

陕西省不同种植区长梗绞股蓝土壤理化性质和根部土壤细菌群落结构分析

冷春燕¹, 尹一飞¹, 侯梦妍¹, 于晶¹, 李绕静², 邢咏梅¹, 陈娟^{1,2*},
郭宝林^{1*}

1 中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所, 道地药材品质保障与资源持续利用全国重点实验室, 北京
2 山东第二医科大学 药学院, 山东 潍坊

冷春燕, 尹一飞, 侯梦妍, 于晶, 李绕静, 邢咏梅, 陈娟, 郭宝林. 陕西省不同种植区长梗绞股蓝土壤理化性质和根部土壤细菌群落结构分析[J]. 微生物学报, 2025, 65(6): 2463-2478.

LENG Chunyan, YIN Yifei, HOU Mengyan, YU Jing, LI Raojing, XING Yongmei, CHEN Juan, GUO Baolin. Soil physicochemical properties and root soil bacterial composition of *Gynostemma longipes* in different planting regions of Shaanxi Province[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(6): 2463-2478.

摘要:【目的】比较不同种植地长梗绞股蓝根际和非根际土壤细菌多样性和群落组成差异, 结合环境因子关联分析, 揭示影响长梗绞股蓝土壤细菌群落的关键因子, 为长梗绞股蓝的栽培引种提供参考, 也为进一步探究不同产区长梗绞股蓝根际微生物与化学成分含量的关系奠定基础。【方法】基于高通量测序技术和土壤理化性质分析, 比较不同种植地长梗绞股蓝土壤细菌群落多样性和组成差异, 并揭示影响细菌群落的关键环境因子。【结果】共获得 97 085 个细菌扩增子序列变体(amplicon sequence variants, ASVs), 长梗绞股蓝土壤细菌群落结构在不同种植地间具有显著差异($R=0.562$, $P=0.001$), 在根际和非根际土壤中无显著差异。变形菌门(*Proteobacteria*, 27.40%–36.67%)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*, 15.60%–22.19%)为长梗绞股蓝土壤细菌中的优势菌门。土壤 pH、有效磷(available phosphorus, AP)、速效钾(available potassium, AK)、有机质(soil organic matter, SOM)和碱解氮(alkali-hydrolyzable nitrogen, AN)是影响长梗绞股蓝土壤细菌群落结构的关键土壤环境因子。【结论】基于本研究的样本分析, 不同产地长梗绞股蓝细菌群落多样性和组成差异显著且与土壤理化性质密切相关。本研究为长梗绞股蓝的引种栽培提供了一定的参考, 也为进一步探究绞股蓝土壤微生物与次生代谢产物积累的关系奠定了基础。

关键词: 长梗绞股蓝; 根部土壤; 细菌群落; 理化性质

资助项目: 陕西省2024年重点研发计划(2024SF-GJHX-10); 中国医学科学院医学与健康科技创新工程(重大协同创新项目)(2021-I2M-1-032); 山东省泰山学者青年专家项目(Tsqn202211233)

This work was supported by the Key Research and Development Project of Shaanxi Province in 2024 (2024SF-GJHX-10), the CAMS Innovation Fund for Medical Sciences (CIFMS) (2021-I2M-1-032), and the Special Fund for Taishan Scholar Project (Tsqn202211233).

*Corresponding authors. E-mail: CHEN Juan, kibchenjuan@126.com; GUO Baolin, blguo@implad.ac.cn

Received: 2024-12-10; Accepted: 2025-03-27; Published online: 2025-05-14

Soil physicochemical properties and root soil bacterial composition of *Gynostemma longipes* in different planting regions of Shaanxi Province

LENG Chunyan¹, YIN Yifei¹, HOU Mengyan¹, YU Jing¹, LI Raojing², XING Yongmei¹, CHEN Juan^{1,2*}, GUO Baolin^{1*}

1 State Key Laboratory for Quality Ensurance and Sustainable Use of Dao-di Herbs, Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences & Peking Union Medical College, Beijing, China

2 School of Pharmacy, Shandong Second Medical University, Weifang, Shandong, China

Abstract: [Objective] To compare the bacterial diversity and community composition between the rhizosphere and non-rhizosphere soil of *Gynostemma longipes* in different planting regions and reveal the key environmental factors by correlating the bacterial community composition with soil physicochemical properties. The findings are expected to provide a reference for the cultivation and introduction of this plant and lay a basis for exploring the relationship between rhizosphere microorganisms and the chemical component content of *G. longipes* in different planting regions. **[Methods]** High-throughput sequencing and soil physicochemical property measurement were employed to compare the bacterial diversity and community composition of *G. longipes* in different planting regions and reveal the key environmental factors influencing the bacterial community. **[Results]** A total of 97 085 bacterial amplicon sequence variants (ASVs) were obtained. The bacterial community composition in *G. longipes* soil showed significant differences among different planting regions ($R=0.562$, $P=0.001$) but no significant differences between rhizosphere and non-rhizosphere soil. *Proteobacteria* (27.40%–36.67%) and *Acidobacteriota* (15.60%–22.19%) were the dominant bacterial phyla. Soil pH, available phosphorus, available potassium, soil organic matter, and alkali-hydrolyzable nitrogen were identified as key environmental factors influencing the bacterial community composition in *G. longipes* soil. **[Conclusion]** Based on the sample analysis in this study, the bacterial community diversity and composition of *G. longipes* varied significantly across different locations and were closely associated with soil physicochemical properties. This study provides a reference for the cultivation and introduction of *G. longipes* and gives insights into the relationship between soil microorganisms and secondary metabolite accumulation of *G. longipes*.

Keywords: *Gynostemma longipes*; rhizosphere; bacterial community; physicochemical properties

长梗绞股蓝(*Gynostemma longipes*)为葫芦科绞股蓝属草质攀缘植物^[1],喜温暖湿润的气候环境,广泛分布于我国陕西南部,四川和重庆北部的秦巴山脉。研究表明,长梗绞股蓝含有皂苷类成分,具有较高的药用价值^[2-3],是药材绞

股蓝的来源之一^[4]。

由于其药用价值,绞股蓝遭到过度采挖,导致野生资源显著减少^[5]。野生资源储量无法满足市场需求,因此当前人工种植已成为主要供给途径。然而,绞股蓝药材的品质因种植区域

而异,不同产地绞股蓝的有效成分含量存在一定的差异。张蒙蒙等^[6]通过对药用绞股蓝中的三萜皂苷成分进行结构表征,发现秦巴山区域的野生绞股蓝与其他产区的绞股蓝药材成分差异较大。药用植物次生代谢产物的合成是一个由物种遗传调控、产地气候、土壤养分、根际微生物等多维度因素相互作用的过程^[7-8]。研究发现土壤微生物对药用植物次生代谢产物的积累具有重要作用,能够通过激活植物免疫系统、调节激素水平来促进植物次生代谢产物的积累。此外,微生物还能通过自身基因簇直接合成次级代谢产物^[9],从而提升植物活性物质的含量。例如,茶枝柑根际微生物能够通过与其宿主免疫系统的相互作用,激活植物萜烯合成途径并促进单萜烯积累,且部分具有萜烯合成潜力的土壤内生菌可能通过提供单萜前体从而增加柑橘中单萜的积累^[10]。因此,绞股蓝次生代谢产物积累与土壤微生物之间是否也存在一定的关联性,仍需进一步探索。

绞股蓝属植物喜阴凉环境且对土壤肥力要求较高,其人工栽培主要采用传统农田种植模式。在栽培过程中,通常通过施加底肥,并在生长周期内进行多次追肥以满足其营养需求。然而,随着产业化种植规模的持续扩大,长期集约化栽培引发的土壤生态问题如连作障碍、根结线虫等也逐渐显现,制约了绞股蓝产业的发展^[11-12],严重影响了土壤健康和生态功能。土壤微生物能够参与土壤碳循环、养分循环,改变土壤结构等重要生物过程,对于改善土壤健康具有重要的意义^[13]。研究表明,土壤细菌能够通过氮素转化^[14]、磷素活化^[15]等方式改善土壤养分循环和转化,促进土壤结构的稳定和健康。通过施加菌剂可以增加绞股蓝土壤中固氮菌、降解菌等有益菌的数量,改善土壤微生物区系,缓解连作障碍,并显著提升绞股蓝的生物量和有效成分含量^[11]。这些研究结果为解决规模化栽培过程中出现的问题,以及提高绞股蓝产量和质量提供了潜在的有效途径。

秦巴山区作为长梗绞股蓝的优势产区,其地理环境和气候条件为长梗绞股蓝的生长提供了优越的自然条件,并形成了独特的土壤微生物组,探究优势产区长梗绞股蓝生长的土壤微生物因素,能够为绞股蓝的栽培引种提供新思路。陕西省安康市是绞股蓝的自然分布分化中心,又有“绞股蓝故乡”之称,其独特的区域小生态环境十分适宜绞股蓝的生长发育。平利县是中国开发最早、规模最大的绞股蓝人工栽培基地县,也是国家绞股蓝标准化示范区;镇坪县是陕西省中药材现代化科技示范县,与平利县共享种质资源,作为安康市绞股蓝产业的核心县,具有较大的绞股蓝种植规模。基于此,本研究以陕西省安康市平利县大贵、八道和镇坪县前进共3个不同种植区的二年生长梗绞股蓝为材料,采用高通量测序技术对其根际和非根际土壤细菌的群落结构组成进行分析,同时测定了非根际土的土壤理化指标,并结合环境因子关联分析,揭示影响长梗绞股蓝土壤细菌群落的关键土壤环境因子,以期优化绞股蓝的栽培引种提供指导,也为进一步探究不同产区绞股蓝根际微生物与次生代谢产物积累的关系奠定基础。

1 材料与方法

1.1 长梗绞股蓝采样区域概况

陕西省安康市位于中国西北地区的南缘,地处秦岭以南、大巴山以北,主要土壤类型包括黄棕壤、黄褐土、棕壤、棕色石灰土等。安康市南临汉江,北靠秦巴山脉,属亚热带大陆性季风气候,四季分明,气候温暖湿润,年平均气温15℃左右,年降水量丰富,约为800–1200 mm,是长梗绞股蓝的优势和主要种植区域之一。

1.2 土壤样品采集与处理

从陕西省安康市的3个长梗绞股蓝种植地:平利县大贵镇大贵村(DG)、广佛镇八道村(BD)和镇坪县牛头店镇前进村(QJ)采集种植的二年生长梗绞股蓝样品(金沙种源)(表1)。采用随机取

表1 长梗绞股蓝采样地信息

Table 1 Sample information of *Gynostemma longipes*

Samples lable	Collecting sites	Longitude (E)	Latitude (N)	Altitude (m)	Collecting date
DG	Dagui village, Dagui Town, Pingli County, Ankang City, Shaanxi Province	109°20'31"	32°45'23"	492.4	2023-11-28
QJ	Qianjin village, Niutoudian Town, Zhenping County, Ankang City, Shaanxi Province	109°58'67"	32°09'84"	852.5	2023-11-27
BD	Badao Township, Guangfo Town, Pingli County, Ankang City, Shaanxi Province	109°37'24"	32°15'59"	1 130.1	2023-11-27

DG: Soil samples from the DG cultivation site; QJ: Soil samples from the Dagui cultivation site; BD: Soil samples from the Badao cultivation site. The same as below.

样法, 在大贵种植地随机选取 10 株长梗绞股蓝, 前进和八道种植地各选取 5 株。将植株连同土壤拔起, 装入标记好的密封袋带回实验室。轻轻抖动根系, 使土壤自然脱落, 脱落的土壤为非根际土(S), 附着在根部约 1–5 mm 厚的土壤为根际土(RZ)。将附着在根部的土壤取下, 得到根际土壤。所有根际土壤样品均用于微生物测序, 非根际土样品一部分用于微生物测序, 另一部分风干后用于理化性质测定。

1.3 土壤理化性质的测定和细菌群落的测定

1.3.1 土壤理化性质的测定

从各种种植地随机选取 3 份共 9 个非根际土壤样品进行理化性质测定, 检测的土壤理化指标包括 6 项: pH、有效磷(available phosphorus, AP)、速效钾(available potassium, AK)、干物质(dry matter, DM)、有机质(soil organic matter, SOM)和碱解氮(alkali-hydrolyzable nitrogen, AN)。其中: pH 按照标准 NY/T 1377—2007^[16]进行检测; 有效磷按照标准 LY/T 1232—2015《森林土壤磷的测定》^[17]进行检测; 速效钾按照标准 LY/T 1234—2015《森林土壤钾的测定》^[18]进行检测; 干物质按照标准 HJ 613《土壤含水率和干物质测定》^[19]进行检测; 有机质按照标准 NY/T 1121.6—2006《土壤检测 第 6 部分: 土壤有机质的测定》^[20]进行检测; 碱解氮按照标准 LY/T 1228—2015《森林土壤氮的测定》^[21]进行检测。

1.3.2 细菌群落结构的测定

对 3 个种植地的 40 个土壤样品(20 个根际和 20 个非根际土壤样品)进行细菌多样性分析。高通量测序委托北京百迈客生物科技有限公司在 Illumina NovaSeq 平台上进行。采用双末端测序(paired-end)的方法, 构建小片段文库对细菌 16S rRNA 基因进行测序。使用细菌通用引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3')和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3'), 对细菌 16S rRNA 基因的 V3–V4 可变区进行扩增。序列经过拼接和过滤后, 采用 DADA2 方法进行扩增子序列变体(amplicon sequence variants, ASV)聚类。基于 ASVs 聚类分析结果, 以 Silva 138 为参考数据库对特征序列进行分类学注释, 得到每个特征的分类学信息, 用于后续群落结构分析。在属水平分类中, 若序列无法匹配已知属, 则保留其可确认的最高分类阶元(科或目), 并标注为“Unclassified”的目/科名。

1.4 数据处理与统计分析

通过百迈客云数据分析平台对长梗绞股蓝土壤细菌多样性进行分析。使用 Excel 2021 和 SPSS 25.0 对理化指标数据和土壤微生物丰度数据进行统计整理, 采用单因素方差分析(analysis of variance, ANOVA)和 Kruskal-Wallis 非参数检验方法进行显著性差异分析。细菌 α 多样性以 ACE、Chao1、Shannon 和 Simpson 指数表示, 群落 β 多样性采用 Bray-Curtis 距离进行分析。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

对 3 个不同种植地长梗绞股蓝非根际土壤的理化指标进行了测定。结果表明, 土壤碱解氮和有效磷含量在 3 个种植地间不存在显著差异, 而干物质、有机质、pH 和速效钾含量则存在部分差异(表 2)。DG 种植地的干物质含量显著高于 BD 种植地($P<0.05$), BD 种植地的土壤有机质含量显著高于 QJ 种植地($P<0.05$), QJ 种植地的土壤速效钾含量显著高于 BD 和 DG 种植地($P<0.05$)。3 个种植地间的土壤 pH 差异显著($P<0.05$), 整体呈中性和弱酸性。

2.2 土壤细菌群落 α 多样性分析

在 Illumina NovaSeq 高通量测序平台上, 对 3 个种植地长梗绞股蓝根际和非根际细菌群落进行测序, 共获得 2 988 688 条 clean reads 和 97 085 个细菌 ASVs, 其中根际土壤共 50 265 个, 非根际土壤共 54 674 个。3 个种植地土壤样本中细菌样本文库的覆盖率达到 99.8% 以上, 表明此次测序结果较为准确合理, 稀释性曲线和香农指数曲线显示, 测序深度基本覆盖了样品的细菌种类(图 1)。

α 多样性能够反映样品的物种丰富度和多样性。对 3 个种植地长梗绞股蓝根际和非根际土壤样本进行 α 多样性指数分析, 结果如表 3 所示。不同种植地长梗绞股蓝根际和非根际土壤细菌的 ASVs 数量存在部分差异。长梗绞股蓝根际和非根际土壤细菌多样性无显著差异, 多样

性指数 ASV richness、Chao1、Shannon 和 ACE 均无显著差异, 表明细菌种群数量接近。不同种植地长梗绞股蓝根际土壤细菌多样性无显著差异, 多样性指数 ASV richness、Chao1、Shannon 和 ACE 指数均无显著差异。不同种植地非根际土壤细菌多样性存在部分差异, BD 种植地的非根际土壤细菌 Shannon 指数显著高于 DG 种植地($P<0.05$), 而其他多样性指数 ASV richness、Chao1 和 ACE 无显著差异。在 40 个土壤样品中, 共有 87 个共有细菌 ASVs (图 2)。

2.3 土壤细菌群落结构组成

2.3.1 门水平下的土壤细菌群落结构组成

不同种植地长梗绞股蓝根际和非根际土壤细菌群落在门水平上的组成及丰度差异结果如图 3 所示。长梗绞股蓝根际和非根际土壤细菌群落组成相似。根际土壤细菌群落主要由变形菌门(*Proteobacteria*, 36.67%–31.02%)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*, 15.60%–20.58%)、绿屈挠菌门(*Chloroflexi*, 5.46%–8.71%)、拟杆菌门(*Bacteroidota*, 7.94%–9.92%)、出芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*, 3.40%–4.98%)、放线菌门(*Actinobacteriota*, 3.74%–5.85%)、疣微菌门(*Verrucomicrobiota*, 2.75%–3.65%)、黏球菌门(*Myxococcota*, 2.71%–3.31%)等构成。非根际土壤细菌群落主要由变形菌门(*Proteobacteria*, 27.40%–35.72%)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*, 16.76%–22.19%)、绿屈挠菌门(*Chloroflexi*, 5.63%–11.15%)、拟杆菌门(*Bacteroidota*, 5.75%–10.74%)、出芽单胞菌门

表2 不同种植地长梗绞股蓝土壤理化指标

Table 2 Soil physical and chemical characteristics in different cultivation sites of *Gynostemma longipes*

Samples lable	DM (g/100 g)	SOM (g/kg)	pH	AN (mg/kg)	AP (mg/kg)	AK (mg/kg)
DG	99.73±0.07a	32.06±4.99ab	5.83±0.07c	137.01±41.88a	67.52±26.65a	154.74±45.67b
QJ	99.52±0.05ab	27.21±1.77b	6.06±0.13b	149.28±10.65a	100.14±4.90a	370.70±47.59a
BD	99.26±0.31b	44.79±3.73a	7.21±0.07a	245.33±21.56a	56.17±18.81a	176.91±26.85b

Different lowercase letters in the same line indicated significant difference between different groups ($P<0.05$). AP: Available phosphorus; AK: Available potassium; DM: Dry matter; SOM: Soil organic matter; AN: Alkali-hydrolyzable nitrogen.

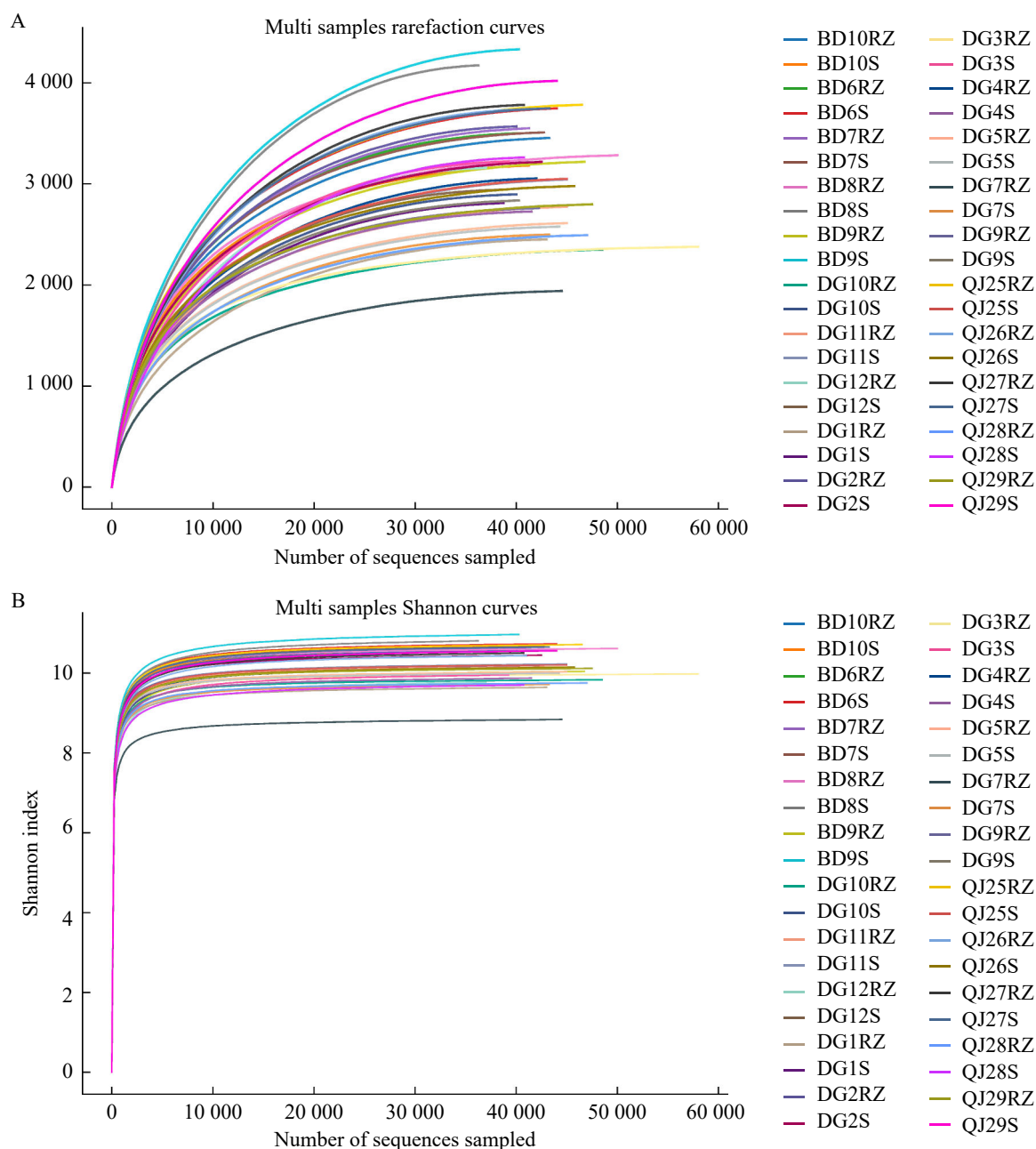


图1 长梗绞股蓝土壤样品微生物测试稀释性曲线(A)和香农指数曲线(B)

Figure 1 Rarefaction curves (A) and Shannon diversity curves (B).

(*Gemmatimonadota*, 4.11%–5.79%)、放线菌门(*Actinobacteriota*, 3.97%–5.76%)、疣微菌门(*Verrucomicrobiota*, 1.96%–3.03%)、黏球菌门(*Myxococcota*, 2.47%–3.30%)等构成。在属分类水平下,长梗绞股蓝根际和非根际土壤细菌群

落结构在根际和非根际间、不同种植地间组成一致,但相对丰度存在部分差异。其中变形菌门(*Proteobacteria*)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*)为长梗绞股蓝根际和非根际土壤细菌中的优势菌门(相对丰度>10.00%)。

表3 长梗绞股蓝土壤细菌ASV数目及多样性指数

Table 3 Number of ASV and diversity index of soil bacteria in *Gynostemma longipes*

Sample ID	ASVs	Chao1 index	Shannon index	ACE index
DGRZ	2 705.40±468.34b	2 706.23±468.13b	9.91±0.46b	2 718.88±468.76b
DGS	2 877.70±242.77ab	2 878.28±242.75ab	10.06±0.20b	2 890.30±243.20ab
QJRZ	3 467.00±414.21ab	3 467.52±413.98ab	10.40±0.23ab	3 480.11±412.17ab
QJS	3 264.80±636.37ab	3 265.49±636.10ab	10.16±0.44ab	3 278.14±635.67ab
BDRZ	3 402.20±144.01ab	3 403.21±144.10ab	10.51±0.26ab	3 420.26±147.14ab
BDS	3 789.80±472.32a	3 790.71±471.69a	10.75±0.16a	3 806.93±467.09a

Different lowercase letters in the same line indicated significant difference between different groups ($P<0.05$). DGRZ: Rhizosphere soil from the Dagui cultivation site; DGS: Non-rhizosphere soil from the Dagui cultivation site; QJRZ: Rhizosphere soil from the Qianjin cultivation site; QJS: Non-rhizosphere soil from the Qianjin cultivation site; BDRZ: Rhizosphere soil from the Badao cultivation site; BDS: Non-rhizosphere soil from the Badao cultivation site.

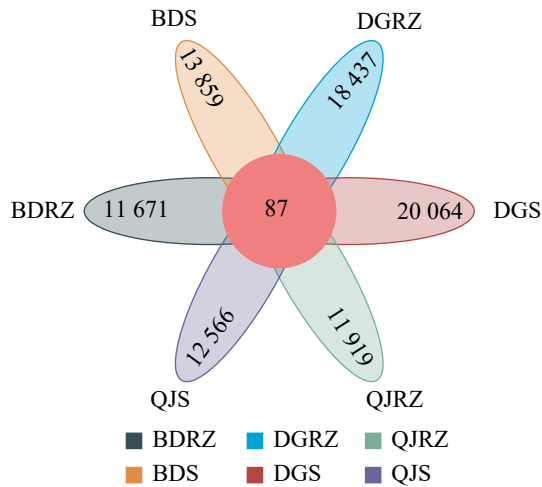


图2 长梗绞股蓝土壤细菌共有和特有的ASV数目
Figure 2 The number of common and specific ASVs of soil bacteria in *Gynostemma longipes*.

2.3.2 属水平下的土壤细菌群落结构组成

不同种植地长梗绞股蓝土壤细菌群落在属水平上的组成及丰度差异结果如图4所示。属水平下,长梗绞股蓝根际土壤细菌主要由鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*, 1.78%–4.22%)、嗜邻聚杆菌科未知属(*unclassified Vicinamibacteraceae*, 1.04%–4.58%)、嗜邻聚杆菌目未知属(*unclassified Vicinamibacterales*, 2.75%–4.25%)、出芽单胞菌科未知属(*unclassified Gemmatimonadaceae*, 2.80%–3.43%)、MND1 (0.88%–2.24%)、黄杆菌

属(*Flavobacterium*, 1.21%–2.64%)、鞘氨醇菌属(*Sphingobium*, 0.98%–2.62%)、RB41 (1.29%–2.30%)、硝化螺菌属(*Nitrospira*, 1.59%–2.40%)、*Candidatus Solibacter* (0.55%–2.13%)和苔藓杆菌属(*Bryobacter*, 0.69%–1.68%)等细菌构成。非根际土壤细菌主要由嗜邻聚杆菌科未知属(*unclassified Vicinamibacteraceae*, 0.95%–4.99%)、嗜邻聚杆菌目未知属(*unclassified Vicinamibacterales*, 2.93%–4.38%)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*, 1.75%–3.01%)、出芽单胞菌科未知属(*unclassified Gemmatimonadaceae*, 3.43%–4.02%)、MND1 (1.09%–2.84%)、RB41 (2.00%–2.76%)、黄杆菌属(*Flavobacterium*, 0.81%–2.72%)、鞘脂醇菌属(*Sphingobium*, 0.78%–2.16%)、硝化螺菌属(*Nitrospira*, 1.79%–2.40%)、*Candidatus Solibacter* (0.50%–2.25%)和苔藓杆菌属(*Bryobacter*, 0.66%–1.78%)等细菌构成。在属分类水平下,长梗绞股蓝土壤细菌群落结构在根际和非根际间、不同种植地间组成一致,但相对丰度存在部分差异。其中嗜邻聚杆菌目未知属(*unclassified Vicinamibacterales*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、出芽单胞菌科未知属(*unclassified Gemmatimonadaceae*)为长梗绞股蓝根际和非根际土壤的优势菌属。

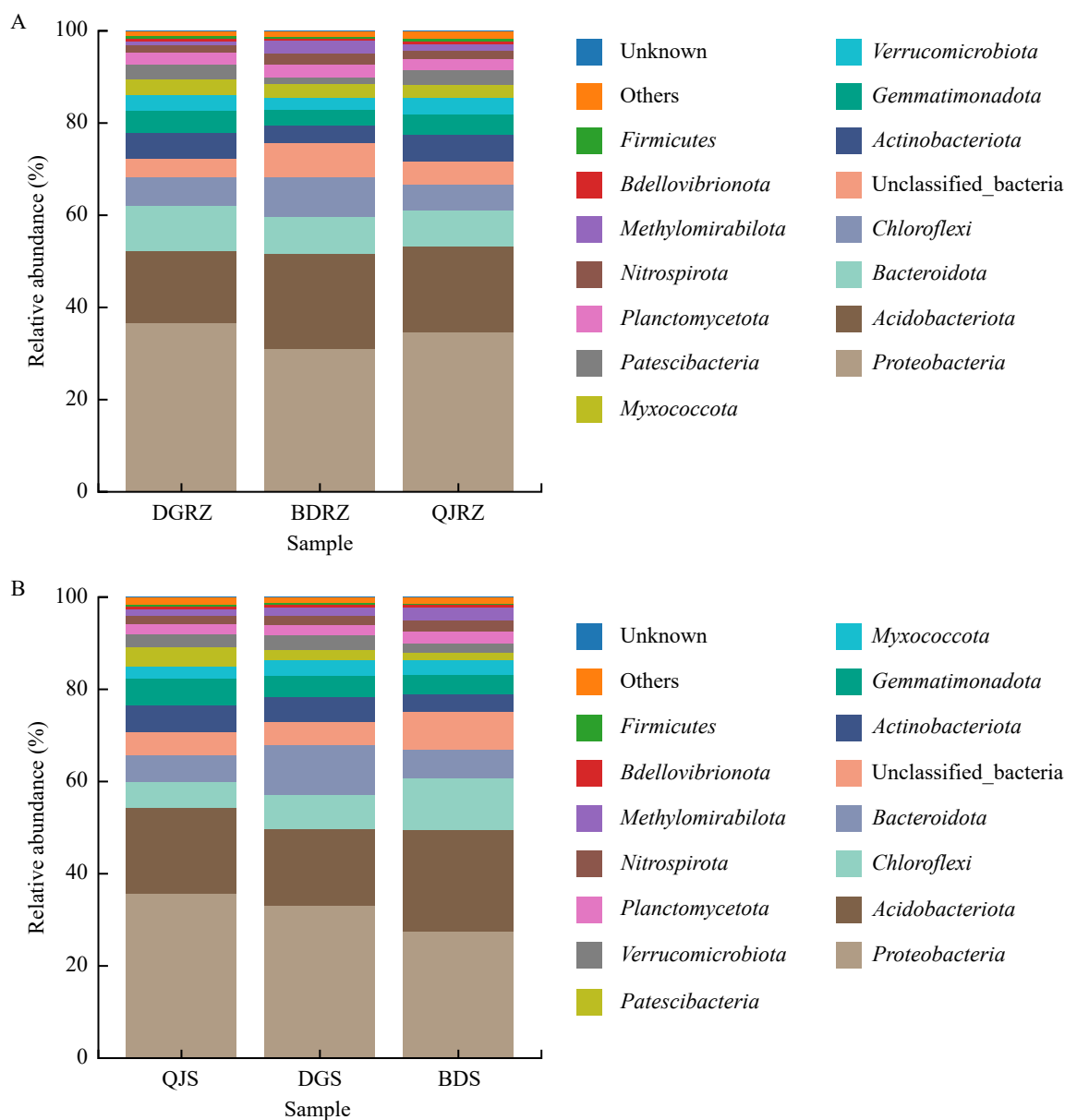


图3 门水平下不同土壤样品细菌群落结构组成。A: 不同种植地根际土壤细菌群落组成; B: 不同种植地非根际土壤细菌群落结构组成。

Figure 3 Bacterial composition at the phylum level in different soil samples. A: Bacterial composition in rhizosphere soil from different cultivation sites; B: Bacterial composition in non-rhizosphere soil from different cultivation sites.

2.4 土壤细菌群落结构组成比较

采用 Bray-Curtis 距离算法对不同种植地长梗绞股蓝根际和非根际土壤进行 PCoA 主成分分析。主成分 1 (PCoA1)和主成分 2 (PCoA2)的解

释度分别为 16.62% 和 8.88% (图 5), 前 2 个主成分共解释了 25.50%。PCoA 结果显示, 不同种植地在 ASV 水平上的细菌群落存在显著差异 ($P<0.05$), 而同一种种植地根际和非根际土壤细菌

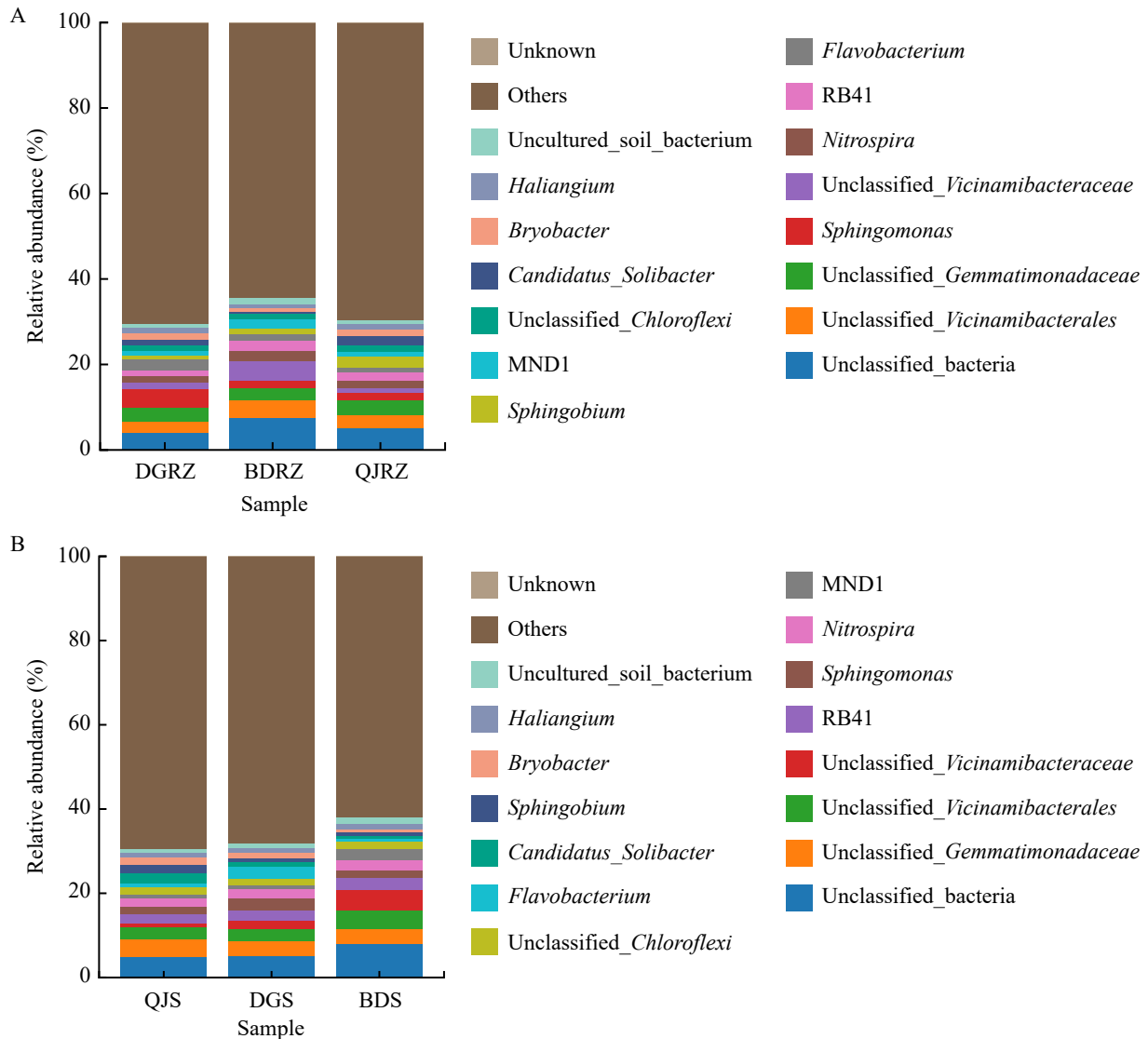


图4 属水平下不同土壤样品细菌群落结构组成。A: 不同种植地根际土壤细菌群落组成; B: 不同种植地非根际土壤细菌群落结构组成。

Figure 4 Bacterial composition at the genus level in different soil samples. A: Bacterial composition in rhizosphere soil from different cultivation sites; B: Bacterial composition in non- rhizosphere soil from different cultivation sites.

群落聚类重叠, 土壤细菌群落在 ASV 水平上相似度高, 无显著差异。

2.5 土壤细菌群落组成差异显著性分析

不同种植地长梗绞股蓝根际和非根际土壤细菌群落在进化分支图中的位置分布存在显著差异(图 6A)。通过 LEfSe 分析(LDA=4.0)比较

了不同种植地长梗绞股蓝根际和非根际土壤细菌群落间呈显著差异的种群, 结果表明, 具有显著差异的种群包括 7 门 9 纲 10 目 7 科 4 属的细菌(图 6B)。BD 种植地非根际土在目水平(*Vicinamibacterales*、SBR1031 和 *Rokubacteriales*)和科水平(*Vicinamibacteraceae*)的丰度与其他分

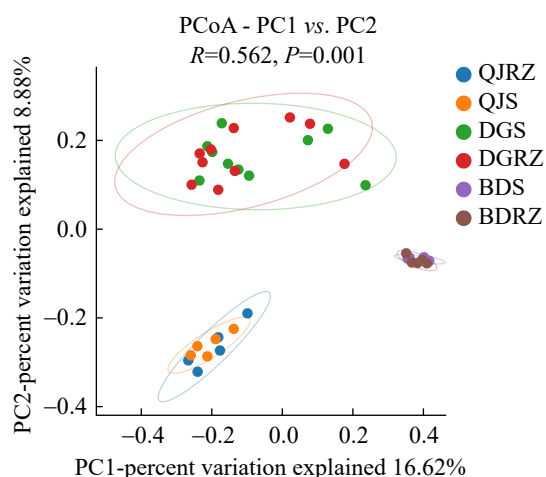


图5 不同种植地土壤细菌群落的PCoA分析

Figure 5 Principal coordinate analysis (PCoA) of bacterial communities of the soil of *Gynostemma longipes* in different cultivation sites.

组存在显著差异，根际土在属水平(*Paucibacter*)的丰度与其他分组存在显著差异；DG种植地非根际土在目水平(*Pseudomonadales*)丰度与其他分组存在显著差异，根际土在目水平(*Saccharimonadales*和*Sphingomonadales*)、科水平(*Sphingomonadaceae*)、属水平(*Sphingomonas*)的丰度与其他分组存在显著差异；QJ种植地非根际土在目水平(*Acidobacteriales*、*Xanthomonadales*和*Gemmatimonadales*)、科水平(*Comamonadaceae*、*Rhodanobacteraceae*、*Gemmatimonadaceae*)的丰度与其他分组存在显著差异，而根际土与其他分组无显著差异。

2.6 细菌群落与土壤理化性质的相关性分析

为进一步探明影响长梗绞股蓝土壤细菌群落的主要环境因子，采用冗余分析(redundancy analysis, RDA)对长梗绞股蓝土壤理化因子和非根际土壤细菌属水平的主要物种进行关联分析。RDA1轴和RDA2轴分别占23.72%和14.46%的解释量。结果表明(图7)，土壤理化因子对长梗绞股蓝土壤群落组成具有较大影响。土壤有机质、碱解氮和pH与unclassified

Vicinamibacteraceae、MND1、RB41、*Nitrospira*和unclassified *Vicinamibacterales*菌呈正相关，有效磷和速效钾与unclassified *Gemmatimonadaceae*、unclassified *Chloroflexi*菌呈正相关。不同种植地土壤细菌群落的理化因子影响存在差异，与BD种植地土壤细菌群落正相关的土壤理化因子主要为有机质、碱解氮和pH，与QJ种植地土壤细菌群落正相关的主要理化因子为有效磷和速效钾。

3 讨论

3.1 不同种植地土壤细菌群落组成分析

研究表明，不同种植地长梗绞股蓝土壤细菌群落中变形菌门(*Proteobacteria*)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*)是优势菌门，嗜邻聚杆菌目未知属(unclassified *Vicinamibacterales*)、出芽单胞菌科未知属(unclassified *Gemmatimonadaceae*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)为优势菌属，这与曹麟等^[11]之前对绞股蓝土壤细菌群落结构的研究结果一致。长梗绞股蓝土壤细菌群落在不同种植地间存在显著差异，这与之前关于不同地区农田作物土壤细菌多样性和群落结构的研究结果一致，即区域差异对土壤细菌群落结构具有显著影响^[22-24]。此外，海拔变化会引起土壤温度和理化因子等因素的变化，从而影响微生物群落特征^[25-26]。本研究中，3个不同种植地的海拔高度差异较大，这可能影响了土壤环境，进而导致了各种种植地细菌群落结构的显著差异。

长梗绞股蓝根际土壤中，鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)为优势菌属。该属是一类有益的土壤细菌，广泛分布在植物根际。研究表明，接种鞘氨醇单胞菌属细菌能够显著提高正常和干旱条件下玉米的生物量^[27]，并促进拟南芥生长，增强其抗旱性^[28]。此外，鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)菌株Gsoil 1429^T具有葡萄糖苷酶活性，能够将人参皂苷Rb1通过绞股蓝皂苷XVII转化为F2^[29]。曹麟等^[11]通过实验发现，绞

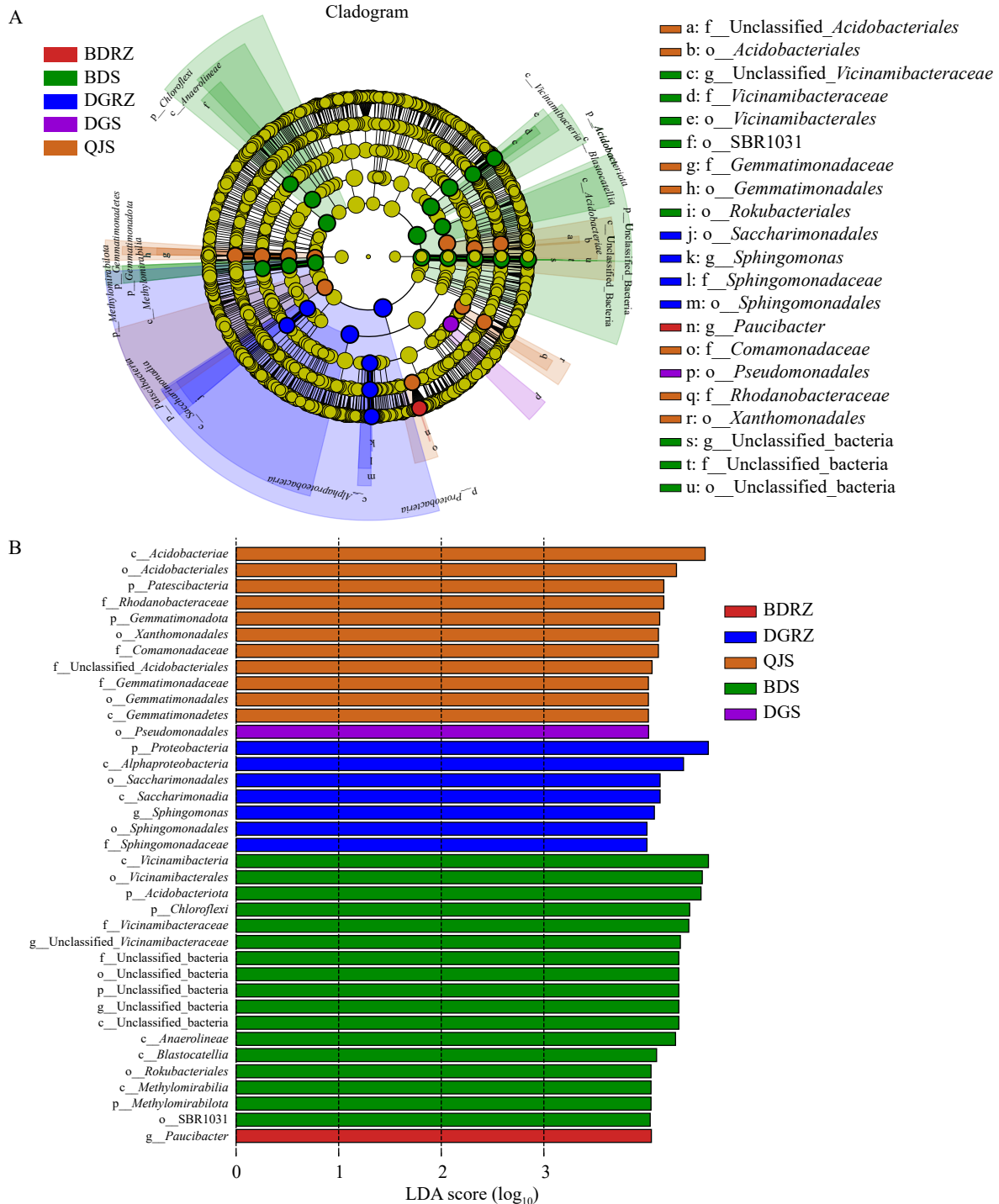


图6 不同土壤样品细菌群落组成差异显著性分析。A: 进化分支图; B: LDA值分布柱状图。

Figure 6 Significance analysis of differences in bacterial communities among different soil samples. A: Evolutionary branch graph of linear discriminant analysis effect size (LEfSe) analysis of the rhizosphere and non-rhizosphere soil bacteria of *Gynostemma longipes*; B: Linear discriminant analysis (LDA) discriminant bar graph of the rhizosphere and non-rhizosphere soil bacteria of *Gynostemma longipes*.

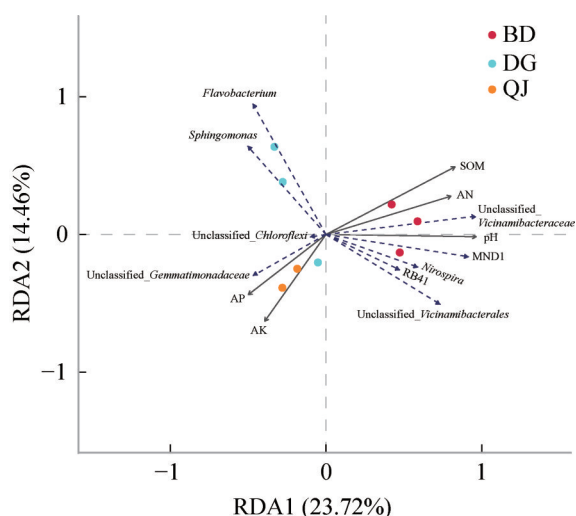


图7 长梗绞股蓝细菌群落(属水平)与土壤环境因子的冗余分析

Figure 7 Redundancy analysis (RDA) of soil bacteria (at the genus level) and soil environmental factors in non-rhizosphere soils of *Gynostemma longipes*.

股蓝土壤中的新鞘氨醇菌属与总黄酮含量显著相关。药用植物次生代谢产物的合成是一个由物种遗传调控、产地气候、土壤养分、根际微生物等多维度因素相互作用的过程^[7-8]。绞股蓝药材的品质因产地而异,不同产地绞股蓝的有效成分含量(如皂苷^[6,30]、黄酮^[31]、多糖^[32]等)存在一定的差异,不同栽培模式也会影响皂苷类成分的含量^[33]。根际微生物在“道地性”形成中具有重要作用,研究表明,“道地”和非“道地”产区的铁皮石斛根际微生物群落存在显著差异,微生物能够显著提升铁皮石斛黄酮类成分的积累^[34],揭示了微生物在促进药用植物品质形成中的重要性。长梗绞股蓝优势产区的土壤微生物群落是否对其生长和次生代谢产物的积累具有促进作用,仍需进一步实验探究。长梗绞股蓝优势产区土壤微生物群落的研究为绞股蓝的栽培引种提供了参考,有助于促进土壤微生物群落定殖,形成与原产地相似的群落组成和结构,从而更好地促进引种地绞股蓝的生长,提

高其品质。

3.2 土壤理化性质对细菌多样性和群落结构组成的影响

本研究检测的土壤理化因子对长梗绞股蓝土壤群落组成具有较大的影响。结果表明,长梗绞股蓝土壤理化因子 AN 与 *Nitrospira* 菌的丰度呈正相关。*Nitrospira* 菌是一类重要的硝化细菌,在自然界的氮素循环中发挥重要作用,能够将氨氮(NH_3)氧化成亚硝酸盐(NO_2^-)^[35-36]。AN 的增加可能有利于硝化细菌的生长和硝化过程的进行,这一结果与张小琴等^[37]的研究结果一致,即土壤有机肥与 *Nitrospira* 种群的丰度呈正相关。RB41、unclassified *Vicinamibacteraceae* 和 unclassified *Vicinamibacterales* 是酸杆菌门细菌,其丰度与土壤 pH 相关,研究表明随着土壤 pH 的降低,土壤中酸性细菌的丰度也逐渐降低^[38]。RB41、unclassified *Vicinamibacteraceae* 和 unclassified *Vicinamibacterales* 与土壤中 AN 呈正相关,可能是因为高水平的氮素输入增加了土壤中的 NH_4^+ 和 NO_3^- 浓度,导致土壤酸化,从而增加了酸性菌门细菌的丰度^[39]。SOM 在土壤中起着至关重要的作用,为土壤微生物的生命活动提供了必要的养分和能量,对土壤结构、肥力和微生物多样性具有重要影响^[40]。土壤中有效磷含量的增加在一定程度上促进了土壤微生物的生长繁殖^[41-42]。此外,土壤磷能够影响土壤碳循环及化学性质,高磷添加量能够改善土壤碳有效性和 pH 值,增加土壤微生物生物量,从而对土壤微生物群落产生影响^[43]。土壤中有益微生物能够通过养分供应^[14-15]、病害抑制^[44]等多重机制,在缓解连作障碍和改善土壤健康中发挥不可替代的作用^[45]。关注土壤有益微生物的群落结构变化,对于缓解连作障碍、改善土壤结构和营养平衡以及提升土壤健康具有重要的生态和农业意义。土壤、植物根系和微生物三者生态系统中紧密联系并相互影响,土壤作为微生物的栖息地,对微生物多样性和

群落结构具有重要影响^[46]。微生物、植物与植物生存环境紧密联系并相互作用,除土壤环境外,地理、气候和植物群落特征等其他环境因子对土壤微生物的群落结构也有一定影响。例如,与农田相比,森林土壤的稀有细菌群落对环境变化更为敏感,与更多的理化性质相关联^[47];天然林与人工林表现出不同的土壤细菌群落多样性^[48]。在分析土壤微生物时,应全面考虑包括土壤环境在内的多种环境因子,如地理、气候及植物群落特征等的影响,提示我们在考虑绞股蓝栽培引种时,除微生物因素外,还应对目标栽培地的土壤理化性质进行全面了解,通过优化土壤环境、引入有益菌等方式促进绞股蓝的生长发育,间接提升绞股蓝的栽培品质和产量。

本研究对长梗绞股蓝优势产区的土壤理化因子和细菌群落结构进行了初步探究,为进一步探究不同产区长梗绞股蓝根际微生物与次生代谢产物积累的关系奠定了一定基础,也为优化绞股蓝的栽培引种及引入优势菌群提供了指导。然而,本研究也存在一定的不足和局限性,研究仅对土壤细菌群落和部分土壤理化性质进行了测定和关联分析,可能限制了与微生物群落结构相关性分析的全面性。下一步工作,我们将结合土壤真菌群落结构和绞股蓝有效成分分析,并通过微生物组功能研究进一步验证微生物群落、土壤功能和绞股蓝生长发育的关联性,为优化绞股蓝的栽培种植和解决绞股蓝栽培问题提供更可靠的理论依据。

4 结论

本研究表明,长梗绞股蓝土壤细菌多样性在根际与非根际间无显著差异,在不同种植地之间存在显著差异。长梗绞股蓝土壤中变形菌门(*Proteobacteria*)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*)为优势菌门,嗜邻聚杆菌目未知属(*unclassified Vicinamibacterales*)、出芽单胞菌科未知属(*unclassified Gemmatimonadaceae*)、

鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)为优势菌属。土壤 pH、有效磷(AP)、速效钾(AK)、有机质(SOM)和碱解氮(AN)均是影响长梗绞股蓝土壤微生物群落结构分布的关键土壤环境因子。这些研究结果为优化绞股蓝的栽培种植提供了参考,例如通过关注土壤有益微生物的群落结构变化来缓解连作障碍,改善土壤健康;在引种栽培中引入优势菌群或通过接种功能菌剂优化根际微生态,从而优化栽培引种;通过关键环境因子调控策略促进绞股蓝生长发育,间接提升绞股蓝的栽培品质和产量。本研究为进一步探究不同产区长梗绞股蓝根际微生物与次生代谢产物积累的关系奠定了基础,也为优化绞股蓝的栽培引种及引入优势菌群提供了一定的指导。

致谢

感谢曹阳博士协助样品采集。

作者贡献声明

冷春燕:样品处理、论文撰写;尹一飞:协助样品处理和实验操作;侯梦妍:数据收集和处理;于晶:数据收集和处理;李绕静:文章修改;邢咏梅:数据核查并参与论文讨论;陈娟:研究构思和实验设计并修改讨论论文;郭宝林:实验材料采集、研究构思并参与论文讨论。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志-第三十八卷[M]. 北京: 科学出版社, 1986: 273. Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. Flora of China (Volume 38)[M]. Beijing: Science Press, 1986: 273 (in Chinese).
- [2] YE S, FENG L, ZHANG SY, LU YC, XIANG GS, NIAN B, WANG Q, ZHANG SY, SONG WL, YANG L, LIU XY, FENG BW, ZHANG GH, HAO B, YANG SC.

- Integrated metabolomic and transcriptomic analysis and identification of dammarenediol-II synthase involved in saponin biosynthesis in *Gynostemma longipes*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 852377.
- [3] 李齐, 庞旭, 卢彭信, 张洁, 张军, 师东晓, 马百平. 长梗绞股蓝中的四个新达玛烷型三萜皂苷[J]. *药学学报*, 2021, 56(6): 1670-1676.
- LI Q, PANG X, LU PX, ZHANG J, ZHANG J, SHI DX, MA BP. Four new dammarane-type triterpenoid saponins from *Gynostemma longipes* C. Y. Wu[J]. *Acta Pharmaceutica Sinica*, 2021, 56(6): 1670-1676 (in Chinese).
- [4] 文定梅, 李豆豆, 汪加魏, 孙荣喜, 郭宝林, 吴南生. 不同基质对长梗绞股蓝扦插生长特性的影响[J]. *北方园艺*, 2023(22): 100-107.
- WEN DM, LI DD, WANG JW, SUN RX, GUO BL, WU NS. Effects of different substrates on the growth characteristics of long stemmed *Gynostemma longipes* cutting[J]. *Northern Horticulture*, 2023(22): 100-107 (in Chinese).
- [5] 庞敏. 药用植物绞股蓝种质资源研究[D]. 西安: 陕西师范大学硕士学位论文, 2006.
- PANG M. Study on germplasm resources of medicinal plant *Gynostemma pentaphyllum*[D]. Xi'an: Master's Thesis of Shaanxi Normal University, 2006 (in Chinese).
- [6] 张蒙蒙, 郑伟, 张洁, 高琳, 刘雪峰, 罗定强, 郭宝林, 马百平. 药用绞股蓝主产区药材的定性分析[J]. *中国中药杂志*, 2021, 46(4): 951-965.
- ZHANG MM, ZHENG W, ZHANG J, GAO L, LIU XF, LUO DQ, GUO BL, MA BP. Qualitative analysis of *Gynostemma longipes* for medicinal usage[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2021, 46(4): 951-965 (in Chinese).
- [7] 黄璐琦, 张瑞贤. “道地药材”的生物学探讨[J]. *中国药理学杂志*, 1997, 32(9): 53-56.
- HUANG LQ, ZHANG RX. Discussion on biology of “authentic medicinal materials” [J]. *Chinese Pharmaceutical Journal*, 1997, 32(9): 53-56 (in Chinese).
- [8] 焦红红, 黄璐琦, 袁媛. “人参的优形”及其遗传与环境互作机制研究进展[J]. *中国中药杂志*, 2023, 48(12): 3125-3131.
- JIAO HH, HUANG LQ, YUAN Y. Excellent appearance of Dao-di Ginseng *Radix et Rhizoma* and interaction mechanism between genetic and environmental factors: a review[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2023, 48(12): 3125-3131 (in Chinese).
- [9] LV JY, YANG SY, ZHOU W, LIU ZW, TAN JF, WEI M. Microbial regulation of plant secondary metabolites: Impact, mechanisms and prospects[J]. *Microbiological Research*, 2024, 283: 127688.
- [10] SU JM, WANG YY, BAI M, PENG TH, LI HS, XU HJ, GUO GF, BAI HY, RONG N, SAHU SK, HE HJ, LIANG XX, JIN CZ, LIU W, STRUBE ML, GRAM L, LI YT, WANG ET, LIU H, WU H. Soil conditions and the plant microbiome boost the accumulation of monoterpenes in the fruit of *Citrus reticulata* ‘Chachi’[J]. *Microbiome*, 2023, 11(1): 61.
- [11] 曹麟, 王宇龙, 卜俊文, 宋天骄, 刘玉涛, 韦小敏, 林雁冰. 微生物菌剂对绞股蓝药效成分及根际细菌群落的影响[J]. *微生物学报*, 2024, 64(7): 2323-2336.
- CAO L, WANG YL, BU JW, SONG TJ, LIU YT, WEI XM, LIN YB. Effects of microbial agents on the active constituents and rhizosphere bacterial community of *Gynostemma pentaphyllum*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(7): 2323-2336 (in Chinese).
- [12] 李瑜, 覃剑锋, 刘运华, 孙莹莹, 唐晓东. 一种绞股蓝根结线虫的研究初报[J]. *中国农学通报*, 2022, 38(22): 110-114.
- LI Y, QIN JF, LIU YH, SUN YY, TANG XD. A preliminary study on root knot nematode of *Gynostemma pentaphyllum*[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(22): 110-114 (in Chinese).
- [13] 孔亚丽, 秦华, 朱春权, 田文昊, 朱晓芳, 虞轶俊, 张均华. 土壤微生物影响土壤健康的作用机制研究进展[J]. *土壤学报*, 2024, 61(2): 331-347.
- KONG YL, QIN H, ZHU CQ, TIAN WH, ZHU XF, YU YJ, ZHANG JH. Research progress on the mechanism by which soil microorganisms affect soil health[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024, 61(2): 331-347 (in Chinese).
- [14] 贺纪正, 张丽梅. 土壤氮素转化的关键微生物过程及机制[J]. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 98-108.
- HE JZ, ZHANG LM. Key processes and microbial mechanisms of soil nitrogen transformation[J]. *Microbiology China*, 2013, 40(1): 98-108 (in Chinese).
- [15] WANG GW, JIN ZX, GEORGE TS, FENG G, ZHANG L. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance plant phosphorus uptake through stimulating hyphosphere soil microbiome functional profiles for phosphorus turnover[J]. *The New Phytologist*, 2023, 238(6): 2578-2593.
- [16] 中华人民共和国农业部. 土壤pH的测定: NY/T 1377—2007[S]. 北京: 中国标准出版社, 2007.
- Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Determination of soil pH: NY/T 1377—2007[S]. Beijing: Standards Press of China, 2007 (in Chinese).
- [17] 国家林业局. 森林土壤磷的测定: LY/T 1232—2015[S]. 北京: 中国标准出版社, 2015.
- State Forestry Administration of the People's Republic of China. Determination of phosphorus in forest soils: LY/T 1232—2015[S]. Beijing: Standards Press of China, 2015 (in Chinese).
- [18] 国家林业局. 森林土壤钾的测定: LY/T 1234—2015[S]. 北京: 中国标准出版社, 2015.
- State Forestry Administration of the People's Republic of China. Determination of potassium in forest soils: LY/T 1234—2015[S]. Beijing: Standards Press of China, 2015 (in Chinese).
- [19] 中华人民共和国生态环境部. 土壤干物质和水分的测定 重量法: HJ 613—2011[S]. 北京: 中国标准出版社,

2011.
Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China. Determination of soil dry matter and moisture—Gravimetric method: HJ 613—2011[S]. Beijing: Standards Press of China, 2011 (in Chinese).
- [20] 中华人民共和国农业部. 土壤检测 第6部分: 土壤有机质的测定: NY/T 1121.6—2006[S]. 北京: 中国标准出版社, 2006.
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Soil testing—Part 6: Determination of soil organic matter: NY/T 1121.6—2006[S]. Beijing: Standards Press of China, 2006 (in Chinese).
- [21] 国家林业局. 森林土壤氮的测定: LY/T 1228—2015[S]. 北京: 中国标准出版社, 2015.
State Forestry Administration of the People's Republic of China. Determination of nitrogen in forest soils: LY/T 1228—2015[S]. Beijing: Standards Press of China, 2015 (in Chinese).
- [22] 马学兰, 周连玉, 孙文娟, 王龙瑞, 刘钰, 马云. 青海不同区域农田作物土壤细菌多样性及群落结构分析[J]. 微生物学报, 2024, 64(4): 1142-1161.
MA XL, ZHOU LY, SUN WJ, WANG LR, LIU Y, MA Y. Comparison of soil bacterial diversity and community structure in different regions of Qinghai Province[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(4): 1142-1161 (in Chinese).
- [23] LIU J, GUL WAZIR Z, HOU GQ, WANG GZ, RONG FX, XU YZ, LIU K, LI MY, LIU AJ, LIU HL. The dependent correlation between soil multifunctionality and bacterial community across different farmland soils[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1144823.
- [24] 路岳衡, 耿贵工, 王路昊, 乔枫. 青藏高原不同分布区独一味根际土壤理化性质和微生物群落特征[J/OL]. 草业科学, 2024: 1-20. (2024-09-06). <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=CYKX20240905003&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
LU YH, GENG GG, WANG LH, QIAO F. Physicochemical properties and microbial community characteristics of rhizosphere soil in different distribution areas of *Lamiophlomis rotata* on the Qinghai-Xizang Plateau[J/OL]. Pratacultural Science, 2024: 1-20. (2024-09-06). <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=CYKX20240905003&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ> (in Chinese).
- [25] 何柳, 曹敏敏, 鲁建兵, 郑翔, 刘胜龙, 姜姜. 浙江凤阳山不同海拔常绿阔叶林土壤微生物特征[J]. 浙江农林大学学报, 2022, 39(6): 1267-1277.
HE L, CAO MM, LU JB, ZHENG X, LIU SL, JIANG J. Soil microbial characteristics of evergreen broad-leaved forest at different altitudes in Fengyang Mountain, Zhejiang Province[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2022, 39(6): 1267-1277 (in Chinese).
- [26] KANG YJ, WU HT, ZHANG YF, WU Q, GUAN Q, LU KL, LIN YL. Differential distribution patterns and assembly processes of soil microbial communities under contrasting vegetation types at distinctive altitudes in the Changbai Mountain[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1152818.
- [27] WANG F, WEI YL, YAN TZ, WANG CC, CHAO YH, JIA MY, AN LZ, SHENG HM. *Sphingomonas* sp. Hbc-6 alters physiological metabolism and recruits beneficial rhizosphere bacteria to improve plant growth and drought tolerance[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1002772.
- [28] WANG F, JIA MY, LI K, CUI YF, AN LZ, SHENG HM. *Sphingomonas* sp. Hbc-6 alters *Arabidopsis* metabolites to improve plant growth and drought resistance by manipulating the microbiome[J]. Microbiological Research, 2024, 287: 127852.
- [29] CHOI TE, LIU QM, YANG JE, SUN SY, KIM SY, YI TH, IM WT. *Sphingomonas ginsenosidimutans* sp. nov., with ginsenoside converting activity[J]. Journal of Microbiology, 2010, 48(6): 760-766.
- [30] 马泽刚, 黄春花, 钟辉云, 吴秀丽, 周礼仕, 刘卓. HPLC法测定8个不同产地绞股蓝中4种人参皂苷类成分的含量[J]. 食品研究与开发, 2018, 39(13): 126-130.
MA ZG, HUANG CH, ZHONG HY, WU XL, ZHOU LS, LIU Z. Quantification of four ginsenoside in *Gynostemma pentaphyllum* (thunb) makino from eight different producing areas by HPLC[J]. Food Research and Development, 2018, 39(13): 126-130 (in Chinese).
- [31] 臧淦荣, 向文, 王莉, 周宁. 绞股蓝中黄酮类成分HPLC指纹图谱研究[J]. 浙江中医杂志, 2022, 57(12): 920-923.
- [32] 葛锦蓉, 张子仪, 张兴明, 覃桂, 李荣胜, 汪波. 绞股蓝资源分布、化学成分、检测方法及药理作用研究进展[J]. 中草药, 2025, 56(3): 1050-1063.
GE JR, ZHANG ZY, ZHANG XM, QIN G, LI RS, WANG B. Research progress on resource distribution, chemical composition, detection methods and pharmacological effects of *Gynostemma pentaphyllum*[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2025, 56(3): 1050-1063 (in Chinese).
- [33] 欧阳友香, 王斌, 张勇洪, 罗湘胤, 马兆成, 封海东. 不同栽培模式、加工方法对绞股蓝生产与总皂苷含量的影响研究[J]. 天津农业科学, 2023, 29(11): 19-23.
OUYANG YX, WANG B, ZHANG YH, LUO XY, MA ZC, FENG HD. Effects of different cultivation modes and processing methods on the production and total saponins content of *Gynostemma pentaphyllum* (thunb) makino[J]. Tianjin Agricultural Sciences, 2023, 29(11): 19-23 (in Chinese).
- [34] ZHOU DY, HOU MY, LENG CY, LI RJ, XING YM, CHEN J. Deciphering the root microbiome and its relationship with active compound accumulation in medicinal *Dendrobium officinale* (Orchidaceae) from different regions[J]. Industrial Crops and Products, 2025, 226: 120692.
- [35] BAI X, HU XJ, LIU JJ, YU ZH, JIN J, LIU XB, WANG

- GH. Canonical ammonia oxidizers and comammox clade A play active roles in nitrification in a black soil at different pH and ammonium concentrations[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2024, 60(4): 471-481.
- [36] HU HW, HE JZ. Comammox: a newly discovered nitrification process in the terrestrial nitrogen cycle[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(12): 2709-2717.
- [37] 张小琴, 尹昌, 李政, 唐旭, 李艳, 吴春艳. 长期施肥对水稻土典型氨氧化菌和全程氨氧化菌种群活性和丰度的影响[J]. *中国农业科学*, 2024, 57(14): 2803-2814.
ZHANG XQ, YIN C, LI Z, TANG X, LI Y, WU CY. Influences of long-term applying different fertilizers on the activities and abundances of canonical ammonia oxidizers and comammox in paddy soil[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024, 57(14): 2803-2814 (in Chinese).
- [38] WANG C, YU QY, JI NN, ZHENG Y, TAYLOR JW, GUO LD, GAO C. Bacterial genome size and gene functional diversity negatively correlate with taxonomic diversity along a pH gradient[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 7437.
- [39] 李焕茹, 朱莹, 田纪辉, 魏锴, 陈振华, 陈利军. 碳氮添加对草地土壤有机碳氮磷含量及相关酶活性的影响[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(8): 2470-2476.
LI HR, ZHU Y, TIAN JH, WEI K, CHEN ZH, CHEN LJ. Effects of carbon and nitrogen additions on soil organic C, N, P contents and their catalyzed enzyme activities in a grassland[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(8): 2470-2476 (in Chinese).
- [40] 姚佳妮, 代金霞, 刘爽, 张钧杰, 胡明珠. 宁夏荒漠草原典型灌丛根际土壤细菌群落结构与功能[J]. *生态学报*, 2024, 44(20): 9285-9299.
YAO JN, DAI JX, LIU S, ZHANG JJ, HU MZ. Analysis of bacterial community structure and function in rhizosphere soil of typical shrub in desert steppe of Ningxia[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(20): 9285-9299 (in Chinese).
- [41] 程伟. 土壤有效磷含量对土壤微生物量及代谢活性的影响[D]. 长春: 吉林农业大学硕士学位论文, 2013.
CHENG W. Effects of soil available phosphorus content on soil microbial biomass and metabolic activity[D]. Changchun: Master's Thesis of Jilin Agricultural University, 2013 (in Chinese).
- [42] WU WC, WANG F, XIA AQ, ZHANG ZJ, WANG ZS, WANG K, DONG JF, LI T, WU YB, CHE RX, LI LF, NIU SL, HAO YB, WANG YF, CUI XY. Meta-analysis of the impacts of phosphorus addition on soil microbes[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2022, 340: 108180.
- [43] HUANG JS, HU B, QI KB, CHEN WJ, PANG XY, BAO WK, TIAN GL. Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in a subalpine spruce plantation[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2016, 72: 35-41.
- [44] LI M, POMMIER T, YIN Y, WANG JN, GU SH, JOUSSET A, KEUSKAMP J, WANG HG, WEI Z, XU YC, SHEN QR, KOWALCHUK GA. Indirect reduction of *Ralstonia solanacearum* via pathogen helper inhibition[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(3): 868-875.
- [45] JANSSEN JK, McCLURE R, EGBERT RG. Soil microbiome engineering for sustainability in a changing environment[J]. *Nature Biotechnology*, 2023, 41(12): 1716-1728.
- [46] 焦嘉卉, 符晓, 张硕, 刘伟, 周姣姣, 吴旭艳, 林晓榕, 田雨露, 唐光辉, 李培琴. 不同林龄花椒根际土壤理化性质与微生物群落结构的分析[J]. *西北林学院学报*, 2023, 38(4): 156-165.
JIAO JH, FU X, ZHANG S, LIU W, ZHOU JJ, WU XY, LIN XR, TIAN YL, TANG GH, LI PQ. Physiochemical properties and microorganism community structure of *Zanthoxylum bungeanum* rhizosphere soil at different ages[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2023, 38(4): 156-165 (in Chinese).
- [47] 肖茜文, 胡盎, 吴浩, 王建军. 高海拔地区农田和森林土壤稀有细菌群落结构差异及影响因素[J/OL]. *土壤学报*, 2024. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=TRXB20240923001&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- XIAO XW, HU A, WU H, WANG JJ. Differences in rare bacterial community compositions at high elevation regions and their influencing factors in farmland and forest soils[J/OL]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=TRXB20240923001&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ> (in Chinese).
- [48] YAN K, DONG YF, GONG YB, ZHU QL, WANG YP. Climatic and edaphic factors affecting soil bacterial community biodiversity in different forests of China[J]. *Catena*, 2021, 207: 105675.