

香蒲与水葱根内真菌多样性特征及功能分析

王礼霄¹,张先平¹,张抗萍¹,刘晋仙²,柴宝峰^{2*}

(1.太原学院 园艺园林系,山西 太原 030000;

2.山西大学 黄土高原研究所 黄土高原生态恢复山西省重点实验室,山西 太原 030006)

摘要:湿地植物根内生微生物与其寄主植物相互作用、共同进化,表现出高度的宿主特异性。本研究利用高通量测序对香蒲(*Typha orientalis*)、水葱(*Scirpus validus*)两种挺水植物根内真菌的结构和多样性进行了分析,研究了不同植物物种对根内真菌群落结构和功能的影响。结果表明:水葱根内真菌的Simpson指数、Ace指数和Chao指数均显著高于香蒲($P < 0.05$),香蒲根内真菌的Shannon指数显著高于水葱($P < 0.05$);用非度量多维尺度分析(Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS)分析结果表明,香蒲和水葱根内真菌群落结构差异显著($P < 0.01$);香蒲和水葱根内真菌在组成上优势类群比较一致,其中一些优势类群的占比在两种植物间差异显著($P < 0.05$);进一步通过共现网络分析表明,香蒲和水葱的根内生真菌网络结构的复杂性和紧密性不同,且香蒲与水葱根内真菌关键网络节点不同,并执行不同的功能。本研究以期植物微生物组在湿地生态系统的保护和修复提供数据支持。

关键词:湿地植物;根内真菌;群落结构;功能预测

中图分类号:X172 文献标志码:A 文章编号:0253-2395(2025)05-1050-09

Diversity Characteristics and Function of Fungi in Root Endosphere with *Typha orientalis* and *Scirpus validus*

WANG Lixiao¹, ZHANG Xianping¹, ZHANG Kangping¹, LIU Jinxian², CHAI Baofeng^{2*}

(1. Department of Horticulture and Landscape, Taiyuan University, Taiyuan 030000, China;

2. Institute of Loess Plateau, Shanxi Key Laboratory for Ecological Restoration of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

Abstract: The microorganisms in root endosphere of wetland plants interact and co-evolve with their host plants, showing high host specificity. In this study, we used high-throughput sequencing to analyze the structure and diversity of fungi in root endosphere of two emergent plant species, *Typha orientalis* (*T. orientalis*) and *Scirpus validus* (*S. validus*) and examined the effects of different plant species on the structure and function of fungal communities in root endosphere. The results showed that the Simpson index, Ace index and Chao index of fungi in root endosphere of *S. validus* were significantly higher than those of *T. orientalis* ($P < 0.05$). The Shannon index of fungi in root endosphere of *T. orientalis* was significantly higher than that of *S. validus* ($P < 0.05$). The results of NMDS analysis showed that the fungal community structure in root endosphere of *T. orientalis* and *S. validus* showed significant difference ($P < 0.01$). The dominant fungal groups in root endosphere of *T. orientalis* and *S. validus* were similar at the class and family levels, but the relative abundances were significantly different between the two species ($P < 0.05$); Furthermore, Co-occurrence

收稿日期:2025-01-22;接受日期:2025-07-31

基金项目:山西省基础研究计划青年科学基金项目(202303021222224;202303021222274);国家自然科学基金区域创新发展联合基金(U23A20157)

作者简介:王礼霄(1988-),女,山西汾阳人,博士,讲师,研究方向为微生物生态学。E-mail:lixw0713@163.com

* 通信作者:柴宝峰(CHAI Baofeng),E-mail:bfchai@sxu.edu.cn

引文格式:王礼霄,张先平,张抗萍,等.香蒲与水葱根内真菌多样性特征及功能分析[J].山西大学学报(自然科学版),2025,48(5):1050-1058. DOI:10.13451/j.sxu.ns.2025088.

network analysis showed that the compactness and complexity of the network in root endosphere of *T. orientalis* and *S. validus* were different, and the taxa of key nodes in the fungal network in root endosphere of *T. orientalis* and *S. validus* were different, which performed different functions. This study is expected to provide reference for the protection and restoration of wetland ecosystems by plant microbiomes.

Key words: plants of wetland; fungi in root endosphere; community structure; function prediction

0 引言

植物是湿地生态系统的重要组成部分,植物可以直接吸收、利用水体中的营养元素。微生物作为分解者与湿地植物共存,这些微生物与植物互利共生,进化形成了“共生功能体”^[1],对湿地植物的生长发育进程以及生态功能的发挥产生着至关重要的影响。内生微生物,通常指在其生命历程的特定阶段乃至整个阶段,寄居于植物组织与器官内部,且不会在植物体内引发显著侵染现象的微生物^[2]。其中,那些能够入侵并且定殖在植物根内部的微生物,就形成了根内生微生物,与宿主植物构建了复杂且微妙的相互关系。植物根系向根际环境释放富含糖类、氨基酸和有机酸等成分根系分泌物^[3],吸引众多微生物在根际聚集,为内生微生物的形成奠定基础,继而通过根的自然开口或伤口侵入^[4]。根内生微生物的组成丰富多样,涵盖细菌、真菌、古菌以及原生生物等多个类群^[5-8]。

随着分子生物学的快速发展,越来越多的研究表明,不同植物物种的根际微生物群落存在显著差异,表现为宿主特异性^[9]。这种差异源于植物自身的遗传特性、根系形态、根系分泌物的种类和数量等内在因素,以及植物所处的土壤类型、气候条件、地理环境等外在因素的综合影响^[10-11]。唐杰等研究者对生长在同一农田内生长的花生(*Arachis hypogaea*)、大豆(*Glycine max*)等不同作物根际土壤微生物的研究中发现,不同作物在同一农田环境中形成结构和多样性显著不同的根际微生物群落^[12]。对湿地植物的研究中,蒋旭瑶等人针对菖蒲(*Acorus calamus*)、美人蕉(*Canna indica*)和水葱(*Scirpus validus*)三种湿地的植物的根系微生物组成进行研究,结果发现,在门水平上,这几种植物的根际微生物优势类群相似,比如酸杆菌门、变形菌门、绿弯菌门等,但是相对丰度有显

著差异^[13]。Bussey 等针对芦苇(*Phragmites australis*)与香蒲(*Typha orientalis*)根际细菌进行分析,研究显示,芦苇与香蒲根际细菌的多样性差异显著,且芦苇与香蒲根际富集的细菌类群功能不同,芦苇根际细菌与氮循环关系密切,香蒲根际细菌与碳循环关系更密切^[14]。

挺水植物是湿地中主要的一种植被类型,根系发达,生长比较旺盛,有发达的通气组织,挺水植物为根际输送氧气,为各类微生物创造了适宜的繁衍与生存空间,在污染治理与生态修复中具有重大的应用价值。目前针对湿地植物微生物组的研究主要聚焦于湿地植物根际微生物群落的研究,对植物内生微生物群落的研究还比较缺乏,尤其是根内的真菌群落。汾河湿地中优势的挺水植物种类为香蒲和水葱,因此,我们选取这两种挺水植物的根内真菌作为研究对象,分析其群落多样性、结构特征与功能,旨在了解香蒲和水葱根内真菌群落是否有特异性,为湿地植物微生物在水体净化、植物修复中的应用提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 样品采集

本研究选取了山西省太原市地表径流入汾河的半人工湿地(112°23'3" E, 37°36'28" N)为研究区(图1)。该湿地总面积约25公顷,总长度约5 km,香蒲与水葱是该湿地的主要物种,分布最为广泛,香蒲分布在该湿地的中心,水葱则分布在近岸。经前期对该湿地的基础调查发现该湿地对水体净化有显著作用。本研究于2021年7月进行取样,在湿地的流经范围内设置了3个采样点(图1),即进水口、中段、出水口,每个采样点分别采集3株香蒲与水葱的根系样品,使用干冰运输至实验室。回实验室后首先使用无菌水洗涤样品,接着用体积分数70%的乙醇中浸泡根系2 min,再用体积分数

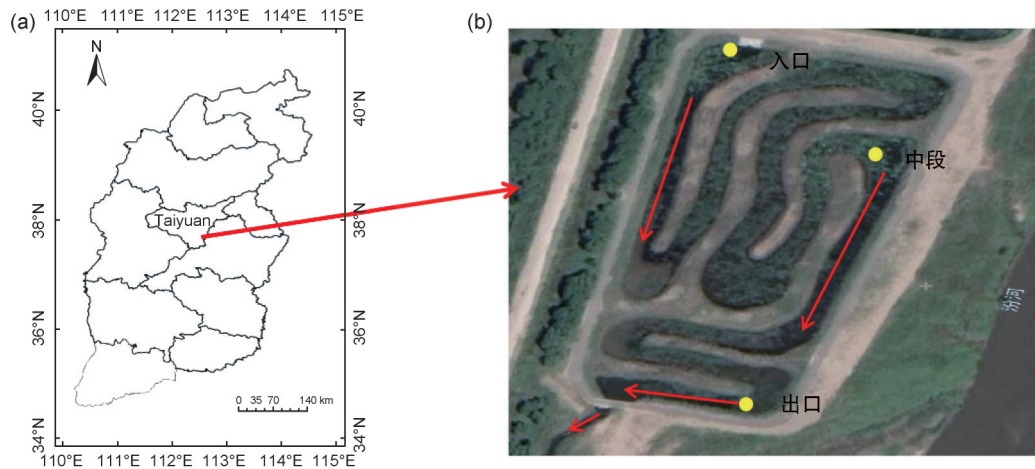


图1 湿地位置 (a)和采样点示意图 (b)

Fig. 1 Map showing the location (a) of wetland and the sampling sites (b)

2.5% NaClO 浸泡根系 5 min, 之后再将根系用体积分数 70% 无菌乙醇浸泡 30 s, 最后使用无菌水洗涤 3 次, 完成根系表面的无菌化处理, 并进行液氮速冻, 储存在 -80°C 冰箱, 直到进行 DNA 提取。

1.2 DNA 提取、高通量测序及生物信息学分析

根据 FastDNA[®] Spin Kit (MP Biomedicals Inc, United States) 说明书抽提根内微生物总 DNA。使用引物 ITS1F (5' -CTTGGT-CATAGGAGAAGAAGTAA-3') 和 ITS2R (5' -GCTGCGTTCTTCATCGC-3') 对 ITS2 基因可变区进行 PCR 扩增。聚合酶链式反应 (Polymerase Chain Reaction, PCR) 产物使用 2% 琼脂糖凝胶对进行提取, 进一步纯化 PCR 产物使用 AxyPrep DNA 凝胶提取试剂盒 (Axygen Biosciences, Union City, CA, USA), 最后送往上海美吉生物医药科技有限公司 MiSep 平台 (Illumina, Inc., San Diego, CA, USA) 进行测序。将得到的高质量序列按照 97% 的相似度聚类为操作分类单元 (Operational Taxonomic Units, OTU)。使用 UNITE8.0 数据库对真菌序列进行分类学比对, 按照最小样本序列进行抽平得到根内真菌 OTU 表。

1.3 数据处理

通过计算 Shannon、Simpson、Ace 和 Chao 指数来估算真菌群落的 α 多样性。采用单因素方差分析比较纲水平和科水平优势的真菌类群在不同植物间的差异。利用非度量多维尺度分析 (Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS) 以

及相似性分析 (Analysis of similarity, adonis) 分析香蒲和水葱根内真菌群落结构差异。以上分析均使用软件 SPSS 27.0 和 R 进行统计分析。基于 OTU 水平进行根内真菌群落的网络分析, 使用“WGCNA”R 软件包构建共现网络。对真菌群落功能预测利用 PICRUSt2 与 FUN-Guild 工具进行。

2 结果与分析

2.1 根内真菌群落多样性

通过对高通量测序序列按照最小样本序列进行抽平, 共产生 92 410 条有效真菌序列用来分析, 按照 97% 相似性将真菌序列聚类为 878 个 OTU。香蒲与水葱根内真菌共有 185 个 OTU, 香蒲根内特有的 OTU 数目为 310 个, 水葱根内特有的 OTU 数目为 383 个 (图 2)。通过 Shannon 指数、Simpson 指数、Ace 指数和 Chao 指数分析根内真菌的 α 多样性, Shannon 指数和 Simpson 指数可以反映物种多样性, Shannon 指数数值越大, Simpson 指数数值越小, 表明真菌群落中的物种多样性越高, Chao 指数和 Ace 指数可以反映物种的丰富度, Chao 指数和 Ace 指数数值越大表明群落中物种越丰富。如表 1 所示, 水葱根内真菌的 Simpson 指数、Ace 指数和 Chao 指数均显著高于香蒲 ($P < 0.05$), 说明水葱根内真菌物种丰富度更高; 香蒲根内真菌的 Shannon 指数显著高于水葱 ($P < 0.05$) 而 Simpson 指数显著低于水葱 ($P < 0.05$), 说明香蒲根内真菌物种多样性更高。

表1 香蒲和水葱根内真菌群落的 α 多样性Table 1 The α diversity of fungal community in root endosphere with *T. orientalis* and *S. validus*

	Shannon 指数	Simpson 指数	Ace 指数	Chao 指数
香蒲 <i>T.orientalis</i>	2.86±0.15 a	0.13±0.03 b	60.41±6.78 b	59.41±7.01 b
水葱 <i>S.validus</i>	2.50±0.36 b	0.26±0.08 a	134.65±20.02 a	124.36±19.26 a

注:表中数值为平均值±标准误差,其后的不同字母表示两组数据之间差异显著。

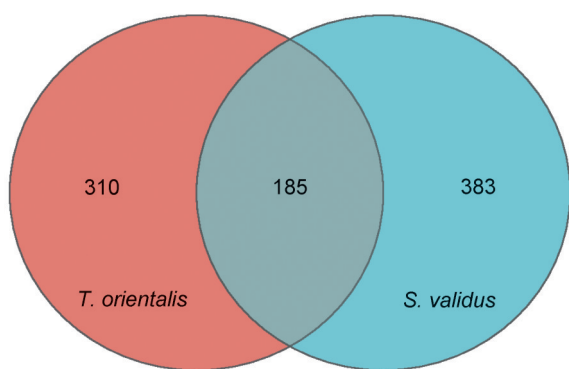


图2 香蒲和水葱根内真菌的OTU分布韦恩图

Fig. 2 Venn diagram of distribution of fungal community OTUs in root endosphere with *T. orientalis* and *S. validus*

基于 Bray-Curtis 距离对 OTU 水平下香蒲和水葱根内真菌进行非度量多维尺度(NMDS)分析(图3), Stress 值 < 0.2 代表 NMDS 分析结果有很好的解释意义。结果显示,香蒲和水葱根内真菌群落结构明显分离,差异显著(Adonis: $R^2 = 0.1142$, $P < 0.01$)。结果表明湿地植物种类对根内真菌群落结构的影响显著。

2.2 根内真菌群落组成分析

从香蒲和水葱根内样品中获得的真菌群落

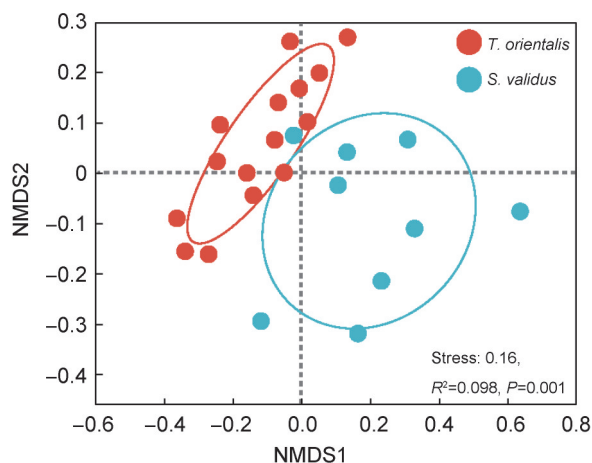


图3 香蒲和水葱根内真菌群落 NMDS 分析

Fig. 3 The analysis of NMDS of fungal community in root endosphere with *T. orientalis* and *S. validus*

有 15 个优势纲(相对丰度 $> 1\%$),包括座囊菌纲(Dothideomycetes)、银耳纲(Tremellomycetes)、粪壳菌纲(Sordariomycetes)、散囊菌纲(Eurotiomycetes)、未分类的罗兹菌门(unclassified_p_Rozellomycota)、酵母纲(Saccharomycetes)、微球黑粉菌纲(Microbotryomycetes)、锤舌菌纲(Leotiomycetes)、囊担菌纲(Cystobasidiomycetes)、节担菌纲(Wallemiomycetes)、油壶菌纲(Olpidiomycetes)和未分类的壶菌门(unclassified_p_Chytridiomycota)(图4(a))。单因素方差分析结果表明,银耳纲、酵母纲、伞菌纲、囊担菌纲的相对丰度在香蒲和水葱根内差异显著($P < 0.05$)。科水平上,香蒲和水葱根内真菌群落有 15 个优势科(相对丰度 $> 3\%$)(图4(b))。其中,枝孢菌(Cladosporiaceae)、路霉科(Lulworthiaceae)和伞鬼科(Psathyrellaceae)的相对丰度在香蒲和水葱根内差异显著($P < 0.05$)。

2.3 网络分析

基于 OTU 水平显著强相关($r > 0.6$ 和 $P < 0.01$)构建了香蒲和水葱根内真菌共现性网络以探究其相互作用(图5)。其中,香蒲根内真菌共现性网络包括 186 个节点和 346 条边,平均度为 3.720;水葱根内真菌共现性网络包括 184 个节点和 469 条边,平均度为 5.098。整体来看,水葱共现网络的总边数和平均度均大于香蒲,说明水葱根内真菌网络的联结更加紧密且复杂。

通过分析网络拓扑性质,根据 BC (Betweenness Centrality) 值的大小,将 OTU 排名前 5 的视为关键节点(表2)。在香蒲根内,真菌网络中具有最高的 BC 值的 OTU 属于曲霉科、Saccharomycetales_fam_Incertae_sedis 和壶菌门;在水葱根内,真菌网络中具有最高的 BC 值的 OTU 属于线黑粉菌科、葡萄穗霉科和核盘菌科,结果表明香蒲和水葱根内的真菌关键节点不同。

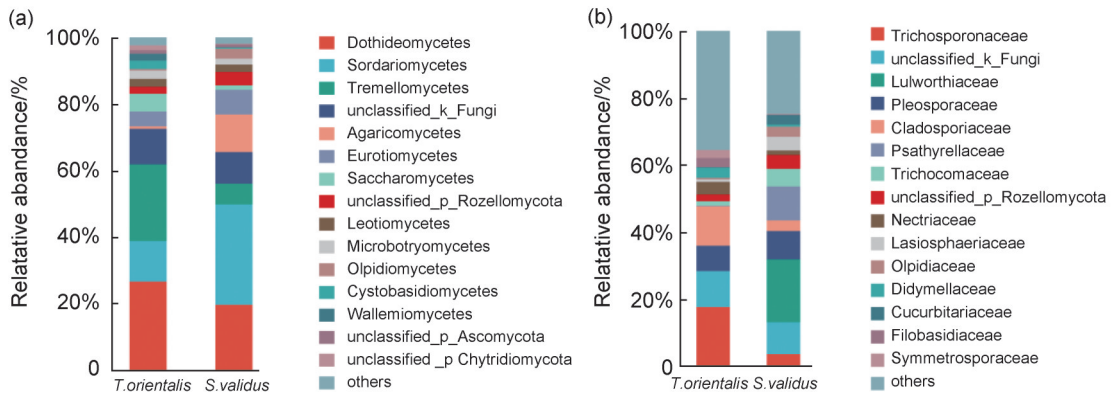
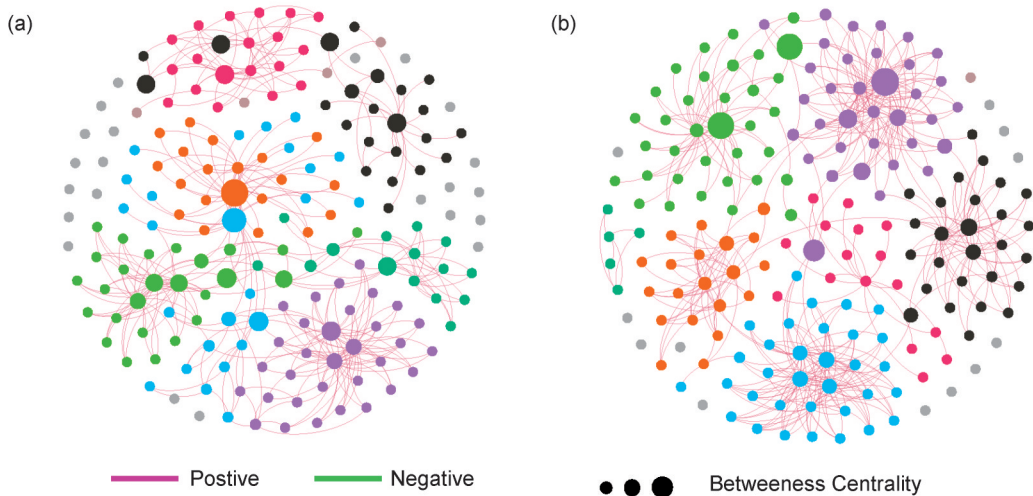


图4 香蒲和水葱根内优势真菌在纲 (a) 和科 (b) 水平的相对丰度

Fig. 4 Relative abundance of the dominant fungal community at class (a) and family (b) levels



注:节点代表真菌OTU,连线代表两个各节点之间之间存在显著相关关系 ($r > 0.6, P < 0.05$),节点按模块着色。圆点大小代表网络连通度 (Betweenness Centrality),红色线条代表正相关,绿色线条代表负相关。

图5 香蒲 (a) 和水葱 (b) 根内真菌群落的共现网络

Fig. 5 The co-occurrence network of fungal community in root endosphere with *T. orientalis* (a) and *S. validus* (b)

表2 香蒲和水葱根际土壤和根内真菌共现网络中的关键节点

Table 2 Key fungal OTUs in co-occurrence network in root endosphere with *T. orientalis* and *S. validus*

OTU	纲 Class	科 Family	介数中心性 BC	
香蒲 <i>T.orientalis</i>	OTU2273	Eurotiomycetes	Aspergillaceae	856.50
	OTU4734	unclassified_k_Fungi	unclassified_k_Fungi	706.62
	OTU3246	Saccharomycetes	Saccharomycetales_fam_Incertae_sedis	478.29
	OTU3990	unclassified_k_Fungi	unclassified_k_Fungi	463.17
	OTU1561	unclassified_p_Chytridiomycota	unclassified_p_Chytridiomycota	456.44
水葱 <i>S.validus</i>	OTU1509	Tremellomycetes	Filobasidiaceae	3533.92
	OTU3959	Leotiomycetes	Sclerotiniaceae	3285.46
	OTU1609	unclassified_k_Fungi	unclassified_k_Fungi	3160.43
	OTU1570	Sordariomycetes	Stachybotryaceae	2300.18
	OTU4356	unclassified_k_Fungi	unclassified_k_Fungi	1674.90

2.4 功能预测

为了了解香蒲与水葱根内真菌群落的功能

差异,根据京都基因与基因组百科全书 (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes, KEGG) 数据

库的信息获得 Enzyme 功能信息,通过 PIC-RUST2 工具进行功能预测。然后基于 Bray-Curtis 距离对香蒲与水葱根内真菌群落的 Enzyme 功能注释进行 NMDS 分析。结果发现,基于 KEGG 数据库的根内真菌 Enzyme 功能在香蒲与水葱之间差异显著 (Adonis: $P < 0.05$) (图 6),表明不同植物物种对根内真菌群落的功能有显著影响。

利用 FUNGuild 预测工具对香蒲和水葱根内真菌群落进行生态功能类型预测,结果表明根内真菌营养方式有 6 种,分别为病理营养型-腐生营养型-共生营养型 (Pathotroph-Saprotroph-Symbiotroph),病理营养型 (Pathotroph),病理营养型-腐生营养型 (Pathotroph-Saprotroph),腐生营养型-共生营养型 (Saprotroph-Symbiotroph),腐生营养型 (Saprotroph),共生营养型 (Symbiotroph)。从图 7 可以看出,在香蒲和水葱根内共有 21 个优势生态功能类群 (其中相对丰度 $> 1\%$),通过单因素方差分析,香蒲和水葱根内的动物病原菌-内生菌-地衣寄生菌-植物病原菌-木质腐生菌功能类群差异显著 ($P < 0.05$)。

3 讨论

根内生微生物是能够定殖在植物根内部组

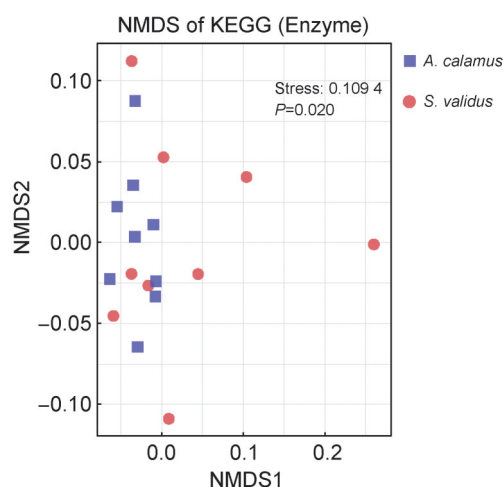


图 6 基于 Bray-Curtis 的香蒲和水葱根内真菌功能注释非度量多维尺度 (NMDS) 分析

Fig. 6 The analysis of non-metric multidimensional scaling (NMDS) of functional annotation of fungal community in root endosphere with *T. orientalis* and *S. validus* based on Bray-Curtis

距离,且不会对植物造成明显病害症状的微生物,他们通过根尖和根毛表皮进入根内部^[15],从而定殖在根内部^[16-17],受到宿主遗传性状和根际环境的影响^[18-19]。Shannon 指数与 Simpson 指数用于反映物种的多样性,Chao 指数和 Ace 指数用于反映微生物的物种丰富度,而 NMDS 分析则在多维空间上反映群落内与群落间的变化规律^[20]。已有研究发现,湿地植物内生微生

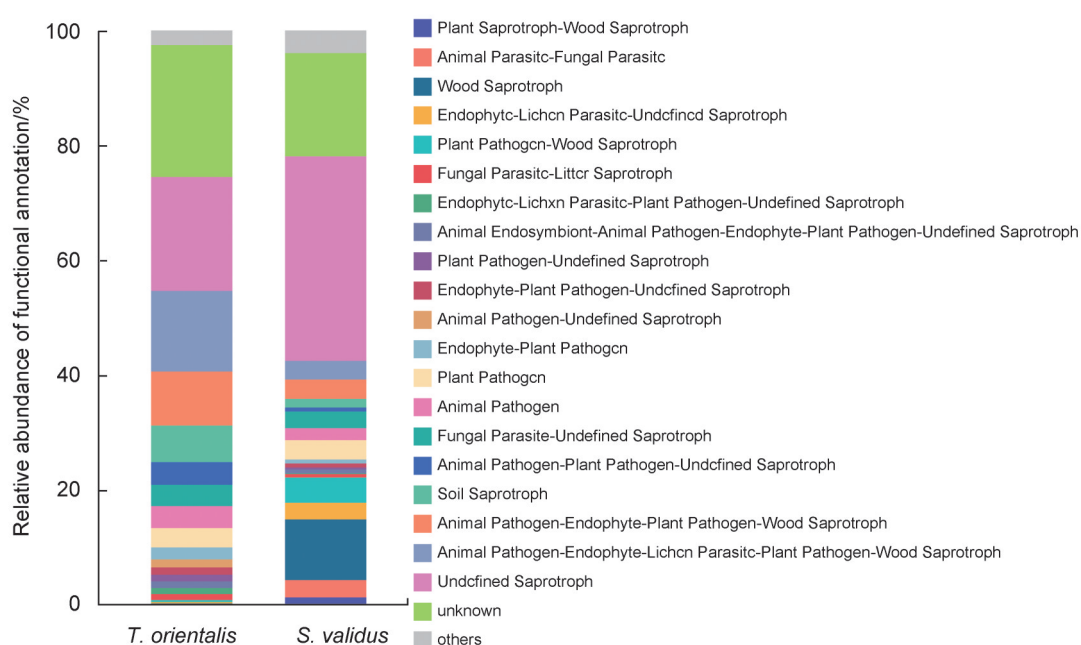


图 7 基于香蒲和水葱根内真菌 FUNGuild 功能注释

Fig. 7 FUNGuild functional annotation of fungal community in root endosphere with *T. orientalis* and *S. validus*

物的丰富度随植物种类不同而发生变化^[21]。香蒲和水葱虽为同一湿地的植物,但香蒲的根系发达,深入淤泥,单根毛少,而水葱的根系比较纤细,根毛更多,因此,香蒲根系可选择富集环境范围更广,根内真菌的物种多样性更高,而水葱的根毛为真菌提供了更多的附着点,导致水葱根内真菌的物种丰富度更高。基于 OTU 的 NMDS 分析也表明香蒲和水葱根内真菌群落存在明显聚集倾向,表明植物物种对根内真菌群落的多样性具有显著影响。

研究者对众多植物的根内微生物群落的组成进行了研究与鉴定,结果发现,根内真菌以子囊菌门(Ascomycota)和担子菌门(Basidiomycota)为主要组分,但不同植物中不同的组分相对丰度不同^[22-24]。本研究中,香蒲和水葱根内真菌群落的优势纲如座囊菌纲、粪壳菌纲和酵母纲都属于子囊菌门,银耳纲和微球黑粉菌纲等属于担子菌门,优势组分从纲水平到科水平都比较相似,但是一些类群的相对丰度在两种植物间差异显著,这一结果与蒋旭瑶等人对不同湿地植物根际微生物群落的研究结果一致^[13]。由于根内微生物是由根际定殖的微生物经过宿主选择水平迁移至根内而形成,香蒲与水葱根系形态与生境偏好不同,因此这一结果也是宿主选择的一种表现。

共线性网络用来探究植物根内真菌 OTU 之间的相互作用关系^[25-26],研究结果表明,水葱根内真菌网络联系更加紧密,网络更加复杂。同时,通过分析根内真菌的网络关键节点发现,香蒲与水葱根内真菌关键网络节点不同,例如香蒲根内的关键节点 OTU2273 属于曲霉科(Aspergillaceae),他们在自然界中可以分解有机物质、参与土壤生态系统的碳循环等^[27];节点 OTU3246 属于 Saccharomycetales_fam_Incertae_sedis,与植物共生,参与糖类的分解,促进碳循环^[28]。而水葱根内的关键节点 OTU1509 属于 Filobasidiaceae,他们会与植物根系形成丛枝菌根,帮助植物吸收磷、氮等营养元素^[29],关键节点 OTU3959 属于 Sclerotiniaceae,是重要的分解者也是一类植物病原菌^[30]。因此可推测湿地挺水植物根内真菌在分解有机物过程发挥了重要作用,水葱根内的真菌还参

与了氮磷循环过程。FUNGuild 结果表明香蒲根内木质腐生菌功能类群显著高于水葱,木质腐生菌可以让植物更快地分解吸收周围的有机物质,说明香蒲在生态系统的物质循环和能量流动中发挥更重要的作用。此外,对森林、草地中的内生微生物功能类群的相关研究中表明未知的功能类群占据主导地位^[31],本研究与该结果一致。因此,根内真菌的功能的差异受到宿主遗传特性与生长环境的双重影响。

4 结论

汾河湿地中主要的两种挺水植物香蒲和水葱的根内真菌群落在多样性与结构方面差异显著,在群落组成上其优势类群比较一致,但相对丰度在两种植物间差异显著。香蒲和水葱的根内生真菌网络结构的紧密性和复杂性表现出了差异性,香蒲与水葱根内真菌关键网络节点的类群不同,且这些关键微生物类群发挥了不同的功能,尤其香蒲根内真菌在降解有机物方面发挥更重要的作用,而水葱根内真菌更侧重氮磷循环过程。因此,香蒲和水葱根内真菌在湿地修复中发挥了不同的作用。

参考文献:

- [1] VANDENKOORNHUYSE P, QUAISER A, DUHAMEL M, *et al.* The Importance of the Microbiome of the Plant Holobiont[J]. *New Phytol*, 2015, **206**(4): 1196-1206. DOI: 10.1111/nph.13312.
- [2] LIU Y P, CHEN L, ZHANG N, *et al.* Plant-microbe Communication Enhances Auxin Biosynthesis by a Root-associated Bacterium, *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2016, **29**(4): 324-330. DOI: 10.1094/MPMI-10-15-0239-R.
- [3] 朱永官, 彭静静, 韦中, 等. 土壤微生物组与土壤健康 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2021, **51**(1): 1-11. DOI: 10.1360/SSV-2020-0320.
- [4] ZHU Y G, PENG J J, WEI Z, *et al.* Linking the Soil Microbiome to Soil Health[J]. *Sci Sin Vitae*, 2021, **51**(1): 1-11. DOI: 10.1360/SSV-2020-0320.
- [5] PRIETO P, SCHILIRÒ E, MALDONADO-GONZÁLEZ M M, *et al.* Root Hairs Play a Key Role in the Endophytic Colonization of Olive Roots by *Pseudomonas* SPP. with Biocontrol Activity[J]. *Microb Ecol*, 2011, **62**(2): 435-445. DOI: 10.1007/s00248-011-9827-6.
- [6] FRESNO D H, MUNNÉ-BOSCH S. Differential Tissue-

- specific Jasmonic Acid, Salicylic Acid, and Abscisic Acid Dynamics in Sweet Cherry Development and Their Implications in Fruit-microbe Interactions[J]. *Front Plant Sci*, 2021, **12**: 640601. DOI: 10.3389/fpls.2021.640601.
- [6] ZHOU T T, LIU J G, LIE Z Y, *et al.* Effects of Applying Different Carbon Substrates on Nutrient Removal and Greenhouse Gas Emissions by Constructed Wetlands Treating Carbon-depleted Hydroponic Wastewater[J]. *Bioresour Technol*, 2022, **357**: 127312. DOI: 10.1016/j.biortech.2022.127312.
- [7] BRADER G, COMPANT S, VESCIO K, *et al.* Ecology and Genomic Insights into Plant-pathogenic and Plant-nonpathogenic Endophytes[J]. *Annu Rev Phytopathol*, 2017, **55**: 61–83. DOI: 10.1146/annurev-phyto-080516-035641.
- [8] CORREA-GALEOTE D, BEDMAR E J, ARONE G J. Maize Endophytic Bacterial Diversity as Affected by Soil Cultivation History[J]. *Front Microbiol*, 2018, **9**: 484. DOI: 10.3389/fmicb.2018.00484.
- [9] KAMPOURIS I D, KUHL-NAGEL T, BEHR J H, *et al.* Selective Recruitment of Beneficial Microbes in the Rhizosphere of Maize Affected by Microbial Inoculants, Farming Practice, and Seasonal Variations[J]. *Environ Microbiome*, 2025, **20**(1): 69. DOI: 10.1186/s40793-025-00729-y.
- [10] HASKETT T L, TKACZ A, POOLE P S. Engineering Rhizobacteria for Sustainable Agriculture[J]. *ISME J*, 2021, **15**(4): 949–964. DOI: 10.1038/s41396-020-00835-4.
- [11] BERG G, OPELT K, ZACHOW C, *et al.* The Rhizosphere Effect on Bacteria Antagonistic towards the Pathogenic Fungus *Verticillium* Differs Depending on Plant Species and Site[J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2006, **56**(2): 250–261. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2005.00025.x.
- [12] 唐杰, 陈知青, 郭安南, 等. 不同作物根际土壤微生物的群落结构特征分析[J]. 核农学报, 2021, **35**(12): 2830–2840. DOI: 10.11869/j.issn.100-8551.2021.12.2830.
- TANG J, CHEN Z Q, GUO A N, *et al.* Characteristics of Microbial Community Structure in the Rhizosphere Soil of Different Crops[J]. *J Nucl Agric Sci*, 2021, **35**(12): 2830–2840. DOI: 10.11869/j.issn.100-8551.2021.12.2830.
- [13] 蒋旭瑶, 吉喜燕, 黄德英, 等. 不同植物类型复合垂直流人工湿地根系微生物群落结构的研究[J]. 农业环境科学学报, 2019, **38**(1): 176–183. DOI: 10.11654/jaes.2018-0250.
- JIANG X Y, JI X Y, HUANG D Y, *et al.* Microbial Community Structure in the Roots of Three Kinds of Plants in Integrated Vertical Flow Constructed Wetlands [J]. *J Agro Environ Sci*, 2019, **38**(1): 176–183. DOI: 10.11654/jaes.2018-0250.
- [14] BUSSEY R O, KAUR A, TODD D A, *et al.* Comparison of the Chemistry and Diversity of Endophytes Isolated from Wild-harvested and Greenhouse-cultivated Yerba Mansa (*Anemopsis californica*)[J]. *Phytochem Lett*, 2015, **11**: 202–208. DOI: 10.1016/j.phytol.2014.12.013.
- [15] KWAK M J, KONG H G, CHOI K, *et al.* Rhizosphere Microbiome Structure Alters to Enable Wilt Resistance in Tomato[J]. *Nat Biotechnol*, 2018. DOI: 10.1038/nbt.4232.
- [16] ZHANG J Y, LIU Y X, ZHANG N, *et al.* NRT1.1B Is Associated with Root Microbiota Composition and Nitrogen Use in Field-grown Rice[J]. *Nat Biotechnol*, 2019, **37**(6): 676–684. DOI: 10.1038/s41587-019-0104-4.
- [17] RAVANBAKHS M, KOWALCHUK G A, JOUSSET A. Root-associated Microorganisms Reprogram Plant Life History along the Growth – Stress Resistance Tradeoff[J]. *ISME J*, 2019, **13**(12): 3093–3101. DOI: 10.1038/s41396-019-0501-1.
- [18] BULGARELLI D, SCHLAEPPI K, SPAEPEN S, *et al.* Structure and Functions of the Bacterial Microbiota of Plants[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, **64**: 807–838. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050312-120106.
- [19] WAGNER M R, ROBERTS J H, BALINT-KURTI P, *et al.* Heterosis of Leaf and Rhizosphere Microbiomes in Field-grown Maize[J]. *New Phytol*, 2020, **228**(3): 1055–1069. DOI: 10.1111/nph.16730.
- [20] 武亚婷, 杜木英, 丁承焱, 等. 新疆地区自然发酵辣椒酱中耐盐乳酸菌的筛选鉴定[J]. 中国酿造, 2019, **38**(12): 43–47. DOI: 10.11882/j.issn.0254-5071.2019.12.009.
- WU Y T, DU M Y, DING C Y, *et al.* Screening and Identification of Salt-tolerant Lactic Acid Bacteria from Natural Fermented Chili Sauce in Xinjiang[J]. *China Brew*, 2019, **38**(12): 43–47. DOI: 10.11882/j.issn.0254-5071.2019.12.009.
- [21] 张琼琼, 黄兴如, 郭道宇. 湿地植物内生细菌多样性研究进展[J]. 湿地科学, 2015, **13**(2): 233–243. DOI: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2015.02.016.
- ZHANG Q Q, HUANG X R, GUO X Y. Advance in Endophytic Bacterial Diversity of Wetland Plants[J]. *Wetl Sci*, 2015, **13**(2): 233–243. DOI: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2015.02.016.
- [22] SOONVALD L, LOIT K, RUNNO-PAURSON E, *et al.* Characterising the Effect of Crop Species and Fertilisation Treatment on Root Fungal Communities[J]. *Sci Rep*, 2020, **10**(1): 18741. DOI: 10.1038/s41598-020-74952-7.
- [23] KOUIPOU TOGHUEO R M, BOYOM F F. Endophytic Fungi from *Terminalia* Species: a Comprehensive Review [J]. *J Fungi*, 2019, **5**(2): 43. DOI: 10.3390/jof5020043.

- [24] YAN L, ZHU J, ZHAO X X, *et al.* Beneficial Effects of Endophytic Fungi Colonization on Plants[J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2019, **103**(8): 3327–3340. DOI: 10.1007/s00253-019-09713-2.
- [25] FAUST K, SATHIRAPONGSASUTI J F, IZARD J, *et al.* Microbial Co-occurrence Relationships in the Human Microbiome[J]. *PLoS Comput Biol*, 2012, **8**(7): e1002606. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1002606.
- [26] BASTIAN M, HEYMANN S, JACOMY M. Gephi: An Open Source Software for Exploring and Manipulating Networks[J]. *Proc Int AAAI Conf Web Soc Medium*, 2009, **3**(1): 361–362. DOI: 10.1609/icwsm.v3i1.13937.
- [27] BEIMFORDE C, FELDBERG K, NYLINDER S, *et al.* Estimating the Phanerozoic History of the Ascomycota Lineages: Combining Fossil and Molecular Data[J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2014, **78**: 386–398. DOI: 10.1016/j.ympev.2014.04.024.
- [28] REN Y L, CAO Q B, LU M, *et al.* Differentiated Contributions of Plant Diversity and Soil Parameters to Shifts in Fungal Taxonomic Composition across Three Altitudinal Transects[J]. *Microbiology*, 2024, **93**(5): 640–653. DOI: 10.1134/s0026261723600404.
- [29] XU J, ZHANG Y Z, ZHANG P F, *et al.* The Structure and Function of the Global *Citrus* Rhizosphere Microbiome[J]. *Nat Commun*, 2018, **9**(1): 4894. DOI: 10.1038/s41467-018-07343-2.
- [30] BERGELSON J, MITTELSTRASS J, HORTON M W. Characterizing both Bacteria and Fungi Improves Understanding of the *Arabidopsis* Root Microbiome[J]. *Sci Rep*, 2019, **9**: 24. DOI: 10.1038/s41598-018-37208-z.
- [31] NGUYEN N H, SONG Z W, BATES S T, *et al.* FUNGuild: An Open Annotation Tool for Parsing Fungal Community Datasets by Ecological Guild[J]. *Fungal Ecol*, 2016, **20**: 241–248. DOI: 10.1016/j.funeco.2015.06.006.