

DOI: 10.11686/cyxb2025139

http://cyxb.magtech.com.cn

石盼洋, 赵文勤, 董建瑞, 等. 土壤微生态因子对伊贝母药用品质的影响. 草业学报, 2026, 35(3): 158—169.

SHI Pan-yang, ZHAO Wen-qin, DONG Jian-rui, et al. Effects of soil microecological factors on the medicinal quality of *Fritillaria pallidiflora*. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(3): 158—169.

## 土壤微生态因子对伊贝母药用品质的影响

石盼洋<sup>1,2</sup>, 赵文勤<sup>1,2\*</sup>, 董建瑞<sup>1,2</sup>, 曹赛<sup>1,2</sup>, 李予霞<sup>1,2</sup>, 李桂芳<sup>1</sup>

(1. 石河子大学生命科学学院, 新疆 石河子 832000; 2. 绿洲城镇与山盆系统生态兵团重点实验室, 新疆 石河子 832000)

**摘要:**伊贝母药用品质的形成受土壤微生态系统内理化性质和微生物群落结构的共同影响。本研究通过比较栽培伊贝母(头茬3、4年和重茬3、4年)与野生伊贝母药用成分含量的差异,探究土壤微生态因子对伊贝母药用品质的影响。结果表明:在栽培伊贝母中头茬4年伊贝母的药用品质最优,其药用成分(总黄酮、西贝母碱、西贝母碱苷、腺苷和 $\beta$ -胸苷)的含量显著高于其他栽培伊贝母,但是与野生伊贝母相比仍有显著差异( $P < 0.05$ )。土壤理化性质分析显示,野生区土壤有机碳(SOC)、硝态氮( $\text{NO}_3^-$ -N)、铵态氮( $\text{NH}_4^+$ -N)、速效磷(AP)和速效钾(AK)含量最高;头茬4年伊贝母土壤SOC、 $\text{NO}_3^-$ -N、AP和AK的含量以及电导率(EC)显著高于头茬3年和重茬3、4年;而重茬4年土壤的pH最高( $P < 0.05$ )。微生物群落分析表明,野生区土壤微生物群落Shannon指数、Simpson指数最高( $P < 0.05$ ),其中,子囊菌门、被孢菌门、担子菌门(82.79%~89.48%)及变形菌门、放线菌门、酸杆菌门(50.86%~69.01%)为优势类群。主成分分析(PCA)表明,野生土壤真菌和细菌群落异质性较高,头茬4年群落与野生土壤高度重合。冗余分析(RDA)显示,SOC和 $\text{NH}_4^+$ -N显著影响真菌和细菌群落的组成和空间分布。Spearman相关性分析显示,伊贝母药用成分含量与土壤 $\text{NO}_3^-$ -N、SOC、AP含量呈显著正相关,与pH呈显著负相关( $P < 0.05$ )。在属水平上,野生土壤中聚集了更多与药用成分含量显著正相关的有益菌,其共现网络密度和平均邻居数显著高于栽培土壤。在重茬栽培条件下,伊贝母根际土壤中积累了更多的致病菌。本研究结果表明,生境、茬次和株龄通过土壤微生态协同影响伊贝母药用品质,建议通过施用有机肥、采用轮作制度,每隔4年更换种植地块以提升药用品质,以兼顾药用品质和经济效益。

**关键词:**伊贝母;野生与栽培;药用成分;土壤微生态因子;共现网络分析

## Effects of soil microecological factors on the medicinal quality of *Fritillaria pallidiflora*

SHI Pan-yang<sup>1,2</sup>, ZHAO Wen-qin<sup>1,2\*</sup>, DONG Jian-rui<sup>1,2</sup>, CAO Sai<sup>1,2</sup>, LI Yu-xia<sup>1,2</sup>, LI Gui-fang<sup>1</sup>

1. College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi 832000, China; 2. Key Laboratory of Oasis Town and Mountain-Basin System Ecology, Shihezi 832000, China

**Abstract:** The accumulation of compounds contributing to the medicinal quality of *Fritillaria pallidiflora* is influenced by the combined effects of soil physicochemical properties and microbial community structure within the soil microecological system. This study investigated the impact of soil microecological factors on the medicinal quality of *F. pallidiflora* by comparing the differences in contents of medicinal compounds between cultivated *F. pallidiflora* 3-year first-crop (NF<sub>3</sub>), 4-year first-crop (NF<sub>4</sub>), 3-year replant (NR<sub>3</sub>), 4-year replant (NR<sub>4</sub>) and wild *F. pallidiflora*. Results showed that among cultivated *F. pallidiflora*, the NF<sub>4</sub> regime exhibited the highest

收稿日期:2025-04-17;改回日期:2025-06-16

基金项目:国家自然科学基金项目(32060374),石河子大学人才启动项目(RCZK201952)和石河子大学基础研究项目(MSPY202413)资助。

作者简介:石盼洋(2000—),女,河南洛阳人,在读硕士。E-mail: 1736228269@qq.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhwq518@shzu.edu.cn

medicinal quality, with significantly higher levels of bioactive compounds (total flavonoids, sipeimine, sipeimine-3 $\beta$ -D-glucoside, adenosine, and  $\beta$ -thymidine) compared to other cultivated treatments. However, for most bioactive compounds assayed, levels were significantly less in all cultivated treatments than in wild *F. pallidiflora* ( $P < 0.05$ ). Soil physicochemical analysis revealed that soils associated with wild plants had the highest contents of soil organic carbon (SOC), nitrate nitrogen ( $\text{NO}_3^-$ -N), ammonium nitrogen ( $\text{NH}_4^+$ -N), available phosphorus (AP), and available potassium (AK). In  $\text{NF}_4$  soils, SOC,  $\text{NO}_3^-$ -N, AP, AK, and electrical conductivity (EC) were significantly higher than in  $\text{NF}_3$ ,  $\text{NR}_3$ , and  $\text{NR}_4$  soils, while  $\text{NR}_4$  soils had the highest pH ( $P < 0.05$ ). Microbial community analysis indicated that wild soils exhibited the highest Shannon and Simpson diversity indices ( $P < 0.05$ ), with dominant fungal phyla (Ascomycota, Mortierellomycota, and Basidiomycota, accounting for 82.79%–89.48%) and bacterial phyla (Proteobacteria, Actinobacteria, and Acidobacteria, accounting for 50.86%–69.01%). Principal component analysis (PCA) showed higher heterogeneity in fungal and bacterial communities of wild soils, with  $\text{NF}_4$  communities closely resembling those of wild soils. Redundancy analysis (RDA) revealed that SOC and  $\text{NH}_4^+$ -N significantly influenced the composition and spatial distribution of fungal and bacterial communities. Spearman correlation analysis indicated that medicinal component contents showed significant positive correlations with SOC,  $\text{NO}_3^-$ -N, and AP, but negative correlations with pH ( $P < 0.05$ ). At the genus level, wild soils harbored more beneficial bacteria positively correlated with medicinal components, with significantly higher co-occurrence network density and average neighbor degree than cultivated soils. Replanted soils ( $\text{NR}_3$ ,  $\text{NR}_4$ ) accumulated more pathogenic bacteria. These findings indicate that habitat, cropping sequence, and plant age synergistically influence *F. pallidiflora* medicinal quality through soil microecology. We recommend applying organic fertilizers, adopting crop rotation, and changing planting plots every 4 years to enhance medicinal quality while balancing quality and economic benefits.

**Key words:** *Fritillaria pallidiflora*; wild and cultivated; medicinal constituents; soil microecological factors; co-occurrence network analysis

药用植物是宝贵的健康资源,在中国的经济和社会发展中发挥着至关重要的作用<sup>[1]</sup>。随着近几十年来可利用野生资源的锐减,人工栽培逐渐成为药用植物可持续发展的重要手段,被认为是改善农业经济、发展具有地方特色的农业系统的有效替代方法<sup>[2]</sup>。然而,众多研究发现药用植物在田间栽培的有效成分与野生类型相比有所降低<sup>[3–4]</sup>。根际微生态环境是土壤结构组成、养分吸收、环境胁迫缓解和连作障碍发生的关键作用场所,对药用植物品质的形成有重要影响。多项研究表明土壤理化因子如有机碳、氮、磷含量等都会在一定程度上影响药用植物的产量和质量<sup>[5–6]</sup>。例如,适当提高土壤中氮的含量可以促进人参(*Panax ginseng*)皂苷成分的积累<sup>[7]</sup>。另外,植物根际微生物也是重要的环境和生物因子之一,它们通过调控药用植物中与次生代谢产物合成相关基因的表达,促进药用植物生长、提高养分吸收和对胁迫的耐受性及对病原体的抗性<sup>[8]</sup>。

伊贝母(*Fritillaria pallidiflora*)为百合科贝母属多年生草本植物,主要分布于新疆西北部塔城盆地和伊犁河谷<sup>[9]</sup>。西贝母碱、西贝母碱苷、腺苷、 $\beta$ -胸苷和总黄酮是伊贝母的主要活性成分,具有润肺止咳、化痰平喘、散结消肿的作用<sup>[10]</sup>。现代药理研究揭示了其抗肿瘤、抗炎和抗高血压的作用,进一步扩大了其用途<sup>[11]</sup>。但是由于伊贝母在自然环境下生长在海拔较高的地方,生境特殊且分布范围相对局限,鳞茎自然繁殖系数低,由此造成野生伊贝母的资源缺乏,外加人类的过度挖掘,其自然分布面积和数量正急剧缩减。野生资源稀缺不能满足日益增长的市场需求导致人们开始集约化栽培伊贝母。安露莎<sup>[12]</sup>在研究中发现,栽培伊贝母的药用成分中腺苷和 $\beta$ -胸苷的含量显著低于野生伊贝母,但并未探究其原因。因此,开展伊贝母药用品质主要影响因素研究,提高栽培伊贝母药用成分以满足临床用药需求迫在眉睫。

本研究以规范化栽培条件下不同茬次(头茬、重茬)和株龄(3和4年)的伊贝母为对象,结合根际土壤理化性质与微生物群落特征,探究土壤生态因子对伊贝母药用品质的调控作用。本研究旨在:1)比较不同生境、茬次和株龄伊贝母之间主要药用成分含量的差异;2)分析不同生境、株龄和茬次伊贝母根际土壤理化性质和微生物群

落的差异;3)综合探究土壤微生态因子与伊贝母主要药用成分含量的关系,为优化人工栽培技术、提升高品质伊贝母生产效率及实现其可持续利用提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于新疆伊犁巩留县库尔德宁自然保护区以及保护区边缘的种植基地(东经 $81^{\circ}34'$ — $83^{\circ}35'$ ,北纬 $42^{\circ}54'$ — $43^{\circ}38'$ )。该地区海拔1500~2400 m,属于北温带大陆性半干旱气候类型,年均气温 $7.4^{\circ}\text{C}$ ,最高气温 $39^{\circ}\text{C}$ ,年降水量220~880 mm。土壤以山地淋溶灰褐色森林土和山地灰褐色森林土为主。在伊贝母种植基地对各田块进行统一管理:每年的2—3月份施加二胺,用量 $1\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ,4月打乙草胺封闭式除草剂,5月喷洒除虫剂,由于该地区春季降水及融雪较多,种植期间不需要浇水。

野生区位于库尔德宁自然保护区,该区域是伊贝母在新疆的主要分布区之一,具有较高的代表性<sup>[13]</sup>。野生伊贝母生长在潮湿、阴凉的地方,周围植被层次结构较为丰富,表现出较高的多样性。其中包括乔木、灌木及草本植物等多种耐阴湿植物群落。野生伊贝母分布在新疆杨(*Populus alba* var. *pyramidalis*)和白桦树(*Betula platyphylla*)下。周围包括多种耐阴湿植物,如伊犁柳(*Salix iliensis*)和伊犁小檗(*Berberis iliensis*)等,此外,地锦草(*Euphorbia humifusa*)和紫菀(*Aster tataricus*)等草本植物也常在此生长。

### 1.2 样品采样

2023年5月在新疆伊犁库尔德宁地区选择栽培伊贝母和野生伊贝母分布区域。头茬伊贝母:在一块从未种植过任何药材的农田上种植的伊贝母;重茬伊贝母:在一块种植过伊贝母的农田上再次种植的伊贝母。采用随机区组设计,设5个处理:野生生境(W);头茬3年(NF<sub>3</sub>);头茬4年(NF<sub>4</sub>);重茬<sub>3</sub>年(NR<sub>3</sub>);重茬4年(NR<sub>4</sub>)。在每个田块中选取3个代表性样地(1 m×1 m)作为3个重复(分别用1,2,3来代表),每个样地随机选取10株健康植株;选取野生伊贝母分布区的采样点,覆盖保护区内不同坡向和海拔梯度,确保样点能够充分反映区域内野生伊贝母种群的生态特征和变异性。随机采集自然生长的伊贝母6~10株,测定其地上部形态特征后,使用全挖法(即将整株植物包括根、茎、叶等从土壤中完整挖掘出来)采集整株样本。

挖掘0~30 cm深度以保留伊贝母完整根系,先抖落非根际土壤,然后用消毒刷子刷根(距根 $\leq 0.2\text{ cm}$ )采集根际土壤样品。采用不同方法对土壤因子进行分析:按照四分法取一部分新鲜土样放入液氮罐中快速冷冻,随后转移至 $-40^{\circ}\text{C}$ 条件下保存,用于随后的土壤微生物分析。另一部分土样装入保鲜袋内,带回实验室,风干后剔除石粒和树根等杂物,研磨后过筛装袋备用,用于检测土壤理化特性。共获得15份样品(5种处理×3个样地)。

### 1.3 伊贝母药效测定

总黄酮含量使用紫外分光光度计(Shimadzu UV-1700,日本),以芦丁作为标准品,采用氯化铝比色法测定<sup>[14]</sup>。

西贝母碱和西贝母碱苷含量使用三重四重UPLC-MS/MS系统测量,该系统包括AB SCIEX API 5500质谱仪(AB Sciex,美国)和Agilent 1290 Infinity UHPLC系统(Agilent Technologies,美国)<sup>[15]</sup>。

腺苷含量(AC)和 $\beta$ -胸苷含量( $\beta$ -TC)使用超高效液相色谱仪(Acquity UPLC H-Class,美国)测定<sup>[16]</sup>。

### 1.4 土壤理化性质测定

土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)采用碳氮元素分析仪(Elementar Vario MAX,德国)测定<sup>[17]</sup>;采用连续流量分析仪(AA3 Auto analyzer III,德国),用 $2\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ KCl}$ (W<sub>soil</sub>-VKCl)测定土壤硝态氮( $\text{NO}_3^-$ -N)和铵态氮( $\text{NH}_4^+$ -N)的含量。有效磷(available phosphorus, AP)用 $0.5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NaHCO}_3$ 提取,采用连续流动分析仪(SKALAR San++,荷兰)测定<sup>[18]</sup>。有效钾(available potassium, AK)含量使用火焰光度计(JC12-6410,中国),用中性 $\text{NH}_4\text{OAC}$ 提取<sup>[19]</sup>。使用pH计(HI2210,意大利)和EC仪表(731-ISM,瑞士)检测土壤pH和电导率(electrical conductivity, EC,  $W_{\text{soil}}:V_{\text{water}}=1:2.5$ )<sup>[20]</sup>。

### 1.5 土壤微生物群落的高通量测序

使用Bio Fast试剂盒(FastDNA® SPIN Kit for Soil,美国)提取土壤样品总DNA,使用引物ITS1(5'-TCC GTAGGTGAACCTGCGG-3')和ITS2(5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')扩增真菌ITS片段。使用

Illumina Hi Seq 2500 系统进行高通量测序。利用细菌 16S 核糖体 RNA 基因的通用引物对 338F (5'-GTACTCCTACGGGAGGCAGCA-3') 和 806R (5'-GTGGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 鉴定土壤细菌群落和种类, 转录间隔区 (ITS) 的通用引物对 ITS1-F (5'-CTTGGTCATTTAGGAGTAA-3') 和 ITS2-R (5'-TGCGTTTCTTCATCGATGAA-3') 用于土壤真菌群落和种类的鉴定。PCR 扩增 (95 °C 预变性 5 min; 然后 95 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 1 min, 共 35 个循环; 最后 72 °C 延伸 10 min) 后, 用 Axyprep DNA 凝胶提取试剂盒 (美国) 对产物进行纯化<sup>[21]</sup>。纯化的 DNA 进行定量, 随后在 Illumina Miseq 平台上进行测序 (<https://www.illumina.com/>, PE300)。操作分类单元 (operational taxonomic units, OTUs) 在 97% 的相似性水平上被分配, 并通过 UPARSE 进行聚类, 然后使用 Uchime 来识别和移除嵌合序列。

## 1.6 数据分析

利用 R 软件采用单因素方差分析 (ANOVA) 对不同生境伊贝母药用成分、土壤理化性质及对土壤微生物种类的差异性进行比较。使用 R 软件“vegan”包计算土壤真菌和细菌的 Shannon 和 Simpson 指数, 并进行主成分分析 (principal component analysis, PCA) 和冗余分析 (redundancy analysis, RDA)<sup>[22]</sup>。使用 R 软件“ggplot2”包制作土壤真菌和细菌的相对丰度图。使用“ggcor”R 软件包对伊贝母药用成分和土壤理化性质之间的关系进行相关性分析。使用 R 包“ggClusterNet”绘制伊贝母药用成分与真菌、细菌共发生网络<sup>[23]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同生境、茬次和株龄伊贝母药用成分含量的差异

野生伊贝母西贝母碱、西贝母碱苷、腺苷和  $\beta$ -胸苷含量显著高于栽培 (NF<sub>3</sub>、NF<sub>4</sub>、NR<sub>3</sub> 和 NR<sub>4</sub>) 伊贝母 ( $P < 0.05$ ), 但其总黄酮含量与头茬 4 年 (NF<sub>4</sub>) 无显著差异 ( $P > 0.05$ , 图 1)。在栽培伊贝母中, 头茬 4 年伊贝母的总黄酮、西贝母碱、 $\beta$ -胸苷、西贝母碱苷和腺苷含量均显著高于头茬 3 年和重茬 3、4 年伊贝母。头茬 3 年伊贝母的总黄酮、西贝母碱、 $\beta$ -胸苷、西贝母碱苷和腺苷含量均显著高于重茬伊贝母。重茬 3 年伊贝母的西贝母碱苷和腺苷含量显著高于重茬 4 年。

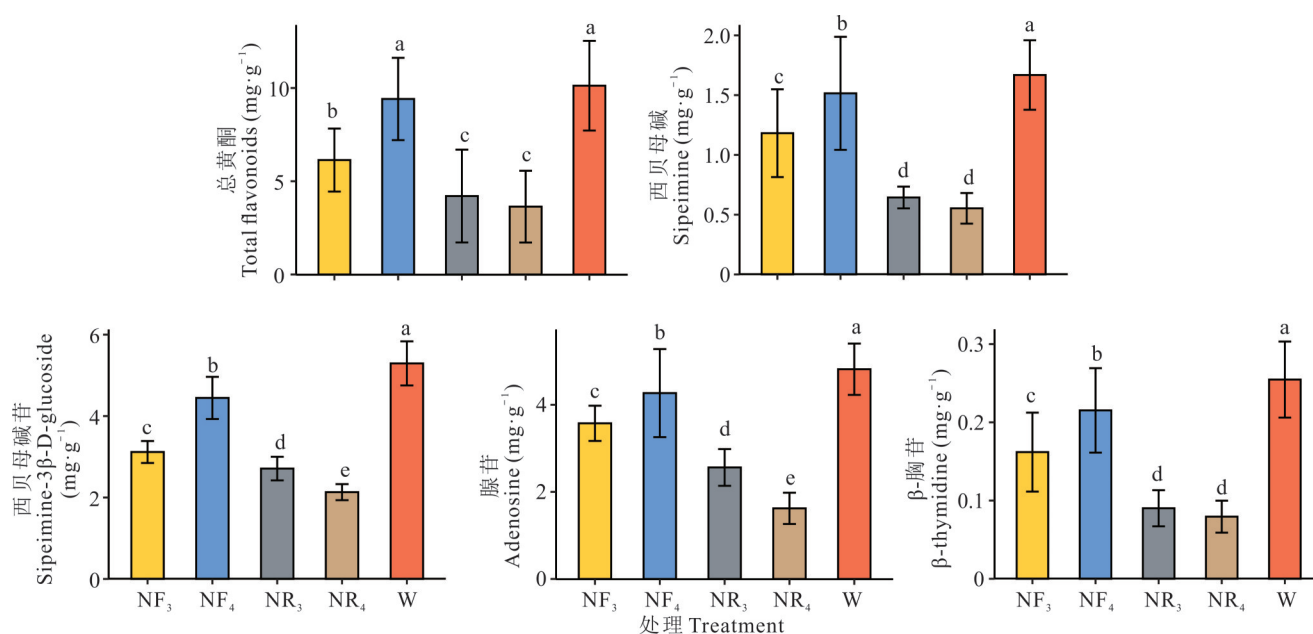


图 1 不同生境、茬次和株龄伊贝母药用成分含量的差异

Fig. 1 Differences in the content of medicinal components of *F. pallidiflora* in different habitats, stubbles and plant ages

W: 野生生境 Wild habitat; NF<sub>3</sub>: 头茬 3 年 3 years old for the first crop; NF<sub>4</sub>: 头茬 4 年 4 years old for the first crop; NR<sub>3</sub>: 重茬 3 年 3 years old for the second crop; NR<sub>4</sub>: 重茬 4 年 4 years old for the second crop. 不同的小写字母代表不同处理间在 0.05 水平上差异显著 ( $P < 0.05$ ), 下同。Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments at the 0.05 level ( $P < 0.05$ ), the same below.

## 2.2 不同生境、茬次和株龄伊贝母根际土壤理化性质的差异

野生区伊贝母土壤 SOC、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、AP 和 AK 的含量显著高于头茬 3、4 年和重茬 3、4 年 ( $P < 0.05$ ) (图 2)。头茬 4 年伊贝母土壤 SOC、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、AP 和 AK 的含量以及电导率显著高于头茬 3 年和重茬 3、4 年。头茬 3 年、重茬 3 和 4 年间伊贝母土壤 AK 的含量没有显著差异 ( $P > 0.05$ )。头茬 3 年伊贝母土壤  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、AP 含量和电导率显著高于重茬 4 年。两种生境根际为微酸性至接近中性,重茬 4 年伊贝母土壤的 pH 最高,野生区土壤的 pH 显著低于栽培区。

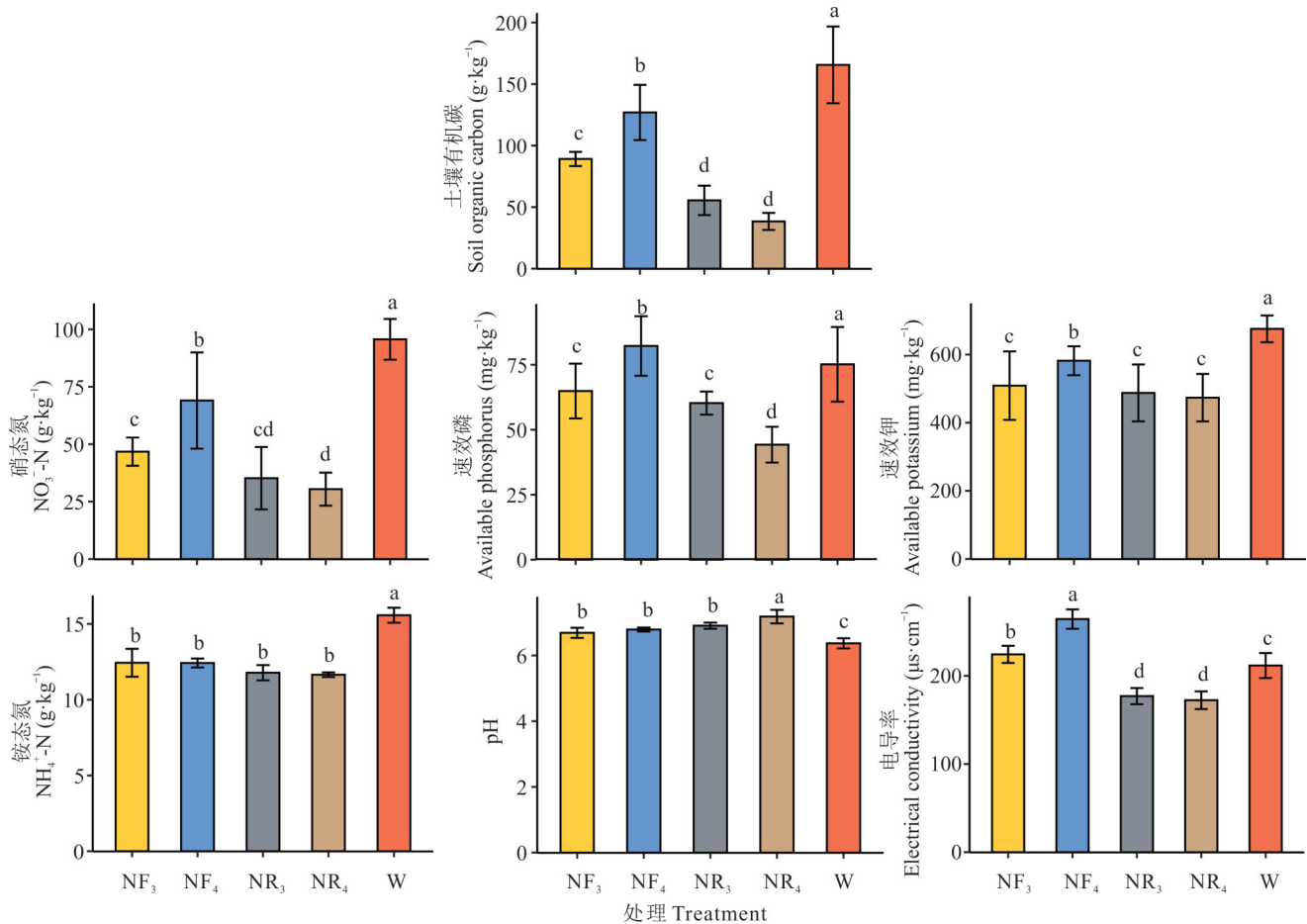


图 2 不同生境、茬次和株龄伊贝母土壤理化因子之间的差异

Fig. 2 Differences of soil physico-chemical factors in different habitats, stubbles and plant ages of *F. pallidiflora*

## 2.3 不同生境伊贝母根际土壤微生物的多样性和群落结构

在整个真菌和细菌群落中,野生区处理组伊贝母土壤的 Shannon 指数和 Simpson 指数显著高于重茬栽培区土壤 ( $P < 0.05$ ),其中野生区土壤的 Shannon 指数在真菌群落中分别比 NF<sub>3</sub>、NF<sub>4</sub>、NR<sub>3</sub> 和 NR<sub>4</sub> 提高了 25.30%、6.12%、48.57% 和 57.58%,在细菌群落中分别提高了 36.32%、40.86%、60.27% 和 96.36%,表明栽培种植会降低土壤真菌和细菌群落的多样性(表 1)。

不同土壤样品中的真菌和细菌动态类群的相对丰度随伊贝母生长年限及生境的不同而变化(图 3)。子囊菌门、被孢菌门、担子菌门是主要的真菌门,前 3 类真菌丰度所占比例为 82.79%~89.48%。5 个土壤样品(W、NF<sub>3</sub>、NF<sub>4</sub>、NR<sub>3</sub> 和 NR<sub>4</sub>)中担子菌门的相对含量在逐渐增加。此外,变形菌门、放线菌门、酸杆菌门是 5 组土壤中的优势细菌类群,前三类细菌丰度所占比例为 50.86%~69.01%。

表 1 不同生境、茬次和株龄伊贝母根际土壤中真菌、细菌的多样性指数

Table 1 Diversity indices of fungi and bacteria in the inter-root soils of *F. pallidiflora* in different habitats, stubbles and plant ages

项目 Items	指标 Index	处理 Treatment				
		W	NF <sub>3</sub>	NF <sub>4</sub>	NR <sub>3</sub>	NR <sub>4</sub>
真菌 Fungi	Shannon	5.20±0.18a	4.15±0.14b	4.90±0.16b	3.50±0.12c	3.30±0.11c
	Simpson	0.95±0.02a	0.82±0.03a	0.84±0.04a	0.71±0.05b	0.64±0.06b
细菌 Bacteria	Shannon	5.93±0.18a	4.35±0.16a	4.21±0.15b	3.70±0.14c	3.02±0.13c
	Simpson	0.92±0.03a	0.80±0.04a	0.78±0.05a	0.65±0.06b	0.53±0.07b

不同小写字母代表不同处理间在 0.05 水平上差异显著 ( $P < 0.05$ )。Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments at the 0.05 level ( $P < 0.05$ )。

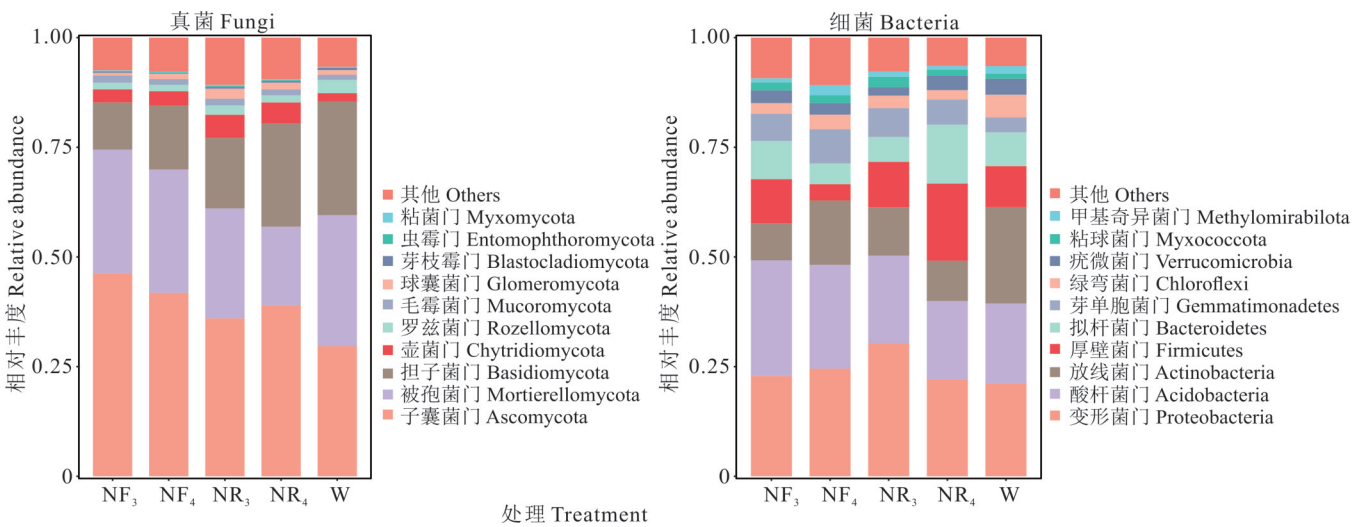


图 3 不同生境、茬次和株龄伊贝母根际土壤中真菌、细菌的相对丰度

Fig. 3 Relative abundance of fungal and bacterial composition in the inter-root soil of *F. pallidiflora* in different habitats, stubbles and plant ages

基于 Bray-Curtis 距离矩阵的 PCA 分析结果显示,野生区土壤真菌和细菌的分布区域呈现较大面积,栽培区土壤真菌和细菌的分布面积较小(图 4)。5 种土壤样品之间的真菌群落差异较大,主成分分析提取的两个成分共解释了 66.95% 的方差(图 4)。头茬 4 年土壤真菌群落在主成分空间中的分布与野生土壤高度重合,这表明两个样地的土壤真菌群落在主成分空间中的分布非常相似,即真菌群落组成较相似。同时,在细菌群落 PCA 的两个主轴解释了 72.00% 的变异,表明它们可以代表细菌群落的组成特征。头茬 3、4 年与野生土壤细菌群落在主成分空间中的分布高度重合。

利用冗余分析(RDA)分析了土壤微生物群落与土壤理化因子的相关关系(图 5)。结果表明,RDA 在属水平上分别解释了 51.07% 的土壤理化因子与真菌之间的关系,52.27% 的土壤理化因子与细菌之间的关系。土壤因子 SOC、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 和 AK 显著影响真菌群落的组成和空间分布,NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N、AK 和 pH 显著影响细菌群落。

2.4 土壤性质对伊贝母鳞茎药效的影响

采用方差分析(ANOVA),进行 Spearman 相关分析,确定 5 种药效与土壤理化性质之间的相关性(图 6)。结果表明,总黄酮、腺苷、β-胸苷、西贝母碱和西贝母碱苷含量与土壤 SOC 呈显著正相关;腺苷、西贝母碱和西贝母碱苷含量与土壤 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 呈显著正相关;β-胸苷与土壤 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N、AK 呈显著正相关;腺苷含量与土壤 AP 呈显著正相关( $P < 0.05$ )。

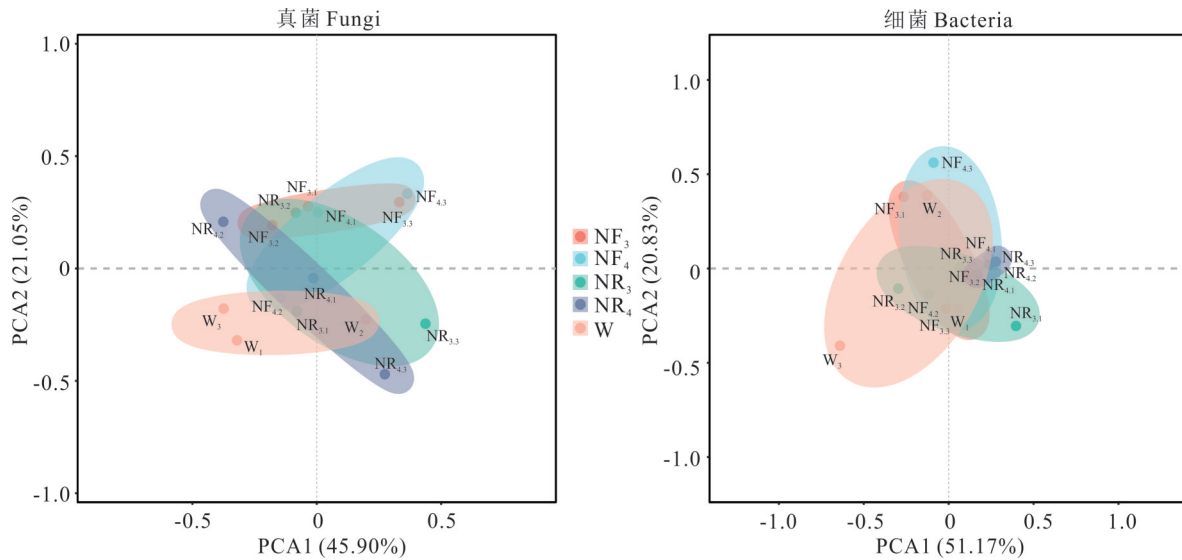


图4 不同生境、茬次和株龄伊贝母根际土壤中真菌、细菌群落的PCA分析

Fig. 4 PCA analysis of fungal and bacterial communities in inter-root soils of different habitats, stubbles and plant ages of *F. pallidiflora*

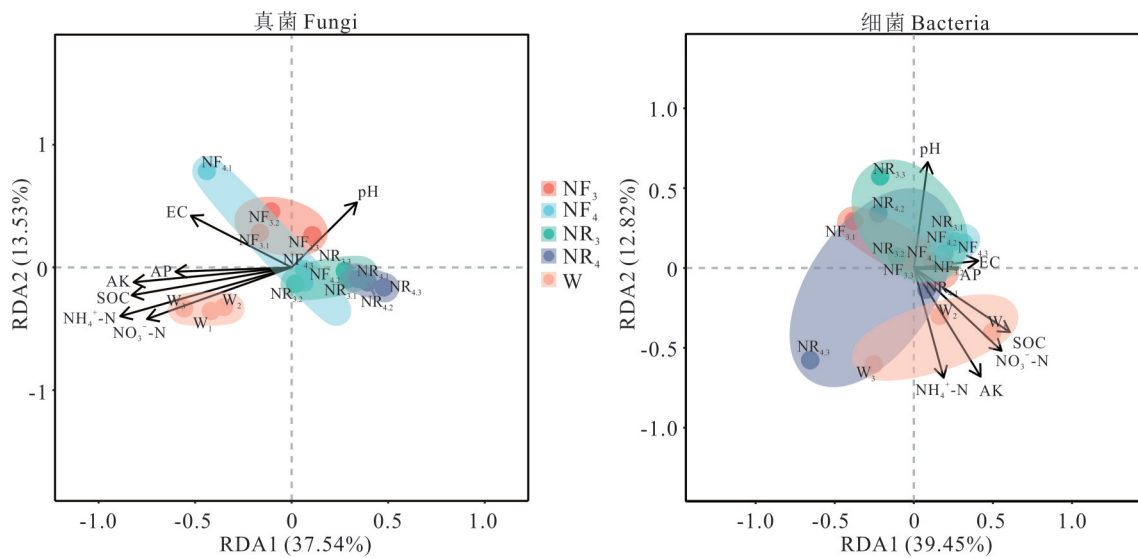


图5 土壤理化因子和土壤真菌和细菌群落在属水平的冗余分析

Fig. 5 Redundancy analysis of soil physicochemical factors and soil fungal and bacterial communities at genus level

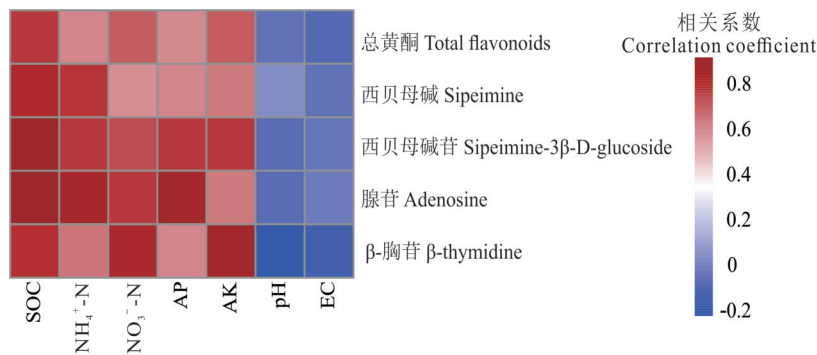


图6 伊贝母药用成分与土壤理化因子的Spearman相关性分析热图

Fig. 6 Heat map of Spearman's correlation analysis between medicinal components of *F. pallidiflora* and soil physico-chemical factors

使用基于 Spearman 相关分析的共现网络(图 7)确定伊贝母根际土壤微生物群落(OTUs 相对丰度 > 0.005%)与土壤理化因子和其药用成分含量之间的关系。伊贝母 5 种药用成分含量在野生生境中与真菌中葡萄孢属(*Botrytis*)、顶孢霉属(*Acremonium*)、毛壳菌属(*Chaetomium*)和被孢霉属(*Mortierella*)及与细菌中的节杆菌属(*Arthrobacte*)、溶杆菌属(*Lysobacter*)、产碱杆菌属(*Alcaligenes*)和酸杆菌属(*Acidobacterium*)呈正相关;在栽培重茬生境中,与真菌中外瓶霉属(*Exophiala*)、金孢子菌属(*Chrysosporium*)、周刺座霉属(*Volutella*)、瓶霉菌属(*Phialophora*)、刺毛四枝孢属(*Tetracladium*)和镰刀菌属(*Fusarium*)及与细菌中假单胞菌属(*Pseudomonas*)、分枝杆菌属(*Mycobacterium*)、芽单胞菌属(*Gemmatimonas*)、根瘤杆菌属(*Rhizobacter*)和欧文氏菌属(*Erwinia*)呈负相关。与栽培土壤相比,野生生境土壤的共现网络密度显著增加,平均邻居数显著高于栽培土壤。

### 3 讨论

#### 3.1 野生生境土壤更有利于伊贝母药效的塑成

伊贝母药用成分的合成与积累与其生长环境,尤其是土壤条件密切相关。本研究发现,野生伊贝母中西贝母碱、西贝母碱苷、腺苷和 $\beta$ -胸苷含量显著高于栽培伊贝母(图 1),可能源于野生生境中复杂的生态条件。野生土壤的有机碳(SOC)、硝态氮( $\text{NO}_3^-$ -N)、铵态氮( $\text{NH}_4^+$ -N)、速效磷(AP)和速效钾(AK)含量显著高于栽培土壤(图 2),这些养分为次生代谢提供关键前体物质。土壤氮素是药用植物生长和品质的关键限制因子,不仅影响含氮次生代谢产物(如生物碱)的合成,还通过调控代谢途径间接影响非含氮成分的积累<sup>[24]</sup>。同样,磷是微生物和植物生长不可或缺的营养,它可以促进根系生长、花芽分化和药用成分的合成<sup>[25]</sup>。适宜钾肥可增加药用植物次生代谢物相关酶活性,促进次生代谢物合成,促进光合特性,提高其产量和品质<sup>[26]</sup>。Spearman 相关性分析显示,西贝母碱与西贝母碱苷含量与土壤有机碳(SOC)、速效磷(AP)和硝态氮( $\text{NO}_3^-$ -N)含量显著正相关(图 6),表明野生土壤的营养含量支撑了更高的药用品质。相比之下,由于长期连作导致土壤养分(碳、氮、磷)耗竭<sup>[27]</sup>,养分缺乏限制了次生代谢产物的合成,所以重茬伊贝母的药用成分含量最低。此外,重茬种植易导致土传病害(如镰刀菌感染)累积,抑制植物生理活动,进一步降低药用品质<sup>[28]</sup>。而头茬 4 年伊贝母的药用成分含量高于头茬 3 年,这可能与其生长周期延长有关。较长的生长时间使根系发育更完善,养分吸收效率提高,从而促进次生代谢产物的积累<sup>[29]</sup>。生态网络分析显示,野生伊贝母根际土壤的微生物共现网络复杂度高于栽培土壤(图 7),其更高的多样性和稳定性可以通过增强微生物间的相互作用支持药用成分的积累<sup>[30]</sup>。例如,溶杆菌属(*Lysobacter*)等有益菌在野生土壤中占据重要地位,可能通过分泌抗菌物质或调节植物激素[如吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)]水平,提升伊贝母的抗逆能力,间接促进次生代谢产物的合成<sup>[31]</sup>。野生生境中的环境胁迫(如温度波动、光照不足、水分波动、病虫害压力)诱导植物产生更多活性氧,从而刺激次生代谢产物的合成<sup>[32]</sup>,本研究发现的野生伊贝母在多重生物和非生物压力下积累更多生物碱和核苷类化合物与其一致。这些结果表明,土壤养分动态和环境复杂性是塑造伊贝母药用品质的关键,为野生伊贝母药用品质优于栽培伊贝母的机制提供了解释。

#### 3.2 野生伊贝母根际土壤总体优于栽培土壤

土壤理化性质是决定土壤肥力和植物生长的重要因素<sup>[33]</sup>。本研究发现,野生伊贝母土壤的 SOC、 $\text{NH}_4^+$ -N、 $\text{NO}_3^-$ -N、AP 和 AK 含量显著高于栽培土壤(图 2),与芍药(*Paeonia ludlowii*)等植物的相关研究一致<sup>[34-35]</sup>。野生环境中的生态系统相对复杂,包括各种植物、动物和微生物相互作用,能够有效地维持和循环土壤中的碳和氮<sup>[36]</sup>。被孢菌门通过分解植物残体释放磷素<sup>[37-38]</sup>,本研究中野生土壤中的被孢菌门相对丰度占比最高(图 3),这可能解释了其土壤 AP 含量较高的原因。栽培土壤因频繁耕作和翻土导致有机碳和氮素暴露氧化,养分流失严重<sup>[39]</sup>。

根际微生物群落通过分解有机质、转化养分和调控植物抗性,在维持土壤健康和促进药用植物生长中起关键作用<sup>[40]</sup>。细菌和真菌是土壤生态系统中的两类重要微生物,对土壤功能和植物健康具有重要影响<sup>[41]</sup>。本研究发现,野生伊贝母根际土壤真菌群落的 Shannon 指数显著高于栽培土壤(表 1),说明野生土壤具有更高的真菌群落多样性,支持更强的生态功能(如养分循环、植物抗逆性)。土壤 SOC、 $\text{NH}_4^+$ -N、EC、AK 和 AP 显著影响微生物群落结构,野生土壤在这些因子上的优势为微生物群落提供了丰富养分,支撑了更高的多样性和稳定性<sup>[42-43]</sup>。主成

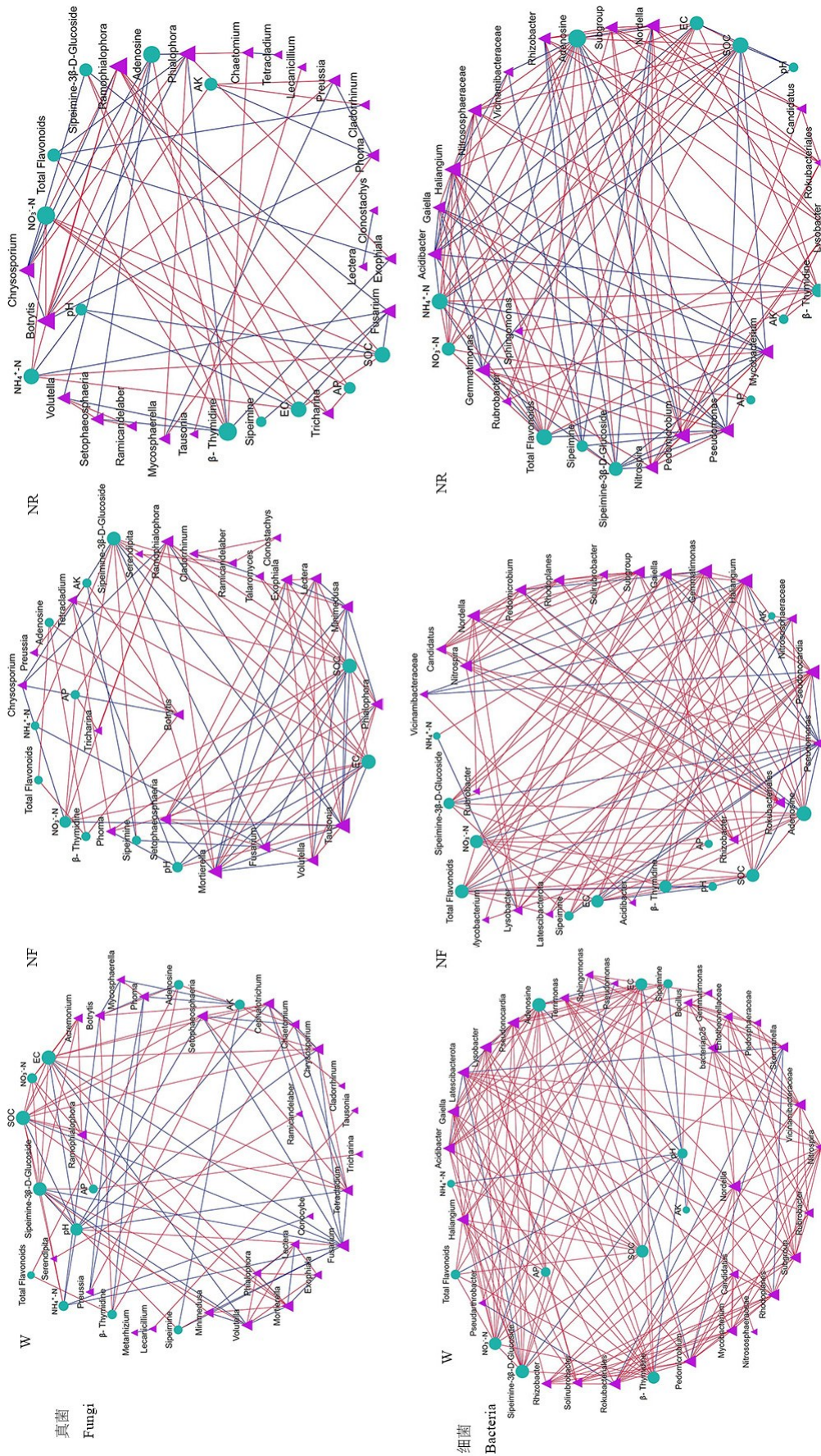


图 7 不同生境、株龄伊贝母根际土壤中的真菌、细菌与土壤性质、药用成分相互作用的共现网络  
 Fig. 7 Co-occurrence network of fungal and bacterial interactions with soil properties and medicinal components in the inter-root soils of different habitats and plant ages of *F. pallidiflora*

*F. pallidiflora*

*Acremonium*: 枝顶孢属; *Tricharina*: 毛盘菌属; *Tausonia*: 陶氏霉菌; *Metarhizium*: 绿僵菌属; *Preussia*: 普雷孢属; *Lecanicillium*: 拟青霉菌属; *Volutella*: 周刺座霉菌属; *Phialophora*: 瓶霉菌属; *Lectera*: 莱克霉菌; *Conocybe*: 锥盖伞属; *Mortierella*: 被孢霉菌属; *Exophiala*: 外瓶霉菌属; *Setophaeosphaeria*: 刚毛褐球腔菌属; *Tetracladium*: 四枝孢属; *Chaetomium*: 毛壳菌属; *Cephalotrichum*: 丝孢霉菌属; *Fusarium*: 镰刀菌属; *Serendipita*: 瑟氏霉菌属; *Chrysosporium*: 金孢霉菌属; *Botrytis*: 葡萄孢属; *Phoma*: 孢霉属; *Mycosphaerella*: 球腔菌属; *Acidibacter*: 酸杆菌属; *Bacillus*: 芽孢杆菌属; *Fuacobacterium*: 黄杆菌属; *Gaiella*: 盖勒氏菌属; *Gemmatinomonas*: 金孢单胞菌属; *Haliangium*: 海壤菌属; *Lysobacter*: 溶杆菌属; *Mycobacterium*: 分枝杆菌属; *Nordella*: 诺德氏菌属; *Nitrospira*: 硝化螺菌属; *Pedomicrobium*: 土微菌属; *Pseudarthrobacter*: 假节杆菌属; *Pseudomonas*: 假单胞菌属; *Pseudonocardia*: 假诺卡氏菌属; *Rhizobacter*: 根杆菌属; *Rhodoplanes*: 红弯菌属; *Rhodospirillum*: 红螺杆菌属; *Rubrobacter*: 红色杆菌属; *Skermanella*: 斯克曼氏菌属; *Solirubrobacter*: 斯克里曼氏菌属; *Sphingomonas*: 鞘氨醇单胞菌属; *Terrimonas*: 土单胞菌属。

分析结果显示,野生土壤真菌和细菌群落异质性较高(解释 66.95% 真菌和 72.00% 细菌的方差),而栽培土壤群落结构趋于均质化,反映了耕作对微生物生态的干扰。子囊菌门和担子菌门是本研究中排名靠前的真菌门,与之前的研究结果一致<sup>[44]</sup>。在营养期,子囊菌门的子囊菌中与腐生、寄生和共生相关的过程很活跃,使得这些真菌能够分解植物残留物<sup>[45]</sup>。担子菌门是最大的真菌门之一,属于担子菌门的物种与植物共存形成菌根,有利于作物生长<sup>[46]</sup>。本研究中,变形菌门、放线菌门和酸杆菌门是优势细菌门,与先前的研究结果相同<sup>[17]</sup>。变形菌门是最大的细菌门,由许多固氮细菌组成,能够分解有机物<sup>[47]</sup>。酸杆菌门和放线菌门大多是腐生菌,广泛分布在土壤中<sup>[48]</sup>,它们主要促进土壤中植物残骸的降解,同时也有助于自然条件下的氮循环<sup>[49]</sup>。然而,本研究虽通过共现网络分析揭示了微生物群落结构的差异,但对微生物群落功能(如代谢途径、酶活性)及其与药用成分合成的具体作用机制尚缺乏深入探讨。后续研究可结合宏基因组学和代谢组学技术,系统分析根际微生物群落的功能基因及其代谢产物,明确其在次生代谢产物(如西贝母碱、西贝母碱苷、总黄酮等)合成中的贡献。

#### 4 结论

野生伊贝母的药用成分含量显著高于栽培伊贝母,头茬 4 年伊贝母是栽培伊贝母中药用品质最优的。土壤碳、氮、磷是影响伊贝母药用品质的关键驱动因子。野生土壤中溶杆菌属等有益菌的富集及其共现网络的高度复杂性进一步促进了药用成分的合成与积累。为优化伊贝母栽培,建议通过施用有机肥提升 SOC 和氮素水平,引入有益菌改善土壤健康状况,并采用轮作制度(每 4 年更换地块)以减轻连作障碍。这些措施可提高药用品质和产量,为干旱区道地药材的可持续生产提供科学依据。

#### 参考文献 References:

- [1] Lv G S, Li Z H, Zhao Z Y, *et al.* The factors affecting the development of medicinal plants from a value chain perspective. *Planta*, 2024, 259(5): 108–121.
- [2] Chen S, Lin R, Lu H L, *et al.* Effects of phenolic acids on free radical scavenging and heavy metal bioavailability in *Kandelia obovata* under cadmium and zinc stress. *Chemosphere*, 2020, 249: 126341–126358.
- [3] Chen S Y, Shi J J, Zou L S, *et al.* Quality evaluation of wild and cultivated *Schisandrae chinensis* Fructus based on simultaneous determination of multiple bioactive constituents combined with multivariate statistical analysis. *Molecules*, 2019, 24(7): 1335–1347.
- [4] Huang R, Dai S, Wu D, *et al.* Comparative study on the quality of wild and cultivated *Arnebiae radix*. *Journal of Pharmaceutical Analysis*, 2024, 44(5): 783–795.
- [5] Cheng J N, Jin H, Zhang J L, *et al.* Effects of allelochemicals, soil enzyme activities, and environmental factors on rhizosphere soil microbial community of *Stellera chamaejasme* L. along a growth-coverage gradient. *Microorganisms*, 2022, 10(1): 158–171.
- [6] Shi R, Gu H Y, He S, *et al.* Comparative metagenomic and metabolomic profiling of rhizospheres of *Panax notoginseng* grown under forest and field conditions. *Agronomy*, 2021, 11(12): 2488–2497.
- [7] Xie C X, Suo F M, Jia G L, *et al.* Correlation between ecological factors and ginsenosides. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(24): 7551–7563.  
谢彩香, 索风梅, 贾光林, 等. 人参皂苷与生态因子的相关性. *生态学报*, 2011, 31(24): 7551–7563.
- [8] Li C E, Zhang Y, Wang Y, *et al.* Characteristics and influencing factors of rhizosphere fungi of six mangrove plants of the genus *Sonneratia*. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(6): 2517–2530.  
李传恩, 张颖, 王芸, 等. 六种海桑属红树植物根际真菌特征及其影响因子. *生态学报*, 2024, 44(6): 2517–2530.
- [9] Dong J R, Zhao W Q, Shi P Y, *et al.* Soil differentiation and soil comprehensive evaluation of in wild and cultivated *Fritillaria pallidiflora* Schrenk. *Science of the Total Environment*, 2023, 872: DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.162049.
- [10] Jiao H Y, Chen X F, Hu J Q, *et al.* Review on chemical composition and biological activities of *Fritillaria pallidiflora*. *Guangdong Chemical Industry*, 2023, 50(4): 92–93, 86.  
焦豪妍, 陈晓芬, 胡嘉倩, 等. 伊贝母的化学成分和生物活性研究综述. *广东化工*, 2023, 50(4): 92–93, 86.
- [11] Mathela M, Kumar A, Sharma M, *et al.* Hue and cry for *Fritillaria cirrhosa* D. Don, a threatened medicinal plant in the Western Himalaya. *Discover Sustainability*, 2021, 2(1): 1–7.

- [12] An L S. Quality evaluation between wild growing and cultivated planting of bulbus *Fritillaria pallidiflorae*. Urumqi: Xinjiang Medical University, 2014.  
安露莎. 野生与栽培伊贝母质量评价研究. 乌鲁木齐: 新疆医科大学, 2014.
- [13] Dong Z Y, Rao M P N, Liao T J, *et al.* Diversity and function of rhizosphere microorganisms between wild and cultivated medicinal plant *Glycyrrhiza uralensis* Fisch under different soil conditions. *Archives of Microbiology*, 2021, 203(6): 3657–3665.
- [14] Choi J, Noh E, Lee D, *et al.* Effect of roasting after sugar-soaking on the level of volatile compounds, total polyphenol, total flavonoid, and isoflavones in black soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Lebensmittel-Wissenschaft und-Technologie*, 2023, 185: DOI: 10.1016/j.lwt.2023.115166.
- [15] Jiang W, Wang X, Meng L, *et al.* Integrated microbiology and metabolomics analysis reveal patterns and mechanisms for improving the yield and alkaloid content of *Fritillaria cirrhosa* by nitrogen fertilization. *Industrial Crops and Products*, 2024, 218: 119011.
- [16] Zhang Y, Lu Y, Xia Y, *et al.* Determination of eight nucleosides in different parts of Radix et Rhizoma Ginseng by UPLC method. *Journal of Pharmaceutical Analysis*, 2023, 43(4): 595–601.
- [17] Pham H N, Pham P A, Nguyen T T H, *et al.* Influence of metal contamination in soil on metabolic profiles of *Miscanthus* × *giganteus* belowground parts and associated bacterial communities. *Applied Soil Ecology*, 2018, 125: 240–249.
- [18] Yu G, Zhao S L, Sun Y B, *et al.* Effects of mulching materials on soil physio-chemical properties, bacterial community characteristics, and citrus quality in orange orchards on the Yunnan-Guizhou Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(8): 3408–3422.  
余高, 赵仕龙, 孙约兵, 等. 覆盖材料对云贵高原柑橘园土壤理化性质、细菌群落特征及柑橘品质的影响. *生态学报*, 2024, 44(8): 3408–3422.
- [19] Tang J, Zhang L, Zhang J, *et al.* Physicochemical features, metal availability and enzyme activity in heavy metal-polluted soil remediated by biochar and compost. *Science of the Total Environment*, 2020, 701: DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.134751.
- [20] Hong S, Piao S, Chen A, *et al.* Afforestation neutralizes soil pH. *Nature Communications*, 2018, 9: 520.
- [21] Ge S, Gao J, Chang D, *et al.* Biochar contributes to resistance against root rot disease by stimulating soil polyphenol oxidase. *Biochar*, 2023, 5(1): 55–68.
- [22] Tarin M W K, Fan L, Xie D, *et al.* Response of soil fungal diversity and community composition to varying levels of bamboo biochar in red soils. *Microorganisms*, 2021, 9(7): 138–143.
- [23] Wen T, Xie P, Yang S, *et al.* ggClusterNet: An R package for microbiome network analysis and modularity-based multiple network layouts. *iMeta*, 2022, 1(3): e32–e42.
- [24] Sreevalli Y, Kulkarni R N, Baskaran K, *et al.* Increasing the content of leaf and root alkaloids of high alkaloid content mutants of periwinkle through nitrogen fertilization. *Industrial Crops and Products*, 2004, 19(2): 191–195.
- [25] Yuan X C, Xie H, Bai X Y, *et al.* Effects of short-term nitrogen addition on bioavailable phosphorus in rhizosphere and bulk soils of a *Castanopsis fabri* forest. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(17): 7817–7829.  
元晓春, 谢欢, 柏欣宇, 等. 短期氮添加对罗浮栲林根际和非根际土壤生物有效磷的影响. *生态学报*, 2024, 44(17): 7817–7829.
- [26] Ding M J, Tuo Y F, He X H, *et al.* Impact of irrigation and fertilization on soil potassium, pH, as well as yield and quality of *Panax notoginseng*. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2024, 43(10): 55–66.  
丁明净, 脱云飞, 何霞红, 等. 三七土壤钾、pH值及其产量和品质对水肥制度的响应研究. *灌溉排水学报*, 2024, 43(10): 55–66.
- [27] Qiu Y J, Shao X L, Chen Y Y, *et al.* Research on effects of continuous cropping on the growth, physiological characteristics and autotoxic substances of *Codonopsis pilosula* var. *modesta*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(1): 107–117.  
邱亚娟, 邵晓龄, 陈莺宇, 等. 连作对纹党生长、生理特性及自毒物质的影响研究. *草业学报*, 2025, 34(1): 107–117.
- [28] Abbruzzese V, Semple K T, Haygarth P M, *et al.* Effects of substrate quality on carbon partitioning and microbial community composition in soil from an agricultural grassland. *Applied Soil Ecology*, 2021, 157: 103881–103937.
- [29] Wang Y C, Xie J L, Chen X Q, *et al.* Growth performance and changes in secondary metabolite content of *Spartholobus suberectus* with understory cultivation. *Hunan Forestry Science and Technology*, 2024, 51(6): 13–19.  
王运昌, 谢金兰, 陈新强, 等. 鸡血藤林下栽培生长表现及其次生代谢物含量变化. *湖南林业科技*, 2024, 51(6): 13–19.
- [30] Xie Y, Yan Y Y, Tian X W, *et al.* Effects of facility cultivation on soil fungal community structure and function in Ningxia.

- Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(18): 8383–8396.
- 谢祎, 闫元元, 田兴武, 等. 宁夏设施栽培对土壤真菌群落结构和功能的影响. 生态学报, 2024, 44(18): 8383–8396.
- [31] Pieterse C M J, Zamioudis C, Berendsen R L, *et al.* Induced systemic resistance by beneficial microbes. Annual Review of Phytopathology, 2014, 52(1): 347–375.
- [32] Song X W, Yao Y, Yu P C, *et al.* Sodium nitroprusside improved the quality of radix saposhnikoviae through constructed physiological response under ecological stress. Scientific Reports, 2023, 13(1): 15823–15832.
- [33] Li S Y, Sun Z J, Yu B J, *et al.* Effect of grazing exclusion on soil carbon, nitrogen, and phosphorus contents and enzyme activity and stoichiometry in *Seriphidium transiliense* desert grasslands. Acta Prataculturae Sinica, 2024, 33(7): 25–40.
- 李思媛, 孙宗玖, 于冰洁, 等. 封育对伊犁绢蒿荒漠草地土壤碳氮磷、酶活性及其化学计量特征的影响. 草业学报, 2024, 33(7): 25–40.
- [34] Qiao H, Gao D, Yuan T. Differences in rhizosphere soil fungal communities of wild and cultivated *Paeonia ludlowii* species. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1194598–1194610.
- [35] Ma L, Luo S, Xu S, *et al.* Different effects of wild and cultivated soybean on rhizosphere bacteria. Microbiology, 2019, 88(6): 720–728.
- [36] Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. Science, 2004, 304(5677): 1623–1627.
- [37] Fan D, Zhao Z, Wang Y, *et al.* Crop-type-driven changes in polyphenols regulate soil nutrient availability and soil microbiota. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 964039–964042.
- [38] Zhang M, O'Connor P J, Zhang J, *et al.* Linking soil nutrient cycling and microbial community with vegetation cover in riparian zone. Geoderma, 2021, 384: 114801–114821.
- [39] Six J, Elliott E T, Paustian K. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(14): 2099–2103.
- [40] Marler T E. Soil from *Serianthes* rhizosphere influences growth and leaf nutrient content of *Serianthes* plants. Agronomy, 2022, 12(8): 1938–1943.
- [41] Li Y, He X, Yuan H, *et al.* Differed growth stage dynamics of root-associated bacterial and fungal community structure associated with halophytic plant *Lycium ruthenicum*. Microorganisms, 2022, 10(8): 1644–1656.
- [42] Jiang S, Xing Y, Liu G, *et al.* Changes in soil bacterial and fungal community composition and functional groups during the succession of boreal forests. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 161: DOI: 10.1016/j.soilbio.2021.108393.
- [43] Tu X D, Cui J F, Kuang F H, *et al.* Effects of conversion of alpine meadow to cultivated land on the soil microbial community in northwest Sichuan. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(2): 54–66.
- 涂晓东, 崔俊芳, 况福虹, 等. 川西北高寒草甸转为耕地对土壤微生物群落的影响. 草业学报, 2025, 34(2): 54–66.
- [44] Bian X, Yang X, Li Q, *et al.* Effects of planting of two common crops, *Allium fistulosum* and *Brassica napus*, on soil properties and microbial communities of ginseng cultivation in northeast China. BMC Microbiology, 2022, 22(1): 182–191.
- [45] Peters B A, Wu J, Hayes R B, *et al.* The oral fungal mycobiome: Characteristics and relation to periodontitis in a pilot study. BMC Microbiology, 2017, 17(1): 157–165.
- [46] Badotti F, De Oliveira F S, Garcia C F, *et al.* Effectiveness of ITS and sub-regions as DNA barcode markers for the identification of Basidiomycota (Fungi). BMC Microbiology, 2017, 17(1): 42–49.
- [47] Gupta R S, Mok A. Phylogenomics and signature proteins for the alpha Proteobacteria and its main groups. BMC Microbiology, 2007, 7(1): 106–116.
- [48] Jiang C, Sun X R, Feng J, *et al.* Metagenomic analysis reveals the different characteristics of microbial communities inside and outside the Karst tiankeng. BMC Microbiology, 2022, 22(1): 1–12.
- [49] Liang C, Liu L, Zhang Z, *et al.* Do mixed *Pinus yunnanensis* plantations improve soil's physicochemical properties and enzyme activities? Diversity, 2022, 14(3): 214–226.