

研究报告

DOI:10.14188/j.ajsh.20250825002

栽培玉竹内生细菌多样性及其与品质成分的相关性研究

夏天梓, 冯杰, 韦艳, 樊锐锋*

(黑龙江中医药大学 药学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要: 药用植物有效成分的积累不仅受遗传调控, 更与其体内复杂的微生物密切相关。玉竹作为重要的中药材, 其微生物组与品质形成的关系尚未明确。采用 Illumina Miseq 测序技术对玉竹根茎不同时期内生细菌群落进行序列测定, 并使用 PICRUSt2 软件进行 16S 功能预测分析。测定其有效成分黄酮、皂苷和多糖的动态变化, 筛选与玉竹关键次生代谢产物显著相关的内生细菌群落。通过 OTUs 序列分析发现, 假单胞菌属(*Pseudomonas*)是苗期的优势菌属, 无色杆菌属(*Achromobacter*)是花期、果期和枯萎期的优势菌属; PCoA 分析结果表明, 玉竹内生细菌群落存在阶段性差异; 通过 LEfSe 分析确定假单胞菌属、 α -变形菌纲(Alphaproteobacteria)、绿脓杆菌(*Pseudomonas aeruginosa*)等为玉竹不同生长时期的生物标识物; 功能预测结果显示, 代谢途径被确定为所有样品中的主要功能; 相关性分析结果表明, 不同时期存在差异的前 15 个关键 OTUs 与黄酮、皂苷、多糖含量呈显著相关。本研究首次系统地揭示了栽培玉竹内生细菌的演替规律及其与药效成分积累的密切关联, 不仅为解析玉竹品质形成的微生物学机制提供了关键证据, 也为后续开发靶向微生物菌剂以提升药材品质奠定了理论基础。

关键词: 玉竹; 内生细菌; 群落多样性; 高通量测序; 次生代谢产物

中图分类号: Q948.12

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2026)01-0092-11

Diversity of endophytic bacteria in cultivated *Polygonatum odoratum* and its correlation with quality components

XIA Tianzi, FENG Jie, WEI Yan, FAN Ruifeng*

(School of Pharmacy, Heilongjiang University of Chinese Medicine, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: The accumulation of bioactive compounds in medicinal plants is not only genetically regulated, but also closely linked to the complex microbes in their bodies. However, the relationship between the microbiome and quality formation in *Polygonatum odoratum*, an important Chinese medicinal herb, remains unclear. This study employed Illumina MiSeq sequencing technology to determine the sequence of the endophytic bacterial communities in the rhizomes at various periods. Functional prediction of 16S rRNA genes was performed using PICRUSt2 software. The dynamic changes in the active components, including flavonoids, saponins, and polysaccharides, were measured, and endophytic bacterial communities significantly associated with key secondary metabolites of *P. odoratum* were identified. OTU analysis revealed that *Pseudomonas* was the dominant genus at the seedling stage, while *Achromobacter* was dominant at the flowering, fruiting, and withering stages. PCoA results indicated stage-specific differences in the endophytic bacterial communities of *P. odoratum*. LEfSe analysis identified *Pseudomonas*, Alphaproteobacteria, and *Pseudomonas aeruginosa* as biomarkers at different growth stages. Functional prediction results showed that metabolic pathways were the predominant functions across all samples. Correlation analysis demonstrated that the first 15 key OTUs exhibiting temporal

收稿日期: 2025-08-25 修回日期: 2025-11-10 接受日期: 2026-02-11

作者简介: 夏天梓(2002-), 女, 从事中药资源开发与应用研究, E-mail: xiatianzi527@163.com

* 通信作者: 樊锐锋(1980-), 男, 博士, 副教授, 从事中药资源开发与应用研究, E-mail: ruifeng-fan@163.com

引用格式: 夏天梓, 冯杰, 韦艳, 等. 栽培玉竹内生细菌多样性及其与品质成分的相关性研究[J]. 生物资源, 2026, 48(1): 92-102.

Xia T Z, Feng J, Wei Y, et al. Diversity of endophytic bacteria in cultivated *Polygonatum odoratum* and its correlation with quality components [J]. Biotic Resources, 2026, 48(1): 92-102.

variation were significantly correlated with flavonoid, saponin, and polysaccharide contents. This study systematically reveals, for the first time, the succession patterns of endophytic bacteria in cultivated *P. odoratum* and their close association with the accumulation of pharmacologically active components. It not only provides key evidence for elucidating the microbial mechanisms underlying the quality formation of *P. odoratum*, but also lays a theoretical foundation for the subsequent development of targeted microbial inoculants to improve the quality of medicinal materials.

Key words: *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce; endophytic bacteria; community diversity; high-throughput sequencing; secondary metabolite

0 引言

中药玉竹为百合科(Liliaceae)黄精属(*Polygonatum*)植物玉竹[*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce]的干燥根茎^[1]。最早以葳蕤之名,载入《神农本草经》被列为上品。玉竹喜凉爽潮湿荫蔽的环境,较耐阴、耐寒,常生于山野阴湿处、林下及灌木丛中,在中国华东,华北,华南等地均有分布^[2]。玉竹主要化学成分为多糖类、甾体皂苷类、黄酮类、挥发油类和生物碱类等^[3],具有抗炎抗菌^[4-5]、抗氧化^[6-7]、降糖降脂^[8-9]、免疫调节^[10-11]、抗肿瘤^[12]、抗疲劳^[13]和抗衰老^[14]等药理作用。传统研究多聚焦于玉竹化学成分与药效评价,而对其品质形成的微生物学机制尚未涉足。

近年来,关于植物内生菌的研究越来越多,植物内生菌是指在其生活史一定阶段或全部阶段生活于健康植物各种组织和器官内部不引起明显症状的微生物类群,是植物微生态系统的重要组成部分^[15]。其主要包括内生真菌、内生细菌和内生放线菌3大类^[16]。在悠久的进化历程中,宿主植物与内生菌之间发展出了一种独特的相互依存、互惠共赢的关系^[17]。许多植物内生菌具有重要的生物学和生态学功能,如通过固定氮、分泌生长素、抵抗病虫害来促进植物生长,或作为潜在的生物防治资源和外源基因的载体^[18-19]。研究发现,高度多样化的内生群落影响寄主植物的代谢物组成。药用植物内生菌能合成与药效成分相似的活性物质,促进药用植物活性成分的积累。如,在银杏中内生菌群与类黄酮浓度和组成为显著相关,特别是葡萄球菌(*Staphylococcus*)与槲皮素呈正相关^[20];在滇重楼中,木霉菌和人参生柱隔孢能显著提高皂苷类成分的含量^[21]。因此,微生物可能对药材品质的提升具有重要影响^[22]。

受可利用土地资源缩减、生态环境退化以及土壤连作障碍等因素影响,近年来,玉竹种植中病虫害加剧、有效成分含量下降、品质波动等问题日益突出,严重损害了其药用价值和经济价值。玉竹种植产业亟需新技术来应对这些难题。因此,本研究利用高通量测序技术分析栽培玉竹不同生长时期根茎

内生细菌群落多样性,明确其优势细菌和共有细菌类群,探究玉竹内生细菌群落和有效成分含量的相关性,从微生物的角度探究玉竹内生菌对其药材品质的影响,以期栽培玉竹的药用价值研究和玉竹资源的有效保护提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 药材

本研究所用试验材料为三年生栽培玉竹,采自黑龙江中医药大学药用植物园,经黑龙江中医药大学药学院孙慧峰教授鉴定为玉竹。以三年生栽培玉竹苗期样品(MG)、花期样品(HG)、果期样品(GQ)和枯萎期样品(KG)为研究对象,于2022年4月、5月、7月和9月采用五点取样法分别挖取3株未被动物啃食、无病虫害、无机械损伤的玉竹完整带土植株。

1.2 样品前处理

采集不同生长时期玉竹的根茎,每个时期设置5个生物学重复。轻轻抖落根系外部松散土,用无菌刷除去大块土壤,保留1 mm左右的土壤附在根上,将样品装入无菌袋内并迅速带回实验室,置于无菌管中,加入磷酸盐缓冲溶液(PBS, pH=7.4),8 500 r/min离心60 s。用流动水冲洗根上多余的土壤,超声洗涤2次后,依次浸入75%乙醇(30 s)、2.5%次氯酸钠(3 min),无菌水冲洗5次,最后用无菌滤纸吸干水分,切成1 cm的小段,并均匀分成5份。获得无菌样品20份,放置-80℃冰箱中保存。为保证表面灭菌的彻底,将最后一次的清洗液取10 μL涂布在LB(Luria-Bertain)培养基上,28℃培养2~3 d,未见菌落表明灭菌彻底。

1.3 DNA提取和PCR扩增

按照MagAttract PowerSoil Pro DNA Kit试剂盒使用说明书提取内生细菌DNA,细菌以特异性引物799F: 5'-AACMGGATTAGATACCKG-3'和1193R: 5'-ACGTCATCCCCACCTTCC-3'进行PCR扩增,PCR产物使用浓度2%的琼脂糖进行电泳检测,产物回收纯化后,委托上海美吉生物公司完

成测序。

1.4 生物信息分析

Illumina 测序得到的样本有效数据首先使用 FastQC 检测序列质量,剔除低质量碱基,同时利用 Trimmomatic 去除接头、引物及低质量末端,再利用 FLASH 软件拼接成对末端(paired-end)序列,生成完整的扩增子序列。通过 Usearch 将所有样本序列按照序列间的距离进行聚类,基于序列之间 97% 的相似性将序列分割成不同的操作分类单元(operational taxonomic units, OUT),并进行各种 OTU 分析。利用 QIIME 软件生成不同分类水平上的物种丰度表,再分别对样品进行 Alpha 多样性指数评估和 Beta 多样性分析,并利用参数统计和非参数统计方法对组间差异进行分析。

1.5 皂苷、黄酮、多糖的提取和测定

将玉竹根茎置于 60 ℃ 的烘箱中烘干至恒重,粉碎,过 65 目筛得到玉竹粗粉。精密称取上述粗粉 1 g,置于具塞试管中,加入 5 mL 甲醇,超声提取 30 min,静置冷却,过滤,重复提取 2 次,合并滤液后加甲醇至 15 mL,12 000 r/min 离心 10 min,收集上清液,即得供试品溶液。总黄酮和皂苷的测定波长为 515 nm,以质量浓度、吸光度分别为横纵坐标,绘制芦丁和没食子酸的标准曲线,线性回归方程分别为 $y=6.742\,2x-0.009\,5$, $R^2=0.998\,1$ 和 $y=1.446\,5x+0.003\,4$, $R^2=0.998\,8$ 。

精密称取玉竹粗粉 1 g,置于 250 mL 圆底烧瓶中,加水 100 mL,加热回流 1 h 后,使用脱脂滤棉过滤,重复提取 1 次。将两次得到的滤液合并,浓缩,转移至 100 mL 容量瓶中,加水至刻度线,摇匀,得到的溶液为供试品溶液。多糖的测定波长为 490 nm,以质量浓度、吸光度分别为横纵坐标,绘制葡萄糖的标准曲线,线性回归方程为 $y=0.042\,6x-0.043\,3$, $R^2=0.998\,6$ 。

1.6 统计学分析

所有统计分析均使用 IBM SPSS Statistics

(v23.0)进行。基于 Bray-Curtis 距离算法进行主坐标分析,使用 R 语言(ggplot2 包)进行可视化。使用 GraphPad Prism(v8.0)绘制条形图。采用 LEfSe 软件(v1.0)筛选细菌群落标志物, $P<0.01$ 为差异有统计学意义, LDA 评分 >3.5 , 使用 R 语言软件进行可视化。最后,使用 PICRUSt2(version 2.2.0)对细菌群落进行功能预测分析,使用美吉云平台进行可视化。采用随机森林模型预测用于识别关键 OTUs,提取前 15 位重要 OTUs 做验证并进行 Spearman 相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同时期玉竹根茎内生细菌多样性分析

2.1.1 测序数据与多样性分析

对玉竹根茎内生细菌进行高通量测序,经过均一化处理后,获得 901 个 OTUs。基于 Shannon 指数绘制根茎内生细菌的稀释曲线(图 1),所有样品的 OTUs 数量随测序量的增加而逐渐增加,曲线趋于平坦,说明测序数据量合理。在 MG、HG、GG 和 KG 样品中共有 OTUs 23 个,占总 OTUs 数的 2.55%,见图 2(a)。4 组样品共有菌属 28 种,见图 2(b),包括假单胞菌属(*Pseudomonas*)(OTU535、OTU2416)和慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)(OTU2403)等。综上,玉竹不同生长时期内生细菌既存在相似性,也存在差异性。

对不同生长时期玉竹根茎细菌群落 Alpha 多样性指数进行比较(表 1)。结果表明,不同生长时期玉竹根茎内生细菌群落多样性和丰富度均存在显著性差异($P<0.05$)。其中,玉竹苗期 Shannon 指数和 Simpson 指数最高;果期 Chao1 指数和 Ace 指数最高;枯萎期各 Alpha 多样性指数均为最低。苗期根茎内生细菌多样性显著高于其他 3 个时期,果期根茎内生细菌丰富度显著高于其他 3 个时期,枯萎期根茎内生细菌多样性和丰富度均显著低于其他 3 个时期。

表 1 Alpha 多样性指数($\bar{x}\pm s$)
Table 1 Alpha diversity index($\bar{x}\pm s$)

Alpha 多样性指数	样品			
	苗期	花期	果期	枯萎期
Shannon 指数	2.450±0.263 ^a	1.989±0.523 ^a	2.041±0.413 ^a	0.987±0.688 ^b
Simpson 指数	0.802±0.036 ^a	0.583±0.141 ^b	0.513±0.138 ^b	0.322±0.232 ^c
Chao1 指数	75.2±18.363 ^b	304.148±162.112 ^b	592.277±41.888 ^a	184.382±30.413 ^d
ACE 指数	75.478±14.179 ^a	296.748±172.848 ^b	581.687±31.553 ^a	179.443±31.616 ^b

注:同行不同字母表示同一指数在不同样本间差异显著($P<0.05$)。
Note: Different letters in the same row indicate significant differences between different samples of the same index ($P<0.05$).

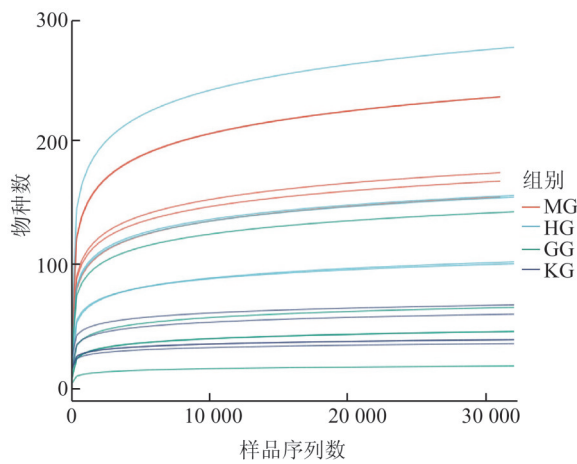


图1 不同生长时期根茎内生细菌香农指数稀释曲线图

Figure 1 Dilution curves of Shannon index of endophytic bacteria in the rhizomes at different growth stages

MG, 苗期根茎样品; HG, 花期根茎样品; GG, 果期根茎样品; KG, 枯萎期根茎样品

MG, rhizome sample at seedling stage; HG, rhizome sample at flowering stage; GG, rhizome sample at fruiting stage; KG, rhizome sample at withering stage

基于 Bray-Curtis 距离算法的 PCoA 分析表明, 不同时期玉竹根茎内生细菌群落相似性差异较大 (图 3)。主坐标轴 1 和主坐标轴 2 分别解释了总方差的 64.20% 和 14.77%。苗期细菌 OTUs 聚集在二、三象限, 花期、果期和枯萎期细菌 OTUs 聚集在一、四象限。花期、果期和枯萎期距离较近并有部分重叠, 说明花期、果期和枯萎期根茎内生细菌群落相似度较高。而苗期与其他 3 个时期距离较远, 说明苗期内生细菌群落与其他 3 个时期具有显著差异性。

2.1.2 细菌群落结构分析

对玉竹不同生长时期根茎内生细菌群落丰度进行分析发现, 在门水平, 假单胞菌门 (Pseudomonado-

ta) 广泛存在于玉竹根茎中, 为玉竹不同生长时期根茎的优势菌门, 平均丰度 $\geq 83.28\%$, 见图 4(a)。

在属水平, 无色杆菌属 (*Achromobacter*)、假单胞菌属、*Planktosalinus*、芽胞杆菌科 (Bacillaceae) 未分类细菌、短波单胞菌属 (*Brevundimonas*) 为丰度前 5 的优势属, 见图 4(b)。玉竹根茎苗期的第一大优势群落为假单胞菌属, 平均丰度 $\geq 38.94\%$; *Planktosalinus* 仅存在于苗期, 且相对丰度与短波单胞菌属相近。相较于苗期, 花期和果期中假单胞菌属相对丰度显著下降。无色杆菌属为玉竹根茎花期、果期和枯萎期的优势内生细菌群落, 平均丰度分别为 $\geq 63.11\%$ 、 71.01% 和 81.00% 。

对 4 个时期玉竹根茎内生细菌进行 LEfSe 分析, 寻找不同时期之间具有显著统计差异的细菌类群 (图 5)。通过 LEfSe 分析共获得 27 个差异类群 ($P < 0.01$, $LDA > 3.5$)。其中, 苗期的生物标识物为假单胞菌目 (Pseudomonadales)、假单胞菌科 (Pseudomonadaceae)、假单胞菌属、高效矿物风化固氮假单胞菌 (*Pseudomonas azotoformans*)、 α -变形菌 (*Alphaproteobacteria*)、生丝微菌目 (Hyphomicrobiales) 等; 花期的生物标识物为绿脓杆菌 (*Pseudomonas aeruginosa*); 果期的生物标识物为嗜热油菌纲 (Thermoleophila)、Gaiellales、小单孢菌科 (Micromonosporaceae)、小单孢菌属 (*Micromonosporales*)、拟杆菌属 (*Bacteroides*)、盖尔盘菌属 (*Gaiella*); 枯萎期的生物标识物为产碱杆菌科 (Alcaligenaceae)、无色杆菌属 (*Achromobacter*)、伯克氏菌目 (Burkholderiales)。LEfSe 分析结果表明, 玉竹内生细菌群落在不同生长时期存在显著差异的生物标识物。

2.1.3 功能预测

对玉竹内生细菌群落进行功能预测分析, 结合基因的 KEGG (kyoto encyclopedia of genes and ge-

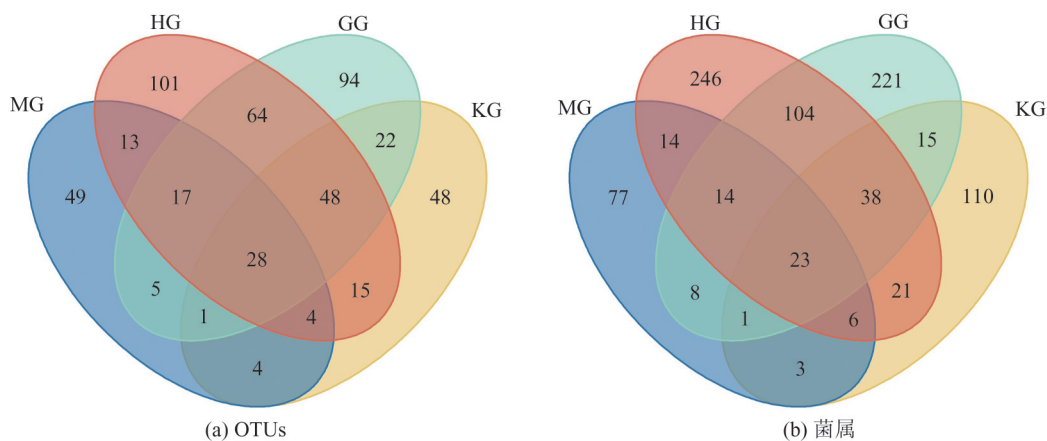


图2 内生细菌物种 (OTUs) 和菌属组成的 Venn 图

Figure 2 Venn plot composed of endophytic bacterial species (OTUs) and bacterial genera

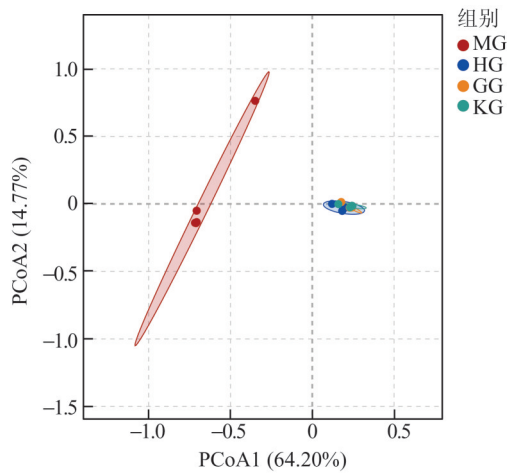


图3 不同时期内生细菌群落PCoA分析
Figure 3 PCoA analysis of endophytic bacterial communities at different stages

nomes)通路信息预测整个群落的通路情况,探讨不同生长时期玉竹内生细菌群落的差异。基于KEGG水平1预测,见图6(a),内生细菌的主要功能是代谢、环境信息处理、细胞过程、遗传信息处理、人类疾

病和生物系统,代谢途径被确定为所有样品中的主要功能。KEGG水平2预测进一步表明,在内生细菌群落中,仅有全局和总览图谱所占比例最高且占比>10%,显著高于其他代谢途径,见图6(b)。

2.2 玉竹关键代谢物的含量分析

本研究对不同生长时期玉竹根茎进行了皂苷、黄酮、多糖的含量检测。玉竹皂苷含量从苗期的10.55%增至花期的50.28%,果期为58.90%,达到峰值,枯萎期维持显著高积累状态。黄酮类物质在苗期含量为0.68%,经花期上升至0.9%后在果期降至0.51%,枯萎期无显著变化。苗期玉竹根茎的多糖含量为11.34%,花期的含量提高至15.18%,进入果期后多糖含量又显著下降至12.08%,最终在枯萎期又升至15.17%,见图7。结果表明,玉竹皂苷、黄酮、多糖含量存在阶段性波动。

2.3 微生物与关键代谢物的相关性分析

采用随机森林算法寻找不同时期的差异关键OTUs序列,选取排名前15的OTUs(图8),并采用非参数Spearman相关检验分析其与黄酮、皂苷、多

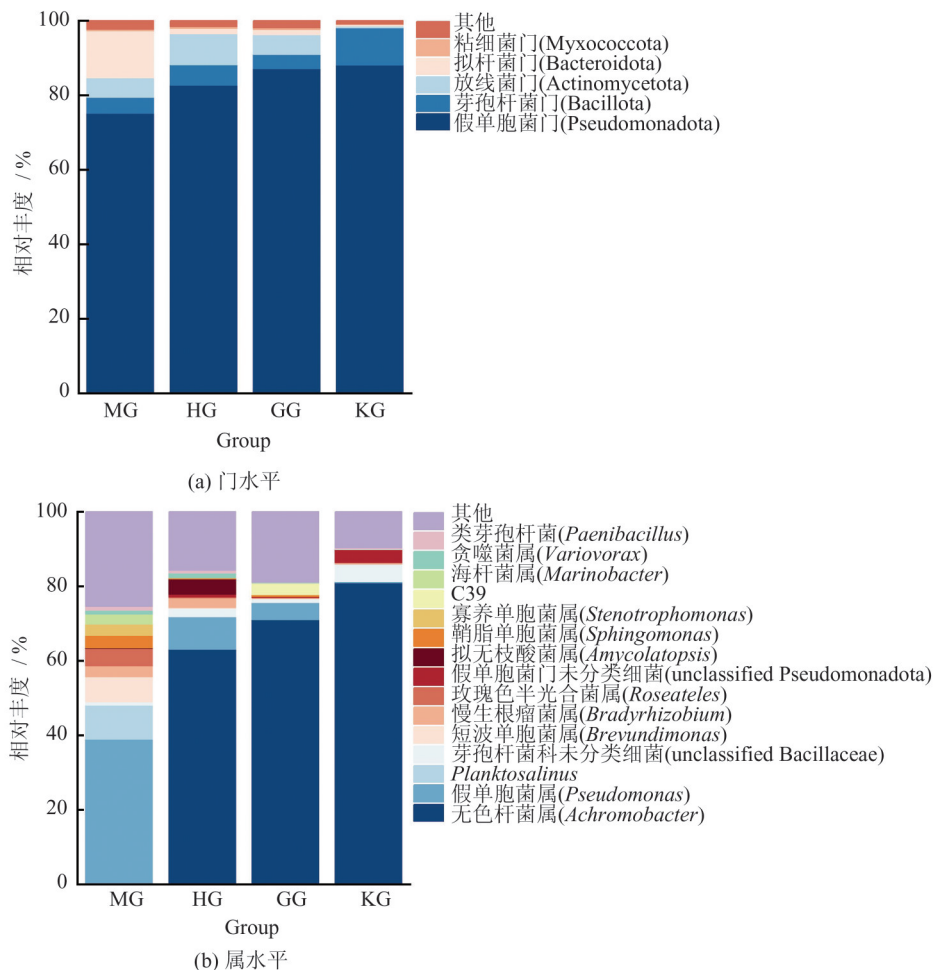


图4 不同生长时期内生细菌在门和属水平上的群落组成

Figure 4 Community composition of endophytic bacteria of phylum and genus levels at different growth stages

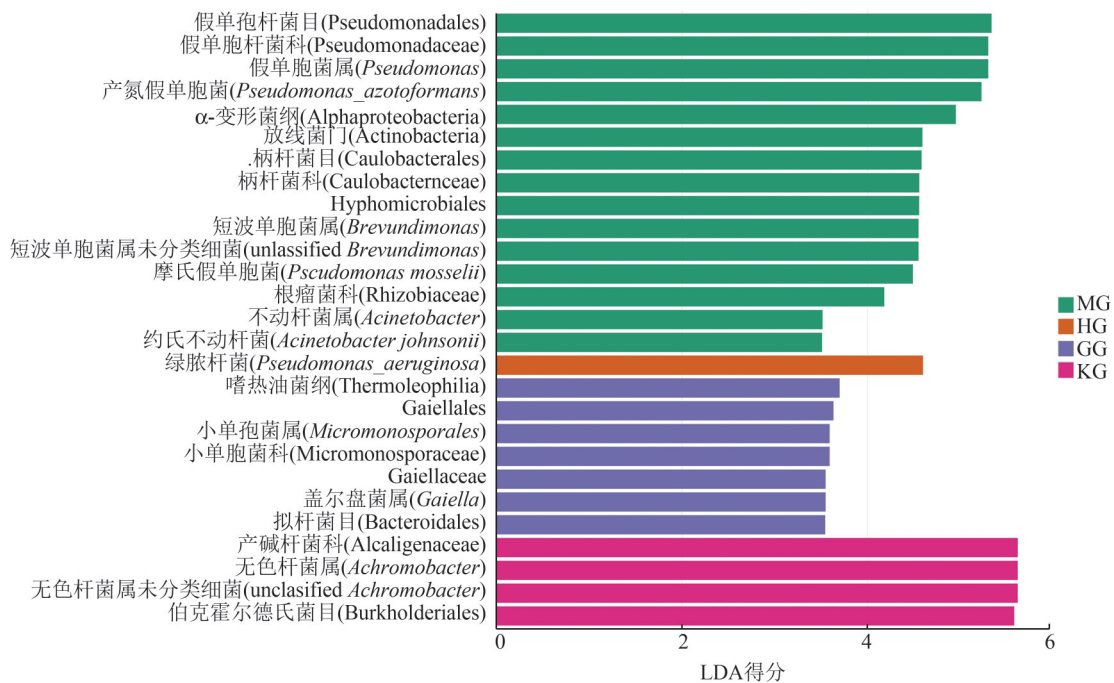


图5 内生细菌 LefSe 分析

Figure 5 LefSe analysis of endophytic bacteria

MG, 苗期根茎样品; HG, 花期根茎样品; GG, 果期根茎样品; KG, 枯萎期根茎样品

MG, rhizome sample at seedling stage; HG, rhizome sample at flowering stage; GG, rhizome sample at fruiting stage; KG, rhizome sample at withering stage

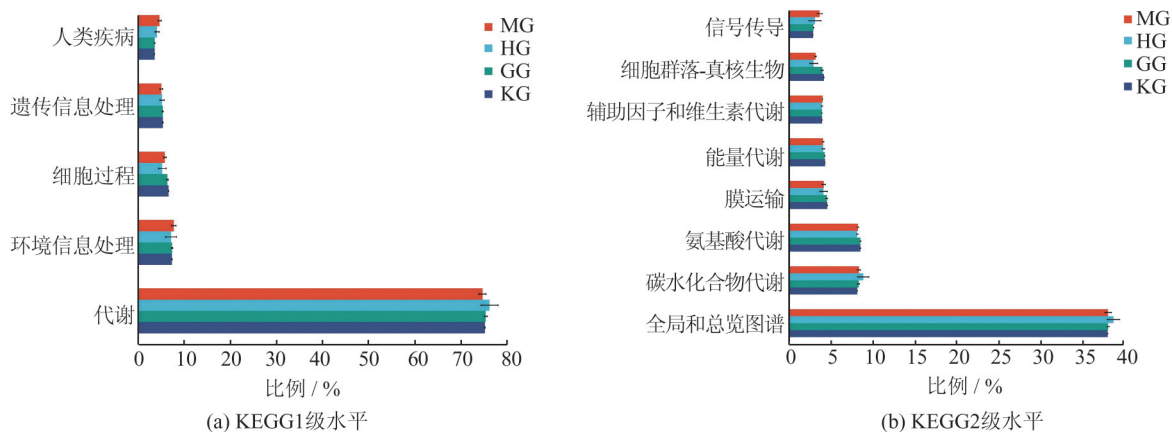


图6 内生细菌群落功能预测

Figure 6 Prediction of endophytic bacterial community function

MG, 苗期根茎样品; HG, 花期根茎样品; GG, 果期根茎样品; KG, 枯萎期根茎样品

MG, rhizome sample at seedling stage; HG, rhizome sample at flowering stage; GG, rhizome sample at fruiting stage; KG, rhizome sample at withering stage

糖含量的相关性。结果显示, OTU2416(假单胞菌属)、OTU155(mle1-7)的相对丰度与黄酮含量呈显著正相关; OTU452(*Gaiella*)、OTU258(*Gaiellales* 未分类细菌)、OTU394(黄杆菌)、OTU554(假单胞菌属)、OTU533(无色杆菌属)的相对丰度与皂苷含量呈显著正相关; OTU2416(假单胞菌属)和 OTU535(假单胞菌属)的相对丰度与皂苷含量呈显

著负相关; OTU533(无色杆菌属)的相对丰度与多糖含量呈显著正相关, 见图9。

关键 OTUs 序列相对丰度的分析发现, 与皂苷或黄酮呈显著正相关的细菌 OTUs 在花期根茎中富集, 见图 10(a)。对玉竹内生细菌进行功能预测发现, 与其他 3 个时期相比, 苗期根茎携带更丰富的代谢功能基因, 见图 10(b), 包括一般代谢功能(碳水

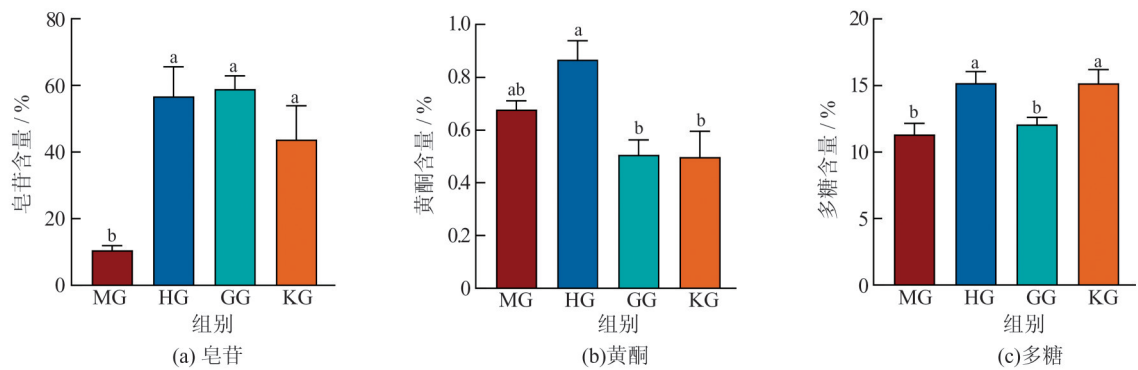


图7 不同生长时期玉竹根茎的代谢物含量

Figure 7 Metabolite content in the rhizomes of *Polygonatum odoratum* at different growth stages

MG, 苗期根茎样品;HG, 花期根茎样品;GG, 果期根茎样品;KG, 枯萎期根茎样品
MG, rhizome sample at seedling stage; HG, rhizome sample at flowering stage; GG, rhizome sample at fruiting stage; KG, rhizome sample at withering stage

化合物、氨基酸和脂质等)和特殊代谢功能(萜类化合物和其他次生代谢产物)。以上结果表明,关键内生细菌类群及其功能对玉竹代谢产物累积具有重要作用。

3 讨论

在栽培玉竹4个生长时期的根茎样本中共检测出901条OTUs,4个时期共注释得到32门66纲153目274科510属7715种内生细菌。假单胞菌门为玉竹不同时期根茎内生细菌共同的优势菌群,表明玉竹不同时期内生菌类群存在一定程度的重叠与相似性。在属水平,苗期的优势菌属是假单胞菌属,其多样的代谢途径和抗性机制有助于提高植物对病原体

的抵抗力并调控某些次生代谢产物的合成,对植物生长起积极作用^[23-24]。而花期、果期和枯萎期的优势菌属是无色杆菌属,其可以通过合成吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)等物质增强植物生存能力^[25]。玉竹苗期细菌群落多样性最高,果期细菌群落丰富度最高,枯萎期细菌群落多样性和丰富度均显著低于其他时期。内生细菌的分布受到土壤条件、地理分布、气候、植物种类和植物-微生物相互作用等多种因素的影响^[26]。从苗期到果期,玉竹生长发育需要大量营养物质持续输入,此时根茎内生细菌的丰富度增加并在果期达到最大值,可能与温度升高、自身抗逆性增加相关^[27]。枯萎期温度降低,周

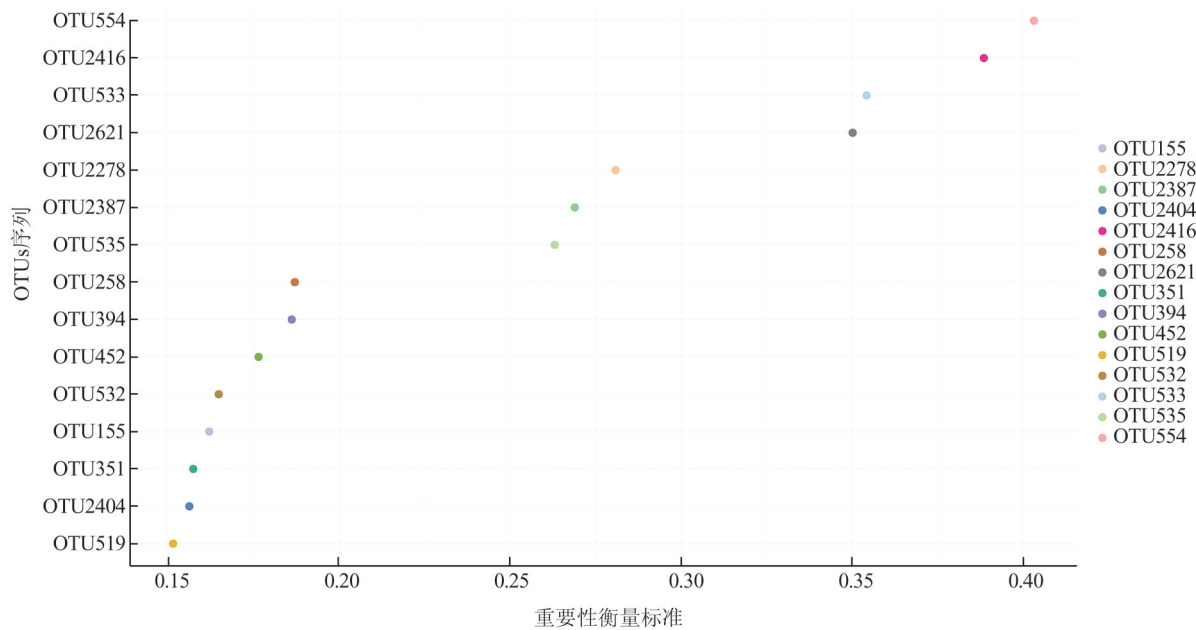


图8 内生细菌前15个关键OTUs序列

Figure 8 Sequences of the first 15 key OTUs of endophytic bacteria

** $P < 0.01$, * $0.01 < P < 0.05$

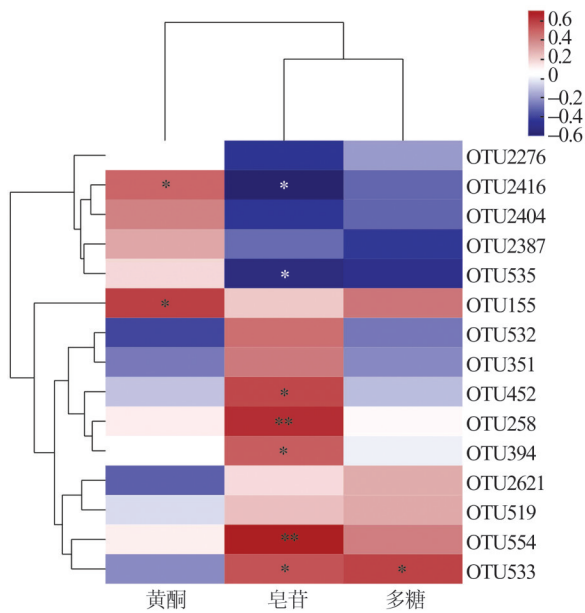


图9 前15个关键OTUs序列与皂苷、多糖、黄酮含量的相关性分析

Figure 9 Correlation analysis of the first 15 key OTUs sequences with the contents of saponins, polysaccharides and flavonoids

围植物逐渐进入休眠期,植被凋落物和根系分泌物的季节差异可能会改变土壤细菌组成和多样性,进而对土壤功能微生物产生特定的影响^[28]。根系分泌物可以吸引并促进特定菌种的聚集,同时外部环境因素也对植物内生菌的构成产生影响^[29]。由此推测,植物内生菌在植物体内的动态演替可能受到植物生长发育阶段的影响。这与Yu等^[30]的研究结果一致,他们通过研究甜叶菊叶片在不同生长阶段的内生细菌群落变化,发现不同生长阶段甜叶菊叶片

内生菌多样性存在显著差异。

玉竹主要活性成分随玉竹的生长发育不断累积。在生长周期内,玉竹体内皂苷含量呈现持续增长特征,黄酮类物质含量呈现先升高后降低的趋势。这与不同生长年限与采收期玉竹活性成分累积动态变化^[31]的研究结果一致,他们指出,前期玉竹主要进行地上部分的生长,中期由于生殖生长的影响,含量逐渐上升,后期新陈代谢活动减弱,主要活性成分含量趋于稳定。而多糖含量呈现出双峰波动,果期到枯萎期显著上升。对青藏高原4种多年生草本植物的研究表明^[32],秋季低温诱导碳水化合物向地下贮藏器官分配,总非结构性碳水化合物(total nonstructural carbohydrates, TNC)含量显著增加。对玉竹内生细菌进行功能预测发现,玉竹内生细菌包含大量碳水化合物、氨基酸、膜运输及能量转移的基因信息,说明玉竹内生细菌可能参与的代谢过程中的各种营养物质合成,为植株生长发育提供必要的营养和激素等^[33]。这与研究西洋参(*Panax quinquefolius* L.)内生细菌功能的结果相似^[33]。与其他3个时期相比,苗期根茎携带了更丰富的代谢功能基因,但苗期皂苷、黄酮和多糖含量均低于花期,可能与苗期内生菌缺乏诱导植物次生代谢的信号分子相关,导致代谢通路虽多但实际合成能力不足。此时微生物携带的基础代谢基因丰富,但主要服务于自身定殖和宿主耐受性建立,而非次生代谢产物的合成。这与解飞翔等^[35]的研究结果一致,他们发现竹子内生真菌尖孢镰刀菌通过分泌吡啶乙酸促进根系生长,用于生物量积累而非次生代谢。花期内生细菌群落趋于成熟,与代谢产物呈显著正相关的关键细菌OTUs在花期根茎中富集,内生细菌可以通过降

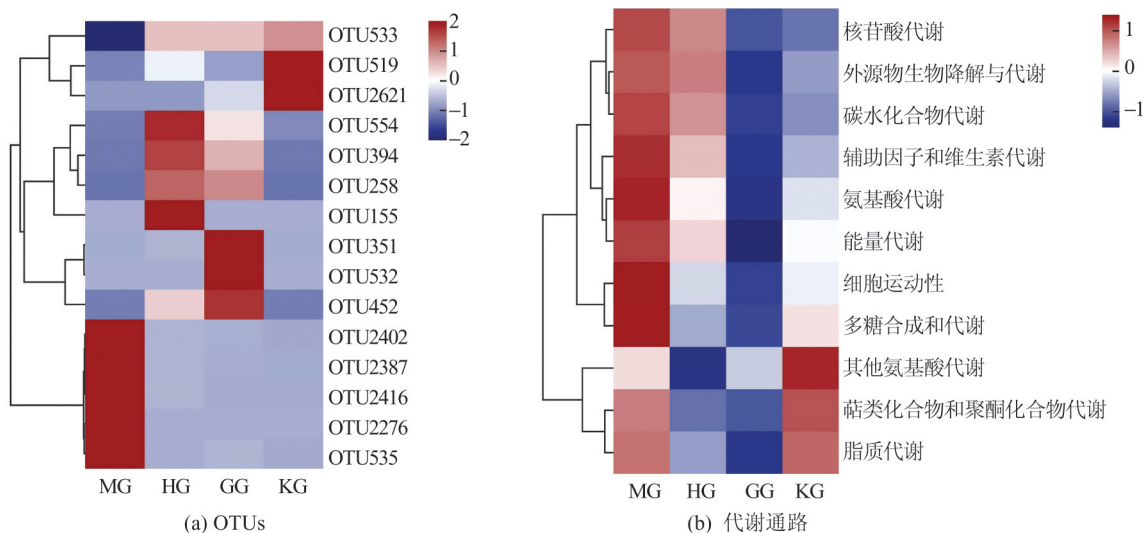


图10 前15关键OTUs和关键代谢通路的相对丰度

Figure 10 Relative abundance of the first 15 key OTUs and key metabolic pathways

解植物细胞壁成分释放前体物质,促进次生代谢产物合成^[36]。

本研究以玉竹栽培品种为研究对象,采用高通量测序研究玉竹不同生长阶段根茎内生细菌群落多样性及组成,结合关键代谢物含量,通过相关性分析筛选出与玉竹关键次生代谢物显著相关的内生细菌群落。研究结果系统地揭示了栽培玉竹内生细菌的演替规律及其与药效成分累积的密切关联,不仅为解析玉竹品质形成的微生物学机制提供了关键证据,也为后续开发靶向微生物菌剂以提升药材品质奠定了理论基础。后续工作中,将筛选功能菌株与玉竹无菌苗进行共培养,验证菌株对玉竹关键次生代谢产物的调控作用。未来可深入研究靶向功能微生物调控机制,并开发功能微生物菌剂,为药用植物资源可持续利用和品质定向提升提供新策略。

参考文献

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2020.
National Pharmacopoeia Commission. People's Republic of China (PRC) Pharmacopoeia [M]. Beijing: China Medical Science Press, 2020.
- [2] 赵容, 许亮, 谢明, 等. 中药玉竹的本草考证[J]. 中国实验方剂学杂志, 2017, 23(15): 227-234.
Zhao R, Xu L, Xie M, et al. Textual research of *Polygonatum odoratum* rhizoma [J]. Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae, 2017, 23(15): 227-234.
- [3] 王晨, 于栋华, 阮佳鑫, 等. 玉竹化学成分、药理作用研究进展及其质量标志物预测分析[J]. 中国现代应用药学, 2025, 42(1): 158-172.
Wang C, Yu D H, Ruan J H, et al. Research progress on chemical composition and pharmacological effects of *Polygonatum odoratum* rhizoma and prediction analysis of its quality markers [J]. Chinese Journal of Modern Applied Pharmacy, 2025, 42(1): 158-172.
- [4] 庞维. 玉竹提取物A对小鼠腹腔巨噬细胞炎症因子产生的影响[D]. 沈阳: 中国医科大学, 2010.
Pang W. The effect of extract a from *Polygonatum odoratum* on inflammatory factor produced by mouse peritoneal macrophage [D]. Shenyang: China Medical University, 2010.
- [5] 赵秀红, 曾洁, 高海燕, 等. 玉竹挥发油超临界CO₂萃取条件及抑菌活性研究[J]. 食品科学, 2011, 32(8): 155-158.
Zhao X H, Zeng J, Gao H Y, et al. Supercritical CO₂ extraction and antimicrobial activity evaluation of *Polygonatum odoratum* essential oil[J]. Food Science, 2011, 32(8): 155-158.
- [6] 李耀光, 曹珂, 罗灿选. 玉竹多糖的组成及其体外抗氧化活性研究[J]. 食品工业, 2018, 39(5): 184-186.
Li Y G, Cao K, Luo C X. Composition of *Polygonatum odoratum* polysaccharides and their antioxidant activity *in vitro* [J]. The Food Industry, 2018, 39(5): 184-186.
- [7] 沈慧, 郭雅静, 李梦雪. 玉竹多糖提取工艺优化及体外抗氧化能力研究[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 2024, 40(2): 83-89.
Shen H, Guo Y J, Li M X. Research on optimization of extraction process and *in vitro* antioxidant activity of *Polygonatum odoratum* polysaccharides [J]. Natural Science Journal of Harbin Normal University, 2024, 40(2): 83-89.
- [8] 刘月新, 刘倩倩, 廖颖妍, 等. 玉竹多糖结构特征及其降糖生物活性研究进展[J]. 现代中药研究与实践, 2022, 36(1): 98-102.
Liu Y X, Liu Q Q, Liao Y Y, et al. Research progress of the structure and hypoglycemic bioactivity of *Polygonatum odoratum* polysaccharide [J]. Research and Practice on Chinese Medicines, 2022, 36(1): 98-102.
- [9] 王晓彤, 林海雄, 郭爱琳, 等. 玉竹及其多糖对2型糖尿病大鼠血糖血脂及坐骨神经NGF mRNA表达的影响[J]. 中华中医药学刊, 2017, 35(5): 1177-1180, 1351.
Wang X T, Lin H X, Guo A L, et al. Effect of *Polygonatum odoratum* and its polysaccharide on hypoglycemic, lipid regulation and sciatic nerve's NGF mRNA expression in rats with type 2 diabetes [J]. Chinese Archives of Traditional Chinese Medicine, 2017, 35(5): 1177-1180, 1351.
- [10] 牟凤辉, 周小平, 刘昕, 等. 中药玉竹甾体皂苷类成分及其对小鼠脾细胞增殖的影响[J]. 中国药物评价, 2017, 34(1): 36-39, 43.
Mou F H, Zhou X P, Liu X, et al. Saponins of *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce and its effect on murine splenocytes proliferation [J]. Chinese Journal of Drug Evaluation, 2017, 34(1): 36-39, 43.
- [11] 吴国学. 玉竹对小鼠免疫抑制调节作用的研究[J]. 中国医学创新, 2013, 10(9): 13-14.
Wu G X. Study on immune regulatory effect of *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce on mice [J]. Medical Innovation of China, 2013, 10(9): 13-14.
- [12] 肖岚, 彭壮, 易健, 等. 玉竹多糖抗肺癌肿瘤活性及其机制研究[J]. 时珍国医国药, 2018, 29(10): 2368-2372.
Xiao L, Peng Z, Yi J, et al. Study on anti-lung tumor activity and mechanisms of *Polygonatum odoratum*

- polysaccharide [J]. Lishizhen Medicine and Materia Medica Research, 2018, 29(10): 2368-2372.
- [13] 牛友芽. 玉竹多糖对小鼠的抗疲劳作用[J]. 天然产物研究与开发, 2018, 30(7): 1202-1207.
- Niu Y Y. Effects of *Polygonatum odoratum* polysaccharide on anti-fatigue in mice [J]. Natural Product Research and Development, 2018, 30(7): 1202-1207.
- [14] 李明慧, 侯俊宇, 胡迪, 等. 玉竹多糖对 *D*-半乳糖诱导 A7r5 细胞衰老的保护作用[J]. 食品工业科技, 2022, 43(6): 380-388.
- Li M H, Hou J Y, Hu D, et al. Protective effect of *Polygonatum odoratum* polysaccharides on A7r5 cell senescence induced by *D*-galactose [J]. Science and Technology of Food Industry, 2022, 43(6): 380-388.
- [15] Adamczyk M, R  Thi J, Frey B. Root exudates increase soil respiration and alter microbial community structure in alpine permafrost and active layer soils [J]. Environmental Microbiology, 2021, 23 (4) : 2152-2168.
- [16] 黄雪珍, 赵龙飞. 药用植物内生菌对宿主植物促生作用机制研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(4): 1653-1665.
- Huang X Z, Zhao L F. Mechanism of endophytes of medicinal plants in promoting the growth of host plants [J]. Microbiology China, 2023, 50(4): 1653-1665.
- [17] Jia M, Chen L, Xin H L, et al. A friendly relationship between endophytic fungi and medicinal plants: a systematic review [J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 906.
- [18] Pang F H, Tao A L, Ayra-Pardo C, et al. Plant organ- and growth stage-diversity of endophytic bacteria with potential as biofertilisers isolated from wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 276.
- [19] Tripathii A, Awasthi A, Singh S, et al. Enhancing artemisinin yields through an ecologically functional community of endophytes in *Artemisia annua* [J]. Industrial Crops and Products, 2020, 150: 112375.
- [20] Deng Y, Huang H, Lei F Y, et al. Endophytic bacterial communities of *Ginkgo biloba* leaves during leaf developmental period [J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 698703.
- [21] 李艳冰, 林亮, 廖秋红, 等. 促进滇重楼皂苷类活性成分积累的内生真菌筛选[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2019, 34(1): 132-137.
- Li Y B, Lin L, Liao Q H, et al. Screening of endophytic fungi for promote the accumulation of active components of saponins from *Pairs polyphylla* var. *yunnanensis* [J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 2019, 34(1): 132-137.
- [22] 周袁博, 麦沐秋, 黄紫薇, 等. 药用植物内生菌在天然药物开发中的研究进展[J]. 现代园艺, 2022(18): 170-172.
- Zhou Y B, Mai M Q, Huang Z W, et al. Research progress of endophytic bacteria in medicinal plants in the development of natural drugs [J]. Contemporary Horticulture, 2022(18): 170-172.
- [23] 刘羿廷. 探究玉竹中产生生物碱的内生菌种类与其生物活性[J]. 农业开发与装备, 2024(4): 127-129.
- Liu Y T. To explore the species and biological activities of endophytic bacteria producing alkaloids in *Polygonatum odoratum* [J]. Agricultural Development & Equipments, 2024(4): 127-129.
- [24] Wang K F, Yang Z N, Luo S Q, et al. Endophytic *Pseudomonas fluorescens* promotes changes in the phenotype and secondary metabolite profile of *Houttuynia cordata* Thunb [J]. Scientific Reports, 2024, 14: 1710.
- [25] V  ZQUEZ Kir  n Rub   Jim  nez, L  pez-Hern  ndez J, Garc  a-C  rdenas E, et al. The plant growth promoting rhizobacterium *Achromobacter* sp. 5B1, rescues *Arabidopsis* seedlings from alkaline stress by enhancing root organogenesis and hormonal responses [J]. Microbiological Research, 2024, 281: 127594.
- [26] Mushtaq S, Shafiq M, Tariq M R, et al. Interaction between bacterial endophytes and host plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1092105.
- [27] 刘迎雪, 李阳, 陈曲, 等. 植物内生细菌的多样性研究进展[J/OL]. 特产研究, 2024: 1-6. (2024-12-25). <https://link.cnki.net/doi/10.16720/j.cnki.tcyj.2024.251>.
- Liu Y X, Li Y, Chen Q, et al. Research progress on diversity of endophytic bacteria in plants [J/OL]. Special Wild Economic Animal and Plant Research, 2024: 1-6. (2024-12-25). <https://link.cnki.net/doi/10.16720/j.cnki.tcyj.2024.251>.
- [28] 谭雪, 董智, 张丽苗, 等. 三峡库区消落带草本植物根际细菌群落季节变化特征及功能预测[J]. 生态学报, 2023, 43(23): 9699-9709.
- Tan X, Dong Z, Zhang L M, et al. Seasonal dynamics and functional prediction of bacterial community in the rhizosphere of two suitable herbaceous species in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir Area [J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(23): 9699-9709.
- [29] 罗继鹏, 陶琦, 吴可人, 等. 超积累植物内生微生物群落组成特征及其功能研究进展[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2018, 44(5): 515-529.
- Luo J P, Tao Q, Wu K R, et al. Research progress in

- composition and function of hyperaccumulator-associated endogenous microorganism community [J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2018, 44(5): 515-529.
- [30] Yu X J, Yang J S, Wang E T, et al. Effects of growth stage and fulvic acid on the diversity and dynamics of endophytic bacterial community in *Stevia rebaudiana* Bertoni leaves [J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 867.
- [31] 王兴, 谢宏赞, 罗纯清, 等. 不同生长年限与采收期玉竹活性成分累积动态变化[J]. 中国实验方剂学杂志, 2017, 23(3): 30-34.
- Wang X, Xie H Z, Luo C Q, et al. Accumulative dynamic variation of active ingredients in polygonati odorati rhizoma from different growing ages and harvesting time [J]. Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae, 2017, 23(3): 30-34.
- [32] Shi C G, Silva Lucas C R, Zhang H X, et al. Climate warming alters nitrogen dynamics and total non-structural carbohydrate accumulations of perennial herbs of distinctive functional groups during the plant senescence in autumn in an alpine meadow of the Tibetan Plateau, China[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 200: 21-29.
- [33] Li R, Duan W Y, Ran Z F, et al. Diversity and correlation analysis of endophytes and metabolites of *Panax quinquefolius* L. in various tissues [J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 275.
- [34] Hardoim Pablo R, Van Overbeek Leonard S, Berg G, et al. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2015, 79(3): 293-320.
- [35] 解飞翔, 袁伟钰, 石佩星, 等. 竹子内生真菌 *Fusarium oxysporum* 次级代谢产物的研究[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(5): 174-175, 189.
- Xie F X, Yuan W Y, Shi P X, et al. Study on secondary metabolites of endophytic fungus *Fusarium oxysporum* from bamboo [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2019, 47(5): 174-175, 189.
- [36] Zhao Y, Liu G Z, Yang F, et al. Multilayered regulation of secondary metabolism in medicinal plants [J]. Molecular Horticulture, 2023, 3(1): 11.