

绿农林®41 复合微生物菌肥改善连作胡椒土壤细菌群落结构和防控枯萎病的作用

汪 军, 周 游*, 梁昌聪, 郭立佳, 杨 扬, 黄俊生, 杨腊英**, 他永全**

中国热带农业科学院环境与植物保护研究所/热带作物生物育种全国重点实验室/农业农村部热带作物有害生物综合治理重点实验室/国家肥料微生物种质资源库(海南)/海南省热带农业微生物菌种资源库, 海南海口 571101

摘 要: 从土壤养分和微生物群落结构及多样性角度, 研究绿农林®41 复合微生物菌肥改善胡椒连作障碍的机理和效果, 为海南胡椒产业化种植提供技术措施。以往年胡椒枯萎病严重发生地块为试验地, 分别设置 4 个处理: 清水对照 (CK)、绿农林®41 复合微生物菌肥 (LNL41)、复合微生物 (CM)、菌肥基质 (NS), 测定根际枯萎病发病率、植株生长和土壤养分; 采用 16S rDNA 测序技术, 探究施用 LNL41 条件下胡椒枯萎病发生及根际土壤细菌群落结构的差异。结果表明: 与 CK 相比, 各处理均有一定效果, 其中以 LNL41 处理的效果最为显著。LNL41 和 CM 处理的土壤养分指标均显著高于 CK; LNL41、CM 和 NS 处理的叶绿素含量、穗长和千粒质量增幅分别达 26.12%~67.87%、6.20%~18.33%和 1.48%~6.44%; LNL41 处理在不同生长期的发病率达 2.67%~15.67%, 防效达 81.64%~90.06%。根际土壤细菌 Ace 指数和 Chao1 指数分别提高了 12.82%~20.28%和 12.89%~18.78%, Shannon 指数提高了 1.05%~3.53%, 各处理的 Simpson 指数差异不显著。在目分类水平上, Chitinophagales、Rhizobiales 和 Burkholderiales 是优势细菌目; 在属分类水平上, *Gaiella*、*P3OB 42*、*Lactobacillus*、*Pseudolabrys* 和 *Terrimonas* 是优势细菌属; 各处理共有优势属 *Bacillus* 与 *Candidatus Omnitrophus* 丰度相似。线性判别分析 (LEfSe) 结果显示, LNL41 处理中存在 6 个指示菌群; *Ellin6067* 和 *Tepidisphaera* 与土壤 pH、有机质、速效钾、铵态氮和有效磷呈显著或极显著正相关; 网络分析结果进一步表明, LNL41 处理能增加土壤细菌共发生网络的复杂性和稳定性; Bugbase 功能预测表明, LNL41 处理的 stress tolerant 功能类群丰度增加了 5.38 个百分点, 而 CM 和 NS 处理则分别下降了 10.43 个百分点和 7.25 个百分点。LNL41 能显著改善土壤养分比例, 进而改善土壤细菌群落结构和功能特性, 激发细菌压力耐受功能, 促进胡椒生长, 减少枯萎病的发病率。

关键词: 绿农林®41 复合微生物菌肥; 胡椒枯萎病; 土壤; 细菌群落; 结构; 功能

中图分类号: S432.4 文献标志码: A

Effects of Lvnonglin®41 Compound Microbial Fertilizer Improving Bacterial Community Structure and the Control Effect of *Fusarium* Wilt Diseases of Continuous Cropping Black Pepper

WANG Jun, ZHOU You*, LIANG Changcong, GUO Lijia, YANG Yang, HUANG Junsheng, YANG Laying**, TA Yongquan**

Institute of Environment and Plant Protection, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences / National Key Laboratory for Tropical Crop Breeding / Key Laboratory of Integrated Pest Management on Tropical Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs / National Collection of Microbial Resource for Fertilizer (Hainan) / Collection of Tropical Agricultural Microbial Resource in Hainan Province, Haikou, Hainan 571101, China

收稿日期 2025-08-25; 接受日期 2025-10-09

基金项目 海南省重点研发项目 (No. ZDYF2024YJGG001-25); 海南省胡椒产业技术体系病虫害防控岗位专家项目 (No. HNARS-09-G03); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (No. 1630042024002)。

作者简介 汪 军 (1981—), 男, 博士, 助理研究员, 研究方向: 根际微生态与土传病害; *同等贡献作者: 周 游 (1983—), 男, 博士, 助理研究员, 研究方向: 植物病害生物防治。**通信作者 (Corresponding author): 杨腊英 (YANG Laying), E-mail: layingyang1980@163.com; 他永全 (TA Yongquan), E-mail: yongquanta@163.com。

Abstract: The purpose of this study was to investigate the mechanism and efficacy of Lvnonglin[®] 41 compound microbial fertilizer in mitigating black pepper continuous cropping obstacles from the perspectives of soil nutrients, microbial community structure and diversity, so as to provide technical strategies for the industrial cultivation of black pepper in Hainan. Field experiments were conducted on a plot with a history of severe black pepper *Fusarium* wilt. Four treatments were designed: water control (CK), Lvnonglin[®] 41 compound microbial fertilizer (LNL41), compound microorganisms (CM), and bacterial fertilizer nutrient substrate (NS). The incidence of *Fusarium* wilt in the rhizosphere, plant growth and soil nutrients were measured. Using 16S rDNA sequencing technology, the differences in the occurrence of black pepper *Fusarium* wilt and the bacterial community structure in the rhizosphere soil under LNL41 application were explored. The results showed that compared with CK, all treatments exhibited certain effects, with the LNL41 treatment being the most effective. Soil nutrient indicators in the LNL41 and CM treatments were significantly higher than those in CK. The increases in chlorophyll content, spike length and 1000-grain weight under LNL41, CM and NS treatments reached 26.12%–67.87%, 6.20%–18.33% and 1.48%–6.44%, respectively. The incidence rates at different growth stages in the LNL41 treatment were 2.67%–15.67%, with control efficacies of 81.64%–90.06%. The Ace and Chao1 indices of rhizosphere soil bacteria increased by 12.82%–20.28% and 12.89%–18.78%, respectively, and the Shannon diversity index increased by 1.05%–3.53%, while the Simpson index showed no significant difference among treatments. At the order level, Chitinophagales, Rhizobiales and Burkholderiales were the dominant bacterial orders. At the genus level, *Gaiella*, *P3OB 42*, *Lactobacillus*, *Pseudolabrys* and *Terrimonas* were the dominant bacterial genera. The abundances of the common dominant genus *Bacillus* and *Candidatus Omnitrophus* were similar across treatments. Linear discriminant analysis (LEfSe) results indicated the presence of six indicator bacterial taxa in the LNL41 treatment. *Ellin6067* and *Tepidisphaera* showed significant or highly significant positive correlations with soil pH, organic matter, available potassium, ammonium nitrogen and available phosphorus. Network analysis further revealed that the LNL41 treatment enhanced the complexity and stability of the soil bacterial co-occurrence network. Bugbase functional prediction demonstrated that the abundance of stress tolerant functional groups in the LNL41 treatment increased by 5.38 percentage points, while it decreased by 10.43 and 7.25 percentage points in the CM and NS treatments, respectively. LNL41 significantly improved the ratio of soil nutrients, thereby enhancing the structure and functional characteristics of the soil bacterial community, stimulating bacterial stress tolerance functions, promoting black pepper growth, and reducing the incidence of *Fusarium* wilt.

Keywords: Lvnonglin[®] 41 compound microbial fertilizer; black pepper *Fusarium* wilt; soil; bacteria community; structure; function

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.12.017

胡椒 (*Piper* spp.) 为多年生木质藤本植物, 享有“香料之王”的称号, 是全球重要的香辛料作物之一, 兼具显著的药用与工业价值^[1]。我国作为世界主要胡椒生产国之一, 自 1947 年引种以来, 胡椒已发展成为热区乡村振兴的关键热带经济作物。截至 2017 年, 全国胡椒种植面积接近 3 万 hm², 年产量达 3.60 万 t, 产量位居全球第五^[2]。我国胡椒种植具有明显的区域特征, 主要集中在海南、云南等地, 其中海南是我国胡椒主产区, 占全国胡椒种植面积和产量的 97% 以上, 连作现象十分普遍^[3], 连作障碍问题严重, 导致产量急剧下降。连作障碍是农业集约化程度提升与复种指数增加共同引发的严重问题, 如烟草、黄瓜等作物长期连作会改变土壤理化性质, 通过化感物质自毒作用及根际微生物群落的定向演替, 引发土壤微生物群落结构失衡。主要表现为细菌型土壤向真菌型土壤转变, 特别是镰刀菌数量增多^[4-6]。

镰刀菌 (*Fusarium solani*, *F. oxysporum* Schl. f. sp. *piperis*) 是胡椒枯萎病的主要病原菌^[7-9], 如马来西亚胡椒枯萎病的严重发生导致胡椒植株整株枯萎死亡, 胡椒种植园的经济寿命从 20 a 缩短至 6~8 a, 造成巨大的经济损失^[10], 枯萎病是胡椒连作障碍中危害严重的真菌性土传病害之一^[3]。为了防止胡椒连作导致的产量下降, 椒农常需频繁施用化学农药进行防治, 然而, 这种做法易引发环境污染、生态失衡和农药残留超标等问题, 不利于产区胡椒种植及相关产业的可持续发展。在此背景下, 采用微生物制剂 (如拮抗菌制剂) 可为解决这一问题提供新途径。

目前对胡椒枯萎病的研究主要集中在病原菌的分离鉴定、抗病性、活性成分和盆栽防效等方面^[10-13], 而关于微生物制剂改善胡椒根际土壤细菌群落结构变化和防控胡椒枯萎病的相关报道较少, 但在其他作物上已有大量研究, 多功能微生

物菌群与特定营养基质复配制成的微生物菌肥,在防控土传病害、提升作物产量和品质并缓解连作障碍方面具有广阔前景^[14-16]。含有木霉菌(*Trichoderma* spp.)和芽孢杆菌(*Bacillus* spp.)等功能菌株和有机营养制备的生物有机肥,具有增加土壤肥力、增强作物抗病能力、改善连作土壤理化性状、优化土壤微生物菌群的作用,富集了*Bacillus*、*Ammoniphilus*、*Acidibacter*等具有溶矿功能的细菌,降低了拮抗微生物的活性并降低了镰刀菌(*Fusarium*)、莱氏菌(*Lectera*)等病原菌丰度,同时增加了具有抗真菌活性的土著微生物如溶血杆菌属(*Lysobacter* spp.)的丰度^[17-23]。生物菌肥驱动土壤中有益微生物成为微生物网络的关键类群^[24],例如 WANG 等^[25]通过轮作菠萝结合生物有机肥防控香蕉枯萎病的研究发现,土壤中的细菌结构、真菌结构和伯克霍尔德菌(*Burkholderia*)相对丰度对病害发生率的约束作用最为显著。因此,研究微生物菌肥对根际微生物群落和连作枯萎病发生的影响,对保障胡椒产业健康发展至关重要。

绿农林®41 复合微生物菌肥(LNL41)为本团队研发并正式登记的产品,由优良生防菌长枝木霉(*T. longibrachiatum* H02)、专利菌株绿色木霉(*T. viride* H06)、枯草芽孢杆菌(*B. subtilis* BLG010)与氨基酸等营养载体复配制成。本研究团队前期已对 LNL41 在香蕉和番茄上的应用进行了报道^[26-27],而有关 LNL41 对胡椒连作土壤理化性质、根际微生物群落的影响和枯萎病的防治效果缺乏深入研究。为此,本研究在连作胡椒枯萎病高发地块展开试验,设置 LNL41 处理组,研究其对土壤养分、植株生长及病害发生率的影响,并利用 16S rDNA 测序技术分析胡椒根际细菌群落结构的变化。旨在探明 LNL41 与胡椒枯萎病发生、根际土壤理化特性及细菌群落间的关联机制,为有效防控连作胡椒枯萎病提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

供试菌株:生防菌长枝木霉 H02、专利菌株绿色木霉 H06 和枯草芽孢杆菌 BLG010 由中国热带农业科学院环境与植物保护研究所提供。

供试复合物微生物(CM):由生防菌长枝木霉 H02、专利菌株绿色木霉 H06(ZL2012103 23738.2)和枯草芽孢杆菌 BLG010(ZL2012102

48300.2)分别经活化、发酵、离心、去除代谢物,收集沉淀的高浓度菌体并干燥复配获得干粉,总有效活菌数为 5×10^9 CFU/g,其中 H02 活菌数为 8×10^8 CFU/g, H06 活菌数为 14×10^8 CFU/g, BLG010 活菌数为 28×10^8 CFU/g。

供试氨基酸粉:氨基酸含量为 35.6%,由四川世宏科技有限公司生产。

供试绿农林®41 复合微生物菌肥(LNL41),微生物肥(2019)准字(7527)号,由中国热带农业科学院环境与植物保护研究所研制,海南宝绿春农业开发有限公司生产。取长枝木霉 H02、专利菌株绿色木霉 H06 和枯草芽孢杆菌 BLG010 的高浓度菌体干粉、氨基酸粉和复合肥(15-15-15)复配制备获得。有效成分包括:有机质含量 $\geq 40\%$,总养分($N+P_2O_5+K_2O$)为 12%,总有效活菌数为 5×10^9 CFU/g,其中 H02 活菌数为 8×10^8 CFU/g, H06 活菌数为 14×10^8 CFU/g, BLG010 活菌数为 28×10^8 CFU/g。

供试菌肥营养基质(NS):取 LNL41 水溶后,在 121 °C, 20 min 条件下湿热灭菌。养分指标与 LNL41 相同[有效成分包括:有机质含量 $\geq 40\%$,总养分($N+P_2O_5+K_2O$)为 12%]。

供试胡椒品种:大叶胡椒。

1.2 方法

1.2.1 试验地点 试验时间为 2024 年 9 月 10 日至 2025 年 7 月 10 日;试验地点设在海南省文昌市文城镇新合村胡椒基地,连作年限达 13 a,土壤较为板结,酸化现象较为严重,肥力有所下降,枯萎病发生率呈上升趋势,产量较低。常年胡椒枯萎病发生严重。土壤以砖红壤为主,土体深厚,质地多为砂质壤土。试验开始前耕层土壤基本理化性质:有机质含量为 11.07 g/kg,铵态氮含量为 34.48 mg/kg,速效磷含量为 135.67 mg/kg,速效钾含量为 231.32 mg/kg, pH 为 5.48。

1.2.2 试验设计 田间试验在常规施肥的基础上,分别设置 4 个处理:清水对照(CK)、绿农林®41 复合微生物菌肥(LNL41)、菌肥营养基质(NS)和复合微生物(CM)。不同处理随机区组排列,每处理各 100 株,每处理 3 个重复。

自 2024 年 9 月 10 日开始,施用时分别取 LNL41、CM 和 NS 各 5 kg 用 2500 kg 清水稀释至 500 倍,浇灌于胡椒根部,每间隔 3 周浇灌 1 次,共 13 次。

1.2.3 土壤养分测定 在胡椒采收期,每个重复采用五点取样法选取 5 株胡椒的 10~20 cm 根围土

壤 200 g，混匀、去除石块和植物残体、风干，过 200 目筛后，运用灼烧法测量土壤有机质含量，利用 HM-TYA 型土壤肥料养分速测仪测定土壤速效氮、速效磷、速效钾含量，利用 TR-8D 盐度检测仪测定土壤盐度，利用 pH 计测定土壤酸碱度。

1.2.4 胡椒生长测定和田间病害调查 在胡椒成熟期，自然光下分别从每株上、下部选取健康叶片，用叶绿素测定仪 TYS-4N 测定叶片叶绿素含量（SPAD 值）；参照祖超等^[28]的方法测定千粒质量、穗长。参照文献[8-9]的方法调查胡椒枯萎病在主花期（2024 年 10 月 20 日）、膨大期（2025 年 1 月 20 日）、灌浆期（2025 年 3 月 20 日）和成熟期（2025 年 6 月 20 日）的发病率，计算不同处理对胡椒枯萎病的防治效果。发病率=发病株数/调查总株数×100%；防治效果=(对照发病率-处理发病率)/对照发病率×100%。

1.2.5 土壤细菌微生物多样性测定 取适量 1.2.3 中制备的土样装入灭菌离心管中，置于 -80 ℃超低温冰箱中速冻后，委托北京百迈客生物科技有限公司检测土壤细菌多样性。采用 TGuide S96 磁珠法土壤/粪便基因组 DNA 提取试剂盒提取土壤总 DNA，基于 PacBio 测序平台，利用单分子实时测序（single molecule real-time sequencing）的方法对 marker 基因进行测序。

1.3 数据处理

采用 Excel 2016、SAS 9.0 软件对试验数据进行统计分析，采用 Duncan 氏新复极差法进行差异显著性检验。使用 QIIME2 软件、R 语言对测序结果进行样品 α 、 β 多样性、物种丰度和聚类热图分析，基于效应大小线性判别（linear discriminant analysis effect size, LEfSe）方法分析差异物种，用 Pearson 法对微生物、土壤养分指标进行相关性分析，采用 BugBase 软件分析细菌表型，以上分析在百迈克云平台（<https://international.bio-cloud.net>）上完成。根据 ggClusterNet 函数分析土壤细菌分子生态网络。

2 结果与分析

2.1 不同处理对胡椒根际土壤养分含量的影响

与 CK 相比，各处理对土壤养分的改善作用依次表现为 LNL41>CM>NS。各处理间铵态氮含量差异显著；CK 和 CM 处理的各指标均差异显著；CK 和 NS 处理的有机质、速效磷含量和 pH 差异不显著，其余指标间差异显著；LNL41 和 CM 处理的有机质、速效钾含量和 pH 差异不显著，其余指标差异显著；LNL41 和 NS 处理的各指标均差异显著；CM 和 NS 处理的速效磷含量和盐度差异不显著，其余指标差异显著（表 1）。

表 1 不同处理胡椒根部的土壤养分含量
Tab. 1 Soil nutrient content in black pepper roots under different treatments

处理 Treatment	有机质 OM/(g·kg ⁻¹)	铵态氮 AN/(mg·kg ⁻¹)	速效磷 AP/(mg·kg ⁻¹)	速效钾 AK/(mg·kg ⁻¹)	pH	盐度 SY/%
CK	12.53±0.31 ^b	35.90±2.72 ^d	143.33±4.65 ^c	246.00±6.19 ^c	5.40±0.10 ^b	0.19±0.01 ^a
LNL41	17.00±1.15 ^a	59.87±3.44 ^a	187.67±8.41 ^a	317.67±6.44 ^a	6.20±0.10 ^a	0.12±0.01 ^c
CM	15.63±0.74 ^a	49.57±3.76 ^b	159.67±4.51 ^b	304.40±9.89 ^a	5.90±0.30 ^a	0.15±0.02 ^b
NS	13.70±0.46 ^b	42.20±1.95 ^c	151.07±2.27 ^{bc}	267.93±7.14 ^b	5.43±0.25 ^b	0.16±0.01 ^b

注：同列不同小写字母表示差异显著（ $P<0.05$ ）。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

2.2 不同处理对胡椒生长和发病率的影响

通过调查不同处理对成熟期胡椒生长的影响发现，与 CK 相比，各处理的促生作用表现为 LNL41>CM>NS，各处理的叶绿素含量、穗长和千粒质量增幅分别达 26.12%~67.87%、6.20%~18.33%和 1.48%~6.44%。各处理的叶绿素含量差异显著；CK、LNL41 和 CM 处理的穗长差异显著，而 CK 与 NS、CM 与 NS 之间的穗长差异不显著；CK、LNL41 和 NS 处理的千粒质量差异显著，而

LNL41 与 NS、CM 与 NS 处理的千粒质量差异不显著（表 2）。

通过调查不同处理对不同生育期胡椒枯萎病发病率的影响发现，与 CK 相比，各处理的控病作用表现为 LNL41>CM>NS。在主花期、膨大期、灌浆期和成熟期各处理的发病率和防效均达到显著差异，4 个时期的发病率分别为 2.67%~14.33%、6.33%~28.00%、11.67%~49.67%和 15.67%~66.67%，防效分别达 47.19%~90.06%、38.34%~85.94%、

表 2 不同处理对胡椒生长特性的影响
Tab. 2 Effect of different treatments on the growth of black pepper plant in field

处理 Treatment	叶绿素 Chlorophyll/SPAD	穗长 Ear length/mm	千粒质量 Thousand seed eight/g
CK	30.50±2.69 ^d	66.79±2.32 ^c	53.77±1.76 ^c
LNL41	51.20±1.40 ^a	79.03±2.15 ^a	57.23±1.19 ^a
CM	44.03±2.18 ^b	73.90±3.22 ^b	56.50±0.96 ^{ab}
NS	38.47±2.30 ^c	70.93±1.99 ^{bc}	54.57±1.01 ^b

注：同列不同小写字母表示差异显著（ $P<0.05$ ）。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

34.52%~84.50%和 21.91%~81.64%（表 3）。

2.3 不同处理连作胡椒根际细菌 α 、 β 多样性分析

根据表 4 可知，各处理的覆盖率（coverage）无显著差异，范围为 0.9498~0.9606，说明各处理的

样本 OTU 覆盖度已经饱和，未检测到基因序列的概率很低，本次测序结果能够代表不同处理方式下连作胡椒根际土壤细菌群落的真实情况。

与 CK 相比，LNL41、CM 和 NS 处理的物种丰度指标特征数、ACE 指数、Chao1 指数和 Shannon 指数分别提高了 15.08%~25.53%、12.82%~20.28%、12.89%~18.78%和 1.05%~3.53%；CK 与 LNL41 处理的特征数、ACE 指数、Chao1 指数和 Shannon 指数差异显著；CK 与 CM、CK 与 NS 处理的特征数 Feature、ACE 指数和 Chao1 指数差异显著；LNL41 与 CM 处理的特征数、ACE 指数和 Chao1 指数差异不显著；LNL41 与 NS 处理的特征数、ACE 指数和 Shannon 指数差异显著；CM 与 NS 处理仅 ACE 指数差异显著；各处理的 Simpson 指数差异不显著（表 4）。

表 3 不同处理对不同生育期胡椒枯萎病发病率及防治效果的影响
Tab. 3 Effects of different treatments on the incidence and control effect of black pepper *Fusarium* wit at different growth stages

处理 Treatment	主花期 Flower stage		膨大期 Expansion stage		灌浆期 Grouting stage		成熟期 Maturity stage	
	发病率 Disease incidence/%	防效 Control efficiency/%	发病率 Disease incidence/%	防效 Control efficiency/%	发病率 Disease incidence/%	防效 Control efficiency/%	发病率 Disease incidence/%	防效 Control efficiency/%
CK	27.33±4.51 ^a		45.33±3.06 ^a		76.00±4.36 ^a		85.33±2.08 ^a	
LNL41	2.67±0.58 ^d	90.06±2.86 ^a	6.33±2.52 ^d	85.94±5.62 ^a	11.67±3.21 ^d	84.50±4.90 ^a	15.67±3.51 ^d	81.64±4.02 ^a
CM	8.33±1.53 ^c	69.18±6.03 ^b	20.67±1.53 ^c	54.19±5.82 ^b	29.33±3.21 ^c	61.15±6.66 ^b	40.33±4.16 ^c	52.78±3.92 ^b
NS	14.33±2.52 ^b	47.19±8.22 ^c	28.00±3.00 ^b	38.34±2.62 ^c	49.67±2.08 ^b	34.52±4.25 ^c	66.67±3.51 ^b	21.91±2.28 ^c

注：同列不同小写字母表示差异显著（ $P<0.05$ ）。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

表 4 α 多样性指数统计
Tab. 4 α diversity index statistics

处理 Treatment	特征数 Feature	ACE	Chao1	Simpson	Shannon	覆盖率 Coverage
CK	1706.33±57.95 ^c	2383.11±51.21 ^c	2347.26±109.92 ^b	0.9955±0.00 ^a	9.1621±0.14 ^b	0.9498±0.00 ^a
LNL41	2142.00±3.61 ^a	2866.46±22.98 ^a	2788.01±39.11 ^a	0.9964±0.00 ^a	9.4859±0.04 ^a	0.9570±0.00 ^a
CM	2094.67±74.45 ^{ab}	2821.87±49.92 ^a	2781.99±68.86 ^a	0.9957±0.00 ^a	9.2871±0.02 ^b	0.9606±0.00 ^a
NS	1963.67±131.56 ^b	2688.58±32.56 ^b	2649.82±55.97 ^a	0.9958±0.00 ^a	9.2581±0.06 ^b	0.9567±0.00 ^a

注：同列不同小写字母表示差异显著（ $P<0.05$ ）。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

在 OTU 水平对不同处理细菌群落进行 PCoA 分析，其中 PC1 的贡献率为 31.52%，PC2 的贡献率为 14.15%，二者累积贡献率为 45.67%（图 1）。3 个处理能明显分开，说明相同处理样品的细菌群落结构差异较小，不同处理样品的细菌群落结构差异较大。

2.4 目和属水平上细菌群结构组成分析

目水平丰度相对含量（OTUs 数相对丰度前 15）排名前 5 的细菌目中，Solirubrobacterales 为

CK 的独有优势目；Rhizobiales 和 Burkholderiales 为各处理的共有优势目；Lactobacillales 为 CK、LNL41 和 CM 处理的共有优势目；Gaiellales 为 CK、LNL41 和 NS 处理的共有优势目；Chitinophagales 为 LNL41、CM 和 NS 处理的共有优势目；Myxococcales 为 CM 和 NS 处理的共有优势目；Bacillales 在 CK、LNL41、CM 和 NS 各处理中的丰度排名分别为 14（1.61%）、12（2.19%）、13（1.39%）、15（1.58%）（图 2A）。

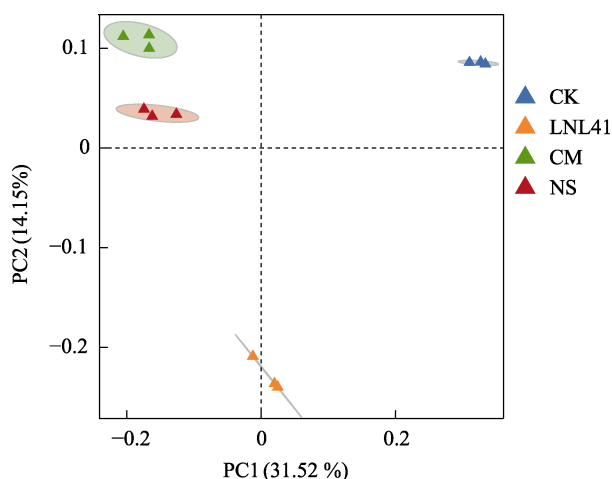


图 1 不同处理的细菌群落 PCoA 分析
Fig. 1 PCoA of bacterial community in different treatments

进一步对各分组样品在属水平 (OTUs 数相对丰度前 15) 排名前 5 的相对丰度进行分析, 结果表明, 不同处理的细菌群落结构存在明显差异, 排名前 5 的细菌属中, *unclassified Micropepsaceae* 为 CK 独有优势属; *Gaiella* 为 CK、LNL41 和 NS 处理的共有优势属; *P3OB_42* 为各处理的共有优势属; *Lactobacillus* 为 CK 和 LNL41 处理的共有优势属; *Terrimonas* 为 LNL41、CM 和 NS 处理的共有优势属; *Nitrospira* 为 LNL41 和 CM 处理的共有优势属; *Pseudolabrys* 为 CK 和 CM 处理的共有优势属; *Pedomicrobium* 分别为 CK 和 NS 的独有优势属; *Bacillus* 在 CK、LNL41、CM 和 NS 各处理中的丰度排名分别为 9 (1.50%)、9 (2.12%)、15 (1.24%)、12 (1.49%) (图 2B)。

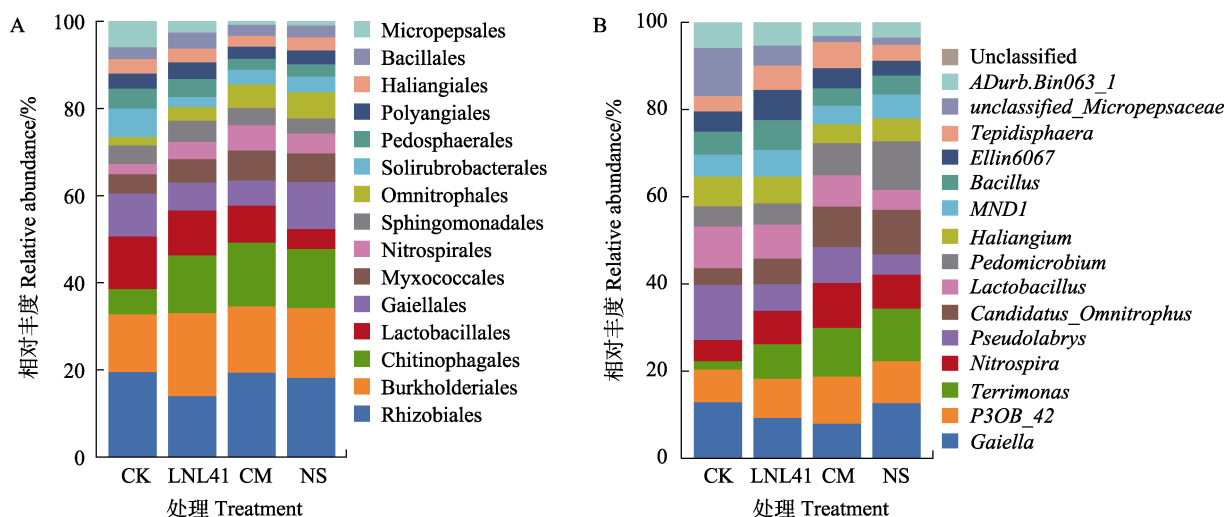


图 2 根际土壤细菌群落在目 (A) 和属 (B) 水平上的相对丰度
Fig. 2 Relative abundance of bacterial communities in rhizosphere soil at order (A) and genus (B) level

2.5 物种丰度聚类热图

在物种丰度聚类热图中, 横向聚类表明, 不同物种在 CK、LNL41 和 CM 处理的枝长较短, 3 个处理间丰度相似; 纵向聚类显示, 各处理共有优势属 *Bacillus* 与 *Candidatus Omnitrophus* 丰度相似; *Haliangium* 和 *Pedomicrobium* 分别与 *Lactobacillus* 和 *Pseudolabrys* 相似 (图 3)。

2.6 差异物种分析

基于效应大小线性判别分析 (linear discriminant analysis effect size, LEfSe) 方法, 分析不同处理属水平的显著性差异的标志性物种 (图 4A)。通过设置线性判别分析 (linear discriminant analysis, LDA, $LDA \geq 3.5$), 4 个处理共筛选出 41

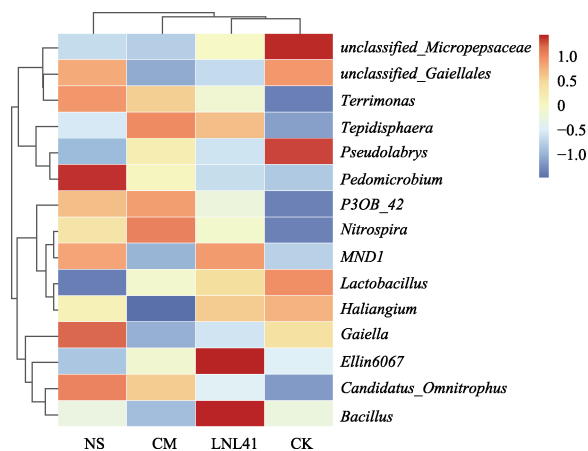


图 3 属水平物种丰度聚类热图
Fig. 3 Cluster heat map of species abundance at genus level

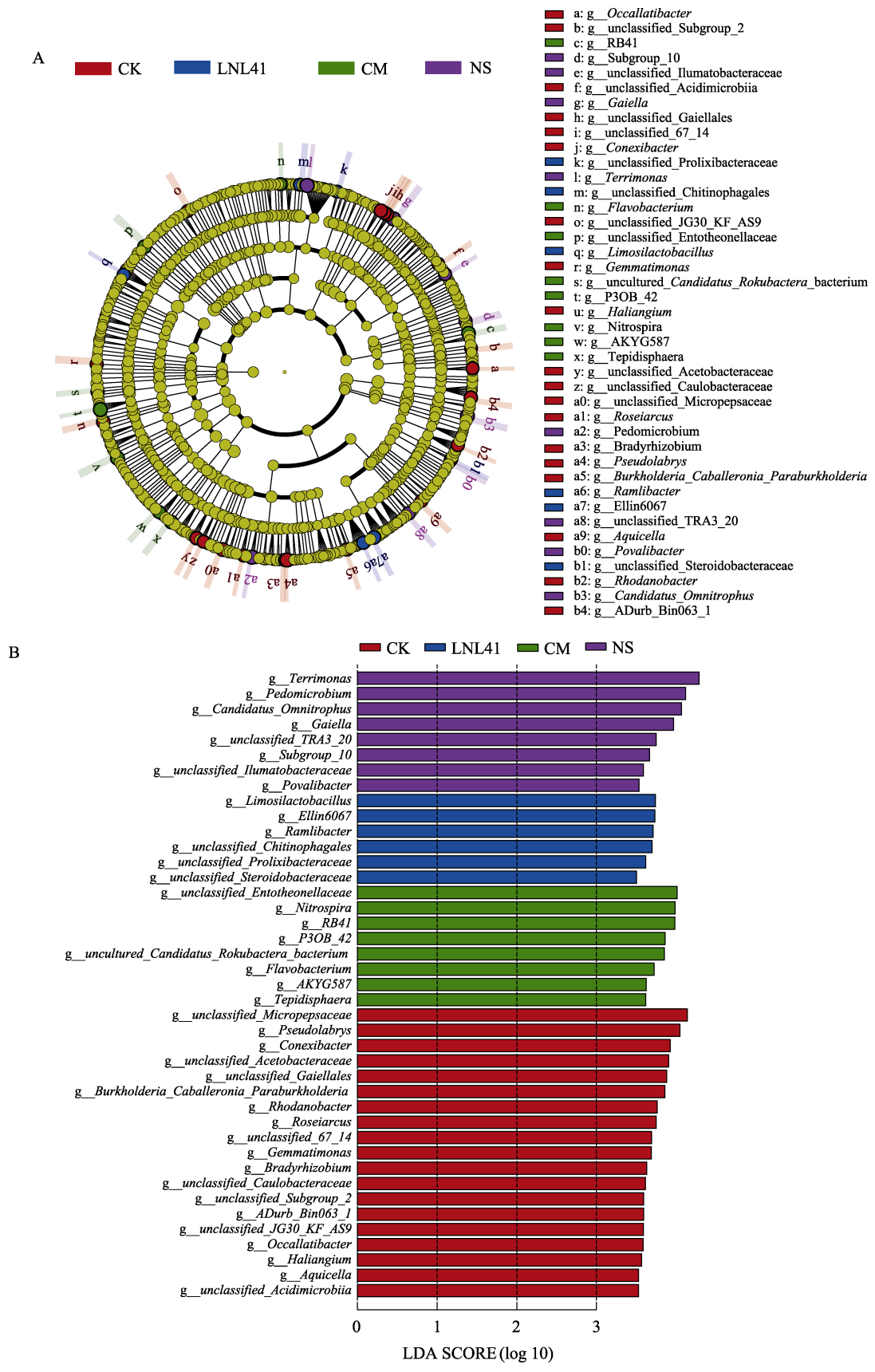


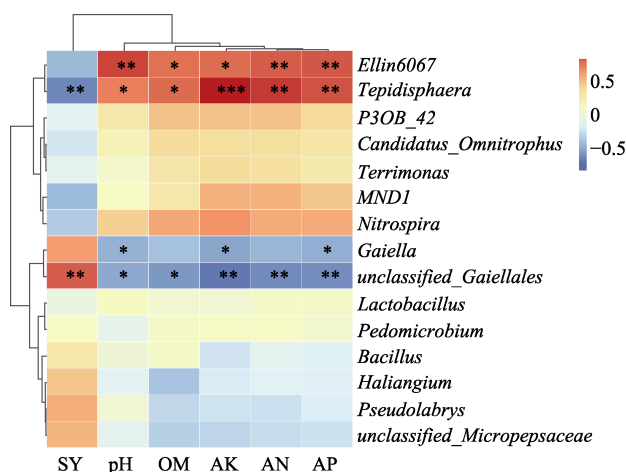
图 4 不同处理根际土壤差异物种 LefSe 分析聚类图 (A) 和 LDA 分数图 (B)

Fig. 4 LefSe analysis cluster diagram (A) and LDA score diagram (B) of different species in rhizosphere soil under different treatments

个 biomarkers (图 4B)。与 CK 比较, LNL41 处理有 *Limosilactobacillus*、*Ellin6067*、*Ramlibacter*、*unclassified Chitinophagales*、*unclassified Prolixibacteraceae*、*unclassified Steroidobacteraceae* 共 6 类物种显著高于其他处理; CM 处理有 *unclassified Enttheonellaceae*、*Nitrospira*、*RB41*、*P3OB_42*、*uncultured Candidatus Rokubacteria bacterium*、*Flavobacterium*、*AKYG587*、*Tepidisphaera* 共 8 类物种显著高于其他处理; NS 处理有 *Terimonas*、*Pedomicrobium*、*Candidatus Omnitrophus*、*Gaiella*、*unclassified TRA3_20*、*Subgroup_10*、*unclassified Ilumatobacteraceae*、*Povalibacter* 共 8 类物种显著高于其他处理。

2.7 根际土壤微生物与环境因子的相关性分析

根际土壤细菌(丰度排名前 15)中, *Ellin6067* 和 *Tepidisphaera* 与土壤 pH、有机质、速效钾、铵态氮和有效磷呈显著或极显著正相关, *Gaiella* 和 *unclassified Gaiellales* 与上述土壤指标呈显著或极显著负相关; *Tepidisphaera* 与土壤盐度呈极显著负相关, 而 *unclassified Gaiellales* 与土壤盐度呈极显著正相关(图 5)。



*表示显著相关 ($P < 0.05$); **表示极显著相关 ($P < 0.01$);

***表示极显著相关 ($P < 0.001$)。

* indicates significant correlation ($P < 0.05$); ** indicates extremely significant correlation ($P < 0.01$); *** indicates extremely significant correlation ($P < 0.001$).

图 5 胡椒根际细菌和土壤环境因子的相关性分析

Fig. 5 Correlation analysis of bacteria in black pepper rhizosphere soil with soil environmental factors

2.8 不同处理对土壤细菌分子生态网络的影响

基于属水平进行不同处理微生物共发生网络分析。结果表明, 不同处理的微生物共发生网络中微生物组成较为相似, 均有酸杆菌门(*Acidoba-*

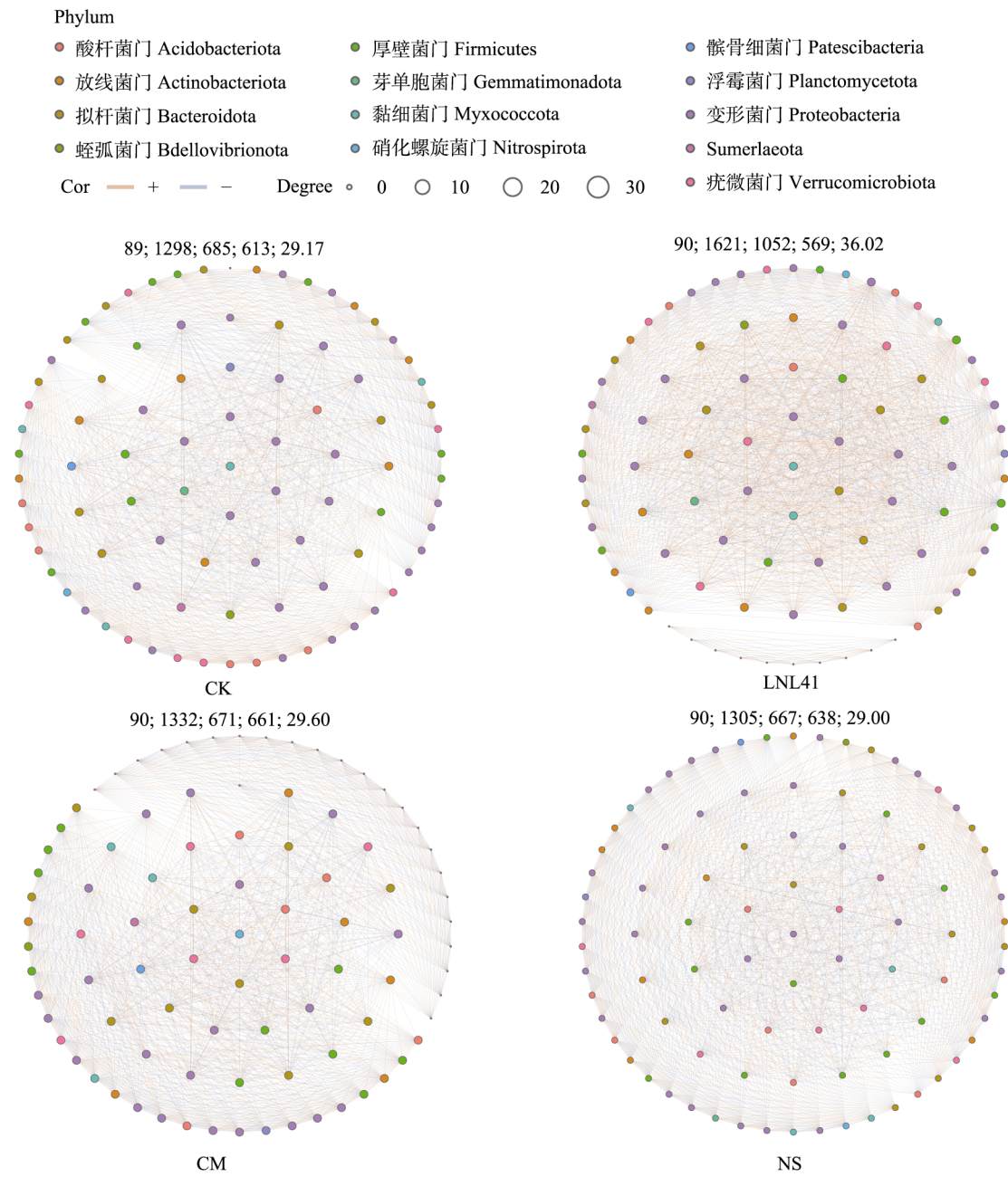
acteriota)、放线菌门(*Actinobacteriota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和蛭弧菌门(*Bdellovibrionota*)等 13 个门水平下的微生物组成(图 6)。然而, 不同处理的微生物共发生网络中微生物成员之间的互作关系具有较大的差异。与其他处理相比, LNL41 处理的网络节点数、边数、正相关边数以及网络平均度等参数均有所增加, 表明 LNL41 处理能增加土壤细菌共发生网络的复杂性和稳定性。并且该结果与 LNL41 处理的微生物多样性增大的结果一致。

2.9 土壤细菌群落功能预测

基于 BugBase 数据库对胡椒根际土壤细菌表型进行预测分析, 共检测到 9 种微生物表型(图 7)。与 CK 相比, 总体表现为 LNL41 处理的 stress tolerant 功能类群丰度增加了 5.38 个百分点, 而 CM 和 NS 处理的则分别下降了 10.43 个百分点和 7.25 个百分点。具体表现为: LNL41 处理的 gram negative、potentially pathogenic、stress tolerant 和 anaerobic 的功能类群丰度增幅较大, 达到 4.31%~9.83%; CM 处理的 gram negative、potentially pathogenic、anaerobic 功能类群丰度增幅较大, 达到 7.66%~11.78%; NS 处理的 potentially pathogenic 和 anaerobic 功能类群丰度增幅较大, 达到 4.13%~4.96%。与 CK 相比, LNL41 处理的 forms biofilms、gram positive、contains mobile elements、aerobic 功能类群丰度下降幅度为 5.55%~11.92%; CM 处理的 stress tolerant、contains mobile elements、gram positive、aerobic 功能类群丰度降幅较大, 达到 10.43%~17.44%; NS 处理的 facultatively anaerobic、stress tolerant、aerobic 功能类群丰度降幅较大, 达到 3.31%~4.30%。

3 讨论

微生物菌肥兼具改善土壤理化性质(如养分状况)、调节根际微生态平衡、抑制土传病害以及促进作物增产提质等多重功能。本项目组研究发现氨基酸作为营养载体促进芽孢杆菌菌体增殖、分泌抑菌物质和促生长物质^[27, 29]。ZHENG 等^[30]研究发现土壤养分和细菌群落失衡是土传枯萎病的重要特征。YU 等^[31]研究发现微生物肥料能有效缓解土壤酸化, 增加土壤速效钾和有机质含量, 并有利于提高根际土壤硝酸还原酶活性, 在提高土壤微生态方面具有重要作用。本研究应



网络图上方数据依次为节点数、边数、正相关边数、负相关边数、平均度。网络图中每个节点表示 1 个属，不同颜色的点表示不同门。节点之间的连线为微生物之间的 Spearman 相关系数，粉色连线表示正相关，蓝色连线表示负相关；圆点的大小表示该节点度的大小，连线越多表示该节点与其他节点的相关性越高，中心性越强，节点就越大。

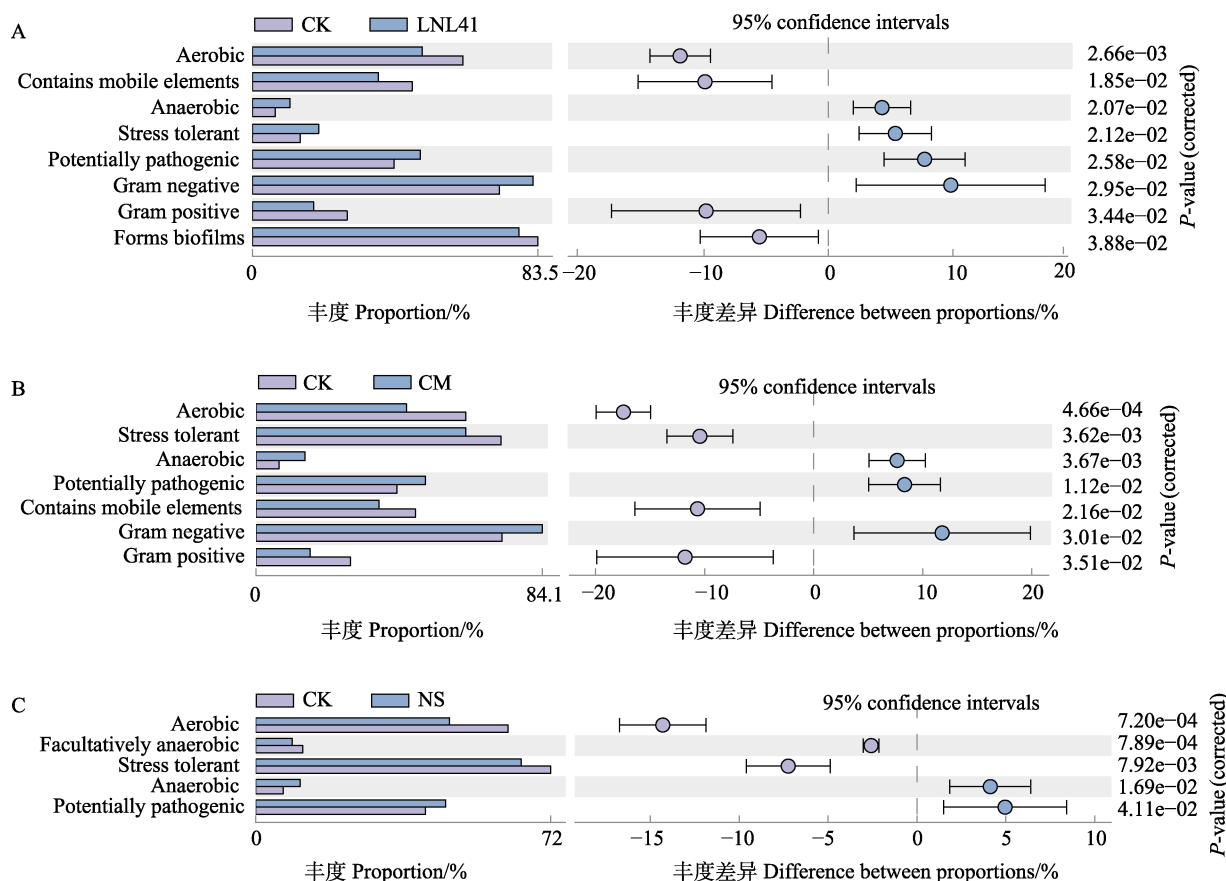
The data above the network graph, in order, are the number of nodes, number of edges, number of positive correlations, number of negative correlations, and average degree. In the network graph, each node represents a genus, and nodes of different colors indicate their belonging to different phyla. The connecting lines between nodes represent the Spearman correlation coefficients between microorganisms: pink lines denote positive correlations, while blue lines represent negative correlations. The size of a node corresponds to its degree, the more connections a node has, the higher its correlation with other nodes and the greater its centrality, thus the larger the node appears.

图 6 不同处理对胡椒连作土壤细菌群落分子生态网络的影响

Fig. 6 Effects of different treatments on molecular ecological network of soil bacterial community in continuous cropping

用含有长枝木霉、绿色木霉和枯草芽孢杆菌作为功能菌株的复合微生物菌肥 LNL41，明显提升了胡椒根际土壤的有机质、铵态氮、速效磷、速效钾含量和 pH，降低了盐度，显著优于 CM 和 NS 处理，与 YU 等^[31]和李得铭等^[32]应用微生物肥缓

解土壤酸化、提高土壤速效钾和有机质含量的研究结果相似，由此推测微生物菌肥中的功能菌株芽孢杆菌和木霉通过代谢氨基酸类营养物质实现高效增殖，进而活化根际难溶性矿物养分，显著提升土壤养分含量。



A、B 和 C 分别为 LNL41、CM 和 NS 处理与 CK 的显著差异表型。

A, B and C represent significant phenotypic difference between LNL41, CM and NS treatment and CK, respectively.

图 7 基于 BugBase 的胡椒根际土壤细菌表型预测

Fig. 7 Phenotypic prediction of bacteria in black pepper rhizosphere soil based on BugBase

汪军等^[26]研究表明,施用 LNL41 微生物菌肥增加了番茄株高、茎围、叶面积、光合作用、叶绿素、产量和水溶性糖;ZHOU 等^[14]施用含有木霉和芽孢杆菌的微生物制剂显著促进了番茄 SPAD 值、防御酶活性、D-果糖等指标的提升。本研究也发现促生作用表现为 LNL41>CM>NS,千粒质量、叶绿素含量、穗长均增幅明显,表现出对连作胡椒的增产作用,其原因可能是 LNL41 提高了胡椒根系的养分吸收效率,以及对有害生物和非生物因子的耐受力,从而促进其生长。微生物菌肥制剂具有改善土壤生态环境、抑制病原菌增殖、提高作物免疫力、增加有益微生物数量等功效,能有效抑制土传病害的发生^[26, 32-34]。CHEN 等^[35]发现施用含有地衣芽孢杆菌 (*Bacillus licheniformis* X-1) 和甲基营养型芽孢杆菌 (*B. methylotrophicus* Z-1) 的生物有机肥后,草莓枯萎病发病率降低 82.84%;汪军等^[16, 26]应用含有木霉、淡紫拟青霉和枯草芽孢杆菌的微生物菌肥后,番茄和香蕉枯萎病发病率分别下降至 16.33% 和

1.10%。本研究中, LNL41 对胡椒各生长期的枯萎病发病率控制在 2.67%~15.67% 之间,防效维持在 81.64%~90.06% 之间,而单独施用 CM 和 NS 处理的从苗期至成熟期其防效均大幅下降,成熟期防效仅分别为 21.91% 和 52.78%,表明复合微生物菌群需依赖营养基质中的关键物质完成增殖过程并分泌拮抗活性成分,有效重构了根际微生态环境,增强了根系抗病能力。

施用木霉、芽孢杆菌等生防制剂可增加根际土壤等有益微生物的种群丰度,诱导土壤细菌群落丰富度和多样性增加来抑制枯萎病等土传病害^[17, 35-36]。本研究中施用 LNL41、NS 和 CM 后的物种丰度指标特征数提高了 15.08%~25.53%,丰富度指标 ACE 指数、Chao1 指数分别提高了 12.82%~20.28% 和 12.89%~18.78%,多样性指标 Shannon 指数提高了 1.05%~3.53%;由此推测上述 3 种处理在抑制病原菌的同时,也提高了土壤中细菌种类的丰度。TANG 等^[37]施用含有红杆菌 (*Erythrobacter* sp. YH-07) 的有机粪肥 BF 防治

番茄枯萎病,增加了番茄根际微生物丰富度和多样性,以及芽孢杆菌属(*Bacillus*)、交替红色杆菌属(*Altererythrobacte*)等有益菌丰度。JAMIL 等^[38]发现健康香蕉和感染枯萎病香蕉根际细菌群落关键类群和土壤理化性质的变化对香蕉健康指标具有潜在的指示作用。本研究发现 LNL41 处理后 Bacillales 和 *Bacillus* 丰度分别为 2.19% 和 2.12%, 高于其他处理, *Bacillus* 与 *Candidatus Omnitrophus* 丰度相似,同时 *Limosilactobacillus* 等 6 类差异物种显著高于其他处理; *Ellin6067* 和 *Tepidisphaera* 与土壤 pH、有机质、速效钾、铵态氮和有效磷含量呈正相关; LNL41 处理提高了土壤细菌共发生网络的复杂性和稳定性,说明施用 LNL41 后通过增加胡椒根际土壤细菌的丰度、丰富度和多样性而成为土壤微生物群落组成的主要驱动力,可能有助于诱导胡椒根际有效抵抗病原菌。

BugBase 是一种预测复杂微生物组内功能途径的生物水平覆盖以及生物可解释表型的方法。BugBase 通过表型情况预测微生物群落生态功能^[39]。WANG 等^[40]研究发现,含有芽孢杆菌的微生物有机肥能显著改变烟草根际土壤中细菌功能类群 gram-positive、potentially pathogenic、aerobic 和 gram-negative。YANG 等^[41]研究发现,施用多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*) KN-03 菌株能抑制柑橘黄龙病病菌增殖,同时提高 biofilm formation、element mobilization 和 stress tolerant 类群的相对丰度。LI 等^[42]发现对炭疽病和根腐病具有抗病性的攸县油茶(*Camellia yuhsienensis*)根际细菌优势功能类群为 gram-negative。本研究通过 BugBase 功能预测得知,与 CK 比较,LNL41 处理的 gram negative、potentially pathogenic、stress tolerant 和 anaerobic 功能类群显著增加,而 CM 和 NS 处理的 stress tolerant 功能类群均显著下降;LNL41 处理的 stress tolerant 功能类群丰度增加了 5.38 个百分点,而 CM 和 NS 处理则分别下降了 10.43 个百分点和 7.25 个百分点。推测 LNL41 处理可能通过提高胡椒根际耐逆性细菌丰度,从而有效抑制病原菌增殖。需要注意的是各处理的 potentially pathogenic 功能类群数量增加,此类细菌表型变化对真菌病害的影响尚不清楚,需进一步研究。今后应进一步探索其生防机理,发掘具有较强抗枯萎病作用的有益微生物,使其在胡椒枯萎病绿色防控领域发挥更好的作用。

4 结论

绿农林®41 复合微生物菌肥可降低连作胡椒枯萎病发病率,提高千粒质量、穗长和叶绿素含量等指标,改善胡椒根际养分有机质、铵态氮、速效磷、盐度和 pH,改善土壤细菌群落结构,提升压力耐受功能类群等丰度,表明根际施用绿农林®41 复合微生物菌肥防病促生作用显著,应用前景良好。

参考文献

- [1] 曾小红,李光辉,王小芳,胡杰.中国胡椒生产和贸易发展分析[J].热带农业科学,2023,43(9):108-113.
ZENG X H, LI G H, WANG X F, HU J. An analysis of pepper production and trade situation in China[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2023, 43(9): 108-113. (in Chinese)
- [2] 郝朝运,邬华松,范睿,秦晓威,谭乐和,胡丽松.我国胡椒种质资源描述符研究与应用[J].中国热带农业,2017(5):4-8.
HAO C Y, WU H S, FAN R, QIN X W, TAN L H, HU L S. Research and application of pepper germplasm resource descriptors in China[J]. Tropical Agriculture in China, 2017(5): 4-8. (in Chinese)
- [3] 郑维全,杨建峰,郝朝运,祖超,李志刚,鱼欢,邬华松.胡椒连作常见问题及其栽培技术[J].热带生物学报,2012,3(3):247-251.
ZHENG W Q, YANG J F, HAO C Y, ZU C, LI Z G, YU H, WU H S. Common problems arising from and key practices for successive cropping of black pepper[J]. Journal of Tropical Biology, 2012, 3(3): 247-251. (in Chinese)
- [4] 游川,杨天杰,周新刚,王孝芳,徐阳春,沈其荣,韦中.连作根系分泌物加剧土传病害的机制和缓解措施研究进展[J].土壤学报,2024,61(5):1201-1211.
YOU C, YANG T J, ZHOU X G, WANG X F, XU Y C, SHEN Q R, WEL Z. Research advances on mechanisms and preventions of soil-bore diseases exacerbated by root exudates in continuous cropping systems[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61(5): 1201-1211. (in Chinese)
- [5] LIU X, LI Y, REN X J, CHEN B H, ZHANG Y, SHEN C W, WANG F, WU D F. Long-term greenhouse cucumber production alters soil bacterial community structure[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2020, 20: 306-321.
- [6] GONG B, HE Y, LUO Z B, PENG H W, CAI H Q, ZHU Y N, BIN J, DING M J. Response of rhizosphere soil physicochemical properties and microbial community structure to continuous cultivation of tobacco[J]. Annals of Mi-

- crobiology, 2024, 74(4): 1-14.
- [7] SHANGO A J, MAJUBWA R O, MAERERE A P. Establishment of the causal agent(s) of spike shedding and stem wilting of pepper (*Piper nigrum* L.) in Morogoro district, Tanzania[J]. *Advances in Agriculture*, 2020(1): 1-15.
- [8] 崔昌华, 郑服丛, 贺春萍, 李锐, 何小兵, 郑肖兰. 海南胡椒主要真菌病害调查与病原鉴定[J]. *安徽农业科学*, 2011, 39(6): 3355-3358.
- CUI C H, ZHENG F C, HE C P, LI R, HE X B, ZHENG X L. Investigation of main fungal diseases of pepper (*Piper nigrum* L.) in Hainan province and its pathogen identification[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2011, 39(6): 3355-3358. (in Chinese)
- [9] 桑利伟, 谭乐和, 刘爱勤, 邬华松, 孙世伟, 荀亚峰. 海南省胡椒主要病害现状初步调查[J]. *植物保护*, 2010, 36(5): 133-137, 148.
- SANG L W, TAN L H, LIU A Q, WU H S, SUN S W, GOU Y F. A survey on the status of main pepper diseases in Hainan province[J]. *Plant Protection*, 2010, 36(5): 133-137, 148. (in Chinese)
- [10] TAN W J, THANH T A V, RAFAEL E S, CHEN Y S, SAN YEO F K. Morphological and molecular characterization of *Fusarium* spp. associated with *Fusarium* wilt disease of *Piper nigrum* L. in northwestern region of Sarawak[J]. *Malaysian Journal of Microbiology*, 2021, 17(2): 165-177.
- [11] TRINDADE R, ALMEIDA L, XAVIER L, ANDRADE E H, MAIA J G, MELLO A, SETZER W N, RAMOS A, DASILVA J K R. Influence on secondary metabolism of *Piper nigrum* L. by co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium solani* f. sp. *piperis*[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(3): 484.
- [12] CHACÓN C, BOJÓRQUEZ-QUINTAL E, CAAMAL-CHAN G, RUÍZ-VALDIVIEZO V M, MONTES-MOLINA J A, GARRIDO-RAMÍREZ E R, RUIZ-LAUN. *In vitro* antifungal activity and chemical composition of *Piper auritum* Kunth essential oil against *Fusarium oxysporum* and *Fusarium equiseti*[J]. *Agronomy*, 2021, 11(6): 1-13.
- [13] LIU S C, LIU R B, CHU B, LI Z, MENG Q Q, GOU Y F, XUE C, TIAN T, CHEN P Y, WEI F, WEN S W, LIU Y N, SUN S W, GAO S F. Identification and screening of fungicides against *Piper nigrum* basal *Fusarium* wilt disease in Hainan, China[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2023, 63(11): 1254-1264.
- [14] ZHOU Y, YANG L Y, WANG J, GUO L J, HUANG J S. Synergistic effect between *Trichoderma virens* and *Bacillus velezensis* on the control of tomato bacterial wilt disease[J]. *Horticulturae*, 2021, 7(11): 1-14.
- [15] CHEN P, ZHANG J L, LI M, FANG F, HU J D, SUN Z W, ZHANG A S, GAO X X, LI J. Synergistic effect of *Bacillus subtilis* and *Paecilomyces lilacinus* alleviating soil degradation and improving watermelon yield[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 13: 1-11.
- [16] 汪军, 周游, 杨腊英, 刘磊, 符红文, 黄俊生. 施用复合菌肥与套作对香蕉枯萎病控病作用的影响[J]. *中国果树*, 2019(6): 69-72.
- WANG J, ZHOU Y, YANG L Y, LIU L, FU H W, HUANG J S. Effects of compound microbial fertilizer application and intercropping on controlling *Fusarium* wilt of banana[J]. *Chinese Fruit*, 2019(6): 69-72. (in Chinese)
- [17] 杜婵娟, 杨迪, 潘连富, 叶云峰, 张晋, 付岗. 香蕉枯萎病生防菌肥的优化及其防病促生效果研究[J]. *中国生物防治学报*, 2020, 36(3): 396-404.
- DU C J, YANG D, PAN L F, YE Y F, ZHANG J, FU G. Bio-fertilizer optimization and its control effect on banana *Fusarium* wilt[J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2020, 36(3): 396-404. (in Chinese)
- [18] 贺字典, 武春成, 沈江洁, 高玉峰, 常连生, 高增贵. 棘孢木霉菌肥对黄瓜枯萎病的防治效果及对连作黄瓜根际土壤微生物种群的影响[J]. *植物保护学报*, 2018, 45(3): 528-535.
- HE Z D, WU C C, SHEN J J, GAO Y F, CHANG L S, GAO Z G. Effects of *Trichoderma asperellum* bio-fertilizer on cucumber *Fusarium* wilt and microbial population in continuous cucumber cropping rhizosphere soil[J]. *Journal of Plant Protection*, 2018, 45(3): 528-535. (in Chinese)
- [19] TONG Y Y, ZHENG X Q, LIU H W, ZHANG H Q, DENG Y W, CHEN M, LV W G, CHEN J P, GE T D, YUAN Z F. Bio-organic fertilizer enhances soil mineral solubilization, microbial community stability, and fruit quality in an 8-year watermelon continuous cropping system[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2025, 61(4): 747-760.
- [20] 鲁耀雄, 高鹏, 彭福元, 李卫东, 李静, 崔新卫, 潘素君, 王运生. 蚯蚓联合生防细菌 *Bacillus velezensis* 改善连作百合土壤细菌群落结构及防治枯萎病的效果[J]. *植物营养与肥料学报*, 2024, 30(1): 147-159.
- LU Y X, GAO P, PENG F Y, LI W D, LI J, CUI X W, PAN S J, WANG Y S. Earthworm combined with *Bacillus velezensis* improves bacterial community structure and the control effect of *Fusarium* wilt diseases of continuous cropping lily[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2024, 30(1): 147-159. (in Chinese)
- [21] 黄君霞, 张荣, 徐少卓, 相立, 陈学森, 沈向, 尹承苗, 毛志泉. 过硫酸铵配施不同形态木霉菌肥缓解苹果连作障碍[J]. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27(6): 1104-1112.
- HUANG J X, ZHANG R, XU S Z, XIANG L, CHEN X S, SHEN X, YIN C M, MAO Z Q. Combining application of ammonium persulfate with different forms of *Tricho-*

- derma* fertilizer alleviates apple replant disease[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2021, 27(6): 1104-1112. (in Chinese)
- [22] YANG J Y, LIU X, RONG X M, JIANG P, XIA Y X, XIE G X, LUO G W, YAN X Y. Bio-organic fertilizer application improves cucumber growth, disease resistance, and soil fertility by regulating rhizosphere microbiomes[J]. Plant and Soil, 2025, 514: 1315-1329.
- [23] XIONG W, GUO S, JOUSSET A, ZHAO Q Y, WU H S, LI R, KOWALCHUK G A, SHEN Q R. Bio-fertilizer application induces soil suppressiveness against *Fusarium* wilt disease by reshaping the soil microbiome[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 114: 238-247.
- [24] ZHANG X, XUE C, FANG D, HE X H, WEI M Y, ZHUO C J, JUN J Y, SHEN B, LI R, LING N, SHEN Q R. Manipulating the soil microbiomes during a community recovery process with plant beneficial species for the suppression of *Fusarium* wilt of watermelon[J]. AMB Express, 2021, 11(1): 1-10.
- [25] WANG B B, SUN M Z, YANG J M, SHEN Z Z, OU Y N, FU L, ZHAO Y, LI R, RUAN Y Z, SHEN Q R. Inducing banana *Fusarium* wilt disease suppression through soil microbiome reshaping by pineapple-banana rotation combined with biofertilizer application[J]. Soil, 2022, 8: 17-29.
- [26] 汪军, 李晓霞, 刘建, 李得铭, 邓涛, 郭立佳, 黄俊生, 杨扬, 杨腊英, 周游, 符红文. 绿农林®41 复合微生物菌肥对番茄枯萎病发生和根际土壤真细菌群落的影响[J]. 热带作物学报, 2024, 45(11): 2416-2426.
- WANG J, LI X X, LIU J, LI D M, DENG T, GUO L J, HUANG J S, YANG Y, YANG L Y, ZHOU Y, FU H W. Effects of Lvnonglin® 41 compound microbial fertilizer on the occurrence of tomato *Fusarium* wilt and soil fungal community of tomato rhizosphere[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2024, 45(11): 2416-2426. (in Chinese)
- [27] 邵雪凤. 防控土传病害的绿农林®41 号菌肥田间激活技术研究与应用[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020.
- SHAO X F. Research and application of Lvnoglin® 41 bacterial fertilizers field activation technology to prevent and control soil-borne diseases[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020. (in Chinese)
- [28] 祖超, 李文平, 李志刚, 王灿, 鱼欢, 郑维全, 杨建峰. 缓释配方肥提升胡椒果实灌浆的机制研究[J]. 河南农业大学学报, 2020, 54(5): 778-785.
- ZU C, LI W P, LI Z G, WANG C, YU H, ZHENG W Q, YANG J F. Research on the mechanism of slow-release formula fertilizer improving grain-filling of black pepper[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2020, 54(5): 778-785. (in Chinese)
- [29] 郭立佳, 汪军, 杨腊英, 梁昌聪, 周游, 刘磊, 黄俊生. 含氨基酸水溶肥料对 2 株芽孢杆菌的激活作用[J]. 热带作物学报, 2020, 41(3): 549-555.
- GUO L J, WANG J, YANG L Y, LIANG C C, ZHOU Y, LIU L, HUANG J S. Activation of two *Bacillus* strains by an amino acids-containing water-soluble fertilizer[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2020, 41(3): 549-555. (in Chinese)
- [30] ZHENG Y X, YANG M, WU J G, WANG J M, XU Y L, YAN D, HE Y S. Study on interaction between bacterial community and microecological environment in rhizosphere soil of tobacco root rot caused by *Fusarium solani*[J]. Materials Express, 2021, 11(2): 166-173.
- [31] YU X Q, ZHANG Y Z, SHEN M C, DONG S Y, ZHANG F J, GAO Q, HE P L, SHEN G M, YANG J M, WANG Z B, BO G D. Soil conditioner affects tobacco rhizosphere soil microecology[J]. Microbial Ecology, 2023, 86: 460-473.
- [32] 李得铭, 徐云龙, 邓涛, 周游, 杨腊英, 黄俊生, 汪军. 复合微生物菌肥对番茄青枯病发生和根际土壤细菌群落的影响[J]. 南方农业学报, 2024, 55(9): 2641-2652.
- LI D M, XU Y L, DENG T, ZHOU Y, YANG L Y, HUANG J S, WANG J. Effects of compound microbial fertilizer on the occurrence of tomato bacterial wilt and bacterial community of tomato rhizosphere soil[J]. Journal of Southern Agriculture, 2024, 55(9): 2641-2652. (in Chinese)
- [33] 胡哲伟, 金淑, 应蓉蓉, 刘国强. 蚓粪和益生菌配施对土壤微生物生物量及酶活性的影响[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(11): 201-207.
- HU Z W, JIN S, YING R R, LIU G Q. Impacts of combined application of vermicompost and pro - biotics on soil microbial biomass and enzyme activities[J]. Jiangsu Agricultural Science, 2021, 49(11): 201-207. (in Chinese)
- [34] CHEN H J, ZHAO J M, JIANG J, ZHAO Z G, GUAN Z Y, CHEN S M, CHEN F D, FANG W M, ZHAO S. Effects of inorganic, organic and bio-organic fertilizer on growth, rhizosphere soil microflora and soil function sustainability in chrysanthemum monoculture[J]. Agriculture, 2021, 11: 1-14.
- [35] CHEN Y, XU Y P, ZHOU T, AKKAYA M S, WANG L L, LI S Y, LI X Y. Biocontrol of *Fusarium* wilt disease in strawberries using bioorganic fertilizer fortified with *Bacillus licheniformis* X-1 and *Bacillus methylotrophicus* Z-1[J]. 3 Biotech, 2020, 10(80): 1-14.
- [36] DU C J, YANG D, JIANG S B, ZHANG J, YE Y F, PAN L F, FU G. Biocontrol agents inhibit banana *Fusarium* wilt and alter the rooted soil bacterial community in the field[J]. Journal of Fungi, 2024, 10(11): 1-15.
- [37] TANG T T, SUN X, LIU Q, DONG Y H, ZHA M F. Treatment with organic manure inoculated with a biocontrol agent

- induces soil bacterial communities to inhibit tomato *Fusarium* wilt disease[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 13: 1-11.
- [38] JAMIL F N, HASHIM A M, YUSOF M T, SAIDI N B. Analysis of soil bacterial communities and physicochemical properties associated with *Fusarium* wilt disease of banana in Malaysia[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12: 1-11.
- [39] 崔明秦, 张东华, 闫晓慧, 洪英娣, 马焕成, 伍建榕, 刘丽. 油茶炭疽菌侵染对油茶叶片内生细菌群落结构的影响[J]. *中国生物防治学报*, 2022, 38(4): 911-919.
- CUI M Q, ZHANG D H, YAN X H, HONG Y D, MA H C, WU J R, LIU L. Effects of *Colletotrichum* sp. infection on endophytic bacterial community in leaves of *Camellia oleifera*[J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2022, 38(4): 911-919. (in Chinese)
- [40] WANG S L, ZHANG B, MA S Y, HAO J, ZHANG L, GUO C S, HONG J, DING H, ZHANG Y, WU Y H, WANG W T, SUN J, XING S, YANG J M, SHEN G M. Effects of microbial organic fertilizers on soil microbial communities and physicochemical properties in tobacco cultivation[J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2025, 13: 1-13.
- [41] YANG Y H, WANG F K, JIANG J L, JIANG L. Inhibition of citrus Huanglongbing disease by *Paenibacillus polymyxa* KN-03 and analysis with transcriptome and microflora[J]. *Agronomy*, 2023, 13: 1-23.
- [42] LI J, ZHANG C H, QU X J, LUO Z Q, LU S, KUZYAKOV Y, ALHARBI H A, YUAN J, NIU G H. Microbial communities and functions in the rhizosphere of disease-resistant and susceptible *Camellia* spp.[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 1-14.