

植物内生菌对大豆促生长和抗胁迫作用的研究进展

徐 萌,王金缘,胡金丽,崔 曼,李梦雪,陈 熙,郭晴雪,马莲菊

(沈阳师范大学 生命科学学院,辽宁 沈阳 110034)

**摘 要:**植物内生菌是指在其生活史或一段生活史在植物体内并对植物无明显病害的一类微生物。内生菌不仅具有自身特有的生存机制,而且对植物的生长发育具有重要作用。随着分子生物学技术的不断进步,人们将分离的植物内生菌转染于大豆植株,通过对大豆在遭受生物和非生物胁迫下叶片光合参数、酶活性、相关基因表达水平及生物量的测定,来分析植物内生菌对大豆生长的影响。本研究综述了植物内生菌的多样性以及近年来植物内生菌在非生物胁迫下如干旱、盐胁迫、重金属等和生物胁迫下如病虫害对大豆生长发育影响的研究进展,并对内生菌应用的前景进行了展望。

**关键词:**内生菌;大豆;生长发育;非生物胁迫;生物胁迫

**中图分类号:**S565.1      **文献标识码:**A      **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2017.06.0965

Action of Plant Endophytes on Soybean Growth and Stress Tolerance

XU Meng, WANG Jin-yuan, HU Jin-li, CUI Man, LI Meng-xue, CHEN Xi, GUO Qing-xue, MA Lian-ju  
(College of Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China)

**Abstract:** An endophyte is a bacterium or fungus that lives within a plant and have no obvious disease on the plant. Endophytes not only have their own unique mechanism, but also play an important role on the growth and development of plants. With the continuous progress of molecular biology technology, people isolated plant endophytes and effected soybean plants to study soybean photosynthetic parameters, enzyme activity, related gene expression levels and changes in biomass under abiotic and biotic stress. In this study, we focused on the diversity of plant endophyte and the progress of plant endophytes on soybean growth and development under abiotic stress such as drought, salt stress, heavy metals, etc. and biotic stress such as pests and diseases in recent years. Finally, the prospect of the application of endophyte was prospected.

**Keywords:** Plant endophytes; Soybean; Growth and development; Abiotic stress; Biotic stress

大豆是我国重要的油料作物和经济作物,营养全面,不仅含有丰富的蛋白质和多种氨基酸,还含有无机盐、亚油酸、维生素和卵磷脂等多种有效生理活性成分<sup>[1]</sup>。大豆在生长发育过程中,经常会遭遇病虫害和病菌等生物胁迫的影响,以及遭受到干旱、洪涝、盐碱、矿物质缺乏、重金属及不利的 pH 等非生物胁迫的影响。它们通过影响大豆各个器官的发育<sup>[2]</sup>以及调节生物量、叶面积、光合效率及根数量酶活性和可溶性糖含量等途径影响大豆的产量<sup>[2]</sup>。

植物内生菌(endophyte)是指那些在其生活史的一定阶段或全部阶段生活于健康植物的组织和器官内,对植物不引起明显病害症状的一类微生物,包括那些对宿主暂时没有伤害的潜伏性病原微生物和菌根菌<sup>[3]</sup>。植物内生菌是植物微生态系统的重要组成部分,对植物的生长发育起重要作用,例如固氮、促进植物生长、抗逆和预防病虫害等作用<sup>[4]</sup>。随着分子生物学技术的发展,人们将分离的

植物内生菌借助于转染技术转到植物体内,研究内生菌与植物生长发育的相关性<sup>[5]</sup>。重点论述了近几年植物内生菌在生物和非生物胁迫条件下对大豆生长促进作用方面的研究进展,以期为植物内生菌资源的保护和利用提供参考。

1 植物内生菌的多样性

植物内生菌种类繁多,资源丰富,主要分为内生细菌、内生真菌和内生放线菌。植物内生菌的研究从 20 世纪 80 年代兴起,Strobel<sup>[6]</sup>根据地球现有维管束结构植物的总量推断,地球上可能还有 100 万种以上新植物内生菌资源,然而目前被发现的植物内生菌仅占总量的 15%<sup>[7]</sup>,且不同地区不同生长环境以及不同的植物组织器官,分离出的内生菌的数目和种类都可能不同。张琼琼等<sup>[8]</sup>统计了综合培养和非培养法分离出的湿地植物内生细菌分属于约 150 属,其中假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus genus*)、肠杆菌属(*Enterobacteriace-*

收稿日期:2017-05-09  
基金项目:国家自然科学基金项目(31270369;31600314);沈阳市科学技术计划项目(F16-205-1-50)。  
第一作者简介:徐萌(1994-),女,硕士,主要从事资源与应用微生物学研究。E-mail:269580564@qq.com。  
通讯作者:马莲菊(1969-),女,博士,副教授,主要从事资源与应用微生物学研究。E-mail:malianju@163.com。

ae)等在湿地植物体内具有普遍性。而目前从各种农作物和经济作物的植物体内分离出的内生细菌超过129种,属于54个属<sup>[9]</sup>。Dalal等<sup>[10]</sup>从不同时间地点以及经纬度的大豆中分离出了1611株内生细菌,分别属于假单胞菌(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌(*Bacillus*)、肠杆菌(*Enterobacter*)、根瘤菌(*Rhizobium*)等。王玉霞等<sup>[11]</sup>从黑龙江不同地区的个品种的大豆中分离出了内生细菌137株,并筛选出了具有良好生防作用的芽孢杆菌两株。植物内生真菌的发现要更早一些,我国对植物内生真菌的研究主要集中在药用植物,研究人员从212种药用植物中分离得到376属以上的内生真菌,其中镰刀菌属(*Fusarium*)、链格孢属(*Alternaria*)、青霉菌属(*Penicillium*)、曲霉菌属(*Aspergillus*)、刺盘孢属(*Cercospora*)、毛壳菌属(*Mushroom genus*),普遍存在于药用植物中<sup>[12]</sup>。关于对大豆内生真菌多样性的研究则相对较少,肖佳雷等<sup>[13]</sup>从栽培大豆中分离出了18株内生真菌,经鉴定主要为葡萄座腔菌属(*Botryosphaeria dothidea*)、尖孢镰刀菌属(*Fusarium oxysporum*)、镰刀菌属(*Fusarium acuminatum strain*)和赤霉菌属(*Gibberella avenacea*)。JM等<sup>[14]</sup>在研究不同时期大豆植株内生真菌种群的变化关系时,共分离了630株内生真菌,分别属于枝顶孢属(*Eucalyptus*)、青霉属(*Penicillium*)和丝核菌属(*Rhizoctonia*)等多个菌属。作为植物三大内生菌之一的放线菌在数量上也十分丰富,Sheng等<sup>[15]</sup>在西双版纳热带雨林的药用植物中分离出了2174株内生放线菌,其中包括假诺卡氏菌属(*Pseudomonas*)、红球菌属(*Rhodococcus*)、微杆菌属(*Microbacterium*)等。也有学者对大豆的内生放线菌进行研究,刘重喜<sup>[16]</sup>从染有大豆疫霉病的邻近病变的健康大豆植株根部分离出29株放线菌,共5个属,且发现了一个小单孢科的新种。此外,关雪娇<sup>[17]</sup>从大豆健康植株和处理植株中共分离到内生放线菌280株,链霉菌属(*Streptomyces*)占80%,定殖率最高的部位在根部。可以起到生防作用的植物内生菌有很多,但目前没有一个完整的体系去统计植物内生菌的具体数量和菌属,仍有很多未知菌属等待发掘。因此,植物内生菌的数量和菌属种类的研究依旧是当下的热门研究话题。

2 植物内生菌对大豆的作用

2.1 促进大豆植株生长

大多数内生菌都具有促进植物生长的作用,若能将一些促生长效果明显的菌株应用到经济作物上,将会大幅提高经济作物的产量。内生菌对宿主

植物促生作用主要表现在种子发芽、幼苗存活、分蘖生长、生物量和花序等多个方面<sup>[18]</sup>。赵龙飞等<sup>[19]</sup>从大豆根瘤中分离出了276株内生菌,其中有18株内生菌能够通过自身代谢产生ACC脱氢酶,将ACC分解为 $\alpha$ -丁酮酸和氨,抑制乙烯的合成,从而减少过量的乙烯对植物生长带来的不利影响,对植物的生长有良好的促进作用。IAA是植物体内常见的生长素,能从促进细胞伸长,刺激细胞的加速分化等方面有效的促进植物的生长,Yu等<sup>[20]</sup>在分离大豆根内生菌时发现微杆菌和赖氨酸杆菌能够分泌大量的IAA,通过盆栽试验证明了这两种菌对于供试大豆植株具有明显的促生长作用。芽孢杆菌由于其出色的抑菌效果和促生长效果而成为目前在农业方面应用比较广泛的生防菌之一,从大豆种子中分离出的40株芽孢杆菌中,巨大芽孢杆菌SN10E1能够使大豆豆芽长度增加41%,植株鲜重增加28%<sup>[21]</sup>。植物内生菌在农业上的应用具有很大的潜在价值,因此发掘更多的具有促生作用的植物内生菌并把其应用到大豆生产中将对我国的大豆产业产生起到一定的推动作用。

固氮菌能够将空气中的氮气转化成农作物能够利用的氨,比直接施用氮肥更加经济环保,因而成为了目前微生物领域的一大热门话题。衡楠楠等<sup>[22]</sup>将从大豆根瘤中分离的内生菌SCAU8接种大豆植株,植株的株高、鲜重和干重等明显高于未接种植株,而且在接种该菌株后,产量提高了21.4%~29.7%,说明筛选固氮能力强的菌株并接种于大豆的根部能够促进大豆更有效的进行生物固氮,提高产量。但是目前氮肥的广泛应用却对大豆根瘤菌多样性造成了严重的影响,从而影响了大豆根瘤菌的固氮效果,直接导致农作物的产量降低。研究表明施用化肥会不同程度上影响大豆根瘤菌的多样性,甚至影响大豆根瘤菌的群落结构<sup>[23]</sup>。

2.2 非生物胁迫下内生菌对大豆的促生作用

干旱、盐胁迫和重金属毒害是造成大豆减产的主要非生物逆境,内生菌可以通过多种途径发挥作用,减轻非生物胁迫对大豆的毒害,从而促进大豆的生长发育和产量的提高。

2.2.1 干旱胁迫 干旱对植物生长发育的每个阶段都会产生影响,如种子萌发、幼苗生长等<sup>[24-25]</sup>。大豆生长发育过程中需水量多,因此干旱对大豆的生长影响非常明显。研究表明内生细菌在宿主体内可以通过改变渗透调节物质含量和抗氧化酶活性来提高植株适应干旱环境能力<sup>[26]</sup>。Saravanakumar等<sup>[27]</sup>发现植物内生细菌*P. fluorescens Pf1*可以

增加豆苗的活力指数、鲜重和干重,诱导产生水胁迫相关蛋白,提高抗氧化酶如 CAT、POD 的活性,同时积累更多的脯氨酸,以增强其抗旱性。接种 *Bacillus* spp. 菌株后,大豆植株体内脯氨酸等游离氨基酸以及可溶性糖含量增加,缓解了干旱对大豆植株造成的影响<sup>[28]</sup>。Timmusk 等<sup>[29]</sup>和 Wang 等<sup>[30]</sup>研究认为植物根际促生细菌可以通过调节参与植物代谢、相关信号传导和应急反应等过程中干旱相关基因的表达,增强植株的干旱耐受性,而且推测并非所有能够促进植物生长作用的植物激素基因都上调表达,例如一些乙烯应答基因往往下调表达。

**2.2.2 盐胁迫** 由于全球气候变化、人口急剧增加、灌溉方法不正确以及废水超标排放等原因,土壤中的含盐量逐年提高。随着盐胁迫浓度的升高,大豆种子的萌发率、萌发指数、根长度、根与子叶的干鲜重等均显著降低;大豆根中  $B^{3+}$ 、 $K^{+}$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Ca^{2+}$  以及  $C_2O_4^{2-}$  含量则明显增加,以抵御碱性盐的伤害<sup>[31]</sup>。研究表明糖和氨基酸类物质能够参与不同浓度盐胁迫的渗透调节,芽孢杆菌属(*Bacillus*)是豆科根瘤中常见内生菌,在一定浓度盐胁迫下可以提高脯氨酸和可溶性糖的含量,从而提高大豆的耐盐性<sup>[32]</sup>。在磷酸盐胁迫条件下,大豆根瘤中的内生菌分泌物质与钙离子产生络合或螯合作用,使磷酸盐溶解,同时产生 IAA,促进大豆的生长发育<sup>[33]</sup>。部分大豆根瘤内生菌自身就有较强的耐盐性,吴萍等<sup>[34]</sup>从大豆根瘤中分离出的 32 株内生菌中,93.8% 菌株能在含 3% NaCl 的培养基上生长,78.1% 菌株能在含 7% NaCl 的培养基上生长。芽孢杆菌在盐胁迫下能够提高大豆植株对矿质元素的吸收能力,提高植物的吸水和水份利用能力,以及与植物根际其它微生物的协同作用,改善土壤团粒结构<sup>[35]</sup>。Radhakrishnan 等<sup>[36]</sup>从大豆种子中分离出的镰刀菌属(*Fomarium v. verticillioides*)内生真菌 GM-1 能够通过增加蛋白质含量和提高植物抗氧化酶活性有效缓解盐对大豆幼苗的不利影响。

在盐胁迫下内生菌可能与大豆植株共同协作,维持渗透平衡,从而提高大豆的耐盐性,促进大豆的生长发育,但具体机制还有待进一步研究。

**2.2.3 重金属胁迫** 近些年随着矿产资源的不断开发,工业污染的日益严重以及各种化肥农药的过量使用造成重金属如镉等进入环境产生土壤污染。镉进入土壤后很少发生迁移,一般都累积于土壤表层,不断的积累导致土壤镉含量超标<sup>[37]</sup>。镉等重金属被植物根系吸收后积累在植物体内,不仅对植物生长造成伤害,而且通过食物链迁移,最终影响人

类的健康。

根瘤菌—豆科植物共生体系能够有效地促进重金属污染地的氮素循环和营养元素积累<sup>[38]</sup>。耐重金属的内生菌通常可以通过加速难溶矿物磷钾的溶解,产生植物激素、特异性酶(如 ACC 脱氨酶)和铁载体等方式促进植物生长<sup>[39]</sup>。Reichman<sup>[40]</sup>研究表明,用含  $10\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  As 的营养液培养大豆植株,大豆的根茎干重明显降低。在接种内生菌 *B. japonicum* CB1809 后,大豆总生物量提高了 38%。接种根瘤内生菌 *Cupriavidus taiwanensis* TJ208 的豆科植物对重金属  $Pb^{2+}$ 、 $Cu^{2+}$ 、 $Cd^{2+}$  吸收能力比未接种时显著提高<sup>[41]</sup>。赵龙飞等<sup>[42]</sup>从大豆植株体内分离得到的内生菌中有 20 株有较强溶磷性,且具有较强耐盐碱性,对  $Pb^{2+}$ 、 $Cr^{6+}$  和  $Cu^{2+}$  有较高耐受性,对  $Ni^{2+}$  和  $Hg^{2+}$  抗性较弱。有学者推断内生菌可能通过分泌质子、氨基酸以及各种有机酸,提高体系酸度,溶解重金属,或利用代谢产物与重金属配合改变形态,使其对多种金属具有耐受性<sup>[43]</sup>。以上研究表明内生菌可以通过自身代谢途径分解土壤中的部分重金属,减少土壤的重金属污染,达到促进宿主生长并联合修复污染土壤的目的。

## 2.3 内生菌对生物胁迫下大豆的生防作用

**2.3.1 抑菌活性** 抑制病原菌生长是预防植株染病的最好方法,国内目前常用的防治植物病菌的方法依然以使用化学药剂为主,这不仅增加了病原菌的抗性,残留的成分还会对人体造成危害。内生菌产生的抗菌物质如脂肽、藤黄绿脓菌素、吡咯菌素以及几丁质酶和葡聚糖酶等能够在植物体内转运,可直接抑制病原菌入侵<sup>[44]</sup>。

菌核病菌是常见的大豆病原菌,通过入侵植株的髓,导致全株枯死。王春等<sup>[45]</sup>从不同时期的大豆植株中分离到内生菌 162 株,其中有 25 株菌对大豆菌核病菌菌丝生长有不同程度的抑制作用。大豆疫病也是常见的大豆病原菌之一,关雪娇等<sup>[17]</sup>在分离到的 280 株大豆内生放线菌中筛选出菌株 NEAU-Da4,对大豆疫霉病原菌的抑制率为 100%,且通过盆栽试验发现,经菌处理过的大豆植株患病几率明显降低。韩祥东等<sup>[46]</sup>从大豆根际分离到的 67 株内生细菌中,有 3 株对大豆疫霉菌的菌丝生长起抑制作用,抑制率达到了 70% 以上。植物内生菌枯草芽孢杆菌能够分泌代谢产物,抑制由尖孢镰刀菌引起的大豆根腐病<sup>[47-48]</sup>。自然界中存在的许多植物内生菌都可以通过与病原菌拮抗或产生有抑制病原菌能力的代谢物质等方式提高植物抗病能力,但是目前对抑菌机制的研究仍然较浅,随着蛋

白质组学或代谢组学的发展,有望对抑菌机制进行深入研究。

2.3.2 杀虫活性 大豆胞囊线虫是影响大豆生产的主要虫害之一,在大豆的育苗期会导致大豆子叶和真叶迅速变黄,影响植株的光合作用,使其生长停滞甚至枯萎。研究表明芽孢杆菌属的一些细菌具有较强的毒性作用,具有一定的生防潜力<sup>[49]</sup>。史凤玉等<sup>[50]</sup>在野生大豆植物体内分离出了180株内生细菌,其中巨大芽孢杆菌WSR93和枯草芽孢杆菌WSR22对大豆胞囊线虫虫卵的孵化具有抑制作用,抑制率分别达到97.9%和98.2%;对2龄幼虫也具有较强的毒杀作用,校正死亡率分别达到88.9%和90.9%,说明这两种内生细菌具有作为生防菌的潜在价值。赵宇枢<sup>[51]</sup>在国内81个生态区采集大豆根瘤,从中分离纯化出518株内生细菌,其中费氏中华根瘤菌Sneb183的次生代谢产物能够抑制胞囊线虫虫卵的孵化,并对胞囊线虫的二龄幼虫有一定的趋避性。关于植物内生菌对大豆其常见虫害,例如蚜虫、红蜘蛛等的生防作用研究较少,有待于进一步的研究。

3 展望

植物内生菌能够通过调节植物胁迫相关基因的表达,提高酶的活性、激素水平和分泌代谢产物等方法减轻生物和非生物胁迫带来的危害,进而促进植物生长和产量的提高。因此内生菌在缓解生物和非生物胁迫方面具有广阔的应用前景,但目前有关植物内生菌在生物和非生物胁迫条件下对大豆生长促进作用的研究并不多,尤其与大豆生长关系密切的内生菌,譬如耐干旱内生菌、耐盐芽孢杆菌、耐重金属的内生菌,能够分泌出杀虫活性物质的内生菌等,在今后的研究中更应引起重视。为了更好地发挥内生菌的作用,可以从以下两方面着手:首先可以从内生菌自身调节逆境胁迫相关基因的表达着手,对产生作用的基因片段进行分析,将基因片段与植物基因相结合,实现目的基因的导入,从而达到增强作物抗逆性的目的;其次,植物与其内生菌构成了一个复杂的共生体系,涉及到植物体内的信号传递和调节各种代谢途径等问题,今后研究方向应侧重于植物内生菌和其宿主的共生体系如何在内生菌的作用下适应生物和非生物胁迫的调控和信号传递,采用代谢组学和蛋白质组学等技术研究植物内生菌和其宿主共生体系抵抗生物和非生物胁迫的和谐的共生机制。

参考文献

[1] 韩立德,盖钧镒,张文明. 大豆营养成分研究现状[J]. 种

子, 2003 (5): 58-60. (Han L D, Gai J Y, Zhang W M. Status of soybean nutrient research [J]. Seed, 2003 (5): 58-60. )

[2] 宋志华. 大豆苗期病虫害防治技术[J]. 黑龙江科技信息, 2016 (19): 267. (Song Z H. Diseases and insect pests in soybean seedling [J]. Heilongjiang Science and Technology Information, 2016 (19): 267. )

[3] 孟昭来. 不同类型盐胁迫下宽叶蔓豆(半野生大豆)幼苗生长及光合特性的研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2013. (Meng Z L. Study on growth and photosynthetic characteristics of seedling (half wild soybean) under different types of salt stress [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2013. )

[4] Strobel G, Stierle A, Stierle D, et al. Taxomyces andreana, a proposed new tax on for abulbilliferous by phomycete associated with pacific yew (Taxus brecifolia) [J]. Mycotaxon, 1993, 47: 71-80.

[5] 文才艺, 吴元华, 田秀玲. 植物内生菌研究进展及其存在的问题[J]. 生态学杂志, 2004, 23 (2): 86-91. (Wen C Y, Wu Y H, Tian X L. Advances in plant endophytic bacteria and the existing problems [J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23 (2): 86-91. )

[6] Strobel G A. Endophytes as sources of bioactive products [J]. Microbes & Infection, 2003, 5 (6): 535-544.

[7] 江军山, 张鑫. 产抗菌活性物质植物内生菌的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2010 (22): 11704-11705, 11761. (Jiang J S, Zhang X. Advances in research on endophytic bacteria produced by antimicrobial active substances [J]. Anhui Agricultural Sciences, 2010 (22): 11704-11705, 11761. )

[8] 张琼琼, 黄兴如, 郭道宇. 湿地植物内生细菌多样性研究进展[J]. 湿地科学, 2015 (2): 233-243. (Zhang Q Q, Huang X R, Guo X Y. Advances in endophytic bacterial diversity of wetland plants [J]. Wetland Science, 2015 (2): 233-243. )

[9] 高增贵, 陈捷, 刘限, 等. 玉米品种遗传多态性与根系内生细菌种群的相互关系 [J]. 生态学报, 2006 (6): 1920-1925. (Gao Z G, Chen J, Liu X, et al. Relationship between genetic polymorphism of maize varieties and root endophytic bacteria [J]. Journal of Ecology, 2006 (6): 1920-1925. )

[10] Dalal J, Kulkarni N. Population dynamics and diversity of endophytic bacteria associated with soybean [Glycine max (L) Merrill] [J]. British Microbiology Research Journal, 2013, 3 (1): 96-105.

[11] 王玉霞, 张淑梅, 赵晓宇, 等. 大豆内生细菌的筛选和鉴定 [J]. 大豆科技, 2009 (4): 50-51. (Wang Y X, Zhang S M, Zhao X Y, et al. Screening and identification of endophytic bacteria in soybean [J]. Soybean Science and Technology, 2009 (4): 50-51. )

[12] 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]. 中国药杂志, 2015, 18: 1563-1580. (Tan X M, Zhou Y Q, Chen J, et al. Advances in endophytic fungi diversity in medicinal plants [J]. Chinese Journal of Pharmaceutical and Sciences, 2015, 18: 1563-1580. )

[13] 肖佳雷, 姜立超, 尹静, 等. 栽培大豆和野生大豆内生真菌分布及定植特征 [J]. 作物杂志, 2015 (4): 16-19. (Xiao J L, Jiang L C, Yin J, et al. Distribution and planting characteristics of endophytic fungi in cultivated soybean and wild soybean [J]. Crop Journal, 2015 (4): 16-19. )

- [14] Dalal J M, Kulkarni N S. Population variance and diversity of endophytic fungi in soybean [*Glycine max* (L) Merrill] [J]. Research and Reviews : Journal of Botanical Sciences, 2014, 3(4): 33-39.
- [15] Sheng Q, Jie L, Chen H H, et al. Isolation, diversity, and antimicrobial activity of rare actinobacteria from medicinal plants of tropical rain forests in Xishuangbanna, China[J]. Applied & Environmental Microbiology, 2009, 75(19): 6176-6186.
- [16] 刘重喜. 大豆根部内生放线菌的筛选、鉴定及其活性代谢产物研究[D]. 长春: 东北农业大学, 2013. (Liu C X. Study on screening, identification and active metabolites of endogenous actinomycetes in soybean root [D]. Changchun: Northeast Agricultural University, 2013. )
- [17] 关雪娇. 生防菌 NEAU-Da4 对大豆内生放线菌的影响及特异放线菌鉴定[D]. 长春: 东北农业大学, 2016. (Guan X J. Effect of NEAU-Da4 on endophytic actinomycetes and identification of specific actinomycetes [D]. Changchun: Northeast Agricultural University, 2016. )
- [18] 任安芝, 高玉葆. 植物内生真菌——一类应用前景广阔的资源微生物[J]. 微生物学通报, 2001 (6): 90-93. (Ren A Z, Gao Y B. Plant endophytic fungi - a broad application of resources microbes [J]. Microbiology Bulletin, 2001(6): 90-93. )
- [19] 赵龙飞, 徐亚军, 常佳丽, 等. 具 ACC 脱氢酶活性大豆根瘤内生菌的筛选、抗性及促生作用[J]. 微生物学报, 2016(6): 1009-1021. (Zhao L F, Xu Y J, Chang J L, et al. Screening, resistance and promoting growth of endophytic soybean bacteria with ACC deaminase activity [J]. Journal of Microbiology, 2016(6): 1009-1021. )
- [20] Yu J, Yu Z H, Fan G Q, et al. Isolation and characterization of indole acetic acid producing root endophytic bacteria and their potential for promoting crop growth[J]. Journal of Agricultural Science & Technology, 2016, 18(5): 1381-1391.
- [21] 周怡, 毛亮, 张婷婷, 等. 大豆内生芽孢杆菌的分离和促生菌株的筛选及鉴定[J]. 大豆科学, 2009, 28(3): 502-506. (Zhou Y, Mao L, Zhang T T, et al. Isolation of bacillus endophytic bacillus and screening and identification of producing strains [J]. Soybean Science, 2009, 28(3): 502-506. )
- [22] 衡楠楠, 陈远学, 徐开未, 等. 大豆根瘤菌 SCAUs8 的接种效果、促生性及系统发育研究[J]. 微生物学通报, 2016(8): 1708-1714. (Heng N N, Chen Y X, Xu K W, et al. Study on the inoculation effect, proliferation and phylogenetic development of doylean rhizobia SCAUs8 [J]. Microbiology Bulletin, 2016 (8): 1708-1714. )
- [23] 刘朴方. 农肥和化肥施用对大豆根瘤菌和土壤固氮菌多样性的影响[D]. 长春: 东北农业大学, 2012. (Liu P F. Effects of nongfu and chemical fertilizers on soybean rhizobia and soil nitrogen fixation bacteria diversity [D]. Changchun: Northeast Agricultural University, 2012. )
- [24] 孙景宽, 张文辉, 张洁明, 等. 种子萌发期 4 种植物对干旱胁迫的响应及其抗旱性评价研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(9): 1811-1818. (Sun J K, Zhang W H, Zhang J M, et al. Response of four plants to drought stress and evaluation of drought resistance in seed germination Stage [J]. Chinese Journal of Botanical Sciences, 2006, 26(9): 1811-1818. )
- [25] 王霞, 侯平. 植物对干旱胁迫的适应机理[J]. 干旱区研究, 2001, 18(2): 42-46. (Wang X, Hou P. Plant adaptation mechanism to drought stress [J]. Research on Arid Land, 2001, 18(2): 42-46. )
- [26] 曹凯, 李远婷, 安登第, 等. 内生菌对植物抗干旱胁迫能力的影响研究进展[J]. 生物技术通报, 2015(9): 23-29. (Cao K, Li Y T, An D D, et al. Effects of endophytes on plant drought tolerance[J]. Biotechnology Bulletin, 2015(9): 23-29. )
- [27] Saravanakumar D, Kavino M, Raguchander T, et al. Plant growth promoting bacteria enhance water stress resistance in green gram plants[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33: 203-209.
- [28] Vardharajula S, Ali S Z, Grover M, et al. Drought-tolerant plant growth promoting *Bacillus* spp. : Effect on growth, osmolytes, and antioxidant status of maize under drought stress[J]. Journal of Plant Interactions, 2011, 6: 1-14.
- [29] Timmusk S, Wagner E G H. The plant-growth-promoting rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression: Possible connection between biotic and abiotic stress responses[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 1999, 12(11): 951-959.
- [30] Wang Y Q, Ohara Y, Nakayashiki H, et al. Microarray analysis of the gene expression profile induced by the endophytic plant growth promoting rhizobacteria, *Pseudomonas fluorescens* FPT9601-T5 in *Arabidopsis* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2005, 18(5): 385-396.
- [31] 周妍. 盐胁迫对大豆种子萌发、离子平衡及可溶性糖含量影响的研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2014. (Zhou Y. Effects of salt stress on soybean seed germination, ion balance and soluble sugar content [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2014)
- [32] Leuchtmann A. Systematics, distribution, and host specificity of grass endophytes[J]. Natural Toxins, 1992, 1(2): 150-162.
- [33] Li J H, Wang E T, Feng W, et al. Genetic diversity and potential for promotion of plant detected in nodule endophytic bacteria of soybean grown in Heilongjiang province of China[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(1): 238-246.
- [34] 吴萍, 何庆元, 李正鹏, 等. 安徽省大豆根瘤菌表型多样性研究[J]. 大豆科学, 2011, 30(2): 219-223. (Wu P, He Q Y, Li Z P, et al. Study on phenotypic diversity of soybean rhizobia in Anhui province [J]. Soybean Science, 2011, 30(2): 219-223. )
- [35] Lyons P C, Evans J J, Bacon C W. Effects of the fungal endophyte *Acremonium coenophialum* on nitrogen accumulation and metabolism in tall fescue[J]. Plant Physiology, 1990, 92: 726-732.
- [36] Radhakrishnan R, Khan A L, Lee I J. Endophytic fungal pretreatments of seeds alleviates salinity stress effects in soybean plants [J]. Journal of Microbiology, 2013, 51(6): 850-857.
- [37] McNory J A, Koepper J W. Survey of indigenous bacterial endophytes from cotton and sweet corn [J]. Plant and Soil, 1995, 173: 337-342
- [38] Abril A, Zurdo -Pineiro J L, Peix A. Solubilization of phosphate by a strain of *Rhizobium leguminosarum* bv. trifolii isolated from *Phaseolus vulgaris* in El Chaco Arido soil (Argentina)[J]. Developments in Plant and Soil Sciences, 2007, 102: 135-138.
- [39] 赵龙飞. 我国大豆根瘤内生菌资源多样性研究[J]. 广东农业科学, 2014(9): 15-19. (Zhao L F. Study on the diversity of endophytic bacteria in soybean root of China [J]. Journal of Guangdong Agricultural Sciences, 2014(9): 15-19. )
- [40] Reichman S M. The potential use of the legume-rhizobium symbiosis for the remediation of arsenic contaminated sites[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39: 2587-2593.

borne diseases of crops [M]// Integrated Pest Management of Tropical Vegetable Crops. Netherlands: Springer, 2016.

[53] Reithner B, Schuhmacher R, Stoppacher N, et al. Signaling via the *Trichoderma atroviride* mitogen-activated protein kinase Tmk 1 differentially affects mycoparasitism and plant protection[J]. Fungal Genetics & Biology, 2007, 44(11):1123-1133.

[54] 杨萍. 棘孢木霉(*Trichoderma asperellum*)MAPK 家族基因的克隆及生物防治功能研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2013. (Yang P. Research on cloning and biological control function of MAPKs Gene from *Trichoderma asperellum* [D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2013. )

[55] 朱先婷, 赵洋, 王凯, 等. 寄生于南方根结线虫卵的长梗木霉几丁质酶基因 *TlChi46* 的克隆[J]. 植物病理学报, 2016, 46(1):72-83. (Zhu X T, Zhao Y, Wang K, et al. Cloning of a novel chitinase gene *TlChi46* from *Trichoderma longibrachiatum* parasitizing on *Meloidogyne incognita* eggs[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2016,46(1):72-83. )

[56] 胡一飞. 里氏木霉纤维素酶基因的克隆及在水稻中的过表达研究[D]. 合肥:安徽农业大学, 2010. (Hu Y F. Cloning of cellulase gene from *Trichoderma reesei* and overexpression in rice [D]. Hefei:Anhui Agricultural University, 2010. )

[57] Donzelli B G, Lorito M, Scala F, et al. Cloning, sequence and structure of a gene encoding an antifungal glucan 1,3-beta-glucosidase from *Trichoderma atroviride* (*T. harzianum*) [J]. Gene, 2001, 277(1-2):199-208.

[58] 杨力明. 哈茨木霉几丁质酶 V 基因等克隆及其特性研究[D]. 哈尔滨:哈尔滨工业大学, 2008. (Yang L M. Cloning and characterization of Chitinase V gene of *Trichoderma harzianum* [D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2008. )

[59] 张广志, 杨合同, 张新建, 等. 木霉现有种类名录[J]. 菌物学报, 2014, 33(6):1210-1230. (Zhang G Z, Yang H T, Zhang X J, et al. A checklist of known species of *Trichoderma* [J]. Mycosystema, 2014, 33(6):1210-1230. )

[60] 朱兆香, 庄文颖. 木霉属研究概况[J]. 菌物学报, 2014, 33(6):1136-1153. (Zhu Z X, Zhuang W Y. Current understanding of the genus *Trichoderma* (*Hypocreales*, *Ascomycota*) [J]. Mycosystema, 2014, 33(6):1136-1153. )

[61] 台莲梅, 郭永霞, 张亚玲, 等. 木霉生防菌对大豆幼苗的促进作用及对根腐病的防治效果[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(11):4820-4821. (Tai L M, Guo Y X, Zhang Y L, et al. The promoting effects and control of root rot on soybean by *Trichoderma biocontrol* strains [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2013, 41(11):4820-4821. )

[62] 田连生, 王伟华, 石万龙, 等. 利用木霉防治大棚草莓灰霉病[J]. 植物保护, 2000, 26(2):47-48. (Tian L S, Wang W H, Shi W L, et al. Using *Trichoderma* to control greenhouse strawberry gray mold[J]. Plant Protection, 2000, 26(2):47-48. )

[63] Raza W, Ning L, Zhang R, et al. Success evaluation of the biological control of *Fusarium wilts* of cucumber, banana, and tomato since 2000 and future research strategies[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2017, 37(2):202.

[64] Singh V, Upadhyay R S, Sarma B K, et al. *Trichoderma asperellum* spore dose depended modulation of plant growth in vegetable crops[J]. Microbiological Research, 2016, 193:74-86.

(上接第 969 页)

[41] Chen W M, Wu C H, James E K, et al. Metal biosorption capability of *Cupriavidu ustaiwanensis* and its effects on heavy metal removal by nodulated *Mimosa pudica* [J]. Journal of Hazardous Materials, 2008, 151: 364-371.

[42] 赵龙飞, 徐亚军, 曹冬建, 等. 溶磷性大豆根瘤内生菌的筛选、抗性及系统发育和促生[J]. 生态学报, 2015, 35(13): 4425-4435. (Zhao L F, Xu Y J, Cao D J, et al. Screening, resistance and phylogeny and growth of endophytic bacteria in soybean root [J]. Journal of Ecology, 2015, 35(13): 4425-4435. )

[43] 曹莹, 马宁, 常佳丽, 等. 西北部分矿区豆科植物根瘤菌重金属抗性 & 16S rDNA RFLP 分析 [J]. 农业环境科学学报, 2010, 29(6): 1156-1163. (Cao Y, Ma N, Chang J L, et al. Analysis of heavy metal resistance and 16S rDNA RFLP of rhizobium leguminosae in some areas of northwest China [J]. Journal of Agricultural Environmental Science, 2010, 29(6): 1156-1163. )

[44] 徐亚军. 植物内生菌资源多样性研究进展[J]. 广东农业科学, 2011(24): 149-152. (Xu Y J. Advances in plant endophytic bacteria diversity [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2011(24): 149-152. )

[45] 王春, 王芊, 曹旭. 大豆内生菌的分离及菌核病拮抗菌的筛选[J]. 黑龙江农业科学, 2015(4): 27-30. (Wang C, Wang Q, Cao X. Isolation of soybean endophytic bacteria and screening of antagonistic bacteria against sclerotinia [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2015(4): 27-30. )

[46] 韩祥东, 花美娜, 冯永君, 等. 拮抗大豆疫霉菌植物内生细菌的筛选与鉴定[J]. 大豆科学, 2012, 31(1): 85-91. (Han X D, Hua M N, Feng Y J, et al. Screening and identification of endophytic bacteria against phytophthora sojae [J]. Soybean Science, 2012, 31(1): 85-91. )

[47] 台莲梅. 大豆根腐病菌(*Fusarium oxysporum*)毒素及其对大豆根部致病作用的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2003. (Tai L M. Soybean root rot fungi (*Fusarium oxysporum*) toxins and its pathogenicity to soybean roots [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2003. )

[48] 胡云云, 高同国, 张冬冬, 等. 大豆根腐病拮抗菌枯草芽孢杆菌 8-32 抗菌物质性质的初步研究[J]. 湖北农业科学, 2016(4): 917-920. (Hu Y Y, Gao T G, Zhang D D, et al. Preliminary study on antimicrobial substances of bacillus subtilis 8-32 antagonistic bacteria of soybean root rot disease [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2016(4): 917-920. )

[49] Sharma R D. Effect of *Bacillus* spp. toxins on oviposition and juvenile hatching of *Heterodera glycines* [J]. Nematologia Brasileira, 1996.

[50] 史凤玉, 武云鹏, 张瑞敬, 等. 野生大豆内生细菌多样性及其杀线虫活性分析[J]. 植物保护学报, 2013(4): 327-332. (Shi F Y, Wu Y P, Zhang R J, et al. Endophytic bacterial diversity and nematocidal activity of wild soybean [J]. Journal of Plant Protection, 2013(4): 327-332. )

[51] 赵宇枢. 大豆根瘤内拮抗胞囊线虫细菌筛选及活性菌株初步研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2009. (Zhao Y S. Screening of bacterial nematode bacteria and its active strains in soybean nodules [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2009. )