

引用格式: 胡玉蓉, 邱黛玉, 马澜, 等. 外源物质预处理对连作党参幼苗根腐病抗性及其生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2025, 45(2): 0000-0000. [HU Y R, QIU D Y, MA L, et al. Effects of pretreatment with exogenous substances on root rot resistance and physiological characteristics of *Codonopsis pilosula* seedling under continuous cultivation[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2025, 45(2): 0000-0000. ] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20240582

# 外源物质预处理对连作党参幼苗根腐病抗性及其生理特性的影响

胡玉蓉<sup>1,2</sup>, 邱黛玉<sup>1</sup>, 马澜<sup>1,2</sup>, 陈鲜鲜<sup>1,2</sup>, 徐锋宾<sup>1,2</sup>

(1 甘肃农业大学 农学院, 兰州 730070; 2 干旱生境作物学国家重点实验室, 兰州 730070)

**摘要** 【目的】探明 3 种外源物质对连作党参根腐病及其生理生化的影响, 为利用外源物质缓解连作党参根腐病提供参考。【方法】采用灭菌连作土壤培养的 1 年生盆栽党参幼苗为材料, 设置空白对照, 根腐病病原菌侵染, 28-高芸苔素内酯灌根、叶面喷施, 枯草芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌接种以及氨基酸水溶肥喷施处理, 30 d 后接种病原菌, 考察外源物质的抑菌率及连作党参叶片生理生化指标的变化。【结果】生防菌枯草芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌可显著抑制患病党参病原菌侵染生长, 抑菌率达 70% 以上。28-高芸苔素内酯灌根、叶喷及氨基酸水溶肥处理可显著增加患病党参叶片光合色素含量, 增强叶片抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性, 显著降低细胞膜损伤和脂质过氧化程度; 生防菌处理可显著降低患病党参叶片可溶性糖、MDA、脯氨酸和可溶性蛋白的积累, 并使其恢复至正常水平。【结论】生防菌可有效抑制党参根腐病病原菌菌丝的生长及孢子萌发; 生长调节剂和氨基酸水溶肥可平衡渗透调节系统, 增强抗氧化防御机制, 促进光合作用, 增强植物抗逆性。

**关键词** 党参; 根腐病; 外源调控; 抑菌率; 生理生化指标

**中图分类号** S567.53; S435.675 **文献标志码** A

## Effects of pretreatment with exogenous substances on root rot resistance and physiological characteristics of *Codonopsis pilosula* seedling under continuous cultivation

HU Yurong<sup>1,2</sup>, QIU Daiyu<sup>1</sup>, MA Lan<sup>1,2</sup>, CHEN Xianxian<sup>1,2</sup>, XU Fengbin<sup>1,2</sup>

(1 College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2 State Key Laboratory of Aridland Crop Science, Lanzhou 730070, China)

**Abstract** [Objective] The study aims to investigate the effects of three exogenous substances on the root rot disease of the continuously cropped *Codonopsis* and their impact on its physiological and biochemical properties, in order to provide a guidance to alleviate the root rot disease associated with continuous cropping of *Codonopsis*. [Methods] Using one-year-old potted *C. pilosula* seedlings as materials, we established a blank control, a pathogen infection treatment, and subsequent treatments with 28-homomethionine for root drenching and foliar spraying *Bacillus subtilis*, *Bacillus amyloliquefaciens*, and water-soluble amino acid fertilizer before infection. We investigated inhibition rate of root rot disease of the continuously cropped *C. pilosula* and the physiological and biochemical properties. [Results] The biocontrol bac-

收稿日期: 2024-10-25; 修改稿收到日期: 2024-12-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(31960395)

作者简介: 胡玉蓉(1999—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事药用植物资源与利用研究。E-mail: 2191554037@qq.com

通信作者: 邱黛玉, 副教授, 硕士生导师, 主要从事药用植物生态种植研究。E-mail: qiudy@gsau.edu.cn

teria *B. subtilis* and *B. amyloliquefaciens* inhibited the growth of pathogenic fungi infected *C. pilosula*, with an inhibition rate of over 70%. The application of 28-homolinolenic acid through root drenching, foliar spray, and water-soluble amino acid fertilizer increased chlorophyll content, enhanced the activity of antioxidant enzymes such as SOD, POD, and CAT, and reduced cellular membrane damage and lipid peroxidation. Additionally, biocontrol treatments decreased the accumulation of soluble sugars, MDA, proline, and soluble proteins, restoring them to normal levels. [Conclusion] Biocontrol agents such as *B. subtilis* can effectively inhibit the growth of pathogenic fungal hyphae and the germination of spores. Plant growth regulators and water-soluble amino acid fertilizers can balance the osmotic adjustment system, enhance the antioxidant defense mechanism, promote photosynthesis, and strengthen plant stress resistance.

**Key words** *Codonopsis pilosula*; root rot disease; exogenous regulation; bacteriostatic rate; physiological biochemistry index

中药党参为桔梗科党参属(*Codonopsis* Wall.), 植物党参、素花党参或川党参的干燥根,其性平味甘,具有健脾益肺、养血生津的功效<sup>[1]</sup>。党参作为甘肃地道药材之一,其质优效佳,具有较高的经济价值以及巨大的市场需求。近年来,随着农业产业化发展,连作重茬导致土传病原菌积累,土传病害加重,其中以根腐病最为严重。党参根腐病原菌的优势菌种为尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)和锐顶镰刀菌(*F. acuminatum*)<sup>[2-3]</sup>。镰刀菌通过植物根部渗入并定殖在植物的维管束内,同时产生各种细胞壁降解酶,并利用其降解产物堵塞植物维管束,阻碍水分和营养物质的运输,感染早期叶片变黄、枯萎,但随着病程发展,根茎逐渐变黑腐烂,最终导致死亡<sup>[4-6]</sup>;同时,镰刀菌分泌的真菌毒素促进病原菌入侵,降低寄主的防御能力。目前,根腐病的防控措施非常有限。其中,优化栽培模式,改进农艺措施可改善土壤理化性质及根际微生态环境,有效减少土传病害的发生;化学杀菌剂虽然可快速有效地杀灭病原微生物或降低土壤中病原微生物的种群数量,但过度使用会危害环境,并使植物病原菌对其产生耐药性,从而降低防治效果;生物防治可优化土壤结构,补充土壤养分,调整微生物群落结构,抑制有害微生物,诱导植物抗性,减轻土壤退化引发的土传病害。众所周知,芽孢杆菌多以拮抗和竞争的方式与病原菌相互作用,通过抑制病原菌菌丝生长及孢子萌发发挥生防作用<sup>[7-9]</sup>。枯草芽孢杆菌可产生细菌素、酶类、活性蛋白和脂肽类等抑菌物质抑制病原菌的生长,同时激活植物自身防御机制,提高植物免疫力和抗病性<sup>[10-11]</sup>。枯草芽孢杆菌破坏瓜果腐霉菌的菌丝结构,导致菌丝解体、扭曲和原生质浓缩,从而有效防治番茄根腐病<sup>[12]</sup>。解淀粉芽孢杆菌可产生抑菌次生代谢物(表面活性素、芽孢素、地非西丁、杆菌溶素等)以及水解酶类(几丁质酶和蛋白酶)

抑制植物病原真菌的生长<sup>[13-16]</sup>。解淀粉芽孢杆菌还干扰菌丝体的正常生长,使其生长不均、损伤,对孢子萌发的抑制率高达 91.96%,其代谢物的抗真菌蛋白 SpoVG 可有效抑制病原体的生长,对葡萄霜霉病防效达 43.8%<sup>[17]</sup>。28-高芸苔素内酯作为一种“多效性激素”,可促进植物根系发育,提高核酸和碳水化合物的水平,调节抗氧化机制和光合作用,从而促进植物生长并提高植物的抗逆性<sup>[18-19]</sup>。氨基酸型肥料能提高作物产量,改善农产品品质,增强作物田间抗逆性。Wang 等<sup>[20]</sup>研究发现氨基酸水溶肥可有效促进番茄生长,改善果实品质,提升产量,并通过调节根系分泌物、招募有益微生物提高植株的抗逆性。基于此,本研究聚焦党参生长调节剂、生防菌剂、氨基酸水溶肥三类物质,从党参叶片及根部细胞结构,抑制党参病原菌活性,增强患病党参植株自身机能及抗性方面着手,旨在筛选抑菌性强且安全应用性强的外源物质,为党参产业绿色发展提供参考依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

参试种苗由甘肃省宕昌县理川镇六合合作社提供,选用生长一致且健康的 1 年生党参苗种植,经鉴定为桔梗科党参属党参(*Codonopsis pilosula*);供试土为杀菌处理后 4 年生党参的连作土(0-30 cm);供试病原菌菌株经测序比对确认为尖孢镰刀菌、锐顶镰刀菌,由甘肃农业大学植保学院提供。供试药剂为 0.01% 和 0.004% 的 28-高芸苔素内酯可溶液剂;供试生防菌为枯草芽孢杆菌(有效活菌数 $\geq 200$  亿个/g)和解淀粉芽孢杆菌(有效活菌数 $\geq 20$  亿个/g);氨基酸水溶肥中氨基酸 $\geq 100$  g/L, 锌 $\geq 15$  g/L, 硼 $\geq 4.5$  g/L, 锰 $\geq 0.5$  g/L;多菌灵悬浮剂中有效成分含量 40%。以上试剂均为江西华威科技

有限公司生产。复合肥料(N-P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-K<sub>2</sub>O 为 18-18-18,湖北奥特尔化工有限公司生产)作为基肥。

## 1.2 试验设计

经预实验确定外源物质用量。试验采用盆栽方法,共设置正常对照(CK<sub>1</sub>,无病原菌和外源物质处理)、病原菌侵染对照(CK<sub>2</sub>)、施用 0.1 μmol/L 的 0.01% 28-高芸苔素内酯灌根(T<sub>1</sub>)、施用 0.1 μmol/L 的 0.004% 28-高芸苔素内酯根灌叶喷(T<sub>2</sub>)、接种 0.01 g/kg 枯草芽孢杆菌(J<sub>1</sub>)、接种 0.014 g/kg 解淀粉芽孢杆菌(J<sub>2</sub>)、喷施 0.028 g/kg 氨基酸水溶性肥(F<sub>a</sub>)7 个处理,每处理重复 3 次。

移栽前,每盆准确称取复合肥(N-P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-K<sub>2</sub>O 为 18-18-18)6.7 g 作为基肥,并称取上述相关外源物质与供试土混合均匀后装盆(口径 39 cm,高度 35 cm),每盆装土量 16 kg。供试苗用多菌灵稀释 800 倍蘸根后移栽,每盆 8 株。外源物质处理 30 d 后,分别用针管注射及刺伤方式将孢子浓度为 5×10<sup>6</sup> 个/mL 根腐病菌(尖孢镰刀菌和锐顶镰刀菌)的混合悬浮液注入党参茎叶及根部,每个处理重复 3 次。于 7 d 后观察菌丝生长情况、致病菌入侵方式以及对细胞结构的影响,并在根腐病菌侵染 10 d 和 20 d 分别采集叶片测定其生理生化指标。

## 1.3 测定指标及方法

### 1.3.1 病原菌侵染情况

抑菌率测定:抑菌率采用 PDA 平板接种菌饼,将外源物质提取液用涂布棒均匀涂布,25 °C 暗培养 2~3 d,测定抑菌圈直径,重复 3 次,并据此计算

抑菌率[(对照菌落直径-处理组菌落直径)/(对照菌落直径-菌饼直径)×100%]。

菌丝生长及显微结构观察:采用徒手切片法制作健康幼苗和染病幼苗植株茎叶及根部切片,选取较薄的切片置于载玻片上,滴加水合氯醛溶液在酒精灯上透化,透化完全后,滴加稀甘油,盖上盖玻片,置于光学显微镜下观察<sup>[21]</sup>。

### 1.3.2 党参叶片生理生化指标

叶片生理生化指标参照李胜<sup>[22]</sup>的测定方法。其中,光合色素含量采用丙酮提取法;可溶性糖含量采用苯酚法;可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝法;游离脯氨酸(Pro)含量采用酸性茚三酮法;丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法;超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光还原法测定;过氧化氢酶(CAT)活性采用过氧化氢法;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法。

## 1.4 数据处理

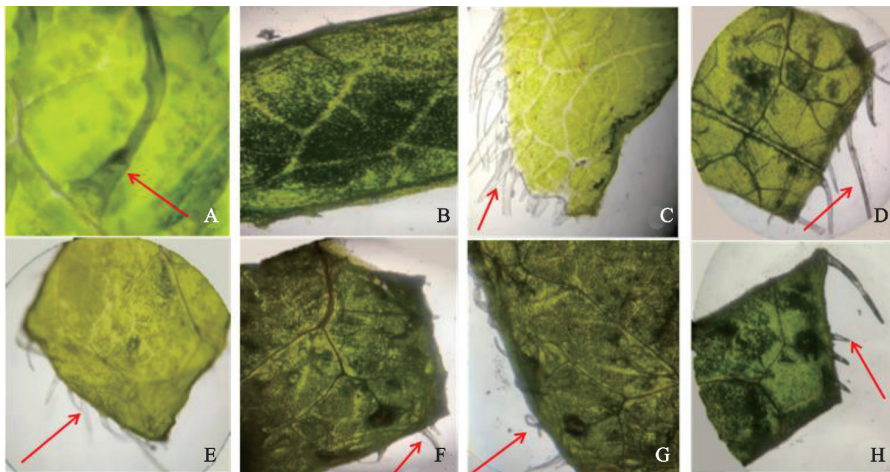
运用 Excel 2010、Origin 2021、SPSS19.0 软件进行数据处理及绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 病原菌侵染党参叶片和根部细胞显微结构特征

#### 2.1.1 叶片组织显微结构特征

光学电镜观察发现,党参根腐病病原菌以钉子形侵入叶片细胞壁(图 1,A),健康党参叶片(CK<sub>1</sub>)细胞颜色深绿且排列整齐,未观察到侵染钉,叶片整体均匀(图 1,B)。



A. 党参根腐病病原菌;B. 健康党参(CK<sub>1</sub>);C. 病原菌侵染(CK<sub>2</sub>);D. 28-高芸苔素内酯灌根处理(T<sub>1</sub>);E. 28-高芸苔素内酯叶喷处理(T<sub>2</sub>);F. 枯草芽孢杆菌处理(J<sub>1</sub>);G. 解淀粉芽孢杆菌处理(J<sub>2</sub>);H. 氨基酸水溶肥处理(F<sub>a</sub>)。

图 1 根腐病病原菌侵染党参叶片组织显微结构特征(10×10)

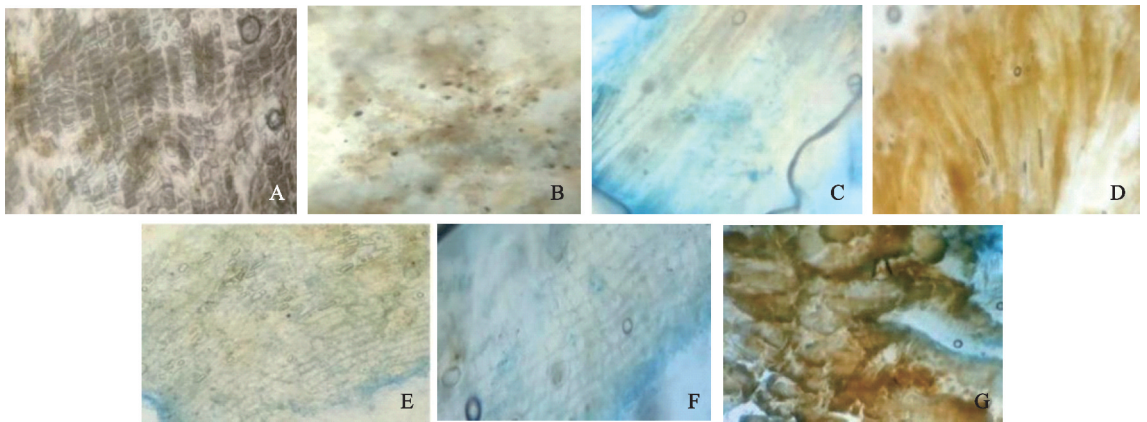
A. Root rot pathogenic bacteria of *C. pilosula*. B. Healthy *C. pilosula* (CK<sub>1</sub>). C. Pathogen infestation (CK<sub>2</sub>).

D. 28-homobrassinolide root irrigation treatment (T<sub>1</sub>). E. 28-homobrassinolide leaf spray treatment (T<sub>2</sub>).

F. *Bacillus subtilis* treatment (J<sub>1</sub>). G. *B. amylolique* treatment (J<sub>2</sub>). H. Water-soluble amino acid fertilizer treatment (F<sub>a</sub>).

Fig. 1 Microstructure characteristics of leaf tissues of *C. pilosula* infected by root rot pathogens (10×10)

病原菌侵染党参叶片(CK<sub>2</sub>)叶脉变黄且透光性增强,部分叶脉绿色褪去,细胞结构中可见大量侵染钉,表明受病原菌侵染较为严重(图1,C)。经28-高芸苔素内酯灌根(T<sub>1</sub>)、叶喷(T<sub>2</sub>)处理后,灌根处理叶片呈绿色,叶喷处理叶片呈黄绿色,部分叶脉绿色褪去,侵染钉数量减少,但侵染情况依然严重(图1,D、E)。枯草芽孢杆菌(J<sub>1</sub>)、解淀粉芽孢杆菌(J<sub>2</sub>)处理后,党参叶片深绿,叶脉清晰,侵染钉形态出现卷曲或截断且数量减少,说明2种生防菌剂对病原菌侵染有一定抑制效果(图1,F、G)。而氨基酸水溶肥(F<sub>a</sub>)处理的党参叶片叶脉仍为绿色,但侵染钉数量较多,主要集中在叶脉附近,尽管比未处理的叶片有所减少,但侵染情况依然较为严重(图1,H)。



A. CK<sub>1</sub>; B. CK<sub>2</sub>; C. T<sub>1</sub>; D. T<sub>2</sub>; E. J<sub>1</sub>; F. J<sub>2</sub>; G. F<sub>a</sub>。

图2 根腐病病原菌侵染党参根部细胞显微结构特征(10×40)

Fig. 2 Microstructural characteristics of root cells of *C. pilosula* infected by root rot pathogens (10×40)

## 2.2 外源物质对根腐病病原菌的抑制效果

外源物质在不同时间段均对党参根腐病病原菌(锐顶镰刀菌和尖孢镰刀菌)有显著抑制作用。其中,在培养48 h和72 h时,J<sub>1</sub>和J<sub>2</sub>处理对锐顶镰刀菌的抑菌率均远高于其余处理,且差异均达到显著水平,并均以J<sub>1</sub>处理最高,分别达到51.73%和76.21%,较同期J<sub>2</sub>处理分别显著升高13.65%和7.87%;2个时间段相比,各处理的抑菌率均表现为培养72 h高于培养48 h,其中J<sub>1</sub>处理对锐顶镰刀菌的抑菌率在培养72 h时较培养48 h时升高47.32%(图3,A)。同时,在培养48 h和72 h时,J<sub>1</sub>和J<sub>2</sub>处理对尖孢镰刀菌的抑菌率也均远高于其余处理,且差异均达到显著水平,并均以J<sub>2</sub>处理最高,分别高达47.73%和71.67%,其较同期J<sub>1</sub>处理抑菌率分别升高23.32%( $P < 0.05$ )和4.07%( $P > 0.05$ );2个培养时间段相比,各处理的抑菌率仍均

## 2.1.2 根部细胞显微结构特征

健康党参的根部横切面中,石细胞排列有序且紧密,细胞结构完整(图2,A)。光学电镜观察发现,党参受到病原菌侵染病变后,根部细胞形态受损,颜色较健康根部的细胞深,表现为黄色至黄褐色或黑褐色(图2,B)。经28-高芸苔素内酯(T<sub>1</sub>和T<sub>2</sub>)处理后,党参根部细胞形态多呈黄褐色且木栓层及韧皮部破坏严重(图2,C、D)。在生防菌(J<sub>1</sub>和J<sub>2</sub>)处理下,党参根部微观结构显示石细胞排列清晰,韧皮部宽广,有助于保护根部细胞形态(图2,E、F)。经氨基酸水溶肥(F<sub>a</sub>)处理后,党参根部细胞结构在显微镜下呈现黄黑褐色,表明已经受到病原菌的严重破坏(图2,G)。

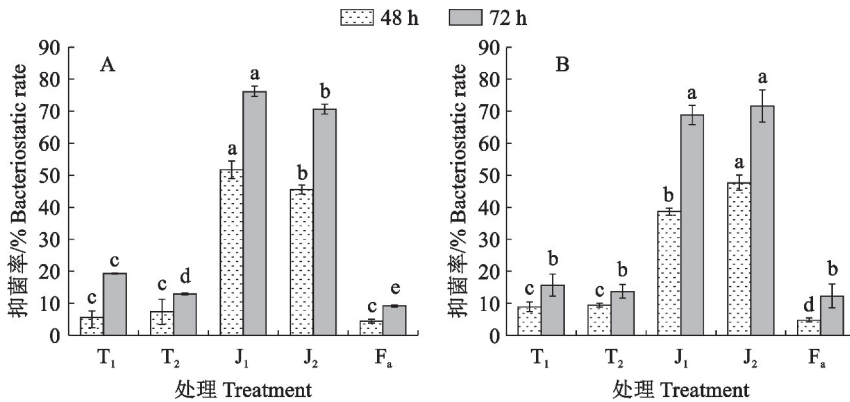
表现为培养72 h高于培养48 h,其中J<sub>2</sub>处理的抑菌率在培养72 h时较培养48 h时升高50.17%(图3,B)。以上结果说明生防菌的抑菌效果明显优于其他外源物质,可有效抑制党参根腐病病原菌锐顶镰刀菌及尖孢镰刀菌的菌丝生长,且枯草芽孢杆菌对锐顶镰刀菌抑制效果最显著,解淀粉芽孢杆菌对尖孢镰刀菌抑制效果最显著。

## 2.3 外源物质对根腐病病原菌侵染下党参植株叶片光合色素含量的影响

党参植株叶片光合色素含量在根腐病病原菌侵染后均比同期CK<sub>1</sub>显著降低,在各类外源物质处理后又比同期CK<sub>2</sub>不同程度升高,且增幅大多达到显著水平,并均以T<sub>1</sub>和T<sub>2</sub>处理增幅最大,恢复到甚至显著高于同期CK<sub>1</sub>水平,而T<sub>1</sub>和T<sub>2</sub>处理之间均无显著差异(图4)。其中,在根腐病原菌侵染10 d时,党参叶片叶绿素a、类胡萝卜素含量在T<sub>1</sub>处理

下达到最高,并稍高于 CK<sub>1</sub>,较 CK<sub>2</sub> 分别显著增加 77.74%和 49.97%,其叶绿素 b 含量以 T<sub>2</sub> 处理最高,分别是 CK<sub>1</sub> 和 CK<sub>2</sub> 的 2.13 倍和 3.16 倍。在根腐病病原菌侵染 20 d 时,党参叶片叶绿素 a 和类胡萝卜素含量均以 T<sub>2</sub> 处理最高,分别较 CK<sub>2</sub> 处理显

著增加 85.66%和 119.61%,其叶绿素 b 含量则以 T<sub>1</sub> 处理最高,比 CK<sub>1</sub> 和 CK<sub>2</sub> 分别显著提高 101.14%和 168.18%。以上结果表明,5 种外源物质处理均有助于促进染病党参叶片光合色素的合成,且灌根和叶喷 28-高芸苔素内酯处理效果尤为显著。



A. 锐顶镰刀菌; B. 尖孢镰刀菌; T<sub>1</sub>. 28-高芸苔素内酯灌根处理; T<sub>2</sub>. 28-高芸苔素内酯叶喷处理; J<sub>1</sub>. 枯草芽孢杆菌处理; J<sub>2</sub>. 解淀粉芽孢杆菌处理; F<sub>a</sub>. 氨基酸水溶肥处理。同期不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异 ( $P < 0.05$ )。下同。

图 3 外源物质对党参根腐病病原菌的抑菌率影响

A. *F. acuminearum*. B. *F. oxysporum*. T<sub>1</sub>, 28-homobrassinolide root irrigation treatment.

T<sub>2</sub>, 28-homobrassinolide leaf spray treatment. J<sub>1</sub>, *B. subtilis* treatment. J<sub>2</sub>, *B. amylolique* treatment.

F<sub>a</sub>, water-soluble amino acid fertilizer treatment. Different normal letters within same treatment time indicate the significant difference between treatments at the 0.05 level ( $P < 0.05$ ). The same as below.

Fig. 3 Effect of exogenous substance on the bacteriostatic rate of root rot pathogens of *C. pilosula*

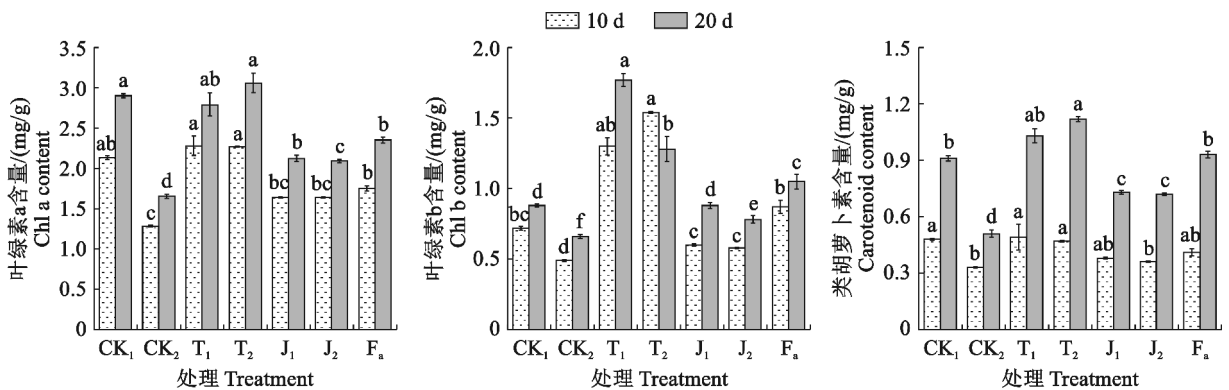


图 4 外源物质对根腐病病原菌侵染下党参叶片光合色素含量的影响

Fig. 4 Effect of exogenous substance on leaf photosynthetic pigment content of *C. pilosula* infected by root rot pathogens

## 2.4 外源物质对根腐病病原菌侵染党参植株叶片渗透调节物质含量的影响

党参植株叶片渗透调节物质可溶性蛋白、可溶性糖、游离脯氨酸含量受病原菌侵染(CK<sub>2</sub>)不同时间后均比同期 CK<sub>1</sub> 显著提高,在各外源物质处理后又比 CK<sub>2</sub> 不同程度降低(图 5)。其中,党参叶片可溶性蛋白含量在 CK<sub>2</sub> 处理 10 d 和 20 d 时分别较 CK<sub>1</sub> 显著增加 34.05%和 29.40%;各外源物质处理可溶性蛋白含量在各时期均显著低于 CK<sub>2</sub>,并均以

F<sub>a</sub> 处理最高,且稍高于 CK<sub>1</sub>,其他外源物质处理大多显著低于 CK<sub>1</sub>,但 T<sub>1</sub> 与 T<sub>2</sub>、J<sub>1</sub> 与 J<sub>2</sub> 处理间均无显著差异。党参叶片可溶性糖含量在 CK<sub>2</sub> 处理 10 d 和 20 d 时分别较 CK<sub>1</sub> 显著增加 68.61%和 42.28%;各外源物质处理可溶性糖含量在各时期也均显著低于 CK<sub>2</sub>,但均显著高于同期 CK<sub>1</sub>,并均以 T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 处理较高,F<sub>a</sub> 处理次之,J<sub>1</sub>、J<sub>2</sub> 处理显著较低。党参植株叶片游离脯氨酸含量在 CK<sub>2</sub> 处理 10 d 和 20 d 时分别较 CK<sub>1</sub> 显著增加 44.08%和 63.31%,

在外源物质处理后也均显著高于同期 CK<sub>1</sub>, 但除 T<sub>2</sub> 处理脯氨酸含量与 CK<sub>2</sub> 处理相近外, 其余外源物质处理均比 CK<sub>2</sub> 不同程度降低, 且降幅大多达到显著水平。可见, 各外源物质处理均有助于促进平衡根腐病原菌侵染下党参叶片渗透调节系统, 有效减轻病原菌胁迫对叶片的危害损伤。

## 2.5 外源物质对根腐病病原菌侵染党参植株叶片抗氧化酶活性的影响

图 6 显示, 党参叶片 CAT 和 POD 活性在 CK<sub>2</sub> 处理 10 d 和 20 d 时均比 CK<sub>1</sub> 显著降低, 在各外源物质处理后均比 CK<sub>2</sub> 处理显著升高, 而其 SOD 活性却在 CK<sub>2</sub> 处理 10 d 和 20 d 时均比 CK<sub>1</sub> 显著升高, 在各外源物质处理后均比 CK<sub>2</sub> 处理显著降低; 同时, 各处理的抗氧化酶活性均随着根腐病病原菌侵染时间增加而升高。其中, 叶片 CAT 活性在 CK<sub>2</sub> 处理 10 d 和 20 d 时分别较 CK<sub>1</sub> 显著下降 39.70%、

39.07%; 各外源物质处理后 CAT 活性各时期均显著高于相应 CK<sub>2</sub> 处理, 在 10 d 和 20 d 时分别以 J<sub>1</sub> 处理和 F<sub>a</sub> 处理最高, 它们分别较同期 CK<sub>2</sub> 处理显著提高 39.36% 和 40.64%。叶片 POD 活性在 CK<sub>2</sub> 处理 10 d 和 20 d 时分别较 CK<sub>1</sub> 显著降低 48.45%、49.32%, 在施加各浓度外源物质后均显著高于同期 CK<sub>2</sub> 处理, 并均以 T<sub>1</sub> 处理最高, 且恢复至同期 CK<sub>1</sub> 水平。党参植株叶片 SOD 活性在 CK<sub>2</sub> 处理 10 d 和 20 d 时分别较 CK<sub>1</sub> 显著增高 16.72%、10.79%, 在 5 种外源物质处理下均比 CK<sub>2</sub> 处理显著降低, 并均趋于正常水平 (CK<sub>1</sub>), 且各外源物质处理间大多无显著差异。以上结果表明在根腐病病原菌侵染期间, 党参叶片 CAT、POD 活性显著降低, SOD 活性显著升高, 施加适宜浓度外源物质能显著增强 CAT、POD 活性, 使 POD、SOD 活性恢复至正常水平, 提升党参幼苗抗氧化和防御病原菌能力。

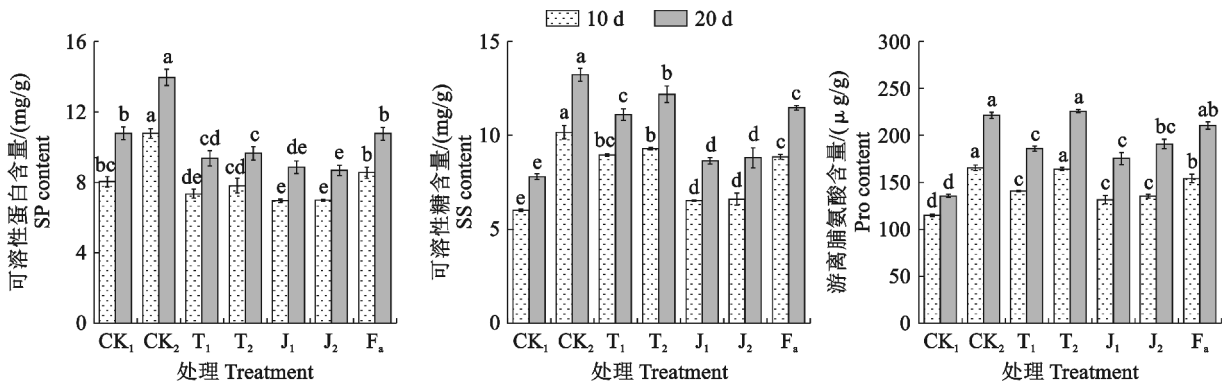


图 5 外源物质对根腐病病原菌侵染党参叶片渗透调节物质含量的影响

Fig. 5 Effect of exogenous substance on leaf osmolyte contents of *C. pilosula* infected by root rot pathogens

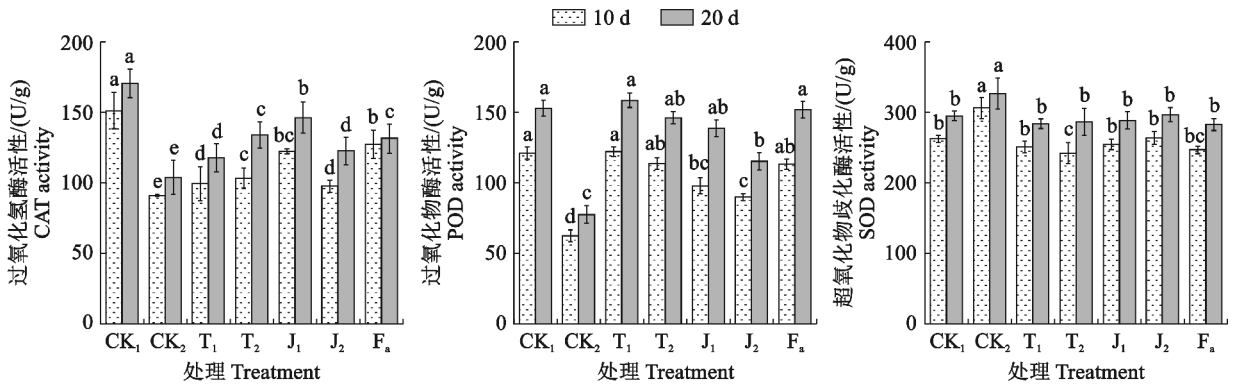


图 6 外源物质对根腐病病原菌侵染党参叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 6 Effect of exogenous substance on antioxidant enzyme activities in leaves of *C. pilosula* infected by root rot pathogens

## 2.6 外源物质对根腐病病原菌侵染党参植株叶片膜透性的影响

病原菌感染引起植物生长异常, 致使细胞膜完

整性和透性发生改变。图 7 显示, 党参植株受根腐病病原菌侵染后, 叶片丙二醛 (MDA) 含量随时间增长呈上升趋势, 在 CK<sub>2</sub> 处理 10 d 和 20 d 时分别比

CK<sub>1</sub> 显著增加 90.06% 和 88.20%, 在各外源物质处理后均比同期 CK<sub>2</sub> 处理显著降低, 其中的 J<sub>1</sub> 和 J<sub>2</sub> 处理最低, 并基本趋于健康党参(CK<sub>1</sub>) 水平。同时, 党参植株受病原菌侵染后, 其细胞膜透性增大, 电解质外渗, 相对电导率显著增大, 且有随侵染时间延长而增加的趋势; 叶片相对电导率在 5 种外源物质处理下均比同期 CK<sub>2</sub> 处理显著降低, 甚至降低至正常水平以下, 其中以 J<sub>1</sub> 和 J<sub>2</sub> 处理最低, 在处理 10 d 时较 CK<sub>1</sub> 分别显著降低 49.10% 和 48.15% (图 7)。可见, 外源物质处理有助于减轻病原菌侵染党参 MDA 含量, 保护细胞膜的完整性, 减少电解质外渗, 提高其抗氧化能力, 从而增强植物抗病性。

## 2.7 党参植株根腐病病原侵染情况与其生理生化指标相关性分析

外源物质处理 10 d 的党参幼苗 12 个指标相关性分析结果表 1 表明, 外源物质抑菌率与 MDA、REC、可溶性糖和可溶性蛋白含量呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ ); 叶绿素 a 含量与 MDA、可溶性蛋白含量呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 与 SOD 活性呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ ), 与 POD 活性和叶绿素 b 含量呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ )。

MDA 含量与可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量及 REC 呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ), 与 SOD 活性呈显著正相关, 与 POD 活性呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ); 脯氨酸含量与 CAT 活性呈显著负相关, 且 SOD 活性与 POD 活性呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ ),

这可能与病原菌种类及连作造成的盐分胁迫有关。以上相关分析数据表明, 外源物质可能通过提升党参叶片叶绿素含量、增强其光合作用, 从而积累营养物质和调节离子转运机制, 最终增强其对病原菌的抵抗力。

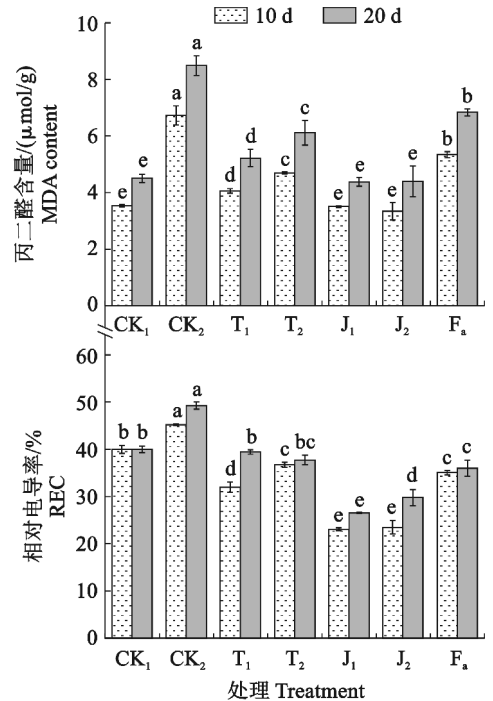


图 7 外源物质对根腐病病原菌侵染党参叶片相对电导率和丙二醛含量的影响

Fig. 7 Effect of exogenous substance on relative conductivity and MDA content in leaves of *C. pilosula* infected by root rot pathogens

表 1 外源物质处理下根腐病病原菌侵染党参植株的生理生化指标相关性分析

Table 1 Correlation analysis between the physiological and biochemical indexes of *C. pilosula* infected by root rot pathogens under exogenous substance treatments

指标 Index	抑菌率 Bacteriostatic rate	过氧化物酶 POD	超氧化物歧化酶 SOD	过氧化氢酶 CAT	叶绿素 a Chl a	叶绿素 b Chl b	类胡萝卜素 Car	脯氨酸 Pro	可溶性蛋白 SP	可溶性糖 SS	丙二醛 MDA	相对电导率 REC
抑菌率 Bacteriostatic rate	1.000											
过氧化物酶 POD	-0.057	1.000										
超氧化物歧化酶 SOD	-0.201	-0.609**	1.000									
过氧化氢酶 CAT	0.001	0.117	-0.399	1.000								
叶绿素 a Chl a	-0.319	0.716**	-0.582**	0.215	1.000							
叶绿素 b Chl b	-0.150	0.515*	-0.155	-0.036	0.406	1.000						
类胡萝卜素 Car	-0.239	0.694**	-0.479*	0.116	0.857**	0.536*	1.000					
脯氨酸 Pro	-0.107	-0.302	0.231	-0.472*	-0.255	0.055	-0.042	1.000				
可溶性蛋白 SP	-0.672**	-0.546*	0.686**	-0.173	-0.432	-0.269	-0.433*	0.260	1.000			
可溶性糖 SS	-0.515*	-0.310	0.314	-0.307	-0.178	0.209	-0.023	0.824**	0.551**	1.000		
丙二醛 MDA	-0.596**	-0.484*	0.438*	-0.237	-0.384	-0.181	-0.295	0.659**	0.832**	0.860**	1.000	
相对电导率 REC	-0.934**	-0.218	0.452*	-0.043	0.066	-0.049	-0.027	0.197	0.843**	0.552**	0.715**	1.000

注: \* 和 \*\* 分别表示在 0.05 水平和 0.01 水平显著相关。

Note: \* and \*\* indicate a significant correlation at the 0.05 level and 0.01 level, respectively.

## 3 讨论

### 3.1 外源物质处理下病原菌侵染党参根部细胞显微结构特征

病原菌侵染导致植物组织结构发生改变,进而表现出明显的病态特征<sup>[23]</sup>。受到根腐病菌胁迫后,三七的根和茎变褐腐烂,叶片黄化下垂,严重时植株萎蔫<sup>[24]</sup>。本试验表明,健康党参叶片细胞呈深绿色且分布均匀;受根腐病病原菌侵染后,病原菌以钉子形侵入叶片细胞壁,间接导致叶片叶脉黄化,细胞组织结构中侵染钉数目增加。在28-高芸苔素内酯灌根、叶喷及氨基酸水溶肥处理后,党参叶片中侵染钉数量相对患病对照有所减少,但根部细胞形态未见明显变化,这可能是外源芸苔素内酯激活了植物体内的防御相关基因,增强了植物细胞壁的机械强度和膜系统的完整性,减少了病原菌侵染钉的形成和扩展<sup>[25]</sup>。此外,在施加枯草芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌后,党参叶片的侵染钉形态发生了卷曲或截断,且数量显著减少;同时可观察到根部有清晰石细胞排列结构,表明侵染情况得到缓和,2种生防菌剂对党参病原菌侵染钉生长具有一定抑制作用。这可能与芽孢杆菌释放的环脂肽(LP)、铁载体以及几丁质酶和葡聚糖酶有关,此类物质可破坏病原菌细胞膜的完整性,导致真菌的菌丝体和分生孢子裂解,使菌丝结构畸变,从而抑制孢子萌发<sup>[26-27]</sup>。

### 3.2 外源物质对党参根腐病病原菌的抑制效果

研究发现,生防菌通过分泌抗菌物质来改变病原菌细胞膜的通透性,导致细胞内容物泄露、内部离子释放、菌丝异常生长和孢子萌发受阻,有效抑制病原菌的增殖<sup>[28]</sup>。枯草芽孢杆菌菌株LY-1能够产生抗真菌脂肽类物质,从而抑制花生根腐病菌丝的生长,其生防效率高达44.71%<sup>[29]</sup>。解淀粉芽孢杆菌B15发酵液中的伊枯草菌素A和芬芥素可诱导葡萄灰霉病病原菌灰葡萄孢的细胞凋亡,抑制其菌丝生长<sup>[30]</sup>。本试验表明枯草芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌处理的抑菌率在培养各时期均显著优于其他外源物质处理。其原因可能是生防菌在作物根内、茎部、叶部等部位定殖和繁殖过程中能产生包括脂肽类、蛋白酶、嗜铁素和挥发性有机化合物等在内的多种抑菌、溶菌的物质,抑制菌丝体的生长和繁殖,破坏其细胞结构,同时在缺氧环境中与病原菌竞争空间与营养,最终实现抑菌效果<sup>[31-32]</sup>。氨基酸水溶肥处理抑菌效果较差,可能是缺乏特定的抗真菌机制、土壤微生物群落的影响、环境条件的限制以及施用方

法和时机的不当等多种因素综合作用的结果。

### 3.3 外源物质对病原菌侵染党参植株叶绿素含量的影响

叶绿素是植物捕获光能的关键分子,其含量直接影响植物的光能吸收效率。病原菌侵入植物体内并以此为宿主建立寄生关系,破坏根系组织结构,同时以小型分生孢子的形态随木质部蒸腾流沿维管束向地上部分运输,使叶片细胞结构发生改变,致使叶绿素酶活性增强而加速催化叶绿素降解,从而降低叶绿素含量<sup>[33-34]</sup>。本研究结果与杨峰等<sup>[35]</sup>在染病大豆中的研究结果一致,表明病原菌侵染降低了叶片光合色素含量和有效光合面积,进而抑制其光合作用效率。与未经病原菌侵染的党参相比,不同外源物质处理均有助于促进病原菌侵染党参叶片光合色素的合成,尤其以28-高芸苔素内酯灌根、叶喷处理效应更明显。这与28-高芸苔素内酯保护叶绿体膜和细胞的超微结构,下调叶绿素编码基因来减少叶绿素降解,同时激活核酮糖二磷酸羧化酶的活性,提高CO<sub>2</sub>固定速率,促进光合作用有关<sup>[36-37]</sup>。另外,氨基酸水溶肥通过提供有机氮源直接参与叶绿素的生物合成,以及通过调节植物激素信号传导网络和光合作用间接影响叶绿素合成。

### 3.4 外源物质对病原菌侵染党参植株渗透调节系统的影响

面对生物和非生物胁迫,植物通过积累可溶性物质调节细胞渗透势,增强吸水力,稳定渗透压,提升自身逆境适应力<sup>[38]</sup>。MDA作为脂质过氧化的指标,反映了植物细胞膜的损伤程度和植物的抗逆性强弱。脯氨酸具有稳定亚细胞结构和清除自由基的能力,同时作为分子伴侣维持蛋白质结构,增强酶活性<sup>[39]</sup>。本试验中,根腐病病原菌胁迫党参叶片MDA含量较健康党参显著上升90.06%,而28-高芸苔素内酯和氨基酸水溶肥处理显著降低染病党参叶片MDA含量,使其接近健康党参水平。脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白作为植物体内主要的渗透调节物质,它们在5个外源物质处理党参中含量均随时间增长而增加,且侵染党参含量较健康党参显著升高。这与李明倩<sup>[40]</sup>关于大豆渗透调节物质含量在干旱胁迫中变化趋势相似,表明逆境中植物会积累这些物质来维持细胞内渗透平衡。据报道,病原菌侵染党参后会分泌细胞壁裂解酶和真菌毒素破坏植物细胞壁,改变细胞膜渗透性或膜电位,导致跨膜电位去极化,产生活性氧;利用效应蛋白操纵植物激素信号传导网络,从而干扰党参的正常生理功



能<sup>[41]</sup>。本研究中 28-高芸苔素内酯和氨基酸水溶肥处理显著降低了病原菌胁迫下党参植株的脂质过氧化以及电解质渗透,提高了膜稳定性指数,使党参渗透系统趋于稳定,而生防菌处理党参叶片 MDA 含量未发生显著变化。

### 3.5 外源物质对病原菌侵染党参植株抗氧化酶系统的影响

抗氧化酶作为植物细胞内的一种保护性酶,其功能主要是清除逆境下细胞内活性氧自由基,抑制膜内不饱和脂肪酸的过氧化作用,激活植物防御机制,提高植物免疫力<sup>[42-43]</sup>。有研究表明,增强 POD 活性有助于催化酚类物质转化为木质素,推动木质化进程,从而防止病原菌侵染<sup>[44]</sup>。SOD 通过中和反应超氧自由基阴离子来促进细胞对活性氧的耐受性。CAT 催化分解细胞内的过氧化氢并生成氧分子,触发苯甲酸生成水杨酸,以加强超敏反应,有效抵御细菌侵染<sup>[45]</sup>。在病原菌侵染胁迫下,本研究中党参叶片 CAT、POD 活性较健康党参叶片显著降低,SOD 活性显著上升;在外源物质处理后,受侵染党参叶片 POD 活性升高至正常水平,其中枯草芽孢杆菌处理的 CAT 活性也显著增强。表明外源物质处理通过激活或抑制抗氧化酶相关基因的转录,进而影响抗氧化酶活性的表达,提高清除自由基的

效率,从而增强党参植株抗逆性。其中,28-高芸苔素内酯不仅促进谷胱甘肽 S-转移酶和谷胱甘肽还原酶的活性,还提高了还原型谷胱甘肽含量,但不改变氧化型谷胱甘肽含量,从而减轻植物受到的氧化损伤<sup>[39]</sup>。生防菌通过激活 ISR 系统诱导植物产生防御酶类及干扰细胞正常的生理代谢功能,增强植物对病原菌的抵抗力<sup>[46]</sup>。

## 4 结 论

外源物质处理改变了根腐病病原菌侵染党参幼苗相应抗逆生理指标,增强了植物对病原菌的抗性。28-高芸苔素内酯灌根、叶喷及氨基酸水溶肥处理可提高侵染党参叶片叶绿素含量,平衡渗透调节系统,调控抗氧化酶活性,有效提升自由基的清除速率,增强党参抵御病原菌胁迫及保护自身膜系统的能力,但生防菌枯草芽孢杆菌和解淀粉芽孢杆菌处理效果略逊于上述 3 种处理。枯草芽孢杆菌和解淀粉芽孢杆菌处理分别显著抑制了锐顶镰刀菌及尖孢镰刀菌的菌丝生长,使党参植株叶片细胞中侵染钉形态发生卷曲或截断,数量减少,根部石细胞排列整齐清晰,有效缓解病原菌胁迫对党参的危害,为防治党参根腐病提供了更多可能。

### 参考文献:

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典—部: 2020 年版[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2020: 293-294.
- [2] 杨阳,孔维宝,牛世全. 党参根腐病原菌的分离鉴定及其特性研究[J/OL]. 分子植物育种, (2023-10-18)[2024-10-25]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20231017.1039.004>. YANG Y, KONG W B, NIU S Q. Isolation and characterization of the pathogenic bacteria of root rot of *Codonopsis pilosula*[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, (2023-10-18)[2024-10-25]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20231017.1039.004>.
- [3] 徐雪芬,李惠霞,倪春辉,等. 甘肃省党参根腐病菌的分子生物学鉴定及区域分布[J]. 植物保护, 2022, 48(2): 130-138. XU X F, LI H X, NI C H, et al. Molecular biological identification and regional distribution of pathogens causing root rot of *Codonopsis pilosula* in Gansu Province[J]. *Plant Protection*, 2022, 48(2): 130-138.
- [4] 卓梦霞,刘思文,李春雨,等. 镰刀菌属真菌毒素在植物和病原菌互作中的研究进展[J]. 广东农业科学, 2024, 51(3): 56-69. ZHUO M X, LIU S W, LI C Y, et al. Research progress on *Fusarium* mycotoxins in plant and pathogen interactions[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2024, 51(3): 56-69.
- [5] 孙新荣,张西梅,高薇薇,等. 甘肃党参根腐病发生危害与防治[J]. 陕西农业科学, 2019, 65(12): 90-91. SUN X R, ZHANG X M, GAO W W, et al. Occurrence and damages of *Codonopsis pilosula* root rot and its control in Gansu[J]. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 65(12): 90-91.
- [6] ZHANG N, WANG Z Q, SHAO J H, et al. Biocontrol mechanisms of *Bacillus*: Improving the efficiency of green agriculture[J]. *Microbial Biotechnology*, 2023, 16(12): 2250-2263.
- [7] 王馨芳,张婉霞,史美玲,等. 贝莱斯芽孢杆菌 BQ 对党参根腐病原菌抑制效应初探[J]. 寒旱农业科学, 2024(2): 167-173. WANG X F, ZHANG W X, SHI M L, et al. Evaluation on the control effects of *Bacillus velezensis* BQ against *Codonopsis pilosula* root rot[J]. *Journal of Cold-Arid Agricultural Sciences*, 2024(2): 167-173.
- [8] 殷勇,周先进. 新农药解淀粉芽孢杆菌 XI 96-3 介绍[J]. 农药科学与管理, 2024, 45(7): 61-62. YIN Y, ZHOU X J. Introduce to a new pesticide active ingre-

- dient of *Bacillus amyloliquefaciens* XI 96-3 [J]. *Pesticide Science and Administration*, 2024, 45(7): 61-62.
- [9] 柴凤兰, 郑晨, 张帆. 枯草芽孢杆菌在农作物种植上的应用研究进展[J]. 南方农业, 2023, 17(5): 152-156.  
CHAI F L, ZHENG C, ZHANG F. Research progress on the application of *Bacillus subtilis* in crop planting [J]. *South China Agriculture*, 2023, 17(5): 152-156.
- [10] 姚凤琴, 林发壮, 陈昌铭, 等. 枯草芽孢杆菌 Bv17 对非洲菊根腐病抑菌作用及防治效果[J]. 福建农业科技, 2019, 50(12): 55-59.  
YAO F Q, LIN F Z, CHEN C M, *et al.* Antibacterial effect and control effect of *Bacillus subtilis* Bv17 on root rot of *Gerbera jamedonii* [J]. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 2019, 50(12): 55-59.
- [11] HIROZAWA M T, ONO M A, DE SOUZA SUGUIURA I M, *et al.* Antifungal effect and some properties of cell-free supernatants of two *Bacillus subtilis* isolates against *Fusarium verticillioides* [J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2024, 55(3): 2527-2538.
- [12] 侯彩霞, 任娟, 赵思峰, 等. 2 株枯草芽孢杆菌防治加工番茄根腐病的效果和防治机理研究[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2012, 30(2): 152-156.  
HOU C X, REN J, ZHAO S F, *et al.* Efficacy and mechanism of two *Bacillus subtilis* against processing tomato root rot disease [J]. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 2012, 30(2): 152-156.
- [13] 刘爽, 唐锐, 谭丹, 等. 解淀粉芽孢杆菌 OMR1-7 菌株对拟石莲花属多肉植物黑腐病的生防效果[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2024, 39(1): 54-63.  
LIU S, TANG R, TAN D, *et al.* Biocontrol efficiency of *Bacillus amyloliquefaciens* OMR1-7 against *Echeveria* black rot disease [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2024, 39(1): 54-63.
- [14] GUEVARA-AVENDANO E, BRAVO-CASTILLO K R, MONRIBOT-VILLANUEVA J L, *et al.* Diffusible and volatile organic compounds produced by avocado rhizobacteria exhibit antifungal effects against *Fusarium kuroshium* [J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2020, 51(3): 861-873.
- [15] 张丽芳, 曹阳, 张兰. 解淀粉芽孢杆菌 B235 对花生根腐病的防治效果研究[J]. 花生学报, 2024, 53(1): 72-78.  
ZHANG L F, CAO Y, ZHANG L. Biocontrol effect of *Bacillus amylolyticus* B235 on peanut root rot [J]. *Journal of Peanut Science*, 2024, 53(1): 72-78.
- [16] ZHANG X Y, YUE Q R, XIN Y, *et al.* The biocontrol potentiality of *Bacillus amyloliquefaciens* against postharvest soft rot of tomatoes and insights into the underlying mechanisms [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2024, 214: 112983.
- [17] QIAO W Y, KANG X J, MA X W, *et al.* New strain of *Bacillus amyloliquefaciens* G1 as a potential downy mildew biocontrol agent for grape [J]. *Agronomy*, 2024, 14(7): 1532.
- [18] ASLAM M A, AHMED S, SALEEM M, *et al.* Mitigation of chromium-induced phytotoxicity in 28-homobrassinolide treated *Trigonella corniculata* L. by modulation of oxidative biomarkers and antioxidant system [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, 263: 115354.
- [19] HUANG L P, ZHANG L, ZENG R E, *et al.* Brassinosteroid priming improves peanut drought tolerance via eliminating inhibition on genes in photosynthesis and hormone signaling [J]. *Genes*, 2020, 11(8): 919.
- [20] WANG X, ZHANG Y, XU W Y, *et al.* Amino acid fertilizer strengthens its effect on crop yield and quality by recruiting beneficial rhizosphere microbes [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2023, 103(12): 5970-5980.
- [21] 漆永红, 张新瑞, 曹素芳, 等. 腐烂茎线虫对当归细胞结构和生理特性的影响[J]. 农学学报, 2021, 11(6): 36-41.  
QI Y H, ZHANG X R, CAO S F, *et al.* *Ditylenchus destructor*: Effects on the cell structure and the physiological characteristics of *Angelica sinensis* [J]. *Journal of Agriculture*, 2021, 11(6): 36-41.
- [22] 李胜. 植物生理学试验 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2014: 29-42.
- [23] 武洪敏, 沙本才, 张金燕, 等. 细菌性根腐病对三七光合特性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2020, 28(11): 1739-1752.  
WU H M, SHA B C, ZHANG J Y, *et al.* Effects of bacterial root rot on photosynthetic characteristics in *Panax notoginseng* [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2020, 28(11): 1739-1752.
- [24] 李迎宾, 刘屹湘, 朱书生, 等. 三七根腐病田间分级标准研究及评价[J]. 植物病理学报, 2020, 50(4): 450-461.  
LI Y B, LIU Y X, ZHU S S, *et al.* Grading system for *Panax notoginseng* root rot disease [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2020, 50(4): 450-461.
- [25] LÓPEZ-GÓMEZ M, HIDALGO-CASTELLANOS J, LLUCH C, *et al.* 24-epibrassinolide ameliorates salt stress effects in the symbiosis *Medicago truncatula*-*Sinorhizobium meliloti* and regulates the nodulation in cross-talk with polyamines [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 108: 212-221.
- [26] ASSENA M W, PFANNSTIEL J, RASCHE F. Inhibitory activity of bacterial lipopeptides against *Fusarium oxysporum* f. sp. *strigae* [J]. *BMC Microbiology*, 2024, 24(1): 227.
- [27] KHAN N, MAYMON M, HIRSCH A M. Combating *Fusarium* infection using *Bacillus*-based antimicrobials [J]. *Microorganisms*, 2017, 5(4): 75.
- [28] 沈晓燧, 杨焱光, 翁晨虹, 等. 枯草芽孢杆菌 RN8 的抗菌活性成分分离及其作用机制 [J]. 中国生物工程杂志, 2024, 44(7): 12-28.  
SHEN X M, YANG C G, WENG C H, *et al.* Isolation of antibacterial active components from *Bacillus subtilis* RN8 and their mechanism of action [J]. *China Biotechnology*, 2024, 44(7): 12-28.
- [29] LI Y, ZHANG X, HE K, *et al.* Isolation and identification of *Bacillus subtilis* LY-1 and its antifungal and growth-promoting effects [J]. *Plants*, 2023, 12(24): 4158.

- [30] 潘虹余, 金玮璠, 张晓蒙, 等. 解淀粉芽孢杆菌 B15 抑菌物质对葡萄灰霉病灰葡萄孢的抑菌机理[J]. 微生物学报, 2018, 58(7): 1245-1254.  
PAN H Y, JIN Y J, ZHANG X M, *et al.* Inhibition of antifungal substances from *Bacillus amyloquefaciens* B15 against *Botrytis cinerea*: The agent of "gray mold" of grape[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(7): 1245-1254.
- [31] 邱一埔, 吴诗唯, 侯期任, 等. 枯草芽孢杆菌 H6-1 的生防及促生效果研究[J]. 现代农业研究, 2024, 30(8): 56-62.  
QIU Y P, WU S W, HOU Q R, *et al.* Study on biocontrol and growth promotion effect of *Bacillus subtilis* H6-1[J]. *Modern Agriculture Research*, 2024, 30(8): 56-62.
- [32] AL-MUTAR D M K, ALZAWAR N S A, NOMAN M, *et al.* Suppression of *Fusarium* wilt in watermelon by *Bacillus amyloliquefaciens* DHA55 through extracellular production of antifungal lipopeptides[J]. *Journal of Fungi*, 2023, 9(3): 336.
- [33] DONG X, XIONG Y F, LING N, *et al.* Fusaric acid accelerates the senescence of leaf in banana when infected by *Fusarium*[J]. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2014, 30(4): 1399-1408.
- [34] 漆永红, 曹素芳, 李雪萍, 等. 燕麦镰孢菌感染对不同抗性青稞叶片及根系生理指标的影响[J]. 中国农学通报, 2019, 35(32): 101-107.  
QI Y H, CAO S F, LI X P, *et al.* *Fusarium avenaceum* infection: Effects on physiological indexes of leaves and roots of naked barley with different resistance[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2019, 35(32): 101-107.
- [35] 杨峰, 黄山, 武晓玲, 等. 根腐病胁迫对大豆光谱特征和叶绿素荧光特性的影响[J]. 大豆科学, 2013, 32(4): 490-495.  
YANG F, HUANG S, WU X L, *et al.* Effects of *Phytophthora* root rot stress on canopy spectra reflectance and chlorophyll fluorescence characteristics of soybean[J]. *Soybean Science*, 2013, 32(4): 490-495.
- [36] SHAKIL A, SABA M, REHANA S, *et al.* 28-homo-brassinolide confers cadmium tolerance in *Vigna radiata* L. through modulating minerals uptake, antioxidant system and gas exchange attributes[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(12): 7500-7514.
- [37] ZHAO G W, XU H L, ZHANG P J, *et al.* Effects of 2, 4-epibrassinolide on photosynthesis and Rubisco activase gene expression in *Triticum aestivum* L. seedlings under a combination of drought and heat stress[J]. *Plant Growth Regulation*, 2017, 81(3): 377-384.
- [38] 董宇辰. 干旱胁迫对大豆生理及光合特性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2022.
- [39] 周扬锟, 廖镔涛, 丁先锋, 等. 芸苔素内酯调控植物生长发育及抗逆性的研究进展[J]. 农业科学, 2020, 10(6): 407-418.  
ZHOU Y K, LIAO Q T, DING X F, *et al.* Advances in brassinolide regulation of plant growth and development and stress resistance [J]. *Hans Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 10(6): 407-418.
- [40] 李明倩. 大豆对干旱胁迫的生理响应与分子调控机制研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2023.
- [41] FUKADA F. Morphogenesis and adaptive strategies for infection in plant pathogenic fungi[J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2024, 90(6): 371-373.
- [42] LI G H, MANZOOR M A, WANG G Y, *et al.* Comparative analysis of POD genes and their expression under multiple hormones in *Pyrus bretschneideri*[J]. *BMC Genomic Data*, 2024, 25(1): 41.
- [43] PARK J, SON H. Antioxidant systems of plant pathogenic fungi: Functions in oxidative stress response and their regulatory mechanisms[J]. *Plant Pathology Journal*, 2024, 40(3): 235-250.
- [44] 于庆涛, 姚廷山. 烟草镰刀菌根腐病研究进展[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(17): 34-36.  
YU Q T, YAO T S. Advances in tobacco root rot caused by *Fusarium* [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2018, 46(17): 34-36.
- [45] 马璐琳, 崔光芬, 王祥宁, 等. 泸定百合过氧化氢酶(*Ls-Cat1*)基因的克隆及表达分析[J]. 核农学报, 2017, 31(9): 1700-1707.  
MA L L, CUI G F, WANG X N, *et al.* Cloning and expression analysis of catalase (*Ls-Cat1*) gene in *Lilium sargentiae* Wilson [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2017, 31(9): 1700-1707.
- [46] 刘慧迪, 黄继宁, 成志军, 等. 作物镰刀菌枯萎病及其生物防治的研究进展[J]. 植物医学, 2022, 1(5): 8-22.  
LIU H D, HUANG J N, CHENG Z J, *et al.* Research progress on crop *Fusarium* wilt disease and its biological control [J]. *Plant Health and Medicine*, 2022, 1(5): 8-22.