

文章编号:1001-7380(2019)01-0038-06

林木内生菌在林业可持续发展中的作用研究进展

李冠军,刘鑫铭,梁安洁,林勇明,李 键*

(福建农林大学林学院,福建 福州 350002)

摘要:林地土壤养分缺失及病虫害严重影响木材产量及其品质,是制约我国林业可持续发展的主要问题之一。为阐明林木内生菌在林业可持续发展中的作用,该文总结了林业可持续发展面临的林地养分失衡、化感作用和林木病虫害等制约因素以及内生菌在促进凋落叶分解、养分循环、提高土壤酶活性、抗逆境、抗病虫方面的研究成果,分析了内生菌改善林下土壤环境和提高林木抗逆的作用机制,建议在今后的研究中应加强对功能菌株的筛选,研制林木内生菌菌肥和生物农药;探究多菌株混合接种对林木生长和抗逆性的影响;以及采用分子标记法研究植物-内生菌的互作机制。

关键词:内生菌;林业生产;土壤;逆境;土壤酶活性;进展

中图分类号:Q939.92;S789.8

文献标志码:A

doi:10.3969/j.issn.1001-7380.2019.01.009

Progress in the application of endophytes in forestry production

Li Guanjun, Liu Xinming, Liang Anjie, Lin Yongming, Li Jian *

(College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Sustainable development of forestry in China is restricted by soil nutrient deficiency and pests and diseases in forest. To clarify the role of endophytes in the sustainable development of forestry, in this paper, the problems of sustainable forestry development were summarized, such as forest nutrient imbalance, allelopathic effects and forest pests and diseases. And the research progress of endophyte to promote the decomposition of forest litter, improve the soil environment of forest land, improve soil enzyme activity, stress resistance, and resistance to diseases and insects was presented, the mechanism of endophytic microbe to improve the soil environment and the resistance of trees was also analyzed. In addition, it was suggested that the choice of functional endophytes should be strengthened in the future, in order to engender endophytic fungi and biological pesticides in trees, to explore the effects of mixed fungi on tree growth and stress resistance and to use molecular markers in studying the interaction mechanism of plant-endophytes.

Key words: Endophyte; Forestry production; Soil; Stress; Soil enzyme activity; Progress

森林作为陆地生态系统的重要组成部分,具有文化、经济、社会和生态等多种功能,是人类生产发展的基础。由于自然林被不断采伐,人工林面积的逐年扩大,其弊端也逐渐显现,如树种单一、植株生长缓慢、林下植被发育差、土壤养分缺失、病原菌感染、病虫害严重等问题^[1-2]。这些问题严重影响着

森林的生态价值和林业可持续发展,相关研究表明,施肥、间伐等森林经营措施能够缓解人工林地力衰退,提高人工林的生产力^[1-2],是林木生产管理、丰产和培育的重要措施^[3-4]。然而逐年增长的化肥用量和施用强度严重破坏了原有的林地生态结构,土壤有机质含量减少^[5-6],土壤微生物种类和

收稿日期:2018-12-29;修回日期:2019-01-13

基金项目:国家自然科学基金(31400533);福建农林大学科技创新专项(CXZX2016055);福建农林大学林学高峰学科优秀硕博硕士研究生(71201800781)

作者简介:李冠军(1993-),男,安徽淮南人,硕士生。研究方向:海岸带森林与环境研究。

* 通信作者:李 键(1980-),男,福建泰宁人,副教授。研究方向:海岸带森林与环境研究。E-mail:hmilycau@163.com。

数量减少^[7]、与养分循环有关的酶类活性降低^[8],土壤环境和林木产品质量下降。因此,关于如何提高土壤肥力,促进林木生长,提高肥料利用率和抗病虫害等,已成为农业和生物科学领域的热点问题,内生菌—植物的共生关系是近年来研究提高植物抗逆性、土壤肥力以及生物防治的新领域。

植物内生菌是指那些在其生活史的全部或部分阶段生活在健康植物的各种器官和组织内部的微生物,不会对宿主植物造成外在病症,可以通过组织学方法或从植物组织内直接扩增出微生物的方法来证明其存在于植物内部^[9],能够与宿主植物互惠共生^[10]。植物内生菌主要分为内生放线菌、内生细菌和内生真菌,能够提高宿主植物养分元素吸收能力、抗逆性、次生代谢产物生产能力等作用^[11]。内生菌在禾本科植物领域研究较为深入^[12],林业方面主要集中在药用植物及其代谢产物研究^[13],在利用内生菌改善林地环境,进行生态修复的研究较少^[14]。本文综述了近年来有关林业可持续发展面临的困境以及内生菌在促进植物生长、改善林地土壤养分、病虫害防治等方面的研究成果。

1 影响林业可持续发展的相关因素

1.1 林地养分元素失衡,林木生长缓慢

林木连栽,土壤板结,增大了耕层土壤的容重和非毛细管表层空隙,团粒结构受破坏,通透性降低,土壤含盐量增加,使得某些养分富集,另一些养分缺失,造成土壤养分失衡^[15]、与养分循环有关的土壤酶类活性降低^[16-17],而长期单一施肥同样会导致养分不平衡、土壤板结、肥力下降^[18-19],林木因土壤中有效养分供应不足生长发育缓慢。

1.2 化感作用

植物在生长过程中所产生的化学物质对周围植物生长发育产生一定影响,主要分为他感作用和自毒作用。前者是植物产生的次生代谢物质对其他植物有毒性作用,后者对自身有毒性作用^[20]。相关报道已证实,木麻黄(*Casuarina equisetifolia* Forst.)林^[21]、桉树(*Eucalyptus robusta*)林^[22]和杉木[*Cunninghamia lanceolata*(Lamb.) Hook.]林^[23]的地力衰退都受自毒作用影响,连栽后土壤中化感物质的累积造成土壤微生物生态失衡,土壤病原菌增加导致土传病害加重^[24],加速了植株衰败、死亡,形成林木连栽障碍。

1.3 林木病虫害

森林群落中不同物种或植物个体受病原菌和林木害虫影响会发生不同程度的病害,使得种群之间、个体之间营养竞争失衡,最后造成植物个体数量减少^[25]、种群结构失衡、森林生态系统功能衰退。如木麻黄受土传病原菌青枯劳尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)侵染,发生木麻黄青枯病造成木麻黄林地退化和林代更新困难^[26],栎树(*Quercus* sp.)受长喙壳属(*Ceratocystis* sp.)影响发生萎蔫病^[27],病原菌侵染造成喀斯特森林中的中华蚊母树[*Distylium chinense*(Fr.) Diels]群落土壤种子库损失2%^[28]。松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*)侵染松树后,植株会发生松材线虫病,美国白蛾(*Hyphantria cunea* Drury.)、红脂大小蠹(*Dendroctonus valence* Leconte)等害虫都以不同方式威胁着我国各地区的森林资源和林业发展^[29]。

2 内生菌在林业可持续发展中的作用

2.1 促进林木生长发育

内生菌通过提高寄主植物对周围环境中的各类营养物质吸收能力,或直接生成能够促进生长的物质,对植物幼苗发育、生物量和种子萌芽率等方面产生重要影响^[30]。谢安强等^[31]从邓恩桉(*Eucalyptus dunnii*)和尾巨桉(*E. urophylla* × *E. grandis*)植株内分离得到内生菌,将其接种在尾巨桉幼苗,发现接种后植株的光合作用增强,植株生物量增加。侯姣姣等^[32]采用内生菌C-4对古侧柏[*Platycladus orientalis*(L.) Franco]种子及幼苗进行浸种、灌根试验,结果表明,C-4菌悬液处理下种子发芽速度变快且整齐,种子发芽势、发芽指数和幼苗叶绿素含量都显著高于对照。林晗等^[33]在对木油桐(*Vernicia montana* Lour.)内生真菌[拟盘多毛孢属(*Pestalotiopsis* sp.)、盾壳霉属(*Coniothyrium* sp.)、木霉属(*Trichoderma* sp.)、链格孢属(*Alternaria* sp.)]研究时发现,4株内生真菌对千年桐幼苗都有促生作用,提高了幼苗地径、苗高、叶片和根系氮含量。袁宗胜研究表明将内生细菌CT-B09-2、JL-B06、WYS-A01-1接种在毛竹[*Phyllostachys heterocycla*(Carr.) Mitford cv. *Pubescens*]上,毛竹叶片最小初始荧光、毛竹绿素含量、光合作用速率、可溶性蛋白含量和可溶性糖含量均高于对照^[34-35]。这些研究结果表明,内生菌能够通过分泌植物激素(IAA、赤霉素、脱落酸等)或参与植物氮、磷、碳元素循环等方

式促进林木种子发芽和幼苗生长^[36-37]。

2.2 促进凋落叶分解及养分循环

凋落物分解是森林生态系统养分循环的重要过程,为森林土壤补充有机质及碳、磷和氮等矿质养料^[38],对土壤养分的有效供给存在较大的影响^[39]。Waring 等发现新近凋落物中的某些内生真菌能够存活,并发挥生态功能^[40],华山松凋落物分离的内生真菌促进了华山松 (*Pinus armandii* Franch) 针叶的降解^[41],内生真菌短密木霉菌 (*Trichoderma brevicompactum*) 处理茶树 [*Camellia sinensis* (L.) O.Ktze] 其叶纤维素、木质素降解率都显著提高,分别比对照高 18.16% 和 12.94%^[42],陈晏等^[43]在开展内生真菌拟茎点霉 (*Phomopsis* sp.) 对茅苍术 (*Rhizoma Atractylodis* Lanceae) 凋落物降解研究时,同样发现植物内生真菌在土壤中仍有活性,加快了土壤中凋落物纤维素和木质素降解。内生放线菌被证实也能够分泌酶类、有机酸等各类物质、溶解和活化难溶性养分、降解有机物,与其他土壤微生物一起分解植物残体形成腐殖质,促进土壤养分循环,提高土壤肥力^[44],如弗兰克氏菌 (*Frankia fungi*) 与非豆科植物形成共生体的固氮作用,使得土壤肥力提高^[45]。内生菌在土壤中生存,当营养物质匮乏时,会被诱导分泌出有机酸和多种胞外酶^[46],酶的存在加速了凋落叶分解,降解并释放底物中的碳、氮、磷等养分元素,酸与钙、铝、铁离子结合,降低了 pH 值,使难溶性磷酸盐溶解^[47],另外,在其死亡分解后,也会向土壤中释放体内的多种养分元素^[48]。上述研究表明,内生菌在分解凋落物、溶磷、固氮、解钾等方面发挥着重要作用,在一定程度上能够缓解林地养分失衡。

2.3 提高土壤酶活性和结构稳定性

土壤酶能够参与森林凋落物的降解、有机化合物的分解与合成等土壤生物化学过程,是土壤理化性质的具体反映^[49],主要由植物残体、根系分泌和微生物活动分泌所得,与微生物关系密切^[50]。相关研究表明,木霉属真菌浇施到沙壤土中,土壤脲酶、几丁质酶、纤维素分解酶和酸性、碱性磷酸酶活性提高^[51],放线菌处理下过氧化物酶、氧化酶和酯酶活性提高,担子菌 (*Basidiomycota*) 能够释放木质素过氧化物酶、漆酶、过氧化物酶等,在木材腐烂过程中起着重要作用^[52-53]。袁志林等研究得到内生真菌拟茎点霉分泌的降解酶与土壤细菌分泌的降解酶不同,前者主要是以纤维素、木质素降解酶等酶

类的诱导性胞外酶,而后者分泌的降解酶以胞内酶为主^[54],在拟茎点霉处理下土壤纤维酶和木质素酶活性显著高于对照^[55]。文自兰等^[41]研究发现, *Pestalotiopsis* sp. 处理下华山松针叶酸性磷酸酶活性最高; *Allantophomopsis* sp. 处理下,木质素过氧化物酶和锰过氧化物酶活性显著提高; *Hypocrea* sp. 处理下,木质素过氧化物酶和酸性磷酸酶活性高,但内切葡聚糖酶活性降低。这可能与菌株或酶类活性的特性有关,需要作进一步研究。当内生菌定殖于植物根部和根部周围的土壤环境中时,分泌的胞外多糖会形成生物膜,增大附着在根部土壤的间隙,使附着于根部的土壤干重与根部组织的比例增加^[56],土壤团聚体稳定性得到改善,增强了土壤结构稳定性,保肥保水能力提高。以上研究结果表明,在林地添加内生菌,能够改善林地土壤酶活性和土壤结构,促进凋落叶分解、养分循环。

2.4 增加林木的抗逆性

林木在生长过程中生存环境恶化,会造成植株衰败、甚至死亡,严重威胁着林木生产。大量研究表明,内生菌能够诱导宿主植物改变形态、调节生理活动等方式,增强宿主对低温、盐碱、干旱和环境污染等因素干扰,保证宿主在逆境中正常生长^[57-58]。崔晋龙等采用 RAPD 分子标记法证实接种高海拔地区 (青藏高原、长白山) 植物大花红景天 [*Rhodiola crenulata* (HK.f.et.Thoms) H. Ohba] 的内生真菌 ZPRs-R-11 能够改变宿主植物 DNA 遗传性状^[59],在低海拔条件下与红景天共同培养,红景天可以正常存活,红景天苷和酪醇的产量也都有提高^[60-61],谢安强等^[62-63]研究桉树内生菌发现,接种内生菌的尾巨桉幼苗的可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量和过氧化物酶活性提高,丙二醛含量减少,接种内生菌的尾巨桉幼苗比没有接种的幼苗更加抗寒和抗铝毒害。这表明内生菌可以从抗氧化系统、矿质元素吸收和渗透调节物质等方面,控制植物组织渗透平衡,减少离子毒害,以缓解逆境对植物的伤害^[64]。

2.5 提高林木抗病虫害能力

内生菌通过分泌拮抗物质或与病原菌争夺生存空间,提高宿主植物抗病原菌侵染、抗病虫害能力,降低发生病虫害的概率^[65]。如内生菌分泌的抑菌活性物质 (脂肽、吡咯菌素、葡聚糖酶、藤黄绿脓菌素、几丁质酶) 能够降低病原菌孢子萌发率和菌丝生长率,抑制或杀死病原菌,缓解林木病害^[66-67],

产生的毒素可以驱赶林木害虫,或在林木虫瘿内生长,消耗其营养成分,间接杀死林木害虫^[68]。Sumarah等^[69]从云杉叶中分离得到的3株内生真菌,其发酵产物中的某些化学活性物质能够杀灭云杉卷叶蛾(*Choristoneura fumiferana*);Ren等^[70]从杨树(*Populus* sp.)中分离的内生细菌 *Burkholderia pyrrhinia* JK-SH007 对抑制杨树溃疡病菌有较强作用;冬青卫矛(*Euonymus japonicus* Thunb.)内生放线菌 *Streptomyces flavofuscus* G1 发酵液有效抑制了苹果树腐烂病菌(*Valsamali*)菌丝生长^[71];湿地松分离得到内生细菌 JK-AH71 可以有效抑制松枯梢病原菌松球壳孢菌^[72];王森胜等^[73]研究表明杉木内生细菌 SM-8 同样具有抑菌活性,能够有效抑制病原菌生长。这些研究表明内生菌在林木病虫害防治方面有着突出的作用。

2.6 缓解化感作用

林木连栽后化感物质累积,超过一定量便会抑制林木种子发芽和幼苗生长。龙凤等^[74]等研究表明,内生真菌曲霉属(*Aspergillus* sp.)能够通过调节酶系统有限缓解化感物质胁迫,染菌幼苗的活性氧、丙二醛含量显著低于未染菌的幼苗。梁安洁等^[75]研究同样表明,感染木麻黄内生真菌叶点霉属(*Phyllosticta* sp.)的幼苗能够缓解化感物质槲皮黄素-3- α -阿拉伯糖苷胁迫,与未感染真菌的幼苗相比,感染真菌的幼苗超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶等抗氧化系统酶类活性显著增强,而过氧化氢、羟自由基、丙二醛含量显著降低。陈玲等^[76]研究表明,内生菌能够将土壤中酚酸类化感物质转化为自身生长所需要的碳源,从而加速土壤中酸类物质的降解,减弱了酚酸类物质抑制植物生长和病原菌增殖。

3 展望

内生菌能直接或间接对植物和土壤环境产生影响,是一种新型的微生物资源,且在不同寄主植物及其不同部位上都有分布,种类多,数量大^[77],开发应用潜力巨大,是众多学者近年来研究的热点。由于林木生活史长、材料不均一、体积大、木质化、和其他生物种群关系复杂,导致林木内生菌的研究显著滞后于禾本科植物内生菌的研究。当前关于林木内生菌的研究,主要集中在内生真菌、内生细菌的研究,有关内生放线菌的研究较少,放线菌同样具有多种生态学功能,在提高植物抗病原菌侵

染、降解凋落物、促进植物生长方面发挥着重要作用^[54]。研究表明^[42-44],植物某些内生菌能够提高土壤酶活性,促进凋落叶分解,活化土壤养分,缓解化感物质毒害,但对功能菌株特性和其影响机制研究不够深入,且多集中于单一菌株处理研究,多菌株混合作用对凋落叶降解、提高植物抗性、土壤酶活力、次生代谢产物的影响报道较少。当内生菌生存环境发生改变时,自身活性也会随之发生改变,代谢物质生产及其生态功能都会受到影响,进而对林木生长发育产生不同的影响,其具体影响机制需要也通过分子生物学手段作进一步研究。因此,建议在以下几个方面深入研究:

(1)在找寻新的林木内生菌的同时,加大对功能菌株的筛选,如固氮、解磷、抗盐碱、抗高温和抗病原菌等内生菌,改进内生菌的筛选方法、体外培养和发酵技术,扩大培养,研制植物内生菌菌肥和生物农药,并对菌肥和生物农药的施用量、施用时间进行研究。

(2)开展多种内生菌的混合培养研究,结合代谢组学和生物信息学,研究不同菌株之间的相互关系,不同菌株混合培养对其次生代谢产物的影响,以及多种菌株混合接种及其混合发酵代谢产物对植物生长、酶活性、抑菌、缓解化感作用的影响。

(3)在开展植物接种内生菌的抗性研究时,应仿真自然环境,延长实验时间,采用分子标记法观察内生菌在寄主植物体内的动态变化和内生菌侵染下寄主植物相关基因的表达情况。

(4)在进行内生菌多样性研究的同时,更加注重内生菌的宿主专一性和组织专一性研究。

参考文献:

- [1] 马亚娟,徐福利,王渭玲,等.氮磷提高华北落叶松人工林地土壤养分和酶活性的作用[J].植物营养与肥料学报, 2015, 21(3): 664-667.
- [2] HARDING R B, JOKELA E J. Long-term effects of forest fertilization on site organic matter and nutrients[J]. Soil Science Society of America Journal, 1994, 58(1): 216-221.
- [3] 姚 婕,虞木奎.施肥对麻栎人工林生长及热值的影响[J].中国农学通报, 2016, 32(1): 6-11.
- [4] WANG Q K, WANG S L, LIU Y X. Responses to N and P fertilization in a young *eucalyptus dunnii* plantation: microbial properties, enzyme activities and dissolved organic matter[J]. Applied Soil Ecology, 2008, 40(3): 484-490.
- [5] 沈 宏,曹志洪.长期施肥对不同农田生态系统土壤有效碳库及碳素效率的影响[J].热带亚热带土壤科学, 1998, 7(1):

- 1-5.
- [6] ZHUA X Y, ZHU B. Diversity and abundance of soil fauna as influenced by long-term fertilization in cropland of purple soil, China [J]. Soil and Tillage Research, 2015, 146(A): 39-46.
- [7] 陈丹梅, 袁 玲, 黄建国, 等. 长期施肥对南方典型水稻土养分含量及真菌群落的影响[J]. 作物学报, 2017, 43(2): 286-295.
- [8] 路 磊, 李忠佩, 车玉萍. 不同施肥处理对黄泥土微生物生物量碳氮和酶活性的影响[J]. 土壤, 2006, 38(3): 309-314.
- [9] BAYMAN P, LEBRON L L, TREMBLAY R L, et al. Variation in endophytic fungi from roots and leaves of *Lepanthes* (Orchidaceae) [J]. New Phytologist, 1997, 135(1): 143-149.
- [10] STONE J K, BACON C W, WHITE J F. An overview of endophytic microbes: Endophytism defined [M] // BACON C W, WHITE J F Jr. Microbial endophytes. New York: Marcel Dekker, 2000: 3.
- [11] 陈 龙, 梁子宁, 朱 华. 植物内生菌研究进展[J]. 生物技术通报, 2015, 31(8): 30-34.
- [12] 王瑶瑶, 韩烈保, 曾会明. 禾本科植物内生菌研究进展[J]. 生物技术通报, 2008(3): 33-38.
- [13] 王志伟, 陈永敢, 王庆臻, 等. 中国植物内生微生物研究的发展和展望[J]. 微生物学通报, 2014, 41(3): 482-496.
- [14] 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.
- [15] 李 亮, 蔡柏岩. 丛枝菌根真菌缓解连作障碍的研究进展[J]. 生态学杂志, 2016, 35(5): 1372-1377.
- [16] 罗红艳, 陈潇潇, 曹光球, 等. 连栽杉木林地土壤对其无性系幼苗土壤酶活性和酚酸类物质含量的影响[J/OL]. 西北林学院学报: 1-8 [2018-10-29]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1202.S.20181022.1607.034.html>.
- [17] 马亚娟, 徐福利, 王渭玲, 等. 氮磷提高华北落叶松人工林土壤养分和酶活性的作用[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(3): 664-674.
- [18] 巩庆利, 翟丙年, 郑 伟, 等. 渭北旱地苹果园生草覆盖下不同肥料配施对土壤养分和酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(1): 205-212.
- [19] 韦建宏, 侯 敏, 韦添露, 等. 不同坡位桉树人工林生长和土壤理化性质比较[J]. 安徽农业科学, 2017, 45(5): 167-169.
- [20] 拱健婷, 张子龙. 植物化感作用影响因素研究进展[J]. 生物学杂志, 2015, 32(3): 73-77.
- [21] 林武星, 洪伟, 叶功富. 木麻黄根系浸提液对幼苗营养吸收和生长的影响[J]. 浙江林学院学报, 2005, 22(2): 170-175.
- [22] 华元刚, 茶正早, 林钊沐, 等. 海南岛桉树人工林营养与施肥[J]. 热带林业, 2005, 33(1): 35-38.
- [23] 赵紫檀. 连栽杉木根际土壤微生物群落结构变化特征研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2018.
- [24] WU H S, LIU D Y, LING N, et al. Influence of root exudates of watermelon on *Fusarium oxysporum* f.sp. *niveum* [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 73(4): 1150-1156.
- [25] MEHROTR A. Phytophthora leaf blight of some forest trees [J]. Indian Journal of Forestry, 2000b, 23(2): 142-148.
- [26] 许秀玉, 张卫强, 黄钰辉, 等. 木麻黄青枯病抗性鉴定方法比较及抗病种质筛选[J]. 华南农业大学学报, 2017, 38(4): 87-94.
- [27] APPEL D N, BILLINGS R F. Oak wilt perspectives: the proceedings of the national oak wilt symposium [M]. Texas Agricultural Experiment Station, Texas Forest Service, 1995.
- [28] 刘济明. 茂兰喀斯特森林中华蚊母树群落土壤种子库动态初探[J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 366-374.
- [29] 杨忠岐, 王小艺, 张翌楠, 等. 以生物防治为主的综合控制我国重大林木病虫害研究进展[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(2): 163-183.
- [30] 江 曙, 钱大玮, 段金旻, 等. 植物内生菌与道地药材的相关性研究[J]. 中草药, 2008, 39(8): 1268-1272.
- [31] 谢安强, 洪 伟, 吴承祯, 等. 10 株桉树内生真菌对尾巨桉 (*E. urophylla* × *E. grandis*) 光合作用的影响[J]. 福建林学院学报, 2011, 31(1): 31-37.
- [32] 侯姣姣, 余仲东, 康永祥, 等. 内生真菌感染对古侧柏种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(6): 110-115.
- [33] 林 晗, 洪陈洁, 洪 滔, 等. 不同内生真菌对千年桐幼苗生长及主要矿质元素的影响[J]. 热带作物学报, 2016, 37(9): 1799-1804.
- [34] 袁宗胜. 促生内生细菌对毛竹叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(25): 103-105.
- [35] 袁宗胜. 内生细菌活性物质促进毛竹生长的生化机理研究[J]. 江西农业学报, 2018, 30(7): 42-44.
- [36] WHITE J F, TADYCH M, TORRES M S, et al. Endophytic microbes, evolution and diversification [M] // KLIMAN R M. Encyclopedia of Evolutionary Biology, Amsterdam: Elsevier Inc, 2016: 505-510.
- [37] ROSENBLUETH M, MARTINGEZ-ROMERO E. Bacterial endophytes and their interactions with hosts [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2006, 19(8): 827-837.
- [38] 杨承栋. 我国人工林土壤有机质的量和质下降是制约林木生长的关键因子[J]. 林业科学, 2016, 52(12): 1-12.
- [39] 陈国平, 俎丽红, 高张莹, 等. 八仙山不同立地落叶阔叶林凋落物养分特征及土壤肥力评价研究[J]. 植物研究, 2016, 36(6): 878-885.
- [40] WARING B G. Exploring relationships between enzyme activities and leaf litter decomposition in a wet tropical forest [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2013, 64: 89-95.
- [41] 文自兰, 许秀兰, 杨春琳, 等. 5 种优势腐生真菌降解华山松针叶的酶活测定[J]. 微生物学通报, 2015, 42(4): 654-664.
- [42] 胡云飞, 李荣林, 杨亦扬, 等. 内生真菌短密木霉对茶树修剪叶降解及土壤真菌的影响[J]. 生态学杂志, 2015, 34(3): 820-825.
- [43] 陈 晏, 戴传超, 王兴祥, 等. 施加内生真菌拟茎点霉 (*Phomopsis* sp.) 对茅苍术凋落物降解及土壤降解酶活性的影响[J]. 土壤学报, 2010, 47(3): 537-544.
- [44] BHATTI A A, HAQ S, BHAT R A. Actinomycetes benefaction role in soil and plant health [J]. Microbial Pathogenesis, 2017, 111: 458-467.
- [45] 宁楚涵, 李文彬, 刘润进. 植物共生放线菌研究进展[J/OL]. 生

- 态学杂志: 1-12 [2018-11-15]. <https://doi.org/10.13292/j.1000-4890.201901.001>.
- [46] YUAN Z L, ZHANG C L, LIU F C. Recent advance on physiological and molecular basis of fungal endophyte-plant interactions[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(9): 4430-4439.
- [47] AHMAD M, KIBRET M. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective[J]. *Journal of King Saud University-Science*, 2014, 26(1): 1-20.
- [48] 方珍娟, 张晓霞, 马立安. 植物内生菌研究进展[J]. *长江大学学报(自然科学版)*, 2018, 15(10): 41-45.
- [49] 刘善江, 夏雪, 陈桂梅, 等. 土壤酶的研究进展[J]. *中国农学报*, 2011, 27(21): 1-7.
- [50] 周礼恺. 土壤酶学: 1版[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 116-206.
- [51] NASEBY D C, PASCUAL J A, LYNCH J M. Effect of bio-control strains of *Trichoderma* on plant growth, *Pythium ultimum* populations, soil microbial communities and soil enzyme activities[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2000, 88: 161-169.
- [52] 冯天祥, 王玲, 陈海敏, 等. 植物内生放线菌功能及生物活性物质研究进展[J]. *中国生物工程杂志*, 2015, 35(4): 98-106.
- [53] SIMA S F. Microbial enzymes for oxidation of organic molecules[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 1989, 9: 171-257.
- [54] 袁志林, 戴传超, 史央, 等. 内生真菌 B3 促进水稻生长的机理研究[J]. *江苏农业科学*, 2004(2): 956-959.
- [55] 陈晏, 戴传超, 王兴祥, 等. 施加内生真菌拟茎点霉 (*Phomopsis* sp.) 对茅苍术凋落物降解及土壤降解酶活性的影响[J]. *土壤学报*, 2010, 47(3): 537-544.
- [56] ZOU Y N, SRIVASTAVA A K, WU Q S, et al. Glomalin-related soil protein and water relations in mycorrhizal citrus (*Citrus tangerine*) during soil water deficit[J]. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2014, 60(8): 1103-1114.
- [57] ADHIKARI T B, JOSEPH C M. Evaluation of bacteria isolated from rice for plant growth promotion and biological control of seedling disease of rice[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2001, 47(7): 916-924.
- [58] MAGAN N, SMITH M K. Isolation of the endophytes *Lophodermium piceae* and *rhizosphaera kalkhoffii* from Sitka spruce needles in poor and good growth sites and in vitro effects of environmental factors[J]. *Phyton (Horn)*, 1996, 36(4): 103-110.
- [59] 崔晋龙, 任晓琳, 王梦亮. 内生真菌与大花红景天互作的 RAPD 标记分析[J]. *微生物学杂志*, 2017, 37(5): 8-12.
- [60] WANG M L, GUO T T, ZHANG N S, et al. Identification and fermentation optimization of two endophytic fungi from *Rhodiola angusta* [J]. *Natural Product Research Development*, 2015, 27: 667-673.
- [61] CUI J L, GUO T T, CHAO J B, et al. Potential of the endophytic fungus *Phialocephala fortinii* Rac56 found in *Rhodiola* plants to produce salidroside and p-tyrosol [J]. *Molecules*, 2016, 21: 502.
- [62] 谢安强, 洪伟, 吴承祯. 桉树内生菌对尾巨桉幼苗抗寒生理指标的影响[J]. *林业科学*, 2012, 48(6): 170-174.
- [63] 谢安强, 洪伟, 吴承祯, 等. 桉树内生菌对尾巨桉幼苗抗寒性的影响[J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2011, 40(2): 138-144.
- [64] 李娇, 张宝龙, 赵颖, 等. 内生菌对提高植物抗盐碱性的研究进展[J]. *生物技术通报*, 2014(4): 14-18.
- [65] 何玲敏, 叶建仁. 植物内生细菌及其生防作用研究进展[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2014, 38(6): 153-159.
- [66] SUN L, LU Z, BIE X, et al. Isolation and characterization of a co-producer of fengycins and surfactins, endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* ES-2, from *Scutellaria baicalensis* Georgi [J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2006, 22(12): 1259-1266.
- [67] WANG L W, XU B G, WANG J Y, et al. Bioactive metabolites from *Phoma* species an endophytic fungus from the Chinese medicinal plant *Arisaema erubescens* [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2012, 93(3): 1231-1239.
- [68] WILSON D. Fungal endophytes which invade insect galls: Insect pathogens, benign saprophytes, or fungal inquilines? [J]. *Oecologia*, 1995, 103(2): 255-260.
- [69] SUMARAH M W, PUNIANI E, SORESENSEN D, et al. Secondary metabolites from anti-insect extracts of endophytic fungi isolated from *Picea rubens* [J]. *Phytochemistry*, 2010, 71(7): 760-765.
- [70] REN J, YE J, LIU H, et al. Isolation and characterization of a new *Burkholderia pyrocinia* strain JK-SH007 as a potential biocontrol agent [J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2011, 27(9): 2203-2215.
- [71] 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.
- [72] 唐旭. 松枯梢病拮抗细菌的筛选及其抗病机制初探 [D]. 南京: 南京林业大学, 2017.
- [73] 王森胜, 何熙璞, 刘鸿杰, 等. 具抑菌活性杉木内生菌的分离、鉴定及培养条件优化 [J]. *基因组学与应用生物学*, 2014, 33(6): 1275-1280.
- [74] 龙凤, 洪滔, 林勇明, 等. 2 种化感物质胁迫下内生真菌感染对木麻黄幼苗小枝活性氧代谢和清除系统的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2016, 22(3): 462-472.
- [75] 梁安洁, 龙凤, 洪滔, 等. 槲皮黄素-3- α -阿拉伯糖苷胁迫下内生真菌对木麻黄幼苗根系形态和生理特性的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(4): 797-804.
- [76] 陈玲, 董坤, 杨智仙, 等. 连作障碍中化感自毒效应及间作缓解机理 [J]. *中国农学报*, 2017, 33(8): 91-98.
- [77] 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.