



## 香蕉枯萎病生防菌绿头枝孢菌 LS1 的筛选鉴定

苏琴<sup>1</sup> 谢玲<sup>1</sup> 陈艳露<sup>2</sup> 廖仕同<sup>1</sup> 张艳<sup>1</sup> 农倩<sup>\*1</sup>

1 广西农业科学院微生物研究所 广西 南宁 530007

2 广西大学农学院 广西 南宁 530004

**摘要:**【背景】香蕉枯萎病是一种真菌土传毁灭性病害,由于抗病品种产量普遍不佳和化学防治易污染环境等系列问题,生物防治是其理想的防治方法。【目的】筛选抗香蕉枯萎病的深色有隔内生真菌(Dark septate endophytes, DSE)菌株,丰富生防菌株资源库。【方法】采用平皿和盆栽实验方法评价5株DSE对香蕉的促生作用和对香蕉枯萎病的防治效果,采用形态学和分子生物学相结合的方法对优良菌株进行分类鉴定。【结果】接种DSE可有效促进香蕉植株的生长,尤以菌株LS1作用最显著,接种后鲜重与干重分别比对照增加47.36%与42.40%;接种DSE可有效提高植株对香蕉枯萎病的抗性,其中菌株LS1处理的香蕉植株表现的防治效果显著优于其它菌株,平皿中的防效为86.19%,盆栽实验防效为63.19%;结合形态学和分子鉴定技术,将菌株LS1鉴定为绿头枝孢菌 *Cladosporium chlorocephalum*。【结论】LS1是一株具有开发利用价值的香蕉枯萎病生防菌株。

**关键词:** 深色有隔内生真菌, 绿头枝孢菌, 香蕉枯萎病, 生物防治, 促生作用

## Screen and identification of biocontrol strain *Cladosporium chlorocephalum* LS1 against banana *Fusarium* wilt

SU Qin<sup>1</sup> XIE Ling<sup>1</sup> CHEN Yan-Lu<sup>2</sup> LIAO Shi-Tong<sup>1</sup> ZHAGN Yan<sup>1</sup> NONG Qian<sup>\*1</sup>

1 Microbiology Research Institute of Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007, China

2 College of Agriculture, Guangxi University, Nanning, Guangxi 530004, China

**Abstract:** [Background] Banana *Fusarium* wilt is a devastating disease caused by the soil-borne hyphomycete, *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* (*Foc*). Due to the low production limitation of resistant cultivars and attempts to control *Fusarium* wilt with chemical fungicides have proved uneconomic and are environmentally unfriendly, using novel strategies such as biological control is attractive alternatives to conventional control methods. [Objective] In order to select dark septate endophytes strains that showed significantly antagonistic effect on the *Foc* growth and to enrich the microbial resources for biocontrol. [Methods] Five dark septate endophytes strains were selected for evaluation of banana growth promotion ability and control efficacy against the *Fusarium* wilt through culture dish and pot culture method, and the

**Foundation items:** National Natural Science Foundation of China (31400016, 31701489); Natural Science Foundation of Guangxi (2017GXNSFBA198123); Guangxi Academy of Agriculture Sciences Scientific Special Project (2015YT80)

\*Corresponding author: Tel: 86-771-3243622; E-mail: nongqian@126.com

Received: 10-01-2019; Accepted: 28-04-2019; Published online: 15-05-2019

基金项目: 国家自然科学基金(31400016, 31701489); 广西自然科学基金(2017GXNSFBA198123); 广西农业科学院基本科研业务专项(2015YT80)

\*通信作者: Tel: 0771-3243622; E-mail: nongqian@126.com

收稿日期: 2019-01-10; 接受日期: 2019-04-28; 网络首发日期: 2019-05-15

dominant strain LS1 was identified based on morphological characteristics and ITS sequence analysis. **[Results]** All the five dark septate endophytes strains have the ability to carry out banana growth promoting activities after the inoculation, but the strain LS1 function most notably, which indicated by the seedling fresh weight and dry weight were increased by 47.36% and 42.40%, separately. The disease control efficacies of LS1 against the *Fusarium* wilt was found up to 86.19% in the culture dish and 63.19% in the pot culture method, which were significantly higher than other dark septate endophytes strains. Morphological observation and ITS sequence alignment analysis results showed that the LS1 strain belonged to *Cladosporium chlorocephalum*. **[Conclusion]** These results indicated that the strain LS1 promised to provide a new biological control method for banana *Fusarium* wilt disease.

**Keywords:** Dark septate endophytes, *Cladosporium chlorocephalum*, Banana *Fusarium* wilt, Biocontrol effect, Growth promotion

香蕉枯萎病是由尖孢镰刀菌古巴专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*)侵染引起的破坏维管束、导致植株死亡的一种真菌土传毁灭性病害,防控难度极大,被称为“香蕉的癌症”<sup>[1-2]</sup>。广西是我国重要的香蕉产地,2016年产量达到319.9万t,占全国总产量的24.6%<sup>[3]</sup>,但近年由于规模化连作种植,导致香蕉枯萎病(*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*)的多发危害,已严重制约广西香蕉产业的发展<sup>[4]</sup>。目前,香蕉枯萎病主要防控措施有选育抗病品种<sup>[5]</sup>、化学药剂<sup>[1-2]</sup>、作物轮作<sup>[6-7]</sup>、生物防治<sup>[8-9]</sup>、分子遗传改良<sup>[10-11]</sup>等。基于抗病品种产量普遍不佳,化学药剂防治效果不理想的制约,安全、高效、环保的生物防治技术逐渐成为香蕉枯萎病防控的研究热点。深色有隔内生真菌(Dark septate endophyte, DSE)是一类菌丝深色有分隔,可形成“微菌核”的土壤子囊菌或半知菌,分布广泛,主要定殖在植物根组织细胞内或细胞间隙,宿主具有非专一性且对宿主无致病性<sup>[12-13]</sup>。研究表明DSE能与宿主互惠共生,在促进植物生长和提高抗逆、抗病性等方面都发挥着重要作用<sup>[14-16]</sup>。张晓蓉等<sup>[17]</sup>通过接种DSE真菌 *Phialophora mustea* K36与Z48显著缓解了尖孢镰刀菌对番茄生长的抑制作用;农倩等<sup>[18]</sup>筛选获得对香蕉枯萎病有较强防治能力的DSE菌株 *Schizothecium* sp. L-14,并揭示该菌主要通过增强香蕉的抗氧化防护系统而提高其对香蕉枯萎病的抗性。Surono等<sup>[19]</sup>发现接种DSE真菌 *Phialocephala fortinii* CKGI.11能

促进芦笋的生长并对枯萎病有显著抑制作用。目前利用DSE防治香蕉枯萎病的研究报道较少,可利用的菌株数量不多。本研究拟对分离到的DSE菌株的促生及生防作用进行评价,对优势菌株进行分类鉴定,为利用DSE防治香蕉枯萎病提供候选菌种资源。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

#### 1.1.1 菌株来源

供试DSE菌株LS1、LC8、B2、MS38、TD1由本实验室分离保存;桂蕉6号香蕉组培苗由广西植物组培苗有限公司提供;香蕉枯萎病病原菌为镰刀菌4号生理小种的强致病力菌株(FOC4)<sup>[20]</sup>,由广西农业科学院植物保护研究所付岗博士惠赠。

#### 1.1.2 主要试剂和仪器

所用试剂均为国产分析纯。PCR仪,苏州东胜兴业科学仪器有限公司;智能人工气候箱,宁波江南仪器厂。

#### 1.1.3 培养基

燕麦培养基:燕麦粉10g,琼脂18g, MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O 1g, KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> 1.5g, NaNO<sub>3</sub> 1g,加水至1L,自然pH值。PDA培养基:新鲜马铃薯200g煮沸30min后过滤取澄清滤液,葡萄糖20g,琼脂15g,加水至1L,自然pH值。PDB培养基配方同PDA培养基,但不加入琼脂。以上培养基均经过1×10<sup>5</sup> Pa灭菌20min。

## 1.2 方法

### 1.2.1 菌株对香蕉生长影响的测定

取活化后的 DSE 菌块接种于燕麦培养基平板上, 每个平板 3 个菌块, 28 °C 培养 10 d。取株高粗壮相当的香蕉组培苗插种于菌落上, 根系平铺菌落表面, 每菌落移栽一株。将培养皿移入组培瓶, 于 28 °C、光照度 18 000 lx、光/暗周期 16 h/8 h、湿度 70% 的人工气候箱中培养 40 d。每处理 3 个重复, 每重复 10 皿, 以不接种 DSE 菌株处理为对照。实验结束后测定香蕉苗的株高、茎宽、鲜重和干重。

### 1.2.2 菌株的定殖检测与再分离

用自来水冲洗新鲜香蕉根并剪成约 1 cm 的小段置于灭菌 50 mL 离心管中, 加入 10% KOH 溶液完全浸没根段, 90 °C 恒温水浴锅中解离 15–20 min 后, 用墨水醋染色 30 min (墨水:米醋的体积比为 5:95), 清水漂洗 3 次并浸泡于清水中 12 h 进行脱色, 根系置光学显微镜下观察 DSE 的定殖情况, 并计算定殖率: 定殖率=(定殖根段数/被镜检根段总数)×100%。DSE 菌株的再分离参照张艳等<sup>[21]</sup>的方法进行。

### 1.2.3 菌株对香蕉枯萎病的防治效果测定

平皿测定参照农倩等<sup>[18]</sup>的方法进行: 将 DSE-香蕉共生体(连同燕麦培养基)移至长有镰刀菌的水琼脂培养基上, 未接菌的对照香蕉组培苗直接接入带有镰刀菌的水琼脂平板上, 每个处理重复 10 皿, 观察记录病级<sup>[18]</sup>、计算病情指数和防治效果。

盆栽试验取 4 叶期大小的香蕉幼苗, 参照农

倩等<sup>[18]</sup>的方法进行。制备  $5 \times 10^5$  CFU/mL 的 DSE 菌液进行灌根处理, 每株香蕉苗浇灌 50 mL 菌液, 每隔 15 d 浇灌 1 次, 共浇灌 3 次。浇灌结束 15 d 后, 对香蕉苗进行伤根并接种镰刀菌孢子液 ( $1 \times 10^6$  CFU/mL), 对照(Control)以清水灌根并接种病原菌, 每处理 3 个重复, 每重复 8 株苗。接种病原菌 25 d 后解剖香蕉球茎, 观察记录发病情况并计算防效。病情分级标准参照农倩等<sup>[18]</sup>。

### 1.2.4 生防菌株的分类鉴定

形态观察: 观察菌株在 PDA 培养基上的菌落特征, 并通过盖玻片斜插法, 使菌丝着生在盖玻片上, 光学显微镜下观察盖玻片上的菌丝形态, 放置 4 °C 培养 2–4 周, 进行诱导产孢观察。

分子鉴定: 将菌株接种于 PDB 培养基中, 于 28 °C、150 r/min 振荡培养 15 d 后, 过滤收集菌丝进行总 DNA 提取。ITS 基因的 PCR 扩增采用通用引物 ITS1<sup>[22]</sup> (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3') 和 ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')。50  $\mu$ L PCR 反应体系: MasterMix 25  $\mu$ L, 正、反向引物 (10  $\mu$ mol/L) 各 2  $\mu$ L, DNA 模板 1  $\mu$ L, ddH<sub>2</sub>O 20  $\mu$ L。PCR 反应条件: 94 °C 2 min; 94 °C 40 s, 50 °C 30 s, 68 °C 50 s, 35 个循环; 72 °C 10 min。回收扩增产物后进行测序, 通过 NCBI BLASTn 对序列进行比对分析, 使用 MEGA 4.0 构建系统发育树。

## 2 结果与分析

### 2.1 接种菌株对香蕉生长的影响

由表 1 可知, 接种 DSE 菌株可有效促进香蕉

表 1 不同 DSE 菌株对香蕉组培苗生长的影响

Table 1 Banana growth promotion effect of different DSE strains

Strains	Growth vigor	Stem height (cm)	Growth rate (%)	Stem width (cm)	Growth rate (%)	Weight (g)	Growth rate (%)	Dry weight (mg)	Growth rate (%)
LS1	+++	6.51±0.44a	21.91	2.49±0.13a	30.37	1.12±0.22a	47.36	5.91±0.82a	42.40
B2	++	5.85±0.57ab	9.55	2.01±0.11b	5.23	0.92±0.14ab	21.05	5.79±0.47a	39.52
LC8	++	6.08±0.43ab	13.86	1.98±0.39b	3.66	1.00±0.17a	31.58	5.87±0.31a	41.45
MS38	++	5.64±0.44b	5.62	2.08±0.09b	8.90	0.96±0.05ab	26.32	5.68±0.48a	36.87
TD1	++	5.58±0.19b	4.49	2.10±0.15b	9.95	0.91±0.14ab	18.42	5.64±0.76a	35.90
CK	+	5.34±0.87b	0.00	1.91±0.25b	0.00	0.76±0.21b	0.00	4.15±0.95b	0.00

注: 越多数量的“+”表示香蕉植株的促生效果更明显, 不同小写字母表示各处理在 0.05 水平上达差异显著。

Note: More “+” indicate more obvious the growth promoting effect; Different small letters indicated significant difference at 0.05 level.

植株的生长, 植株的株高、茎宽、鲜重和干重的增长幅度分别为 4.49%–21.91%、3.66%–30.37%、18.42%–47.36%、35.9%–42.40%, 其中接种 LS1 后香蕉植株生长健壮, 未出现各种病害症状, 该处理株高、茎宽、鲜重和干重均比对照显著增加, 其中鲜重与干重分别比对照增加 47.36%与 42.40%, 效果明显(表 1, 图 1)。

### 2.2 DSE 在香蕉根系中的定殖

香蕉组培苗接种 DSE 菌株 40 d 后, 对香蕉根系解离染色进行显微镜观察。通过计算, 5 株 DSE 菌株的定殖率在 30%–45%之间, 其中 LS1、TD1、B2 的定殖率较高, 但相互间差异不显著, 菌株 LC8 的定殖率最低(图 2A)。接种 LS1 菌株的香蕉根段中发现了深色、有横隔的菌丝以及“微菌核”等 DSE 典型结构, 空白对照中未见菌丝体定殖(图 2B、C)。从根系中分离到与供试 DSE 性状、形态结构一致的内生真菌, 表明接种 40 d 后“DSE-香蕉”共生体系已经建立。

### 2.3 DSE 对香蕉枯萎病的防治效果

香蕉接种 DSE 处理对香蕉枯萎病产生了强弱不一的防治效果, 平皿防效为 57.76%–86.19%, 盆栽防效为 12.69%–63.19% (图 3A)。其中菌株 LS1



图 1 DSE 菌株 LS1 对香蕉植株的促生效果  
Figure 1 Growth promotion ability of LS1 on banana

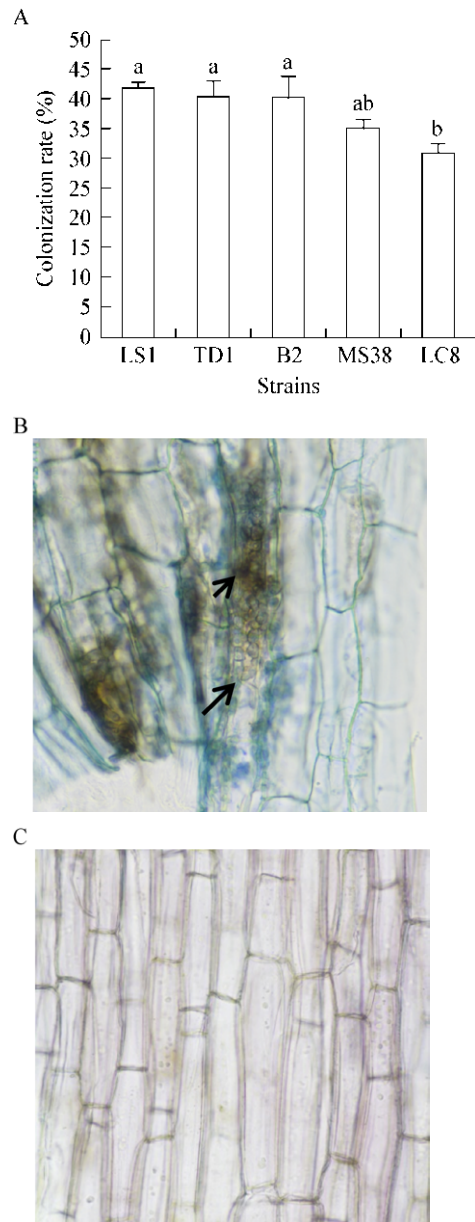


图 2 不同 DSE 菌株的定殖率(A)、香蕉根段中的 LS1 菌株(B)以及香蕉根段空白对照(C)

Figure 2 Colonization rate (A) and colonization of LS1 in banana roots (B) and control (C)

注: 不同小写字母表示各处理在 0.05 水平上差异显著。

Note: Different small letters indicated significant difference at 0.05 level.

处理的香蕉植株表现的防治效果最佳(图 3B–E), 平皿及盆栽防效均显著高于其它处理, 具有进一步研究利用的价值, 将对其进行进一步的分类鉴定。

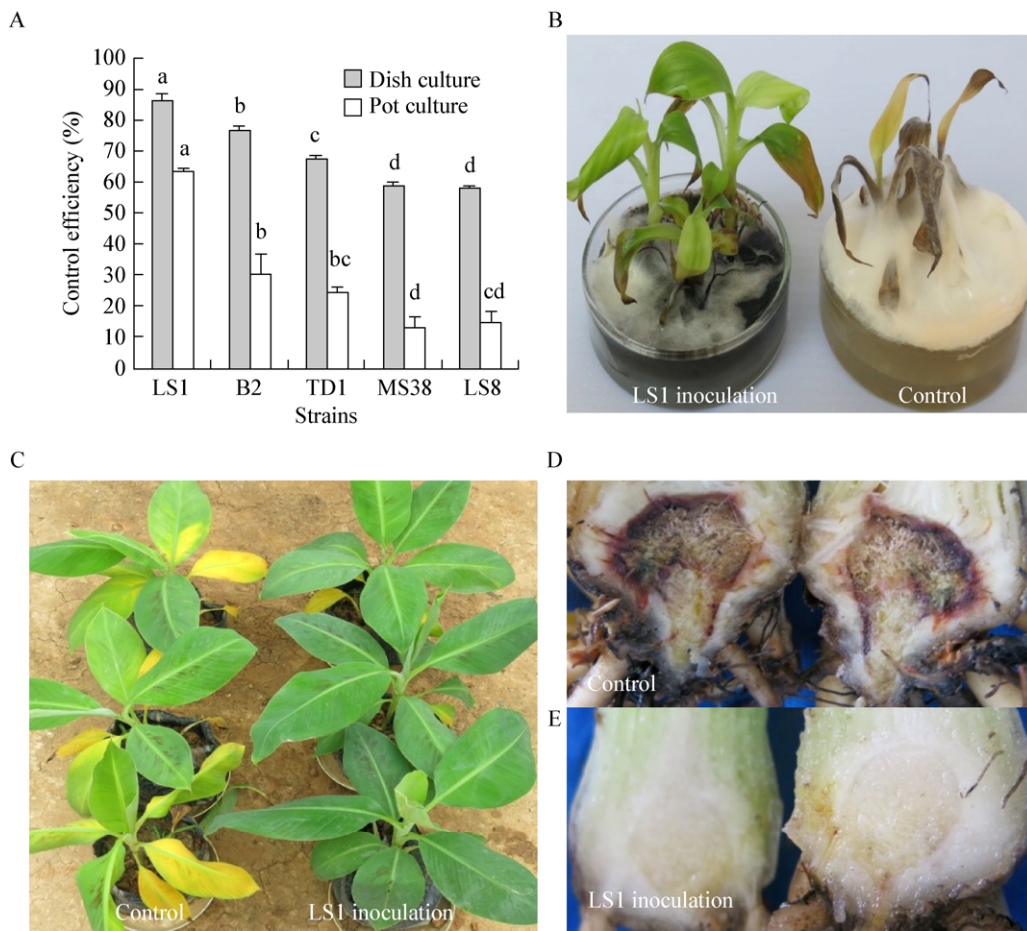


图3 不同DSE菌株对香蕉枯萎病的防治效果(A)和菌株LS1对香蕉枯萎病的防治效果(B-E)

Figure 3 Biocontrol effect against banana *Fusarium* wilt of different DSE strains (A) and biocontrol effect of LS1 (B-E)

注: 不同小写字母表示各处理在 0.05 水平上达差异显著。

Note: Small letters indicated significant difference at 0.05 level.

## 2.4 菌株LS1的分类鉴定

菌株LS1在PDA培养基上生长7d的生长速率约为4.97 mm/d, 28 °C培养2周后, 菌落直径约70 mm。菌落圆形, 褐色至褐绿色, 绒毡状, 边缘平整, 有浅放射状沟纹, 背面深褐色。显微镜下观察可见LS1菌丝分枝有隔, 黄褐色至褐色, 光滑, 厚壁, 直径1.4 μm–4.7 μm。分生孢子梗在菌丝的顶端或侧枝上直立产生, 不分枝, 褐色, 光滑, 有隔, 大小为(22.4–386.7) μm×(2.7–5.2) μm。分生孢子梗顶端及中部膨大形成产孢细胞, 膨大部位3.7 μm–6.3 μm。枝孢多为圆柱形, 部分中部稍有收缩, 有0–2个分隔, 其上分生孢子链生, 枝孢大

小为(6.4–28.5) μm×(2.0–5.6) μm。分生孢子近圆形、椭圆形、柠檬形或纺锤形, 黄褐色, 无分隔, 部分孢子两端或一端有孢脐, (3.4–8.4) μm×(2.2–4.7) μm; 近圆形孢子直径为2.4 μm–7.6 μm(图4)。

利用rDNA-ITS引物对菌株LS1的总DNA扩增后得到一条长553 bp的PCR产物, 经回收纯化测序后提交GenBank获得登录号为MH376857。该序列在NCBI中进行BLAST分析, 发现LS1与枝孢属(*Cladosporium*)中的*C. chlorocephalum* (AF393686)、*C. tenuissimum* (MK311278)、*C. colocasiae* (NR119840)、*C. oxysporum* (MH863870)、*C. anthropophilum* (MK111492)、*C. cladosporioides*

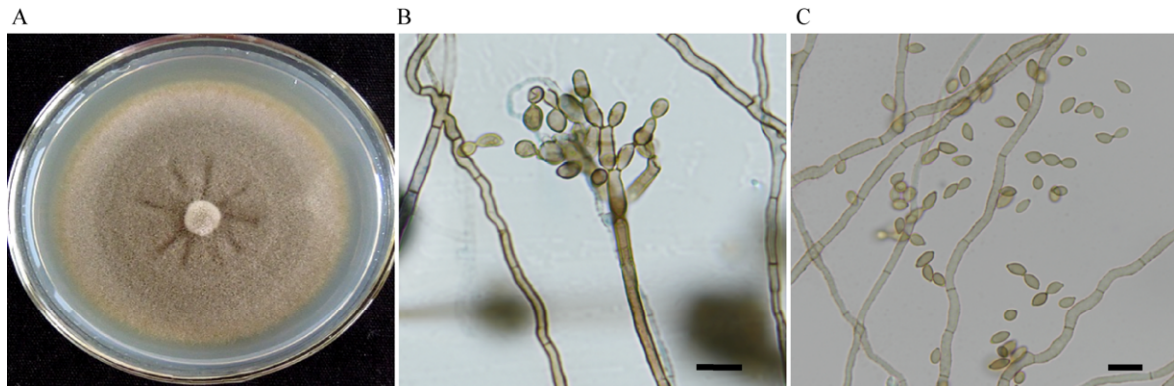


图 4 菌株 LS1 形态鉴定

Figure 4 Morphological characteristics of strain LS1

注: A: 在 PDA 培养基上的菌落形态; B: 产孢梗和分生孢子, 标尺=10 μm; C: 分生孢子, 标尺=10 μm.

Note: A: Colony on PDA; B: Conidiophores and conidia of strain LS1, Bars=10 μm; C: Conidia, Bars=10 μm.

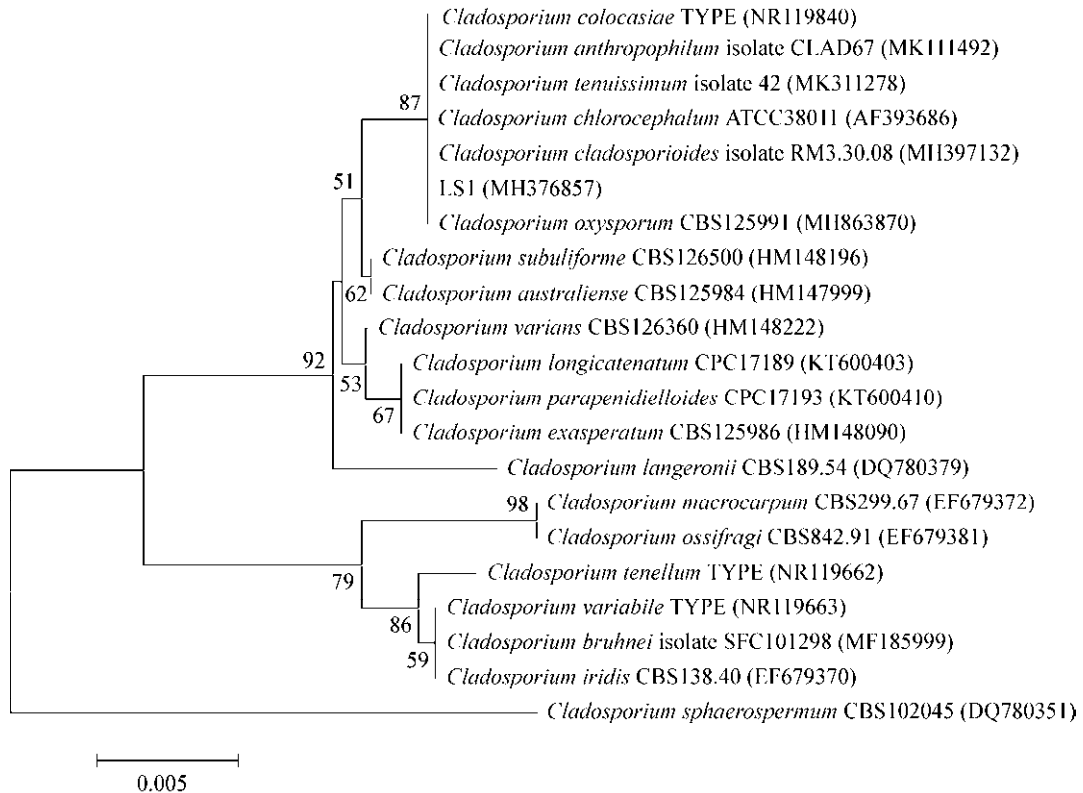


图 5 菌株 LS1 与相关菌株基于 ITS 片段的系统发育树

Figure 5 Phylogenetic tree derived from analysis of the ITS sequences of strain LS1 and relative species

(MH397132)等 6 个种的菌株相似率均达到 100%。选取这些序列及枝孢属其他序列构建基于 rDNA-ITS 序列的系统发育树(图 5), 结果显示 LS1 与上述 6 株真菌聚为一支, 支持率为 87%。将菌株

LS1 形态学特征分别与上述 6 株真菌进行比较(表 2), 发现菌株 LS1 的形态特征与 *C. chlorocephalum* 基本一致, 将菌株 LS1 鉴定为绿头枝孢菌 *C. chlorocephalum*。

表 2 菌株 LS1 与相似菌株的形态学特征比较

Table 2 The morphological characteristics of strain LS1 were compared with similar strains

Species	Colony color	Conidiophores	Conidiogenous cell	Conidia	Reference
LS1	Olivaceous to brown	Brown, smooth, septate, branched, occasionally once unbranched with swelling base	0–2 septate, cylindrical, slightly depressed in the middle	Ellipsoid to fusiform, aseptate, with 1-2 distal hila	
<i>C. chlorocephalum</i>	Olivaceous	Brown, smooth, septate, branched, occasionally once unbranched with swelling base	0–2 septate, cylindrical, slightly depressed in middle	Ellipsoid to fusiform, aseptate	[23-24]
<i>C. tenuissimum</i>	Light green, later gray	Unbranched, geniculate-sinuous to the top, 2–7 septate	0–2 septate, cylindrical-crescent	Ellipsoid, obovoid, smooth, 0–1 septate	[23,25]
<i>C. colocasiae</i>	Brown	Unbranched, septate with swellings top	0–2 septate, cylindrical-fusiform	Ellipsoid, obovoid, 1–3 septate, occasionally aseptate	[23]
<i>C. oxysporum</i>	Olivaceous	Unbranched, obvious swellings	0–1 septate, cylindrical	Obovoid, occasionally ellipsoid	[23]
<i>C. anthropophilum</i>	Greyish-green, cover with gray hyphae	Branched, sometimes verruculose towards the base, walls slightly thickened	Cylindrical, slightly swellings at top	Ellipsoid, asperulate, with 1-5 distal hila	[26]
<i>C. cladosporioides</i>	Olivaceous	Unbranched, not swelling, verruculose, conidial scars	0–1 septate, fusiform	Ellipsoid, obovoid, 0–1septate, verruculose	[23-24]

### 3 讨论与结论

研究发现,地球上几乎任何生境都有 DSE 的分布,而且越是极端的地区,DSE 的分布越为广泛,表明 DSE 具有重要的生态地位<sup>[12-13]</sup>。研究显示,接种 DSE 菌株能有效促进香蕉<sup>[18]</sup>、番茄<sup>[27]</sup>、野生稻<sup>[28]</sup>、甜高粱<sup>[29]</sup>、甘蔗<sup>[30]</sup>、铁皮石斛<sup>[31]</sup>等作物的生长。本研究用蔗地土壤分离到的 DSE 菌株接种香蕉,共生 40 d 后定殖率在 40%左右,香蕉生长情况良好,证明了 DSE 的宿主非专一性。另外,通过接种 DSE 有效提高了香蕉的株高、茎宽、鲜重和干重,不同程度地促进了香蕉的生长,与前人的研究结果一致。通过镜检,我们发现香蕉根部组织中的 DSE 菌丝网络,推测 DSE 可能通过这些贯通的菌丝体加速根系对水分和养分的吸收利用,以实现植株的快速生长。研究表明,DSE 能通过分泌纤维素酶、淀粉酶、漆酶等多种胞外水解酶,促进植株对养分的吸收利用<sup>[32]</sup>,本研究中的 DSE 菌株能否分泌上述

植物生长的有益酶还需进一步研究揭示。

生防菌株由于受外界环境的影响,在田间的防治效果不稳定,极大限制了其在生产上的应用。由于“DSE-植物”共生体中 DSE 定殖在植物的根系内部而非根系表面,受各种环境因子的影响相对较小,因此其防效相对稳定。本研究利用筛选到的 5 株 DSE 菌,通过室内平皿和盆栽实验评价其对香蕉枯萎病的防治效果,结果显示香蕉接种 DSE 处理对香蕉枯萎病产生了强弱不一的防治效果,其中菌株 LS1 处理的香蕉植株表现的防治效果显著优于其它菌株,平皿防治效率高达 86.19%,盆栽防治效率为 63.19%,防效相对稳定,但田间的防治效果仍需进一步的田间评价。农倩等<sup>[18]</sup>发现香蕉接种 DSE 菌株 *Schizothecium* sp.后能增强香蕉的抗氧化防护系统,提高其对香蕉枯萎病的抗性,本研究中的 DSE 菌株 LS1 是否具有类似的机理还需进一步的实验证实。

DSE 的分类是目前 DSE 研究热点之一。由于多数 DSE 在可培养条件下均以无性态存在, 有性态很少出现, 给形态学分类带来了困难, 而分子鉴定技术给 DSE 的分类提供了重要的技术支持。基于形态学特征描述已被鉴定出来的 DSE 包括 10 多个属约 30 个种<sup>[33]</sup>, 呈现多样性。本研究结合形态学和分子鉴定技术将菌株 LS1 鉴定为绿头枝孢菌(*Cladosporium chlorocephalum*), 丰富了 DSE 分类内容。目前该菌株已申请中国普通微生物菌种保藏管理中心的菌种专利保藏, 编号为 CGMCC 16498。据报道 *Cladosporium chlorocephalum* 在牡丹上能引起叶斑病<sup>[34]</sup>, 而本文发现该菌对香蕉枯萎病具有生防作用, 证明了该菌生态功能的多样性, 但是否因为不同寄主下, 植物-微生物互作机理的差异造成了生态功能的差异, 有待进一步的探索研究。

## REFERENCES

- [1] Siamak SB, Zheng SJ. Banana *Fusarium* wilt (*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*) control and resistance, in the context of developing wilt-resistant bananas within sustainable production systems[J]. Horticultural Plant Journal, 2018, 4(5): 208-218
- [2] Maryani N, Lombard L, Poerba YS, et al. Phylogeny and genetic diversity of the banana *Fusarium* wilt pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* in the Indonesian centre of origin[J]. Studies in Mycology, 2019, 92: 155-194
- [3] National Statistics Bureau. China Statistical Yearbook-2017[M]. Beijing: China Statistics Press, 2017: 195 (in Chinese)  
中国统计局. 中国统计年鉴-2017[M]. 北京: 中国统计出版社, 2017: 195
- [4] Ling RJ. Research on present situation and countermeasures of banana industry development in Guangxi[D]. Nanning: Master's Thesis of Guangxi University, 2018 (in Chinese)  
凌荣娟. 广西香蕉产业发展现状与对策研究[D]. 南宁: 广西大学硕士学位论文, 2018
- [5] Ghag SB, Shekhawat UKS, Ganapathi TR. *Fusarium* wilt of banana: biology, epidemiology and management[J]. International Journal of Pest Management, 2015, 61(3): 250-263
- [6] Wang BB, Li R, Ruan YZ, et al. Pineapple-banana rotation reduced the amount of *Fusarium oxysporum* more than maize-banana rotation mainly through modulating fungal communities[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 86: 77-86
- [7] Deltour P, França SC, Pereira OL, et al. Disease suppressiveness to *Fusarium* wilt of banana in an agroforestry system: Influence of soil characteristics and plant community[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2017, 239: 173-181
- [8] Raza W, Ling N, Zhang RF, et al. Success evaluation of the biological control of *Fusarium* wilts of cucumber, banana, and tomato since 2000 and future research strategies[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2017, 37(2): 202-212
- [9] Fu L, Penton CR, Ruan YZ, et al. Inducing the rhizosphere microbiome by biofertilizer application to suppress banana *Fusarium* wilt disease[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 104: 39-48
- [10] Ghag SB, Shekhawat UKS, Ganapathi TR. Transgenic banana plants expressing a *Stellaria media* defensin gene (*Sm-AMP-D1*) demonstrate improved resistance to *Fusarium oxysporum*[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2014, 119(2): 247-255
- [11] Dale J, James A, Paul JY, et al. Transgenic Cavendish bananas with resistance to *Fusarium* wilt tropical race 4[J]. Nature Communications, 2017, 8(1): 1496
- [12] Zhang Y. Studies on dark septate endophytes (DSE) in special ecosystems of Yunnan[D]. Kunming: Doctoral Dissertation of Yunnan University, 2012 (in Chinese)  
张燕. 云南几种特殊生境中深色有隔内生真菌(DSE)研究[D]. 昆明: 云南大学博士学位论文, 2012
- [13] Xie L. The species diversity and ecological function of dark septate endophytes in two ecosystems of Guangxi[D]. Nanning: Doctoral Dissertation of Guangxi University, 2018 (in Chinese)  
谢玲. 广西两种生境深色有隔内生真菌多样性与生态功能研究[D]. 南宁: 广西大学博士学位论文, 2018
- [14] Mandyam K, Jumpponen A. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi[J]. Studies in Mycology, 2005, 53: 173-189
- [15] Deng X, Song XS, Yin DC, et al. Research advances in improving host plant resistance by dark septate endophytes[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2015, 43(31): 10-11,17 (in Chinese)  
邓勋, 宋小双, 尹大川, 等. 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
- [16] Knapp DG, Kovács GM, Zajta E, et al. Dark septate endophytic pleosporalean genera from semiarid areas[J]. Persoonia, 2015, 35: 87-100
- [17] Zhang XR, Li T, Wang CJ, et al. Enhanced tolerance of tomatoes against *Fusarium oxysporum* by inoculation with dark septate endophyte[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2017, 33(3): 394-400 (in Chinese)  
张晓蓉, 李涛, 王超君, 等. 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
- [18] Nong Q, Zhang WL, Lan TJ, et al. Screening and identification of dark septate endophyte strain L-14 and its mechanism of banana *Fusarium* wilt disease resistance[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2017, 38(3): 559-564 (in Chinese)  
农倩, 张雯龙, 蓝桃菊, 等. 一株抗香蕉枯萎病 DSE 菌株的筛选鉴定及抗病机理初探[J]. 热带作物学报, 2017, 38(3): 559-564
- [19] Surono, Narisawa K. The inhibitory role of dark septate endophytic fungus *Phialocephala fortinii* against *Fusarium* disease on the *Asparagus officinalis* growth in organic source conditions[J]. Biological Control, 2018, 121: 159-167
- [20] Ploetz RC. Management of *Fusarium* wilt of banana: A review with special reference to tropical race 4[J]. Crop Protection, 2015,



- 73: 7-15
- [21] Zhang Y, Lan TJ, Liao ST, et al. Diversity of endophytic fungi in mangrove plants of Beibu Gulf, Guangxi[J]. Microbiology China, 2017, 44(4): 783-794 (in Chinese)  
张艳, 蓝桃菊, 廖仕同, 等. 广西北部湾红树植物内生真菌多样性[J]. 微生物学通报, 2017, 44(4): 783-794
- [22] Zeng Q, Zhong WM, Xiang Y, et al. Isolation, identification and evaluation of 52 fungi from the deep-sea sediments of South China Sea[J]. Microbiology China, 2018, 45(9): 1904-1915 (in Chinese)  
曾奇, 仲伟茂, 向瑶, 等. 南海深海沉积物中 52 株真菌的初步分离鉴定及其代谢产物活性[J]. 微生物学通报, 2018, 45(9): 1904-1915
- [23] Zhang ZY. Chinese Flora (*Cladosporium Link; Fusicladium Bonorden; Pyricularia Saccardo*)[M]. Beijing: Science Press, 2003: 67-68 (in Chinese)  
张中义. 中国真菌志(枝孢属 黑星孢属 梨孢属)[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 67-68
- [24] Geng YH. A survey on soil dematiaceous hyphomycetes at species level from Tibetan Plateau[D]. Tai'an: Master's Thesis of Shandong Agricultural University, 2008 (in Chinese)  
耿月华. 西藏高原地区土壤中的暗色丝孢菌物种多样性考察[D]. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2008
- [25] He PX, Zhao LS. Preliminary report on *Cladosporium tenuissimum cooke*[J]. Jilin Forestry Science and Technology, 1987(1): 25-28 (in Chinese)  
何平勋, 赵连书. 极细枝孢(*Cladosporium tenuissimum cooke*)研究初报[J]. 吉林林业科技, 1987(1): 25-28
- [26] Sandoval-Denis M, Gené J, Sutton DA, et al. New species of *Cladosporium* associated with human and animal infections[J]. Persoonia, 2016, 36: 281-298
- [27] Andrade-Linares DR, Grosch R, Restrepo S, et al. Effects of dark septate endophytes on tomato plant performance[J]. Mycorrhiza, 2011, 21(5): 413-422
- [28] Yuan ZL, Zhang CL, Lin FC, et al. Identity, diversity, and molecular phylogeny of the endophytic mycobiota in the roots of rare wild rice (*Oryza granulata*) from a nature reserve in Yunnan, China[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2010, 76(5): 1642-1652
- [29] Diene O, Takahashi T, Yonekura A, et al. A new fungal endophyte, *Helminthosporium velutinum*, promoting growth of a bioalcohol plant, sweet sorghum[J]. Microbes and Environments, 2010, 25(3): 216-219
- [30] Qin LP, Su Q, Zhang WL, et al. Selection of excellent sugarcane growth-promoting DSE strains and their inoculation effects in fields[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2015, 36(10): 1861-1865 (in Chinese)  
覃丽萍, 苏琴, 张雯龙, 等. 甘蔗优良 DSE 促生菌株的筛选及田间接种效果[J]. 热带作物学报, 2015, 36(10): 1861-1865
- [31] Xie L, Zhang WL, Qin LP, et al. Inoculation effects of dark septate endophytes (DSE) on the growth of *Dendrobium candidum* seedling[J]. Journal of Southern Agriculture, 2014, 45(6): 1010-1014 (in Chinese)  
谢玲, 张雯龙, 覃丽萍, 等. 深色有隔内生真菌(DSE)引进菌株对铁皮石斛的接种效应[J]. 南方农业学报, 2014, 45(6): 1010-1014
- [32] Upton R, Read DJ, Newsham KK. Nitrogen form influences the response of *Deschampsia antarctica* to dark septate root endophytes[J]. Mycorrhiza, 2009, 20(1): 1-11
- [33] Addy HD, Piercey MM, Currah RS. Microfungal endophytes in root[J]. Canadian Journal of Botany, 2005, 83(1): 1-13
- [34] Duan YB. Study on the identification and biological characteristics of pathogenic fungi of peony leaf spot[D]. Luoyang: Master's Thesis of Henan University of Science and Technology, 2009 (in Chinese)  
段亚冰. 牡丹叶斑病病原真菌鉴定及生物学特性研究[D]. 洛阳: 河南科技大学硕士学位论文, 2009