

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.06.010

引用格式:李延灿,孟松林,董昊文,等.黄河源区矮生嵩草根际真菌多样性及近渐绿木霉促生活性测定[J].草地学报,2026,34(6):2064—2076

LI Yan-can, MEN Song-lin, DONG Hao-wen, et al. Determination of Fungi Diversity of *Kobresia humilis* Rhizosphere and Promoting Activity of *Trichoderma paraviridescens* in the Source Region of the Yellow River[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(6):2064—2076

黄河源区矮生嵩草根际真菌多样性及近渐绿木霉促生活性测定

李延灿^{1,2}, 孟松林¹, 董昊文¹, 刘亚鹏¹, 杨闰艳¹, 陶惠贇¹, 祁鹤兴^{1*}

(1. 青海大学农牧学院, 青海 西宁 810016; 2. 青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 青海大学 青海 西宁 810000)

摘要:初步探究黄河源区矮生嵩草根际真菌多样性,筛选促生活性菌株,为后续开发微生物菌肥提供基础材料。从黄河源区5个不同海拔地区采集矮生嵩草根际土壤样本,经分离纯化并结合形态学与分子生物学方法进行分类鉴定;并测定优势种近渐绿木霉(*Trichoderma paraviridescens*)的促生活性。共分离得到207株真菌,隶属18属,其中镰孢菌属(*Fusarium*)和木霉属(*Trichoderma*)分离株数为67和55株,分离频率为32%和27%,均为优势属;多样性指数分析表明,共和县(3208 m)真菌多样性最高($H' = 0.9381$),玛多县(4512 m)最低($H' = 0.3378$),整体区域真菌多样性较为单一($H' = 2.0809$)。矮生嵩草根际土壤真菌多样性指数和均匀度指数均随着海拔的上升呈先减少后增大的趋势。对55株近渐绿木霉的促生活性分析表明,53株菌株具有产纤维素酶能力,51株菌株具有产蛋白酶能力,32株菌株有溶磷能力,6株菌株有产铁载体能力,4株菌株有解钾能力。本研究为黄河源区矮生嵩草根际真菌资源开发及微生物菌肥的研发提供了理论依据和菌种资源。

关键词:黄河源区;矮生嵩草;真菌多样性;近渐绿木霉

中图分类号:Q939.5

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)06-2064-13

Determination of Fungi Diversity of *Kobresia humilis* Rhizosphere and Promoting Activity of *Trichoderma paraviridescens* in the Source Region of the Yellow River

LI Yan-can^{1,2}, MEN Song-lin¹, DONG Hao-wen¹, LIU Ya-peng¹, YANG Run-yan¹,
TAO Hui-yun¹, QI He-xing^{1*}

(1. College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China;

2. Key Laboratory of Adaptive Management of Alpine Grassland of Qinghai Province, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810000, China)

Abstract: This study conducted a preliminary investigation on the rhizosphere fungi diversity of *Kobresia humilis* in the source region of the Yellow River, aiming to screen plant growth-promoting strains and provide basic materials for the future development of microbial fertilizers. Rhizosphere soil samples of *K. humilis* were collected from five different altitude sites in the source region of the Yellow River. Fungal strains were isolated and purified, then identified based on morphological and molecular biological methods. The plant growth-promoting activities of the dominant species *Trichoderma paraviridescens* were evaluated. A total of 207 fungal strains belonging to 18 genera were isolated. Among them, *Fusarium* and *Trichoderma* were the dominant genera, with 67 and 55 strains isolated, respectively, corresponding to isolation frequencies of 32% and 27%. Diversity index analysis revealed that the fungal diversity was the highest in Gonghe County (3208 m; $H' = 0.9381$) and

收稿日期:2025-10-03;修回日期:2025-12-08

基金项目:青海省高寒草地适应性管理重点实验室自主课题(2023-GHSYS-ZZ-02)资助

作者简介:李延灿(2001-),男,汉族,青海西宁人,硕士研究生,主要从事极端环境微生物多样性及资源开发研究工作,E-mail:3476448122@qq.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail:qh390495559@126.com

lowest in Maduo County (4512 m; $H'=0.3378$). The overall fungal diversity in the study area was relatively low ($H'=2.0809$). Both the diversity index and evenness index of rhizosphere fungi showed a trend of initial decrease followed by an increase with rising altitude. Analysis of the plant growth-promoting activities of the 55 *T. paraviridescens* strains indicated that 53 strains had the ability to produce cellulase, 51 strains possessed ability to produce protease, 32 strains had the ability to dissolve phosphorous, 6 strains had the ability to produce siderophores, and 4 strains had the ability to release potassium. These findings provide a theoretical basis and microbial resources for the exploitation of rhizosphere fungal resources of *K. humilis* and the development of microbial fertilizers in the source region of the Yellow River.

Key words: the Source Region of the Yellow River; *Kobresia humilis*; Fungal diversity; *Trichoderma paraviridescens*

黄河源区位于青藏高原东部腹地,地处北纬33°30'~35°40'、东经95°25'~99°25',是青藏高原的主体部分^[1]。黄河源区地势高而辽阔,四周高山环抱,海拔高度在3000~5200 m之间,气候特征具有明显的高原大陆性气候。黄河源区内植被以高寒类型的草甸和草原为主^[2],湿冷生的矮生嵩草(*Kobresia humilis*)和西藏嵩草(*K. tibetica*)等典型的高寒草甸特征植物为本区植被的建群种。嵩草属(*Kobresia*)为莎草科多年生草本植物,包括矮生嵩草、西藏嵩草、高寒小嵩草(*K. pygmaea*)、藏北嵩草(*K. littledalei*)和线叶嵩草(*K. capillifolia*)等。嵩草植物主要分布于北半球的温带至寒带,一般常见于海拔2500~5000 m。矮生嵩草秆密丛生,纤细,具有较强的再生能力、耐牧性强,从返青到植株枯黄,马、牛和牦牛均喜食,其营养价值较高,夏季放牧牲畜增重明显,是马和羊的抓膘牧草,属于优等牧草^[3-4]。植物根际是土壤-微生物-植物相互作用的主要区域,作为植物根系与土壤间能量交换和物质代谢的直接界面,被认为是地球上最复杂的生态系统之一^[5]。土壤微生物种类繁多,是土壤中最活跃、最丰富的生物群落^[6],对陆地养分循环至关重要^[7]。这些微生物与植物根部营养关系密切,能直接为植物提供各类无机营养和有机营养,从而促进植物生长^[8-10],某些微生物还能抑制植物病害的发生。根际土壤中存在具有固氮、溶磷、分泌植物激素、产生铁载体和抗生素等能力的有益微生物,能发挥促生抗病功能及改善土壤污染问题,这类微生物称为植物根际促生菌^[11-13]。因此,筛选高效植物根际促生菌是植物根际土壤微生物研究的热点之一。

长期以来,对于植物根际促生细菌的研究报道较多,如芽孢杆菌属(*Bacillus*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、不动杆菌属(*Acinetobacter*)和泛菌属(*Pantoea*)等都为常见的植物根际促生细菌^[14-17]。而植物根际促生真菌的作用同样不容忽视,具有促生能力的土壤真菌主要有木霉属(*Trichoderma*)、绿僵菌属

(*Metarhizium*)、曲霉属(*Aspergillus*)、毛壳属(*Chaetomium*)和青霉属(*Penicillium*)等^[18-21]。木霉属菌株可以稳定定植在植物根部,调节植物新陈代谢、增加养分利用率、诱导植物抗性、促进植物生长和提高作物产量^[18-19]。其中,哈茨木霉(*T. harzianum*)可通过空间竞争、寄生、分泌抗生素抑制病原菌,并诱导植物产生抗病信号、增强植物的免疫力^[22]。这些具有促生能力的根际土壤真菌不仅在理论研究中展现出良好的应用潜力,在实际生产中,它们也是微生物菌剂中重要的真菌类群,其功能和作用机制已得到广泛验证和应用。赵玳琳等^[23]的研究结果表明,棘孢木霉(*T. asperellum*)对草莓幼苗具有明显的促生效果;Zhou等^[24]的研究发现 *T. pseudoharzianum* 对尖孢镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)有显著抑制作用,并且对山杨(*Populus davidiana*)和银白杨(*P. alba* var. *pyramidalis*)杂交种幼苗的促生作用也较好;张雁君等^[25]研究发现接种摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*)和根内根孢霉(*Rhizophagus intraradicis*)能提高镉胁迫下鱼腥草的叶绿素含量和生物量。

目前,对于高寒区优质牧草根际促生菌的研究主要关注点在于细菌^[11-12,15],黄河源区矮生嵩草根际真菌多样性和促生活性,以及海拔是否对真菌种类和分布产生影响尚不清楚。因此,本研究以黄河源区矮生嵩草为研究对象,首先分离鉴定不同海拔高度采样点矮生嵩草根际土壤真菌,并探究矮生嵩草根际土壤真菌多样性对海拔变化的响应规律;其次,分析优势种近渐绿木霉(*T. paraviridescens*)的促生活性,为后续开发微生物菌肥提供基础材料,也为深入探讨矮生嵩草根际土壤真菌多样性与生态系统功能的关系提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 矮生嵩草根际土壤样本的采集

在黄河源区3208~4932 m海拔高度的高山草

甸设置5个海拔梯度采样点(3208, 3520, 4027, 4512和4932 m), 采用样方取样法(1 m×1 m)采集矮生嵩草根际土壤样品, 采样深度0~15 cm, 样品置于无菌袋, 编号后保存于车载冰箱(4℃)并及时带回实验室。使用GPS仪记录采集地海拔和经纬度(表1)。每个海拔梯度范围内设置10个样方, 样方间距20 m, 选择健康、生长一致的矮生嵩草, 采集其根际样本10份, 共计50份样本进行根际土壤真菌的分离。

表1 不同采样地海拔和经纬度

Table 1 Altitude, longitude and latitude of different sampling sites

采样地点 Sampling sites	海拔 Altitude/m	经纬度 Longitude and latitude
共和县 Gonghe County	3208	36°33'07.45" N, 100°43'48.29" E
兴海县 Xinghai County	3520	35°45'45.90" N, 99°53'41.52" E
兴海县 Xinghai County	4027	33°43'31.18" N, 99°20'26.43" E
玛多县 Maduo County	4512	34°19'38.89" N, 97°55'30.23" E
巴颜喀拉山 Bayan Har Mountains	4932	34°07'55.19" N, 97°39'27.49" E

1.2 培养基配方

马铃薯葡萄糖琼脂(Potato dextrose agar, PDA)培养基、马丁氏培养基、察氏培养基、土壤浸提液培养基、沙氏培养基、纤维素刚果红培养基、蛋白酶活性测定培养基及铬天青(CAS)固体培养基制备参照文献^[26-29]进行配置。

无机磷培养基: 葡萄糖 10.0 g, (NH₄)₂SO₄ 0.5 g, NaCl 0.2 g, KCl 0.2 g, FeSO₄·7H₂O 0.003 g, MnSO₄ 0.03 g, MgSO₄·7H₂O 0.03 g, 酵母提取物 0.5 g, Ca₃(PO₄)₂ 25.0 g, 琼脂 17.0 g, 蒸馏水定容 1.0 L, pH 6.8~7.0。

解钾培养基: 葡萄糖 10.0 g, Na₂HPO₄ 0.2 g, MgSO₄·7H₂O 0.2 g, NaCl 0.2 g, CaSO₄·2H₂O 0.2 g, CaCO₃ 5.0 g, 琼脂 15.0 g, 钾长石粉 2.5 g, 蒸馏水 1.0 L, pH 7.2;

1.3 矮生嵩草根际真菌的分离和保存

采用5种选择性培养基(PDA、马丁氏培养基、察氏培养基、土壤浸提液培养基和沙氏培养基)进行真菌的分离。抖落植物根系根际以外的土后, 用灭菌毛刷轻轻刷下根际土壤, 称取1 g根际土壤放入100 mL无菌水中, 置于摇床150 r·min⁻¹震荡30 min, 即制得土壤悬浮液。后续采用平板涂布法分离根际真菌^[30], 并采用菌丝尖端纯化法^[27]纯化真菌。采

用滤纸片保存法-20℃保藏土壤真菌^[31]。分离得到的青霉菌株使用冻存管于冰箱4℃保藏。

1.4 矮生嵩草根际真菌种类鉴定

1.4.1 形态学鉴定 菌株形态学鉴定参照《中国真菌总汇》^[32]。

1.4.2 分子生物学鉴定 采用CATB法^[31]提取基因组DNA。采用真菌通用引物ITS1(5'-TCCG-TAGGTGAACCTGCGG-3')和ITS4(5'-TCCT-CCGCTTATTGATATGC-3')^[33]进行rDNA-ITS序列扩增鉴定。对分离保存的木霉属真菌进一步扩增翻译延伸因子(translation elongation factor-1 α , *TEF-1 α*)和RNA聚合酶II的第2亚基基因序列(*RPB2*), 鉴定至种水平。*TEF-1 α* 基因扩增引物为EF-1(5'-ATGGGTAAGGARGACAAGAC-3')和EF-2(5'-GGARGTACCAGTSATCATGTT-3')^[34]。*RPB2*基因扩增引物为fRPB2-5f(5'-GAY-GAYMGWGATCAYTTYGG-3')和fRPB2-7cR(5'-CCCATRGCTTGYYTTRCCCAT-3')^[35]。PCR反应程序: 95℃ 5 min, 95℃ 1 min, 55℃ 1 min, 72℃ 2 min, 30个循环, 72℃ 10 min。用0.8%的琼脂糖凝胶电泳检测产物, PCR扩增产物纯化后直接送北京擎科新业生物技术公司进行双向测序。使用软件MAFFT对正反向序列进行拼接, 拼接序列用MEGA V. 6.0.6软件进行校正。使用PAUP*v. 4.0 alpha软件构建系统发育树, 采用启发式算法(heuristic searches)进行运算。以*Botrytis cinerea*(GenBank登录号: MW820601.1)作为外群, 运算重复1000次^[36]。38株参照菌株序列下载自NCBI数据库。207株真菌rDNA-ITS序列GenBank登录号为PV926865~PV927071; 55株近渐绿木霉*TEF-1 α* 基因登录号为PX204643~PX204689, *RPB2*基因登录号为PX204690~PX204733。

1.4.3 统计分析方法 参照梁露等^[37]的方法, 具体如下:

分离频率(Isolation frequency, IF) = $\frac{\text{分离获得某属矮生嵩草根际土壤真菌菌株数}}{\text{分离获得矮生嵩草根际土壤真菌总株数}} \times 100\%$, 用于反映不同属的矮生嵩草根际真菌在总菌群中的优势程度。IF>10%的属定义为优势属, IF≥1%为常见属, IF<1%的为稀有属。

香农-威纳多样性指数(Shannon-Wiener index, H'): $H' = -\sum (P_i \ln P_i)$, P_i 是指某属真菌菌株数量

占分离到真菌菌株总数量的百分比,用来分析矮生嵩草根际真菌中真菌的属的多样性。

种类丰富度指数(Margalef's index, D): $D = \frac{S-1}{\ln N}$, S 代表真菌属的总数, N 代表真菌个体总数。用来分析真菌属的丰富度。

均匀度指数(Evenness index, E): $E = \frac{H'}{\ln S}$, 式中 H' 为 Shannon-Wiener 指数, S 代表真菌属的总数, 用于分析真菌分布的均匀程度。

1.5 矮生嵩草根际土壤近渐绿木霉促生活性测定

1.5.1 产纤维素酶和蛋白酶活性测定^[28] 将在 PDA 平板上生长 5 d 的菌株, 使用打孔器取得直径为 0.5 cm 的菌饼后, 分别接种于纤维素刚果红培养基和蛋白酶测定培养基上, 25℃ 培养 7 d, 每株菌 3 个重复。在菌落周围出现透明水解圈的菌株为阳性菌株, 即产酶菌株。用十字交叉法测量透明水解圈的半径。

1.5.2 溶磷和解钾活性测定^[29,38] 将真菌分别接种于无机磷培养基和硅酸盐培养基上, 通过菌株在培养基上的生长情况和有无透明圈来判断菌株是否具有溶磷和解钾活性。

1.5.3 产铁载体活性测定^[39] 将菌株接种至铬天青培养基上, 观察菌株周围是否出现橙色铁载体晕圈, 有橙色晕圈为产铁载体菌株。

2 结果与分析

2.1 黄河源区矮生嵩草根际土壤真菌多样性

从 50 份黄河源区矮生嵩草根际土壤中分离得到 207 株真菌, 经形态学和分子生物学鉴定发现 207 株真菌分别属于 18 属(图 1)。镰孢菌属(*Fusarium*)真菌分离个数最多, 为 67 株, 分离频率为 32%, 木霉属(*Trichoderma*)真菌 55 株, 分离频率为 27%, 镰孢菌属和木霉属为优势属。被孢霉属(*Mortierella*)、链格孢属(*Alternaria*)、螺旋聚孢霉属(*Clonostachys*)、枝孢属(*Cladosporium*)、亚隔孢壳属(*Didymella*)、*Corniculantispora*、小穴壳菌属(*Dothiorella*)和青霉属(*Penicillium*), 分离频率在 2%-8% 之间, 是常见属。其余 9 属均为稀有属, 其中短梗蠕孢(*Trichocladium*)3 株, 壳多孢属(*Stagonospora*)和光黑壳属(*Preussia*)各为 2 株; 紫孢菌属(*Purpureo-*

cillium)、曲霉属(*Aspergillus*)、*Psiloglonium*、尾孢属(*Cercospora*)和弯颈霉属(*Tolypocladium*)均分离得到 1 株。

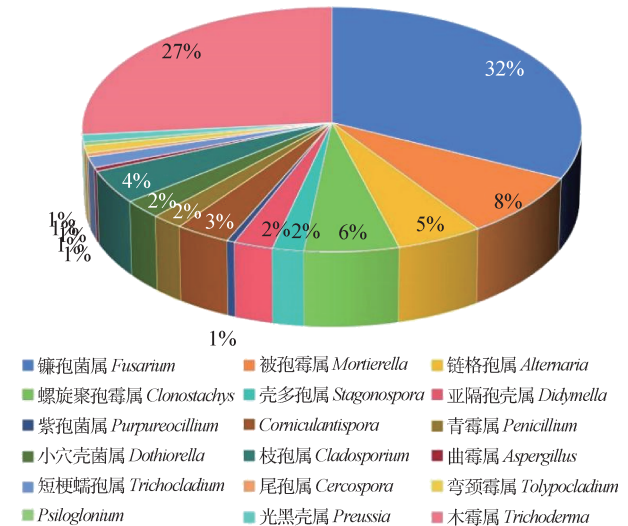


图1 黄河源区矮生嵩草根际土壤真菌种类及分离个数

Fig. 1 Species and isolation numbers of rhizosphere soil fungi of *Kobresia humilis* from the Source Region of the Yellow River

对矮生嵩草根际土壤真菌多样性进行分析(表 2), 发现 5 个海拔梯度矮生嵩草根际真菌多样性指数介于 0.3378~0.9381 之间, 丰富度指数介于 2.4136~1.2314 之间, 均匀度指数在 0.1885~0.3912 范围内。共和县采集的矮生嵩草根际真菌多样性指数和丰富度指数最高(0.9381 和 2.4136), 说明共和县矮生嵩草根际真菌种类较丰富; 玛多县多样性指数最低(0.3378), 说明矮生嵩草根际真菌群落多样性较小; 巴颜喀拉山丰富度指数最低(1.2314), 说明该采样地的矮生嵩草根际真菌种类较为稀少。随着海拔的升高, 矮生嵩草根际土壤真菌多样性指数和均匀度指数均呈现先减少后增大的趋势, 而丰富度指数随海拔的升高呈现递减的趋势。黄河源区全部采样地矮生嵩草根际真菌物种多样性指数为 2.0809, 丰富度指数为 3.1879, 均匀度指数为 0.7199, 说明黄河源区矮生嵩草根际真菌种类较为单一。

不同属菌株菌落形态和分生孢子形态差异较大(图 2, 表 3)。菌丝颜色呈白色、灰色、淡绿色、粉红色或黑色等; 菌落呈绒毛状、毛毡状或粉状等。小穴壳菌属观察到厚垣孢子, 弯颈霉属、壳色多隔孢属、枝孢霉属、曲霉属、螺旋聚孢霉属、木霉属、青霉属、镰孢菌属、链格孢属和亚隔孢壳属具无色至褐色、呈卵形、椭圆形或圆筒形等形态的分生孢子。其余 6 属真菌未观察到孢子形态。

表 2 黄河源区矮生蒿草根际真菌多样性指数

Table 2 The diversity index of rhizosphere fungi of *Kobresia humilis* from the Source Region of the Yellow River

采样地点 Sampling sites	多样性指数 Shannon-Wiener index (H')	丰富度指数 Margalef's index (D)	均匀度指数 Evenness index
共和县 Gonghe Country	0.9381	2.4136	0.3912
兴海县 Xinghai County	0.5426	2.0020	0.2610
兴海县 Xinghai County	0.4928	1.9689	0.2370
玛多县 Maduo Country	0.3378	1.7299	0.1885
巴颜喀拉山 Bayan Har Mountains	0.5436	1.2314	0.3034
全部海拔 All Altitudes	2.0809	3.1879	0.7199

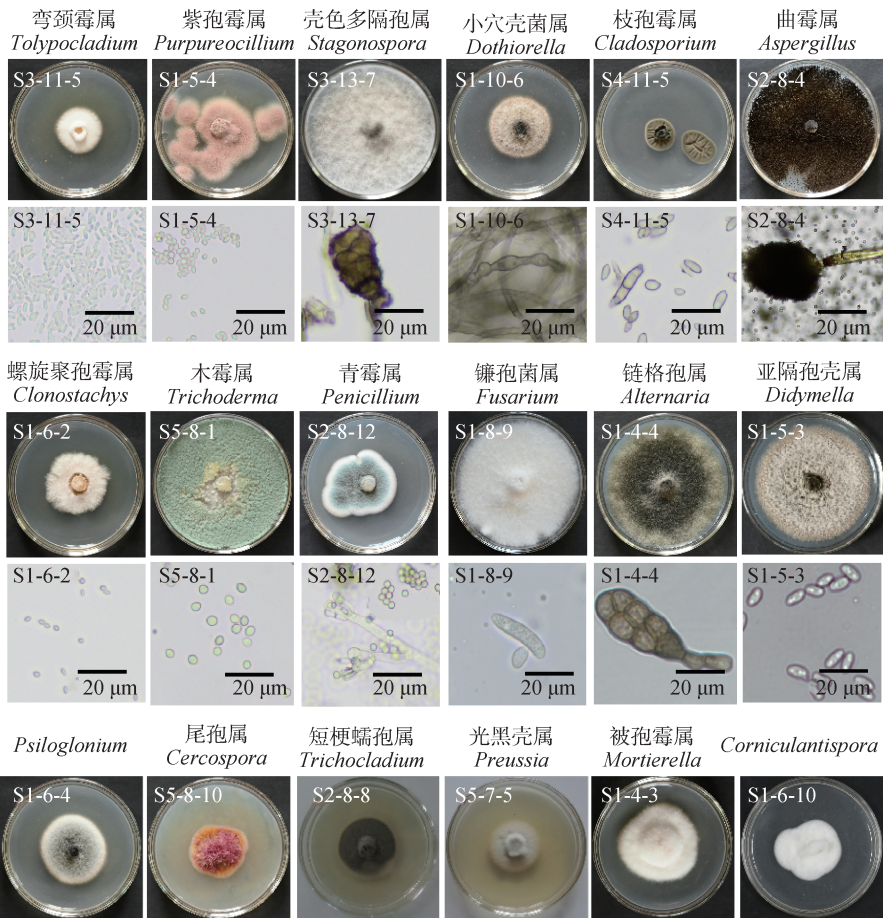


图 2 黄河源区矮生蒿草根际真菌菌落和显微形态特征

Fig. 2 Colony and micromorphology characteristics of fungi from *Kobresia humilis* in the Source Region of the Yellow River

2.2 矮生蒿草根际土壤真菌系统发育分析

根据根际土壤真菌形态学特征和 rDNA-ITS 序列分析结果,合并形态和序列相同的菌株,选取 38 株代表菌株,以在 NCBI 公布 rDNA-ITS 序列的 39 株菌株作为参照菌株,构建系统发育树,确定土壤真菌的分类地位(图 3)。在大于 50% 的支持率下,38 株代表菌株与 39 株参照菌株被划分为 32 个小分支。菌株 S1-4-3、S1-6-12、S4-11-4、S5-12-10 分别与高山被孢霉(*Mortierella alpina*)、产黄青霉(*Penicillium chrysogenum*)、丛赤壳属真菌 *Neonec-*

tria candida、灰短梗蠕孢菌(*Trichocladium gri-seum*)为同一分支,亲缘关系最近。菌株 S1-9-17 与草本枝孢菌(*Cladosporium herbarum*)、菌株 S1-6-5 与粉红螺旋聚孢霉(*Clonostachys rosea*),以及菌株 S1-4-8 与链孢粘帚霉(*Clonostachys rosea f. catenulata*)聚为同一大分支。菌株 S1-6-10 与 *Corniculantispora psalliotae*、菌株 S4-11-3 与极细枝孢霉(*Cladosporium tenuissimum*),以及菌株 S4-4-2 与枝状枝孢霉(*Cladosporium cladosporioides*)聚为同一分支。菌株 S4-12-8、S2-8-8、S1-5-1、S1-6-13、S5-

表 3 黄河源区矮生嵩草根际可培养真菌菌落和孢子形态

Table 3 The colony and spore morphology of rhizosphere fungi of *Kobresia humilis* in the source region of the Yellow River

菌株名称 Isolates name	菌落形态 Colonial morphology	孢子形态 Spore morphology
弯颈霉属 <i>Tolypocladium</i> ^[40]	菌落呈淡黄色	具无色、卵形或长棍棒形分生孢子
紫孢菌属 <i>Purpureocillium</i> ^[40]	菌落呈粉红色	具无色、椭圆形分生孢子
壳色多隔孢属 <i>Stagonospora</i>	菌落呈灰白色	具圆筒形或长圆形,橄榄色至褐色分生孢子,具 2 至多个横、纵隔膜
小穴壳菌属 <i>Dothiorella</i> ^[41]	菌落中心为黑色,边缘为淡橘红色	具褐色、椭圆形或卵形的厚垣孢子
枝孢霉属 <i>Cladosporium</i> ^[42]	菌落呈黑色	孢子具 0~3 个隔膜,球形,卵形或棍棒形,浅褐色至深褐色
曲霉属 <i>Aspergillus</i> ^[42]	菌落呈黑色	具典型的分生孢子头,并产生黑色、球形分生孢子
螺旋聚孢霉属 <i>Clonostachys</i> ^[43]	菌落呈淡黄色	具无色、圆形至卵形分生孢子
木霉属 <i>Trichoderma</i> ^[44]	菌落棉絮状,呈绿色	具椭圆形、淡绿色分生孢子
青霉属 <i>Penicillium</i> ^[42]	菌落呈深青色或青绿色、干燥、粉末状	具有扫帚状结构的分生孢子梗和圆形、淡青色的分生孢子
镰孢菌属 <i>Fusarium</i> ^[45]	菌落呈白色	具典型的镰孢型、多隔膜大型、无色分生孢子和卵形、单孢小型分生孢子
链格孢属 <i>Alternaria</i> ^[42]	菌落褐色至灰色,绒毛状	具淡褐色至褐色,呈棍棒形至圆筒形分生孢子,分生孢子具多个横、纵隔膜
亚隔孢壳属 <i>Didymella</i> ^[46]	菌落致密、灰褐色	产生卵形分生孢子
<i>Psilogonium</i> ^[42]	菌落中心为黑色,边缘白色,绒毛状	/
尾孢属 <i>Cercospora</i> ^[47]	菌落呈橘红色	/
短梗蠕孢属 <i>Trichocladium</i> ^[48]	菌落致密、黑色	/
光黑壳属 <i>Preussia</i> ^[48]	菌落呈白色	/
被孢霉属 <i>Mortierella</i> ^[48]	菌落呈白色、绒毛状	/
<i>Corniculantispora</i>	菌落呈白色,表面粗糙	/

注:/表示未观察到

Note: / indicates not observed

7-5、S2-8-4、S3-6-1 分别与灰黄青霉(*Penicillium griseofulvum*)、吉隆毛霉(*Trichocladium jilongense*)、芳香镰孢菌(*Fusarium redolens*)、腐皮镰孢菌(*Fusarium solani*)、*Preussia dubia*、黑曲霉(*Aspergillus niger*)、棘孢青霉(*Penicillium aculeatum*)聚在同一大分支上。菌株 S4-11-2 与假枝状枝孢(*Cladosporium pseudocladosporioides*),以及 S1-7-9 与三线镰孢菌(*Fusarium tricinctum*)聚在同一大分支上,亲缘关系相近。菌株 S1-13-9 与尖孢镰孢菌(*Fusarium oxysporum*),以及 S1-12-6 与锐顶镰孢菌(*Fusarium acuminatum*)聚在同一分支上。菌株 S5-8-1、S5-6-3、S1-11-9、S3-7-2 分别与近渐绿木霉(*Trichoderma paraviridescens*)、交链孢霉(*Alternaria alternata*)、日本链格孢(*Alternaria japonica*)、柔毛镰孢菌(*Fusarium flocciferum*)聚在同一大分支上。菌株 S2-11-3、S4-11-7、S1-7-6、S1-4-6、S4-12-1、S1-5-4 分别与 *Tolypocladium cylindrosporum*、夏孢生枝孢(*Cladosporium uredinicola*)、聚生小穴壳菌(*Dothiorella gregaria*)、燕麦镰孢菌(*Fusarium avenaceum*)、*Cadophora malorum*、淡紫拟青霉(*Purpureocillium lilacinum*)聚在同一大分支

上。菌株 S1-6-4 与葡萄茎枯病菌(*Didymella glomerata*),以及菌株 S1-5-3 与楸子茎点霉(*Didymella pomorum*)聚在同一分支上,亲缘关系最近。

为进一步明确优势属,即木霉属真菌的分类地位,对 55 株菌株进行 *TEF-1 α* 和 *RPB2* 基因序列扩增,在 NCBI 网站上经过序列比对发现,55 株菌株的 *TEF-1 α* 和 *RPB2* 基因序列与近渐绿木霉的序列相似性 $\geq 99\%$ 。选取 10 株代表菌株进行多基因联合系统发育分析(图 4),以在 NCBI 上公布 rDNA-ITS、*TEF-1 α* 和 *RPB2* 序列的近渐绿木霉、绿色木霉(*T. viride*)和哈茨木霉(*T. harzianum*)作为参照菌株,并以交链格孢(*A. alternata*)作为外群,构建系统发育树。发现代表菌株与近渐绿木霉聚为同一分支,亲缘关系最近。因此,经形态学和分子生物学鉴定,55 株木霉属菌株均为近渐绿木霉。

2.3 黄河源区矮生嵩草根际土壤近渐绿木霉促生活性测定

通过对分离自黄河源区矮生嵩草根际土壤的 55 株近渐绿木霉进行促生活性分析(表 4),揭示了高寒环境下木霉菌株的促生活性。对 55 株菌株进行

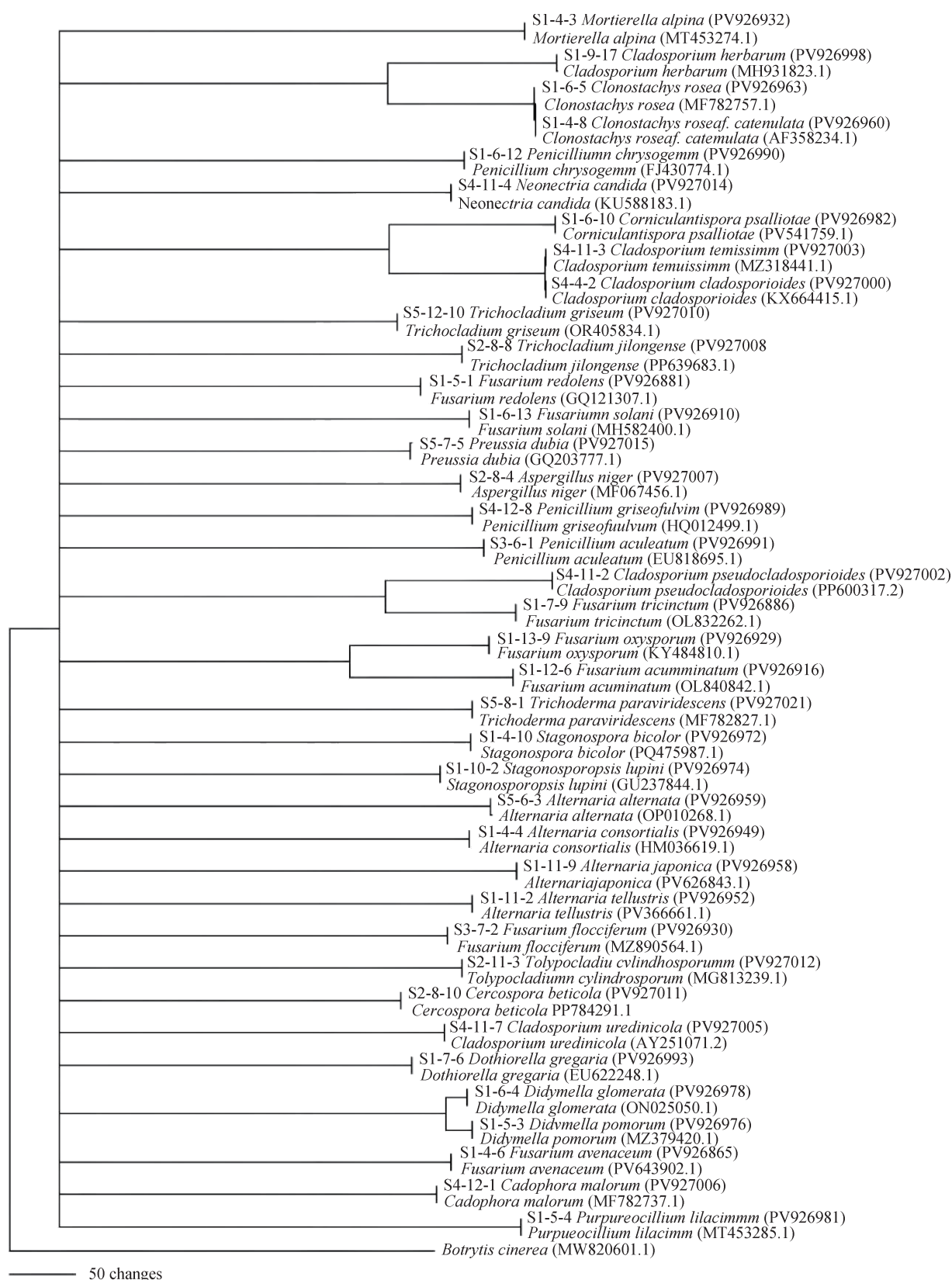


图 3 黄河源区矮生嵩草根际真菌代表菌株基于 rDNA-ITS 序列构建的系统发育树

Fig. 3 Phylogenetic tree of representative rhizosphere fungal isolates of *Kobresia humilis* from the Source Region of the Yellow River based on rDNA-ITS sequences

注: 括号内序号为 GenBank 登录号; 比例尺表示替换数

Note: The numbers in parentheses are GenBank accession numbers; the scale indicates the number of substitutions

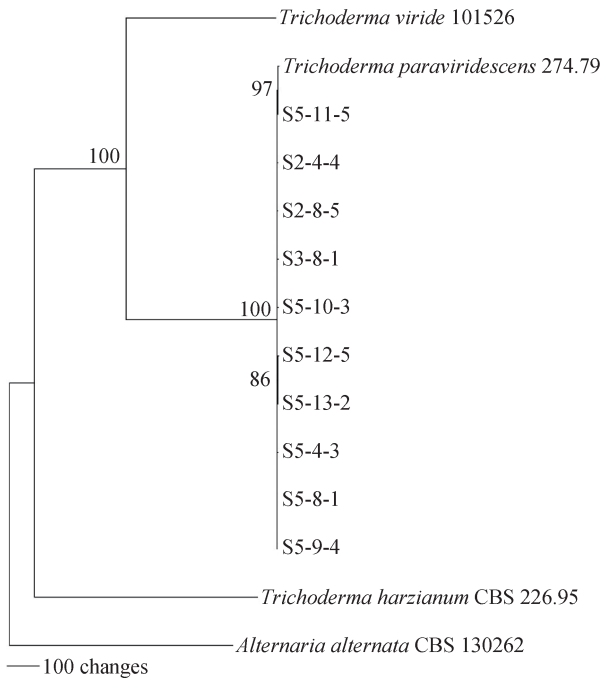


图4 近渐绿木霉代表菌株基于rDNA-ITS、TEF-1 α 和RPB2基因序列构建的系统发育树

Fig. 4 Phylogenetic tree of representative *Trichoderma paraviridescens* isolates

注:比例尺表示替换数

Note: The scale indicates the number of substitutions

产纤维素酶和蛋白酶活性测定,发现53株菌株能在纤维素刚果红培养上产生透明水解圈(图5A),51株菌株能在蛋白酶活性测定培养基上产生透明水解圈(图5B),表明这些菌株具有产纤维素酶和蛋白酶的能力。其中,菌株S5-9-21产蛋白酶的能力最强,透明圈半径为2.5 cm。将菌株接种至无机磷培养基和硅酸盐培养基上,结果显示38株菌株在无机磷培养基上产生透明圈(图5C),说明这38株菌株具有溶磷

能力,4株菌株S5-10-3、S5-10-8、S5-12-11和S5-9-10在硅酸盐培养基上可产生透明圈,说明其具有解钾能力(图5D)。6株菌株S2-4-4、S5-10-9、S5-10-5、S5-9-2、S5-9-27和S5-9-10在铬天青培养基上能产生透明圈(图5E),说明其具有产铁载体的能力。

4株菌株S5-10-3、S5-10-8、S5-10-5和S5-9-10较其他菌株具有较丰富的促生活性(表4)。菌株S5-10-3和S5-10-8具有产纤维素酶、蛋白酶、溶磷和解钾能力;S5-10-5具有产纤维素酶、蛋白酶、铁载体和溶磷能力;S5-9-10具有产纤维素酶、蛋白酶、铁载体和解钾的能力。

3 讨论

3.1 黄河源区植物根际土壤真菌多样性

黄河源区地处青藏高原腹地,是我国重要的生态屏障。高寒草甸作为黄河源区草地重要组成部分,具有涵养水源、固碳释氧和调节气候等一系列生态功能^[49],并且高寒草甸生态系统是三江源区主要的生态系统之一。密丛性短根茎蒿草属为高寒草甸重要的组成植物,也是优质牧草。现如今在全球气候变化的影响下,三江源区呈现出生态系统稳定性降低、植被退化和生物多样性下降等问题^[50],遏制高寒草甸生态系统负面变化态势迫在眉睫。

真菌是陆地生态系统中土壤微生物群落的重要组成部分,在植物与土壤的相互作用中发挥着重要作用^[51]。李文辛等^[52]从青藏高原蕨麻(*Argentina anserina*)根际土壤中共分离获得可培养真菌56株,其中优势属有青霉属、曲霉属和枝孢霉属。张永娟等^[53]从西藏高寒草原藏麻黄(*Ephedra saxati-*

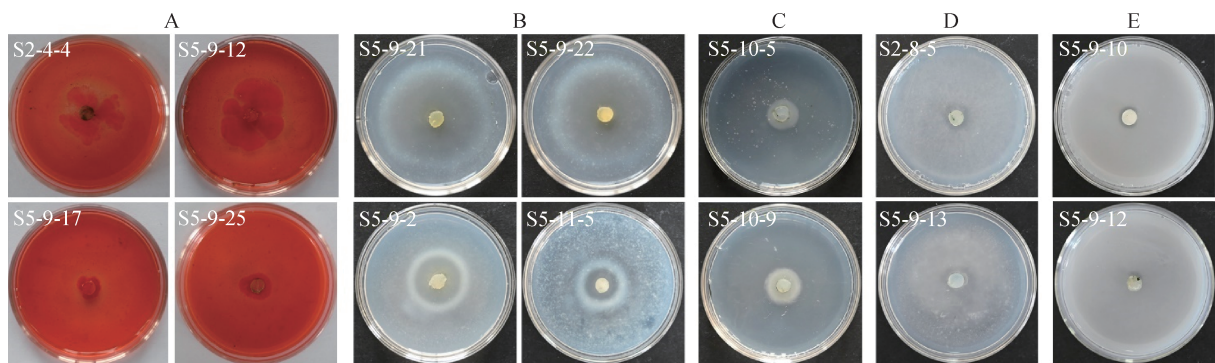


图5 近渐绿木霉促生活性测定产生的透明圈

Fig. 5 The transparent zones produced by *Trichoderma paraviridescens* strains which were used for

注:A,产纤维素酶活性测定;B,产蛋白酶活性测定;C,产铁载体能力测定;D,溶磷能力测定;E,解钾能力测定

Note: A, Determination of cellulase activity; B, Determination of protease activity; C, Determination of iron carrier capacity; D, Determination of phosphorus solubilization capacity; E, Potassium removal capacity determination

表 4 矮生嵩草根际土壤近渐绿木霉促生活性测定

Table 4 Evaluation of plant growth-promoting effect of *Trichoderma paraviridescens* from rhizosphere soil of *Kobresia humilis*

菌株名称 Isolates name	产纤维素酶 Produce cellulase	产蛋白酶 Produce protease	溶磷 Solubilize phosphate	解钾 Release potassium	产铁载体 Produce siderophores
S5-9-24	+	+	+	—	—
S5-10-4	+	+	+	—	—
S5-9-19	+	+	—	—	—
S5-9-20	+	+	—	—	—
S2-4-4	+	—	+	—	+
S5-11-3	+	+	+	—	—
S5-9-22	+	+	+	—	—
S5-9-21	+	+	—	—	—
S5-11-4	+	+	+	—	—
S5-10-3	+	+	+	+	—
S5-10-8	+	+	+	+	—
S5-9-18	+	+	—	—	—
S5-12-1	+	+	+	—	—
S5-4-3	+	+	—	—	—
S5-10-9	+	+	—	—	+
S5-10-18	+	+	—	—	—
S5-10-10	+	+	—	—	—
S2-8-5	+	+	+	—	—
S5-13-2	+	+	+	—	—
S2-8-6	+	+	+	—	—
S5-12-3	+	+	+	—	—
S5-10-11	+	+	—	—	—
S5-10-5	+	+	+	—	+
S5-10-2	+	+	+	—	—
S5-9-16	+	+	—	—	—
S5-9-9	+	+	+	—	—
S5-9-5	+	+	+	—	—
S5-9-2	+	+	—	—	+
S5-9-17	+	+	+	—	—
S5-8-8	+	+	+	—	—
S2-4-8	+	—	—	—	—
S5-9-4	+	+	+	—	—
S5-9-13	+	+	+	—	—
S5-9-3	+	+	+	—	—
S5-9-6	+	+	+	—	—
S5-9-12	+	+	+	—	—
S5-9-7	+	+	+	—	—
S5-9-1	+	+	+	—	—
S5-9-11	+	+	+	—	—
S5-8-1	+	+	+	—	—
S5-9-27	+	+	—	—	+
S5-12-11	+	+	—	+	—
S5-9-26	+	+	+	—	—
S5-12-8	+	+	+	—	—
S5-9-10	+	+	—	+	+
S5-11-5	+	+	+	—	—
S5-12-5	+	+	+	—	—
S5-13-9	+	+	+	—	—
S3-8-1	+	+	—	—	—
S5-8-2	+	+	+	—	—
S5-12-6	+	+	+	—	—
S5-12-7	+	+	+	—	—
S5-9-25	+	+	+	—	—

注：“+”代表该菌株具有相应的活性，“—”代表没有相应活性

Note: "+" indicates that the strain has the corresponding activity, and "-" indicates no corresponding activity

lis)根际土壤样本中共分离、纯化得到真菌49株,经鉴定发现有青霉属、被孢霉属、镰孢菌属、白僵菌属(*Beauveria*)和*Paraboeremia*,其中青霉属和被孢霉属丰度最高,为优势属。本研究通过对黄河源区5个海拔梯度矮生嵩草根际土壤真菌的分离及形态学和系统发育分析,揭示了该区域真菌群落结构的独特性—以镰孢菌属(32.83%)和木霉属(26.79%)为优势属。通过系统发育分析发现,18属真菌分为不同的分支,38株代表菌株分为32个小分支(图3),说明18属真菌的属间分类界限清晰,且38株代表菌株的遗传多样性丰富。为将木霉属真菌鉴定至种水平,对其进行多基因联合系统发育分析(图4),发现10株近渐绿木霉代表菌株与绿色木霉亲缘关系较近,而与哈茨木霉亲缘关系较远。本研究通过对5个海拔梯度(3208~4932 m)的系统采样,揭示了黄河源区矮生嵩草根际土壤真菌多样性随海拔变化的独特规律:真菌多样性指数和均匀度指数随海拔升高呈“先降低后升高”的非线性响应模式,而丰富度指数则整体呈递减趋势。这一结果表明,高海拔极端环境(低温、强紫外线、养分贫瘠)对真菌群落具有显著筛选效应,促使优势类群(如镰孢菌属和木霉属)占据主导地位,有研究表明气温随海拔上升而降低,产生的生理胁迫会抑制微生物生长^[54],导致真菌丰富度达到一定海拔高度呈现降低趋势。而中低海拔区域(如共和县3208 m)因水热条件相对适宜,形成了相对复杂的根际微生态网络,真菌多样性显著高于其他采样点,这与德却拉姆^[55]的研究结果一致。

3.2 木霉属菌株的促生特性

镰孢菌是一类分布极广、生态功能多样的真菌,其在自然和农业生态系统中扮演着多重角色。镰孢菌广泛存在于土壤和植物残体中,是重要的腐生真菌;许多镰孢菌对植物病原物具有显著抑制作用,可在农业生产上发挥重大作用^[56]。但因镰孢菌也为重要的植物根腐病菌^[57],因此本研究中未选用镰孢菌作为促生活性分析菌株。

化学农药的长期使用易引发残留超标、生态破坏及抗药性等问题,与绿色农业要求不适应,而能有效抑制病原菌生长且兼具防病、促生和增产等功能的木霉菌剂已成为植物保护研究热点^[58-59]。木霉属作为黄河源区矮生嵩草根际的第二大优势真菌类群,其功能多样性分析显示出显著的生态价值。该属真菌具有良好的代谢调节能力,能够通过感应

环境变化(营养和氧气限制)产生一系列的酶来降解同多糖和异多糖,木霉属菌株已被证实具有抑制植物病原菌、促进植物生长、激发植物免疫和修复土壤污染的能力^[60]。本研究分离获得的55株近渐绿木霉菌株,经促生活性测定表明具有产纤维素酶、产蛋白酶、溶磷、解钾及产铁载体的综合能力。这一结果与近渐绿木霉的已知功能研究吻合,例如,分离自韩国淡水的近渐绿木霉具有产纤维素酶活性^[61];分离自奥地利林地的近渐绿木霉具有产铁载体的能力^[62];分离自滇牡丹(*Paeonia delavayi*)的内生近渐绿木霉具有促生活性^[63]。此外,近渐绿木霉还具有很好的生防效果,可以防治多种农作物病害,如水稻白叶枯病^[64]和烟草疫病等^[65]。因此,本研究分离得到的近渐绿木霉可以作为微生物菌肥开发的材料,为绿色农业生产提供更多真菌资源。

本文以黄河源区矮生嵩草根际真菌为研究对象,初步厘清该地区可培养真菌的种类及其多样性,并为高寒草甸生态修复提供重要的微生物资源。近渐绿木霉展现的复合促生活性,使其成为开发适用于青藏高原微生物菌肥的理想材料。后续研究将进一步关注近渐绿木霉对矮生嵩草的野外促生效果、促生理理及菌肥的开发。

4 结论

从黄河源区矮生嵩草根际土壤分离得到207株真菌,经鉴定发现镰孢菌属与木霉属占据显著优势地位,成为该区域根际土壤真菌的核心类群;短梗蠕孢属、壳多孢属和紫孢菌属等9属为稀有属。经促生活性分析发现,近渐绿木霉具有产纤维素酶、蛋白酶、溶磷、解钾和产铁载体的能力。通过解析黄河源区矮生嵩草根际土壤真菌的多样性组成与促生活性,为高效微生物菌肥的研发提供了关键菌株资源与理论基础。

参考文献

- [1] 冯永忠,朱芬萌,王得祥,等. 江河源区生态地理区划[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2004,32(2):1-4
FENG Y Z, ZHU F M, WANG D X, et al. Eco-geographic scheme in the source regions of Yangtse River, Yellow River and Lantsang River[J]. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science Edition), 2004,32(2):1-4
- [2] 任继周,林慧龙. 江河源区草地生态建设构想[J]. 草业学报, 2005,14(2):1-8
REN J Z, LIN H L. Assumed plan on grassland ecological

- reconstruction in the source region of Yangtse River, Yellow River and Lantsang River[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2005, 14(2):1-8
- [3] 赵庆芳. 青藏高原东部嵩草属植物遗传多样性研究[D]. 兰州:兰州大学, 2006:10-20
ZHAO Q F. Genetic diversity of plants of genus *Kobresia* in the east of Qinghai-Tibet plateau[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2006:10-20
- [4] 李巧峡. 青藏高原东部嵩草属五种植物的遗传多样性研究[D]. 兰州:西北师范大学, 2005:15-30
LI Q X. Genetic diversity of five *Kobresia* plants along the eastern of Qinghai-Tibet plateau in China [D]. Lanzhou: Northwest Normal University, 2005:15-30
- [5] LIU Y, YANG H C, LIU Q, et al. Effect of two different sugarcane cultivars on rhizosphere bacterial communities of sugarcane and soybean upon intercropping[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 11:596472
- [6] 焦硕, 戚杰军, 刘纪爱, 等. 旱区土壤微生物组与土壤健康评价[J]. *土壤学报*, 2023, 60(5):1350-1362
JIAO S, QI J J, LIU J A, et al. Soil microbiome and soil health assessment in arid regions[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2023, 60(5):1350-1362
- [7] XIONG J B, PENG F, SUN H B, et al. Erratum to: divergent responses of soil fungi functional groups to short-term warming[J]. *Microbial Ecology*, 2014, 68(4):890
- [8] MA S Y, LIN Y B, QIN Y Q, et al. Microbial diversity characteristics of *Areca* palm rhizosphere soil at different growth stages[J]. *Plants*, 2021, 10(12):2706
- [9] BI B Y, WANG K, ZHANG H, et al. Plants use rhizosphere metabolites to regulate soil microbial diversity[J]. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(18):5267-5280
- [10] WANG Y Z, ZHANG H F, ZHANG Y P, et al. Crop rotation-driven changes in rhizosphere metabolite profiles regulate soil microbial diversity and functional capacity[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2023, 358:108716
- [11] 张英. 西藏阿里高寒草原四种牧草根际促生菌资源筛选及促生机理研究[D]. 兰州:甘肃农业大学, 2013:20-25
ZHANG Y. Screening plant growth promoting rhizobacteria resources and their promotion mechanisms from rhizosphere of four forages in alpine grassland of Tibet [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2013:20-25
- [12] 柴加丽, 姚拓. 高寒草甸多枝黄耆根际促生菌特性研究与鉴定[J]. *中国草地学报*, 2022, 44(10):68-74
CHAI J L, YAO T. Characteristics and identification of plant growth promoting rhizobacteria of *Astragalus polycladus* in Alpine meadow [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2022, 44(10):68-74
- [13] 漫静, 唐波, 邓波, 等. 羊草根际促生菌的分离筛选及促生作用研究[J]. *草业学报*, 2021, 30(1):59-71
MAN J, TANG B, DENG B, et al. Isolation, screening and beneficial effects of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in the rhizosphere of *Leymus chinensis* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(1):59-71
- [14] 闫伟. 土默川平原盐碱化区域苜蓿根际促生菌的筛选及应用研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2022:15-20
YAN W. The screening and application research of plant growth promoting rhizobacteria of alfalfa in the salinized area of tumochun plain [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2022:15-20
- [15] 欧阳佳慧, 李旺, 张小华, 等. 牧草根际促生菌防治紫花苜蓿根腐病研究进展[J]. *草业学报*, 2023(3):1-5
OUYANG J H, LI W, ZHANG X H, et al. Research progress on control of alfalfa root rot by plant growth promoting rhizobacteria [J]. *Journal of Grassland and Forage Science*, 2023(3):1-5
- [16] 张峰, 种培芳, 包新光, 等. 4株红砂根际固氮菌分离鉴定及对幼苗促生作用的研究[J]. *草业学报*, 2025, 34(3):144-153
ZHANG F, CHONG P F, BAO X G, et al. Isolation and identification of four strains of *Reaumuria soongorica* root zone nitrogen fixing bacteria and their role in seedling growth promotion. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(3):144-153
- [17] 陈露, 刘佳欣, 李思宇, 等. 耐盐碱根际促生细菌对盐碱胁迫下紫花苜蓿生长和根系生理特性的影响[J]. *草地学报*, 2024, 32(7):2323-2329
- [18] ZHAO J, LIU T, LIU W C, et al. Transcriptomic insights into growth promotion effect of *Trichoderma afroharzianum* TM2-4 microbial agent on tomato plants [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 20(5):1266-1276
- [19] AL-ASKAR A A, SABER W I A, GHONEEM K M, et al. Crude Citric Acid of *Trichoderma asperellum*: tomato Growth Promotor and Suppressor of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* [J]. *Plants*, 2021, 10(2):222
- [20] 王华峰, 裴俊伟, 纪丽莲, 等. 绿僵菌对植物促生作用的研究进展[J]. *生命科学*, 2023, 35(8):1052-1059
WANG H F, PEI J W, JI L L, et al. Research progress of *Metarhizium* in plant growth promotion [J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2023, 35(8):1052-1059
- [21] 张俊忠. 土壤微生物防治作用机理及发展前景[J]. *中国农业信息*, 2013, 25(7):122
ZHANG J Z. Mechanism and development prospect of soil microbial control [J]. *China Agricultural Information*, 2013, 25(7):122
- [22] 祝英, 彭铁楠, 巩晓芳, 等. 不同微生物菌剂对当归苗生长及根际土微生物和养分的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(3):511-519
ZHU Y, PENG Y N, GONG X F, et al. Effects of different microbial agents on growth of *Angelica sinensis* and microorganism population and nutrients of rhizosphere soil [J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2017, 23(3):511-519
- [23] 赵玳琳, 何海永, 吴石平, 等. 棘孢木霉 GYSW-6m1 对草莓炭疽病的生防机制及其防病促生作用研究[J]. *中国生物防治学报*, 2020, 36(4):587-595
ZHAO D L, HE H Y, WU S P, et al. Biocontrol mechanisms and control effects of *Trichoderma asperellum* GYSW-6m1 on strawberry anthracnose and growth-promoting effects on strawberry [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2020, 36(4):587-595
- [24] ZHOU C, GUO R T, JI S D, et al. Isolation of *Trichoderma* from forestry model base and the antifungal properties of isolate TpsT17 toward *Fusarium oxysporum* [J]. *Microbiological Research*, 2020, 231:126371
- [25] 张雁君, 徐攀, 陈宏伟, 等. 丛枝菌根真菌对鱼腥草生长及吸收积累镉的影响[J]. *北方园艺*, 2025(19):37-44

- ZHANG Y J, XU P, CHEN H W, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, absorption and accumulation of cadmium in *Houttuynia cordata* [J]. Northern Horticulture, 2025(19):37-44
- [26] 任新萍, 李胜, 齐一霖, 等. 产铁载体真菌 Ti-11 的筛选鉴定及应用[J]. 湖南工业大学学报, 2023, 37(6):15-21
- REN X P, LI S, QI Y L, et al. Screening, identification and application of iron production carrier fungi Ti-11[J]. Journal of Hunan University of Technology, 2023, 37(6):15-21
- [27] 杨闰艳, 马有海, 辛承伟, 等. 龙羊峡水库土壤真菌多样性及生防菌株筛选[J]. 微生物学通报, 2024, 51(9):3468-3483
- YANG R Y, MA Y H, XIN C W, et al. Fungal diversity of soil in Longyangxia valley and screening of biocontrol isolates[J]. Microbiology China, 2024, 51(9):3468-3483
- [28] 唐万达, 黄振东, 万晴, 等. 不同发酵茶中优势真菌的分离鉴定及产消化酶活性比较[J]. 中国微生物生态学杂志, 2019, 31(10):1140-1146
- TANG W D, HUANG Z D, WAN Q, et al. The activities of digestive enzymes of fungi isolated from different fermented teas [J]. Chinese Journal of Microecology, 2019, 31(10):1140-1146
- [29] 刘长征, 姜晓琳, 蔡启忠, 等. 何首乌根际促生菌的筛选及其对何首乌种子萌发的影响[J]. 中国中药杂志, 2021, 46(20):5247-5252
- LIU C Z, JIANG X L, CAI Q Z, et al. Screening of plant growth-promoting rhizobacteria and its effect on seed germination of *Polygonum multiflorum* [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2021, 46(20):5247-5252
- [30] 郝海婷, 牛冬冬, 阿依妮萨·阿卜力海提, 等. 棉花根际土壤真菌分离及黄萎病菌拮抗菌的筛选[J]. 塔里木大学学报, 2020, 32(4):1-6
- HAO H T, NIU D D, AYINISA·ABOLIHAI, et al. Isolation and Screening of Antagonistic Fungi against *Verticillium dahliae* from cotton rhizosphere soil[J]. Journal of Tarim University, 2020, 32(4):1-6
- [31] 魏琳, 段晓明, 芦光新, 等. 藏红花球茎腐烂病原鉴定及防治药剂室内筛选[J]. 植物保护, 2021, 47(5):139-145
- WEI L, DUAN X M, LU G X, et al. Identification of saffron corm rot disease pathogen and laboratory screening of chemical agents[J]. Plant Protection, 2021, 47(5):139-145
- [32] 戴芳澜. 中国真菌总汇[M]. 北京: 科学出版社, 1979:818-1102
- DAI F L. A compendium of Chinese Fungi [M]. Beijing: Science Press, 1979:818-1102
- [33] 马桂花, 段晓明, 徐文华, 等. 蒙古黄芪根腐病原鉴定及防治药剂室内筛选[J]. 草地学报, 2022, 30(5):1122-1130
- MA G H, DUAN X M, XU W H, et al. Identification and laboratory screening of chemical agents of root rot pathogens of *Astragalus membranaceus* var. *mongolicus* [J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(5):1122-1130
- [34] WANG R Y, GAO B, LI X H, et al. First report of *Fusarium solani* causing *Fusarium* root rot and stem canker on storage roots of sweet potato in China [J]. Plant Disease, 2014, 98(1):160
- [35] BARÓ Y, SCHUSTER C, GATO Y, et al. Characterization, identification and virulence of *Metarhizium* species from Cuba to control the sweet potato weevil, *Cylas formicarius* Fabricius (Coleoptera: Brentidae) [J]. Journal of Applied Microbiology, 2022, 132(5):3705-3716
- [36] 祁鹤兴, 芦光新, 李宗仁, 等. 青海省青贮玉米链格孢叶枯病病原菌鉴定及其致病力分析[J]. 草业学报, 2021, 30(6):94-105
- QI H X, LU G X, LI Z R, et al. Identification and pathogenicity of *Alternaria* leaf blight strains in silage maize in Qinghai Province [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30(6):94-105
- [37] 梁露, 梁文静, 宋利沙, 等. 广西积雪草内生真菌多样性分析[J]. 湖北农业科学, 2025, 64(5):90-101
- LIANG L, LIANG W J, SONG L S, et al. Analysis of endophytic fungal diversity of *Centella asiatica* of Guangxi [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2025, 64(5):90-101
- [38] 江美彦, 刘仁浪, 周杨, 等. 白芷根际促生真菌筛选及其促生效果研究[J]. 中国中药杂志, 2023, 48(19):5172-5180
- JIANG M Y, LIU R L, ZHOU Y, et al. Screening and promoting effect of grow-promoting fungi in rhizosphere of *Angelica dahurica* var. *formosana* [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2023, 48(19):5172-5180
- [39] SCHWYN B, NEILANDS J B. Universal chemical assay for the detection and determination of siderophores [J]. Analytical Biochemistry, 1987, 160(1):47-56
- [40] 汪煜. 广义虫草分离鉴定及腺苷与虫草素的含量研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2024:20-25
- WANG Y. Isolation and identification of Cordyceps s. l. and content research on the adenosine and cordycepin [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2024:20-25
- [41] 刘雪英, 张悦, 刘建荣, 等. 沙枣溃疡病病原菌的鉴定[J]. 基因组学与应用生物学, 2021, 40(5):2171-2176
- LIU X Y, ZHANG Y, LIU J R, et al. A stem canker disease of *Elaeagnus angustifolia* caused by *Dothiorella viticola* [J]. Genomics and Applied Biology, 2021, 40(5):2171-2176
- [42] 马有海, 辛承伟, 杨闰艳, 等. 黄河源区扎陵湖土壤真菌多样性及抑制作物病原真菌的菌株筛选[J]. 湿地科学, 2025, 23(1):122-131
- MA Y H, XIN C W, YANG R Y, et al. Diversity of soil fungi and screening of antifungal strains against crop pathogens in the Zhaling Lake in the source region of the Yellow River [J]. Wetland Science, 2025, 23(1):122-131
- [43] 彭超, 杨兰, 崔文静, 等. 杂草致病菌株粉红螺旋聚孢霉 JZ-28 的分离、鉴定及除草潜力评价[J]. 草地学报, 2026, 34(4):1196-1204
- PENG C, YANG L, CUI W J, et al. Isolation, Identification, and Herbicidal Potential Evaluation of Pathogenic Weed Strain *Clonostachys rosea* JZ-28 [J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(4):1196-1204
- [44] 许小蓉, 黄之谱, 虞泓, 等. 云南嵩明大哨天然虫生真菌及其内生真菌的分离鉴定与抑菌活性分析[J]. 微生物学通报, 2022, 49(10):4048-4065
- XU X R, HUANG Z P, YU H, et al. Isolation, identification, and antimicrobial activities analysis of natural entomogenous fungi and the endophytic fungi from Dashao village, Songming county, Yunnan Province [J]. Microbiology China, 2022, 49(10):4048-4065
- [45] 贾磊, 何介普, 伍崇斌, 等. 呼和浩特苜蓿根腐病原菌分离鉴定及菌株致病性分析[J]. 草地学报, 2025, 33(10):3438-3447
- JIA L, HE J P, WU C B, et al. Isolation and identification of pathogens causing alfalfa root rot in Hohhot and analysis of

- strain pathogenicity [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(10): 3438-3447
- [46] 占浩鑫,杨一帆,宋婉婷,等. 亚隔孢壳属 *Didymella* 真菌研究进展[J]. *菌物研究*, 2024, 22(3): 207-225
ZHAN H X, YANG Y F, SONG W T, et al. Advances in current research of fungi in genus *Didymella* [J]. *Journal of Fungal Research*, 2024, 22(3): 207-225
- [47] 安元艳. 中国西南地区球腔菌科(Mycosphaerellaceae)植物病原真菌分子系统学研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2021: 15-20
AN Y Y. Molecular systematics of Mycosphaerellaceae plant pathogenic fungi in southwest China [D]. Guiyang: Guizhou University, 2021: 15-20
- [48] 任丽莹,白玛央宗,丹增普美,等. 西藏黄绿卷毛菇生境土壤微生物群落组成[J]. *菌物学报*, 2022, 41(6): 906-917
REN L Y, PEMA Y, TENZIN J, et al. Composition of soil microbial community in the habitat of *Floccularia luteovirens* in Tibet, southwest China [J]. *Mycosystema*, 2022, 41(6): 906-917
- [49] 崔文第,王会肖,隋官航,等. 黄河源区生态系统服务时空变化及权衡协同关系[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2025, 33(5): 1012-1023
CUI W D, WANG H X, SUI G H, et al. Spatial-temporal change and trade-off and synergistic relationship of ecosystem services in the source region of the Yellow River [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2025, 33(5): 1012-1023
- [50] 张海琛,谢莉,赵云,等. 三江源区高寒草甸物种多样性与土壤理化性质的关系[J]. *四川农业大学学报*, 2025, 43(3): 688-696
ZHANG H C, XIE L, ZHAO Y, et al. Relationship between species diversity and soil physicochemical properties in Alpine meadow of three-river source area [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2025, 43(3): 688-696
- [51] KAZEROONI E A, MAHARACHCHIKUMBURA S S N, RETHINASAMY V, et al. Fungal diversity in tomato rhizosphere soil under conventional and desert farming systems [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1462
- [52] 李文辛,王雅琼,包国媛. 青藏高原藏麻根际可培养真菌形态观察与鉴定[J]. *青海科技*, 2023, 30(4): 89-98, 117
LI W X, WANG Y Q, BAO G Y. Morphological observation and identification of culturable fungi in the rhizosphere of *Potentilla anserina* L. on Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Qinghai Science and Technology*, 2023, 30(4): 89-98, 117
- [53] 张永娟,陈瑾芳,王素娟,等. 西藏不同生态环境下藏麻黄可培养内生真菌及根际土壤真菌多样性[J]. *环境生态学*, 2023, 5(12): 67-72, 113
ZHANG Y J, CHEN J F, WANG S J, et al. Diversity of culturable endophytic fungi and rhizosphere soil fungi in *Ephedra saxatilis* Royle ex Florin under different ecological environments in Tibet [J]. *Environmental Ecology*, 2023, 5(12): 67-72, 113
- [54] REN C J, ZHOU Z H, GUO Y X, et al. Contrasting patterns of microbial community and enzyme activity between rhizosphere and bulk soil along an elevation gradient [J]. *Catena*, 2021, 196: 104921
- [55] 德却拉姆. 祁连山国家公园植物和土壤微生物多样性垂直分异及其与土壤环境的关系研究[D]. 西宁: 青海师范大学, 2023: 20-28
DEQUE LA-MU. Vertical differentiation of plant and soil microbial diversity in Qilian mountain National Park and its relationship with soil environment [D]. Xining: Qinghai Normal University, 2023: 20-28
- [56] 房庆. 我国蔬菜田土壤镰孢菌多样性及其分布特征的研究[D]. 汉中: 陕西理工大学, 2019: 18-25
FANG Q. The diversity and distribution characteristics of *Fusarium* spp. in vegetable field soil in China [D]. Hanzhong: Shaanxi University of Technology, 2019: 18-25
- [57] 张雪珂,平文丽. 镰刀菌病原体与粮食安全研究进展[J]. *食品安全质量检测学报*, 2025, 16(14): 120-127
ZHANG X K, PING W L. Research progress on *Fusarium* pathogens and food security [J]. *Journal of Food Safety & Quality*, 2025, 16(14): 120-127
- [58] 高亮,汪启明. 山银花主要病虫害绿色防控技术分析[J]. *农业科技创新*, 2025(26): 39-41
GAO L, WANG Q M. Analysis on green prevention and control technology of main pests and diseases of *Lonicera japonica* thunb [J]. *The Farmers Consultant*, 2025(26): 39-41
- [59] 姜博. 不同栽培制度下有机肥与木霉菌配施对甜瓜产量和品质的影响[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2025: 15-28
JIANG B. Effects of organic fertilizer combined with *Trichoderma* sp. on theyield and quality of melon under different cultivation systems [D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2025: 15-28
- [60] TANG G T, LI Y, ZHOU Y, et al. Diversity of *Trichoderma* species associated with soil in the Zoige alpine wetland of southwest China [J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 21709
- [61] GOH J, NAM B, LEE J S, et al. First report of six *Trichoderma* species isolated from freshwater environment in Korea [J]. *The Korean Journal of Mycology*, 2018, 46(3): 213-225
- [62] CHEN L Q, BÓKA B, KEDVES O, et al. Towards the biological control of devastating forest pathogens from the genus *Armillaria* [J]. *Forests*, 2019, 10(11): 1013
- [63] 张丽丽,巫雨蓝,钟秀玥,等. 四株滇牡丹内生木霉的鉴定及促生抗病功能分析[J]. *微生物学通报*, 2025, 52(5): 2140-2155
ZHANG L L, WU Y L, ZHONG X Y, et al. Identification and characterization of four endophytic *Trichoderma* strains capable of promoting plant growth and inhibiting plant pathogens from *Paeonia delavayi* [J]. *Microbiology China*, 2025, 52(5): 2140-2155
- [64] ISLAM M R, CHOWDHURY R, ROY A S, et al. Native *Trichoderma* induced the defense-related enzymes and genes in rice against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Xoo) [J]. *Plants (Basel)*. 2023, 12(9): 1864
- [65] 李小杰,李成军,姚晨斌,等. 拮抗烟草疫霉菌的木霉菌株筛选鉴定及防病促生作用研究[J]. *中国烟草科学*, 2020, 41(3): 65-70
LI X J, LI C J, YAO C X, et al. Screening, identification of antagonistic *Trichoderma* spp. against tobacco black shank and its growth promotion effect on tobacco [J]. *Chinese Tobacco Science*, 2020, 41(3): 65-70

(责任编辑 彭露茜)