

# 具有农用活性植物内生真菌的研究进展

赵瑞芳, 张程成, 王增辉, 李尧, 田小卫\* (天津农学院园艺园林学院, 天津 300384)

**摘要** 介绍了内生真菌的农用活性, 包括杀虫、杀菌、除草、促进植物生长等, 分析了植物内生真菌活性物质的作用机理, 并展望了内生真菌的应用前景。

**关键词** 内生真菌; 农用活性; 研究进展

**中图分类号** S476 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2017)33-0004-04

## Advances in Plant Endophyte with Agricultural Activity

ZHAO Rui-fang, ZHANG Cheng-cheng, WANG Zeng-hui, TIAN Xiao-wei\* et al (College of Horticulture and Landscape, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384)

**Abstract** This paper mainly introduced endophyte with agricultural activity, including insecticide, fungicide, herbicide and plant regulator etc., analyzed the action mechanism of plant endophyte, and forecasted the application of plant endophyte.

**Key words** Endophyte; Agricultural activity; Advances

植物内生真菌是指那些其生活史的特定阶段或全部阶段寄生在植物组织内, 而不对植物产生有害症状的真菌<sup>[1]</sup>。内生真菌能够和植物进行互惠共生, 植物为这些真菌提供生存环境并为其提供营养, 而内生真菌则产生一些活性物质(植物激素、抗菌、抗病毒、抗虫等物质)作为对植物的回报。自 Vogl<sup>[2]</sup>最早从黑麦草(*Lolium tumelentum*)的种子中发现分离第1株植物内生真菌以来, 内生真菌逐渐受到人们的广泛关注。根据来源和系统特征, 内生真菌可分为两大生态类群: 一类是麦角类系统(主要是禾草内生真菌), 这类内生真菌与宿主的互惠关系明显, 具有种类少、垂直传播、无组织专一性、宿主范围广和宿主只被一种真菌侵染的特点; 另一类是木本植物内生真菌, 也称非麦角类系统内生真菌(包括从禾草分离出来的非麦角类系统内生真菌), 这类内生真菌与宿主没有明显的互惠关系, 具有种类多、有一定的组织专一性、水平传播、宿主范围窄和宿主常被多种真菌侵染的特点<sup>[3]</sup>。

植物内生真菌分布广, 种类也较多, 存在于大部分已经研究过的植物中, 包括可培养的和不可培养的。在进化过程中, 内生真菌和其寄主形成较为亲密的关系, 有些甚至是寄主专化性的<sup>[4]</sup>。这些内生真菌在植物中起着重要的生态学作用, 据统计有80%的内生真菌在抗菌、抗虫、抗藻类或杂草、抗逆境方面具有活性<sup>[5]</sup>。1993年 Stierle等<sup>[6]</sup>从短叶红豆杉(*Taxus brevifolia*)植物中分离得到一株能够产生紫杉醇的内生真菌, 在医药研究上引起了人们的广泛关注, 人们开始大量地从植物内生真菌中寻找天然生物活性物质<sup>[7]</sup>, 特别是抗肿瘤的天然药物<sup>[8-9]</sup>。Schulz等<sup>[5]</sup>分离获得了6500株内生真菌, 对其代谢产物进行了分析, 发现51%的活性化合物都是新化合物。王莹等<sup>[10]</sup>从广藿香中分离获得25属40个种的内生真菌, 其中15个属的34株内生真菌至少对1种供

试菌具有抗菌活性。因此, 从植物内生真菌中寻找新结构化合物是农药创制的一条重要途径, 科学利用和研究植物内生真菌具有重大的理论和实际意义。近年来我国从中草药中寻找能够产生活性代谢产物的内生真菌也引起人们的广泛关注。笔者介绍了内生真菌的农用活性, 分析了植物内生真菌活性物质的作用机理, 并展望了内生真菌的应用前景。

## 1 内生真菌的多样性

尽管人们对植物内生真菌的认识较早, 但直到近年来植物内生真菌的研究才活跃起来。地球地域广阔, 生态系统非常多样, 内生真菌资源十分丰富, 普遍存在于各种水生和陆生植物中, 如苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物中都发现有内生真菌的存在。Cannon等<sup>[11]</sup>从9个科12种植物的2520个植物组织片段中分离获得2492株内生真菌, 通过形态判断其属于64个属。Arnold等<sup>[12]</sup>从*Heisteria concinna*和*Ouratea lucens*的83个叶片中分离到418个不同形态的内生菌, 都表明植物蕴藏着丰富的内生真菌资源。据统计, 大约有 $1.5 \times 10^6$ 种内生真菌生活在约 $2.7 \times 10^5$ 种植物中<sup>[13]</sup>; Petriani等<sup>[14]</sup>推测自然界中内生真菌的总数可能超过100万种; Dreyfuss等<sup>[15]</sup>也估计内生真菌至少有100万种。可见, 植物中的内生真菌资源极其丰富, 研究潜力巨大, 发现新种的可能性也较大。Peterson等<sup>[16]</sup>从夏威夷的咖啡树(*Coffea arabica*)中获得一株新的内生真菌*Penicillium coffeae*; Arenal等<sup>[17]</sup>从阿根廷得到的*Ceratopycnidium baccharidicola*及从地中海地区获得的*Preussia mediterranea*也是内生真菌的新种。

一般来说, 植物内生真菌的种类及多少和宿主植物的种类是有关系的<sup>[18]</sup>。韦继光<sup>[19]</sup>从罗汉松(*Podocarpus macrophyllus*)、金花茶(*Camellia nitidissima*)、竹柏(*Podocarpus nagi*)、山茶(*Camellia japonica*)等植物中均分离获得不同种类的内生真菌。Southcott等<sup>[20]</sup>对香港和百慕大两地*Livistona chinensis*叶片内生真菌类群进行研究, 结果具有显著差异, 表明植物内生真菌也与环境密切相关, 生态环境不同, 内生真菌种类及丰富度通常也不同。一般热带、亚热带植物内生真菌的数量和种类要多于干燥寒冷环境中的植物, 热带和温带

**基金项目** 天津市大学生创新创业训练项目(201510061007)。

**作者简介** 赵瑞芳(1994—), 女, 山西忻州人, 本科生, 专业: 植物保护。  
\* 通讯作者, 副教授, 博士, 从事农药学研究。

**收稿日期** 2017-09-29

雨林占整个陆地生物多样性的 60% 以上<sup>[21]</sup>。除此之外,内生真菌还具有组织特异性,并且与树龄有关系,Arnold 等<sup>[12]</sup>对巴拿马热带雨林中 2 种植物内生真菌进行了研究,这 2 种植物各组织内生真菌种类多样性也呈显著性差异,表明内生真菌具有组织特异性,而且随着植物年龄的增长,内生真菌的种类和数量也随之增多。

大多数内生真菌都属于子囊菌,包括盘菌纲、核菌纲、腔菌纲和担子菌;常见的属有曲霉属、毛霉属、刺盘孢属、半壳霉属、拟茎点霉属、镰孢霉属等<sup>[22]</sup>。

## 2 具有农用活性的内生真菌

植物内生真菌能够产生多种结构的具有生物活性的次生代谢产物,其结构类型主要有生物碱类、萜类、甾体类、醌类、异香豆素类、苯并呋喃类等<sup>[23]</sup>,这些次生代谢产物具有抗菌、抗虫、除草、抗肿瘤、抗病毒、抗氧化、降糖等生物功能。而微生物种类繁多、分布广泛,受到研究者的广泛关注。目前在农业上广泛使用阿维菌素、农用抗生素 120 等抗生素就是从放线菌中发现的。近年来从土壤微生物中发现能够产生生物活性的微生物种类越来越少,而最新的研究表明,从植物内生真菌中分离的生物活性物质是新物质的可能性是 51%,而从土壤微生物中分离到新的生物活性物质的概率只有 38%<sup>[24]</sup>,表明内生真菌的研究对于新农药的开发具有重要的现实意义。

**2.1 具有杀虫活性的植物内生真菌** 有研究者发现内生枝顶孢菌(*Acremonium*)感染的黑麦草能够预防阿根廷象甲(*Listronotus bonariensis*)的危害,此后人们陆续发现了许多具有杀虫作用的植物内生真菌,这些内生真菌对农业上常见的鳞翅目、鞘翅目、半翅目等害虫均有一定的活性<sup>[1]</sup>。例如,Findlay 等<sup>[25-26]</sup>从胶冷杉(*Abies balsamea*)、黑云杉(*Picea mariana*)、北美落叶松(*Larix laricina*)等植物中分离获得对云杉蚜虫具有生物活性的内生真菌。Blankenship 等<sup>[27]</sup>证实了禾本科植物内生真菌(*Neotyphodium uncinatum*)代谢的黑麦草碱是一种广谱性杀虫物质。孙景云等<sup>[28]</sup>对从雷公藤等植物中分离的 49 种内生真菌发酵提取物的杀虫活性进行测定,发现各种提取物对朱砂叶螨、桃粉蚜均有不同程度的触杀作用;孙涛等<sup>[29]</sup>对鱼藤属植物的一株内生真菌杀虫活性进行了研究,其菌丝和发酵液三氯甲烷提取物对萝卜蚜具有良好的杀蚜虫活性。

内生真菌抗虫的作用机理主要有:一是内生真菌可以产生对昆虫具有抑制作用的生物碱或毒素,如黑麦草碱、麦草碱、覃青霉素和波胺等,这些物质对昆虫有毒性或是能够减少昆虫的取食,从而减轻害虫对植物的危害程度,如 Ergot 是麦角类生物碱,昆虫取食后,能造成昆虫体重下降、体温升高、血液循环变慢及繁殖能力下降等中毒症状<sup>[30-31]</sup>。而有的内生真菌的代谢活性物质会干扰昆虫神经冲动的正常传导,有的会干扰昆虫正常的生长发育,甚至会降低昆虫的产卵量和孵化率<sup>[32-33]</sup>。二是内生真菌能和昆虫竞争植物的能源物质。例如,昆虫和真菌都不能合成类固醇物质,均需要从植物体中获得,植物受到内生真菌的感染会导致其体内某

些固醇物质的变化,昆虫取食后,会导致昆虫生长缓慢和食物转化率低,甚至死亡;三是能够影响昆虫产卵的选择性。受内生真菌感染的植物,会产生某些特异性的挥发性物质,影响昆虫产卵的选择性,从而控制昆虫的分布和危害。

**2.2 能产生抑菌活性物质的内生真菌** 许多内生真菌在和宿主植物协同生长过程中,会产生一些抗菌素类物质以提高宿主植物的抗病能力。研究者通过大量的工作,已从中获得了大量的具有抑菌活性的化合物,主要包括生物碱、环肽类、萜类、甾体类、醌类、脂类、酚类及有机酸类等,这些次生代谢产物对植物抵抗胁迫起着不可或缺的作用,有的可以作为农药先导化合物进行研究,以期开发出新的杀菌剂。

目前,植物内生真菌抑菌活性研究的文献较多。Silva 等<sup>[34]</sup>从桂梅(*Cassia spectabilis*)植物中分离获得的拟茎点霉(*Phomopsis cassia*)内生真菌的代谢产物对 2 种植物病原菌具有较强的抑菌活性。李文生等<sup>[35]</sup>对一株红树内生真菌(*Fusarium* sp.)代谢产物进行分析,分离获得 8 种化合物,化合物 5 和 6 对供试病原真菌均有较强的抑菌活性。Strobel 等<sup>[36]</sup>从卫矛科植物雷公藤(*Tripterygium wilfordii*)中分离获得一株内生真菌,其产生的抗生素可以抑制核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)、灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)等植物真菌病害,并对人类癣菌和白色念珠菌也具有一定的抑制作用。Li 等<sup>[37]</sup>从亚热带植物中分离得到一株内生真菌,其能够产生一种新的抗真菌物质 ambuic acid。Castillo 等<sup>[38]</sup>从蛇藤植物中分离到的内生真菌能够产生对稻瘟菌具有抑菌作用的新酰胺生物碱 Cryptocin。有研究者从白菜的一株内生真菌 *Trichoderma* sp. 的发酵物中分离得到一个 13 元的大环内酰胺生物碱,该化合物能够抑制柿子炭疽病生长<sup>[39]</sup>。从樟属植物(*Cinnamomum zeylanicum*)中分离的内生真菌 *Muscordor albus* 产生的挥发性抗菌物质(Antimicrobial volatile organic compounds, AVOCs)也引起人们的关注<sup>[40]</sup>。倪佳俊等<sup>[41]</sup>从飞蓬草植物草(*Erigeron acer*)也分离到多个对植物病原菌具有抑制作用的内生真菌。

研究表明,大约有 30% 的植物内生真菌能够产生具有抑菌活性物质的次生代谢产物<sup>[42]</sup>。因此,从内生真菌中寻找能够产生抑菌活性的抗生素,在农用活性物质的研究中具有非常重要的意义。抑菌活性机理表现在:一是内生真菌产生的次生代谢产物能够诱导植物产生系统抗病性;二是内生真菌与病原菌争夺空间和营养;三是一些生长快速的内生真菌会挤压病原菌的生存空间,或和病原菌争夺营养,对病原菌的生长起到抑制作用;四是产生提高植物抗逆性的酶类物质。一些内生真菌能够产生几丁质酶和葡聚糖酶来降解病原菌的细胞壁。Raghukumar 等<sup>[43]</sup>对一株内生黑曲霉的研究发现,该菌能够分泌一种木聚糖酶,对纤维素具有较强的降解能力。

**2.3 能促进植物生长发育的内生真菌** 受到内生菌感染的植物一般比未感染植物生长快速。这种促进植物生长的方式有多种,有的是通过固氮来进行促生作用,有的则是能够产生生长素等植物激素来促生,也有的可能是通过改变植物

根部环境来缓解植物根部的非生物胁迫等。

目前,已有多有关内生真菌产生植物生长物质的报道<sup>[44]</sup>。张亮等<sup>[45]</sup>发现8株杜仲植物内生真菌能够产生吲哚乙酸(IAA);Lu等<sup>[46]</sup>从黄花蒿中分离的内生真菌能产生吲哚乙酸,张集慧等<sup>[47]</sup>从铁皮石斛(*Dendrobium candidum*)、天麻(*Gastrodia elata*)等药用植物中分离的内生真菌中,有的能产生赤霉素(GA<sub>3</sub>)、吲哚乙酸(IAA)、脱落酸(ABA)、玉米素(Zeatin)、玉米素核苷(ZR)等植物激素,有些内生菌可增进宿主植物对钾、磷等营养元素的吸收<sup>[48]</sup>。例如,感染内生真菌的牧草对氮、磷的摄取能力有所提高<sup>[46,49]</sup>。

### 3 内生真菌提高植物的抗逆性

内生真菌能够提高植物对非生物胁迫的抵抗能力,如干旱、高盐、高温、重金属等。从美国高温环境中生长的植物——*Dichantherium lanuginosum*中分离出的弯孢属(*Curvularia* sp.)内生真菌能够使宿主植物在65℃的高温下生长,而不感染这种内生真菌的植物在该温度下会焦枯死亡<sup>[50]</sup>;有的也可以提高宿主植物的耐盐性,侯姣姣等<sup>[51]</sup>采用内生真菌菌液灌根,发现有4株内生真菌可以提高国槐幼苗的抗盐能力;印度梨形孢(*P. indica*)能够使大麦在100和300 mmol/L NaCl的环境下比未感染的大麦生长更好、更加旺盛<sup>[52]</sup>,表明印度梨形孢能够提高大麦的耐盐性。内生真菌还能够缓解宿主植物的干旱胁迫,能够促使宿主植物快速吸收水分,例如内生真菌侵染的黑麦草可以通过根系快速吸收水分和组织快速恢复功能来进行干旱恢复<sup>[53]</sup>。干旱耐受机理主要是通过提高非结构性碳水化合物浓度,如阿拉伯糖醇、甘露醇等高分子化合物,这些物质有助于渗透调节,从而增强植物对水分的吸收<sup>[54]</sup>。此外,人们还发现感染内生真菌的植株通常具有更大抗金属能力<sup>[55-56]</sup>及渗透调节能力<sup>[57]</sup>,而植物渗透调节能力大小也是衡量植物抗寒性的重要指标。另外,有的内生真菌可以通过对宿主植物吸收营养元素的能力来促进植物的生长。Mucciarelli等<sup>[58]</sup>发现被内生真菌侵染的牧草对氮、磷的吸收能力有所提高。

### 4 植物内生真菌活性物质的产生机理

植物内生真菌的作用机理尚不明确,目前主要有2种理论。一种理论是内生真菌长期和宿主植物共生,相对独立又关系紧密,通常这些内生真菌并不引起植物病害,能够与植物和平共处,所以可能与植物之间具有相同的次生代谢产物合成的途径,表现出相互作用和“协同进化”。植物为内生菌提供了天然的微生态环境,分布于植物不同组织细胞或/和细胞间隙中的内生真菌,从植物中获得赖以生存的营养物质,进行生长和繁衍,而内生真菌产生的次级代谢产物为植物提供防御等多种功能。另一种理论是“基因传递理论”,该理论认为宿主植物与内生菌长期共同生活,结果发生了基因的遗传交换或者基因的直接传递,使得它们具有了相同的次级代谢产物合成途径。

### 5 内生真菌的应用前景

植物内生真菌种类繁多,开发潜力大,目前已有大量研究报告。特别是最近几年,国内外有不少关于从植物内生真

菌中发现新型活性物质的文献报道。尽管目前国内外对植物内生真菌的活性成分研究很活跃,但至今被研究的内生真菌还不到10%,因此具有广阔的研究前景。

植物内生真菌的种类及其代谢产物极其丰富,这为内生真菌的研究开发提供了巨大的自然资源。目前获得生物农药的主要途径是天然植物的提取、作为先导化合物进行仿生合成等,特别是从植物中进行提取这种方式易对环境造成破坏,而内生真菌可以通过改进发酵工艺及菌种选育来生产所需代谢产物,因此不破坏自然资源,也不污染环境,通常这些生物源活性物质在环境中也易降解,施用之后对环境压力较小,因此是生物农药开发的重要方向之一。

今后从农药开发的角度来看,植物内生真菌的研究可以包括以下几个方面:一是从内生真菌的次生代谢产物中发现新型先导化合物;二是植物内生真菌作为生防因子的应用研究;三是菌种改良或诱变,提高活性产物的量;四是植物内生真菌产生次生代谢产物的代谢调控机制以及对植物作用的研究。

尽管内生真菌的研究潜力巨大,但在研究及开发上仍存在较多困难,主要有:一是有些内生真菌对营养要求严格,在人工合成培养基上不能生长或生长很慢,所以不能将所有内生真菌进行彻底分离;二是内生真菌代谢产生的活性物质含量很低,而且多次传代后会使得代谢产物的产生不稳定;三是内生真菌能够和植物互惠共生,产生一些活性物质,这些物质在植物体内的代谢、运转、发挥作用及作用位点等问题仍需要进一步研究。

### 参考文献

- [1] 杨润亚,冯培勇,李清. 植物内生真菌农药活性的研究进展[J]. 农药, 2006,45(7):440-443.
- [2] VOGL A E. Mehl und die anderen mehlprodukte der cerealien und leguminosen[J]. Nahrungsm Unters Hyg Warenk, 1898,12:25-29.
- [3] 郭良栋. 内生真菌研究进展[J]. 菌物系统, 2001,20(1):148-152.
- [4] TAO G, LIU Z Y, HYDE K D, et al. Whole rDNA analysis reveals novel and endophytic fungi in *Bletilla ochracea* (Orchidaceae)[J]. Fungal diversity, 2008,33(12):101-122.
- [5] SCHULZ B, BOYLE C, DRAEGER S, et al. Endophytic fungi: A source of novel biologically active secondary metabolites[J]. Mycological research, 2002,106(9):996-1004.
- [6] STIERLE A, STROBEL D, STIERLE D. Taxol and taxane production by *taxomyces andreanae*, an endophytic fungus of Pacific yew[J]. Science, 1993,260(5105):214-216.
- [7] PINHEIRO E A A, PINA J R S, FEITOSA A O, et al. Bioprospecting of antimicrobial activity of extracts of endophytic fungi from *Bauhinia guianensis* [J]. Revista argentina microbiologia, 2017,49(1):3-6.
- [8] THIRAWATTHANA P, TANAPAT P, JITTRA P, et al. Antimicrobial and anticancer activities of endophytic fungi from *Mitrajayna javanica* Koord and Val[J]. African journal of microbiology research, 2013,7(49):5565-5572.
- [9] DZOYEMA J P, MELONG R, TSAMO A T, et al. Cytotoxicity, antioxidant and antibacterial activity of four compounds produced by an endophytic fungus *Epicoccum nigrum* associated with *Entada abyssinica* [J]. Revista Brasileira de Farmacognosia, 2017,27(2):251-253.
- [10] 王莹,李浩华,谭国慧,等. 广藿香内生真菌类群分析及其抗菌活性研究[J]. 中国中药杂志, 2017,42(4):657-662.
- [11] CANNON P F, SIMMONS C F. Diversity and host preference of leaf endophytic fungi in the Iwokrama Forest Reserve, Guyana [J]. Mycologia, 2002,94(2):210-220.
- [12] ARNOLD A E, MAYNARD Z, GILBERT G S, et al. Are tropical fungal endophytes hyperdiverse? [J]. Ecology letters, 2000,3(4):267-274.
- [13] 舒莹,郭顺星,张东明,等. 植物内生真菌活性成分的研究[J]. 中草药,

- 2005,36(5):772-776.
- [14] PETRINI O. Fungal endophytes of tree leaves [M]//ANDREWS J H, HIRANO S S. Microbial ecology of leaves. New York;Spring Verlag,1991:179-197.
- [15] DREYFUSS M M, CHAPLA I H. Potential of fungi in the discovery of novel, low molecular weight pharm aceuticals [M] //GULLO V P. The discovery of natural products with therapeutic potential. London; Butter Worth Heinemann,1994:49-80.
- [16] PETERSON S W, VEGA F E, POSADA F, et al. *Penicillium coffeae*, a new endophytic species isolated from a coffee plant and its phylogenetic relationship to *P. fellutanum*, *P. thiersii* and *P. brocae* based on parsimony analysis of multilocus DNA sequences [J]. Mycologia, 2005, 97(3):659-666.
- [17] ARENAL F, PLATAS G, PELÁEZ F. A new endophytic species of *Preussia* (Sporormiaceae) inferred from morphological observations and molecular phylogenetic analysis [J]. Fungal divers, 2007, 25:1-17.
- [18] 王莉衡. 植物内生菌及其次生代谢活性物质多样性的研究进展 [J]. 化学与生物工程, 2012, 29(10):1-3.
- [19] 韦继光. 罗汉松科、山茶科和红豆杉科植物内生拟盘多毛孢的多样性及拟盘多毛孢属分子系统学研究 [D]. 杭州:浙江大学, 2004.
- [20] SOUTHCOFF K A, JOHNSON J A. Isolation of endophytes from two species of palm, from Bermuda [J]. Canadian journal of microbiology, 1997, 43(8):789-792.
- [21] ARNOLD A E, LUTZONI F. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: Are tropical leaves biodiversity hotspots? [J]. Ecology, 2007, 88(3):541-549.
- [22] 任安芝, 高玉葆. 植物内生真菌——一类应用前景广阔的资源微生物 [J]. 微生物通报, 2001, 28(6):90-93.
- [23] 黄敬瑜, 张楚军, 姚瑜龙, 等. 植物内生菌生物抗菌活性物质研究进展 [J]. 生物工程学报, 2017, 33(2):178-186.
- [24] STROBEL G A. Endophytes as sources of bioactive products [J]. Microbes and infection, 2003, 5(6):535-544.
- [25] FINDLAY J A, LI G, PENNER P E, et al. Novel diterpenoid insect toxin from a conifer endophyte [J]. Journal of natural products, 1995, 58(2):197-200.
- [26] FINDLAY J A, LI G Q, JOHNSON J A. Bioactive compounds from an endophytic fungus from eastern larch (*Larix laricina*) needles [J]. Canadian journal of chemistry, 1997, 75(6):716-719.
- [27] BLANKENSHIP J D, SPIERIN G M J, WILKINSON H H, et al. Production of loline alkaloids by the grass endophyte, *Neotyphodium uncinatum*, in defined media [J]. Phytochemistry, 2001, 58(3):395-401.
- [28] 孙景云, 杨中锋, 于海涛. 雷公藤等 10 种植物分得 49 种内生真菌的发酵提取物杀虫活性研究 [J]. 中医药学报, 2016, 44(6):9-12.
- [29] 孙涛, 孙之潭, 胡美英, 等. 鱼藤属植物内生青霉菌代谢产物的提取及杀蚜活性分析 [J]. 华南农业大学学报, 2016, 37(1):46-51.
- [30] 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.
- [31] 王志伟, 纪燕玲, 陈永敢. 禾本科植物内生真菌及其在农业上的应用潜力 [J]. 南京农业大学学报, 2011, 34(5):144-154.
- [32] SCHARDL C L, GROSSMAN R B, NAGABHYRU P, et al. Loline alkaloids: Currencies of mutualism [J]. Phytochemistry, 2007, 68(7):980-996.
- [33] CLEMENT S L, ELBERSON L R, BOSQUE-PÉREZ N A, et al. Detrimental and neutral effects of wild barley-*Neotyphodium* fungal endophyte associations on insect survival [J]. Entomologia experimentalis et applicata, 2005, 114(2):119-125.
- [34] SILVA G H, TELES H L, ZANARDI L M, et al. Cadinane sesquiterpenoids of *Phomopsis cassiae*, an endophytic fungus associated with *Cassia spectabilis* (Leguminosae) [J]. Phytochemistry, 2006, 67(17):1964-1969.
- [35] 李文生, 周丹丽, 陆盈池, 等. 1 株红树内生真菌 *Fusarium* sp. 代谢产物的研究 [J]. 华南农业大学学报, 2017, 38(3):64-69.
- [36] STROBEL G A, MILLER R V, MARTINEZ-MILNER C, et al. Cryptocandin, a potent antimycotic from the endophytic fungus *Cryptosporiopsis cf. quercina* [J]. Microbiology, 1999, 145(8):1919-1926.
- [37] LI J Y, HARPER J K, GRANT D M, et al. Ambuic acid, a highly functionalized cyclohexenone with antifungal activity from *Pestalotiopsis* spp. and *Monochaetia* sp. [J]. Phytochemistry, 2001, 56(5):463-468.
- [38] CASTILLO U F, STROBEL G A, FORD E J, et al. Munumbicins, wide-spectrum antibiotics produced by *Streptomyces* NRRL30562, endophytic on *Kennedia nigricans* [J]. Microbiology, 2002, 148(9):2675-2685.
- [39] KUMAR S, HYDE K D. Biodiversity and tissue- recurrence of endophytic fungi in *Tripterygium wilfordii* [J]. Acta crystallogr, 2004, 17(1):69-90.
- [40] MORATH S U, HUNG R, BENNETT J W. Fungal volatile organic compounds: A review with emphasis on their biotechnological potential [J]. Fungal biology reviews, 2012, 26:73-83.
- [41] 倪佳俊, 周婷, 赖童飞, 等. 飞蓬草内生真菌的分离及抑菌活性研究 [J]. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2017, 16(1):57-63.
- [42] FISHER P J, ANSON A E, PETRINI O. Fungal endophytes in *Ulex europaeus* and *U. gallic* [J]. Transactions of the british mycological society, 1986, 86(1):153-156.
- [43] RAGHUKUMAR C, MURALEEDHARAN U, GAUD V R, et al. Xylanases of marine fungi of potential use for biobleaching of paper pulp [J]. Journal of industrial microbiology and biotechnology, 2004, 31(9):433-441.
- [44] HOFFMAN M T, GUNATILAKA M K, WIJERATNE K, et al. Endophytic bacterium enhances production of indole-3-acetic acid by a foliar fungal endophyte [J]. PLoS One, 2013, 8(9):1-8.
- [45] 张亮, 桑曼曼, 郭小伟, 等. 杜仲内生真菌的多样性分析及抗植物病原真菌的活性 [J]. 生物资源, 2017, 39(1):48-52.
- [46] LU H, ZOU W X, MANG J C, et al. New bioactive metabolites produced by *Colletotrichum* sp., an endophytic fungus in *Artemisia anava* [J]. Plant science, 2000, 151(1):67-73.
- [47] 张集慧, 王春兰, 郭顺, 等. 兰科药用植物的 5 种内生真菌产生的植物激素 [J]. 中国医学科学院学报, 1999, 21(6):460-465.
- [48] 詹寿发, 卢丹妮, 毛花英, 等. 2 株溶磷、解钾与产 IAA 的内生真菌菌株的筛选、鉴定及促生作用研究 [J]. 中国土壤与肥料, 2017(3):142-151.
- [49] REIS V M, BALDANI J I, BALDANI V L D, et al. Biological dinitrogen fixation in Gramineae and palm trees [J]. Critical reviews in plant sciences, 2000, 19(3):227-247.
- [50] REDMAN R S, SHEEHAN K B, STOUT R G, et al. Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis [J]. Science, 2002, 298(5598):1581.
- [51] 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.
- [52] WALLER F, ACHATZ B, BALTRUSCHAT H, et al. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance and higher yield [J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 2005, 102(38):13386-13391.
- [53] HESSE U, HAHN H, ANDREEVA K, et al. Investigations on the influence of *Neotyphodium* endophytes on plant growth and seed yield of *Lolium perenne* genotypes [J]. Crop science, 2004, 44(5):1689-1695.
- [54] MALINOWSKI D P, BELESKY D P. Tall fescue aluminum tolerance is affected by *Neotyphodium coenophialum* endophyte [J]. Journal of plant nutrition, 1999, 22(8):1335-1349.
- [55] GONG B, LIU G X, LIAO R Q, et al. Endophytic fungus *Purpureocillium* sp. A5 protect mangrove plant *Kandelia candel* under copper stress [J]. Brazilian journal of microbiology, 2017, 48(3):530-536.
- [56] 周振宇, 胡金丽, 苏昕, 等. 一株野大豆内生真菌 YD02 菌株的鉴定及抗逆性研究 [J]. 生物技术通报, 2017, 33(11):1-6.
- [57] 唐雪辉, 毛凯, 干友民, 等. 植物内生真菌的应用研究概况 [J]. 草原与草坪, 2006(5):16-21.
- [58] MUCCIARELLI M, SCANNERINI S, BERTEA C, et al. *In vitro* and *in vivo* peppermint (*Mentha piperita*) growth promotion by nonmycorrhizal fungal colonization [J]. New phytologist, 2003, 158(3):579-591.

(上接第 3 页)

- [5] 金相灿. 有机化合物污染化学:有毒有机物污染化学 [M]. 北京:清华大学出版社, 1990.
- [6] 曹云者, 柳晓娟, 谢云峰, 等. 我国主要地区表层土壤中多环芳烃组成及含量特征分析 [J]. 环境科学学报, 2012, 32(1):197-203.
- [7] 张枝焕, 卢勇, 贺光秀, 等. 北京地区表层土壤中多环芳烃的分布特征及污染源分析 [J]. 生态环境学报, 2011, 20(4):668-675.
- [8] 苑金鹏, 王晓利, 周家斌, 等. 济南市表层土壤中 PAHs 的分布、来源及风险分析 [J]. 环境化学, 2015, 34(1):166-171.