

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

Dai MX, Zhang GQ, Fan XM, Li B, Zhan FD, He YM. Research progress regarding the ecological distribution and function of dark septate endophytes in stressful environments [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2020, 26 (3): 722-729

胁迫生境深色有隔内生真菌生态分布与功能研究进展

代梦雪 张光群 范旭杪 李博 湛方栋 何永美✉

云南农业大学资源与环境学院 昆明 650201

摘要 深色有隔内生真菌(dark septate endophytes, DSE)是一类定殖于植物根内的小型真菌,广泛存在各种生境中,其在胁迫生境中的生态分布、生态功能与作用机理是近年来的研究热点.对DSE的生态分布、胁迫生境DSE的生态功能和DSE真菌增强植物抗逆性的作用机理等方面进行综述.研究进展表明,从平原低地到热带、温带、冻原及南北极地区,野生植物根部普遍定殖着DSE真菌,尤其在干旱、高温、寒冷、盐害、重金属污染和养分贫瘠等胁迫生境中,DSE真菌的分布更为普遍.环境胁迫条件下,植物根部共生DSE真菌能够改善植物矿质营养和光合生理、调节植物内源激素平衡、增强植物抗氧化生理,从而促进宿主植物生长、增强植物抗逆能力,以及改变植物对重金属的吸收累积,在植物耐受和适应胁迫环境中起着重要的调节作用.但这些研究主要从生态现象进行了研究,目前对DSE增强宿主植物抗逆性的作用机理仍很缺乏、不够系统深入.未来应建立DSE真菌种质资源库,加强DSE真菌的应用技术研究;结合现代生物技术和方法,系统深入研究DSE真菌提高植物抗逆性的生理和分子机制,为利用DSE真菌增强植物适应环境胁迫提供理论依据.(表1 参92)

关键词 深色有隔内生真菌;生态分布;生理生化;生态功能;胁迫环境

Research progress regarding the ecological distribution and function of dark septate endophytes in stressful environments

DAI Mengxue, ZHANG Guangqun, FAN Xumiao, LI Bo, ZHAN Fangdong & HE Yongmei✉

College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

Abstract Dark septate endophytes (DSE) are a group of small fungi that colonize plant roots and are widely found in various habitats. Their ecological distribution, ecological function, and mechanisms of action under stressful environments have been a trending research topic in recent years. In this study, the ecological distribution of DSE, their ecological functions under demanding conditions, and the mechanisms by which they enhance plant stress resistance were reviewed. According to this investigation, DSE commonly colonize the roots of wild plants from lowland plains to tropical, temperate, tundra, arctic, and antarctic regions. These fungi are more commonly distributed in habitats subject to stressors such as drought, high temperature, cold, salt damage, heavy metal pollution, and barren nutrients. Under conditions of environmental stress, DSE in symbiosis with plant roots can improve mineral nutrition and photosynthetic physiology, adjust endogenous hormone balances, and enhance antioxidant physiology in plants. This helps to promote the growth of host plants, enhance their stress resistance, and change how heavy metals are absorbed and accumulated. Therefore, DSE fungi play an important regulating role in tolerance and adaptation to stressful plant environments. However, existing studies are mainly based on ecological phenomena. At present, the understanding of the mechanisms behind how these organisms enhance host plant stress resistance is lacking, with current research not being sufficiently thorough. In the future, a germplasm bank of DSE should be established and the applied technology research relating to DSE should be strengthened. Using modern biotechnology methods, the physiological and molecular mechanisms behind DSE-improved plant stress resistance should be systematically studied in order to provide a theoretical basis for enhancing plant adaptations to environmental stress using DSE.

Keywords dark septate endophyte; ecological distribution; physiology and biochemistry; ecological function; stress environment

收稿日期 Received: 2019-07-16 接受日期 Accepted: 2019-10-08

国家自然科学基金项目(41877130)、云南省农业联合重点项目(2017FG001-014)、云南省中青年学术和技术带头人后备人才培养项目(2018HB043)和云南省农田无公害生产科技创新团队(2017HC015)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (41877130), the Key Project of Yunnan Agricultural Foundation (2017FG001-014), the Reserve Talents Fund for Young and Middle-Aged Academic and Technological leaders in Yunnan Province (2018HB043), and the Science and Technology Innovation Team of Yunnan Province (2017HC015)

✉通讯作者 Corresponding author (E-mail: heyongmei06@126.com)

大多数陆地植物的根可以被土壤中的菌根真菌定殖。菌根真菌的生长被限制在根表面的细胞内和细胞间,菌根真菌对宿主植物的营养和存活方面具有重要的生态作用。植物-菌根真菌可以提高植物营养、水分和其他参数来交换光合碳^[1-2]。近年来,人们开始研究普遍存在于植物根内的一类颜色较深的真菌即深色有隔内生真菌(dark septate endophytes, DSE)。DSE泛指一类定殖在植物根内的小型土壤真菌,菌丝颜色为深色,具有明显的横隔,少数菌丝透明或为浅色,广泛定殖在健康植物根的表皮、皮层、维管束组织的细胞内或细胞间隙中,能够形成典型的“微菌核(microsclerotia)”结构^[3-6]。目前有114科320属的近600种植物被DSE侵染^[3]。

DSE真菌的分布范围广泛,几乎在所有生境中均有发现,尤其在一些极端的环境都存在^[7-8]。DSE真菌在许多特殊生境中的大量存在,其生态功能引起人们广泛关注^[9]。目前,DSE真菌与宿主植物之间能形成互惠共生的关系,DSE真菌具有促进植物利用有机氮、磷和硫源,增强植物的抗逆性(包括抗旱、抗寒、耐重金属等),在胁迫环境下促进植物的生长等生态功能。

DSE真菌的生态分布和功能已有大量的报道,而对其作用机理介绍较少。本文主要对DSE真菌在胁迫生境中的分布、功能和作用机理等进行了综述,同时指出DSE真菌研究中存在的问题和应用前景,以期对DSE与宿主植物互作机制研究提供理论依据和参考。

1 DSE的生态分布

DSE真菌分布广泛,从平原低地到热带、温带、冻原及南北极地区,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也有发现。

1.1 干旱胁迫生境

DSE真菌在沙地草原、岩溶天坑发育区、荒漠等(半干旱)干旱生态系统等非生物胁迫环境中都有发现。美国西南部半干旱牧场的天然草中DSE真菌比其他传统菌根真菌更容易定殖^[10]。匈牙利大平原半干旱沙地草原发现了DSE真菌的3个新属^[11]。广西岩溶生态系统大石围天坑群中的DSE真菌具有在干旱条件下独特的适应环境的模式^[1]。从甘肃安西极旱荒漠国家自然保护区和内蒙古乌海、乌拉德背旗和阿拉善左旗的不同土层0-10、10-20、20-30、30-40、40-50 cm荒漠地带采集的荒漠植物的根系,发现了DSE真菌的菌丝和微菌核存在^[1-1]。随着干旱和全球变暖成为全球性环境焦点问题之一,关于利用植物-微生物共生体提高植物抗旱性和耐热性的研究越来越受到重视^[1-1]。而DSE真菌在干旱和高温环境中的普遍存在及其对此类环境的高度适应性,也得到了大多数研究结果的支持。

1.2 高温胁迫生境

DSE真菌在高温环境中也有发现^[1]。Grass seed-lings在50 °C的高温中存活3 d,而不接种DSE的植株很快萎蔫死亡,并且继续在65 °C高温间歇处理10 d的条件下,宿主依然可以存活^[1]。海南霸王岭热带雨林中的11种植物根中也有DSE真菌的存在^[1]。气候干热的桂西北石漠化地区分离得到DSE菌株的13属,3个高温样地的蒙古沙冬青中分离到6属10种DSE^[12, 20]。我国甘蔗主产区蔗地90%以上为旱坡高温地,发现6种DSE菌株稳定存在^[21]。云南省金沙江干热河谷地区(元谋)的所有调查的植物中有67%的植物感染DSE^[22]。在长期适应过程中,DSE对环境有高度的适应能力,DSE种群在高温环境中多样性显著。

1.3 低温胁迫生境

DSE存在于南北极寒冷地区、亚南极针叶林、北极苔原、北方针叶林和一些高山地区等胁迫生境。对南极洲代表性极地植物根中的内生真菌基因簇进行序列测定,其中部分是DSE属^[23]。亚南极针叶林、北极苔原中发现52.5%的维管植物根中定殖着DSE真菌^[24-25]。DSE作为植物的有益共生体和其他真菌一起定殖在北半球寒冷的针叶林和亚北极白桦树森林中^[26]。使用小亚单位(SSU)和内部转录间隔区(ITS) rDNA序列的分子系统分析,美国华盛顿喀斯喀特山脉退缩冰川前沿非退化区域的克隆文库中检测到DSE真菌DS16B^[27]。在秘鲁安第斯山脉、科迪勒拉维尔卡诺塔和美国科罗拉多落基山脉上,发现即使海拔高达5 391 m高山的植物根系中,仍有DSE真菌定殖^[28]。

1.4 盐胁迫生境

盐胁迫环境,DSE真菌被发现大量存在。阿根廷盐碱生境藜科植物的根部和细胞内发现了DSE真菌的菌丝和微菌核^[29]。塞奥夫列盐场的堤坝和盐池中,12种不同盐生植物都有DSE真菌定居^[3]。用真菌学和生物化学方法研究,在氯化钠和硫酸钠胁迫下,DSE的生长和营养代谢与盐浓度显著相关,在低盐浓度胁迫下(氯化钠 ≤ 0.4 mol/L,氯化钾 ≤ 0.2 mol/L),对菌株生长和碳磷利用率的抑制作用较低,在高盐浓度胁迫下(氯化钠 ≥ 0.6 mol/L,硫酸氯化钾 ≥ 0.3 mol/L),对菌株生长和碳磷利用率的抑制作用较高,而且盐地碱蓬中分离出的DSE菌株*Curvularia* sp.能够与毛白杨(*Populus tomentosa* Carrière)建立有益的共生关系^[31-32]。

1.5 重金属污染胁迫生境

DSE广泛分布于铅、锌、铜、镉等重金属污染土壤中生长的植物根部。法国铅锌矿尾矿上的杨树(*Populus* L.)根部和日本日立矿山森林铜、锌和铅矿区中分离得到的DSE菌株,均能在高浓度的镉、铅和锌环境中(每千克沉积物的总元素含量分别为1.0、57和191 mg,酸碱度为7.8)正常定殖^[33-34]。中国陕西省奉贤县千山铅锌矿尾矿和西南地区250多年历史的铅锌渣堆中,DSE占据了植物根系的主要位置^[35]。从45个尼泊尔桤木(*Alnus nepalensis* D.Don)根样品中分离获得的DSE菌株主要属于*Phialophora*、*Leptodontidium*、*Cladosporium*和*Exophiala*^[36-37]。DSE在镉锌污染土壤中的山羊柳(*Salix fedtschenkoi* Gorz)根上成功定殖^[6,38]。在云南省会泽县海镇废弃铅锌矿区的17科21种植物中有62%的植株被DSE定殖^[39]。以上表明,DSE在重金属污染的胁迫环境中大量存在。

1.6 贫瘠养分胁迫生境

贫瘠的土壤中,DSE真菌可以稳定存在,使植物加强对养分的吸收利用^[40]。河北峰峰矿区发现接种DSE能促进新根发生,进而促进作物对N和P的吸收^[41]。营养匮乏的新泽西松树贫瘠的树根中发现了DSE真菌*Phialocephala fortinii*、*Acephala applanata* species complex (PAC)的存在,并且松树根是DSE真菌的主要贮存库之一^[42-43]。土壤养分浓度最低的未施肥的山地苔原,DSE真菌定殖率比AMF高^[44]。日本北海道伊桑火山酸性贫瘠土壤的杜鹃花科植物中也有DSE真菌定殖^[45]。DSE真菌在贫瘠土壤上的定殖可以提高土壤的营养状况^[46]。

总之,大多数植物都能被DSE定殖,包括农作物和牧草^[47]。DSE真菌的分布和定殖有明显的空间异质性^[12],影响DSE真菌生态分布和定殖率的因素有植物种类^[48]、土壤温湿度、脲酶、酸性磷酸酶活性^[12]、土壤pH、碱解N和土壤速效P^[49]、土壤类型和质地^[38]等。以上仅为目前的研究中所涉及

DSE的分布区域,而人类对其分布范围的认识,也将随着对其研究的深入而不断增加。

2 胁迫生境DSE的生态功能

DSE在干旱、高温、低温、盐、养分贫瘠和重金属等胁迫

环境中大量存在,表明DSE对胁迫环境有适应性,在胁迫生境中具有重要的生态功能。DSE真菌在促进宿主植物生长、提高植物体抗逆能力、改变植物对重金属的吸收累积等方面有着重要的作用,甚至可能通过影响与其共生植物的选择作用,进而影响宿主植物的生长特性。因此,DSE真菌可以增强植物对胁迫环境的适应能力,关于胁迫生境DSE的生态功能见表1。

表1 深色有隔内生真菌(DSE)的主要生态功能

Table 1 Main ecological functions of dark septate endophytes (DSE)

DSE种类 DSE type	宿主植物/名 Host plant / name	宿主植物种/属 Host plant species / genera	主要生态功能 Main ecological function		文献出处 Source of literature
<i>Curvularia</i> sp.	杨树 <i>Populus</i> L.	杨属 <i>Populus</i>	促进植物生长 Promoting plant growth	促进杨树生长, 提高抗氧化酶的产量 Promoting poplar growth and increasing antioxidant enzyme yield	[31]
<i>Cadophora</i> , <i>Leptodontidium</i> , <i>Phialophora</i> , <i>Phialocephala</i>	桦树、桉树和黑麦草的根部 Roots of <i>Betula</i> , <i>Eucalyptus robusta</i> Smith, and <i>Lolium perenne</i> L.	桦木属 <i>Betula</i> 桉属 <i>Eucalyptus</i> L. Herit 黑麦草 <i>Lolium perenne</i> L.		生产可溶性和挥发性化合物促进植物生长 Producing soluble and volatile compounds to promote plant growth	[32]
菌株 Strain LtVB3 (<i>Meliniomyces variabilis</i>)	甘蔗苗 <i>Saccharum officinarum</i>	甘蔗属 <i>Saccharum</i> L.		提高甘蔗株高和干重 Increasing plant height and dry weight of sugarcane	[21]
Pleosporales (suborder Massarineae); <i>Phialophora mustea</i>	番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	番茄属 <i>Solanum</i>	改善植物矿质营养 Improving plant mineral nutrition	提高植物对有机N源的利用率 Improving the utilization rate of plants to organic N sources	[50-51]
DSEM223	“蓝丰”和“杜克”蓝莓植株 <i>Vaccinium</i> spp.	越橘 属 <i>Vaccinium</i>		促进蓝莓植株对矿质营养元素的积累, 改善 果实品质 Promote accumulation of mineral nutrients in blueberry plants and improve fruit quality	[52]
Three <i>Phialocephala fortinii</i> isolates	芦笋幼苗 <i>Asparagus officinalis</i> L.	天门冬属 <i>Asparagus</i> L.		分解土壤中的有机磷和氮化合物促进芦笋生长 Decomposition of organophosphorus and nitrogen compounds in soil to promote asparagus growth	[53]
<i>Phialocephala turiciensis</i> , <i>Acephala applanata</i> , <i>P. glacialis</i> , <i>Phaeomollisia piceae</i>	白三叶 <i>Trifolium repens</i>	车轴草属 <i>Trifolium</i>		提高有机磷的矿化效率 Improving the mineralization efficiency of organophosphorus	[60]
<i>Curvularia geniculata</i>	银胶菊 <i>Parthenium hysterophorus</i> L.	银胶菊属 <i>Parthenium</i>		通过磷的增溶和激素的产生介导植物的生长 Plant growth mediated by phosphorus solubilization and hormone production	[83]
<i>Phialocephala fortinii</i> , <i>P. helvetica</i>	樟子松 <i>Pinus sylvestris var. mongolica</i>	松属 <i>Pinus</i> Linn	提高植物抗逆性 Improving plant stress resistance	提高植物耐盐性 Improving salt tolerance of plants	[30]
Calosphaeriales, Capnodiales, Pleosporales	野生稻根 Wild rice (<i>Oryza glumaepatula</i> Nipponbare and Piau)	稻属 <i>Oryza</i> L.		提高水稻植株对缺水胁迫的耐受性 Improving the tolerance of rice plants to water deficiency stress	[60]
背芽突霉属、瓶头霉属、瓶 霉属以及等 <i>Cadophora</i> , <i>Phialocephala</i> , <i>Phialophora</i> , and <i>Leptodontidium</i> , et al.	天山雪莲及红景天 <i>Saussurea involucrate</i> and <i>Rhodiola rosea</i> L.	风毛菊属 <i>Saussurea</i> 大花红景 天 <i>Rhodiola crenulata</i>		参与宿主植物对高寒、强辐射环境的生态适应 Participating in the ecological adaptation of host plants to cold and strong radiation environment	[54]
菌株 Strain LBF-2和 LBF-27	“宁杞1号”枸杞 <i>Lycium barbarum</i> L.	枸杞属 <i>Lycium</i>		促进游离脯氨酸在枸杞叶片内的累积, 降低丙 二醛含量, 提高枸杞的抗逆性 Promoting the accumulation of free proline in leaves of <i>Lycium barbarum</i> , reducing the content of malondialdehyde and improving the stress resistance of <i>Lycium barbarum</i>	[55]
<i>Phoma leveillei</i>	黄瓜 Cucumber (<i>Cucumis sativus</i> L.)	黄瓜属 <i>Cucumis</i>		促进植株抗病性 Promoting plant disease resistance	[59]
<i>Phialophora mustea</i> Pr27, <i>Leptodontidium</i> Pr30	垂枝桦和欧洲山杨 <i>Betula pendula</i> and <i>Populus tremulaxalba</i>	桦木属 <i>Betula</i> 杨属 <i>Populus</i>	改善植物生长生理 Improving plant growth physiology	降低白桦枝条的脂质过氧化 Reducing lipid peroxidation of <i>Betula platyphylla</i> branches	[57]
<i>Exophiala pisciphila</i> GM25	高粱 <i>Sorghum bicolor</i> L. Moench	高粱属 <i>Sorghum</i>		促进高粱幼苗的生长、气体交换和光合作用 Promoting the growth, gas exchange and photosynthesis of sorghum seedlings	[62]
<i>Exophiala pisciphila</i>	玉米 <i>Zea mays</i> Linn.	玉米黍属 <i>Zea</i>		Cd胁迫下DSE对玉米叶片谷胱甘肽代谢有激 活作用 DSE activates glutathione metabolism in maize leaves under Cd stress	[76]
i.e. <i>Pseudosigmoidea ibarakiensis</i> 1.4-2-1, <i>Veronaopsis simplex</i> Y34, <i>Helminthosporium velutinum</i> 41-1, and as yet unidentified taxon 312-6	白菜 <i>Brassica pekinensis</i> Lour. Rupr., 番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	白菜 <i>Brassica</i> 番茄属 <i>Solanum</i>	改变植物对重金 属的吸收累积 Changing the absorption and accumulation of heavy metals by plants	加强对周围污染区Cs的植物修复和减少受污 染环境下植物中Cs的积累 Strengthening phytoremediation of Cs in contaminated areas and reducing accumulation of Cs in plants under contaminated environment	[56]

续表1 Table 1 (Continued)

DSE种类 DSE type	宿主植物/名 Host plant / name	宿主植物种/属 Host plant species / genera	主要生态功能 Main ecological function	文献出处 Source of literature
<i>Gaeumannomyces cylindrosporus</i>	玉米 <i>Zea mays</i> Linn.	玉米黍属 <i>Zea</i>	提高寄主植物对铅耐受性 Improving lead tolerance of host plants	[65]
<i>Paraphaeosphaeria</i> sp. SR46, <i>Pyrenochaeta</i> sp. SR35, <i>Rhizopcyntis vagum</i> SR37, <i>R. vagum</i> SR44	秋华柳 <i>Salix variegata</i>	柳属 <i>Salix</i>	有利于植物、土壤和水系统的Cd循环和恢复 Good for Cd cycle and recovery in plant, soil and water systems	[72]
菌株 Strains NYN8C05, NYN8G01	烟草幼苗 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	烟草属 <i>Nicotiana</i> L	提高寄主植物耐Pb的能力, 降低了烟草叶片 中的重金属含量 Improving the tolerance of host plants to lead and reducing the content of heavy metals in tobacco leaves	[73]

2.1 促进植物生长

DSE真菌通过提高养分吸收、增加对根部病原体的耐受性、增强对不利环境条件抵抗力来促进植物生长. 现有文献中对DSE真菌的分布和多样性进行了大量研究, 有些DSE真菌对植物的生长起到关键性作用^[26]. 污染土壤中分离的3种DSE菌株通过释放代谢物(例如生长素)来促进富磷土壤中植物的生长^[57]. DSE真菌可以为杂草带来竞争优势, 使它们能够在农业生态系统中发挥作用^[58-59]. 白三叶(*Trifolium repens* L.)植株接种DSE菌株后, 白藤根际碱性磷酸酶活性增加进而促进植株矿化和吸收营养^[60]. 接种DSE真菌可以使大白菜和番茄的生物量分别增加82%和122%, 在尖孢镰刀菌胁迫下, 与不接种DSE的对照相比, DSE接种可以显著缓解尖孢镰刀菌抑制番茄生长的症状^[50-51].

2.2 提高植物抗逆性

植物形成菌根后可提高宿主的抗逆性. DSE真菌和植物形成菌根, 进而延伸出黏质菌丝, 促进植物在干旱环境中对水分和营养的运输, 比如帮助水稻和高粱在干旱环境下生存并且提高其抗旱性^[61-62]. DSE还可以帮助植物克服许多生物和非生物的胁迫^[63-64], DSE真菌定殖引起的Pb转运因子的降低是提高寄主植物耐pb能力的有效途径^[65]. 因此, DSE真菌通过改善宿主植物对极端环境的适应性或营养状况来提高植物抗逆性的能力, 表明DSE真菌可有益促进宿主植物生长和营养.

2.3 改善植物光合生理

DSE真菌分布于植株的根部, 影响植物的光合生理. 接种DSE真菌LBF-2后枸杞(*L. barbarum*)叶片的叶绿素含量、接种的幼苗叶片叶绿素荧光参数 q_p 和 $Y(II)$ 都显著高于不接种组^[66]. DSE真菌*Blumeria graminis*和*Achnatherum inebrians*共同作用提高了宿主植物叶绿素含量和净光合速率^[67]. 同时发现, 北极矮生灌木生态系统中的DSE真菌定殖率与光照强度有关, 光照强度越高, 定殖率越高^[68-69]. DSE真菌通过限制根向茎的转移和增加叶绿素浓度和蒸腾速率来限制金属对宿主的毒性^[54, 70]. DSE真菌定殖引起光合作用效率的提高还可以提高寄主植物对重金属的耐受性^[56]. 由于接种DSE后将大量重金属离子固定在植物根部, 减少宿主植物地上部分的重金属含量, 并且, 接种DSE真菌能有效提高植物根对营养元素的吸收和利用, 降低重金属对叶绿素合成的影响. 自由基外菌丝和胞外酶的存在, 改善根系对土壤的探索能力, 提高植物体对光能的充分利用, 提高转化率.

2.4 改变植物对重金属的吸收累积

DSE真菌改变植物对重金属吸收累积特性是真菌抗逆性的一种特殊表达方式. DSE真菌细胞壁中的黑色素是一种抗氧化剂, 可以增强细胞壁的机械强度, 也可以结合重金属离

子, 从而保护细胞结构免受在这种条件下产生的氧化损伤. 在极端条件下, DSE真菌产生的深色菌丝和微菌核在对宿主植物吸收积累重金属方面起着一定的作用. DSE真菌改变植物吸收累积重金属的量^[71]. 用豌豆孢霉接种玉米提高了宿主植物对镉的耐性^[6], 降低了低浓度(100 mg/kg)下植物对镉的生物累积^[72]. 此外, DSE菌株具有降低烟叶重金属含量的应用潜力^[73]. 我们在云南省铅锌渣堆积区耕地土壤中取样, DSE真菌在玉米根中大量定殖, 增加了玉米的生物量和限制重金属离子从根到芽的转移, 提高了宿主植物对砷、铅、镉、锌的耐受性^[74-75]. 通过观察DSE菌株*Exophiala Pinsicphila*菌丝体中镉的亚细胞分布、化学形态和吸附基团, 发现镉在磷酸镉复合物中与细胞壁的结合是豆状芽孢杆菌对镉耐受性强的原因^[76].

DSE真菌能够在重金属环境的植物根系上定殖是DSE真菌本身对重金属具有耐受性, 定殖后通过菌丝及其分泌物与土壤中的重金属离子螯合, 从而减少植物对重金属的吸收, 也可能由于DSE真菌的定殖改变植物代谢过程, 进而提高植物耐性^[57]; 另一方面植物的根为DSE菌株提供庇护所, 虽然土壤中重金属含量超出了菌株的耐受性, 但植物根内的重金属含量在DSE菌株的耐受范围之内, 菌株得以在过量重金属环境中生长的植物根系上生活.

3 DSE真菌增强植物抗逆性的作用机理

目前认为DSE真菌增强植物抗逆性的作用机理主要有2个方面: (1) 竞争作用, 占领主要生态位, 跟宿主植物结合形成菌根, 促进植物对营养的吸收利用; (2) 诱导植物产生抗性系统, 改善植物生长生理和调节植物内部激素平衡.

3.1 改善植物矿质营养

DSE真菌在改善宿主营养方面有促进作用. DSE真菌具有分解碳水化合物、蛋白质和不溶性钙、铝和铁磷酸盐的能力, 并且在养分吸收过程中产生溶外酶, 促进降解不同营养源、介导氮矿化进而促进宿主植物生长^[77-78]. 高海拔积雪较少、无机氮含量较高的地区DSE真菌定殖率最高, 在有机氮矿化、对磷和氮的吸收起着重要作用, 由于植物增加菌丝补充以帮助吸收养分^[79]. 用同位素标记法标记青贮饲料或硫酸铵中的氮元素, 发现番茄、水稻接种DSE真菌A104、A103后, 有效地吸收微量元素, 当使用有机氮源时, 导致宿主植物生长增加进而改善植物营养, 因为DSE真菌能够在植株根部定居, 并在根细胞中形成微巩膜进而促进植株对氮的吸收^[80-81]. 皮层细胞可以溶解形成通气结构与宿主植物互作并且DSE菌丝反复分枝在皮层形成“菌丝网”, 提高了药用植物雪莲的有效成分-芦丁碱的含量^[8]. 这些研究作为DSE真菌改善植物营养功

能的探究奠定了新的基础。

3.2 调节植物内源激素平衡

DSE真菌可以辅助植物激素提高作物产量。从银胶菊中分离出的DSE菌株通过产生植物激素和促进植物叶片产生植物激素调节植物生长,因为DSE真菌产生的代谢物具有抗菌、抗癌和杀虫作用,同时通过降低氧化应激来增加植物抗逆性,尤其是在重金属污染的地方,这使DSE真菌能够在植物生产系统中用作生物的刺激剂^[83-84]。DSE定殖在植物中可以辅助植物利用色氨酸,通过多种生物合成途径合成吲哚乙酸,有效调节植物茎和根的生长,协调不同细胞防御机制,增强对外部不利条件的保护^[85]。真菌铁载体和植物应激激素茉莉酸(JA)和水杨酸在植物防御中发挥重要作用,DSE真菌定殖到根部皮层组织,通过茉莉酸代谢和乙烯(ET)代谢,促进内源激素合成基因等上调表达,增强植物的抗病性^[86-87]。一些DSE真菌通过释放代谢物(例如gib-berellin,生长素)来保护植物免受生物(病理性)和非生物(微量元素、盐度、干旱)胁迫^[31,88]。

3.3 改善植物生长生理

DSE真菌通过提高产量和宿主植物的耐受性,改善植物生长生理如抗氧化生理。DSE真菌黑化菌丝的产生是DSE真菌在胁迫环境中的生存策略,控制氧化应激形成的自由基,防止细胞损伤^[89]。本课题组从废弃铅锌矿区分离出DSE真菌*Exophiala pisciphila* ACCC32496,实验证明,镉胁迫显著刺激真菌菌丝体产生超氧阴离子、H₂O₂和丙二醛。DSE具有耐干燥的富含黑色素的细胞壁,与应激过程中形成的氧自由基结合成复合物,使黑色素增强,其可以作为胞外氧化还原缓冲液并且中和环境产生的氧化剂^[90]。在金属胁迫条件下,将DSE菌株K36和Z48分别接种到番茄幼苗中,DSE真菌显著提高了超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)的活性,减轻了重金属胁迫引起的膜脂质过氧化损伤^[91]。黑色素可以与重金属胁迫条件下产生的氧自由基形成复合体,消除胁迫条件下所产生大量的氧自由基^[92]。

4 问题与展望

DSE真菌广泛存在于胁迫环境中,促进植物的生长,具有较好的应用效果和前景。从近几年对DSE的种类、DSE与宿主植物的关系、DSE的生态分布和DSE的功能等方面的研究报道来看,DSE的分布范围和宿主植物类型多种多样,提示DSE是生态系统中重要的功能类群之一。虽然对DSE的研究得到了一定的重视,但还有很多方面没有涉及或者不够深入,这与还没有建立完整的DSE真菌种质资源库有关。DSE真菌定殖在宿主中为什么可以增强宿主对环境的抗性的相关机理问题,DSE对植物根系细胞壁多糖组分的影响程度,DSE和其他菌株进行混合研究是当前的一个研究难点和重点,目前已有部分关于DSE和ECM,DSE和AMF同时存在于宿主植物中并提高其抗逆性的研究,这些可能成为植物内生真菌今后的一个研究方向,所以对DSE的研究需要更加深入。

我国物产丰富,物种繁多,目前对DSE的调查研究还在起步阶段,综合看来,DSE目前已知的功能有提高植物抗逆性,促进植物生长,改变植物吸收累积重金属,改善植物营养包括无机、有机营养,调节植物内源激素平衡,改善植物生长生理(抗氧化生理、光合生理)等。今后对DSE真菌的研究还需要从以下几个方面深入:(1)分离和筛选DSE的模式菌种,构建优化的DSE真菌种质资源库,关系到植物修复与土壤修复的效率和成本,对于强化胁迫生境中DSE的研究具有重要的意义。(2)深入研究DSE真菌提高植物抗逆性的作用机理,交叉应用环境工程学、分子生物学、菌根生物学等学科的理论与技术,从基因、细胞、个体、种群、群落和生态系统等不同层次,深入研究DSE真菌影响植物生长、提高植物抗逆性和改变植物吸收重金属的量的效果与过程,为探讨DSE真菌的作用机理应用提供理论依据。(3)综合现有研究成果,结合转录组测序、RNAi等分子应用技术,用基础理论和实际应用相结合的方法,共同推进DSE强化植物修复以及生物防治理论和技术体系的建立,可以DSE为基础开发具有生物工程和生物防治价值的工程菌,为土壤污染防治提供有效措施。

参考文献 [References]

- He YM, Yang ZX, Li MR, Jiang M, Zhan FD, Zu YQ, Li T, Zhao ZY. Effects of a dark septate endophyte (DSE) on growth, cadmium content, and physiology in maize under cadmium stress [J]. *Environ Sci Pollut Res*, 2017, **24** (22): 18494-18504
- 冯欢, 蒙盼盼, 豆青, 张收霞, 王海华, 王春燕. 菌根真菌与植物共生营养交换机制研究进展[J]. *应用生态学报*, 2019, **30** (10): 3596-3604 [Feng H, Meng PP, Dou Q, Zhang SX, Wang HH, Wang CY. Advances in mechanisms of nutrient exchange between mycorrhizal fungi and host plants [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, **30** (10): 3596-3604]
- Jumpponen ARI, Trappe JM. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi [J]. *New Phytol*, 1998, **140** (2): 295-310
- Wagg C, Pautler M, Massicotte HB, Peterson RL. The co-occurrence of ectomycorrhizal, arbuscular mycorrhizal, and dark septate fungi in seedlings of four members of the Pinaceae [J]. *Mycorrhiza*, 2008, **18** (2): 103-110
- Jumpponen A, Mattson KG, Trappe JM. Mycorrhizal functioning of *Phialocephala fortinii* with *Pinus contorta* on glacier forefront soil: interactions with soil nitrogen and organic matter [J]. *Mycorrhiza*, 1998, **7** (5): 261-265
- 孙茜, 贺超, 贺学礼, 赵丽莉. 沙冬青与伴生植物深色有隔内生真菌定殖规律及其与土壤因子的相关性[J]. *植物生态学报*, 2015, **39** (9): 878-889 [Sun Q, He C, He XL, Zhao LL. Colonization of dark septate endophytes in roots of *Ammopiptanthus mongolicus* and its associated plants as influenced by soil properties[J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2015, **39** (9): 878-889]
- Addy HD, Piercey MM, Currah RS. Microfungal endophytes in roots [J]. *Can J Bot*, 2005, **83** (1): 1-13
- Mandym K, Jumpponen A. Unraveling the dark septate endophyte functions: insights from the *Arabidopsis* model [M]//Advances in Endophytic Research. New Delhi: Springer, 2014: 115-141
- Barrow JR. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands [J]. *Mycorrhiza*, 2003, **13** (5): 239-247
- Knapp DG, Kovács GM, Zajta E, Groenewald JZ, Crous PW. Dark

- septate endophytic pleosporalean genera from semiarid areas [J]. *Persoonia Mol Phylog Evol Fungi*, 2015, **35**: 87
- 11 蓝桃菊, 陈艳露, 黄诚梅, 张雯龙, 谢玲, 史国英, 覃丽萍, 张艳, 农倩. 大石围天坑群深色有隔内生真菌(DSE)群落组成及其对先锋植物抗旱能力的影响[J]. 微生物学杂志, 2017, **37** (2): 26-34 [Lan TJ, Chen YL, Huang CM, Zhang WL, Xie L, Shi GY, Qin LP, Zhang Y, Nong Q. Community constituent of dark septate endophytic fungi in Dashiwei Doline group and their effects on pioneer plants drought resistance capability [J]. *J Microbiol*, 2017, **37** (2): 26-34]
 - 12 葛佳丽, 张琳琳, 李欣玫, 强薇, 贺学礼. 极旱荒漠植物深色有隔内生真菌定殖及其与土壤因子的相关性[J]. 河北大学学报(自然科学版), 2018, **38** (1): 73-82 [Ge JL, Zhang LL, Li XM, Qiang W, He XL. Colonization of dark septate endophytes in roots of different plants and its correlation with soil factors in extreme arid desert environment [J]. *J Univ Hebei (Nat Sci)*, 2018, **38** (1): 73-82]
 - 13 Li BK, He XL, He C, Chen YY, Wang XQ. Spatial dynamics of dark septate endophytes and soil factors in the rhizosphere of *Ammopiptanthus mongolicus* in Inner Mongolia, China [J]. *Symbiosis*, 2015, **65** (2): 75-84
 - 14 Li LF, Yang AN, Zhao ZW. Seasonality of arbuscular mycorrhizal symbiosis and dark septate endophytes in a grassland site in southwest China [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2005, **54** (3): 367-373
 - 15 Deram A, Languereau-Leman F, Howsam M, Petit D, Cvan H. Seasonal patterns of cadmium accumulation in *Arrhenatherum elatius* (Poaceae): influence of mycorrhizal and endophytic fungal colonization [J]. *Soil Biol Biochem*, 2008, **40** (3): 845-848
 - 16 Upson R, Newsham KK, Bridge PD, Pearce DA, Read DJ. Taxonomic affinities of dark septate root endophytes of *Colobanthes quitensis*, and *Deschampsia antarctica*, the two native Antarctic vascular plant species [J]. *Fungal Ecol*, 2009, **2** (4): 184-196
 - 17 Rodriguez RJ, White Jr JF, Arnold AE, Redman RS. Fungal endophytes: diversity and functional roles [J]. *New Phytol*, 2009, **182** (2): 314-330
 - 18 邓勋, 宋小双, 尹大川, 崔文峰, 宋瑞清. 深色有隔内生真菌提高宿主植物抗逆性的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2015, **43** (31): 10-11+17 [Deng X, SONG XS, Yin DC, Cui WF, Song RQ. Research advances in improving host plant resistance by dark septate endophytes [J]. *J. Anhui Agric Sci*, 2015, **43** (31): 10-11+17]
 - 19 梁昌聪, 赵素叶, 刘磊, 黄俊生. 海南霸王岭热带雨林常见植物丛枝菌根真菌调查[J]. 生态学杂志, 2010, **29** (2): 269-273 [Liang CC, Zhao SY, Liu L, Huang JS. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with common tree species in a tropical rain forest in Bawangling of Hainan Island, China [J]. *Chin J Ecol*, 2010, **29** (2): 269-273]
 - 20 陈严严, 贺学礼, 李宝库, 程春泉, 姜桥, 陈伟燕. 蒙古沙冬青根系深色有隔内生真菌共生及分离培养特征研究[J]. 河北农业大学学报, 2014, **37** (5): 18-24 [Chen YY, He XL, Li BK, Cheng CQ, Jiang Q, Chen WY. The symbiotic and isolated culture characteristics of DSE in roots of *Ammopiptanthus mongolicus* [J]. *J Agric Univ Hebei*, 2014, **37** (5): 18-24]
 - 21 谢玲, 张雯龙, 覃丽萍, 成泽才彦, 李松. 深色有隔内生真菌(DSE)对甘蔗苗生长影响初探[J]. 南方农业学报, 2013, **44** (11): 1827-1830 [Xie L, Zhang WL, Qin LP, NARISAWA Kazuhiko, Li S. Effects of dark septate endophytes (DSE) on sugarcane seedling growth [J]. *J S Agric*, 2013, **44** (11): 1827-1830]
 - 22 赵丹丹, 梁昌聪, 赵之伟. 金沙江支流普渡河、小江干热河谷的丛枝菌根[J]. 云南植物研究, 2006, **28** (3): 250-256 [Zhao DD, Liang CC, Zhao ZW. Arbuscular mycorrhizas in the tributary dry-hot valleys (Puduhe and Xiaojiang) of Jinsha River [J]. *Acta Bot Yunnanica*, 2006, **28** (3): 250-256]
 - 23 Newsham KK, Upson R, Read DJ. Mycorrhizas and dark septate root endophytes in polar regions [J]. *Fungal Ecol*, 2009, **2** (1): 10-20
 - 24 Laursen GA, Treu R, Seppelt RD, Stephenson SL. Mycorrhizal assessment of vascular plants from subantarctic Macquarie Island [J]. *Arct Antarct Alp Res*, 1997, **29** (4): 483-491
 - 25 Ruotsalainen AL. Dark Septate Endophytes (DSE) in Boreal and Subarctic Forests [M]. Cham: Springer, 2018: 105-117
 - 26 Jumpponen A. Soil fungal community assembly in a primary successional glacier forefront ecosystem as inferred from rDNA sequence analyses [J]. *New Phytol*, 2003, **158** (3): 569-578
 - 27 Schmidt SK, Sobieniak-Wiseman LC, Kageyama SA, Halloy SRP, Schadt CW. Mycorrhizal and dark-septate fungi in plant roots above 4270 meters elevation in the Andes and Rocky Mountains [J]. *Arct Antarct Alp Res*, 2008, **40** (3): 576-583
 - 28 Cofré MN, Becerra AG, Nouhra ER, Soteras MF. Arbuscular mycorrhizae and dark-septate endophytes on *Atriplex cordobensis* in saline sites from Argentina [J]. *J Agric Sci Tech-Iran*, 2012, **8** (8): 2201-2214
 - 29 Sonjak S, Udovič M, Wraber T, Likar M, Regvar M. Diversity of halophytes and identification of arbuscular mycorrhizal fungi colonising their roots in an abandoned and sustained part of Sečovlje salterns [J]. *Soil Biol Biochem*, 2009, **41** (9): 1847-1856
 - 30 Deng X, Song XS, Yin DC, Song RQ. Effects of salt stress on growth and nutritional metabolism of two dark septate endophyte (DSE) [J]. *J Centr S Univ For Technol*, 2015, **35** (5): 1-8
 - 31 Pan X, Qin Y, Yuan Z. Potential of a halophyte-associated endophytic fungus for sustaining Chinese white poplar growth under salinity [J]. *Symbiosis*, 2018, **76** (2): 109-116
 - 32 Berthelot C, Leyval C, Foulon J, Chalot M, Blaudez D. Plant growth promotion, metabolite production and metal tolerance of dark septate endophytes isolated from metal-polluted poplar phytomanagement sites [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2016, **92** (10): fiw144
 - 33 Yamaji K, Watanabe Y, Masuya H, Shigeto A, Yui H, Haruma T. Root fungal endophytes enhance heavy-metal stress tolerance of *Clethra barbinervis* growing naturally at mining sites via growth enhancement, promotion of nutrient uptake and decrease of heavy-metal concentration [J]. *PLoS ONE*, 2016, **11** (12): e0169089
 - 34 Ban YH, Tang M, Chen H, Xu ZY, Zhang HH, Yang YR. The response of dark septate endophytes (DSE) to heavy metals in pure culture [J]. *PLoS ONE*, 2012, **7** (10): e47968
 - 35 Zhang Y, Li T, Zhao ZW. Colonization characteristics and composition of dark septate endophytes (DSE) in a lead and zinc slag heap in Southwest China [J]. *Soil Sed Contam*, 2013, **22** (5): 532-545
 - 36 Xu RB, Li T, Cui HL, Wang JL, Yu X, Ding YH, Wang CJ, Yang ZL, Zhao ZW. Diversity and characterization of Cd-tolerant dark septate endophytes (DSEs) associated with the roots of Nepal alder (*Alnus nepalensis*) in a metal mine tailing of Southwest China [J]. *Appl Soil Ecol*, 2015, **93**: 11-18
 - 37 Likar M, Regvar M. Isolates of dark septate endophytes reduce

- metal uptake and improve physiology of *Salix caprea* L. [J]. *Plant Soil*, 2013, **370** (1-2): 593-604
- 38 Narisawa K, Usuki F, Hashiba T. Control of Verticillium yellows in Chinese cabbage by the dark septate endophytic fungus LtVB3 [J]. *Phytopathology*, 2004, **94** (5): 412-418
- 39 梁昌聪, 肖艳萍, 赵之伟. 云南会泽废弃铅锌矿区植物丛枝菌根和深色有隔内生真菌研究[J]. 应用与环境生物学报, 2007, **13** (6): 811-817 [Liang CC, Xiao YP, Zhao ZY. Arbuscular mycorrhiza and dark septate endophytes in an abandoned lead-zinc mine in Huize, Yunnan, China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2007, **13** (6): 811-817]
- 40 贺学礼, 王银根, 赵丽莉, 钱伟华. 荒漠沙蒿根围AM真菌和DSE的空间分布[J]. 生态学报, 2011, **31** (3): 812-818 [He XL, Wang YY, Zhao LL, Qian WH. Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes in the rhizosphere of *Artemisia sphaerocephala* from Inner Mongolia desert [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31** (3): 812-818]
- 41 蔚杰, 贺学礼, 赵丽莉, 苏芳. 河北峰峰矿区深色有隔内生真菌定殖及群落组成[J]. 菌物研究, 2018, **16** (4): 228-238 [Wei J, He XL, Zhao LL, Su F. Colonization and community composition of dark endophytic fungi in Fengfeng mining area of Hebei [J]. *J Fungal Res*, 2018, **16** (4): 228-238]
- 42 Walsh E, Luo J, Zhang N. *Acidomelania panicicola* gen. et sp. nov. from switchgrass roots in acidic New Jersey pine barrens [J]. *Mycologia*, 2014, **106** (4): 856-864
- 43 Luo J, Walsh E, Naik A, Zhuang WY, Zhang KQ, Cai L, Zhang N. Temperate pine barrens and tropical rain forests are both rich in undescribed fungi [J]. *PLoS ONE*, 2014, **9** (7): e103753
- 44 Ruotsalainen A L, Eskelinen A. Root fungal symbionts interact with mammalian herbivory, soil nutrient availability and specific habitat conditions [J]. *Oecologia*, 2011, **166** (3): 807-817
- 45 Fukuchi S, Obase K, Tamai Y, Yajima T, Miyamoto T. Vegetation and colonization status of mycorrhizal and endophytic fungi in plant species on acidic barren at crater basin of volcano Esan in Hokkaido, Japan [J]. *Eurasian J For Res*, 2011, **14** (1): 1-11
- 46 Zumsteg A, Luster J, Göransson H. Bacterial, archaeal and fungal succession in the forefield of a receding glacier [J]. *Microb Ecol*, 2012, **63** (3): 552-564
- 47 Barrow J, Aaltonen R. Evaluation of the internal colonization of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. roots by dark septate fungi and the influence of host physiological activity [J]. *Mycorrhiza*, 2001, **11** (4): 199-205
- 48 贺学礼, 李宝库, 陈严严, 吴伟家. 蒙古沙冬青根围土壤微生物分布及与土壤因子相关性研究[J]. 干旱区资源与环境, 2016, **30** (4): 51-55 [He XL, Li BK, Chen YY, Wu WJ. Correlations between soil microbial distribution and soil factors in the rhizosphere of *Ammopiptanthus mongolicus* [J]. *J Arid Land Resour Environ*, 2016, **30** (4): 51-55]
- 49 姜桥, 贺学礼, 陈伟燕, 张玉洁, 荣心瑞, 王雷. 新疆沙冬青AM和DSE真菌的空间分布[J]. 生态学报, 2014, **34** (11): 2929-2937 [Jiang Q, He XL, Chen WY, Zhang YJ, Rong XR, Wang L. Spatial distribution of AM and DSE fungi in the rhizosphere of *Ammopiptanthus nanus* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34** (11): 2929-2937]
- 50 Vergara C, Araujo KEC, Urquiaga S, Nivaldo S, Carvalho BFD, Medeiros PS, Santos LA, Xavier GR, Zilla JE. Dark septate endophytic fungi help tomato to acquire nutrients from ground plant material [J]. *Front Microbiol*, 2017, **8**: 2437
- 51 张晓蓉, 李涛, 王超君, 朱玲玲, 徐露娟, 赵之伟. 深色有隔内生真菌甘瓶霉对番茄抗枯萎病的作用[J]. 中国生物防治学报, 2017, **33** (3): 394-400 [Zhang XR, Li T, Wang CJ, Zhu LL, Xu LJ, Zhao ZW. Enhanced tolerance of tomatoes against *Fusarium oxysporum* by inoculation with dark septate endophyte [J]. *Chin J Biol Control*, 2017, **33** (3): 394-400]
- 52 刘静, 刘凤红, 宿红艳, 宋方圆, 程显好. 接种深色有隔内生真菌对蓝莓果实品质的影响[J]. 北方园艺, 2016 (20): 33-36 [Liu J, Liu FH, Su HY, Song FY, Cheng XH. Effect of inoculation DSE fungi on blueberry fruit quality [J]. *N Horticult*, 2016 (20): 33-36]
- 53 Narisawa K. The dark septate endophytic fungus *Phialocephala fortinii* is a potential decomposer of soil organic compounds and a promoter of *Asparagus officinalis* growth [J]. *Fungal Ecol*, 2017, **28**: 1-10
- 54 陈娟, 朱军, 阎波, 李佳梅, 郭顺星. 新疆药用植物天山雪莲及红景天内生真菌的分离与初步鉴定[J]. 菌物学报, 2018, **37** (1): 110-119 [Chen J, Zhu J, Yan B, Li JM, Guo SX. Preliminary identification of endophytic fungi colonized in the root of *Saussurea involucreata* and *Rhodiola rosea* from Xinjiang region [J]. *Mycosystema*, 2018, **37** (1): 110-119]
- 55 石志刚, 王亚军, 安巍, 罗青, 赵建华. 深色有隔内生真菌对枸杞的接种效应[J]. 北方园艺, 2015 (19): 136-139 [Shi ZG, Wang YJ, An W, Luo Q, Zhao JH. Inoculating effect of dark septate endophytes fungi on wolfberry[J]. *N Horticult*, 2015 (19): 136-139]
- 56 Diene O, Sakagami N, Narisawa K. The role of dark septate endophytic fungal isolates in the accumulation of cesium by Chinese cabbage and tomato plants under contaminated environments [J]. *PLoS ONE*, 2014, **9** (10): e109233
- 57 Berthelot C, Blaudez D, Leyval C. Differential growth promotion of poplar and birch inoculated with three dark septate endophytes in two trace element-contaminated soils [J]. *Int J Phytoremediat*, 2017, **19** (12): 1118-1125
- 58 Massenssini AM, Bonduki VHA, Tótola MR, Ferreira FA, Costa MD. Arbuscular mycorrhizal associations and occurrence of dark septate endophytes in the roots of Brazilian weed plants [J]. *Mycorrhiza*, 2014, **24** (2): 153-159
- 59 高春梅, 李敏, 刘润进. AMF和DSE组合菌剂促生防线虫病效应[J]. 菌物学报, 2016, **35** (10): 1208-1217 [Gao CM, Li M, Liu RJ. Combination effects of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes on promoting growth of cucumber plants and resistance to nematode disease [J]. *Mycosystema*, 2016, **35** (10): 1208-1217]
- 60 Della Mónica IF, Saparrat MCN, Godeas AM, Scervino, JM. The co-existence between DSE and AMF symbionts affects plant P pools through P mineralization and solubilization processes [J]. *Fungal Ecol*, 2015, **17**: 10-17
- 61 Santos SG, Silva P RA, Garcia AC, Zilli JÉ, Berbara RLL. Dark septate endophyte decreases stress on rice plants [J]. *Braz J Microbiol* 2017, **48** (2): 333-341
- 62 Zhang QM, Gong MG, Yuan JF, Hou Y, Zhang HM, Wang Y, Hou X. Dark septate endophyte improves drought tolerance in sorghum [J]. *Int J Agric Biol*, 2017, **19** (1): 53-60
- 63 Barrow JR. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands [J]. *Mycorrhiza*, 2003, **13** (5): 239-247
- 64 Wang JL, Li T, Liu GY, Smith JM, Zhao ZW. Unraveling the role of

- dark septate endophyte (DSE) colonizing maize (*Zea mays*) under cadmium stress: physiological, cytological and genic aspects [J]. *Sci Rep-UK*, 2016, **6** (1): 22028
- 65 Ban Y, Xu Z, Yang YR, Zhang HH, Chen H, Tang M. Effect of dark septate endophytic fungus, *Gaeumannomyces cylindrosporus*, on plant growth, photosynthesis and Pb tolerance of maize (*Zea mays* L.) [J]. *Pedosphere*, 2017, **27** (2): 283-292
 - 66 Zhang H, Tang M, Chen H, Wang YJ. Effects of a dark-septate endophytic isolate LBF-2 on the medicinal plant *Lycium barbarum* L. [J]. *J Microbiol*, 2012, **50** (1): 91-96
 - 67 Zhu LL, Li T, Wang CJ, Zhang XR, Xu LJ, Xu RB, Zhao ZW. The effects of dark septate endophyte (DSE) inoculation on tomato seedlings under Zn and Cd stress [J]. *Environ Sci Pollut Res*, 2018, **25** (35): 35232-35241
 - 68 Xia C, Li NN, Zhang XX, Feng Y, Christensen MJ, Nan ZB. An *Epichloë* endophyte improves photosynthetic ability and dry matter production of its host *Achnatherum inebrians*, infected by *Blumeriagraminis*, under various soil water conditions [J]. *Fungal Ecol*, 2016, **22**: 26-34
 - 69 Olsrud M, Michelsen A. Effects of shading on photosynthesis, plant organic nitrogen uptake, and root fungal colonization in a subarctic mire ecosystem [J]. *Botanique*, 2009, **87** (5): 463-474
 - 70 Likar M, Regvar M. Isolates of dark septate endophytes reduce metal uptake and improve physiology of *Salix caprea* L. [J]. *Plant Soil*, 2013, **370** (1-2): 593-604
 - 71 Pietro-Souza W, Mello IS, Vendruscullo SJ, Da Silva GF, Da Cunha CN, White JF, Soares MA. Endophytic fungal communities of *Polygonum acuminatum* and *Aeschynomene fluminensis* are influenced by soil mercury contamination [J]. *PLoS ONE*, 2017, **12** (7): e0182017
 - 72 An HM, Liu Y, Zhao XF, Huang Q, Yuan SH, Yang XY, Dong JY. Characterization of cadmium-resistant endophytic fungi from *Salix variegata* Franch. in three Gorges Reservoir Region, China [J]. *Microbiol Res*, 2015, **176**: 29-37
 - 73 Jin HQ, Liu HB, Xie YY, Zhang YG, Xu QQ, Mao LJ, Li XJ, Chen J, Lin FC, Zhang CL. Effect of the dark septate endophytic fungus *Acrocalymma vagum* on heavy metal content in tobacco leaves [J]. *Symbiosis*, 2018, **74** (2): 89-95
 - 74 Cao GH, Li T, Li XB, Zhan FD, Shen M, Zhao ZW. Heavy metal pollution and accumulation in maize grown in arable soils located near a lead and zinc slag heap in Yunnan, Southwest China [J]. *Int J Environ Pollut*, 2016, **59** (2-4): 97-115
 - 75 Affholder MC, Pricop AD, Laffont-Schwob I, Coulomb B, Rabier J, Borla A, Prudent P. As, Pb, Sb, and Zn transfer from soil to root of wild rosemary: do native symbionts matter? [J]. *Plant Soil*, 2014, **382** (1-2): 219-236
 - 76 Zhan FD, He YM, Li Y, Li T, Yang YY, Toor GS, Zhao ZW. Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in a dark septate endophyte (DSE), *Exophiala pisciphila* [J]. *Environ Sci Pollut R*, 2015, **22** (22): 17897-17905
 - 77 Oses Pedraza R, Torres-Díaz C, Lavin P, Retamales-Molina P, Atala C, Acuña-Rodríguez I, Molina-Montenegro M. Root fungal endophytes improve the growth of antarctic plants through an enhanced nitrogen acquisition [J]. *Peer J Preprints*, 2018, **6**: e26774v1
 - 78 Spagnoletti FN, Tobar NE, Di Pardo AF, Chiocchio VM, Lavado RS. Dark septate endophytes present different potential to solubilize calcium, iron and aluminum phosphates [J]. *Appl Soil Ecol*, 2017, **111**: 25-32
 - 79 Bueno de Mesquita CP, Sartwell SA, Ordemann EV, Porazinska DL, Farrer EC, King AJ, Schmidt SK. Patterns of root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes across a mostly-unvegetated, high-elevation landscape [J]. *Fungal Ecol*, 2018, **36**: 63-74
 - 80 Vergara C, Araujo KEC, Urquiaga S, Schultz N, Balieiro FDC, Medeiros PS, Zilli JE. Dark septate endophytic fungi help tomato to acquire nutrients from ground plant material [J]. *Front Microbiol*, 2017, **8**: 2437-2437
 - 81 Vergara C, Araujo KEC, Alves L S, de Souza SR, Santos LA, Santa-Catarina C, Zilli JÉ. Contribution of dark septate fungi to the nutrient uptake and growth of rice plants [J]. *Braz J Microbiol*, 2018, **49** (1): 67-78
 - 82 Wu L, Lü Y, Meng Z, Chen J, Guo SX. The promoting role of an isolate of dark-septate fungus on its host plant *Saussurea involucreata* Kar. et Kir [J]. *Mycorrhiza*, 2010, **20** (2): 127-135
 - 83 Priyadharsini P, Muthukumar T. The root endophytic fungus *Curvularia geniculata* from *Parthenium hysterophorus* roots improves plant growth through phosphate solubilization and phytohormone production [J]. *Fungal Ecol*, 2017, **27**: 69-77
 - 84 Schmidt CS, Mrnka L, Frantík T, Lovecká P, Vosátka M. Plant growth promotion of *Miscanthus × giganteus* by endophytic bacteria and fungi on non-polluted and polluted soils [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2018, **34** (3): 48
 - 85 Pageni BB, Lupwayi NZ, Akter Z, Larney FJ, Kawchuk LM, Gan Y. Plant growth-promoting and phytopathogen-antagonistic properties of bacterial endophytes from potato (*Solanum tuberosum* L.) cropping systems [J]. *Can J Plant Sci*, 2014, **94** (5): 835-844
 - 86 Lahlali R, McGregor L, Song T, Gossen BD, Narisawa K, Peng G. *Heteroconium chaetospora* induces resistance to clubroot via upregulation of host genes involved in jasmonic acid, ethylene, and auxin biosynthesis [J]. *PLoS ONE*, 2014, **9** (4): e94144
 - 87 Wallace JG, May G. Endophytes: the other maize genome [M]// Bennetzen J, Flint-Garcia S, Hirsch C, Tuberosa R. The Maize Genome. Cham: Springer, 2018: 213-246
 - 88 Waqas M, Khan AL, Kamran M, Hamayun M, Kang SM, Kim YH, Lee IJ. Endophytic fungi produce gibberellins and indoleacetic acid and promotes host-plant growth during stress [J]. *Molecules*, 2012, **17** (9): 10754-10773
 - 89 Santos SG, Silva PRA, Garcia AC. Dark septate endophyte decreases stress on rice plants [J]. *Braz J Microbiol*, 2017, **48** (2): 333-341
 - 90 Zhan FD, He YM, Zu YQ, Li T, Zhao ZW. Characterization of melanin isolated from a dark septate endophyte (DSE), *Exophiala pisciphila* [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2011, **27** (10): 2483-2489
 - 91 Zhan FD, He YM, Li T, Yang YY, Toor GS, Zhao ZW. Tolerance and antioxidant response of a dark septate endophyte (DSE), *Exophiala pisciphila*, to cadmium stress [J]. *Bull Environ Contam Toxicol*, 2015, **94** (1): 96-102
 - 92 Redman RS, Sheehan KB, Stout RG, Rodriguez RJ, Henson JM. Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis [J]. *Science*, 2002, **298** (5598): 1581-1581