

不同根腐病发病率青稞农田根际土壤真菌多样性特征及差异

许世洋, 李雪萍*, 漆永红, 李建军

甘肃省农业科学院植物保护研究所, 甘肃 兰州

许世洋, 李雪萍, 漆永红, 李建军. 不同根腐病发病率青稞农田根际土壤真菌多样性特征及差异[J]. 微生物学报, 2025, 65(7): 2988-3006.

XU Shiyang, LI Xueping, QI Yonghong, LI Jianjun. Characteristics and disparities of fungal diversity in rhizosphere soil of naked barley from fields with different root rot incidences[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(7): 2988-3006.

摘要:【目的】明确不同根腐病发病率青稞农田根际土壤真菌多样性特征及差异, 为其精准、高效防控提供理论依据。【方法】采集青稞农田内健康及根腐病发病率为 5%、10%、15%、20% 的根际土壤样品, 对真菌 18S rRNA 基因进行扩增, 采用 Illumina-MiSeq 平台进行高通量测序。数据经质控、分类及注释后, 从不同角度及分类水平对物种多样性进行分析。【结果】健康与发病率为 5% 的样本真菌多样性最为丰富, 发病率为 10% 的样本最低。共现网络分析发现, 健康与发病率为 5% 的样本内物种间相互作用更为复杂。发病率越高, 子囊菌门(*Ascomycota*)相对丰度越低, 而担子菌门(*Basidiomycota*)、球囊菌门(*Glomeromycota*)相对丰度越高。优势真菌集中于伞菌纲(*Agaricomycetes*)、壶菌纲(*Chytridiomycetes*)、粪壳菌纲(*Sordariomycetes*)等。在各样本中, 平均相对丰度较高的菌群分布差异更为显著。健康样本中散囊菌目(*Eurotiales*)相对丰度最高, 球囊霉目(*Glomerales*)相对丰度最低; 发病样本中则相反。裸囊菌科(*Arthrodermataceae*)显著富集于健康样本, 粪壳菌科(*Sordariaceae*)、粘毛菌科(*Myxotrichaceae*)、油壶菌科(*Olpidiaceae*)分别显著富集于发病率为 10%、15%、20% 的样本。在属、种水平上, 健康与发病率为 5% 的样本优势真菌群落构成相近, 发病率为 10%、15%、20% 的样本更为相近。FUNGuild 功能预测分析发现, 发病率越高, 植物病原菌相对丰度越低, 而土壤腐生菌相对丰度越高。【结论】青稞根腐病的发生蔓延与根际土壤真菌群落结构失衡密切相关, 青稞根腐病的精准防控应考虑调控并维持根际优势真菌类群的丰度平衡。

关键词: 青稞; 根腐病; 根际土壤; 真菌多样性

资助项目: 国家自然科学基金(32060037); 甘肃省农业科学院重点研发计划(2023GAAS22)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32060037) and the Key Research and Development Program of Gansu Academy of Agricultural Sciences (2023GAAS22).

*Corresponding author. E-mail: lixueping@gsagr.cn

Received: 2024-12-18; Accepted: 2025-02-21; Published online: 2025-04-16

Characteristics and disparities of fungal diversity in rhizosphere soil of naked barley from fields with different root rot incidences

XU Shiyang, LI Xueping*, QI Yonghong, LI Jianjun

Institute of Plant Protection, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu, China

Abstract: [Objective] To delineate the fungal diversity characteristics and disparities in the rhizosphere soil of naked barley from fields exhibiting different root rot incidences, thereby informing targeted and effective disease management strategies. [Methods] Rhizosphere soil samples of naked barley were collected from the healthy field and the fields with root rot incidences of 5%, 10%, 15%, and 20%, respectively. The 18S rRNA gene of fungi from the samples was amplified, and high-throughput sequencing was conducted on the Illumina-MiSeq platform. Following quality control, classification, and annotation, the data were analyzed for fungal diversity from various perspectives and taxonomic levels. [Results] The healthy sample and the sample with the root rot incidence of 5% had the highest fungal diversity, while the sample with the incidence of 10% exhibited the lowest diversity. Additionally, co-occurrence network analysis revealed more complex species interactions in the healthy sample and the sample with the incidence of 5%. The root rot incidence had a negative correlation with the relative abundance of *Ascomycota* but a positive correlation with the relative abundance of *Basidiomycota* and *Glomeromycota*. Dominant fungal classes were *Agaricomycetes*, *Chytridiomycetes*, and *Sordariomycetes*. Significant variations in the distribution of fungal groups with high average relative abundance were noted across samples. Specially, the healthy sample had the highest relative abundance of *Eurotiales* and the lowest relative abundance of *Glomerales*, which were converse in diseased samples. *Arthrodermataceae* was significantly enriched in the healthy sample, while *Sordariaceae*, *Myxotrichaceae*, and *Olpidiaceae* were preferentially associated with the samples exhibiting incidences of 10%, 15%, and 20%, respectively. At the genus and species levels, the composition of dominant fungal communities in the healthy sample and the sample with the incidence of 5% was similar, and it was similar in the samples with incidences of 10%, 15%, and 20%. FUNGuild predicted a decrease in the relative abundance of plant pathogens and an increase in the relative abundance of saprotrophs with the increase in disease incidence. [Conclusion] The progression of naked barley root rot is intricately linked to the disruption of the equilibrium within the rhizosphere fungal community. In the context of precision management of naked barley root rot, it is imperative to regulate and sustain the balance of the abundance of dominant fungal taxa in the rhizosphere.

Keywords: naked barley; root rot; rhizosphere soil; fungal diversity

根际土壤微生物是植物根际土壤生态中最为活跃的组分,也是“植物-土壤-微生物”互作过程中物质运输、能量流动及信息交换的关键枢

纽,其多样性及群落结构变化与植物和土壤健康动态密切相关^[1-2]。真菌是其中多样性最为丰富、群落结构最为复杂的真核生物类群,依据

其营养类型和生活方式可被划分为寄生真菌、腐生真菌、共生真菌 3 大功能类群。其中, 寄生真菌是引发许多作物土传病害的“罪魁祸首”, 隐蔽性强、种类繁多、传播迅速, 一旦暴发将严重威胁农作物的产量和品质, 甚至可能导致全田植株死亡^[3]。土壤腐生真菌是土壤生态系统的重要“分解者”, 是土壤有机质分解和养分循环的关键调节因子, 其丰度变化直接或间接地反映了土壤养分的种类、存在状态和利用效率, 以及作物生产力的稳定性^[4-5]。土壤共生真菌则多为农作物的“守护者”, 广泛存在于各类作物根际土壤, 如丛枝菌根真菌、内生真菌等, 具有抵御病害侵袭、促进作物生长发育等重要功能^[6-7]。不同功能类群间相辅相成、相互作用, 广泛存在于全球各种类型土壤, 并贯穿于作物生长发育的各个阶段^[5]。

青稞是禾本科大麦属一年生粮饲兼用型作物, 具有营养价值丰富、耐寒、耐旱、应用范围广等优良特性, 是我国青藏高原地区的主要优势作物之一, 被誉为“高原之宝”^[8-10]。由于其种植面积有限、集约化生产水平较低以及防治资源匮乏等因素, 以根腐病为主的土传病害时有发生, 严重阻碍了青稞产业的健康、可持续和高质量发展^[11-13]。现有研究表明, 燕麦镰孢 (*Fusarium avenaceum*)、木贼镰孢 (*F. equiseti*)、三线镰孢 (*F. tricinctum*)、柔毛镰孢 (*F. flocciferum*)、锐顶镰孢 (*F. acuminatum*)、郎镰孢 (*F. langsethiae*)、麦根腐平脐蠕孢 (*Bipolaris sorokiniana*) 和链格孢 (*Alternaria alternata*) 等寄生真菌是青稞根腐病的病原菌, 而其他功能真菌类群与青稞根腐病之间的相互作用机制尚不明确^[11-13]。通过高通量扩增子测序比较健康及患病植株根际土壤真菌多样性的差异, 探究植物根腐病发生对根际不同功能类群真菌的影响, 是明确根腐病成病机制及其群落构建机制、挖掘潜在病原菌和有益真菌的有效途径^[14-15]。然而, 目前关于青稞根腐病的研究仍属空白。尽管有研究发现不同根腐病发病率的青稞农田根

际土壤微生物的碳、氮、磷含量及真菌数量各有差异^[16], 但真菌多样性组成、分布等特征及差异并不明确, 这限制了定向调控土壤微生物组功能的生态调控及生物防控策略的精准、高效实施^[17-18]。

因此, 本研究以甘南藏族自治州临潭县健康及根腐病发病率为 5%、10%、15%、20% 的成株期青稞根际土壤为研究对象, 通过高通量测序技术对真菌 18S rRNA 基因进行扩增和测序, 分析并明确不同根腐病发病率青稞农田根际土壤真菌多样性特征及差异, 探讨其根际土壤中不同功能类群真菌的分布特点, 发掘其中潜在的病原菌和有益真菌, 阐明不同发病率农田内根际土壤真菌群落的构建机制, 以及根腐病发生和蔓延的微生态机制, 以期对青稞根腐病的精准、高效防控奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省甘南藏族自治州临潭县, 地处青藏高原东北边缘, 103°10'E–103°52'E, 34°30'N–35°05'N, 平均海拔约 2 767 m, 年均气温 4.6 °C, 降水量约 580 mm, 无霜期约 119 d。区域内青稞种植面积在农作物种植总面积中排名第二, 前期调查发现区域内青稞成株期根腐病发病率为 0–20%^[12]。

1.2 土壤样品采集与预处理

采用五点取样法^[15]采集不同根腐病发病率青稞农田内植株根际土壤样品(发病农田内于发病斑块处取样)。将同一地块内采集的土样充分混匀, 去除动植物残体、石砾等杂质后过 2 mm 孔筛, 装入无菌自封袋, 低温运输至实验室。选取距地块边缘 5 m 内区域进行不同青稞农田根腐病发病率统计, 以避免“边际效应”, 发病率计算如公式(1)所示。结果发现区域内不同青稞农田根腐病发病率为 0–20%。因此选取健康及根腐病发病率为 5%、10%、15%、20% 的地

块内土壤样品,充分混匀并各称取 20 g,冻干、研磨后分装至无菌离心管,分别标记为 NCH、NCD1、NCD2、NCD3、NCD4,置于-80 °C冰箱备用。

$$\text{发病率} = (\text{根腐病发病面积} / \text{地块总面积}) \times 100\% \quad (1)$$

1.3 土壤 DNA 提取与 PCR 扩增、测序

采用试剂盒(Omega 公司),并按照其说明书步骤提取土壤样品总 DNA。采用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测所提取 DNA 的浓度和纯度,检测合格后委托上海欧易生物医学科技有限公司采用引物 817F (5'-TTAGCATGGAATAATRRATAGGA-3')和 1196R (5'-TCTGGACCTGGTGAAGTTTCC-3'),对所提取 DNA 的 18S rRNA 基因进行 PCR 扩增,共进行 2 轮,第 1 轮扩增产物电泳检测合格后使用磁珠纯化,作为第 2 轮扩增模板,再次检测、纯化后利用 Qubit 荧光仪(ThermoFisher 公司)进行 Qubit 定量。最后通过 Illumina-MiSeq 平台进行高通量测序,并将测序结果上传至 NCBI 的 SRA 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra>),获得 BioProject 登录号为 PRJNA1224487。

1.4 测序数据质控

将测序原始图像数据经碱基识别后转化为原始双端序列(raw data),采用 Trimmomatic v0.35 软件,滑动窗口切除扫描质量低于 20 的滑窗及长度小于 50 bp 的序列^[19]。使用 Flash v1.2.11 进行拼接^[20],并使用 QIIME 中 split_libraries v1.8 软件去除含有 N 碱基、单碱基重复大于 8、长度小于 200 bp 的序列^[21]。最后使用 UCHIME v2.4.2^[22]软件去除嵌合体,得到优质序列。

1.5 物种信息分类与注释

使用 Vsearch v2.4.2 软件,将所得优质序列以 97% 相似度为最低阈值划分为不同的可操作分类单元(operational taxonomic units, OTUs)^[23]。选取各 OTUs 中丰度最大的序列(代表序列),采

用 RDPclassifier v2.13 软件与 Silva 数据库进行比对,保留可信度大于 0.7 的注释结果,即 OTU 注释信息^[24]。

1.6 根际土壤真菌多样性

根据不同样品中 OTUs 丰度信息,采用 R v4.3.2 的 UpSetR v1.4、VennDiagram v1.7.3 包绘制 Upset-Venn 图。去掉不同样品中 OTUs 平均相对丰度低于 0.01%、显示频次少于总样本量 20% 的 OTUs,使用 WGCNA v1.73 包计算各样本中真菌共现网络指标,将所得结果导入 Gephi v0.10 绘制共现网络图,并根据各样本中真菌共现网络平均度信息采用 ggplot2 v1.0.1 包绘制柱状图。采用 MicrobiotaProcess v1.14、ggplot2 v1.0.1、phyloseq v3.19 包等计算 α 多样性并绘制箱线图。根据不同分类层级上各样本真菌群落注释信息及其相对丰度,通过 GenesCloud 平台(<https://www.genescloud.cn>)绘制交互彩带柱状图、Excel 2021 绘制柱状图对门水平优势菌群进行可视化分析。纲、目水平上优势菌群多样性分布特点及差异通过 fmsb、ggradar 包和 Excel 2021 进行可视化分析。科水平上,通过 ggplot2 v1.0.1、ComplexHeatmap v2.22 包绘制环形热图,采用类平均法(average)进行层次聚类,并通过 Excel 2021 绘制柱状图比较各样本间主要优势菌科的分布特点及差异。属、种水平上均通过 ggplot2 v1.0.1、ComplexHeatmap v2.22 包绘制热图并进行聚类分析。通过 OmicStudio tools (<https://www.omicstudio.cn/tool>)设置显著性水平过滤阈值为 0.05、线性判别分析值(linear discriminant analysis score, LDA score)过滤阈值为 3,进行线性判别分析效应大小(linear discriminant analysis effect size, LEfSe)分析,并绘制 LDA 值分布柱状图对各样本内显著富集生物标记物进行可视化。采用 FUNGuild 预测各样本内真菌功能^[25],并通过 OmicStudio tools (<https://www.omicstudio.cn/tool>)绘制气泡图。由 DPS v15.10 中 Duncan 新复极差法进行可视化结果中柱状图、气泡图内差异显著性检验($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同根腐病发病率青稞根际土壤真菌 OTU 多样性及差异

OTU 是扩增子测序结果中评估真菌种类数的重要指标,如图 1 所示,健康(NCH)及根腐病发病率为 5%(NCD1)、10%(NCD2)、15%(NCD3)、20%(NCD4)地块内青稞根际土壤样品共有 OTU

为 133 个。NCH、NCD1、NCD2、NCD3、NCD4 的特有 OTU 分别为 100、204、52、115、91 个。不同发病率样本内包含的真菌种类数不同,说明青稞根腐病发生蔓延进程中,其根际土壤真菌种类处于动态变化。其中,NCD1 包含的 OTU 数量最多,为 497 个;NCD2 最少,为 291 个。2 组样本间,NCH 与 NCD1 共有 OTU 数量最多,NCD3 与 NCD4 共有 OTU 数量最

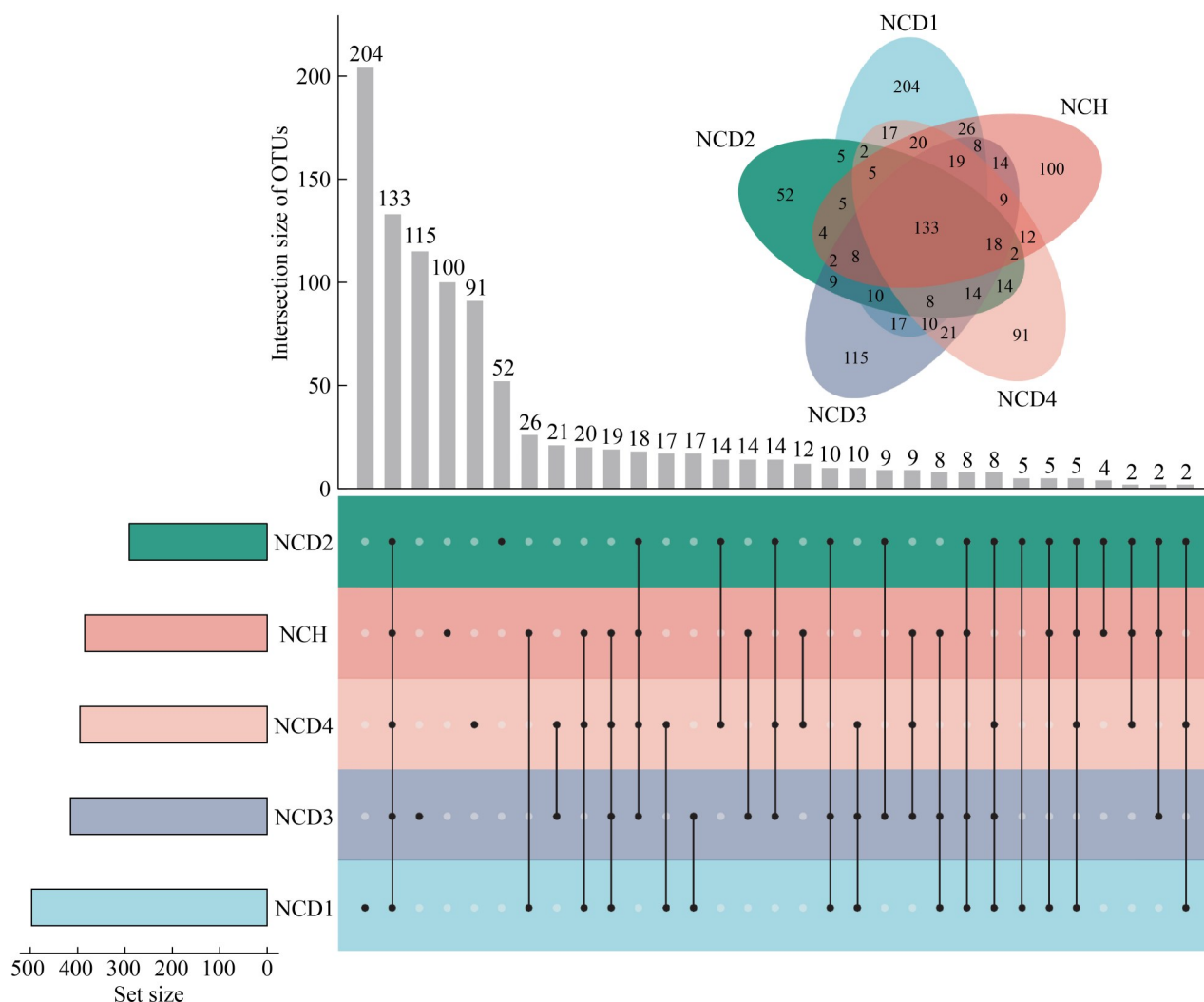


图1 不同根腐病发病率青稞农田土壤真菌OTU数量组成及差异

Figure 1 Composition and variation of fungal community OTU numbers in rhizosphere soil of naked barley with different root rot incidences. NCH: Healthy sample; NCD1: Sample with root rot incidence of 5%; NCD2: Sample with root rot incidence of 10%; NCD3: Sample with root rot incidence of 15%; NCD1: Sample with root rot incidence of 20%. The same as below.

多, 而 NCH、NCD1、NCD3 与 NCD2 共有 OTU 数量均为最少, 分别为 4、5、9 个。NCD4 与 NCH 共有 OTU 数量最少。3 组样本间, NCH、NCD1、NCD4 共有 OTU 数量最多。4 组样本间, NCH、NCD1、NCD3、NCD4 共有 OTU 数量最多。综上所述, 低发病率(NCD1)的 OTU 数量最高, 而随发病率升高(NCD2–NCD4), OTU 数量先明显下降后略有回升, 说明发病率 10% 是根腐病蔓延进程中青稞根际土壤真菌群落多样性变化的关键转折点。

不同根腐病发病率青稞农田土壤真菌 OTUs 结构特征及多样性各有差异(图 2)。基于不同样本 OTUs 组成及其相对丰度的共现网络分析(图 2A–2E)发现, NCH、NCD1、NCD2、NCD3、NCD4 的节点数分别为 487、476、300、364、415, 边数分别为 87 768、84 134、40 543、57 014、62 997。NCH 和 NCD1 的节点数和边数最多, 表明这 2 个样本中真菌物种组成更为丰富, 且物种间相互作用更为复杂。各样本网络直径均为 2, 平均路径长度分别为 1.26、1.26、1.10、1.14、1.27, 网络密度分别为 0.742、0.744、0.904、0.863、0.733, 聚类系数分别为 0.89、0.89、0.94、0.92、0.89, 模块化指数分别为 0.067、0.062、0.013、0.024、0.066, 社区数分别为 2、3、3、4、3。这些结果进一步说明各样本真菌具有高度的集聚性和频繁的互作关系, 并未形成明显的模块化结构。如图 2F 所示, 各样本网络节点平均度为 $NCD1 > NCH > NCD3 > NCD4 > NCD2$ ($P > 0.05$)。各样本真菌 OTUs 的 α 多样性指数分析发现(图 2G), 各样本真菌 Goods coverage 指数均在 0.98 以上, 说明测序深度合理, 测序结果能够充分反映真菌多样性信息。其中, 根际土壤真菌 Richness、Chao1、ACE 指数均表现为 $NCD1 > NCD3 > NCD4 > NCH > NCD2$, NCD1 的 Shannon 指数也最高, NCD2 最低, 且 NCD1 的 Richness、Shannon 指数显著高于 NCD2 ($P < 0.05$), 而与其他样本间无显著差异。Simpson 指数则表现

为 $NCD1 < NCD3 < NCD4 < NCD2 < NCH$, NCH 的 Simpson 指数显著高于 NCD1 ($P < 0.05$), 其他样本间均无显著差异。

2.2 不同分类水平下真菌多样性分布特点及差异

2.2.1 门水平

由各样本内不同真菌门相对丰度分布特点(图 3A)可知, 子囊菌门、担子菌门、壶菌门(*Chytridiomycota*)、球囊菌门、接合菌门(*Zygomycota*)为各样本内主要优势菌门, 相对丰度均在 1.8% 以上。其中, 子囊菌门相对丰度为 46.59%–75.56%, 其相对丰度表现为 $NCD2 > NCD3 > NCH > NCD4 > NCD1$ ($P < 0.05$)。担子菌门相对丰度为 6.07%–11.84%, 其相对丰度表现为 $NCD1 > NCH > NCD4 > NCD3 > NCD2$ ($P < 0.05$)。壶菌门相对丰度为 5.58%–17.92%, 其相对丰度表现为 $NCD1 > NCD4 > NCH > NCD3 > NCD2$ ($P < 0.05$)。球囊菌门相对丰度为 7.38%–9.34%, 在 NCD3、NCD4 中相对丰度显著最高, 而在 NCH 样本中显著最低 ($P < 0.05$)。接合菌门相对丰度为 1.80%–5.63%, 其相对丰度表现为 $NCD3 > NCD2 > NCD4 > NCD1 > NCH$ ($P < 0.05$)。

2.2.2 纲、目水平

在各样本中, 除未培养(uncultured)及相对丰度较低的其他(others)纲真菌外, 检测到伞菌纲、壶菌纲、地位未定纲(*Incertae Sedis*)、粪壳菌纲下真菌目分布最为丰富, 数量分别为 9、8、7、11 个(图 4)。目水平分析发现(图 4), 各样本中粪壳菌纲下粪壳菌目(*Sordariales*)、球囊菌纲(*Glomeromycetes*)下球囊霉目(*Glomerales*)、锤舌菌纲(*Leotiomycetes*)下地位未定目(*Incertae Sedis*)、壶菌纲下裂壶菌目(*Spizellomycetales*)、壶菌目(*Chytridiales*)和根生壶菌目(*Rhizophydiales*)、散囊菌纲(*Eurotiomycetes*)下散囊菌目、毛霉目(*Mucorales*)、茶渍纲(*Lecanoromycetes*)下茶渍目(*Lecanorales*)、伞菌纲下未培养菌目(uncultured)相对丰度差异较为明显。如图 5 所

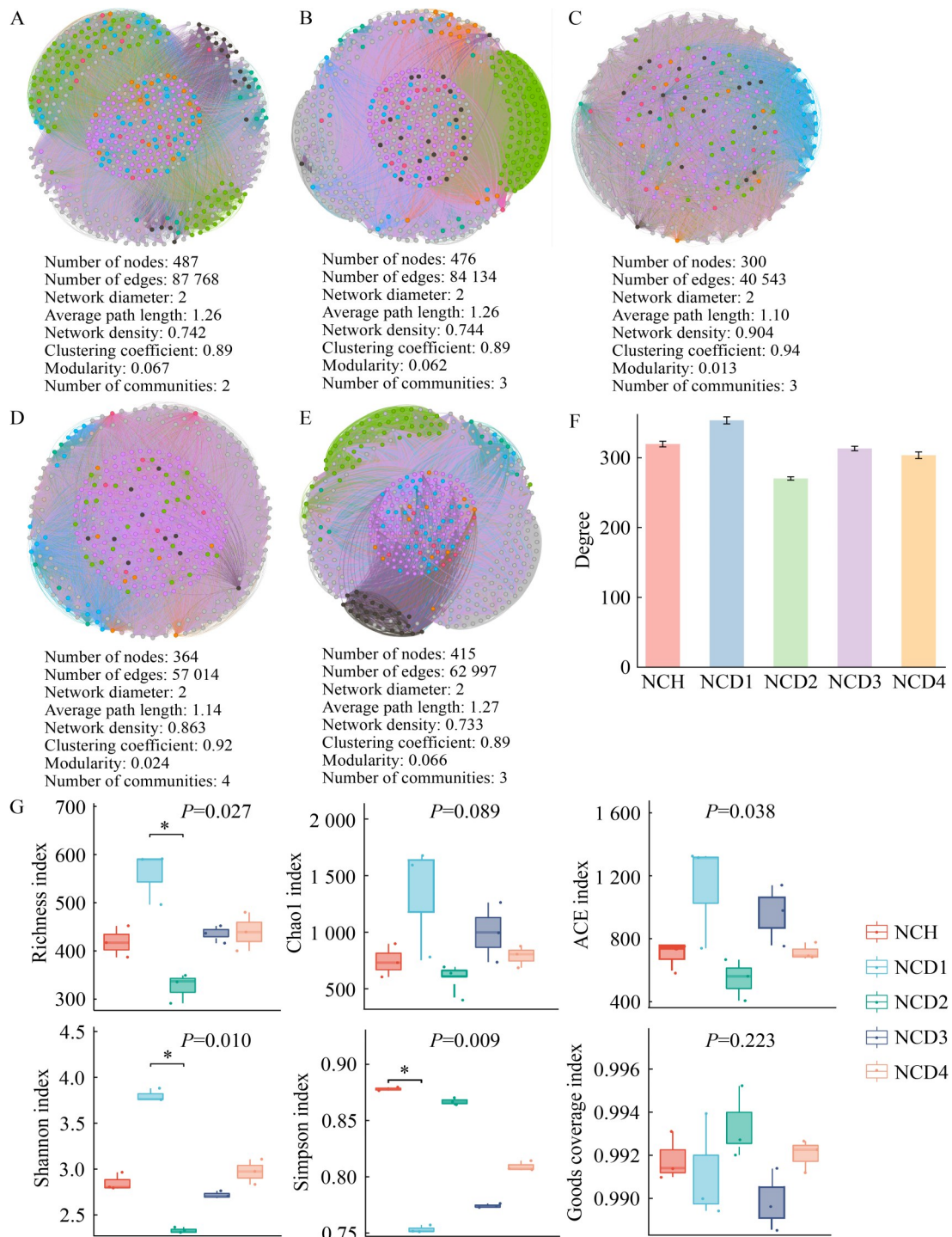


图2 不同根腐病发病率青稞农田土壤真菌OTU结构特征及多样性

Figure 2 Structural characteristics and diversity of fungal community OTU in rhizosphere soil of naked barley with different root rot incidences. * in G represents significant differences at the $P<0.05$ level. A, B, C, D and E representatively performed the co-occurrence network of the OTUs in NCH, NCD1, NCD2, NCD3 and NCD4. D represents the degree in the co-occurrence network of different samples. E represents different α -diversity indexes of the OTUs in the samples.

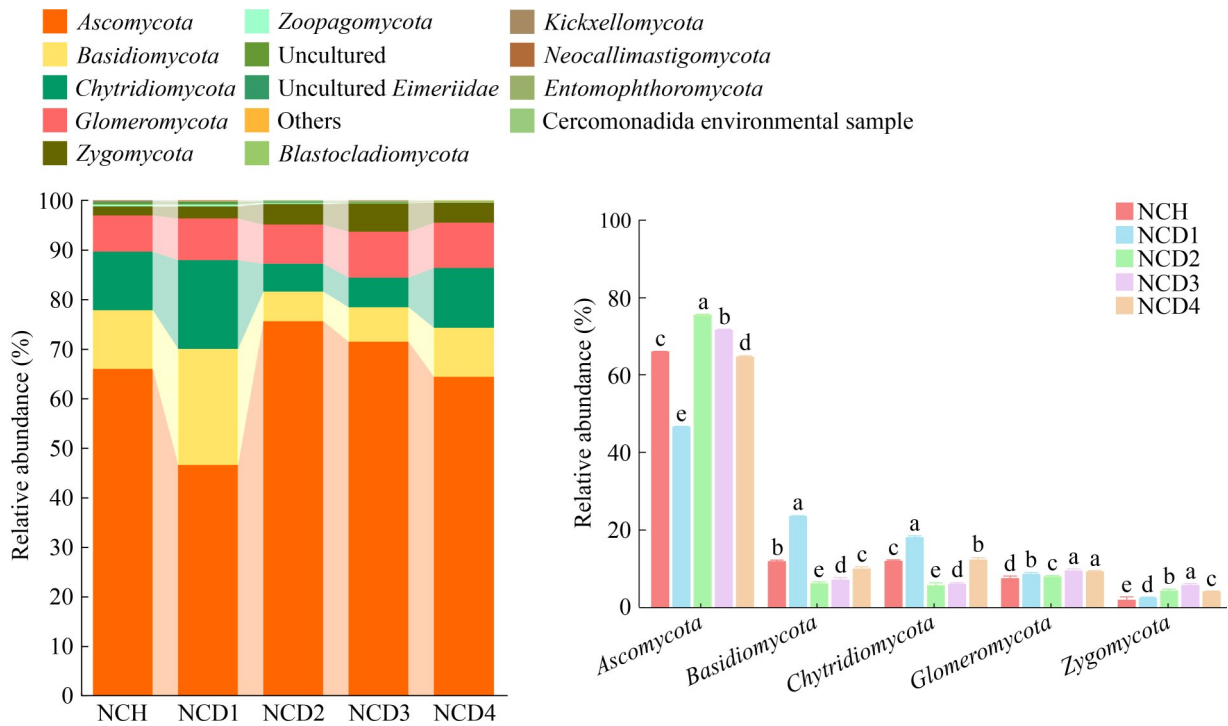


图3 门水平上不同根腐病发病率青稞农田土壤真菌多样性分布特点及差异

Figure 3 Characteristics and differences of fungal community diversity in rhizosphere soil of naked barley with different root rot incidences at the phylum level. Different lowercases above the bars represent significant differences at the $P<0.05$ level.

示, 上述目相对丰度分别为 33.36%–58.76%、7.18%–9.28%、3.40%–10.72%、3.51%–9.57%、1.48%–2.33%、0.07%–7.57%、2.10%–8.77%、0.21%–4.29%、0.60%–3.43%、0–0.76%。其中, 散囊菌目、未培养菌目在 NCH 中相对丰度较高, 而球囊霉目、地位未定目最低($P<0.05$)。壶菌目、根生壶菌目、茶渍目相对丰度在 NCD1 中最高, 而粪壳菌目、散囊菌目、毛霉目最低($P<0.05$)。粪壳菌目在 NCD2 中相对丰度最高, 而壶菌目、根生壶菌目、茶渍目最低($P<0.05$)。球囊霉目、地位未定目、毛霉目在 NCD3 中相对丰度较高, 而裂壶菌目最低($P<0.05$)。裂壶菌目、球囊霉目在 NCD4 中相对丰度较高, 而散囊菌目、根生壶菌目、未培养菌目较低($P<0.05$)。

2.2.3 科水平

从各样本中共检测到 135 个真菌科, 根据各科在不同样本内的相对丰度平均值, 定义相对丰度排名前 30 的科为主要优势菌科, 其平均相对丰度为 0.06%–47.26%。聚类分析发现, 自聚类树根结点处可划分为 2 个支(图 6A)。其中, 粪壳菌科平均相对丰度最高, 油壶菌科、裸囊菌科、黏毛菌科、囊担菌科(*Cystofilobasidiaceae*)平均相对丰度次之, 且这 5 个科在不同样本中的相对丰度差异较为明显。其他科的平均相对丰度均在 0.06% 以下, 除 NCD1 中未检测到葡萄座腔菌科(*Botryosphaeriaceae*), NCD2 中未检测到格孢腔菌科(*Pyxidiophoraceae*)外, 其他科在不同样本中的相对丰度差异并不明显。

在各样本中, 粪壳菌科相对丰度为 33.25%–58.53% (图 6B), NCD2 中其相对丰度最

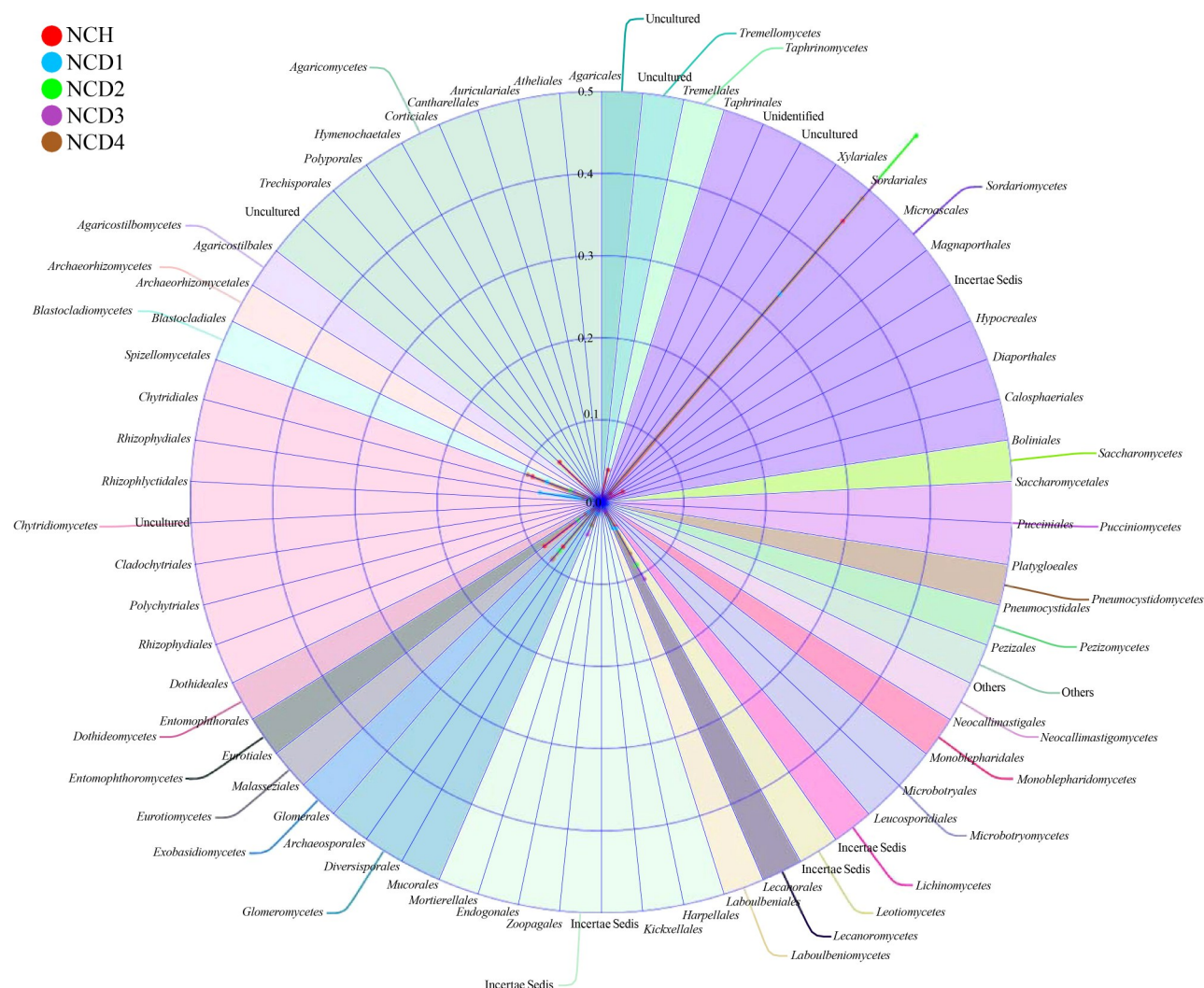


图4 纲水平及不同纲下真菌目的多样性分布特点及差异

Figure 4 Characteristics and differences of fungal community diversity at class level and within different orders.

高, NCD1 中最低, NCD3、NCD4 中其相对丰度均显著高于 NCH、NCD1 ($P < 0.05$)。油壶菌科相对丰度为 3.33%–9.42% (图 6C), NCD4 中其相对丰度最高 ($P < 0.05$), 而其他样本中, 发病率越高其相对丰度越低, 且各样本间差异显著 ($P < 0.05$)。黏毛菌科相对丰度为 1.48%–4.66% (图 6D), NCD3 中其相对丰度最高, NCD2、NCD3 次之, 均显著高于 NCH、NCD1, 且 NCD1 中最低 ($P < 0.05$)。裸囊菌科、囊担菌科相对丰度分别为 1.28%–7.13%、1.33%–4.08% (图 6E–6F), 裸囊菌科相对丰度表现为 NCH>NCD3>NCD2>

NCD4>NCD1 ($P < 0.05$), 囊担菌科相对丰度表现为 NCD4>NCD2>NCD1>NCD3>NCH ($P < 0.05$), 随青稞根腐病发病率升高, 这 2 个科的相对丰度呈相反变化趋势。

2.2.4 属水平

从各样本中共检测到 133 个真菌属, 根据各属在 5 个样本内的相对丰度平均值, 定义相对丰度排名前 16 的属为青稞根际土壤中的主要优势菌属, 其相对丰度平均值为 0.20%–47.26% (图 7)。不同样本内各属相对丰度平均值的聚类分析发现, 相对丰度平均值最高的属为脉孢霉

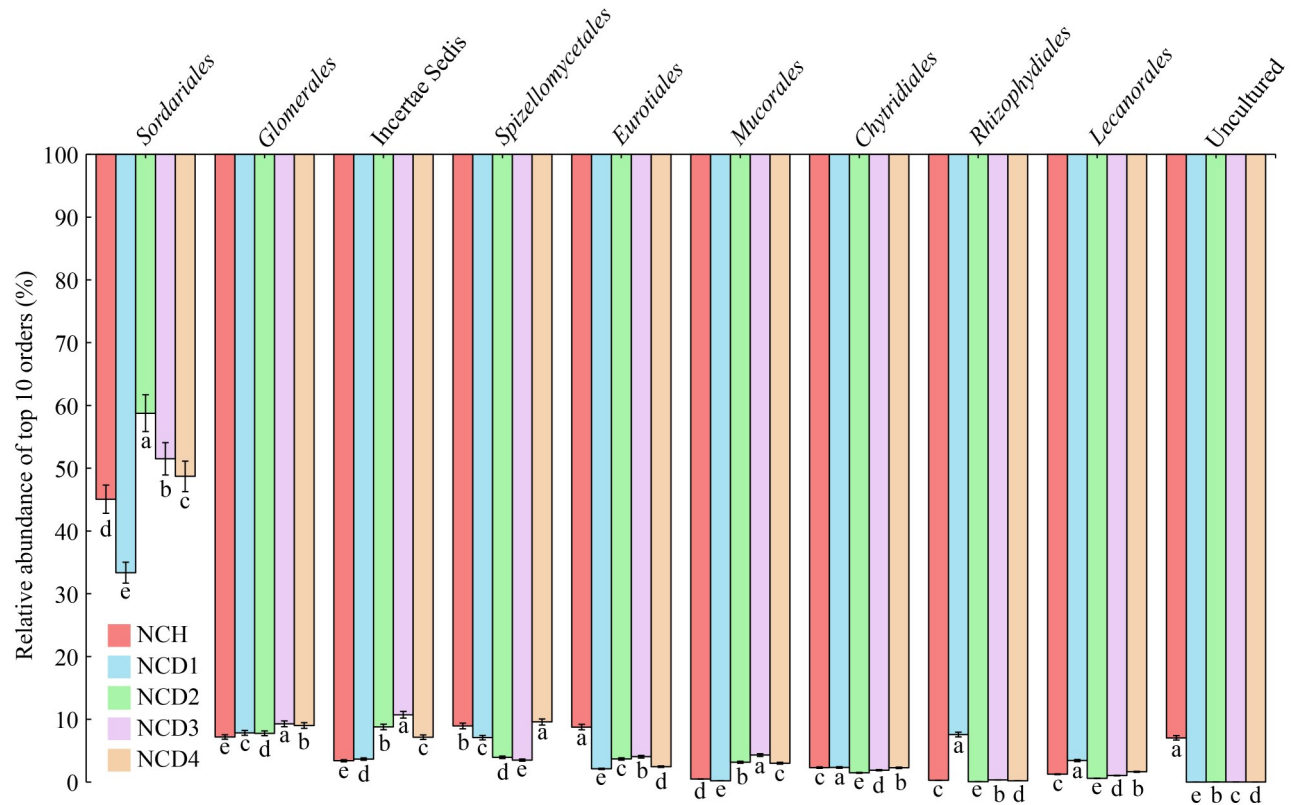


图5 不同根腐病发病率青稞根际土壤中主要优势真菌目的差异性分布特点

Figure 5 Differential distribution characteristics of prominent fungal orders in rhizosphere soil of naked barley with different root rot incidences. Different lowercases below the bars represent significant differences at the $P < 0.05$ level.

属(*Neurospora*)和油壶菌属(*Olpidium*), 其次为假裸囊菌属(*Pseudogymnoascus*)、毛癣菌属(*Trichophyton*), 而其他属相对较低。在各样本中, 相对丰度最高的属均为脉孢霉属, 其相对丰度为 33.25%–58.53%, NCH、NCD1、NCD4 中油壶菌属的相对丰度均高于 NCD2、NCD3; NCH、NCD1 中假裸囊菌属的相对丰度低于 NCD2、NCD3、NCD4。NCH 中毛癣菌属的相对丰度高于发病样本, 其他主要优势菌属的相对丰度普遍表现为在 NCH、NCD4 中最低。不同样本中各主要优势菌属相对丰度的聚类分析发现, NCD2 和 NCD3 聚为一支, NCH、NCD1 和 NCD4 聚为一支, 且 NCD1 与 NCD4 又聚为一支, 说明 NCD1 和 NCD4 中主要优势菌属多

样性分布的结构特征与 NCH 更为相似, 而与 NCD2 和 NCD3 存在较大差异。

2.2.5 种水平

从各样本中共检测到 108 个真菌种, 除未分类种(unclassified)、未培养种(uncultured)外, 根据各种在 5 个样本内的相对丰度平均值, 将排名前 10 的种定义为青稞根际土壤的主要优势种, 其相对丰度平均值为 0.20%–47.26% (图 8)。不同样本内主要优势种相对丰度的聚类分析发现, NCD2、NCD3、NCD4 中主要优势种多样性分布的结构特征更为相似, NCD1 与其他样本间差异均较大。在各样本中, 粗糙脉孢霉(*Neurospora crassa*)的相对丰度最高, 为 33.25%–58.53%, 在 NCD2、NCD3、NCD4

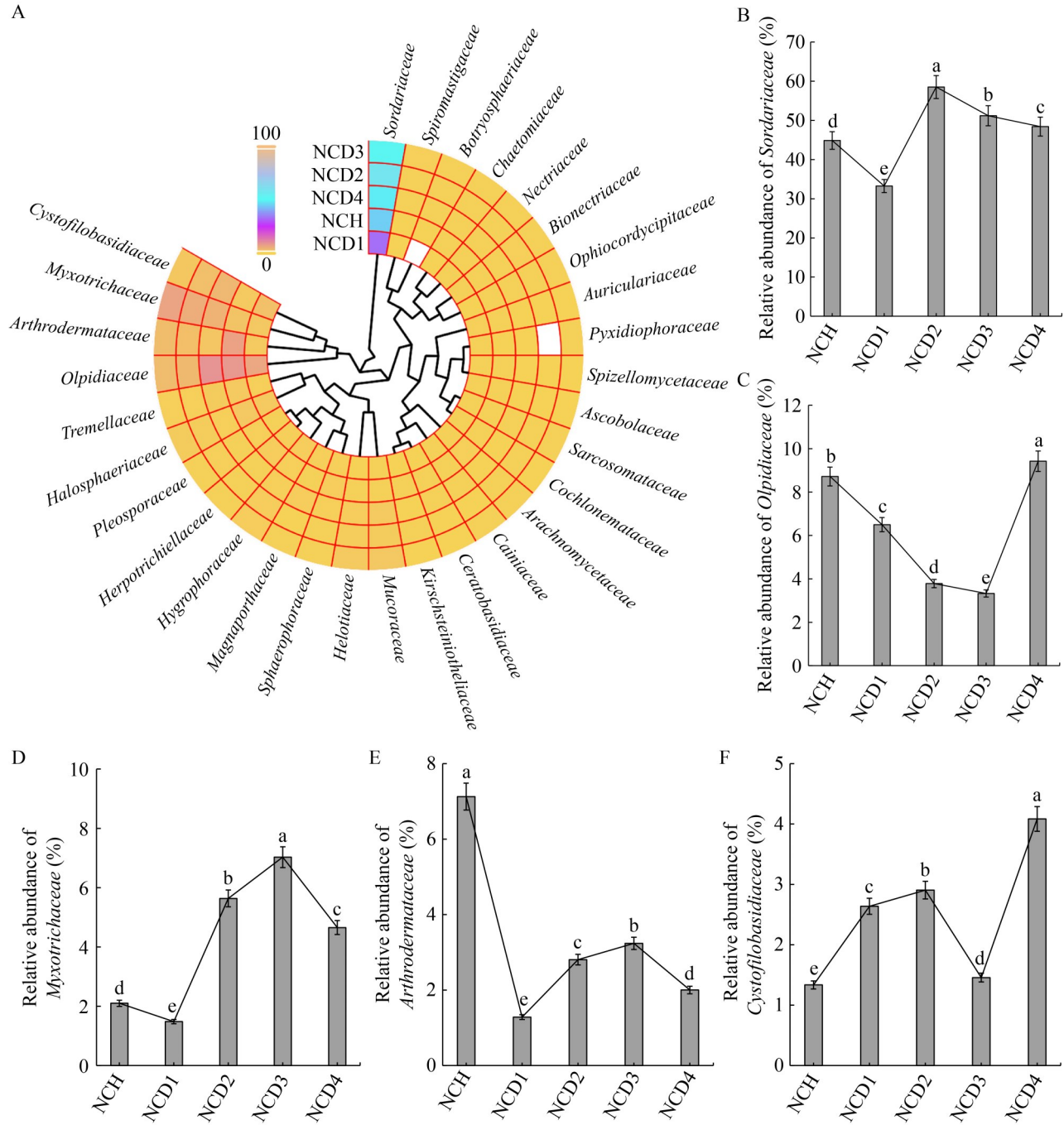


图6 不同根腐病发病率青稞根际土壤中主要真菌科的差异性分布特点

Figure 6 Differential distribution characteristics of prominent fungal families in rhizosphere soil of naked barley with different root rot incidences. A represents the relative abundance of prominent fungal families in different samples and the clustering results among different fungal families. B, C, D, E, and F represent the relative abundance of *Sordariaceae*, *Olpidiaceae*, *Myxotrichaceae*, *Arthrodermataceae*, and *Cystofilobasidiaceae* in different samples, respectively. Different lowercases above the bars represent significant differences at the $P < 0.05$ level.

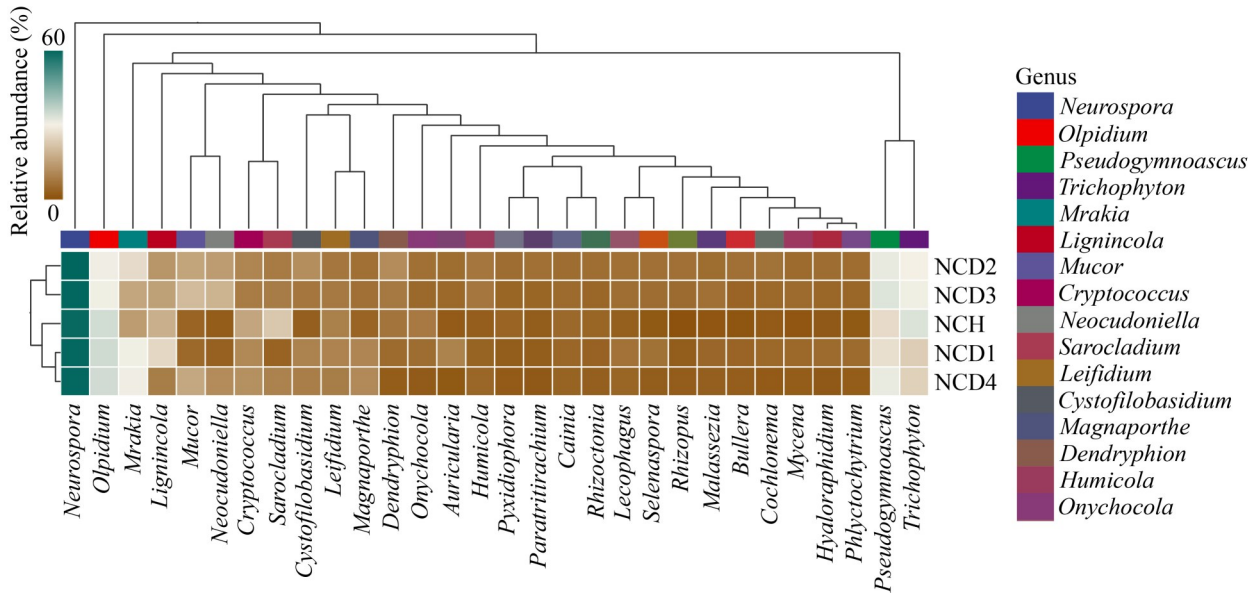


图7 不同根腐病发病率青稞根际土壤中主要优势真菌属的差异性分布特点

Figure 7 Differential distribution characteristics of prominent fungal genus in rhizosphere soil of naked barley with different root rot incidences.

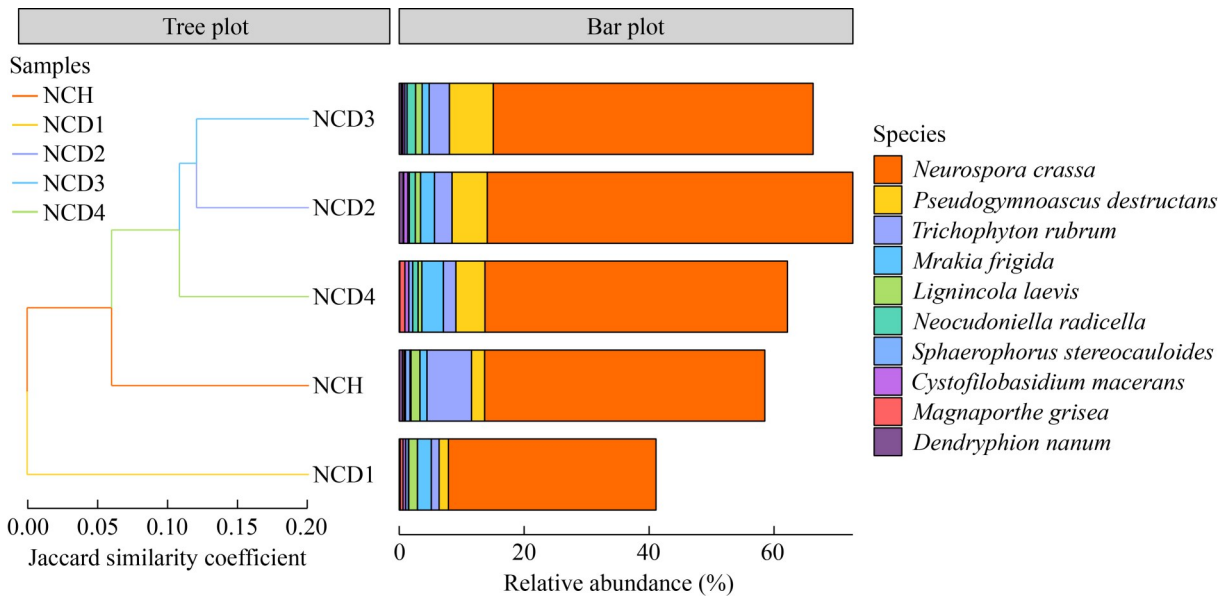


图8 不同根腐病发病率青稞根际土壤中主要优势真菌种的差异性分布特点

Figure 8 Differential distribution characteristics of prominent fungal species in rhizosphere soil of naked barley with different root rot incidences.

中其相对丰度较高。锈腐假裸囊子菌 (*Pseudogymnoascus destructans*) 的相对丰度为 1.48%–7.03%，其相对丰度表现为 NCD1<NCH<

NCD4<NCD2<NCD3。红色毛癣菌(*Trichophyton rubrum*)的相对丰度为 1.26%–7.13%，NCH 中其相对丰度最高，NCD2、NCD3、NCD4 中次之，

NCD1 中最低。

2.3 不同根腐病发病率青稞根际土壤真菌主要差异物种分析

LEfSe 分析发现,各样本中显著富集的真菌各有不同(图 9)。NCH、NCD2、NCD4 中无显著富集真菌门,NCD1 中显著富集的菌门为壶菌门,NCD3 中为接合菌门。NCH 显著富集的真菌纲分别为散囊菌纲,NCD1 中为伞菌纲、壶菌纲、茶渍纲,NCD2 中为粪壳菌纲,NCD3 中为锤舌菌纲,NCD4 中为银耳纲(*Tremellomycetes*)。NCH 中显著富集的菌目为散囊菌目,NCD1 中为根生壶菌目、茶渍目,NCD2 中为粪壳菌目,NCD3 中为毛霉目,NCD4 中为裂壶菌目。NCH 中显著富集的菌科为裸囊菌科,NCD1 中无显著富集菌科,NCD2 中为粪壳菌科,NCD3 中为黏毛菌科,NCD4 中为油壶菌科。NCH 中显著富集的菌属为毛癣菌属,NCD1 中无显著富集菌属,NCD2 中为脉孢霉属,NCD3 中为假裸囊菌属,NCD4 中为油壶菌属和未培养球囊霉属(*uncultured Glomus*)。

2.4 不同根腐病发病率青稞根际土壤真菌功能预测

各样本内真菌 FUNGuild 功能预测分析发现(图 10),不同根腐病发病率青稞根际土壤中主要包括未定义腐生菌(undefined saprotroph)、土壤腐生菌(soil saprotroph)、植物病原菌(plant pathogen)、内生菌(endophyte)、丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal)、动物病原菌(animal pathogen)等共 23 个功能真菌,且各样本间差异显著($P<0.05$)。其中,未定义腐生菌的相对丰度最高,为 52.86%–66.50%,NCD1 中其相对丰度最低,NCD2 中最高,NCD2、NCD3、NCD4 中其相对丰度随发病率升高而不断降低。土壤腐生菌的相对丰度为 5.03%–9.59%,NCH 中其相对丰度最低,NCD3 中最高,除 NCD4 外,发病率越高其相对丰度越高。植物病原菌的相对

丰度为 5.57%–12.41%,在发病样本中,除 NCD1 中其相对丰度最高外,发病率越高,其相对丰度越高。内生菌的相对丰度为 1.86%–6.74%,其相对丰度表现为 NCD1>NCH>NCD4>NCD3>NCD2。丛枝菌根真菌的相对丰度为 7.75%–10.68%,其相对丰度表现为 NCD1>NCD3>NCD4>NCH>NCD2。动物病原菌的相对丰度为 3.37%–7.78%,除 NCD1 中其相对丰度最低外,发病样本中其相对丰度均高于健康样本。

3 讨论

根际是植物与微生物互作的核心区域,根际土壤真菌多样性是寄主植物根部健康状态的直接指示因子之一^[1,26]。本研究中根腐病发病率为 10% 的青稞根际土壤真菌(NCD2)的 OTUs、特有 OTU 数量及 Richness、Chao1、ACE 指数均显著低于健康青稞根际土壤样本(NCH),而发病率 5% (NCD1)和 15% (NCD3)的青稞根际土壤真菌的 OTUs、特有 OTU 数量及 Richness、Chao1、ACE 指数均显著高于 NCH,说明不同根腐病发病率青稞农田根际土壤真菌群落的物种组成及丰富度存在较大差异,且发病率与根际土壤真菌多样性高低并非呈现单一的正相关或负相关变化特点。因此,在青稞根腐病的防治实践中,不能仅以根际土壤真菌多样性高低衡量其土壤健康状态。由各样本中真菌 OTUs 的共现网络分析发现,NCH 和 NCD1 中真菌物种组成更为丰富,物种间相互作用更为复杂,且 NCD1 的网络节点平均度高于 NCH,说明在低发病率条件下,青稞根际土壤真菌多样性未受到严重损失,根腐病的发生可能激发了其根际土壤微生物间的互作以抵抗病害侵袭^[17,27]。NCD1 的真菌群落 Shannon 指数最高、Simpson 指数最低,表明其真菌物种更丰富、分布更均匀,这可能是病原真菌繁殖侵染导致青稞根腐病发生初期,其根际招募并富集有益微生物以抵御病情恶化的结果^[3,28]。然而 NCD2 的真菌群

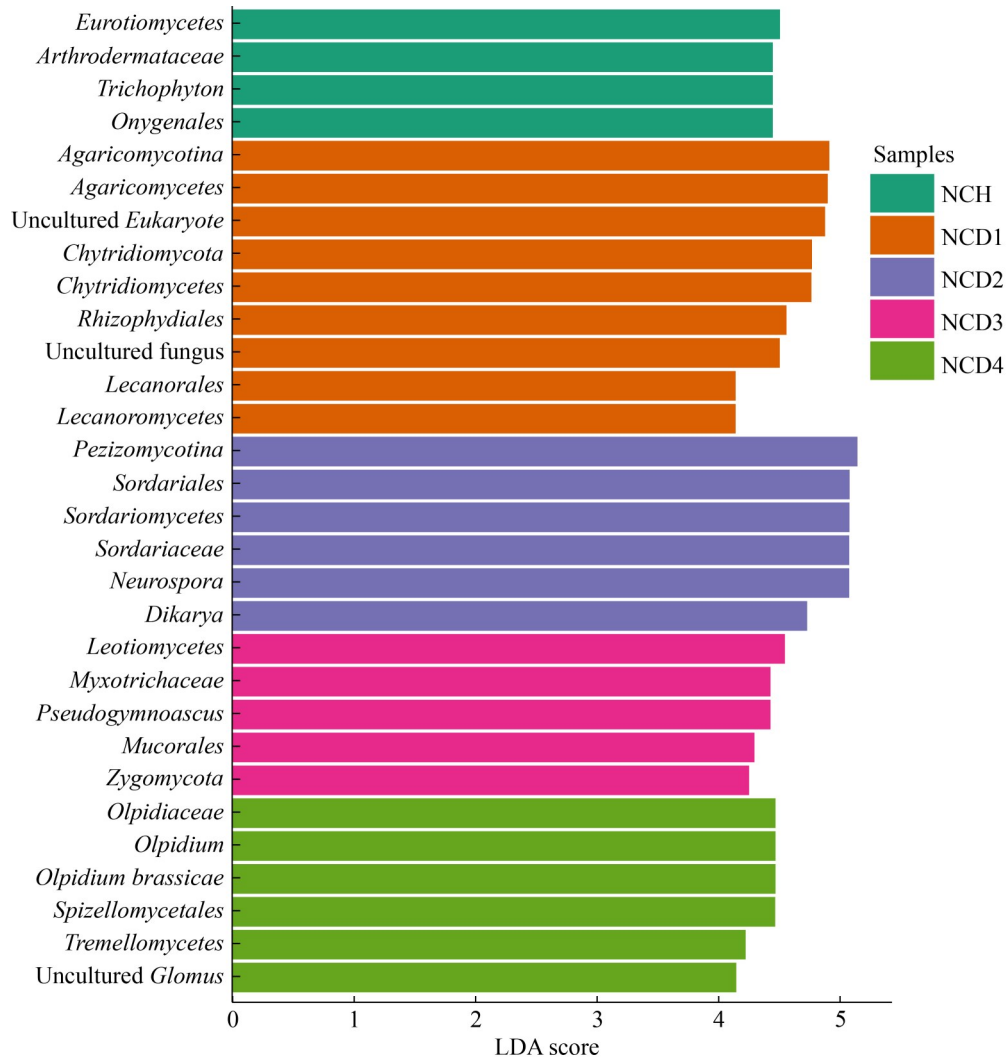


图9 不同根腐病发病率青稞根际土壤真菌群落内显著富集生物标记物

Figure 9 Significant enrichment biomarkers in fungal communities in rhizosphere soil of naked barley with different root rot incidences.

落 Shannon 指数最低、Simpson 指数略低于 NCH, 可能是因为根际有益微生物难以遏制病原真菌的繁殖侵染, 病原真菌逐渐占据优势地位^[3,28]。同时, NCD2 的特有 OTU、与其他样本共有 OTU 数量及多样性指数总体均相对较低, 甚至低于其他发病率更高的样本。因此, 进一步推测可能的机制是: 青稞根腐病的发生是其根际土壤生态更利于病原真菌群体生存繁殖的必然结果。若发病初期不能及时发现并采取有效防控举措, 根际有益真菌与病原真菌的相互

作用过程中也会刺激更多病原群体占据生态位, 病原真菌以“量变”策略抗击有益真菌, 占据优势地位而引发根际土壤生态的“质变”, 同时伴随大量有益真菌及病原真菌的消亡, 土壤生态的演化方向也发生改变^[3,15,28]。

现有报道表明, 青稞根腐病病原真菌均属于子囊菌门或担子菌门^[11-13]。本研究发现两者在发病青稞根际土壤中的相对丰度随发病率总体表现出相反的变化趋势, 说明从属于不同菌门的青稞根腐病病原真菌间可能存在一定的竞

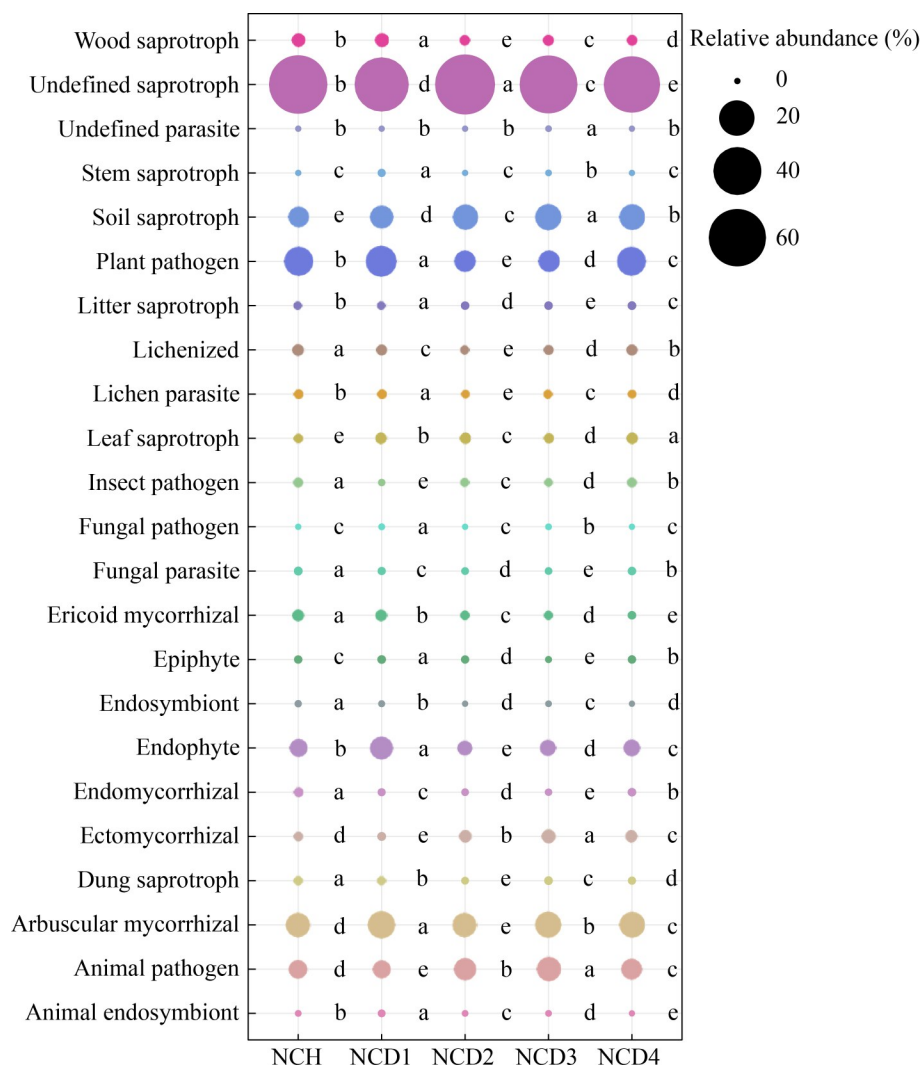


图10 不同根腐病发病率青稞根际土壤真菌FUNGuild功能预测

Figure 10 Functional prediction of fungi in rhizosphere soil of naked barley with different root rot incidences by FUNGuild. Different lowercases around the bubbles represent significant differences at the $P<0.05$ level.

争作用。两者在 NCD1、NCD2 中的相对丰度差异最大，进一步说明根腐病发病初期两者之间的竞争作用最为激烈。NCD2 中子囊菌门相对丰度最高，担子菌门最低，但之后发病率越高，子囊菌门相对丰度越低，担子菌门越高，这可能是因为发病率越高青稞植株残体累积越多，土壤有机养分存续状态发生改变，更利于担子菌门真菌的发展^[29]。球囊菌门大多真菌能与寄主植物形成丛枝菌根，协助植物对养分(尤其是磷)的吸收利用，而植物-微生物互作过程中磷的

利用效率对根际土壤微生物组的抗病性能至关重要^[30]。本研究中青稞根腐病发病率越高，其根际土壤中球囊菌门相对丰度总体越高，在 NCD3、NCD4 中显著最高，这可能是因为发病率升高有效激发了植物-微生物系统的抗病效应，对磷的需求增高，促使根际土壤中丛枝菌根真菌不断富集，具体机制仍待进一步探讨。不同根腐病发病率青稞根际土壤中检出的真菌目集中于伞菌纲、壶菌纲、粪壳菌纲，但纲下仅裂壶菌目、壶菌目、根生壶菌目、毛霉目、粪壳

菌目等少数相对丰度较高的真菌目在不同发病率样本内分布差异显著($P<0.05$), 说明同一纲下不同菌目的优势地位不一, 推测其在不同发病率青稞根际土壤中行使的功能特性及贡献也存在较大差异。球囊霉目、锤舌菌纲下地位未定目(*Incertae Sedis*)、散囊菌目、茶渍目均为其对应纲下唯一检测到的菌目, 相对丰度也较高, 且在不同发病率样本内分布差异显著, 说明青稞根际土壤中部分真菌目具有代表其对应纲水平分布特征的潜力, 也可能由于青藏高原地区严酷的环境条件制约了其他真菌类群的发展, 青稞更偏向于利用少数功能真菌类群维系其根际土壤生态^[31-32]。本研究发现散囊菌目相对丰度在健康青稞根际土壤中最高, 而球囊霉目在其中最低, 发病样本中则相反。已有报道发现散囊菌目部分真菌, 如木霉属(*Trichoderma*)真菌, 对植物镰孢根腐病具有优良的防病效应^[33], 但本研究中检测到的散囊菌目真菌主要为假裸囊菌属、毛癣菌属等。因此, 推测即便青稞根际土壤中有一定数量的有益真菌, 但其较低的丰度限制了其防治根腐病效应的发挥, 甚至可能由于根腐病的发生蔓延而不断消亡^[3,15,28]。根腐病的发生蔓延刺激植物-微生物系统的招募和富集以抵御病害, 球囊霉目菌群随之大量富集, 但其防病效应的发挥还有赖于其在植株根系的寄生能力以及土壤有效养分的有效供应^[34], 因此难以及时、有效遏制病害的进一步蔓延。格孢腔菌科既可作为病原菌影响植物健康, 也可参与土壤有机质分解和营养循环。已有研究发现该科下链格孢属(*Alternaria*)多数真菌为植物根腐病病原^[35], 且其中链格孢(*Alternaria alternata*)是引起我国青藏高原地区青稞普通根腐病的病原之一^[13]。然而, 本研究发现格孢腔菌科在不同根腐病发病率青稞根际土壤中的相对丰度均较低, NCD2 中未检出, 属、种水平上也未检出链格孢属及其属下真菌。因此推测格孢腔菌科主要参与了青稞根际土壤养分的周转。

粪壳菌科、黏毛菌科、裸囊菌科相对丰度随青稞根腐病发病率升高变化趋势一致, 与囊担菌科变化趋势相反, 说明粪壳菌科、黏毛菌科、裸囊菌科之间可能存在一定的协同作用, 但同时与囊担菌科间可能存在一定的竞争作用, 具体机制仍待进一步验证。

本研究通过 LEfSe 分析发现, 不同根腐病发病率青稞根际土壤中显著富集的菌群均为各分类水平上的主要优势菌群, 且不同发病率根际土壤中显著富集的真菌类群各有差异, 表明青稞根际土壤中主要优势菌群是调控其根际土壤生态、影响其根腐病发生蔓延进程的关键核心因子。根腐病的发生蔓延伴随着这些关键核心因子的剧烈波动。然而, 由于目前部分真菌类群的分类地位尚不明确、培养难度大、受环境影响复杂^[18,36], 因此积极关注并有效调理此类核心因子, 避免其丰度的剧烈波动是遏制青稞根腐病发生蔓延的有效手段。不同根腐病发病率青稞根际土壤真菌功能预测分析发现, 土壤腐生菌在健康青稞根际土壤中的相对丰度最低, 发病率越高其相对丰度越高, 这可能是因为根腐病发病率越高, 植株病死率越高, 土壤中累积的植株残体更为丰富, 从而为腐生菌群落提供了更为充足的物质基础, 促进了其群落发展。本研究还发现, 植物病原菌在健康及低发病率样本(NCD1)中大量富集, 且发病率越高其相对丰度越低。究其原因, 可能是因为土壤中的植物病原菌群体并非均为青稞根腐病病原, 其在健康及低发病率样本中的大量富集起到了维持物种多样性、调节系统稳定性的功能。发病率升高伴随根腐病病原群体的不断繁殖和扩张, 非根腐病病原群体难以适应土壤生态变化而逐渐消亡。

4 结论

青稞根腐病的发生是其根际土壤生态更利于病原真菌生存繁殖的必然结果。在发病初期,

青稞根际虽能招募并富集大量内生真菌、丛枝菌根菌等有益微生物类群以抵御病情恶化,但有益真菌与病原真菌的相互作用过程中也会刺激更多病原群体占据生态位。病原真菌以“量变”策略抗击有益真菌,占据优势地位,从而引发根际土壤生态的“质变”,伴随大量有益真菌及病原真菌的消亡,最终改变土壤生态的演化方向。不同根腐病发病率青稞农田根际土壤中主要优势真菌类群是调控土壤生态、影响根腐病发生蔓延的关键核心因子。积极关注并有效调理此类核心因子,避免其丰度剧烈波动,或可快速、有效地遏制青稞根腐病的发生蔓延进程。

作者贡献声明

许世洋: 数据处理、论文撰写; 李雪萍: 实验设计、DNA 提取、论文润色; 漆永红: 样品采集、保障实验条件; 李建军: 数据核查。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在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。

参考文献

- [1] ZHOU YY, YANG Z, LIU JG, LI XD, WANG XX, DAI CC, ZHANG TL, CARRIÓN VJ, WEI Z, CAO FL, DELGADO-BAQUERIZO M, LI XG. Crop rotation and native microbiome inoculation restore soil capacity to suppress a root disease[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 8126.
- [2] 申建波, 白洋, 韦中, 储成才, 袁力行, 张林, 崔振岭, 丛汶峰, 张福锁. 根际生命共同体: 协调资源、环境和粮食安全的学术思路与交叉创新[J]. *土壤学报*, 2021, 58(4): 805-813.
SHEN JB, BAI Y, WEI Z, CHU CC, YUAN LX, ZHANG L, CUI ZL, CONG WF, ZHANG FS. Rhizobiont: an interdisciplinary innovation and perspective for harmonizing resources, environment, and food security[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58(4): 805-813 (in Chinese).
- [3] 杨珍, 戴传超, 王兴祥, 李孝刚. 作物土传真菌病害发生的根际微生物机制研究进展[J]. *土壤学报*, 2019, 56(1): 12-22.
- [4] FRANCIOLO D, van RIJSSEL SQ, van RUIJVEN J, TERMORSHUIZEN AJ, ANNE COTTON TE, DUMBRELL AJ, RAAIJMAKERS JM, WEIGELT A, MOMMER L. Plant functional group drives the community structure of saprophytic fungi in a grassland biodiversity experiment[J]. *Plant and Soil*, 2021, 461(1): 91-105.
- [5] LIU SG, GARCÍA-PALACIOS P, TEDERSOO L, GUIRADO E, van der HEIJDEN MGA, WAGG C, CHEN DM, WANG QK, WANG JT, SINGH BK, DELGADO-BAQUERIZO M. Phylotype diversity within soil fungal functional groups drives ecosystem stability[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6(7): 900-909.
- [6] BERDUGO M, DELGADO-BAQUERIZO M, SOLIVERES S, HERNÁNDEZ-CLEMENTE R, ZHAO YC, GAITÁN JJ, GROSS N, SAIZ H, MAIRE V, LEHMANN A, RILLIG MC, SOLÉ RV, MAESTRE FT. Global ecosystem thresholds driven by aridity[J]. *Science*, 2020, 367(6479): 787-790.
- [7] JIA YY, van der HEIJDEN MGA, WAGG C, FENG G, WALDER F. Symbiotic soil fungi enhance resistance and resilience of an experimental grassland to drought and nitrogen deposition[J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(9): 3171-3181.
- [8] 朱雪洋, 陶瑾, 张莉方, 徐宁莉, 张国强. 紫色红曲霉对沙棘青稞复合酵素性能的影响研究[J]. *微生物学报*, 2022, 62(12): 4825-4840.
ZHU XY, TAO J, ZHANG LF, XU NL, ZHANG GQ. Effect of *Monascus purpureus* on the characteristics of sea buckthorn-highland barley complex Jiaosu[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(12): 4825-4840 (in Chinese).
- [9] 邓晓青, 姚晓华, 吴昆仑, 迟德钊. 青稞 LTP 蛋白基因 btl4.2 的克隆及其在低温下的表达[J]. *中国农业大学学报*, 2012, 17(2): 18-24.
DENG XQ, YAO XH, WU KL, CHI DZ. Isolation of a btl4.2 gene encoding LTP protein of hulless barley and its expression in low temperature[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2012, 17(2): 18-24 (in Chinese).
- [10] 李洁, 付惠, 姚晓华, 吴昆仑. 不同耐旱性青稞叶片差异蛋白分析[J]. *作物学报*, 2021, 47(7): 1248-1258.
LI J, FU H, YAO XH, WU KL. Differentially expressed protein analysis of different drought tolerance hulless barley leaves[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(7): 1248-1258 (in Chinese).
- [11] 李雪萍, 许世洋, 汪学苗, 张怡忻, 范雨轩, 漆永红, 李敏权. 青海省青稞根腐病调查及病原菌鉴定[J]. *植物保护学报*, 2021, 48(4): 757-765.
LI XP, XU SY, WANG XM, ZHANG YX, FAN YX, QI YH, LI MQ. Field survey and pathogen identification of

- naked barley root rot in Qinghai Province[J]. Journal of Plant Protection, 2021, 48(4): 757-765 (in Chinese).
- [12] 李雪萍, 李敏权, 许世洋, 刘梅金, 漆永红, 李建军, 李晓蓉. 青稞镰孢根腐病原鉴定及致病性分析[J]. 麦类作物学报, 2022, 42(9): 1149-1161.
- LI XP, LI MQ, XU SY, LIU MJ, QI YH, LI JJ, LI XR. Pathogens identification and pathogenicity analysis of *Fusarium* root rot on naked barley[J]. Journal of Triticeae Crops, 2022, 42(9): 1149-1161 (in Chinese).
- [13] 李雪萍, 刘梅金, 许世洋, 郭建伟, 漆永红, 李敏权. 青稞普通根腐病的调查与病原鉴定[J]. 草业学报, 2021, 30(7): 190-198.
- LI XP, LIU MJ, XU SY, GUO JW, QI YH, LI MQ. Investigation and pathogen identification of common root rot of Qingke barley (*Hordeum vulgare* var. *nudum*) [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30(7): 190-198 (in Chinese).
- [14] LIAO HL, HUANG L, LI N, KE WJ, XIANG YQ, MA YT. Auxiliary rapid identification of pathogenic and antagonistic microorganisms associated with *Coptis chinensis* root rot by high-throughput sequencing[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 11141.
- [15] 李洁, 李杏春, 郭良栋. 真菌群落构建机制研究进展[J]. 菌物学报, 2023, 42(1): 13-25.
- LI J, LI XC, GUO LD. Research progress on community assembly mechanisms of fungi[J]. Mycosystema, 2023, 42(1): 13-25 (in Chinese).
- [16] 李雪萍, 李建宏, 漆永红, 郭伟, 李潇, 李敏权. 青稞根腐病对根际土壤微生物及酶活性的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(17): 5640-5649.
- LI XP, LI JH, QI YH, GUO W, LI X, LI MQ. Effects of naked barley root rot on rhizosphere soil microorganisms and enzyme activity[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(17): 5640-5649 (in Chinese).
- [17] 林亚, 蔡瑜, 胡凡, 王佳瑜, 江虹霖, 周双双, 张庆伟. 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.
- LIN Y, CAI Y, HU F, WANG JY, JIANG HL, ZHOU SS, ZHANG QW. Study on the correlation of rhubarb root rot disease with soil nutrients and microbial community composition[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2024, 46(3): 70-83 (in Chinese).
- [18] 朱永官, 沈仁芳, 贺纪正, 王艳芬, 韩兴国, 贾仲君. 中国土壤微生物组: 进展与展望[J]. 中国科学院院刊, 2017, 32(6): 554-565.
- ZHU YG, SHEN RF, HE JZ, WANG YF, HAN XG, JIA ZJ. China soil microbiome initiative: progress and perspective[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2017, 32(6): 554-565 (in Chinese).
- [19] BOLGER AM, LOHSE M, USADEL B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data[J]. Bioinformatics, 2014, 30(15): 2114-2120.
- [20] MAGOČ T, SALZBERG SL. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. Bioinformatics, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [21] GREGORY CAPORASO J, KUCZYNSKI J, STOMBAUGH J, BITTINGER K, BUSHMAN FD, COSTELLO EK, FIERER N, PEÑA AG, GOODRICH JK, GORDON JI, HUTTLEY GA, KELLEY ST, KNIGHTS D, KOENIG JE, LEY RE, LOZUPONE CA, McDONALD D, MUEGGE BD, PIRRUNG M, REEDER J, et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data[J]. Nature Methods, 2010, 7(5): 335-336.
- [22] EDGAR RC, HAAS BJ, CLEMENTE JC, QUINCE C, KNIGHT R. UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection[J]. Bioinformatics, 2011, 27(16): 2194-2200.
- [23] ROGNES T, FLOURI T, NICHOLS B, QUINCE C, MAHÉ F. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics[J]. PeerJ, 2016, 4: e2584.
- [24] BALVOČIŪTĖ M, HUSON DH. SILVA, RDP, greengenes, NCBI and OTT: How do these taxonomies compare?[J]. BMC Genomics, 2017, 18(Suppl 2): 114.
- [25] NGUYEN NH, SONG ZW, BATES ST, BRANCO S, TEDERSOO L, MENKE J, SCHILLING JS, KENNEDY PG. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild[J]. Fungal Ecology, 2016, 20: 241-248.
- [26] WANG BY, XIA Q, LIN YL, WEI FG, YANG SZ, DAI CC, HUANG XQ, ZHANG JB, CAI ZC, ZHAO J. Root rot induces a core assemblage of bacterial microbiome to prevent disease infection in Sanqi ginseng[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 198: 105371.
- [27] 谢玉清, 茆军, 王玮, 张志东, 朱静, 顾美英, 唐琦勇, 宋素琴, 黄伟, 王博, 张丽娟. 大蒜根腐病根际土壤真菌群落结构及多样性分析[J]. 中国农学通报, 2020, 36(13): 145-153.
- XIE YQ, MAO J, WANG W, ZHANG ZD, ZHU J, GU MY, TANG QY, SONG SQ, HUANG W, WANG B, ZHANG LJ. Structures and biodiversity of fungal communities in rhizosphere soil of root rot diseased garlic[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(13): 145-153 (in Chinese).
- [28] SANTOYO G. How plants recruit their microbiome? New insights into beneficial interactions[J]. Journal of Advanced Research, 2022, 40: 45-58.
- [29] 张瑞蕊, 薛梅, 李宁宁, 靳亚梅, 魏小晶, 倪永清. 天山一号冰川表面冰尘和底部沉积层中可培养酵母菌系统发育类群的分布及生态生理特征[J]. 微生物学报, 2019, 59(2): 334-348.
- ZHANG RR, XUE M, LI NN, JIN YM, WEI XJ, NI YQ. Phylogeny and diversity of culturable yeasts in supraglacial cryoconite and subglacial sediments of the Glacier No. 1 in Tianshan Mountains[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2019, 59(2): 334-348 (in Chinese).
- [30] CAO YF, SHEN ZZ, ZHANG N, DENG XH, THOMASHOW LS, LIDBURY I, LIU HJ, LI R, SHEN

- QR, KOWALCHUK GA. Phosphorus availability influences disease-suppressive soil microbiome through plant-microbe interactions[J]. *Microbiome*, 2024, 12(1): 185.
- [31] LI ZF, BAI XL, JIAO S, LI YM, LI PR, YANG Y, ZHANG H, WEI GH. A simplified synthetic community rescues *Astragalus mongholicus* from root rot disease by activating plant-induced systemic resistance[J]. *Microbiome*, 2021, 9(1): 217.
- [32] LI J, WANG X, WU JH, SUN YX, ZHANG YY, ZHAO YF, HUANG Z, DUAN WH. Climate and geochemistry at different altitudes influence soil fungal community aggregation patterns in alpine grasslands[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 881: 163375.
- [33] 王兴娥, 赵永田, 刘荣, 刘善灵, 方双燕, 韩昕, 唐贵福, 刘恋. 木霉菌防治植物真菌病害的研究进展[J]. *植物医学*, 2024, 3(4): 11-19.
- WANG XE, ZHAO YT, LIU R, LIU SL, FANG SY, HAN X, TANG GF, LIU L. Research progress on prevention and control of plant fungal diseases with *Trichoderma*[J]. *Plant Health and Medicine*, 2024, 3(4): 11-19 (in Chinese).
- [34] SINGH AK, ZHU XA, CHEN CF, WU JN, YANG B, ZAKARI S, JIANG XJ, SINGH N, LIU WJ. The role of glomalin in mitigation of multiple soil degradation problems[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2022, 52(9): 1604-1638.
- [35] ALI S, TYAGI A, RAJARAMMOHAN S, MIR ZA, BAE H. Revisiting *Alternaria*-host interactions: new insights on its pathogenesis, defense mechanisms and control strategies[J]. *Scientia Horticulturae*, 2023, 322: 112424.
- [36] HYDE KD, DONG Y, PHOOKAMSAK R, JEEWON R, BHAT DJ, GARETH JONES EB, LIU NG, ABEYWICKRAMA PD, MAPOOK A, WEI DP, PERERA RH, MANAWASINGHE IS, PEM D, BUNDHUN D, KARUNARATHNA A, EKANAYAKA AH, BAO DF, LI JF, SAMARAKOON MC, CHAIWAN N, et al. Fungal diversity notes 1151–1276: taxonomic and phylogenetic contributions on genera and species of fungal taxa[J]. *Fungal Diversity*, 2020, 100(1): 5-277.