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

# 林下植被叶际微生物群落对生活型与光照的响应

张子璇 孟晓倩 张新娜 徐程扬 陈涛 王文学 宁秋玲

# Responses of phyllosphere microbial communities in understory vegetation to plant life form and light intensity

Zhang Zixuan, Meng Xiaoqian, Zhang Xinna, Xu Chengyang, Chen Tao, Wang Wenxue, Ning Qiuling

引用本文:
张子璇, 孟晓倩, 张新娜, 徐程扬, 陈涛, 王文学, 宁秋玲. 林下植被叶际微生物群落对生活型与光照的响应[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(9):67–79. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250088
Zhang Zixuan, Meng Xiaoqian, Zhang Xinna, Xu Chengyang, Chen Tao, Wang Wenxue, Ning Qiuling. Responses of phyllosphere microbial communities in understory vegetation to plant life form and light intensity[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(9):67–79. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250088

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250088

**您可能感兴趣的其他文章**
**Articles you may be interested in**

林下植被和凋落物对我国寒温带天然林土壤$CO_2$通量的短期影响
Short–term effects of understory vegetation and litter on soil $CO_2$ flux of natural forests in cold temperate zone of China
北京林业大学学报, 2021, 43(3): 55–65. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200249

光照处理对‘金羽’桧穗条质量影响的研究
Effects of light treatment on cutting quality of *Juniperus chinensis* ‘Plumosa Aurea’
北京林业大学学报, 2020, 42(8): 132–140. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200007

“留白增绿”背景下北京市栖息生境型城市森林营建策略研究
Research on habitat–type urban forest construction strategy in Beijing in the background of "leave blank space and increase green space"
北京林业大学学报, 2018, 40(10): 102–114. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180187

格氏栲林窗土壤微生物群落功能多样性季节动态特征
Seasonal dynamics of functional diversity of soil microbial communities in *Castanopsis kawakamii* forest gaps
北京林业大学学报, 2020, 42(7): 77–88. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200052

杉木人工林近自然化改造对林下植被多样性和土壤理化性质的影响
Effects of stand density on understory species diversity and soil physicochemical properties after close–to–nature transformation management of Chinese fir plantation
北京林业大学学报, 2019, 41(5): 170–177. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190022

城市森林林内景观质量定量通用判别技术研究
General methods for quantitative assessment of in–forest landscape quality of urban forest
北京林业大学学报, 2020, 42(12): 9–23. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200064

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250088

# 林下植被叶际微生物群落对生活型与光照的响应

张子璇[1]　孟晓倩[2]　张新娜[1]　徐程扬[1]　陈　涛[2]　王文学[2]　宁秋玲[2]
（1. 森林培育与保护教育部重点实验室，城市林业研究中心，北京林业大学，北京 100083；2. 北京市西山试验林场管理处，北京 100093）

**摘要:【目的】**叶际微生物群落对森林生态系统稳定性和植物健康具有重要影响。本研究旨在揭示光照和植物生活型对林下植被叶际微生物群落的影响，为城市森林生态管理及生态系统稳定性维持提供理论支撑。**【方法】**以北京西山国家森林公园油松人工林下典型灌木和草本植物为研究对象，以光合有效辐射为指标，设置低（< 500 μmol/($m^2$·s)）、中（500 ~ 1 000 μmol/($m^2$·s)）和高（> 1 000 μmol/($m^2$·s)）3 个光照梯度，基于高通量测序技术，分析叶际细菌与真菌群落的多样性、组成结构及扩增子序列变体（ASV）特异性响应特征。**【结果】**(1)光照强度对细菌和真菌群落 α 多样性影响不显著，而植物生活型对群落多样性和结构具有显著影响，特别是在真菌群落中更为突出。草本植物真菌群落的 Chao1、Observed_species 和 Good's_coverage 指数均显著高于灌木($p < 0.05$)，PERMANOVA 分析表明，生活型对细菌和真菌群落变异的解释率分别约为 3.83% 和 3.70%($p < 0.001$)。(2)群落结构分析表明，细菌群落主要由变形菌门主导，优势属分布稳定；而真菌群落在属水平随光照和植物类型变化明显，低光下以茎点球属为主，中高光下以横断孢属为主。PCoA 与 PERMANOVA 结果进一步验证生活型对群落结构影响显著($p < 0.001$)，而光照影响不显著。(3)ASV 分析表明，不同生活型和植物物种间存在较高特异性，真菌群落中灌木与草本共有 ASV 仅占 18.6%，而细菌为 11.47%；在植物物种水平，ASV 多为物种特有类型，不同植物间共享的 ASV 极少，表现出较强的宿主专一性。**【结论】**植物生活型是影响林下植被叶际微生物群落结构的关键因子，其调控效应显著高于光照，且真菌群落对植物宿主属性和环境变化的敏感性更高。研究揭示了植物生活型在微生物群落构建过程中的生态作用，为基于微生物生态的城市森林植物配置策略提供了新视角。

**关键词：**叶际微生物；林下植被；生活型；光照强度；城市森林
**中图分类号：**S791.24；Q948.1　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2025)09−0067−13
**引文格式：**张子璇，孟晓倩，张新娜，等. 林下植被叶际微生物群落对生活型与光照的响应［J］. 北京林业大学学报，2025，47(9)：67−79. Zhang Zixuan, Meng Xiaoqian, Zhang Xinna, et al. Responses of phyllosphere microbial communities in understory vegetation to plant life form and light intensity[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(9): 67−79.

# Responses of phyllosphere microbial communities in understory vegetation to plant life form and light intensity

Zhang Zixuan[1]　Meng Xiaoqian[2]　Zhang Xinna[1]　Xu Chengyang[1]
Chen Tao[2]　Wang Wenxue[2]　Ning Qiuling[2]
(1. Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Research Center for Urban Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Beijing Municipal Xishan Experimental Forestry Center Management Office, Beijing 100093, China)

**Abstract:**［**Objective**］Phyllosphere microbial communities have important impacts on forest ecosystem stability and plant health. This paper aims to reveal the effects of light intensity and plant life forms on phyllosphere microbial communities of understory vegetation, providing theoretical support for urban forest ecological management and ecosystem stability.［**Method**］Typical shrubs and herbs under *Pinus*

**收稿日期:** 2025−03−13　**修回日期:** 2025−04−01
**基金项目:** 国家自然科学基金项目（32271832），北京林业大学“5·5 工程”科研创新团队项目 (BLRC2023B06)。
**第一作者:** 张子璇。主要研究方向：城市林业。 Email: zhangzixuan99@bjfu.edu.cn　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。
**责任作者:** 张新娜，副教授。主要研究方向：城市林业。 Email: zhangxinna@bjfu.edu.cn　地址：同上。
**本刊网址:** http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

*tabuliformis* plantations in Beijing Xishan National Forest Park were selected as research subjects. Based on photosynthetically active radiation (PAR), three light intensity gradients were established: low (< 500 μmol/($m^2$·s)), medium (500−1 000 μmol/($m^2$·s)), and high (> 1 000 μmol/($m^2$·s)). Using high-throughput sequencing, diversity, community structure, and amplicon sequence variant (ASV)-specific response characteristics of phyllosphere bacterial and fungal communities were analyzed. [**Result**] (1) Light intensity had no significant effects on α-diversity of bacterial and fungal communities, whereas plant life forms significantly affected microbial diversity and structure, especially fungi. Chao1, Observed_species, and Good's_coverage indices of fungal communities in herbs were significantly higher than those in shrubs ($p$ < 0.05). PERMANOVA results showed plant life forms explained 3.83% and 3.70% of variations in bacterial and fungal communities, respectively ($p$ < 0.001). (2) Community composition analysis indicated bacterial communities were dominated by Proteobacteria, and their dominant genera remained stable across conditions. However, fungal communities varied significantly at the genus level with light intensity and plant type, with *Phoma* dominating under low-light conditions and *Alternaria* under medium and high light. PCoA and PERMANOVA analyses further verified significant impact of plant life forms on microbial community structure ($p$ < 0.001), while the effect of light intensity was not significant. (3) ASV analysis indicated high specificity among life forms and plant species; fungal communities shared 18.6% of ASVs between shrubs and herbs, while bacterial communities shared only 11.47%, indicating even higher specificity. At the species level, ASVs were mostly species-specific, showing strong host specificity. [**Conclusion**] Plant life form is a key driver of phyllosphere microbial community structure in understory vegetation, with a more pronounced effect than light intensity, especially on fungal assemblages. While bacterial communities remain relatively stable, fungal composition varies across light conditions and host types. These findings highlight the ecological role of life form in shaping microbial assemblages, offering a foundational reference for future research and the ecological design of urban forest systems.

**Key words:** interleaf microorganisms; understory vegetation; life form; light intensity; urban forest

近年来，随着微生物生态学的发展，研究者逐渐关注植物叶际微生物群落的生态作用。叶际微生物群落包括细菌、真菌等多种微生物类群[1−2]，它们通过与宿主植物的相互作用，影响植物的生长环境[3]，增强植物抗逆性[4]，并在养分循环和环境修复等过程中发挥重要作用[5]。已有研究表明，叶际微生物能够通过分泌植物生长激素、提高植物抗病能力以及促进养分吸收等途径，调控植物的生长及功能性状[6−7]。现有关于植物叶际微生物群落的研究主要聚焦于不同宿主物种对其组成和功能的影响[8]，而对植物生活型的作用关注较少。植物生活型作为长期适应环境所形成的综合特征[9]，不仅反映了影响植物的形态结构、生理功能及资源利用策略[10]，还可能通过调节叶际微生物群落的组成和多样性，进一步影响植物与环境的相互作用[11]。

不同生活型的林下植被在光照、湿度、土壤养分等环境因子的适应策略上存在显著差异[12]。这些环境因子的变化不仅影响植物生长，还可能对其叶际微生物群落的组成和功能产生深远影响[13]。这种影响主要体现在两个方面：一方面，生活型对外部环境的适应可能通过改变叶际微环境间接调控微生物群落的多样性与稳定性[14]；另一方面，植物的功能性状，如叶片表皮结构、气孔密度及次生代谢物的分泌特征，可能直接影响叶际微生物群落的组成和功能[15]。例如，草本植物通常具有较薄的叶片，导致叶际环境更容易维持较高的湿度，从而促进特定真菌类群的定殖；而灌木植物则能够分泌较高水平的酚类化合物，这类次生代谢物已被证明能抑制某些细菌的生长，进而影响叶际微生物的群落结构[16]。因此，探讨不同生活型林下植被的叶际微生物群落特征及其受光照强度的调控机制，将有助于深化对城市森林生态系统中植物−微生物相互作用的认识，并为优化城市森林管理提供科学依据。

目前关于城市森林生态系统中林下植被叶际微生物群落的研究，尤其是生活型与光照对叶际微生物群落影响的研究仍较为有限。城市森林作为城市生态系统的重要组成部分，在改善城市环境、调节气候、提升生物多样性等方面发挥着至关重要的作用，其稳定性和健康状况直接影响着生态系统服务功能。林下灌木和草本植物（以下简称林下灌草）是城市森林生态系统服务功能的主要贡献者[17]，其生长受到多种环境因素的影响，其中光照条件和土壤环境是

关键调控因素[18]。由于森林冠层的复杂结构，林冠层对太阳辐射的吸收、反射和透射作用，使得林下灌草所接受的光照条件与外界存在显著差异[19]。这种光照差异不仅影响林下灌草的生长状态，还在更深层次上影响其物种多样性及生态适应策略。例如，光照可以通过影响植物的光合作用效率、资源分配及次生代谢物的合成，从而塑造植被群落结构[20]。部分研究表明，光照可以通过影响植物代谢产物的分泌、叶面温度以及气孔开放程度，进而改变叶际微生物的群落结构和功能特征[21]。在不同光环境下，叶际微生物群落的组成可能发生显著变化，例如，较高的光照强度可促进某些有助于植物生长的功能性微生物的富集，而较低光照环境则可能使微生物更倾向于调节叶片水分平衡，以适应湿度的变化[22]。此外，特定光谱（如蓝光和红光）能够调节植物叶面代谢物的生成，从而影响微生物的定殖模式[23]。叶片作为连接植物体与环境的桥梁，是植物直接接触大气环境的器官与进行光合作用和气体交换的基本功能单位[24]。研究不同光照强度对林下灌草叶际微生物群落的影响，不仅有助于揭示植物对环境因子的响应机制，还为城市森林管理和物种保护提供理论支持。

本研究以北京市城郊的西山国家森林公园典型油松（*Pinus tabuliformis*）林分为对象，重点探讨了其林下植被叶际微生物群落的多样性及其组成特征变化，并进一步分析了光环境与植物生活型对叶际微生物群落的调控作用。研究旨在深化对城市森林生态系统中林下植被叶际微生物多样性及其影响机制的认识，同时也为城市森林的健康评估和可持续管理提供了新的视角和理论支持。

## 1　研究区概况与研究方法

### 1.1　研究地概况

本研究所在地北京西山国家森林公园位于北京西郊（116°11′37″E，39°57′46″N），地跨海淀、石景山、门头沟三区，总面积 5 970 hm$^2$，公园海拔 300 ~ 400 m，属暖温带大陆性季风气候，林木多为夏绿阔叶林，森林覆盖率 98.5%。该地区年平均气温为 16.2 ℃，平均湿度为 80%。研究地区常见灌草植物有婆婆针（*Bidens bipinnata*）、马唐（*Digitaria sanguinalis*）、铁线莲（*Clematis florida*）、艾蒿（*Artemisia argyi*）、铁苋菜（*Acalypha australis*）、荆条（*Vitex negundo*）、胡枝子（*Lespedeza bicolor*）、求米草（*Oplismenus undulatifolius*）等。

### 1.2　光照测定与样地选取

于 2023 年 7—9 月，选择少云、无风的晴天正午，使用 8 通道版 SpectroSense2 植被光谱测量仪对油松人工林林下光合有效辐射（photosynthetically active radiation，PAR）进行测定。测量过程中，探头固定于距地面约 1 m 处，以确保数据采集的稳定性。在样地确定后，同时进行测量，并记录具体测定位置，并从仪器 LED 显示屏直接读取 PAR 数据。

结合测量结果，共设置 30 个样地，每个样地调查 1 个 1 m × 1 m 的灌草样方，PAR 测定范围为 0 ~ 1 500 μmol/(m$^2$·s)。依据 PAR 值，将光照强度划分为低（PAR < 500 μmol/(m$^2$·s)）、中（500 μmol/(m$^2$·s) < PAR < 1 000 μmol/(m$^2$·s)）和高（PAR > 1 000 μmol/(m$^2$·s)）3 个光照梯度，每个光照梯度设置 10 个样地，以确保数据的均衡性和代表性（表 1）。

### 1.3　叶片采集

于 2023 年 7—8 月，对 30 个样地内的林下植被进行取样。每个小样方内选取重要值大于 0.1 且具有平均高、平均叶量的草本和灌木（表 2）。佩戴灭菌手套，持酒精消毒后的剪刀，分别采集植株东西南北 4 个方向完全展开、无病虫害、生长良好的叶片 20 ~ 30 g。将样本放入灭菌塑封袋并放入−4 ℃ 冰盒

**表 1　样地光环境数据**

Tab. 1　Light environment data in sample plots

| 样地 | PAR/（μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$） | 样地 | PAR/（μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$） | 样地 | PAR/（μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$） |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 58.94 | 11 | 1 049.46 | 21 | 840.9 |
| 2 | 658.31 | 12 | 1 283.10 | 22 | 359.66 |
| 3 | 178.45 | 13 | 159.62 | 23 | 765.01 |
| 4 | 1 086.90 | 14 | 240.81 | 24 | 1 251.50 |
| 5 | 1 116.30 | 15 | 105.48 | 25 | 1 247.72 |
| 6 | 1 115.24 | 16 | 221.60 | 26 | 938.71 |
| 7 | 211.35 | 17 | 457.90 | 27 | 901.34 |
| 8 | 700.28 | 18 | 562.86 | 28 | 836.99 |
| 9 | 511.94 | 19 | 544.67 | 29 | 1 157.41 |
| 10 | 171.16 | 20 | 783.04 | 30 | 1 260.43 |

注：PAR表示光合有效辐射。下同。

**表 2　采集植株物种及生活型**

Tab. 2　Species and life form of collected plants

| 物种 | 生活型 |
|---|---|
| 艾蒿 *Artemisia argyi* (AH) | 草本 |
| 婆婆针 *Bidens bipinnata* (PPZ) | 草本 |
| 求米草 *Oplismenus undulatifolius* (QMC) | 草本 |
| 马唐 *Digitaria sanguinalis* (MT) | 草本 |
| 胡枝子 *Lespedeza bicolor* (HZZ) | 灌木 |
| 荆条 *Vitex negundo* (JT) | 灌木 |

保存；带回实验室，保存在−80℃ 冰箱中。

### 1.4 叶际微生物的提取与测序

将所有叶片样品低温保存后，送至上海派森诺生物科技股份有限公司，对采集的 108 份样品进行高通量测序，真菌样品扩增 ITS1 区，引物为 ITS1F（5′-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3′），ITS2R（5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′）；对于细菌样品扩增 16SrDNA V5-V7 可变区，引物为 799F（5′-AACMGGATTAGATACCCKG-3′），1193R（5′-ACGTCATCCCCACCTTCC-3′），本研究采用 Illumina 平台对群落 DNA 片段进行双端（Paired-end）测序。

### 1.5 数据分析

本研究采用 QIIME2（v2022.11）计算 α 多样性，包括 Shannon 指数[25]、Simpson 指数[26]、Chao1 指数[27]、Observed_species 指数[28]及 Pielou 均匀度[29]。由于生活型与物种之间存在共线性问题，本研究未采用多因素方差分析（Two-way ANOVA）来分析光照条件和生活型对 α 多样性指数的交互作用，而是分别对光照和生活型进行单因素方差分析（One-way ANOVA），并使用 Tukey HSD（honestly significant difference）进行多重比较（$p = 0.05$），以确定两者对微生物群落 α 多样性的影响。对于不满足正态性的数据，采用 Kruskal-Wallis 非参数检验进行组间比较[30]。本研究基于 Bray-Curtis 距离矩阵采用 R 4.4.2 的 vegan 包计算 β 多样性[31]，并采用主坐标分析（principal co-ordinates analysis，PCoA）[32]使用 ggplot2 包进行可视化展示。

需要说明的是，由于生活型与宿主物种存在显著共线性，传统多因素方差分析可能因多重共线性导致模型偏差，因此，本研究采用基于 Bray-Curtis 距离的置换多元方差分析（PERMANOVA，adonis2 函数，999 次置换）[33]，定量解析光照、生活型及其交互作用对微生物群落变异的解释度。同时，为避免物种协变量引入的干扰，分析聚焦于光照与生活型的主效应及交互作用。置换多元方差分析采用 R 4.4.2 的 vegan 包计算，与主坐标分析的组合图使用 ggplot2 包、patchwork 包和 grid 包进行绘制。

在门、属水平统计微生物分类群的相对丰度，以明确主要类群的组成特征及其对光照与生活型的响应模式。基于筛选标准（平均丰度 > 0.01% 且出现于 > 10% 样本），采用 DESeq2 识别不同处理组间的差异物种（阈值：FDR 校正后 $p < 0.05$）[34]。为解析共有及特有操作分类单元（OTUs）的分布特征，本研究根据分类数量选择可视化策略：生活型（2 种）与光照梯度（3 种）：采用 ggVennDiagram 包绘制韦恩图，直观展示组间共有和特有 OTU 的分布特征[35]；宿主物种（6 种）：因物种数量较多，传统韦恩图难以清晰呈现多组复杂交并关系，故改用 UpSet 图[36]，通过矩阵交互式展示物种间 OTU 的重叠模式，避免视觉冗余，计算与可视化均使用 UpSetR 包进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 叶际微生物群落 α 多样性指数分析

光照强度对林下植被叶际微生物群落 α 多样性影响不显著（图 1）。在 Shannon、Simpson、Chao1 等多个指数上，细菌与真菌群落在低、中、高光照梯度之间均无显著差异（$p > 0.05$），说明微生物群落在不同光环境下保持相对稳定的多样性。

相比之下，植物生活型对微生物群落多样性具有显著影响，尤其体现在真菌群落上（图 2）。草本植物叶际真菌群落的 Chao1 指数（$p = 0.03$）、Observed_species 指数（$p = 0.03$）和 Good's_coverage 指数（$p = 0.02$）均显著高于灌木，表明草本植物叶际真菌的物种丰富度和测序覆盖度更高。而细菌群落在两种生活型之间的多样性指标未表现出显著差异。

细菌和真菌群落的各 α 多样性指数在不同植物物种间均表现出显著差异（$p < 0.01$），包括 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数、Observed_species 指数等指标（图 3），表明植物物种对叶际微生物群落的丰富度和均匀度具有显著影响。

### 2.2 光照和生活型的交互作用对微生物群落组成的影响

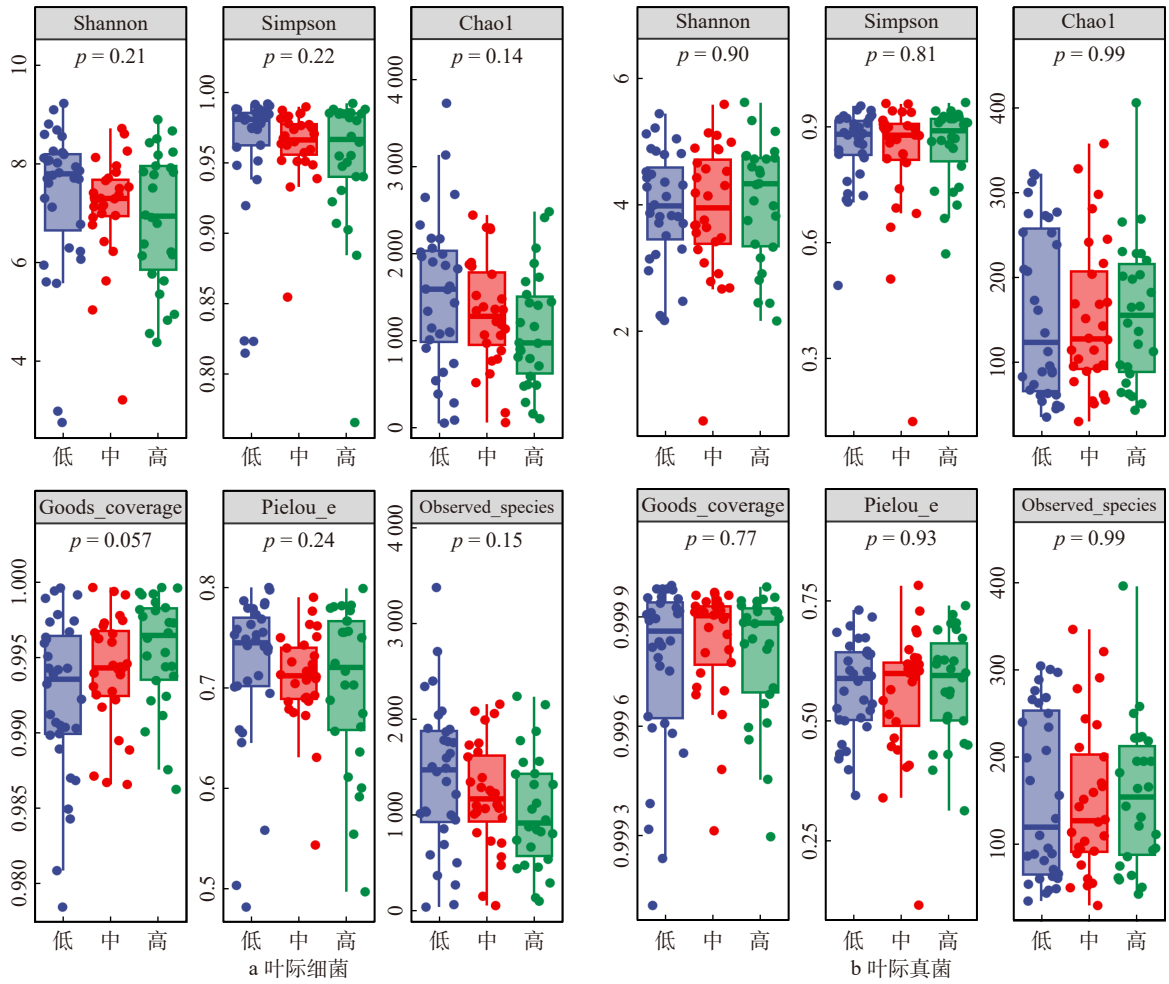
通过对细菌和真菌群落分别进行基于 Hellinger 转换的双因素 PERMANOVA 分析（模型：光照 × 生活型），发现两类微生物群落均呈现相似的环境响应模式（表 3）。整体模型对细菌群落变异的解释率为 7.433%（$p = 0.005\,9$），真菌群落为 7.696%（$p = 0.005\,2$），均达到显著水平。

进一步通过序贯平方和分解显示，植物生活型是主要解释变量，分别独立解释细菌群落 3.826% 的变异（$p < 0.001$）及真菌群落 3.701% 的变异（$p < 0.001$）。而光照以及其与生活型的交互作用均未达到统计显著性，说明他们对微生物群落的影响相对较弱（表 4）。

### 2.3 叶际微生物群落 β 多样性指数分析

主坐标分析（PCoA）结果显示，不同光照条件下的细菌与真菌群落在样本点分布上高度重叠，仅在低光与高光组间存在轻微分离趋势（图 4）。PERMANOVA 检验进一步验证，光照对群落结构差异的解释度较低，细菌和真菌群落的 $p$ 值分别为 0.924 和 0.880，说明其影响不具统计显著性。

相比之下，植物生活型对微生物群落结构影响




横坐标为光照强度，低表示 PAR < 500 μmol/(m²·s)、中表示 500 μmol/(m²·s) < PAR < 1 000 μmol/(m²·s)、高表示 PAR > 1 000 μmol/(m²·s)。下同。

图 1　不同光照强度下叶际细菌和真菌 α 多样性指数

Fig. 1　α-diversity indices of interleaf bacteria and fungi under different light intensity gradients

更为显著。灌木与草本之间的真菌群落在 PCoA 空间上分布距离明显扩大，且 PERMANOVA 检验结果显示生活型在细菌($R^2$ = 0.05, $p$ = 0.001)和真菌($R^2$ = 0.04, $p$ = 0.001)群落中均产生显著影响(图 5)。

宿主物种水平展现出最强的群落塑造效应，特别是在细菌群落中。细菌 PCo1 轴的解释率高达 18.08%，高于真菌的 15.78%。PERMANOVA 分析同样显示，林下植物物种对细菌($R^2$ = 0.26, $p$ = 0.001)和真菌($R^2$ = 0.23, $p$ = 0.001)群落结构具有极显著影响(图 6)。

### 2.4　叶际微生物群落组成分析

通过 Venn 图和 Upset 图对细菌与真菌群落的 ASV(扩增子序列变体)进行分析，结果显示在光照梯度下，细菌群落在低光、中光和高光样地中分别检测到的 ASV 数量为 27 288、18 394 和 16 461，三者共有 ASV 3 609 个，显示出一定的光照影响，三组间共有 ASV 占比仅为 6.98%，真菌群落三组间共有 ASV 占比仅为 11.95%(图 7)。

生活型差异引起的群落分化更为显著。细菌群落中，灌木和草本组分别富集 12 197 和 34 175 个特有 ASV，二者仅共享 4 425 个；真菌群落中，草本样本中 55.31% 的 ASV 为特有类群，灌木与草本间的共有 ASV 占全部的比例低至 18.6%(图 8)。

在林下植被物种水平，真菌群落中，艾蒿、荆条等植物物种拥有大量特有 ASV，其中婆婆针特有 ASV 多达 870 个，为各植物中最高，表明其对叶际真菌具有显著筛选效应。而多物种间共享 ASV 数量极少，显示出较强的宿主专一性。相比之下，细菌群落的 ASV 总数远高于真菌，单个物种样本特有 ASV 高达 12 229 个。但不同植物之间的 ASV 共享比例依然较低，表明宿主植物在一定程度上影响了叶际细菌群落的特异性构成(图 9)。

在不同光照条件下，叶际细菌群落在门水平结构上高度一致，均以变形菌门(Proteobacteria)占据绝对优势，占比为 94.61%、95.12% 和 94.86%(图 10)。在属水平上，主要优势类群为甲基杆菌−甲基红球菌

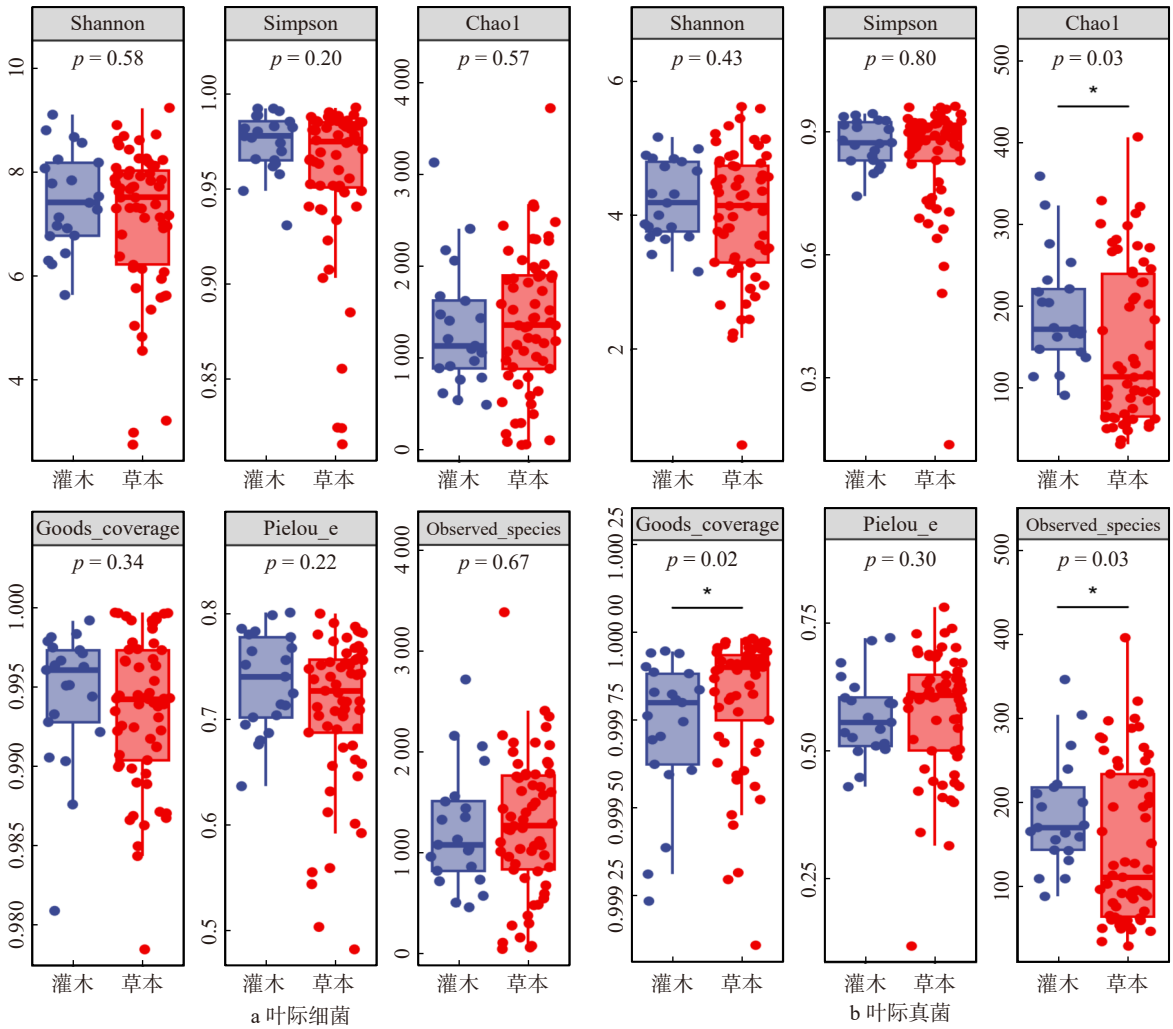



图 2 不同生活型林下植被叶际细菌和真菌群落 α 多样性指数

Fig. 2 α-diversity indices of interleaf bacterial and fungal communities in understory vegetation of different life forms

群(*Methylobacterium-Methylorubrum*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)和马赛菌属(*Massilia*),相对丰度变化较小,表明细菌群落对光照变化响应较弱。相比之下,真菌群落在属水平表现出明显的光照响应。虽然 3 种光照条件下的真菌群落在门水平均以子囊菌门(Ascomycota)为主、担子菌门(Basidiomycota)次之,总占比分别为 97.02%、96.36%和 92.97%,但属级结构差异明显。低光照下茎点球属(*Nothophoma*)为主导,占比 7.02%;中、高光照下则由横断孢属(*Strelitziana*)占据优势,占比分别为 7.14% 和 8.47%。

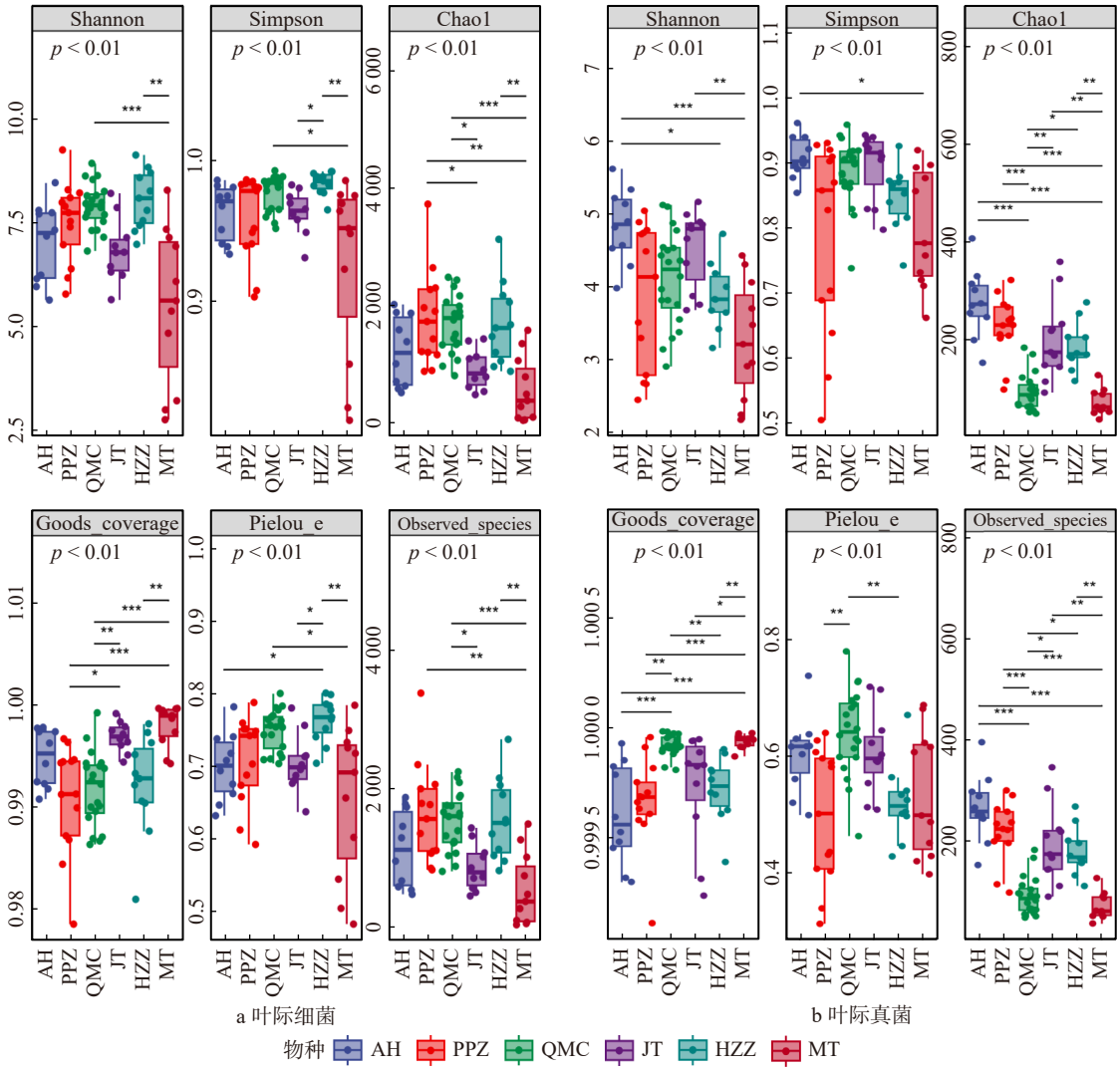
在生活型层面,细菌群落在门与属水平均保持相似结构,变形菌门主导,甲基杆菌属和鞘氨醇单胞菌属丰度占优,灌木与草本间差异不显著。而真菌群落在草本植物中担子菌门相对丰度高于灌木,提示生活型对其组成具有筛选作用(图 11)。

在物种层面,真菌群落优势属因宿主植物而异(图 12)。求米草样本中 *Edenia* 属(10.56%)和拟盾壳霉属(*Paraconiothyrium*,9.66%)占优;马唐样本以横断孢属(10.00%)和枝孢菌属(*Cladosporium*,8.58%)为主;艾蒿样本中横断孢属占比最高(10.83%);胡枝子则呈多属共存格局,以横断孢属(6.40%)、枝孢菌属(7.59%)和茎点球属(7.99%)共同占据主导。

## 3 讨 论

本研究系统探讨了林下生态系统中,植物生活型与光照强度对叶际微生物群落多样性与组成特征的影响规律。结果表明,植物生活型是调控微生物群落多样性和组成特征的关键因素,尤其在真菌群落中作用更为显著;而光照对微生物群落的调控相对较弱,仅在属水平和部分特定类群分布上表现出有限的影响。这一发现不仅验证了植物–微生物互作中宿主属性的重要性,也为进一步理解林下群落构建机制提供了实证支持。

植物生活型对叶际微生物的影响体现在多个生态层面。已有研究表明,宿主植物的叶片化学成分、表面结构及分泌物等因素,会影响叶际微生物的组成和丰度[37]。在本研究中,我们发现草本植物的叶




*、**、***分别表示在 $p < 0.05$、$p < 0.01$、$p < 0.001$ 水平上差异显著。下同。

图 3　不同物种林下植被叶际细菌和真菌 α 多样性指数

Fig. 3　α-diversity indices of interleaf bacteria and fungi in understory vegetation of different species

**表 3　细菌与真菌群落结构对光照及生活型的整体 PERMANOVA 模型效应**

Tab. 3　Overall PERMANOVA model effects of bacterial and fungal community structure on light and life form

| 微生物类群 | 自由度 | 平方和 | $R^2$/% | $F$ | $p$ |
|---|---|---|---|---|---|
| 细菌 | 5 | 2.124 | 7.433 | 1.285 | 0.005 9 |
| 真菌 | 5 | 2.189 | 7.696 | 1.334 | 0.005 2 |

**表 4　基于序贯平方和分解的光照与生活型交互作用对微生物群落变异贡献**

Tab. 4　Contribution of light and life form interaction to microbial community variation based on sequential sum of squares

| 微生物类群 | 变异来源 | 自由度 | $R^2$/% | $F$ | $p$ |
|---|---|---|---|---|---|
| 细菌 | 光照 | 2 | 1.848 | 0.799 | 0.891 0 |
| | 生活型 | 1 | 3.826 | 3.309 | 0.000 1 |
| | 光照:生活型 | 2 | 1.829 | 0.791 | 0.890 4 |
| 真菌 | 光照 | 2 | 1.859 | 0.806 | 0.842 6 |
| | 生活型 | 1 | 4.268 | 3.701 | 0.000 1 |
| | 光照:生活型 | 2 | 1.632 | 0.708 | 0.959 0 |

际真菌群落多样性显著高于灌木植物($p < 0.05$)，这可能与两类生活型植物的叶片特性差异有关。草本植物叶片结构较薄且持水能力较强，表面微环境更利于微生物定殖[38]；而灌木通常具有较厚的角质层

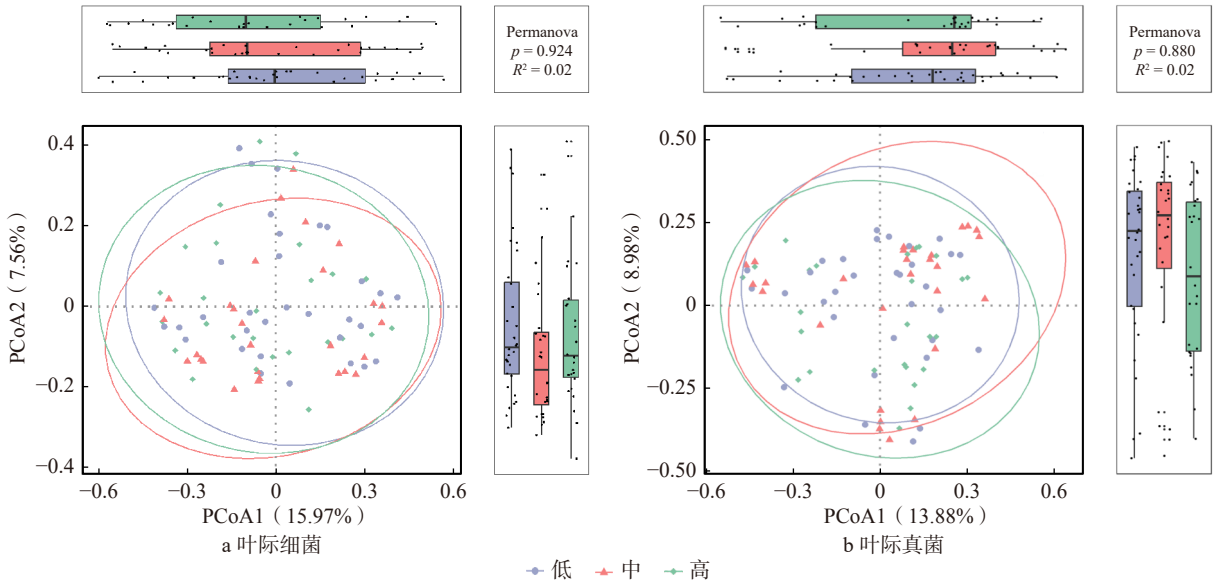



图 4 不同光照强度林下植被叶际细菌和真菌群落主坐标分析

Fig. 4 Principal coordinate analysis of interleaf bacterial and fungal communities in understory vegetation under different light intensity gradients

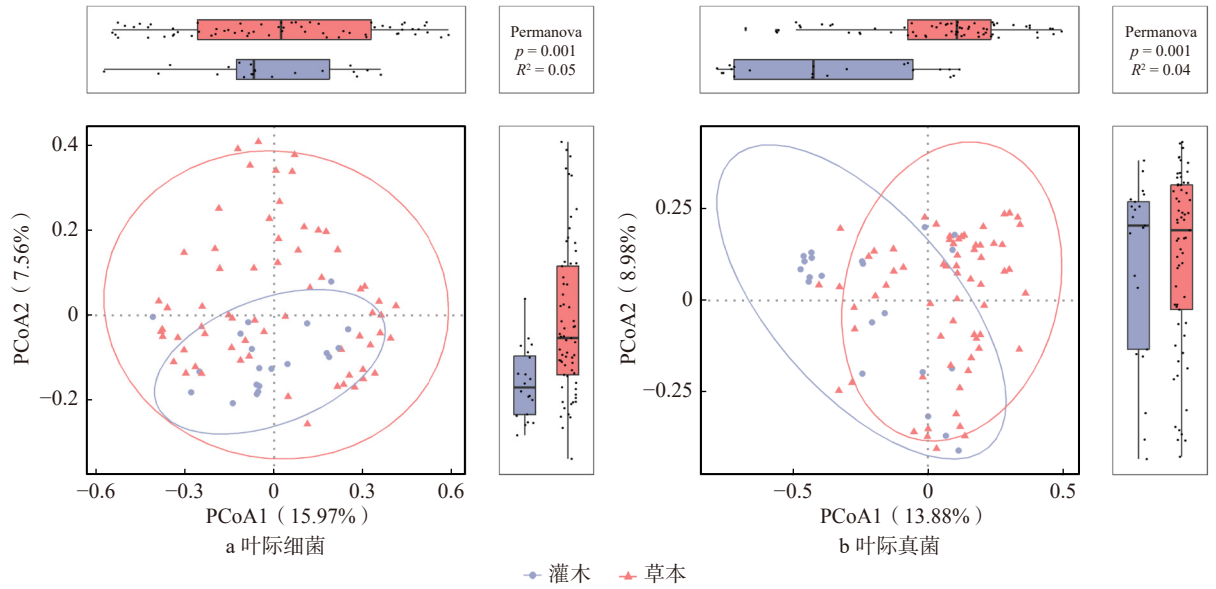



图 5 不同生活型林下植被叶际细菌和真菌群落主坐标分析

Fig. 5 Principal coordinate analysis of interleaf bacterial and fungal communities in understory vegetation of different life forms

和蜡质覆盖，可能通过物理阻隔或化学抑制限制微生物的附着与资源获取[39]。生活型是引起群落结构变异的重要因素，其单独解释细菌和真菌群落结构差异分别达 3.83% 和 3.70%($p < 0.001$)，显著高于光照条件($p > 0.05$)。ASV 特异性分析表明，生活型间的微生物共有 ASV 比例较低，其中真菌群落中灌木与草本共有 ASV 占比仅为 18.6%，细菌为 11.47%，显示出较强的宿主特异性。将本研究结果与其他生态系统的相关研究对比，发现在温带森林[40]与干旱区生态系统[14]中，植物生活型对叶际微生物的主导作用也有体现，说明该机制在非极端气候条件下具有较强的普适性。相比之下，热带雨林中微生物群落更多受温度、湿度等环境因子驱动[41–42]，植物生活型的效应则相对较弱，这可能与热带植物间功能性状趋同度较高、微环境剧烈波动等因素相关。

不同微生物类群对环境和宿主因子的响应差异，也是本研究的重要发现之一。真菌群落在属水平上对光照和生活型均表现出明显响应。例如，在低光照样地中，以茎点球属为主导，而在中高光照条件下，则转为横断孢属占优，说明真菌类群可能通过对叶面湿度、激素水平和次生代谢物变化的响应进行动态调整[21]。担子菌门在草本植物中相对丰度更高，可能与其对湿润、开放环境的生态适应性有关[38]。相较而言，细菌群落在不同生活型和光照条件下的

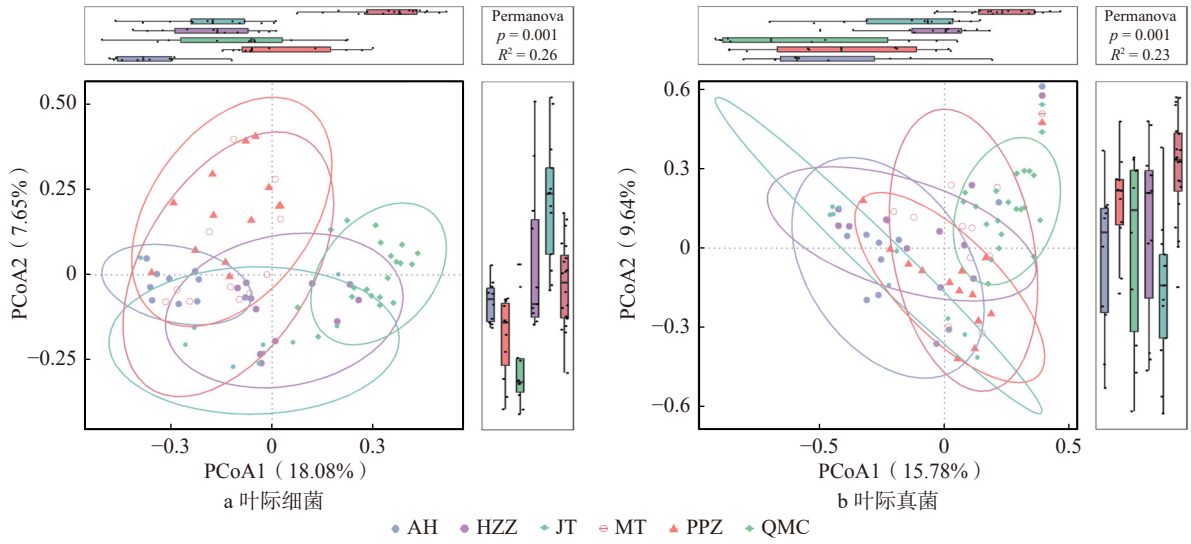



图 6　不同物种林下植被叶际细菌和真菌群落主坐标分析

Fig. 6　Principal coordinate analysis of interleaf bacterial and fungal communities in understory vegetation of different species

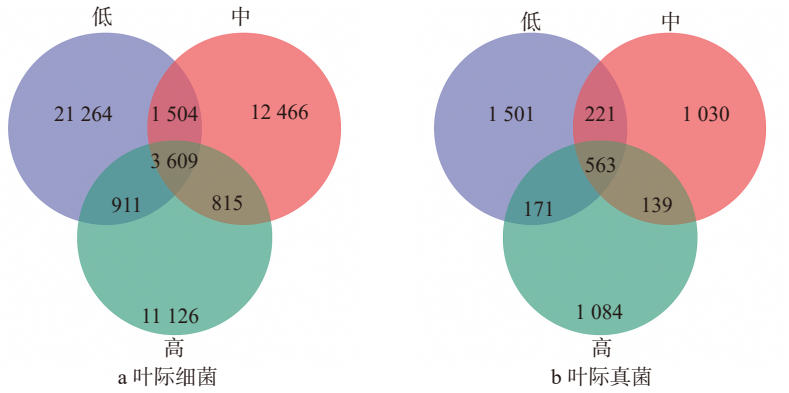



图 7　不同光照强度林下植被叶际细菌和真菌 ASVs 韦恩图

Fig. 7　Venn diagrams of interleaf bacterial and fungal ASVs in understory vegetation under different light intensity gradients

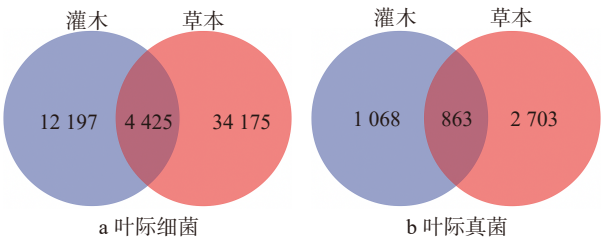



图 8　不同生活型林下植被叶际细菌和真菌 ASVs 韦恩图

Fig. 8　Venn diagrams of interleaf bacterial and fungal ASVs in understory vegetation under different plant life forms

结构组成表现出较高的一致性，变形菌门始终占主导地位，这一结果也在以往的研究中得到证实[4,43–44]。其中，甲基杆菌属和鞘氨醇单胞菌属在不同样地中稳定分布，这类优势菌属具备强适应性与代谢多样性。前者可利用甲醇等单碳化合物[45]，后者具备抗紫外能力[44,46]，这些特性可能是其在多种生态条件下保持稳定存在的关键。以往研究对植物叶际微环境中分离的鞘氨醇单胞菌菌株进行了功能解析，发现其可通过抑制病原微生物增殖，显著提升植物叶片对病原菌的侵染抗性[47]。Delmotte 等[44]的研究进一步证实，该菌株携带 PhyR 和 EcfG 等胁迫响应调控因子，这些关键转录调节因子已被证实参与环境胁迫信号转导网络，可有效激活植物体内抗氧化酶系统及病程相关蛋白表达。

尽管本研究并未将植物物种作为主要分析因子，但群落结构和 ASV 分布仍显示出一定的物种效应，表明不同植物间在微生物群落构成过程中存在特定的筛选机制。真菌群落中，各植物的优势属组成存在明显差异，细菌群落中也观察到特有类群的富集现象。这些发现说明，林下植被物种在微生物定殖中仍具重要作用[8,48]。然而，相较于物种，生活型作为一种整合植物结构特征与功能属性的分类方式，更具生态广义性和方法通用性[48–49]，能够跨越物种差异捕捉植物—微生物互作的规律。在本研究中，生活型虽非解释力最强的因子，但作为研究主线，具有较强的生态解释意义。未来的研究可在生活型分类基础上，进一步结合植物叶片的功能性状指标（如

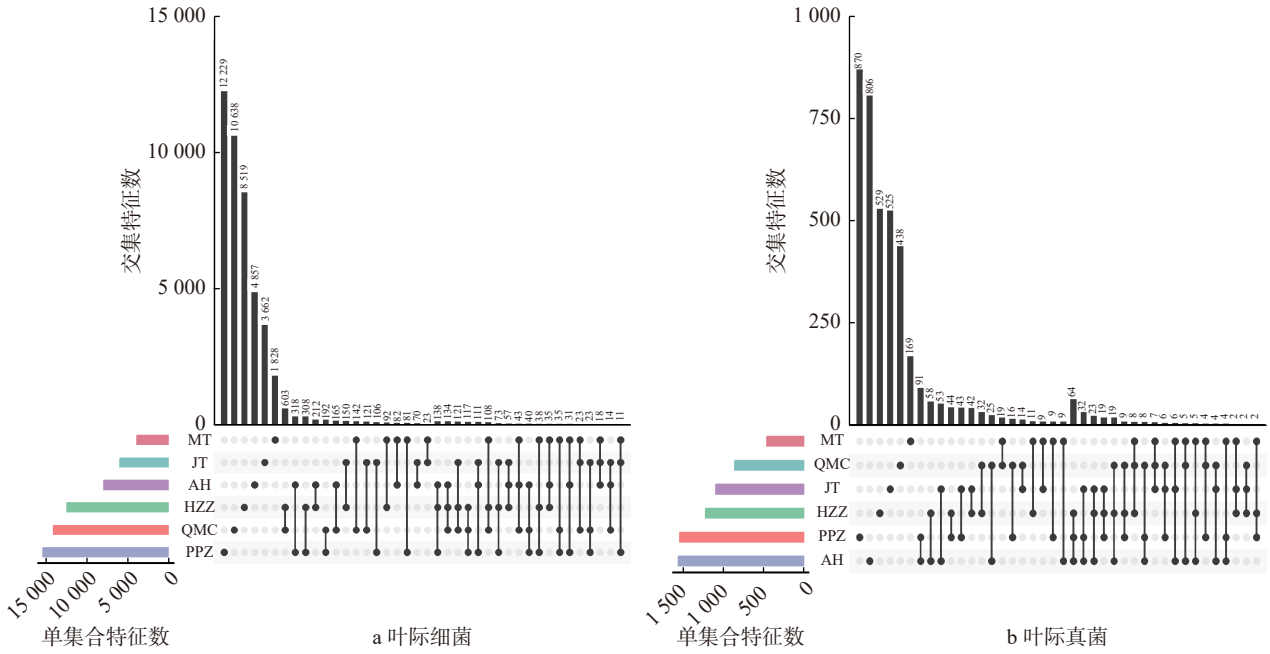



图 9 不同物种林下植被叶际细菌和真菌 ASVs Upset 图

Fig. 9 Upset plots of interleaf bacterial and fungal ASVs in understory vegetation across different species

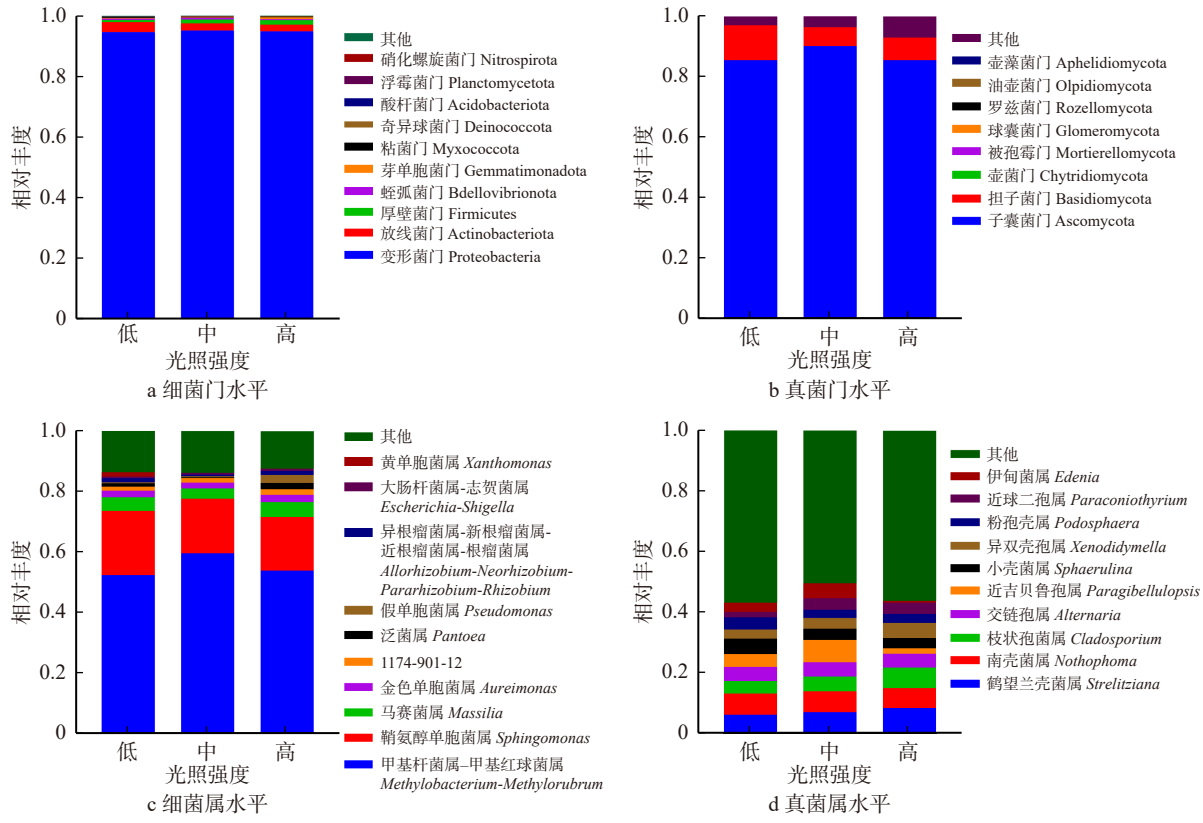



图 10 不同光照强度下叶际细菌和真菌群落在门和属水平上相对丰度

Fig. 10 Relative abundance of interleaf bacterial and fungal communities at phylum and genus levels under different light intensity gradients

叶片结构、营养含量、挥发性代谢物等），探索物种如何通过具体生理特征影响微生物群落，有助于深入理解植物—微生物互作的机制基础。

## 4 结 论

综上所述，本研究表明植物生活型是油松人工林下叶际微生物群落结构差异的重要影响因子，其调控效应显著高于光照，特别是在真菌群落中表现更加明显。草本植物的叶际真菌群落在多样性和 ASV 特异性方面均高于灌木，体现出生活型在调控微生物群落组成差异方面的敏感性和有效性。细菌群落主要由隶属于变形菌门中的若干优势属构成，

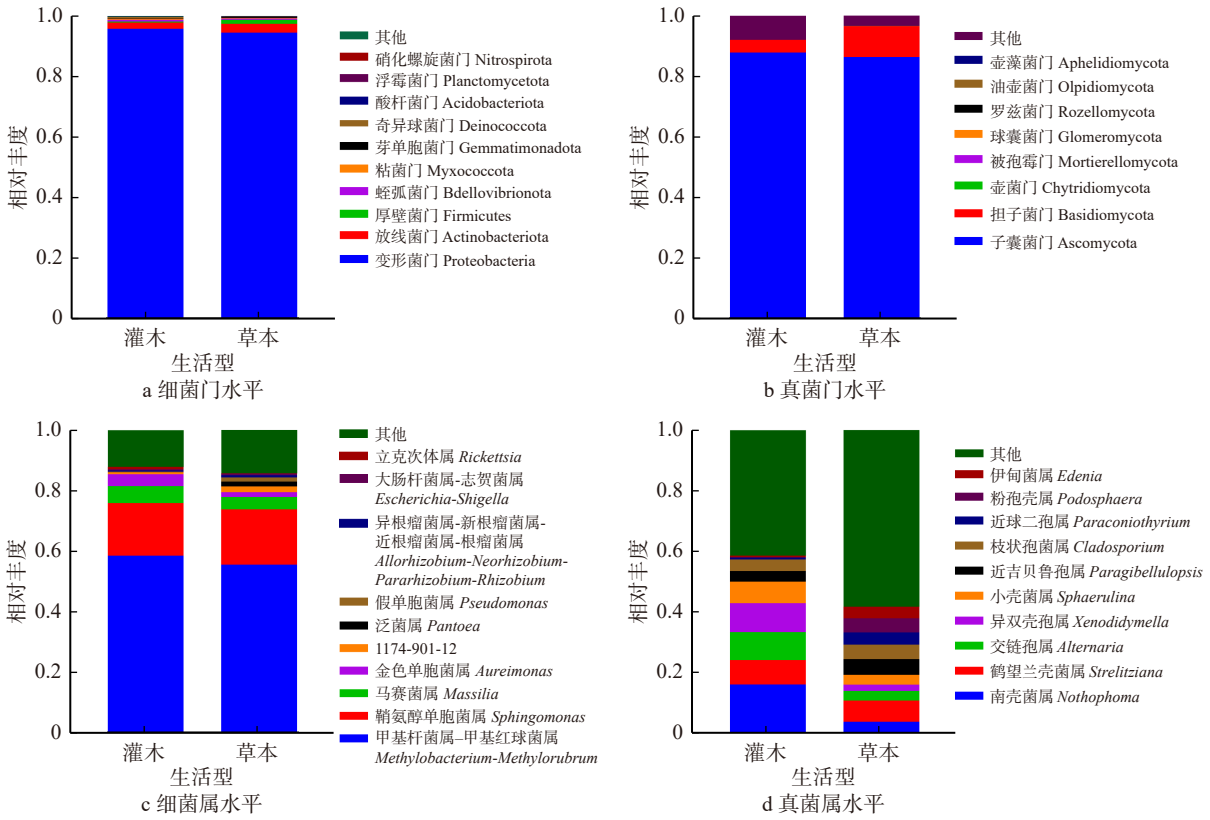



图 11　不同生活型林下植被叶际细菌和真菌群落在门和属水平上相对丰度

Fig. 11　Relative abundance of interleaf bacterial and fungal communities at phylum and genus levels in understory vegetation of different life forms

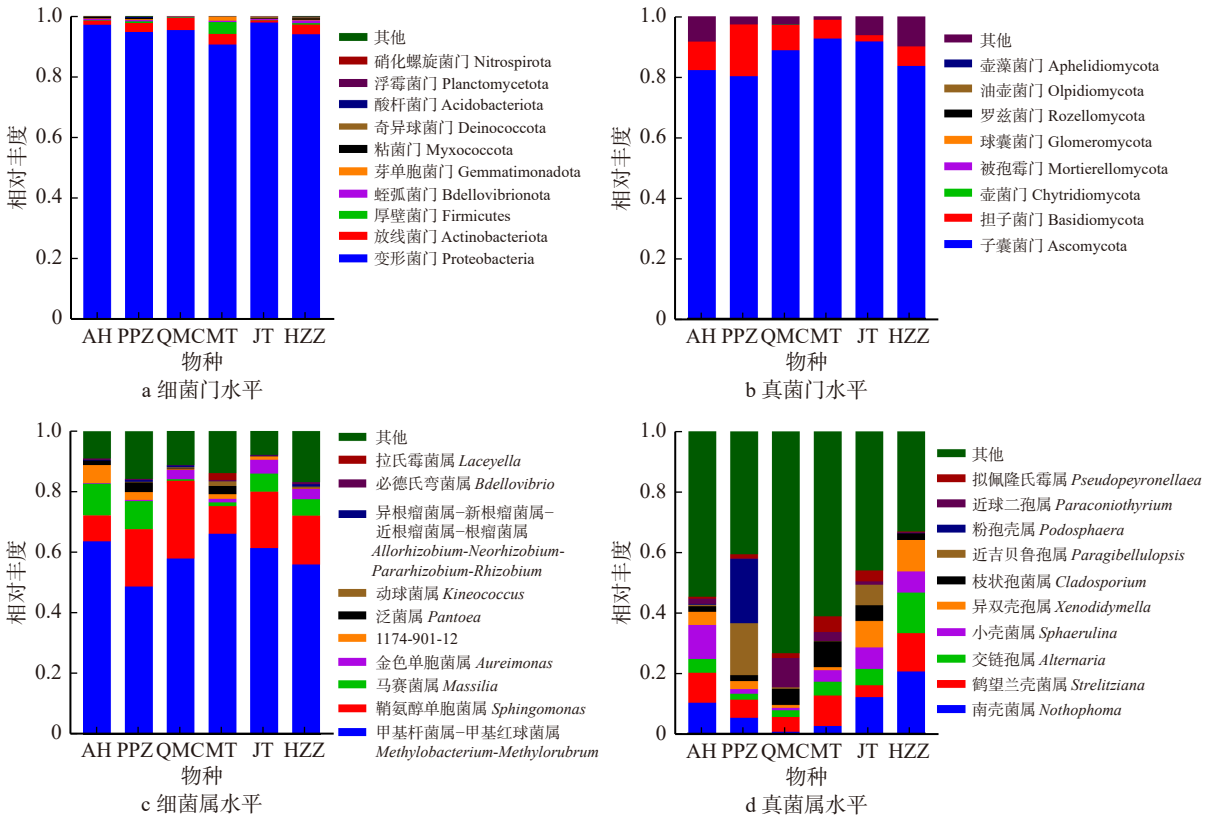



图 12　不同物种林下植被叶际细菌和真菌群落在门和属水平上相对丰度

Fig. 12　Relative abundance of interleaf bacterial and fungal communities of different species in understory vegetation at phylum and genus levels

结构整体较为稳定，在不同生活型和光照条件下的相对丰度变化较小，显示出一定的环境适应能力。真菌群落在属水平上对植物类型和光照差异更为敏感，表现出更强的环境响应特征。

叶际微生物作为林下植物表层微生态系统的重要组成部分，其多样性和群落结构特征反映了植物本身与环境因子协同塑造的群落结构格局。生活型作为一种能整合宿主生态属性、相对高于物种水平的分类方式，在本研究中展现出良好的群落解释力，为理解植物本身在叶际微生物群落构建中的作用提供了有益视角。在此基础上，未来研究可进一步结合植物叶片的功能性状、化学成分及局部微环境参数，从机制层面深入探讨微生物群落结构的驱动过程，推动叶际生态学理论的深化。与此同时，叶际微生物作为连接植物个体与外部环境的关键节点，其生态功能特征也具有一定的应用潜力。本研究所揭示的生活型与群落结构之间的关联关系，或可为城市绿地微生态调控、园林植物健康管理及生态系统恢复等领域提供理论依据，促进基础研究与实际应用的有机衔接。

## 参 考 文 献


[1] Andrews J H, Harris R F. The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces[J]. Annual Review of Phytopathology, 2000, 38(1): 145−180.

[2] Zwielehner J, Handschur M, Michaelsen A, et al. DGGE and real-time PCR analysis of lactic acid bacteria in bacterial communities of the phyllosphere of lettuce[J]. Molecular Nutrition & Food Research, 2008, 52(5): 614−623.

[3] Rastogi G, Coaker G L, Leveau J H J. New insights into the structure and function of phyllosphere microbiota through high-throughput molecular approaches[J]. FEMS Microbiology Letters, 2013, 348(1): 1−10.

[4] Pang Z, Chen J, Wang T, et al. Linking plant secondary metabolites and plant microbiomes: a review[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 621276.

[5] Yutthammo C, Thongthammachat N, Pinphanichakarn P, et al. Diversity and activity of PAH-degrading bacteria in the phyllosphere of ornamental plants[J]. Microbial Ecology, 2010, 59: 357−368.

[6] Sohrabi R, Paasch B C, Liber J A, et al. Phyllosphere microbiome[J]. Annual Review of Plant Biology, 2023, 74(1): 539−568.

[7] Mehlferber E C, Debray R, Conover A E, et al. Phyllosphere microbial associations improve plant reproductive success[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1273330.

[8] Li J, Jin M K, Neilson R, et al. Plant identity shapes phyllosphere microbiome structure and abundance of genes involved in nutrient cycling[J]. Science of the Total Environment, 2023, 865: 161245.

[9] 刘建荣. 云顶山草本植物功能群研究 [J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(9): 76−82.
Liu J R. Plant functional groups of the herbs of plant communities in Yunding Mountain, Shanxi of northern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(9): 76−82.

[10] 皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 等. 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征 [J]. 生态环境学报, 2016, 25(5): 801.
Pi F J, Yuan C J, Yu L F, et al. Ecological stoichiometry characteristics of plant leaves from the main dominant species of natural secondary forest in the central of Guizhou[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2016, 25(5): 801.

[11] de Mandal S, Jeon J. Phyllosphere microbiome in plant health and disease[J]. Plants, 2023, 12(19): 3481.

[12] Yu J, Zhang X, Xu C, et al. Thinning can increase shrub diversity and decrease herb diversity by regulating light and soil environments[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 948648.

[13] Schimann H, Vacher C, Coste S, et al. Determinants of the vertical distribution of the phyllosphere differ between microbial groups and the epi-and endosphere in a tropical forest[J]. Phytobiomes Journal, 2023, 7(3): 312−323.

[14] Martirosyan V, Steinberger Y. Microbial functional diversity in the phyllosphere and laimosphere of different desert plants[J]. Journal of Arid Environments, 2014, 107: 26−33.

[15] Lajoie G, Maglione R, Kembel S W. Adaptive matching between phyllosphere bacteria and their tree hosts in a neotropical forest[J]. Microbiome, 2020, 8: 1−10.

[16] Chaudhry V, Runge P, Sengupta P, et al. Shaping the leaf microbiota: plant–microbe–microbe interactions[J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(1): 36−56.

[17] 郑华, 潘权, 文志, 等. 植物功能性状与森林生态系统服务的关系研究综述 [J]. 生态学报, 2021, 41(20): 7901−7912.
Zheng H, Pan Q, Wen Z, et al. Relationships between plant functional traits and ecosystem services in forests: a review[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(20): 7901−7912.

[18] 王瑞华, 葛晓敏, 唐罗忠. 林下植被多样性、生物量及养分作用研究进展 [J]. 世界林业研究, 2014, 27(1): 43−48.
Wang R H, Ge X M, Tang L Z. A review of diversity, biomass and nutrient effect of understory vegetation[J]. World Forestry Research, 2014, 27(1): 43−48.

[19] 李羽翎. 茂兰喀斯特森林林窗内光资源再分配对木本植物更新的影响机理研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2022.
Li Y L. Study on the influence mechanism of light reallocation on woody species regeneration in Maolan karst forests[D]. Guiyang: Guizhou University, 2022.

[20] 黄庆荣, 施逸啸, 江蓝, 等. 格氏栲天然林植物功能性状与系统发育对林窗大小的响应 [J]. 森林与环境学报, 2023, 43(5): 449−456.
Huang Q R, Shi Y X, Jiang L, et al. Responses of plant functional traits and phylogeny to gap size in *Castanopsis kawakamii* natural forest[J]. Journal of Forest and Environment, 2023, 43(5): 449−456.

[21] Carvalho S D, Castillo J A. Influence of light on plant–phyllosphere interaction[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1482.

[22] Leveau J H J. A brief from the leaf: latest research to inform our understanding of the phyllosphere microbiome[J]. Current Opinion in Microbiology, 2019, 49: 41−49.

[23] Kong D, Ye Z, Dai M, et al. Light intensity modulates the

functional composition of leaf metabolite groups and phyllosphere prokaryotic community in garden lettuce (*Lactuca sativa* L.) plants at the vegetative stage[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(3): 1451.

[24] 孙梅, 田昆, 张鐨, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究 [J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940−949.
Sun M, Tian K, Zhang Y, et al. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation[J]. Plant Science Journal, 2017, 35(6): 940−949.

[25] Shannon C E. A mathematical theory of communication[J]. The Bell System Technical Journal, 1948, 27(3): 379−423.

[26] Simpson E H. Measurement of diversity[J]. Nature, 1949, 163: 688.

[27] Chao A. Nonparametric estimation of the number of classes in a population[J]. Scandinavian Journal of Statistics, 1984, 11(4): 265−270.

[28] Hill T C J, Walsh K A, Harris J A, et al. Using ecological diversity measures with bacterial communities[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2003, 43(1): 1−11.

[29] Pielou E C. The measurement of diversity in different types of biological collections[J]. Journal of Theoretical Biology, 1966, 13: 131−144.

[30] The corsini encyclopedia of psychology [M]. Vol. 4. Hoboken: John Wiley & Sons, 2010.

[31] Bray J R, Curtis J T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin[J]. Ecological Monographs, 1957, 27(4): 326−349.

[32] Gower J C. Principal coordinates analysis[M/OL]. Chichester: Wiley StatsRef, 2014: 1–7 [2025–03–17]. https://doi.org/10.1002/0470011815.b2a13070.

[33] Anderson M J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance[J]. Austral Ecology, 2001, 26(1): 32−46.

[34] Love M I, Huber W, Anders S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2[J]. Genome Biology, 2014, 15: 1−21.

[35] Bars-Cortina D, Sakhawat A, Piñol-Felis C, et al. Chemopreventive effects of anthocyanins on colorectal and breast cancer: a review[J]. Seminars in Cancer Biology, 2022, 81: 241−258.

[36] Lex A, Gehlenborg N, Strobelt H, et al. UpSet: visualization of intersecting sets[J]. IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics, 2014, 20(12): 1983−1992.

[37] Lindow S E, Brandl M T. Microbiology of the phyllosphere[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(4): 1875−1883.

[38] Wagner M R, Lundberg D S, del Rio T G, et al. Host genotype and age shape the leaf and root microbiomes of a wild perennial plant[J]. Nature Communications, 2016, 7(1): 12151.

[39] Vorholt J A. Microbial life in the phyllosphere[J]. Nature Reviews Microbiology, 2012, 10(12): 828−840.

[40] Laforest-Lapointe I, Messier C, Kembel S W. Host species identity, site and time drive temperate tree phyllosphere bacterial community structure[J]. Microbiome, 2016, 4: 1−10.

[41] Kembel S W, O'Connor T K, Arnold H K, et al. Relationships between phyllosphere bacterial communities and plant functional traits in a neotropical forest[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2014, 111(38): 13715−13720.

[42] Kim M, Singh D, Lai-Hoe A, et al. Distinctive phyllosphere bacterial communities in tropical trees[J]. Microbial Ecology, 2012, 63: 674−681.

[43] Knief C, Delmotte N, Chaffron S, et al. Metaproteogenomic analysis of microbial communities in the phyllosphere and rhizosphere of rice[J]. The ISME Journal, 2012, 6(7): 1378−1390.

[44] Delmotte N, Knief C, Chaffron S, et al. Community proteogenomics reveals insights into the physiology of phyllosphere bacteria[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009, 106(38): 16428−16433.

[45] Zhang C, Zhou D F, Wang M Y, et al. Phosphoribosyl pyrophosphate synthetase as a metabolic valve advances Methylobacterium/Methylorubrum phyllosphere colonization and plant growth[J]. Nature Communications, 2024, 15(1): 5969.

[46] Asaf S, Numan M, Khan A L, et al. Sphingomonas: from diversity and genomics to functional role in environmental remediation and plant growth[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2020, 40(2): 138−152.

[47] Innerebner G, Knief C, Vorholt J A. Protection of Arabidopsis thaliana against leaf-pathogenic *Pseudomonas syringae* by *Sphingomonas* strains in a controlled model system[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(10): 3202−3210.

[48] Colin Y, Goberna M, Verdú M, et al. Successional trajectories of soil bacterial communities in mine tailings: the role of plant functional traits[J]. Journal of Environmental Management, 2019, 241: 284−292.

[49] Alguacil M M, Díaz G, Torres P, et al. Host identity and functional traits determine the community composition of the arbuscular mycorrhizal fungi in facultative epiphytic plant species[J]. Fungal Ecology, 2019, 39: 307−315.

（责任编辑　范　娟
责任编委　孟　平）