

冯 君,王宇楠,于翠梅,等. 植物内生菌对重金属胁迫下植物生长的影响综述[J]. 江苏农业科学,2019,47(18):42-45.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.18.007

植物内生菌对重金属胁迫下植物生长的影响综述

冯 君¹,王宇楠¹,于翠梅²,李梦雪¹,陈 熙¹,姜媛媛¹,马莲菊¹

(1. 沈阳师范大学生命科学学院,辽宁沈阳 110034; 2. 沈阳农业大学农学院,辽宁沈阳 110161)

摘要:重金属污染是近几年来人们热议的话题,利用绿色、经济、环保的方法缓解重金属胁迫是人们一直所追求的,内生菌与植物联合缓解重金属胁迫就是其中之一。内生菌能够缓解重金属对植物生长的影响,本文综述了近年来植物内生菌对重金属胁迫缓解的相关研究,以及内生菌在重金属胁迫下促进植物生长发育的作用机制。

关键词:内生菌;重金属;植物生长

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)18-0042-04

重金属污染已成为国内外亟待解决的主要问题。近年来,随着城市化、工业化不断深入,如矿产资源开发、金属冶炼、污水灌溉、化肥的大量使用等人类活动,含多种重金属的污染物通过各种途径进入土壤、水源,造成了严重的重金属污染,生态被严重破坏。目前我国受重金属污染土壤面积约 2 000 万 hm^2 ,占耕地总面积的 1/5,每年因土壤重金属污染

带来的粮食减产高达 1 000 多万 t,被重金属污染的粮食每年约 1 200 万 t,年经济损失超 200 亿元^[1]。重金属影响植物的酶活性与功能、养分膜运输和对其他营养元素的吸收等,这些毒害作用更会通过食物链间接威胁到人类健康和生命安全。

微生物具有可从污染媒介中直接去除重金属、缓解重金属胁迫对植物生长抑制作用的能力^[2-3]。植物内生菌是指那些对植物生长不会引起病害症状并且生长在植物体内的微生物^[4],主要包括内生真菌、内生细菌和内生放线菌。植物内生菌主要在药用植物、羊茅属植物^[5-6]以及热带树木中研究较多^[7-8],它可以产生植物激素、提高植物固氮能力等,帮助植物抵抗逆境^[9]。

1 重金属胁迫对植物生长的影响

随着现代工农业生产的迅速发展,工业和城市“三废”大量排放,以及农业生产中农药、肥料和杀虫剂等的大量使用,

收稿日期:2018-05-10

基金项目:国家自然科学基金(编号:31600314);辽宁省自然科学基金(编号:2015020762);辽宁省沈阳市科学技术计划(编号:F16-205-1-50);沈阳师范大学大学生创新创业项目(编号:201810166302)。

作者简介:冯 君(1996—),女,辽宁铁岭人,硕士研究生,主要从事生物化学与分子生物学研究。E-mail:791306403@qq.com。

通信作者:马莲菊,博士,副教授,主要从事生物化学与分子生物学研究。E-mail:744289467@qq.com。

[44] 艾炎军,邹叶茂,汤文浩. 2 种园艺植物屋顶气雾栽培的比较[J]. 中国果菜,2016,36(6):32-35.

[45] 沈宝宇,刘广品,赵晓丹,等. 营养液不同硝铵比对雾培黄瓜果实产量与品质的影响[J]. 安徽农学通报,2011,17(9):90-91,93.

[46] 鲁雪利. 黄瓜嫁接苗快速生根技术研究[D]. 长春:吉林大学,2016.

[47] 王 谢,张建华,庞良玉,等. 桑树智能雾化栽培系统概述[J]. 中国蚕业,2017,38(1):75-78.

[48] Rietveld W J. Evaluation of three root growth potential techniques with tree seedlings[J]. New Forests,1989,3(2):181-189.

[49] 周全卢,张玉娟,李育明. 雾培与基质栽培马铃薯的光合特性[J]. 中国马铃薯,2011,25(1):16-20.

[50] 孙慧生. 不同栽培方式生产马铃薯微型薯的研究[C]//中国作物学会马铃薯专业委员会 2001 年年会论文集,2001.

[51] 王迪轩,向晓兰. 几种现代观光蔬菜栽培方式[J]. 南方农业(园林花卉版),2008(4):32-35.

[52] 齐瑞峰. 温室气雾法工厂化生产马铃薯微型薯营养液自动控制技术研究[D]. 长春:吉林大学,2009.

[53] 方志荣,李佩华,汪翠存,等. 凉山州气雾栽培法生产微型马铃薯营养液配方的研究[J]. 西昌学院学报(自然科学版),2019,33(1):6-9.

[54] 丁晓蕾. 20 世纪中国蔬菜科技发展研究[D]. 南京:南京农业大学,2008.

[55] 赵琴琴,刘霖霞,柳小栩. 气雾栽培对生菜品质的影响研究[J]. 乡村科技,2016(11):11-12.

[56] 丁 一,张 路,于 超,等. 无土气雾式栽培对香菜品质的影响[J]. 北方园艺,2013(2):23-25.

[57] 赵 旭,刘艳芝,王 静,等. 雾培对番茄根系生长及其营养吸收的影响[J]. 浙江农业学报,2017,29(5):767-772.

[58] 赵 旭,李天来,孙周平. 番茄基质通气栽培模式的效果[J]. 应用生态学报,2010,21(1):74-78.

[59] Pagliarulo C L, Hayden A L, Giacomelli G A. Potential for greenhouse aeroponic cultivation of *Urtica dioica* [J]. Acta Horticulturae,2004,659:61-66.

[60] 高健敏. 气雾栽培条件下四种香料植物扦插、生长及品质研究[D]. 广州:广州中医药大学,2015.

[61] Hayden A L. Aeroponics and hydroponics systems for medicinal herb, rhizome, and root crops[J]. HortScience,2006,41(3):536-538.

[62] 曾凡清. 气雾栽培及其在桃树上的应用试验[J]. 北京农业,2007(1):32-33.

[63] 安 荣. 3 种栽培措施对枣树蒸腾速率及枣裂果的影响[J]. 山西林业科技,2015,44(1):15-17.

导致土壤中重金属镉(Cd)、铅(Pb)、铜(Cu)、锌(Zn)等含量严重超标^[10]。重金属在植物体内积累,不仅影响植物从种子萌发到生长发育的一系列生理过程,而且导致其品质和产量下降^[11]。例如,孙园园等研究了Cd对植物光合指标的影响,发现Cd抑制植物叶绿素的合成,导致叶绿素含量降低,从而降低植物的光合作用^[12]。还有研究表明,低浓度Cu胁迫对苏丹草种子萌发时发芽率和发芽势具有促进作用,而随Cu浓度的增加,抑制作用逐步替代了促进作用,当Cu浓度为10 mg/L时,种子的发芽率和发芽势均高于对照,浓度大于10 mg/L时,则均小于对照^[13]。重金属胁迫对植物根尖的有丝分裂产生影响,铅离子胁迫处理的时间和浓度不同,对蚕豆根尖的生长及其根尖部位细胞的有丝分裂作用产生不同程度的抑制作用^[14]。有人研究了铬胁迫对三叶草、高羊茅和紫花苜蓿这3种植物生长的影响,发现随着铬浓度的增加,植物的株高和根长均降低,而且对根长的影响比株高更显著,甚至导致根部生长受抑制,侧根量减少以及断根现象^[15]。重金属胁迫也影响植物的抗氧化系统,有学者用4种重金属Cd、Cu、Pb、Zn对任豆幼苗进行胁迫处理,发现其超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性均受这些重金属胁迫的影响而不同程度地降低^[16]。

2 内生菌改善植物在重金属胁迫下的生长状况

重金属对植物产生的毒害作用严重影响了植物的生长发育,主要表现在植株发育迟缓、叶片褪绿等方面^[17-18]。内生菌可以通过诱导植物合成一些物质来抵抗重金属胁迫。Ma等研究表明,内生真菌在一些植物体内可以把一些有机物质转化成无机物质,从而使植物具有充足的矿质元素,并且能诱导合成具有特异性的酶和激素,达到促进植物生长的作用^[19-20]。丁建等发现,具有重金属抗性植物内生真菌也能通过产生类植物激素物质、ACC脱氨酶、溶解性矿质营养元素、铁载体等产物及固氮作用来加速植物生长^[21]。内生菌还可以改善重金属胁迫下植物的生长状况。重金属胁迫对根的影响一般都大于对地上部的影响^[22-23]。内生菌侵染可以显著改善植物在重金属胁迫下根的生长状况,进而缓解重金属对植物的毒害作用。与不被内生菌侵染的植株相比,内生菌侵染的植株在重金属胁迫下根的生长速度和分蘖数等都有显著提高。如在 Al^{3+} 胁迫条件下,内生真菌感染的植株可保持相对较高的根生长速度和根生物量^[24]。内生真菌侵染的高羊茅在铜胁迫下具有更高的地下生物量^[25]。从大豆根瘤中分离出的20株内生菌中有7株不仅具有较高的耐盐碱性和强溶磷性,还能提高植物在 Cr^{6+} 、 Cu^{2+} 和 Pb^{2+} 等重金属离子胁迫下的生长状况。可能是由于产生某些氨基酸、质子以及有机酸等增加植物体内酸性,溶解重金属或产生活性物质结合重金属,使其毒性降低,增强植物的重金属抗性^[26-27]。从上述研究可以看出,重金属胁迫下内生菌能通过与植物的相互作用利用多种生物途径提高植物重金属抗性。

3 内生菌在重金属胁迫下促进植物生长的作用机制

3.1 提高植物光合作用

光合作用是一系列复杂的代谢反应的总和,是生物赖以生存的基础,也是地球碳-氧平衡的重要媒介。内生菌可以

通过提高植物的叶绿素含量、净光合速率、最大光化学效率(F_v/F_m)及气孔导度等影响光合作用。内生菌B3能够从拔节期开始,逐步提高水稻叶片内叶绿素含量,且叶绿素降解速度均慢于灭菌培养基和CK处理组。内生多黏类芽孢杆菌S7能通过提高净光合速率和气孔导度等显著促进甜菜的光合作用^[28]。这使植物可以通过内生菌侵染减轻重金属对其光合作用的影响。内生真菌可以显著缓解高浓度镉条件下高羊茅和黑麦草的净光合速率和光系统II的最大光化学效率(F_v/F_m)的下降趋势^[29-30]。在镉胁迫下接种了内生菌的植株要比未接种的植株具有更高的气孔导度,缓解对光合速率的影响^[31]。在铅污染的土壤中,接种内生菌的油菜叶绿素含量要比接种灭活菌悬液植株的高^[32]。内生菌提高植物光合作用的具体机制还不清楚,可能是由于内生菌寄生在宿主的各个器官内,影响了植物体内的生态环境,从而调节了植物体内导管运输与气孔开闭,进而影响了光合作用^[33]。

3.2 提高植物抗氧化酶活性

植物体内活性氧(ROS)包括超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)、羟基自由基($\cdot OH$)和过氧化氢(H_2O_2)。活性氧大量积累,打破了正常代谢时活性氧的产生与清除之间的平衡,进而引发膜脂过氧化,造成对细胞膜系统的损伤。植物通过提高抗氧化酶活性来消除活性氧,如POD、SOD、CAT和谷胱甘肽过氧化物酶(GSH)等。内生菌可以通过提高植物抗氧化酶的活性来抵抗重金属胁迫^[34],如内生真菌B3有效刺激诱导水稻体内保护酶系统活力提高,减轻了活性氧对膜质的攻击。在镉胁迫下,内生真菌显著提高了披碱草抗氧化酶的活性^[35]。当镉浓度 $\geq 100 \mu mol/L$ 时,带菌醉马草幼苗抗氧化酶活性显著高于不带菌幼苗^[36]。内生菌增强植物抗氧化系统的机制还不十分明确,有人根据接种菌株的性能作出假设去解释这一现象,可能是因为寄居在超累积植物体内的内生菌被诱导产生抗氧化酶,来抵抗重金属离子对其的伤害^[37]。

3.3 促进植物对营养元素的吸收

重金属除了本身可能对植物产生毒性外,还能影响植物对其他元素的吸收,包括微量元素和大量元素,从而造成植物体元素失调^[37]。内生菌可以促进植物体吸收营养元素。如在内生菌PG-3处理后,甜菜中营养元素N、P、K、Mg和蛋白质的含量分别提高了0.18、0.51、0.08、0.33、0.60倍^[38]。Mn是植物新陈代谢和激活酶活性的必要元素,接种菌株的植株在镉胁迫下吸收的Mn要明显高于未接种植株,并且接种内生菌明显缓解了镉对其他重金属吸收量的影响,进而维持了植物体营养元素的平衡^[37]。有些内生菌具有较强的固氮能力,能够利用更多的氮元素,减轻重金属对植株的伤害。如固氮内生菌HMLR8和HMLR13均能不同程度地提高水稻植株的氮含量,促进水稻生长^[39]。在 Cu^{2+} 胁迫下,接种有野生型菌株186和突变体3-42的植物,其茎叶和根中氮含量均比没有接种的植物增加了1倍左右^[40]。

Fe是植物生命活动的基本物质,有些细菌分泌一种专门结合Fe的小分子蛋白从土壤中收集Fe,这种物质被称之为铁载体。一些内生菌可以产生铁载体,加强植物对Fe元素的吸收。如内生细菌LRE07接种于蓝色平板后,在菌落周围有显著黄色晕圈出现,这表明内生细菌LRE07有产铁载体的能力^[41]。商陆内生菌SLR09、SLS04和SLI03也被发现有较高

的产生铁载体的能力^[42]。

3.4 产生激素及次生代谢产物

内生菌可以产生许多如生长素 (IAA)、赤霉素 (GA)、细胞分裂素 (CTK) 等促进植物生长的激素,这是内生菌促进植物生长的主要机制之一。如假单胞菌 (*Pseudomonas* sp.)、肠杆菌 (*Enterobacter* sp.)、金黄色葡萄球菌 (*Staphylococcus aureus* Rosenbach)、固氮菌 (*Azotobacter* sp.) 和固氮螺菌 (*Azospirillum* sp.) 产生生长激素及细胞分裂素等^[43]。内生菌可以产生赤霉素和生长素来减轻植物的非生物胁迫^[44]。从苜蓿中分离的内生菌 ASR16 和 ALR33 可以产生生长素,对植物具有促生功能^[45]。

内生菌是诱导宿主植物分泌代谢产物的诱导物,在一定的环境条件下,刺激植物产生多种次生代谢产物如生物碱类、酚类和萜类物质等,提高宿主的应激耐受性。例如, *Fusarium* sp. 内生菌侵染的明党参细胞内多糖积累发生明显变化^[46]。有人从虎皮檀中得到 *Aspergillus fumigates* 内生菌,发现该内生菌能产生具有强抗氧化能力的黄酮类物质^[47]。在渗透胁迫下,内生菌次生代谢产物处理的玉米植株,经基因芯片技术进行差异表达基因分析发现,存在于玉米根系的许多基因产生了变化,涉及了 21 条代谢途径,说明内生菌次生代谢产物通过调控多个生物学途径来减缓渗透胁迫对植物的毒害作用^[48]。

3.5 产生有机酸

有机酸在植物体内能够参与多种非生物胁迫应答反应及调节酸碱平衡,其种类和含量的变化是植物提高抗逆性的重要组成部分^[49]。光合细菌 (PSB) 可以产生有机酸,将不溶性磷酸盐转变为可溶性磷酸盐,增加土壤微生物对磷的摄取和利用,加速土壤中的磷循环^[50]。在重金属 Cd 处理的水稻根系中,柠檬酸、苹果酸等含量均降低,而叶片中琥珀酸、酒石酸含量也均降低。通过施加内生菌高 Y1-1,使水稻根系中苹果酸、柠檬酸等及水稻叶片中酒石酸、琥珀酸等的含量均有所增加^[51]。Ren 等发现,黑曲霉菌能产生多种有机酸来去除土壤中重金属,从而提高植物的抗逆能力^[52]。由此可见,植物内生菌能通过产生有机酸来增加植物的抗逆能力。

3.6 内生菌自身吸附重金属

内生菌不仅能通过提高植物本身的防御能力来抵抗重金属胁迫,自身还能吸收和清除植物体内的重金属。植物内生菌 LK9 对重金属离子具有一定的吸附能力,通过进一步修饰制成生物吸附剂 LK9-2P 来清除重金属^[53]。有研究表明,深色有 Cd 内生真菌对 Zn(II) 具有一定抗性的作用机制可能是以细胞壁吸附为主的物理过程^[54]。芦苇中生长野雷夫松氏内生菌 RE3-4 自身能产生胞外的多糖类物质,该物质能吸附水溶液中的 Cd^{2+} 、 Pb^{2+} ^[55-56]。董睿智研究高砷抗性大叶井口边草内生菌 L01 时发现,其对 Pb 有非常好的吸附效果^[57]。

4 展望

内生菌具有巨大的生物潜能和开发应用前景^[58-59],在实际生产中可以利用内生菌促进植物生长,提高植物对生物胁迫和非生物胁迫的抗性,以及通过内生菌制备生物吸附剂吸附重金属,减轻其对环境的污染等。未来还可从重金属胁迫下内生菌相关抗逆基因着手,通过转基因技术改良农作物相

关基因,提高作物产量,以及着重研究植物和内生菌共生体系在响应重金属胁迫下的调控机制及信号转导,利用现代组学技术深度剖析共生体系在响应重金属胁迫时发挥关键作用的特异代谢途径等。

参考文献:

- [1] 韦朝阳,陈同斌. 重金属超富集植物及植物修复技术研究进展[J]. 生态学报,2001,21(7):1196-1203.
- [2] Ike A, Sriprang R, Ono H, et al. Bioremediation of cadmium contaminated soil using symbiosis between leguminous plant and recombinant rhizobia with the *MTL4* and the *PCS* genes [J]. Chemosphere,2007,66(9):1670-1676.
- [3] Weyens N, van der Lelie D, Taghavi S, et al. Phytoremediation: plant-endophyte partnerships take the challenge [J]. Current Opinion in Biotechnology,2009,20(2):248-254.
- [4] Khan A L, Hamayun M, Ahmad N, et al. *Exophiala* sp. LHL08 reprograms *Cucumis sativus* to higher growth under abiotic stresses [J]. Physiologia Plantarum,2011,143(4):329-343.
- [5] 田沛,旷宇,南志标. 中华羊茅的优良特性以及利用内生真菌进行育种潜力浅析[J]. 草业科学,2015,32(7):1079-1087.
- [6] 彭清青. *Neotyphodium* 内生真菌对中华羊茅耐寒性的影响[D]. 兰州:兰州大学,2012.
- [7] Arnold A E, Maynard Z, Gilbert G S, et al. Are tropical fungal endophytes hyperdiverse? [J]. Ecology Letters,2000,3(4):267-274.
- [8] Azevedo J L, Maccheroni W, Pereira J O, et al. Endophytic microorganisms: a review on insect control and recent advances on tropical plants[J]. Electronic Journal of Biotechnology,2000,3(1):40-65.
- [9] Khan A L, Hamayun M, Kang S M, et al. Endophytic fungal association via gibberellins and indole acetic acid secretion can improve plant growth potential in abiotic stress: an example of *Paecilomyces formosus* LHL10 [J]. BMC Microbiology,2012,12(1):1-14.
- [10] 王玉军,刘存,周东美,等. 客观地看待我国耕地土壤环境质量的现状——关于《全国土壤污染状况调查公报》中有关问题的讨论和建议[J]. 农业环境科学学报,2014,33(8):1465-1473.
- [11] 王哲玮,王秋红,於丽华. 土壤重金属污染及对生物体影响的研究进展[J]. 中国农学通报,2017,33(19):86-92.
- [12] 孙园园,张光兰,杨文杰,等. 镉胁迫对 1 年生黑麦草种子萌发及幼苗初期生理生化特性的影响[J]. 种子,2014,33(8):25-29.
- [13] 高柱,王小玲,刘腾云,等. 重金属 Cu 污染对苏丹草种子发芽及幼苗生长的影响[J]. 中国农学通报,2013,29(25):199-204.
- [14] 张慧慧,韩善华. 铅对蚕豆种子萌发及根生长的影响[J]. 安徽农业科学,2011,39(14):8540-8541,8571.
- [15] 王爱云,黄姗姗,钟国锋,等. 铬胁迫对 3 种草本植物生长及铬积累的影响[J]. 环境科学,2012,33(6):2028-2037.
- [16] 覃勇荣,汤丰瑜,严海杰,等. 重金属胁迫对任豆种子萌发及幼苗抗氧化酶活性的影响[J]. 种子,2017,36(10):31-36.
- [17] 李子芳,刘惠芬,熊肖霞,等. 镉胁迫对小麦种子萌发幼苗生长及生理生化特性的影响[J]. 农业环境科学学报,2005,24(增刊

- 1):17–20.
- [18] 宇克莉,孟庆敏,邹金华. 镉对玉米幼苗生长、叶绿素含量及细胞超微结构的影响[J]. 华北农学报,2010,25(3):118–123.
- [19] Ma Y, Prasad M N, Rajkumar M, et al. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils [J]. Biotechnology Advances, 2011, 29 (2) : 248–258.
- [20] Ryan R P, Germaine K, Franks A, et al. Bacterial endophytes: recent developments and applications [J]. FEMS Microbiology Letters, 2008, 278(1):1–9.
- [21] 丁建,陈贝,袁建军. 植物修复重金属污染及内生细菌效应[J]. 微生物学通报,2011,38(6):921–927.
- [22] 田晓锋. 重金属镉对金丝柳和香根草的生长及光合生理的影响[D]. 重庆:西南大学,2008.
- [23] 李朝阳,陈玲,吴尧,等. 镉对小麦种子萌发及幼苗生理代谢的影响[J]. 麦类作物学报,2011,31(6):1153–1157.
- [24] Liu H B, Heckman J R, Murphy J A. Screening fine fescues for aluminum tolerance[J]. Journal of Plant Nutrition, 1996, 19(5):677–688.
- [25] Malinowski D P, Belesky D P, Lewis G C. Abiotic stresses in endophyte grasses [C]//Craig A R, Charles P W, Donald E S. Neotyphodium in cool-season grasses, 2005:187–200.
- [26] 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 & 系统发育和促生[J]. 生态学报,2015,35(13):4425–4435.
- [27] 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.
- [28] 史应武,娄恺,李春,等. 内生多粘类芽孢杆菌 S-7 对甜菜光合作用 & 产量 & 品质的影响[J]. 应用生态学报,2009,20(3):597–602.
- [29] Soleimani M, Hajabbasi M A, Afyuni M, et al. Effect of endophytic fungi on cadmium tolerance and bioaccumulation by *Festuca arundinacea* and *Festuca pratensis* [J]. International Journal of Phytoremediation, 2010, 12(6):535–549.
- [30] Ren A Z, Li C, Gao Y B. Endophytic fungus improves growth and metal uptake of *Lolium arundinaceum* Darbyshire ex. Schreb [J]. International Journal of Phytoremediation, 2011, 13(3):233–243.
- [31] Zhu R K, Macfie S M, Ding Z F. Cadmium-induced plant stress investigated by scanning electrochemical microscopy[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(421):2831–2838.
- [32] 张艳峰. 金属耐性植物内生细菌对油菜耐受 & 富集重金属的影响 & 其机制研究[D]. 南京:南京农业大学,2011.
- [33] 吴凯朝,梁俊,韦莉萍,等. 内生固氮菌对甘蔗伸长期光合生理特性的影响[J]. 广西植物,2011,31(5):668–673.
- [34] Hamilton C M. Endophytic mediation of reactive oxygen species and antioxidant activity in palnts: a review[J]. Fungal Diversity, 2012, 54(3):1–10.
- [35] Zhang X X, Li C J, Nan Z B. Effects of cadmium stress on seed germination and seedling growth of *Elymus dahuricus* infected with the *Neotyphodium endophyte* [J]. Science China (Life Sciences), 2012, 55(9):793–799.
- [36] 张兴旭. 醉马草——内生真菌共生体对胁迫的响应 & 其次生代谢产物的活性研究[D]. 兰州:兰州大学,2012.
- [37] 万勇. 内生细菌在重金属植物修复中的作用机理 & 应用研究[D]. 长沙:湖南大学,2013.
- [38] 史应武. 内生菌分离筛选 & 其对甜菜促生增糖效应研究[D]. 石河子:石河子大学,2009.
- [39] 廖春雨. 固氮内生菌 HMLR8 和 HMLR13 对水稻的促生效应的研究[D]. 武汉:华中农业大学,2010.
- [40] 郝秀丽. 刺槐内生共生细菌的重金属抗性机制 & 其与植物的联合修复作用[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2013.
- [41] 万勇. 超积累植物龙葵内生菌强化镉植物修复的初步研究[D]. 长沙:湖南大学,2009.
- [42] 徐涛英. 商陆内生菌促进甜高粱生长 & 重金属土壤修复的研究[D]. 长沙:湖南大学,2011.
- [43] 刘劲松,张健君,汤淑芳,等. 内生菌参与植物/微生物联合修复重金属污染土壤的研究进展[J]. 中国植保导刊,2014,34(2):27–30.
- [44] Waqas M, Khan A L, Kamran M, et al. Endophytic fungi produce gibberellins and indoleacetic acid and promotes host-plant growth during stress[J]. Molecules, 2012, 17(9):10754–10773.
- [45] 康慧颖,王伟,刘佳莉,等. 两株具促生作用的苜蓿内生菌的分离纯化 & 鉴定[J]. 微生物学通报,2015,42(2):280–288.
- [46] 江曙,段金彪,陶金华,等. 明党参内生真菌种群的生态分布 & 其诱导子活性研究[J]. 中草药,2010,41(1):121–125.
- [47] Zhao J T, Mad H, Luo M, et al. *In vitro* antioxidant activities and antioxidant enzyme activities in HepG2 cells and main active compounds of endophytic fungus from pigeon pea [*Cajanus cajan* (L.) Mill sp.] [J]. Food Research International, 2014, 56:243–251.
- [48] 王娜,龚娜,刘国丽,等. 内生菌次生代谢产物提高玉米渗透胁迫抗性的表达谱分析[J]. 生物技术通报,2016(7):87–92.
- [49] 赵宽,吴沿友. 4 种植物幼苗根茎叶 & 根系分泌物中低分子量有机酸的特征[J]. 西北植物学报,2014,34(5):1002–1007.
- [50] Taurian T, Anzuay M S, Angelini J G, et al. Phosphate-solubilizing peanut associated bacteria: screening for plant growth-promoting activities[J]. Plant and Soil, 2010, 329(1/2):421–431.
- [51] 梅映雪. 碱蓬内生菌高 Y1-1 对镉 & /或铝胁迫下水稻幼苗内源激素 & 有机酸含量的影响[D]. 沈阳:沈阳师范大学,2017.
- [52] Ren W X, Li P J, Geng Y, et al. Biological leaching of heavy metals from a contaminated soil by *Aspergillus Niger* [J]. Journal of Hazardous Materials, 2009, 167(1/2/3):164–169.
- [53] 李晓洁. 基于植物内生菌 Lk9 重金属吸附剂的制备 & 应用[D]. 长沙:湖南大学,2014.
- [54] 刁玉华. 深色有隔内生真菌(DSE)抗锌菌株的筛选 & 其抗性机理的初步研究[D]. 昆明:云南大学,2012.
- [55] 程怀月. 长野雷夫松氏菌 RE3-4 吸附铅、镉 & 对芦苇的促生作用研究[D]. 合肥:安徽大学,2017.
- [56] 赵银平,赵晓祥,王玥. SPE 和 HPLC 对微生物降解体系中十溴联苯醚含量的测定[J]. 湖北农业科学,2015,54(5):1198–1202.
- [57] 董睿智. 砷超累积植物内生菌对重金属砷、铅抗性 & 吸附性能的研究[D]. 南昌:南昌航空大学,2012.
- [58] 初龙,李伟,李欣亚,等. 重金属超富集植物种子内生真菌多样性 & 其重金属抗性[J]. 江苏农业学报,2017,33(1):43–49.
- [59] 崔凯,葛静,柴阳阳,等. 噻虫嗪对水稻内生真菌群落组成的影响[J]. 江苏农业学报,2017,33(4):802–808.