

DOI: 10.11686/cyxb2025137

http://cyxb.magtech.com.cn

王贝贝, 杨畅, 朱文琰, 等. 不同龄级瑞香狼毒根系周围微生物群落结构的时空差异研究. 草业学报, 2026, 35(3): 128—157.

WANG Bei-bei, YANG Chang, ZHU Wen-yan, et al. Spatial differences in microbial communities around the root system of *Stellera chamaejasme* plants of different ages. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(3): 128—157.

不同龄级瑞香狼毒根系周围微生物群落结构的时空差异研究

王贝贝¹, 杨畅¹, 朱文琰², 徐世晓³, 孙平^{1*}

(1. 河南科技大学动物科技学院, 河南 洛阳 471023; 2. 河南科技大学园艺与植物保护学院, 河南 洛阳 471023; 3. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008)

摘要: 瑞香狼毒是青藏高原草地生态系统中具有双重特性的关键物种。为了探究不同龄级瑞香狼毒对根际及其周围土壤微生物的多样性及群落结构的影响, 本研究于2024年8月在青海省海南藏族自治州高寒草甸进行野外采样。选择Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ这3个龄级瑞香狼毒, 在水平距离0(根际)、30(近根区)、50 cm(远根区)和垂直深度10和20 cm处采集土壤样品, 每处理3个生物学重复, 共54份样品。采用宏基因组测序技术分别对16S rRNA和ITS区域进行细菌和真菌群落分析。结果表明: 随着瑞香狼毒龄级提高, 根际及周围土壤的细菌和真菌物种数量及潜在物种丰富度显著增加($P < 0.05$); 采样位点和植物龄级极显著影响土壤微生物群落结构($P < 0.001$), 其中细菌群落对空间变化的响应尤为显著。水平维度上, 10 cm深度时Ⅲ龄级根际细菌多样性显著高于近根区和远根区($P < 0.05$); 真菌多样性受采样距离影响不显著。垂直维度上, 20 cm时根际细菌 α 多样性指数极显著低于10 cm深度($P < 0.01$), 但在近根区和远根区, 不同深度的细菌和真菌多样性差异不明显。此外, 各空间差异下优势菌门稳定, 优势细菌门类包括变形菌门、绿弯菌门、酸杆菌门等, 优势真菌门为子囊菌门、担子菌门等, 但优势菌属的相对丰度存在明显差异。由此可见, 瑞香狼毒对土壤中细菌丰度和多样性的影响根据其龄级、土壤深度、水平距离而表现不同, 瑞香狼毒对土壤中真菌多样性无显著影响。在根际区域, 土壤深度对细菌多样性具有显著影响, 表明瑞香狼毒与土壤环境因子共同调控微生物群落结构。研究通过整合瑞香狼毒根际及周围土壤微生物多样性数据, 首次构建了瑞香狼毒与土壤微生物互作的三维空间模型, 为解析毒害植物—微生物协同进化机制提供了新的理论框架。

关键词: 瑞香狼毒; 龄级; 根际微生物; 宏基因组; 多样性

Spatial differences in microbial communities around the root system of *Stellera chamaejasme* plants of different ages

WANG Bei-bei¹, YANG Chang¹, ZHU Wen-yan², XU Shi-xiao³, SUN Ping^{1*}

1. College of Animal Science and Technology, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, China; 2. College of Horticulture and Plant Protection, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, China; 3. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

Abstract: *Stellera chamaejasme* is a keystone species with dual ecological characteristics in the Qinghai—Tibet Plateau grassland ecosystem. The aim of this study was to investigate the effects of the age of *S. chamaejasme* on the diversity and community structure of microorganisms in its rhizosphere and surrounding soil. Field sampling was

收稿日期: 2025-04-17; 改回日期: 2025-05-16

基金项目: 省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室开放研究项目(2022-KF-10), 青海省重点研发与转化计划项目(219-NK-173)和青海省帅才科学家项目(2024-SF-102)资助。

作者简介: 王贝贝(1994—), 女, 河南洛阳人, 在读硕士。E-mail: 18317522681@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: pingsunny@msn.com

conducted in alpine meadows in Hainan Tibetan Autonomous Prefecture, Qinghai Province, in August 2024. Three age classes (III, IV, and V) of *S. chamaejasme* were selected, with soil samples collected at horizontal distances of 0 cm (rhizosphere), 30 cm (near-root zone), and 50 cm (far-root zone), and at vertical depths of 10 and 20 cm. Each treatment included three biological replicates, totaling 54 samples. Metagenomic sequencing targeting 16S rRNA and ITS regions was conducted to analyze bacterial and fungal communities, respectively. The results show that the bacterial and fungal species richness and potential diversity in rhizosphere and surrounding soils significantly increased as the age of *S. chamaejasme* increased ($P < 0.05$). Both sampling location and plant age class significantly influenced soil microbial community structures ($P < 0.001$), with bacterial communities exhibiting particularly pronounced responses to spatial variations. Within the horizontal plane at 10 cm depth, bacterial diversity in the soil of age class III *S. chamaejasme* was significantly higher in the rhizosphere than in the near-root and far-root zones ($P < 0.05$), while fungal diversity was unaffected by sampling distance. On the vertical plane, bacterial α -diversity indices in the rhizosphere were significantly lower at 20 cm depth than at 10 cm depth ($P < 0.01$), whereas in near-root and far-root zones, neither bacterial diversity nor fungal diversity showed marked differences between depths. The dominant phyla remained stable across spatial gradients, with Proteobacteria, Chloroflexi, and Acidobacteria as the predominant bacterial phyla, and Ascomycota and Basidiomycota as the dominant fungal phyla, although the relative abundance of dominant genera varied considerably among sampling positions. Consequently, the effects of *S. chamaejasme* on soil bacterial abundance and diversity varied according to the age class of the plant, soil depth, and horizontal distance, whereas fungal diversity remained largely unaffected by these factors. In the rhizosphere zone, soil depth significantly influenced bacterial diversity, indicating that *S. chamaejasme* and soil environmental factors jointly regulate microbial community structure. By integrating data on the microbial diversity in the rhizosphere and surrounding soil, this study pioneers the construction of a three-dimensional spatial model of *S. chamaejasme*-soil microorganism interactions. This provides a novel theoretical framework for elucidating co-evolutionary mechanisms between poisonous plants and soil microorganisms.

Key words: *Stellera chamaejasme*; age class; rhizosphere microorganisms; metagenomic; diversity

作为瑞香科瑞香狼毒属(*Stellera*)的多年生草本植物,瑞香狼毒(*Stellera chamaejasme*)主要分布于我国东北、华北、青藏高原及内蒙古高原等海拔 2600~4200 m 的高山草甸生态系统^[1-2]。该植物具有独特的生态双重性:其根部分泌的化感物质(如黄酮类、萜类化合物)能显著抑制黑麦草(*Lolium perenne*)等伴生植物的生长,导致草地生产力下降^[3];同时通过形成肥力岛效应^[4],使根际土壤有机质含量提升 18%~23%,微生物生物量碳、氮分别增加 31.5% 和 27.8%,显著改变土壤养分循环格局^[5]。

土壤微生物作为土壤生态系统的核心成员,在矿质养分循环、有机质分解、土壤结构构建及毒害物质清除等方面发挥着至关重要的作用,是维护土壤肥力和生态系统健康的关键^[6]。这些微生物种类繁多,包括细菌、真菌、放线菌及藻类等,其分布与数量随土壤深度的变化而有所差异,并受到气候、植被类型及土壤湿度等环境因素的共同调节^[7]。土壤微生物群落由原核生物(细菌)和真核生物(真菌)组成,它们在生态系统功能中扮演不同角色。细菌具有快速生长和对环境变化敏感的特点,主要参与养分循环的初级过程;而真菌通过菌丝网络进行养分传输,在有机质分解中发挥主导作用^[7]。比较这两类微生物对瑞香狼毒的响应差异,有助于理解植物如何通过不同机制调控土壤生态系统功能。前期研究表明,毒害植物可能对细菌和真菌产生差异化影响,但瑞香狼毒对这两类微生物的具体调控机制尚不清楚^[8-9]。瑞香狼毒对土壤微生物群落的影响显著且复杂。研究指出,它能通过增加土壤有机质和微生物生物量、加速氮循环、提高微生物呼吸速率等途径,促进微生物群落和土壤真菌的多样性^[10-11]。尽管瑞香狼毒对重金属降解的直接作用尚不明朗,但其对微生物群落和养分循环的影响可能与重金属的迁移和转化存在间接联系^[12]。然而,也有研究认为瑞香狼毒的生长可能减缓根际土壤营养元素的循环,导致土

壤肥力下降,微生物数量减少且活性降低,这被视为瑞香狼毒草地土壤退化的一个潜在原因^[4,13]。目前,关于瑞香狼毒对土壤及土壤微生物的影响,学界尚未达成共识。

鉴于此,本研究选择青藏高原地区不同龄级的野生瑞香狼毒,采用宏基因组测序技术,对其根际及周围不同深度土壤中的微生物种类、分布及多样性进行系统而深入的分析,旨在揭示瑞香狼毒对土壤微生物的潜在影响,这些发现可能为阐释毒害植物-微生物协同进化机制提供新的理论框架。

1 材料与方法

1.1 土壤样本采集

本研究在青藏高原高寒草甸生态系统典型区域(青海省海南藏族自治州青海湖东南侧,36°32′13.87″ N, 100°36′32.57″ E,海拔3250 m)开展系统性采样。具体采样时间为2024年8月18—20日。采样前一周内有较少雨水,采样地为瑞香狼毒旺盛草地,附近无动物迁移。于晴天上午10:00—12:00取样。为确保样本代表性,本研究选择地势平坦、植被均匀、无明显干扰的样地,每个龄级选择3株长势一致的植株,株间距离大于10 m。试验采用三维空间采样矩阵设计:以Ⅲ、Ⅳ和Ⅴ龄级(年龄结构划分方法参考郭丽珠等^[14]的方法)瑞香狼毒植株为采样核心,建立0(根际区)、30(近根区)和50 cm(远根区)的水平梯度,结合10和20 cm的垂直梯度,构成3龄级×3距离×2深度的立体采样网络(图1)。每个样点设置3个生物学重复,共获取54份土壤样本用于微生物分析,具体采样分组见表1。土壤为高寒草甸土,采样工具为不锈钢取土器。土壤采样严格按照国家土壤质量标准进行,采用多点混合采样法,采集后装入自封袋备用。所有样本于采集后立即放入液氮速冻,24 h内转移至实验室-80℃冰箱保存。

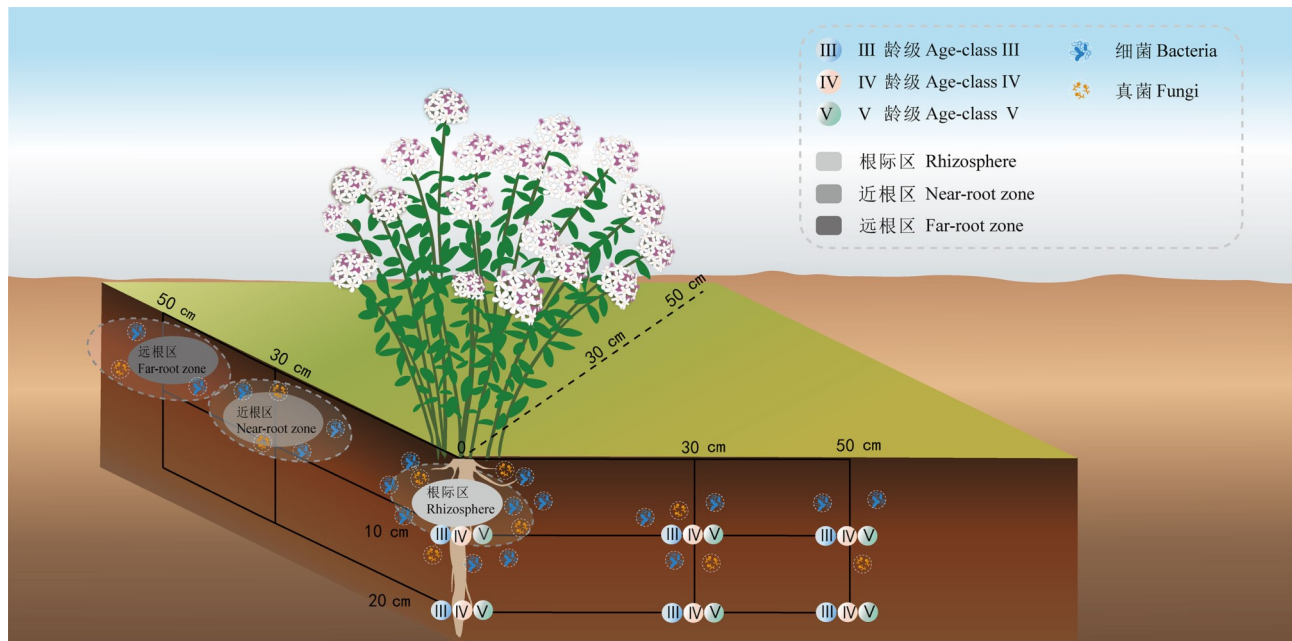


图1 瑞香狼毒-土壤微生物互作的三维空间模型

Fig. 1 Three-dimensional spatial modeling of *S. chamaejasme*-soil microbial interactions

1.2 土壤样本处理和微生物总DNA提取

土壤样本进行前处理包括过滤、压碎、加水润湿。之后称取0.4 g使用PowerSoil DNA提取试剂盒(MOBIO DNeasy PowerSoil Kit, #47014, MoBio Laboratories, Inc., 美国)按照说明书进行DNA提取。

1.3 宏基因组测序及分析

土壤微生物提取的总DNA经过浓度测定,加上测序接头,在Illumina NovaSeq测序平台进行宏基因组测序。测序得到的原始序列利用Trimmomatic进行质控,去除长度小于50 bp和平均碱基质量值低于20的序列,利用

表 1 各处理下获得的测序数据及 OTU 统计数据

Table 1 Sequencing data and OTU statistical data obtained under different treatments

分组 Group	样本名称 Sample name	细菌/真菌 Bacteria/fungi	总测序片段数 Total number of reads	总测序碱基数 Total sequencing base number (bp)	总 OTU 数目 Total number of OTUs
1	A ₁ -1、A ₂ -1、A ₃ -1; B ₁ -1、B ₂ -1、B ₃ -1; C ₁ -1、C ₂ -1、C ₃ -1	细菌 Bacteria	576143	241452646	29518
		真菌 Fungi	601165	142146558	5062
2	A ₁ -2、A ₂ -2、A ₃ -2; B ₁ -2、B ₂ -2、B ₃ -2; C ₁ -2、C ₂ -2、C ₃ -2	细菌 Bacteria	299433	122552686	14365
		真菌 Fungi	579338	137116973	4347
3	A ₁ -3、A ₂ -3、A ₃ -3; B ₁ -3、B ₂ -3、B ₃ -3; C ₁ -3、C ₂ -3、C ₃ -3	细菌 Bacteria	421359	173300560	18997
		真菌 Fungi	549393	134968751	5035
4	A ₁ -4、A ₂ -4、A ₃ -4; B ₁ -4、B ₂ -4、B ₃ -4; C ₁ -4、C ₂ -4、C ₃ -4	细菌 Bacteria	519368	217130860	20329
		真菌 Fungi	544665	129402703	4429
5	A ₁ -5、A ₂ -5、A ₃ -5; B ₁ -5、B ₂ -5、B ₃ -5; C ₁ -5、C ₂ -5、C ₃ -5	细菌 Bacteria	702469	295474670	29003
		真菌 Fungi	564010	134045411	4896
6	A ₁ -6、A ₂ -6、A ₃ -6; B ₁ -6、B ₂ -6、B ₃ -6; C ₁ -6、C ₂ -6、C ₃ -6	细菌 Bacteria	673482	283722657	25629
		真菌 Fungi	556919	136174811	4488
7	A ₁ -1、A ₂ -1、A ₃ -1; A ₁ -3、A ₂ -3、A ₃ -3; A ₁ -5、A ₂ -5、A ₃ -5	细菌 Bacteria	525212	218913044	24271
		真菌 Fungi	570403	133260335	4704
8	B ₁ -1、B ₂ -1、B ₃ -1; B ₁ -3、B ₂ -3、B ₃ -3; B ₁ -5、B ₂ -5、B ₃ -5	细菌 Bacteria	551501	230470277	24576
		真菌 Fungi	623551	146098308	5683
9	C ₁ -1、C ₂ -1、C ₃ -1; C ₁ -3、C ₂ -3、C ₃ -3; C ₁ -5、C ₂ -5、C ₃ -5	细菌 Bacteria	623258	260844555	29098
		真菌 Fungi	520614	131802077	5167
10	A ₁ -2、A ₂ -2、A ₃ -2; A ₁ -4、A ₂ -4、A ₃ -4; A ₁ -6、A ₂ -6、A ₃ -6	细菌 Bacteria	444110	185317968	16859
		真菌 Fungi	582645	138979134	4295
11	B ₁ -2、B ₂ -2、B ₃ -2; B ₁ -4、B ₂ -4、B ₃ -4; B ₁ -6、B ₂ -6、B ₃ -6	细菌 Bacteria	508515	213012898	23110
		真菌 Fungi	562485	133882165	4850
12	C ₁ -2、C ₂ -2、C ₃ -2; C ₁ -4、C ₂ -4、C ₃ -4; C ₁ -6、C ₂ -6、C ₃ -6	细菌 Bacteria	539658	225075337	22152
		真菌 Fungi	535792	129833188	4395
13	A ₁ -1、A ₂ -1、A ₃ -1; A ₁ -2、A ₂ -2、A ₃ -2	细菌 Bacteria	273856	113761515	11715
		真菌 Fungi	402235	95350682	2463
14	B ₁ -1、B ₂ -1、B ₃ -1; B ₁ -2、B ₂ -2、B ₃ -2	细菌 Bacteria	279763	116314450	12657
		真菌 Fungi	396167	92769601	3379
15	C ₁ -1、C ₂ -1、C ₃ -1; C ₁ -2、C ₂ -2、C ₃ -2	细菌 Bacteria	321957	133929367	14301
		真菌 Fungi	382101	91143248	3280
16	A ₁ -3、A ₂ -3、A ₃ -3; A ₁ -4、A ₂ -4、A ₃ -4	细菌 Bacteria	270451	111525900	10691
		真菌 Fungi	377282	88991395	3165
17	B ₁ -3、B ₂ -3、B ₃ -3; B ₁ -4、B ₂ -4、B ₃ -4	细菌 Bacteria	287818	119611639	11718
		真菌 Fungi	368067	86562959	3388
18	C ₁ -3、C ₂ -3、C ₃ -3; C ₁ -4、C ₂ -4、C ₃ -4	细菌 Bacteria	382458	159293881	13093
		真菌 Fungi	348709	88817100	2675
19	A ₁ -5、A ₂ -5、A ₃ -5; A ₁ -6、A ₂ -6、A ₃ -6	细菌 Bacteria	425015	178943597	15634
		真菌 Fungi	373531	87897392	2713

续表 Continued Table

分组 Group	样本名称 Sample name	细菌/真菌 Bacteria/fungi	总测序片段数 Total number of reads	总测序碱基数 Total sequencing base number (bp)	总 OTU 数目 Total number of OTUs
20	B ₁ -5、B ₂ -5、B ₃ -5; B ₁ -6、B ₂ -6、B ₃ -6	细菌 Bacteria	492435	207557086	17906
		真菌 Fungi	421802	100647913	3587
21	C ₁ -5、C ₂ -5、C ₃ -5; C ₁ -6、C ₂ -6、C ₃ -6	细菌 Bacteria	458501	192696644	18087
		真菌 Fungi	325596	81674917	3062

A: III 龄级 Age class III; B: IV 龄级 Age class IV; C: V 龄级 Age class V; A₁、A₂、A₃ 分别表示 3 个重复, B、C 同 A。A₁、A₂、A₃ represent three replicates, with the same pattern applying to B and C. A-1: 根际区, 深度 10 cm Rhizosphere at 10 cm depth; A-2: 根际区, 深度 20 cm Rhizosphere at 20 cm depth; A-3: 近根区, 深度 10 cm Near-root zone at 10 cm depth; A-4: 近根区, 深度 20 cm Near-root zone at 20 cm depth; A-5: 远根区, 深度 10 cm Far-root zone at 10 cm depth; A-6: 远根区, 深度 20 cm Far-root zone at 20 cm depth. B、C 同 A。B and C are the same classification applying to A. A₁₂₃-1~A₁₂₃-6 分别表示 III 龄级 3 个重复在不同根域及深度的样本数据, B₁₂₃ 和 C₁₂₃ 编号规律同 A₁₂₃。A₁₂₃-1 to A₁₂₃-6 represent the sample data of three replicates at different root zones and depths for age class III, with B₁₂₃ and C₁₂₃ following the same numbering convention as A₁₂₃. 下同 The same below.

Usearch 软件和 gold 数据库, 采用 denovo 和 reference 结合的方式去除嵌合体。利用 Usearch(vsesion 10http://drive5.com/uparse/) 软件进行操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)聚类分析。采用线性判别分析效应大小(linear discriminant analysis effect size, LefSe)分析识别各组间差异显著的生物标志类群, 以线性判别分析(linear discriminant analysis, LDA)得分 > 2.0 作为筛选标准。

1.4 数据分析

使用 SPSS 23.0 对数据进行方差分析、多重比较分析(Tukey HSD 检验)。根据群落组成数据, 分别计算 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、ACE 指数和 Chao1 多样性指数。使用 R 语言工具进行绘图和主成分分析(principal component analysis, PCA)。

2 结果与分析

2.1 不同龄级瑞香狼毒根际及周围微生物群落结构差异分析

2.1.1 扩增子测序数据统计 本研究以不同龄级的瑞香狼毒根际及周围土壤为试验材料, 通过宏基因组测序分析土壤微生物群落特征及其差异。结果获得细菌有效序列平均值为 456036.29 条, 真菌有效序列平均值为 485070 条。经质量控制与聚类分析, 各处理下平均得到 19224.23 个细菌 OTU 以及 5436.24 个真菌 OTU(表 1)。

2.1.2 不同龄级瑞香狼毒根际及周围微生物群落 α 多样性及组成分析 对于细菌, 从图 2a 中 OTU 数目、ACE 指数、Chao1 指数 3 个指标来看, 随着取样距离与深度的改变, 不同龄级瑞香狼毒根际土壤微生物细菌多样性表现出显著的差异。对于根际微生物(ABC₁₂₃-1, 图 2a), V 龄级细菌 OTU 数目与 Chao1 指数显著高于 III 龄级。在近根区、深度 20 cm 的点位下(ABC₁₂₃-4, 图 2a), III、IV、V 龄级间的 OTU 数目、ACE 以及 Chao1 指数均差异显著, 而 Shannon-Wiener 指数在不同龄级间无显著差异。真菌的 OTU 数目、ACE 指数、Chao1 指数和 Shannon-Wiener 指数 4 个指标结果显示(图 2b), IV 龄级与 V 龄级根际微生物(ABC₁₂₃-1, 图 2b)以及在远根区深度 10 cm 点位下(ABC₁₂₃-5, 图 2b)的真菌 α 多样性显著高于 III 龄级。以上结果说明, 随着龄级提高, 根际及周围环境中的细菌和真菌物种数量和潜在物种丰富度随之提升。

2.1.3 不同龄级瑞香狼毒根际及周围微生物菌属组成分析 不同龄级瑞香狼毒根际及周围细菌与真菌组成如图 3 和图 4 所示。不同龄级瑞香狼毒根际及周围细菌菌属间, 相对丰度排名前 5 的优势菌属均为鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、Acidobacteria_norank、RB41、Anaerolineaceae_uncultured、Gemmatimonadaceae_uncultured, 各龄级瑞香狼毒根际及周围的优势细菌菌属种类相似, 相对丰度差异不明显(图 3)。而在真菌菌属中, 相对丰度排名前 5 的优势菌属均为 Ascomycota_unclassified、被孢霉属(*Mortierella*)、Fungi_unclassified、湿伞菌属(*Hygrocybe*)、古根菌属(*Archaeorhizomyces*)。随着龄级的提高, 10 cm 深度下的根际微生物细菌丰度差异不明显, 真菌菌属拟珊瑚菌属(*Ramariopsis*)和毛孢菌属(*Chaetospermum*)在 III 龄级瑞香狼毒中占比较高,

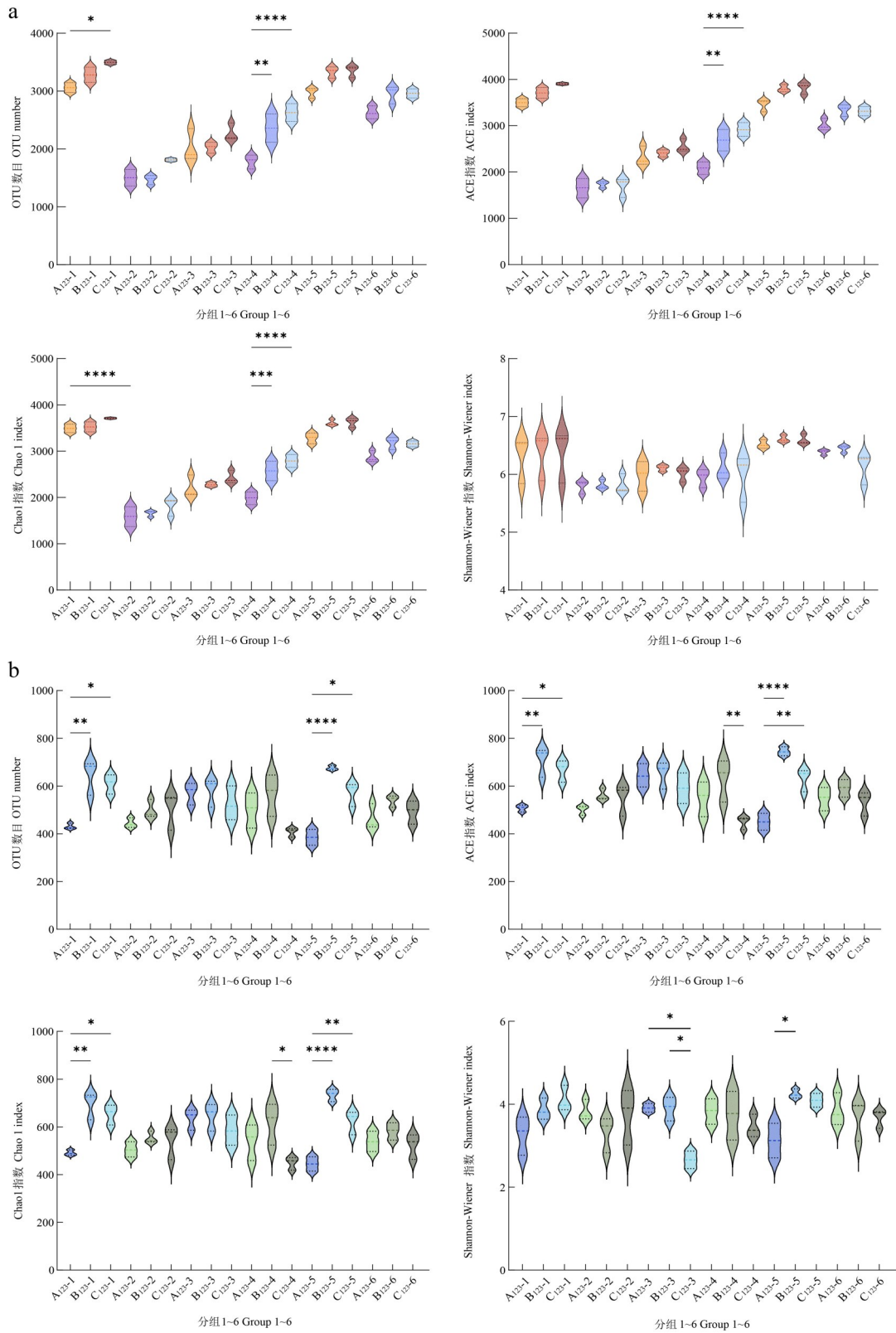


图 2 不同龄级瑞香狼毒细菌和真菌微生物群落 α 多样性差异

Fig. 2 Differences in the α diversity of bacterial and fungal microbial communities of *S. chamaejasme* at different age classes

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ****: $P < 0.0001$. 在每个采样位点内, 采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较不同龄级间微生物多样性的差异, 多重比较采用 Tukey HSD 检验。每个子图代表一个特定的采样位点 (不同水平距离和垂直深度的组合位置), 下同。a: 细菌 Bacteria; b: 真菌 Fungi. One-way ANOVA was performed within each sampling site to compare microbial diversity among different age classes, with Tukey HSD test used for multiple comparisons. Each subplot represents a specific sampling site (combination of different horizontal distances and vertical depths). The same below.

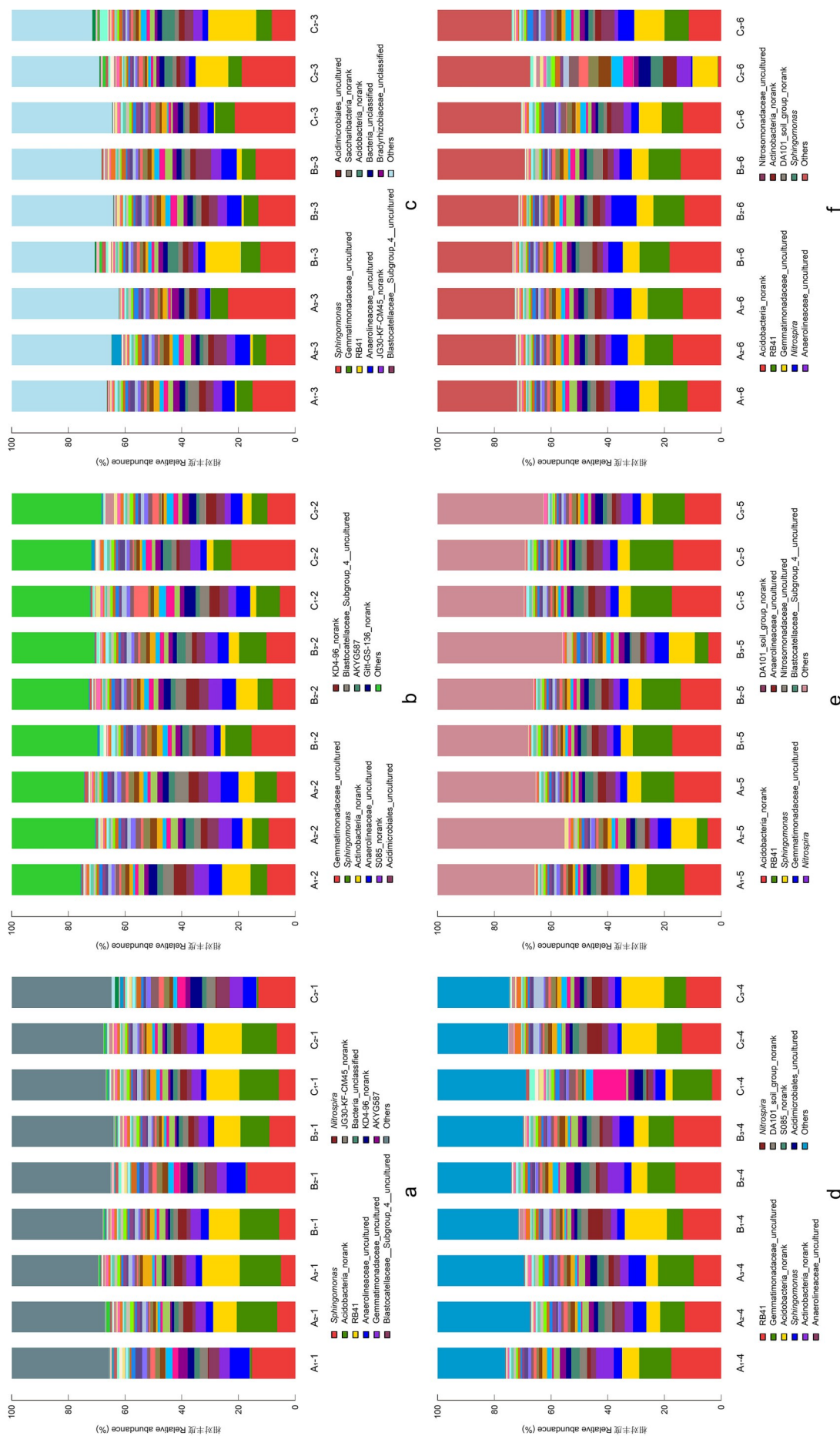


图3 不同龄级瑞香狼毒根际及周围微生物细菌菌属间组成差异

Fig. 3 Compositional differences of microbial bacterial genera in the rhizosphere and surrounding soil across different age classes of *S. chamaejasme*

Acidimicrobiales_uncultured; 嗜酸微菌目未培养; Acidobacteria_norank; 酸杆菌门未分级; Actinobacteria_norank; 放线菌门未分级; Anaerolineaceae_uncultured; 厌氧绳菌科未培养; Bacteria_unclassified; 细菌域未分类; Blastocatellaceae_Subgroup_4_uncultured; 爆炸分枝杆菌科亚群 4 未培养; Bradyrhizobiaceae_unclassified; 慢生根瘤菌科未分类; DA101_soil_group_norank; DA101 土壤群未分级; Gemmatimonadaceae_uncultured; 芽单胞菌科未培养; Gitt-GS-136_norank; Gitt-GS-136 未分级; JG-30-KF-CM45_norank; JG-30-KF-CM45 未分级; KD4-96 未分级; Nitrospirae; 硝化螺菌属; Nitrosomonadaceae_uncultured; 亚硝化单胞菌科未培养; S085_norank; S085 未分级; Saccharibacteria_norank; 糖杆菌门未分级; Sphingomonas; 鞘氨醇单胞菌属; Others; 其他。下同 The same below.

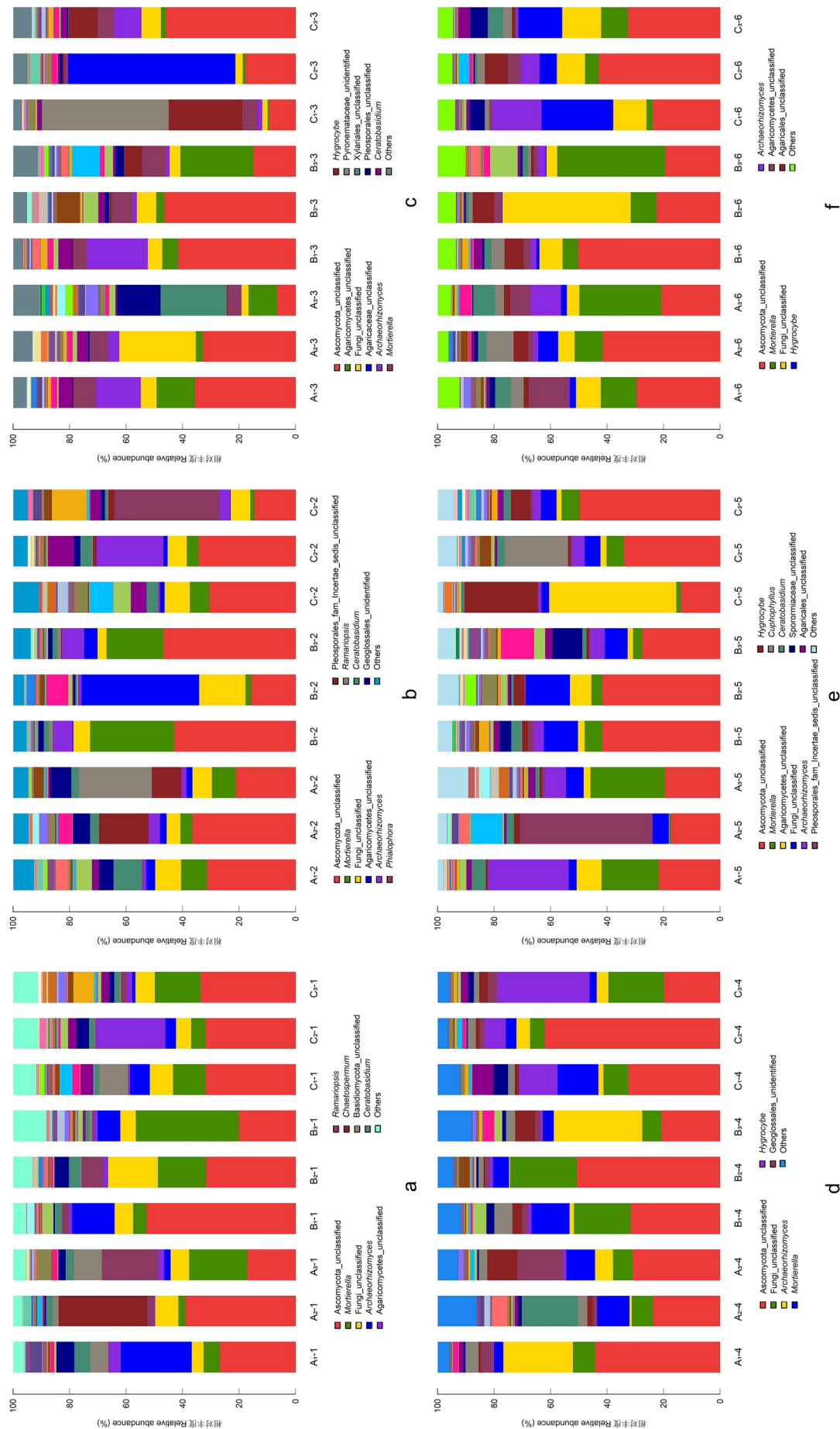


图 4 不同龄级瑞香狼毒根际及周围微生物真菌菌属间组成差异

Fig. 4 Compositional differences of fungal genera in the rhizosphere and surrounding soil across different age classes of *S. chamaejasme*

Agaricaceae_unclassified: 蘑菇科未分类; Agaricales_unclassified: 伞菌纲未分类; Agaricomyces_unclassified: 伞菌属; Archaeorhizomyces: 古根菌属; Ascomycota_unclassified: 子囊菌门未分类; Basidiomycota_unclassified: 担子菌门未分类; Chaetospermum: 杯伞菌属; Cupophyllus: 杯伞菌属; Fungi_unclassified: 真菌界未分类; Geoglossales_unclassified: 地舌菌目未鉴定; Hygrocybe: 湿伞菌属; Mortierella: 被孢霉属; Pleosporales_fam_Incertae_sedis_unclassified: 格孢菌目地位未定科未分类; Pleosporales_unclassified: 格孢菌目未分类; Pyrenomataceae_unclassified: 盘菌科未鉴定; Ramariopsis: 拟珊瑚菌属; Sporormiaceae_unclassified: 粪壳菌科未分类; Xylariales_unclassified: 木舌菌目未分类。

Agaricomycetes_unclassified 在 V 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高(图 4a)。随着采样深度的加深,不同龄级间真菌菌属发生变化,20 cm 深度下,根际真菌菌属 Pleosporales_fam_Incertae_sedis_unclassified 和拟珊瑚菌属(*Ramariopsis*) 在 III 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高,Agaricomycetes_unclassified 在 IV 龄级瑞香狼毒中丰度较高,而古根菌属(*Archaeorhizomyces*)和瓶霉属(*Phialophora*) 在 V 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高(图 4b)。近根区、深度 10 cm 的点位下,Pyronemataceae_unidentified 和 Agaricaceae_unclassified 在 V 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高(图 4c)。近根区、深度 20 cm 的点位下,赤霉菌属(*Gibberella*) 在 III 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高,湿伞菌属(*Hygrocybe*) 在 V 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高(图 4d)。远根区、深度 10 cm 的点位下,Pleosporales_fam_Incertae_sedis_unclassified 在 III 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高,湿伞菌属(*Hygrocybe*)和杯伞菌属(*Cuphophyllus*) 在 V 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高(图 4e)。远根区、深度 20 cm 的点位下,Fungi_unclassified 在 IV 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高,湿伞菌属(*Hygrocybe*) 在 V 龄级瑞香狼毒中相对丰度较高(图 4f)。

总体来看,各采样位点的瑞香狼毒根际及周围细菌和真菌优势物种种类无明显差异,优势细菌门类为变形菌门(Proteobacteria)、绿弯菌门(Chloroflexi)、酸杆菌门(Acidobacteria)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)等;优势真菌门类为子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、接合菌门(Zygomycota)、Fungi_unclassified。优势门和种属的相对丰度存在差异。10 和 20 cm 深度对比,瑞香狼毒根际相对丰度最高的细菌菌属由鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)变为 Gemmatimonadaceae_uncultured,分属不同菌门(图 5a,b),真菌菌属相对丰度差异不大(图 6);在近根区,10 和 20 cm 深度对比,相对丰度最高的细菌菌属由鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)变为 RB41,分属不同菌门,真菌菌属相对丰度差异不大(图 6);在远根区,10 和 20 cm 深度对比,相对丰度最高的细菌和真菌菌属没有变化(图 6)。相同采样深度下,对不同采样水平距离的瑞香狼毒根际和周围优势菌属对比发现:10 cm 采样深度下,根际区和近根区相对丰度最高的细菌菌属均为鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*),而远根区为 Anaerolineaceae_uncultured,分属不同菌门;20 cm 采样深度下,根际区、近根区、远根区相对丰度最高的细菌菌属分别为 Gemmatimonadaceae_uncultured、RB41 和 Anaerolineaceae_uncultured,三者分属不同菌门。相同采样深度下,不同采样水平距离的瑞香狼毒根际和周围优势真菌菌属没有明显差异。

2.1.4 不同龄级瑞香狼毒根际及周围微生物 LefSe 分析 如图 7 所示,LDA>2 条件下不同龄级瑞香狼毒根际及周围细菌和真菌构成均存在差异。在根际区,深度 10 cm 采样位点下,细菌在 III 龄级和 IV 龄级间存在差异(图 7a),真菌在 IV 龄级和 V 龄级间存在差异(图 7g);在根际区,深度 20 cm 采样位点下(Group2),3 个龄级间细菌均存在差异(图 7b),真菌只在 III 龄级和 V 龄级间存在差异(图 7h);在近根区,深度 10 和 20 cm,远根区,深度 20 cm 下,细菌和真菌在 3 个龄级间均存在差异;在远根区,深度 10 cm 下,细菌在 III 龄级和 IV 龄级间存在差异,真菌在 3 个龄级间均存在差异。各龄级瑞香狼毒在不同采样位点下的差异细菌和真菌菌属完全不同,说明采样位点和瑞香狼毒龄级对细菌和真菌间的差异均带来了明显影响。

2.2 不同采样深度和水平距离下各龄级瑞香狼毒根际及周围微生物群落结构的差异分析

2.2.1 不同采样水平距离下各龄级瑞香狼毒根际及周围微生物群落 α 多样性及组成分析 对于细菌群落,从图 8 中 OTU 数目、ACE 指数、Chao1 指数 3 个指标来看,采样深度为 10 cm,IV 龄级瑞香狼毒根际区、近根区、远根区的细菌多样性差异显著,根际区和远根区的细菌多样性显著高于近根区采样点(图 8)。另外,即采样深度为 10 cm,III 龄级瑞香狼毒根际区、近根区、远根区间 Chao1 指数差异显著,近根区和远根区的 Chao1 指数显著高于根际区(图 8)。对于 V 龄级瑞香狼毒,采样距离对细菌多样性无显著影响。采样深度为 20 cm 时,采样距离对各龄级瑞香狼毒周围细菌多样性也无显著影响。而各深度下,采样距离对各龄级瑞香狼毒周围真菌的多样性均无显著影响。

不同采样水平距离各龄级瑞香狼毒根际及周围细菌与真菌组成如图 9 和图 10 所示。不同龄级瑞香狼毒根际及周围细菌菌属间,相对丰度排名前 5 的优势菌属均为鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、Acidobacteria_norank、RB41、Anaerolineaceae_uncultured、Gemmatimonadaceae_uncultured,各采样地点下不同龄级瑞香狼毒间细菌菌属差异不大(图 9)。而在真菌菌属中,相对丰度排名前 5 的优势菌属均为 Ascomycota_unclassified、被孢霉属(*Mortierella*)、Fungi_unclassified、湿伞菌属(*Hygrocybe*)、古根菌属(*Archaeorhizomyces*)(图 10)。在 10 cm 深度

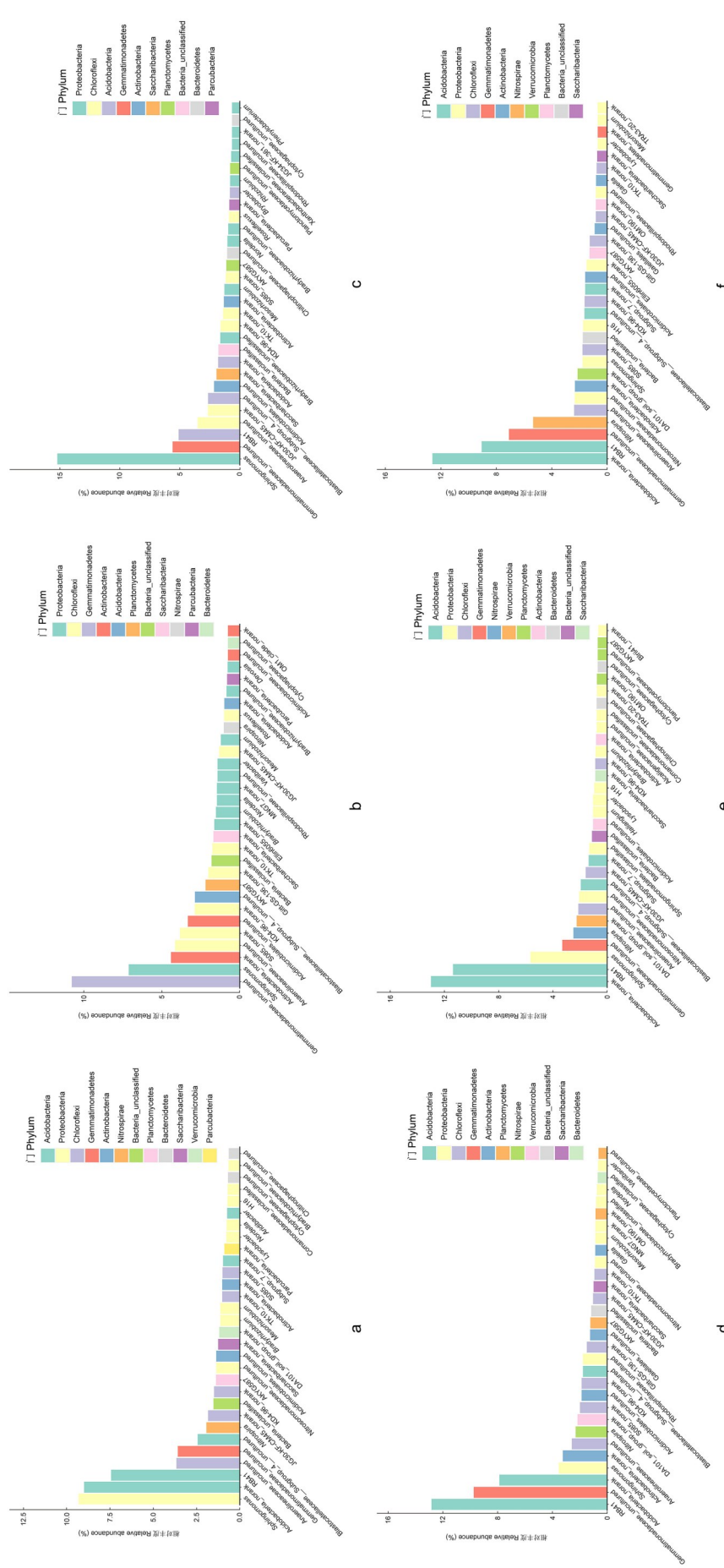


图 5 不同龄级瑞香狼毒根际及周围细菌优势菌属组成综合分析

Fig. 5 Comprehensive analysis of dominant bacterial genera composition in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes

a: 根际区, 10 cm 深度 Rhizosphere at 10 cm depth; b: 根际区, 20 cm 深度 Rhizosphere at 20 cm depth; c: 近根区, 10 cm 深度 Near-root zone at 20 cm depth; d: 近根区, 20 cm 深度 Near-root zone at 10 cm depth; e: 远根区, 10 cm 深度 Far-root zone at 10 cm depth; f: 远根区, 20 cm 深度 Far-root zone at 20 cm depth. Acidimicrobiales_unclassified: 嗜酸微菌目未分类; Acidobacteria_unclassified: 酸杆菌门未分类; Actinobacteria_unclassified: 放线菌门未分类; *Andibacter*: 安迪杆菌属; Bacteroidetes: 拟杆菌门; Bin1_norank: Bin1 未分级; *Bradyrhizobium*: 慢生根瘤菌属; *Bryobacter*: 苔藓杆菌属; *Caulobacter*: 柄杆菌属; *Chitinophagaceae_uncultured*: 噬纤维菌科未培养; *Chloroflexi*: 绿弯菌门; Comamonadaceae_uncultured: 丛毛单胞菌科未培养; Cyanobacteria_unclassified: 蓝细菌门未分类; *Cyromematataceae_uncultured*: 丝线菌科未培养; *Cytophagaceae_uncultured*: 噬胞菌科未培养; Gemmatimonadetes_norank: 芽单胞菌门未分级; *Halomonas*: 盐单胞菌属; *Kofteria*: 科夫勒菌属; *Lysobacter*: 溶杆菌属; *Mesorhizobium*: 中慢生根瘤菌属; *Nordella*: 诺德菌属; Nitrospirae: 硝化螺菌门; OMI190_norank: OMI190 未分级; Panacagae_norank: Panacagae 未分级; Paracubacteria: 小杆菌门; Paracubacteria_norank: 小杆菌门未分级; *Phenyllobacterium*: 苯基杆菌属; Planctomycetaceae_unclassified: 浮霉菌科未分类; Planctomycetes: 浮霉菌门; Proteobacteria: 变形菌门; *Rhodoplanes*: 红平菌属; Rhodospirillaceae_uncultured: 红螺菌科未培养; *Roseiflexus*: 玫瑰弯菌属; Subgroup_4: 亚群 4; Subgroup_6_norank: 亚群 6 未分级; Subgroup_7_norank: 亚群 7 未分级; TK10_norank: TK10 未分级; Verrucomicrobia: 疣微菌门; Verrucomicrobia_unclassified: 疣微菌门未分类; *Xanthobacter*: 黄杆菌属. 下同 The same below.

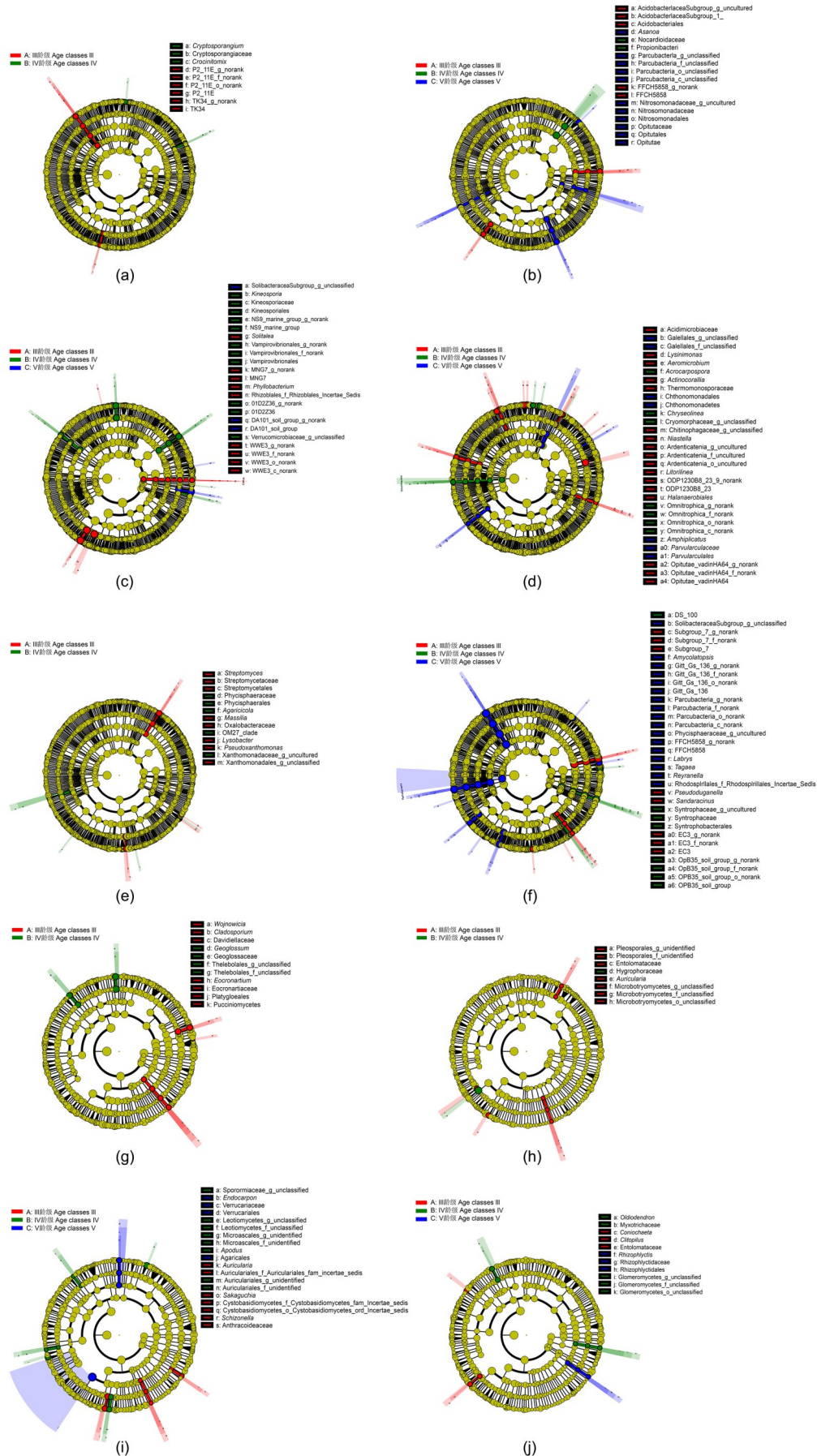
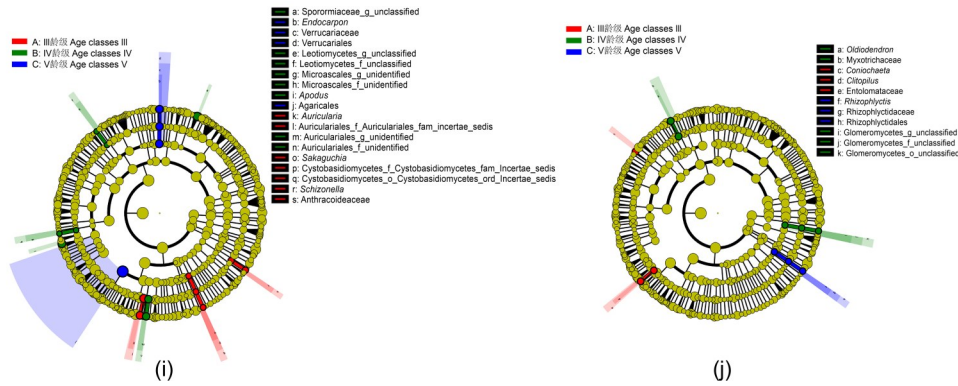


图 7 不同龄级瑞香狼毒根际及周围土壤细菌和真菌菌属间 LefSe 分析

Fig. 7 LefSe analysis of bacterial and fungal genera in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes



续图7 不同龄级瑞香狼毒根际及周围土壤细菌和真菌属间LefSe分析

Continued Fig. 7 LefSe analysis of bacterial and fungal genera in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes

(a), (g): 根际区, 10 cm 深度 Rhizosphere at 10 cm depth; (b), (h): 根际区, 20 cm 深度 Rhizosphere at 20 cm depth; (c), (i): 近根区, 10 cm 深度 Near-root zone at 10 cm depth; (d), (j): 近根区, 20 cm 深度 Near-root zone at 20 cm depth; (e), (k): 远根区, 10 cm 深度 Far-root zone at 10 cm depth; (f), (l): 远根区, 20 cm 深度 Far-root zone at 20 cm depth; (a)~(f): 细菌 Bacteria; (g)~(l): 真菌 Fungi. 01D2Z36_g_norank: 01D2Z36 属无等级; *Acrocarpospora*: 顶果孢菌属; *Actinocorallia*: 放线珊瑚菌属; Acidimicrobiaceae: 酸微菌科; Acidobacteriales: 酸杆菌目; AcidobacteriaceaeSubgroup_1_: 酸杆菌科亚群 1; AcidobacteriaceaeSubgroup_g_uncultured: 酸杆菌科亚群属未培养; *Aeromicrobium*: 气微菌属; *Agaricola*: 伞菌栖菌属; Agaricales: 伞菌目; Agaricales_f_Agaricales_fam_Incertae_sedis: 伞菌目地位未定科; *Amphiplicatus*: 双褶菌属; *Amycolatopsis*: 拟无枝酸菌属; Anthracoideaceae: 炭黑菌科; *Asanao*: 浅野菌属; Auriculariales_f_Auriculariales_fam_Incertae_sedis: 木耳目地位未定科; Auriculariales_f_unidentified: 木耳目科未鉴定; Auriculariales_g_unidentified: 木耳目属未鉴定; Chthonomonadales: 土单胞菌目; Chthonomonadetes: 土单胞菌纲; *Chrysoeolinea*: 金黄线菌属; Clavicipitaceae_g_unclassified: 麦角菌科属未分类; *Clitopilus*: 杯伞属; *Coniochaeta*: 粉黑壳菌属; Coniochaetaceae_g_unclassified: 粉黑壳菌科属未鉴定; *Coprinus*: 鬼伞属; Corticiales: 皮壳菌目; Corticiaceae: 皮壳菌科; *Crocinitomix*: 番红土菌属; *Cryptosporangium*: 隐孢囊菌属; Cryptosporangiaceae: 隐孢囊菌科; Cryomorphaceae_g_unclassified: 低温形菌科属未分类; Cystobasidiomycetes: 囊孢酵母菌纲; Cystobasidiomycetes_f_Cystobasidiomycetes_fam_Incertae_sedis: 囊孢酵母菌纲地位未定科; Cystobasidiomycetes_o_Cystobasidiomycetes_ord_Incertae_sedis: 囊孢酵母菌纲地位未定目; DS_100: DS_100; EC3: EC3; EC3_f_norank: EC3 科无等级; EC3_g_norank: EC3 属无等级; *Endocarpon*: 内果菌属; Entolomataceae: 粉褶菌科; *Eocronartium*: 古柱锈菌属; Eocronartiaceae: 古柱锈菌科; FFCH5858_g_norank: FFCH5858 属无等级; Galellales_f_unclassified: 加勒菌目科未分类; Galellales_g_unclassified: 加勒菌目属未分类; *Geoglossum*: 地舌菌属; Geoglossaceae: 地舌菌科; Glomeromycetes_f_unclassified: 球囊菌科未分类; Glomeromycetes_g_unclassified: 球囊菌纲属未分类; Glomeromycetes_o_unclassified: 球囊菌纲目未分类; Halanaerobiales: 厌氧盐菌目; Hydnodontaceae: 齿菌科; Hygrophoraceae: 蜡伞科; *Kineosporia*: 动孢菌属; Kineosporiaceae: 动孢菌科; Kineosporiales: 动孢菌目; *Labrys*: 拉布里斯菌属; *Leptosphaerulina*: 小球腔菌属; *Litorilinea*: 海滨线菌属; *Lysinimonas*: 赖氨酸单胞菌属; *Massilia*: 马赛菌属; Microbotryomycetes_f_unclassified: 微束菌纲科未分类; Microbotryomycetes_g_unclassified: 微束菌纲属未分类; Microbotryomycetes_o_unclassified: 微束菌纲目未分类; Microascales_f_unclassified: 小囊菌目科未鉴定; Microascales_g_unclassified: 小囊菌目属未鉴定; Myxotrichaceae: 黏毛菌科; *Niastella*: 柔嫩菌属; Nocardiodaceae: 类诺卡氏菌科; NS9_marine_group: NS9 海洋群; NS9_marine_group_g_norank: NS9 海洋群属无等级; ODP1230B8_23_9_norank: ODP1230B8_23_9 无等级; *Oldiodendron*: 老枝菌属; OM27_clade: OM27 进化支; Omnitrphica_c_norank: 全养菌门纲无等级; Omnitrphica_f_norank: 全养菌门科无等级; Omnitrphica_g_norank: 全养菌门属无等级; Omnitrphica_o_norank: 全养菌门目无等级; OpB35_soil_group: OpB35 土壤群; OpB35_soil_group_f_norank: OpB35 土壤群科无等级; OpB35_soil_group_g_norank: OpB35 土壤群属无等级; OpB35_soil_group_o_norank: OpB35 土壤群目无等级; Oplitutaceae: 丰佑菌科; Oplitutae: 丰佑菌纲; Oplitutae_vadinHA64: 丰佑菌纲 vadinHA64; Oplitutae_vadinHA64_f_norank: 丰佑菌纲 vadinHA64 科无等级; Oplitutae_vadinHA64_g_norank: 丰佑菌纲 vadinHA64 属无等级; Oplitutales: 丰佑菌目; Oxalobacteraceae: 草酸杆菌科; P2_11E_f_norank: P2_11E 科无等级; P2_11E_g_norank: P2_11E 属无等级; P2_11E_o_norank: P2_11E 目无等级; *Panaeolus*: 光盖伞属; Parvularculaceae: 小弧菌科; Parvularculales: 小弧菌目; *Peziza*: 盘菌属; Pezizaceae: 盘菌科; Phycisphaeraceae: 藻球菌科; Phycisphaeraceae_g_uncultured: 藻球菌科属未培养; Phycisphaerales: 藻球菌目; *Pilidium*: 帽菌属; Platygliales: 扁胶菌目; Pleosporales_f_unidentified: 格孢菌目科未鉴定; Pleosporales_g_unidentified: 格孢菌目属未鉴定; Propionibacteri: 丙酸杆菌; *Pseudoduganella*: 假杜甘菌属; *Pseudoxanthomonas*: 假黄单胞菌属; Pucciniomycetes: 柄锈菌纲; *Reyranella*: 雷拉内菌属; *Rhizophlyctis*: 根壶菌属; Rhizophlyctidaceae: 根壶菌科; Rhizophlyctidales: 根壶菌目; Rhodospirillales_f_Rhodospirillales_Incertae_Sedis: 红螺菌目地位未定科; *Sakaguchia*: 坂口菌属; *Sandaracinus*: 黄松脂菌属; *Schizonella*: 裂孢菌属; SolibacteraceaeSubgroup_g_unclassified: 单独杆菌科亚群属未分类; *Solitalea*: 单独菌属; *Sporormiella*: 粪壳菌属; *Streptomyces*: 链霉菌属; Streptomycetaceae: 链霉菌科; Streptomycetales: 链霉菌目; Subgroup_7_f_norank: 亚群 7 科无等级; *Subulicystidium*: 锥囊菌属; Syntrophaceae: 互养菌科; Syntrophaceae_g_uncultured: 互养菌科属未培养; Syntrophobacteriales: 互养菌目; *Tagaea*: 田贺菌属; Thelebolales_f_unclassified: 小球菌目科未分类; Thelebolales_g_unclassified: 小球菌目属未分类; Thermomonosporaceae: 高温单胞菌科; TK34_g_norank: TK34 属无等级; Trechisporales: 毛齿菌目; Tremellales: 银耳目; Tremellales_f_Tremellales_fam_Incertae_sedis: 银耳目地位未定科; *Umonomyces*: 乌莫菌属; Urocystidaceae: 尾囊菌科; Urocystidales: 尾囊菌目; Vampirovibrionales: 吸血弧菌目; Vampirovibrionales_f_norank: 吸血弧菌目科无等级; Vampirovibrionales_g_norank: 吸血弧菌目属无等级; *Vankya*: 万基菌属; Verrucariales: 疣菌目; Verrucariaceae: 疣菌科; Verrucariaceae_g_unclassified: 疣菌科属未分类; *Wojnowicia*: 沃伊诺菌属; WWE3_c_norank: WWE3 纲无等级; WWE3_f_norank: WWE3 科无等级; WWE3_g_norank: WWE3 属无等级; WWE3_o_norank: WWE3 目无等级; Xanthomonadaceae_g_uncultured: 黄单胞菌科属未培养; Xanthomonadales_g_unclassified: 黄单胞菌目属未分类。下同 The same below.

下,古根菌属在Ⅲ龄级瑞香狼毒根际区占比较高,Agaricomycetes_unclassified、Pleosporales_fam_Incertae_sedis_unclassified 和毛孢菌属(*Chaetospermum*)在近根区占比较高,而被孢霉属(*Mortierella*)和Fungi_unclassified在远根区占比较高(图10a);10 cm深度下,Ⅳ龄级瑞香狼毒真菌菌属相对丰度在不同水平采样位点无差异(图10b);在10 cm深度下,Pyronemataceae_unidentified 菌属在Ⅴ龄级瑞香狼毒根际处占比较高,Agaricomycetes_unclassified在近根区占比较高(图10c)。在20 cm深度下,古根菌属在Ⅲ龄级瑞香狼毒根际处占比较高,赤霉菌属(*Gibberella*)和Pleosporales_fam_Incertae_sedis_unclassified在近根区占比较高,而Agaricales_unclassified在远根区占比较高(图10d);20 cm深度下,Agaricomycetes_unclassified在近根区占比较高,而古根菌属在远根区占比较高(图10e);20 cm深度下,瓶霉属(*Phialophora*)在Ⅴ龄级瑞香狼毒远根区占比较高,其他无明显差异(图10f)。

2.2.2 不同龄级瑞香狼毒根际及周围优势物种群落组成差异分析 总体来看(图11和图12),不同深度下各龄级瑞香狼毒根际及周围细菌和真菌优势物种种类无明显差异,优势细菌门类为变形菌门(Proteobacteria)、绿弯菌门(Chloroflexi)、酸杆菌门(Acidobacteria)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)等;优势真菌门类为子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、接合菌门(Zygomycota)、Fungi_unclassified。而优势门和种属的相对丰度存在差异。10 cm深度下,Ⅲ龄级和Ⅳ龄级瑞香狼毒相对丰度最高的细菌菌属均为鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*),而Ⅴ龄级为RB41,分属不同菌门(图11a~c),真菌菌属相对丰度最高的均为Ascomycota_unclassified(图12a~c);20 cm深度下,Ⅲ龄级和Ⅴ龄级瑞香狼毒相对丰度最高的细菌菌属均为RB41,而Ⅳ龄级为Gemmatimonadaceae_uncultured,分属不同菌门(图11d~f),真菌菌属相对丰度最高的均为Ascomycota_unclassified(图12d~f)。

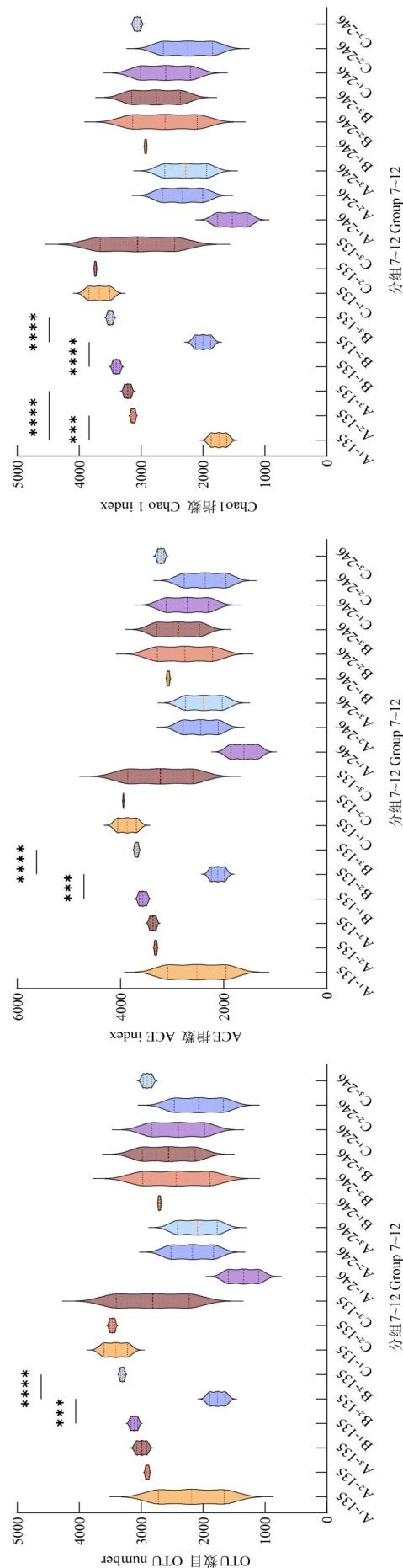


图 8 不同水平距离下各龄级瑞香狼毒土壤中细菌和真菌微生物群落 α 多样性差异

Fig. 8 Differences in α diversity of bacterial and fungal microbial communities in the soil of *S. chamaejasme* at different age classes under varying horizontal distances

A₁-135, A₂-246, A₃-246 represent the combined sample data of three replicates for age class III at rhizosphere 10 cm depth, near-root zone 10 cm depth, and far-root zone 10 cm depth, respectively; A₁-135, A₂-246, and A₃-246 represent the combined sample data of three replicates for age class III at rhizosphere 20 cm depth, near-root zone 20 cm depth, and far-root zone 20 cm depth, respectively. With the same classification applying to B and C.

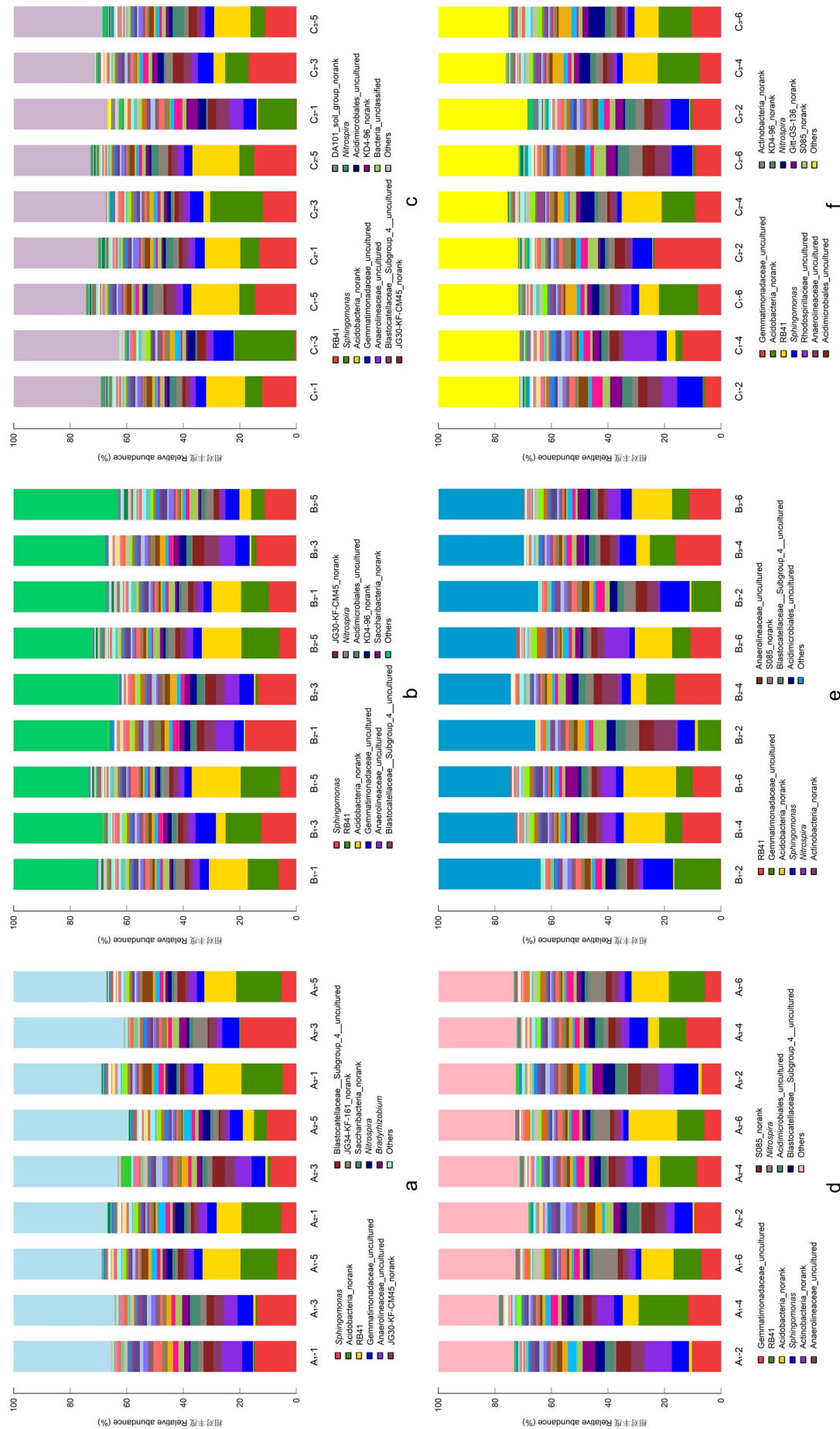


图9 不同水平距离下各龄级瑞香毒根际及周围土壤中细菌菌属间组成差异
Fig. 9 Differences in bacterial genus composition in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes under varying horizontal distances
Bradyrhizobium: 慢生根瘤菌属, 下同 The same below.

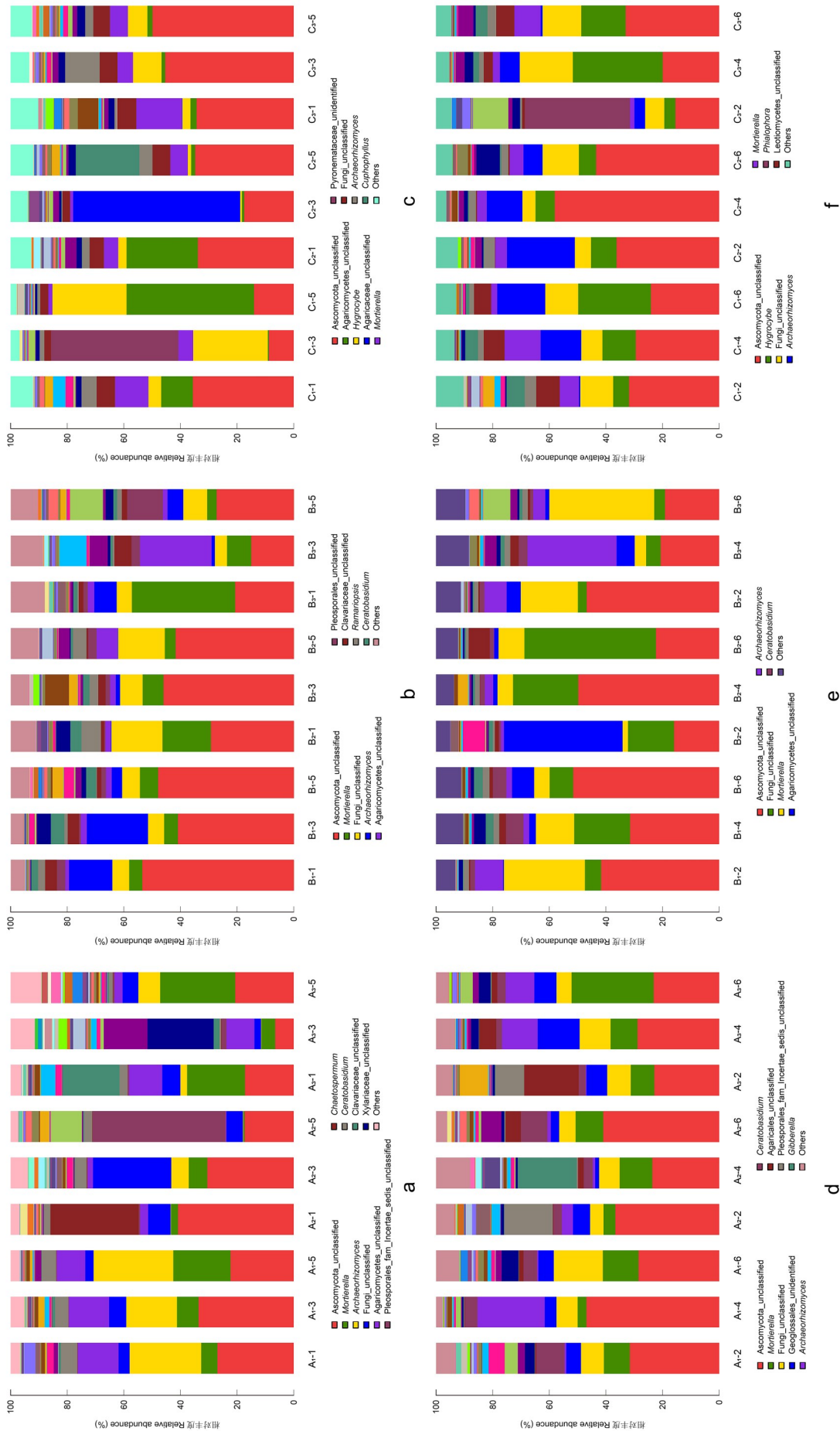


图 10 不同水平距离下各龄级瑞香狼毒根际及周围土壤中真菌菌属间组成差异
Fig. 10 Differences in fungal genus composition in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes under varying horizontal distances
 Xylariaceae_unclassified; 炭角菌科_未分类; 下同 The same below.

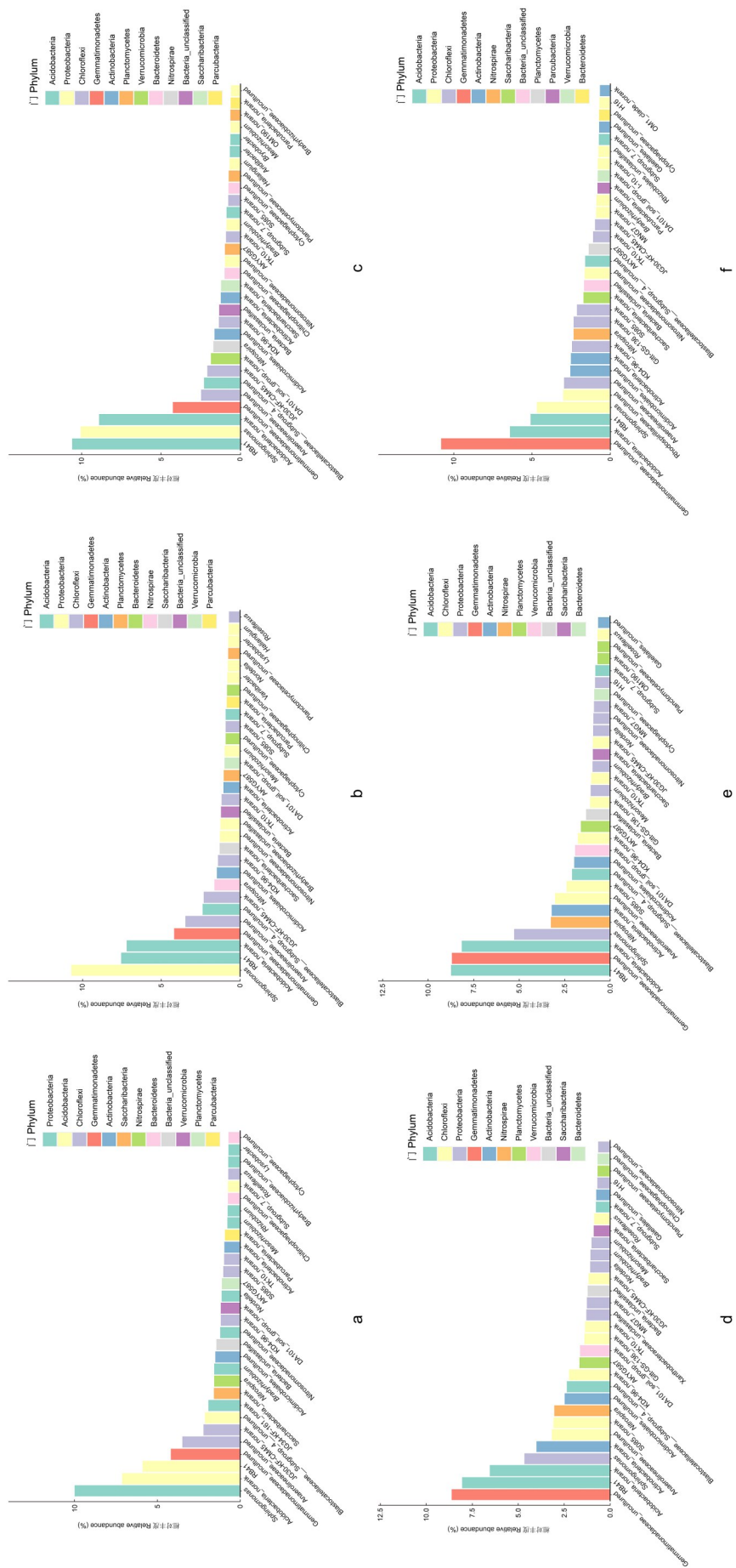


图 11 不同龄级瑞香狼毒根际及周围细菌优势菌属组成

Fig. 11 Composition of dominant bacterial genera in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes

a, d: III 龄级 Age class III ; b, e: IV 龄级 Age class IV ; c, f: V 龄级 Age class V ; a~c: 10 cm 深度 Samples at 10 cm depth; d~f: 20 cm 深度 Samples at 20 cm depth. *Aridibacter*: 热土杆菌属; *Byobacter*: 拜氏杆菌属; *Gaiallales_uncultured*: 盖勒菌目未培养; *Haliangium_uncultured*: 浮霉菌科未培养; *Planctomycetaceae_uncultured*: 浮霉菌科未培养; *Varitibacter*: 变异杆菌属; *Xanthobacteraceae_uncultured*: 黄杆菌科未培养. 下同

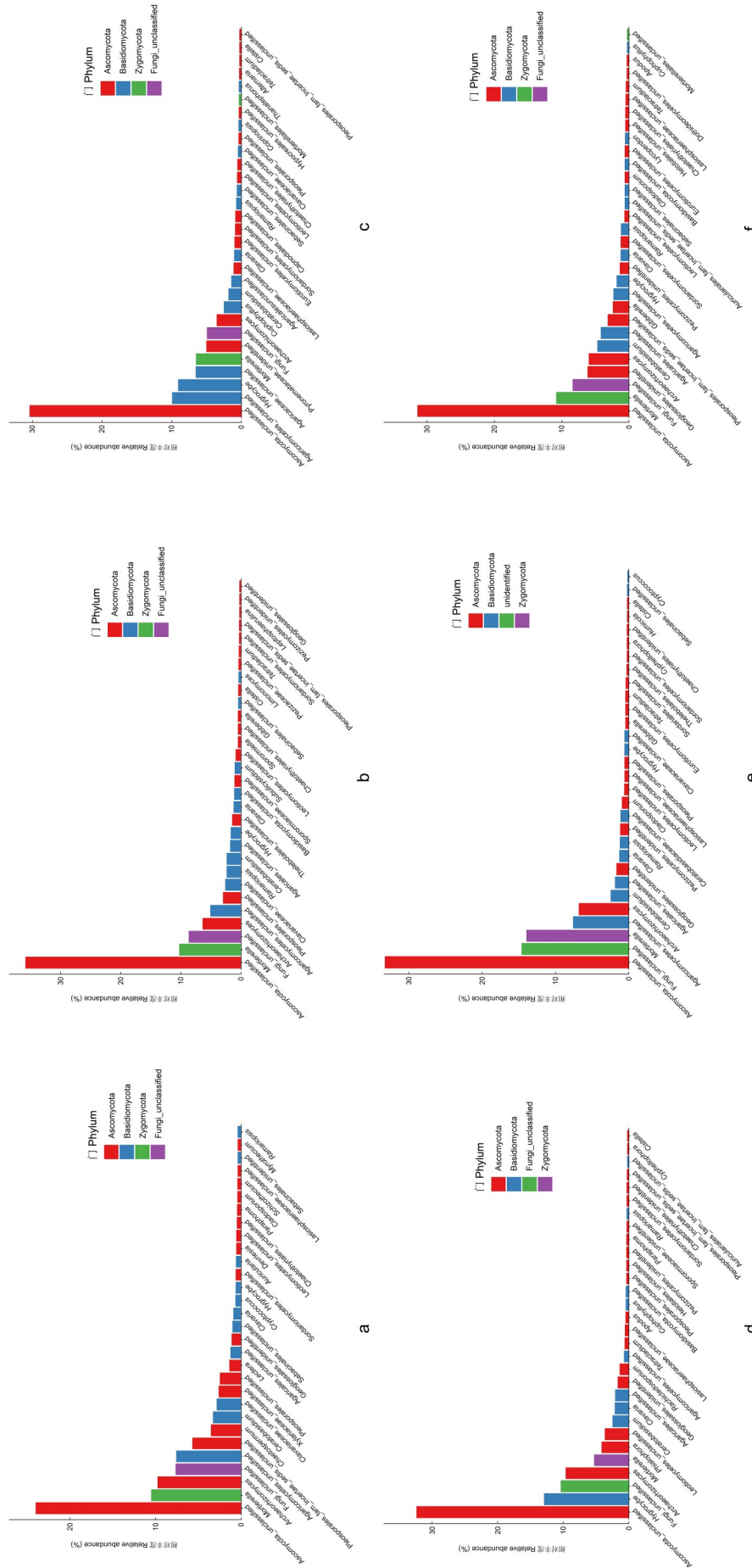


图 12 不同龄级瑞香狼毒根际及周围真菌优势菌属组成

Fig. 12 Composition of dominant fungal genera in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes

Agaricaceae; 蘑菇科; Auriculariales; 木耳目; Capnodiales; 煤炱目; Ceratobasidiaceae; 丝核菌科; Chaetothyriales; 着色菌目; Chaetothyriales_unidentified; 着色菌目未鉴定; Clavariaceae; 珊瑚菌科; Eurotiomycetes; 散囊菌纲; Geoglossales; 地舌菌目; Helotiales; 柔膜菌目; Helotiales_unclassified; 柔膜菌目未分类; Hypocreales; 肉座菌目; Lasiosphaeriaceae; 毛球壳菌科; Leotiomyces; 锤舌菌纲; Mortierellales; 被孢霉目; Mortierellales_unclassified; 被孢霉目未分类; Myrothecium; 座壳孢属; Pleosporales; 格孢菌目; Pleosporales_fam_Incertae_sedis; 格孢菌目分类地位不明科; Pezizomycetes; 盘菌纲; Pyronemataceae; 火丝菌科; *Rachicladosporium*; 链状枝孢菌属; Sebaciales; 丝膜菌目; Sebaciales_unidentified; 丝膜菌目未鉴定; Sordariales; 粪壳菌目; Sordariales_unclassified; 粪壳菌纲; Sporormiaceae; 虫粪菌科; Sporormiaceae_unidentified; 虫粪菌科未鉴定; *Tetraccladium*; 四枝孢属; Thelebolales; 粪杯菌目; *L.ectera*; 假小麦赤霉属. 下同 The same below.

2.2.3 不同水平距离下 LefSe 分析 LDA>2 条件下不同水平距离下土壤细菌和真菌均存在差异。由图 13 可以看出,近根区和远根区的细菌在各深度和各龄级下均存在差异;而根际区只在部分深度和龄级下存在差异菌属,具体为 10 cm 深度下的 IV 龄级土壤(图 13b)和 20 cm 深度下的 V 龄级土壤(图 13l)。对于真菌,基本上各水平距离在不同深度和不同龄级下均存在差异,除了 10 cm 深度下,只有近根区和远根区存在差异真菌菌属(图 13i)。该结果表明不同采样水平距离下存在明显差异的细菌和真菌菌属,且近根区和远根区间差异更为明显。

2.2.4 不同采样深度下各龄级瑞香狼毒根际及周围微生物群落 α 多样性及组成分析 图 14 显示了具有显著差异的细菌 α 多样性指标。从 OTU 数目、ACE 指数、Chao1 指数和 Shannon—Wiener 指数 4 个指标来看,分组 13~15 中即根际区,各龄级瑞香狼毒土壤 10 和 20 cm 深度的细菌多样性存在显著差异,20 cm 深度的细菌 α 多样性显著低于 10 cm 深度(图 14a)。而分组 16~18 中即近根区,各龄级瑞香狼毒根际土壤 10 和 20 cm 深度的细菌多样性没有显著差异。分组 19~21 中即远根区,只有 V 龄级瑞香狼毒根际土壤 10 和 20 cm 深度的细菌多样性存在显著差异(Chao1 指数、ACE 指数和 Shannon—Wiener 指数),20 cm 深度的细菌 α 多样性显著低于 10 cm 深度(图 14b)。

不同采样深度下各龄级瑞香狼毒根际及周围细菌与真菌组成如图 15 和图 16 所示。不同龄级瑞香狼毒根际及周围细菌菌属间,相对丰度排名前 5 的优势菌属均为鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、Acidobacteria_norank、RB41、Anaerolineaceae_uncultured、Gemmatimonadaceae_uncultured(图 15)。而在真菌菌属中,相对丰度排名前 5 的优势菌属均为 Ascomycota_unclassified、被孢霉属(*Mortierella*)、Fungi_unclassified、湿伞菌属(*Hygrocybe*)、古根菌属(*Archaeorhizomyces*)(图 16)。对于细菌菌属,除 V 龄级瑞香狼毒在根际区和近根区,与 10 cm 深度相比,RB41 菌属在 20 cm 深度下丰度降低(图 15c),Acidobacteria_norank 在 20 cm 深度下丰度升高外(图 15f),其余均无明显变化(图 15)。对于真菌菌属,不同深度下差异较大。在 III 龄级瑞香狼毒根际区,古根菌属和毛孢菌属(*Chaetospermum*)在 10 cm 深度下占比较高,Pleosporales_fam_Incertae_sedis_unclassified 在 20 cm 深度下占比较高(图 16a);在近根区,古根菌属和 Fungi_unclassified 在 10 cm 深度下占比较高,而 Geoglossales_unidentified 和 Xylariaceae_unclassified 在 20 cm 深度下占比较高(图 16d);在远根区,Pleosporales_fam_Incertae_sedis_unclassified 在 10 cm 深度下占比高于 20 cm(图 16g)。对于 IV 龄级瑞香狼毒,深度对真菌菌属的相对丰度没有明显影响(图 16b, e, h)。对于 V 龄级瑞香狼毒根际区,Agaricomycetes_unclassified 在 10 cm 深度下占比较高,瓶霉属(*Phialophora*) 在 20 cm 深度下占比较高(图 16c);在近根区,Agaricaceae_unclassified 和 Pyronemataceae_unidentified 在 10 cm 深度下占比高于 20 cm(图 16f);在远根区,Agaricomycetes_unclassified 和杯伞菌属(*Cuphophyllus*) 在 10 cm 深度下占比高于 20 cm(图 16i)。

2.2.5 不同采样深度下 LefSe 分析 LDA>2 条件下不同采样深度土壤细菌和真菌无差异菌属(图 17)。该结果表明不同采样深度只影响细菌和真菌的相对丰度,而不影响菌属的种类。

3 讨论

瑞香狼毒作为青藏高原草地生态系统的关键毒害植物,展现出显著的生态双重性:其生物活性成分在杀虫灭菌领域具有开发潜力^[15],但过度扩散会威胁草地畜牧业的可持续性。另外有研究表明瑞香狼毒对土壤有机质和土壤微生物多样性造成影响^[16]。本研究通过多尺度分析揭示了该植物对土壤微生物的复杂调控机制。

3.1 瑞香狼毒龄级对根际及周围微生物的影响

本研究结果表明,随着瑞香狼毒龄级增长,根际及周围环境中的细菌和真菌物种数量和潜在物种丰富度随之提升。这一现象可能与瑞香狼毒随龄级增长的根系发育状况密切相关。瑞香狼毒根系能够渗透到土壤中 7~30 cm,根系长度随着龄级的增长而增加。高龄级植物拥有更发达的根系结构,能够产生更多的根系分泌物和化感物质,从而影响更大范围的土壤环境^[17-18]。同时,瑞香狼毒的“肥力岛效应”使根际土壤有机质含量提升 18%~23%,微生物生物量碳、氮分别增加 31.5% 和 27.8%^[5]。这种土壤养分的富集为微生物生长提供了物质基础,因此,高龄级植物由于根系更发达,根系分泌物更丰富,能够为土壤微生物提供更多的碳源和能源,从而支持更高的微生物多样性。当然,不同龄级植物的代谢特征和根系分泌物成分差异可能导致土壤 pH、有效氮、有效磷等理化性质的变化,进而选择性地促进或抑制特定微生物类群的生长。

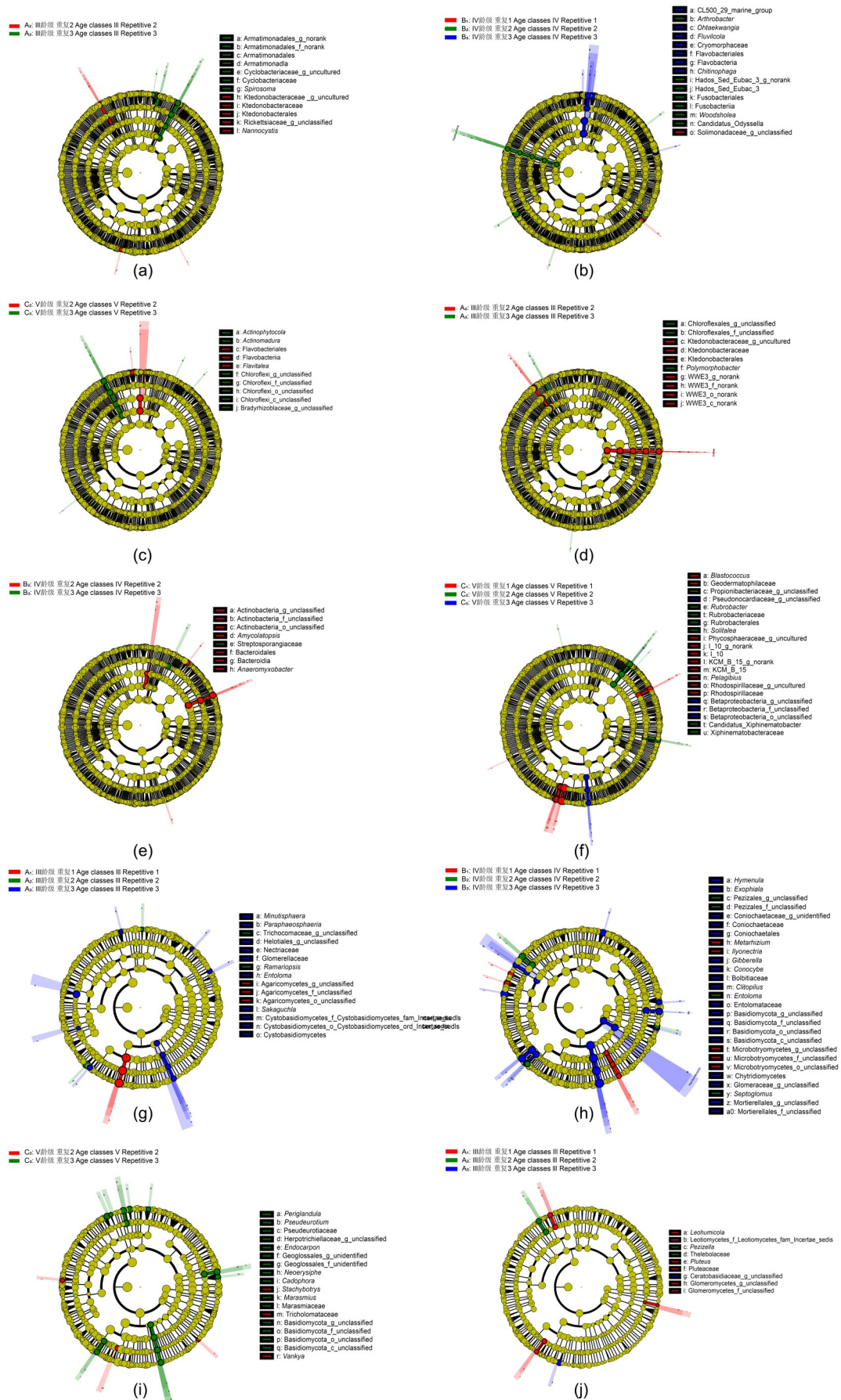
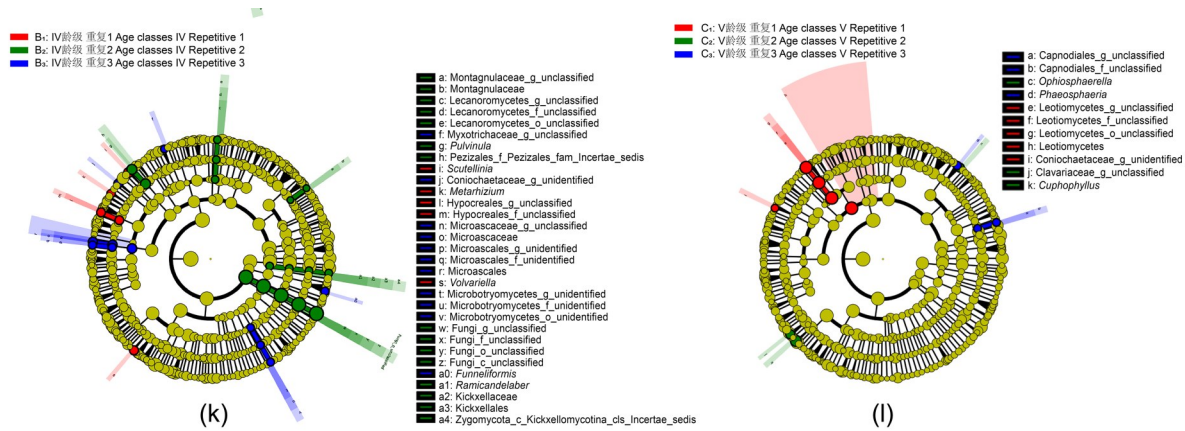


图 13 不同水平距离下瑞香狼毒土壤细菌和真菌菌属间 LefSe 分析

Fig. 13 LefSe analysis of bacterial and fungal genera in the soil of *S. chamaejasme* under different horizontal distances



续图 13 不同水平距离下瑞香狼毒土壤细菌和真菌菌属间 LefSe 分析

Continued Fig. 13 LefSe analysis of bacterial and fungal genera in the soil of *S. chamaejasme* under different horizontal distances

(a), (d), (g), (j): III 龄级 Age class III; (b), (e), (h), (k): IV 龄级 Age class IV; (c), (f), (i), (l): V 龄级 Age class V; (a)~(c), (g)~(i): 10 cm 深度 Samples at 10 cm depth; (d)~(f), (j)~(l): 20 cm 深度 Samples at 20 cm depth. (a)~(f): 细菌 Bacteria; (g)~(l): 真菌 Fungi. Armatimonadia: 铠甲菌纲; Armatimonadales: 铠甲菌目; Armatimonadales_g_norank: 铠甲菌目无等级属; Armatimonadales_f_norank: 铠甲菌目无等级科; Cyclobacteriaceae: 环形菌科; Cyclobacteriaceae_g_uncultured: 环形菌科未培养属; *Spirosoma*: 螺旋菌属; Ktedonobacteraceae: 梳菌科; Ktedonobacteraceae_g_uncultured: 梳菌科未培养属; Ktedonobacterales: 梳菌目; Rickettsiaceae: 立克次体科; Rickettsiaceae_g_unclassified: 立克次体科未分类属; *Namocystis*: 小囊菌属; CL500_29_marine_group: CL500-29 海洋菌群; *Arthrobacter*: 节杆菌属; *Ohtaekwangia*: 吴德光菌属; *Fluvicola*: 河流菌属; Cryomorphaceae: 冷形菌科; Flavobacteriales: 黄杆菌目; Flavobacteriia: 黄杆菌纲; *Chitinophaga*: 噬几丁质菌属; Hados_Sed_Eubac_3: 海洋沉积物真菌 3; Hados_Sed_Eubac_3_g_norank: 海洋沉积物真菌 3 无等级属; Fusobacteriales: 梭杆菌目; Fusobacteriia: 梭杆菌纲; *Woodsholea*: 林穴菌属; *Candidatus_Odyssella*: 候选奥德赛菌属; Solimonadaceae: 土壤单胞菌科; Solimonadaceae_g_unclassified: 土壤单胞菌科未分类属; *Actinophytocola*: 放线植物菌属; *Actinomadura*: 放线马杜拉菌属; *Flavitalea*: 黄土菌属; *Chloroflexi_g_unclassified*: 绿弯菌门未分类属; *Chloroflexi_f_unclassified*: 绿弯菌门未分类科; *Chloroflexi_o_unclassified*: 绿弯菌门未分类目; *Chloroflexi_c_unclassified*: 绿弯菌门未分类纲; Bradyrhizobiaceae: 缓生根瘤菌科; Bradyrhizobiaceae_g_unclassified: 缓生根瘤菌科未分类属; Chloroflexales: 绿弯菌目; Chloroflexales_g_unclassified: 绿弯菌目未分类属; Chloroflexales_f_unclassified: 绿弯菌目未分类科; *Polymorphobacter*: 多形菌属; Actinobacteria: 放线菌门; Actinobacteria_g_unclassified: 放线菌门未分类属; Actinobacteria_f_unclassified: 放线菌门未分类科; Actinobacteria_o_unclassified: 放线菌门未分类目; Streptosporangiaceae: 链孢囊菌科; Bacteroidales: 拟杆菌目; Bacteroidia: 拟杆菌纲; *Anaeromyxobacter*: 厌氧粘细菌属; *Blastococcus*: 芽球菌属; Geodermatophilaceae: 土皮菌科; Propionibacteriaceae: 丙酸杆菌科; Propionibacteriaceae_g_unclassified: 丙酸杆菌科未分类属; Pseudonocardiaceae: 假诺卡氏菌科; Pseudonocardiaceae_g_unclassified: 假诺卡氏菌科未分类属; *Rubrobacter*: 红杆菌属; Rubrobacteriaceae: 红杆菌科; Rubrobacterales: 红杆菌目; Phycosphaeraceae: 藻球菌科; Phycosphaeraceae_g_uncultured: 藻球菌科未培养属; I_10_g_norank: I_10 无等级属; KCM_B_15_g_norank: KCM-B-15 无等级属; *Pelagibius*: 海栖菌属; Rhodospirillaceae: 红螺菌科; Rhodospirillaceae_g_uncultured: 红螺菌科未培养属; Betaproteobacteria: β -变形菌纲; Betaproteobacteria_g_unclassified: β -变形菌纲未分类属; Betaproteobacteria_f_unclassified: β -变形菌纲未分类科; Betaproteobacteria_o_unclassified: β -变形菌纲未分类目; *Candidatus_Xiphinematobacter*: 候选剑线虫菌属; Xiphinematobacteraceae: 剑线虫菌科; Fusobacteria: 梭杆菌门. 下同 The same below.

LefSe 分析进一步证实,各龄级瑞香狼毒在不同采样位点下的差异细菌和真菌菌属完全不同,说明瑞香狼毒龄级对微生物群落构成具有特异性调控作用。与崔雪等^[10]关于高密度瑞香狼毒根际土壤中微生物多样性高于低密度的结果一致,表明瑞香狼毒不仅通过密度,还可能通过龄级结构调控土壤微生物多样性,这种调控机制可能涉及植物次生代谢产物的定量和定性变化。

3.2 水平距离对瑞香狼毒根际及周围微生物的影响

本研究发现 10 cm 深度下,III 龄级和 IV 龄级瑞香狼毒根际区和近根区、远根区的细菌多样性存在显著差异,而 V 龄级瑞香狼毒不同采样距离间细菌多样性无显著差异。这表明植物龄级与水平距离之间存在交互作用,龄级越高,微生物群落的根际效应空间范围可能越广。这种空间格局与土壤特性的梯度变化密切相关。根际区土壤由于直接接受根系分泌物,有机质含量高,C/N 适宜,为微生物生长提供了良好的条件。随着与根系距离的增加,根系分泌物浓度降低,土壤有机质含量下降,导致微生物群落结构发生梯度变化。V 龄级植株由于根系更发达,根系分泌物的影响范围更广,可能导致不同水平距离间土壤性质差异减小,从而使微生物多样性差异不显著。

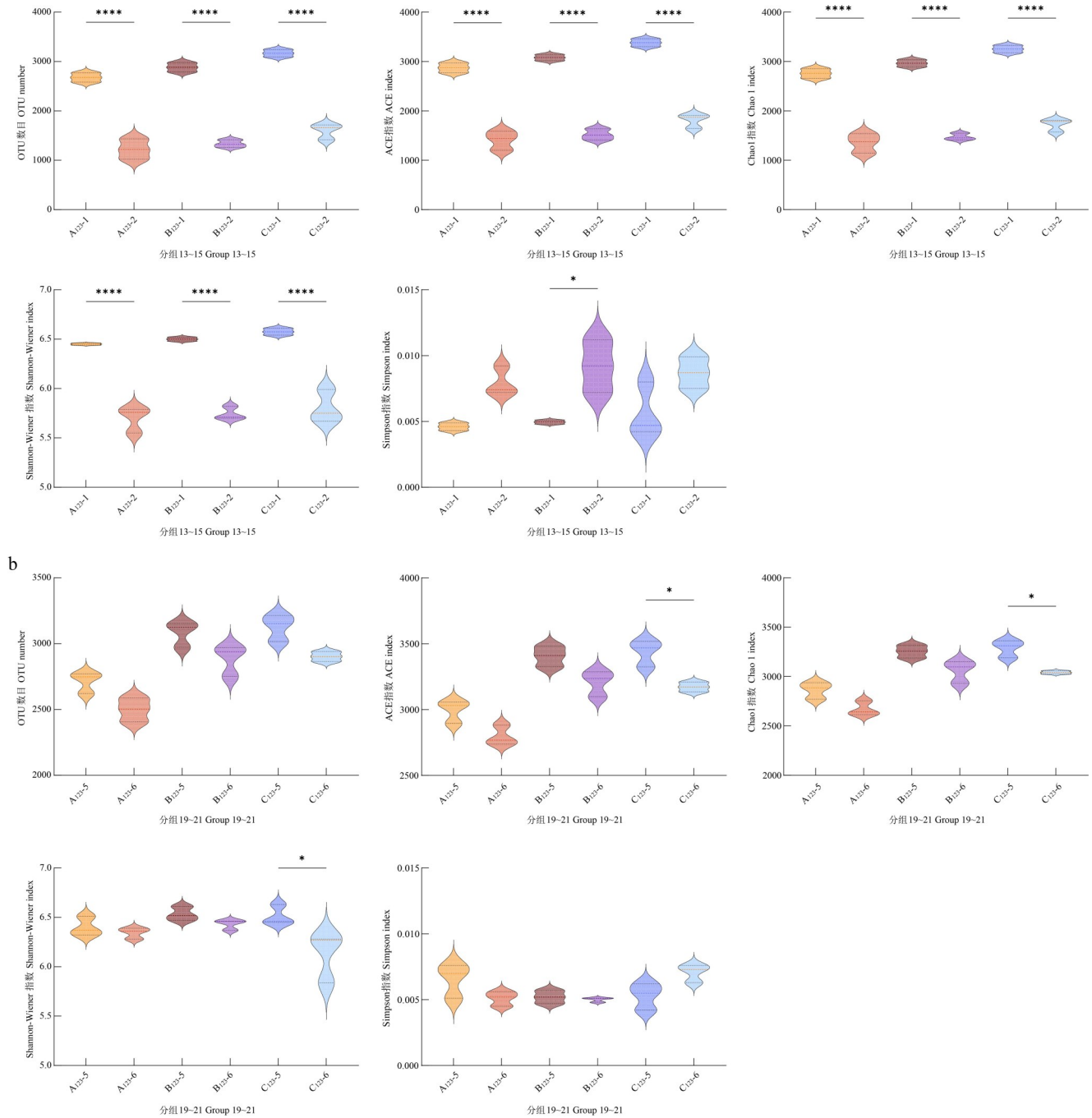


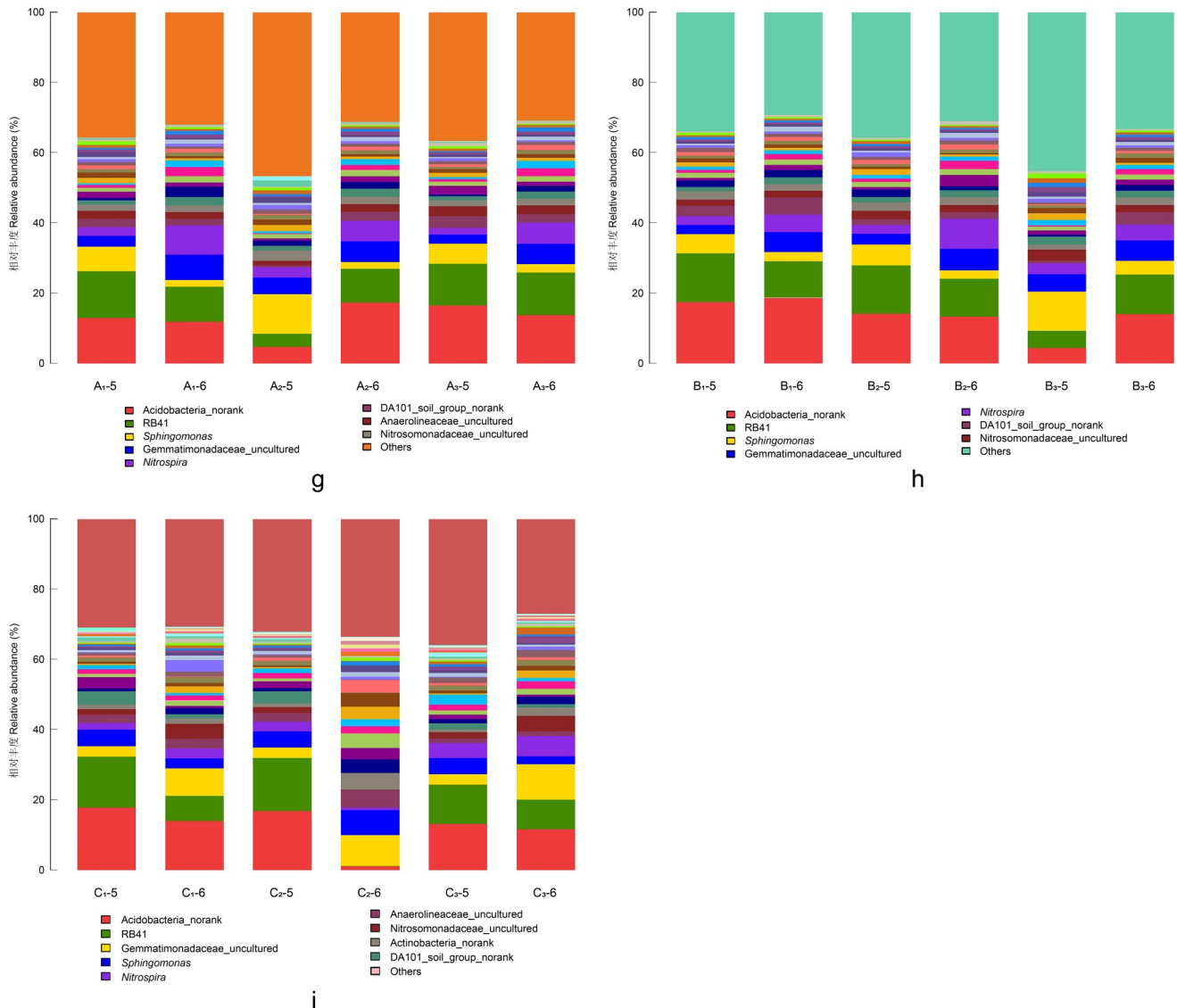
图 14 不同深度下各龄级瑞香狼毒细菌微生物群落 α 多样性

Fig. 14 α diversity of bacterial microbial communities of *S. chamaejasme* at different age classes under varying soil depths

a: 根际区 Rhizosphere; b: 远根区 Far-root zone.

本研究发现Ⅲ龄级和Ⅳ龄级瑞香狼毒根际与非根际土壤微生物中细菌差异显著,而Ⅴ龄级差异不显著;各龄级真菌差异均不显著,这与周攀^[19]的研究结果相反。这种差异可能反映了不同地区瑞香狼毒种群的生化特性存在变异,或者与环境因素如气候、土壤理化性质等交互作用有关。根际区细菌群落对瑞香狼毒的响应程度高于真菌,这可能是由于细菌生长周期短,对环境变化的响应更为敏感。而真菌菌丝体网络分布广泛,对局部干扰的抵抗力可能更强。

LefSe 分析表明不同采样水平距离下存在差异显著的细菌和真菌菌属,且近根区和远根区间差异更明显。这可能反映了根系分泌物的“浓度梯度效应”,即随着与根系距离的增加,化感物质和营养物质的浓度逐渐降低,导致微生物群落结构发生梯度变化。这种空间异质性对理解瑞香狼毒的扩散机制和生态影响具有重要意义。



续图 15 不同深度下各龄级瑞香狼毒根际及周围土壤中细菌菌属间组成差异

Continued Fig. 15 Differences in bacterial genus composition in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes under varying soil depths

a, d, g: III 龄级 Age class III; b, e, h: IV 龄级 Age class IV; c, f, i: V 龄级 Age class V; a~c: 根际区 Rhizosphere; d~f: 近根区 Near-root zone; g~i: 远根区 Far-root zone. Acidobacteria: 酸杆菌门; Anaerolineaceae: 厌氧绳菌科; Blastocatellaceae: 芽球菌科; Blastocatellaceae_Subgroup_4: 芽球菌科第 4 亚群; Blastocatellaceae_Subgroup_4_uncultured: 芽球菌科第 4 亚群未培养; KD4_96_norank: KD4-96 无等级; JG30_KF_CM45_norank: JG30-KF-CM45 无等级; DA101_soil_group: DA101 土壤菌群; DA101_soil_group_norank: DA101 土壤菌群无等级; Nitrosomonadaceae: 亚硝化单胞菌科. 下同 The same below.

3.3 垂直深度对瑞香狼毒根际及周围微生物的影响

研究结果显示,各龄级瑞香狼毒根际土壤 10 cm 深度的细菌 α 多样性显著高于 20 cm,而在近根区和远根区,土壤深度对细菌和真菌的多样性影响较小。这种空间异质性提示土壤深度对微生物群落的调控强度在根际区最为显著,可能是因为表层土壤氧气充足、养分丰富,微生物活性更高。这一发现与 Banerjee 等^[20]的研究结果一致,即土壤细菌和真菌的丰度和多样性随土壤深度提高显著下降,深度为 10 cm 处微生物多样性最高。土壤深度对微生物丰度、多样性、分类组成和群落结构的影响在某些情况下可能超越植物本身。Tao 等^[21]的研究也发现种植豆科作物处理组的固氮基因和固氮微生物相对丰度仅在表层土中显著高于种植非豆科作物处理组,进一步证明了土壤深度的主导作用。

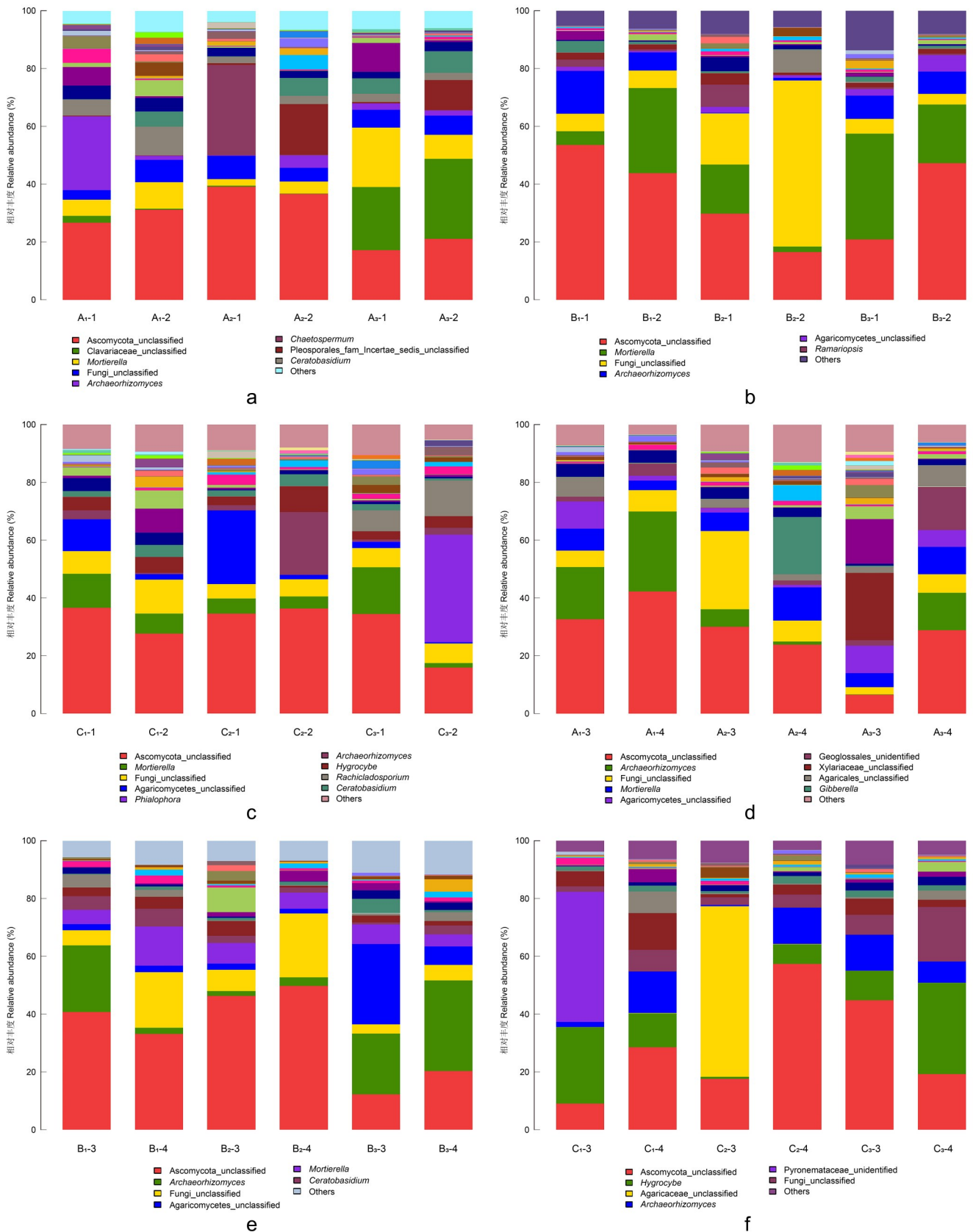
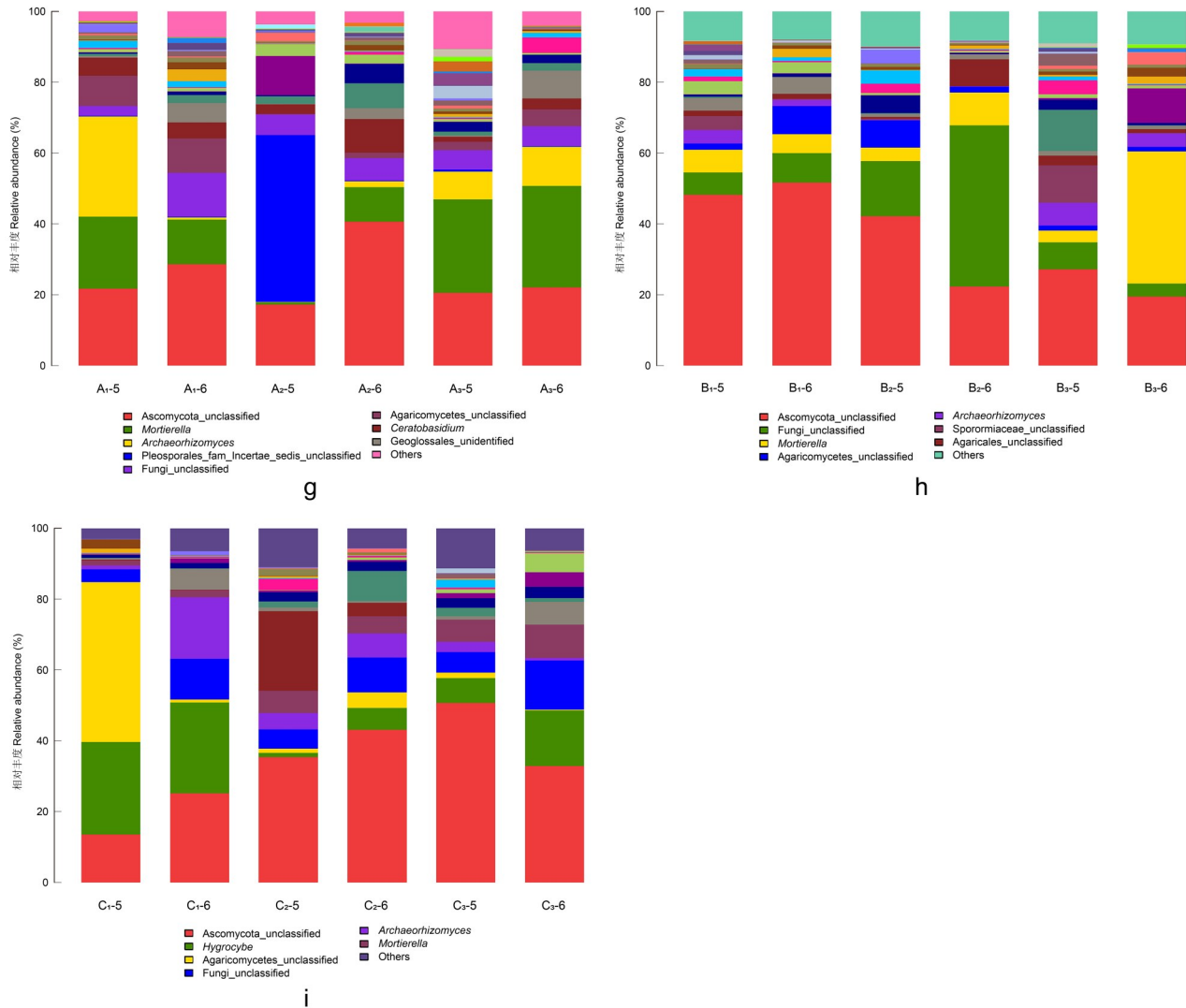


图 16 不同深度下各龄级瑞香狼毒根际及周围土壤中真菌菌属间组成差异

Fig. 16 Differences in fungal genus composition in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes under varying soil depths



续图 16 不同深度下各龄级瑞香狼毒根际及周围土壤中真菌菌属间组成差异

Continued Fig. 16 Differences in fungal genus composition in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* at different age classes under varying soil depths

不同深度下优势菌属种类没有明显差异,但菌属丰度存在差异,尤以真菌菌属丰度差异较大。这可能反映了不同功能菌群对土壤垂直梯度的生态位分化,如氧气浓度、水分含量和营养物质分布的垂直差异导致的微生物功能群组分化^[22]。

3.4 微生物群落组成特征及其与土壤特性的关系

本研究发现,各采样点土壤中变形菌门占据优势地位,其次是酸杆菌门,这一发现与其他研究结论相吻合^[4]。变形菌门因其能够产生次生代谢物,有效抑制病原微生物的生长,从而成为土壤中的优势菌群。在真菌方面,子囊菌门为各采样点的优势菌群,担子菌门次之。子囊菌门在酸碱度各异的土壤环境中均能广泛生存,是土壤中最丰富的真菌类群,本研究结果也证实了这一点。瑞香狼毒通过改变土壤理化性质,如提高有机质含量、改变 pH、增加有效养分等,创造了有利于特定微生物类群生长的环境条件。这些优势菌群在土壤有机质分解和养分循环中扮演重要角色^[22],进一步影响土壤肥力和生态系统功能。

朱文琰等^[23]前期研究表明,瑞香狼毒对土壤化学计量特征具有显著影响。随着瑞香狼毒龄级的增长,狼毒斑块内土壤的全碳含量呈逐渐上升的趋势,土壤全氮含量先上升后下降,而土壤全磷含量则呈逐渐降低的趋势;土壤的碳氮比呈先降低后上升的趋势,而碳磷比和氮磷比则呈持续上升的趋势。本研究发现的微生物群落结构变化与这些土壤理化性质的变化存在密切联系。土壤养分状况是影响微生物群落组成的关键因素,瑞香狼毒通过

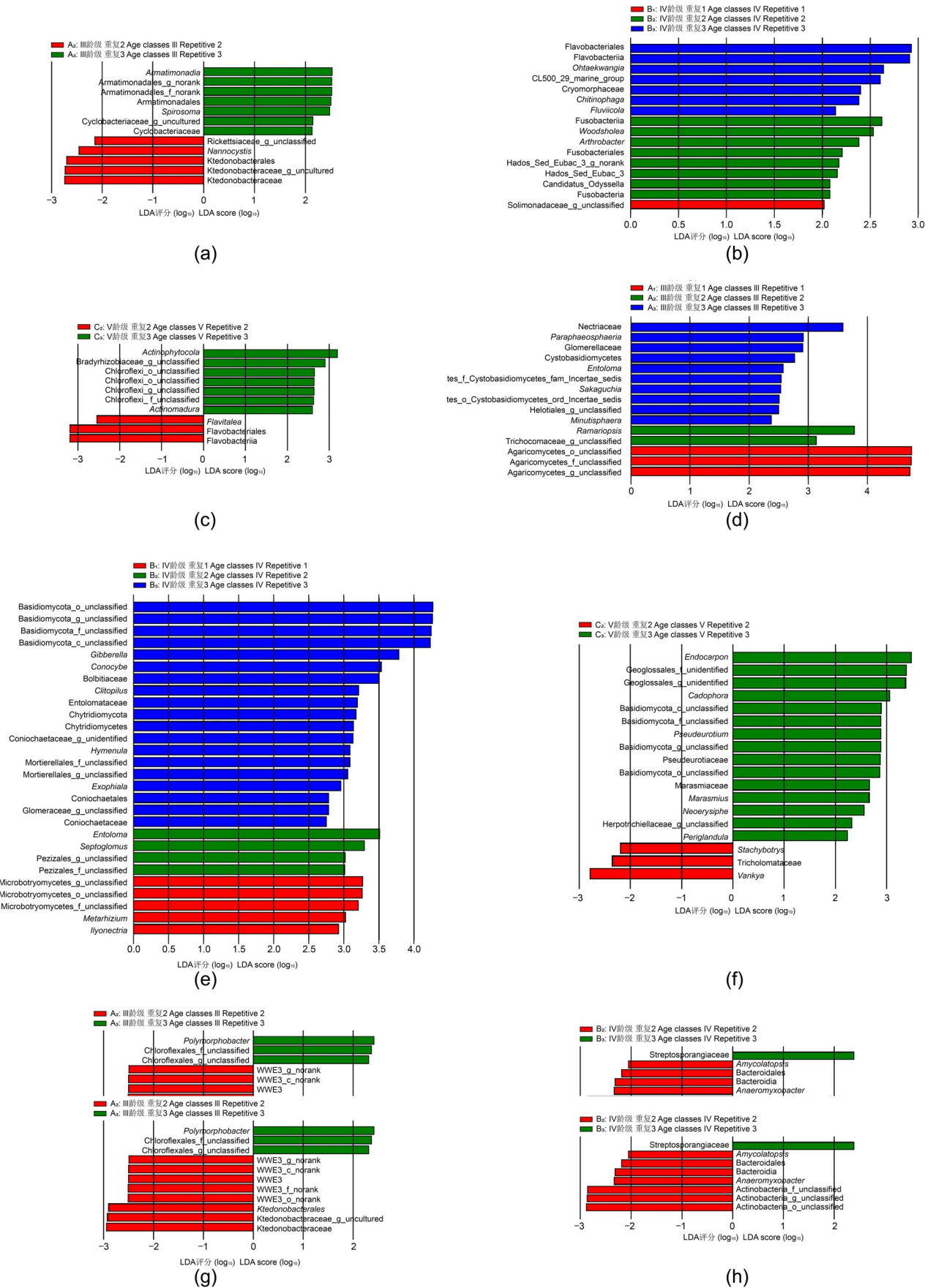
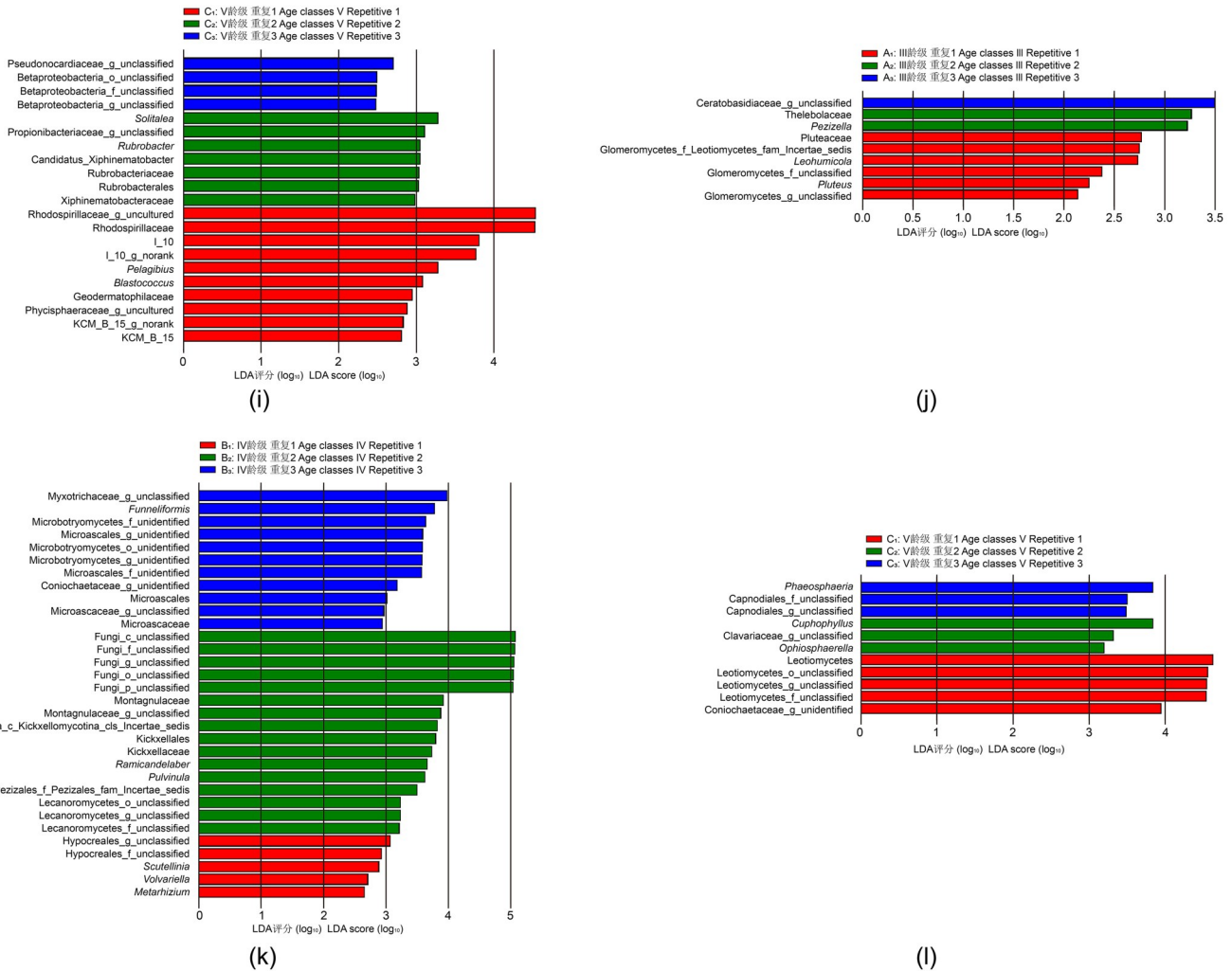


图 17 不同土壤深度瑞香狼毒根际及周围土壤细菌和真菌菌属间 LefSe 分析
 Fig. 17 LefSe analysis of bacterial and fungal genera in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* under different soil depths



续图 17 不同土壤深度瑞香狼毒根际及周围土壤细菌和真菌菌属间 LefSe 分析

Continued Fig. 17 LefSe analysis of bacterial and fungal genera in the rhizosphere and surrounding soil of *S. chamaejasme* under different soil depths

a~c, g~i: 10 cm 深度 Samples at 10 cm depth; d~f, j~l: 20 cm 深度 Samples at 20 cm depth; a~f: 细菌 Bacteria; g~l: 真菌 Fungi. *Minutisphaera*: 小球菌属; *Paraphaeosphaeria*: 拟暗球腔菌属; *Trichocomaceae*: 发菌科; *Nectriaceae*: 丛赤壳科; *Glomerellaceae*: 胶孢炭疽菌科; *Entoloma*: 粉褶菌属; *Cystobasidiomycetes*: 囊担菌纲; *Hymenula*: 薄膜菌属; *Exophiala*: 外瓶霉属; *Pezizales*: 盘菌目; *Coniochaetaceae*: 毛壳菌科; *Coniochaetales*: 毛壳菌目; *Metarhizium*: 绿僵菌属; *Ilyonectria*: 疣孢菌属; *Conocybe*: 锥盖伞属; *Bolbitiaceae*: 粪伞科; *Microbotryomycetes*: 小孢子菌纲; *Chytridiomycetes*: 壶菌纲; *Glomeraceae*: 球囊菌科; *Septoglomus*: 隔球囊菌属; *Periglandula*: 周腺菌属; *Pseudeurotium*: 假散沫花菌属; *Pseudeurotiaceae*: 假散沫花菌科; *Herpotrichiellaceae*: 发状瓶霉科; *Neoerysiphe*: 新白粉菌属; *Cadophora*: 球瓶霉属; *Stachybotrys*: 葡萄穗霉属; *Marasmius*: 小皮伞属; *Marasmiaceae*: 小皮伞科; *Tricholomataceae*: 口蘑科; *Leotiomyces_fam_Incertae_sedis*: 锤舌菌纲分类地位不明科; *Pezizella*: 小盘菌属; *Thelebolaceae*: 粪杯菌科; *Pluteus*: 光柄菇属; *Pluteaceae*: 光柄菇科; *Glomeromycetes*: 球囊菌纲; *Montagnulaceae*: 蒙大拿菌科; *Lecanoromycetes*: 茶渍纲; *Pulvinula*: 垫盘菌属; *Pezizales_fam_Incertae_sedis*: 盘菌目分类地位不明科; *Scutellinia*: 盾盘菌属; *Microascaceae*: 小囊菌科; *Microascales*: 小囊菌目; *Volvariella*: 草菇属; *Fumeliformis*: 漏斗菌属; *Ramicandelaber*: 枝烛台菌属; *Kickxellaceae*: 掷孢菌科; *Kickxellales*: 掷孢菌目; *Ophiosphaerella*: 蛇孢腔菌属; *Phaeosphaeria*: 暗球腔菌属。

改变土壤碳氮磷比例,可能影响土壤微生物的营养供给,进而导致微生物群落结构的改变。特别是土壤氮磷比的增加可能反映了土壤磷素限制的加剧,这可能是导致不同龄级瑞香狼毒根际微生物群落结构差异的重要原因之一。

本研究存在一定局限性:1)采样仅在8月进行,未考虑季节变化;2)研究地点局限于单一生态系统。未来研究应结合土壤理化性质的同步测定、多季节采样和多生态系统比较,深入探讨土壤养分与微生物群落的互作机制,以提高结论的普适性。

4 结论

本研究采用高通量测序技术探究了瑞香狼毒根际土壤微生物群落特征,经严格质控后获得了充足的细菌和真菌有效序列数据。OTU聚类与分析结果显示样本微生物多样性覆盖全面,数据质量可靠。基于此,得出以下结论:

1)随着取样距离与深度的改变,瑞香狼毒根际及周围环境中的细菌和真菌物种数量和潜在物种丰富度随着龄级增长而提升,采样位点和瑞香狼毒龄级对细菌和真菌的差异均有显著影响。

2)采样深度为10 cm,Ⅲ和Ⅳ龄级瑞香狼毒根际区、近根区和远根区的细菌多样性差异显著,而Ⅴ龄级瑞香狼毒不同采样距离对细菌多样性无显著影响。各采样深度下,采样距离对各龄级瑞香狼毒周围真菌的多样性均无显著影响。在各采样深度下各龄级瑞香狼毒根际及周围细菌和真菌优势物种种类无明显差异,但优势门和种属的相对丰度存在差异。

3)根际区,相同龄级不同深度土壤中细菌多样性存在显著差异;而在近根区和远根区,土壤深度对细菌和真菌的多样性影响较小。不同深度下优势菌属种类没有明显差异,但菌属丰度存在差异,特别是真菌菌属丰度差异较大。

本研究揭示了瑞香狼毒通过多维调控机制影响其根际土壤微生物群落的分布格局与功能特征。研究表明,植株龄级、根系水平距离及土壤垂直深度构成了一个复杂的空间异质性框架,共同塑造了微生物群落的组成与多样性。这种多尺度的调控效应呈现出显著的龄级特异性,反映了植物-微生物互作系统长期协同演化的结果。本研究为理解瑞香狼毒在草地生态系统中的入侵与扩散机制提供了微生物学视角的解释。未来研究应着重探究:瑞香狼毒根系分泌物的化学组成与土壤微生物功能之间的因果关系;微生物群落结构变化如何反馈调节瑞香狼毒的生长动态与扩散潜力;不同环境因子如何调节这一植物-微生物互作网络,这将为草地生态系统的可持续管理与生物多样性保护提供重要的科学依据。

参考文献 References:

- [1] Dong R, Chu B, Hua R, *et al.* Prediction of the geographical distribution of *Stellera chamaejasme* on the Qinghai-Tibet Plateau under future climate scenarios. *Chinese Journal of Grassland*, 2022, 44(4): 10-20.
董瑞, 楚彬, 花蕊, 等. 未来气候情景下青藏高原瑞香狼毒(*Stellera chamaejasme*)的地理分布预测. *中国草地学报*, 2022, 44(4): 10-20.
- [2] Li X H, Xiang X, Tang X P, *et al.* Research progress of *Stellera chamaejasme*. *Progress in Veterinary Medicine*, 2019, 40(4): 96-99.
李晓惠, 项勋, 唐晓萍, 等. 瑞香狼毒研究进展. *动物医学进展*, 2019, 40(4): 96-99.
- [3] Geng C L, Wang Y Y, Liu S J, *et al.* Research progress of three kinds of toxic Mongolian medicines with antitumor effects. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2023, 54(10): 3329-3336.
耿晨蕾, 王玉玉, 刘思佳, 等. 3种抗肿瘤有毒蒙药的研究进展. *中草药*, 2023, 54(10): 3329-3336.
- [4] Quan X L, Chen M C, Shi H L, *et al.* Effects of degradation of poisonous weeds on soil microbial diversity. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 37(4): 844-851.
全小龙, 陈梦词, 史慧兰, 等. 毒杂草降解对土壤微生物多样性的影响. *西南农业学报*, 2024, 37(4): 844-851.
- [5] An D Y, Han L, Wu J Y, *et al.* Effects of *Stellera chamaejasme* on the soil characteristics of the grassland in the farming-pastoral ecotone. *Acta Agrestia Sinica*, 2016, 24(3): 9-15.
安冬云, 韩蕾, 武菊英, 等. 瑞香狼毒对农牧交错带草原土壤特性的影响. *草地学报*, 2016, 24(3): 9-15.
- [6] Hu H Y, Deng Y W, Wei L, *et al.* Accumulation characteristics of amino sugars in non-rhizosphere and rhizosphere soils under wheat and rice cultivation conditions. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2025, 39(3): 633-640.
胡航宇, 邓扬悟, 魏亮, 等. 小麦和水稻种植条件下非根际和根际土壤中氨基糖积累特征. *核农学报*, 2025, 39(3): 633-640.
- [7] Yang S C, Yan J, Gao R M, *et al.* Effects of the after-effects of straw returning to the field on the functional diversity of soil microbial communities. *Soils and Crops*, 2025, 14(1): 64-72.
杨舒纯, 严君, 高瑞敏, 等. 秸秆还田后效对土壤微生物群落功能多样性的影响. *土壤与作物*, 2025, 14(1): 64-72.

- [8] Rousk J, Bååth E. Growth of saprotrophic fungi and bacteria in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 78(1): 17–30.
- [9] Zhang Z J, Liu Y J, Yuan L, *et al.* Effect of allelopathy on plant performance: a Meta analysis. *Ecology Letters*, 2021, 24(2): 348–362.
- [10] Cui X, Pan Y, Wang Y N, *et al.* Effects of *Stellera chamaejasme* in degraded grasslands on the composition of small-scale communities and the physical and chemical properties of the soil. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(8): 2581–2592.
崔雪, 潘瑶, 王亚楠, 等. 退化草地瑞香狼毒对小尺度群落组成及土壤理化性质的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(8): 2581–2592.
- [11] Sun G, Luo P, Wu N, *et al.* *Stellera chamaejasme* L. increases soil N availability, turnover rates and microbial biomass in an alpine meadow ecosystem on the eastern Tibetan Plateau of China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(1): 86–91.
- [12] Zhang L, Zhang Y X, Song B, *et al.* Heavy metal enrichment characteristics and application potential of dominant plants in the Lanping Lead-Zinc mining area, Yunnan. *Environmental Science*, 2020, 41(9): 8.
张龙, 张云霞, 宋波, 等. 云南兰坪铅锌矿区优势植物重金属富集特性及应用潜力. *环境科学*, 2020, 41(9): 8.
- [13] An D Y. Analysis of the morphological characteristics of *Stellera chamaejasme* and the soil characteristics of its typical suitable habitats. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2015.
安冬云. 瑞香狼毒形态学特征及典型适生区土壤特性分析. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
- [14] Guo L Z, Zhao H, Lyu J Y, *et al.* Population structure and quantity dynamics of *Stellera chamaejasme* in degraded typical grasslands. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(9): 2977–2984.
郭丽珠, 赵欢, 吕进英, 等. 退化典型草原瑞香狼毒种群结构与数量动态. *应用生态学报*, 2020, 31(9): 2977–2984.
- [15] Guo L Z, Zhao H, Zhai X J, *et al.* Study on life history traits of *Stellera chamaejasme* provide insights into its control on degraded typical steppe. *Journal of Environmental Management*, 2021, 291: 112716.
- [16] Guo H, Cui H, Jin H, *et al.* Potential allelochemicals in root zone soils of *Stellera chamaejasme* L. and variations at different geographical growing sites. *Plant Growth Regulation*, 2015, 77: 335–342.
- [17] Luo W, Zai X, Sun J, *et al.* Coupling root diameter with rooting depth to reveal the heterogeneous assembly of root-associated bacterial communities in soybean. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 783563.
- [18] Hao L, Liu X, Ji R, *et al.* Indirect regulation of topsoil nutrient cycling by groundwater depth: impacts on sand-fixing vegetation and rhizosphere bacterial communities. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1285922.
- [19] Zhou P. Effects of *Stellera chamaejasme* on the rhizosphere microbial community and changes in the protein expression profile of *Stellera chamaejasme* under drought stress. Xi'an: Northwest University, 2015.
周攀. 瑞香狼毒对根际微生物群落的影响及在干旱胁迫下瑞香狼毒蛋白表达谱的变化. 西安: 西北大学, 2015.
- [20] Banerjee S, Zhao C, Kirkby C A, *et al.* Microbial interkingdom associations across soil depths reveal network connectivity and keystone taxa linked to soil fine-fraction carbon content. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 320: 107559.
- [21] Tao Y H, Fan Y, Pang S, *et al.* Depth-dependent effects of leguminous crops on soil nitrogen-fixing microbial communities. *Journal of Plant Ecology*, 2024, 17(6): rtae092.
- [22] Zhang S M, Huang Y M, Ni Y X, *et al.* Effects of artificial forests and grasslands in the southern Ningxia mountainous area on soil fungal communities. *China Environmental Science*, 2018, 38(4): 1449–1458.
张树萌, 黄懿梅, 倪银霞, 等. 宁南山区人工林草对土壤真菌群落的影响. *中国环境科学*, 2018, 38(4): 1449–1458.
- [23] Zhu W Y, Yang C, Xu M Y, *et al.* Effects of *Stellera chamaejasme* development on community structure of micro-scale topography in alpine meadow. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(2): 83–91.
朱文琰, 杨畅, 许明圆, 等. 不同龄级瑞香狼毒影响微尺度高寒草甸群落结构. *中国草地学报*, 2024, 46(2): 83–91.