

基于宏基因组学探究根腐病对“沙氏鹿茸草-根际土壤微生物-土壤”系统的影响

陈 词¹, 黄德浩², 李炎枋¹, 赵永烨¹, 黄丽玲², 陈 晨³, 普玉苹¹, 赵翊含¹, 田汉卿², 朱再标^{1*}

1. 南京农业大学中药材研究所, 江苏 南京 210095

2. 惠州市九惠制药股份有限公司, 广东 惠州 516007

3. 南京农业大学生命科学学院, 江苏 南京 210095

摘 要: **目的** 以根腐病不同发病程度的沙氏鹿茸草 *Monochasma savatieri* 及其根际土壤为研究对象, 系统测定沙氏鹿茸草品质指标与土壤理化性质, 结合宏基因组学技术, 探讨“植物-土壤-微生物”间的互作机制。**方法** 通过以根腐病 3 个发病进程的沙氏鹿茸草及其根际土作为研究对象, 测定沙氏鹿茸草根际土土壤理化性质、沙氏鹿茸草主要活性成分含量; 沙氏鹿茸草根际土进行宏基因组测序。**结果** 根际土 pH、电导率(EC)和有效磷随着病害程度加深而显著升高, 全碳和全氮含量呈现相反趋势。随着根腐病发展, 沙氏鹿茸草总黄酮、木犀草素、芹菜素和异毛蕊花糖苷含量显著降低而毛蕊花糖苷含量提高。微生物多样性随着病害程度加深而上升, 病害后期土壤中与土传病害相关的病原菌如镰刀菌属、芽枝霉属和葡萄孢属丰度增加, 有益菌木霉属亦丰度上升。京都基因与基因组百科全书(Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG)注释下的代谢相关通路, 如脂肪酸代谢、乙醛酸和二羧酸代谢、 β -丙氨酸代谢和丙酮酸代谢等, 发病后期组较健康组和发病中期组更加富集。pH 值、EC 值与潜在病原菌丰度呈显著正相关。与沙氏鹿茸草总黄酮、木犀草素、芹菜素和毛蕊花糖苷呈现显著正相关的微小杆菌属、*Drechslerella* 属、绿僵菌属和木霉属等可能参与土壤微生态改善及植物抗病过程。**结论** 通过对根腐病不同进程条件下“沙氏鹿茸草-微生物-土壤”系统中关键指标的综合关联分析, 较全面系统地阐述了根腐病进程中三者的变化规律与互作关系, 可为揭示沙氏鹿茸草根腐病发生的微生态机制, 以及通过土壤和根际微生物调控防治沙氏鹿茸草根腐病提供依据。

关键词: 沙氏鹿茸草; 土传病害; 宏基因组; 土壤理化因子; 根际土壤; 木犀草素; 芹菜素; 毛蕊花糖苷

中图分类号: R282.6 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2026)18-7407-12

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.18.027

Effect of root rot on “*Monochasma savatieri*-rhizosphere soil microorganisms-soil” system based on metagenomics

CHEN Ci¹, HUANG Dehao², LI Yanfang¹, ZHAO Yongye¹, HUANG Liling², CHEN Chen³, PU Yuping¹, ZHAO Yihan¹, TIAN Hanqing², ZHU Zaibiao¹

1. Institute of Chinese Medicinal Materials, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

2. Huizhou Jiuhui Pharmaceutical Co., Ltd., Huizhou 516007, China

3. College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: Objective Root rot has become a bottleneck restricting the industrial development of *Monochasma savatieri*, however, current understanding regarding its pathogenesis remains poorly understood. **Methods** This study took three groups of *M. savatieri* with different root rot progress and their rhizosphere soil as the research objects, and determined the soil physical and chemical properties of rhizosphere soil and the content of main active components of *M. savatieri*; metagenomic sequencing of the rhizosphere soil of *M. savatieri*. **Results** With the development of root rot, the physical and chemical properties of rhizosphere soil changed significantly. Among them, pH, electrical conductivity (EC) and available phosphorus increased significantly with the deepening of disease severity, while the contents of total carbon and total nitrogen showed the opposite trend. And the contents of total flavonoids, luteolin, apigenin and isoverbascoside were significantly reduced, while the content of verbascoside was increased. The microbial diversity increased with the deepening of disease severity, and the abundance of pathogenic bacteria related to soil-borne diseases in the soil, such as *Fusarium*, *Cladosporium* and *Botrytis*, as well as beneficial

收稿日期: 2026-03-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(81773834)

作者简介: 陈 词, 硕士研究生, 研究方向为药用植(动)物种植(养殖)理论与技术。

*通信作者: 朱再标, 教授, 从事药用植(动)物种植(养殖)理论与技术研究。E-mail: zhuzhaibiao@njau.edu.cn

Trichoderma, increased in the later stage of the disease. The metabolic related pathways under KEGG annotation, such as fatty acid metabolism, glyoxylic acid and dicarboxylic acid metabolism, β -alanine metabolism and pyruvate metabolism, were more enriched than those in the healthy group and the mid-stage disease group. The pH value and EC value were significantly positively correlated with the abundance of potential pathogenic fungi. The genera such as *Microbacterium*, *Drechslerella*, *Metarhizium* and *Trichoderma*, which show significant positive correlations with total flavonoids of *M. savatieri*, luteolin, apigenin and verbascoside, may be involved in the improvement of soil microecology and the process of plant disease resistance. **Conclusion** Through a comprehensive correlation analysis of key indicators in the “*M. savatieri*-Microorganisms-Soil” system under different progression stages of root rot, this study systematically elucidates the patterns of change and interaction relationships among the three during the disease progression. The findings provide a basis for uncovering the microecological mechanisms underlying the occurrence of root rot in *M. savatieri*, as well as for developing control strategies through the regulation of soil and rhizosphere microorganisms.

Key words: *Monochasma savatieri* Franch. ex Maxim.; soil-borne diseases; metagenome; soil physicochemical factors; rhizosphere soil; luteolin; apigenin; verbascoside

沙氏鹿茸草 *Monochasma savatieri* Franch. ex Maxim. 为玄参科多年生根半寄生植物。其干燥全株为中药材鹿茸草，具有清热解毒、凉血止血等功效^[1]。药理研究表明，鹿茸草具有抗菌、抗氧化、抗炎、抗病毒、抗肿瘤以及治疗脑和神经类疾病等多种作用^[2-6]，药用价值及市场开发潜力巨大。目前，鹿茸草药材主要依赖野生资源，为避免其野生资源枯竭并满足日益增长的市场需求，近年来对其生物学特性和栽培技术进行了深入研究，目前已初步实现了沙氏鹿茸草的规模化人工栽培^[7-11]。然而，随着沙氏鹿茸草集约化栽培工作的推进，其土传病害问题日益凸显。

根腐病作为农业生产中常见土传病害，对多年生根茎类药用植物（如当归、人参和党参等）的生产造成了严重危害^[12]，不仅显著降低药材产量，更严重影响其药效品质^[13]。沙氏鹿茸草作为多年生草本植物，在连续大田栽培过程中，尤其在高温高湿的夏季，极易爆发根腐病。在发病严重地块，其发病率可接近 100%^[14]。高根腐病发病率严重阻碍了沙氏鹿茸草生长，甚至导致大面积死亡，已成为制约沙氏鹿茸草产业化发展的瓶颈。

根腐病的发生通常是病原菌、土壤环境与气候条件等多种因素协同作用的结果^[15]。其中，病原菌承担着重要的角色，这些病原菌主要为真菌，且镰刀菌属 *Fusarium* 占比最多^[16]。多种病原菌协同感染植物根茎部，最终导致根腐病的发生^[17]。此外，病原菌的生存定殖与土壤微环境息息相关，土壤理化性质（如酸碱度、温度、湿度等）会改变病原菌在土壤中的群落结构，进而影响植物抗病性及发病程度^[15]。因此，通过对比分析健康和患病植株根际土壤微生物群落的差异，不仅有助于明确病原菌种类，还能挖掘潜在的

生物防治资源提供关键线索^[18]。

因此，本研究以根腐病不同发病程度的沙氏鹿茸草及其根际土壤为研究对象，系统测定沙氏鹿茸草品质指标与土壤理化性质，结合宏基因组学技术，揭示沙氏鹿茸草根际土壤理化性质和微生物群落对不同根腐病害程度的响应，并探讨“植物-土壤-微生物”间的互作机制，以期沙氏鹿茸草根腐病的绿色防治提供依据。

1 材料和仪器

1.1 样品

样品采集于江西省赣州市沙氏鹿茸草设施栽培基地，经南京农业大学朱再标教授鉴定为玄参科鹿茸草属沙氏鹿茸草 *M. savatieri* Franch. ex Maxim.。沙氏鹿茸草栽培于由泥炭土、椰糠、珍珠岩和陶粒按一定比例配置成的基质中，配有自动滴灌系统，统一进行栽培管理。沙氏鹿茸草于 2023 年 11 月播种育苗，于 2024 年 11 月移栽至该设施栽培基地。

根据沙氏鹿茸草根腐病发病特征（症状主要体现在茎基部和其枝条，发病初期有少部分枝条开始枯萎，发病中期近半枝条枯萎，茎基部明显有发黑、腐烂症状，发病后期绝大部分枝条枯萎，茎基部发黑、腐烂），于 2025 年 5 月下旬分别采集健康植株、病害中期植株和病害后期植株各 10 株及其根际土壤。使用采样铲将整个植株和完整根系挖出，用无菌刷子采集沙氏鹿茸草根系表面约 2 mm 的根际土壤，使用液氮低温处理后保存于 -80 °C 超低温冰箱中用于土壤微生物测定。采集根部 3 cm 内土壤，过筛去除须根和石砾后自然风干，用于土壤理化性质测定。

1.2 仪器与试剂

pH 仪和电导率仪（上海仪电科学仪器股份有限

公司); Multi EA 5000 碳氮分析仪 (德国耶拿分析仪器股份公司); Multiwave 5000 微波消解仪 (安东帕上海商贸有限公司); PlasmaQuant9100 型 ICP (德国耶拿分析仪器有限公司); Waters Acquity H class 超高效液相色谱 (美国沃特世科技有限公司); DYCP-32C 型琼脂糖水平电泳仪 (北京市六一仪器厂); Qubit 荧光定量 (美国生命技术公司); Agilent5400 安捷伦 Agilent 5400 生物分析仪 (美国安捷伦科技有限公司); M220 型 Covaris 超声波破碎仪 (美国 Covaris LLC 公司); T100 型 PCR 仪 (美国伯乐生命医学产品有限公司); Illumina NovaSeq 型测序仪 (美国 Illumina 公司); Agilent Fragment Analyzer 5400 全自动毛细管电泳系统 (美国安捷伦科技有限公司)。

芦丁 (批号 S603112537, 质量分数 98%, 上海士锋生物科技有限公司); 毛蕊花糖苷 (批号 111530-202315, 质量分数 97.6%)、异毛蕊花糖苷 (批号 112112-202401, 质量分数 97.0%)、芹菜素 (批号 111901-202205, 质量分数 98.4%)、木犀草素 (批号 111520-202107, 96.3%) 均购自中国食品药品检定研究院; 水为超纯水; 甲醇为色谱纯。

2 方法

2.1 土壤理化性质和沙氏鹿茸草品质指标测定

根际土壤 pH 和电导率采用电极法测定; 土壤速效钾采用中性乙酸铵溶液浸提, 火焰光度计法测定; 土壤碱解氮采用碱解扩散法测定; 土壤有效磷采用氟化铵-盐酸浸提, 钼锑抗比色法测定; 土壤全碳和全氮采用碳氮元素分析仪测定^[19-20]。

沙氏鹿茸草总黄酮和总苯乙醇苷含量测定参考郝佳怡^[6]的方法, 木犀草素、芹菜素、毛蕊花糖苷和异毛蕊花糖苷含量测定参考刘一帆^[21]的方法。

2.2 宏基因组测序

采用 CTAB 法对沙氏鹿茸草根际土壤样本进行基因组 DNA 提取。利用 Agilent 5400 检测 DNA 浓度、完整性和纯度。使用 NEB Next® Ultra™ DNA Library Prep Kit for Illumina (NEB, 美国, Catalog #: E7370L) 构建 DNA 文库。利用 Illumina NovaSeq 高通量测序平台进行宏基因组测序, 获得沙氏鹿茸草根际土壤样品中细菌、真菌和病毒等的宏基因组原始数据 (Raw Data)。使用 Kneaddata 软件对 Raw 测序数据进行预处理。运用 DIAMOND 软件将非冗余蛋白比对到 NCBI NR 蛋白数据库, 比对结果再用 BASTA 软件分析得到非冗余蛋白的物种注释信息; 同时使用 Kraken2 和自建的微生物核酸数据库 (筛选 NCBI NT 核酸数据库和 RefSeq 全基因组数据库中属于细菌、真菌、古菌、病毒的序列) 比对来计算样本中所含物种的序列数, 再用 Bracken 估计样本中物种的实际丰度。运用 MEGAHIT 软件, 将所有样本去宿主基因后的 cleanreads 进行组装, 得到 contigs; 运用 prodigal 软件, 预测 contigs 中的基因序列, 再用 Cd-hit 软件得到去冗余基因; 使用 Salmon 软件对去冗余基因进行定量, 将去冗余后的基因翻译为蛋白质序列, 用于后续的比对和注释。

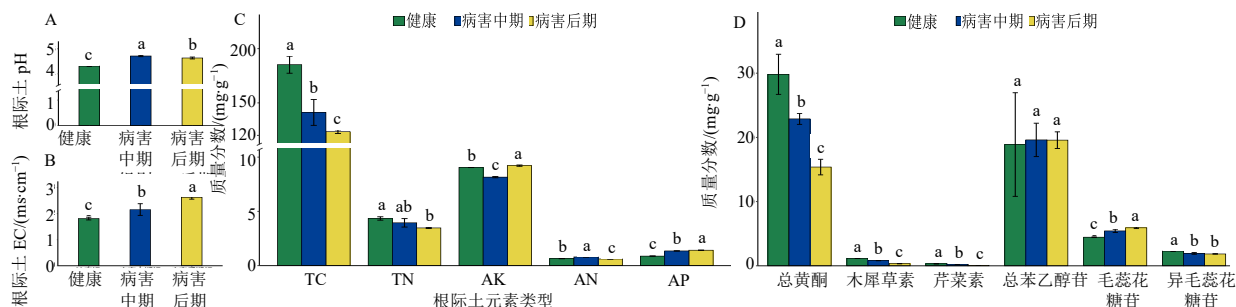
2.3 数据分析

使用 Excel 2021 对数据进行整理和分析, 采用 SPSS 26.0 进行方差分析和多重比较, 使用生科云 (<https://www.bioincloud.tech>) 和迈维云 (<https://cloud.metware.cn>) 分析宏基因组数据。

3 结果与分析

3.1 土壤理化性质和鹿茸草活性成分含量变化

由图 1、B 可知, 患有根腐病的沙氏鹿茸草根际土 pH 值和 EC 值显著高于健康沙氏鹿茸草根



EC-电导率; TC-全碳; TN-全氮; AK-速效钾; AN-碱解氮; AP-有效磷; 不同字母表示比较组之间的显著性 (* $P < 0.05$), 下同。

EC-electrical conductivity; TC-total carbon; TN-total nitrogen; AK-available potassium; AN-alkali-hydrolyzable nitrogen; AP-available phosphorus;

Different letters indicate significant differences among the comparison groups (* $P < 0.05$), same as below.

图 1 沙氏鹿茸草根际土壤基本理化性质 (A~C) 和品质指标 (D) 分析

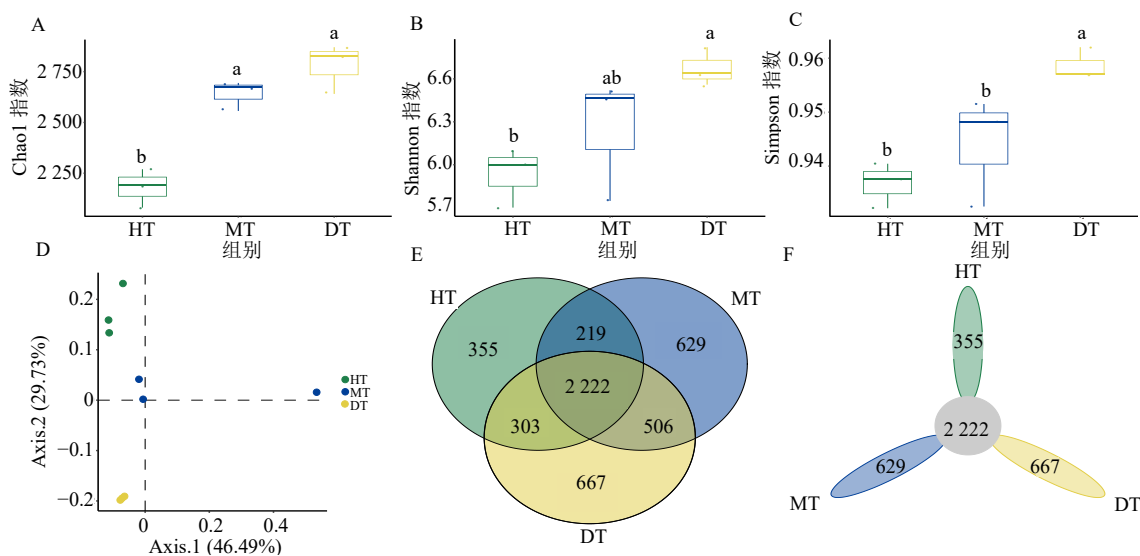
Fig. 1 Analysis of basic physical and chemical properties (A—C) and quality indicators (D) of rhizosphere soil of *M. savatieri*

土壤。健康株根际土全碳含量显著高于病害株，而速效钾含量显著低于病害株，健康植株根际土全氮含量高于根腐病后期植株根际土壤，而速效钾含量显著低于根腐病后期植株根际土壤，但显著高于根腐病中期组根际土。碱解氮含量与速效钾变化趋势相反（图 1-C）。

由图 1-D 可知，健康沙氏鹿茸草总黄酮、木犀草素、芹菜素、异毛蕊花糖苷含量显著高于患病植株，而 3 组样品总苯乙醇苷含量无显著差异。随着根腐病病害程度加重，毛蕊花糖苷含量显著升高，根腐病后期沙氏鹿茸草毛蕊花糖苷含量比健康沙氏鹿茸草提高 33.03%。

3.2 沙氏鹿茸草根际土壤微生物群落多样性和组成分析

通过对沙氏鹿茸草根际土微生物进行 α 多样性分析，图 2-A 显示 DT 组（根腐病后期沙氏鹿茸草根际土）和 MT 组（根腐病中期沙氏鹿茸草根际土）的 Chao1 指数均显著高于 HT 组（健康组根际土），说明罹患根腐病的沙氏鹿茸草根际土微生物物种丰富度高于健康沙氏鹿茸草根际土，且根腐病后期沙氏鹿茸草根际土微生物物种丰富度最高。DT 组和 MT 组的 Shannon 和 Simpson 指数均显著高于 HT 组，其中 DT 组在 3 组中值最高，与 HT 组的差异均达到显著水平（图 2-B、C）。



A-沙氏鹿茸草根际土壤微生物 α 多样性 Chao1 指数; B-Shannon 指数; C-Simpson 指数; D-沙氏鹿茸草根际土壤微生物基于 Bray-Curtis 距离的 P-CoA 图; E-沙氏鹿茸草根际土壤微生物韦恩图; F-花瓣图; HT 为健康组根际土壤, MT 为根腐病中期组根际土壤, DT 为根腐病后期组根际土壤, 下同。

A-The Chao1 index; B-Shannon index; C-Simpson index of the microbial α -diversity in the rhizosphere soil of *M. savatieri*; D-P-CoA plot of the rhizosphere soil microbial community of *M. savatieri* based on Bray-Curtis distance; E-Venn diagram of the rhizosphere soil microbial community of *M. savatieri*; F-petal diagram: HT means rhizosphere soil of the healthy group; MT means rhizosphere soil of the mid-stage root rot group; DT means rhizosphere soil of the late-stage root rot group, same as below.

图 2 沙氏鹿茸草根际土壤微生物多样性与群落分析

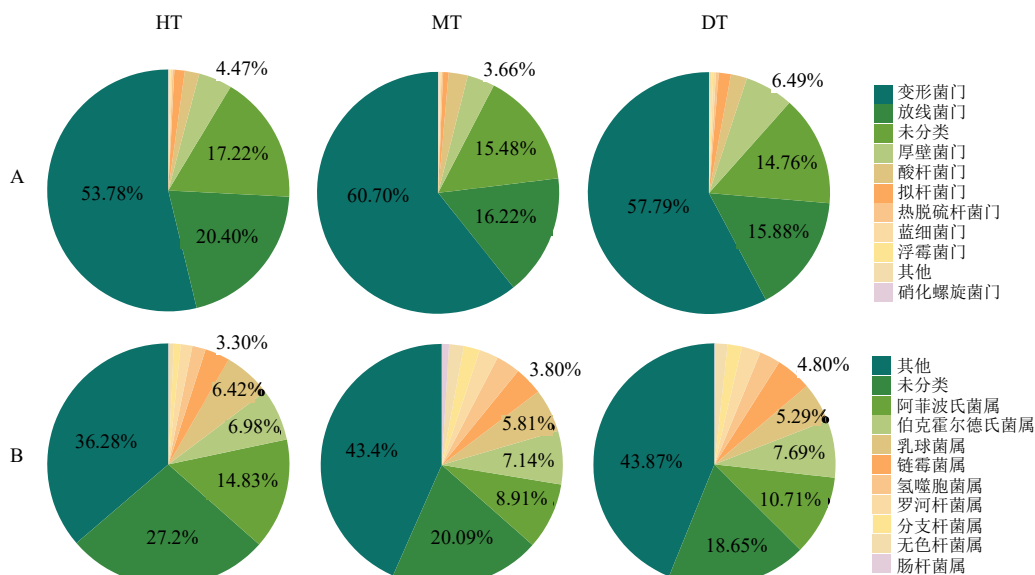
Fig. 2 Microbial diversity and community analysis of rhizosphere soil of *M. savatieri*

图 2-D 显示, 3 组样本的微生物群落结构存在显著差异, 其中 DT 组样本点聚集程度最高, 说明其群落组成相对均一, 而 HT 和 MT 组样本点分布较分散, 特别是 MT 组。对病害程度的区分解释了 52.8% 的群落变异, 表明该因素对微生物组成影响显著。由图 2-E、F 可以看出 3 个样本分组在微生物物种组成上的共性与差异。尽管 3 组样本共享大量微生物物种, 但 DT 组有最多的特有微生物物种, 而 MT 组与 DT 组之间的相似性最高。说明随着沙氏鹿茸草根腐病加

重, 其根际土微生物群落多样性随之增加。

3.3 沙氏鹿茸草根际土微生物优势群落组成分析

由图 3-A 可知, 沙氏鹿茸草根际土细菌相对丰度在门分类水平上, 以假单胞菌门 (*Pseudomonadota*, 53.78%~60.70%)、放线菌门 (*Actinomycetota*, 15.88%~20.40%) 和厚壁菌门 (*Bacillota*, 3.66%~6.49%) 占比较大, 其中, 相对于 HT 组, MT 组和 DT 组放线菌门占比均有下降, DT 组的厚壁菌门占比较于 HT 组有 1.45 倍增幅。



A-沙氏鹿茸草根际土细菌群落在门水平上优势类群的组成和结构; B-沙氏鹿茸草根际土细菌群落在属水平上优势类群的组成和结构。

A-Composition and structure of dominant bacterial groups in the rhizosphere soil of *M. savatieri* at the phylum level; B- Composition and structure of dominant bacterial groups in the rhizosphere soil of *M. savatieri* at the genus level.

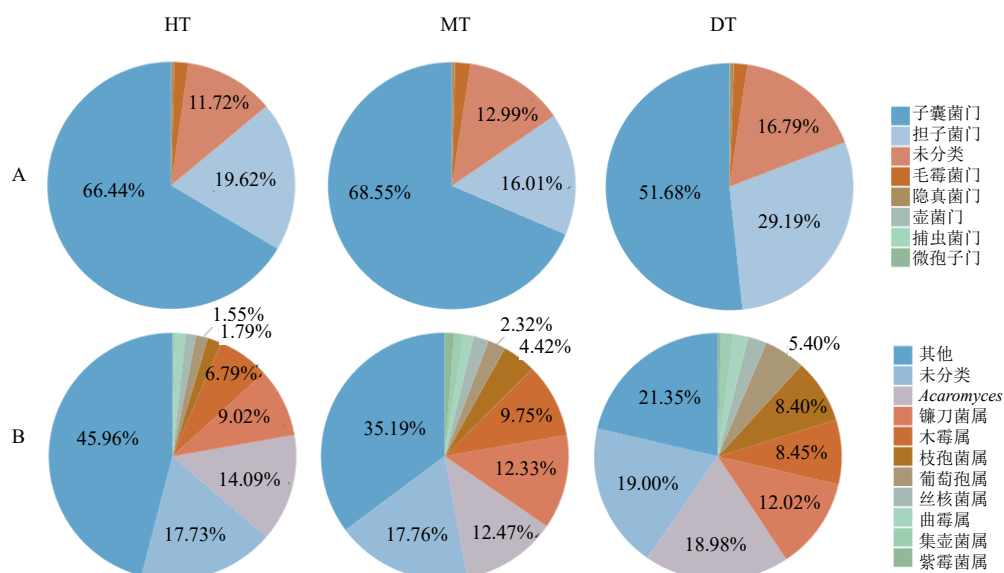
图 3 沙氏鹿茸草根际土细菌优势群落组成

Fig. 3 Composition of dominant bacterial communities in rhizosphere soil of *M. savatieri*

由图 3-B 可知,在细菌属水平上,阿菲波菌属 *Afipia* (8.91%~14.83%)、伯克氏菌属 *Burkholderia* (6.98%~7.69%)、乳球菌属 *Lactococcus* (5.29%~6.42%) 和链霉菌属 *Streptomyces* (3.30%~4.80%) 占比较大。其中,在 MT 组和 DT 组中,阿菲波菌属占比均低于 HT 组。随着病情发展,伯克氏菌属和链霉

菌属占比逐渐增大,而乳球菌属占比趋势则相反。

在真菌门分类水平上,子囊菌门 (*Ascomycota*, 51.68%~68.55%) 和担子菌门 (*Basidiomycota*, 16.01%~29.19%) 占比较大,其中 DT 组中的子囊菌门占比低于 HT 组和 MT 组,而 DT 组中的担子菌门占比比较 HT 组高了 1.82 倍 (图 4-A)。



A-沙氏鹿茸草根际土真菌群落在门水平上优势类群的组成和结构; B-沙氏鹿茸草根际土真菌群落在属水平上优势类群的组成和结构。

A-composition and structure of dominant fungal groups in the rhizosphere soil of *M. savatieri* at the phylum level; B-composition and structure of dominant fungal groups in the rhizosphere soil of *M. savatieri* at the genus level.

图 4 沙氏鹿茸草根际土真菌优势群落组成

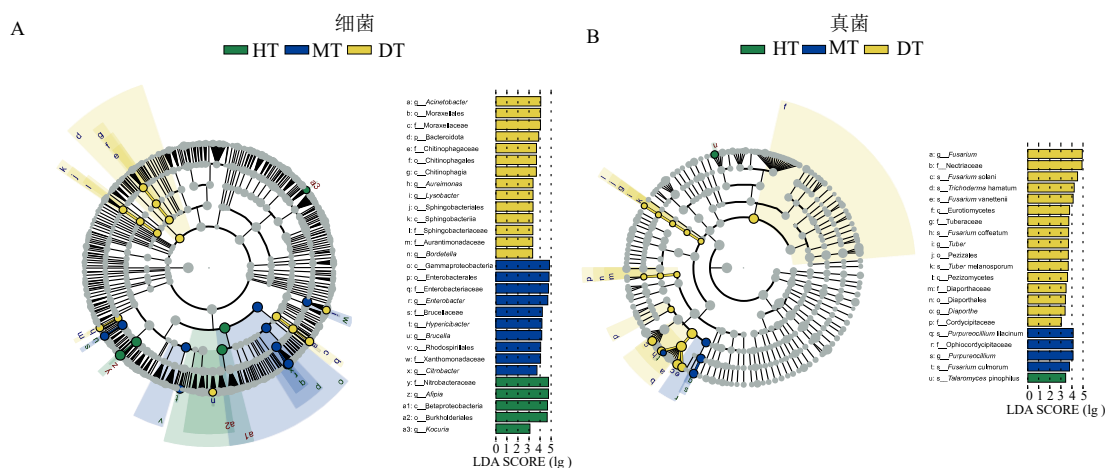
Fig. 4 Composition of dominant fungal communities in rhizosphere soil of *M. savatieri*

在真菌属水平上, *Acaromyces* (12.47%~18.98%)、镰刀菌属 (9.02%~12.33%)、木霉属 *Trichoderma* (6.79%~9.75%)、芽枝霉属 *Cladosporium* (1.79%~8.40%) 和葡萄孢属 *Botrytis* (1.55%~5.40%) 占比较大 (图 4-B)。其中, 芽枝霉属和葡萄孢属在 MT 组和 DT 组中的占比较 HT 组呈现上升趋势, DT 组的芽枝霉属和葡萄孢属占比分别为 HT 组的 4.69 倍和 3.48 倍。镰刀菌属和木霉属在 MT 组和 DT 组中的占比均高于 HT 组, 而 *Acaromyces* 在 MT 组中占比最低, 在 DT 组中占比最高。

3.4 沙氏鹿茸草根际土差异微生物群落分析

图 5-A 显示, 通过 LEfSe 分析, 3 组沙氏鹿茸草

根际土中的细菌共有 30 个显著差异的微生物分类单元 (从门到属), 其中 DT 组有 14 个分类单元, MT 组中的 γ -变形菌纲 (Gammaproteobacteria) LDA 得分最高。在纲水平上, HT 组显著差异分类单元主要富集在 β -变形菌纲目 (Betaproteobacteria), MT 组主要富集在 γ -变形菌纲, DT 组主要富集在拟杆菌门 (Bacteroidota) 下的 Chitinophagia 和 Sphingobacteriia。在属水平上, HT 组差异显著的微生物为阿菲波菌属和考克氏菌属 *Kocuria*, MT 组为肠杆菌属 *Enterobacter*、*Hypericibacter* 属、布氏杆菌属 *Brucella* 和柠檬酸杆菌属 *Citrobacter*, DT 组为不动杆菌属 *Acinetobacter*、金色单胞菌属 *Aureimonas*、溶杆菌属 *Lysobacter* 和鲍特氏菌属 *Bordetella*。



A-标注到属的显著差异细菌分类进化分支的弧状图和线性判别分析 (LDA>3.0); B-标注到种的显著差异真菌分类进化分支的弧状图和线性判别分析 (LDA>3.0)。

A-Arc diagrams and linear discriminant analysis (LDA > 3.0) of significant differential bacterial taxa classified to the genus level; B-Arc diagrams and linear discriminant analysis (LDA > 3.0) of the significantly different fungal taxonomic evolutionary branches classified to the species level.

图 5 沙氏鹿茸草根际土微生物 LEfSe 分析

Fig. 5 LEfSe analysis of bacterial communities in rhizosphere soil of *M. savatieri*

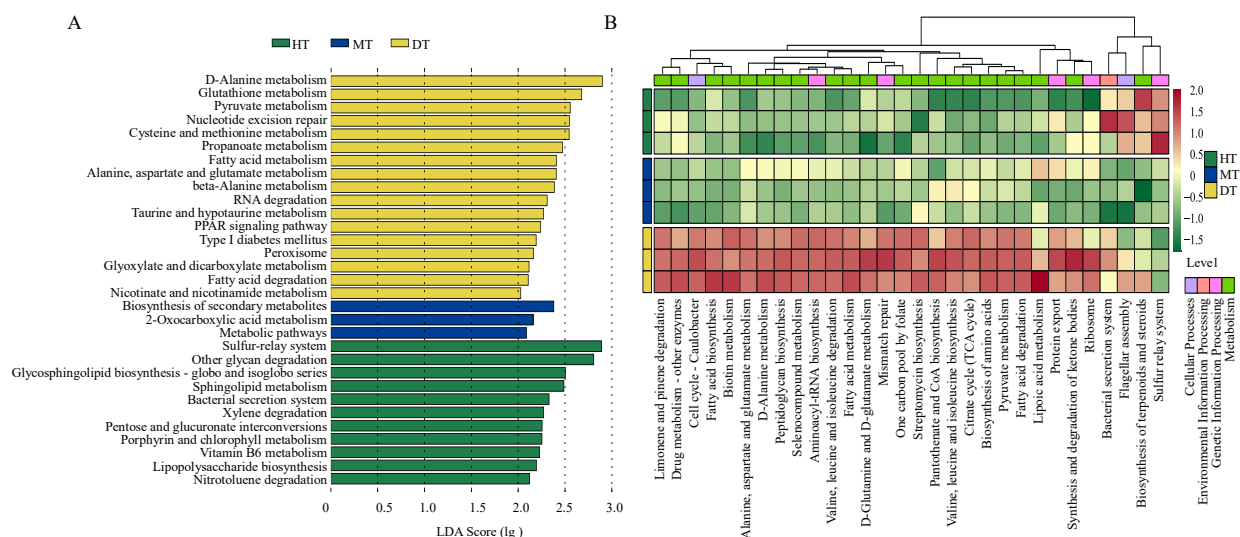
由图 5-B 可知, 3 组沙氏鹿茸草根际土中的真菌共有 21 个显著差异的微生物分类单元 (从门到种), DT 组占有绝大部分差异显著的分类单元, 为 16 个; DT 组的镰刀菌属具有最高的 LDA 值, HT 组仅在种水平上占有一个分类单元, 即嗜松篮状菌 *Talaromyces pinophilus*。从 cladogram 图可以看出, DT 组差异显著的真菌主要富集在盘菌纲 (Pezizomycetes)、间座壳目 (Diaporthales) 和 Nectriaceae 科, 而 MT 组主要富集在线虫草科 (Ophiocordycipitaceae)。

3.5 沙氏鹿茸草根际土微生物功能分析

对 3 组沙氏鹿茸草根际土进行 KEGG 功能注释, 并进行线性判别分析和不同组别间相关性热图

分析, 解析不同病害状态下沙氏鹿茸草根际土微生物群落功能的差异。由图 6-A 可知, DT 组具有较大差异的代谢通路最多, 为 17 个, MT 组最少, 仅有 3 个。对这些三级代谢通路进行汇总, 发现 HT 组主要富集在降解通路和免疫相关功能, MT 组以核心代谢和次级产物合成为特征, 而 DT 组富集在能量代谢和氧化应激响应。

由图 6-B 可知, 在 3 组沙氏鹿茸草根际土中差异较大的代谢通路, 主要是代谢途径和遗传信息处理方面, 其中 DT 组与其他 2 组相比在绝大部分通路上为显著上调, HT 组仅在硫转运系统这一通路呈现上调, MT 组与其余两组相比, 无差异显著的代谢通路。



A-微生物 KEGG Level3 注释下线性判别分析 (LDA>2.0); B-KEGG Level3 注释下功能相关性热图。

A-Linear discriminant analysis (LDA>2.0) of microbial KEGG Level 3 annotations; B-Heatmap of functional correlations under KEGG Level 3 annotation.

图 6 微生物 KEGG Level3 注释下线性判别分析 (LDA>2.0) 和功能相关性热图

Fig. 6 Linear discriminant analysis (LDA > 2.0) and heatmap of functional correlation of microbial KEGG Level 3 annotations

3.6 活性成分指标、土壤理化因子与根际土微生物联合分析

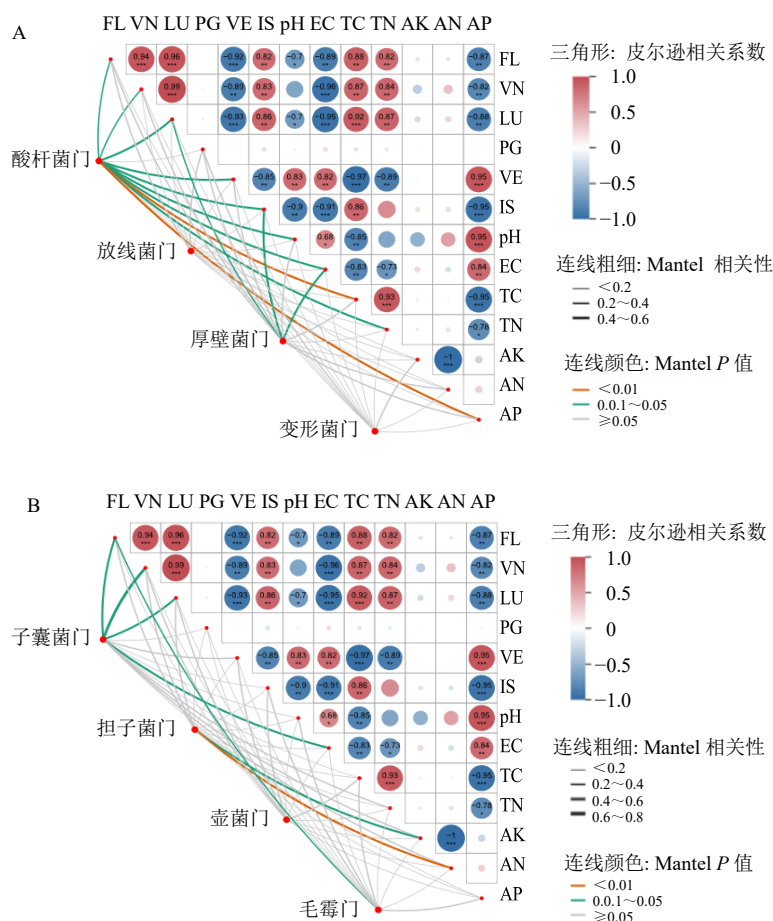
将沙氏鹿茸草根际土相对丰度前四的细菌门与真菌门分别与土壤理化性质、沙氏鹿茸草活性成分指标进行 Mantel 检验, 结果分别如图 7-A、B 所示。在土壤理化性质和沙氏鹿茸草活性成分指标的相关性热图中, 土壤理化性质中速效钾 (AK) 和碱解氮 (AN) 除了二者间有极显著负相关, 与其他指标均无显著关系, pH 值和 EC 值二者间呈显著正相关, 与有效磷 (AP) 呈现显著正相关, 与全碳 (TC) 呈现显著负相关; AP 和 TC、全氮 (TN) 呈显著负相关, TC 和 TN 与沙氏鹿茸草黄酮类成分 (总黄酮、木犀草素和芹菜素) 含量和异毛蕊花糖苷含量有较显著正相关, 而 pH 值、EC 值和 AP 则呈现显著负相关, 毛蕊花糖苷含量与土壤理化性质的相关性则与上述活性成分指标含量呈现相反的趋势。在沙氏鹿茸草活性成分指标中, 总苯乙醇苷含量与其它指标未呈现显著关联。除了毛蕊花糖苷含量与其它活性成分指标呈现显著负相关, 其余活性成分指标间均呈现显著正相关。

在细菌门中, 放线菌门和假单胞菌门与土壤理化因子、沙氏鹿茸草相关活性成分指标间并无显著关系; 酸杆菌门 (Acidobacteriota) 与除了总苯乙醇苷之外的其它品质指标间均呈现显著相关性, 与 pH、EC

和 TN 也呈现显著相关性, 与 TC 和 AP 呈现极显著相关性。厚壁菌门则与木犀草素、异毛蕊花糖苷和 EC 间呈现显著相关性。在真菌门中, 壶菌门 (Chytridiomycota) 与各个指标无显著关系, 毛霉门 (Mucoromycota) 与总黄酮呈现显著相关性, 子囊菌门和黄酮类成分 (总黄酮、木犀草素和芹菜素) 均呈现显著性关系, 其与 EC 值之间也呈现显著性关系。担子菌门和 AK 之间呈现显著性关系, 与 AN 呈现极显著性关系。总体而言, 细菌与土壤理化性质、沙氏鹿茸草活性成分指标的关联程度均高于真菌。

将沙氏鹿茸草根际土相对丰度前 30 的细菌属与真菌属分别与土壤理化性质、沙氏鹿茸草活性成分指标进行热图相关性分析, 结果如图 8-A、B 所示。pH、AK、AN 和总苯乙醇苷对微生物产生的影响较少, 剩余指标则对微生物产生的影响较大, 在细菌中与真菌中呈现相反的趋势, 如在细菌中, EC、AP 和毛蕊花糖苷与大部分细菌呈显著正相关, 而在真菌中, 其与大部分真菌呈显著负相关。

在细菌中 (图 8-A), *Aureimonas* 属、食染料菌属 *Pigmentiphaga*、囊孢杆菌属 *Cystobacter*、*Caulifigura* 属、博德特菌属 *Bordetella*、*Candidatus Solibacter* 属、*Labrys* 属、奇球菌属 *Deinococcus*、*Verminephrobacter* 属、甲基小枝菌属 *Methylovirgula*、*Pedospaera* 属、微小杆菌属 *Exiguobacterium* 和



VE-毛蕊花糖苷; IS-异毛蕊花糖苷; FL-总黄酮; LU-木犀草素; VN-芹菜素; PG-总苯乙醇苷, 下同。

VE-Verbascoside; IS-Isoverbascoside; FL-total flavonoids; LU-Luteolin; VN-pigenin; PG-total phenylethanolic glycosides, same as below.

图 7 沙氏鹿茸草根际土细菌门 (A)、真菌门 (B) 与土壤理化性质和沙氏鹿茸草品质指标联合分析

Fig. 7 Joint analysis of microbial communities in rhizosphere soil of *M. savatieri*, soil physicochemical properties and quality indicators of *M. savatieri*

Chroococcidiopsis 属除了与 pH、AK、AN 和总苯乙醇苷的相关性较弱外, 与其他指标均呈现显著相关性, 尤其是黄酮类成分 (总黄酮、木犀草素和芹菜素)、TC、AP、EC 和毛蕊花糖苷。

在真菌中 (图 8-B), 莫氏黑粉菌属 *Moesziomyces*、绿僵菌属 *Metarhizium*、木霉属、*Pseudomassariella* 属、棒孢属 *Corynespora*、镰刀菌属、*Plectosphaerella* 属和丝核菌属 *Rhizoctonia* 与黄酮类成分、毛蕊花糖苷、EC、AP 和 TC 这些指标均具有极显著相关性, 其中棒孢属、镰刀菌属、*Plectosphaerella* 属和丝核菌属这 4 个属中多有病原菌, 且与黄酮类成分均呈极显著负相关。

4 讨论

在植物-微生物-土壤系统中, 三者相互作用、相互制约。对药用植物而言, 其产量和品质均受到

土壤理化性质^[22]和根际微生物影响^[23]。在土壤中, 土壤微生物在推动养分循环和调控土壤理化性质中担任重要角色^[24], 而植物分泌物, 尤其根际分泌物也会影响土壤中微生物群落, 并直接或间接影响土壤理化性质^[25]。随着根腐病的发生, 沙氏鹿茸草根际土壤理化性质发生显著变化, 与已有研究中根腐病引发药用植物根际土壤微环境失衡的结论一致^[12, 15]。本研究中健康组沙氏鹿茸草根际土壤与 2 组病害组根际土壤相比, 土壤 pH 呈显著上升, 与张英英等^[26]关于白芍根腐病土壤 pH 的变化结果相反, 而与韩凤等^[27]结果相似, 推测可能低土壤 pH 值可能更有利于沙氏鹿茸草生长。本研究中土壤 EC 值和有效磷含量随病害程度加重而显著增加, 与王豪吉等^[28]对患根腐病豌豆根际土壤测定结果趋势一致。而在沙氏鹿茸草根腐病发展过程中, 土壤全碳和全氮含量

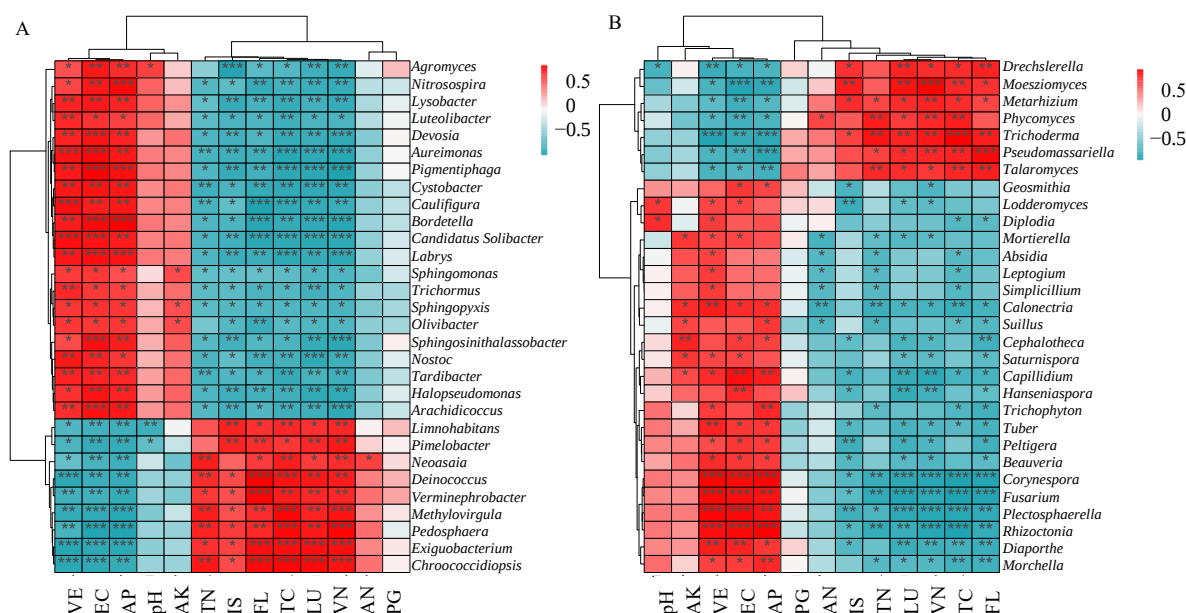


图 8 相对丰度前 30 土壤细菌属 (A)、真菌属 (B) 和土壤理化性质与沙氏鹿茸草品质指标之间的相关性热图

Fig. 8 Heatmap of correlations between the top 30 soil bacterial genera, fungal genera, soil physicochemical properties and quality indicators of *M. savatieri*

显著降低,速效钾、碱解氮等含量呈现紊乱性变化,可能是沙氏鹿茸草根腐烂而释放出分泌物,同时病原菌对土壤中有机质等成分消耗导致^[29]。土壤理化性质的改变由病原菌侵染引发的沙氏鹿茸草生理代谢紊乱和根际微生物群落变化等多因素所导致,后续可通过测定土壤相关理化性质如 pH 值和 EC 值,对根腐病发病进行预警,并通过调节土壤理化性质以改善根际微环境,从而防控根腐病。

作为药材鹿茸草的重要品质评价指标,总黄酮、木犀草素、芹菜素和异毛蕊花糖苷含量在根腐病影响下均显著降低。高微微等^[30]发现人参皂苷 Rb₁ 含量在根腐病发病中后期的西洋参根韧皮部及木质部中显著降低,其主要原因可能是病原菌破坏了植株根系的吸收与运输功能,导致光合产物合成减少^[31],且植株为抵御病原菌侵染会启动应激代谢,消耗大量次生代谢产物,最终造成相关药用成分含量降低。然而,沙氏鹿茸草总苯乙醇苷和毛蕊花糖苷含量在患病情况下高于健康植株,尤其毛蕊花糖苷含量随着病害程度加重而显著上升。郝佳怡^[6]在采收期研究中发现不同月份沙氏鹿茸草木犀草素、芹菜素含量变化趋势,与毛蕊花糖苷、异毛蕊花糖苷呈现相反规律。由于黄酮类物质和苯乙醇苷类物质在植物体内合成途径有共同前体物质^[32-33],推测沙氏鹿茸草在面对不同环境时,对二者的合成具有选择性。鹿茸草中苯乙醇苷类物质被证明有抗菌作用^[34],从

Verbascum Ozturkii 上提取的毛蕊花糖苷通过体外实验被证明有抗真菌活性^[35],因此推测在遭受根腐病侵染过程中,沙氏鹿茸草会特异性改变代谢通路,合成苯乙醇苷类物质如毛蕊花糖苷以抵抗病原菌侵袭。

在对健康与患根腐病番红花的研究中发现,健康番红花根际土壤微生物具有更高丰度与多样性^[36],在黄精和三七上也有类似研究结果^[37-38],即病害发生导致植株根际土壤中微生物多样性降低。本研究得出相反结果,患根腐病后期的沙氏鹿茸草根际土壤微生物多样性显著高于健康组,与张英英等^[26]对白芍根腐病的研究结果类似。在罗桂生^[39]和李峰卿等^[40]分析野生、人工仿生栽培和人工栽培沙氏鹿茸草根际土壤微生物多样性时发现,人工栽培下的沙氏鹿茸草土壤微生物多样性低于野生沙氏鹿茸草,而人工仿生栽培条件下微生物多样性高于野生条件。因此推测在设施栽培条件下,沙氏鹿茸草根际土壤本身具有较低微生物多样性。在根腐病发生时,由于设施栽培带来的充足养分,使土壤微生物群落多样性增加,也可能由植物自身物种差异导致^[41]。

在分析沙氏鹿茸草根际土壤微生物优势群落组成时发现,在真菌门水平上,本研究结果与罗桂生^[39]在对野生与栽培生境下沙氏鹿茸草根际土壤真菌优势群落分析结果相同,均为子囊菌门和担子菌门,而细菌优势菌落与李峰卿等^[40]的结果不同,

可能细菌群落结构差异是栽培条件不同导致,而真菌群落相似性则是自然环境相似导致^[42]。在微生物优势类群变化方面,值得注意的是,放线菌门作为根际有益微生物重要类群,对植物健康和生长及土壤改良均有促进作用,可作为微生物肥料^[43],其丰度降低可能会削弱根际微生态的抗病屏障。而细菌中的厚壁菌门和真菌中的担子菌门相对丰度随着病害程度加重而相对丰度增加,与 Yang 等^[44]对烟草健康株和根腐病株根际土壤微生物群落分析结果一致,即厚壁菌门和担子菌门在碳循环中承担重要角色,其相对丰度的增加与沙氏鹿茸草根际土壤全碳含量显著下降可能存在一定关联性。而在属水平上,多个已知植物病原菌或潜在致病菌类群,如真菌中的镰刀菌属、丝核菌属、葡萄孢属和芽枝霉属^[45],在沙氏鹿茸草患根腐病组中丰度均高于健康组。LEfSe 分析进一步确认,镰刀菌属是根腐病后期显著富集的生物标志物之一;张玉音^[14]从沙氏鹿茸草根腐病中分离出的病原菌也属于镰刀菌属。而木霉属作为常见的生防真菌,常被用来防治根腐病^[46],其丰度随病害加重升高,可能是根际微生态的自我调节机制,通过生防微生物的繁殖抑制病原菌扩散。而在细菌属水平上,阿菲波菌属在 LEfSe 分析中为沙氏鹿茸草健康株根际特有。关于阿菲波菌属在植物病害方面的报道较少,由于其在健康组中有最大丰度,推测其与沙氏鹿茸草植株和根际土壤环境健康具有一定关联。通过 LEfSe 分析进一步明确了不同根腐病病害程度下沙氏鹿茸草根际差异微生物类群,为筛选根腐病指示微生物和生防菌资源提供了参考,如后续可通过靶向调控这些类群,富集健康株特有有益菌、抑制核心病原菌,实现沙氏鹿茸草在该栽培模式下根腐病的精准微生态防控。

根腐病在改变根际土壤微生物群落的同时,也引起了根际土壤微生物功能通路的差异化表达。通过对 KEGG 注释下的 level 3 功能进行差异化分析,发现主要富集在代谢通路上,且主要分布于健康组根际土壤和根腐病后期沙氏鹿茸草根际土壤,健康组根际土壤在代谢和降解上富集的功能覆盖多类物质,推测健康沙氏鹿茸草根际微生物以维持物质循环为核心功能,通过降解相关物质、强化营养转运构建健康根际微环境。而根腐病后期沙氏鹿茸草根际土壤主要富集在脂质、蛋白质、糖类等物质的代谢,提示在根腐病后期,土壤微生物有更强的代谢功能, Wang 等^[47]对辣椒疫病中土壤微生物功能

的研究中发现健康组土壤在氨基酸代谢上更显著,其在微生物多样性结果中也与本研究相反,而在 Yang 等^[44]对患根腐病烟草的根际微生物群落功能分析的部分结果特别是患病组脂质代谢高于健康组,与本研究结果相同。这些代谢功能在本研究根腐病后期沙氏鹿茸草根际土中的富集可能与该处理土壤理化性质中全碳和全氮含量显著降低有关。同时,在根腐病中期沙氏鹿茸草根际土壤富集的差异代谢通路为次生代谢生物合成和代谢途径,暗示一种介于健康和重病之间的过渡状态,微生物群落可能正在进行功能重塑。

本研究结果表明,土壤理化性质、根际微生物群落与沙氏鹿茸草品质间呈现出显著的关联性。pH 值和 EC 值与沙氏鹿茸草核心活性成分指标,尤其黄酮类成分含量呈现显著负相关,而与已鉴定的潜在病原菌(如镰刀菌属、丝核菌属、*Plectosphaerella* 属、棒孢属)呈显著正相关,而 TC 与 TN 值呈现相反的趋势,表明土壤碳氮养分的充足、酸碱和离子稳态的维持,是沙氏鹿茸草活性成分积累的重要基础^[53],而土壤条件恶化,如酸碱度失衡、土壤离子浓度过高和碳氮流失,则可能会使沙氏鹿茸草根际富集病原菌,导致植株发病^[48]。在分析的几个细菌门中,酸杆菌门与多个活性成分指标、土壤理化性质均呈显著关联性。在张志成^[49]对玉米马铃薯轮作的土壤微生物研究中指出酸杆菌门与土壤养分协同作用,提升了马铃薯产量和品质,在土壤的生态系统中起到重要作用,推测其在沙氏鹿茸草品质形成和病害发生过程担任重要角色。与沙氏鹿茸草总黄酮、木犀草素、芹菜素和毛蕊花糖苷呈现显著正相关的细菌和真菌中,*Limnhabitans* 属参与生态系统中碳循环和氮循环^[50],微小杆菌属可作为植物内生菌协助植物固氮^[51],而 *Drechslerella* 属、绿僵菌属和木霉属可作为生防菌帮助植物抵抗病虫害侵扰^[52-54],这些属的微生物资源后续可供进一步挖掘以协助沙氏鹿茸草维持根际土壤健康和抵抗根腐病的侵害。

5 结论

本研究以设施栽培下不同程度根腐病的沙氏鹿茸草和其根际土壤为研究对象,整合药用植物品质指标、土壤理化性质和根际微生物宏基因组学分析,系统地探究了在根腐病发生过程中沙氏鹿茸草-根际微生物-根际土壤三者间的互作关系。结果表明随着根腐病病情加重,沙氏鹿茸草核心活

性成分指标发生改变,根际土壤的部分理化性质发生显著变化,同时驱动了根际土壤中微生物群落多样性、优势菌种和功能通路重构。相关性分析表明,土壤中病原菌数量变化,如镰刀菌属、丝核菌属、葡萄孢属和芽枝霉属与沙氏鹿茸草相关活性成分指标、部分土壤理化性质呈负相关,而部分与这些指标呈正相关的微生物类群,如微小杆菌属、*Drechslerella* 属和木霉属可能参与土壤微生态改善及植物抗病过程。这些变化间存在显著关联,可为揭示沙氏鹿茸草根腐病的致病机制及其绿色防控策略的制定提供关键实验依据。后续将鉴定不同发病程度植株根系分泌物,鉴定主要致病微生物,进一步解析根际关键微生物协助沙氏鹿茸草抵御根腐病入侵的潜在机制。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 张玉音, 窦桦, 王秋玲, 等. 鹿茸草的本草考证 [J]. 中国现代中药, 2024, 26(10): 1799-1805.
- [2] 谢玮, 蔡孟成, 郭良君, 等. 中药鹿茸草的研究进展 [J]. 药学实践杂志, 2021, 39(5): 387-390.
- [3] Liu Y L, He W J, Mo L, et al. Antimicrobial, anti-inflammatory activities and toxicology of phenylethanoid glycosides from *Monochasma savatieri* Franch. ex Maxim [J]. *J Ethnopharmacol*, 2013, 149(2): 431-437.
- [4] Shi M F, He W J, Liu Y L, et al. Protective effect of total phenylethanoid glycosides from *Monochasma savatieri* Franch on myocardial ischemia injury [J]. *Phytomedicine*, 2013, 20(14): 1251-1255.
- [5] Tan L, Solis-Sainz J C. *Monochasma Savatieri* aqueous extract inhibits human breast cancer cell line migration and adhesion without generating toxicity [J]. *Anticancer Agents Med Chem*, 2024, 24(13): 982-989.
- [6] 郝佳怡. 沙氏鹿茸草适宜采收期和采收干燥方式研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2024.
- [7] 刘畅. 沙氏鹿茸草野生抚育技术研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2023.
- [8] 陈兰兰. 沙氏鹿茸草生长发育特性与半寄生机制研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- [9] 王莹. 不同处理对鹿茸草盆栽种植的影响 [J]. 现代园艺, 2024, 47(21): 3-5.
- [10] 张颢骞. 鹿茸草生物学特性、寄生栽培技术研究及种质评价 [D]. 北京: 中国医学科学院, 2025.
- [11] 关敏. 鹿茸草的营养需求特性及施肥效应研究 [D]. 天津: 天津中医药大学, 2025.
- [12] 张佳宁, 谢田朋, 杨林桦, 等. 药用植物根腐病研究进展 [J]. 中国野生植物资源, 2024, 43(6): 60-67.
- [13] 穆向荣, 马逾英, 杨枝中, 等. 药用植物根腐病防治的研究进展 [J]. 中药与临床, 2014, 5(2): 5-8.
- [14] 张玉音. 鹿茸草根腐病致病菌的鉴定及抗病种质的筛选 [D]. 北京: 中国医学科学院, 2025.
- [15] 陈晓霞, 于红豆, 李梦玮, 等. 基于文献计量分析的根腐病研究现状及趋势 [J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30(3): 728-730.
- [16] Han Y, Sun T Q, Tang Y M, et al. Root rot in medicinal plants: A review of extensive research progress [J]. *Front Plant Sci*, 2025, 15: 1504370.
- [17] 肖欧丽, 王佳乐, 陈捷胤, 等. 根及根茎类中药材根腐病生物防治研究进展 [J]. 中国生物防治学报, 2025, 41(3): 511-519.
- [18] Yang K L, Zheng Y P, Sun K M, et al. Rhizosphere microbial markers (micro-markers): A new physical examination indicator for traditional Chinese medicines. [J]. *Chin Herb Med*, 2024, 16(2): 180-189.
- [19] 胡妍, 李林, 魏识广, 等. 喀斯特30种适生灌木细根性状及其与根际土壤养分的关系 [J]. 生态学报, 2025, 45(20): 10236-10248.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 39-109.
- [21] 刘一帆. 鹿茸草质量标准及体外活性初步研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2024.
- [22] Yan Z H, Jin H, Yang X Y, et al. Effect of rhizosphere soil microbial communities and environmental factors on growth and the active ingredients of *Angelica sinensis* in Gansu Province, China [J]. *Folia Microbiol*, 2025, 70(3): 673-687.
- [23] Chandel N S, Singh H B, Vaishnav A. Disentangling the functioning of native soil microbes in enhancing nutritional value of *Aloe vera* and soil health parameters [J]. *Front Soil Sci*, 2025, 5: 1576176.
- [24] 杨阳, 孙文泰, 赵明新, 等. 果园土壤微生物与理化性质互作机制及生态功能研究进展 [J]. 果树学报, 2025, 42(9): 2164-2178.
- [25] 鞠吉东, 付心雨, 焦焕然, 等. 根际分泌物介导土壤微生物协同致害连作药用植物的分析与探讨 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2022, 28(20): 92-99.
- [26] 张英英, 吴之涛, 杨宪忠, 等. 白芍根腐病病株与健株根际土壤微生物群落及酶活性变化 [J]. 西南农业学报, 2024, 37(1): 109-118.
- [27] 韩凤, 林茂祥, 章文伟, 等. 多花黄精根腐病对根际土壤酶活性及真菌群落变化的影响 [J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2021, 43(4): 53-61.
- [28] 王豪吉, 官会林, 周瑞春, 等. 健康与根腐豌豆根际土壤微生物群落组成特征与影响因素 [J]. 植物保护, 2025, 51(3): 135-143.

- [29] 任改弟, 王光飞, 马艳. 根系分泌物与土传病害的关系研究进展 [J]. 土壤, 2021, 53(2): 229-235.
- [30] 高微微, 焦晓林, 毕武, 等. 罹病西洋参根内主要人参皂苷含量的变化 [J]. 中国中药杂志, 2008, 33(24): 2905-2907.
- [31] Cheaib A, Killiny N. Photosynthesis responses to the infection with plant pathogens [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2025, 38(1): 9-29.
- [32] 王惠宇, 门艺涵, 樊婕, 等. 外源水杨酸影响苦荞类黄酮生物合成及相关基因表达模式 [J]. 植物生理学报, 2024, 60(1): 117-129.
- [33] 杨旭. 地黄苯乙醇苷成分生物合成的分子调控机制研究 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2023.
- [34] 朱莹莹. 鹿茸草中苯乙醇苷的分离制备及抗菌活性研究 [D]. 苏州: 苏州大学, 2013.
- [35] Şimşek S, Akşit H, Bayar Y, *et al.* In silico and in vitro antifungal investigations of verbascoside isolated from *Verbascum Ozturkii* [J]. *ChemistrySelect*, 2025, 10(17): e202400701.
- [36] Song J, Xi X Y, Qian X D, *et al.* Revealing the microbial composition changes and relationship with *Fusarium* caused by rot disease in the *Crocus sativus* L. [J]. *Ann Microbiol*, 2024, 74(1): 24.
- [37] Pang Z Q, Mao X Y, Xia Y, *et al.* Multiomics reveals the effect of root rot on polygonati rhizome and identifies pathogens and biocontrol strain [J]. *Microbiol Spectr*, 2022, 10(2): e02385-e02321.
- [38] 丁子元, 赵学强, 李宁, 等. 健康与患根腐病三七根际和根内微生物群落结构与多样性研究 [J]. 安徽农业科学, 2024, 52(19): 166-169.
- [39] 罗桂生, 刘素贞, 李峰卿, 等. 野生与栽培生境下沙氏鹿茸草根际土壤真菌群落多样性比较 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(12): 53-62.
- [40] 李峰卿, 刘素贞, 罗桂生, 等. 不同生境沙氏鹿茸草根际土壤细菌群落结构和多样性分析 [J]. 林业科学, 2025, 61(1): 47-56.
- [41] 林亚, 蔡瑜, 胡凡, 等. 大黄根腐病与土壤营养及微生物群落组成的相关性研究 [J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2024, 46(3): 70-83.
- [42] Xu L, Guo P H, Luo W, *et al.* Artificial cultivation reshapes soil nutrient heterogeneity, microbial community structure, and multi-nutrient cycling drivers of the endangered medicinal plant *Sinopodophyllum hexandrum* [J]. *Diversity*, 2026, 18(1): 24.
- [43] Boubekri K, Soumare A, Mardad I, *et al.* Multifunctional role of Actinobacteria in agricultural production sustainability: A review [J]. *Microbiol Res*, 2022, 261: 127059.
- [44] Yang M, Cai Y Z, Bai T, *et al.* Changes in the community composition and function of the rhizosphere microbiome in tobacco plants with *Fusarium* root rot [J]. *Front Microbiol*, 2025, 16: 1512694.
- [45] Huang L H, Huang Y X, Jiang S, *et al.* Advances in research on soil-borne diseases of medicinal plants and their prevention and control [J]. *Curr Microbiol*, 2025, 82(8): 355.
- [46] Naseri B, Younesi H. Beneficial microbes in biocontrol of root rots in bean crops: A meta-analysis (1990–2020) [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 2021, 116: 101712.
- [47] Wang X, Yang F, Zhang Y, *et al.* Study on the influence mechanism of the rhizosphere soil microbial community and physicochemical factors on the occurrence of pepper *Phytophthora* Blight [J]. *Microorganisms*, 2025, 13(12): 2765.
- [48] 刘芯瑜, 李婉云, 陈彩霞, 等. 土壤健康与药用植物生长及品质形成关系研究进展 [J]. 中草药, 2026, 57(1): 375-389.
- [49] 张志成. 基于宏基因组学和代谢组学解析薯-玉轮作对土壤微生态的影响机制 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2025.
- [50] Niyongabo Turatsinze A, Xie X F, Ye A L, *et al.* *Fusarium* cross-infection in medicinal herbs alters rhizosphere microbiomes and disrupts mycorrhizal functions under soil physicochemical imbalances [J]. *Plant Soil*, 2025, 514(2): 2013-2043.
- [51] 胡采芹, 胡铁焕, 刘乾甫, 等. 添加碳源对大口黑鲈养殖池塘水质及细菌群落结构和功能的影响 [J]. 渔业科学进展, 2025, 46(2): 189-203.
- [52] Li Y B, Yang R, Häggblom M M, *et al.* Characterization of diazotrophic root endophytes in Chinese silvergrass (*Miscanthus sinensis*) [J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 186.
- [53] Zhang L, Zhang T, Xu Y R, *et al.* Induction of conidial traps in the nematode-trapping fungus *Drechslerella dactyloides* by soil microbes [J]. *mSystems*, 2025, 10(3): e01291-e01224.
- [54] Woo S L, Hermosa R, Lorito M, *et al.* *Trichoderma*: A multipurpose, plant-beneficial microorganism for eco-sustainable agriculture [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2023, 21(5): 312-326.

[责任编辑 时圣明]