DOI: 10.20103/j.stxb.202404110792

王雪梅,闫帮国,王蓥燕,黄天志,王立东,白如霞.山合欢和银合欢根系细菌群落特征.生态学报,2025,45(7):3279-3292.

Wang X M,Yan B G,Wang Y Y,Huang T Z,Wang L D,Bai R X.Characteristics of root bacterial community of native *Albizia kalkora* and exotic *Leucaena leucocephala*.Acta Ecologica Sinica,2025,45(7):3279-3292.

山合欢和银合欢根系细菌群落特征

王雪梅[1,*],闫帮国[2],王蓥燕[1],黄天志[1],王立东[3],白如霞[3]

1 绵阳师范学院资源环境工程学院,绵阳 621000

2 云南省农业科学院热区生态农业研究所,元谋 651300

3 绵阳市农畜产品质量安全检验检测中心,绵阳 621000

摘要:根系微生物来源于土壤微生物,其对植物的生长发育、适应性与入侵性都具有重要的影响,然而对本地豆科和外来豆科的根系内细菌群落特征的认识并不清楚。以干热河谷本地种山合欢和外来种银合欢为研究对象,通过室内控制培养方法,结合高通量测序分析技术,研究山合欢和银合欢在生长过程中根系内细菌群落特征。结果表明:(1) 在整个培养期间银合欢的株高和枯叶生物量显著高于山合欢,银合欢的叶片氮磷比、根瘤数量和根瘤重量在培养 80 天后也显著高于山合欢。(2) 山合欢和银合欢根系内细菌的群落组成存在显著差异。在门水平上,山合欢和银合欢的优势菌门均为变形菌门,山合欢的厚壁菌门和髌骨细菌门显著高于银合欢,而拟杆菌门和放线菌门显著低于银合欢;在属水平上,银合欢的中慢生根瘤菌属、*Pseudolabrys* 属、链霉菌属显著高于山合欢,但其慢生根瘤菌属、类芽胞杆菌属、新鞘脂菌属、柯克斯体属、*Saccharimonadaceae* 属显著低于山合欢。(3) 植物、时间以及两者的交互作用对根系细菌群落的 α 多样性指数均无显著的影响,山合欢和银合欢根系内细菌的 α 多样性无显著差异。(4) 代谢是根内细菌群落最主要的功能,在所有处理中约占 80%,在培养 80 天后,细胞生长和死亡、膜运输、碳水化合物代谢、萜类和酮类化合物代谢 4 个子功能在山合欢和银合欢根系中存在显著差异。综上,山合欢和银合欢的生长特性和根系内细菌群落特征存在显著差异,在未来的植被恢复过程中应考虑这种差异性可能带来的影响。

关键词:植物入侵;山合欢;银合欢;根系细菌;群落结构

Characteristics of root bacterial community of native *Albizia kalkora* and exotic *Leucaena leucocephala*

WANG Xuemei[1,*],YAN Bangguo[2],WANG Yingyan[1],HUANG Tianzhi[1],WANG Lidong[3],BAI Ruxia[3]

1 *School of Resource and Environmental Engineering,Mianyang Normal University,Mianyang* 621000,*China*

2 *Institute of Tropical Eco-Agriculture,Yunnan Academy of Agricultural Sciences,Yuanmou* 651300,*China*

3 *Mianyang Agricultural Products Quality Safety Inspection and Testing Center,Mianyang* 621000,*China*

Abstract: Root microbiota, originating from soil microorganisms, significantly impacts plant growth, development, adaptability,and invasiveness. However,the characteristics of root endophytic bacterial communities in native and exotic legumes remain poorly understood. In this study,combing with high-throughput sequencing technology alongside controlled indoor cultivation methods,we examined the root endophytic bacterial community characteristics of native *Albizia kalkora* and exotic *Leucaena leucocephala* in a dry, hot valley. The results showed that: (1) Throughout cultivating period, *L. leucocephala* exhibited significantly greater plant height and litter biomass compared to *A. kalkora*,and the leaf N∶P ratio, nodule number and nodule weight of *L. leucocephala* were also significantly higher than those of *A. kalkora* after 80 days. (2) There were significant differences in the composition of root bacterial community between *A. kalkora* and

基金项目:国家自然科学基金项目(32101363)

收稿日期:2024-04-11; **网络出版日期**:2025-01-07

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wangxuemei13@ mails.ucas.ac.cn

L. leucocephala. At the phylum level, the most dominant phylum was Proteobacteria, and the relative abundance of Firmicutes and Patescibacteria in the roots of *A. kalkora* was significantly higher than that of *L. leucocephala*, while the relative abundance of Bacteroidetes and Actinobacteria was significantly lower than that of *L. leucocephala*. At the genus level, *L. leucocephala*'s roots had a significantly higher relative abundance of *Mesorhizobium*, *Pseudolabrys*, and *Streptomyces* compared to *A. kalkora*, yet significantly lower relative abundances of *Bradyrhizobium*, *Paenibacillus*, *Novosphingobium*, *Aquicella*, and *Saccharimonadaceae*. (3) Plant, culture time and their interaction had no significant effects on the α diversity indices of root bacterial communities, and the indices of Chao 1, Pielou e, Shannon and Simpson of root bacteria between *A. kalkora* and *L. leucocephala* were not significant different. (4) Metabolism was the most important function within the root bacterial community, constituting approximately 80% of the relative abundance. After 80 days, significant differences in cell growth and death, membrane transport, carbohydrate metabolism, metabolism of terpenoids and polyketides were found between *A. kalkora* and *L. leucocephala*. In conclusion, there are significant differences in the growth traits and root bacterial community between *A. kalkora* and *L. leucocephala*, and the possible effects of these differences should be considered in the process of vegetation restoration in future.

Key Words: plant invasion; *Albizia kalkora*; *Leucaena leucocephala*; endophytic bacteria in root; community structure

随着人类活动和环境变异的加剧,外来种入侵已成为一个引人注目的生态学现象,并成为全球性的生态环境问题[1]。生物入侵会威胁被入侵地的生物多样性,并对当地生态系统造成严重的危害[2],主要表现在通过压迫和排斥本地种,使物种单一化,进而导致生态系统的结构和功能被削弱[3]。目前广泛认可的外来物种成功入侵的机制主要有外来植物本身的生物特性或内在优势,入侵种与土著种间相互作用,新栖息地环境的可侵入性等[4],主要是通过扩大与土著种的生态位差异,以及提高自身相较于土著种的适合度优势两种策略实现成功入侵[5]。在其入侵过程中,土壤微生物与外来植物入侵的关系受到了越来越多的重视[6—8]。在用于解释外来植物成功入侵的主流生态学假说中,“天敌逃逸假说”、“本地病原菌积累假说”、“共生促进假说”等都是由根际土壤微生物主导的[9]。也就是说,外来植物可能通过改变土壤微生物群落组成来促进其成功入侵。

植物根系是植物与土壤进行物质能量交换的重要枢纽,微生物也以植物根系为栖息场所及营养来源,构成根系微生物组[10]。根系微生物来源于土壤微生物,植物可从土壤中快速获得微生物类群形成自身的根微生物群[11]。一方面,根系微生物群的组成可以影响植物的重要性状,如抗逆性、生产力和适应性,从而影响植物生长发育[12]。另一方面,植物根系对土壤细菌群落的招募是具有选择性的[13],表明植物也会影响根系微生物群落。植物的基因型是影响植物根系微生物组的重要因素,不同植物、同一植物的不同基因型的根系微生物群落组成都会具有显著差异[14]。Fitzpatrick 等研究发现,植物对根系微生物群的影响比土壤微生物群的影响更大,并且植物的根系微生物通过土壤反馈影响了植物生长发育[15]。Busby 等针对豆科胡枝子属(*Lespedeza*)的根瘤细菌的研究发现,本地植物根瘤中的根瘤菌频率较低,非根瘤菌多样性较高,而外来种根瘤中的根瘤菌相对丰度较高,细菌多样性较低[16]。然而,在外来种入侵过程中,目前主要集中于外来植物与根际土壤微生物的关系研究,对本地种和外来种根系内微生物的关注还十分有限。

山合欢(*Albizia kalkora*)隶属于豆科、含羞草亚科、合欢属,为我国西南干热河谷区优势灌木或小乔木;银合欢(*Leucaena leucocephala*)隶属于豆科、含羞草亚科、银合欢属,是干热河谷地区的外来引进树种,原产于美洲热带地区,具有抗旱、死亡率低、生长迅速、快速恢复[17]以及高蒸腾、低水分利用效率等特征[18],被列为全球性入侵物种[19]。干热河谷为我国西南横断山区特有而典型的生态脆弱区,属于萨瓦纳草地生态系统[20]。植被恢复是干热河谷区生态恢复的有效途径[21];但该区土壤具有低氮、少磷的特点,氮对植物生长和光合能力的限制作用较大[22]。豆科植物能与根瘤菌形成联合共生体,豆科植物固氮是该地区氮素的重要来源之一[23],对缓解植物氮的限制具有重要作用。山合欢和银合欢都是该区植被恢复过程中的主要豆科树种,二者

在形态上十分相似,且抗旱性和生长适应性强。目前银合欢在干热河谷虽未造成明显的入侵现象,但其生长迅速,占据农田和路边,具有潜在的入侵风险。根系微生物与豆科植物的生长具有密切的关系,但目前针对该区本地豆科和外来豆科根系微生物群落的研究未见报道,限制了对植物生长适应性与入侵机制的认识。

因此,为揭示豆科植物的适应与入侵机理,本研究以干热河谷本地种山合欢和外来种银合欢为研究材料,采用室内盆栽控制试验,研究山合欢和银合欢的生长特征及其根系内细菌群落特征,拟探讨以下问题:(1) 山合欢和银合欢的生长特性是否存在差异;(2)山合欢和银合欢在生长过程中根系内细菌群落是否发生变化并具有差异性。

1　材料与方法

1.1　研究材料

为了避免山合欢和银合欢对土壤的适应偏好,将野外山合欢和银合欢生长区的燥红土混合后用作盆栽土壤。经野外调研,在元谋干热河谷典型区域(101.81°E,25.67°N)进行土壤样品采集,此处同时生长着山合欢和银合欢植株,环境差异较小。采样时,分别选择 5—10 株山合欢植株和银合欢植株进行采样,各样点山合欢和银合欢植株大小基本一致,用铲子和锄头在紧邻植株主干周围按十字交叉法挖取 4 个方位土壤约 50 cm 深。山合欢和银合欢土壤的基本理化性质如表 1 所示。将采集的山合欢和银合欢生长区的燥红土拣去根系、枯枝等杂物,过 2 mm 筛后,分别取等量的山合欢土壤和银合欢土壤充分混匀,装入盆钵,以备植物种植、培养使用。

表 1　山合欢和银合欢生长区土壤理化性质及 T 检验显著性水平(P)

Table 1　Soil physics and chemistry properties in the growing region of *A. kalkora* and *L. leucocephala* and the significance level (P) of T test

土壤性质 Soil properties	山合欢 *A. kalkora*	银合欢 *L. leucocephala*	P
pH	6.31±0.25	6.65±0.07	0.221
有机质 Organic matter/(g/kg)	5.48±1.18	3.16±0.50	0.102
全氮 Total N/(g/kg)	0.39±0.03	0.40±0.02	0.817
全磷 Total P/(g/kg)	0.12±0.01	0.12±0.01	0.448
全钾 Total K/(g/kg)	6.92±0.35	6.92±0.35	0.054
有效氮 Available N/(mg/kg)	24.36±4.07	17.59±1.74	0.159
有效磷 Available P/(mg/kg)	0.19±0.05	0.16±0.05	0.688
速效钾 Available K/(mg/kg)	77.58±12.54	59.38±5.59	0.260

表中数值为平均值±标准误差

在种子成熟季节从元谋干热河谷地区采集山合欢和银合欢种子,并经风干后保存于布袋中。山合欢种子的百粒重为(8.689±0.003) g,银合欢种子的百粒重为(5.460±0.016) g。试验时,分别挑选粒大饱满、大小一致的山合欢和银合欢种子,将种子用98%浓硫酸浸泡 5 min,并不停搅拌,以破除种子物理休眠,随后再用自来水反复冲洗干净备用。

1.2　试验设计

本试验采用室内控制培养法,通过气候培养箱进行控制。为揭示山合欢和银合欢在培养过程中的生长发育特征及其根系内细菌群落特征,以当地未灭菌土壤(即上述山合欢和银合欢生长区的混合土)为盆栽土壤,分别种植山合欢和银合欢。将破除休眠的种子分别播种至对应的盆钵中,每盆播种 10 颗种子,各盆钵浇足够的水分以保持土壤表面湿润。将所有盆钵放入气候培养箱(昼夜:16 h/8 h,35 ℃/25 ℃,光照强度 15000 Lux)中进行培养。35℃/25 ℃的昼夜温度接近于干热河谷区植物生长季的空气温度[24]。待大部分种子都发芽后进行间苗,每盆保留 4 株幼苗。试验期间各盆钵定期浇等量的水分,保持土壤水分含量在田间持水量40%—60%的水平,接近当地土壤含水量水平,并定期移动气候箱中盆钵的位置(随机上下、左右移动)。整个

试验过程中,将各盆钵的枯落叶收集起来,保存于信封袋中,用于测定枯叶生物量。

根据植物生长情况,分别在间苗后培养的 30 d 和 50 d 后破坏性采集 3 盆山合欢和 3 盆银合欢,其余盆钵继续培养,在培养 80 d 后结束试验,破坏性采集 6 盆山合欢和 6 盆银合欢,试验共计收获 24 盆。采样收获时,将每个盆钵中植株的地上部分和地下部分分开,各盆中植物的地上部分放入信封袋中。根系处理时,将根系充分抖落土壤后,用无菌水冲洗干净,随后将根系进行表面灭菌处理,用 50%(体积分数)的乙醇浸泡 1 min,无菌水反复冲洗数次,再用无菌滤纸反复吸干表面水分,称量每盆植株根系的重量;同时,观察并计量每盆收集到的根瘤的数量,随后将每盆的根系样品分别保存于无菌袋中,于-80℃保存用于 DNA 提取。

1.3 植物生长性状测定

采样后,用直尺量取盆中每株植株的株高。将地上部分直接装入信封袋于 65℃条件下烘干,同时,将试验过程中收集的枯叶于 65℃烘干,测量各盆中地上生物量和枯叶生物量。烘干后,将植株地上部分的叶片磨细,用于测定叶片氮磷含量。其中,植物全氮含量采用凯式定氮法测定,植物全磷采样钼锑抗比色法测定。

1.4 高通量测序及分析

1.4.1 高通量测序

采用 MP Biomedical Fast DNA™ Spin Kit 试剂盒(MP Biomedical,Santa Ana, CA,USA),进行 DNA 抽提,并对抽提的 DNA 进行检测。采用荧光分光光度计检测 DNA 的浓度,并用 1%的琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的质量。在合适的 PCR 反应体系及扩增条件下,对根系细菌 16S rRNA V3—V4 区基因进行扩增。16S rRNA 通用引物为 338F:5′- ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3′和 806R:5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′[25]。采用标准的 Illumina TruSeq DNA 文库制备实验流程(Illumina TruSeq DNA Sample Preparation Guide)构建所需的上机文库。文库合格后,使用 HiSeq 2500 平台 PE250 模式对纯化后的 PCR 产物进行测序。

1.4.2 高通量数据分析

高通量数据采用 QIIME 2 进行生物信息学分析。将获得的原始测序数据进行拼接、过滤、去除嵌合体后与 RDP 数据库比对,筛选并去除叶绿体(Chloroplast)、线粒体(Mitochondria)的 16S rDNA 序列。通过序列降噪方法 DADA2 对优化数据进行进一步处理,尽可能去除优化数据中存在的 PCR 扩增错误或测序错误,以获得样本中真实的扩增子序列变体(amplicon sequence variant,ASV)。对得到的 ASVs 代表序列进行分类学分析,并在各个分类水平下统计每个样品的群落组成,比对数据库为 Silva 数据库[26]。使用 QIME2 软件对菌群丰度指数(Chao 和 Ace 指数)和菌群多样性指数(Shannon 和 Simpson 指数)进行计算,用以进行 α 多样性分析。此外,基于 16S rRNA 的测序结果,采用 PICRUSt 软件对根系细菌进行功能和代谢途径预测分析[27]。利用 QIIME2 获得的 ASVs 表与 KEGG 数据库进行比对,并根据 ASV 丰度计算各功能类别的丰度。本研究涉及的原始序列数据已保存在中国科学院北京基因组研究所(国家生物信息中心)BIG 数据中心的基因组序列档案库(Genome Sequence Archive)中,编号 CRA019001,可在 https://ngdc.cncb.ac.cn/gsa 上公开获取。

1.5 统计分析

采用双因素方差分析法(two-way ANOVA)分析植物、时间及其交互作用对测定的植株性状、根系细菌群落组成和 α 多样性指数的影响。采用 scheffe 法对各处理间的植株性状进行多重比较,显著性水平为 $P<0.05$。采用非度量多维尺度分析(Non-metric multidimensional scaling,NMDS)和相似性分析(Analysis of similarity,ANOSIM)对山合欢和银合欢的根系内细菌群落结构进行比较,并采用 LEfSe (LDA Effect Size) 在线工具寻找组与组之间有统计学差异的生物标志物。

2 结果分析

2.1 山合欢和银合欢生长发育特征

2.1.1 生长特征

随着培养时间的增加,山合欢和银合欢的株高、根重、地上生物量都在显著增加,同时,产生的枯叶生物量

也越来越多。同一时间条件下,银合欢的株高和枯叶生物量比山合欢显著更高(表 2)。到试验末期,银合欢的株高和枯叶生物量分别比山合欢显著高了 37.76%和 144.02%(图 1)。

表 2　对植物生长性状的双因素方差分析结果

Table 2　Statistical results of the two-way ANOVA presented as significance level (P) on plant values

指标 Values	植物 Plant	时间 Time	植物×时间 Plant×time
株高 Height	<0.001	<0.001	0.021
鲜根重 Root weight	0.696	<0.001	0.445
地上生物量 Above mass	0.704	<0.001	0.414
枯叶生物量 Litter mass	0.016	<0.001	0.142
叶片氮浓度 Leaf N concentration	0.912	<0.001	0.037
叶片磷浓度 Leaf P concentration	0.455	<0.001	0.307
叶片氮磷比 Leaf N:P	0.157	<0.001	0.020
根瘤数 Nodule number	0.973	<0.001	<0.001
根瘤重 Nodule weight	0.056	—	—

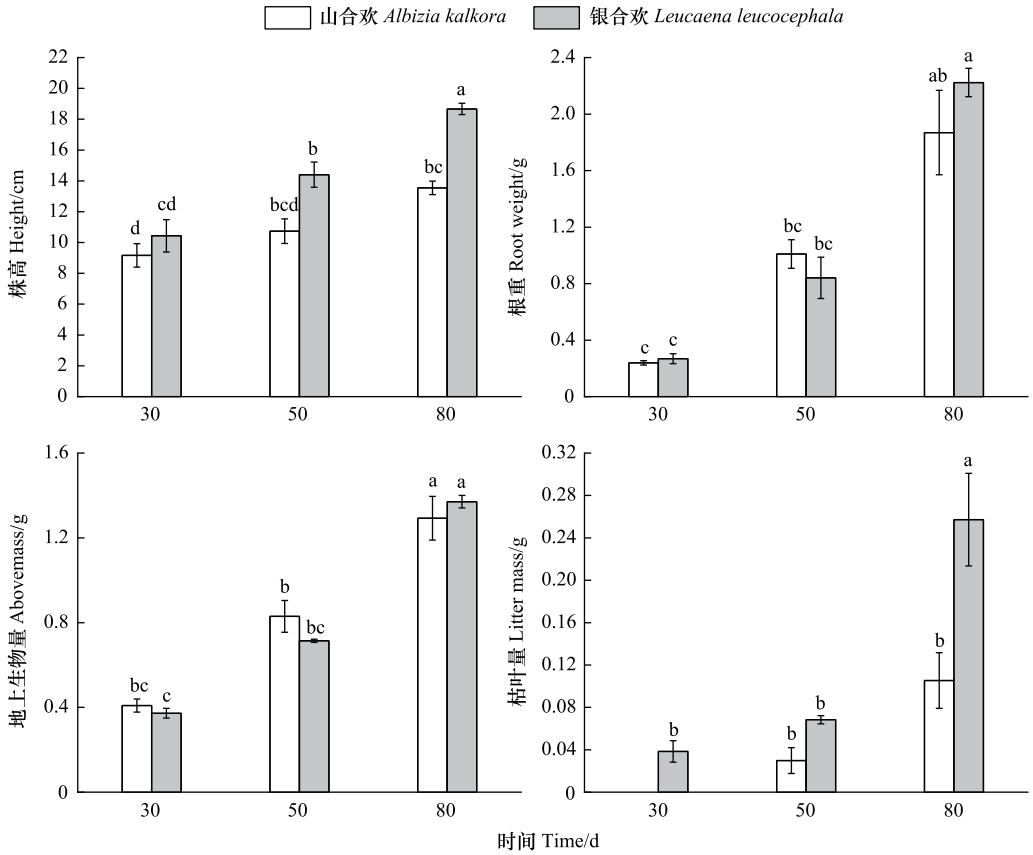


图 1　不同时间山合欢和银合欢的株高、根重、地上生物量和枯叶量特征

Fig.1　Height, root weight, above mass and litter mass of *A. kalkora* and *L. leucocephala* at different time

图中不同小写字母表示处理间具有显著差异(P<0.05)

2.1.2　叶片养分特征

随着培养时间的增加,山合欢和银合欢的叶片氮浓度、叶片磷浓度均逐渐降低,但叶片氮磷比逐渐增加。银合欢的叶片氮磷比在培养 80 d 后接近 30,显著高于山合欢(图 2)。

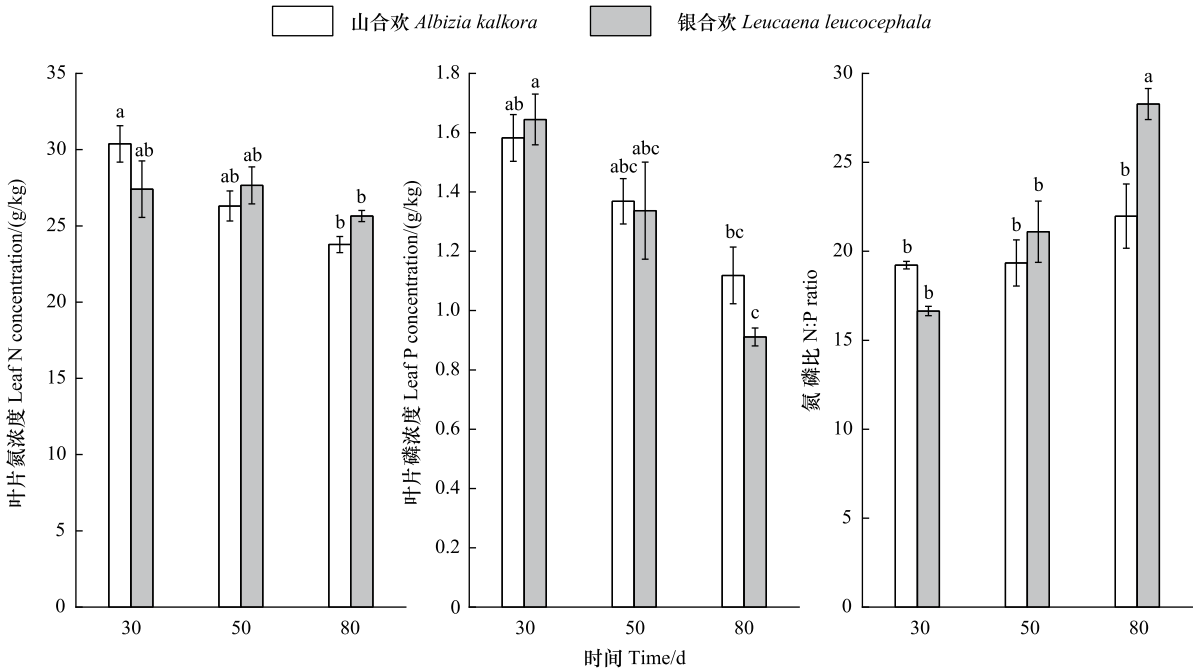


图 2 不同时间山合欢和银合欢叶片氮浓度、叶片磷浓度和叶片氮磷比特征

Fig.2 Leaf N concentration, P concentration, and N:P ratio of *A. kalkora* and *L. leucocephala* at different time

2.1.3 根瘤特征

在培养 30 d、50 d 后,山合欢的根瘤数高于银合欢,但是,在培养 80 d 后银合欢的根瘤数显著更多,其根瘤重比山合欢也更重(图 3),达到边缘显著差异($P=0.056$)。

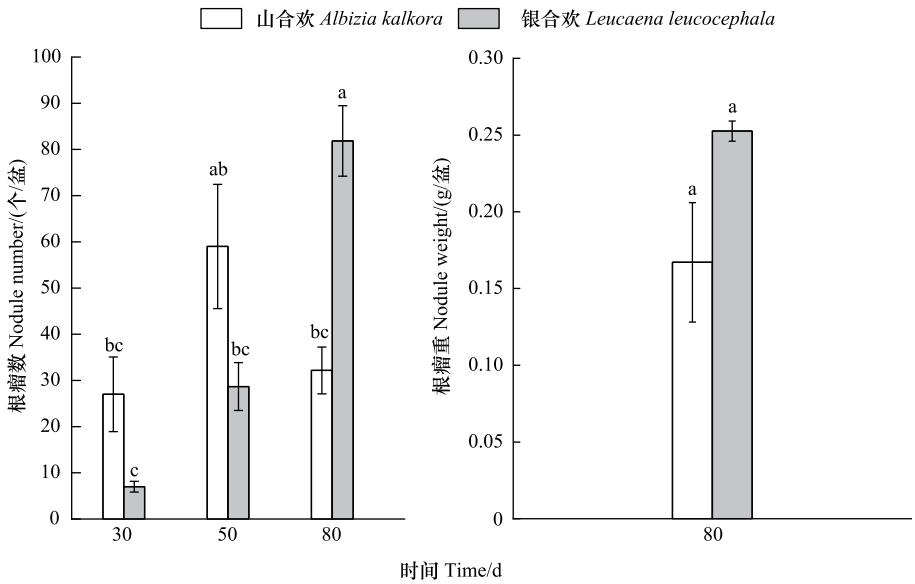


图 3 不同时间山合欢和银合欢的根瘤特征

Fig.3 Characteristics of root nodules of *A. kalkor*a and *L. leucocephala* at different time

2.2 根系内细菌群落特征

2.2.1 根系内细菌群落组成

将同一盆钵的根系混合,获得 12 个山合欢根系样品和 12 个银合欢根系样品。在测试的 24 个根系样品

中,共检测到 2009774 个序列,平均每个样品获得 83740 个序列。共检测到 17 个细菌门、38 纲、82 目、128 科、192 属。排在前 5 的细菌门依次为变形菌门 Proteobacteria、髌骨细菌门 Patescibacteria、放线菌门 Actinobacteria、厚壁菌门 Firmicutes、拟杆菌门 Bacteroidetes(图 4)。山合欢和银合欢根系内细菌的优势菌门为变形菌门,其相对丰度大约占 50%。随着培养时间的增加,山合欢和银合欢变形菌门的相对丰度均发生了显著降低,髌骨细菌门的相对丰度逐渐增加,培养 80 d 后山合欢的髌骨细菌门显著高于银合欢,但山合欢的放线菌门显著低于银合欢。在整个培养期间,山合欢的厚壁菌门始终高于银合欢,而拟杆菌门显著低于银合欢(表 3; 图 4)。此外,在山合欢和银合欢的根系细菌群落中还被检测到 Dependentiae、绿弯菌门 Chloroflexi、衣原体门 Chlamydiae、酸杆菌门 Acidobacteria、蓝细菌 Cyanobacteria 等细菌,但其占比较低,相对丰度只有 5%左右。

表 3　对根系内细菌群落组成和 α 多样性的双因素方差分析结果

Table 3　Statistical results of the two-way ANOVA presented as significance level (P) on composition and α diversity of root bacterial community

分类单元 Taxon	指标 Values	植物 Plant	时间 Time	植物×时间 Plant×time
细菌门	变形菌门 Proteobacteria	0.183	0.018	0.924
Bacteria phylum	髌骨细菌门 Patescibacteria	0.016	0.011	0.054
	放线菌门 Actinobacteria	0.023	0.015	0.015
	厚壁菌门 Firmicutes	0.004	0.212	0.204
	拟杆菌门 Bacteroidetes	<0.001	0.123	0.249
	其它 Others	0.758	0.155	0.931
细菌属	中慢生根瘤菌属 *Mesorhizobium*	<0.001	0.019	0.020
Bacteria genus	慢生根瘤菌属 *Bradyrhizobium*	0.004	0.163	0.167
	Saccharimonadaceae	0.018	0.019	0.046
	异样根瘤菌属 *ANP-Rhizobium*	0.381	0.224	0.437
	链霉菌属 *Streptomyces*	0.001	0.011	0.027
	Saccharimonadales	0.234	0.021	0.828
	鞘氨醇单胞菌属 *Sphingomonas*	0.343	0.110	0.225
	类芽胞杆菌属 *Paenibacillus*	0.009	0.222	0.236
	新鞘脂菌属 *Novosphingobium*	<0.001	<0.001	<0.001
	柯克斯体属 *Aquicella*	0.003	0.235	0.395
	其它 Others	0.214	0.010	0.193
α 多样性	Chao1 指数 Chao1	0.441	0.103	0.386
α diversity	覆盖度 Goods_coverage	0.122	0.299	0.644
	观测物种数 Observed_species	0.810	0.053	0.378
	均匀度指数 Pielou_e	0.861	0.198	0.365
	香农指数 Shannon	0.907	0.154	0.361
	辛普森指数 Simpson	0.444	0.163	0.243

异样根瘤菌属 ANP-Rhizobium,Allorhizobium-Neorhizobium-Pararhizobium-Rhizobium

在鉴定出的前 10 细菌属水平上,主要有中慢生根瘤菌 *Mesorhizobium*、慢生根瘤菌 *Bradyrhizobium*、*Saccharimonadaceae*、异根瘤菌属-新根瘤菌属-伴根瘤菌属-根瘤菌属 *Allorhizobium-Neorhizobium-Pararhizobium-Rhizobium*、链霉菌属 *Streptomyces*、*Saccharimonadales*、鞘氨醇单胞菌属 *Sphingomonas*、类芽胞杆菌属 *Paenibacillus*、新鞘脂菌属 *Novosphingobium*、柯克斯体属 *Aquicella*(图 5)。银合欢的中慢生根瘤菌属显著高于山合欢,但其慢生根瘤菌属显著低于山合欢。山合欢根系内链霉菌属的相对丰度显著低于银合欢,但类芽胞杆菌属、新鞘脂菌属、柯克斯体属的相对丰度显著高于银合欢,在培养中后期,山合欢根系中 *Saccharimonadaceae* 的相对丰度也显著高于银合欢。随培养时间增加,山合欢和银合欢根系中 *Saccharimonadales* 均在逐渐增加。

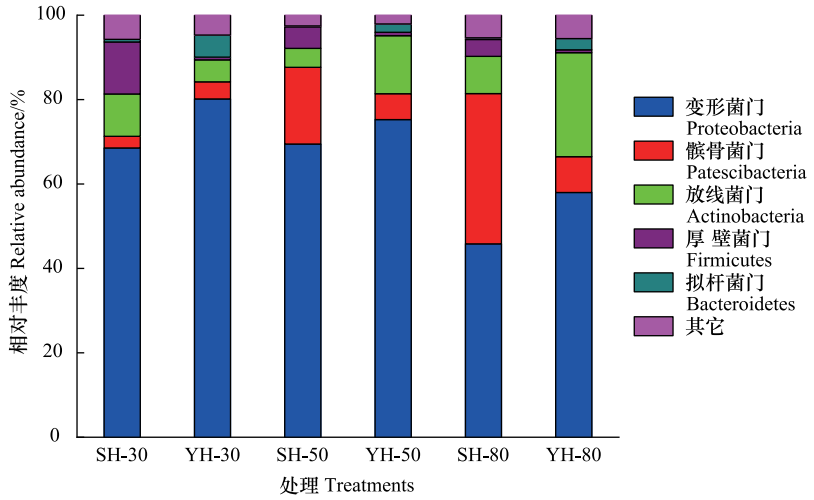


图 4 不同时间山合欢和银合欢的根系内细菌群落在门水平的相对丰度

Fig.4 The relative abundance of bacteria phylum in root of *A. kalkora* and *L. leucocephala* at different time

SH-30,SH-50,SH-80 分别为山合欢种植 30 d、50 d 和 80 d 的处理,YH-30,YH-50,YH-80 分别为银合欢种植 30 d、50 d 和 80 d 的处理

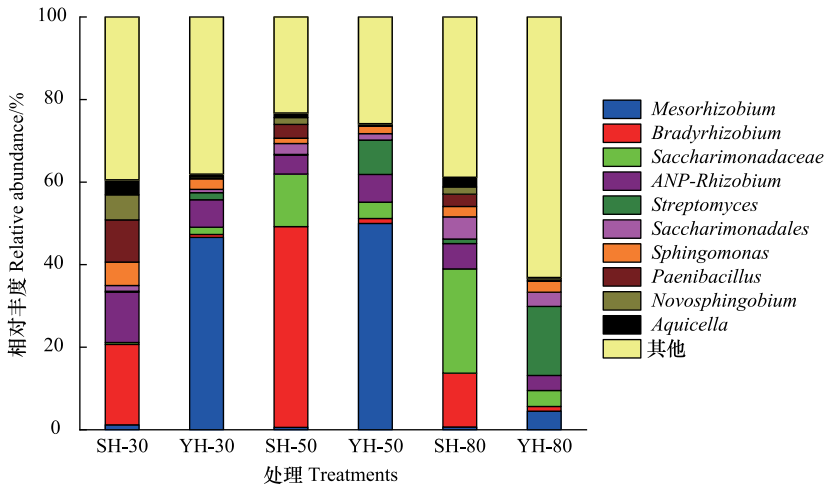


图 5 不同时间山合欢和银合欢根系内细菌群落在属水平的相对丰度

Fig.5 The relative abundance of bacteria genus in root of *A. kalkora* and *L. leucocephala* at different time

2.2.2 根系内细菌 α 多样性

分析结果表明(表 3、4),植物、时间以及两者的交互作用对根系内细菌群落的 α 多样性指数均无显著的影响,各处理条件下根系细菌的 α 多样性无显著性差异。

表 4 各处理条件下根系内细菌群落的 α 多样性指数

Table 4 The alpha diversity of root bacterial community for *A. kalkora* and *L. leucocephala*

指数 Values	30 d Day 30		50 d Day 50		80 d Day 80	
	山合欢 *A. kalkora*	银合欢 *L. leucocephala*	山合欢 *A. kalkora*	银合欢 *L. leucocephala*	山合欢 *A. kalkora*	银合欢 *L. leucocephala*
Chao1 指数 Chao1	674.47±40.85a	548.90±77.58a	554.66±25.42a	581.64±79.81a	680.64±52.96a	676.51±19.52a
覆盖度 Goods_coverage	0.98±0.00a	0.98±0.00a	0.98±0.00a	0.98±0.01a	0.97±0.00a	0.98±0.00a
观测物种数 Observed_species	538.60±33.7 a	474.57±93.25a	408.53±10.37a	449.30±21.51a	511.80±34.11a	560.77±27.64a
均匀度指数 Pielou_e	0.69±0.04a	0.54±0.17a	0.51±0.09a	0.53±0.11a	0.63±0.06a	0.71±0.05a
香农指数 Shannon	6.25±0.38a	4.88±1.66a	4.40±0.77a	4.68±0.91a	5.66±0.54a	6.53±0.49a
辛普森指数 Simpson	0.93±0.02a	0.69±0.19a	0.73±0.12a	0.73±0.11a	0.87±0.07a	0.97±0.03a

表中字母为同一时间山合欢和银合欢根系细菌群落 α 多样性指数的差异显著性检验结果,同一字母表示差异不显著

2.2.3　根系内细菌 β 多样性

使用 Bray-Curtis 距离算法对根系内细菌群落组成进行 NMDS 分析,stress = 0.123<0.2,有一定的解释意义。山合欢根系细菌群落位于第一轴的左侧,银合欢根系细菌群落位于第一轴右侧 (图 6)。Anosim 分析发现,在培养 30 d(P=0.117)和 50 d(P=0.116)后,山合欢和银合欢的根系细菌群落尚未达到显著差异,但在培养 80 d 后,山合欢和银合欢的根系细菌群落具有显著差异(r=0.730,P=0.003)。

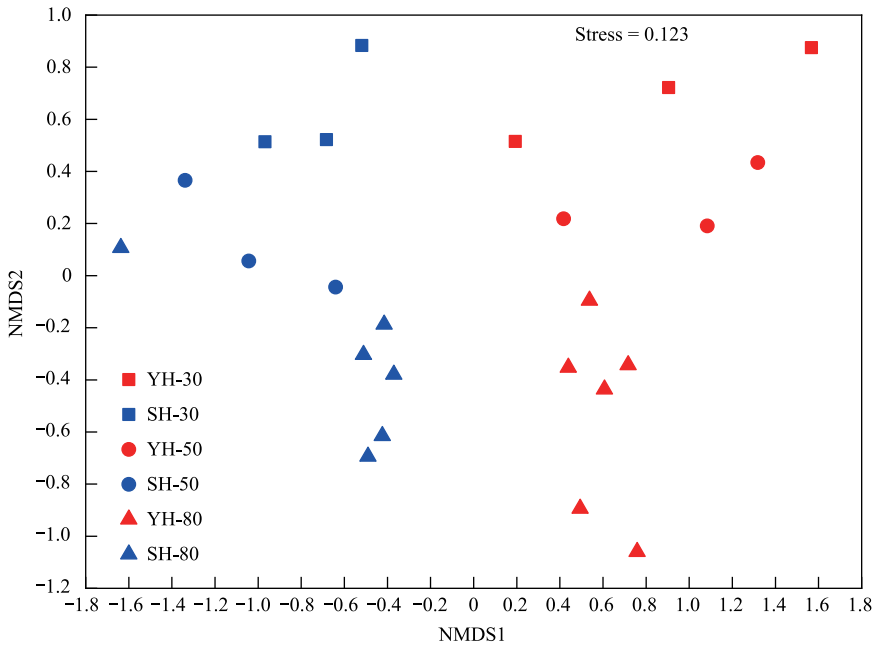


图 6　不同处理下根系细菌的 NMDS 分析

Fig.6　NMDS results for the root bacteria community in different treatments

NMDS: 非度量多维排列 Non-metric multidimensional scaling

对培养 80 d 后的山合欢和银合欢的根系细菌群落组成进行 LEfSe 分析,在 LDA 阈值为 3 的条件下,在门、纲、目、科、属、种的水平上共有 191 个生物标志物具有显著性差异;在 LDA 阈值为 4 的条件下,共找到 29 个生物标志物在山合欢和银合欢根系中存在显著差异。在 29 个具有显著差异的生物标志物中,包括 5 个门、4 个纲、6 个目、6 个科、6 个属、2 个种。其中,山合欢根系中富集了髌骨菌门和厚壁菌门,银合欢根系中富集了拟杆菌门、绿弯菌门和放线菌门。在属的水平上,属于变形菌门、α-变形菌纲、根瘤菌目下黄色杆菌科的 *Pseudolabrys* 属和根瘤菌科的中慢生根瘤菌属在银合欢根系中显著更高,属于放线菌门、放线菌纲、链霉菌目、链霉菌科下的链霉菌属在银合欢根系中也显著更高;厚壁菌门的类芽胞杆菌属、髌骨菌门的 *Saccharimonadaceae* 属和变形菌门的柯克斯体属在山合欢根系中显著更高。在种的水平下,中慢生根瘤菌属下的多源中间根瘤菌 Mesorhizobium_plurifarium 和鞘氨醇单胞菌属下的 Sphingomonas_sediminicola 在银合欢根系中显著更多(图 7)。

2.3　根系内细菌功能预测

利用基于 KEGG 数据库的 PICRUSt 软件对不同处理下的根系细菌群落功能进行了预测。在各处理条件下共获得 6 个一级代谢通路(Level 1)。相对丰度最高的是代谢 Metabolism,在所有处理中约占 80%,其次是遗传信息处理 Genetic Information Processing、细胞过程 Cellular Processes 和环境信息处理 Environmental Information Processing。生物系统 Organismal Systems 和人类疾病 Human Diseases 的相对丰度低于 1%(图 8)。此外,共获得 33 条次级代谢通路(Level 2),其中 17 条相对丰度大于 1%。在培养 30 d 和 50 d 后,山合欢和银

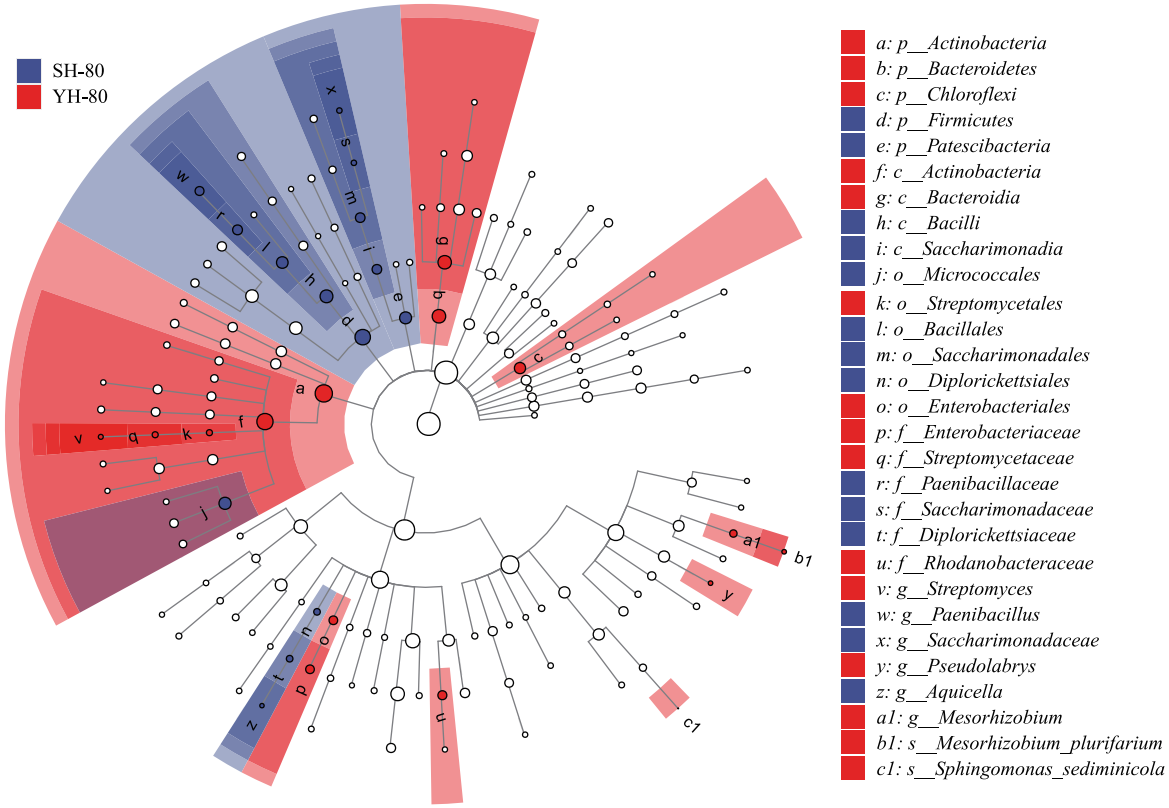


图 7 培养 80 d 后山合欢和银合欢根系内细菌的差异性分析

Fig.7 Taxon with statistical differences for root bacterial communities between *A. kalkora* and *L. leucocephala* after 80 days

最内圈表示门水平的差异,依次往外的圈表示纲、目、科、属、种水平的差异

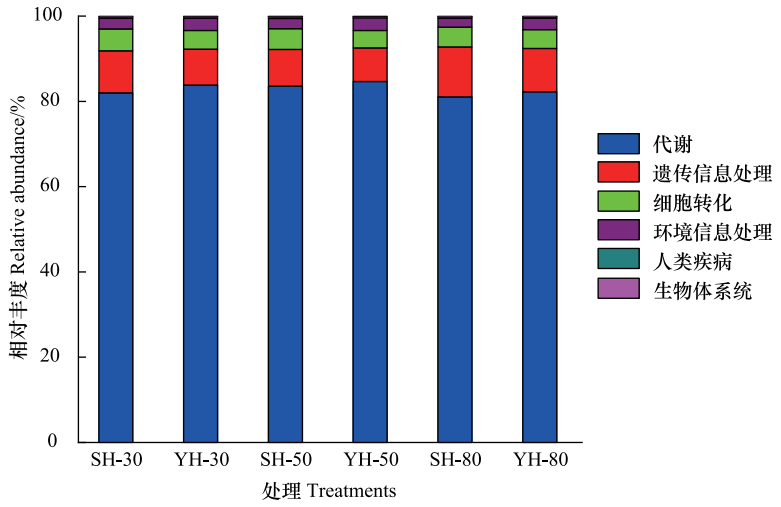


图 8 不同处理下根系内细菌功能基因 KEGG 一级功能丰度图

Fig.8 Root bacterial function prediction in different treatments (hierarchy level 1)

合欢根系细菌的各个功能类型并没有显著差异($P>0.05$),但在培养 80 d 后,细胞生长和死亡 Cell growth and death、膜运输 Membrane transport、碳水化合物代谢 Carbohydrate metabolism、萜类和酮类化合物代谢 Metabolism of terpenoids and polyketides 在山合欢和银合欢根系中存在显著差异(图 9)。

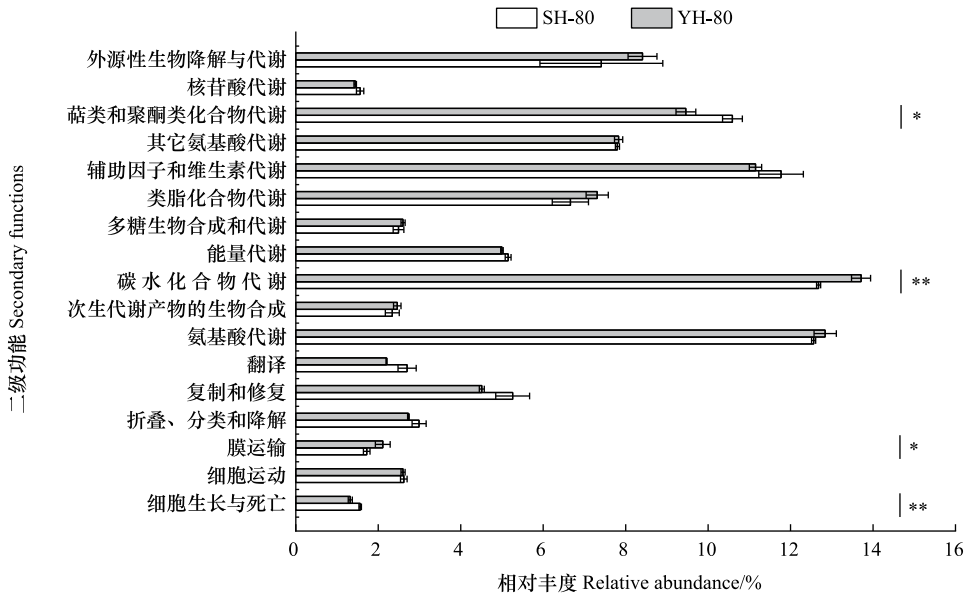


图 9　培养 80 d 后山合欢和银合欢根系内细菌的二级功能差异

Fig.9　Differences in secondary functions of root bacteria between *A. kalkora* and *L. leucocephala* after 80 days

* 表示在 $P<0.05$ 的水平上差异显著, ** 表示在 $P<0.01$ 的水平上差异显著

3　讨论

3.1　山合欢和银合欢的生长发育特征

外来入侵植物一般比本地植物具有更高的资源捕获效率、生长速率及表型可塑性等特性,其本身的生物特性或内禀优势是外来种成功入侵的机制之一[4]。本研究发现,银合欢的株高比山合欢显著更高,较大的株高有利于银合欢捕获更多的光资源,增加植株水平的光合作用强度和生产力,占据更大的地上资源空间[28],这表明银合欢可能通过快速生长来占据竞争优势。同时,银合欢的枯叶生物量也显著高于山合欢。枯叶量的增加表明银合欢可能存在更为严重的养分限制,通过产生枯叶增加叶片养分的重吸收,这也是植物适应贫瘠的一种养分策略[29]。研究表明,营养缺乏特别是缺磷会加速叶片衰老,严重的磷限制会增加叶片的死亡率[30—31]。通过养分分析发现,银合欢的叶片氮浓度和氮磷比在培养后期显著高于山合欢,银合欢的叶片也明显比山合欢更绿。银合欢较高的叶片氮磷比(30)表现出银合欢较为严重的磷限制[30],从而可能通过落叶来增加叶片磷的重吸收。同时,培养后期银合欢的根瘤较山合欢显著更多、更重,结瘤更多可能有利于固定更多的氮素,这可能也是培养后期银合欢氮浓度更高的原因。

3.2　山合欢和银合欢根系内细菌群落结构

本研究发现,山合欢和银合欢根系内细菌的优势菌门均为变形菌门,两者没有显著差异。前人研究表明,变形菌门在不同处理的土壤中都是最为丰富的[32],表明不同生态系统和土壤类型的优势菌门基本相同[33—34]。根系微生物根据其受根系影响和调控的程度被分为根际微生物、根表微生物及根内微生物[10]。本文对山合欢和银合欢根系内细菌的研究结果与前人对土壤细菌的研究结果一致,与其它植物的根系细菌,如石斛[35]、蒙古栎[13]、油茶[36]等也是一致的,表明根系细菌的优势菌门仍然是变形菌门。然而,山合欢和银合欢的根系内细菌组成在门水平和属水平上都存在显著差异。其中,银合欢根内的拟杆菌门、绿弯菌门和放线菌门显著高于山合欢。同样,在入侵种黄顶菊(*Flaveria bidentis*)[37]和火炬树(*Rhus typhina*)[38]入侵的土壤中也观察到较高的放线菌门丰度。放线菌门和拟杆菌门的细菌可以降解生物圈中复杂的有机物[39—40],从而促进植物的养分吸收,而绿弯菌门隶属于寡营养菌[41],能更好的适应贫瘠的环境。因此,较高丰度的拟杆菌门、绿弯菌门和放线菌门可能有利于银合欢适应干热河谷贫瘠的环境条件。在属水平上,柯克斯体属 *Aquicella* 是

一种致病特有菌属[42],银合欢根内的柯克斯体属显著低于山合欢,表明银合欢可能脱离了本地的一些致病菌,从而利于其在入侵地的生长,符合外来入侵种的“天敌逃逸假说”[9]。然而,目前对山合欢和银合欢微生物群落的研究还很有限,柯克斯体属是否会引起植物病害还值得进一步研究。

此外,山合欢和银合欢都是豆科植物,能够和根瘤菌 *Mesorhizobium*、*Bradyrhizobium* 等共生形成根瘤。研究表明,干热的气候条件有利于豆科植物与根瘤菌的生存[43—45],豆科植物生物固氮是干热河谷地区氮素的重要来源之一[21]。本研究中,银合欢和山合欢根内都检测到较多的根瘤菌,这对缓解当地植物氮的限制具有重要作用。然而,银合欢的中慢生根瘤菌属显著高于山合欢,而慢生根瘤菌属显著低于山合欢(表 3; 图 5),说明两者的优势根瘤菌不同。唐国勇等通过固氮酶活性的研究发现,银合欢的固氮酶活性高于山合欢[21]。这说明不同根瘤菌的固氮能力可能不同,这可能就会进一步导致叶片氮浓度具有差异,本研究中银合欢的根瘤更多、氮浓度更高说明银合欢的根瘤菌可能具有更高的固氮结瘤效率。本研究中,山合欢和银合欢生长于同样的土壤条件下,但培养后两者的根内细菌组成存在显著差异,说明根系对土壤细菌群落的招募具有选择性[13]。植物物种或者基因型对根际微生物的影响可能主要与根际分泌物[46]和免疫系统[47]有关。Hu 等发现单个分泌物(benzoxazinoid)就可以改变根际微生物群落结构[48]。因此,后期还可针对山合欢和银合欢的根系分泌物开展进一步的研究。

尽管山合欢和银合欢的根系内细菌的物种组成存在较大差异,但两者的 α 多样性无显著差异。其它研究也发现,不同条件下根系内生菌群落结构存在明显差异,但 α 多样性显示出无统计学意义的差异[35]。刘利玲等针对叶际微生物群落的研究也发现,青杨雌雄株都有各自特有的菌群,但雌雄株叶际微生物群落 α 多样性指数无显著性差异[49]。Custer 和 van Diepe 通过整合分析 Meta-Analysis 发现[3],植物入侵对土壤微生物 α 多样性的影响是有限的,入侵后土壤微生物 α 多样性基本保持不变。我们针对根系内细菌的研究结果与此是一致的,这说明细菌群落组成更容易受外界条件的影响,而 α 多样性具有较强的稳定性。

3.3 山合欢和银合欢根系内细菌群落代谢功能

采用 PICRUSt 软件对根系内细菌进行功能预测发现,相对丰度最高的是代谢,其次为遗传信息处理、细胞过程和环境信息处理,生物系统和人类疾病的相对丰度较低,与其它研究一致[13,36]。代谢功能占比最大,说明根内细菌参与了山合欢和银合欢的新陈代谢,在山合欢和银合欢生长过程中起着极其重要的作用。另外,研究发现,在培养 80 d 后,细胞生长和死亡、萜类和酮类化合物代谢在山合欢根内的相对丰度显著高于银合欢,而膜运输、碳水化合物代谢在银合欢根内的相对丰度显著更高。其中,碳水化合物代谢调控着生物体内碳水化合物的代谢形成、分解和互相转化,有益于植物的氮、磷循环[50],这可能也是造成山合欢和银合欢养分差异的原因之一。膜运输过程在植物的许多生理活动中都是必不可少的,包括细胞代谢、渗透调节、矿物质营养、溶质贮存、细胞生长等[51],这可能有利于银合欢的快速生长。通过萜类和多酮类代谢可产生萜类和多酮类次生代谢物,许多多酮类化合物具有抗细菌、抗真菌、杀虫等活性,许多萜类化合物也与植物的抗病性、抗逆性有关[52]。因此,虽然山合欢根系内致病菌柯克斯体属的相对丰度更高,但山合欢在抗细菌、抗病性等方面的代谢功能更强,从而避免致病菌可能带来的伤害。本研究结果表明,植物根内微生物可能通过影响植物养分吸收与植物抗性等,可影响植物的生长发育。

4 结论

本研究通过对室内条件下山合欢和银合欢生长发育特征及其根系内细菌群落结构的分析发现,山合欢和银合欢在生长发育特征、根系内细菌群落组成及其代谢功能方面都具有显著差异。山合欢和银合欢根系细菌的差异可能与两种植物的根系分泌物有关,后期有望对两种植物的根系分泌物继续研究;并且,山合欢和银合欢存在的这种差异性可能会影响两种植物对干热河谷区干旱、贫瘠环境的适应性,因此,本研究有助于揭示豆科植物适应与入侵的微生物机理,对指导干热河谷的植被恢复也具有一定的指导意义。然而,本研究结果主要是基于室内培养条件得出的,与实际干热河谷条件可能存在一定的差异,原位条件下山合欢和银合欢的生

长发育特征及其根系内细菌群落特征有待深入研究。

参考文献(References):

[1] Parepa M, Fischer M, Bossdorf O. Environmental variability promotes plant invasion. Nature Communications, 2013, 4: 1604.

[2] Duchesneau K, Golemiec A, Colautti R I, Antunes P M. Functional shifts of soil microbial communities associated with *Alliaria petiolata* invasion. Pedobiologia, 2021, 84: 150700.

[3] Custer G F, van Diepen L T A. Plant invasion has limited impact on soil microbial α-diversity: a meta-analysis. Diversity, 2020, 12(3): 112.

[4] 王明娜,戴志聪,祁珊珊,王晓莹,杜道林. 外来植物入侵机制主要假说及其研究进展. 江苏农业科学,2014,42(12): 378-382.

[5] 于文波,黎绍鹏. 基于现代物种共存理论的入侵生态学概念框架. 生物多样性,2020,28(11): 1362-1375.

[6] Zhang G L, Bai J H, Jia J, Wang W, Wang X, Zhao Q Q, Lu Q Q. Shifts of soil microbial community composition along a short-term invasion chronosequence of *Spartina alterniflora* in a Chinese estuary. Science of the Total Environment, 2019, 657: 222-233.

[7] Aldorfová A, Knobová P, Münzbergová Z. Plant-soil feedback contributes to predicting plant invasiveness of 68 alien plant species differing in invasive status. Oikos, 2020, 129(8): 1257-1270.

[8] Řezáčová V, Řezáč M, Gryndler M, Hršelová H, Gryndlerová H, Michalová T. Plant invasion alters community structure and decreases diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities. Applied Soil Ecology, 2021, 167: 104039.

[9] 付伟,王宁,庞芳,黄玉龙,吴俊,祁珊珊,戴志聪,杜道林. 土壤微生物与植物入侵: 研究现状与展望. 生物多样性, 2017, 25(12): 1295-1302.

[10] 丁兆军,白洋. 根系发育和微生物组研究现状及未来发展趋势. 中国科学: 生命科学,2021,51(10): 1447-1456.

[11] Edwards J, Johnson C, Santos-Medellín C, Lurie E, Podishetty N K, Bhatnagar S, Eisen J A, Sundaresan V. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(8): E911-E920.

[12] Kristin A, Miranda H. The root microbiota—a fingerprint in the soil? Plant and Soil, 2013, 370(1): 671-686.

[13] 吴玲玲,冀瑞卿,徐洋,李玉,贾传文. 蒙古栎纯林内根系及栖息地土壤细菌群落结构及功能预测.吉林农业大学学报,2022. https://doi.org/10.13327/j.jjlau.2022.1785.

[14] Lakshmanan V. Root microbiome assemblage is modulated by plant host factors//Advances in Botanical Research. Amsterdam: Elsevier, 2015: 57-79.

[15] Fitzpatrick C R, Copeland J, Wang P W, Guttman D S, Kotanen P M, Johnson M T J. Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(6): E1157-E1165.

[16] Busby R R, Rodriguez G, Gebhart D L, Yannarell A C. Native *Lespedeza* species harbor greater non-rhizobial bacterial diversity in root nodules compared to the coexisting invader, L. *Cuneata*. Plant and Soil, 2016, 401(1): 427-436.

[17] Wolfe B T, Van Bloem S J. Subtropical dry forest regeneration in grass-invaded areas of Puerto Rico: understanding why *Leucaena leucocephala* dominates and native species fail. Forest Ecology and Management, 2012, 267: 253-261.

[18] 赵广,金杰,韩学琴,王雪梅,邓红山,廖承飞. 干热河谷旱季 3 种典型植被恢复树种光合生理特征. 西南农业学报,2019,32(1): 81-86.

[19] Richardson D M, Rejmánek M. Trees and shrubs as invasive alien species-a global review. Diversity and Distributions, 2011, 17(5): 788-809.

[20] Yan B G, Ji Z H, Fan B, Wang X M, He G X, Shi L T, Liu G C. Plants adapted to nutrient limitation allocate less biomass into stems in an arid-hot grassland. New Phytologist, 2016, 211(4): 1232-1240.

[21] 唐国勇,高成杰,李昆. 植被恢复对干热河谷退化土壤改良的影响. 生态学报,2015,35(15): 5157-5167.

[22] Wang X M, Yan B G, Zhao G, Zhao J X, Shi L T, Liu G C. Responses of *Dodonaea viscosa* growth and soil biological properties to nitrogen and phosphorus additions in Yuanmou dry-hot valley. Journal of Mountain Science, 2018, 15(6): 1283-1298.

[23] 唐国勇,李昆,孙永玉,张春华. 干热河谷 4 种固氮植物根瘤固氮潜力及其影响因素. 林业科学研究,2012,25(4): 432-437.

[24] 王雪梅,闫帮国,赵广,史亮涛,刘刚才,方海东. 云南元谋不同海拔土壤微生物对车桑子碳、氮、磷化学计量特征及土壤特性的影响. 植物生态学报,2017,41(3): 311-324.

[25] Claesson M J, O'Sullivan O, Wang Q, Nikkilä J, Marchesi J R, Smidt H, de Vos W M, Ross R P, O'Toole P W. Comparative analysis of pyrosequencing and a phylogenetic microarray for exploring microbial community structures in the human distal intestine. PLoS One, 2009, 4(8): e6669.

[26] Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, Gerken J, Schweer T, Yarza P, Peplies J, Glöckner F O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. Nucleic Acids Research, 2013, 41(Database issue): D590-D596.

[27] Langille M G I, Zaneveld J, Caporaso J G, McDonald D, Knights D, Reyes J A, Clemente J C, Burkepile D E, Vega Thurber R L, Knight R, Beiko R G, Huttenhower C. Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences. Nature Biotechnology, 2013, 31(9): 814-821.

[28] 潘玉梅,唐赛春,李象钦,韦春强,韦宇静. 氮添加对石漠化区飞机草与本地植物的生长和竞争的影响. 广西科学,2023. https://doi.org/10.13656/j.cnki.gxkx.20240022.001.

[29] Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais R F, Jackson R B. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. Ecological Monographs, 2012, 82(2): 205-220.

[30] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.

[31] Venterink H O, Güsewell S. Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation. Functional Ecology, 2010, 24(4): 877-886.

[32] Guo A N, Zhao Z Q, Zhang P F, Yang Q, Li Y F, Wang G Y. Linkage between soil nutrient and microbial characteristic in an opencast mine, China. Science of the Total Environment, 2019, 671: 905-913.

[33] Han D X, Wang N, Sun X, Hu Y B, Feng F J. Biogeographical distribution of bacterial communities in Changbai Mountain, Northeast China. MicrobiologyOpen, 2018, 7(2): e00529.

[34] Zhu B J, Li C N, Wang J M, Li J B, Li X Z. Elevation rather than season determines the assembly and co-occurrence patterns of soil bacterial communities in forest ecosystems of Mount Gongga. Applied Microbiology and Biotechnology, 2020, 104(17): 7589-7602.

[35] 柳芳洲,游胜方,申知煦,龙丽,李小兰,王倩,何芋岐,秦琳,胡欢. 2 种基质种植下石斛根系内生菌多样性分析. 南方农业学报,2023,54(4): 1186-1197.

[36] 杨娅琳,陈健鑫,武自强,刘丽,张东华,马焕成,伍建榕. 油茶根腐病根际土壤和根系内细菌群落结构及多样性. 经济林研究,2023,41(2): 69-82.

[37] Song Z, Zhang R H, Fu W D, Zhang T, Yan J, Zhang G L. High-throughput sequencing reveals bacterial community composition in the rhizosphere of the invasive plant *Flaveria bidentis*. Weed Research, 2017, 57(3): 204-211.

[38] Zhu P, Wei W, Bai X, Wu N, Hou Y P. Effects of invasive *Rhus typhina* L. on bacterial diversity and community composition in soil. Ecoscience, 2020, 27: 177-184.

[39] Barka E A, Vatsa P, Sanchez L, Gaveau-Vaillant N, Jacquard C, Meier-Kolthoff J P, Klenk H P, Clément C, Ouhdouch Y, van Wezel G P. Taxonomy, physiology, and natural products of Actinobacteria. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2015, 80(1): 1-43.

[40] Wolińska A, Kuźniar A, Zielenkiewicz U, Izak D, Szafranek-Nakonieczna A, Banach A, Błaszczyk M. Bacteroidetes as a sensitive biological indicator of agricultural soil usage revealed by a culture-independent approach. Applied Soil Ecology, 2017, 119: 128-137.

[41] Wang X X, Zhang W, Liu Y, Jia Z J, Li H, Yang Y F, Wang D M, He H B, Zhang X D. Identification of microbial strategies for labile substrate utilization at phylogenetic classification using a microcosm approach. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 153: 107970.

[42] 郝海婷,王若愚,赵霞,王筠,郭志鸿,张玉宝,谢忠奎. 基于高通量测序技术的堆肥对兰州百合根际微生物多样性的影响. 西北农业学报,2017,26(3): 437-447.

[43] Pellegrini A F A, Staver A C, Hedin L O, Charles-Dominique T, Tourgee A. Aridity, not fire, favors nitrogen-fixing plants across tropical savanna and forest biomes. Ecology, 2016, 97(9): 2177-2183.

[44] dos Santos J W M, da Silva J F, dos Santos Ferreira T D, Dias M A M, Fraiz A C R, Escobar I E C, dos Santos R C, de Lima L M, Morgante C V, Fernandes-Júnior P I. Molecular and symbiotic characterization of peanut bradyrhizobia from the semi-arid region of Brazil. Applied Soil Ecology, 2017, 121: 177-184.

[45] Gei M G, Rozendaal D M A, Poorter L, Bongers F, Sprent J I, Garner M D, Aide T M, Andrade J L, Balvanera P, Becknell J M, Brancalion P H S, Cabral G A L, César R G, Chazdon R L, Cole R J, Dalla Colletta G, de Jong B, Denslow J S, Dent D H, DeWalt S J, Dupuy J M, Durán S M, do Espírito Santo M M, Fernandes G W, Nunes Y R F, Finegan B, Moser V G, Hall J S, Hernández-Stefanoni J L, Junqueira A B, Kennard D, Lebrija-Trejos E, Letcher S G, Lohbeck M, Marín-Spiotta E, Martínez-Ramos M, Meave J A, Menge D N L, Mora F, Muñoz R, Muscarella R, Ochoa-Gaona S, Orihuela-Belmonte E, Ostertag R, Peña-Claros M, Pérez-García E A, Piotto D, Reich P B, Reyes-García C, Rodríguez-Velázquez J, Romero-Pérez I E, Sanaphre-Villanueva L, Sanchez-Azofeifa A, Schwartz N B, de Almeida A S, Almeida-Cortez J S, Silver W, de Souza Moreno V, Sullivan B W, Swenson N G, Uriarte M, van Breugel M, van der Wal H, das Dores Magalhães Veloso M, Vester H F M, Vieira I C G, Zimmerman J K, Powers J S. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. Nature Ecology and Evolution, 2018, 2(7): 1104-1111.

[46] Zhalnina K, Louie K B, Hao Z, Mansoori N, da Rocha U N, Shi S J, Cho H, Karaoz U, Loqué D, Bowen B P, Firestone M K, Northen T R, Brodie E L. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. Nature Microbiology, 2018, 3: 470-480.

[47] Hacquard S, Spaepen S, Garrido-Oter R, Schulze-Lefert P. Interplay between innate immunity and the plant microbiota. Annual Review of Phytopathology, 2017, 55: 565-589.

[48] Hu L F, Robert C A M, Cadot S, Zhang X, Ye M, Li B B, Manzo D, Chervet N, Steinger T, van der Heijden M G A, Schlaeppi K, Erb M. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. Nature Communications, 2018, 9(1): 2738.

[49] 刘利玲,李会琳,蒙振思,彭进友,李晓东,彭超,路璐,胥晓. 青杨雌雄株叶际微生物群落多样性和结构的差异. 微生物学报,2020,60(3): 556-569.

[50] 李志,薛晓焱,刘震,蔡齐飞,耿晓东,冯建,周慧娜,张涛,李明婉,王艳梅.山桐子健康和感病植株不同器官区细菌群落结构、多样性与功能预测分析. 林业科学,2022,58(8): 136-148.

[51] Tang R J, Luan M D, Wang C, Lhamo D, Yang Y, Zhao F G, Lan W Z, Fu A G, Luan S. Plant membrane transport research in the post-genomic era. Plant Communications, 2020, 1(1): 100013.

[52] 施河丽,向必坤,朱宗第,左梅,彭五星,尹忠春,王刚,陶德欣,付裕,陆承念,谭军. 施用生石灰对酸化植烟土壤细菌群落结构和代谢功能的影响. 烟草科技,2023,56(5): 8-16.