

黑果枸杞不同组织内生真菌群落组成及生态功能分析

顾美英^{1,3}, 张志东^{1,3}, 唐光木^{2,3}, 古丽尼沙·沙依木¹, 张丽娟¹, 朱静^{1,3}, 唐琦勇¹, 楚敏¹, 艾尼江·尔斯满¹, 欧提库尔·玛合木提¹, 徐万里^{2,3*}

1 新疆农业科学院微生物应用研究所 新疆特殊环境微生物实验室, 新疆 乌鲁木齐 830091

2 新疆农业科学院土壤肥料与农业节水研究所, 新疆 乌鲁木齐 830091

3 农业农村部盐碱土改良与利用(干旱半干旱区盐碱地)重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830091

摘要: 探究了新疆盐生植物黑果枸杞不同组织中内生真菌群落的组成及多样性, 为深入研究盐碱、干旱等环境下内生真菌与宿主的互作机制, 筛选和开发促生、防病和抗逆等功能的有益内生真菌资源提供科学依据。利用 ITS 高通量测序技术比较黑果枸杞不同组织真菌群落组成及差异, 并采用 FUNGuild 数据库预测真菌群落生态功能。测序共获得高质量内生真菌序列 354 058 条, 涉及 291 个 OTUs, 分属于 9 门、19 纲、34 目、50 科、60 属。 α 多样性指数分析表明, 根、果中真菌群落多样性和丰富度程度较高, 叶居中, 花的多样性最低, 茎的丰富度最低。对黑果枸杞内生真菌群落组成和优势菌群的分析表明, 子囊菌门为优势菌门, 花、叶、果、茎和根中相对丰度分别为 86.85%、72.36%、75.97%、84.44%和 85.02%。链格孢属为黑果枸杞植株中的核心属, 不同组织中均有分布, 在花、叶、果、茎和根中占比分别为 85.41%、69.79%、47.07%、79.94%和 36.97%。较优势的菌尚有枝孢属、枝顶孢属、新凸轮孢菌属、茎点霉属和楔孢黑粉菌属等真菌。这些菌多具有促生、抗逆等特性, 在宿主对盐碱、干旱等极端环境的适应性方面有着潜在功能。各组织独有属的相对丰度均未超过 1%。共有菌和独有菌在不同组织中的组成和相对丰度差异较大。经 FUNGuild 软件平台解析显示, 黑果枸杞中病理-腐生-共生营养型的相对丰度最高, 在花、叶、果、茎和根中分别为 85.41%、69.84%、47.24%、79.98%和 37.09%。果和叶中含多种相对丰度 $\geq 1\%$ 的条件致病菌, 而根中腐生真菌种类较多。黑果枸杞中蕴含着功能丰富的内生真菌菌群, 在不同组织中的组成及其生态功能差异较大, 同时还含有大量未鉴定出种属和未定义的功能菌群, 这些可为黑果枸杞功能菌群发掘提供数据参考。

关键词: 植物内生真菌; 生态位; 群落多样性; ITS rDNA; FUNGuild

基金项目: 国家重点研发计划(2021YFD1900802); 新疆农业科学院自主培育项目团队建设专项(nkyztd-001); 新疆农业科学院科技创新重点培育专项(xjkcp-2022004)

Supported by the National Key Research and Development Program of China (2021YFD1900802), the Self Cultivation Project Team Construction Project of Xinjiang Academy of Agricultural Sciences (nkyztd-001), and the Key Projects to Scientific and Technological Innovation of Xinjiang Academy of Agricultural Sciences (xjkcp-2022004).

*Corresponding author. E-mail: 363954019@qq.com

ORCID: GU Meiyang (0000-0002-8953-7503)

Received: 2021-12-08, accepted: 2022-01-19

[引用本文] 顾美英, 张志东, 唐光木, 古丽尼沙·沙依木, 张丽娟, 朱静, 唐琦勇, 楚敏, 艾尼江·尔斯满, 欧提库尔·玛合木提, 徐万里, 2022. 黑果枸杞不同组织内生真菌群落组成及生态功能分析. 菌物学报, 41(8): 1254-1267

Gu MY, Zhang ZD, Tang GM, Gulinisha Shayimu, Zhang LJ, Zhu J, Tang QY, Chu M, Ghenijan Osman, Outikuer Mahmut, Xu WL, 2022. Community composition and ecological function of endophytic fungi in different tissues of *Lycium ruthenicum* Mycosystema, 41(8): 1254-1267

Community composition and ecological function of endophytic fungi in different tissues of *Lycium ruthenicum*

GU Meiyi^{1,3}, ZHANG Zhidong^{1,3}, TANG Guangmu^{2,3}, GULINISHA Shayimu¹, ZHANG Lijuan¹, ZHU Jing^{1,3}, TANG Qiyong¹, CHU Min¹, GHENIJAN Osman¹, OUTIKUER Mahmut¹, XU Wanli^{2,3*}

1 Xinjiang Laboratory of Special Environmental Microbiology, Institute of Microbiology, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, Xinjiang, China

2 Institute of Soil Fertilizer and Agricultural Water Conservation, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, Xinjiang, China

3 Key Laboratory of Saline-alkali Soil Improvement and Utilization (Saline-alkali Land in Arid and Semi-arid Regions), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Urumqi 830091, Xinjiang, China

Abstract: The distribution and diversity of endophytic fungi in different tissues of *Lycium ruthenicum* in Xinjiang were analyzed for providing scientific basis of exploring the interaction mechanism between endophytic fungi and their hosts under saline-alkali and drought conditions, and for screening and developing beneficial microbial resources for growth promotion, disease prevention and stress resistance of the host. Community composition and difference of endophytic fungi in different tissues of *Lycium ruthenicum* were compared by ITS high-throughput sequencing technology, and ecological functions of the fungal community were predicted by FunGuild database. In total, 354 058 high-quality endophytic fungal sequences were obtained, involving 291 OTUs, belonging to 9 phyla, 19 classes, 34 orders, 50 families and 60 genera. The analysis of alpha diversity index showed that diversity and richness of the fungal community in roots and fruits were comparatively high, while that in leaves moderate. The fungal diversity in flowers was the lowest, and the richness in stems was the lowest. Ascomycetes were dominant, and their relative abundances in flowers, leaves, fruits, stems and roots were 86.85%, 72.36%, 75.97%, 84.44% and 85.02%, respectively. *Alternaria* was predominant, distributing in different tissues including flowers, leaves, fruits, stems and roots, and accounting for 85.41%, 69.79%, 47.07%, 79.94% and 36.97%, respectively. Other comparatively dominant fungi were *Cladosporium*, *Acremonium*, *Neocamarosporium*, *Phoma*, and *Thecaphora*. The relative abundance of the tissue-specific genera in each tissue was less than 1%. Many endophytic fungi had the functions of promoting growth and strengthening stress resistance of the host against extreme environments such as saline-alkali and drought. The composition and relative abundance of common and specific fungi in different tissues were quite different. FUNGuild software platform analysis showed that the relative abundance of pathotroph-saprotroph-symbiotroph fungi was the highest, accounting for 85.41%, 69.84%, 47.24%, 79.98% and 37.09% in the flowers,

leaves, fruits, stems and roots of *L. ruthenicum*, respectively. In the fruits and leaves there were some opportunistic pathogens with relative abundance more than 1%. There were more saprophytic fungi in roots. In conclusion, *L. ruthenicum* contained abundant functional endophytic fungi, which were quite different in composition and ecological function for different tissues. In addition, there were a large number of unidentified species with undefined function, which need to be further investigated.

Keywords: endophytic fungi; niche; community diversity; ITS rDNA; FUNGuild

内生真菌广泛存在于健康植物根、茎、叶、花和果等各个组织及细胞中,对宿主不产生任何不良或病理影响,在长期协同进化过程中,与宿主形成了互利互惠的关系(Manganyi *et al.* 2018)。宿主植物能够提供内生真菌生长所需的营养物质。内生真菌则通过调节植物激素、分泌真菌诱导子诱导植物产生次级代谢产物,或者自身产生与植物相似的次级代谢产物来促进植物生长或者协助植物抵抗盐碱、干旱、虫害和病原菌侵害等外界因素的胁迫(赵鑫等 2020; Adeleke & Babalola 2021)。内生真菌资源分布广泛、种类丰富,是植物微生态系统的重要组成部分,其群落组成及功能特性对宿主植物微环境产生极大影响,而不同区域、气候、植被、组织和生长时期等因素均可影响内生真菌群落多样性。

由于宿主的“选择”作用,内生真菌在宿主不同组织的分布不同,且对不同组织的影响也不同(Fan *et al.* 2020; Jahromi *et al.* 2021)。宿主组织是内生真菌群落结构的主要决定因素,种类和产地影响是次要的(Küngas *et al.* 2019; Siddique *et al.* 2021)。中国西北极端干旱荒漠地区旱生灌木根、茎和叶内生真菌菌群则具有显著的寄主选择性和组织特异性,茎内生真菌多样性和组成在植物物种间的变异程度高于叶和根(Zuo *et al.* 2021)。对不同生态环境下银中杨 *Populus alba* × *P. berolinensis* 内生真菌群落结构的研究表明,茎内生菌群落明显聚集,而根内生菌群落则表现出依赖于植物器官和生长环境的现象(王颜波等 2020)。不同宿主不同组织内生真菌的分布也存在差异。贵州马尾松根部比茎和叶具有更丰富的

内生真菌多样性(罗鑫和于存 2021);内蒙古禾本科植物则表现出地上部组织的内生真菌多样性高于根部组织(刘蔚廷等 2021);油樟则表现出种子中真菌群落的丰富度和多样性最高,其次为枝条、叶片和根(Zhou *et al.* 2021)。

黑果枸杞 *Lycium ruthenicum* Murr.广泛分布于西北干旱区,具有耐干旱、盐碱和寒冷的生物学特性,是改良荒漠化、盐渍化土壤、防风固沙和保持水土的优良植物(Wang *et al.* 2020)。发掘利用黑果枸杞内生真菌资源,对促进黑果枸杞生长、增强宿主抗病虫害及盐碱、干旱胁迫等抗性、提高黑果枸杞品质等具有积极作用。目前对黑果枸杞内生真菌的研究多集中在常规可培养方法对内生真菌产抗氧化活性(裴泉鑫等 2017)、抑菌作用(Ma *et al.* 2016)、挥发性成分(李丹等 2017)等次级代谢产物。传统微生物分离方法无法满足数量众多、不可培养或难以培养的微生物菌群。高通量测序作为第二代测序技术,可以快速和准确地分析样品中微生物群落组成、丰度和生态功能,已广泛应用于微生物多样性研究(Mishra *et al.* 2021)。本研究采用高通量测序分析方法,阐明了新疆南部野生黑果枸杞内生真菌群落多样性和生态功能,及其在宿主不同组织中的分布特征,以为黑果枸杞具有不同功能的内生真菌菌群挖掘及代谢活性产物的开发利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 采集地概况

采集区位于新疆喀什地区疏勒县(76°29'27"E,

39°16'05"N), 海拔 1 200 m。该地区位于喀什地区西北部,属暖温带大陆性干旱气候,干燥少雨,蒸发强烈,昼夜温差大,四季分明。该县年平均气温为 12.0 °C, 降雨量为 66.1 mm, 蒸发量为 2 306.1 mm, 无霜期 215.3 d, 日照时数为 2 822 h。由于特殊的自然地理气候、水文地质、地层岩性、地形条件和不合理的人为因素影响,除疏勒镇外各乡镇土壤盐渍化问题严重(陈新晓和雷永军 2014)。

1.2 样品采集

于 2018 年 8 月,在视野内目测约 500 m 的沟渠旁边,采集零星散落、呈簇状分布的 3–5 年生的野生黑果枸杞群落。每隔 100 m 左右,随机选取生长旺盛期的无病害植株 1 株,共采集 5 株。将整株挖出,小心抖落根上的土壤后,放入无菌袋中 4 °C 冰箱带回实验室,2–3 d 内进行表面完全消毒处理后用于后续实验(顾美英等 2021)。

1.3 表面消毒

取新鲜黑果枸杞花、叶、果、茎和根的样品(分别命名为 H、Y、G、J 和 R),自来水流水冲洗 10 min,去除表面泥沙污垢后,无菌纸吸干表面水分。表面消毒参照张志东等(2020)的方法进行,用 75%无水乙醇处理 1 min,3.3% H₂O₂ 浸泡 5 min,再用 75%无水乙醇浸泡 0.5 min,无菌水冲洗 3–4 次后,置于无菌超净工作台中用无菌小刀将不同组织切成小块,置于液氮冷冻 10 min 后进行研磨,将研磨好的组织保存在无菌管中并置于 –80 °C,用于内生真菌总 DNA 的提取。

1.4 基因组 DNA 的提取及扩增测序

采用 E.Z.N.A.® Fungal DNA Mini Kit 试剂盒,提取黑果枸杞内生真菌总 DNA,其纯度和浓度用 0.8%琼脂糖凝胶电泳进行检测。对真菌 ITS1–ITS2 区段进行扩增(ITS1F: 5'-CTTGGTCA TTTAGAGGAAGTAA-3', ITS2R: 5'-GCTGCGTT CTTTCATCGATGC-3') (Blaalid *et al.* 2013)。PCR 扩增条件: 94 °C 30 s; 52 °C 45 s; 72 °C 1 min, 35 个循环; 72 °C 10 min (唐琦勇等 2021)。扩增

产物经纯化回收后,由北京诺禾致源生物信息科技有限公司完成高通量测序工作。

1.5 数据处理、内生真菌群落多样性分析及功能预测

通过 Illumina MiSeq 平台,完成内生真菌的文库制备、均一化、检测、上机测序及数据质量控制等过程。应用 FLASH 等软件获得样品有效序列后,应用 Mothur、Qiime 等软件对真菌群落的物种分类、多样性指数等进行聚类 and 统计,得到群落样品的主要分布特征(Siegwald *et al.* 2017)。采用 FUNGuild 软件对黑果枸杞不同组织内生真菌群落功能信息从生态营养型和功能型上进行预测。(Chen *et al.* 2021)。

生物信息学分析在 Novomagic 云平台上(magic.novogene.com)进行。使用 Qiime 软件计算 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1、ACE 和 Goods-coverage,计算 Unifrac 距离并基于 Weighted Unifrac 方法构建 UPGMA 样品聚类树。分别采用 R 语言 2.15.3 中的 vegan 包、ggplot2 包、pheatmap 包和 ggbiplot 包绘制稀释曲线、Rank abundance 曲线、热图和 PCA 图。原始数据保存在 NCBI,花、叶、果、茎和根内生真菌的生物项目编号分别为 SRR17188727、SRR17188726、SRR17188725、SRR17188724 和 SRR17188723。

2 结果与分析

2.1 黑果枸杞内生真菌测序结果质量分析

稀释曲线是用来验证取样数量能否反映样品物种多样性的指标。黑果枸杞不同组织样品稀释曲线(图 1A)表明,随着测序量的增加,曲线趋于平坦,测得的数据足够且合理,反映了内生真菌群落的真实情况。Rank-Abundance 曲线是直观反映样品中物种丰富度和均匀度的指标。结果显示,黑果枸杞果、叶和根的曲线相对茎和花的曲线较宽、较平缓,真菌的丰富度较低,优势菌群占比相对较低,但物种分布比较均匀(图 1B)。

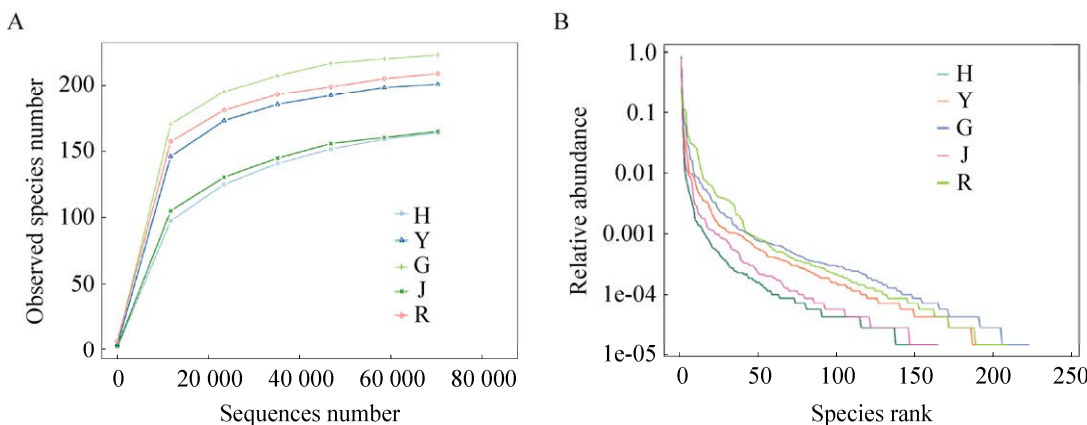


图1 样品的稀释曲线图(A)和物种 rank-abundance 曲线图(B) H: 花; Y: 叶; G: 果; J: 茎; R: 根. 下同

Fig. 1 Rarefaction curve (A) and rank-abundance curve (B) of endophytic fungal communities in *Lycium ruthenicum*. H: Flowers; Y: Leaves; G: Fruits; J: Stems; R: Roots. The same below.

2.2 黑果枸杞内生真菌群落多样性分析

黑果枸杞不同组织内生真菌经测序共获得高质量序列 354 058 条,可归属于 291 个 OTUs。花、叶、果、茎和根中有效真菌序列分别为 72 693、69 248、68 497、73 698 和 69 922 条,所形成的 OTU 数分别为 170、206、229、176 和 209 个。这些序列分属于 9 门、19 纲、34 目、50 科、60 属。采用 Shannon、Simpson、Chao 和 ACE 指数揭示黑果枸杞不同组织样品内生真菌的 α 多样性,其中 Shannon 和 Simpson 指数用来衡量物种多样性,Chao 和 ACE 指数代表物种的数量。结果显示,在相似度为 97%条件下,黑果枸杞不同组织内生真菌的 Shannon 和 Simpson 指数由高到低依次为根>果>叶>茎>花,而 Chao 和 Ace 指数则表现为果>根>叶>花>茎(表 1)。说明生长旺盛期根、果中真菌群落多样

性和丰富度程度较高,叶居中,花的多样性最低,茎的丰富度最低。

2.3 黑果枸杞内生真菌群落组成分析

真菌门含有物种的相对丰度柱形图见图 2,黑果枸杞不同组织的内生真菌群落共注释了 9 个门。占优势的是子囊菌门 Ascomycota,花、叶、果、茎和根中相对丰度分别为 86.85%、72.36%、75.97%、84.44%和 85.02%。其次为担子菌门 Basidiomycota,相对丰度较小,仅在叶和果中相对丰度超过 1%,分别为 3.22%和 1.57%,其余组织中均小于 1%。其余门相对丰度均小于 1%。

选取内生真菌群落丰度排名前 35 的属,生成物种相对丰度热图(图 3)。在属水平上,黑果枸杞花中相对丰度 $\geq 1\%$ 的真菌仅链格孢属 *Alternaria* (85.41%),叶中为链格孢属 *Alternaria*

表 1 黑果枸杞内生真菌群落的 α 多样性分析

Table 1 Alpha diversity index of endophytic fungal communities in *Lycium ruthenicum*

样品	序列数量	OTUs 数量	Shannon 指数	Simpson 指数	Chao 指数	Ace 指数
Sample name	Tag number	OTUs	Shannon index	Simpson index	Chao index	Ace index
H (flowers)	72 693	170	1.111	0.275	179.261	179.768
Y (leaves)	69 248	206	2.292	0.515	207.562	207.688
G (fruits)	68 497	229	3.36	0.755	233.2	232.153
J (stems)	73 698	176	1.575	0.388	171.577	175.067
R (roots)	69 922	209	4.198	0.888	220.667	220.662

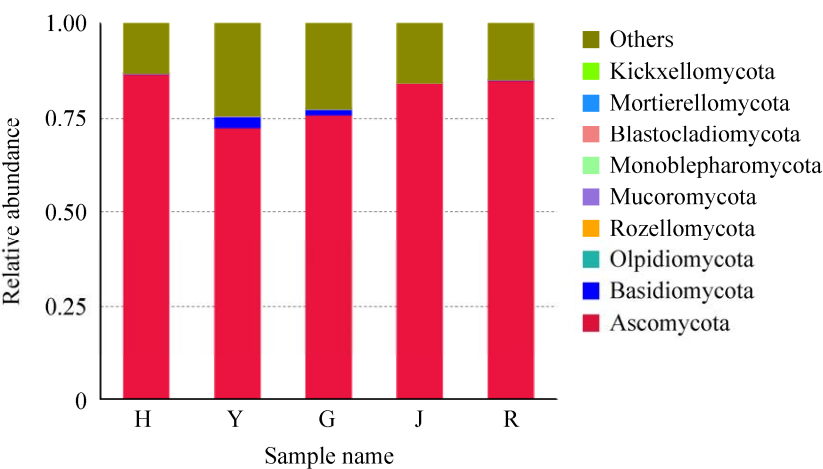


图 2 黑果枸杞内生真菌群落优势真菌门分布
Fig. 2 Distribution of endophytic fungal communities at phyla level in *Lycium ruthenicum*.

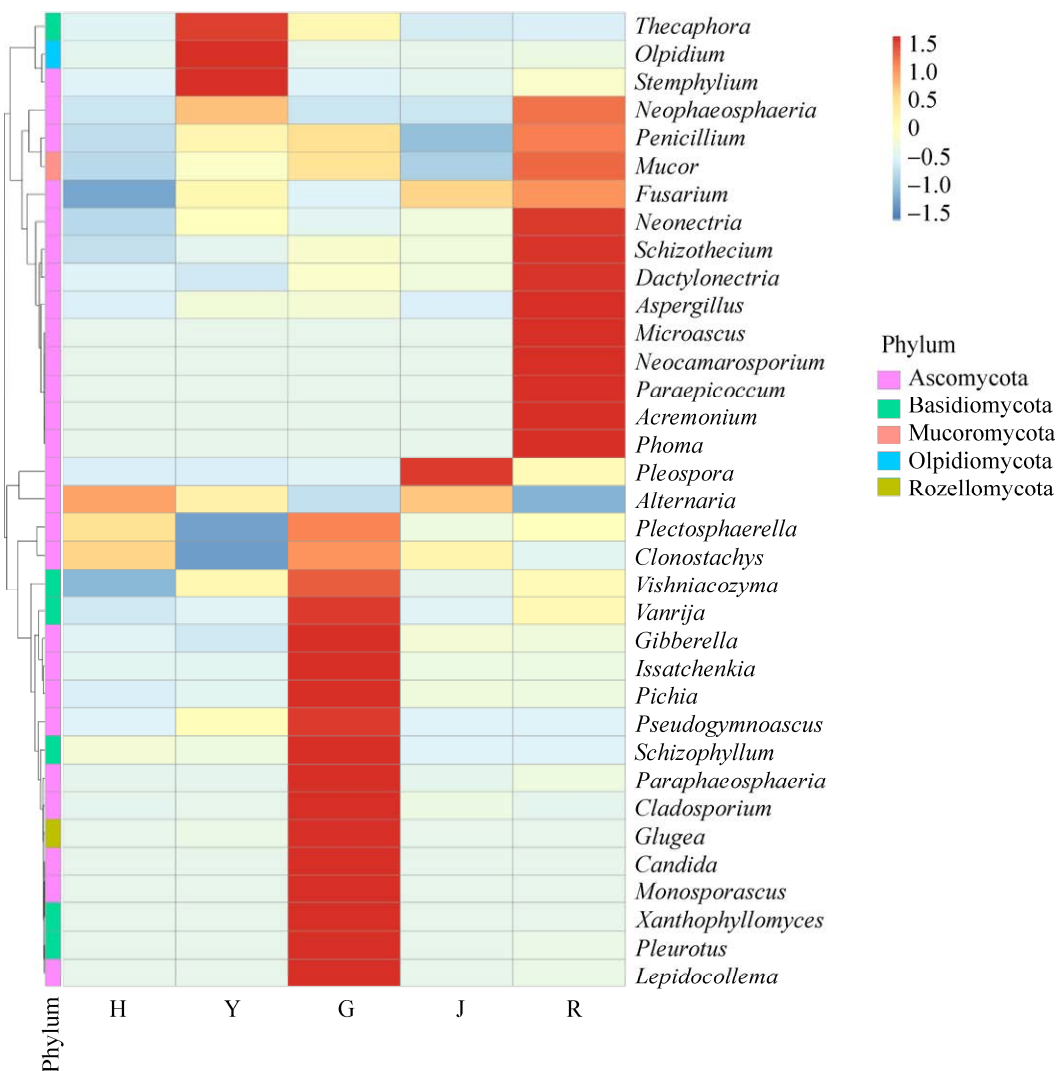


图 3 黑果枸杞内生真菌在属水平上微生物群落结构热图
Fig. 3 Heatmap of endophytic fungal communities at genus level in *Lycium ruthenicum*.

(69.79%)和楔孢黑粉菌属 *Thecaphora* (3.09%), 果中为链格孢属 *Alternaria* (47.12%)、枝孢属 *Cladosporium* (19.42%)、楔孢黑粉菌属 *Thecaphora* (1.10%)和毕赤酵母属 *Pichia* (1.07%), 茎中为链格孢属 *Alternaria* (79.96%)和枝孢属 *Cladosporium* (1.09%), 根中为链格孢属 *Alternaria* (37.04%)、枝顶孢属 *Acremonium* (16.36%)、新凸轮孢菌属 *Neocamarosporium* (12.44%)、茎点霉属 *Phoma* (3.12%)和小囊菌属 *Microascus* (2.00%)。由此可见,黑果枸杞不同组织真菌群落组成及相对丰度有所差异,根和果中真菌种属高于其他组织,具有更高的均匀度,而花中内生真菌菌群具有一定的偏好性,链格孢属表现出更高的优势性。

2.4 黑果枸杞内生真菌群落组成的比较分析

韦恩图(图4)显示了黑果枸杞样品不同组织在属水平上的内生真菌组成,共有真菌 OTU 数 112 个,已知属中 *Alternaria* 属真菌相对丰度最高,花、叶、果、茎和根中分别为 85.41%、69.79%、47.07%、79.94%和 36.97%。除果中的 *Cladosporium* (19.38%)、叶中的 *Thecaphora* (2.61%)、根中的 *Acremonium* (16.36%)、*Neocamarosporium* (12.44%)和 *Phoma* (3.12%),其余共有属相对丰度均未超过 1%。各组织独有属的相对丰度均未超过 1%,已知属中,叶有 *Cryptovalsa*,果有 *Keissleriella*、*Lepidocollema*、*Candida*、*Gliocladiopsis*、*Chaetomium*、*Monosporascus*、*Coniophora*、*Xanthophyllomyces*、*Saitozyma* 和 *Mortierella*,根有 *Aspergillus*、*Cryptococcus* 和 *Ramicandelaber*。

2.5 黑果枸杞内生真菌群落的 PCA 及 UPGMA 聚类分析

基于 OTU 水平的 PCA 分析(图5)表明,内生真菌样品主成分分析 1 (PC1)和主成分分析 2 (PC2)分别解释了 39.52%和 30.09%的差异性贡献率。研究表明,不同组织样品间内生真菌群落差异显著。5 个组织样品分布于第二、三和四象限。根、茎、花 3 个样品距离较近,分布在第四

象限,内生真菌菌群种类相似程度较高;果和叶分别在第二、三象限,距离较远,菌群种类差异较大。

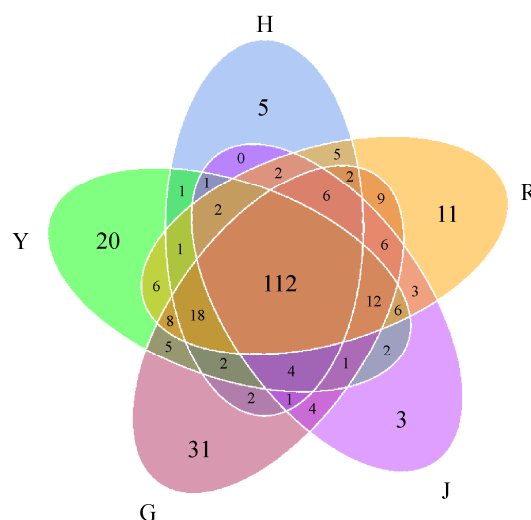


图4 黑果枸杞内生真菌群落 OTUs 分布韦恩图
Fig. 4 OTUs distribution Venn diagram of endophytic fungal communities in *Lycium ruthenicum*.

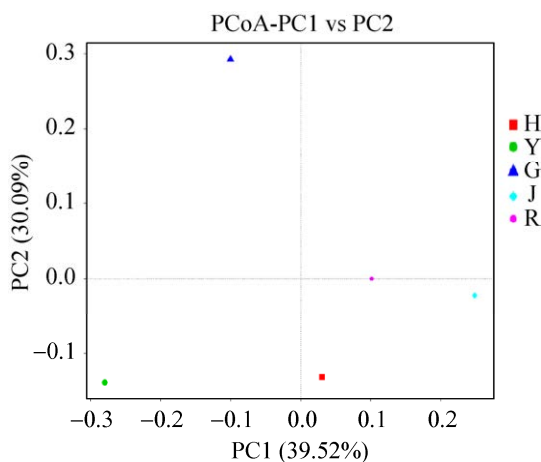


图5 黑果枸杞内生真菌群落主成分分析
Fig. 5 The PCA analysis of endophytic fungal communities in *Lycium ruthenicum*.

对黑果枸杞各个组织内生真菌的种类构成进行层次聚类(采用欧式距离)分析(图6),结果与主成分分析结果基本一致。在遗传距离为 0.05 处时,产生 3 个分支,花、根和茎聚为一类,相似度较高,差异不显著;果和叶均各自产生一条分支,相似度较低。

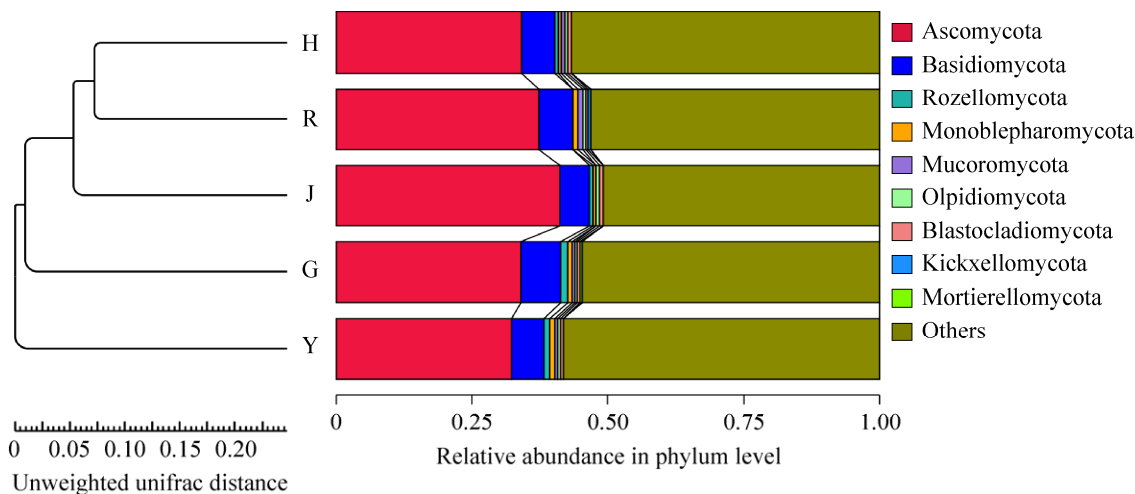


图 6 黑果枸杞内生真菌群落相似性聚类树
Fig. 6 Similarity tree of endophytic fungal communities in *Lycium ruthenicum*.

2.6 黑果枸杞内生真菌群落的 FUNGuild 功能类群预测

采用 FUNGuild 对黑果枸杞不同组织内生真菌群落进行功能预测分析,生态营养型及各营养型在不同样品中的丰度信息上显示,黑果枸杞不同组织中以病理-腐生-共生营养型(pathotroph-saprotroph- symbiotroph)内生真菌菌群的相对丰度最高,为各样品的优势类群(图 7),花、叶、果、茎和根中相对丰度分别为 85.41%、69.84%、47.24%、79.98%和 37.09%。其次为未鉴定的功能群,分别为 13.14%、25.08%、29.10%、16.71%和 32.22%。除根中病理-腐生-共生营养型

(pathogen-saprotroph-symbiotroph) 功能群 (16.36%)、叶和果中病理营养型(pathotroph)功能群(分别为 3.34%和 1.45%)、根中病理-腐生营养型(pathotroph-saprotroph)功能群(3.58%)、果中病理-共生营养型(pathotroph-symbiotroph)功能群 (19.42%)、果和根中腐生营养型(saprotroph)功能群(分别为 1.28%和 9.69%)、果中病理-共生营养型(saprotroph-symbiotroph)功能群(1.07%)外,其他营养功能类群在不同组织中占比均较低(相对丰度≤1%)。

对各样品进行详细的物种生态功能预测分类结果见聚类热图(图 8),黑果枸杞不同组

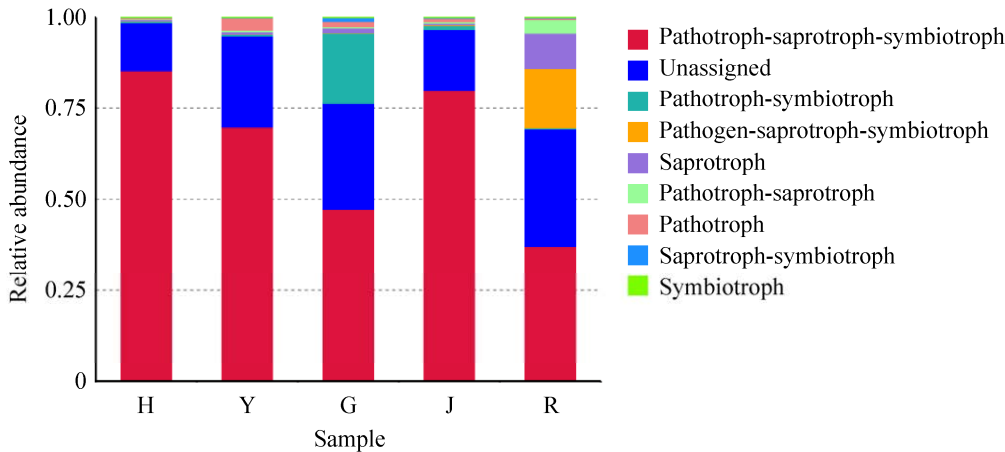


图 7 黑果枸杞内生真菌营养型组成
Fig. 7 Trophic modes of endophytic fungal communities in *Lycium ruthenicum*.

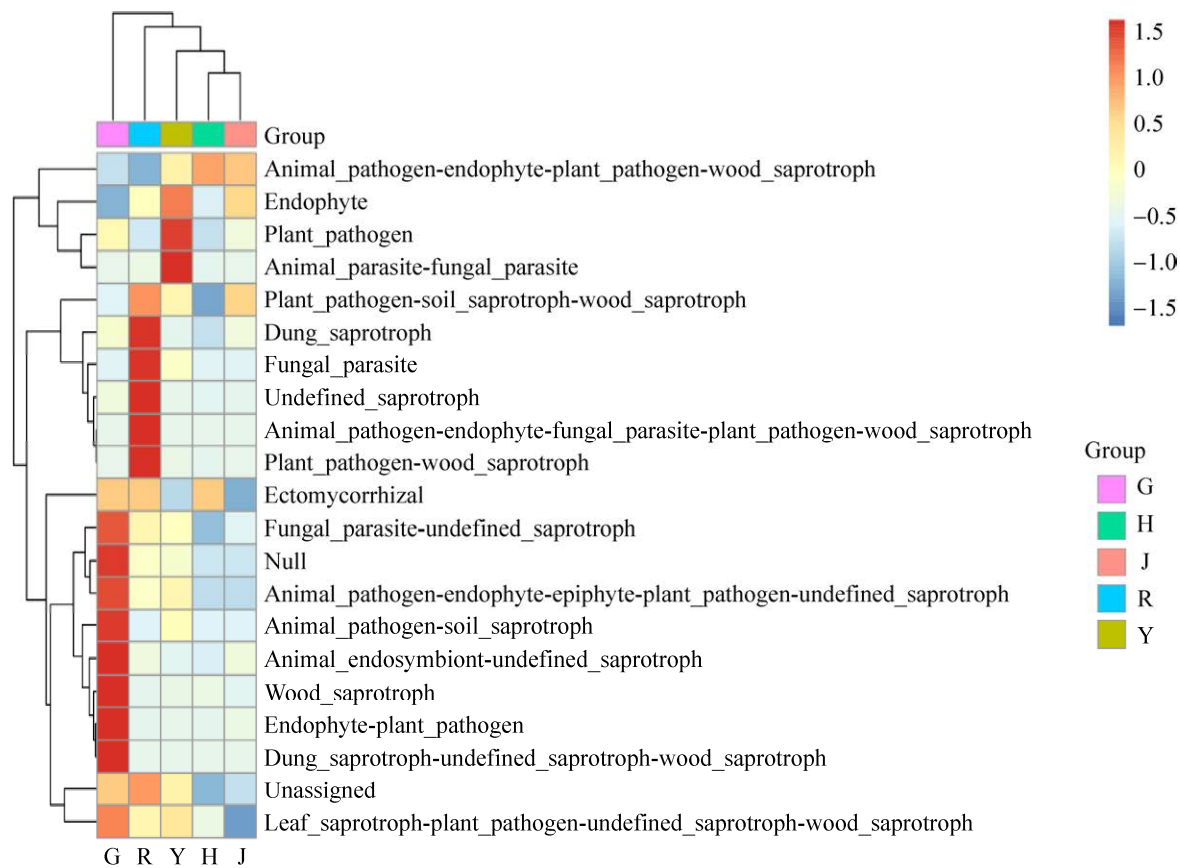


图 8 黑果枸杞内生真菌生态功能预测聚类热图

Fig. 8 The ecological function prediction clustering heatmap of endophytic fungal communities in *Lycium ruthenicum*.

织内生真菌已鉴定出的主要生态功能是 animal pathogen-endophyte-plant pathogen-wood saprotroph (动物病原菌-内生真菌-植物病原菌-木质腐生真菌), 优势类群为 *Alternaria* 属, 在花、叶、果、茎和根中相对丰度分别为 98.33%、93.15%、66.45%、96.00%和 54.65%。具有 animal pathogen-endophyte-fungal parasite-plant pathogen-wood saprotroph (动物病原菌-内生真菌-真菌寄生菌-植物病原菌-木质腐生真菌)生态功能的 *Acremonium* 属在根中的相对丰度为 24.14%。具有 endophyte-plant pathogen (内生真菌-植物病原菌)生态功能的 *Cladosporium* 属在果实中的相对丰度为 27.39%。其余生态功能相对丰度在不同组织中占比均较低(相对丰度 $\leq 1\%$), 其中包含促进植物生长发育、提升宿主抗逆性和改善土壤微生物群落结构方面发挥着重要作用(Bai *et al.*

2021)的 ectomycorrhizal (外生菌根)和具有产水解酶和氧化酶、分解有机质和促进养分循环等功能(韩毅强等 2021)的 dung saprotroph (粪腐生菌)、wood saprotroph (木质腐生真菌)等功能类群。

3 讨论

研究表明内生真菌与盐生植物在高盐的极端环境下形成共生, 具有高度的菌群多样性, 并且可提高植物对逆境胁迫的抗性(Khalmuratova *et al.* 2020; Hosseini *et al.* 2021)。黑果枸杞是典型的盐生植物, 具有很强的耐盐碱、耐干旱等特性, 其体内也因积累一定 Na^+ 和 Cl^- 形成盐微环境(冯雷等 2020)。内生真菌组成也在长期协同演化过程中, 缓解了盐和干旱胁迫对宿主带来的

伤害,促进了植物对养分和水分的吸收,维持黑果枸杞的生长和群体结构。

高通量测序结果表明,黑果枸杞不同组织真菌群落多样性、组成及相对丰度差异明显,具有组织特异性。内生真菌在植物体内的分布受寄主(植物)组织的化学性质、盐度、温度和季节变化等环境因素的影响(Gopi & Jayaprakashvel 2017)。在本研究中,根和果中真菌种类高于其他组织,具有更高的均匀度。土壤蕴含着丰富的微生物多样性,根直接与土壤接触,对根内生真菌的影响最大,故根中具有更丰富的真菌类群(Ren *et al.* 2019)。果实作为繁衍传播种子的器官,在发育过程中逐步积累了大量的营养物质,这也为许多内生真菌菌群的繁殖提供了丰富的营养条件。黑果枸杞果实中含有丰富的花色苷、生物碱、多糖、必需脂肪酸、氨基酸、维生素和生育酚等营养物质及活性成分,也为内生真菌提供了良好的生长环境(王春林等 2021)。黑果枸杞地上部分的研究发现花和叶内生真菌的 Chao 和 Ace 丰富度指数高于茎,而花内生真菌 Shannon 和 Simpson 多样性指数则低于茎。花和叶是内生真菌最易浸染的组织部位,这可能与花、叶平面扁薄的结构具有相对较大的表面积有关,空气中的真菌容易通过这些结构进入植物体内,进而提高了花和叶内生真菌的丰富度指数(朱燕丽等 2020)。

对黑果枸杞不同组织内生真菌群落组成和优势菌群的分析表明,根、茎、叶、花和果中蕴含着丰富的内生真菌群,不同组织 OTU 数量在 170–229 个之间。属水平上,除优势属链格孢属外,还包括枝孢属、枝顶孢属、新凸轮孢菌属、茎点霉属和楔孢黑粉菌属等,但这些菌在不同组织中的组成和相对丰度差异较大。此外,高通量测序还发现黑果枸杞中还存在大量未鉴定到种属的内生真菌,虽然相对丰度较低,但其中可能存在一些新种和代谢产物有待深入发掘。需要采用微生物培养组学技术,根据高通量测序结果,有针对性地设计一些培养基,这对一些相对丰度

较低、未鉴定出种属的内生真菌进行分离纯化和次生代谢产物研究具有十分重要的意义。

黑果枸杞不同组织内生真菌共有的 OTU 数为 112 个,占总 OTU 数的 38.49%,相对丰度最高的为链格孢属真菌,在不同组织中的占比范围为 36.97%–85.41%。链格孢属真菌分布较广,包含寄生、腐生和内生的类群,寄主范围和发生的基质极其广泛,同时还是重要的植物病原菌,可造成多种作物的严重病害,一些为人畜致病菌,引发人畜疾病(冯中红和孙广宇 2020)。但在对一些药用植物如丹参和毛茛(Mohamed El-Bondkly *et al.* 2020)、银杏(Yuan *et al.* 2019)、白骨壤(Khalil *et al.* 2021)和亳芍(王举涛等 2019)等的研究中链格孢属内生真菌能够产生促生、抑菌和与宿主相同或相似的活性物质(Palanichamy *et al.* 2018)。黑果枸杞是具有很大开发价值的民族药材,对包括链格孢属在内的内生真菌活性产物的研究也有报道(裴泉鑫等 2017)。此外,其他一些内生真菌,如枝孢属、枝顶孢属、新凸轮孢菌属、茎点霉属和小囊菌属等也具有促生、抗逆、抗病害和产活性代谢产物等功能(Fotso *et al.* 2018; Palanichamy *et al.* 2018; 周丽思等 2018; 张向月等 2020; Hosseyni Moghaddam *et al.* 2021; Yadav & Meena 2021)。除了共有菌群外,在黑果枸杞不同组织中还拥有更多独立的真菌类群,尤其是果实中独有的内生真菌类群种类多于其他组织,可能是因为果实中含有较高的蛋白质、粗脂肪、微量元素、花色苷、总多酚、总黄酮、多糖和维生素等活性成分物质,为不同内生真菌的生长提供了营养物质(Nguyen *et al.* 2021)。

目前对盐生植物内生真菌抵御盐胁迫报道最多的种属包括菌根真菌(mycorrhizal fungi)、印度梨形孢 *Piriformospora indica*、深色有隔内生真菌(dark septate endophytes, DSE)和木霉属 *Trichoderma*、黑酵母 *Hortaea werneckii* 等其他一些耐盐内生真菌(李娥等 2019)。植物根系和

叶片的内生真菌对抵御盐胁迫发挥的作用较大,而在黑果枸杞根部内生真菌中存在较多的 DSE 真菌,如 *Alternaria*、*Cladosporium*、*Acremonium*、*Microascus*、*Fusarium*、*Phoma*、*Aspergillus*、*Pleospora*、*Schizothecium*、*Neonectria*、*Olpidium* 和 *Penicillium* 等(Han *et al.* 2021)。DSE 真菌是一类定殖于健康植物根部表皮、皮层甚至维管束组织的细胞内或细胞间隙,具有明显深色隔膜菌丝和微菌核的真菌(代梦雪等 2020)。DSE 真菌分布广泛,在一些极端的环境如干旱、高温、寒冷、盐碱地、重金属污染环境和贫瘠养分胁迫生境都有发现,具有增强植物抗逆境能力,在胁迫环境下可以改善植物的生长状况等(Gonzalez Mateu *et al.* 2020)。此外黑果枸杞内生真菌中还含少量外生菌根真菌,研究表明外生菌根真菌与植物形成的共生体能够显著提高寄主植物抗盐碱胁迫能力(赛牙热木·哈力甫等 2021)。但目前这些真菌对提高黑果枸杞耐盐碱、抗旱等性能的作用机理还很缺乏,需要进行深入研究。

FUNGuild 功能预测结果显示,黑果枸杞中病理-腐生-共生营养型的相对丰度最高。与细菌相比,真菌采取更为复杂的“生存策略”,在功能上采用多种兼有型的营养方式,聚焦于营养偏好,增加代谢功能多样性,以适应生存环境的变化(Rim *et al.* 2021)。在本研究中,优势菌链格孢属真菌被认定是动物病原菌-内生真菌-植物病原菌-木质腐生真菌相互交叉的真菌群。链格孢属真菌是一类极为常见的真菌,生活方式多样,包括腐生、病原和内生等,在植物组织不同生存期扮演不同的角色,在健康植物组织中是内生真菌,但当组织死亡后则表现出腐生功能(熊丹等 2020),一定条件下(组织衰老、环境改变和内生真菌群落失衡等)也可能转变成致病菌(张可可 2017)。其他菌群功能研究表明,果和叶组织中含有多种相对丰度 $\geq 1\%$ 的条件致病菌,这可能与果和叶中营养物质含量高,内生真菌多样性丰富关系密切(谯利军等

2018)。而根中相对丰度 $\geq 1\%$ 的腐生真菌种类较多,由于土壤中腐生真菌的种类相当广泛(Ning *et al.* 2021),而根与土壤密切接触,在长期的相互作用过程中,腐生真菌更有机会选择性地进入根内成为内生真菌(周婕等 2019)。但 FunGuild 是基于已有的文献报道对真菌功能进行预测,基因信息相对较少(Nguyen *et al.* 2016),由于真菌的生物学功能较复杂,在不同环境、不同寄主和不同组织中均有不同表现,而这些差异还未被完全了解,所以还不能把分类信息注释到功能基因以及代谢途径上去,目前只注释到病原、共生和腐生 3 大营养功能类群,其准确性和全面性在未来还有待进一步提高。

[REFERENCES]

- Adeleke BS, Babalola OO, 2021. Biotechnological overview of agriculturally important endophytic fungi. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 62(4): 507-520
- Bai XN, Hao H, Hu ZH, Leng PS, 2021. Ectomycorrhizal inoculation enhances the salt tolerance of *Quercus mongolica* seedlings. *Plants*, 10(9): 1790
- Blaalid R, Kumar S, Nilsson RH, Abarenkov K, Kirk PM, Kauserud H, 2013. ITS1 versus ITS2 as DNA metabarcodes for fungi. *Molecular Ecology Resources*, 13(2): 218-224
- Chen DW, Jia LY, Hou QZ, Zhao X, Sun K, 2021. Analysis of endophyte diversity of *Rheum palmatum* from different production areas in Gansu province of China and the association with secondary metabolite. *Microorganisms*, 9(5): 978
- Chen XX, Lei YJ, 2014. Analysis on geological environment of soil salinization in Shule County, Xinjiang. *Ground Water*, 36(4): 111-112 (in Chinese)
- Dai MX, Zhang GQ, Fan XM, Li B, Zhan FD, He YM, 2020. Research progress regarding the ecological distribution and function of dark septate endophytes in stressful environments. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 26(3): 722-729 (in Chinese)
- Fan SP, Miao LY, Li HD, Lin AH, Song FJ, Zhang P, 2020. Illumina-based analysis yields new insights into the diversity and composition of endophytic fungi in cultivated *Huperzia serrata*. *PLoS One*, 15(11): e0242258
- Feng L, Xu WL, Tang GM, Zhang YS, Gu MY, 2020. Characteristics of *Lycium ruthenicum* adapting to

- salinization stress after salt tolerance training. *Journal of Beijing Forestry University*, 42(12): 83-90 (in Chinese)
- Feng ZH, Sun GY, 2020. Advances in the classification of *Alternaria* and related genera. *Journal of Fungal Research*, 18(4): 294-303 (in Chinese)
- Fotso S, Graupner P, Xiong QB, Gilbert JR, Hahn D, Avila-Adame C, Davis G, Sumiyoshi K, 2018. Alveolarides: antifungal peptides from *Microascus alveolaris* active against phytopathogenic fungi. *Journal of Natural Products*, 81(1): 10-15
- Gonzalez Mateu M, Baldwin AH, Maul JE, Yarwood SA, 2020. Dark septate endophyte improves salt tolerance of native and invasive lineages of *Phragmites australis*. *The ISME Journal*, 14(8): 1943-1954
- Gopi K, Jayaprakashvel M, 2017. Distribution of endophytic fungi in different environments and their importance. *Research Journal of Pharmacy and Technology*, 10(11): 4102-4104
- Gu MY, Shayimu G, Zhang ZD, Zhu J, Liu XJ, Tang QY, Mahmut O, Song SQ, Feng L, Tang GM, Xu WL, 2021. Diversity and function analysis of endophytic bacterial community in different tissues of *Lycium ruthenicum* Murr. *Acta Microbiologica Sinica*, 61(1): 152-166 (in Chinese)
- Halifu S, Deng X, Song XS, Song RQ, 2021. Research progress in the working mechanism of ectomycorrhizal fungi for plant growth promotion and stress resistance. *World Forestry Research*, 34(1): 19-24 (in Chinese)
- Han L, Shi JX, He C, He XL, 2021. Temporal and spatial dynamics of dark septate endophytes in the roots of *Lycium ruthenicum* in the desert region of northwest China. *Agronomy*, 11(4): 648
- Han YQ, Li X, Li MY, Sun DM, Xiao CH, Wang YJ, Wang WD, Gao YM, 2021. Community structure of fungi in different tissues and rhizosphere soil of *Sorghum bicolor* in cold region. *Chinese Journal of Ecology*, 40(9): 2822-2831 (in Chinese)
- Hosseyni Moghaddam MS, Safaie N, Soltani J, Hagh-Doust N, 2021. Desert-adapted fungal endophytes induce salinity and drought stress resistance in model crops. *Plant Physiology and Biochemistry*, 160: 225-238
- Jahromi MS, Azizi A, Soltani J, 2021. Diversity and spatiotemporal distribution of fungal endophytes associated with *Salvia multicaulis*. *Current Microbiology*, 78(4): 1432-1447
- Khalil AMA, Abdelaziz AM, Khaleil MM, Hashem AH, 2021. Fungal endophytes from leaves of *Avicennia marina* growing in semi-arid environment as a promising source for bioactive compounds. *Letters in Applied Microbiology*, 72(3): 263-274
- Khalmuratova I, Choi DH, Woo JR, Jeong MJ, Oh Y, Kim YG, Lee IJ, Choo YS, Kim JG, 2020. Diversity and plant growth-promoting effects of fungal endophytes isolated from salt-tolerant plants. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 30(11): 1680-1687
- Küngas K, Bahram M, Põldmaa K, 2019. Host tree organ is the primary driver of endophytic fungal community structure in a hemiboreal forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 96(2): fiz199
- Li D, Tan SY, Tao X, Ding P, Xue LW, Yuan B, Jiang JH, 2017. Isolation of endophytic fungi from *Lycium ruthenicum* Murr. and analysis of their volatile components. *Biotic Resources*, 39(1): 62-69 (in Chinese)
- Li E, Hu HR, Li JN, Du GH, Liu FH, 2019. Research progress on endophytic fungi improving plant resistance to salt stress. *Biotechnology Bulletin*, 35(11): 169-178 (in Chinese)
- Liu WT, Chen JJ, Feng JW, Xia CY, Shao YX, Zhu YX, Liu F, Cai HM, Yang KB, Zhang CL, 2021. Diversity of endophytic fungi associated with plants of Poaceae from Yunnan, Zhejiang and Inner Mongolia. *Mycosystema*, 40(3): 502-513 (in Chinese)
- Luo X, Yu C, 2021. Diversity of endophytic fungi from *Pinus massoniana* in Guizhou Province, southwestern China. *Mycosystema*, 40(3): 531-546 (in Chinese)
- Mohamed El-Bondkly AA, El-Gendy MMAA, El-Bondkly EAM, Ahmed AM, 2020. Biodiversity and biological activity of the fungal microbiota derived from the medicinal plants *Salvia aegyptiaca* L. and *Balanites aegyptiaca* L. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 28: 101720
- Ma YM, Li T, Ma CC, 2016. A new pyrone derivative from an endophytic *Aspergillus tubingensis* of *Lycium ruthenicum*. *Natural Product Research*, 30(13): 1499-1503
- Manganyi MC, Regnier T, Kumar A, Bezuidenhout CC, Ateba CN, 2018. Phylogenetic analysis and diversity of novel endophytic fungi isolated from medicinal plant *Sceletium tortuosum*. *Phytochemistry Letters*, 27: 36-43
- Mishra S, Goyal D, Phurailatpam L, 2021. Targeted 16S rRNA gene and ITS2 amplicon sequencing of leaf and spike tissues of *Piper longum* identifies new candidates for bioprospecting of bioactive compounds. *Archives of Microbiology*, 203(7): 3851-3867
- Nguyen NH, Song ZW, Bates ST, Branco S, Tedersoo L, Menke J, Schilling JS, Kennedy PG, 2016. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology*, 20: 241-248
- Nguyen MP, Lehosmaa K, Martz F, Koskimäki JJ, Pirttilä

- AM, Häggman H, 2021. Host species shape the community structure of culturable endophytes in fruits of wild berry species (*Vaccinium myrtillus* L., *Empetrum nigrum* L., and *Vaccinium vitis-idaea* L.). *FEMS Microbiology Ecology*, 97(8): fiab097
- Ning Q, Chen L, Zhang CZ, Ma DH, Li DM, Han XR, Cai ZJ, Huang SM, Zhang JB, 2021. Saprotrophic fungal communities in arable soils are strongly associated with soil fertility and stoichiometry. *Applied Soil Ecology*, 159: 103843
- Palanichamy P, Krishnamoorthy G, Kannan S, Marudhamuthu M, 2018. Bioactive potential of secondary metabolites derived from medicinal plant endophytes. *Egyptian Journal of Basic and Applied Sciences*, 5(4): 303-312
- Pei XX, Li YF, Cai DY, YuanYY, Zhang XY, Pan HP, 2017. Screening of endophytic fungi from *Lycium ruthenicum* with anti-oxidant activities. *Journal of Northwest University for Nationalities (Natural Science Edition)*, 38(3): 62-66 (in Chinese)
- Qiao LJ, Zhou SX, Wen TC, Kang JC, Lei BX, 2018. Diversity of endophytic fungi from *Nothapodytes pittosporoides* in Guizhou Province. *Mycosystema*, 37(1): 43-51 (in Chinese)
- Ren F, Dong W, Yan DH, 2019. Organs, cultivars, soil, and fruit properties affect structure of endophytic mycobiota of pinggu peach trees. *Microorganisms*, 7(9): 322
- Rim SO, Roy M, Jeon J, Montecillo JAV, Park SC, Bae HH, 2021. Diversity and communities of fungal endophytes from four *Pinus* species in Korea. *Forests*, 12(3): 302
- Siddique AB, Biella P, Unterseher M, Albrechtsen BR, 2021. Mycobiomes of young beech trees are distinguished by organ rather than by habitat, and community analyses suggest competitive interactions among twig fungi. *Frontiers in Microbiology*, 12: 646302
- Siegwald L, Touzet H, Lemoine Y, Hot D, Audebert C, Caboche S, 2017. Assessment of common and emerging bioinformatics pipelines for targeted metagenomics. *PLoS One*, 12(1): e0169563
- Tang QY, Zhu Jing, Chu Min, Gu MY, Sun J, Osman G, Zhang ZD, 2021. Community composition and distribution of endophytic fungi in *Salicornia europaea* from the northern Xinjiang. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 35(5): 137-143 (in Chinese)
- Wang CL, Wu Y, Wang FQ, 2021. Analysis of nutrient ingredient of wild *Lycium ruthenicum* from Minqin in Gansu. *Gansu Agricultural Science and Technology*, 52(6): 33-37 (in Chinese)
- Wang HB, Guo JL, Tian ZP, Li J, Deng LF, Zheng Y, Yuan YZ, 2020. Transcriptome profiling of mild-salt responses in *Lycium ruthenicum* early seedlings to reveal salinity-adaptive strategies. *Acta Physiologiae Plantarum*, 42(4): 1-17
- Wang JT, Ma ZH, Wang GK, Liu JS, Xu FQ, Peng DY, Wang G, 2019. Study on secondary metabolites of endophytic fungus *Alternaria alternata* from *Paeonia lactiflora*. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 50(5): 1061-1065 (in Chinese)
- Wang YB, Zhang WX, Ding CJ, Su XH, 2020. Community structure and niche differentiation of endophytic microbiome in *Populus alba* × *P. berolinensis* under different ecological environment. *Scientia Silvae Sinicae*, 56(2): 48-60 (in Chinese)
- Xiong D, Ou J, Li LP, Yang ST, He YJ, Li CC, 2020. Community composition and ecological function analysis of endophytic fungi in the roots of *Rhododendron simsii* in *Pinus massoniana* forest in central Guizhou. *Acta Ecologica Sinica*, 40(4): 1228-1239 (in Chinese)
- Yadav G, Meena M, 2021. Bioprospecting of endophytes in medicinal plants of Thar Desert: an attractive resource for biopharmaceuticals. *Biotechnology Reports*, 30: e00629
- Yuan ZH, Tian Y, He FL, Zhou HY, 2019. Endophytes from *Ginkgo biloba* and their secondary metabolites. *Chinese Medicine*, 14: 51
- Zhang KK, 2017. Research on the diversity and ecological functions of endophytic *Alternaria* in maize (*Zea mays* L.). Master Thesis, Zhengzhou University, Zhengzhou. 1-72 (in Chinese)
- Zhang XY, Zhao LH, Feng HJ, Wei F, Zhang YL, Zhu HQ, Feng ZL, 2020. Control effect of endophytic fungus *Acremonium* sp. CEF-193 against *Verticillium* wilt in *Gossypium hirsutum*. *China Cotton*, 47(9): 20-22, 26 (in Chinese)
- Zhang ZD, Zhu J, Tang QY, Gu MY, Chu M, 2020. Effects of different amplification primers on diversity analysis of endophytic fungi in *Salicornia europaea* by the high-throughput sequencing. *Microbiology China*, 47(2): 411-419 (in Chinese)
- Zhao X, Zhao LL, Wang PC, Chen C, 2020. Review on the progress of adaptability to adversity by endophytic fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in plants. *Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition)*, 42(3): 577-591 (in Chinese)
- Zhou J, Miao YF, Fang K, Chen L, Yang ZP, Dong XF, Zhang HB, 2019. Diversity of the endophytic and rhizosphere soil fungi of *Ageratina adenophora*. *Ecological Science*, 38(5): 1-7 (in Chinese)
- Zhou LS, Tang K, Guo SX, 2018. Active endophytic fungus *Cladosporium* sp. promoting growth and increasing salivianolic acid content of *Salvia miltiorrhiza*,

Mycosystema, 37(1): 95-101 (in Chinese)

Zhou WH, Wei Q, Feng RZ, Liu Y, Liang HQ, Li J, Yan K, 2021. Diversity and spatial distribution of endophytic fungi in *Cinnamomum longepaniculatum* of Yibin, China. Archives of Microbiology, 203(6): 3361-3372

Zhu YL, Li B, Zhang Y, Sun L, Huang EX, Mo CH, Zhao BY, Lu H, 2020. Isolation, identification and distribution characteristics of fungal endophyte in *Delphinium grandiflorum* L. Chinese Journal of Animal and Veterinary Sciences, 51(9): 2302-2311 (in Chinese)

Zuo YL, Li X, Yang JY, Liu JQ, Zhao LL, He XL, 2021. Fungal endophytic community and diversity associated with desert shrubs driven by plant identity and organ differentiation in extremely arid desert ecosystem. Journal of Fungi, 7(7): 578

[附中文参考文献]

陈新晓, 雷永军, 2014. 新疆疏勒县土壤盐渍化地质环境问题浅析. 地下水, 36(4): 111-112

代梦雪, 张光群, 范旭杪, 李博, 湛方栋, 何永美, 2020. 胁迫生境深色有隔内生真菌生态分布与功能研究进展. 应用与环境生物学报, 26(3): 722-729

冯雷, 徐万里, 唐光木, 张云舒, 顾美英, 2020. 耐盐锻炼黑果枸杞适应盐胁迫的特征. 北京林业大学学报, 42(12): 83-90

冯中红, 孙广宇, 2020. 链格孢属及相关属分类研究新进展. 菌物研究, 18(4): 294-303

顾美英, 古丽尼沙·沙依木, 张志东, 朱静, 刘晓静, 唐琦勇, 欧提库尔·玛合木提, 宋素琴, 冯雷, 唐光木, 徐万里, 2021. 黑果枸杞不同组织内生细菌群落多样性. 微生物学报, 61(1): 152-166

韩毅强, 李鑫, 李明阳, 孙冬梅, 肖翠红, 王彦杰, 王伟东, 高亚梅, 2021. 寒区高粱各组织及根际土壤真菌群落结构. 生态学杂志, 40(9): 2822-2831

李丹, 谈思源, 陶欣, 丁盼, 薛羚伟, 袁博, 蒋继宏, 2017. 药食植物黑果枸杞内生真菌的分离及其挥发性成分分析. 生物资源, 39(1): 62-69

李娥, 胡华冉, 李蛟男, 杜光辉, 刘飞虎, 2019. 内生真菌提高植物抵御盐胁迫的研究进展. 生物技术通报, 35(11): 169-178

刘蔚廷, 陈家杰, 冯佳威, 夏晨阳, 邵寅霄, 朱逸骁, 刘峰, 蔡焕满, 杨锴斌, 章初龙, 2021. 云南、浙江、内蒙古禾本科植物内生真菌多样性研究. 菌物学报, 40(3): 502-513

罗鑫, 于存, 2021. 贵州马尾松内生真菌多样性. 菌物学

报, 40(3): 531-546

裴泉鑫, 李玉芳, 蔡德育, 袁彦彦, 张宪逸, 潘和平, 2017. 黑果枸杞具抗氧化活性内生真菌的筛选. 西北民族大学学报(自然科学版), 38(3): 62-66

谯利军, 周思旋, 文庭池, 康冀川, 雷帮星, 2018. 贵州马比木内生真菌的多样性研究. 菌物学报, 37(1): 43-51

赛牙热木·哈力甫, 邓勋, 宋小双, 宋瑞清, 2021. 外生菌根真菌对植物促生抗逆作用机制研究进展. 世界林业研究, 34(1): 19-24

唐琦勇, 朱静, 楚敏, 顾美英, 孙建, 艾尼江·吾斯满, 张志东, 2021. 北疆盐角草内生真菌群落组成和分布. 干旱区资源与环境, 35(5): 137-143

王春林, 武芸, 王凤琴, 2021. 甘肃民勤野生黑果枸杞果实营养成分分析. 甘肃农业科技, 52(6): 33-37

王举涛, 马宗慧, 王国凯, 刘劲松, 许凤清, 彭代银, 王刚, 2019. 毫芍内生真菌 *Alternaria alternata* 次生代谢产物的研究. 中草药, 50(5): 1061-1065

王颜波, 张伟溪, 丁昌俊, 苏晓华, 2020. 不同生态环境下银中杨内生菌群落结构及生态位变异. 林业科学, 56(2): 48-60

熊丹, 欧静, 李林盼, 杨舒婷, 何跃军, 李朝婵, 2020. 黔中地区马尾松林下杜鹃根部内生真菌群落组成及其生态功能. 生态学报, 40(4): 1228-1239

张可可, 2017. 玉米内生链格孢多样性及其生态功能研究. 郑州大学硕士论文, 郑州. 1-72

张向月, 赵丽红, 冯鸿杰, 魏锋, 张亚林, 朱荷琴, 冯自力, 2020. 枝顶孢霉属内生真菌 CEF-193 对棉花黄萎病的控制作用. 中国棉花, 47(9): 20-22, 26

张志东, 朱静, 唐琦勇, 顾美英, 楚敏, 2020. 不同扩增引物对高通量测序分析盐角草内生真菌多样性的影响. 微生物学通报, 47(2): 411-419

赵鑫, 赵丽丽, 王普昶, 陈超, 2020. 内生真菌和丛枝菌根真菌提高植物逆境适应性研究进展. 云南大学学报(自然科学版), 42(3): 577-591

周婕, 苗一方, 方楷, 陈林, 杨志平, 董星凡, 张汉波, 2019. 紫茎泽兰内生真菌及其根际土壤真菌的多样性研究. 生态科学, 38(5): 1-7

周丽思, 唐坤, 郭顺星, 2018. 内生真菌枝孢属 *Cladosporium* sp. 对丹参生长和丹酚酸含量的影响. 菌物学报, 37(1): 95-101

朱燕丽, 李博, 张雨, 孙璐, 黄恩霞, 莫重辉, 赵宝玉, 路浩, 2020. 翠雀内生真菌分离鉴定及分布特性研究. 畜牧兽医学报, 51(9): 2302-2311