

DOI:10.11686/cyxb2024194

http://cyxb.magtech.com.cn

马召, 李晓帆, 孙莉琼, 等. 三株丹参根内生细菌对宿主生长及药用品质的影响. 草业学报, 2025, 34(4): 175—188.

MA Zhao, LI Xiao-fan, SUN Li-qiong, et al. Effects of three endophytic bacteria in the roots of *Salvia miltiorrhiza* on host growth and medicinal quality. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(4): 175—188.

三株丹参根内生细菌对宿主生长及药用品质的影响

马召¹, 李晓帆², 孙莉琼¹, 黄智³, 许垒², 鲁霆², 唐晓清^{1*}, 王康才¹

(1. 南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095; 2. 苏州市启帆农业科技有限公司, 江苏 常熟 215500; 3. 南京农业大学生命科学学院, 江苏 南京 210095)

摘要: 采用盆栽试验研究3株内生细菌对丹参生长、生理及药用品质的影响, 为丹参微生物肥料的开发提供备选菌种资源。将从丹参根部分离出的3株内生菌(*Mesorhizobium amorphae* B546、*Bacillus thuringiensis* NB49、*B. thuringiensis* Bt12)对其幼苗进行灌根处理, 测定处理后不同时间(7、14、28、42、56 d)的生长和生理指标, 并于采收期测定其根内8种活性成分含量。结果表明, 3株内生菌均可显著促进丹参生物量的积累, 处理56 d后, 主根直径、地上及地下部分干重均较对照(CK)显著增加($P < 0.05$), 为CK的1.21~2.49倍。内生菌处理对丹参的生理指标具有显著影响, 其中*B. thuringiensis* Bt12的促进效果最佳, 在处理42 d后, 可溶性糖、可溶性蛋白、总叶绿素、玉米素(ZT)、6-苜氨基嘌呤(6-BA)和生长素(IAA)为CK的1.36~2.18倍。3株内生菌对丹参活性成分的积累有不同影响, 其中*B. thuringiensis* Bt12可显著促进总丹参酮及总丹酚酸的积累, 含量分别为CK的2.10和1.37倍; *M. amorphae* B546与*B. thuringiensis* NB49能促进总丹参酮的积累, 含量分别为CK的1.08和1.34倍, 但抑制了酚酸类物质的合成, 总酚酸含量分别为CK的92.21%和69.29%。因此, 供试的3株丹参内生菌对丹参的生长、生理代谢和活性成分的积累均具有显著影响, 其中以*B. thuringiensis* Bt12的促进效果最为显著, 可作为丹参专用微生物肥料开发的备选菌种资源。

关键词: 丹参; 内生菌; 微生物肥料; 促生长; 药用品质

Effects of three endophytic bacteria in the roots of *Salvia miltiorrhiza* on host growth and medicinal quality

MA Zhao¹, LI Xiao-fan², SUN Li-qiong¹, HUANG Zhi³, XU Lei², LU Ting², TANG Xiao-qing^{1*}, WANG Kang-cai¹

1. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Suzhou Qifan Agricultural Technology Limited Company, Changshu 215500, China; 3. College of Life Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: A pot experiment was conducted to study the effects of three endophytic bacteria on the growth, physiology, and medicinal quality of *Salvia miltiorrhiza*. The ultimate aim of this research was to identify bacteria suitable for the development of microbial fertilizers for *S. miltiorrhiza*. Three endophytic bacteria (*Mesorhizobium amorphae* B546, *Bacillus thuringiensis* NB49, and *B. thuringiensis* Bt12) isolated from the roots of *S. miltiorrhiza* were applied to seedlings via root irrigation. The growth and physiological indicators were measured at different times (7, 14, 28, 42, 56 d) after treatment, and the contents of eight active ingredients in the roots were determined at harvest. It was found that all three endophytic bacteria significantly promoted the accumulation of *S. miltiorrhiza*

收稿日期: 2024-05-21; 改回日期: 2024-06-20

基金项目: 江苏省农业科技自主创新项目[CX(22)3174], 中央高校基本科研业务费(KYZZ2022002), 南京农业大学中药全产业链(KYCXJC2023003)和企业合作项目(20231020)资助。

作者简介: 马召(2000—), 男, 陕西商洛人, 在读硕士。E-mail: 2022104132@stu.njau.edu.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: xqtang@njau.edu.cn

biomass. After 56 days of growth, the diameter of the main root and the dry weight of the above ground and underground parts were significantly higher (by 1.21–2.49 times) in all the treatments than in the uninoculated control (CK) ($P < 0.05$). The endophytic bacterial treatments had a significant impact on the physiology of *S. miltiorrhiza*, with *B. thuringiensis* Bt12 having the best promoting effect. After 42 days of growth, the contents of soluble sugars, soluble proteins, total chlorophyll, zein, 6-benzylaminopurine, and auxin were 1.36- to 2.18-times higher in the treatments than in CK. The three endophytic bacteria strains exerted distinct effects on the accumulation of active components in *S. miltiorrhiza*. Notably, *B. thuringiensis* Bt12 significantly enhanced the accumulation of total tanshinone and total salvianolic acid to levels 2.10- and 1.37-times that in CK, respectively. *M. amorphae* B546 and *B. thuringiensis* NB49 promoted the accumulation of total tanshinone, to levels 1.08- and 1.34-times that in CK, respectively, but inhibited the accumulation of phenolic acids, with the total phenolic acid content being 92.21% and 69.29% of that in CK, respectively. In summary, the three strains of endophytic bacteria significantly affected the growth, physiological metabolism, and accumulation of active ingredients in *S. miltiorrhiza*. Among the tested endophytic bacteria, *B. thuringiensis* Bt12 had the strongest promoting effect. Thus, it has potential applications in the development of specialized microbial fertilizers for *S. miltiorrhiza*.

Key words: *Salvia miltiorrhiza*; endophytic bacteria; microbial fertilizers; promote growth; medicinal quality

随着我国中医药行业的蓬勃发展,中药材需求日益增多,药用植物栽培面积不断扩大^[1]。在药用植物栽培规模化发展的同时,只以产量为目的,大量不科学地施用化肥、农药,对产地生态环境以及药材品质产生了极大影响^[2]。微生物肥料以其营养全面、肥效持久、修复土壤、增强植物抗逆能力等独特的优点,在替代化学肥料、推动农业绿色发展方面发挥了重要作用^[3-4]。目前微生物肥料开发主要聚焦于植物根际促生菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR),对植物内生菌关注较少,且针对蔬菜、瓜果等普通农作物的微生物肥料远多于药用植物,因此利用内生菌开发针对药用植物的微生物肥料对中药产业健康发展、药用品质的提升具有重要意义^[5-6]。

药材丹参(*Salvia miltiorrhiza*)为唇形科鼠尾草属多年生草本植物丹参的干燥根及根茎,始载于《神农本草经》^[7-8],列为上品,富含多种化合物,主要包括以丹酚酸B为代表的水溶性酚酸类及以丹参酮Ⅱ_A为代表的脂溶性丹参酮类化合物,是其治疗心脑血管疾病的物质基础^[9]。目前我国丹参主要以人工栽培为主,大面积集约化种植导致的品种退化、连作障碍和病虫害等问题日益突出,因此针对丹参开发新型绿色微生物肥料对其品质及产量的提高尤为重要^[10-11]。植物内生菌是定殖于植物内部,但不会导致植物发生疾病感染的微生物类群,主要包括真菌、细菌、放线菌等^[12-13]。它们普遍存在于药用植物的各个组织中,参与植物防御系统,与植物互利共生,对药用植物活性成分积累及绿色可持续栽培具有重要作用^[14-15]。本研究以丹参为对象,将前期从丹参根部分离出的3株具有良好促生活性的内生细菌以菌悬液进行灌根,探究其对丹参生长生理及药用品质的影响,以期对丹参微生物肥料的开发和绿色、优质、生态栽培提供参考。

1 材料与方法

1.1 仪器与试剂

试验仪器: Waters Acquity TM超高效液相色谱仪(美国Waters公司); BSD-TX270型台式智能精密摇床(上海博讯医疗生物仪器股份有限公司); Centrifuge 5810 R型高速冷冻离心机(德国Eppendorf公司); AR1140型万分之一电子分析天平(奥豪斯仪器上海有限公司)等。

对照品: 玉米素(zeatin, ZT; 批号 A20IB221834)、赤霉素(gibberellins acid, GA₃; 批号 RZ18M418)、6-苄氨基嘌呤(6-benzylaminopurine, 6-BA; 批号 RZ18M907)、吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA; 批号 J29IB221357)、脱落酸(abscisic acid, ABA; 批号 A16IS223072)、丹参素钠(批号 H09N10S102463)、迷迭香酸(批号 C15522234)、丹酚

酸B(批号C15090057)、二氢丹参酮I(批号A09GB144611)、隐丹参酮(批号J07HB184109)、丹参酮I(批号K04JI2B136345)、鼠尾草酸(批号C14863573)、丹参酮II_A(批号J10GB151070),纯度 $\geq 98\%$,均购自上海源叶生物科技有限公司。其他试剂为国产分析纯,超纯水为娃哈哈纯净水。

1.2 供试材料

供试植物种子购自河北安国烁隆种业公司,经南京农业大学唐晓清教授鉴定为唇形科植物丹参的种子。

供试内生菌株 *Mesorhizobium amorphae* B546、*Bacillus thuringiensis* NB49、*B. thuringiensis* Bt12 为课题组前期从丹参根部分离筛选得到,利用LB液体培养基(胰蛋白胨:酵母提取物:氯化钠=1:2:1)扩繁,将其离心后的菌体制成浓度为 1.0×10^8 CFU·mL⁻¹ 的菌悬液。

1.3 试验设计

试验在南京农业大学园艺学院植物种植大棚开展,于2023年4月7日选取颗粒饱满、大小均匀的丹参种子,35℃温水浸泡24h后撒播于营养钵中(蛭石:营养土=1:1),置于人工气候箱(26℃,1500 lx)中培养。待幼苗长至10cm左右移栽至高25cm、直径30cm的塑料培养盆(营养土:蛭石:珍珠岩=4:2:1)中,每盆3株,共80盆,随机分为4组(CK、*M. amorphae* B546、*B. thuringiensis* NB49、*B. thuringiensis* Bt12)。待幼苗完全适应外界环境后分别采用3种内生菌悬液进行根灌处理,每株幼苗20mL,对照组施用等量无菌水。各组分别于处理后第7、14、28、42、56天取样,测定生长生理相关指标;于12月3日采收其根,用流水快速洗净,烘干至恒重,粉碎,过0.3mm筛,用于活性成分含量测定。

1.4 生物量测定

各组于各取样时间点(7~56d)随机选取10株植株,洗净吸干水分,测定其主根长度、主根直径(取上、中、下3个部位平均值)、单株地上部分与地下部分鲜重。置于105℃烘箱中杀青20min,65℃烘至恒重,测量单株地上部分与地下部分干重^[16-17]。

1.5 可溶性糖及可溶性蛋白含量测定

采用蒽酮比色法测定根内可溶性糖含量^[18];采用考马斯亮蓝G-250法测定可溶性蛋白含量^[18]。

1.6 光合色素含量测定

采用乙醇提取法测定丹参叶片叶绿素a、叶绿素b以及类胡萝卜素含量^[18]。

1.7 植物激素测定

参照周修腾等^[19]、Pan等^[20]和陈远平等^[21]的方法并稍作修改测定植物激素含量,采用超高效液相色谱(ultra performance liquid chromatography, UPLC)法同时测定丹参植株中ZT、GA₃、6-BA、IAA、ABA的含量。色谱条件:Hedera ODS-2 C₁₈色谱柱(4.6mm×150.0mm,5μm),以0.3%乙酸-水溶液(A)和乙腈(B)为流动相;梯度洗脱程序见表1。检测波长254nm,柱温35℃,样品盘温度8℃,进样量10μL,分析时间30min。分别以各标准物质的峰面积(Y)与含量(X,μg·mL⁻¹)绘制标准曲线,得到其回归方程见表2。

1.8 活性成分测定

活性成分测定参照2020版《中华人民共和国药典》^[7]方法并稍作修改,在药典活性指标成分的基础上增加了丹参素钠、鼠尾草酸、迷迭香酸及二氢丹参酮I的测定。

色谱条件:色谱柱同1.7,以0.1%甲酸-水溶液(A)和乙腈(B)为流动相;梯度洗脱程序见表3。柱温、样品盘温度、进样量同1.7,分析时间50min。分别以各标准物质的峰面积(Y)与含量(X,mg·mL⁻¹)绘制标准曲线,得到其回归方程见表4。

表1 植物激素测定UPLC洗脱程序

Table 1 Plant hormone determination UPLC elution procedure

时间 Time (min)	流速Flow (mL· min ⁻¹)	流动相Mobile phase (%)		时间 Time (min)	流速Flow (mL· min ⁻¹)	流动相Mobile phase (%)	
		A	B			A	B
0	0.8	90	10	24	0.8	50	50
10	0.8	90	10	26	0.8	15	85
13	0.8	80	20	27	0.8	0	100
18	0.8	70	30	29	0.8	0	100
21	0.8	60	40	30	0.8	90	10

表2 丹参5种植物激素的回归方程、相关系数及线性范围

Table 2 Regression equation, correlation coefficient, and linear range of five plant hormones in *S. miltiorrhiza* ($n=3$)

序号 Number	标准物质 Standard substances	回归方程 Regression equation	R^2	线性范围 Linear range ($\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$)
1	玉米素 ZT	$Y_1=24714X_1-1175$	0.9994	0.0596~1.7880
2	赤霉素 GA_3	$Y_2=2775X_2-1197$	0.9991	0.6760~20.2800
3	6-苄氨基嘌呤 6-BA	$Y_3=17304X_3-3298$	0.9994	0.1016~21.3360
4	吲哚乙酸 IAA	$Y_4=11956X_4-382$	0.9995	0.1448~21.7200
5	脱落酸 ABA	$Y_5=56222X_5-332$	0.9995	0.0367~1.8630

以丹参素钠、鼠尾草酸、迷迭香酸及丹酚酸 B 含量之和为总酚酸含量, 二氢丹参酮 I、隐丹参酮、丹参酮 I、丹参酮 II_A 含量之和为总丹参酮含量进行分析。为分析其单株活性成分总量, 按以下公式计算: 单株总丹参酮量 = 单株干重 \times 总丹参酮含量, 单株总酚酸量 = 单株干重 \times 总酚酸含量 ($n=3$)。

1.9 数据处理

采用 Microsoft Excel 2019 和 SPSS 27.0 对数据进行统计分析, 利用 Duncan 新复极差法进行差异显著性检验, 显著水平为 0.05, 用 Origin 2024 绘图。

表3 活性成分测定 UPLC 洗脱程序

Table 3 Active ingredient determination UPLC elution procedure

时间 Time (min)	流速 Flow ($\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$)	流动相 Mobile phase (%)		时间 Time (min)	流速 Flow ($\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$)	流动相 Mo- bile phase (%)	
		A	B			A	B
0	0.8	90	10	39	0.8	30	70
10	0.8	90	10	46	0.8	20	80
11	0.8	80	20	47	0.8	0	100
17	0.8	70	30	49	0.8	0	100
19	0.8	40	60	50	0.8	90	10

表4 丹参8种活性成分的回归方程、相关系数及线性范围

Table 4 Regression equations, correlation coefficients, and linear range of 8 active ingredients in *S. miltiorrhiza* ($n=3$)

序号 Number	标准物质 Standard substances	检测波长 Detection wavelength (nm)	回归方程 Regression equation	R^2	线性范围 Linear range ($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$)
1	丹参素钠 Salviaic acid A sodium	281	$Y_1=6338856X_1-3710$	0.9992	0.0003~0.0509
2	迷迭香酸 Rosmarinic acid	330	$Y_2=38426711X_2+837$	0.9997	0.0005~0.0720
3	丹酚酸 B Salviaolic acid B	286	$Y_3=3451508X_3-24513$	0.9996	0.0066~0.9936
4	二氢丹参酮 I Dihydratanshinone I	244	$Y_4=59176600X_4+6524$	0.9994	0.0007~0.1008
5	隐丹参酮 Cryptotanshinone	268	$Y_5=56680173X_5+28410$	0.9995	0.0006~0.0960
6	丹参酮 I Tanshinone I	270	$Y_6=476643443X_6-21867$	0.9998	0.0008~0.1200
7	鼠尾草酸 Carnosic acid	284	$Y_7=3038604X_7-7162$	0.9991	0.0046~0.0958
8	丹参酮 II _A Tanshinone II _A	270	$Y_8=138353815X_8+64080$	0.9993	0.0006~0.0900

2 结果与分析

2.1 丹参内生菌对其生长的影响

3株内生菌对丹参的生长均有促进作用(图1)。随着时间的延长各组丹参的主根长度及直径整体均呈上升趋势。处理7d后, *M. amorphae* B546、*B. thuringiensis* NB49、*B. thuringiensis* Bt12组的主根长度较CK分别增加了7.38%、12.24%、31.99%。处理14d后, *B. thuringiensis* Bt12对丹参主根长度的促进作用大于*M. amorphae* B546与*B. thuringiensis* NB49; 处理28d后, *M. amorphae* B546的促进作用较弱; 处理42、56d后, 三者促进效果无显著差异。内生菌对丹参主根直径的促进作用在28d开始显著增强($P<0.05$), 其中*B. thuringiensis* Bt12使直径增加了11.95%, 增幅为CK的1.86倍。处理56d后, *M. amorphae* B546、*B. thuringiensis* NB49、*B. thuringiensis* Bt12组的主根直径分别为CK的1.21、1.32、1.61倍。

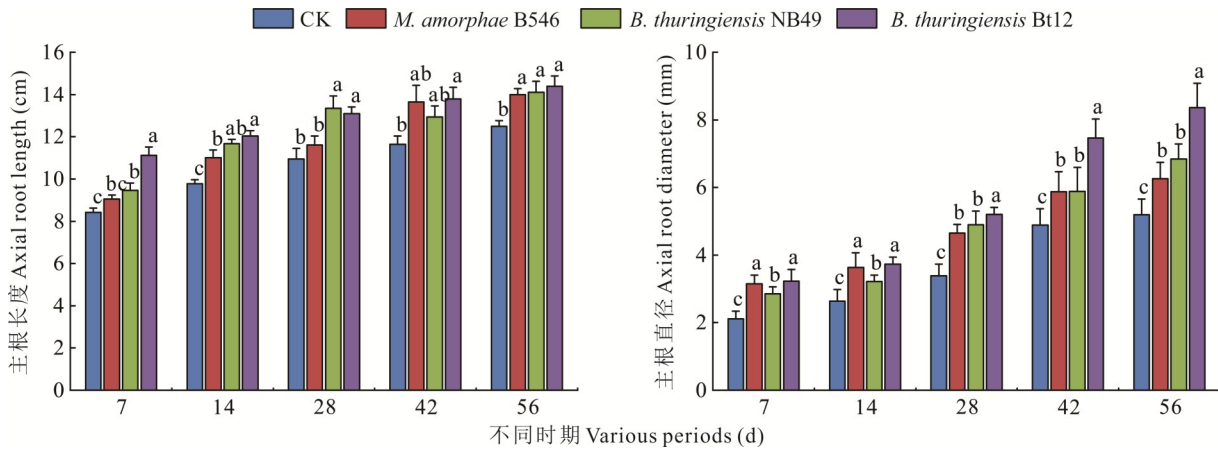


图 1 内生菌对丹参主根长度及直径的影响

Fig. 1 The effect of endophytic bacteria on the length and diameter of the main root of *S. miltiorrhiza* ($n=10$)

不同小写字母表示不同处理在同一时期具有显著性差异 ($P<0.05$), 下同。Different lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level among different treatments during the same period, the same below.

不同内生菌对丹参生物量的积累具有不同影响(图 2)。处理 7、14 d 后, 内生菌对生物量积累的促进效果不明显。28~56 d, 各组生物量均开始迅速积累, 其中 *B. thuringiensis* NB49 对地上部分的生长具有较显著的促进作用, *B. thuringiensis* Bt12 对地上及地下部分均有显著促进作用 ($P<0.05$)。处理 56 d 后, *B. thuringiensis* NB49 组地上部分的生物量显著高于其他处理组, 鲜、干重分别是 CK 的 1.84、2.75 倍; 地下部分生物量 *B. thuringiensis* Bt12 组较其他组高, 鲜、干重分别为 CK 的 2.52、2.49 倍。结合单株总干、鲜重, 对地上部分生物量积累的促进作用为 *B. thuringiensis* NB49 > *B. thuringiensis* Bt12 > *M. amorphae* B546; 对地下部分生物量积累的促进作用为 *B. thuringiensis* Bt12 > *M. amorphae* B546 > *B. thuringiensis* NB49。

2.2 丹参内生菌对其可溶性糖及可溶性蛋白含量的影响

内生菌对丹参营养物质积累有显著影响(图 3)。处理 42 d 后, *M. amorphae* B546 与 *B. thuringiensis* Bt12 组的营养物质大幅积累, 其中 *B. thuringiensis* Bt12 组于处理 42 d 后促进效果最为显著, *M. amorphae* B546 次之, 可溶性糖含量分别为 CK 的 1.36、1.09 倍; 可溶性蛋白含量分别为 CK 的 1.83、1.59 倍。

2.3 丹参内生菌对其光合色素含量的影响

不同内生菌对丹参光合色素含量的影响不同(表 5)。处理 7 d 后, 除 *B. thuringiensis* Bt12 外, 其他 2 种内生菌对其叶绿素的合成产生了一定的抑制作用, 但抑制作用随时间的延长逐渐减弱。*B. thuringiensis* Bt12 对丹参各光合色素的促进效果最显著 ($P<0.05$), 处理 14 d 后, 其叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素及总叶绿素含量分别较 CK 高 60.19%、57.81%、50.55%、56.85%。整体分析, 对丹参光合色素合成的促进作用为 *B. thuringiensis* Bt12 > *M. amorphae* B546 > *B. thuringiensis* NB49。

2.4 丹参内生菌对其内源植物激素含量的影响

3 株丹参内生菌对其内源植物激素均有影响(图 4)。生长素是最早被发现的植物激素, 可促进细胞伸长和分裂, 同时通过调控赤霉素(GA)的合成、代谢通路, 建立起 GA 在植物体内的浓度梯度, 从而协同促进植物根系发育。*M. amorphae* B546 与 *B. thuringiensis* Bt12 在处理后期对丹参 GA₃ 的合成具有显著促进作用, 于处理 56 d 后达到较高水平, 分别为 CK 的 1.77、1.43 倍。*B. thuringiensis* Bt12 在处理 42 d 后可显著促进丹参 IAA 的合成 ($P<0.05$), 含量为 CK 的 1.56 倍。细胞分裂素可以通过促进细胞分裂分化促进植物生长, 是调控植物营养元素吸收、代谢的重要因子之一。*B. thuringiensis* Bt12 可显著促进丹参 ZT、6-BA 的合成 ($P<0.05$), 处理 42 d 后含量分别为 CK 的 1.82、2.18 倍; *M. amorphae* B546 对 ZT、6-BA 的合成具有一定的促进效果, 分别于处理 28、14 d 后最显著, 含量分别为 CK 的 1.39、3.30 倍。*B. thuringiensis* NB49 在初期可以一定程度上促进 ZT 与 6-BA 的合成,

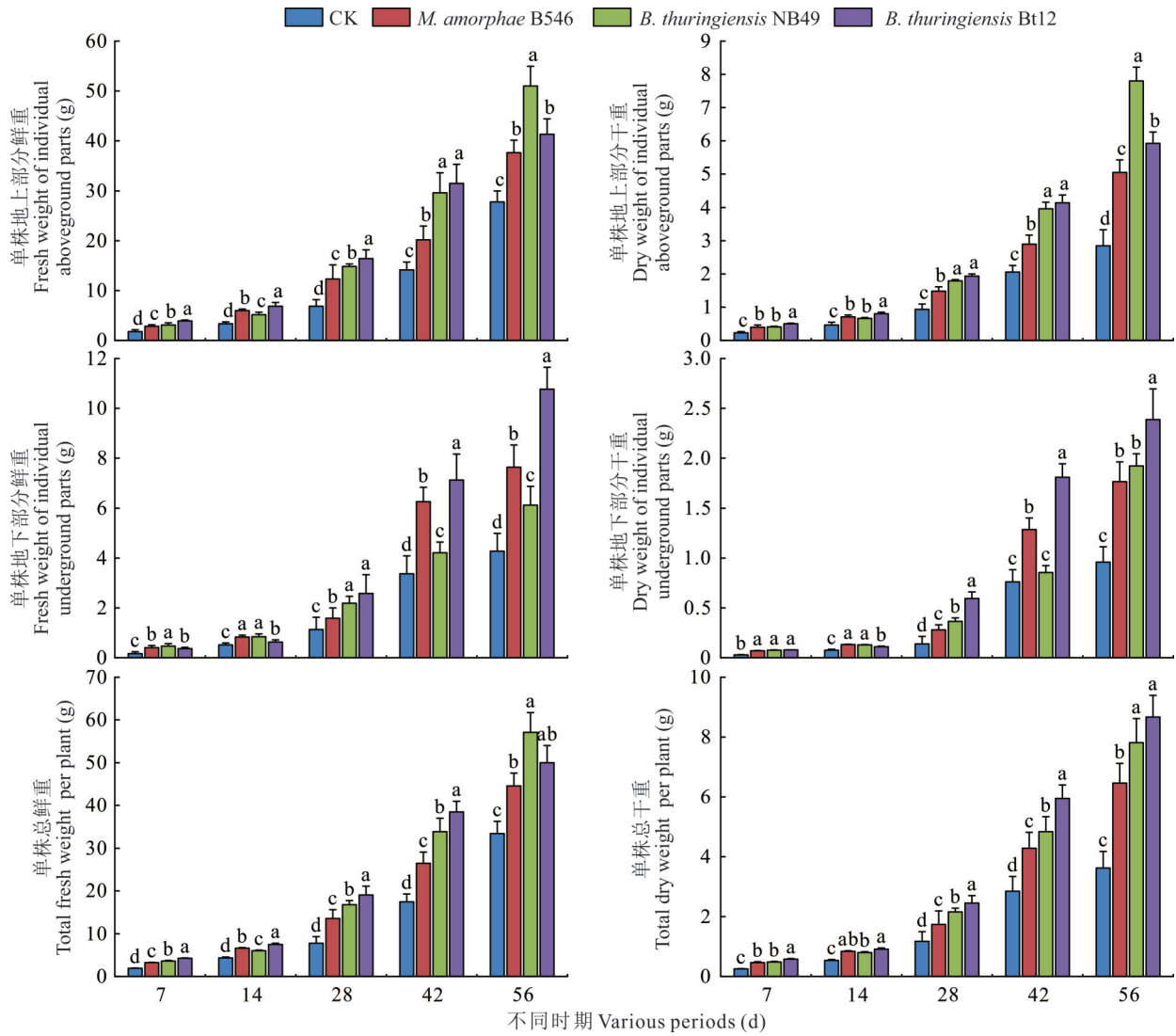


图2 内生菌对丹参干鲜重的影响
 Fig. 2 The effect of endophytic bacteria on the dry and fresh weight of *S. miltiorrhiza* (n=10)

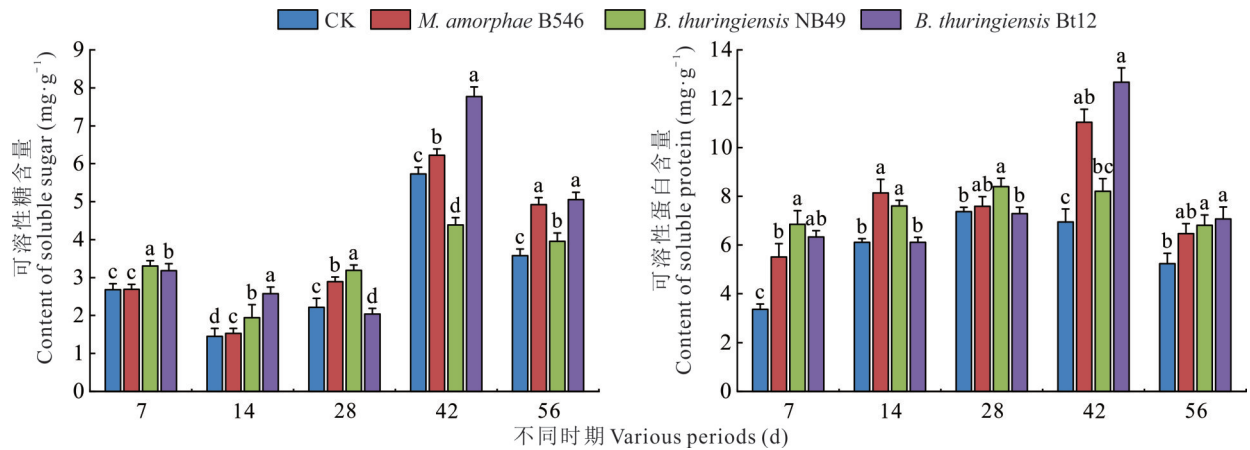


图3 内生菌对丹参可溶性糖及可溶性蛋白含量的影响
 Fig. 3 The effect of endophytic bacteria on the content of soluble sugars and soluble proteins in *S. miltiorrhiza* (n=3)

但效果较其他2株内生菌弱。ABA可以参与植物对干旱等逆境胁迫的响应,在调控根系发育过程中与IAA相互拮抗。处理28 d后,3株内生菌对丹参ABA的含量影响并不显著。42、56 d后,*B. thuringiensis* NB49对ABA的

表 5 内生菌对丹参光合色素含量的影响

Table 5 Effects of endophytic bacteria on photosynthetic pigment content of *S. miltiorrhiza* ($n=3$)

处理 Treatment	时间 Time	光合色素含量 Photosynthetic pigment content ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)			
		叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	类胡萝卜素 Carotenoids	总叶绿素 Total chlorophyll
CK	7 d	0.5779±0.0158ab	0.3382±0.0099ab	0.0568±0.0120c	0.9161±0.0060a
	14 d	0.4655±0.0462b	0.2401±0.0303b	0.0635±0.0074a	0.7056±0.0752b
	28 d	0.3029±0.0192c	0.1562±0.0097b	0.0453±0.0026b	0.4591±0.0288b
	42 d	0.4004±0.0213d	0.2210±0.0107d	0.0527±0.0033d	0.6214±0.0319d
	56 d	0.3730±0.0158c	0.2263±0.0093d	0.0401±0.0021b	0.5993±0.0250c
<i>M. amorphae</i> B546	7 d	0.4365±0.0866c	0.2489±0.0586bc	0.0666±0.0180b	0.6854±0.1418b
	14 d	0.6662±0.0411a	0.3473±0.0268a	0.0899±0.0270a	1.0136±0.0675a
	28 d	0.4199±0.0019a	0.2103±0.0020a	0.0669±0.0005a	0.6302±0.0031a
	42 d	0.5882±0.0042b	0.2953±0.0021b	0.0887±0.0006b	0.8835±0.0063b
	56 d	0.5437±0.0123a	0.2981±0.0092a	0.0711±0.0046a	0.8418±0.0182a
<i>B. thuringiensis</i> NB49	7 d	0.4752±0.0508bc	0.2418±0.0172c	0.0621±0.0058b	0.7171±0.0675b
	14 d	0.5546±0.0808b	0.2717±0.0157b	0.0697±0.0297a	0.8263±0.0958b
	28 d	0.2949±0.0058c	0.1502±0.0045b	0.0455±0.0016b	0.4451±0.0092b
	42 d	0.5013±0.0042c	0.2684±0.0027c	0.0701±0.0008c	0.7697±0.0069c
	56 d	0.4673±0.0043b	0.2468±0.0010c	0.0507±0.0041b	0.7141±0.0054b
<i>B. thuringiensis</i> Bt12	7 d	0.6346±0.0539a	0.3642±0.0725a	0.0699±0.0144a	0.9988±0.1086a
	14 d	0.7457±0.0227a	0.3789±0.0287a	0.0956±0.0247a	1.1067±0.0575a
	28 d	0.3957±0.0031b	0.2012±0.0232a	0.0628±0.0047a	0.5969±0.0263a
	42 d	0.6304±0.0005a	0.3155±0.0150a	0.0966±0.0038a	0.9460±0.0152a
	56 d	0.4400±0.0372b	0.2702±0.0163b	0.0742±0.0134a	0.7101±0.0209b

注：表中不同小写字母代表不同处理在同一时期具有显著性差异($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the Table indicate significant differences among different treatments during the same period at 0.05 level.

合成具有显著的抑制作用($P<0.05$),其含量分别为CK的29.59%、34.44%。*B. thuringiensis* Bt12组的ABA含量在处理42 d后略高于CK,但并不显著,且在56 d产生了显著的抑制作用,含量为CK的52.09%。

2.5 丹参生长指标与生理指标相关性分析

前述研究显示,*B. thuringiensis* Bt12在处理42 d后对丹参生长、生理代谢促进作用最显著。故本部分对*B. thuringiensis* Bt12处理42 d后丹参的生长、生理指标进行相关性分析(图5)。主根直径与总叶绿素含量呈显著正相关;地上部分干重与叶绿素a、可溶性糖、IAA含量呈显著正相关,地下部分干重与可溶性糖、 GA_3 、IAA含量呈显著正相关。

2.6 丹参内生菌对其活性成分的影响

不同的内生菌对丹参酮类成分的影响不同(图6)。*B. thuringiensis* NB49与*B. thuringiensis* Bt12可显著促进丹参酮类成分的合成,以*B. thuringiensis* Bt12的促进效果最佳,其二氢丹参酮I、隐丹参酮、丹参酮I及丹参酮II_A含量分别为CK的2.51、2.59、1.80、1.59倍。*M. amorphae* B546对隐丹参酮具有显著促进效果($P<0.05$)。

内生菌对酚酸类成分含量有显著影响(图7)。其中*B. thuringiensis* Bt12可显著提高各酚酸类成分含量,其中丹参素钠、迷迭香酸、丹酚酸B以及鼠尾草酸的含量分别为CK的1.75、1.25、1.37、1.24倍。*M. amorphae* B546对丹参素钠积累有显著促进作用($P<0.05$),其含量为CK的1.11倍。*B. thuringiensis* NB49则对鼠尾草酸积累有显著促进作用($P<0.05$),其含量为CK的1.12倍。

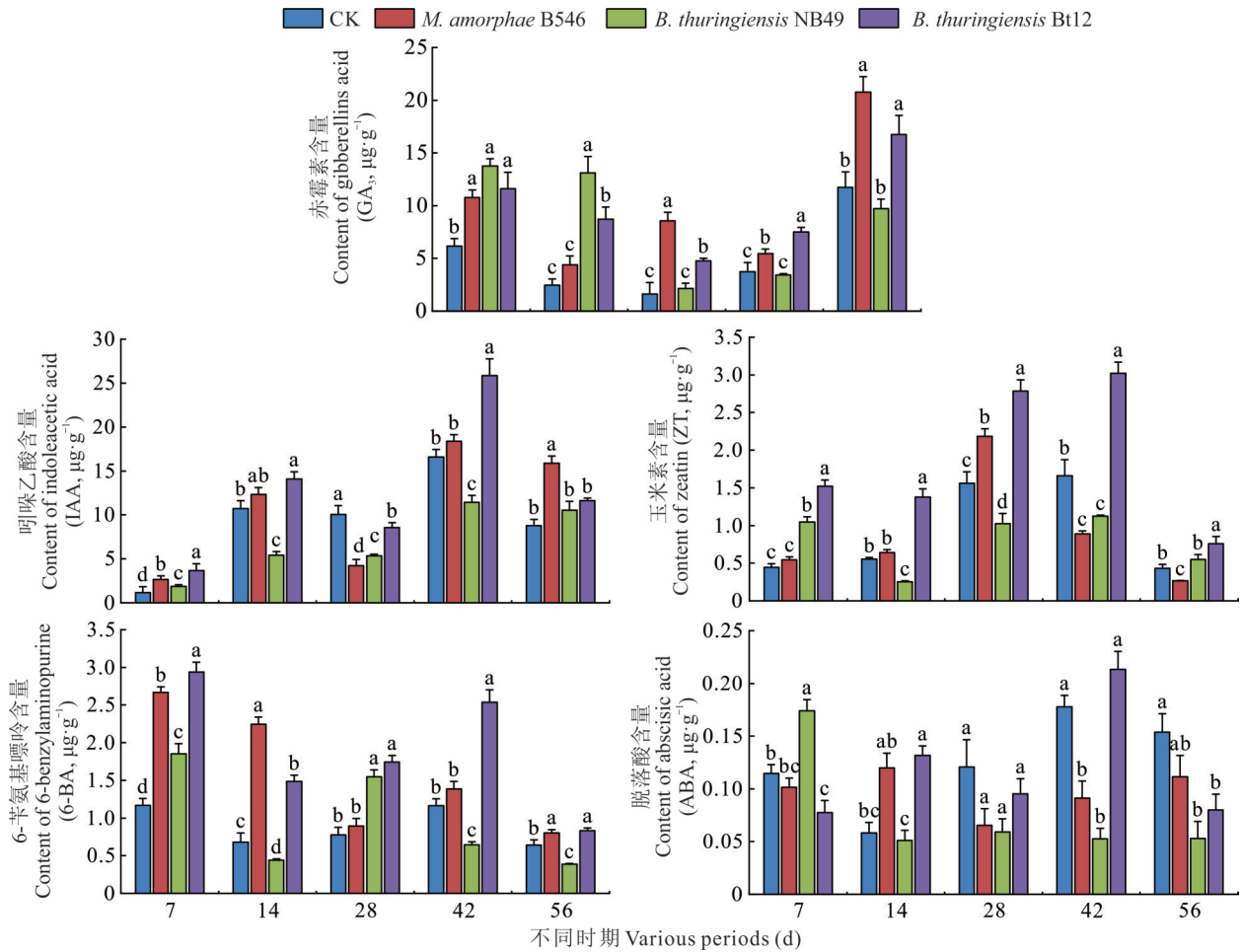


图4 内生菌对丹参5种内源激素含量的影响

Fig. 4 The effect of endophytic bacteria on the content of five endogenous hormones in *S. miltiorrhiza* (n=3)

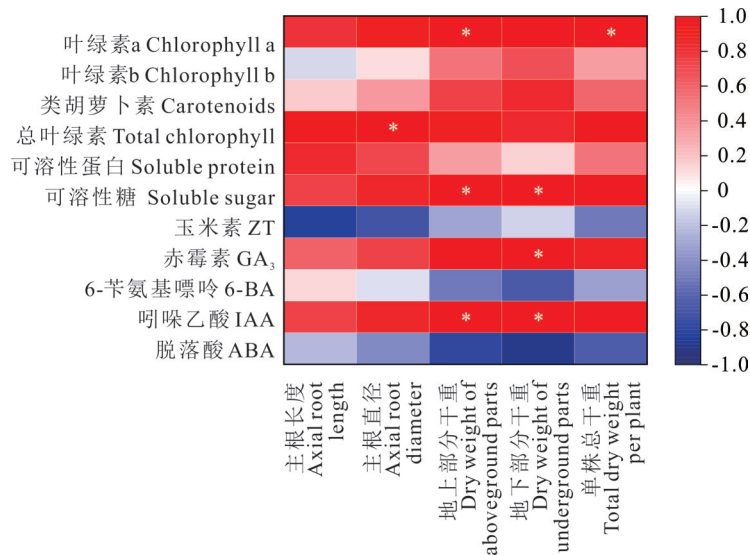


图5 丹参生理指标与生长指标相关性分析

Fig. 5 Correlation analysis between physiological indexes and growth indexes of *S. miltiorrhiza*

*: P < 0.05.

对丹参的总酚酸及总丹参酮含量(图8)进行综合分析,发现3株内生菌均能显著提高丹参酮类成分的含量 (P < 0.05), *M. amorphae* B546、*B. thuringiensis* NB49、*B. thuringiensis* Bt12组的总丹参酮含量分别为CK的

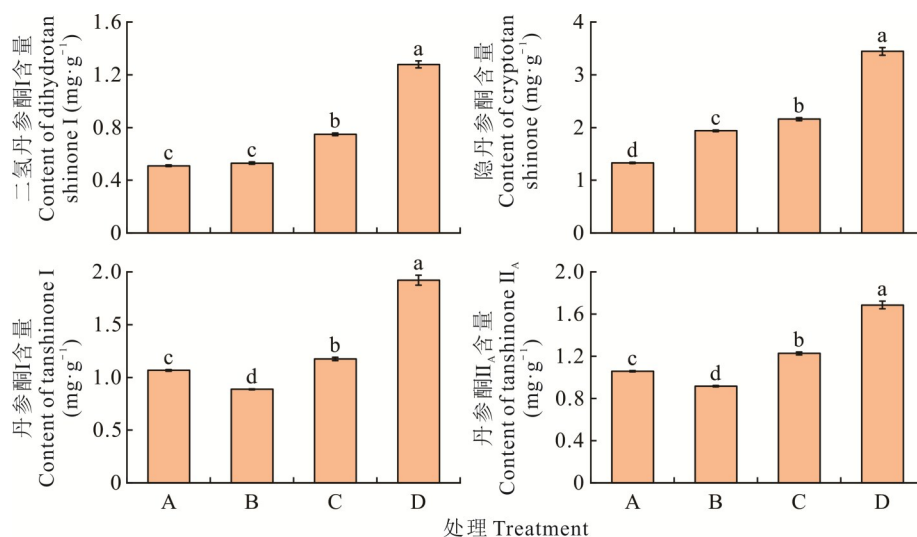


图 6 内生菌对丹参根内丹参酮类成分含量的影响

Fig. 6 The effect of endophytic bacteria on the content of tanshinone in the root of *S. miltiorrhiza* ($n=3$)

A: CK; B: *M. amorphae* B546; C: *B. thuringiensis* NB49; D: *B. thuringiensis* Bt12. 不同小写字母代表组间具有显著性差异 ($P<0.05$), 下同。
Different lowercase letters represent significant differences among groups ($P<0.05$), the same below.

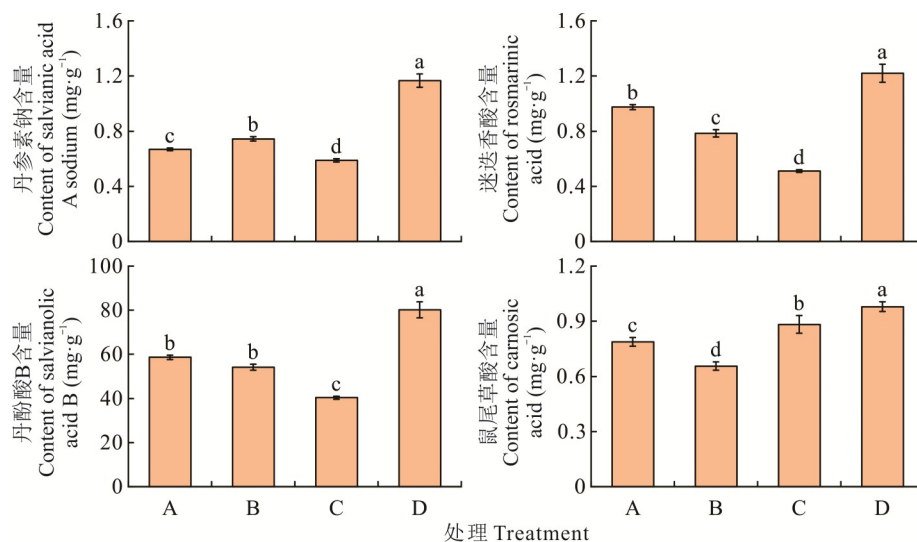


图 7 内生菌对丹参根内酚酸类成分含量的影响

Fig. 7 The effect of endophytic bacteria on the content of phenolic acids in the root of *S. miltiorrhiza* ($n=3$)

1.08、1.34、2.10倍。*B. thuringiensis* Bt12还可显著提高丹参酚酸类物质的含量,其总酚酸类成分含量为CK的1.37倍,而*M. amorphae* B546与*B. thuringiensis* NB49则会抑制酚酸类成分的合成,总酚酸含量分别为CK的92.21%、69.29%。

3株内生菌对总丹参酮的生物积累量具有显著促进作用 ($P<0.05$),*M. amorphae* B546、*B. thuringiensis* NB49、*B. thuringiensis* Bt12组分别较CK增加了0.33、1.03、2.29倍(图9)。*M. amorphae* B546与*B. thuringiensis* Bt12对酚酸类成分的生物积累量有显著促进作用,分别较CK增加了0.14、1.14倍。*B. thuringiensis* NB49对酚酸类成分的生物积累量略高于CK,但不显著 ($P>0.05$)。

综上所述,*M. amorphae* B546与*B. thuringiensis* Bt12可以显著促进丹参活性成分的生物积累量,其中以*B. thuringiensis* Bt12的促进效果最佳。

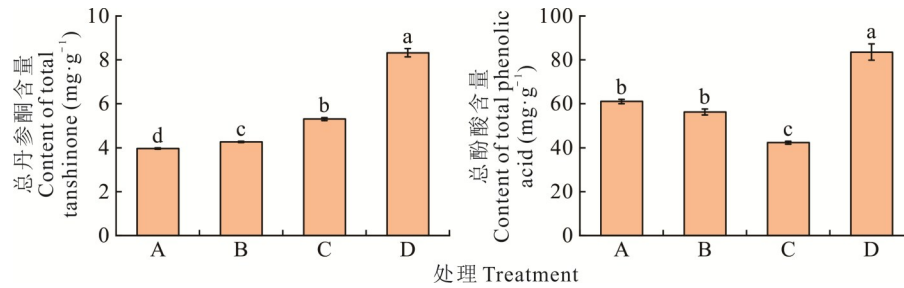


图8 内生菌对丹参总酚酸与总丹参酮含量的影响

Fig. 8 The effect of endophytic bacteria on the content of total phenolic acids and total tanshinone in *S. miltiorrhiza* ($n=3$)

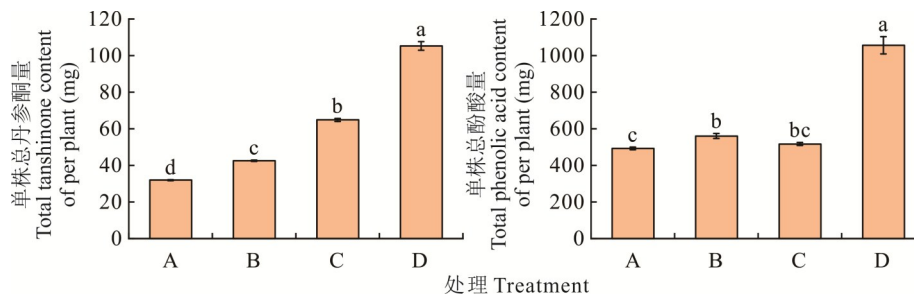


图9 内生菌对丹参单株总酚酸含量与单株总丹参酮含量的影响

Fig. 9 The effect of endophytic bacteria on total phenolic acids content and total tanshinone content of single plant of *S. miltiorrhiza* ($n=3$)

3 讨论

内生菌可以通过固氮、溶磷、产铁载体、产植物激素、产1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase, ACC)脱氨酶等途径促进植物生长^[22]。尤红等^[23]接种具有较高的产ACC脱氨酶活性的内生菌株DS3T3,发现丹参毛状根干重较CK增加了16.22%。郑玲玲等^[24]研究发现,接种根内根孢囊霉菌(*Rhizophagus intraradices*)可以显著促进丹参根长、根直径、分根数及干重的积累。宋欢等^[25]发现接种菌株NS33、NS6、LG3和LY1均能显著促进雷公藤(*Tripterygium wilfordii*)组培苗的生长,其中菌株NS6与LY1协同提高了雷公藤组培苗的高度、质量和雷公藤红素的积累。本研究表明,3株内生菌可以显著促进丹参根长、根直径、干鲜重的积累,这与前人研究结果基本一致。在处理28d后,植株光合色素增加,可溶性糖大幅积累,为丹参生物量的迅速积累提供了营养支撑;此时IAA大量合成,表明内生菌可通过多种途径协同作用来提高丹参生物量的累积,其中*Bacillus thuringiensis* Bt12的促进效果最佳。

宿主植物与内生菌的相互作用并非受某一个基因的单独调控,而是通过植物受体、植物激素、microRNA(miRNA)等多种信号通路共同调节,具有高度复杂性^[26]。其中,植物激素在植物-内生菌共生关系的建立和发展中具有关键作用^[27-29],可作为信号分子,促进宿主-内生菌互作,以控制内生菌的定殖、繁殖^[30]。内生菌*Paecilomyces formosus* LWL1可以通过降低内源ABA并增加总蛋白含量来提升水稻(*Oryza sativa*)对持续高温胁迫的耐受程度^[31]。Araújo等^[32]发现枯草芽孢杆菌PRBS-1(*Bacillus subtilis* PRBS-1)对大豆(*Glycine max*)侧根生长的促进作用与其刺激IAA的合成有关。内生枯草芽孢杆菌BS-2(*B. subtilis* BS-2)接种可促进IAA、GA₃、ZR₄等植物激素的合成而抑制植物生长激素ABA的合成以促进辣椒(*Capsicum annuum*)苗生长^[33]。本研究显示,*M. amorphae* B546、*B. thuringiensis* NB49与*B. thuringiensis* Bt12分别在接种14、7、14d后可显著促进ABA的合成,在其他时期则产生抑制作用或无显著影响,这与刘润进等^[34]、于建新等^[35]的结果略有出入,其原因可能是内生菌的种类及接种时间对ABA含量的影响不同^[36]。*B. thuringiensis* NB49接种14d后,GA₃含量显著高于CK,而IAA、ZT、6-BA含量则显著低于CK,表明内生菌可以作用于不同的激素合成通路从而促进植物生长。IAA与细胞分裂素(cytokinin, CTK)通常拮抗调节植物发育,IAA可以促进根生长并抑制芽的发育,而CTK则相

反^[37-38]。GA₃属于生长促进剂,而ABA属于生长抑制剂,二者通常拮抗调节植物发育,GA₃/ABA越高,对植物生长的促进作用越明显^[39]。相关性分析发现IAA、GA₃与地下部分干重显著正相关,而ZT、6-BA、ABA与地上、地下及单株总干重呈不同程度负相关,这与前人^[37-39]研究基本吻合。内生菌处理后不同激素的变化趋势不同,表明内生菌可通过调控内源激素的配比来调节其生理代谢过程^[40-41]。丹参的光合色素含量在内生菌处理后整体呈“上升—下降”动态变化,这与胡星等^[42]和黎海灵等^[43]的研究结果一致。*B. thuringiensis* Bt12处理14 d后,丹参的总叶绿素含量均显著高于CK,这与刘鲁峰等^[44]和代先兴等^[45]的研究结果一致,表明内生菌可提高丹参光合色素含量以促进其光合速率的增加,从而促进其生长。同一株内生菌在相同时期对不同光合色素的作用不同,这与前人的研究结果一致^[46],其原因可能是不同的内生菌对光合色素合成的促进作用具有选择性。

内生菌可影响宿主植物活性成分的合成。Chen等^[47]研究发现内生真菌 *Cladosporium tenuissimum* DF11可定殖于丹参幼苗根部的细胞间隙,在定殖后的第1至2周显著上调丹参酮生物合成途径的关键酶 *HMGR*、*DXS*、*DXR*、*GGPPS*、*CPS*、*KSL* 编码基因的表达水平,以促进丹参酮的生物合成和积累,其含量于第8周达到峰值。Ming等^[48]发现内生真菌 *Trichoderma atroviride* D16 的多糖组分是负责促进丹参毛状根生长的主要活性成分之一,并促进丹参酮的生物合成,而其菌丝体则对酚酸类物质的合成有一定的抑制作用,这可能是因为丹参酮的抗菌活性显著高于酚酸类物质,内生菌D16定殖于丹参根组织时,其表面的PSF会诱发毛状根产生化学防御反应,而刺激DT-I和CT的积累^[49]。本研究发现 *M. amorphae* B546 与 *B. thuringiensis* NB49 可显著促进丹参酮类成分的积累,但一定程度上会抑制酚酸类物质的合成,这与Li等^[50]的研究结果一致。*B. thuringiensis* NB49 对丹酚酸B、迷迭香酸的合成均有显著的抑制作用,*M. amorphae* B546 可显著抑制迷迭香酸和鼠尾草酸的合成,导致总酚酸物质含量降低,这与Yan等^[51]的研究结果一致,其原因可能是 *M. amorphae* B546 与 *B. thuringiensis* NB49 对丹酚酸类物质具有分解作用。

4 结论

综上所述,3株内生菌均可促进丹参生物量的累积,以 *B. thuringiensis* Bt12 的促进效果最佳。其可通过增强光合作用、促进营养物质积累及IAA的合成等途径来提高丹参生物量的积累。同时,不同内生菌对丹参活性成分的积累具有不同的影响,*M. amorphae* B546 与 *B. thuringiensis* NB49 对丹参酮类成分积累具有显著促进作用,但对酚酸类物质的积累有一定抑制作用;*B. thuringiensis* Bt12 则对丹参酮类及酚酸类物质的生物合成均具有显著的促进效果,且对丹参酮类物质的促进效果显著强于其他两株内生菌。故内生菌 *B. thuringiensis* Bt12 可以作为开发丹参微生物肥料的备选菌种资源,对丹参“绿色、优质、高产、生态”栽培具有一定的价值。

参考文献 References:

- [1] Wang H Y, Kang C Z, Zhang W J, et al. Land use strategy of ecological agriculture of Chinese materia medic in future development. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2020, 45(9): 1990—1995.
王红阳,康传志,张文晋,等. 中药生态农业发展的土地利用策略. *中国中药杂志*, 2020, 45(9): 1990—1995.
- [2] Wang H Y, Kang C Z, Wang Y F, et al. Medicinal plant microbiome: advances and prospects. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2022, 47(20): 5397—5405.
王红阳,康传志,王月枫,等. 药用植物微生物组的研究现状及展望. *中国中药杂志*, 2022, 47(20): 5397—5405.
- [3] Shi Y L, Li M, Yang Z G. A brief discussion on the development status and prospect prediction of microbial ecological fertilizer. *Inner Mongolia Science Technology and Economy*, 2021(19): 21—22.
石元亮,李铭,杨志阁. 浅论微生物生态肥料发展现状及前景预测. *内蒙古科技与经济*, 2021(19): 21—22.
- [4] Zhang R F, Shen Q R. Mechanisms of the microbial fertilizer's novel functions and the strategies to enhance its root colonization. *Journal of Microbiology*, 2024, 44(1): 1—11.
张瑞福,沈其荣. 微生物肥料新型功能作用机理与根际定殖增强策略. *微生物学杂志*, 2024, 44(1): 1—11.
- [5] Wu G Q, Yu Z L, Wei M. The mechanism of PGPR regulating plant response to abiotic stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(6): 203—218.
伍国强,于祖隆,魏明. PGPR调控植物响应逆境胁迫的作用机制. *草业学报*, 2024, 33(6): 203—218.

- [6] Huang Q, Wei G F, Chang R X, *et al.* Developmental situation of microbial fertilizer and its application in Chinese medicinal herbs cultivation. *Modern Chinese Medicine*, 2022, 24(1): 153–159.
黄钦, 尉广飞, 常瑞雪, 等. 微生物肥料发展现状及其在中药材种植中的应用. *中国现代中药*, 2022, 24(1): 153–159.
- [7] National Pharmacopoeia Commission. *Pharmacopoeia of the People's Republic of China (one)*. Beijing: China Medical Technology Press, 2020: 77.
国家药典委员会. *中华人民共和国药典(一部)*. 北京: 中国医药科技出版社, 2020: 77.
- [8] Hu T T, Li J Y, Zhai J J, *et al.* Textual research on *Salvia miltiorrhiza*. *Journal of Liaoning University of Traditional Chinese Medicine*, 2023, 25(10): 173–177.
胡婷婷, 李金洋, 翟俊杰, 等. 丹参本草考证. *辽宁中医药大学学报*, 2023, 25(10): 173–177.
- [9] Chen Y M, Li Q, Liu W H, *et al.* Research progress on pharmacological action, clinical application and side effects of *Salvia miltiorrhiza* in the treatment of cardiovascular diseases. *Pharmaceutical Research*, 2023, 42(12): 1028–1034.
陈雨萌, 李倩, 刘维海, 等. 丹参活性成分治疗心血管疾病的药理作用、临床应用及不良反应研究进展. *药学研究*, 2023, 42(12): 1028–1034.
- [10] Liu S, Pu C J, Luo Y Z, *et al.* Effects of temperature and humidity on infection of *Fusarium oxysporum* in seedlings of *Salvia miltiorrhiza*. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2023, 48(1): 39–44.
刘莎, 濮春娟, 罗钰枝, 等. 环境温度和湿度对尖孢镰刀菌侵染丹参幼苗的影响. *中国中药杂志*, 2023, 48(1): 39–44.
- [11] Wang Z. Study on cultivation problems and related technologies of *Salvia miltiorrhiza*. *Agricultural Technology and Equipment*, 2022(3): 100–102.
王准. 丹参栽培问题及相关技术现状研究. *农业技术与装备*, 2022(3): 100–102.
- [12] Chen Z R, Liu X Y, Zhao X D, *et al.* Research progress on community composition and function of endophytes in plants. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2023, 35(2): 132–139.
陈招荣, 刘新悦, 赵欣迪, 等. 植物内生菌群落组成及其功能研究进展. *生命科学*, 2023, 35(2): 132–139.
- [13] Wang G K, Yang J S, Huang Y F, *et al.* Culture separation, identification and unique anti-pathogenic fungi capacity of endophytic fungi from Gucheng *Salvia miltiorrhiza*. *In Vivo*, 2021, 35(1): 325–332.
- [14] Bi J T, Ma P, Yang Z W, *et al.* Isolation of endophytic fungi from the medicinal plant *Tamarix chinensis* and their microbial inhibition activity. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 22(3): 132–138.
毕江涛, 马萍, 杨志伟, 等. 药用植物柽柳内生真菌分离及其抑菌活性初步研究. *草业学报*, 2013, 22(3): 132–138.
- [15] Duan J L, Li X J, Gao J M, *et al.* Isolation and identification of endophytic bacteria from root tissues of *Salvia miltiorrhiza* Bge and determination of their bioactivities. *Annals of Microbiology*, 2013, 63(4): 1501–1512.
- [16] Kong M M, Yan W, Wang Z Q, *et al.* The influence of six different drying and processing methods on the content of main components in *Salvia miltiorrhiza*. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2020, 43(4): 847–852.
孔明明, 燕蔚, 王志强, 等. 六种不同干燥加工方法对丹参主要成分含量的影响. *中药材*, 2020, 43(4): 847–852.
- [17] Jia H M, Fang Q, Zhang S H, *et al.* Effects of AM fungi on growth and rhizosphere soil enzyme activities of *Salvia miltiorrhiza*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(6): 83–92.
贾红梅, 方千, 张秋华, 等. AM真菌对丹参生长及根际土壤酶活性的影响. *草业学报*, 2020, 29(6): 83–92.
- [18] Wang X K. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry experiments. Beijing: Higher Education Press, 2006.
王学奎. *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [19] Zhou X T, Kang L P, Li P Y, *et al.* Determination of abscisic acid in arbuscular mycorrhizal fungi infected *Salvia miltiorrhiza* plants by UPLC/MS/MS. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, 32(12): 92–97.
周修腾, 康利平, 李鹏英, 等. UPLC-MS/MS测定AM真菌侵染丹参植物脱落酸含量. *中国农学通报*, 2016, 32(12): 92–97.
- [20] Pan X Q, Welti R, Wang X M, *et al.* Quantitative analysis of major plant hormones in crude plant extracts by high-performance liquid chromatography-mass spectrometry. *Nature Protocols*, 2010, 5(6): 986–992.
- [21] Chen Y P, Yang W Y. Determination of GA₃, IAA, ABA and ZT in dormant buds of *Allium ovalifolium* by HPLC. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2005, 23(4): 498–500.
陈远平, 杨文钰. 卵叶韭休眠芽中GA₃、IAA、ABA和ZT的高效液相色谱法测定. *四川农业大学学报*, 2005, 23(4): 498–500.
- [22] Huang X Z, Zhao L F. Mechanism of endophytes of medicinal plants in promoting the growth of host plants. *Microbiology China*, 2023, 50(4): 1653–1665.

- 黄雪珍, 赵龙飞. 药用植物内生菌对宿主植物促生作用机制研究进展. 微生物学通报, 2023, 50(4): 1653—1665.
- [23] You H, Pu Q, Wen F, *et al.* Isolation and screening of bacteria strain with ACC deaminase activity and its effect on hairy root of *Salvia miltiorrhiza*. Journal of Zhejiang Sci-Tech University (Natural Sciences), 2017, 37(5): 720—726.
尤红, 普倩, 文芳, 等. ACC脱氨酶菌株的分离筛选及对丹参毛状根的影响. 浙江理工大学学报(自然科学版), 2017, 37(5): 720—726.
- [24] Zheng L L, Chen M L, Kang L P, *et al.* Effect of *Rhizophagus intraradices* on growth of *Salvia miltiorrhiza*. China Journal of Chinese Materia Medica, 2023, 48(2): 349—355.
郑玲玲, 陈美兰, 康利平, 等. 根内根孢囊霉 *Rhizophagus intraradices* 对丹参生长作用的研究. 中国中药杂志, 2023, 48(2): 349—355.
- [25] Song H, Liu J, Song P, *et al.* Effects of inoculation with endophytic fungi and endophytic bacteria on growth and accumulation of secondary metabolites in *Tripterygium wilfordii*. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2020, 28(4): 347—355.
宋欢, 刘洁, 宋萍, 等. 内生真菌和内生细菌接种对雷公藤生长和次生代谢产物积累的影响. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(4): 347—355.
- [26] Pinski A, Betekhtin A, Hupert-kocurek K, *et al.* Defining the genetic basis of plant-endophytic bacteria interactions. International Journal of Molecular Science, 2019, 20(8): 1947.
- [27] Omoarelojie L O, Van Staden J. Plant-endophytic fungi interactions: A strigolactone perspective. South African Journal of Botany, 2020, 134(S1): 280—284.
- [28] Lebeis S L, Paredes S H, Lundberg D S, *et al.* Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. Science, 2015, 349 (6250): 860—864.
- [29] Carvalhais L C, Dennis P G, Badri D V, *et al.* Activation of the jasmonic acid plant defence pathway alters the composition of rhizosphere bacterial communities. PLoS One, 2013, 8(2): 56457.
- [30] Xu L, Wu C, Oelmüller R, *et al.* Role of phytohormones in *Piriformospora indica*-induced growth promotion and stress tolerance in plants: More questions than answers. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 1646.
- [31] Waqas M, Khan A L, Shahzad R, *et al.* Mutualistic fungal endophytes produce phytohormones and organic acids that promote japonica rice plant growth under prolonged heat stress. Journal of Zhejiang University-Science B, 2015, 16(12): 1011—1018.
- [32] Araújo F F, Henning A, Hungria M, *et al.* Phytohormones and antibiotics produced by *Bacillus subtilis* and their effects on seed pathogenic fungi and on soybean root development. World Journal of Microbiology Biotechnology, 2005, 21(8/9): 1639—1645.
- [33] Kang H Y, Wang W, Liu J L, *et al.* Isolation and identification of two plant-growth promoting endophytes from alfalfa. Microbiology China, 2015, 42(2): 280—288.
康慧颖, 王伟, 刘佳莉, 等. 两株具促生作用的苜蓿内生菌的分离纯化与鉴定. 微生物学通报, 2015, 42(2): 280—288.
- [34] Liu R J, Li M, Meng X X, *et al.* Effects of AM fungi on endogenous hormones in corn and cotton plants. Mycosystema, 2000, 19(1): 91—96.
刘润进, 李敏, 孟祥霞, 等. 丛枝菌根真菌对玉米和棉花内源激素的影响. 菌物系统, 2000, 19(1): 91—96.
- [35] Yu J X, Li H, Guo S X, *et al.* Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on endogenous hormone levels in tomato plants. Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science), 2010, 27(2): 100—104.
于建新, 李辉, 郭绍霞, 等. 丛枝菌根真菌对番茄植株内源激素含量的影响. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2010, 27(2): 100—104.
- [36] Zhou X T, Wang X, Yang G, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on endogenous hormones in *Salvia miltiorrhiza*. China Journal of Chinese Materia Medica, 2016, 41(20): 3761—3766.
周修腾, 王雪, 杨光, 等. 丛枝菌根真菌对丹参内源激素的影响. 中国中药杂志, 2016, 41(20): 3761—3766.
- [37] Taleski M, Chapman K, Novak O, *et al.* CEP peptide and cytokinin pathways converge on CEPD glutaredoxins to inhibit root growth. Nature Communications, 2023, 14(1): 1683.
- [38] Kurepa J, Smalle J A. Auxin/cytokinin antagonistic control of the shoot/root growth ratio and its relevance for adaptation to drought and nutrient deficiency stresses. International Journal of Molecular Science, 2022, 23(4): 1933.
- [39] Duan N, Jia Y K, Xu J, *et al.* Research progress on plant endogenous hormones. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(2): 159—165.
段娜, 贾玉奎, 徐军, 等. 植物内源激素研究进展. 中国农学通报, 2015, 31(2): 159—165.
- [40] Aroca R, Ruiz-Lozano J M, Zamarreño A M, *et al.* Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under

- salinity and alleviates salt stress in lettuce plants. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170(1): 47–55.
- [41] Zhang Y L, Yu Q K, Li W, *et al.* Aboveground and belowground phenotypic characteristics of *Cynodon dactylon* lines differing in drought resistance and endogenous hormone response to drought stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(3): 163–178.
张一龙, 喻启坤, 李雯, 等. 不同抗旱性狗牙根地上地下表型特征及内源激素对于旱胁迫的响应. *草业学报*, 2023, 32(3): 163–178.
- [42] Hu X, Bai Y, Chen J W, *et al.* The effect of *Trichoderma atroviride* on the growth and active ingredient content of the host plant *Epimedium koreanum* Nakai. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2023, 46(9): 2142–2148.
胡星, 白洋, 陈佳雯, 等. 深绿木霉对宿主植物朝鲜淫羊藿生长及药效成分含量的影响. *中药材*, 2023, 46(9): 2142–2148.
- [43] Li H L, Guo D Q, Yang M, *et al.* Effect of different combinations of arbuscular mycorrhiza on *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* and chemical components. *Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae*, 2021, 27(7): 134–143.
黎海灵, 郭冬琴, 杨敏, 等. 不同丛枝菌根真菌组合对滇重楼光合生理和化学成分的影响. *中国实验方剂学杂志*, 2021, 27(7): 134–143.
- [44] Liu L F, Di Y N, He L L, *et al.* Study on the growth promotion effect and IAA production capacity of *Bacillus subtilis* B9. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2020, 35(2): 227–234.
刘鲁峰, 狄义宁, 何丽莲, 等. 内生枯草芽孢杆菌B9促生长效果及产吲哚乙酸(IAA)能力研究. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2020, 35(2): 227–234.
- [45] Dai X X, Yan C C, Zulihumaer M, *et al.* Screening and identification of biocontrol bacteria for cotton *Verticillium* wilt and effect of *Rhizobium* DG3-1 on cotton growth. *Shandong Agricultural Sciences*, 2024, 56(5): 138–144.
代先兴, 闫成才, 祖丽胡玛尔·麦提喀迪尔, 等. 棉花黄萎病生防菌筛选鉴定及根瘤菌DG3-1对棉花生长的影响. *山东农业科学*, 2024, 56(5): 138–144.
- [46] Shan Y, Ren X N, Yao Y X, *et al.* Effect of *Suaeda salsa* endophyte EF0801 on antioxidant enzymes and chlorophyll fluorescence in rice seedlings infected with rice blast. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 34(12): 2646–2652.
单羽, 任晓宁, 姚禹希, 等. 碱蓬内生菌EF0801对感染稻瘟病水稻幼苗抗氧化酶及叶绿素荧光的影响. *西南农业学报*, 2021, 34(12): 2646–2652.
- [47] Chen H M, Chen J L, Qi Y, *et al.* Endophytic fungus *Cladosporium tenuissimum* DF11, an efficient inducer of tanshinone biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* roots. *Phytochemistry*, 2022, 194: 113021.
- [48] Ming Q L, Su C Y, Zheng C J, *et al.* Elicitors from the endophytic fungus *Trichoderma atroviride* promote *Salvia miltiorrhiza* hairy root growth and tanshinone biosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(18): 5687–5694.
- [49] Zhao J L, Lou J F, Mou Y, *et al.* Diterpenoid tanshinones and phenolic acids from cultured hairy roots of *Salvia miltiorrhiza* Bunge and their antimicrobial activities. *Molecules*, 2011, 16(3): 2259–2267.
- [50] Li X Y, Lin Y L, Qin Y, *et al.* Beneficial endophytic fungi improve the yield and quality of *Salvia miltiorrhiza* by performing different ecological functions. *PeerJ*, 2024, 12: 16959.
- [51] Yan Y, Zhang S C, Zhang J Y, *et al.* Effect and mechanism of endophytic bacteria on growth and secondary metabolite synthesis in *Salvia miltiorrhiza* hairy roots. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(5): 1095–1105.