

植物内生菌多样性、功能及应用研究进展

张静怡^{1,2}, 赵龙飞^{2*}, 刘梦洁^{1,2}

1 河南师范大学 生命科学学院, 河南 新乡

2 商丘师范学院 生物与食品学院, 商丘市农业微生物资源开发重点实验室, 河南 商丘

张静怡, 赵龙飞, 刘梦洁. 植物内生菌多样性、功能及应用研究进展[J]. 微生物学报, 2025, 65(4): 1446-1468.

ZHANG Jingyi, ZHAO Longfei, LIU Mengjie. Progress in research concerning the diversity, function, and application of plant endophytes[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(4): 1446-1468.

摘要: 植物内生菌是生活在植物组织内部或间隙的无致病性微生物群体, 构成了植物微生态环境的关键组成部分。它们种类繁多, 广泛分布在宿主植物的不同部位, 具有物种多样性、宿主植物多样性、分布多样性和功能多样性。内生菌通过分泌植物生长调节激素, 提高宿主植物对营养物质的吸收能力, 从而促进植物生长; 还能通过增强宿主植物对非生物胁迫和生物胁迫的抗逆性, 间接促进植物生长。此外, 内生菌能够产生丰富的次生代谢产物, 这些化合物具有抗菌、抗病毒、抗氧化等多种生物活性, 为新药开发、天然产物提取以及生物农药的研制提供了广阔前景。内生菌在农业、工业及医药领域具有广泛应用, 例如作为生物防治剂提高农作物产量、生产天然色素及香料、开发新型药物等。然而, 内生菌研究仍面临诸多挑战, 包括种类鉴定与功能验证、内生菌与宿主互作的分子机制解析, 以及实际应用技术与安全性评价等。

关键词: 植物内生菌; 多样性; 功能机制; 应用研究

资助项目: 国家自然科学基金(U1204301); 河南省重点研发与推广专项(212102310223); 河南省高校重点科研项目(24A180022); 2024年国家大学生创新创业训练计划(202410483037, 202410483038)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (U1204301), the Key Specialized Research and Development Program of Henan Province (212102310223), the Key Scientific Research Program of Henan University (24A180022), and the National Undergraduate Innovation and Entrepreneurship Training Program in 2024 (202410483037, 202410483038).

*Corresponding author. E-mail: hnzhaolongfei@163.com

Received: 2025-01-06; Accepted: 2025-03-11

Progress in research concerning the diversity, function, and application of plant endophytes

ZHANG Jingyi^{1,2}, ZHAO Longfei^{2*}, LIU Mengjie^{1,2}

1 College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang, Henan, China

2 Key Laboratory on Agricultural Microorganism Resources Development of Shangqiu, College of Biology and Food, Shangqiu Normal University, Shangqiu, Henan, China

Abstract: Plant endophytes are non-pathogenic microbial groups residing inside or in the interstices of plant tissue. They constitute a pivotal component of the plant microecological environment. These organisms are distinguished by their remarkable biodiversity and wide distribution across diverse regions of the host plant. Plant endophytes exhibit high species diversity, host plant diversity, habitat diversity, and functional diversity. They can secrete hormones that regulate plant growth and enhance the nutrient absorption capacity of their hosts to promote plant growth. Additionally, endophytes can promote plant growth indirectly by enhancing the host plant resistance to abiotic and biotic stresses. Notably, these endophytes are capable of producing substantial secondary metabolites, which exhibit antimicrobial, antiviral, antioxidant, and other biological activities. This capacity offers considerable potential for the development of novel pharmaceuticals, the extraction of natural products, and the creation of biopesticides. Endophytes have a wide range of applications in agriculture, industry, and medicine. They can be used as biocontrol agents to enhance crop yields or used for the production of natural pigments and perfumes and the development of novel pharmaceuticals. However, the research on plant endophytes still faces many challenges in species identification and function verification, molecular mechanism analysis of endophyte-host interactions, practical application technology, and safety evaluation.

Keywords: plant endophytes; diversity; functional mechanisms; applied research

植物内生菌(plant endophytes)是指生活在植物组织内或组织间隙以及器官内部的微生物群体, 其与宿主植物形成稳定的互生关系而不引发宿主表型异常或显著病理症状^[1]。作为植物微生态系统的重要组成单元, 内生菌与宿主通过长期协同进化建立了动态互惠机制, 能够根据环境变化协同做出适应性响应。研究表明内生菌在植物生长和抗逆性中发挥着重要作用^[2-3]。目前, 内生菌的多样性、功能及开发应用已经成为植物学、微生物学、生态学、农学、植物

保护学和中药资源学等学科领域的研究热点。杨镇等^[4]研究表明, 植物内生菌可通过固氮作用、溶磷、解钾、分泌生长激素、产生 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)脱氨酶、铁载体等提高植物对氮和部分微量元素的吸收和利用, 增强植物的抗逆性和抗病能力, 改善植物对养分的吸收效率, 促进宿主植物生长激素的合成。内生菌及其次生代谢产物除了能促进植物生长外, 还可增加植物的应激耐受性, 刺激植物产生调节植物生长、

提高植物应激耐受性的次级代谢物^[5]。此外，内生菌次级代谢产物在医药领域还具有抗肿瘤、抗菌、抗氧化等生物活性^[6]，为新药开发和绿色环保提供了潜在可能性。

随着全球天然药物需求的激增及中药现代化进程的加速，药用植物内生菌在宿主次级代谢产物生物合成及品质调控中的核心作用备受关注。药用植物具有特定药用价值，其内生菌可有效产生具有药用价值的化合物及新的天然产物，或作为生物防治剂以降低病虫害对药用植物的危害和威胁，从而提高药材产量、缓解连作障碍等^[7]。在农业生物技术领域，内生促生菌已发展为新型微生物资源库。基于其固氮、溶磷、激素分泌等特性开发的微生物肥料，可显著提升作物养分利用效率及非生物胁迫耐受性；而产几丁质酶、抗生素的内生菌株则被用于构建靶向性生物农药，通过拮抗作用和竞争排斥抑制病原真菌的增殖，展现出低生态毒性、无化学残留的环境兼容性优势^[8-9]。然而，内生菌的研究仍面临诸多挑战，如内生菌种类的准确鉴定与功能验证、内生菌与宿主植物间相互作用的分子机制、实际应用技术与安全性评价等。本文系统阐述了内生菌资源的多维价值，以期深化植物-微生物协同进化理论的认识，更为合成生物学驱动的天然产物异源合成、微生物组定向调控技术的开发及绿色农业工程实践提供理论支撑与技术路径。其跨学科融合特性也将推动“微生物资源-生态农业-大健康产业”创新链的协同发展。

1 内生菌多样性研究

1.1 内生菌的多样性

内生菌作为一类庞大的微生物类群，展现出极高的物种多样性、宿主植物物种多样性、在宿主植物不同部位的分布多样性以及功能多

样性，具有巨大的开发利用潜力^[6]。其多样性受到多种因素的复杂影响。研究表明，内生菌的种类和数量在不同地理区域存在显著差异。肖淑贤等^[10]研究发现，热带、亚热带地区的植物与生长在较干燥、寒冷环境条件下的植物相比，其内生菌种类和数目更多。相较于其他区域，温带地区因其显著的季节变化特性，温度和湿度条件呈现出较为频繁的波动性，这种环境特征可能对某些生态敏感物种的生存与繁衍构成限制，进而影响其种群的存在与发展。高剑^[11]针对高桥和东寨港红树林中的3种常见树种[红海榄(*Rhizophora stylosa* Griff.)、秋茄树(*Kandelia candel* Sheue & al.)和木榄(*Bruguiera gymnorhiza* (L.) Savigny)]的研究发现，从植物组织中分离得到的3 500株内生真菌主要属于子囊菌门、担子菌门和接合菌门，且秋茄的内生真菌多样性最高，红海榄次之，木榄最低；土壤性质差异导致3种植物中内生真菌总定殖率有所不同(51.9%–75.4%)，且枝条中的总定殖率显著高于叶片和根部。内生菌在植物体中的分布具有普遍性和多样性。姚领爱等^[12]研究发现，目前已研究的所有植物中均发现有内生菌，它们可存在于植物的根、茎、叶、花、果实等各个部位。邵明琦等^[13]针对多枝怪柳(*Tamarix ramosissima* Ledeb.)的不同生育期(休眠期、生长期、开花期)及组织部位(树枝、树叶)的内生真菌群落特征进行了研究，发现不同生育期及组织部位的内生真菌群落特征存在差异，优势属随生育期变化而变化，在生长期和开花期，树枝内生真菌多样性高于树叶，从休眠期到开花期，内生真菌种类减少，种属发生显著变化。林海燕等^[14]对比分析了2种茶树品种碧香早(*Camellia sinensis* cv. Bixiangzao)和茗丰(*C. sinensis* cv. Mingfeng)的鲜叶和根部微生物群落及茶叶化学成分，结果显示茶树根系内生细菌

多样性高于茶鲜叶, 且不同品种茶树的内生菌丰富度存在差异; 同时, 茶树叶片内生菌主要来源于叶表, 根部内生细菌主要来自土壤。Gao 等^[15]利用限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)技术和内在转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS) rDNA 文库序列分析方法研究了百合科植物肖菝葜 [*Smilax japonica* (Kunth) P. Li & C. X. Fu] 不同季节里内生菌的分布情况, 结果显示该植物中内生菌在春季的丰度高于秋季。

内生菌多样性的影响因素众多, 包括宿主植物所处的地球纬度、地理方位、小生态环境、季节因素、宿主植物的种类、生长环境、遗传背景以及外界环境因素(如温度、湿度)等^[16-17]。此外, 微生物自身因素(如微生物种类、生活型)也对内生菌多样性产生影响^[18]。尽管目前内生菌分布特点的研究已取得一定成果, 但仍存在诸多不足, 如对许多特殊生态环境中的植物内生菌分布研究较少, 对海洋植物内生菌的研究也相对匮乏。因此, 内生菌多样性的研究仍需深入, 以全面揭示其分布规律及生态功能。

1.2 内生菌多样性研究方法

植物内生菌广泛定殖于植物的多种器官组织细胞或细胞间隙中, 包括根、茎、叶、花、果、胚、种子等, 甚至在根瘤中也存在内生菌^[19]。植物内生菌种类丰富, 数量庞大, 可分为内生细菌、内生真菌及内生放线菌。由于内生菌栖息在宿主体内的特殊位置和微生态环境, 常展现出独特的生物学特性和功能。多样性研究是揭示内生菌群体结构组成和特征的关键步骤。

内生菌多样性的研究方法主要分为传统培养法和现代分子生物学方法^[20]。传统培养法通过人工培养基对内生菌进行培养、分离及纯化, 获取纯培养菌株, 并结合形态学、生理生化特

性及基因测序等方法进行分类鉴定^[21]。然而, 此方法仅能培养部分可培养内生菌, 遗漏大量不可培养的, 导致对内生菌多样性估计不足。刘文杰等^[22]采用可培养方法分离内生真菌, 从井冈山地区的 4 种苔藓样品中共分离纯化 232 株可培养内生真菌。易航等^[23]采用组织分离法对小黄花茶(*Camellia luteoflora* Y. K. Li ex Hung T. Chang & F. A. Zeng)内生真菌进行分离纯化, 成功分离得到 261 株内生真菌, 经鉴定这些内生真菌隶属于 1 门 5 纲 9 目 22 属, 其中, 炭疽菌属(*Colletotrichum*)、间座壳属(*Diaporthe*)、拟盘多毛孢属(*Pestalotiopsis*)为优势属。已有研究表明, 植物体内广泛分布着多种内生细菌菌群, 其中包括土壤杆菌属(*Agrobacterium*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)、克雷伯氏菌属(*Klebsiella*)、甲基杆菌属(*Methylobacterium*)、泛菌属(*Pantoea*)以及假单胞菌属(*Pseudomonas*)等^[24]。

随着基因测序技术的飞速发展, 特别是高通量测序等技术的涌现, 现代分子生物学方法为内生菌多样性研究提供了新途径。这些方法绕过了传统的微生物分离培养步骤, 通过 DNA 指纹技术(DNA fingerprinting technology)、高通量测序(high-throughput sequencing, HTS)、宏基因组学(metagenomics)、ITS 基因测序等技术手段, 全面分析植物各个部位的微生物组成和多样性。

DNA 指纹技术, 即 DNA 分子标记技术, 通过直接在 DNA 分子水平上检测内生菌之间的差异来反映遗传变异, 能揭示不同内生菌 DNA 分子中的多态性, 被广泛应用于内生菌的分类鉴定中, 包括限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)、随机扩增多态 DNA (randomly amplified polymorphic DNA, RAPD)、变性梯度凝胶电泳(denaturing

gradient gel electrophoresis, DGGE)等^[20]。万红娇等^[25]通过 16S rRNA 基因 PCR-RFLP 方法证明了植物内生细菌在人参中普遍存在,且不同产地和品种的人参内生菌种类存在明显差异,表明环境因素可能影响内生菌群落结构。此外,张艳秋等^[26]从广西北部湾沿海的盐角草(*Salicornia europaea* L.)中分离出 14 株内生真菌,通过 RAPD 分析发现这些真菌具有 6 种不同型别。张万筠等^[27]利用 16S rRNA 基因高通量测序与 PCR-DGGE 技术,比较分析了污泥干化芦苇床与天然湿地中污泥菌群及芦苇 [*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud] 内生菌群的多样性,结果显示,污泥干化芦苇床中的芦苇内生菌包含丰富的细菌类群,以变形菌门和拟杆菌门为主。

近年来,宏基因组学和内在转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS)基因测序也被应用于内生菌多样性研究。马伟等^[28]利用 454 测序技术对人参(*Panax ginseng* C. A. Mey.)种子内的内生真菌进行了宏基因组分析,发现人参种子中的内生真菌具有多样性,且其分布存在个体间的差异。Maryani 等^[29]对从印度尼西亚野生香蕉(*Musa rubinea*)中分离出的镰孢菌(*Fusarium* sp.)内生菌进行鉴定时,基于其形态特征和 ITS 基因序列确定了这些分离物属于 4 个镰孢菌复合体。Soltani 等^[30]对地中海柏木(*Cupressus sempervirens* L.)中的真菌内生菌进行鉴定时,也是通过 PCR 扩增和测序核糖体 DNA 的 ITS rDNA 序列,并使用 NCBI 核苷酸巨量搜索工具进行分类鉴定,确定了 11 个真菌分类单元。

高通量测序技术因其能够在单次运行中生成大量序列数据,已成为植物内生菌研究领域应用最广泛的测序技术。Lin 等^[31]利用高通量测序技术对 2 个不同基因型(BXZ 和 MF)的茶树(*Camellia sinensis*)样本内生菌进行分析,发现根

组织携带了最多样化的内生菌,其次是茎和老叶,新叶的多样性最低;老叶片组织比根和茎组织容纳了更多多样化的内生真菌。这些研究不仅揭示了内生菌的多样性,还进一步印证了植物内生菌资源的丰富性和复杂性。随着技术的不断进步,内生菌多样性的研究将继续深入,为微生物学和植物学领域带来更多新的发现。

2 内生菌生物学功能

内生菌对促进宿主植物的生长和发育发挥着重要功能,其对植物生长的促生作用可分为直接促生作用和间接促生作用。直接促生作用通常指内生菌通过分泌植物生长调节激素,或者提高宿主植物对环境中营养物质(如氮、磷、钾等)的吸收能力;间接促生作用则表现在对非生物胁迫(如抗高温、抗干旱、抗高盐等)和生物胁迫(如抗虫害、抗病害等)的抗逆性。此外,内生菌还具有促进植物次生代谢产物合成的积极作用,进一步丰富了其对宿主植物的促生机制。这一系列功能共同彰显了内生菌在植物生长发育过程中的重要生态价值和应用潜力。

2.1 促生作用

植物内生菌通过多种机制促进植物生长,其中包括合成植物激素、增强对大量及微量元素的吸收能力。具体而言,内生菌能够分泌生长素吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)及赤霉素(gibberellins, GAs)等植物激素,调节植物内部激素水平,从而促进植物生长。研究表明,多种属内生菌菌株,如微杆菌属(*Microbacterium*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、副球菌属(*Paracoccus*)及黄单胞菌属(*Xanthomonas*)等,具备合成 IAA 的能力,其中芽孢杆菌属(*Bacillus*)菌株在合成 IAA 方面表现尤为突出^[32-33]。李培根等^[34]研究显示,阿耶波多氏芽孢杆菌(*B. aryabhattai*)能显著提高马铃薯

(*Solanum tuberosum* L.)的 IAA 产量, 进而促进马铃薯的株高、鲜重、干重及根长增长, 产量提升。陆妍吉等^[35]研究发现, 分离自白菜(*Brassica rapa* var. *glabra* Regel)连作土壤的 2 种芽孢杆菌均能产生 IAA, 并且对白菜幼苗的出苗率、生长以及物质积累等方面都有促进作用。张利英等^[36]研究发现, 施加 CTK 后, 草莓 [*Fragaria × ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier] 果实体积和质量显著增加。Cheng 等^[37]研究指出, 接种蜡样芽孢杆菌(*B. cereus*)的水稻, 其 CTK 含量显著上升, 对植物生长及干旱胁迫下的生长具有显著促进效果。Afzal 等^[38]研究发现, 贝莱斯芽孢杆菌(*B. velezensis*)可使小麦(*Triticum aestivum* L.)叶片中的 GAs 浓度增加 54%。康慎敏等^[39]研究表明, 贝莱斯芽孢杆菌能使植物体内的 GAs 含量呈现先升高后下降再趋于平稳的变化趋势。张缙等^[40]通过富集筛选法从绞股蓝 [*Gynostemma pentaphyllum* (Thunb.) Makino]根际土壤中分离出 9 株具有不同程度 ACC 脱氨酶活性的 ACC 脱氨酶阳性细菌, 其中 3 株细菌能产生嗜铁素, 结果表明, 7 株具 ACC 脱氨酶活性的细菌对水稻(*Oryza sativa* L.)幼苗根系的生长发育表现出不同程度的促生作用。赵龙飞等^[41]从药用植物地黄(*Rehmannia glutinosa*)块茎中分离出 7 株 IAA 产量在 1.322 mg/L 以上的菌株, 其中菠萝泛菌(*Pantoea ananatis*) DH92 产生 IAA 的量最多, 为 34.696 mg/L。

内生菌还通过增强植物对氮、磷、钾等大量元素及铁等微量元素的吸收, 促进植物生长。在生物固氮方面, 内生固氮菌可通过固氮作用为植物提供氮营养, 或合成植物生长激素类物质促进植物生长。Rasheeda 等^[42]从茶叶(*Camellia sinensis* L.)和花生(*Arachis hypogaea* L.)中分离出的内生固氮菌玉米根瘤菌(*Rhizobium mayense*)具有高固氮酶活性, 有助于植物固定土

壤中的氮元素。Anand 等^[43]研究证实, 接种 P2b-2R 内生重氮菌株的黑松(*Pinus thunbergii* Parl.)幼苗, 在氮有限环境中幼苗的固氮量增强, 植株生长得到促进。黄小茜等^[44]从葛根 [*Pueraria montana* (Lour.) Merr.]根瘤、根系和根愈伤组织中分离得到的内生细菌中, 芽孢杆菌属(*Bacillus*)为优势菌群, 部分菌株兼具固氮、溶磷、产生嗜铁素、分泌 IAA 等多种促生特性。Wu 等^[45]分析了 4 个不同派系白杨(*Populus tomentosa* Carr)的根系代谢物、转录数据及根际微生物组数据, 发现健康 *Leuce* 白杨根系富含假单胞菌, 且该菌与苜蓿素和芹菜素生物合成紧密相关, 研究确认 GLABRA3 基因对苜蓿素分泌至关重要, 通过调控 PopGL3 和查尔酮合成酶基因, 促进苜蓿素分泌, 增强假单胞菌在根际的定植, 进而提升白杨在贫氮土壤中的生长、氮素获取及侧根发育。Zhao 等^[46]从大豆 [*Glycine max* (L.) Merr.]根瘤中成功筛选出 6 株内生菌, 这些内生菌对植物病原菌展现出拮抗活性, 其中 5 株内生菌具备固氮酶活性, 并且通过 PCR 技术从其基因组 DNA 中扩增出了 *nifH* 基因, 研究表明根瘤内生菌不仅能够促进植物生长, 还具有抑制病原真菌的特性。

在溶磷作用方面, 土壤中的磷大多以难溶性无机磷酸盐形式存在。内生菌可通过分泌低分子量有机酸降低土壤溶液 pH 值, 或分泌胞外磷酸酶来溶解这些难溶性磷酸盐, 从而提高磷的有效性。Xue 等^[47]研究表明, 兴安落叶松 [*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen]根内的类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)具有显著的磷酸盐增溶特性, 能够有效提升土壤中磷的有效性。Mahdi 等^[48]从藜麦(*Chenopodium quinoa* Willd.)植物根部中分离出的黏质沙雷氏菌(*Serratia marcescens*)具有溶磷能力, 可溶解磷酸钙等复合磷酸盐, 还能从氧化锌、磷酸锌等中释放锌, 通过产生有机

酸等方式溶磷, 该菌可促进藜麦种子在盐胁迫下的萌发和幼苗生长。Liu 等^[49]分析了 50 种不同基因型油菜(*Brassica napus* L.)在磷限制条件下, 黄杆菌(C2)通过调节脂肪酸和脂质代谢(如促进亚油酸代谢影响根部木质素合成)增强磷吸收, 从而减轻油菜磷不足的症状。Zhao 等^[50]研究发现, 从药用植物苦豆子(*Sophora alopecuroides* L.)根瘤中共分离出 48 株内生菌, 经过筛选, 确定其中 4 株对磷酸钙具有溶磷作用, 其中巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*) 124 和多黏类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*) 122 表现出较好的溶磷效果, 接种试验进一步证实, 这 2 株菌能显著促进小麦幼苗的生长, 具体表现为小麦幼苗的干重和鲜重均有明显增加。

在解钾作用方面, 土壤中的钾主要以矿物钾的不溶形式存在。一些植物体内和土壤中的根际促生菌可以有效促进不溶钾转化为易溶形式, 从而促进植物对土壤中钾的吸收。耿丽平等^[51]研究发现, 胶质芽孢杆菌(*Bacillus mucilaginosus* Krassilnikov)和巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)能够促进蔬菜作物如番茄(*Solanum lycopersicum* L.)、甜瓜(*Cucumis melo* L.)和西瓜 [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai]对钾元素的吸收, 不仅提高了产量和品质, 还在一定程度上缓解了盐渍化的压力。Mehra 等^[52]通过盆栽试验评估溶磷菌巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium* de Bary)和解钾菌金黄弗拉特氏菌(*Fratureuria aurantia*)对洋甘菊(*Matricaria chamomilla* L.)生长性能的农艺影响, 发现 75% 推荐施肥量与溶磷菌和解钾菌的组合显著提高了洋甘菊的生长性能, 提高了植株高度、茎直径、花数、花叶比和花干重, 同时, 溶磷菌和解钾菌单独或组合施用, 均显著影响了洋甘菊的生长和产量, 微生物动态增强了养分的溶解和有效性。张萌等^[53]将 9 种不同类型植物促生

根际菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)菌株接种于白花前胡(*Peucedanum praeruptorum*)根际土壤, 共生培养后发现接种 PGPR 可以提高白花前胡根际土壤全钾以及各形态钾素含量, 其中以 S1 [接种苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)]组效果最为显著。

在产铁载体作用方面, 土壤中的铁主要以不溶性 Fe^{3+} 形式存在。内生菌能产生具有很强特异螯合 Fe^{3+} 能力的铁载体, 将其转化成植物能够利用的形式。Freitas 等^[54]研究发现枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*) GB03 能促进木薯(*Manihot esculenta* Crantz)积累铁元素, 或通过植物根际酸化将 Fe^{3+} 还原为 Fe^{2+} , 帮助拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.]吸收铁元素。张琳等^[55]从药用植物三七 [*Panax notoginseng* (Burk.) F. H. Chen] 中分离的 2 株内生菌(PN8、PN15)具有产生铁载体和多种水解酶的特性。Zhao 等^[46]研究揭示, 从大豆根瘤中共分离得到 276 株内生菌, 其中有 6 株菌对病原菌的抑制活性超过了 76%, 并且这些菌株都具备产生铁载体的能力, 这些高效的抑菌菌株分属于 5 个不同的属, 分别是 *Enterobacter*、不动杆菌属(*Acinetobacter*)、*Pseudomonas*、苍白杆菌属(*Ochrobactrum*)和 *Bacillus*, 结果表明, 菌株产生铁载体的能力与它们抑制大豆疫霉病(*Phytophthora sojae*)的活性之间存在显著的正相关关系, 同时促进大豆幼苗的生长。

综上所述, 植物内生菌通过合成植物激素、增强对大量及微量元素吸收能力等多种机制促进植物生长, 展现出在农业可持续发展和植物病害生物防治等方面的巨大潜力。未来研究可进一步探讨内生菌的促生机制, 筛选和鉴定更多高效促生菌株, 以适应不同生态区域和土壤类型的应用需求, 为农业生产提供更多绿色、高效的微生物资源。同时, 结合现代生物技术

和基因编辑手段, 深入解析内生菌与植物互作的分子机制, 为开发新型微生物肥料和生物农药提供理论支撑。

2.2 抗非生物胁迫

内生菌通过激活宿主的应激反应系统和合成抗胁迫生化物质, 有效提升植物对干旱、盐胁迫、温度胁迫及重金属胁迫等非生物胁迫的抗性。

抗干旱胁迫方面, 内生菌通过调节植物的生理生化活动及代谢物活性, 增强植物的耐旱能力。干旱胁迫显著影响植物生长参数与应激反应基因, 导致植株矮化、乙烯产量上升、脂质过氧化、光合器官受损、光合作用受抑、细胞死亡, 还因自由基积累而改变叶绿素含量、膜功能与蛋白质构象^[56]。Ansari 等^[57]筛选出产氮假单胞菌(*Pseudomonas azotoformans*) FAP5, 该菌能在干旱条件下改善小麦的生长特性与光合色素效率, 缓解生长抑制。Abid 等^[58]研究表明, 接种特定内生细菌的小麦(*Triticum aestivum* L.)在干旱条件下, 叶片相对含水量比未接种组高约 15%, 气孔导度降低幅度较小, 脯氨酸等渗透调节物质积累量增加约 30%。姚晴晴^[59]发现, 从水稻(*Oryza sativa* L.)叶片分离的内生放线菌白色链霉菌(*Streptomyces albus*) OsiLf-2 可缓解干旱对水稻生长的影响, 提升光合作用效率、产量以及抗氧化和渗透调节物质含量。然而, 特殊生态环境下植物内生菌资源的挖掘仍显不足, 基因表达调控层面的互作机制也有待进一步阐明。Sodhi 等^[60]发现, *Nigrospora oryzae* #2OSTUR9a 作为一种植物生长促进内生真菌, 能够缓解水稻(*Oryza sativa* L.)的干旱胁迫, 在干旱胁迫下, 处理过的植物相对水分、叶绿素、酚类和渗透调节物质含量分别增加了 50.31%、39.47%、32.95% 和 50.42%。

抗盐胁迫方面, 高盐浓度抑制植物光合作

用, 导致活性氧积累。高浓度盐离子干扰植物叶绿体与线粒体的电子传递, 抑制光合作用并导致活性氧积累, 进而影响种子萌发、结瘤、农业生产力、水分和养分吸收、作物产量、生态及物理化学平衡以及固氮过程^[61]。植物在盐胁迫下依赖渗透耐受性、组织耐受性和叶片排钠机制生存。Szymańska 等^[62]发现, 施氏假单胞菌(*Pseudomonas stutzeri*) ISE12 能够激活宿主抗氧化防御系统, 降低甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)根、茎、叶中脯氨酸和谷胱甘肽含量以及脂质过氧化水平, 触发细胞壁重排, 从而减轻盐胁迫损伤。张静等^[63]从玉米(*Zea mays* L.)根系分离出 25 株内生真菌, 其中土栖棘壳孢(*Setophoma terrestris*) DYM7 和嘴突凸脐蠕孢(*Exserohilum rostratum*) DYM11 在 0.15 mol/L NaCl 胁迫下可促进玉米种子萌发, 提高株高、根长及抗氧化酶活性, 降低丙二醛含量, 提升玉米耐盐能力。Sodhi 等^[60]发现, *Nigrospora oryzae* #2OSTUR9a 作为一种植物生长促进内生真菌, 能够缓解水稻(*Oryza sativa* L.)的盐胁迫, 在盐胁迫下, 处理过的植物相对水分、叶绿素、酚类和渗透调节物质含量分别增加了 48.39%、30.94%、25.32% 和 43.67%。赵龙飞等^[64]筛选出大豆[*Glycine max* (L.) Merr.]根瘤内的枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*) 127 和解蛋白芽孢杆菌(*B. proteolyticus*) 133, 在盐胁迫下接种这 2 种菌株能提高大豆幼苗的耐盐性, 修复受损幼苗。

抗温度胁迫方面, 温度胁迫分为低温和高温。在低温条件下, 内生微生物能增强植物的生长能力, 提高生物量、相对含水量、糖和脯氨酸浓度及最大光化学量子效率^[65]。高温对植物内生真菌的影响更为显著。Hubbard 等^[66]发现, 硬粒小麦[*Triticum turgidum* Linn. var. *durum* (Desf.) Yan.ex P.C.Kuo]中的 6 种内生真菌可促进干旱和高温下小麦的生长, 尤其在高温条件下,

能提升最大光化学量子效率(F_v/F_m)、株高、平均种子质量(average seed weight, ASW)和总种子质量(total seed weight, TSW)。Waqas 等^[67]研究表明, 在高温胁迫下, 内生菌 *Paecilomyces formosus* LWL1 能提升梗稻(*Oryza sativa* subsp. *japonica* Kato.)的株高、鲜重、干重和叶绿素含量, 降低内源性胁迫信号化合物水平, 增加总蛋白量, 增强其高温耐受性。郭孟配等^[68]比较了携带香菇菌核病毒 HKB (*Lentinula edodes mycovirus* HKB, LeV-HKB)的香菇菌株及其脱毒菌株在 25 °C 和 37 °C (高温胁迫)下对深绿木霉(*Trichoderma atroviride*)的抗性, 发现 LeV-HKB 在高温下对不同香菇菌株的抗性影响存在差异。赵友学等^[69]发现, 内生细菌 *Pantoea alhagi* NX-11 及其胞外多糖可缓解低温对水稻(*Oryza sativa* L.)苗茎长、根长、鲜质量、干质量和相对含水量的抑制, 通过诱导抗氧化酶活性提高、增强脂肪酸去饱和酶活性、影响激素合成等机制增强水稻苗的低温耐受性。目前的研究多集中于常见农作物, 而珍稀、野生及特殊生态环境下植物内生菌在温度胁迫中的作用研究较少。

抗重金属胁迫方面, 内生菌可通过降解或螯合等途径增强宿主植物对重金属胁迫的耐受性, 帮助其在污染土壤中生存。Mesa-Marín 等^[70]研究表明, PGPR 可减少海米草(*Spartina maritima*)根系呼吸和氧化应激, 促进根系生长, 缓解重金属胁迫, 提升抗氧化活性。展韵雅^[71]发现, 内生菌 *Bacillus subtilis* LSE02 在 Cd^{2+} 和 Cu^{2+} 胁迫下, 能促进黄豆芽、黑豆芽、油麦菜(*Lactuca sativa* var. *asparagina* L. H. Bailey ex Holub)的生长, 降低其可食用部分重金属含量, 或通过螯合减少重金属向地上部分的转移。刘佳丽等^[72]对刺儿菜(*Cirsium arvense* var. *integrifolium* Wimm. & Grab.)内生菌的研究发现, 在 Cd 胁迫下重塑其群落结构后, 某些促生长细

菌成为优势类群, 提升了刺儿菜的生物量与 Cd 积累量。目前, 不同重金属污染环境下高效内生菌的筛选策略尚不完善, 除螯合外, 其他抗重金属机制的研究也较为有限。

综上所述, 植物内生菌通过激活宿主的应激反应系统、合成抗胁迫生化物质等多种途径, 有效提升了植物对干旱、盐胁迫、温度胁迫及重金属胁迫等非生物胁迫的抗性。内生菌在调节植物生理生化活动、增强光合作用、促进渗透调节物质积累、激活抗氧化防御系统等方面发挥着重要作用, 从而缓解了非生物胁迫对植物生长和产量的不利影响。尽管目前已在常见农作物中开展了大量研究, 并筛选出了一批具有高效抗胁迫能力的内生菌菌株, 但对珍稀、野生及特殊生态环境下植物内生菌资源的挖掘仍显不足, 且内生菌与植物在基因表达调控层面的互作机制也有待进一步阐明。未来研究应继续深入探索内生菌的抗胁迫机制, 完善高效内生菌的筛选策略, 以适应不同生态区域和土壤类型的应用需求, 为农业生产提供更多绿色、高效的微生物资源。

2.3 抗生物胁迫

内生菌在增强宿主植物抗生物胁迫方面扮演着至关重要的角色, 通过一系列复杂而多样的机制, 有效抵御病原菌侵染、害虫侵害以及杂草竞争等生物胁迫, 保障植物的健康生长与正常发育。

内生菌能够诱导植物产生系统抗性, 包括系统获得性抗性(systemic acquired resistance, SAR)和诱导系统抗性(induced systemic resistance, ISR)。这些抗性反应依赖于水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)等激素信号传导途径, 当植物局部受到病原体侵染时, 内生菌通过分泌信号分子或激发植物自身防御基因表达, 使整个植株进入“警戒”状

态, 提高对后续病原体攻击的防御能力。Cao 等^[73]研究表明, 拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.] 局部感染后, 转录因子 CHE 的半胱氨酸残基发生巯基化修饰, 显著增强其与 SA 合成基因 ICS1 启动子的结合能力, 进而促进 SA 生物合成, NADPH 氧化酶产生的过氧化氢(H_2O_2)以浓度依赖方式介导 CHE 的巯基化(CHE-SOH), 形成 H_2O_2 -CHE-SOH 信号模块, 该模块与 SA、N-羟基哌啶酸(N-hydroxyproline, NHP)构成正反馈环路, 最终建立 SAR, 研究阐明 H_2O_2 通过巯基化调控 CHE 活性, 进而诱导系统性 SA 合成的分子机制。许明双^[74]研究发现, 促生内生菌浸种处理番茄(*Solanum lycopersicum* L.)种子可显著提升幼苗对灰霉病的防御能力, 其机制涉及不同信号通路的差异化激活: 枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*) HYT-12-1、HYT-151-1 和 LZZ-133 主要通过激活 JA 通路诱导 ISR; 而 *Curtobacterium luteum* NA-397-SYM-1 和 *Enterobacter* sp. LB-Z-FJ-1 则同时激活 SA 和 JA 通路, 形成双信号调控网络, 该研究揭示了内生菌诱导植物 ISR 的多样性机制。

在抗病原真菌方面, 内生菌通过与病原菌竞争营养物质(如碳水化合物、氮和氧)和生态位, 优先占据感染位点, 抑制病原菌在寄主植物内的生长。曹艳等^[75]研究发现, 从黄棕色链霉菌(*Streptomyces flavofuscus*) G1 的发酵液中提取的物质对苹果黑腐皮壳菌(*Valsa mali*)、油菜菌核病菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)、小麦赤霉病菌(*Fusarium graminearum*)等多种病原菌都有不同程度的抑制作用。Kim 等^[76]研究了链霉菌属(*Streptomyces*)中的稻瘟毒素链霉菌(*Streptomyces blastomyceticus*) 12-6, 发现其对植物病原真菌的抗真菌活性, 对多种植物病原真菌具有显著的抑制作用, 为生物防治植物病害提供了新的可能。赵龙飞等^[41]研究表明, 从药用植物地黄

(*Rehmannia glutinosa*)块茎中成功分离出 2 株内生菌(DH9 和 DH92), 这 2 株内生菌对棉花枯萎病的致病菌尖孢镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)展现出较强的拮抗作用, 抑菌率均超过 31.00%, 其中 DH92 的抑菌效果最为显著, 达到 32.20%, 在盆栽接种试验中, 通过接种这些内生菌处理过的棉花植株, 整体发病率和病情指数均有所降低, 植株的发病率控制在 32% 以下, 而防治效果高达 75% 以上, 这一研究成果为利用内生菌防治棉花枯萎病提供了新的思路和方法。

内生菌在抵御害虫方面也发挥着重要作用。其定殖能力不仅减少初始根系损伤, 还能影响宿主对病原体攻击的反应, 加速植物发育, 产生丰富的根系分泌物(如糖类、有机酸、氨基酸、酚类化合物等), 促进土壤中微生物的生长, 为线虫等害虫的生物管理提供空间。内生菌产生的水解酶等活性物质可以抑制害虫生长, 减少其对植物的危害。Liu 等^[77]发现, 耐受盐芽孢杆菌(*Bacillus halotolerans*)、科赫氏芽孢杆菌(*B. kochii*)、大洋沉积物芽孢杆菌(*B. oceanisediminis*)、短小芽孢杆菌(*B. pumilus*)、东洋芽孢杆菌(*B. toyonensis*)、蜡样芽孢杆菌(*B. cereus*)、铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)和假蕈状芽孢杆菌(*B. pseudomycoides*)能够有效地抑制土壤中的根结线虫。Mantzoukas 等^[78]研究了球孢白僵菌[*Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill.]的 2 个商业菌株 GHA 和 PPRI 5339 以及一个从希腊阿哈伊亚分离的野生菌株(AP0101)对甜瓜(*Cucumis melo* L.)和草莓 [*Fragaria × ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier]植株的内生效应, 发现所有实验真菌菌株都成功地在 2 种植物中定殖, 与未处理的对照相比, 处理过的植物上蚜虫和蓟马的种群数量显著减少, 且用球孢白僵菌菌株 AP0101 和 PPRI 5339 处理的植物, 花和果实的数量显著增加。

在提高植物的杂草竞争性方面, 内生菌能够产生具有除草和除虫功能的物质, 如生物碱、几丁质酶、脂肽类抗生素、萜类化合物等, 这些物质增加了宿主在种间竞争中的竞争力。研究表明, 内生菌促进的草品种竞争优势可以阻止杂草入侵, 与特定内生真菌共生的植物能缓解根寄生杂草的抑制作用, 提高植物的生物量和根系形态指数。Saikkonen 等^[79]通过在 3 个实验中操纵草地羊茅(*Festuca ovina* L.)的内生菌定殖来测试内生菌在杂草控制中的可行性, 发现内生菌促进草品种的竞争优势可以阻止杂草入侵。李媛等^[80]研究发现, 甘肃马先蒿(*Pedicularis resupinata* L.)作为根寄生杂草, 通过吸器掠夺紫花针茅(*Stipa purpurea* Griseb.)的营养, 抑制其生长, 与 *Epichloë* 内生真菌共生的紫花针茅能缓解这种抑制作用, 试验表明, 随着甘肃马先蒿寄生密度增加, 紫花针茅的生物量和根系形态指数降低, 但带菌(E⁺)植株的表现优于不带菌(E⁻)植株, 结构方程模型分析显示, 甘肃马先蒿寄生抑制紫花针茅根系生长, 而内生真菌通过改变根系形态特征作出积极响应, 增加紫花针茅生物量。

尽管内生菌在抗生物胁迫方面已取得显著成果, 但研究范围仍多集中在常见农作物和部分害虫种类, 对于一些特种经济作物以及新兴害虫的防控研究较少。同时, 内生菌与植物、害虫及杂草之间复杂的相互作用网络尚未完全明晰, 尤其是在分子层面的调控机制研究仍较为薄弱。未来研究需进一步拓展研究范围, 深入探索内生菌与宿主植物的互作机制, 为农业生产提供更多绿色、高效的微生物资源。

2.4 内生菌次级代谢产物的生物学活性

植物内生菌次级代谢产物种类丰富, 涵盖生物碱、萜类、香豆素、苯丙素、醌类、多肽及环肽、黄酮及甾体等化合物, 不仅促进宿主

植物的生长和发育, 还显著提升其抗非生物胁迫(干旱、盐分、极端温度、重金属污染)及生物胁迫(病原菌、害虫、杂草竞争)的能力^[81]。近年来, 这些代谢产物的多种生物活性备受关注, 尤其在抗肿瘤、抗菌、抗病毒、抗虫、抗氧化及免疫调节方面展现出显著潜力。靳锦等^[82]研究发现, 萜类及生物碱类物质在内生菌活性物质中占大部分, 主要表现出抗菌和抗肿瘤活性; 醌类和酮类(包括放线菌酮、苯并吡喃酮、 α -吡喃酮、黄酮、花醌、蒽醌等)则表现出抗菌、杀虫活性; 内酯类和脂肪酸酯类物质显示出酶抑制活性。

在抗肿瘤活性方面, 紫杉醇作为萜类化合物, 是临床肿瘤治疗的良药, 内生真菌 *Taxomyces andreanae* 能合成紫杉醇^[83]。此外, 陆秀响^[84]从黄皮[*Clausena lansium* (Lour.) Skeels] 叶子内生真菌 *Colletotrichum gloeosporioides* HPY-2-1 和美丽薄子木 (*Leptospermum brachyandrum* Druce) 叶子内生真菌 *Diaporthe foeniculina* SCBG-15 中分离出的化合物 B11、B33 和 B34, 均展现出显著的抗肿瘤活性, 其中 B11 还具有抗耐甲氧西林金黄色葡萄球菌 (methicillin resistant *Staphylococcus aureus*, MRSA) 活性。林培彬^[85]从中药蜚蠊 (*Blattidae*) 肠道中分离得到 4 株褪色沙雷氏菌 (*Serratia marcescens*), 其中菌株 WA12-1-18 能稳定产生红色色素的灵菌红素 (prodigiosin) 具有抗肿瘤活性, 为其临床应用奠定了理论基础。Huang 等^[86]从温郁金 (*Curcuma wenyujin*) 中分离出的内生菌暹罗芽孢杆菌 (*Bacillus siamensis*) WYJ-E14 菌株的代谢产物通过多种途径抑制肿瘤生长; 代谢组学分析显示, 该菌株的 8 种代谢产物具有抗肿瘤细胞生长活性。然而, 抗肿瘤活性内生真菌种类相对较少, 且多处于实验室阶段, 需加大研究力度, 运用多学科技术深入探究其

合成机制。

抗菌活性物质结构多样, 包括萜类、生物碱、芳香族化合物及肽类等, 对多种致病菌具有抑菌和杀菌作用, 为开发新型抗菌药物和生物农药提供了新途径。陈淑娟等^[87]从红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis*)树皮中分离到的能生产紫杉醇或紫杉烷类化合物的内生真菌, 其代谢产物对白色念珠菌(*Candida albicans*)、大肠杆菌(*Escherichia coli*)、金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)、枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)、铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)等 5 种致病菌均有抑制作用。Makuwa 等^[88]从药用植物 *Dicoma anomala* 的根和叶组织中分离出的内生细菌, 分别属于芽孢杆菌属(*Bacillus*)、葡萄球菌属(*Staphylococcus*)、寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)和泛菌属(*Pantoea*), 其中 7 种内生细菌粗提物对大肠杆菌(*Escherichia coli*)、蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)、金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)、铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)和产酸克雷伯氏菌(*Klebsiella oxytoca*)等 5 种病原菌显示出抗菌活性, 抑制浓度范围为 0.312–0.625 mg/mL。尽管已知一些抗菌物质类型, 但其作用机制和协同效应仍需深入研究, 以推动新型抗菌药物和生物农药的开发。

在抗病毒活性方面, 曾洁醇等^[89]从大蓟(*Cirsium japonicum*)内生真菌 *Coniothyrium* sp. DJ-1 中分离出抑制新型冠状病毒主蛋白酶(SARS-CoV-2 Mpro)活性的化学成分, 能有效抑制新型冠状病毒主蛋白酶活性。Basumatary 等^[90]在番茄(*Solanum lycopersicum* L.)植株中分离出特定内生菌, 其对番茄黄化曲叶病毒(tomato yellow leaf curl virus, TYLCV)有显著抑制效果。这些发现表明内生菌可能是探索新型抗病毒疗法的关键。然而, 对多种植物病毒病

的内生菌防控研究仍不足, 需加强抗病毒机制探究, 深入鉴定与分离抗病毒活性物质。

在抗虫活性研究中, Chen 等^[91]发现海洋藻类内生真菌 *Acremonium vitellinum* 的氯霉素衍生物对棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)具有高杀虫活性。吴秀玲等^[92]从红树秋茄(*Kandelia obovata* Sheue & al.)内生真菌 *Fusarium solani* QJS4-1-2 发酵产物中分离得到化合物, 其对棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)幼虫生长有抑制活性。Song 等^[93]发现植物内生菌(YC 和 BB)接种小麦(*Triticum aestivum* L.)后, 显著提高了小麦植株中茉莉酸、丁布、总黄酮和单宁等物质的含量, 这些抗虫物质与蚜虫的取食行为、存活率和繁殖等呈显著负相关, 从而影响了禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*)的取食效率和种群适合度。此类天然杀虫剂不仅减少了化学农药的使用量, 而且有助于保护环境和维持生态平衡。尽管取得显著进展, 但对一些特种经济作物和新害虫的抗虫内生菌研究较少, 需深入探究内生菌与宿主植物及害虫的相互作用机制。

在抗氧化活性方面, 胡世一等^[94]分离培养的青钱柳[*Cyclocarya paliurus* (Batalin) Iljinsk.]内生真菌的发酵粗提取物, 对 DPPH、 $\cdot\text{OH}^-$ 、 O_2^- 、 NO_2^- 等自由基具有清除能力, 对 Fe^{2+} 具有螯合能力。Tao 等^[95]从巴利阿里环藻内生菌提取的胞外多糖也展现出抗氧化活性。然而, 对许多具有特殊生态环境或地域特色植物的内生菌抗氧化活性研究不足, 需加强调查与筛选, 挖掘更多抗氧化活性资源。

在免疫调节活性方面, 陈蕾蕾等^[96]从中国红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis*)中分离得到 8 种内生真菌, 其中菌株 ZGG-5 被鉴定为卵形孢球托霉(*Phycomycetes* sp.), 具有 PI3K 抑制活性, 与免疫调节等生理过程密切相关。Harper 等^[97]从雷公藤(*Tripterygium wilfordii* Hook. f.)中

分离得到的内生真菌 *Fusarium subglutinans*, 其发酵产物中的二萜吡酮类化合物具有显著免疫抑制活性。然而, 对不同生态环境和植物种类内生菌的免疫调节活性探索不足, 需加大研究力度, 全面筛选具有免疫调节活性的内生菌资源。

综上所述, 植物内生菌次级代谢产物种类繁多, 包括生物碱、萜类、香豆素等多种化合物, 这些代谢产物不仅促进宿主植物的生长和发育, 还显著增强其抗非生物及生物胁迫的能力。近年来, 这些代谢产物在抗肿瘤、抗菌、抗病毒、抗虫、抗氧化及免疫调节等方面展现出显著的生物活性, 为新型药物和生物农药的开发提供了重要资源。然而, 目前对于抗肿瘤、抗病毒及具有特殊生态环境或地域特色植物的内生菌研究相对较少, 且多处于实验室阶段; 同时, 对抗菌物质的作用机制和协同效应、抗虫内生菌与宿主植物及害虫的相互作用机制, 以及不同生态环境和植物种类内生菌的免疫调节活性等方面的探索仍不够深入。未来研究应加大力度, 运用多学科技术深入探究内生菌次级代谢产物的合成机制和作用机理, 全面筛选具有生物活性的内生菌资源, 以适应不同应用领域的需求, 为医药、农业和环境保护等领域提供更多绿色、高效的微生物资源, 并推动新型药物和生物农药的开发与应用。

3 内生菌的应用研究

近年来, 随着对内生菌研究的不断深入, 研究者发现内生菌不仅在促进宿主植物生长发育方面具有重要作用, 其代谢产物还展现出广泛的生物活性, 如抗病毒、抗菌、免疫调节等特性^[98], 在农业、工业和医药等多个领域展现出巨大的应用潜力。

3.1 内生菌在农业领域的应用

内生菌在农业领域具有广泛的应用潜力。它们作为生物防治剂, 凭借携带外源基因、产生抗生素及诱导植物抗性等特性, 能够有效促进植物生长, 增强抗逆性, 减少病害和化学农药的使用。同时, 内生菌还作为植物生长促进剂和土壤修复与结构优化工具, 对保护土壤环境、维持生态系统平衡及推动农业可持续发展发挥重要作用。

内生菌通过产生抗生素类物质、竞争营养物质及诱导植物产生系统抗性 etc 机制, 有效抑制病原菌生长, 成为生物防治的宝贵资源。石晶盈等^[99]研究表明, 内生菌通过产生抗生素类物质来抑制病原菌的生长繁殖, 从而保护宿主植物免受病害侵袭。肖贺^[100]从小麦中分离到了对小麦病菌具有拮抗作用的内生细菌, 这对小麦病害的防治研究具有重要意义。朱海霞等^[101]研究发现, 内生菌 HL-1 可湿性粉剂作为生防菌剂, 有效控制了繁缕(*Stellaria media* L.)、灰藜(*Chenopodium album* L.)、藜(*C. glaucum* L.)和密花香薷(*Elsholtzia densa* Benth.)等杂草的生长, 其中对繁缕(*Stellaria media* L.)的致病效果优于其他 3 种杂草。同时, 植物内生菌能够分泌植物激素、提高养分利用率及促进铁离子转化等, 直接或间接地促进植物生长, 提升农作物产量和品质。植物内生菌不仅可直接提供植物所需养分如氮素, 还能通过分泌植物激素(如 IAA、CTK)来刺激根系发育、增加养分吸收效率以及改善光合作用效率^[102]。蔺红苹等^[103]从红树植物桐花树[*Aegiceras corniculatum* (L.) Blanco]根部分离得到的 3 株内生菌株展示了良好的固氮性能。这些特性使得内生菌成为提高农作物产量和品质的有效工具之一。内生菌还能够通过提高磷钾元素利用率、固氮作用、促进铁离子转化等方式直接或间接地促进植物生长^[19]。在土

壤修复方面, 内生菌不仅帮助超积累植物富集重金属, 还通过分泌有机酸、铁载体等物质, 调节土壤结构, 改善土壤微环境。石晶盈等^[99]研究发现, 特定内生菌可通过调控内稳态机制, 增强超积累植物龙葵(*Solanum nigrum* L.)对镉的富集能力。此外, 内生菌分泌的有机酸能络合溶解土壤中的重金属, 同时促进铁载体与超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)分泌, 提升植物金属吸收效率, 并作为碳源调节土壤结构^[104]。舒健虹等^[105]证实, 接种促生菌株可优化间作大豆[*Glycine max* (L.) Merr.]群体分布, 显著提高土壤 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、蛋白酶及脲酶活性, 降低硝酸还原酶活性与 $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量, 在低氮磷条件下通过改善土壤微环境提升系统干物质产量。此外, 内生菌作为生物肥料成分, 可减少化学肥料使用, 降低环境污染, 提高生态效益。某些内生菌通过生物降解作用提高土壤肥力, 促进作物生长, 并增强植物的抗病能力^[106]。

尽管内生菌在农业生产及环境保护中发挥着重要作用, 但仍面临一些挑战。例如, 宿主专一性限制了其在不同植物间的推广; 农民对其接受度有限, 且防治效果不如传统农药立竿见影; 生产成本较高, 影响了市场竞争力。因此, 未来研究应深入探讨内生菌在植株体内的定殖传导方式、与寄主植物的互作机制及作用范围, 优化生产工艺和流程, 降低生产成本, 并加强对农民的培训和技术指导, 以推动内生菌在实际中的应用和推广。同时, 关注内生菌领域的最新研究发现, 将有助于进一步拓展其应用前景。

3.2 内生菌在工业领域的应用

内生菌因其独特的生物学特性和代谢产物, 在工业领域的应用日益受到关注。近年来, 随着研究的不断深入和技术的持续进步, 内生菌在酶制剂生产、天然色素及香料开发, 以及生

物农药与生物肥料制备等方面展现出广阔的应用前景。

在酶制剂生产方面, 内生菌因其环境适应性强、易于培养与分离的特点^[107-108], 成为生产淀粉酶、纤维素酶、蛋白酶等多种类型酶的重要来源。毛壳属(*Chaetomium*)和木霉属(*Trichoderma*)的众多内生真菌种类是生产纤维素酶的上佳菌种选择, 其中, 里氏木霉(*Trichoderma reesei*)作为木霉属内生菌的代表, 能够高效分泌纤维素酶, 在造纸、纺织及生物乙醇生产等多个领域得到广泛应用^[109]。在生物乙醇的生产过程中, 里氏木霉(*T. reesei*)所产生的纤维素酶能够对木质纤维素类生物质中的纤维素进行有效降解, 将其转化为可发酵糖, 经发酵环节将可发酵糖转化为生物乙醇, 从而达到生物物质的高效利用, 为生物乙醇的生产提供了有力的技术支持和物质基础^[110]。此外, 橡胶树(*Hevea brasiliensis*)内生沙雷氏菌(*Serratia bizio*)是生产脂肪酶的关键内生菌来源之一, 通过对该菌进行研究, 成功克隆得到了脂肪酶基因 *SmLipase1*, 由该基因编码的脂肪酶在生物柴油领域展现出了一定的开发潜力和价值, 它能够有效催化油脂与甲醇发生反应, 进而生产出脂肪酸甲酯; 此外, 该脂肪酶在洗涤剂、食品、纸浆等工业领域也存在潜在的应用前景, 如在洗涤剂中可助力去除衣物上的油脂污渍^[111]。

在天然色素及香料开发方面, 内生菌产生的活性物质不仅具有抗菌、降血糖、抗氧化等功能, 部分内生菌还能产生具有特殊香气或风味的化合物^[112-113]。这些化合物在功能性食品开发、香水及护肤品配方设计中展现出巨大潜力。细菌黑色素作为一种由细菌产生的天然色素, 具有安全性高、色泽自然鲜艳等优点, 在化妆品中的应用潜力巨大^[114]。苹果内生菌 *Torulaspora delbrueckii* 对苹果醋中挥发性风味物

质的合成产生影响, 生成了具有典型苹果香气的乙酸苯乙酯, 以及带有花香和水果香气的苯乙醇、苯甲醛和苯甲醇等, 充分说明内生菌可以产生独特香气或风味的化合物用于食品调味^[115]。El-Sayed 等^[116]从牛至(*Origanum vulgare* L.)叶中分离出的内生真菌 *Monascus ruber* SRZ112 可以产生多种色素, 这些色素具有良好的抗氧化和抗癌活性, 可以作为天然色素应用于食品和医药行业。

在生物农药与生物肥料制备方面, 内生菌通过分泌抗生素、几丁质酶、葡聚糖酶等具有抗菌作用的物质, 对病原菌的生长和繁殖产生显著抑制效果。例如, 枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)能产生多种抗生素和抗菌肽, 对炭疽杆菌(*Bacillus anthracis*)、尖孢镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)等多种植物病原菌的抑制作用明显, 在植物病害防治中占据重要地位^[117]。绿色木霉(*Trichoderma viride*)能在植物根系周围快速定殖, 与镰孢菌(*Fusarium*)等病原菌竞争, 有效降低病原菌对植物根系的侵染和病害的发生^[118]。同时, 部分内生菌还具有分解土壤中难溶性磷化合物的能力, 提高土壤中磷的有效性, 促进植物生长。巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)能够产生有机酸和磷酸酶等物质, 分解土壤中的难溶性磷化合物, 进而提高土壤中磷的有效性, 促进植物对磷的吸收和利用, 为植物生长提供充足的磷营养^[119]。此外, 一些内生菌还能与植物根系形成共生关系, 促进根系发育和生长, 提高植物对水分和养分的吸收能力。根际促生细菌中的芽孢杆菌(*Bacillus*)、假单胞菌 *Pseudomonas adaceae* 等, 可产生吲哚乙酸等植物激素, 刺激植物根系细胞的分裂和伸长, 增加根系长度和侧根数量, 从而提高植物对水分和养分的吸收能力^[120]。

尽管内生菌在工业各领域的应用研究已取

得一定成果, 但从实验室到大规模产业化的转化过程仍面临诸多挑战。目前, 许多研究成果仅停留在实验室阶段或小规模试验阶段, 缺乏大规模工业化生产的成熟技术和工艺。因此, 未来需加大对内生菌大规模培养、产品分离纯化等关键技术的研究投入, 优化生产工艺, 降低生产成本, 提高产品质量和稳定性, 推动内生菌产品的产业化进程。同时, 也应关注内生菌领域的最新研究发现, 不断拓展其应用范围和领域。

3.3 内生菌在医药领域的应用

内生菌在医药领域的应用展望, 尤其在新型及抗肿瘤药物开发方面, 展现出巨大潜力。红豆杉(*Taxus spp.*)内生真菌产生的紫杉醇(paclitaxel), 作为二萜类抗癌药物的典范, 通过影响细胞周期和有丝分裂过程, 有效抑制癌细胞增殖, 已广泛应用于乳腺癌、卵巢癌等多种癌症治疗^[121-122]。此外, Harper 等^[97]从雷公藤(*Tripterygium wilfordii* Hook.f.)中分离的内生真菌 *Fusarium subglutinans* 发酵产物中的二萜吡酮类化合物 subglutinationol A 和 B, 具有显著免疫抑制活性, 为自身免疫性疾病和器官移植排斥反应的新型药物开发提供了先导化合物。

近年来, 内生菌产生的其他次级代谢产物, 如生物碱、萜类、甾体类等, 也展现出良好的抗肿瘤效果^[123]。例如, 北桑寄生内生真菌中的细胞松弛素类化合物, 以及从植物内生真菌 *Pestalotiopsis palmarum* 中分离的细胞毒性二苯醚衍生物 sinopestalotiollides A-D, 均显示出抗肿瘤活性^[98,124]。这些发现不仅丰富了抗肿瘤药物的来源, 也为新药研发提供了新思路。

尽管内生菌在医药领域的应用前景广阔, 但仍须克服现有技术瓶颈, 加强相关研究工作。通过持续的技术创新和跨学科合作, 将有望发掘更多具有显著药理活性的内生菌次生代谢产

物, 为人类健康事业贡献新的力量。

4 内生菌研究面临的挑战与展望

内生菌因其在促进植物生长、增强抗病能力及提高逆境适应性等多方面的影响, 以及其产生的具有生物活性的次级代谢产物在医药、农业和工业等领域的巨大应用潜力而备受关注。然而, 内生菌研究仍面临一系列挑战。

(1) 在内生菌的种类鉴定与分类标准方面存在诸多问题。传统分类方法难以准确全面地确定内生菌的种类, 不同实验室采用的鉴定方法和标准不一, 导致鉴定结果不一致, 数据难以直接对比和整合。这阻碍了全球范围内对内生菌的合作研究, 亟须建立统一、准确的鉴定与分类标准。

(2) 内生菌的功能机制研究仍显不足。尽管已知内生菌对植物有多方面的积极影响, 但其具体作用机制仍知之甚少。内生菌防治植物病害的机理尚不清晰, 大部分研究仅停留在表征阶段, 对其在植物体内的相互作用机制、生物活性物质的产生与代谢以及这些物质与植物的互作机制等方面仍存在诸多未知^[125]。随着基因工程技术的发展, 为内生菌的应用性能优化提供了可能, 但对其功能机制的深入研究亟待加强。

(3) 内生菌的产业化应用面临诸多障碍。尽管内生菌在农业和医药领域中的巨大应用潜力逐渐显现, 但在将研究成果转化为实际产品并实现产业化应用的过程中仍存在诸多问题, 如规模化生产技术不成熟等^[16]。这些问题限制了内生菌资源的开发利用, 需要加强内生菌多样性的系统性研究, 以开发出新的生物农药、生物肥料等绿色产品, 满足现代农业生产和环境保护的需求。

综上所述, 内生菌研究在种类鉴定与分类、

功能机制及产业化应用等方面均面临挑战。未来的研究应更加注重内生菌对人类健康和农业可持续发展的贡献, 加强跨学科合作, 推动内生菌研究的深入发展, 并积极探索其在实际应用中的最大化潜力。同时, 也应关注内生菌研究领域的最新进展和新发现, 不断拓宽研究视野和思路。

作者贡献声明

张静怡: 负责关于植物内生菌多样性、功能及应用研究进展的文献检索与整理, 以及全文撰写与修改; 赵龙飞: 负责全文指导与修改; 刘梦洁: 负责全文指导与修改。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] NASIRUDDIN N, CHEN GY, YU ZX, ZHAO T. Endophytes of terrestrial plants: a potential source of bioactive secondary metabolites[J]. *Journal of Food and Nutrition Research*, 2020, 8(7): 362-377.
- [2] RUDGERS JA, FISCHER S, CLAY K. Managing plant symbiosis: fungal endophyte genotype alters plant community composition[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2010, 47(2): 468-477.
- [3] TRIVEDI P, LEACH JE, TRINGE SG, SA TM, SINGH BK. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607-621.
- [4] 杨镇, 曹君. 植物内生菌及其次级代谢产物的研究进展[J]. *微生物学杂志*, 2016, 36(4): 1-6.
YANG Z, CAO J. Research progress of endophytic fungi and their secondary metabolites[J]. *Journal of Microbiology*, 2016, 36(4): 1-6 (in Chinese).
- [5] 程龙媛, 张国卉, 孙燕, 赵金龙, 倪春杨, 孙悦, 徐凌川. 药用植物-内生菌-根际微生物互作研究进展[J]. *中草药*, 2024, 55(15): 5264-5273.
CHENG LY, ZHANG GH, SUN Y, ZHAO JL, NI CY, SUN Y, XU LC. Research progress on tripartite interaction of medicinal plants-endophytic fungi-rhizosphere microbes[J]. *Chinese Herbal Medicine*, 2024, 55(15): 5264-5273 (in Chinese).
- [6] 刘威振. 广藿香内生真菌的活性筛选及露湿漆斑菌的次级代谢产物研究[D]. 广州: 广东药学院硕士学位论文

- 文, 2014.
LIU WZ. Activity screening of endophytic fungi from *Pogostemon cablin* and study on secondary metabolites of *Lacrima Hygrophila*[D]. Guangzhou: Master's Thesis of Guangdong Pharmaceutical University, 2014 (in Chinese).
- [7] 左杰. 植物种子内生菌的研究进展[J]. 种子科技, 2024, 42(17): 142-145.
ZUO J. Research progress of endophytic bacteria in plant seeds[J]. Seed Science & Technology, 2024, 42(17): 142-145 (in Chinese).
- [8] 马莹, 曹梦圆, 石孝均, 李振轮, 骆永明. 植物促生菌的功能及在可持续农业中的应用[J]. 土壤学报, 2023, 60(6): 1555-1568.
MA Y, CAO MY, SHI XJ, LI ZL, LUO YM. Functions of plant growth-promoting bacteria and their application in sustainable agriculture[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(6): 1555-1568 (in Chinese).
- [9] 许景钢, 孙涛, 李嵩. 我国微生物肥料的研发及其在农业生产中的应用[J]. 作物杂志, 2016(1): 1-6.
XU JG, SUN T, LI S. Application of microbial fertilizers in agricultural production of China[J]. Crops, 2016(1): 1-6 (in Chinese).
- [10] 肖淑贤, 高俊明. 植物内生菌的研究概况及应用进展[J]. 农业技术与装备, 2011(2): 74-77.
XIAO SX, GAO JM. Research situation and application progress of endophytic bacteria in plants[J]. Agricultural Technology & Equipment, 2011(2): 74-77 (in Chinese).
- [11] 高剑. 内生真菌多样性及其生态分布[D]. 湛江: 广东海洋大学硕士学位论文, 2013.
GAO J. Diversity and ecological distribution of endophytic fungi[D]. Zhanjiang: Master's Thesis of Guangdong Ocean University, 2013 (in Chinese).
- [12] 姚领爱, 胡之璧, 王莉莉, 周吉燕, 黎万奎. 植物内生菌与宿主关系研究进展[J]. 生态环境学报, 2010, 19(7): 1750-1754.
YAO LA, HU ZB, WANG LL, ZHOU JY, LI WK. Research development of the relationship between plant endophyte and host[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2010, 19(7): 1750-1754 (in Chinese).
- [13] 邵明琦, 李姝, 孙月, 王琦, Gontcharov Andrey. 怪柳不同生育期可培养内生真菌群落特征[J]. 菌物研究, 2024, 22(3): 290-300.
SHAO MQ, LI S, SUN Y, WANG Q, GONTCHAROV A. Characteristics of culturable endophytic fungal communities detected at different growing stages of *Tamarix ramosissima*[J]. Fungal Research, 2024, 22(3): 290-300 (in Chinese).
- [14] 林海燕, 刘昌伟, 杨勇, 张志旭, 曾超珍, 伍岗, 刘仲华. 茶树根和叶内生细菌的多样性及来源分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2023, 49(6): 675-683.
LIN HY, LIU CW, YANG Y, ZHANG ZX, ZENG CZ, WU G, LIU ZH. Diversity and source analysis of endophytic bacteria in tea roots and leaves[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2023, 49(6): 675-683 (in Chinese).
- [15] GAO XX, ZHOU H, XU DY, YU CH, CHEN YQ, QU LH. High diversity of endophytic fungi from the pharmaceutical plant, *Heterosmilax Japonica* Kunth revealed by cultivation-independent approach[J]. FEMS Microbiology Letters, 2005, 249(2): 255-266.
- [16] 郭宾会. 植物内生菌的生态学作用与天然产物研究现状及展望[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(20): 13-19.
GUO BH. Current status and prospects of ecological roles and natural products of endophytes in plants[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(20): 13-19 (in Chinese).
- [17] 张艳艳. 内生真菌与锁阳主要活性成分的相关性[D]. 太原: 山西大学硕士学位论文, 2018.
ZHANG YY. Correlation between endophytic fungi and main active components of *Cynomorium songaricum*[D]. Taiyuan: Master's Thesis of Shanxi University, 2018 (in Chinese).
- [18] 高程, 郭良栋. 微生物物种多样性、群落构建与功能性状研究进展[J]. 生物多样性, 2022, 30(10): 164-176.
GAO C, GUO LD. Progress on microbial species diversity, community assembly and functional traits[J]. Biodiversity Science, 2022, 30(10): 164-176 (in Chinese).
- [19] 唐广宣, 何莉薇, 陈泳好, 张佳研, 戴雅琪, 吕辉雄, 刘丽辉. 植物内生菌定殖检测技术及其应用[J]. 生物技术进展, 2023, 13(1): 55-64.
TANG GX, HE LW, CHEN YY, ZHANG JY, DAI YQ, LV HX, LIU LH. Techniques on colonization and detection of plant endophytes and its application[J]. Current Biotechnology, 2023, 13(1): 55-64 (in Chinese).
- [20] 邓墨渊, 王伯初, 杨再昌, 王黎. 分子生物学技术在植物内生菌分类鉴定中的应用[J]. 氨基酸和生物资源, 2006, 28(3): 9-14.
DENG MY, WANG BC, YANG ZC, WANG L. The application of techniques of molecular biology in classification and identification of endophytes[J]. Amino Acids & Biotic Resources, 2006, 28(3): 9-14 (in Chinese).
- [21] 陈招荣, 刘新悦, 赵欣迪, 马洪峥, 梁红春. 植物内生菌群落组成及其功能研究进展[J]. 生命科学, 2023, 35(2): 132-139.
CHEN ZR, LIU XY, ZHAO XD, MA HZ, LIANG HC. Research progress on community composition and function of endophytes in plants[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2023, 35(2): 132-139 (in Chinese).
- [22] 刘文杰, 张俊峰, 何梦凡, 唐佳慧, 姜淑玲, 郭文强. 井冈山地区苔藓来源内生真菌多样性和抗菌活性研究[J]. 中国抗生素杂志, 2024, 49(5): 519-526.
LIU WJ, ZHANG JF, HE MF, TANG JH, JIANG SL, GUO WQ. Diversity and antibacterial activity of endophytic fungi from bryophyte species in Jinggangshan area[J]. Chinese Journal of Antibiotics, 2024, 49(5): 519-526 (in Chinese).
- [23] 易航, 何静, 杨希, 荣姝恬, 王丽. 小黄花茶内生真菌的多样性分析及抑菌活性初筛[J]. 广西植物, 2024, 44(2): 382-395.
YI H, HE J, YANG X, RONG ST, WANG L. Diversity analysis of endophytic fungi and preliminary screening of antibacterial activity in *Camellia luteoflora*[J]. Guihaia, 2024, 44(2): 382-395 (in Chinese).
- [24] AFZAL I, SHINWARI ZK, SIKANDAR S, SHAHZAD S. Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants[J]. Microbiological Research, 2019, 221: 36-49.
- [25] 万红娇, 谢燕飞, 谢斌, 朱金华, 马广强. 16S rDNA-RFLP

- 分析不同产地人参内生菌的多态性[J]. 江西中医药大学学报, 2015, 27(5): 51-54.
- WAN HJ, XIE YF, XIE B, ZHU JH, MA GQ. Analysis the differences of endophyte bacterias in panxiginsengs by 16S rDNA-RFLP method[J]. Journal of Jiangxi University of Traditional Chinese Medicine, 2015, 27(5): 51-54 (in Chinese).
- [26] 张艳秋, 方怀义, 曹宏明, 龚斌, 邓宗剑, 陈美花, 宋静静, 张虹. 盐角草内生真菌分离鉴定及抑制水产腐败细菌菌株的筛选[J]. 广西植物, 2021, 41(6): 883-889.
- ZHANG YQ, FANG HY, CAO HM, GONG B, DENG ZJ, CHEN MH, SONG JJ, ZHANG H. Endophytic fungi isolated from *Salicornia europaea* and their antibacterial activities to aquatic spoilage bacteria[J]. Guihaia, 2021, 41(6): 883-889 (in Chinese).
- [27] 张万筠, 崔玉波, 王毅, 陈兆亮, 李亚琪. 污泥干化芦苇床中芦苇内生菌群多样性研究[J]. 安全与环境学报, 2017, 17(4): 1407-1412.
- ZHANG WJ, CUI YB, WANG Y, CHEN ZL, LI YQ. On the endophytic bacteria diversity of the reed in the sludge drying reed bed[J]. Journal of Safety and Environment, 2017, 17(4): 1407-1412 (in Chinese).
- [28] 马伟, 刘振鹏, 孙丽英, 张开雪, 徐姣, 温东, 赵锐, 刘秀波. 454 测序方法对人参种子内生真菌种类的研究[J]. 中医药信息, 2017, 34(3): 28-32.
- MA W, LIU ZP, SUN LY, ZHANG KX, XU J, WEN D, ZHAO R, LIU XB. Endophytic fungi diversity of ginseng seeds by using 454 GS FLX[J]. Information on Traditional Chinese Medicine, 2017, 34(3): 28-32 (in Chinese).
- [29] MARYANI N, YULIANTI S, RAMADHANI I, KHAISTINI RO, LEKSONO SM. Diversity of *Fusarium* endophytes isolated from wild bananas in pandenglang, Indonesia[J]. Journal of Tropical Biodiversity and Biotechnology, 2023, 8(1): 76897.
- [30] SOLTANI J, HOSSEYNI MOGHADDAM MS. Fungal endophyte diversity and bioactivity in the Mediterranean cypress *Cupressus sempervirens*[J]. Current Microbiology, 2015, 70(4): 580-586.
- [31] LIN HY, LIU CW, PENG Z, TAN B, WANG KB, LIU ZH. Distribution pattern of endophytic bacteria and fungi in tea plants[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 872034.
- [32] POTHIER JF, WISNIEWSKI-DYÉ F, WEISS-GAYET M, MOËNNE-LOCCOZ Y, PRIGENT-COMBARET C. Promoter-trap identification of wheat seed extract-induced genes in the plant-growth-promoting rhizobacterium *Azospirillum brasilense* Sp245[J]. Microbiology, 2007, 153(Pt 10): 3608-3622.
- [33] 董蒙蒙, 袁博, 徐玲霞, 曹小迎, 蒋继宏. 南方红豆杉产 IAA 内生芽孢杆菌的分离、鉴定及产脂肽类化合物研究[J]. 亚热带植物科学, 2020, 49(6): 420-426.
- DONG MM, YUAN B, XU LX, CAO XY, JIANG JH. Isolation and identification of endophytic *Bacillus* sp. producing iaa from *Taxus wallichiana* var. *mairei* and its lipopeptide production[J]. Subtropical Plant Science, 2020, 49(6): 420-426 (in Chinese).
- [34] 李培根, 要雅倩, 宋吉祥, 王天琪, 周波, 王冰, 林榕珊. 马铃薯根际产 IAA 芽孢杆菌的分离鉴定及促生效果研究[J]. 生物技术通报, 2020, 36(9): 109-116.
- LI PG, YAO YQ, SONG JX, WANG TQ, ZHOU B, WANG B, LIN RS. Isolation and identification of IAA-producing *Bacillus* sp. on potato rhizosphere and its growth-promoting effect[J]. Biotechnology Bulletin, 2020, 36(9): 109-116 (in Chinese).
- [35] 陆妍吉, 滕菲, 姜姝, 郑焱湘, 严雪燕, 王芳. 2 种土壤微生物产 IAA 能力和促生功能的测定[J]. 安徽农学通报, 2022, 28(1): 22-23, 39.
- LU YJ, TENG F, JIANG S, ZHENG YX, YAN XY, WANG F. Determination of IAA-producing ability and growth-promoting function of two soil microorganisms[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2022, 28(1): 22-23, 39 (in Chinese).
- [36] 张利英, 刘雪霞, 朱昌华, 甘立军. KT、6-BA 对红颜草莓果实品质的影响[J]. 生物学杂志, 2019, 36(5): 62-66.
- ZHANG LY, LIU XX, ZHU CH, GAN LJ. Effects of KT and 6-BA on the fruit quality in 'Hongyan' strawberry[J]. Journal of Biology, 2019, 36(5): 62-66 (in Chinese).
- [37] CHENG S, JIANG JW, TAN LT, DENG JX, LIANG PY, SU H, SUN ZX, ZHOU Y. Plant growth-promoting ability of mycorrhizal *Fusarium* strain KB-3 enhanced by its IAA producing endohyphal bacterium, *Klebsiella aerogenes*[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 855399.
- [38] AFZAL A, BAHADER S, UL HASSAN T, NAZ I, DIN AU. Rock phosphate solubilization by plant growth-promoting *Bacillus velezensis* and its impact on wheat growth and yield[J]. Geomicrobiology Journal, 2023, 40(2): 131-142.
- [39] 康慎敏, 武瑞赞, 穆文强, 尚庆茂, 李平兰. 优良植物根际促生菌的筛选及其生物学特性[J]. 中国农业大学学报, 2023, 28(1): 137-152.
- KANG SM, WU RY, MU WQ, SHANG QM, LI PL. Isolation and biological characteristics investigation of superior plant growth promoting rhizobacteria[J]. Journal of China Agricultural University, 2023, 28(1): 137-152 (in Chinese).
- [40] 张缙, 吾鲁木汗·那孜尔别克, 龚凤娟, 恩特马克·布拉提白. 具有 ACC 脱氨酶活性的胶股蓝内生细菌的分离鉴定及其抑菌促生作用[J]. 微生物学杂志, 2015, 35(3): 23-30.
- ZHANG T, Nazierbieke Wulumuhan, GONG FJ, Borathybay Entomack. Isolation, characterization, antimicrobial & plant growth promoting activities of ACC deaminase-containing endophytic bacteria from *Gynostemma pentaphyllum* Makino[J]. Journal of Microbiology, 2015, 35(3): 23-30 (in Chinese).
- [41] 赵龙飞, 徐亚军, 邓振山, 赖心河, 周金源, 马素珍, 符可, 周璞, 朱艳芳. 拮抗棉花枯萎病菌的地黄内生细菌筛选、鉴定和促生潜能[J]. 微生物学报, 2021, 61(8): 2338-2357.
- ZHAO LF, XU YJ, DENG ZS, LAI XH, ZHOU JY, MA SZ, FU K, ZHOU P, ZHU YF. Screening, identification and growth-promoting of antagonistic endophytic bacteria associated with *Rehmannia glutinosa* against *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(8): 2338-2357 (in Chinese).
- [42] RASHEEDA SM, MARY SONALI J, SENTHIL KUMAR P, RANGASAMY G, VEENA GAYATHRI K,

- PARTHASARATHY V. *Rhizobium mayense* sp. nov., an efficient plant growth-promoting nitrogen-fixing bacteria isolated from rhizosphere soil[J]. *Environmental Research*, 2023, 220: 115200.
- [43] ANAND R, GRAYSTON S, CHANWAY C. N₂-fixation and seedling growth promotion of lodgepole pine by endophytic *Paenibacillus polymyxa*[J]. *Microbial Ecology*, 2013, 66(2): 369-374.
- [44] 黄小茜, 陈翰, 李发活, 梁任繁, 肖冬, 何龙飞, 王爱勤. 广西葛根内生细菌的分离鉴定及其促生特性[J]. *微生物学通报*, 2023, 50(5): 2017-2028.
- HUANG XQ, CHEN H, LI FH, LIANG RF, XIAO D, HE LF, WANG AQ. Endophytic bacteria from *Pueraria montana* var. *lobata* in Guangxi: isolation, identification, and characterization of plant growth-promoting effect[J]. *Microbiology China*, 2023, 50(5): 2017-2028 (in Chinese).
- [45] WU JD, LIU SJ, ZHANG HY, CHEN SS, SI JN, LIU L, WANG Y, TAN SX, DU YX, JIN ZL, XIE JB, ZHANG DQ. Flavones enrich rhizosphere *Pseudomonas* to enhance nitrogen utilization and secondary root growth in *Populus*[J]. *Nature Communications*, 2025, 16(1): 1461.
- [46] ZHAO LF, XU YJ, LAI XH. Antagonistic endophytic bacteria associated with nodules of soybean (*Glycine max* L.) and plant growth-promoting properties[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2018, 49(2): 269-278.
- [47] XUE H, TU Y, MA TF, JIANG N, PIAO CG, LI Y. Taxonomic study of three novel *Paenibacillus* species with cold-adapted plant growth-promoting capacities isolated from root of *Larix gmelinii*[J]. *Microorganisms*, 2023, 11(1): 130.
- [48] MAHDI I, HAFIDI M, ALLAOUI A, BISKRI L. Halotolerant endophytic bacterium *Serratia rubidaea* ED1 enhances phosphate solubilization and promotes seed germination[J]. *Agriculture*, 2021, 11(3): 224.
- [49] LIU C, BAI Z, LUO Y, ZHANG YF, WANG YF, LIU HX, LUO M, HUANG XF, CHEN AL, MA LG, CHEN C, YUAN JW, XU Y, ZHU YT, MU JX, AN R, YANG CL, CHEN H, CHEN JJ, LI ZF, LI XD, DONG YC, ZHAO JH, SHEN XX, JIANG LX, FENG XZ, YU P, WANG DJ, CHEN XP, LI NN. Multiomics dissection of *Brassica napus* L. lateral roots and endophytes interactions under phosphorus starvation[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 9732.
- [50] ZHAO LF, XU YJ, LAI XH, SHAN CJ, DENG ZS, JI YL. Screening and characterization of endophytic *Bacillus* and *Paenibacillus* strains from medicinal plant *Lonicera japonica* for use as potential plant growth promoters[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2015, 46(4): 977-989.
- [51] 耿丽平, 范俊, 王婧瑶, 赵全利, 薛培英, 刘文菊. 解磷、钾功能性微生物耐盐效应研究[J]. *水土保持学报*, 2020, 34(4): 370-375.
- GENG LP, FAN J, WANG JY, ZHAO QL, XUE PY, LIU WJ. Study on salt tolerance of functional microbes with ability to dissolve insoluble phosphate and potassium[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2020, 34(4): 370-375 (in Chinese).
- [52] PRIYANKA M, PRAKHYATH KM, CHARUL K, YOGENDRA ND, DIPENDER K, PADALIA RC. Influence of phosphate and potassium solubilizing bacteria on performance of crop, endophytic and rhizosphere microbial population in chamomile[J]. *Indian Journal of Horticulture*, 2024, 81(3): 294-300.
- [53] 张萌, 王逾涵, 刘振宇, 钟彦, 郭冬琴, 周浓. 接种根际促生菌对白花前胡根部品质与根际土壤磷、钾形态的影响[J]. *中草药*, 2025, 56(3): 987-997.
- ZHANG M, WANG PH, LIU ZY, ZHONG Y, GUO DQ, ZHOU N. Effect of different plant growth-promoting rhizobacteria on transition of phosphorus and potassium element in rhizosphere soil and roots quality of *Peucedanum praeruptorum*[J]. *Chinese Herbal Medicine*, 2025, 56(3): 987-997 (in Chinese).
- [54] FREITAS MA, MEDEIROS FHV, CARVALHO SP, GUILHERME LRG, TEIXEIRA WD, ZHANG HM, PARÉ PW. Augmenting iron accumulation in cassava by the beneficial soil bacterium *Bacillus subtilis* (GBO3)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 596.
- [55] 张琳, 陈彦宏, 王雪妍, 解晓彤, 李亚静, 金朝霞. 三七植物内生细菌的促生作用[J]. *大连工业大学学报*, 2018, 37(4): 244-248.
- ZHANG L, CHEN YH, WANG XY, XIE XT, LI YJ, JIN ZX. The growth-promoting function of endophytic bacteria from *Panax notoginseng*[J]. *Journal of Dalian Polytechnic University*, 2018, 37(4): 244-248 (in Chinese).
- [56] 马福林, 马玉花. 干旱胁迫对植物的影响及植物的响应机制[J]. *宁夏大学学报(自然科学版)*, 2022, 43(4): 391-399.
- MA FL, MA YH. Effect of drought stress on plants and their response mechanism[J]. *Journal of Ningxia University (Natural Science Edition)*, 2022, 43(4): 391-399 (in Chinese).
- [57] ANSARI FA, JABEEN M, AHMAD I. *Pseudomonas azotoformans* FAP5, a novel biofilm-forming PGPR strain, alleviates drought stress in wheat plant[J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2021, 18(12): 3855-3870.
- [58] ABID M, ALI S, QI LK, ZAHOR R, TIAN ZW, JIANG D, SNIDER JL, DAI TB. Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 4615.
- [59] 姚晴晴. 水稻内生放线菌 *Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2 提高宿主抗旱能力的研究[D]. 长沙: 湖南大学硕士学位论文, 2020.
- YAO QQ. Study on improving drought resistance of host by endophytic actinomycetes *Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2 in rice[D]. Changsha: Master's Thesis of Hunan University, 2020 (in Chinese).
- [60] SODHI GK, SAXENA S. Plant growth-promoting endophyte *Nigrospora oryzae* mitigates abiotic stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2023, 99(9): fiad094.
- [61] 齐琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展[J]. *分子植物育种*, 2020, 18(8): 2741-2746.
- QI Q, MA SR, XU WD. Advances in the effects of salt

- stress on plant growth and physiological mechanisms of salt tolerance[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(8): 2741-2746 (in Chinese).
- [62] SZYMAŃSKA S, DĄBROWSKA GB, TYBURSKI J, NIEDOJADŁO K, PIERNIK A, HRYNKIEWICZ K. Boosting the *Brassica napus* L. tolerance to salinity by the halotolerant strain *Pseudomonas stutzeri* ISE12[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 163: 55-68.
- [63] 张静, 张腾, 肖耀鹏, 葛申奥, 徐璐, 刘雪颖, 侯力峰, 曾凡力. 黄骅盐碱地玉米根系内生真菌分离及耐盐促生功能[J]. *微生物学通报*, 2024, 51(10): 4089-4103. ZHANG J, ZHANG T, XIAO YP, GE SA, XU L, LIU XY, HOU LF, ZENG FL. Isolation of endophytic fungi from the roots of maize in the saline-alkaline land in Huanghua and screening of strains improving salt tolerance and growth of maize[J]. *Microbiology China*, 2024, 51(10): 4089-4103 (in Chinese).
- [64] 赵龙飞, 徐亚军, 邵璇, 杨静雅. 两株内生芽孢杆菌对盐胁迫下大豆幼苗超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性影响[J]. *微生物学通报*, 2022, 49(5): 1664-1677. ZHAO LF, XU YJ, SHAO X, YANG JY. Two endophytic *Bacillus* strains from soybean nodules affect superoxide dismutase and peroxidase activities in soybean seedlings under salt stress[J]. *Microbiology China*, 2022, 49(5): 1664-1677 (in Chinese).
- [65] ACUÑA-RODRÍGUEZ IS, NEWSHAM KK, GUNDEL PE, TORRES-DÍAZ C, MOLINA-MONTENEGRO MA. Functional roles of microbial symbionts in plant cold tolerance[J]. *Ecology Letters*, 2020, 23(6): 1034-1048.
- [66] HUBBARD M, GERMIDA JJ, VUJANOVIC V. Fungal endophytes enhance wheat heat and drought tolerance in terms of grain yield and second-generation seed viability[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2014, 116(1): 109-122.
- [67] WAQAS M, KHAN AL, SHAHZAD R, ULLAH I, KHAN AR, LEE IJ. Mutualistic fungal endophytes produce phytohormones and organic acids that promote Japonica rice plant growth under prolonged heat stress[J]. *Journal of Zhejiang University Science B*, 2015, 16(12): 1011-1018.
- [68] 郭孟配, 叶征明, 申桂煜, 边银丙, 徐章逸. 高温胁迫后真菌病毒 LeV-HKB 对香菇菌丝抗深绿木霉能力的影响[J]. *食用菌学报*, 2020, 27(4): 143-148. GUO MP, YE ZM, SHEN GY, BIAN YB, XU ZY. Effects of mycovirus LeV-HKB on resistance of heat stress challenged *Lentinula edodes* mycelia against *Trichoderma atroviride*[J]. *Acta Edulis Fungi*, 2020, 27(4): 143-148 (in Chinese).
- [69] 赵友学, 杨燕波, 朱宇峰, 张国庆, 薛听听, 孙良, 雷鹏, 徐虹, 冯小海, 许宗奇. 内生细菌 *Pantoea alhagi* NX-11 及其胞外多糖对低温胁迫下水稻苗的促生效应[J]. *江苏农业学报*, 2022, 38(2): 296-303. ZHAO YX, YANG YB, ZHU YF, ZHANG GQ, XUE TT, SUN L, LEI P, XU H, FENG XH, XU ZQ. Effects of endophytic bacterium *Pantoea alhagi* NX-11 and its extracellular polysaccharides on the growth of paddy rice seedlings under low temperature stress[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 38(2): 296-303 (in Chinese).
- [70] MESA-MARÍN J, DEL-SAZ NF, RODRÍGUEZ-LLORENTE ID, REDONDO-GÓMEZ S, PAJUELO E, RIBAS-CARBÓ M, MATEOS-NARANJO E. PGPR reduce root respiration and oxidative stress enhancing *Spartina maritima* root growth and heavy metal rhizoaccumulation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1500.
- [71] 展韵雅. 内生菌 LSE02 介导茎叶类蔬菜应对重金属胁迫机制研究[D]. 南昌: 南昌航空大学硕士学位论文, 2022. ZHAN YY. Study on the mechanism of endophyte LSE02 mediating stem and leaf vegetables to respond to heavy metal stress[D]. Nanchang: Master's Thesis of Nanchang Hangkong University, 2022 (in Chinese).
- [72] 刘佳丽, 李明菲, 武全伟, 陈鉴. 刺儿菜内生细菌多样性对铜胁迫的响应[J]. *安徽农业科学*, 2024, 52(24): 59-61. LIU JL, LI MF, WU QW, CHEN J. Response of endophytic bacterial diversity in *Cirsium arvense* to cadmium stress[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2024, 52(24): 59-61 (in Chinese).
- [73] CAO LJ, KARAPETYAN S, YOO H, CHEN TY, MWIMBA M, ZHANG X, DONG XN. H₂O₂ sulfenylates CHE, linking local infection to the establishment of systemic acquired resistance[J]. *Science*, 2024, 385(6714): 1211-1217.
- [74] 许明双. 番茄和水稻种子可培养内生细菌的多样性分析及促生菌功能研究[D]. 北京: 中国农业大学博士学位论文, 2014. XU MS. Diversity analysis of culturable endophytic bacteria in tomato and rice seeds and study on the function of growth-promoting bacteria[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of China Agricultural University, 2014 (in Chinese).
- [75] 曹艳, 魏少鹏, 姬志勤. 冬青卫矛内生放线菌 *Streptomyces flavofuscus* G1 发酵液中抑菌活性成分研究[J]. *农药学报*, 2015, 17(5): 616-621. CAO Y, WEI SP, JI ZQ. Investigation on antimicrobial compounds from fermentation broth of *Streptomyces flavofuscus* G1, an endophyte isolated from *Euonymus japonicas*[J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2015, 17(5): 616-621 (in Chinese).
- [76] KIM YJ, KIM JH, RHO JY. Antifungal activities of *Streptomyces blastmyceticus* strain 12-6 against plant pathogenic fungi[J]. *Mycobiology*, 2019, 47(3): 329-334.
- [77] LIU GY, LIN X, XU SY, LIU G, LIU F, MU W. Screening, identification and application of soil bacteria with nematicidal activity against root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) on tomato[J]. *Pest Management Science*, 2020, 76(6): 2217-2224.
- [78] MANTZOUKAS S, DASKALAKI E, KITSIOU F, PAPANTZIKOS V, SERVIS D, BITIVANOS S, PATAKIOUTAS G, ELIOPOULOS PA. Dual action of *Beauveria bassiana* (Hypocreales; Cordycipitaceae) endophytic stains as biocontrol agents against sucking pests and plant growth biostimulants on melon and strawberry field plants[J]. *Microorganisms*, 2022, 10(11): 1-12.

- 2306.
- [79] SAIKKONEN K, RUOKOLAINEN K, HUITU O, GUNDEL PE, PILTTI T, HAMILTON CE, HELANDER M. Fungal endophytes help prevent weed invasions[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2013, 165: 1-5.
- [80] 李媛, 孟思宇, 冯晓云, 鲍根生. 内生真菌对根寄生逆境下紫花针茅根系形态的影响[J]. 草业学报, 2025, 34(1): 135-150.
- LI Y, MENG SY, FENG XY, BAO GS. Effect of the Epichlo? endophyte on the root morphology of *Stipa purpurea* infected by the hemiparasite *Pedicularis kansuensis*[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(1): 135-150 (in Chinese).
- [81] 黎鹏, 黎娟, 屠乃美, 黄弘毅, 谭格, 刘定杲, 周婕怡, 谷亚冰. 外源耐镉菌对水稻镉吸收和积累及内生细菌群落结构的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2019, 45(2): 124-130.
- LI P, LI J, TU NM, HUANG HY, TAN G, LIU DG, ZHOU JY, GU YB. Effects of exogenous addition of Cd-tolerant bacteria on Cd uptake and accumulation and endophytic bacterial community structure in rice[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2019, 45(2): 124-130 (in Chinese).
- [82] 靳锦, 赵庆, 张晓梅, 李文均. 植物内生菌活性代谢产物最新研究进展[J]. 微生物学杂志, 2018, 38(3): 103-113.
- JIN J, ZHAO Q, ZHANG XM, LI WJ. Research progress on bioactive products from endophytes[J]. Journal of Microbiology, 2018, 38(3): 103-113 (in Chinese).
- [83] 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.
- [84] 陆秀响. 植物内生真菌 *Colletotrichum gloeosporioides* 和 *Diaporthe foeniculina* 的次级代谢产物及其生物活性研究[D]. 北京: 中国科学院大学硕士学位论文, 2022.
- LU XX. Study on secondary metabolites and biological activities of endophytic fungi *Colletotrichum gloeosporioides* and *Diaporthe foeniculina*[D]. Beijing: Master's Thesis of University of Chinese Academy of Sciences, 2022 (in Chinese).
- [85] 林培彬. 蜚蠊肠道内生粘质沙雷氏菌次生代谢产物灵菌红素的抗肿瘤活性初步研究[D]. 广州: 广东药科大学硕士学位论文, 2018.
- LIN PB. Preliminary study on anti-tumor activity of prodigiosin, a secondary metabolite of *Serratia marcescens* from cockroach intestine[D]. Guangzhou: Master's Thesis of Guangdong Pharmaceutical University, 2018 (in Chinese).
- [86] HUANG XP, CHEN ZH, WANG LL, RAN J, WANG JL, JIANG J, ZHANG DX, XIANG TH, ZENG ZH. Metabolite profiling and genomic properties of an endophytic *Bacillus siamensis* strain with anti-tumor activity isolated from medicinal plant *Curcuma Wenyujin*[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2024, 156(2): 64.
- [87] 陈淑娟, 刘巧灵, 王春花, 尹素娟. 云南红豆杉内生真菌次生代谢产物抗菌活性的研究[J]. 广东化工, 2017, 44(6): 76-77.
- CHEN SJ, LIU QL, WANG CH, YIN SJ. Study on the antifungal activities of endophytic fungi isolated from *Taxus*[J]. Guangdong Chemical Industry, 2017, 44(6): 76-77 (in Chinese).
- [88] MAKUWA SC, SEREPA-DLAMINI MH. The antibacterial activity of crude extracts of secondary metabolites from bacterial endophytes associated with *Dicoma anomala*[J]. International Journal of Microbiology, 2021, 2021: 8812043.
- [89] 曾洁醇, 杨润, 黄金, 李艳平, 高路, 汪伟光. 大蓟内生真菌 *Coniothyrium* sp. DJ-1 抗 SARS-CoV-2 M^{PRO} 活性的化学成分研究[J]. 中草药, 2023, 54(10): 3071-3079.
- ZENG JC, YANG R, HUANG J, LI YP, GAO L, WANG WG. Chemical constituents with potential anti-SARS-CoV-2 M^{PRO} activity from endophytic fungus *Coniothyrium* sp. DJ-1 of *Cirsium japonicum*[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2023, 54(10): 3071-3079 (in Chinese).
- [90] BASUMATARY B, DAS D, CHOUDHURY BN, DUTTA P, BHATTACHARYYA A. Isolation and characterization of endophytic bacteria from tomato foliage and their *in vitro* efficacy against root-knot nematodes[J]. Journal of Nematology, 2021, 53: e2021-104.
- [91] CHEN D, ZHANG P, LIU T, WANG XF, LI ZX, LI W, WANG FL. Insecticidal activities of chloramphenicol derivatives isolated from a marine *Alga*-derived endophytic fungus, *Acremonium vitellinum*, against the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Molecules, 2018, 23(11): 2995.
- [92] 吴秀玲, 罗由萍, 何玉琳, 应慧敏, 刘光阳, 栗洁莹, 杨璨, 孙刘思好, 李诗川. 1 株秋茄内生真菌 *Fusariumsolani* sp. 次级代谢产物及其抗虫活性研究[J]. 中国海洋药物, 2024, 43(2): 35-40.
- WU XL, LUO YP, HE YL, YING HM, LIU GY, SU JY, YANG C, SUN L, LI SC. Study on secondary metabolites and insecticidal activities of the fungus *Fusariumsolani* sp. from *Kandelia candela*[J]. Chinese Journal of Marine Drugs, 2024, 43(2): 35-40 (in Chinese).
- [93] SONG YY, CUI HY, GUO WX, SINDHU L, LV SH, LI LL, YU Y, MEN XY. Endophytic fungi improved wheat resistance to *Rhopalosiphum padi* by decreasing its feeding efficiency and population fitness[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2024, 270: 115865.
- [94] 胡世一, 周雅琴, 安宁, 石忠衡, 赵立春, 谭小明. 青钱柳内生真菌次生代谢产物抗氧化活性研究[J]. 中国民族民间医药, 2021, 30(18): 16-20.
- HU SY, ZHOU YQ, AN N, SHI ZH, ZHAO LC, TAN XM. Study on the antioxidant activity of secondary metabolites from endophytic fungi of *Cyclocarya paliurus* (Batal.) Iljinsk[J]. Chinese Journal of Ethnomedicine and Ethnopharmacy, 2021, 30(18): 16-20 (in Chinese).
- [95] TAO X, CHEN XX, DONG RH, WANG G, XU XZ, YU Q, CHEN Y, WANG XF, XIE JH. Characterization and antioxidant properties of three exopolysaccharides produced by the *Cyclocarya paliurus* endophytic fungus[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2024, 271(Pt 1): 132110.

- [96] 陈蕾蕾, 杨中锋, 魏汉楠, 马科贞, 郭文林, 张甜. 中国红豆杉内生真菌次生代谢产物及其生物活性研究[J]. 中成药, 2024, 46(10): 3324-3329.
CHEN LL, YANG ZD, WEI HN, MA KZ, GUO WL, ZHANG T. Secondary metabolites from endophytic fungi of *Taxus wallichiana* var. *chinensis* and their biological activities[J]. Chinese Traditional Patent Medicine, 2024, 46(10): 3324-3329 (in Chinese).
- [97] HARPER JK, ARIF AM, FORD EJ, STROBEL GA, PORCO JA, TOMER DP, ONEILL KL, HEIDER EM, GRANT DM. Pestacin: a 1,3-dihydro isobenzofuran from *Pestalotiopsis microspora* possessing antioxidant and antimycotic activities[J]. Tetrahedron, 2003, 59(14): 2471-2476.
- [98] 李千喜, 周芳美, 丁志山. 植物内生菌次生代谢产物研究进展[J]. 药物资讯, 2020, 9(4): 156-161.
LI QX, ZHOU FM, DING ZS. research progress on the secondary metabolites of endophytes[J]. Pharmaceutical Information, 2020, 9(4): 156-161 (in Chinese).
- [99] 石晶盈, 陈维信, 刘爱媛. 植物内生菌及其防治植物病害的研究进展[J]. 生态学报, 2006, 26(7): 2395-2401.
SHI JY, CHEN WX, LIU AY. Advances in the study of endophytes and their effects on control of plant diseases[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(7): 2395-2401 (in Chinese).
- [100] 肖贺. 生物防治在农业病虫害防治中的应用[J]. 农业科技与发展, 2022. <https://doi.org/10.37155/2811-0617-0102-20>.
XIAO H. Application of biological control in agricultural pest control[J]. Agricultural Science and Technology and Development, 2022. <https://doi.org/10.37155/2811-0617-0102-20> (in Chinese).
- [101] 朱海霞, 马永强. 内生菌HL-1可湿性粉剂研制及其除草活性评价[J]. 草地学报, 2019, 27(5): 1301-1308.
ZHU HX, MA YQ. Development of the wettable powder of fungal endophyte HL-1 and evaluation of its herbicidal activity[J]. Acta Agrestia Sinica, 2019, 27(5): 1301-1308 (in Chinese).
- [102] 强梦軻, 徐奕卓, 高蕊. 植物内生细菌介导的植物抗性研究进展[J]. 植物学研究, 2020(3): 226-239.
QIANG MK, XU YZ, GAO R. research progress in stress resistance of plants mediated by endophytic bacteria[J]. Botanical Research, 2020(3): 226-239 (in Chinese).
- [103] 蔺红苹, 谢呈媛, 王芸, 成夏岚. 桐花树根部一株内生固氮菌的筛选及其培养特性研究[J]. 林业科学研究, 2021, 34(1): 181-186.
LIN HP, XIE CY, WANG Y, CHENG XL. Screening of endophytic nitrogen fixation bacteria from roots of *Aegiceras corniculatum* and optimization of their culture conditions[J]. Forest Research, 2021, 34(1): 181-186 (in Chinese).
- [104] 潘晓华, 石庆华, 郭进耀, 王永锐. 无机磷对植物叶片光合作用的影响及其机理的研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 1997, 3(3): 201-208.
PAN XH, SHI QH, GUO JY, WANG YR. Advance in the study of effects of inorganic phosphate on plant leaf photosynthesis and its mechanism[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 1997, 3(3): 201-208 (in Chinese).
- [105] 舒健虹, 刘晓霞, 王子苑, 李安, 蒙正兵, 王小利. 减施肥料配施根际促生菌对大豆-玉米间作根际土壤与作物生长的影响[J]. 贵州农业科学, 2021, 49(8): 65-73.
SHU JH, LIU XX, WANG ZY, LI A, MENG ZB, WANG XL. Effect of reduced fertilizer and applying growth-promoting bacteria (PGPR) on growth of soybean and corn under the intercropping pattern[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2021, 49(8): 65-73 (in Chinese).
- [106] 蒋银妹, 覃勇荣, 张燕桢, 黄秀连, 邓慧莲, 莫单玉, 蒙恩如. 内生细菌对中国特有植物青檀根际土壤肥力变化的影响[J]. 农学学报, 2024, 14(2): 42-53.
JIANG YM, QIN YR, ZHANG YZ, HUANG XL, DENG HL, MO DY, MENG ER. Effects of endophytic bacteria on rhizosphere soil fertility changes of Chinese endemic plant *Pteroceltis tatarinowii*[J]. Journal of Agriculture, 2024, 14(2): 42-53 (in Chinese).
- [107] 李艳玲, 樊鲁玉, 侯衍英, 刘超, 王玉婷, 史仁玖, 常正尧, 田园, 张显忠, 郝岗平. 丹参内生真菌产生淀粉酶菌株的筛选鉴定及酶学性质分析[J]. 食品工业科技, 2017, 38(9): 108-112, 118.
LI YL, FAN LY, HOU YY, LIU C, WANG YT, SHI RJ, CHANG ZY, TIAN Y, ZHANG XZ, HAO GP. Screening, identification of endophytic fungus producing raw starch-degrading enzyme from *Salvia miltiorrhiza* Bge. and its enzymatic properties[J]. Science and Technology of Food Industry, 2017, 38(9): 108-112, 118 (in Chinese).
- [108] 李晴, 柴霜, 冯千禧, 张小龙, 蔡婷. 植物内生菌在农作物方面的应用探析[J]. 种子科技, 2021, 39(12): 8-9, 15.
LI Q, CHAI S, FENG QX, ZHANG XL, CAI T. Application of endophytes in crops[J]. Seed Science & Technology, 2021, 39(12): 8-9, 15 (in Chinese).
- [109] FANG H, ZHAO C, LI YC, SONG YQ, WU Y, SONG XY, WU JP, YANG LR. Multi-omics study on the mixed culture of *Trichoderma reesei* and *Aspergillus niger* with improved lignocellulase production[J]. Biomass and Bioenergy, 2024, 190: 107374.
- [110] CHANG JJ, WANG J, LI ZH, WANG L, LU P, ZHONG YH, LIU H. High-level expression of β -glucosidase in *Aspergillus niger* ATCC 20611 using the *Trichoderma reesei* promoter Pcdna1 to enhance cellulose degradation[J]. Fermentation, 2024, 10(9): 461.
- [111] 颜彦, 马帅, 孙雪飘, 弓淑芬, 张家明. 橡胶树内生沙雷氏菌脂肪酶基因SmLipase1的克隆和表达分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2019, 38(2): 694-698.
YAN Y, MA S, SUN XP, GONG SF, ZHANG JM. Cloning and expression analysis of lipase gene SmLipase1 from the endophyte *Serratia marcescens* of rubber tree[J]. Genomics and Applied Biology, 2019, 38(2): 694-698 (in Chinese).
- [112] 张锦锦, 孙雨婷, 郭烨, 高文惠, 韩俊华, 高林森. 桑树内生菌的生物活性及应用前景[J]. 河北农业科学, 2023, 27(1): 85-90, 98.
ZHANG JJ, SUN YT, GUO Y, GAO WH, HAN JH, GAO LS. Biological activity and application prospect of endophytes[J]. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 2023, 27(1): 85-90, 98 (in Chinese).
- [113] 李媚媛, 刘安琪, 唐道埔, 刘冰, 张新国, 张继. 产香气

- 化合物微生物的研究进展[J]. 食品科学, 2023, 44(19): 259-269.
- LI MY, LIU AQ, TANG DB/P, LIU B, ZHANG XG, ZHANG J. Research progress on aroma-producing microorganisms[J]. Food Science, 2023, 44(19): 259-269 (in Chinese).
- [114] 中南民族大学. 一种利用细菌黑色素为原料的化妆品及制备方法: CN202310608793.4[P]. 2023-10-03. South-Central University for Nationalities. A cosmetic using bacterial melanin as raw material and its preparation method: CN202310608793.4[P]. 2023-10-03 (in Chinese).
- [115] 宋雪苗, 马世源, 李子健, 罗惠波, 黄丹. 苹果内生菌 *Torulaspora delbrueckii* 强化对苹果醋风味物质合成的影响[J]. 食品科学, 2023, 44(20): 330-342. SONG XM, MA SY, LI ZJ, LUO HB, HUANG D. Effect of co-fermentation with the apple endophyte *Torulaspora delbrueckii* on the synthesis of the flavor substances of apple vinegar[J]. Food Science, 2023, 44(20): 330-342 (in Chinese).
- [116] EL-SAYED ER, GACH J, OLEJNICZAK T, BORATYŃSKI F. A new endophyte *Monascus ruber* SRZ112 as an efficient production platform of natural pigments using agro-industrial wastes[J]. Scientific Reports, 2022, 12(1): 12611.
- [117] 黄海婵, 裘娟萍. 枯草芽孢杆菌防治植物病害的研究进展[J]. 浙江农业科学, 2005, 46(3): 213-215, 219. HUANG HC, QIU JP. Advances in research on control plant disease with *Bacillus subtilis*[J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2005, 46(3): 213-215, 219 (in Chinese).
- [118] 尤佳琪, 吴明德, 李国庆. 木霉在植物病害生物防治中的应用及作用机制[J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(6): 966-976. YOU JQ, WU MD, LI GQ. Application and mechanism of *Trichoderma* in biological control of plant disease[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2019, 35(6): 966-976 (in Chinese).
- [119] 刘露, 李丽, 闫洪雪, 张鹏鹏, 梁文辉, 赵宏涛. 巨大芽孢杆菌的应用研究进展[J]. 北方农业学报, 2016, 44(4): 117-120. LIU L, LI L, YAN HX, ZHANG PP, LIANG WH, ZHAO HT. Research progress of application of *Bacillus megaterium*[J]. Journal of Northern Agriculture, 2016, 44(4): 117-120 (in Chinese).
- [120] 穆文强, 康慎敏, 李平兰. 根际促生菌对植物的生长促进作用及机制研究进展[J]. 生命科学, 2022, 34(2): 118-127. MU WQ, KANG SM, LI PL. Research progress on growth promotion and mechanism of rhizosphere growth-promoting bacteria[J]. Life Science, 2022, 34(2): 118-127 (in Chinese).
- [121] ZHAO S, TANG YF, WANG RH, NAJAFI M. Mechanisms of cancer cell death induction by paclitaxel: an updated review[J]. Apoptosis, 2022, 27(9/10): 647-667.
- [122] 孙凡淑, 党舒扬, 郑东然, 张贺, 王宇, 李玉花, 吴昊. 紫杉醇生物合成与转录调控机制研究进展[J]. 生物工程学报, 2024, 40(5): 1380-1405. SUN FS, DANG SY, ZHENG DR, ZHANG H, WANG Y, LI YH, WU H. Advances in paclitaxel biosynthesis and transcriptional regulation mechanisms[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2024, 40(5): 1380-1405 (in Chinese).
- [123] 冯丽媛, 胡清霞, 宋萍, 林照授, 封磊. 内生真菌联合接种对雷公藤生长及养分含量的影响[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2024, 44(6): 63-71. FENG LY, HU QX, SONG P, LIN ZS, FENG L. Effects of combined inoculation of endophytic fungi on the growth and nutrient content of *Tripterygium wilfordii*[J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Science), 2024, 44(6): 63-71 (in Chinese).
- [124] 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. BU XY, YANG WL. Research progress on antibacterial mechanism of plant endophytes and antibacterial secondary metabolites[J]. Drugs & Clinic, 2021, 36(10): 2200-2206 (in Chinese).
- [125] 宋薇薇, 朱辉, 余凤玉, 牛晓庆, 唐庆华, 覃伟权. 植物内生菌及其对植物病害的防治作用综述[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(6): 12-16. SONG WW, ZHU H, YU FY, NIU XQ, TANG QH, QIN WQ. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(6): 12-16 (in Chinese).