野生和种植北五味子木脂素-根际微生物群落-土壤理化因子的相关性研究

李亚慧[1]，王心雨[1]，高佩佩[1]，崔 迪[1*]，李国玉[2*]，李 昂[3]

（1. 哈尔滨商业大学 药物工程技术研究中心，黑龙江 哈尔滨 150076；
2. 哈尔滨商业大学 药学院，黑龙江 哈尔滨 150076；3. 哈尔滨工业大学 环境学院，黑龙江 哈尔滨 150090）

摘 要 针对北方野生组（MT）和种植组（ZT）的北五味子（*Schisandra chinensis*）进行研究，利用高通量测序技术解析根际土壤微生物的群落结构及潜在功能菌群，结合北五味子主要药效物质木脂素含量变化，以及北五味子生长区域土壤理化指标全磷（TP）、全钾（TK）、全氮（TN）、总有机碳（TOC）、有机质（Som）等的检测结果，探究北五味子木脂素-根际微生物-土壤性质之间的影响因素及相关性，为解析北五味子木脂素代谢机制，提高主要药效物质的积累，有效提升种植品种药用价值提供理论依据。研究结果显示，野生北五味子的木脂素含量显著高于种植北五味子，野生五味子醇甲、五味子酯甲与五味子乙素的含量高于种植的北五味子近 1 倍；野生北五味子根际土壤中的 TP、TK、TN、Som 含量分别高于种植北五味子约 1.5 倍、2.6 倍、7 倍和 9 倍；大量氮元素的存在使 RB41 属和盖勒氏菌属（*Gaiella*）的相对丰度增加，大量的有机质会促进分枝杆菌属（*Mycobacterium*）的富集，以上三种菌群均与北五味子木脂素含量呈正相关，从而导致了野生的木脂素含量高于种植的北五味子；镰刀菌属（*Fusarium*）、新丛赤壳属（*Neonectria*）、无梗孢属（*Trichocladium*）和被孢霉属（*Mortierella*）与北五味子中的木脂素含量呈正相关；土壤含水率与北五味子木脂素含量呈显著正相关，土壤 TP、TK、TN、Som 和北五味子木脂素呈正相关；土壤 pH 是影响北五味子根际土壤微生物群落的重要因素，与北五味子木脂素含量呈显著负相关。

关键词 野生；种植；北五味子；木脂素；根际微生物；土壤理化因子

中图分类号 Q939.96 **文献标识码** A **文章编号** 1005－7021(2026)02－0069－14

doi：10.3969/j.issn.1005－7021.2026.02.007

Correlation Analysis on the Lignan-Rhizosphere Microbial Communities-Soil Physicochemical Properties in Wild and Cultivated *Schisandra chinensis*

LI Ya-hui[1], WANG Xin-yu[1], GAO Pei-pei[1], CUI Di[1*], LI Guo-yu[2*], LI Ang[3]

(1. *Pharmaceutical Engineering Research Center, Harbin University of Commerce, Harbin* 150076;
2. *School of Pharmacy, Harbin University of Commerce, Harbin* 150076;
3. *School of Environment, Harbin Institute of Technology, Harbin* 150090)

Abstract This study conducted a comparative investigation on wild (MT) and cultivated (ZT) *Schisandra chinensis* in northern China. Utilizing high-throughput sequencing technology to analyze the rhizosphere soil microbial community structure and potential functional microbiota. This was integrated with the quantification of the primary medicinal

基金项目：黑龙江省自然科学基金项目（LH2021E091）；黑龙江省中医药管理局青年中医药科研项目（ZHY2024-285）；黑龙江省中医药管理局中医药科研项目（ZHY2024-106）

作者简介：李亚慧 女，硕士研究生。主要研究方向为微生物发酵。E-mail：1728972058@qq.com

* 通讯作者。崔迪，女，副研究员，博士，博士生导师。研究方向为微生物发酵。E-mail：jscz_dd@hotmail.com

李国玉，男，教授，硕士生导师。研究方向为中药资源学。E-mail：leegy@163.com

收稿日期：2025-05-20

中国知网 https://www.cnki.net

component, lignans, and the determination of soil physicochemical properties, including total phosphorus (TP), total potassium (TK), total nitrogen (TN), total organic carbon (TOC), and soil organic matter (Som). The research aimed to elucidate the interrelationships among lignan content, rhizosphere microorganisms, and soil properties, thereby providing theoretical insights into the metabolic mechanisms of lignans in *S. chinensis* and enhancing the medicinal value of cultivated varieties. The results demonstrated that wild samples exhibited significantly higher lignan content than cultivated samples, with schizandrin, schisantherin A, and γ-schizandrin concentrations nearly double in wild samples. The rhizosphere soil of wild samples showed substantially higher nutrient levels, with TK, TP, TN, and Som contents approximately 1.5, 2.6, 7, and 9 times greater than those in cultivated samples, respectively. The abundance of nitrogen significantly increased the relative abundance of RB41 and *Gaiella*, while elevated soil organic matter promoted the enrichment of *Mycobacterium*. These three microbial groups showed positive correlations with lignan content, potentially explaining the superior lignan accumulation in wild samples. Furthermore, *Fusarium*, *Neonectria*, *Trichocladium*, and *Mortierella* demonstrated positive correlations with lignan content. Soil moisture content showed a significant positive correlation with lignan accumulation, as did TP, TK, TN, and Som. Notably, soil pH emergedas a crucial factor influencing the rhizosphere microbial community, exhibiting a significant negative correlation with lignan content.

Keywords wild; cultivated; *Schisandra chinensis*; lignan; rhizosphere microorganism; physicochemical properties

北五味子(*Schisandra chinensis*)作为黑龙江省的道地药材之一,可补肾宁心、益气生津、收敛固涩,入药部位为木兰科五味子属植物五味子(*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.)的干燥成熟果实,主要是木脂素、多糖、挥发油等化学成分发挥药效[1-2]。近年来,随着北五味子市场需求量的增加,以北五味子为原料提取的木脂素单体五味子醇甲可抗抑郁、抗肿瘤、预防和治疗神经退行性疾病等[3-4];五味子酯甲可抗疲劳、改善认知障碍等[5-6];五味子甲素可改善脑缺血损伤后遗症、保肝等[7-8];五味子乙素可抗心肌炎症、抑制心肌细胞凋亡等[9-10]。此外,随着开发“药食同源”食品和保健品的中药产业链延伸力度加大,道地北五味子的种植规模也逐渐扩大。中药材种植产量和质量的提高受种植地的水分、光照、温度、土壤理化性质及微生物等多种因素的影响[11]。其中,根际土壤微生物是土壤生态系统中最活跃的部分,其通过自身的代谢和周转,可有效促进养分的循环和植物的健康生长,以及调控有效成分的合成与积累[12-13]。根际微生物的变化可改变土壤理化性质,影响根际土壤微生物的种类及丰度。如人参根际微生物可促进人参有效成分人参皂苷的积累[14],柴胡根际微生物可有效促进柴胡主要药效物质总甾醇和总黄酮的积累[15-16]。根际土壤微生物与药用植物有效成分含量密切相关,北五味子根际土壤微生物*Candidatus_solibacter* 和布氏杆菌属(*Bryobacter*)与五味子甲素含量呈显著正相关[17],白术根际微生物浮霉菌门(Planctomycetota)、Sumerlaeota和酸杆菌门(Acidobacteriota)与白术内酯和白术内酯Ⅲ的含量呈显著正相关[18]。此外,植物通过向根基释放大量有机物(包括糖类、羧酸类、酚类和氨基酸类等物质)来改变根际区域的微生物生长环境,进而调节植物的生长发育、抗逆、抗病及营养吸收、转化等生长机制[19-22],如人参的根际分泌物影响其根际微生物群落的种类及丰度,进而达到影响有效成分人参皂苷积累的目的[14]。由于药用植物-土壤-根际微生物三者相互作用共同形成一个多功能的复杂的有机整体,致使不同种植环境不同品种北五味子之间的品质和性状差异较大[23-24],其影响机制尚需深入研究。随着北五味子种植产量的提升,获得较高品质的北五味子是提高五味子种植效益的主要解决途径之一。因此,本研究针对黑龙江省野生和种植基地的北五味子进行研究,利用高通量测序技术解析根际土壤微生物的群落结构及潜在功能菌群,结合北五味子主要药效物质木脂素含量变化,以及北五味子生长区域土壤理化性质的检测结果,探究北五味子木脂素-根际微生物-土壤性质之间的关联因素,为提高北五味子次生代谢产物积累、解析代谢机制、有效提升种植品种的药用价值提供参考。

中国知网 https://www.cnki.net

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 北五味子根际土壤和果实样品采集 北五味子的根际土壤和果实样品采集自黑龙江省野外山区和种植基地(121°11′~135°05′E,43°26′~53°33′N),标记为野生组(MT)和种植组(ZT)。根际土壤样品两份,一份于室温下自然风干,用于土壤理化性质测定;另一份将 MT 土样按 MT-1、MT-2、MT-3,ZT 土样按 ZT-1、ZT-2、ZT-3 编号后于 -80 ℃冷冻,运送至上海凌恩生物科技有限公司进行高通量测序。果实样品编号同上。

1.1.2 主要试剂与仪器设备 甲醇(色谱级,天津星马克科技发展有限公司);五味子醇甲、五味子酯甲、五味子甲素、五味子乙素(分析对照品,上海麦克林生化科技股份有限公司);DNA 抽提试剂盒(E.Z.N.A.® Soil DNA Kit,美国 Omega Bio-Tek 公司);AxyPrep DNA Gel Extraction Kit(Axygen Biosciences,美国 Axygen 公司);Quantus™ Fluorometer(Quantus™,法国 Promega 公司);建库试剂盒(NEXTFLEX® Rapid DNA-Seq Kit,美国 Bioo Scientific 公司);测序试剂盒(NovaSeq Reagent Kits,美国 Illumina 公司)。雷磁离子计(PXSJ-216F,上海仪电科仪);电热鼓风干燥箱(DHG-9030,上海一恒科学仪器有限公司);元素分析仪(Vario EL Ⅲ,德国 Elementar 公司);元素分析仪(Vario MACRO cube,德国 Elementar 公司);总有机碳/总氮分析仪(Multi N/C3100,德国 Jena 公司);HPLC 高效液相色谱仪(Waters 2695,美国 Waters 公司);C18 色谱柱(Ultimate XB-C18,上海月旭科技有限公司)。

1.2 方法

1.2.1 北五味子果实中木脂素含量的测定 参照《中国药典》(2020 版)的方法,精密称取分析对照品五味子醇甲、五味子甲素、五味子酯甲和五味子乙素各 0.25 mg,加甲醇制备成每 1 mL 含混合对照品 1.00 mg 的母液,吸取不同体积的母液,依次稀释,上机测定,以浓度和峰面积制定标准曲线。流动相为甲醇(A)和水(B),检测波长 250 nm,进样量 10 μL。供试品溶液制备:北五味子果实冻干后粉碎过 30 目筛,精密称取冻干样品 0.2 g于 20 mL 容量瓶中,甲醇超声处理 30 min 后,补足甲醇到刻度,摇匀过 0.25 μm 滤膜,上机测定。色谱检测条件同上。梯度洗脱条件为洗脱时间 0~15 min,流动相浓度 A:40%~65%,B:60%~35%;16~20 min,A:65%,B:35%;21~30 min,A:65%~80%,B:35%~20%;31~40 min,A:80%~90%,B:20%~10%;41~45 min,A:90%,B:10%;46~60 min,A:90%~65%,B:10%~35%。

1.2.2 土壤理化性质的测定 采用烘干法测定土壤含水量(the water content,TWC);采用元素分析仪分别测定土壤全磷(total phosphorus,TP)、全钾(total potassium,TK)、土壤全氮(total nitrogen,TN)含量;采用电位法测定土壤 pH(V 水 : V 土 = 2.5 : 1);采用总有机碳/总氮分析仪测定土壤总有机碳(total organic carbon,TOC)含量,将 0.1 g 土样放入经稀 HCl 处理后的陶瓷舟中,用 1 mol/L 的 HCl 滴定至土样中不再冒气泡,于烘箱中 105 ℃干燥后,取出冷却上机测定,并通过数值换算得到土壤有机质(soil organic matter,Som)的含量,换算公式:Som(g/kg) = TOC(g/kg) × 1.724。

1.2.3 根际土壤微生物高通量测序 根际土壤高通量测序样品送至上海凌恩生物科技有限公司进行总 DNA 提取,总 DNA 提取后使用 1% 的琼脂糖凝胶电泳对其进行检测。细菌基于 16S 区,对 V3~V4 可变区使用引物 338F(5′-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3′)和 806R(5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′)进行 PCR 扩增;真菌基于 ITS 区,采用真菌 ITS1~ITS2 区通用引物 ITS1F(5′-GTGARTCATCGAATCTTTG-3′)和 ITS2R(5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′)进行 PCR 扩增。每个样品三个 PCR 重复,使用 2% 琼脂糖凝胶对混合后的 PCR 产物进行电泳检测。使用 AxyPrep DNA Gel Extraction Kit 和 Quantus™ Fluorometer 对产物进行纯化和检测定量,使用建库试剂盒进行建库,测序使用 Illumina NovaSeqPE250 平台。

1.2.4 数据处理分析统计 北五味子果实中木脂素的含量测定与土壤理化性质测定使用 Excel 2021 进行实验数据的统计整理;使用 Trimmomatic 软件(version 0.30)和 FLASH 软件(version 1.2.7)对原始测序序列分别进行质控和拼接处理。使用 UPARSE 软件(version 7.1)对相似度97%的非重复

中国知网 https://www.cnki.net

序列(去除单序列)进行 OTU 聚类。使用 RDP classifier(version 2.2)软件对序列进行物种分类注释,Silva 数据库比对阈值设置为 80% 进行比对。利用凌恩云平台工具进行细菌、真菌群落组成及差异性分析,基于 FAPROTAX 数据库和 FUNGuild 数据库对细菌菌群和真菌菌群进行功能预测分析,以 Shannon 指数、Simpson 指数、ACE 指数和 Chao1 指数评价菌群的多样性和丰富度。

2 结果与分析

2.1 北五味子果实中木脂素含量测定分析

按照"1.2.1"中方法测得标准曲线回归方程为五味子醇甲:Y=23 850X−1 668.5,R^2=0.999 5;五味子酯甲:Y=16 383X−1 250.1,R^2=0.998 0;五味子甲素:Y=6 257.5X−563.0,R^2=0.999 0;五味子乙素:Y=11 952X−1 004.2,R^2=0.999 1。由表 1 可知,MT 果实中的五味子醇甲、五味子甲素和五味子乙素含量显著高于 ZT,MT 样品中以上三种木脂素含量均高于 ZT 近 1 倍,而 MT 和 ZT 的五味子酯甲含量差距较小。

表 1 野生和种植北五味子果实中的木脂素含量

Table 1 Lignans content in wild and cultivated *Schisandra chinensis* fruits

木脂素/(mg·g^{-1})	样品					
	MT-1	MT-2	MT-3	ZT-1	ZT-2	ZT-3
五味子醇甲	26.62	26.19	26.43	13.89	14.13	13.95
五味子酯甲	19.23	18.99	19.10	16.35	16.21	16.09
五味子甲素	9.38	9.21	9.28	4.90	5.03	4.91
五味子乙素	14.07	13.88	13.94	7.35	7.12	7.23

2.2 北五味子根际土壤理化性质分析

由表 2 可知,MT 和 ZT 的土壤均呈弱酸性(pH≤6.5);MT 的 TWC 显著高于 ZT,两组 TWC 差值最高达 20.76%(体积分数);MT 土壤 TP 含量高于 ZT 约 1.5 倍;MT 土壤 TK 含量为 5.75 ~ 5.76 g/kg,而 ZT 则为 3.66 ~ 3.67 g/kg;MT 和 ZT 的土壤 TN 含量差异极为显著,MT 为 0.93 ~ 0.96 g/kg,而 ZT 为 0.12 ~ 0.14 g/kg,MT 的 TN 含量是 ZT 的 6 ~ 7 倍;MT 和 ZT 的 TOC 和 Som 含量差异同样极为显著,MT 的 TOC 含量为 17.25 ~ 17.29 g/kg,而 ZT 的 TOC 含量则为 2.13 ~ 2.15 g/kg。MT 的 Som 含量为 29.74 ~ 29.81 g/kg,而 ZT 的 Som 含量则为 3.67 ~ 3.71 g/kg。

表 2 野生和种植北五味子的土壤理化性质

Table 2 Soil physicochemical properties in wild and cultivated *Schisandra chinensis*

检测项目	样品					
	MT-1	MT-2	MT-3	ZT-1	ZT-2	ZT-3
pH	6.18	6.19	6.20	6.33	6.34	6.35
TWC/%	35.54	35.52	35.55	14.88	14.82	14.79
TP/(g·kg^{-1})	1.46	1.47	1.46	0.57	0.57	0.57
TK/(g·kg^{-1})	5.75	5.76	5.76	3.67	3.66	3.67
TN/(g·kg^{-1})	0.93	0.95	0.96	0.12	0.13	0.14
TOC/(g·kg^{-1})	17.25	17.27	17.29	2.14	2.13	2.15
Som/(g·kg^{-1})	29.74	29.77	29.81	3.69	3.67	3.71

2.3 北五味子根际土壤细菌群落分析

2.3.1 北五味子根际土壤细菌群落门水平组成差异分析 MT 和 ZT 北五味子根际土壤细菌群落结构门水平分布组成如图 1 所示,两组相对丰度占比大于 1% 的优势细菌门均为 10 个。在 MT 和 ZT 根际土壤中,变形菌门(Proteobacteria)和放线菌门(Actinobacteriota)是相对丰度差别较大的菌门,变形菌门在 ZT 中相对丰度较高,为 34.70% ~ 42.49%;而放线菌门在 MT 中的相对丰度较高,为 29.51% ~ 36.04%。在 MT 根际土壤中,其他优势细菌门依次为酸杆菌门(Acidobacteriota)(15.10% ~ 25.34%)、绿弯菌门(Chloroflexi)(7.72% ~ 13.24%)、拟杆菌门(Bacteroidota)(2.41% ~ 3.50%)、粘球菌门(Myxococcota)(1.89% ~ 2.83%)、Methylomirabilota(1.65% ~

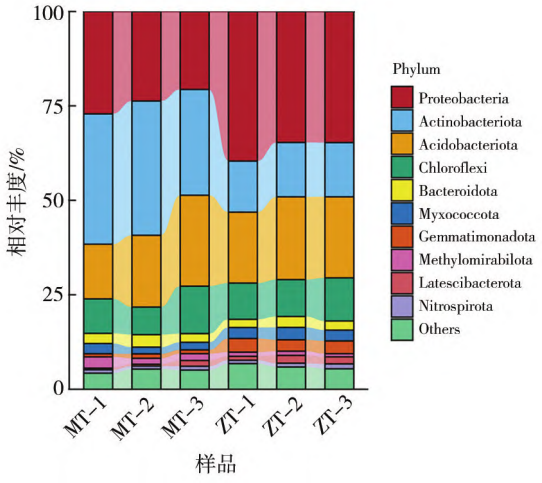


图 1 北五味子根际土壤细菌门分布

Fig. 1 The distribution of bacterial phylum in the rhizosphere soil of *Schisandra chinensis*

中国知网 https://www.cnki.net

3.14%)、芽单胞菌门(Gemmatimonadota)(0.84% ~ 1.22%)、迟杆菌门(Latescibacterota)(0.44% ~ 1.60%)和硝化螺旋菌门(Nitrospirota)(0.85% ~ 1.08%)。在 ZT 根际土壤中,其他优势细菌门依次为酸杆菌门(20.16% ~23.26%)、绿弯菌门(10.27% ~12.07%)、芽单胞菌门(3.19% ~ 3.85%)、粘球菌门(3.05% ~3.48%)、拟杆菌门(2.33%-3.08%)、迟杆菌门(1.11% ~2.21%)、硝化螺旋菌门(0.96% ~1.36%)、Methylomirabilota(0.90% ~1.20%)。在细菌门分布水平上,MT 和 ZT 中细菌群落组成相同,只是相对丰度高低有所差异。

2.3.2 北五味子根际土壤细菌群落属水平组成差异分析 MT 和 ZT 北五味子根际土壤细菌群落结构属水平分布组成如图 2 所示,两组根际土壤前 20 优势细菌属相对丰度差异明显。RB41 在 MT 和 ZT 中均属第一绝对优势菌属,但其在 MT 中相对丰度明显高于 ZT。盖勒氏菌属(*Gaiella*)、分枝杆菌属(*Mycobacterium*)、硝化螺旋菌属(*Nitrospira*)、中慢生根瘤菌属(*Mesorhizobium*)、红游动菌属(*Rhodoplanes*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)和土壤红杆菌属(*Solirubrobacter*)在 MT 中相对丰度高于 ZT,而慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、*Candidatus _ solibacter*、Ellin6067、*Haliangium*、*Bryobacter*、MND1、乔治富克斯菌属(*Georgfuchsia*)、束缚菌属(*Conexibacter*)、莱朗杆菌属(*Reyranella*)、芽单胞菌属(*Gemmatimonas*)和嗜酸杆菌属(*Acidibacter*)在 ZT 中的相对丰度显著高于 MT。在细菌属水平分布上,MT 和 ZT 优势细菌属组成相同,然而两组组间细菌属相对丰度差异较大,组内则差异较小。

2.3.3 北五味子根际土壤细菌群落多样性分析 在 MT 和 ZT 根际土壤中共获得 3 900 个细菌 OTUs,MT 和 ZT 共有 1 763 个细菌 OTUs,MT 独有 785 个细菌 OTUs,ZT 独有 1 352 个细菌 OTUs。MT 和 ZT 根际土壤细菌群落 α 多样性指数见表 3,两组的 Simpson 指数相同,表明两组土壤样品中物种分布均匀度较好;ZT 的 Chao1 指数和 ACE 指数远高于 MT,表明 ZT 中的物种种类更多,可能存在较多的未被观察到的物种;Shannon 指数略高于 MT,表明 ZT 样本中的细菌群落多样性较高。通过细菌 α 多样性指数分析,发现 ZT 相较于 MT,根际土壤中的细菌群落表现出更高的物种丰富性和多样性。

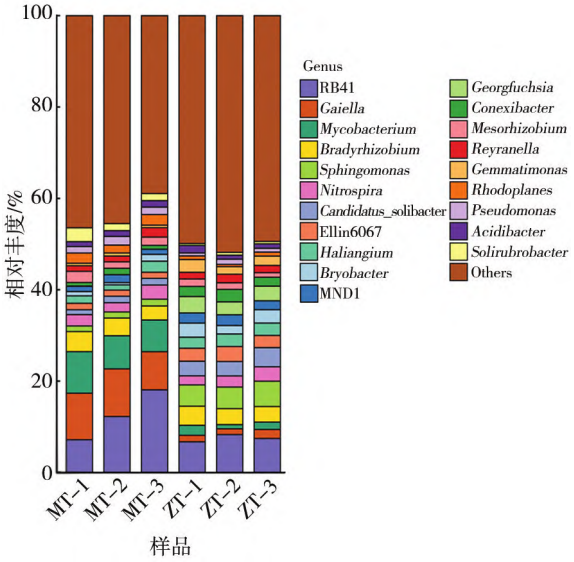


图 2 北五味子根际土壤细菌属分布

Fig. 2 The distribution of bacterial genus in the rhizosphere soil of *Schisandra chinensis*

表 3 细菌 α 多样性指数

Table 3 Alpha diversity of bacteria

样品	Chao1 指数	ACE 指数	Shannon 指数	Simpson 指数
MT-1	2 162.72	2 281.27	6.74	0.99
MT-2	1 951.65	2 123.35	6.72	0.99
MT-3	2 189.62	2 309.23	6.80	0.99
ZT-1	2 368.96	2 658.46	6.97	0.99
ZT-2	2 957.01	3 149.40	7.07	0.99
ZT-3	2 927.25	3 236.24	7.06	0.99

2.3.4 北五味子根际土壤细菌 LEfSe 分析 LEfSe(LDA 阈值为 4)分析发现(图 3A、3B),在 MT 门水平上,放线菌门显著富集;在纲水平上,酸微菌纲(Acidimicrobiia)和嗜热油菌纲(Thermoleophilia)显著富集;在目水平上,棒状杆菌亚目(Corynebacteriales)、土壤红杆菌目(Solirubrobacterales)和伯克霍尔德氏目(Burkholderiales)显著富集;在科水平上,分枝杆菌科(Mycobacteriaceae)和 Gaiellaceae 显著富集;而 ZT 门水平上,变形菌门和芽单胞菌门显著富集;在目水平上,酸杆菌目(Acidobacteriales)显著富集。此外,MT 和 ZT 中存在大量富集却没有明确分类名称的细菌。

中国知网 https://www.cnki.net

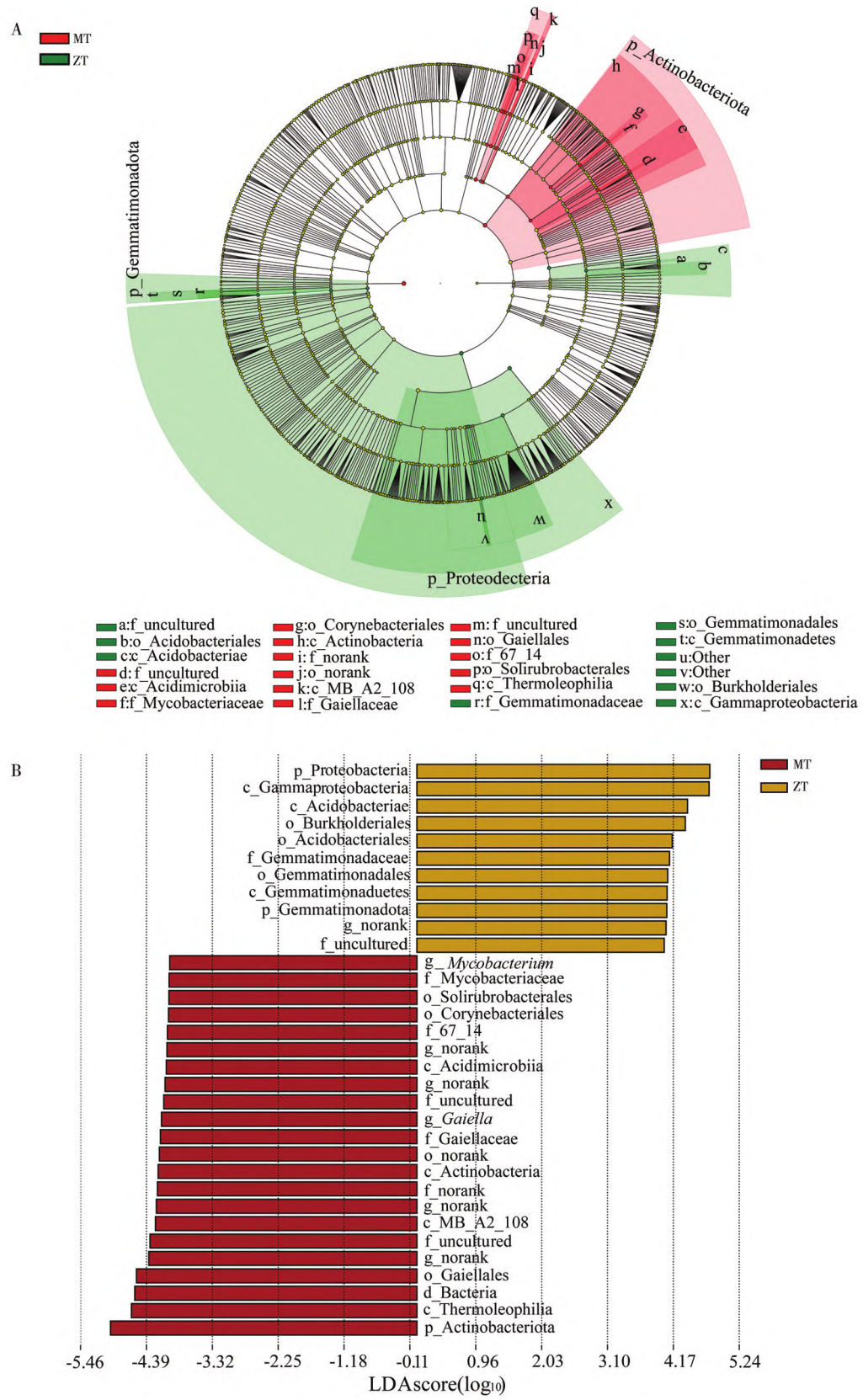


图 3　细菌群落进化分支图(A)和进化柱状图(B)

Fig. 3　The phylogenetic tree (A) and LDA score distribution plot (B) of bacterial community

中国知网 https://www.cnki.net

2.3.5 细菌功能预测分析 基于 FAPROTAX 数据库对细菌群落进行功能预测，结果见图 4A，MT 和 ZT 细菌群落生态功能主要集中在化能异养（Chemoheterotrophy）（MT：26.32%；ZT：22.13%）、需氧化能异养（Aerobic chemoheterotrophy）（MT：25.64%；ZT：21.31%）、动物寄生虫或共生体（Animal parasites or symbionts）（MT：4.9%；ZT：7.79%）、人类病原体皆有（Human pathogens all）（MT：4.22%；ZT：7.72%）、人类相关（Human associated）（MT：4.22%；ZT：7.72%）、人类病原体肺炎（Human pathogens pneumonia）（MT：4.10%；ZT：7.54%）、固氮作用（Nitrogen fixation）（MT：2.61%；ZT：2.91%）、掠食性和外寄生性（Predatory or exoparasitic）（MT：1.49%；ZT：2.70%）、硝酸还原作用（Nitrate reduction）（MT：1.75%；ZT：1.69%）和尿素分解（Ureolysis）（MT：1.56%；ZT：1.23%）。对生态功能进行 Stamp 差异分析，注释到 5 种具有显著差异（$P<0.05$）的生态功能，包括人类相关、人类病原体皆有、人类病原体肺炎、动物寄生虫或共生体和锰氧化（Manganese oxidation）（图 4B）。

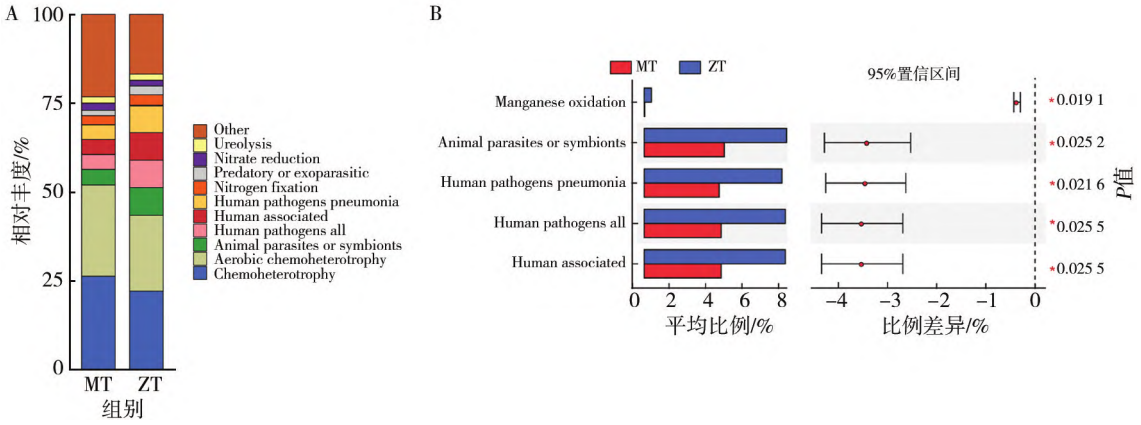


图 4 细菌 FAPROTAX 功能预测（A）和 Stamp 差异分析（B）

Fig. 4 FAPROTAX function prediction (A) and Stamp difference analysis (B) of bacteria

2.4 北五味子根际土壤真菌群落分析

2.4.1 北五味子根际土壤真菌群落门水平组成差异分析 MT 和 ZT 北五味子根际土壤真菌群落结构门水平分布组成如图 5 所示，MT 和 ZT 优势功能真菌门均为子囊菌门（Ascomycota），相对丰度分别为61.59% ~ 73.95% 和 63.99% ~ 67.59%。在 MT 中其他菌门依次为毛霉菌门（Mucoromycota）（20.01% ~ 27.72%）、担子菌门（Basidiomycota）（5.67% ~ 9.71%）、捕虫霉门（Zoopagomycota）（0.20% ~ 1.18%）、壶菌门（Chytridiomycota）（0.17% ~ 0.34%）。在 ZT 中依次为毛霉菌门（16.41% ~ 19.91%）、担子菌门（15.93% ~ 16.24%）、捕虫霉门（0.05% ~ 0.11%）、壶菌门（0.03% ~ 0.05%）。在真菌门水平上，MT 和 ZT 的优势功能真菌群落组成相同，相对丰度差异性较小。

2.4.2 北五味子根际土壤真菌群落属水平组成差异分析 MT 和 ZT 北五味子根际土壤真菌群落结构属水平分布组成如图 6 所示，两组根际土壤前 20 优势真菌属相对丰度差异明显。镰刀菌属（*Fusarium*）和被孢霉属（*Mortierella*）在 MT 和 ZT 中占绝对优势。其他真菌属在 ZT 中的相对丰度由高到低依次为腐质霉属（*Humicola*）、*Dictyonema*、外瓶霉属（*Exophiala*）、*Solicoccozyma*、*Spadicoides*、*Tausonia*、新从赤壳属（*Neonectria*）、无梗孢属（*Trichocladium*）、小球腔菌属（*Leptosphaeria*）、蜡壳耳属（*Sebacina*）、*Sampaiozyma*、木拉克属（*Mrakia*）、*Leptodontidium*、癣囊腔菌属（*Plectosphaerella*）、四枝孢属（*Tetracladium*）、紫孢霉属（*Purpureocillium*）、*Dactylonectria* 和交链孢属（*Alternaria*），而在 MT 中相对丰度由高到低依次为腐质霉属、无梗孢属、新从赤壳属、外瓶霉属、*Dictyonema*、*Solicoccozyma*、*Tausonia*、*Spadicoides*、交链孢属、癣囊腔菌属、*Dactylonectria*、紫孢霉属、*Leptodontidium*、四枝孢属、木拉克属、蜡壳耳属、小球腔菌属和 *Sampaiozyma*。从真菌菌属构成角度分析，ZT 内真菌菌属相对丰度差异较小，MT 内真菌菌属相对丰度差异较大。

中国知网 https://www.cnki.net

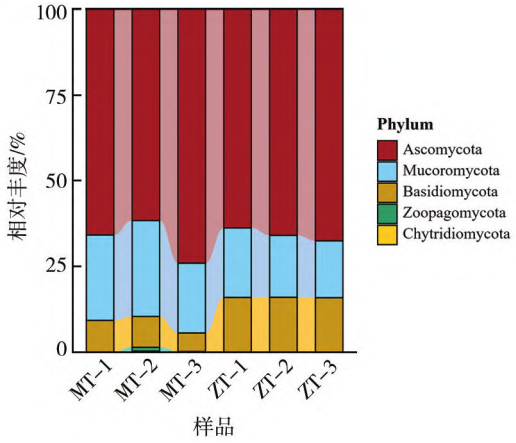


图 5 北五味子根际土壤真菌门分布

Fig. 5 The distribution of fungal phylum in the rhizosphere soil of *Schisandra chinensis*

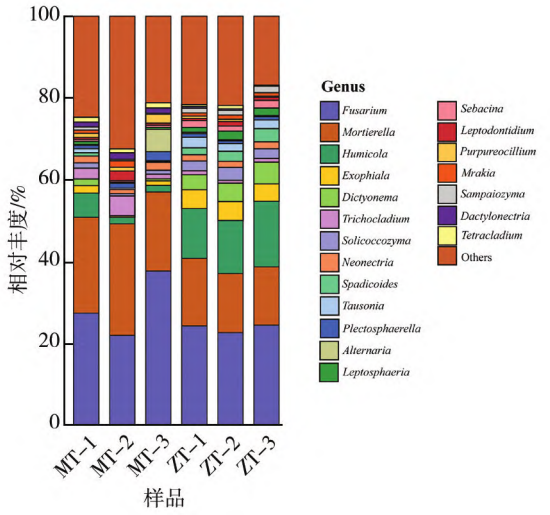


图 6 北五味子根际土壤真菌属分布

Fig. 6 The distribution of fungal genus in the rhizosphere soil of *Schisandra chinensis*

2.4.3 北五味子根际土壤真菌群落多样性分析

在 MT 和 ZT 根际土壤中共获得 977 个真菌 OTUs，ZT 独有 180 个真菌 OTUs，MT 独有 118 个真菌 OTUs。MT 和 ZT 根际土壤真菌群落的 α 多样性指数见表 4，ZT 中真菌菌群的 Chao1 指数和 ACE 指数明显高于 MT，表明 ZT 中的物种丰富度较高，而 Shannon 指数和 Simpson 指数高于 MT，表明 MT 中的物种均匀度和多样性高于 ZT。

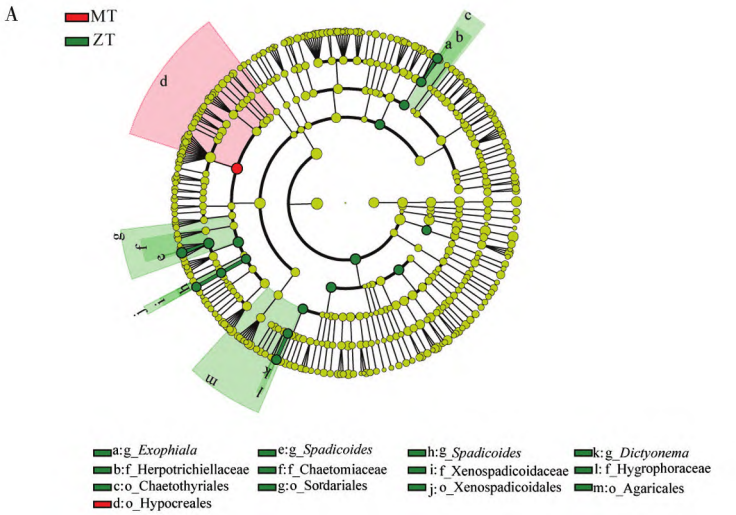
表 4 真菌 α 多样性指数

Table 4 Alpha diversity of fungi

样品	Chao1 指数	ACE 指数	Shannon 指数	Simpson 指数
MT-1	734.00	748.96	4.31	0.95
MT-2	555.42	576.35	3.99	0.95
MT-3	626.76	645.28	3.77	0.92
ZT-1	769.62	770.73	4.26	0.96
ZT-2	754.12	737.99	4.30	0.96
ZT-3	638.19	608.04	4.02	0.96

2.4.4 北五味子根际土壤真菌 LEfSe 分析

LEfSe（LDA 阈值为 4）分析发现，如图 7A、7B 所示，在 MT 目水平上，肉座菌目（Hypocreales）显著富集。在 ZT 纲水平上，粪壳菌纲（Sordariales）显著富集；在目水平上，伞菌目（Agaricomycetes）、刺盾炱目（Chaetothyriales）和 Xenospadicoidales 显著富集；在科水平上，小疱毛壳科（Herpotrichiellaceae）、毛壳科（Chaetomiaceae）和蜡伞科（Hygrophoraceae）显著富集；在属水平上，腐质霉属、外瓶霉属、*Spadicoides* 和 *Dictyonemas* 显著富集。



中国知网 https://www.cnki.net

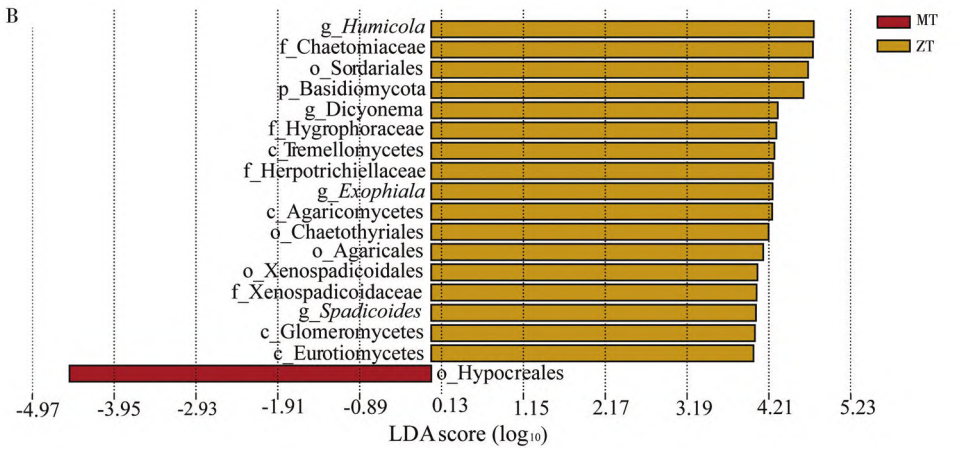


图 7　真菌群落进化分支图(A)和进化柱状图(B)

Fig. 7　The phylogenetic tree (A) and LDA score distribution plot (B) of fungal community

2.4.5　真菌功能预测分析　基于 FUNGuild 数据库对真菌群落功能进行预测,如图 8A 所示,除未明确的生态功能外,MT 和 ZT 共检测出动物病原体(Animal Pathogen)(MT:31.91%;ZT:37.89%)、植物病原体(Plant Pathogen)(MT:6.20%;ZT:4.94%)、动物病原菌-内生菌-植物病原菌-未定义的腐生真菌(Aimal Pathogen-Endophyte-Plant Pathogen-Undefined Saprotroph)(MT:1.17%;ZT:4.53%)、木质腐生生物(Wood Saprotroph)(MT:3.94%;ZT:1.33%)、丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhizal)(MT:0.62%;ZT:2.81%)、植物腐生生物(Plant Saprotroph)(MT:2.25%;ZT:1.12%)和外生菌根-真菌寄生菌(Ectomycorrhizal-Fungal Parasite)(MT:0.17%;ZT:0.04%)七种生态功能。对以上七种生态功能进行 Stamp 差异分析,发现 MT 和 ZT 样本中的真菌生态功能无显著差异(图 8B)。

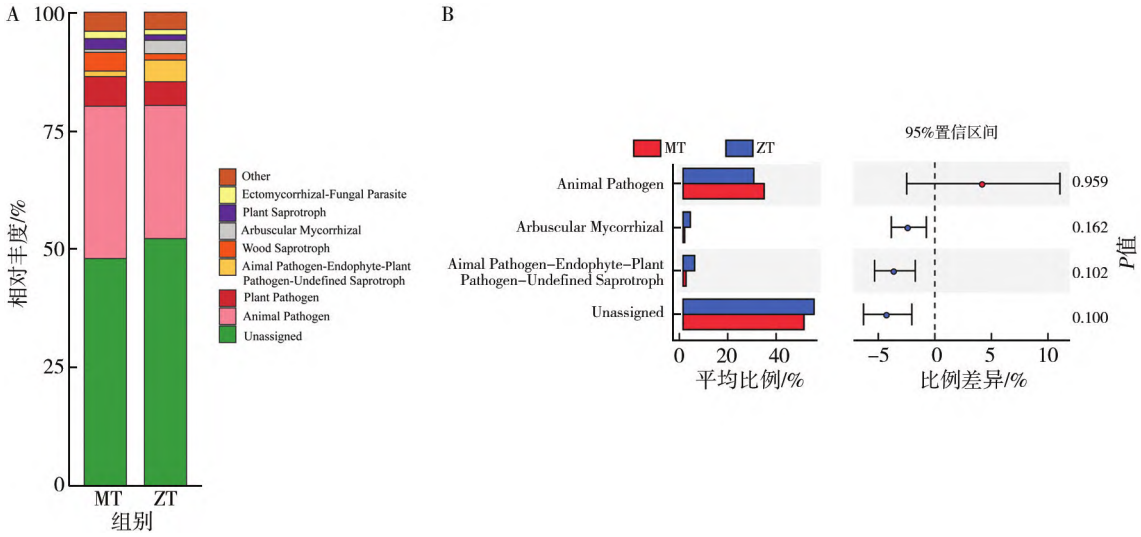


图 8　真菌 FUNGuild 功能预测(A)和 Stamp 差异分析(B)

Fig. 8　FUNGuild function prediction (A) and Stamp difference analysis (B) of fungi

2.5　木脂素含量、土壤理化性质及根际微生物群落相关性分析

将木脂素含量与土壤理化性质和根际细菌群落联合进行相关性分析,图 9A 结果表明,鞘氨醇单胞菌属和 *Candidatus-solibacter* 与四种木脂素含量呈负相关,并与五味子醇甲、五味子甲素和五味子酯甲含量呈显著负相关;分枝杆菌属和盖勒氏菌属与四种木脂素含量呈正相关,其中分枝杆菌属与五味子乙素含量呈显著正相关;慢生根瘤菌属与五味子酯甲和五味子乙素含量呈正相关,而

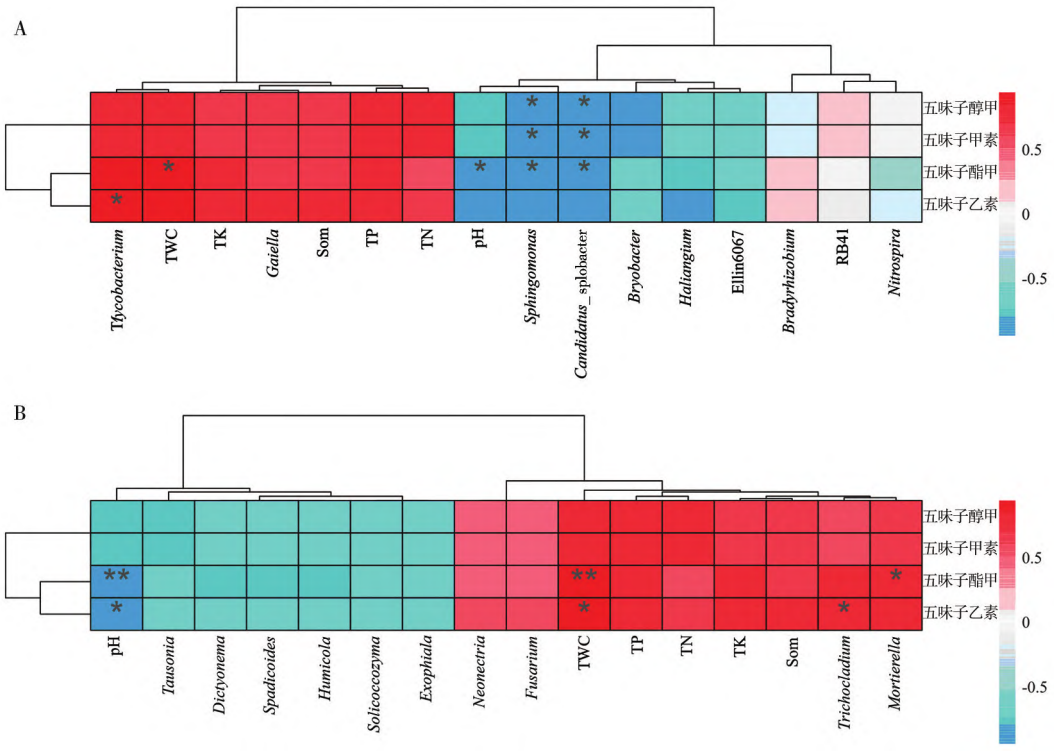
中国知网 https://www.cnki.net

与五味子醇甲和五味子甲素呈负相关;RB41 属与五味子醇甲和五味子甲素含量呈正相关,而与五味子酯甲和五味子乙素含量呈负相关。土壤 pH 与四种木脂素含量呈负相关,并与五味子酯甲含量呈显著负相关;土壤 TK、TN、TP、Som 和 TWC 均与四种木脂素含量呈正相关,其中 TWC 与五味子酯甲含量呈显著正相关。

将木脂素含量与土壤理化性质和根际真菌群落联合进行相关性分析,图 9B 结果表明,被孢霉属、无梗孢属、镰刀菌属和新从赤壳属与四种木脂素含量呈正相关,其中被孢霉属与五味子酯甲含量呈显著正相关,无梗孢属与五味子乙素呈显著正相关。土壤 pH 与四种木脂素含量呈负相关,并与五味子乙素含量呈显著负相关,与五味子酯甲含量呈极显著负相关;土壤 TP、TN、TK、Som 和 TWC 与四种木脂素含量呈正相关,其中 TWC 与五味子乙素含量呈显著正相关,与五味子酯甲呈极显著正相关。

将土壤理化性质与根际细菌群落联合进行相关性分析,图 9C 结果表明,RB41 属、盖勒氏菌属和分枝杆菌属与土壤 TK、TP、TWC、Som、TN 均呈正相关;而与土壤 pH 无明显相关性或呈负相关;Ellin6067、*Bryobacter*、鞘氨醇单胞菌属、*Candidatus-solibacter* 和 *Haliangium* 与土壤 pH 呈正相关,而与土壤 TK、TP、Som、TWC 和 TN 呈显著负相关;硝化螺旋菌属与土壤 pH 呈显著正相关,与土壤 TN 和 Som 无明显相关性,而与土壤 TWC、TP 和 TK 呈负相关;慢生根瘤菌属与土壤 TK、Som、TN、pH 呈负相关。结合细菌组成分析中各属分布水平的占比结果,土壤 pH、Som、TP 和 TK 对两组样本根际土壤细菌群落组成起主要作用,其中土壤 pH 对北五味子根际土壤的细菌群落影响显著。

将土壤理化性质与根际真菌群落联合进行相关性分析,图 9D 结果表明,*Dictyonema*、*Spadicoides* 和腐质霉属均与土壤 pH 呈显著正相关,*Tausonia*、*Solicoccozyma* 和外瓶霉属均与土壤 pH 呈正相关,以上真菌属均与土壤 TP 呈显著负相关,与土壤 TK、TWC、Som 和 TN 呈负相关;新从赤壳属和镰刀菌属均与土壤 Som、TN、TWC、TK 和 TP 呈正相关,而均与土壤 pH 无相关性;无梗孢属和被孢霉属除与土壤 pH 呈显著正相关外,与其余土壤理化因子均呈正相关。结合真菌组成分析中各属分布水平的占比结果,土壤 pH、Som、TP 和 TK 对两组样本根际土壤真菌群落组成起主要作用,其中,土壤 pH 对北五味子根际土壤真菌群落的影响显著。



中国知网 https://www.cnki.net

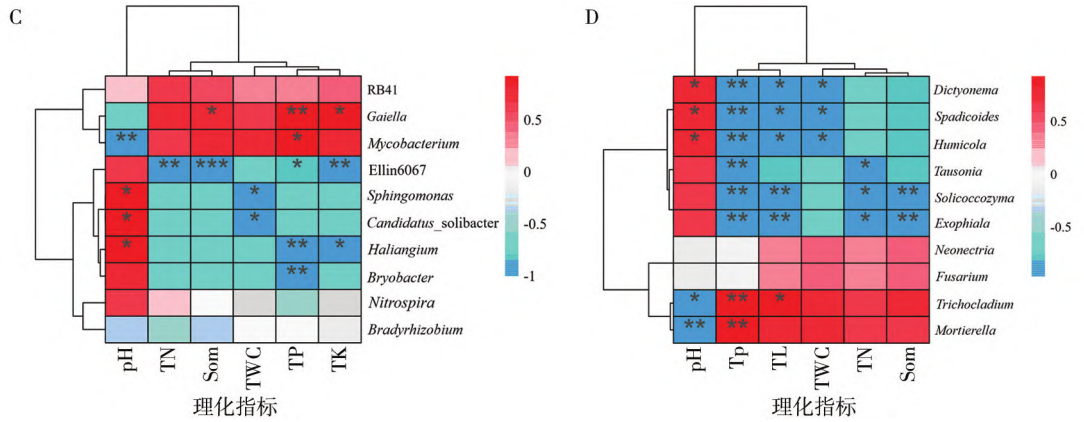


图 9　微生物群落与土壤理化性质及木脂素含量相关性分析

Fig. 9　Correlation analysis of microbial communities with soil physicochemical properties and lignan content

A:木脂素含量与土壤理化性质和细菌菌群相关性分析;B:木脂素含量与土壤理化性质和真菌菌群相关性分析;C:细菌菌群与土壤理化性质相关性分析;D:真菌菌群与土壤理化性质相关性分析。* 表示在 $P<0.05$ 水平上显著;* * 表示在 $P<0.01$ 水平上显著;* * * 表示在 $p<0.001$ 水平上显著

A: Correlation analysis of lignan content with soil physicochemical properties and bacterial communities; B: Correlation analysis of lignan content with soil physicochemical properties and fungal communities; C: Correlation analysis between bacterial communities and soil physicochemical properties; D: Correlation analysis between fungal communities and soil physicochemical properties. * means significant at 0.05, * * means significant at 0.01, * * * means significant at 0.001

3　讨　论

土壤是植物生长所需养分的主要来源,不同地区土壤的 pH、有机质和有机碳等养分含量不同,从而影响药用植物的生长状态及有效成分含量的合成与积累[25-27]。本研究中土壤理化性质与木脂素含量相关性分析显示,四种木脂素含量与土壤 TP、TN、TK、Som 和 TWC 呈正相关性,这与北五味子有效成分的形成和积累与土壤中的有效钾、Som、氮和 TWC 呈正相关性的研究结果一致[28-30]。此外,组间土壤理化性质测定结果显示 MT 土壤中 TK、TP、TN、Som 含量分别高于 ZT 约 1.5 倍、2.6 倍、7 倍和 9 倍,相对应 MT 的北五味子果实中木脂素含量高于 ZT。木脂素含量指标检测数据结果同样验证了这一结论,MT 北五味子果实中的五味子醇甲、五味子甲素和五味子乙素含量高于 ZT 近 1 倍。另外对土壤理化性质及微生物群落相关性分析结果显示,土壤 pH 与多种真菌和细菌群落呈显著相关性,是影响北五味子根际微生物群落结构的显著因素。

在门分类水平上,MT 和 ZT 北五味子根际土壤微生物优势功能细菌门以变形菌门和放线菌门为主,真菌门以子囊菌门为主,符合土壤微生物分布的一般规律[31-32]。绿弯菌门在两组北五味子根际土壤中相对丰度较为相近,具备促进植物生长的功能[33];酸杆菌门是东北黑土中相对丰度较高的细菌门,研究表明,在黑土中其相对丰度与土壤有机质含量呈显著正相关[34-35]。MT 和 ZT 的根际土壤有机质含量差异显著,MT 有机质含量高于 ZT 9 倍左右,而 MT 中的酸杆菌门相对丰度高于 ZT,这一分布规律与上述研究趋势一致。在真菌门分类水平上,MT 和 ZT 优势功能真菌门子囊菌门相对丰度与土壤中复杂有机质含量相关,其可促进土壤养分循环;另一优势真菌门担子菌门的相对丰度与植物凋落物含量相关[36-37]。

在细菌属水平分类上,MT 的主要优势功能细菌属构成显示 RB41 属、盖勒氏菌属和分枝杆菌属占比高于 ZT。RB41 属隶属于酸杆菌门,参与土壤碳循环,能够利用土壤中的养分和碳源,通过影响土壤碳循环,从而提高土壤氮的含量[39-42]。盖勒氏菌属对土壤中的氮元素吸收利用有积极作用,其对氮的吸收利用有助于植物的生长发育[43];MT 中氮元素的含量显著高于 ZT,且有研究表明大量氮胁迫可促进北五味子木脂素含量的积累[29];木脂素含量与土壤理化性质相关性分析显示氮元素与四种木脂素含量呈正相关;

中国知网 https://www.cnki.net

此外,盖勒氏菌属与四种木脂素含量呈正相关,RB41 属与五味子醇甲和五味子甲素呈正相关,而 MT 中的 RB41 属和盖勒氏菌属的相对丰度高于 ZT。综上原因,MT 中木脂素含量显著高于 ZT。分枝杆菌属具有分解有机物的功能,其菌属相对丰度越高越有利于植物对土壤有机质的吸收[44],且分枝杆菌与四种木脂素含量呈正相关,MT 中分枝杆菌的高相对丰度可能导致了 MT 木脂素含量高于 ZT。木脂素含量的积累与土壤 TWC 呈正相关(尤其是五味子酯甲),而鞘氨醇单胞菌属丰度与土壤 TWC 呈负相关[30,45-46],图 9A 结果同样表明了土壤 TWC 与五味子酯甲含量呈显著正相关。ZT 的土壤 TWC 低于 MT 一倍,TWC 的不同导致了两组样本中木脂素含量和鞘氨醇单胞菌属丰度的差异。MT 的 TWC 高,故木脂素含量高于 ZT,而鞘氨醇单胞菌属丰度显著低于 ZT。

在真菌属水平分类上,两组根际土壤优势功能真菌群落主要是镰刀菌属、被孢霉属和腐质霉属,这一趋势与现有研究报道的黑龙江省北五味子根际土壤优势真菌结果一致[47]。镰刀菌属中多存在一些致病菌[48],代谢组学研究证明,在镰刀菌侵染玉米粒过程中植物次生代谢产物阿魏酸及其衍生物显著富集,而阿魏酸又是木脂素合成的底物之一[49-50]。在本研究中,镰刀菌属与四种木脂素含量呈正相关,MT 根际土壤中的镰刀菌相对丰度高于 ZT,MT 北五味子木脂素含量高于 ZT,可能是高丰度的镰刀菌属侵染北五味子的根部富集阿魏酸及其衍生物,进而促进 MT 北五味子木脂素含量的积累。被孢霉属可产生多种活性物质,是土壤中常见的有益微生物,有效促进药用植物活性物质的积累[51-53]。腐质霉属是腐生真菌中的一类,可产生能分解碳水化合物的水解酶与氧化酶,促进有机物分解和养分循环,从而保证植物的健康生长[54];外瓶霉属是一类广泛存在于土壤和水体、可耐环境胁迫,如干旱、低、高温的菌属[55-56]。无梗孢属属子囊菌门,可降解纤维素促进土壤养分循环,其丰度与土壤中的碳呈正相关[57-58],MT 的 TOC 含量显著高于 ZT,进而导致 MT 中的无梗孢属的相对丰度高于 ZT。土壤 pH、Som、TP 和 TK 对两组样本根际土壤真菌群落组成起主要作用。

综合分析北五味子木脂素含量-土壤理化性质-根际土壤微生物之间的相关性,得出结论:①MT 木脂素含量高于 ZT,其中五味子醇甲、五味子甲素和五味子乙素高于 ZT 近 1 倍;MT 土壤中 TK、TP、TN、Som 含量分别高于 ZT 约 1.5 倍、2.6 倍、7 倍和 9 倍。②北五味子 MT 和 ZT 根际土壤优势微生物群落组成相同,但组间相对丰度差异大。氮元素的存在会使 RB41 属和盖勒氏菌属的相对丰度增加,丰富的有机质会促进分枝杆菌属的富集,以上菌群均与北五味子木脂素含量呈正相关;镰刀菌属、新从赤壳属、无梗孢属及被孢霉属与北五味子木脂素含量呈正相关;③土壤理化性质中土壤 TWC 与北五味子木脂素含量呈显著正相关,土壤 TP、TK、TN 和 Som 与北五味子木脂素呈正相关,土壤 pH 是影响北五味子根际土壤微生物群落结构的重要因素,其与北五味子木脂素含量呈显著负相关。

参考文献:

[1] 刘媛媛,黄仕其,李玉泽,等. 五味子属植物木脂素类化学成分及其药理作用研究进展[J]. 中草药,2022,53(6):1903-1918.

[2] 马艳春,冯天甜,韩宇博,等. 五味子的化学成分和药理研究进展[J]. 中医药学报,2020,48(11):67-71.

[3] 茹意,樊慧杰,柴智,等. 五味子醇甲对中枢神经系统药理作用研究进展[J]. 中华中医药学刊,2022,40(7):182-185.

[4] Wang T,Liu J,Huang X,et al. Gomisin A enhances the antitumor effect of paclitaxel by suppressing oxidative stress in ovarian cancer[J]. Oncology Reports,2022,48(5):202.

[5] 赵晓露,刘静,周晓玲. 五味子甲素治疗肝脏疾病及其代谢研究进展[J]. 广西医学,2023,45(15):1886-1889.

[6] Lin HJ,Zhang XY,Liu JW,et al. Schisantherin A improves learning and memory abilities partly through regulating the Nrf2/Keap1/ARE signaling pathway in chronic fatigue mice [J]. Experimental and Therapeutic Medicine,2021,21(4):385.

[7] Zong WT,Gouda M,Cai EL,et al. The antioxidant phytochemical schisandrin a promotes neural cell proliferation and differentiation after ischemic brain injury[J]. Molecules,2021,26(24):7466.

[8] 石志强,钟红,王蛟龙,等. 五味子甲素的体内药动学及药理活性研究进展[J]. 中国药师,2022,25(2):316-320.

[9] 岑人军,张文珍,韦雪亮. 北五味子乙素对力竭运动大鼠心肌氧化应激指标和炎性因子的影响[J]. 西北农业学报,2020,29(9):1-7.

[10] 李智,李汶泽,倪秀一,等. 五味子提取物及其有效成分对心血管疾病的药理作用研究进展[J]. 药物评价研究,

中国知网 https://www.cnki.net

2023,46(8):1827-1832.
[11] 罗华龙,吴桐,蒙享,等. 林药复合经营模式对土壤生态的影响[J]. 世界林业研究,2024,37(5):37-42.
[12] 张青,王辰,孙宗湜,等. 土壤微生物生物量及多样性影响因素研究进展[J]. 北方园艺,2022(8):116-121.
[13] Zhang WR,Gao RR,Tian L,et al. Integrated microbiome and metabolomics analysis reveal the relationship between plant-specialized metabolites and microbial community in *Phellodendron amurense*[J]. Frontiers in Plant Science,2024,15:1363063.
[14] 焦红红,黄璐琦,袁媛. 人参的"优形"及其遗传与环境互作机制研究进展[J]. 中国中药杂志,2023,48(12):3125-3131.
[15] 程龙媛,张国卉,孙燕,等. 药用植物-内生菌-根际微生物互作研究进展[J]. 中草药,2024,55(15):5264-5273.
[16] Liu L,Cao HL,Geng YN,et al. Response of soil microecology to different cropping practice under *Bupleurum chinense* cultivation[J]. BMC Microbiology,2022,22(1):223.
[17] Wang YL,Yang YM,Li CY,et al. Analysis of lignan content and rhizosphere microbial diversity of *Schisandra chinensis* (Turcz.) Bail. resources[J]. Life-Basel,2024,14(8):946.
[18] Bai J,Lu Y,Dong P,et al. The impact of rhizosphere soil microorganisms on the medicinal active ingredients of *Atractylodes chinensis* from different regions[J]. Plant Signaling & Behavior,2025,20(1):2473517.
[19] Mundra S,Kauserud H,Økland T,et al. Shift in tree species changes the belowground biota of boreal forests[J]. New Phytologist,2022,234(6):2073-2087.
[20] 吕柏辰,孙海,钱佳奇,等. 药用植物根系分泌物与根际微生物相互作用及其在中药材生态种植中的应用[J]. 中国中药杂志,2024,49(8):2128-2137.
[21] Vives-Peris V,De Ollas SC,Gémez Cadenas A,et al. Root exudates: From plant to rhizosphere and beyond[J]. Plant Cell Reports,2020,39(1):3-17.
[22] Sokol NW,Slessarev E,Marschmann GL,et al. Life and death in the soil microbiome: How ecological processes influence biogeochemistry[J]. Nature Reviews Microbiology,2022,20(7):415-430.
[23] 赵芷含,蔡智军,程贵兰. 不同立地条件对五味子生长的影响[J]. 人参研究,2023,35(5):38-41.
[24] 郝荣荣. 环境因子对五味子生长及次生代谢的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2024.
[25] 常耀文,张瑞强,姜洪涛,等. 内蒙古荒漠草原南缘春季消融期土壤水热变化特征及其对气象因子的响应[J]. 草原与草坪,2021,41(4):111-119.
[26] Jiang F,Wu XH,Xiang WH,et al. Spatial variations in soil organic carbon nitrogen and phosphorus concentrations related to stand characteristics in subtropical areas[J]. Plant and Soil,2017,413(1/2):289-301.
[27] 刘丽颖,张梦,谷薇薇,等. 辽西北风沙区林农复合模式对土壤质量的影响[J]. 沈阳农业大学学报,2025,56(4):56-65.
[28] 李旭,孙文松,刘莹,等. 北五味子有效成分含量与土壤因子的相关性分析[J]. 园艺与种苗,2024,44(1):68-71.
[29] 宋新,丁璞,李先宽,等. 大量元素氮胁迫对五味子木脂素类成分含量的影响[J]. 北方园艺,2014,(6):155-158.
[30] Yan L,Zan BD,Teng QX , et al. Synthetic consortia of four strains promote *Schisandra chinensis* growth by regulating soil microbial community and improving soil fertility[J]. Planta,2024,259(6):135.
[31] Wang XL,Wang ZK,Jiang P,et al. Bacterial diversity and community structure in the rhizosphere of four *Ferula* species[J]. Scientific Reports,2018,8(1):5345.
[32] 周冬宇,李杨,邢咏梅,等. 药用植物微生物组及其与药用植物次生代谢产物的关系[J]. 微生物学通报,2022,49(9):3989-4003.
[33] Liu JJ,Sui YY,Yu ZH,et al. Soil carbon content drives the biogeographical distribution of fungal communities in the black soil zone of northeast China[J]. Soil Biology and Biochemistry,2015,83:29-39.
[34] Navarrete AA,Kuramae EE,De Hollander M,et al. Acidobacterial community responses to agricultural management of soybean in Amazon forest soils[J]. Fems Microbiology Ecology,2013,83:607-621.
[35] 郑佳华,赵萌莉,王琪,等. 放牧和刈割对大针茅草原土壤微生物群落结构及多样性的影响[J]. 生态学报,2022,42(12):4998-5008.
[36] 张铁,于存,戚玉娇. 喀斯特森林常见树种倒木分解对土壤真菌群落组成及分布规律的影响[J]. 生态学报,2022,42(7):2774-2783.
[37] 杜忠,陈尚香. 植物来源碳和土壤属性对土壤有机碳激发效应影响的研究进展[J]. 土壤通报,2025,56(2):580-592.
[38] 丁磊,孔祥文,高谢雨 . 不同更新树种对日本落叶松人工林土壤化学性质、酶活性及微生物群落特性的影响[J]. 沈阳农业大学学报,2025,56(4):66-74.
[39] 刘雨萌. 五味子氮、磷、钾需肥规律及合理施肥研究[D]. 长春:吉林农业大学,2023.
[40] 高英志,任健. 植物根瘤共生固氮研究进展与展望[J]. 中国科学:生命科学,2025,55(1):131-145.
[41] Stone BW,Li JH,Koch BJ,et al. Nutrients cause consolidation of soil carbon flux to small proportion of bacterial community[J]. Nature Communications,2021,12(1):3381.
[42] 刘威,陈小龙,赵园园,等. 有机肥施用对植烟土壤氮素矿化及土壤酶和微生物群落的影响[J]. 土壤,2023,55(5):1025-1034.
[43] Du PH,Cao Y,Liu HT,et al. Dopamine improves apple replant disease resistance by regulating physiological resilience and rhizosphere microbial community structure[J]. Journal of Integrative Agriculture,2024,23(9):3025-3044.
[44] 方敏,徐小蓉,唐明,等. 马缨杜鹃根系微生物群落结构及

中国知网 https://www.cnki.net

其变化[J]. 微生物学报,2019,59(8):1522-1534.
[45] Rincon MCI,Martinez RE,Ruiz VVM. Plant growth-promoting potential of bacteria associated to pioneer plants from an active volcanic site of Chiapas (Mexico)[J]. Applied Soil Ecology,2020,146:103390.
[46] Khan AL,Waqas M,Kang SM. Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth[J]. Journal of Microbiology,2014,52(8):689-695.
[47] 慕东艳,吕国忠,孙晓东,等. 黑龙江省药用植物根际土壤真菌多样性[J]. 生态学报,2013,33(1): 229-237.
[48] Mutai CJ,Medvecky B,Vanek JS,et al. Long-term organic matter inputs enhance soil health and reduce soil-borne pathogen pressure in maize-bean rotations in Kenya[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment,2025,380:109402.
[49] Picot A,Atanasova-Picot A,Atanasova-Pénichon V,et al. Maize kernel antioxidants and their potential involvement in *Fusarium* ear rot resistance[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry,2013,61(14):3389-3395.
[50] 王炼,吴迪,周景文. 木脂素的生物合成及其微生物法生产的研究进展[J]. 化工学报,2021,72(1):320-333.
[51] Sun J,Yang J,Zhao SY,et al. Root exudates influence rhizosphere fungi and thereby synergistically regulate *Panax ginseng* yield and quality[J]. Frontiers in Microbiology,2023,14:1194224.
[52] Wang Y,Wang LW,Suo M,et al. Regulating root fungal community using *Mortierella alpina* for *Fusarium oxysporum* resistance in *Panax ginseng*[J]. Frontiers in Microbiology,2022,13:850917.
[53] Li F,Chen L,Redmile-Gordon M,et al. *Mortierella elongata*'s roles in organic agriculture and crop growth promotion in a mineral soil [J]. Land Degradation & Development,2018,29(6):1642-1651.
[54] Berendsen RL,Pieterse CM,Bakker PA. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. Trends in Plant Science,2012,17(8):478-486.
[55] Martín RIP,,Ayixon SR,Jorge LFM,et al. *Exophiala chapopotensis* sp. nov. , an extremotolerant black yeast from an oil-polluted soil in Mexico; phylophenetic approach to species hypothesis in the Herpotrichiellaceae family[J]. PLOS One,2024,19(2):e0297232.
[56] Isola D,Zucconi L,Onofri S,et al. Extremotolerant rock inhabiting black fungi from Italian monumental sites[J]. Fungal Diversity,2016,76:75-96.
[57] Ayaka U,Eiko N,Jo-Ann C,et al. Effect of decomposing oil palm trunk fibers on plant growth and soil microbial community composition[J]. Journal of Environmental Management,2021,295:113050.
[58] Li F,Chen L,Li Y,et al. Long-term fallowing produces specific fungal taxa associated with soil carbon storage[J]. Pedosphere,2024,34(6):1014-1025.

中国知网 https://www.cnki.net