

# 三峡水库消落区苍耳根际微生物群落结构解析

周兰芳<sup>1,2,3</sup>, 吴胜军<sup>2\*</sup>, 马茂华<sup>2</sup>, 邹航<sup>1</sup>, 黄金夏<sup>1</sup>, 杨军<sup>2,3</sup>

1 重庆交通大学 河海学院, 重庆

2 中国科学院重庆绿色智能技术研究院 水库水环境重点实验室, 重庆

3 中国科学院大学 重庆学院, 重庆

周兰芳, 吴胜军, 马茂华, 邹航, 黄金夏, 杨军. 三峡水库消落区苍耳根际微生物群落结构解析[J]. 微生物学报, 2025, 65(2): 582-596.

ZHOU Lanfang, WU Shengjun, MA Maohua, ZOU Hang, HUANG Jinxia, YANG Jun. Microbial community structure in the rhizosphere of *Xanthium sibiricum* in the water-level-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(2): 582-596.

**摘要:** 【目的】揭示三峡水库消落区典型优势植物苍耳(*Xanthium sibiricum*)根际微生物群落结构特征, 阐明其与土壤质量的关系。【方法】在三峡库区腹心所在地云阳县典型消落区采集不同水淹胁迫强度下的苍耳根际土壤, 随后进行高通量测序、微生物多样性分析、群落结构解析和冗余分析。【结果】在水淹胁迫强(XaRLL)和低(XaRHL)区域中, 变形菌门(*Proteobacteria*)是苍耳根际细菌群落中共同的最优势细菌门, 最优势的真菌门则分别为子囊菌门(*Ascomycota*)和担子菌门(*Basidiomycota*)。无论是细菌还是真菌, 线性判别分析(linear discriminant analysis effect size, LEfSe)结果显示, XaRLL的关键生物标志物总是多于XaRHL。功能预测分析发现, 与有氧呼吸相关的PWY-3781是XaRLL和XaRHL二者共同富集的优势代谢途径。整体而言, 苍耳根际微生物群落对土壤的理化性质和酶活的变化反应强烈。【结论】本研究为理解水库消落区植物与其根际微生物的关系, 以及它们对强烈水淹胁迫逆境的适应性提供了理论基础。

**关键词:** 三峡水库; 消落区; 苍耳; 根际微生物

资助项目: 三峡后续规划研究项目(5000002021BF40001); 国家自然科学基金(42371071); 中国科学院先导专项A(XDA23040303)

This work was supported by the Scientific Research Project from Chongqing Water Resources Bureau (5000002021BF40001), the National Natural Science Foundation of China (42371071), and the Leading Special Project A of Chinese Academy of Sciences (XDA23040303).

\*Corresponding author. E-mail: wsj@cigit.ac.cn

Received: 2024-09-19; Accepted: 2024-10-30; Published online: 2024-12-18

# Microbial community structure in the rhizosphere of *Xanthium sibiricum* in the water-level-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir

ZHOU Lanfang<sup>1,2,3</sup>, WU Shengjun<sup>2\*</sup>, MA Maohua<sup>2</sup>, ZOU Hang<sup>1</sup>, HUANG Jinxia<sup>1</sup>, YANG Jun<sup>2,3</sup>

1 School of River and Ocean Engineering, Chongqing Jiaotong University, Chongqing, China

2 Key Laboratory of Reservoir Aquatic Environment, Chongqing Institute of Green and Intelligent Technology, Chinese Academy of Sciences, Chongqing, China

3 Chongqing School, University of Chinese Academy of Sciences, Chongqing, China

**Abstract:** [Objective] To understand the microbial community structure and its relationship with soil quality in the rhizosphere of the dominant plant *Xanthium sibiricum* in the water-level-fluctuation zone (WLFZ) of the Three Gorges Reservoir. [Methods] We collected the rhizosphere soil samples of *X. sibiricum* exposed to different flooding stress conditions in a typical WLFZ in Yunyang County, the heart of the Three Gorges Reservoir area. High-throughput sequencing was carried out to analyze the microbial diversity and community structure, and the redundancy analysis was then conducted. [Results] *Proteobacteria* was the dominant bacterial phylum in the rhizosphere bacteria of *X. sibiricum* under strong flooding stress (XaRLL) and weak flooding stress (XaRHL), while *Ascomycota* and *Basidiomycota* were the dominant fungal phyla in the two types of soil, respectively. Regardless of bacteria or fungi, the linear discriminant analysis effect size (LEfSe) showed that XaRLL always had more key biomarkers than XaRHL. Functional prediction revealed that PWY-3781 associated with aerobic respiration was a dominant metabolic pathway enriched by microorganisms from both XaRLL and XaRHL. Overall, the bacteria and fungi in the rhizosphere of *X. sibiricum* had strong responses to changes in soil physicochemical properties and enzyme activity. [Conclusion] The results provide a theoretical basis for understanding the relationship between plants and their rhizosphere microorganisms in the WLFZ, as well as their adaptability to strong flooding stress.

**Keywords:** Three Gorges Reservoir; water-level-fluctuation zone; *Xanthium sibiricum*; rhizosphere microorganism

苍耳(*Xanthium sibiricum*)属于一年生草本植物, 隶属于菊科苍耳属。苍耳在我国分布广泛, 常见于路边、草地和坡地, 是三峡水库消落区的优势植物之一<sup>[1-2]</sup>。三峡水库消落区是三峡工程建成后形成的生态敏感脆弱带, 反季节性、周期性的水淹胁迫对消落区的植被及土壤造成了深远的影响<sup>[3-4]</sup>。水库消落区的苍耳等优势植

物可能通过重组其根际微生物群落结构来帮助植物适应这种强烈的水淹胁迫。研究证实, 在自然的环境下, 植物的繁殖生长和生物量的提升在很大程度上与植物-根际微生物群落的互作有关<sup>[5-6]</sup>。研究三峡水库消落区较早出现的一批演替优势物种——苍耳与其根际微生物之间的相互作用, 对理解水库消落区植被的适应性及

生态恢复具有重要意义。然而,截至目前,尚无研究解析不同水淹胁迫下三峡水库消落区苍耳根际微生物群落结构组成特征及其关键影响因素。

植物根际是微生物群落富集区域,是大量土壤微生物与植物互作最为紧密的区域,含有大约  $10^{11}$  个微生物细胞<sup>[6-8]</sup>。通过这些根际微生物,植物能够改善自身的生存状况,促进生长发育,适应逆境胁迫并防治病虫害<sup>[9-11]</sup>。植物根际微生物受环境条件的影响。研究发现,攸县油茶根际真菌的丰度与总磷和土壤月平均温度呈正相关关系,但与总钾、硝态氮以及总氮和总磷的比例呈负相关关系<sup>[12]</sup>。谭雪等<sup>[13]</sup>研究发现,三峡水库消落区的3种植物(旱柳、狗牙根和牛鞭草)的土壤细菌群落易受到土壤 pH、土壤硝态氮及全氮质量分数的影响。Xu 等<sup>[14]</sup>研究显示,四合木 (*Tetraena mongolica*)、霸王 (*Sarcozygium xanthoxylon*)、白刺 (*Nitraria tangutorum*) 根际微生物群落组成受到土壤环境变量的显著影响,其中总磷对细菌群落组成影响最大,而有效钾对真菌群落组成影响最大。对于峨眉拟单性木兰 (*Magnolia sinica*) 根际土壤真菌群落,土壤 pH、有效钾、总氮、总磷、总钾被发现具有显著影响<sup>[15]</sup>。冗余分析发现,土壤环境因子对马铃薯根际细菌和真菌群落影响显著,其中影响较大的是土壤全氮、有机碳和 pH<sup>[16]</sup>。蒙特卡罗置换检验显示,土壤有效磷、总磷、有效钾和有机质是影响樟子松根际细菌的主要环境变量<sup>[17]</sup>。

本研究以重庆市三峡库区腹心所在地云阳县典型消落区作为研究对象,将消落区划分为水淹胁迫强区和低区,并从中采集根际土壤,分析土壤养分及理化性质、5种土壤酶活对三峡水库消落区苍耳的根际细菌群落和真菌群落组成的影响;对比分析水淹胁迫强与低区根际微

生物群落组成、 $\alpha$ 多样性、关键生物标志物及代谢途径的差异;进一步通过冗余分析,揭示各种环境因子与苍耳根际细菌和真菌群落之间的关系。本研究旨在为理解极度敏感脆弱的三峡水库消落区生态系统中植物-微生物的互作及植被恢复提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 苍耳根际土壤采集

云阳县地处重庆市东北部、三峡库区腹心,年均气温、年降水量和年均日照时数分别为  $18.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $1\ 145\ \text{mm}$  和  $1\ 528\ \text{h}$ 。在云阳县消落带,典型的优势植物为苍耳。根际土壤样品采自于重庆市云阳县桔园村附近消落区 ( $30.947^{\circ}\text{N}$ ,  $108.692^{\circ}\text{E}$ )。布设的采样区域位于  $165\ \text{m}$  以上及以下,分别对应水淹胁迫强度低和高的区域。由于该区域的苍耳普遍比较幼小,因此对于这两类区域的采样点均在 15 个以上。将采集的根际土壤按照水淹胁迫强度分装成 12 份,即用于根际土壤理化性质分析的样品 6 份和用于根际土壤微生物高通量测序分析的样品 6 份。对于取自水淹胁迫强区域的苍耳根际土壤 (XaRLL), 3 份样品分别标记为 XaRLL-1、XaRLL-2 和 XaRLL-3; 对于取自水淹胁迫低区域的苍耳根际土壤 (XaRHL), 3 份样品分别标记为 XaRHL-1、XaRHL-2 和 XaRHL-3。

### 1.2 苍耳土壤理化性质和酶活测定

将采集的苍耳根际土壤样品在实验室阴凉处摊开晾干,共测定 9 个理化性质指标(电导率、pH、有效磷、有效钾、铵态氮、碱解氮、硝态氮、全氮、土壤有机碳)和 5 个土壤酶活(过氧化氢酶、脲酶、碱性磷酸酶、脱氢酶与蔗糖酶)。土壤 pH 和有机质的测定参考 NY/T 1121.2—2006 标准<sup>[18]</sup>。土壤全氮和碱解氮的测定分别依据 LY/T 1228—2015<sup>[19]</sup> 和 LY/T 1229—1999<sup>[20]</sup>。

土壤有效磷的测定依据 NY/T 1121.7—2014<sup>[21]</sup>中的钼锑抗比色法。土壤有效钾含量的测定则参考的是鲍士旦的《土壤农化分析》(第3版)<sup>[22]</sup>。土壤电导率参考 HJ 802—2016 方法<sup>[23]</sup>测定。以氯化钾为浸提液, 采用紫外分光光度法分析硝态氮和铵态氮的含量。除了脱氢酶, 过氧化氢酶、脲酶、碱性磷酸酶与蔗糖酶酶活的分析主要采用购买的试剂盒, 按照相应说明完成检测。采用氯化三苯基四氮唑比色法分析土壤脱氢酶活。检测的各理化性质与酶活值为3个平行样品的平均值。

### 1.3 苍耳根际微生物基因组提取及高通量测序

利用 CTAB 方法提取 DNA, 从而获取苍耳根际土壤微生物基因组, 检测 DNA 纯度与浓度。使用特异性引物 341F (5'-CCTAYGGGRBGCASCAG-3') 和 806R (5'-GGACTACNNGGGTATCTAAT-3') 扩增 16S rRNA 基因 V3-V4 可变区; 同时采用特异性引物 ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3') 和 ITS2R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3') 扩增 ITS 区。PCR 反应体系: Husion<sup>®</sup> High-Fidelity PCR Master Mix (New England Biolabs 公司) 5  $\mu$ L, 上、下游引物各 2  $\mu$ mol/L, 模板 DNA 约 10 ng。PCR 反应条件: 98  $^{\circ}$ C 预变性 1 min; 98  $^{\circ}$ C 变性 10 s, 50  $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72  $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 30 个循环; 最后 72  $^{\circ}$ C 终延伸 5 min。扩增完成后, 对水淹胁迫强和低区各组的 3 个平行样品进行 Illumina NovaSeq 测序。将测序得到的原始数据通过 QIIME 2 等软件进行加工处理, 包括修剪、去噪、拼接、嵌合体去除、质控、数据库比对、物种分类信息表生成等, 以便解析微生物群落结构。利用 Chao1、Observed-features、Simpson、Faith-pd 和 Shannon 指数分析苍耳根际微生物群落的  $\alpha$  多样性<sup>[24]</sup>。从门、目和属水平上分析苍耳根际细菌

和真菌的群落结构组成特征。利用冗余分析探索以上土壤理化性质和土壤酶活对苍耳根际微生物群落的影响。苍耳根际微生物群落中的关键生物标志物通过线性判别分析 (linear discriminant analysis effect size, LEfSe) 方法 (LDA score  $\geq$  4.0) 识别。苍耳根际微生物群落的代谢途径预测及分析采用 PICRUSt2<sup>[25]</sup> 和 MetaCyc 通路数据库<sup>[26]</sup> 完成。

## 2 结果与讨论

### 2.1 苍耳根际土壤理化性质与酶活分析

通过理化性质分析(表 1), 处于水淹胁迫强 (XaRLL) 和低 (XaRHL) 区的苍耳根际土壤均表现为弱碱性, 且二者在 pH 方面无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。除了 pH, 其余理化参数均存在显著差异, 其中有机碳、全氮、碱解氮、碱性有效磷、铵态氮、硝态氮、电导率在 XaRLL 和 XaRHL 间呈极显著差异 ( $P < 0.01$ )。对于苍耳根际土壤酶活(表 2), 其情况与理化性质相似, XaRLL 和 XaRHL 的脲酶、过氧化氢酶、碱性磷酸酶、脱氢酶和蔗糖酶均存在显著差异, 其中除了脱氢酶外, 均呈极显著差异 ( $P < 0.01$ )。这些结果表明周期性的水淹胁迫已引起了苍耳根际土壤理化性质和酶活的改变, 进而可能影响其根际微生物群落结构的组成及特征。

### 2.2 苍耳根际微生物群落组成

在处于水淹胁迫强 (XaRLL) 和低 (XaRHL) 的苍耳根际细菌群落中, 变形菌门 (*Proteobacteria*) 在门水平上相对丰度均是最高的, 分别占据 55.4% 和 39.4% (图 1A)。 *Proteobacteria* 为原核生物中最大的分支之一, 已知革兰氏阴性菌的绝大多数是 *Proteobacteria*<sup>[27]</sup>。许多已知的人类、植物和动物致病菌属于 *Proteobacteria*。以前的研究也发现, 在石斛<sup>[7]</sup>、拟南芥<sup>[28]</sup>、Chinese leek<sup>[29]</sup>、 *Setaria viridis*、 *Flaveria bidentis*、

表1 苍耳根际土壤理化性质

Table 1 Physical and chemical properties of rhizosphere soil of *Xanthium sibiricum*

Sample	pH	Soil organic matter (g/kg) **	Total N (g/kg) **	Alkaline hydrolyzable N (g/kg) **	Available P (mg/kg) **	Ammonium N (mg/kg) **	Nitrate N (mg/kg) **	Available K (mg/kg) *	Conductivity (μs/cm) **
XaRHL	8.82±0.01	22.24±0.25	1.03±0.02	41.53±1.20	10.34±0.15	4.60±0.39	4.66±0.10	233.80±2.86	127.73±0.55
XaRLL	8.75±0.03	15.43±0.48	1.38±0.03	64.99±2.40	22.31±0.54	6.84±0.52	18.95±0.32	246.78±3.02	88.53±0.31

\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ .

表2 苍耳根际土壤酶活

Table 2 Enzyme activity of rhizosphere soil of *Xanthium sibiricum*

Sample	Urease ((μg/g)/24 h) **	Catalase ((μmol/g)/h) **	Alkaline phosphatase ((mg/g)/24 h) **	Dehydrogenase ((μL/g)/6 h) *	Sucrase ((mg/g)/24 h) **
XaRHL	185.65±12.32	2 288.08±12.89	0.84±0.03	0.006 2±0.000 1	8.68±0.49
XaRLL	1 641.12±66.64	2 661.86±28.92	1.65±0.03	0.007 5±0.000 3	13.77±0.18

\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ .

maize<sup>[30]</sup> 等植物的根际细菌群落中, *Proteobacteria* 是优势菌门。通过对 557 组 16S rRNA 基因扩增子进行分析, Ling 等证实 *Proteobacteria* 在植物根际富集<sup>[31]</sup>。然而, 位于 *Proteobacteria* 之后的优势菌门存在差异。XaRLL 中处于最优势菌门之后的菌门分别是厚壁菌门 (*Firmicutes*) (10.4%)、酸杆菌门 (*Acidobacteria*) (10.0%) 和拟杆菌门 (*Bacteroidetes*) (7.2%), 而 XaRHL 中紧随最优势菌门之后的优势菌门发生了变化, 分别是 *Bacteroidetes* (17.2%)、*Firmicutes* (16.4%) 和放线菌门 (*Actinobacteria*) (9.1%)。值得注意的是, 最优势菌门 *Proteobacteria* 在水淹胁迫强的苍耳根际土壤中的占比相较于水淹胁迫低的苍耳根际土壤中高了 16.0%, 这可能是由于更多的 *Proteobacteria* 有助于寄主植物苍耳适应强烈的水淹胁迫逆境压力。在目水平上, XaRLL 和 XaRHL 细菌群落结构在优势菌目的相对丰度上存在较大差异(图 1B)。在 XaRHL 上的最优势菌目为伯克霍尔德氏菌目 (*Burkholderiales*) (10.4%)

和腐败螺旋菌目 (*Saprospirales*) (9.1%) 在 XaRLL 中分别只占 6.3% 和 4.2%。在属水平上, XaRLL 和 XaRHL 最优势的菌属均是乳杆菌属 (*Lactobacillus*) (图 1C), 但是这种优势在 XaRLL 中并不明显, *Kaistobacter* (7.0%)、硫杆菌属 (*Thiobacillus*) (6.3%) 和 *Lactobacillus* (8.5%) 的占比接近。在 XaRHL 中占优势的是黄色土壤杆菌属 (*Flavisolibacter*) (7.0%)、节杆菌属 (*Arthrobacter*) (4.1%) 和沙壤土杆菌属 (*Ramlibacter*) (3.6%) 在 XaRLL 中几乎消失。在 XaRLL 中占据优势的 *Thiobacillus* (6.3%) 和红长命菌属 (*Rubrivivax*) (3.4%) 在 XaRHL 中几乎消失, 占比接近 0。

在 XaRLL 和 XaRHL 真菌群落中, 苍耳根际土壤中最优势的菌门不同(图 2A), 分别是子囊菌门 (*Ascomycota*) (79.5%) 和担子菌门 (*Basidiomycota*) (54.5%)。这二者的总和在 XaRLL (88.6%) 和 XaRHL (86.9%) 真菌群落中是接近的。*Ascomycota* 被报道与植物细胞壁多糖的降解有关, 而 *Basidiomycota* 常与木质素的分

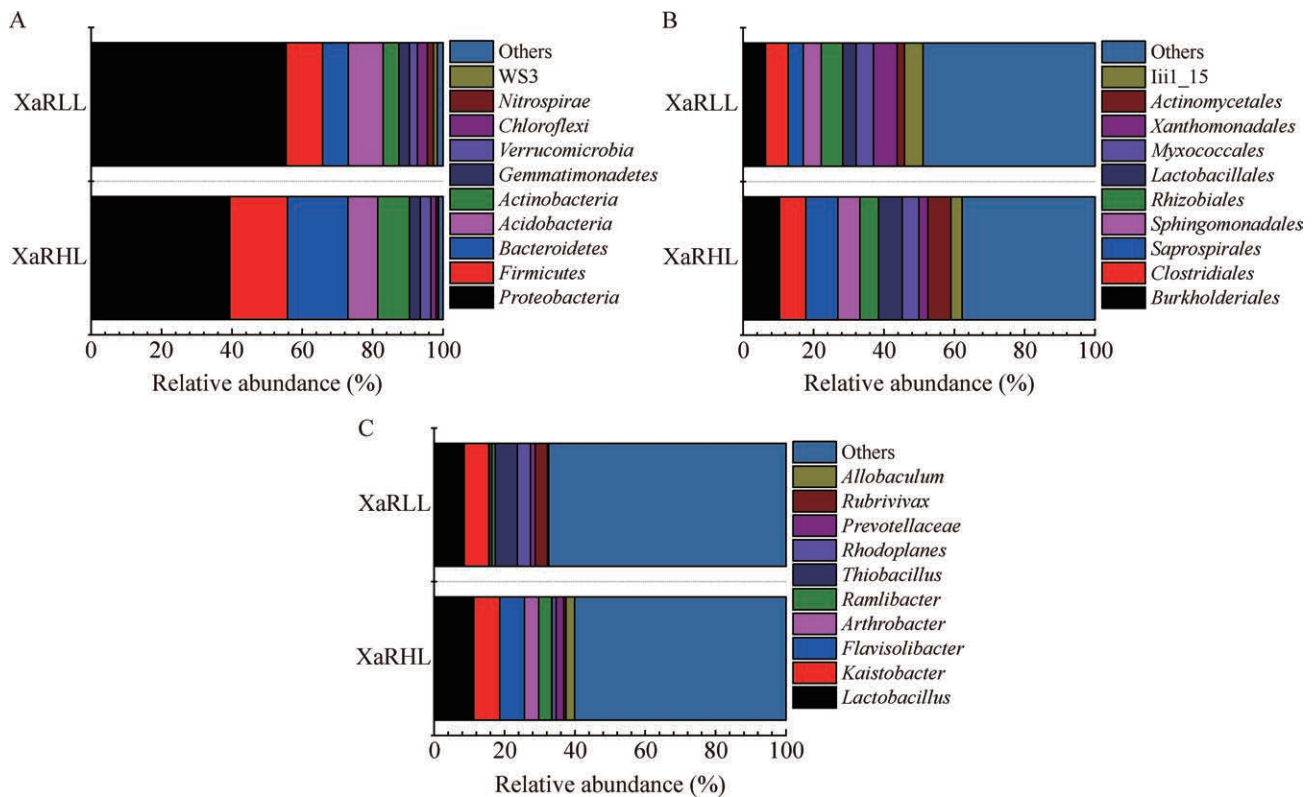


图1 苍耳根际细菌在门(A)、目(B)和属(C)水平上的组成

Figure 1 Bacteria composition at the phylum (A), order (B) and genus (C) levels in the rhizospheric soils of *Xanthium sibiricum*. The relative abundance values of various microorganisms in XaRLL are the average of XaRLL-1, XaRLL-2, and XaRLL-3; The relative abundance values of various microorganisms in XaRHL are the average of XaRHL-1, XaRHL-2, and XaRHL-3.

解有关<sup>[32]</sup>。葛应兰和孙廷<sup>[16]</sup>的研究也发现, 马铃薯根际土壤中子囊菌门(*Ascomycota*)和担子菌门(*Basidiomycota*)是占据优势的真菌门。Gqozo等<sup>[33]</sup>的研究也通过高通量测序分发现, *Ascomycota* 和 *Basidiomycota* 是小麦根际土壤真菌群落中呈现优势的微生物。此外, *Ascomycota* 和 *Basidiomycota* 也是三七<sup>[34]</sup>、苹果<sup>[35]</sup>中常见的优势真菌菌门。Manici等<sup>[32]</sup>比较分析了土壤中 *Ascomycota* 和 *Basidiomycota* 酶组成的异同, 发现它们均含有很多相同的植物多糖降解酶, 但 *Ascomycota* 更加富含磷和硫代谢酶。除这 2 个菌门外, 在 XaRLL 中占据较大优势的是壶菌门 (*Chytridiomycota*) (7.1%), 而在 XaRHL 中占据

较大优势的是丝孢菌门 (*Mortierellomycota*) (11.4%)。在目水平上, XaRLL 和 XaRHL 真菌群落组成差异较大(图 2B)。在 XaRHL 中拥有绝对优势的是伞菌目 (*Agaricales*) (54.2%), 在 XaRLL 中仅占 4.3%。在 XaRLL 中占据明显优势的粪壳菌目 (*Sordariales*) (26.2%) 和肉座菌目 (*Hypocreales*) (16.2%), 在 XaRHL 中仅占很小的比例 (<5.0%)。在属水平上, XaRLL 和 XaRHL 真菌群落也展现出明显不同(图 2C)。锥盖伞属 (*Conocybe*) 在 XaRLL 中仅占 1.8%, 但在 XaRHL 中占据绝对优势 (54.5%)。腐质霉属 (*Humicola*) 在 XaRLL 中占比 18.5%, 但在 XaRHL 中占比接近于 0。Zopfella (6.5%)、

*Dokmaia* (4.7%)和赤霉菌属(*Gibberella*) (5.1%)在 XaRLL 中均占有一定比例,但在 XaRHL 中接近消失。被孢霉属(*Mortierella*)在 XaRHL 中占比 12.7%,但在 XaRLL 中仅占 2.1%。

LEfSe 分析是一种区分不同样品间微生物差异的常用方法<sup>[36-38]</sup>。本研究通过 LEfSe 分析 (LDA score $\geq$ 4.0)调查了 XaRLL 和 XaRHL 的微生物群落间呈显著差异的生物标志物(图 3)。在细菌群落中,对于 XaRHL,呈显著差异的生物标志物含 2 个门 (*Actinobacteria* 和 *Bacteroidetes*), 2 个纲 (*Actinobacteria* 和 *Saprospirae*), 2 个目 (*Actinomycetales* 和 *Saprospirales*), 3 个科 (*Oxalobacteraceae*、

*Micrococcaceae* 和 *Chitinophagaceae*)以及 3 个属 (*Ramlibacter*、*Arthrobacter* 和 *Flavisolibacter*); 对于 XaRLL,呈显著差异的生物标志物包括 2 个门 (*Proteobacteria* 和 *Nitrospirae*), 2 个纲 (*Deltaproteobacteria* 和 *Nitrospira*), 3 个目 (*Hydrogenophilales*、*Nitrospirales* 和 *Desulfuromonadales*), 3 个科 (*Hydrogenophilaceae*、*Hyphomicrobiaceae* 和 *Geobacteraceae*)以及 5 个属 (*Thiobacillus*、*Rubrivivax*、*Geobacter*、*Rhodoplanes* 和 *Rhodobacter*)。这表明水淹胁迫强度大的区域中苍耳根际细菌特异的生物标志物种类更多,这与  $\alpha$  多样性分析的结果一致。本研究也发现在真菌群落中, XaRLL 中特异性

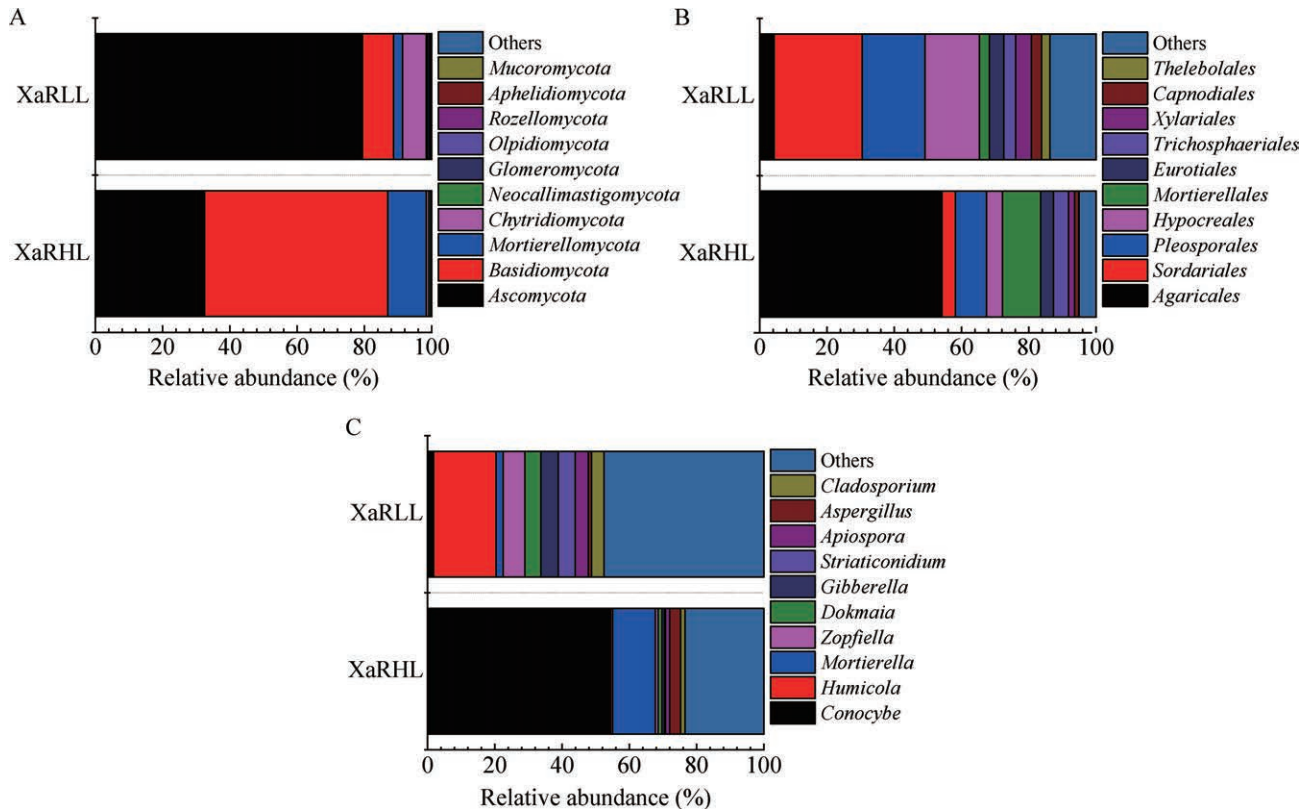


图2 苍耳根际真菌在门(A)、目(B)和属(C)水平上的组成

Figure 2 Fungi composition at the phylum (A), order (B) and genus (C) levels in the rhizospheric soils of *Xanthium sibiricum*. The relative abundance values of various microorganisms in XaRLL are the average of XaRLL-1, XaRLL-2, and XaRLL-3; The relative abundance values of various microorganisms in XaRHL are the average of XaRHL-1, XaRHL-2, and XaRHL-3.

的生物标志物比起 XaRHL 中的多, XaRLL 中特异的生物标记物包括 19 个(1 个门, *Ascomycota*; 3 个纲, 粪壳菌纲 (*Sordariomycetes*)、座囊菌纲(*Dothideomycetes*)和黑粉菌纲 (*Ustilaginomycetes*); 4 个目, *Sordariales*、*Hypocreales*、黑粉菌目 (*Ustilaginales*)和小丛壳科(*Glomerellales*); 5 个科, 毛壳科 (*Chaetomiaceae*)、葡萄穗霉科 (*Stachybotryaceae*)、黑粉菌科(*Ustilaginaceae*)、毛刷囊菌科 (*Trichocomaceae*) 和小囊菌科 (*Plectosphaerellaceae*); 6 个属, 腐质霉属 (*Humicola*)、*Striaticonidium*、踝节菌属 (*Talaromyces*)、黑粉菌属 (*Ustilago*)、赭霉属 (*Ochroconis*)和寡营养丛孢霉属(*Plectosphaerella*), 而 XaRHL 中特异的生物标记物只有 10 个(2 个门, *Mortierellomycota* 和 *Basidiomycota*; 2 个纲, 被孢霉纲 (*Mortierellomycetes*) 和伞菌纲 (*Agaricomycetes*); 2 个目, 被孢霉目 (*Mortierellales*)和 *Agaricales*; 2 个科, 被孢霉科 (*Mortierellaceae*)和粪锈伞科(*Bolbitiaceae*); 2 个属, 被孢霉属 (*Mortierella*) 和锥盖伞属 (*Conocybe*)。更多的细菌或真菌特异生物标志物间接反映了细菌多样性和真菌多样性, 这些多样性可能有助于苍耳适应三峡水库消落区如此强烈的逆境胁迫。以前的研究也采用 LEfSe 分析了其他植物根际土壤的关键生物标记物; 例如, Liu 等<sup>[39]</sup>采用 LEfSe 分析识别关键生物标记物, 并发现山核桃种植园中根际土壤关键的生物标记物为 *Actinobacteria* 和鸡油菌目

(*Cantharellales*), 这与本研究的发现存在差异。

### 2.3 苍耳根际微生物的 $\alpha$ 多样性与代谢功能

本研究采用了 5 个指标参数来表征苍耳根际微生物的  $\alpha$  多样性(表 3), 它们分别是表征微生物群落物种数和丰富度的 Chao1 指数和 Observed\_features, 反映微生物群落均匀度的 Simpson 指数<sup>[40-41]</sup>, 衡量微生物多样性的 Faith\_pd 指数<sup>[42]</sup>, 以及评估群落多样性的 Shannon 指数<sup>[43]</sup>。XaRLL 和 XaRHL 的 Chao1 指数值分别为  $3\ 014.49 \pm 315.97$  和  $2\ 998.87 \pm 186.76$ ; 同样地, 它们的 Observed-features 值分别为  $2\ 991.33 \pm 313.29$  和  $2\ 977.33 \pm 185.71$ 。这表明, 在水淹胁迫强度高的区域, 细菌的丰度相较于水淹胁迫强度低的区域更高。此外, XaRLL 的 Faith\_pd 值、Shannon 值和 Simpson 值均大于 XaRHL。这进一步表明, 在水淹胁迫强度高的区域, 细菌群落的多样性和均匀性相较于水淹胁迫强度低的区域更高。XaRLL 中独有的细菌 OTUs 数量多于 XaRHL (5 948 vs. 5 723), 二者共有的细菌 OTUs 数量为 1 085 个(图 4A)。

通过 PICRUST2<sup>[25]</sup>和 MetaCyc 通路数据库<sup>[26]</sup>的代谢功能分析, 发现 PWY-3781 [aerobic respiration I (cytochrome c)]的相对丰度最高。在 XaRLL 中, 其占比约为 1.5%; 而在 XaRHL 中, 占比约为 1.4% (图 5A)。另外, 这一相对丰度值与我们之前在长江上游乌东德水库消落区观察到的正常生长状态的蕲馨粟根际细菌群落中的相对丰度值几乎相同(约为 1.5%)<sup>[44]</sup>。其次是 PWY-

表3 苍耳根际微生物群落 $\alpha$ 多样性指数

Table 3 Alpha diversity of rhizosphere microbial communities from *Xanthium sibiricum*

Sample	Microbe	Chao1	Faith_pd	Observed_features	Shannon	Simpson
XaRHL	Bacteria	$2\ 998.87 \pm 186.76$	$161.84 \pm 10.59$	$2\ 977.33 \pm 185.71$	$10.15 \pm 0.21$	$0.996\ 0 \pm 0.00$
	Fungi	$579.00 \pm 197.61$	$87.37 \pm 21.86$	$579.00 \pm 197.61$	$4.58 \pm 1.06$	$0.850\ 0 \pm 0.08$
XaRLL	Bacteria	$3\ 014.49 \pm 315.97$	$172.50 \pm 19.66$	$2\ 991.33 \pm 313.29$	$10.46 \pm 0.08$	$0.998\ 0 \pm 0.00$
	Fungi	$763.67 \pm 76.88$	$109.66 \pm 9.31$	$763.67 \pm 76.88$	$6.25 \pm 0.96$	$0.923\ 0 \pm 0.08$



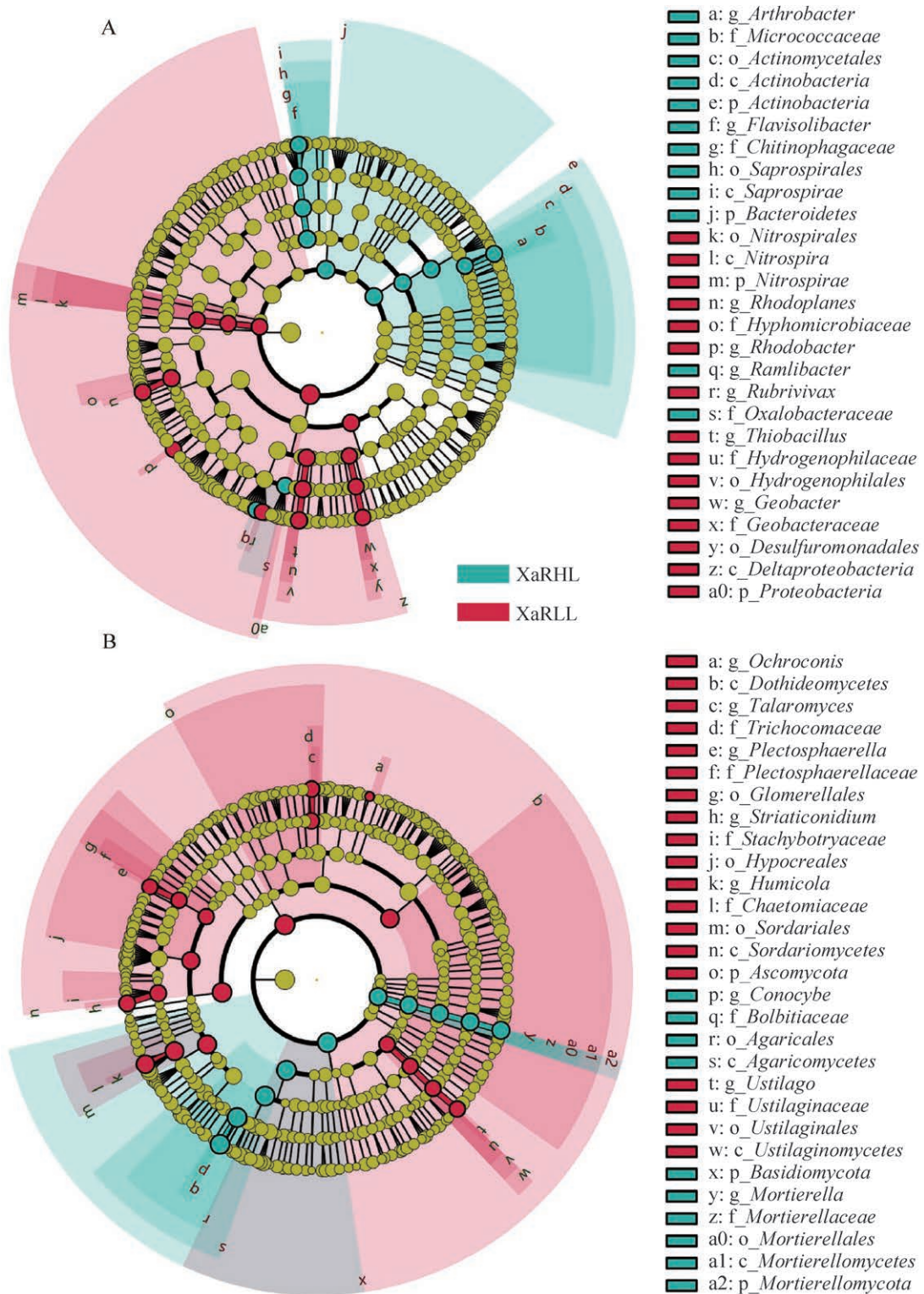


图3 苍耳根际细菌群落(A)和真菌群落(B)的LefSe分析(LDA score $\geq$ 4.0)

Figure 3 LefSe analyses of bacterial (A) and fungal (B) communities in the rhizospheric soils of *Xanthium sibiricum* (LDA score $\geq$ 4.0).

7111 [pyruvate fermentation to isobutanol (engineered)]、PWY-5101 [L-isoleucine biosynthesis II]、ILEUSYN-PWY [L-isoleucine biosynthesis I (from threonine)]、VALSYN-PWY [L-valine biosynthesis]等。XaRLL 和 XaRHL 二者细菌的群落代谢功能组成模式极为相似, top 20 代谢功能的总丰度在整个群落中分别仅占据 15.7% 和 15.1%。这表明在水淹胁迫强度高的区域, 细菌群落 top 20 代谢功能的总丰度相较于水淹胁迫强度低的区域更高。

苍耳根际真菌群落的情况与细菌群落整体趋势相似(表 3)。XaRLL 的 Chao1 指数值为  $763.67 \pm 76.88$ , 而 XaRHL 的为  $579.00 \pm 197.61$ , 二者相差 184.67, 这表明水淹胁迫的增加可能使苍耳对根际真菌群落进行了重新组装, 从而提高了其根际真菌的丰富度。与 Chao1 功能类似的 Observed\_features 指数的分析也进一步证明了这一点。此外, 水淹胁迫强度大的 XaRLL 的真菌多样性也有一定的提升, 正如 Shannon 指数和 Simpson 指数显示的, 与 XaRHL 相比, 分别提升了 1.67 和 0.073 0。XaRLL 和 XaRHL 共有的真菌 OTUs 数量为 484 个, 独有的 OTUs 数量分别为 1 078 和 786 (图 4B)。

此外, 本研究还分析了 XaRLL 和 XaRHL 真菌群落的代谢功能(图 5B), 发现二者的最优势代谢途径同为 PWY-3781, 其次为 PWY-7279 [aerobic respiration II (cytochrome c) (yeast)], 这与乌东德水库消落区薊罌粟根际真菌群落的情况完全相同<sup>[44]</sup>。这些发现表明, 在水库消落区极端逆境下, 植物根际真菌倾向于富集与有氧呼吸相关的代谢途径, 以此作为适应生存的策略。在中国云南高原湖泊的相关研究中, 与前体代谢产物的生成相关的代谢途径中, PWY-3781 和 PWY-7279 的相对丰度也被报道高于其他代谢途径<sup>[45]</sup>。此外, PWY-3781 被发现是

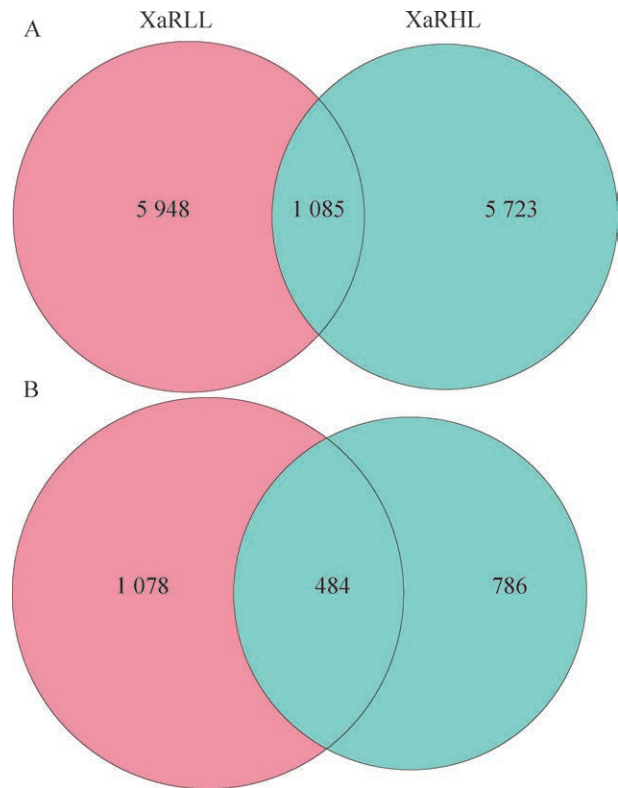


图4 苍耳根际细菌(A)和真菌(B)共有和独有的 OTUs 数量

Figure 4 Shared and unique bacteria (A) and fungal (B) OTUs numbers in the rhizospheric soils of *Xanthium sibiricum*.

*Brachystegia boehmii* 和 *Brachystegia spiciformis* 根际土壤中最重要代谢途径<sup>[46]</sup>。至于剩余的 18 条 top 代谢途径, 在二者中的相对丰度也极为接近。此外, top 20 代谢途径的总丰度恰好与细菌群落的情况截然相反, 即 XaRLL 中 top 20 途径的总丰度低于 XaRHL。

## 2.4 苍耳根际微生物群落变化的环境驱动因子

植物根际微生物群落结构受多种环境因子的共同影响<sup>[38,47-48]</sup>。相应地, 根际土壤中的微生物也会调控土壤中营养元素的转化和循环<sup>[49]</sup>。本研究采用冗余分析方法, 探究了 9 种理化因子(电导率、pH、有效磷、有效钾、铵态氮、碱

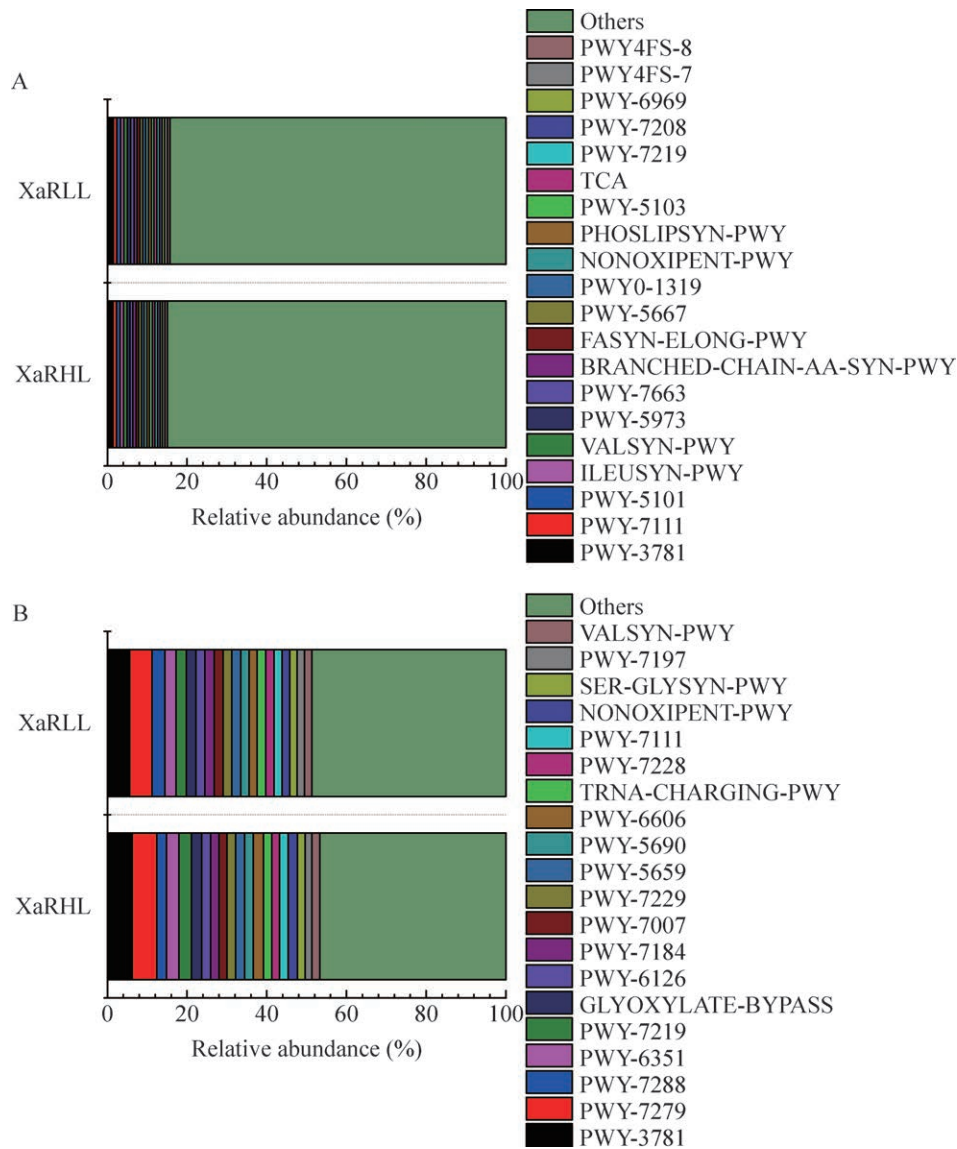


图5 苍耳根际细菌群落(A)和真菌群落(B)的代谢途径分析

Figure 5 Analyses of metabolic pathways for bacterial (A) and fungal (B) communities in the rhizospheric soils of *Xanthium sibiricum*. The relative abundance values of various metabolic pathways in XaRLL are the average of XaRLL-1, XaRLL-2, and XaRLL-3; The relative abundance values of various metabolic pathways in XaRHL are the average of XaRHL-1, XaRHL-2, and XaRHL-3.

解氮、硝态氮、全氮、土壤有机碳)和 5 种土壤酶活(过氧化氢酶、脲酶、碱性磷酸酶、脱氢酶与蔗糖酶)对苍耳根际细菌和真菌群落的影响(图 6)。研究结果显示,第一主轴和第二主轴共同解释了苍耳根际细菌群落总变化中的 66.40% (图 6A); 在各种环境因子中, pH ( $P < 0.05$ )、有效磷

( $P < 0.05$ )、碱解氮( $P < 0.05$ )、全氮( $P < 0.05$ )和铵态氮( $P < 0.05$ )均显著影响苍耳根际细菌群落。Chen 等<sup>[49]</sup>在对香樟(*Cinnamomum camphora*)土壤中的细菌群落分析中也发现, pH、有效磷、碱解氮对细菌群落结构具有显著性的影响。多项研究已经证实, pH 是调控土壤细菌和真菌群落结果

的关键因子<sup>[37-39,50]</sup>。此外,脲酶活性、脱氢酶活性和蔗糖酶活性也能显著影响苍耳根际的细菌群落。Shi 等研究报道了土壤酶在土壤的生化过程中发挥重要的作用,与土壤微生物群落之间存在密切的关系<sup>[51]</sup>。对于真菌群落,冗余分析结果显示,第一主轴和第二主轴共同解释了苍耳根际真菌群落总变化中的 72.40% (图 6B), 比对细菌群落的解释比例更高。这可能是由于苍耳根际真菌群落更易受到消落区土壤环境因子的影响。除了电导率、铵态氮和土壤有机碳外,其余所有测试的变量均能显著影响苍耳根际真菌群落结构( $P<0.05$ )。这与处于不同的生长阶段(幼期、中期、过熟期和衰退期)的胡杨(*Populus euphratica*)根际真菌群落的情况有所不同,后者主要受电导率的影响,其次是总可溶性盐和有效钾<sup>[52]</sup>。在土壤酶活性方面,脲酶活性( $P<0.05$ )、过氧化氢酶活性( $P<0.05$ )和脱氢酶活性( $P<0.05$ )显著影响了苍耳根际真菌群落,而碱性

磷酸酶活性和蔗糖酶活性则未表现出显著影响。这些结果表明,苍耳真菌群落结构对土壤理化性质及酶活的变化是反应强烈的。Li 等<sup>[53]</sup>的研究也证实了土壤酶活与土壤微生物群落结构之间的相关性。

### 3 结论

本研究选取了重庆市云阳县典型三峡水库消落区作为研究区域,针对该区域常见优势植物——苍耳的根际土壤微生物进行了高通量测序分析。研究结果显示,在水淹胁迫强的 XaRLL 中,细菌和真菌的  $\alpha$  多样性均高于水淹胁迫低的 XaRHL。微生物群落的韦恩图分析及关键生物标志物识别结果也间接表明, XaRLL 中微生物多样性略高于 XaRHL。在细菌群落中, *Proteobacteria* 是最为优势的菌门,且 XaRLL 中 *Proteobacteria* 的相对丰度高于 XaRHL; 而在真菌群落中,最为优势的菌门则有所不同,分别

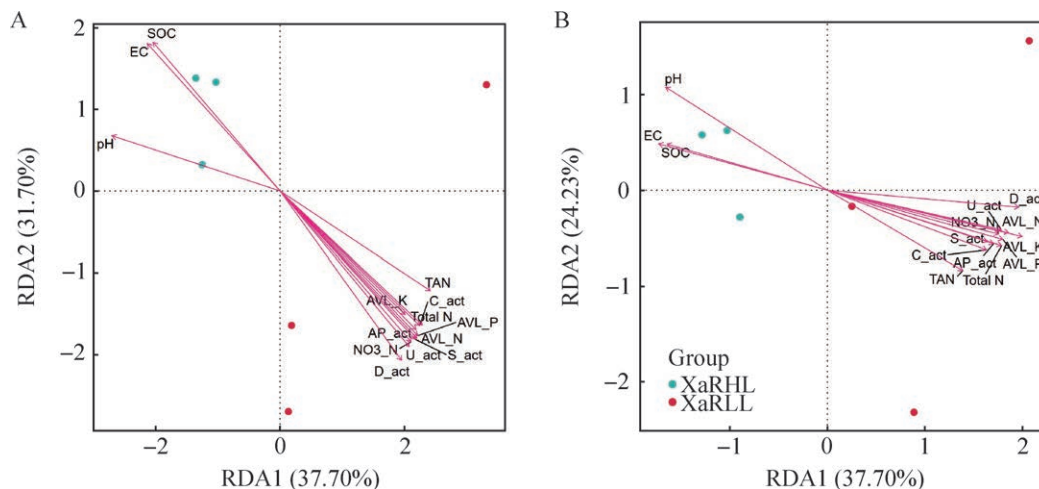


图6 苍耳根际细菌群落(A)和真菌群落(B)的冗余分析

Figure 6 Redundancy analyses for bacteria (A) and fungal (B) communities in the rhizospheric soils of *Xanthium sibiricum*. AVL\_P, EC, AVL\_K, AVL\_N, SOC, Total N, TAN, and NO<sub>3</sub>-N refer to available phosphorus, conductivity, available potassium, alkaline hydrolyzable nitrogen, soil organic carbon, total nitrogen, ammonium nitrogen, and nitrate nitrogen, respectively; C\_act, U\_act, AP\_act, D\_act, S\_act refer to catalase activity, urease activity, alkaline phosphatase activity, dehydrogenase activity, and sucrase activity, respectively.

为 *Ascomycota* 和 *Basidiomycota*。此外, 这 2 个真菌菌门的相对丰度总和在 XaRLL 和 XaRHL 中是相近的。三峡水库消落区苍耳根际微生物群落易受其环境因子的影响, 冗余分析结果显示, 第一主轴和第二主轴分别解释了细菌群落和真菌群落变化中的 66.40% 和 72.40%。本研究成果有望为理解水库消落区极端生境下优势植物如何通过组装根际微生物群落结构来适应逆境环境提供理论基础。

## 作者贡献声明

周兰芳: 研究方案设计、采样、样品分析、数据处理、作图、论文撰写; 吴胜军: 研究方案设计、数据处理、论文指导与修改; 马茂华: 数据分析、论文指导与修改; 邹航: 初稿的审阅与修订; 黄金夏: 采样、样品分析、数据处理; 杨军: 采样、样品分析、数据处理。

## 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] 孙小祥, 易雪梅, 黄远洋, 陈姗姗, 马茂华, 吴胜军. 三峡库区消落带四种主要植物叶片功能性状分异特征[J]. 三峡生态环境监测, 2021, 6(4): 1-10. SUN XX, YI XM, HUANG YY, CHEN SS, MA MH, WU SJ. Variation features of plant leaf functional traits for four main species in the hydro-fluctuation zone of Three Gorges Reservoir[J]. *Ecology and Environmental Monitoring of Three Gorges*, 2021, 6(4): 1-10 (in Chinese).
- [2] 张乐满, 兰波, 张东升, 刘英杰, 张丽红, 许文锋, 段晨辉, 敦静怡, 刘正学. 三峡水库涪陵-奉节段消落带优势草本植物生态位与种间联结性研究[J]. 生态学报, 2022, 42(8): 3228-3240. ZHANG LM, LAN B, ZHANG DS, LIU YJ, ZHANG LH, XU WF, DUAN CH, DUN JY, LIU ZX. Niche and interspecific association of dominant herbaceous plants in the water-level-fluctuating zone of Fuling-Fengjie section of the Three Gorges Reservoir[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(8): 3228-3240 (in Chinese).
- [3] 饶洁, 唐强, 冯韞, 韦杰, 贺秀斌. 三峡水库消落带生境特征与植被恢复模式[J]. 水土保持学报, 2024, 38(1): 310-318. RAO J, TANG Q, FENG Y, WEI J, HE XB. Habitat condition and vegetation restoration patterns in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2024, 38(1): 310-318 (in Chinese).
- [4] 禹妍彤, 鲍玉海, 吕佼容, 谢航宇, 张浩哲, 贺秀斌. 三峡水库消落带不同水位高程土壤碳氮磷生态化学计量学特征[J]. 长江流域资源与环境, 2023, 32(12): 2558-2567. YU YT, BAO YH, LV JR, XIE HY, ZHANG HZ, HE XB. Ecological stoichiometric characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus at different elevations in water level fluctuation zone of Three Gorges Reservoir[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2023, 32(12): 2558-2567 (in Chinese).
- [5] 曾文, 李强, 马毅楠, 马荣, 张晓霞, 李世贵, 魏海雷, 谷医林. 北京草莓种植区土壤微生物群落结构解析[J]. 生物资源, 2024, 46(1): 1-10. ZENG W, LI Q, MA YN, MA R, ZHANG XX, LI SG, WEI HL, GU YL. Analysis of soil microbial community structure in strawberry planting areas in Beijing[J]. *Biotic Resources*, 2024, 46(1): 1-10 (in Chinese).
- [6] 刘京伟, 李香真, 姚敏杰. 植物根际微生物群落构建的研究进展[J]. 微生物学报, 2021, 61(2): 231-248. LIU JW, LI XZ, YAO MJ. Research progress on assembly of plant rhizosphere microbial community[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(2): 231-248 (in Chinese).
- [7] ZUO JJ, ZU MT, LIU L, SONG XM, YUAN YD. Composition and diversity of bacterial communities in the rhizosphere of the Chinese medicinal herb *Dendrobium*[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 127.
- [8] SOHN SI, AHN JH, PANDIAN S, OH YJ, SHIN EK, KANG HJ, CHO WS, CHO YS, SHIN KS. Dynamics of bacterial community structure in the rhizosphere and root nodule of soybean: impacts of growth stages and varieties[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(11): 5577.
- [9] CASTRILLO G, TEIXEIRA PJPL, PAREDES SH, LAW TF, de LORENZO L, FELTCHER ME, FINKEL OM, BREAKFIELD NW, MIECZKOWSKI P, JONES CD, PAZ-ARES J, DANGL JL. Root microbiota drive direct integration of phosphate stress and immunity[J]. *Nature*, 2017, 543(7646): 513-518.
- [10] FITZPATRICK CR, COPELAND J, WANG PW, GUTTMAN DS, KOTANEN PM, JOHNSON MTJ. Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(6): E1157-E1165.
- [11] XU TS, JIANG WL, QIN DD, LIU TG, ZHANG JM, CHEN WQ, GAO L. Characterization of the microbial communities in wheat tissues and rhizosphere soil caused by dwarf bunt of wheat[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 5773.
- [12] LI J, LUO ZQ, ZHANG CH, QU XJ, CHEN M, SONG T, YUAN J. Seasonal variation in the rhizosphere and non-rhizosphere microbial community structures and functions of *Camellia yuhsienensis* hu[J]. *Microorganisms*, 2020, 8(9): 1385.

- [13] 谭雪, 董智, 张丽苗, 袁中勋, 李昌晓. 三峡库区消落带3种人工种植植物土壤理化性质、酶活性及细菌多样性季节变化特征[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2023, 40(4): 59-69.  
TAN X, DONG Z, ZHANG LM, YUAN ZX, LI CX. Seasonal dynamics of soil physicochemical properties, enzyme activity and bacterial diversity of three revegetation species in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir area[J]. Journal of Chongqing Normal University (Natural Science), 2023, 40(4): 59-69 (in Chinese).
- [14] XU DL, YU XW, YANG JB, ZHAO XP, BAO YY. High-throughput sequencing reveals the diversity and community structure in rhizosphere soils of three endangered plants in western Ordos, China[J]. Current Microbiology, 2020, 77(10): 2713-2723.
- [15] SHEN QQ, YANG JY, SU DF, LI ZY, XIAO W, WANG YX, CUI XL. Comparative analysis of fungal diversity in rhizospheric soil from wild and reintroduced *Magnolia sinica* estimated via high-throughput sequencing[J]. Plants, 2020, 9(5): 600.
- [16] 葛应兰, 孙廷. 马铃薯根际与非根际土壤微生物群落结构及多样性特征[J]. 生态环境学报, 2020, 29(1): 141-148.  
GE YL, SUN T. Soil microbial community structure and diversity of potato in rhizosphere and non-rhizosphere soil[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2020, 29(1): 141-148 (in Chinese).
- [17] SONG Q, SONG XS, DENG X, LUO JY, WANG JK, MIN K, SONG RQ. Effects of plant growth promoting Rhizobacteria microbial on the growth, rhizosphere soil properties, and bacterial community of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings[J]. Scandinavian Journal of Forest Research, 2021, 36(4): 249-262.
- [18] 中华人民共和国农业部. 土壤检测 第2部分: 土壤pH的测定: NY/T 1121.2—2006[S]. 北京: 中国农业出版社, 2006.  
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Soil testing Part 2: Method for determination of soil pH: NY/T 1121.2—2006[S]. Beijing: China Agriculture Press, 2006 (in Chinese).
- [19] 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. Nitrogen determination methods of forest soils: LY/T 1228—2015[S]. Beijing: Standards Press of China, 2015 (in Chinese).
- [20] 国家林业局. 森林土壤水解性氮的测定: LY/T 1229—1999[S]. 1999.  
National Forestry Administration. Determination of hydrolyzable nitrogen in forest soil: LY/T 1229—1999[S]. 2019 (in Chinese).
- [21] 中华人民共和国农业部. 土壤检测 第7部分: 土壤有效磷的测定: NY/T 1121.7—2014[S]. 北京: 中国农业出版社, 2006.  
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Soil testing Part 7: Method for determination of available phosphorus in soil: NY/T 1121.7—2014[S]. Beijing: China Agriculture Press, 2006 (in Chinese).
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.  
BAO SD. Soil agrochemical analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese).
- [23] 中华人民共和国环境保护部. 土壤电导率的测定 电极法: HJ 802—2016[S]. 北京: 中国环境科学出版社, 2016.  
Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China. Soil quality—Determination of conductivity—Electrode method: HJ 802—2016[S]. Beijing: China Environmental Science Press, 2016 (in Chinese).
- [24] 周兰芳, 吴胜军, 马茂华. 白鹤滩水库消落带优势植物银胶菊根际微生物群落组成、多样性及潜在代谢功能分析[J]. 昆明理工大学学报(自然科学版), 2023, 48(6): 112-122.  
ZHOU LF, WU SJ, MA MH. Composition, diversity, and potential metabolic function analysis of rhizosphere microbial community of the dominant plant *Parthenium hysterophorus* L. in the water-level-fluctuation zone of Baihetan Reservoir[J]. Journal of Kunming University of Science and Technology (Natural Science), 2023, 48(6): 112-122 (in Chinese).
- [25] DOUGLAS GM, MAFFEI VJ, ZANEVELD JR, YURGEL SN, BROWN JR, TAYLOR CM, HUTTENHOWER C, LANGILLE MGI. PICRUSt2 for prediction of metagenome functions[J]. Nature Biotechnology, 2020, 38(6): 685-688.
- [26] CASPI R, BILLINGTON R, KESELER IM, KOTHARI A, KRUMMENACKER M, MIDFORD PE, ONG WK, PALEY S, SUBHRAVETI P, KARP PD. The MetaCyc database of metabolic pathways and enzymes: a 2019 update[J]. Nucleic Acids Research, 2020, 48(D1): D445-D453.
- [27] GUPTA RS. The phylogeny of proteobacteria: relationships to other eubacterial *Phyla* and eukaryotes[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2000, 24(4): 367-402.
- [28] LUNDBERG DS, LEBEIS SL, PAREDES SH, YOURSTONE S, GEHRING J, MALFATTI S, TREMBLAY J, ENGELBREKTSON A, KUNIN V, del RIO TG, EDGAR RC, EICKHORST T, LEY RE, HUGENHOLTZ P, TRINGE SG, DANGL JL. Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome[J]. Nature, 2012, 488(7409): 86-90.
- [29] HUANG YH. Comparison of rhizosphere and endophytic microbial communities of Chinese leek through high-throughput 16S rRNA gene Illumina sequencing[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2018, 17(2): 359-367.
- [30] SONG Z, ZHANG RH, FU WD, ZHANG T, YAN J, ZHANG GL. High-throughput sequencing reveals bacterial community composition in the rhizosphere of the invasive plant *Flaveria bidentis*[J]. Weed Research, 2017, 57(3): 204-211.
- [31] LING N, WANG TT, KUZYAKOV Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions[J]. Nature Communications, 2022, 13(1): 836.
- [32] MANICI LM, CAPUTO F, de SABATA D, FORNASIER F. The enzyme patterns of Ascomycota and Basidiomycota fungi reveal their different functions in soil[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 196: 105323.
- [33] GQOZO MP, BILL M, SIYOUM N, LABUSCHAGNE

- N, KORSTEN L. Fungal diversity and community composition of wheat rhizosphere and non-rhizosphere soils from three different agricultural production regions of South Africa[J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 151: 103543.
- [34] TAN Y, CUI YS, LI HY, KUANG AX, LI XR, WEI YL, JI XL. Rhizospheric soil and root endogenous fungal diversity and composition in response to continuous *Panax notoginseng* cropping practices[J]. *Microbiological Research*, 2017, 194: 10-19.
- [35] FRANKE-WHITTLE IH, MANICI LM, INSAM H, STRES B. Rhizosphere bacteria and fungi associated with plant growth in soils of three replanted apple orchards[J]. *Plant and Soil*, 2015, 395(1): 317-333.
- [36] HUANG K, JIANG QP, LIU LH, ZHANG ST, LIU CL, CHEN HT, DING W, ZHANG YQ. Exploring the key microbial changes in the rhizosphere that affect the occurrence of tobacco root-knot nematodes[J]. *AMB Express*, 2020, 10(1): 72.
- [37] LEI HY, LIU AK, HOU QW, ZHAO QS, GUO J, WANG ZJ. Diversity patterns of soil microbial communities in the *Sophora flavescens* rhizosphere in response to continuous monocropping[J]. *BMC Microbiology*, 2020, 20(1): 272.
- [38] NAN J, CHAO LM, MA XD, XU DL, MO L, ZHANG XD, ZHAO XP, BAO YY. Microbial diversity in the rhizosphere soils of three *Stipa* species from the eastern Inner Mongolian grasslands[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 22: e00992.
- [39] LIU JP, TANG YJ, BAO JS, WANG HK, PENG FR, TAN PP, CHU GL, LIU S. A stronger rhizosphere impact on the fungal communities compared to the bacterial communities in pecan plantations[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 899801.
- [40] 郭芝芝, 苏振华, 邸琰茗, 郭道宇. 北运河京津冀段河道浮游微生物群落多样性变化分析[J]. *环境科学*, 2022, 43(2): 803-812.
- GUO ZZ, SU ZH, DI YM, GUO XY. Analysis on diversity of plankton microbial community in the Beijing-Tianjin-Hebei section of the north canal river[J]. *Environmental Science*, 2022, 43(2): 803-812 (in Chinese).
- [41] CHAO A, CHIU C. *Species Richness: Estimation and Comparison*[M]. Hoboken: John Wiley & Sons, Ltd., 2016
- [42] FAITH DP, RICHARDS ZT. Climate change impacts on the tree of life: changes in phylogenetic diversity illustrated for *Acropora* corals[J]. *Biology*, 2012, 1(3): 906-932.
- [43] 李鹏洋, 安启睿, 王新皓, 孙思宇, 李肖乾, 郑娜. 辽河四平段流域河流沉积物微生物群落多样性和结构分析[J]. *环境科学*, 2022, 43(5): 2586-2594.
- LI PY, AN QR, WANG XH, SUN SY, LI XQ, ZHENG N. Analysis on diversity and structure of microbial community in river sediment of Siping section of Liaohe River[J]. *Environmental Science*, 2022, 43(5): 2586-2594 (in Chinese).
- [44] ZHOU LF, WU SJ, MA MH. First insights into diversity and potential metabolic pathways of bacterial and fungal communities in the rhizosphere of *Argemonemexicana* L. (*Papaveraceae*) from the water-level-fluctuation zone of Wudongde Reservoir of the Upper Yangtze River, China[J]. *Biodiversity Data Journal*, 2023, 11: e101950.
- [45] LIU Q, CHANG FQ, XIE P, ZHANG Y, DUAN LZ, LI HY, ZHANG XN, ZHANG Y, LI DL, ZHANG HC. Microbiota assembly patterns and diversity of nine plateau lakes in Yunnan, Southwestern China[J]. *Chemosphere*, 2023, 314: 137700.
- [46] ANTÓNIO CBS, OBIEZE C, JACINTO J, MAQUIA ISA, MASSAD T, RAMALHO JC, RIBEIRO NS, MÁGUAS C, MARQUES I, RIBEIRO-BARROS AI. Linking bacterial rhizosphere communities of two pioneer species, *Brachystegia boehmii* and *B. spiciformis*, to the ecological processes of miombo woodlands[J]. *Forests*, 2022, 13(11): 1840.
- [47] WAN WJ, TAN JD, WANG Y, QIN Y, HE HM, WU HQ, ZUO WL, HE DL. Responses of the rhizosphere bacterial community in acidic crop soil to pH: changes in diversity, composition, interaction, and function[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 700: 134418.
- [48] LIU AL, LI YX, WANG QQ, ZHANG XR, XIONG J, LI Y, LEI YH, SUN YF. Analysis of microbial diversity and community structure of rhizosphere soil of *Cistanche salsa* from different host plants[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 971228.
- [49] CHEN DQ, SUN WH, XIANG S, ZOU SQ. High-throughput sequencing analysis of the composition and diversity of the bacterial community in *Cinnamomum camphora* soil[J]. *Microorganisms*, 2021, 10(1): 72.
- [50] LÓPEZ-LOZANO NE, ECHEVERRÍA MOLINAR A, ORTIZ DURÁN EA, HERNÁNDEZ ROSALES M, SOUZA V. Bacterial diversity and interaction networks of *Agave lechuguilla* rhizosphere differ significantly from bulk soil in the oligotrophic basin of cuatro cienegas[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1028.
- [51] SHI HN, YANG JL, LI Q, PINCHU CE, SONG ZH, YANG HL, LUO Y, LIU CL, FAN W. Diversity and correlation analysis of different root exudates on the regulation of microbial structure and function in soil planted with *Panax notoginseng*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1282689.
- [52] LI YY, DANG HL, LV XH, WANG ZK, PU XZ, ZHUANG L. High-throughput sequencing reveals rhizosphere fungal community composition and diversity at different growth stages of *Populus euphratica* in the lower reaches of the Tarim River[J]. *PeerJ*, 2022, 10: e13552.
- [53] LI Y, NIE C, LIU YH, DU W, HE P. Soil microbial community composition closely associates with specific enzyme activities and soil carbon chemistry in a long-term nitrogen fertilized grassland[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 654: 264-274.