

# 植物内生菌的生物防治作用研究进展

张梅, 周小菲, 徐桂雯, 周芳美\*

浙江中医药大学医学技术学院, 浙江 杭州

收稿日期: 2022年2月3日; 录用日期: 2022年2月24日; 发布日期: 2022年3月3日

## 摘要

自然界的植物内生菌种类繁多, 在植物的生长发育中促进营养元素吸收、植物激素的产生, 并且有抗盐、抗金属等非生物胁迫的作用。同时植物内生菌能够对病原体产生拮抗作用, 有望成为新型的生物防治剂, 在农业生产和环境保护等领域起到重要作用。本文将对近年来植物内生菌的分离及生物防治作用研究加以综述, 对植物内生菌的发展趋势做出展望。

## 关键词

植物内生菌, 促生长, 非生物胁迫, 生物防治

# Advances in Biocontrol of Plant *Endophytes*

Mei Zhang, Xiaofei Zhou, Guiwen Xu, Fangmei Zhou\*

College of Medical Technology, Zhejiang Chinese Medical University, Hangzhou Zhejiang

Received: Feb. 3<sup>rd</sup>, 2022; accepted: Feb. 24<sup>th</sup>, 2022; published: Mar. 3<sup>rd</sup>, 2022

## Abstract

There are many kinds of plant endophytes in nature. They promote the absorption of nutrient elements and the production of plant hormones in the growth and development of plants, and have the effect of resisting salt, metal and other abiotic stresses. At the same time, plant endophytes can antagonize pathogens, which are expected to become a new biological control agent and play an important role in the fields of agricultural production and environmental protection. In this paper, the isolation and biological control of plant endophytes in recent years will be reviewed, and the development trend of plant endophytes will be prospected.

\*通讯作者。

## Keywords

Plant Endophytes, Promote Growth, Abiotic Stress, Biological Control

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 前言

植物内生菌是指生活史中某一阶段或整个阶段定植在植物各组织器官或细胞间隙的一类对自生植物不引起明显病害症状的一类微生物群,其包括内生细菌、内生真菌和内生放线菌等[1]。近年来化肥和农药的过度使用虽然提高了农作物产量,但却导致部分植物病原体对农药产生了耐药性,甚至对环境产生了严重的破坏[2]。过量的化肥农药导致土壤板结、酸化,同时能够渗透进土壤污染水源并随雨水进入江河,对人们的生活产生负面影响,因此急需寻找对策。尽管目前我国在呼吁减少化肥的使用量、建立土壤监测系统,但仍然无法从根本解决问题。近年来大量研究表明,植物内生菌具有与寄主植物相同或相近的合成代谢途径[3],能够促进植物的生长繁殖;内生菌还能够通过产生大量化学结构新颖、抑菌效果好或有特殊作用的生物活性物质提高宿主植物的生物防治能力[4],以达到防病的效果。因此,本文就近年来植物内生菌的促生长、抗病原体等生物防治作用方面加以综述,为新的生物防治剂的研发提供理论基础。

## 2. 植物内生菌的分离与鉴定

### 2.1. 植物内生菌的分离

植物内生菌分离方法有多种,组织块表面消毒分离法、单菌丝团分离法和组织匀浆分离法是较为常见的方法。组织块表面消毒分离法和单菌丝团分离法适用于内生真菌的分离,而组织匀浆分离法适用于内生细菌和放线菌的分离。

目前,采用较多的分离内生真菌的方法是组织块表面消毒分离法[5]。组织块表面消毒分离法操作简单,能最大限度的得到内生真菌。但是缺点是使用的消毒剂无法完全杀死植物的外生菌,可能混有杂菌;同时使用的消毒剂可能将目标真菌和其他菌一起杀死,这些因素对该方法的准确性造成了较大影响。

相较于组织块表面消毒分离法,单菌丝团分离法准确性更高,是目前最准确的方法。单菌丝团分离法不使用消毒剂,因此不会对菌丝团的活力产生影响。而且整个操作过程都可在显微镜下进行,极大提高了内生真菌分离的准确性。但单菌丝团分离法的菌丝团和融化冷却的培养基混合时的操作步骤较为复杂,不易控制温度,同时生长慢的菌丝团也难以分离出来。

组织匀浆分离法的消毒步骤与组织块表面分离法步骤一致,只是将植物组织磨碎后,涂布于更适于细菌和放线菌生长的培养基中培养分离。汤冰雪[6]将整株竹叶兰的根茎和叶分离用组织匀浆法分离出了多株内生细菌和放线菌。在对比各种分离方法的优缺点后,组织块表面消毒法因其操作上简单且能最大限度得到内生真菌的优点,被广泛运用于内生真菌的分离。在对准确性要求较高的条件下,使用单菌丝表面分离法是最佳选择。

### 2.2. 植物内生菌的鉴定

传统植物内生菌分类鉴定主要从形态、生长以及生理生化等特征对其进行分类,观察其菌落特征、

产孢结构和孢子特征,参考相关的分类文献进行鉴定。但是植物内生菌的种类多,而且形态和生理生化特征易受到生长环境等因素的影响,使用传统分类方法难以进行正确的分类。随着分子生物学的发展,核酸序列分析广泛应用于真菌分类鉴定。通过 DNA 提取、PCR 扩增、ITS 序列测定和序列数据分析等步骤[7],可对植物内生菌进行准确鉴定分类,是现在主要的鉴别方式。

### 3. 促进植物生长发育

植物内生菌是寄生在大多数植物体内的一种微生物,主要依靠吸取植物的营养来供给自身的生长发育。同时,植物内生菌通过提高磷钾元素利用率、固氮作用、促进铁离子转化、分泌植物生长调节激素和抗逆作用等方式直接促进植物生长;也可通过影响植物的光合作用、调节植物体内抗氧化酶的浓度和活性以及协助宿主植物对抗非生物胁迫等方式间接促进植物生长[8],被称为植物生长促进细菌(plant growth-promoting bacterium, PGPB)。

#### 3.1. 固氮能力和营养元素的吸收

PGPB 在植物的生长发育和系统演化过程中起着至关重要的作用。生物固氮作用就是生物把大气中的氮还原为氨的过程。蔺红苹等[9]采用凯氏定氮法测定红树植物桐花树根部分离得到的 3 株内生菌株,结果显示 3 个菌株都有良好的固氮性能。有研究[10]对从甘蔗中分离得到的固氮菌株的基本特性进行鉴定,结果显示该菌株具有较高的固氮酶活性,并证实该菌株具有固氮功能。同时, Hassan 等人[11]还用奈氏试剂在蛋白胨液体培养基中测定了内生菌株产氨的能力,发现所分离的真菌内生菌均有不同程度的产氨作用。内生菌产生氨可能为植物提供氮需求,氮是植物蛋白质、核酸、叶绿素和许多酶的合成元素,并促进光合作用等生物生命活动,进而促进植物生长发育。

内生菌侵染宿主植物后,可以通过提高植物对资源的利用率,尤其是磷钾等无机营养元素的利用率来影响植物体内的代谢,最终促进其生长发育。研究人员[11]以 Pikovskaya 培养基和溴酚蓝为指示剂进行溶磷试验,结果表明,微生物内生菌的溶磷指数很高,是促进植物生长的主要因素。此外,农倩等人[10]的研究也证实了分离得到的菌株具有溶解无机磷特性,并且能够促进甘蔗组培苗的生长。除了溶磷之外,目前有研究[12]从尼瓦拉野生稻中获得具有高效的解钾能力的菌株,能促进土壤中难溶型钾的解离,促进植物根系生长。

#### 3.2. 产生植物激素和活性代谢产物

植物激素是指由植物细胞接受一定的信号诱导,在植物特定组织代谢合成的,并通过与特定的蛋白质受体结合来调节植物生长发育的微量生理活性有机物质,包括植物生长素类(auxins)、赤霉素类(gibberellins, GA)、细胞分裂素类(cytokinins, CK)、乙烯(ethylene)、脱落酸(abscisic acid, ABA)等。Mayer 等人[13]发现从生长在石油烃高度污染的土壤中的植物茎组织中分离到的黄色植物杆菌基因组中含有合成生长素、细胞分裂素和 ACC 脱氨酶(1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶)的基因,并且其中含有铁载体生物合成基因。有研究者[14]分离出一株对小麦根腐病具有潜在生防作用的副地衣芽孢杆菌(*B. paralicheniformis*)并对其基因组进行测序,发现其不仅有合成抗生素的相关基因,还具备合成生长素的能力,通过盆栽试验验证其促生作用确实存在。赵银[15]采用纯化后的白及内生菌发酵液处理油菜种子和水稻种子,结果均发现两种种子的发芽率和发芽势有不同程度的提高,表明一定浓度的内生菌发酵液对油菜种子和水稻种子的萌发有显著的促进作用,菌液中存在明显促进油菜种子和水稻种子萌发的物质。之后对该发酵液进行植物激素的提取和含量测定的实验研究证明该发酵液能产生多种植物内源激素如激动素、水杨酸和 6-苄基腺嘌呤。另外,多种内生菌还能通过合成 ACC 脱氨酶,来降低植物乙烯水平[16]。上述研究表明

内生菌可通过分泌生长调节激素来促进植物生长发育。

此外,植物内生菌还能合成铁螯合剂,称为铁载体,从而改善植物的铁营养或抑制植物病原体的活性。通过在CAS琼脂培养基上对从芦荟花、叶、根不同部位获得的内生真菌进行筛选,Chowdappa等人[17]成功分离出了能合成铁载体的内生菌。这有助于改善植物对铁离子的吸收,进而促进植物生长。

### 3.3. 提高对非生物胁迫的耐受

在许多非生物因素如干旱、盐胁迫、重金属的胁迫之下,植物会产生活性氧(ROS)[18],它能够破坏脂质、核酸、蛋白质等细胞成分,对植物的生长发育造成严重侵害。植物内生菌通过编码抗氧化酶如超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(Peroxidase, POX)和谷胱甘肽还原酶(Glutathione reductase, GR)等促进植物的抗氧化防御,同时在盐胁迫下,内生菌调节代谢过程减少了内源性 $\text{Na}^+$ 积累并增加了 $\text{K}^+$ 和 $\text{Ca}^{2+}$ 吸收来抗盐。Lastochkina等人[19]发现枯草芽孢杆菌能够增加菜豆脯氨酸和根处木质素的含量,调节菜豆在较高浓度盐环境中的渗透。Jeong等人[20]发现内生菌在拟南芥中产生高浓度的胞外多糖,促进了干旱土壤中水分的保存,进而促进寄主植物生物量。植物内生菌可能影响了植物水分被分配到质外或共生空间的弹性调节,甚至增强植物根部液泡质子泵的活性[21]。

在重金属环境中,印度梨形孢真菌[22]能够调节基因表达使水稻中砷运输到枝条的量减少并固定于根部,这使水稻的光合作用器官得到保护。同时,植物内生菌能够将有毒金属转换为无毒的价态、分泌胞外多糖与金属结合或通过胞内金属蛋白质将其螯合[23],减轻对植物的毒害作用。

## 4. 抗病原菌

植物内生菌能够作为生物防治剂通过多种方式直接或间接地对病原菌产生拮抗作用,包括空间竞争或抗生素,化学扩散或挥发性有机化合物(volatile organic compounds, VOC)等。自然界中内生菌的种类繁多,以下是近年来的部分植物内生菌的拮抗方式见表1。

**Table 1.** Antagonism of some endophytic bacteria against pathogens in recent years

**表 1.** 近年来部分内生菌对病原菌的拮抗方式

寄生植物	疾病	相关内生菌	病害部位	拮抗方式
小麦	小麦赤霉病	芽孢杆菌	幼苗、茎、秆、穗	产生多种抗性物质,包括抗生素、抗菌蛋白等次生代谢产物抑菌[24]
番茄	番茄灰霉病	解淀粉芽孢杆菌 贝莱斯芽孢杆菌	花、果实、叶片、茎	产生抗逆性强的芽孢和抗菌物质、抗生素,通过营养竞争从而抑制病菌生长繁殖[25]
石斛兰	石斛兰叶斑病	地衣芽孢杆菌	叶片	合成抗菌蛋白、抗生素、挥发性抗菌物质等产生拮抗作用,合成并分泌能够破坏病原菌菌丝细胞壁、导致菌丝的破裂抗菌物质[26]
玉米	玉米茎基腐病	甲基营养型芽孢杆菌	茎基部	诱导植物产生系统抗性[27]
葡萄	葡萄灰霉病	荧光假单胞菌	花序、幼果、新梢、幼叶	适应力强、竞争定殖能力强、与病原物进行营养物质与空间位点竞争[28]
香蕉	香蕉枯萎病	木霉菌	叶鞘、根部	产生胞外酶,引起病原菌溶解,释放铁载体的化合物,阻断植物病原菌发展[29]

### 4.1. 直接拮抗

位于植物不同生态位(质外液体、根、茎等)的内生菌在物种水平上具有极大的丰度和数量[30],它们



在植物中的定植减少了病原菌的生存空间。同时研究发现[31]芽孢杆菌属、微球菌属的内生菌能够分泌几丁质酶、纤维素酶、蛋白酶等多种水解酶来分解病原细菌细胞壁的肽聚糖以及细胞外的毒力因子。内生菌能产生多种次生代谢产物, Nguyen 等人[4]从黑曲霉菌中分离出含氧环己酮衍生物能够减少离体桃叶中的细菌性叶斑病, 并且很好地抑制番茄幼苗上青枯病的发展。

产生 VOC 是植物内生菌对抗病原体的一种重要方式, 迄今为止所发现的 VOC 种类种类繁多[31], 包括烃类、醇类、酮类、醛类、酯类、酸类、醚类、萜烯等。Chen 等人[32]通过固相微萃取技术从山槐内生菌中提取到乙酸苜酯、3,5-二叔丁基苯酚、三甲基二硫醚等 VOC, 它们呈现出广谱的抗真菌活性, 尤其是对链格孢病菌、灰霉菌、禾草离蠕孢菌的抑制率超过 90%。从柳树茎叶内生菌[33]中提取的 VOC 对三种柳树溃疡病病原体起抑制作用, 三种病原菌菌丝的形态发生不同程度的变厚、皱缩、扭曲且柔韧度降低。内生菌能够直接抑制病原菌的菌丝生长减弱了其致病能力, 病原菌菌丝定植于植物细胞内形成连续性的网络, 能够产生对细胞有害的代谢物质并且运送病原菌毒力因子[34]。内生细菌水生拉恩氏菌被发现趋向植物根际病原体尖孢镰刀菌产生的碱性 PH 梯度[35], 利用其菌丝更高效地定植于植物并分泌葡萄糖酸(GlcA)导致酸化来抑制病原体, 保护寄主植物。

## 4.2. 间接作用

一般情况下植物内生菌通过抑制植物宿主的防御系统以求共存, 如枯草芽孢杆菌能产生枯草霉素与自产鞭毛蛋白结合来减少刺激, 促进定植[36]。但是在接触到病原体后, 内生菌能够引发植物产生诱导系统反应(ISR), 激活水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)等防御通路[37], 此时的内生菌更像是植物防御的早期预警系统。包括油菜在内的许多植物中水杨酸(SA)防御信号通路针对生物营养病原体; 而茉莉酸(JA)通路抑制 SA 通路在防御坏死性病原体以及昆虫和有益植物-微生物相互作用中发挥作用, 印度梨形孢定植于甘薯中显著增加了 JA [38], 导致胰蛋白酶被抑制, 降低了斜纹夜蛾幼虫的摄取进食。

植物内生菌和植物、动物三方存在着交互关系, 内生菌定植于植物内且能因为蜜蜂的采蜜而进入其体内。Kim 等人[39]发现在植物的根际和花上的链霉菌分离物能够同时保护寄主植物和授粉蜜蜂免受病原体的侵害。链霉菌通过维管系统从根部到花中移动, 从而被授粉蜜蜂沾染上并携带到其他植物, 引起内生菌基因传播和交流。

但是植物内生菌和病原体并不一直相对。同一种黄萎病菌能够在牧草中作为内生菌, 对于马铃薯却是致病菌[40], 不同植物宿主间的基因流动增加其变异可能性。同时, Tian 等人[41]发现一种环状单链 DNA 病毒能感染双子叶植物病原体核盘菌, 降低其毒力成为一种植物内生菌, 定植于小麦、水稻、大麦等植物中, 抵抗条锈病和稻瘟病。

## 5. 展望

植物内生菌能够通过增加固氮能力、营养吸收等方式来促进寄主植物的生长和多种直接或间接拮抗方式抵御病原体灾害, 而不像化学农药会对环境产生毒害, 内生菌生物防治具有低毒、安全、高效的特点, 满足环境保护和农业可持续发展的需求, 未来有望替代部分的化肥、农药、杀虫剂等化学制剂应用于农业生产。大自然中有 10 万余种药用植物, 近年来存在大量对于植物内生菌的研究, 但多数仅局限于实验室研究中内生菌的分离和筛选, 作为生物防治剂成功运用于环境中实际农田作物的报道较少。因为在自然界中植物面临着许多生物和非生物胁迫, 目前对于寄主植物与内生细菌的相互作用了解有限, 同时复杂环境下内生菌对于植物的生物防治作用与在实验室较单一压力下产生的作用存在差异[42]。未来将通过更多的实验探究在不同的土壤类型和环境条件下保持高效生物防治能力的植物内生菌, 使内生菌资源在环境保护、农业等领域发挥更大的价值。一些内生菌和药用植物的关系有助于提高寄主药用植物活性成

分[21], 未来仍需大量实验研究内生菌对于所需药用植物促增产方式, 在生物医学方面产生更多效益。

## 参考文献

- [1] Peng, Y., Li, S.J., Yan, J., *et al.* (2021) Research Progress on Phytopathogenic Fungi and Their Role as Biocontrol Agents. *Frontiers in Microbiology*, **12**, Article No. 670135. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.670135>
- [2] Alori, E.T. and Babalola, O.O. (2018) Microbial Inoculants for Improving Crop Quality and Human Health in Africa. *Frontiers in Microbiology*, **9**, Article No. 2213. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02213>
- [3] Valenzuela-Ruiz, V., Robles-Montoya, R.I., Parra-Cota, F.I., *et al.* (2019) Draft Genome Sequence of *Bacillus paralicheniformis* TRQ65, a Biological Control Agent and Plant Growth-Promoting Bacterium Isolated from Wheat (*Triticum turgidum* subsp. *durum*) Rhizosphere in the Yaqui Valley, Mexico. *3 Biotech*, **9**, 436. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-1972-5>
- [4] Nguyen, H.T., Kim, S., Yu, N.H., *et al.* (2019) Antimicrobial Activities of an Oxygenated Cyclohexanone Derivative Isolated from *Amphirosellinia nigrospora* JS-1675 against Various Plant Pathogenic Bacteria and Fungi. *Journal of Applied Microbiology*, **126**, 894-904. <https://doi.org/10.1111/jam.14138>
- [5] Turbat, A., Rakk, D., Vigneshwari, A., *et al.* (2020) Characterization of the Plant Growth-Promoting Activities of Endophytic Fungi Isolated from *Sophora flavescens*. *Microorganisms*, **8**, 683. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8050683>
- [6] 汤冰雪. 竹叶兰内生菌的分离鉴定及生物活性研究[D]: [硕士学位论文]. 广州: 华南理工大学, 2018: 60.
- [7] Khan, M.S., Gao, J., Chen, X., *et al.* (2020) Isolation and Characterization of Plant Growth-Promoting Endophytic Bacteria *Paenibacillus polymyxa* SK1 from *Lilium lancifolium*. *BioMed Research International*, **2020**, Article ID: 8650957. <https://doi.org/10.1155/2020/8650957>
- [8] 丁绍武, 张鹏, 刘梦铭. 植物内生菌对植物生长的影响研究进展[J]. 现代农业科技, 2020(11): 132-134.
- [9] 蔺红苹, 谢呈媛, 王芸, 等. 桐花树根部一株内生固氮菌的筛选及其培养特性研究[J]. 林业科学研究, 2021, 34(1): 181-186.
- [10] 农倩, 林丽, 谢金兰, 等. 一株高效甘蔗内生固氮菌 GXS16 的鉴定及其对甘蔗的促生长作用[J]. 微生物学通报, 2021, 48(12): 4710-4718.
- [11] Hassan, S.E. (2017) Plant Growth-Promoting Activities for Bacterial and Fungal Endophytes Isolated from Medicinal Plant of *Teucrium polium* L. *Journal of Advanced Research*, **8**, 687-695. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2017.09.001>
- [12] 郜晨, 黄淑芬, 胡莉, 等. 尼瓦拉野生稻内生菌多样性和促生作用[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(1): 33-38.
- [13] Mayer, E., Dorr, D.Q.P. and Fulthorpe, R. (2019) *Plantibacter flavus*, *Curtobacterium herbarum*, *Paenibacillus tai-chungensis*, and *Rhizobium selenitireducens* Endophytes Provide Host-Specific Growth Promotion of *Arabidopsis thaliana*, Basil, Lettuce, and Bok Choy Plants. *Applied and Environmental Microbiology*, **85**, e00383-19. <https://doi.org/10.1128/AEM.00383-19>
- [14] 赵银. 白及优质种苗繁育技术及其促生内生菌的筛选和鉴定[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2020: 79.
- [15] Kong, Z. and Glick, B.R. (2017) The Role of Plant Growth-Promoting Bacteria in Metal Phytoremediation. *Advances in Microbial Physiology*, **71**, 97-132. <https://doi.org/10.1016/bs.ampbs.2017.04.001>
- [16] Chowdappa, S., Jagannath, S., Konappa, N., *et al.* (2020) Detection and Characterization of Antibacterial Siderophores Secreted by Endophytic Fungi from *Cymbidium aloifolium*. *Biomolecules*, **10**, 1412. <https://doi.org/10.3390/biom10101412>
- [17] Marwa, M.G., Heba, I.M. and Ahmed, A.A.O. (2020) Evaluation of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Salt Stress Tolerance Using Physiological Parameters and Retrotransposon-Based Markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, **68**, 227-242. <https://doi.org/10.1007/s10722-020-00981-w>
- [18] Lastochkina, O., Aliniaiefard, S., Garshina, D., *et al.* (2021) Seed Priming with Endophytic *Bacillus subtilis* Strain-Specifically Improves Growth of *Phaseolus vulgaris* Plants under Normal and Salinity Conditions and Exerts Anti-Stress Effect through Induced Lignin Deposition in Roots and Decreased Oxidative and Osmotic Damages. *Journal of Plant Physiology*, **263**, Article ID: 153462. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2021.153462>
- [19] Jeong, S., Kim, T.M., Choi, B., *et al.* (2021) Invasive *Lactuca serriola* Seeds Contain Endophytic Bacteria That Contribute to Drought Tolerance. *Scientific Reports*, **11**, Article No. 13307. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92706-x>
- [20] Asaf, S., Khan, A.L., Khan, M.A., *et al.* (2017) Osmoprotective Functions Conferred to Soybean Plants via Inoculation with *Sphingomonas* sp. LK11 and Exogenous Trehalose. *Microbiological Research*, **205**, 135-145. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.08.009>
- [21] Ghorbani, A., Tafteh, M., Roudbari, N., *et al.* (2021) *Piriformospora indica* Augments Arsenic Tolerance in Rice

- (*Oryza sativa*) by Immobilizing Arsenic in Roots and Improving Iron Translocation to Shoots. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **209**, Article ID: 111793. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111793>
- [22] Wang, X., Zhang, X., Liu, X., *et al.* (2019) Physiological, Biochemical and Proteomic Insight into Integrated Strategies of an Endophytic Bacterium *Burkholderia cenocepacia* Strain YG-3 Response to Cadmium Stress. *Metallomics*, **11**, 1252-1264. <https://doi.org/10.1039/c9mt00054b>
- [23] 范江龙, 李欣蕊, 席雪冬. 小麦赤霉病生物防治研究进展[J]. 生物加工过程, 2021, 19(4): 420-431.
- [24] 沈艳, 何鹏搏, 何鹏飞, 等. 番茄产后灰霉病的病原鉴定及生物防治[J]. 中国农学通报, 2021, 37(13): 102-107.
- [25] 程萍, 郑燕玲, 黎永坚, 等. 石斛兰镰刀菌叶斑病的生物防治研究[J]. 中国农学通报, 2008(9): 357-361.
- [26] 程星凯. 甲基营养型芽孢杆菌 TA-1 的分离鉴定及其对玉米茎基腐病的防效评价[D]: [硕士学位论文]. 泰安: 山东农业大学, 2018: 61.
- [27] 魏雪, 江孟遥, 钟涛, 等. 荧光假单胞菌 ZX 对葡萄采后灰霉病的防治[J]. 食品工业科技, 2021, 42(22): 125-132.
- [28] 张建春, 岳建伟, 柳青, 等. 内生菌防治香蕉枯萎病研究进展[J]. 南方农业, 2018, 12(25): 12-18.
- [29] Rocha, F., Negrisoli, J.A., de Matos, G.F., *et al.* (2021) Endophytic Bacillus Bacteria Living in Sugarcane Plant Tissues and *Telchin licus* Larvae (Drury) (Lepidoptera: Castniidae): The Symbiosis That May Open New Paths in the Biological Control. *Frontiers in Microbiology*, **12**, Article ID: 659965. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.659965>
- [30] Abdelshafy, M.O., Ma, J.B., Liu, Y.H., *et al.* (2020) Beneficial Endophytic Bacterial Populations Associated with Medicinal Plant *Thymus vulgaris* Alleviate Salt Stress and Confer Resistance to *Fusarium oxysporum*. *Frontiers in Plant Science*, **11**, Article No. 47. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00047>
- [31] Rajani, P., Rajasekaran, C., Vasanthakumari, M.M., *et al.* (2021) Inhibition of Plant Pathogenic Fungi by Endophytic Trichoderma spp. through Mycoparasitism and Volatile Organic Compounds. *Microbiological Research*, **242**, Article ID: 126595. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126595>
- [32] Chen, J.H., Xiang, W., Cao, K.X., *et al.* (2020) Characterization of Volatile Organic Compounds Emitted from Endophytic *Burkholderia cenocepacia* ETR-B22 by SPME-GC-MS and Their Inhibitory Activity against Various Plant Fungal Pathogens. *Molecules*, **25**, 3765. <https://doi.org/10.3390/molecules25173765>
- [33] Liu, A., Zhang, P., Bai, B., *et al.* (2020) Volatile Organic Compounds of Endophytic *Burkholderia pyrrocinia* Strain JK-SH007 Promote Disease Resistance in Poplar. *Plant Disease*, **104**, 1610-1620. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-19-2366-RE>
- [34] Peyraud, R., Mbengue, M., Barbacci, A., *et al.* (2019) Intercellular Cooperation in a Fungal Plant Pathogen Facilitates Host Colonization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **116**, 3193-3201. <https://doi.org/10.1073/pnas.1811267116>
- [35] Palmieri, D., Vitale, S., Lima, G., *et al.* (2020) A Bacterial Endophyte Exploits Chemotropism of a Fungal Pathogen for Plant Colonization. *Nature Communications*, **11**, Article No. 5264. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18994-5>
- [36] Deng, Y., Chen, H., Li, C., *et al.* (2019) Endophyte *Bacillus subtilis* Evade Plant Defense by Producing Lantibiotic Subtilomycin to Mask Self-Produced Flagellin. *Communications Biology*, **2**, 368. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0614-0>
- [37] Liu, H., Li, J., Carvalhais, L.C., *et al.* (2021) Evidence for the Plant Recruitment of Beneficial Microbes to Suppress Soil-Borne Pathogens. *New Phytologist*, **229**, 2873-2885. <https://doi.org/10.1111/nph.17057>
- [38] Li, Q., Kuo, Y.W., Lin, K.H., *et al.* (2021) *Piriformospora indica* Colonization Increases the Growth, Development, and Herbivory Resistance of Sweet Potato (*Ipomoea batatas* L.). *Plant Cell Reports*, **40**, 339-350. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02636-7>
- [39] Kim, D.R., Cho, G., Jeon, C.W., *et al.* (2019) A Mutualistic Interaction between *Streptomyces bacteria*, Strawberry Plants and Pollinating Bees. *Nature Communications*, **10**, Article No. 4802. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12785-3>
- [40] Ali, M.A., Lou, Y., Hafeez, R., *et al.* (2020) Functional Analysis and Genome Mining Reveal High Potential of Biocontrol and Plant Growth Promotion in Nodule-Inhabiting Bacteria within *Paenibacillus polymyxa* Complex. *Frontiers in Microbiology*, **11**, Article ID: 618601. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.618601>
- [41] Tian, B., Xie, J., Fu, Y., *et al.* (2020) A Cosmopolitan Fungal Pathogen of Dicots Adopts an Endophytic Lifestyle on Cereal Crops and Protects Them from Major Fungal Diseases. *The ISME Journal*, **14**, 3120-3135. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00744-6>
- [42] Yan, L., Zhu, J., Zhao, X., *et al.* (2019) Beneficial Effects of Endophytic Fungi Colonization on Plants. *Applied Microbiology and Biotechnology*, **103**, 3327-3340. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-09713-2>