

药用植物丹参相关微生物研究进展

李 珊¹, 高玉娟¹, 李绕静¹, 陈 娟^{1,2*}

1. 山东第二医科大学药学院, 山东 潍坊 261053

2. 中国医学科学院北京协和医学院 药用植物研究所, 道地药材品质保障与资源持续利用全国重点实验室, 北京 100193

摘 要: 植物相关微生物作为植物整体的重要组成部位影响植物的健康和存活, 因而备受关注。丹参 *Salvia miltiorrhiza* 的生长发育、活性成分积累及病害防控过程与根部微生物互作密切相关。已有研究表明, 根际及内生微生物可通过调节植物激素水平、信号通路及关键代谢酶活性, 促进酚酸类和丹参酮类次生代谢产物的合成, 并增强植株抗逆性与药材品质; 丛枝菌根真菌、促生细菌及拮抗真菌在缓解连作障碍、抑制土传病原菌及维持根际生态平衡方面发挥重要作用。在系统梳理相关研究的基础上, 重点从丹参根部微生物的组成类型、功能作用及丹参与微生物相互作用机制等进行综述, 并讨论其在丹参种植中的应用潜力。最后, 对当前研究中存在的问题及未来发展方向进行展望, 为丹参种植的微生态调控及丹参功能微生物的开发与利用提供参考。

关键词: 丹参; 根部微生物; 植物-微生物互作; 次生代谢; 药材品质

中图分类号: R282 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2026)15-6108-14

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.15.027

Research progress on microorganisms associated with medicinal plant *Salvia miltiorrhiza*

LI Shan¹, GAO Yujuan¹, LI Raojing¹, CHEN Juan^{1,2}

1. School of Pharmacy, Shandong Second Medical University, Weifang 261053, China

2. State Key Laboratory for Quality Ensurance and Sustainable Use of Dao-di Herbs, Institute of Medicinal Plant Development Chinese Academy of Medical Sciences & Peking Union Medical College, Beijing 100193, China

Abstract: Plant-associated microorganisms, as important components of the plant holobiont, affect the health and survival of plants and thus have attracted much attention. The growth and development of medicinal plant *Salvia miltiorrhiza*, the accumulation of active ingredients, and the process of disease control are closely related to the interaction with root microorganisms. Previous studies have shown that rhizosphere and endophytic microorganisms can promote the synthesis of phenolic acids and tanshinones, secondary metabolites, by regulating plant hormone levels, signal pathways, and the activity of key metabolic enzymes, and enhance the plant stress resistance and medicinal material quality. Arbuscular mycorrhizal fungi, plant growth-promoting bacteria, and antagonistic fungi play significant roles in alleviating continuous cropping obstacles, inhibiting soil-borne pathogens, and maintaining rhizosphere ecological balance. Based on a systematic review of relevant research literature, this article focuses on summarizing the composition types, functional roles, and interaction mechanisms between *S. miltiorrhiza* and root microorganisms, and discusses their application potential of these microbes in *S. miltiorrhiza* cultivation. Finally, this paper discusses the existing problems in the current research and the future development directions, aiming to provide references for the microecological regulation of *S. miltiorrhiza* cultivation and the development and utilization of functional microorganisms of *S. miltiorrhiza*.

Key words: *Salvia miltiorrhiza* Bge.; root-associated microorganisms; plant-microbe interaction; secondary metabolism; medicinal material quality

丹参 *Salvia miltiorrhiza* Bge. 为唇形科鼠尾草属植物, 自然分布区主要集中在华北、华东、华西, 以四川、河南、山东、安徽、陕西等地为主要产区^[1]。其根部入药, 因色泽赤红而得名“丹参”, 在《神农

收稿日期: 2026-02-11

基金项目: 山东省泰山学者青年专家项目 (Tsqn202211233)

作者简介: 李 珊, 硕士研究生, 研究方向为药学。E-mail: 15898436904@163.com

*通信作者: 陈 娟, 研究员, 从事植物根际微生物组与药材道地性的关联研究。E-mail: chenjuan@implad.ac.cn

本草经》中被列为上品药材，具有活血化瘀、调经止痛、清心除烦等功效，作为传统中药材在我国已有数千年的使用历史^[2-3]。丹参的主要化学成分包括脂溶性成分（如丹参酮类化合物，包括丹参酮 I、丹参酮 II_A、隐丹参酮等）和水溶性成分（如酚酸类化合物，包括丹酚酸 A、丹酚酸 B、迷迭香酸等）^[4]。此外，还含有挥发油和多糖等活性成分。现代药理研究表明丹参具有抗氧化、抗炎、心肌保护、抗肿瘤及改善微循环等作用，作为一种传统中药，丹参被广泛用于心血管疾病、脑血管疾病等领域^[5-6]。《中国药典》2025 年版收录了以丹参为主要原料的多种制剂，其代表性制剂包括丹参注射液、复方丹参滴丸、丹参片、丹参颗粒等。

丹参为异花授粉植物，生态适应性强，但在长期栽培过程中，品种选育和种源管理体系尚不完善，在一定程度上导致地方品种退化、道地性弱化，资源同质化趋势明显，品质差异显著^[7-9]。化学成分及分子标记均表明，丹参居群内遗传多样性十分丰富，但居群间分化不充分。郭宝林等^[10]利用随机扩增多态性 DNA 技术分析发现，不同地区间丹参居群的遗传分化不均衡，且 80% 以上的遗传差异存在于居群内部；Zhou 等^[11]通过 IIB 型限制性内切酶简化基因组测序技术分析也证实了各产地丹参遗传分化程度较低。这种居群内高变异、居群间低分化的格局，加之长期栽培导致的基因漂变，加剧了地方品种的退化与资源同质化，亦在一定程度上削弱了遗传因素对丹参品质差异的单独解释力。

在此背景下，近年来围绕丹参的研究不断深入，其重点从早期的资源调查和品质评价逐步延伸到化学、分子生物学及生态调控等更精细的层面。从总体趋势看，丹参研究主要集中在 3 个方向：（1）对主要活性成分及其生物合成途径的解析，相关酶基因的功能逐步得到确认^[2,12]；（2）药理作用及机制研究的持续推进，在心脑血管、抗炎与抗肿瘤等方面形成了较为丰富的证据^[13-14]；（3）围绕产地、生态因子和栽培方式对药材质量影响的系统探讨，但根据以往的研究发现，单纯从种质或环境角度解释质量差异存在局限性，近年来大量研究开始关注根部微生物在丹参生长与代谢调控中的作用^[15-17]。本文围绕丹参相关微生物进行研究，系统梳理其组成特征及功能作用，重点总结根部微生物在丹参营养吸收、生长调控、抗逆防御及次生代谢积累中的作用，并进一步从根系分泌物介导的微生物招募、植

物-微生物信号互作及代谢调控等方面，概述丹参与微生物相互作用的主要机制。

1 丹参的栽培现状及存在的主要问题

1.1 种质混乱与品种不一

种质混乱与品种不一是当前丹参栽培体系中普遍存在的基础性问题，对药材质量稳定性、临床疗效一致性及产业规范化发展产生重要影响。该问题在生产实践中主要表现为种源混杂、品种命名不规范及种质资源管理体系不健全，不同丹参在形态特征、有效成分含量及药效表现等方面存在显著差异^[18-19]。从表型与化学特征来看，不同丹参在根系形态、颜色、粗细及分枝状况等方面差异明显，其脂溶性和水溶性活性成分的组成及含量亦存在较大波动，直接影响药材质量评价与临床应用效果^[20-21]。由于缺乏统一的品种标准和稳定的繁育体系，这种差异在不同产区乃至同一产区内均普遍存在^[22]。

而种质混乱与品种不一不仅影响丹参的表型性状和化学成分积累，还通过宿主遗传背景差异进一步作用于其根际与内生微生物群落的组装与稳定性^[23-24]。不同丹参材料在根系结构、根系分泌物组成及防御响应等方面存在固有的遗传差异，这些因素共同构成了微生物的“选择环境”，如特定的基因型倾向于招募某些有益菌（如芽孢杆菌属 *Bacillus*），而排斥病原菌；且随着后代数量增加，由基因型控制并垂直传播的微生物群落逐渐稳定，最终导致基因型对群落组成产生显著影响^[25]。因此，明确丹参宿主的种质与品种背景，是系统解析其微生物互作机制并开展精准调控的重要前提。

1.2 连作障碍

连作障碍是指在单一土壤中持续种植单一作物时，作物环境恶化和生长发育异常，如土传病害加剧，植物生理活性和生长势显著下降，更容易受到病害的影响，发育受到抑制，导致药用植物产量下降^[26-27]。有报道指出，丹参连作 2 年后，其地下部生物量及主要活性成分含量均显著下降，其中地下部鲜、干质量下降幅度超过 50%，脂溶性丹参酮类成分普遍呈中等幅度降低，而水溶性酚酸类成分下降幅度较大，显示出连作对丹参产量和内在质量具有显著负面影响^[28]；孟缘等^[29]研究表明连作对丹参光合作用的影响是连作丹参药效降低的原因之一，连作引发的丹参形态不佳及生理状态受损在影响其光合产物积累的同时，还减缓了光合产物的运输效率，从而降低光合产物在根部的分配比例，造成连

作丹参质量受损、产量下降。导致连作障碍的原因主要有微生物群落结构紊乱,有害微生物增加,有益微生物数量显著降低^[30];根系分泌的自毒物质累积,抑制了有益真菌的生长^[31];土壤理化性质恶化,养分逐渐耗竭^[32]。连作还诱发根腐病、枯萎病等土传病害的高发,与根际微生物群落失调密切相关。

1.3 病虫害严重

随着种植密度和连作年限的增加,丹参病虫害问题日益严重,成为制约其产业发展的关键因素^[9]。目前常见病害包括根腐病、根结线虫病、枯萎病、白绢病及叶斑病等,其中以根腐病和枯萎病对丹参的威胁最为严重,虫害则以银纹夜蛾、蚜虫等为主^[33]。土壤环境恶化、种植制度不合理及连作障碍共同加重了病虫害的发生程度。在各类病害中,根腐病是丹参典型的土传病害之一,主要由腐皮镰刀菌 *Fusarium solani* 和尖孢镰刀菌 *F. oxysporum* 引起,多发生于湿度大、排水不良的地块^[34]。病根木质部腐烂发黑,植株易拔起,常与枯萎病并发^[35]。调查显示其平均发病率达 28.8%,对产量和质量威胁显著^[36]。根结线虫病由根结线虫侵染引起,线虫以二龄幼虫侵入根系,在根部形成瘤状结节并诱导新根反复染病^[37]。其危害导致根系畸形、叶片黄化萎蔫,严重时整株死亡,可造成 10%~20%,甚至超过 30% 的减产^[38-39]。线虫侵染还会破坏根际微生物平衡,增强病原菌入侵风险,使病害呈现“线虫-植物-微生物”叠加效应。此外,白绢病和叶斑病也在部分产区频发,尽管危害程度相对较低,但仍需关注。

针对丹参病害种类及其病原组成的研究已形成较为一致的认识,基于病原分离培养并结合分子生物学鉴定的研究表明,丹参土传病害以真菌性病原为主,相关病原菌主要隶属于镰刀菌属 *Fusarium*、丝核菌属 *Rhizoctonia* 和核盘菌属 *Sclerotium* 等^[40]。其中,镰刀菌属在丹参根腐病和枯萎病中检出频率较高,被普遍认为是连作条件下引发丹参根部病害的主要致病类群,已报道的病原包括腐皮镰刀菌、尖孢镰刀菌、层出镰刀菌 *F. proliferatum* 和木贼镰刀菌 *F. equiseti* 等,不同产区间优势病原组成存在一定差异^[41-42]。丹参病虫害具有种类多、传播途径复杂、连作加重等特点,其发生常伴随根际生态失衡并呈复合化趋势,对植株生长与品质造成持续而深远的影响。

1.4 重金属污染

重金属通常是指一类密度 $>4.5 \text{ kg/dm}^3$ 的金属

或合金物质,中药中存在的重金属一般包括铅(Pb)、铜(Cu)、镉(Cd)和汞(Hg)等^[43]。土壤重金属污染因其破坏土壤生态功能、降低农产品质量而备受关注,其中镉(Cd)尤为突出。丹参作为深根植物,其根系易从土壤中富集 Pb、Cu、Cd 和 As 等元素^[44]。王巧等^[45]对不同产区的 31 批 467 份丹参进行测定,发现共有 19 份药材中 Pb、As 或 Cu 的重金属含量不合格,其中 As 超出的限量最高。周斌等^[46]研究表明铜仁部分地区 3 年生丹参存在 Cd 元素超标的情况,而 1~2 年生的丹参均无重金属污染,其推测随着丹参生长年限的增加,导致金属元素的积累,同时暗示了该区域可能存在 Cd 元素污染。

重金属可通过直接胁迫作用显著改变其根际微生物群落结构与生态功能,有研究表明,在重金属污染下,药用植物根际微生物多样性和群落稳定性显著下降,对重金属敏感的有益微生物类群丰度降低,而耐受性微生物相对富集,进而导致微生物生态系统功能失衡^[47]。如 Cu 胁迫对丹参根际微生物群落结构和多样性产生显著影响,在不同 Cu 处理水平下,丹参根际微生物群落的 α 多样性指标(包括 Shannon 指数和 Chao1 指数)均发生显著变化,整体呈下降趋势,表明 Cu 胁迫降低了根际微生物的物种丰富度与群落复杂性,并且也改变了丹参根际细菌和真菌群落的组成,不同结构差异明显,说明 Cu 浓度变化能够驱动根际微生物群落发生重构^[48]。重金属污染对丹参的影响并非单一的生理毒害过程,而是一个涉及宿主-微生物互作的复杂生态链。因此,针对丹参栽培中出现的复杂问题,仅从农艺措施或环境因子进行解释已不再充分,将微生物维度纳入考量已成为理解其发生机制的关键,也是近年来相关研究的重要趋势。

2 丹参根部微生物

2.1 根系微生物的组成

植物根部微生物组是指定植于根际土壤、根表及根内组织的一系列微生物群落,是植物与土壤环境之间非常活跃的界面^[49-50]。根际区域因富含根系分泌物、代谢产物和微环境梯度,成为微生物数量最集中、功能最丰富的土壤生态位,其微生物丰度通常高于非根际土壤^[51]。根表层处于根际与植物组织之间,其微生物群落受植物选择性定植影响;而内生菌则需通过植物免疫筛选,才能在根组织内部建立稳定共生关系^[52]。

丹参系相关微生物群落结构复杂,在不同发育

阶段及不同产地之间呈现显著差异^[53-55]。丹参其生长发育过程可大致划分为种子、幼苗期、生长期、开花期、旺盛期和采收期,不同发育阶段根系形态、生理代谢活动及根系分泌物组成均存在显著变化,从而对根系相关微生物群落的组装与演替产生重要影响^[56-57]。已有研究表明,不同地理来源的丹参种子微生物群落在丰度和分类组成上具有明显的地域差异,反映了微生物群落与采样地点之间的密切关联^[55]。在细菌群落层面,丹参细菌群落主要求

属于变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteriota)、厚壁菌门(Firmicutes)和拟杆菌门(Bacteroidota)等,其中变形菌门通常为优势类群^[54-57]。在真菌群落方面,丹参根系相关真菌主要以子囊菌门(Ascomycota)和担子菌门(Basidiomycota)为优势门类^[53-54]。不同发育阶段及不同产地(如四川、安徽、山东、山西)丹参中各细菌和真菌类群的相对丰度存在差异,具体类群(属/种)分别见表1、2。

表1 不同发育阶段丹参中各细菌和真菌类群

Table 1 Bacterial and fungal taxa in *S. miltiorrhiza* at different growth stages

发育阶段	微生物类型	属	文献
种子	细菌	泛菌属 <i>Pantoea</i> 、假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> 、肠杆菌属 <i>Enterobacter</i> 、欧文氏菌属 <i>Erwinia</i> 、根瘤菌属 <i>Rhizobium</i> 、甲基杆菌属 <i>Methylobacter</i> 、鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i> 、农杆菌属 <i>Agrobacterium</i> 、节杆菌属 <i>Arthrobacter</i> 、链霉菌属 <i>Streptomyces</i> 、芽孢杆菌属、类芽孢杆菌属 <i>Paenibacillus</i>	55
	真菌	链格孢属 <i>Alternaria</i> 、沙梭菌属 <i>Sarocladium</i> 、镰刀菌属、枝顶孢属 <i>Acremonium</i> 、出芽短梗霉属 <i>Aureobasidium</i> 、枝孢属 <i>Cladosporium</i> 、小扁球壳菌属 <i>Plectosphaerella</i> 、木霉属 <i>Trichoderma</i>	
幼苗期	细菌	拟诺卡氏菌属 <i>Nocardiopsis</i> 、溶芽孢杆菌属 <i>Lysinibacillus</i> 、寡养单胞菌属 <i>Stenotrophomonas</i> 、类芽孢杆菌属、产碱杆菌属 <i>Alcaligenes</i> 、链霉菌属	58-60
	真菌	单丝壳菌属 <i>Monographella</i> 、青霉属 <i>Penicillium</i> 、镰刀菌属、枝顶孢属、链格孢属、隐球菌属 <i>Cryptococcus</i>	
生长期-采收期	细菌	假单胞菌属、根瘤菌属、慢生根瘤菌属 <i>Bradyrhizobium</i> 、鞘氨醇杆菌属 <i>Sphingobium</i> 、无色杆菌属 <i>Achromobacter</i> 、农杆菌属、芽孢杆菌属、图里卡杆菌属 <i>Turicibacter</i> 、节杆菌属、链霉菌属、拟诺卡氏菌属、冢村氏菌属 <i>Tsukamurella</i> 、北里孢菌属 <i>Kitasatospora</i>	53-54,56-57,61
	真菌	木霉属、篮状菌属 <i>Talaromyces</i> 、白僵菌属 <i>Beauveria</i> 、曲霉属 <i>Aspergillus</i> 、根壶菌属 <i>Rhizophlyctis</i> 、毛霉属 <i>Mucor</i>	

表2 不同产地丹参中各细菌和真菌类群

Table 2 Bacterial and fungal taxa in *S. miltiorrhiza* from different producing areas

产地	微生物类型	属/种	文献
四川	细菌	勒克氏菌属 <i>Leclercia</i> 、普罗威登斯菌属 <i>Providencia</i> 、沙雷氏菌属 <i>Serratia</i> 、布鲁氏菌属 <i>Brucella</i> 、溶杆菌属 <i>Lysobacter</i> 、寡养单胞菌属、链霉菌属、分枝杆菌属 <i>Mycobacterium</i> 、节杆菌属、假节杆菌属 <i>Pseudarthrobacter</i> 、类诺卡氏菌属 <i>Nocardioideis</i> 、土杆菌属 <i>Terrabacter</i> 、短芽孢杆菌属 <i>Brevibacillus</i> 、胞芽孢杆菌属 <i>Cytobacillus</i> 、溶芽孢杆菌属	60,62-63
	真菌	大卫氏菌属 <i>Davidiella</i> 、双球壳菌属 <i>Didymella</i> 、轮枝孢属 <i>Verticillium</i> 、镰刀菌属、青霉属、念珠菌属 <i>Candida</i> 、曲霉属	
陕西	细菌	油菜假单胞菌 <i>Pseudomonas brassicacearum</i> 、附着剑菌 <i>Ensifer adhaerens</i> 、空气罗氏菌 <i>Rothia aeria</i> 、阿氏芽孢杆菌 <i>Bacillus aryabhatai</i>	64-65
	真菌	黑团孢属 <i>Periconia</i> 、蜡蚧轮枝菌属 <i>Lecanicillium</i> 、梨孢壳属 <i>Apiospora</i> 、小脆柄菇属 <i>Coprinellus</i> 、皮司霉属 <i>Pithomyces</i> 、链格孢属、镰刀菌属、曲霉属、毛壳菌属 <i>Chaetomium</i> 、伯克利霉属 <i>Berkeleyomyces</i>	
山东	细菌	玫瑰丝菌属 <i>Roseateles</i> 、新鞘氨醇杆菌属 <i>Novosphingobium</i> 、鞘氨醇杆菌属、鞘氨醇单胞菌属、慢生根瘤菌属、马赛菌属 <i>Massilia</i> 、类芽孢杆菌属、土瘤芽孢杆菌属 <i>Tumebacillus</i> 、隆氏菌属 <i>Romboutsia</i> 、链霉菌属、热酸菌属 <i>Acidothermus</i> 、苔藓杆菌属 <i>Bryobacter</i> 、噬几丁质菌属 <i>Chitinophaga</i> 、芽单胞菌属 <i>Gemmatimonas</i>	66-68
	真菌	葡萄穗霉属 <i>Stachybotrys</i> 、枝孢属、假皮司霉属 <i>Pseudopithomyces</i> 、毛枝霉属 <i>Trichocladium</i> 、嗜热真菌属 <i>Thermomyces</i> 、锥壳属 <i>Coniochaeta</i> 、腐质霉属 <i>Humicola</i> 、葡萄毛霉属 <i>Botryotrichum</i> 、陶氏酵母属 <i>Tausonia</i> 、根壶菌属	
山西	细菌	根瘤菌属、鞘氨醇单胞菌属、薄层杆菌属 <i>Hymenobacter</i>	48,69
	真菌	链格孢属、附球菌属 <i>Epicoccum</i> 、弯孢属 <i>Curvularia</i> 、禾本科壳菌属 <i>Poaceascoma</i> 、伯克利霉属、葡萄毛霉属、枝孢属、隐球菌属、红酵母属 <i>Rhodotorula</i> 、锥盖伞属 <i>Conocybe</i> 、被孢霉属 <i>Mortierella</i>	

2.2 根部微生物的功能

2.2.1 促进丹参生长与营养吸收 微生物在丹参栽培中扮演着至关重要的角色,尤其是在促进植物生长和营养吸收方面。根际微生物包括根际促生菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)和丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)等,其中PGPR可通过固氮、溶解磷酸盐等多种机制与AMF协同作用,增强丹参对养分的吸收与利用,从而促进其生长^[61,70]。从丹参根际土壤中分离获得的多粘类芽孢杆菌 *Paenibacillus polymyxa* 菌株在盆栽实验中表现出显著的促生效果,接种处理显著提高了丹参株高、地上部分鲜质量和根系数量,其中株高提高 27%~32%,根系数量增加 76%~112%,同时,该菌株具有溶磷、固氮和产生吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)等促生功能特征,表明其可能通过改善根际养分有效性并促进根系发育,从而增强丹参的生长^[71]。Yang 等^[72]在盆栽条件下研究了 AMF 接种对丹参幼苗生长的影响,结果表明,与未接种处理相比,AMF 显著提高了丹参的株高、叶面积和地上部及地下部干重,同时显著增加了根系总长度和侧根数量,显示 AMF 对丹参植株生长和根系发育具有明显促进作用,该研究认为,AMF 通过形成菌丝网络扩大根系吸收范围,提高丹参对土壤中磷等矿质养分的吸收能力,是其促进植株生长的重要原因。此外,研究表明,丹参内生真菌 *Alternaria* sp. A13 在温室和田间条件下均能显著促进丹参根部生物量积累,接种后根鲜质量和干质量显著增加^[73]。

2.2.2 提高丹参对逆境的耐受能力 植物在其生长和发育过程中不可避免地受到来自环境的多种胁迫,这些胁迫大致可分为非生物胁迫和生物胁迫两类,非生物胁迫主要由非生命环境因子引起,如干旱、盐分、极端温度、养分失衡、渍水等,而生物胁迫则由病原菌、害虫、竞争植物等活体生物因素造成^[74]。干旱会让植物的光合作用变弱,CO₂同化减少,叶片和根系的生长也随之受到限制,植物虽然会通过增加根系深度、提高根冠比等方式去“自救”,但这种调节能力是有限的^[75-76];同时盐胁迫对植物生长发育产生多层次影响,主要表现为渗透胁迫、离子毒性及继发氧化胁迫,初期可导致细胞膜受损、离子稳态失衡、抗氧化酶活性和光合作用下降,随着 Na⁺和 Cl⁻积累,根系吸水和 K⁺吸收受阻,营养亏缺加剧,生长受抑甚至死亡^[77-79]。除

干旱和盐胁迫外,极端温度、养分失衡及渍水胁迫同样对植物生长具有重要影响。高温胁迫可导致蛋白质变性、膜脂过氧化及光系统 II 受损,而低温胁迫则限制酶促反应速率,破坏膜流动性,并影响碳氮代谢平衡^[80-81];渍水胁迫则因土壤缺氧抑制根系呼吸,诱导无氧代谢增强并导致根系功能衰退^[82]。这些胁迫往往伴随激素信号紊乱和氧化胁迫加剧,从而对植物整体生长和代谢产生深远影响。近年来,植物相关微生物在植物逆境响应中的重要作用逐渐受到关注,研究表明,这些微生物可通过调节根系生长、促进营养元素吸收与利用、减轻氧化胁迫损伤等多种机制,增强植物对逆境环境的适应能力,从而提高其抗逆性^[83-84]。

有研究表明,丹参在干旱下会迅速激活相关防御通路,如苯丙烷代谢和激素信号途径,并在短期内提高迷迭香酸、丹酚酸 B 等酚酸类物质含量,以增强抗氧化保护能力^[85]。干旱胁迫显著重塑了丹参根际微生物群落结构,但对微生物整体多样性影响存在类群特异性,研究发现,干旱处理下丹参根部真菌群落的 α -多样性(如 Shannon 指数)显著降低,而细菌群落多样性变化不显著,表明真菌群落对干旱胁迫更为敏感^[60];在群落组成层面,干旱胁迫诱导了特定功能菌群的富集。如根际肠杆菌科(Enterobacteriaceae)和产碱菌科(Alcaligenaceae)的相对丰度显著升高,而兼性厌氧菌及部分低丰度类群如布氏菌科(Brucellaceae)和菌毛菌科(Microbacteriaceae)则有所减少,具体而言,干旱条件下肠杆菌科丰度提高约 5.5%,而布氏菌科下降约 2.8%,这些被富集的功能菌群可进一步提升丹参对干旱胁迫的耐受性,表现为显著改善植株生长状况,提高生物量积累、叶绿素含量及根系养分吸收能力,从而有效缓解水分亏缺引起的生理损伤^[86]。进一步研究表明,高温胁迫条件下链霉菌属成为响应高温胁迫的关键微生物类群,合成菌群实验证实,由链霉菌属构建的人工群落能够有效缓解高温胁迫对丹参生长的抑制作用;与干旱胁迫下微生物促进生长的策略不同,高温胁迫下微生物将更多能量分配于胁迫防御,表现为显著降低丙二醛含量、提高脯氨酸和可溶性蛋白水平^[60]。

而对于盐胁迫、渍水胁迫、低温胁迫及养分失衡等其他非生物胁迫类型,当前研究主要集中于植物自身基因响应层面,如盐胁迫相关 *SmWOX8* 基因经转基因拟南芥实验证实能提高植物耐盐性,为丹

参耐盐育种提供了分子基础^[87]；涝渍胁迫相关 *SmADH* 基因家族成员在缺氧条件下显著上调表达，为丹参抗涝遗传改良提供了候选资源^[88]。但根际微生物是否参与及如何参与这些胁迫下的耐受调控仍存在系统性空白：这些胁迫下根际微生物群落的演替规律尚不清晰，缺乏类似干旱胁迫下核心菌群富集的基础调查数据^[89]；尚未从这些逆境条件下分离出能缓解胁迫的功能菌株，更未通过合成菌群实验验证其实际效应^[90]；植物已鉴定的耐逆基因与根际微生物之间的双向互作机制完全未知，未能阐明植物基因是否通过根系分泌物招募特定微生物、或微生物是否反馈调控这些基因表达，导致植物分子基础与微生物生态功能之间形成断裂，无法构建完整的逆境适应调控网络^[91]。

2.2.3 微生物对丹参次生代谢的调控 微生物对丹参次生代谢的调控具有多层次和系统性，其作用首先体现在信号识别与通路激活上。丹参能够感知根际或内生微生物释放的多种信号分子，并快速启动茉莉酸、水杨酸、乙烯及丝裂原活化蛋白激酶等典型防御与代谢调控通路，由此引导 *WRKY* 家族转录因子和碱性螺旋-环-螺旋家族转录因子等调控下游酶基因表达，使次生代谢途径得到增强^[92-93]。已有研究表明，茉莉酸甲酯诱导可显著上调 *SmKSL1*、*CYP76AH1*、*SmCPS1* 等关键基因，而在微生物诱导体系中也观测到高度相似的响应模式^[93]。如 *Penicillium steckii* DF33 在共培养过程中呈现“上游基因先激活、下游基因后增强”的时序调控特征，最终显著提升萜类代谢通路的整体活性^[94]。这种以信号途径为核心的调控方式说明，有益微生物能够部分模拟或强化丹参自身的激素信号机制，从而使代谢流量向活性产物合成倾斜。

在具体代谢产物层面，萜类（特别是丹参酮类）是受微生物影响最显著的一类。*AMF* 等共生微生物通过促进营养元素吸收、改善碳流分配等方式，为丹参酮合成提供了更多前体物质^[95]。如 DF33 能显著促进丹参酮 I、丹参酮 II_A、隐丹参酮等成分积累，赤褐曲霉 *Trichoderma atroviride* 可使毛根中丹参酮含量提升数倍，球毛壳菌 *Chaetomium globosum* 的共生则进一步加深色素沉积并提高二萜醌类含量^[94,96-97]。这些结果显示，不同微生物可通过多种方式调控萜类合成，但其共同点均是强化了萜类代谢途径中关键酶基因的表达与活性。

除萜类外，微生物对酚酸类代谢的促进作用也

十分突出。苯丙烷途径是丹参酚酸合成的核心，而 *PGPR*（如枯草芽孢杆菌 *Bacillus subtilis*、荧光假单胞菌 *Pseudomonas fluorescens*）能够分泌 IAA、乙烯抑制酶（如 1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶）与多种挥发性有机物，激活茉莉酸、水杨酸等信号通路，最终上调苯丙氨酸解氨酶、肉桂酸-4-羟化酶、羟基肉桂酸辅酶 A 连接酶和络氨酸转氨酶等关键酶的表达，推动酚酸积累^[98-99]。一些真菌如 *Alternaria* sp. A13 还可通过提高根系活力与增强关键酶活性，使丹酚酸 B、迷迭香酸等组分含量显著上升^[73]。这些微生物调控不仅作用于代谢链的单一节点，而是通过“信号通路激活-转录调控加强-代谢酶活性提升-产物富集”形成连贯的调控路径。综上，无论是萜类还是酚酸类，微生物均通过信号诱导、转录调控和代谢调节的综合作用深度影响丹参的次生代谢网络。

相较于根际和根内微生物，丹参地上部位（叶、茎、花）微生物研究较为薄弱。现有研究表明，在不同施肥处理条件下，丹参根、茎、叶等部位微生物群落结构发生显著变化，且鞘氨醇菌属和被孢霉属等菌群与药用成分含量密切相关，同时植物激素（脱落酸、细胞分裂素、赤霉素）被认为是驱动不同部位微生物群落分异的重要因素^[69]。此外，冀玉良等^[100]从丹参叶片中分离获得曲霉属、青霉属等 5 属 12 株内生真菌，初步揭示了叶片内生真菌的组成特征；丁小丽等^[101]利用变性梯度凝胶电泳技术分析不同产地叶片内生真菌群落，发现部分类群与丹酚酸 B、咖啡酸含量呈显著相关。然而，相关研究多停留在群落结构描述及相关性分析层面，功能机制解析不足，尤其是茎与花等部位。

在其他植物中，地上部位微生物的功能已形成较系统的认识。花部微生物组参与植物繁殖与传粉互作，受昆虫传播并随花发育阶段动态演替，在植物-昆虫-微生物三方互作中发挥关键作用，如悬钩子属 *Rubus* spp. 中，昆虫访花显著改变花部微生物群落结构并促进其传播^[102]；在麦卢卡中，花部真菌群落随发育阶段动态演替，出芽短梗霉属和枝孢霉属为核心类群^[103]。茎部微生物组与物质运输及次生代谢密切相关，有研究表明，火龙果茎部富集的链霉菌属、青霉属和篮状菌属等与色素合成密切相关^[104]。叶际微生物组在病害防御与免疫调控中发挥重要作用，如水稻中泛菌属可通过激活水杨酸信号通路诱导系统获得性抗性^[105]。此外，地上与地下

微生物群落之间存在系统耦合关系,通过碳流分配与信号传递共同参与植物生长与逆境响应^[106-107]。

因此,未来研究应由群落描述向功能解析转变:

(1) 系统解析丹参不同地上部位微生物群落的组成特征与演替规律,借鉴刺山柑、华中五味子等植物的研究方法,对不同部位进行独立采样与高通量测序分析,明确各部位微生物多样性、核心菌群组成及与根系微生物的关联,填补丹参地上部位微生物群落结构的空白^[108-109]。(2) 揭示花部微生物在丹参繁殖与传粉互作中的功能,探究丹参花部微生物群落的动态变化及其与传粉昆虫的互作关系,阐明花部微生物对丹参结实率、种子质量的影响^[102-103]。(3) 挖掘不同部位微生物在活性成分积累中的功能,重点关注花、茎、叶与丹酚酸、丹参酮类等活性成分积累相关的核心功能菌群,结合功能预测与分离培养,获取具有代谢调控潜力的功能菌株^[104]。

2.3 丹参植物与微生物相互作用机制

2.3.1 根系分泌物驱动微生物选择与定植 植物根系分泌物在塑造根际微生物群落中起着重要作用。这些分泌物包括糖、有机酸、氨基酸及酚酸和黄酮类等小分子,既为微生物提供碳源和能量,也作为信号,引导特定微生物趋化、附着并稳定定植,从而形成有利于植物生长或增强抗逆性的功能菌群^[110-111]。药用植物尤其明显,其根系分泌物常反映次生代谢特征,使其能够选择性招募与活性成分积累相关的有益菌株。有研究发现,干旱胁迫下,丹参通过分泌三萜酸 β -榄香烯酸特异性富集根际类芽孢杆菌属,这种菌株可提高叶片含水量和光合效率,并促进活性成分积累^[112]。另一项研究显示,健康丹参根系内生菌中富集的假单胞菌 *Pseudomonas* 菌株 Pse145 可显著提高幼苗株高、生物量及丹参酮 I 含量^[17]。此外,从丹参根际土壤中分离的多粘类芽孢杆菌等促生菌具备解磷、固氮、产 IAA 功能,同时能够抑制根腐病原菌并促进生长^[34]。这些研究显示,丹参通过根系分泌物选择性招募和维持有益微生物,形成稳定功能群落,从而促进自身生长和次生代谢积累。但在丹参根系分泌物-微生物互作研究领域仍存在诸多空白,如丹参根系分泌物的全面代谢谱未解析、分泌物与微生物群落的因果关系不够清楚、内生菌与根际菌群的互动机制尚不明晰,及环境管理(施肥、微生物接种)对根系分泌物与微生物群落的联动调控仍待研究^[55,112]。未来结合代谢组学、合成菌群实验及田间管理进一步研究,揭

示丹参根系分泌物与微生物互作机制,为提升产量和药效成分提供科学依据^[113]。

2.3.2 调节根际微环境影响微生物竞争关系 植物根系除利用分泌物筛选微生物外,还通过调控根际的物理与化学环境影响微生物的竞争关系。根系的持续生长可改变土壤微孔隙结构、氧扩散梯度和水分分布,形成具有空间异质性的根际微域,根际土壤常出现颗粒压紧、孔隙度降低和水分保持能力下降等特征,并因根系蒸腾产生局部水分亏缺,这些变化共同构建了微环境^[114-115]。

丹参根际中常见的假单胞菌属与类芽孢杆菌属等细菌的富集现象,与根际较高的有机碳输入及酚酸类物质造成的化学选择作用密切相关^[116-117]。有研究表明,从丹参根际分离出的假单胞菌菌株能显著促进丹参毛状根中酚酸的积累^[117]。丹参根际酚酸还可能干扰微生物的群体感应行为,影响生物膜形成及拮抗物质分泌等关键生态过程,从而进一步改变菌群间的竞争-抑制关系^[118]。在盐胁迫条件下,丹参对根际微生物的依赖可能进一步增强。虽然直接关于丹参与根际微生物在盐胁迫下互作的研究还比较少,但已有关于丹参盐胁迫生理响应的研究为这种“依赖性假说”提供了间接支撑。如在 NaCl 处理下,丹参叶片内可溶性糖和蛋白显著积累,表明其可能通过渗透调节来应对盐胁迫,有报告显示 NaCl 处理下丹参叶中超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性和渗透物质变化显著^[119]。此外,转录因子 SmMYC2 在丹参中被发现能增强耐盐性,过表达 SmMYC2 的丹参毛根对 NaCl 处理表现出更高的抗氧化酶活性(SOD、CAT、过氧化物酶)并且丙二醛水平较低^[120]。这些生理和基因层面的调控机制提示,丹参根际微环境可能在盐胁迫下经历调整,并借助根际微生物协助维持根系功能和渗透稳态。

2.3.3 植物生理状态与遗传背景共同塑造微生物组构成 植物的生理状态在其根际与内生微生物群落形成中具有核心调控作用。随着丹参从幼苗期进入根部膨大期,根系活性、碳流量分配及次生代谢强度发生显著变化,这些过程直接影响根际可利用碳源、酚酸等代谢物的类型与数量,进而改变微生物的资源基础与竞争关系。丹参不同栽培年份的根际微生物结构存在稳定差异,如芽孢杆菌属与热酸菌属 *Acidothermus* 随连作年限呈下降趋势,提示丹参的生理节律及土壤利用历史均可驱动微生物

群落的阶段性重组^[66,121]。

丹参依赖次生代谢物参与微生物招募。研究表明,PGPR(如假单胞菌)可显著提升丹参酚酸^[117];关键转录因子 SmSPL6 调节 Sm4CL9 和 SmCYP98A14 基因表达,影响根部酚酸合成,为特定微生物提供定植优势,实现生理状态-代谢模式-微生物群落的连续耦联^[122]。同时根腐病防治研究

中,从丹参根部分离的多粘类芽孢杆菌等菌株可参与根际群落稳定与健康维持^[34]。丹参的发育阶段、次生代谢状态及胁迫响应共同决定微生物群落的资源格局、优势类群与功能结构。丹参与微生物呈现高度耦联的“生理-代谢-微生物”互作模式,植物生理状态既驱动微生物群落形成,也为微生物功能反馈提供基础(图1)。

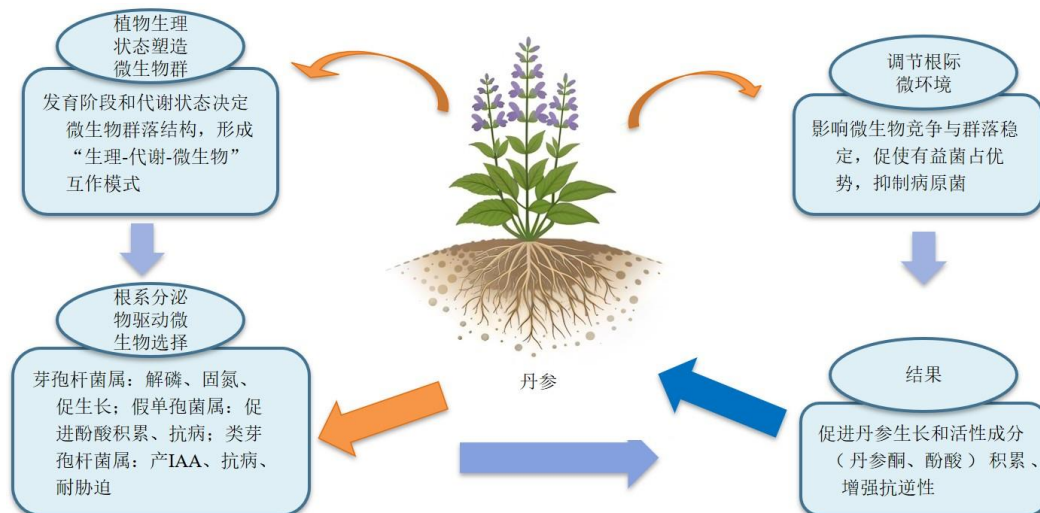


图1 丹参根系与微生物互作机制

Fig. 1 Root-microbe interaction mechanisms of *S. miltiorrhiza*

3 微生物在丹参种植中的应用潜力

目前尚无研究表明微生物能够从遗传层面消除丹参种质差异,但多项研究表明,不同来源的有益根内或根际微生物在丹参生产中具有促进整体生长表现的效果^[17]。本文主要从丹参连作障碍、丹参病虫害及重金属污染来介绍微生物的应用。

3.1 在丹参连作障碍中的应用

丹参连续种植易导致植株生长受抑和根际微生态失衡。研究表明,通过施用有益微生物调控连作土壤微生态,可在一定程度上缓解丹参连作障碍,其中,木霉属真菌是丹参连作障碍防治中应用证据较为充分的一类微生物,Zhang等^[67]在连作丹参土壤中接种木霉属后发现,木霉属处理显著提高了丹参地上部和根系生物量,并优化了连作土壤微生物群落结构,表现为放线菌等有益类群比例增加,而镰刀菌属等潜在有害真菌比例下降;同时该研究进一步将短密木霉制备为微生物制剂,并开展独立田间验证,证实其在生产条件下具有一定的应用可行性。此外,根际微生物群落分析进一步揭示了连作障碍与微生态失衡之间的关系。Li等^[66]对不同连作年限丹参根际土壤进行测序分析发现,随连

作年限增加,有益细菌(如芽孢杆菌属)相对丰度下降,而镰刀菌属等潜在有害真菌逐渐富集,为通过补充有益微生物缓解连作障碍提供了依据。在此基础上,部分研究尝试采用复合微生物制剂对连作丹参土壤进行干预,木霉属真菌与促生细菌联合施用可进一步改善连作土壤微生态并稳定促进丹参生长,其综合效果优于单一微生物处理^[67]。

3.2 在丹参病虫害中的应用

丹参在种植过程中易发生以根腐病为代表的土传病害,镰刀菌属被认为是主要病原之一。从丹参根际分离 *Streptomyces albidoflavus* St-220 在体外对尖孢镰刀菌表现出显著抑制作用,并在温室盆栽条件下显著降低丹参根腐病病情指数,同时促进植株生长,显示出作为丹参根腐病生防菌的应用潜力^[123]。此外,部分来源于丹参根际的多粘类芽孢杆菌菌株在体外对根腐病相关病原菌具有抑制活性,并在盆栽试验中减轻病害症状,同时改善植株生长表现,体现出兼具抑病与促生功能的特点^[71]。且有研究表明,接种地衣球囊霉 *Glomus versiforme* 可减轻尖孢镰刀菌胁迫下丹参的病害症状,并改善植株生长状态,提示菌根共生在增强丹参抗病性方面具有一定

应用潜力^[124]。

总体来看,放线菌、PGPR 及 AMF 等微生物在丹参根腐病防治或病害缓解方面已获得一定实验依据,其在不同条件下的应用效果仍有待进一步研究。

3.3 在丹参重金属污染中的应用

在丹参栽培中,土壤中重金属(如 Cd、Cu)累积对植株生长及药材品质构成威胁。有研究通过土壤添加微生物接种剂、微藻和改良剂等处理,评估了丹参重金属胁迫响应及其缓解效果,如 Wei 等^[125]在盆栽条件下研究了微生物接种剂和垃圾酶对 Cd 污染土壤的调控作用,发现联合处理后减少了 Cd 的积累,并提高了丹参根系有效成分的含量,同时富集了短杆菌属 *Brevundimonas*、微杆菌属 *Microbacterium* 和铜单胞菌属 *Cupriavidus* 等与重金属修复相关的类群,提示微生物在调控根际微生态及降低 Cd 积累方面具有潜在作用。针对 Cu 胁迫, Ren 等^[48]在温室栽培条件下发现了微生物接种剂与微藻的联合处理在 Cu 污染条件下显著提高丹参根生物量,并降低根部 Cu 含量及增强抗氧化能力,且根际微生物群落结构也发生了改变,富集了固碳杆菌属 *Steroidobacter*、根瘤菌科(Rhizobiaceae)等具有耐受性和促生功能的类群。

4 结语与展望

丹参作为中国传统的药用植物,在心脑血管疾病及其他多种疾病的防治中发挥着重要作用。近年来,高通量测序、代谢组学和分子生物学等技术的应用使得对丹参根际和内生微生物群落有了较为全面的认识。现有研究表明微生物不仅参与丹参的生长、营养的吸收、抗逆调控和病害防控等,还能影响丹参中关键药用成分的合成^[60-61,72,94]。然而当前研究仍存在深度和广度不足的问题,许多关键机制尚未阐明。

4.1 功能性菌株的筛选与作用机制研究

现有研究已经初步识别出部分与丹参生长及药用成分积累密切相关的有益微生物,但系统的功能验证仍然不足。未来研究可以通过高通量分离技术,从不同地理区域和栽培模式下的丹参样品中获得多样性较高的根际菌群,并结合培养基优化和微流控技术提高难培养菌株的分离效率,为后续功能研究提供丰富资源^[126]。对筛选出的关键菌株,可利用 CRISPR-Cas9 等基因编辑技术进行功能基因敲除或过表达,并通过体内外共培养实验验证其在促进丹参生长和调控次生代谢物合成中的具体作用,

同时分析菌株分泌的激素或代谢因子对丹参基因表达及代谢途径的影响^[127]。在此基础上,可进一步基于功能性菌株特性构建模拟自然根际环境的合成微生物群落,通过接种实验评估其对丹参生长及主要活性成分积累的综合调控效果,以揭示微生物间的协同作用机制,并为田间推广微生物调控策略提供实验依据^[128]。

4.2 微生物-丹参互作的动态时空演变规律

目前,大多数研究多为静态分析,缺乏对微生物群落与丹参互作在生长周期和不同环境条件下的动态演变规律的系统揭示^[24,54]。下一步可关注微生物群落结构如何随着丹参生育期(幼苗期、开花期、旺盛期)或土壤条件(干旱、湿润、污染)的变化而调整,及这些变化如何影响丹参的生理和遗传特性,对此可采用原位检测技术(如土壤微生物电化学传感器)和时间序列采样相结合的方法。具体而言,在丹参主要生育期采集根际土壤和植株样本,通过 qPCR 定量关键微生物类群的丰度,同时利用 RNA 测序分析丹参根系组织在不同阶段对微生物信号的响应^[129]。

4.3 微生物群落与丹参遗传稳定性的调控网络解析

菌根真菌和促生真菌能够减轻环境胁迫对丹参遗传稳定性的威胁,但具体调控机制不太清楚。可进一步聚焦于微生物群落如何通过代谢信号或表观遗传修饰影响丹参关键基因的表达,进而维持其遗传一致性^[130]。如探究微生物分泌的代谢物是否通过调控 DNA 甲基化或组蛋白修饰,稳定次生代谢相关基因的表达^[131]。可采用宏基因组学、转录组学和代谢组学联合分析,首先通过 16S rRNA 测序或 ITS 测序分析接种特定微生物后丹参根际菌落的组成变化;其次,利用 RNA-seq 检测丹参关键基因的表达差异;最后结合液质联用鉴定微生物代谢产物及其对丹参代谢通路的调控作用。

4.4 微生物田间应用及定植能力的挑战与优化策略

尽管已有研究证实微生物在缓解丹参连作障碍、防控病害及减轻重金属胁迫方面具有多重功能,且有少部分研究通过田间试验验证了功能菌的应用潜力,但总体仍以体外实验及盆栽或温室条件验证为主^[67,71,73,125]。在由可控环境向复杂田间生态系统转化过程中,外源微生物面临多重限制因素,其中根际定植能力不足是制约其应用效果的关键瓶颈,功能菌在复杂土壤环境中易受本土微生物群落竞争及土壤理化性质波动影响,难以维持有效种

群密度^[132-134]；同时，温度、紫外辐射及水分等非生物因子影响微生物制剂的存活与功能表达，导致田间应用效果稳定性不足^[135]；此外，单一菌株功能有限，难以应对连作障碍、土传病害与重金属胁迫等多重逆境并存的复杂环境^[136]。因此，未来研究应以微生物资源挖掘与功能提升为核心：筛选适应性菌株与解析互作机制，从田间逆境环境中定向筛选具有较强环境适应性和竞争优势的土著功能菌株，结合多组学技术解析关键微生物互作机制，并构建功能互补的合成菌群；微生物制剂化与施用技术优化，利用微胶囊、海藻酸钠-壳聚糖等载体，并结合滴灌、种子包衣等施用技术，提高菌体存活率与根际定植效率，同时结合有机肥施用、轮作制度及土壤改良等农艺措施优化根际微环境；田间定植与功能评价体系建立，在田间条件下结合高通量测序与定量 PCR 等技术，系统评估外源菌的定植动态及其对根际微生物群落的影响，逐步建立定植能力评价体系。

综上，推动微生物技术从温室栽培向田间稳定应用转化，是实现丹参及其他药用植物绿色可持续发展的关键发展问题。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 战戈. 泰山丹参种质资源的评价与优良种质的筛选 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- [2] 王悦宸, 侯亚威, 王振国. 基于文献计量学的丹参研究现状与热点分析 [J]. 中草药, 2025, 56(4): 1318-1337.
- [3] 中国药典 [S]. 一部. 2025: 77.
- [4] 王昕, 施阳扬, 万梅绪, 等. 丹参有效成分及其制剂抗抑郁药理作用研究进展 [J]. 药物评价研究, 2025, 48(2): 296-306.
- [5] 柴争妍, 彭新, 杨琦帆, 等. 丹参及其药对药理作用及临床应用研究进展 [J]. 安徽中医药大学学报, 2024, 43(6): 108-112.
- [6] 李自波, 郑亚秋. 丹参及其有效成分调控血管内皮细胞功能的药理作用机制研究进展 [J]. 中草药, 2025, 56(14): 5324-5332.
- [7] He G J, Man J H, Chen Y, *et al.* Identification of *Salvia miltiorrhiza* germplasm resources based on metabolomics and DNA barcoding [J]. *Front Pharmacol*, 2025, 15: 1518906.
- [8] Peng L, Ru M, Wang B Q, *et al.* Genetic diversity assessment of a germplasm collection of *Salvia miltiorrhiza* Bunge based on morphology, ISSR and SRAP markers [J]. *Biochem Syst Ecol*, 2014, 55: 84-92.
- [9] 王准. 丹参栽培问题及相关技术现状研究 [J]. 农业技术与装备, 2022(3): 100-102.
- [10] 郭宝林, 林生, 冯毓秀, 等. 丹参主要居群的遗传关系及药材道地性的初步研究 [J]. 中草药, 2002, 33(12): 60-63.
- [11] Zhou X, Zhang Z C, Huang Y B, *et al.* Conservation genomics of wild red sage (*Salvia miltiorrhiza*) and its endangered relatives in China: Population structure and interspecific relationships revealed from 2b-RAD data [J]. *Front Genet*, 2021, 12: 688323.
- [12] Wu S J, Zhu B, Qin L P, *et al.* Transcription factor: A powerful tool to regulate biosynthesis of active ingredients in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 622011.
- [13] Yang L, Huang X L, Wang Z H, *et al.* Research progress on the pharmacological properties of active ingredients from *Salvia miltiorrhiza*: A review [J]. *Phytomedicine*, 2025, 148: 157272.
- [14] Ren J, Fu L, Nile S H, *et al.* *Salvia miltiorrhiza* in treating cardiovascular diseases: A review on its pharmacological and clinical applications [J]. *Front Pharmacol*, 2019, 10: 753.
- [15] Zheng X, Chen W J, Li X N, *et al.* Effects of environmental factors and genotype on performance, soil physicochemical properties and endophytic fungi of *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Rhizosphere*, 2025, 33: 101031.
- [16] Dai Y Y, Yan B B, Xiong F, *et al.* Tanshinone content prediction and geographical origin classification of *Salvia miltiorrhiza* by combining hyperspectral imaging with chemometrics [J]. *Foods*, 2024, 13(22): 3673.
- [17] Guo S, Pan R B, Zhang Y, *et al.* Plant-microbe interactions influence plant performance via boosting beneficial root-endophytic bacteria [J]. *Environ Microbiome*, 2025, 20(1): 18.
- [18] 王道平, 周欣, 梁光义, 等. 不同产地丹参中有效成分的含量比较 [J]. 天然产物研究与开发, 2005, 17(1): 70-72.
- [19] Zhang X D, Yu Y G, Yang D F, *et al.* Chemotaxonomic variation in secondary metabolites contents and their correlation between environmental factors in *Salvia miltiorrhiza* Bunge from natural habitat of China [J]. *Ind Crops Prod*, 2018, 113: 335-347.
- [20] 王巧, 于永杰, 付海燕, 等. 基于多指标含量测定结合化学计量学的不同产地丹参品质差异分析 [J]. 分析测试学报, 2023, 42(4): 389-401.
- [21] 兰英, 沈晓凤, 严铸云, 等. 不同地理种源丹参根系分泌物的 GC-MS 比较分析 [J]. 江苏农业科学, 2016, 44(1): 301-305.
- [22] 王凯, 巢建国, 谷巍, 等. 不同育苗方式对丹参种苗形态、农艺性状及生理生化指标的影响 [J]. 南方农业学报, 2020, 51(1): 162-168.

- [23] He C, Han T T, Liu C, *et al.* Deciphering the effects of genotype and climatic factors on the performance, active ingredients and rhizosphere soil properties of *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1110860.
- [24] Han T T, Li W Y, Li L, *et al.* AMF and DSE diversity and colonization characteristics of *Salvia miltiorrhiza* in different genotypes and growth periods [J]. *Rhizosphere*, 2025, 34: 101088.
- [25] Lv H Y, Li X Y, He D M, *et al.* Genotype-controlled vertical transmission exerts selective pressure on community assembly of *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Microb Ecol*, 2023, 86(4): 2934-2948.
- [26] Li X G, Ding C F, Hua K, *et al.* Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy [J]. *Soil Biol Biochem*, 2014, 78: 149-159.
- [27] Guo L, Chen X W, Li Z Y, *et al.* Effects of continuous cropping on bacterial community and diversity in rhizosphere soil of industrial hemp: A five-year experiment [J]. *Diversity*, 2022, 14(4): 250.
- [28] 张琳. 连作丹参生理生态特性研究 [D]. 济南: 山东中医药大学, 2014.
- [29] 孟缘, 付心雨, 鞠吉东, 等. 基于 ^{13}C 同位素标记法探究连作对丹参生长及光合碳分配的影响 [J]. *山东农业科学*, 2024, 56(2): 95-103.
- [30] 袁源, 黄海辰, 叶丽云, 等. 灵芝连作土壤真菌群落分析 [J]. *菌物学报*, 2019, 38(12): 2112-2121.
- [31] Zou P, Guo Y Z, Ding S, *et al.* Autotoxicity of endogenous organic acid stress in two *Ganoderma lucidum* cultivars [J]. *Molecules*, 2022, 27(19): 6734.
- [32] Ke L Q, Li P D, Xu J P, *et al.* Microbial communities and soil chemical features associated with commercial production of the medicinal mushroom *Ganoderma lingzhi* in soil [J]. *Sci Rep*, 2019, 9: 15839.
- [33] 张楠, 刘秋兰, 王连祥, 等. 鲁西南丹参膜下滴灌生态栽培技术 [J]. *农业科技通讯*, 2024(11): 193-194.
- [34] Sa R B, He S, Han D D, *et al.* Isolation and identification of a new biocontrol bacteria against *Salvia miltiorrhiza* root rot and optimization of culture conditions for antifungal substance production using response surface methodology [J]. *BMC Microbiol*, 2022, 22(1): 231.
- [35] 徐照璨. 丹参根腐病抗性鉴定体系建立及其种质评价 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2023.
- [36] 周冰谦, 卢恒, 杨国红, 等. 丹参常见病害及用药情况调查 [J]. *山东科学*, 2024, 37(4): 9-16.
- [37] 何咏梅, 田宝玉. 根结线虫胁迫下植物微生物组: 从感染效应到生物防治策略 [J]. *微生物学报*, 2025, 65(10): 4272-4294.
- [38] 冯辉, 赵敏, 周冬梅, 等. 南方根结线虫中国分离群体种内变异分析 [J]. *植物保护学报*, 2021, 48(2): 423-433.
- [39] 陈昆圆, 文艺, 许相奎, 等. 河南省丹参根结线虫病病原类鉴定 [J]. *河南农业大学学报*, 2022, 56(6): 998-1006.
- [40] 赵宝林. 丹参药材道地性探讨 [J]. *时珍国医国药*, 2009, 20(12): 3101-3102.
- [41] 袁孟娟, 藏香银, 韩军, 等. 丹参根腐病原菌的分离与鉴定 [J]. *仲恺农业工程学院学报*, 2015, 28(2): 62-65.
- [42] 杨瑾, 文艺, 高素霞, 等. 河南产区丹参根腐病原菌鉴定 [J]. *河南农业科学*, 2021, 50(10): 92-98.
- [43] 王成霖, 张战领, 华欣, 等. 人参属来源中药材重金属污染的研究进展 [J]. *中草药*, 2025, 56(2): 696-708.
- [44] Liao J Q, Huang X H, Jiang Y Y, *et al.* Identification of *Salvia miltiorrhiza* Bunge with high and low cadmium accumulation and insight into the mechanisms of cadmium accumulation [J]. *Chemosphere*, 2022, 307: 135978.
- [45] 王巧, 于永杰, 王紫怡, 等. 基于 ICP-MS 的不同产地丹参元素差异分析及健康风险评估 [J]. *中药材*, 2023, 46(9): 2224-2232.
- [46] 周斌, 龚安慧, 刘盼盼, 等. AAS 法测定铜仁地区丹参药材中 5 种重金属元素的含量 [J]. *大众科技*, 2022, 24(11): 49-52.
- [47] Bao H, Wang Y, Bao H N, *et al.* Ecotoxicological impacts of heavy metals on medicinal plant quality and rhizosphere microbial communities [J]. *Plants*, 2025, 14(20): 3214.
- [48] Ren Y, Wang G, Su Y Y, *et al.* Response of antioxidant activity, active constituent and rhizosphere microorganisms of *Salvia miltiorrhiza* to combined application of microbial inoculant, microalgae and biochar under Cu stress [J]. *Sci Total Environ*, 2024, 925: 171812.
- [49] 曾青, 熊超, 尹梅, 等. 植物微生物组生态功能与群落构建过程研究进展 [J]. *生物多样性*, 2023, 31(4): 182-198.
- [50] 程龙媛, 张国卉, 孙燕, 等. 药用植物-内生菌-根际微生物互作研究进展 [J]. *中草药*, 2024, 55(15): 5264-5273.
- [51] Pantigoso H A, Newberger D, Vivanco J M. The rhizosphere microbiome: Plant-microbial interactions for resource acquisition [J]. *J Appl Microbiol*, 2022, 133(5): 2864-2876.
- [52] Naylor D, Coleman-Derr D. Drought stress and root-associated bacterial communities [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 8: 2223.
- [53] Li C, Wu Y, Li L, *et al.* Different techniques reveal the difference of community structure and function of fungi from root and rhizosphere of *Salvia miltiorrhiza* Bunge [J]. *Plant Biol*, 2023, 25(6): 848-859.
- [54] Li L N, Huang J Y, Liu Y S, *et al.* Analysis of microbial community composition and diversity in the rhizosphere of *Salvia miltiorrhiza* at different growth stages [J]. *Int Microbiol*, 2025, 28(2): 277-288.
- [55] Chen H M, Wu H X, Yan B, *et al.* Core microbiome of

- medicinal plant *Salvia miltiorrhiza* seed: A rich reservoir of beneficial microbes for secondary metabolism? [J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(3): 672.
- [56] 李玲. 不同连作年限丹参根内和根际微生物多样性及促生效应研究 [D]. 保定: 河北大学, 2024.
- [57] 黄菊英. 不同连作年限丹参根际微生物多样性的研究 [D]. 伊宁: 伊犁师范大学, 2023.
- [58] Wu Y R, Li C B, Wu Y H, *et al.* Diversity and function of culturable Actinobacteria in the root-associated of *Salvia miltiorrhiza* Bunge [J]. *PeerJ*, 2021, 9: e11749.
- [59] 孙悦, 何松, 曾一峰, 等. 高通量扩增子测序分析生防细菌对丹参根际和根表土壤真菌群落多样性的影响 [J]. *中国微生物学杂志*, 2023, 35(10): 1144-1150.
- [60] Jia H M, Zhou J, Zhao W C, *et al.* β -Elemenic acid mediated enrichment of *Paenibacillus* to help *Salvia miltiorrhiza* Bunge alleviate drought stress [J]. *Microbiome*, 2025, 13(1): 153.
- [61] Das P P, Singh K R, Nagpure G, *et al.* Plant-soil-microbes: A tripartite interaction for nutrient acquisition and better plant growth for sustainable agricultural practices [J]. *Environ Res*, 2022, 214: 113821.
- [62] 刘宇. 丹参根系培养细菌组的菌株收集和功能分析 [D]. 成都: 成都中医药大学, 2023.
- [63] 王晓宇, 张松林, 王颖, 等. 基于高通量测序中江丹参“发汗”过程中优势微生物群落与主要药效成分相关性研究 [J]. *中草药*, 2024, 55(2): 420-433.
- [64] 赵沛贤. 丹参内生真菌多样性与拮抗生防资源发掘 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2025.
- [65] 段佳丽, 舒志明, 魏良柱, 等. 丹参红叶病发生的微生态机制 [J]. *应用生态学报*, 2013, 24(7): 1991-1999.
- [66] Li L N, Han Q D, Liu W L, *et al.* Microbial diversity in *Salvia miltiorrhiza* rhizosphere across cropping years [J]. *Lett Appl Microbiol*, 2025, 78(12): ovaf131.
- [67] Zhang L L, Pan X X, Zhang Y, *et al.* Effects of addition of *Trichoderma* spp. on growth and soil microorganisms of continuously cropped *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Front Plant Sci*, 2025, 16: 1654385.
- [68] 包丽琼, 陈同, 靳保龙, 等. 丹参酮类化合物调控丹参根微生物组的研究 [J]. *中国中药杂志*, 2021, 46(11): 2806-2815.
- [69] Gong F, He C, Li X N, *et al.* Impacts of fertilization methods on *Salvia miltiorrhiza* quality and characteristics of the epiphytic microbial community [J]. *Front Plant Sci*, 2024, 15: 1395628.
- [70] 龙仙女, 张兴开, 武越, 等. 丛枝菌根真菌提高药用植物镉胁迫抗性作用机制的研究进展 [J]. *中草药*, 2025, 56(4): 1477-1488.
- [71] 王飞, 李雪梦, 杨瑾, 等. 3株丹参根际促生细菌的筛选、鉴定及作用评价 [J]. *河南农业科学*, 2022, 51(12): 81-89.
- [72] Yang Y, Ou X H, Yang G, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the growth and Phyto-active compound of *Salvia miltiorrhiza* seedlings [J]. *Appl Sci*, 2017, 7(1): 68.
- [73] Zhou L, Tang K, Guo S. The plant growth-promoting fungus (PGPF) *Alternaria* sp. A13 markedly enhances *Salvia miltiorrhiza* root growth and active ingredient accumulation under greenhouse and field conditions [J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(1): 270.
- [74] Lahlali R, Laasli S E, Ait Barka E. Plant responses to biotic and abiotic stresses: From cellular to morphological changes: Series II [J]. *Agronomy*, 2025, 15(1): 229.
- [75] He K, Xu Y, Ding H, *et al.* The impact of short-term drought on the photosynthetic characteristics and yield of peanuts grown in saline alkali soil [J]. *Plants*, 2024, 13(20): 2920.
- [76] Singh H. Exploring adaptive modulation in plant functional traits and its impact on the productivity of *Acacia auriculiformis* under CO₂-enriched environment [J]. *Ind Crops Prod*, 2024, 210: 118186.
- [77] James R A, Blake C, Byrt C S, *et al.* Major genes for Na⁺ exclusion, Nax1 and Nax2 (wheat HKT1;4 and HKT1;5), decrease Na⁺ accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(8): 2939-2947.
- [78] Rozema J, Flowers T. Crops for a salinized world [J]. *Science*, 2008, 322(5907): 1478-1480.
- [79] Rahnema A, James R A, Poustini K, *et al.* Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil [J]. *Funct Plant Biol*, 2010, 37(3): 255-263.
- [80] Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam M M, *et al.* Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants [J]. *Int J Mol Sci*, 2013, 14(5): 9643-9684.
- [81] Wei Y L, Chen H Z, Wang L, *et al.* Cold acclimation alleviates cold stress-induced PSII inhibition and oxidative damage in tobacco leaves [J]. *Plant Signal Behav*, 2022, 17(1): 2013638.
- [82] Wu J J, Wang J Y, Hui W K, *et al.* Physiology of plant responses to water stress and related genes: A review [J]. *Forests*, 2022, 13(2): 324.
- [83] Khan W, Zhu Y, Khan A, *et al.* Above-and below-ground feedback loop of maize is jointly enhanced by plant growth-promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi in drier soil [J]. *Sci Total Environ*, 2024, 917: 170417.
- [84] Shi S M, Li H K, Wang X J, *et al.* Greater biomass production under elevated CO₂ is attributed to physiological optimality, trade-offs in nutrient allocation, and oxidative defense in drought-stressed mulberry [J].

- Antioxidants*, 2025, 14(4): 383.
- [85] Zhang S W, Qi X L, Zhu R Y, *et al.* Transcriptome analysis of *Salvia miltiorrhiza* under drought stress [J]. *Plants*, 2024, 13(2): 161.
- [86] Wang H, Wu C, Li X Y, *et al.* The change of bacterial community structure helped *Salvia miltiorrhiza* alleviate the pressure of drought stress [J]. *Front Plant Sci*, 2025, 16: 1642597.
- [87] 陈春, 种春斌, 路雷. 丹参 WOX 家族成员鉴定及 *SmWOX8* 基因在盐胁迫下的功能分析 [J]. 河南农业科学, 2025(6): 43-54.
- [88] 化文平, 刘菲, 浩佳欣, 等. 丹参 *ADH* 基因家族的鉴定与表达模式分析 [J]. 生物技术通报, 2025, 41(8): 211-219.
- [89] Chen Y L, Yao Z M, Sun Y, *et al.* Current studies of the effects of drought stress on root exudates and rhizosphere microbiomes of crop plant species [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(4): 2374.
- [90] Wankhade A, Wilkinson E, Britt D W, *et al.* A review of plant-microbe interactions in the rhizosphere and the role of root exudates in microbiome engineering [J]. *Appl Sci*, 2025, 15(13): 7127.
- [91] Feng Z W, Liang Q H, Yao Q, *et al.* The role of the rhizobiome recruited by root exudates in plant disease resistance: Current status and future directions [J]. *Environ Microbiome*, 2024, 19(1): 91.
- [92] Bi G Z, Zhou J M. MAP kinase signaling pathways: A hub of plant-microbe interactions [J]. *Cell Host Microbe*, 2017, 21(3): 270-273.
- [93] Luo H M, Zhu Y J, Song J Y, *et al.* Transcriptional data mining of *Salvia miltiorrhiza* in response to methyl jasmonate to examine the mechanism of bioactive compound biosynthesis and regulation [J]. *Physiol Plant*, 2014, 152(2): 241-255.
- [94] Lv X M, Zhang W Y, Chu S Y, *et al.* Endophytic fungus *Penicillium steckii* DF33 promoted tanshinones biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* by regulating the expression of CYP450 genes [J]. *Gene*, 2024, 899: 148094.
- [95] Zhang C L, Xing B C, Yang D F, *et al.* SmbHLH3 acts as a transcription repressor for both phenolic acids and tanshinone biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* hairy roots [J]. *Phytochemistry*, 2020, 169: 112183.
- [96] Wong C E, Singh M B, Bhalla P L. Spatial expression of CLAVATA3 in the shoot apical meristem suggests it is not a stem cell marker in soybean [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(18): 5641-5649.
- [97] Zhai X, Luo D, Li X Q, *et al.* Endophyte *Chaetomium globosum* D38 promotes bioactive constituents accumulation and root production in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Front Microbiol*, 2018, 8: 2694.
- [98] Duan W Y, Sun H, Ding W N, *et al.* Transcriptomic analysis of *Salvia miltiorrhiza* hairy roots in response to smoke-isolated karrikinolide (KAR1) using RNA-seq [J]. *S Afr N J Bot*, 2022, 150: 768-778.
- [99] Falcão J C F, Dáttilo W, Izzo T J. Temporal variation in extrafloral nectar secretion in different ontogenic stages of the fruits of *Alibertia verrucosa* S. Moore (Rubiaceae) in a Neotropical savanna [J]. *J Plant Interact*, 2014, 9(1): 137-142.
- [100] 冀玉良, 李堆淑, 朱广启, 等. 商洛丹参内生真菌的种群多样性研究 [J]. 安徽农业科学, 2011, 39(15): 8913-8915.
- [101] 丁小丽, 孙建军, 梁健, 等. 丹参叶片内生真菌群落结构及其与有效成分相关性分析 [J]. 中国中药杂志, 2015, 40(14): 2800-2806.
- [102] Shi H R, Ratering S, Schneider B, *et al.* Microbiota and horizontal microbial transmission dynamics associated with bramble (*Rubus* spp.) flowers [J]. *Environ Microbiome*, 2026, 21(1): 31.
- [103] Larrouy J L, Dhami M K, Jones E E, *et al.* Physiological stage drives fungal community dynamics and diversity in *Leptospermum scoparium* (mānuka) flowers [J]. *Environ Microbiol*, 2023, 25(3): 766-771.
- [104] 周信雁, 陈思宇, 魏宇飞, 等. 红皮白肉与红皮红肉火龙果植株茎部内生微生物群落结构特征 [J]. 中国农业科学, 2024, 57(2): 416-428.
- [105] Sun W D, Liu Q, Chen H L, *et al.* Rice phyllospheric *Pantoea* spp. suppress blast and bacterial blight diseases [J]. *Environ Microbiome*, 2025, 20(1): 137.
- [106] Sorty A M, Kudjordjie E N, Meena K K, *et al.* Plant root exudates: Advances in belowground signaling networks, resilience, and ecosystem functioning for sustainable agriculture [J]. *Plant Stress*, 2025, 17: 100907.
- [107] Li T T, Phillips R P, Rillig M C, *et al.* Mycorrhizal allies: Synergizing forest carbon and multifunctional restoration [J]. *Trends Ecol Evol*, 2025, 40(10): 983-994.
- [108] 吕佩, 王新绘, 刘晓颖, 等. 药用植物刺山柑不同部位细菌群落结构及其多样性 [J]. 微生物学报, 2023, 63(10): 3939-3954.
- [109] Qin X L, Pu H, Fang X L, *et al.* Microbial communities of *Schisandra sphenanthera* Rehd. et Wils. and the correlations between microbial community and the active secondary metabolites [J]. *Peer J*, 2024, 12: e17240.
- [110] Liu Y Z, Yang X Y, Shen W X, *et al.* Organophosphorus nematicide potentiated nematicidal effect by changing rhizosphere bacterial and fungal communities [J]. *Rhizosphere*, 2024, 31: 100936.
- [111] Zou X Y, Cao K B, Wang Q, *et al.* Enhanced degradation of polylactic acid microplastics in acidic soils: Does the

- application of biochar matter? [J]. *J Hazard Mater*, 2024, 477: 135262.
- [112] Jiang M, Yan Y X, Zhou B Q, *et al*. Metabolomic and transcriptomic analyses highlight metabolic regulatory networks of *Salvia miltiorrhiza* in response to replant disease [J]. *BMC Plant Biol*, 2024, 24(1): 575.
- [113] Ouyang Y, Cheng Q Q, Cheng C S, *et al*. Effects of plants-associated microbiota on cultivation and quality of Chinese herbal medicines [J]. *Chin Herb Med*, 2024, 16(2): 190-203.
- [114] Dini-Andreote F, Wells D M, Atkinson J A, *et al*. Microbial drivers of root plasticity [J]. *New Phytol*, 2025, 248(1): 52-67.
- [115] Mueller C W, Baumert V, Carminati A, *et al*. From rhizosphere to detritosphere-soil structure formation driven by plant roots and the interactions with soil biota [J]. *Soil Biol Biochem*, 2024, 193: 109396.
- [116] Badri D V, Chaparro J M, Zhang R F, *et al*. Application of natural blends of phytochemicals derived from the root exudates of *Arabidopsis* to the soil reveal that phenolic-related compounds predominantly modulate the soil microbiome [J]. *J Biol Chem*, 2013, 288(7): 4502-4512.
- [117] You H, Yang S J, Zhang L, *et al*. Promotion of phenolic compounds production in *Salvia miltiorrhiza* hairy roots by six strains of rhizosphere bacteria [J]. *Eng Life Sci*, 2018, 18(3): 160-168.
- [118] Cao Y, Chen R, Wang W T, *et al*. SmSPL6 induces phenolic acid biosynthesis and affects root development in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22(15): 7895.
- [119] Zhao G M, Shi Q M, Han Y, *et al*. The physiological and biochemical responses of a medicinal plant (*Salvia miltiorrhiza* L.) to stress caused by various concentrations of NaCl [J]. *PLoS One*, 2014, 9(2): e89624.
- [120] Deng H Y, Li Q, Cao R Z, *et al*. Overexpression of SmMYC2 enhances salt resistance in *Arabidopsis thaliana* and *Salvia miltiorrhiza* hairy roots [J]. *J Plant Physiol*, 2023, 280: 153862.
- [121] 王悦, 杨贝贝, 王浩, 等. 不同种植模式下丹参根际土壤微生物群落结构变化 [J]. *生态学报*, 2019, 39(13): 4832-4843.
- [122] Hao X L, Pu Z Q, Cao G, *et al*. Tanshinone and salvianolic acid biosynthesis are regulated by SmMYB98 in *Salvia miltiorrhiza* hairy roots [J]. *J Adv Res*, 2020, 23: 1-12.
- [123] Du Y X, Wang T L, Jiang J Y, *et al*. Biological control and plant growth promotion properties of *Streptomyces albidoflavus* St-220 isolated from *Salvia miltiorrhiza* rhizosphere [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 976813.
- [124] Pu C J, Ge Y, Yang G, *et al*. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance disease resistance of *Salvia miltiorrhiza* to *Fusarium* wilt [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 975558.
- [125] Wei X M, Cao P, Wang G, *et al*. Microbial inoculant and garbage enzyme reduced cadmium (Cd) uptake in *Salvia miltiorrhiza* (Bge.) under Cd stress [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2020, 192: 110311.
- [126] 吴玉瑞. 丹参根系培养放线菌组及其功能研究 [D]. 成都: 成都中医药大学, 2022.
- [127] Li Q H, Lu J C, Liu J Y, *et al*. High-throughput droplet microfluidics screening and genome sequencing analysis for improved amylase-producing *Aspergillus oryzae* [J]. *Biotechnol Biofuels Bioprod*, 2023, 16(1): 185.
- [128] Copeland C, Schulze-Lefert P, *et al*. Potential and challenges for application of microbiomes in agriculture [J]. *Plant Cell*, 2025, 37(8): koaf185.
- [129] Wani A K, Qadir F, Elboughdiri N, *et al*. Metagenomics and plant-microbe symbioses: Microbial community dynamics, functional roles in carbon sequestration, nitrogen transformation, sulfur and phosphorus mobilization for sustainable soil health [J]. *Biotechnol Adv*, 2025, 82: 108580.
- [130] 李琪. 丹参 SmCSN5-SmMYC2/SmMYB36 模块调控丹参酮类物质生物合成的机制研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2024.
- [131] 陈嘉婧, 李航, 赵淑娟. 丹参转录因子 SmbZIP6 调控丹酚酸类成分生物合成的研究 [J]. *中成药*, 2025, 47(8): 2796-2802.
- [132] 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 [J]. *微生物学杂志*, 2024, 44(1): 1-11.
- [133] 宋立群, 敖静, 刘晓辉, 等. 根际促生菌在植物根部的定殖研究进展 [J]. *应用与环境生物学报*, 2025, 31(10): 1672-1682.
- [134] Zhang H H, Liu Y P, Wu G W, *et al*. *Bacillus velezensis* tolerance to the induced oxidative stress in root colonization contributed by the two-component regulatory system sensor ResE [J]. *Plant Cell Environ*, 2021, 44(9): 3094-3102.
- [135] 张阔洋, 孙丽娜, 仇贵生, 等. 土壤环境因子对黏质沙雷氏菌生防效果影响研究进展 [J]. *福建农业学报*, 2026, 41(1): 1-11.
- [136] Wang W, Xia Y W, Zhang P P, *et al*. Narrow-spectrum resource-utilizing bacteria drive the stability of synthetic communities through enhancing metabolic interactions [J]. *Nat Commun*, 2025, 16: 6088.

[责任编辑 赵慧亮]