

橡胶树健康和患病叶片的叶际微生物差异分析

张 柠^{1,2}, 兰国玉^{2,3}, 魏亚情^{2,3*}

1. 华中农业大学园艺林学学院, 湖北 武汉 430072
2. 中国热带农业科学院橡胶研究所, 海南 海口 571101
3. 海南儋州热带农业生态系统国家野外科学观测研究站, 海南 儋州 571737

摘 要: 橡胶树是重要的战略物资,也是海南最重要的植被类型,橡胶树健康对橡胶产业健康发展有重要意义。叶际微生物能调控叶片功能,保障植物健康,并维持多种生态系统功能。本研究利用高通量测序技术,分析健康和患病橡胶树叶际微生物群落组成、多样性及网络结构,系统比较两类叶片微生物群落的差异,为海南橡胶产业的健康发展提供参考。结果显示:在物种组成方面,橡胶树健康叶片的叶际细菌以放线菌纲和芽孢杆菌纲(如短小杆菌属)为主,真菌则以座囊菌纲和囊担菌纲(如枝孢菌属和尤氏菌属)为主。橡胶树患病叶片的细菌优势类群为 γ -变形菌纲和 α -变形菌纲(如泛菌属和微小杆菌属),其真菌则主要由锤舌菌纲(如白粉菌属)构成。主坐标分析(基于Bray-Curtis距离指数)和置换多因素方差分析(PERMANOVA)均表明,橡胶树健康和患病叶片的真菌群落相似性低,物种组成结构存在差异;在多样性方面,橡胶树健康叶片叶际微生物的Shannon多样性指数和Chao多样性指数均显著高于患病叶片;在相关性方面,橡胶树健康叶片叶际细菌的模块化结构明显,网络结构更稳定。橡胶树患病叶片的叶际真菌模块化结构更明显。橡胶树健康叶片的叶际细菌群落以确定性过程为主导,而患病叶片的叶际细菌则主要受随机过程影响。与之不同,无论是健康还是患病叶片,其叶际真菌群落的构建均以随机过程为主导。综上所述,橡胶树健康和患病叶片叶际微生物群落在组成和多样性上存在显著差异,橡胶树可能招募有益微生物来抵御病原真菌。

关键词: 橡胶树; 健康; 患病; 叶际微生物

中图法分类号: S718.81

文献标识码: A

文章编号: 1000-2324(2026)05-0865-13

Comparative Analysis of the Phyllosphere Microbiota on Healthy and Diseased Rubber Tree Leaves

ZHANG Ning^{1,2}, LAN Guo-yu^{2,3}, WEI Ya-qing^{2,3*}

1. College of Horticulture and Forestry/Huazhong Agricultural University, Wuhan 430072, China
2. Rubber Research Institute/Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China
3. Hainan Danzhou Tropical Agro-Ecosystem National Observation and Research Station, Danzhou 571737, China

Abstract: The rubber tree (*Hevea brasiliensis*) is a significant strategic material and the most prominent vegetation type in Hainan. Therefore, its health status is vital for the sustainable development of the local rubber industry. The phyllosphere microbiota plays a key role in regulating leaf function, promoting plant health, and sustaining multiple ecosystem services. This study employs high-throughput sequencing to analyze the composition, diversity, and network structures of the phyllosphere microbial communities between healthy and diseased rubber tree leaves. It systematically elucidates the differences between these communities to provide insights for the healthy development of Hainan's rubber industry. The results reveal distinct taxonomic profiles: healthy leaves are predominantly colonized by bacterial classes such as Actinobacteria and Bacilli (e.g., *Curtobacterium*), and fungal classes including Dothideomycetes and Agaricomycetes (e.g., *Cladosporium* and *Uwebraunia*). In contrast, diseased leaves are primarily dominated by the bacterial classes of Gammaproteobacteria and Alphaproteobacteria (e.g., *Pantoea* and *Exiguobacterium*), and the fungi class of Leotiomycetes (e.g., *Oidium*). Both principal coordinate analysis (based on Bray-Curtis distance) and permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) confirm that the fungal communities on healthy and diseased rubber tree leaves are low in similarity, with differences in species composition structure; in terms of diversity, the Shannon and Chao diversity indices of the microbial community on healthy rubber tree leaves are significantly higher than those on diseased leaves; in terms of correlation, the bacterial community on healthy rubber tree leaves exhibits a modular structure with a more stable network

收稿日期: 2025-11-13

修回日期: 2026-09-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(32271603)资助;海南省重点研发项目(ZDYF2024SHFZ096)资助;现代农业产业技术体系建设专项(CARS-33-ZP3)资助;中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(1630022024013)资助。

第1作者简介: 张 柠(2001-),女,硕士研究生,研究方向:森林培育。Email: zning0105@163.com

***通讯作者:** Author for correspondence. Email: hnweiyaoqing@163.com

structure. The fungal community on diseased rubber tree leaves has a more pronounced modular structure. Furthermore, the bacterial community on healthy rubber tree leaves is dominated by deterministic processes, whereas the bacterial community on diseased leaves is mainly influenced by stochastic processes. In contrast, fungal community assembly is mainly driven by stochastic processes in both healthy and diseased leaves. In summary, significant differences exist in the composition and diversity of phyllosphere microbiota between healthy and diseased rubber tree leaves, suggesting that rubber trees may recruit beneficial microorganisms to counteract pathogenic fungi.

Keywords: Rubber plantations; healthy; diseased; phyllosphere communities

橡胶树产生的天然橡胶是重要战略原料^[1,2],其种植面积占海南植被总面积的 1/4,在保障天然橡胶资源中发挥着巨大的作用^[3]。然而,随着种植面积的迅速增加^[4],橡胶树叶片病害(尤其是炭疽病和白粉病)在全球范围内日益严重,导致橡胶产量持续下降,已成为威胁产业稳定的重要生物因素^[5]。叶片病害的发生与叶际微生物群落密切相关,目前关于叶际的研究大多集中在温带树种、荒漠植物或其他植物物种,对热带树种,特别是橡胶林的叶际研究涉及较少^[6]。微生物是地球上种类最多、最丰富的生物,它们栖息在植物的外部和内部,共同形成植物微生物群落^[7]。叶际具有丰富的微生物群落,包括附生和内生微生物群落,能够调节生态系统功能^[8,9]。Koskella 等^[10]研究表明,叶际圈层的生物量约占地球上所有分类集群的 60%。以往的研究多集中于地下微生物,而对植物地上部(叶片)的研究相对较少,目前关于叶际的研究,主要集中于不同植物宿主的叶际微生物群落^[3]。叶际微生物与植物形成的稳定共生体系,通过固氮、促生长等功能直接促进植株健康,其内部包含了共栖、互惠与拮抗等多种相互作用模式^[11,12]。这些微生物在多方面发挥作用,不仅可以通过拮抗病原体、资源竞争以及诱导植物系统抗性来保护植株,还能够合成植物激素以促进植株生长^[13,14]。然而,叶际微生物病原菌过度增殖或多样性显著降低会导致生态失调,进而引发植物病害^[15]。橡胶树白粉病作为我国橡胶树叶部重要“两病”之一^[5],主要是由粉孢属的橡胶粉孢 *Oidium heveae* 引起的^[16],但是近几年的研究结果认为橡胶粉孢 *Oidium heveae* 是白粉菌 *Erysiphe quercicola* 在橡胶树上的无性态^[17]。橡胶树白粉病防治遵循以“预防为主,综合防治”为总体方针,合理运用化学防治^[18]。目前白粉病的防治多使用硫磺粉,硫磺粉是防治白粉病的常用药剂,但存在用量大、施用不便、危害施药人员健康、药效易受气候影响等问

题,长期单一使用还易诱发病原菌抗药性^[19]。植物抗病性与叶际微生物群落结构及多样性密切相关^[20],如 Huang 等人对烟草白粉病的研究揭示了健康植株叶际真菌群落的 α 多样性显著高于感病植株^[21];Tian 等研究指出,抗大斑病玉米品种叶际细菌群落的 α 多样性显著高于感病品种^[22]。此外,马瑞等研究发现槟榔黄化病会显著改变叶际微生物群落的结构和多样性,尤其在发病初期变化最为明显,这表明槟榔可能通过招募有益微生物来抵御 APV1 病毒的侵袭^[23]。基于高通量测序技术的橡胶树白粉病感病叶片叶际微生物的群落组成与多样性研究仍然相对较少。本研究以橡胶树健康和白粉病患植物叶片叶际微生物群落特征为研究对象,深入比较健康和患病植物叶际微生物群落的差异,为构建橡胶树白粉病新型防控措施提供新的方向和思路。

1 材料与方法

1.1 研究区域

本试验的研究区域为海南儋州。海南位于中国南端,地处热带北缘,地势呈现中部隆起、向周边逐渐降低的环状分布特征^[24]。长夏无冬,全年温暖湿润,有明显的雨季和旱季,常年受台风影响,属于海洋性热带季风气候。年平均气温约 23.6 °C,常年受台风影响,年平均降水量达 1 815 mm,约 84% 的降水集中在雨季。儋州市坐落于海南省西北部,属于热带季风气候,地处东亚大陆季风气候区的南缘^[25]。

1.2 样品采集

本研究于 2025 年 3 月在海南省儋州市(19°32'24"N, 109°28'48"E)选择立地条件一致、树龄约 1 年的橡胶树进行采样。健康植株的判定标准为:叶片完整、色泽正常、无白粉病病状,且冠幅饱满、无可见病虫害。患病植株的叶片需具有典型白粉病病状,即覆盖白色至灰白色粉状霉层(图 1)。

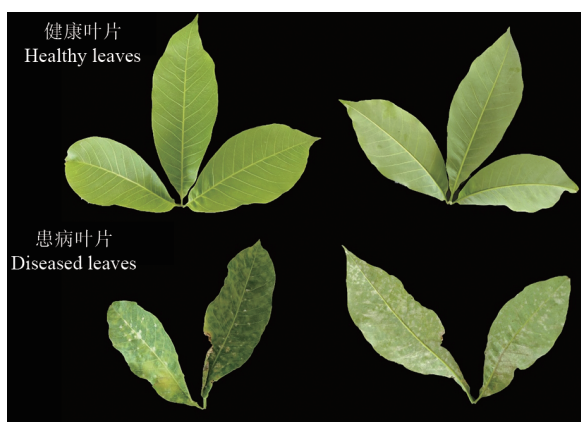


图1 橡胶树健康和患病叶片

Fig. 1 Healthy and diseased rubber tree leaves

在选定样地内设置5个采样点,每个点分别采集健康与患病叶片,混合后获得健康样本与患病样本各10份,用于叶际微生物(内生及附生)高通量测序分析^[4]。为获得叶际整体的微生物组特征,后续将内生与附生菌群数据合并分析。采样时,相邻样本树间距约100 m,每棵树在东、南、西、北四个方向采集叶片,全程严格实施无菌操作。所有叶片均从距地面约1.5 m处采集,每株健康与患病叶片各取20~25片。样品采集后立即置于冰盒,于24 h内运送至实验室并完成处理。

1.3 样品初处理

为获取叶际附生与内生微生物,样本预处理具体步骤如下:将叶片浸入无菌PBS缓冲液中,经超声(40 kHz, 1 min)与震荡(200 r/min, 4 min)洗涤3次,收集合并的洗涤液,过0.22 μm滤膜,滤膜保存于-80 °C,用于附生微生物DNA提取;叶片依次进行表面消毒(70%乙醇5 min、5.25%次氯酸钠5 min、70%乙醇30 s),最后用无菌水冲洗至少五次以去除消毒剂残留,消毒后的组织保存于-80 °C或直接用于内生微生物DNA提取^[26]。

1.4 DNA提取和PCR扩增

采用MP Biomedicals的FastDNA® Soil试剂盒提取DNA。提取的DNA样本首先通过1%琼脂糖凝胶电泳进行质量评估,随后使用NanoDrop2000分析其浓度和纯度。最后,以所提取的总DNA为模板,为了提高扩增特异性和灵敏性,进行了两次细菌扩增,第一次是以799F(5'-AACMGGATTAGATACCKG-3')和1392R

(5'-ACGGGCGGTGTGTRC-3')^[27]为引物进行扩增^[28],第二次是以799F(5'-AACMGGATTAGATACCKG-3')和1193R(5'-ACGTCATCCCCACCTTCC-3')进行扩增。以ITS1F(5'-CTTGGTCATTAGAGGAAGTAA-3')和ITS2R(5'-GCTGCGTTCTTCA TCGATGC-3')为真菌的引物^[29]进行扩增^[30],PCR反应程序设置如下:首先在95 °C下进行3 min的预变性;随后进入循环阶段(共35个循环),每个循环包括95 °C变性30 s、55 °C退火30 s以及72 °C延伸45 s;最后在72 °C下进行10 min的最终延伸,之后样品在4 °C冰箱中保存。然后,将来自同一样本的所有PCR产物进行混合,并采用2%浓度的琼脂糖凝胶进行产物回收,再进行产物纯化、质检、定量测定等步骤。

1.5 Illumina 测序

使用Illumina MiSeq PE300平台进行高通量测序。主要步骤如下:片段化DNA经末端修复、加接头后,通过桥式PCR在流动槽表面形成DNA簇;随后进行线性化,采用边合成边测序技术,通过循环添加荧光标记dNTP,采集荧光信号以读取碱基序列,最终获得双端序列数据。原始数据经质控、去接头及过滤低质量序列后,用于后续分析。

1.6 数据分析

使用FLASH软件对高通量测序数据进行质控拼接后,基于97%的相似度对非重复序列进行OTU (Operational taxonomic unit)聚类。利用RDP classifier对其进行分类注释。采用Mothur计算群落的Shannon多样性指数与Chao丰富度指数,通过T检验判断两组间各项指标有无显著性差异。基于Bray-Curtis算法计算距离矩阵,使用R语言vegan包进行主坐标分析及可视化。选取相对丰度排名前199的细菌和真菌OTU,通过Spearman相关分析筛选出 $P < 0.05$ 的显著相关性构建微生物共生网络^[31],在Gephi平台中进行可视化,并计算网络的平均度、平均连通性、模块度等拓扑特征,以评估群落的互作模式与稳定性。标准化随机率(NST)是一种用于量化叶际微生物群落组装过程中,确定性生态过程与随机性生态过程相对重要性的指标^[32],NST是在R语言软件中使用NST包来计算的,使用置换检验(nst.panova)检测分组差异是否显著。

2 结果和分析

2.1 橡胶林健康和患病叶际微生物群落组成

在纲水平上,橡胶树健康和患病叶片的叶际微生物群落组成存在显著差异。由图2可知,纲水平上(图2A)健康叶片中叶际微生物群落的放线菌纲(*Actinobacteria*)、芽孢杆菌纲(*Bacilli*)、拟杆菌纲(*Bacteroidia*)和多囊菌纲(*Polyangia*)等类群,其相对丰度显著高于患病叶片。患病叶片

中, γ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、 α -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)、梭菌纲(*Clostridia*)、黏球菌纲(*Myxococcia*)、蓝藻纲(*Cyanobacteriia*)、嗜热油菌纲(*Thermoleophila*),相当丰度高于健康叶片($P<0.01$)。在真菌群落中(图2B),健康叶片的座囊菌纲、囊担菌纲和粪壳菌纲的相对丰度显著高于患病叶片($P<0.05$)。而患病叶片的锤舌菌纲和微球黑粉菌纲的丰度要高于健康叶片。

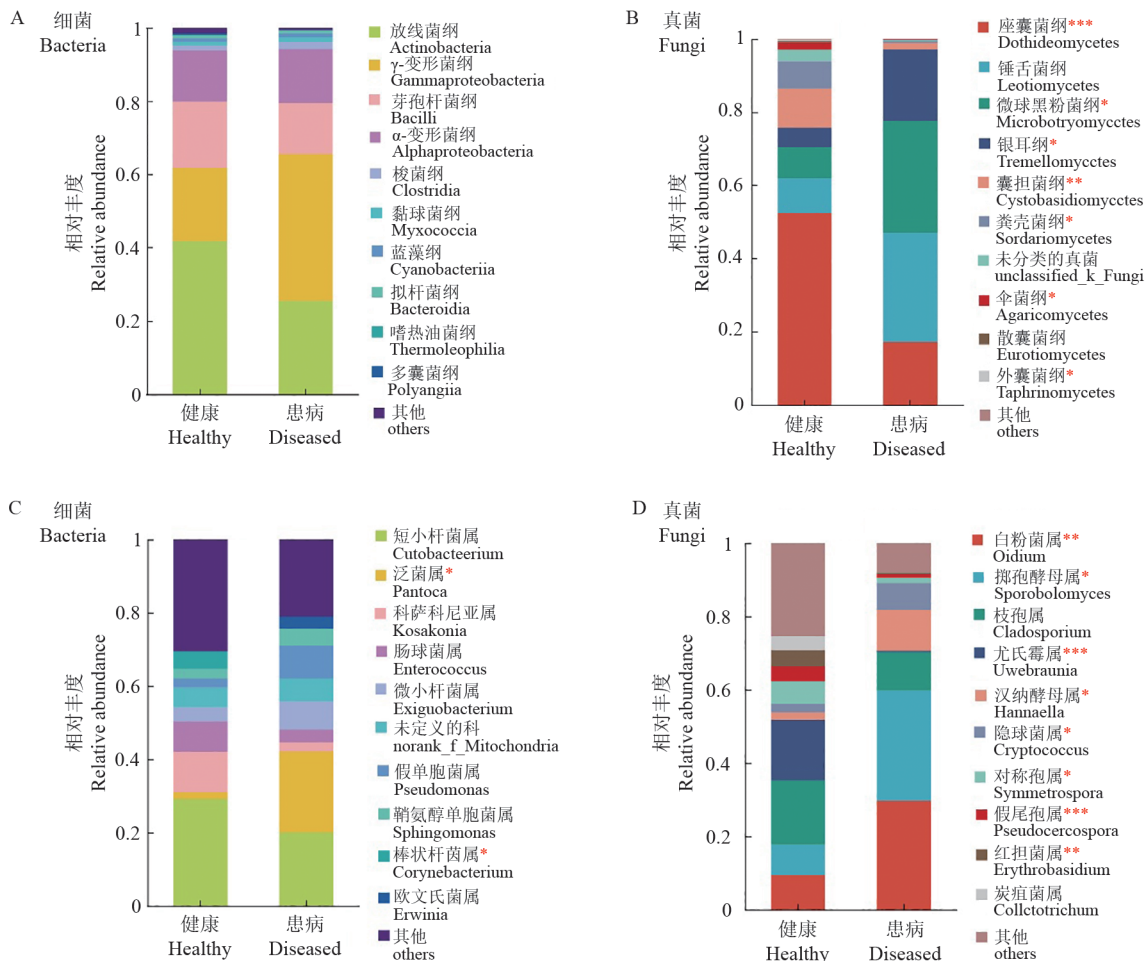


图 2 橡胶树健康和患病叶片微生物群落组成

Fig. 2 Composition of phyllosphere microbial communities on healthy and diseased rubber tree leaves

注:细菌(左)和真菌(右)水平;* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$ 。A:细菌纲水平上群落组成;B:真菌纲水平上群落组成;C:细菌属水平上群落组成;D:真菌属水平上群落组成;使用 Wilcoxon 秩和检验方法。

Note: Bacterial (left) and fungal (right) levels; * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$. A: Community composition at the bacterial class level; B: Community composition at the fungal class level; C: Community composition at the bacterial genus level; D: Community composition at the fungal genus level; The Wilcoxon rank-sum test is used.

为进一步探究物种组成间差异,作者分析了叶际微生物群落健康与患病叶片属水平上的组成差异(图2C、图2D)。结果发现,属水平上,细菌群落中,健康叶片的短小杆菌属

(*Cutobacterium*)相对丰度(28.4%)高于患病叶片(20.7%),而患病叶片中泛菌属(*Pantoea*)的相对丰度显著升高($P<0.05$)。真菌群落中,患病叶片的白粉菌属(*Oidium*)相对丰度(34.8%)显著高于

健康叶片(10.0%)($P<0.01$)。

主坐标分析(PCoA)解释了叶际微生物群落组成的差异,结果表明,细菌群落中,PC1和PC2分别解释了13.36%和21.85%的群落变异。健康与患病样本在二维空间中分布重叠,未呈现明显分离(图3A),两组间细菌群落结构无显著差

异。尽管属水平上部分细菌如泛菌属的相对丰度发生显著变化,但整体细菌群落结构保持相对稳定。真菌群落中,健康和患病橡胶树叶片的群落组成明显分成两个部分(图3B),这表明健康和患病叶片的相似性低,物种组成结构存在差异($P<0.001$)。

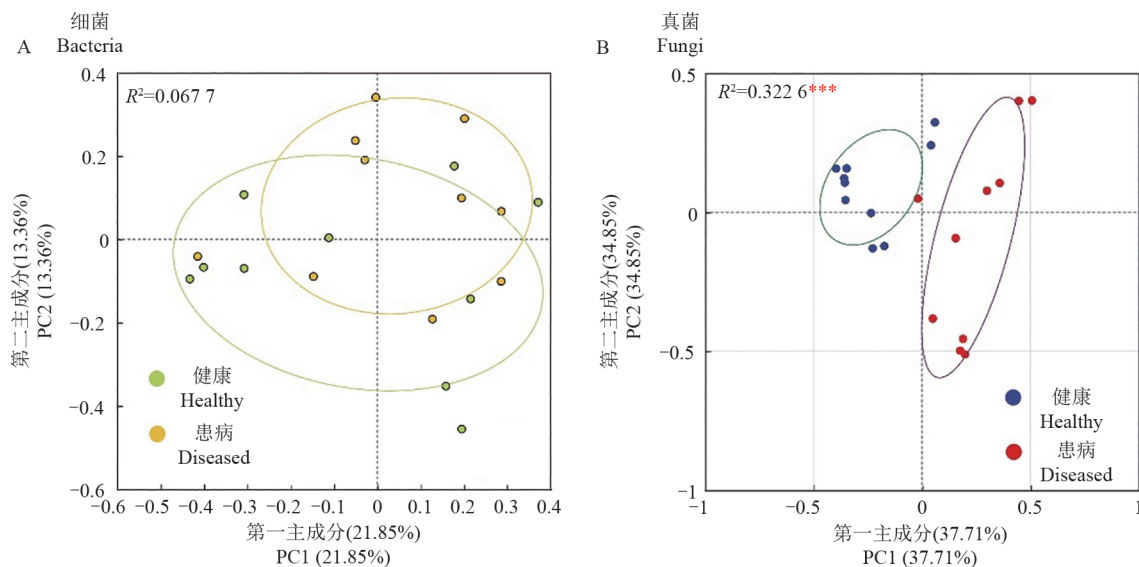


图3 橡胶树健康和患病叶片微生物群落的主坐标分析

Fig. 3 Principal coordinate analysis (PCoA) of phyllosphere microbial communities on healthy and diseased rubber tree leaves

注:细菌(左)和真菌(右)水平; *** $P<0.001$ 。A:橡胶树健康和患病叶片细菌群落的主坐标分析;B:橡胶树健康和患病叶片真菌群落的主坐标分析。

Note: Bacterial (left) and fungal (right) levels; *** $P<0.001$. A: Principal Coordinates Analysis of bacterial communities in healthy and diseased rubber tree leaves; B: Principal Coordinates Analysis of fungal communities in healthy and diseased rubber tree leaves.

2.2 橡胶林健康和患病叶际微生物群落多样性

通过对健康和患病叶际微生物群落进行 α 多样性指数分析(图4),研究发现,真菌群落中,健康叶片群落的Shannon指数(2.98 ± 0.38)显著高于患病叶片(1.94 ± 0.87)($P<0.01$),反映物种丰富度的Chao指数在健康叶片中(280.14 ± 156.24)也显著高于患病叶片(176.40 ± 59.96)($P<0.05$)。细菌群落中,健康叶片群落的Shannon指数(2.28 ± 0.77)高于患病叶片(2.05 ± 0.7),Chao指数在健康叶片中(510.04 ± 272.12)也显著高于患病叶片(243.71 ± 151.89)($P<0.05$)。

2.3 橡胶林健康和患病叶际微生物网络共现结构

边表示节点之间的相关性。与一个节点相连的边的数量称为该节点的度^[33],一个网络拥

有的边越多,群落的复杂性就越高。同样,节点的度越高,该物种对网络结构就越重要^[34]。网络模块化指数是指网络中是否存在若干个内部连接紧密、外部连接稀疏的子网络^[35]。具有高比例正相关性的微生物群落被认为是不稳定的^[36]。

细菌-细菌界内网络表明(图5),患病叶片的边数(2 486)和平均度(12.492)要高于健康叶片的边数(2 357)和平均度(11.785),表明患病叶片叶际细菌的网络连接度更高且更加复杂。健康叶片的正相关边比例(93.2%)低于患病叶片(97.3%),表明健康叶片网络结构更稳定,健康叶片的模块化指数(0.454)高于患病叶片(0.385),说明健康叶片的模块化结构更明显。

真菌-真菌界内网络表明(图6),健康叶片的边数(2 634)和平均度(13.17)要高于患病叶片的

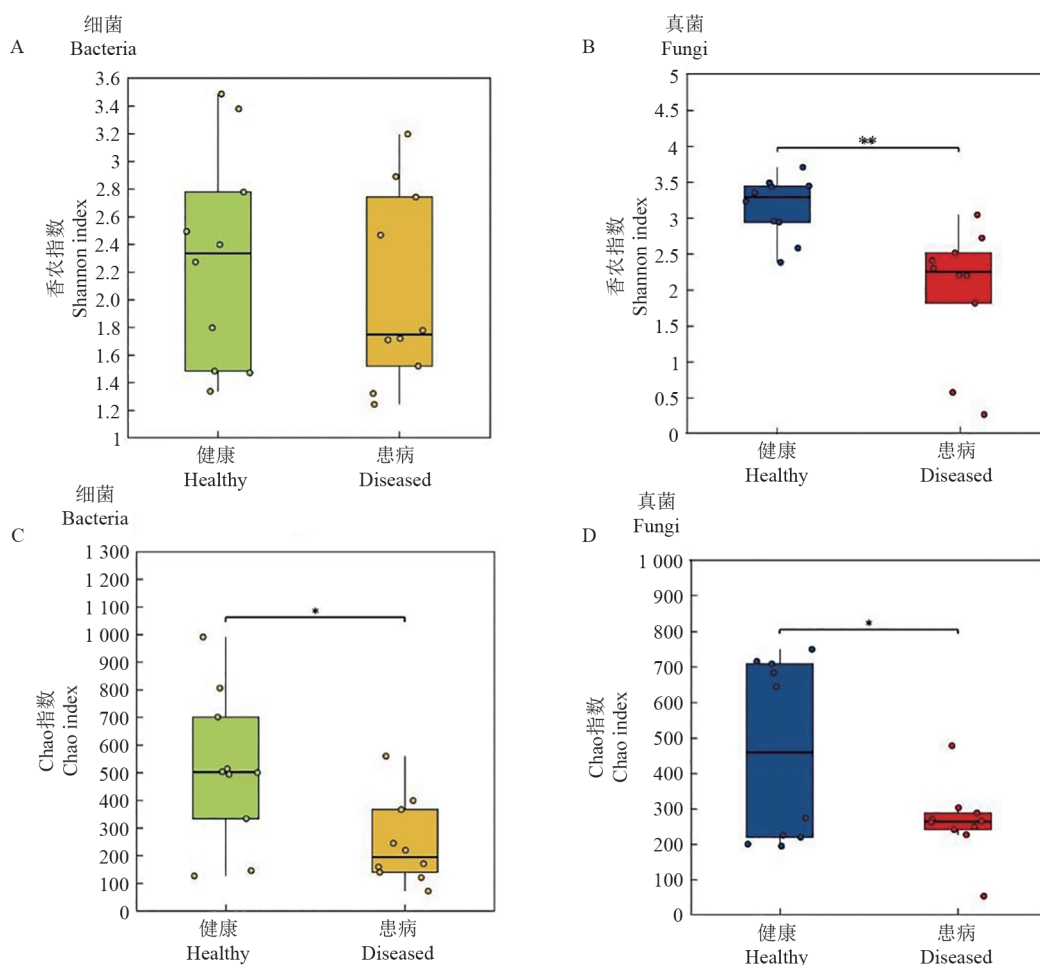


图4 橡胶树健康和患病叶片微生物群落的 Alpha 多样性

Fig. 4 Alpha diversity of phyllosphere microbial communities on healthy and diseased rubber tree leaves

注:细菌(左)和真菌(右)水平; * $P<0.05$; ** $P<0.01$ 。A: 橡胶树健康和患病叶片细菌香农指数多样性; B: 橡胶树健康和患病叶片真菌香农指数多样性; C: 橡胶树健康和患病叶片细菌Chao指数多样性; D: 橡胶树健康和患病叶片真菌Chao指数多样性。使用Wilcoxon秩和检验方法; 误差线为标准差。

Note: Bacterial (left) and fungal (right) levels; * $P<0.05$; ** $P<0.01$. A: Shannon index diversity of bacteria in healthy and diseased rubber tree leaves; B: Shannon index diversity of fungi in healthy and diseased rubber tree leaves; C: Chao index diversity of bacteria in healthy and diseased rubber tree leaves; D: Chao index diversity of fungi in healthy and diseased rubber tree leaves. The Wilcoxon rank-sum test was used; The error bars represent the standard deviation.

边数(1 645)和平均度(8.266),表明健康叶片叶际真菌的网络连接度更高且更加复杂。患病叶片的正相关边比例(91.6%)高于健康叶片(74.6%),表明患病叶片叶际真菌的网络结构不稳定;患病叶片的模块化指数(0.542)高于健康叶片(0.311),说明患病叶片的模块化结构更明显。

2.4 橡胶林健康和患病叶际微生物群落构建机制

为量化确定性过程和随机性过程在群落组装中的相对重要性,并比较其在橡胶树健康和患病叶片、细菌与真菌之间的差异,我们采用了归一化随机性比率分析。在细菌群落中(图7A),

健康叶片以确定性过程为主导(<50%),而患病叶片主要受到随机过程(>50%)影响。在真菌群落中(图7B),均受随机性过程影响,并且患病叶片的随机性会更高。

3 讨论

3.1 橡胶林健康和患病叶际微生物群落组成分析

在真菌纲水平上,患病叶片中锤舌菌纲显著富集。该纲真菌物种丰富,包含动植物病原菌、植物寄生菌、菌寄生菌及腐生菌等多种生态类群^[37]。真菌属水平上,患病叶片 *Oidium* 富集,橡

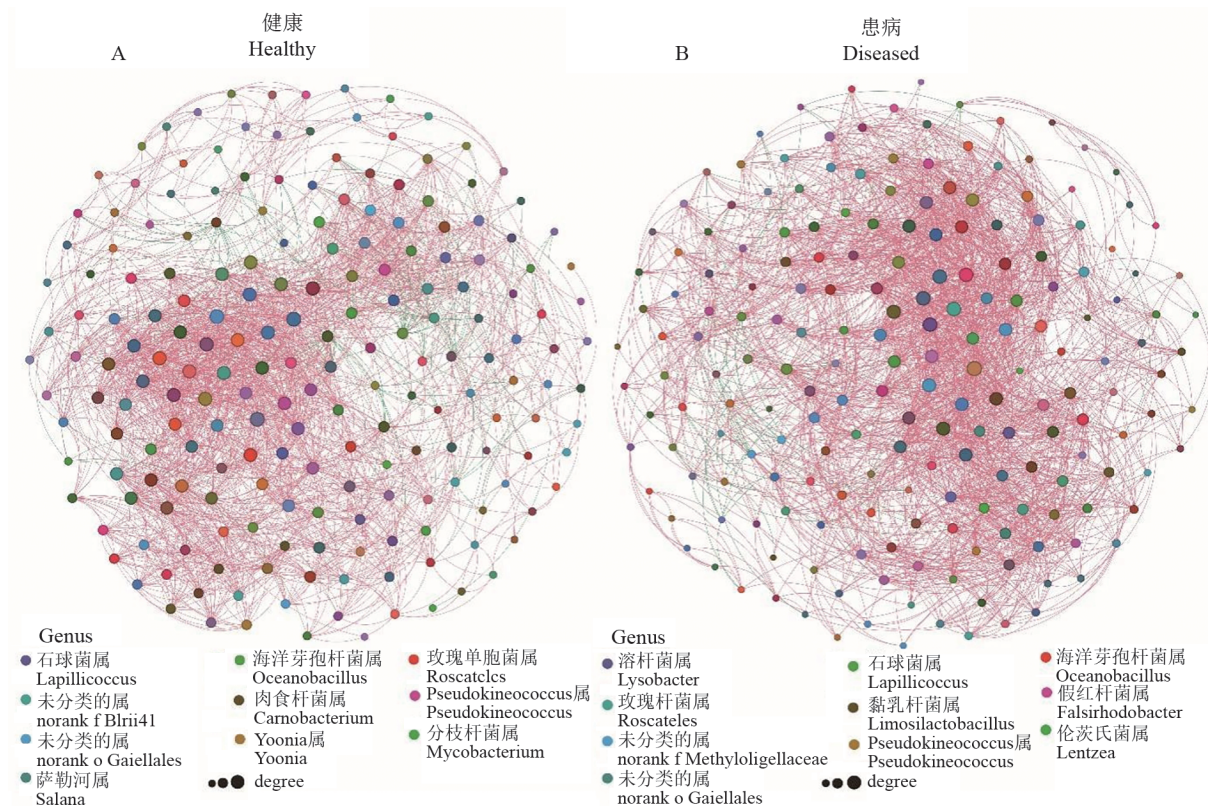


图5 橡胶树叶际细菌群落相关性网络分析

Fig. 5 Co-occurrence network analysis of the phyllosphere bacterial community on rubber tree leaves

注:健康叶片(左)和患病叶片(右);A:细菌健康叶片相关性网络分析;B:细菌患病叶片相关性网络分析;按照属水平着色;节点大小与连通度相关,节点越大,连通度越大;红色边表示负相关,绿色边表示正相关。

Note: Healthy leaves (left) and Diseased leaves (right); A: Correlation network analysis of bacteria in healthy rubber tree leaves; B: Correlation network analysis of bacteria in diseased rubber tree leaves. Nodes are colored according to the genus level; node size corresponds to connectivity, with larger nodes indicating higher connectivity; red edges represent negative correlations, and green edges represent positive correlations.

胶树白粉病的病原 *Oidium heveae* 来源于此属^[16]。座囊菌纲是子囊菌门最大的纲,在健康叶片微生物群落中占据主导地位^[38],其覆盖多个生态位,包括腐生型、内生型、动植物病原型及地衣共生/岩栖型真菌等类群^[39],它们在健康叶片中富集可以通过产生抗菌抗炎等代谢产物^[40]的方式间接抑制病原菌。细菌纲水平上,健康叶片中的放线菌纲和芽孢杆菌纲高于患病叶片。放线菌纲是天然抗生素的主要生产者,可以通过分泌抗菌物质抑制曲霉属、粉孢属、炭疽菌属等潜在病原菌的定殖^[41]。施玉萍研究发现,放线菌纲的链霉菌 *Streptomyces hygroscopicus* 对橡胶树白粉病的相对防效为 80.93%^[42]。放线菌产生的次级代谢产物可以保护宿主免受病原菌侵扰^[43]。芽孢杆菌是土壤和植物微生物群落中的优势种群,它们具备较强的环境抗逆性和抑制病原菌、防治

病害的能力,因此被广泛用作重要的生物防治菌种^[44]。目前已证实芽孢杆菌属可抑制导致植株受损的病原菌,例如:黄瓜根菌^[45]、黄曲霉^[46]、古巴尖孢镰刀菌^[47]。黄有航等^[48]筛选出的橡胶根际枯草芽孢杆菌菌株 S43 和 S55,其发酵液对橡胶树白粉病菌孢子的萌发抑制率以及在盆栽试验中的防治效果均达到了 80%。而樊兰艳等^[49,50]研究则发现内生枯草芽孢杆菌菌株 Czkl 所产生的脂肽物质,对该病害的防治效果为 45.60%。本研究还发现,患病组织中 *Pantoea* 属显著富集。该结果与 Sun 等人的研究一致,在感染稻瘟病的水稻茎中富集的 *Pantoea* 菌株(如 *Pantoea ananatis* 与 *Pantoea dispersa*)可通过激活水杨酸途径、诱导系统抗性,有效防治稻瘟病和白叶枯病,并具有促生功能^[51]。

根据以上结果推测,最初,健康叶片中富集

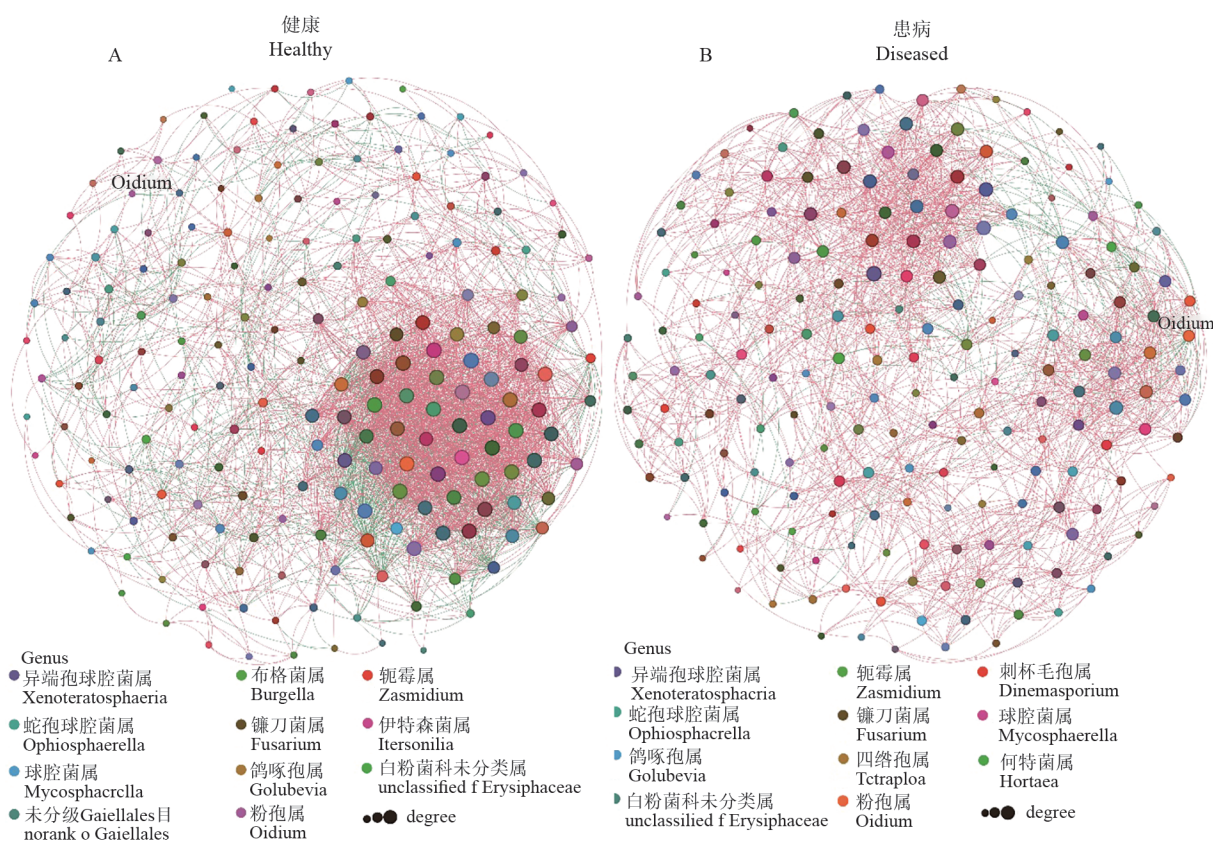


图 6 橡胶树叶际真菌群落相关性网络分析

Fig. 6 Co-occurrence network analysis of the phyllosphere fungal community in rubber tree leaves

注:健康叶片(左)和患病叶片(右);A:真菌健康叶片相关性网络分析;B:真菌患病叶片相关性网络分析;按照属水平着色;节点大小与连通度相关,节点越大,连通度越大;红色边表示负相关,绿色边表示正相关。

Note: Healthy leaves (left) and Diseased leaves (right); A: Correlation network analysis of fungi in healthy rubber tree leaves; B: Correlation network analysis of fungi in diseased rubber tree leaves. Nodes are colored according to the genus level; node size corresponds to connectivity, with larger nodes indicating higher connectivity; red edges represent negative correlations, and green edges represent positive correlations.

的座囊菌纲、放线菌纲和芽孢菌纲等可能通过竞争、拮抗或诱导,构成了相对稳定且能抑制病原菌(如 *Oidium*)的叶际微生物群落。环境或宿主因素导致病原菌(*Oidium heveae*)成功定殖,会破坏原有有益菌群结构,同时促进其他菌群丰度的增加。患病叶片中 *Pantoea* 属的富集,可能代表该状态下宿主招募有益微生物以增加抗病能力,这些富集的 *Pantoea* 菌株可能具有生防潜力。本研究主要揭示了微生物群落与病害状态的相关性,后续可通过分离健康叶片中的核心菌进行生防验证,为利用微生物组进行橡胶树白粉病的生态防控提供更坚实的理论依据。

3.2 橡胶林健康和患病叶际微生物群落多样性分析

研究表明,植物健康与其微生物群落多样性

显著相关^[52],如周慧娜等发现健康山桐子比患病山桐子的叶际微生物多样性更高且群落结构存在差异^[53],健康生姜的根和根茎细菌丰富度也显著高于患病植株^[54],巨杉健康叶片表面同样维持着更高的细菌和真菌群落多样性^[55]。此外,健康紫茎泽兰叶片细菌多样性高于病叶^[56],甘蔗宿根矮化病感病植株内生细菌多样性下降^[57]。较高的微生物多样性通过竞争资源抑制病原菌定殖,降低其暴发风险^[58]。在一项关于感染枯萎病的烟草植株的研究中,研究人员发现健康植株比患病植株具有更高的微生物多样性。他们观察到某些细菌的水平增加,促进植物生长和抑制疾病^[59]。同样,与感染青枯病的桑树植株相比,健康桑树的细菌多样性高于患病桑树^[60]。本研究发现健康叶片叶际微生物多样性显著高于病叶,

表 1 橡胶树叶际微生物群落的共现网络拓扑特性			
Table 1 Co-occurrence network topological properties of phyllosphere microbial community on rubber tree leaves			
分类 Type	拓扑特征 Topological properties	健康叶片 Healthy leaves	患病叶片 Diseased leaves
细菌 Bacteria	节点 Node	199	199
	边 Edge	2 357	2 486
	正相关边 Positively correlated edge	2 197(93.2%)	2 420(97.3%)
	负相关边 Negatively correlated edge	160(6.8%)	66(2.7%)
	平均度 Average degree	11.785	12.492
	平均路径长度 Average path length	2.519	2.63
	模块化指数 Modularity	0.454	0.385
	网络密度 Network density	0.059	0.063
	节点 Node	199	199
	边 Edge	2 634	1 645
真菌 Fungi	正相关边 Positively correlated edge	1 965(74.6%)	1 507(91.6%)
	负相关边 Negatively correlated edge	669(25.4%)	138(8.4%)
	平均度 Average degree	13.17	8.266
	平均路径长度 Average path length	2.718	3.274
	模块化指数 Modularity	0.311	0.542
	网络密度 Network density	0.066	0.042

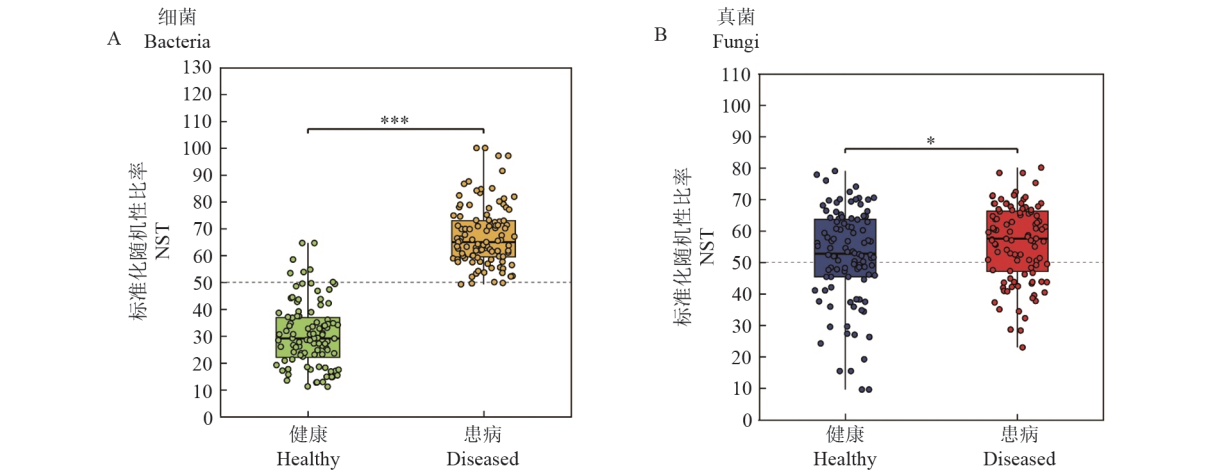


图 7 橡胶林健康和患病叶际微生物群落构建机制分析

Fig. 7 Assembly mechanisms of the phyllosphere microbial communities on healthy and diseased rubber tree leaves

注:细菌(左)和真菌(右)水平; * $P<0.05$; *** $P<0.001$; A: 细菌群落构建机制; B: 真菌群落构建机制; 使用 Wilcoxon 秩和检验方法; 误差线为标准差。

Note: Bacterial (left) and fungal (right) levels; * $P<0.05$; *** $P<0.001$. A: Bacterial community assembly mechanisms; B: Fungal community assembly mechanisms. The Wilcoxon rank-sum test is used; the error bars represent the standard deviation.

可能是白粉病菌在患病叶片表面爆发性增殖,大量消耗营养与占据空间资源,形成较强的竞争压力,从而抑制了其他微生物的生长,导致整体多样性下降。也可能是植物在感病后,叶片生理生化状态改变,如渗透压、pH 值以及防御相关代谢物(如活性氧、酚类物质等)的含量变化^[61],这些条件的改变可能不利于原有共生微生物的生存,从而引起多样性下降。研究结果发现病叶真菌

模块度更高,表明白粉病菌可能成为网络中的核心节点,主导微生物间的互作关系。这种以病原菌为中心的网络结构可能削弱了其他微生物的连接程度,进而降低整体多样性^[54]。所以,病叶微生物多样性的下降可能是病原菌竞争优势与宿主反应共同作用的结果,后续研究可结合代谢组与转录组数据进一步揭示微环境变化在其中的调控作用。

3.3 橡胶林健康和患病叶际微生物群落共现网络分析

高网络模块性可能表明其内部存在明确的功能分区和紧密的协同作用,能够维持其内部的稳定性和多样性^[62]。健康叶片细菌网络的模块化指数(0.454)高于病叶(0.385)表明在细菌网络中,健康叶片内部的稳定性要高于患病叶片;而真菌网络则相反,健康叶片(0.311)低于病叶(0.542)。多边数^[63]、高网络密度和较长的平均路径长度反映了其复杂性和多样性^[64],研究结果显示,患病叶片细菌网络的边数(2 486)、网络密度(0.063)和平均路径长度(2.63)高于健康叶片细菌网络的边数(2 357)、网络密度(0.059)和平均路径长度(2.519),表明患病叶片的细菌网络比健康叶片的细菌网络更复杂,然而,在真菌网络中观察到相反的结果,健康叶片的真菌网络比患病叶片的真菌网络更复杂,复杂网络可增强对白粉病菌的抑制。例如,健康土壤微生物网络复杂度高于感病土壤^[65],此外,在灭菌温室土壤中接种草地土壤增加了菊花根际微生物网络的复杂性,并抑制了病原真菌的增殖^[66]。患病叶片的真菌网络表现出极高的正相关边比例(91.6%)和较高的模块化指数(0.542),在健康叶片中,真菌群落内部存在更为平衡的互作关系(正相关边 74.6%)。正如 Wang 等人^[54]观察到生姜在患病状态下,其负相关边比例急剧减少,病原菌 *Pectobacterium* 成为网络中的核心枢纽,与我们观察到的叶际真菌网络变化一致,这说明叶片患病之后,微生物群落从相对均质、连接紧密、关系多样的稳定网络,转变为一个以病原菌为核心、高模块化的不稳定网络。

3.4 橡胶林健康和患病叶际微生物群落构建机制分析

微生物群落组装早期阶段以随机过程为主导,随着局部环境改变,确定性选择的作用逐渐增强,当环境趋于稳定时,确定性选择达到稳定,与此同时,植物通过长期进化形成复杂的免疫系统,抵御有害微生物,促进共生和有益微生物定殖,最终构建植物-微生物之间稳定的相互作用^[67]。本研究结果表明,健康和患病条件下的叶际微生物的群落构建存在差异,从健康到患病随机性有所增加,与前人的研究结果一致^[68]。植物感染白粉

病后,其叶片微生物群落的随机性会显著增加,这表明患病叶片对细菌和真菌群落的调控能力减弱,这种调控能力的下降导致菌群结构发生显著变化,这种变化表现为原有有益菌的相对丰度显著降低,同时致病菌的相对丰度则呈现上升趋势,尽管植物在患病后增强了对某些益生菌的富集能力,但这种作用仍不足以阻止整体菌群从健康、免疫力强的状态向免疫力低下的状态转变,因此无法有效遏制病害的进一步发生和发展^[69]。

4 结论

橡胶树健康与患病叶片的叶际微生物群落组成和多样性存在显著差异。健康叶片中,诸如放线菌纲(*Actinobacteria*)和芽孢杆菌纲(*Bacilli*)等有益菌纲会显著富集,当叶片感染白粉病后,其叶际微生物群落的多样性显著下降。橡胶树叶片的叶际微生物网络具有显著差异。无论是真菌还是细菌群落,患病叶片均表现出更高的随机性。因此,植物的健康状态与其叶际微生物群落的特征密切相关。通过主动诱导有益菌群的发展或构建具有拮抗病原菌功能的合成微生物群落(*SynComs*),可以为防治橡胶树白粉病提供一种新型的生态调控策略。

参考文献

- [1] Xu J, Grumbine R E, Beckschafer P. Landscape transformation through the use of ecological and socioeconomic indicators in Xishuangbanna, Southwest China, Mekong Region[J]. *Ecological Indicators*, 2014, 36: 749-756.
- [2] Lan G, Wu Z, Chen B, et al. Species diversity in a naturally managed rubber plantation in Hainan Island, South China[J]. *Tropical Conservation Science*, 2017, 10: 1940082917712427.
- [3] Zhai D L, Cannon C H, Ferry Slik J W, et al. Rubber and pulp plantations represent a double threat to Hainan's natural tropical forests[J]. *Journal of Environmental Management*, 2012, 96: 64-73.
- [4] 孙向前, 黎晟沅. 云南天然橡胶产业高质量发展策略与思考[J]. *橡胶工业*, 2023, 70(06): 474-479.
- [5] 曾卫宝. 特重病年情况下如何做好橡胶"两病"防治[J]. *中国热带农业*, 2013(04): 38-40.
- [6] Wei Y, Lan G, Wu Z, et al. Phyllosphere fungal communities of rubber trees exhibited biogeographical patterns, but not bacteria[J]. *Environmental*

- Microbiology, 2022, 24(08): 3777-3790.
- [7] Shoemaker W R, Locey K J, Lennon J T. A macroecological theory of microbial biodiversity[J]. Nature Ecology and Evolution, 2017, 1(05): 0107.
- [8] Morris C E. Phyllosphere[M]//New Jersey: John Wiley and Sons, Ltd, 2002.
- [9] Vacher C, Cordier T, Vallance J. Phyllosphere fungal communities differentiate more thoroughly than bacterial communities along an elevation gradient[J]. Microbial Ecology, 2016, 72(01): 1-3.
- [10] Jia T, Wang R, Fan X, et al. A comparative study of fungal community structure, diversity and richness between the soil and the phyllosphere of native grass species in a copper tailings dam in Shanxi Province, China[J]. Applied Sciences, 2018, 8(08): 1297.
- [11] Shakir S, Zaidi S S E A, De Vries F T, et al. Plant genetic networks shaping phyllosphere microbial community[J]. Trends in Genetics, 2021, 37(04): 306-316.
- [12] Sivakumar N, Sathishkumar R, Selvakumar G, et al. Phyllospheric microbiomes: diversity, ecological significance, and biotechnological applications[M]// Plant microbiomes for sustainable agriculture. Cham: Springer International Publishing, 2020: 113.
- [13] 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.
- [14] Reed S C, Townsend A R, Cleveland C C, et al. Microbial community shifts influence patterns in tropical forest nitrogen fixation[J]. Oecologia, 2010, 164(02): 521-531.
- [15] Chen T, Nomura K, Wang X, et al. A plant genetic network for preventing dysbiosis in the phyllosphere[J]. Nature, 2020, 580(7805): 653-657.
- [16] 肖莹. 海南省橡胶树白粉菌群体遗传结构研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2024.
- [17] Wu H, Pan Y, Di R, et al. Molecular identification of the powdery mildew fungus infecting rubber trees in China[J]. Forest Pathology, 2019, 49(05): e12519.
- [18] 余卓桐, 王绍春. 橡胶树白粉病流行过程和流行结构分析[J]. 热带作物学报, 1988(01): 83-89.
- [19] 吴华. 中国区橡胶树白粉菌分类进化与遗传多样性研究[D]. 海口: 海南大学, 2020.
- [20] 张哲, 邓琳梅, 鲁绍凤, 等. 马铃薯不同抗性品种叶际微生物群落结构及多样性分析[J]. 江西农业学报, 2025, 37(07): 60-73.
- [21] 黄宇, 汪汉成, 陈乾丽, 等. 感染白粉病烟株叶片真菌的群落结构与多样性[J]. 贵州农业科学, 2020, 48(05): 54-58.
- [22] Tian X, Xu D, Shi T, et al. Plant resistance and leaf chemical characteristic jointly shape phyllosphere bacterial community[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2020, 36(9): 139.
- [23] 马瑞, 王贞霖, 芮凯. 槟榔黄化病叶际微生物群落结构与多样性[J]. 微生物学报, 2025, 65(08): 3600-3614.
- [24] 庞通, 李玉武, 兰国玉, 等. 基于宏基因组技术的橡胶树根际细菌多样性及驱动因素[J]. 西南农业学报, 2024, 37(03): 604-611.
- [25] 许心诺, 全飞, 魏亚情, 等. 海南和西双版纳植胶区橡胶树根际真菌群落多样性分析[J]. 南方农业学报, 2022, 53(09): 2392-2402.
- [26] Ji K, Wei Y, Lan G. Geographic location affects the bacterial community composition and diversity more than species identity for tropical tree species[J]. Plants, 2024, 13(11): 1565.
- [27] Sampson T R, Debelius J W, Thron T, et al. Gut microbiota regulate motor deficits and neuroinflammation in a model of parkinson's disease[J]. Cell, 2016, 167(06): 1469-1480.
- [28] Walters W, Hyde E R, Berg-Lyons D, et al. Improved bacterial 16S rRNA gene (V4 and V4-5) and fungal internal transcribed spacer marker gene primers for microbial community surveys[J]. Msystems, 2016, 1(01): e00009-15.
- [29] 王欣, 兰国玉, 舒常庆, 等. 热带雨林树种陆均松和青梅根际真菌群落多样性分析[J]. 西南农业学报, 2024, 37(07): 1563-1571.
- [30] Adams R I, Miletto M, Taylor J W, et al. Dispersal in microbes: Fungi in indoor air are dominated by outdoor air and show dispersal limitation at short distances[J]. The ISME Journal, 2013, 7(07): 1262-1273.
- [31] De Vries F T, Griffiths R I, Knight C G, et al. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks[J]. Nature Communications, 2018, 9(01): 3033.
- [32] Ning D, Deng Y, Tiedje J M, et al. A general framework for quantitatively assessing ecological stochasticity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2019, 116(34): 201904623.
- [33] Röttgers L, Faust K. From hairballs to hypotheses-

- biological insights from microbial networks[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2018, 42(06): 761-780.
- [34] Berry D, Widder S. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks[J]. Frontiers in Microbiology, 2014, 5: 219.
- [35] Hernandez D J, David A S, Menges E S, et al. Environmental stress destabilizes microbial networks [J]. The ISME Journal, 2021, 15(06): 1722-1734.
- [36] Coyte K Z, Schluter J, Foster K R. The ecology of the microbiome: networks, competition, and stability [J]. Science, 2015, 350(6261): 663-666.
- [37] 赵 珊. 锤舌菌纲真菌综合分类学研究及其抑菌活性物质的分离纯化[D]. 保定: 河北大学, 2025.
- [38] Hongsanan S, Hyde K D, Phookamsak R, et al. Refined families of Dothideomycetes: orders and families incertae sedis in Dothideomycetes[J]. Fungal Diversity, 2020, 105(01): 17-318.
- [39] 蒋淑华, 魏江春, 魏鑫丽. 座囊菌纲地衣型真菌系统学研究进展[J]. 菌物研究, 2022, 20(04):285-291.
- [40] Batista T M, Hilario H O, De Brito G A M, et al. Whole-genome sequencing of the endemic Antarctic fungus *Antarctomyces pellizariae* reveals an ice-binding protein, a scarce set of secondary metabolites gene clusters and provides insights on Thelebolales phylogeny[J]. Genomics, 2020, 112(05): 2915-2921.
- [41] Mitra D, Mondal R, Khoshr u B, et al. Actinobacteria-enhanced plant growth, nutrient acquisition, and crop protection: Advances in soil, plant, and microbial multifactorial interactions[J]. Pedosphere, 2022, 32(01): 149-170.
- [42] 施玉萍, 刘一贤, 李岚岚, 等. 橡胶树白粉病拮抗放线菌的筛选及田间防效评价[J]. 植物保护, 2024, 50(04):347-355.
- [43] Tedersoo L, Bahram M, Põlme S, et al. Global diversity and geography of soil fungi[J]. Science, 2014, 346(6213): 1256688.
- [44] 白穆冉, 于 婷, 陈 培, 等. 芽胞杆菌抑菌物质作用研究进展 [J]. 中国抗生素杂志, 2024, 49(05): 481-489.
- [45] Sarris A, Ntoulos M, Aguilar M G L, et al. Whole genome sequencing and root colonization studies reveal novel insights in the biocontrol potential and growth promotion by *Bacillus subtilis* MBI 600 on cucumber[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 11: 600393.
- [46] Radovanović N, Milutinović M, Mihajlovski K, et al. Biocontrol and plant stimulating potential of novel strain *Bacillus* sp. PPM3 isolated from marine sediment [J]. Microbial Pathogenesis, 2018, 120: 71-78.
- [47] Singh P, Xie J, Qi Y, et al. A thermotolerant marine *Bacillus amyloliquefaciens* S185 producing iturin A5 for antifungal activity against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*[J]. Marine Drugs, 2021, 19(09): 516.
- [48] 黄有航. 橡胶树白粉病生防菌研究[D]. 海口: 海南大学, 2012.
- [49] 樊兰艳. 橡胶树内生枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*) Czk1 抗菌活性物质的初步研究[D]. 海口: 海南大学, 2016.
- [50] 贺春萍, 樊兰艳, 吴 贺, 等. 枯草芽孢杆菌 Czk1 脂肽物质对橡胶树炭疽病和白粉病的抑制效果研究 [J]. 中国农业科技导报, 2023, 25(06):126-134.
- [51] Sun W, Liu Q, Chen H, et al. Rice phyllospheric *Pantoea* spp. suppress blast and bacterial blight diseases[J]. Environmental Microbiome, 2025, 20(01): 137.
- [52] 刘宇星, 邵秋雨, 葛 伟, 等. 健康与患病刺梨植株可培养叶际真菌菌群差异比较[J]. 菌物学报, 2021, 40(10):2620-2640.
- [53] 周慧娜, 张 涛, 徐自恒, 等. 山桐子叶际微生物群落多样性、结构及功能预测分析[J]. 经济林研究, 2022, 40(04):163-172.
- [54] Wang W, Portal-Gonzalez N, Wang X, et al. Metabolome-driven microbiome assembly determining the health of ginger crop (*Zingiber officinale* L. Roscoe) against rhizome rot[J]. Microbiome, 2024, 12(01): 167.
- [55] 岳雪华, 范深厚, 杜雪柯, 等. 巨杉健康和感病叶片表面微生物组成和多样性比较[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2020, 49(01):10-17.
- [56] Zhou Z X, Jiang H, Yang C, et al. Microbial community on healthy and diseased leaves of an invasive plant *Eupatorium adenophorum* in southwest China[J]. The Journal of Microbiology, 2010, 48(02): 139-145.
- [57] 杨尚东, 任奎瑜, 谭宏伟. 甘蔗宿根矮化病感病与非感病植株养分含量、根系生长及内生细菌群落的差异 [J]. 植物营养与肥料学报, 2020, 26(09): 1591-1599.
- [58] Qin C, Tao J, Liu T, et al. Responses of phyllosphere microbiota and plant health to application of two different biocontrol agents[J]. AMB Express, 2019, 9(01): 42.
- [59] Ahmed W, Dai Z, Liu Q, et al. Microbial cross-talk:

- dissecting the core microbiota associated with flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum*) plants under healthy and diseased state[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 845310.
- [60] Yuan T, Qazi I H, Li J, et al. Analysis of changes in bacterial diversity in healthy and bacterial wilt mulberry samples using metagenomic sequencing and culture-dependent approaches[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1206691.
- [61] Chen B, Guo W, Yang H, et al. Photosynthetic properties and biochemical metabolism of *Cucurbita moschata* genotypes following infection with powdery mildew[J]. *Journal of Plant Pathology*, 2020, 102(04): 1-7.
- [62] Jiao S, Chu H, Zhang B, et al. Linking soil fungi to bacterial community assembly in arid ecosystems[J]. *iMeta*, 2022, 1(01): e2.
- [63] Tao J, Meng D, Qin C, et al. Integrated network analysis reveals the importance of microbial interactions for maize growth[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2018, 102(08): 3805.
- [64] Zhong Y, Sorensen P O, Zhu G, et al. Differential microbial assembly processes and co-occurrence networks in the soil-root continuum along an environmental gradient[J]. *iMeta*, 2022, 1(02): e18.
- [65] Qi G, Ma G, Chen S, et al. Microbial network and soil properties are changed in bacterial wilt-susceptible soil[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, 85(13): e00162-19.
- [66] Ma H, Pineda A, Hannula S E, et al. Steering root microbiomes of a commercial horticultural crop with plant-soil feedbacks[J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 150: 103468.
- [67] Bai B, Liu W, Qiu X, et al. The root microbiome: Community assembly and its contributions to plant fitness[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(02): 230-243.
- [68] 綦 洋, 李凯旋, 赵紫玥, 等. 黄萎病对棉花根内细菌组成和群落构建的影响[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2024, 32(07):1183-1192.
- [69] 綦 洋. 大丽轮枝菌感染对棉花根系细菌组成及群落构建的影响[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2024.