



园艺植物叶际微生物研究进展

李莹^{1,2}, 熊立瑰^{1,2,3}, 黄芳芳^{1,2}, 李娟^{1,2,3}, 黄建安^{1,2,3,*}, 刘仲华^{1,2,3,*}

¹湖南农业大学茶学教育部重点实验室, 长沙410128

²国家植物功能成分利用工程技术研究中心, 长沙410128

³植物功能成分利用省部共建协同创新中心, 长沙410128

*共同通信作者: 黄建安(jian7513@sina.com)、刘仲华(zhonghua-liu@hunau.edu.cn)

摘要: 园艺植物叶际存在丰富的微生物, 外界环境变化和植物不同生长发育阶段都会引起叶际环境改变, 从而影响微生物构成, 这些微生物又通过其生命活动影响植物和环境。为更好认识叶际微生物特点及其与园艺植物的关系, 本文对园艺植物叶际微生物来源与影响因素及其生物学功能进行综述, 并介绍了蔬菜、果树、茶树、药用植物、花卉等不同园艺植物叶际微生物特点, 为研究植物生理和促进园艺生产提供参考。

关键词: 叶际微生物; 植物内生菌; 园艺植物; 微生物多样性

Advances in phyllosphere microorganisms of horticultural plants

LI Ying^{1,2}, XIONG Ligui^{1,2,3}, HUANG Fangfang^{1,2}, LI Juan^{1,2,3}, HUANG Jian'an^{1,2,3,*},
LIU Zhonghua^{1,2,3,*}

¹Key Laboratory of Tea Science, Ministry of Education, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

²National Research Center of Engineering and Technology for Utilization of Botanical Functional Ingredients, Changsha 410128, China

³Co-Innovation Center of Education Ministry for Utilization of Botanical Functional Ingredients, Changsha 410128, China

*Co-corresponding authors: Huang JA (jian7513@sina.com), Liu ZH (zhonghua-liu@hunau.edu.cn)

Abstract: There are abundant microorganisms in the phyllosphere of horticultural plants. Environmental changes and different growth and development stages of plants would cause changes in the phyllosphere environment, which affect the composition of microorganisms. These microorganisms, in turn, affect plants and the environment through their vital activities. In order to better understand the characteristics of phyllosphere microorganisms and their relationship with horticultural plants, the sources, influencing factors and biological functions of phyllosphere microorganisms in horticultural plants are reviewed in this paper. The characteristics of the phyllosphere microorganisms of different horticultural plants such as vegetables, fruit trees, tea trees, medicinal plants and flowers were introduced to study plant physiology and promote horticultural production.

Key words: phyllosphere microorganisms; endophyte; horticultural plants; microbial diversity

收稿 2022-05-13 修定 2022-07-18

资助 国家自然科学基金区域创新发展联合基金(U19A2030)和国家茶叶产业技术体系岗位科学家项目(CARS-23)。

园艺植物是一类具有食用或观赏价值的植物,狭义上包括果树、蔬菜、花卉,广义上还包括茶树(*Camellia sinensis*)、芳香植物、药用植物和食用菌(唐义富2013)。园艺植物的表面和内部生存着大量微生物(包括细菌、真菌、藻类等),它们与植物的生理健康息息相关。定殖于植物地上部分(茎、叶、芽、花、果)表面及内部的微生物统称为叶际微生物(phylosphere microorganisms; Lindow和Brandl 2003)。植物为叶际微生物提供栖息地和营养,而微生物也会对植物生理产生影响(Laforest-Lapointe等2017)。因此,了解园艺植物叶际微生物的特点及其与植物的相互作用,对促进植物生理健康和园艺生产有重要意义。

1 叶际微生物来源与影响因素

叶际微生物主要来源于植物的生长环境,包

括土壤、空气、传粉昆虫携带的微生物(Vorholt 2012)。Zarraonaindia等(2015)发现土壤微生物可通过植物维管组织运输和空气扩散传播到葡萄(*Vitis vinifera*)叶际。此外叶际微生物还可能来源于植物种子和上一代植物残体(Kim等2020)。图1展示了叶际微生物来源与影响因素。

植物所处生态环境是影响叶际微生物的重要因素,其中,非生物因素(如季节、气候因子、土壤类型和性质)和生物因素(如昆虫和病原体攻击)都会影响植物生长、代谢和免疫,进而影响相关微生物组成(Liu等2020; Vorholt 2012)。此外,同一环境邻近植物存在“邻域效应”,Meyer等(2022)将番茄(*Solanum lycopersicum*)和豆科植物(Fabaceae)混合种植后,二者叶际微生物多样性均比单一种植时更丰富。叶际微生物之间存在相互作用,微生物定殖的先后顺序影响最终的群落结构(Carlström等2019)。

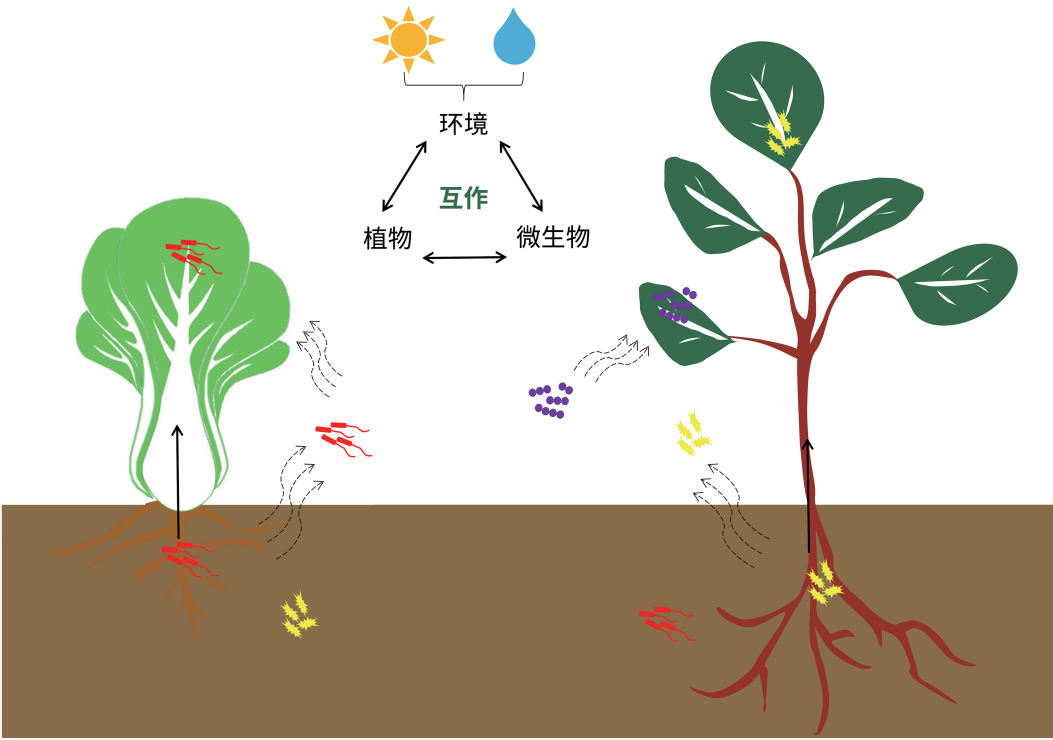


图1 叶际微生物来源与影响因素

Fig. 1 The source and influencing factors of phyllosphere microorganisms

叶际微生物主要来源于植物所处的环境,土壤微生物可通过植物维管组织运输和空气扩散传播到叶际。空气中的微生物与尘埃颗粒、花粉聚集在一起,在风蚀和雨水飞溅的情况下进行长距离传播。不同植物的叶际微生物组成存在差异,外界环境、植物和微生物互作也会对其产生影响。

植物基因型也是影响叶际微生物的重要因素(Whipps等2008; Liu等2020)。Wallace等(2008)发现玉米(*Zea mays*)基因型影响叶际微生物代谢特征。Balint-Kurti等(2010)发现谷氨酸脱羧酶相关基因位点和南方叶枯病易感位点影响叶际细菌多样性, 谷氨酸脱羧酶活性高的玉米细菌多样性更高。此外, 植物的发育阶段、形态结构、代谢产物也影响叶际微生物组成(陈晖奇等2006; Hunter等2010; Xu等2021)。

2 叶际微生物功能

叶际微生物可以通过促进植物对养分的吸收、合成植物激素、协助植物适应非生物胁迫(例如干旱、紫外线、霜冻、农药残留与大气污染)来促进植物生长(Vorholt 2012), 还可以通过营养或空间竞争、产生抑菌的代谢物, 以及干扰植物病原菌群体感应(quorum sensing, QS), 使植物产生系统诱导抗性(induced systemic resistance, ISR)来维护植物健康(Santoyo等2016; Berg和Koskella 2018)。Chen等(2020)发现叶际微生物群落的平衡被破坏时, 微生物多样性会降低, 变形菌门(Proteobacteria)增殖并抑制厚壁菌门(Firmicutes)生长, 植物出现叶组织黄化或坏死等症状。

叶际微生物能产生生物碱、萜类、酯类等化合物, 影响植物代谢产物的多样性(Li 2018)。Mucciarelli等(2007)发现内生菌有利于提高薄荷(*Mentha canadensis*)叶片中萜类化合物的含量。Gargallo-Garriga等(2016)发现使用抗生素抑制叶际微生物会降低西洋接骨木(*Sambucus nigra*)叶片及附生菌代谢组中乳酸等代谢物浓度。有些内生菌因与宿主植物长期共生共同进化, 能产生与宿主相同或相似的次生代谢产物, 如Stierle等(1993)从红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis*)中分离的内生真菌安德氏紫杉霉(*Taxomyces andreanae*)能产生紫杉醇。

3 园艺植物叶际微生物的多样性

3.1 蔬菜中的叶际微生物

蔬菜叶际微生物以细菌为主, 其中革兰氏阳性菌数量多于革兰氏阴性菌。在门水平上, 叶际细菌以厚壁菌门和变形菌门为主(Zhang等2010), 属水平

上假单胞菌属(*Pseudomonas*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)和鞘氨醇杆菌属(*Sphingobacterium*)等较为常见(Miller等2019; Rastogi等2012; Dong等2019; Lopez-Velasco等2013; Delmotte等2009)。表1列举了蔬菜叶际的优势微生物。

不同品种蔬菜的优势叶际微生物存在差异, 此外微生物群落结构还受光照、季节、栽培方式的影响。Balint-Kurti等(2010)发现光照影响玉米叶际微生物和植物之间的相互作用。Rastogi等(2012)发现, 在夏季, 生菜(*Lactuca sativa* var. *ramosa*)叶际以肠杆菌科(Enterobacteriaceae)为主, 到冬季肠杆菌丰度降低而草酸杆菌科(Oxalobacteraceae)增加。栽培环境也影响叶际微生物组成, 在实验室生长的生菜中 β -变形菌纲(β -proteobacteria)相对较多, 而在大田生长的生菜中 γ -变形菌纲(γ -proteobacteria)更丰富, 且其叶际微生物多样性显著高于室内种植的生菜(Williams和Marco 2014)。

不同嫩度、不同部位的蔬菜叶际微生物也存在差异, 如菠菜(*Spinacia oleracea*)第3、4叶的叶际细菌丰富度和多样性显著高于芽和老叶(Lopez-Velasco等2013)。Hunter等(2010)发现生菜叶际细菌群落差异与叶片形态学参数、可溶性碳水化合物、水分含量和叶片曝晒程度密切相关。Dong等(2019)发现番茄茎和叶的叶际微生物组成相似, 以不动杆菌属(*Acinetobacter*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)为主。而番茄果实中糖和有机酸含量较茎叶更高, 果肉中以多形拟杆菌(*Bacteroides thetaiotaomicron*)为主, 果皮中的罗森博氏菌(*Rosenbergiella nectarea*)较丰富, 这些细菌能促进番茄果实发育和成熟过程中碳水化合物的降解(Zhao等2016; Dong等2019)。植物不同部位代谢产物含量分布的差异以及叶际微生物的营养偏好不同可能是导致不同部位中微生物差异性富集的原因之一。

3.2 果树中的叶际微生物

Liang等(2019)研究梨(*Pyrus serotina*)、葡萄、杏(*Prunus armeniaca*)和李(*P. avium*)的叶际细菌, 发现它们共有的细菌包括变形菌门、厚壁菌门、放线菌门(Actinobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、蓝藻门(Cyanobacteria)、软壁菌门(Tenericutes)和

表1 蔬菜叶际微生物中的优势微生物
Table 1 Dominant genera in phyllosphere microorganisms of vegetables

优势微生物	宿主类型	参考文献
假单孢菌属(<i>Pseudomonas</i>)	白菜(<i>Brassica rapa</i> var. <i>glabra</i>)、生菜(<i>Lactuca sativa</i> var. <i>ramosa</i>)、菠菜(<i>Spinacia oleracea</i>)、大豆(<i>Glycine max</i>)、番茄	Miller等2019; Rastogi等2012; Lopez-Velasco等2013; Delmotte等2009; Dong等2019
肠杆菌属(<i>Enterobacter</i>)	白菜、生菜、番茄	Miller等2019; Rastogi等2012; Dong等2019
节杆菌属(<i>Anthrobacter</i>)	白菜	Miller等2019
乳杆菌(<i>Lactobacillus</i>)	白菜	Miller等2019
成团泛菌(<i>Pantoea agglomerans</i>)	生菜	Rastogi等2012
莫拉菌属(<i>Moraxella</i>)	生菜	Rastogi等2012
分枝杆菌属(<i>Mycobacterium</i>)	生菜	Rastogi等2012
玫瑰掷孢酵母(<i>Sporobolomyces roseus</i>)	生菜	Rastogi等2012
枝孢霉属(<i>Cladosporium</i>)	生菜	Rastogi等2012
芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)	生菜、番茄	Rastogi等2012; Dong等2019
鞘氨醇杆菌(<i>Sphingomonas</i>)	番茄(叶)、大豆	Dong等2019; Delmotte等2009
不动杆菌属(<i>Acinetobacter</i>)	番茄(果肉、种)	Dong等2019
多形拟杆菌(<i>Bacteroides thetaiotaomicron</i>)	番茄(果肉、种)	Dong等2019
罗森伯格拉菌(<i>Rosenbergiella nectarea</i>)	番茄(果皮)	Dong等2019

异常球菌-栖热菌门(Deinococcus-Thermus)。表2列举了果树叶际的优势微生物。

关于果树叶际微生物的研究多集中在引起水果腐烂的病原菌上, 如丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)和欧文氏菌(*Erwinia*)是常见的病原细菌(Lindow和Brandl 2003; Cui等2021)。果树中常见的病原真菌如刺盘孢菌(*Colletotrichum*), 可引起柑橘(*Citrus reticulata*)炭疽病并随昆虫传粉在果园中快速传播(Marques等2013)。除病原菌外, 在果树中也发现了一些生防菌, Caicedo等(2016)从柑橘叶片中分离出3株溃疡病生防细菌, 均能干扰病菌的群体感应信号从而减轻病害。Cui等(2021)将从苹果(*Malus pumila*)叶际分离的泛菌属(*Pantoea*)和假单胞菌混合后回接到苹果柱头上, 可抑制欧文氏菌, 降低火疫病发病率。还有一些叶际微生物与果实提前成熟脱落有关, 如砖红镰刀菌(*Fusarium lat-eritium*)和极细链格孢菌(*Alternaria*)均能够使柑橘青果体内脱落酸和乙烯的含量升高, 叶际真菌群

落的丰富度与组成结构的差异性都有可能与柑橘落果现象有关(崔雪婧2020)。

果树在不同成熟阶段叶际微生物存在差异, 以苹果和葡萄为例: 在数量上, 苹果和葡萄的叶际微生物数量均随着果实成熟而增加。在微生物组成上, 苹果生育初期以细菌为主, 随着果实成熟, 真菌逐渐增多。葡萄生长过程中, 果实表面革兰氏阴性菌(主要是假单胞菌)逐渐减少, 而革兰氏阳性菌[主要是微球菌(*Micrococcus*)]逐渐增加(张庆等1996; Martins等2012)。未成熟的葡萄果实表面酵母菌数量较少, 主要是非酿酒酵母(张俊杰等2016), 随着葡萄成熟, 果实膨大且糖分等营养物质增加, 有孢汉逊酵母属(*Hanseniaspora*)、梅奇酵母属(*Metschnikowia*)等弱发酵型酵母逐渐增多; 霉菌只能在葡萄表面生长, 但可引起成熟葡萄浆果破损使其内部醋酸杆菌属(*Acetobacter*)显著增加, 改变菌群结构并影响葡萄的品质(Martins等2012; Chavan等2009)。这说明宿主的不同发育阶段影响了叶际微

表2 果树叶际微生物中的优势微生物

Table 2 Dominant genera in phyllosphere microorganisms of fruit trees

优势菌	宿主类型	参考文献
假单孢菌属(<i>Pseudomonas</i>)	苹果(<i>Malus pumila</i>)、葡萄	张庆等1996; Martins等2012
肠杆菌属(<i>Enterobacter</i>)	苹果	张庆等1996
枝孢霉属(<i>Cladosporium</i>)	苹果	张庆等1996
链格孢属(<i>Alternaria</i>)	苹果、柑橘(<i>Citrus reticulata</i>)	张庆等1996; 罗永兰等2005
青霉属(<i>Penicillium</i>)	苹果、柑橘	张庆等1996; 罗永兰等2005
链丝菌属(<i>Streptomyces</i>)	苹果	张庆等1996
短梗霉属(<i>Aureobasidium</i>)	苹果、葡萄	Bokulich等2014; 张庆等1996
欧文氏菌(<i>Erwinia</i>)	苹果、梨	Cui等2021; Lindow和Brandl 2003
草本枝孢霉(<i>Davidiella tassiana</i>)	葡萄	Bokulich等2014
微球菌属(<i>Micrococcus</i>)	葡萄	Martins等2012
芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)	葡萄	Martins等2012
乳杆菌(<i>Lactobacillus</i>)	葡萄	Martins等2012
刺盘孢属(<i>Colletotrichum</i>)	柑橘	罗永兰等2005
镰刀菌属(<i>Fusarium</i>)	柑橘	罗永兰等2005

生物的构成, 植物代谢产物对优势菌的富集起选择作用, 而微生物的活动也关联着果实成熟后的品质。

3.3 茶树中的叶际微生物

茶树叶际微生物的数量和类型随采集样品的时间、茶树的组织类型和栽培品种而变化。但总的来看, 茶树叶内生真菌以格孢腔菌目(Pleosporales)、间座壳目(Diaporthales)、小丛壳目(Glomerellales)、肉座菌目(Hypocreales)和炭角菌目(Xylariales)为主; 内生细菌以微球菌目(Micrococcales)、芽孢杆菌目(Bacillales)、伯克霍尔德氏菌目(Burkholderiales)为主(Xie等2020)。

茶树叶际微生物分布具有组织特异性, Win等(2018)发现芒果球座菌(*Guignardia mangiferae*)和小丛壳属(*Glomerella*)是茎叶组织特有的内生真菌, 在老叶和树皮中更容易分离出茶树炭疽病菌(*Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *camelliae*)。陈晖奇等(2006)发现茶树芽叶中细菌更丰富, 而成熟叶片中真菌占优势, 随茶树叶片成熟度增加, 内生细菌逐渐减少, 内生真菌逐渐增多。季节对茶树叶际微生物也有影响, 游见明(2008)发现茶树叶内生真菌的分离率在3月、5月和9月较高, 而在7月较低。Yan等(2018)发现紫娟茶树叶际细菌分离率在冬季

较低, 夏季分离率最高, 优势细菌随着季节而变化, 春夏季以草螺菌属(*Herbaspirillum*)为主, 秋季以甲基杆菌属(*Methylobacterium*)为主, 且二属均有促进植物生长的能力。

茶树次生代谢产物与叶际微生物存在相互作用。茶碱和表没食子儿茶素没食子酸酯(epigallocatechin gallate, EGCG)是茶树特异性代谢物, 也是茶树叶际微生物群落组装的主要驱动力(Xu等2021)。茶树内生真菌如间座壳属(*Diaporthe*)能氧化(+)-儿茶素和(-)-表儿茶素的C4位置得到相应的3,4-顺式二羟基黄烷衍生物(Agusta等2005)。Sun等(2019)从茶树叶片分离的藤黄杆菌(*Rhodanobacteraceae luteibacter*)能产生茶氨酸, 茶氨酸是茶树特有且含量最丰富的非蛋白质氨基酸。Xu等(2022)发现茶树中氨基酸含量的差异也影响其叶际微生物的组成。因此进一步研究叶际微生物与园艺植物的相互作用, 可以为提高作物品质提供新的参考。

3.4 药用植物中的叶际微生物

药用植物是指含有生物活性成分, 用于治疗、预防疾病或具有保健功能的植物(董诚明和谷巍2020)。研究表明杜仲(*Eucommia ulmoides*)、苍术(*Atractylodes lancea*)和石斛(*Dendrobium nobile*)共有的优势真菌为链格孢属(*Alternaria*)和镰孢菌属

(*Fusarium*), 共有的优势内生细菌为芽孢杆菌属(*Bacillus*; 赵静等2016; 韩洁等2020; 王红阳等2021)。部分药用植物的内生菌能产生极高药用价值的代谢物, 如红豆杉中安德氏紫杉霉能产生具有抗癌作用的紫杉醇(Stierle等1993), 喜树(*Camptotheca acuminata*)果实中的根盘菌属(*Rhizopycnis*)能产生具体抗肿瘤活性的喜树碱(陆荣等2009)。还有多种药用植物内生菌具有抑菌抗病、促生长等作用, 如表3所示。

3.5 花卉中的叶际微生物

花卉中主要叶际真菌包括假丝酵母属(*Candida*)、维克汉霉属(*Wickerhamomyces*)、隐球菌属(*Cryptococcus*), 叶际细菌包括假单胞菌属和不动杆菌属(Groenewald等2011)。花不同结构中的微生物差异明显, 花瓣的细胞壁缺乏木质素, 更容易被内生真菌定殖(Ngugi和Scherer 2006)。花卉表面以担子菌酵母为主, 而花蜜中多为子囊菌, 几乎不存在丝状真菌, 微生物群落影响花蜜的组成和质量, 从而影响花的授粉(de Vega和Herrera 2013)。

花卉中的优势叶际微生物随着季节和叶龄而变化。Osono (2008)发现山茶花(*Camellia japonica*)叶际的附生真菌数量在5月份最多, 8月份最少, 但物种丰度没有明显的季节差异。内生真菌数量从5月到次年2月逐渐增加, 其物种丰度也随着叶片老化而增加, 如枝孢霉属(*Cladosporium*)在2月较多, 且随叶龄增大而显著增多。

花卉中还存在具有抑菌能力、促生长能力的叶际真菌, 如大花黄牡丹(*Paeonia ludlowii*)茎叶中的链霉菌(*Streptomycetaceae*)、百合(*Lilium brownii* var. *viridulum*)球茎中的尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)等均有抑菌能力(何建清等2011; 孟璐等2012)。宋文玲等(2009)在菊花(*Chrysanthemum morifolium*)茎叶中分离出能促进菊花生长的葡萄孢属(*Botrytis*)和球毛壳菌(*Chaetomium globosum*)。

3.6 小结

综上所述, 不同园艺植物中优势叶际微生物存在差异, 此外, 季节、栽培环境、植物的生长阶段和代谢产物差异也对其组成产生影响。从物种组成上看, 园艺植物叶际细菌在门水平上以厚壁菌门和变形菌门为主, 属水平上以假单胞菌属、肠

杆菌属和鞘氨醇单胞菌属较为常见; 叶际真菌以担子菌门和子囊菌门为主, 属水平上以枝孢属、链格孢属、镰刀菌属、青霉属、疽菌属较为常见。从叶际微生物与园艺植物的关系上看, 多为互利共生, 且受到多种因素的影响而产生动态变化, 或转为无害或微害寄生。如酵母菌和肠杆菌在多种园艺植物中丰度都较高, 偏好糖类底物充足的植物宿主, 一般对植物无害但也可能引起植物腐败发酵。炭疽菌、丁香假单胞菌和欧文氏菌是园艺植物中常见的病原菌。假单胞菌具有极其丰富的代谢多样性, 铜绿假单胞菌和荧光假单胞菌能抵御病原菌。鞘氨醇单胞菌可以促进植物生长, 在根际也较为丰富(Takeuchi等1995)。叶际微生物和园艺植物的生长与代谢存在相互影响, 一个稳定的微生态有益于植物生理健康。

4 总结和展望

园艺植物叶际微生物来源于植物所处的环境, 其组成与分布受外界环境、植物和微生物互作的影响。叶际微生物也会影响园艺植物, 如产生激素促进植株生长、拮抗植物病原菌、增强植物抗逆性等, 部分内生菌还能产生与植物相同的代谢产物。前人的研究主要集中在防治病原菌、利用有益菌种及其产生的生物活性成分上, 因此利用叶际微生物资源开发微生物农药、肥料以及生物制药是未来研究方向之一, 但目前利用技术还不完善, 很多内生菌脱离宿主植物后难以培养, 在传代过程中也可能发生变异, 从而导致其代谢产物改变, 给之后的利用带来困难, 离工业化生产还有一定距离, 因此仍需要探索更有效的分离培养条件和制剂方法。

叶际微生物和园艺植物的互作机制也是未来研究重点。模式触发免疫信号、MIN7囊泡运输途径和*CAD1*基因可能与植物控制叶际微生物多样性有关, 适宜的微生物群落有利于植物健康(Chen等2020)。微生物之间也存在相互作用, 如果能够识别出引起叶际微生物群体感应的分子信号和受体, 将来就有可能调控叶际微生物组成。若能进一步定位植物中能调控叶际微生物的信号、代谢途径、关键基因和作用机制, 将来便可能从分子水平

表3 药用植物叶际微生物及其功能
Table 3 Phyllosphere microorganisms and their functions in medicinal plants

菌属	宿主品种	部位	功能	参考文献
蜡蚧菌属(<i>Lecanicillium</i>)	霍山石斛(<i>Dendrobium huoshanense</i>)	叶	抑菌	闵长莉等2018
巨大芽孢杆菌(<i>Bacillus megaterium</i>)	细茎石斛(<i>Dendrobium moniliforme</i>)	茎	抗菌	Wang等2019
多抱木霉(<i>Trichoderma polysporum</i>)	铁皮石斛(<i>Dendrobium officinale</i>)	全株	抗白绢病	周莹等2020
胶膜菌(<i>Tulasnella</i>)	铁皮石斛	全株	促生	周莹等2020
球座菌(<i>Guignardia</i>)	铁皮石斛	全株	促生	周莹等2020
球孢白僵菌(<i>Beauveria bassiana</i>)	铁皮石斛	种子	抗真菌	Yin等2021
白囊耙齿菌(<i>Irpex lacteus</i>)	铁皮石斛	种子	抗真菌	Yin等2021
稻黑孢(<i>Nigrospora oryzae</i>)	铁皮石斛	种子	抗真菌	Yin等2021
腐皮镰孢(<i>Fusarium solani</i>)	铁皮石斛	茎	抗菌、抗氧化、抗糖化, 调节免疫活性	Zeng等2019
拟盘多毛孢菌(<i>Pesaloioopsis</i>)	铁皮石斛	茎、叶	抗真菌、抗肿瘤	Wu等2015
光荚轮菌(<i>Daldinia echoli</i>)	鼓槌石斛(<i>Dendrobium chrysotoxum</i>)	茎	抗菌、促进葡萄糖、吸收活性	Hu等2017
长枝木霉(<i>Trichoderma longibrachiatum</i>)	金钗石斛(<i>Dendrobium nobile</i>)	叶	抗病	Sarsaiya等2020
多粘芽胞杆菌(<i>Paenibacillus polymyxa</i>)	金钗石斛	茎	抗真菌引起的茎腐病	Yang等2018
枯草芽胞杆菌(<i>Bacillus subtilis</i>)	金钗石斛	叶	抗香蕉枯萎病	Yang等2018
刺盘孢属(<i>Colletotrichum</i>)	竹叶兰(<i>Arundina graminifolia</i>)	茎	抑菌	宋新月等2018
镰孢菌属(<i>Fusarium</i>)	竹叶兰、杜仲、石斛、苍术	树皮、茎、叶	抑菌	宋新月等2018; 赵静等2016; 韩洁等2020; 王红阳等2021
粪壳菌纲(<i>Sordariomycete</i>)	杜仲	树皮和叶	产绿原酸	Chen等2010
拟茎点霉属(<i>Phomopsis</i>)	杜仲	树皮	产生松脂醇二葡萄糖苷	刘超等2011
球毛壳菌(<i>Chaetomium globosum</i>)	杜仲	树皮	抗氧化活性	刘超等2011
链格孢属(<i>Alternaria</i>)	杜仲、石斛、苍术	茎、叶	—	赵静等2016; 韩洁等2020; 王红阳等2021

调控微生物多样性,也可能通过微生物影响植物代谢和生理健康。总而言之,如何发掘更多叶际微生物的功能,并将其应用到园艺生产实践中,提高作物的产量和质量是研究园艺植物叶际微生物的重要方向。

参考文献(References)

- Agusta A, Maehara S, Ohashi K, et al (2005). Stereoselective oxidation at C-4 of flavans by the endophytic fungus *Dia-porthe* sp. isolated from a tea plant. *Chem Pharm Bull*, 53 (12): 1565–1569
- Balint-Kurti P, Simmons SJ, Blum JE, et al (2010). Maize leaf epiphytic bacteria diversity patterns are genetically correlated with resistance to fungal pathogen infection. *Mol Plant Microbe In*, 23 (4): 473–484
- Berg M, Koskella B (2018). Nutrient- and dose-dependent microbiome-mediated protection against a plant pathogen. *Curr Biol*, 28 (15): 2487–2492
- Bokulich NA, Thorngate JH, Richardson PM, et al (2014). Microbial biogeography of wine grapes is conditioned by cultivar, vintage, and climate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (1): E139–E148
- Caicedo JC, Villamizar S, Ferro MIT, et al (2016). Bacteria from the citrus phylloplane can disrupt cell–cell signaling in *Xanthomonas citri* and reduce citrus canker disease severity. *Plant Pathol*, 65 (5): 782–791
- Carlström CI, Field CM, Bortfeld-Miller M, et al (2019). Synthetic microbiota reveal priority effects and keystone strains in the *Arabidopsis* phyllosphere. *Nat Ecol Evol*, 3 (10): 1445–1454
- Chavan P, Mane S, Kulkarni G, et al (2009). Natural yeast flora of different varieties of grapes used for wine making in India. *Food Microbiol*, 26 (8): 801–808
- Chen HQ, Xu YP, Xie LH, et al (2006). Isolation of endophytic fungi in teaplan (*Camellia sinensis*) and their distribution patterns in different tissues. *J Laiyang Agric Coll Nat Sci*, 23 (4): 250–254 (in Chinese with English abstract) [陈晖奇, 徐焰平, 谢丽华等(2006). 茶树内生真菌的分离及其在寄主组织中的分布特征. 莱阳农学院学报(自然科学版), 23 (4): 250–254]
- Chen T, Nomura K, Wang X, et al (2020). A plant genetic network for preventing dysbiosis in the phyllosphere. *Nature*, 580 (7805): 653–657
- Chen X, Sang X, Li S, et al (2010). Studies on a chlorogenic acid-producing endophytic fungi isolated from *Eucommia ulmoides* Oliver. *J Ind Microbiol Biol*, 37 (5): 447–454
- Cui XJ (2020). Study on the relationship between citrus fruit drop and endophytic fungi (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University, 36–43 (in Chinese with English abstract) [崔雪婧(2020). 柑橘落果与果实内生真菌关系的研究(学位论文). 武汉: 华中农业大学, 35–43]
- Cui Z, Huntley RB, Schultes NP, et al (2021). Inoculation of stigma-colonizing microbes to apple stigmas alters microbiome structure and reduces the occurrence of fire blight disease. *Phytobiomes J*, 5 (2): 156–165
- de Vega C, Herrera CM (2013). Microorganisms transported by ants induce changes in floral nectar composition of an ant-pollinated plant. *Am J Bot*, 100 (4): 792–800
- Delmotte N, Knief C, Chaffron S, et al (2009). Community proteogenomics reveals insights into the physiology of phyllosphere bacteria. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (38): 16428–16433
- Dong CJ, Wang LL, Li Q, et al (2019). Bacterial communities in the rhizosphere, phyllosphere and endosphere of tomato plants. *PLOS One*, 14 (11): e0223847
- Dong CM, Wei G (2020). Cultivation of Medicinal Plants. 3rd ed. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press (in Chinese) [董诚明, 谷巍(2020). 药用植物栽培学. 第3版. 上海: 上海科学技术出版社]
- Gargallo-Garriga A, Sardans J, Pérez-Trujillo M, et al (2016). Shifts in plant foliar and floral metabolomes in response to the suppression of the associated microbiota. *BMC Plant Biol*, 16: 78
- Groenewald M, Robert V, Smith MT (2011). Five novel *Wickerhamomyces*- and *Metschnikowia*-related yeast species, *Wickerhamomyces chaumierensis* sp. nov., *Candida pseudoflosculorum* sp. nov., *Candida danieliae* sp. nov., *Candida robnettiae* sp. nov. and *Candida eppingiae* sp. nov., isolated from plants. *Int J Syst Evol Micr*, 61 (8): 2015–2022
- Han J, Du LL, Zhao JH (2020). Progress on the Endophytes of *Dendrobium* plant. *J Mount Agric Biol*, 39 (3): 41–45 (in Chinese with English abstract) [韩洁, 杜琳霖, 赵杰宏(2020). 石斛属药用植物内生菌研究进展. 山地农业生物学报, 39 (3): 41–45]
- He JQ, Zhang GJ, Chen ZL, et al (2011). Isolation and identification of endophyte from *Paeonia ludlowii* and screening of their antimicrobial activities. *Act Bot Boreal-Occident Sin*, 31 (12): 2539–2544 (in Chinese with English abstract) [何建清, 张格杰, 陈芝兰等(2011). 大花黄牡丹内生菌的分离鉴定及其抗菌活性菌株的筛选. 西北植物学报, 31 (12): 2539–2544]
- Hu M, Yang XQ, Zhou QY, et al (2017). Benzopyran derivatives from endophytic *Daldinia eschscholzii* JC-15 in *Dendrobium chrysotoxum* and their bioactivities. *Nat Prod Res*, 33 (10): 1431–1435
- Hunter PJ, Hand P, Pink D, et al (2010). Both leaf properties

- and microbe-microbe interactions influence within-species variation in bacterial population diversity and structure in the lettuce (*Lactuca* species) phyllosphere. *Appl Environ Microb*, 76 (24): 8117–8125
- Kim H, Lee KK, Jeon J, et al (2020). Domestication of *Oryza* species eco-evolutionarily shapes bacterial and fungal communities in rice seed. *Microbiome*, 8: 20
- Laforest-Lapointe I, Paquette A, Messier C, et al (2017). Leaf bacterial diversity mediates plant diversity and ecosystem function relationships. *Nature*, 546 (7656): 145–147
- Liang S, Liu H, Wu S, et al (2019). Genetic diversity of diazotrophs and total bacteria in the phyllosphere of *Pyrus serotina*, *Prunus armeniaca*, *Prunus avium*, and *Vitis vinifera*. *Can J Microbiol*, 65 (9): 642–652
- Liang XJ, Zang SH, Zhang P, et al (2014). Comparative analysis of population structure of endophytic fungi in *Eucommia ulmoides* bark from different habitat. *China J Chin Mat Med*, 39 (2): 204–208 (in Chinese) [梁雪娟, 张水寒, 张平等(2014). 不同产地杜仲皮内生真菌种群结构的比较分析. *中国中药杂志*, 39 (2): 204–208]
- Lindow SE, Brandl MT (2003). Microbiology of the phyllosphere. *Appl Environ Microb*, 69 (4): 1875–1883
- Liu C, Shi JL, Zhou XJ, et al (2011). Isolation, identification and growth conditions of endophytic fungi of *Eucommia ulmoides* Oliv. for production of PDG. *J Northwest A&F Univ Natural Sci Ed*, 39 (1): 203–209 (in Chinese with English abstract) [刘超, 师俊玲, 周小娟等(2011). 产PDG杜仲内生菌的分离筛选和分类鉴定及生长条件研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 39 (1): 203–209]
- Liu H, Brettell LE, Singh B (2020). Linking the phyllosphere microbiome to plant health. *Trends Plant Sci*, 25 (9): 841–844
- Lopez-Velasco G, Carder PA, Welbaum GE, et al (2013). Diversity of the spinach (*Spinacia oleracea*) spermosphere and phyllosphere bacterial communities. *FEMS Microbiol Lett*, 346 (2): 146–154
- Lu R, Liu XJ, Fan MZ, et al (2008). Isolation and antitumor activity of endophytic fungi from *Camptotheca acuminata*. *J Anhui Agric Univ*, 35 (1): 76–79 (in Chinese with English abstract) [陆荣, 刘小娟, 樊美珍等(2008). 喜树内生真菌的分离及其抗肿瘤活性菌株的筛选. *安徽农业大学学报*, 35 (1): 76–79]
- Luo YL, Zhang ZY, Ran GH (2005). Isolation and identification of endophytic fungi in *Citrus*. *J Hunan Agric Univ Nat Sci Ed*, 31 (4): 418–421 (in Chinese with English abstract) [罗永兰, 张志元, 冉国华(2005). 柑橘内生真菌的分离与鉴定. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 31 (4): 418–421]
- Marques JPR, Amorim L, Spósito MB, et al (2013). Infection of citrus pollen grains by *Colletotrichum acutatum*. *Eur J Plant Pathol*, 136 (1): 35–40
- Martins G, Miot-Sertier C, Lauga B, et al (2012). Grape berry bacterial microbiota: impact of the ripening process and the farming system. *Int J Food Microbiol*, 158 (2): 93–100
- Meng L, Zhou JZ, Dong MS, et al (2012). Identification and screening of endophytic fungi from lily. *Jiangsu Agric Sci*, 40 (6): 242–244 (in Chinese) [孟璐, 周剑忠, 董明盛等(2012). 百合内生真菌中抗菌活性菌株的筛选与鉴定. *江苏农业科学*, 40 (6): 242–244]
- Meyer KM, Porch R, Muscettola IE, et al (2022). Plant neighborhood shapes diversity and reduces interspecific variation of the phyllosphere microbiome. *ISME J*, 16 (5): 1376–1387
- Miller ER, Kearns PJ, Niccum BA, et al (2019). Establishment limitation constrains the abundance of lactic acid bacteria in the Napa cabbage phyllosphere. *Appl Environ Microb*, 85 (13): e00269-19
- Min CL, Min YJ, Xu HX, et al (2018). Isolation and identification of an endophytic fungus from *Dendrobium huoshanense*. *Nat Prod Res Dev*, 30 (6): 968–973 (in Chinese with English abstract) [闵长莉, 闵运江, 徐慧欣等(2018). 霍山石斛内生真菌的分离及其活性菌株的鉴定. *天然产物研究与开发*, 30 (6): 968–973]
- Mucciarelli M, Camusso W, Maffei M, et al (2007). Volatile terpenoids of endophyte-free and infected peppermint (*Mentha piperita* L.): chemical partitioning of a symbiosis. *Microb Ecol*, 54 (4): 685–696
- Ngugi HK, Scherm (2006). Biology of flower-infecting fungi. *Annu Rev Phytopathol*, 44: 261–282
- Osono T (2008). Endophytic and epiphytic phyllosphere fungi of *Camellia japonica*: seasonal and leaf age-dependent variations. *Mycologia*, 100 (3): 387–391
- Rastogi G, Sbodio A, Tech JJ, et al (2012). Leaf microbiota in an agroecosystem: spatiotemporal variation in bacterial community composition on field-grown lettuce. *ISME J*, 6 (10): 1812–1822
- Santoyo G, Moreno-Hagelsieb G, del Carmen Orozco-Mosqueda M, et al (2016). Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiol Res*, 183: 92–99
- Sarsaiya S, Jain A, Jia Q, et al (2020). Molecular identification of endophytic fungi and their pathogenicity evaluation against *Dendrobium nobile* and *Dendrobium officinale*. *Int J Mol Sci*, 21 (1): 316
- Song WL, Dai CC, Jiang BJ, et al (2009). Screening and identification of endophytic fungi promoting seedling growth of *Chrysanthemum*. *Jiangsu Agric Sci*, (1): 149–152 (in Chinese) [宋文玲, 戴传超, 姜宝娟等(2009). 促进菊花苗期生长的内生真菌筛选与鉴定研究. *江苏农业科学*,

- (1): 149–152]
- Song XY, Tang BX, Qiu JZ, et al (2018). Isolation and identification of endophytes from *Arundina graminifolia* and its antioxidant activity. *M Food Sci Technol*, 34 (2): 82–88 (in Chinese with English abstract) [宋新月, 汤冰雪, 邱君志等(2018). 竹叶兰内生真菌的分离鉴定及其抗氧化活性研究. *现代食品科技*, 34 (2): 82–88]
- Stierle A, Strobel G, Stierle D (1993). Taxol and taxane production by *Taxomyces andreanae*, an endophytic fungus of Pacific Yew. *Science*, 260 (5105): 214–216
- Sun J, Chang M, Li H, et al (2019). Endophytic bacteria as contributors to theanine production in *Camellia sinensis*. *J Agr Food Chem*, 67 (38): 10685–10693
- Tang YF (2013). Identification and Application of Horticultural Plants. 5th ed. Beijing: China Agricultural University Press (in Chinese) [唐义富(2013). 园艺植物识别与应用. 第5版. 北京: 中国农业大学出版社]
- Vorholt JA (2012). Microbial life in the phyllosphere. *Nat Rev Microbiol*, 10 (12): 828–840
- Wallace JG, Kremling KA, Kovar LL, et al (2018). Quantitative genetics of the maize leaf microbiome. *Phytobiomes J*, 2 (4): 208–224
- Wang HY, Jiang DQ, Kang CZ, et al (2021). Research progress and prospect of endophyte of medicinal plant *Atractylodes lancea*. *China J Chin Mat Med*, 46 (19): 4930–4935 (in Chinese with English abstract) [王红阳, 蒋待泉, 康传志等(2021). 药用植物苍术内生菌的研究进展及展望. *中国中药杂志*, 46 (19): 4930–4935]
- Wang SS, Liu JM, Sun J, et al (2019). Diversity of culture-independent bacteria and antimicrobial activity of culturable endophytic bacteria isolated from different *Dendrobium* stems. *Sci Rep*, 9: 10389
- Whipps JM, Hand P, Pink D, et al (2008). Phyllosphere microbiology with special reference to diversity and plant genotype. *J Appl Microbiol*, 105 (6): 1744–1755
- Williams TR, Marco ML (2014). Phyllosphere microbiota composition and microbial community transplantation on lettuce plants grown indoors. *mBio*, 5 (4): e01564-14
- Win PM, Matsumura E, Fukuda K (2018). Diversity of tea endophytic fungi: cultivar and tissue preferences. *Appl Ecol Env Res*, 16: 677–695
- Wu LS, Min J, Ling C, et al (2015). Cytotoxic and antifungal constituents isolated from the metabolites of endophytic fungus DO14 from *Dendrobium officinale*. *Molecules*, 21: 14
- Xie H, Chen SL, Yao HQ, et al (2009). *In vitro* anti-lipid peroxidation and red blood cell protecting effects of fermentation broth extract produced by *Endophytic Chaetomium globosum* from *Eucommia ulmoides*. *Food Sci*, 30 (21): 355–359 (in Chinese with English abstract) [谢辉, 陈双林, 姚慧琴等(2009). 杜仲内生球毛壳菌发酵产物体外抗脂质过氧化和保护红细胞的研究. *食品科学*, 30 (21): 355–359]
- Xie H, Feng X, Wang M, et al (2020). Implications of endophytic microbiota in *Camellia sinensis*: a review on current understanding and future insights. *Bioengineered*, 11: 1001–1015
- Xu P, Fan X, Mao Y, et al (2021). Temporal metabolite responsiveness of microbiota in the tea plant phyllosphere promotes continuous suppression of fungal pathogens. *J Adv Res*, 39: 49–60
- Xu P, Stirling E, Xie H, et al (2022). Continental scale deciphering of microbiome networks untangles the phyllosphere homeostasis in tea plant. *J Adv Res*, doi: 10.1016/j.jare.2022.04.002
- Yan XM, Zhi W, Yu M, et al (2018). Isolation, diversity, and growth-promoting activities of endophytic bacteria from tea cultivars of Zijuan and Yunkang-10. *Front Microbiol*, 9: 1848
- Yang A, Zeng S, Yu L, et al (2018). Characterization and antifungal activity against *Pestalotiopsis* of a fusaricidin-type compound produced by *Paenibacillus polymyxa* Y-1. *Pestic Biochem Phys*, 147: 67–74
- Yin HY, Yang XQ, Wang DL, et al (2021). Antifeedant and antiphytopathogenic metabolites from co-culture of endophyte *Irpex lacteus*, phytopathogen *Nigrospora oryzae*, and entomopathogen *Beauveria bassiana*. *Fitoterapia*, 148: 104781
- You JM (2008). Dynamic distributes of endophytic fungi from *Camellia sinensis*. *Guihaia*, 28 (1): 82–85 (in Chinese with English abstract) [游见明(2008). 茶树中内生菌的动态分布. *广西植物*, 28 (1): 82–85]
- Zarraonaindia I, Owens SM, Weisenhorn P, et al (2015). The soil microbiome influences grapevine-associated microbiota. *mBio*, 6 (2): e02527-14
- Zeng YJ, Yang HR, Wu XL, et al (2019). Structure and immunomodulatory activity of polysaccharides from *Fusarium solani* DO7 by solid-state fermentation. *Int J Biol Macromol*, 137: 568–575
- Zhang B, Bai Z, Hoefel D, et al (2010). Microbial diversity within the phyllosphere of different vegetable species. In: Méndez-Vilas A (ed). *Current Research, Technology Education Topics in Applied Microbiology Microbial Biotechnology*. No. 2. Badajoz, Spain: Formatex Research Center, 1067–1077
- Zhang JJ, Yang X, Guo C, et al (2016). Separation & identification of yeasts from pericarp of different merlot grape strains and analysis of their difference. *Liquor-making Sci Technol*, (10): 22–26 (in Chinese with English abstract) [张俊杰, 杨旭, 郭晨等(2016). 不同株系梅鹿辄

- 葡萄果皮酵母菌的分离鉴定与差异分析. 酿酒科技, (10): 22–26]
- Zhang Q, Leng HQ, Zhu JX (2017). Study on epiphytic microflora of apple leaf and its beneficial bacteria. I. Preliminary study on epiphytic microflora of apple leaf. J Sichuan Agric Univ, 14 (2): 157–161 (in Chinese) [张庆, 冷怀琼, 朱继熹(2017). 苹果叶面附生微生物区系及其有益菌的研究. I. 叶面附生微生物区系的初步研究. 四川农业大学学报, 14 (2): 157–161]
- Zhao J, Wu CH, Zhang WR (2016). Research progress of endophytes in *Eucommia ulmoides* Oliv. Lishizhen Med Mat Med Res, 27 (5): 1204–1205 (in Chinese) [赵静, 吴聪慧, 张维瑞(2016). 杜仲内生菌的研究进展. 时珍国医国药, 27 (5): 1204–1205]
- Zhao J, Xu Y, Ding Q, et al (2016). Association mapping of main tomato fruit sugars and organic acids. Front Plant Sci, 7: 1286
- Zhou Y, Wu LS, Chen QY, et al (2020). Screening of endophytic fungi against southern blight disease pathogen – *Sclerotium delphinii* in *Dendrobium catenatum*. China J Chin Mat Med, 45 (22): 5459–5464 (in Chinese with English abstract) [周莹, 吴令上, 陈秋燕等(2010). 抗宿主白绢病的铁皮石斛内生真菌的筛选. 中国中药杂志, 45 (22): 5459–5464]