

# 内生真菌提高植物抵御盐胁迫的研究进展

李娥<sup>1</sup> 胡华冉<sup>1</sup> 李蛟男<sup>1</sup> 杜光辉<sup>2</sup> 刘飞虎<sup>1, 2</sup>

(1. 云南大学生命科学学院, 昆明 650091; 2. 云南大学农学院, 昆明 650091)

**摘要:** 土壤盐渍化日趋严重, 盐害已成为植物生产中严重的生境胁迫。因此, 土壤盐渍化问题的研究成为近年来的热点。盐胁迫主要造成植物对土壤水分和养分吸收障碍。研究发现, 植物内生真菌能在盐胁迫下促进植物对土壤养分和水分的吸收, 缓解盐胁迫带来的伤害, 从而提高植物生物量, 维持植物生长和群体结构。本文从提高植物抵御盐胁迫的内生真菌的发掘、内生真菌对植物抵御盐胁迫的影响以及内生真菌的研究前景和目前存在的相关问题进行探讨和综述, 期望能为发现和利用协助植物抵御盐害的微生物资源提供参考和依据。

**关键词:** 盐害; 植物; 内生真菌

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2019-0499

## Research Progress on Endophytic Fungi Improving Plant Resistance to Salt Stress

LI E<sup>1</sup> HU Hua-ran<sup>1</sup> LI Jiao-nan<sup>1</sup> DU Guang-hui<sup>2</sup> LIU Fei-hu<sup>1, 2</sup>

(1. College of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091; 2. School of Agriculture, Yunnan University, Kunming 650091)

**Abstract:** Soil salinization is becoming increasingly serious, and it has become a major constraint in plant production. Therefore, research on soil salinization has become a hotspot in recent years. Salt stress mainly causes difficulties in plant uptake of soil water and nutrients. Endophytic fungi may promote plant uptake of soil water and nutrients under salt stress, alleviate salt-induced damages, thereby maintaining plant growth, population structure and biomass. In this paper, we summarized the discovered endophytic fungi and their effects on plant resistance to salt stress, discussed the research prospects of endophytic fungi and current issues, aiming to provide reference and basis for discovering and utilizing of microbial resources to enhance plants resistance to salt stress.

**Key words:** salinization; plant; endophytic fungi

盐渍化 (Salinization) 是自然界中广泛存在的一种非生物胁迫<sup>[1]</sup>。目前, 全球有  $8.31 \times 10^8 \text{ hm}^2$  土地受到盐渍化威胁, 占全球耕地面积 10%<sup>[2]</sup>, 中国则有约  $1 \times 10^8 \text{ hm}^2$  盐渍土<sup>[3]</sup>, 约 1/5 的耕地发生盐碱化<sup>[4]</sup>。盐渍化严重程度已经影响到农业和经济发展及环境的状况。目前, 改善土壤盐渍化主要通过调整水利、平整土地、施用大量化肥、种稻洗田、种

植盐生植物等措施进行<sup>[5]</sup>, 但这些方法都有一定局限性, 不能从根本上改善土壤质量状况及提高植物生物量。

近年来, 研究发现某些植物内生真菌与植物共生, 为植物直接提供营养或帮助植物获得营养, 通过产生活性物质或信号转导增强宿主抗虫、抗病、抗胁迫 (包括盐、旱、低温) 能力<sup>[6-7]</sup>, 还可以显

收稿日期: 2019-06-06

基金项目: 国家麻类产业技术体系建设专项资金资助 (CARS-16-E15), 国家自然科学基金项目 (31871671), 云南大学第十届研究生科研创新项目 (2018194)

作者简介: 李娥, 女, 硕士研究生, 研究方向: 植物耐盐性及植物内生真菌; E-mail: 2049829995@qq.com

通讯作者: 刘飞虎, 男, 博士, 教授, 研究方向: 工业大麻的栽培; E-mail: dmzpynu@126.com

杜光辉, 男, 博士, 讲师, 研究方向: 工业大麻的栽培; E-mail: dgh2012@ynu.edu.cn

著改变土壤微生物群落,改善土壤质量<sup>[8]</sup>。本研究从提高植物耐盐性内生真菌的发掘、内生真菌增强植物耐盐性机制等方面的研究进展、发展前景和存在问题进行综述与讨论,期望为发掘和利用内生真菌增强植物耐盐性的相关研究提供参考和启示。

## 1 植物内生真菌

1988年,Carroll<sup>[9]</sup>把植物内生真菌定义为生活在植物组织内生活史中的某一时期,对植物组织没有引起明显病害症状的真菌。根据系统发育和生活史特征,将植物内生真菌分为 *clavicipitagen* (C) 和 *nonclavicipitagen* (NC) 2个内生类群<sup>[10]</sup>。同时,植物内生真菌多属于双核菌门、子囊亚门的有核菌纲 (*Pyrenomyetes*)、盘菌纲 (*Discomycetes*) 和腔菌纲 (*Loculoascomycetes*) 以及无形态的多种真菌,主要分布于植物各组织的细胞间,一般在叶鞘和种子中分布最多,而在叶片和根中含量极微<sup>[9]</sup>。1993年,美国科学家 Stierle 等<sup>[11]</sup>在短叶红豆杉的树皮上获得能合成抗癌活性紫杉醇的一种内生真菌,掀起植物内生真菌研究的热潮。目前,在地球上已知的 25 万种植物中,内生真菌数量在 100 万种以上<sup>[12]</sup>。

植物内生真菌与植物的抗旱、抗盐、抗虫、抗重金属等方面有关,其次生代谢产物(生物碱等)具有抗菌、杀虫、抗细胞毒性和抗癌等作用。植物内生真菌作为新型资源,在农业、医药和食品工业中有广泛应用前景<sup>[13]</sup>。Maciá-Vicente 等<sup>[14]</sup>认为环境胁迫使植物与内生真菌的关系更加紧密,以适应不利条件。所以,随着土壤盐渍化问题的日益突出,越来越多的学者关注与植物互作提高其耐盐性的内生真菌的研究。

## 2 与植物互作抵御盐胁迫内生真菌的发现

目前,报道最多的与植物互作抵御盐胁迫的内生真菌有丛枝菌根真菌 (*Arbuscular mycorrhizal fungi*, AMF)、印度梨形孢 (*Piriformospora indica*)、有隔内生真菌 (*Dark septate endophytes*, DSE) 和木霉菌 (*Trichoderma* spp.) 等。研究发现,植物根系和叶片的内生真菌对抵御盐胁迫起的作用较大。其中,叶片内生真菌以局部侵染 (*Locally limited colonization*) 方式侵染植物,根系内生真菌以系统浸染 (*Extensive or systemic colonization*) 方式侵染植

物,且侵染程度更强。根系内生真菌又有菌根真菌和非菌根真菌之分,而菌根真菌尤以印度梨形孢和丛枝菌为代表,而非菌根真菌则以暗色有隔内生真菌和红色不育真菌 (*Sterile red fungus*, SRP) 为典型代表<sup>[15]</sup>。

### 2.1 丛枝菌根真菌

德国植物生理学家 Frank<sup>[16]</sup>于 1885 年发现某些真菌能与植物根系共生,首次提出了“菌根” (*Mycorrhiza*) 这个术语。Bach<sup>[17]</sup>早在 1983 年就发现丛枝菌根真菌能在盐胁迫下侵染植物。目前,关于丛枝菌根真菌的分类有 4 个目,13 个科,19 个属,共 214 种<sup>[18]</sup>。

丛枝菌根真菌能与自然界 90% 的植物形成共生关系,提高其抗盐能力,并且通过不同方式和途径影响植物的生长<sup>[19-21]</sup>。在 NaCl 胁迫下,丛枝菌根真菌能促进盐生植物盐草<sup>[22]</sup>、银胶菊<sup>[23]</sup>等的生长,也能促进非盐生植物洋葱<sup>[24-25]</sup>、柑桔<sup>[26-28]</sup>、番茄<sup>[25, 27]</sup>、黄瓜<sup>[29]</sup>等的生长。但丛枝菌根真菌对菌根植物的促进作用和侵染强度明显比非菌根植物(如苋科、藜科、肉桂科和十字花科)强<sup>[30]</sup>。

### 2.2 印度梨形孢

1998 年,Verma 等<sup>[31]</sup>在印度塔尔沙漠中发现了一种植物根定殖担子菌——印度梨形孢 (*Piriformospora indica*),隶属于担子菌门 (*Basidiomycota*)、层菌纲 (*Hymenomycetes*)、蜡壳耳科 (*Sebacinaceae*)、梨形孢属 (*Piriformospora*)。印度梨形孢能与多种植物共生,表现出较强的促生长能力。Waller 等<sup>[32]</sup>于 2005 年发现梨形孢具有诱导大麦抗盐胁迫的潜力。迄今为止,研究发现接种印度梨形孢能提高烟草<sup>[33]</sup>、苜蓿<sup>[34]</sup>、墨西哥虎尾草<sup>[35]</sup>等多种植物的耐盐性。

### 2.3 有隔内生真菌

1905 年,Gallaud<sup>[36]</sup>首先在 2 种植物 (*Allium sphaerocephalum* L. 和 *Ruscus aculeatus* L.) 根部发现有褐色或黑色的外生菌根。1922 年,Melin<sup>[37]</sup>在松树根部也发现该真菌,并将其命名为 *Mycelium radices atrovirens* (MRA)。直到 1998 年,Jumpponen 和 Trappe<sup>[38]</sup>才提出有隔内生真菌 (*Dark septate endophytes*, DSE) 这一定义。目前,已在 100 科、

320 属、近 600 种植物中发现有隔内生真菌，但是关于有隔内生真菌的分类地位问题还很模糊<sup>[39-41]</sup>。

有隔内生真菌一直都被用来修复有害金属污染的环境<sup>[42]</sup>。但近年来的研究发现，有隔内生真菌能与植物互作提高植物耐盐性<sup>[14]</sup>。而且在有隔内生真菌与宿主植物形成共生关系过程中，能促进植物生长、改善矿物质吸收、提高植物抗逆性<sup>[43]</sup>。Pan 等<sup>[44]</sup>研究发现，盐胁迫下深色有隔内生真菌可侵染白杨，提高白杨苗木耐盐性。

#### 2.4 其他与植物互作提高宿主耐盐性的内生真菌的发现

除上面 3 大类与植物耐盐性相关的内生真菌之外，人们陆续从各种植物中发现与植物互作提高宿主耐盐性的其他内生真菌。

2005 年，Redman 等<sup>[45]</sup>在水稻植株内分离的 *Fusarium culmorum* 和 *Curvularia protuberata* 能提高水稻耐盐性。侯小媛<sup>[46]</sup>于 2007 年研究证明了醉马草内生真菌（真菌类型未注明）可以促进 NaCl 胁迫下醉马草种子的萌发，以及调节植株的生长和生理，提高了醉马草的耐盐性。2009 年，王正凤<sup>[47]</sup>发现野大麦内生真菌（真菌类型未注明）可以提高野大麦在盐胁迫条件下的发芽率、分蘖数和生物量等。2010 年，Mastouri 等<sup>[48]</sup>研究表明哈茨木霉 T22 菌株可以诱导植物对氧化损伤的生理保护来提高幼苗活力和改善胁迫影响。2011 年，Khan 等<sup>[49]</sup>从大豆根中分离出小型青霉 LHL09，该菌可以通过影响植物激素和黄酮类化合物的生物合成，从而改善盐胁迫的不利影响，促进了大豆植株的生长。2012 年，Maciá-Vicente 等<sup>[14]</sup>在小麦植株中分离得到固氮螺菌，发现盐胁迫下其与小麦之间存在共生关系，能促进小麦的生长，并影响小麦幼苗的水分吸收、光合色素含量和脯氨酸积累。钮旭光等<sup>[50]</sup>和范黎<sup>[51]</sup>从翅碱蓬中筛选出能促进盐胁迫下植物种子萌发和幼苗生长的内生真菌。2014 年，陈亚平<sup>[52]</sup>从骆驼刺中分离出 *Phaeosphaeriopsis* 属真菌，从苦豆子和碱蓬中分离出 *Phoma* 属真菌，以及在芦苇中分离到枝状枝孢菌（*Cladosporium cladosporioides*），并在 200 mmol/L NaCl 条件下与水稻共培养，发现能增加水稻耐盐性。2017 年，候姣姣等<sup>[53]</sup>在盐胁迫

条件下分别用哈茨木霉（*Trichoderma* spp.）、丝核菌（*Rhizoctonia* spp.）、黑附球菌（*Epicoccum* spp.）、曲霉菌（*Aspergillus* spp.）菌液灌根处理国槐幼苗，发现其抗盐能力提高。2018 年，吴曰福等<sup>[54]</sup>在碱蓬根部分离得到耐盐内生真菌 40 株，有未被报道过的耐盐真菌 *Aspergillus aculeatus* 和 *Fusarium oxysporum*，还有 3 株 *Aspergillus sydowii* 嗜盐真菌。

### 3 内生真菌对植物耐盐性提高的影响

#### 3.1 稳定植物营养元素吸收和保持离子平衡

盐胁迫严重影响植物的生理过程，产生离子胁迫和渗透胁迫而使细胞抑制生长或死亡，最终导致植物生长受抑制或者死亡<sup>[55-56]</sup>。盐胁迫条件下的离子胁迫主要是  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  浓度升高，以及平衡植物体内的 P 和 S 的减少。 $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$  在盐渍土壤中是竞争关系，内生真菌与植物共生可以改变植物体内  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$  比值，改善由于盐胁迫造成的植物离子不平衡现象。Pereira 等<sup>[57]</sup>对盐胁迫条件下的向日葵幼苗接种丛枝菌根真菌和细菌的混合物，发现植株各项指标均提高，组织中  $\text{K}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、N 和 P 的含量积累， $\text{Na}^+$  的含量降低。将丛枝真菌与内生细菌混合接种于金合欢，也是相同结果<sup>[58]</sup>。Abdelaziz 等<sup>[59]</sup>研究发现，盐胁迫条件下将梨形孢回接拟南芥后， $\text{Na}^+/\text{K}^+$  比值降低，钾转运蛋白 1（HKT1）和钾离子内流相关基因 *kt1*、*kt2* 的转录水平升高，推测内生真菌提高植物耐盐性的机制可能是通过调节  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$  离子通道的相关基因的表达水平，从而使盐胁迫条件  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  的离子稳态达到平衡。

盐胁迫使植物养分吸收或运输减少，造成植物养分不平衡<sup>[60]</sup>。盐胁迫条件下接种丛枝菌根真菌，其菌丝生长能增加植物根部吸收水分和养分的面积，有利植物对水分和矿质元素的吸收，如 P 的吸收等<sup>[61]</sup>。除丛枝真菌外，盐胁迫条件下回接印度梨形孢，也可以显著提高植物对 P 的吸收量，从而增加植物生物量的积累<sup>[52]</sup>。另外，盐胁迫条件下接种内生真菌，还促进植物对 N 的吸收。Qin 等<sup>[62]</sup>将植物内生真菌与植物共培养发现，提供有机氮源时，大多数内生真菌能将有机氮转化为无机氮，促进植物生长，提高植物生物量。



### 3.2 提高植物渗透调节能力

在盐胁迫条件下,植物体因大量失水进而导致渗透胁迫发生,植物通过积累有机物、减小渗透势、增强细胞渗透调节来适应环境变化<sup>[63-64]</sup>,生成并积累一些渗透调节物质,像氨基酸、蛋白质、甜菜碱和多胺等<sup>[65]</sup>。研究发现内生真菌可以通过调节植物脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖等的积累来进行渗透调节,提高植物的耐盐性。Jindal等<sup>[66]</sup>在12.5和25 mmol/L NaCl条件下回接丛枝真菌,发现植物内脯氨酸含量增高。任安芝等<sup>[67]</sup>研究发现在高盐浓度下,丛枝真菌侵染可导致黑麦草叶片内的脯氨酸含量显著增加,可溶性糖含量显著降低。但付艳平等<sup>[68]</sup>用促生菌 UW4 悬浮液浸泡向日葵种子在盐胁迫下进行种植,发现其脯氨酸含量降低,可溶性糖含量增加。Al-Garni<sup>[69]</sup>在盐胁迫下回接丛枝真菌,发现回接植物中甜菜碱的含量增加,是未回接植物的2倍。因此,盐胁迫条件下,植物内生真菌对植物各渗透物质的调节作用受盐浓度、植物种类、环境等因素的影响,但各因素之间相互作用的机制不明,还需要进一步探究<sup>[70]</sup>。

### 3.3 保持植物光合作用和水分利用效率

盐胁迫对植物光合作用的影响既有气孔和叶肉的扩散限制光合代谢,也有固碳酶减少使光合作用降低<sup>[71]</sup>以及多重胁迫叠加产生的氧化胁迫。盐胁迫还会加速叶绿素的降解、降低类囊体膜稳定性、降低叶绿体对光能的吸收、影响光能在2个光系统之间的合理分配,最终导致光合速率的降低<sup>[72]</sup>。生长在盐渍化土壤的植物面临着生理干旱的危险,因此,它们必须保持较低的内部渗透力,以防止水从根部进入土壤,水分对于盐胁迫下的植物生长至关重要。盐胁迫下植物生长的恢复与碳平衡期间光合作用恢复的速度和程度有关,也与水分耗竭期间光合作用下降的程度和速度有关<sup>[60]</sup>,而接种内生真菌可促进植物提高光合速率和对水分的吸收效率,进而使植物减缓或抵御盐胁迫。

研究发现,无性型 *Epichloe* 内生真菌的侵染,可使大麦气孔发生变化并改变根系结构,从而增强水分利用效率<sup>[73]</sup>。Redman等<sup>[45]</sup>在盐胁迫条件下接种 *Fusarium culmorum* 和 *Curvularia protuberata*

两类真菌,减少了水稻20%-30%的耗水量,并提高了其生长速度和生物量。Azad等<sup>[74]</sup>研究表明,在NaCl胁迫条件下,接种内生真菌的植株比不接内生真菌植株有更高的水分利用效率和光合效率。Ghorbani等<sup>[75]</sup>在盐胁迫条件下接种印度梨形孢于番茄,发现印度梨形孢通过改善番茄水分状况和光合作用缓解盐胁迫。

### 3.4 增强植物抗氧化防御系统

盐胁迫导致活性氧(Reactive oxygen species, ROS)的产生,而活性氧造成植物膜质过氧化进而影响植物生长<sup>[76]</sup>。但植物体内有ROS酶类保护系统,包括超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)、谷胱甘肽过氧化物酶(Glutathione peroxidase, GRX)、脱氢抗坏血酸酶(Dehydroascorbate reductase, DNAR)、单脱氢抗坏血酸酶(Dehydroascorbate reductase, MDHAR)等<sup>[77]</sup>和非酶类系统(包括抗坏血酸(Ascorbic acid, ASA)、谷胱甘肽(Glutathione, GSH)、类胡萝卜素、生育酚、类黄酮和甘露醇等,可以减缓或者避免活性氧对植物造成的损伤<sup>[77-78]</sup>。

研究表明,植物可通过接种内生真菌来清除ROS;通过增强抗氧化酶活性来加强菌根化,进而减少了氧化;积累还原的抗坏血酸和谷胱甘肽改善氧化还原稳定性,增强植物耐盐性进而增加植物生物量<sup>[79]</sup>。王英男等<sup>[80]</sup>在盐胁迫条件下的羊草内接种AMF真菌发现,抗氧化酶类的活性明显提高,氧自由基的清除能力增强。另外,Mastouri等<sup>[48]</sup>在盐胁迫条件下接种哈茨木霉T22菌株,发现该菌株能诱导植物接种AMF后宿主植物体内对氧化损伤的生理保护来提高幼苗活力。Pan等<sup>[44]</sup>在盐胁迫下将从碱蓬中分离的暗隔内生真菌回接杨树,发现显著增强了杨树体内抗氧化酶活性,提高了杨树耐盐性。Baltruschat等<sup>[81]</sup>发现在NaCl胁迫条件下接种梨形孢于大麦(*Hordeum vulgare*),显著提高了大麦抗坏血酸的含量,增加了根中抗氧化酶的活性。

另外,付艳平<sup>[68]</sup>用促生菌 UW4 悬浮液浸泡向日葵种子,在盐胁迫下进行种植发现,其可溶性蛋

白增加。张爱娣等<sup>[82]</sup>在不同 NaCl 浓度下回接丛枝真菌到大叶女贞,发现其丙二醛含量相较于对照组明显降低,王娜等<sup>[83]</sup>在不同 NaCl 浓度下回接丛枝真菌到紫花苜蓿也有相同发现。

### 3.5 影响植物代谢中心和真菌分泌物质

盐胁迫会使植物体内的激素水平发生变化,如乙烯的积累,生长素、细胞分裂素合成的减少<sup>[52, 56]</sup>。植物内生真菌能够刺激植物产生激素,如 IAA、吲哚乙腈、细胞激动素等。硝酸担子菌(*Piriformospora indica*)就能刺激植物分泌生长素(如吲哚乙酸),从而促进植物生长<sup>[84]</sup>。很多学者认为内生真菌增强植物对环境胁迫的适应性是通过影响植物代谢实现的。Ghaffari 等<sup>[85]</sup>分析发现植物根部被印度梨形孢侵染后,植物耐盐性得到了提高,并提出可能与糖代谢、氮代谢和乙烯合成途径有关。有学者提出内生真菌镰刀菌可以通过抑制植物体内的乙烯信号途径从而提高植物生长活力<sup>[15, 86]</sup>。另外,禾草内生真菌能通过自身产生的次生代谢物保护植物,使其免受外界环境胁迫的危害<sup>[87-88]</sup>。有些内生真菌也能通过活化硝酸还原酶、分泌铁载体和磷酸酶等形式促进植物养分吸收,促进植物生长<sup>[15, 89-93]</sup>,还能通过分泌粘液物质(多糖类),并在根表面形成菌膜来协助植物抗盐<sup>[15]</sup>。

### 3.6 诱导相关基因表达

植物体已进化成能通过多种生理生化方式来响应盐胁迫,而这些方式的形成离不开相关基因的调节。一方面相关基因参与植物-微生物共生体系建立,苜蓿中 *MtDMI3* 基因<sup>[15, 94]</sup>和禾草植物内生真菌的 *Nox* 基因<sup>[15, 95]</sup>参与植物-微生物共生体系的建立;日本百脉根(*Lotus japonicus*)质体蛋白基因(*CASTOR*和*POLLUX*)和编码核孔蛋白的基因 *NUP85*<sup>[15, 96-97]</sup>以及拟南芥 *At5g16590* 蛋白能协助真菌侵染植物根部<sup>[15, 98]</sup>;另一方面,植物内生真菌可以通过与植物共生来诱导植物相关耐盐基因表达来抵御盐胁迫。惠非琼等<sup>[99]</sup>在盐胁迫下回接印度梨形孢于烟草发现,印度梨形孢能诱导烟草中耐盐相关基因 *DP8P1*、*PR-1a*、*PR2*、*PR3* 和 *PR5* 的大量表达,增强烟草耐盐防御机制,提高其耐盐性。李亮等<sup>[100]</sup>在盐胁迫下用印度梨形孢侵染紫花苜蓿根部发现,

印度梨形孢可诱导脯氨酸合成酶基因 *P5CS* 表达进而增强紫花苜蓿的耐盐性。盐胁迫条件下, Ghaffari 等<sup>[85]</sup>回接印度梨形孢于小麦,在小麦根部发现 254 个差异表达基因。

研究报道,菌根植物耐盐性与水孔蛋白的分子机理有关,植物内生真菌侵染植物后诱导了水孔蛋白基因的表达。Ouziad 等<sup>[101]</sup>研究发现,NaCl 胁迫下丛枝菌根真菌定殖的番茄中的  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  转运蛋白和水通道蛋白基因表达。通过 Northern 分析和原位杂交发现,盐胁迫下用 AMF 定殖番茄根后两种  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  转运蛋白基因(水孔蛋白基因 *LeTIP1* 和其他 *LePIP*)表达上调,液泡膜和质膜水通道蛋白基因的转录水平升高。Aroca 等<sup>[102]</sup>在盐胁迫下回接丛枝真菌于菜豆和番茄,也发现了质膜水通道基因表达量增加, *LeTIP2* 表达量下降,质膜水通道蛋白(*PIP1*)的增加。综上所述,盐胁迫下内生真菌对不同植物的基因有不同的诱导功能和调控作用,而且不同植物内生真菌提高植物耐盐性的能力存在差异性,因此,挖掘促进植物耐盐性的内生真菌具有重要意义。

## 4 总结与展望

内生真菌可以从稳定植物营养元素吸收和保持离子平衡、提高植物渗透调节能力、保持植物光合作用和水分利用效率、增强植物抗氧化防御系统、产生次生代谢物或调节信号转导等方面来保护宿主植物,减轻盐害。内生真菌极有可能成为减轻植物盐碱胁迫一个有力工具,因此,专家预测内生真菌生物技术与传统的抗逆育种和转基因抗逆育种在未来将并驾齐驱<sup>[15]</sup>。目前,内生真菌被广泛运用在增强菌根植物(尤其是禾本科植物)耐盐性方面<sup>[103]</sup>,内生真菌提高非菌根植物耐盐性的报道也越来越多。虽然如此,运用内生真菌增强植物耐盐性的研究还有许多方面需要深入探讨。

在植物内生真菌分离方面:植物内生真菌种类众多,但可分离培养的只占总内生真菌的极小部分,植物体内还有许多不能分离但能显著提高宿主植物耐盐性的内生真菌有待挖掘。需要筛选适宜的培养基,不断更新优化培养基成分和配比。还需要比较不同分离方式对植物内生真菌多样性的影响,并筛选出最适合分离内生真菌的方法。另外,无论采用

组织贴片或者研磨法进行植物内生真菌分离时, 将分离基数加大(每个处理的贴片至少 50 片), 以减少内生真菌分离的偶然性。除此之外, 内生真菌分布具有一定组织特异性, 需要研究者分离内生真菌时细化植物分离部位以获得更多目标内生真菌。最后, 目前报道大多都关注植物体内内生真菌优势种群研究, 但一些起重要作用的非优势菌种或者与优势菌株共同起促生作用的非优势菌种也有待研究。

在盐胁迫下植物内生真菌对宿主植物耐盐性促进机制方面还有待进一步深化。首先, 内生真菌协助植物抵御极端环境的假说有三种: 即适应性生态位共生、共生态调节、共生体生活方式转化, 但这些假说都是通过观察植物生长情况或者接种实验来验证, 深层次的机理研究很少<sup>[15]</sup>。其次, 植物内生真菌协助宿主抵御胁迫的能力受到宿主种类、宿主基因型和环境等因素的影响, 较为复杂<sup>[104-106]</sup>。再次, 关于植物内生真菌与宿主共生提高植物耐盐性的研究多局限于菌根植物。因为菌根真菌侵染宿主后, 能使植物产生抗逆性, 而非菌根植物内生真菌侵染后不稳定, 而且侵染率极低。最后, 内生真菌的发现及其次生代谢产物的产生, 内生真菌与宿主互作的耐盐信号传导网络与基因交互表达等都不清晰, 应该采用现代组学技术深入研究植物-内生菌共生体响应盐胁迫的特异信号传导和代谢途径<sup>[107]</sup>。总之, 内生真菌在促进植物抗盐作用方面有着广阔的前景, 单靠目前研究还远远不够。只有了解了内生真菌和宿主植物共生机制, 才能将植物内生真菌减缓植物盐害作用运用到环境治理和农业生产中。

### 参考文献

- [1] 张璐, 张倩, 叶宝兴. 盐胁迫下丛枝菌根真菌 (AMF) 对紫花苜蓿生长的影响 [J]. 山东农业科学, 2010, 3: 32-37.
- [2] 巩彪. 氮信号调控番茄盐碱适应机理及 *SAMS* 和 *GSNOR* 基因的功能研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2014.
- [3] 杜浩, 张彬, 黄萍, 等. 4 个甜高粱品种 (系) 发芽期耐盐性比较分析 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46 (12): 63-66.
- [4] 周和平, 张立新, 禹锋, 等. 我国盐碱地改良技术综述及展望 [J]. 现代农业科技, 2007 (11): 159-161.
- [5] 买买提·阿扎提, 艾力克木·卡德尔, 吐尔逊·哈斯木. 土壤盐渍化及其治理措施研究综述 [J]. 环境科学与管理, 2008, 33 (5): 29-33.
- [6] Tuteja N. Mechanisms of high salinity tolerance in plants [J]. *Methods in Enzymology*, 2007, 428: 419-438.
- [7] Guo B, Wang Y, Sun X, et al. Bioactive natural products from endophytes: A review [J]. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2008, 44 (2): 136-142.
- [8] 武佳蕊, 王宏伟, 谢星光, 等. 植物内生菌影响土壤微生物区系的研究进展 [J]. 中国生态农业学报, 2014, 22 (11): 1259-1266.
- [9] Carroll G. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont [J]. *Ecology*, 1988, 69 (1): 2-9.
- [10] Rodriguez RJ, White Jr JF, Arnold AE, et al. Fungal endophytes: diversity and functional roles [J]. *New Phytologist*, 2009, 182 (2): 314-330.
- [11] 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.
- [12] 林燕青, 洪伟. 植物内生真菌研究及应用前景 [J]. 福建林业科技, 2012, 39 (3): 186-193.
- [13] Zhao J, Shan T, Mou Y, et al. Plant-derived bioactive compounds produced by endophytic fungi [J]. *Mini Reviews in Medicinal Chemistry*, 2011, 11 (2): 159-168.
- [14] Maciá-Vicente JG, Ferraro V, Burruano S, et al. Fungal assemblages associated with roots of halophytic and non-halophytic plant species vary differentially along a salinity gradient [J]. *Microbial Ecology*, 2012, 64 (3): 668-679.
- [15] 袁志林, 章初龙, 林福呈. 植物与内生真菌互作的生理与分子机制研究进展 [J]. 生态学报, 2008, 28 (9): 4430-4439.
- [16] Frank B. On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with belowground fungi [J]. *Mycorrhiza*, 2005, 15 (4): 267-275.
- [17] Bach Allen E, Cunningham GL. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Distichlis spicata* under three salinity levels [J]. *New Phytologist*, 1983, 93 (2): 227-236.
- [18] 刘润进, 焦惠, 李岩, 等. 丛枝菌根真菌物种多样性研究进展 [J]. 应用生态学报, 2009, 20 (9): 2301-2307.
- [19] Trimble MR, Knowles NR. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus on growth, carbohydrate partitioning and mineral nutrition of greenhouse cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants during establishment [J]. *Canadian Journal of*



- Plant Science, 1995, 75 ( 1 ) : 239-250.
- [ 20 ] 李丽丽 . 旋覆花根围优势 AM 真菌对白花三叶草耐盐碱特性影响研究 [ D ] . 哈尔滨 : 东北林业大学, 2016.
- [ 21 ] Al-Karaki GN. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress [ J ] . Mycorrhiza, 2000, 10 ( 2 ) : 51-54.
- [ 22 ] Allen EB, Cunningham GL. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Distichlis spicata* under three salinity levels [ J ] . New Phytologist, 1983, 93 ( 2 ) : 227-236.
- [ 23 ] Pfetfer CM, Bloss HE. Growth and nutrition of guayule (*Parthenium argentatum*) in a saline soil as influenced by vesicular-arbuscular mycorrhiza and phosphorus fertilization [ J ] . New Phytologist, 1988, 108 ( 3 ) : 315-321.
- [ 24 ] Ojala JC, Jarrell WM, Menge JA, et al. Influence of mycorrhizal fungi on the mineral nutrition and tield of onion in saline soil 1 [ J ] . Agronomy Journal, 1983, 75 ( 2 ) : 255-259.
- [ 25 ] Poss JA, Pond E, Menge JA, et al. Effect of salinity on mycorrhizal onion and tomato in soil with and without additional phosphate [ J ] . Plant and Soil, 1985, 88 ( 3 ) : 307-319.
- [ 26 ] Duke ER, Johnson CR, Koch KE. Accumulation of phosphorus, dry matter and betaine during NaCl stress of split-root citrus seedlings colonized with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on zero, one or two halves [ J ] . New Phytologist, 1986, 104 ( 4 ) : 583-590.
- [ 27 ] Hartmond U, Schaesberg NV, Graham JH, et al. Salinity and flooding stress effects on mycorrhizal and non-mycorrhizal citrus rootstock seedlings [ J ] . Plant and Soil, 1987, 104 ( 1 ) : 37-43.
- [ 28 ] Levy Y, Dodd J, Krikun J. Effect of irrigation, water salinity and rootstock on the vertical distribution of vesicular-arbuscular mycorrhiza in citrus roots [ J ] . New Phytologist, 1983, 95 ( 3 ) : 397-403.
- [ 29 ] Rosendahl CN, Rosendahl S. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus* spp. ) on the response of cucumber (*Cucumis sativus* L. ) to salt stress [ J ] . Environmental and Experimental Botany, 1991, 31 ( 3 ) : 313-318.
- [ 30 ] 冯固, 李晓林, 张福锁, 等 . VA 菌根提高植物耐盐性研究进展 [ J ] . 西北农林科技大学学报, 1999, 27 ( 3 ) : 94-100.
- [ 31 ] Verma S, Varma A, Rexer KH, et al. *Piriformospora indica*, gen. et sp. nov. , a new root-colonizing fungus [ J ] . Mycologia, 1998, 90 ( 5 ) : 896-903.
- [ 32 ] Waller F, Achatz B, Baltruschat H, et al. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield [ J ] . Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 2005, 102 ( 38 ) : 13386-13391.
- [ 33 ] 惠非琼 . 印度梨形孢对烟草耐盐、抗旱及重金属作用及机理的初步研究 [ D ] . 杭州 : 浙江大学, 2014.
- [ 34 ] 李亮, 武洪庆, 马朝阳, 等 . 印度梨形孢促进蒺藜苜蓿生长及其提高耐盐性研究 [ J ] . 微生物学通报, 2015, 42 ( 8 ) : 1492-1500.
- [ 35 ] 汪云叶, 童虹宇, 周小雪, 等 . 印度梨形孢对墨西哥鼠尾草抗盐性的影响 [ J ] . 西南大学学报 : 自然科学版, 2018, 40 ( 3 ) : 54-59.
- [ 36 ] Gallaud I. Etudes sur les mycorrhizas endotrophes [ J ] . Review of General Botany, 1905, 17 : 479-500.
- [ 37 ] Melin E. On the mycorrhizas of *Pinus silvestris* L. and *Picea abies* Karst : a preliminary note [ J ] . Journal of Ecology, 1922, 9 ( 2 ) : 254-257.
- [ 38 ] Jumpponen ARI, Trappe JM. Dark septate endophytes : A review of facultative biotrophic root-colonizing fungi [ J ] . New Phytologist, 1998, 140 ( 2 ) : 295-310.
- [ 39 ] 刘茂军, 张兴涛, 赵之伟 . 深色有隔内生真菌 ( DSE ) 研究进展 [ J ] . 菌物学报, 2009, 28 ( 6 ) : 888-894.
- [ 40 ] 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.
- [ 41 ] Narisawa K, Hambleton S, Currah RS. *Heteroconium chaetospora*, a dark septate root endophyte allied to the Herpotrichiellaceae ( Chaetothyriales ) obtained from some forest soil samples in Canada using bait plants [ J ] . Mycoscience, 2007, 48 ( 5 ) : 274-281.
- [ 42 ] Wilson BJ, Addy HD, Tsuneda A, et al. *Phialocephala sphaeroides* sp. nov. , a new species among the dark septate endophytes from a boreal wetland in Canada [ J ] . Canadian Journal of Botany, 2004, 82 ( 5 ) : 607-617.
- [ 43 ] Wagg C, Pautler M, Massicotte HB, et al. The co-occurrence of ectomycorrhizal, arbuscular mycorrhizal, and dark septate fungi in seedlings of four members of the Pinaceae [ J ] . Mycorrhiza, 2008, 18 ( 2 ) : 103-110.
- [ 44 ] Pan X, Qin Y, Yuan Z. Potential of a halophyte-associated endophytic fungus for sustaining Chinese white poplar growth under

- salinity [J]. *Symbiosis*, 2018, 76 (2): 109-116.
- [45] Redman RS, Kim YO, Woodward CJDA, et al. Increased fitness of rice plants to abiotic stress via habitat adapted symbiosis: a strategy for mitigating impacts of climate change [J]. *PLoS One*, 2011, 6 (7): e14823.
- [46] 缙小媛. 内生真菌对醉马草耐盐性的影响研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [47] 王正凤. 内生真菌对野大麦耐盐性影响的研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2009.
- [48] Mastouri F, Björkman T, Harman GE. Seed treatment with *Trichoderma harzianum* alleviates biotic, abiotic, and physiological stresses in germinating seeds and seedlings [J]. *Phytopathology*, 2010, 100 (11): 1213-1221.
- [49] Khan AL, Hamayun M, Ahmad N, et al. Salinity stress resistance offered by endophytic fungal interaction between *Penicillium minioluteum* LHL09 and *Glycine max* L. [J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2011, 21 (9): 893-902.
- [50] 钮旭光, 宋立超, 韩梅, 等. 盐生植物翅碱蓬的内生真菌多样性分析 [J]. *微生物学通报*, 2012, 39 (10): 1388-1395.
- [51] 范黎. 盐性条件下植物内生真菌多样性及其生态学功能研究 [J]. *微生物学通报*, 2014, 41 (8): 1710.
- [52] 陈亚平. 耐盐碱植物内生真菌的分离鉴定及促进作物耐盐菌株的筛选 [D]. 杭州: 浙江大学, 2014.
- [53] 侯姣姣, 孙涛, 余仲东, 等. 盐胁迫下内生真菌对国槐幼苗生长及生理的影响 [J]. *浙江农林大学学报*, 2017, 34 (2): 294-300.
- [54] 吴曰福, 顾爱星, 王洪凯. 碱蓬根系嗜盐耐盐真菌的分离与鉴定 [J]. *浙江农业学报*, 2018, 30 (4): 649-655.
- [55] Max X, Zheng J, Zhang X, et al. Salicylic acid alleviates the adverse effects of salt stress on *Dianthus superbus* (Caryophyllaceae) by activating photosynthesis, protecting morphological structure, and enhancing the antioxidant system [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 600.
- [56] Keyser M, Klein A, Ludidi N. Caspase-like enzymatic activity and the ascorbate-glutathione cycle participate in salt stress tolerance of maize conferred by exogenously applied nitric oxide [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7 (3): 349-360.
- [57] Pereira SIA, Moreira H, Argyras K, et al. Promotion of sunflower growth under saline water irrigation by the inoculation of beneficial microorganism [J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, 105: 36-47.
- [58] Hashem A, Abd-allah EF, Alqarawi AA, et al. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic bacteria enhances plant growth of acacia gerrardii under salt stress [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7 (1089): 1-2.
- [59] Abdelaziz ME, Kim D, Ali S, et al. The endophytic fungus *Piriformospora indica* enhances *Arabidopsis thaliana* growth and modulates Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> homeostasis under salt stress conditions [J]. *Plant Science*, 2017, 263: 107-115.
- [60] Adiku SGK, Renger M, Wessolek G, et al. Simulation of the dry matter production and seed yield of common beans under varying soil water and salinity conditions [J]. *Agricultural Water Management*, 2001, 47 (1): 55-68.
- [61] Porcel R, Aroca R, Ruiz-Lozano JM. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32 (1): 181-200.
- [62] Qin Y, Pan X, Kubicek C, et al. Diverse plant-associated pleosporalean fungi from saline areas: ecological tolerance and nitrogen-status dependent effects on plant growth [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 158.
- [63] Morgan JM. Osmoregulation and water stress in higher plants [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1984, 35 (1): 299-319.
- [64] Hoekstra FA, Golovina EA, Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance [J]. *Trends in Plant Sciences*, 2001, 6 (9): 431-438.
- [65] Evelin H, Kapoor R, Giri B. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review [J]. *Annals of Botany*, 2009, 104 (7): 1263-1280.
- [66] Jindal V, Atwal A, Sekhon BS, et al. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on metabolism of moong plants under NaCl salinity [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1993, 3 (1): 475-481.
- [67] 任安芝, 高玉葆, 章瑾, 等. 内生真菌感染对黑麦草抗盐性的影响 [J]. *生态学报*, 2006, 26 (6): 1750-1757.
- [68] 付艳平, 辛树权, 高扬. NaCl 溶液胁迫下促生菌对向日葵种子生长的影响 [J]. *安徽农业科学*, 2011, 39 (21): 12677-12680.
- [69] Al-Garni SMS. Increasing NaCl-salt tolerance of a halophytic plant *Phragmites australis* by mycorrhizal symbiosis [J]. *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Science*, 2006, 1 (2): 119-126.



- [ 70 ] Garg N, Bhandari P. Interactive effects of silicon and arbuscular mycorrhiza in modulating ascorbate-glutathione cycle and antioxidant scavenging capacity in differentially salt-tolerant *Cicer arietinum* L. genotypes subjected to long-term salinity [ J ] . Protoplasma, 2016, 253 ( 5 ) : 1325-1345.
- [ 71 ] Brugnoli E, Björkman O. Growth of cotton under continuous salinity stress : influence on allocation pattern, stomatal and non-stomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy [ J ] . Planta, 1992, 187 ( 3 ) : 335-347.
- [ 72 ] Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress : regulation mechanisms from whole plant to cell [ J ] . Annals of Botany, 2009, 103 ( 4 ) : 551-560.
- [ 73 ] Malinowski DP, Belesky DP. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses : mechanisms of drought and mineral stress tolerance [ J ] . Crop Science, 2000, 40 ( 4 ) : 923-940.
- [ 74 ] Azad K, Kaminskyj S. A fungal endophyte strategy for mitigating the effect of salt and drought stress on plant growth [ J ] . Symbiosis, 2016, 68 ( 1 ) : 73-78.
- [ 75 ] Ghorbani A, Razavi SM, Ghasemi VO, et al. *Piriformospora indica* inoculation alleviates the adverse effect of NaCl stress on the growth, gas exchange and chlorophyll fluorescence in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [ J ] . Plant Biology, 2018, 20 ( 4 ) : 729-736.
- [ 76 ] Boo YC, Jung J. Water deficit-induced oxidative stress and antioxidative defenses in rice plants [ J ] . Journal of Plant Physiology, 1999, 155 ( 2 ) : 255-261.
- [ 77 ] Sharma P, Dubey RS. Involvement of oxidative stress and role of antioxidative defense system in growing rice seedlings exposed to toxic concentrations of aluminum [ J ] . Plant Cell Reports, 2007, 26 ( 11 ) : 2027-2038.
- [ 78 ] Miller G, Shulaev V, Mittler R. Reactive oxygen signaling and abiotic stress [ J ] . Physiologia Plantarum, 2008, 133 ( 3 ) : 481-489.
- [ 79 ] Pandey R, Garg N. High effectiveness of *Rhizophagus irregularis* is linked to superior modulation of antioxidant defence mechanisms in *Cajanus cajan* ( L. ) Millsp. genotypes grown under salinity stress [ J ] . Mycorrhiza, 2017, 27 ( 7 ) : 669-682.
- [ 80 ] 王英男, 陶爽, 华晓雨, 等. 盐碱胁迫下 AM 真菌对羊草生长及生理代谢的影响 [ J ] . 生态学报, 2018, 38 ( 6 ) : 2187-2194.
- [ 81 ] Baltruschat H, Fodor J, Harrach BD, et al. Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants [ J ] . New Phytologist, 2008, 180 ( 2 ) : 501-510.
- [ 82 ] 张爱娣, 郑仰雄, 黄东兵. 丛枝菌根真菌对大叶女贞耐盐性的影响 [ J ] . 江苏农业科学, 2018, 46 ( 19 ) : 137-141.
- [ 83 ] 王娜, 陈飞, 岳英男, 等. 松嫩盐碱草地 2 种优势丛枝菌根真菌对紫花苜蓿耐盐性的影响 [ J ] . 江苏农业科学, 2017, 45 ( 24 ) : 147-148.
- [ 84 ] Sirrenberg A, Göbel C, Grond S, et al. *Piriformospora indica* affects plant growth by auxin production [ J ] . Physiologia Plantarum, 2007, 131 ( 4 ) : 581-589.
- [ 85 ] Ghaffari MR, Ghabooli M, Khatabi B, et al. Metabolic and transcriptional response of central metabolism affected by root endophytic fungus *Piriformospora indica* under salinity in barley [ J ] . Plant Molecular Biology, 2016, 90 ( 6 ) : 699-717.
- [ 86 ] Barazani O, von Dahl CC, Baldwin IT. *Sebacina vermifera* promotes the growth and fitness of *Nicotiana attenuata* by inhibiting ethylene signaling [ J ] . Plant Physiology, 2007, 144 ( 2 ) : 1223-1232.
- [ 87 ] 胡春霞. 氮、磷和色氨酸对醉马草内生真菌共生体生长及麦角生物碱含量的影响 [ D ] . 兰州 : 兰州大学, 2013.
- [ 88 ] Schardl CL, Leuchtmann A, Spiering MJ. Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes [ J ] . Annual Review of Plant Biology, 2004, 55 ( 55 ) : 315-340.
- [ 89 ] Sherameti I, Shahollari B, Venus Y, et al. The endophytic fungus *Piriformospora indica* stimulates the expression of nitrate reductase and the starch-degrading enzyme glucan-water dikinase in tobacco and *Arabidopsis* roots through a homeodomain transcription factor that binds to a conserved motif in their promoters [ J ] . Journal of Biological Chemistry, 2005, 280 ( 28 ) : 26241-26247.
- [ 90 ] Gasoni L, Gurfinkel BSD. The endophyte *Cladorrhinum foecundissimum* in cotton roots : phosphorus uptake and host growth [ J ] . Mycological Research, 1997, 101 ( 7 ) : 867-870.
- [ 91 ] Bartholdy BA, Berreck M, Haselwandter K. Hydroxamate siderophore synthesis by *Phialocephala fortinii*, a typical dark septate fungal root endophyte [ J ] . Biometals, 2001, 14 ( 1 ) : 33-42.
- [ 92 ] Malla R, Prasad R, Kumari R, et al. Phosphorus solubilizing symbiotic fungus : *Piriformospora indica* [ J ] . Endocytobiosis

- and Cell Research, 2004, 15 ( 2 ) : 579-600.
- [ 93 ] Maccheron JW, Azevedo JL. Synthesis and secretion of phosphatases by endophytic isolates of *Colletotrichum musae* grown under conditions of nutritional starvation [ J ] . Journal of General and Applied Microbiology, 1998, 44 ( 6 ) : 381.
- [ 94 ] Lévy J, Bres C, Geurts R, et al. A putative  $\text{Ca}^{2+}$  and calmodulin-dependent protein kinase required for bacterial and fungal symbioses [ J ] . Science, 2004, 303 ( 5662 ) : 1361-1364.
- [ 95 ] Tanaka A, Christensen MJ, Takemoto D, et al. Reactive oxygen species play a role in regulating a fungus-perennial ryegrass mutualistic interaction [ J ] . The Plant Cell, 2006, 18 ( 4 ) : 1052-1066.
- [ 96 ] Imaizumi-Anraku H, Takeda N, Charpentier M, et al. Plastid proteins crucial for symbiotic fungal and bacterial entry into plant roots [ J ] . Nature, 2005, 433 ( 7025 ) : 527-531.
- [ 97 ] Saito K, Yoshikawa M, Yano K, et al. Nucleoporin85 is required for calcium spiking, fungal and bacterial symbioses, and seed production in *Lotus japonicus* [ J ] . The Plant Cell, 2007, 19 ( 2 ) : 610-624.
- [ 98 ] Shahollari B, Vadassery J, Varma A, et al. A leucine-rich repeat protein is required for growth promotion and enhanced seed production mediated by the endophytic fungus *Piriformospora indica* in *Arabidopsis thaliana* [ J ] . Plant J, 2007, 50 ( 1 ) : 1-13.
- [ 99 ] 惠非琼, 彭兵, 楼兵干, 等. 印度梨形孢通过促进渗透调节物质的合成和诱导抗逆相关基因的表达提高烟草耐盐性 [ J ] . 农业生物技术学报, 2014, 22 ( 2 ) : 168-176.
- [ 100 ] 李亮, 陈希, 王奋, 等. 印度梨形孢通过激活抗氧化酶活性及诱导 *P5CS* 基因表达提高紫花苜蓿耐盐性 [ J ] . 河北工业大学学报, 2016, 45 ( 4 ) : 29-36.
- [ 101 ] Ouziad F, Wilde P, Schmelzer E, et al. Analysis of expression of aquaporins and  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  transporters in tomato colonized by arbuscular mycorrhizal fungi and affected by salt stress [ J ] . Environmental and Experimental Botany, 2006, 57 ( 1 ) : 177-186.
- [ 102 ] Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano JM. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses [ J ] . New Phytologist, 2007, 173 ( 4 ) : 808-816.
- [ 103 ] 陈水红, 曹莹, 陈泰祥, 等. 内生真菌提高禾草抗盐碱性研究进展 [ J ] . 生物技术通报, 2018, 34 ( 4 ) : 35-42.
- [ 104 ] Saikkonen K, Ion D, Gyllenberg M. The persistence of vertically transmitted fungi in grass metapopulations [ J ] . Proceedings of the Royal Society Biological Sciences of the USA, 2002, 269 ( 1498 ) : 1397-1403.
- [ 105 ] Faeth SH, Gardner DR, Hayes CJ, et al. Temporal and spatial variation in alkaloid levels in *Achnatherum robustum*, a native grass infected with the endophyte *neotyphodium* [ J ] . Journal of Chemical Ecology, 2006, 32 ( 2 ) : 307-324.
- [ 106 ] Faeth SH, Sullivan TJ. Mutualistic asexual endophytes in native grass are usually parasitic [ J ] . The American Naturalist, 2003, 161 ( 2 ) : 310-325.
- [ 107 ] 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, 27 ( 4 ) : 14-18.

( 责任编辑 李楠 )