

药用植物内生真菌研究进展

郭龙妹, 高林怡, 孙文静, 王莉莉, 黎万奎* (上海中医药大学中药研究所, 上海 201203)

摘要 药用植物是人类生存与发展的重要自然资源, 具有丰富的物种多样性。内生真菌寄生在健康的植物组织内部, 是植物微生态系统中的天然组成成分。自然界许多药用植物中蕴藏着丰富的内生真菌, 与宿主植物长期进化中产生与宿主相同或相似的活性物质。近年来药用植物内生真菌广泛应用于农业生产、工业发酵、生物制药等领域中, 具有广阔的开发利用前景。药用植物内生真菌多样性及其与宿主植物关系的概述, 有助于药用植物内生真菌资源的合理开发利用。

关键词 药用植物; 内生真菌; 多样性; 宿主植物

中图分类号 R 282.71 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)09-0011-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.09.004



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress of Endophytic Fungi of Medicinal Plants

GUO Long-mei, GAO Lin-yi, SUN Wen-jing et al (Institute of Chinese Materia Medica, Shanghai University of Traditional Chinese Medicine, Shanghai 201203)

Abstract Medicinal plants, which are of rich species diversity, are important natural resources for human survival and development. Endophytic fungi are parasitic in healthy plant tissues and are a natural component of plant microecology. Many medicinal plants in nature contain abundant endophytic fungi, which produce the same or similar active substances in the long-term evolution of host plants. In recent years, endophytic fungi in medicinal plants have been widely used in agricultural production, industrial fermentation, bio pharmaceutical and other fields, and they have broad prospects for development and utilization. In this review, we provide the diversity of endophytic fungi in medicinal plants and the relationship with host plants, which is helpful for rational exploitation and utilization of endophytic fungi resources in medicinal plants.

Key words Medicinal plants; Endophytic fungi; Diversity; Host plants

植物内生真菌是指在其生活史的部分或全部阶段, 生长在健康植物体的各类组织和器官内而不引起明显感染症状的真菌^[1]。内生真菌普遍存在于健康植物组织中, 种类繁多, 分布广泛。研究表明, 药用植物中内生真菌除了自身合成药物活性成分外, 还能促进宿主植物合成活性成分^[2]。药用植物内生真菌代谢产物的多样性, 为新型活性化合物的发现开辟了新途径。近年来, 我国药用植物生态环境日益恶劣, 生物多样性遭到破坏, 加强药用植物内生真菌的研究, 对其资源的合理开发利用具有重要意义。

1 药用植物内生真菌的多样性

1.1 物种多样性 研究表明, 几乎所有被研究的植物体内都含有内生真菌^[3], 且具有丰富的物种多样性, 药用植物也不例外。谭小明等^[4]对近 10 年来国内外已报道的可培养内生真菌进行总结, 从 83 科 212 种药用植物各类组织中分离出 376 属以上的内生真菌, 具有丰富的物种多样性。陈旭等^[5]从贵州小白及中分离获得内生真菌 137 株并归为 12 目 18 科 22 属, 表现出较为丰富的多样性。徐焰平^[6]对分离自不同生境铁皮石斛的内生真菌进行总结, 已鉴定出来自 5 个真菌亚门的 48 个属。吴小民等^[7]研究发现高山红景天内生真菌在数量和种类上存在极其丰富的多样性。徐全智等^[8]对不同品种的枸杞内生真菌进行分离, 发现不同枸杞品种间内生真菌分布存在差异。不同植物体内内生真菌的种类和

数量不同, 而同一植物在不同地理位置、不同生长阶段、不同季节及不同器官内生真菌的种类和数量亦存在差异。毕江涛等^[9]通过组织块法从甘草根茎叶中分离内生真菌, 其中根部最多, 其次为茎部, 叶部最少。倪佳俊等^[10]利用平板分离法研究飞蓬草各器官中的内生真菌分布情况, 由多到少依次为叶部、根部、茎部。王营等^[11]分析发现广藿香内生真菌的分布存在明显的组织特异性。以上研究均表明不同器官中内生真菌的分布存在着差异。有学者认为, 影响药用植物内生真菌物种多样性的原因, 主要为宿主的生境。段荣婷等^[12]对云南弥勒和临沧野生滇重楼内生真菌进行分离, 得到滇重楼内生真菌的差异性可能与生存环境及分离部位等因素有关。

1.2 内生真菌产物的功能多样性 近年来, 关于药用植物内生真菌的研究主要集中在其重要的次级代谢产物方面。药用植物内生真菌可产生多种具有药理活性的物质, 如抗氧化、抗癌抗肿瘤、抗菌及其他活性物质等。

1.2.1 抗氧化活性物质。 研究表明, 有些药用植物内生真菌产物具有抗氧化作用。范海兰等^[13]在福建短葶山麦冬中分离出青霉菌属 *d5* 菌株具有抗氧化活性。崔晋龙等^[14]研究发现柴胡红景天中有一株具有抗氧化活性的内生真菌 *Rb-R-1*, 具有较强的羟自由基 ($\cdot\text{OH}$)、超氧阴离子自由基 ($\text{O}_2^{\cdot-}$) 及 NO_2^- 清除等能力。霍娟等^[15]从杜仲叶片中分离到一株能产生抗氧化活性物质的内生真菌刺孢壳 *Chaetomella* sp.。钱一鑫等^[16]通过对白菖蒿分离获得的内生真菌粗提物进行体外抗肿瘤和抗氧化活性筛选, 发现拟茎点霉属 *GYB42* 菌株粗提物同时具有抗氧化活性和细胞毒性。

1.2.2 抗癌抗肿瘤活性物质。 从药用植物的内生真菌中找

基金项目 国家自然科学基金项目 (81673541)。

作者简介 郭龙妹 (1991—), 女, 山西忻州人, 硕士研究生, 研究方向: 中药现代生物技术与资源开发利用。* 通信作者, 副研究员, 博士, 硕士生导师, 从事中药现代生物技术与资源开发利用研究。

收稿日期 2018-12-25

到产生抗癌抗肿瘤活性物质,为寻找天然药物开辟了新途径。宣群等^[17]从莪术内生真菌青霉 *EF03* 和巴恩青霉 *EF11* 的发酵产物中分离到抗癌药物 β -榄香烯。张玲琪等^[18]从美登木分离的内生真菌中筛选到一株球毛壳菌 (*Chaetomium globosum*) 98M 6,其可产生抗癌化合物球毛壳菌素 (chaetoglobosin A)。陈旭等^[19]从马比木植物中一株编号为 *GX-8* 的木霉属内生真菌 *Trichoderma sp.*,其发酵产物分离纯化后得到一种甾体类化合物,该化合物体外对 2 种癌细胞的增殖具有一定抑制作用,可作为一种微生物来源的抗癌活性产物新资源。张峥嵘等^[20]用 105 株银杏内生真菌发酵液的乙酸乙酯粗提物分别对 *A549* 肺癌细胞与 *HepG2* 肝癌细胞进行抗肿瘤活性的检测,发现内生真菌对两种癌细胞都表现出一定的抑制,而菌株 *G-04-05* 对两者都显示出较高的抑制作用。代金霞等^[21]对分离自宁夏枸杞的 10 株内生真菌发酵液体外细胞毒活性进行检测,发现有 4 株内生真菌至少对 1 种肿瘤细胞的抑制率高于 50%。高逢明^[22]从贵州省施秉县产冬凌草中分离到 152 株内生真菌,利用抗肿瘤体外细胞增殖抑制筛选模型 (SRB 法) 对其进行活性检测,结果显示 20 株内生真菌 (占总分离菌株的 13.1%) 对人慢性髓性白血病 *K562* 细胞具有显著的增殖抑制活性。

1.2.3 抗菌活性物质。目前,人类发现内生真菌代谢产物中存在抑制细菌、真菌、病毒等病原微生物的活性物质。郭建新等^[23]通过测定银杏内生真菌对 7 种植物病原真菌的抑制作用,结果显示 302 株具有抗菌活性,其中 12 株抗菌效果非常明显。张慧茹等^[24]研究发现绞股蓝内生真菌 *JY25* 主要破坏细菌的细胞膜及影响细菌蛋白质合成而抑制细菌生长。施蕊等^[25]从滇重楼植物中分离到 98 株内生真菌,发现其中有 8 株对植物土传病原菌立枯丝核菌、尖孢镰刀菌和烟草黑胫病菌有抑菌效果的。曲田丽等^[26]从合欢叶分离筛选出一株内生细菌 *H8* 并进行抑菌试验,发现 *H8* 菌株、发酵液、无菌发酵液及其活性组分对苹果腐烂病菌、苹果轮纹病菌等 6 种供试植物病原菌均具有较强的抑菌活性,对寻找结构新颖、高效的农用抗菌活性物质有重要意义。

1.2.4 其他活性物质。药用植物内生真菌产物中除具有抗癌、抗菌等活性,还可以产生具有免疫抑制或其他抗病活性物质。祁婧等^[27]对分离自石斛的内生真菌提取物进行抑制 *HIV-1* 整合酶活性的评价,筛选得到 19 个对 *HIV-1* 整合酶抑制活性大于 80% 的样品。承曦等^[28]研究发现蛇足石杉内生真菌 *g5* 发酵液醇提物对 *AChE* 的抑制作用表现为混合竞争型可逆抑制。汪涯等^[29]从蛇足石杉分离得到 19 个属 127 株内生真菌,其中有 15 个属的 39 株内生真菌显示出乙酰胆碱酯酶抑制活性,且 11 株有显著的抑制活性。杨明俊等^[30]从水仙的根、鳞茎中共分离到 18 株内生真菌,经检测筛选出 3 株对 *AChE* 具有较强抑制作用的菌株,且首次从水仙内生真菌中筛选出了 1 株 *AChE* 抑制活性较高的菌株 *Rhinocladiella sp. LA60*。Strobel 等^[31]从非洲热带雨林植物的内生真菌 *Pseudom. assaria sp.* 中分离到一种非肽类代谢物,具有模拟胰岛素的的作用,可降低血糖浓度。黎万奎等^[32]在蛇足石杉中

分离获得内生枝顶孢霉 (*Acremonium endophytium*),该菌株液体发酵产生石杉碱甲类似化合物,为寻找治疗早老性痴呆提供微生物新资源。

2 药用植物内生真菌与宿主植物的关系

2.1 药用植物内生真菌与宿主的关系 环境因素 (如温度、湿度等)、遗传因素 (如内生真菌种类、植物类型及植物基因类型等) 和周围生物 (如环境微生物) 等共同决定内生真菌与宿主植物之间的关系且彼此间相互影响^[33]。不同药用植物内生真菌的种类、基因型不同,与宿主植物形成的关系也千差万别。自然界中,内生真菌与宿主植物之间形成复杂的关系,如互利共生、无害或微害寄生等。同时,内生真菌对宿主植物具有选择性,同一内生真菌与某一植物形成内共生关系,与另一植物则无法再形成内共生关系。

内生真菌与宿主植物的交流在长期共同进化过程中起到非常重要的作用。据报道,与其他植物病原体相比,内生真菌与宿主植物之间的交流可达到对抗平衡,并表现出表型可塑性^[34]。内生真菌与宿主植物在交流过程中,彼此相互作用刺激植物体内与生物和非生物应激反应相关的抗性基因的表达,因此内生真菌与宿主植物的交流对二者而言都是有好处的^[35]。在二者共同进化的过程中,为适应宿主植物的微环境,内生真菌通过遗传变异,摄取某些植物的 DNA 进入到自身的基因组中,从而使某些内生真菌能够合成其宿主植物特有的植物化学物质。

2.2 药用植物内生真菌的生物学功能

2.2.1 促进药用植物的生长发育。研究表明,感染内生真菌的植株比未感染植株生长速度快。内生真菌促进植物生长发育的生理机制包括:①许多内生真菌通过调节植物的相关代谢途径,促进或增加植物体内一些促生长物质的产生,如生长激素、赤霉素及氨基酸等。张集慧等^[36]从石斛、金线莲、天麻等兰科药用植物中分离的 5 种内生真菌发酵液和菌丝体中提取到了赤霉素、吲哚乙酸、脱落酸、玉米素和玉米素核苷 5 种植物激素,且这 5 种内生真菌均能不同程度地产生一种或几种植物激素来促进兰科药用植物的生长发育。②内生真菌可促进宿主植物对钾、镁及磷等必需营养元素的吸收,从而加速植物的生长。Mullen 等^[37]通过为 *Ranunculus adoneus* 接种深色有隔内生真菌 (*DSE*) 并施加氮肥,发现接种 *DSE* 能促进新根的发生,进而促进植物对氮素的吸收。③内生真菌可与病原菌竞争营养物质和空间或通过产生一些对病原菌的生长起抑制作用的拮抗物质,促进宿主植物生长发育。王艳红等^[38]研究发现温郁金内生真菌 *Chaetomium globosum* *L18* 对多种植物病原真菌和细菌均有不同程度的抑制作用,且该菌能够分泌产生抗菌物质,抑制病原菌菌丝的生长和孢子萌发。同时,内生真菌能促进某些植物如铁皮石斛种子的萌发、加快原球茎的生长速度以及促进幼苗生长。吴慧凤^[39]将铁皮石斛菌根真菌分别与其种子和原球茎进行共培养,发现菌根真菌能促进其种子萌发和原球茎的生长。

2.2.2 增强药用植物的抗逆性。内生真菌增强宿主植物对生物和非生物胁迫的抗逆性,主要体现在抗旱性、抗盐碱性

及抗病虫害等方面^[40],从而提高药用植物在不良环境下的生存能力^[41-42]。关于内生真菌增强宿主植物的抗逆性机制主要有以下几种解释:①内生真菌通过促进宿主植物对金属离子、矿物质和有机质等的吸收,从而增强宿主植物对周围环境胁迫的适应能力。邓勋等^[43]研究发现深色有隔内生真菌与宿主植物互作形成共生体,可提高植物的抗逆性包括提高植物对干旱以及重金属污染等逆境胁迫的抗性、诱导植物产生系统抗性、抵御病原菌生物胁迫等。尹艺等^[44]研究发现碱蓬内生真菌 EF11-01 可以提高水稻对镉胁迫的抗性。

②内生真菌可通过产生抗生素或其他次生代谢物质来提高自身的竞争力,也可通过诱导或增加宿主植物的防御机制来抵抗病原菌的侵害。研究发现,内生真菌能产生若干抗氧化成分,如甘露醇、酚酸及其衍生物和其他碳水化合物,从而增强宿主植物忍耐胁迫的能力^[45-46]。Dong 等^[47]研究表明内生真菌能使宿主植物获得诱导系统抗性,从而增强宿主植物的抗逆性。③内生真菌通过影响昆虫产卵的选择性^[48]或与昆虫竞争宿主植物的能量供应^[49],也可通过产生毒素^[50]来达到抗虫的效果。常燕等^[51]从夹竹桃根茎叶中共分离出内生细菌 51 株、内生真菌 65 株,其中夹竹桃内生细菌对供试昆虫杀虫效果不明显;内生真菌有 7 株对蚜虫有明显的杀虫性;12 株对斜纹夜蛾 3 龄幼虫有明显的触杀活性。孙景云等^[52]测得雷公藤、乌头等 10 种植物分离得到 49 种内生真菌的 71 个发酵提取物具有杀虫活性。

2.2.3 促进药用植物体内次生代谢产物的合成和积累。内生真菌入侵药用植物后,可增强其体内次生代谢产物的合成和积累。内生真菌在与药用植物的共同进化过程中,作为特定化学信号的内生真菌诱导子对药用植物代谢过程中的某些特定基因的表达进行有选择的、快速、高度专一的诱导,活化特定的次生代谢途径来调控植物体内代谢产物的生物合成,进而显著促进药用植物活性成分的合成和积累^[53]。据报道,青蒿的内生真菌诱导子可显著促进青蒿素的合成^[54]。杨靖等^[55]研究发现分离自剑叶龙血树根部的内生真菌 9568D 链孢霉可促进血竭的形成。

3 小结

药用植物内生真菌是一类尚未充分利用的微生物资源,未来还有许多新物种有待发现,具有重大的研究和利用价值。随着对药用植物资源的不断开发,其应用范围也在不断扩大。随着分子生物学及发酵技术等的发展,借助这些技术的研究方法及手段,使得以药用植物内生真菌为方向的新药研发更值得深入研究。目前,药用植物内生真菌在农业生产、工业发酵、生物防治等领域的应用也在不断增加,从药用植物内生真菌代谢产物中筛选具有药用价值的活性物质或新型化合物,为新药物的发现提供了新思路。近年来,药用植物内生真菌的研究除了集中在其产生的重要次级代谢产物上,利用高通量测序技术研究药用植物内生真菌群落结构也受到重视,通过考察其群落结构多样性及其与周围环境微生物的关系,从而深入了解药用植物内生真菌的来源,有助于进一步丰富人类对药用植物内生真菌资源的认识。

参考文献

- [1] KUSARI S, HERTWECK C, SPITELLER M. Chemical ecology of endophytic fungi: Origins of secondary metabolites [J]. *Chemical & Biology*, 2012, 19 (7): 792-798.
- [2] BANDARA W M M S, SENEVIRATNE G, KULASOORIYA S A. Interactions among endophytic bacteria and fungi: Effects and potentials [J]. *Journal of Biosciences*, 2006, 31 (5): 645-650.
- [3] ALY A H, DEBBAB A, PROKSCH P, et al. Fungi endophytes: Unique plant inhabitants with great promises [J]. *Appl Microbiol-Biotechnol*, 2011, 90 (6): 1829-1845.
- [4] 谭小明, 周雅琴, 陈娟, 等. 药用植物内生真菌多样性研究进展 [J]. *中国药理学杂志*, 2015, 50 (18): 1563-1580.
- [5] 陈旭, 曾茜, 刘璞玉, 等. 贵州小白及内生真菌多样性与产抗瘤活性物质菌株的筛选 [J]. *西南农业学报*, 2017, 30 (1): 111-117.
- [6] 徐焰平. 铁皮石斛内生真菌研究进展 [J]. *微生物学杂志*, 2015, 35 (5): 108-112.
- [7] 吴晓民, 任谓明, 杨信东, 等. 高山红景天内生真菌的分离及产红景天苷菌株的筛选 [J]. *时珍国医国药*, 2014, 25 (11): 2769-2772.
- [8] 徐全智, 孙牧笛, 李帆, 等. 宁夏枸杞内生真菌的分离及多样性分析 [J]. *北方园艺*, 2017 (10): 103-109.
- [9] 毕江涛, 王小霞, 陈卫民, 等. 甘草内生真菌分离及其抑菌活性初探 [J]. *草业科学*, 2013, 30 (3): 357-364.
- [10] 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.
- [11] 王营, 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.
- [12] 段荣婷, 李洪涛, 李红玉, 等. 滇重楼内生真菌多样性分析 [J]. *中国医药导报*, 2017, 14 (9): 12-15.
- [13] 范海兰, 谢安强, 申超, 等. 短葶山麦冬内生真菌分离鉴定及抗氧化活性 [J]. *北华大学学报(自然科学版)*, 2017, 18 (1): 106-109.
- [14] 崔晋龙, 郭婷婷, 王俊宏, 等. 一株柴胡红景天中内生真菌的抗氧化活性 [J]. *食品科学*, 2015, 36 (17): 22-27.
- [15] 霍娟, 陈双林. 杜仲内生真菌抗氧化活性 [J]. *南昌大学学报(理科版)*, 2004, 28 (3): 270-272.
- [16] 钱一鑫, 康冀川, 雷帮星, 等. 贵州白苞蒿抗肿瘤、抗氧化内生真菌的筛选与鉴定 [J]. *中国中药杂志*, 2014, 39 (3): 438-441.
- [17] 宣群, 张玲琪, 杨娟, 等. 菖术内生真菌产 β -榄香烯代谢产物的研究 [J]. *天然产物研究与开发*, 2011, 23 (3): 473-475.
- [18] 张玲琪, 王海昆, 邵华, 等. 美登木内生真菌产抗癌物质球毛壳甲素的分离及鉴定 [J]. *中国药理学杂志*, 2002, 37 (3): 172-175.
- [19] 陈旭, 雷帮星, 文庭池, 等. 一株木比木植物内生真菌 *Trichoderma* sp. 抗癌活性研究 [J]. *时珍国医国药*, 2017, 28 (3): 522-525.
- [20] 张嵘嵘, 康冀川, 雷帮星, 等. 银杏内生真菌及发酵液粗提物抗肿瘤活性研究 [J]. *山地农业生物学报*, 2015, 34 (1): 52-55, 65.
- [21] 代金霞, 杜晓宁. 宁夏枸杞内生菌的抗菌和抗肿瘤活性研究 [J]. *中国中药杂志*, 2017, 42 (11): 2072-2077.
- [22] 高蓬明. 冬凌草内生真菌抗肿瘤活性菌株筛选 [J]. *安徽农业科学*, 2008, 36 (29): 12759-12760, 12866.
- [23] 郭建新, 孙广宇, 张荣, 等. 银杏内生真菌抗真菌活性菌株的分离和筛选 [J]. *西北农业学报*, 2005, 14 (4): 14-17.
- [24] 张慧茹, 孟素香, 曹健, 等. 绞股蓝内生真菌抗大肠杆菌抗菌机制的研究 [J]. *微生物学通报*, 2015, 42 (1): 157-162.
- [25] 施蕊, 夏菁, 王娟, 等. 滇重楼内生真菌的分离及其抗菌活性分析 [J]. *贵州农业科学*, 2016, 44 (7): 69-71.
- [26] 曲田丽, 张淑颖, 金玉兰. 合欢内生菌 H8 的分离、鉴定及其抗菌代谢物质研究 [J]. *华北农学报*, 2015, 30 (1): 54-60.
- [27] 祁婧, 张大为, 陈娟, 等. 五种药用石斛内生真菌抑制 HIV-1 整合酶活性研究 [J]. *中国医药生物技术*, 2013, 8 (1): 36-40.
- [28] 承曦, 陈钧, 朱大元. 蛇足石杉内生真菌 g5 的乙酰胆碱酯酶抑制活性初步研究 [J]. *微生物学通报*, 2008, 35 (11): 1764-1768.
- [29] 汪涯, 曾庆桂, 张志斌, 等. 蛇足石杉内生真菌分离及其抑制乙酰胆碱酯酶活性研究 [J]. *中国中药杂志*, 2011, 36 (6): 734-740.
- [30] 杨明俊, 路鑫龙, 王永刚, 等. 水仙内生真菌乙酰胆碱酯酶抑制活性菌株的筛选及鉴定 [J]. *中国药理学通报*, 2013, 29 (10): 1461-1464.
- [31] STROBEL G, FORD E, WORAPONG J, et al. Isopestacin, an isobenzofuranone from *Pestalotiopsis microspora*, possessing antifungal and antioxidant activities [J]. *Cheminform*, 2002, 60 (2): 179-183.
- [32] 黎万奎, 胡之璧, 周吉燕, 等. 蛇足石杉内生真菌及其应用: 101195804 [P]. 2008-06-11.

- water management, 2007, 87(3): 229-240.
- [40] TAN C, DRURY C, GAYNOR J, et al. Effect of tillage and water table control on evapotranspiration, surface runoff, tile drainage and soil water content under maize on a clay loam soil [J]. *Agricultural water management*, 2002, 54(3): 173-188.
- [41] 俞双恩, 李德, 高世凯, 等. 水稻控制灌溉模式的节水高产减排控污效果[J]. *农业工程学报*, 2018, 34(7): 128-136.
- [42] 高世凯, 俞双恩, 王梅, 等. 旱涝交替下控制灌溉对稻田节水及氮磷减排的影响[J]. *农业工程学报*, 2017, 33(5): 122-128.
- [43] GAO S K, YU S E, WANG M, et al. Improving water productivity and reducing nutrient losses by controlled irrigation and drainage in paddy fields [J]. *Polish journal of environmental studies*, 2018, 27(3): 1049-1059.
- [44] DJAMAN K, MEL V C, DIOP L, et al. Effects of alternate wetting and drying irrigation regime and nitrogen fertilizer on yield and nitrogen use efficiency of irrigated rice in the Sahel [J]. *Water*, 2018, 10(6): 711.
- [45] MA L S. Nitrogen pollution from agricultural nonpoint sources and its control in water system of Taihu Lake [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1992, 3(4): 346-354.
- [46] YU S, LI Z. Biological nitrification-denitrification and nitrogen loss in rice field ecosystem [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1999, 10(5): 630-634.
- [47] PENG S, GARCIA F V, LAZA R C, et al. Increased N-use efficiency using a chlorophyll meter on high yielding irrigated rice [J]. *Field Crops Res*, 1996, 47: 243-252.
- [48] 刘立军, 徐伟, 桑大志, 等. 实地氮肥管理提高水稻氮肥利用效率[J]. *作物学报*, 2006, 32(7): 987-994.
- [49] 冯绪猛. 稻田养分管理模式优化及其增产增效分析研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [50] 郭智, 刘红江, 张岳芳, 等. 氮磷减施对水稻剑叶光合特性、产量及氮素利用率的影响[J]. *西南农业学报*, 2017, 30(10): 2263-2269.
- [51] 于灵芝, 李东坡, 俞守能, 等. 缓/控释肥料研究进展[J]. *生态学杂志*, 2006, 25(12): 1559-1563.
- [52] 王伟娜. 有机无机复混肥与化学缓释肥对氮素的缓释作用比较研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [53] 王强. 不同原料有机无机复混肥对作物产量和氮效率的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2009.
- [54] 孟琳. 施用有机-无机肥料对水稻产量和氮肥利用率以及土壤供氮特性的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2008.
- [55] 杨梦娇. 新型微生物肥料的发展现状与前景[J]. *北京农业*, 2015(9): 145.
- [56] 鲁艳红, 廖育林, 聂军, 等. 紫云英与尿素或控释尿素配施对双季稻产量及氮钾利用率的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(2): 360-368.
- [57] 刘春增, 常单娜, 李本银, 等. 种植翻压紫云英配施化肥对稻田土壤活性有机碳氮的影响[J]. *土壤学报*, 2017, 54(3): 657-669.
- [58] 聂江文, 王幼娟, 吴邦魁, 等. 施氮对冬种紫云英不还田条件下稻田土壤微生物数量与结构的影响[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(12): 3617-3624.
- [59] 谢亚萍, 张琳琳, 鄧惠博, 等. 稻壳生物炭与肥料配施对稻田镉铅铬砷的钝化与肥效的影响[J]. *复旦学报(自然科学版)*, 2017, 56(2): 228-232, 240.
- [60] 孙爱华, 华信, 叶晓思, 等. 生物炭与尿素混合施肥模式对节水灌溉水稻生长及产量的影响研究[J]. *中国农村水利水电*, 2016(8): 88-92.
- [61] 刘雅文, 马资厚, 潘复燕, 等. 不同土壤添加剂对太湖流域水稻产量及氮磷养分利用的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2017, 36(7): 1395-1405.
- [62] 何海兵, 杨茹, 廖江, 等. 水分和氮肥管理对灌溉水稻优质高产高效调控机制的研究进展[J]. *中国农业科学*, 2016, 49(2): 305-318.
- [63] 庞桂斌, 杨士红, 徐俊增. 节水灌溉稻田水肥调控技术试验研究[J]. *节水灌溉*, 2015(9): 44-47, 51.
- [64] 张荣社, 周琪, 张建, 等. 潜流构造湿地去除农田排水中氮的研究[J]. *环境科学*, 2003, 24(1): 113-116.
- [65] SHANNON M C, GRIEVE C M. Options for using low-quality water for vegetable crops [J]. *Hort Sci*, 2000, 35(6): 1058-1062.
- [66] KAFFKA S, OSTER J D, CORWIN D L. Forage production and soil reclamation using saline drainage water [C]//Proceedings of the 2004 national alfalfa symposium and the 34th CA alfalfa symposium. San Diego, CA: Department of Agricultural and Range Science Cooperative Extension, 2004: 247-253.
- [67] QADIR M, OSTER J D. Crop and irrigation management strategies for saline-sodic soils and waters aimed at environmentally sustainable agriculture [J]. *Science of the total environment*, 2004, 323: 1-19.
- [68] 王少丽, 许迪, 陈皓锐, 等. 农田除涝排水技术研究综述[J]. *排灌机械工程学报*, 2014, 32(4): 343-349.
- [69] 王少丽. 基于环境保护的农田排水研究新进展[J]. *水利学报*, 2010, 41(6): 697-702.
- [70] 王少丽, 王修贵, 丁昆仑, 等. 中国的农田排水技术进展与研究展望[J]. *灌溉排水学报*, 2008, 27(1): 108-111.
- [71] 宋美芳, 刘莉, 冉娇, 等. 南方再生稻高产理论与技术发展趋势[J]. *安徽农业科学*, 2018, 46(22): 26-27, 37.
- [72] 黄富强, 米长生, 王晓鹏, 等. 稻渔共作种养模式的优势及综合配套技术[J]. *北方水稻*, 2016, 46(2): 43-45.
- [73] 林孝丽, 周应恒. 稻田种养结合循环农业模式生态环境效应实证分析: 以南方产区稻-鱼模式为例[J]. *中国人口·资源与环境*, 2012, 22(3): 37-42.

(上接第 13 页)

- [33] MÜLLER C B, KRAUSS J. Symbiosis between grasses and asexual fungal endophytes [J]. *Current opinion in plant biology*, 2005, 8(4): 450-456.
- [34] SCHULZ B, BOYLE C. The endophytic continuum [J]. *Mycological research*, 2005, 109(4): 661-686.
- [35] BAILEY B A, BAE H, STREM M D, et al. Fungal and plant gene expression during the cobonization of cacao seedlings by endophytic isolates of four *Trichoderma* species [J]. *Planta*, 2006, 224(6): 1449-1464.
- [36] 张慧慧, 王春兰, 郭顺星, 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.
- [37] MULLEN R B, SCHMIDT S K, JAEGER C H III. Nitrogen uptake during snowmelt by the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* [J]. *Arctic & alpine research*, 1998, 30(2): 121-125.
- [38] 王艳红, 吴晓民, 朱艳萍, 等. 温郁金内生真菌 *Chaetomium globosum* L18 对植物病原菌的抑菌谱及拮抗机理[J]. *生态学报*, 2012, 32(7): 2040-2046.
- [39] 吴慧凤. 菌根真菌对铁皮石斛种子萌发及其生长的影响[D]. 海口: 海南大学, 2011.
- [40] MEI C, FLINN B S. The use of beneficial microbial endophytes for plant biomass and stress tolerance improvement [J]. *Recent Pat Biotechnol*, 2010, 4(1): 81-95.
- [41] 范君华, 刘明, 龚明福, 等. 内生菌根研究现状[J]. *塔里木农垦大学学报*, 2001, 13(2): 36-40.
- [42] 邢勇, 张丽萍. 菌根的类型及对植物的作用[J]. *生物学教学*, 2001, 26(11): 8-9.
- [43] 邓勋, 宋小双, 尹大川, 等. 深色有隔内生真菌提高宿主植物抗逆性的研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2015, 43(31): 10-11, 17.
- [44] 尹艺, 赵颖, 马蓬菊, 等. 碱蓬内生真菌对镉胁迫水稻幼苗生长及生理生化指标的影响[J]. *贵州农业科学*, 2014, 42(3): 23-26.
- [45] WHITE J F, JR, TORRES M S. Is plant endophyte-mediated defensive mutualism the result of oxidative stress protection? [J]. *Physiologia plantarum*, 2010, 138(4): 440-446.
- [46] HUANG W Y, CAI Y Z, XING J, et al. A potential antioxidant resource: Endophytic fungi from medicinal plants [J]. *Economic botany*, 2007, 61(1): 14-30.
- [47] DONG H Z, ZHANG X K, CHOEN Y, et al. Dry mycelium of *Penicillium chrysogenum* protects cotton plants against wilt diseases and increases yield under field conditions [J]. *Crop protection*, 2006, 25(4): 324-330.
- [48] 王学霞, 杨民和, 王国红. 植物-内生真菌共生体对昆虫种群的影响[J]. *生态学报*, 2009, 29(10): 5618-5626.
- [49] 左玮. 植物内生真菌在植保上的应用[J]. *安徽农学通报*, 2014, 20(1/2): 90-91.
- [50] 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.
- [51] 常燕, 曹军, 王兆慧, 等. 夹竹桃内生菌杀虫活性研究[J]. *安徽农业科学*, 2011, 39(1): 202-203.
- [52] 孙景云, 杨中铎, 于海海. 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.
- [53] 谭燕, 贾茹, 陶金华, 等. 内生真菌诱导子调控药用植物活性成分的生物合成[J]. *中草药*, 2013, 44(14): 2004-2008.
- [54] ZHENG L P, GUO Y T, WANG J W, et al. Nitric oxide potentiates oligosaccharide-induced artemisinin production in *Artemisia annua* hairy roots [J]. *Journal of integrative plant biology*, 2008, 50(1): 49-55.
- [55] 杨靖, 江东福, 马萍. 特异性真菌作用于龙血树材形成血竭的研究[J]. *中草药*, 2004, 35(5): 572-574.