

研究报告

抗病促生细菌的筛选及叶面喷施复配菌剂对当归质量的影响

杜晓雪^{1,2}, 杨涛^{1,3}, 谢田朋^{1,2*}, 丁琦^{1,2}, 杨林桦^{1,2}, 黄钰芳^{1,2}

1 甘肃中医药大学 药学院, 甘肃 兰州 730000

2 陇药产业创新研究院, 甘肃 兰州 730000

3 甘肃省科学院生物研究所 甘肃省微生物资源开发利用重点实验室, 甘肃 兰州 730000

杜晓雪, 杨涛, 谢田朋, 丁琦, 杨林桦, 黄钰芳. 抗病促生细菌的筛选及叶面喷施复配菌剂对当归质量的影响[J]. 微生物学通报, 2026, 53(2): 761-781.

DU Xiaoxue, YANG Tao, XIE Tianpeng, DING Qi, YANG Linhua, HUANG Yufang. Screening of disease-resistant and plant growth-promoting bacteria and evaluation of the effects of foliar spraying with compound microbial agents on the quality of *Angelica sinensis*[J]. Microbiology China, 2026, 53(2): 761-781.

摘要:【背景】连作障碍严重影响了当归种植产业的健康发展, 开发能够提升当归质量的复合菌剂已成为当务之急。【目的】研究叶面喷施抗病和不抗病 2 类复合菌剂对连作当归质量的影响, 为研发更有效的抗病促生复合菌剂提供理论依据和参考。【方法】采用稀释平板涂布分离法分离菌株; 显微形态观察结合分子鉴定技术鉴定菌株; 采用常规方法测定菌株生理生化指标, 并统计当归生长、病害情况; 采用高效液相色谱法测定当归根中有效成分含量; 试剂盒检测法测定植物生理生化指标及菌株相关酶活性; 采用超高效液相色谱串联质谱联用技术结合多反应监测模式检测内源激素代谢物含量。【结果】共筛选出 6 株对当归具有一定促生功能的菌株, 根据对茄腐镰刀菌 (*Fusarium solani*) 的拮抗作用分为由贝莱斯芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*)、解淀粉芽孢杆菌 (*Bacillus amyloliquefaciens*) 与萎缩芽孢杆菌 (*Bacillus atrophaeus*) 组成的抗病菌剂 (KJ) 和侧孢短芽孢杆菌 (*Brevibacillus laterosporus*)、耐寒短芽孢杆菌 (*Peribacillus frigoritolerans*)、巨大芽孢杆菌 (*Bacillus*

资助项目: 国家自然科学基金(82160714, 82560755); 甘肃省青年人才项目(2024QNTD36); 甘肃省自然科学基金(23JRRA1711); 兰州市指导性计划(2022-5-167); 甘肃省高校教师创新基金(2025A-101); 甘肃省中药质量与标准研究重点实验室开放基金(ZYZL-2024-04); 甘肃省科学院产业化项目(2024YLCY-01); 平凉市科技局引导计划(PL-STK-2023A-061)

This work was supported by National Natural Science Foundation of China (82160714, 82560755), the Gansu Provincial Youth Talent Program (2024QNTD36), the Gansu Provincial Natural Science Foundation (23JRRA1711), the Lanzhou Municipal Guiding Plan (2022-5-167), the Gansu Provincial Higher Education Teachers' Innovation Fund (2025A-101), the Open Fund of Gansu Provincial Key Laboratory of Chinese Medicinal Materials Quality and Standard Research (ZYZL-2024-04), the Gansu Provincial Academy of Sciences Industrialization Project (2024YLCY-01), and the Guide Plan of Pingliang Science and Technology Bureau (PL-STK-2023A-061).

*Corresponding author. E-mail: xietianpeng@163.com

Received: 2025-06-22; Accepted: 2025-09-16; Published online: 2025-10-13

megaterium)组成的无拮抗活性菌剂(BJ),并将菌株复配后开展田间叶面喷施试验。KJ组和BJ组均促进了当归生长、缓解了土壤病害,有利于当归有效成分的积累:较对照组(CK),KJ组百株重增加29.69%、根腐病发病率降低69.44% ($P<0.05$);BJ组百株重增加47.97%、根腐病发病率降低25.00% ($P<0.05$)。KJ组显著提高了叶片丙二醛含量、亚硝酸还原酶活性、铵态氮、净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)及蒸腾速率(transpiration rate, Tr),显著降低了DPPH清除率及硝酸还原酶、谷氨酸合成酶、可溶性糖、叶绿素($P<0.05$);BJ组显著提高了叶片丙二醛、过氧化物酶、总酚、类黄酮、谷氨酰胺合酶、铵态氮及Pn、Tr ($P<0.05$)。此外,KJ组较CK组显著上调了细胞分裂素、水杨酸类激素水平,下调了茉莉酸、赤霉素类激素水平;BJ组显著上调了脱落酸、生长素、细胞分裂素、赤霉素类激素水平及12-氧代植物二烯酸。【结论】由贝莱斯芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌与萎缩芽孢杆菌组成的抗菌剂(KJ)和侧孢短芽孢杆菌、耐寒短芽孢杆菌、巨大芽孢杆菌组成的无抑菌活性菌剂(BJ)均对当归具有抗病、促生作用。抗菌剂能够在镰刀菌病原菌胁迫环境下高效防控病害,但同时也需付出氧化毒性代价;不抗菌剂可能更适合多种复杂环境,通过优化当归自身生理功能,促进植株生长与防御潜能提升。

关键词:当归;叶面喷施;芽孢杆菌属;短芽孢杆菌属;质量

Screening of disease-resistant and plant growth-promoting bacteria and evaluation of the effects of foliar spraying with compound microbial agents on the quality of *Angelica sinensis*

DU Xiaoxue^{1,2}, YANG Tao^{1,3}, XIE Tianpeng^{1,2*}, DING Qi^{1,2}, YANG Linhua^{1,2}, HUANG Yufang^{1,2}

1 College of Pharmacy, Gansu University of Chinese Medicine, Lanzhou 730000, Gansu, China

2 Gansu Pharmaceutical Industry Innovation Research Institute, Lanzhou 730000, Gansu, China

3 Key Laboratory of Microbial Resources Exploitation and Application of Gansu Province, Institute of Biology, Gansu Academy of Sciences, Lanzhou 730000, Gansu, China

Abstract: [Background] Continuous cropping obstacles have severely hindered the healthy development of the *Angelica sinensis* cultivation industry, making the development of compound microbial agents to enhance the quality of this medicinal plant an urgent priority. [Objective] We investigated the effects of foliar spraying with disease resistant and non-disease-resistant composite microbial agents on the quality of *A. sinensis* under continuous cropping conditions, aiming to provide a theoretical basis for developing more effective disease-resistant and growth-promoting compound microbial agents. [Methods] Bacterial strains were isolated *via* the dilution plate coating method and identified through morphological observation combined with molecular techniques. Conventional methods were employed to determine the physiological and biochemical characteristics of the strains, as well as to evaluate the growth and disease incidence of *A. sinensis*. The content of bioactive compounds in *A. sinensis* roots was quantified by HPLC. Commercial assay kits were used to measure the plant physiological and biochemical parameters, along with

strain-related enzyme activities. Endogenous hormone metabolites were analyzed by ultra-performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry with multiple reaction monitoring (UPLC-MS/MS+MRM). **[Results]** A total of six bacterial strains exhibiting growth-promoting effects on *A. sinensis* were screened out. According to their antagonistic activity against *Fusarium solani*, they were classified into two groups: the antagonistic strain (KJ) group consisting of *Bacillus velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, and *B. atrophaeus* and the non-antagonistic strain (BJ) group comprising *Brevibacillus laterosporus*, *Peribacillus frigiditolerans*, and *B. megaterium*. Field foliar spraying experiments were conducted with the compound agents developed with these strains. Both KJ and BJ treatments promoted *A. sinensis* growth, alleviated soil-borne diseases, and enhanced the accumulation of active components. Compared with the control (CK), the KJ treatment increased the fresh weight per 100 plants by 29.69% and reduced the root rot incidence by 69.44% ($P<0.05$). The BJ treatment increased the fresh weight per 100 plants by 47.97% and reduced the root rot incidence by 25.00% ($P<0.05$). Compared with CK, the KJ treatment increased the malondialdehyde (MDA), nitrite reductase, ammonium nitrogen, net photosynthetic rate (Pn), and transpiration rate (Tr), but decreased the DPPH radical scavenging activity, nitrate reductase, glutamine synthetase, soluble sugars, and chlorophyll content of leaves ($P<0.05$). The BJ treatment enhanced the MDA, peroxidase activity, total phenols, flavonoids, glutamine synthetase, ammonium nitrogen, Pn, and Tr of leaves ($P<0.05$). Additionally, the KJ treatment significantly raised the cytokinin and salicylic acid levels while lowering the jasmonic acid and gibberellin levels compared with CK. The BJ treatment significantly elevated the abscisic acid, auxin, cytokinin, gibberellin, and 12-oxo-phytodienoic acid levels. **[Conclusion]** Both the KJ agent composed of *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, and *B. atrophaeus* and the BJ agent consisting of *B. laterosporus*, *Peribacillus frigiditolerans*, and *B. megaterium* demonstrate disease-resistant and growth-promoting effects on *A. sinensis*. The KJ agent effectively controls diseases under *Fusarium* stress but incurs oxidative toxicity costs. The KJ agent may be more adaptable to complex environments and enhances plant growth and defense potential by optimizing the physiological functions of *A. sinensis*.

Keywords: *Angelica sinensis*; foliar spraying; *Bacillus*; *Brevibacillus*; quality

在自然生态系统中，植物的生长发育及其生理行为与植物微生物组存在密切的互作关系^[1-2]。这些微生物群落定殖于植物的各个部分，包括根、茎、叶、花、果实等部位，通过参与营养代谢、增强宿主对生物胁迫(如病原菌侵染等)和非生物胁迫(如干旱、盐胁迫等)的抗性等多种机制，显著影响宿主的生理功能和生态适应性^[1,3]。植物与环境互作的关键界面主要是叶际和根际^[4]。据报道，叶际微生物群落的优势细菌门以变形菌门(*Proteobacteria*)、

放线菌门(*Actinomycetota*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)和拟杆菌门(*Bacteroidetes*)为主^[5-7]，优势细菌属以假单胞菌属(*Pseudomonas*)^[5]、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)^[6]、甲基杆菌属(*Methylobacterium*)^[8]和黄单胞菌属(*Xanthomonas*)^[9]等为主。根际微生物群落的优势细菌门以变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinomycetota*)、酸杆菌门(*Acidobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)、绿弯菌门(*Chloroflexi*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadetes*)和硝化螺旋菌门

(*Nitrospirae*)为主^[10-13], 优势细菌属以芽孢杆菌属(*Bacillus*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、固氮菌属(*Azotobacter*)、节杆菌属(*Arthrobacter*)、根瘤菌属(*Rhizobium*)、农杆菌属(*Agrobacterium*)、黄杆菌属(*Flavobacterium*)和微球菌属(*Micrococcus*)等为主^[14-16]。总体来看, 根际细菌群落较叶际更为丰富和复杂, 从根际分离筛选具有促生、抗病功能的有益菌并进行开发利用已成为药材绿色种植领域的关注热点^[17-18], 目前, 以芽孢杆菌属^[19]、短芽孢杆菌属(*Brevibacillus*)^[20]菌株为基础的根施型复合菌剂得到了广泛应用。但是, 由于土壤类型、环境温度和降水等气候差异的影响, 其应用效果尚不稳定, 同时, 药用植物种植常需覆盖地膜, 种植后根施处理操作困难、成本高等问题也使其应用受到限制。目前, 叶面喷施型复合菌剂因用量少、成本低、操作方便、使用自由度高、效率高等优点, 正在逐渐受到关注^[21], 然而, 将有效菌株通过复配后应用到叶际的抗病促生效果目前尚不明晰。

当归为伞形科植物当归 [*Angelica sinensis* (Oliv.) Diels] 的干燥根, 具有补血活血, 调经止痛, 润肠通便的功效^[22]。目前当归以栽培品为主, 主产于甘肃^[23], 在云南、四川等地也有种植^[24]。近年来, 甘肃岷县、宕昌等道地产区因连作障碍等因素, 导致病害频发, 产量下降, 据报道, 仅根腐病在部分地区就可高达 50% 以上^[25], 严重影响了当归种植产业的健康发展, 因此, 开发能够提升当归质量的复合菌剂已成为当务之急。研究表明, 叶面菌剂具有控制植物病害、促进植物生长的应用效果。Gupta 等^[26]研究发现, 铜绿假单胞菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) PM1 可以诱导烟草和黄花蒿对烟草花叶病毒 (tobacco mosaic virus, TMV) 等产生抗性, 叶面喷施 PM1 可显著降低病毒 RNA 的积累。Guo 等^[27]用解淀粉芽孢杆菌 (*Bacillus amyloliquefaciens*) Ba13 悬浮液喷施在番茄植株真叶上, 发现 Ba13 菌剂通过激活番茄中与系统抗性相关的基因表达和酶活性来提高番茄对黄

化曲叶病的防御能力; 同时 Ba13 菌剂还促进番茄根系发育和地上部生长。但在实际应用中, 叶面菌剂也存在一定的瓶颈, 如定殖效率低、稳定性差等^[28-29]。我们前期研究发现, 芽孢杆菌属在当归根际土壤和叶际中均有出现, 而短芽孢杆菌属仅在根际土壤中出现, 属于根际特有微生物^[10]。为进一步研究 2 类细菌属是否能够通过叶面喷施提升当归质量, 本研究以当归为研究对象, 从植株的根际土壤和根内组织中分离菌株, 根据菌株功能筛选促生菌株并进行菌剂复配, 通过叶面喷施研究复合菌剂对当归质量的影响, 以期为叶施菌剂的开发提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 样品

岷县中药材生产技术指导站提供的岷归 1 号当归幼苗, 经甘肃中医药大学崔治家教授鉴定为伞形科植物当归 [*Angelica sinensis* (Oliv.) Diels]。

1.2 培养基、主要试剂和仪器

LB 培养基、马铃薯葡萄糖肉汤 (potato dextrose broth, PDB) 培养基、马铃薯葡萄糖琼脂 (potato dextrose agar, PDA) 培养基、葡萄糖蛋白胨培养液、牛肉膏蛋白胨液体培养基、高氏一号培养基、改良斯蒂芬逊培养基、国际植物研究所磷酸盐生长培养基、阿须贝氏 (Ashby) 培养基等^[30-31], 北京酷来搏科技有限公司。乙腈、甲醇、冰乙酸、三氯甲烷, 北京迈瑞达科技有限公司; 阿魏酸对照品 (纯度≥98.0%)、阿魏酸松柏酯对照品 (纯度≥98.0%)、Z-藁本内酯对照品 (纯度≥98.0%), 上海源叶生物技术有限公司; 总酚 (total phenol, TP) 含量检测试剂盒、DPPH 自由基清除能力试剂盒、硝酸还原酶试剂盒、谷氨酸合成酶试剂盒、叶绿素含量检测试剂盒, 北京盒子生工科技有限公司; 革兰氏染色试剂盒, 广东环凯生物科技有限公司; 30% 过氧化氢溶

液、甲基红试剂, 国药集团化学试剂有限公司; 石蕊试纸, 天津塘沽澳科精细化工有限公司; 铬天青 S (CAS) 试剂, 上海中泰化学试剂有限公司; 亚硝酸盐氮、硝酸盐氮试剂盒, 银川连华科技发展有限公司。

气浴恒温振荡器, 常州金坛恒丰仪器制造有限公司; 医用洁净工作台, 济南鑫贝西生物技术有限公司; 显微镜, 奥林巴斯(深圳)工业有限公司; 低速离心机, 四川蜀科仪器有限公司; 紫外可见分光光度计, 上海美谱达仪器有限公司; 便携式光合仪, 北京力高泰科技有限公司; 多功能粉碎机, 永康科莱尔有限公司; 高效液相色谱仪, 安捷伦科技中国有限公司; 超高效液相色谱和串联质谱, 上海 SCIEX 爱博才思分析仪器贸易有限公司。

1.3 试验地概况

于 2024 年 4–10 月在位于甘肃省武威市天祝藏族自治县华藏寺镇红大村的绿能农业科技股份有限公司天祝中药材生态种植示范基地进行 (36.98°–37.05°N, 103.08°–103.15°E), 当地海拔 2 550 m, 属大陆性高原季风气候, 年平均气温 2 °C, 年无霜期 140 d, 日照年均 2 500 h, 年降水量 260–700 mm, 土壤类型为山地栗钙土。试验地为连续种植 3 年当归的连作地块。

1.4 菌株的分离与鉴定

挑选大小(芦头直径约 0.4–0.6 cm)、重量(百苗重约 100 g)一致的健康当归幼苗种植于大田中, 种植行距 30 cm, 株距 15 cm, 小区面积 30 m² (4 m×7.5 m), 种植前施用有机肥: 有机质≥45%, 总养分(N+P₂O₅+K₂O)≥4%, 0.48 kg/m²。种植期间叶面喷施课题组前期研制的复合菌剂, 每 30 d 喷施 1 次, 待生长 60 d 后, 选取生长旺盛、无病虫害的健康当归, 采挖后用无菌毛刷刷取黏附在根表面的细土混样作为根际土壤样品, 土壤和根部分别冻存备用。将根际土壤用无菌蒸馏水梯度稀释 10⁻¹–10⁻⁶ 倍, 根部通过 0.1% 的升汞外植体消毒, 无菌蒸馏水清洗 3–4 遍后进

行研磨, 研磨液梯度稀释 10⁻¹–10⁻⁶ 倍。分别吸取根际土壤和根部 100 μL 稀释液涂布于 TSA、PDA 等培养基, 28 °C 培养 2–3 d 后分别挑取单菌落采用平板划线法纯化, 对纯化后的菌株进行显微形态鉴定, 初步选取芽孢杆菌属和短芽孢杆菌属纯化菌株。使用通用引物 27F (5'-AGAGTTTGATCMTGGCTCAG-3') 和 1492R (5'-TACGGYTACCTTGTTACGACTT-3') 进行 16S rRNA 基因序列 PCR 扩增, PCR 反应体系: 2×Taq DNA 聚合酶预混液 12.5 μL, 27F (10 μmol/L)/1492R (10 μmol/L) 各 1.0 μL, 菌液 1.0 μL, ddH₂O 9.5 μL。PCR 反应条件: 95 °C 10 min; 95 °C 30 s, 58 °C 30 s, 72 °C 90 s, 34 次循环; 72 °C 5 min; 12 °C 保温。使用引物 gyrB-F (5'-GGGGTCTACTGCTTCACCAA-3') 和 gyrB-R (5'-TTGTCCGGGTTGTACTCGTC-3') 进行 PCR 扩增, gyrB 保守基因反应体系: 2×Taq DNA 聚合酶预混液 12.5 μL, gyrB-F (10 μmol/L)/gyrB-R (10 μmol/L) 各 0.5 μL, 菌液 1.0 μL, ddH₂O 10.5 μL。PCR 反应条件: 95 °C 150 s; 95 °C 15 s, 50 °C 30 s, 72 °C 60 s, 34 次循环; 72 °C 10 min; 12 °C 保温。电泳检测合格后, 将 PCR 产物送至北京擎科生物科技股份有限公司采用 Sanger 测序方法测序。使用 MEGA 11 软件对 16S rRNA 基因序列、保守基因 gyrB 序列进行串联, 将得到的串联序列在 NCBI 数据库中进行 BLAST 比对, 下载同源性较高的序列, 再利用 MEGA 11 软件构建系统发育树。

1.5 菌株功能检测

对鉴定菌株分别进行茄腐镰刀菌(*Fusarium solani*)拮抗性、解磷功能、甲基红反应、氨化作用、接触酶试验等生理生化定性指标测定, 以及嗜铁素相对含量、硝化能力、固氮效能、ACC 脱氨酶活性、过氧化物酶活性、漆酶活性等生理生化定量指标测定。

甲基红反应: 用无菌吸管接种菌液 0.1 mL 于葡萄糖蛋白胨培养液中, 以不接种管作为对照, 放入 37 °C 温箱中培养 24 h。随后将 2 支试

管摇动 3 min, 沿管壁加入甲基红试剂 3-4 滴, 观察是否变色。

氮化作用: 用无菌吸管接种菌液 0.1 mL 于牛肉膏蛋白胨液体培养基中, 以不接种管作为对照。在试管口内壁各附挂 1 条红色石蕊试纸, 观察试纸是否变蓝。

接触酶试验: 从平板中挑取少量菌种, 滴加 30% 过氧化氢溶液 2-3 滴, 观察是否有气泡。

酶活性测定: ACC 脱氨酶活性参考文献 [32-33] 方法测定; 固氮酶活性采用蒽酮光电比色法、固氮菌液全氮比色测定法等^[34]测定; 过氧化物酶、漆酶活性按照试剂盒说明书所述分光光度法测定。

促生指标测定: 拮抗活性测定、解磷功能、嗜铁素相对含量测定、硝化力测定等试验参考姚阳阳^[35]方法。

1.6 田间试验设计

通过菌株功能测定结果, 将纯化菌株划分为有抗病功能和无抗病功能 2 类。随后在 1.4 中田间条件下, 采用单因素完全随机设计, 共设置叶面喷施抗病菌剂组(KJ)、不抗病菌剂组(BJ)、对照组(CK) 3 个处理组, 每个处理的小区面积 30 m² (4 m×7.5 m), 各重复 3 次。种植的当归幼苗规格如 1.4 所述, KJ 组、BJ 组叶面每次喷施复合菌剂 2×10⁸ CFU/mL^[36], CK 组每次喷施等量 PDB 培养基, 种植于 4 月初进行, 随后于 5 月初至 8 月初每月叶面喷施处理 1 次, 共喷施 4 次, 以叶片有水滴凝结为标准, 喷施时间为傍晚, 环境温度为 10-20 °C、湿度为 60%-80%。

1.7 叶片采集

待第 4 次喷施结束后的第 5 天进行叶片采摘。每小区随机选取 10 株当归, 采摘相同部位叶片, 每个处理组采集叶片 30 片进行混样, 并分为 2 份用液氮冻存, 1 份用于检测激素代谢组, 1 份用于测定叶片生理生化指标。

1.8 当归生长、病害及有效成分测定

配制 6 个浓度梯度的阿魏酸(0.002 16、0.010 8、0.021 6、0.043 2、0.108、0.216 mg/mL)、阿魏酸松柏酯(0.001 14、0.005 7、0.011 4、0.022 8、0.057、0.114 mg/mL)、藁本内酯对照品溶液(0.003 94、0.039 4、0.197、0.394、0.591、0.788 mg/mL), 以峰面积(y)对浓度(x)进行线性回归, 相关系数(R^2)要求 ≥ 0.999 。精密量取 6 份已知含量的样品溶液并精密加入适量的对照品溶液, 通过 HPLC 法测定, 检测限为 0.1 μ g/mL, 并计算回收率。HPLC 条件: 色谱柱: Merk RP-C18 柱(250 mm×4.6 mm, 5 μ m); 流动相: 1% 冰乙酸水溶液(A)-乙腈(B), 梯度洗脱(0-60 min, 19% B; 60-75 min, 100% B); 流速 1.0 mL/min; 检测波长 280 nm; 柱温 30 °C; 进样量 20 μ L。

各处理组随机选取 100 株完整当归, 测定百株鲜重、芦头直径、根颈长、根长, 根据当归根部病变计算根腐病发病率。各组随机选取 5 株当归按上述色谱条件测定阿魏酸、阿魏酸松柏酯、藁本内酯含量。

1.9 叶片生理生化检测

按照检测试剂盒说明书测定丙二醛、DPPH、过氧化物酶、总酚、类黄酮、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶、亚硝酸还原酶、硝酸还原酶、铵态氮、硝态氮、氨基氮、可溶性糖、叶绿素等含量及酶活性。使用便携式光合仪测定当归叶片净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)、蒸腾速率(transpiration rate, Tr)。各处理组 3 个重复。

1.10 激素代谢组检测

采用超高效液相色谱(ultra performance liquid chromatography, UPLC)和串联质谱(tandem mass spectrometry, MS/MS)检测数据, 电喷雾离子源温度为 550 °C, 正离子模式下质谱电压为 5 500 V, 负离子模式下质谱电压为 -4 500 V, 碰撞能量为 10-25 eV。基于标准品构建 MWDB

(metware database)数据库对质谱检测的数据进行定性分析。利用三重四级杆质谱的多反应监测模式(multiple reaction monitoring, MRM)进行定量分析。通过差异倍数(fold change, FC)分析挖掘差异代谢物。各处理组 3 个重复。

1.11 数据处理及分析

采用 SPSS 21.0 软件对所得数据进行方差齐性检验(单因素 ANOVA 检验)分析差异显著性(显著性水平 $P < 0.05$)。用迈维云平台(<https://cloud.metware.cn/#/home>)绘制变异系数(coefficient of variation, CV)图、正交偏最小二乘判别分析(orthogonal partial least squares discriminant analysis, OPLS-DA)得分图、火山图和聚类热图。

2 结果与分析

2.1 菌株鉴定与功能分析

2.1.1 菌株鉴定结果

通过对当归根际土壤和根部稀释液的分离

纯化,共获得 18 株菌株,通过平板培养观察菌落的形态、颜色、表面和边缘特征,借助显微镜和染色技术观察分离菌株的细胞性状,初步筛选了 6 株疑似芽孢杆菌属和短芽孢杆菌属纯化菌株,其菌落表面呈现光滑、粗糙或褶皱的形态特征,其细胞呈杆状,能够形成椭圆形芽孢,具有周生鞭毛结构,经革兰氏染色呈阳性反应^[37](表 1)。

对筛选菌株扩增后的 PCR 产物进行分子鉴定,将测序获得的菌株 16S rRNA 基因序列、*gyrB* 基因序列分别上传至 NCBI 数据库,并与 NCBI 数据库中的序列进行比对,发现 6 株菌株分别为芽孢杆菌属的贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)、解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)、萎缩芽孢杆菌(*Bacillus atrophaeus*)、巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)、短芽孢杆菌属的侧孢短芽孢杆菌(*Brevibacillus laterosporus*)、耐寒短芽孢杆菌(*Peribacillus frigiditolerans*) (表 2),菌株测序覆盖率为

表1 菌株形态特征

Table 1 Strain morphological characteristics

菌株编号 Strain No.	菌落形态 Colony morphology	细胞性状 Cell characteristic
DG4	白色、圆形、不透明、表面褶皱、边缘不整齐云雾状扩散 White, circular, opaque, with wrinkled surface and irregular, spreading (or diffuse) edge	杆状、芽孢椭圆形、具有周生鞭毛、革兰氏阳性细菌 Rod-shaped, ellipsoidal endospore-forming, peritrichous, Gram-positive bacterium
DG9	米黄色、不透明、表面光滑、边缘不整齐云雾状扩散 Cream-colored, opaque, with smooth surface and irregular, spreading (or diffuse) edge	杆状、芽孢椭圆形、具有周生鞭毛、革兰氏阳性细菌 Rod-shaped, ellipsoidal endospore-forming, peritrichous, Gram-positive bacterium
DG11	米黄色、圆形、不透明、凸起、表面粗糙、边缘不规则 Cream-colored, circular, opaque, raised, with rough surface and irregular edge	杆状、芽孢椭圆形、具有周生鞭毛、革兰氏阳性细菌 Rod-shaped, ellipsoidal endospore-forming, peritrichous, Gram-positive bacterium
DG19	黑色、不透明、表面褶皱、缘不整齐云雾状扩散 Black, opaque, with wrinkled surface and irregular, spreading (or diffuse) edge	杆状、芽孢椭圆形、具有周生鞭毛、革兰氏阳性细菌 Rod-shaped, ellipsoidal endospore-forming, peritrichous, Gram-positive bacterium
DG60	白色、圆形、不透明、面光滑湿润、边缘整齐 White, circular, opaque, with smooth, moist (or glistening) surface and entire (or regular) edge	杆状、芽孢椭圆形、革兰氏阳性细菌 Rod-shaped, ellipsoidal endospore-forming, Gram-positive bacterium
DG21	黄褐色、表面粗糙、不透明、边缘不规则 Yellowish-brown, opaque, with rough surface and irregular edge	杆状、芽孢椭圆形、具有周生鞭毛、革兰氏阳性细菌 Rod-shaped, ellipsoidal endospore-forming, peritrichous, Gram-positive bacterium

表2 菌株的16S rRNA基因序列、*gyrB*基因序列同源性分析Table 2 Similarity analysis of partial 16S rRNA and *gyrB* gene sequences of all strains

编号 No.	16S rRNA 基因序列对比信息(登录号) 16S rRNA gene sequence comparison (accession No.)	16S rRNA 基因序列一致性 16S rRNA gene sequence identity (%)	<i>gyrB</i> 基因序列对比信息(登录号) <i>gyrB</i> gene sequence comparison (accession No.)	<i>gyrB</i> 基因序列一致性 <i>gyrB</i> gene sequence identity (%)	细菌属 Bacterial genus	菌株名称 Strain designation
DG4	<i>Bacillus velezensis</i> strain CR-502 (AY603658)	99	<i>Bacillus velezensis</i> strain FZB42 (NC_009725.2)	99	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	贝莱斯芽孢杆菌 <i>Bacillus velezensis</i>
DG9	<i>Brevibacillus laterosporus</i> strain DSM 25 (CP017705)	99	<i>Brevibacillus laterosporus</i> strain DSM 25 (CP017705)	100	短芽孢杆菌属 <i>Brevibacillus</i>	侧孢短芽孢杆菌 <i>Brevibacillus laterosporus</i>
DG11	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> strain 10-CK-CTC-1 (MH894245.1)	99	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> strain GKT04 (CP072120)	99	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	解淀粉芽孢杆菌 <i>Bacillus amyloliquefaciens</i>
DG19	<i>Bacillus atrophaeus</i> strain JCM 9070 (AB021181)	99	<i>Bacillus atrophaeus</i> strain SW (CP154443)	100	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	萎缩芽孢杆菌 <i>Bacillus atrophaeus</i>
DG60	<i>Peribacillus frigiditolerans</i> strain DSM 8801 (MW578406.1)	99	<i>Peribacillus frigiditolerans</i> strain JHS1 (CP091882)	99	短芽孢杆菌属 <i>Brevibacillus</i>	耐寒短芽孢杆菌 <i>Peribacillus frigiditolerans</i>
DG21	<i>Bacillus megaterium</i> strain IHB B 4625 (KF475802.1)	99	<i>Bacillus megaterium</i> strain NBRC 15308 (CP009920)	99	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	巨大芽孢杆菌 <i>Bacillus megaterium</i>

50%–100%。如表 2 所示，比对序列一致性均大于 98.7%，说明鉴定结果可靠。

为进一步确认菌株的种类，使用 16S rRNA 基因序列和 *gyrB* 基因序列的串联序列构建系统发育树，如图 1 所示，菌株 DG4、DG9、DG11、DG19、DG60、DG21 分别与贝莱斯芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*) strain ZK-3、侧孢短芽孢杆菌 (*Brevibacillus laterosporus*) strain DSM 25、解淀粉芽孢杆菌 (*Bacillus amyloliquefaciens*) strain GKT04、萎缩芽孢杆菌 (*Bacillus atrophaeus*) strain SW、耐寒短芽孢杆菌 (*Peribacillus frigiditolerans*) strain JHS1、巨大芽孢杆菌 (*Bacillus megaterium*) strain NBRC 15308 的串联序列可信度分别为 83%、100%、83%、84%、100%、100%，为进一步的种水平鉴定提供了强有力证据。

2.1.2 菌株功能

如表 3 所示，贝莱斯芽孢杆菌 DG4、解淀粉芽孢杆菌 DG11、萎缩芽孢杆菌 DG19 对当归根腐病原菌茄腐镰刀菌具有拮抗作用，侧孢短芽孢杆菌 DG9、耐寒短芽孢杆菌 DG60、巨大芽孢杆菌 DG21 对茄腐镰刀菌无拮抗作用。此外，巨大芽孢杆菌 DG21 具有解磷作用；菌株 DG4、DG9、DG11、DG19、DG60、DG21 均可分解葡萄糖产酸，且均具有氨化作用；萎缩芽孢杆菌 DG19、巨大芽孢杆菌 DG21 含有过氧化氢酶，可分解过氧化氢。

如表 4 所示，6 株菌株均含有一定量嗜铁素、过氧化物酶及漆酶，并且均具有硝化、固氮的能力。其中，菌株 DG4、DG60 的嗜铁素相对含量高达 80% 和 83%，这表明这些菌株在铁元素获取和利用方面具有优势；侧孢短芽孢杆

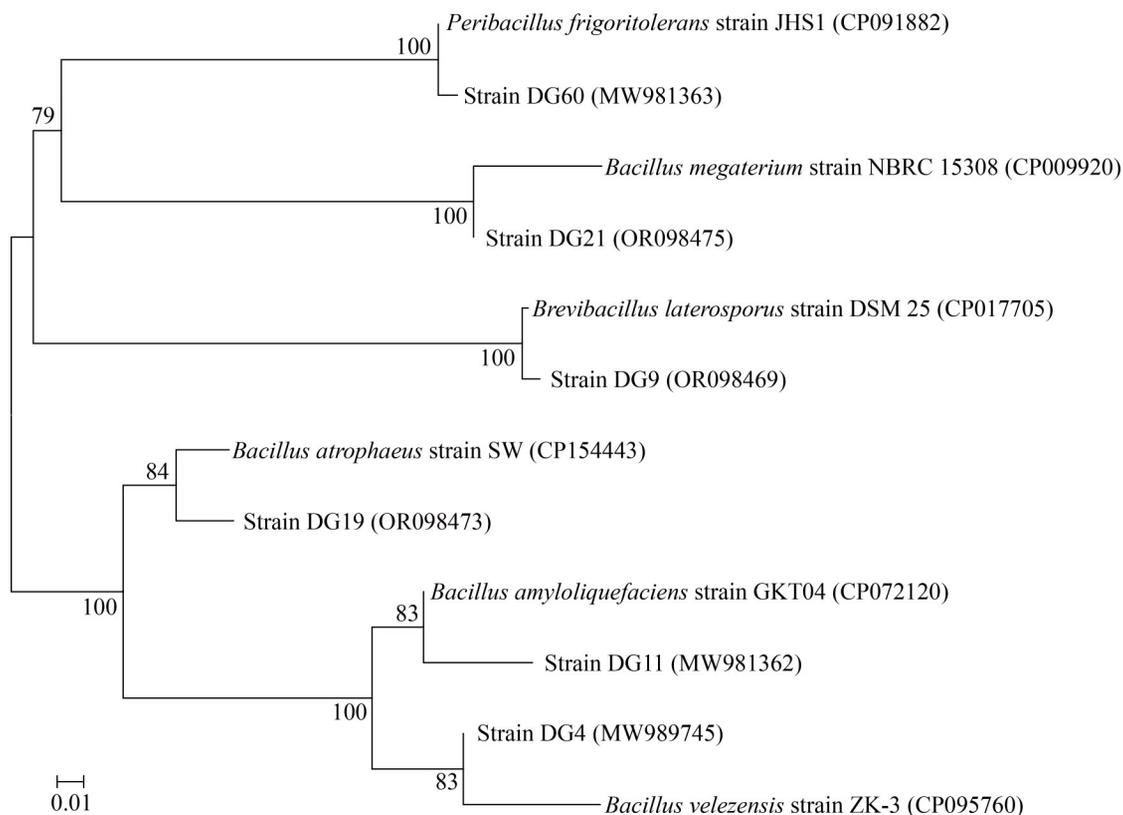


图1 基于16S rRNA基因和gyrB基因序列串联构建的系统发育树 括号中数值为GenBank登录号；分支处标注有自展值；标尺0.01代表核苷酸替换率。

Figure 1 Phylogenetic tree constructed based on tandem sequence of 16S rRNA gene and gyrB gene. The values in parentheses are GenBank accession numbers; Bootstrap values are indicated at the branches; The scale bar 0.01 represents the nucleotide substitution rate.

表3 各菌株生理生化特征

Table 3 Qualitative results of physiological and biochemical characterization of the strain

编号 No.	菌株名称 Strain name	平板拮抗真菌 Plate antagonistic fungi	解磷作用 Phosphate solubilization	甲基红反应 Methyl red reaction	氨化作用 Ammonification	接触酶试验 Catalase test
DG4	贝莱斯芽孢杆菌 <i>Bacillus velezensis</i>	+	-	++	++	-
DG9	侧孢短芽孢杆菌 <i>Brevibacillus laterosporus</i>	-	-	++	++	-
DG11	解淀粉芽孢杆菌 <i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	+	-	+	++	-
DG19	萎缩芽孢杆菌 <i>Bacillus atrophaeus</i>	+	-	++	+	++
DG60	耐寒短芽孢杆菌 <i>Peribacillus frigorigerans</i>	-	-	++	++	-
DG21	巨大芽孢杆菌 <i>Bacillus megaterium</i>	-	+	++	+	++

+: 阳性结果; ++: 强阳性结果; -: 阴性结果。

+: Positive result; ++: Strong positive result; -: Negative result.

表4 各菌株促生相关功能检测

Table 4 Quantitative results of physiological and biochemical characterization of the strain

编号 No.	菌株名称 Strain name	嗜铁素相对 含量 Relative siderophore content (%)	硝化力 Nitrification capacity (%)	固氮效能 Nitrogen fixation efficiency (g/g)	ACC脱氨酶 活性 ACC deaminase activity ($\mu\text{mol}/\text{min}$)	过氧化物酶 Peroxidase (U/mL)	漆酶 Laccase (U/mL)
DG4	贝莱斯芽孢杆菌 <i>Bacillus velezensis</i>	80.00 \pm 1.00a	1.76 \pm 0.03d	0.088 00 \pm 0.000 22b	0	87.78 \pm 0.20b	1.71 \pm 0.31b
DG9	侧孢短芽孢杆菌 <i>Brevibacillus laterosporus</i>	52.00 \pm 1.00d	2.86 \pm 0.15a	0.007 50 \pm 0.000 33c	0.70 \pm 0.015a	3.32 \pm 0.11e	1.22 \pm 0.45c
DG11	解淀粉芽孢杆菌 <i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	61.00 \pm 2.00c	2.04 \pm 0.02c	0.033 00 \pm 0.000 38d	0	203.65 \pm 2.36a	4.49 \pm 0.29a
DG19	萎缩芽孢杆菌 <i>Bacillus atrophaeus</i>	58.00 \pm 1.00c	0.85 \pm 0.06f	0.094 00 \pm 0.001 10a	0.36 \pm 0.041b	1.22 \pm 0.11f	1.00 \pm 0.11c
DG60	耐寒短芽孢杆菌 <i>Peribacillus frigoritolerans</i>	83.00 \pm 2.00a	1.51 \pm 0.05e	0.058 00 \pm 0.000 87c	0.34 \pm 0.011b	16.13 \pm 0.10d	1.06 \pm 0.15c
DG21	巨大芽孢杆菌 <i>Bacillus megaterium</i>	68.00 \pm 0.40b	2.68 \pm 0.03b	0.058 00 \pm 0.031 00c	0.34 \pm 0.03b	27.37 \pm 0.59c	1.16 \pm 0.13c

同列数据不同小写字母代表差异显著。

Different lowercase letters within the same column indicate significant differences.

菌 DG9、巨大芽孢杆菌 DG21 具有较强的硝化能力；贝莱斯芽孢杆菌 DG4、萎缩芽孢杆菌 DG19 固氮效能较强；侧孢短芽孢杆菌 DG9、萎缩芽孢杆菌 DG19、耐寒短芽孢杆菌 DG60、巨大芽孢杆菌 DG21 表现出较强的 ACC 脱氨酶活性；贝莱斯芽孢杆菌 DG4、解淀粉芽孢杆菌 DG11 表现出较强的过氧化物酶活性；解淀粉芽孢杆菌 DG11 表现出较强的漆酶活性。

综上，6 株菌株均具有一定的促生功能，但通过聚类分析发现，6 株菌株无法按照促生相关功能定量指标进行功能分类(图 2)，只能按照定性指标划分为抗病型和不抗病型 2 类，所以在后续实验中，将贝莱斯芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌与萎缩芽孢杆菌组成抗病菌剂组(KJ)，将侧

孢短芽孢杆菌、耐寒短芽孢杆菌、巨大芽孢杆菌组成不抗病菌剂组(BJ)进行田间试验。KJ 组和 BJ 组的复合菌剂按照 1:1:1 的活菌比例进行配比，菌剂总浓度为 2×10^8 CFU/mL。

2.2 不同处理对当归生长、病害及有效成分的影响

如表 5 所示，KJ 组和 BJ 组的当归芦头直径、根颈长、根长、百株重均较 CK 组高，KJ 组百株重较 CK 组增加 29.69%，BJ 组百株重较 CK 组增加 47.97%。同时，根腐病发病率在组间表现为 CK>BJ>KJ，其中，KJ 组较 CK 组降低 69.44%，BJ 组较 CK 组降低 25.00%。

阿魏酸、阿魏酸松柏酯、藁本内酯对照品的线性范围分别为 0.002 16 - 0.216、

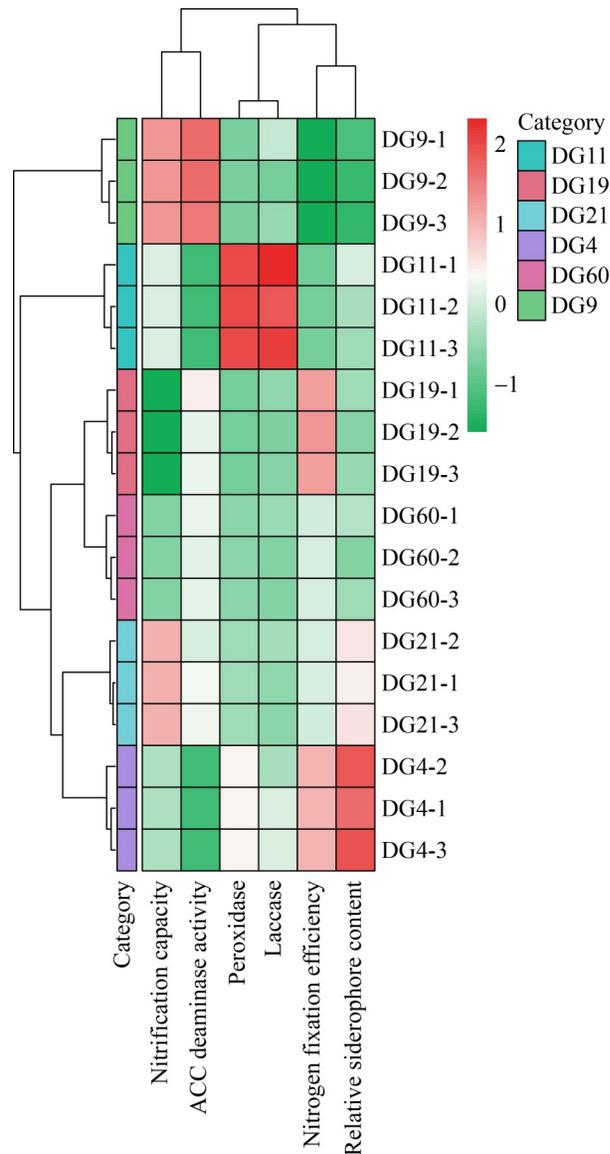


图2 菌株功能分组聚类热图

Figure 2 Functional grouping cluster heatmap of bacterial strains.

0.001 14–0.114、0.003 94–0.788 mg/mL，对应当归中含量分别为 0.086 4–8.64、0.045 6–4.56、0.157 6–31.52 mg/g；其回收率分别为 97.49%、98.27%、97.01%。结果表明，KJ 组的阿魏酸松柏酯、藁本内酯含量显著高于其他组；BJ 组的阿魏酸含量显著高于其他组，而藁本内酯含量显著低于其他组。

2.3 不同处理对当归叶片生理生化指标的影响

如图 3 所示，丙二醛(malondialdehyde)表现为 KJ、BJ>CK，DPPH 表现为 CK>BJ>KJ，过氧化物酶(peroxidase)、总酚(total phenolics)、类黄酮(flavonoids)表现为 BJ>KJ、CK。这表明，抗细菌剂组可能对叶片细胞产生氧化毒性，导致丙二醛含量升高、抗氧化能力下降。而不抗细菌剂组通过增强抗氧化系统和次生代谢进行主动防御，但防御反应具有局限性。

如图 4 所示，可溶性糖(soluble sugar)表现为 CK>BJ>KJ，叶绿素(chlorophyll)表现为 CK、BJ>KJ，净光合速率(net photosynthetic rate)、蒸腾速率(transpiration rate)表现为 BJ>KJ>CK。这表明，抗细菌剂组可能抑制了叶片的光合色素合成和碳代谢，不抗细菌剂组能够调整光合与蒸腾过程。

如图 5 所示，谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase)表现为 BJ>KJ、CK，谷氨酸合成酶(glutamate synthase)、硝酸还原酶(nitrate reductase)表现为 BJ>CK、KJ，亚硝酸还原酶(nitrite reductase)表现为 KJ>BJ、CK，铵态氮(ammonium nitrogen)表现为 KJ、BJ>CK，氨基氮(amino nitrogen)表现为 KJ、CK>BJ。这表明，抗细菌剂组可能抑制了叶片硝态氮代谢关键酶，阻断硝态氮向有机氮的转化；不抗细菌剂组增强了氮的同化，有机氮可能优先用于抗逆而非生长。

如表 6 所示，叶片总氮含量无组间差异，但光合速率和光合氮利用效率表现为 BJ>KJ>CK，并且 BJ 组和 KJ 组的光合速率较 CK 组分别提高了 402.76% 和 358.84%，光合氮利用效率较 CK 组分别提高了 263.16% 和 200.00%。但是 KJ 组的叶绿素含量又明显低于 CK 组，这一矛盾的结果可能表明，KJ 组通过放弃部分对叶绿

表5 生长与有效成分综合评价表

Table 5 Comprehensive evaluation table of growth performance and bioactive components

Item	KJ group	BJ group	CK
芦头直径 Rhizome diameter (cm)	3.59±0.31a	3.47±0.51a	2.47±0.37b
根颈长 Root collar length (cm)	3.32±0.71a	3.35±0.85a	2.63±0.82b
根长 Root length (cm)	20.07±1.49a	20.67±1.11a	18.67±1.29b
平均百株重 Average weight per hundred plants (kg)	8.30±0.79a	9.47±1.25a	6.40±0.53b
根腐病发病率 Root rot incidence (%)	11.00±3.00c	27.00±2.00b	36.00±1.00a
阿魏酸 Ferulic acid (mg/g)	1.10±0.01b	1.26±0.03a	1.04±0.02b
阿魏酸松柏酯 Coniferyl ferulate (mg/g)	0.32±0.07a	0.21±0.05b	0.13±0.00b
藜本内酯 Ligustilide (mg/g)	18.20±0.24a	13.34±0.11c	17.06±0.38b

同列数据不同小写字母代表差异显著。

Different lowercase letters within the same column indicate significant differences.

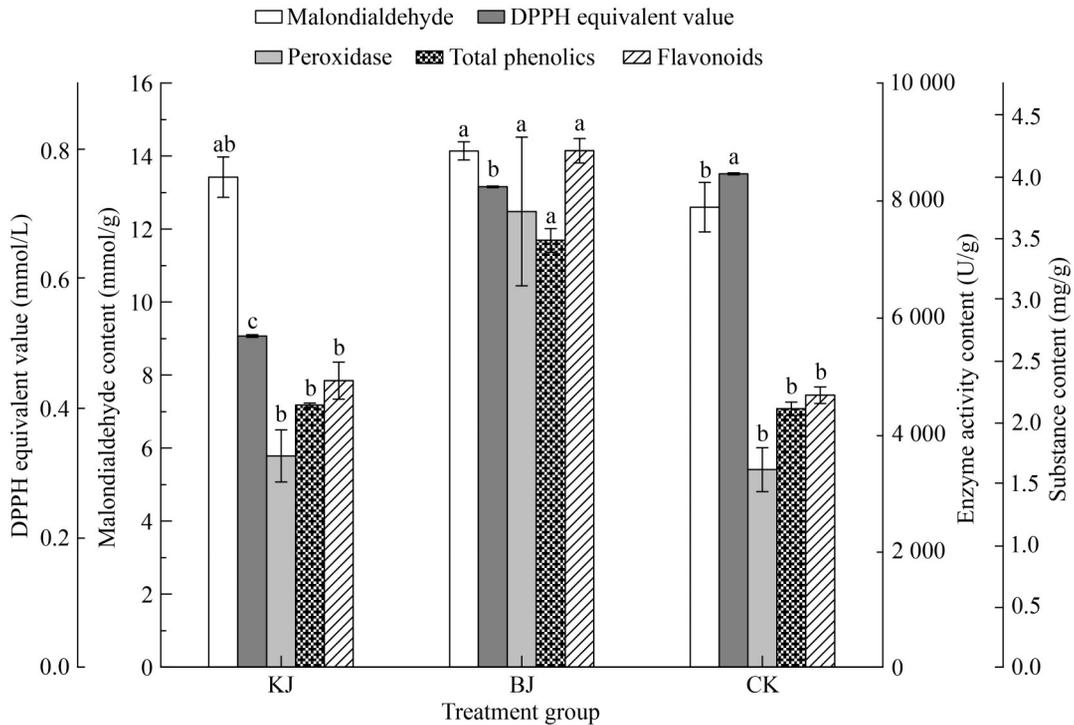


图3 不同处理对当归叶片氧化应激系统的影响 不同小写字母代表差异显著, $P < 0.05$ 。下同。

Figure 3 Effects of different treatments on the oxidative stress system of *Angelica sinensis* leaves. Different lowercase letters indicate significant differences, $P < 0.05$. The same below.

素的氮投入, 转而将氮素集中用于提升光合系统中的高效功能单元, 使有限的氮资源更直接地转化为光合速率的提升。

总体上, 抗病菌剂组和不抗病菌剂组均能

通过优化氮素利用效率和增强光合机构功能提升植物的光合能力, 其中 BJ 组综合效果更优, 这一性能对于氮素利用率低的环境是有利的。

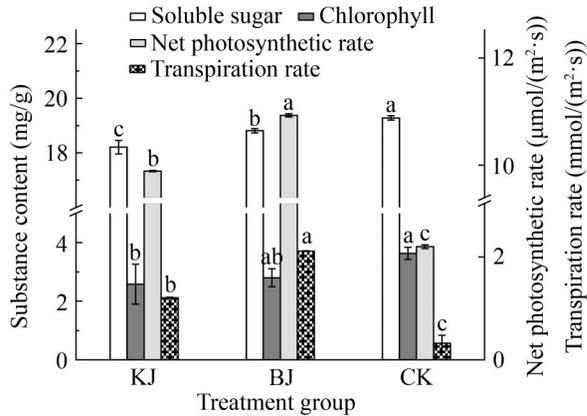


图4 不同处理对当归叶片碳素循环的影响
Figure 4 Effects of different treatments on carbon cycling in *Angelica sinensis*.

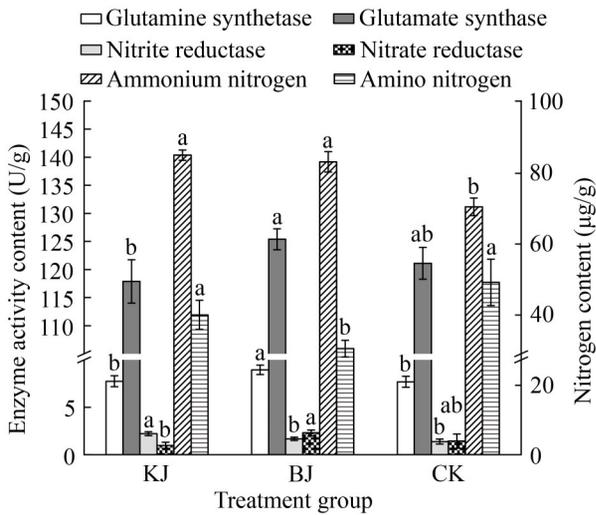


图5 不同处理对当归叶片氮素循环的影响
Figure 5 Effects of different treatments on nitrogen cycling in *Angelica sinensis* leaves.

2.4 不同处理对植物内源激素代谢的影响

2.4.1 CV 分布

CV 是用于衡量数据离散程度的常用指标。借助经验累积分布函数(empirical cumulative distribution function, ECDF), 能够剖析 CV 值小于特定参考值的物质出现的频率情况, 质控样本(quality control, QC)里 CV 值较低的物质占比

表6 不同处理对当归叶片光合氮利用效率的影响
Table 6 Effects of different treatments on the photosynthetic nitrogen use efficiency of *Angelica sinensis* leaves

处理 Treatment	光合速率 Photosynthetic rate ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	总氮 Total nitrogen ($\mu\text{g}/\text{g}$)	光合氮利用效率 Photosynthetic nitrogen use efficiency ($(\mu\text{mol}\cdot\text{g})/(\text{m}^2\cdot\text{s}\cdot\mu\text{g})$)
KJ	9.87±0.012b	172.69±7.31a	0.057±0.002 3b
BJ	10.91±0.029a	158.88±9.47a	0.069±0.004 2a
CK	2.17±0.035c	157.87±11.42a	0.019±0.000 84c

同列数据不同小写字母代表差异显著。

Different lowercase letters within the same column indicate significant differences.

越高, 意味着实验数据的稳定性越强。如图 6 所示, KJ 组、BJ 组、CK 组中 CV 值小于 0.2 的物质占比均高于 80%, 表明实验数据具有良好的稳定性。

2.4.2 OPLS-DA 分析

通过 UPLC-MS/MS+MRM 方法在所有样本中共检测并鉴定到了 61 种激素代谢物, 主要包括细胞分裂素(34.43%)、生长素(19.67%)、赤霉素(19.67%)、茉莉酸(13.11%)、水杨酸(8.20%)、脱落酸(3.28%)、乙烯(1.64%)七大类植物激素。通过 OPLS-DA 了解组间激素代谢水平差异, 如图 7 所示, 预测主成分(X 轴)和正交主成分(Y 轴)对样品差异性的解释度分别为 53.4% 和 32.9%, 两者共计 86.3%, 3 个处理组沿坐标轴发生明显分离, 说明组间差异明显。其中, 差异代谢物的筛选标准为 VIP>1, OPLS-DA 模型的 Q2 值为 0.984 ($P<0.005$), 表明模型的预测能力出色, R2Y 值为 0.995 ($P<0.005$), 表明模型对分组的解释优秀。

2.4.3 内源激素代谢物的组间差异

如图 8A、8B 所示, KJ 组与 CK 组共有激素代谢物为 51 种, 其中 9 种存在显著组间差异, 占总数的 17.65%, 主要为生长素、细胞分裂素、赤霉素、茉莉酸、水杨酸。其中, 水杨

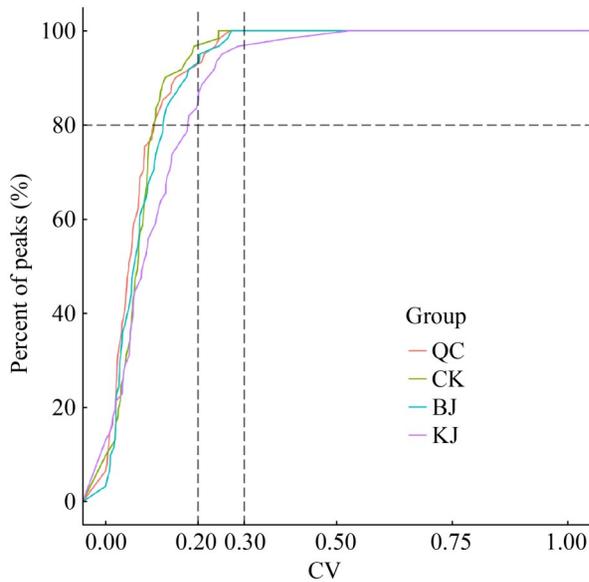


图6 不同处理CV分布图 横坐标代表CV值,纵坐标表示小于对应CV值的物质数目占总物质数的比例,不同颜色代表不同的分组样本, QC为质控样本,其中与X轴垂直的2条参考线对应的CV值为0.2和0.3,与X轴平行的参考线对应物质数目占总物质数的80%。

Figure 6 Distribution map of CV under different treatments. The horizontal axis represents the CV values, while the vertical axis indicates the proportion of substances with CV values less than the corresponding value, relative to the total number of substances. Different colors represent different grouped samples, with QC denoting quality control samples. The two vertical reference lines correspond to CV values of 0.2 and 0.3, respectively, and the horizontal reference line corresponds to the proportion of 80% of the total number of substances.

酸 2-O- β -葡萄糖苷、顺式玉米素、赤霉素 A24、2-香豆酸盐等 4 种激素在 KJ 组显著上调, N-(-)-茉莉酰基-(L)-缬氨酸、茉莉酰-L-异亮氨酸、茉莉酸、顺式-(+)-12-氧代植物二烯酸、6-苄基腺苷等 5 种激素显著下调。同时, KJ 组出现 2-甲硫基-N6-异戊烯基腺嘌呤、N-(3-吡啶乙酰基)-L-苯丙氨酸等 2 种特有激素代谢物, CK

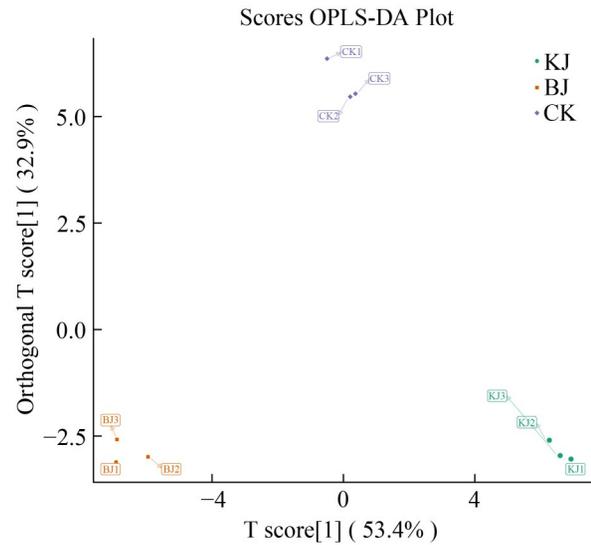


图7 不同处理当归叶片内源激素OPLS-DA得分图 横坐标表示预测主成分,横坐标方向可以看出组间的差距;纵坐标表示正交主成分,纵坐标方向可以看出组内的差距;百分比表示该成分对数据集的解释度。图中的每个点表示一个样品,同一个组的样品使用同一种颜色表示。

Figure 7 OPLS-DA score plot of endogenous hormones in *Angelica sinensis* leaves under different treatments. The horizontal axis represents the predictive principal component, and differences between groups can be observed along the horizontal axis direction; The vertical axis represents the orthogonal principal component, and differences within groups can be observed along the vertical axis direction. The percentages indicate the contribution of each component to the explanation of the dataset. Each point in the figure represents a sample, with samples from the same group indicated by the same color. "Group" denotes the classification of samples.

组出现赤霉素 A1、3-氧代-2-[2-(Z)-戊烯基]环戊烷-1-丁酸、茉莉酸甲酯、N-(+)-茉莉酰基-(1)-苯丙氨酸等 4 种特有激素代谢物。这表明,抗病剂能够激活当归生长促进类激素和抗病相关激素,抑制茉莉酸类激素和赤霉素活化,通过以生长素为核心、牺牲茉莉酸功能的激素响应

模式，帮助当归定向抵御特定病菌(茄腐镰刀菌)，但也会打破原有激素平衡，带来生长或防御的偏态代价。

如图 8C、8D 所示，BJ 组与 CK 组共有激素代谢物为 55 种，其中 17 种存在显著组间差异，占总数的 28.81%，主要为脱落酸、生长素、细胞分裂素、赤霉素、茉莉酸、水杨酸。其中，6-苄基腺苷、赤霉素 A7、吲哚-3-乙酰基-L-天冬氨酸、L-苯丙氨酸、脱落酸、顺式-(+)-12-氧代植物二烯酸、赤霉素 A1、L-色氨酸、吲哚、3-吲哚丙烯酸、赤霉素 A6、吲哚-3-乙酸甲酯、顺式玉米素等 13 种激素在 BJ 组显著上调，赤霉素 A15、赤霉素 A20、N-6-异戊烯基腺苷-5'-单磷酸、12-羟基茉莉酸等 4 种激素显著下调。同时，BJ 组出现吲哚-3-甲酸、邻-托朴宁-9-葡萄糖苷、间-托朴宁、赤霉素 A4 等 4 种特有代谢物。这表明，不抗菌剂可能较全面地激活了当归生长促进通路和胁迫响应通路，同时对少数激素进行了精准抑制，构建了生长-防御协同增强的激素网络。

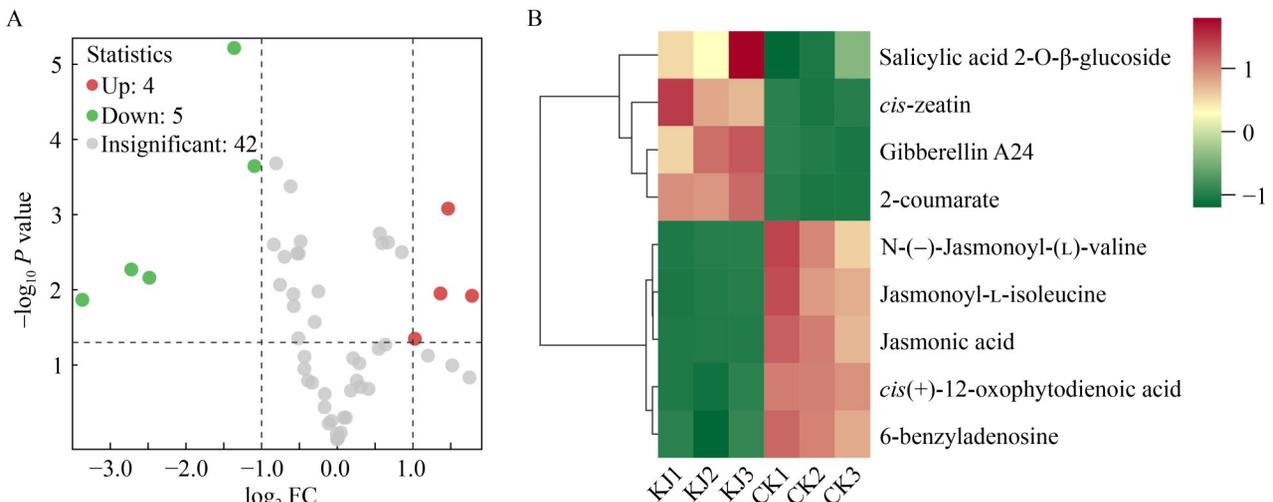
如图 8E、8F 所示，KJ 组与 BJ 组共有激素代谢物为 51 种，其中 16 种存在显著组间差异，占总数的 31.37%，主要为生长素、细胞分裂素、赤霉素、茉莉酸、水杨酸。其中，赤霉素 A20、赤霉素 A15、2-香豆酸盐、12-羟基茉莉酸等

4 种激素在 KJ 组显著上调，顺式-(+)-12-氧代植物二烯酸、茉莉酰-L-异亮氨酸、茉莉酸、N-(-)-茉莉酰基-(L)-缬氨酸、吲哚、3-吲哚丙烯酸、L-色氨酸、赤霉素 A6、赤霉素 A7、吲哚-3-乙酰基-L-天冬氨酸、6-苄基腺苷、N6-异戊烯基-腺嘌呤-7-葡萄糖苷等 12 种激素显著下调。同时，KJ 组出现 2-甲硫基-N6-异戊烯基腺嘌呤、N-(3-吲哚乙酰基)-L-苯丙氨酸等 2 种特有激素代谢物，BJ 组出现吲哚-3-甲酸、邻-托朴宁-9-葡萄糖苷、间-托朴宁、赤霉素 A4、赤霉素 A1、3-氧代-2-[2-(Z)-戊烯基]环戊烷-1-丁酸、茉莉酸甲酯、N-(+)-茉莉酰基-(L)-苯丙氨酸等 8 种特有激素代谢物。这表明，抗菌剂与不抗菌剂对当归激素系统的调控路径高度分歧，抗菌剂仅能激活局部激素通路，而不抗菌剂通过全面激活当归主动生长与防御的潜力，促进当归生长。

3 讨论

3.1 筛选菌株的功能差异

本研究从当归根际土壤和根部筛选出 6 株芽孢杆菌属和短芽孢杆菌属菌株，经分子生物学鉴定明确分类后，发现在抗病功能上发生明显分化，其中，贝莱斯芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌、萎缩芽孢杆菌对当归根腐病致病菌—茄腐镰刀菌具有明显的拮抗作用，与前人研究结



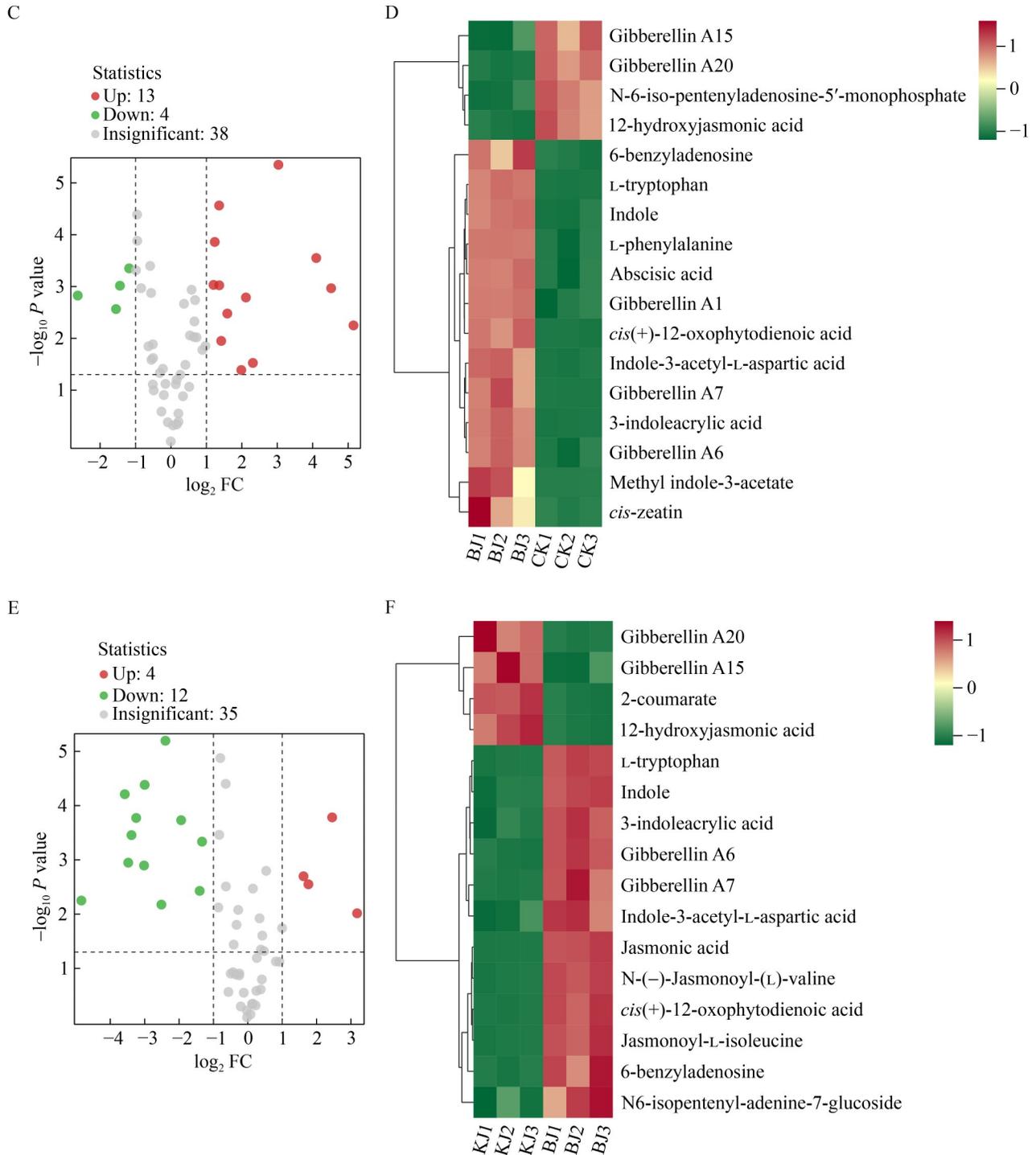


图8 差异激素代谢网络图 KJ vs. CK的差异激素代谢物火山图(A)和聚类热图(B); BJ、CK处理组火山图(C)和聚类热图(D); KJ、BJ处理组火山图(E)和聚类热图(F)。

Figure 8 Differential hormone metabolic network. Volcano plot (A) and clustered heatmap (B) of differential hormone metabolites for KJ vs. CK; Volcano plot (C) and clustered heatmap (D) for BJ and CK treatment groups; Volcano plot (E) and clustered heatmap (F) for KJ and BJ treatment groups.

果^[38-39]一致,侧孢短芽孢杆菌、耐寒短芽孢杆菌、巨大芽孢杆菌对其无拮抗作用。同时发现,6株菌均具有产酸、氨化、嗜铁素合成等促生潜力,但由于功能聚类分析结果显示其定量难聚的特征,因而按其能否对病原菌产生拮抗作用进行抗病型菌株和不抗病型菌株分类,进而复配成两类叶面喷施型菌剂,进行田间试验。目前,以贝莱斯芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌等菌株为基础的单一菌剂已有报道^[40-41],但以上述6种菌株为基础进行复配菌剂开发的报道尚不多见。

3.2 菌剂对当归生长、病害和有效成分的影响

结果显示,KJ组和BJ组均较CK组有明显的促生效果,但KJ组与BJ组间并无明显差异,KJ组根腐病发病率降幅(69.44%)远高于BJ组(25.00%),这与菌株的茄腐镰刀菌拮抗功能直接关联。研究表明,能够直接抑制病原菌生长的菌株主要通过分泌抗菌物质压制病原菌定殖,例如假单胞菌属的吩嗪类化合物^[42]、乳酸菌属的细菌素和有机酸^[43-44]、链霉菌属的抗生素^[45]等均可通过氧化应激损伤、破坏病原菌细胞膜完整性、抑制病原菌蛋白质合成等方式干扰病原菌生长。据报道,芽孢杆菌属可通过分泌脂肽类抗生素、肽类抗生素等破坏病原菌细胞膜、抑制细胞壁合成^[46-47]。该研究为进一步明确贝莱斯芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌、萎缩芽孢杆菌的抑菌机制提供思路。结果表明,当归阿魏酸松柏酯、藁本内酯含量在KJ组最高,阿魏酸含量在BJ组最高,说明菌剂对当归不同有效成分的积累具有特异性调控作用。例如,不同菌株中的活性物质可能通过激活苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、4-香豆酸:辅酶A连接酶(4-coumarate:coenzyme A ligase, 4CL)等关键酶的活性,促进阿魏酸及其衍生物的合成^[48-49];或是通过调控倍半萜合成途径,影响藁本内酯的积累^[50]。此外,菌剂在降低病害发

生率的同时,减少了植株因抵御病原菌侵染消耗的能量,使得更多光合产物能够向药用有效成分转化,这也可能是有效成分含量提升的原因。

3.3 菌剂对当归叶片生理生化指标的影响

结果显示,KJ组的丙二醛升高、DPPH清除率降低,说明抗病菌剂可能通过氧化毒性损伤细胞膜;而BJ组则通过上调过氧化物酶、总酚、类黄酮,启动主动抗氧化防御,但丙二醛仍高于CK组,说明胁迫未完全消除。这可能暗示,抗病菌剂取得抗病收益的同时要付出氧化代价,不抗病菌剂的促生收益依赖于抗氧化代偿^[51]。KJ组可溶性糖、叶绿素双低,与赤霉素A1下调相互呼应,表明抗病菌剂可能通过激素网络抑制光合机构^[52-53]。BJ组高光合/蒸腾,与赤霉素(A7/A4)、细胞分裂素(6-苄基腺苷)上调协同,暗示这些促进生长的激素,促使植物叶片上的气孔张开,同时提高与光合作用相关酶的活性,进而优化CO₂吸收与光能转化过程^[54]。KJ组的硝酸还原酶、谷氨酸合成酶下调,铵态氮积累,反映出硝态氮的代谢阻断,抗病菌剂可能通过抑制氮同化关键酶,迫使当归依赖铵态氮应急;BJ组的谷氨酰胺合成酶上调、氨基氮分配灵活,结合菌株的氨化功能,体现出铵态氮高效同化和有机氮抗逆分配的特点。

由此可见,抗病菌剂通过氧化毒性快速抑制病原菌,但会引发当归自身氧化损伤和代谢抑制,而不抗病组通过抗氧化系统和激素协同优化当归生理功能,更侧重于促生。

3.4 菌剂对当归内源激素的调控

结果表明,KJ组通过激活水杨酸、细胞分裂素通路,抑制茉莉酸、活性赤霉素,构建水杨酸-茉莉酸拮抗的定向防御网络^[55]。这种策略虽能精准抵御茄腐镰刀菌,但会导致茉莉酸类下调后其他损伤防御能力下降的后果,形成定向防御的激素代价。而BJ组通过全面激活生长

素、细胞分裂素、赤霉素、脱落酸、茉莉酸前体等，提升激素利用效率，构建出生长-防御协同网络，既满足当归生长需求，又通过脱落酸、茉莉酸前体储备抗逆潜力，似乎更加适配复杂田间环境。总体而言，抗菌剂与不抗菌剂在调控当归健康生长上的生态路径存在明显差异，抗菌剂可能更适合镰刀菌的单一胁迫，而不抗菌剂则可能更适用于多种复杂环境。

4 结论

本研究以当归为研究对象，从根际土壤与根部筛选出 6 株芽孢杆菌属和短芽孢杆菌属菌株。经分类鉴定及功能探究，菌株间抗病与促生特性差异显著，基于此复配的 2 类叶面喷施型菌剂在田间试验里展现出不同功效。总体而言，2 类菌剂各有优势，抗菌剂能够在镰刀菌胁迫环境下高效防控病害，对保障当归在高病害压力下的生存具有重要意义，但同时也需付出氧化毒性代价。不抗菌剂可能更适合复杂环境，通过优化当归自身生理功能，促进植株生长与防御潜能提升，为当归在相对稳定但需综合提升生长态势与抗逆性的环境中提供助力。该研究为当归种植中叶面喷施型菌剂的科学选用提供了有力依据，未来可通过进一步探索 2 类菌剂在复配过程中的潜在协同机制，挖掘其在病害抑制或植物代谢调控中的互补作用或筛选低氧化毒性的菌株改良抗菌剂性能等方式，进一步实现当归质量提升。

作者贡献声明

杜晓雪：实验操作，数据分析，撰写文章；杨涛：方案设计，提供材料；谢田朋：监督指导，稿件润色修改，获取基金；丁琦：数据收集与监管；杨林桦：数据管理；黄钰芳：提出概念，获取基金。

作者利益冲突公开声明

作者声明绝无任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

REFERENCES

- [1] AGLER MT, RUHE J, KROLL S, MORHENN C, KIM ST, WEIGEL D, KEMEN EM. Microbial hub taxa link host and abiotic factors to plant microbiome variation[J]. *PLoS Biology*, 2016, 14(1): e1002352.
- [2] TRIVEDI P, LEACH JE, TRINGE SG, SA TM, SINGH BK. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607621.
- [3] LI J, ZHOU LJ, LIN WF. Calla lily intercropping in rubber tree plantations changes the nutrient content, microbial abundance, and enzyme activity of both rhizosphere and non-rhizosphere soil and calla lily growth[J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 132: 344-351.
- [4] BECKERS B, OP DE BEECK M, WEYENS N, BOERJAN W, VANGRONVELD J. Structural variability and niche differentiation in the rhizosphere and endosphere bacterial microbiome of field-grown poplar trees[J]. *Microbiome*, 2017, 5(1): 25.
- [5] THAPA S, PRASANNA R. Prospecting the characteristics and significance of the phyllosphere microbiome[J]. *Annals of Microbiology*, 2018, 68(5): 229-245.
- [6] 刘宇星, 董醇波, 邵秋雨, 张芝元, 韩燕峰, 梁宗琦. 叶际微生物与植物健康研究进展[J]. *微生物学杂志*, 2022, 42(2): 88-98.
- [7] LIU YX, DONG CB, SHAO QY, ZHANG ZY, HAN YF, LIANG ZQ. Advances on phyllosphere microorganisms and their association with plant health[J]. *Journal of Microbiology*, 2022, 42(2): 88-98 (in Chinese).
- [8] 童庭, 李珍, 胡静荣, 蔡刘体, 陈丽莉, 陈兴江, 史彩华, 汪汉成. 烟草野火病叶际微生物群落结构多样性与碳源代谢表征[J]. *烟草科技*, 2025, 58(3): 49-59.
- [9] TONG T, LI Z, HU JR, CAI LT, CHEN LL, CHEN XJ, SHI CH, WANG HC. Characterization of diversity and carbon metabolism of phyllosphere microbial community in tobacco affected by wildfire disease[J]. *Tobacco Science & Technology*, 2025, 58(3): 49-59 (in Chinese).
- [10] 吴宇彤, 王若琳, 颜霞, 黄丽丽. 野生与栽培五味子叶际微生物群落多样性和结构差异及功能预测分析[J]. *西北农业学报*, 2025, 34(8): 1491-1505.
- [11] WU YT, WANG RL, YAN X, HUANG LL. Diversity, structural differences and functional predictions of microbial communities in wild and cultivated *Schisandra chinensis* leaves[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2025, 34(8): 1491-1505 (in Chinese).
- [12] 杨宽, 王慧玲, 叶坤浩, 王佩, 孟广云, 罗成, 郭力维. 叶际微生物及与植物互作的研究进展[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2021, 36(1): 155-164.
- [13] YANG K, WANG HL, YE KH, WANG P, MENG GY, LUO C, GUO LW. Advances in research on phyllosphere microorganisms and their interaction with plants[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2021, 36(1): 155-164 (in Chinese).
- [14] 唐湛文, 杨涛, 彭桐, 王引权, 赵疆, 沙洁, 王治业. 连作当归叶际、根际土细菌多样性及不同病害防控技术[J]. *中国实验方剂学杂志*, 2025, 31(15): 199-207.

- TANG ZW, YANG T, PENG T, WANG YQ, ZHAO J, SHA J, WANG ZY. Bacterial diversity in phyllosphere and rhizosphere soil of *Angelica sinensis* in continuous cropping and effects of different disease control measures[J]. Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae, 2025, 31(15): 199-207 (in Chinese).
- [11] 尹丹, 朱忆雯, 胡敏, 徐乐, 于焕云. 水稻根际微生物及其驱动力的土壤碳氮磷循环[J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(11): 2207-2220.
YIN D, ZHU YW, HU M, XU L, YU HY. Rice rhizosphere microbiomes and their driving cycling of soil carbon, nitrogen, and phosphorus[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2024, 30(11): 2207-2220 (in Chinese).
- [12] 纳小凡, 郑国琦, 彭励, 雷川怡, 杨红艳, 马玉, 赵强, 石硕矾. 不同种植年限宁夏枸杞根际微生物多样性变化[J]. 土壤学报, 2016, 53(1): 241-252.
NA XF, ZHENG GQ, PENG L, LEI CY, YANG HY, MA Y, ZHAO Q, SHI SF. Microbial biodiversity in rhizosphere of *Lycium barbarum* L. relative to cultivation history[J]. Acta Pedologica Sinica, 2016, 53(1): 241-252 (in Chinese).
- [13] ZHU HX, HU LF, WANG YL, MEI PP, ZHOU F, ROZHKOVA T, LI CW. Effects of *Streptomyces* sp. HU2014 inoculation on wheat growth and rhizosphere microbial diversity under hexavalent chromium stress[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2024, 276: 116313.
- [14] PRASHAR P, KAPOOR N, SACHDEVA S. Rhizosphere: its structure, bacterial diversity and significance[J]. Reviews in Environmental Science and Bio/Technology, 2014, 13(1): 63-77.
- [15] 李佳丽, 王兴, 王娟, 缪纯庆, 王托和, 关成平, 贾改秀, 武刚, 胡海燕, 陈晓军. 复合微生物菌剂和化肥配施对连作玉米产量和根际细菌群落的影响[J]. 草地学报, 2025, 33(9): 3108-3117.
WANG X, WANG J, MIAO CQ, WANG TH, GUAN CP, JIA GX, WU G, HU HY, CHEN XJ. Effects of compound microbial agents combined with fertilizers application on maize continuous cropping yield and rhizosphere bacterial community[J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(9): 3108-3117 (in Chinese).
- [16] 秦艳秋, 史晓艺, 谷子谦, 李晨雨, 艾孜买提·阿不力孜, 任争光, 赵晓燕, 高坦坦. 不同植物根际土壤有益细菌种类及其功能鉴定[J]. 北京农学院学报, 2023, 38(2): 31-37.
QIN YQ, SHI XY, GU ZQ, LI CY, ABLIZ A, REN ZG, ZHAO XY, GAO TT. Identification of beneficial bacterial species and their main functions in rhizosphere soil of different plants[J]. Journal of Beijing University of Agriculture, 2023, 38(2): 31-37 (in Chinese).
- [17] 贺文婧, 陆旭桐, 蒋毅宁, 陈敏, 邢佳佳. 植物根际促生菌研究文献计量分析[J]. 土壤通报, 2023, 54(4): 978-988.
HE WJ, LU XT, JIANG YN, CHEN M, XING JJ. Research of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) based on knowledge graph analysis and its development trend[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2023, 54(4): 978-988 (in Chinese).
- [18] 李昀奕, 郑矜, 严晓艳, 李霜, 罗林, 童晋, 赵春章. 云杉和华西箭竹叶际与根际细菌群落对增温的响应[J]. 植物生态学报, 2024, 48(12): 1692-1707.
LI YY, ZHENG J, YAN XY, LI S, LUO L, TONG J, ZHAO CZ. Effects of warming on phyllosphere and rhizosphere bacterial communities in *Picea asperata* and *Fargesia nitida*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024, 48(12): 1692-1707 (in Chinese).
- [19] 李雪萍, 马佳璇, 许世洋, 孟欢, 李建军, 漆永红. 甘青特殊生境作物根腐类病害防病促生复合菌系构建[J]. 微生物学报, 2025, 65(5): 1976-1994.
LI XP, MA JX, XU SY, MENG H, LI JJ, QI YH. Construction of bacterial consortia for preventing root rot and promoting growth of crops cultivated in unique agroecosystems of Gansu and Qinghai provinces[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(5): 1976-1994 (in Chinese).
- [20] NEHRA V, SAHARAN BS, CHOUDHARY M. Evaluation of *Brevibacillus brevis* as a potential plant growth promoting rhizobacteria for cotton (*Gossypium hirsutum*) crop[J]. SpringerPlus, 2016, 5(1): 948.
- [21] 马莹, 曹梦圆, 石孝均, 李振轮, 骆永明. 植物促生菌的功能及在可持续农业中的应用[J]. 土壤学报, 2023, 60(6): 1555-1568.
MA Y, CAO MY, SHI XJ, LI ZL, LUO YM. Functions of plant growth-promoting bacteria and their application in sustainable agriculture[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(6): 1555-1568 (in Chinese).
- [22] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典—一部2020年版[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2020: 139.
Chinese Pharmacopoeia Commission. Pharmacopoeia of the People's Republic of China 2020 Edition (Part I)[M]. Beijing: China Medical Science Press, 2020: 139 (in Chinese).
- [23] 康天兰, 刘学周, 曹占凤, 黄耀龙, 甘敏. 甘肃中药材生产形势分析及发展对策[J]. 甘肃农业科技, 2019, 50(1): 90-94.
KANG TL, LIU XZ, CAO ZF, HUANG YL, GAN M. Analysis of Gansu traditional Chinese medicine production situation and its development countermeasure[J]. Gansu Agricultural Science and Technology, 2019, 50(1): 90-94 (in Chinese).
- [24] 杨燕, 于春强, 郭子娟, 王梦月, 李晓波. 基于HPLC指纹图谱及多指标成分定量分析的不同产地当归质量特征研究[J]. 中草药, 2021, 52(15): 4666-4674.
YANG Y, YU CQ, GUO ZX, WANG MY, LI XB. Quality characteristics of *Angelicae Sinensis Radix* from different producing areas based on HPLC fingerprint and multi-component quantitative analysis[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2021, 52(15): 4666-4674 (in Chinese).
- [25] 谢田朋, 柳娜, 刘越敏, 曲馨, 薄双琴, 景明. 化肥减量配施中药源植物生长调节剂对当归质量和根际土壤细菌群落的影响[J]. 生物技术通报, 2022, 38(3): 79-91.
XIE TP, LIU N, LIU YM, QU X, BO SQ, JING M. Effects of chemical fertilizer reduction and application of plant growth regulators from traditional Chinese medicine on the quality and its bacterial community in rhizosphere soil[J]. Biotechnology Bulletin, 2022, 38(3): 79-91 (in Chinese).

- [26] GUPTA AK, VERMA J, SRIVASTAVA A, SRIVASTAVA S, PRASAD V. *Pseudomonas aeruginosa* isolate PM1 effectively controls virus infection and promotes growth in plants[J]. Archives of Microbiology, 2022, 204(8): 494.
- [27] GUO Q, LI YL, LOU Y, SHI MD, JIANG YY, ZHOU JH, SUN YF, XUE QH, LAI HX. *Bacillus amyloliquefaciens* Ba13 induces plant systemic resistance and improves rhizosphere microecology against tomato yellow leaf curl virus disease[J]. Applied Soil Ecology, 2019, 137: 154-166.
- [28] 谢强, 夏建华, 徐传涛, 王飞, 李慧, 于卫松, 孙惠青. 巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*, bm)的抑菌活性及定殖规律分析[J]. 烟草科技, 2022, 55(10): 19-25.
- XIE Q, XIA JH, XU CT, WANG F, LI H, YU WS, SUN HQ. Antibacterial activity of *Bacillus megaterium* strain Bm and its colonization laws[J]. Tobacco Science & Technology, 2022, 55(10): 19-25 (in Chinese).
- [29] 付祖姣, 刘宇波, 郭照辉, 杨华, 罗容珺, 刘欢, 毕世宇, 肖蓉, 胡展, 刘万钧. 链霉菌 Ahn75 菌剂助剂的筛选及对水稻稻瘟病的防效研究[J]. 激光生物学报, 2022, 31(4): 321-330, 336.
- FU ZJ, LIU YB, GUO ZH, YANG H, LUO RJ, LIU H, BI SY, XIAO R, HU Z, LIU WJ. Screening of adjuvants for *Streptomyces griseobrunneus* Ahn75 agent and its control effects on rice blast[J]. Acta Laser Biology Sinica, 2022, 31(4): 321-330, 336 (in Chinese).
- [30] 李俊, 彭启超, 张志鹏, 张鑫鹏, 魏浩, 车欣宇, 黄德龙, 邓祖科. 一株热带芽孢杆菌的分离鉴定及促生作用研究[J]. 中国土壤与肥料, 2024(2):193-200.
- LI J, PENG QC, ZHANG ZP, ZHANG XP, WEI H, CHE XY, HUANG DL, DENG ZK. Isolation and identification of a strain of *Bacillus tropicus* and study of its probiotic effect[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2024(2): 193-200 (in Chinese).
- [31] 宋振, 温丽慧, 胡佳燕, 吴芷玥, 章雨君, 沈之涵, 蒋冬花. 生防放线菌 Sc-7 的分离、鉴定、抑菌活性及其对水稻的促生作用[J]. 农药学报, 2024, 26(3): 492-503.
- SONG Z, WEN LH, HU JY, WU ZY, ZHANG YJ, SHEN ZH, JIANG DH. Isolation, identification, bacteriostatic activity of the biocontrol *Actinomycete* Sc-7 and its growth-promoting effect on rice[J]. Chinese Journal of Pesticide Science, 2024, 26(3): 492-503 (in Chinese).
- [32] SALEH SS, GLICK BR. Involvement of gacS and rpoS in enhancement of the plant growth-promoting capabilities of *Enterobacter cloacae* CAL2 and UW4[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2001, 47(8): 698-705.
- [33] PENROSE DM, GLICK BR. Methods for isolating and characterizing ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria[J]. Physiologia Plantarum, 2003, 118(1): 10-15.
- [34] 中华人民共和国农业部. 固氮菌肥料: NY 411—2000[S]. 北京: 中国标准出版社, 2001.
- Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Azotobacter fertilizer: NY 411—2000[S]. Beijing: Standards Press of China, 2001 (in Chinese).
- [35] 姚阳阳. 当归根际变形菌门促生菌的分离、筛选及促生抗逆效应研究[D]. 兰州: 甘肃中医药大学, 2022.
- YAO YY. Isolation and screening of proteobacteria growth-promoting bacteria from rhizosphere of *Angelica sinensis* and effects of growth-promoting and stress-resistant[D]. Lanzhou: Gansu University of Chinese Medicine, 2022 (in Chinese).
- [36] 河北省质量技术监督局. 微生物肥料应用技术规程: DB13/T 2882—2018[S]. 石家庄: 河北省质量技术监督局, 2018.
- Hebei Provincial Administration of Quality and Technology Supervision. Microbial fertilizer application technical regulations: DB13/T 2882—2018[S]. Shijiazhuang: Hebei Provincial Administration of Quality and Technology Supervision, 2018 (in Chinese).
- [37] 贾师奇, 刘焯欣, 王紫宸, 藏金萍, 张康, 董金皋, 司贺龙, 邢继红. 玉米茎腐病生防菌株的筛选鉴定及其田间防效[J]. 微生物学通报, 2025, 52(7): 3111-3123.
- JIA SQ, LIU YX, WANG ZC, ZANG JP, ZHANG K, DONG JG, SI HL, XING JH. Screening and identification of a biocontrol strain against maize stalk rot and evaluation of its field control effect[J]. Microbiology China, 2025, 52(7): 3111-3123 (in Chinese).
- [38] 牛世全, 孙铭悦, 马凯丽, 虞凡枫, 赵进. 一株当归根腐病拮抗菌株的筛选、鉴定及培养条件优化[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 2023, 59(2): 109-117, 127.
- NIU SQ, SUN MY, MA KL, YU FF, ZHAO J. Screening, identification and optimization of culture conditions of an antagonistic strain to *Angelica sinensis* root rot[J]. Journal of Northwest Normal University (Natural Science Edition), 2023, 59(2): 109-117, 127 (in Chinese).
- [39] HARBA M, JAWHAR M, ARABI MIE. *In vitro* antagonistic activity of diverse *Bacillus* species against *Cochliobolus sativus* (common root rot) of barley[J]. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica, 2020, 55(1): 35-42.
- [40] CHEN QQ, QIU Y, YUAN YZ, WANG KY, WANG HY. Biocontrol activity and action mechanism of *Bacillus velezensis* strain SDTB038 against *Fusarium* crown and root rot of tomato[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 994716.
- [41] LUO L, ZHAO CZ, WANG ET, RAZA A, YIN CY. *Bacillus amyloliquefaciens* as an excellent agent for biofertilizer and biocontrol in agriculture: an overview for its mechanisms[J]. Microbiological Research, 2022, 259: 127016.
- [42] 邱薇, 刘磊, 康杰, 叶泽铭, 葛菁萍. 假单胞菌属双组分信号转导系统调控吩嗪生物合成研究进展[J]. 微生物学通报, 2022, 49(1): 352-362.
- QIU W, LIU L, KANG J, YE ZM, GE JP. Research progress on phenazine biosynthesis regulated by two-component signal transduction system of *Pseudomonas aeruginosa*[J]. Microbiology China, 2022, 49(1): 352-362 (in Chinese).
- [43] ANTOSHINA DV, BALANDIN SV, FINKINA EI, BOGDANOV IV, EREMCHUK SI, KONONOVA DV, KOVRIZHNYKH AA, OVCHINNIKOVA TV. Acidocin a and acidocin 8912 belong to a distinct subfamily of class II bacteriocins with a broad spectrum of antimicrobial activity[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(18): 10059.
- [44] PUNIA BANGAR S, SURI S, TRIF M, OZOGUL F. Organic acids production from lactic acid bacteria: a

- preservation approach[J]. *Food Bioscience*, 2022, 46: 101615.
- [45] 叶景静, 卢覃培, 贾舒涵, 郑红芸, 孙承航, 黄大林. 两株红树林来源链霉菌的鉴定和抗菌活性研究[J]. *中国药理学通报*, 2020, 36(8): 1134-1139.
- YE JJ, LU QP, JIA SH, ZHENG HY, SUN CH, HUANG DL. Identification and antibacterial activity of two mangrove-derived *Streptomyces*[J]. *Chinese Pharmacological Bulletin*, 2020, 36(8): 1134-1139 (in Chinese).
- [46] DELEU M, PAQUOT M, NYLANDER T. Fengycin interaction with lipid monolayers at the air-aqueous interface: implications for the effect of fengycin on biological membranes[J]. *Journal of Colloid and Interface Science*, 2005, 283(2): 358-365.
- [47] BOUCHARD-ROCHETTE M, MACHRAFI Y, COSSUS L, THUY AN NGUYEN T, ANTOUN H, DROIT A, TWEDDELL RJ. *Bacillus pumilus* PTB180 and *Bacillus subtilis* PTB185: production of lipopeptides, antifungal activity, and biocontrol ability against *Botrytis cinerea*[J]. *Biological Control*, 2022, 170: 104925.
- [48] MEI C, YANG J, YAN P, LI N, MA K, MAMAT A, HAN LQ, DONG QL, MAO K, MA FW, WANG JX. Full-length transcriptome and targeted metabolome analyses provide insights into defense mechanisms of *Malus sieversii* against *Agrilus mali*[J]. *PeerJ*, 2020, 8: e8992.
- [49] CHANDRASEKARAN M, BELACHEW ST, YOON E, CHUN SC. Expression of β -1, 3-glucanase (GLU) and phenylalanine ammonia-lyase (PAL) genes and their enzymes in tomato plants induced after treatment with *Bacillus subtilis* CBR05 against *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*[J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2017, 83(1): 7-13.
- [50] 刘天乐, 朱田田, 张明惠, 张菁, 徐丽, 康舒淇, 晋玲. 当归活性成分生物合成与调控研究进展[J]. *中草药*, 2023, 54(22): 7545-7553.
- LIU TL, ZHU TT, ZHANG MH, ZHANG J, XU L, KANG SQ, JIN L. Advances in biosynthesis and regulation of active ingredients of *Angelicae Sinensis Radix*[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2023, 54(22): 7545-7553 (in Chinese).
- [51] SALEEM M, ASGHAR HN, AHMAD ZAHIR Z, SHAHID M. Impact of lead tolerant plant growth promoting rhizobacteria on growth, physiology, antioxidant activities, yield and lead content in sunflower in lead contaminated soil[J]. *Chemosphere*, 2018, 195: 606-614.
- [52] LUO WG, LIANG QW, SU Y, HUANG C, MO BX, YU Y, XIAO LT. Auxin inhibits chlorophyll accumulation through *ARF7-IAA14*-mediated repression of chlorophyll biosynthesis genes in *Arabidopsis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1172059.
- [53] CHAI SK, OOI SE, HO CL, ONG-ABDULLAH M, CHAN KL, FITRIANTO A, NAMASIVAYAM P. Transcriptomic analysis reveals suppression of photosynthesis and chlorophyll synthesis following gibberellic acid treatment on oil palm (*Elaeis guineensis*)[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(9): 5683-5699.
- [54] HUDEČEK M, NOŽKOVÁ V, PLÍHALOVÁ L, PLÍHAL O. Plant hormone cytokinin at the crossroads of stress priming and control of photosynthesis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 13: 1103088.
- [55] van der DOES D, LEON-REYES A, KOORNNEEF A, van VERK MC, RODENBURG N, PAUWELS L, GOOSSENS A, KÖRBES AP, MEMELINK J, RITSEMA T, van WEES SCM, PIETERSE CMJ. Salicylic acid suppresses jasmonic acid signaling downstream of SCFCOII-JAZ by targeting GCC promoter motifs via transcription factor ORA59[J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(2): 744-761.