pISSN 1229-1153 / eISSN 2465-9223 *J. Food Hyg. Saf.*
Vol. 41, No. 3, pp. 214~223 (2026)
https://doi.org/10.13103/JFHS.2026.41.3.214

Journal of Food Hygiene and Safety
Available online at http://www.foodhygiene.or.kr

개별 포트 시설재배에서 수지상균근균(AMF) 처리 농도에 따른 토양 마이코바이옴 변화

정수진[1,2] · Hoang Ngoc Le[1] · 정주연[1] · 박시홍[1]*
[1]오레곤주립대학교 식품공학과
[2]중앙대학교 식품공학부 식품생명공학과

Concentration-Dependent Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Soil Mycobiome Under Individual Pot-Based Greenhouse Cultivation

Soo-Jin Jung[1,2], Hoang Ngoc Le[1], Jooyeoun Jung[1], Si Hong Park[1]*
[1]Department of Food Science and Technology, Oregon State University, Corvallis, OR, USA
[2]Department of Food Biotechnology, Chung-Ang University, Anseong, Korea

(Received April 6, 2026/Revised May 20, 2026/Accepted May 21, 2026)

ABSTRACT - Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are well-characterized plant symbionts that form mutualistic associations with host plant roots, contributing to nutrient and water-use efficiency and enhancing tolerance to external stresses. To reduce environmental variability, this study evaluated the concentration-related effects of AMF supplementation on soil mycobiome dynamics under individually potted, environmentally controlled greenhouse conditions. Strawberry (*Fragaria×ananassa* cv. Puget Crimson), a crop influenced by soil and rhizosphere conditions, was used as the host plant. A commercial AMF inoculant, MycoApply® Injector Endo, was applied biweekly at two concentrations, namely, T1 (1.25%) and T2 (2.5%), alongside a water-only control. Soil fungal communities were assessed in baseline soil collected before AMF treatment and in control, T1, and T2 soils collected after 7 weeks of cultivation, followed by internal transcribed spacer amplicon sequencing and analysis using the QIIME2/DADA2 pipeline. Alpha-diversity indices showed no significant differences among treatment groups, whereas beta-diversity analysis revealed significant differences in fungal community composition (permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA: R^2=0.105, P=0.001). Venn diagram analysis further indicated that T2 harbored the highest number (745) of unique amplicon sequence variants (ASVs), suggesting that the higher AMF concentration was associated with the largest number of treatment-specific ASVs. Linear discriminant analysis effect size revealed enrichment of taxa previously associated with saprotrophic activity and biocontrol potential, including Sordariales and *Fusicolla*, in T2, whereas T1 was characterized by taxa reported to include rhizosphere-associated or plant-beneficial members, such as *Podospora* and Sebacinales. In contrast, the control soil was characterized by taxa that included species previously linked to opportunistic pathogenicity, while the baseline soil contained taxa associated with untreated initial soil conditions. These findings suggest that AMF supplementation under controlled greenhouse conditions is associated with concentration-related shifts in the soil mycobiome, including changes in taxa previously linked to beneficial ecological functions.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi, Soil mycobiome, Greenhouse cultivation, *Rhizophagus intraradices*, ITS amplicon sequencing

*Correspondence to: Si Hong Park, Department of Food Science and Technology, Oregon State University, Corvallis, OR 97331, USA
Tel: +1-541-737-1684
E-mail: sihong.park@oregonstate.edu

Copyright © The Korean Society of Food Hygiene and Safety. All rights reserved. The Journal of Food Hygiene and Safety is an Open-Access journal distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License(http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

토양은 지형, 기후, 유기물, 시간 등의 요소들에 의해 변화되는 과정을 거쳐 토양 생태계가 만들어지게 된다. 세균, 균류, 원생생물 등이 공존하는 토양 미생물은 수분과 질소원, 미네랄 등을 공급하며, 이는 작물의 수확량이나 토양 개량에 영향을 주기도 한다. 특히 식물 뿌리 주변의 근권(rhizosphere)은 뿌리 삼출물에 의해 미생물 활성이 집중되는 독특한 미생물 생태계를 형성한다[1]. 이러한 근권 환경에서 수지상 균근균(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)은 약 4억 년 전부터 육상 식물과 공생 관계를 형성해 온 가장 광범위한 식물 뿌리 공생 균류로[2], 현재 전체 관다발 식물 종의 70% 이상과 공생하는 것으로 알려져 있다[3,4]. AMF는 식물 뿌리 피층 세포 내에 수지상 구조(arbuscule)를 형성하여 인산(P), 질소(N), 아연(Zn), 구리(Cu) 등의 무기 양분을 숙주 식물에 공급하고, 식물로 부터 광합성 산물인 탄수화물 및 일부 유기물을 공급받는 상호 의존적 공생 관계를 유지한다[5].

더불어 AMF는 특정 세균을 선택적으로 유인하여 '균사권 효과(hyphosphere effect)'를 통해, 복잡한 유기 화합물을 분해 후 양분을 획득한다[6-9]. 이와 같이 AMF는 박테리아 군집뿐만 아니라 토양 마이코바이옴의 구조적 변화에도 영향을 미치며[10], 이는 토양 탄소 및 양분 순환, 토양 먹이망 역학에 중요한 함의를 지닌다[11]. AMF의 효과는 토양 미생물 군집의 변화에 국한되지 않으며, 숙주 식물의 생장 및 생산성에도 직접적인 영향을 미친다. 선행 연구들에 따르면 AMF 처리는 뿌리 발달 및 생장 촉진[12], 과실 수확량 증대[13], 그리고 색도, 당도, 휘발성 향기 성분 등 과실의 품질 특성 개선[14]에 기여하는 것으로 보고된 바 있다. 특히 인산 흡수 효율의 향상[15]과 가뭄, 염류, 중금속 등 비생물적 스트레스에 대한 내성 증진[16]은 AMF 처리의 대표적인 작물 생리적 효과로 잘 알려져 있다. 이러한 다면적 기능으로 인해 AMF는 화학 비료 및 합성 농약의 사용을 대체할 수 있는 친환경 토양 생물 접종제로서의 활용 가능성이 높이 평가되고 있으며[17,18], 지속 가능한 원예 생산 시스템 구축을 위한 유망한 수단으로 주목받고 있다.

딸기(*Fragaria×ananassa*)는 전 세계적으로 널리 재배되는 대표적인 원예작물로서 높은 시장 가치와 영양학적 가치를 지니며, 우수한 과실 특성으로 인해 널리 재배되는 재배종 중 하나이다[19]. 또한 비교적 빠른 생육과 비타민 C, 플라보노이드, 탄닌, 페놀류 등 다양한 생리활성 물질을 함유하고 있어 생육 반응뿐 아니라 과실의 품질 및 기능성 성분 변화까지 함께 분석할 수 있다는 장점을 가진다[20,21]. 한편, 딸기는 black root rot를 포함한 다양한 토양 전염성 병원균의 영향을 크게 받는 작물로 알려져 있으며, 이는 토양 및 근권 환경의 변화에 민감하게 반응하는 작물임을 보여준다[22]. 따라서 딸기는 식물 생장 촉진, 양분 흡수 증진, 병원균 억제 및 스트레스 완화와 관련된 AMF의 효과를 검증하기에 유용한 모델 작물로 활용될 수 있다.

노지 조건에서 수행되는 연구의 경우 기상 변동, 토양 이질성, 식물 간 상호작용 등 다양한 교란 요인의 영향을 받는다. 특히 균근균은 토양 내 균사 네트워크를 통해 개체 간 연결을 형성할 수 있기 때문에 인접 식물 간 간섭이 발생할 가능성이 있다. 이러한 한계를 극복하기 위해 본 연구에서는 개별 포트 기반의 시설재배 조건에서 환경적 교란 요인을 최소화하고, 식물 개체를 완전히 분리하여 AMF 처리 효과를 보다 명확하게 규명하고자 하였다. 기존 연구들이 주로 AMF의 식물 생장 촉진 효과나 세균 군집 변화에 집중한 것과 달리, 본 연구는 internal transcribed spacer (ITS) 앰플리콘 시퀀싱 기반의 고해상도 마이코바이옴 분석을 통해 AMF 처리 농도에 따른 토양 마이코바이옴의 구조적 변화를 체계적으로 규명하고자 하였다. 서로 다른 농도의 AMF를 반복 처리함으로써 처리 농도에 따른 마이코바이옴 역학 변화를 정량적으로 비교 분석하였으며, 이는 딸기 재배에서 AMF의 활용 가능성을 정량적으로 제시하고, 친환경 미생물 기반 품질 향상 전략 수립을 위한 기초자료로 활용될 수 있을 것으로 기대된다.

Materials and Methods

딸기 품종 및 수지상 균근균(AMF) 이노큘런트

본 연구에서는 딸기(*Fragaria×ananassa*, cv. Puget Crimson)를 실험 재료로 사용하였다. AMF 이노큘런트로는 *Rhizophagus intraradices*, *Glomus mosseae*, *G. aggregatum* 및 *G. etunicatum*을 포함하는 상업용 제품인 MycoApply® Injector Endo (Mycorrhizal Applications, Grants Pass, OR, USA)를 사용하였으며, 활성 성분 함량은 20.1%이다. 처리 농도는 T1(1.25%, 7.5 mg/pot) 및 T2(2.5%, 15 mg/pot) 두 수준으로 제조사의 가이드라인에 따라 설정하였고, 물만 공급한 대조구(control)를 병행하였다. 각 처리 시 포트당 300 mL의 용액을 균등하게 분주하였다.

실험 설계

2025년 4월 10일부터 5월 30일까지 Oregon State University (OSU; Corvallis, OR, USA) 온실에서 수행되었다. 딸기 식물은 1갤런(약 3.8 L) 플라스틱 포트에 개별 정식하였으며, 처리군당 5반복으로 총 15포트를 배치하였다 (Fig. 1). 온실 내 온도는 주간 24°C, 야간 18°C로 유지하였다. AMF 이노큘런트 또는 물(대조구)은 2주 간격으로 처리하였다. 토양 시료는 두 시점에서 수집하였으며, 기저 토양(baseline, B)은 물 또는 AMF를 포함한 어떠한 처리도 이루어지기 이전, 벌크 토양으로부터 공간적으로 분산된 6개 지점에서 임의로 총 6개의 샘플을 채취하였다. 수확기 토양은 2025년 5월 30일 딸기 수확 직후 대조구(C), T1 및 T2 처리군별로 각각 5개의 포트에 대해 3개의 반복구를 포함하여 처리군당 15개의 샘플을 채취하였다. 수

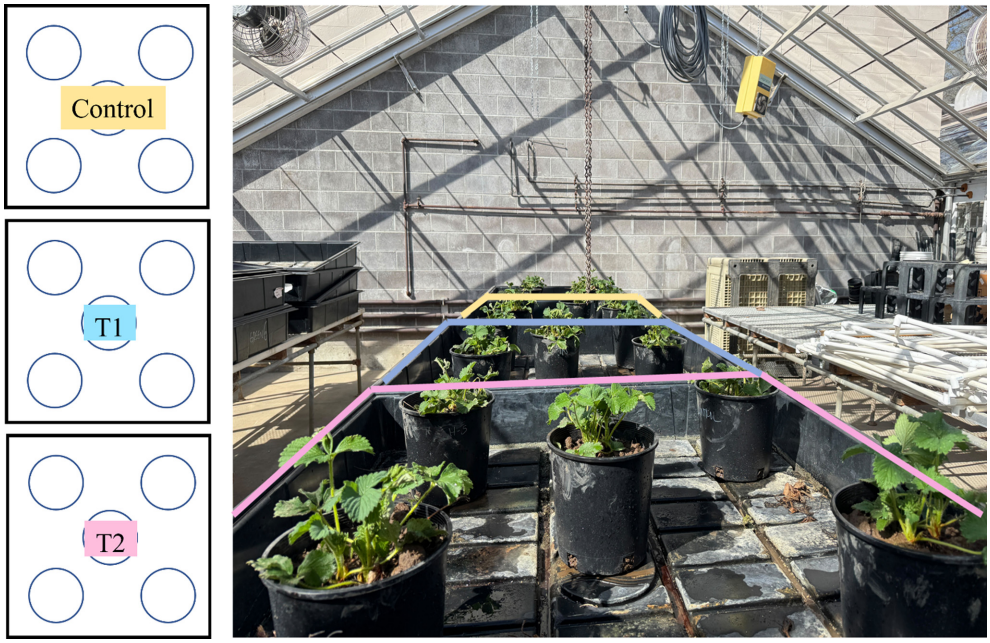

Fig. 1. Greenhouse experimental setup showing the spatial arrangement of strawberry (*Fragaria×ananassa*) pot cultivation under three AMF treatment groups (Control, T1: 1.25% AMF, and T2: 2.5% AMF) with five biological replicates each.

집된 모든 토양 시료는 추후 분석 전까지 -80°C에서 보관하였다.

DNA 추출

각 토양 시료 250 mg을 DNeasy PowerSoil Pro Kit (Qiagen, Hilden, Germany)를 이용하여 제조사 지침에 따라 DNA를 추출하였다. DNA 농도는 Qubit 4 Fluorometer (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA)로 정량하였으며, DNase/RNase-free water로 10 ng/μL로 희석하여 이후 분석에 사용하였다.

ITS 라이브러리 제작 및 염기서열 분석

균류 ITS1 영역을 표적으로 하는 ITS1F–ITS2 프라이머 쌍을 이용하여 PCR 증폭을 수행하였다. PCR 반응액(25 μL)은 AccuPrime™ *Pfx* Super Mix (Thermo Fisher Scientific) 22.5 μL, 정방향 및 역방향 프라이머(각 10 μM) 0.75 μL, 그리고 주형 DNA (10 ng/μL) 1 μL로 구성하였다. PCR 조건은 초기 변성(95°C, 5분) 후 변성(95°C, 1분), 어닐링(55°C, 2분), 신장(72°C, 2분)의 35 반복수로 진행하였으며, 최종 신장(72°C, 10분)으로 종료하였다. 증폭 산물은 1.5% 아가로스 겔 전기영동으로 확인하였다. 정규화된 앰플리콘은 SequalPrep™ Normalization Kit (Thermo Fisher Scientific)를 이용하여 처리하였으며, Illumina MiSeq (2×250 bp, v2 카트리지)를 이용하여 OSU내 Center for Quantitative Life Sciences (CQLS)에서 염기서열 분석을 수행하였다.

마이코바이옴 분석

원시 서열 데이터는 QIIME2 (버전 2025.4)에서 Casava 1.8 paired-end demultiplexed fastq 형식으로 처리하였다. DADA2 파이프라인을 통해 품질 필터링, 노이즈 제거, 키메라 제거 및 paired-end 병합을 수행하였고, 증폭 서열 변이체(amplicon sequence variation, ASV) 표를 생성하였다. 역다중화 후 총 5,141,793개의 paired-end reads가 획득되었으며, 샘플당 평균 100,819개(범위: 44,264-147,423개) 였다. 품질 필터링을 통해 원시 reads의 82.8%가 유지되었으며, 키메라 제거 후 필터링된 reads의 87.2%가 최종 분석에 사용되었다. 알파 및 베타 다양성 분석을 위한 rarefaction depth는 샘플 당 25,000 reads로 설정하였다. 분류학적 동정은 UNITE 데이터베이스를 기반으로 훈련된 naive Bayes 분류기를 이용하여 수행하였다. 알파 다양성은 Shannon, Chao1, observed features 및 Faith's phylogenetic diversity 지수를 사용하여 평가하였고, 베타 다양성은 주좌표 분석(principal coordinates analysis, PCoA)으로 평가하였으며, 군집 조성 차이는 permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA, 999회 순열) 및 analysis of similarities (ANOSIM)으로 검정하였다. 처리군 간 풍부한 분류군의 차별성을 확인하기 위해 선형 판별 분석 효과 크기(linear discriminant analysis effect size, LEfSe) 분석을 수행하였으며, $\log_{10}$ LDA 점수 기준값은 2.5로 설정하였다. 군집 간 고유 및 공유 ASV 분포는 밴다이어그램으로 시각화하였다. 수행된 모든 분석 및 시각화는 RStudio (버전 4.3.1)을 이용하였다. 본 연구에서 처리군당 반복구

수는 3개(n=3)로 제한되어 있어, 일부 분석에서 통계적 민감도에 영향을 미쳤을 가능성이 있다. 향후 연구에서는 반복구 수를 확대하여 통계적 검정력을 보완할 필요가 있다.

Results and Discussion

알파 다양성

기저 토양, 대조구, T1 및 T2 처리군의 수확기 토양에 대한 마이코바이옴의 알파 다양성을 Shannon, observed features, Faith's phylogenetic diversity (PD) 및 Chao1 지수를 이용하여 평가하였다(Fig. 2). Kruskal-Wallis 검정 결과, Shannon 지수(P=0.483), observed features (P=0.434), Faith's PD (P=0.528) 및 Chao1 지수(P=0.365) 모두에서 처리군 간 유의한 차이는 확인되지 않았다. Dunn 사후 검정에서도 모든 처리군 간 쌍별 비교에서 유의한 차이가 관찰되지 않았다(P>0.05). 알파 다양성 지수는 단일 시료 내 마이코바이옴의 종 풍부도(richness)[23,24], 계통학적 다양성[25], 그리고 균등도(evenness)[23]를 반영하며, 지수값이 높을수록 해당 시료 내 군집이 보다 다양하고 균등하게 구성되어 있음을 의미한다. 이러한 결과는 본 연구 조건에서 AMF 처리가 마이코바이옴의 전체적인 다양성 규모 자체를 유의하게 변화시키지 않았음을 보여준다. 이는 *Funneliformis mosseae* 처리 후 세균 알파 다양성은 유의하게 증가한 반면(P<0.01), 균류 알파 다양성은 감소하거나 유의한 변화를 보이지 않았다는 선행연구와 일치하는 경향이다[26]. Victorion 등[27] 또한 Alpine 사프란 재배지에서 AMF 접종 후 토양 마이코바이옴의 알파 다양성에 유의한 변화가 없었으며, 연도 및 입지 효과가 처리 효과보다 더 크게 작용하였다고 하였다. Xu 등[28]은 토양 인산 가용성에 따라 AMF 균류 다양성에 대한 효과가 달라지며, 저인산 조건에서는 균류 종 풍부도가 증가하였으나 고인산 조건에서는 그 효과가 약화되거나 소실된다고 보고하였다. 본 연구는 개별 포트 기반의 표준화된 온실 조건에서 수행되었으므로, 인산 가용성 등 토양 화학적 요인의 변동 폭이 제한되어 알파 다양성 변화가 뚜렷하게 나타나지 않았을 가능성이 있다. 또한 Kalapchieva 등[29]은 완두 근권에서 AMF 접종 후 미세균류 및 방선균 밀도가 감소하는 경향을 보고하였으며, 이는 AMF가 전체 균류의 양적 확대보다는 특정 분류군의 선택적 억제 또는 증진을 통해 군집을 재편할 수 있음을 시사한다. 다만, 처리군당 반복구 수(n=3)의 제한으로 인한 통계적 민감도의 영향을 완전히 배제할 수 없으며, 이는 본 연구의 한계점으로 차후 반복구 수를 확대하여 통계적 검정력을 보완할 필요가 있다.

베타 다양성

주좌표 분석(PCoA) 및 PERMANOVA

Bray-Curtis 비유사도에 기반한 주좌표 분석 결과[30], 기저 토양은 수확기 토양 그룹(대조구, T1, T2)과 전반적으로 분리된 군집 양상을 나타내었다(Fig. 3). 특히 95% 신뢰구간 분포를 고려할 때, 기저 토양은 수확기 토양들에 비해 상대적으로 독립된 위치에서 확인되며, 이는 재배 기간의 경과 및 식물 생육에 수반된 근권 환경 변화로 인해 초기 토양의 마이코바이오 구조가 뚜렷하게 변화되었음을 보여주었다. 반면 수확기 토양 내에서는 대조구와 T1, T2가 일부 중첩되어 나타나, 처리 효과가 제한적이었음을 시

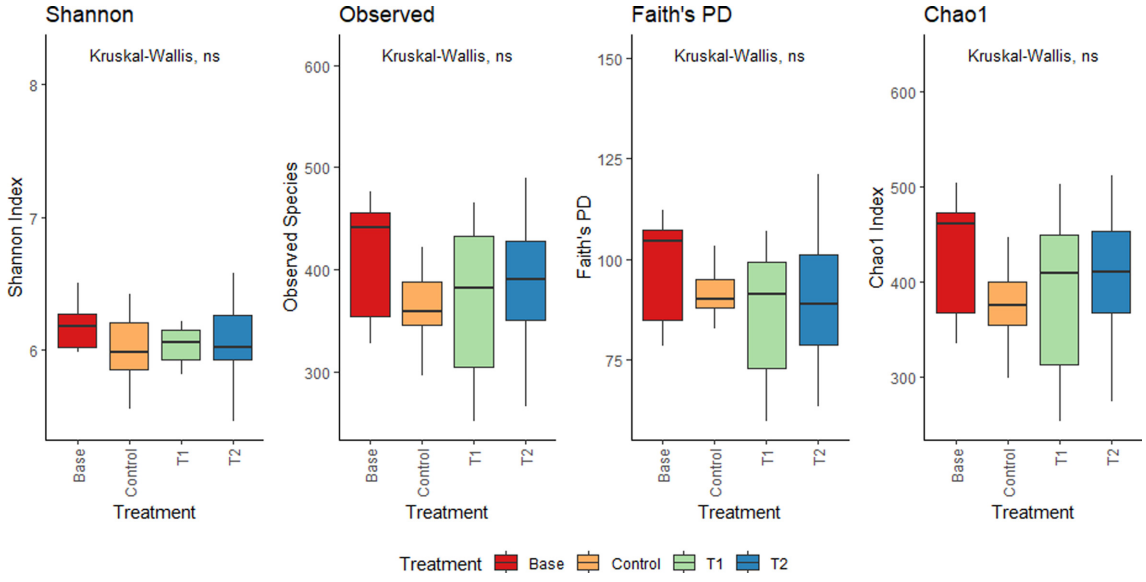

Fig. 2. Alpha diversity indices of soil fungal communities across treatment groups. Box plots show Shannon index, observed features, Faith's phylogenetic diversity (PD), and Chao1 index for Base (Time=0), Control (water), T1 (1.25% AMF), and T2 (2.5% AMF). Statistical significance was assessed by Kruskal-Wallis test. ns, not significant.

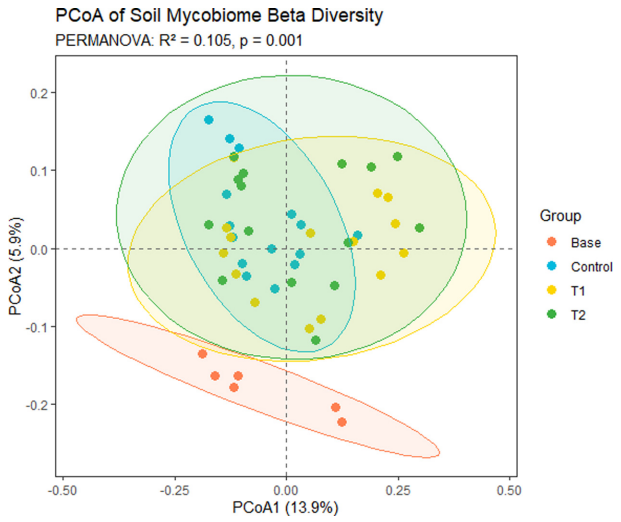

Fig. 3. Principal coordinates analysis (PCoA) of soil fungal community composition based on Bray-Curtis dissimilarity. Each point represents an individual sample. Ellipses indicate 95% confidence intervals for each group. PERMANOVA: R^2=0.105, P=0.001. Base (Time=0), Control (water), T1 (1.25% AMF), and T2 (2.5% AMF).

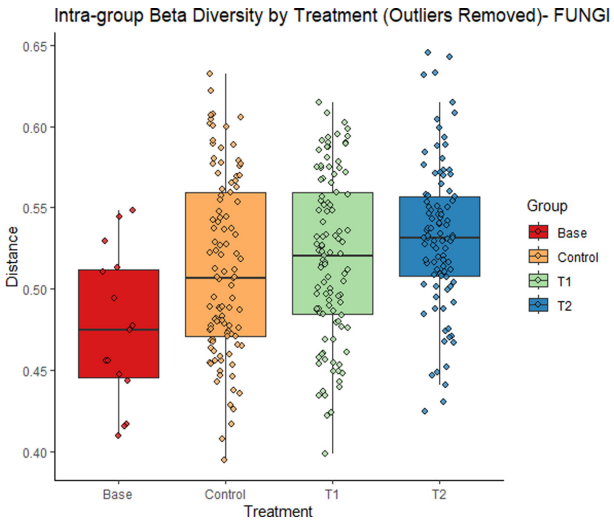

Fig. 4. Intra-group beta diversity of soil fungal communities based on Bray-Curtis dissimilarity. Box plots represent the distribution of pairwise distances within each treatment group after outlier removal. Global ANOSIM: R=0.130, P=0.003. Base (Time=0), Control (water), T1 (1.25% AMF), and T2 (2.5% AMF).

사하였다. PERMANOVA 분석 시 R^2 값은 전체 군집 변동 중 처리군 구분에 의해 설명되는 비율을 나타내며, 0에 가까울수록 처리 효과가 작고 1에 가까울수록 처리에 의한 군집 분리가 뚜렷함을 의미한다[31]. 본 연구에서 PERMANOVA 분석 결과 처리군 간 마이코바이옴 조성 차이가 유의하게 확인되었으며(R^2=0.105, P=0.001), 이는 전체 군집 변동의 약 10.5%가 처리군 구분에 의해 설명될 수 있음을 의미하며, 이는 토양 미생물 군집 연구에서 보고되는 처리 효과의 전형적인 범위 내에 해당한다. 토양 균류 군집은 pH, 수분, 공간적 이질성 등 다수의 환경 요인에 의해 동시에 구조화되므로, 단일 처리 요인이 설명하는 분산 비율은 본질적으로 제한될 수 있으나, 높은 통계적 유의성(P=0.001)은 처리군 간 군집 조성의 차이가 재현 가능하고 일관된 변화임을 지지한다[32,33]. De Gruyter[34]는 AMF 접종이 토양 마이크로바이옴 및 마이코바이옴의 구조적 변화를 유도하며, 특히 다변량 순서화 분석에서 처리군 간 분리가 시간 경과에 따라 점차 뚜렷해진다고 보고하였다. 본 연구의 재배 기간이 약 7주였음을 고려할 때, 보다 장기적인 처리에서는 처리군 간 분리가 더욱 명확해질 가능성이 있다. Hao 등[35]은 AMF 처리가 옥수수 근권 토양 마이크로바이옴 구조를 변화시켜 란타넘 스트레스에 대한 내성을 향상시켰다고 보고하였으며, Yang 등[36] 은 장기 포장 실험에서 AMF 억제가 세균 및 균류 다양성을 모두 감소시킨다고 하였다. 이러한 선행결과는 AMF가 토양 미생물 군집의 구조 유지와 재편에 중요한 역할을 함을 뒷받침한다.

ANOSIM 분석

ANOSIM은 거리 행렬의 순위를 이용하여 두 개 이상의 그룹 간 군집 차이를 검정하는 비모수적 방법으로, R 통계량은 -1(반군집화)에서 +1(강한 군집화) 사이의 값으로, 양의 값이 클수록 그룹 간 뚜렷한 군집 분리를 의미한다. 일반적으로 R>0.75는 뚜렷한 분리, R>0.5는 중간 수준의 분리, R<0.25는 군집 간 경계가 불분명함을 나타내는 것으로 해석된다[37]. ANOSIM 분석에서도 처리군 간 군집 분리는 유의하게 확인되었으며(R=0.130, P=0.003)(Fig. 4), 이는 그룹 간 차이가 그룹 내 변이보다 통계적으로 크다는 점을 뒷받침하였다. 다만 R값이 0.130으로 크지 않은 점은, 전체적인 군집 분리가 완만하지만 일관된 방향성의 차이임을 의미한다. 이상치 제거 후 수행된 쌍별 비교에서는 기저 토양과 대조구(P=0.025), 기저 토양과 T1 (P=0.009), 기저 토양과 T2 (P=0.024), 그리고 대조구와 T1 (P=0.011) 사이에 유의한 군집 차이가 확인되었다. 반면, 대조구와 T2 (P=0.052), T1과 T2 (P=0.191) 사이에는 유의한 차이가 관찰되지 않았다. 이러한 결과는 초기 토양과 수확기 토양 간 차이가 가장 분명하며, 수확기 토양 내에서는 특히 저농도 처리(T1)가 물 처리 대조구와 구별되는 군집 변화를 유도한다는 점을 보여준다. 이는 AMF 처리 효과가 처리 농도 간 절대적 분리보다는 특정 기능군의 선택적 풍부화와 군집 재구성 방향으로 더 영향을 미쳤을 가능성을 시사한다. 다만, 대조구와 T2 (P=0.052) 및 T1 과 T2 (P=0.191) 간 쌍별 비교에서 유의한 차이가 확인되지 않은 점은, AMF 처리 농도 간 마이코바이옴 변화

의 방향성이 존재하나 그 크기가 통계적 유의수준에 도달하지 못하였으므로, 이는 본 연구의 한계점으로 인식된다. Lutz 등[38]은 대규모 포장 AMF 접종 연구에서 토양 마이크로바이옴 지표가 작물 성장 반응의 86%를 예측할 수 있었으며, 특히 병원성 균류의 초기 풍부도가 AMF 접종 효과의 가장 중요한 단일 예측 인자(33% 기여)로 작용을 보고하였다. 이는 본 연구에서 관찰된 처리군 간 제한적 통계적 분리가, 접종 효과의 부재가 아닌 초기 토양 조건과 AMF 처리 간 복합적 상호작용의 결과임을 시사한다. 또한 Jamiołkowska 등[39]은 *Claroideoglomus etunicatum* 처리 토마토 근권에서 마이코바이옴 조성이 처리군에 따라 달라졌으나, 처리 효과보다 입지 및 시간 효과가 더 지배적이었음을 보고하였으며, 이는 본 연구에서 기저 토양과 수확기 토양 간의 차이가 처리군 간 차이보다 더 크게 나타난 결과와 부합한다.

분류군 분석

LEfSe 분석

처리군별 차별적으로 풍부한 균류 분류군을 확인하기 위해 LEfSe 분석을 수행하였다(Fig. 5). LEfSe는 비모수적 Kruskal-Wallis 검정과 선형 판별 분석(LDA)을 결합하여 그룹 간 통계적으로 유의하고 생물학적으로 의미 있는 차이를 보이는 분류군을 선별하는 방법으로, LDA 점수($\log_{10}$)가 클수록 해당 분류군이 특정 그룹을 더 강하게 특징짓는 지표임을 의미한다. 본 연구에서는 LDA 점수 기준값 2.5을 적용하였다[40].

기저 토양에서는 *Protomyces*, *Alternaria*, *Xylariales*, *Talaromyces* 등이 특징적으로 검출되었다. 이 중 *Alternaria*는 alternariol, alternariol monomethyl ether (AME), tenuazonic acid 등 다양한 마이코톡신을 생성하는 것으로 보고된 종이 포함되어 있으며, 딸기를 포함한 여러 과실 및 채소류에서 검출된 바 있다[41]. *Talaromyces* 일부 종 역시 patulin 유사 독소 생성과 연관되어 보고된 바 있다[42]. 또한 *Xylariales* 및 *Protomyces*에는 식물과 상호작용하거나 병원성과 연관된 종이 포함되어 있어, 기저 토양에서 관찰된 이러한 조성은 비관리 초기 토양이 잠재적 위해 분류군을 상대적으로 많이 포함하고 있음을 시사한다[43]. Lutz 등[38]이 토양 내 병원성 균류의 초기 풍부도를 AMF 접종 반응의 중요한 예측 인자로 제시한 점은 이러한 해

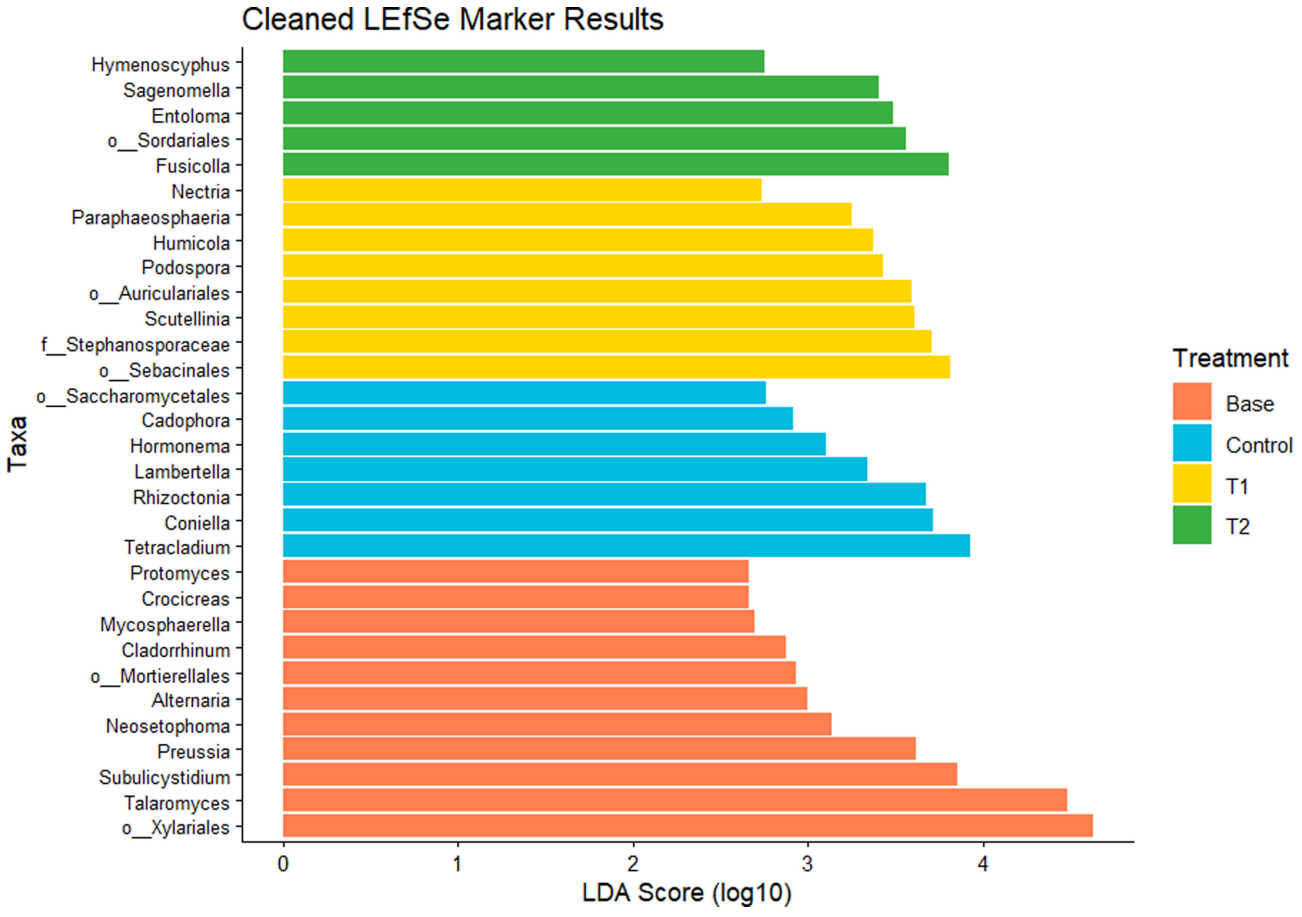

Fig. 5. Differentially abundant fungal taxa identified by LEfSe analysis across treatment groups. Bars represent LDA scores ($\log_{10}$) for taxa enriched in Base (Time=0), Control (water), T1 (1.25% AMF), and T2 (2.5% AMF). LDA score threshold=2.5.

석을 뒷받침한다.

대조구에서는 *Tetracladium*이 검출되었으나, 동시에 *Rhizoctonia*, *Coniella*, *Cadophora*, *Hormonema* 등 약병원성 또는 기회성 병원성과 연관된 분류군이 상대적으로 풍부하게 나타났다. 특히 *Rhizoctonia*는 딸기에서 근관부 부패 및 뿌리 부패와 관련된 대표적 병원성 균류로 알려져 있다[44]. *Cadophora* 역시 저온 조건에서의 과실 부패와 연관된 보고가 있어 저장 및 유통 과정에서 중요할 수 있다[45]. Wang 등[26]은 AMF 미처리 대조 토양에서 *Botryotrichum*, *Acremonium*, *Fusarium*, *Plectosphaerella* 등 병원성 분류군이 상대적으로 풍부하였고, *F. mosseae* 처리 후 이들이 감소하였다고 보고하였다. Pan 등[46]도 AMF와 균근 보조 세균을 병용 처리한 오이 근권에서 토양 마이코바이옴이 재구성되고 병원성 균류가 감소하였다고 보고하였다. 이는 본 연구에서 AMF 미처리 대조구에서 병원성 관련 분류군이 상대적으로 풍부하였던 결과와 유사한 경향이다.

T1 처리구에서는 *Podospora*, Sebacinales, *Humicola*, *Paraphaeosphaeria*, Auriculariales, *Scutellinia*, Stephanosporaceae 등이 차별적으로 풍부하게 나타났다. 이 중 Sebacinales는 식물 뿌리와 광범위한 내생 및 균근 공생 관계를 형성하는 것으로 보고된 종이 포함되어 있으며, 이는 식물 생장 촉진 및 병 저항성과의 연관성이 보고되어 있다[47]. *Humicola*의 일부 종은 셀룰로오스 및 헤미셀룰로오스 분해 효소 생성과 관련된 유기물 분해 능력이 보고되어 있어, 토양 내 유기 탄소 순환과 식물 이용 가능 양분 공급에 기여할 가능성이 있다[48]. Yang 등[49]은 AMF 처리가 대두 근권 핵심 균류군의 조성과 대사를 변화시키고, 이들 핵심 균류군이 식물 생장 촉진 및 병원균 억제와 연관된 대사 경로와 연결된다고 보고하였다. 또한 Zhang 등[50]은 AMF 균사와 연관된 미생물군이 유기 인산의 무기화를 촉진한다고 보고하였다. 따라서 T1 처리구에서 관찰된 근권 친화적 특성 또는 분해 기능과 연관되어 보고된 분류군의 상대적 증가는, 양분 순환과 식물 건전성과 관련될 수 있는 분류학적 변화로 해석될 수 있다.

T2 처리구에서는 *Hymenoscyphus*, *Sagenomella*, *Entoloma*, Sordariales, *Fusicolla* 등이 차별적으로 풍부하게 나타났다. Sordariales는 셀룰로오스 및 복합 유기물의 분해와 관련된 종이 포함되어 있으며, 토양 내 유기물 순환과 양분 공급에 기여할 수 있는 부생성 균류군으로 보고되어 있다[51]. Jamiołkowska 등[39]은 *C. etunicatum* 처리 토마토 근권에서 *Trichoderma*, *Penicillium*, *Mucor* 등 부생성 균류의 분리 빈도가 증가하였다고 보고하였는데, 이는 본 연구에서 T2 처리구에서 분해 관련 분류군의 상대적 풍부도가 증가한 결과와 유사한 경향으로 볼 수 있다. 특히 *Fusicolla*의 일부 종은 식물 병원균에 대한 길항성과 연관된 보고가 있어[52], T2 처리구에서의 증가는 병원균 억제와 근권 건전성 유지 측면에서 잠재적 영향이 있을 수 있으나, 직접적인 기능적 활성을 확인하지는 않았다. Wang 등[26]은 AMF 처리 토양에서 *Trichoderma* 등 유익 균류가 증가한다고 하였고, Lammel 등[53]은 *R. irregularis* 처리 토양에서 탄소 및 질소 대사, 토양 호흡과 관련된 전사체 및 단백체 발현이 증가한다고 보고하였다. 이러한 선행연구는 본 연구에서 T2 처리구가 분해 기능 및 잠재적 생물적 방제와 관련된 것으로 보고된 분류군의 상대적 풍부도가 증가한 결과와 유사한 경향임을 시사한다.

AMF 처리에 따른 토양 및 근권 마이코바이옴 변화와 관련하여 여러 가능성이 제시되어 왔다. Hao 등[11]은 AMF 외생균사 유래 삼출물이 특정 유익 미생물의 모집과 병원균 억제에 관여할 수 있다고 하였고, Fernandez-Gnecco 등[54]은 AMF와 *Trichoderma* 혼용 처리가 토양 및 근권 마이크로바이옴을 차별적으로 변화시키며 작물 생산성을 향상시킨다고 보고하였다. Yang 등[49]은 AMF가 항병성 대사 경로와 항산화 반응을 활성화하는 유도저항성을 통해 병 발생을 간접적으로 감소시킬 수 있다고 제안하였다. 이러한 선행연구를 종합하면, 본 연구에서 관찰된 AMF 처리군의 마이코바이옴 변화는 문헌상 식물 생장, 유기물 분해 또는 병원균 억제와 연관되어 보고된 일부 분류군의 상대적 풍부도 변화와 관련될 가능성이 있다. 그러나 본 연구의 LEfSe 분석은 ITS 기반 분류학적 조성 차이를 바탕으로 처리군별 지표 분류군을 확인한 것이므로, 기능적 활성의 직접적 증거로 해석하기에는 한계가 있다. 따라서 AMF 처리에 따른 근권 마이코바이옴 변화의 기능적 의미는 향후 metagenomic, transcriptomic, metabolomic 분석 또는 분리균주 기반 기능 검증을 통해 추가적으로 확인될 필요가 있다.

Venn diagram 분석

처리군 간 ASVs 공유 및 고유 패턴을 파악하기 위해 Venn diagram 분석을 수행하였다(Fig. 6). Venn diagram은 각 처리군에서 검출된 ASV의 존재 여부를 바탕으로 공통 및 고유 ASV의 수를 시각화하는 분석으로, 처리군별 ASV 조성의 중복성과 특이성을 파악하는데 활용된다[55]. 다만, Venn diagram은 ASV의 존재/부재 및 공유 여부를 나타내는 기술적 분석이며, 처리군 간 전체 군집 구조의 통계적 분리를 직접 검정하는 분석은 아니다.

분석 결과, 네 그룹 모두에서 공통으로 검출된 핵심(core) ASV는 543개로 확인되었으며, 이는 재배 전후 및 처리 조건과 무관하게 비교적 안정적으로 유지되는 토양 핵심 균류군의 존재를 시사하였다. 반면 고유 ASV 수는 T2 처리구에서 745개로 가장 많았고, 대조구 655개, T1 618개, 기저 토양 394개 순으로 나타났다. T1과 T2 처리군 간 공유 ASV 수가 상대적으로 높게 나타난 점은 두 처리 농도에서 일부 공통적인 ASV 조성 변화가 나타났을 가능성을 시사한다, 그러나 T2 처리구에서 고유 ASV 수가 가장

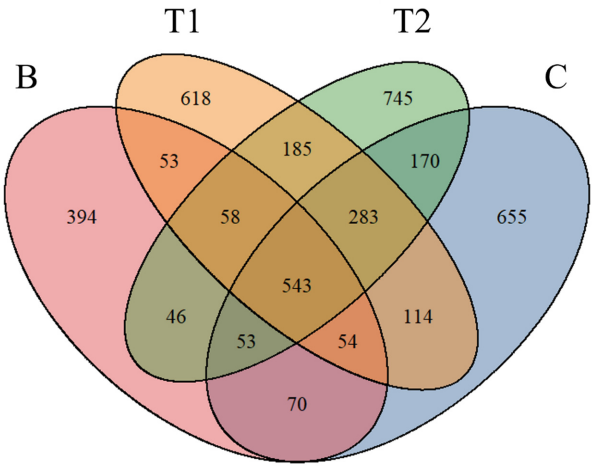

Fig. 6. Venn diagram showing shared and unique ASVs among treatment groups in soil fungal communities. Numbers indicate ASVs exclusive to or shared among Base (Time=0), Control (water), T1 (1.25% AMF), and T2 (2.5% AMF).

많았다는 결과는 마이코바이옴 구조가 대조구와 통계적으로 유의한 차이를 보이는 것으로 의미하진 않는다. 실제로 ANOSIM 분석 결과 또한 대조구와 T2 간 차이는 유의수준에 도달하지 않았다(P=0.052). 반면 기저 토양의 고유 ASV 수가 가장 적었던 점은 초기 토양이 상대적으로 제한된 군집 구성을 보였고, 식물 재배, 관수, 근권 형성, 그리고 AMF 처리가 복합적으로 작용하면서 수확기 토양의 군집 복잡성이 증가하였음을 시사한다. 따라서 Venn diagram 결과는 T2 처리구에서 처리 특이적으로 검출된 ASV의 수가 가장 많았다는 점을 보여주는 보조적 결과로 해석하는 것이 적절하며, 이는 전체 마이코바이옴의 통계적 분리와는 구분되어야 한다.

본 연구에서는 실험 시작 전 기저 토양의 pH, electrical conductivity (EC), available phosphorus 등 기본 이화학적 특성을 사전에 분석하지 않았다는 한계가 있다. 이러한 토양 특성은 AMF 접종 반응, 식물 생장, 양분 이용성 및 근권 미생물 군집 구조에 영향을 미칠 수 있으므로, 초기 토양 조건에 대한 정보는 처리 효과 해석의 중요한 배경 자료가 될 수 있다. 따라서 향후 연구에서는 초기 토양의 주요 이화학적 특성을 함께 분석하여 AMF 처리 효과와 토양 배경 조건 간의 관계를 보다 명확히 평가할 필요가 있다.

국문요약

수지상균근균(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)은 식물 뿌리와 공생 관계를 형성하여 양분 및 수분 이용 효율에 관여하고, 외부 스트레스에 대한 내성을 향상시키는 등 밀접한 관계를 맺는 것으로 알려져 있다. 환경적 교란 요인의 영향을 최소화하기 위해 본 연구에서는 개별 포트 기반의 시설 재배 조건에서 AMF 처리 농도에 따른 토양 마이코바이옴 역학 변화를 평가하였다. 딸기(*Fragaria*×*ananassa* cv. Puget Crimson)를 작물로 하여, 상용 AMF 제제인 MycoApply® Injector Endo를 T1 (1.25%) 및 T2 (2.5%) 농도로 2주 간격으로 처리하였고, 물만 공급한 대조군을 함께 설정하였다. 토양 마이코바이옴은 AMF 처리 전 기저 토양과 7주간의 재배 후 대조군 토양을 수집하여, ITS1F–ITS2 영역의 앰플리콘 시퀀싱을 수행한 뒤 QIIME2/DADA2 파이프라인을 이용하여 분석하였다. 알파 다양성 지수는 수확기 처리군 간 유의한 차이를 나타내지 않았으나, 베타 다양성 분석에서는 군집 조성에 유의한 차이가 확인되었다(PERMANOVA, R^2=0.105, P=0.001). Venn diagram 분석 결과, T2 처리구는 가장 많은 고유 amplicon sequence variants (ASVs, 745개)를 나타내어, AMF 고농도 처리에 의해 특이적 ASV 수의 증가와 관련될 가능성을 시사하였다. LEfSe 분석에서는 T2 처리구에서 Sordariales 및 *Fusicolla*와 같이 부생성 및 길항성과 관련된 종을 포함하는 것으로 보고된 분류군이 확인되었으며, T1 처리구에서는 *Podospora* 및 Sebacinales와 같이 근권 연관성 또는 식물 유익 상호작용과 관련된 것으로 보고된 분류군이 특징적으로 나타났다. 반면 대조군 토양에서는 기회성 병원균성과 관련된 종을 포함한 것으로 보고된 분류군이 확인되었고, 기저 토양은 재배 및 AMF 처리 이전의 초기 마이코바이옴 특성을 유지하는 것으로 나타났다. 이러한 결과는 환경이 통제된 온실 조건에서 AMF 처리가 농도에 따라 근권 마이코바이옴 구조의 변화와 관련될 수 있으며, 보다 유익한 기능적 군집으로 변화할 수 있는 가능성을 시사한다.

Acknowledgement

This research was supported by CAU GPF Program through the Chung-Ang University in 2026 funded by BrainKorea21 Four (Soo-Jin Jung). This work was also supported by the Oregon Department of Agriculture under grant number ODA23012GR (Si Hong Park).

Conflict of interests

The authors declare no potential conflict of interest.

ORCID

Soo-Jin Jung https://orcid.org/0009-0006-7317-9760
Hoang Ngoc Le https://orcid.org/0009-0005-5890-5245
Jooyeoun Jung https://orcid.org/0000-0003-4297-0833
Si Hong Park https://orcid.org/0000-0001-6587-7020

References

1. Bakker, P., Berendsen, R., Doornbos, R., Wintermans, P., Pieterse, C., The rhizosphere revisited: root microbiomics. *Front. Plant Sci.*, **4**, 165 (2013).
2. Remy, W., Taylor, T.N., Hass, H., Kerp, H., Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **91**, 11841-11843 (1994).
3. Brundrett, M.C., Tedersoo, L., Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytol.*, **220**, 1108-1115 (2018).
4. van der Heijden, M.G.A., Martin, F.M., Selosse, M.A., Sanders, I.R., Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol.*, **205**, 1406-1423 (2015).
5. Smith, S.E., Smith, F.A., Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **62**, 227-250 (2011).
6. Artursson, V., Finlay, R.D., Jansson, J.K., Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environ. Microbiol.*, **8**, 1-10 (2006).
7. Bonfante, P., Anca, I.A., Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions. *Annu. Rev. Microbiol.*, **63**, 363-383 (2009).
8. Rozmoš, M., Bukovská, P., Hršelová, H., Kotianová, M., Dudáš, M., Gančarčíková, K., Jansa, J., Organic nitrogen utilisation by an arbuscular mycorrhizal fungus is mediated by specific soil bacteria and a protist. *ISME J.*, **16**, 676-685 (2022).
9. Jiang, F., Zhang, L., Zhou, J.C., George, T.S., Feng, G., Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying bacteria along their extraradical hyphae. *New Phytol.*, **230**, 304-315 (2021).
10. Jansa, J., Hodge, A., Swimming, gliding, or hyphal riding? On microbial migration along the arbuscular mycorrhizal hyphal highway and functional consequences thereof. *New Phytol.*, **230**, 14-16 (2021).
11. Bonfante, P., Venice, F., Lanfranco, L., The mycobiota: fungi take their place between plants and bacteria. *Curr. Opin. Microbiol.*, **49**, 18-25 (2019).
12. Mikiciuk, G., Sas-Paszt, L., Mikiciuk, M., Derkowska, E., Trzciński, P., Głuszek, S., Lisek, A., Wera-Bryl, S., Rudnicka, J., Mycorrhizal frequency, physiological parameters, and yield of strawberry plants inoculated with endomycorrhizal fungi and rhizosphere bacteria. *Mycorrhiza*, **29**, 489-501 (2019).
13. Cordeiro, E.C.N., Resende, J.T.V.D., Córdova, K.R.V., Nascimento, D.A., Saggin, O.J., Zeist, A.R., Favaro, R., Arbuscular mycorrhizal fungi action on the quality of strawberry fruits. *Hortic. Bras.*, **37**, 437-444 (2019).
14. Todeschini, V., AitLahmidi, N., Mazzucco, E., Marsano, F., Gosetti, F., Robotti, E., Bona, E., Massa, N., Bonneau, L., Margengo, E., Wipf, D., Berta, G., Lingua, G., Impact of beneficial microorganisms on strawberry growth, fruit production, nutritional quality, and volatilome. *Front. Plant Sci.*, **9**, 1611 (2018).
15. Adeyemi, N.O., Atayese, M.O., Sakariyawo, O.S., Azeez, J.O., Abayomi-Sobowale, S.P., Olubode, A., Mudathir, R., Adebayo, R., Adeoye, S., Alleviation of heavy metal stress by arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Glycine max* (L.) grown in copper, lead and zinc contaminated soils. *Rhizosphere*, **18**, 100325 (2021).
16. Gao, X., Guo, H., Zhang, Q., Guo, H., Zhang, L., Zhang, C., Gou, Z., Liu, Y., Wei, J., Chen, A., Chu, Z., Zeng, F., Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) enhanced the growth, yield, fiber quality and phosphorus regulation in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Sci. Rep.*, **10**, 2084 (2020).
17. Messa, V.R., Savioli, M.R., Improving sustainable agriculture with arbuscular mycorrhizae. *Rhizosphere*, **19**, 100412 (2021).
18. Ray, P., Lakshmanen, V., Labbé, J.L., Craven, K.D., Microbe to microbiome: a paradigm shift in the application of microorganisms for sustainable agriculture. *Front. Microbiol.*, **11**, 622926 (2020).
19. Nguyen, V.T., Nguyen, D.H., Nguyen, H.V., Combination effects of calcium chloride and nano-chitosan on the postharvest quality of strawberry (*Fragaria×ananassa* Duch.). *Postharvest Biol. Technol.*, **162**, 111103 (2020).
20. Giampieri, F., Forbes-Hernandez, T.Y., Gasparrini, M., Alvarez-Suarez, J.M., Afrin, S., Bompadre, S., Battino, M., Strawberry as a health promoter: an evidence based review. *Food Funct.*, **6**, 1386-1398 (2015).
21. Flores-Félix, J.D., Velázquez, E., García-Fraile, P., González-Andrés, F., Silva, L.R., Rivas, R., Rhizobium and Phyllobacterium bacterial inoculants increase bioactive compounds and quality of strawberries cultivated in field conditions. *Food Res. Int.*, **111**, 416-422 (2018).
22. Darnell, R.L., Cantliffe, D.J., Kirschbaum, D.S., Chandler, C.K., Janick, J., The physiology of flowering in strawberry. *Hortic. Rev.*, **28**, 325-345 (2010).
23. Shannon, C.E., A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.*, **27**, 379-423 (1948).
24. Chao, A., Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Stat.*, **11**, 265-270 (1984).
25. Faith, D.P., Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.*, **61**, 1-10 (1992).
26. Wang, J., Fu, W.J., Cai, S., Tang, C., *Funneliformis mosseae* inoculation enhances *Cucurbita pepo* L. plant growth and fruit yield by reshaping rhizosphere microbial community structure. *Diversity*, **14**, 932 (2022).
27. Victorino, I.M.M., Voyron, S., Caser, M., Orgiazzi, A., Demasi, S., Berruti, A., Scariot, V., Bianciotto, V., Lumini, E., Metabarcoding of soil fungal communities associated with Alpine field-grown saffron (*Crocus sativus* L.) inoculated with AM fungi. *J. Fungi (Basel)*, **7**, 45 (2024).
28. Xu, J., Liu, S., Song, S., Guo, H., Tang, J., Yong, J.W.H., Ma, Y., Chen, X., Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition and the associated soil microbial community under different soil phosphorus availability. *Soil Biol. Biochem.*, **120**, 181-190 (2018).
29. Kalapchieva, S., Tringovska, I., Bozhinova, R., Kosev, V., Hristeva, T., Population response of rhizosphere microbiota of garden pea genotypes to inoculation with arbuscular

mycorrhizal fungi. *Int. J. Mol. Sci.*, **24**, 1119 (2023).
30. Bray, J.R., Curtis, J.T., An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, **27**, 325-349 (1957).
31. Anderson, M.J., A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.*, **26**, 32-46 (2001).
32. Hartman, K., van der Heijden, M.G.A., Roussely-Provent, V., Walser, J.C., Schlaeppi, K., Cropping practices manipulate abundance patterns of root and soil microbiome members paving the way to smart farming. *Microbiome*, **6**, 14 (2018).
33. Barbour, K.M., Weihe, C., Allison, S.D., Martiny, J.B.H., Bacterial community response to environmental change varies with depth in the surface soil. *Soil Biol. Biochem*., **172**, 108761 (2022).
34. De Gruyter, J., Weedon, J.T., Elst, E.M., Geisen, S., van der Heijden, M.G.A., Verbruggen, E., Arbuscular mycorrhizal inoculation and plant response strongly shape bacterial and eukaryotic soil community trajectories. *Soil Biol. Biochem.*, **165**, 108524 (2022).
35. Hao, L., Zhang, Z., Hao, B., Diao, F., Zhange, J., Bao, Z., Guo, W., Arbuscular mycorrhizal fungi alter microbiome structure of rhizosphere soil to enhance maize tolerance to La. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, **12**, 111996 (2021).
36. Yang, X., Yuan, M., Guo, J., Shi, L., Zhang, T., Suppression of arbuscular mycorrhizal fungi aggravates the negative interactive effects of warming and nitrogen addition on soil bacterial and fungal diversity and community composition. *Appl. Environ. Microbiol.*, **87**, e01523-21 (2021).
37. Clarke, K.R., Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, **18**, 117-143 (1993).
38. Lutz, S., Bodenhausen, N., Hess, J., Valzono-Held, A., Waelchi, J., Deslandes-Hérold, G., Schlaeppi, K., van der Heijden, M.G.A., Soil microbiome indicators can predict crop growth response to large-scale inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi. *Nat. Microbiol.*, **8**, 2277-2289 (2023).
39. Jamiołkowska, A., Thanoon, A.H., Patkowska, E., Grządziel, J., Impact of AMF *Claroideoglomus etunicatum* on the structure of fungal communities in the tomato rhizosphere. *Acta Mycol.*, **54**, 1120 (2019).
40. Segata, N., Izard, J., Waldron, L., Gevers, D., Miropolsky, L., Garrett, W.S., Huttenhower, C., Metagenomic biomarker discovery and explanation. *Genome Biol.*, **12**, R60 (2011).
41. Zhang, Y., Liu, C., van der Fels-Klerx, H.J., Occurrence, toxicity, dietary exposure, and management of *Alternaria* mycotoxins in food and feed: a systematic literature review. *Compr. Rev. Food Sci. Food Saf.*, **24**, e70085 (2025).
42. Kosztik, J., Baka, E., Táncsics, A., Ábrahám, R., Szabó, G., Nagy, I., Orsini, M., Bata-Vidács, I., Szalontai, H., Kukolya, J., Nagy, I., Molecular and chemical evaluation of patulin production of *Aspergillus* and *Penicillium*-like species isolated from Hungarian apples. *Food Addit. Contam. Part A*, **41**, 990-1002 (2024).
43. Becker, K., Stadler, M., Recent progress in biodiversity research on the *Xylariales* and their secondary metabolism. *J. Antibiot.*, **74**, 1-23 (2021).
44. Asad-Uz-Zaman, M., Bhuiyan, M.R., Khan, M.A.I., Bhuiyan, M.K.A., Latif, M.A., Integrated options for the management of black root rot of strawberry caused by *Rhizoctonia solani* Kuhn. *C. R. Biol.*, **338**, 112-120 (2015).
45. Tomada, S., Staffler, E., Dionis, D., Baric, S., Francesco, A.D., *Cadophora luteo-olivacea* on apple and kiwifruit: characterization of selected strains and evaluation of fungicides for their control. *Eur. J. Plant Pathol.*, **169**, 99-111 (2024).
46. Pan, X., Ibrahim, M., Zhou, L., Ullah, A., Ali, A., Gao, D., Synergistic effects of arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhiza helper bacteria alter cucumber rhizosphere fungal community and reduce soil-borne disease. *J. Fungi*, **12**, 129 (2026).
47. Weiss, M., Waller, F., Zuccaro, A., Selosse, M.A., Sebacinales — one thousand and one interactions with land plants. *New Phytol.*, **211**, 20-40 (2016).
48. Davies, G.J., Brzozowski, A.M., Dauter, M., Varrot, A., Schülein, M., Structure and function of *Humicola insolens* family 6 cellulases: structure of the endoglucanase, Cel6B, at 1.6 Å resolution. *Biochem. J.*, **348**, 201-207 (2000).
49. Yang, M., Song, Y., Ma, H., Li, Z., Ding, J., Yin, T., Niu, K., Sun, S., Qi, J., L, G., Fazal, A,. Yang, Y., Wen, Z., Unveiling the hidden world: How arbuscular mycorrhizal fungi and its regulated core fungi modify the composition and metabolism of soybean rhizosphere microbiome. *Environ. Microbiome*, **19**, 78, (2024).
50. Zhang, L., Shi, N., Fan, J., Wang, F., George, T.S., Feng, G., Arbuscular mycorrhizal fungi stimulate organic phosphate mobilization associated with changing bacterial community structure under field conditions. *Environ. Microbiol.*, **20**, 2639-2651 (2018).
51. Miao, Y., Li, J., Li, Y., Niu, Y., He, T., Liu, D., Ding, W., Long-term compost amendment spurs cellulose decomposition by driving shifts in fungal community composition and promoting fungal diversity and phylogenetic relatedness. *mBio*, **13**, e00323-22 (2022).
52. Li, W., Long, Y., Mo, F., Shu, R., Yin, X., Wu, X., Zhang, R., Zhang, Z., He, L., Chen, T., Chen, J., Antifungal activity and biocontrol mechanism of *Fusicolla violacea* J-1 against soft rot in kiwifruit caused by *Alternaria alternata*. *J. Fungi*., **7**, 937 (2021).
53. bioRxiv, (2026, April 6). The effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and Rhizophagus irregularis on soil microorganisms assessed by metatranscriptomics and metaproteomics. Retrieved from https://www.biorxiv.org/content/10.1101/860932v2
54. Fernandez-Gnecco, G., Gégu, L., Covacevich, F., Consolo, V.F., Bouffaud, M., Buscot, F., Smalla, K., Babin, D., Alone as effective as together: AMF and *Trichoderma* inoculation boost maize performance but differentially shape soil and rhizosphere microbiota. *J. Sustain. Agric. Environ.*, **3**, e12091 (2024).
55. Shade, A., Handelsman, J., Beyond the Venn diagram: the hunt for a core microbiome. *Environ. Microbiol.*, **14**, 4-12 (2012).