

· 综述 ·

共生真菌对植物抗旱性的影响及机制研究进展

叶冰竹¹,李春艳¹,贾敏¹,翟欣¹,秦路平^{1,2},韩婷¹(1.第二军医大学药学院生药学教研室,上海200433;2.浙江中医药大学药学院,浙江杭州310053)

[摘要] 共生真菌分布广泛,与植物形成共生体。研究表明,某些共生真菌可以增强植物对生物胁迫和非生物胁迫,包括干旱、高温、矿物质失调和高盐的耐受性,从而使被内生真菌感染的植株比未感染植株对有限的资源更具竞争力而且生长得更好。植物共生真菌可以通过多样化途径来增强植物体的抗性机能,其提高抗旱性的机制主要表现在营养物质的吸收、植物的保护系统、激素调节、水解酶、水分代谢、相关基因表达、植物防御信号途径等方面。总结共生真菌提高植物耐旱性的机制研究进展,以使读者能全面、及时地了解这一领域的研究动态。

[关键词] 共生真菌;抗旱;水分胁迫;激素调节;植物保护系统

[中图分类号] S154.36 **[文献标志码]** A **[文章编号]** 1006-0111(2018)05-0392-07

[DOI] 10.3969/j.issn.1006-0111.2018.05.003

The effects of symbiotic fungi on plant drought resistance and mechanisms

YE Bingzhu¹, LI Chunyan¹, JIA Min¹, ZAI Xin¹, QIN Luping^{1,2}, HAN Ting¹ (1. School of Pharmacy, Second Military Medical University, Shanghai 200433, China; 2. School of Pharmacy, Zhejiang University of Traditional Chinese Medicine, Hangzhou 310000, China)

[Abstract] This article reviews the research on the effects of symbiotic fungi on plant drought resistance. Symbiotic fungi are widely distributed, which can form symbionts with plants. Studies have shown that some endophyte and symbiotic fungi can enhance plant's biological and non-biological stress tolerance, including drought, high temperature, mineral disorder and high salt. The plants infected by symbiotic fungi are more competitive than uninfected plants to the limited resources and grow better. Symbiotic fungi can enhance the resistance tolerance of plants through diverse channels. The mechanisms of improving the drought resistance mainly related to the absorption of nutrients, plants protection systems, hormonal regulations, hydrolytic enzymes, water metabolisms, related gene expressions, plants defense signal pathways, etc. This paper summarized the mechanism research progress of symbiotic fungi on improving plant drought resistance, which gave readers a comprehensive and updated information in this field.

[Key words] symbiotic fungi; drought resistance; water stress; hormonal regulation; plant protection system

植物共生真菌种类繁多,包括内生真菌和菌根真菌等。19世纪中叶,De Bary首先提出了内生菌的概念。植物内生菌(endophyte)是指那些生活周期的一定阶段或全部阶段生活于健康植物各种组织和器官内部,又不会引起植物明显病害的一类微生物^[1]。菌根现象也在同期被发现,菌根真菌(mycorrhizal fungi)是指与植物营养根形成的共生体的真菌,且在兰科植物中广泛存在。

1898年,Vogl从黑麦草种子内分离出第一株

内生真菌^[2],一直到20世纪90年代,Stierle等从短叶红豆杉韧皮部分离到一株产紫杉醇的内生真菌^[1],植物内生真菌及菌根真菌作为新的微生物资源也逐渐受到了关注。在多数情况下,内生真菌和菌根真菌与植物之间是互惠共生的,一方面共生真菌通过植物体获得营养物质和保护;另一方面寄生的真菌不仅能提高宿主对营养物质的利用从而促进宿主生长^[3],提高宿主的活性成分,还可通过多种方式对宿主植物进行保护,增强植物抗病、抗虫、抗干旱胁迫等能力^[4,5]。例如,在干旱条件下,感染叶栖型内生真菌(*Neotyphodium lolii*)的冷季型草种多年生黑麦草(*Lolium perenne*)(E+)比未感染植物(E-)产生更多的分蘖,分蘖长度更长,干重和绿芽量也更大^[6],表明共生真菌可帮助缓和非生物胁迫。此外,*Neotyphodium lolii*对多年生黑麦草的保护

[作者简介] 叶冰竹,硕士研究生,研究方向:内生真菌对药用植物的影响,Email: 18321899592@163.com

[通讯作者] 韩婷,副教授,硕士生导师,研究方向:生药活性成分及品质评价的研究以及内生真菌对药用植物影响的研究,Email: than927@163.com

还可以通过改变生物保护性代谢物黑麦草神经毒素、麦角瓦灵等的水平来应对水分胁迫^[7]。此外,在PEG6000模拟的干旱条件下,接种内生真菌(葡萄孢属C1菌 *Botrytis* sp.和球毛壳菌C4菌 *Chaetomium globosum*)显著提高了药用菊花(*Ch. morifolium*)的抗旱能力^[8]。由此可以得出:共生真菌感染可以提高对非生物胁迫(如干旱)的抵抗能力。

近年来,全球性气候异常,大气中CO₂浓度的持续增加导致全球气候变暖,而气温的升高使土壤含水量降低,致使半干旱地区的干旱更加严重。因此,面对未来的气候变化,共生真菌对植物特别是药用植物抗旱的作用及应用潜力研究显得尤为重要。本文对共生真菌与植物抗旱的作用机制进行了综述和讨论。

1 共生真菌促进植物的生长

1.1 促进宿主根系的生长

发达的根系对于植物的抗旱能力具有重要意义。已有研究表明,作物根长、根重以及根的数量等根部性状与植株的抗旱性存在极为显著的正相关关系^[9]。Ruizlozano和Azcón^[10]研究了在3种供水量的条件下隔网分室中菌根菌的菌丝对水分吸收的贡献,结果表明,菌根植株吸收的水分大多是由菌丝吸收的。在水分亏缺的条件下,具发达根系的植株更易存活。研究表明接种内生真菌能够增加高羊茅和草地羊茅的根生物量,带菌(E+)高羊茅植株与不带菌(E-)植株相比,根系数量更多、根长更长、根直径更大,同时,根部吸收水分的表面积增加^[11]。且张文英等^[12]发现,与对照组相比,接种印度梨形孢(*Piriformospora indica*)与干旱处理的玉米根长、根鲜重大于对照组,未接种印度梨形孢与干旱处理的玉米根长、根鲜重小于对照组。Bae等^[13]研究发现,干旱胁迫下,内生真菌的分离物Dis-29b促进了热带气候中可可的根系生长,实验结果表明其效果是根鲜重、根干重和根水含量增加。除此之外,质外体作为养分运输的重要途径,有储存养分和活化养分的功能,而内生真菌能改变植物根部质外体的相对水流,从而影响宿主的营养利用。这些研究结果表明,共生真菌能够通过促进宿主根系的生长,增强其对水分和营养物质的吸收从而达到抗旱、促生的效果。但两者又存在一定差异,菌根真菌使植物在水分亏缺时更多地获得水分,而内生真菌则使受侵染植株降低呼吸损耗来度过干旱,这样可以保证在干旱条件下存活,但可能长势不如未受侵染的植株。

1.2 促进植物生长及光合作用

共生真菌和植物作用后,菌根的形成明显改善植株叶片的气孔导度和蒸腾速率,增加了叶绿素含量,显著提高了净光合速率,植株生物量增加,从而明显增强了植物的抗旱性。例如,在石灰岩这种特殊的环境(土层干旱瘠薄、水分亏缺)中生长的构树接种VA真菌(泡囊-丛枝真菌)后,其光合色素Chl a和Chl b的含量显著提高^[14]。华山松的生长发育受山区干旱及贫瘠的土壤生态环境限制,随着内生真菌研究的深入,期望应用菌根技术提高其抗旱性进而培育高产优质的华山松。结果显示,在水分胁迫下,接种菌根化幼苗的4种光合色素的下降幅度小于未接种菌根化幼苗,而且在相同的胁迫条件下,接种菌根化幼苗光合色素含量高于未接种苗^[15]。印度梨形孢是常见的内生真菌,张文英等^[12]研究表明,干旱胁迫导致未接种印度梨形孢的玉米苗叶片数、叶面积、叶绿素含量显著减少,但对接种印度梨形孢的玉米叶片数和叶面积影响不大,且其叶绿素含量显著增加。由此看来,接种印度梨形孢能提高大麦对水分胁迫的耐受力。内生真菌除了影响光合色素含量,还对气孔导度有所调节。在高羊茅和草地羊茅中,发现内生真菌在干旱胁迫下会促进植株气孔的关闭^[16]。同时,Augé等^[17]利用荟萃分析研究发现,在潮湿土壤环境下,接种丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)植株的气孔导度比未接种的高出24%,且中度干旱胁迫下的气孔导度比水分充足的生长2倍多。而在重度干旱下AM对气孔导度的影响更明显,是水分充足情况下的4倍。由此得出一个可能的方法:通过AM来提高水稻质量以满足粮食需求、提高其抗旱性^[10]。这些研究说明了共生真菌很可能增强了植物光合作用能力,从而对植物的抗旱性产生有益影响。

2 增强宿主保护系统的能力

2.1 保护植物细胞免受活性氧的氧化损伤

植物的抗氧化系统包括抗氧化酶系统和非酶促抗氧化剂系统,抗氧化酶包括过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)等,非酶促抗氧化剂主要有类胡萝卜素、脯氨酸(PRO)、抗坏血酸、还原型谷胱甘肽(GSH)和 α -生育酚等^[18],其作用在于帮助保护植物细胞免受活性氧的氧化损伤。

一方面,干旱胁迫会造成植物活性氧(reactive oxygen species, ROS)产生和清除的失衡。姚瑞玲等^[19]研究发现,香椿、秋枫幼苗在遭受中度胁迫

20 d时,2个树种菌根化苗 SOD 活性均高于非菌根化苗,实验结果表明,接种菌根可减少植物在遭受严重干旱胁迫时 ROS 对细胞膜的伤害以增强植株抗旱性,并且干旱胁迫程度越重效果越显著。吴强盛等^[20,21]也通过比较接种 AM 真菌与否,植物内 SOD 活性、POD 活性和 CAT 活性等抗氧化酶的活性变化来探讨 AM 真菌对植物抗旱能力的作用,其结果与姚瑞玲等一致,AM 真菌能够通过调节保护酶活性增强寄主植物的抗旱能力。Zhang^[22]的研究表明,在干旱胁迫下,*Neotyphodium* 增加了不同产地披碱草(*Elymus dahuricus*)内的 SOD 和 POD 的活性。但作用效果一定程度受宿主的产地影响,这是姚瑞玲和吴强盛等未发现的。同时,Zhang 等又进一步探讨了缺水与高水分胁迫条件下内生真菌对抗氧化酶的影响,发现只有在缺水条件下才能显著诱导抗氧化酶,而在高水分胁迫条件下无显著影响^[23]。总的来说,虽然 AM 真菌与宿主植物的种类千差万别,但菌根化的植株抗旱能力高于非菌根化植株。

另一方面,内生菌使植物的非酶促抗氧化剂在干旱条件下被诱导产生。研究发现,接种 AM 菌根还能有效促进叶片游离脯氨酸含量的积累,从而有效地维持了植株在严重逆境下细胞水势,避免细胞脱水^[18]。抗坏血酸是植物中主要的抗氧化剂和自由基清除剂,单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)和脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)是抗坏血酸-谷胱甘肽循环中能保持抗坏血酸还原态的2个酶,在印度梨形孢和拟南芥之间的共生关系中扮演重要角色^[24]。由于抗坏血酸-谷胱甘肽循环的激活,定植印度梨形孢的大麦抗氧化能力^[25]显著提高。除了印度梨形孢,Ruíz-Sánchez 等^[26]研究发现感染真菌(包括菌根真菌和 *Azospirillum brasilense*)的大米在干旱胁迫下,也能增加抗坏血酸盐和脯氨酸等具有防御性化合物的含量从而缓解缺水的有害影响。此外,接种 VA 真菌能够显著提高宿主植株脯氨酸的含量^[14],提高其抗逆性,从而应对石灰岩地区干旱瘠薄的生境。

2.2 降低丙二醛(MDA)含量和细胞膜脂质过氧化

植物在干旱胁迫下其体内活性氧增加,能启动膜脂过氧化反应,MDA 是膜脂过氧化作用的主要产物之一,其含量愈高,脂质过氧化作用愈强。接种内生真菌降低了 MDA 含量,从而降低细胞膜脂过氧化,提高其抗旱水平。丛国强等研究发现接种内生真菌球毛壳 ND35 的冬小麦通过降低 MDA 的氧化性损伤以及增强过氧化氢酶活性,来提高2种冬

小麦的耐旱性^[27]。2011年,宋文玲等^[8]发现2株内生真菌(葡萄孢属 C1 菌 *Botrytis* sp. 和球毛壳菌 C4 菌 *Chaetomium globosum*)都能通过降低 MDA 含量提高菊花的抗旱能力,且随胁迫程度增加而增加。同年,韩荣等^[28]的研究说明虽然内生真菌能使其天然宿主羽茅(*Achnatherum sibiricum* (L.) Keng)的 MDA 含量下降,但是却对抗氧化酶活性无影响,可推测在抗旱机制上,抗氧化酶系统和非酶系统可独立存在并起作用。此外,接种哈次木霉(*Trichoderma harzianum*)内生真菌的大米,其 MDA、过氧化物含量均下降,且酚类物质(非酶促抗氧化剂)的浓度及 MSI 增加^[29],值得说明的是,此研究中所考察的43株木霉属(*Trichoderma*)内生真菌只有5株具有一定的抗旱作用,这也说明了即使是同一个属的内生真菌对宿主在干旱条件下的保护作用也是不一的。

3 影响宿主渗透调节能力

共生真菌可增加细胞的渗透调节能力,降低宿主植株水势以增强植株的吸水能力。

3.1 可溶性糖、可溶性蛋白等对渗透胁迫表现出更强的调节能力

接种 AM 真菌能够显著提高宿主植株可溶性糖、可溶性蛋白质的含量^[14,30]。Tangngamsakul 等^[31]发现,从泰国药用植物中分离得到的一株内生真菌 EF6 可以产生较高水平的、能催化可溶性淀粉和麦芽糖为底物的水解反应的细胞外葡萄糖淀粉酶。Richardson 等^[32]研究发现高羊茅在干旱胁迫条件下,(E+)植株比(E-)植株的叶片和叶鞘中积累了更多的葡萄糖和果糖。此外,研究还发现在自然水分干旱胁迫和胁迫解除复水过程中,AM 真菌 *Glomus mosseae* 93 显著提高了叶片可溶性糖含量、叶片和根系的可溶性蛋白质含量,提高了渗透调节能力^[20]。因此,可溶性糖、可溶性蛋白等被认为可能对抗旱胁迫有一定的缓解作用。但是,任安芝等^[33]的研究也发现这种缓解作用可能是具有一定前提条件的,在轻度水分胁迫下内生真菌感染可使其宿主植物的可溶性糖含量增加,以增强宿主的渗透调节能力,但随着干旱胁迫强度的加大,内生真菌的这一增益效应却不再起作用。

3.2 改善植物磷及其他矿质元素营养的吸收

氮、磷等是植物正常生长发育所需要的营养元素,提高植物对其的吸收一方面能够提高对养分的利用率以促进植株生长,另一方面通过调节渗透作用使植株在干旱条件下能维持较高膨压,从而维持

其生长。研究表明,AM真菌通过增强植物磷的吸收能力^[21]和对难溶性磷的利用能力,促进氮、磷等营养元素的吸收,提高了植物的渗透调节能力,增强了植物对水分胁迫的耐受性。2014年,Kong等^[34]在驴食草中接种内生真菌后发现,加速了植株根部对水和营养物质的吸收,在第40天,叶子中的相对含水量、氮、磷含量分别增加了7.27%、4.21%及2.40%。即使在重度干旱胁迫下,与真菌共培养的柳枝稷相比未处理的植株,其生物量和大量元素养分含量都有所增加。贺学礼等还探讨了水分胁迫下接种AM的民勤绢蒿(*Seriphidium minchünense*)在不同生长时期的叶片全氮和全磷含量,结果表明均能得到显著提高,且在重度胁迫下接种株的叶片总黄酮含量也显著升高^[35]。

有学者将共生真菌通过影响宿主渗透调节能力诱导植物抗旱性的这一机制归为干旱耐受(生理生化适应)。

4 改变植物体内激素水平

植物激素指植物细胞接受特定环境信号诱导产生的、低浓度时可调节植物生理反应的活性物质,对植物的生长发育有重要的调节控制作用。干旱导致的叶卷、叶子衰老、气孔关闭,渗透调节在感染内生真菌的高羊茅草里相比于未感染的更普遍,可能是内生菌介导增强了植物激素如脱落酸的产生^[36]。接种处理的植株脱落酸(abscisic acid, ABA)含量与气孔阻力呈正相关关系,脱落酸含量增加,气孔阻力增大而关闭,从而防止水分的流失来缓解水分胁迫。Ruiz^[37]研究发现,AM在干旱下诱导独脚金内酯(Strigolactones, SLs)的生物合成,提高生菜和西红柿的耐旱性。独脚金内酯为植物根围与AM真菌联接的一种必不可少的化学信号;接种AM可以诱导独脚金内酯的产生从而促进植物与菌根共生,较未接种的植物而言,其生长速率、光反应速率、植物激素脱落酸的水平以及相应的标记基因的表达显著提高,缓解了干旱胁迫。Sánchez-Romera^[38]发现AM共生和茉莉酸甲酯(MeJA)能够避免干旱对根系导水率的抑制作用。他们发现根部导水率由蛋白的磷酸化控制;并且认为添加MeJA改变AM与植株的共生体系在干旱下的根系水导率的应答可能是受根部的生长素、水杨酸的含量和水通道蛋白的磷酸化状态的调节。与Sánchez-Romera研究结果相似,Khan等^[39]也发现在干旱等胁迫条件下内生真菌*Penicillium resedanum* LK6能够促进水杨酸的合成从而应对环境变化。虽然目前内生真菌及菌根

真菌在胁迫条件下对宿主激素水平影响方面的研究还不够深入,但应用共生真菌及外源性植物激素应对环境变化具有广阔前景。

5 上调植物体内抗旱基因的表达

干旱胁迫下,接种内生真菌可诱导植物体内多种有关抗旱基因的表达,其均有不同程度的上调。Sherameti等^[40]研究发现,在干旱胁迫下,接种*P. indica*的拟南芥植株RD29A、ERA J、DREB2A、CBL1等抗逆相关基因的表达都有不同程度的上调。印度梨形孢对中国白菜叶子的耐旱性是通过刺激抗氧化酶、叶子中相关抗旱基因的表达、CAS蛋白的表达等发挥作用的。叶子中与抗旱有关的基因DREB2A、CBL1、ANAC072和RD29A表达水平均有上调,而在未接菌的植株中的表达相对滞后;且研究发现,其抗旱性还表现在有钙离子传感调节器的类囊体膜CAS mRNA基因水平上调、CAS蛋白量增加以及水通道蛋白基因的表达^[40]。目前的研究结果表明,在非生物胁迫环境下,内生真菌产生的GA3同外源GA3相比,都通过改变寄主植物的生理反应显著提高了植株的生长和产量。编码内源脱落酸的相关基因包括玉米黄素环氧化酶、NCED3和ABA醛氧化酶3在接种内生真菌的植株体内表达显著降低。相反,水杨酸和生物合成相关基因(异分支酸合酶)高度表达,从而发挥抗病、抗旱、抗冷和抗盐等功能^[39]。

丛国强等^[27]利用荧光定量PCR技术检测到内生真菌球毛壳ND35促进了小麦干旱诱导相关基因wzy2的表达量,进而提高了抗旱相关蛋白的表达,增强了小麦对干旱胁迫环境的耐受力。从极细链格孢菌(*Alternaria tenuissima*)中分离的一种蛋白激酶子PeaT1,利用重叠延伸剪切技术(splicing by overlapping extension, SOE)构建重组表达载体pHY43N-peaT1转化枯草芽胞杆菌,研究表明,重组菌株可以促进小麦生长及提高抗旱能力^[41]。陈鸿鹏等^[42]发现在干旱和缺氧逆境条件下,AtSAD6基因能够增加拟南芥体内的不饱和脂肪酸含量,降低植物受伤程度。

6 对植物防御信号途径及次生代谢的作用

内生真菌和菌根真菌与植株相互作用,促进一些物质如生物碱、茉莉酸(JA)、一氧化氮(NO)及酶类物质等作为信号分子参与植物防御,提高了植物的抗旱性。JA是一种与损伤相关的植物激素和信号分子,可以诱导一系列与抗逆有关的基因表达,如

蛋白酶抑制剂(PI)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)等,提高酯氧合酶活性,从而增强植物的抗逆性。研究还发现,在干旱逆境胁迫条件下,其与脱落酸(ABA)的表现相似,JA类物质的大量积累以及外施能增强植物的抗旱性^[43]。MeJA可以从植物的气孔进入植物体内,在细胞质中被酯酶水解为JA,实现长距离的信号传导和植物间的交流,诱导邻近植物产生诱导防御反应^[44]。

NO是近年来发现对植物细胞次生代谢产物合成具有调控作用的一种新型信号分子。其通过诱导防御基因的表达,调控气孔的运动等提高植物的耐受力。有实验结果表明,真菌诱导子可以诱发植物细胞的NO迸发,水杨酸(SA)的合成和主要成分含量的增加,且NO是介导内生真菌诱导子诱发细胞中有效物质和SA生物合成所必需的上游信号分子^[45]。植物从种子时期就从水中吸收SA或乙酰水杨酸(MeSA)来增强对热、低温、干旱的耐受能力。Senaratna等^[46]用0.1~0.5 mmol SA或MeSA浇灌豌豆和西红柿幼苗,发现其可增强植株对干旱的抵抗能力。

刘晓珍等^[47]研究表明PAL在木质素合成中有重要作用,PAL活性与植物的抗旱性呈正相关。PEG6000胁迫后,立即引起了菊花的防御反应,使PAL活性迅速增加以抵御干旱胁迫。Liu等^[48]研究表明共生的真菌和植物之间的丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)信号的相互作用调节着共生双方的反应,提高菌根大豆的耐旱力。干旱胁迫下,感染真菌上调大豆菌根处的MAPK的合成水平,并存在共生双方在化学分子级别交流的可能性,也表明两者协同调整大豆菌根的抗旱反应;与此同时,在大豆菌根处的过氧化氢、可溶性糖、脯氨酸水平的改变和在共生处的碳氮之间的加速交换共同对增强宿主植物的耐旱性起促进作用。

内生真菌与植物的互利共生关系的物质基础是在其宿主体内产生或诱导宿主产生多种次生代谢产物,除了有抗癌、抑菌作用外,还有提高植物抗旱性的作用。如在感染内生真菌的高羊茅根部已经发现生物碱的存在,接种内生真菌的高羊茅和草地羊茅中,黑麦草碱含量增高,宿主表现出较强的干旱耐受性,因此推测黑麦草碱对其耐旱性可能有作用^[49]。另外,内生真菌还能产生IAA等生长素,促进植物的生长、分蘖,并增强其对高温、干旱等环境胁迫的抗性或持久性^[50]。

综上所述,共生真菌可通过调节植物防御途径中重要的信号分子及促进次生代谢过程来提高宿主

的抗旱性,为宿主植物特别是农作物带来优良性状。但是,必须指出的是共生真菌给宿主植物带来的抗旱特性往往不稳定,易受环境条件或内生真菌和宿主基因型的影响。

7 前景与展望

综上所述,在干旱胁迫下,感染共生真菌的植物比未感染的植物具有更强的生存能力,共生真菌的感染往往能够增强它们的生长发育及抗旱性。在农作物方面,研究表明,共生真菌可以被用来提高水稻抗旱性和水稻质量以满足粮食需求,提高中国白菜叶子的耐旱性,增强西瓜、西红柿、小麦等对干旱的耐受性,在不污染环境的前提下为农作物提供养料的同时,增强植物耐盐碱、抗旱、抗热等能力。在药用植物方面,内生真菌(葡萄孢属C1菌 *Botrytis* sp.和球毛壳菌C4菌 *Chaetomium globosum*)显著提高了药用菊花的抗旱能力^[8]。且共生真菌与植物作用可以提供植物所需营养物质及激素,提高净光合效率等以促进其生长。故利用共生真菌加强农作物甚至药用植物的抗旱性以增加其产量可能是未来的发展方向。

虽然研究者从19世纪就已经开始对内生真菌及菌根真菌进行研究,但到目前为止在不同共生真菌对植物特别是农作物和药用植物的抗旱性方面的研究还远不够广泛和深入,且主要集中在牧草和草坪草上。一方面,共生菌和宿主植物种类繁多,对最终的抗旱效果均存在一定影响,鉴于共生真菌强大功能性,广泛开展干旱胁迫下不同种类共生菌和宿主植物共生体系抗旱功能的研究势在必行;另一方面,共生真菌诱导宿主植物产生的抗旱特性往往不稳定,故明确接种共生菌后诱导植物产生抗旱性的机制是推动共生菌在抗旱方面应用的关键。因此,利用植物共生真菌改良植物性状并稳定诱导其抗旱性能依然任重而道远。

【参考文献】

- [1] 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.
- [2] MANO H, MORISAKI H. Endophytic bacteria in the rice-plant [J]. *Microbes Environ*, 2008, 23(2): 109-117.
- [3] BARRETTI PB, SOUZA RMD, POZZA AAA, et al. Increased nutritional efficiency of tomato plants inoculated with growth-promoting endophytic bacteria [J]. *Revista Brasileira de Ciéncia do Solo*, 2008, 32(4): 1541-1548.
- [4] HASSAN N, NAKASUJI S, ELSHARKAWY MM, et al. Biocontrol potential of an *Endophytic Streptomyces* sp.

- strain MBCN152-1 against *Alternaria brassicicola* on cabbage plug seedlings[J]. *Microbes Environ*, 2017, 32(2):133-141.
- [5] KULDAU G, BACON C. Clavicipitaceous endophytes; their ability to enhance resistance of grasses to multiple stresses [J]. *Biological Control*, 2008, 46(1):57-71.
- [6] KANE KH. Effects of endophyte infection on drought stress tolerance of *Lolium perenne*, accessions from the Mediterranean region[J]. *Environ Exp Bot*, 2011, 71(71):337-344.
- [7] HAHN H, MCMANUS MT, WARNSTORFF K, et al. *Neotyphodium* fungal endophytes confer physiological protection to perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) subjected to a water deficit[J]. *Environ Exp Bot*, 2008, 63(1):183-199.
- [8] 宋文玲, 刘晓珍, 蔡信之, 等. 两株内生真菌对菊花抗旱特性的影响[J]. *中国中药杂志*, 2011, 36(3):302-306.
- [9] 穆平, 李自超, 李春平, 等. 水、旱稻根系性状与抗旱性相关分析及其 QTL 定位[J]. *科学通报*, 2003, 48(20):2162-2169.
- [10] RUIZ-LOZANO JM, AZCÓN R. Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status [J]. *Physiologia Plantarum*, 1995, 95(3):472-478.
- [11] BELESKY DP, STRINGER WC, HILLI NS. Influence of endophyte and water regime upon tall fescue accessions. I. growth characteristics[J]. *Ann Bot*, 1989, 63(5):495-503.
- [12] 张文英, 蒿若超, 汪媛媛, 等. 内生真菌印度梨形孢诱导提高玉米苗期抗旱性研究初探[J]. *玉米科学*, 2013(5):25.
- [13] BAE H, SICHER RC, KIM MS, et al. The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao* [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(11):3279-3295.
- [14] 何跃军, 钟章成, 刘济明, 等. VA 真菌对构树 (*Broussonetia papyrifera*) 幼苗物质代谢的影响[J]. *生态学报*, 2007(12):5455-5462.
- [15] 魏媛, 张金池, 尹晓阳, 等. 华山松菌根化幼苗的抗旱特性[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2007, 31(4):69-72.
- [16] ELBERSEN HW, WEST CP. Growth and water relations of field-grown tall fescue as influenced by drought and endophyte[J]. *GrassFor Sci*, 1996, 51(4):333-342.
- [17] AUGÉ RM, TOLER HD, SAXTON AM. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis[J]. *Mycorrhiza*, 2015, 25(1):13-24.
- [18] 张涛, 安黎哲, 陈拓, 等. 不同海拔青海云杉与祁连圆柏叶片抗氧化系统[J]. *植物生态学报*, 2009, 33(4):802-811.
- [19] 姚瑞玲, 甘春雁, 项东云. 丛枝菌根化香椿, 秋枫幼苗对干旱胁迫生理响应[J]. *广西林业科学*, 2013, 42(4):295-299.
- [20] 吴强盛, 夏仁学, 胡正嘉. 丛枝菌根对枳实生苗抗旱性的影响研究[J]. *应用生态学报*, 2005, 6(3):459-463.
- [21] 肖家欣, 任群, 吴雪俊, 等. 丛枝菌根真菌对百喜草的生理特性的影响[J]. *植物分类与资源学报*, 2011, 33(5):521-528.
- [22] ZHANG YP, NAN ZB. Growth and anti-oxidative systems changes in *Elymus dahuricus* is affected by *Neotyphodium* Endophyte under contrasting water availability [J]. *J Agron Crop Sci*, 2007, 193(6):377-386.
- [23] ZHANG YP, NAN ZB. Germination and seedling anti-oxidative enzymes of endophyte-infected populations of *Elymus dahuricus* under osmotic stress [J]. *Seed Sci Technol*, 2010, 38(2):522-527.
- [24] VADASSERY J, TRIPATHI S, PRASAD R, et al. Monodehydroascorbate reductase 2 and dehydroascorbate reductase 5 are crucial for a mutualistic interaction between *Piriformospora indica* and *Arabidopsis* [J]. *J Plant Physiol*, 2009, 166(12):1263-1274.
- [25] 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 Phytol*, 2008, 180(2):501-510.
- [26] RUIZ-SANCHEZ M, ARMADA E, MU OZ Y, et al. Azospirillum and arbuscular mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions [J]. *J Plant Physiol*, 2011, 168(10):1031-1037.
- [27] 丛国强, 尹成林, 何邦令, 等. 水分胁迫下内生真菌球毛壳 ND35 对冬小麦苗期生长和抗旱性的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(18):6120-6128.
- [28] 韩荣, 李夏, 任安芝, 等. 干旱胁迫下内生真菌感染对羽茅的生理生态影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(8):2115-2123.
- [29] SHUKLA N, AWASTHI RP, RAWAT L, et al. Biochemical and physiological responses of rice (*Oryza sativa* L.) as influenced by *Trichoderma harzianum* under drought stress [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2012, 54:78-88.
- [30] AUGÉ RM. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Mycorrhiza*, 2001, 11(1):3-42.
- [31] TANGNGAMSAKUL P, KARNCHANATAT A, SIHANONTH P, et al. An extracellular glucoamylase produced by endophytic fungus EF6 [J]. *Prikl Biokhim Mikrobiol*, 2011, 47(4):455-461.
- [32] RICHARDSON MD, CHAPMAN GW, HOVELAND CS, et al. Sugar alcohols in endophyte-infected tall fescue under drought [J]. *Crop Science*, 1992, 32(4):1060-1061.
- [33] 任安芝, 高玉葆, 王巍, 等. 王金龙干旱胁迫下内生真菌感染对黑麦草光合色素和光合产物的影响[J]. *生态学报*, 2005, 25(2):225-231.
- [34] KONG J, PEI Z, DU M, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the drought resistance of the mining area repair plant sainfoin [J]. *Int J Min Sci Technol*, 2014, 24(4):485-489.
- [35] 贺学礼, 高露, 赵丽莉. 水分胁迫下丛枝菌根 AM 真菌对民勤绢蒿生长与抗旱性的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(4):1029-1037.
- [36] JOOST RE. Acremonium in fescue and ryegrass: boon or bane? A review [J]. *J Anim Sci*, 1995, 73(3):881-888.
- [37] RUIZ-LOZANO JM, AROCA R, ZAMARRE O ÁM, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces strigolactone biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato [J]. *Plant Cell Environ*, 2016, 39(2):441-

- 452.
- [38] SANCHEZ-ROMERA B, RUIZ-LOZANO JM, ZAMARRE OO AM, *et al.* Arbuscular mycorrhizal symbiosis and methyl jasmonate avoid the inhibition of root hydraulic conductivity caused by drought[J]. *Mycorrhiza*, 2016, 26(2): 111-122.
- [39] KHAN AL, WAQAS M, LEE IJ. Resilience of *Penicillium resedanum* LK6 and exogenous gibberellin in improving *Cap-sicum annuum* growth under abiotic stresses[J]. *J Plant Res*, 2015, 128(2): 259-268.
- [40] SHERAMETI I, TRIPATHI S, VARMA A, *et al.* The root-colonizing endophyte *Pirifomospira indica* confers drought tolerance in *Arabidopsis* by stimulating the expression of drought stress-related genes in leaves[J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2008, 21(6): 799-807.
- [41] 王立梅, 杨秀芬, 曾洪梅, 等. 蛋白激酶子 PeaT1 在枯草芽孢杆菌中的分泌表达及重组菌株提高小麦抗旱和促生的作用[J]. *生物工程学报*, 2011, 27(9): 1355-1362.
- [42] 陈鸿鹏, 谭晓风, 谢耀坚, 等. 油茶 CoSAD 基因载体的构建、鉴定及功能分析[J]. *植物资源与环境学报*, 2015, 24(2): 11-18.
- [43] 蔡昆争, 董桃杏, 徐 涛. 茉莉酸类物质(JAs)的生理特性及其在逆境胁迫中的抗性作用[J]. *生态环境*, 2006, 15(2): 397-404.
- [44] TON J, VAN PELT JA, VAN LOON LC, *et al.* Differential effectiveness of salicylate-dependent and jasmonate/ethylene-dependent induced resistance in *Arabidopsis* [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2002, 15(1): 27-34.
- [45] 徐茂军, 董菊芳, 朱睦元. NO 通过水杨酸(SA)或者茉莉酸(JA)信号途径介导真菌诱导子对粉葛悬浮细胞中葛根素生物合成的促进作用[J]. *中国科学(C辑)*, 2006, 36(1): 66-75.
- [46] SENARATNA T, TOUCHELL D, BUNN E, *et al.* Acetyl salicylic acid (Aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants[J]. *Plant Growth Regul*, 2000, 30(2): 157-161.
- [47] 刘晓珍, 宋文玲, 张 凯, 等. 内生真菌对菊花幼苗干旱胁迫生理的影响[J]. *园艺学报*, 2011, 38(2): 335-342.
- [48] LIU Z, LI Y, MA L, *et al.* Coordinated regulation of arbuscular mycorrhizal fungi and soybean MAPK pathway genes improved mycorrhizal soybean drought tolerance[J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2015, 28(4): 408-419.
- [49] 李 飞, 李春杰. 内生真菌对禾草类植物抗旱性的影响[J]. *草业科学*, 2006, 23(3): 57-62.
- [50] HOVELAND CS. Importance and economic significance of the *Acremonium* endophytes to performance of animals and grass plant[J]. *Agricult Ecosyst Environ*, 1993, 44(1): 3-12.
- [收稿日期] 2018-03-23 [修回日期] 2018-06-12
[本文编辑] 李睿旻

(上接第 391 页)

- [14] 曾 一, 回瑞华, 侯冬岩. 黄柏中黄酮类化合物的提取及其抗氧化性分析[J]. *鞍山师范学院学报*, 2010, 12(6): 60-62.
- [15] 王本祥. 现代中药药理与临床[M]. 天津: 天津科学技术出版社, 2004: 1385.
- [16] 李跃辉, 胡慧冰, 王 银, 等. 不同产区与采收期黄柏中小檗碱与黄柏碱含量对比研究[J]. *中国医药导报*, 2014, 11(11): 91-93.
- [17] 陶晓倩, 胡玉梅, 王俨如, 等. 39 个中药材提取物对 Aβ₂₅₋₃₅ 诱导 SH-SY5Y 细胞损伤的保护作用筛选研究[J]. *世界科学技术(中医药现代化)*, 2015, 17(1): 61-65.
- [18] 廉 莲, 贾天柱. 黄柏及其炮制品的抗痛风作用研究[J]. *安徽农业科学*, 2011, 39(15): 8911-8912+8932.
- [19] 刘 睿, 胡家才. 黄柏对尿酸性肾病大鼠的影响及机制[J]. *武汉大学学报(医学版)*, 2011, 32(2): 180-182.
- [20] 王君明, 崔 瑛, 申玲玲, 等. 中药致药源性肝损伤的氧化应激机制研究进展[J]. *中国实验方剂学杂志*, 2011, 17(5): 247-249.
- [21] 王秋红, 杨 欣, 王 蒙, 等. 黄芩与黄柏协同保护黄药子致肝毒性的实验研究[J]. *中国中药杂志*, 2016, 41(5): 898-903.
- [22] 宋智琦, 林熙然. 中药黄柏、茯苓及栀子抗迟发型超敏反应作用的实验研究[J]. *中国皮肤性病学杂志*, 1997, 11(3): 143-144.
- [23] 孔令东, 杨 澄, 仇 熙, 等. 黄柏炮制品清除氧自由基和抗脂质过氧化作用[J]. *中国中药杂志*, 2001, 26(4): 245-248.
- [24] 毛燕欣, 庄 洁, 赵志刚. 黄柏在皮肤科的临床应用与药理研究[J]. *中国中医药现代远程教育*, 2007, 5(5): 34-37.
- [25] SUN H, WANG H, ZHANG A, *et al.* Berberine ameliorates nonbacterial prostatitis via multi-target metabolic network regulation[J]. *OMICS*, 2015, 19(3): 186-195.
- [26] WANG W, LI Q, LIU Y, *et al.* Ionic liquid-aqueous solution ultrasonic-assisted extraction of three kinds of alkaloids from *Phellodendron amurense* Rupr and optimize conditions use response surface[J]. *Ultrason Sonochem*, 2015, 24: 13-18.
- [27] MOHAN V, AGARWAL R, SINGH RP. A novel alkaloid, evodiamine causes nuclear localization of cytochrome-c and induces apoptosis independent of p53 in human lung cancer cells [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2016, 477(4): 1065-1071.
- [28] BRIBI N, ALGIERI F, RODRIGUEZ-NOGALES A, *et al.* Intestinal anti-inflammatory effects of total alkaloid extract from *Fumaria capreolata* in the DNBS model of mice colitis and intestinal epithelial CMT93 cells [J]. *Phytomedicine*, 2016, 23(9): 901-913.
- [29] 孙 晖, 李先娜, 张 颖, 等. 利用血液代谢组学研究关黄柏生物碱对慢性非细菌性前列腺炎模型大鼠的干预作用[J]. *世界科学技术(中医药现代化)*, 2016, 18(10): 1709-1719.
- [收稿日期] 2018-04-20 [修回日期] 2018-07-09
[本文编辑] 李睿旻