

王吉永,郭龙妹,高林怡,等. 植物内生菌的侵染定殖研究概况[J]. 江苏农业科学,2019,47(14):36-39.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.14.008

植物内生菌的侵染定殖研究概况

王吉永,郭龙妹,高林怡,王莉莉,黎万奎

(上海中医药大学中药研究所,上海 201203)

摘要:植物内生菌对宿主具有增强抗逆、促生以及产生与宿主植物相同或相似的次生代谢产物等作用。侵染定殖是人为利用植物内生菌的一个重要手段,对植物内生菌侵染定殖的研究近况进行分析,并综述内生菌侵染定殖涉及到的接种方式、侵染特性、定殖作用以及定殖能力的影响因素,并对内生菌在药用植物方面的应用发展趋势作出相关评价。

关键词:内生菌;侵染定殖;定殖能力

中图分类号:S182 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2019)14-0036-04

植物内生菌是指在植物的部分或全部生活阶段、存活于健康植物体内、不使植物表现出明显病害症状的微生物类群^[1]。内生菌主要包括内生细菌、内生真菌和内生放线菌等,广泛存在于植物体内^[2-4],并与宿主长期协同进化,具有增强寄主抗逆性、促进生长、提高植物损伤后的修复效率^[5]等作用,其促生长、抗逆等作用在生物菌肥、生物固氮方面已得到一定程度的应用。现代植物育种栽培会经历从快繁体系进入大田生产的过程,内生菌在此过程中参与并完成植株微生态体系的构建。人工干扰下内生菌参与构建微生态群落的过程涉及到侵染方式和定殖规律的影响,研究内生菌对宿主的侵染特性可为提高其定殖能力和效果提供一定指导性,在增强宿主抗逆性、提高植物产量等方面具有重要的研究价值。自1株能产紫杉醇的红豆杉内生真菌被发现以后^[6],许多研究结果相继表明,药用植物内生真菌能产生与宿主植物相同或相似的次生代谢产物,并能提升药用植物品质^[7]。目前已对很多药用植物进行了内生真菌的研究,如重楼、山药、杜仲、

银杏等。药用植物内生真菌的研究发展将成为解决中药材资源和品质的突破口之一。因此,研究植物内生菌的侵染定殖规律,将其对宿主的有益方面应用到植物的生产或栽培当中,无论对作物还是药用植物都具有较大的研究和应用价值。

1 接种方法

人工接种植物内生菌是模拟自然界内生菌通过自然孔口和伤口侵染植物的方式,利用植物自然孔口(如气孔)或人工制造切口对植物进行内生菌接种。植物在生长过程中根系与土壤或其他培养基质摩擦形成的创口和植物茎干上的皮孔、蜜腺、胚根,以及叶片上的气孔、水孔等伤口和自然孔口或人工切口均可作为内生菌侵染植物的通道。

由表1可以看出,根部侵染常用方法有灌根法、蘸根法、浸根法、伤根法等,茎干侵染的方法有针刺法、打孔法等,叶片侵染常用喷雾法、伤叶法等。部分研究将灌根法与喷雾法相结合对植物进行接种。根部定殖研究出现频率最高,这可能与植物主要通过根部从土壤或培养基质中吸收营养物质有关,植物根部在吸收营养物质的同时也更容易受到土壤或培养基质中内生菌的侵染。

2 侵染特性

2.1 定殖动态

内生菌侵染宿主植物后在宿主体内的定殖是一个动态过

收稿日期:2018-05-10

基金项目:国家自然科学基金(编号:81130070、81673541)。

作者简介:王吉永(1991—),女,贵州遵义人,硕士研究生,研究方向为中药现代生物技术与资源开发利用。Tel:(021)51322574; E-mail:1096216586@qq.com。

通信作者:黎万奎,博士,副研究员,硕士生导师,研究方向为中药现代生物技术与资源开发利用。E-mail:bio5210@126.com。

[66]林善枝,李雪平,张志毅. 低温锻炼对毛白杨幼苗抗冻性和总可溶性蛋白质的影响[J]. 林业科学,2002,38(6):137-141.

[67]曾韶西,王以柔,刘鸿先. 低温光照下与黄瓜子叶叶绿素降低有关的酶促反应[J]. 植物生理学报,1991,17(2):177-182.

[68]简令成,卢存福,李积宏,等. 适宜低温锻炼提高冷敏感植物玉米和番茄的抗冷性及其生理基础[J]. 作物学报,2005,31(8):971-976.

[69]孙玉洁,王国槐. 植物抗寒生理的研究进展[J]. 作物研究,2009,23(5):293-297.

[70]李光林,陈德万,左冰意,等. ABA对杂交稻幼苗抗冷性机理的研究[J]. 西南农业大学学报,1999,16(2):138-143.

[71]曾韶西,王以柔,李美茹,等. 冷驯化和ABA诱导水稻幼苗提高抗冷性期间膜保护系统的变化[J]. 热带亚热带植物学报,1994,2(1):44-50.

[72]郭凤领,卢育华,李宝光. 外源ABA对番茄苗期和开花期抗冷特性的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版),2000,31(4):357-362.

[73]邹志荣,陆帼一. 外源ABA对辣椒幼苗抗冷性的影响[J]. 西北农业大学学报,1996,24(6):60-64.

[74]陈儒钢,巩振辉,逯明辉,等. 植物抗寒基因工程研究进展[J]. 西北植物学报,2008,28(6):1274-1280.

[75]李 璨,杨天杰. 植物抗寒基因工程研究进展[J]. 吉林农业科学,2011,36(2):15-20.

表 1 近 10 年来文献报道的人工接种内生菌的方法

纲名	科名	种名	植物拉丁名	侵染方法	侵染部位
单子叶植物纲	禾本科	甘蔗	<i>Saccharum officinarum</i> L.	培养基质 ^[8]	根部
	禾本科	水稻	<i>Oryza sativa</i> L.	灌根法 ^[9]	根部
	禾本科	玉米	<i>Zea mays</i> L.	蘸根法 ^[10]	根部
	禾本科	小麦	<i>Triticum aestivum</i> L.	灌根法 ^[11] 、浸种法 ^[12-13]	根部、种子
	天南星科	魔芋	<i>Amorphophallus konjac</i> K. Koch	灌根法 ^[14]	根部
	兰科	石斛	<i>Dendrobium nobile</i> Lindl.	伤根法、喷施法 ^[15]	根部、叶片
木兰纲	五加科	人参	<i>Panax ginseng</i> C. A. Mey.	灌根法 ^[16]	根部
	杨柳科	毛白杨	<i>Populus tomentosa</i> Carr	打孔法 ^[17]	茎干
	杨梅科	杨梅	<i>Myrica rubra</i> (Lour.) S. et Zucc.	浸根法 ^[18]	根部
双子叶植物纲	茄科	番茄	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	浸根法 ^[11,19] 、灌根法 ^[11,19] 、针刺法 ^[11,19] 、伤叶法、喷雾法、浸种法 ^[11]	根部、茎干、叶片、种子
	茄科	烟草	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	灌根法、浸种法 ^[20]	根部、种子
	茄科	辣椒	<i>Capsicum annuum</i> L.	灌根法 ^[11]	根部
	十字花科	白菜	<i>Brassica rapa</i> var. <i>glabra</i>	灌根法 ^[11]	根部
	十字花科	油菜	<i>Brassica napus</i> L.	浸种法、种床接种法 ^[21]	种子
	葫芦科	黄瓜	<i>Cucumis sativus</i> L.	浸根法 ^[22-23]	根部
	杨柳科	杨树	<i>Pterocarya stenoptera</i>	浸根法 ^[22]	根部
	锦葵科	棉花	<i>Gossypium</i> spp.	伤根法、针刺法、浸种法 ^[24]	根部、茎干、种子
	山茶科	油茶	<i>Camellia loiter</i> Abel.	灌根法 ^[25-26] 、注射法 ^[25] 、喷雾法 ^[25-26] 、伤叶法 ^[25] 、灌根-喷叶法 ^[26]	根部、茎干、叶片

程,不仅体现在植物组织水平上,还体现在定殖时间轴上。迟峰研究根瘤菌在植物体内的迁移运动,发现根瘤菌对水稻的侵染开始于根际表面的定殖,然后从根的裂隙进入根内,向上迁移到叶鞘和叶部分^[19]。李强等将田菁茎瘤固氮菌侵染小麦根部,观测到菌株定殖于小麦根部,并向上迁移至小麦叶片,在气孔处定殖^[13]。这些研究结果揭示了内生菌菌株在植物各组织间的定殖是一个动态过程。内生菌在植物体内定殖的时间轴上,其定殖量也是一个动态变化的过程^[27],即在整個定殖期,定殖量会呈现消长变化。赵明富等的研究结果显示,变栖克雷伯氏菌在石斛体内的定殖量呈现先增后减的变化^[15];吴霭民等对棉花多个部位进行内生菌 73a 接种后,内生菌的数量都表现出共同的由增到减的趋势,对内生菌的定殖动态作出了进一步阐释^[24]。无论是植物各组织器官间的迁移运动还是某一时间段定殖菌量的变化,不同环境条件、不同内生菌种所呈现出的定殖动态不完全相同。

2.2 组织特异性

相同侵染条件下,内生菌在同一植株的不同组织中定殖量不同。刘涛研究了番茄内生芽孢杆菌的定殖规律,结果显示番茄不同组织中,该内生细菌的定殖数量梯度表现为根>茎>叶>种子^[10];杨珍福等有相似发现,他们用烟草内生细菌对烟草进行灌根处理后,宿主不同部位的定殖能力表现为根>茎>叶^[21],证明了相同侵染方法下,内生菌在同一植株不同器官组织中的定殖量也存在差异。内生菌在植物不同组织间的定殖差异与多种因素有关,体现在内生菌的种类、数量、接种形态以及植物品种和所处环境等方面。

3 定殖作用

3.1 防治作用

目前,内生菌定殖作用的研究主要集中在防治植物病虫害、促进植物生长方面。内生菌定殖对植物病虫害的防治作

用已有一系列研究。杨洪凤等研究内生解淀粉芽孢杆菌对小麦赤霉病的防治作用,发现不同稀释倍数的菌株发酵液对赤霉病的防治效果具有显著差异,最好的防治效果高达 90.7%,说明菌液浓度对防治效果具有显著的影响^[8]。黎起秦等分别用浸根法和针刺法将内生菌 B47 接种到番茄植株中,结果显示 2 种接种方法对番茄青枯病均具有良好的防治效果,但浸根法的防治效率高于针刺法,揭示不同的接种方法间防治效果存在差异^[19]。

3.2 促生长作用

某些内生菌定殖到植物体内后对植物具有促进生长的作用。刘涛将不同浓度的内生芽孢杆菌悬液对番茄进行浸种处理,发现该内生菌发酵原液对番茄种子萌发和幼苗生长具有抑制作用,而不同稀释倍数的发酵液对种子萌发和幼苗生长均有明显的促进作用,说明内生菌对植物生长是否发生促进作用以及发挥作用的效果与菌悬液的浓度有关^[11]。米士伟用多种菌糠制备球毛壳 ND35 菌肥后接种黄瓜幼苗,结果显示各组菌肥处理的黄瓜幼苗株高、根鲜质量均高于对照组,但各组菌肥间的作用效果存在差异,提示内生菌菌肥对植物的促生效果与菌糠类型有关^[22]。

3.3 在药用植物中的作用

植物内生菌对宿主还具有许多其他作用。在药用植物内生真菌的研究中,发现许多药用植物内生真菌具有抗肿瘤、抑菌、产生药用活性成分等作用^[28-30]。还有研究发现,内生真菌可以促进宿主生长、提升药用植物品质^[7]。内生真菌在药用植物中的这些优势作用在新药研发、药用植物栽培生产、菌肥开发、生防菌研发、土壤生态修复等方面显示出巨大的开发潜力^[31],但具有有益作用的药植物内生真菌的侵染定殖研究报道较少,目前内生真菌在药用植物中的研究主要处于试验研究阶段,真正投入生产使用的报道鲜少见到,其原因可能主要是药用植物涉及到安全用药问题。

4 定殖能力的影响因素

4.1 菌株运动性

菌株的运动性体现在其趋向性上^[32],即菌株通过比较与化学物质浓度相关的不同环境属性得到所需要的方向信息,并对周围环境进行运动反应^[33]。菌株对于根分泌物分泌物的趋向性反应被认为是定殖的主要因素^[34]。土壤中的养分发生改变有可能导致根分泌物发生改变,从而影响土壤中的生化进程。Somers 等的研究结果显示,根表面渗出的糖类、氨基酸等物质可以刺激菌根真菌产生趋向性反应,从而使其定殖于根表面^[35]。增加或者减少土壤中的有效养分,都有可能通过改变根分泌物而改变土壤中的生物与化学进程。因此,菌株运动性对定殖率的影响实质上是宿主所生长的土壤环境对定殖率的影响。

4.2 接种方式

内生菌的侵染定殖率与接种方法有关。布婷婷等比较不同的接种方式后发现,使用喷叶接种法的菌株 Y13 定殖量大于蘸根法和灌根法,表明采用不同的接种方式定殖效率也不尽相同^[36]。祝明亮等比较浸种法和侵染成苗的定殖效果发现前者效果较好,推测这可能与生态位有关^[37]。植物成苗后生态位被环境微生物所占用,内生菌侵入后与已占据生态位的微生物间相互竞争,这可能是浸种法的定殖效果优于侵染成苗的原因。张冬冬等采用浇土、浸种、拌种等 3 种方法处理棉花种子,结果表明使用浇土法的 Z-5 菌株在棉花体内定殖效果要优于浸种法和拌种法;3 种处理方法下定殖量达到饱和值的时间不一样,其中浇土法用时最短,推测这可能与土壤中拮抗菌的数量相关,不同处理方式影响土壤中拮抗菌的数量^[38]。定殖率还可能因群落中拮抗菌的种类不同而存在差异^[39]。

4.3 接种环境

4.3.1 植物组织器官 内生菌定殖能力还受植物生长阶段、组织器官及土壤性质等定殖环境的影响^[40]。童琳等研究菌根真菌侵染对植物生物积累量的影响发现,侵染率与植物径向生长速率相关,植物生长迅速的阶段侵染率更高;相同树种中,侵染率随着植物胸径的增大而倾向于增高,推测内生菌侵染率可能受植物代谢活动影响^[41]。金岩等对五味子内生拮抗菌 JYg07 进行定殖研究,发现所用处理方式均可使该菌株在五味子体内定殖并传导,但不同组织器官中定殖量和定殖高峰的检测时间均有所差异,其检测结果显示,不论哪种接种方式,JYg07 都可以在五味子体内稳定定殖,且在根内的定殖大于茎和叶,究其原因可能是所选菌株对不同器官的偏好性存在差异^[42]。

4.3.2 土壤性质 土壤性质包括土壤盐浓度、渗透性、pH 值等^[43-44]。Compton 等认为,施氮肥降低菌根真菌侵染率的原因主要体现在 2 个方面,一是施氮肥会导致真菌生物量减少,而真菌生物量和数量的降低可能会导致菌根真菌侵染率降低;二是施氮肥可能降低根系对菌根真菌的依赖程度,进而降低侵染率^[45-46]。刘润进等发现,施氮肥处理会直接影响孢子萌发和菌丝生长,根际真菌数量会影响菌根真菌的发育^[47]。土壤的 pH 值也是影响内生菌根发育的因素之一,多数菌根真菌的发育倾向于适度偏酸性土壤。

5 展望

植物内生菌的侵染定殖涉及侵染方式和定殖规律,而决定侵染方法的选择和定殖规律的影响因素很多,不同菌种、宿主不同生长时期、不同组织器官以及不同研究和应用目的,所选用的侵染方式和呈现的定殖规律也不尽相同。不同侵染方式间的定殖能力存在着差异,因此了解内生菌的侵染方式和定殖规律具有一定必要性。目前,内生细菌的研究比内生真菌多,研究和应用范围多集中在农作物与经济作物病害的生物防治和促生长方面,内生菌在药用植物范围的研究和应用鲜有报道^[48-49]。我国幅员广阔,拥有丰富的中药材资源。然而随着生态环境日益遭受破坏,很多植物类中药材存活量和品质急剧下降,甚至濒临灭绝以致难以满足医疗需求,若将内生菌在病害生物防治和促生长方面的优势应用到药用植物保护和栽培中,将极大地改善中药材资源短缺的局面,在提高药用植物品质、缓解某些药用植物资源危机等方面具有较大的潜在研究价值。但药用植物涉及有效成分和有毒无毒等问题,因此内生菌在药用植物方面的应用还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 刘蕴哲,何 劲,张 杰,等. 植物内生真菌及其活性代谢产物研究进展[J]. 菌物研究,2005,3(4):30-36.
- [2] Yang T, Chen Y, Wang X X, et al. Plant symbionts: keys to the phytosphere[J]. Symbiosis,2013,59(1):1-14.
- [3] Kuldau G, Bacon C. Clavicipitaceous endophytes: their ability to enhance resistance of grasses to multiple stresses[J]. Biological Control,2008,46(1):57-71.
- [4] Schulz B, Boyle C. The endophytic continuum[J]. Mycological Research,2005,109(6):661-686.
- [5] Long X X, Chen X M, Wong J W, et al. Feasibility of enhanced phytoextraction of Zn contaminated soil with Zn mobilizing and plant growth promoting endophytic bacteria[J]. Transactions of Nonferrous Metals Society of China,2013,23(8):2389-2396.
- [6] Stierle A, Strobel G A, Stierle D B. Taxol and taxane production by *Taxomyces andreanae*, an endophytic fungus of Pacific yew[J]. Science,1993,260(5105):214-216.
- [7] 朱 波,刘京晶,斯金平,等. 铁皮石斛内生真菌对宿主组培苗生长与代谢成分的影响[J]. 中国中药杂志,2016,41(9):1602-1607.
- [8] 魏春燕,邢秀秀,莫 遥,等. 绿色荧光蛋白基因标记的固氮菌 DX120E 在甘蔗植株内的定殖[J]. 作物学报,2014,40(6):1132-1139.
- [9] 迟 峰. 根瘤菌在植物内的迁移运动及其与植物相互作用的蛋白质组学研究[D]. 北京:中国科学院研究生院(植物研究所),2006.
- [10] 齐永霞,陈方新. 球孢白僵菌在玉米根际的定殖及对根际微生物的影响[J]. 热带作物学报,2013,34(5):962-966.
- [11] 刘 涛. 西宁地区番茄内生芽孢杆菌定殖规律及促生效应的研究[D]. 西宁:青海师范大学,2010.
- [12] 杨洪凤,余向阳,薛雅蓉,等. 内生解淀粉芽孢杆菌 CC09 在小麦根部定殖的电镜观察及防病效果[J]. 中国生物防治学报,2014,30(6):839-844.
- [13] 李 强,刘华伟,王渭玲. 田菁茎瘤固氮根瘤菌在小麦体内的定

- 殖及营养元素相关 miRNA 的表达[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(4): 930–937.
- [14] 程海丽, 陈磊, 乐超银. 魔芋内生拮抗菌的定殖研究[J]. 湖北农业科学, 2014, 53(3): 613–616.
- [15] 赵明富, 李梦娇, 张芬芬, 等. 变栖克雷伯菌在石斛体内的定殖动态及其对石斛黑斑病的防效试验[J]. 西南林业大学学报, 2015, 35(3): 14–19.
- [16] 刘敏, 胡陈云, 丁万隆, 等. 两株内生细菌在人参体内和根区土壤的消长动态研究[J]. 世界科学技术—中医药现代化, 2014(4): 790–795.
- [17] 吉力尔鬼, 乃古沙黑, 杜家明, 等. 小叶杨叶片内生菌 *Botryosphaeria dothidea* 对杨树枝干致病性研究[J]. 陕西林业科技, 2017(2): 12–14, 29.
- [18] 范小明. 杨梅根瘤内生菌的回接侵染特性[J]. 江西农业大学学报, 2003, 25(5): 738–741.
- [19] 黎起秦, 罗宽, 林纬, 等. 内生菌 B47 的定殖能力及其对番茄青枯病的防治作用[J]. 植物保护学报, 2006, 33(4): 363–368.
- [20] 杨珍福, 何鹏飞, 吴毅歆, 等. 烟草内生细菌 YN201448 的定殖能力研究[J]. 中国烟草科学, 2015, 36(3): 80–85.
- [21] 江木兰. 油菜内生枯草芽孢杆菌 BY-2 的定殖生态、抗菌机制和防治菌核病的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2007.
- [22] 米士伟. 球毛壳 ND35 在宿主植物上的侵染定殖及其菌肥研制初探[D]. 泰安: 山东农业大学, 2012.
- [23] Weng J, Wang Y, Li J, et al. Enhanced root colonization and biocontrol activity of *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 by *abrB* gene disruption[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2013, 97(19): 8823–8830.
- [24] 吴嵩民, 顾本康, 傅正擎, 等. 内生菌 73a 在不同抗性品种棉花体内的定殖和消长动态研究[J]. 植物病理学报, 2001, 31(4): 289–294.
- [25] 王瑞芹. 油茶内生拮抗菌 Y13 定殖动态及对叶内微生物调整效应研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2014.
- [26] 金勤, 朱丹雪, 周国英, 等. 绿色荧光蛋白标记枯草芽孢杆菌 Y13^{uv} 在油茶体内的定殖[J]. 林业科学, 2017, 53(7): 111–117.
- [27] 马同锁, 袁红楼, 赵士豪, 等. 不同处理方法对内生细菌 TS-3 在 2 种蔬菜体内定殖的影响[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(27): 11013–11015.
- [28] 李玲玲. 青蒿内生真菌研究进展[J]. 生物技术进展, 2016, 6(3): 185–187.
- [29] 李玲玲, 罗合春, 张先淑. 中华芦荟内生真菌抑菌活性研究[J]. 生物学杂志, 2016, 33(2): 69–71.
- [30] 唐承晨, 张纯, 王吉永, 等. 药用植物蛇足石杉内生菌研究进展[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(7): 13–19.
- [31] 邢晓科. 药用植物内生真菌资源——一个亟待开发的宝库[J]. 菌物学报, 2018, 37(1): 1–8.
- [32] Weger L A D, Vlugt C I V D, Wijffes A H M, et al. Flagella of a plant growth – stimulating *Pseudomonas fluorescens* are required for colonization of potato roots[J]. Journal of Bacteriology, 1987, 169(6): 2769–2773.
- [33] Reinhold B, Hurek T, Fendrik I. Strain – specific chemotaxis of *Azospirillum* spp. [J]. Journal of Bacteriology, 1985, 162(1): 190–195.
- [34] Mills A L. Soil microbial ecology: applications in agricultural and environmental management[J]. Soil Science, 1992, 157(3): 195–197.
- [35] Somers E, Vanderleyden J, Srinivasan M. Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet[J]. Critical Reviews in Microbiology, 2004, 30(4): 205–240.
- [36] 布婷婷, 周国英, 刘君昂, 等. 油茶内生细菌 Y13 对油茶抗性相关酶的诱导作用[J]. 植物保护学报, 2012, 39(3): 285–286.
- [37] 祝明亮, 夏振远, 张克勤, 等. 淡紫拟青霉在烤烟根际定殖能力分析[J]. 中国烟草学报, 2004, 10(1): 29–32.
- [38] 张冬冬, 刘涛, 高同国, 等. 棉花黄萎病拮抗菌 Z-5 菌株的定殖能力检测[J]. 棉花学报, 2013, 25(6): 510–516.
- [39] Jeganmohan S, Tucker C, Cadotte M W. Colonization rates in a metacommunity altered by competition[J]. PLoS One, 2014, 9(2): e88344.
- [40] 龙良鲲, 肖崇刚, 奚彦霞. 防治番茄青枯病内生细菌的分离与筛选[J]. 中国蔬菜, 2003(2): 19–21.
- [41] 童琳, 唐旭利, 张静, 等. 菌根真菌侵染对植物生物量累积的影响[J]. 生态环境学报, 2014, 23(9): 1520–1525.
- [42] 金岩, 高洁. 五味子内生拮抗菌 JYg07 的定殖研究[J]. 中草药, 2015, 46(21): 3242–3247.
- [43] Hagvar S, Klanderud K. Effect of simulated environmental change on alpine soil arthropods[J]. Global Change Biology, 2009, 15(12): 2972–2980.
- [44] Kardol P, Cregger M A, Campy C E. Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects[J]. Ecology, 2010, 91(3): 767–781.
- [45] Compton J E, Watrud L S, Porteous L A, et al. Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 143–158.
- [46] 孙玥, 庄海峰, 贾淑霞, 等. 多年施用氮肥对水曲柳人工林内生菌根真菌侵染及其根尖形态的影响[J]. 林业科学, 2010, 46(9): 50–57.
- [47] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [48] 唐承晨, 张纯, 王吉永, 等. 药用植物蛇足石杉内生菌研究进展[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(7): 13–19.
- [49] 王瑞飞, 康春晓, 许圆圆, 等. 怀地黄内生细菌的分离鉴定及抗菌活性[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(13): 82–86.