

DOI:10.14188/j.ajsh.2021.03.006

珍稀药用石斛内生菌研究进展

李露丹,吴 宣,徐 丹,周降生,蒋继宏*

(江苏师范大学 江苏省药用植物生物技术重点实验室,江苏 徐州 221116)

摘要: 药用石斛是我国传统名贵中药材,具有重要的药用价值,由于人为和环境等因素,药用石斛资源已变得极其匮乏,难以满足市场的需求。药用石斛内生菌资源丰富,在与宿主石斛长期共生的过程中,对药用石斛的生长发育、环境的适应、活性代谢产物的积累等方面具有很强的促进作用。深入研究药用石斛内生菌及其与宿主的关系,对药用石斛生产、资源保护与利用有着重要意义。本文简要概述了药用石斛内生菌资源及其生物学功能,并探讨了存在的问题和未来发展方向,以期对药用石斛内生菌的开发与利用提供参考。

关键词: 药用石斛;内生菌;研究进展

中图分类号: Q939. 9

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2021)03-0246-11

Research advances on endophytes of rare medicinal *Dendrobium*

LI Ludan, WU Xuan, XU Dan, ZHOU Jiangsheng, JIANG Jihong*

(Key Laboratory for Biotechnology on Medicinal Plants of Jiangsu Province Jiangsu Normal University, Xuzhou 221116, Jiangsu, China)

Abstract: The medicinal *Dendrobium* is one of traditional Chinese medicines with vital medicinal value. Due to human and environmental factors, the medicinal *Dendrobium* plants have become extremely scarce, and are difficult to meet the needs of the market. Endophytes of medicinal *Dendrobium* are abundant. During the long-term symbiosis with hosts, endophytes have been affecting significantly on the medicinal *Dendrobium* in growth and development, environmental adaptation, active metabolites accumulation and so on. It has great significance to deeply study the medicinal *Dendrobium* endophytes and their relationships with their host for the production, protection and utilization of the medicinal *Dendrobium*. In this paper, the resources and biological functions of endophytes in medicinal *Dendrobium* are briefly reviewed, and the existing problems and future development directions are also discussed, with the hope to provide references for the development and utilization of endophytes in medicinal *Dendrobium*.

Key words: medicinal *Dendrobium*; endophyte; research advance

0 引言

石斛属(*Dendrobium* Sw.)是兰科(Orchidaceae)第二大属,全世界约有1500种,分布于我国的石斛属植物约有80种^[1,2],主要分布在秦岭、淮河以南的广大地区,其中40余种为药用石斛^[3],以霍山石斛

(*Dendrobium huoshanense*)、铁皮石斛(*D. officinale*)、金钗石斛(*D. nobile*)最为名贵。在《神农本草经》中,“石斛”被列为上品,具有益胃生津、滋阴清热、明目利嗓等作用^[4]。现代药理学研究表明,许多药用石斛含有丰富的多糖、生物碱、黄酮类、酚类及联苕类等活性成分,除具有古医书记载的功效外,还

收稿日期: 2021-02-23 修回日期: 2021-04-11 接受日期: 2021-06-15

作者简介: 李露丹(1989-),女,博士,讲师,研究方向:药用植物资源,E-mail: lild@jsnu.edu.cn

* 通讯联系人: 蒋继宏(1962-),男,博士,教授,研究方向:珍稀药食资源和内生菌资源及功能。E-mail: jhjiang@jsnu.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 31770613);江苏省研究生科研与实践创新计划(No. KYCX20_2323, KYCX20_2305)

引用格式:李露丹,吴宣,徐丹,等. 珍稀药用石斛内生菌研究进展[J]. 生物资源, 2021, 43(3): 246-256.

Li L D, Wu X, Xu D, et al. Research advances on endophytes of rare medicinal *Dendrobium* [J]. Biotic Resources, 2021, 43(3): 246-256.

有降血糖、抗氧化、抗肿瘤、增强免疫力、延缓衰老等药理作用^[5,6]。由于其极高的药用、经济价值,市场对石斛的需求量不断扩大,导致了严重的滥采滥挖现象,加上石斛本身生长缓慢,自然条件下种子发芽率低,对生境要求苛刻,目前许多药用石斛的野生资源已濒临枯竭。

植物内生菌是指其生活史中某一阶段或整个阶段生活在健康植物组织或器官内,并对宿主植物没有引起明显病害症状的一类微生物群,主要包括内生真菌、内生细菌、内生放线菌^[7,8]。在内生菌研究和药用石斛开发利用的热潮下,国内外研究人员在药用石斛内生菌的分离鉴定以及与宿主互作关系等方面已做了许多研究^[9~12]。药用石斛与内生菌在长期的进化过程中形成了互惠共生、相互依存的关系,一方面内生菌可从药用石斛中获取养分以供自身生长所需,另一方面内生菌分泌的活性物质具有促进药用石斛的生长发育、提高其对生物胁迫以及非生物胁迫的抵抗能力和诱导其次生代谢产物的合成与积累等作用^[13]。国内外的研究表明,药用植物内生菌能够产生与宿主相同或相似的药用活性成分^[14,15],因此其具有巨大的研究和开发潜力,既可拓宽药用植物多样性,又能保护濒危药用植物和促进珍稀资源可持续发展。如何有效利用药用植物内生菌资源已经成为多个领域的研究热点。

本文对药用石斛内生菌资源及其生物学功能等方面的研究进展进行综述,并讨论了存在的问题和未来发展方向,以期为进一步开发、利用药用石斛内生菌资源提供一定的理论参考。

1 药用石斛内生菌资源

药用石斛内生菌资源丰富,作为极具开发利用价值的微生物资源,已经引起了国内外研究者的广泛关注。目前,针对药用石斛内生菌的研究主要集中在一些药用价值较高的石斛物种,如:铁皮石斛、霍山石斛、金钗石斛、细茎石斛(*D. moniliforme*)、齿瓣石斛(*D. devonianum*)、美花石斛(*D. loddigesii*)、束花石斛(*D. chrysanthum*)和华石斛(*D. sinense*)等。

1.1 药用石斛内生真菌资源

内生真菌是当前内生菌研究的热点之一,在药用石斛内生菌中也是被研究得最为广泛的一类微生物。从20世纪90年代开始,郭顺星研究团队先后从铁皮石斛、金钗石斛、美花石斛及齿瓣石斛等多种石斛属植物中分离出上千株内生真菌,建立了成熟的石斛属植物内生真菌分离和鉴定的方法^[10,11,16~19]。

有学者从广西环江产铁皮石斛的根中分离获得37株内生真菌,经形态观察鉴定出4株分别属于镰刀菌属(*Fusarium*)、头孢霉属(*Cephalosporium*)(2株)和拟小卵孢属(*Ovulariopsis*)的产孢真菌^[20]。另有研究者从云南野生铁皮石斛根、茎和叶中分离得到67株内生真菌,经形态观察和分子检测鉴定分别隶属于16个属,镰刀菌属和链格孢属(*Alternaria*)为铁皮石斛内生真菌的优势物种^[17]。还有学者从云南栽培的铁皮石斛根、茎和叶中分离产生41株内生菌,其中16株为内生真菌,不同组织间内生菌种类、数量均表现出一定差异性,位于根部的内生菌种类、数量最多^[21]。不同课题组利用组织分离法分别从安徽霍山石斛根、茎和叶组织中分离得到12株^[22]、52株^[23]内生真菌,后者中有5株对金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)、枯草芽胞杆菌(*Bacillus subtilis*)和白假丝酵母(*Candida albicans*)等指示菌株均表现出显著的抑菌活性,活性最高为石斛属植物内生菌中罕见的蜡蚧菌属(*Lecanicillium*)。有团队从金钗石斛和束花石斛的原球茎和根中分离获得127株内生真菌,62株来自金钗石斛,65株来自束花石斛,炭角菌属(*Xylaria*)、镰刀菌属、木霉菌属(*Trichoderma*)、刺盘孢属(*Colletotrichum*)、拟盘多毛孢属(*Pestalotiopsis*)和拟茎点霉属(*Phomopsis*)为优势菌群^[24]。另有团队从金钗石斛根、茎和叶3种组织中共分离获得172株内生真菌,基于ITS序列构建系统进化树,结果显示这些内生真菌至少来自14个属,炭角菌属为3种组织中共有菌群,叶组织中的内生真菌数量最多^[25]。还有研究者从华石斛根、茎、叶中分离出179株内生真菌,分属于25个属以上的类群,其中叶点霉属(*Phyllosticta*)为优势属,仅轮层炭壳属(*Daldinia*)共存于根、茎、叶3种组织中,其余菌群均具有一定的组织偏好性^[26]。

综上所述,药用石斛内生真菌表现出一定的宿主特异性和组织偏好性,不同品种药用石斛中的内生真菌种类^[24,26]、数量^[21~25]以及同一物种不同组织中的内生真菌分布状况均存在较大差异^[27]。推测这与宿主植物的遗传基因、生长环境、地理位置、生长年限及采收期等因素有关^[28]。另外,分离的方法、培养基的选择和表面消毒的方式等人为因素也均会影响分离获得的内生真菌的多样性。尽管目前已经分离鉴定出的药用石斛内生真菌资源相对较多,但相比于丰富的药用石斛资源来说,对其内生真菌的研究还有待深入。

1.2 药用石斛内生细菌资源

对药用石斛内生菌的研究较早开始于内生真

菌,近年来对其内生细菌也开展了较多的调查。其中对铁皮石斛的内生细菌研究最为广泛,前人的研究结果显示,来自不同生境(湖南、云南、浙江等)的铁皮石斛均蕴藏着丰富的内生细菌,涵盖了芽胞杆菌属(*Bacillus*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)、短芽胞杆菌属(*Brevibacillus*)、土壤杆菌属(*Agrobacterium*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、伯克氏菌属(*Burkholderia*)等近50个属^[29~35]。针对其他种类药用石斛中的内生细菌的研究也有不少报道。利用传统的内生菌分离法从来源不同的6种石斛茎组织中共分离出165株内生细菌,通过16S rRNA基因序列比对分析鉴定为20属43种,其中短小杆菌属(*Curtobacterium*) (44%)和芽胞杆菌属(18%)所占比例较高^[36]。采用Luria-Bertani、Nutrient-Agar、Terrific-Broth等9种培养基对来自3个不同产地的金钗石斛根、茎和叶中的内生细菌进行了分离纯化,得到12属1 081株细菌,其中芽胞杆菌属和短芽胞杆菌属为优势菌群^[37]。从不同产地(广西、云南和广东)美花石斛的根、茎、叶组织中共分离得到67株内生细菌,其分布呈现出组织和地区特异性:分离自茎的菌株多于根和叶中的菌株;来源于广西的石斛,内生细菌多样性高于广东和云南^[38]。从鼓槌石斛(*D. chrysotoxum*)的根、茎、叶不同组织中共分离到的33株内生细菌中有8株为功能菌株,来自根组织的内生细菌数量和种类均最多^[39]。从取自3个野生居群的华石斛根系中分离获得130株内生细菌,分属于7属15种,其中芽胞杆菌属、肠杆菌属和伯克氏菌属为优势菌群^[40]。

与内生真菌类似,药用石斛中的内生细菌也表现出一定的宿主和组织特异性。通过综述前人对不同种药用石斛以及同一物种不同组织内的内生细菌研究,发现芽胞杆菌属为药用石斛的优势菌群,说明该属细菌在药用石斛生长史中发挥着至关重要的作用,符合诸多资料对芽胞杆菌属生态学功能的描述:合成植物激素促进宿主生长,以及辅助宿主抵抗逆境等^[41~43],是自然界中重要的生防菌之一。

1.3 药用石斛内生放线菌资源

植物内生放线菌是多种活性化合物的天然宝库,约70%的天然抗生素由放线菌产生^[44,45],植物与内生放线菌的共生关系也极为密切,如弗兰克氏菌属(*Frankia*)能与壳斗科(Fagaceae)、蔷薇科(Rosaceae)和葫芦科(Cucurbitaceae)等220多种非豆科植物形成放线菌根瘤^[44],提高植物存活率。目前对药用石斛内生菌的研究多集中于真菌和细菌,关于放线菌的研究较少,但从已发表的研究结果来看,药用石斛的内生放线菌也具有很大发展潜力。

有研究者对从铁皮石斛中分离得到的13株内生放线菌进行分子鉴定,结果分为5属8种,其中链霉菌属(*Streptomyces*)为优势菌群,假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)次之。活性检测结果显示,有10株内生放线菌同时具有两种及两种以上活性,其中链霉菌属的菌株活性优于其它属的供试菌株^[46]。也有团队利用6种不同培养基从金钗石斛根际土壤中分离出来自2个属——链霉菌属和纤维菌属(*Cellulosimicrobium*)的共计164株放线菌,其中链霉菌属为优势属,占分离菌株的93.90%,有19株链霉菌属菌株的代谢产物表现出了良好的抑菌活性^[47]。

迄今为止,从药用石斛中分离出的内生放线菌资源相对较少,相比内生真菌和内生细菌,内生放线菌的物种特异性和组织偏好性缺乏数据支撑,优势菌属为链霉菌属。放线菌拥有特殊的生物结构,属于特殊的细菌,可通过产生抗生素帮助宿主防治病虫害^[44],作为一类重要的内生菌,在药用石斛中的价值有待进一步发掘。

2 药用石斛内生菌的生物学功能

药用石斛内生菌长期存在于宿主植物体内并与宿主协同进化,具有丰富的功能。根据已有的研究报告,药用石斛内生菌在促进宿主植物生长发育、提高抗逆性及促进活性代谢物质合成与积累等方面具有重要作用^[13]。

2.1 促进宿主植物的生长发育

内生菌在药用石斛的生长发育和系统演化过程中起着至关重要的作用。一方面,内生菌可以通过产生对宿主石斛生长有促进作用的植物激素(生长素、赤霉素、细胞激动素等)、蛋白酶等物质直接影响药用石斛的生理代谢;另一方面,内生菌能够通过生物固氮、溶磷等方式增强药用石斛吸收营养元素的能力间接促进植物生长。

有学者采用高效液相色谱法分析铁皮石斛内生菌石斛小菇(*Mycena dendrobii*)的发酵液和菌丝体,发现其能产生玉米素核苷(ZR)和玉米素(Z),是一种细胞分裂素,两者均能促进细胞分裂分化,进而促进石斛的生长发育^[48]。有团队分析从铁皮石斛中分离的4株内生真菌和4株内生细菌对其组培幼苗生长发育的影响,结果发现内生真菌棘壳孢(*Pyrenochaeta* sp.)PY和内生细菌草螺菌(*Herbaspirillum* sp.)HE2组合可有效促进铁皮石斛组培幼苗的生长,促生效果最显著^[49]。从铁皮石斛根部分离得到的柱霉属真菌(*Scytalidium* sp.)TPSH4,可显著促

进铁皮石斛苗的生长,使其成活率提高30.43%,植株高度增加31.21%,鲜重增加40.61%^[50]。有课题组发现从构唇石斛(*D. moschatum*)分离的内生菌鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)和分支杆菌属(*Mycobacterium*)可通过产生植物生长素 IAA 促进其种子萌发^[51]。有研究者从浙江奉化铁皮石斛中分离得到52株内生细菌,其中部分菌株具有淀粉酶、蛋白酶、卵磷脂酶以及一定的固氮活性^[52]。向铁皮石斛的组培苗人工接种内生真菌瘤菌根菌(*Epulorhiza* sp.) GDB181,研究者发现该真菌能侵染并定殖在石斛根内皮层细胞,并形成典型的兰科菌根结构,可显著增加石斛生物量,有效促进宿主植株对B、Si、Fe、Cu、和Mn等矿质元素的吸收^[53]。有团队从美花石斛中分离获得48株内生菌,其中镰刀菌DL26和棘壳孢菌DL351可有效促进其宿主生长^[54]。还有研究者采用单菌丝团分离法从齿瓣石斛根中分离得到6株内生真菌,并将其分别与齿瓣石斛无菌幼苗共培养,结果发现菌株FDdS-5对幼苗株高、根数、茎粗、鲜重及干重均有显著的促进作用^[55]。

2.2 提高宿主植物的抗逆性

药用石斛内生菌能够增强宿主植物对生物胁迫及非生物胁迫的抗逆性,主要表现在抗旱、对病原菌拮抗等方面,提高宿主石斛对外界环境的抵抗能力。有研究发现铁皮石斛菌根真菌能够显著增强铁皮石斛的抗旱性,主要表现为在基质中水分含量低时铁皮石斛菌根的结构明显增多,菌丝团在细胞中的定殖时间也随之加长^[56]。还有研究发现来自美花石斛的内生菌可诱导石斛产生羟基桂皮酸、阿魏酸和N-阿魏酰酪胺等小分子酚类化合物,这些酚类化合物能够参与一系列与植物抗性反应相关的生理活动^[54]。从石斛中分离筛选获得的生防菌株木霉菌(*Trichoderma* sp.)能够抑制病原真菌镰刀菌,可用于石斛的栽培管理,有效提高石斛抗病能力^[57]。通过对分离自铁皮石斛的28株内生真菌的抑菌实验发现,其中7株能够对大肠杆菌(*Escherichia coli*)、枯草芽胞杆菌和金黄色葡萄球菌中的至少1种指示菌表现出拮抗活性,其代谢产物的醋酸乙酯萃取相对人肝癌细胞HepG2也具有不同程度的抑制作用^[58]。类似地,从野生铁皮石斛中分离筛选获得的5株内生真菌对上述的指示菌(大肠杆菌、枯草芽胞杆菌和金黄色葡萄球菌)也有抑制作用,其中TG2菌株抑菌效果最佳,同时该菌株代谢产物也具有较强的抗肿瘤活性^[59]。除此之外,还有许多研究证实从药用石斛中分离出的内生菌对多种病原菌表现出良好的抗菌活性^[26,60,61]。

2.3 促进宿主植物活性代谢产物的合成与积累

药用石斛富含生物碱、多糖、黄酮类、酚类、联苯类及倍半萜类等多种活性物质^[5]。近年相关研究表明,药用石斛内生菌能够影响宿主植物的次生代谢水平,其在与宿主植物的协同作用下,能诱导宿主植物次生代谢产物的合成与积累。有研究者发现适度的尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)菌液诱导子能够增加铁皮石斛原球茎中的Do-HDR基因的表达量,从而促进其生物碱的合成与积累^[62]。也有研究者将从霍山铁皮石斛根部分离的内生菌NL-215接种于其组培苗进行共培养,发现接菌苗的叶绿素、多糖含量均有明显增加,叶绿素a增加了38.28%,叶绿素b增加了43.93%,多糖增加了45.93%^[63]。有课题组探究初筛所得的7株铁皮石斛内生真菌对其宿主生长及代谢产物积累的影响,结果表明DO14、DO18、DO19和DO120这4株菌能明显促进组培苗代谢产物的积累,分别使组培苗的茎中总多糖含量提高113.7%,70.7%,196.0%,157.4%,甘露糖含量提高42.2%,105.8%,160.7%,132.0%^[64]。有研究者对从铁皮石斛中分离出3株内生真菌与4个铁皮石斛栽培品种进行共培养,发现内生真菌定植侵染能显著提高铁皮石斛茎中多糖、可溶性物质的含量以及叶中黄酮和酚类物质的含量^[65]。也有学者从21种铁皮石斛内生真菌中筛选出3株优良菌株DO23、DO81和DO83,它们既能产生与铁皮石斛相同的黄酮成分,又能产生单糖组分与铁皮石斛相近的多糖^[66]。有团队将4株石斛内生真菌与金钗石斛组培苗共生培养,发现内生菌瘤菌根菌MF15、MF18和小菇属(*Mycena*)MF23、MF24可分别使金钗石斛中的多糖含量提高153.4%,52.1%,18.5%,76.7%;MF23使金钗石斛中的总生物碱含量提高了18.3%^[67]。另有研究发现,感染小菇属菌株MF23的金钗石斛生物碱含量会显著增加,进一步探究结果表明MF23可通过调节甲羟戊酸途径(mevalonate pathway, MVA pathway)中与生物碱合成相关的基因的表达来刺激金钗石斛中石斛碱的合成^[68]。还有学者从石斛假鳞茎中分离获得产生物碱的内生菌,通过优化培养提高了石斛植物次生代谢产物的含量^[69]。

目前,许多关于药用植物内生菌促进宿主活性代谢产物产生与积累机制的研究证明,内生菌能够产生被称为内生菌诱导子的一类物质,该类物质具有诱导药用植物细胞生物合成活性代谢产物的作用。在药用植物与内生菌的相互作用中,内生菌诱导子作为一种特定的化学信号,能够快速、有选择性

地诱导宿主植物特定基因的表达,从而活化宿主植物特定的次生代谢产物途径,最终促进药用植物活性成分的生物合成与积累^[70]。

2.4 其他作用

除上述功能之外,药用石斛内生菌的其他功能也已逐渐被挖掘出来。有研究者在铁皮石斛中分离得到一株内生禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*),该菌体在去离子水中浸泡后分泌的代谢产物与硝酸银作用,能还原银离子产生具有抗菌作用的纳米银粒子^[71],因此可利用该内生菌代谢产物制备具有抑菌功能的纳米银粒子,符合绿色生态的发展理念。另有研究发现一株铁皮石斛内生真菌H1B1可产适用于高糖高盐环境的水溶性胞外红色素,且该红色素对温度、自然光较为稳定^[72]。此外,还有学者在铁

皮石斛中也分离筛选获得一株产橙红色色素的链孢霉菌属(*Neurospora*)内生菌^[73]。这些内生菌所产的色素是天然功能色素的潜在来源之一。植物内生菌功能多样且复杂,药用石斛内生菌的生物学功能仍有待科研人员进行多方面、宽广度、深层面的研究。

近年来,关于植物内生菌对提高植物次级代谢产物、促进植物生长以及增强植物抗逆性等方面作用的研究已广泛开展^[74,75],而药用石斛作为珍稀的药食同源植物,作为自然资源的特殊馈赠,其与内生菌的相互作用关系仍需进一步地深入探索。药用石斛中的内生菌资源受宿主、宿主生境和共生部位等多种因素的影响,表1列举了近几年药用石斛中内生菌对宿主的功能及其代谢产物等方面的研究概况。

表1 2015–2020年药用石斛内生菌研究概况
Table 1 Overview on endophytes in medicinal *Dendrobium* (2015–2020)

宿主	菌种	来源	功能	代谢产物	参考文献
金钗石斛(<i>D. nobile</i>)	长枝木霉(<i>Trichoderma longibrachiatum</i>)	叶	抗病	—	[76]
细茎石斛(<i>D. moniliforme</i>)	巨大芽孢杆菌(<i>Bacillus megaterium</i>)	茎	抗菌	—	[36]
铁皮石斛(<i>D. catenatum</i>)	多孢木霉(<i>Trichoderma polysporum</i>)	全株	抗白绢病	—	[77]
铁皮石斛(<i>D. officinale</i>)	腐皮镰孢(<i>Fusarium solani</i>) DO7	茎	抗细菌	多糖DY1和DY2	[78]
铁皮石斛(<i>D. officinale</i>)	球孢白僵菌(<i>Beauveria bassiana</i>)、白囊耙齿菌(<i>Irpex lacteus</i>)、稻黑孢(<i>Nigrospora oryzae</i>)	种子	抗真菌	抗生素	[79]
铁皮石斛(<i>D. officinale</i>)	腐皮镰孢(<i>Fusarium solani</i>) DO7	茎	抗氧化、抗糖化、调节免疫活性	多糖FP	[80]
齿瓣石斛(<i>D. devonianum</i>)	<i>Sebacina vermifera</i> FDdS-5	根	促生	—	[55]
铁皮石斛(<i>D. officinale</i>)	光炭轮菌(<i>Daldinia eschscholtzii</i>)、 <i>Hypoxyylon fragiforme</i> 、 <i>Phanerochaete magnoliae</i>	—	促进次生代谢产物积累	黄酮、多糖	[66]
铁皮石斛(<i>D. catenatum</i>)	胶膜菌(<i>Tulasnella</i> sp.)、 <i>Leptosphaeria microscopica</i> 、球座菌(<i>Guignardia</i> sp.)	茎、叶、根	促生	黄酮、多糖、酚	[65]
铁皮石斛(<i>D. officinale</i>)	拟盘多毛孢菌(<i>Pestalotiopsis</i> sp.) DO14	茎、叶	抗真菌、抗肿瘤	药物化合物:单萜类衍生物、角麦甾醇衍生物	[61]
金钗石斛(<i>D. nobile</i>)	菌根真菌(<i>Mycena</i> sp.) MF23	根	促进石斛碱的生物合成	—	[68]
鼓槌石斛(<i>D. chrysotoxum</i>)	光炭轮菌(<i>Daldinia eschscholtzii</i>) JC-15	茎	抗菌、促进葡萄糖吸收活性	苯并吡喃衍生物、新天然产物	[81]
细茎石斛(<i>D. moniliforme</i>)	镰刀菌属(<i>Fusarium</i> sp.)R10和R13、炭团菌(<i>Hypoxyylon</i> sp.)、炭疽病菌(<i>Colletotrichum alatae</i>)	根	促生、抗菌、抗氧化、促进次生代谢产物的积累	IAA、酚	[82]

续表

宿主	菌种	来源	功能	代谢产物	参考文献
铁皮石斛(<i>D. officinale</i>)	腐皮镰孢(<i>Fusarium solani</i>) DO7	茎	抗氧化、调节免疫活性	多糖 DGS1 和 DGS2	[60]
铁皮石斛(<i>D. officinale</i>)	稻黑孢(<i>Nigrospora oryzae</i>)、球孢白僵菌(<i>Beauveria bassiana</i>)	种子	抗真菌、抑制 NO 活性	氮杂菲酮类化合物	[83]
金钗石斛(<i>D. nobile</i>)	荧光假单胞菌(<i>Pseudomonas fluorescens</i>)、产酸克雷伯氏菌(<i>Klebsiella oxytoca</i>)	根	促进种子萌发、提高种子适应能力	产植物激素,如:IAA	[84]
金钗石斛(<i>D. nobile</i>)	长枝木霉(<i>Trichoderma longibrachiatum</i>) MD33	茎	抗病原细菌	石斛碱	[85]
金钗石斛(<i>D. nobile</i>)	多粘芽胞杆菌(<i>Paenibacillus polymyxa</i>) Y-1	茎	抗真菌引起的茎腐病	环酯肽类抗生素,如:镰刀菌素化合物	[86]
<i>Dendrobium</i> sp.	枯草芽胞杆菌(<i>Bacillus subtilis</i>) R31 和 TR21	叶	抗香蕉枯萎病	抗生素	[87]

注:“—”表示无数据
Note:“—” indicates no data

3 存在问题与展望

我国的石斛属药用植物种类丰富,但由于野生石斛资源生长周期长、产量低,再加上人类滥采滥挖、自然生境受破坏等原因,药用石斛资源已经很难满足市场的需求。内生菌是一个巨大的微生物资源库,筛选可产生与宿主相同或相似活性成分的内生菌资源并加以利用,有望解决药用石斛资源稀缺、品质差等问题。虽然目前石斛属药用植物内生菌的研究取得了一定的进展,但对其内生菌资源的开发利用尚有很多不足之处,主要表现在:

①药用石斛内生菌资源有待进一步拓展。已知药用石斛内生菌研究主要集中在铁皮石斛、霍山石斛、金钗石斛等少数名贵的石斛属物种,还有很多珍稀的石斛属药用植物尚未开展内生菌方面的研究。因此,大量的石斛属植物内生菌资源仍有待进一步发掘和研究。

②缺乏分子机制理论研究。现阶段药用石斛内生菌的研究主要停留在分离培养、分类鉴定、次生代谢产物检测和药理活性分析等阶段,而在内生菌的侵染定殖规律、抗病虫机理以及宿主石斛与内生菌互作分子机制等方面内容研究较少。

③对有益内生菌株尚未实现其活性代谢物质的工业化生产。虽然不少学者在药用石斛中已经分离得到一些具有很好活性产物的有益菌株,但这些菌株尚不能进入工业化生产或应用阶段。

鉴于上述问题,建议未来从以下几个方面对药用石斛内生菌做深入研究:

①结合传统的组织分离法和新一代的分子生物测序分析技术对不同物种、不同产地、不同季节的药

用石斛内生菌进行系统、深入地挖掘研究,丰富内生菌菌种资源库,进一步发掘功能型内生菌资源,并探索简单、高效的分离和检测内生菌的方法;

②综合利用生物信息学、微生物组学、代谢组学以及其他分子生物学技术从分子水平深入探究药用石斛与内生菌共生的分子机制,为内生菌的充分利用提供基础理论支撑;

③筛选适合生产的高产菌株或者利用产活性物质的基因簇构建基因工程菌,并进一步结合生物发酵技术大规模生产制备具有活性的微生物代谢产物,实现活性代谢产物的工业化生产,提高内生菌的利用率。

药用植物内生菌是多种活性化合物的天然宝库,能够产生化学结构特殊、类型新颖及生物功能多样的活性物质,是寻找新生物活性物质的重要来源,为天然药物、绿色农产品开发和应用提供了广阔的空间,同时也为珍稀濒危药用植物资源的保护与资源再生开辟了新的路径。

参考文献

[1] Wood H P. The Dendrobiums [M]. Ruggell: ARG Gantner Verlag, 2006.

[2] Raven P H, Wu Z Y, Hong D Y, *et al.* Flora of China [M]. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2009, 25: 367-397.

[3] 包雪声,顺庆生,陈立钻. 中国药用石斛彩色图谱[M]. 上海:上海医科大学出版社, 2001.

Bao X S, Shun Q S, Chen L Z. Color atlas of medicinal *Dendrobium* in China [M]. Shanghai: Shanghai Medical University Press, 2001.

[4] Cheng X M, Guo S X. Study progress of the *Dendrobi-*

- um plants in chemical constituents and pharmaceutical activity [J]. Nat Prod Res Dev, 2001, 13(1): 70-74.
- [5] 张光浓,毕志明,王峥涛,等. 石斛属植物化学成分研究进展[J]. 中草药, 2003, 34(6): 1005-1008.
- Zhang G N, Bi Z P, Wang Z T, *et al.* Advances in studies on chemical constituents from plants of *Dendrobium* Sw [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2003, 34(6): 1005-1008.
- [6] Tang H X, Zhao T W, Sheng Y J, *et al.* *Dendrobium officinale* Kimura et Migo: a review on its ethnopharmacology, phytochemistry, pharmacology, and industrialization [J]. Evid Based Complement Alternat Med, 2017, 2017: 7436259.
- [7] Strobel G A. Endophytes as sources of bioactive products [J]. Microbes Infect, 2003, 5(6): 535-544.
- [8] Strobel G, Daisy B, Castillo U, *et al.* Natural products from endophytic microorganisms [J]. J Nat Prod, 2004, 67(2): 257-268.
- [9] Zhao H M, Chen X B, Chen X L, *et al.* New peptidodrocin and anticancer chartreusin from an endophytic bacterium of *Dendrobium officinale* [J]. Ann Transl Med, 2020, 8(7): 455.
- [10] Chen J, Zhang L C, Xing Y M, *et al.* Diversity and taxonomy of endophytic xylariaceous fungi from medicinal plants of *Dendrobium* (Orchidaceae) [J]. PLoS One, 2013, 8(3): e58268.
- [11] Chen J, Hu K X, Hou X Q, *et al.* Endophytic fungi assemblages from 10 *Dendrobium* medicinal plants (Orchidaceae) [J]. World J Microbiol Biotechnol, 2011, 27(5): 1009-1016.
- [12] Hajong S, Kapoor R. An amalgam of pathogenic and beneficial endophytic fungi colonizing four *Dendrobium* species from Meghalaya, India [J]. J Basic Microbiol, 2020, 60(5): 415-423.
- [13] 董丹丹,汪志平. 石斛属植物内生菌的研究进展[J]. 药物分析杂志, 2012, 32(3): 550-553.
- Dong D D, Wang Z P. Recent advance in endophytes from *Dendrobium* [J]. Journal of Pharmaceutical Analysis, 2012, 32(3): 550-553.
- [14] 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.
- [15] Huang W Y, Cai Y Z, Xing J, *et al.* A potential antioxidant resource: endophytic fungi from medicinal plants [J]. Econ Bot, 2007, 61(1): 14-30.
- [16] 郭顺星,曹文琴,高微微. 铁皮石斛及金钗石斛菌根真菌的分离及其生物活性测定[J]. 中国中药杂志, 2000, 25(6): 333-341.
- Guo S X, Cao W Q, Gao W W. Isolation and biological activity of mycorrhizal fungi from *Dendrobium candidum* and *D. nobile* [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2000, 25(6): 333-341.
- [17] 胡克兴,侯晓强,郭顺星. 铁皮石斛内生真菌分布[J]. 微生物学通报, 2010, 37(1): 37-42.
- Hu K X, Hou X Q, Guo S X. Distribution of endophytic fungi in *Dendrobium officinale* [J]. Microbiology China, 2010, 37(1): 37-42.
- [18] 侯晓强,郭顺星. 铁皮石斛促生长内生真菌的筛选与鉴定[J]. 中国中药杂志, 2014, 39(17): 3232-3237.
- Hou X Q, Guo S X. Screening and identification of endophytic fungi with growth promoting effect on *Dendrobium officinale* [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2014, 39(17): 3232-3237.
- [19] Xing Y M, Chen J, Cui J L, *et al.* Antimicrobial activity and biodiversity of endophytic fungi in *Dendrobium devonianum* and *Dendrobium thyrsiflorum* from Vietnam [J]. Curr Microbiol, 2011, 62(4): 1218-1224.
- [20] 帅红艳. 广西环江产铁皮石斛内生真菌的分离鉴定及其生物活性的研究[D]. 南宁: 广西大学, 2008.
- Shuai H Y. Studies on isolation, identification and bioactivity of endophytic fungi from *Dendrobium candidum* in Huanjiang of Guang Xi [D]. Nanning: Guang Xi University, 2008.
- [21] 严亮,杨瑞娟,王桥美. 云南铁皮石斛内生菌的分离与鉴定[J]. 云南农业大学学报(自然科学版), 2015, 30(5): 760-765.
- Yan L, Yang R J, Wang Q M. Isolation and identification of endophytic microorganisms in Yunnan *Dendrobium officinale* [J]. J Yunnan Agric Univ Nat Sci, 2015, 30(5): 760-765.
- [22] 梁益敏,郁阳,麻兵继,等. 一种人工栽培霍山石斛内生真菌的分离鉴定及其组织分布[J]. 安徽中医药大学学报, 2015, 34(6): 75-79.
- Liang Y M, Yu Y, Ma B J, *et al.* Isolation, identification, and tissue distribution of endophytic fungi in cultivated *Dendrobium huoshanense* [J]. Journal of Anhui University of Chinese Medicine, 2015, 34(6): 75-79.
- [23] 闵长莉,闵运江,徐慧欣,等. 霍山石斛内生真菌的分离及其活性菌株的鉴定[J]. 天然产物研究与开发, 2018, 30(6): 968-973.
- Min C L, Min Y J, Xu H X, *et al.* Isolation and identification of an endophytic fungus from *Dendrobium huoshanense* [J]. Natural Product Research and Development, 2018, 30(6): 968-973.
- [24] Chen J, Wang H, Guo S X. Isolation and identification of endophytic and mycorrhizal fungi from seeds and roots of *Dendrobium* (Orchidaceae) [J]. Mycorrhiza,

- 2012, 22(4): 297-307.
- [25] Yuan Z L, Chen Y C, Yang Y. Diverse non-mycorrhizal fungal endophytes inhabiting an epiphytic, medicinal orchid (*Dendrobium nobile*): estimation and characterization [J]. World J Microbiol Biotechnol, 2008, 25(2): 295-303.
- [26] 柴晓蕾, 宋希强, 朱婕. 华石斛内生真菌组织分布特点及其抑菌活性[J]. 热带作物学报, 2018, 39(1): 137-144.
Chai X L, Song X Q, Zhu J. Diversity of endophytic fungi isolated from *Dendrobium sinense* with different culture media and their antimicrobial activities [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2018, 39(1): 137-144.
- [27] 徐梦珂, 印嘉闻, 谈思源, 等. 铁皮石斛内生真菌的分离及其挥发性成分分析[J]. 生物资源, 2017, 39(1): 53-57.
Xu M K, Yin J W, Tan S Y, et al. Isolation of endophytic fungi of *Dendrobium officinale* and analysis of their volatile constituents [J]. Biotic Resources, 2017, 39(1): 53-57.
- [28] Chen S T, Dai J, Song X W, et al. Endophytic microbiota comparison of *Dendrobium huoshanense* root and stem in different growth years [J]. Planta Med, 2020, 86(13-14): 967-975.
- [29] 龚莺, 何伯伟, 王淑珍, 等. 铁皮石斛内生菌研究进展[J]. 浙江农业科学, 2017, 58(8): 1372-1375.
Gong Y, He B W, Wang S Z, et al. Research progress on endophytic bacteria of *Dendrobium candidum* [J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2017, 58(8): 1372-1375.
- [30] 张萍. 铁皮石斛内生细菌研究[D]. 海口: 海南大学, 2012.
Zhang P. Study on endophytic bacteria of *Dendrobium catenatum* Lindl (Orchidaceae) [D]. Haikou: Hai Nan University, 2012.
- [31] 章华伟, 钟超群. 铁皮石斛内生细菌的分离和初步鉴定[J]. 湖北农业科学, 2013, 52(8): 1811-1813.
Zhang H W, Zhong C Q. Isolation and preliminary identification of endophytes from *Dendrobium officinale* [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2013, 52(8): 1811-1813.
- [32] Pei C, Mi C Y, Sun L H, et al. Diversity of endophytic bacteria of *Dendrobium officinale* based on culture-dependent and culture-independent methods [J]. Biotechnol Biotechnol Equip, 2017, 31(1): 112-119.
- [33] 俞婕. 铁皮石斛的内生细菌多态性与优势种群分析[D]. 杭州: 浙江理工大学. 2013.
Yu J. Analysis of the polymorphism and the dominant population of endophytic bacteria in *Dendrobium officinale* [D]. Hangzhou: Zhejiang Sci-Tech University, 2013.
- [34] 王明月, 陶茜, 李克艳, 等. 铁皮石斛内生细菌群落结构分析[J]. 西部林业科学, 2014, 43(5): 106-111.
Wang M Y, Tao X, Li K Y, et al. Analysis of community structure of endophytic bacteria from *Dendrobium officinale* [J]. Journal of West China Forestry Science, 2014, 43(5): 106-111.
- [35] 周小凤. 铁皮石斛内生细菌分布规律的研究[D]. 杭州: 浙江理工大学, 2014.
Zhou X F. Study on the distribution of endophytic bacteria in *Dendrobium officinale* [D]. Hangzhou: Zhejiang Sci-Tech University, 2014.
- [36] Wang S S, Liu J M, Sun J, et al. Diversity of culture-independent bacteria and antimicrobial activity of culturable endophytic bacteria isolated from different *Dendrobium* stems. Sci Rep, 2019, 9(1): 10389.
- [37] 吴庆珊, 雷珣, 雷友梅, 等. 金钗石斛内生细菌的组成及多样性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2018, 27(1): 79-90.
Wu Q S, Lei X, Lei Y M, et al. Analyses on composition and diversity of endophytic bacteria in *Dendrobium nobile* [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2018, 27(1): 79-90.
- [38] 童文君, 张礼, 薛庆云, 等. 不同产地美花石斛内生细菌分离及促生潜力比较[J]. 植物资源与环境学报, 2014, 23(1): 16-23.
Tong W J, Zhang L, Xue Q Y, et al. Isolation of endophytic bacteria in *Dendrobium loddigesii* collected from different locations and comparison on their plant-growth-promoting potential [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2014, 23(1): 16-23.
- [39] 杨绍周, 吴毅歆, 邵德林, 等. 鼓槌石斛内生细菌分离、鉴定及功能分析[J]. 中国农学通报, 2014, 30(25): 171-176.
Yang S Z, Wu Y X, Shao D L, et al. Isolation, identification and functional analyses of endophytic bacteria from *Dendrobium chrysotoxum* [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2014, 30(25): 171-176.
- [40] 李鹭, 宋希强. 海南岛华石斛根部可培养的共生细菌的多样性[J]. 热带生物学报, 2015, 6(3): 279-284.
Li A, Song X Q. Diversity of culturable endophytic bacteria isolated from the roots of *Dendrobium sinense* (Orchidaceae) inhabiting Hainan island [J]. Journal of Tropical Biology, 2015, 6(3): 279-284.
- [41] Horak I, Engelbrecht G, van Rensburg P J J, et al. Microbial metabolomics: essential definitions and the importance of cultivation conditions for utilizing *Bacillus* species as bionematicides [J]. J Appl Microbiol. 2019, 127(2): 326-343.
- [42] Wang G F, Meng J F, Tian T, et al. Endophytic Ba-

- cillus velezensis* strain B-36 is a potential biocontrol agent against lotus rot caused by *Fusarium oxysporum* [J]. J Appl Microbiol. 2020, 28(4): 1153-1162.
- [43] Mongkolthanaruk W. Classification of *Bacillus* beneficial substances related plants, humans and animals [J]. J Microbiol Biotechnol. 2012, 22(12): 1597-604.
- [44] 严佳成, 李艳如, 陈让让, 等. 植物内生放线菌研究进展 [J]. 生物资源, 2020, 42(1): 9-21.
Yan J C, Li Y R, Chen R R, *et al.* Advances on plant endophytic actinomycetes [J]. Biotic Resources, 2020, 42(1): 9-21.
- [45] 章帅文, 杨勇, 刘群, 等. 拮抗植物病原真菌 *Streptomyces corchorusii* AUH-1 的分离与鉴定 [J]. 广东农业科学, 2018, 45(2): 103-108, 173.
Zhang S W, Yang Y, Liu Q, *et al.* Isolation and identification of *Streptomyces corchorusii* AUH-1 with antagonistic activity against plant pathogenic fungi [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2018, 45(2): 103-108, 173.
- [46] 李小锦. 铁皮石斛内生放线菌次级代谢产物生物活性研究 [D]. 保定: 河北大学, 2020.
Li X J. Biological activity of secondary metabolites of endophytic actinomycetes from *Dendrobium officinale* [D]. Baoding: He Bei University, 2020.
- [47] 方正, 詹伟, 吴庆珊, 等. 金钗石斛根际土壤放线菌的分离及抑菌活性筛选 [J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2018, 36(6): 47-53.
Fang Z, Zhan W, Wu Q S, *et al.* Isolation and antibacterial activity analysis of rhizosphere actinomycetes of *Dendrobium nobile* Lindl [J]. J Guizhou Norm Univ Nat Sci, 2018, 36(6): 47-53.
- [48] 张集慧, 王春兰, 郭顺星, 等. 兰科药用植物的 5 种内生真菌产生的植物激素 [J]. 中国医学科学院学报, 1999, 21(6): 460-465.
Zhang J H, Wang C L, Guo S X, *et al.* Studies on the plant hormones produced by 5 species of endophytic fungi isolated from medicinal plants (Orchidaceae) [J]. Acta Acad Med Sin, 1999, 21(6): 460-465.
- [49] Wang X M, Yam T W, Meng Q W, *et al.* The dual inoculation of endophytic fungi and bacteria promotes seedlings growth in *Dendrobium catenatum* (Orchidaceae) under in vitro culture conditions [J]. Plant Cell Tissue Organ Cult, 2016, 126: 523-531.
- [50] 赵昕梅, 远凌威, 张苏锋, 等. 铁皮石斛内生真菌的分离鉴定及其促宿主生长作用 [J]. 河南农业科学, 2012, 41(6): 101-105.
Zhao X M, Yuan L W, Zhang S F, *et al.* Isolation and identification of endophytic fungi from *Dendrobium officinale* and study of their impacts on host growth [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2012, 41(6): 101-105.
- [51] Tsavkelova E A, Cherdyntseva T A, Klimova S Y, *et al.* Orchid-associated bacteria produce indole-3-acetic acid, promote seed germination, and increase their microbial yield in response to exogenous auxin [J]. Arch Microbiol, 2007, 188(6): 655-664.
- [52] 俞婕, 周小风, 胡秀芳. 铁皮石斛内生细菌的分离鉴定与酶活性分析 [J]. 浙江理工大学学报, 2013, 30(6): 896-900.
Yu J, Zhou X F, Hu X F. Separation and identification of endophytic bacteria in *Dendrobium officinale* and analysis on enzyme activity [J]. Journal of Zhejiang Sci-Tech University, 2013, 30(6): 896-900.
- [53] 金辉, 许忠祥, 陈金花, 等. 铁皮石斛组培苗与菌根真菌共培养过程中的相互作用 [J]. 植物生态学报, 2009, 33(3): 433-441.
Jin H, Xu Z X, Chen J H, *et al.* Interaction between tissue-cultured seedlings of *Dendrobium officinale* and mycorrhizal fungus (*Epulorhiza* sp.) during symbiotic culture [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(3): 433-441.
- [54] Chen X M, Dong H L, Hu K X, *et al.* Diversity and antimicrobial and plant-growth-promoting activities of endophytic fungi in *Dendrobium loddigesii* Rolfe [J]. J Plant Growth Regul, 2010, 29(3): 328-337.
- [55] 黄晖, 邵士成, 高江云. 不同内生真菌对齿瓣石斛幼苗生长的效应 [J]. 中国中药杂志, 2016, 41(11): 2019-2024.
Huang H, Shao S C, Gao J Y. Effects of different endophytic fungi on seedling growth of *Dendrobium devonianum* [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2016, 41(11): 2019-2024.
- [56] 胡秀芳, 赵凯鹏, 俞婕, 等. 具有促生作用的铁皮石斛内生菌及其用途: 201010125409[P]. 2010-12-22.
Hu X F, Zhao K P, Yu J, *et al.* Endophytic bacteria of *Dendrobium officinale* with growth promoting effect and its application: CN101921718A [P]. 2010-12-22.
- [57] 朱江敏, 赵英梅, 白坚, 等. 石斛共生真菌木霉菌拮抗作用的初步研究 [J]. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2011, 10(4): 340-344.
Zhu J M, Zhao Y M, Bai J, *et al.* Preliminary studies on the antagonism of *Dendrobium* mycorrhizal fungi (*Trichoderma* Persoon) [J]. Journal of Hangzhou Normal University (Natural Sciences Edition), 2011, 10(4): 340-344.
- [58] 周琢艳, 刘玉寒, 刘文洪, 等. 铁皮石斛内生真菌的分离及其体外抑菌和抗肿瘤活性初步研究 [J]. 中草药, 2017, 48(3): 533-538.
Zhou Z Y, Liu Y H, Liu W H, *et al.* Isolation of endo-

- phytic fungi from *Dendrobium officinale* and preliminary evaluation of *in vitro* biological activity [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2017, 48(3): 533-538.
- [59] 李俊峰, 刘文洪, 张贝贝, 等. 铁皮石斛内生菌的分离及代谢产物活性的初步研究[J]. 中华中医药杂志, 2016, 31(3): 970-974.
- Li J F, Liu W H, Zhang B B, *et al.* Preliminary study on separation of endophytes from *Dendrobium officinale* and activity of metabolites [J]. China Journal of Traditional Chinese Medicine and Pharmacy, 2016, 31(3): 970-974.
- [60] Zeng Y J, Yang H R, Wu X L, *et al.* Structure and immunomodulatory activity of polysaccharides from *Fusarium solani* DO7 by solid-state fermentation [J]. Int J Biol Macromol, 2019, 137: 568-575.
- [61] Wu L S, Jia M, Chen L, *et al.* Cytotoxic and antifungal constituents isolated from the metabolites of endophytic fungus DO14 from *Dendrobium officinale* [J]. Molecules, 2015, 21(1): E14.
- [62] 林艳君, 赖钟雄. 铁皮石斛 HDR 基因克隆及真菌诱导子对其表达和生物碱含量的影响[J]. 热带作物学报, 2015, 36(4): 680-686.
- Lin Y J, Lai Z X. Cloning of the HDR gene and the effect of the fungus fusarium oxysporum elicitor on the expression levels and contents of alkaloids in *Dendrobium officinale* Kimura et Migo [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2015, 36(4): 680-686.
- [63] 董金海, 王广林. 内生菌 NL-215 对霍山铁皮石斛试管苗生长的影响[J]. 现代中药研究与实践, 2013, 27(3): 11-13.
- Dong J H, Wang G L. Effects of the endophytic fungi NL-215 on tube plants growth of *Dendrobium officinale* Kimura et Migo from Huoshan [J]. Research and Practice on Chinese Medicines, 2013, 27(3): 11-13.
- [64] 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.
- Zhu B, Liu J J, Si J P, *et al.* Effects of endophytic fungi from *Dendrobium officinale* on host growth and components metabolism of tissue culture seedlings [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2016, 41(9): 1602-1607.
- [65] Wu L S, Dong W G, Si J P, *et al.* Endophytic fungi, host genotype, and their interaction influence the growth and production of key chemical components of *Dendrobium catenatum* [J]. Fungal Biol, 2020, 124(10): 864-876.
- [66] 于萌萌, 吴令上, 斯金平, 等. 基于多糖和黄酮类成分的铁皮石斛优良内生真菌筛选[J]. 中国中药杂志, 2016, 41(12): 2208-2212.
- Yu M M, Wu L S, Si J P, *et al.* Screening of meaningful endophytic fungi in *Dendrobium officinale* based on polysaccharides and flavonoids [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2016, 41(12): 2208-2212.
- [67] 陈晓梅, 郭顺星. 4种内生真菌对金钗石斛无菌苗生长及其多糖和总生物碱含量的影响[J]. 中国中药杂志, 2005, 30(4): 253-257.
- Chen X M, Guo S X. Effects of four species of endophytic fungi on the growth and polysaccharide and alkaloid contents of *Dendrobium nobile* [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2005, 30(4): 253-257.
- [68] Li Q, Ding G, Li B, *et al.* Transcriptome analysis of genes involved in dendrobine biosynthesis in *Dendrobium nobile* Lindl. infected with mycorrhizal fungus MF23 (*Mycena* sp.) [J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 316.
- [69] 廖晨阳, 吕炜锋, 姚文兵. 石斛内生菌的筛选和培养优化[J]. 中国新药杂志, 2008, 17(9): 753-756, 763.
- Liao C Y, Lu W F, Yao W B. Selection and optimum fermentation of endophytes in *Dendrobium nobile* Lindl [J]. Chinese Journal of New Drugs, 2008, 17(9): 753-756, 763.
- [70] 谭燕, 贾茹, 陶金华, 等. 内生真菌诱导子调控药用植物活性成分的生物合成[J]. 中草药, 2013, 44(14): 2004-2008.
- Tan Y, Jia R, Tao J Y, *et al.* Regulation on biosynthesis of active constituents in medicinal plants by endophytic fungal elicitor [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2013, 44(14): 2004-2008.
- [71] 刘小莉, 胡彦新, 彭欢欢, 等. 内生真菌绿色生态法合成纳米银的研究[J]. 现代食品科技, 2017, 33(1): 119-124.
- Liu X L, Hu Y X, Peng H H, *et al.* Green biosynthesis of silver nanoparticles using an endophytic fungus [J]. Modern Food Science and Technology, 2017, 33(1): 119-124.
- [72] 刘维, 阮璐雅, 管成林, 等. 一株铁皮石斛内生真菌 H1B1 产红色素稳定性的研究[J]. 中国食品添加剂, 2016(1): 71-75.
- Liu W, Ruan L Y, Guan C L, *et al.* Study on stability of red pigments produced by an endophytic fungus H1B1 from *Dendrobium officinale* [J]. China Food Additives, 2016(1): 71-75.
- [73] 雒晓芳, 许淑娟, 潘和平. 一株铁皮石斛内生真菌的色素稳定性研究[J]. 天然产物研究与开发, 2019, 31(5): 832-837.
- Luo X F, Xu S J, Pan H P. Study on the stability of pigments produced by endophytic fungi from *Dendrobium candidum* [J]. Nat Prod Res Dev, 2019, 31(5): 832-837.
- [74] Pang Z, Chen J, Wang T, *et al.* Linking plant secondary metabolites and plant microbiomes: a review [J].

- Front Plant Sci, 2021, 2(12):21-27.
- [75] Williams A, de Vries F T. Plant root exudation under drought: implications for ecosystem functioning [J]. New Phytol, 2020, 225: 1899-1905.
- [76] Sarsaiya S, Jain A, Jia Q, *et al.* Molecular identification of endophytic fungi and their pathogenicity evaluation against *Dendrobium nobile* and *Dendrobium officinale* [J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(1):316.
- [77] 周莹,吴令上,陈秋燕,等. 抗宿主白绢病的铁皮石斛内生真菌的筛选[J]. 中国中药杂志, 2020, 45(22): 5459-5464.
- Zhou Y, Wu L S, Chen Q Y, *et al.* Screening of endophytic fungi against southern blight disease pathogen *Sclerotium delphinii* in *Dendrobium catenatum* [J]. Zhongguo Zhong Yao Za Zhi, 2020, 45(22): 5459-5464.
- [78] Zeng Y J, Yang H R, Zong M H, *et al.* Novel antibacterial polysaccharides produced by endophyte *Fusarium solani* DO7 [J]. Bioresour Technol, 2019, 288:121596.
- [79] Yin H Y, Yang X Q, Wang D L, *et al.* Antifeedant and antiphytopathogenic metabolites from co-culture of endophyte *Irpex lacteus*, phytopathogen *Nigrospora oryzae*, and entomopathogen *Beauveria bassiana* [J]. Fito-terapia, 2021, 148: 104781.
- [80] Zeng Y J, Yang H R, Ou X Y, *et al.* Fungal polysaccharide similar with host *Dendrobium officinale* polysaccharide: preparation, structure characteristics and biological activities [J]. Int J Biol Macromol, 2019, 141: 460-470.
- [81] Hu M, Yang X Q, Zhou Q Y, *et al.* Benzopyran derivatives from endophytic *Daldinia eschscholzii* JC-15 in *Dendrobium chrysotoxum* and their bioactivities [J]. Nat Prod Res, 2019, 33(10): 1431-1435.
- [82] Shah S, Shrestha R, Maharjan S, *et al.* Isolation and characterization of plant growth-promoting endophytic fungi from the roots of *Dendrobium moniliforme* [J]. Plants, 2018, 8(1): 5.
- [83] Zhang Z X, Yang X Q, Zhou Q Y, *et al.* New azaphilones from *Nigrospora oryzae* co-cultured with *Beauveria bassiana* [J]. Molecules, 2018, 23(7):1816.
- [84] Pavlova A S, Leontieva M R, Smirnova T A, *et al.* Colonization strategy of the endophytic plant growth-promoting strains of *Pseudomonas fluorescens* and *Klebsiella oxytoca* on the seeds, seedlings and roots of the epiphytic orchid, *Dendrobium nobile* Lindl [J]. J Appl Microbiol, 2017, 123(1): 217-232.
- [85] Sarsaiya S, Jain A, Fan X, *et al.* New insights into detection of a dendrobine compound from a novel endophytic *Trichoderma longibrachiatum* strain and its toxicity against phytopathogenic bacteria [J]. Front Microbiol, 2020, 11: 337.
- [86] Yang A, Zeng S, Yu L, *et al.* Characterization and antifungal activity against *Pestalotiopsis* of a fusaricidin-type compound produced by *Paenibacillus polymyxa* Y-1 [J]. Pestic Biochem Physiol, 2018, 147: 67-74.
- [87] Li C, Cheng P, Zheng L, *et al.* Comparative genomics analysis of two banana *Fusarium* wilt biocontrol endophytes *Bacillus subtilis* R31 and TR21 provides insights into their differences on phyto-beneficial trait [J]. Genomics, 2021, 113(3): 900-909.

□

(编辑: 梅楠)