



大豆根际微生物的研究进展

张金波, 王永斌, 谭巍巍, 刘昭军

(黑龙江省农业科学院 生物技术研究所/黑龙江省作物与家畜分子育种重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150028)

摘要: 根际微生物组被称为植物的“第二基因组”, 在植物生长、发育和健康等方面发挥了重要作用。微生物在大豆根际土壤营养元素循环过程中起着十分关键的作用, 即大豆根际土壤微生物可直接或间接地影响大豆的生长健康、营养物质吸收及病害防治等, 大豆的生长也对土壤微生物的群落结构产生重要影响。本文主要针对近些年来关于大豆根际土壤微生物多样性及结构变化情况进行概述, 主要包括不同的大豆种质、耕作栽培方式、生长时期、根际分泌物以及外界处理等条件下大豆根际土壤微生物的群落结构变化, 以及大豆根际微生物与土传病害的关系, 同时对未来关于大豆根际微生物的相关研究等方面提出建议与展望。

关键词: 大豆; 根际微生物; 群落结构; 多样性

Research Progress on Soybean Rhizosphere Microorganisms

ZHANG Jinbo, WANG Yongbin, TAN Weiwei, LIU Zhaojun

(Institute of Biotechnology, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop and Livestock Molecular Breeding of Heilongjiang Province, Harbin 150028, China)

Abstract: The rhizosphere microbiome is known as the ‘second genome’ of plants and plays an important role in plant growth, development and health. Microorganisms play a crucial role in the nutrient cycling process of soybean root soil by directly or indirectly affect the growth and health of soybeans, nutrient absorption, and disease prevention and control. The growth of soybean also strongly affects the community structure of soil microorganisms. This review primarily summarizes recent advancements regarding changes in diversity and structure of soybean rhizosphere soil microorganisms under various conditions such as different germplasms, cultivation methods, growth stages, rhizosphere secretions and external treatments. Additionally explored is the relationship between soybean rhizosphere microorganisms and soil-borne diseases. Furthermore, suggestions for future research on soybean rhizosphere microorganisms are provided.

Keywords: soybean; rhizosphere microorganisms; community structure; diversity

大豆 (*Glycine max*) 是重要的粮食作物和经济作物, 是人类优质蛋白质和油脂最重要的来源之一。当前, 我国大豆供需矛盾十分突出, 进口依赖度逐年加重, 因此提升国产大豆产能迫在眉睫。目前, 大豆产量的提高主要依赖于品种改良, 而对于大豆品种改良现阶段主要集中在对地上部分主要农艺性状的改造^[1]。植物地下部分也是一个结构复杂且对植物生长发育至关重要的生态系统, 该部分中发挥主要作用的就是植物根际微生物。植物与其根际微生物之间的相互作用是非常复杂的动态系统, 受到植物发育和土壤环境的共同影响。根系微生物组对植物生长发育、营养吸收和健康状况的影响及其与植物的互作机制是国际前沿领域和重点研究方向, 揭示作物基因型与根系微生物组的匹配关系, 将根系微生物组改良纳入分子设计育种战略, 将全面提升作物精准育种体系^[2]。所以对土壤微生物群落的人为管理, 如调控种群、改善土壤条

件、抑制土传病害均是提高作物产量的可行方法^[3-4]。

随着人们对根系微生物与植物相互作用研究的不断深入, 根际微生物对大豆作物生长发育各方面的影响也作为大豆育种手段已经逐渐引起人们的注意。对大豆根际微生物组模块等方面的研究能够很好地揭示根际微生物是如何促进大豆生长, 为大豆有益微生物菌群的分离与应用, 进而为大豆“减肥增效”提供了理论基础和技术支持^[5]。同时, 大豆土传病害的发生与根际微生物的群落结构的改变有直接的关系, 因此对于大豆根际微生物的研究为大豆抵抗根际生物胁迫提供了一个新的研究方向^[6]。本文主要对近年来科研人员对大豆根系微生物之间群落结构以及不同的生态环境条件、大豆品种、耕作栽培等条件下大豆根际土壤微生物的多样性以及差异性进行了概述。为了解大豆根际微生物的群落结构组成和多样性, 和未来科研人员

收稿日期: 2024-02-04

基金项目: 黑龙江省农业科学院科技创新跨越工程项目 (CX22YQ05, CX23ZD04); 黑龙江省科研院所科研业务费项目 (CZKYF2021-2-C018, CZKYF2022-1-B013); “黑龙江省重点研发计划指导类”项目 (GZ20210161)。

第一作者: 张金波 (1988—), 女, 博士, 助理研究员, 主要从事大豆分子遗传育种研究。E-mail: 987065416@qq.com。

通讯作者: 刘昭军 (1974—), 男, 博士, 研究员, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: liuzhaojun7@aliyun.com。

对大豆地下部分优势菌群的分离与合理利用,进而实现大豆的改造提供新思路;为大豆产量和品质等农艺性状的改良提供新视野和可能的应用途径。

1 大豆的根际微生物多样性研究

1.1 不同基因型大豆材料的根际微生物多样性

不同基因型大豆的根际具有特定的微生物群落,且群落之间会存在一定差异。存在于豆科植物根际土壤中的根瘤菌能够与豆科植物形成共生固氮体系,为豆科植物提供充足的营养。郭彦等^[7]研究发现,无根瘤大豆的根际土壤中微生物含量明显低于多根瘤大豆,如放线菌数量在种植无根瘤大豆的土壤中递减,而在多根瘤大豆的土壤中则表现递增趋势。产生该现象可能是由于大豆根际中的微生物根瘤菌与多根瘤突变体材料的相互作用会比无根瘤突变体强烈,进而导致其根际微生物菌群落结构的复杂多样性。也有研究发现大豆根际微生物可能会影响快生和慢生两种类型根瘤菌与大豆的互作,又充分表明根际细菌微生物群在大豆根瘤菌-宿主互作和共生关系形成中发挥着关键作用。虽然具体机理在目前的研究中还没有被完全解析,但是这些发现为使用合成细菌群落,提高大豆-根瘤菌共生固氮效率提供了科学依据^[8]。

不同产量基因型大豆对根际微生物群落功能多样性有显著影响,如高产大豆北丰11的根际微生物总体表现出较高的活性,而且根际微生物利用碳源的类型有别于大豆海9731^[9],导致产量改变的原因可能是由于高产大豆材料对根际微生物的利用率较高,导致从土壤中吸收的营养成分较多,进而影响了大豆的产量。

通过对特殊基因型大豆根际微生物进行研究发现,不同磷效率基因型大豆在苗期出现了根际微生物数量比根外微生物数量相对少的趋势,根际放线菌数量与不同磷效率大豆基因型的若干性状有很大相关关系^[10]。而通过分析高油、高蛋白和高油高蛋白3种大豆基因型的根际微生物群落的结构,验证了不同大豆基因型的根际微生物群落的差异以及每种基因型所具有特定的根际微生物群落组成。即不同基因型植物宿主具有不同的根际微生物网络,大豆的不同基因型募集了特定的根际微生物群落。表明,大豆基因型调节了根际微生物群落结构的差异,为今后发展大豆根际微生物接种提供了参考和理论支持^[11]。

宿主基因型和土壤类型的协同调节作用强调综合考虑土壤条件和植物遗传变异性对未来开发

和应用合成大豆有益微生物的重要性。通过了解不同大豆基因型的根际微生物组的差异与特性,为未来的育种计划及有益微生物合理利用提供了可靠的方法。

1.2 野生大豆与栽培大豆的根际微生物多样性

野生作物往往含有独特的微生物群,有利于寄主植物。Tian等^[12]研究发现栽培大豆和野生大豆在连续4个种植季节后,大豆的细菌群落结构仍保持变化趋势,而真菌群落结构则呈现稳定趋势,且野生大豆和栽培大豆在每一代的根际真菌菌群均不同,表明尽管两种大豆的根际真菌发育趋势相同,但野生大豆的根际真菌群与栽培大豆的根际真菌群存在差异。野生大豆根际微生物与植株长势呈正相关,鲜重与栽培大豆根际微生物呈正相关。生长速度较快的植物往往具有较低的细菌多样性,这可能是由于不同的微生物类群会阻碍植物生长^[13]。由于根系等性状的不同,栽培大豆可能以不同于野生大豆的方式与根际微生物群落相互作用,栽培大豆能以更快的速度生长,它们可能在其根部分泌出不同数量和类型的有机化合物,进而对地下微生物群落产生重要影响^[14]。

野生型与栽培大豆根际微生物群落多样性的差异受到多种因素的影响,包括植物的发育阶段、施肥管理、土壤环境以及微生物之间的相互作用等。这些差异对于理解大豆与根际微生物的共生关系、提高大豆的生产力和环境适应性具有重要意义。

1.3 常规大豆与转基因大豆的根际微生物多样性

转基因大豆的环境安全性评价对我国转基因大豆产业发展具有重要的理论和实践生产意义。其环境与生态的安全性问题,包括对土壤微生物多样性的影响,也逐渐引起人们的重视。已有大量关于转基因植物的释放是否对土壤微生物群体产生影响的不同研究结果。

跟踪调查转G2-EPSPS和GAT双价基因抗草甘膦大豆ZH10-6及其非转基因大豆中黄10各生育期土壤微生物数量及土壤酶活性变化发现,不同年份和不同生育期的土壤细菌、真菌、放线菌数量变化势态相似,对微生物数量影响一致且二者之间差异不显著,表明转基因大豆材料与非转基因材料相比具有相同的环境安全性^[15]。

同样,种植转EPSPS和GAT基因抗除草剂大豆中黄10-6或者对其单次喷洒草甘膦基本对根际土壤原核微生物群落不产生显著影响^[16]。而同样是对抗除草剂转基因大豆研究,有研究却发现不同试

验地点,种植不同的转基因材料或者喷洒一定量的草甘膦可能会产生差异性的结果,甚至是可能会对土壤微生物群落,尤其是对根际土壤固氮菌群产生一定影响^[17],但是对根际微生物群落功能多样性无长期性和显著性的影响^[18]。

除了在抗除草剂转基因方面的研究,对大豆其他功能基因调控根际微生物和植物对铝毒害的协同抗性机制研究发现,通过转入 *GsMYB10* 基因可以改变大豆的根际微生物群落,从而提高植物对铝毒害的抵抗力^[19]。而通过对高蛋氨酸转基因大豆 ZD91 及其非转基因亲本大豆 ZD 的土壤微生物群落评估发现,ZD 和 ZD91 在根际土壤微生物群落功能多样性方面没有差异,进一步证明转基因大豆 ZD91 不会改变根际土壤微生物群落的功能多样性^[20]。

综上所述,转基因大豆与非转基因大豆在根际土壤微生物多样性方面的差异并不总是显著的,且这种差异可能受到土壤类型、养分条件和大豆品种等多种因素的影响。因此对于转基因与常规大豆根际微生物研究对于理解转基因作物对土壤生态系统的影响以及指导未来的农业生产和作物育种具有重要意义。

2 不同耕作方式下大豆根际土壤微生物的变化

大豆耕作方式一般包括连作、间作、轮作及其他方式。研究显示,相同的大豆品种,不同的耕作栽培方式对其根际土壤微生物也有一定的影响。耕作方式的改变会直接影响土壤的物理结构、化学性质以及生物活性,进而影响根际微生物的多样性和组成。

2.1 大豆连作根际土壤微生物的变化

在农田生态系统中,作物的耐连作程度大不相同,大豆是典型的对连作敏感的作物,持续种植会导致土壤酸化、土传疾病加重等问题。连作状态下由于根系分泌物的累积不仅对大豆生长具有自毒作用同时还会严重影响大豆根际微生物的群落结构^[21-22]。

研究显示,连作年限是影响大豆根际细菌群落构成的关键因素,并且连作年限越长无论是细菌还是真菌群落构成和多样性都会明显变化及下降^[23]。连作 2~4 年是微生物群落动态变化较为强烈的阶段,显著区别于轮作处理和更长年限的连作处理。多个试验结果也证实,大豆连作条件下较正茬相比细菌总数降低、真菌数量增加、放线菌数量总体变

化幅度不大^[24-26]。除了对细菌和真菌会产生一定的影响外,连作还会对大豆根际土壤中的线虫、镰刀菌群落、氨化细菌、硝化细菌、好气性自生固氮菌和纤维素分解菌产生一定的影响,大致趋势是导致这些菌的含量降低^[27],并且连作使土壤生物群落的基因拷贝数减少^[28]以及对相关氮循环有重要影响^[29]。由此可知连作导致大豆生长发育过程中的主要微生物群落发生改变,引起这种变化的原因可能是大豆的连续种植使大豆对根际土壤营养成分的需求不断增加,从而导致根际微生物中的各种菌群进行重新结构调整和组装,进而导致组成的变化。综合实验也验证,引起大豆连作障碍的原因不仅是由于根际土壤微生态系统的改变,同时也是环境因子等综合作用的结果^[30]。

虽然连作对大豆的根际微生物产生了一定的影响,但是连作也为了解大豆根际有益菌群如假黄单胞菌、硝基螺旋菌和链霉菌的分离与研究提供了很好的条件,对有益微生物菌群的研究是以大豆地下部分为出发点进行大豆改良的另一重要方向^[31]。未来可以通过改变种植模式来减弱根际微生物的变化对大豆产量造成的影响。综上所述,大豆连作对根际微生物群落有显著影响,这些影响可能会对土壤健康和作物生产产生负面效应。因此,了解连作对根际微生物的具体影响机制对于制定合理的农业管理和轮作制度具有重要意义。

2.2 大豆间作根际土壤微生物的变化

间作通过在同一块土地上种植两种或两种以上的作物,提高土壤肥力、增加作物产量和改善生态系统的多样性^[32]。间作模式不仅提高了作物多样性,而且作物根系之间生态位的交叉互补也有利于提高作物对土壤资源的利用效率。

豆科作物具有与土壤中的根瘤菌共生固氮的特性,因而在间作模式中具有重要的价值。豆科与禾本科作物的间作不仅可以相互促进生长,还能提高土壤微生物的丰富度和多样性^[33]。通过与玉米进行间作发现,与单作相比,间作体系中大豆根际土壤的养分有效性、微生物数量、根酶活性均显著高于相应单作根际土壤^[34]。由于存在根系间的互作,从而导致间作大豆的根际土壤微生物多样性和均匀度指数都有所增加^[35]。玉米大豆间作条件下,无论是细菌、真菌还是放线菌不分隔处理的大豆根际菌群数量都明显高于塑料膜分隔处理,可见间作中根系互作增加了根际细菌、真菌和放线菌的数量^[36]。也有研究发现,菌根真菌能介导豆科作物所固定的氮素向玉米根系的转移^[37]。这一结果

强调了间作体系有利于土壤微生物在养分转移和土壤肥力保持等方面充分发挥作用。

大豆与其他作物间作体系中,其根际土壤微生物的多样性改变情况的研究显示,茶树/大豆间作种植下根际土壤的微生物群落结构,与单作处理相比,根际土壤细菌、真菌、放线菌数量及微生物总量增加,土壤微生物群落多样性改善,同时也证明茶树/大豆间作具有显著的种间促进效应,能有效调节根际微生物群落结构组成及土壤酶活性^[38]。

间作条件下大豆根际土壤微生物群落的多样性得到有效改善,可能是由于不同的作物对根际微生物营养成分的吸收和利用存在差异,不会产生竞争作用。不同作物的根际分泌物之间可能会产生积极的效用,因此与其他作物间作对大豆生长发育均具有促进作用,可见对间作条件下大豆根际土壤微生物的群落结构调整能在一定程度上改变大豆的相关性状,进而指导大豆育种应用。综上所述,间作对大豆根际微生物的影响是多方面的,包括提高土壤养分和酶活性、改变根际微生物的多样性和数量、以及影响根际微生物群落的结构和功能,这些变化可能对大豆的生长和健康产生积极的影响。

2.3 大豆轮作根际土壤微生物的变化

轮作是通过在不同季节或年份种植不同类型的作物来改善土壤结构和提高土壤肥力的种植方式,可以在时间尺度上增加农业系统的植物多样性。这种耕作方式对土壤微生物群落,尤其是根际微生物,有着显著的影响。合理轮作不仅能促进土壤中微生物的活动,还可以抑制病菌滋生,提高作物产量。

农业生产中涉及的大豆轮作方式主要是大豆、玉米轮作,尤其是在中国东北大豆种植地区。与大豆连作模式相比,大豆和玉米的轮作提高了土壤细菌的丰度和多样性。通过研究大豆、玉米轮作模式对根际土壤微生物的影响,Benitez 等^[39]发现作物根际微生物群落多样性随着前茬作物的改变而改变。轮作方式的不同对大豆根际土壤微生物的影响也不同,连续种植玉米后再轮作大豆其大豆产量、土壤蛋白质和 POXC 指标均增加,并且大豆根际中大量富集了 *Tumulia*、*Pyrenochaetopsis* 和 *Schizothecium* 等,表明玉米病原菌以非病原菌的形式在大豆根中定殖^[40]。而玉米-大豆-玉米(MSM)和玉米-大豆-大豆(MSS)轮作植模式中,MSS 轮作模式提高了土壤微生物群落的香农多样性指数、辛普森指数、均匀度指数和 McIntoch 指数,说明轮作种植体系提高了土壤微生物群落的多样性,改变了根际土壤微生物

群落功能利用能力和碳源的种类^[41],由此可见与微生物群落相关的土壤健康指标与大豆产量之间存在着较强的关联性。

相较于禾本科作物小麦和玉米的轮作体系,禾本科小麦与豆科作物大豆的轮作体系中粪壳菌科(*Sordariomycetes*)的真菌类群丰度增加了3倍^[42]。

与玉米-大豆轮作相比,油菜-大豆种植模式下大豆根际土壤中的细菌和真菌的物种丰富度和均匀度相似,表明细菌和真菌物种多样性都不受这两个作物种植顺序的影响^[43]。然而在黄瓜与大豆轮作试验中发现,轮作显著提高了土壤微生物多样性指数、丰富度指数和均匀度指数,土壤微生物群落DNA序列相似程度较对照相比明显升高^[44]。这表明在农业生态系统中,作物多样性的提高可通过增加土壤有机质含量影响土壤中微生物的多样性和功能。而微生物群落功能的稳定对维持土壤肥力意义重大^[45]。所以,大豆种植中的合理轮作能够有效改善大豆根际微生物的结构、富集有益菌群,为利用微生物群落提高大豆产量潜力创造了可能性。

这些研究结果表明,轮作制度下,大豆根际微生物的多样性和丰度受到多种因素的影响,包括作物种类、生长阶段、土壤养分状况等。通过合理管理轮作制度,可以优化根际微生物群落结构,从而提高土壤质量和作物生产力。轮作不仅有助于维持和增强大豆根际土壤微生物多样性,还可以通过改变根际微生物群落结构来提高大豆的抗病性和氮利用效率。

2.4 其他耕作方式

寻找合理的大豆栽培种植模式对于大豆产量的提升至关重要,而不同种植模式下的大豆根际微生物研究也是必不可少的。除了常规连作、间作、轮作的耕作方式,覆膜、秸秆覆盖和增温等农业管理措施对大豆根际微生物群落也有显著影响。这些措施通过改变土壤环境条件,如温度、湿度、养分供应和有机质分解,影响根际微生物的多样性、数量和活性。

2.4.1 覆膜技术 覆膜主要是可以显著提高土壤温度,这对于土壤微生物的生长和活性具有积极作用,同时还有助于减少水分蒸发,保持土壤湿度,为微生物提供适宜的生存环境。此外,覆膜通过改变土壤养分转化和迁移,间接影响大豆根际微生物群落结构,所以覆膜比不覆膜增加了大豆根际土壤细菌、放线菌、真菌等微生物的总量^[46]。

2.4.2 秸秆覆盖 秸秆覆盖为土壤微生物提供了丰富的碳源和能量,从而促进了微生物的生长和活

性,增加土壤有机质含量并改善土壤结构。秸秆分解过程中释放的营养物质也有助于改变根际微生物群落的组成和功能。以传统耕作为对照,对传统耕作+秸秆覆盖、免耕、免耕+秸秆覆盖3个耕作方式实施3年后的土壤微生物进行研究,发现大豆田表层土壤微生物量碳、氮与相应土层有机碳和全氮不存在正相关的变化,认为是土壤微生物量较土壤有机质对管理变化反应更为迅速所致^[47]。

2.4.3 增温 增温也能够使大豆根际微生物发生改变,张婷婷等^[48]研究表明大豆季增温处理土壤微生物量氮含量显著高于对照,大豆季各处理间最具优势的芽单胞菌目、芽单胞菌科和鞘氨醇单胞菌属的细菌比例之间均存在显著差异,增温处理的物种数、Shannon 指数、Simpson 指数和 Chao1 指数均最小,土壤细菌 α 多样性指标与土壤微生物量碳氮之间存在极显著的相关关系^[30]。表明增温可以通过提高土壤温度来影响根际微生物的代谢活动和生物量,促进了微生物的氮循环活动。

土地管理策略不仅影响微生物群落的结构和多样性^[49-50],还改变微生物的功能^[51]。不同的栽培方式对大豆的影响不仅仅表现在大豆地上部分农艺性状的改变,地下部分微生物群落组成、结构变化、多样性改变都可能是影响大豆生殖改变的重要因素。

综上所述,覆膜、秸秆覆盖和增温等措施通过不同的途径和机制影响大豆根际微生物群落。这些措施不仅可以提高作物产量,还可能通过改变根际微生物群落来影响土壤健康和生态系统功能。因此,了解和管理这些农业措施对根际微生物的影响对于可持续农业生产具有重要意义。

3 不同生育期大豆根际土壤微生物的变化

大豆生长过程中会经历出苗期、幼苗期、花芽分化期、结荚期、鼓粒期和成熟期6个主要生长时期,不同时期大豆相关性状会发生明显的变化,同时也伴随着根际微生物的动态变化。生育期是大豆根际细菌和真菌群落结构变化的另一主要影响因素,并且生育期对根际微生物多样性变化产生重要影响。

大豆根际菌群的组建主要遵循生态适应性,即不同的生长时期根际微生物的组成是不同的。多年的研究显示,植物显著影响了其根系微生物组的结构组成,微生物的多样性从土壤到植物根际再到根内呈现梯度降低的趋势,并且这种多样性受到植物生长时期的显著调控^[52]。

通过测定不同生育阶段大豆根际微生物区系动态变化发现,绥农10号根际细菌数量从三叶期到鼓粒初期不断增加,到成熟期又急剧减少^[53]。大豆各生育期土壤微生物生态分布测定试验表明,大豆土壤微生物总数动态变化,均以细菌数量占绝对优势,其次是放线菌,真菌最少。大豆各生育期微生物总数以开花期为最多,其次是成熟期,再次是分枝期^[54],盛花期和成熟期细菌和放线菌数量较高,真菌数量以苗期、结荚期较高,生育中后期有所减少^[55]。大豆植株生长旺盛的结荚期微生物群落的根际效应比收获期更明显^[56],成熟期根际微生物量碳与大豆产量呈正相关^[25]。

产生这种结果的原因可能是苗期的大豆根系还不够发达,导致根系的分泌物质不充分以及根系对土壤营养成分的吸收不充分,同样成熟期由于根的老化也会存在相同的情况,而鼓粒期是大豆生长最佳时期,根系发达,根对土壤内部营养物质的需求也相应加大,导致根际微生物群落结构发生改变,从而造成不同生育期的组成和丰度不同。

4 根系分泌物对大豆根际群落的影响

植物根系释放的化合物被认为是塑造根际微生物群落的关键因素,根际微生物群落又直接或者间接地影响植物营养物质的吸收。大豆根系分泌物对大豆根际群落的影响是一个复杂的相互作用的生态过程,这些分泌物在塑造根际微生物群落方面起着关键作用。与根系相关的微生物群落是高度动态的,并受到植物发育的强烈影响,主要通过根系分泌物影响微生物生长进而发挥作用。

在大豆生长过程中分泌物与细菌群落之间存在显著的相关性,根系分泌物对根际细菌群落的影响主要有“组建”和“稳定”两个过程。主要作用是选择富集微生物及对已经构建好的根际微生物组进行微调,进而帮助植物吸收营养物质、抵御病原微生物和化感作用等^[52]。

尽管关于大豆根系分泌物及其对根际微生物群落影响的研究相对较少,但已知植物根系释放的化合物,如黄酮类化合物,是根际微生物群落的重要组成部分。黄酮类化合物作为植物的次生代谢产物,不仅在豆科植物中作为根瘤菌结瘤的关键诱导因子,而且可能影响与非豆科植物相关的根部微生物组中的非结瘤微生物^[57]。此外,研究显示通过转基因技术引入抗盐碱基因(如BADH基因)的大豆,其根系分泌物的组成可能会改变,进而影响土壤细菌群落结构。这表明基因改造可能对大豆与

其根际微生物群落之间的相互作用产生影响^[58]。

不同的根际分泌物对大豆根际微生物群落的影响可能不同,通过对大豆根系分泌物中特定物质对土壤微生物活性的影响研究发现,苹果酸、酒石酸和油酸甲酯的加入对微生物来说是有益的,化感作用并没有表现出来;而 2,4-二叔丁基苯酚和香草酸对土壤微生物的生长表现为低浓度促进,高浓度抑制,对土壤微生物有化感作用^[59]。植物根系向土壤输入的有机碳等物质显著影响着真菌的生长和繁殖^[42]。

综上所述,大豆根系分泌物对根际群落的影响是多方面的,包括提供营养、影响微生物的生长和活动,以及在植物与微生物之间建立复杂的相互作用网络。这些相互作用对于大豆的健康生长和生产力至关重要。未来的研究可能会进一步揭示根系分泌物的具体成分,它们如何影响根际微生物群落,以及这些影响如何反馈到植物生长和健康上。

5 外界处理对大豆根际微生物的影响

为了能够有效地提高大豆的产量和品质,育种家与科研人员往往会通过外界的相关处理来实现对大豆相关性状的改变。大气 CO₂ 浓度升高会对大豆的生长及光合作用直接产生影响,进而影响大豆产量和品质。高 CO₂ 浓度也能够改变大豆土壤微生物群落结构,不仅包括在根际微生物丰度各分类水平上发生改变,也影响根际微生物分子特征^[60]。于镇华等^[61]的研究对这一结果进行了证明,即 CO₂ 升高对 4 个大豆品种根际土壤细菌丰度均有促进作用,且真菌比细菌对 CO₂ 浓度升高的响应更为敏感。同样,通过对不同材料的处理发现 CO₂ 浓度增加降低了无根瘤大豆根际细菌、真菌、放线菌及多根瘤大豆放线菌的数量,促进了多根瘤大豆的根际细菌及真菌的数量^[62]。

UV-B 处理对大豆根际土壤中的细菌和放线菌的抑制作用比真菌明显^[63]。且研究发现,CO₂ 浓度增加及 UV-B 辐射增强的共同作用对大豆根际微生物数量存在抑制或促进效应,而且在某些性状上存在复合效应,它们可能主要是通过调节大豆植株的干物质分配及根系的代谢间接影响根瘤数量及根际微生物数量^[64]。而张朋等^[65]研究却发现,UV-B 的增强显著促进了细菌、真菌的数量,使放线菌的数量明显下降;CO₂ 和 UV-B 的共同作用则显著降低大豆根际微生物的数量,并且使放线菌的数量进一步减少。说明 UV-B 辐射增强可对大豆根际微生物的数量及土壤酶的活性产生比较明显的抑制

作用^[62]。

研究发现,施肥不平衡对大豆根际细菌的组成有显著影响,在缺氮肥的情况下,细菌群落与施肥植株的菌群存在差异,而缺乏磷肥则阻碍了根际细菌的总丰度和演替。重要的是,从低氮组中获得的合成群落(SynCom)能够刺激植物生长,这与在没有氮肥的情况下也能获得稳定的大豆产量相对应^[5]。施入不同有机肥后,土壤中细菌和放线菌的数量明显增加,真菌中青霉菌数量增多,致病菌数量减少^[66]。说明施肥会明显地改变大豆根际土壤的群落结构组成,可能是由于肥料中原有的氮、磷、钾等元素与大豆根际土壤原有菌群中组成物质发生了相互作用进而破坏了菌群整体结构,导致特定菌群发生改变。

生物刺激素是人工制成的一种生长调节剂,不仅能促进植物本身以及根瘤菌体的发育,还可以最高效地促进二者充分发挥共生固氮作用,从而达到氮元素的绿色循环利用目的。施加生物刺激素会降低大豆根际土壤微生物的多样性,可以促进根瘤菌的生长、增加根际土壤微生物中根瘤菌的含量;同时生物刺激素还可以提高根际土壤微生物中功能菌属的数量,促进大豆固氮和生长发育^[67]。

总之,影响大豆产量和品质相关性状的因素不仅取决于大豆品种自身的特点,还受到其他外界因素的影响,同时也包括各种外界因素的施加对大豆根际微生物产生的一系列改变。这些因素对大豆根际微生物群落的影响是复杂且多方面的,它们可能通过改变根际环境的理化条件、植物根系分泌物的组成和数量以及植物与微生物的相互作用来影响微生物群落的动态。了解这些影响有助于更好地管理土壤健康和提高作物产量。

6 大豆根际微生物与大豆土传病害的关系

大豆土传病害,如根腐病、胞囊线虫病等,不仅直接影响大豆的生长和产量,还会改变根际微生物的组成和活性。大豆根际微生物与大豆土传病害之间的关系是一个复杂的生态互作问题。大豆土传病害是由土壤中的病原体引起的,这些病原体主要包括真菌、细菌和线虫等,它们可以导致大豆的根腐病、疫病、枯萎病等多种病害^[68]。

部分研究揭示,大豆土传病害的发生与根际微生物的群落结构改变有直接的关系,因此对于大豆根际微生物的研究为大豆抵抗根际生物胁迫提供了一个新的研究方向^[6]。根腐病作为大豆土传病害是由茄腐镰刀菌、尖孢镰刀菌和丝核菌等多种真

菌混合侵染导致的,这种病害严重发生时,一般会导致大豆减产 5% ~ 10%,甚至减产可达 60%。这些病原真菌通过分泌降解酶、导管堵塞或毒素作用等机制侵染植物,导致植物发病^[69]。

大豆土传病害的发生与根际微生物群落的动态变化密切相关。根际微生物群落的多样性和功能对于抑制病害、促进植物健康生长具有重要作用。管理根际微生物群落可以作为大豆病害的生物控制和可持续农业生产的新策略。未来的研究应该系统评估大豆土传病害的发生及危害程度、归类土传病原菌类型、深入研究土传真菌病害发生的根际微生态机理以及研发土传病害综合防控技术。

7 展望

土壤微生物在作物养分循环中起着不可或缺的作用,是农业可持续发展的重要生物资源,被认为是下一次绿色革命的基石。根际微生物通过提高矿质养分的利用率和提高植物对生物和非生物胁迫的抗性来促进植物的生长。大豆的生长强烈地影响土壤微生物的群落结构,微生物在大豆根系土壤营养元素循环过程中也起着十分关键的作用。

然而,大豆对其根系微生物组成的动态选择特征目前尚未得到充分阐明,并且大多数与植物生长相关的研究均在室内可控环境中进行,而对自然条件下生长的植物研究相对较少。多数科研停留在对大豆根际微生物的结构和多样性上,或是对单个菌株储存的研究,而对大豆根际微生物优势菌群的确 定与分离、优势微生物群落间相互作用模式机理以及有效优势菌群的保存在大豆等作物根际微生物研究中至关重要。

因此,科研人员首先需要根据实际育种情况,结合现代高通量测序手段以及先进的分子生物学等相关技术对影响大豆生长的优势微生物菌群进行分离鉴定;其次结合组学方法,如宏转录组学、代谢组学和宏基因组学,对储藏土壤微生物的功能进行更关键的分析;最后需要深入地了解和解析微生物诱导大豆生长的促进作用及相互调节的分子机制。

具体研究可以从以下几个方面开展:深入研究微生物与大豆相互作用的机制,以提高大豆的生产力和抗病性;探索微生物群落的稳定性和可塑性,以及它们如何响应环境变化和农业管理措施;开发微生物制剂,作为促进大豆健康生长的手段,特别是在可持续农业实践中;利用生物信息学和大数据分析揭示微生物群落的复杂性和功能潜力。这些

研究将有助于我们更好地理解大豆根际微生物的作用,为大豆的可持续生产提供科学依据。

参考文献

[1] 吕慧颖,王道文,葛毅强,等. 大豆育种行业创新动态[J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 464-467. (LYU H Y, WANG D W, GE Y Q, et al. Innovation of soybean breeding industry[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(3): 464-467.)

[2] BERG G, RYBAKOVA D, GRUBE M, et al. The plant microbiome explored; Implications for experimental botany [J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(4): 995-1002.

[3] GLICK B R. Using soil bacteria to facilitate phytoremediation[J]. Biotechnology Advances, 2010, 28(3): 367-374.

[4] HAYAT R, ALI S, AMARA U, et al. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: A review [J]. Annals of Microbiology, 2010, 60(4): 579-598.

[5] WANG M, GE A H, MA X, et al. Dynamic root microbiome sustains soybean productivity under unbalanced fertilization [J]. Nature Communications, 2024, 15(1): 1668.

[6] POPESCU S C, TOMASO-PETERSON M, WILKERSON T, et al. Metagenomic analyses of the soybean root mycobiome and microbiome reveal signatures of the healthy and diseased plants affected by taproot decline[J]. Microorganisms, 2022, 10(5): 856.

[7] 郭彦, 杨洪双, 周云, 等. 大豆根瘤突变材料连作土壤中微生物数量的变化[J]. 江苏农业科学, 2013, 41(3): 335-336. (GUO Y, YANG H S, ZHOU Y, et al. Changes of microbial quantity in continuous cropping soil with soybean nodule mutant materials[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2013, 41(3): 335-336.)

[8] HAN Q, MA Q, CHEN Y, et al. Variation in rhizosphere microbial communities and its association with the symbiotic efficiency of rhizobia in soybean[J]. The ISME Journal, 2020, 14(8): 1915-1928.

[9] 金剑, 王光华, 陈雪丽, 等. Biolog-ECO 解析不同大豆基因型 R1 期根际微生物群落功能多样性特征[J]. 大豆科学, 2007, 26(4): 565-570. (JIN J, WANG G H, CHEN X L, et al. Analysis of microbial community functional diversity in rhizosphere of different soybean genotypes at R1 stage using biolog-eco method [J]. Soybean Science, 2007, 26(4): 565-570.)

[10] 谢一青, 李志真, 王志洁, 等. 不同磷效率基因型大豆根际微生物特性研究[J]. 江西农业大学学报(自然科学), 2003, 25(4): 509-513. (XIE Y Q, LI Z Z, WANG Z J, et al. A study on properties of rhizosphere microorganisms of soybean genotypes with different phosphorus efficiency [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2003, 25(4): 509-513.)

[11] ZHENG Q U, LI Y H, XU W H, et al. Different genotypes regulate the microbial community structure in the soybean rhizosphere[J]. Journal of Agricultural Sciences: English version, 2023, 22(2): 585-597.

[12] TIAN L, SHI S, MA L, et al. Community structures of the

- rhizomicrobiomes of cultivated and wild soybeans in their continuous cropping[J]. Microbiological Research, 2020, 232: 126390.
- [13] 王洁丽. 驯化对大豆根系微生物群落组装和根瘤内生菌多样性影响的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019. (WANG J L. The assembly of microbial communities and nodule endosphere bacteria diversity in wild and domesticated soybean [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2019.)
- [14] EL ZAHAR H F, CHRISTINE M, ODILE B, et al. Plant host habitat and root exudates shape soil bacterial community structure [J]. The ISME Journal, 2008, 2(12): 1221-1230.
- [15] 陶波, 曹宝祥, 韩玉军, 等. 转 *G2-EPSPS* 和 *GAT* 基因抗草甘膦大豆对土壤微环境的影响[J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(2): 203-208. (TAO B, CAO B X, HAN Y J, et al. Effects of glyphosate resistant soybean pyramided with *G2-EPSPS* and *GAT* on soil microenvironment [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2019, 35(2): 203-208.)
- [16] 程静, 朱翔, 梁丽, 等. 转 *EPSPS* 和 *GAT* 基因抗草甘膦大豆对根际及根内生层中土壤原核微生物组成与结构的比较分析[C]//江苏省遗传学会2017年学术研讨会——“技术创新与遗传学发展”论文摘要集. 扬州, 2017: 138-139. (CHENG J, ZHU X, LIANG L, et al. Comparative analysis of the composition and structure of soil prokaryotic microorganisms in the rhizosphere and endophytic layer of glyphosate resistant soybeans with *EPSPS* and *GAT* genes [C]//Summary collection of papers on “Technological innovation and genetic development” at the 2017 Academic Symposium of the Jiangsu Genetic Society. Yangzhou, 2017: 138-139.)
- [17] 朱银玲. 转 *EPSPS* 基因抗除草剂大豆对土壤原核微生物群落生态影响的研究[D]. 南京: 南京大学, 2015. (ZHU Y L. The research about ecological impacts of *EPSPS* transgenic herbicide-resistant soybean on soil prokaryotic microorganism group [D]. Nanjing: Nanjing University, 2015.)
- [18] 张卓, 刘茂炎, 王培, 等. 抗草甘膦转基因大豆 AG5601 对根际微生物群落功能多样性的影响[J]. 生物技术通报, 2019, 35(7): 17-24. (ZHANG Z, LIU M Y, WANG P, et al. Effects of roundup ready soybean AG5601 on the functional diversity of microbial community in rhizospheric soil [J]. Biotechnology Bulletin, 2019, 35(7): 17-24.)
- [19] 刘玥. 酸性土壤中大豆根际微生物群体感应信号分子研究[D]. 南京: 南京大学, 2012. (LIU Y. Study of the quorum sensing signal molecules of rhizosphere microbes of soybean in acid soil [D]. Nanjing: Nanjing University, 2012.)
- [20] LIANG J G, XIN L T, MENG F, et al. High-methionine soybean has no adverse effect on functional diversity of rhizosphere microorganisms [J]. Plant, Soil and Environment, 2016, 62(10): 441-446.
- [21] LIU X, ZHANG J, GU T, et al. Microbial community diversities and taxa abundances in soils along a seven-year gradient of potato monoculture using high throughput pyrosequencing approach[J]. PLoS One, 2014, 9(1): e86610.
- [22] SHE S, NIU J, ZHANG C, et al. Significant relationship between soil bacterial community structure and incidence of bacterial wilt disease under continuous cropping system [J]. Archives of Microbiology, 2017, 199(2): 267-275.
- [23] 陈雪丽, 王玉峰, 李伟群, 等. 黑土区连作大豆根际微生物群落结构的动态变化[J]. 大豆科学, 2018, 37(5): 748-755. (CHEN X L, WANG Y F, LI W Q, et al. Dynamic evolution of microbial community in the rhizosphere of continuous cropping of soybean in black soil [J]. Soybean Science, 2018, 37(5): 748-755.)
- [24] 邹莉, 袁晓颖, 李玲, 等. 连作对大豆根部土壤微生物的影响研究[J]. 微生物学杂志, 2005, 25(2): 27-30. (ZOU L, YUAN X Y, LI L, et al. Effects continuous cropping on soil microbes on soybean roots [J]. Journal of Microbiology, 2005, 25(2): 27-30.)
- [25] 李伟群. 不同年限连作大豆根际微生物群落及生物量的动态变化研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011. (LI W Q. Effect of soybean continuous cropping years on rhizosphere microbial community and the dynamics of soil microbial biomass [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011.)
- [26] 何志鸿, 许艳丽, 刘忠堂, 等. 大豆重迎茬减产的原因及农艺对策研究: 重迎茬大豆的根际微生物[J]. 大豆科技, 2012(6): 17-23. (HE Z H, XU Y L, LIU Z T, et al. Reasons for yield reduction of continuous soybean and agronomic countermeasures: Microorganism in rhizosphere soil [J]. Soybean Science & Technology, 2012(6): 17-23.)
- [27] 于寒, 吴春胜, 王振民, 等. 连作对大豆根际可培养微生物及土壤理化性状的影响[J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(2): 28-34. (YU H, WU C S, WANG Z M, et al. Effects of soybean continuous cropping on rhizosphere culturable microorganisms and physicochemical properties of soil [J]. Journal of South China Agricultural University, 2014, 35(2): 28-34.)
- [28] 王进闯. 大豆连作对根际土壤生物群落的影响[D]. 北京: 中国农业大学, 2014. (WANG J C. The impact of continuous soybean monoculture on soil communities in the rhizosphere [D]. Beijing: China Agricultural University, 2014.)
- [29] CHEN X, WANG Y, LI W, et al. Impact of long-term continuous soybean cropping on ammonia oxidizing bacteria communities in the rhizosphere of soybean in Northeast China [J]. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science, 2015, 65(5): 470-478.
- [30] 谷岩, 邱强, 王振民, 等. 连作大豆根际微生物群落结构及土壤酶活性[J]. 中国农业科学, 2012, 45(19): 3955-3964. (GU Y, QIU Q, WANG Z M, et al. Effects of soybean continuous cropping on microbial and soil enzymes in soybean rhizosphere [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(19): 3955-3964.)
- [31] YUAN M, YU T, SHI Q, et al. Rhizosphere soil bacterial communities of continuous cropping-tolerant and sensitive soybean genotypes respond differently to long-term continuous cropping in mollisols [J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 729047.
- [32] BROOKER R W, BENNETT A E, CONG W F, et al. Improving intercropping: A synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology [J]. The New Phytologist, 2015, 206(1):

- 107-117.
- [33] LI L, TILMAN D, LAMBERS H, et al. Plant diversity and overyielding: Insights from belowground facilitation of intercropping in agriculture[J]. The New Phytologist, 2014, 203 (1): 63-69.
- [34] 刘均霞, 陆引罡, 远红伟, 等. 玉米、大豆间作对根际土壤微生物数量和酶活性的影响[J]. 贵州农业科学, 2007, 35(2): 60-61, 64. (LIU J X, LU Y G, YUAN H W, et al. Effects of intercrop maize and soybean on rhizosphere soil microbes and enzyme activity[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2007, 35 (2): 60-61, 64.)
- [35] 林伟伟, 李娜, 陈丽珊, 等. 玉米与大豆种间互作对根际细菌群落结构及多样性的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(1): 26-37. (LIN W W, LI N, CHEN L S, et al. Effects of interspecific maize and soybean interactions on the community structure and diversity of rhizospheric bacteria[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(1): 26-37.)
- [36] 董晓钢, 汤利, 郑毅, 等. 不同玉米大豆间作处理根系互作对根际微生物数量的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2015, 30(4): 624-628. (DONG X G, TANG L, ZHENG Y, et al. Effects of roots interaction on the growth of rhizosphere microorganisms in maize and soybean intercropping[J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 2015, 30 (4): 624-628.)
- [37] THILAKARATHNA M S, MCELROY M S, CHAPAGAIN T, et al. Belowground nitrogen transfer from legumes to non-legumes under managed herbaceous cropping systems. A review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2016, 36(4): 58.
- [38] 韦持章, 农玉琴, 陈远权, 等. 茶树/大豆间作对根际土壤微生物群落及酶活性的影响[J]. 西北农业学报, 2018, 27(4): 537-544. (WEI C Z, NONG Y Q, CHEN Y Q, et al. Effects of tea and soybean intercropping on soil microbial community and enzyme activity[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2018, 27(4): 537-544.)
- [39] BENITEZ M S, EWING P M, OSBORNE S L, et al. Rhizosphere microbial communities explain positive effects of diverse crop rotations on maize and soybean performance[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 159: 108309.
- [40] NEUPANE A, BULBUL I, WANG Z, et al. Long term crop rotation effect on subsequent soybean yield explained by soil and root-associated microbiomes and soil health indicators[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 9200.
- [41] 丁俊男, 王慧, 于少鹏, 等. 玉米-大豆轮作对土壤酶和根系微生物群落多样性的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2021(4): 11-16. (DING J N, WANG H, YU S P, et al. Effects of maize soybean rotation on soil enzyme and root microbial community diversity[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2021 (4): 11-16.)
- [42] AI C, ZHANG S, ZHANG X, et al. Distinct responses of soil bacterial and fungal communities to changes in fertilization regime and crop rotation[J]. Geoderma, 2018, 319: 156-166.
- [43] BOLAJI A J, WAN J C, MANCHUR C L, et al. Microbial community dynamics of soybean (*Glycine max*) is affected by cropping sequence[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 632280.
- [44] 吴凤芝, 王学征. 黄瓜与小麦和大豆轮作对土壤微生物群落物种多样性的影响[J]. 园艺学报, 2007, 34(6): 1543-1546. (WU F Z, WANG X Z. Effect of soybean-cucumber and wheat-cucumber rotation on soil microbial community species diversity[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2007, 34(6): 1543-1546.)
- [45] TIEMANN L K, GRANDY A S, ATKINSON E E, et al. Crop rotational diversity enhances belowground communities and functions in an agroecosystem[J]. Ecology Letters, 2015, 18 (8): 761-771.
- [46] 王海泉, 王英, 周宝库, 等. 行间覆膜栽培对大豆根际土壤微生物区系和土壤肥力的影响[J]. 大豆科学, 2009, 28(5): 875-878. (WANG H Q, WANG Y, ZHOU B K, et al. Effects of soil microorganism regions and soil fertility of soybean root system with film mulching between rows[J]. Soybean Science, 2009, 28 (5): 875-878.)
- [47] 樊丽琴. 水土保持耕作对黄土高原玉米—小麦—大豆轮作系统土壤微生物量碳、氮的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2004. (FAN L Q. The effects of conservation tillage treatments on soil microbial biomass carbon and nitrogen after three years of maize-wheat-soybean rotation in the Loess Plateau[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2004.)
- [48] 张婷婷, 陈书涛, 王君, 等. 增温及秸秆施用对豆-麦轮作土壤微生物量碳氮及细菌群落结构的影响[J]. 环境科学, 2019, 40(10): 4718-4724. (ZHANG T T, CHEN S T, WANG J, et al. Effects of warming and straw application on soil microbial biomass carbon and nitrogen and bacterial community structure[J]. Environmental Science, 2019, 40(10): 4718-4724.)
- [49] LIU J, YU Z, YAO Q, et al. Distinct soil bacterial communities in response to the cropping system in a Mollisol of Northeast China[J]. Applied Soil Ecology, 2017, 119: 407-416.
- [50] SOMAN C, LI D, WANDER M M, et al. Long-term fertilizer and crop-rotation treatments differentially affect soil bacterial community structure[J]. Plant and Soil, 2017, 413 (1/2): 145-159.
- [51] BORASE D N, NATH C P, HAZRA K K, et al. Long-term impact of diversified crop rotations and nutrient management practices on soil microbial functions and soil enzymes activity[J]. Ecological Indicators, 2020, 114: 106322.
- [52] 刘尧. 大豆生长过程中根系菌群的分布和演替规律研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018. (LIU Y. The distribution and succession of root-associated microbial community during soybean growth[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2018.)
- [53] 陈宏宇, 李晓鸣, 王敬国. 抗病性不同大豆品种根面及根际微生物区系的变化 II. 连作大豆(重茬)根面及根际微生物区系的变化[J]. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(1): 104-108. (CHEN H Y, LI X M, WANG J G. Change of microflora in the rhizoplane and rhizosphere of different disease resistance soybean cultivars II. Change of microflora in the rhizoplane and rhizosphere of soybean under continuous cropping condition[J]. Plant

Nutrition and Fertilizer Science, 2006, 12(1): 104-108.)

[54] 刘增柱,周玉芝,韩静淑.大豆连、轮作土壤微生物生态分布与大豆孢囊线虫群体动态的研究[J].大豆科学,1990,9(3):206-212. (LIU Z Z, ZHOU Y Z, HAN J S. Study on ecological distribution of soil microorganisms and colony dynamics of cyst-forming nematodes in continuous and rotation cropping systems of soybean [J]. Soybean Science, 1990, 9(3): 206-212.)

[55] 马春梅,唐远征,季尚宁.作物定位轮作体系长期试验研究(Ⅱ):不同轮作方式对大豆田土壤微生物数量的影响[J].东北农业大学学报,2004,35(6):645-650. (MA C M, TANG Y Z, JI S N. Long-term crop rotation research(Ⅱ): The impact on soil microorganisms quantity of the soybean field of different crop rotation ways [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2004, 35(6): 645-650.)

[56] 李春格,李晓鸣,王敬国.大豆连作对土体和根际微生物群落功能的影响[J].生态学报,2006,26(4):1144-1150. (LI C G, LI X M, WANG J G. Effect of soybean continuous cropping on bulk and rhizosphere soil microbial community function[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(4): 1144-1150.)

[57] HE D, SINGH S K, PENG L, et al. Flavonoid-attracted *Aeromonas* sp. from the *Arabidopsis* root microbiome enhances plant dehydration resistance[J]. The ISME Journal, 2022, 16(11): 2622-2632.

[58] 聂颖.抗盐碱转BADH基因大豆对根系分泌物及土壤细菌群落结构的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2018. (NIE Y. Effects of alkali-tolerant BADH-transgenic soybean on root exudates and soil bacterial community structure [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2018.)

[59] 曲晓华,赵晓燕,马杰,等.大豆根系分泌物中特定物质对土壤微生物活性的影响[J].福建农业学报,2015,30(3):298-302. (QU X H, ZHAO X Y, MA J, et al. Effect of soybean root exudates on microbial biomass and activity in soil [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2015, 30(3): 298-302.)

[60] 杨淞超.升高CO₂浓度对大豆产量生理及根际微生物分子生态特征的影响[D].大庆:黑龙江八一农垦大学,2016. (YANG S C. The effect of elevated CO₂ concentration on yield-associated physiology and microbial molecular ecology in the rhizosphere of soybean [D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2016.)

[61] 于镇华,王艳红,燕楠,等.CO₂浓度升高对不同大豆品种根际微生物丰度的影响[J].土壤与作物,2017,6(1):9-16. (YU Z H, WANG Y H, YAN N, et al. Effects of elevated CO₂ on the abundance of rhizosphere bacteria, fungi and denitrification bacteria in different soybean cultivars[J]. Soils and Crops, 2017, 6(1): 9-16.)

[62] 张令瑄,谢婷婷,王瑾,等.大田条件下UV-B辐射增强对大豆根际土壤相关指标的影响[J].江苏农业学报,2016,32(1):118-122. (ZHANG L X, XIE T T, WANG J, et al. Soybean rhizosphere soil parameters in response to enhanced UV-B radiation under field condition[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2016, 32(1): 118-122.)

[64] 张文会,刘立科,苗秀莲,等.CO₂倍增及UV-B增强对大豆植株生长和根际微生物的影响[J].西北植物学报,2009,29(4):724-732. (ZHANG W H, LIU L K, MIAO X L, et al. Effects of doubled carbon dioxide and enhanced UV-B radiation on growth and rhizosphere microorganisms in soybean (*Glycine max* merr.) [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(4): 724-732.)

[65] 张朋,张文会,万国峰.UV-B、CO₂及结根瘤能力对大豆根际微生物多样性影响的研究[C]//中国菌物学会学术年会论文摘要集.张家界,2010:128-129. (ZHANG P, ZHANG W H, WAN G F. Study on the effects of UV-B, CO₂ and nodulation ability on the diversity of soybean rhizosphere microorganisms[C] // Academic Annual Meeting of the Chinese Society of Microbiology. Zhangjiajie, 2010:128-129.)

[66] 台莲梅,张红梅,闫风云,等.重迎茬对大豆根际土壤微生物数量的影响[J].土壤肥料,2003(6):41-42,47. (TAI L M, ZHANG H M, YAN F Y, et al. Effect of the amount of soil microbe in soybean rhizosphere under the condition of soybean continuous or companion cropping[J]. Soils and Fertilizers, 2003(6): 41-42, 47.)

[67] 袁鑫.生物刺激素对大豆根际土壤微生物及其产量影响研究[D].太原:山西大学,2018. (YUAN X. Effects of biostimulating factors on soybean rhizosphere soil microorganism and its yield[D]. Taiyuan: Shanxi University, 2018.)

[68] 任改弟,王光飞,马艳.根系分泌物与土传病害的关系研究进展[J].土壤,2021,53(2):229-235. (REN G D, WANG G F, MA Y. Research progresses on relationship between plant root exudates and soil-borne diseases [J]. Soils, 2021, 53(2): 229-235.)

[69] 杨珍,戴传超,王兴祥,等.作物土传真菌病害发生的根际微生物机制研究进展[J].土壤学报,2019,56(1):12-22. (YANG Z, DAI C C, WANG X X, et al. Advance in research on rhizosphere microbial mechanisms of crop soil-borne fungal diseases[J]. Acta Pedologica Sinica, 2019, 56(1): 12-22.)