

白 洋,姜大成,刘玉翠,等. 朝鲜淫羊藿内生真菌对宿主生理特性及内在品质的影响[J]. 江苏农业科学,2022,50(7):159–164.  
doi:10.15889/j.issn.1002–1302.2022.07.024

# 朝鲜淫羊藿内生真菌对宿主生理特性 及内在品质的影响

白 洋<sup>1</sup>,姜大成<sup>1</sup>,刘玉翠<sup>2</sup>,吴 媛<sup>1</sup>,闫 莉<sup>1</sup>,肖井雷<sup>1</sup>

(1. 长春中医药大学药学院,吉林长春 130117; 2. 长春中医药大学附属第三医院,吉林长春 130117)

**摘要:**为研究朝鲜淫羊藿内生真菌对朝鲜淫羊藿生理特性及内在品质的影响,探索促进朝鲜淫羊藿生长发育和内在成分积累的菌株,采用盆栽栽培试验,将从朝鲜淫羊藿植株中分离得到的 3 种内生真菌进行液体发酵后施加于其根部,考察分析内生真菌对宿主植物的生物量、叶绿素荧光参数、光合作用参数和 POD、SOD、PAL、F<sub>3</sub>'H 酶活性以及丙二醛、总黄酮醇苷含量等生长发育指标和内在品质的影响。结果表明,内生真菌能够显著增加朝鲜淫羊藿的生物量,加快其光合速率,提升植物酶活性,降低其丙二醛含量,提高朝鲜淫羊藿总黄酮醇苷及总黄酮含量。

**关键词:**朝鲜淫羊藿;内生真菌;促生作用;生物菌肥;栽培

**中图分类号:** S567.3+90.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002–1302(2022)07–0159–06

朝鲜淫羊藿(*Epimedium koreanum* Nakai)为《中国药典》收录的中药淫羊藿药用品种之一<sup>[1]</sup>,是我国很有价值的药用植物,具有补肾壮阳、祛风除湿等功效<sup>[2–3]</sup>,是发展潜力巨大的林下经济品种。近年来,常见报道朝鲜淫羊藿药材质量较低,难于达到《中国药典》标准要求,且由于生态环境破坏严重和人为过度采挖,加上其分布区域狭窄、有性繁殖能力弱等原因,致使其野生资源匮乏,而人工栽培技术又尚未成熟,这些因素均制约着朝鲜淫羊藿产业的发展。故亟待开展野生抚育或人工栽培资源研究,探寻栽培关键技术与促生因子也至关重要。

内生真菌是存在于健康的植物体内并能和宿主共生的一类真菌<sup>[4]</sup>。诸多研究发现,某些内生真菌可以加快植物自身的发育,并能增强其在相同环境中抵抗外界病害的能力。如促生菌能够改变干旱胁迫下水稻植株自身激素的积累,减弱因为缺水致使的光合作用中色素的分解和散失,从而加强水稻在极端环境中的抵抗力<sup>[5]</sup>。因为内生菌对宿主

植物的诸多特殊作用,引起了越来越多的广泛关注,通过接种内生菌来优化宿主植物微生物生态区系能在很大程度上促进植物生长发育及抵御病虫害等,这也为药用植物生长发育的研究提供了新的思路。为了能够获取促进朝鲜淫羊藿生长发育的内生真菌菌株,本试验对前期分离纯化并已进行初步筛选过的 3 株内生真菌促进朝鲜淫羊藿生长发育的功能进行了研究,旨在筛选出明显促进宿主植物生长发育的优势菌株,为植物生长促进菌剂的研究开发提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试种苗和供试菌株

供试种苗为野外采集朝鲜淫羊藿同龄级根茎,其原植物经长春中医药大学药学院姜大成教授鉴定为小檗科植物朝鲜淫羊藿(*Epimedium koreanum* Nakai)。

3 株供试内生真菌分别为 *Diaporthe cotoneastri* (S<sub>3</sub>)、*Trichoderma atroviride* (S<sub>6</sub>) 和 *Colletotrichum jasminigenum* (S<sub>8</sub>),均分离于朝鲜淫羊藿植株,保存于中国微生物菌种保藏中心。

### 1.2 菌液制备

在等体积的 PDB 液体培养基中接入供试菌株,放置在 28 ℃、150 r/min 恒温培养振荡器里培养 7 d。把菌液用灭过菌的蒸馏水按 10 倍稀释法稀释,采用血球计数器来计算菌液浓度,最后配制浓

收稿日期:2021–07–14

基金项目:吉林省科技攻关项目(编号:20190304010YY, 20200404001YY);全国中药特色技术传承人才培养项目(编号:T20194828003)。

作者简介:白 洋(1996—),女,吉林四平人,硕士,主要从事中药资源与鉴定研究。E-mail:2027236340@qq.com。

通信作者:肖井雷,博士,副教授,主要从事中药资源与鉴定研究。E-mail:517932668@qq.com。

度为  $1.0 \times 10^8$  个/mL。

1.3 试验设计

试验于 2020 年 5—8 月间在长春中医药大学药用植物园田间实验地进行,地理位置 125.43°E、43.84°N,海拔约 260 m,属温带大陆性气候,年均气温 4.3℃,年均降水量 683 mm,相对湿度 69%,郁闭度 0.6~0.8。采用盆栽土培方法,将朝鲜淫羊藿根茎定植于直径 23 cm、高 16 cm 的塑料盆中。所用土壤是严格经过熏蒸消毒的腐殖土,含有机质 11.04 g/kg、碱解氮 32.36 mg/kg、速效磷 63.53 mg/kg、速效钾 98.46 mg/kg,经过混匀称量,每盆放入等量的土壤。期间让其恢复性生长,1 个月后将相同浓度的 200 mL 菌液施入朝鲜淫羊藿植株根际。每个菌株作为一个试验组,以不接菌的 PDB 液体培养基为空白对照。每个处理 3 个重复,共 60 盆,每盆栽种 3 株。接种 60 d 后对各项指标进行测定。

1.4 生长指标测定

试验组菌苗共生 60 d 后收获朝鲜淫羊藿植株,每个处理随机挑选 15 株,每个重复组挑选 5 株,除去泥土洗净。称量地上部分鲜质量,测量株高,测定叶面积。随后将朝鲜淫羊藿植株放置阴凉处阴干至恒质量,测定地上部分干质量和叶片干质量。

1.5 叶绿素荧光特性和光合作用测定

参考文献[6-7]的试验方法测定叶绿素荧光特性和光合参数。每个处理随机选 15 株朝鲜淫羊藿植株,每个重复 5 株,每株测定 3 次,取平均值。

1.6 叶片酶活性测定

每个处理随机选 15 株朝鲜淫羊藿植株,每个重复 5 株,取各处理组新鲜朝鲜淫羊藿叶片,测定叶片酶活性,每个指标重复测定 3 次。采用 POD、SOD、PAL、F3'H 酶活性测定试剂盒按规定操作步骤测定叶片酶活性。

1.7 丙二醛含量测定

每个处理随机选 15 株朝鲜淫羊藿植株,每个重复 5 株,丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸(TBA)法<sup>[8]</sup>进行。

1.8 总黄酮含量测定

1.8.1 色谱条件 参照李靖等的色谱条件<sup>[9]</sup>。

1.8.2 溶液的制备 参照 2020 年版《中国药典》淫羊藿项下对照品溶液和供试品溶液制备方法<sup>[1]</sup>进行制备。其中供试品溶液的制备每个处理随机选 15 株朝鲜淫羊藿植株,每个重复 5 株,每株取 6 张叶,自然阴干。

1.8.3 总黄酮含量测定 参照 2020 年版《中国药典》淫羊藿项下总黄酮含量测定方法<sup>[1]</sup>进行。

1.9 数据分析

采用 SPSS 20.0 统计软件进行数据分析,通过单因素方差分析(One-way ANOVA),LSD 多重比较分析数据差异显著性,不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ ),数据以平均值±标准差表示。采用 Excel 2010 绘图。

2 结果与分析

2.1 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株生物量的影响

从表 1 试验结果可知,施加  $S_3$  菌、 $S_6$  菌试验组均能增加朝鲜淫羊藿地上干质量、地上鲜质量和叶片干质量,施加  $S_3$  菌比对照组分别增加了 218.37%、208.22%、160.00%,施加  $S_6$  菌分别比对照增加了 300.00%、277.22%、280.00%,且均具有显著作用( $P < 0.05$ ), $S_8$  菌对地上干质量、地上鲜质量、叶片干质量均无显著作用。

施加  $S_3$  菌、 $S_6$  菌株试验组均能增加朝鲜淫羊藿株高和叶面积(图 1),施加  $S_3$  菌比对照组分别增加了 1.90%、22.07%,施加  $S_6$  菌分别比对照增加了 13.63%、393.22%,其中  $S_6$  菌对促进叶面积增长具有显著作用( $P < 0.05$ )。而施加  $S_8$  菌虽能增加朝鲜淫羊藿株高,但对叶面积有降低作用。

表 1 不同内生真菌对朝鲜淫羊藿生物量等指标的影响

处理	地上干质量 (g)	叶片干质量 (g)	地上鲜质量 (g)	株高 (cm)	叶面积 (mm <sup>2</sup> )
CK	0.49 ± 0.03b	0.05 ± 0.01c	0.73 ± 0.00b	14.23 ± 0.21a	487.95 ± 169.88b
$S_3$	1.56 ± 0.53a	0.13 ± 0.02b	2.25 ± 0.20a	14.50 ± 1.22a	595.62 ± 169.88b
$S_6$	1.96 ± 0.19a	0.19 ± 0.01a	2.98 ± 0.66a	16.17 ± 0.24a	2 406.65 ± 1059.56a
$S_8$	0.57 ± 0.10ab	0.04 ± 0.01c	0.90 ± 0.09ab	15.57 ± 1.70a	378.28 ± 70.98b

注:同列不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。下表同。



图1 盆栽朝鲜淫羊藿植株接种菌株后的长势情况

2.2 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株叶绿素荧光参数的影响

2.2.1 初始荧光( $F_o$ )  $F_o$  值变化与 PS II 反应中心状况和可能的光保护机制有关<sup>[10]</sup>,该值还与叶片叶绿素含量有关, $F_o$  越高表明叶片中叶绿素含量越高,光合作用越强。由表 2 可知,朝鲜淫羊藿叶片  $F_o$  值随感染内生真菌种类不同而变化。3 株内生真菌中,除  $S_8$  菌株处理的  $F_o$  值小于对照组外,其余菌株处理的  $F_o$  值均大于对照组,且  $S_3$ 、 $S_8$  菌与对照组间具有显著差异( $P < 0.05$ )。本研究表明,施加  $S_3$  菌可使 PS II 反应中心失活或受破坏程度最高,同时叶绿素含量也最高。

2.2.2 最大荧光( $F_m$ ) 从表 2 可知,施加  $S_8$  菌株  $F_m$  值比对照组降低了 25.14% ( $P < 0.05$ );施加  $S_6$  菌株  $F_m$  值与对照组无明显差异;而施加  $S_3$  菌株  $F_m$  值则比对照组提高了 22.24% ( $P < 0.05$ )。本试验研究表明,施加  $S_3$  菌可明显提高叶片的光合速率, $S_8$  菌则会显著降低叶片的光合速率。

2.3 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株光合作用参数的影响

2.3.1 净光合速率( $P_n$ ) 由表 2 可知,除  $S_8$  菌外,施加  $S_3$  菌、 $S_6$  菌均能增加朝鲜淫羊藿植株净光合速率,分别比对照组增加了 101.93%、244.44%,其中  $S_6$  菌具有显著作用( $P < 0.05$ )。本研究表

明, $S_6$  菌对朝鲜淫羊藿植株的净光合速率有显著提高作用。

2.3.2 气孔导度 气孔因为能够使植物与大气进行水汽和  $CO_2$  交换,其张开大小具有一定的决定作用,能够直接影响光合作用、呼吸作用和蒸腾作用,所以尤为重要。由表 2 可知,施加  $S_3$ 、 $S_6$ 、 $S_8$  菌均降低了朝鲜淫羊藿植株气孔导度,分别比对照组降低了 15.54%、60.4%、9.09%,但不显著( $P > 0.05$ )。

2.3.3 胞间  $CO_2$  浓度 胞间  $CO_2$  浓度能够判断气孔因素是否与光合速率变化有关,是指植物进行光合作用时细胞内环境的  $CO_2$  浓度。由表 2 可知,施加  $S_3$ 、 $S_6$  菌胞间  $CO_2$  浓度分别比对照组升高了 14.79%、4.78% ( $P > 0.05$ );而施加  $S_8$  菌株胞间  $CO_2$  浓度则比对照组降低了 6.68% ( $P > 0.05$ )。

2.3.4 蒸腾速率( $T_r$ ) 由表 2 可知,施加  $S_3$ 、 $S_6$ 、 $S_8$  菌均降低了朝鲜淫羊藿植株蒸腾速率,分别比对照组降低了 21.62%、21.62%、3.23%,但均无显著作用( $P > 0.05$ )。

2.3.5 水分利用率( $W_e$ ) 植物水分利用率用来综合性评价植物生长发育程度,指植物每消耗 1 单位水所制造出的干物质量。由表 2 可知,施加  $S_3$ 、 $S_6$ 、 $S_8$  菌均能增加朝鲜淫羊藿植株水分利用率,分别比对照组增加了 204.49%、409.52%、33.22%,其中  $S_6$  菌具有显著性差异( $P < 0.05$ )。

表 2 不同内生真菌对朝鲜淫羊藿叶绿素荧光参数和光合作用参数影响

处理	$F_o$	$F_m$	$P_n$ [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	$T_r$ [ $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	气孔导度 [ $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	胞间 $CO_2$ 浓度 ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )	$W_e$ ( $\text{mmol}/\text{mol}$ )
CK	148.67 $\pm$ 3.86b	699.67 $\pm$ 35.03b	2.06 $\pm$ 0.43b	0.37 $\pm$ 0.12a	3.99 $\pm$ 1.17a	458.47 $\pm$ 8.30ab	5.57 $\pm$ 2.19b
$S_3$	196.00 $\pm$ 4.97a	855.33 $\pm$ 35.12a	4.18 $\pm$ 1.95b	0.29 $\pm$ 0.17a	3.37 $\pm$ 1.73a	526.29 $\pm$ 72.10a	16.96 $\pm$ 11.48ab
$S_6$	153.33 $\pm$ 3.30b	710.33 $\pm$ 37.38b	7.13 $\pm$ 1.75a	0.29 $\pm$ 0.17a	1.58 $\pm$ 0.79a	480.37 $\pm$ 23.23ab	28.38 $\pm$ 15.68a
$S_8$	126.67 $\pm$ 8.99c	523.77 $\pm$ 47.79c	1.84 $\pm$ 0.24c	0.36 $\pm$ 0.11a	3.63 $\pm$ 1.19a	427.84 $\pm$ 2.41b	7.42 $\pm$ 0.67b

## 2.4 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株抗氧化酶系统的影响

**2.4.1 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株 POD 活性的影响** 从图 2 - A 可知,施加  $S_3$ 、 $S_6$ 、 $S_8$  菌的植株 POD 活性分别比对照组高出 1 250%、1 166.67%、1 942.93%,且  $S_3$ 、 $S_6$ 、 $S_8$  菌试验组均具有显著意义 ( $P < 0.05$ )。研究表明,施加内生菌剂能够增强 POD 等抗氧化酶系统活性,进而增强植物对病虫害的抵抗力、减少氧化损伤,使宿主植物构建更稳定和高效的活性氧消除系统。

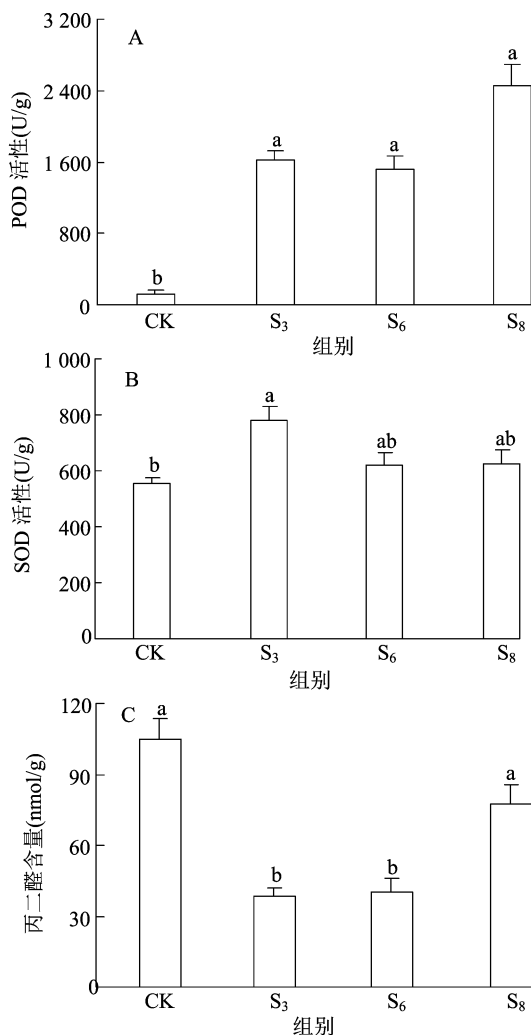
**2.4.2 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株 SOD 活性的影响** 从图 2 - B 可知,施加  $S_3$  菌的植株 SOD 活性最强,显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。  $S_6$ 、 $S_8$  菌的植株 SOD 活性略高于对照组,不具有显著意义。SOD 在增强植株对抗氧化伤害中承担了不可或缺的角色,本研究表明,施加内生真菌能够提升植物的保护酶活力,且  $S_3$  菌试验组对 SOD 活力的促进作用具有显著性。

**2.4.3 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株丙二醛含量的影响** 从图 2 - C 可知,对照组植株的 MDA 含量最高,  $S_8$  菌组次之但与对照组无显著性差异,  $S_3$ 、 $S_6$  菌组植株的 MDA 含量均显著低于对照组 ( $P < 0.05$ )。  $S_3$ 、 $S_6$ 、 $S_8$  菌试验组丙二醛含量分别低于对照组 63.15%、61.57%、25.91%。以上结果说明,内生真菌可以提高朝鲜淫羊藿植株的抗氧化能力,从而减轻植物细胞膜受到的伤害。

## 2.5 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株生长发育关键酶活性影响

**2.5.1 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株 PAL 活性的影响** 从图 3 - A 可知,施加  $S_3$ 、 $S_6$ 、 $S_8$  菌均能增强植株 PAL 活性,分别比对照组高出 40.66%、58.3%、15.90%,其中  $S_6$  菌试验组具有显著意义 ( $P < 0.05$ )。本研究表明,内生真菌的侵染可诱导提高宿主植物生长发育过程中关键酶的活性,从而对植物的生长发育、构成植物支撑系统等方面起到重要意义。

**2.5.2 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株 F3'H 活性的影响** 黄酮 3 - 羟化酶 (flavanone 3 - hydroxylase, F3'H) 是类黄酮合成途径中的关键酶,其活性的变化对调控类黄酮合成途径起到至关重要的作用。从图 3 - B 可知,施加  $S_6$ 、 $S_8$  菌能增强植株黄酮 3 - 羟化酶活性,分别比对照组高出 19.16%、25.70%,且均具有显著意义 ( $P < 0.05$ )。而施加  $S_3$  菌则降



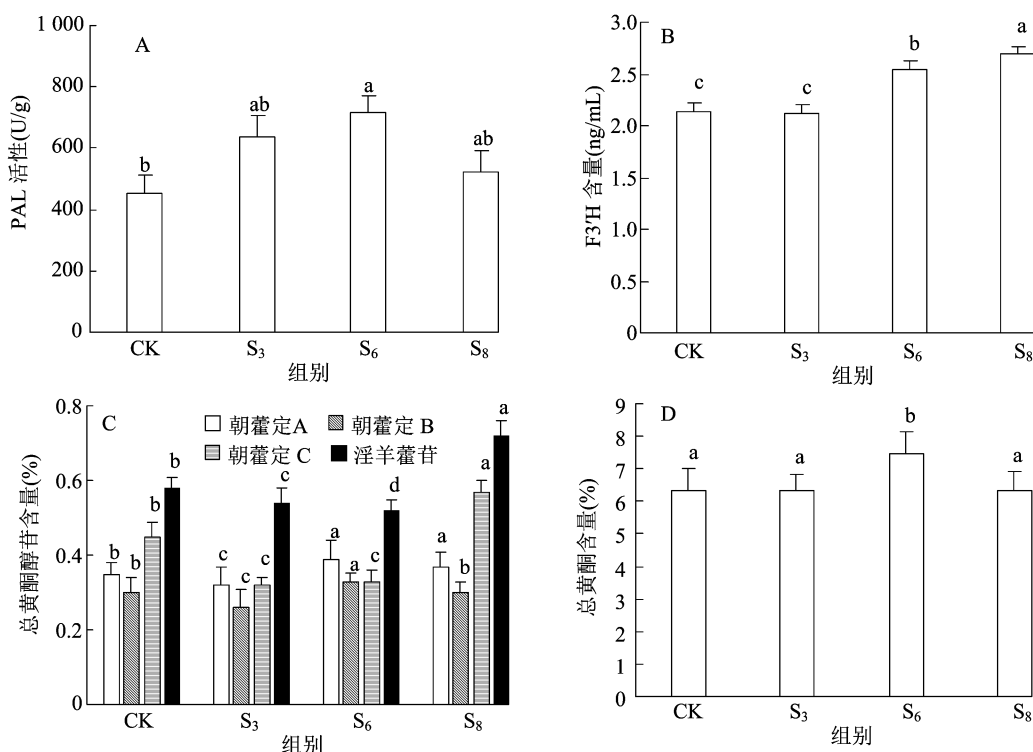
柱上不同小写字母表示差异显著,  $P < 0.05$ 。下同

图2 不同内生菌对朝鲜淫羊藿抗氧化酶活力和丙二醛含量影响

低了植株 F3'H 活性,比对照组降低 0.93%,不具备显著意义。

## 2.6 内生真菌对朝鲜淫羊藿植株有效成分含量的影响

从图 3 - C 可知,施加  $S_6$  菌能显著增加朝藿定 A 和朝藿定 B 的含量 ( $P < 0.05$ ),分别比对照组增加 0.04% 和 0.03%;施加  $S_8$  菌能显著增加朝藿定 A、朝藿定 C 和淫羊藿苷的含量 ( $P < 0.05$ ),分别比对照组增加 0.02%、0.12% 和 0.14%;施加  $S_3$  菌则对各成分含量均有降低作用。该结果与  $S_6$ 、 $S_8$  菌显著增强植株 F3'H 活性、 $S_3$  菌降低植株 F3'H 活性相一致,说明内生菌可以通过提高黄酮 3 - 羟化酶的活性来增加朝鲜淫羊藿总黄酮醇苷含量。从图 3 - D 可知,施加  $S_6$  菌能显著增加总黄酮的含量 ( $P < 0.05$ ),比对照组增加 1.13%。施加  $S_3$ 、 $S_8$  菌总黄酮含量无显著性差异。



不同小写字母表示差异显著,  $P < 0.05$

图3 不同内生菌对朝鲜淫羊藿生长发育关键酶活力和有效成分含量影响

### 3 讨论与结论

不同内生真菌促进生长作用机制不尽相同<sup>[11-12]</sup>,本研究也证实施加不同菌株对朝鲜淫羊藿生长发育的促生作用体现在不同生理指标上。本研究表明, S<sub>3</sub>、S<sub>6</sub> 菌株均能促进宿主植物生物量的增长,其中 S<sub>6</sub> 菌株的促生效果最好,主要表现在 S<sub>6</sub> 菌株试验组可明显增加宿主植物地上部分干鲜质量、叶面积和株高,这与明乾良等的研究结论<sup>[13]</sup>一致。推测导致促生效果的不同可能是由于内生真菌种类不同,并且内生真菌生理功能较为复杂,也可能是内生真菌导致朝鲜淫羊藿生长发育过程中对养分的吸收能力不同。有研究报道,内生真菌可以通过分泌或者促进植物自身合成 IAA、GA<sub>3</sub> 等植物生长所需的调节类物质来增加宿主植物地上或地下部位的生物量<sup>[14-16]</sup>,或者使植物吸收 N、P 等营养元素的能力大大提高,从而影响宿主植物的生长<sup>[17]</sup>。

植物中含有的丙二醛含量与植物在极端环境胁迫下的抗逆能力有关,其含量随着植物细胞膜遭到的伤害程度而变化<sup>[18-19]</sup>。在本研究中施加内生真菌后植株的丙二醛含量显著降低,说明朝鲜淫羊藿细胞膜系统受到了内生真菌的有效保护。本研究还发现,内生真菌能够以增强朝鲜淫羊藿植株体

内 SOD 和 POD 活力的方式,进而使其自由基和活性氧的消除数量提高,使其抗氧化性增强。马敏芝等的试验结果也表明,在黑麦草受到锈病侵染后,将内生真菌寄生在体内会使其抗氧化酶活性增加、丙二醛含量降低,进而提高黑麦草对锈病的抵抗力<sup>[20]</sup>。

黄酮 3-羟化酶是类黄酮合成过程中其中一个通路的关键酶,不仅能够独自调节代谢,而且能够和类黄酮合成通路中其他酶一同促进黄酮类物质的合成<sup>[21]</sup>。本研究发现,施加内生菌后会提升类黄酮生物合成通路中核心酶的活力,从而增加朝鲜淫羊藿中总黄酮醇苷的含量,为内生菌导致的类黄酮含量增加的机制探究奠定了基础。

本研究发现, S<sub>6</sub> 菌对朝鲜淫羊藿生长发育促生效果最好,且制备方法简单,适宜作为朝鲜淫羊藿菌肥组分,为生物菌肥开发利用及生产优质高产药材提供了科学依据。但 S<sub>6</sub> 菌定量体系、高效富集工艺和菌肥基质配比有待探究。且本研究仅进行盆栽试验证实了施加内生真菌能够增加宿主植株的生物量、抗氧化酶活性、有效成分含量等指标,但依然需要进一步进行大田试验来验证,并对其具体机制进行深入研究,进而为生物菌肥的开发提供理论依据。

## 参考文献:

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典:2010 年版[M]. 增补本. 北京:中国医药科技出版社,2014.
- [2] 单娜,路金才,王晶. 朝鲜淫羊藿的研究状况[J]. 中南药学,2008,16(6):722-726.
- [3] 侯丽丽. 朝鲜淫羊藿有效成分的提取、分离关键技术及应用研究[D]. 长春:吉林大学,2011.
- [4] Guo L D, Huang G R, Wang Y. Seasonal and tissue age influences on endophytic fungi of *Pinus tabulaeformis* (Pinaceae) in the Dongling mountains, Beijing[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2008, 50(8):997-1003.
- [5] Brem D, Leuchtmann A. Intraspecific competition of endophyte infected vs uninfected plants of two woodland grass species[J]. Oikos, 2002, 96(2):281-290.
- [6] 禹胜男,孙睿,宋萍,等. 内生细菌接种对雷公藤光合生理特征的影响[J]. 江西农业大学学报,2019,41(5):963-968.
- [7] 鲍根生. 禾草内生真菌共生体对根寄生植物光合特性影响的研究[J]. 青海畜牧兽医杂志,2020,50(3):1-7.
- [8] 郝再彬,苍晶,徐仲. 植物生理实验[M]. 哈尔滨:哈尔滨工业大学出版社,2004.
- [9] 李婧,王英哲,刘玉翠,等. 地理环境因子对朝鲜淫羊藿黄酮类成分空间分布影响的探测分析[J]. 中国中药杂志,2019,44(24):5368-5374.
- [10] 王剑文,夏仲豪,谭仁祥. 内生真菌 *Colletotrichum* sp. B501 的寡糖提取物对黄花蒿发根中青蒿素生物合成的诱导[J]. 植物学报,2002,44(10):1233-1238.
- [11] 陈志为,周艳芬,樊月,等. 台湾相思内生真菌的分离筛选及其对幼苗生长的影响[J]. 东北林业大学学报,2019,47(1):61-64,75.
- [12] 谢海伟,冯嘉琪,付晓晴,等. 药用植物内生真菌的研究进展[J]. 江苏农业科学,2020,48(14):1-6.
- [13] Ming Q L, Su C Y, Zheng C J, et al. Elicitors from the endophytic fungus *Trichoderma atroviride* promote *Salvia miltiorrhiza* hairy root growth and tanshinone biosynthesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(18):5687-5694.
- [14] 吴飞燕,伊力塔,李修鹏,等. 不同光照强度对石栎幼苗叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响[J]. 东北农业大学学报,2012,43(4):88-92.
- [15] 刁桂萍,李松阳,王志英. 深绿木霉 1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶基因的克隆及表达[J]. 东北林业大学学报,2016,44(8):104-107.
- [16] 黄盖,高焱,王琛,等. ACC 脱氨酶活性菌株 ACC 30 的分离、鉴定及其促生作用[J]. 微生物学通报,2013,40(5):812-821.
- [17] Malinowski D P, Belesky D P. 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.
- [18] Rodriguez R, Redman R. Balancing the generation and elimination of reactive oxygen species[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2005, 102(9):3175-3176.
- [19] Jung W J, Jin Y L, Park R D, et al. Treatment of *Paenibacillus illinoisensis* suppresses the activities of antioxidative enzymes in pepper roots caused by *Phytophthora capsici* infection[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2006, 22(9):901-907.
- [20] 马敏芝,南志标. 内生真菌对感染锈病黑麦草生长和生理的影响[J]. 草业学报,2011,20(6):150-156.
- [21] Himi E, Maekawa M, Noda K. Differential expression of three flavanone 3-hydroxylase genes in grains and coleoptiles of wheat[J]. International Journal of Plant Genomics, 2011, 2011:369460.