

连作胡椒枯萎病不同发病率根际土壤微生物组特征分析研究

汪 军¹, 周 游^{1*}, 梁昌聪¹, 郭立佳¹, 杨 扬¹, 黄俊生¹, 王 灿², 杨腊英^{1**}, 他永全^{1**}

1. 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; 2. 中国热带农业科学院香料饮料研究所, 海南万宁 571533

摘 要: 为了明确根际土壤微生物对胡椒枯萎病菌入侵的响应, 为胡椒根际土壤微生态的研究、优异生防资源的挖掘及胡椒枯萎病的靶向防控提供理论依据和技术支持, 本研究分别采集健康(CK)、轻度发病(T₁)、中度发病(T₂)及重度发病(T₃)的胡椒根际土壤, 通过高通量测序技术分析细菌和真菌的群落结构、多样性和功能差异。结果表明: CK的特有细菌 OTUs 数、T₁的特有真菌 OTUs 数均最多; 在属分类水平上, 优势细菌属包括 *unclassified Acidobacteriaceae*、*unclassified Bacteria*、*unclassified Rhodospirillales*、*Gaiella*、*unclassified Betaproteobacteria*、*Terrimonas*、*unclassified Desulfuromonadia* 和 *Fontisphaera*; 优势真菌属包括 *Thermoascus*、*Mortierella*、*Apiotrichum*、*Fusarium*、*Rasamsonia*、*unclassified Fungi*、*Paracremonium*、*Rasamsonia*、*Talaromyces*、*Debaryomyces* 和 *Metarhizium*; 随发病程度增加, 细菌和真菌丰富度均呈上升-下降趋势, 多样性均呈上升-下降-上升趋势; PCoA 结果显示, 各处理的细菌和真菌群落差异明显; 线性判别分析(LEfSe)显示, 在属水平上, CK、T₁、T₂和T₃的细菌特有物种分别为14种、2种、6种和6种, 真菌特有物种分别为12种、10种、7种和9种; 对根际细菌和真菌进行跨域相互关联分析表明, *Fusarium*与*Acidibacter*、*Bradyrhizobium*、*Bryobacter*呈负相关; 随着发病程度增加, 细菌和真菌群落互作的网络参数呈上升-下降-上升趋势; 不同发病程度的potentially pathogenic功能类群丰度均显著高于健康胡椒, stress tolerant功能类群丰度呈显著上升-下降趋势; 重度发病的saprotroph功能类群丰度极显著高于健康胡椒, plant pathogen功能类群丰度呈显著上升-下降-上升趋势。胡椒枯萎病显著改变了根际土壤微生物特征。在发病初期, 胡椒根系可能通过招募有益微生物, 并激发细菌压力耐受、真菌腐生营养型和共生营养型等功能来抵御*Fusarium*侵染; 中后期根系受损加剧, 招募能力衰退, 病原菌逐渐占据主导地位, 有益菌群被抑制。

关键词: 连作胡椒; 枯萎病; 根际土壤微生物; 群落结构; 多样性

中图分类号: S435.73; S154.3 文献标志码: A

Analysis of Microbiome Characteristics in Rhizosphere Soil of Continuous Cropping Pepper with Varying Incidence of *Fusarium* Wilt

WANG Jun¹, ZHOU You^{1*}, LIANG Changcong¹, GUO Lijia¹, YANG Yang¹, HUANG Junsheng¹, WANG Can², YANG Laying^{1**}, TA Yongquan^{1**}

1. Environment and Plant Protection Institute, 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; 2. Spice and Beverage Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Wanning, Hainan 571533, China

收稿日期 2025-10-13; 接受日期 2025-12-20

基金项目 海南省重点研发计划项目(No. ZDYF2024YJGG001-25, No. ZDYF2024XDNY184); 海南省胡椒产业技术体系项目(No. HNARS-09-ZJ03)。

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: Elucidating the response of rhizosphere soil microorganisms to the invasion of *Fusarium* in pepper provides a theoretical foundation and technical support for research on pepper rhizosphere microecology, the exploration of superior biocontrol resources, and the targeted control of pepper *Fusarium* wilt. Rhizosphere soil samples were collected from healthy (CK), mildly diseased (T_1), moderately diseased (T_2) and severely diseased (T_3) pepper plants. High-throughput sequencing and bioinformatics analyses were employed to compare the community structure and diversity of rhizosphere microorganisms and to assess the functional differences. CK had the highest number of unique bacterial OTUs, while T_1 had the highest number of unique fungal OTUs. At the genus level, the dominant bacterial genera included *unclassified Acidobacteriaceae*、*unclassified Bacteria*、*unclassified Rhodospirillales*、*Gaiella*、*unclassified Betaproteobacteria*、*Terrimonas*、*unclassified Desulfuromonadia* and *Fontisphaera* the dominant fungal genera included *Thermoascus*、*Mortierella*、*Apiotrichum*、*Fusarium*、*Rasamsonia*、*unclassified Fungi*、*Paracremonium*、*Talaromyces*、*Debaryomyces* and *Metarhizium*. With increasing disease severity, the richness of both bacteria and fungi initially increased and then decreased, while the diversity showed a trend of initial increase, followed by a decrease, and then a subsequent increase. PCoA results revealed distinct differences in bacterial and fungal communities among the treatments. Linear discriminant analysis (LEfSe) identified 14, 2, 6 and 6 bacteria-specific species at the genus level, respectively, and 12, 10, 7 and 9 fungi-specific species for CK, T_1 , T_2 and T_3 , respectively. Cross-domain correlation analysis between rhizosphere bacteria and fungi demonstrated that *Fusarium* was negatively correlated with *Acidibacter*、*Bradyrhizobium* and *Bryobacter*. As disease severity increased, the network parameters of bacterial and fungal community interactions exhibited an initial rise, followed by a decline, and then a subsequent rise. The abundance of potentially pathogenic microorganisms was significantly higher in diseased plants than that in healthy peppers, while the abundance of stress-tolerant microorganisms initially increased significantly and then decreased. The relative abundance of saprotrophs was significantly higher in severely diseased plants compared to healthy peppers, and the abundance of plant pathogens showed a significant increase-decrease-increase trend. Pepper *Fusarium* wilt significantly altered the characteristics of the rhizosphere soil microbiome. In the early stages of disease, pepper roots likely resist *Fusarium* infection by recruiting beneficial microorganisms, stimulating bacterial stress tolerance, and enhancing fungal saprotrophic and symbiotic functions. In the middle and late stages, intensified root damage leads to a decline in recruitment capacity, allowing pathogens to dominate and beneficial microbial communities to be suppressed.

Keywords: continuous pepper cropping; *Fusarium* wilt; rhizosphere soil microorganisms; community structure; diversity

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2026.03.015

胡椒 (*Piper nigrum*) 为多年生木质藤本植物, 享有“香料之王”之称, 是全球广泛栽培的重要香辛作物, 并在药用与工业领域具有显著的应用价值^[1], 在医药方面常用于健胃、解热、刺激支气管黏膜及抗癌等用途, 在食品加工行业中则作为抗氧化、防腐与保鲜材料使用^[2-3]。1947 年引种到我国种植, 截至 2017 年, 种植面积接近 3 万 hm^2 , 年产量达 3.60 万 t, 产量位居全球第五, 已成为热区乡村振兴的关键热带经济作物^[4]。我国胡椒种植主要集中在海南、云南等地, 其中海南占全国胡椒种植面积和产量的 97% 以上。连作现象十分普遍, 连作植物根系分泌物会加剧土传病原菌在土壤中的存活, 促进其由土体向根际的迁移和增殖, 同时破坏根际有益微生物群落。例如烟草、黄瓜等作物长期连作会导致土壤酸化与养分失衡, 进而降低土壤微生物多样性, 并显著增加镰刀菌 (*Fusarium* spp.) 的丰度及枯萎病发病率^[5-7]。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^[5], 镰刀菌 (*F. solani*、*F. oxysporum* Schl.

f. sp. *piperis*) 是胡椒枯萎病的主要病原, 且分布范围较广, 通常造成胡椒减产 5%~15%, 严重时导致胡椒植株整株枯萎死亡^[8-11], 例如马来西亚胡椒种植园发生枯萎病后, 经济寿命从 20 a 缩短至 6~8 a, 造成巨大的经济损失^[12]。

生物防治是控制土传病害的有效措施之一。高通量测序技术可显著提升土壤微生物中生防菌株筛选的效率和准确性。和国优等^[13]研究发现, 胡椒健康植株根际土壤中, 嗜酸栖热菌属、HSB__OF53-F07、酸杆菌属、JG30a-KF-32、FCPS473 的相对丰度显著高于枯萎病病株; 而病株根际土壤中, 土微菌属、卢得曼氏菌属、鞘氨醇单胞属的相对丰度显著高于健康植株。此外, 健康植株根际细菌群落的丰富度和多样性均高于病株, 且二者富集的细菌类群差异显著。YANG 等^[14]发现根际微生物组的群落结构与功能动态显著影响植物对土传病害的抗性。ZHENG 等^[15]通过研究健康和感染青枯病 (发病率为 100%) 的烟草根际土壤微生物发现, 健康根际土壤中的关键微生物网

络复杂性和群落丰富度显著高于感病土壤, 抑病性土壤和健康植物根系中的关键物种(如假单胞菌属)在抑制青枯病方面发挥了重要作用。LI 等^[16]分析发现, 烟草根腐病抑制性土壤微生物网络中比感病土存在更多的正向互作和关键类群, 从抑制性土壤中分离到 16 株真菌和 168 株细菌, 其中 39 株细菌和 10 株真菌均对 *F. solani* 表现出拮抗活性, 由这些关键分类群(如芽孢杆菌属和木霉)组成的微生物菌群表现出高抗真菌活性, 可有效控制烟草根腐病, 使土壤中的病原菌孢子含量下降 83.3%~94.2%。ZHOU 等^[17]研究发现, 香蕉枯萎病土壤中的尖孢镰刀菌古巴专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*, Foc)的丰度、真菌或细菌群落的丰富度和多样性均高于健康土壤; 而健康土壤中, 厚壁菌门(Firmicutes)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、乳球菌属(*Lactococcus*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)的丰度较高。FAN 等^[18]通过研究发现, 香蕉枯萎病发病土壤和健康土壤中, 芽孢杆菌(*Bacillus*)的丰度与病原菌尖孢镰刀菌古巴专化型热带 4 号生理小种(*F. oxysporum* f. sp. *cubense* tropical race 4, Foc TR4)的含量呈显著负相关, 并从抑病土壤中分离到贝莱斯芽孢杆菌(*B. velezensis*)YN1910, 其盆栽防效达 78.43%~81.76%, 且促生作用显著。

目前, 关于胡椒枯萎病根际土壤微生物的研究仍较为有限。尽管已有研究指出, 铵态氮、有机碳及脲酶活性是胡椒枯萎病植株与健康植株根际土壤细菌群落结构差异的关键因子^[13], 但枯萎病不同发病程度下胡椒根际土壤细菌与真菌群落的特征差异尚不明确, 这制约了基于土壤微生物组的靶向防控技术的实际应用。为系统解析连作条件下胡椒根际土壤微生物群落对枯萎病菌入侵的响应机制, 筛选具有生防潜力的有益菌种资源, 并推动生态友好型防控技术的发展, 本研究采用高通量测序技术, 全面比较健康植株与不同发病率(轻度、中度、重度)胡椒根际土壤的微生物组成、多样性、生态网络及功能差异, 并深入剖析其内在作用机制。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于海南省文昌市文城镇新合村胡椒基地(110°42'E, 19°35'N), 连续种植周期达 13 a, 土壤板结酸化, 常年枯萎病普遍发生, 严重减

产。土壤以砖红壤为主, 该土种土体深厚, 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 10.05 g/kg, 铵态氮含量为 32.11 mg/kg, 速效磷含量为 134.24 mg/kg, 速效钾含量为 230.18 mg/kg, pH 为 5.72。

1.2 方法

1.2.1 根际土壤样品采集 于 2024 年 12 月 3—13 日调查统计胡椒枯萎病发病情况^[9-11]。为避免边际效应, 选取距地块边缘 5 m 内区域进行调查统计^[19]。发病率计算公式: 发病率=发病株数/调查总株数×100%。通过调查统计, 试验地枯萎病发病率为 0%~70%。土壤采集方法参照文献[13], 在健康地块和发病地块分别采用五点采样法采集 10 株健康及不同发病率植株。采集健康(CK)、轻度发病(10%, T₁)、中度发病(40%, T₂)、重度发病(70%, T₃)植株根际土壤, 每等级取 5 份根际土壤样品各 50 g, 去除杂质后过 2 mm 筛, 混匀, 按发病率等级标记, 每个处理 3 个重复, 分装至 50 mL 离心管, 低温运输至实验室, 置于 -80 °C 保存, 备用。

1.2.2 土壤微生物多样性测定 土壤样品委托北京百迈客生物科技有限公司测序。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, 三代微生物多样性基于 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

使用 Usearch 软件对相似度为 97.0%的 reads 进行聚类, 获得 OTUs; 使用 QIIME2 软件、R 语言对样品进行 α 、 β 多样性、物种丰度分析, 基于效应大小线性判别(linear discriminant analysis effect size, LEfSe)方法分析差异物种; 根据各处理的物种丰度, 进行斯皮尔曼(Spearman)秩相关分析, 构建属水平相关性网络图。采用 BugBase 软件分析细菌表型, 并采用 FUNGuild 分析真菌表型, 以上分析均在北京百迈客生物科技有限公司云平台上完成。根据 ggClusterNet 函数分析土壤微生物分子生态网络, 计算不同处理属水平微生物相关性, 选择相关性系数大于 0.6 且具有显著差异的节点($P<0.05$)进行共发生网络的绘制, 网络布局采用“model_Gephi.2”格式, 并计算表征网络复杂性和稳定性的参数, 包括节点数、边数、正相关边数、负相关边数和平均度。

2 结果与分析

2.1 根际土壤微生物 OTUs 分析

Venn 图结果显示, 细菌和真菌 OTUs 数分别为 14 476 个和 5861 个。细菌 OTUs 数排序为: T_1 (3808 个) > CK (3685 个) > T_2 (3685 个) > T_3 (3582 个); 真菌 OTUs 数排序为: T_1 (1754 个) > CK (1393 个) > T_2 (1368 个) > T_3 (1346 个); CK 的特有细菌 OTUs 数最多, T_1 的特有真菌 OTUs 数最多。各处理共有细菌 OTUs 和真菌 OTUs 分别为 2036 个和 454 个, 分别占其 OTUs 总数的 14.06% 和 7.75% (图 1)。

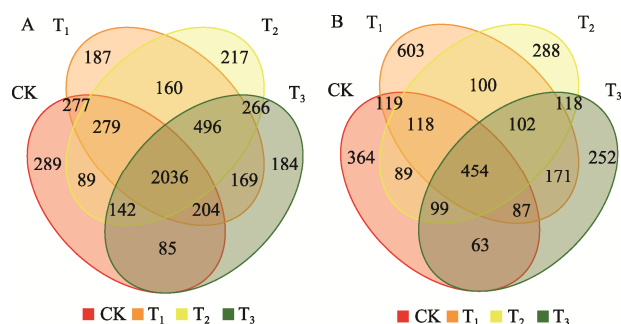


图 1 OTU 水平下细菌 (A) 和真菌 (B) Venn 图
Fig. 1 Venn diagram of bacteria (A) and fungi (B) at the OTU level

2.2 根际土壤微生物群落结构组成分析

物种分类学注释结果显示, 胡椒根际细菌归属于 33 门 85 纲 156 目 304 科 669 属; 真菌归属于 16 门 49 纲 111 目 250 科 522 属。在目水平上, 各发病率根际土壤中排名前 5 的细菌主要包括 Hyphomicrobiales、Terriglobales、Rhodospirillales、unclassified Bacteria、Chitinophagales、Burkholderiales, 丰度范围为 3.46%~11.99%, Rhodospirillales (10.40%) 为 CK 的独有细菌优势目, Burkholderiales 为 3 种不同发病率根际土壤的共有

细菌优势目 (3.64%~4.84%)。各发病率根际土壤中排名前 5 的真菌主要包括 Eurotiales、Hypocreales、Mortierellales、Trichosporonales、Sordariales、Agaricales、Saccharomycetales (相对丰度大于 3.00%); Mortierellales 为 CK 的独有真菌优势目 (6.29%), Saccharomycetales 为 T_2 和 T_3 的共有真菌优势目 (丰度分别为 19.31% 和 3.26%) (图 2)。

在属水平上 (图 3), 各发病率根际土壤中排名前 5 的细菌主要包括 unclassified Acidobacteriaceae、unclassified Bacteria、unclassified Rhodospirillales、Gaiella、unclassified Betaproteobacteria、Terrimonas、unclassified Desulfuromonadia 和 Fontisphaera, 丰度范围为 3.00%~11.68%。Gaiella 为 CK 的独有细菌优势属 (3.48%), Fontisphaera 为 T_1 的独有细菌优势属, unclassified Desulfuromonadia 为 T_2 和 T_3 的共有细菌优势属 (丰度分别为 3.58% 和 3.71%)。各发病率根际土壤中排名前 5 的真菌主要包括 Thermoascus、Mortierella、Apiotrichum、Fusarium、Rasamsonia、unclassified Fungi、Paracremonium、Rasamsonia、Talaromyces、Debaryomyces 和 Metarhizium, 丰度范围为 3.91%~16.49%。Mortierella 和 Rasamsonia 为 CK 独有真菌优势属 (丰度分别为 6.22% 和 4.95%), Paracremonium 为 T_1 的独有真菌优势属 (6.10%), Debaryomyces 和 Metarhizium 为 T_2 的独有真菌优势属 (丰度分别为 16.49% 和 10.33%), Talaromyces 为 T_3 的独有真菌优势属 (5.79%); Fusarium 和 Thermoascus 为 4 个不同发病率根际土壤的共有真菌优势属 (丰度分别为 5.29%~8.52% 和 3.91%~8.30%), 随着发病程度增加, Fusarium 丰度总体表现为上升 ($T_2 > T_1 > T_3 > CK$), 而 Thermoascus 丰度则表现为先降后升的趋势 ($CK > T_3 > T_2 > T_1$)。

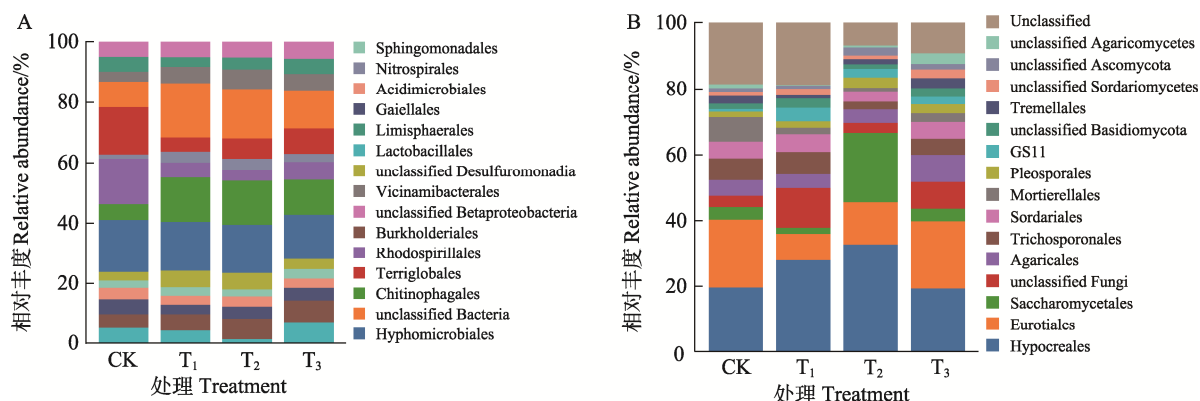


图 2 目水平根际土壤细菌 (A) 和真菌 (B) 的相对丰度

Fig. 2 Relative abundance of bacterial (A) and fungal (B) communities in rhizosphere soil at order level

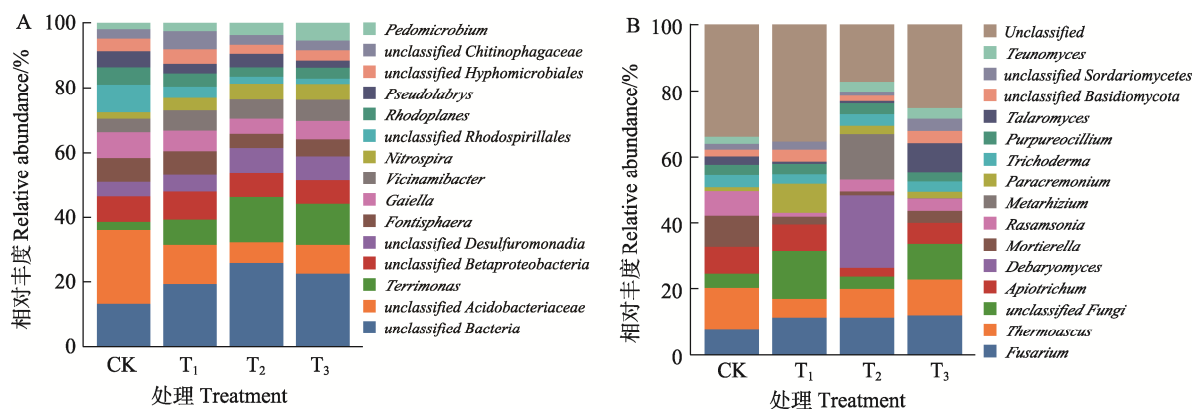


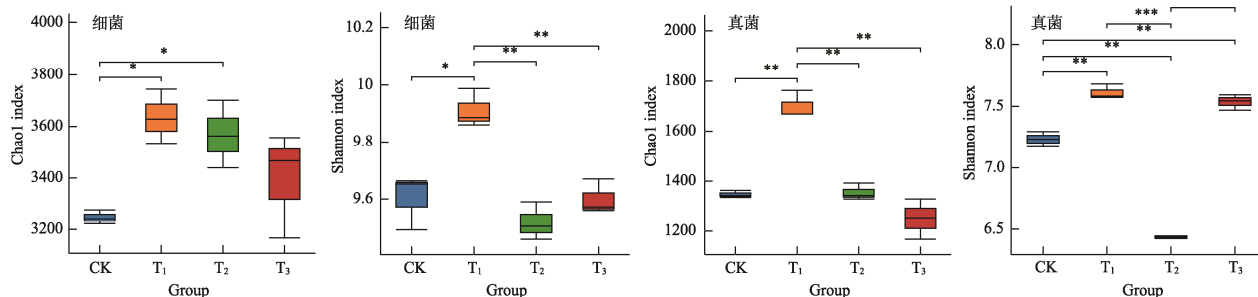
图 3 属水平根际土壤细菌 (A) 和真菌 (B) 的相对丰度

Fig. 3 Relative abundance of bacterial (A) and fungal (B) communities in rhizosphere soil at genus level

2.3 根际土壤微生物 α 多样性分析

Chao1 指数和 Shannon 指数分别用于衡量物种丰富度和物种多样性。随发病程度的增加, 细菌群落表现为: Chao1 指数先上升后下降, CK 与 T₁、T₂ 具有显著差异; Shannon 指数先上升后下

降再上升, T₁ 最高, 与 CK 差异显著, 与 T₂、T₃ 差异极显著。真菌表现为: Chao1 指数先上升后下降, T₁ 最高, 与 CK、T₂、T₃ 差异极显著; Shannon 指数先上升后下降再上升, 除 T₁ 和 T₃ 无显著性差异外, 其余处理间差异极显著 (图 4)。



*表示差异显著 ($P<0.05$); **表示差异极显著 ($P<0.01$); ***表示差异极显著 ($P<0.001$)。

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

图 4 根际土壤微生物群落 α 多样性指数

Fig. 4 Alpha diversity index of microbial community in rhizosphere soil

2.4 根际土壤微生物 β 多样性分析

在 OTU 水平对不同发病率根际土壤细菌和真菌群落进行 PCoA 分析, 结果显示, 细菌群落 PC1 和 PC2 的贡献率分别为 31.43% 和 14.11%, 二者累积贡献率为 45.54%; 真菌群落 PC1 和 PC2 的贡献率分别为 31.79% 和 29.71%, 二者累积贡献率为 61.50% (图 5)。

2.5 根际土壤微生物群落组成差异分析

基于线性判别分析 (LEfSe), 属水平上揭示了健康和不同发病率胡椒根际土壤的特有物种。在细菌属水平上, CK 的特有物种为 *unclassified Acidobacteriaceae*、*Aciditemimonas*、*Conexibacter*、*Rhodoplanes*、*Reyranella*、*Roseiarcus*、*Pseudolabrys*、*Rhizomicrobium*、*unclassified Acetobacteraceae*、

Hypericibacter、*unclassified Rhodospirillales*、*Paraburkholderia*、*unclassified Rhodanobacteraceae* 和 *Fontisphaera* 共 14 种; T₁ 的特有物种为 *Ramiibacter* 和 *Usitatibacter* 共 2 种; T₂ 的特有物种为 *unclassified Bacteria*、*Terrimonas*、*unclassified Actinomycetes*、*Brevitaleag*、*unclassified Thermodesulfobacteriota* 和 *Mucisphaera* 共 6 种; T₃ 的特有物种为 *Vicinamibacter*、*Paraflavitalea*、*Nitrospira*、*Pedomicrobi*、*unclassified Burkholderiales* 和 *unclassified Desulfuromonadia* 共 6 种 (图 6)。

在真菌属水平上, CK 的特有物种为 *Mortierella*、*Thermoascus*、*Rasamsonia*、*Muyocopron*、*Peziza*、*Saitozyma*、*Humicola*、*Chloridium*、

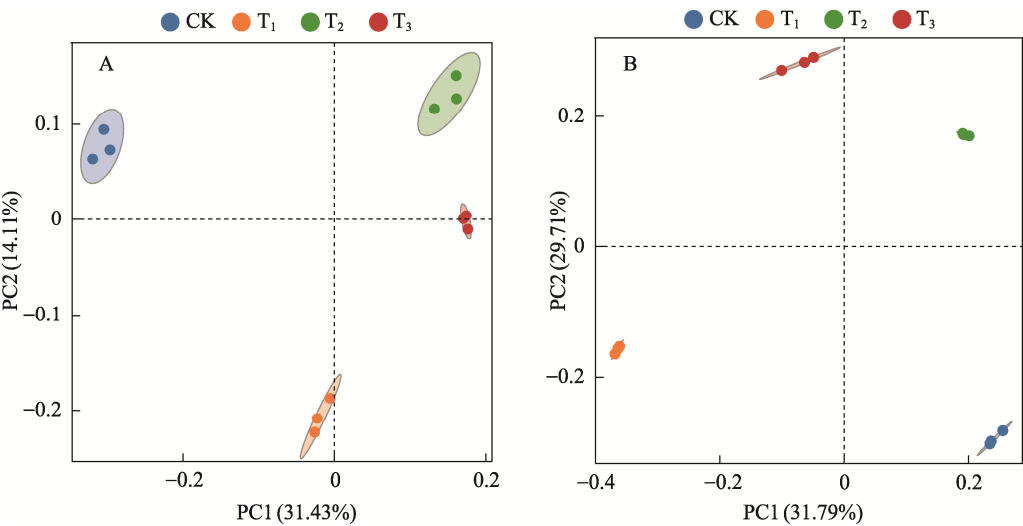


图 5 根际土壤细菌群落（A）和真菌群落（B）PCoA 分析
Fig. 5 PCoA analysis of bacterial communities (A) and fungal communities (B) in rhizosphere soil

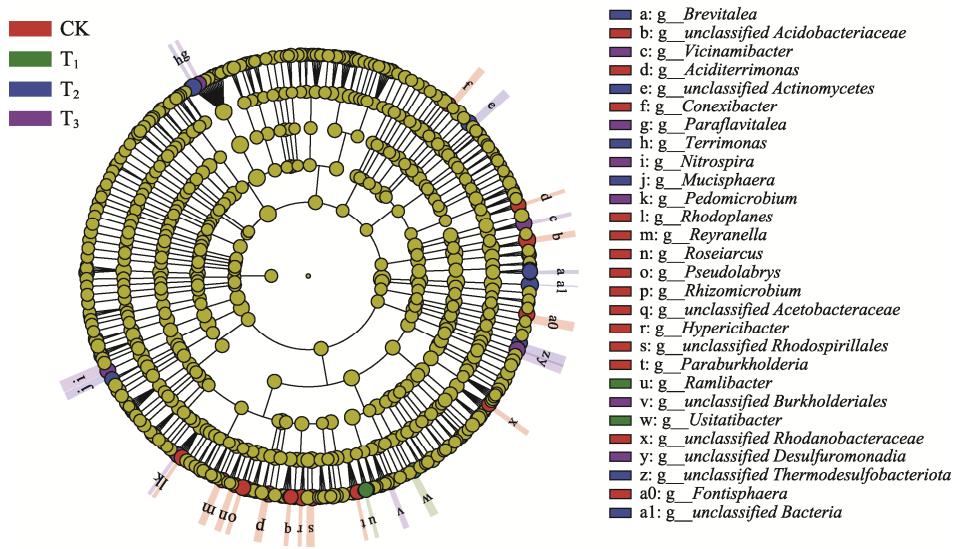


图 6 根际土壤细菌 LefSe 分析聚类图（LDA>3.5）
Fig. 6 LefSe analysis cluster diagram of rhizosphere soil bacterial community (LDA>3.5)

Metacordyceps、*Acremonium*g、*Wickerhamomyces* 和 *Basidiobolus* 共 12 种；T₁ 的特有物种为 *unclassified Fungi*、*Paracremonium*、*Apiotrichum*、*Geastrum*、*Gliocladiopsis*、*unclassified Basidiomycota*、*Rhizopus*、*Lasiodiplodia*、*Ramophialophora* 和 *Thozetella* 共 10 种；T₂ 的特有物种为 *Debaryomyces*、*Fusarium*、*Teunomyces*、*unclassified Ascomycota*、*Pluteus*、*Purpureocillium* 和 *Trichoderma* 共 7 种；T₃ 的特有物种为 *Talaromyces*、*Conocybeg*、*unclassified Agaricomycetes*、*Hannaellag*、*unclassified Sordariomycete*、*Plectosphaerella*、*Lepiotag*、*Thermomyces* 和 *Cercophora* 共 9 种（图 7）。

2.6 根际土壤微生物相关性网络分析

不同发病率根际土壤根际土壤细菌排名前 40 的整体共现网络表明，*Gaiella* 与 *unclassified Thermodesulfobacteriota* 呈负相关；不同发病率根际土壤真菌排名前 40 的整体共现网络表明，*Fusarium* 与 *Paracremonium*、*Pluteus* 呈正相关，与 *Rasamsonia*、*Thermoascus*、*Thermomyces* 呈负相关；不同发病率根际土壤细菌和真菌进行跨域相互关联分析表明，*Fusarium* 与 *Acidibacter*、*Bradyrhizobium*、*Bryobacter* 呈负相关（图 8）。

2.7 根际土壤微生物共发生网络分析

不同发病率根际土壤微生物属水平共发生网

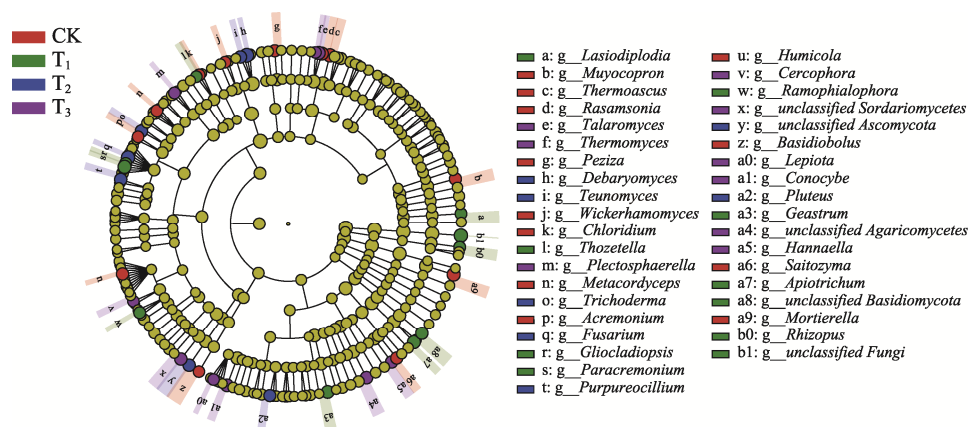


图 7 根际土壤真菌群落 LefSe 分析聚类图 (LDA>3.5)

Fig. 7 LefSe analysis cluster diagram of rhizosphere soil fungal community (LDA>3.5)

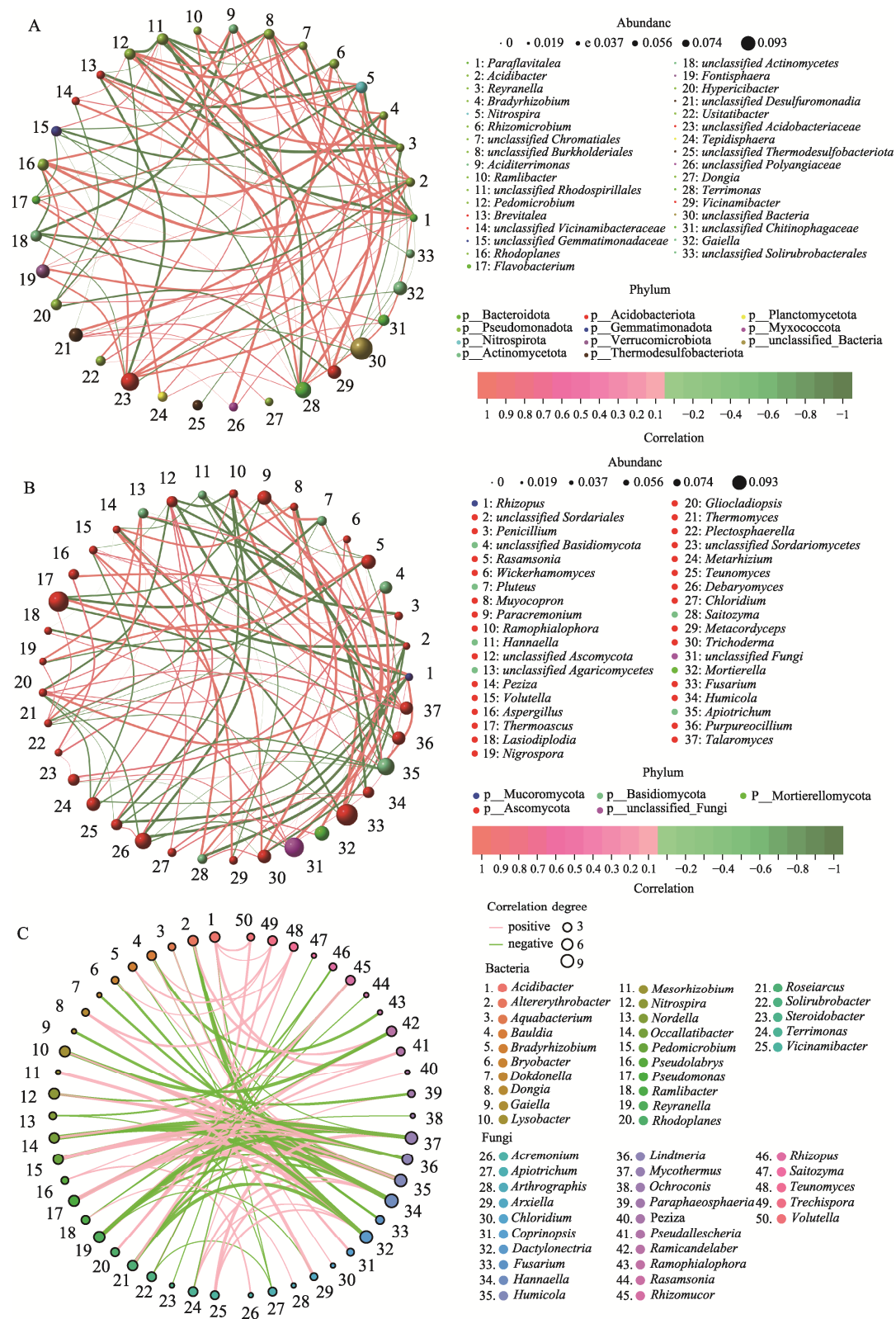
络分析表明,随着发病率升高,胡椒根际土壤细菌和真菌互作的网络参数总体表现为上升-下降-上升的趋势,其中细菌群落网络参数表现为下降-上升,而真菌网络参数表现为上升-下降-上升。细菌群落共发生网络图表明,CK 的网络边数(541)、正相关边数(395)、连接度(0.42)、平均度(21.22)、中心度(0.16)均最大,T₁的相关网络参数次之,T₃的相关网络参数较小,T₂的相关网络参数最小(图 9A,表 1)。真菌群落共发生网络分析表明,T₁的网络边数(531)、正相关边数(275)、负相关边数(256)、连接度(0.34)、平均度(18.96)均最大,T₃的相关网络参数次之,T₂的相关网络参数较小,CK 的相关网络参数最小(图 9B,表 1)。细菌和真菌互作共发生网络分析表明,T₁的网络边数(2075)、正相关边数(1113)、负相关边数(962)、连接度(0.37)、平均度(38.78)最大,T₃的相关网络参数次之,CK 的相关网络参数较小,T₂的相关网络参数最小(图 9C,表 1)。

2.8 根际土壤微生物功能预测

基于 Bugbase 对根际土壤细菌表型进行预测,结果表明,不同发病率根际土壤细菌主要包含 9 类功能类群(图 10A),分别为 stress tolerant(相对丰度为 12.07%~13.35%)、potentially pathogenic(15.37%~17.97%)、gram positive(2.53%~3.53%)、gram negative(17.69%~20.20%)、forms biofilms(17.26%~18.27%)、facultatively anaerobic(1.87%~2.29%)、contains mobile elements(13.87%~15.42%)、anaerobic(1.53%~3.37%)、aerobic(9.34%~14.11%)。与 CK 比较,T₁的 aerobic、forms biofilms 功能类群丰度显著降低 7.26%~16.09%,而 anaerobic、

potentially pathogenic、stress tolerant 功能类群丰度显著提高 4.60%~5.41%(图 10B);T₂的 aerobic、forms biofilms、stress tolerant 功能类群丰度显著降低 9.21%~25.60%,而 potentially pathogenic、anaerobic 功能类群丰度显著增加 6.24%~7.56%(图 10C);T₃的 aerobic、stress tolerant、forms biofilms 功能类群丰度显著降低 6.67%~20.98%,而 potentially pathogenic 功能类群丰度显著提高 4.51%(图 10D)。

基于 FUNGuild 对根际土壤真菌进行功能预测,结果表明,不同发病率根际土壤真菌主要包含 3 类功能类群,随发病率升高 pathotroph 功能类群(18.74%~45.67%)呈先上升后下降趋势,saprotroph(51.53%~77.06%)和 symbiotroph 功能类群(2.81%~10.43%)均呈先下降后上升趋势(图 11A)。进一步细分为若干 guilds 表明,CK 富集 animal pathogen、ectomycorrhizal、endophyte 功能类群,而 T₁~T₃ 富集 plant pathogen、wood saprotroph、fungal parasite、litter saprotroph 和 bryophyte parasite 功能类群(图 11B)。Trophic 功能差异分析表明,T₁的 pathotroph 功能类群相对丰度极显著高于 CK,而 symbiotroph 功能类群的相对丰度显著低于 CK(图 11C);T₂的 pathotroph 功能类群相对丰度极显著高于 CK,而 symbiotroph 和 saprotroph 功能类群相对丰度显著低于 CK(图 11D);T₃的 saprotroph 功能类群相对丰度极显著高于 CK,而 symbiotroph 功能类群相对丰度显著低于 CK(图 11E)。Guild 功能差异分析表明,与 CK 比较,T₁的 bryophyte parasite、litter saprotroph、fungal parasite、plant pathogen 和 wood saprotroph 功能类群丰度显著上升 2.14%~

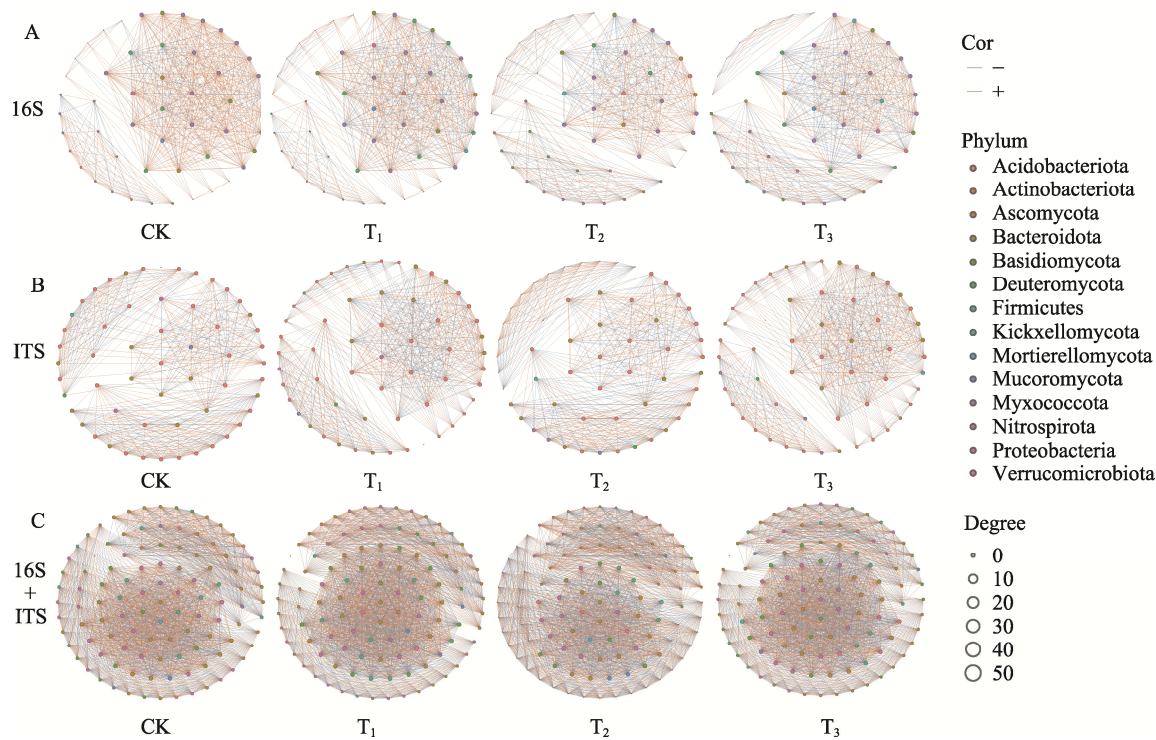


A: 细菌相关性分析图；B: 真菌相关性分析图；C: 细菌与真菌相关性网络分析图。圆圈大小代表丰度；线条表示 2 个属之间的相关性，线条粗细代表相关性强弱，粉红色线条表示正相关，绿色线条表示负相关。

A: Bacterial correlation analysis diagram; B: Fungal correlation analysis diagram; C: Bacterial and fungal correlation network analysis diagram. The size of the circle represents abundance; The line represents the correlation between the two genera, the thickness of the line represents the strength of the correlation, the pink line represents positive correlation, and the green line represents negative correlation.

图 8 根际土壤细菌与真菌关联网络分析

Fig. 8 Analysis of association network between bacteria and fungi in rhizosphere soil



A: 细菌; B: 真菌; C: 细菌和真菌。
A: Bacteria; B: Fungi; C: Bacteria and fungi.

图 9 根际土壤微生物群落共发生网络

Fig. 9 Co-occurrence network of microbial communities in rhizosphere soil

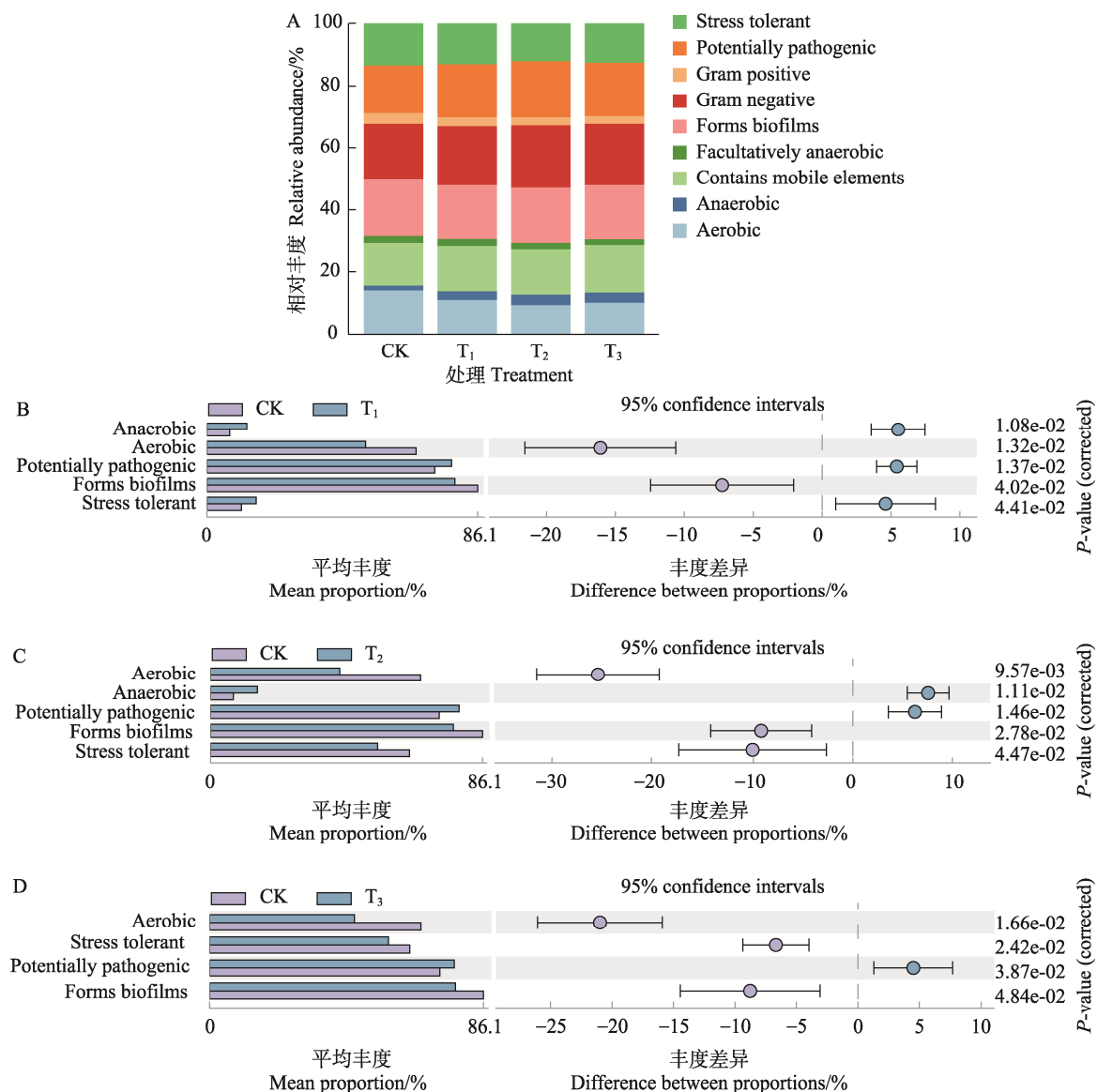
表 1 根际土壤微生物群落共发生网络参数

Tab. 1 Co-occurrence network parameters of microbial communities in rhizosphere soil

类型 Type	处理 Treatment	边数 Edges	正相关边数 Pos edges	负相关边数 Neg edges	连接度 Edge density	平均度 Average K	中心度 Centralization degree	相对模块化 Relative modularity
细菌	CK	541	395	146	0.42	21.22	0.16	3.05
	T ₁	517	289	228	0.41	20.27	0.15	2.81
	T ₂	439	241	198	0.34	17.22	0.10	4.61
	T ₃	489	250	239	0.38	19.18	0.12	3.85
真菌	CK	478	244	234	0.32	17.38	0.01	4.67
	T ₁	531	275	256	0.34	18.96	0.09	3.61
	T ₂	505	252	253	0.33	18.04	0.04	4.07
	T ₃	511	272	239	0.34	18.58	0.10	3.50
细菌+真菌	CK	1909	1089	820	0.34	36.02	0.09	7.49
	T ₁	2075	1113	962	0.37	38.78	0.12	5.54
	T ₂	1864	938	926	0.33	34.84	0.03	8.17
	T ₃	2010	1055	955	0.36	37.92	0.12	4.75

3.55%，而 endophyte、ectomycorrhizal、animal pathogen、undefined saprotroph 功能类群丰度显著下降 0.04%~6.21%(图 11F)；T₂ 的 animal pathogen、bryophyte parasite、litter saprotroph 和 fungal parasit 功能类群丰度显著上升 0.23%~20.67%，而 endophyte、plant pathogen 和 undefined saprotroph

功能类群丰度显著下降 1.29%~18.76%(图 11G)；T₃ 的 undefined saprotroph、plant pathogen、dung saprotroph 和 soil saprotroph 功能类群丰度显著上升 1.49%~4.31%，而 wood saprotroph、endophyte、ectomycorrhizal 和 animal pathogen 功能类群丰度显著下降 0.55%~3.08%（图 11H）。



A: 表型组成；B、C 和 D 分别为 T₁、T₂ 和 T₃ 处理与 CK 的显著差异表型。
A: Phenotypic composition; B, C and D represent phenotypic difference between T₁, T₂, T₃ treatments and CK, respectively.
图 10 基于 Bugbase 的根际土壤细菌表型预测

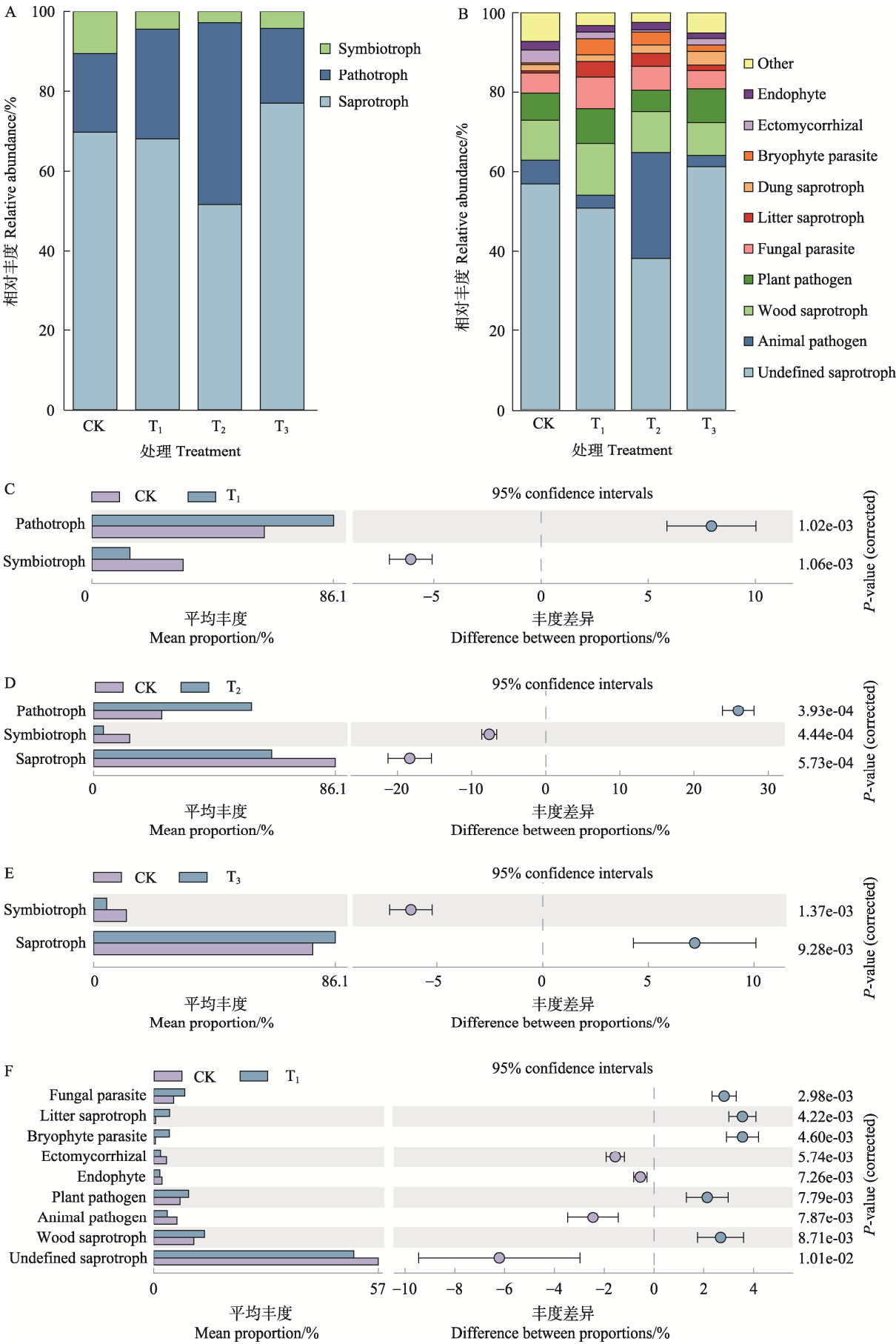
Fig. 10 Prediction of bacterial phenotypes in rhizosphere soil based on Bugbase.

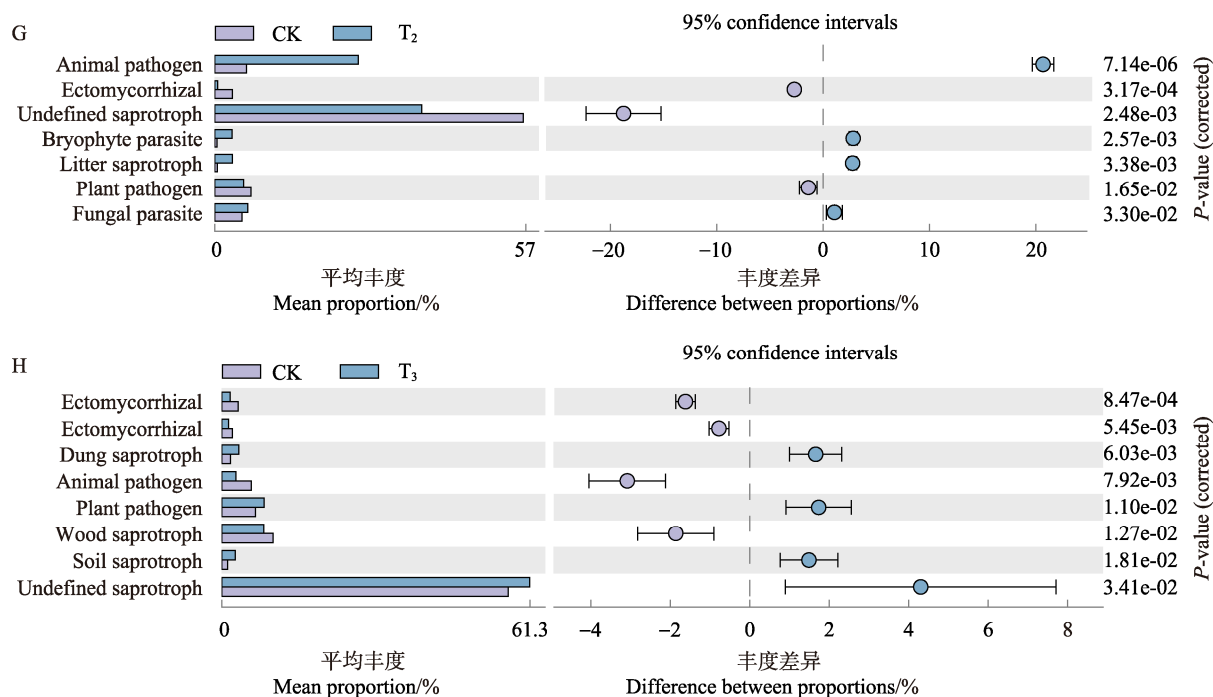
3 讨论

近年来，根际土壤微生物与土传病害发生之间的相互关系成为研究热点之一^[20]。根际土壤微生物组成复杂、活性较高，在帮助作物抵御土传病原菌入侵方面具有重要作用，被称为植物的第二基因组^[21-22]。根际微生物能够改善植物营养，促进生长。它们通过将根际区域的有机和无机物质转化为可利用的养分，从而提高作物产量和品质。此外，特定的根际细菌或真菌群落可通过分泌抗菌物质和诱导系统抗性来帮助植物抵御土传病原物的侵染^[23]。本研究采用微生物多样性高通量测序技术对健康和感染枯萎病的胡椒根际土壤

微生物进行比较分析，通过解析其群落结构、多样性和功能差异，明确了不同发病程度下根际土壤微生物的动态变化。需要说明的是，鉴于对同一植株的不同发病程度进行连续田间取样存在实际困难，本研究将病害的发病率作为替代指标，用以表征病害发展的不同阶段。

相对丰度分析表明，胡椒根际土壤优势细菌属为 *unclassified Acidobacteriaceae*、*unclassified Bacteria*、*unclassified Rhodospirillales*、*Gaiella*、*unclassified Betaproteobacteria*、*Terrimonas*、*unclassified Desulfuromonadia* 和 *Fontisphaera*；优势真菌属为 *Thermoascus*、*Mortierella*、*Apiotrichum*、





A: Trophic 功能组成; B: Guild 功能组成; C、D 和 E 分别为 T₁、T₂ 和 T₃ 与 CK 的 Trophic 功能差异; F、G 和 H 分别为 T₁、T₂ 和 T₃ 与 CK 的 Guild 功能差异。

A: Trophic modes composition; B: Guild profiles composition; C, D and E represent the Trophic functional difference between T₁, T₂, T₃ and CK, respectively; F, G and H represent the Guild functional differences between T₁, T₂, T₃ and CK, respectively.

图 11 基于 FUNGuild 的根际土壤真菌功能类群预测

Fig. 11 Prediction of fungal functional groups in rhizosphere soil based on FUNGuild

Fusarium、*Rasamsonia*、*unclassified Fungi*、*Paracremomium*、*Rasamsonia*、*Talaromyces*、*Debaryomyces* 和 *Metarhizium*，这与前人对黄瓜^[24]、烟草^[25]、苹果^[26]等根际微生物的研究结论相似。随着胡椒枯萎病发病程度增加，根际细菌和真菌的丰富度均呈先升后降的趋势，而多样性均呈上升-下降-上升的趋势。PCoA 分析结果显示，细菌和真菌群落差异明显。LEfSe 分析揭示了健康和不同发病率胡椒根际土壤的特有物种，在细菌属水平上，CK 特有物种为 14 种，T₁ 特有物种为 2 种，T₂ 特有物种为 6 种，T₃ 特有物种为 6 种；在真菌属水平上，CK 特有物种为 12 种，T₁ 特有物种为 10 种，T₂ 特有物种为 7 种，T₃ 特有物种为 9 种。*Fusarium* 与 *Acidibacter*、*Bradyrhizobium*、*Bryobacter* 呈负相关。受限于现有数据库的注释范围，部分物种序列未能获得精确的分类学注释。和国优等^[13]研究发现，健康胡椒植株根际土壤样品富集 19 个细菌进化支，而患病植株土壤样品仅富集 5 个细菌进化支，但患病植株根际土壤细菌群落的丰富度和多样性高于健康植株。YANG 等^[24]通过 β 多样性分析发现，健康黄瓜根际土壤的细菌和真菌群落结构与严重感染及轻度感染枯萎病

的黄瓜根际土壤存在显著差异。JAMIL 等^[27]研究发现，受枯萎病感染的香蕉根际土壤表现出更高的细菌群落丰富度和多样性，含有大量的变形菌门（*Proteobacteria*）；而健康香蕉根际土壤中则富集大量有益菌，如伯克霍尔德氏菌属（*Burkholderia*）和链霉菌属（*Streptomyces* spp.）。这些研究与本研究结果相似，推测在胡椒枯萎病发病初期，植株受到病原镰刀菌侵染后，激活了根际防御机制，试图通过招募有益菌群来抑制病原菌的扩张，导致多样性短暂上升。这种初始的防御响应可能不足以遏制病原菌的增殖，随着根系组织的严重受损，其招募能力可能随之衰退，多样性随之下降，根际微生态失衡，最终使得镰刀菌等病原菌占据主导地位，病害愈发严重。本研究结果突破了“多样性越高越健康”的认知，说明微生物群落的结构与功能变化比单一多样性指标更具生态意义，为通过调控根际微生态进行植物病害精准防控提供重要理论依据。

微生物分子生态网络反映了微生物之间的能量、信息和物质流动，常用于研究抑病土中复杂的微生物生态系统^[28-29]。本研究发现随着发病程度增加，细菌和真菌群落互作的网络参数呈现上

升-下降-上升趋势,推断发病初期病原菌入侵与有益微生物互作程度高,导致微生物群落复杂度和稳定性上升;病原物丰度占据优势后,有益微生物丰度下降,二者互作程度下降;随着发病程度加重,包括病原微生物等有害微生物入侵加剧,有害微生物主导的网络互作程度增加。

根际微生物在定殖积累过程中常发挥自身特定的生理功能,与其群落组成及结构密切相关^[30-32]。本研究基于 Bugbase 数据库预测细菌表型发现,与 CK 比较,轻度、中度和重度的 potentially pathogenic 功能类群丰度均显著增加, stress tolerant 功能类群丰度先显著升高再降低,而 aerobic 和 forms biofilms 功能类群丰度均显著下降,说明胡椒在发病初期病原菌感染刺激根际耐逆性细菌丰度增加,随着发病程度加重,根系受损不能分泌特定营养,导致 aerobic 和 forms biofilms 功能类群丰度持续下降,根际其他种类,如 potentially pathogenic 功能类群丰度随之增加。

腐生型真菌具有分解植物残体、动物粪便等重要生态作用,对植物生长具有重要促进作用^[33]。YANG 等^[24]研究发现,健康和感染枯萎病的黄瓜根际真菌在功能上存在差异,主要体现在粪便腐生菌、外生菌根菌、土壤腐生菌和木材腐生菌。WANG 等^[34]研究发现,镰刀菌感染牛油果引起的根腐病病株根际土壤真菌群落中,病理营养型和腐生营养型类群占主导;而健康植株的根际土壤真菌群落则以外生菌根和内生菌类群为主。许世洋等^[35]通过研究发现,青稞苗期根腐病的发生初期(发病率 5%~10%)能够激活植物根际系统防御机制,刺激有益菌群(如 AM)富集,以维持土壤生态稳定,但根际土壤真菌群落自身的维稳能力有限,在根腐病流行后期(发病率 15%~20%)病原真菌仍占据主导地位。本研究的 FUNGuild 真菌功能预测结果表明,随发病程度增加病理营养型(pathotroph)呈先上升后下降的趋势,腐生营养型(saprotroph)和共生营养型(symbiotroph)均呈先下降后上升趋势;guilds 细分表明,健康植株根际富集动物病原菌(animal pathogen)、外生菌根真菌(ectomycorrhizal)、内生菌(endophyte),而发病植株根际真菌功能类群有植物病原菌(plant pathogen)、木材腐生营养型(wood saprotroph)、真菌寄生菌(fungal parasite)、凋落物腐生营养型(litter saprotroph)和苔藓寄生菌(bryophyte

parasite),说明在发病初期,根际的营养环境有利于镰刀菌等病原菌的入侵及病理营养型(pathotroph)真菌的繁殖。作为响应,胡椒植株可能启动了“呼救”防御机制,通过招募有益微生物来抑制病原菌,致使病理营养型真菌的数量出现短暂回落。然而,随着病害加剧,作为宿主的胡椒根系细胞大量死亡,其残体为腐生营养型(saprotroph)与共生营养型(symbiotroph)真菌提供了丰富的营养来源,从而促进了它们的生长与增殖。

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] 唐颖,李雪森.黄卡瓦胡椒素 B 抑制 HER2 阳性乳腺癌细胞增殖的作用机制[J].医学研究生学报,2022,35(9):919-924.
TANG Y, LI X S. Mechanism of flavokawain B inhibiting the proliferation of HER2 positive breast cancer cells[J]. Journal of Medical Postgraduates, 2022, 35(9): 919-924. (in Chinese)
- [3] 范睿,邬华松,郝朝运,谭乐和,吴刚,杨建峰.胡椒资源 ISSR 遗传多样性研究[J].热带作物学报,2014,35(1):98-103.
FAN R, WU H S, HAO C Y, TAN L H, WU G, YANG J F. Genetic diversity of pepper germplasm resources by ISSR markers[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2014, 35(1): 98-103. (in Chinese)
- [4] 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]. China Tropical Agriculture, 2017(5): 4-8. (in Chinese)
- [5] 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)
- [6] LIU X, LI Y J, 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(2): 306-321.
- [7] GONG B, HE Y, LUO Z B, PENG H W, CAI H Q, ZHU Y N, DING M J. Response of rhizosphere soil physico-chemical properties and microbial community structure to continuous cultivation of tobacco[J]. *Annals of Microbiology*, 2024, 74(4): 1-14.
- [8] 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)
- [9] 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* Linn) in Hainan province and its pathogen identification[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2011, 39(6): 3355-3358. (in Chinese)
- [10] 桑利伟, 谭乐和, 刘爱勤, 邬华松, 孙世伟, 苟亚峰. 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)
- [11] 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.
- [12] TAN W J, THANH T A V, RAFAEL E S, CHEN Y S, YEO F K S. 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.
- [13] 和国优, 张义杰, 白来远, 鲁耀, 卢木朴, 王婧冉, 王振充, 瞿晓丽, 孔垂思. 胡椒枯萎病植株与健康植株根际土壤细菌群落结构差异性分析[J]. *中国热带农业*, 2025(1): 33-43.
- HE G Y, ZHANG Y J, BAI L Y, LU Y, LU M P, WANG J R, WANG Z C, QU X L, KONG C S. Analysis of differences in bacterial community structure in rhizosphere soil between pepper wilt diseased plants and healthy plants[J]. *China Tropical Agriculture*, 2025(1): 33-43. (in Chinese)
- [14] YANG D Y, WANG L Y, WANG T H, ZHANG Y F, ZHANG S J, LUO Y P. Plant growth-promoting rhizobacteria HN6 induced the change and reorganization of *Fusarium* microflora in the rhizosphere of banana seedlings to construct a healthy banana microflora[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 1-17.
- [15] ZHENG Y F, HAN X B, ZHAO D L, WEI K K, YUAN Y, LI Y Q, LIU M H, ZHANG C S. Exploring biocontrol agents from microbial keystone taxa associated to suppressive soil: a new attempt for a biocontrol strategy[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 655673.
- [16] LI B L, YANG P, FENG Y L, DU C Y, QI G F, ZHAO X Y. Rhizospheric microbiota of suppressive soil protect plants against *Fusarium solani* infection[J]. *Pest Management Science*, 2024, 80: 4186-4198.
- [17] ZHOU D B, JING T, CHEN Y F, WANG F, QI D F, FENG R J, XIE J H, LI H P. Deciphering microbial diversity associated with *Fusarium* wilt-diseased and disease-free banana rhizosphere soil[J]. *BMC Microbiology*, 2019, 19: 1-13.
- [18] FAN H C, HE P, XU S T, LI S, WANG Y F, ZHANG W L, LI X D, SHANG H, ZENG L, ZHENG S J. Banana disease-suppressive soil drives *Bacillus* assembled to defense *Fusarium* wilt of banana[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1-11.
- [19] 方中达. 植病研究方法[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 1998: 6-13.
- FANG Z D. Plant pathology research methods[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 1998: 6-13. (in Chinese)
- [20] 李晓婷, 周芳芳, 汤利. 合理配施有机肥下根际微生物防控土传病害机理研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2025, 31(2): 364-374.
- LI X T, ZHOU F F, TANG L. Research progress on the mechanism of rhizosphere microorganisms controlling soil-borne diseases under rational application of organic fertilizer[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2025, 31(2): 364-374. (in Chinese)
- [21] BERENDSEN R L, PIETERSE C M J, BAKKER P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(8): 478-486.
- [22] SANGUIN H, SARNIGUET A, GAZENGEL K, MOËNNE-LOCCOZ Y, GRUNDMANN G L. Rhizosphere bacterial communities associated with disease suppressiveness stages of take-all decline in wheat monoculture[J]. *New Phytologist*, 2009, 184(3): 694-707.
- [23] THEPBANDIT W, ATHINUWAT D. Rhizosphere mi-

- croorganisms supply availability of soil nutrients and induce plant defense[J]. *Microorganisms*, 2024, 12(3): 1-23.
- [24] YANG F, JIANG H Y, CHANG G Z, LIANG S, MA K, CAI Y X, TIAN B M, SHI X J. Effects of rhizosphere microbial communities on cucumber *Fusarium* wilt disease suppression[J]. *Microorganisms*, 2023, 11: 1-20.
- [25] 李淑琪, 张希芬, 韩小斌, 苟剑渝, 田维强, 赵栋霖, 张成省. 棘孢木霉菌与枯草芽胞杆菌共培养菌液对烟草黑胫病及根际微生态的影响[J]. *植物保护学报*, 2024, 51(6): 1359-1372.
- LI S Q, ZHANG X F, HAN X B, GOU J Y, TIAN W Q, ZHAO D L, ZHANG C S. Biocontrol potential and rhizospheric microecological effects of co-cultivation of *Trichoderma aspinosum* and *Bacillus subtilis* against tobacco black shank[J]. *Journal of Plant Protection*, 2024, 51(6): 1359-1372. (in Chinese)
- [26] 王瑞东, 李学营, 路晓月, 李景, 索相敏, 阎爱华. 苹果再植病关键抑病土壤微生物组特征分析研究[J]. *植物病理学报*, 2025, 55(1): 76-86.
- WANG R D, LI X Y, LU X Y, LI J, SUO X M, YAN A H. Characteristic analysis of key microbiomes in suppressive soil for apple-replanting disease[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2025, 55(1): 76-86. (in Chinese)
- [27] 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): 1-11.
- [28] 张帆, 杨阳, 王鸿, 张雪冰. 生物肥和有机肥对桃重茬土壤理化性状和细菌群落的改善作用[J]. *园艺学报*, 2024, 51(9): 2089-2104.
- ZHANG F, YANG Y, WANG H, ZHANG X B. Improving physicochemical properties and bacterial communities of peach-heavy soils using biofertilizers and organic fertilizers[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2024, 51(9): 2089-2104. (in Chinese)
- [29] 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(1): 17-29.
- [30] CAI Q H, ZHOU G S, AHMED W, CAO Y Y, ZHAO M W, LI Z H, ZHAO Z X. Study on the relationship between bacterial wilt and rhizospheric microbial diversity of flue-cured tobacco cultivars[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2021, 160(2): 265-276.
- [31] ZHAO W S, LI S Z, DONG L H, WANG P P, LU X Y, ZHANG X Y, SU Z H, GUO Q G, MA P. Effects of different crop rotations on the incidence of cotton *Verticillium* wilt and structure and function of the rhizospheric microbial community[J]. *Plant and Soil*, 2023, 485(1): 457-474.
- [32] QIAO Y Z, WANG Z D, SUN H, GUO H Y, SONG Y, ZHANG H, RUAN Y, XU Q C, HUANG Q W, SHEN Q R, LING N. Synthetic community derived from grafted watermelon rhizosphere provides protection for ungrafted watermelon against *Fusarium oxysporum* via microbial synergistic effects[J]. *Microbiome*, 2024, 12(1): 1-15.
- [33] 朱文娟, 任月梅, 杨忠, 郭瑞锋, 张绶, 任广兵. 谷子土壤微生物群落结构及功能预测分析[J]. *作物杂志*, 2023(5): 170-178.
- ZHU W J, REN Y M, YANG Z, GUO R F, ZHANG S, REN G B. Structure and predicted functional analysis of microbial community of millet soil[J]. *Crops*, 2023(5): 170-178. (in Chinese)
- [34] WANG C X, SONG Z J, LI X, LIU Q. Fungal dynamics and biocontrol potential in *Fusarium*-induced avocado root rot soil[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2025, 25: 3327-3341.
- [35] 许世洋, 李雪萍, 漆永红, 李建军. 青稞苗期根腐病不同发病率农田植株根际土壤真菌群落差异[J]. *生态学报*, 2025, 45(8): 3907-3920.
- XU S Y, LI X P, QI Y H, LI J J. Differences in fungal communities within the rhizosphere soil of naked barley at various incidences of seedling root rot in the field[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(8): 3907-3920. (in Chinese)