



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Engineering

journal homepage: www.elsevier.com/locate/eng



Research
Advanced Water Science and Technology—Review

湿地芦苇根系微生物群落组成与环境应用

王东麟^{a,b}, 柏耀辉^{a,*}, 曲久辉^a

^a Key Laboratory of Drinking Water Science and Technology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

^b College of Resource and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

ARTICLE INFO

Article history:

Received 16 December 2020

Revised 28 April 2021

Accepted 6 May 2021

Available online 10 August 2021

关键词

芦苇

根系微生物

微生物群落组成

污染修复

人工湿地

摘要

芦苇是自然界广泛存在的湿地植物。在人工湿地中,约15.5%的种植植物是芦苇,其在废水水质净化中起到重要的作用。尽管如此,对芦苇根系微生物群落的基本组成及每一类微生物在污染物去除中的作用仍不清晰。本文总结了已有对芦苇根系微生物群落(包括细菌、古菌及真菌)在生态及生化方面的研究。基于下一代测序,对不同环境条件下的微生物群落组成进行了分析。此外,利用培养方法进一步研究了微生物群落的功能特征,如铁的固定、有机物的降解、营养元素的转化等。芦苇根系微生物群落独特的结构和功能受芦苇种类及盐度等环境因素的高度影响。基于现有对芦苇根系微生物群落的研究,我们建议在人工湿地中应用和强化合成微生物群落和铁锰氧化物基质,以提高湿地的水净化性能。

© 2021 THE AUTHORS. Published by Elsevier LTD on behalf of Chinese Academy of Engineering and Higher Education Press Limited Company. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

1. 引言

湿地作为“地球之肾”,在自然生态环境中具有污染净化作用[1]。受自然湿地的启发,在水处理工程中,可通过人工构建湿地系统有效降解、转化以及去除废水中的污染物[2]。人工湿地(constructed wetland, CW)与传统污水处理厂相比具有优越的性能,在过去的20年里得到了迅速的发展,因此越来越受到研究者的关注(图1)。CW性能稳定,外部能源需求低,并且易于操作和维护,这使其适用于没有公共污水处理系统或经济欠发达地区的分散式废水处理[3–4]。

CW中污染物的去除是一个复杂的过程,主要涉及土壤颗粒、微生物和植物的综合作用。CW中的这三部分在

污染修复中发挥着不同的作用:土壤颗粒过滤和吸附污染物,从而为植物和微生物的降解和转化提供更大的机会[5]。植物根系环境富集的微生物由于根际效应在湿地污染物的去除中起着重要作用[6]。根系微生物反过来也能够给植物吸收和同化提供转化物质,比如硝酸根[7]。因此,植物与微生物之间的相互作用对于CW的性能至关重要[6,8],并且近年来受到越来越多的关注[9–10]。以往对植物与微生物之间相互作用的研究,主要围绕着如何调控根系微生物组以提高作物产量[11–13]、抗病虫害[10,14–15]和抗干旱能力[16–18]等方面,而很少关注湿地植物与其根系微生物的相互作用及功能[8,19]。为了提升CW的水净化能力,需要我们对湿地植物与微生物的相互作用关系以及它们对污染修复的贡献有更深入的理解。

* Corresponding author.

E-mail address: yhbai@rcees.ac.cn (Y. Bai).

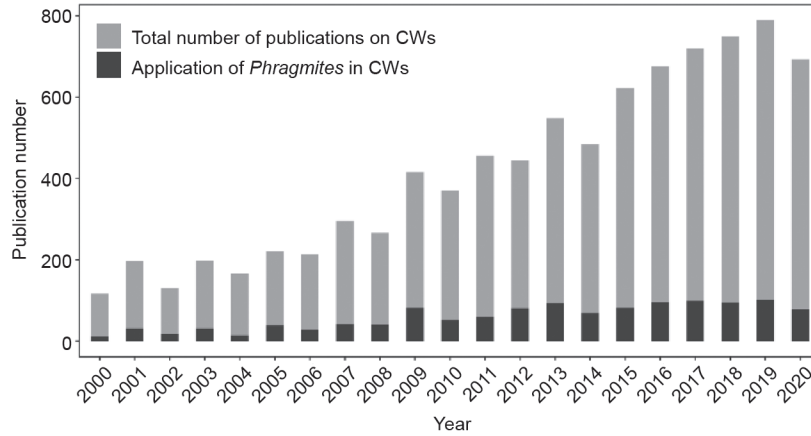


图1. 2000—2020年发表的关于（芦苇）人工湿地的文章总数。数据来源于“Web of Science Core Collection”，灰色代表使用人工湿地作为关键词的文章总数，黑色代表使用芦苇及人工湿地作为关键词的文章数量。

芦苇作为一种多年生的挺水植物，具有非常强的环境适应能力，因而广泛分布于自然湿地中，在水生生态系统中形成密集的优势群落，是湿地中最常见的植物之一[2,20]。不仅如此，芦苇是CW中最常采用的植物之一，近20年来，芦苇在湿地植物中所占比例高达15.5%（图1），在实际工程污水处理厂中比例更高。鉴于它们在天然湿地中的广泛分布和在CW中的大规模应用，芦苇及其根系微生物群落在污染物修复和改善湿地功能方面表现出独特的潜力。

为了确定如何使用集体影响方法在CW中增强基于微生物的控制策略，应努力了解芦苇根系与微生物之间的共生关系。因而，在本文中，我们总结了以往关于芦苇根系微生物群落的相关研究，包括以下几个方面：①芦苇根系微生物群落对污染修复的贡献；②根系微生物中细菌、古菌和真菌的群落在污染物去除过程中的作用；③芦苇在CW中的广泛应用，其中潜在的生物强化方法可用于增强污染物去除效果。在此基础上，我们还总结了当前研究的优势和不足，并提出了该领域的未来发展方向。

2. 芦苇根系微生物群落在金属、有机物和营养物质去除中的作用

由于CW受到不同类型污染物的影响，芦苇根系微生物群落必须在不同的场景中应对不同的污染物类型，即金属离子、有机物（organic matter, OM）或营养元素等。

2.1. 金属离子

金属离子的去除主要依赖于植物根系环境[21–22]。对于锌（Zn）、铁（Fe）、锰（Mn）等与植物生长和光合作用有关的金属离子，植物的同化作用是首要考虑的因

素，尤其是当金属离子浓度较低[23]时。离子可以被植物吸收，然后转移到枝条和叶子上。而在厌氧和缺氧环境中，由于外界的氧化还原电势的变化，这些金属离子会形成沉淀。与根系微生物相关的植物根系分泌物可通过分泌次生化合物介导溶解来影响金属离子的生物利用度和抗聚集性。例如，已知铁载体在各种元素的螯合和溶解中发挥作用[22,24]。

其他对人体健康和环境有害的金属离子，如砷（As）和铬（Cr）离子，在较高浓度的时候，能被植物根系微生物固定和转化。这也被认为是重金属废水处理中稳定金属离子的主要方法[25–27]。芦苇在高浓度金属离子胁迫下可以形成根表铁膜（Fe plaque）以增强湿地对这些重金属离子的吸附作用[28]。根表铁膜的产生主要是由于植物根系强大的泌氧能力[29–30]，以及植物根系环境富集的铁氧化菌[31]。铁膜是无定形氧化物或氢氧化物，它们为微生物聚集和金属离子吸收提供了足够的场所[32–33]。因此，芦苇根系中的铁膜可以螯合高浓度的金属离子。某些有害离子如As(III)可以吸附在铁膜上，并被As氧化根栖细菌氧化成危害较小的As(V)[34–35]。同样的，在面对汞和硒污染的时候，也会发生相同的过程[36]。本文稍后将提供更详细的讨论。

综上所述，上述过程可以将金属离子从土壤中的聚集体迁移到植物和微生物中，从而降低土壤污染的风险并提高CW的性能。

2.2. 有机物

在污水处理过程中，有机污染物通常采用化学需氧量（COD）或者生化需氧量（BOD）衡量污染程度或判断处理设施的处理效率。研究发现，在处理人工废水的CW中，种植芦苇能够提高废水中COD和有机氮的去除率

[37]。芦苇本身能够吸收一定量的可溶性OM（辛醇/水分配系数 $\lg K_{ow} = 0.5\sim 3.5$ ），如三氯乙烯（trichloroethene, TCE）[38]，但对一些微量OM污染物，如全氟辛酸（perfluorooctanoic acid, PFOA）、全氟辛烷磺酸（perfluorooctane sulfonic acid, PFOS）[39]和布洛芬[40]的吸收作用相对较弱。然而，芦苇根系微生物能够有效去除这些微量OM [41]。部分微量OM能够作为微生物的碳源和氮源[38]，如从芦苇根系分离出来的 *Sphingobium fuliginis* 能够利用叔丁基苯酚作为唯一的碳源进行生长代谢[42]。

芦苇根系微生物群落目前还是一个“黑箱”模型，蕴含着复杂的微生物-微生物、微生物-植物的相互关系，如植物根系分泌物能增进和刺激根系微生物的生长和代谢，从而有效降解OM污染物[8]。然而，未来的研究需要探索针对更复杂和有害的有机物的污染修复潜力，这可以拓宽芦苇CW的应用。

2.3. 营养元素

氮（N）和磷（P）都是芦苇物种及其根际微生物的基本生长元素。当植物被收获并从系统中移除时，芦苇对N和P的去除是有效的；否则，随着植物的分解，N和P会被重新引入系统[43]。相比较之下，根系微生物能够原位吸收和转化这些营养元素，有利于CW的长期和可持续运行。

研究发现，种植芦苇与没有种植芦苇的土壤相比，具有更高的有机氮转化、硝化和反硝化能力，其中植物根系微生物贡献几乎一半的脱氮量[37]。芦苇根系环境具有有利于微生物氮转化的天然优势：①氧化还原条件的重复循环，以应对不同环境，转化各种形态的氮；②芦苇根系分泌的小分子酸等有机物能够给反硝化以及异化还原成铵（DNRA）的过程提供碳源；③最为重要的是，芦苇根系中具有大量的含氮转化功能基因的微生物，通常由细菌和古菌组成。种植芦苇的沉淀物中细菌16S核糖体RNA（rRNA）、古细菌16S rRNA [44]、氨氧化细菌氨单加氧酶（由基因 *amoA* 编码）、氨氧化古细菌 *amoA* [40–41]、反硝化细菌亚硝酸还原酶（*nirK*）基因[44]，甚至厌氧氨氧化（anammox）过程[45–46]的丰度均显著增加，这些能有效提升有机氮的矿化过程、硝化和反硝化过程，促使系统脱氮效果的提升。因此，芦苇根系为根系微生物完成脱氮提供了适宜的平台。

磷作为植物和微生物的基本生长元素，其同化是CW废水处理过程中发生的主要过程。但是相较于氮，磷的形态分布有所不同，如磷酸根（ PO_4^{3-} ）能够与金属离子结合产生沉淀[44]。鉴于芦苇根部表面的铁膜聚集了金属离子

以及不同形式的磷，芦苇根部环境为植物本身及其根系微生物形成了一个“磷库”[48]。此外，一些根系微生物可以进一步转化或吸收植物或自身的磷，从而实现净化[49]。

综上，芦苇根系微生物群落是湿地进行污染修复的重要组成部分。因此，了解芦苇根系微生物群落是成功去除和固定污染物的关键，包括：①根系微生物的基本组成和存在；②微生物群落功能在不同环境条件下的表达；③进一步应用的潜在微生物功能。

3. 芦苇根系微生物群落组成及其性能

在过去的几十年里，对植物微生物群落（包括真菌、细菌、古菌、原生生物和病毒）的数量和分布的调查，对植物微生物研究产生了变革性的影响[11]。第二代测序（next-generation sequencing, NGS）的发展使得研究者能够研究不同环境下微生物群落的组成谱。在不同的NGS方法中，扩增子测序技术被广泛使用在解析细菌、古菌[如16S核糖体DNA（rDNA）]和真菌[如内部转录间隔区（ITS）、18S rDNA]群落组成上。宏基因组和宏转录技术能够进一步解释除群落结构之外的功能组成和基因表达活性，再结合分离培养技术进行特定功能的验证，使得研究者能够从不同的角度探索芦苇根系微生物的结构和功能。虽然原生动物和病毒对于根系微生物生态的影响不可忽视，但由于特殊的生态位，它们并不能直接作用于污染物转化[50–51]，因而本文重点关注细菌、古菌和真菌的群落结构和功能特性。

3.1. 细菌群落组成

先前使用基于16S rRNA基因的高通量测序对细菌群落组成（bacterial community composition, BCC）进行了广泛研究。根据植物根系影响的范围将根系微生物群落分为三个研究区域：非根际土壤区域、根际土壤区域以及根内区域的内生菌。不同区域有不同的样品处理方法：挖出植物后，在根表疏松结合并能抖落的是非根际土壤；抖动和淋洗过后获得的紧贴植物根表的土壤是根际土壤；进一步通过超声清洗洗脱的是根内内生菌[52]。He等[53]检查了普通芦苇（*Phragmites australis*, *P. australis*）的BCC，并观察到与普通土壤和根际相比，芦苇根际区域的细菌群落具有更高的 α 多样性指数（表明丰富度）和较低的 β 多样性指数（表明样品间的稳定性），这表明根际微生物具有更高的物种丰富度和较低的样本间差异，意味着植物和环境因子对根际微生物的组成具有组合影响。这一点和使用

中性理论探究芦苇根际微生物组成的研究结果相一致[54]，其结果显示确定性过程在根际微生物组成上占主导地位，同样意味着植物对根际微生物的组成具有重要影响。此外，芦苇根际微生物能够决定根内内生菌的种类和结构[53]。综上，由于根际细菌群落具有的特殊性质，已引起学者的广泛关注（表1 [54–63]）。

3.1.1. 组成变化

从分类学来看，在门水平上，芦苇根系微生物主要是变形菌门、厚壁菌门、放线菌门和拟杆菌门[64]。然而，芦苇的BCC结构在不同的研究中可能有所不同，因为芦苇可以很好地适应各种各样的土壤（或沉积物）环境，这些环境在盐度（0~25 ppm）、pH、营养物质和水力条件等方面表现出相当大的差异[65]。如表1所示，以往研究样品采集位置主要位于海岸带和河岸带区域，两者之间的主要区别是盐分含量[55]，这造成了芦苇根系微生物群落结构的差异。此外，CW的水质对芦苇BCC的结构和功能特性也有重要影响[66]。除了环境因素外，芦苇的品种（基因型）也会对根系微生物产生影响。Bowen等[56]探索了*P. australis*根系微生物群落的不同谱系和组成，并表明谱系内细菌群落相似，但谱系间细菌群落不同。然而，Yarwood等[67]发现细菌的生物量和组成结构在入侵和本地*P. australis*谱系之间并无明显差异。二者之间矛盾的结果主要是由于研究所在的外界环境上的差异，Bowen等[56]在“花园实验”中种植不同品种的芦苇和Yarwood等[67]开展的野外采样的环境影响差异较大。尽管*P. australis*谱系会导致成分差异，但外部环境可能掩盖了谱系带来的影响。此外，基因型驱动的影响也可能被环境因素所取代。例如，芦苇的另一种基因型*Phragmites karka* (*P. karka*)在根际群落中显示出变形菌门、厚壁菌门、放线菌门和拟杆菌门的过度表达，这与现有的关于*P. australis*的研究一致

[55]。事实上，不同品种/物种的植物根系产生的分泌物势必导致根系环境中有机碳、氮的变化，从而刺激或者抑制某些细菌的产生，也就是“根际效应”[68]，但是植物根系微生物还会根据外界环境因素的影响产生相应的变化，比如在相同的栖息环境中，芦苇（*P. australis*）和香蒲（*Typha latifolia*）具有相同的根系微生物分类学组成[57]。

通常情况下，环境因素会对芦苇BCC施加更强的影响，甚至可能掩盖植物本身带来的根际效应。不过受限于目前使用的技术手段，我们对根系微生物的组成的理解可能是片面甚至是有偏差的。即使是使用相同的扩增子测序方法，引物及扩增区域的不同（表1）使得不同研究之间的相互验证和比较难以开展。因此，制定统一的样品采集、分析及质量控制方法是未来研究所要考虑的[69]。此外，可以进一步考虑鸟枪法宏基因组/宏转录组测序，以分析芦苇根系栖息微生物群落的功能组成。

3.1.2. 在污染修复方面的潜在作用

BCC分析的目的是彻底了解细菌群落所履行的特殊功能。Zhang等[58]应用PICRUSt (Phylogenetic Investigation of Communities by Reconstruction of Unobserved States) 基于16S rDNA测序结果来预测芦苇根系微生物的功能特性，结果显示异源代谢是其中一个主要功能，这表明芦苇根系微生物能够降解苯和氨基苯甲酸等具有苯环结构的物质。除此之外，根系微生物的其他功能还包括对氯烷烃、氯烯烃、己内酰胺、萘和甲苯的降解。

除了非培养的方法外，还可以使用培养的方法来确认细菌群落的不同功能。Toyama等利用*P. australis*根系土壤分别开展了壬基苯酚（technical nonylphenol, tNP）[70]、芘和苯并[a]芘的降解实验[71]，进一步验证了以往研究中PICRUSt的预测结果。研究人员不仅可以结合同位素示踪技术分析功能组成，还可以量化芦苇细菌群落对

表1 16S rDNA扩增子测序技术解析芦苇根系细菌群落组成

| Phragmites species | Amplification region | Sampling area | Sampling compartment | Accession number | Reference |
|---------------------|----------------------|---------------|--|------------------|-----------|
| <i>P. australis</i> | V4 | Riparian zone | Rhizosphere soil | SRR4420130 | [56] |
| <i>P. australis</i> | V3 - V4 | Riparian zone | Rhizosphere soil | PRJNA488152 | [58] |
| <i>P. australis</i> | V3 - V4 | Riparian zone | Rhizosphere soil | PRJNA412147 | [59] |
| <i>P. karka</i> | V5 - V7 | Shoreline | Rhizosphere sediments | Not available | [55] |
| <i>P. australis</i> | V5 - V6 | Flooded area | Bulk sediments, rhizosphere soil, roots, seeds | PRJNA528336 | [55] |
| <i>P. australis</i> | V5 - V6 | Flooded area | Rhizosphere and phyllosphere | SRP189428 | [54] |
| <i>P. australis</i> | V4 - V5 | Riparian zone | Rhizosphere soil, roots, seeds | SRP120065 | [60] |
| <i>P. australis</i> | V4 - V5 | Tidal marsh | Rhizosphere sediment | PRJNA543564 | [61] |
| <i>P. australis</i> | V4 | Flooded area | Rhizosphere soil | PRJEB23940 | [57] |
| <i>P. australis</i> | V4 - V5 | Riparian zone | Rhizosphere soil | PRJNA438165 | [62] |
| <i>P. australis</i> | V4 | Flooded area | Rhizosphere soil | SRP160913 | [63] |

不同栖息地（即水沉积物或陆地土壤）中硝酸盐还原过程的作用机制[47]。因此，多种研究手段的相互验证，能够更加深入地理解芦苇根系微生物的功能特征。

3.2. 芦苇根系真菌与古菌

尽管湿地植物根系环境中真菌和古菌在污染修复过程中也具有重要意义，但相较于细菌来说，对它们的研究较为匮乏。并且大多数的研究主要关注的是芦苇根内或者根表紧密吸附的古菌、真菌，因此以下的讨论中将重点论述这个区域中的古菌和真菌的群落结构和功能组成。

3.2.1. 古菌群落

古菌群落组成的研究方法和细菌一样，都是采用16S rDNA扩增子测序技术[72]。然而，由于只有少数古菌物种已使用培养基成功培养，因此更常使用非培养的方法（如NGS）来研究古菌多样性[73]。已有研究发现芦苇根系古菌群落的主要组成为泉古菌门（Crenarchaeota）和广古菌门（Euryarchaeota）：泉古菌门中活跃的主要是氨氧化古菌，而广古菌门中较为常见的功能是产甲烷菌。这表明芦苇根系古菌的主要作用是参与氮循环和产甲烷过程[72,74–75]。

古菌群落组成受多种因素影响。与芦苇基因型的寄主植物驱动效应相比，芦苇根系古菌的组成对环境因素更敏感，因为在水稻根系中也存在芦苇根系中相同的主要古菌组成[76]。然而，与细菌群落不同，内生古菌群落更容易受到土壤盐分的影响[74]。芦苇根系细菌和内生古菌沿盐度梯度的不同分布模式意味着这两组在植物-微生物相互作用中发挥着不同的作用。此外，古菌可能具有促进芦苇生长和抵抗盐度的能力，因为古菌群落组成与水体盐度密切相关[75]。

令人遗憾的是，由于缺少可用的数据库和有效的培养方法，目前对于芦苇根系古菌结构和功能组成的研究还是有限的。从生物信息学的角度来看，芦苇根系环境中至少19.1%的序列是未分类的，意味着很多未被鉴定的古菌积极参与了芦苇湿地生态系统[72]。随着测序技术和数据库的发展，这些未知的古菌类型和功能特性会被逐步揭示。

3.2.2. 真菌群落

综合培养和分子鉴定方法通常用于探索真菌群落结构[77]。基于对rDNA内部转录间隔区（ITS）区域的分子分析，据报道只有少数真菌物种主导与芦苇相关的高度多样化的群落结构[68]。已从*P. australis*的根中发现内生真菌，表明肉座菌目（Hypocreales）和帚枝霉*Sarocladium strictum*在孤立的真菌群落中占主导地位[77–78]。尽管采

样点不同的气候和地球物理条件可能会影响真菌群落的组成，但这些优势物种有助于与芦苇相关的某些功能，如抵抗盐度的能力[72]。高盐条件下的芦苇根系真菌群落与低盐条件下的群落相比，其对锌、汞和盐分压力都具有较强的抵抗能力。将这些真菌接种到水稻幼苗中后，能够有效提升水稻幼苗的抗盐能力[79–80]。

除了盐度，谱系在真菌群落组成中也很重要[20]。最近，Gonzalez Mateu等[81]比较了入侵和本地*P. australis*的有隔深色内生真菌（dark septate endophyte, DSE）发现，二者具有完全不同的群落结构，造成这种差异的原因可以用“栖息地适应-共生”假说解释，植物和微生物在共进化过程中建立了二者紧密的相互作用关系，来共同抵抗外界的极端条件和非生物压力，使植物和微生物都能更加适应栖息地环境[64,74,80]。植物和微生物的共同进化，以及植物与多种内生微生物建立共生关系的能力，似乎增强了植物对非生物胁迫的耐受性[80]。这些结果可能揭示了一个有助于植物入侵的因素，它可造成经济和生态破坏[82]。

芦苇根系微生物群落的每个成员都与寄主植物以及环境密切相关，这些因素对不同的成员产生不同的影响。在CW运行过程中，温度、pH、溶解氧和氧化还原电位（oxygen and redox potential, ORP）的变化会影响生物量、微生物组成和微生物相互作用的强度，这可以通过网络复杂性来表示[83]。随后会影响各种关键的污染物去除过程，如沉降、沉淀和挥发[84]。微生物群落的所有成员都表现出很高的污染修复潜力，这使得芦苇成为CW中应用最广泛的植物。然而，作为一个紧凑的污染修复平台，CW在整合最先进的技术以促进性能提升方面表现出强大的实力。从目前的研究来看，芦苇根系微生物的群落和功能已经被很好地解析，那么如何进一步根据不同成员的功能特点来增强人工湿地的处理效果将会是今后的研究重点。

4. 生物强化方法在人工湿地的应用

芦苇根系微生物群落的每个成员都在污染修复中发挥作用。然而，不同成员之间的相互作用能够提升特定的污染物转化功能，比如改变N转化途径和加速持久性OM的降解过程[85–86]。因此，基于对根系微生物群落中每个成员的确切功能以及它们之间复杂相互作用的理解，我们可以根据特定目的设计合成微生物的群落结构，称其为合成微生物群落（SynComs）[87]。此外，除了活微生物外，微生物产生的细胞外聚合物以及根表铁膜也有助于污

染修复[14]。比如根表铁膜在以往研究中被证实参与到有害金属离子（如As离子）的稳定、磷酸盐固定、N循环以及微量有机物去除过程中[88–92]。铁斑的成分不仅包括铁氧化物，还包括由微生物过程产生的锰氧化物[92]。因此，我们建议通过刺激功能性微生物来加强Mn氧化物的产生，这最终可以提高CW的性能。根据以上两个方面，我们提出了两种能够增强CW去除污染物能力的生物强化方法：设计合成菌群和强化根系铁锰氧化物的生成。

4.1. 合成菌群

根据美国国立卫生研究院（National Institutes of Health, NIH）的定义，合成菌群是指“出于一定目的，通过重新设计微生物的群落结构，并对其进行定向改造，使其具有新的功能”，合成菌群在植物-微生物相互作用中的研究中常被应用，主要用来提升作物产量和抗病能力[93]。对于一个新建的CW，芦苇根系微生物能够通过“自上而下”或“自下而上”的方式进行设计和改造。在“自下而上”的方法中，通过从环境中分离出具有特殊功能的微生物，再经过直接组装或基因工程[例如，噬菌体整合酶、整合和接合元件（integrative and conjugative element, ICE）或不依赖于模式微生物（如大肠杆菌和酵母

等生物底盘）的重组酶辅助基因组工程（chassis-independent recombinase-assisted genome engineering, CRAGE）以确保微生物具有所需的生理特征和功能（例如，降解特定污染物）]，选定的微生物被重新组合为合成菌群[87,94]。在选择合成菌群的成员时，应该首先考虑每个成员的特性，并且在组合的过程中充分考虑到相互之间的功能互补和功能冗余，以增强接种的稳健度，尤其是面对湿地这样复杂的接种环境时[95]。然后用SynComs给植物接种，它可以强有力地重新定植宿主。在“自上而下”的方法中，可移动遗传元件（mobile genetic element, MGE），如含特定降解基因的质粒等，能够被导入到特定菌群中，然后将菌群接种到人工湿地环境中，通过其本身具有的水平基因转移特性在原位环境下将MGE转移到其他根系微生物中[93]。目前，合成菌落的应用有助于阐明不同环境条件下根际微生物群落的作用（如植物-微生物相互作用）；然而，利用合成菌落来增强根际效应（如生物修复）的研究在很大程度上仍未得到探索。此外，合成菌落中成员能否在原位生存和发挥其功能是不可预测的，因为根瘤菌植物、本地微生物、根瘤菌接种物和合成菌落之间的植物-微生物和微生物-微生物相互作用是复杂的，可能会阻碍成功定植（图2）。

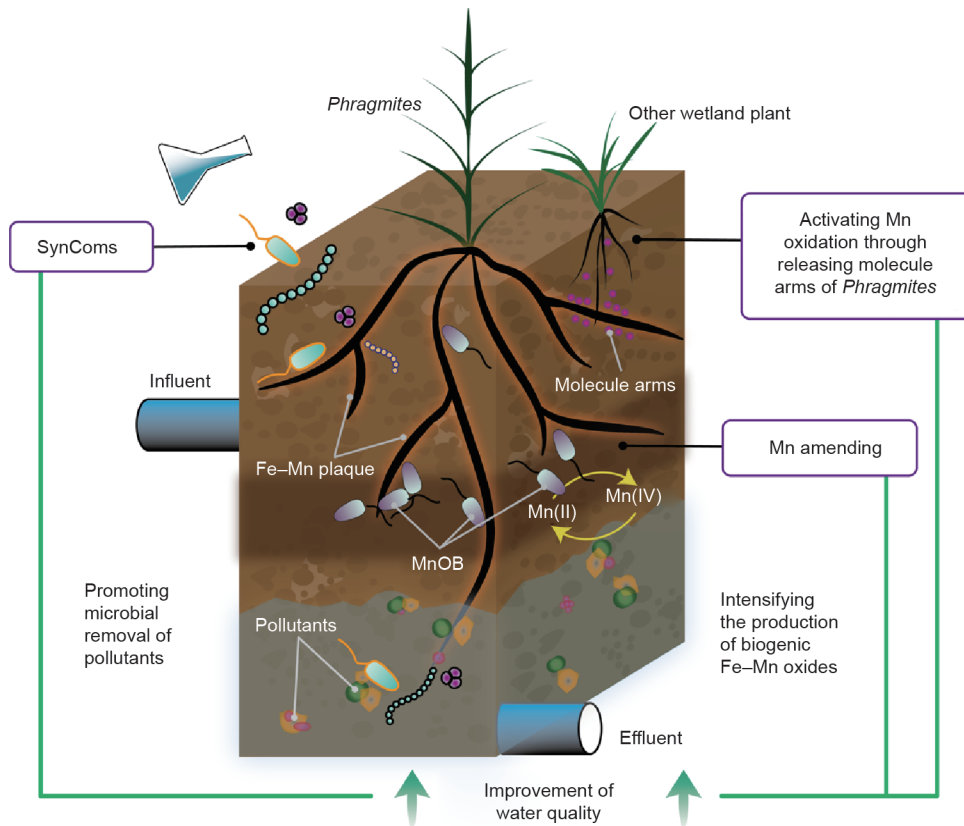


图2. 合成菌群和铁锰氧化物基质在人工湿地中的应用构想。OB: 氧化细菌。

4.2. 强化生物铁锰氧化物的生成

芦苇根系环境中的铁氧化物和铁氢氧化物的沉积会在根系表面形成根表铁膜，根表铁膜会对重金属离子进入植物体形成屏障[96]。铁膜中往往存在锰氧化物[97]，这主要是由于铁氧化物能够吸附土壤中游离的锰离子，同时根系环境为锰氧化菌和铁氧化菌（MnOB和FeOB）提供了适宜的生存环境[32,98]。铁氧化物的形成主要是由于植物根系外泌的氧气对二价铁离子的化学氧化作用[31]，而锰氧化物的形成主要依赖于微生物作用，这主要是由于化学锰氧化反应速率远小于生物锰氧化速率[99]。因此，细菌二价锰离子氧化被认为是环境中三价锰离子和四价锰离子氧化物形成的主要原因。和铁氢氧化物一样，生物锰氧化物具有高比表面积，因此其对有机物和重金属（如铬、砷、铅等）具有良好的吸附性能[100]。除此之外，锰氧化物具有强氧化性（仅次于氧气），使得吸附的污染物能够进一步被氧化降解，而产生的二价锰离子能够再次被锰氧化微生物氧化产生新的锰氧化物[101–103]。

活跃的锰循环过程对CW的污水处理效率具有重要意义[104]。在CW基质中增加锰氧化物能够显著提升其对硝酸盐、磷酸盐、多环芳烃（polycyclic aromatic hydrocarbon, PAH）以及微量污染物的去除效率[105–109]。由于上述锰氧化还原研究未检测到出水中的二价锰离子，研究人员推测锰离子氧化发生在它们的系统中；然而，他们低估了二价锰离子氧化过程和植物-微生物相互作用（图2）。Xie等[110]注意到锰氧化活性最强的深度是距离CW表面10~20 cm的区域，而在这个区域中植物-微生物的相互作用关系也最为密切。因此，植物根系环境很可能有利于锰氧化过程的发生以及锰氧化菌的富集。

在自然环境中，根表铁（锰）膜能够占到芦苇根系干重的10%，并延伸至根际15~17 μm ，为废水处理提供了生态基础[111]。而锰元素在湿地环境中的浓度大约为100 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ [97]。如图2所示，这是应用Mn修正方法促进CW中污染物去除的关键因素。Mn生物氧化过程中的关键酶与凋落物分解密切相关[112]。植物凋落物可以通过富集芦苇根系环境中的MnOB来加速Mn氧化[113]。另外，目前普遍认为生物锰氧化过程可能是细菌对外界压力的一种应激反应，尤其是植物防御系统释放出的“分子武器” [114–115]。芦苇通常成功地与其他植物竞争形成密集的优势群落，被认为是北美洲的入侵物种；此外，已经发现它们的根分泌物可以充当“分子武器” [116]。因而在人工湿地环境中通过混合种植芦苇和其他湿地植物，从而更多地激发芦苇释放分子武器的能力，在这个过程中同时也可能会刺激生物锰氧化过程的发生，加快湿地环境

中生物锰氧化物的生成速率（图2）。

5. 总结

一般来说，芦苇的生态应用取决于芦苇根系及其相关微生物之间的相互作用。包括细菌、古菌和真菌在内的每一种根系微生物都直接或间接地促进了金属离子的整合、OM降解和营养元素的转化。微生物群落的组成随环境因素（如盐度）以及植物基因型的变化而变化。虽然目前培养和非培养的方法已经描述了微生物群落的结构，但基因测序技术的进步和培养基的发展将提高我们检测和识别新微生物类群的能力。为了更好地了解根系微生物群落所涉及的复杂相互作用，基础科学研究与实际工程应用相结合，将使CW能够在更广泛的范围内得到应用。设计和应用芦苇根系合成菌落和生物生成的铁锰膜（氧化物）有助于平衡和加强现有CW的不足和功能。在未来的研究中，我们认为有必要探索根际环境中污染物转化和降解的详细机制，并识别有助于污染修复的确切功能微生物群落。基于这些知识，可以构建出更适合CW应用的合成菌落。此外，可以对CW的基底材料（如锰氧化物）进行改性，使其具有选择性积累功能性微生物的能力。

致谢

感谢国家自然科学基金(51778603)和中国科学院(QYZDY-SSW-DQC004)对本研究的大力支持。

Compliance with ethics guidelines

Donglin Wang, Yaohui Bai, and Jiuhui Qu declare that they have no conflict of interest or financial conflicts to disclose.

References

- [1] Bai J, Cui B, Cao H, Li A, Zhang B. Wetland degradation and ecological restoration. *Sci World J* 2013;2013:1–2.
- [2] Stottmeister U, Wießner A, Kusch P, Kappelmeyer U, Kästner M, Bederski O, et al. Effects of plants and microorganisms in constructed wetlands for wastewater treatment. *Biotechnol Adv* 2003;22(1–2):93–117.
- [3] Wu S, Kusch P, Brix H, Vymazal J, Dong R. Development of constructed wetlands in performance intensifications for wastewater treatment: a nitrogen and organic matter targeted review. *Water Res* 2014;57:40–55.
- [4] Wu H, Zhang J, Ngo HH, Guo W, Hu Z, Liang S, et al. A review on the sustainability of constructed wetlands for wastewater treatment: design and operation. *Bioresour Technol* 2015;175:594–601.
- [5] Zheng Y, Yang D, Dzakupasu M, Yang Q, Liu Y, Zhang H, et al. Effects of plants

- competition on critical bacteria selection and pollutants dynamics in a longterm polyculture constructed wetland. *Bioresour Technol* 2020;316:123927.
- [6] Srivastava JK, Chandra H, Kalra SJS, Mishra P, Khan H, Yadav P. Plant–microbe interaction in aquatic system and their role in the management of water quality: a review. *Appl Water Sci* 2017;7(3):1079–90.
- [7] Zhang L, Lyu T, Zhang Y, Button M, Arias CA, Weber KP, et al. Impacts of design configuration and plants on the functionality of the microbial community of mesocosm-scale constructed wetlands treating ibuprofen. *Water Res* 2018;131:228–38.
- [8] Saravanan A, Jeevanantham S, Narayanan VA, Kumar PS, Yaashikaa PR, Muthu CMM. Rhizoremediation—a promising tool for the removal of soil contaminants: a review. *J Environ Chem Eng* 2020;8(2):103543.
- [9] Rodriguez PA, Rothballer M, Chowdhury SP, Nussbaumer T, Gutjahr C, Falter-Braun P. Systems biology of plant-microbiome interactions. *Mol Plant* 2019;12(6):804–21.
- [10] Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PAHM. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Sci* 2012;17(8):478–86.
- [11] Fitzpatrick CR, Salas-González I, Conway JM, Finkel OM, Gilbert S, Russ D, et al. The plant microbiome: from ecology to reductionism and beyond. *Annu Rev Microbiol* 2020;74(1):81–100.
- [12] Finkel OM, Castrillo G, Herrera Paredes S, Salas González I, Dangl JL. Understanding and exploiting plant beneficial microbes. *Curr Opin Plant Biol* 2017;38:155–63.
- [13] Hartman K, van der Heijden MGA, Roussely-Provent V, Walser JC, Schlaeppli K. Deciphering composition and function of the root microbiome of a legume plant. *Microbiome* 2017;5(1):2.
- [14] Trivedi P, Leach JE, Tringe SG, Sa T, Singh BK. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nat Rev Microbiol* 2020;18(11):607–21.
- [15] Fan K, Weisenhorn P, Gilbert JA, Chu H. Wheat rhizosphere harbors a less complex and more stable microbial co-occurrence pattern than bulk soil. *Soil Biol Biochem* 2018;125:251–60.
- [16] de Vries FT, Griffiths RI, Knight CG, Nicolitch O, Williams A. Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production. *Science* 2020;368(6488):270–4.
- [17] Bakker PAHM, Pieterse CMJ, de Jonge R, Berendsen RL. The soil-borne legacy. *Cell* 2018;172(6):1178–80.
- [18] Lozano GL, Park HB, Bravo JI, Armstrong EA, Denu JM, Stabb EV, et al. Bacterial analogs of plant tetrahydropyridine alkaloids mediate microbial interactions in a rhizosphere model system. *Appl Environ Microbiol* 2019;85(10):e03058–18.
- [19] Neori A, Agami M. The functioning of rhizosphere biota in wetlands—a review. *Wetlands* 2017;37(4):615–33.
- [20] Kowalski KP, Bacon C, Bickford W, Braun H, Clay K, Leduc-Lapierre M, et al. Advancing the science of microbial symbiosis to support invasive species management: a case study on *Phragmites* in the Great Lakes. *Front Microbiol* 2015;6(491):95.
- [21] Vymazal J, Březinová T. Accumulation of heavy metals in aboveground biomass of *Phragmites australis* in horizontal flow constructed wetlands for wastewater treatment: a review. *Chem Eng J* 2016;290:232–42.
- [22] Ghorri NH, Ghorri T, Hayat MQ, Imadi SR, Gul A, Altay V, et al. Heavy metal stress and responses in plants. *Int J Environ Sci Technol* 2019;16(3):1807–28.
- [23] Roosta HR, Estaji A, Niknam F. Effect of iron, zinc and manganese shortage-induced change on photosynthetic pigments, some osmoregulators and chlorophyll fluorescence parameters in lettuce. *Photosynthetica* 2018;56(2):606–15.
- [24] Wang Z, Yue L, Dhankher OP, Xing B. Nano-enabled improvements of growth and nutritional quality in food plants driven by rhizosphere processes. *Environ Int* 2020;142:105831.
- [25] Salt DE, Benhamou N, Leszczyniecka M, Raskin I, Chet I. A possible role for rhizobacteria in water treatment by plant roots. *Int J Phytoremediation* 1999;1(1):67–79.
- [26] Yin DX, Fang W, Guan DX, Williams PN, Moreno-Jimenez E, Gao Y, et al. Localized intensification of arsenic release within the emergent rice rhizosphere. *Environ Sci Technol* 2020;54(6):3138–47.
- [27] Wang J, Wang PM, Gu Y, Kopittke PM, Zhao FJ, Wang P. Iron-manganese (oxyhydro)oxides, rather than oxidation of sulfides, determine the mobilization of Cd during soil drainage in paddy soil systems. *Environ Sci Technol* 2019;53(5):2500–8.
- [28] Li Y, Feng W, Chi H, Huang Y, Ruan D, Chao Y, et al. Could the rhizoplane biofilm of wetland plants lead to rhizospheric heavy metal precipitation and iron–sulfur cycle termination? *J Soils Sediments* 2019;19(11):3760–72.
- [29] Armstrong J, Armstrong W. Rice and Phragmites: effects of organic acids on growth, root permeability, and radial oxygen loss to the rhizosphere. *Am J Bot* 2001;88(8):1359–70.
- [30] Pi N, Tam NFY, Wong MH. Effects of wastewater discharge on formation of Fe plaque on root surface and radial oxygen loss of mangrove roots. *Environ Pollut* 2010;158(2):381–7.
- [31] Weiss JV, Emerson D, Backer SM, Megonigal JP. Enumeration of Fe(II)-oxidizing and Fe(III)-reducing bacteria in the root zone of wetland plants: implications for a rhizosphere iron cycle. *Biogeochemistry* 2003;64(1):77–96.
- [32] He J, Zhang L, Jin S, Zhu Y, Liu F. Bacterial communities inside and surrounding soil iron–manganese nodules. *Geomicrobiol J* 2008;25(1):14–24.
- [33] Amaral DC, Lopes G, Guilherme LRG, Seyfferth AL. A new approach to sampling intact Fe plaque reveals Si-induced changes in Fe mineral composition and shoot As in rice. *Environ Sci Technol* 2017;51(1):38–45.
- [34] Hansel CM, La Force MJ, Fendorf S, Sutton S. Spatial and temporal association of As and Fe species on aquatic plant roots. *Environ Sci Technol* 2002;36(9):1988–94.
- [35] Xiao A, Li WC, Ye Z. Effects of Fe-oxidizing bacteria (FeOB) on iron plaque formation, As concentrations and speciation in rice (*Oryza sativa* L.). *Ecotoxicol Environ Saf* 2020;190:110136.
- [36] de Souza MP, Huang CPA, Chee N, Terry N, de Souza MP. Rhizosphere bacteria enhance the accumulation of selenium and mercury in wetland plants. *Planta* 1999;209(2):259–63.
- [37] Toyama T, Nishimura Y, Ogata Y, Sei K, Mori K, Ike M. Effects of planting *Phragmites australis* on nitrogen removal, microbial nitrogen cycling, and abundance of ammonia-oxidizing and denitrifying microorganisms in sediments. *Environ Technol* 2016;37(4):478–85.
- [38] Afzal M, Khan QM, Sessitsch A. Endophytic bacteria: prospects and applications for the phytoremediation of organic pollutants. *Chemosphere* 2014;117:232–42.
- [39] Wang TT, Ying GG, Shi WJ, Zhao JL, Liu YS, Chen J, et al. Uptake and translocation of perfluorooctanoic acid (PFOA) and perfluorooctanesulfonic acid (PFOS) by wetland plants: tissue- and cell-level distribution visualization with desorption electrospray ionization mass spectrometry (DESI-MS) and transmission electron microscopy equipped with energy-dispersive spectroscopy (TEM-EDS). *Environ Sci Technol* 2020;54(10):6009–20.
- [40] He Y, Langenhoff AAM, Sutton NB, Rijnaarts HHM, Blokland MH, Chen F, et al. Metabolism of ibuprofen by *Phragmites australis*: uptake and phytodegradation. *Environ Sci Technol* 2017;51(8):4576–84.
- [41] Tian W, Zhao Y, Sun H, Bai J, Wang Y, Wu C. The effect of irrigation with oilpolluted water on microbial communities in estuarine reed rhizosphere soils. *Ecol Eng* 2014;70:275–81.
- [42] Toyama T, Momotani N, Ogata Y, Miyamori Y, Inoue D, Sei K, et al. Isolation and characterization of 4-tert-butylphenol-utilizing *Sphingobium fuliginis* strains from *Phragmites australis* rhizosphere sediment. *Appl Environ Microbiol* 2010;76(20):6733–40.
- [43] Bakhshoodeh R, Alavi N, Oldham C, Santos RM, Babaei AA, Vymazal J, et al. Constructed wetlands for landfill leachate treatment: a review. *Ecol Eng* 2020;146:105725.
- [44] Wang S, Wang W, Liu L, Zhuang L, Zhao S, Su Yu, et al. Microbial nitrogen cycle hotspots in the plant-bed/ditch system of a constructed wetland with N₂O mitigation. *Environ Sci Technol* 2018;52(11):6226–36.
- [45] Yu B, Liu C, Wang S, Wang W, Zhao S, Zhu G. Applying constructed wetland-microbial electrochemical system to enhance NH₄⁺ removal at low temperature. *Sci Total Environ* 2020;724:138017.
- [46] Wang X, Wang S, Shi G, Wang W, Zhu G. Factors driving the distribution and role of AOA and AOB in *Phragmites communis* rhizosphere in riparian zone. *J Basic Microbiol* 2019;59(4):425–36.
- [47] Wang S, Pi Y, Jiang Y, Pan H, Wang X, Wang X, et al. Nitrate reduction in the reed rhizosphere of a riparian zone: from functional genes to activity and contribution. *Environ Res* 2020;180:108867.
- [48] Zhu Y, Du X, Gao C, Yu Z. Adsorption behavior of inorganic and organic phosphate by iron manganese plaques on reed roots in wetlands. *Sustainability* 2018;10(12):4578.
- [49] Ali MA, Naveed M, Mustafa A, Abbas A. The good, the bad, and the ugly of rhizosphere microbiome. In: Kumar V, Kumar M, Sharma S, Prasad R, editors. *Probiotics and plant health*. Singapore: Springer Singapore; 2017. p. 253–90.
- [50] Borneff-Lipp M, Duerr M. Methods for sampling and analyzing wetland protozoa (protists). In: Anderson JT, Davis CA, editors. *Wetland techniques*. Dordrecht: Springer; 2013. p. 123–41.
- [51] DeVries AE, Kowalski KP, Bickford WA. Growth and behavior of North American microbes on *Phragmites australis* leaves. *Microorganisms* 2020;8

- (5):690.
- [52] Bulgarelli D, Rott M, Schlaeppi K, Ver Loren van Themaat E, Ahmadinejad N, Assenza F, et al. Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature* 2012;488(7409):91–5.
- [53] He R, Zeng J, Zhao D, Huang R, Yu Z, Wu QL, et al. Contrasting patterns in diversity and community assembly of *Phragmites australis* root-associated bacterial communities from different seasons. *Appl Environ Microbiol* 2020;86(14):e00379–40.
- [54] Zhou Q, Zhang X, He R, Wang S, Jiao C, Huang R, et al. The composition and assembly of bacterial communities across the rhizosphere and phyllosphere compartments of *Phragmites Australis*. *Diversity* 2019;11(6):98.
- [55] Behera P, Mohapatra M, Adhya TK, Suar M, Pattnaik AK, Rastogi G. Structural and metabolic diversity of rhizosphere microbial communities of *Phragmites karka* in a tropical coastal lagoon. *Appl Soil Ecol* 2018;125: 202–12.
- [56] Bowen JL, Kearns PJ, Byrnes JEK, Wigginton S, Allen WJ, Greenwood M, et al. Lineage overwhelms environmental conditions in determining rhizosphere bacterial community structure in a cosmopolitan invasive plant. *Nat Commun* 2017;8(1):433.
- [57] Pietrangolo L, Bucci A, Maiuro L, Bulgarelli D, Naclerio G. Unraveling the composition of the root-associated bacterial microbiota of *Phragmites australis* and *Typha latifolia*. *Front Microbiol* 2018;9:1–13.
- [58] Zhang X, Zhang L, Zhang L, Ji Z, Shao Y, Zhou H, et al. Comparison of rhizosphere bacterial communities of reed and Suaeda in Shuangtaizi River Estuary, Northeast China. *Mar Pollut Bull* 2019;140:171–8.
- [59] Bacci G, Cerri M, Lastrucci L, Ferranti F, Ferri V, Foggi B, et al. Applying predictive models to decipher rhizobacterial modifications in common reed die-back affected populations. *Sci Total Environ* 2018;642:708–22.
- [60] Gao T, Shi XY. Taxonomic structure and function of seed-inhabiting bacterial microbiota from common reed (*Phragmites australis*) and narrowleaf cattail (*Typha angustifolia* L.). *Arch Microbiol* 2018;200(6):869–76.
- [61] Fang J, Deng Y, Che R, Han C, Zhong W. Bacterial community composition in soils covered by different vegetation types in the Yancheng tidal marsh. *Environ Sci Pollut Res Int* 2020;27(17):21517–32.
- [62] Huang R, Zeng J, Zhao D, Cook KV, Hambright KD, Yu Z. Sediment microbiomes associated with the rhizosphere of emergent macrophytes in a shallow, subtropical lake. *Limnol Oceanogr* 2020;65(S1):S38–48.
- [63] Bickford WA, Goldberg DE, Kowalski KP, Zak DR. Root endophytes and invasiveness: no difference between native and non-native *Phragmites* in the Great Lakes Region. *Ecosphere* 2018;9(12):e02526.
- [64] Borruso L, Bacci G, Mengoni A, De Philippis R, Brusetti L. Rhizosphere effect and salinity competing to shape microbial communities in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex-Stued. *FEMS Microbiol Lett* 2014;359(2):193–200.
- [65] Eller F, Skálová H, Caplan JS, Bhattarai GP, Burger MK, Cronin JT, et al. Cosmopolitan species as models for ecophysiological responses to global change: the common reed *Phragmites australis*. *Front Plant Sci* 2017;8: 1833.
- [66] Clairmont LK, Slawson RM. Contrasting water quality treatments result in structural and functional changes to wetland plant-associated microbial communities in lab-scale mesocosms. *Microb Ecol* 2020;79(1):50–63.
- [67] Yarwood SA, Baldwin AH, Gonzalez Mateu M, Buyer JS. Archaeal rhizosphere communities differ between the native and invasive lineages of the wetland plant *Phragmites australis* (common reed) in a Chesapeake Bay subestuary. *Biol Invasions* 2016;18(9):2717–28.
- [68] Shi S, Richardson AE, O'Callaghan M, DeAngelis KM, Jones EE, Stewart A, et al. Effects of selected root exudate components on soil bacterial communities. *FEMS Microbiol Ecol* 2011;77(3):600–10.
- [69] Hoshino T, Doi H, Uramoto GI, Wörmer L, Adhikari RR, Xiao N, et al. Global diversity of microbial communities in marine sediment. *Proc Natl Acad Sci* 2020;117(44):27587–97.
- [70] Toyama T, Murashita M, Kobayashi K, Kikuchi S, Sei K, Tanaka Y, et al. Acceleration of nonylphenol and 4-tert-octylphenol degradation in sediment by *Phragmites australis* and associated rhizosphere bacteria. *Environ Sci Technol* 2011;45(15):6524–30.
- [71] Toyama T, Furukawa T, Maeda N, Inoue D, Sei K, Mori K, et al. Accelerated biodegradation of pyrene and benzo [a] pyrene in the *Phragmites australis* rhizosphere by bacteria-root exudate interactions. *Water Res* 2011;45 (4):1629–38.
- [72] Liu Y, Li H, Liu QF, Li YH. Archaeal communities associated with roots of the common reed (*Phragmites australis*) in Beijing Cuihu Wetland. *World J Microbiol Biotechnol* 2015;31(5):823–32.
- [73] Teske A, Sørensen KB. Uncultured archaea in deep marine subsurface sediments: have we caught them all? *ISME J* 2008;2(1):3–18.
- [74] Ma B, Lv X, Warren A, Gong J. Shifts in diversity and community structure of endophytic bacteria and archaea across root, stem and leaf tissues in the common reed, *Phragmites australis*, along a salinity gradient in a marine tidal wetland of Northern China. *Antonie Van Leeuwenhoek* 2013;104 (5):759–68.
- [75] Lirós M, Trias R, Borrego C, Bañeras L. Specific archaeal communities are selected on the root surfaces of *Ruppia* spp. and *Phragmites australis*. *Wetlands* 2014;34(2):403–11.
- [76] Chen XP, Zhu YG, Xia Y, Shen JP, He JZ. Ammonia-oxidizing archaea: important players in paddy rhizosphere soil? *Environ Microbiol* 2008; 10(8): 1978–87.
- [77] Angelini P, Rubini A, Gigante D, Reale L, Pagiotti R, Venanzoni R. The endophytic fungal communities associated with the leaves and roots of the common reed (*Phragmites australis*) in Lake Trasimeno (Perugia, Italy) in declining and healthy stands. *Fungal Ecol* 2012;5(6):683–93.
- [78] Neubert K, Mendgen K, Brinkmann H, Wirsal SGR. Only a few fungal species dominate highly diverse mycofloras associated with the common reed. *Appl Environ Microbiol* 2006;72(2):1118–28.
- [79] Clay K, Shearin ZRC, Bourke KA, Bickford WA, Kowalski KP. Diversity of fungal endophytes in non-native *Phragmites australis* in the Great Lakes. *Biol Invasions* 2016;18(9):2703–16.
- [80] Soares MA, Li HY, Kowalski KP, Bergen M, Torres MS, White JF. Evaluation of the functional roles of fungal endophytes of *Phragmites australis* from high saline and low saline habitats. *Biol Invasions* 2016;18 (9):2689–702.
- [81] Gonzalez Mateu M, Baldwin AH, Maul JE, Yarwood SA. Dark septate endophyte improves salt tolerance of native and invasive lineages of *Phragmites australis*. *ISME J* 2020;14(8):1943–54.
- [82] Martin LJ, Blossey B. The runaway weed: costs and failures of *Phragmites australis* management in the USA. *Estuaries Coasts* 2013;36(3):626–32.
- [83] Zhang B, Zhang J, Liu Y, Shi P, Wei G. Co-occurrence patterns of soybean rhizosphere microbiome at a continental scale. *Soil Biol Biochem* 2018;118: 178–86.
- [84] Nyjeku FE, Essandoh HMK, Armah FA, Awuah E. Environmental conditions and the performance of free water surface flow constructed wetland: a multivariate statistical approach. *Wetlands Ecol Manage* 2021;29(3):381–95.
- [85] Zhao Y, Xiang W, Ma M, Zhang X, Bao Z, Xie S, et al. The role of laccase in stabilization of soil organic matter by iron in various plant-dominated peatlands: degradation or sequestration? *Plant Soil* 2019;443(1–2): 575–90.
- [86] Zhang W, Li XG, Sun K, Tang MJ, Xu FJ, Zhang M, et al. Mycelial network-mediated rhizobial dispersal enhances legume nodulation. *ISME J* 2020; 14 (4):1015–29.
- [87] Vorholt JA, Vogel C, Carlström CI, Müller DB. Establishing causality: opportunities of synthetic communities for plant microbiome research. *Cell Host Microbe* 2017;22(2):142–55.
- [88] Lamers LP, van Diggelen JM, Op den Camp HJ, Visser EJ, Lucassen EC, Vile MA, et al. Microbial transformations of nitrogen, sulfur, and iron dictate vegetation composition in wetlands: a review. *Front Microbiol* 2012;3: 156.
- [89] Lemanceau P, Bauer P, Kraemer S, Briat JF. Iron dynamics in the rhizosphere as a case study for analyzing interactions between soils, plants and microbes. *Plant Soil* 2009;321(1–2):513–35.
- [90] Kaplan DI, Xu C, Huang S, Lin Y, Tolić N, Roscioli-Johnson KM, et al. Unique organic matter and microbial properties in the rhizosphere of a wetland soil. *Environ Sci Technol* 2016;50(8):4169–77.
- [91] Grebel JE, Charbonnet JA, Sedlak DL. Oxidation of organic contaminants by manganese oxide geomedia for passive urban stormwater treatment systems. *Water Res* 2016;88:481–91.
- [92] Rajkumar M, Sandhya S, Prasad MNV, Freitas H. Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. *Biotechnol Adv* 2012;30(6):1562–74.
- [93] Ke J, Wang B, Yoshikuni Y. Microbiome engineering: synthetic biology of plant-associated microbiomes in sustainable agriculture. *Trends Biotechnol* 2021;39(3):244–61.
- [94] Ke J, Yoshikuni Y. Multi-chassis engineering for heterologous production of microbial natural products. *Curr Opin Biotechnol* 2020;62:88–97.
- [95] Saad MM, Eida AA, Hirt H. Tailoring plant-associated microbial inoculants in agriculture: a roadmap for successful application. *J Exp Bot* 2020;71(13): 3878–901.
- [96] Maisch M, Lueder U, Kappler A, Schmidt C. Iron lung: how rice roots induce iron redox changes in the rhizosphere and create niches for microaerophilic Fe (II)-oxidizing bacteria. *Environ Sci Technol Lett* 2019;6(10):600–5.
- [97] Vymazal J, Švehla J. Iron and manganese in sediments of constructed wetlands with horizontal subsurface flow treating municipal sewage. *Ecol Eng* 2013;50: 69–75.
- [98] Northup DE, Barns SM, Yu LE, Spilde MN, Schelble RT, Dano KE, et al. Diverse microbial communities inhabiting ferromanganese deposits in

- Lechuguilla and Spider Caves. *Environ Microbiol* 2003;5(11):1071–86.
- [99] Learman DR, Voelker BM, Vazquez-Rodriguez AI, Hansel CM. Formation of manganese oxides by bacterially generated superoxide. *Nat Geosci* 2011;4 (2): 95–8.
- [100] Peng L, Deng X, Song H, Tan X, Gu JD, Luo S, et al. Manganese enhances the immobilization of trace cadmium from irrigation water in biological soil crust. *Ecotoxicol Environ Saf* 2019;168:369–77.
- [101] Bai Y, Yang T, Liang J, Qu J. The role of biogenic Fe-Mn oxides formed *in situ* for arsenic oxidation and adsorption in aquatic ecosystems. *Water Res* 2016;98: 119–27.
- [102] Liang J, Bai Y, Qu J. Microbial interspecies interactions affect arsenic fate in the presence of MnII. *Microb Ecol* 2017;74(4):788–94.
- [103] Li J, Pang S, Zhou Y, Sun S, Wang L, Wang Z, et al. Transformation of bisphenol AF and bisphenol S by manganese dioxide and effect of iodide. *Water Res* 2018;143:47–55.
- [104] Herndon EM, Jin L, Brantley SL. Soils reveal widespread manganese enrichment from industrial inputs. *Environ Sci Technol* 2011;45(1):241–7.
- [105] Yang Y, Liu J, Zhang N, Xie H, Zhang J, Hu Z, et al. Influence of application of manganese ore in constructed wetlands on the mechanisms and improvement of nitrogen and phosphorus removal. *Ecotoxicol Environ Saf* 2019;170(1):446–52.
- [106] Guo Z, Kang Y, Hu Z, Liang S, Xie H, Ngo HH, et al. Removal pathways of benzofluoranthene in a constructed wetland amended with metallic ions embedded carbon. *Bioresour Technol* 2020;311:123481.
- [107] Li H, Xu H, Yang YL, Yang XL, Wu Y, Zhang S, et al. Effects of graphite and Mn ore media on electro-active bacteria enrichment and fate of antibiotic and corresponding resistance gene in up flow microbial fuel cell constructed wetland. *Water Res* 2019;165:114988.
- [108] Yan D, Ma W, Song X, Bao Y. The effect of iron plaque on uptake and translocation of norfloxacin in rice seedlings grown in paddy soil. *Environ Sci Pollut Res Int* 2017;24(8):7544–54.
- [109] Batty LC, Baker AJ, Wheeler BD. Aluminium and phosphate uptake by *Phragmites australis*: the role of Fe, Mn and Al root plaques. *Ann Bot* 2002;89 (4):443–9.
- [110] Xie H, Yang Y, Liu J, Kang Y, Zhang J, Hu Z, et al. Enhanced triclosan and nutrient removal performance in vertical up-flow constructed wetlands with manganese oxides. *Water Res* 2018;143:457–66.
- [111] Hansel CM, Fendorf S, Sutton S, Newville M. Characterization of Fe plaque and associated metals on the roots of mine-waste impacted aquatic plants. *Environ Sci Technol* 2001;35(19):3863–8.
- [112] Chowdhary P, Shukla G, Raj G, Ferreira LFR, Bharagava RN. Microbial manganese peroxidase: a ligninolytic enzyme and its ample opportunities in research. *SN Applied Sciences* 2019;1(1):45.
- [113] Xu X, Wu Y, Rao Y, Fu T, Wu X. Influence of litter decomposition on iron and manganese in the sediments of wetlands for acid mine drainage treatments. *Acta Geochim* 2019;38(1):68–77.
- [114] Kaur K, Sharma A, Capalash N, Sharma P. Multicopper oxidases: biocatalysts in microbial pathogenesis and stress management. *Microbiol Res* 2019; 222: 1–13.
- [115] Levy A, Salas Gonzalez I, Mittelviehhaus M, Clingenpeel S, Herrera Paredes S, Miao J, et al. Genomic features of bacterial adaptation to plants. *Nat Genet* 2018;50(1):138–50.
- [116] Rudrappa T, Bais HP. Genetics, novel weapons and rhizospheric microcosmal signaling in the invasion of *Phragmites australis*. *Plant Signal Behav* 2008;3(1): 1–5.