



# 土壤理化性质驱动烤烟根际细菌群落的组配及其共现性网络互作

江其朋<sup>1</sup>, 余佳敏<sup>2</sup>, 王金峰<sup>1</sup>, 刘东阳<sup>3</sup>, 龚杰<sup>1</sup>, 江连强<sup>3</sup>, 张淑婷<sup>1</sup>,  
余祥文<sup>2</sup>, 李石力<sup>1</sup>, 杨亮<sup>1</sup>, 刘晓姣<sup>1</sup>, 王悦<sup>1</sup>, 王勇<sup>3</sup>, 丁伟<sup>1\*</sup>

- 1 西南大学 植物保护学院, 重庆 400715
- 2 中国烟草总公司 四川省公司, 四川 成都 610041
- 3 中国烟草总公司 四川省公司 凉山州公司, 四川 西昌 615100

江其朋, 余佳敏, 王金峰, 刘东阳, 龚杰, 江连强, 张淑婷, 余祥文, 李石力, 杨亮, 刘晓姣, 王悦, 王勇, 丁伟. 土壤理化性质驱动烤烟根际细菌群落的组配及其共现性网络互作[J]. 微生物学报, 2023, 63(3): 1168-1184.

JIANG Qipeng, YU Jiamin, WANG Jinfeng, LIU Dongyang, GONG Jie, JIANG Lianqiang, ZHANG Shuting, YU Xiangwen, LI Shili, YANG Liang, LIU Xiaojiao, WANG Yue, WANG Yong, DING Wei. Soil properties affect bacterial community assembly and co-occurrence network in tobacco rhizosphere[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(3): 1168-1184.

**摘要:**【目的】解析土壤微生物在植物根际的组配机制对于认识和维护农田生态系统的稳定性至关重要。【方法】通过 Illumina 高通量测序和生物信息学分析方法明确了我国主要种植烟草生态区烤烟根际土壤细菌群落与土壤理化性质的互作关系。【结果】烤烟根际细菌类群主要为放线菌纲(*Actinobacteria*)、 $\alpha$ -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)、 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)和嗜热油菌纲(*Thermoleophilia*)。细菌群落组成按生态区聚类,且样本空间距离和细菌群落相似度显著负相关。共现性网络分析表明,烤烟根际细菌群落间协同作用大于拮抗作用,武陵秦巴生态区、黄淮平原生态区、南岭丘陵生态区和沂蒙丘陵生态区细菌群落高度模块化,小单胞菌属(*Micromonospora*)为南岭丘陵生态区和黄淮生态区细菌共现性网络的网络中心,*Bryobacter* 和气单胞菌属(*Arenimonas*)为南岭丘陵生态区细菌网络的模块核心,其菌群特性而非相对丰度决定了其在稳定

资助项目: 中国烟草总公司重大专项项目(11202101047LS-07); 中国烟草总公司四川省公司科技专项项目(SCYC202010, SCYC202114); 中国博士后科学基金资助项目(2021M702707); 重庆市博士后科学基金项目(cstc2021jcyj-bshX0197); 广东省烟草专卖局科技项目(2021440000240161)

This work was supported by the Key Project of China National Tobacco Corporation (11202101047LS-07), the Key Project of Sichuan Province of China National Tobacco Corporation (SCYC202010, SCYC202114), the China Postdoctoral Science Foundation of China (2021M702707), the Chongqing Postdoctoral Science Foundation (cstc2021jcyj-bshX0197), and the Key Project of Guangdong Province Tobacco Corporation (2021440000240161).

\*Corresponding author. E-mail: dwing818@163.com

Received: 2022-07-20; Accepted: 2022-09-27; Published online: 2022-10-09

细菌网络中的重要作用。冗余分析结果证实 pH、有效铁、交换性镁和有效锰能显著影响烤烟根际细菌群落结构。【结论】烤烟根际细菌群落在 pH、有效铁、交换性镁和有效锰等土壤理化性质驱动下呈现出均质化和生境特异性的特点, 小单胞菌属, *Bryobacter* 和气单胞菌属在烤烟根际细菌群落中发挥重要作用。

关键词: 细菌群落; 共现性网络; 烤烟; 根际; 生境特异性

## Soil properties affect bacterial community assembly and co-occurrence network in tobacco rhizosphere

JIANG Qipeng<sup>1</sup>, YU Jiamin<sup>2</sup>, WANG Jinfeng<sup>1</sup>, LIU Dongyang<sup>3</sup>, GONG Jie<sup>1</sup>,  
JIANG Lianqiang<sup>3</sup>, ZHANG Shuting<sup>1</sup>, YU Xiangwen<sup>2</sup>, LI Shili<sup>1</sup>, YANG Liang<sup>1</sup>,  
LIU Xiaojiao<sup>1</sup>, WANG Yue<sup>1</sup>, WANG Yong<sup>3</sup>, DING Wei<sup>1\*</sup>

1 College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Sichuan Branch of China National Tobacco Corporation, Chengdu 610041, Sichuan, China

3 Liangshan Subbranch of Sichuan Branch of China National Tobacco Corporation, Xichang 615100, Sichuan, China

**Abstract: [Objective]** To understand the contribution of microbial community assembly in plant rhizosphere to the stability of farmland ecosystem. **[Methods]** High-throughput sequencing and bioinformatics tools were employed to explore the relationship between the bacterial community in tobacco rhizosphere and soil properties in the eight major tobacco-planting ecotopes in China. **[Results]** The most abundant bacterial classes were *Actinobacteria*, *Alphaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*, and *Thermoleophilia*. The composition of bacterial community presented a clustering pattern according to ecotopes, and the similarity of bacterial community among samples had a significantly negative correlation with spatial distance. The co-occurrence network of bacterial interactions indicated a higher proportion of positive links than that of negative links between bacteria. The network of Wuling-Qinba mountains (WQM), Huanghuai plain (HHP), Nanling hills (NLH), and Yimeng hills (YMH) presented high modularity. *Micromonospora* as the network hub in NLH and HHP contributed to the stability of microbial network. *Bryobacter* and *Arenimonas* were identified as module hubs in NLH and their characteristics rather than relative abundance determined their role in stabilizing bacterial co-occurrence network. The results of redundancy analysis showed that pH, available iron (availFe), exchangeable magnesium (exchMg), and available manganese (availMn) remarkably affected the bacterial community assembly in tobacco rhizosphere. **[Conclusion]** The homogenization and habitat specificity of bacterial community assembly in tobacco rhizosphere were affected by soil pH, availFe, exchMg, and availMn. *Micromonospora*, *Bryobacter*, and *Arenimonas* played an important role in the bacterial community of tobacco rhizosphere.

**Keywords:** bacterial community assembly; co-occurrence network; tobacco; rhizosphere; habitat specificity

土壤微生物是植物与土壤生态系统间物质循环和能量流动的催化器。根际是由植物根系与土壤微生物之间相互作用所形成的独特圈带,是环境-微生物-微生物-植物互作的热点<sup>[1-4]</sup>。我国地域广阔,生态环境复杂多样,这造就了我国土壤复杂且独特的微生物多样性。目前,对我国土壤微生物的研究主要集中在相对单一的生态环境中,对全国尺度下不同生态环境全微生物群落结构、分布及其互作关系的认识还十分薄弱。细菌是土壤微生物的重要组成部分,其在土壤修复<sup>[5]</sup>、根茎病害防控<sup>[6]</sup>、作物产量质量提升<sup>[7]</sup>的重要地位与科学前沿和国家需求紧密相关。因此,深入了解我国土壤细菌群落在植物根际的组配机制对土壤微生物资源的开发利用、探讨微生物对不同生态环境的生存适应机制以及植物-微生物互作模式等均具有重要意义。

长期以来,土壤微生物研究主要还是借助实验室纯培养方法,围绕单一或少量菌株的生理生化特征以及生态学功能的解析和验证展开,但纯培养的方法无法从原位的、全微生物群落的角度对微生物-微生物-植物的复杂互作关系进行全面解析。高通量测序技术以及生物信息学在微生物-植物互作关系研究中的应用,极大克服了实验室纯培养方法无法从原位的、全微生物群落的角度对微生物-微生物-植物的复杂互作关系进行全面解析的缺陷<sup>[8-9]</sup>,提升了人们对土壤微生物群落多样性及潜在功能的认识。烤烟是我国一种重要的经济作物,是研究微生物-微生物-植物互作关系的重要模式作物<sup>[10]</sup>。同时,烤烟具广泛的生态适应性,在我国 18 个省(市)均有一定规模的种植,基本涵盖了我国主要农田和气候类型,为我国植物相关微生物在全国范围的研究提供了可能。已有研究表明,土壤理化性质对于土壤微生物群落结构和功能以及在植物根际的组配过程具有重要影响<sup>[11-12]</sup>。

前人对单一生境内土壤微生物和土壤理化性质的相关性研究表明,土壤 pH<sup>[13]</sup>、有机质<sup>[14-15]</sup>、交换性镁和交换性钙<sup>[16]</sup>等土壤理化性质与植物根际微生物存在显著相关性。我国植烟区生态环境多样,土壤类型丰富,在不同生境下土壤微生物群落结构特征及土壤理化因子对土壤微生物与植物互作关系的影响是否具有普适性还不得而知,有待开展系统研究。本研究选择了我国主要烤烟种植生态区的 393 份烟草根际土壤细菌群落结构和 72 份土壤理化性质为研究对象,借助 16S rRNA 高通量测序,以期阐明我国不同植烟生态区土壤细菌的多样性、分布规律及其土壤理化因子在驱动烟草根际细菌组配的机制。本研究将扩充我国土壤生物圈的研究成果。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地简介

我国将烤烟种植区根据其生态环境的差异以及烟叶烤后的香气特色划分为八大生态区,由西南到东北依次为西南高原生态区(southwest altiplate, SWA)、黔桂山地生态区(Qiangui mountains, QGM)、武陵秦巴生态区(Wuling-Qinba mountains, WQM)、黄淮平原生态区(Huanghuai plain, HHP)、南岭丘陵生态区(Nanling hills, NLH)、武夷丘陵生态区(Wuying hills, WYH)、沂蒙丘陵生态区(Yimeng hills, YMH)和东北平原生态区(NEP),包括了云南省、四川省、贵州省、广西壮族自治区、重庆市、湖北省、陕西省、河南省、湖南省、江西省、广东省、安徽省、福建省、山东省、黑龙江省、辽宁省和吉林省<sup>[17]</sup>。根据植烟生态区植烟地的分布特点,每个生态区选择若干具有代表性的采样点和采样烟田,研究烟田主要为烤烟连作,部分烟田为玉米-烤烟轮作或水稻-烤烟轮作,采样点海

拔覆盖 0–2 018 m, 东经 98°36′–129°27′, 北纬 23°21′–44°24′, 详细样品信息(样点名称、海拔、经纬度、烤烟品种和耕作制度等)已提交国家微生物科学数据中心(表 S1, 编号: NMDCX0000137)。本研究数据已提交至国家微生物科学数据中心(编号: NMDCX0000137)。

## 1.2 样品采集

样品采集于 2021 年 4–8 月, 样品采集时间为烤烟打顶期(烟草移栽后 70 d 左右)。根据植烟生态区植烟地的分布特点, 每个生态区选择若干具有代表性的采样点, 每个采样点选择 3 块具有代表性的烤烟种植田块/地块, 采用 5 点取样法, 每块烟田采集的 5 株烟草的根际土壤样品混匀为 1 个重复, 用 50 mL 无菌离心管收集样本, 共 3 个重复, 样品数量为 393 个。所有样品采集后均低温保存, 采样所用的器具均事先进行灭菌处理, 野外采样全程佩戴无菌手套和口罩, 防止污染。样品置于保温箱中运回西南大学微生态过程与病害研究中心实验室, 存放于–80 °C 备用。

## 1.3 理化参数测定

对西南高原生态区、黔桂山地生态区、武陵秦巴生态区、黄淮平原生态区、南岭丘陵生态区和武夷丘陵生态区的土壤理化性质进行检测, 样品数量为 72 个。土壤理化性质测定参照《土壤农化分析》<sup>[18]</sup>。有机质(organic matter, OM)测定为重铬酸钾氧化-容量法; 碱解氮(available nitrogen, AvailN)测定为碱解扩散法; 有效磷(available phosphate, AvailP)测定为碳酸氢钠提取-钼锑抗比色法(Olsen 法); 速效钾(available potassium, AvailK)测定为醋酸铵浸提-火焰光度计法; 交换性钙(exchangeable calcium, ExchCa)、交换性镁(exchangeable magnesium, ExchMg)测定采用醋酸铵法; 有效铁(available, AvailFe)、有效锰(available manganese, AvailMn)、有效铜

(available copper, AvailCu)、有效锌(available zinc, AvailZn)、有效氯(available chlorine, AvailCl)测定方法均为 DTPA 溶液浸取-原子吸收分光光度法; 有效钼(available, AvailMn)的测定方法为草酸-草酸铵浸提-极谱法。

## 1.4 DNA 提取及高通量测序

采用土壤微生物 DNA 快速提取试剂盒(FastDNA Spin Kit, MP Biomedicals)对土壤样本微生物总 DNA 进行提取。

将提取的土壤微生物总 DNA 进行 PCR 扩增并建立测序文库。对细菌 16S rRNA 特异性 V3–V4 可变区进行扩增, 上游引物为 515F (5′-G TGCCAGCMGCCGCGG-3′), 下游引物为 806R (5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′)<sup>[19]</sup>。

质检合格后, 采用 Illumina MiSeq PE250 平台进行测序分析(上海美吉生物医药科技有限公司)。

## 1.5 生物信息学分析

根据样本所对应的 barcode 序列, 获得对应样本的有效序列。利用 FLASH 软件(v1.2.7, <http://ccb.jhu.edu/ftware/FLASH/>)拼接序列<sup>[20]</sup>。用 QIIME2 (2018.2, Quantitative Insight Into Microbial Ecology)软件调用 DADA2 检查并剔除嵌合体序列。对前述获得的序列构建扩增子序列变体 ASV (amplicon sequence variant)表, 得到 ASV 代表序列[DADA2 以 100%相似度聚类(去重), DADA2 质控后产生的每个去重序列称为 ASVs]。将获得的 ASVs 代表序列在 SILVA 数据库(<http://greengenes.secondgenome.com/>, Release 138)<sup>[9]</sup>中进行注释并获得其分类信息。对 ASVs 丰度矩阵中的全体样本在 95%的最低测序深度水平, 统一进行随机重抽样, 从而校正测序深度引起的多样性差异。随后, 使用 QIIME2 软件分别对每个样本计算多样性指数。

单因素方差分析和 Pearson 相关性分析利

用 SPSS Statistics 软件(v17.0)进行。ADONIS 分析采用 R 软件的“vegan”包,探究不同分组因素对样品差异的影响程度,并使用置换检验对划分的统计学意义进行显著性分析。利用 R 软件的“vegan”包分析属水平上基于 Bray-Curtis 距离算法的主成分分析(principal coordinates analysis, PCoA)。细菌群落和理化参数的冗余分析(redundancy analysis, RDA)利用 R 软件分析得到。箱线图、堆叠柱状图、PCoA 图、相关性分析热图均采用 Oringin2021b 软件制作,韦恩图采用 R 软件“venn”包进行分析和绘制。采用在线 MENA 软件构建各生态区细菌属群落共现性网络结构并计算网络特征(<http://ieg2.ou.edu/MENA/>),模块内连通性值  $Z_i$  和参与系数  $P_i^{[20-23]}$ ,使用 Gephi 软件对属水平的共现性网络进行可视化,为降低网络复杂度,保留相对丰度占比 $\geq 0.1\%$ 且在 $\geq 50\%$ 样本中出现的细菌属,Spearman 相关系数  $r \geq 0.6$ ,显著性  $P < 0.05^{[24-25]}$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 烟草根际细菌群落的组成及多样性

对我国 8 个植烟生态区烟草根际土壤样本的测序分析结果表明,393 个样本共获得 118 161 个 ASVs,分属 69 个门、205 个纲和 1 733 个属。 $\alpha$  多样性分析结果显示不同生态区细菌多样性指数差异显著(图 1)。Chao1 指数用于评价细菌群落的丰富度,香农-威纳指数用来表征细菌群落的多样性。ANOVA 检验结果显示,Chao1 和香农-威纳指数(Shannon-Wiener index)在不同生态区间存在显著性差异( $P < 0.05$ )。武夷丘陵生态区( $4.97 \pm 0.04$ )土壤细菌多样性最高,其次为南岭丘陵生态区( $4.93 \pm 0.04$ ),沂蒙丘陵生态区的多样性最低( $4.40 \pm 0.08$ ),香农-威纳指数由高到低依次为武夷丘陵生态区>南岭丘陵生态区>东北平原生态区>黔桂山地生态区>黄淮平原生态

区>西南高原生态区>武陵秦巴生态区>沂蒙丘陵生态区。

不同细菌门和细菌纲在不同生态区的细菌群落中所占比例不同(图 2)。变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinobacteria*)、绿弯菌门(*Chloroflexi*)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*)均为各生态区的优势细菌门,总相对丰度超过 70%,其中,变形菌门在沂蒙丘陵、武陵秦巴、黔桂山地、西南高原、黄淮平原、武夷丘陵、南岭丘陵和东北平原生态区中平均相对丰度分别为 42.03%、32.45%、29.81%、28.58%、27.56%、27.55%、23.85%和 22.76%,放线菌门平均相对丰度分别为 19.79%、18.35%、21.78%、25.37%、25.84%、20.83%、23.40 和 30.44%。放线菌纲(*Actinobacteria*)、 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、 $\alpha$ -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)和嗜热油菌纲(*Thermoleophilia*)为优势细菌纲,总相对丰度超过 45%。在所有植烟生态区中,放线菌纲和  $\alpha$ -变形菌纲的相对丰度均超过 10%,而东北平原生态区的  $\gamma$ -变形菌纲相对丰度最低(9.36%),嗜热油菌纲相对丰度最高(12.46%)。

### 2.2 烟草根际细菌群落的生境特异性

基于属水平、Bray-Curtis 距离的 PCoA 分析表明,不同植烟生态区的样本具有明显的特异性,细菌群落组成按不同生态区分别聚类(图 2A)。PCo1 和 PCo2 解释了不同生态区细菌群落结构差异的 34.26%,而 ADONIS 结果表明生态区影响造成的细菌群落结构差异具有统计学意义( $R^2=0.2296$ ,  $P < 0.001$ )。对 8 个植烟生态区的共有细菌类群和差异细菌类群的分析结果发现,共有的细菌门为 29 个,占细菌门个数的 42.03%,共有的细菌属 249 个,占总细菌属个数的 14.37% (图 2C、2D)。武夷丘陵、南岭丘陵、东北平原、黔桂山地、西南高原、武陵秦巴、黄淮平原和沂蒙丘陵生态区特有的细菌属

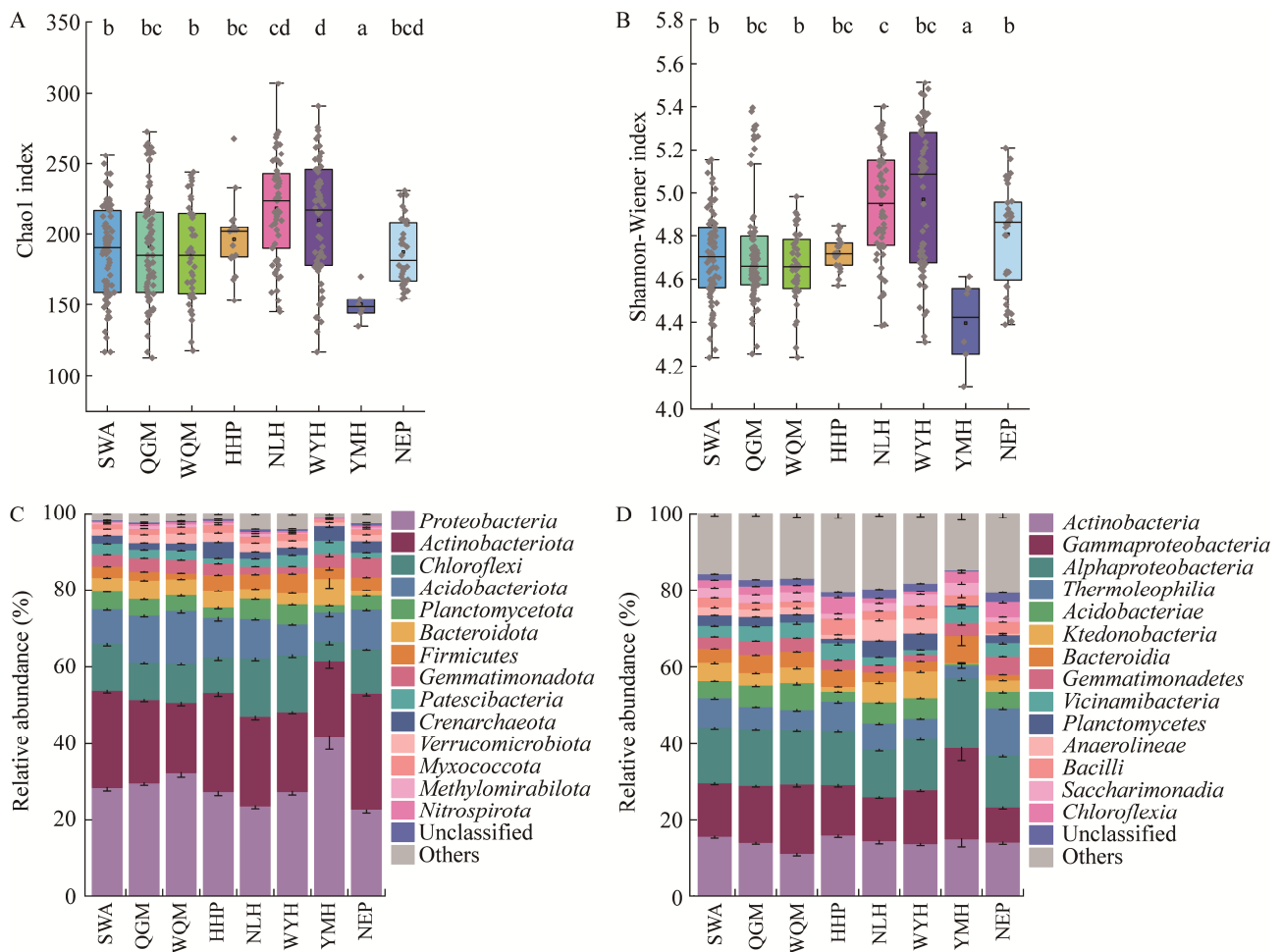


图 1 中国八大植烟生态区土壤细菌的群落结构及多样性特征

Figure 1 Characteristics of bacterial community structure and diversity of eight different tobacco-planted ecology districts in China. A: Chao1 index. B: Shannon-Wiener index. C: Bacterial compositions of different microhabitats at the phylum. D: Bacterial compositions of different microhabitats at the class level.

分别为 112、69、67、51、39、6、2 和 2 个。八大植烟生态区特有的细菌属主要属于变形菌门的  $\alpha$ -变形菌纲和  $\gamma$ -变形菌纲、厚壁菌门 (*Firmicutes*) 的杆菌纲 (*Bacilli*) 和梭菌纲 (*Clostridia*)、放线菌门的放线菌纲以及拟杆菌门 (*Bacteroidota*) 的拟杆菌纲 (*Bacteroidia*) (图 2E)。对土壤潜在有益细菌类群的分析结果显示, 武陵秦巴生态区的放线菌门(18.35%)和厚壁菌门(1.49%)相对丰度最低, 而黄淮平原生态区的放线菌门(25.83%)、厚壁菌门(4.16%)、芽孢杆菌属 (*Bacillus*, 1.50%) 和假单胞菌属 (*Pseudomonas*,

0.61%) 的相对丰度较高数据已提交国家微生物科学数据中心(图 S2, 编号: NMDCX0000137)。

### 2.3 烟草根际细菌群落的共现性网络分析

利用共现性网络研究烟草根际细菌群落的共现性特征, 构建了八大植烟生态区基于相对丰度大于 0.1% 的细菌属的共发生网络(图 3), 共线性网络结构特征如图 4 所示。细菌网络中的节点按门划分, 占比最高的节点归属于变形菌门和放线菌门, 占有节点的 40% 以上, 武陵秦巴生态区归属于厚壁菌门的节点占比在 8 个生态区中最低, 仅为 0.71%。网络节点平均度揭示

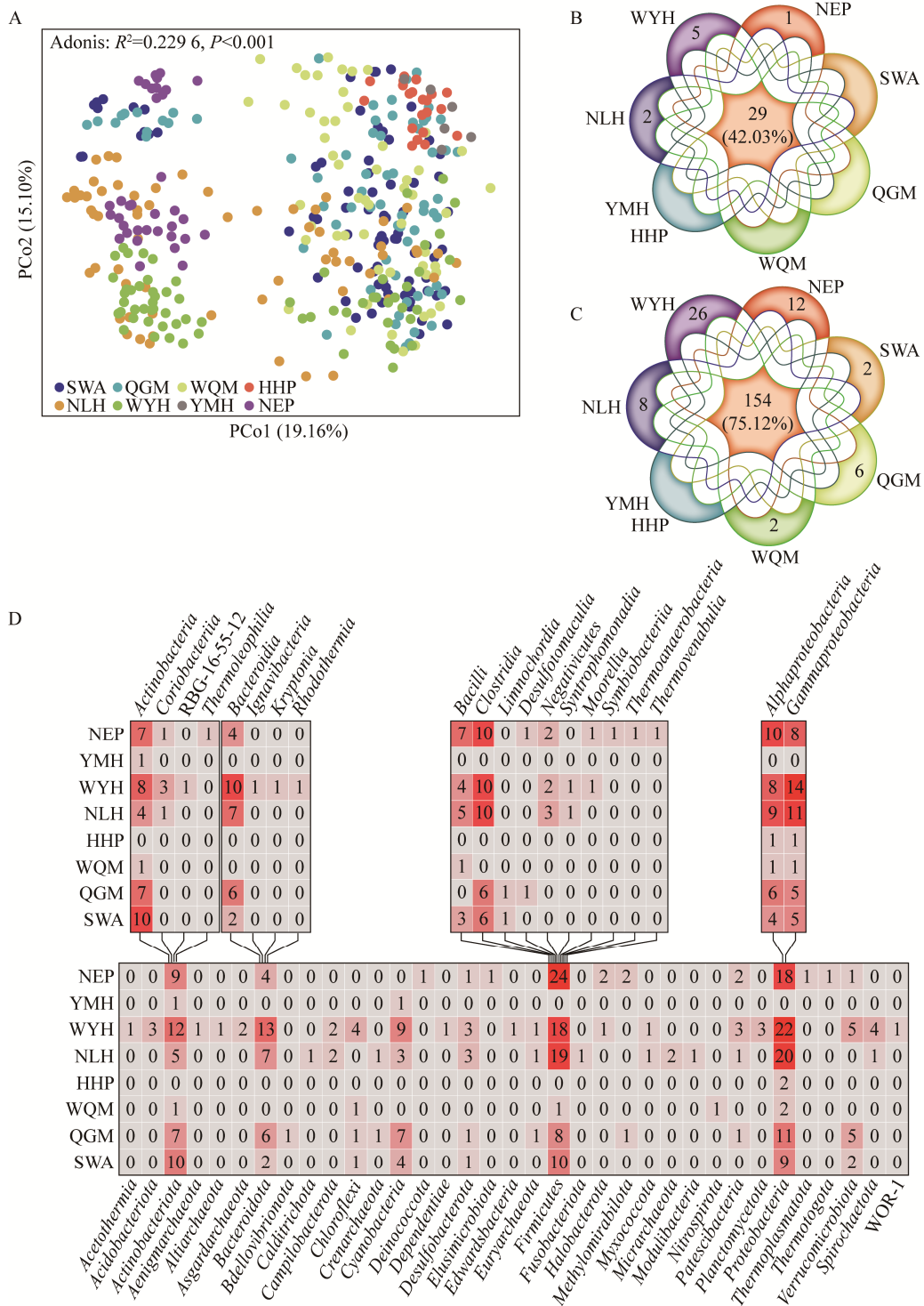


图 2 中国八大植烟生态区细菌群落组成差异

Figure 2 Difference of bacterial community composition of eight different tobacco-planted ecology districts in China. A: Bacterial PCoA plot based on Bray-Curtis distance at genus level. B: Venn analysis of different bacterial community composition on phylum. C: Venn analysis of different bacterial community composition on Genus. D: Unique genera classified to phylum level (bottom) and class level (top).

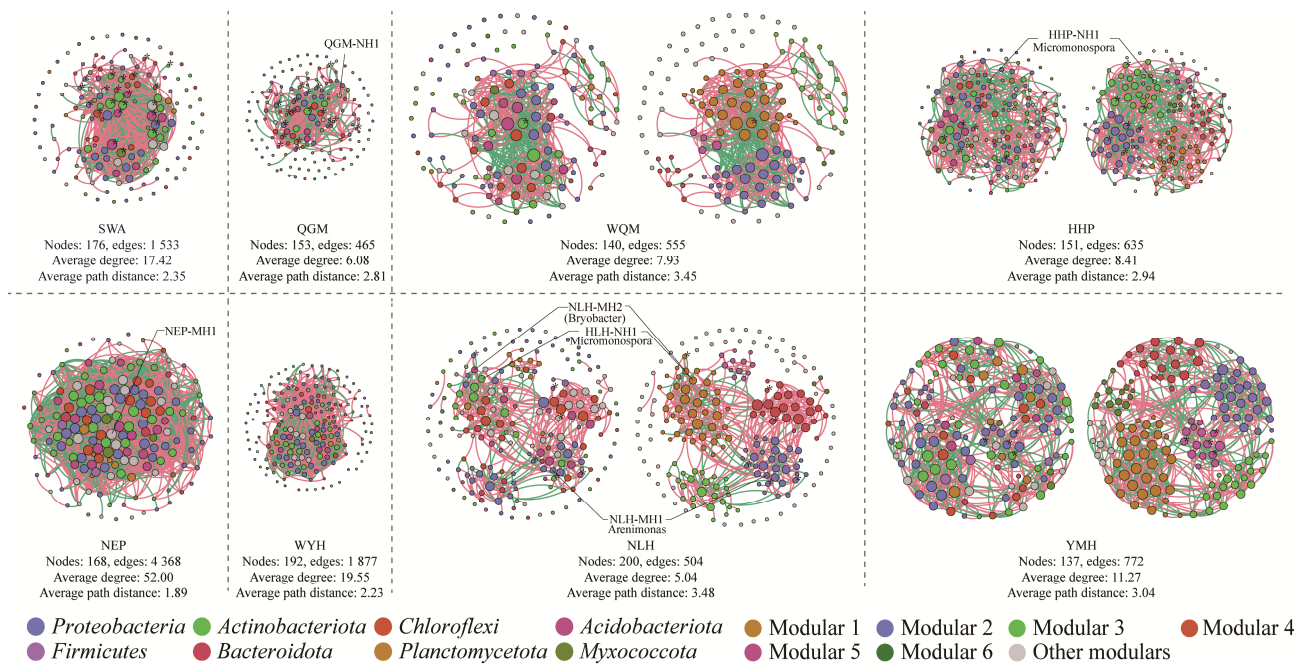


图 3 中国八大植烟生态区细菌群落共现性网络

Figure 3 Co-occurrence network of bacterial communities of eight different tobacco-planted ecology districts in China. The nodes of co-occurrence network were coloured by phylum with modularity index <math> < 0.40 </math> or by phylum (left) and modules (right) with modularity index  $>= 0.40$ . A connection between two nodes stands for a significant correlation ( $r \geq 0.6, P < 0.05$ ). Positive correlations are in red, whereas negative correlations in green edges. Nodes marked MH1 and MH2 represented the identified module hubs ( $Z_i \geq 2.50, P_i < 0.62$ ), and nodes marked NH1 represented the identified network hubs ( $Z_i \geq 2.50, P_i \geq 0.62$ ), and nodes marked \* represented the identified network connectors ( $Z_i < 2.50, P_i \geq 0.62$ ).

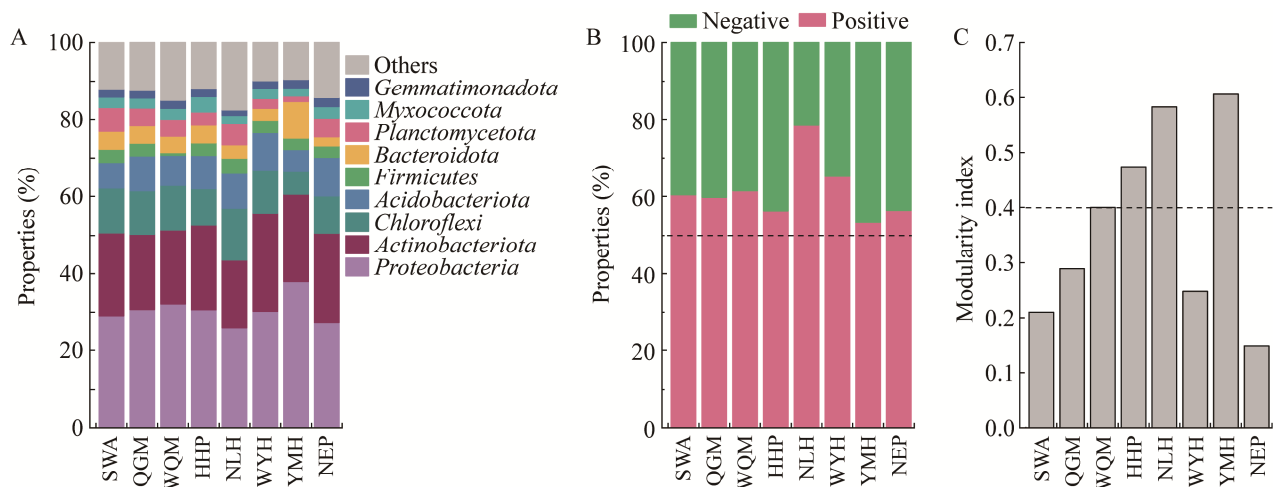


图 4 中国八大植烟生态区细菌群落共现网络特征参数

Figure 4 Characteristics of co-occurrence network of bacterial communities of eight different tobacco-planted ecology districts in China. A: The proportion of phylum in each network. B: The proportion of correlations in each network. C: Modularity index of each network.



了细菌网络中各组分的连接度，平均度越高，网络互作程度越高，网络平均路径长度则揭示了网络各组分紧密度，平均路径长度越小则网络紧密度越高。8个植烟生态区中，东北平原生态区细菌网络各成分互作程度和连接紧密度最高，南岭丘陵生态区最低，表现为东北平原生态区网络节点平均度最高(52.00)，网络平均路径最短(1.89)，南岭丘陵生态区网络平均度最低(5.04)，网络平均路径最长(3.48)。网络平均连接由高到低依次为东北平原生态区>武夷丘陵生态区>西南高原生态区>沂蒙丘陵生态区>黄淮平原生态区>武陵秦巴生态区>黔桂山地生态区>南岭丘陵生态区。

8个生态区烟草根际细菌网络中正相关边数均大于负相关边数，表明主要细菌群落之间的协同作用较大，而拮抗作用较小，其中南岭丘陵生态区细菌网络中协同作用最大，正相关边数占比超过78%。网络模块化系数反映了微生物共现性网络结构的模块化程度，在八大生态区中，沂蒙丘陵生态区(0.61)、南岭丘陵生态区(0.58)、黄淮平原生态区(0.47)和武陵秦巴生态区(0.40)细菌网络具有高度模块化水平，表明其细菌类群结构和功能具有较高程度的分类，而其他生态区细菌网络模块化程度较低。对细菌网络核心微生物的分析结果表明，小单胞菌属(*Micromonospora*)在南岭丘陵生态区和黄淮

平原生态区细菌网络中均扮演网络中心的角色( $Z_i \geq 2.50$ ,  $P_i \geq 0.62$ )，*Bryobacter*和*Arenimonas*分别为南岭丘陵生态区细菌网络模块1和模块3的模块中心( $Z_i \geq 2.50$ ,  $P_i < 0.62$ )，属于WPS-2细菌门的未鉴定细菌属Genus90在黔桂山地生态区细菌网络中具有网络中心的作用，且在东北平原生态区具有模块中心的作用，而小单胞菌属、气单胞菌属和Genus90菌属在网络中和其他细菌属主要为协同关系(表1)。同时，西南高原生态区、黔桂山地生态区、武陵秦巴生态区、黄淮平原生态区、南岭丘陵生态区和沂蒙丘陵生态区细菌共现性网络中连接节点( $Z_i < 2.50$ ,  $P_i \geq 0.62$ )分别占有所有节点的13.64%、12.42%、0.71%、5.30%、3.00%和2.92%，本研究构建的东北平原生态区和武夷丘陵生态区细菌网络无细菌连接点(图3，表S2，数据已提交国家微生物科学数据中心，编号：NMDCX0000137)。

## 2.4 主导烟草根际细菌群落组配的土壤理化性质分析

细菌群落相似度和样本地理距离、海拔差、经纬度差的相关性分析结果显示，细菌群落相似度与样本的地理距离和经纬度差呈显著负相关( $P < 0.05$ )，与海拔差无显著相关性，表明生态区差异与细菌群落存在直接相关性(图5A)。进一步对南方6个主要植烟生态区土壤理化性质进行检测分析，结果如表2所示。采用主成分

表1 不同生态区细菌群落共现性网络核心细菌属

Table 1 Bacterial genus identified as hubs in the co-occurrence networks of tobacco-planted ecology districts

Network	Hubs	Phylum	Hubs type	Modular	Degree	Positive correlations	$Z_i$	$P_i$
NLH	<i>Micromonospora</i>	Proteobacteria	Network hub	1	12	10	2.74	0.70
	<i>Bryobacter</i>	Acidobacteriota	Module hub	1	9	1	2.53	0.43
	<i>Arenimonas</i>	Gammaproteobacteria	Module hub	3	7	4	3.98	0.48
HHP	<i>Micromonospora</i>	Actinobacteriota	Network hub	2	6	2	3.16	0.73
QGM	Genus 90	WPS-2	Network hub	-	16	12	2.94	0.74
NEP	Genus 90	WPS-2	Module hub	-	96	62	2.72	0.46

-: Modularity index of the co-occurrence networks  $< 0.40$ , the co-occurrence networks were not modularized.

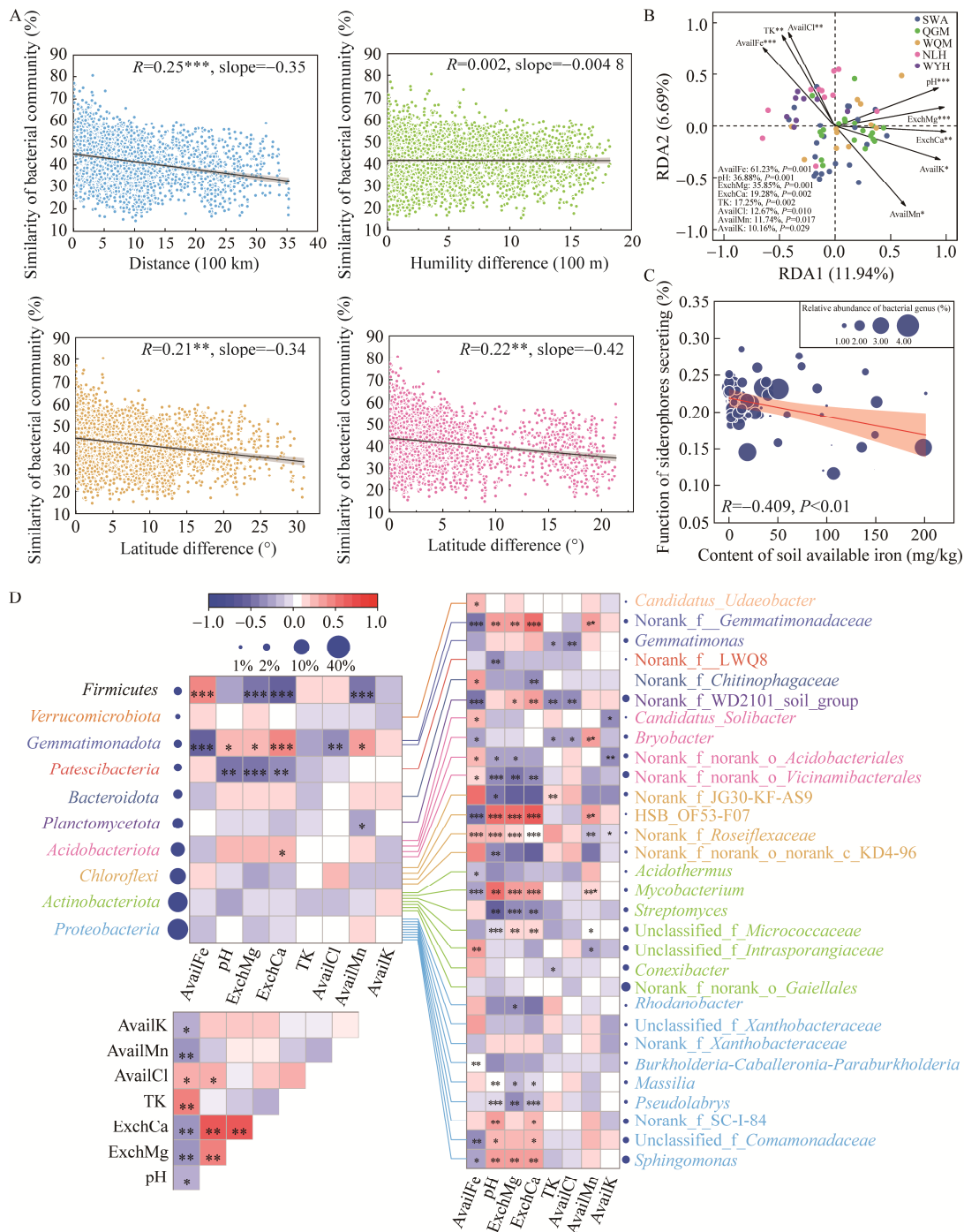


图 5 影响植烟生态区细菌群落的土壤理化因子相关性分析

Figure 5 RDA of bacterial communities and soil physicochemical properties of tobacco-planted ecology districts. A: The effects of geographical distance, altitude, latitude and longitude on the similarity of soil bacterial community. B: RDA analysis of soil physical and chemical factors and bacterial community structure. C: Correlation analysis of available iron and soil siderophores secretion related bacterial groups and functions. D: Correlation analysis of soil physical and chemical properties and dominant bacterial groups. Environmental variables significantly impacting on bacterial communities were marked with one ( $P<0.05$ ) or two stars ( $P<0.01$ ) respectively.

表 2 不同植烟生态区土壤理化性质

Table 2 Soil physicochemical properties of tobacco-planted ecology districts

Soil properties	SWA	QGM	WQM	NLH	WYH
pH	5.37±0.09a	5.40±0.15a	5.63±0.31a	5.34±0.25a	4.90±0.10a
OM (g/kg)	30.44±2.13a	32.79±1.81a	33.25±2.84a	24.56±1.52a	32.54±3.37a
TN (g/kg)	1.55±0.11a	1.811±0.11a	1.73±0.10a	1.42±0.11a	1.75±0.13a
TK (g/kg)	15.85±2.90a	12.54±1.97a	17.94±2.70a	17.85±3.19a	36.38±6.00b
TP (mg/kg)	1.07±0.10a	1.04±0.09a	1.07±0.11a	0.66±0.05a	1.20±0.15a
AvailN (mg/kg)	129.30±10.76ab	143.83±8.74ab	147.14±10.34ab	117.43±7.28a	163.79±8.33b
AvailK (mg/kg)	566.36±69.49a	428.00±43.02a	484.55±52.44a	378.18±36.53a	460.00±34.85a
AvailP (mg/kg)	67.92±6.44ab	48.08±4.81a	75.35±14.80ab	50.08±7.17ab	97.82±6.50b
ExchCa (g/kg)	1.15±0.09ab	1.83±0.22b	1.50±0.18ab	1.38±0.45ab	0.68±0.09a
ExchMg (g/kg)	0.13±0.02a	0.23±0.03a	0.19±0.04a	0.14±0.03a	0.13±0.03a
AvailFe (mg/kg)	23.39±5.88a	16.97±5.34a	8.20±1.59a	99.89±18.35b	122.47±22.20b
AvailMn (mg/kg)	57.37±8.70ab	101.87±11.47bc	132.12±18.98c	71.14±17.25ab	40.93±7.65a
AvailCl (mg/kg)	56.90±3.77a	53.01±4.10a	52.63±6.89a	71.68±4.45a	63.44±6.04a
AvailCu (mg/kg)	1.38±0.20a	2.03±0.20ab	1.61±0.38ab	1.07±0.28a	2.71±0.56b

Number: Mean±SD. Label followed numbers (a, b) represented the significance of difference between groups. Different label represented significant difference between groups ( $P<0.05$ ).

分析(principal component analysis, PCA)对六大植烟生态区的土壤理化性质差异进行分析, 结果表明 6 个植烟生态区的土壤理化性质存在显著差异(ANOSIM,  $R=0.1019$ ,  $P<0.05$ , 图 S3A, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000137)。武夷丘陵生态区土壤的有效铁(availFe)含量显著高于其他生态区( $P<0.05$ ), 而土壤全钾、交换性钙和 pH 则明显低于其他生态区。采用冗余分析(RDA)解析了不同生态区土壤理化性质对细菌群落的影响, 结果如图 4B 所示。RDA1 和 RDA2 分别解释了 11.94%和 6.69%的群落变量, 其中有效铁(availFe)、pH、交换性镁(exchMg)、交换性钙(exchCa)和全钾(TK)是极显著影响细菌群落组成的环境因子( $P<0.01$ ), 对细菌群落结构的解释度分别为 61.23%、36.54%、35.85%、19.28%和 17.25%, 而有效氯(availCl)、有效锰(avialMn)和速效钾(avialK)对细菌的群落结构也具有显著影响( $P<0.05$ )。

土壤理化性质与细菌多样性指数的相关性

分析结果表明(表 S2, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000137), 细菌香农-威纳多样性指数和 Chao1 丰富度指数与土壤 pH 显著正相关( $P<0.05$ ), 与有效锰显著负相关( $P<0.05$ )。土壤理化性质与相对丰度排名前 10 的细菌门以及排名前 30 的细菌属的相关性分析结果表明, 有效铁、pH、交换性镁和交换性钙与非优势细菌门以及大部分优势细菌属显著相关( $P<0.05$ ), 其中有效铁与芽单胞杆菌门、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)和分支杆菌属(*Mycobacterium*)显著负相关, 与厚壁菌门则显著正相关; pH 与链霉菌属(*Streptomyces*)显著负相关, 与鞘氨醇单胞菌属和分支杆菌属则显著正相关; 交换性镁和交换性钙与厚壁菌门、鞘氨醇单胞菌属和分支杆菌属呈显著负相关, 与链霉菌属则显著正相关(图 5D)。核心细菌与土壤理化性质的相关性分析结果表明(表 S3, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000137), pH、交换性钙和交换性镁与小单胞菌属显著正

相关( $P < 0.05$ ), 交换性镁与气单胞菌属显著正相关( $P < 0.01$ ), 有效铁与 *Bryobacter* 和气单胞菌属呈显著负相关( $P < 0.01$ ), 同时, 有效铁与土壤细菌铁载体生物合成功能以及高铁分泌细菌属相对丰度存在显著相关性, 进一步证明土壤理化性质影响烟草根际细菌群落的组配(图 5C, 图 S3B, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000137)。

### 3 讨论与结论

本研究揭示了我国烟草根际细菌在不同生境的组配机制及环境调控因子, 阐明细菌群落之间的共现和互作关系, 对于理解微生物在土壤中的分布规律、生境特异性以及潜在的生态功能具有重要意义, 同时也为解析微生物与植物互作提供了重要参考。

研究证明, 甘蔗<sup>[26-27]</sup>、葡萄<sup>[28]</sup>、仙人掌属<sup>[29]</sup>和龙蛇兰属<sup>[30]</sup>植物根际和根围土壤中变形菌门、放线菌门、拟杆菌门和酸杆菌门为主要细菌类群, 而 Xu 等的研究揭示了在全球尺度下变形菌门、放线菌门、酸杆菌门和拟杆菌门为柑橘根际的优势细菌类群<sup>[31]</sup>, Delgado-Baquerizo 等研究结果也表明,  $\gamma$  变形菌门和拟杆菌门的一些生长快速的细菌在全球草地土壤生态位中占据着优势<sup>[32]</sup>。本研究发现, 我国八大植烟生态区根际细菌类群在门、纲和目水平上的细菌群落组成具有高度的均质化(图 1, 图 S1, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000137), 同生态区条件下变形菌门( $\gamma$ -变形菌门和  $\alpha$ -变形菌纲)、放线菌门、绿弯菌门和酸杆菌门均为烟草根际的优势类群, 其中, 变形菌门在除东北平原生态区外的其他 7 个生态区的细菌中占比最高, 约为 23%–42%, 这与 Spain 等的研究结果一致<sup>[33]</sup>, 可能的原因是变形菌门生长速度较快、具有较高的代谢多样性和较强的物质和能

量竞争力<sup>[34-35]</sup>。

植物相关微生物群落结构和功能具有较强的生境特异性<sup>[31-32]</sup>, 其根际微生物更易受土壤理化性质、耕作制度等因素的影响<sup>[13-16]</sup>。尽管本研究明确了烟草根际细菌在群落组成方面具有高度的均质化, 但是, 差异细菌类群的分析结果还是揭示了我国烟草根际细菌群落结构的生境特异性。一方面, 烟草根际细菌群落按照生态区聚类区分且细菌群落的相似度与生态区空间距离呈显著负相关, 另一方面, 细菌群落 Chao1 指数和香农-威纳指数的分析结果也显示不同生态区细菌多样性和丰富度存在显著差异, 其中, 武夷丘陵和南岭丘陵生态区的细菌多样性和丰富度均为最高, 而南岭丘陵生态区和武夷丘陵生态区是烟稻轮作的典型代表(表 S1, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000137), Shen 等<sup>[36]</sup>关于水稻轮作农田土壤微生物的研究结果表明, 相对于非水稻轮作土壤, 水稻轮作土壤微生物群落多样性和丰富度均显著高于非轮作农田土壤, 因此, 武夷丘陵和南岭丘陵地区高土壤细菌丰富度和多样性可能与其烟稻轮作的耕作制度存在密切关联。

共现性网络分析通过对跨多个土壤样本微生物分类群丰度的相关性来衡量不同微生物类群之间的互作关系, 并从复杂的互作关系中提取简单模式, 识别物种之间的合作(生态位重叠, 合作交换或获取资源)或竞争(生态位分离, 竞争空间或资源)关系, 进一步推断群落组装和演化机制<sup>[13,37-38]</sup>。通过计算网络参与系数  $P_i$  以及网络模块内连通度  $Z_i$  值, 可以筛选网络中心节点、网络模块中心节点和网络连接节点微生物, 以寻找具有潜在生态学功能的微生物<sup>[21]</sup>。本研究结果表明, 我国烟草根际细菌群落结构和互作关系存在明显的生境特异性。南岭丘陵生态区、武夷丘陵生态区和东北平原生态区均

具有较高的细菌多样性和丰富度，东北平原生态区和武夷丘陵生态区细菌群落的互作程度和连接紧密度均高于南岭生态区，但是东北平原生态区和武夷丘陵生态区却不具有明显的细菌网络模块化、核心细菌属和网络连接节点，表明武夷丘陵和东北平原生态土壤细菌之间的互作关系可能是随机的，不具有稳定性和可靠性。相对而言，南岭丘陵生态区虽然其细菌群落的互作程度和连接紧密度较低，但有限的互作却形成了具备高度模块化的细菌互作网络以及扮演网络中心节点和网络连接节点的细菌属，表明其在长期进化中已具备一定的结构和功能稳定性，而单纯的高多样性和丰富度不足以保障微生物群落结构和功能的稳定；同时，对 8 个主要植烟生态区共有的 44 个细菌属共现性网络的分析结果还发现，相同细菌属在不同生态区烟株根际的互作关系也存在显著差异(图 S4, 图 S5, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000137), 进一步证明生境特异性对微生物类群在烟株根际组配的影响, 而其内在的群落组配机制还有待进一步研究。

本研究发现，中国八大植烟生态区细菌网络正向连接多于负向连接，表明在烟草根际中细菌更倾向于以协同互作的方式共存，且 8 个植烟生态区中南岭丘陵生态区细菌间的协同效应最强，这也进一步佐证了其网络结构和功能强稳定性。同时，本研究发现小单胞菌属 (*Micromonospora*) 在维持南岭丘陵生态区细菌群落中发挥重要作用，而小单胞菌属细菌是革兰氏阳性的稀有放线菌<sup>[39-40]</sup>，其所产次级代谢产物种类多样，多为具有良好抑菌活性的抗生素类物质<sup>[41-43]</sup>，这也可能与其网络中心微生物的功能角色有关，值得关注的是，沂蒙丘陵生态区小单胞菌属的相对丰度高出南岭丘陵生态区 5.85 倍(表 S3, 数据已提交国家微生物科

学数据中心, 编号: NMDCX0000137), 因此, 核心微生物的形成不完全取决于其相对丰度的高低, 同时也可能受到网络中其他微生物因子以及环境因子的影响。另外, 本研究发现的南岭丘陵生态区细菌网络的模块中心细菌属 *Bryobacter* 和气单胞菌属在土壤生态学的相关研究报道较少, 关于中心微生物在微生物网络中的作用机制还有待进一步研究。

植物与土壤及土壤微生物是一个有机联合体, 一方面, 植物能通过生长和代谢活动塑造具有植物特征的根际土壤理化环境, 招募特定的微生物<sup>[44-45]</sup>, 另一方面, 植物生命活动又受到土壤理化性质和微生物群落的调控<sup>[46-47]</sup>。研究表明, 较低的土壤 pH、交换性钙和交换性镁会导致土壤微生物多样性和丰富度下降<sup>[48-49]</sup>, 导致土壤微生物群落结构的稳定性降低<sup>[50]</sup>, 影响植物的抗病性<sup>[17,51]</sup>。本研究表明土壤 pH 值、交换性钙和交换性镁能显著影响细菌群落结构, 并且与烤烟根际细菌的多样性、丰富度、主要优势细菌属以及关键中心细菌属的相对丰度呈显著正相关, 进一步明确了土壤理化性质在维持微生态稳定中的重要作用。因此, 针对土壤 pH 值偏低、交换性钙和交换性镁缺乏的烟田或其他农田系统, 可适当进行土壤改良和中微量元素钙镁的补充, 以调控和优化土壤微生物群落, 提高土壤微生态的稳定性, 维护作物健康。铁锰是植物和微生物生长所需要的微量元素, 土壤中铁锰缺乏或者过量都会对植物产生不利影响, 造成作物健康隐患和食品安全问题<sup>[52-53]</sup>, 但是关于锰离子对土壤微生物群落结构影响却少有系统研究。本研究结果显示, 我国南方植烟区土壤中有效锰含量较丰富, 均值高于 40 mg/kg, 武陵秦巴生态区土壤有效锰含量为(132.12±18.98) mg/kg, 黔桂山地生态区为(101.87±11.17) mg/kg, 而有效锰与土壤细菌

群落的多样性、丰富度以及优势细菌属和关键中心细菌属相对丰度呈显著负相关,表明土壤中较高的有效锰含量可能不利于土壤微生物繁殖和群落的稳定。同时,本研究发现,武夷丘陵生态区、黔桂山地生态区和西南高原生态区土壤有效铁含量较南岭丘陵生态区和武夷丘陵生态区低 76%以上,但其高铁载体分泌细菌类群(假单胞菌属、链霉菌属和 *Duganella*)<sup>[54-55]</sup>相对丰度却显著高出后者 33%,进一步证明了土壤理化性质在塑造土壤微生物方面的重要作用(图 5C, 图 S3B, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000137)。

## 参考文献

- [1] WEI Z, FRIMAN VP, POMMIER T, GEISEN S, JOUSSET A, SHEN QR. Rhizosphere immunity: targeting the underground for sustainable plant health management[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2020, 7(3): 317.
- [2] BAKKER PAHM, BERENDSEN RL, van PELT JA, VISMANS G, YU K, LI EQ, van BENTUM S, POPPELIERS SWM, GIL JJS, ZHANG H, GOOSSENS P, STRINGLIS IA, SONG Y, de JONGE R, PIETERSE CMJ. The soil-borne identity and microbiome-assisted agriculture: looking back to the future[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(10): 1394-1401.
- [3] VANDENKOORNHUYSE P, QUAISER A, DUHAMEL M, van AL, DUFRESNE A. The importance of the microbiome of the plant holobiont[J]. *The New Phytologist*, 2015, 206(4): 1196-1206.
- [4] ZHANG J, COAKER G, ZHOU JM, DONG XN. Plant immune mechanisms: from reductionistic to holistic points of view[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(10): 1358-1378.
- [5] WANG LK, LI XF. Steering soil microbiome to enhance soil system resilience[J]. *Critical Reviews in Microbiology*, 2019, 45(5/6): 743-753.
- [6] LEE SM, KONG HG, SONG GC, RYU CM. Disruption of *Firmicutes* and *Actinobacteria* abundance in tomato rhizosphere causes the incidence of bacterial wilt disease[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(1): 330-347.
- [7] QI ZH, ZHOU X, TIAN L, ZHANG HY, CAI L, TANG F. Temporal and spatial variation of microbial communities in stored rice grains from two major depots in China[J]. *Food Research International*, 2022, 152: 110876.
- [8] NIU B, PAULSON JN, ZHENG XQ, KOLTER R. Simplified and representative bacterial community of maize roots[J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(12): e2450-2459.
- [9] DESANTIS TZ, HUGENHOLTZ P, LARSEN N, ROJAS M, BRODIE EL, KELLER K, HUBER T, DALEVI D, HU P, ANDERSEN GL. Greengenes, a chimera-checked 16S rRNA gene database and workbench compatible with *ARB*[J]. *Scientific Reports*, 2006, 72(7): 5069-5072.
- [10] ZHAO ML, ZHAO J, YUAN J, HALE L, WEN T, HUANG QW, VIVANCO JM, ZHOU JZ, KOWALCHUK GA, SHEN QR. Root exudates drive soil-microbe-nutrient feedbacks in response to plant growth[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(2): 613-628.
- [11] ZHAO J, NI T, LI Y, XIONG W, RAN W, SHEN B, SHEN QR, ZHANG RF. Responses of bacterial communities in arable soils in a rice-wheat cropping system to different fertilizer regimes and sampling times[J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): e85301.
- [12] HALLIN S, JONES CM, SCHLOTTER M, PHILIPPOT L. Relationship between N-cycling communities and ecosystem functioning in a 50-year-old fertilization experiment[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3(5): 597-605.
- [13] 曹静, 程晓钰, 曾智霖, 杨梓琪, 刘晓燕, 王红梅, 马丽媛, 鲁小璐, 苏春田, 黄奇波. 广西桂林新村屯洞穴细菌群落的生境特异性及网络分析[J]. *科学通报*, 2021, 66(31): 4003-4016.  
CAO J, CHENG XY, ZENG ZL, YANG ZQ, LIU XY, WANG HM, MA LY, LU XL, SU CT, HUANG QB. Habitat specificity and co-occurrence network of bacterial communities in the Xincuntun Cave, Guilin, Guangxi[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2021, 66(31): 4003-4016 (in Chinese).
- [14] 滕凯, 陈前锋, 周志成, 向青松, 张敏, 尹华群, 刘勇军. 烟草连作障碍与土壤理化性质及微生物多样性特征的关联[J]. *微生物学通报*, 2020, 47(9): 2848-2856.  
TENG K, CHEN QF, ZHOU ZC, XIANG QS, ZHANG M, YIN HQ, LIU YJ. Effect of soil physical and chemical properties and microbial community on continuous cropping obstacles in tobacco field[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(9): 2848-2856 (in Chinese).

- [15] 胡婵娟, 刘国华, 郭雷, 刘宇. 土壤侵蚀对土壤理化性质及土壤微生物的影响[J]. 干旱区研究, 2014, 31(4): 702-708.  
HU CJ, LIU GH, GUO L, LIU Y. Effects of soil erosion on soil physicochemical properties and soil microorganisms[J]. *Arid Zone Research*, 2014, 31(4): 702-708 (in Chinese).
- [16] 江其朋, 江连强, 龚杰, 余佳敏, 杨橙, 刘东阳, 王金峰, 陈树鸿, 李石力, 杜娟, 丁伟, 王勇. 影响四川凉山地区烟草根结线虫病发生的关键因子分析[J]. 中国烟草学报, 2021, 27(6): 89-98.  
JIANG QP, JIANG LQ, GONG J, YU JM, YANG C, LIU DY, WANG JF, CHEN SH, LI SL, DU J, DING W, WANG Y. Exploring the key factors causing the outbreak of tobacco root-knot nematodes in Liangshan prefecture of Sichuan Province[J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2021, 27(6): 89-98 (in Chinese).
- [17] 余晶晶, 蔡君兰, 郭吉兆, 刘克建, 赵晓东, 秦亚琼, 潘立宁, 王宜鹏, 杨松, 刘绍锋, 姬厚伟, 邹西梅, 刘剑, 张晓兵, 王冰. 烟叶类型、部位及生态区对总粒相物中主要有机酸释放量的影响[J]. 中国烟草学报, 2020, 26(2): 1-7, 23.  
YU JJ, CAI JL, GUO JZ, LIU KJ, ZHAO XD, QIN YQ, PAN LN, WANG YP, YANG S, LIU SF, JI HW, ZOU XM, LIU J, ZHANG XB, WANG B. Effects of tobacco types, positions and ecological regions on release of main organic acids in total particulate matter[J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2020, 26(2): 1-7, 23 (in Chinese).
- [18] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.  
BAO SD. *Soil and Agricultural Chemistry Analysis*[M]. The third edition. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2000 (in Chinese).
- [19] SHU DT, YUE H, HE YL, WEI GH. Divergent assemblage patterns of abundant and rare microbial sub-communities in response to inorganic carbon stresses in a simultaneous anammox and denitrification (SAD) system[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 257: 249-259.
- [20] MAGOČ T, SALZBERG SL. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. *Bioinformatics: Oxford, England*, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [21] SHETTY SA, HUGENHOLTZ F, LAHTI L, SMIDT H, de vos WM. Intestinal microbiome landscaping: insight in community assemblage and implications for microbial modulation strategies[J]. *FEMS Microbiol Rev*, 2017, 41(2): 182-199.
- [22] ZHOU JZ, DENG Y, LUO F, HE ZL, YANG YF. Phylogenetic molecular ecological network of soil microbial communities in response to elevated CO<sub>2</sub>[J]. *mBio*, 2011, 2(4): e00122-e00111.
- [23] DENG Y, JIANG YH, YANG YF, HE ZL, LUO F, ZHOU JZ. Molecular ecological network analyses[J]. *BMC Bioinformatics*, 2012, 13: 113.
- [24] KANG YL, AN XR, MA YW, ZENG SM, JIANG ST, WU WL, XIE CY, WANG ZH, DONG CX, XU YC, SHEN QR. Organic amendments alleviate early defoliation and increase fruit yield by altering assembly patterns and of microbial communities and enzymatic activities in sandy pear (*Pyrus pyrifolia*)[J]. *AMB Express*, 2021, 11(1): 164.
- [25] CHEN Y, BONKOWSKI M, SHEN Y, GRIFFITHS BS, JIANG YJ, WANG XY, SUN B. Root ethylene mediates rhizosphere microbial community reconstruction when chemically detecting cyanide produced by neighbouring plants[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 4.
- [26] de SOUZA RS, OKURA VK, ARMANHI JS, JORRÍN B, LOZANO N, da SILVA MJ, GONZÁLEZ-GUERRERO M, de ARAÚJO LM, VERZA NC, BAGHERI HC, IMPERIAL J, ARRUDA P. Unlocking the bacterial and fungal communities assemblages of sugarcane microbiome[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 28774.
- [27] HAMONTS K, TRIVEDI P, GARG A, JANITZ C, GRINYER J, HOLFORD P, BOTHA FC, ANDERSON IC, SINGH BK. Field study reveals core plant microbiota and relative importance of their drivers[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(1): 124-140.
- [28] ZARRAONAINDIA I, OWENS SM, WEISENHORN P, WEST K, HAMPTON-MARCELL J, LAX S, BOKULICH NA, MILLS DA, MARTIN G, TAGHAVI S, LELIE DVD, GILBERTA JA. The soil microbiome influences grapevine-associated microbiota[J]. *mBio*, 2015, 6(2): e02527-e02514.
- [29] FONSECA-GARCÍA C, COLEMAN-DERR D, GARRIDO E, VISEL A, TRINGE SG, PARTIDA-MARTÍNEZ LP. The cacti microbiome: interplay between habitat-filtering and host-specificity[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 150.
- [30] COLEMAN-DERR D, DESGARENNES D, FONSECA-GARCIA C, GROSS S, CLINGENPEEL S, WOYKE T, NORTH G, VISEL A, PARTIDA-MARTINEZ LP, TRINGE SG. Plant compartment and

- biogeography affect microbiome composition in cultivated and native *Agave* species[J]. *The New Phytologist*, 2016, 209(2): 798-811.
- [31] XU J, ZHANG Y, ZHANG P, TRIVEDI P, RIERA N, WANG Y, LIU X, FAN G, TANG J, COLETTA-FILHO HD, CUBERO J, DENG X, ANCONA V, LU Z, ZHONG B, ROPER MC, CAPOTE N, CATARA V, PIETERSEN G, VERNIÈRE C, et al. The structure and function of the global *Citrus* rhizosphere microbiome[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 4894.
- [32] DELGADO-BAQUERIZO M, ELDRIDGE DJ, LIU YR, SOKOYA B, WANG JT, HU HW, HE JZ, BASTIDA F, MORENO JL, BAMIGBOYE AR, BLANCO-PASTOR JL, CANO-DÍAZ C, ILLÁN JG, MAKHALANYANE TP, SIEBE C, TRIVEDI P, ZAADY E, VERMA JP, WANG L, WANG J, et al. Global homogenization of the structure and function in the soil microbiome of urban greenspaces[J]. *Science Advances*, 2021, 7(28): eabg5809.
- [33] SPAIN AM, KRUMHOLZ LR, ELSHAHED MS. Abundance, composition, diversity and novelty of soil *Proteobacteria*[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3(8): 992-1000.
- [34] JANSSEN PH. Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S rRNA genes[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(3): 1719-1728.
- [35] PANG ZQ, CHEN J, WANG TH, GAO CS, LI ZM, GUO LT, XU JP, CHENG Y. Linking plant secondary metabolites and plant microbiomes: a review[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 621276.
- [36] 沈建平, 舒勤静, 李小龙, 张明宇, 李红丽, 王岩. 烟草轮作对烟草根际土壤微生物区系及青枯病发生的影响[J]. *云南农业科技*, 2021(6): 50-54.  
SHEN JP, SHU QJ, LI XL, ZHANG MY, LI HL, WANG Y. Effects of tobacco-rice rotation on tobacco rhizosphere soil microflora and bacterial wilt occurrence[J]. *Yunnan Agricultural Science and Technology*, 2021(6): 50-54 (in Chinese).
- [37] GUSEVA K, DARCY S, SIMON E, ALTEIO LV, MONTESINOS-NAVARRO A, KAISER C. From diversity to complexity: microbial networks in soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 169: 108604.
- [38] GOBERNA M, VERDÚ M. Cautionary notes on the use of co-occurrence networks in soil ecology[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 166: 108534.
- [39] GÄRTNER A, WIESE J, IMHOFF JF. Diversity of *Micromonospora* strains from the deep Mediterranean Sea and their potential to produce bioactive compounds[J]. *AIMS Microbiology*, 2016, 2(2): 205-221.
- [40] 张学武, 张建丽. 小单孢菌属的分类及应用研究[J]. *微生物学通报*, 2006, 33(5): 117-121  
ZHANG XW, ZHANG JL. Taxonomy and application of *Micromonospora*[J]. *Microbiology*, 2006, 33(5): 117-121 (in Chinese).
- [41] 杨星鹏, 张志斌, 朱笃. 小单孢菌属次级代谢产物及其生物活性研究进展[J]. *天然产物研究与开发*, 2019, 31(5): 908-915, 921.  
YANG XP, ZHANG ZB, ZHU D. Review on secondary metabolites and its biological activities from genus *Micromonospora*[J]. *Natural Product Research and Development*, 2019, 31(5): 908-915, 921 (in Chinese).
- [42] NI XP, SUN ZP, GU YW, CUI H, XIA HZ. Assembly of a novel biosynthetic pathway for gentamicin B production in *Micromonospora echinospora*[J]. *Microbial Cell Factories*, 2016, 15: 1.
- [43] PENG F, WANG CX, XIE Y, JIANG HL, CHEN LJ, URIBE P, BULL AT, GOODFELLOW M, JIANG H, LIAN YY. A new 20-membered macrolide produced by a marine-derived *Micromonospora* strain[J]. *Natural Product Research*, 2013, 27(15): 1366-1371.
- [44] BULGARELLI D, SCHLAEPPI K, SPAEPEN S, van THEMAAT EVL, SCHULZE-LEFERT P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, 64: 807-838.
- [45] KONG HG, SONG GC, SIM HJ, RYU CM. Achieving similar root microbiota composition in neighbouring plants through airborne signalling[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(2): 397-408.
- [46] LEBEIS SL, PAREDES SH, LUNDBERG DS, BREAKFIELD N, GEHRING J, MEDONALD M, MALFATTI S, RIO D TG, JONES CD. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa[J]. *Science*, 2015, 349(6250): 860-864.
- [47] HU L, ROBERT CAM, CADOT S, ZHANG X, YE M, LI B, MANZO D, CHERVET N, STEINGER T, van der HEIJDEN MGA, SCHLAEPPI K, ERB M. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 2738.



- [48] SHEN GH, ZHANG ST, LIU XJ, JIANG QP, DING W. Soil acidification amendments change the rhizosphere bacterial community of tobacco in a bacterial wilt affected field[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2018, 102(22): 9781-9791.
- [49] ZHALNINA K, DIAS R, de QUADROS PD, DAVIS-RICHARDSON A, CAMARGO FAO, CLARK IM, MCGRATH SP, HIRSCH PR, TRIPLETT EW. Soil pH determines microbial diversity and composition in the park grass experiment[J]. *Microbial Ecology*, 2015, 69(2): 395-406.
- [50] ROUSK J, BAATH E, BROOKES PC, LAUBER CL, LOZUPONE C, CAPORASO JG, KNIGHT R, FIERER N. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil[J]. *The ISME Journal*, 2010, 4(10): 1340-1351.
- [51] LI SL, LIU YQ, WANG J, YANG L, ZHANG ST, XU C, DING W. Soil acidification aggravates the occurrence of bacterial wilt in south China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 703.
- [52] 高明, 孙海, 张丽娜, 张亚玉. 铁、锰胁迫对人参叶片某些生理特征的影响[J]. *吉林农业大学学报*, 2012, 34(2): 130-137.
- [53] GAO M, SUN H, ZHANG LN, ZHANG YY. Effect of iron and manganese stress on some physiological characters of *Panax ginseng* blade[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2012, 34(2): 130-137 (in Chinese).
- [53] 张宝成, 刘云芳, 李应禄, 陈文芳, 李德辉, 钱正敏. 锰胁迫对小飞蓬生长与生理生化特征影响初探[J]. *东北农业科学*, 2021, 46(4): 110-112, 127.
- ZHANG BC, LIU YF, LI YL, CHEN WF, LI DH, QIAN ZM. Preliminary study on the effect of manganese stress on the growth and physiological and biochemical characteristics of *Conyza canadensis*[J]. *Journal of Northeast Agricultural Sciences*, 2021, 46(4): 110-112, 127 (in Chinese).
- [54] CORNELIS P. Iron uptake and metabolism in *Pseudomonads*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2010, 86(6): 1637-1645.
- [55] HUANG XF, CHAPARRO JM, REARDON KF, ZHANG RF, SHEN QR, VIVANCO JM. Rhizosphere interactions: root exudates, microbes, and microbial communities[J]. *Botany*, 2014, 92(4): 267-275.