

黄连与根际微生物互作关系及机制的研究进展

王雨欣^{1,2}, 徐浩然⁴, 张 鹏², 王小刚², 陈家春², 杜 馨^{1*}, 蔡晓凤^{2,3*}

1. 湖北工业大学, 发酵工程教育部重点实验室, 工业发酵湖北省协同创新中心, 工业微生物湖北省重点实验室, 湖北 武汉 430068
2. 华中科技大学同济医学院药学院, 天然药物化学与资源评价湖北省重点实验室, 湖北 武汉 430030
3. 道地药材品质保障与资源持续利用全国重点实验室, 北京 100700
4. 利川市箭竹溪黄连专业合作社, 湖北 利川 445000

摘要: 聚焦于黄连 *Coptis chinensis* 与根际微生物的互作关系及其内在机制, 系统梳理了该领域的研究成果。黄连根际微生物受种植年限等因素影响而呈现动态变化, 根系分泌物在塑造根际微生物群落结构方面发挥着关键作用。根际微生物对黄连具有多重效应: 一方面, 病原菌可引发黄连病害; 另一方面, 有益菌在促进植株生长以及积累次生代谢产物等方面发挥着重要作用。此外, miRNA 参与介导黄连的免疫应答过程, 深度调控黄连与病原菌的互作过程。研究成果为黄连种植中缓解连作障碍、提升黄连品质提供了重要的理论支撑。未来研究应借助前沿技术手段, 深入挖掘根际微生物的潜力, 以助力黄连产业的可持续发展。

关键词: 黄连; 根际微生物; 互作关系; 机制; 连作障碍

中图分类号: R286.2 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2025)11-4158-07

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.11.034

Research progress on interaction and mechanism between *Coptis chinensis* and rhizosphere microorganisms

WANG Yuxin^{1,2}, XU Haoran⁴, ZHANG Peng², WANG Xiaogang², CHEN Jiachun², DU Xin¹, CAI Xiaofeng^{2,3}

1. Hubei University of Technology, Key Laboratory of Fermentation Engineering (Ministry of Education), Hubei Provincial Cooperative Innovation Center of Industrial Fermentation, Hubei Key Laboratory of Industrial Microbiology, Wuhan 430068, China
2. Hubei Key Laboratory of Natural Medicinal Chemistry and Resource Evaluation, School of Pharmacy, Tongji Medical College, Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430030, China
3. Key Laboratory for Quality Ensurance and Sustainable Use of Dao-di Herbs, Beijing, 100700, China
4. Lichuan Jianzhuxi Huanglian Professional Cooperative Society, Lichuan 445000, China

Abstract: This review focuses on the interaction mechanisms between Huanglian (*Coptis chinensis*) and its rhizosphere microorganisms, systematically summarizing recent research advancements in this field. Studies demonstrate that the composition of rhizosphere microbial communities undergoes dynamic changes influenced by cultivation duration, with root exudates playing a crucial role in shaping microbial community structure. Rhizosphere microorganisms exert both beneficial and detrimental effects on *C. chinensis*: Pathogenic fungi contribute to plant diseases, while beneficial microbes promote plant growth and enhance the accumulation of secondary metabolites. Notably, miRNA-mediated immune responses have been identified as key regulators of the interactions between *C. chinensis* and pathogenic fungi. These findings provide essential theoretical insights for overcoming continuous cropping obstacles and improving the medicinal quality of *C. chinensis*. Future research should leverage advanced technologies to comprehensively explore the functional potential of rhizosphere microorganisms, fostering the sustainable development of the *C. chinensis* industry.

Key words: *Coptis chinensis* Franch.; rhizosphere microorganisms; interaction; mechanisms; continuous cropping obstacles

收稿日期: 2024-12-06

基金项目: 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设项目”资助(2060302)

作者简介: 王雨欣, 硕士研究生, 研究方向为微生物资源开发利用。E-mail: 3191515186@qq.com

*通信作者: 杜 馨, 副教授, 硕士生导师, 从事微生物资源开发利用研究。E-mail: xindu@hbut.edu.cn

蔡晓凤, 教授, 博士生导师, 从事微生物资源开发利用及微生物药物合成生物学研究。E-mail: caixiaofeng@hust.edu.cn

黄连是我国常用中药材之一,其根茎具有清热燥湿、泻火解毒之效^[1],常用来治疗痢疾、黄疸等多种热症^[2]。黄连的药效成分以生物碱为主,小檗碱、黄连碱、巴马汀等物质累积量因受到种植过程中多因素影响而呈现动态变化^[3],通常五年生黄连药用品质较好^[4-5]。黄连主产于重庆石柱和湖北利川^[6],产区同一田里连续单一种植黄连通常会导致植株生长不良、药效成分含量降低以及对病虫害的易感性增加,这一现象称为连作障碍^[7]。为了缓解连作障碍,用于种植黄连的土壤通常需要 5~10 年的休耕期,这严重限制了种植区的生产活动。同时,连作期间病虫害的发生已经成为威胁黄连产量和品质的重要因素^[8]。

根际是一个高度复杂的多元化体系,它既包含黄连的根系分泌物,同时也涵盖了丰富的微生物群落,是植物、土壤、微生物三者之间进行信息和物质交换的重要区域^[9-10]。黄连根系通过释放生物碱和酚酸类物质驱动根际微生物群落结构的重塑,而功能重塑的微生物群通过调控土壤养分循环、拮抗病原菌及激活植物免疫信号通路,形成对黄连生长的反馈调节机制,最终构建了“植物-微生物”双向调控的微生态互作网络^[11]。这种互作网络在为植物提供养分、增强植物抗逆性、抑制植物病原体以及协助土壤修复等方面发挥作用,对黄连生长以及形成药用价值至关重要^[12]。本文主要对中草药黄连和根际微生物之间互作关系及机制的研究进展进行综述,为深入了解黄连根际微生物群落、缓解连作障碍以及开发生物防治剂提供理论参考。

1 黄连对根际微生物的影响

1.1 黄连对根际细菌的影响

黄连连作期间根际不断积累的根系分泌物会直接改变土壤理化环境以及根际微生物群落组成和代谢^[13-14]。近年来关于黄连连作年限与根际细菌多样性关系的研究揭示了连作黄连对根际细菌的影响。Alami 等^[15]研究发现黄连连作显著降低根际细菌的物种丰富度和均匀度。其中,假单胞菌属 *Pseudomonas* sp.、根瘤菌属 *Rhizobium* sp.、链霉菌属 *Streptomyces* sp. 等有益菌的丰度降低,而酸杆菌门 *Acidobacteria* 在酸化土壤中比例显著增加。刘云露^[14]利用高通量测序发现连作 5 年期间黄连根际的酸杆菌属 *Acidobacterium* sp. 和黄单胞菌属 *Xanthomonas* sp. 在连作土壤中大量增殖。酸杆菌通过产酸加剧土壤酸化,黄单胞菌则可引发叶斑病,导致黄连叶片

出现水渍状病斑。总之,黄连作为药用植物,其根系分泌物(如生物碱、酚酸等)具有广谱抗菌特性,这些成分在抑制病原菌的同时,也会对土壤细菌群落产生破坏,导致有益功能菌群减少。这种菌群结构失调会加剧土壤酸化及病原菌增殖,引发连作障碍。

1.2 黄连对根际真菌的影响

土壤理化性质及养分状况通过影响真菌的增殖速率、菌丝延伸方向及胞外酶活性,对根际真菌群落的演替进程产生显著调控作用^[16]。而连续单一种植黄连会打破根际微生态平衡,导致病原真菌在根系微域的快速富集^[17]。Song 等^[18]研究了不同种植年限对黄连根际真菌群落组成和多样性的影响,发现连作五年间根际真菌群落的丰富度和多样性持续下降。茎点霉属 *Phoma* sp. 和镰刀菌属 *Fusarium* sp. 等病原菌在根际累积而常见的益生菌如木霉属 *Trichoderma* sp. 丰度降低,可能是黄连发病的诱因之一。此外,黄连染根腐病后根际土壤中的交链孢霉属 *Alternaria* sp. 相对丰度增加 4.1~6.8 倍,同时真菌群落功能冗余度下降 40%~53%^[19]。这种“病害-微生物”互作模式具有跨物种普遍性,刘杰等^[20]在茅苍术 *Atractylodes lancea* (Thunb.) DC. 根腐病系统中观察到相似规律,根际真菌 Shannon 指数降低 37.2%,致病菌 OTUs 占比 >65%。

2 根际微生物对黄连的影响

2.1 侵染植株患病

黄连根际病原菌群落重构、土壤养分分化及化感自毒物质的协同效应,导致根腐病、白绢病和紫纹羽病等土传病害在黄连产区呈暴发性流行^[21-22]。典型病理特征表现为侵染初期根表出现直径 2~5 mm 褐色坏死斑,随病程进展维管束褐变坏死,终致根系腐烂、地上部黄化萎蔫直至整株枯亡^[23]。通过 ITS 扩增子测序与致病力验证,已明确黄连根际的优势致病菌群为尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum*、腐皮镰刀菌 *F. solani*、白绢病菌 *Athelia rolfsii* 及桑卷担菌 *Helicobasidium mompa*, 其中 *F. oxysporum* 占据优势地位,其厚垣孢子可在病残体中存活 ≥3 年,次年通过根毛分化区的质外体途径完成初侵染^[24-25]。

在侵染早期,病原菌通过分泌镰刀菌酸(fusaric acid, FA)、伏马菌素(fumonisin, FBs)和玉米赤霉烯酮(zearenone, ZEN)等低分子量毒素与黄连根系细胞膜蛋白结合,诱导根系形态异常,为病原

菌定殖创造有利条件^[26-28]。定殖后病原菌分泌胞外水解酶系,降解皮层薄壁细胞的果胶-纤维素复合基质,形成凝胶状阻塞物,造成木质部导管栓塞及水分运输障碍^[29-31]。Wu 等^[32]通过代谢组-转录组联合分析揭示,黄连根系分泌的邻苯二甲酸能够显著上调 *F. oxysporum* 镰刀菌酸 FA 合成基因及水解酶编码基因簇,致使酶活性增强 2.3~3.7 倍,最终通过破坏木质部离子平衡引发系统性萎蔫。白绢病菌 *A. rolfsii* 通过分泌草酸协同增效多聚半乳糖醛酸酶 (polygalacturonase, PG) 和纤维素酶的催化效率,从而加速侵染植物^[33]。

2.2 生物防治

在探索黄连土传病害的防治手段时,生物防治凭借其低成本、生态友好等优势备受青睐^[34]。黄连健康植株根际微生态系统中,芽孢杆菌属 *Bacillus* sp.、假单胞菌属 *Pseudomonas* sp.、木霉属 *Trichoderma* sp. 及青霉属 *Penicillium* sp. 等等有益微生物构成重要的功能菌群。这些微生物通过竞争营养空间、分泌抗菌物质或诱导系统抗性等多重机制,显著抑制植物病原菌的生长繁殖,在维持黄连根际微生态平衡、增强抗病能力方面发挥关键作用^[35]。李旭等^[36]从植物根际筛选出一株枯草芽孢杆菌 *B. subtilis* KJB04-11,通过合成枯草菌抗霉素 *mycosubtilin* 和表面活性素 *surfactin*,对 *F. oxysporum* 产生拮抗作用。Kotasthane 等^[37]发现绿色木霉 *T. viride* T14 产生的 6-戊基-2-吡喃酮 (6-pentyl-2-pyrone) 具有抗白绢病菌活性以及植物促生活性。王兴强^[38]研究发现哈茨木霉 *T. harzianum* QT20045 可以抑制病原菌的生长空间,并对菌丝产生缠绕分解现象,提高黄连抗白绢病能力。赵玳琳等^[39]报道了棘孢木霉 *T. asperellum* GYSW-6m1 菌丝可通过接触、缠绕和穿透炭疽病菌菌丝引起菌丝消解断裂,可用于植物炭疽病的防治。伍晓丽等^[40]在接种复合木霉制剂 (深绿木霉 *T. atroviride*、长枝木霉 *T. longibrachiatum*、钩状木霉 *T. hamatum*、拟康宁木霉 *T. koningiopsis*) 后,检测到黄连根部过氧化物酶和过氧化氢酶的活性显著提高,对根腐病抗性增强。

2.3 促进植株生长发育

黄连根际促生菌 (plant growth promoting rhizobacteria, PGPR) 在促进植株生长、增强抗逆性方面具有重要作用^[41]。黄连根际富集了多种具有溶磷、固氮和产铁载体的 PGPR 菌株,如假单胞菌属 *Pseudomonas* sp.、芽孢杆菌属 *Bacillus* sp. 和伯克霍

尔德菌属 *Burkholderia* sp., 这些菌群通过分泌有机酸、磷酸酶等物质活化土壤中难溶性磷,促进黄连对磷素的吸收,同时通过生物固氮缓解黄连生长环境中的氮素限制^[42]。植物生长素吲哚乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA) 是黄连生长发育所需的重要物质。向益青等^[43]证实黄连种子内源促生菌群以芽孢杆菌属 *Bacillus* sp. 为主导,其中兼具溶磷与 IAA 高产特性的菌株 *Priestia megaterium* ZZ-24 展现出显著促生潜力。周涛^[44]从黄连根际土壤中分离获得 1 株酚酸降解菌 *Streptomyces griseolalbus* 3132,该菌株培养 18 d 后 IAA 产量达到峰值 16.2 $\mu\text{g/mL}$ 。

2.4 积累次生代谢产物

黄连通过特异性次生代谢途径在其根茎中富集了结构多样的生物碱类物质^[45],这些化合物不仅构成其核心药效物质基础,同时作为化感物质在抵御病原侵染时发挥生态防御功能^[46]。作为黄连的特征药效成分,黄连碱兼具强效抗菌和免疫调节能力,但其含量少且难以提取。近年研究表明,基于微生物催化可实现同类母核衍生物——小檗碱与黄连碱的结构转化,如史文倩^[47]通过定向功能筛选,从黄连根际土壤中分离出 2 株高效小檗碱转化菌株 (贝莱斯芽孢杆菌 *Bacillus velezensis* 和蜡状芽孢杆菌 *B. cereus*),两菌株通过氧化还原酶介导的羟基化反应实现小檗碱向黄连碱的定向转化,转化率高达 31.60% 和 33.62%。此外,根际微生物可以通过产生植物激素、多糖等信号传导物质,激活生物碱的合成通路,如刘微等^[48]使用 100 $\mu\text{mol/L}$ 的茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA) 喷施黄连幼苗叶片 48 h 后,黄连碱含量达到对照组的 3.15 倍。程华^[49]发现来源于黑曲霉 *Aspergillus niger* 细胞壁降解物的真菌诱导子可以提高岩黄连 *Corydalis saxicola* 细胞中的茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 含量,启动岩黄连细胞中生物碱合成。

2.5 提高植株抗逆能力

黄连在栽培过程中常面临干旱、盐胁迫及重金属污染等非生物胁迫因子,这些逆境条件不仅严重影响其产量,还会导致药用成分的次生代谢紊乱^[50]。特定 PGPR 菌株能够通过植物-微生物互作机制激活黄连的系统性抗逆机制,形成多重协同保护效应。其作用机制涉及:调控内源性激素代谢重塑植物生理状态;增强根系对矿质元素的吸收效率;激活抗氧化酶防御体系以清除活性氧损伤^[51]。黄连根际中的大量细菌物种,如假单胞菌属

Pseudomonas sp.、芽孢杆菌属 *Bacillus* sp.及沙门氏菌属 *Salmonella* sp.，均可通过 NRPS/PKS (nonribosomal peptide synthetase/polyketide synthase) 生物合成基因簇合成水杨酸 (salicylic acid, SA) [52]，从而提高植株耐盐性及耐干旱。张春平等[53]研究发现外源 SA 处理能够显著增强盐胁迫环境下黄连幼苗的耐盐性，主要是通过激活超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 等抗氧化酶系统活性，促进活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 的高效清除，有效抑制膜脂过氧化，进而维持细胞膜的完整性，最终缓解盐胁迫对植物细胞造成的损伤。此外，为了适应非生物胁迫，黄连会与丛枝菌根真菌 (*Arbuscular mycorrhizal fungi*, AMF) 形成共生关系，即菌根化。黄文丽等[54]调查发现三角叶黄连 *Coptis deltoidea* C. Y. Cheng & P. G. Xiao 是菌根营养型植物，无梗囊霉属 *Acaulospora* sp.和球囊霉属 *Glomus* sp.是其根系土壤中 AMF 的优势种群。AMF 通过其发达的根外菌丝系统延伸至植物根系难以触及的微域土壤空间，显著增强宿主植物对水分及矿质元素的吸收能力，有效提升植物在各种非生物胁迫下的适应性[55]。

3 黄连与根际微生物的互作机制

3.1 根系分泌物塑造根际微生物群落

黄连根系分泌物作为根际微域环境调控的关键媒介，其生物活性组分 (生物碱、黄酮类、酚酸类等次生代谢产物) 通过改变土壤理化性质与酶活性，显著影响根际微生物群落构建[56-57]。分泌物组成受植物遗传背景、生长期及环境因子协同调控[58]。黄连根系分泌物中含量较高的小檗碱 (berberine) 对立枯丝核菌 *Rhizoctonia solani* 和禾谷镰刀菌 *Fusarium graminearum* 等病原菌具有抑菌作用，主要通过破坏菌体的细胞结构来实现[59-61]。此外，黄连根系酚酸物质的分泌呈现动态积累特征，其含量在栽培第 3 年达到峰值。酚酸对病原真菌的调控作用具有显著浓度依赖性： $\mu\text{mol/L}$ 级低浓度促进菌丝增殖，而 mmol/L 级高浓度则诱导细胞凋亡[62]。舒阳[63]研究发现，黄连根系分泌的阿魏酸 (ferulic acid) 对尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum* 具有双重调控效应：一方面通过激活次级代谢生物合成途径显著促进菌丝生长及黑色素、镰刀菌毒素的合成；另一方面通过蛋白互作介导代谢重编程以增强宿主适应性。李振方[64]发现阿魏酸和对羟基苯甲酸 (p-

hydroxybenzoic acid) 能通过刺激镰刀菌属 *Fusarium* sp.和曲霉属 *Aspergillus* sp.的信号转导系统如 SH3 结构、F-box 蛋白体系和分子伴侣等修饰原件，增强真菌对营养物质的利用。黄连根际微生物在响应根系分泌物选择性“招募”的同时，会产生植物生长激素、抗生素及群体感应信号分子，介导次生代谢物合成基因簇的差异表达，进而影响根系分泌物的种类和渗出[65]。

3.2 RNAi 介导植株免疫应答

MicroRNA (miRNA) 是植物内源性非编码短链 RNA (19~25 nt)，通过降解或抑制 mRNA 负调控基因表达[66]。miRNA 在植物-根际微生物共生中调节根际菌群组成与功能，并参与植株发育及抗性调控[67]。Lee 等[68]报道，植物真菌病原体可通过多种途径生成类 microRNA (microRNA-like RNA, miRNA) 和小干扰 RNA (small interfering RNA, siRNA) 参与致病，如黄连根腐病原菌 *F. oxysporum* 分泌的 miR87 通过靶向沉默糖基水解酶编码基因 FOIG_15013，显著增强 *F. oxysporum* 的毒力[69]。跨界 RNA 干扰 (cross-kingdom RNAi) 机制通过双向传递 siRNAs，实现寄主植物与病原真菌间的跨物种基因调控，即 siRNAs 可转运至对方细胞内靶向沉默关键基因表达[70]。如药用植物将 siRNAs 转运到真菌病原体中，抑制真菌内毒力相关基因的表达，从而增强植株抗病性[71]。相应的，真菌产生的 siRNAs 也可以转运到药用植物根系细胞中，通过劫持宿主 RNAi 途径抑制植物免疫。Ji 等[72]发现黄连根腐病原菌 *F. oxysporum* 体内的 Fol-miR1 可通过双向作用抑制宿主防御反应：其不仅能够跨界进入植物细胞，靶向沉默宿主抗病相关基因 *SLyFRG4* 的表达，还可特异性结合宿主 RNAi 核心蛋白 SLyAGO4a，阻断植物 RNAi 通路，从而削弱宿主对病原菌 *F. oxysporum* 的抵御能力。

4 结语与展望

本文总结了黄连与根际微生物之间的相互作用关系，黄连通过根系分泌物和 miRNA 调控根际微生物群落，根际微生物反馈增强黄连的抗病抗逆能力及次生代谢物质合成，同时改善连作障碍并修复污染土壤，形成植物-微生物协同互作的动态平衡，见图 1。连作障碍导致的根际微生态失衡和病原菌积累，严重影响了黄连的产量和品质[73-75]。然而，黄连根际同时存在着多种有益微生物，如芽孢杆菌属 *Bacillus* sp.、节杆菌属 *Arthrobacter* sp.、克雷伯

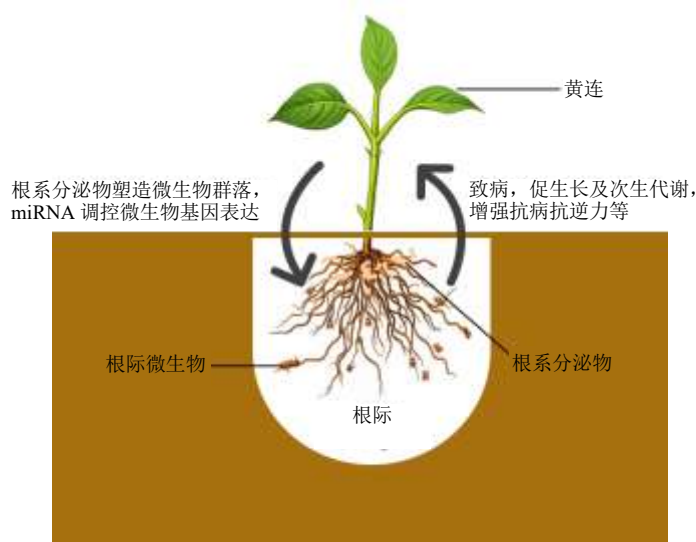


图 1 黄连与根际微生物互作示意图

Fig. 1 Schematic diagram of interaction between *C. chinensis* and rhizosphere microorganisms

氏菌 *Klebsiella* sp.、慢生型根瘤菌 *Bradyrhizobium* sp.及木霉属 *Trichoderma* sp.等, 其对病原菌的拮抗机制包括分泌抗生素、竞争营养成分和生态位、增强宿主养分吸收等^[76-78]。这些发现不仅深化了对黄连-微生物互作关系的理解, 也为开发高效的微生物菌肥、实现黄连的可持续栽培提供了理论指导。

未来研究应重点关注以下几个方面, 以进一步推动黄连根际微生物研究的深入和应用: (1) 利用新兴技术手段解析根际微生物群落。高通量测序技术、分子生物学和生物信息学等新兴技术的应用, 将有助于全面解析不同生长年限、健康状况的黄连根际微生物群落结构及其功能差异。(2) 筛选和利用根际有益微生物。针对黄连根际中天然存在的促生菌株和生防菌株, 深入研究有益微生物与黄连根系分泌物的互作机制, 揭示微生物趋化行为的分子基础。(3) 探索微生物代谢产物与黄连次生代谢产物的关联。从黄连根际有益微生物的发酵液中分离新型天然产物, 利用代谢组学技术分析其与黄连次生代谢产物的关联性。这不仅有助于揭示微生物对黄连药效成分合成的潜在影响, 还可能为新药开发提供重要的天然产物资源。(4) 开发绿色生物肥料和生态保护技术。通过综合利用现有的研究方法和技术手段, 充分挖掘和利用天然的微生物资源, 以减少化学肥料和农药的使用, 降低环境污染, 促进药用植物栽培的可持续发展。例如, 探索微生物菌剂与其他农业投入品(如有机肥、生物炭)的协同作用, 构建绿色种植技术体系。(5) 推动研究成果

的田间应用。目前, 大量关于黄连根际微生物组的研究成果尚未在实际种植中得到广泛应用, 未来研究应重点关注不同土壤类型和环境条件对微生物菌剂功能表达的影响, 优化菌剂的田间应用技术。

总之, 以上几个方面的研究为解决药用植物栽培中的重大技术难题提供创新思路和技术支持。同时, 这一领域的研究也将为其他作物的微生物组学研究提供借鉴, 推动农业生态系统的绿色转型和可持续发展。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 罗浩睿, 庄雪菲, 李曦东, 等. 黄连-苦参不同配比中特征性成分的量-质变化相关性研究 [J]. 中草药, 2024, 55(12): 3977-3986.
- [2] 龙成燕, 杨杨, 黄思行, 等. 基于高分辨质谱数据库的黄连炮制前后生物碱变化规律 [J]. 中草药, 2022, 53(19): 5972-5979.
- [3] 雷雨, 令狐克念, 王浩东, 等. 黄连主要活性成分含量及影响因素研究进展 [J]. 贵州农业科学, 2024, 52(10): 107-115.
- [4] 董兆威, 田茂颖, 赵毅萌, 等. 基于表里关联和多元统计分析的黄连药材分级研究 [J]. 世界中医药, 2022, 17(9): 1214-1219.
- [5] 王丹, 戚苗, 赵禾笛, 等. HPLC 及 DESI-MSI 法对不同生长年限黄连次生代谢产物的动态积累及分布规律的研究 [J]. 北京中医药大学学报, 2022, 45(6): 612-620.
- [6] 宋旭红, 王钰, 李隆云, 等. 石柱黄连根腐病根际土壤细菌微生态研究 [J]. 中国中药杂志, 2017, 42(7): 1304-1311.
- [7] 刘成. 伴生栽培对黄连连作障碍的缓解效应 [J]. 江苏农业科学, 2024, 52(13): 161-169.

- [8] 杜用玺, 蒋靖怡, 徐扬, 等. 黄连常见病害研究进展与防治策略 [J]. 中国中药杂志, 2021, 46(5): 1067-1072.
- [9] 赵露颖, 施梦瑶, 张巧艳, 等. 道地药材品质特征及形成机制研究进展 [J]. 中草药, 2022, 53(21): 6931-6947.
- [10] Zhang J H, Lu J M, Zhu Y C, *et al.* Roles of endophytic fungi in medicinal plant abiotic stress response and TCM quality development [J]. *Chin Herb Med*, 2024, 16(2): 204-213.
- [11] Goodwin P H. The rhizosphere microbiome of ginseng [J]. *Microorganisms*, 2022, 10(6): 1152.
- [12] Dlamini S P, Akanmu A O, Babalola O O. Rhizospheric microorganisms: The gateway to a sustainable plant health [J]. *Front Sustain Food Syst*, 2022, 6: 925802.
- [13] 李慕源. 黄连种植土壤微生物组学特性及其在连作障碍修复中的应用 [D]. 重庆: 西南大学, 2021.
- [14] 刘云露. 黄连土壤微生物多样性及其酚酸降解菌筛选与降解机制 [D]. 重庆: 西南大学, 2019.
- [15] Alami M M, Xue J Q, Ma Y T, *et al.* Structure, diversity, and composition of bacterial communities in rhizospheric soil of *Coptis chinensis* franch under continuously cropped fields [J]. *Diversity*, 2020, 12(2): 57.
- [16] 王钰, 谭均, 伍晓丽, 等. 自然林和人工搭棚种植模式下黄连根际土壤真菌群落结构变化 [J]. 中国中药杂志, 2020, 45(21): 5160-5168.
- [17] Alami M M, Xue J Q, Ma Y T, *et al.* Structure, function, diversity, and composition of fungal communities in rhizospheric soil of *Coptis chinensis* franch under a successive cropping system [J]. *Plants*, 2020, 9(2): 244.
- [18] Song X H, Pan Y, Li L Y, *et al.* Composition and diversity of rhizosphere fungal community in *Coptis chinensis* Franch. continuous cropping fields [J]. *PLoS One*, 2018, 13(3): e0193811.
- [19] 宋旭红, 谭均, 李隆云, 等. Illumina 高通量测序揭示黄连根腐根际土壤真菌群落组成及多样性 [J]. 中草药, 2018, 49(22): 5396-5403.
- [20] 刘杰, 林茂祥, 肖忠, 等. 根腐病对茅苍术根际微生物群落多样性的影响 [J]. 中国野生植物资源, 2022, 41(1): 36-43.
- [21] 唐涛, 王帆帆, 郭杰, 等. 恩施州建南镇黄连病害情况调查及成因分析 [J]. 中南农业科技, 2022(6): 81-83.
- [22] Mei P Y, Song X H, Zhu Z Y, *et al.* First report of *Diaporthe eres* causing root rot of *Coptis chinensis* Franchet [J]. *Plant Dis*, 2021.
- [23] 付利娟. 石柱县黄连常见病虫害综合防治 [J]. 植物医生, 2013(4): 24-26.
- [24] 伍晓丽, 王钰, 刘飞, 等. 黄连根腐病镰刀菌属病原真菌鉴定 [J]. 中国中药杂志, 2020, 45(6): 1323-1328.
- [25] 王帆帆, 唐涛, 何瑜, 等. 引起利川市黄连白绢病的病原菌鉴定、生物学特性研究及药剂筛选 [J]. 植物病理学报, 2023, 53(5): 789-795.
- [26] 李英, 杜春梅. 致病性尖孢镰刀菌毒力因子的研究进展 [J]. 中国农学通报, 2021, 37(12): 92-97.
- [27] Mu R R, Liu Y, Lan Q Q, *et al.* Characterizing the pathogenicity and mycotoxin production capacity of *Fusarium* spp. causing root rot of *Angelica sinensis* in China [J]. *Plant Dis*, 2024, 108(8): 2503-2517.
- [28] Bani M, Rispail N, Evidente A, *et al.* Identification of the main toxins isolated from *Fusarium oxysporum* f. sp. pisi race 2 and their relation with isolates' pathogenicity [J]. *J Agric Food Chem*, 2014, 62(12): 2574-2580.
- [29] 高晓敏, 王琚钢, 马立国, 等. 尖孢镰刀菌致病机理和化感作用研究进展 [J]. 微生物学通报, 2014, 41(10): 2143-2148.
- [30] 林镇跃, 阙友雄, 刘平武, 等. 植物致病镰刀菌的研究进展 [J]. 中国糖料, 2014, 36(1): 58-64.
- [31] Zhang Z Q, Chen T, Li B Q, *et al.* Molecular basis of pathogenesis of postharvest pathogenic fungi and control strategy in fruits: Progress and prospect [J]. *Mol Hortic*, 2021, 1(1): 2.
- [32] Wu Z J, Yang L, Wang R Y, *et al.* In vitro study of the growth, development and pathogenicity responses of *Fusarium oxysporum* to phthalic acid, an autotoxin from Lanzhou lily [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2015, 31(8): 1227-1234.
- [33] 于东洋. 花生白绢病菌致病机理及致病力分化研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2023.
- [34] 于长平. 药用植物土传病害及生物防治的研究进展 [J]. 吉林农业, 2018(8): 75.
- [35] 李兴龙, 李彦忠. 土传病害生物防治研究进展 [J]. 草业学报, 2015, 24(3): 204-212.
- [36] 李旭, 马福海, 王秀娟, 等. 大豆根腐病生防菌 KJB04-11 的鉴定及其产生的脂肽类抗生素 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(6): 1453-1460.
- [37] Kotasthane A, Agrawal T, Kushwah R, *et al.* In-vitro antagonism of *Trichoderma* spp. against *Sclerotium rolfsii* and *Rhizoctonia solani* and their response towards growth of cucumber, bottle gourd and bitter melon [J]. *Eur J Plant Pathol*, 2015, 141(3): 523-543.
- [38] 王兴强. 高效防治白绢病木霉菌的筛选评价及液态发酵条件优化 [D]. 济南: 齐鲁工业大学, 2024.
- [39] 赵玳琳, 何海永, 吴石平, 等. 棘孢木霉 GYSW-6m1 对草莓炭疽病的生防机制及其防病促生作用研究 [J]. 中国生物防治学报, 2020, 36(4): 587-595.
- [40] 伍晓丽, 王钰, 刘飞, 等. 复合木霉制剂防治黄连根腐病及其机理研究 [J]. 植物保护, 2024, 50(1): 97-109.
- [41] Steinberger Y, Doniger T, Sherman C, *et al.* Soil bacterial community of medicinal plant rhizosphere in a Mediterranean system [J]. *Agriculture*, 2024, 14(5): 664.
- [42] 马雪晴, 冀傲冉, 郑娇莉, 等. 植物根际促生菌促生机制及其应用研究进展 [J]. 中国农业科技导报, 2024, 12: 1-11.
- [43] 向益青, 廖海浪, 李娜, 等. 黄连种子内生细菌的分离鉴定及功能验证 [J]. 天然产物研究与开发, 2023, 35(2): 191-199.
- [44] 周涛. 黄连连作障碍修复菌剂的制备与应用研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2021.
- [45] 龙成燕, 杨炆, 黄思行, 等. 基于高分辨质谱数据库的黄连炮制前后生物碱变化规律 [J]. 中草药, 2022,

- 53(19): 5972-5979.
- [46] Liu W, Tian X F, Feng Y, *et al.* Genome-wide analysis of bHLH gene family in *Coptis chinensis* provides insights into the regulatory role in benzyloquinoline alkaloid biosynthesis [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2023, 201: 107846.
- [47] 史文倩. 小檗碱转化菌株分离、功能酶分析及其应用工艺研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2023.
- [48] 刘微, 刘义飞, 陈士林, 等. 茉莉酸甲酯对黄连生物碱含量积累的影响 [J]. *世界中医药*, 2022, 17(13): 1813-1818.
- [49] 程华. 岩黄连细胞培养合成生物碱研究 [D]. 武汉: 华中科技大学, 2006.
- [50] 贺红, 刘丹, 谢建辉, 等. 药用植物抗性基因工程研究现状与发展前景 [J]. *中草药*, 2010, 41(4): 669-672.
- [51] Khanna K, Kohli S K, Sharma N, *et al.* Phytomicrobiome communications: Novel implications for stress resistance in plants [J]. *Front Microbiol*, 2022, 13: 912701.
- [52] Mishra A K, Baek K H. Salicylic acid biosynthesis and metabolism: A divergent pathway for plants and bacteria [J]. *Biomolecules*, 2021, 11(5): 705.
- [53] 张春平, 何平, 胡世俊, 等. 外源水杨酸 (SA) 对盐胁迫下黄连种子萌发及幼苗生理特性的影响 [J]. *安徽农业科学*, 2014, 42(36): 12890-12894.
- [54] 黄文丽, 范昕建, 严铸云, 等. 三角叶黄连从枝菌根真菌的多样性研究 [J]. *中药材*, 2012, 35(5): 689-693.
- [55] 胡海玲, 马钰雯, 耿赫阳, 等. 从枝菌根真菌 AMF 提高植物抗逆性的组学技术研究进展 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28(10): 1928-1936.
- [56] 张亚琴, 陈雨, 雷飞益, 等. 药用植物化感自毒作用研究进展 [J]. *中草药*, 2018, 49(8): 1946-1956.
- [57] 王月彤, 耿贵. 植物间化感作用及其研究进展 [J]. *中国农学通报*, 2023, 39(23): 17-22.
- [58] 张剑, 罗光明, 杨雅琴, 等. 药用植物化感作用的研究概况 [J]. *安徽农业科学*, 2012, 40(17): 9257-9259.
- [59] 蒋庆佳, 徐杨, 杜叶, 等. 黄芩苷与盐酸小檗碱自沉淀理化性质及抑菌作用机制研究 [J]. *中国抗生素杂志*, 2024, 49(2): 232-241.
- [60] 黎芳靖. 小檗碱对水稻细菌性条斑病菌的抑菌机制分析 [D]. 南宁: 广西大学, 2018.
- [61] 薛东芳, 邹宗尧, 陈彪, 等. 黄连总生物碱与小檗碱对嗜水气单胞菌细胞膜损伤机制的研究 [J]. *中国中药杂志*, 2015, 40(9): 1787-1792.
- [62] 张丹, 钟国跃, 曹纬国, 等. 重庆黄连种植土壤中酚酸类物质累积与消减规律的研究 [J]. *世界科学技术—中医药现代化*, 2015, 17(7): 1419-1424.
- [63] 舒阳. 地黄根系分泌物诱导病原镰刀菌增殖的机制研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2014.
- [64] 李振方. 自毒物质与病原真菌协同对连作地黄的致毒作用研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
- [65] 冯璞阳, 赵艳妮, 陈卫锋, 等. 药用植物根系分泌物与根际微生物互作研究进展 [J]. *现代农业科技*, 2024(17): 159-162.
- [66] 赵宏伟, 薛敏, 武家斌, 等. 立枯丝核菌 Rhi-miR9829-5p 与水稻和大豆互作的分子机理 [J]. *山东农业大学学报: 自然科学版*, 2024, 55(5): 666-674.
- [67] 吕晓曼, 张文艺, 张海花, 等. miRNA 介导植物-微生物互作中的调控作用及其研究进展 [J]. *生物工程学报*, 2022, 38(5): 1695-1705.
- [68] Lee H C, Li L D, Gu W F, *et al.* Diverse pathways generate microRNA-like RNAs and Dicer-independent small interfering RNAs in fungi [J]. *Mol Cell*, 2010, 38(6): 803-814.
- [69] Li M H, Xie L F, Wang M, *et al.* FoQDE2-dependent miRNA promotes *Fusarium oxysporum* f. sp. cubense virulence by silencing a glycosyl hydrolase coding gene expression [J]. *PLoS Pathog*, 2022, 18(5): e1010157.
- [70] Zheng H, Zhao H F, Xiong H F, *et al.* Impact of the transboundary interference inhibitor on RNAi and the baculovirus expression system in insect cells [J]. *Insects*, 2024, 15(6): 375.
- [71] He B Y, Cai Q, Qiao L L, *et al.* RNA-binding proteins contribute to small RNA loading in plant extracellular vesicles [J]. *Nat Plants*, 2021, 7(3): 342-352.
- [72] Ji H M, Mao H Y, Li S J, *et al.* Fol-miR1, a pathogenicity factor of *Fusarium oxysporum*, confers tomato wilt disease resistance by impairing host immune responses [J]. *New Phytol*, 2021, 232(2): 705-718.
- [73] Feng H C, Fu R X, Hou X Q, *et al.* Chemotaxis of beneficial rhizobacteria to root exudates: The first step towards root-microbe rhizosphere interactions [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22(13): 6655.
- [74] 刘成, 李润孜, 周益权, 等. 黄连连作障碍研究进展 [J]. *黑龙江农业科学*, 2024(10): 102-107.
- [75] 杨成前, 余中莲, 杨娟, 等. 石柱黄连根腐病发生的相关生态因子及防治对策 [J]. *植物保护*, 2020, 46(5): 160-166.
- [76] 张萌. 接种根际促生菌对白花前胡的品质提升研究 [D]. 大理: 大理大学, 2023.
- [77] 刘长征, 姜晓琳, 蔡启忠, 等. 何首乌根际促生菌的筛选及其对何首乌种子萌发的影响 [J]. *中国中药杂志*, 2021, 46(20): 5247-5252.
- [78] Shi Z Y, Guo X, Lei Z H, *et al.* Screening of high-efficiency nitrogen-fixing bacteria from the traditional Chinese medicine plant *Astragalus mongolicus* and its effect on plant growth promotion and bacterial communities in the rhizosphere [J]. *BMC Microbiol*, 2023, 23(1): 292.

[责任编辑 时圣明]