

Research Progress on the Secondary Metabolites of Endophytes

Qianxi Li¹, Fangmei Zhou², Zhishan Ding^{3*}

¹College of life Sciences, Zhejiang Chinese Medicine University, Hangzhou Zhejiang

²College of Medical Technology, Zhejiang Chinese Medicine University, Hangzhou Zhejiang

³Zhejiang Chinese Medical University, Hangzhou Zhejiang

Email: 1583830852@qq.com, *dyszjtc@163.com

Received: Jul. 4th, 2020; accepted: Jul. 20th, 2020; published: Jul. 27th, 2020

Abstract

Endophytic fungi are ubiquitous in plant tissues and organs. They are various, abundant in resources, widely distributed and have various biological activities, and their secondary metabolites often have bacteriostatic effect, anti-tumor, anti-oxidation, anti-inflammatory and so on. Their secondary metabolites can be widely used in agriculture, medical treatment, health and other fields. The secondary metabolites of endophyte have been one of the research hotspots in recent years because of their wide source and great potential. In this paper, the role of the secondary metabolites of endophytes in recent years is reviewed, and the future research trend of endophytes is prospected, in order to provide theoretical basis for the further development and utilization of endophyte resources.

Keywords

Endophytes, Secondary Metabolites, Biological Activity

植物内生菌次生代谢产物研究进展

李千喜¹, 周芳美², 丁志山^{3*}

¹浙江中医药大学生命科学学院, 浙江 杭州

²浙江中医药大学医学技术学院, 浙江 杭州

³浙江中医药大学, 浙江 杭州

Email: 1583830852@qq.com, *dyszjtc@163.com

收稿日期: 2020年7月4日; 录用日期: 2020年7月20日; 发布日期: 2020年7月27日

摘要

植物内生菌普遍存在于植物组织和器官中, 种类繁多, 资源丰富, 分布广泛, 且具有多样的生物活性,

*通讯作者。

文章引用: 李千喜, 周芳美, 丁志山. 植物内生菌次生代谢产物研究进展[J]. 药物资讯, 2020, 9(4): 156-161.

DOI: 10.12677/pi.2020.94023

其次代谢产物更具有抑菌、抗肿瘤、抗氧化、抗炎等多种作用，可广泛应用于农业、医疗、卫生等领域。植物内生菌次生代谢产物来源广泛且开发潜力巨大，已成为近年来的研究热点之一。本文就以近年来内生菌次生代谢产物的作用方面加以综述，对植物内生菌未来研究的发展趋势做出展望，以期为植物内生菌资源的进一步开发利用提供理论基础。

关键词

植物内生菌，次生代谢产物，生物活性

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

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

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



Open Access

1. 引言

植物内生菌是生活在健康植物组织内部，但不引起植物组织病变，和宿主植物互生共存的一类微生物。内生菌经过长时间与宿主植物协同进化，可以产生一些和宿主植物相似或相同的且具有药用价值的代谢产物。植物内生菌次生代谢产物具有促生长、抗氧化、抗肿瘤活性、拮抗病菌、酶活性、抗病虫害、降糖等多种能力，是现今重要的微生物资源之一，可在工农业、医药等领域能产生巨大价值[1][2]。鉴于此，本文将对近年来内生菌次生代谢产物的研究加以综述，系统的阐述内生菌次生代谢产物的作用以及应用，为新药物的研发、工农业的增产提供理论基础。

2. 植物内生菌次生代谢产物

植物内生菌次生代谢产物的来源广泛且多样。近年来研究发现植物内生菌次生代谢产物包括生物碱、甾体、萜类、葱醌类、环肽类、黄酮类等物质[3]，这些物质具有抗肿瘤、抗氧化、抑菌等生物活性。近几年来发现具有重要价值的植物内生菌次生代谢产物及其生物活性见表1。

Table 1. The secondary metabolites and their activities of Endophytes in recent years

表 1. 近年来具有重要价值的植物内生菌次生代谢产物及其活性

宿主植物名称	内生菌	化学成分	活性
川穹	<i>Fusarium tricinctum</i>	fusarielinJ [-(a-oxyisohexanoyl-N-methyl-leucyl)2-]生物碱	抵御人卵巢癌细胞系 A2780 的细胞毒活性[4] 抑制小鼠巨噬细胞产生一氧化氮[5]
闽浙马尾杉	<i>Hypoxyylon investiens</i> NX9	Xylarenone (3)	抑制乙酰胆碱酯酶活性，用于开发阿尔茨海默病的治疗药物[6]
巴戟天	<i>Cytospora rhizophorae</i> A761	酚类化合物	对肿瘤细胞系 MCF-7 和 HepG-2 显示出一定的生长抑制活性[7]
青灰叶下珠	<i>Phomopsis</i> sp. TJ507A	甾体化合物 calvasterol B phomosterones A 和 B	具有较强的 NO 生成抑制活性[8] 抗炎[8]
白茅	<i>Chaetomium globosum</i> WQ	细胞松弛素类化合物 cytoglobosin A_b (1)	抵抗 OGD 引起的大鼠星形胶质细胞死亡[9]
刺五加	内生放线菌 CWJ-256	elaiophylin	对体外培养的人乳腺癌细胞 MDA-MB-231 具有增殖抑制作用流感病毒 A/WSN/33 (H1N1)具有一定抑制效果[10]
青藤	<i>Pestalotiopsis palmarum</i>	Sinopestalotiollides A-D (1-4)	有抗人宫颈癌细胞 HeLa、人结肠癌细胞 HCT116 和人类肺腺癌上皮细胞 A549 活性[11]
北桑寄生	<i>Alternaria alternata</i>	cis, cis-9,12-octadecadienoic acid	有较好的清除 DPPH 自由基和 ABTA+自由基的能力[12]

3. 植物内生菌次生代谢产物的生物活性

3.1. 抗菌作用

植物内生菌的次生代谢产物能够抑制一种或多种细菌的生长，在医药和农业行业中均具有重要的应用前景。Singh 等[13]从环孢菌属地衣中分离到的环己烯酮、环己酮物质，就具有潜在的抗真菌活性和适度的抗药性。并在同一浓度下，其对金黄色葡萄球菌的抑制作用强于大肠杆菌。Ankit 等[14]从印度紫菜中分离到 25 株内生菌，最大分离株的次生代谢产物对金黄色葡萄球菌、化脓链球菌、大肠杆菌、鼠伤寒沙门氏菌、肺炎克雷伯菌均有良好的抗菌活性。

研究表明，植物内生菌次生代谢产物的抑菌作用有助于生物防治。从蜈蚣草叶部中分离出 WGCY1 内生菌株，其产生的正丁醇相次生代谢产物，对香蕉炭疽菌具有较高的抑菌活性，有望用于防治香蕉炭疽病，其效果优于摘叶、喷药等方法[15]。同时，也有研究者[16][17]发现，霍山石斛和药用牡丹“凤丹”内生菌能合成抑菌活性物质的基因片段，在梨软腐病害以及牡丹灰霉病菌的生物防治方面有良好的开发利用潜力。由此可见，植物内生菌的次生代谢产物除了抑制动物病原微生物之外，还能够帮助宿主植物本身抵御细菌侵害。近年来，抗菌药物的出现在挽救人类生命的同时，也加速了多重耐药菌的出现，植物内生菌次生代谢产物抑菌的特性，有望成为新颖的天然抑菌产品来源[18]。

3.2. 抗肿瘤作用

恶性肿瘤一直是人类健康的巨大威胁，寻找抗肿瘤药物迫在眉睫。部分植物内生菌能够产生抗肿瘤活性物质。

刘美琼[19]从北部湾海域植株中的互隔交链孢菌 *Alternaria alternata* 中提取出萜类化合物 tricycloalternarene 18b (1) 具有较好抗肺癌和肝癌活性的作用；Palanichamy P 等[20]从内生真菌链格孢分离出来次生代谢产物间苯三酚甲醚(AME)，研究表明其对 HCC 细胞(HUH-7)的显著抗增殖活性，能够降低肝癌标志物酶水平和防止肿瘤生长。Igarashi Y 等[21]从 *Micromonospora lupini* sp. nov. 菌株中分离得到两个萜醌类化合物 lupinacidins A (85) 和 B(86)，都表现出对小鼠结肠癌 26-L5 细胞的侵袭有抑制作用。另有研究发现植物内生菌中分离获得的新黄酮醇可以通过抑制 TopoII，从而抑制结肠癌细胞(P388)的增殖，证明植物内生菌次生代谢产物可通过抑制 DNA 拓扑异构酶活性，使 DNA 中间体积累，进而抑制肿瘤细胞的增殖，达到抗肿瘤目的[22]。Su X. Z.等[23]从一株植物内生菌培养物中分离得到两种具有史无前例的螺环结构(咪唑噻唑二酮烷基化-氯戊烯酮)的新型生物碱，分别为 Pestaloamides A 和 B。化合物 A 和 B 均能显著促进 MICA/B 和 ULBP1 的 NKG2D 配体与 HCT116 细胞的表面结合，显示出潜在的肿瘤免疫治疗活性。另有研究者研究表明[24][25]，从植物内生菌中提取的次生代谢产物诺卡胺素(nocardamine, 68)、松脂醇(Pin)和松脂醇单葡萄糖苷(PMG)等均具有较好的抗肿瘤作用。

3.3. 抗氧化作用

抗氧化即抑制自由基氧化，过量的活性氧会引发细胞凋亡，从而导致癌症、心脏病等各类疾病，因此寻找高效、安全的抗氧化剂具有十分重要的意义[26]。目前已知，植物内生菌有较强的抗氧化活性，多种次生代谢产物可产生抗氧化活性物质，包括：生物碱类、酚酸类、黄酮类、萜类、香豆素类化合物等。Xiong Y. W.等[27]研究了一株内生谷氨酸放线杆菌 KLBMP 5180 的胞外多糖(EPSs)的产生及其抗氧化活性，超氧阴离子、羟基自由基的清除能力和还原能力表明两种 EPSs 体外抗氧化活性适中，具有开发天然抗氧化剂新的潜力。张莹[28]利用组织分离法从香樟根部和茎部筛选到 15 株内生真菌，EndophyteR5，EndophyteS6 代谢产物清除 DPPH 自由基能力较强，EndophyteR5 和 EndophyteS2 代谢产物清除-OH 自由

基能力较强。从海黍子分离得到的生物碱对 DPPH 清除率比 BHT 高 8.9 倍；曼陀罗中得到一株链霉菌，其主要成分酚酸类化合物有清除 DPPH 自由基的活性；植物榄仁树的内生真菌微孢拟盘多毛孢中也分离得到了能够清除超氧自由基和羟基自由基活性的异苯并咪唑酮类化合物[29]。另有研究者[30]发现植物在干旱条件下，转录可对活性氧解毒，表明了氧化作用胁迫下 PsJN 菌株的反应机制。

3.4. 抗炎作用

炎症是人类机体常见的生理反应，一旦促炎反应和抗炎反应的平衡瓦解，则会发生全身或局部失控性炎症，因此探究有效保持炎症与抗炎平衡的方法以及寻找天然、低毒的抗炎药有重要意义。研究表明，多种植物内生菌的次生代谢产物具有一定抗炎作用，可用于治疗肺炎、泌尿道系统感染等疾病，例如甘草次酸、总黄酮、总皂苷等植物内生菌活性成分均有一定的抗炎效果，可为抗炎药的研发提供新的方向。近年来，研究者从多种植物内生菌中提取到具有抗炎作用的内生菌：刘俊等[31]考察不同质量浓度头花蓼内生真菌 *A. terreus* 中油脂类代谢物的抗炎活性，表明头花蓼内生菌代谢产物可显著抑制炎症因子的释放，其抗炎作用可有助于治疗泌尿系统感染疾病。从红树林内生菌中提取得到两种新颖的化合物皆具有一定的抗炎活性[32]；从鞑靼紫菀内生菌中分离到一种具有抗炎作用的次生代谢产物 ASTIN C [33]；董金香[34]在进行内生菌有效菌株发酵物与宿主抗炎作用的对比研究时，发现甘草有效菌株中的化合物 JTZB006、JTZB016 具有较强的抗肺炎作用活性。

3.5. 其他作用

植物内生菌次生代谢产物除了有抗肿瘤、抗炎、抗氧化、抗菌作用以外，还具有促生长、酶活性、抗病虫害、降糖等多种作用，因其次生代谢产物功能丰富，种类多样，被广泛应用于农业、医疗，工业等领域，创造了颇多经济价值。

植物内生菌的促生长能力主要体现在促进植物产生生长物质、固氮、增加植物的应激耐受性、增加生物应激胁迫耐受性等方面。一株野生植物根部的链格孢属内生真菌次级代谢产物，在试验中显著提高水稻根系和茎秆的发育，增强植株对养分的吸收和运输能力[35]；碱蓬内生真菌 JP4-I 的次生代谢产物作用于水稻幼苗可使幼苗的生长指标和叶绿素含量显著提高，有助于水稻幼苗的生长和有机物的合成，在提高水稻的生长状况方面具有一定的研究意义[36]；Abdul A. E.等[37]研究表明，一种沙漠盐生植物的内生细菌 JZ16，在促进拟南芥耐盐胁迫方面具有重要作用，并且 JZ16 在促进生物和非生物胁迫耐受性以及生物技术过程的农业应用中具有潜在的用途。

在抗病虫害方面，植物内生菌通过产生多种生物碱和神经毒素导致昆虫拒食，甚至死亡[35]，有研究分离得到桃儿七的 4 株内生菌 Pleosporales、Pseudallescheria、Hypocreales、Cyphellophorareptans，其发酵产生的鬼臼毒素等对粘虫 *Mythimna separata* 四龄幼虫有拒食作用，可阻碍各龄期的生长发育[38]。另外，山药、石榴和甘蔗等内生菌发酵液可用作除草剂且具有良好的效果[39]。由此可见，植物内生菌次生代谢产物还可应用为杀虫剂、除草剂等多个方面，是植物病虫害绿色防控的资源库。

此外植物内生菌次生代谢产物还能作为生物催化剂，甘草次酸单葡萄糖醛酸(GAMG)是一种较甘草酸苷(glycyrrhizin, GL)甜度高、药理活性强的新型功能性甜味剂。Zhang Q 等[40]从植物内生真菌球毛壳菌 DX-THS3 中筛选到一种新的 β -葡萄糖醛酸酶(cg-GUS)，cg-GUS 在 45℃ 和 pH 值 6.0 时，能特异性并且高效的将甘草甜素(GL)生成 GAMG，因此 cg-GUS 作为一种能生产 GAMG 的生物催化剂，在食品和医药工业中有着广泛的应用前景。

4. 展望

植物内生菌次生代谢产物的作用广泛，其丰富的药用价值可在医药行业作为新型药物开发的天然资

源库, 并且其促生作用也可应用于农业防治病虫害, 促进农作物增殖增产。植物内生菌具有较大的开发前景, 但目前关于内生菌的研究大多着眼于菌种分离和活性菌株的筛选, 而内生菌活性物质的作用机制及其应用方面的探究较少[2]。另外虽然目前研究者已从内生菌上挖掘了丰富的药用价值, 但是关于内生菌次生代谢产物可利用资源的开发依然尚浅, 全球药用植物有 10 万余种, 而目前只有部分植物内生菌的化学组成被充分挖掘。并且因内生菌可产生与其宿主植物相同或相似的活性成分, 目前我们已知药用植物还具有治疗高血压、腹泻、皮肤病、头痛、心脏病、黄疸等疾病, 因此探究植物内生菌次生代谢产物是否有助于治疗这些疾病, 是我们今后研究的方向和动力。上述存在的缺陷都为此后植物内生菌研究工作的开展指明了方向, 后期实验的开展应以找到更加优化的方法, 以内生菌资源最大化为目的, 争取优化内生菌次级代谢产物的发酵优选工艺, 使内生菌资源在卫生健康、经济作物种植、环境保护等领域发挥更大的价值。并且, 我们应将研究扩展到更多植物中去, 为新药物的研发提供理论。

基金项目

2019ZQ009 (浙江省中医药科技计划项目、浙江省中医药科技计划青年人才基金项目)。

参考文献

- [1] 杨志军. 甘草内生菌代谢产物的药效学及相关物质研究[D]: [博士学位论文]. 兰州: 甘肃中医药大学, 2017.
- [2] 靳锦, 赵庆, 张晓梅, 等. 植物内生菌活性代谢产物最新研究进展[J]. 微生物学杂志, 2018, 38(3): 103-113.
- [3] 周皓, 杨亚滨, 黎唯, 等. 植物内生菌中生物碱成分研究进展[J]. 云南民族大学学报(自然科学版), 2015, 24(1): 1-9.
- [4] Catalina, F.P.H., Parichat, S., Matthias, U.K., et al. (2017) OSMAC Approach Leads to New Fusarielin Metabolites from *Fusarium tricinctum*. *The Journal of Antibiotics*, **70**, 726-732. <https://doi.org/10.1038/ja.2017.21>
- [5] Sun, W.J., Zhu, H.T., Zhang, T.Y., et al. (2018) Two New Alkaloids from *Fusarium tricinctum* SYPF 7082, an Endophyte from the Root of *Panax notoginseng*. *Natural Products and Bioprospecting*, **8**, 391-396. <https://doi.org/10.1007/s13659-018-0171-0>
- [6] 张会, 石绵绵, 李伟, 等. 闽浙马尾杉内生真菌 *Hypoxyylon investiens* NX9 的次级代谢产物与乙酰胆碱酯酶抑制活性[J]. 福建师范大学学报(自然科学版), 2019, 35(5): 55-60.
- [7] Liu, H.X., Tan, H.B., Liu, Y., et al. (2017) Three New Highly-Oxygenated Metabolites from the Endophytic Fungus *Cytospora rhizophorae* A761. *Fitoterapia*, **117**, 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2016.12.005>
- [8] 吴招娣. 药用植物青灰叶下珠及其内生真菌 *Aspergillus micronesiensis* 次级代谢产物的研究[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中科技大学, 2019.
- [9] 陈陆敏, 朱力, 刘琴, 等. 白茅内生菌 *Chaetomium globosum* WQ 来源的细胞松弛素类化合物研究[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2019, 40(3): 101-106.
- [10] 王新位, 郭文强, 赵建元, 等. 刺五加内生放线菌 *Streptomyces* sp. CWJ-256 次生代谢产物研究[J]. 中国医药生物技术, 2018, 13(5): 404-411.
- [11] Xiao, J., Hu, J.Y., Sun, H.D., et al. (2018) Sinopestalotiollides A-D, Cytotoxic Diphenyl Ether Derivatives from Plant Endophytic Fungus *Pestalotiopsis palmarum*. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*, **28**, 515-518. <https://doi.org/10.1016/j.bmcl.2017.11.044>
- [12] 卢丹丹, 郑鼎玉, 陈婕, 等. 北桑寄生内生真菌的分离及其次级代谢产物分析[J]. 天然产物研究与开发, 2020, 32(3): 447-452.
- [13] Singh, B.N., Upreti, D.K. and Gupta, V.K. (2017) Endolichenic Fungi: Ahidden Reservoir of Next Generation Biopharmaceuticals. *Trends in Biotechnology*, **35**, 808-813. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2017.03.003>
- [14] Singh, A.K., Sharma, R.K., Sharma, V., et al. (2017) Isolation, Morphological Identification and Invitroan Tibacterial Activity of Endophytic Bacteria Isolated from *Azadirachta indica* (neem) Leaves. *Veterinary World*, **10**, 510-516. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2017.510-516>
- [15] 庄礼珂, 马静峰, 何勇. 蜈蚣草内生菌分离筛选及发酵液的抑菌活性[J]. 贵州农业科学, 2018, 46(11): 49-52.
- [16] 武利勤, 尚宏忠, 顾海科. 拮抗匍枝根霉的生防菌 R1B 的筛选鉴定和抑菌活性分析[J]. 生物技术通报, 2019,

35(4): 29-35.

- [17] 杨瑞先, 刘萍, 彭彪彪, 等. 药用牡丹根部内生细菌的抑菌活性研究[J]. 北方园艺, 2018(23): 44-52.
- [18] 赵玉瑛, 黄之镛, 张琼, 等. 剑叶龙血树内生真菌的分离及体外抑菌活性筛选[J/OL]. 广西植物, 1-14.
- [19] 刘美琼. 北部湾海域真菌体外抗肿瘤活性及互隔交链孢菌化学成分研究[D]: [硕士学位论文]. 南宁: 广西医科大学, 2019.
- [20] Palanichamy, P., Kannan, S., Murugan, D., *et al.* (2019) Purification, Crystallization and Anticancer Activity Evaluation of the Compound Alternariol Methyl Ether from Endophytic Fungi *Alternaria alternata*. *Journal of Applied Microbiology*, **127**, 1468-1478. <https://doi.org/10.1111/jam.14410>
- [21] Rufin, M.K.T. and Fabrice, F.B. (2019) Endophytic Fungi from Terminalia Species: A Comprehensive Review. *Journal of Fungi*, **5**, 43. <https://doi.org/10.3390/jof5020043>
- [22] 张小君. 植物内生菌来源的天然产物体外抗肿瘤活性研究[D]: [硕士学位论文]. 扬州: 扬州大学, 2014.
- [23] Su, X.Z., Zhu, Y.Y., Tang, J.W., *et al.* (2020) Pestaloamides A and B, Two Spiro-Heterocyclic Alkaloid Epimers from the Plant Endophytic Fungus Pestalotiopsis sp. HS30. *Science China Chemistry*, 1-6. <https://doi.org/10.1007/s11426-020-9762-0>
- [24] 张举成. 七株植物内生菌的次生代谢产物及活性研究[D]: [博士学位论文]. 昆明: 云南大学, 2016.
- [25] Li, Q., Zhang, Y., Shi, J.L., *et al.* (2017) Mechanism and Anticancer Activity of the Metabolites of an Endophytic Fungi from *Eucommia ulmoides* Oliv. *Anti Cancer Agents in Medicinal Chemistry*, **17**, 982-989. <https://doi.org/10.2174/1871520616666160923094814>
- [26] 潘峰, 侯凯, 刘云, 等. 植物内生真菌产多糖类天然产物研究进展[J/OL]. 生物技术通报, 1-12[2020-05-24].
- [27] Xiong, Y.W., Ju, X.Y., Li, X.W., *et al.* (2020) Fermentation Conditions Optimization, Purification, and Antioxidant Activity of Exopolysaccharides Obtained from the Plant Growth-Promoting Endophytic Actinobacterium *Glutamicibacter halophytocola* KLBMP 5180. *International Journal of Biological Macromolecules*, **153**, 1176-1185. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.10.247>
- [28] 张莹. 香樟内生菌代谢产物的生物活性研究[D]: [硕士学位论文]. 上海: 上海师范大学, 2018.
- [29] 杜晓宁. 宁夏枸杞可培养内生菌的多样性及其生物活性研究[D]: [硕士学位论文]. 银川: 宁夏大学, 2016.
- [30] Raheleh, S.T., Thoms, R. and Angela, S. (2015) Transcriptome Profiling of the Endophyte Burkholderiaphy to Firmans PsJN Indicates Sensing of the Plant Environment and Drought Stress. *MBio*, **6**, 621-615. <https://doi.org/10.1128/mBio.00621-15>
- [31] 刘俊, 张青艳, 杨馨, 等. 头花蓼内生真菌 *Aspergillus terreus* 油脂类代谢物的鉴定及其抗多药耐药菌和抗炎作用研究[J]. 中国药房, 2018, 29(11): 1483-1487.
- [32] Qiu, Z.M., Li, P., Chen, J., *et al.* (2018) Anti-Inflammatory Polyketides from the Mangrove-Derived Fungus *Ascomycota* sp. SK2YWS-L. *Tetrahedron*, **74**, 746-751. <https://doi.org/10.1016/j.tet.2017.12.057>
- [33] Antoine, V., Cédric, T., Anthony, A.A., *et al.* (2019) Astin C Production by the Endophytic Fungus *Cyanoderma* Asteris in Planktonic and Immobilized Culture Conditions. *Biotechnology Journal*, **14**, e1800624. <https://doi.org/10.1002/biot.201800624>
- [34] 董金香. 甘肃野生与栽培甘草内生菌有效菌株发酵物与宿主抗炎作用的对比研究[D]: [硕士学位论文]. 兰州: 甘肃中医药大学, 2016.
- [35] 杨镇, 曹君. 植物内生菌及其次级代谢产物的研究进展[J]. 微生物学杂志, 2016, 36(4): 1-6.
- [36] 于飞. 碱蓬内生真菌 JP4-1 的筛选、鉴定及促生活性研究[D]: [硕士学位论文]. 沈阳: 沈阳师范大学, 2016.
- [37] Abdul, A.E., Salim, B., Intikhab, A., *et al.* (2020) Complete Genome Sequence of *Paenibacillus* sp. JZ16, a Plant Growth Promoting Root Endophytic Bacterium of the Desert Halophyte *Zygophyllum simplex*. *Current Microbiology*, **77**, 1097-1103. <https://doi.org/10.1007/s00284-020-01908-5>
- [38] 孙艺昕, 门兴元, 李超, 等. 高抗虫玉米内生真菌对玉米蚜生长、繁殖及取食选择的影响[J]. 中国生物防治学报, 2020, 36(2): 184-188.
- [39] 谭改秀. 三株药用植物内生菌次级代谢产物及其功能的研究[D]: [硕士学位论文]. 开封: 河南大学, 2018.
- [40] Zhang, Q., Gao, B.L., Xiao, Y.W., *et al.* (2020) Purification and Characterization of a Novel β -Glucuronidase Precisely Converts Glycyrrhizin to Glycyrrhetic Acid 3-O-mono- β -D-Glucuronide from Plant Endophytic *Chaetomium globosum* DX-THS3. *International Journal of Biological Macromolecules*, **159**, 782-792. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.05.047>