累或提高重金属胁迫抗性, 但相关协同调控机制不明, 需进一步研究。Zhuang 等<sup>[26]</sup>研究发现在 Cd 胁迫下, AMF 根内根孢囊霉 *Rhizophagus intraradices* 能够显著提高海棠独脚金内酯、吲哚乙酸和茉莉酸的含量。在 Cd 胁迫下, 接种 AMF 菌株摩西球囊霉能够显著提高紫花苜蓿水杨酸、茉莉酸和生长素含量, 植株 Cd 胁迫抗性增强<sup>[27]</sup>。此外, 在重金属胁迫下, 内生真菌还能提高大豆、黄芪和菊花等植物激素含量<sup>[28-29]</sup>。由此可见, 内生真菌可通过促进药用植物合成和积累植物激素, 从而提高宿主植物重金属胁迫抗性。

AMF 的定植会增强根系对磷等营养元素的吸收和光合作用, 从而促进植物的生长, 这种因 AMF 定植形成的“额外”生物量所导致植株重金属浓度降低的现象, 有研究将其归纳为“生长稀释效应”<sup>[7]</sup>。在 Cd、Cr、Pb 等重金属复合胁迫条件下, 接种摩西斗管囊霉和苏格兰斗管囊霉 *Funneliformis caledonium* 能够显著促进向日葵生长, 其茎、根系生物量分别

提升了 157%~184%和 152%~183%，且重金属含量显著降低<sup>[30]</sup>。此外，在 Cd 胁迫下，接种摩西斗管囊霉、异形根孢囊霉、根内根孢囊霉等 AMF 菌株能够显著提高三七根的鲜质量，并且降低三七地上、地下部分 Cd 含量，降幅分别达到 78.8%和 65.6%<sup>[31]</sup>。在黄芪和紫花苜蓿中也得到了类似结果，接种根异茎点霉 *Paraphoma radicina*、*Stagonosporopsis lupini* 和根内球囊霉菌 *Glomus intraradices* 能够显著促进植株生长，并且改变 Cd 在植物中的存在形式，显著增强了药用植物重金属胁迫抗性<sup>[32-33]</sup>。课题组研究发现，三七须根是 As 的主要吸收器官，接种幼套球囊霉后显著限制了 As 由须根向主根的迁移，保障了主根的药用安全，但具体作用机制仍在研究中菌丝是内生真菌 AMF、DSE 典型形态结构，存在于植物表层细胞内、细胞间隙或根系土壤中，其可凭借独特的细胞壁结构吸附、固定重金属离子或螯合物，限制重金属从土壤向植物细胞内转移，降低重金属在植物中的流动性及毒害作用，从而提高植物重金属胁迫抗性，称之为“菌丝过滤”作用。申蜜<sup>[34]</sup>认为 DSE 细胞壁中的几丁质、壳聚糖、黑色素等物质是吸附、固定重金属的主要成分。任晋彤等<sup>[35]</sup>将龙葵种子播种在含有 DSE 菌株 NBC8-7 (*Curvularia clavata*) 的土壤中，共培养后龙葵中交换态 Cd 和铁锰氧化态 Cd 含量分别降低了 20.74%和 16.31%，碳酸盐结合态 Cd、有机结合态 Cd 和残渣态 Cd 含量分别增加 30.46%、16.99%和 90.50%，结果表明接种 DSE 后能促进 Cd 由活性较强的交换态 Cd 转变成稳定的结合态、残渣态 Cd，从而减轻 Cd 毒害作用。耿旭<sup>[36]</sup>将 AMF 菌株根内根孢囊霉和摩西球囊霉接种在伴矿景天根系中，植株液泡中 Cd 含量增加，但植株中毒性高的水提取态 Cd 含量降低，而毒性较低的乙醇提取态 Cd 含量则显著增加。

此外，AMF、DSE 的定植还会改变根系分泌物的组成和含量，诱导植物分泌更多的小分子有机酸、氨基酸、多糖、酚类、黄酮类、球囊霉素相关土壤蛋白等小分子物质，螯合根际土壤中金属离子，从而缩减根际微域游离态金属离子浓度，降低植物对重金属的吸收和积累，进而提高胁迫抗性。将氧化性较强的金属离子还原为毒性较低的状态，也是内生真菌提高宿主植物重金属胁迫抗性的作用机制之一，可归纳为“还原解毒”。在蜈蚣凤尾蕨根系中接种 AMF 幼套近明球囊霉

*Claroidoglossum etunicatum* 后，发现 As<sup>3+</sup>含量的比例显著升高，推测幼套近明球囊霉自身或诱导植物可将 As<sup>5+</sup>还原为 As<sup>3+</sup>，以降低毒害，从而提高蜈蚣凤尾蕨 As 耐性<sup>[37]</sup>。

**1.2.2 分子机制** 药用植物抗胁迫系统相关通路关键酶、蛋白编码基因会响应内生真菌诱导和重金属胁迫而呈现差异表达，从而影响植物结构和功能，在外在表型上表现为重金属胁迫抗性的提高。研究证实，在药用植物中接种 AMF、DSE 后会显著上调重金属抗性相关通路关键酶或转运蛋白编码基因表达量<sup>[38-39]</sup>，如砷吸收转运蛋白磷酸盐转运蛋白、锌铁转运蛋白 (zinc-regulated transporters, iron-regulated transporter-like protein, ZIP)、植物螯合肽 (phytochelatin, PC)、重金属离子或螯合物转运蛋白 ABC 转运蛋白等<sup>[7,40]</sup>。Marianna 等<sup>[41]</sup>发现，在重金属胁迫条件下，拟南芥可通过上调吡咯-3-乙醛肟生物合成途径基因来调节生长素的合成，下调生长素偶联、甲基化和抑制相关基因来减轻重金属毒性。此外，植物抗氧化系统、光合作用系统、植物激素合成等基因也会响应内生真菌和重金属离子诱导而差异表达，如 *CAT1*、*APX1*、*APX2*、单脱氢抗坏血酸还原酶基因 (monodehydroascorbate reductase, *MDHAR*) 和 *MDHAR4*<sup>[42]</sup>。Cao 等<sup>[43]</sup>研究发现，在 As 胁迫下，向三七根部施加 AMF 根内球囊霉菌和 AMF 幼套球囊霉菌剂，三七响应 AMF 可诱导三七皂苷合成关键酶基因 *PnCYP450\_4*、*PnCYP450\_5*、*PnGT\_1* 上调表达，促进皂苷的合成和积累。除此之外，接种内生真菌还可以调控蓝莓、烟叶和刺槐生长、重金属抗性、植物激素合成相关基因表达，如铵转运蛋白、病程相关基因、液泡膜转运蛋白、刺槐锌铁转运蛋白，从而提高宿主植物的胁迫抗性<sup>[44-46]</sup>。

内生真菌提高药用植物重金属胁迫抗性作用机制见图 1。

## 2 内生真菌提高药用植物盐胁迫抗性中的作用及其机制

### 2.1 盐胁迫对药用植物的影响

土壤盐渍化是影响药用植物生长的重要因素之一。盐胁迫会对植物造成包括离子毒害、渗透胁迫、氧化损伤、代谢紊乱等在内的损伤危害，严重的直接导致植物死亡。Wang 等<sup>[47]</sup>研究发现当盐胁迫达到 24 h，活血丹植株叶片会出现变黄、失水现象，且叶绿素含量下降；随着胁迫加深，

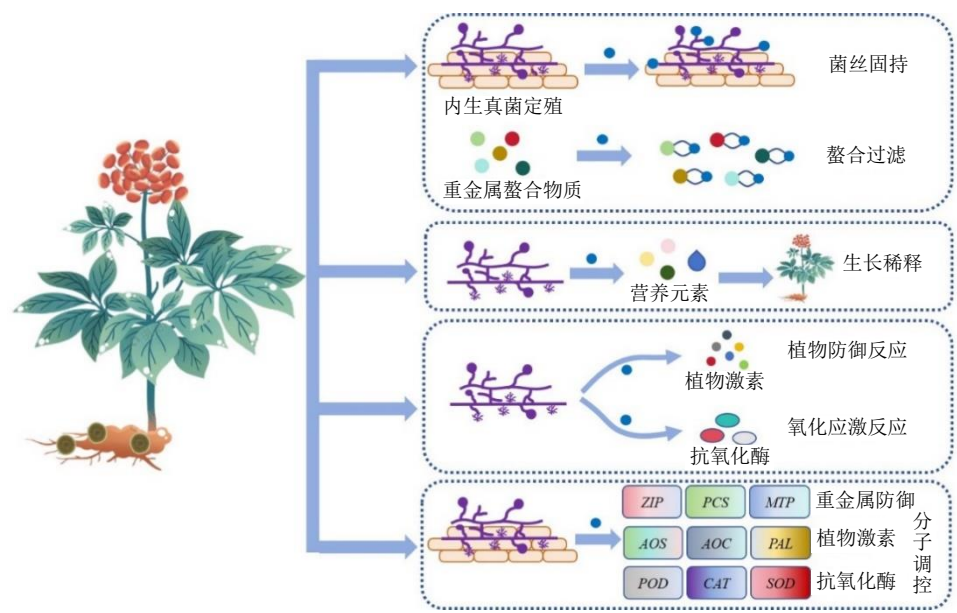


图 1 内生真菌提高药用植物重金属胁迫抗性作用机制

Fig. 1 Mechanisms of endophytic fungi in enhancing heavy metal stress resistance in medicinal plants

植株出现干燥和死亡现象。在中（全盐量：2.68 g/kg）、高等（全盐量：4.93 g/kg）盐胁迫条件下，向日葵的最大净光合速率与低等盐胁迫（全盐量：1.00 g/kg）相比分别降低了 5.09% 和 38.69%<sup>[48]</sup>。在盐胁迫条件下，灯笼果生长受到

抑制，植株到达开花、结果期时间延后，植株叶面积、地上和地下部分干质量显著降低，代谢产物浓度降低<sup>[49]</sup>。

2.2 内生真菌提高药用植物盐胁迫抗性的作用机制  
根据表 2 可知，接种内生真菌可以不同程度地提

表 2 内生真菌在提高药用植物盐胁迫抗性中的作用

Table 2 Roles of endophytic fungi in enhancing salt stress resistance of medicinal plants

| 药用植物  | 内生真菌                                                           | 处理浓度                                       | 盐的胁迫作用                         | 内生真菌的改善作用                                                               | 文献    |
|-------|----------------------------------------------------------------|--------------------------------------------|--------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|-------|
| 灰毛金合欢 | AMF: 摩西斗管囊霉、根内根孢囊霉、幼套近明球囊霉                                     | NaCl (50~300 mmol·L <sup>-1</sup> )        | 种子发芽率降低3%~87%; 茎高、干质量降低61%和62% | 植物根长、根干质量、茎长和茎干质量分别增加23.47%、21.5%、40%和52.7%                             | 50-51 |
| 香椿    | AMF: 根内根孢囊霉                                                    | NaCl (0~200 mmol·L <sup>-1</sup> )         | 植株矮小、叶片枯黄，叶面积减小                | 植株叶面积、生物量显著增加，叶片电导率提高到75.13%，应激物质丙二醛含量降低                                | 52    |
| 拟南芥   | AMF: 印度梨形孢                                                     | NaCl (0~150 mmol·L <sup>-1</sup> )         | 植物鲜质量、干质量及总叶绿素、花青素含量均显著下降      | 促进生长；整株鲜质量增加；植物Na <sup>+</sup> 、K <sup>+</sup> 含量趋于稳定                   | 53    |
| 烟草    | AMF: 印度梨形孢                                                     | NaCl (300 mmol·L <sup>-1</sup> )           | 烟草叶片出现萎蔫、退绿、生长滞缓现象             | 烟草株高、叶鲜质量和叶干质量显著增加；应激物质丙二醛含量显著降低                                        | 54    |
| 国槐    | DSE: 哈茨木霉Trichoderma sp.、离蠕孢霉Bipolaris sp.、丝核菌Rhizoctonia sp.等 | NaCl (200 mmol·L <sup>-1</sup> )           | 植株生长受到抑制，生物量、含水量、叶绿素含量降低       | 植物苗高、干质量、含水量、叶绿素质量分数分别增加148%、117%、111%、4.03 mg/g                        | 55    |
| 豇豆    | DSE: 粪壳菌纲Sordariomycetes sp1-B'2, Melanconiella elegans-21W2   | 水电导率 (1.2、2.2、3.6、5.0 dS·m <sup>-1</sup> ) | 植物生长受到明显抑制；根、茎、叶生物量下降，光合速率降低   | 植株叶片面积，根、茎鲜质量增加；Ca <sup>2+</sup> 、Na <sup>+</sup> 、Cl <sup>-</sup> 浓度增加 | 56    |

高药用植物盐胁迫抗性。李冠军等<sup>[51]</sup>在盐胁迫条件下将内生真菌葡萄座腔菌 *Botryosphaeria* Z1、炭团菌 *Hypoxyton* Y6 接种在短枝木麻黄 *Casuarina equisetifolia* L. 幼苗, 可以显著提高其盐胁迫抗性, 植物总根长增加 42.59%, 总根表面积增加 65.68%, 总生物量增加 39.96%。随着盐胁迫程度的加深, 香椿幼苗叶片的相对电导率呈上升趋势, 接种 AMF 菌株根内根孢囊霉后植物叶片相对电导率趋于稳定, 且植物净光合速率、蒸腾速率、叶绿素含量则显著改善<sup>[52]</sup>。由此可见, 内生真菌能够增强植物盐胁迫抗性, 改善植物光合作用、呼吸作用、叶片电导率水平, 从而促进植物生长发育。内生真菌提高药用植物盐胁迫抗性作用机制见图 2。

**2.2.1 维持药用植物离子水平平衡** 在盐胁迫条件下, 植物细胞中  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  等离子含量发生变化, 渗透压平衡遭到破坏, 从而危害植物生长, 而内生真菌的定植主要通过调节  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  等离子浓度来维持渗透压平衡, 从而缓解由高盐胁迫所造成的损伤。研究发现在盐胁迫条件下, 将根内根孢囊霉接种香椿根系, 植物细胞中  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{N}$ 、 $\text{P}$  含量显著上升, 并且植物根、茎中  $\text{Na}^+$  含量降低, 限制了  $\text{K}^+$  外排, 较好地维持了宿主植物  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  稳态平衡<sup>[52]</sup>。同样的, 在向日葵和灰毛金合欢中也得到了类似结论, 在盐胁迫下, 接种异形根孢囊霉、摩西斗管囊霉、根内根孢囊霉、幼套近明球囊霉能够显著降低植株  $\text{Na}^+$  含量, 并且提高植株  $\text{K}^+$ 、 $\text{P}$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  含量, 维持了植株渗透压平衡, 植物盐胁迫抗性提高<sup>[50,57]</sup>。

**2.2.2 促进植物光合作用** 盐胁迫会影响植物叶片气孔活动, 减少植物叶绿素等光合色素含量, 降低光合速率和效率<sup>[58-59]</sup>, 内生真菌的定植则可在—

定程度上改善这种情况。Hashem 等<sup>[50]</sup>研究发现, 在盐胁迫条件下, 接种摩西斗管囊霉、根内根孢囊霉和幼套近明球囊霉等 AMF 混合菌剂可以显著提高灰毛金合欢光合色素含量, 叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量分别提高 19.4%、12.6%、41.8%。AMF 菌株根内根孢囊霉的定植显著提高了高盐胁迫下香椿的净光合速率、蒸腾速率和叶片气孔导度, 且使植物叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度趋于稳定<sup>[52]</sup>。此外, 在国槐幼苗、甜瓜等植物中也得到了类似结果<sup>[55,60]</sup>。由此可见, 在盐胁迫条件下, 内生真菌可以通过提高植物光合色素含量, 改善叶片气孔导度、蒸腾速率等光合参数, 从而促进光合作用, 提升植物盐胁迫抗性。

**2.2.3 提高药用植物盐胁迫抗性的分子机制** 离子浓度失调, 渗透压失衡是高盐胁迫毒害植物最直接的表现形式, 而内生真菌的定植则可通过调控植物渗透压平衡相关基因的差异表达, 影响相关通路关键酶活性和转运蛋白浓度来提高宿主植物胁迫抗性。Aroca 等<sup>[61]</sup>研究发现, 在盐胁迫下, 接种根内球囊霉菌能够显著促进莴苣脱落酸合成相关基因表达, 其中 *LSNCE2* 表达量是原来的 4.2 倍。Abdelaziz 等<sup>[53]</sup>研究发现, 作为植物体内重要的  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  转运蛋白, 高亲和钾转运蛋白 (high affinity potassium transporters, HKT) 会响应 AMF 诱导而显著上调表达, 以维持细胞离子平衡, 接种印度梨形孢后, 拟南芥高亲和钾转运蛋白基因、 $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白基因 ( $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter, *NHX*) 和盐超敏感 (salt overly sensitive, SOS) 基因等离子平衡相关基因表达水平均显著上调, 并使  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  浓度趋于稳定。综上, 内生真菌可通过调控植物  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  转运蛋白基因和植物激素合成基因表达, 从而提高药用植物盐胁迫抗性。

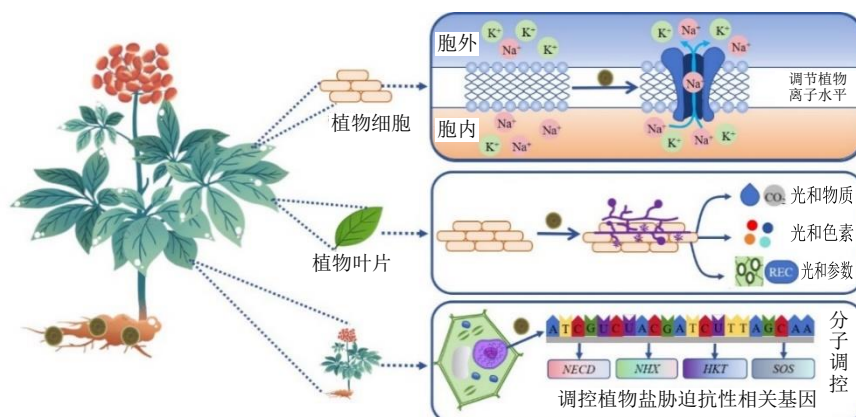


图 2 内生真菌提高药用植物盐胁迫抗性作用机制示意图

Fig. 2 Schematic diagram of mechanism of action of endophytic fungi in enhancing salt stress resistance in medicinal plants

3 内生真菌提高药用植物干旱胁迫抗性中的作用及其机制

3.1 干旱胁迫对药用植物的影响

干旱是一种常见的植物胁迫生境，根据我国的农业土壤干旱等级标准（GB/T 32136-2015），含水量在 12%~15%为轻旱，8%左右为中旱，5%以下为重旱<sup>[62]</sup>。植物在干旱胁迫下，植物生长会受到严重抑制，导致细胞失水，形态萎缩，直至死亡，在这一过程中植物还会产生过量的活性氧，造成严重的氧化损伤<sup>[63-64]</sup>。随着干旱程度的加深，滇重楼叶绿素 a 含量显著下降，植株光合速率、气孔导度和蒸腾速率显著降低<sup>[65]</sup>。干旱胁迫还会影响植物对营养元素的吸收，使其生长受到严重抑制。赵琴<sup>[66]</sup>指出由于土壤营养元素运输受到影响，干旱胁迫严重抑制了枸杞对 N、P、K 等营养元素的吸收，导致其生长受限。李英浩等<sup>[67]</sup>发现干旱胁迫会对燕麦造成严重的氧化损伤，其中燕麦叶片超氧阴离子、羟自由基（hydroxyl radical, ·OH）、过氧化氢（hydrogen peroxide, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>）和丙二醛质量分数分别升高 134.27%、121.21%、36.60%和 32.84%，CAT、APX、GR、谷胱甘肽过氧化物酶

（glutathione peroxidase, GSH-Px）活性分别降低了 30.79%、44.55%、62.50%和 66.67%，植株抗氧化系统遭到严重破坏。

3.2 内生真菌提高药用植物干旱胁迫抗性的作用机制

研究发现，干旱胁迫条件下，接种 AMF、DSE 可以促进植物根毛生长、延长根系到达区域、扩展吸收面积，从而提高植物对水分和营养物质的吸收<sup>[68]</sup>。研究发现，在干旱胁迫下，接种 AMF 菌株摩西斗管囊霉和幼套近明球囊霉能够显著提高米槁 N、P、C 含量<sup>[69]</sup>。在干旱胁迫下，内生真菌木贼镰孢菌 *Fusarium equiseti* 和苹果生链格孢 *Alternaria pomicola* 还可以显著提高燕麦种子的发芽率和发芽势，其提高幅度分别为 48.94%、41.18%，且其胚根长、胚芽长分别是原来的 1.36、1.42 倍<sup>[70]</sup>。Saedehe 等<sup>[71]</sup>研究发现，干旱胁迫下，接种 AMF 菌株摩西斗管囊霉和根内根孢囊霉能够显著提高亚麻 CAT、SOD、GR、APX 等抗氧化酶活性及植株总叶绿素和类胡萝卜素等光合色素含量，使其干旱胁迫抗性增强。部分内生真菌在提高药用植物干旱胁迫抗性中的作用见表 3。

表 3 内生真菌在提高药用植物干旱胁迫抗性中的作用

Table 3 Roles of endophytic fungi in enhancing drought stress resistance of medicinal plants

| 植物  | 内生真菌                                                                | 胁迫处理                          | 干旱的胁迫作用                                 | 内生真菌的改善作用                                      | 文献 |
|-----|---------------------------------------------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------------|------------------------------------------------|----|
| 米槁  | AMF：摩西斗管囊霉和幼套近明球囊霉                                                  | 植物生长至第90天停止浇水                 | 米槁幼苗枯萎，植株株高、茎粗和叶面积显著降低                  | 植株株高、茎粗和叶面积显著增加；植株C、N、P等营养成分含量显著增加             | 69 |
| 亚麻  | AMF：摩西斗管囊霉和根内根孢囊霉                                                   | 蒸发皿累积蒸发量分别达到60、120、180 mm进行灌溉 | 亚麻植株生物量显著下降；甜菜碱、总可溶性糖含量显著下降             | 植株总可溶性糖、甜菜碱含量显著提高，植株CAT、SOD、APX等抗氧化酶活性显著提高     | 71 |
| 滇重楼 | AMF：象牙白球囊霉 <i>Glomus eburneum</i> 、隐类球囊霉 <i>Paraglomus occultum</i> | 土壤含水量（30±5）%                  | 滇重楼叶长、叶宽和株高显著降低；植株光合速率、气孔导度和蒸腾速率显著降低    | 滇重楼株高、茎质量和根长显著增加；植株叶绿素a和类胡萝卜素含量显著增加；重楼皂苷含量显著增加 | 65 |
| 黑沙蒿 | DSE：菊异茎点霉、交链孢霉等DSE                                                  | 土壤含水量30%                      | 植物根系生长受到严重抑制，株高和分支数降低                   | 促进植物根系生长，植物根、茎、总生物量显著提高                        | 72 |
| 甘草  | DSE：核生拟伯瑞霉 <i>Paraboeremia putatinum</i> 、锐形镰孢菌等                    | 土壤含水量30%                      | 植物茎、根、总生物量下降；植株高、叶片数下降                  | 植物总生物量、根生物量、地上生物量、叶片数增加，植物叶绿素含量增加              | 73 |
| 红豆树 | DSE：泛生顶囊霉                                                           | 土壤含水量35%~75%                  | 红豆树幼苗叶长、叶宽、叶面积、叶接种后植物叶长、叶宽、叶面积、叶片数量分别提高 | 11.53%、8.81%、21.36%和7.55%                      | 74 |

3.2.1 生理机制 干旱胁迫带来的水分缺失是影响植物生长最主要的因素。改善根系结构，促进根系吸收更多的水分、改善由于干旱造成的氧化损伤和减少水分散失是内生真菌提高植物干旱胁迫抗性

最主要的作用方式<sup>[75]</sup>。余洁<sup>[76]</sup>研究发现在干旱胁迫下，接种 AMF 菌株摩西球囊霉能够显著提高荆条根长、根体积和根表面积，从而促进植物吸收水分，植物干旱胁迫抗性显著增强。在干旱胁迫条件下，

植物会产生更多的活性氧和 $\cdot\text{OH}$ ，使植物的衰老进程加快，而内生真菌的定植会提高植物抗氧化性能，减少氧化损伤<sup>[7]</sup>。研究发现，分别接种锐形镰孢菌 *Fusarium acuminatum*、菊异茎点霉和瘤菌根菌于甘草、黑沙蒿和铁皮石斛根系，可以显著降低宿主植物丙二醛、活性氧等氧化应激物质含量，显著提高 POD、CAT、SOD 等抗氧化酶活性及谷胱甘肽抗氧化物质含量<sup>[70,73,77]</sup>。

在干旱胁迫下，接种内生真菌枝顶孢霉菌 *Acremonium coenophialahim* Morgan-Jones et Gams 能使中华羊茅和高羊茅的卷曲度增大，叶片表面蜡质化加强，以减少水分的散失<sup>[73,78-80]</sup>。此外，增强光合作用也是内生真菌提高植物胁迫抗性的主要方式之一。Kavroulakis 等<sup>[81]</sup>发现内生真菌腐皮镰孢 *Fusarium solani* 显著提高了干旱条件下植物的光合速率，使其光合速率增加 86%，植物叶片相对含水量显著增加。在披碱草和醉马草中也得到了类似的结论：内生真菌能够显著提高植物光合色素含量，并且可通过调节叶片气孔导度来控制植物蒸腾作用和光合作用的强度，以增强植物固持、利用水分能力<sup>[64, 82]</sup>。

**3.2.2 分子机制** 在干旱胁迫条件下，植物为了抵御胁迫所带来的损伤，会调节自身相关基因表达水平和蛋白合成来增强自身干旱胁迫抗性，而内生真菌的定植则会介入和强化这一调控过程。黄冬<sup>[83]</sup>研究发现，接种 AMF 菌株异形根孢囊霉能够调控苹果抗旱相关基因表达，如脯氨酸生物

合成关键酶基因和水通道蛋白相关的胁迫响应基因酶吡咯啉-5-羧酸合成酶（P5CS）、质膜水通道蛋白（plasma membrane intrinsic protein, PIP）PIP1-3、PIP1-4 相对表达量分别上调 65.15%、103.67% 和 93.13%。蛋白组学解析发现，在干旱胁迫条件下，AMF 摩西斗管囊霉可通过促进蓝莓光合作用、抗氧化系统和氨基酸代谢相关蛋白的合成来提高蓝莓干旱胁迫抗性<sup>[84]</sup>。综上，植物内生真菌可通过调控相关通路基因和蛋白差异表达来提高宿主植物的胁迫抗性，但涉及的关键物质、代谢通路和调控机制不明，需进一步研究，可能作用机制示意图见图 3。

#### 4 内生真菌提高药用植物生物胁迫抗性中的作用及其机制

##### 4.1 生物胁迫对药用植物的影响

植物生物胁迫主要指由细菌、真菌、线虫等微生物引起的植物病害现象。据统计，链格孢菌 *Alternaria tenuissima*、尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum*、炭疽菌 *Colletotrichum spaethianum*、花生根结线虫 *Meloidogyne arenaria*、胡萝卜软腐果胶杆菌胡萝卜亚种 *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* 等真菌、线虫和细菌能引起不同药用植物感染黑斑病、根腐病、枯萎病、炭疽病、根结线虫病和软腐病等疾病，病菌的侵染会严重影响植物生长，破坏其光合系统和根系结构，直至导致植物死亡。部分研究见表 4。

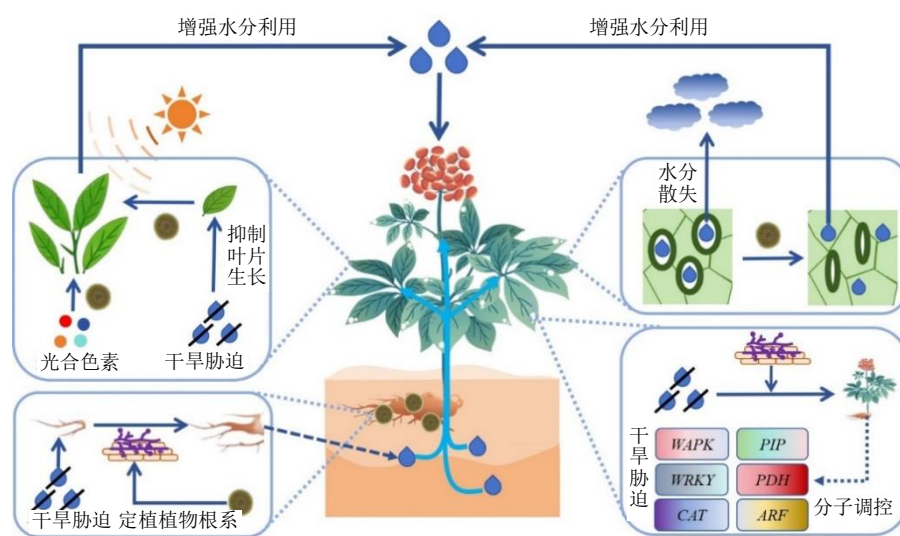


图 3 内生真菌提高药用植物干旱胁迫抗性作用机制示意图

Fig. 3 Schematic diagram of mechanism of action of endophytic fungi in enhancing drought stress resistance in medicinal plants

表 4 药用植物常见疾病及病原菌

Table 4 Common diseases and pathogenic bacteria of medicinal plants

| 病害种类  | 致病菌种                                                                                                                                                                             | 植物种类         | 文献    |
|-------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|-------|
| 叶斑病   | 链格孢菌                                                                                                                                                                             | 丝瓜、牵牛、党参、黄花菜 | 85-88 |
| 根腐病   | 棉根腐病菌 <i>Phymatotrichopsis omnivora</i><br>尖孢镰刀菌、腐皮镰刀菌 <i>Fusarium solani</i> 、三线镰刀菌 <i>Fusarium tricinctum</i> 、小孢疫霉 <i>Phytophthora parvispora</i> 、钟器腐霉 <i>Pythium vexans</i> | 黄连、当归、三七     | 89-91 |
| 枯萎病   | 尖孢镰刀菌                                                                                                                                                                            | 冬瓜           | 92    |
| 炭疽病   | 炭疽菌、菠菜刺盘孢菌 <i>C. spinaciae</i> 、胶孢炭疽菌 <i>C. gloeosporioides</i>                                                                                                                  | 藜麦、核桃        | 93-94 |
| 根结线虫病 | 花生根结线虫、南方根结线虫 <i>Meloidogyne incognita</i>                                                                                                                                       | 白术、白芷、桔梗     | 95    |
| 软腐病   | 胡萝卜软腐果胶杆菌胡萝卜亚种                                                                                                                                                                   | 滇重楼、水飞蓟      | 96-97 |
| 青枯病   | 青枯雷尔氏菌 <i>Ralstonia solanacearum</i>                                                                                                                                             | 生姜、花生        | 98-99 |

4.2 内生真菌提高药用植物生物胁迫抗性的作用机制

研究发现，植物根际微生物群落能够抵抗植物病害的发生<sup>[100]</sup>。Safir<sup>[101]</sup>使用摩西球囊霉来防治由红根腐病菌 *Pyrenochaeta terrestris* 引起的洋葱 *Allium cepa* L.根腐病，结果发现，AMF 定植后，病原菌侵染率显著下降。Park 等<sup>[102]</sup>将 DSE 橘绿木霉 *Trichoderma citrinoviride* PG87 接种在人参根系后，病原菌立枯丝核菌 *Rhizoctonia solani* KACC40123、

灰霉菌 *Botrytis cinerea* KACC43521 菌丝生长受到抑制，植物激素、皂苷含量显著升高，植物病害状况减弱。曹敏等<sup>[103]</sup>也发现了类似现象，在茅苍术根系接种 AMF 菌株摩西球囊霉、根内球囊霉、幼套球囊霉后，其根腐病发病率降低 35.01%，植株地上、地下部分鲜质量显著提高，植株抗病相关酶苯丙氨酸解氨酶、 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶和几丁质酶活性提高。部分内生真菌在提高植物生物胁迫抗性中的作用见表 5。

表 5 内生真菌在提高药用植物生物胁迫抗性中的作用

Table 5 Roles of endophytic fungi in enhancing biological stress resistance of medicinal plants

| 植物   | 内生真菌                                                                                      | 病原菌或线虫种类                                                  | 生物的胁迫作用                         | 内生真菌的改善作用                                                        | 文献  |
|------|-------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|---------------------------------|------------------------------------------------------------------|-----|
| 茅苍术  | AMF: 摩西球囊霉、根内球囊霉、幼套球囊霉                                                                    | 茄病镰刀菌 <i>Fusarium solan</i>                               | 茅苍术植株发病率达到66.67%；植株根、茎、叶生物量显著下降 | 茅苍术植株发病率降低35.01%，植株株高、茎粗、叶面积、叶片数、根长显著增加，植株地上、地下部分鲜质量显著提高         | 103 |
| 田野薄荷 | AMF: 摩西球囊霉                                                                                | 南方根结线虫                                                    | 田野薄荷植株茎、根鲜质量和干质量显著下降            | 田野薄荷植株茎高显著增加；植株生物显著增加                                            | 104 |
| 棉花   | AMF: 摩西球囊霉、幼套球囊霉                                                                          | 棉花黄萎病菌 <i>Verticillium dahlia</i> Kleb                    | 棉花地上、地下部分生物量显著下降；叶绿素含量降低        | 黄萎病发病率显著降低；植物抗氧化酶活性显著增强                                          | 105 |
| 西瓜   | AMF: 根内根孢囊霉                                                                               | 西瓜专化型尖孢镰刀菌 <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>niveum</i> | 植株地上、地下部分生物量显著下降                | 土壤酸性磷酸酶活性升高，土壤有效磷含量增加；植物发病率降低22.22%，病情指数降低23.15%                 | 106 |
| 人参   | DSE: 橘绿木霉                                                                                 | 立枯丝核菌、灰霉菌等                                                | 植物地上部分枯萎；地下部分严重腐烂               | 人参根腐现象消失；植物皂苷和植物激素含量增加                                           | 102 |
| 草莓   | DSE: 嗜鱼外瓶霉<br><i>Exophiala pisciphila</i> 、旋刺线隔孢菌<br><i>Clado-phialophora chaetospira</i> | 腐皮镰刀菌                                                     | 草莓植株萎蔫，植株叶片变黄，叶柄受损              | 缓解了草莓萎蔫情况；植株叶绿素含量显著提高，光合速率、总生物量显著提高                              | 107 |
| 生姜   | DSE: 球毛壳菌<br><i>Chaetomium globosum</i> FGJ-1                                             | 青枯雷尔氏菌                                                    | 生姜植株叶片变黄、凋萎；植株茎呈现暗紫色，内部组织腐烂     | 植株发病率降低52.04%；植物生物量显著增加，植株SOD、POD、CAT酶活性分别提高11.89%、13.72%、10.53% | 108 |

**4.2.1 生理机制** 研究发现,部分内生真菌在药用植物中展示出较强的生物胁迫抗性,这些内生真菌主要通过竞争附着和寄生位点及自身或诱导植物分泌次生代谢产物、信号物质来提高宿主植物生物胁迫抗性<sup>[109]</sup>。对于致根腐病等病原菌,其与内生真菌往往具有相同的寄生位点。Tabin 等<sup>[110]</sup>验证了这一观点,其研究发现在沉香根部接种 AMF 聚生球囊霉 *Glomus fasciculatum* 能够有效与病原菌瓜果腐霉 *Pythium aphanidermatum* 竞争附着位点,显著降低沉香猝倒病发病率。内生真菌还可通过与病原菌竞争底物来抑制病原菌生长。在榆树根系中,粪壳菌属 *Sordaria* sp. 菌株可以通过与病原菌皮落青霉 *Penicillium crustosum* 和雪腐镰刀菌 *Monographella nivalis* 竞争底物来抑制病原菌生长,从而促进植株的生物胁迫抗性<sup>[111]</sup>。

在生物胁迫条件下,内生真菌还可通过自身或诱导植物分泌一些信号分子、抗菌毒素等次生物质来提高抗性。Kottb 等<sup>[112]</sup>用棘孢木霉 *Trichoderma asperellum* IsmT5 分泌的挥发物处理拟南芥,处理后发现,在植物防御反应中发挥抗菌剂作用的花青素含量显著增加,且过氧化氢、超氧阴离子和 $\cdot\text{OH}$ 等植物防御反应信号含量增加了 4 倍以上<sup>[113-114]</sup>;抗菌素 Camalexin 含量增加了 97%。Kapoor 等<sup>[115]</sup>研究发现,在尖孢镰刀菌侵染下,接种 AMF 大果球囊霉 *Glomus macrocarpum* 和聚生球囊霉能够显

著提高番茄茉莉酸含量,植物防御系统显著增强。此外,内生真菌黑轮层炭壳 *Daldinia* cf. *Concentrica* 和炭角菌 *Xylaria* sp. 能够产出醇类、二烯、酮类和 3-甲基-1-丁醇等物质,这些物质能够有效抑制黑曲霉 *Aspergillus niger*、灰霉菌 *B. cinerea*、辣椒疫霉 *Phytophthora capsici* 和瓜果腐霉的生长<sup>[116-117]</sup>。

**4.2.2 分子机制** 目前关于揭示内生真菌提高药用植物生物胁迫抗性分子机制的研究较少,且主要集中在转录层面差异基因的筛选,对于涉及的代谢通路和调控机制鲜有报道。Mejia 等<sup>[118]</sup>研究发现,向患有炭疽病的可可树接种内生真菌 *Colletotrichum tropicale* 后,大量与植物防御相关基因表达上调,如乙烯信号传导、细胞壁合成、修饰、降解及茉莉酸防御通路相关基因,其中与细胞壁硬化和纤维素合成相关基因 *Tc0lg035310*、*TcTUA1*、*TcTUA5* 等表达显著上调。此外,棘孢木霉和禾草内生真菌 *Epichloë festucae* 还可调节拟南芥和紫羊茅光合作用、吲哚硫代葡萄糖苷、植物防御素等基因差异表达<sup>[112,119]</sup>,提高宿主植物生物胁迫抗性。此外,内生真菌还会参与调节植物防御相关转录因子的表达,从而提高植物生物胁迫抗性。在黑麦草根系接种 AMF 幼套近明球囊霉会提高植株热激转录因子(heat shock transcription factors, HSF)的表达,并显著提高植物生物胁迫抗性<sup>[120]</sup>。相关可能作用机制示意图见图 4。

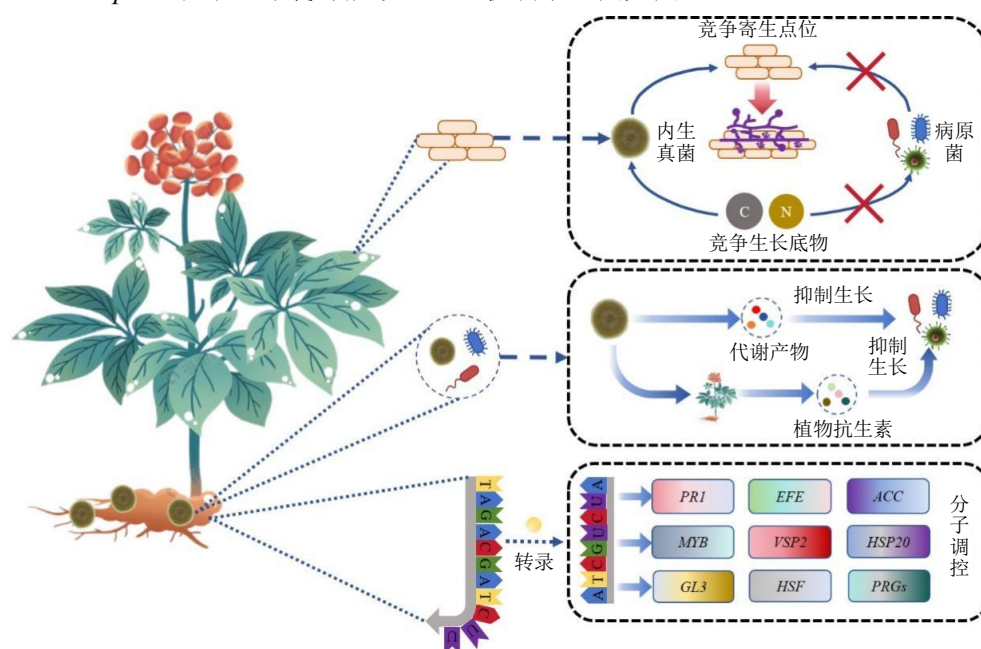


图 4 内生真菌提高药用植物生物胁迫抗性机制示意图

Fig. 4 Schematic diagram of mechanism of action of endophytic fungi in enhancing biological stress resistance in medicinal plants

## 5 结语与展望

重金属、盐、干旱等无机胁迫和病虫害生物胁迫是药用植物种植过程面临的主要问题，而采用以微生物为主的生物手段来提高抗性、解毒减毒、防治病害是实施中药材生态种植，增产提质最有效的方法之一。近年来，关于 AMF、DSE 在提高药用植物胁迫抗性中的作用及机制研究显著增加，为其进一步应用奠定了基础。综合来看，增强营养物质吸收、促进生长、提高抗氧化系统、改善光合作用和诱导小分子活性物质、植物激素合成是内生真菌提高植物无机和生物胁迫抗性的共同作用机制，但涉及的关键物质、代谢通路和调控机制，尤其是分子机制，绝大部分不明，需要进一步研究。针对不同的胁迫因子，内生真菌增强宿主胁迫抗性的作用机制不同，如内生真菌会通过调整  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  吸收和细胞渗透压来缓解由高盐胁迫造成的植物损伤，而针对由病原菌造成的生物胁迫，内生真菌会通过竞争附着位点和生态位点来提高胁迫抗性。

综上，内生真菌在提高药用植物无机和生物胁迫抗性中发挥着重要作用，但由于内生真菌种类与宿主植物存在适配性，针对不同品种的不同需求，需逐一具体研究。此外，对内生真菌提高宿主植物胁迫抗性的调控机制的研究，应从非靶代谢、内源植物激素、蛋白组学和转录组学的角度开展联合分析探讨，筛选关键活性物质和关键酶、蛋白，建立多重互作网络，从而明确其调控机制。本文对研究内生真菌提高宿主植物胁迫抗性作用机制及实施中药材等药用植物生态化种植具有重要的参考意义。

**利益冲突** 所有作者均声明不存在利益冲突

## 参考文献

- [1] Al-Snafi AE. Phenolics and flavonoids contents of medicinal plants, as natural ingredients for many therapeutic purposes-A review [J]. *IOSR J Pharmacy*, 2020, 10(7): 42-81.
- [2] Brown E D, Wright G D. Antibacterial drug discovery in the resistance era [J]. *Nature*, 2016, 529(7586): 336-343.
- [3] Anand U, Jacobo-Herrera N, Altemimi A, et al. A comprehensive review on medicinal plants as antimicrobial therapeutics: Potential avenues of biocompatible drug discovery [J]. *Metabolites*, 2019, 9(11): 258.
- [4] 林熠锋, 吴萍, 郭俊霞, 等. 药用植物地下部生长发育研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2024, 52(11): 11-15.
- [5] Song Z W, Sun Y J, Xu S Y, et al. Secondary metabolites from the endophytic fungi *Fusarium decemcellulare* F25 and their antifungal activities [J]. *Front Microbiol*, 2023, 14: 1127971.
- [6] 郭顺星. 药用植物内生真菌研究现状和发展趋势 [J]. *菌物学报*, 2018, 37(1): 1-13.
- [7] 龙仙女, 张兴开, 武越, 等. 丛枝菌根真菌提高药用植物镉胁迫抗性作用机制的研究进展 [J]. *中草药*, 2025, 56(4): 1477-1488.
- [8] 王希付, 张雪, 赵荣华, 等. 丛枝菌根真菌在药用植物中的作用及机制研究进展 [J]. *中国实验方剂学杂志*, 2020, 26(11): 217-226.
- [9] 毕悦, 代红洋, 张兴开, 等. 内生真菌与宿主植物协同调控砷胁迫作用机制研究进展 [J]. *微生物学报*, 2023, 63(6): 2369-2384.
- [10] 魏永强, 田鸿业. 环境重金属污染研究进展 [J]. *现代农业科技*, 2024(19): 104-106.
- [11] Zulfikar U, Ayub A, Hussain S, et al. Cadmium toxicity in plants: Recent progress on morpho-physiological effects and remediation strategies [J]. *J Soil Sci Plant Nutr*, 2022, 22(1): 212-269.
- [12] 翟夜雨, 黄五星, 袁岐山, 等. 植物镉毒害与硒对镉胁迫的缓解作用研究进展 [J]. *河南农业大学学报*, 2023, 57(3): 372-382.
- [13] 王金香, 张阿良, 秦敏, 等. 镉胁迫对玉米幼苗光合特性及活性氧代谢的影响 [J]. *天津农业科学*, 2023, 29(1): 1-6.
- [14] 马凤仪, 赵宝平, 张茹, 等. 燕麦植株生长及叶片生理活性对土壤镉胁迫的响应 [J]. *西北植物学报*, 2022, 42(8): 1347-1354.
- [15] 董小龙, 张敏娟. 重金属铅对桑树种子萌发胁迫及缓解作用研究 [J]. *延安大学学报: 自然科学版*, 2024, 43(4): 21-27.
- [16] 马月花, 郭晓瑞, 杨楠, 等. 黄芪幼苗对镉胁迫的生理响应机制 [J]. *植物研究*, 2019, 39(4): 497-504.
- [17] 朱红霞, 赵红艳, 陈丽丽, 等. 铅镉胁迫下马齿苋的种子萌发和幼苗生理响应 [J]. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2020, 40(3): 76-81.
- [18] 罗鹏程, 李航, 王曙光. 湿生环境中丛枝菌根(AM)对香蒲耐 Cd 胁迫的影响 [J]. *环境科学*, 2016, 37(2): 750-755.
- [19] 赵英鹏. 铅胁迫下丛枝菌根真菌(AMF)对景天三七生长和生理特性的影响 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2018.
- [20] 钟斯文. 深色有隔内生真菌提高樟子松对重金属镉耐受性的研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2022.
- [21] 赵振锐, 钟睿, 张兴旭. 内生真菌和丛枝菌根真菌互作对醉马草幼苗生长和镉耐性的影响 [J]. *草业科学*, 2020, 37(3): 432-443.

- [22] 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.
- [23] Hou L, Yu J, Zhao L, *et al.* Dark septate endophytes improve the growth and the tolerance of *Medicago sativa* and *Ammopiptanthus mongolicus* under cadmium stress [J]. *Front Microbiol*, 2019, 10: 3061.
- [24] Jin H Q, Liu H B, Xie Y Y, *et al.* Effect of the dark septate endophytic fungus *Acrocalymma vagum* on heavy metal content in tobacco leaves [J]. *Symbiosis*, 2018, 74(2): 89-95.
- [25] Zhu L L, Li T, Wang C J, *et al.* The effects of dark septate endophyte (DSE) inoculation on tomato seedlings under Zn and Cd stress [J]. *Environ Sci Pollut Res Int*, 2018, 25(35): 35232-35241.
- [26] Zhuang X L, Liu S Y, Xu S Z, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate cadmium phytotoxicity by regulating cadmium mobility, physiological responses, and gene expression patterns in *Malus hupehensis* rehder [J]. *Int J Mol Sci*, 2025, 26(4): 1418.
- [27] 王洪瑞. 接种丛枝菌根真菌缓解紫花苜蓿镉毒害机制的解析 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.
- [28] Husna, Hussain A, Shah M, *et al.* Heavy metal tolerant endophytic fungi *Aspergillus welwitschiae* improves growth, ceasing metal uptake and strengthening antioxidant system in *Glycine max* L [J]. *Environ Sci Pollut Res Int*, 2022, 29(11): 15501-15515.
- [29] 韩丽. 河北安国药用品种 DSE 物种多样性及其 Cd 耐受性研究 [D]. 保定: 河北大学, 2022.
- [30] Zhang Y, Hu J L, Bai J F, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate the heavy metal toxicity on sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants cultivated on a heavily contaminated field soil at a WEEE-recycling site [J]. *Sci Total Environ*, 2018, 628/629: 282-290.
- [31] 品初次尔. 丛枝菌根真菌(AMF)调控三七 Cd 积累及品质研究 [D]. 昆明: 云南农业大学, 2023.
- [32] Wang D, Xie Y L, Zhang W Y, *et al.* Study on the biological characteristics of dark septate endophytes under drought and cadmium stress and their effects on regulating the stress resistance of *Astragalus membranaceus* [J]. *J Fungi*, 2024, 10(7): 491.
- [33] Wang Y P, Huang J, Gao Y Z. Arbuscular mycorrhizal colonization alters subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Medicago sativa* L. and resists cadmium toxicity [J]. *PLoS One*, 2012, 7(11): e48669.
- [34] 申蜜. 深色有隔内生真菌嗜鱼外瓶霉(*Exophiala pisciphila*)增强玉米细胞壁镉固定机制研究 [D]. 昆明: 云南大学, 2017.
- [35] 任晋彤, 赵金莉. 深色有隔内生真菌对土壤镉赋存形态和龙葵富集镉的影响 [J]. 河北农业大学学报, 2020, 43(1): 55-61.
- [36] 耿旭. 丛枝菌根真菌对伴矿景天镉超积累效应的影响 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
- [37] Pan G F, Li W Z, Huang L K, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi promote arsenic accumulation in *Pteris vittata* L. through arsenic solubilization in rhizosphere soil and arsenic uptake by hyphae [J]. *J Hazard Mater*, 2024, 466: 133579.
- [38] Zhao W, Chen Z B, Yang X Q, *et al.* Metagenomics reveal arbuscular mycorrhizal fungi altering functional gene expression of rhizosphere microbial community to enhance *Iris tectorum*'s resistance to Cr stress [J]. *Sci Total Environ*, 2023, 895: 164970.
- [39] Su Z Z, Zeng Y L, Li X L, *et al.* The endophytic fungus *Piriformospora indica*-assisted alleviation of cadmium in tobacco [J]. *J Fungi*, 2021, 7(8): 675.
- [40] Tang Z, Zhao F J. The roles of membrane transporters in arsenic uptake, translocation and detoxification in plants [J]. *Crit Rev Environ Sci Technol*, 2021, 51(21): 2449-2484.
- [41] Pacenza M, Muto A, Chiappetta A, *et al.* In *Arabidopsis thaliana* Cd differentially impacts on hormone genetic pathways in the methylation defective ddc mutant compared to wild type [J]. *Sci Rep*, 2021, 11(1): 10965.
- [42] Asaf S, Jan R, Khan M A, *et al.* Unraveling the mutualistic interaction between endophytic *Curvularia lunata* CSL1 and tomato to mitigate cadmium (Cd) toxicity via transcriptomic insights [J]. *Sci Total Environ*, 2023, 861: 160542.
- [43] Cao G H, Bai X, Zhang C R, *et al.* Physiological response and transcriptome profiling reveal phosphate-mediated amelioration of arsenic accumulation and toxicity in *Panax notoginseng* [J]. *Environ Exp Bot*, 2023, 206: 105136.
- [44] 张赛. 镉胁迫下菌根真菌和内生真菌互作及其对蓝莓碳、氮代谢的影响 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.
- [45] 郭辰彤. 印度梨形孢降低烟叶重金属含量机理的初步研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2017.
- [46] 姜笑. 丛枝菌根真菌异形根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*)提高刺槐耐铝机制的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [47] Wang D H, Song F S, Zhou Y T, *et al.* Effects of alkaline salt stress on growth, physiological properties and medicinal components of clonal *Glechoma longituba* (Nakai) Kupr [J]. *BMC Plant Biol*, 2024, 24(1): 965.

- [48] 董睿潇, 王永庆, 王鑫博, 等. 盐胁迫对食用型向日葵现蕾期叶片光合性能与冠层结构的影响 [J]. 中国生态农业学报: 中英文, 2024, 32(1): 141-152.
- [49] Monroy-Velandia D, Coy-Barrera E. Effect of salt stress on growth and metabolite profiles of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) along three growth stages [J]. *Molecules*, 2021, 26(9): 2756.
- [50] 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.
- [51] 李冠军, 余雯静, 温昕怡, 等. 盐胁迫下接种内生真菌对短枝木麻黄幼苗生长的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30(4): 777-785.
- [52] 郭晓明. 接种根内根孢囊霉对盐胁迫下香椿幼苗生长及生理的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- [53] Abdelaziz M E, Kim D, Ali S, *et al.* The endophytic fungus *Piriformospora indica* enhances *Arabidopsis thaliana* growth and modulates  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  homeostasis under salt stress conditions [J]. *Plant Sci*, 2017, 263: 107-115.
- [54] 惠非琼. 印度梨形孢对烟草耐盐、抗旱及重金属作用及机理的初步研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2014.
- [55] 侯姣姣, 孙涛, 余仲东, 等. 盐胁迫下内生真菌对国槐幼苗生长及生理的影响 [J]. 浙江农林大学学报, 2017, 34(2): 294-300.
- [56] Farias G C, Nunes K G, Soares M A, *et al.* Dark septate endophytic fungi mitigate the effects of salt stress on cowpea plants [J]. *Braz J Microbiol*, 2020, 51(1): 243-253.
- [57] Pereira S I A, Moreira H, Argyras K, *et al.* Promotion of sunflower growth under saline water irrigation by the inoculation of beneficial microorganisms [J]. *Appl Soil Ecol*, 2016, 105: 36-47.
- [58] Brugnoli E, Björkman O. Growth of cotton under continuous salinity stress: Influence on allocation pattern, stomatal and non-stomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy [J]. *Planta*, 1992, 187(3): 335-347.
- [59] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell [J]. *Ann Bot*, 2009, 103(4): 551-560.
- [60] 张雅婷, 楼雪怡, 吴嘉睿, 等. 炭菌联作对盐碱土性质及甜瓜光合指标的影响 [J]. 水土保持学报, 2024, 38(6): 352-362.
- [61] Aroca R, Ruiz-Lozano J M, Zamarreño A M, *et al.* Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants [J]. *J Plant Physiol*, 2013, 170(1): 47-55.
- [62] 农业干旱等级 [S]. 2016: 56.
- [63] Emami Bistgani Z, Barker A V, Hashemi M. Physiology of medicinal and aromatic plants under drought stress [J]. *Crop J*, 2024, 12(2): 330-339.
- [64] Zhang Y P, Zhou Y F, Zhang X X, *et al.* Effects of *Epichloë* endophyte on antioxidant enzymes activities, photosynthesis and growth of three ecotypes of *Elymus dahuricus* [J]. *Front Agr Sci Eng*, 2018, 5(1): 148.
- [65] 黄灿. 干旱及氮水平处理下菌根真菌对滇重楼生理及皂苷合成的研究 [D]. 昆明: 云南农业大学, 2022.
- [66] 赵琴. 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞生长与果实品质的影响 [D]. 银川: 宁夏大学, 2015.
- [67] 李英浩, 刘景辉, 米俊珍, 等. 重度干旱胁迫下燕麦叶片活性氧清除系统对喷施腐植酸水溶肥的响应 [J]. 西北植物学报, 2022, 42(5): 803-810.
- [68] 陆畅. 接种 AMF 和 DSE 提高东北红豆杉幼苗抗旱性的研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.
- [69] Xiao X F, Liao X F, Yan Q X, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi improve the growth, water status, and nutrient uptake of *Cinnamomum migao* and the soil nutrient stoichiometry under drought stress and recovery [J]. *J Fungi*, 2023, 9(3): 321.
- [70] 李晓婷, 李立军, 张永平, 等. 干旱胁迫下外源内生真菌对燕麦种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. 灌溉排水学报, 2023, 42(7): 10-17.
- [71] Rahimzadeh S, Pirzad A. Arbuscular mycorrhizal fungi and *Pseudomonas* in reduce drought stress damage in flax (*Linum usitatissimum* L.): A field study [J]. *Mycorrhiza*, 2017, 27(6): 537-552.
- [72] Li X, Zhang X, Xu M H, *et al.* Improved tolerance of *Artemisia ordosica* to drought stress via dark septate endophyte (DSE) symbiosis [J]. *J Fungi*, 2022, 8(7): 730.
- [73] 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.
- [74] 刘燕. 深色有隔内生真菌调控红豆树生长及耐旱响应机理 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
- [75] 何文. 内生真菌介导继代效应对醉马草抗旱能力的影响 [D]. 兰州: 兰州大学, 2023.
- [76] 余洁. 丛枝菌根真菌对荆条生长和抗旱性的影响 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2019.
- [77] 邹晖, 林江波, 戴艺民, 等. 干旱胁迫下内生真菌对铁皮石斛抗旱性的影响 [J]. 北方园艺, 2020(6): 119-125.
- [78] Belesky D P, Stringer W C, Hill N S. Influence of endophyte and water regime upon tall fescue accessions. I. growth characteristics [J]. *Ann Bot*, 1989: 63(5): 495-503.

- [79] Wang J J, Zhou Y P, Lin W H, *et al.* Effect of an *Epichloë* endophyte on adaptability to water stress in *Festuca sinensis* [J]. *Fungal Ecol*, 2017, 30: 39-47.
- [80] 刘梦娴. 干旱复水前后两种不同类型草坪草的生理响应 [D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [81] Kavroulakis N, Doupis G, Papadakis I E, *et al.* Tolerance of tomato plants to water stress is improved by the root endophyte *Fusarium solani* FsK [J]. *Rhizosphere*, 2018, 6: 77-85.
- [82] 夏超. 醉马草—内生真菌共生体对干旱胁迫的响应 [D]. 兰州: 兰州大学, 2018.
- [83] 黄冬. 丛枝菌根真菌在调控苹果干旱胁迫中的功能分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [84] Gui L X, Lu S S, Chen Q, *et al.* iTRAQ-based proteomic analysis reveals positive impacts of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on photosynthesis and drought tolerance in blueberry [J]. *Trees*, 2021, 35(1): 81-92.
- [85] Yu X Y, Li Z H, Zhang J, *et al.* First report of *Alternaria tenuissima* causing leaf spot on *Luffa cylindrica* in China [J]. *Plant Dis*, 2023, 107(1): 231.
- [86] Zeng F S, Su H, Cheng H, *et al.* First report of leaf spot on *Ipomoea nil* caused by *Alternaria alternata* in China [J]. *Plant Dis*, 2023, 107(5): 1629.
- [87] Shi X J, Wang H J, Yuan H Y, *et al.* First report of *Alternaria alternata* inciting leaf spot of Dangshen (*Codonopsis pilosula*) in China [J]. *Plant Dis*, 2022, 106(12): 3215.
- [88] Huang D M, Liu X, Bai L, *et al.* First report of *Alternaria alternata* causing leaf spot disease on daylily in China [J]. *Plant Dis*, 2022, 106(12): 3200.
- [89] 伍晓丽, 王钰, 刘飞, 等. 黄连根腐病镰刀菌属病原真菌鉴定 [J]. 中国中药杂志, 2020, 45(6): 1323-1328.
- [90] Liu Y, Tian Y, Zhao X, *et al.* Identification of pathogenic *Fusarium* spp. responsible for root rot of *Angelica sinensis* and characterization of their biological enemies in Dingxi, China [J]. *Plant Dis*, 2022, 106(7): 1898-1910.
- [91] Lan C Z, Lin X, Dai Y L, *et al.* First report of Sanqi (*Panax notoginseng*) root rot caused by *Pythium vexans* in China [J]. *Plant Dis*, 2023, 107(1): 235.
- [92] 曾莉莎, 陈康丽, 杜彩娴, 等. 冬瓜枯萎病菌的分离、鉴定及冬瓜种质抗性鉴定 [J]. 中国瓜菜, 2024, 37(1): 64-75.
- [93] 薛婧, 侯学萍, 姜晓东, 等. 藜麦炭疽病病原菌鉴定、生物学特性及室内药剂毒力测定 [J]. 植物病理学报, 2024, 54(6): 1179-1187.
- [94] 韩长志, 尹青晓, 祝友朋. 核桃炭疽病研究进展 [J]. 经济林研究, 2023, 41(4): 1-11.
- [95] 王曦苗, 马建伟, 汪来发, 等. 安徽省 3 种中草药植物的根结线虫种类鉴定 [J]. 安徽农业大学学报, 2013, 40(5): 758-764.
- [96] 马维思, 杨斌, 严世武, 等. 滇重楼茎秆软腐病原菌鉴定 [J]. 西南农业学报, 2017, 30(7): 1582-1587.
- [97] 南楠. 吉林省 5 种药用植物细菌病害的病原鉴定及对药剂的敏感性研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2014.
- [98] 曾凤花, 谢玲, 黄皓, 等. 枝孢瓶霉属合成菌群对生姜青枯病的生物防治 [J]. 南方农业学报, 2025, 56(2): 643-654.
- [99] 桑素玲, 王振宇, 李绍建, 等. 河南省花生青枯病菌的分子鉴定及其生物学特性研究 [J]. 河南农业科学, 2024, 53(4): 102-110.
- [100] Qiao Y Z, Wang Z D, Sun H, *et al.* Synthetic community derived from grafted watermelon rhizosphere provides protection for ungrafted watermelon against *Fusarium oxysporum* via microbial synergistic effects [J]. *Microbiome*, 2024, 12(1): 101.
- [101] Safir G R. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the resistance of onion to *Pyrenochaeta terrestris* [D]. Illinois: University of Illinois at Urbana-Champaign, 1968.
- [102] Park Y H, Chandra Mishra R, Yoon S, *et al.* Endophytic *Trichoderma citrinoviride* isolated from mountain-cultivated ginseng (*Panax ginseng*) has great potential as a biocontrol agent against ginseng pathogens [J]. *J Ginseng Res*, 2019, 43(3): 408-420.
- [103] 曹敏, 胡开治, 刘燕琴, 等. 丛枝菌根真菌对茅苍术实生苗生长及根腐病发生的影响 [J]. 安徽农业大学学报, 2022, 49(3): 418-423.
- [104] Ratti N, Khaliq A, Shukla P K, *et al.* Effect of *Glomus mosseae* (Nicol. and Gerd.) Gerdemann and Trappe on root-knot disease of menthol mint (*Mentha arvensis* sub sp. haplocalyx Briquet) caused by *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood [J]. *J Spices Aromat Crops*, 2015, 9: 129-132.
- [105] 补娟, 崔卫东, 罗明, 等. 接种丛枝菌根真菌对棉花生长和黄萎病的影响 [J]. 新疆农业科学, 2009, 46(3): 549-555.
- [106] 李淑君, 王兵爽, 王媛, 等. 丛枝菌根育苗缓解西瓜枯萎病的机制 [J]. 土壤学报, 2021, 58(3): 744-754.
- [107] Harsonowati W, Marian M, Surono, *et al.* The effectiveness of a dark septate endophytic fungus, *Cladophialophora chaetospora* SK51, to mitigate strawberry *Fusarium* wilt disease and with growth promotion activities [J]. *Front Microbiol*, 2020, 11: 585.
- [108] 汪茜, 覃晓娟, 陈廷速, 等. 丛枝菌根真菌与深色有隔内生真菌对姜瘟病的防效及抗病机理初探 [J]. 微生

- 物学报, 2023, 50(2): 788-801.
- [109] 张宸瑞, 李晓岗, 顾雯, 等. 丛枝菌根真菌促进植物抵抗生物胁迫作用机制的研究进展 [J]. 中草药, 2023, 54(9): 3022-3031.
- [110] Tabin T, Arunachalam A, Shrivastava K, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on damping-off disease in *Aquilaria agallocha* Roxb. seedlings[J]. Tropical Ecology, 2009, 50(2): 243-248.
- [111] Martín J A, Macaya-Sanz D, Witzell J, et al. Strong *in vitro* antagonism by elm xylem endophytes is not accompanied by temporally stable in planta protection against a vascular pathogen under field conditions [J]. *Eur J Plant Pathol*, 2015, 142(1): 185-196.
- [112] Kottb M, Gigolashvili T, Großkinsky D K, et al. *Trichoderma* volatiles effecting *Arabidopsis*: From inhibition to protection against phytopathogenic fungi [J]. *Front Microbiol*, 2015, 6: 995.
- [113] Steyn W J, Wand S E, Holcroft D M, et al. Anthocyanins in vegetative tissues: A proposed unified function in photoprotection [J]. *New Phytol*, 2002, 155(3): 349-361.
- [114] Singh H B, Singh B N, Singh S P, et al. Solid-state cultivation of *Trichoderma harzianum* NBRI-1055 for modulating natural antioxidants in soybean seed matrix [J]. *Bioresour Technol*, 2010, 101(16): 6444-6453.
- [115] Kapoor R. Induced resistance in mycorrhizal tomato is correlated to concentration of jasmonic acid [J]. *Online J Biol Sci*, 2008, 8(3): 49-56.
- [116] Liarzi O, Bar E, Lewinsohn E, et al. Use of the endophytic fungus *Daldinia cf. concentrica* and its volatiles as bio-control agents [J]. *PLoS One*, 2016, 11(12): e0168242.
- [117] Sánchez-Ortiz B L, Sánchez-Fernández R E, Duarte G, et al. Antifungal, anti-oomycete and phytotoxic effects of volatile organic compounds from the endophytic fungus *Xylaria* sp. strain PB3f3 isolated from *Haematoxylon brasiletto* [J]. *J Appl Microbiol*, 2016, 120(5): 1313-1325.
- [118] Mejía L C, Herre E A, Sparks J P, et al. Pervasive effects of a dominant foliar endophytic fungus on host genetic and phenotypic expression in a tropical tree [J]. *Front Microbiol*, 2014, 5: 479.
- [119] Ambrose K V, Belanger F C. SOLiD-SAGE of endophyte-infected red fescue reveals numerous effects on host transcriptome and an abundance of highly expressed fungal secreted proteins [J]. *PLoS One*, 2012, 7(12): e53214.
- [120] 邓杰. AM 真菌与禾草内生真菌影响多年生黑麦草叶斑病的机制研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2021.

[责任编辑 时圣明]