

研究报告

四川三台县麦冬//玉米间作体系根际微生物多样性及功能分析

孙小芳, 曾华兰*, 刘勇, 何炼, 况再银, 代顺冬, 华丽霞, 蒋秋平

四川省农业科学院经济作物研究所, 四川 成都 610300

孙小芳, 曾华兰, 刘勇, 何炼, 况再银, 代顺冬, 华丽霞, 蒋秋平. 四川三台县麦冬//玉米间作体系根际微生物多样性及功能分析[J]. 微生物学通报, 2025, 52(1): 290-308.

SUN Xiaofang, ZENG Hualan, LIU Yong, HE Lian, KUANG Zaiyin, DAI Shundong, HUA Lixia, JIANG Qiuping. Biodiversity and functions of rhizosphere microbiome in the *Ophiopogon japonicus*-maize intercropping system in Santai County, Sichuan Province[J]. Microbiology China, 2025, 52(1): 290-308.

摘要: 【背景】麦冬//玉米间作是麦冬产区最主要的种植模式, 解析该模式根际土壤微生物群落及功能, 为利用栽培措施改良土壤生态环境及从土壤微生物生态学角度揭示麦冬//玉米间作生态种植机理提供理论依据。【目的】明确麦冬//玉米间作体系下根际土壤微生物群落结构及功能。【方法】分别采集单作与间作麦冬、玉米根际土壤, 采用 Illumina-NovaSeq 高通量测序技术对根际土壤中微生物群落结构和功能进行分析。【结果】间作显著提高麦冬株高及产量, 而对玉米则影响较小。间作条件下, 麦冬、玉米根际土壤细菌多样性与单作无显著差异, 但麦冬根际真菌多样性提高, 玉米根际真菌多样性降低。与单作相比, 间作使麦冬根际放线菌门(*Actinobacteriota*)、被孢霉门(*Mortierellomycota*)、*Xenomyrothecium* 和赤霉属(*Gibberella*)的相对丰度降低, 而富集了子囊菌门(*Ascomycota*)、毛霉菌门(*Mucoromycota*)、拟棘壳孢属(*Pyrenochaetopsis*)、根霉属(*Rhizopus*)、镰刀菌属(*Fusarium*)、链格孢属(*Alternaria*)、溶杆菌属(*Lysobacter*)和罗河杆菌属(*Rhodanobacter*)等。间作使玉米根际子囊菌门、脱硫杆菌门(*Desulfobacterota*)、粘菌门(*Myxococcota*)、小鬼伞属(*Coprinellus*)和镰刀菌属的相对丰度增加, 枝孢菌科(*Cladosporiaceae*)等 10 个科、*Xenomyrothecium* 和赤霉属的数量则显著减少。在 3 种 KEGG 水平上, 单、间作麦冬和玉米根际微生物各代谢通路的相对丰度均无显著性差异。间作使植物病原菌、土壤腐生生物和木质腐生生物共存功能群显著富集在麦冬和玉米根际, 间作显著降低了寄生真菌功能群在玉米根际的相对丰度, 而在麦冬根际中则显著提

资助项目: 四川省自然科学基金(2023NSFSC1262); 国家现代农业产业技术体系四川道地中药材创新团队专项资金(SCCXTD-2020-19); 国家中药材产业技术体系成都综合试验站项目(CARS-21-21); 四川省财政自主创新专项(2022ZZCX078)

This work was supported by the Natural Science Foundation of Sichuan Province (2023NSFSC1262), the Sichuan Authentic Chinese Herbal Medicine Innovation Team Project (SCCXTD-2020-19), the National Chinese Medicinal Materials Technology System Project (CARS-21-21), and the Sichuan Provincial Finance Independent Innovation Project (2022ZZCX078).

*Corresponding author. E-mail: zhl0529@126.com

Received: 2024-04-10; Accepted: 2024-05-30; Published online: 2024-07-01

高。此外，间作条件下，植物病原菌功能群相对丰度在玉米根际显著降低，在麦冬根际则显著提高。【结论】麦冬//玉米间作促进麦冬生长，提高麦冬产量，对麦冬、玉米根际细菌群落结构和功能的影响较小，大部分菌属均无显著性差异，而真菌群落结构和功能则受种间互作的影响较大，大多数菌属表现出趋同和趋异显著性变化。

关键词：麦冬；玉米；间作；根际微生物；高通量测序

Biodiversity and functions of rhizosphere microbiome in the *Ophiopogon japonicus*-maize intercropping system in Santai County, Sichuan Province

SUN Xiaofang, ZENG Hualan*, LIU Yong, HE Lian, KUANG Zaiyin, DAI Shundong, HUA Lixia, JIANG Qiuping

Industrial Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610300, Sichuan, China

Abstract: [Background] *Ophiopogon japonicus*-maize intercropping is the main planting mode in *Ophiopogonis Radix* producing areas. Revealing the microbiome structure and functional changes in the rhizosphere soil of this mode is crucial for ecological intercropping. **[Objective]** To investigate the diversity and functions of rhizosphere microbiome in the *O. japonicus*-maize intercropping system. **[Methods]** We employed Illumina-NovaSeq high-throughput sequencing of the 16S rRNA gene of bacteria and the ITS rDNA of fungi to study the microbiome structure and functions in the rhizosphere soil samples of the *O. japonicus*-maize intercropping system and monoculture systems. **[Results]** Intercropping significantly increased the plant height and yield of *O. japonicus* but had little effect on maize. The bacterial diversity in rhizosphere soil of both plants had no significant difference between intercropping and monoculture patterns. However, compared with monoculture, intercropping increased the fungal diversity in the rhizosphere soil of *O. japonicus* and decreased the fungal diversity in the rhizosphere soil of maize. Compared with monoculture, intercropping reduced the relative abundance of *Actinobacteriota*, *Mortierellomycota*, *Xenomyrothecium*, and *Gibberella* but enriched *Ascomycota*, *Mucoromycota*, *Pyrenochaetopsis*, *Rhizopus*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Lysobacter*, and *Rhodanobacter* in the rhizosphere of *O. japonicus*. In the rhizosphere of maize, intercropping increased the relative abundance of *Ascomycota*, *Desulfobacterota*, *Myxococcota*, *Coprinellus*, and *Fusarium*, while decreasing the relative abundance of ten families including *Cladosporiaceae* and two genera of *Xenomyrothecium* and *Gibberella*. No significant differences were observed in the relative abundance of KEGG pathways of rhizosphere microbiome between monoculture and intercropping modes. Intercropping significantly increased the relative abundance of plant pathogens, soil saprotrophs, and wood saprotrophs in the rhizosphere of both *O. japonicus* and maize. However, it decreased the relative abundance of fungal parasites in the rhizosphere of maize while increasing that in the rhizosphere of *O. japonicus*. Furthermore, intercropping reduced the relative abundance of plant pathogens in the rhizosphere of maize but significantly

increased that in the rhizosphere of *O. japonicus*. **[Conclusion]** The intercropping of *O. japonicus* and maize promotes the growth and increases the yield of *O. japonicus*. It has mild effects on the structure and functions of rhizosphere bacterial community of *O. japonicus* and maize, and most bacterial genera displayed no significant difference between the two cropping modes. However, the structure and functions of fungal community were greatly influenced by intercropping, and most fungal genera showed significant convergence or divergence.

Keywords: *Ophiopogon japonicus*; maize; intercropping; rhizosphere microorganism; high-throughput sequencing

麦冬 [*Ophiopogon japonicus* (Linn. f.) Ker-Gawl.]为百合科沿阶草属多年生草本植物,以干燥块根入药,具有养阴生津、润肺清心等功效^[1],是著名的川产道地药材。麦冬主产于四川省三台县,获国家地理标志产品保护,产量约占全国产量的70%以上,出口量占全国出口总量的80%以上^[2-3]。麦冬产业作为三台县农业特色产业之一,是该县涪江沿岸乡镇约10万农民的重要经济来源,其种植收入占产区药农人均纯收入的70%以上^[3]。

生态农业是中药农业的必由之路,中药生态农业已成为中药农业发展的国家战略^[4]。尽管现阶段中药材生产仍以传统农业种植为主,但生态种植越来越得到重视,且发展越来越快,根据国家中药材产业技术体系相关专家对我国21个地区的调研数据显示,2022年中药材生态种植面积已超过33.3万 hm^2 ^[5]。目前,学者们已开展了70余种中药材林下种植、拟境栽培、野生抚育、间套作等生态种植模式的探索和应用^[5]。麦冬//玉米间作是麦冬产区最主要的种植模式,占麦冬产区种植面积的95%以上。麦冬//玉米间作充分利用了田间光、热、肥等资源,同时由于玉米的遮阴、保湿、调温等作用,对麦冬的生长发育起到了极好的促进作用,保证了“稳粮增收”,具有显著的经济效益和生态效益^[6]。

根际是作物-土壤-微生物互作的主要场所,根际微生物参与土壤中多种物质代谢和能量交

换过程,是土壤生物活性的主要承担者^[6]。根际微生物的数量和种类是影响植物生长发育和健康状况的重要因素,有益微生物可通过提高土壤有效养分含量及吸收,在促进植物生长的同时提高植物抗逆能力^[7-9]。栽培模式影响根际土壤微生物群落结构及功能,合理的轮作、间套作种植模式不仅能够发挥不同作物在光能和养分利用上的互补优势,提高耕地利用效率,更能改良土壤结构,提高土壤养分的有效性,丰富土壤微生物多样性,抑制作物连作障碍。顾嘉诚等^[10]在探究玉米/大豆间作对根际土壤微生物群落和磷素生物有效性的影响试验中发现,玉米/大豆间作提高根际土壤有机质、速效磷、微生物生物量磷和地上部生物量,同时间作改变了根际土壤微生物群落结构,变形菌门(*Proteobacteria*)和鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)等优势微生物丰度增加。另一项研究表明,玉米间作提高柴胡中的皂苷、脂肪酰和有机酸含量,降低磷脂含量^[11]。此外,菊花与玉米间作一方面提高了菊花的产量和有效成分,提高了土壤酶活性,改善了土壤理化性质;另一方面使菊花和玉米根际土壤微生物群落相互关系更加复杂,并且在土壤中富集了芽孢杆菌属(*Bacillus*)和鞘氨醇单胞菌属等大量有益微生物^[12]。总之,多数作物与玉米间作一方面改善了土壤理化性质、提高土壤微生物总量、丰富微生物群落结构、优化不同生态位微生物物种多样性;但另

一方面也存在一些问题:(1) 连续种植相同作物可能会导致土壤中某些营养元素的积累或耗尽,从而导致土壤养分失衡;(2) 间作作物间的化感作用使得病虫害的发生和传播具有一定的复杂性^[13],导致病虫害防控困难;(3) 间作中由于种植周期的差异及土壤水分的分配不均,可能导致水分的浪费和利用率低下^[14];(4) 由于作物的市场需求和价格波动较大,以及产量的不同,可能导致经济效益不稳定^[15]。然而,麦冬//玉米间作根际作用对土壤微生物的影响尚缺乏全面的了解,间作对麦冬根际微生物区系的影响尚不清楚,因此,本研究以麦冬单作与麦冬//玉米间作模式下根际土壤为研究对象,分析不同模式下根际土壤微生物群落及功能变化,以此明确土壤微生物类群的增减趋势,揭示麦冬//玉米间作调控土壤微生态环境的作用机理,为维持中药材健康发展及中药材生态种植科学研究和推广应用提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 试验区概况

试验区位于四川省绵阳市三台县刘营镇麦冬标准化种植基地(31.20°N, 104.99°E),年平均气温 16.7 °C,年均降水 883 mm,年日照时数 1 378.4 h,全年无霜期平均为 270 d。试验土壤类型为棕壤土, pH 值 6.97,有机质含量 36.26 g/kg,全氮含量 1 300.15 mg/kg,速效磷含量 85.32 mg/kg,速效钾含量 192.85 mg/kg。

1.2 主要试剂和仪器

Ezup 柱式土壤 DNA 抽提试剂盒,生工生物工程(上海)股份有限公司; 2×Taq PCR Master Mix,南京诺唯赞生物科技有限公司; AxyPreDNA 凝胶回收试剂盒, Axygen 公司。NanoDrop™ 2000 超微量分光光度计, Thermo Fisher Scientific 公司; 凝胶电泳仪和凝胶成像仪,伯乐公司;

电泳槽,北京六一生物科技有限公司。

1.3 试验设计

供试麦冬品种为‘川麦冬 1 号’,玉米品种为‘郑单 958’。

布置田间小区试验,设置单作麦冬、单作玉米和麦冬间作玉米 3 个处理,每处理 3 次重复,随机区组排列,小区面积为 80 m²。麦冬于 2022 年 3 月下旬栽插,株行距均为 8 cm,种植密度约为 150 株/m²。玉米于同一时期播种,玉米行宽 60 cm,株距 30 cm,等行单株种植,种植密度约为 5 株/m²。单、间作各小区的施肥及田间管理方式相同。

1.4 土壤样品采集

于 8 月下旬采集根际土壤样品,此时麦冬处于走根壮苗期,玉米处于蜡熟期。采用五点取样法,每小区分别选择除边 3 行外长势均匀的植株,每点麦冬和玉米各选取 10 株,利用铁锹和长柄刀将植株连根拔起,抖掉多余的耕作层土,用无菌镊子收集附着在根表面的土即为根际土。同一小区内的土样混合均匀作为一个待检测样品,用洁净自封袋封存并贴上标签, 4 °C 保存转运。单作玉米、间作玉米、单作麦冬和间作麦冬根际样品名称分别定为 M、MOM、O 和 MOO。所有土壤样品带回实验室后及时液氮速冻,于-80 °C 冰箱保存用于提取微生物总 DNA,进行微生物群落多样性及功能分析。

1.5 产量指标的测定

于玉米收获期以五点取样法每点选取 10 株玉米测定株高,并测定各小区玉米实际产量,自然干燥后测定干重。于麦冬收获期以五点取样法每点选取 30 株麦冬测定株高,并测定各小区麦冬块根鲜重产量,50 °C 烘干后测定干重。

1.6 土壤 DNA 提取与扩增测序

采用 Ezup 柱式土壤 DNA 抽提试剂盒提取

各根际土壤总 DNA, 使用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 提取的质量, 使用 NanoDrop™ 2000 测定 DNA 的浓度和纯度。利用引物 319F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')扩增细菌 16S rRNA 基因 V3-V4 区域^[16], 采用引物 ITS5F (5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3')和 ITS2R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')扩增真菌 ITS1-5F 区域^[17]。PCR 反应体系(50 μ L): DNA 模板(20 ng/ μ L) 2 μ L, 正、反向引物(5 μ mol/L) 各 1 μ L, 2 \times Taq PCR Master Mix 25 μ L, 无菌 ddH₂O 补足 50 μ L。PCR 反应条件: 95 $^{\circ}$ C 5 min; 95 $^{\circ}$ C 30 s, 55 $^{\circ}$ C 45 s, 72 $^{\circ}$ C 1 min, 30 个循环; 72 $^{\circ}$ C 7 min。PCR 扩增产物经纯化回收后用于高通量测序。基于 Illumina NovaSeq 平台双端 PE250 测序由天津诺禾致源科技有限公司完成。

1.7 数据处理与分析

对测序得到的原始数据(raw data)进行拼接、过滤得到有效数据(clean data), 基于有效数据通过 divisive amplicon denoising algorithm 2 (DADA2)进行降噪并过滤掉丰度小于 5 的序列^[18], 获得最终的扩增子序列变异体(amplicon sequence variants, ASVs)^[19], 对应于 OTU 代表序列。对于得到的 ASVs, 一方面对每个 ASV 的代表序列做物种注释, 得到对应的物种信息和基于物种的丰度分布情况。另一方面, 利用诺禾云分析平台对 ASVs 进行丰度、 α 多样性(alpha diversity)和 β 多样性(beta diversity)、Venn 图等分析。同时, 通过主坐标分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)、主成分分析(principal component analysis, PCA)和非度量多维尺度(non-metric multi-dimensional scaling, NMDS)法等降维分析和样本聚类树展示, 探究不同样本间群落结构的差异^[10,17]。为进一步挖掘分组

样本间的群落结构差异, 选用 *t* test、MetaStat、LEfSe 等统计分析方法对分组样本的物种组成和群落结构进行差异显著性检验。最后, 选用 Tax4Fun 和 FUNGuild 软件分别对样本中的细菌和真菌群落进行功能预测分析^[18]。

2 结果与分析

2.1 麦冬//玉米间作对植株生长及产量的影响

由图 1 可知, 与单作麦冬相比, 间作显著提高了麦冬块根鲜重和干重, 鲜重由 1.5 kg/m² 提高至 1.76 kg/m², 增产 17.37%, 干重由 0.46 kg/m² 提高至 0.52 kg/m², 增产 13.87%, 而间作对玉米产量无显著影响。此外, 间作显著增加麦冬植株株高, 而对玉米株高则影响较小(图 1B)。

2.2 基因测序深度分析

稀释性曲线分析显示, 当土壤样品细菌测序量达到 10 000, 真菌测序量达到 20 000 时, 曲线逐渐趋于平缓(图 2)。随着测序深度的加大, 观测到的细菌和真菌数不再增加, 说明本次测序深度已经足够, 样品测序结果可用于后续分析。

2.3 麦冬间作玉米对根际微生物组成的影响

2.3.1 ASV 分布分析

韦恩图分析表明(图 3), 麦冬//玉米间作 12 个根际土壤样品共检测到 14 327 个细菌 ASV 和 2 712 个真菌 ASV。所有处理共有细菌 ASV 1 086 种, 真菌 ASV 237 种, 这可能代表了绵阳市三台县棕壤耕地麦冬和玉米根际土壤中稳定存在的菌种。

由图 3A 可知, 单作玉米、间作玉米、间作麦冬、单作麦冬检测到的根际土壤细菌 ASV 分别为 5 559、5 482、5 490 和 5 670 种, 其中各自独有的分别为 2 489、2 307、2 341 和 2 618 种,

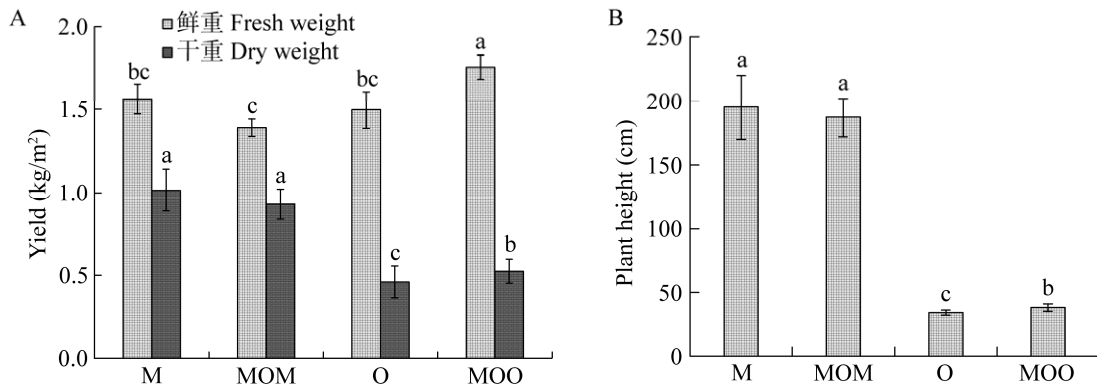


图 1 麦冬//玉米间作产量(A)和株高(B)柱形图 图中不同小写字母表示各组间差异显著(P<0.05)。M: 单作玉米; MOM: 间作玉米; O: 单作麦冬; MOO: 间作麦冬。下同。

Figure 1 Box diagram of yield (A) and plant height (B) in the *Ophiopogon japonicus*-maize intercropping system. Different lowercase letters in the figure indicate significant difference between different groups (P<0.05). M: Monoculture maize; MOM: Intercropping maize; O: Monoculture *O. japonicus*; MOO: Intercropping *O. japonicus*. The same below.

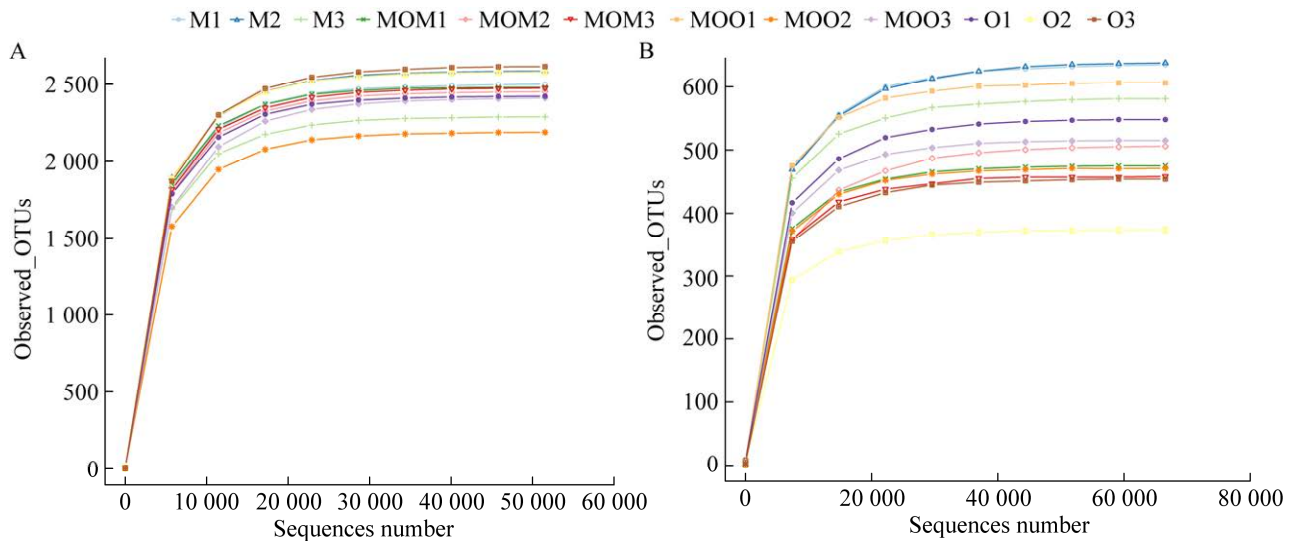


图 2 根际土壤细菌(A)和真菌(B)稀释曲线
Figure 2 Rarefaction curves of bacteria (A) and fungi (B) in rhizosphere soil.

分别占总数的 44.77%、42.08%、42.64%和 46.17%，独有细菌 ASV 数目普遍较高，间作降低了麦冬和玉米根际细菌 ASV 种类(P<0.05)。麦冬根际独有细菌 ASV 5 345 种，玉米根际独有细菌 ASV 5 206 种。麦冬//玉米间作根际土壤独有细菌 ASV 5 086 种，其中间作麦冬与间作玉米根际共有 438 种，间作麦冬根际独有 2 341 种，

间作玉米根际独有 2 307 种。

由图 3B 可知，单作玉米、间作玉米、间作麦冬、单作麦冬检测到的根际土壤真菌 ASV 分别为 1 240、995、1 095 和 981 种，其中各自独有的分别为 551、392、439 和 428 种，分别占总数的 44.44%、39.40%、40.09%和 43.63%，独有真菌 ASV 数目普遍较高，间作显著降低了

玉米根际真菌 ASV 种类,增加了麦冬根际真菌 ASV 种类。麦冬根际独有真菌 ASV 923 种,玉米根际独有真菌 ASV 1 020 种。麦冬//玉米间作根际土壤独有真菌 ASV 919 种,其中间作麦冬与间作玉米根际共有 88 种,间作麦冬根际独有 439 种,间作玉米根际独有 392 种。

因此,受种间互作的影响,麦冬//玉米间作

下各自的根际微生物群落均出现新种属,单从菌种种类来看,趋同与变异共存,群落结构发生复杂而微妙的变化。

2.3.2 α 多样性指数变化

由表 1 可知,麦冬//玉米间作细菌 Chao1 指数在麦冬根际表现为间作低于单作,在玉米根际表现为间作高于单作,并且在麦冬根际达到

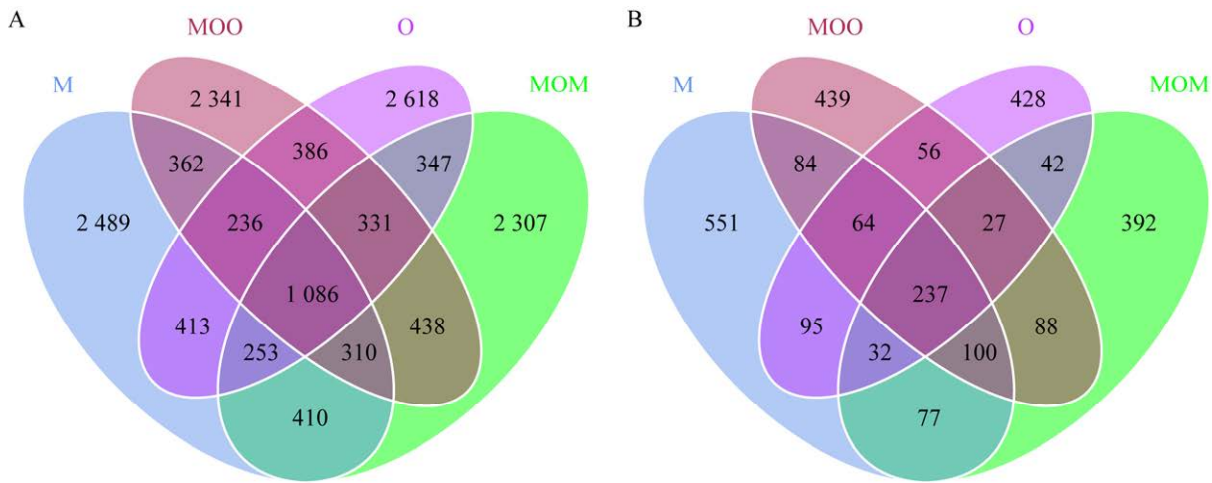


图 3 根际土壤细菌(A)和真菌(B) ASV 韦恩图分析

Figure 3 ASV Venn diagram analysis of bacteria (A) and fungi (B) in rhizosphere soil.

表 1 麦冬//玉米间作根际微生物 α 多样性指数

Table 1 Alpha diversity index of rhizosphere microbiome in the *Ophiopogon japonicus*-maize intercropping system

微生物 Microbiome	处理 Treatment	Chao1	Observed_OTUs	Pielou_e	Shannon	Simpson
细菌 Bacteria	M	2 460.84±153.88ab	2 458.67±153.24ab	0.931±0.008a	10.49±0.18a	0.999±0.001a
	MOM	2 470.67±14.06ab	2 469.00±14.93ab	0.937±0.006a	10.56±0.08a	0.999±0.000a
	MOO	2 396.76±196.87b	2 393.67±196.57b	0.916±0.019a	10.29±0.33a	0.998±0.002a
	O	2 541.00±103.90a	2 539.33±103.37a	0.936±0.004a	10.58±0.08a	0.999±0.000a
	F	0.570	0.584	2.154	1.450	1.792
	P	0.650	0.042	0.172	0.299	0.227
真菌 Fungi	M	623.17±36.59a	620.00±33.81a	0.688±0.025a	6.38±0.18a	0.964±0.006a
	MOM	481.79±25.21b	480.67±24.01b	0.541±0.100b	4.82±0.88b	0.840±0.083b
	MOO	532.15±69.34ab	531.67±69.51ab	0.652±0.056ab	5.90±0.63ab	0.931±0.033ab
	O	460.17±87.00b	460.00±87.16b	0.533±0.092b	4.72±0.94b	0.813±0.125b
	F	4.392	4.310	3.283	3.839	2.648
	P	0.042	0.044	0.079	0.057	0.120

同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Values followed by different lowercase letters in a column are significantly different ($P<0.05$).

显著性水平($P < 0.05$), 表明间作降低麦冬根际细菌群落的丰富度, 提高玉米根际细菌群落的丰富度。细菌 Pielou_e 指数在单作和间作的麦冬及玉米根际均表现为无显著差异, 表明间作对根际细菌群落的均匀度无显著影响。间作不同程度地降低了麦冬根际细菌的 Shannon 指数, 提高了玉米根际细菌的 Shannon 指数, 但未达到显著性水平($P > 0.05$), 表明间作体系内麦冬和玉米根际土壤细菌多样性与单作无显著差异。

麦冬//玉米间作真菌 Chao1 指数在麦冬根际表现为间作高于单作, 在玉米根际表现为间作低于单作, 并且在玉米根际达到显著性差异水平($P < 0.05$), 表明间作提高麦冬根际真菌群落的丰富度, 降低玉米根际真菌群落的丰富度。真菌 Pielou_e 指数在麦冬根际表现为间作高于单作, 在玉米根际表现为间作低于单作, 并且在玉米根际达到显著性水平($P < 0.05$), 表明间作可提高麦冬根际真菌群落的均匀度, 但降低了玉米根际真菌群落的均匀度。间作提高了麦冬根际真菌的 Shannon 指数, 降低了玉米根际真菌的 Shannon 指数, 并且在玉米根际达到显著性水平($P < 0.05$), 表明间作可提高麦冬根际真菌的多样性, 但降低了玉米根际真菌群落的多样性。

2.3.3 物种相对丰度变化

从细菌群落来看, 在门水平(图 4A)上, 麦冬和玉米根际优势细菌门为变形菌门(*Proteobacteria*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和放线菌门(*Actinobacteriota*), 三大优势菌门在单作玉米、间作玉米、单作麦冬和间作麦冬根际中平均相对丰度占比分别为 70.94%、66.43%、68.75%和 69.08%; 间作条件下, 麦冬根际放线菌门的相对丰度较单作降低, 而玉米根际脱硫杆菌门(*Desulfobacterota*)和粘菌门(*Myxococcota*)的相对丰度较单作则增加, 但从整体来看, 间作对麦冬和玉米根际各细菌门的影响并不显著。在

属水平(图 4B)上, 间作使溶杆菌属(*Lysobacter*)和罗河杆菌属(*Rhodanobacter*)富集在麦冬根际, 而 *Bryobacter*、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、*Ellin6067*、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、*SC-I-84*、*Candidatus_Solibacter*、*Vicinamibacteraceae* 和假单胞菌属(*Pseudomonas*)的相对丰度在单、间作麦冬根际之间无显著差异; 同时, 这 10 种菌属的相对丰度在单、间作玉米根际也无显著差异。

从真菌群落来看, 在门水平(图 4C)上, 麦冬、玉米根际优势真菌菌门为子囊菌门(*Ascomycota*)、被孢霉门(*Mortierellomycota*)和担子菌门(*Basidiomycota*), 三大优势菌门在单作玉米、间作玉米、单作麦冬和间作麦冬根际中平均相对丰度占比分别为 58.18%、77.45%、68.85%和 61.86%; 与单作相比, 间作使麦冬和玉米根际显著富集了子囊菌门($P < 0.05$), 平均相对丰度分别提高 21.02%和 11.77%; 同时, 间作显著降低了麦冬根际被孢霉门的相对丰度($P < 0.05$), 较单作降低 15.59%, 反之玉米根际则提高 5.05%; 担子菌门的相对丰度在麦冬和玉米根际均有不同程度的提高, 分别增加 1.56%和 2.46%; 此外, 间作条件下, 毛霉菌门(*Mucoromycota*)显著富集在麦冬根际($P < 0.05$), 平均相对丰度由 0.01%提高至 2.88%。在属水平上(图 4D), 被孢霉属(*Mortierella*)、镰刀菌属(*Fusarium*)、拟棘壳孢属(*Pyrenochaetopsis*)、小鬼伞属(*Coprinellus*)、根霉属(*Rhizopus*)、*Xenomyrothecium* 和赤霉属(*Gibberella*)的相对丰度在麦冬、玉米单、间作种植模式间表现出显著差异。被孢霉属的相对丰度在麦冬单作和玉米单作之间差异显著, 但间作下, 在麦冬根际出现降低趋势, 在玉米根际出现升高趋势, 两者之间无显著差异; 与单作相比, 间作使镰刀菌属显著富集在麦冬和玉米根际($P < 0.05$), 相对丰度较单作分别提高 24.12%和 6.68%; 间作条件下, 拟棘壳孢属和根

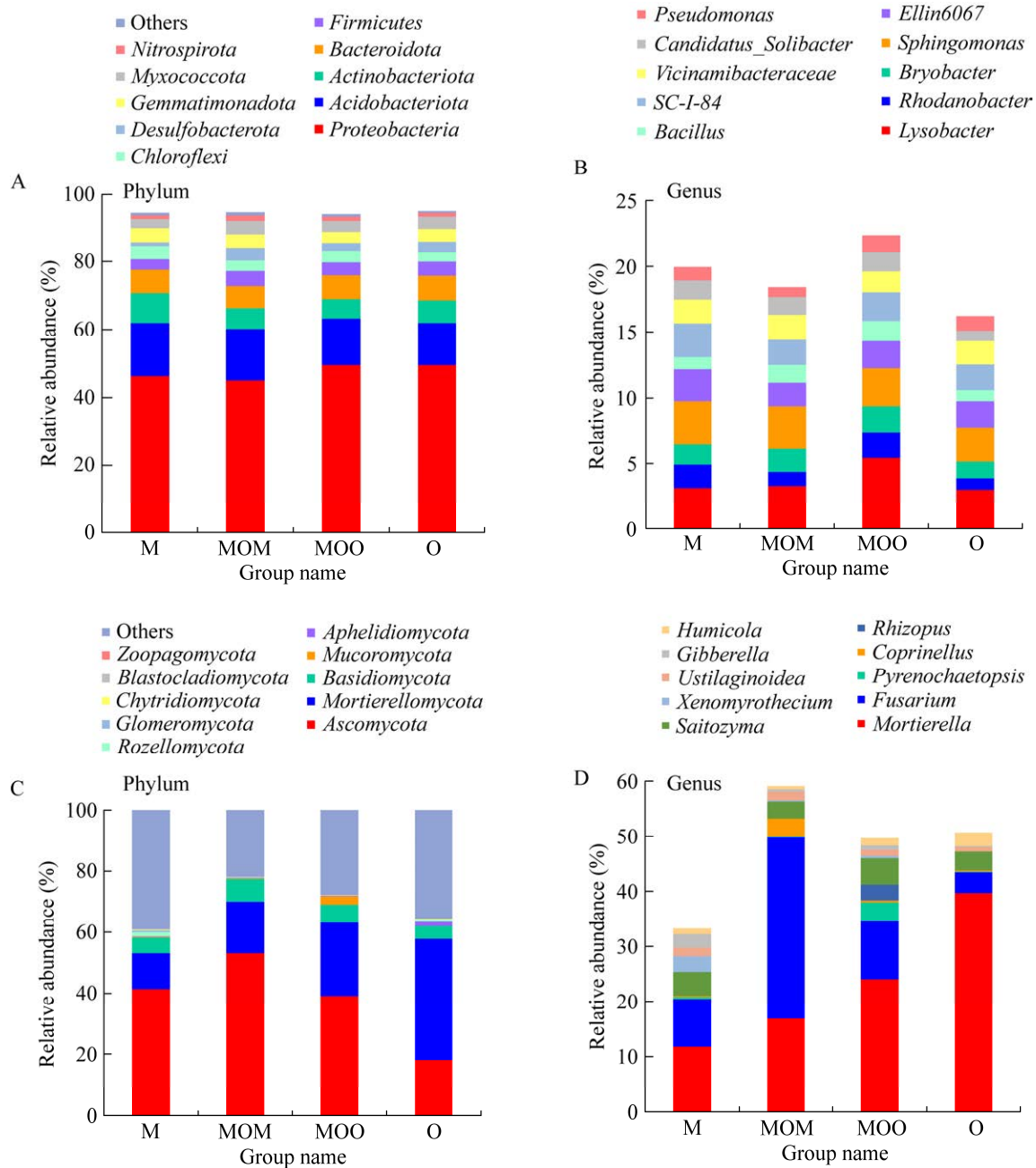


图 4 根际土壤细菌(A, B)和真菌(C, D)在门和属水平上的相对丰度

Figure 4 Relative abundance of bacteria (A, B) and fungi (C, D) in rhizosphere soil at phylum and genus level.

霉属显著富集在麦冬根际, 相对丰度均由单作的不到 0.4% 分别提高至 3.47% 和 2.86%, 而小鬼伞属则显著富集在玉米根际, 相对丰度由 0.14% 提高至 3.21%; 反之, 间作使 *Xenomyrothecium* 和

赤霉属的相对丰度较单作显著降低, 分别由 2.98% 降低至 0.25% 及 2.40% 降低至 0.41%。

由此可见, 受种间互作的影响, 麦冬//玉米间作下根际微生物组成表现出复杂而微妙的变

化。间作对麦冬、玉米根际细菌群落的影响较小,大部分菌属均无显著性差异;而真菌群落则受种间互作的影响较大,大多数菌属表现出趋同和趋异显著性变化。

2.3.4 差异表达物种分析

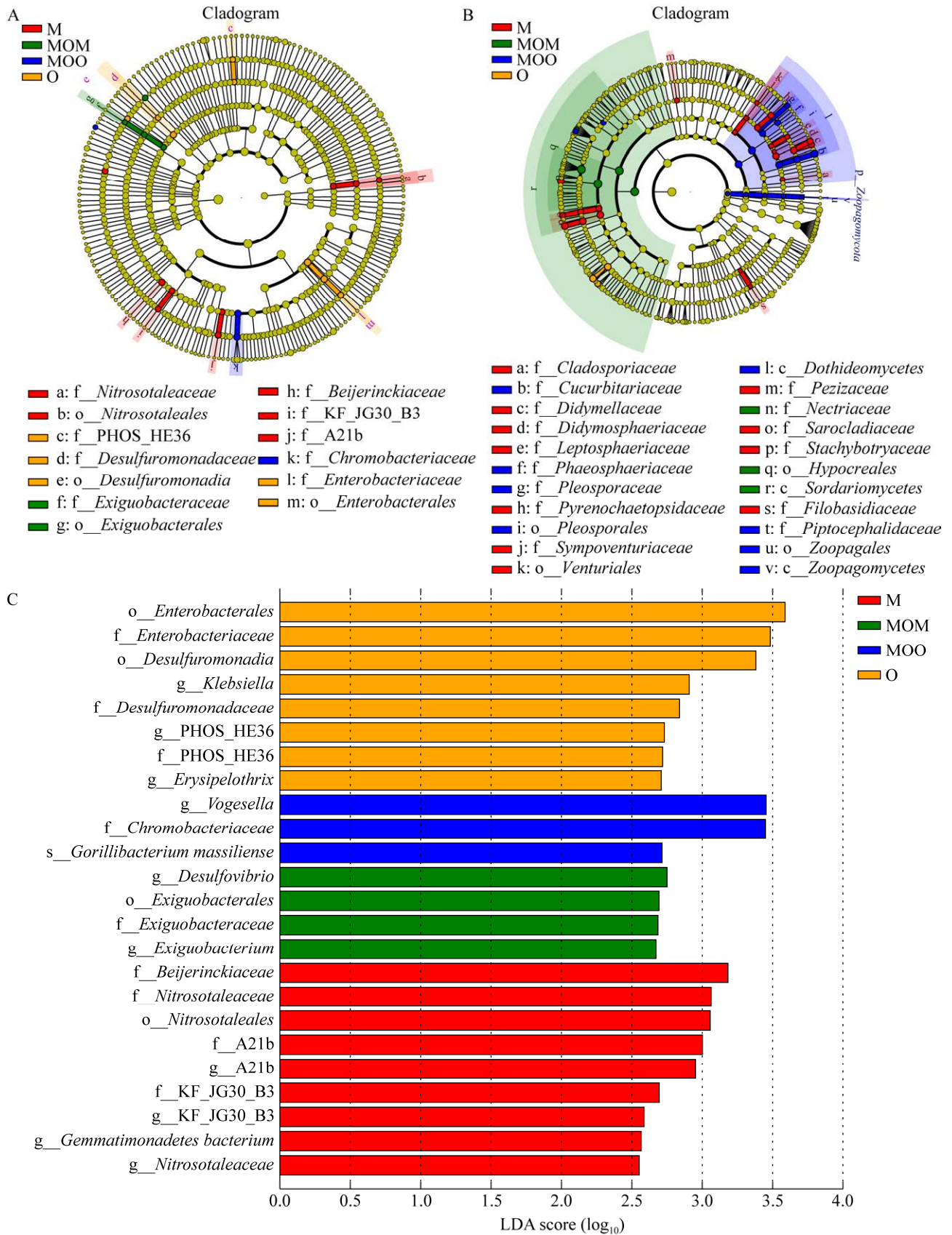
通过 LEfSe 分析(LDA score>2.5, $P<0.05$)确定了麦冬//玉米间作体系根际代表性核心微生物。结果表明(图 5),从门水平到种水平,间作对麦冬和玉米根际细菌及真菌群落都有特殊的影响。对于细菌,单作玉米、间作玉米、单作麦冬、间作麦冬根际中分别富集了 9、4、8 和 3 个类群(图 5C),间作使麦冬和玉米根际细菌特有物种均减少,表现出趋同化变化;单作玉米根际中主要的科是 *Nitrosotaleaceae*、*Beijerinckiaceae*、KF_JG30_B3 和 A21b,间作玉米根际中则是微小杆菌科(*Exiguobacteraceae*)。单作麦冬根际中硫单胞菌科(*Desulfuromonadaceae*)、肠杆菌科(*Enterobacteriaceae*)和 PHOS_HE36 显著富集,间作麦冬根际则显著富集色杆菌科(*Chromobacteriaceae*)。对于真菌,单作玉米、间作玉米、单作麦冬、间作麦冬根际中分别富集了 23、5、3 和 17 个类群(图 5D),间作使麦冬根际真菌特有物种增加,使玉米根际真菌特有物种均减少,表现出趋异化变化;与单作相比,间作使玉米根际显著富集了赤壳菌科(*Nectriaceae*)和镰刀菌属,但其特有真菌物种枝孢菌科(*Cladosporiaceae*)等 10 个科的数量则显著减少;同时,间作条件下麦冬根际拟棘壳孢属、*Hypomyces*、*Syncephalis*、球腔菌属(*Phaeosphaeria*)和链格孢属(*Alternaria*)较丰富。

2.4 根际微生物功能预测

利用 Tax4Fun 软件对根际细菌的功能注释和相对丰度进行分析。结果表明,所有样本中共鉴定出 6 577 个 KEGG Orthologies (KOs),归于 390 个 KEGG 通路。KEGG level 1、level 2

和 level 3 水平分别共注释到 7、44 和 390 条通路。在 KEGG level 1 水平上,代谢相关途径占 KOs 的比例最大,在单作玉米、间作玉米、单作麦冬、间作麦冬根际中分别为 47.27%、47.01%、46.86%和 46.82%,相对丰度次之的是遗传信息处理和环境信息处理相关的基因(图 6A);在 KEGG level 2 水平上,膜运输是主要途径,其次分别是碳水化合物代谢、氨基酸代谢、基因翻译、基因复制和修复、能量代谢、信号传导、辅因子和维生素代谢、脂质代谢以及核苷酸代谢(图 6B);在 KEGG level 3 水平上,转运蛋白、双组分系统、DNA 修复和重组蛋白功能占主导地位,这 3 种功能在单作玉米、间作玉米、单作麦冬、间作麦冬根际中平均相对丰度占比分别为 12.73%、12.79%、12.86%和 12.82%(图 6C)。此外,基于数据库功能注释的丰度统计结果进行 PCA 降维分析,结果显示,在 3 种 KEGG 水平上,单、间作麦冬和玉米根际微生物各代谢通路的相对丰度均无显著性差异(图 7)。该结果与细菌群落组成差异的分析趋势一致,这表明,间作对麦冬和玉米根际细菌的功能没有显著性影响。

利用 FUNGuild 软件对数据库中样本真菌的功能注释和丰度信息进行分析,并在功能差异水平上对其进行聚类。结果表明(图 8A),未鉴定功能和未鉴定腐生生物功能群的相对丰度较高;植物病原菌、土壤腐生生物和木质腐生生物共存功能群的相对丰度在单作玉米、间作玉米、单作麦冬、间作麦冬根际中分别为 8.74%、32.87%、3.83%和 10.51%,这表明间作使麦冬和玉米根际显著增加了植物病原菌、土壤腐生生物和木质腐生生物共存几率;与单作相比,间作显著降低了玉米根际寄生真菌功能群的相对丰度,而在麦冬根际中寄生真菌功能群的相对丰度则显著提高($P<0.05$);间作条件下,植物病原菌功能



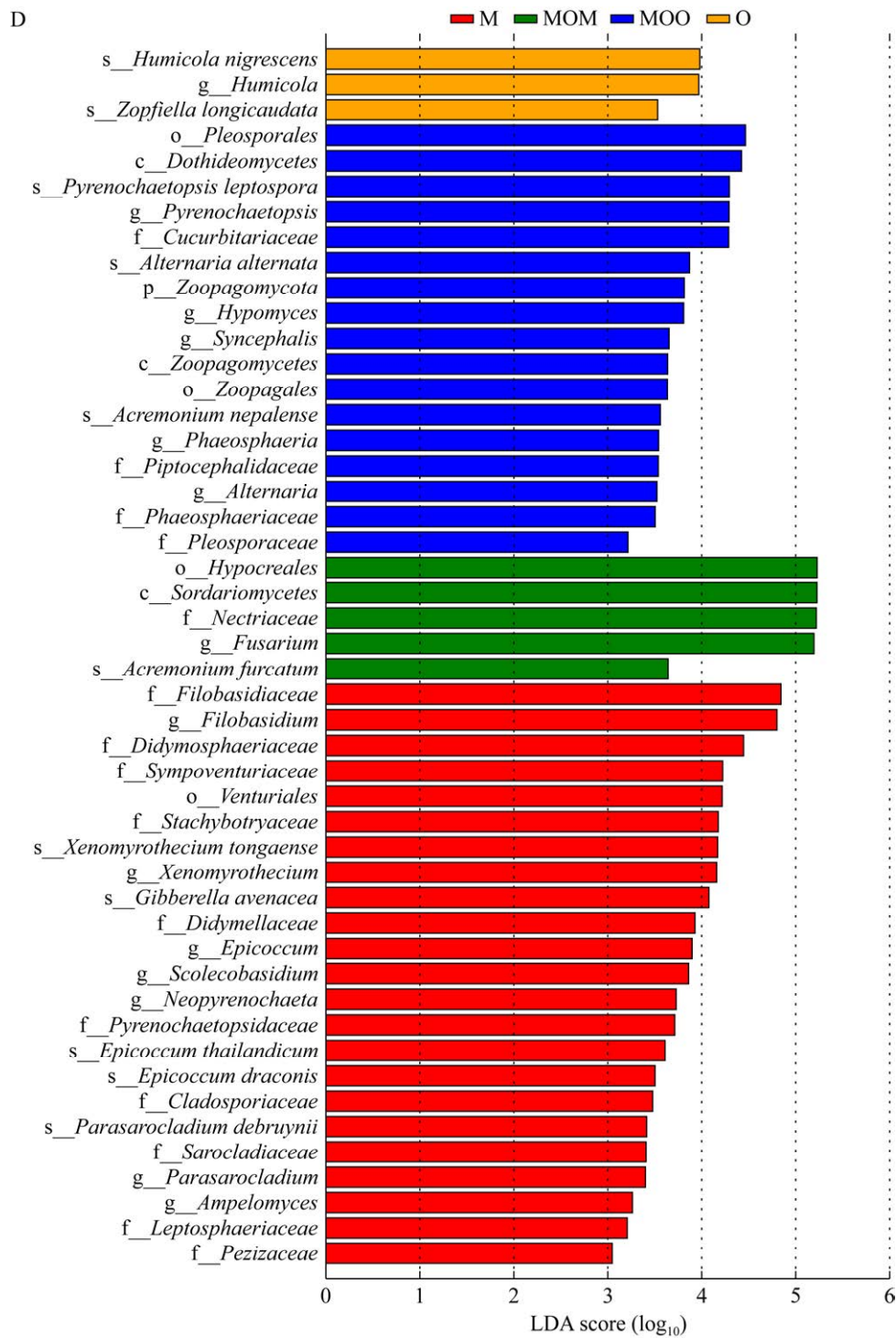


图 5 根际土壤细菌和真菌的代表性核心微生物及 LDA 阈值 A–B: 根际土壤细菌(A)和真菌(B)代表性核心微生物的系统发育树; C–D: 根际土壤细菌(C)和真菌(D)代表性核心微生物的 LDA 阈值分布图。
 Figure 5 Representative core microbes and their LDA scores of bacteria and fungi in rhizosphere soil. A–B: The phylogenetic trees of the representative core microorganisms of rhizosphere soil bacteria (A) and fungi (B); C–D: LDA scores of the representative core microorganisms of rhizosphere soil bacteria (C) and fungi (D).

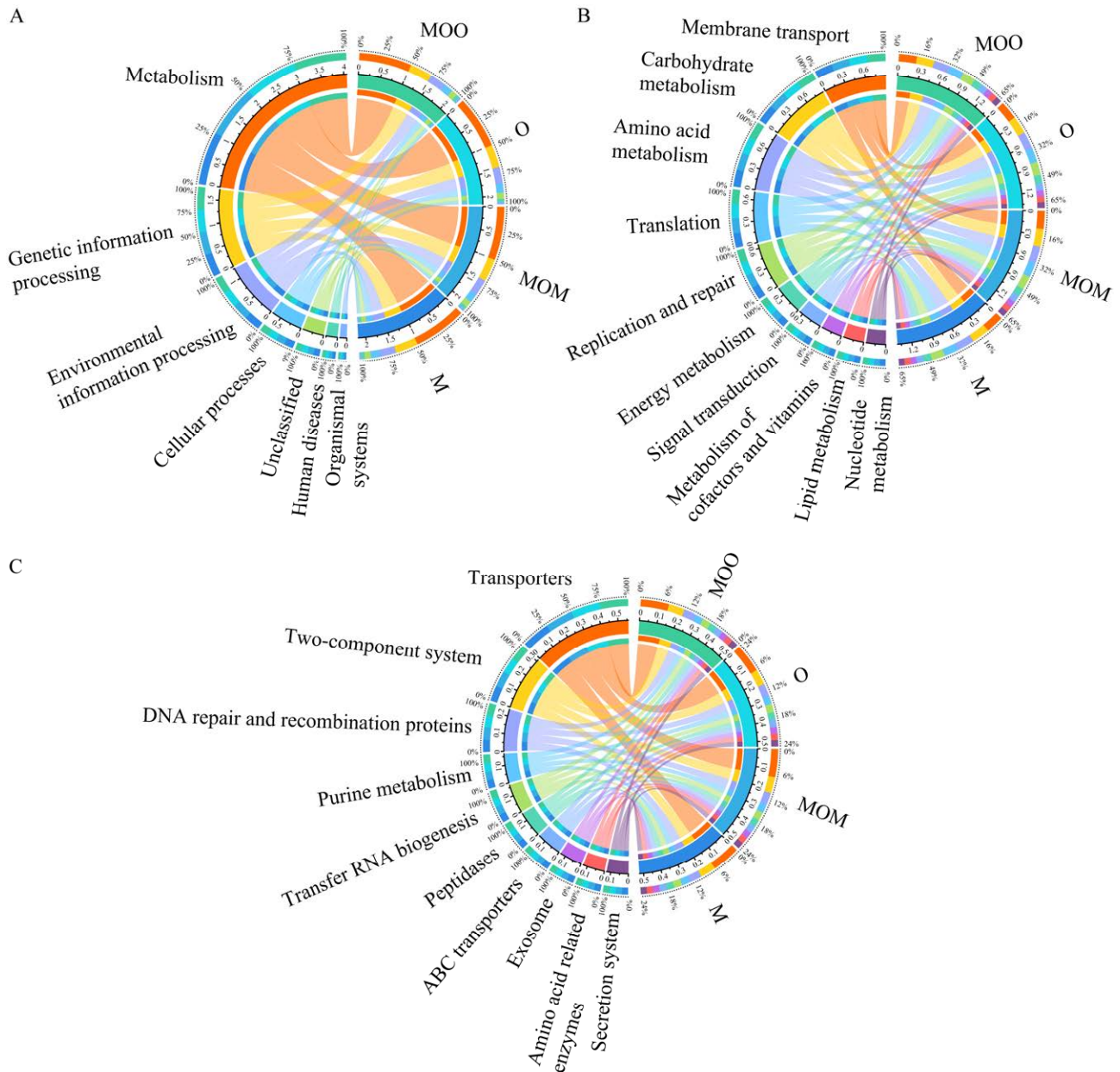


图 6 麦冬//玉米间作根际土壤细菌的 KEGG 功能分析

Figure 6 KEGG functions analysis of rhizosphere bacterial functions in the *Ophiopogon japonicus*-maize intercropping system. A: Level 1; B: Level 2; C: Level 3.

群相对丰度在玉米根际显著降低，在麦冬根际则显著提高。同时，聚类热图(图 8B)也显示间作使麦冬根际显著富集内生真菌、植物病原菌和木质腐生生物共存功能群，粪便腐生生物、内生真菌和凋落腐生生物共存功能群以及寄生真菌功能

群相对丰度也显著提高；与之相反，间作条件下，玉米根际木质腐生生物功能群及其与寄生真菌共存功能群、粪便腐生生物功能群及其与土壤腐生生物共存功能群的相对丰度均显著降低。这表明，间作显著改变了麦冬和玉米根际真菌功能。

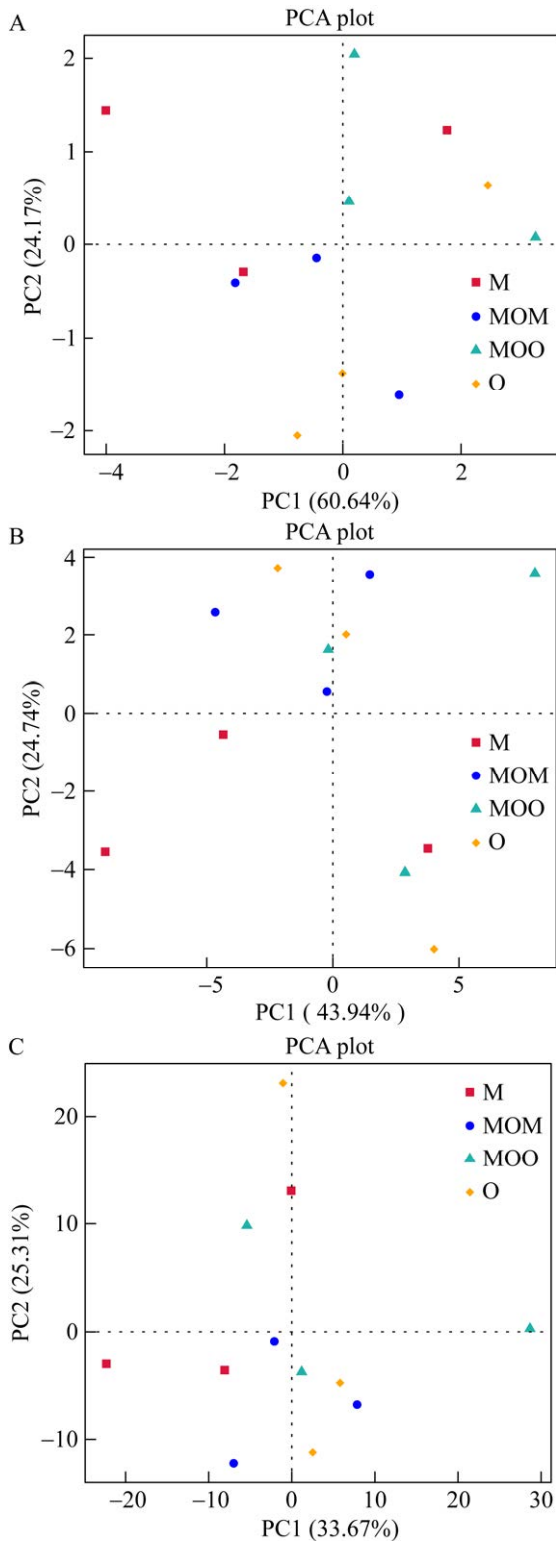


图 7 根际土壤细菌的主成分分析
 Figure 7 Principal component analysis of rhizosphere bacterial functions. A: Level 1; B: Level 2; C: Level 3.

3 讨论

间作是增加作物多样性和地下生物多样性的有效技术^[20]，合理的间作可改变土壤微生物多样性，提高作物产量，降低土传病虫害发生率^[21-22]。药粮间套作是现代中药材生态种植最常见的基本模式之一^[23]，试验结果表明，麦冬//玉米间作不但增收一季玉米，并且对麦冬单产提升 10%以上，同时根际微生物群落结构也发生显著改变。本研究发现，间作显著降低了麦冬和玉米根际细菌 ASV 种类，同时显著降低了玉米根际真菌 ASV 种类，但增加了麦冬根际真菌 ASV 种类；同时，多样性指数分析显示，间作条件下麦冬、玉米根际土壤细菌多样性与单作无显著差异，但麦冬根际真菌多样性提高，玉米根际真菌群落多样性降低。与之类似，王香生等^[24]在小麦红花间作体系中发现，间作提高了小麦和红花根际细菌多样性，但显著降低了小麦和红花根际真菌多样性。在黄草乌 (*Aconitum vilmorinianum* Kom.) 间作玉米体系中，吴加香等^[25]研究发现间作提高了黄草乌根际微生物多样性。此外，石悦等^[26]将高丹草 (*Sorghum bicolor* × *S. sudanense*) 与黄芪 [*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge] 间作研究其根际微生物群落变化，结果表明，高丹草根际微生物群落 Chao1 指数和 ACE 指数均显著大于单作模式，该结果也与栀子间作多数作物能提高根际微生物的多样性的研究结果一致^[27]。这表明间作可使根际微生物多样性发生多样化变化，其原因可能是不同的间作植物种间相互作用不同，产生了不同的特异根系分泌物，因此也对根际微生物产生了多样化的影响^[28]，并促进根际微生态结构多样化的形成^[29]。

此外，为进一步了解麦冬//玉米间作对根际微生物群落组成的影响，分别对麦冬、玉米根

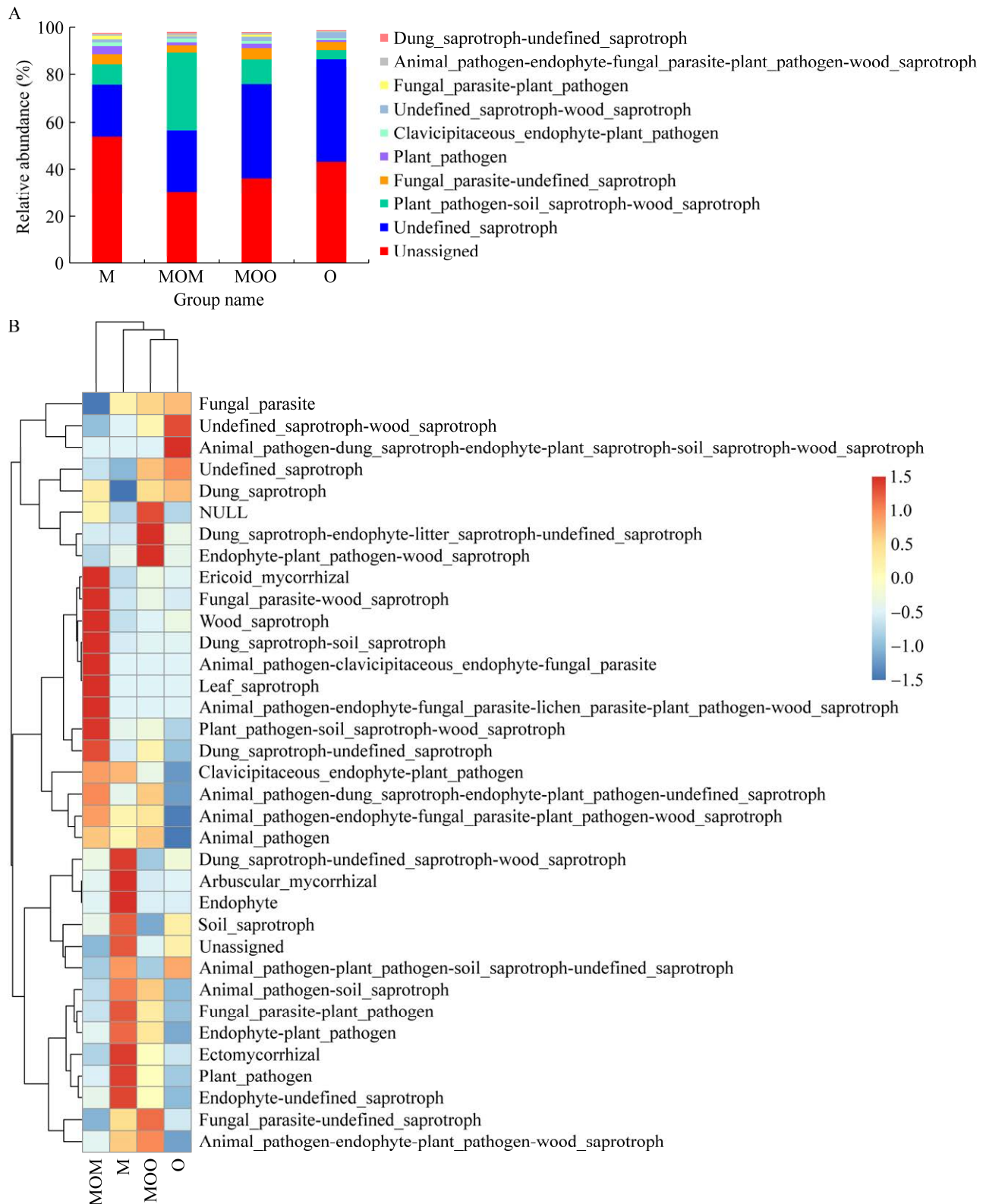


图 8 根际土壤真菌的 FUNGuild 功能注释柱形图(A)和聚类热图(B)

Figure 8 Column diagram (A) and cluster heatmap (B) of rhizosphere soil fungal functions annotation.

际细菌及真菌相对丰度及差异物种表达分析,发现间作使麦冬、玉米根际细菌发生了微小的变化,真菌却发生了显著性改变。从细菌来看,麦冬根际放线菌门的相对丰度较单作降低,而玉米根际脱硫杆菌门和粘菌门的相对丰度较单作则增加,溶杆菌属和罗河杆菌属较多地富集在麦冬根际,但从整体来看,间作对麦冬和玉米根际大多数细菌种群影响不显著;但间作使麦冬和玉米根际细菌特有物种减少,表现出趋同化变化。从真菌来看,间作使麦冬和玉米根际显著富集了子囊菌门,同时显著降低了麦冬根际被孢霉门的相对丰度;此外,间作条件下,毛霉菌门、拟棘壳孢属和根霉属显著富集在麦冬根际,小鬼伞属则显著富集在玉米根际,镰刀菌属显著富集在麦冬和玉米根际,*Xenomyrothecium*和赤霉属的相对丰度较单作则显著降低。同时,间作使麦冬根际真菌特有物种增加,使玉米根际真菌特有物种减少,表现出趋异化变化;玉米根际显著富集了赤壳菌科和镰刀菌属,但其特有真菌物种枝孢菌科等 10 个科的数量则显著减少;此外,间作条件下麦冬根际拟棘壳孢属、*Hypomyces*、*Syncephalis*、球腔菌属、链格孢属较丰富。研究表明,玉米间作大豆^[30]和小麦间作蚕豆^[31]均可显著降低植物根际镰刀菌属的相对丰度;与之类似,黄之远等^[32]研究也发现,半夏间作玉米不仅提高了半夏根际土壤微生物多样性和丰富度,且提高了放线菌门、厚壁菌门(*Firmicutes*)和枝顶孢属(*Acremonium*)等有益菌的相对丰度,降低了镰刀菌属等病原菌的相对丰度。这些结果中镰刀菌属的丰度变化均与本研究结果相反,这可能是因为麦冬//玉米间作体系中秸秆还田造成腐生生物增加从而引起镰刀菌属相对丰度提高,也有可能增加的镰刀菌属为非致病性镰刀菌,其致病性尚需进一步

的试验分离纯化并进行验证。常换换等^[33]研究则发现,芽单胞菌属(*Gemmatimonas*)、*Gaiella*、纤线杆菌属(*Ktedonobacter*)和罗河杆菌属是玉米大豆种间互作下根际细菌群落趋同变化的代表;而酸杆菌亚群 *Gp1* 是玉米根际的绝对优势菌属, *Gp6* 和 *Gp16* 是大豆根际的绝对优势菌属。这表明,根际微生物群落的改变因间作作物的不同而发生不一样的变化,不同作物种间相互作用对根际微生物的影响极其复杂,不同种植模式下植物-土壤-微生物之间的互动机制尚需深入系统的研究。因此,应加强作物多样性种植下根际微生物多样性及其功能的研究,维持土壤健康及维系农业生产力^[34-35]。

为揭示间作条件下根际微生物的潜在功能,本研究通过 Tax4Fun 和 FUNGuild 分别对麦冬和玉米根际细菌和真菌进行功能预测。细菌功能方面,代谢、膜运输和转运蛋白分别是 KEGG level 1、level 2 和 level 3 水平上的主要途径,并且在 3 种水平上,单、间作麦冬和玉米根际微生物各代谢通路的相对丰度均无显著性差异,该结果与细菌群落组成差异的分析趋势一致,表明间作对麦冬和玉米根际微生物的功能无显著影响。真菌功能方面,与单作相比,间作下麦冬和玉米根际显著提高了植物病原菌、土壤腐生生物和木质腐生生物共存功能群相对丰度;显著降低了玉米根际寄生真菌功能群的相对丰度,而在麦冬根际中寄生真菌功能群的相对丰度则显著提高。与本研究结果类似,王香生等^[24]在小麦红花间作体系中发现间作显著改变了根际真菌群落功能群相对丰度,曲霉属(*Aspergillus*)、枝孢霉属(*Cladosporium*)、管柄囊霉属(*Funneliformis*)、被孢霉属与丛枝菌根功能基因在两者根际相对丰度较单作显著提高,镰刀菌属则显著降低。间作条件下,植物病原

菌功能群相对丰度在玉米根际显著降低,在麦冬根际则显著提高,可见,麦冬//玉米间作体系可在一定程度上增加玉米根际有益真菌和麦冬根际部分有害病原真菌的相对丰度,降低玉米根际有害病原真菌和一些腐生生物相对丰度,然而其对更多功能性真菌的影响还有待进一步研究。

4 结论

研究表明,受种间互作的影响,麦冬//玉米间作有利于麦冬生长及产量提升,并且根际微生物组成和功能表现出复杂而微妙的变化。间作对麦冬、玉米根际细菌群落结构和功能的影响较小,而真菌群落结构和功能则受种间互作的影响较大,大多数菌属表现出趋同和趋异显著性变化。后续将持续关注麦冬//玉米间作对作物生长及土壤微生态效应的影响。

REFERENCES

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典:一部[M]. 北京:中国医药科技出版社,2020:162-163.
State Pharmacopoeia Committee. The People's Republic of China Pharmacopoeia: Part I[M]. Beijing: The Medicine Science and Technology Press of China, 2020: 162-163 (in Chinese).
- [2] 刘霞,林韵涵,谢彩香,曾凡琳,马晓冲,孙伟,屠鹏飞,陈士林. 道地药材川麦冬和浙麦冬的生态遗传分化[J]. 中国实验方剂学杂志,2017,23(17): 27-33.
LIU X, LIN YH, XIE CX, ZENG FL, MA XC, SUN W, TU PF, CHEN SL. Ecogenetic and differentiation of genuine medicinal materials: *Ophiopogon Radix* in Sichuan and Zhejiang Province[J]. Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae, 2017, 23(17): 27-33 (in Chinese).
- [3] 吴发明,刘莎,李敏. 四川麦冬产业现状与发展前景分析[J]. 北方园艺,2019(17): 151-157.
WU FM, LIU S, LI M. Current situation and development prospect of industry of *Ophiopogon japonicus* in Sichuan[J]. Northern Horticulture, 2019(17): 151-157 (in Chinese).
- [4] 郭兰萍,王铁霖,杨婉珍,周良云,陈乃富,韩邦兴,黄璐琦. 生态农业: 中药农业的必由之路[J]. 中国中药杂志,2017,42(2): 231-238.
GUO LP, WANG TL, YANG WZ, ZHOU LY, CEHN NF, HAN BX, HUANG LQ. Ecological agriculture: future of agriculture for Chinese material medica[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2017, 42(2): 231-238 (in Chinese).
- [5] 万修福,王升,康传志,吕朝耕,郭兰萍,黄璐琦. “十四五”期间中药材产业趋势与发展建议[J]. 中国中药杂志,2022,47(5): 1144-1152.
WAN XF, WANG S, KANG CZ, LYU CG, GUO LP, HUANG LQ. Chinese medicinal materials industry during the 14th Five-Year Plan period: trends and development suggestions[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2022, 47(5): 1144-1152 (in Chinese).
- [6] YANG HW, LI J, XIAO YH, GU YB, LIU HW, LIANG YL, LIU XD, HU J, MENG DL, YIN HQ. An integrated insight into the relationship between soil microbial community and tobacco bacterial wilt disease[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 2179.
- [7] de VRIES FT, GRIFFITHS RI, KNIGHT CG, NICOLITCH O, WILLIAMS A. Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production[J]. Science, 2020, 368(6488): 270-274.
- [8] SHI XL, ZHAO XH, REN JY, DONG JL, ZHANG H, DONG QQ, JIANG CJ, ZHONG C, ZHOU YF, YU HQ. Influence of peanut, sorghum, and soil salinity on microbial community composition in interspecific interaction zone[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 678250.
- [9] ASLAM MM, OKAL EJ, IDRIS AL, QIAN Z, XU WF, KARANJA JK, WANI SH, YUAN W. Rhizosphere microbiomes can regulate plant drought tolerance[J]. Pedosphere, 2022, 32(1): 61-74.
- [10] 顾嘉诚,王文敏,王振,李鲁华,蒋贵菊,王家平,程志博. 玉米/大豆间作对根际土壤磷素生物有效性和微生物群落结构的影响[J]. 应用生态学报,2023,34(11): 3030-3038.
GU JC, WANG WM, WANG Z, LI LH, JIANG GJ, WANG JP, CHENG ZB. Effects of maize and soybean intercropping on soil phosphorus bioavailability and microbial community structure in rhizosphere[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(11): 3030-3038 (in Chinese).
- [11] ZHANG R, LI XC, QU JX, ZHANG DD, CAO LX, QIN XM, LI ZY. Intercropping with maize and sorghum-induced saikosaponin accumulation in *Bupleurum chinense* DC. by liquid chromatography-mass spectrometry-based metabolomics[J]. Journal of Mass Spectrometry, 2024, 59(6): e5035.
- [12] LIAO ZY, CHEN QH, LI JX, WEI L, WU JL, WANG X, LIU Q, MIAO YH, LIU DH. Influence of *Chrysanthemum morifolium*-maize intercropping pattern on yield, quality, soil condition, and rhizosphere soil microbial communities of *C. morifolium*[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1383477.
- [13] KUMAR R, KUMAR N, SRIVASTAVA P, ARYA A, RASOOL K, MANISHA. Role of allelopathy in plant disease management[J]. International Journal of Environment and Climate Change, 2023, 13(11): 1858-1870.
- [14] ZHANG HX, SHI W, ALI S, CHANG SH, JIA QM,

- HOU FJ. Legume/maize intercropping and N application for improved yield, quality, water and N utilization for forage production[J]. *Agronomy*, 2022, 12(8): 1777.
- [15] 段永华, 管必莲, 左丽娟, 李双艳, 邓成忠, 李晓亮, 杨进成, 张钟. 不同鲜食玉米品种与菜用大豆间作产量及经济效益分析[J]. *大豆科技*, 2024(2): 19-24.
DUAN YH, GUAN BL, ZUO LJ, LI SY, DENG CZ, LI XL, YANG JC, ZHANG Z. Analysis on yield and economic benefits of intercropping between fresh corn and new edamame[J]. *Soybean Science & Technology*, 2024(2): 19-24 (in Chinese).
- [16] ZHANG SB, JIN YX, ZENG ZY, LIU ZZ, FU ZW. Subchronic exposure of mice to cadmium perturbs their hepatic energy metabolism and gut microbiome[J]. *Chemical Research in Toxicology*, 2015, 28(10): 2000-2009.
- [17] 肖慧琳, 王建萍, 杨业凯, 郑秋玲, 徐维华, 宫磊, 宋志忠, 唐美玲, 刘万好. 基于高通量测序技术的阳光玫瑰不同砧木根际微生物多样性研究[J]. *果树学报*, 2022, 39(9): 1639-1648.
XIAO HL, WANG JP, YANG YK, ZHENG QL, XU WH, GONG L, SONG ZZ, TANG ML, LIU WH. Analysis of microbial diversity in rhizosphere soil of Shine Muscat grape on different rootstocks using high-throughput sequencing[J]. *Journal of Fruit Science*, 2022, 39(9): 1639-1648 (in Chinese).
- [18] LI MJ, SHAO DT, ZHOU JC, GU JH, QIN JJ, CHEN W, WEI WQ. Signatures within esophageal microbiota with progression of esophageal squamous cell carcinoma[J]. *Chinese Journal of Cancer Research*, 2020, 32(6): 755-767.
- [19] CALLAHAN BJ, McMURDIE PJ, HOLMES SP. Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(12): 2639-2643.
- [20] JIANG P, WANG YZ, ZHANG YP, FEI JC, RONG XM, PENG JW, YIN LC, ZHOU X, LUO GW. Enhanced productivity of maize through intercropping is associated with community composition, core species, and network complexity of abundant microbiota in rhizosphere soil[J]. *Geoderma*, 2024, 442: 116786.
- [21] CAO XN, LIU SC, WANG JJ, WANG HG, CHEN L, TIAN X, ZHANG LJ, CHANG JW, WANG L, MU ZX, QIAO ZJ. Soil bacterial diversity changes in different broomcorn millet intercropping systems[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2017, 57(12): 989-997.
- [22] CHADFIELD VGA, HARTLEY SE, REDEKER KR. Associational resistance through intercropping reduces yield losses to soil-borne pests and diseases[J]. *The New Phytologist*, 2022, 235(6): 2393-2405.
- [23] 吕柏辰, 孙海, 钱佳奇, 梁浩, 朱家鹏, 张强胜, 邵财, 张亚玉. 药用植物根系分泌物与根际微生物相互作用及其在中药材生态种植中的应用[J]. *中国中药杂志*, 2024, 49(8): 2128-2137.
LYU BC, SUN H, QIAN JQ, LIANG H, ZHU JP, ZHANG QS, SHAO C, ZHANG YY. Interaction between root exudates of medicinal plants and rhizosphere microorganisms and its application in ecological planting of Chinese medicinal materials[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2024, 49(8): 2128-2137 (in Chinese).
- [24] 王香生, 连延浩, 郭辉, 任永哲, 辛泽毓, 林同保, 王志强. 小麦红花间作系统根际微生物群落结构及功能分析[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2023, 31(4): 516-529.
WANG XS, LIAN YH, GUO H, REN YZ, XIN ZY, LIN TB, WANG ZQ. Effects of wheat/safflower intercropping on rhizosphere microbial community function and structure[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2023, 31(4): 516-529 (in Chinese).
- [25] 吴加香, 刘涛, 寸梦垚, 徐志勇, 罗墨, 宇淑慧. 黄草乌间作玉米对其根际微生物群落多样性的影响[J]. *分子植物育种*, 2024, 22(7): 2281-2289.
WU JX, LIU T, CUN MZ, XU ZY, LUO Z, ZI SH. Effects of intercropping maize with *Aconitum vilmorinianum* Kom. on rhizosphere microbial community diversity[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2024, 22(7): 2281-2289 (in Chinese).
- [26] 石悦, 房永雨, 刘拴成, 穆俊祥, 于新超, 卜令超, 田牧野. 高丹草/黄芪间作对高丹草根际土壤微生物多样性的影响[J]. *中国草地学报*, 2023, 45(12): 130-137.
SHI Y, FANG YY, LIU SC, MU JX, YU XC, BU LC, TIAN MY. Effects of sorghum-sudangrass hybrid and *Astragalus membranaceus* intercropping on rhizosphere soil microbial community diversity[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2023, 45(12): 130-137 (in Chinese).
- [27] 李巧玲, 肖忠, 任明波, 韩凤, 胡开治. 间作不同作物对柘子根际土壤微生态的影响[J]. *微生物学通报*, 2021, 48(10): 3588-3602.
LI QL, XIAO Z, REN MB, HAN F, HU KZ. Effect of *Gardenia jasminoides* Ellis with different intercropping crops on soil microecology[J]. *Microbiology China*, 2021, 48(10): 3588-3602 (in Chinese).
- [28] BROECKLING CD, BROZ AK, BERGELSON J, MANTER DK, VIVANCO JM. Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(3): 738-744.
- [29] 章家恩, 高爱霞, 徐华勤, 罗明珠. 玉米/花生间作对土壤微生物和土壤养分状况的影响[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(7): 1597-1602.
ZHANG JE, GAO AX, XU HQ, LUO MZ. Effects of maize/peanut intercropping on rhizosphere soil microbes and nutrient contents[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(7): 1597-1602 (in Chinese).
- [30] 代真林, 汪娅婷, 姚秀英, 张晋豪, 王彦芳, 姚博, 魏兰芳, 姬广海. 玉米大豆间作模式对玉米根际土壤微生物群落特征、玉米产量及病害的影响[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2020, 35(5): 756-764.
DAI ZL, WANG YT, YAO XY, ZHANG JH, WANG YF, YAO B, WEI LF, JI GH. Effects of maize/soybean intercropping on the microbial community characteristics

- of maize rhizosphere soil, maize yield and diseases[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2020, 35(5): 756-764 (in Chinese).
- [31] 罗娅婷, 崔现亮, 郑毅, 汤利. 不同品种小麦与蚕豆间作对蚕豆根际镰刀菌生长的影响[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2014, 29(3): 397-403.
LUO YT, CUI XL, ZHENG Y, TANG L. Effects of intercropping between different wheat cultivars and faba bean on the growth of rhizosphere *Fusarium* spp.[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2014, 29(3): 397-403 (in Chinese).
- [32] 黄之远, 赵桂茹, 刘涛, 吴加香, 徐若, 寸梦垚, 字淑慧. 半夏玉米间作对根际微生物群落的影响[J]. *分子植物育种*, 2022. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220704.1333.007.html>.
HUANG ZY, ZHAO GR, LIU T, WU JX, XU R, CUN MZ, ZI SH. Effects of intercropping *Pinellia ternata* with maize on rhizosphere microbial community[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2022. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220704.1333.007.html> (in Chinese).
- [33] 常换换, 苏友波, 范茂攀, 赵吉霞, 王自林, 李永梅. 玉米间作大豆对根际微生物群落功能和结构的影响[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2022, 37(2): 336-343.
CHANG HH, SU YB, FAN MP, ZHAO JX, WANG ZL, LI YM. Effects of maize and soybean intercropping on the function and structure of rhizosphere microbial community[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2022, 37(2): 336-343 (in Chinese).
- [34] 郑亚强, 张立敏, 杨进成, 杨坚, 高锐, 陈亮新, 董雪梅, 孙继红, 肖美丽, 李正跃, 陈斌. 甘蔗间作玉米对甘蔗根际微生物代谢功能多样性的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2016, 24(5): 618-627.
ZHENG YQ, ZHANG LM, YANG JC, YANG J, GAO R, CHEN LX, DONG XM, SUN JH, XIAO GL, LI ZY, CHEN B. Effects of sugarcane and maize intercropping on sugarcane rhizosphere microbe metabolic function diversity[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2016, 24(5): 618-627 (in Chinese).
- [35] WEN T, DING ZX, THOMASHOW LS, HALE L, YANG SD, XIE PH, LIU XY, WANG HQ, SHEN QR, YUAN J. Deciphering the mechanism of fungal pathogen-induced disease-suppressive soil[J]. *The New Phytologist*, 2023, 238(6): 2634-2650.