北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

促生肠杆菌和假单胞菌接种对干旱胁迫下苜蓿幼苗根系微环境的影响

喇 真 张钧杰 禹雅丽 徐惠娟 代金霞

Effects of *Enterobacter* sp. and *Pseudomonas* sp. inoculation on root microenvironment of alfalfa seedlings under drought stress

Lazhen, Zhang Junjie, Yu Yali, Xu Huijuan, Dai Jinxia

引用本文:
喇 真, 张钧杰, 禹雅丽, 徐惠娟, 代金霞. 促生肠杆菌和假单胞菌接种对干旱胁迫下苜蓿幼苗根系微环境的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(2):177–187. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250372
Lazhen, Zhang Junjie, Yu Yali, Xu Huijuan, Dai Jinxia. Effects of *Enterobacter* sp. and *Pseudomonas* sp. inoculation on root microenvironment of alfalfa seedlings under drought stress[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2):177–187. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250372

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250372

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

3种玉兰幼苗生长和生理特性对干旱胁迫的响应

Response of growth and physiological characteristics of three *Magnolia* spp. seedlings to drought stress

北京林业大学学报, 2024, 46(9): 57–67. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230312

核桃*JrTT*1–1启动子不同长度片段响应干旱的活性分析

Activity analysis of different length fragments of walnut *JrTT*1–1 promoter in response to drought stress

北京林业大学学报, 2022, 44(8): 31–38. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210126

干旱胁迫对黑杨派无性系生长及生理特性的影响

Effects of drought stress on the growth and physiological characteristics of Sect. *Aigeiros* clones

北京林业大学学报, 2023, 45(10): 81–89. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220266

沙棘形态和光合系统对干旱、盐碱及其复合胁迫的响应

Response of *Hippophae rhamnoides* morphology and photosynthetic system to drought, salt alkali and their combined stress

北京林业大学学报, 2026, 48(1): 88–101. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250090

油松*SAUR*基因家族鉴定及其干旱胁迫表达模式分析

Identification of *SAUR* gene family in *Pinus tabuliformis* and analysis on its expression patterns under drought stress

北京林业大学学报, 2024, 46(8): 57–67. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230333

刺槐苗木碳水生理参数对长期干旱及复水的响应变化

Changes in response of carbon and water physiological parameters of *Robinia pseudoacacia* seedlings to long–term drought and rehydration

北京林业大学学报, 2023, 45(8): 43–56. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220096

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250372

促生肠杆菌和假单胞菌接种对干旱胁迫下苜蓿幼苗根系微环境的影响

喇 真　张钧杰　禹雅丽　徐惠娟　代金霞
（宁夏大学生命科学学院，宁夏 银川 750021）

摘要:【目的】从土壤微生态角度探究促生菌株增强植物抗旱性、促进植物生长的作用机制。**【方法】**以具备多重抗逆与促生特性的肠杆菌（D1）和假单胞菌（D2）为供试菌株，通过紫花苜蓿（以下简称为“苜蓿”）盆栽试验，设置单一菌剂（D1、D_2）和复合菌剂（F）接种处理，分析干旱条件下不同接种处理对苜蓿根际土壤理化性质、酶活性以及根系细菌多样性和群落结构的影响。**【结果】**（1）与未接种对照（CK）相比，接种处理显著增加了苜蓿幼苗生物量，显著降低了根际土壤 pH 值和电导率，显著提高了土壤含水量和有效磷含量（$P < 0.05$）。同时，接种处理显著提升了土壤关键酶活性：与 CK 相较，D1、D2 和 F 处理组土壤碱性磷酸酶活性分别提高了 92.26%、141.67% 和 72.02%，脱氢酶活性分别提高了 116.93%、201.63% 和 110.12%，蔗糖酶活性分别提高了 52.54%、42.80% 和 34.43%，脲酶活性分别提高了 54.66%、33.27% 和 121.67%。（2）复合菌剂（F）显著改变了苜蓿根际土壤和根部内生细菌的多样性和群落结构，提高了根系细菌群落的丰富度和多样性，并促进绿弯菌门、节杆菌属和肠杆菌属等在根际土壤中富集，以及拟杆菌门、新鞘氨醇菌属和肠杆菌属等在根内的富集。（3）土壤理化因子关联分析表明，土壤含水量、有效钾及有效磷是驱动苜蓿根系细菌群落的主要环境因子。**【结论】**在干旱条件下，接种促生菌可通过改良土壤的保水性、促进养分转化、调节根系微生物群落组成来优化根际土壤微环境，从而缓解干旱对植物的损伤并促进植物生长，且复合菌剂的效果优于单一菌剂，具备良好的开发与应用潜力。

关键词：根际促生菌；干旱胁迫；苜蓿；土壤酶活性；细菌群落组成
中图分类号：Q938.1　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2026)02−0177−11
引文格式：喇　真，张钧杰，禹雅丽，等. 促生肠杆菌和假单胞菌接种对干旱胁迫下苜蓿幼苗根系微环境的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(2)：177−187. Lazhen, Zhang Junjie, Yu Yali, et al. Effects of *Enterobacter* sp. and *Pseudomonas* sp. inoculation on root microenvironment of alfalfa seedlings under drought stress［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2): 177−187.

Effects of *Enterobacter* sp. and *Pseudomonas* sp. inoculation on root microenvironment of alfalfa seedlings under drought stress

Lazhen　Zhang Junjie　Yu Yali　Xu Huijuan　Dai Jinxia
(School of Life Sciences, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China)

Abstract:［**Objective**］The purpose of this study was to explore the mechanism of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) promoting plant growth and enhancing plant drought resistance from the perspective of soil microecology.［**Method**］*Enterobacter* sp. (D1) and *Pseudomonas* sp. (D2) with multiple stress resistance and growth promoting potential were selected as test strains, the effects of single inoculant D1, D2 and compound inoculant F on the physical and chemical properties, enzyme activities of alfalfa rhizosphere soil, rhizobacteria and endophytes diversity and community structure under drought stress were analyzed through alfalfa pot experiment.［**Result**］(1) Compared with control, alfalfa seedling biomass in the

收稿日期: 2025−09−22　**修回日期:** 2025−11−02
基金项目: 国家自然科学基金项目（32160023），宁夏自然科学基金项目（2025AAC030216、2023AAC03062）。
第一作者: 喇真。主要研究方向：微生物资源开发与利用。Email: 1374786339@qq.com　地址：750021 宁夏回族自治区银川市西夏区贺兰山西路 489 号宁夏大学。
责任作者: 代金霞，教授。主要研究方向：微生物资源开发与利用。Email: daijx05@163.com　地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

inoculated group increased significantly, pH and conductivity of rhizosphere soil decreased significantly, and the soil water content and available phosphorus content increased significantly ($P < 0.05$). Soil alkaline phosphatase activities of group D1, D2 and F were significantly increased by 92.26%, 141.67% and 72.02%, dehydrogenase activities were significantly increased by 116.93%, 201.63% and 110.12%, sucrase activities were significantly increased by 52.54%, 42.80% and 34.43%, urease activities were increased by 54.66%, 33.27% and 121.67%, respectively. (2) Compound inoculant F could significantly alter the bacterial diversity and community structure of alfalfa root system, increase the richness and diversity of rhizospheric and endophytic bacterial communities, and promote the enrichment of Chloroflexia, *Arthrobacter* and *Enterobacter* in rhizosphere soil, and enrich Bacteroidetes, *Sphingomonas* and *Enterobacter* in the roots. (3) The correlation analysis between soil physicochemical factors and bacterial communities showed that soil water content, available potassium and available phosphorus were main factors affecting the bacterial community of alfalfa roots. [**Conclusion**] Under drought conditions, plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) could alleviate the damage of drought to plants and promote plant growth by promoting soil water retention and nutrient transformation, regulating the community composition of root microorganisms, improving rhizosphere soil microenvironment. The effect of compound inoculant(F) is better than that of single inoculant, which has the potential of further development and utilization.

Key words: plant growth promoting rhizobacteria (PGPR); drought stress; alfalfa; soil enzyme activity; bacterial community composition

随着全球气候变暖趋势的加剧，水资源短缺问题日益严峻，干旱已成为限制植物分布、生态建设与农业可持续发展的关键因素之一[1]。干旱胁迫主要通过限制植物对水分和养分的吸收、干扰光合作用过程并阻碍水分运输等方式，抑制植物正常的生长发育[2]。在这一背景下，植物根际促生菌（plant growth promoting rhizobacteria，PGPR）作为一种环境友好的生物策略，在缓解作物水分胁迫方面展现出重要的应用潜力。PGPR 具备生物固氮、溶解磷酸盐、产生植物激素和铁载体等功能，能够成功定植根际，与宿主植物建立密切的联系，通过自身代谢活动改善植物的生长环境，或生成有利于植物生长的代谢产物，从而促进植物生长[3]。此外，PGPR 还通过诱导植物对各种生物和非生物胁迫的抗性以增强植物的环境修复能力和生态适应性[4]。已有研究[5]表明，多种 PGPR 菌株能有效提高植物对干旱的耐受性。例如，产 ACC（1−氨基环丙烷−1−羧酸）脱氨酶的肠杆菌（*Enterobacter* sp.）HS9 与芽孢杆菌（*Bacillus* sp.）G9 能降低干旱条件下刺毛黧豆（*Mucuna pruriens*）植株的 ACC 与乙烯含量，从而增强其抗旱能力[5]。苏云金芽孢杆菌（*B. thuringiensis*）通过合成 IAA 促进植物侧根和根毛的形成，有效缓解了干旱对植物的胁迫[6]；某些假单胞菌（*Pseudomonas* sp.）、不动杆菌（*Acinetobacter* sp.）通过产生胞外多糖，在植物根际形成亲水性生物膜来提高辣椒（*Capsicum annuum*）的耐旱性[7]。值得注意的是，相较于单一菌株，复合菌剂因菌株间的协同效应而表现出更强的根际定殖能力与促生抗逆效果[8]。

根际微域是植物微生物互作的关键界面，其微生物多样性与群落结构对植物响应环境胁迫及表型调控具有重要作用[9−10]。有研究[11]表明，干旱胁迫下，接种外源 PGPR 能够改变植物根系微生物的多样性和群落结构，促使有益菌在根际富集；同时，能提升土壤中多种关键酶的活性，改善土壤结构，优化植物根际微环境，帮助植物在干旱条件下维持正常的生理代谢[12]。例如，Ricardo 等[13]报道，接种类芽孢杆菌（*Paenibacillus peoriae*）SP9 和链霉菌（*Streptomyces fulvissimus*）FU14 可显著提高小麦（*Triticum aestivum*）根际微生物多样性，同时增强其耐旱性和抗病性。袁军[14]发现，外源促生菌能通过分泌挥发性抗菌物质抑制病原菌活性、促进有益菌增殖，从而改变根际微生物的群落结构。在外源 PGPR 的诱导下，根际有益菌之间通过协同互作进一步提高了土壤养分的有效性，改善了植物根系性状，从而提高植物的抗旱能力[15]。

紫花苜蓿（*Medicago sativa*）（以下简称为“苜蓿”）作为豆科（Fabaceae）重要牧草，营养价值和生态功能突出，是我国北方干旱、半干旱地区的主要栽培草种，但水分的匮乏限制了苜蓿在干旱区的广泛种植和高效生产。有研究[16]表明，苜蓿的生长与其根际微生物群落密切相关，链霉菌、肠杆菌等 PGPR 能够缓解盐胁迫对苜蓿的生长抑制，提高其对非生物胁迫的耐受性。本团队前期从荒漠植物根际土壤中，筛选出 2 株抗逆性强且具备多重体外促生能力的菌株——

肠杆菌(D1)和假单胞菌(D2)。然而，在干旱环境下，这 2 株菌及其复合制剂(F)如何影响苜蓿的根际微生态，能否缓解干旱胁迫对苜蓿的生长抑制，以及复合接种的效果是否优于单一接种，仍有待明确。

基于此，本研究通过苜蓿盆栽试验，系统分析了干旱胁迫下接种 D1、D2 单一菌剂及复合菌剂(F)对苜蓿根际土壤理化性质、酶活性及细菌群落结构的影响，旨在从微生态角度揭示 PGPR 增强苜蓿抗旱性的内在机制。研究成果有望为开发高效微生物菌剂提供理论依据，并对推动干旱、半干旱地区牧业生产与生态修复具有重要实践意义。

1　材料与方法

1.1　材　料

菌种来源：肠杆菌(D1)和假单胞菌(D2)分离自宁夏荒漠植物根际土壤，具有溶磷、固氮、产 IAA 等体外促生特性，在 pH 9.0、7% NaCl 和 15% 的 PEG6000 条件下能正常生长，具备良好的抗逆性。菌株 16S rRNA 基因序列 GenBank 登录号分别为 OP890958 和 OP890931。

苜蓿种子：苜蓿品种为‘甘农 4 号’，种子购买自富海种业有限公司。

盆栽土壤：沙土、营养土和蛭石按照体积比 3∶3∶1 混匀后高压灭菌，将灭菌后的土壤分装于大小为 13 cm × 15 cm 的花盆中，每盆 500 g。

1.2　方　法

1.2.1　菌剂制备和盆栽试验设计

将肠杆菌(D1)和假单胞菌 (D2)活化后，分别在 LB 培养液中发酵培养 24 h，离心收集菌体后，用灭菌的 PBS 溶液洗涤 2 次，用无菌水重悬并调整菌悬液浓度为 5.0×10^7 cfu/mL，分别制备成单一菌剂，并将二者等体积混匀后作为复合菌剂(F)。将成熟饱满的苜蓿种子表面消毒后，均分为 4 份。以无菌水作为对照(CK)，将种子分别置于上述菌剂和无菌水中浸泡 30 min，置于恒温培养箱中避光保湿催芽。待种子发芽后，选取发芽势较为一致的种子进行穴播，每盆 10 粒种子，每处理 12 盆，智能温室中培养。

待幼苗长出 4 片真叶时开始间苗，每盆保持相同植株数。各处理组在出苗的第 7 天、第 14 天用 50 mL 对应的菌剂进行灌根，对照组浇等量的无菌水。期间定期补充水分以保持土壤含水量。待幼苗生长 30 d 时，采用控水方法模拟干旱胁迫。即先充分浇水使土壤水分达到饱和，然后停止浇水使其自然下降，当土壤含水量下降至 20% 时，即达到干旱胁迫强度。在胁迫处理结束后，将苜蓿幼苗整株连根拔起，抖落并收集根上附着的土壤，用于理化性质和酶活性测定，同时测量幼苗的生长指标；取部分样品根部用无菌水迅速清洗，离心收集清洗后的土壤，与根系一起放入−80 ℃ 超低温冰箱，用于 DNA 的提取。每个处理设置 3 次重复。

1.2.2　土壤理化性质和酶活性测定

用 pH 计测定土壤 pH 值(土水质量比 1∶2.5)；烘干法测定土壤含水量；电极法测定土壤电导率；参考《土壤农业化学分析方法》测定土壤有机质和营养元素含量[17]；利用酶活性检测试剂盒(北京，Solarbio)采用分光光度法测定土壤脲酶、碱性磷酸酶、蔗糖酶和脱氢酶活性。

1.2.3　DNA 提取和 16S rRNA 扩增子测序

采用土壤 DNA 提取试剂盒(Omega Bio-tek, USA)提取土壤基因组，采用 CTAB 法提取根系组织 DNA。采用引物对 338F 和 806R 扩增根际土壤细菌 16S rRNA 基因 V3-V4 区；为避免植物叶绿体 DNA 的污染，采用引物对 799F 和 1193R 扩增根系组织内生细菌的 16S rRNA 基因 V5-V7 区。PCR 产物经凝胶回收和浓度检测合格后，委托上海美吉生物医药科技有限公司进行 Illumina 文库构建和高通量测序，测序深度不低于 50 000 reads。

1.2.4　数据处理

使用 fastp(https://github.com/OpenGene/fastp)软件对原始序列进行质控；使用 Flash(http://www. cbcb. umd.edu/software/flash)软件进行拼接，拼接序列的 overlap 区允许的最大错配比率为 0.2；有效序列用 Usearch 软件(v7.0)在 97% 相似性水平下进行 OTU 聚类并去除嵌合体。随后，剔除所有样品中被注释为叶绿体或线粒体的序列。为减少测序深度差异的影响，以样本最低序列数为标准进行随机抽平，对所有样本进行均一化处理。物种注释通过 RDP classifier 完成，以 70% 的置信阈值将序列与 Silva 数据库(SSU132)进行比对，从而获得各分类水平的物种丰度与群落组成信息。使用美吉云平台计算 Alpha 多样性指数；基于 Bray-Curtis 距离进行 PCoA 分析，并采用 Adonis 检验评估组间差异；利用 SPSS 23.0 进行单因素方差分析及 post-hoc 检验以识别差异物种；通过 R 3.3.1 的 vegan 软件包分析细菌群落与土壤理化性质的相关性，并使用 Gephi 软件进行可视化绘图。

2　结果与分析

2.1　不同处理组苜蓿幼苗生长指标、根际土壤性质及酶活性

2.1.1　苜蓿幼苗生长指标分析

干旱胁迫下，接种促生菌可以显著促进苜蓿幼

苗生长(表 1)。与未接种对照(CK)相比，3 个接种组(D1、D2 和 F)的幼苗株高、根长、鲜/干质量等生长指标均显著增加(P<0.05)。其中，复合菌剂(F)的促生效果最显著，其株高、地上鲜质量和干质量较 CK 组分别提高了 49.53%、147.95% 和 130.41%。

2.1.2 根际土壤理化性质和酶活性分析

接种处理显著改变了根际土壤的理化性质(表 2)。与 CK 相比，D1、D2 和 F 组土壤 pH 值和电导率显著降低，含水量显著提高了 116.30%、148.90% 和 145.37%，速效磷含量显著增加了 13.26%、21.34% 和 25.69%(P < 0.05)；D2 组土壤有机质含量显著增加了 54.16%，F 组土壤全氮含量显著增加了 25.42%；接种组土壤碱性磷酸酶、脱氢酶、蔗糖酶活性较 CK 组均显著提升(P < 0.05)；D1、D2 和 F 组的碱性磷酸酶活性分别提高了 92.26%、141.67% 和 72.02%；脱氢酶活性分别提高了 116.93%、201.63% 和 110.12%；蔗糖酶活性分别提高了 52.54%、42.80% 和 34.43%；D1 和 F 组的脲酶活性分别提高了 54.66% 和 121.67%，提高程度皆非常显著，说明促生菌接种可以改善根际土壤环境，提升土壤的保水性和物质转化能力。

2.2 不同处理组苜蓿根际细菌和内生细菌群落多样性

2.2.1 Alpha 多样性

在 OTU 水平上，对苜蓿根际细菌和内生细菌进行 Alpha 多样性分析，结果如图 1 所示。不同处理组根际土壤中，细菌群落丰富度和多样性存在差异。Ace 和 Chao1 指数均表现为 F > CK > D1 > D2，其中 F 组的 Ace 指数显著高于 D1 组和 CK(P < 0.05)，极显著高于 D2 组(P < 0.01)；Chao1 指数极显著高于其他 3 组(P < 0.01)，表明复合菌剂接种能显著提高苜蓿根际细菌群落的丰富度。Shannon 指数表现为 F 组最高，且显著高于 D1 和 D2 组(P < 0.05)，但较 CK 组差异不显著；Simpson 指数在各组间均无显著差异(P > 0.05)。综上，F 组根际细菌群落丰富度及多样性最高，表明复合菌剂接种对苜蓿根际土壤细菌的群落结构影响较 CK 更大。

根系内生细菌群落 Alpha 多样性分析显示，表征群落丰富度的 Ace 和 Chao1 指数在 F 组最高，但各组间均无显著差异；表征群落多样性的 Shannon

表 1 不同处理组苜蓿幼苗生物量

Tab. 1 Biomass of alfalfa seedlings in different treatment groups

处理	株高/cm	根长/cm	地上鲜质量/(g·株$^{-1}$)	地下鲜质量/(g·株$^{-1}$)	地上干质量/(g·株$^{-1}$)	地下干质量/(g·株$^{-1}$)
CK	10.63 ± 0.26d	8.02 ± 0.21b	0.32 ± 0.09c	0.16 ± 0.005c	0.08 ± 0.003c	0.05 ± 0.003c
D1	12.40 ± 0.21c	10.37 ± 0.38a	0.52 ± 0.018b	0.29 ± 0.007b	0.11 ± 0.003b	0.09 ± 0.003b
D2	13.47 ± 0.20b	11.33 ± 0.32a	0.56 ± 0.021b	0.30 ± 0.005ab	0.12 ± 0.008b	0.10 ± 0.002a
F	15.90 ± 0.23a	11.23 ± 0.37a	0.79 ± 0.018a	0.32 ± 0.009a	0.18 ± 0.008a	0.11 ± 0.003a

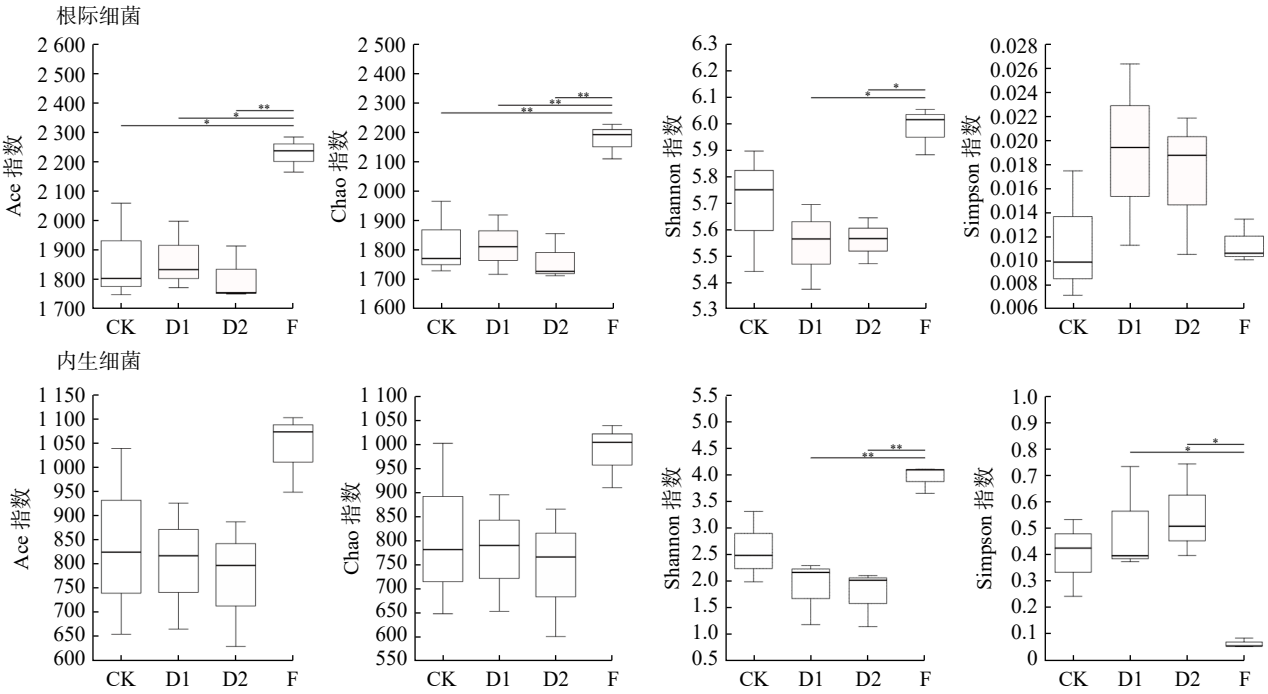
注：同列不同小写字母表示各生长指标间差异显著(P < 0.05)；CK. 未接种；D1. 肠杆菌接种；D2. 假单胞菌接种；F. 复合菌剂接种。下同。

表 2 不同处理组苜蓿根际土壤理化性质和酶活性

Tab. 2 Physicochemical properties and enzyme activities of alfalfa rhizosphere soil in different treatment groups

项目	CK	D1	D2	F
土壤 pH	8.81 ± 0.02a	8.63 ± 0.03b	8.71 ± 0.04b	8.73 ± 0.02b
电导率(EC)/(μS·cm^{-1})	595.67 ± 28.43a	519.00 ± 18.58b	452.00 ± 2.00c	505.00 ± 6.02bc
含水量(SWC)/%	2.27 ± 0.38b	4.91 ± 0.53a	5.65 ± 0.37a	5.57 ± 0.11a
有机质(SOM)/(g·kg^{-1})	22.36 ± 2.31b	26.40 ± 4.16ab	34.47 ± 1.23a	24.26 ± 2.33b
全氮（TN)/(g·kg^{-1})	0.59 ± 0.03b	0.66 ± 0.03b	0.58 ± 0.01b	0.74 ± 0.01a
全磷（TP)/(g·kg^{-1})	0.36 ± 0.01a	0.36 ± 0.02a	0.31 ± 0.04a	0.35 ± 0.01a
全钾（TK)/(g·kg^{-1})	28.22 ± 0.06a	26.85 ± 0.18b	27.77 ± 0.33a	28.01 ± 0.13a
铵态氮（NH_4^+-N)/(mg·kg^{-1})	47.29 ± 5.03a	56.59 ± 7.80a	53.62 ± 7.57a	56.23 ± 2.90a
速效磷（AP)/(mg·kg^{-1})	64.72 ± 1.52c	73.30 ± 0.67b	78.53 ± 2.33ab	81.35 ± 2.01a
速效钾(AK)/(mg·kg^{-1})	179.79 ± 21.41a	197.44 ± 35.33a	172.14 ± 10.86a	166.87 ± 10.44a
碱性磷酸酶/(U·g^{-1})	3 300.81 ± 34.03c	6 346.21 ± 167.87b	7 976.97 ± 19.65a	5 678.18 ± 432.25b
脲酶/(U·g^{-1})	210.93 ± 35.76c	326.22 ± 16.41b	281.10 ± 22.66bc	467.57 ± 28.12a
脱氢酶/(U·g^{-1})	19.67 ± 6.06b	42.67 ± 10.09a	59.33 ± 5.21a	41.33 ± 4.06a
蔗糖酶/(U·g^{-1}))	397.81 ± 17.25b	606.82 ± 46.20a	568.07 ± 36.02a	534.78 ± 16.16a

注：同行不同小写字母表示组间差异显著(P < 0.05)。



*、**分别表示在 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 水平上差异显著。下同。

图 1　不同处理组苜蓿根际细菌群落 Alpha 多样性指数

Fig. 1　Alpha diversity indexes of alfalfa rhizobacteria bacteria community in different treatment groups

指数表现为 F 组极显著高于 D1 和 D2 组（$P < 0.01$），但与 CK 组间无显著差异；Simpson 指数则表现为 D2 > D1 > CK > F，D1 和 D2 组显著高于 F 组（$P < 0.05$），但与 CK 组差异不显著；表明 F 组根系中，内生细菌群落多样性最为丰富。

2.2.2　Beta 多样性

在 OTU 水平对根际细菌群落进行主坐标分析（PCoA），来评估不同处理对苜蓿根际土壤细菌群落 Beta 多样性的影响（图 2）。结果显示，PC1 轴与 PC2 轴对累积方差的解释率分别为 48.89% 和 14.46%，揭示各处理样本之间的细菌群落组成具有明显的分异。其中，F 组根际细菌群落与其他组差异较大，而 D1 和 CK 组样本呈交叉分布，表明二者之间距离更近，细菌群落组成更相似。ANOSIM 分析表明，接种处理对苜蓿根际土壤细菌群落结构影响显著（$R = 0.691\ 4$，$P = 0.001$）。在 PC1 轴上，仅 D1 与 CK 组间无显著差异，其他各组间两两差异显著（$P < 0.05$）；在 PC2 轴上，D2 与 F、D1 及 CK 组间差异显著（$P < 0.05$），其他组间差异不显著（$P > 0.05$）。

根系内生细菌群落的 PCoA 分析结果显示，横

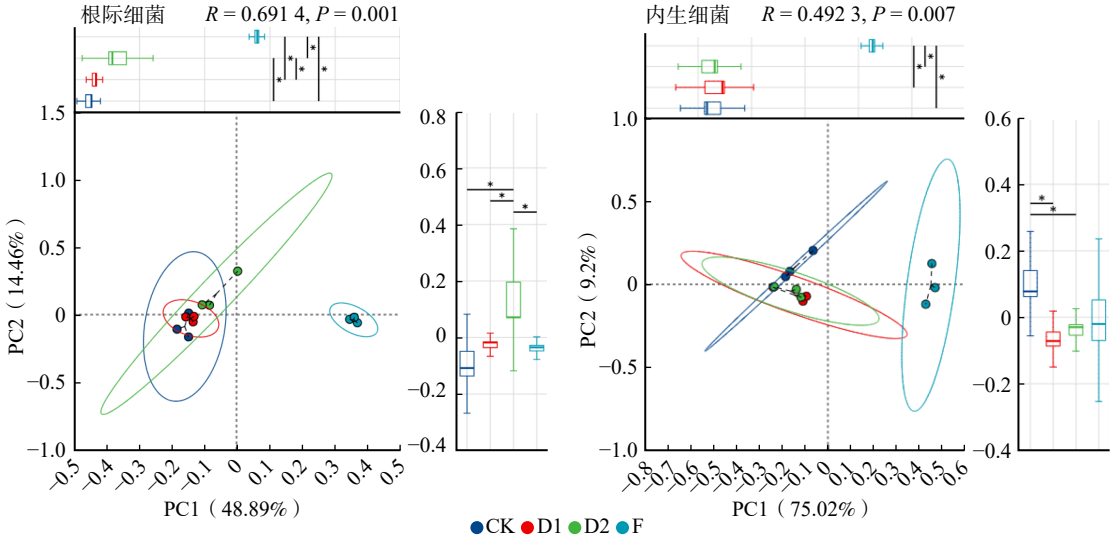


图 2　基于 OTU 水平的根际细菌和内生细菌群落主坐标分析

Fig. 2　Principal coordinate analysis of rhizobacteria and endophytic bacterial community based on OTU level

轴 PC1 与纵轴 PC2 分别阐释了数据集中 75.02% 和 9.2% 的方差比例，揭示各处理组根系样本中内生细菌群落组成的差异。其中，F 组内生细菌群落与其他组出现明显分异，而 D1 和 D2 组样本相互交叠，表明 F 组内生细菌群落组成差异较大，D1 和 D2 组的内生细菌群落组成更相似。组间差异分析显示，在 PC1 轴上，F 组与 CK、D1 及 D2 组间差异显著（$P < 0.05$），其他组间无显著差异；在 PC2 轴上，仅 D1、D2 与 CK 组间差异显著（$P < 0.05$）。ANOSIM 分析表明，接种处理显著影响了苜蓿根系内生细菌的群落结构（$R = 0.492\ 3$，$P = 0.007$）。

2.3 不同处理组苜蓿根际细菌和内生细菌群落结构组成分析

2.3.1 根际土壤细菌群落组成分析

在门和属水平上，对各处理组根际土壤细菌群落组成和组间差异进行分析。结果表明（图 3），变形菌门（Proteobacteria）为根际优势类群，相对丰度在 36.99% ~ 45.79% 之间，其次是厚壁菌门（12.54% ~ 18.05%）、拟杆菌门（Bacteroidota，10.69%~12.62%）、放线杆菌门（7.51% ~ 11.59%）和绿弯菌门（Chloroflexi，3.56% ~ 8.83%）等。组间差异分析显示，这些优势类群的相对丰度存在显著差异。其中，F 组变形菌门丰度较 CK、D1 和 D2 组显著降低（$P < 0.05$），而 D1、D2 和 F 组绿弯菌门的相对丰度较 CK 组均极显著升高（$P < 0.01$）。厚壁菌门、拟杆菌门和放线杆菌门等丰度在不同组间也有显著差异。属水平上，不同处理组苜蓿根际细菌以芽孢杆菌属（7.27% ~ 11.03%）和假单胞菌属（4.13% ~ 11.16%）为优势菌属，其次是鞘氨醇单胞菌属（*Sphingomonas*，2.68% ~ 3.74%）、节杆菌属（*Arthrobacter*，0.81% ~ 5.65%）和德沃斯氏菌属（*Devosia*，1.70% ~ 2.63%）等。组间差异分析表明，优势菌属如芽孢杆菌属、假单胞菌属等丰度在各组间无显著差异。节杆菌属、微枝形杆菌属（*Microvirga*）、*Noviherbaspirillum*、类芽孢杆菌属等的相对丰度在不同组间存在显著差异（$P < 0.05$）。与对照组相比，F 组节杆菌属和 norank_ f_ Microscillaceae 的相对丰度极显著提高（$P < 0.01$），肠杆菌属的丰度显著提高（$P < 0.05$）；而类芽孢杆菌属、马赛菌属（*Massilia*）和土壤芽孢杆菌属（*Solibacillus*）的丰度显著降低（$P < 0.05$）；D1 和 D2 组多数类群相较于对照多无显著差异。

2.3.2 根部内生细菌群落组成分析

各处理组根系内生细菌群落分析结果表明（图 4），变形菌门是苜蓿根系组织内的绝对优势菌群，相对丰度在 77.40% ~ 92.14%，其次是厚壁菌门

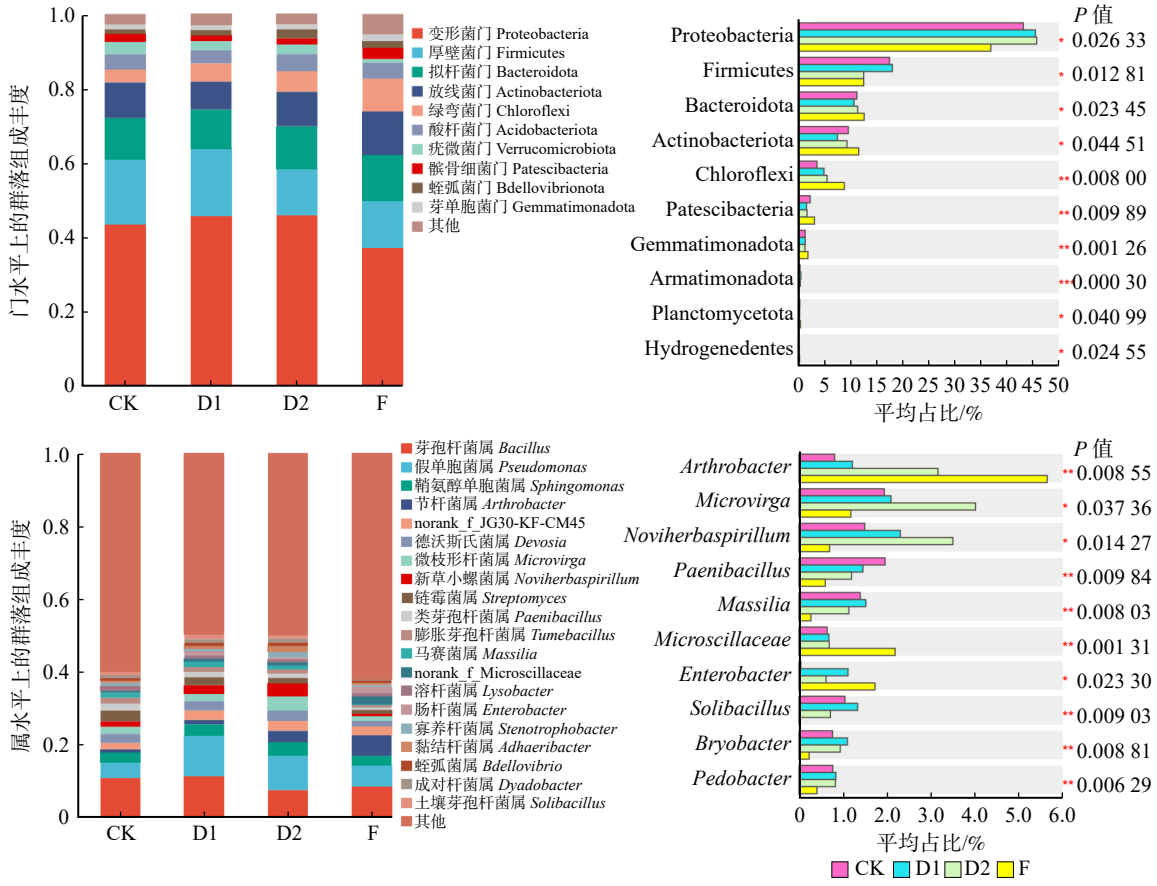


图 3 不同处理组苜蓿根际细菌的群落组成和组间差异

Fig. 3 Community composition and inter-group differences of rhizobacteria bacteria of alfalfa in different treatment groups

（4.39% ~ 9.10%）、拟杆菌门（1.00% ~ 9.83%）、放线菌门（0.96% ~ 1.79%）和蛭弧菌门（Bdellovibrionota，0.44% ~ 3.77%）等。对丰度前 10 的细菌门组间差异分析结果显示，F 组拟杆菌门、粘球菌门（Myxococcota）的丰度较其他组显著提高，而变形菌门、隐杆菌门（Abditibacteriota）的丰度较其他 3 组则显著降低（$P < 0.05$）。在属水平上，剑菌属（*Ensifer*）是根内的优势菌属，其相对丰度为 18.93% ~ 72.86%，其次是假单胞菌属（2.31% ~ 12.04%）、芽孢杆菌属（2.30% ~ 4.08%）和根瘤杆菌属（*Rhizobacter*，0.18% ~ 7.98%）等。对各组间具有显著差异的细菌属进行分析，结果显示，F 组细菌群落变化较大，剑菌属的相对丰度极显著低于 CK、D1 和 D2 组（$P < 0.01$），而卵黄色杆菌属（*Vitellibacter*）、新鞘氨醇菌属（*Novosphingobium*）、肠杆菌属和申氏杆菌属（*Shinella*）等多个菌属的丰度显著高于其他 3 组（$P < 0.05$），表明复合菌剂接种能够显著调节苜蓿内生细菌的群落结构。次优势属假单胞菌属和芽孢杆菌属丰度在组间无显著差异。

2.4　细菌群落与土壤理化因子关联分析

2.4.1　根际细菌群落与土壤理化因子相关性

根际土壤细菌群落与土壤理化因子的相关性分析表明（图 5），土壤相对含水量（SWC）、电导率（EC）、速效钾（AK）及速效磷（AP）是影响根际土壤微生物群落的主要因子。多数细菌群落与 AK 和 EC 呈显著正相关，与 SWC 和 AP 呈显著负相关。如厚壁菌门中的芽孢杆菌属、类芽孢杆菌属，拟杆菌门的丝杆菌属（*Niastella*）、*Fluviicola* 属，变形菌门的新鞘氨醇菌属和柄杆菌属（*Caulobacter*）等与 AK 和 EC 呈显著正相关性（$P < 0.05$）；放线菌门的节杆菌属、厚壁菌门的游动微菌属（*Planomicrobium*）和变形菌门的海洋杆菌属（*Pontibacter*）与 AP 和 SWC 显著正相关（$P < 0.05$）。芽孢杆菌属、类芽孢杆菌属、新鞘氨醇菌属、链霉菌等与 AP 和 SWC 显著负相关（$P < 0.05$）；变形菌门相对丰度较高的类群与土壤因子的相关性不强，如假单胞菌属仅与 pH 显著负相关（$P < 0.05$），肠杆菌属仅与 AN 和 TN 显著正相关（$P < 0.05$）。

2.4.2　根系内生细菌群落与土壤理化因子相关性

对苜蓿根系内生细菌主要群落丰度与土壤理化因子进行相关性分析（图 6）。结果表明，土壤总氮、含水量、速效钾、速效磷及有机质是影响苜蓿根系内生菌的主要因子。变形菌门的嗜氢菌属（*Hydrogenophaga*）、

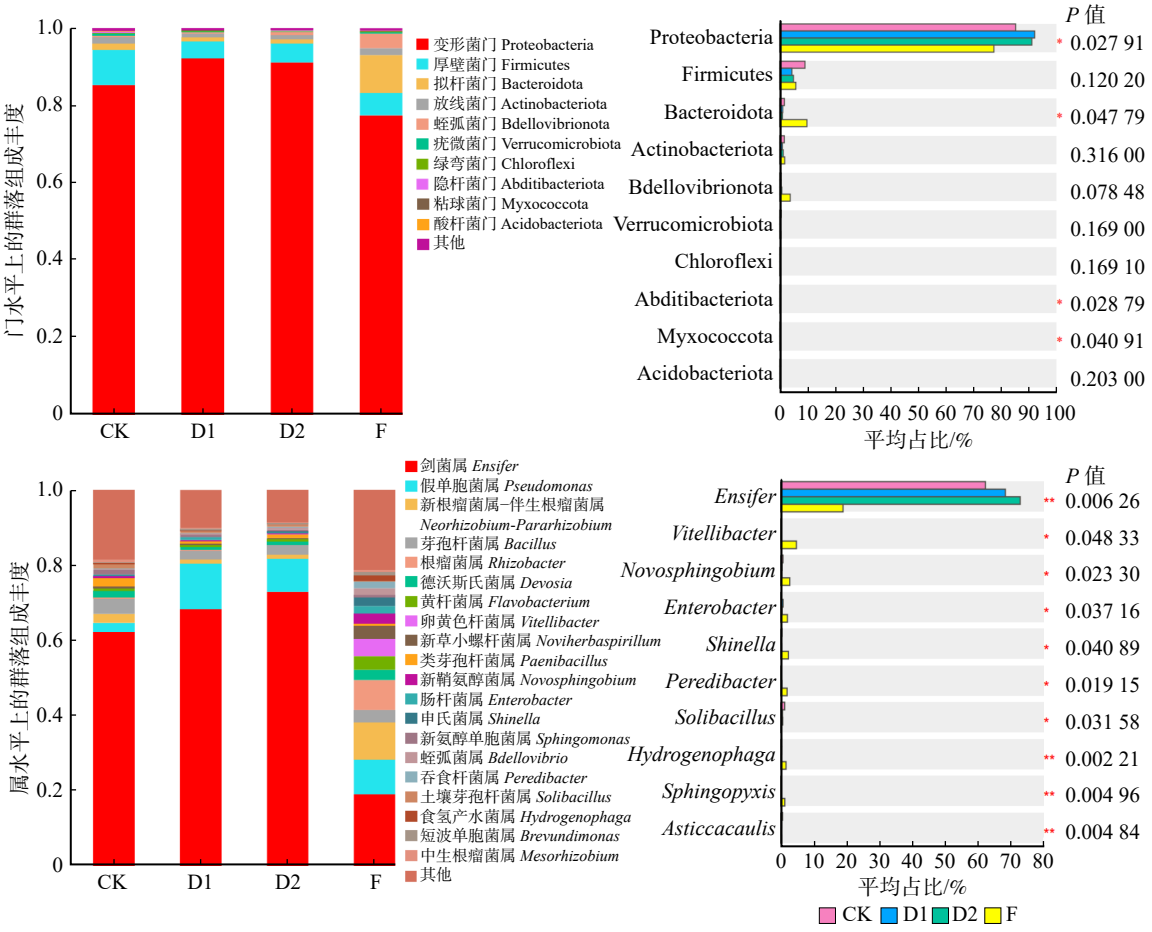
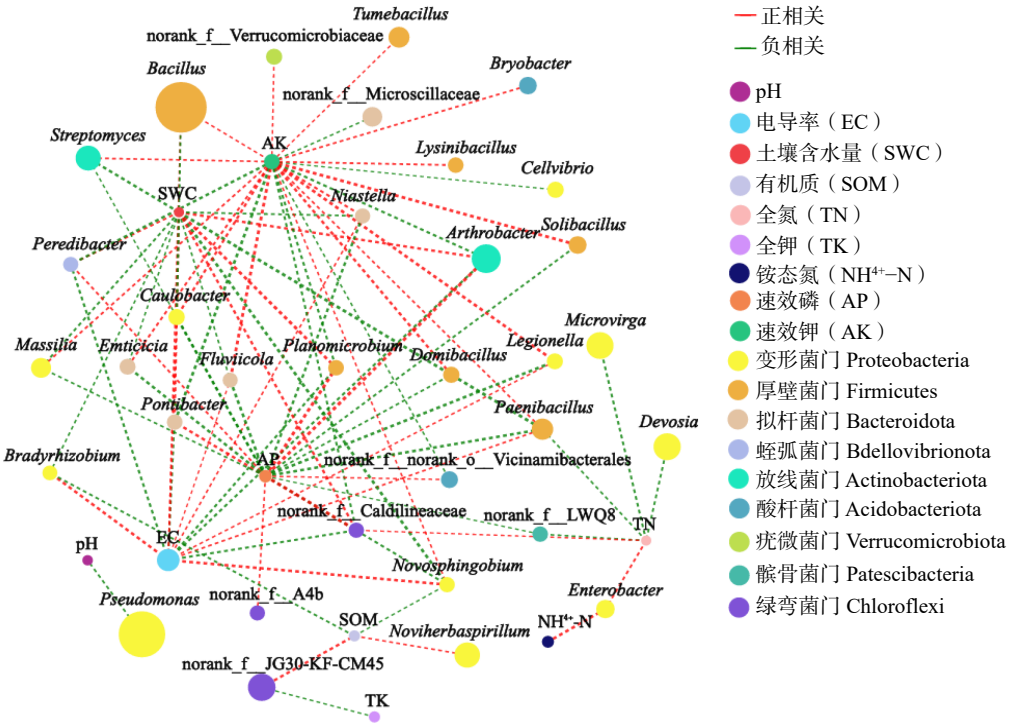


图 4　不同处理组苜蓿根系内生细菌的群落组成和组间差异

Fig. 4　Community composition and inter-group differences of endophytic bacteria of alfalfa in different treatment groups



线粗细表示相关性强弱，粗线表示相关性强，细线表示相关性弱；圆圈大小表示细菌丰度；相同颜色表示同一个门的细菌。下同。

图 5 根际细菌群落与土壤因子相关性

Fig. 5 Correlations between rhizosphere bacterial community and soil factors

短波单胞菌属(*Brevundimonas*)、肠杆菌属等，拟杆菌门的黄杆菌属(*Flavobacterium*)、卵黄色杆菌属、土地杆菌属(*Pedobacter*)等与 TN 呈极显著正相关性($P < 0.01$)；变形菌门的鞘氨醇单胞菌属、生丝微菌属(*Hyphomicrobium*)、新鞘氨醇菌属、交替赤杆菌属(*Altererythrobacter*)等与 SOM 极显著负相关($P < 0.01$)，与 pH 显著正相关($P < 0.05$)；厚壁菌门的土壤杆菌属、赖氨酸芽孢杆菌属(*Lysinibacillus*)、*Domibacillus*，变形菌门慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)、硝化杆菌属(*Nitrobacter*)，苯基杆菌属(*Phenylobacterium*)等与 AP 和 SWC 显著负相关($P < 0.05$)；硝化杆菌属、苯基杆菌属、葡萄球菌属(*Staphylococcus*)与 AK 和 EC 显著正相关($P < 0.05$)；卵黄色杆菌属、土地杆菌属、鞘氨醇盒菌属(*Sphingopyxis*)与 AP 显著正

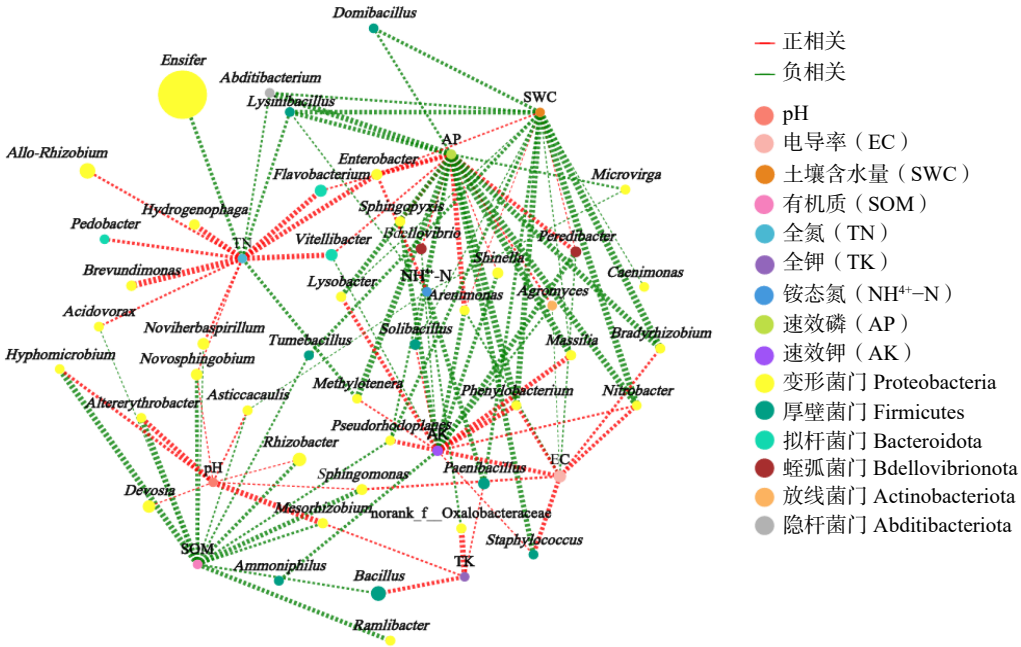


图 6 根系内生细菌群落与土壤因子相关性

Fig. 6 Correlations between endophytic bacterial community and soil factors in root

相关，与 AK 显著负相关（$P < 0.05$）。而优势类群剑菌属（*Ensifer*）仅与 TN 显著负相关。

3　讨　　论

3.1　接种促生菌对根际土壤理化性质和酶活性的影响

植物不仅受到土壤环境的影响，还能通过根际分泌物改变土壤结构与化学性质，以及调节微生物群落来反向影响土壤。在植物根际微环境中，根系微生物与酶在土壤代谢过程中发挥着核心作用，体现了土壤物质转化及能量流动的强度与方向，也是衡量土壤质量的关键指标[18]。已有研究[19]表明，根际促生菌接种能够通过改善植物根际微环境促进宿主植物的生长和抗逆。如小麦根际接种促生菌（*Azospirillum brasilense*）后，土壤 pH 值、电导率和钠吸附率显著降低，土壤有机质、氮磷钾含量和酶活性显著提高。干旱胁迫下，将具有抗逆和促生活性的假单胞菌 NBRIRA 和芽孢杆菌 NBRISN13 混合接种于鹰嘴豆（*Cicer arietinum*），能够显著改变微生物群落的多样性、提高根际土壤酶活性，增强了植物的干旱耐受性[20]。本研究中，接种了肠杆菌、假单胞菌单一菌剂与复合菌剂的苜蓿根际土壤中，土壤含水量、速效磷含量以及碱性磷酸酶、脱氢酶和蔗糖酶活性较对照组显著提高，而土壤 pH 值和电导率显著降低（表 2）。水分是影响根际土壤养分转化及其有效性的非生物因子之一，干旱胁迫对植物根际土壤磷素含量有着重要的影响[21]。供试菌株除了具备较强的盐碱耐受性和耐旱性，同时具有解磷、分泌 IAA 等多重促生潜能，当作为外源菌剂施入土壤后，通过自身的代谢活性增强了土壤的保水性，同时还能够分泌有机酸等次生代谢产物，降低了土壤的含盐量和 pH，溶解释放出被土壤颗粒吸附的营养元素，活化土壤中的养分含量，促进了土壤养分转化和土壤酶活性提升，从而有效改善了宿主的根际环境，并增强了苜蓿对干旱胁迫的耐受性。

3.2　接种促生菌对根际土壤细菌群落的影响

植物在面对非生物胁迫时，会分泌化学信号和营养物质来吸引有益微生物，并改变自身的微生物群落。这些有益微生物通过 ABA 信号传导、调节转录因子如 MYC2 和 PHR1，以及分泌 VOCs、小肽等物质，在非生物胁迫下调节植物的生长–防御权衡，帮助植物在不同环境条件下优化资源分配，增强抗逆性和生长能力[22]。如干旱胁迫会触发植物根际释放可溶性糖、氨基酸和有机酸等，为耐旱微生物创造有利条件，导致耐旱的芽孢杆菌和假单胞菌丰度增加，帮助保持土壤湿度并促进植物存活[23]。本研究结果显示，土壤中生态位较宽的变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门和放线菌门是干旱胁迫下，不同处理组苜蓿根际的共同优势类群，而芽孢杆菌属和假单胞菌属则为优势细菌属，这与许多干旱土壤细菌群落的研究结果相一致。根际作为植物和土壤微生物交互作用的敏感区域，外源微生物的添加会直接影响植物根际细菌的多样性和菌群丰度，或者通过影响根分泌物而间接改变根际细菌的群落结构，如韩永琴等[24]将多黏类芽孢杆菌（*P. polymyxa*）接种辣椒苗后，根际细菌多样性较对照组显著增高；李晴晴等[25]在水稻（*Oryza sativa*）大田试验中，接种解淀粉芽孢杆菌（*B. amyloliquefaciens*）FH-1，发现菌剂处理后，细菌总量无显著变化，但是根际微生物的 α-多样性显著降低。本研究中，苜蓿根际细菌的丰富度和多样性在接种单一菌剂组和对照组间并无显著差异，但 F 组的细菌群落 Ace 和 Chao 指数较 CK 组显著提高，Shannon 指数差异不显著（图 1），这表明，接种复合菌剂（F）虽未显著改变细菌群落整体多样性（丰富度 + 均匀度），但显著增加了稀有或低丰度类群的物种数量，这与 Chen 等[26]对小麦接种促生菌剂的研究结果相似。有研究[27]表明，与单一菌株相比，复合菌群具备更广泛的功能性和更高的稳定性，在提高植物生产力和抗逆性方面具有优势。如玉米（*Zea mays*）中，解磷菌与固氮菌的相互作用可使养分利用效率提高 22%；番茄（*Solanum lycopersicum*）土壤中，引入多种微生物接种剂能使病害严重程度降低 30%[28]；本研究中，F 组绿弯菌门及节杆菌属、肠杆菌属等的丰度较 CK 组显著提高。绿弯菌门具有特殊的光合系统和强大的环境适应力，土壤中绿弯菌门的胞外多糖分泌量是普通细菌的 3 ~ 5 倍，这些胞外多糖能将土壤团聚体稳定性提高 25% ~ 30%[29]；肠杆菌属和节杆菌属等也是土壤中常见的促生菌，具有固氮、溶磷和分泌生长激素等多种促生潜能。相关性分析也显示，节杆菌属与 AP 和 SWC 显著正相关，肠杆菌属与 AN 和 TN 显著正相关，这些细菌的潜在增强可能有助于促进根际土壤中的磷溶解和养分的活化，因此 F 组土壤中，总氮、速效磷和含水量也显著升高。

3.3　接种促生菌对根系内生细菌群落的影响

在植物微生态系统中，内生菌与宿主建立了紧密和谐的共生关系。植物可以利用自己的防御系统“筛选”特定的微生物，创造内生菌独特的群落结构和基因特征[30]；而被成功“招募”的内生菌作为植物生长发育的重要合作伙伴，又通过自身的遗传代谢改善和补充宿主的物质代谢途径促进宿主的生长发育和环境适应能力[31]。外界环境发生变化会影响植物的生长代谢，也会间接影响到内生细菌的生物多

样性[32]。Gadhave 等[33]用 3 种芽孢杆菌单一菌剂和复合菌剂接种花椰菜(*Brassica oleracea* var. *botrytis*),结果显示,接种的芽孢杆菌本身不能作为优势菌生长,但能够改变特定内生细菌的群落组成,复合菌剂对内生细菌的多样性和群落组成的影响更加显著。范文强[16]研究表明,*Ensifer* 是苜蓿适应非生物胁迫的优势根内细菌。本研究结果也与之相吻合,干旱胁迫下,各处理组苜蓿根内均以 *Ensifer* 为优势。但 F 组群落丰富度和多样性最高,变形菌门、剑菌属这些优势类群的相对丰度较其他 3 组显著下降,同时许多低丰度类群如卵黄色杆菌属、新鞘氨醇菌属、肠杆菌属和申氏杆菌属丰度增加,说明复合菌剂接种显著改变了内生细菌的群落结构。有报道指出[17],低丰度微生物类群在维持根系微生物群落功能方面也发挥着同样重要的作用。本研究中,根系微生物群落与土壤理化因子的关联分析也表明,根际土壤的优势类群芽孢杆菌、假单胞菌以及优势内生菌剑菌属与土壤因子的关联性都较弱,而许多低丰度类群却与多种土壤因子密切相关,也印证了这一观点。此外,接种处理后,内生菌群落的变化趋势与根际细菌相似,如 F 组中,优势类群变形菌门和厚壁菌门丰度下降,拟杆菌门丰度升高,这可能是由于接种引起植物根系分泌物的变化直接影响了根际细菌群落组成,而根际细菌群落改变又间接影响了根内生菌丰度,这些有待于未来通过根系分泌物组学等手段来验证。

以上结果表明,根际促生菌在促进植物生长、增强植物抗逆性方面发挥着积极作用。相比单一菌株,合成菌群能更好地协调植物根系微生物组以改善植物养分利用,为通过优化植物根际土壤生态系统,实现可持续农业生产提供了途径。但合成菌群能否在实际应用环境中实现相同的效果还有待进一步验证,其田间应用的长期效应还需要结合生产实际开展更深入的研究。

4 结 论

干旱胁迫下,接种肠杆菌(D1)和假单胞菌(D2)可以有效降低苜蓿根际土壤 pH 值与电导率,显著提高土壤有效磷、含水量和酶活性,调节根际土壤细菌及内生细菌的多样性和群落结构组成。土壤含水量、电导率、有效钾和有效磷是影响根际细菌群落的主要因子,土壤总氮、含水量、有效钾、有效磷及有机质是影响根内生菌的主要因子。复合菌剂对根系土壤养分转化和微生物群落组成的影响更显著,能够诱导绿弯菌门、假单胞菌属和节杆菌属等有益菌在根际土壤中富集,拟杆菌门、根瘤菌属和芽孢杆菌属等有益菌在根内显著富集,通过调节有益菌之间的协同互作,进一步提高了土壤养分的有效性,改善了根际土壤微环境,从而间接促进了苜蓿幼苗的生长和耐旱,可作为干旱区土壤改良和作物生产的候选菌株资源进行开发和利用。

参 考 文 献

[1] Chen Y, Yao Z, Sun Y, et al. Current studies of the effects of drought stress on root exudates and rhizosphere microbiomes of crop plant species [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 2: 2374.

[2] 冯潇, 田玲, 尹群, 等. 3 种玉兰幼苗生长和生理特性对干旱胁迫的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(9): 957−967.
Feng X, Tian L, Yin Q, et al. Response of growth and physiological characteristics of three *Magnolia* spp. seedlings to drought stress [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(9): 957−967.

[3] Tang A, Haruna A O, Majid N M A. Potential PGPR properties of cellulolytic, nitrogen-fixing, and phosphate-solubilizing bacteria of a rehabilitated tropical forest soil [J]. Microorganisms, 2020, 8(3): 442.

[4] Saikia J, Sarma R K, Dhandia R, et al. Alleviation of drought stress in pulse crops with ACC deaminase producing rhizobacteria isolated from acidic soil of Northeast India [J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 3560.

[5] Saleem A R, Brunetti C, Khalid A, et al. Drought response of *Mucuna pruriens* (L.) DC. inoculated with ACC deaminase and IAA producing rhizobacteria [J]. PLoS ONE, 2018, 13(2): e0191218.

[6] Armada E, Roldán A, Azcon R. Differential activity of autochthonous bacteria in controlling drought stress in native lavandula and salvia plants species under drought conditions in natural arid soil [J]. Microbial Ecology, 2014, 67(2): 410−420.

[7] Rolli E, Marasco R, Vigani G, et al. Improved plant resistance to drought is promoted by the root-associated microbiome as a water stress-dependent trait [J]. Environmental Microbiology, 2015, 17(2): 316−331.

[8] Armanhi J S L, de Souza R S C, Biazotti B B, et al. Modulating drought stress response of maize by a synthetic bacterial community [J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 747541.

[9] 刘文秀, 李菲, 丁紫莹, 等. 海南森林生态系统根际土壤可培养丝状菌物多样性 [J]. 菌物学报, 2025, 44(7): 250108.
Liu W X, Li F, Ding Z Y, et al. Diversity of rhizosphere soil culturable filamentous fungi in Hainan forest ecosystem [J]. Mycosystema, 2025, 44(7): 250108.

[10] 苏丹, 张春明, 许榕凡, 等. 江西乐安古樟林香樟根系及根际土壤 AM 真菌 [J]. 菌物学报, 2025, 44(6): 240349.
Su D, Zhang C M, Xu R F, et al. AM fungi in the roots and rhizosphere soil of *Cinnamomum camphora* in ancient camphor forest of Le'an, Jiangxi Province [J]. Mycosystema, 2025, 44(6): 240349.

[11] Wang Z, Solanki M K, Kumar A, et al. Promoting plant resilience against stress by engineering root microenvironment with *Streptomyces* inoculants [J]. Microbiological Research, 2023, 277:

127509.

[12] Hidri R, Mahmoud O M, Zorrig W, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria alleviate high salinity impact on the halophyte *Suaeda fruticosa* by modulating antioxidant defense and soil biological activity [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 821475.

[13] Ricardo A, Christopher D, Christopher M M. Analogous wheat root rhizosphere microbial successions in field and greenhouse trials in the presence of biocontrol agents *Paenibacillus peoriae* SP9 and *Streptomyces fulvissimus* FU14 [J]. Molecular Plant Pathology, 2020, 21(5): 622−635.

[14] 袁军. 解淀粉芽孢杆菌 NJN-6 拮抗物质的分离鉴定及对土壤微生物区系的影响研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
Yuan J. Isolation of antimicrobial compounds from *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6 and their effects on soil microblal community[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2016.

[15] Zhao C, Onyino J, Gao X. Current advances in the functional diversity and mechanisms underlying endophyte-plant interactions [J]. Microorganisms, 2024, 12(4): 779.

[16] 范文强. 苜蓿招募根际微生物响应干旱和盐胁迫的机制研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2024.
Fan W Q. Study on the mechanism of alfalfa recruited rhizosphere microbiome in response to drought and salt stress[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2024.

[17] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
Lu R K. Analysis methods of soil agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000.

[18] 孙永琦, 冯薇, 张宇清, 等. 毛乌素沙地生物土壤结皮对油蒿群落土壤酶活性的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(11): 82−90.
Sun Y Q, Feng W, Zhang Y Q, et al. Effects of biological soil crusts on soil enzyme activities of *Artemisia ordosica* community in the Mu Us Desert of northwestern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(11): 82−90.

[19] El-Akhdar I, Shabana M M A, El-Khateeb N M M, et al. Sustainable wheat cultivation in sandy soils: impact of organic and biofertilizer use on soil health and crop yield [J]. Plants (Basel), 2024, 13(22): 3156.

[20] Kumar M, Mishra S, Dixit V, et al. Synergistic effect of *Pseudomonas putida* and *Bacillus amyloliquefaciens* ameliorates drought stress in chickpea (*Cicer arietinum* L.) [J]. Plant Signal & Behavior, 2016, 11(1): e1071004.

[21] 樊利华, 周星梅, 吴淑兰, 等. 干旱胁迫对植物根际环境影响的研究进展 [J]. 应用与环境生物学报, 2019, 25(5): 1244−1251.
Fan L H, Zhou X M, Wu S L, et al. Research advances on the effects of drought stress in plant rhizosphere environments [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2019, 25(5): 1244−1251.

[22] Hao X W, Gu Y Z, Zhang H Z. Synthetic microbial community promotes bacterial communities leading to soil multifunctionality in desertiffed land [J]. Microorganisms, 2024, 12: 1117.

[23] Yang C X, Chen S J, Hong X Y, et al. Plant exudates-driven microbiome recruitment and assembly facilitates plant health management [J]. FEMS Microbiology Reviews, 2025, 49: fuaf008.

[24] 韩永琴, 陈新建, 罗路云, 等. 生防菌剂多黏类芽胞杆菌对辣椒根际土壤细菌群落的影响 [J]. 植物保护, 2020, 46(2): 135−142.
Han Y Q, Chen X J, Luo L Y, et al. Effects of the biocontrol agent *Bacillus polymyxa* on the bacterial community in the rhizosphere of pepper [J]. Plant Protection, 2020, 46(2): 135−142.

[25] 李晴晴, 徐松, 赵维, 等. 根际微生物组介导的解淀粉芽孢杆菌 FH-1 对水稻的促生机制 [J]. 微生物学报, 2019, 59(12): 2410−2426.
Li Q Q, Xu S, Zhao W, et al. Rhizosphere microbiome mediated growth-promoting mechanisms of *Bacillus amyloliquefaciens* FH-1 on rice [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2019, 59(12): 2410−2426.

[26] Chen Y H, Li S S, Liu N, et al. Effects of different types of microbial inoculants on available nitrogen and phosphorus, soil microbial community, and wheat growth in high-P soil [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2021, 28: 23036−23047.

[27] Cheng Y Y, Narayanan M, Shi X J, et al. Phosphate-solubilizing bacteria: their agroecological function and optimistic application for enhancing agro-productivity[J]. Science of the Total Environment, 2023, 901: 1664685.

[28] Guo S, Jiao X Z, Yan Z G, et al. Predatory protists reduce bacteria wilt disease incidence in tomato plants [J]. Nature Communications, 2024, 15: 829.

[29] Sun C C, Dong Q M, An H T, et al. Responses of soil microbial communities and functions in an alpine grassland of the Qinghai Lake Basin with grazing disturbance [J]. Ecology and Evolution, 2025, 15(3): e71082.

[30] Panwar A, Manna S, Sahini G, et al. The legacy of endophytes for the formation of bioactive agents, pigments, biofertilizers, nanoparticles and bioremediation of environment. [J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2025, 41(2): 52.

[31] Anand U, Pal T, Yadav N, et al. Current scenario and future prospects of endophytic microbes: promising candidates for abiotic and biotic stress management for agricultural and environmental sustainability [J]. Microbial Ecology, 2023, 86(3): 1455−1486.

[32] Siciliano S D, Fortin N, Mihoc A. Selection of specific endophytic bacterial genotypes by plants in response to soil contamination [J]. Applied And Environmental Microbiology, 2010, 67(6): 2469−2475.

[33] Gadhave K R, Devlin P F, Ebertz A, et al. Soil inoculation with *Bacillus* spp. modifies root endophytic bacterial diversity, evenness, and community composition in a context-specific manner [J]. Microbial Ecology, 2018, 76(3): 741−750.

（责任编辑　范　娟　李　契
责任编委　戴玉成）