

严文辉,李志丹,邓逐流,等. 番茄根系分泌物苹果酸和丁香酸对土壤细菌群落结构和潜在功能的影响[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(5): 1340-1347.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.05.021

番茄根系分泌物苹果酸和丁香酸对土壤细菌群落结构和潜在功能的影响

严文辉¹, 李志丹¹, 邓逐流², 谢忱², 谷益安², 雷鹏², 王瑞², 李莎², 徐虹²

(1.南京工业大学生物与制药工程学院,江苏 南京 211816; 2.南京工业大学食品与轻工学院,江苏 南京 211816)

摘要: 苹果酸、丁香酸是番茄根系分泌物的重要组分,将苹果酸、丁香酸作为外源物持续添加到黄瓜田、番茄田土壤中,并通过定量 PCR、扩增子高通量测序及功能预测手段探究苹果酸、丁香酸对土壤细菌群落结构及其潜在功能的影响。结果表明,与对照相比,添加外源丁香酸能显著降低土壤细菌总量,降幅达 50.57%~56.38%,而苹果酸的影响不显著。添加外源苹果酸、丁香酸可明显改变土壤细菌群落组成,可解释 26.53% 的细菌群落变异,苹果酸在黄瓜田、番茄田土壤中均富集假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)细菌,而丁香酸均富集 *Aridibacter*。此外,添加外源苹果酸能显著提高细菌群落对短链有机酸的降解能力,而添加外源丁香酸可显著降低细菌形成生物膜的能力并提高芳香族化合物的降解能力,但上述作用与土地利用方式有关。

关键词: 苹果酸; 丁香酸; 根系分泌物; 土壤细菌群落; 功能预测

中图分类号: S154.36 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2022)05-1340-08

Effects of malic acid and syringic acid from tomato root exudates on soil bacterial community structure and potential function

YAN Wen-hui¹, LI Zhi-dan¹, DENG Zhu-liu², XIE Chen², GU Yi-an², LEI Peng², WANG Rui², LI Sha², XU Hong²

(1.College of Biotechnology and Pharmaceutical Engineering, Nanjing Tech University, Nanjing 211816, China; 2.College of Food Science and Light Industry, Nanjing Tech University, Nanjing 211816, China)

Abstract: Malic acid and syringic acid are important components of tomato root exudates. In this study, malic acid and syringic acid were continuously added to the soil of cucumber and tomato fields as exogenous substances. Quantitative PCR, 16S rRNA amplicon sequencing and function prediction methods were used to explore the effects of malic acid and syringic acid on the bacterial community structure and potential functions. The results showed that syringic acid could significantly reduce the total bacterial abundance by 50.57%–56.38%, while the effect of malic acid was not significant. Malic acid and syringic acid could significantly change the composition of soil bacterial community, and explain 26.53% of the bacterial community variation. Malic

acid enriched *Pseudonocardia* in cucumber field soil and tomato field soil, while syringic acid enriched *Aridibacter*. In addition, the addition of exogenous malic acid can significantly increase the ability of bacterial community in short-chain organic acids metabolism, while the addition of exogenous syringic acid can significantly reduce the ability of soil bacterial community in biofilm formation and increase the a-

收稿日期:2022-01-10

基金项目:国家自然科学基金项目(42177271);江苏省重点研发计划项目(BE2019390)

作者简介:严文辉(1997–),男,江西赣州人,硕士研究生,主要从事环境微生物技术研究。(E-mail) yanwenhui97@outlook.com

通讯作者:谷益安, (E-mail) yian.gu@hotmail.com

bility in degradation of aromatic compounds, but these effects are related to the type of land use.

Key words: malic acid; syringic acid; root exudation; soil bacterial community; function prediction

微生物参与土壤中众多的生化反应,是有机质的分解者和碳氮循环的驱动者,在土壤生态系统的养分循环中扮演着重要角色^[1]。土壤微生物对植物生长具有重要意义,不仅可促进植株生长和养分吸收,还能缓解植物病害侵染和非生物胁迫^[2-6]。植物将光合作用合成的11%~44%的碳以有机分泌物的形式释放至根际^[7-8],植物根系分泌物包括有机酸和糖类等低相对分子质量化合物^[9]。根系分泌物能够介导植物和微生物间的互作,例如植物可通过分泌特定根系分泌物来抵御病害侵染。酚酸类物质与植物抗病性密切相关,例如油棕榈分泌的丁香酸能够强烈抑制茎腐病原菌的生长^[10],番茄根系分泌物中的咖啡酸能够抑制青枯病病原菌生长^[11],黄瓜分泌的香草酸能够降低根际中潜在致病菌木霉菌(*Trichoderma*)和镰刀菌(*Fusarium*)的相对丰度^[12]。有趣的是,植物根系分泌物还可通过富集有益菌群来间接提高其对外界胁迫的适应性,例如有机酸是植物吸引有益菌的重要根系分泌物组分。当拟南芥叶片被病原菌丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae* strain Pst DC3000)侵染时,其根系会分泌苹果酸以吸引有益菌枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis* strain FB17)从而其增强抗病能力^[13];植物促生菌解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6)对香蕉根系分泌的苹果酸表现出强烈的趋化性^[14]。

番茄是中国重要的经济作物,其根系分泌物中含有较高比例的丁香酸和苹果酸,二者在调控番茄植株和土壤微生物互作过程中发挥了重要作用^[15-17]。例如番茄分泌的苹果酸能吸引有益菌解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens* T-5)^[15]和荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens* WCS365)^[18-19]在其根际定殖;病原菌 *Agrobacterium tumefaciens* B6 的侵染可诱导番茄根系分泌具有广谱抑菌作用的丁香酸^[20]。尽管苹果酸、丁香酸对番茄生长具有重要作用,但其对土壤微生物组成及功能的影响尚不明确。根际土壤微生物来源于土壤,在不同土壤中种植相同的作物可能形成不同的根际微生物群落^[21],因此供试土壤是研究根系分泌物对土壤微生物调控作用不可忽视的因素。天然根系分泌物的组成十分复杂,因此许多研究采用化学标准

品配制的溶液模拟根系分泌物,以阐明根系分泌物对微生物群落的调控作用^[12,22-23]。根系分泌物对土壤微生物的影响在一定程度上与物质浓度有关^[24],例如香草酸仅在浓度较高的情况下才能对镰刀菌(*Fusarium*)产生抑制作用^[12]。据估算,植物土壤中根系分泌物的分泌量(以碳计)约为0.05~0.10 mg/(g·d)^[25-27]。本研究将苹果酸、丁香酸作为外源物,以较低剂量持续添加到黄瓜田、番茄田土壤中,借以模拟根系分泌物的自然分泌过程,并通过定量 PCR、16S rRNA 扩增子高通量测序及功能预测手段探究苹果酸、丁香酸对土壤细菌总量、群落组成和群落潜在功能的影响。

1 材料与方法

1.1 供试土壤

供试土壤分别采自南京市江宁区麒麟街道番茄田、南京市江宁区谷里街道黄瓜田。使用土钻采集0~20 cm 表层土壤,自然风干后过10目筛,混匀后用于后续研究。

黄瓜田土壤的理化性质:土壤 pH 值 5.76,电导率 583.00 $\mu\text{S}/\text{cm}$,可溶性有机碳含量 101.73 mg/kg,铵态氮含量 7.48 mg/kg,硝态氮含量 62.61 mg/kg。番茄田土壤的理化性质:土壤 pH 值 5.42,电导率 241.67 $\mu\text{S}/\text{cm}$,可溶性有机碳含量 36.13 mg/kg,铵态氮含量 23.56 mg/kg,硝态氮含量 235.48 mg/kg。

1.2 苹果酸、丁香酸添加方法

分别取5g土壤置于9孔板的单孔内,2种土壤各设置3个处理:(1)丁香酸处理,(2)苹果酸处理,(3)无菌水(对照),每个处理设3个重复。研究发现,植物根系土壤中根系分泌物的分泌量(以碳计)约为0.05~0.10 mg/(g·d)^[25-27]。根据上述研究结果,本研究初步设置土壤中苹果酸、丁香酸的终含量(以碳计)为0.075 mg/g。

具体操作过程如下:分别配制3.667 g/L苹果酸、2.396 g/L丁香酸水溶液,然后用 NaOH 溶液调节 pH 值至7.0,以排除苹果酸、丁香酸对土壤 pH 值的影响,并过滤除菌。试验期间,每周一、周四分2次添加无菌水、无菌苹果酸溶液和无菌丁香酸溶液,

每孔(共计 5 g 土壤)添加 1 ml 溶液或无菌水。将 9 孔板于 25 ℃ 条件下培养,每隔 2 d 称取孔板质量以维持土壤含水量为最大持水量的 60%,6 周后收集土壤并立即提取土壤 DNA。

1.3 土壤 DNA 的提取及实时荧光定量 PCR

采用 DNeasy PowerSoil DNA 提取试剂盒(QIAGEN)提取土壤总 DNA,提取步骤参照产品说明书。用 Nano Drop(Thermo Scientific)微量核酸定量仪测定所提取 DNA 的质量和浓度。提取含有 16S rRNA 基因序列的质粒(pMD19-T 载体),测定 DNA 浓度后以 10 倍为间隔梯度稀释为实时荧光定量 PCR 的标准品,将各浓度标准品进行实时荧光定量 PCR 测定,得到 C_t 值,以 DNA 浓度为纵坐标、 C_t 值为横坐标建立标准曲线。引物采用细菌通用引物 F338(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')、R518(5'-ATTACCGCGGCTGCTGG-3'),使用 SYBR Premix Ex Taq 试剂盒(TaKaRa)和 7500 快速实时荧光定量 PCR 系统(Applied Biosystems)。每个样品设置 3 个重复,以灭菌 ddH₂O 作为阴性对照。

1.4 细菌群落组成分析

使用细菌通用引物 563F(5'-AYTGGGYDTA-AAGVG-3')、802R(5'-TACNVGGGTATCTAATCC-3')对 16S rRNA 基因 V4 高变区进行 PCR 扩增,25.00 μl PCR 扩增体系包括 5.00 μl 5×反应缓冲液、5.00 μl 5×嘌呤脱氧核苷酸和胞嘧啶脱氧核苷酸高含量基因的 PCR 扩增缓冲液(GC buffer)、2.00 μl 脱氧核糖核苷三磷酸 dNTP(2.5 mmol/L)、1.00 μl 正向引物(10 μmol/L)、1.00 μl 反向引物(10 μmol/L)、2.00 μl DNA 模板、8.75 μl ddH₂O、0.25 μl Q5 DNA 酶。扩增程序:98 ℃ 预变性 2 min;98 ℃ 变性 15 s,55 ℃ 退火 30 s,72 ℃ 延伸 30 s,72 ℃ 延伸 5 min,25~30 个循环。PCR 产物经琼脂糖凝胶电泳和 Nano Drop 微量核酸定量仪检测后送至上海派森诺生物科技有限公司进行双向 MiSeq 测序。测序数据使用 UPARSE 标准操作流程^[28]进行降噪;对同一样本的双向序列进行装配,去除低质量序列(最大期望误差为 1.0)并用 UCHIME 方法^[29]去除嵌合体(Chimera),然后将序列按照 97% 的相似性阈值指派为操作分类单元(Operational taxonomic unit, OTU)。使用 Mothur^[30]将所得样本的序列数量统一为最小序列数量(14 597 条)。OTU 的分类地位使用核糖体数据库项目(RDP Pipeline)^[31]进行注释,置信阈值为 80%。

1.5 细菌群落功能的预测

用 Tax4Fun^[32]对细菌群落功能进行预测。Tax4Fun 基于最小 16S rRNA 序列相似度的最近邻法实现,提取 KEGG 数据库原核生物全基因组 16S rRNA 基因序列后,用 BLASTN 算法将其比对到 SILVA SSU Ref NR 数据库(BLAST bitscore>1 500)建立相关矩阵,采用 UProC、PAUDA 2 种方法注释 KEGG 数据库中的原核生物全基因组功能信息,然后将其对应到 SILVA 数据库中,实现 SILVA 数据库功能注释。测序样品以 SILVA 数据库中的序列作为参考序列,聚类得出 OTU,进而获取功能注释信息^[33]。Tax4Fun 分析基于 R 语言包 Tax4Fun2。

1.6 数据分析

用 SPSS 21 进行方差分析(ANOVA, Tukey 检验法)。用 Mothur 计算样本间的 Bray-Curtis 距离矩阵并构建聚类树。多元回归树(Multivariate regression tree, MRT)分析使用 R(3.2.0)中的 Vegan、Mvpart、MVPARTwrap 软件包,分析基于 OTU 数据的 Hellinger 转换。细菌群落属水平的热图采用 R(heatmap 包)绘制,处理间差异使用 Lefse^[34]软件进行分析,筛选标准为 $P<0.05$ 和线性判别分析(Linear discriminant analysis, LDA)结果>2。

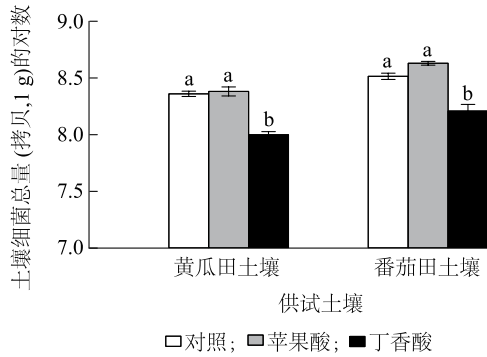
2 结果与分析

2.1 添加外源苹果酸、丁香酸对黄瓜田和番茄田土壤总细菌含量的影响

实时荧光定量 PCR 结果表明,添加外源苹果酸时,土壤中的总细菌含量略有上升,但与对照相比变化不显著。与对照相比,添加外源丁香酸能显著降低土壤中的细菌总量($P<0.05$),在黄瓜田、番茄田土壤中的降幅分别为 56.38%、50.57%,添加外源苹果酸、丁香酸对土壤中细菌总量的影响在 2 种土壤中呈现相同的趋势(图 1)。

2.2 添加外源苹果酸、丁香酸对黄瓜田和番茄田细菌群落组成的影响

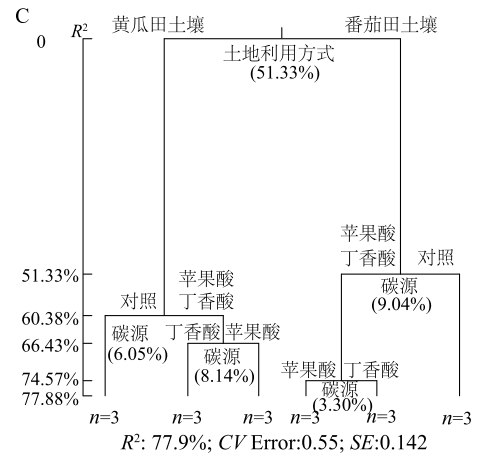
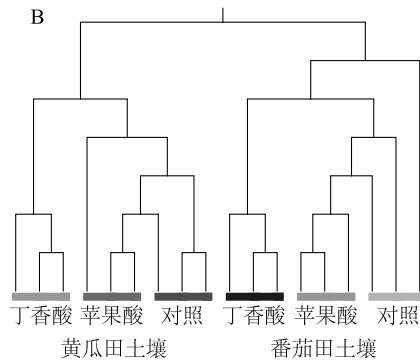
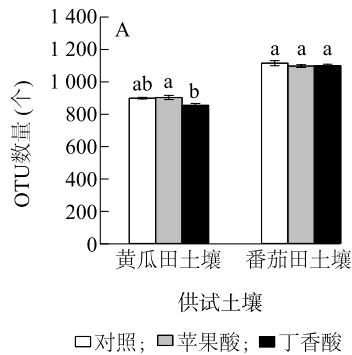
尽管供试黄瓜田、番茄田土壤细菌 OTU 差异明显(黄瓜田土壤的 OTU 数量为 855~903 个,番茄田土壤的 OTU 数量为 1 100~1 115 个),但是与对照相比,添加外源苹果酸、丁香酸对黄瓜田、番茄田土壤中的 OTU 数量均无显著影响(图 2A)。在黄瓜田土壤中,添加外源苹果酸处理的土壤细菌 OTU 数量显著高于添加外源丁香酸处理($P<0.05$)。



同一类土壤中的不同处理间标有不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

图1 添加外源苹果酸、丁香酸对土壤总细菌含量的影响

Fig.1 Response of soil bacterial abundance to exogenous addition of malic acid and syringic acid



OTU:操作分类单元;CV Error:交叉验证误差;SE:标准差。A:土壤细菌 OTU 数量;B:基于 Bray-Curtis 距离的聚类分析结果;C:细菌群落多元回归分析结果。同一类土壤中不同处理间标有不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

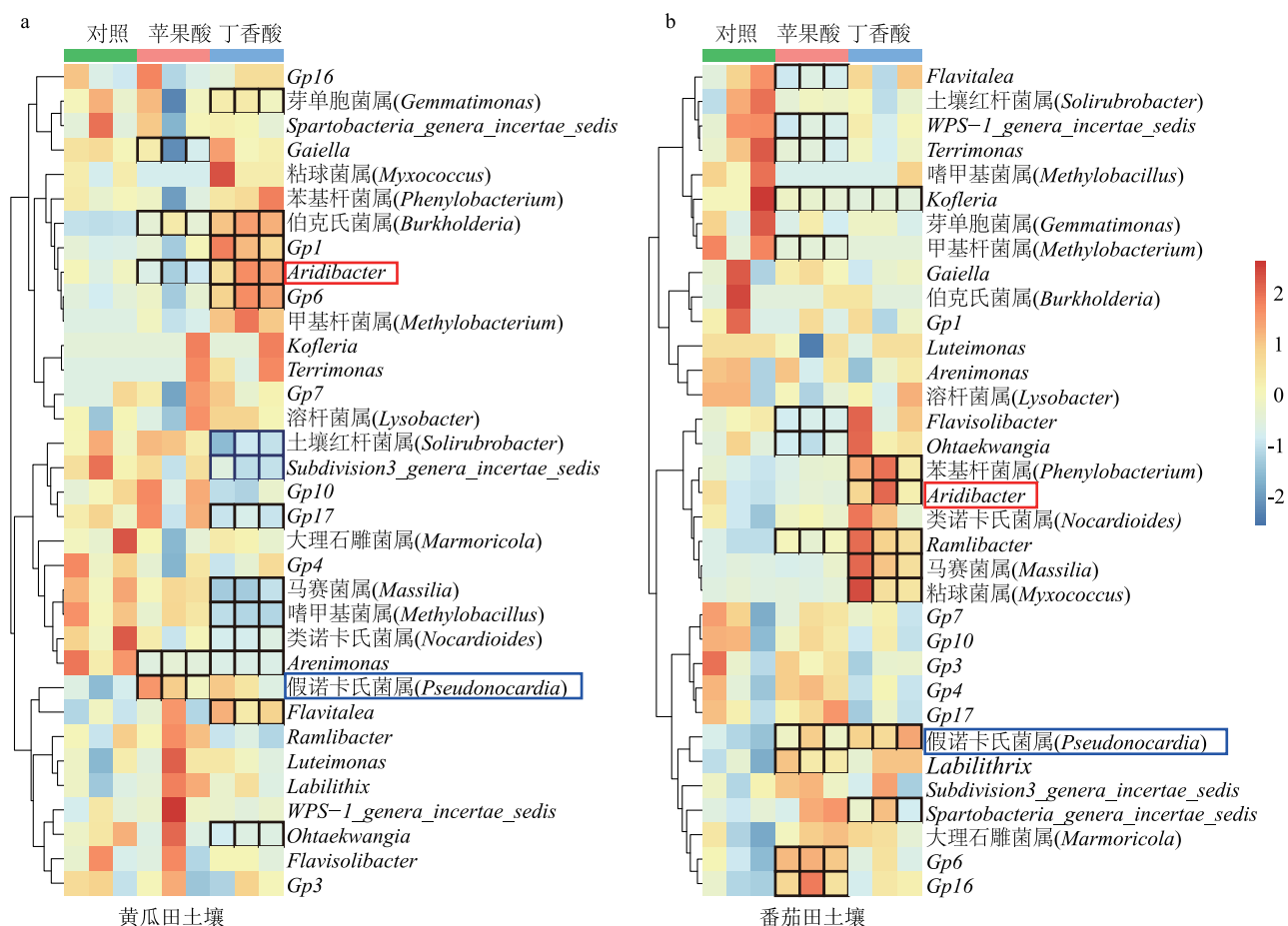
图2 不同土壤细菌群落组成的差异

Fig.2 Differences in the composition of soil bacterial communities

本研究共检测到 167 个细菌属,其中相对丰度排名前 20% (共 34 个) 的属占比较高,34 个细菌属的相对丰度累计可达 40.14%。热图分析结果显示,添加外源苹果酸、丁香酸对主要细菌属(相对丰度排名前 20%)的相对丰度有明显影响。在黄瓜田土壤中,添加外源苹果酸诱导了 *Burkholderia*、*Pseudonocardia* 属的富集(LDA 结果 > 3 , $P < 0.05$),分别比对照高 17.82 倍、1.55 倍;同时,添加外源苹果酸显著降低了 *Gaiella*、*Aridibacter*、*Arenimonas* 3 个属的相对丰度。添加外源丁香酸显著提高了 *Gp6*、*Burkholderia*、*Flavitalea*、*Aridibacter*、*Gp1* 和 *Methylobacterium* 共 6 个属的相对丰度,比对照高 1.13~47.73 倍,并显著降低了 *Nocardoides*、*Massilia*、*Methylobacillus*、*Arenimonas*、*Subdivision3 _ genera _ incertae _ sedis*、*Solirubrobacter*、*Gp17* 和 *Ohtaekwangia* 共 8 个细菌属

的相对丰度(图 3a)。

在番茄田土壤中,添加外源苹果酸后,土壤中富集了 *Gp6*、*Ramlibacter*、*Gp16*、*Pseudonocardia* 和 *Labilithrix* 共 5 个细菌属,相对丰度比对照高 0.94~2.33 倍,而显著降低了 *WPS-1 _ genera _ incertae _ sedis*、*Kofleria*、*Flavisolibacter*、*Methylobacillus*、*Terrimonas*、*Flavitalea* 和 *Ohtaekwangia* 共 7 个属的相对丰度。添加外源丁香酸后,土壤中富集的细菌属共有 7 个:*Spartobacteria _ genera _ incertae _ sedis*、*Ramlibacter*、*Massilia*、*Pseudonocardia*、*Phenylobacterium*、*Myxococcus*、*Aridibacter*, 比对照高 0.19~11.70 倍,相对丰度显著降低的属仅有 *Kofleria* (图 3b)。有趣的是,添加外源苹果酸在 2 种土壤中均能显著富集 *Pseudonocardia*,而添加外源丁香酸在 2 种土壤中均能显著富集 *Aridibacter*。



a: 黄瓜田土壤细菌在属水平的热图; b: 番茄田土壤细菌在属水平的热图。黑框表示相同土壤中与对照差异显著; 蓝框、红框表示添加外源苹果酸、丁香酸在黄瓜田、番茄田土壤中共同富集的类型。部分拉丁名暂无统一的中文名。

图3 添加外源苹果酸、丁香酸对土壤中主要细菌属 (Top 20%) 相对丰度的影响

Fig.3 Effects of malic acid and syringic acid on the relative abundance of major bacterial genera (top 20%) in soil

2.3 添加外源苹果酸、丁香酸对黄瓜田和番茄田土壤细菌群落潜在功能的影响

细菌菌群以生物膜的形式在植物根表面定殖, 形成生物膜是根际菌群影响植物生长的功能基础。Tax4Fun 功能预测结果表明, 与对照相比, 添加外源苹果酸在 2 种土壤中对生物膜形成均无显著影响, 而添加外源丁香酸则均能抑制细菌生物膜形成, 在黄瓜田、番茄田土壤中, 生物膜形成的功能丰度分别比对照低 0.206 个百分点、0.282 个百分点, 且添加外源丁香酸在番茄田土壤中的作用显著 (图 4a)。

丁香酸是一种芳香烃, 添加外源丁香酸可以提高土壤细菌对芳香族化合物的降解能力, 与对照相比, 添加外源丁香酸在黄瓜田、番茄田土壤中对芳香族化合物降解能力的增幅分别为 0.226 个百分点、0.347 个百分点, 并且在番茄田土壤中的作用显著。此外, 添加外

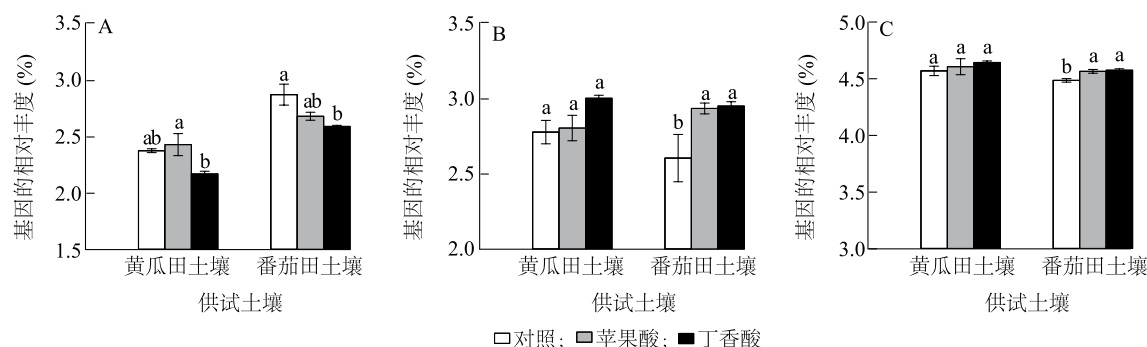
源苹果酸同样提高了番茄田土壤细菌群落对芳香族化合物的降解能力 (图 4b)。苹果酸属于短链有机酸, 添加外源苹果酸处理能够提高土壤细菌对短链有机酸的降解能力, 与对照相比, 在黄瓜田、番茄田土壤中土壤细菌对短链有机酸的降解能力分别提高了 0.037 个百分点、0.080 个百分点, 并且在番茄田土壤中的作用显著; 此外, 与对照相比, 添加外源丁香酸处理同样提高了番茄田土壤对短链有机酸的降解能力 (图 4c)。

3 讨论

在本研究中, 添加外源苹果酸虽然能提高细菌总量, 但是影响不显著, 可能由于外源苹果酸施加剂量较低造成的。例如, 以往的研究发现, 苹果酸浓度越低, 其对根际促生菌 *Bacillus subtilis* FB17 的吸引效果越弱^[13]。与苹果酸不同的是, 添加外源丁香酸可显著降

低黄瓜田、番茄田土壤细菌总量。有研究发现,丁香酸可以通过破坏细胞膜渗透性来抑制大肠杆菌(*Escherichia coli*)^[35]、酒类酒球菌(*Oenococcus oeni*)^[36]、阪崎克罗诺杆菌(*Cronobacter sakazakii*)^[37]的生长,因此添

加外源丁香酸能够降低土壤中细菌总量可能与其抗菌能力有关。此外,添加外源苹果酸、丁香酸对细菌总量的影响在不同土壤中的表现一致,说明不同来源的土壤微生物群落对于同一物质的响应存在相似性。



A: 生物膜形成相关基因的相对丰度; B: 芳香族化合物降解相关基因的相对丰度; C: 短链有机酸降解相关基因的相对丰度。相同土壤中处理间不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

图4 基于Tax4Fun功能预测的黄瓜田和番茄田土壤中细菌群落潜在功能的差异

Fig.4 Potential functional differences of soil bacterial communities in cucumber and tomato fields based on Tax4Fun functional prediction

添加外源苹果酸、丁香酸能够显著地改变土壤细菌组成,但与对照相比,添加外源苹果酸、丁香酸处理的 OTU 数量没有显著变化,说明二者对土壤细菌群落组成的影响是通过改变某些细菌类群的丰度实现的。例如,在不同土地利用方式的土壤中,苹果酸均能显著提高假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)的相对丰度,而丁香酸均能显著提高 *Aridibacter* 的相对丰度。*Pseudonocardia* 隶属于放线菌门(Actinobacteria)假诺卡氏菌科(Pseudonocardiaceae)^[38],有研究发现该属细菌具有降解芳香族化合物的功能及潜在的抑菌功能^[39-42],但其与植物的关联尚不明确。*Aridibacter* 是植物根际的主要细菌^[43-45],具有反硝化功能^[42],遗憾的是,该细菌属与植物的关系有待深入研究。碳是土壤微生物生存的一大限制因素^[45],添加外源的含碳有机物可以为土壤微生物的生长提供营养^[7,46-47],因此苹果酸、丁香酸可能作为直接的营养物质来提高 *Pseudonocardia*、*Aridibacter* 的丰度。另一方面,土壤细菌之间存在资源竞争关系,添加碳源可能缓解细菌之间的竞争关系从而导致 *Pseudonocardia*、*Aridibacter* 的丰度提高^[48-49]。

生物膜是大量微生物细胞由胞外聚合物包裹形成的膜状结构,生物膜的形成是微生物在植物中成功定殖的先决条件^[14]。以往的研究发现,苹果酸能够促进多种微生物形成生物膜^[13-15,18-19],但是本研究发现,苹果酸对生物膜形成的作用不显著,可能由

于苹果酸的施加剂量较低^[24]。在番茄田土壤中添加外源丁香酸可显著抑制细菌生物膜的形成潜能,或与丁香酸的抑菌特性相关^[10,35]。在土壤中添加外源某些物质可能富集该类物质的降解细菌类群,例如近期的研究发现,长期的秸秆还田可富集秸秆降解真菌,从而加速秸秆腐解速率^[50],酚类化合物可以诱导根际酚酸降解微生物的富集^[51]。本研究发现,添加外源丁香酸可富集芳香族化合物降解菌,添加外源苹果酸可富集短链有机酸降解菌。值得注意的是,添加外源苹果酸同样可富集芳香族化合物降解菌,而添加外源丁香酸则富集了短链有机酸降解菌。在本研究中,添加外源苹果酸处理土壤中富集的真诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)是一种可有效降解芳香族化合物的细菌类群^[52-53]。植物根际富集的真菌微生物群落与土壤来源有关^[21,54-55]。在本研究中,添加外源苹果酸、丁香酸仅在番茄田土壤中能显著提升芳烃、短链有机酸降解菌的相对丰度,而在黄瓜田土壤中的作用不显著,说明不同利用类型的土壤微生物对植物根系分泌物的响应存在差异。

4 结论

添加外源苹果酸对土壤细菌总量的影响不显著,而添加外源丁香酸能显著降低土壤细菌总量。添加外源苹果酸、丁香酸均能显著改变土壤细菌群落组成,添加外源苹果酸在黄瓜田、番茄田土壤中均

能富集假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)细菌,而添加外源丁香酸在黄瓜田、番茄田土壤中均能富集 *Aridibacter* 属细菌。添加外源苹果酸能显著提高细菌群落的短链有机酸降解能力,添加外源丁香酸可降低细菌生物膜的形成能力并提高细菌群落对芳香族化合物的降解能力,但上述作用与土壤利用方式有关。

参考文献:

- [1] 罗永清,赵学勇,李美霞. 植物根系分泌物生态效应及其影响因素研究综述[J]. 应用生态学报, 2012, 23(12): 3496-3504.
- [2] 沈仁芳,赵学强. 土壤微生物在植物获得养分中的作用[J]. 生态学报, 2015, 35(20): 6584-6591.
- [3] 邓晓,李勤奋,侯宪文,等. 香蕉枯萎病与健康蕉园土壤微生物群落功能多样性的比较研究[J]. 土壤通报, 2013, 44(2): 355-362.
- [4] 李华山,雷鹏,许宗奇,等. 耐盐促生菌 *Agrobacterium* sp.DF-2 增强黄瓜幼苗耐盐性的研究[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(3): 654-661.
- [5] 刘琴,徐健,祁建杭,等. 萎谢氏链霉菌 SR-1102 对番茄枯萎病的防治及根际微生物的影响[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(5): 1133-1138.
- [6] 张云霞,雷鹏,许宗奇,等. 一株高效解磷菌 *Bacillus subtilis* JT-1 的筛选及其对土壤微生态和小麦生长的影响[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(5): 1073-1080.
- [7] BAIS H P, WEIR T L, PERRY L G, et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms[J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57(1): 233-266.
- [8] 史刚荣. 植物根系分泌物的生态效应[J]. 生态学杂志, 2004, 23(1): 97-101.
- [9] 王亚,冯发运,葛静,等. 植物根系分泌物对土壤污染修复的作用及影响机理[J]. 生态学报, 2022, 42(3): 1-14.
- [10] CHONG K P, ROSSALL S, ATONG M. *In vitro* antimicrobial activity and fungitoxicity of syringic acid, caffeic acid and 4-hydroxybenzoic acid against *Ganoderma boninense* [J]. Journal of Agricultural Science, 2009, 1(2): 15-20.
- [11] GU Y, WEI Z, WANG X Q, et al. Pathogen invasion indirectly changes the composition of soil microbiome via shifts in root exudation profile[J]. Biology and Fertility of Soils, 2016, 52(7): 997-1005.
- [12] CHEN S, YU H, ZHOU X, et al. Cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedling rhizosphere *Trichoderma* and *Fusarium* spp. communities altered by vanillic acid [J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 2195.
- [13] RUDRAPPA T, CZYMMEK K J, PARE P W, et al. Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria[J]. Plant Physiology, 2008, 148(3): 1547-1556.
- [14] YUAN J, ZHANG N, HUANG Q W, et al. Organic acids from root exudates of banana help root colonization of PGPR strain *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6 [J]. Scientific Reports, 2015, 5: 13438.
- [15] TAN S Y, YANG C L, MEI X L, et al. The effect of organic acids from tomato root exudates on rhizosphere colonization of *Bacillus amyloliquefaciens* T-5 [J]. Applied Soil Ecology, 2013, 64(1): 15-22.
- [16] MÉNDEZ J, BROWN S A. Phenols and coumarins of tomato plants [J]. Revue Canadienne De Botanique, 1971, 49(12): 2097-2100.
- [17] NEFZI A, ABDALLAH R A B, JABNOUN-KHIAREDDINE H, et al. Management of fusarium crown and root rot of tomato by *Solanum linnaeanum* L. extracts [J]. Scientia Horticulturae, 2018, 238: 204-214.
- [18] LING N, RAZA W, MA J H, et al. Identification and role of organic acids in watermelon root exudates for recruiting *Paenibacillus polymyxa* SQR-21 in the rhizosphere [J]. European Journal of Soil Biology, 2011, 47(6): 374-379.
- [19] WEERT S D, VERMEIREN H, MULDER I H M, et al. Flagella-driven chemotaxis towards exudate components is an important trait for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2002, 15(11): 1173-1180.
- [20] MÉNDEZ J, BROWN S A. Changes in the phenolic metabolism of tomato plants infected by *Agrobacterium tumefaciens* [J]. Canadian Journal of Botany, 1971, 49(12): 2101-2105.
- [21] GU Y, DONG K, GEISEN S, et al. The effect of microbial inoculant origin on the rhizosphere bacterial community composition and plant growth-promotion [J]. Plant and Soil, 2020, 452(1/2): 105-117.
- [22] WANG Z L, ZHANG J H, WU F Z, et al. Changes in rhizosphere microbial communities in potted cucumber seedlings treated with syringic acid [J]. PLoS One, 2018, 13(6): e0200007.
- [23] ZHOU X G, WU F Z, XIANG W S. Syringic acid inhibited cucumber seedling growth and changed rhizosphere microbial communities [J]. Plant Soil and Environment, 2014, 60(4): 158-164.
- [24] ZHOU X G, ZHANG J H, PAN D D, et al. *p*-Coumaric can alter the composition of cucumber rhizosphere microbial communities and induce negative plant-microbial interactions [J]. Biology and Fertility of Soils, 2018, 54(3): 363-372.
- [25] BAUDOUIN E, BENIZRI E, GUCKERT A. Impact of artificial root exudates on the bacterial community structure in bulk soil and maize rhizosphere [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(9): 1183-1192.
- [26] IJIMA M, GRIFFITHS B S, BENGOUGH A G. Sloughing of cap cells and carbon exudation from maize seedling roots in compacted sand [J]. New Phytologist, 2010, 145(3): 477-482.
- [27] TROFYMOW J A, COLEMAN D C, CAMBARDELLA C. Rate of rhizodeposition and ammonium depletion in the rhizosphere of axenic oat roots [J]. Plant and Soil, 1987, 97(3): 333-344.
- [28] EDGAR R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from mi-

- crobal amplicon reads[J]. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [29] EDGAR R C, HAAS B J, CLEMENTE J C, et al. UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection[J]. *Bioinformatics*, 2011, 27(16): 2194-2200.
- [30] SCHLOSS P D, WESTCOTT S L, RYABIN T, et al. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(23): 7537-7541.
- [31] WANG Q, GARRITY G M, TIEDJE J M, et al. Nave Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(16): 5261.
- [32] ABHAUER K P, WEMHEUER B, DANIEL R, et al. Tax4Fun: predicting functional profiles from metagenomic 16S rRNA data[J]. *Bioinformatics*, 2015, 31(17): 2882-2884.
- [33] 翟亚萍,王绍明,刘 鸯,等. 不同种植地苜蓿根际土壤细菌群落结构多样性差异分析[J]. *新疆农业科学*, 2021, 58(5): 955-964.
- [34] SEGATA N, IZARD J, WALDRON L, et al. Metagenomic biomarker discovery and explanation[J]. *Genome Biology*, 2011, 12(6): R60.
- [35] ZALDIVAR J, INGRAM L O. Effect of organic acids on the growth and fermentation of ethanologenic *Escherichia coli* LY01[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 1999, 66(4): 203-210.
- [36] CAMPOS F M, COUTO J A, FIGUEIREDO A R, et al. Cell membrane damage induced by phenolic acids on wine lactic acid bacteria[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2009, 135(2): 144-151.
- [37] SHI C, SUN Y, ZHENG Z W, et al. Antimicrobial activity of syringic acid against *Cronobacter sakazakii* and its effect on cell membrane[J]. *Food Chemistry*, 2016, 197(A): 100-106.
- [38] 潘晓轩,葛琴雅,潘 皎. 假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)微生物对壁画和岩画类文物的危害[J]. *微生物学报*, 2015, 55(7): 813-818.
- [39] QI M, HUANG H, ZHANG Y, et al. Novel tetrahydrofuran (THF) degradation-associated genes and cooperation patterns of a THF-degrading microbial community as revealed by metagenomic[J]. *Chemosphere*, 2019, 231: 173-183.
- [40] ZHENG M Q, HAN Y X, HAN H J, et al. Synergistic degradation on phenolic compounds of coal pyrolysis wastewater (CPW) by lignite activated coke-active sludge (LAC-AS) process: Insights into succession of microbial community under selective pressure[J]. *Bioresource Technology*, 2019, 281: 126-134.
- [41] ZHAO R X, FENG J, LIU J, et al. Deciphering of microbial community and antibiotic resistance genes in activated sludge reactors under high selective pressure of different antibiotics[J]. *Water Research*, 2019, 151: 388-402.
- [42] SONG J, LI Q, DZAKPASU M, et al. Integrating stereo-elastic packing into ecological floating bed for enhanced denitrification in landscape water [J]. *Bioresource Technology*, 2019, 299: 122601.
- [43] 程 琳. 不同荒漠草原和主要植物根际土壤细菌多样性研究[D]. 兰州:兰州理工大学, 2017.
- [44] 孔令姣. 石油污染土壤的生物修复及细菌多样性研究[D]. 兰州:兰州理工大学, 2017.
- [45] BARDGETT R D, PUTTEN W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. *Nature*, 2014, 515(7528): 505-511.
- [46] BADRI D V, VIVANCO J M. Regulation and function of root exudates[J]. *Plant Cell and Environment*, 2009, 36(6): 666-681.
- [47] ALAGIĆ S C, MALUCKOV B S, RADOJIĆIĆ V B. How can plants manage polycyclic aromatic hydrocarbons? May these effects represent a useful tool for an effective soil remediation? A review[J]. *Clean Technologies and Environmental Policy*, 2015, 17(3): 597-614.
- [48] 谷益安,孙 晨,陈嘉欣,等. 添加葡萄糖和胞外多糖条件下土壤细菌多样性与青枯病原菌入侵关系研究[J]. *土壤通报*, 2020, 51(1): 115-121.
- [49] MALLON C A, POLY F, LE ROUX X, et al. Resource pulses can alleviate the biodiversity-invasion relationship in soil microbial communities[J]. *Ecology*, 2015, 96(4): 915-926.
- [50] 纪 程,孙玉香,孟 圆,等. 稻麦轮作体系长期秸秆还田对土壤真菌群落结构及秸秆降解潜力的影响[J/OL]. *农业环境科学学报*, 2021. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/12.1347.S.20211009.1912.011.html>.
- [51] BLUM U, STAMAN K L, FLINT L J, et al. Induction and/or selection of phenolic acid-utilizing bulk-soil and rhizosphere bacteria and their influence on phenolic acid phytotoxicity[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(9): 2059-2078.
- [52] KOHLWEYER U, THIEMER B, SCHRDER T, et al. Tetrahydrofuran degradation by a newly isolated culture of *Pseudonocardia* sp. strain K1[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2000, 186(2): 301-306.
- [53] CHEN S C, DUAN G L, DING K, et al. DNA stable-isotope probing identifies uncultivated members of *Pseudonocardia* associated with biodegradation of pyrene in agricultural soil[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2018, 94(3): fty026.
- [54] 刘斯哈,郑旭阳,钟 川,等. 2种嫁接番茄根系分泌活性物质对番茄青枯病及根际微生物的影响[J]. *南方农业学报*, 2021, 52(12): 3382-3391.
- [55] 裴 妍,任 祺,李秋桦,等. 云烟121健康与感黑胫病烟株根系及根际土壤丛枝菌根真菌差异研究[J]. *南方农业学报*, 2022, 53(6): 1502-1512.

(责任编辑:徐 艳)