

DOI: 10.11686/cyxb2025052

http://cyxb.magtech.com.cn

秦楠, 曹瑞鹏, 高婧涵, 等. 藜麦种子可培养内生真菌鉴定及分析. 草业学报, 2025, 34(11): 98—113.

QIN Nan, CAO Rui-peng, GAO Jing-han, et al. Identification and analysis of culturable endophytic fungi from quinoa seeds. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(11): 98—113.

藜麦种子可培养内生真菌鉴定及分析

秦楠^{1,2}, 曹瑞鹏¹, 高婧涵¹, 彭玉飞¹, 田淼¹, 吕红^{1,2}, 任璐^{1,2}, 殷辉^{1,2*}, 赵晓军^{1,2*}

(1. 山西农业大学植物保护学院, 山西太原 030031; 2. 农业有害生物综合治理山西省重点实验室, 山西太原 030031)

摘要:藜麦作为一种新引入我国的作物,因其超高的营养价值而备受瞩目。为明确藜麦种子内生真菌的种群结构和功能特性,对4个品种藜麦种子可培养内生真菌进行分离培养,综合形态学和系统发育分析对其进行了鉴定,并对其致病性和抑菌作用进行了探究。结果表明,4种藜麦种子中分离到6属9种可培养内生真菌,包含链格孢、黄曲霉、聚多曲霉、布氏镰孢、棒状镰孢、甜菜新凸轮孢、藜新凸轮孢、草酸青霉和斯托尔篮状菌。链格孢是4个品种都包含的内生菌,分离频率最高,为64.42%,其次为黄曲霉和草酸青霉,分离频率依次为11.66%、9.20%。9种可培养内生真菌中,5种可侵染藜麦叶片,为布氏镰孢、棒状镰孢、链格孢、藜新凸轮孢和甜菜新凸轮孢;2种对藜麦病原(灰葡萄孢、茎生壳二胞菌、柑橘镰孢、链格孢、粉红单端孢)有抑制作用,为草酸青霉和斯托尔篮状菌。藜麦种子可培养内生真菌种群结构丰富,在植物病害生物防治方面具有重要的应用潜力。

关键词:藜麦;可培养内生真菌;种群;系统发育

Identification and analysis of culturable endophytic fungi from quinoa seeds

QIN Nan^{1,2}, CAO Rui-peng¹, GAO Jing-han¹, PENG Yu-fei¹, TIAN Miao¹, LYU Hong^{1,2}, REN Lu^{1,2}, YIN Hui^{1,2*}, ZHAO Xiao-jun^{1,2*}

1. College of Plant Protection, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031, China; 2. Shanxi Key Laboratory of Integrated Pest Management in Agriculture, Taiyuan 030031, China

Abstract: Quinoa (*Chenopodium quinoa*) is a newly introduced crop in China, and it is attracting much interest because of its high nutritional value. In this study, we aimed to clarify the population structure and functional characteristics of endophytic fungi in quinoa seeds. Culturable endophytic fungi were isolated from seeds of four varieties of quinoa. The fungi were cultured, identified on the basis of morphological and phylogenetic analyses, and their pathogenicity and antifungal effects were explored. In total, nine culturable endophytes were isolated from the quinoa seeds. They comprised nine species of six genera, namely, *Alternaria alternata*, *Aspergillus flavus*, *Aspergillus sydowii*, *Fusarium boothii*, *Fusarium clavum*, *Neocamarosporium betae*, *Neocamarosporium chenopodii*, *Penicillium oxalicum*, and *Talaromyces stollii*. *A. alternata* was present in seeds of all four varieties, and had the highest isolation frequency (64.42%). The fungi with the next highest isolation frequencies were *A. flavus* and *P. oxalicum* (11.66% and 9.20%, respectively). Among the nine culturable endophytic fungi, five (*F. boothii*, *F. clavum*, *A. alternata*, *N. chenopodii*, and *N. betae*) were able to infect quinoa leaves, and two (*P. oxalicum* and *T. stollii*) showed inhibitory effects against quinoa pathogens (*Botrytis cinerea*, *Ascochyta caulina*,

收稿日期: 2025-02-25; 改回日期: 2025-04-15

基金项目: 山西农业大学“科技创新提升工程”项目(CXGC2023009), 山西省重点研发计划(2022ZDYF117), 山西省现代农业产业技术体系建设专项(2025CYJSTX03-31)和“特”“优”农业高质量发展科技支撑工程项目(TYGC25-01, TYGC25-02)资助。

作者简介: 秦楠(1987—), 男, 山西长治人, 助理研究员, 硕士。E-mail: 372909027@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhaoxiaojun0218@163.com; yinhui0806@163.com

Fusarium citri, *A. alternata*, *Trichothecium roseum*). The culturable endophytic fungi in quinoa seeds showed a rich population structure and have potential applications in the biological control of plant diseases.

Key words: quinoa; culturable endophytic fungi; population; phylogeny

藜麦(*Chenopodium quinoa*)属于苋科藜属,一年生双子叶植物,根据花着生位置可分为3类:苋菜型、中间型、团伞型^[1]。藜麦富含人体所需优质蛋白,是联合国粮农组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO)推荐的全营养食品^[2]。同时藜麦含有黄酮、多酚和皂苷等功能性化合物,在抗氧化、降低血糖、抑制肥胖及增强免疫力等方面有一定的作用^[3-4]。藜麦在医疗方面也具有较高价值,藜麦中所含的阿拉伯多糖可用于治疗溃疡,其中的天然植物激素可以用于临床降脂、降压和预防心脑血管硬化等疾病^[5]。藜麦还因其特殊的营养价值具有较高的饲用价值,制作成各种高营养的饲料^[6]。近年来,我国藜麦种植面积不断扩大,主要产区为甘肃省、内蒙古自治区、山西省、云南省、青海省等^[7]。2023年有“中国藜麦之乡”美称的静乐县藜麦种植面积已达3333 hm²,成功带动种植户实现增收,成为当地的特色主导产业。

藜麦适应能力较强,在极限土质中都能生长,具有耐寒、耐旱、耐盐、抗贫瘠等应对非生物胁迫的能力^[8]。研究表明内生菌在提高耐盐碱、抗寒、抗旱等方面发挥着重要作用^[9]。Jacobsen等^[10]研究表明,在干旱条件下,藜麦通过关闭叶片气孔保持叶片水分。脱落酸对处于干旱条件下藜麦的气孔保卫细胞起作用。Adolf等^[11]研究发现,藜麦的耐盐性机制关键在于能有效控制液泡和木质部中的Na⁺,并且有更高的活性氧簇耐受性。

植物内生真菌种类复杂,主要包括子囊菌门(Ascomycota)、接合菌门(Zygomycota)和担子菌门(Basidiomycota),其中大部分为子囊菌门,而链格孢属(*Alternaria*)、镰孢属(*Fusarium*)、茎点霉属(*Phoma*)、拟茎点霉属(*Phomopsis*)、刺盘孢属(*Colletotrichum*)等为内生真菌常见菌属^[12]。如唐琦勇等^[13]发现,链格孢属、新凸轮孢属(*Neocamarosporium*)和镰孢属为新疆北疆6个地区盐角草(*Salicornia europaea*)内生真菌群落的优势属;王世苗^[14]从郁金香(*Tulipa gesneriana*)中共分离到内生真菌33株,其中链格孢属和镰孢属为优势属;宋静静等^[15]从杨叶肖槿(*Thespesia populnea*)中共分离到内生真菌60株,归为5属25种,刺盘孢属(48.33%)和间座壳属(*Diaporthe*, 26.67%)为优势菌属;王红霞等^[16]从构树(*Broussonetia papyrifera*)的根、茎、叶和果实中分离到内生真菌187株,其中链格孢属(50.27%)和镰孢属(11.76%)为优势属。植物内生真菌与寄主植物存在密切关系。植物内生真菌对宿主的生长调节、次生代谢物合成以及抗逆性等方面起重要作用。一些植物内生真菌及其代谢产物在研究新型抗生素和抗癌药等方面展现出重要潜力^[17]。另外,一些植物内生真菌及其代谢产物在生物防治方面具有重要的潜力^[18]。

González-Teuber等^[19]发现,智利阿塔卡马沙漠的藜麦根系可培养内生真菌具有较高的多样性,以青霉属(*Penicillium*)为优势分离属,占可培养菌群的59%。呼荣等^[20]在青白藜(*Quinoa*)的患病茎秆和叶片内分离到可培养的内生真菌44株,优势属为链格孢属(71.40%)、毛壳属(*Chaetomium*, 36.70%)、青霉属(33.30%)。Xie等^[21]从藜麦不同生长发育阶段的根、茎、叶中共分离到可培养的内生真菌122株,其中成熟期可培养内生真菌数量最多,且不同部位所得可培养内生真菌数量不同,表现为根(66株)>茎(39株)>叶(17株)。朱雪峰等^[22]从藜麦种子中分离到内生真菌32株,并发现2株链格孢属真菌具有抑菌活性。王生萍等^[23]的试验结果表明,从西藏日喀则、拉萨和林芝3个地区的藜麦种子中分离到的可培养内生真菌均为子囊菌门,共26属77种,相对丰度最高的3个属为链格孢属(40.20%)、镰孢属(17.40%)和茎点霉属(13.90%)。目前关于藜麦内生真菌的研究主要集中在分离鉴定及种群多样性分析上,但对藜麦种子可培养内生真菌的种群结构缺乏较为系统的研究,在藜麦种子可培养内生真菌的致病力及抑菌作用方面报道较少。本研究旨在明确藜麦种子可培养内生真菌的种群结构,进一步丰富藜麦内生真菌资源库,为藜麦种子可培养内生真菌的潜在应用和植物病害生物防治提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 样本采集与处理

选择3个花序类型(中间型、苋菜型、团伞型)的4个藜麦品种,2024年6月在山西省忻州市繁峙县种植。种植

地区属温带大陆性气候,年平均气温 6.3℃,年降水量 400 mm。每个小区种植 1 个藜麦品种,小区面积 30 m²,随机排列,重复 3 次。采集 4 种藜麦灌浆期和成熟期的种子,样品置于 1.5 mL 离心管中,4℃保存。

1.2 供试菌株

供试 5 种病原菌分别为链格孢(*Alternaria alternata*)LGB-h、灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)LMHM2、柑橘镰孢(*Fusarium citri*)LMSF-ld01、粉红单端孢(*Trichothecium roseum*)LMSF-fl05、茎生壳二胞菌(*Ascochyta caulina*)LMHS-3,均为本实验室分离保存菌种。

1.3 供试试剂、培养基和仪器

供试试剂:Taq PCR Master Mix、DNA Ladder Mix Marker、PCR 引物、Ezup 柱式真菌基因组 DNA 抽提试剂盒,均由生工生物工程(上海)股份有限公司提供。

培养基:马铃薯葡萄糖琼脂培养基(potato dextrose agar, PDA):马铃薯葡萄糖琼脂粉 46.0 g;麦芽浸粉琼脂培养基(malt extract agar medium, MEA):麦芽浸粉琼脂粉 48 g;孟加拉红培养基(rose bengal medium, RBM):孟加拉红培养基粉 36.7 g;燕麦琼脂培养基(oatmeal agar, OA):燕麦琼脂粉 72.5 g;察氏酵母膏琼脂培养基(czapek yeast autolysate agar, CYA):察氏酵母膏琼脂粉 55 g;氯硝胺 18% 甘油琼脂培养基[dichloran-glycerol (dg18) agar base, DG-18]:氯硝胺 18% 甘油琼脂粉 31.6 g、甘油 200 g;马铃薯胡萝卜琼脂培养基(potato carrot agar medium, PCA):马铃薯 20 g、胡萝卜 20 g、琼脂粉 18 g;合成低营养琼脂培养基(synthetic low nutrient medium, SNA):参照 Nirenberg^[24]的方法配制。以上所有培养基均用蒸馏水定容至 1000 mL。

供试仪器:SW-CJ-FD 型洁净工作台:上海博迅医疗生物仪器股份有限公司;2720 Thermal Cycler PCR 扩增仪:美国 Applied Biosystems 公司;DYY-5 电泳仪:北京六一仪器厂;FR980 凝胶成像系统:上海复日科技仪器有限公司;SMZ18 体式显微镜及成像系统:日本 Nikon 公司;BX53 微分干涉显微镜及成像系统:日本 Olympus 公司;Centrifuge 5425 R 型冷冻高速离心机:德国 Eppendorf 公司;GI54DWS 型立式压力蒸汽灭菌锅:致微(厦门)仪器有限公司;WH-3 微型漩涡混合仪:上海沪西分析仪器厂有限公司;RXZ-380D 智能人工气候箱:宁波东南仪器有限公司;HGRF-9203 热空气消毒箱:上海跃进医疗器械有限公司。

1.4 试验方法

1.4.1 可培养内生真菌的分离 将采集的藜麦种子 4℃保藏,分离时供试种子样品依次用 75% 乙醇浸泡 1 min,1% 次氯酸钠浸泡 5 min,75% 乙醇浸泡 1 min,无菌水漂洗 3 次,取最后一次漂洗液作为空白对照。将漂洗后的种子置于无菌环境中自然风干,然后接种至 4 种培养基(PDA、RBM、MEA 和 DG-18)表面,25℃黑暗培养,重复 3 次。待种子表面形成菌落后,用接种针挑取边缘菌丝于 PDA 上,25℃、12 h 光照和 12 h 黑暗交替条件下培养,反复纯化 3~5 代,最后将纯化的菌株 4℃低温保存。

对分离出的真菌菌株进行计数,并使用以下公式计算分离频率:

$$\text{分离频率} = \frac{\text{某属菌株数量}}{\text{总菌株数量}} \times 100\%$$

1.4.2 可培养内生真菌的形态学鉴定 用无菌打孔器(5 mm,中国)取内生真菌菌落边缘菌饼。分别接种到 PDA、OA、MEA、CYA、SNA、PCA 培养基上,25℃、12 h 光照和 12 h 黑暗交替条件下培养 5~15 d,测量各个菌株菌落直径和生长速率,观察菌落形态、颜色、质地以及是否产生孢子等特征。在 Olympus 显微镜(BX53,日本)下观察各菌株的产孢结构、分生孢子形态等,测量分生孢子、瓶梗等的大小。

1.4.3 可培养内生真菌的分子生物学鉴定 收集待测菌株菌丝,液氮研磨成粉,提取 DNA,应用引物序列见表 1。PCR 反应体系(25 μL):Taq PCR Master Mix 12.5 μL,上、下游引物各 1.0 μL,模板 1.0 μL,ddH₂O 9.5 μL。PCR 反应条件:95℃ 5 min;94℃ 30 s,57℃ 30 s,72℃ 90 s,30 个循环;72℃ 10 min。PCR 产物送至生工生物工程(上海)股份有限公司测序。将所测菌株的相关序列在 NCBI 数据库中进行 BLAST 检索比对分析。结合相关菌株序列,采用邻接法(软件 PAUP v. 4.0b10)进行系统发育分析,重复 1000 次。

1.4.4 抑菌作用测定 将待测内生真菌的菌饼接种至距离 PDA 边缘 5 mm 处,在其中心对称点接种供试病原

表 1 本研究中涉及的引物

Table 1 Primers used in this study

基因 Gene	引物 Primers	序列 Sequences (5'→3')	参考文献 References
ITS	ITS1	TCCGTAGGTGAACCTGCGG	[25]
	ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	
tef1	EF1-728F	CATCGAGAAGTTCGAGAAGG	[26–27]
	TEF1LLErev	AACTTGCAGGCAATGTGG	
	EF-1	ATGGGTAAAGGARGACAAGAC	[26]
	EF-2	GGARGTACCAGTSATCATGTT	
rpb2	Frbp2-F	CCTGCTGGCCAAGCTGT	生工合成 Synthesized by Sangon Biotech
	Frbp2-R	CAGATACCTAAGATCATAAC	
CaM	CMD5	CCGAGTACAAGGARGCCTTC	[28]
	CMD6	CCGATRGAGGTCATRACGTGG	
Alt a 1	Alt a 1-F	GCTGCACCTCTCGAGTCTC	[29]
	Alt a 1-R	AAGTCCTTAGGGCCGTACC	
endoPG	endoPG-F	GGCACAACCTTGGACCTCTC	[30]
	endoPG-R	TGATGACGTTGTTGCTGGAG	
OPA10-2	OPA10-2-F	TTAGTGCAGCTCTCTCAAACG	[30]
	OPA10-2-R	TTGAACTTCGTAACCAGGGC	

菌的菌饼,以只接种病原菌为对照,于 25 ℃、12 h 光照和 12 h 黑暗交替条件下培养,重复 3 次。7 d 时观察并测量菌落半径,计算抑菌率。

$$\text{抑菌率} = \frac{\text{对照的菌落半径 (mm)} - \text{处理的菌落半径 (mm)}}{\text{对照的菌落半径 (mm)} - \text{菌饼半径 (mm)}} \times 100\%$$

1.4.5 致病性测定 选取健康藜麦叶片经无菌水冲洗后自然风干。从培养 7 d 的待测内生真菌的菌落上取菌饼(直径 5 mm),接种于叶片左上方,每株菌接种 5 片叶,以接种 PDA 为对照。接种后保湿置于 25 ℃人工气候箱中,观察记录发病情况。发病后采集典型症状叶片,从病斑处重新分离病原菌,观察对比再分离菌株与接种菌株的形态特征。

2 结果与分析

2.1 藜麦种子可培养内生真菌种群分析

4 个品种的藜麦种子中共分离到可培养内生真菌 163 株,依据形态学(菌落的颜色、大小、质地等)和分子生物学归为 6 属,分别为链格孢属、曲霉属(*Aspergillus*)、镰孢属、新凸轮孢属、青霉属、篮状菌属(*Talaromyces*)。其中 9 种可培养内生菌株鉴定到种,分别为链格孢、黄曲霉(*Aspergillus flavus*)、聚多曲霉(*Aspergillus sydowii*)、布氏镰孢(*Fusarium boothii*)、棒状镰孢(*Fusarium clavum*)、甜菜新凸轮孢(*Neocamarosporium betae*)、藜新凸轮孢(*Neocamarosporium chenopodii*)、草酸青霉(*Penicillium oxalicum*)、斯托尔篮状菌(*Talaromyces stollii*)。链格孢是 4 个品种都包含的内生菌,分离频率最高,为 64.42%,其次为黄曲霉、草酸青霉,分离频率依次为 11.66%、9.20%。团伞型藜麦包含的内生菌最多,有链格孢、黄曲霉、棒状镰孢、藜新凸轮孢、草酸青霉共 5 种(表 2)。

2.2 藜麦种子可培养内生真菌的鉴定

2.2.1 斯托尔篮状菌 代表菌株 LMNS-G1P1 在 CYA 培养 7 d,菌落呈平坦、淡粉色、绒毛状、菌丝致密、边缘整齐、直径 45~46 mm,背面呈橙黄色、边缘淡黄色(图 1A)。MEA 培养 7 d,菌落中央呈绿色、棉絮状、边缘白色、整齐、直径 43~45 mm,背面呈黄褐色(图 1B)。分生孢子梗帚状、双轮生兼三轮生;梗基每轮 3~6 个,瓶梗披针

表2 藜麦种子可培养内生真菌分离结果

Table 2 Results of endophytic fungi isolation from quinoa seeds

品种 Variety	属名 Genus	种名 Species	分离频率 Separation frequencies (%)	数目 Numbers
1、2、3、4	链格孢属 <i>Alternaria</i>	链格孢 <i>A. alternata</i>	64.42	105
3、4	曲霉属 <i>Aspergillus</i>	黄曲霉 <i>A. flavus</i>	11.66	19
2		聚多曲霉 <i>A. sydowii</i>	0.61	1
2	镰孢属 <i>Fusarium</i>	布氏镰孢 <i>F. boothii</i>	0.61	1
3		棒状镰孢 <i>F. clavum</i>	1.23	2
3	新凸轮孢属 <i>Neocamarosporium</i>	藜新凸轮孢 <i>N. chenopodii</i>	0.61	1
1		甜菜新凸轮孢 <i>N. betae</i>	0.61	1
1、3	青霉属 <i>Penicillium</i>	草酸青霉 <i>P. oxalicum</i>	9.20	15
1	篮状菌属 <i>Talaromyces</i>	斯托尔篮状菌 <i>T. stollii</i>	0.61	1
1、2、3、4	未知 Unknown	未知 Unknown	10.43	17

1: 白藜(中间型) White quinoa (intermediate type); 2: 白藜(苋菜型) White quinoa (amaranthiform type); 3: 白藜(团伞型) White quinoa (glomerule type); 4: 红藜(中间型) Red quinoa (intermediate type).

形,每轮4~6个(图1C);分生孢子椭圆形,壁光滑,大小(2.5~3.6) $\mu\text{m} \times$ (1.6~2.5) μm ,平均3.0 $\mu\text{m} \times$ 2.2 μm (图1D)。

代表菌株 LMNS-G1P1 的 ITS 和 CaM 基因序列长度分别为 557 和 499 bp。以 *Penicillium stolckiae* (NRRL 5816) 为外类群构建系统发育树,结果表明,菌株 LMNS-G1P1 与 CBS408.93、JN1-1 和 HH1-1 以 100% 的自展支持率聚为一个分支(图 2A)。在斯托尔篮状菌株系间,菌株 LMNS-G1P1 与 JN1-1、HH1-1 聚类在一起,形成一个亚分支,支持率 99%。综合形态学和系统发育分析确定菌株 LMNS-G1P1 为斯托尔篮状菌。

2.2.2 草酸青霉 代表菌株 LMNS-K3R2 在 PDA 培养 7 d,菌落呈平坦、中央淡粉色、绒状、边缘白色、具同心环纹、直径 61~74 mm,分生孢子结构大量产生、孢子易脱落,背面呈浅棕色(图 3A)。MEA 培养 7 d,菌落呈平坦、中央灰绿色、边缘白色、有同心环纹、直径 77~82 mm,背面呈棕黄色(图 3B)。分生孢子梗帚状、双轮生;梗基每轮 2~3 个,排列紧密;瓶梗披针形或圆柱形,每轮 2~6 个(图 3C);分生孢子椭圆形,壁光滑,大小(3.2~5.9) $\mu\text{m} \times$ (2.0~3.7) μm ,平均 4.3 $\mu\text{m} \times$ 2.8 μm (图 3D)。

代表菌株 LMNS-K3R2 的 CaM 和 ITS 基因序列长度分别为 623 和 565 bp。以 *P. stolckiae* (NRRL 5816) 为外类群构建系统发育树,结果表明,菌株 LMNS-K3R2 与 CBS173.81、CBS219.30 和 CV0822 以 100% 的自展支持率聚为一个分支。在草酸青霉株系间,菌株 LMNS-K3R2 与 CBS173.81、CBS219.30 聚类在一起,形成一个亚分支,支持率 90%(图 2A)。综合形态学和系统发育分析确定菌株 LMNS-K3R2 为草酸青霉。

2.2.3 黄曲霉 代表菌株 LMNS-K3D1 在 PDA 培养 7 d,菌落中央呈黄绿色、绒毛状、边缘白色、整齐、具多条辐射状沟纹、直径 52~53 mm,背面呈淡黄色、有裂痕(图 4A)。分生孢子梗顶端膨大成球形顶囊、棕褐色,表面产

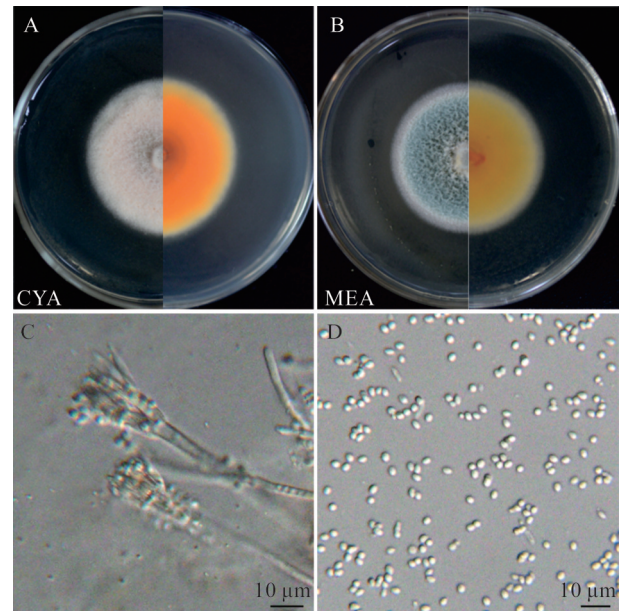


图1 菌株 LMNS-G1P1 的菌落形态(A、B)、分生孢子梗(C)和分生孢子(D)

Fig. 1 Colonies morphology (A, B), conidiophores (C), and conidia (D) of strain LMNS-G1P1

CYA: 察氏酵母膏琼脂培养基 Czapek yeast autolysate agar; MEA: 麦芽浸粉琼脂培养基 Malt extract agar medium. 下同 The same below.

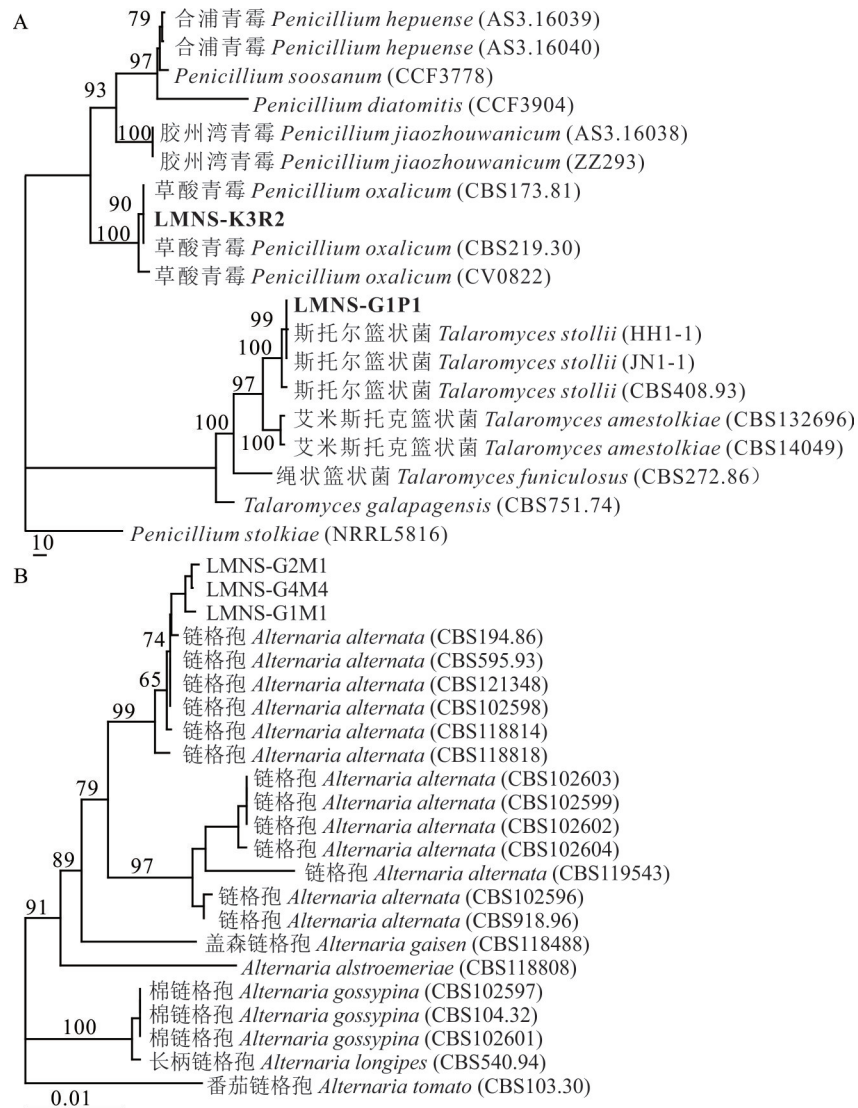


图 2 基于多基因构建的系统发育树

Fig. 2 Phylogenetic tree constructed based on multiple genes

A: 菌株 LMNS-G1P1 和 LMNS-K3R2 基于 *CaM* 和 *ITS* 序列构建的系统发育树 Phylogenetic tree constructed for strains LMNS-G1P1 and LMNS-K3R2 based on *CaM* and *ITS* sequences; B: 菌株 LMNS-G2M1、LMNS-G4M4 和 LMNS-C1M1 基于 *Alt a 1*、*endoPG* 和 *OPA10-2* 序列构建的系统发育树 Phylogenetic tree constructed for strains LMNS-G2M1, LMNS-G4M4, and LMNS-C1M1 based on *Alt a 1*, *endoPG*, and *OPA10-2* sequences.

生辐射状小梗,顶端着生分生孢子(图 4B,C);分生孢子球形或卵圆形,大小(3.1~7.3) $\mu\text{m} \times$ (2.9~5.8) μm 、平均 4.7 $\mu\text{m} \times$ 4.4 μm (图 4D)。

代表菌株 LMNS-K3D1 的 *CaM* 和 *ITS* 基因序列长度分别为 583 和 594 bp。将其 *ITS* 序列在 NCBI 数据库中进行 BLAST 比对,发现其与黄曲霉(NRRL1957、DTO:245-A7、DTO:132-A4)的相似性为 99%。以 *CaM* 基因序列构建系统发育树发现,菌株 LMNS-K3D1 与 NRRL1957、DTO:245-A7 和 DTO:132-A4 以 100% 的自展支持率聚为一个分支(图 5A),综合形态学和系统发育分析确定菌株 LMNS-K3D1 为黄曲霉。

2.2.4 聚多曲霉 代表菌株 LMNS-K2R1 在 PDA 培养 7 d,菌落中央呈橙黄色、稍隆起、绒状、菌丝致密、质地较硬、边缘白色,直径 34~35 mm,背面呈深褐色,有裂痕(图 6A)。在 RBM 培养 15 d,菌落中央呈灰绿色至暗绿色、绒状、菌丝致密、边缘灰白色至白色、具同心环纹、直径 37~39 mm,背面呈灰白色(图 6B)。瓶梗安瓿状,大小(6.3~10.9) $\mu\text{m} \times$ (1.8~2.6) μm ,平均 8.2 $\mu\text{m} \times$ 2.6 μm (图 6C);分生孢子球形或近球形、壁平滑,大小(3.4~4.7) $\mu\text{m} \times$ (2.8~4.7) μm ,平均 4.0 $\mu\text{m} \times$ 3.7 μm (图 6D)。

代表菌株 LMNS-K2R1 的 *CaM* 和 *ITS* 基因序列长度分别为 512 和 544 bp。将其 *ITS* 序列在 NCBI 数据库中进行 BLAST 比对,发现其与聚多曲霉(DTO: 246-A3、DTO: 266-I6、DTO: 245-G9)和田纳西曲霉(NRRL13150、DTO: 286-C6)的相似性为 98%,无法区分。以 *CaM* 基因序列构建系统发育树发现,菌株 LMNS-K2R1 与 DTO: 246-A3、DTO: 266-I6、DTO: 245-G9、DTO: 236-I9、DTO: 236-D4 和 NRRL250 以 100% 的自展支持率聚为一个分支(图 5A),综合形态学和系统发育分析确定菌株 LMNS-K2R1 为聚多曲霉。

2.2.5 布氏镰孢 代表菌株 LMNS-G2P3 在 PDA、OA 和 SNA 培养 3 d,菌落直径 70~72 mm。PDA 培养 3 d,菌落呈棉絮状、中央菌丝稀疏、边缘发达,背面呈淡橘色、可产生色素(图 7A);OA 培养 3 d,菌落呈羊毛状、气生菌丝发达,背面呈橙黄色、可产生色素(图 7B);SNA 培养 3 d,菌落呈絮状、气生菌丝稀疏,背面呈紫色、可产生色素(图 7C)。培养 7 d 时,在 3 种培养基上菌落颜色加深。目前暂未在培养基上观察到其分生孢子形态。

代表菌株 LMNS-G2P3 的 *tef1* 基因序列长度为 649 bp。以 *tef1* 基因序列构建系统发育树发现,菌株 LMNS-G2P3 与 NRRL29105、NRRL29020、NRRL29011、NRRL26916 和 LC18723 以 77% 的自展支持率聚为一个分支(图 5B),综合形态学和系统发育分析确定菌株 LMNS-G2P3 为布氏镰孢。

2.2.6 棒状镰孢 代表菌株 LMNS-K3P1 在 PDA 培养 7 d,菌落呈淡粉色、羊毛状、气生菌丝发达、边缘不整齐、直径 62~63 mm,背面呈淡橘色(图 8A);OA 培养 7 d,菌落呈白色、棉絮状、气生菌丝发达、直径 43~45 mm,背面呈黄褐色(图 8B);SNA 培养 7 d,菌落呈白色、絮状、气生菌丝不发达、直径 63~75 mm,背面呈白色(图 8C)。目前暂未在培养基上观察到其分生孢子形态。

代表菌株 LMNS-K3P1 的 *tef1* 基因序列长度为 612 bp。以 *tef1* 基因序列构建系统发育树发现,菌株 LMNS-K3P1 与 CBS126202、LC18293 以 58% 的自展支持率聚为一个分支(图 5B),综合形态学和系统发育分析确定菌株 LMNS-K3P1 为棒状镰孢。

2.2.7 链格孢 代表菌株 LMNS-G2M1 在 PDA 培养 7 d,菌落呈黄棕色至灰棕色、绒毛状、具明显同心环纹、直径 84~87 mm,背面呈棕黄色(图 9A);PCA 培养 7 d,菌落呈深棕色至墨绿色、棉絮状、菌丝较 PDA 稀疏、有明显同心环纹、直径 79~82 mm,背面呈黑褐色(图 9B)。



图 3 菌株 LMNS-K3R2 的菌落形态(A、B)、分生孢子梗(C)和分生孢子(D)

Fig. 3 Colonies morphology (A, B), conidiophores (C), and conidia (D) of strain LMNS-K3R2

PDA: 马铃薯葡萄糖琼脂培养基 Potato dextrose agar. 下同 The same below.

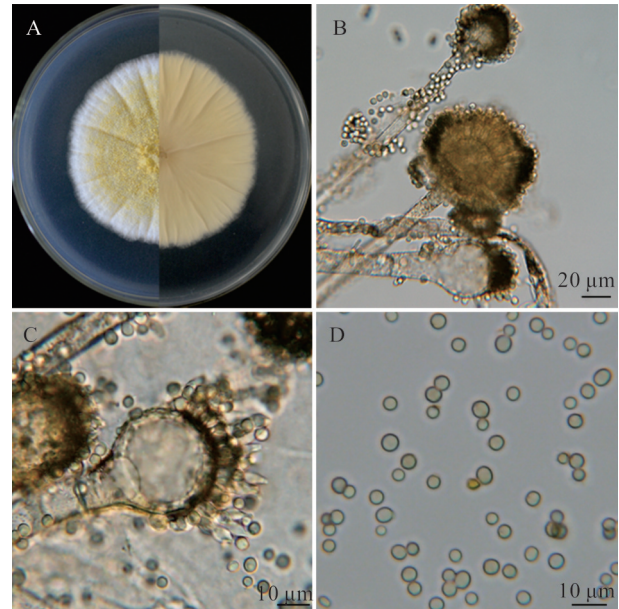


图 4 菌株 LMNS-K3D1 在 PDA 上的菌落形态(A)、分生孢子梗(B、C)和分生孢子(D)

Fig. 4 Colony morphology (A), conidiophores (B, C), and conidia (D) of strain LMNS-K3D1 on PDA

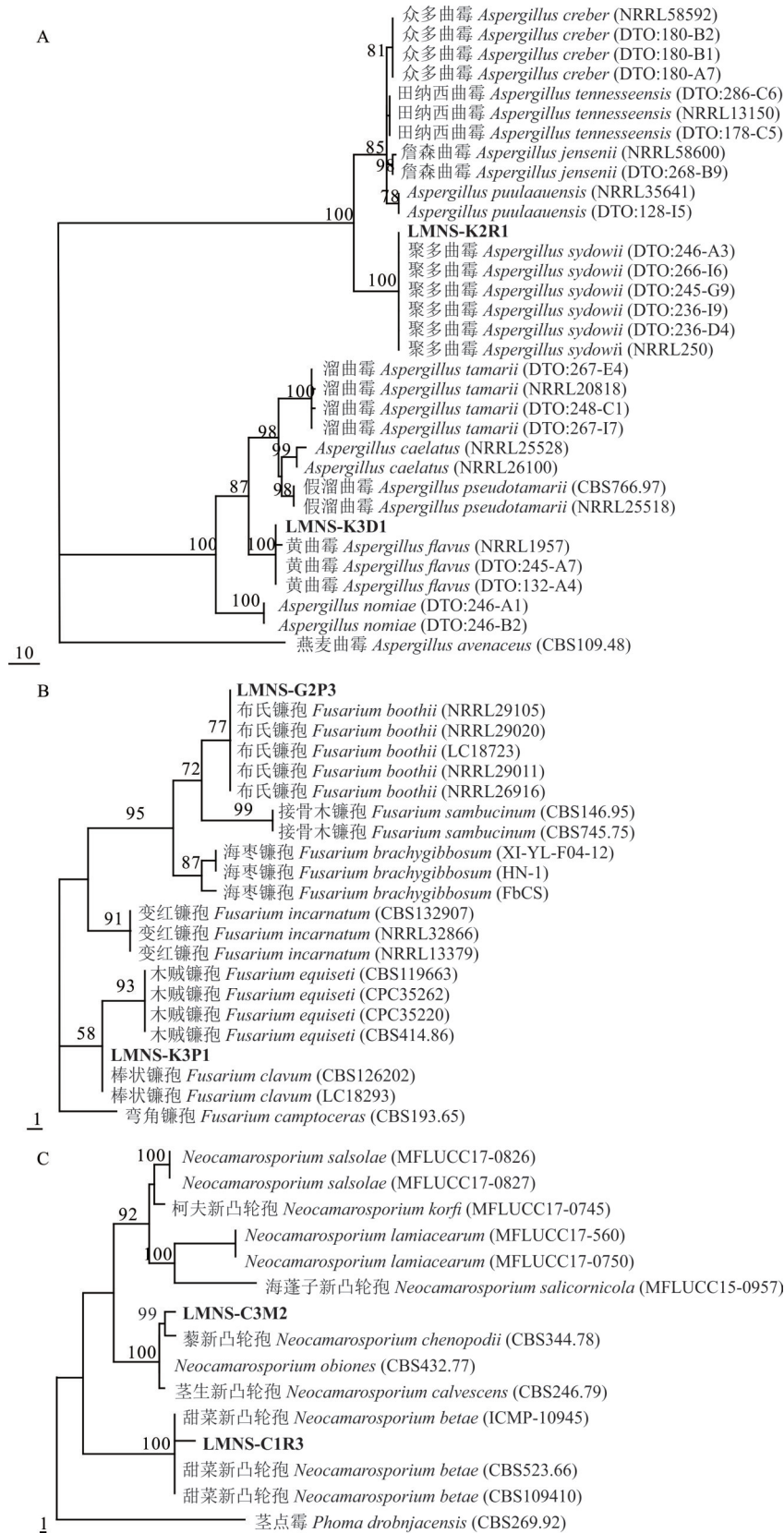


图 5 基于单基因构建的系统发育树

Fig. 5 Phylogenetic tree constructed based on a single gene

A: 菌株 LMNS-K3D1 和 LMNS-K2R1 基于 *CaM* 序列构建的系统发育树 Phylogenetic tree constructed for strains LMNS-K3D1 and LMNS-K2R1 based on the *CaM* sequence; B: 菌株 LMNS-G2P3 和 LMNS-K3P1 基于 *tef1* 序列构建的系统发育树 Phylogenetic tree constructed for strains LMNS-G2P3 and LMNS-K3P1 based on the *tef1* sequence; C: 菌株 LMNS-C3M2 和 LMNS-C1R3 基于 *ITS* 序列构建的系统发育树 Phylogenetic tree constructed for strains LMNS-C3M2 and LMNS-C1R3 based on the *ITS* sequence.

代表菌株 LMNS-G2M1 在 PDA 培养 5 d, 形成具多重分枝的矮树状分生孢子链, 1~4 个分枝, 2~8 个孢子长, 通常有二次分枝(图 10A, B)。分生孢子卵形或近椭圆形, 淡褐色至褐色, 具 1~6 个横隔膜、0~4 个纵隔膜, 分隔处略缢缩且颜色加深, 大小 $(5.7\sim 21.9)\mu\text{m}\times(4.2\sim 11.8)\mu\text{m}$, 平均 $12.1\mu\text{m}\times 7.7\mu\text{m}$ (图 10C)。

以 *Alt a 1*、*endoPG* 和 *OPA10-2* 基因序列构建系统发育树发现, 菌株 LMNS-G2M1、LMNS-G4M4 和 LMNS-G1M1 与 CBS194.86、CBS595.93、CBS121348、CBS102598、CBS118814、CBS118818、CBS102603、CBS102599、CBS102602、CBS102604、CBS119543、CBS102596 和 CBS918.96 以 89% 的自展支持率聚为一个分支(图 2B)。在链格孢株系间, 系统发育树显示了种内多样性, 菌株 LMNS-G2M1、LMNS-G4M4、LMNS-C1M1 与 CBS194.86、CBS595.93、CBS121348、CBS102598 和 CBS118814 聚类在一起, 形成一个亚分支, 支持率 74%(图 2B); 综合形态学和系统发育分析

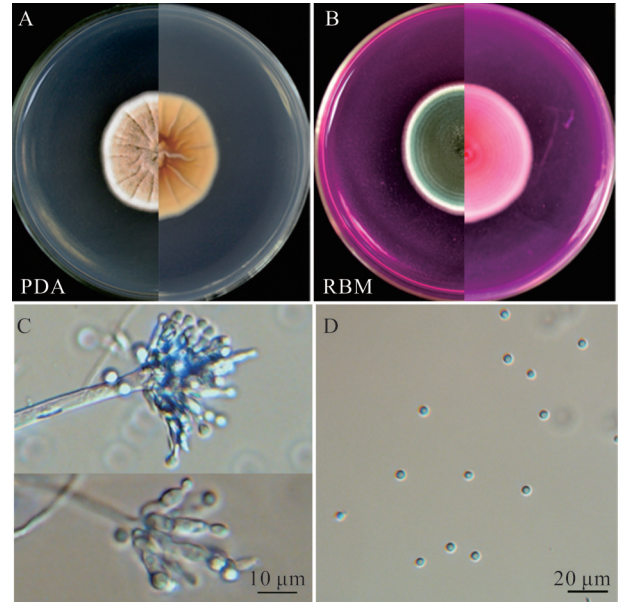


图 6 菌株 LMNS-K2R1 的菌落形态(A、B)、分生孢子梗(C)和分生孢子(D)

Fig. 6 Colonies morphology (A, B), conidiophores (C), and conidia (D) of strain LMNS-K2R1

RBM: 孟加拉红培养基 Rose bengal medium.

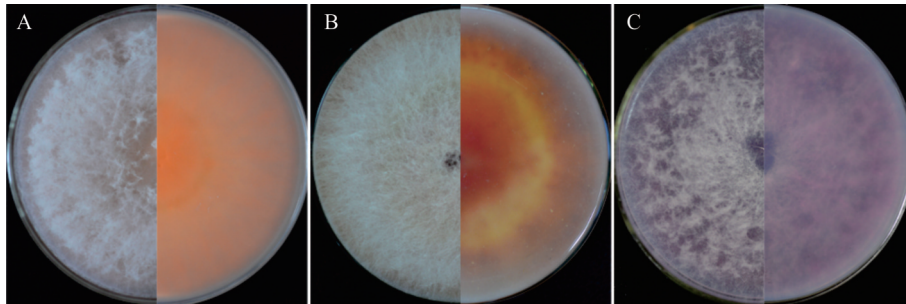


图 7 菌株 LMNS-G2P3 在 PDA(A)、OA(B)、SNA(C)上的菌落形态

Fig. 7 Colonies morphology of strain LMNS-G2P3 on PDA (A), OA (B), and SNA (C)

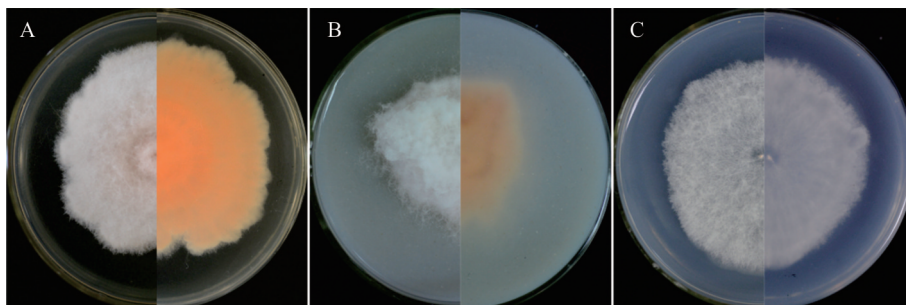


图 8 菌株 LMNS-K3P1 在 PDA(A)、OA(B)、SNA(C)上的菌落形态

Fig. 8 Colonies morphology of strain LMNS-K3P1 on PDA (A), OA (B), and SNA (C)

确定菌株 LMNS-G2M1、LMNS-G4M4、LMNS-C1M1 为链格孢。

2.2.8 藜新凸轮孢 代表菌株 LMNS-C3M2 在 PDA 培养 7 d, 菌落呈平坦、灰褐色、绒状、直径 19~21 mm, 背面呈中央黄褐色、边缘灰绿色(图 11A); 培养 35 d, 菌落埋生、凸起, 中央深褐色至灰白色、表面有黑色颗粒、沿菌

落中央密集分布,边缘黄褐色,背面呈黄褐色至深褐色、开裂(图 11B)。分生孢子器质地坚硬,黄褐色至深褐色,近球形(图 11C)。分生孢子椭圆形或梭形,通常有隔膜,隔膜处微缩,大小(12.3~19.6) $\mu\text{m} \times$ (4.3~7.6) μm ,平均 14.7 $\mu\text{m} \times$ 5.8 μm (图 11D)。

菌株 LMNS-C3M2 的 *ITS* 基因序列长度为 558 bp。将其 *ITS* 序列在 NCBI 数据库中进行 BLAST 比对,发现其与藜新凸轮孢(CBS344.78)的相似性为 99%。基于 *ITS* 基因序列构建系统发育树发现,菌株 LMNS-C3M2 与 CBS344.78、CBS432.77 和 CBS246.79

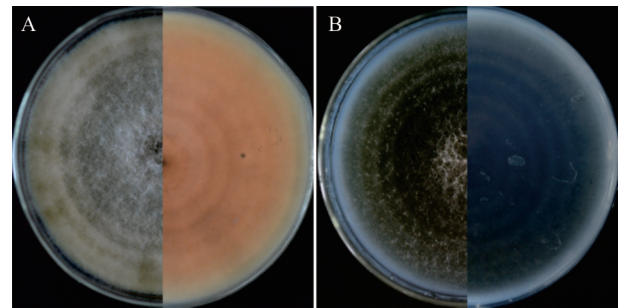


图 9 菌株 LMNS-G2M1 在 PDA (A) 和 PCA (B) 上的菌落形态
Fig. 9 Colonies morphology of strain LMNS-G2M1 on PDA (A) and PCA (B)

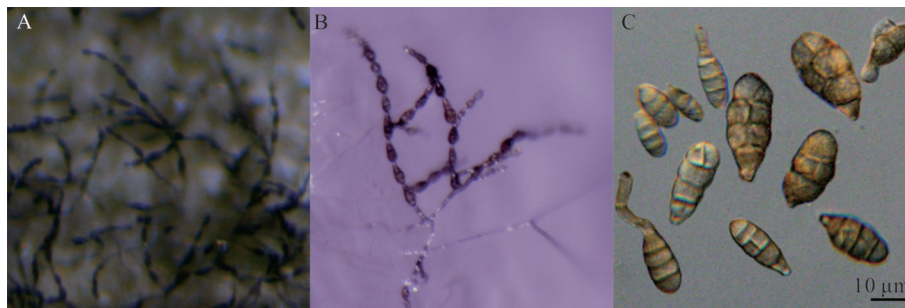


图 10 菌株 LMNS-G2M1 的分生孢子链(A、B)和分生孢子(C)
Fig. 10 Conidial chains (A, B) and conidia (C) of strain LMNS-G2M1

以 100% 的自展支持率聚为一个分支(图 5C)。综合形态学和系统发育分析确定菌株 LMNS-C3M2 为藜新凸轮孢。

2.2.9 甜菜新凸轮孢 代表菌株 LMNS-C1R3 在 PDA 培养 7 d, 菌落呈平坦、中央灰褐色、绒状、菌丝致密、边缘灰白色、直径 65~67 mm, 背面呈黄褐色(图 12A)。分生孢子器深褐色、球形、集生、埋生(图 12B)。分生孢子单胞、无色、椭圆形或卵圆形,大小(4.6~8.4) $\mu\text{m} \times$ (3.3~4.8) μm , 平均 6.0 $\mu\text{m} \times$ 4.0 μm (图 12C)。

菌株 LMNS-C1R3 的 *ITS* 基因序列长度为 558 bp。将其 *ITS* 序列在 NCBI 数据库中进行 BLAST 比对,发现其与甜菜新凸轮孢(CBS109410、ICMP-10945、CBS523.66)的相似性为 99%。基于 *ITS* 基因序列构建系统发育树发现,菌株 LMNS-C1R3 与 ICMP-10945、CBS523.66 和 CBS109410 以 100% 的自展支持率聚为一个分支(图 5C)。综合形态学和系统发育分析确定菌株 LMNS-C1R3 为甜菜新凸轮孢。

2.3 藜麦种子可培养 6 种内生真菌的致病性

结果表明,有 5 种可培养内生真菌可侵染藜麦叶片,为布氏镰孢、棒状镰孢、链格孢、藜新凸轮孢和甜菜新凸

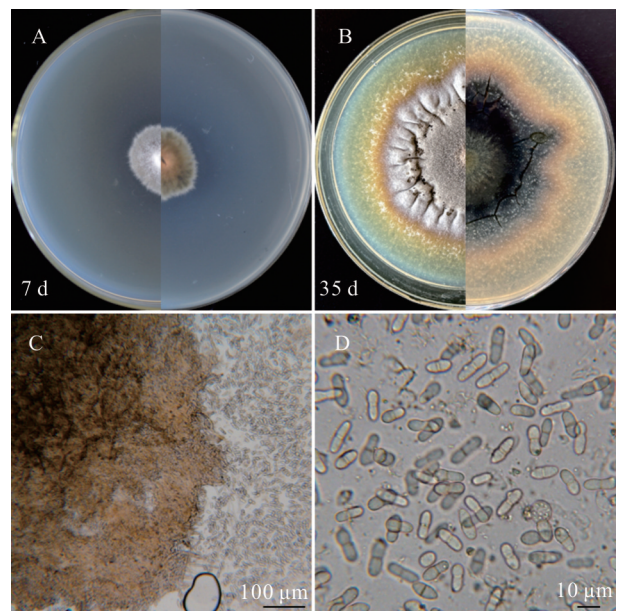


图 11 菌株 LMNS-C3M2 在 PDA 上的菌落形态(A、B)、分生孢子器(C)和分生孢子(D)

Fig. 11 Colonies morphology (A, B), pycnidia (C), and conidia (D) of strain LMNS-C3M2 on PDA

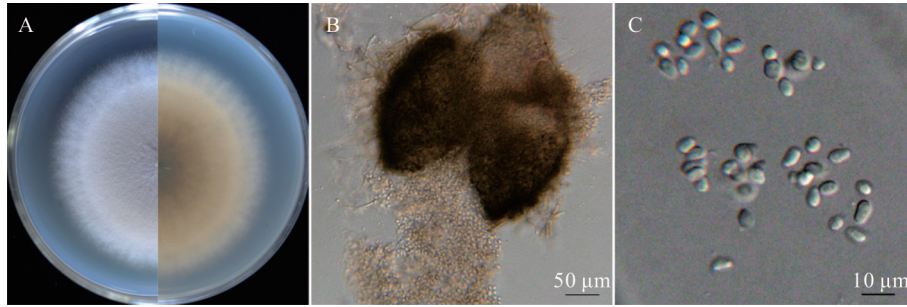


图12 菌株 LMNS-C1R3在 PDA 上的菌落形态(A)、分生孢子器(B)和分生孢子(C)

Fig. 12 Colony morphology (A), pycnidia (B), and conidia (C) of strain LMNS-C1R3 on PDA

轮孢(图13)。接种后1 d,甜菜新凸轮孢可侵染藜麦叶片,病斑呈黄褐色、椭圆形、直径6~7 mm(图13B)。接种棒状镰孢和藜新凸轮孢后2 d,叶片表面出现病斑,接种棒状镰孢的叶片病斑呈圆形、表面覆盖灰色霉层、直径5~6 mm(图13D),接种藜新凸轮孢的病斑呈褐色、圆形、直径1 mm(图13E)。接种布氏镰孢和链格孢后3 d,叶片表面出现明显病斑,接种布氏镰孢的叶片病斑呈淡褐色、表面附着褐色小点、不规则、不受叶脉限制、直径9~11 mm(图13F),接种链格孢的叶片病斑中央呈深褐色、边缘淡黄色、不规则、直径4~6 mm(图13G)。接种后1~3 d对照组叶片正常生长(图13A),接种黄曲霉没出现明显病斑(图13C)。

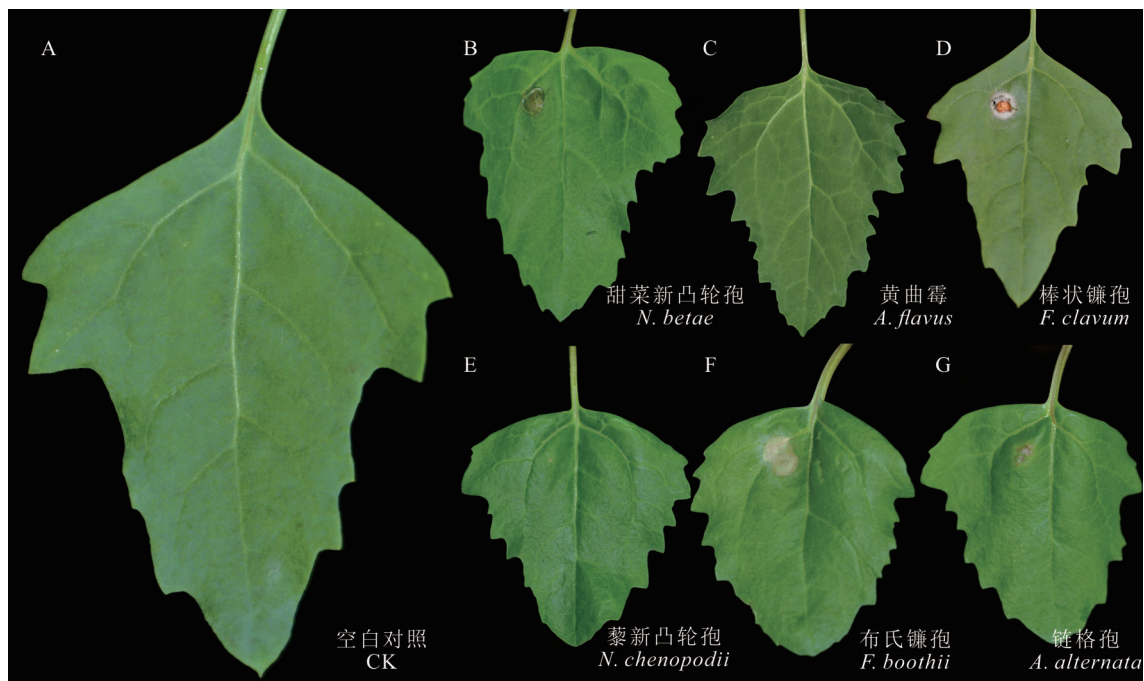


图13 藜麦叶片接种6种内生真菌后的症状

Fig. 13 Symptoms of quinoa leaf inoculated with mycelia of endophytic fungi

A: 对照组未接种病原; B: 接种 *N. betae* 1 d; C: 接种 *A. flavus* 3 d; D: 接种 *F. clavum* 2 d; E: 接种 *N. chenopodii* 2 d; F: 接种 *F. boothii* 3 d; G: 接种 *A. alternata* 3 d。A: The control group was not inoculated with pathogens; B: Symptoms of quinoa leaves inoculated with *N. betae* for 1 d; C: Symptoms of quinoa leaves inoculated with *A. flavus* for 3 d; D: Symptoms of quinoa leaves inoculated with *F. clavum* for 2 d; E: Symptoms of quinoa leaves inoculated with *N. chenopodii* for 2 d; F: Symptoms of quinoa leaves inoculated with *F. boothii* for 3 d; G: Symptoms of quinoa leaves inoculated with *A. alternata* for 3 d.

2.4 藜麦种子可培养内生真菌的抑菌作用

结果表明有2株可培养内生真菌(草酸青霉和斯托尔篮状菌)对5种藜麦病原(灰葡萄孢、茎生壳二胞菌、柑橘镰孢、链格孢、粉红单端孢)有抑制作用(图14A,B)。对峙培养7 d,草酸青霉对灰葡萄孢、茎生壳二胞菌、柑橘镰

孢、链格孢、粉红单端孢的平板对峙抑制率依次为 11.81%、53.07%、47.19%、32.64% 和 19.91% (图 14C); 斯托尔篮状菌对灰葡萄孢、茎生壳二胞菌、柑橘镰孢、链格孢、粉红单端孢的平板对峙抑制率依次为 1.49%、38.82%、21.80%、12.64% 和 16.33% (图 14D)。

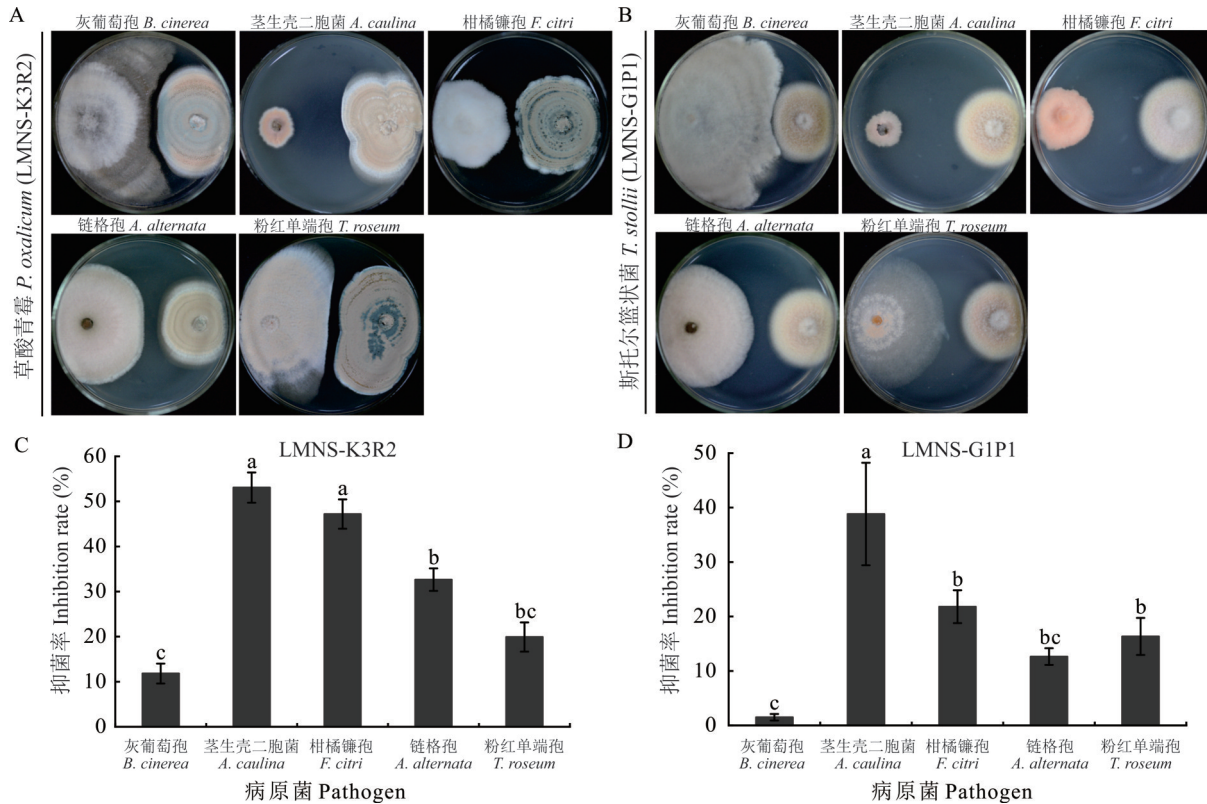


图 14 藜麦种子内生真菌对 5 种病原菌的抑制作用

Fig. 14 Inhibitory effect of endophytic fungi from quinoa seeds against five pathogen

不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平差异显著。Different lowercase letters indicate significant difference in $P < 0.05$ level.

3 讨论与结论

研究发现链格孢属、镰孢属真菌等可作为内生真菌存在于多种植物中。盐碱地冬枣 (*Ziziphus jujube*) 中内生真菌丰富, 优势菌群为链格孢属和镰孢属, 相对分离频率分别为 37.84% 和 21.62%^[31]。此外, 荒漠多枝柽柳 (*Tamarix ramosissima*)、滨海湿地的盐生植物芦苇 (*Phragmites australis*) 和盐生植物翅碱蓬 (*Suaeda heteroptera*) 内生真菌的优势属均为链格孢属^[32-34]。呼荣等^[20]研究发现, 青白藜患病茎秆和叶片部位内生真菌的优势属是链格孢属。王生萍等^[23]研究发现, 从西藏 3 个地区的藜麦种子中分离到的可培养内生真菌相对丰度最高的属为链格孢属。本研究共分离并鉴定可培养内生真菌 6 属 9 种, 其中链格孢、黄曲霉和草酸青霉为分离优势种, 分别占总菌株数的 64.42%、11.66%、9.20%。进一步说明了链格孢属真菌在不同宿主植物的内生真菌群落中均占据重要地位。

获得的 6 属 9 种内生真菌中, 有 5 种为常见的植物病原菌, 其中 2 种为常见的藜麦叶斑病病原 (链格孢、藜新凸轮孢)^[35-37]。王伟^[38]研究发现, 黄曲霉可引发玉米 (*Zea mays*) 穗腐病。单柳颖^[39]研究发现, 布氏镰孢可引发玉米茎腐病。Gilardi 等^[40]研究发现, 棒状镰孢可引起番茄 (*Solanum lycopersicum*) 叶斑病和果腐病。Vaghefi 等^[41]研究发现, 甜菜 (*Beta vulgaris*) 新凸轮孢可造成甜菜根腐病和叶斑病。虽然这些病原菌在藜麦采集区暂未引发任何症状, 但不排除其在适宜环境条件下发病的可能性, 仍然存在潜在风险。此外, 荆丹等^[42]、宫安东^[43]发现曲霉属和镰孢属真菌是常见的毒素真菌, 极易侵染花生 (*Arachis hypogaea*)、玉米、小麦 (*Triticum aestivum*) 等农产品。这两

种毒素真菌均可造成巨大的农业经济损失,严重威胁人畜生命健康。本研究发现黄曲霉只存在于藜麦种子的开花期,这可能与开花期种子易受外界环境侵扰有关。因此,应加强藜麦开花期田间管理,防止此类真菌在种子中定殖,影响藜麦品质。

吾尔恩·阿合别尔迪等^[44]研究发现天山雪莲(*Sasussured involucrata*)内生菌斯托尔篮状菌能够产生抗菌活性物质。目前关于斯托尔篮状菌抑菌作用的研究报道相对较少,但本研究首次发现斯托尔篮状菌对藜麦病原菌(茎生壳二胞菌、柑橘镰孢)具有较好的抑菌效果,这表明斯托尔篮状菌在抗菌应用方面也具有潜在的价值。草酸青霉在抑制多种植物病原菌方面展现出强大的潜力。它对番茄枯萎病具有良好的生物防治效果^[45]。草酸青霉通过多种机制,如营养竞争和重寄生等,有效抑制尖孢镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)的生长发育^[46]。张先富等^[47]研究表明,在室内试验条件下,草酸青霉对尖孢、串珠、层出和腐皮镰孢菌等多种镰孢菌均有较强的抑制作用。研究发现,草酸青霉对青枯劳尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)有显著的抑制效果^[48]。魏蜜等^[49]从油茶(*Camellia oleifera*)根部土壤中分离的草酸青霉能抑制油茶软腐病、炭疽病等多种病原菌孢子的萌发。这些研究表明,草酸青霉可作为一种生物防治剂,在抑制多种植物病原菌方面具有广泛的应用前景。

本研究从4种藜麦的种子中分离出可培养内生真菌共6属9种。其中,链格孢、黄曲霉和草酸青霉为分离优势种。布氏镰孢、棒状镰孢、链格孢、藜新凸轮孢和甜菜新凸轮孢对藜麦叶片有致病能力。草酸青霉和斯托尔篮状菌对5种藜麦病原有抑制作用。藜麦种子可培养内生真菌种群结构丰富,在植物病害生物防治方面具有潜在应用价值。

参考文献 References:

- [1] Gongbu T, Wang M, Zhang C X, *et al.* Preliminary study of biological characters of quinoa in Tibet. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 1994(4): 81–86.
贡布扎西, 旺姆, 张崇玺, 等. 南美藜在西藏的生物学特性研究. *西北农业学报*, 1994(4): 81–86.
- [2] Zurita-silva A, Funes F, Zamora P, *et al.* Breeding quinoa (*Chenopodium quinoa* willd.) potential and perspectives. *Molecular Breeding*, 2014, 34: 13–30.
- [3] Liu X H, Cui Y J, Wang J K, *et al.* Nutritional and functional properties of quinoa and its application in plant-based foods. *Journal of the Chinese Cereals and Oils Association*, 2025, (2025-03-26)[2025-04-15]. <https://link.cnki.net/urlid/11.2864.TS.20250326.1559.006>.
刘兴浩, 崔亚君, 王佳凯, 等. 藜麦营养功能特性及其在植物基食品中的应用. *中国粮油学报*, 2025 (2025-03-26)[2025-04-15]. <https://link.cnki.net/urlid/11.2864.TS.20250326.1559.006>.
- [4] Yang Z T, Xu R D, Chang Y Y, *et al.* Quality characteristics and flavor components of quinoa rice during storage at room temperature. *Science and Technology of Food Industry*, 2025, (2025-03-19)[2025-04-15]. <https://link.cnki.net/urlid/11.1759.TS.20250319.1009.007>.
杨梓婷, 徐润东, 畅莹莹, 等. 藜麦饭常温贮藏过程中品质特性与风味成分的变化. *食品工业科技*, 2025, (2025-03-19)[2025-04-15]. <https://link.cnki.net/urlid/11.1759.TS.20250319.1009.007>.
- [5] Wang C J, Zhao X W, Lu G Q, *et al.* A review of characteristics and utilization of *Chenopodium quinoa*. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2014, 31(2): 296–301.
王晨静, 赵习武, 陆国权, 等. 藜麦特性及开发利用研究进展. *浙江农林大学学报*, 2014, 31(2): 296–301.
- [6] Wang Y, Pan X W, Du H S, *et al.* Research progress in the utilization and stress resistance on the plant resource of quinoa. *Journal of Jilin Normal University (Natural Science Edition)*, 2023, 44(4): 118–122.
王洋, 潘晓为, 杜会石, 等. 藜麦植物资源开发利用与抗逆性研究进展. *吉林师范大学学报(自然科学版)*, 2023, 44(4): 118–122.
- [7] Ren G X, Yang X S, Yao Y. Current situation of quinoa industry in China. *Crops*, 2015(5): 1–5.
任贵兴, 杨修仕, 么杨. 中国藜麦产业现状. *作物杂志*, 2015(5): 1–5.
- [8] Li Z Q, Liu Y M, Li X J, *et al.* Current situation and trend analysis of quinoa research at home and abroad. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2022, 26(4): 41–46.
李振奇, 刘伊明, 李晓健, 等. 国内外藜麦研究现状与趋势分析. *河北农业科学*, 2022, 26(4): 41–46.
- [9] Liu Z L, Zhou S Y, Liang G D, *et al.* Diversity analysis of endophytic fungi from *Hylocereus undatus*. *Mycosystema*, 2020,

- 39(4): 723—730.
- 刘增亮, 周双云, 梁桂东, 等. 量天尺根部内生真菌的多样性. 菌物学报, 2020, 39(4): 723—730.
- [10] Jacobsen S, Liu F, Jensen R C. Does root-sourced ABA play a role for regulation of stomata under drought in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Scientia Horticulturae*, 2009, 122(2): 281—287.
- [11] Adolf V I, Jacobsen S, Shabala S. Salt tolerance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 92: 43—54.
- [12] Li J. Isolation, identification and diversity analysis of endophytic fungi from sweet potatoes. Chongqing: Southwest University, 2020.
- 李静. 甘薯内生真菌的分离鉴定及多样性分析. 重庆: 西南大学, 2020.
- [13] Tang Q Y, Zhu J, Chu M, *et al.* Community composition and distribution of endophytic fungi in *Salicornia europaea* from the northern Xinjiang. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2021, 35(5): 137—143.
- 唐琦勇, 朱静, 楚敏, 等. 北疆盐角草内生真菌群落组成和分布. 干旱区资源与环境, 2021, 35(5): 137—143.
- [14] Wang S M. Preliminary studies on the isolation and identification of endophytic fungi and their secondary metabolites in *Tulipa* sp. Yili: Yili Normal University, 2023.
- 王世苗. 郁金香属植物内生真菌分离、鉴定及其次生代谢产物的初步研究. 伊犁: 伊犁师范大学, 2023.
- [15] Song J J, Lu L L, Li J J, *et al.* Diversity, antifungal and antibacterial activity of endophytic fungi from *Thespesia populnea*. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 37(2): 326—336.
- 宋静静, 陆柳琳, 黎俊杰, 等. 杨叶肖槿内生真菌多样性和抑菌活性研究. 西南农业学报, 2024, 37(2): 326—336.
- [16] Wang H X, Yu Y R, Huang B K. Diversity of culturable endophytic fungi from *Broussonetia papyrifera*. *Mycosystema*, 2020, 39(12): 2399—2408.
- 王红霞, 余亚茹, 黄宝康. 构树可培养内生真菌的多样性初探. 菌物学报, 2020, 39(12): 2399—2408.
- [17] Zhang L G, Wei X Y, Ma C X. Endophytic fungi living in medicinal plants as new sources of bioactive substances. *Pharmaceutical Biotechnology*, 2011, 18(5): 453—456.
- 张黎光, 魏希颖, 马彩霞. 药用植物内生真菌生物活性物质的新来源. 药物生物技术, 2011, 18(5): 453—456.
- [18] Liu Y, Meng X H, Lyu H, *et al.* Isolation of endophytic fungi from the leaves of *Cichorium intybus* and analysis of their antifungal activity against phytopathogens. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2025, 34(1): 118—121.
- 刘洋, 孟秀花, 吕寒, 等. 菊苣叶内生真菌的分离及其抗植物病原菌活性分析. 植物资源与环境学报, 2025, 34(1): 118—121.
- [19] González-Teuber M, Vilo C, Bascuñán-Godoy L. Molecular characterization of endophytic fungi associated with the roots of *Chenopodium quinoa* inhabiting the Atacama Desert, Chile. *Genomics Data*, 2017, 11: 109—112.
- [20] Hu R, Qiao J H Z, Hao Y F, *et al.* Community structure and diversity analysis of culturable endophytic bacteria in diseased quinoa. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2022, 44(6): 1373—1386.
- 呼荣, 乔佳慧子, 郝玉凡, 等. 患病青白藜可培养内生菌的群落结构及多样性分析. 江西农业大学学报, 2022, 44(6): 1373—1386.
- [21] Xie T, Shen S, Hu R, *et al.* Screening, identification, and growth promotion of antagonistic endophytes associated with *Chenopodium quinoa* against quinoa pathogens. *Phytopathology*, 2023, 113(10): 1839—1852.
- [22] Zhu X F, Zhuomaqucuo, Sun Y, *et al.* Preliminary study on the bacterial strain in quinoa seeds. *Journal of Plateau Agriculture*, 2020, 4(5): 470—480, 544.
- 朱雪峰, 卓玛曲措, 孙玉, 等. 藜麦种子内生防菌株初探. 高原农业, 2020, 4(5): 470—480, 544.
- [23] Wang S P, Yang G L, Chen J, *et al.* Culturable endophytic fungal diversity of quinoa seeds in Tibet, southwest China. *Mycosystema*, 2022, 41(2): 204—213.
- 王生萍, 杨郭林, 陈娟, 等. 西藏昆诺阿藜种子可培养内生真菌多样性. 菌物学报, 2022, 41(2): 204—213.
- [24] Nirenberg H. Untersuchungen über die morphologische und biologische differenzierung in der *Fusarium*-sektion *liseola*. Berlin: Kommissionsverlag Paul Parey, 1976: 1—117.
- [25] Gardes M, Bruns T D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 1993, 2(2): 113—118.
- [26] Carbone I, Kohn L M. A method for designing primer sets for speciation studies in filamentous ascomycetes. *Mycologia*, 1999, 91(3): 553—556.
- [27] Jaklitsch W M, Komon M, Kubicek C P, *et al.* *Hypocrea voglmayrii* sp. nov. from the Austrian Alps represents a new

- phylogenetic clade in *Hypocrea/Trichoderma*. *Mycologia*, 2005, 97(6): 1365–1378.
- [28] Hong S B, Go S J, Shin H D, *et al.* Polyphasic taxonomy of *Aspergillus fumigatus* and related species. *Mycologia*, 2005, 97: 1316–1329.
- [29] Woudenberg J H C, Truter M, Groenewald J Z, *et al.* Large-spored *Alternaria* pathogens in section *Porri* disentangled. *Studies in Mycology*, 2014, 79: 1–47.
- [30] Andrew M, Peever T L, Pryor B M. An expanded multilocus phylogeny does not resolve morphological species within the small-spored *Alternaria* species complex. *Mycologia*, 2009, 101(1): 95–109.
- [31] Lei Z J, Wu Y M, Liu Z H, *et al.* Endophytes of *Ziziphus jujube*: Isolation, identification and antibacterial activity in saline-alkali field. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2023, 39(27): 140–148.
雷早娟, 武亚明, 刘子欢, 等. 盐碱地冬枣内生真菌的分离鉴定及抑菌活性研究. *中国农学通报*, 2023, 39(27): 140–148.
- [32] Niu X G, Song L C, Han M, *et al.* Diversity of endophytic fungi of *Suaeda heteroptera* Kitag. *Microbiology China*, 2012, 39(10): 1388–1395.
钮旭光, 宋立超, 韩梅, 等. 盐生植物翅碱蓬的内生真菌多样性分析. *微生物学通报*, 2012, 39(10): 1388–1395.
- [33] Shao M Q, Li S, Sun Y, *et al.* Characteristics of culturable endophytic fungal communities detected at different growing stages of *Tamarix ramosissima*. *Journal of Fungal Research*, 2024, 22(3): 290–300.
邵明琦, 李姝, 孙月, 等. 怪柳不同生育期可培养内生真菌群落特征. *菌物研究*, 2024, 22(3): 290–300.
- [34] Li H L, Ma B, Zhang X L, *et al.* Diversity of culturable endophytic fungi of common reed *Phragmites australis* in coastal wetland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(7): 2066–2074.
李海林, 马斌, 张晓黎, 等. 滨海湿地植物芦苇可培养内生真菌的多样性. *应用生态学报*, 2016, 27(7): 2066–2074.
- [35] Chen Y L, Tian M, Sun J W, *et al.* Biological characteristics of the pathogen causing *Alternaria* leaf spot on quinoa. *Mycosystema*, 2022, 41(5): 713–729.
陈亚蕾, 田淼, 孙江伟, 等. 昆诺阿藜链格孢叶斑病原及其生物学特性. *菌物学报*, 2022, 41(5): 713–729.
- [36] Yin H, Zhou J B, Chen Y L, *et al.* Morphology, phylogeny, and pathogenicity of *Trichothecium*, *Alternaria*, and *Fusarium* species associated with panicle rot on *Chenopodium quinoa* in Shanxi Province, China. *Plant Pathology*, 2022, 71(2): 344–360.
- [37] Yin H, Zhou J B, Lyu H, *et al.* Identification, pathogenicity, and fungicide sensitivity of *Ascochyta caulina* (teleomorph: *Neocamarosporium calvescens*) associated with black stem on quinoa in China. *Plant Disease*, 2020, 104(10): 2585–2597.
- [38] Wang W. Study on impact factors of maize ear rot by *Aspergillus flavus* and population structure of *A. flavus* in Sichuan Province. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2020.
王伟. 四川玉米黄曲霉穗腐病发生因素及其病原群体分析. 成都: 四川农业大学, 2020.
- [39] Shan L Y. Identification and diversity analysis of *Fusarium* spp. causing maize stem rot disease. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018.
单柳颖. 引起玉米茎腐病的镰孢菌的分离鉴定与多样性分析. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [40] Gilardi G, Matic S, Guarnaccia V, *et al.* First report of *Fusarium clavum* causing leaf spot and fruit rot on tomato in Italy. *Plant Disease*, 2021, 105(8): 2250.
- [41] Vaghefi N, Silva A, Koenick L B, *et al.* Genome resource for *Neocamarosporium betae* (syn. *Pleospora betae*), the cause of *Phoma* leaf spot and root rot on *Beta vulgaris*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2019, 32(7): 787–789.
- [42] Jing D, Yue X F, Bai Y Z, *et al.* The infectivity of *Aspergillus flavus* in peanut. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, 54(23): 5008–5020.
荆丹, 岳晓凤, 白艺珍, 等. 花生黄曲霉侵染力. *中国农业科学*, 2021, 54(23): 5008–5020.
- [43] Gong A D. Isolation and antagonistic mechanism analyses of biocontrol agents against *Fusarium* and *Aspergillus* species. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2015.
官安东. 镰刀菌和黄曲霉菌生防菌的分离及拮抗机理研究. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [44] Wueren•Ahebieerdi, Mayinuer•Alimujiang, Entemake•Bulatibai. Analysis of antibacterial active substances from endophytes of Snow Lotus in Tianshan Mountains. *Chinese Traditional Patent Medicine*, 2018, 40(6): 1430–1434.
吾尔恩•阿合别尔迪, 玛依努尔•阿力木江, 恩特马克•布拉提白. 天山雪莲内生菌抗菌活性物质分析. *中成药*, 2018, 40(6): 1430–1434.
- [45] Sabuquillo P, Szejnberg A, Cal A, *et al.* Relationship between number and type of adhesions of *Penicillium oxalicum* conidia to tomato roots and biological control of tomato wilt. *Biological Control*, 2008, 48(3): 244–251.
- [46] Wang F, Li J, Zhang H. The study on inhibition of penicillium, actinomycete and limewater to *Fusarium oxysporum*. *Chinese*

Agricultural Science Bulletin, 2013, 29(12): 185–189.

王芳, 李静, 张欢. 青霉菌、放线菌株和石灰水对尖孢镰刀菌抑制作用的研究. 中国农学通报, 2013, 29(12): 185–189.

- [47] Zhang X F, Xiang L, Wang Y F, *et al.* Identification of *Penicillium oxalicum* A1 strain and antagonistic effects on four species of *Fusarium* pathogen of apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 2016, 43(5): 841–852.

张先富, 相立, 王艳芳, 等. 草酸青霉 A1 菌株的鉴定及对苹果 4 种镰孢病菌的拮抗作用. 园艺学报, 2016, 43(5): 841–852.

- [48] Fang Q H, Yan G Z, Fang W, *et al.* Biocontrol effect of *Penicillium oxalicum* and *Trichoderma asperellum* on *Ralstonia solanacearum*. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2022, 39(4): 852–859.

方启航, 颜顾浙, 方伟, 等. 草酸青霉和棘孢木霉对青枯劳尔氏菌的生防效果. 浙江农林大学学报, 2022, 39(4): 852–859.

- [49] Wei M, Lu L, Li C Q, *et al.* Identification of antagonistic fungus to camellia diseases and study of biological characteristics and antagonism effect. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2016, 45(8): 74–80.

魏蜜, 路露, 李春琪, 等. 1 株油茶病害拮抗真菌的鉴定、生物学特性及拮抗作用研究. 河南农业科学, 2016, 45(8): 74–80.