

茄腐镰刀菌干预对当归不同部位微生物群落的影响

张佳宁^{1,2}, 杨林桦^{1,2}, 丁琦^{1,2}, 杜晓雪^{1,2}, 谢田朋^{1,2*}, 黄钰芳^{1,2}

(1. 甘肃中医药大学药学院, 兰州 730000; 2. 陇药产业创新研究院, 兰州 730000)

摘要: 探索茄腐镰刀菌干预下当归不同部位微生物变化, 以期揭示当归应对土传病害的微生物组响应机制, 并初步筛选潜在跨部位核心抗病菌群。该研究以当归为研究对象, 通过外源添加茄腐镰刀菌进行病株模型建立, 利用高通量测序技术, 分析当归叶表、叶内、根表、根内、根际土壤及非根际土壤 6 个不同部位的细菌和真菌群落结构变化。结果表明: (1) 当归不同部位微生物群落具有显著的空间特异性, 其多样性与均匀度自下而上呈梯度下降趋势。(2) 在茄腐镰刀菌的干预下, 根际土壤与根表的细菌群落丰富度、根际土壤与叶内的真菌群落丰富度显著降低, 地下部位细菌与真菌群落结构趋于简化, 而叶际细菌属数量出现异常升高, 真菌群落的变化模式则不完全一致。(3) 对健康与患病当归不同部位的差异菌属与镰刀菌属进行 Spearman 相关性分析表明, 假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*)、鞘脂菌属 (*Sphingobium*) 和德沃斯氏菌属 (*Devosia*) 等细菌在多个部位与病原菌呈显著正相关, 提示其可能在宿主响应病害过程中被协同富集。(4) 表型预测与功能预测表明, 患病植株在致病菌增加的同时, 耐逆菌、含有可移动遗传元件、病理-腐生-共生型真菌等有益菌属也在同步富集。综上所述, 当归不同部位微生物群落形成天然自下而上递减的空间特异性, 但病原菌会导致其微生物群落向地下部简化、地上部复杂的方向演变, 触发地上-地下的菌群迁移或系统性响应。当归抵抗茄腐镰刀菌侵染时主要依赖细菌介导的微生态调控策略, 是否为宿主主动招募的有益菌, 尚需通过接种实验进一步验证。

关键词: 当归, 根腐病, 茄腐镰刀菌, 细菌, 真菌, 多部位微生物组

中图分类号: Q94

文献标识码: A

文章编号:

Effects of *Fusarium solani* inoculation on microbial community assembly in different compartments of *Angelica sinensis*

ZHANG Jianing^{1,2}, YANG Linhua^{1,2}, DING Qi^{1,2}, DU Xiaoxue^{1,2},
XIE Tianpeng^{1,2*}, HUANG Yufang^{1,2}

(1. School of Pharmacy, Gansu University of Traditional Chinese Medicine, Lanzhou 730000, China; 2. Longyao Industry Innovation Research Institute, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Exploring microbial changes in different niches of *Angelica sinensis* under the intervention of *Fusarium solani* to reveal the microbiome response mechanisms of *A. sinensis* against soil-borne diseases and preliminarily screen potential core cross-niche antagonistic microbiota. In this study, *A. sinensis* was used as the research object. A diseased plant model was established by exogenous inoculation with *F. solani*. High-throughput sequencing technology was

基金项目: 国家自然科学基金项目 (82160714、82560755); 甘肃省青年人才项目 (2024QNTD36); 甘肃省自然科学基金项目 (23JRRA1711); 甘肃省产业支撑计划项目 (2021CYZC-13); 甘肃省高校教师创新基金项目 (2025A-101); 甘肃省中药质量与标准研究重点实验室开放基金项目 (ZYZL-2024-04)。

第一作者: 张佳宁 (2001—), 硕士研究生, 研究方向为药用植物资源研究, (E-mail)zhangjianing01112@126.com。

***通信作者:** 谢田朋, 博士, 副教授, 研究方向为药用植物生态学研究, (E-mail)xietianpeng@163.com。

employed to analyze the structural changes in bacterial and fungal communities across six distinct niches: phylloplane, endophyllosphere, rhizoplane, root endosphere, rhizosphere soil, and non-rhizosphere soil. The results were as follows: (1) The microbial communities in different niches of *A. sinensis* exhibited significant spatial specificity, with a gradient decline in diversity and evenness from belowground to aboveground compartments. (2) Under the intervention of *F. solani*, bacterial species richness in the rhizosphere soil and rhizoplane, as well as fungal species richness in the rhizosphere soil and endophyllosphere, significantly decreased. The bacterial and fungal community structures in belowground niches tended to simplify, while the number of bacterial genera in the phyllosphere increased abnormally; the pattern of change in fungal communities was not entirely consistent. (3) Spearman correlation analysis between differential genera across different niches of healthy and diseased *A. sinensis* and the genus *Fusarium* revealed that bacterial genera such as *Pseudomonas*, *Bradyrhizobium*, *Sphingobium*, and *Devosia* showed significant positive correlations with the pathogen across multiple niches, suggesting their potential co-enrichment in the host's response to disease. (4) Phenotypic prediction and functional prediction indicated that while pathogenic fungi increased in diseased plants, beneficial genera such as stress-tolerant bacteria, mobile genetic elements, and pathotroph-saprotroph-symbiotroph type fungi were simultaneously enriched. In summary, the microbial communities in different niches of *A. sinensis* exhibit a natural spatial specificity characterized by a bottom-up decreasing gradient. However, pathogen invasion drives a directional shift toward simplification of belowground communities and increased complexity of aboveground communities, triggering an aboveground-belowground microbial migration or systemic response. The resistance of *A. sinensis* to *F. solani* infection primarily relies on bacterial-mediated microecological regulation strategies. Whether these bacteria represent beneficial taxa actively recruited by the host requires further validation through inoculation experiments.

Keywords: *Angelica sinensis*, root rot, *Fusarium solani*, bacteria, fungi, multi-compartment microbiome

当归 (*Angelica sinensis*) 是甘肃道地大宗根用药材, 因广泛应用在抗炎、抗肿瘤、抗抑郁、增强心脑血管功能等方面, 素有“十方九归”之称 (国家药典委员会, 2025; 赵毓杰等, 2024)。当归种植产业是当地农民的重要经济来源, 但目前因当归根腐病频发, 已对农民的收益造成巨大影响, 据报道, 仅甘肃渭源地区当归发病率就可达 40%~90% (张婷等, 2024)。根腐病会使当归根部腐烂, 叶片失水卷曲、凋谢下垂, 严重者则全株枯死 (刘华等, 2011)。研究表明, 根腐病主要由镰刀菌属 (*Fusarium* spp.) 病原真菌引发, 但致病菌存在显著的宿主特异性 (Acosta et al., 2010; 曹剑等, 2022) 和区域异质性 (陈玉涵等, 2022; 沈丽淘, 2012)。前期研究发现, 甘肃渭源地区当归根腐病的关键致病菌为茄腐镰刀菌 (*Fusarium solani*) (谢田朋等, 2025)。

植物与土壤之间可形成紧密的共生体, 微生物作为纽带在与植物长期共进化, 在营养吸收、生长发育调控、抗病性提升及有害物质降解等方面发挥重要作用 (Acosta et al., 2010; Chaparro et al., 2014; Müller et al., 2016; Tang et al., 2023; 葛蕾等, 2024)。一般认为, 当植物面对生物胁迫或非生物胁迫时, 植物-土壤-微生物之间的平衡将被打破, 例如, 受到病原菌感染后的植物根际土壤微生物群落往往会发生变化, 植物根际因病原菌的异常富集导致有益菌群丰度降低甚至消亡, 使根际土壤细菌群落由健康向亚健康状态发生演替 (高晓梅等, 2021)。但是, 也有研究表明, 当生物胁迫发生时, 植物可以通过分泌特殊信号物质招募有益微生物缓解病害, 这一招募过程可从两方面实现: 一方面来自土壤。例如, 拟南芥感染紫丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*) 后根分泌的苹果酸可招募到根际土壤中有益的枯草

芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*)、FB17(Rudrappa et al., 2008), 黄瓜受尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*) 感染后, 通过分泌色氨酸刺激根际土壤富集芽孢杆菌 SQR9、施氏假单胞菌 (*Pseudomonas stutzeri*) 等有益菌, 增强植物抗病能力 (Liu et al., 2017); 另一方面可通过植物其他组织部位协调至发病部位。例如, 辣椒在枯萎病胁迫下涉及解毒、趋化性和生物膜形成的微生物组功能基因丰富, 促进假单胞菌属、链霉菌属 (*Streptomyces*) 和芽孢杆菌 (*Bacillus*) 等有益微生物类群在宿主体内富集 (Gao et al., 2021)。可见, 生物胁迫既能让植物的根际土壤向亚健康状况转变, 也能够刺激其释放信号吸引“救兵”帮助抵抗疾病。目前, 学者普遍关注生物胁迫下植物根际微生物群落的变化 (高晓梅等, 2021; Liu et al., 2017), 然而, 植物的根际、内生以及叶际微生物共同构成了高度多样化的植物微生物组 (Müller et al., 2016), 这些微生物定殖于植物各器官的表面及内部。当病害发生时, 植物不同部位微生物组可能发生联动变化。例如, 辣椒受到根腐病侵袭后, 其根、茎和果实中均会富集潜在有益细菌, 并且部分有益细菌被鉴定为微生物群落的核心类群和互作网络的枢纽节点 (Gao et al., 2021); 患根腐病黄连的根际土壤、根茎和叶片中多个细菌属相对丰度较健康黄连发生显著改变 (唐涛等, 2022)。可见, 研究病害干预下植物不同部位微生物组的变化, 有助于更全面理解植物招募潜在有益菌的路径, 揭示植物与微生物组的互作机制, 从而为靶向调控微生物群落以防治植物病害提供理论依据。尽管如此, 目前针对当归根腐病的研究仍主要集中于根际微生物, 对其多部位微生物组的联动变化了解有限。

因此, 本研究以甘肃渭源当归为研究对象, 通过外源添加茄腐镰刀菌进行病株模型建立, 利用高通量测序技术, 通过分析茄腐镰刀菌干预下当归叶表、叶内、根表、根内、根际土壤及非根际土壤 6 个不同部位的细菌和真菌群落结构变化, 拟探讨以下问题: (1) 在茄腐镰刀菌干预下当归六个不同部位的细菌和真菌群落结构发生何种变化; (2) 当归多部位变化的差异菌属, 其相对丰度与镰刀菌属的相对丰度存在怎样的相关性; (3) 健康和患病当归不同部位微生物群落的功能是否存在显著变化。本研究旨在揭示当归应对土传病害的微生物组响应机制及初步筛选潜在跨部位核心抗病菌群。

1 材料与仪器

1.1 试验材料

供试当归苗购自甘肃省定西市渭源县农贸市场, 盆栽控制试验在甘肃中医药大学陇药产业创新研究院完成。茄腐镰刀菌 (*Fusarium solani*) 从渭源县农田中明显具有根腐病症状的当归植株中分离纯化培养获得, 采用 PDA 培养基。

1.2 试验方法

1.2.1 菌悬液的制备

取前期分离保存的茄腐镰刀菌, 用接种铲挑起 $0.5\text{ cm} \times 0.5\text{ cm}$ 菌块置于 PDA 培养基中央, $25\text{ }^{\circ}\text{C}$, 培养 10 d, 随后在培养皿中加入 20 mL 无菌水, 无菌棒刮取菌丝, 双层无菌纱布过滤制成孢子悬浮液, 配制成浓度为 $3.5 \times 10^8\text{ CFU} \cdot \text{mL}^{-1}$ 的菌液备用 (谢田朋等, 2025)。

1.2.2 病株模型建立

挑选大小 (苗根直径约 0.55 cm)、重量 (百苗重约 100 g) 一致的健康当归植株, 将当归根在无菌水下冲洗 30 min, 75%酒精溶液表面消毒 30 s, 浸入 5%次氯酸钠中 5 min, 无菌水冲洗若干次, 再用灭菌滤纸吸干水分。用口径 10 cm , 高 15 cm 的灭菌花盆承装等量灭菌土壤, 进行当归植株种植, 每盆 1 株。待移栽当归生长 30 d 后, 采用伤根接种法, 在根部形成约 $0.2\text{ cm} \times 0.1\text{ cm}$ 的伤口面积, 将 10 mL 菌悬液接种至伤口部位, 对照当归浇入等量无菌水, 每个处理设置 30 个样本重复。若根部腐烂, 叶面枯黄卷曲, 则视为病株模型建立成功。

1.2.3 样品采集

接种病原菌悬液 20 d 左右, 当归出现根部腐烂, 叶面枯黄卷曲。分别采集健康和患病当归非根际土壤(抖落外围的土壤)、根际土壤(附着于根部上 0~0.5 cm 处的土壤)、根表(根置于含有 15 mL 无菌 PBS 溶液的离心管中, 4 °C、180 r·min⁻¹ 振荡 20 min 后取出, 再置于新的无菌 PBS 溶液中, 相同条件下处理 20 min。将两次处理后的液体合并混匀, 1 000 r·min⁻¹、4 °C 离心 10 min 后的沉淀)、根内(将根 70% 酒精浸泡 2 min, 6% H₂O₂ 浸泡 15 min 表面消毒, 无菌水冲洗 3 次并涂布检验无菌, 放入无菌研钵中加液氮充分研磨成的粉末)、叶表(用消毒剪刀剪取叶片, 加入无菌水和表面活性剂 Silwet L-77, 25 °C, 200 r·min⁻¹ 振荡 20 min, 真空抽滤装置过滤振荡液, 留在 0.22 μm 孔径滤膜上的微生物)、叶内样品(继续将叶片进一步剪碎混匀后, 75% 乙醇消毒 1 min, 无菌水冲洗 1 次, 5% 次氯酸钠溶液消毒 5 min, 无菌水冲洗 3 次后的叶片, 最后的无菌水涂布检验无菌), 每组各 5 个重复, 共计 60 个样品, 所有样品放于 -80 °C 的超低温冰箱中保存至 DNA 提取(洗康华等, 2025)。

1.3 DNA 提取及测序

采用试剂盒抽提当归不同样品总基因组 DNA。细菌使用前端 341F 引物 5'-CCTACGGGNGGCWGCAG-3' 和后端 785R 引物 5'-GACTACHVGGGTATCTAATCC-3' 对 16S rDNA 基因的 V3-V4 区进行聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)扩增, 真菌 ITS 区使用前端 ITS1F 引物 5'-CTTGGTCATTAGAGGAAGTAA-3' 和后端 ITS2R 引物 5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3'。每个样品在 25 μL 体系中扩增, 该反应第一轮体系包括 15 μL 2×Gflex PCR 缓冲液, 0.6 μL Tks Gflex DNA 聚合酶(1.25 U·μL⁻¹), 1 μL 模板, 5 pmol/μL⁻¹ 正反引物各 1 μL。PCR 反应体系为: 5×TransStart FastPfu 缓冲液 4 μL, 2.5 mmol·L⁻¹ dNTPs 2 μL, 上、下游引物(5 μmol·L⁻¹)各 0.8 μL, TransStart FastPfu DNA 聚合酶 0.4 μL, 模板 DNA 10 ng, 加双蒸水补足至 20 μL。扩增程序如下: 95 °C 预变性 5 min, 95 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 30 s, 共 25 个循环, 最终 72 °C 稳定延伸 5 min(雷梓伦等, 2026; 姜海洋等, 2025)。用 2% 琼脂凝胶电泳验证 PCR 结果, 若阴性未出带, 则用 AMPure XP 试剂盒(BECKMAN COULTER, 美国)进行磁珠纯化, 纯化后稀释至 50 μg·μL⁻¹ 作为 PCR 模板进行第二轮扩增, 在与第一轮 PCR 相同条件下将 DNA 样品扩增 8 个循环。取 2 μL 纯化过的二轮产物进行 2% 琼脂糖凝胶电泳检测, 检测是否有条带和条带是否单一, 取 1 μL 纯化过的二轮产物在 Nanodrop 进行浓度检测。样品质检合格后则交由测序公司利用 Illumina Novaseq 6 000 测序平台进行 16S rDNA 扩增测序和 ITS rDNA 扩增子测序(美吉生物, 上海)。

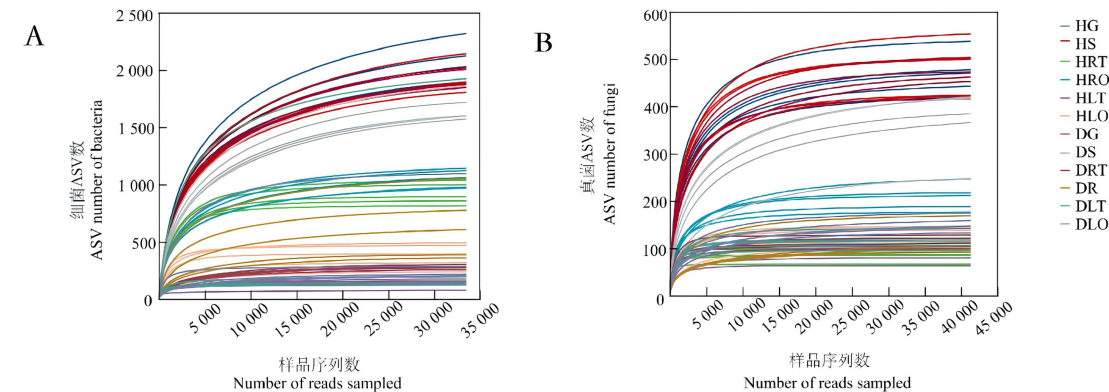
1.4 数据分析

原始测序序列经过双端拼接、过滤和去除嵌合体后得到优化序列, DADA2 进行降噪处理, 获得扩增子序列变体(amplicon sequence variants, ASVs), 16S 代表序列、ITS 代表序列分别与 SILVA 数据库(v138.0)、Unite 数据库(v8.0)比对并进行 ASV 物种注释, 置信度阈值为 70%, 去除所有样本中比对到叶绿体和线粒体的 ASVs 序列。Alpha 多样性和主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)采用 QIIME 和 R 包 vegan 2.5-6 实现, 并利用置换多元方差分析(PERMANOVA)检验; 采用 SPSS 26 软件(SPSS Inc., Chicago, IL)进行数据统计与分析, 单因素方差分析(ANOVA)检验显著性, Wilcoxon 秩和检验(Mann-Whitney U test)做健康和患病植株间物种差异分析, 采用 Origin2021 实现差异物种火山图, 选出健康和患病植株间最具有显著差异的 10 个物种, 然后对在当归多部位均有变化的差异菌属与镰刀菌属进 Spearman 相关性分析; 利用 R 包 psych 及 Gephi 0.9.2 基于 ASVs 水平的 SparCC 共现网络对健康和患病植株细菌和真菌群落进行跨界微生物共现网络分析; 使用 BugBase 和 FunGuild 数据库, 分别对细菌和真菌菌群进行表型和功能注释。

2 结果与分析

2.1 测序深度和 ASV 聚类分析

对 60 个样本进行微生物测序，细菌共获得高质量质控序列 4 098 035 条，有效碱基数 1 545 104 101 个，各样本细菌 ASV 个数分布在 374.28 ~ 378.21 之间。真菌共获得高质量质控序列 3 913 933 条，有效碱基数 947 362 284 个，各样本真菌 ASV 个数分布在 217.06 ~ 286.35 之间。以随机抽取的测序数据量为横坐标，以聚类得到的 ASV 数量作为纵坐标，建立样本细菌和真菌稀释曲线，如图 1 所示，健康和患病当归的 6 个部位样本的细菌和真菌 ASV 稀释曲线均趋于平缓，细菌文库测序覆盖度均在 99.72% 以上（图 1：A），真菌文库测序覆盖度均在 99.98% 以上（图 1：B），表明测序深度足以反映样品菌群结构。



曲线平缓表明测序深度充足。**HG.** 健康当归非根际土壤；**HS.** 健康当归根际土壤；**HRT.** 健康当归根表；**HRO.** 健康当归根内；**HLT.** 健康当归叶表；**HLO.** 健康当归叶内；**DG.** 患病当归非根际土；**DS.** 患病当归根际土壤；**DRT.** 患病当归根表；**DRO.** 患病当归根内；**DLT.** 患病当归叶表；**DLO.** 患病当归叶内。下同。

A gentle curve indicates sufficient sequencing depth. **HG.** Non-rhizosphere soil of healthy *Angelica sinensis*; **HS.** Rhizosphere soil of healthy *A. sinensis*; **HRT.** Rhizoplane of healthy *A. sinensis*; **HRO.** Root endosphere of healthy *A. sinensis*; **HLT.** Phylloplane of healthy *A. sinensis*; **HLO.** Endophyllosphere of healthy *A. sinensis*; **DG.** Non-rhizosphere soil of diseased *A. sinensis*; **DS.** Rhizosphere soil of diseased *A. sinensis*; **DRT.** Rhizoplane of diseased *A. sinensis*; **DRO.** Root endosphere of diseased *A. sinensis*; **DLT.** Phylloplane of diseased *A. sinensis*; **DLO.** Endophyllosphere of diseased *A. sinensis*. The same applies below.

图 1 当归不同部位样品细菌（A）和真菌（B）的稀释曲线

Fig. 1 Rarefaction curves of bacterial (A) and fungal (B) communities in *Angelica sinensis* samples from different plant tissues

2.2 多样性指数分析

如表 1 所示，当归不同部位样品细菌群落的 Ace 指数和 Chao 1 指数表现出土>根>叶的变化趋势，表明其物种丰富度从地下到地上逐步下降。同时 Shannon 指数表现出土>根>叶的变化趋势，Simpson 指数表现出叶>根>土的变化趋势，表明其物种多样性和均匀度自下而上逐步下降。同时，在茄腐镰刀菌的干预下，患病当归的 Ace 指数和 Chao 1 指数在非根际土壤、根际土壤、根表、根内等根区部位中，与健康组相比均显著下降（ $P<0.05$ ），但叶表和叶内部位的健康组与患病组之间无显著差异。这说明病原菌会导致根区部位的细菌丰富度下降，物种数减少，但对叶际影响较小。此外，患病当归的 Shannon 指数仅在根表和根内显著下降（ $P<0.05$ ），表明病原菌主要干扰根部细菌群落均匀度；而 Simpson 指数仅在叶内显著下降（ $P<0.05$ ），表明叶内微生物组成中各物种的相对丰度分布更趋均衡。这一现象与根区部位的显著响应形成对比，可能反映了叶内微生态环境对茄腐镰刀菌干预的响应具有特异性。

如表 2 所示，总体上当归不同部位样品真菌群落的 Ace 指数和 Chao 1 指数表现出土>根、叶的变化趋势，表明其物种丰富度在土壤中最，其次为根内。同时 Shannon 指数表现

出土>根>叶的变化趋势，Simpson 指数表现出叶>根>土的变化趋势，表明其物种多样性和均匀度自下而上逐步下降。同时，在茄腐镰刀菌的干预下，患病当归的 Ace 指数和 Chao 1 指数在根际土壤、根内等根区部位中，与健康组相比均显著下降（ $P<0.05$ ），但在非根际土壤和叶际的健康组与患病组之间无显著差异。这说明病原菌主要导致根内和根际部位的真菌丰富度下降，物种数减少，但对叶际和非根际的影响较小。此外，患病当归的 Shannon 指数在根际土壤、根表、根内、叶表均显著下降（ $P<0.05$ ），表明病原菌会同时干扰根区和叶际部位的真菌群落均匀度；而 Simpson 指数仅在根表、叶表显著下降（ $P<0.05$ ），表明病原菌对根表和叶表的真菌群落优势度分布具有显著影响，而对其他部位的优势物种结构干扰相对较弱。

表 1 当归不同部位样品细菌群落 Alpha 多样性指数变化

Table 1 Variations in bacterial community alpha diversity indices across different tissue samples of *Angelica sinensis*

样品 Sample		Ace 指数 Ace index	Chao 1 指数 Chao 1 index	香农指数 Shannon index	辛普森指数 Simpson index
非根际土壤 Non-rhizosphere soil	健康组 HG	2 264.85±201.48a	2 210.39±199.10a	6.82±0.07a	0.00±0.00c
	患病组 DG	2 038.95±86.74bc	1 996.80±82.79bc	6.75±0.05a	0.00±0.00c
根际土壤 Rhizosphere soil	健康组 HS	2 048.18±151.96bc	1 994.71±143.14bc	6.71±0.08a	0.00±0.00c
	患病组 DS	1 760.59±122.49b	1 717.89±121.09b	6.31±0.15a	0.00±0.00c
根表 Rhizoplane	健康组 HRT	922.17±97.56cd	921.75±97.15cd	5.77±0.11a	0.01±0.00c
	患病组 DRT	279.33±15.94ef	276.75±15.93ef	3.08±0.11c	0.10±0.01bc
根内 Root endosphere	健康组 HRO	1 088.83±83.38c	1 076.47±84.65c	5.76±0.08a	0.01±0.00c
	患病组 DRO	657.53±306.15de	648.14±299.85de	4.23±1.04b	0.07±0.05bc
叶表 Phylloplane	健康组 HLT	141.11±37.95f	139.28±37.83f	3.02±0.25c	0.12±0.06b
	患病组 DLT	528.79±840.15def	524.88±833.64ef	4.01±1.60bc	0.08±0.08bc
叶内 Endophyllosphere	健康组 HLO	383.91±106.73ef	383.30±107.01ef	3.41±1.47bc	0.23±0.23a
	患病组 DLO	405.58±392.69ef	403.44±393.70ef	3.74±1.27bc	0.07±0.05bc

注：数值为平均值 ± 标准差，同列不同字母表示差异显著（ $P<0.05$ ）。下同。
Note: The data are $\bar{x} \pm s$, and the different letters in the same column indicate significant differences（ $P<0.05$ ）. The same below.

表 2 当归不同部位样品真菌群落 Alpha 多样性指数变化

Table 2 Variations in funal community alpha diversity indices across different tissue samples of *Angelica sinensis*

样本 Sample		Ace 指数 Ace index	Chao 1 指数 Chao 1 index	香农指数 Shannon index	辛普森指数 Simpson index
--------------	--	---------------------	---------------------------	-----------------------	------------------------

非根际土壤	健康组 HG	475.55±44.13a	476.04±43.42a	4.46±0.21a	0.03±0.01e
Non-rhizosphere soil	患病组 DG	466.01±32.98a	464.91±32.91a	4.34±0.31a	0.04±0.02e
根际土壤	健康组 HS	483.56±57.41a	483.65±58.44a	4.38±0.17a	0.03±0.01e
Rhizosphere soil	患病组 DS	381.64±73.76b	379.48±72.91b	3.29±0.67b	0.11±0.09e
根表	健康组 HRT	87.08±13.67e	87.00±13.56e	3.52±0.38b	0.07±0.04e
Rhizoplane	患病组 DRT	112.64±11.94de	113.20±11.99de	2.05±0.14c	0.41±0.04b
根内	健康组 HRO	210.00±29.69c	211.65±32.81c	3.17±0.37b	0.13±0.08de
Root endosphere	患病组 DRO	112.87±32.85de	112.17±33.13de	2.20±0.49c	0.23±0.10cd
叶表	健康组 HLT	91.80±21.00e	91.80±21.00e	1.19±0.21d	0.63±0.07a
Phylloplane	患病组 DLT	114.82±17.61de	114.75±17.74de	2.05±0.13c	0.38±0.04b
叶内	健康组 HLO	129.15±20.18de	128.94±20.37de	2.40±0.68c	0.22±0.20cd
Endophyllosphere	患病组 DLO	154.85±16.80d	154.18±16.94d	2.16±0.31c	0.33±0.08bc

通过计算 Bray-Curtis 距离矩阵进行主坐标轴分析（PCoA），如图 2 所示，在茄腐镰刀菌的干预下，健康组与患病组当归相同部位的样品均会沿着坐标轴发生分离，说明病原菌对当归不同部位细菌（图 2：A）和真菌（图 2：B）群落结构产生较大影响。同时，无论是否存在外源干扰，当归个体内不同部位样品都会在坐标轴内发生明显分离，进一步验证当归不同部位的菌群结构存在显著的空间特异性。

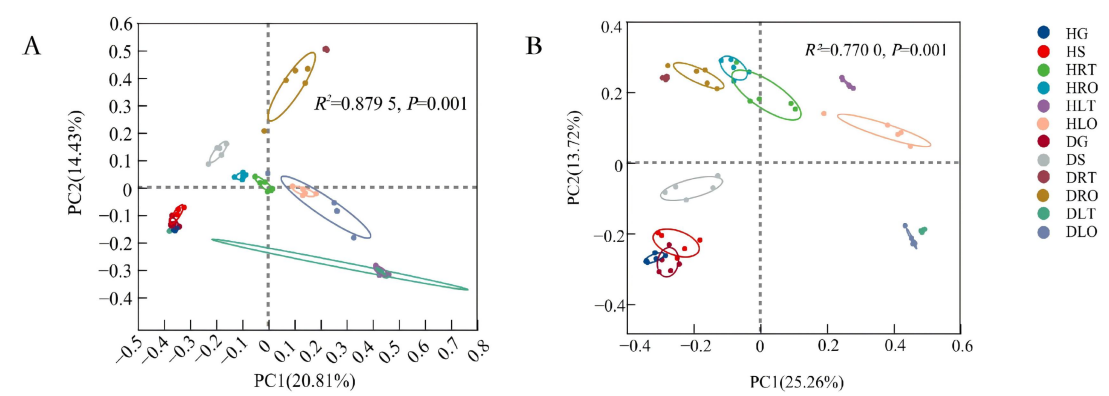


图 2 健康和患病当归不同部位样品细菌（A）和真菌（B）群落主坐标分析

Fig. 2 Principal coordinate analysis (PCoA) of bacterial (A) and fungal (B) communities in different tissue compartments of healthy and diseased *Angelica sinensis*

2.3 不同部位细菌群落结构组成

如图 3：A 所示，当归不同部位的优势细菌门构成基本一致，主要细菌门由变形菌门（Proteobacteria）、放线菌门（Actinobacteriota）、厚壁菌门（Firmicutes）等 12 个菌门组成，占总相对丰度的 98.56%~99.84%。不同部位细菌微生物群落在属水平上（图 3：B）主要由假单胞菌属（*Pseudomonas*）、泛菌属（*Pantoea*）、Unclassified_f_Comamonadaceae 属、鞘氨醇单胞菌属（*Sphingomonas*）、马赛菌属（*Massilia*）等 19 个菌属组成，占总相对丰度 12.86%~82.35%。

此外，当归不同部位样品的优势细菌门相对丰度受到茄腐镰刀菌不同程度的干扰，表明病原菌侵染重塑了当归不同部位的细菌群落结构。在患病组中，变形菌门、放线菌门的相对丰度在根表、根内、叶表显著上升；厚壁菌门在根表、叶表显著下降；而拟杆菌门、粘细菌门、绿弯菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门、硝化螺旋菌门等的相对丰度在叶际没有显著变化，

主要表现为在非根际土壤、根际土壤、根表、根内等部位显著下降。尤其是根际土壤在 6 种优势菌门相对丰度均显著下降，其次是根表在 3 种优势菌门相对丰度显著下降。表明根际土壤和根表对茄腐镰刀菌的干扰极为敏感，可能是细菌群落结构变化的核心部位。

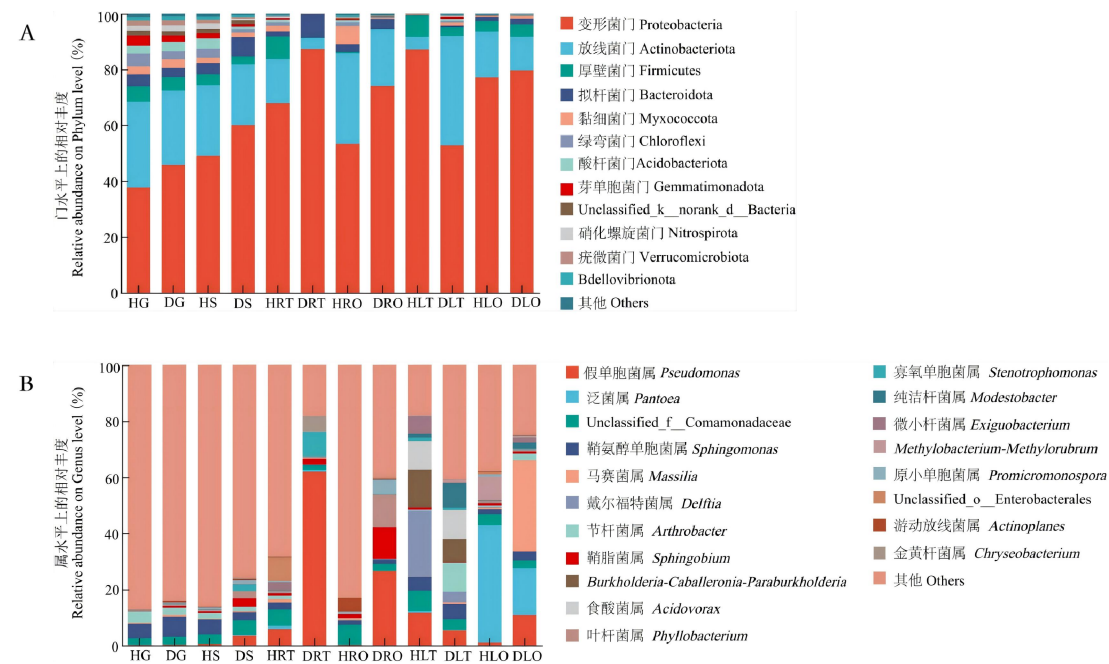
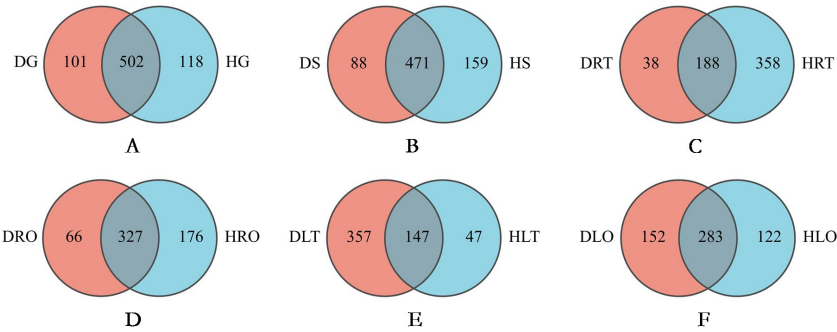


图 3 当归不同部位样品在门水平上 (A) 和属水平上 (B) 的细菌群落组成

Fig. 3 The composition of bacterial communities in different parts samples of *Angelica sinensis* at phylum level (A) and genus level (B)

如图 4 所示，患病组与健康组当归在非根际土壤（图 4：A）、根际土壤（图 4：B）、根表（图 4：C）、根内（图 4：D）、叶表（图 4：E）、叶内（图 4：F）的共有细菌属占比分别为 69.63%、65.60%、32.19%、57.47%、26.68%、50.81%，其中根表和叶表的共有细菌属占比最少，表明病原菌对该部位细菌属结构的扰动最为剧烈。同时发现，患病组当归在土、根部位的细菌属种类明显下降，但在叶际的种类明显上升，表明不同部位对于病原菌干扰的菌群响应方式不同。通过进一步对健康和患病当归不同部位共有细菌属进行分析，如图 5 所示，患病组和健康组当归在非根际土壤（图 5：A）、根际土壤（图 5：B）、根表（图 5：C）、根内（图 5：D）、叶表（图 5：E）、叶内（图 5：F）分别存在 43 个、137 个、106 个、112 个、11 个、28 个差异显著的细菌属 ($P<0.05$)，表明病原菌对根际土壤、根表、根内细菌属相对丰度的影响最为剧烈且患病当归在上述三个部位会有更多细菌属的相对丰度下调。



A. 当归非根际土壤样品；B. 当归根际土壤样品；C. 当归根表样品；D. 当归根内样品；E. 当归叶表样品；F. 当归叶内样品。下同。

A. Non-rhizosphere soil samples of *A. sinensis*; B. Rhizosphere soil samples of *A. sinensis*; C. Rhizoplane samples of *A. sinensis*; D. Root endosphere samples of *A. sinensis*; E. Phylloplane samples of *A. sinensis*; F. Endophyllosphere samples of *A. sinensis*. The same below.

图 4 健康与患病当归不同部位样品细菌属韦恩图分析

Fig. 4 Venn diagram of bacterial genera in different tissue compartments of healthy and diseased *Angelica sinensis*

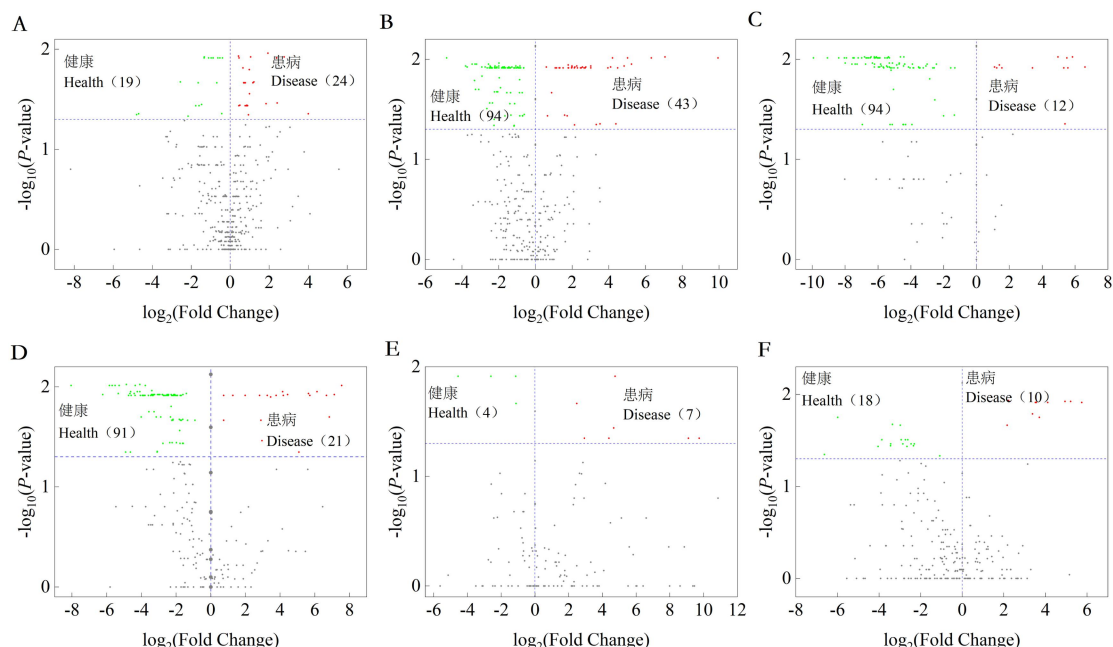


图 5 健康与患病当归不同部位差异细菌属火山图

Fig. 5 Volcano plot of differentially bacterial genera in different tissue compartments of healthy and diseased *Angelica sinensis*

对健康组与患病组当归不同部位差异最显著的 10 个细菌属进行分析，如附表 1 所示，患病组与健康组在 6 个部位均有各不相同的差异细菌属，但假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*)、鞘脂菌属 (*Sphingobium*)、*Allorhizobium-Neorhizobium-Pararhizobium-Rhizobium*、德沃斯氏菌属 (*Devosia*) 等在多个部位出现显著差异，其中假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 同时出现在根际土壤、根表、根内、叶表、叶内，并且除了叶表，在其他部位均呈现显著上升的变化；慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*) 同时出现在非根际土壤、根表、根内、叶表，并且除了非根际土壤，在其他部位均呈现显著下降的变化；鞘脂菌属 (*Sphingobium*)、*Allorhizobium-Neorhizobium-Pararhizobium-Rhizobium* 同时出现在根际土壤、根表、根内且均显著上升；德沃斯氏菌属 (*Devosia*) 同时出现在根际土壤、根表、叶内，并在根际土壤显著上升，在根表和叶内显著下降。这些在病原菌干扰下呈现出不同部位的特异性动态变化的菌属，可能是影响当归健康状态的关键微生物类群。

2.4 不同部位真菌群落结构组成

如图 6: A 所示，当归不同部位的优势真菌门构成有所不同，其中非根际土壤、根际土壤、根表、根内的优势真菌门主要为子囊菌门 (*Ascomycota*)、担子菌门 (*Basidiomycota*)、*Fungi_phy_Incertae_sedis*、被孢霉门 (*Mortierellomycota*)、壶菌门 (*Chytridiomycota*)、未分类菌门 (*Unclassified_fungi*)、梳霉门 (*Kickxellomycota*) 7 个菌门组成，占总相对丰度的 99.15%~100%。而叶表和叶内则主要为子囊菌门、担子菌门、*Fungi_phy_Incertae_sedis*、未分类菌门 (*Unclassified_fungi*) 4 个菌门组成，占总相对丰度的 99.99%~100%。属水平上 (图 6: B)，当归不同部位真菌微生物群落主要由线黑粉酵母属 (*Filobasidium*)、小不整

球壳菌属 (*Plectosphaerella*)、*Erysiphe* 属、镰刀菌属 (*Fusarium*)、Fungi_gen_Incertae_sedis 属等 15 个菌属组成, 占总相对丰度的 58.10%~91.72%。

此外, 当归不同部位样品的优势真菌门相对丰度受茄腐镰刀菌不同程度的干扰, 表明病原菌侵染重塑了当归不同部位的真菌群落结构。在患病组中, 子囊菌门的相对丰度在根际土壤、根表显著上升, 在叶表显著下降; 担子菌门的相对丰度在叶表、叶内显著上升; Fungi_phy_Incertae_sedis 的相对丰度在叶内显著下降; 被孢霉门的相对丰度在根际土壤显著下降; 壶菌门的相对丰度在非根际土壤显著上升、在根际土壤显著下降; 未分类菌门的相对丰度在根际土壤、叶内显著下降; 球囊菌门的相对丰度在根际土壤、根表、根内显著下降; 梳霉门的相对丰度在非根际土壤显著下降; Zoopagomycota 的相对丰度在非根际土壤显著上升; 油壶菌门的相对丰度在根内显著下降。其中, 5 种真菌门的相对丰度在根际土壤中存在显著变化, 3 种在叶内存在显著变化, 表明根际土壤和叶内对茄腐镰刀菌的干扰极为敏感, 可能是真菌群落结构变化的核心部位。

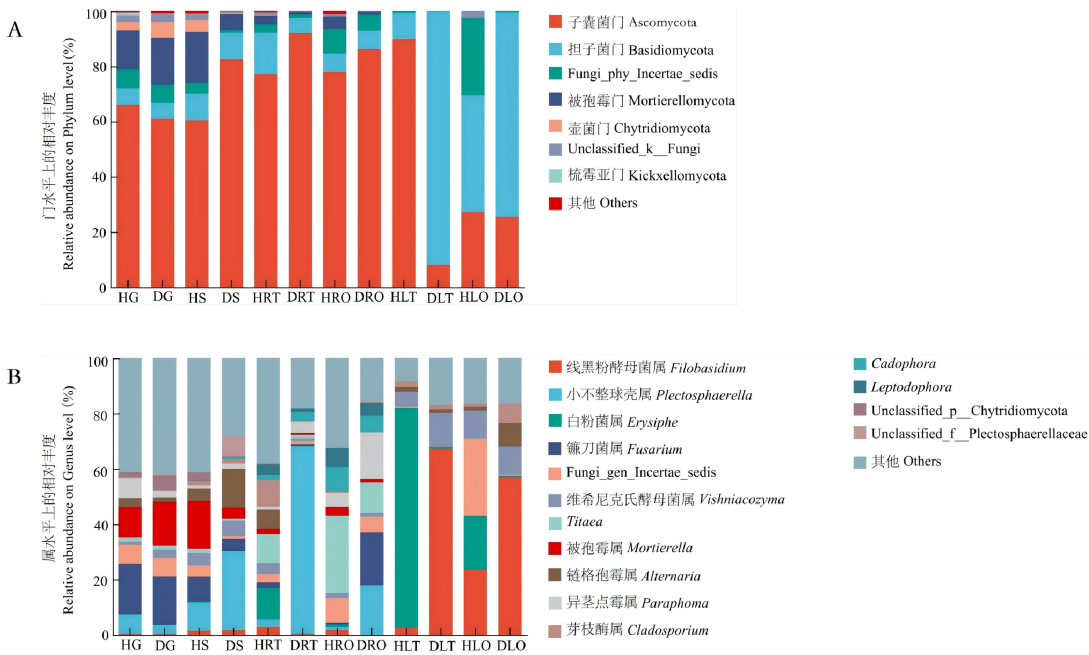


图 6 当归不同部位样品在门水平上 (A) 和属水平上 (B) 的真菌群落组成

Fig.6 The composition of fungal communities in different parts samples of *Angelica sinensis* at phylum level (A) and genus level (B)

如图 7 所示, 在茄腐镰刀菌干预下, 健康组与患病组当归在非根际土壤 (图 7: A)、根际土壤 (图 7: B)、根表 (图 7: C)、根内 (图 7: D)、叶表 (图 7: E)、叶内 (图 7: F) 的共有真菌属占比分别为 24.99%、20.92%、14.67%、14.98%、19.07%、18.20%, 其中根表和根内的共有真菌属占比相对最少, 表明病原菌对该部位真菌属结构的扰动最为剧烈。同时发现, 患病组当归在根际土壤、根表、根内的真菌属种类下降明显, 进一步表明根围部位对于病原菌干扰的响应较为强烈。

通过进一步对健康和患病当归不同部位共有真菌属进行分析, 如图 8 所示, 患病组和健康组当归在非根际土壤 (图 8: A)、根际土壤 (图 8: B)、根表 (图 8: C)、根内 (图 8: D)、叶表 (图 8: E)、叶内 (图 8: F) 分别存在 20 个、46 个、10 个、22 个、15 个、23 个差异显著的真菌属 ($P<0.05$), 表明病原菌对根际土壤真菌属相对丰度的影响最为剧烈且多数真菌属的相对丰度下调。

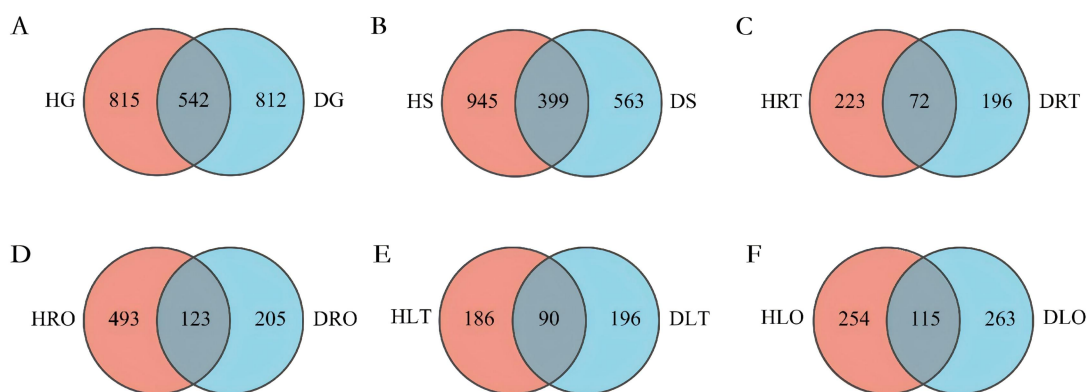


图 7 健康与患病当归不同部位样品真菌属韦恩图分析

Fig.7 Venn diagram of fungal genera in different tissue compartments of healthy and diseased *Angelica sinensis*

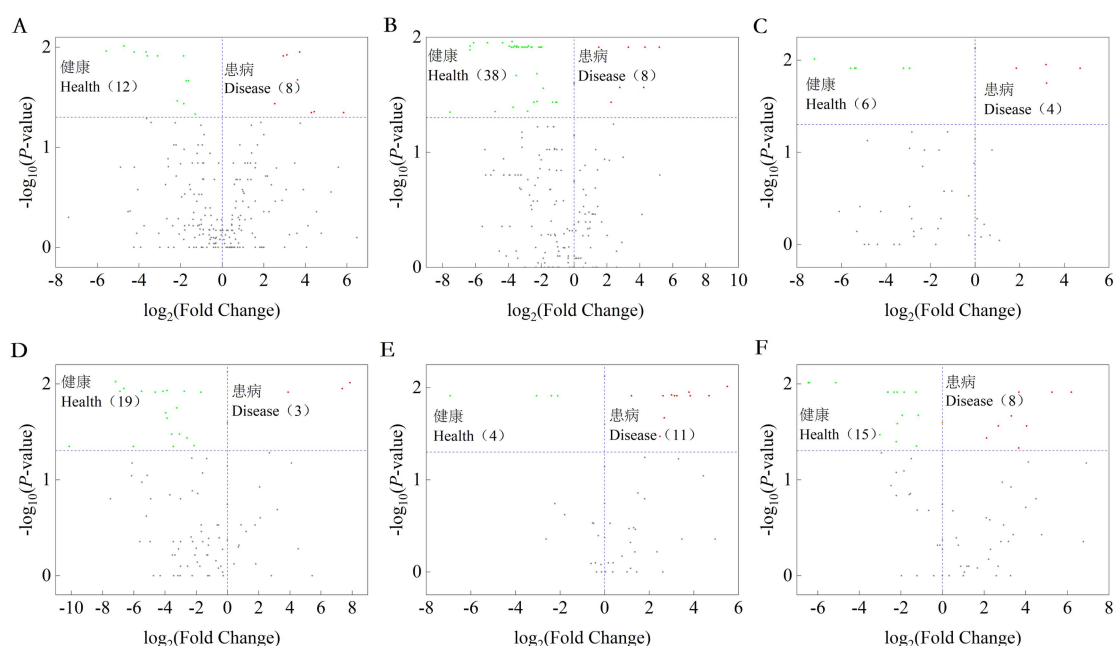


图 8 健康与患病当归不同部位样品差异真菌属火山图

Fig.8 Volcano plot of differentially fungal genera in different tissue compartments of healthy and diseased *Angelica sinensis*

对健康组与患病组当归不同部位差异最显著的 10 个真菌属进行分析，如附表 2 所示，患病组与健康组在 6 个部位均有各不相同的差异真菌属，但白粉菌属 (*Erysiphe*) 显著差异，其中白粉菌属同时出现在根表、根内、叶表、叶内，除了根内外，均呈现显著下降的变化；小不整球壳菌属 (*Plectosphaerella*) 同时出现在根际土壤、根表、根内，并均呈现显著上升的变化；Fungi_gen_Incertae_sedis 属同时出现在根际土壤、叶表、叶内，在根际土壤、叶表呈现显著下降的变化，叶内呈现显著上升的变化；线黑粉酵母菌属 (*Filobasidium*) 同时出现在根内、叶表、叶内，且在根内显著下降，在叶表和叶内显著上升。

2.5 多部位变化的差异菌属与镰刀菌属相关性

对在当归多部位变化的差异菌属与镰刀菌属进行 Spearman 相关性分析，如表 3 所示，差异真菌与镰刀菌属未表现出显著相关性，而差异细菌与镰刀菌属在不同部位存在不同程度的相关性。其中，假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 在根际土壤中与镰刀菌属显著正相关；慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*) 在根内和叶表与与镰刀菌属显著正相关；鞘脂菌属 (*Sphingobium*)

在根际土壤、根表、根内均与镰刀菌属显著正相关；德沃斯氏菌属（*Devosia*）在根际土壤和叶内与镰刀菌属显著正相关。

表 3 当归多部位变化的差异菌属与茄腐镰刀菌相关性分析

Table 3 Correlation analysis between key bacterial/fungal genera and *Fusarium* across *Angelica sinensis* tissue compartments

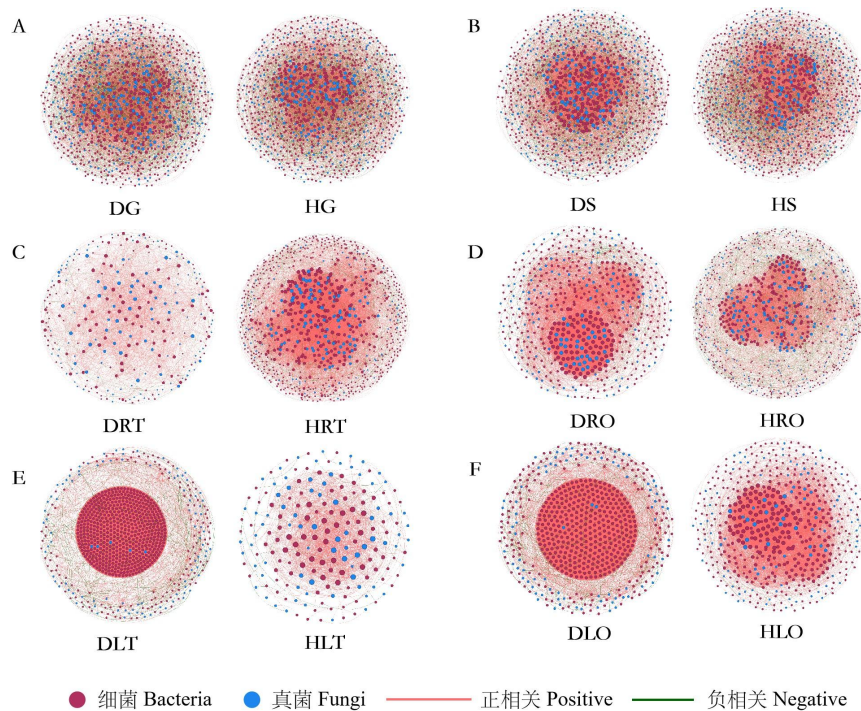
菌属 Bacterial and fungal genus	相关系数 Correlation coefficient					
	非根际土壤 Non-rhizosphere soil	根际土壤 Rhizosphere soil	根表 Rhizoplane	根内 Root endosphere	叶表 Phylloplane	叶内 Endophyllosphere
假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i>	—	0.782**	-0.600	0.610	0.550	-0.150
慢生根瘤菌属 <i>Bradyrhizobium</i>	-0.260*	—	0.479	0.670*	0.650*	—
鞘脂菌属 <i>Sphingobium</i>	—	0.661*	0.661*	0.800*	—	—
<i>Allorhizobium-Neorhizobium-Pararhizobium-Rhizobium</i>	—	-0.697*	-0.600	0.600	—	—
德沃斯氏菌属 <i>Devosia</i>	—	0.636*	0.200	—	—	0.770**
白粉菌属 <i>Erysiphe</i>	—	—	0.370	-0.480	0.600	0.330
小不整球壳菌属 <i>Plectosphaerella</i>	—	-0.500	-0.570	0.040	—	—
<i>Fungi_gen_Incertae_sedis</i>	—	0.610	—	—	0.410	-0.140
线黑粉酵母菌属 <i>Filobasidium</i>	—	—	—	-0.490	-0.600	-0.095

注：*和**分别表示在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平显著相关。

Note: * and ** indicate significantly correlated at the levels of $P<0.05$ and $P<0.01$, respectively.

2.6 微生物共现性网络分析

为明确当归根腐病对微生物种间相互作用的影响，在 ASVs 水平上构建了细菌-真菌跨界共现网络。由图 9 及附表 3 所示，当归根表及根内在根腐病发生后表现出更简单的网络模式，网络节点数低于健康植株，而叶表及叶内微生物网络在病害发生后变得复杂，网络节点数和网络边数均高于健康植株，非根际土壤及根际土壤无太大变化。除根表，其余部位网络节点中细菌所占比例均表现出上调的趋势，真菌所占比例均表现出下调的趋势，这表明根腐病改变了当归不同部位微生物共现网络的复杂度和组成且影响具有部位特异性。



粉色和蓝色点分别代表细菌和真菌，红色和绿色边分别表示正相关和负相关。

The pink and blue dots represent bacteria and fungi, respectively, and the red and green edges indicate positive and negative correlations, respectively.

图 9 健康和患病当归不同部位微生物共现网络差异

Fig.9 Visualized networks of microbial co-occurrence patterns in across healthy and diseased *Angelica sinensis* tissue compartments

2.7 不同部位微生物表型与功能预测

为进一步了解茄腐镰刀菌干预下当归各部位不同表型微生物的比例和特性，利用 BugBase 对细菌群落进行 9 种表型预测，如图 10: A 所示，除叶内部位外，其他部位的细菌表型比例均在组间产生显著差异。其中，非根际土壤患病组的需氧菌 ($P=0.038$)、革兰氏阳性菌 ($P=0.032$) 比例较健康组明显下降，厌氧菌 ($P=0.022$)、兼性厌氧菌 ($P=0.036$)、革兰氏阴性菌 ($P=0.032$) 比例明显上升；根际土壤患病组的含有可移动遗传元件含量 ($P=0.05$)、兼性厌氧菌 ($P<0.001$)、潜在致病菌 ($P=0.04$)、耐逆菌 ($P=0.028$) 比例较健康组明显上升；根表患病组的需氧菌 ($P=0.022$)、厌氧菌 ($P=0.003$)、革兰氏阳性菌 ($P=0.045$) 比例较健康组明显下降，革兰氏阴性菌 ($P=0.045$)、潜在致病菌 ($P=0.02$)、耐逆菌 ($P=0.017$) 比例明显上升；根内患病组的厌氧菌 ($P<0.001$) 比例较健康组明显下降，含有可移动遗传元件含量 ($P=0.022$) 比例明显上升；叶表患病组的含有可移动遗传元件含量 ($P=0.003$)、革兰氏阴性菌 ($P<0.001$)、潜在致病菌 ($P=0.003$)、耐逆菌 ($P=0.003$)、革兰氏阳性菌 ($P<0.001$) 比例较健康组明显下降。

利用 FUNGuild 对真菌群落进行 10 种功能预测，如图 10: B 所示，非根际土壤患病组的病原菌-腐生营养型 ($P=0.004$) 比例较健康组明显下降；根际土壤患病组的腐生-共生营养型 ($P=0.014$)、病原菌-共生营养型 ($P=0.006$) 比例较健康组明显下降，病原菌营养型 ($P=0.023$) 比例明显上升；根表患病组的腐生营养型 ($P=0.007$)，病原菌-腐生-共生营养型 ($P=0.018$) 比例较健康组明显下降，病原菌-共生营养型 ($P<0.001$)，病原菌营养型 ($P<0.001$) 比例明显上升；根内患病组的腐生-共生营养型 ($P=0.020$) 比例较健康组明显下降；叶表患病组的腐生-共生营养型 ($P=0.003$)、叶内患病组的病原菌营养型 ($P=0.001$) 较健康组明

显下降，腐生营养型 ($P=0.001$)，病原菌-腐生-共生营养型 ($P=0.003$)，病原菌-腐生营养型 ($P=0.016$) 明显上升。

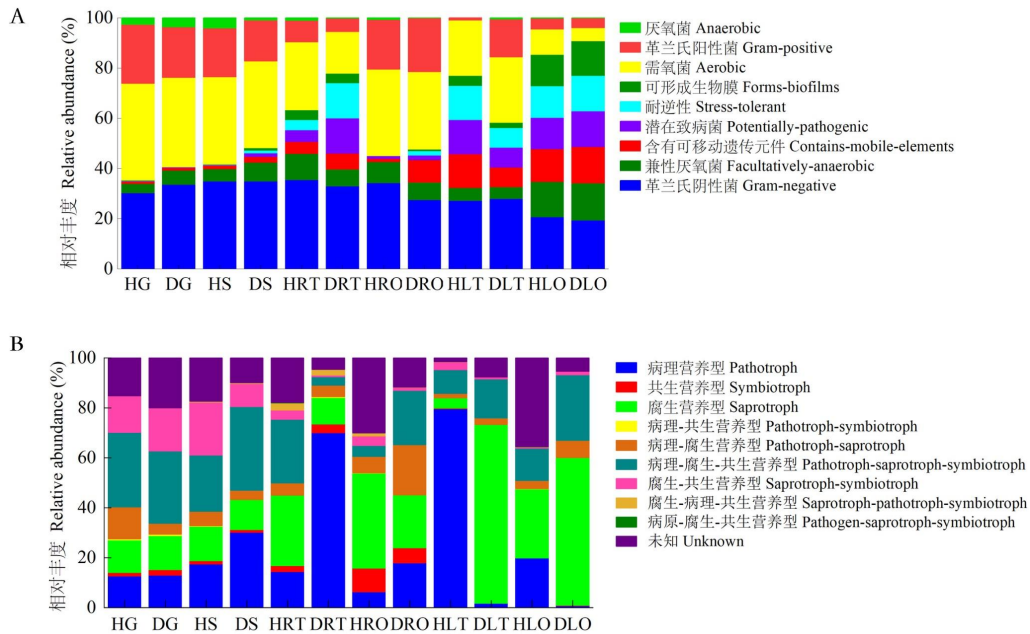


图 10 健康与患病当归不同部位细菌群落 BugBase 表型预测 (A) 和真菌 FUNGuild 功能预测 (B)

Fig.10 BugBase phenotypic prediction of bacterial communities (A) and FUNGuild functional prediction of fungal communities (B) across healthy and diseased *Angelica sinensis* tissue compartments

3 讨论

3.1 茄腐镰刀菌干预下当归不同部位微生物群落变化

PCoA 分析表明，无论是否有病原菌干预，当归不同部位细菌和真菌群落均会在坐标系中发生明显分离。同时 Alpha 多样性指数显示，当归不同部位微生物的物种多样性和均匀度表现为自下而上逐步下降的变化特征。这表明当归不同部位存在显著的空间特异性，不同部位对微生物类群具有定向选择性 (Chaparro et al., 2014)。这种现象的发生可能是因为土壤为微生物提供了更复杂的养分结构和微生境，支持更多样化的菌群定殖，而叶际受光照、湿度波动和植物防御系统影响，微生物定殖门槛较高 (Nwachukwu et al., 2021)。

在茄腐镰刀菌干预下，多数细菌门的相对丰度在当归根际土壤和根表明显下降，多数真菌门的相对丰度在当归根际土壤和叶内出现明显下降，这说明病原菌的介入对根际和根表的细菌群落，以及叶内真菌群落产生了强烈的竞争或抑制作用，这可能是由于各部位的抗性差异造成的。据报道，宁夏枸杞感染根腐病 (贾晨波, 2021)、烟草感染角斑病 (吴小军等, 2023) 时也出现了类似情况。与健康组相比，患病当归根表和叶表的共有细菌属占比最低 (分别为 32.19% 和 26.68%)，根表和根内的共有真菌属占比最低 (14.67% 和 14.98%)，提示病原菌对上述部位的微生物群落结构扰动最为显著。同时，患病当归土、根部位的细菌属和真菌属种类明显下降，叶际细菌属数量却明显上升，这种病原菌干预导致地下部微生物群落简化，地上部微生物群落复杂化的现象，可能反映出病害对植物部位微环境的差异化影响以及潜在的菌群迁移或系统性响应 (Ling et al., 2022)。

此外，Venn 分析和差异菌属火山图表明，不同部位的共有细菌属中，根际土壤、根表、根内部位存在显著差异的菌属最多，而共有真菌属中，根际土壤存在显著差异的菌属最多且

多数菌属丰度下调,这表明病原菌对当归地下微生物群落造成了广泛的抑制性影响,可能导致维持根系健康的核心功能菌群受损,并破坏了该区域微生物群落原有的稳定结构(王宝英, 2022)。并且通过对当归根腐病干预下微生物网络互作的研究也证实根腐病改变了当归不同部位微生物网络的复杂度和组成。综上,病原菌对当归地下微生物群落影响远大于地上,而且对于细菌群落的波动更大,因此,根腐病早期防控应重点关注地下微生物群落的稳定性。

3.2 茄腐镰刀菌干预下当归差异菌属与病原菌的共发生关系

尽管在病原菌干预下,患病和健康当归不同部位差异最显著的细菌属和真菌属各不相同,但假单胞菌属、慢生根瘤菌属、鞘氨醇单胞菌属、*Allorhizobium-Neorhizobium-Pararhizobium-Rhizobium*、德沃斯氏菌属等细菌在当归多个部位均存在显著差异,白粉菌属(*Erysiphe*)、小不整球壳菌属(*Plectosphaerella*)、*Fungi_gen_Incertae_sedis*、线黑粉酵母菌属(*Filobasidium*)等真菌在当归多个部位均存在显著差异。这些多部位存在显著差异的菌属很可能在当归应对病原菌干预的生理响应中扮演关键角色。

Spearman 相关性分析显示,假单胞菌属、慢生根瘤菌属、鞘氨醇单胞菌属、德沃斯氏菌属等细菌属与镰刀菌属在当归多个部位存在显著正相关性。揭示其在病害过程中被协同富集,但该相关性不能直接证明宿主主动招募。已有研究表明,上述菌属中多个成员具有抗病、促生或解毒功能:假单胞菌属可通过产抗生素和诱导系统抗性控制病原菌(杨娅琳等, 2024; Qessaoui et al., 2019);鞘氨醇单胞菌属可增强植物对非生物胁迫的耐受性并分泌促生激素(Boss et al., 2022);慢生根瘤菌属具有固氮能力(Tao et al., 2021);德沃斯氏菌属可降解真菌毒素(Liu et al., 2024; 孙晶等, 2022)。这些功能特征提示,上述菌属可能是当归响应病害过程中被协同富集的潜在有益菌,但其具体功能角色尚需通过接种实验和代谢组分析进一步验证。

3.3 茄腐镰刀菌干预下当归不同部位微生物功能变化

BugBase 细菌表型预测显示,在茄腐镰刀菌干预下,对植物生长具有负面作用的移动元件含量和致病潜力菌在根际土壤、根表、根内等部位显著上升,在叶表下降,而对植物生长有正面作用的耐胁迫菌也在相应部位显著上升,在叶表下降。这似乎表明,随着镰刀菌属同步上升或下降的菌属中,可能存在一部分植物招募而来的潜在有益菌。在病原菌入侵的早期,植物可能会积极重组其微生物群,招募和积累有利菌,从而增强抗性,延缓疾病进展。这与 Carrión 等(2019)的研究结果一致,他们发现病原体诱导的内生细菌通过激活特定的生物合成基因簇来抑制真菌疾病。Gao 等(2025)报告川芎在根腐病发生初期细菌群落表现出抑制疾病的潜力,增加了有益菌群,例如细小杆菌属(*Microbacterium*)和 *Variovorax*。

FUNGuild 真菌功能预测显示,对植物生长有利的腐生营养型和腐生-共生营养型真菌在根际土壤、根表、根内、叶表等部位显著下降,病原菌营养型显著上升,从功能层面揭示了根腐病发生的微生物学机制。Gao 等(2021)研究表明,辣椒在枯萎病胁迫下根、茎等营养器官的真菌群落表现为“紊乱性变化”而非“功能性招募”——有益的腐生营养型、共生营养型真菌丰度下降,致病型真菌占比上升,未富集功能补偿性的有益真菌。这与本研究结果一致,表明真菌并非当归应对病害时的主要招募对象,也为田间防控土传病害提供了思路:靶向调控腐生营养型真菌群落结构可作为防控土传病害的关键途径。例如开发兼具定殖能力与拮抗活性的复合益生菌制剂,采用种子包衣、苗期灌根或有机肥载体接种等式,强化腐生真菌的定殖优势,通过抢占生态位、分泌抑菌代谢产物等方式抑制病原菌营养型真菌的增殖。值得注意的是,虽然腐生-共生型真菌显著下降、病原型上升,但相关性分析显示,这些在多部位存在显著差异的真菌属与镰刀菌属之间并无显著相关性,提示其变化可能并非由镰刀菌丰度直接驱动,而是受整体微生态失衡影响。

由此可见,当归在茄腐镰刀菌干预下,其真菌群落向亚健康方向发展,但并未诱发其招

募具有抗病或促生潜力的真菌，细菌是当归响应病害过程中被协同富集的主要微生物类群。该结果与何晓冰等（何晓冰等，2025）研究发现烟草镰刀菌根腐病使其根际土壤真菌种类的丰富程度和种群多样化发生改变，但同时有益的类芽孢杆菌增加的结果在细菌响应模式上一致。

4 结论

本研究揭示了当归不同部位微生物群落具有显著的空间特异性，其多样性与均匀度自下而上呈梯度下降趋势。茄腐镰刀菌的入侵对当归不同部位微生物群落具有重塑作用：一方面，病原菌显著降低了根际土壤与根表的细菌群落丰富度、根际土壤与叶内的真菌群落丰富度，并导致地下部位细菌与真菌群落结构简化，可能破坏了根系健康的核心菌群；另一方面，叶际细菌属数量反常上升，暗示病害可能触发地上-地下的细菌菌群迁移或系统性响应，而真菌群落的变化模式则不完全一致。值得注意的是，当归通过差异化招募潜在有益菌以应对胁迫，假单胞菌属、慢生根瘤菌属、鞘氨醇单胞菌属和德沃斯氏菌属等细菌在多个部位与病原菌呈显著正相关，提示其可能在病害过程中被协同富集，相关抗病、促生或解毒功能有待进一步验证；而真菌群落则未表现出类似的正向富集模式。综上，当归抵抗茄腐镰刀菌侵染时主要依赖细菌介导的微生态调控策略，该发现为进一步开发利用靶向益生菌防控土传病害提供了理论依据，未来研究可结合益生菌接种实验验证假单胞菌属、慢生根瘤菌属、鞘氨醇单胞菌属、德沃斯氏菌属等细菌属的单菌及复合接种对当归根腐病的防控效果，并探讨其与宿主代谢物及免疫响应的互作机制。

参考文献：

- Acosta-Martinez V, Burow G, Zobeck T M, et al., 2010. Soil microbial communities and function in alternative systems to continuous cotton [J]. Soil Science Society of America Journal, 74(4): 1181 - 1192.
- Boss B L, Wanees A E, Zaslow S J, et al., 2022. Comparative genomics of the plant-growth promoting bacterium *Sphingobium* sp. strain AEW4 isolated from the rhizosphere of the beachgrass *Ammophila breviligulata* [J]. BMC Genomics, 23(1): 508.
- Cao J, Qin G Y, Huang Z W, et al., 2022. Isolation and identification of pathogens causing root rot in *Codonopsis pilosula* subsp. *tangshen* in Fengjie of Chongqing [J]. China Plant Protection, 42(6): 16-20. [曹剑，覃贵勇，黄志伟，等，2022. 川党参根腐病病原菌的分离与鉴定 [J]. 中国植保导刊, 42(6): 16-20.]
- Carrión V J, Perez-Jaramillo J, Cordovez V, et al., 2019. Pathogen-induced activation of disease-suppressive functions in the endophytic root microbiome [J]. Science, 366(6465): 606–612.
- Chaparro J M, Badri D V, Vivanco J M., 2014. Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development [J]. ISME J, 8(4): 790-803.
- Chen Y H, Ma X Y, Tian X X, et al., 2022. Isolation and identification of Yam root rot in Yulin of Shaanxi [J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 31(11): 1521-1533. [陈玉涵，马心瑶，田夏夏，等，2022. 陕西榆林山药根腐病病原菌的分离与鉴定 [J]. 西北农业学报, 31(11): 1521-1533.]
- Chinese Pharmacopoeia Commission, 2025. Pharmacopoeia of People's Republic of China: Vol. I (2025) [M]. Beijing: China Medical Science Press. [国家药典委员会，2025. 中华人民共和国药典：一部（2025） [M]. 北京：中国医药科技出版社.]
- Gao M, Xiong C, Gao C, et al., 2021. Disease-induced changes in plant microbiome assembly and functional adaptation [J]. Microbiome, 9: 187 .

- Gao W, Wang H, Jia H, et al., 2025. Microbiome shifts during *Fusarium oxysporum* and *F. solani* (syn. *Neocosmospora solani*)-induced *Ligusticum chuanxiong* root rot: endophytic bacterial protective responses and fungal pathogenic tendencies [J]. PeerJ, 13: e20369.
- Gao X M, Chi J L, Li Y, et al., 2021. Variations in the rhizosphere soil bacterial communities of *Allium tuberosum* accompanied by root rot disease severity [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 35(6): 153 - 160. [高晓梅, 池景良, 李杨, 等, 2021. 根腐病胁迫下设施韭菜根际土壤细菌群落多样性及结构演替 [J]. 干旱区资源与环境, 35(6): 153-160.]
- Ge L, Wang L Y, Guo G Q, et al., 2024. Effects of Bt and Bar transformation on microbial community composition and potential functions in different tissues of rice plants [J]. Acta Microbiologica Sinica, 64(5): 1607-1625. [葛蕾, 王璐瑶, 郭官清, 等, 2024. Bt 和 Bar 基因转化对水稻不同组织部位微生物群落组成及潜在功能影响 [J]. 微生物学报, 64(5): 1607-1625.]
- He X B, Huang K P, Li J Y, et al., 2025. Structure and diversity of microbial community in rhizosphere soil of tobacco root rot caused by *Fusarium* [J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 66 (2): 411-420. [何晓冰, 黄昆鹏, 李俊营, 等, 2025. 烟草镰刀菌根腐病根际土壤微生物群落结构及多样性 [J]. 浙江农业科学, 66 (2): 411-420.]
- Jia C B, 2021. Study on the microbial community in rhizosphere and root zone soil of root rot diseased and healthy plants of *Lycium barbarum* in Ningxia [D]. Xining: Ningxia University. [贾晨波, 2021. 宁夏枸杞根腐病患株与健康株根表和根区土壤微生物群落的研究 [D]. 西宁: 宁夏大学.]
- Jiang H Y, Luo Z Z, He R Y, et al., 2025. Characteristics of microbial community in rhizosphere soil of different potato varieties in dry farming areas of central Gansu province [J]. Soil and Fertilizer Sciences in China(10): 34-43. [姜海洋, 罗珠珠, 何仁元, 等, 2025. 陇中旱农区不同品种马铃薯根际土壤微生物群落特征 [J]. 中国土壤与肥料(10): 34-43.]
- Lei Z L, Huang Z G, Zhang Y, et al., 2026. Effects of *Monascus floricoloratus* biofortification on assembly of high-temperature Daqu microbial community [J]. Food and Fermentation Industries, 52 (12) : 353-362. [雷梓伦, 黄治国, 张毅, 等, 2026. 佛罗里达红曲霉强化对高温大曲群落组装的影响 [J]. 食品与发酵工业, 52(12): 353-362.]
- Ling N, Wang T T, Kuzyakov Y, 2022. Rhizosphere bacteriome structure and functions [J]. Nature Commun, 13(1): 836.
- Liu H, Li Z K, Yang J, et al., 2011. Preliminary study on *Angelica* root-rot disease complex [J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science) , 26(4): 458 - 464. [刘华, 李正科, 杨静, 等, 2011. 当归根腐病的病原初步研究 [J]. 云南农业大学学报(自然科学版), 26(4): 458-464.]
- Liu Y P, Chen L, Wu G W, et al., 2017. Identification of root-secreted compounds involved in the communication between cucumber, the beneficial *Bacillus amyloliquefaciens*, and the soil-borne pathogen *Fusarium oxysporum* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 30(1): 53-62.
- Liu Y P, Zhang H H, Wang J, et al., 2024. Nonpathogenic *Pseudomonas syringae* derivatives and its metabolites trigger the plant “cry for help” response to assemble disease suppressing and growth promoting rhizomicrobiome [J]. Nat Commun, 15, 1907.
- Müller D B, Vogel C, Bai Y, et al., 2016. The plant microbiota: Systems-level insights and perspectives [J]. Annual Review of Genetics, 50: 211–234.

- Nwachukwu B C, Ayangbenro A S, Babalola O O, 2021. Elucidating the rhizosphere associated bacteria for environmental sustainability [J]. *Agriculture*, 11(1): 75.
- Qessaoui R, Bouharroud R, Furze J N, et al., 2019. Applications of new rhizobacteria *Pseudomonas* isolates in agroecology via fundamental processes complementing plant growth [J]. *Scientific Reports*, 9: 12832.
- Rudrappa T, Czymmek K J, Paré P W, et al., 2008. Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria [J]. *Plant Physiology*, 148(3): 1547-1556.
- Shen L T, 2012. Study on etiology and fungicide screening of Yam root rot [D]. Ya'an: Sichan Agricultural University. [沈丽淘, 2012. 山药根腐病的病原学及防治药剂筛选研究 [D]. 雅安: 四川农业大学.]
- Sun J, Du W, Zhao C C, et al., 2022. Screening, identification and evaluation of a *Devosia* sp. strain with high efficiency in degrading deoxynivalenol [J]. *Journal of the Chinese Cereals and Oils Association*, 2022, 37(10): 14-20. [孙晶, 杜稳, 赵程程, 等, 2022. 一株高效降解呕吐毒素的德沃斯氏菌筛选鉴定及效果评价 [J]. *中国粮油学报*, 37(10): 14-20.]
- Tang J, Xiao Y, Xu X, et al., 2023. Root microbiota alters response to root rot in *Rhododendron delavayi* Franch [J]. *Front Microbiol*, 14: 1236110.
- Tang T, Yuan B, Wang F F, et al., 2022. Relationships between the occurrence of root-rot and the change in the community structure of rhizosphere soil bacteria, rhizome and leaf endophytic bacteria of *Coptis chinensis* [J]. *Plant Protection*, 48(1): 73-81, 103. [唐涛, 袁斌, 王帆帆, 等, 2022. 黄连根腐病发生与根际土壤、根茎内生、叶内生细菌群落结构变化关系 [J]. *植物保护*, 48(1): 73-81, 103.]
- Tao J, Wang S, Liao T, et al., 2021. Evolutionary origin and ecological implication of a unique *nif* island in free-living *Bradyrhizobium* lineages [J]. *ISME Journal*, 15, 3195–3206.
- Wang B Y, 2022. Research on the compositional characteristics and formation mechanisms of the rhizosphere microbial community in diseased *Panax notoginseng* [D]. Nanjing Normal University. [王宝英, 2022. 发病三七根际微生物群落组成特征及其形成机制研究 [D]. 南京师范大学.]
- Wu X J, Wang H C, Sun M L, et al., 2023. Composition and diversity of phyllosphere microbial community on tobacco leaves infected with angular leaf spot [J]. *Tobacco Science & Technology*, 56(10): 1-10. [吴小军, 汪汉成, 孙美丽, 等, 2023. 烟草角斑病叶际微生物群落结构与多样性分析 [J]. *烟草科技*, 56(10): 1-10.]
- Xian K H, Tang J M, Su J, et al., 2025. Microbial diversity in rhizosphere and non-rhizosphere soils of two ages *Abies yuanbaoshanensis* [J]. *Guang xi Sciences*, 32(6): 1095-1106. [洗康华, 唐健民, 苏江, 等, 2025. 两种树龄元宝山冷杉根际与非根际土壤微生物群落多样性 [J]. *广西科学*, 32(6): 1095-1106.]
- Xie T P, Zhang J N, Yang L H, et al., 2025. Changes in rhizosphere soil microorganisms and metabolites of *Angelica sinensis* in Weiyuan, Gansu under *Fusarium solani* stress [J]. *Journal of Southern Agriculture*. [谢田朋, 张佳宁, 杨林桦, 等, 2025. 茄腐镰刀菌胁迫下甘肃渭源当归根际土壤微生物及代谢物变化 [J]. *南方农业学报*, 56(9): 2697-2712.]
- Yang Y L, Wu F J L, Chen J X, et al., 2024. Analysis on structure and diversity of fungi community in rhizosphere soil and root system of *Camellia oleifera* root rot [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 26(7):121-135. [杨娅琳, 吴峰婧琳, 陈健鑫, 等, 2024. 油茶根腐病根际土壤、根系内真菌群落结构和多样性分析 [J]. *中国农业科技导报*, 26(7): 121-135.]
- Zhang T, Wang Y, Jin L, et al., 2024. Biological characteristics and indoor toxicity test of main

pathogens of Chinese Angelica (*Angelica sinensis*) root rot [J]. Journal of Microbiology, 44(2): 71 - 78. [张婷, 王艳, 晋玲, 等, 2024. 当归根腐病主要病原菌生物学特性及室内毒力测定 [J]. 微生物学杂志, 44(2): 71-78.]

Zhao Y J, Wang N, Huang M, et al., 2024. Isolation of endophytic fungi from *Angelica sinensis* and evaluation of their secondary metabolite activities [J]. Chinese Journal of Information on traditional Chinese medicine, 31(4): 139 - 145. [赵毓杰, 王楠, 黄明, 等, 2024. 当归内生真菌分离及其次级代谢产物活性评价 [J]. 中国中医药信息杂志, 31(4): 139-145.]

Supplementary Table 1 Changes in the most significantly differentially abundant bacterial genera between diseased and healthy groups across *Angelica sinensis* tissue compartments

鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i> **	7.08	5.16	假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> ***	3.52±	0.54	金黄杆菌属 <i>Chryseobacterium</i> ***	5.38	0.11	游动放线菌属 <i>Actinoplanes</i> ***	0.37	5.06	马赛菌属 <i>Massilia</i> **	0.64	微小杆 菌属 <i>Exiguobacteriu</i> <i>m</i> *	1.83±	0.16
	±1.0	±0.4		±0.4	±0.7		±0.1	±0.5		±1.8	±0.3		0.12±		1.33	±0.1
	7	1		1.13	1		2	2		4	3		2		0.14	9
芽殖球菌属 <i>Blastococcus</i> **	1.89	1.1±	鞘脂菌属 <i>Sphingobium</i> ***	3.08±	0.38	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i> ***	0.1±	2.72	鞘脂菌属 <i>Sphingobium</i> ***	11.1	1.58	短小杆 菌属 <i>Curtobac</i> <i>terium</i> *	3.05	<i>Mitochon</i> <i>dria</i> *	0.31±	0.66
	±0.4	0.28		±0.1	±0.3		8±4.	±0.8		±2.0	0.17±		0.15		±0.2	
				1.12	2		0.05	7		01	6		7		0.25	4
<i>Bryobacter</i> *	0.82	0.60	德沃斯氏菌属 <i>Devosia</i> ***	4.03±	1.42	微小杆菌属 <i>Exiguobacterium</i> ***	0.08	2.92	假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> **	26.5	0.26	假单胞 菌属 <i>Pseudomonas</i> *	5.37	动球菌 属 <i>Kineococcus</i> *	0.57±	0.02
	±0.1	±0.0		±0.2	±0.0		±0.4	±14.		±0.1	±3.1		11.69		0.46	±0.0
	3	7		1.11	1		1	7		76	5		±3.6		2	
<i>bacteriap25</i> *	0.42	1.10	中慢生根瘤菌属 <i>Mesorhizobium</i> **	1.15±	1.79	慢生根瘤菌属 <i>Bradyrhizobium</i> ***	0.04	2.7±	原小单胞菌属 <i>Promicromonospora</i> *	5.01	0.52	纯洁杆 菌属 <i>Modesto</i> <i>bacter</i> *	8.79	中慢生 根瘤菌 属 <i>Mesorhizobium</i> *	0.13±	0.74
	±0.1	±0.4		±0.2	±0.0		0.56	±3.0		±0.2	±5.2		1.3±2		0.29	±0.4
	0	7		0.15	5		1	8		5	2		.68		8	
慢生根瘤菌属 <i>Bradyrhizobium</i> *	1.30	0.76	黄杆菌属 <i>Flavobacterium</i> **	3.53±	1.45	<i>Allorhizobium-Neorhizobiu</i> <i>m-Pararhizobium-Rhizobiu</i> <i>m</i> ***	2.39	1.12	叶杆菌属 <i>Phyllobacterium</i> *	11.7	0.22	冷杆菌 属 <i>Frigoribacterium</i> *	1.02	葡萄球 菌属 <i>Staphylococcus</i> *	0.07±	0.71
	±0.4	±0.1		±0.8	±0.2		±0.2	1±7.		±0.0	±0.8		0.00±		0.13	±0.5
	4	7		1.05	3		8	94		4	2		0.00		9	
芽单胞菌属 <i>Gemmatimonada</i> <i>ceae</i> *	1.7±	2.30	<i>Allorhizobium-Neorhizob</i> <i>ium-Pararhizobium-Rhiz</i> <i>obium</i> *	2.56±	1.63	鞘脂菌属 <i>Sphingobium</i> ***	2.04	0.86	<i>Sandaracinaceae</i> *	0.16	4.33	戴尔福 特菌属 <i>Delftia</i> *	3.83	<i>P3OB-4</i> <i>2</i> *	0.67±	0.05
	±0.5	±0.5		±0.5	±0.3		±0.2	±0.1		±3.1	±2.6		±17.1		0.58	±0.1
	0.12	3		0.53	7		6	4		7	1		2		2	1

微枝形杆菌属 <i>Microvirga</i> *	3.57	2.13	微枝形杆菌属 <i>Microvirga</i> *	1.10±	3.02	细小杆菌属 <i>Microbacterium</i> **	2.17	0.74	类诺卡氏属 <i>Nocardioides</i> *	1.97	3.58	副球菌属 <i>Paracoccus</i> *	0.54	0.09±	德沃斯氏菌属 <i>Devosia</i> *	0.37±	1.87
	±1.2	±0.3			±1.7		±0.3			±1.4	±0.3		±0.3			0.69	±1.2
	9	4		0.18	2		1			6	9		8				7

注：*、**、***分别表示在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平显著相关。下同。
Note: *, **, *** indicate significantly correlated at the levels of $P<0.05$, $P<0.01$ and $P<0.001$, respectively. The same below.

附表 2 患病组 VS 健康组当归不同部位样品差异最显著真菌属变化
Supplementary Table 2 Changes in the most significantly differentially abundant fungal genera between diseased and healthy groups across *Angelica sinensis* tissue compartments

非根际土壤 Non-rhizosphere soil			根际土壤 Rhizosphere soil			根 表 Rhizoplane			根内 Root endosphere			叶表 Phylloplane			叶内 Endophyllosphere		
真菌属 Fungi genera	患病 Diseased	健康 Healthy	真菌属 Fungi genera	患病 Diseased	健康 Healthy	真菌属 Fungi genera	患病 Diseased	健康 Healthy	真菌属 Fungi genera	患病 Diseased	健康 Healthy	真菌属 Fungi genera	患病 Diseased	健康 Healthy	真菌属 Fungi genera	患病 Diseased	健康 Healthy
异茎点霉属 <i>Paraphoma</i> *	2.33 ±1.2 6	7.15 ±3.2 6	小不整球壳菌属 <i>Plectosphaerella</i> *	28.55 ±6.85	10.11 ±3.83	小不整球壳菌属 <i>Plectosphaerella</i> *	67.74 ±2.59	2.61± 1.72	镰刀菌属 <i>Fusarium</i> *	19.06 ±18.3 9	0.68 ±0.4	白粉菌属 <i>Erysiphe</i> *	0.65± 0.28 5	79.3 ±4.5	线黑粉酵母属 <i>Filobasidium</i> *	57.06 ±8.13	23.63 ±8.52
小双腔菌属 <i>Didymella</i> *	1.06 ±0.3 9	3.83 ±3.1 4	<i>Mortierella</i> *	3.9±2 .22	17.25 ±5.69	<i>Titaeta</i> *	1.37± 0.32 6	10.47 ±12.9	小不整球壳菌属 <i>Plectosphaerella</i> *	17.81 ±20.3 1	1.2± 0.76	线黑粉酵母属 <i>Filobasidium</i> *	67.31 ±3.44 7	2.62 ±0.7	Fungi_gen_Inc ertae_sedis*	0.38± 0.55	0.01± 0.02
白僵菌属	3.5±	0.46	镰刀菌属 <i>Fusarium</i> *	4.36±	9.12±	白粉菌属	0.28±	11.34	被孢霉属	0.92±	3.01	维希尼克氏酵	12.20	5.32	白粉菌属	0.50±	0.37±

<i>Beauveria</i>	2.43	±0.1		2.14	3.88	<i>Erysiphe</i> *	0.35	±3.93	<i>Mortierella</i> *	0.7 9	±0.7	母属	±1.57	±0.8	<i>Erysiphe</i> *	0.23	0.23
*		5									2	<i>Vishniacozyma</i>		2			
												*					
毛壳菌属	0.55	2.00	Fungi_gen_Incertae_s	1.01±	3.97±	枝孢属	0.23±	9.59±	单孢壳属	0.00±	3.27	白粉寄生孢属	0.72±	3.08	链格孢酶属	8.36±	10.15
<i>Chaetomi</i>	±0.2	±1.2									±2.7			±0.8			
<i>um</i> *	2	4	edis*	0.4	1.69	<i>Cladosporium</i> *	0.19	7.24	<i>Monosporascus</i> *	0.01	7	<i>Ampelomyces</i> *	0.19	6	<i>Alternaria</i> *	2.8	±4.5
螺旋球属		1.19	<i>Acrostalagmus</i> *	4.4±2	0.12±	链格孢酶属	0.14±	6.96±	<i>Branch0</i>		2.23	<i>Symmetrospor</i>	3.12±	0.33	枝孢属	7.2±2	19.29
<i>Spiromyc</i>	0.1±	±1.5							<i>6_gen_Incertae_s</i>	0.00±	±0.6			±0.1	<i>Cladosporium</i>		
<i>es</i> *	0.08	6		.82	0.05	<i>Alternaria</i> *	0.06	10.46	<i>edis</i> **	0.00	5	<i>a</i> *	0.9	9	*	.02	±8.2
<i>Linneman</i>	0.13	1.13	小镰孢属	2.61±	0.00±	异茎点霉属	3.95±	1.10±	线黑粉酵母菌属	0.07±	1.73	巴克利酵母属	2.71±	0.31	<i>Symmetrospor</i>	3.33±	1.37±
<i>nia</i> *	±0.1	±0.8	<i>Fusariella</i> **	2.76	0.01	<i>Paraphoma</i> *	0.76	1.29	<i>Filobasidium</i> *	0.03	±0.9	<i>Buckleyzyma</i> *	0.19	±0.1	<i>a</i> *	0.58	0.7
	1	4									6			3			
瓶霉属	0.77	0.09	<i>Titaea</i> *	0.75±	1.63±	<i>Tetracladium_f_</i>	3.28±	0.36±		0.00±	1.72	长西氏酵母属	2.2±0	0.15	小双腔菌属	0.43±	0.20±
<i>Phialoph</i>	±0.7	±0.0							<i>Niesslia</i> **		±2.7			±0.1			
<i>ora</i> *	1	8		0.37	0.88	<i>Helotiaceae</i> *	0.85	0.59		0.00	6	<i>Naganishia</i> *	.58	1	<i>Didymella</i> *	0.33	0.1
周刺座霉	0.44	0.08	<i>Mortierellomycota_ge</i>	0.04±	0.05±	曲霉属	0.32±	3.01±		1.59±	0.01	囊单菌属		0.14	赤担孢酵母属		
属	±0.3	±0.0							<i>Lasiobolidium</i> *		±0.0	<i>Cystobasidium</i>	0.87±	±0.0	<i>Erythrobasidiu</i>	0.15±	0.05±
<i>Volutella</i> *	7	6	<i>n_Incertae_sedis</i> *	0.06	0.03	<i>Aspergillus</i> *	0.2	2.19		0.61	1	*	0.41	8	<i>m</i> *	0.05	0.05
<i>Sampaioz</i>	0.1±	0.32	<i>Pyxidiophorales_gen</i>	0.00±	1.59±	<i>Branch06_gen_In</i>	0.00±	2.86±	指赤壳属	0.23±	1.35	赤担孢酵母属					
<i>yma</i> *	0.08	±0.1	<i>_Incertae_sedis</i> *	0.00	2.89	<i>certae_sedis</i> **	0.00	2.27	<i>Dactylonectria</i> *	0.47	±1.0	<i>Erythrobasidiu</i>	0.50±	0.08	附球菌属	0.6±0	1.48±
		2									8	<i>m</i> *	0.25	±0.1	<i>Epicoccum</i> **	.16	0.81
<i>Thelonect</i>	0.39	0.01	<i>Phlyctochytrium</i> *	0.02±	1.25±		0.01±	1.94±	白粉菌属	0.01±	0.74	Fungi_gen_Inc	0.06±	0.49		0.46±	
<i>ria</i> *	±0.4	±0.0				<i>Lasiobolidium</i> **	0.03	1.17	<i>Erysiphe</i> *	0.00	±0.4	ertae_sedis*	0.05	±0.3	<i>Septoriella</i> *		
	6	2		0.02	0.91						9			5		0.05	

附表 3 微生物网络拓扑性质

Supplementary Table 3 Topological properties of microbial networks

Network	非根际土壤		根际土壤 Rhizosphere		根表		根内		叶表	叶内		
	Non-rhizosphere soil		soil		Rhizoplane		Root endosphere		Phylloplane	Endophyllosphere		
	患病组	健康组	患病组	健康组	患病组	健康组	患病组	健康组	患病组	健康组	患病组	健康组
	DG	HG	DS	HS	DRT	HRT	DRO	HRO	DLT	HLT	DLO	健康组 HLO
节点数 Number of nodes	1 044	1 041	1 002	1 122	290	851	558	815	779	192	581	542
边数 Number of edges	8 380	7 776	9 267	8 628	1 657	1 2267	10 804	8 844	152 267	1 132	57 919	9 189
正相关边占比 Positive edge ratio (%)	86.62	84.10	91.99	87.00	96.32	98.44	99.07	94.22	99.90	98.67	99.81	99.74
负相关边占比 Negative edge ratio (%)	13.38	15.90	8.01	13.00	3.68	1.56	0.93	5.78	0.10	1.33	0.19	0.26
细菌节点占比 Bacterial node ratio (%)	70.21	68.01	70.86	69.52	57.24	82.37	75.45	71.53	87.55	59.90	85.71	81.18
真菌节点占比 Fungal node ratio (%)	29.79	31.99	29.14	30.48	42.76	17.63	24.55	28.47	12.45	40.10	14.29	18.82
平均度 Average degree	16.05	14.94	18.50	15.38	11.43	28.83	38.72	21.70	390.93	11.79	199.38	33.91
网络直径 Network diameter	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.84	1.00	3.84	1.00
网络密度 Network density	0.02	0.01	0.02	0.01	0.04	0.03	0.07	0.03	0.50	0.06	0.34	0.06
模块度 Modularity	4.23	4.34	4.47	4.18	2.59	5.73	4.72	4.97	0.05	2.24	0.38	5.56
平均聚类系数 Average clustering coefficient	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.99	1.00	0.98	1.00
模块数 Number of clusters	125	128	129	132	59	116	63	108	39	42	40	72
度中心性 Degree centralization	0.04	0.03	0.05	0.04	0.07	0.07	0.13	0.05	0.20	0.11	0.24	0.11