

党参内生菌的研究进展

刘晓玲, 马海棠, 刘文静, 郑婷月, 黄钰芳, 杨扶德*

甘肃中医药大学药学院, 甘肃 兰州 730000

摘要: 党参 *Codonopsis Radix* 内生菌在其内部生长, 与党参形成互利共生的关系, 能促进党参的生长和发育, 提高党参的产量和品质。通过检索中国知网、PubMed、万方、维普等数据库, 从多样性、生物活性、生长促进、抗逆性等方面对党参内生菌近年来的研究进展进行综述, 为党参品质形成机制研究提供理论依据, 同时为其他药用植物内生菌的研究提供一定的参考依据。

关键词: 党参; 内生菌; 多样性; 生物活性; 生长促进; 抗逆性

中图分类号: R282 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2024)20-7165-07

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2024.20.031

Research progress on endophytes in *Codonopsis Radix*

LIU Xiaoling, MA Haitang, LIU Wenjing, ZHENG Tingyue, HUANG Yufang, YANG Fude

School of Pharmacy, Gansu University of Chinese Medicine, Lanzhou 730000, China

Abstract: Dangshen (*Codonopsis Radix*) endophytes grow in its interior, forming a mutually beneficial symbiotic relationship with *Codonopsis Radix*, which can promote the growth and development of it and improve the yield and quality of *Codonopsis Radix*. In this paper, we searched databases such as CNKI, PubMed, Wanfang Data, and VIP, and reviewed the research progress of endophytes in *Codonopsis Radix* in recent years from the aspects of diversity, biological activity, growth promotion and stress resistance, so as to provide a theoretical basis for the study of the quality formation mechanism of *Codonopsis Radix*, and at the same time provide a certain reference for the study of endophytes in other medicinal plants.

Key words: *Codonopsis Radix*; endophyte; diversity; biological activity; growth promotion; stress resistance

植物内生菌是指生活在植物内部组织或器官的微生物群落, 可与宿主植物建立互利共生的关系、能够产生与宿主相似或相同的次生代谢产物^[1-2]。1993 年, Stierle 等^[3]从短叶红豆杉中分离出一种内生真菌, 发现其能产生与寄主植物相似的抗肿瘤物质紫杉醇, 自此, 内生菌逐渐成为许多学科研究的热点, 在农业、食品、医药领域展现出重要的开发价值和广阔的应用前景。

党参为桔梗科植物党参 *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf.、素花党参 *C. pilosula* Nannf. var. *modesta* (Nannf.) L. T. Shen 或川党参 *C. tangshen* Oliv. 的干燥根, 味甘, 归脾、肺经, 具有健脾益肺、养血生津的功效^[4]。研究发现, 党参中含有多种活

性成分, 如黄酮类、生物碱类、糖类、皂苷类、甾体类、氨基酸类等, 主要具有抗氧化、抗炎、抗肿瘤、免疫调节等药理作用^[5-6]。近年来, 随着中药国际市场的扩大, 人们对其品质的关注日益增加, 其中党参内生菌是影响党参生长和品质的重要生态因素之一, 而植物内生菌可促进植物生长发育、提高宿主植物抗逆性和产量^[7-8]。本文主要对党参内生菌多样性、内生菌次生代谢产物活性及对宿主植物的影响进行综述, 并对未来党参内生菌的研究发展做出展望, 为今后产出高品质党参提供一定的理论依据, 同时为其他药用植物内生菌的研究提供参考。

1 党参内生菌的多样性

植物内生菌具有丰富的生物多样性, 不同植物

收稿日期: 2024-03-09

基金项目: 科技部国家重点研发计划项目 (2018YFC1706305); 国家自然科学基金地区基金项目 (82160714); 甘肃省重点研发计划项目 (23YFFA0069); 甘肃省科技计划项目 (21JR1RA271); 2021 度甘肃高等学校产业支撑计划项目 (2021CYZC-40)

作者简介: 刘晓玲 (2000—), 女, 硕士研究生, 研究方向为中药鉴定与品质评价。E-mail: xiaoling5280@163.com

*通信作者: 杨扶德 (1972—), 教授, 博士生导师, 博士, 从事中药品质及中药材规范化栽培研究。E-mail: gszzyfd@163.com

种类、生长年限，生态环境和组织部位都会对植物内生菌产生影响，从而导致植物内生菌群落的差异性^[9]，按其种类可大致划分为内生细菌、内生真菌及内生放线菌^[10]。目前研究者通过对不同部位的党参内生菌进行分离鉴定后发现，党参内生菌种类丰富多样（表 1）。吕娇娇等^[20]从党参根、茎、叶中共分离出 15 株内生细菌，其中根部 7 株、茎部 5 株、叶部 3 株，采用 16S rDNA 分子鉴定了 2 种优良功能菌株，分别为短短芽孢杆菌、短小芽孢杆菌。孟彤彤等^[21]将党参根部组织裂解后涂布在 LB 琼脂平板上，通过 16S rDNA 测序鉴定其培养的内生菌菌株隶属于假单胞菌科荧光假单胞菌属。马芸等^[22]从 3 种药用植物党参、黄芪、连翘中共分离到 42 株内

生细菌（印度微球菌、藤黄微球菌、巴塔哥尼亚芽孢杆菌、显核菌等），分属于 9 个属，其中微球菌属 *Micrococcus* sp. 为此类群的优势菌群。徐也^[11]采用传统的培养法对甘肃省 6 个样地（会川、陇西、漳县、岷县、渭源和临洮）4 个季度 72 个党参根部内生细菌进行分离和纯化，共分离得到 460 株内生细菌，利用分子生物学方法鉴定隶属为 23 个属。Fan 等^[12]结合形态学和分子生物学鉴定，从党参根部鉴定出 706 种内生真菌，隶属于 3 门 7 纲 8 目 14 科 20 属。曲亚军^[13]对党参内生菌 14-DS-1 进行了 16S rDNA 测序鉴定，表明 14-DS-1 属于芽孢杆菌属，细胞活性测定表明该样品对细胞有丝分裂会产生一定的作用，促进大鼠心肌 F9C4 细胞的增殖。

表 1 不同部位党参内生菌的多样性
Table 1 Diversity of endophytes in different parts of *Codonopsis Radix*

提取部位	菌属	文献
根	芽孢杆菌属、叶杆菌属、微杆菌属、肠杆菌属、寡养单胞菌属、短杆菌属、节杆菌属、假单胞菌属、无色杆菌属、根瘤菌属、不动杆菌属、沙雷氏菌属、拉恩氏菌属、枝动菌属、类芽孢杆菌属、产碱杆菌属、农杆菌属、诺卡氏菌属、剑菌属、极小单胞菌属、短状杆菌属、赖氨酸芽孢杆菌属	11
根	镰孢属、链格孢属、附球菌属、枝链孢属、青霉菌属、柱孢属、木霉属、茎点霉属、棘壳孢属、短梗霉属、曲霉属、异茎点霉属、枝孢霉属、格孢腔菌属、链蠕孢属、顶囊壳属被孢霉属、癭囊腔菌属、毛霉菌属、被孢子霉属	12
根	芽孢杆菌属	13
根	肠杆菌属、泛菌属、假单胞菌属、纤维菌属、伦茨菌属、根瘤菌属、生丝微菌属、农杆菌属、拟杆菌属	14
根	芽孢杆菌属、不动杆菌属、肠球菌属、乳球菌属、无氧芽孢杆菌属、栖热杆菌属、地芽孢杆菌属、链球菌属	15
根	根瘤菌属、农杆菌属、原小单菌属、链霉菌属、分枝杆菌属、假单胞菌属、伦茨菌属、劳尔氏菌属	16
根	藤黄色杆菌属	17
叶	枯草芽孢杆菌	18
根、茎、叶	曲霉属、青霉属、链格孢属、变形杆菌、厚壁菌	19

党参内生菌的多样性不仅受到不同部位的差异，还会受到党参生长年限和生态环境的影响，Cui 等^[14]采用高通量测序技术，选取 1~3 年生的党参根际土壤和根组织样品，测定了党参根际土壤和根内生微生物的群落组成和多样性，结果表明不同种植年限的党参根际土壤微生物群落组成和结构及根内生菌存在差异，变形菌门的丰度显著下降，而酸菌门和子囊菌门的丰度显著增加，说明环境因子对党参根系微生物多样性影响显著，而生长年限对党参根系微生物多样性影响较小。同时，季节变化对党参的生理指标、细菌多样性、群落结构和生态位

宽度有显著影响^[15]。
2 党参内生菌生物活性
研究表明，药用植物有效成分的代谢和积累受植物品种、土壤养分、内生微生物（内生菌）和环境因素（如气候因素、农药喷洒、采集、加工和储存方法等）的影响^[23-24]。其中，内生菌在植物生物活性代谢物的产生中起着重要作用^[25-27]，如加速种子萌发、促进植物生长、提高肥料利用率等^[28-29]。内生菌在与宿主植物和谐共生过程中产生的活性物质也是抗菌、抗肿瘤、抗氧化等食品或药品开发的重要潜在资源。

2.1 抗氧化活性

内生菌能够产生与宿主相同或相近的活性成分,已被证实是一类丰富代谢产物的重要来源,是筛选活性成分的潜在资源。研究表明党参内生菌次生代谢产物中含有多糖类、黄酮类和多酚类成分,具有明显的自由基清除能力,抑制氧化应激反应的发生,减少细胞氧化损伤^[30]。党参内生菌主要通过促进植物体内的抗氧化酶系统的活性,如过氧化氢酶(catalase, CAT),过氧化物酶(peroxidase, POD),抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX),超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)等,这些抗氧化酶能够有效地清除体内的自由基,保护细胞免受氧化损伤^[31]。Fan 等^[32]采用高通量测序技术探究了根际土壤和根内生细菌群落结构及其变化规律,表明党参根的次生代谢产物具有一定的抗氧化能力。Wang 等^[33]研究确定了木霉菌株 RHTA01 的应用显著提高了党参叶片中抗氧化酶 SOD、CAT 活性,降低了 H_2O_2 和丙二醛含量,减弱了细胞膜脂的过氧化作用,从而减轻了非生物胁迫对党参的伤害。周小凯^[34]通过组织块培养法从 3 种植物党参、披针叶黄华和花锚中分离得到的内生真菌在醋酸乙酯部位中,党参根部内生真菌 Cp-R-12 具有较好的 α -葡萄糖苷酶抑制活性和抗氧化活性。

2.2 抗肿瘤活性

肿瘤的形成可能是由于基因突变、遗传、环境和生活方式(如吸烟、饮酒)等因素的综合作用,目前主要使用的治疗方式为化学药治疗,具有很大的不良反应,而天然药物具有较低的毒性和不良反应,可以作为肿瘤治疗的辅助手段。现代药理学表明党参具有抗肿瘤的活性,且发现党参内生菌也具有同样的作用,为抗肿瘤药物的开发提供新的思路和方法。近年来发现的具有强大抗肿瘤作用微生物多糖主要来源于细菌多糖和真菌多糖,分为担子菌门、子囊菌门、变形菌门、厚壁菌门、半知菌门。其通过抑制肿瘤细胞生长、诱导细胞凋亡、增强免疫系统及与化疗药物协同作用,对不同细胞的肿瘤发挥抗肿瘤作用^[35]。Chen 等^[36]从党参内生菌株 14-DS-1 中分离得到的胞外多糖通过促进巨噬细胞的浸润和活化,促进肿瘤坏死因子- α (tumor necrosis factor- α , TNF- α)和一氧化氮的产生而具有抗癌活性。蔡巧燕等^[37]从党参中分离出的内生真菌可以抑制肿瘤细胞的增殖,具有明显的抗肿瘤活性。

党参内生菌抗氧化、抗肿瘤作用机制见图 1。

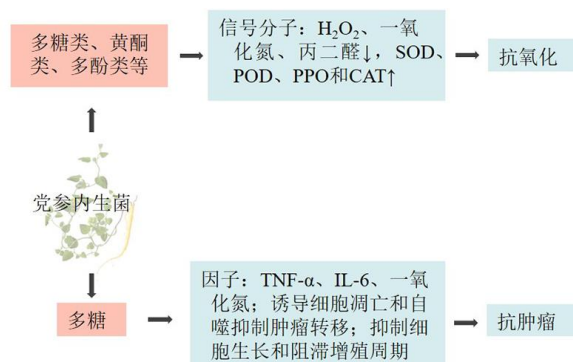


图 1 党参内生菌抗氧化、抗肿瘤作用机制

Fig. 1 Mechanism of antioxidant and antitumor action of endophytes of *Codonopsis Radix*

2.3 抗菌活性

党参内生菌的抗菌研究结果显示,大多数均对病原菌有良好的抑制作用,内生菌资源的开发能帮助发现更多的天然抗菌药。同时,研究发现党参提取物抗菌作用机制与其内生菌及其代谢物能有效抑制人体内病原微生物有关。Lodi 等^[38]从党参根中分离出细菌和真菌对人类病原体如大肠杆菌、金黄色葡萄球菌、枯草杆菌、伤寒沙门氏菌和绿脓杆菌及真菌白色念珠菌和黑曲霉表现出非常显著的抗菌活性。孙坤等^[18]采用平板对峙法和菌丝生长速率法从党参根际土壤、根、茎和叶等部位的 61 株细菌进行筛选后,发现了一株具有强大抑菌活性的细菌——NSW3-1。马芸等^[22]从党参中分离出来的内生细菌对抗生素均有抑菌活性。于淼等^[39]利用研磨法和组织块法对轮叶党参及其他 6 种药用植物中的内生细菌和内生真菌进行分离,并采用活体筛选法和平板对峙法,筛选出了对黄瓜白粉病病原菌和甜瓜枯萎病病原菌具有抑菌活性的内生菌株。党参内生菌的抗菌活性的研究通常涉及筛选和鉴定具有抗菌活性的内生菌株,然后探索其对不同病原菌的抑制效果。这些研究对于更深入的了解内生菌与植物之间的相互作用及开发新的抗生素和生物农药具有重要意义。

3 植物内生菌对党参宿主植物的影响

党参内生菌对宿主植物的影响是多方面的,这些影响展示了内生菌与宿主植物之间复杂的相互作用关系。内生菌在党参的生长、发育和适应环境能力方面具有重要作用。它们可以通过增强植物的抗病性、促进植物生长、提高植物的适应性、影响植物的次生代谢及改善土壤环境等方式影响宿主植物。这些影响不仅对党参的质量和产量有着直接影

响, 也对我国中药材生产和生态系统管理提供了新的研究方向和实践应用价值。

3.1 促生作用

植物内生菌的促生作用是通过微生物产生植物激素类物质, 如分泌吲哚乙酸、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯 5 种植物生长素, 直接促进宿主植株的生长发育^[40-41]; 产生次级代谢产物铁载体, 促进植物对土壤中铁等矿物质的吸收; 通过固氮作用和溶磷作用向植物提供氮和促进磷的吸收^[42]。不同类型的植物内生菌对养分的促进作用可能有所不同, 此外, 其效果也会受到环境因素和土壤条件的影响^[43]。

从党参中分离出的 2 株菌株 RHBA19 和 RHBA17 均可产生吲哚乙酸、铁载体、生物膜和多种外泌酶^[44]。白变霞等^[45]从潞党参根部内部分离出 1 株内生细菌 DS-3 菌株, 对 DS-3 菌株促生特性进行研究, 结果表明该菌株产吲哚乙酸能力为 18.77 $\mu\text{g/mL}$, 产铁载体能力为 68%, 对有机磷的解磷率为 40.2%, 同时还具备一定的固氮与产氢氰酸能力。Zhao 等^[46]研究表明根际促生菌解淀粉芽孢杆菌 GB03 菌株对党参的生长有一定的促进作用, 并能促进次级代谢产物的积累。杨明俊等^[47]以党参内生真菌为主要研究对象, 发现 DS-Z01 和 DS-Z02 的发酵液对党参组培苗的生长有着显著的促进作用, 这 2 种发酵液对组培苗的鲜质量、株高及植株叶绿素含量均有积极影响。有研究表明^[48-49], 枯草芽孢杆菌 GB03 较 LB 培养基对生长 20、40、60 d 的党参苗均有明显的促进作用, 显著提高了各时间段的党参株高、根长、分枝数、生物量、叶面积和叶绿素含量。同时, 枯草芽孢杆菌 GB03 对党参体内代谢产物积累均有不同程度的提高。

3.2 抗逆作用

植物在生长过程中往往要面对干旱、盐、重金属、高温、低温等胁迫, 而内生真菌可以调节寄主植物抵抗生物和非生物胁迫^[50-51]。内生菌能促进药用植物生长, 加速药用成分的积累, 外, 且盐胁迫可影响药用植物的生长和特性^[52-53]。

刘艳^[54]通过研究干旱胁迫下 LDS17 菌株对潞党参的促生、抗逆作用, 结果表明, 在轻度胁迫下, 敲除株的叶绿素含量与野生株相比上升了 41.9%, 回补株的叶绿素含量较野生株下降了 13.4%; 而在重度胁迫下, 接种野生株、敲除株与回补株的潞党参幼苗的叶绿素含量并无显著性差异。胡舒^[55]通过

对党参幼苗与 5 株细菌进行互作试验, 结果表明 4 株细菌沙雷氏菌 CPSE11、沙雷氏菌 CPSE12、小细菌 CPSE32 和枯草芽孢杆菌 CPSE8 (除肠杆菌 CPSE22) 都对党参幼苗在重金属环境中的生长有促进作用, 其中 CPSE11 的促进效果是最好的。此外, 将可产胞外聚合物的沙雷氏菌 CPSE11 进行种子发芽试验, 发现该胞外聚合物能促进种子发芽, 提高种子活力; 在水培实验中, 高浓度 Cd^{2+} 可导致党参的中毒症状, 而胞外聚合物的产生减轻了 Cd^{2+} 对党参的毒性作用, 植物生长状况得到明显改善^[56]。土壤性质、根际细菌和内生细菌可直接促进党参的根系表型、抗逆性和多糖积累, Liang 等^[57]研究发现干旱胁迫下党参中党参炔苷、紫丁香苷和白术内酯 III 含量分别提高了 8.47%~86.47%、28.78%~230.98% 和 32.17%~177.86%, 进而增强了植物的抗逆和抗病害的作用。Zhu 等^[44]通过盆栽试验结果表明, 接种 RHBA19 和 2 种混合菌 (RHBA17 和 RHBA19) 可显著促进党参的生长、根系发育和光合作用。与不接种组相比, 接种的 2 个组的根总多糖含量分别显著提高了 59.27% 和 96.07%, 根中党参炔苷含量分别提高了 58.4% 和 66.0%; 接种 2 种菌剂均显著提高了党参根部的活性。2 种细菌因子通过调节抗逆性酶蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶和叶片苯丙氨酸解氨酶和信号分子一氧化氮和 H_2O_2 , 诱导生理代谢变化, 积累多糖和红叶多糖。梁乙川^[58]通过高通量扩增子测序技术, 解析了党参根组织内生菌对干旱胁迫的响应, 并筛选出可增强植物耐旱性的关键内生菌群落, 为提高中药材品质方面奠定坚实的基础。

3.3 促进新的化合物生成

内生菌通过产生特定的酶, 催化药用植物的次生代谢产物的转化反应, 进而产生新的化合物。党参内生菌不仅自身能产生多种活性物质, 还能将某些具有生物活性的成分进行结构转化, 崔磊^[17]从党参根部分离出可产 β -葡萄糖苷酶的内生菌 D19 (藤黄色杆菌属), 通过对人参二醇类皂苷的生物转化, 发现内生菌 D19 能将人参皂苷 Rb_1 和人参皂苷 Rd 转化为稀有人参皂苷 C-K, 人参皂苷 Rb_1 、人参皂苷 Rc 和人参皂苷 Rd 转化为稀有人参皂苷 F_2 , 人参皂苷 Rb_2 转化为稀有人参皂苷 C-Y 和人参皂苷 Rd , 在所有的转化实验中, 底物皂苷均被完全转化, 研究党参内生菌如何促进宿主植物产生新的化合物, 有助于深入了解植物与微生物之间的互作机制, 为

优化中药材生产、提高药用成分的含量和质量提供科学依据。同时,也为药物研发和保健品行业提供了新的资源,有望发掘出更多具有药用价值的新化合物,为人类健康事业做出贡献。

4 结语与展望

党参内生菌具有丰富的多样性,包括细菌、真菌、放线菌等多种类群。这些内生菌在党参生长过程中具有重要作用,如促进生长、提高抗病性和抗逆性等,其次级代谢产物在抗氧化、抗肿瘤和抗菌等领域表现出良好的应用前景,故从党参内生菌中筛选出新的活性物质在医药方面具有很大的潜力。目前,党参内生菌的研究主要集中在某些特定的内生菌类群上,对于其他菌群及整个内生菌群体的生态学特性及其与党参的关系仍需进一步研究。其次,对于内生菌与党参互作机制(生物转化途径、与宿主的相互关系等)的研究尚不充分,限制了对内生菌在党参生长发育过程中的作用和功能的理解。未来研究应重点关注以下几个方面:(1) 需要提高党参内生菌的培养研究方法,利用高通量测序技术与传统培养分离相结合,提高内生菌的产量和活性物质的产量,为其应用提供更多的资源;(2) 需要进一步筛选和鉴定具有重要功能的菌株,通过对不同环境条件下内生菌的分离和鉴定,可以获得更多具有特殊功能的菌株,揭示其作用机制,包括信号传导、基因表达调控等,为菌种改良和宿主适应性提升提供理论基础;(3) 需要进一步研究内生菌生物活性成分的开发,探索内生菌对党参次生代谢产物合成的影响,挖掘新的生物活性成分,为中药材的药效研究和新型药物的开发提供物质基础;(4) 需要进一步研究党参内生菌的应用价值,内生菌可作为一种生物防治剂,可以有效抑制病原菌的生长,减少化学农药的使用,降低农业生产成本,同时减少农药残留问题,这不仅为农业生产提供新的防治手段,也为微生物学、植物学、生态学等学科的研究提供了新的课题和研究方向。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, *et al.* Plant-microbiome interactions: From community assembly to plant health [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2020, 18(11): 607-621.
- [2] 刘雪. 石斛内生菌的研究进展 [J]. 食品安全导刊, 2022(14): 166-168.
- [3] Stierle A, Strobel G, Stierle D. Taxol and taxane by production by *Taxomyces andreanae*, an endophytic fungus of Pacific yew [J]. *Science*, 1993, 260(9): 214-216.
- [4] 中国药典 [S]. 一部. 2020: 293-294.
- [5] 苏圆锦, 奚佳玉, 史奇, 等. 药食同源中药党参的研究进展 [J]. 中草药, 2023, 54(8): 2607-2617.
- [6] 王红燕, 陈垣, 郭凤霞, 等. 党参属种质资源多样性及可药用种质创新研究进展 [J]. 中草药, 2024, 55(3): 978-988.
- [7] 李梓杨. 油茶拮抗促生内生菌的筛选及其生防机理初探 [D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2022.
- [8] 张昊, 刘苗苗, 刘晓娜, 等. 内生菌影响药用植物产生药理活性化合物的研究进展 [J]. 生物技术通报, 2022, 38(8): 41-51.
- [9] 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 [J]. 生命科学, 2023, 35(2): 132-139.
- [10] 杨刚. 糜子溶磷、固氮内生菌的筛选及应用效应分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [11] 徐也. 党参可培养内生细菌多样性分析及促宿主生长效应 [D]. 兰州: 兰州理工大学, 2019.
- [12] Fan L L, Li Y L, Wang X L, *et al.* Culturable endophytic fungi community structure isolated from *Codonopsis pilosula* roots and effect of season and geographic location on their structures [J]. *BMC Microbiol*, 2023, 23(1): 132.
- [13] 曲亚军. 志贺氏菌 O-PS 的结构改造及党参内生菌胞外多糖的初步研究 [D]. 济南: 山东大学, 2016.
- [14] Cui X S, Meng T T, Zhu N, *et al.* Composition, function and driving factors of microbial communities in rhizosphere soil and root endophyte of *Codonopsis pilosula* in different years [J]. *Rhizosphere*, 2023, 27: 100712.
- [15] Leng F F, Zhang B, Zhu X Q, *et al.* A microecological research reveals seasonal variation in rhizosphere-endophytic bacteria and growth and development of *Codonopsis pilosula* root [J]. *Rhizosphere*, 2023, 28: 100805.
- [16] 孟彤彤, 崔兴帅, 朱宁, 等. 不同生长年限党参根系微生物群落结构和多样性研究 [J]. 中草药, 2023, 54(15): 4992-5002.
- [17] 崔磊. 桔梗、党参内生菌的人参皂苷生物转化活性研究 [D]. 延吉: 延边大学, 2015.
- [18] 孙坤, 任怡璇, 贾凌云, 等. 党参灰霉病拮抗细菌的筛选、鉴定及生防效果评价 [J]. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2022, 58(2): 90-96.
- [19] 李小林, 江华明, 张波, 等. 应用 LH-PCR 研究党参、麻黄和独一味内生细菌多样性 [J]. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2511-2517.
- [20] 吕娇娇, 晋玲, 王艳, 等. 甘肃省 13 种大宗药用植物内生细菌促生及拮抗特性 [J]. 甘肃农业大学学报, 2022,

- 57(2): 64-73.
- [21] 孟彤彤, 朱宁, 崔兴帅, 等. 党参内生细菌荧光假单胞菌 RHBA17 生物学特性及其对宿主的促生作用 [J]. 甘肃农业大学学报, 2023, 58(4): 146-155.
- [22] 马芸, 谢占玲, 李德英, 等. 青藏高原药用植物内生细菌多样性研究 [J]. 生物技术通报, 2010(6): 234-239.
- [23] Yang Y, Li T, Wang Y Q, *et al.* Negative effects of multiple global change factors on soil microbial diversity [J]. *Soil Biol Biochem*, 2021, 156: 108229.
- [24] Li Y Q, Kong D X, Fu Y, *et al.* The effect of developmental and environmental factors on secondary metabolites in medicinal plants [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 148: 80-89.
- [25] Jia M, Chen L, Xin H L, *et al.* A friendly relationship between endophytic fungi and medicinal plants: A systematic review [J]. *Front Microbiol*, 2016, 7: 906.
- [26] Franken P. The plant strengthening root endophyte *Piriformospora indica*: Potential application and the biology behind [J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2012, 96(6): 1455-1464.
- [27] Teimoori-Boghsani Y, Ganjeali A, Cernava T, *et al.* Endophytic fungi of native *Salvia abrotanoides* plants reveal high taxonomic diversity and unique profiles of secondary metabolites [J]. *Front Microbiol*, 2019, 10: 3013.
- [28] Liotti R G, da Silva Figueiredo M I, da Silva G F, *et al.* Diversity of cultivable bacterial endophytes in *Paullinia cupana* and their potential for plant growth promotion and phytopathogen control [J]. *Microbiol Res*, 2018, 207: 8-18.
- [29] Pereira S I A, Monteiro C, Vega A L, *et al.* Endophytic culturable bacteria colonizing *Lavandula dentata* L. plants: Isolation, characterization and evaluation of their plant growth-promoting activities [J]. *Ecol Eng*, 2016, 87: 91-97.
- [30] 焦旋, 高振峰, 张立新, 等. 冰温贮藏对鲜党参活性成分及抗氧化活性的影响 [J]. 食品工业, 2021, 42(6): 247-251.
- [31] 丁苗. 水杨酸介导下菊异茎点霉对党参植株生长及活性成分积累的影响 [D]. 兰州: 兰州理工大学, 2020.
- [32] Fan L L, Wang J Q, Leng F F, *et al.* Effects of time-space conversion on microflora structure, secondary metabolites composition and antioxidant capacity of *Codonopsis pilosula* root [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2023, 198: 107659.
- [33] Wang Y G, Yuan J P, Li S W, *et al.* Comparative analysis of carbon and nitrogen metabolism, antioxidant indexes, polysaccharides and lobetyolin changes of different tissues from *Codonopsis pilosula* co-inoculated with *Trichoderma* [J]. *J Plant Physiol*, 2021, 267: 153546.
- [34] 周小凯. 党参、披针叶黄华、花锚内生真菌的分离纯化及发酵产物活性的研究 [D]. 兰州: 兰州理工大学, 2016.
- [35] 林俊, 李萍, 陈靠山. 近 5 年多糖抗肿瘤活性研究进展 [J]. 中国中药杂志, 2013, 38(8): 1116-1125.
- [36] Chen M, Li Y Y, Liu Z, *et al.* Exopolysaccharides from a *Codonopsis pilosula* endophyte activate macrophages and inhibit cancer cell proliferation and migration [J]. *Thorax Cancer*, 2018, 9(5): 630-639.
- [37] 蔡巧燕, 林珊, 肖桂清, 等. 太子参内生真菌体外抗肿瘤、抗氧化活性研究 [J]. 福建中医药大学学报, 2011, 21(6): 41-43.
- [38] Lodi R S, Dong X D, Jiang C H, *et al.* Antimicrobial activity and enzymatic analysis of endophytes isolated from *Codonopsis pilosula* [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2023, 99(8): fiad071.
- [39] 于淼, 刘淑艳. 药用植物内生菌的分离及赭菌菌株的筛选 [A] // 中国植物病理学会 2016 年学术年会论文集 [C]. 南京: 中国植物病理学会, 2016: 533.
- [40] 熊娟. 植物根内生菌促生作用及其定殖能力研究 [D]. 福州: 福建师范大学, 2019.
- [41] Jaemsang R, Jantasuriyarat C, Thamchaipenet A. Molecular interaction of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase (ACCD)-producing endophytic *Streptomyces* sp. GMKU 336 towards salt-stress resistance of *Oryza sativa* L. cv. KDML105 [J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 1950.
- [42] Yang R X, Liu P, Ye W Y. Illumina-based analysis of endophytic bacterial diversity of tree peony (*Paeonia* Sect. Moutan) roots and leaves [J]. *Braz J Microbiol*, 2017, 48(4): 695-705.
- [43] 程济南. 瑞香狼毒 (*Stellera chamaejasme* L.) 根际微环境对其种群扩张的影响研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2022.
- [44] Zhu N, Meng T T, Li S W, *et al.* Improved growth and metabolite accumulation in *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf. by inoculation with the endophytic *Geobacillus* sp. RHBA19 and *Pseudomonas fluorescens* RHBA17 [J]. *J Plant Physiol*, 2022, 274: 153718.
- [45] 白变霞, 窦旭峰, 刘荣, 等. 1 株潞党参根部内生细菌的鉴定及促生长指标测定 [J]. 江苏农业科学, 2021, 49(12): 196-200.
- [46] Zhao Q, Wu Y N, Fan Q, *et al.* Improved growth and metabolite accumulation in *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf. by inoculation of *Bacillus amyloliquefaciens* GB03 [J]. *J Agric Food Chem*, 2016, 64(43): 8103-8108.

- [47] 杨明俊, 徐也, 李渊利, 等. 纹党参内生真菌的分离及其对宿主生长影响的研究 [A] // 第二十次全国环境微生物学学术研讨会论文集 [C]. 广州: 中国微生物学会环境微生物专业委员会, 2017: 345-345.
- [48] 吴永娜. 有益土壤细菌对党参生长、耐盐性和代谢产物积累的调控研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2013.
- [49] Wu Y N, Feng Y L, Paré P W, *et al.* Beneficial soil microbe promotes seed germination, plant growth and photosynthesis in herbal crop *Codonopsis pilosula* [J]. *Crop Pasture Sci*, 2016, 67(1): 91.
- [50] Brotman Y, Landau U, Cuadros-Inostroza Á, *et al.* *Trichoderma*-plant root colonization: Escaping early plant defense responses and activation of the antioxidant machinery for saline stress tolerance [J]. *PLoS Pathog*, 2013, 9(3): e1003221.
- [51] Fadji A E, Babalola O O. Elucidating mechanisms of endophytes used in plant protection and other bioactivities with multifunctional prospects [J]. *Front Bioeng Biotechnol*, 2020, 8: 467.
- [52] Miransari M, Mahdavi S, Smith D. The biological approaches of altering the growth and biochemical properties of medicinal plants under salinity stress [J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2021, 105(19): 7201-7213.
- [53] Guo X Y, Peng W R, Xu X Y, *et al.* The potential of endophytes in improving salt-alkali tolerance and salinity resistance in plants [J]. *Int J Mol Sci*, 2023, 24(23): 16917.
- [54] 刘艳. 密歇根克雷伯氏菌 LDS17 中 ACC 脱氨酶基因 *acdS* 的功能鉴定 [D]. 临汾: 山西师范大学, 2022.
- [55] 胡舒. 党参内生菌促进生长性能评价及 CPSE11 菌株镉离子耐受的分子机制 [D]. 兰州: 兰州理工大学, 2020.
- [56] Leng F F, Zhang K X, Hu S, *et al.* Exopolysaccharides of *Serratia fonticola* CPSE11 can alleviate the toxic effect of Cd²⁺ on *Codonopsis pilosula* [J]. *Environ Sci Pollut Res Int*, 2023, 30(33): 80378-80392.
- [57] Liang Y C, Wei G F, Ning K, *et al.* Contents of lobetyolin, syringin, and atractylolide III in *Codonopsis pilosula* are related to dynamic changes of endophytes under drought stress [J]. *Chin Med*, 2021, 16(1): 122.
- [58] 梁乙川. 党参应答干旱胁迫的生理生化和分子机制研究 [D]. 成都: 成都中医药大学, 2022.

[责任编辑 赵慧亮]