

干旱胁迫记忆对大豆土壤-植物连续体微生物群落结构的影响

吕新云¹, 郭丰辉¹, 刘小荣¹, 王立², 赵晶云¹, 任海红¹, 马俊奎^{1*}

(1 山西农业大学经济作物研究所, 山西汾阳 032200; 2 安庆师范大学生命科学学院, 安徽安庆 246133)

摘要: 【目的】探讨干旱胁迫记忆对大豆根际、根内和叶际微生物群落结构的影响, 以揭示不同生态位微生物群落的变化规律, 及其对大豆生长和产量的潜在影响。【方法】以大豆品种‘汾豆 93’为材料进行盆栽试验。在大豆出苗 14 天后开始进行为期 15 天的干旱处理, 以正常水分供应为对照。在恢复供水 15 天后, 大豆进入开花期。在开花期和成熟期, 分别采集根际土壤、大豆根部和中部叶片样品, 利用 Illumina PE250 平台进行高通量测序, 并结合生物信息学分析了根际、根内、叶际 3 个生态位在对照和干旱处理下细菌和真菌群落 α 多样性、 β 多样性、物种组成和共发生网络。采用差异分析和随机森林模型, 鉴定了对植物抗旱和产量提升有益的关键细菌和真菌类群。【结果】干旱使大豆的生物量显著显著减少了 75.71%, 百粒重减少了 19.19%, 但底荚高度增加了 22.90%。从根际、根内到叶际, 细菌和真菌的 α 多样性逐渐降低。与对照相比, 干旱处理下根内和叶际微生物的多样性显著降低, 根际微生物多样性变化不显著。 β 多样性分析结果显示, 根际、根内与叶际 3 个部位的细菌和真菌群落结构均发生了显著变化。大豆 3 个生态位的细菌优势菌门包括变形菌门 (Proteobacteria) 和放线菌门 (Actinobacteriota), 真菌优势菌门以子囊菌门 (Ascomycota) 为主导。在干旱胁迫后, 根际细菌群落中放线菌相对丰度显著增加了 43.75%, 根内变形菌相对丰度显著增加了 14.44%; 真菌群落中, 根际和根内被孢霉门 (Mortierellomycota) 相对丰度分别显著增加了 49.04% 和 31.34%。共发生网络分析表明, 干旱降低了细菌和真菌网络的节点数量、边数量和网络复杂性, 微生物间相互作用减弱。真菌群落的网络模块性、紧密中心性和中介中心性在干旱处理下未发生明显变化, 但根内真菌网络复杂性显著降低, 表现出群落重组现象。差异分析和随机森林模型鉴定出对干旱具有特异性响应的关键微生物, 如细菌链霉菌属 (*Streptomyces*) 和真菌异茎点霉属 (*Paraphoma*), 这些根际微生物作为潜在有益类群, 可能参与调控大豆的抗旱适应性和产量形成。【结论】遭遇干旱胁迫后, 即使复水依然显著影响了大豆根际、根内和叶际的微生物群落结构, 降低了微生物多样性和网络复杂性。这些变化可能导致微生物间的相互作用减弱, 从而影响大豆的生理生化过程和抗旱性。关键微生物如链霉菌属和异茎点霉属, 与大豆百粒重显著相关, 为未来的微生物调控提供了潜在靶点。

关键词: 干旱胁迫; 根际; 根内; 叶际; 微生物群落; 关键类群

Effects of drought stress memory on the microbial community structure across the soybean soil-plant continuum

LÜ Xin-yun¹, GUO Feng-hui¹, LIU Xiao-rong¹, WANG Li², ZHAO Jing-yun¹, REN Hai-hong¹, MA Jun-kui^{1*}
(1 Industrial Crops Institute, Shanxi Agricultural University, Fenyang, Shanxi 032200, China; 2 Anqing Normal University, Anqing, Anhui 246133, China)

Abstract: 【Objectives】This study investigates the effects of drought stress memory on the microbial community assembly in the rhizosphere, endosphere, and phyllosphere compartments of soybean, to elucidate the dynamics of microbial communities across distinct ecological niches and their potential impacts on soybean growth and yield. 【Methods】A pot experiment was conducted using the soybean cultivar ‘Fendou 93’. Fifteen days of drought treatment were initiated 14 days after seedling emergence, with well-watered plants serving as controls. Following 15 days of rewatering, the plants entered the flowering stage. At both the flowering and maturity stages, rhizosphere soil, root-associated, and middle leaf samples were collected for high-throughput

收稿日期: 2024-12-25 接受日期: 2025-06-30

基金项目: 山西省科技重大专项计划揭榜挂帅项目子课题 (202201140601025-3-02); 科技创新 2030 重大项目子课题 (2023ZD040350202)。

联系方式: 吕新云 E-mail: jzslvxinyun@163.com; * 通信作者 马俊奎 E-mail: mj_k_18@163.com。

sequencing using the Illumina PE250 platform. Bioinformatic analyses were performed to characterize bacterial and fungal α -diversity, β -diversity, taxonomic composition, and co-occurrence networks. Differential abundance analysis combined with random forest modeling identified key bacterial and fungal taxa beneficial to plant drought resistance and yield improvement. **【 Results 】** Drought stress markedly reduced soybean biomass by 75.71% and hundred-grain weight by 19.19%, while increasing the height of the lowest pod by 22.90%. From the rhizosphere to the endosphere and phyllosphere, both bacterial and fungal α -diversity progressively declined. Compared with the control, microbial diversity in the root and leaf compartments decreased significantly under drought, whereas rhizosphere diversity remained largely unchanged. β -diversity analysis revealed significant shifts in bacterial and fungal community composition across all three compartments. Dominant bacterial phyla included Proteobacteria and Actinobacteriota, while Ascomycota predominated among fungi. Following drought stress, the relative abundance of Actinobacteriota in the rhizosphere increased by 43.75%, and that of Proteobacteria in the root endosphere increased by 14.44%. For fungi, Mortierellomycota showed significant increases in the rhizosphere (49.04%) and root endosphere (31.34%). Co-occurrence network analysis indicated that drought reduced the number of nodes and edges, as well as overall network complexity, suggesting weakened microbial interactions. While fungal community modularity, closeness centrality, and betweenness centrality remained largely unchanged under drought, the complexity of the root-associated fungal network declined markedly, indicative of community restructuring. Differential abundance analysis combined with random forest modeling identified drought-responsive keystone taxa, including the bacterial genus *Streptomyces* and the fungal genus *Paraphoma*. These rhizosphere-associated taxa represent potential beneficial groups that may contribute to the regulation of soybean drought adaptation and yield formation. **【 Conclusions 】** Drought stress at the seedling stage persistently alters soybean microbiome structures across rhizosphere, endosphere, and phyllosphere compartments, significantly reducing both microbial α -diversity and network complexity. The structural changes likely weaken microbial interactions, consequently affecting soybean physiological processes and drought resistance. Notably, keystone taxa including *Streptomyces* and *Paraphoma* show significant correlations with hundred-grain weight, suggesting their potential as targets for microbial-mediated drought resilience enhancement. **Key words:** drought stress; rhizosphere; intra-root; phyllosphere; microbial community; keystone taxa

随着全球干旱事件频次增加和持续时间延长, 干旱胁迫已成为限制植物生长发育和农业生产力的关键环境因子^[1]。干旱胁迫通过抑制光合作用、降低干物质积累以及干扰生殖发育过程, 显著影响大豆的产量表现^[2]。研究表明, 在花荚期和鼓粒期遭遇重度干旱(即土壤含水量下降至 8%~9%)时, 大豆单株荚数可减少 77.9% 至 83.0%^[3]。此外, 干旱还对大豆的品质性状产生重要影响。在营养生长期遭受干旱胁迫的大豆种子蛋白质含量有所上升, 增幅可达 4.51%; 然而, 在生殖生长期遭受干旱胁迫则会抑制蛋白质的合成过程。脂肪含量在重度干旱下的增幅约为 1.77%^[4]。因此, 探究大豆适应干旱胁迫的机制直接关联到作物的稳产与高产, 以及农产品质量的保障。

在干旱条件下, 根际微生物群落中耐旱菌种如放线菌和厚壁菌富集, 增强土壤水分和养分的利用效率, 促进植物生长和抗逆性^[5]。根内微生物群落通

过分泌疏水性化合物和调节宿主 ABA 信号通路, 形成稳定的共生网络以保护根系免受氧化损伤^[6]。叶际微生物则通过调节气孔导度、减少水分散失, 并产生抗氧化物质, 以增强植物叶片对干旱的适应性。这些微生物不仅直接参与了养分循环和水管理, 还通过产生植物激素和调节免疫应答间接影响植物的生理过程^[7]。研究表明, 根际、根内和叶际微生物的挖掘应用, 对于提高大豆等作物的抗旱能力具有关键作用^[8]。在干旱胁迫下, 根际富集链霉菌, 链霉菌通过分泌铁载体螯合土壤中的难溶性 Fe^{3+} , 将其转化为可被植物吸收的 Fe^{2+} 形式, 从而缓解缺铁胁迫。Xu 等^[5]研究发现, 干旱胁迫会导致高粱根际微生物群落中放线菌(如链霉菌)的富集, 这些微生物通过增强铁载体介导的铁获取能力适应干旱环境, 同时干旱引发的植物铁稳态变化(铁吸收减少、铁储存增加)进一步促进了微生物组的干旱适应性重组, 形成植物-微生物协同抗旱机制。有趣的是, 常被报道的

是, 富集于豆科植物根内的根瘤菌在帮助豆科植物进行生物固氮方面表现卓越。不过, 在干旱胁迫条件下, 根瘤菌还具有触发广泛转录组重编程的能力, 可介导双糖生物合成、氨基酸分解代谢等过程, 协同植物增强抗旱性^[9]。叶际微生物相比根际和根内微生物, 长时间暴露于复杂多变的环境中, 具有更强的环境胁迫耐受性^[10]。越来越多的研究表明, 叶际微生物如黑麦草属可通过分泌脯氨酸和甘露醇等保护剂和抗氧化酶, 增强植物的抗旱能力^[11]。尽管现有研究揭示了干旱胁迫下微生物群落的即时响应特征, 但关于微生物群落是否保留“干旱胁迫记忆”(即复水后仍维持耐旱特征)及其跨生育期延续机制的研究仍存在显著空白。目前, 仅有少数研究关注短期干旱复水后微生物群落的恢复动态^[6], 并且针对大豆这一关键粮食作物, 在其开花期至成熟期等关键生育阶段中微生物胁迫记忆的系统性解析, 目前尚未见相关报道。因此, 深入解析关键生育期中在干旱胁迫下仍保持抗性且可能具有“胁迫记忆”特征的微生物群落的功能特性与响应机制, 将为识别和挖掘具有持久抗逆潜力的微生物资源提供新的研究视角和策略。

本研究中, 系统解析在经历干旱处理后的复水阶段, 根际微生物群落由干旱诱导的组成演变、网络互作机制及其与作物产量的关联, 对于理解植物微生物“胁迫记忆”现象及其在作物抗逆性中的作用具有重要的理论和实践意义。本研究基于经受干旱胁迫后的田间复水试验, 聚焦植物各生态位微生物群落, 重点回答以下科学问题: 植物根际、根内及叶际不同生态位的微生物群落在复水后是否具有“胁迫记忆”特征? 其群落结构与组成如何演变? 在复水处理后, 不同生态位微生物群落之间的潜在互作网络如何构建? 能否在复水处理后识别出仍对大豆产量形成具有调控作用的关键微生物类群, 从而为抗旱微生物资源的挖掘和定向利用提供理论依据?

1 材料与方法

1.1 试验地点和试验设计

于 2023 年 4 月至 10 月, 在山西省汾阳市山西农业大学经济作物研究所育种基地 (37°14'37"N, 111°47'5"E) 开展试验。试验区属于半干旱大陆性气候, 土壤为黄绵土, 海拔高度为 740 m。供试土壤基本性质如下: pH 值 8.24, 有机碳 11.57 g/kg, 全氮 0.81 g/kg, 全磷 1.04 g/kg, 全钾 1.06 g/kg, 速效

氮 80.79 mg/kg, 速效磷 68.00 mg/kg。

供试大豆品种为‘汾豆 93’, 由山西农业大学经济作物研究所选育而成, 2020 年通过国家审定。

本试验选取大小均匀的大豆种子进行室内盆栽实验, 设置对照和干旱两个处理。每盆种植 9 株, 设置 5 个重复, 每处理共计 45 株。在大豆出苗 14 天后进行为期 15 天的干旱处理, 干旱结束后将植株移植至大田中, 统一管理至成熟期。田间复水约 15 天后, 大豆生长进入开花期。分别在开花期和成熟期采集植株样本, 取植株上部和中部的 1~2 片叶片, 立即放入袋中, 置于冰上。然后用震荡涡旋法收集粘附在根表面 2~5 mm, 经 PBS 缓冲液和超声波振荡冲刷掉的土壤(定义为根际土壤), 其余为根样^[7]。所有叶片、根和根际土壤样本都储存在干冰中, 并运送到实验室。最终获得了 3 类样品: 根际土、根和叶。然后, 将所有样品分成两份, 分别保存在-80℃ 和 4℃, 用于后续的 DNA 提取和理化分析。

1.2 样品 DNA 提取、高通量测序和生物信息学分析

根据制造商的说明, 使用 Fast DNA SPIN 试剂盒 (MP Biomedicals, Santa Ana, CA) 从 0.5 g 新鲜土壤中提取土壤微生物 DNA。采用 CTAB 法从 0.5 g 新鲜根和叶中提取植物微生物 DNA。利用引物对 515F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')/907R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 和 ITS3-F (5'-GCATCGATGAAGAACGCAGC-3')/ITS4-R (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') 靶向细菌 16S rRNA 和 ITS 基因^[12]。将所有样品以等摩尔浓度混合, 然后在 Illumina PE250 上进行双端测序^[13]。

Illumina PE250 平台的配对端测序数据通过 flash 软件进行重叠 reads 拼接^[14], 并使用 Quantitative Insights Into Microbial Ecology (QIIME) 软件对接接数据进行筛选^[15], 过滤掉拼接序列中质量分数 (Q)<20 的低质量碱基序列和嵌合体序列。此外, DADA2 用于处理每个样本的原始测序序列(干净数据), 通过错误校正读取推断出独特的扩增子变体 (ASV), 通过误差模型进一步进行质量控制, 并使用 DADA2 管道过滤嵌合体^[16]。然后, 基于贝叶斯算法, 我们使用 SILVA 参考数据库 (v.13.2) 和 UNITE 参考数据库 (v.9.0) 分别对细菌 ASVs 和真菌 ASVs 的代表性序列进行分类。随后, 通过配对端测序共获得了 1912450 个高质量细菌 reads 和 3608627 个高质量真菌 reads, 组装了 25150 个细菌 ASVs 和 3365 个真菌 ASVs。

最后, 去除了罕见细菌/真菌 (<20 reads) 和非细菌/真菌 ASV, 获得 3374 条细菌性 ASVs 和 1298 条真菌性 ASVs, 并且稀释曲线达到饱和, 表明测序深度足够。为了进一步评估 α 多样性, 我们使用抽平方法对不同文库大小的样本进行调整, 抽平后细菌每个样本的 reads 阈值为 23382, 真菌每个样本的 reads 阈值为 28538。

1.3 统计分析

利用 R 软件 (v4.3.0) 的 “phyloseq”^[17] 和 “vegan”^[18] 包分析 ASV 水平下的微生物多样性和群落组成。利用 ASV 水平下细菌样本的 Shannon 指数评估多样性。采用 “EasyStat” 软件包在门水平对微生物群落组成及其相对丰度进行差异显著性检验与可视化。细菌多样性通过计算 Bray-Curtis 距离矩阵进行评估, 并通过主坐标分析 (PCoA) 进行可视化。基于 Bray-Curtis 距离, 使用 R 中 “vegan” 包的 “adonis” 函数进行 PERMANOVA 分析, 以检验不同生态位中细菌和真菌群落组成差异的显著性^[19]。针对根际、根内、叶际这三个生态位, 以及干旱处理组和对照组, 用非参数的 Kruskal - Wallis 秩和相关检验法做多组差异分析, 并利用 Dunn 事后检验 (Benjamini-Hochberg 校正) 进行组间两两比较。

构建了根际、根内和叶际不同细菌和真菌共发生网络, 以探究细菌和真菌群落的结构和生态位相互作用。计算 Spearman 相关评分时, 仅保留 Spearman's $r > 0.7$ 或 $r < -0.7$ 阈值和具有统计学意义 ($P < 0.05$) 的相关性, 并使用 Gephi 进行网络可视化和拓扑特征分析^[20]。为了确定微生物丰度差异分类群, 采用 “edgeR” 软件包中的负二项广义线性模型分析显著差异组, 错误发现率校正值 < 0.05 。为了确定对植物产量具有重要贡献的微生物属, 使用 “randomForest” 包进行随机森林模型分析。使用 “A3” 包对随机森林模型进行评估, 获得模型的 R^2 和 P 值。采用 “pheatmap” 包对微生物门水平的相对丰度与农艺性状之间的相关性进行可视化分析, 相关性计算采用 Spearman 方法。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫记忆对大豆生物量、百粒重等农艺性状的影响

图 1 显示, 相较于对照组, 干旱胁迫显著抑制了大豆的多个关键农艺性状 ($P < 0.05$)。大豆百粒重、生物量、根重、分枝数、株高均显著降低。其中,

百粒重下降了 19.19%, 生物量下降了 75.71%, 根重下降了 71.00%, 分枝数下降了 73.86%, 株高下降了 25.09%, 生物量受影响的程度高于其他农艺性状。相反的是, 干旱处理使得大豆的底荚高增加了 22.90%。综上所述, 干旱对大豆的农艺性状产生了负面影响, 并在苗期干旱胁迫后仍存在 “胁迫记忆”, 显著降低了生物量和百粒重相关的性状, 而底荚高度的增加则可能是大豆在干旱胁迫下节间伸长和低节位分枝发生受到抑制, 导致有效结荚节位上移。

2.2 干旱胁迫记忆对植物各生态位细菌和真菌多样性的影响

如图 2 所示, 针对包括全部样本的整体数据集, 细菌和真菌的 α 多样性从根际至叶际部位逐渐降低, 且根际部位与根内和叶际部位 α 多样性差异显著, 表明宿主效应从根际土壤到根内微生物再到叶际微生物逐渐增强, 叶际微生物的宿主效应最强。在植物各生态位中, 干旱胁迫显著降低了根内与叶际的细菌及真菌群落的 α 多样性, 然而根际区域的细菌与真菌 α 多样性与对照并未展现出显著性差异。这一结果表明相较于根际区域, 根内和叶际部位 α 多样性仍受干旱胁迫遗留效应的影响。同样地, 对 Richness、Simpson、Chao1 和 ACE 等其他 α 多样性指数的分析结果也呈现出与 Shannon 指数一致的整体变化趋势 (表 1)。

为了比较苗期干旱胁迫处理后不同生态位细菌和真菌群落结构的差异, 我们使用了基于 Bray-Curtis 距离未加权度量的 β 多样性 PCoA 分析 (图 3)。细菌第一主轴解释了 29.61% 的变异量, 清晰地分离了根际、根内与叶际 3 个部位的群落。真菌第二主轴解释了 20.69% 的变异量, 明显地区分了 3 个部位的群落。细菌和真菌群落的变异均主要受生态位 (细菌 $R^2 = 0.481$, 真菌 $R^2 = 0.448$)、生态位与干旱处理交互作用 (细菌 $R^2 = 0.133$, 真菌 $R^2 = 0.052$)、干旱处理 (细菌 $R^2 = 0.058$, 真菌 $R^2 = 0.051$) 的影响。相较于对照处理, 根际和根内细菌群落相似性在干旱处理后显著下降, 而真菌只有根内群落相似性显著下降, 表明真菌群落应对干旱的能力更强。

2.3 干旱胁迫记忆对植物各生态位细菌和真菌群落组成的影响

如图 4 所示, 苗期干旱胁迫后, 干旱处理对不同生态位微生物群落在门水平上的相对丰度影响不同。在相对丰度前 10 的门水平中, 根际、根内和叶际部位细菌群落中分别有 3、3 和 1 个门在干旱复水后相对丰度显著变化, 而真菌群落分别有 4、3 和 3

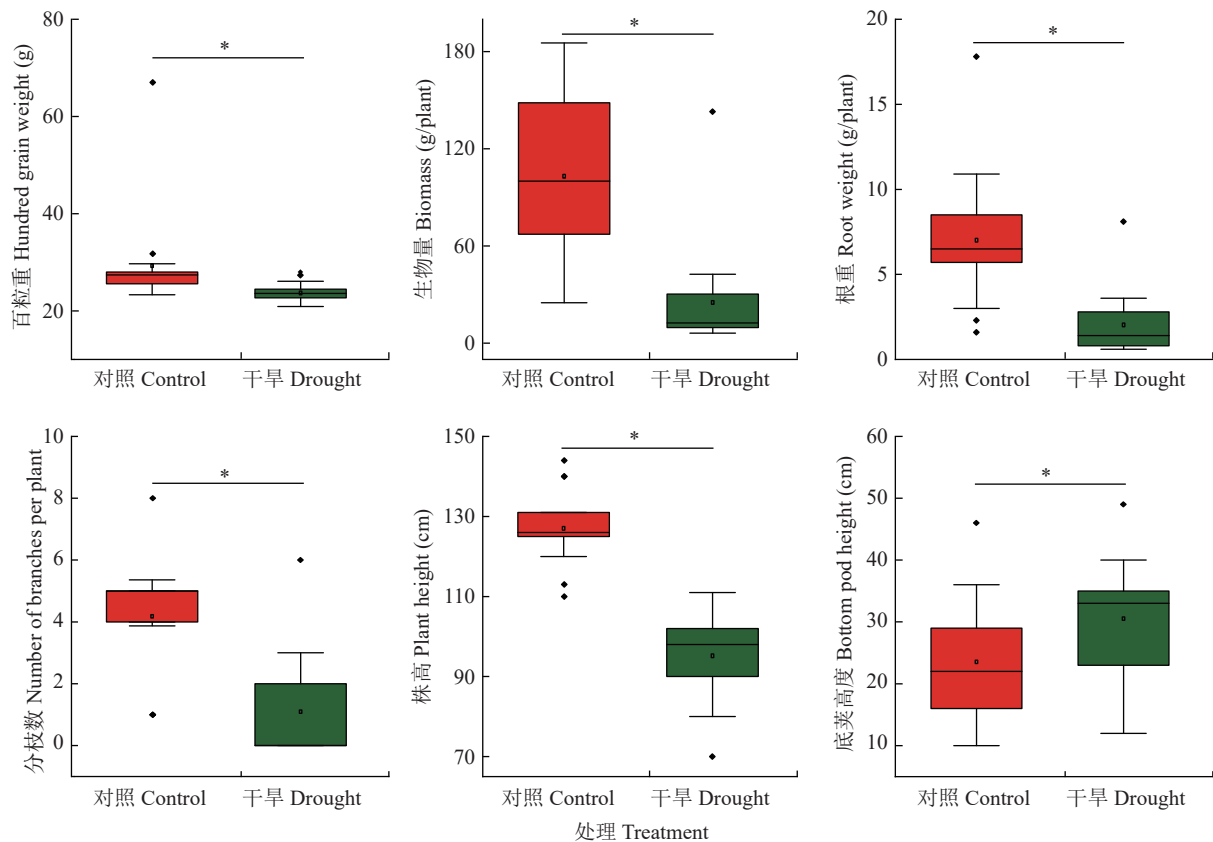


图 1 苗期干旱处理对大豆农艺性状的影响

Fig. 1 Effects of drought treatments at seedling stage on the agronomic traits of soybean

注：图中箱的上下端线分别为上下四分位数；中位线表示中位数；上下边缘分别为最大值和最小值；在上下边缘外部的点，表示异常值。*— $P < 0.05$ 。

Note: The upper and lower ends of the box represent the upper and lower quartiles, respectively; the central line denotes the median; the upper and lower whiskers indicate the maximum and minimum values, respectively; points beyond the whiskers are considered outliers. *— $P < 0.05$.

个门的相对丰度在干旱复水后发生了显著变化。具体而言，干旱胁迫后，细菌群落中变形菌 (Proteobacteria) 为优势菌门占主导地位，根内变形菌相对丰度显著增加了 14.44%；根际和叶际部位放线菌 (Actinobacteria) 相对丰度分别显著增加了 43.75% 和 18.59%；根际酸杆菌门 (Acidobacteriota)、亚硝化螺旋菌门 (Nitrospirota) 相对丰度分别显著降低了 31.67% 和 35.29%；根内拟杆菌门 (Bacteroidota)、粘球菌门 (Myxococcota) 相对丰度分别显著降低了 76.93% 和 83.32%。真菌群落中子囊菌门 (Ascomycota) 占主导地位，根际和根内被孢霉门 (Mortierellomycota) 相对丰度分别显著增加了 49.04% 和 31.34%；叶际踢菌门 (Kickxellomycota) 相对丰度显著增加了 81.13%；根际和叶际担子菌门 (Basidiomycota) 相对丰度分别显著降低了 10.41% 和 51.78%；根际和根内壶菌门 (Chytridiomycota) 相对丰度分别显著降低了 66.67% 和 96.94%；根际罗兹菌门 (Rozellomycota) 相对丰度显著降低了 46.88% (表 2)。

2.4 干旱胁迫记忆下植物各生态位细菌和真菌共发生网络

为了进一步表征干旱诱导的细菌群落和真菌群落谱系内微生物相互作用模式，在 ASV 水平上评估了根际、根内和叶际细菌和真菌群落的共发生网络模式 (图 5)。在共发生网络中，平均度通常反映了每种微生物或物种与其他物种之间的相互作用程度，模块性代表具有高度连接性的节点集合，这些节点在功能或生态作用上可能相似。结果表明，相较于对照处理，干旱胁迫均降低了根际、根内和叶际 3 个生态位细菌和真菌网络边数量、节点数量、复杂性和模块性 (表 3)。干旱和对照处理后，细菌网络复杂性、边数量、节点数量、模块性均沿着地下至地上生态位方向呈现下降的趋势，而真菌只有边数量和节点数量呈现相同的趋势，表明真菌网络抵抗干旱胁迫的能力相对较高。有趣的是，对照处理下根内真菌复杂性最高，干旱处理下根内真菌网络复杂性最低，表明根内真菌在干旱条件下通过减少相互

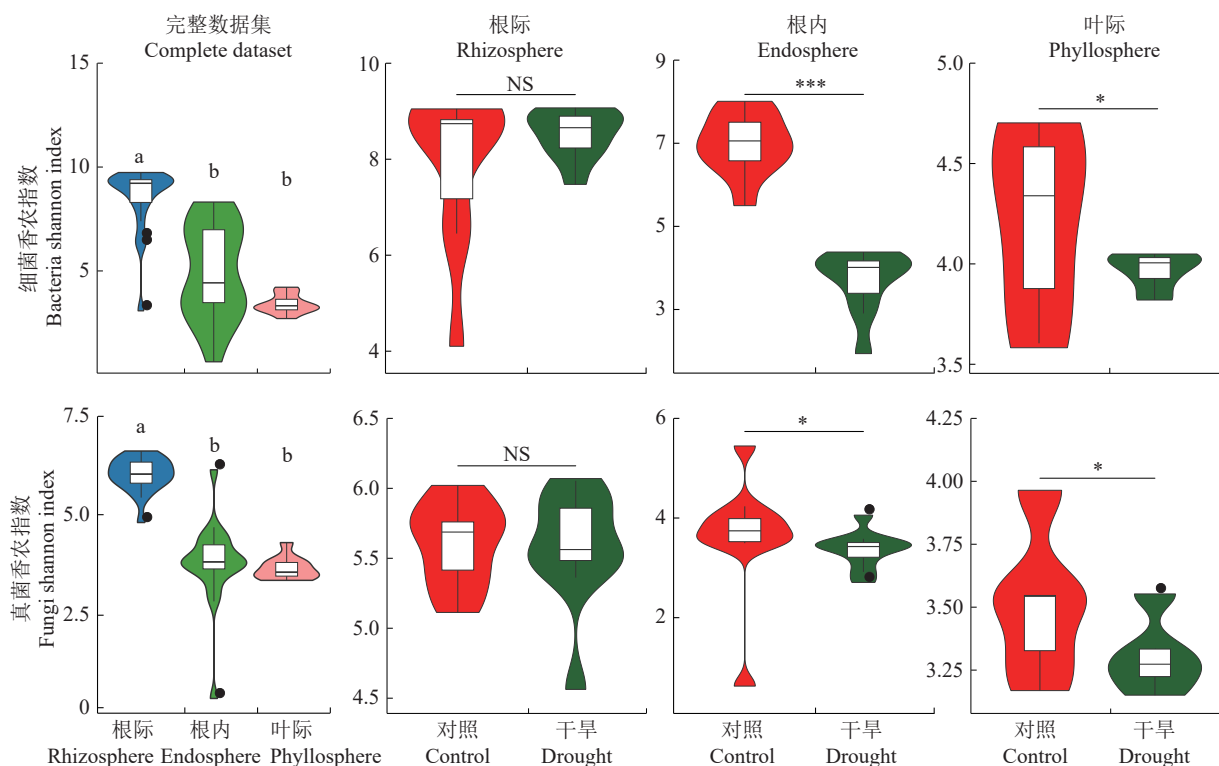


图2 整体数据集根际、根内和叶际细菌和真菌 α 多样性及各部位在对照和干旱处理下的比较

Fig. 2 Alpha diversity of bacteria and fungi in the rhizosphere, root and phyllosphere of the whole dataset and comparison of each part under control and drought treatment

注: 不同小写字母代表不同部位间的差异显著; NS—两处理间无显著差异; *— $P < 0.05$; **— $P < 0.001$ 。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference among different parts; NS—No significant difference between the two treatments; *— $P < 0.05$; ***— $P < 0.001$ 。

作用以适应水分胁迫环境。此外, 干旱条件下, 细菌网络紧密中心性、中介中心性均降低(表3), 表明细菌网络的结构和功能发生了明显变化。

2.5 干旱胁迫记忆下门水平微生物对大豆农艺学性状的影响

为了进一步挖掘苗期干旱胁迫后植物各生态位门水平微生物对6个农艺学性状的影响, 对微生物的相对丰度与农艺学性状进行了相关性分析。结果(图6)表明, 细菌整体数据集中, 3个细菌门与百粒重和生物量显著正相关, 两个细菌门与株高、分枝数和根长显著正相关, 其中捕食螺旋菌门(Bdellovibrionota)与5个农艺学指标均呈显著正相关关系。相比较而言, 干旱处理下6个细菌门均与底荚高度显著正相关, 细菌浮霉菌门(Planctomycetota)与底荚高度显著正相关; 而对照处理下, 拟杆菌门(Bacteroidota)与根重显著正相关。真菌整体数据集中, 3个真菌门与百粒重显著正相关, 两个真菌门与根重和生物量显著正相关, 其中壶菌门(Chytridiomycota)与4个农艺学指标均呈显著正相关关系。相比较而言, 干旱处理下2个真菌门均与根重显著正相关, 被孢霉门

(Mortierellomycota)与百粒重显著正相关; 而对照处理下, 只有被孢霉门与百粒重呈显著正相关关系。

2.6 干旱胁迫记忆下植物各生态位关键微生物的空间分布与产量关联性分析

为了挖掘苗期干旱胁迫后干旱处理下植物各生态位的关键微生物, 利用差异分析比较了大豆各生态位在干旱胁迫后细菌和真菌的富集情况。结果(图7)表明, 对照处理下, 根际、根内和叶际分别富集237、297、35条细菌ASVs和148、31、12条真菌ASVs; 干旱胁迫后, 根际、根内和叶际分别富集267、217、28条细菌ASVs和132、61、12条真菌ASVs, 从根际至叶际关键ASVs的数量逐渐减少, 表明了从地下至地上部位植物体存在过滤作用。

苗期干旱胁迫后, 为了筛选干旱处理下仍对百粒重具有重要性的关键细菌和真菌类群, 采用随机森林模型评估每属微生物对百粒重预测的重要性(图8)。对照处理下, 根际富集的关键细菌诺代拉属(*Nordella*)、巴尔加瓦亚属(*Bhargavaea*)、岛津氏菌属(*Shimazuella*)、图里奇杆菌属(*Turicibacter*)、根杆菌属(*Rhizobacter*)和类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)对

表 1 不同生态位细菌真菌 α 多样性指数
Table 1 The alpha diversity index of bacteria and fungi in different ecological niches

多样性指数 Diversity index	处理 Treatment	细菌 Bacteria			真菌 Fungi		
		根际 Rhizosphere	根内 Endosphere	叶际 Phyllosphere	根际 Rhizosphere	根内 Endosphere	叶际 Phyllosphere
丰富度 Richness	整体 Whole	754.8±132.5 A	400.4±108.6 B	119.2±38.3 C	268.4±30.3 A	97.0±36.9 B	68.6±11.6 C
	对照 CK	749.9±171.8 a	457.2±109.4 b	151.0±20.5 d	275.0±31.8 a	94.7±45.8 b	68.8±11.9 b
	干旱 Drought	759.7±86.6 a	343.5±75.8 c	87.4±18.6 d	261.7±28.7 a	99.3±27.8 b	68.4±12.6 b
辛普森指数 Simpson index	整体 Whole	1.0±0.1 A	0.8±0.2 B	0.9±0.1 AB	5.6±0.4 A	3.5±1.0 B	3.4±0.3 C
	对照 CK	1.0±0.1 ab	1.0±0.1 ab	0.9±0.1 b	0.9±0.0 a	0.8±0.2 b	0.9±0.0 ab
	干旱 Drought	1.0±0.0 a	0.6±0.1 c	0.9±0.0 ab	0.9±0.0 a	0.8±0.1 b	0.8±0.0 ab
Chao1指数 Chao1 index	整体 Whole	756.2±132.1 A	402.4±109.6 B	119.8±38.5 C	273.0±30.8 A	99.7±36.9 B	69.3±12.5 C
	对照 CK	751.7±171.3 a	459.0±111.1 b	151.9±20.5 d	280.3±32.9 a	94.7±27.1 b	69.6±12.9 c
	干旱 Drought	760.8±86.4 a	345.7±76.6 c	87.8±18.6 d	265.7±28.4 a	104.6±27.2 b	69.0±12.9 c
ACE指数 ACE index	整体 Whole	755.6±132.3 A	401.8±108.9 B	120.2±38.4 C	273.0±30.5 A	99.1±36.9 B	69.4±12.2 C
	对照 CK	750.8±171.5 a	458.3±110.1 b	152.1±20.6 d	280.3±31.9 a	94.8±45.6 b	69.7±12.8 b
	干旱 Drought	760.4±86.5 a	345.2±76.4 c	88.2±18.5 d	265.7±28.7 a	103.3±27.6 b	69.1±12.9 b

注：同行数据后不同大写字母表示细菌和真菌在不同生态位间的多样性指数差异显著 ($P<0.05$)；不同小写字母表示在干旱或对照处理不同生态位的细菌和真菌多样性指数差异显著 ($P<0.05$)。
Note: Different uppercase letters after the data in a row indicate significant difference in bacterial or fungal diversity indices among different ecological niches ($P<0.05$); different lowercase letters indicate significant differences in bacterial and fungal diversity indices among ecological niches under drought or control treatment ($P<0.05$).

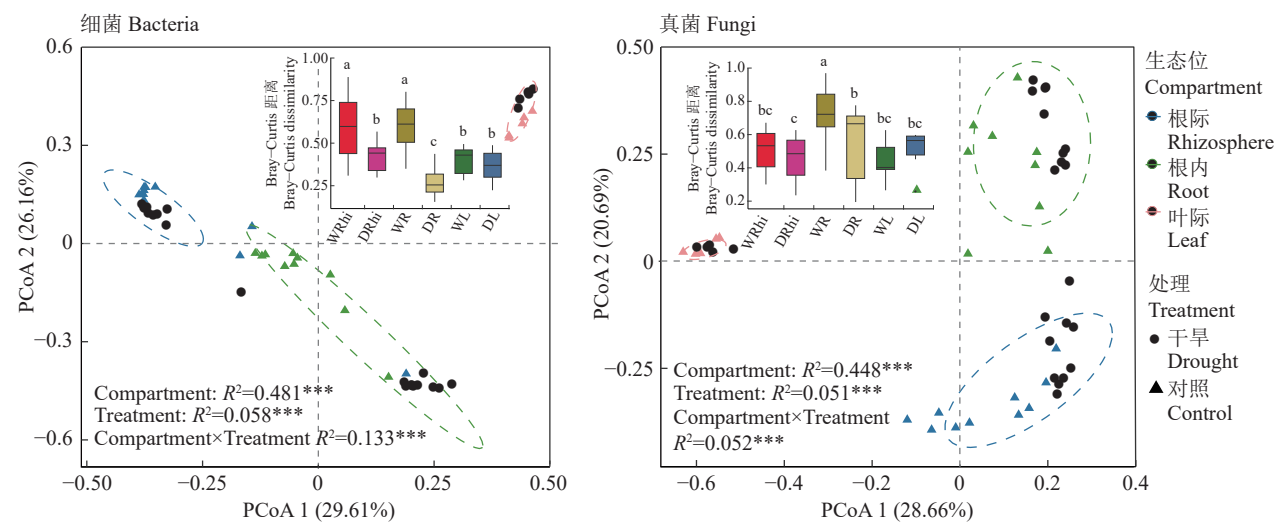


图 3 细菌和真菌群落结构和相似性
Fig. 3 Bacterial and fungal community structure and similarity

注：WRhi—根际对照处理群落；DRhi—根际干旱处理群落；WR—根内对照处理群落；DR—根内干旱处理群落；WL—叶际对照处理群落；DL—叶际干旱处理群落。图中箱的上下端线分别为上下四分位数；中位线表示中位数；上下边缘分别为最大值和最小值；在上下边缘外部的点表示异常值。箱上不同小写字母代表处理间差异显著 ($P<0.05$)；***— $P<0.001$ 。
Note: WRhi—Rhizosphere control-treated communities; DRhi—Rhizosphere drought-treated communities; WR—Endosphere control-treated communities; DR—Endosphere drought-treated communities; WL—Phyllosphere control-treated communities; DL—Phyllosphere drought-treated communities. The upper and lower ends of the box represent the upper and lower quartiles, respectively; the central line denotes the median; the upper and lower whiskers indicate the maximum and minimum values, respectively; points beyond the whiskers are considered outliers. Different letters on the boxes represent significant difference among treatments ($P<0.05$). ***— $P<0.001$.

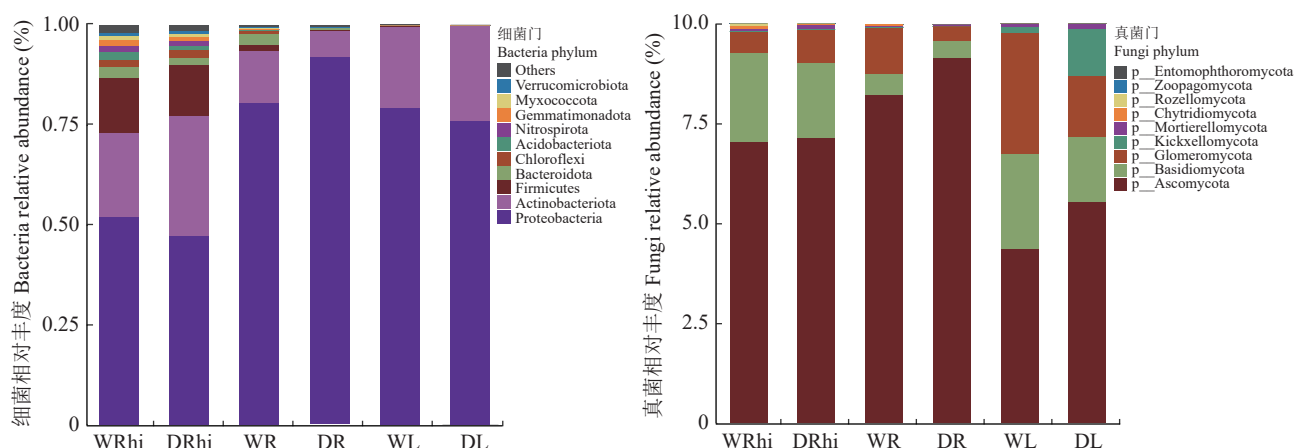


图 4 不同生态位细菌和真菌在对照和干旱处理下门水平的群落组成
Fig. 4 Community composition of bacteria and fungi at the phylum levels in different ecological niches under control and drought treatments

注: WRhi、WR、WL 分别为根际、根内、叶际对照, DRhi、DR、DL 分别为根际、根内、叶际干旱处理。

Note: WRhi, WR, and WL indicated control in rhizosphere, endosphere, and phyllosphere, while DRhi, DR, and DL indicate drought treatments in rhizosphere, endosphere, and phyllosphere, respectively.

百粒重具有显著重要性, 其中诺代拉属的贡献度最高; 根内富集的关键细菌沙壤土杆菌属 (*Ramlibacter*)、新草螺菌属 (*Noviherbaspirillum*) 和分枝杆菌属 (*Mycobacterium*) 对百粒重具有显著重要性, 其中沙壤土杆菌属的贡献度最高; 叶际富集的细菌罗德里西亚甲基红葡萄球菌属 (*Methylobacterium-Methylorubrum*) 对百粒重具有显著重要性。干旱处理下, 根际富集的关键细菌德沃西亚属 (*Devosia*)、几丁质菌属 (*Chitinophaga*) 和链霉菌属 (*Streptomyces*) 对百粒重具有显著重要性, 其中德沃西亚属的贡献度最高; 而对百粒重具有显著重要性的根内和叶际富集的关键细菌分别为异红杆菌属 (*Altererythrobacter*) 和冷杆菌属 (*Frigoribacterium*)。

对照处理下, 对百粒重具有显著重要性的根际和根内富集的关键真菌分别为柄灰包属 (*Tulostoma*) 和隐球菌属 (*Cryptococcus*)。干旱处理下, 根际富集的关键真菌椭圆端梗霉属 (*Acrophialophora*)、异茎点霉属 (*Paraphoma*) 和锥盖伞属 (*Conocybe*) 对百粒重具有显著重要性, 其中椭圆端梗霉属的贡献度最高; 根内富集的关键真菌光黑壳属 (*Preussia*) 和黑孢壳属 (*Melanospora*) 对百粒重具有显著重要性, 其中光黑壳属的贡献度最高。

3 讨论

3.1 苗期干旱胁迫对大豆各生态位微生物多样性与植株性状的影响

根际微生物细菌和真菌的 α 多样性最高, 这

与根际区域受根系分泌物驱动的资源异质性密切相关, 尤其是糖类 (如蔗糖、葡萄糖) 和有机酸 (如苹果酸、柠檬酸) 的富集为广谱微生物的招募提供了生态位基础^[21]。值得注意的是, 尽管干旱处理组根际微生物多样性未显著降低, 但底荚高度与根际酸杆菌门 (*Acidobacteriota*)、浮霉菌门 (*Planctomycetota*) 和硝基螺菌门 (*Nitrospirota*) 等相对丰度呈显著正相关。这一现象提示, 根际微生物可能通过调控根系分泌物组分 (如干旱诱导的脯氨酸分泌增加) 影响生殖期的碳分配。此外, 底荚高度升高可能源自干旱处理组中植物对环境胁迫的补偿性茎秆延长, 这一过程受生长素/细胞分裂素平衡调控, 而根际耐旱微生物如放线菌属可通过产生生长素与 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 脱氨酶介导细胞分裂素调节, 驱动植物形态学响应^[18]。

相较于对照处理, 苗期干旱胁迫显著降低了根际和根内细菌群落的相似性, 而叶际群落则未见显著变化, 表明干旱条件下根际与根内微生物群落发生了较大的结构性变动, 而叶际群落相对保持稳定。这可能是因为叶片长期暴露于环境中, 受降水影响显著, 降水带来的湿润环境有助于叶际附生菌和内生菌的覆盖与重建, 从而促使叶际微生物群落更易恢复并趋于统一^[19]。Santos-Medellín 等^[6]也曾报道, 长期干旱会引起水稻根内微生物组成的持续性变化, 这与我们的结果一致。有趣的是, 在本研究中, 无论是细菌还是真菌, 根内微生物群落的相似性均明显下降, 这可能反映了干旱胁迫对根内微生物结构产生了较为持久的影响。

表 2 不同生态位细菌和真菌在对照和干旱处理水平各微生物的相对丰度变化
Table 2 Relative abundance changes of bacteria and fungi in different ecological niches at the phylum level under control and drought treatments

微生物群落		根际对照组		根际干旱组		根内对照组		根内干旱组		叶际对照组		叶际干旱组	
Microbial species at phylum		WRhi		DRhi		WR		DR		WL		DL	
细菌 Bacteria	酸杆菌门	0.018±0.003 a		0.0123±0.002 b		0.003±0.001 c		1.8E-04±8.2E-05 c		6.8E-05±5.0E-05 c		1E-05±0.003 c	
	Acidobacteriota												
	放线菌门	0.208±0.083 b		0.299±0.079 a		0.132±0.12 cd		6.4E-02±2.4E-02 d		2.0E-01±8.7E-02 bc		0.236±0.079 ab	
	Actinobacteriota												
	拟杆菌门	0.027±0.012 a		0.016±0.001 ab		0.029±0.007 a		6.7E-03±1.3E-03 b		2.2E-03±6.4E-04 b		3.3E-04±1.5E-04 b	
	Bacteroidota												
	粘球菌门	0.008±0.001 a		0.009±0.001 a		0.004±7.3E-04 b		6.7E-04±1.6E-04 c		2.1E-04±7.5E-05 c		5.1E-05±5.1E-05 c	
	Myxococcota												
	亚硝化螺旋菌门	0.017±0.002 a		0.011±0.002 b		6.8E-05±3.4E-05 c		8.6E-06±5.7E-06 c		2.5E-05±2.5E-05 c		0.0E+00±0.0E+00 c	
	Nitrospirota												
	变形菌门	0.519±0.053 c		0.472±0.026 c		8.0E-01±4.3E-02 b		9.2E-01±8.4E-03 a		7.9E-01±3.8E-02 b		7.6E-01±3.5E-02 b	
	Proteobacteria												
	子囊菌门	0.550±0.03 b		0.588±0.03 b		0.746±0.040 a		0.811±0.03 a		0.354±0.05 c		0.313±0.06 c	
	Ascomycota												
真菌 Fungi	担子菌门	0.173±0.017 a		0.155±0.016 ab		4.8E-02±8.8E-03 c		3.9E-02±2.2E-02 c		1.9E-01±2.6E-02 a		9.2E-02±3.7E-02 bc	
	Basidiomycota												
	壶菌门	0.006±0.002 a		0.002±3.9E-04 bc		4.6E-03±1.4E-03 ab		1.4E-04±8.7E-05 c		2.5E-04±2.0E-04 c		4.9E-05±4.9E-05 c	
	Chytridiomycota												
	球囊菌门	0.043±0.006 c		0.069±1.3E-02 bc		1.1E-01±3.7E-02 b		3.3E-02±3.8E-03 c		2.5E-01±4.2E-02 a		8.6E-02±7.0E-03 bc	
	Glomeromycota												
	踢菌门	2E-04±6E-05 b		2.1E-04±7.5E-05 b		2.8E-04±1.7E-04 b		7.7E-05±6.6E-05 b		1.2E-02±4.3E-03 b		6.6E-02±2.9E-02 a	
	Kickxellomycota												
	被孢霉门	4.2E-03±7.6E-04 bc		8.3E-03±6.1E-04 a		2.9E-03±9.6E-04 c		4.2E-03±9.7E-04 bc		7.4E-03±2.5E-03 ab		7.8E-03±2.7E-03 ab	
	Mortierellomycota												
	罗兹菌门	5.6E-03±1.3E-03 a		3.0E-03±7.8E-04 b		1.0E-03±4.8E-04 bc		5.6E-05±4.1E-05 c		0.0E+00±0.0E+00 c		0.0E+00±0.0E+00 c	
	Rozellomycota												

注：同行数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: WRhi, WR, and WL indicated control in rhizosphere, endosphere, and phyllosphere, while DRhi, DR, and DL indicate drought treatments in rhizosphere, endosphere, and phyllosphere, respectively. Different lowercase letters after the data within the same row indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).

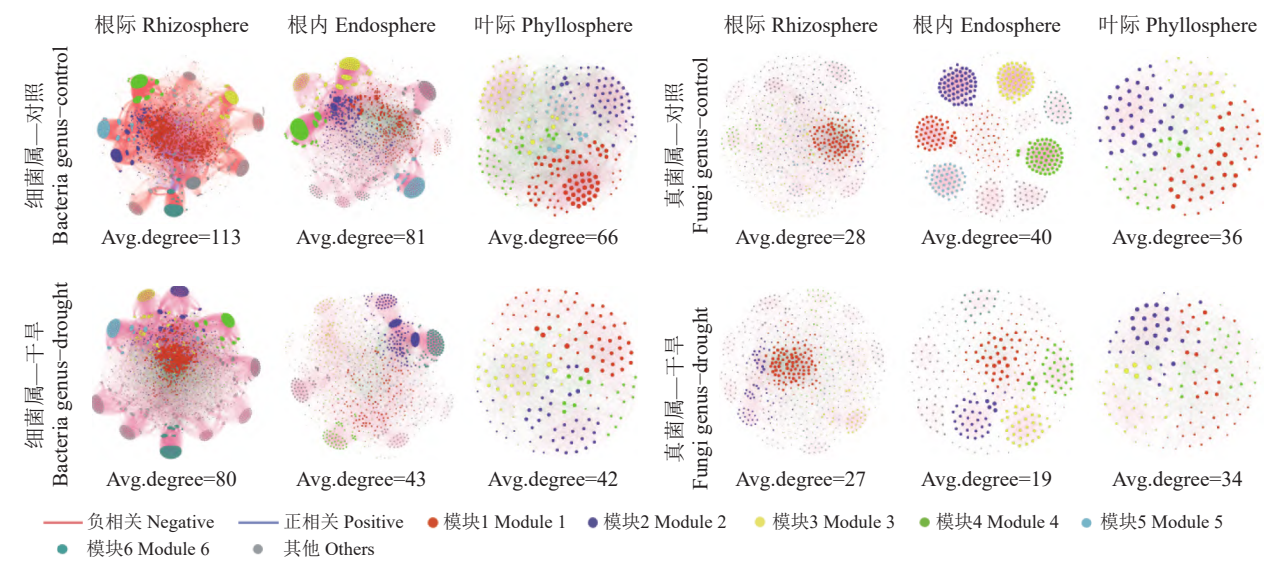


图 5 根际、根内和叶际细菌与真菌在对照和干旱处理下共发生网络图

Fig. 5 Co-occurrence network of bacteria and fungi in rhizosphere, endosphere and phyllosphere under control and drought treatments

注; Avg.degree—网络平均度。
Note: Avg.degree—Average degree of the network.

表 3 根际、根内和叶际细菌与真菌在对照和干旱处理下共发生网络结构的拓扑参数

Table 3 Topological parameters of the co-occurrence network structure of bacteria and fungi in the rhizosphere, endosphere and phyllosphere under control and drought treatments

微生物 Species	处理 Treatment	节点 Node	边 Edge	平均度 Average degree	模块性 Modularity	紧密中心性 Closness centrality	中介中心性 Betweenness centrality
细菌 Bacteria	根际对照 WRhi	2209	124645	113	0.70	0.368	1940
	根际干旱 DRhi	1904	75848	80	0.66	0.367	1647
	根内对照 WR	1324	53840	81	0.66	0.364	1169
	根内干旱 DR	844	18260	43	0.60	0.353	781
	叶际对照 WL	272	8999	66	0.44	0.536	118
	叶际干旱 DL	165	3458	42	0.39	0.533	73
真菌 Fungi	根际对照 WRhi	599	8043	28	0.56	0.339	596
	根际干旱 DRhi	581	7744	27	0.55	0.337	580
	根内对照 WR	478	9473	40	0.82	0.258	715
	根内干旱 DR	297	2862	19	0.72	0.281	400
	叶际对照 WL	140	2542	36	0.47	0.538	60
	叶际干旱 DL	138	2368	34	0.44	0.529	62

Note: WRhi—Rhizosphere control-treated samples; DRhi—Rhizosphere drought-treated samples; WR—Root control-treated samples; DR—Root drought-treated samples; WL—Leaf control treated samples; DL—Leaf drought-treated samples.

3.2 干旱胁迫对复水过程中大豆各生态位群落组成及潜在相互作用的影响

苗期干旱胁迫后, 大豆根际和叶际放线菌相对丰度均显著增加, 这与 He 等^[22]报道的结果一致, 干旱胁迫的遗留效应较为明显, 植物的生长仍受“胁迫

记忆”的影响。放线菌作为干旱胁迫的重要指示类群之一, 其对逆境的适应能力可能源于其革兰氏阳性菌的结构特征—具有较厚的肽聚糖细胞壁, 从而增强了对干旱环境的抵御能力^[23]; 此外, 革兰氏阳性菌还可通过将无机氮源合成胞外酶, 参与降解土壤中

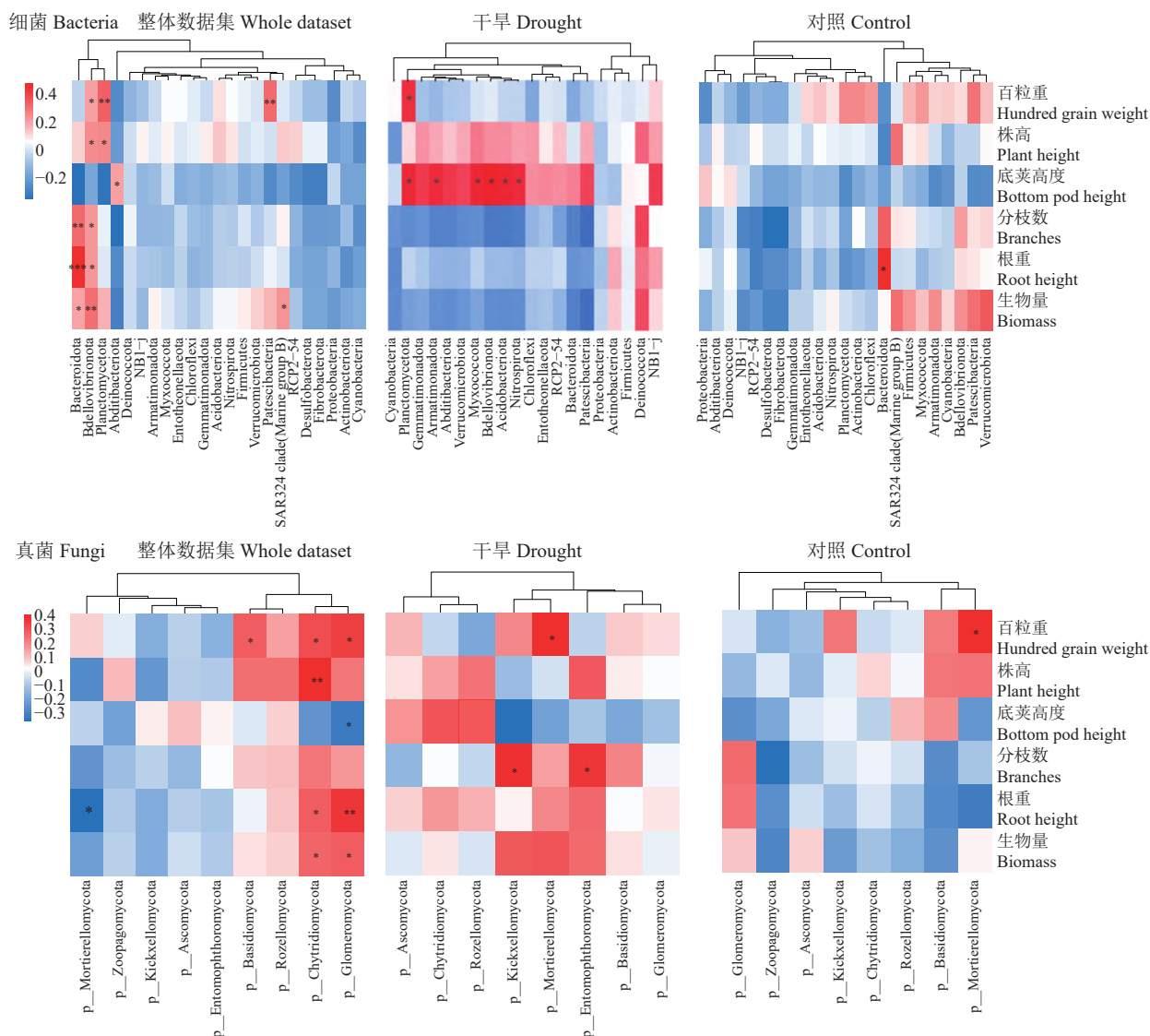


图6 整体数据集、干旱处理和对照处理下细菌与真菌门水平微生物与6个农艺学性状的相关性分析热图

Fig. 6 Heat map of correlation analysis between microbial genus and six agronomic traits at the bacterial and fungal phyla level in the overall dataset, drought treatment, and control treatment

Note: *— $P < 0.05$; **— $P < 0.01$; ***— $P < 0.001$.

难分解的有机物,进一步提升其在干旱条件下的生存竞争力^[24]。相较之下,尽管变形菌门是群落中的优势菌门,其在干旱胁迫后于根际和叶际中的相对丰度均有所下降,但在根内却呈现显著上升趋势。这一差异可能与耐旱放线菌等微生物在地表生态位中对资源的竞争作用有关,导致变形菌门在根际和叶际的生态位被压缩^[25];而根内环境在干旱胁迫后可能经历了水分和养分的重新分配,使变形菌门得以更有效地利用内源资源,与植物根系形成互利关系,从而促进其在根内的富集^[26]。此外,子囊菌门(Ascomycota)作为自然界中最为常见的真菌类群之一,具有较强的纤维素和半纤维素降解能力,能高效利用有机质,赋予其在干旱环境中更强的生存优

势和竞争能力^[27]。

在适宜水分条件下,微生物群落之间的互作关系更为活跃,网络结构呈现出高连接度与复杂性,表现为较多的边数与节点。然而,干旱胁迫破坏了群落间的生态互作,导致部分物种丰度降低甚至局部消失,进而使微生物共现网络的复杂性和模块化程度显著下降,群落结构趋于简化与均质化^[28]。此外,从根际到叶际沿地下土壤至地上植物的方向,微生物网络复杂性呈逐渐降低趋势,这一现象与 de Vries 等^[8]的研究结果相符,可能反映出植物宿主选择压力逐步增强的影响。地下生态位受植物根系分泌物、有机质与水分等因素影响,提供了更稳定且资源丰富的生境,有利于构建高度复杂和互联的微

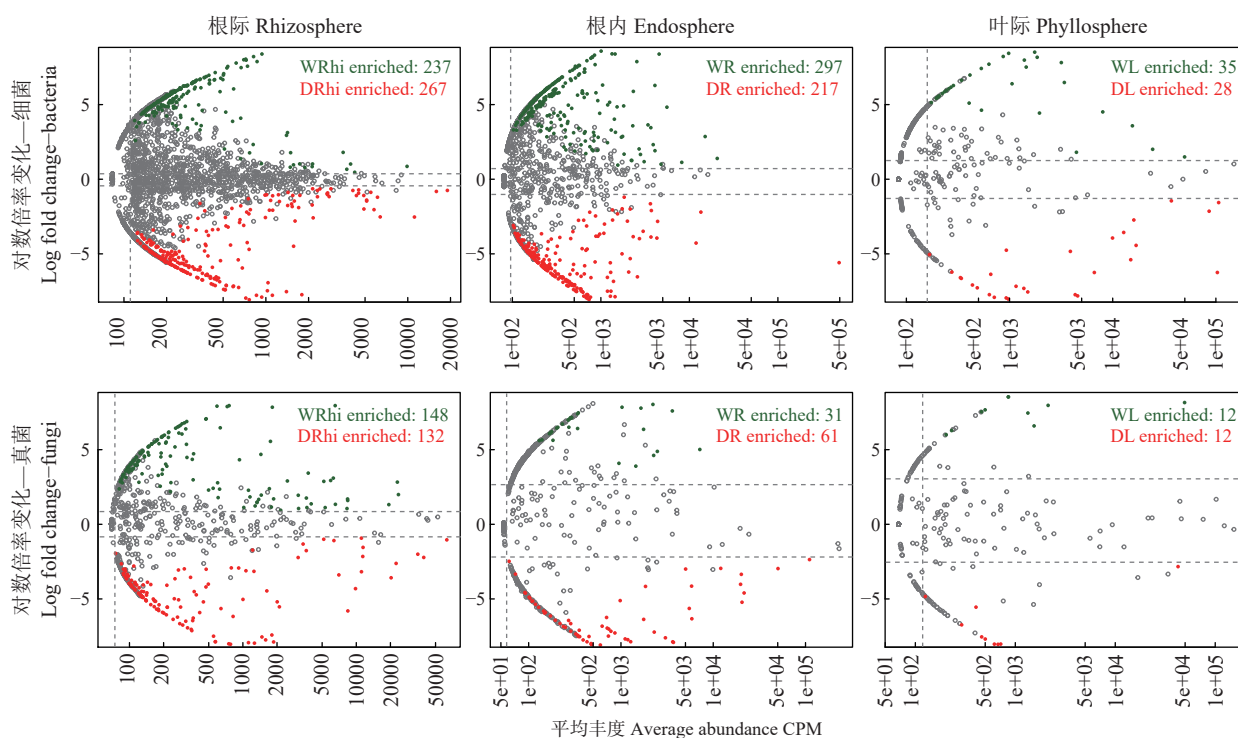


图 7 根际、根内和叶际细菌与真菌在对照和干旱处理下差异微生物分布

Fig. 7 Differential microbial distribution of bacteria and fungi in the rhizosphere, endosphere and phyllosphere under control and drought treatments

注: CPM—每百万读数计数; Average abundance CPM 代表某个基因在所有样本中的平均表达水平; log fold change 表示两个条件之间的表达变化倍数的对数值; WRhi—根际对照处理样本; DRhi—根际干旱处理样本; WR—根对照处理样本; DR—根干旱处理样本; WL—叶对照处理样本; DL—叶干旱处理样本; enriched—富集。

Note: CPM—Counts per million; Average abundance CPM represents the average expression level of a gene in all samples; log fold change represents the logarithm of the expression change between two conditions; WRhi—Rhizosphere control-treated samples. DRhi—Rhizosphere drought-treated samples. WR—Root control-treated samples; DR—Root drought-treated samples. WL—Leaf control treated samples; DL—Leaf drought-treated samples.

生物网络, 促进有机物分解与养分循环; 而地上生态位则暴露于更为多变的外部环境, 微生物需同时应对植物宿主筛选与环境胁迫双重作用, 因而更倾向于形成以抗逆性与适应性强为特征的特化微生物群落^[29-31]。

3.3 干旱胁迫对大豆各生态位关键微生物的影响

本研究通过差异微生物筛选, 揭示了干旱-复水后微生物群落的胁迫记忆响应模式。关键抗旱类群如链霉菌属 *Streptomyces* 和异茎点霉属 *Phomopsis* 在苗期干旱胁迫后仍保持显著富集, 表明其具有跨时间尺度的生态位保守性。这种持续性定殖可能通过代谢物介导的表观遗传修饰 (如 DNA 甲基化) 影响宿主记忆相关基因的表达, 从而增强植株对后续干旱的预适应能力^[32]。

根际链霉菌在复水后丰度较对照增加, 与其较大的基因组编码了丰富的次级代谢基因簇 (如非核糖体肽合成酶 NRPS 和聚酮合酶 PKS) 和赋予其多途径

养分获取能力有关^[33]。在干旱条件下, 根部链霉菌的富集代表了一种潜在的互利共生关系, 这种关系增强了植物的抗旱能力^[34]。植物通过根系分泌物为根际链霉菌提供能量来源, 而链霉菌为宿主提供耐旱、抗病原体 and 养分利用率提高等益处, 这种互利关系显而易见^[35]。利用 CRISPR-Cas9 编辑大豆 G3P 合成酶基因可增强根系分泌物中甘油三磷酸的释放^[3], 特异性富集具有胁迫记忆功能的链霉菌类群, 为定向调控微生物记忆效应提供了新策略。

真菌在抗旱中发挥的作用效果越来越被关注, 真菌和细菌的协同作用能够促进植物在干旱条件下的生长^[36]。腐生真菌异茎点霉属广泛分布在土壤中并有助于生态系统功能, 本研究中发现异茎点霉是干旱胁迫后对植物产量具有重要贡献的真菌属之一, 这与 Wu 等^[37]发现异茎点霉 B3 (*Phomopsis liquidambaris* B3) 能够增加花生的抗旱性的结果相一致。异茎点霉的持续定殖与其分泌的抗氧化酶和生长素密切相

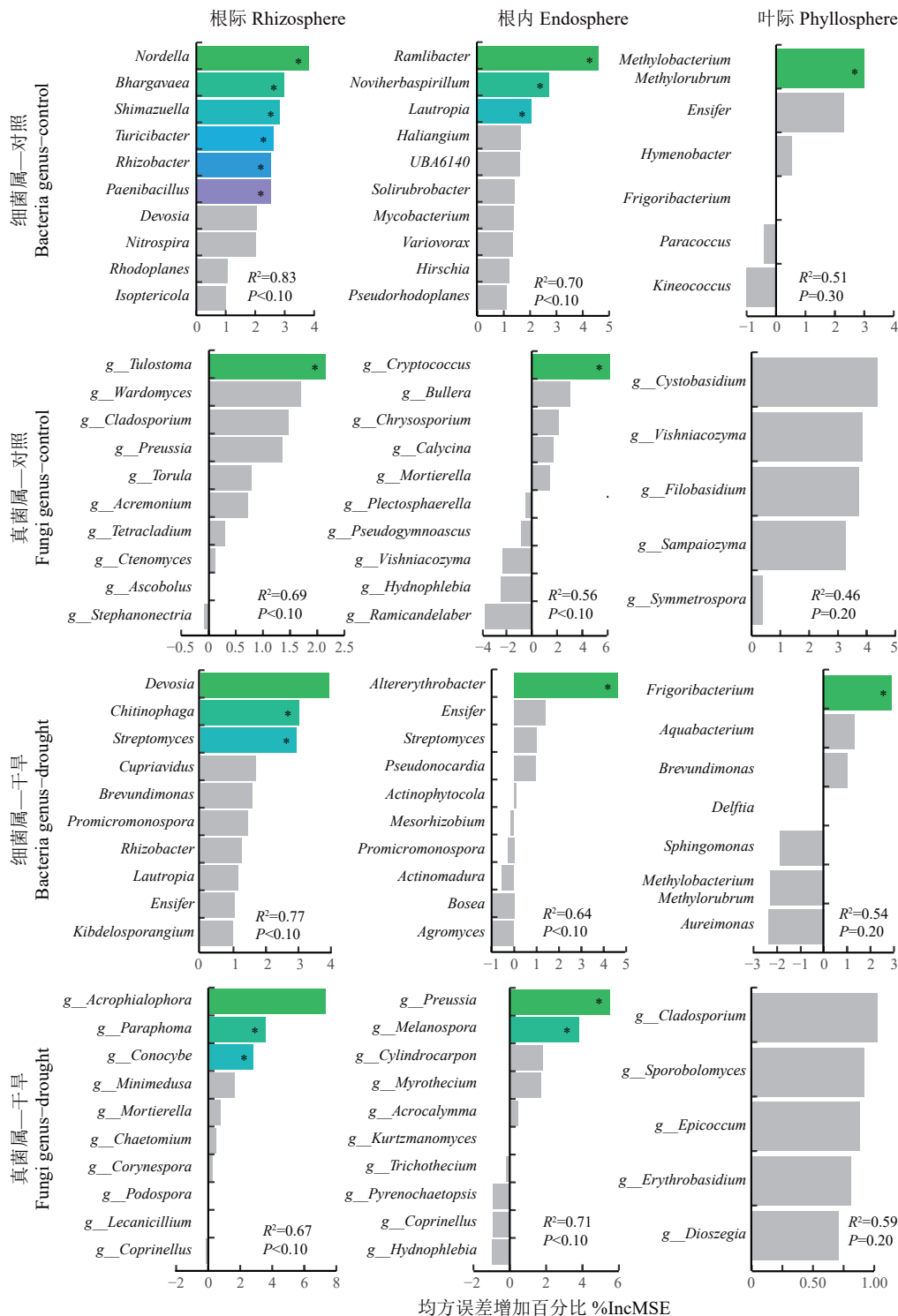


图 8 随机森林筛选的对照和干旱处理下对植物产量重要的根际、根内和叶际细菌与真菌

Fig. 8 Random forest screening of rhizosphere, endosphere and phyllosphere bacteria and fungi important for plant yield under control and drought treatments

注: R^2 表示模型对产量变异的解释比例; P 值用于标示单个变量对产量的影响是否具有统计学意义, $P < 0.05$ 为显著; *表示随机森林模型筛选到的对产量具有显著性贡献的微生物属。

Note: R^2 indicates the proportion of yield variation explained by the model; P value is used to mark whether the variable on yield is statistically significant at $P < 0.05$; * indicates the microbial genus that has a significant contribution to yield screened by the random forest model.

关, 这些代谢物可能通过激活 ABA 信号通路中的表观遗传调控因子, 缓解复水后氧化损伤的记忆效应。

该发现为解析“微生物-宿主”跨代记忆传递机制提供了关键证据。

4 结论

苗期干旱对大豆多个与生物量和百粒重相关的性状有不利影响, 特别是降低了植株底部枝条的结荚能力。在植物各个生态位中, 从根际、根内至叶际, 细菌和真菌 α 多样性逐渐降低, 干旱胁迫对根际微生物群落 α 多样性没有显著影响, 但显著降低了根与叶的微生物群落 α 多样性。同时, 干旱胁迫降低了微生物互作网络边数量、节点数量、复杂性和模块化程度。此外, 本研究筛选出对百粒重具有显著重要性的关键细菌类群德沃西亚属、几丁质菌属、链霉菌属、异红杆菌属和冷杆菌属, 以及关键真菌类群椭圆端梗霉属、异茎点霉属、锥盖伞属、黑壳属和黑孢壳属, 这些关键类群可作为提高大豆抗旱适应性的潜在功能类群。

参 考 文 献:

- [1] Lesk C, Anderson W, Rigden A, *et al.* Compound heat and moisture extreme impacts on global crop yields under climate change[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2022, 3(12): 872–889.
- [2] Munné-Bosch S, Villadangos S. Cheap, cost-effective, and quick stress biomarkers for drought stress detection and monitoring in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2023, 28(5): 527–536.
- [3] 刘丽君, 林浩, 唐晓飞, 蒲国峰. 干旱胁迫对不同生育阶段大豆产量形态建成的影响[J]. *大豆科学*, 2011, 30(3): 405–412.
Liu L J, Lin H, Tang X F, Pu G F. Drought stress influence soybean yield morphogenesis in different growth stages[J]. *Soybean Science*, 2011, 30(3): 405–412.
- [4] 曹秀清, 蒋尚明. 干旱胁迫对大豆品质及产量的影响[J]. *现代农业科技*, 2017, (16): 3–4, 7.
Cao X Q, Jiang S M. Effect of drought stress on yield and quality of soybean[J]. *Xiandai Nongye Keji*, 2017, (16): 3–4, 7.
- [5] Xu L, Dong Z, Chiniquy D, *et al.* Genome-resolved metagenomics reveals role of iron metabolism in drought-induced rhizosphere microbiome dynamics[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 3209.
- [6] Santos-Medellin C, Liechty Z, Edwards J, *et al.* Prolonged drought imparts lasting compositional changes to the rice root microbiome[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(8): 1065–1077.
- [7] Gupta A, Rico-Medina A, Caño-Delgado AI. The physiology of plant responses to drought[J]. *Science*, 2020, 368: 266–269.
- [8] de Vries F T, Griffiths R I, Knight C G, *et al.* Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production[J]. *Science*, 2020, 368: 270–274.
- [9] Wang Z, Li Z, Zhang Y, *et al.* Root hair developmental regulators orchestrate drought triggered microbiome changes and the interaction with beneficial Rhizobiaceae[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 10068.
- [10] Arya K, Sudhanva B S, Sachin A T, *et al.* Deciphering the dynamics and trophic mode distribution of the leaf spot-associated fungal community of eggplant (*Solanum melongena* L.)[J]. *Phytopathology Research*, 2024, 6: 59.
- [11] Perreault R, Laforest-Lapointe I. Plant-microbe interactions in the phyllosphere: Facing challenges of the anthropocene[J]. *The ISME Journal: Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 2022, 16(2): 339–345.
- [12] Cai Y F, Yan Z, Bodelier P L E, *et al.* Conventional methanotrophs are responsible for atmospheric methane oxidation in paddy soils[J]. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 11728.
- [13] Jiao S, Xu Y Q, Zhang J, *et al.* Core microbiota in agricultural soils and their potential associations with nutrient cycling[J]. *mSystems*, 2019, 4(2): 110–128.
- [14] Magoc T, Salzberg S. FLASH: Fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. *Bioinformatics*, 2011, 27(21): 2957–2963.
- [15] Caporaso J G, Kuczynski J, Stombaugh J, *et al.* QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data[J]. *Nature Methods*, 2010, 7(5): 335–336.
- [16] Callahan B J, McMurdie P J, Rosen M J, *et al.* DADA2: High resolution sample inference from Illumina amplicon data[J]. *Nature Methods*, 2016, 13(7): 581–583.
- [17] McMurdie P J, Holmes S. Phyloseq: An R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(4): e61217.
- [18] Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(6): 927–930.
- [19] Oksanen J, Blanchet F G, Kindt R, *et al.* Vegan: Community ecology package. R Package Version 2.2-1 2: 1-2[CP]. 2015.
- [20] Bastian M, Heymann S, Jacomy M. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks[J]. San Jose, California, USA: Third International AAAI Conference on Weblogs and Social Media, 2009, 3(1): 396.
- [21] Sun A, Jiao X Y, Hu H W, *et al.* Microbial communities in crop phyllosphere and root endosphere are more resistant than soil microbiota to fertilization[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 153: 108113.
- [22] He H, Xu M, Li W, *et al.* Linking soil depth to aridity effects on soil microbial community composition, diversity and resource limitation[J]. *Catena*, 2023, 232: 107393.
- [23] Allison S D. Microbial drought resistance may destabilize soil carbon[J]. *Trends in Microbiology*, 2023, 31(8): 780–787.
- [24] 贾翠丽, 张华伟, 王斌斌, 等. 革兰氏阳性菌自然感受态生理机制的研究进展[J]. *中国生物工程杂志*, 2015, 35(6): 90–100.
Jia C L, Zhang H W, Wang B B, *et al.* Advances in research on natural competence of gram-positive bacteria and its physiological properties[J]. *China Biotechnology*, 2015, 35(6): 90–100.
- [25] 陈佳瑞. 干旱胁迫对丁香土壤微生物群落特征的影响[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2021.
Chen J R. Effect of drought stress on the characteristics of soil microbial community in *Syngnoblata Lindl*[D]. Yangling, Shaanxi: MS Thesis of Northwest A & F University, 2021.
- [26] 沈聪. 干旱胁迫下PGPR对柠条幼苗生理及根系微生态的影响[D]. 宁夏银川: 宁夏大学硕士学位论文, 2021.

- Shen C. Effects of PGPR on physiology and root microecology of *Caragana korshinskii* seedlings under drought stress[D]. Yinchuan, Ningxia: MS Thesis of Ningxia University, 2021.
- [27] Shen X X, Steenwyk J L, LaBella A L, *et al.* Genome-scale phylogeny and contrasting modes of genome evolution in the fungal phylum Ascomycota[J]. *Science Advance*, 2020, 6(45): eabd0079.
- [28] 李国斌, 李光跃, 孙窗舒, 等. 干旱胁迫对蒙古黄芪生物量及其根际微生物种群数量的影响[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(9): 1868–1874.
- Li G B, Li G Y, Sun C S, *et al.* Rhizosphere microbe quantity and biomass accumulation of *Astragalus mongholicus* under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(9): 1868–1874.
- [29] 王亮, 牛克昌, 杨元合, 等. 中国草地生物量地上-地下分配格局: 基于个体水平的研究[J]. *中国科学(生命科学)*, 2010, 40(7): 642–649.
- Wang L, Niu K C, Yang Y H, *et al.* The aboveground-belowground allocation pattern of grassland biomass in China: A study based on the individual level[J]. *Scientia Sinica (Vitae)*, 2010, 40(7): 642–649.
- [30] 张艺萌. 典型山地土壤细菌群落结构和多样性及其环境影响因子研究[D]. 北京: 中国地质大学(北京)硕士学位论文, 2018.
- Zhang Y M. The study of bacterial diversity, community structure and environmental factors in typical mountainous soils[D]. Beijing: MS Thesis of China University of Geoscience (Beijing), 2018.
- [31] Zhai C, Han L, Xiong C, *et al.* Soil microbial diversity and network complexity drive the ecosystem multifunctionality of temperate grasslands under changing precipitation[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 906: 167217.
- [32] Chen C, Wang M, Shen Z, *et al.* Long-term effect of epigenetic modification in plant-microbe interactions: Modification of DNA methylation induced by plant growth-promoting bacteria mediates promotion process[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 36.
- [33] Yang Z, Ströbech E, Qiao Y, *et al.* *Streptomyces* alleviate abiotic stress in plant by producing pteridic acids[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 7398.
- [34] Liu H, Li J, Singh B K. Harnessing co-evolutionary interactions between plants and *Streptomyces* to combat drought stress[J]. *Nature Plants*, 2024, 10(8): 1159–1171.
- [35] Afridi M S, Kumar A, Javed M A, *et al.* Harnessing root exudates for plant microbiome engineering and stress resistance in plants[J]. *Microbiological Research*, 2023, 279: 127564.
- [36] Hestrin R, Kan M, Lafler M, *et al.* Plant-associated fungi support bacterial resilience following water limitation[J]. *The ISME Journal: Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 2022, 16(12): 2752–2762.
- [37] Wu X H, Ma C Y, Jiang H J, *et al.* Root endophyte-manipulated alteration in rhizodeposits stimulates *claroideoglomus* in the rhizosphere to enhance drought resistance in peanut[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72(36): 20211–20223.