

研究报告

镉高/低积累玉米根际微生物移植对玉米生长与镉累积的影响

刘梅静¹, 杨仁媛¹, 李小艺¹, 李阳¹, 湛方栋^{*1}, 魏恒^{2,3}¹ 云南农业大学 资源与环境学院, 云南 昆明 650201² 云南省生态环境科学研究院, 云南 昆明 650034³ 云南省重金属污染控制工程技术研究中心, 云南 昆明 650034

刘梅静, 杨仁媛, 李小艺, 李阳, 湛方栋, 魏恒. 镉高/低积累玉米根际微生物移植对玉米生长与镉累积的影响[J]. 微生物学通报, 2025, 52(4): 1520-1536.

LIU Meijing, YANG Renyuan, LI Xiaoyi, LI Yang, ZHAN Fangdong, WEI Heng. Rhizosphere microbiome transplantation affects the growth and cadmium accumulation of maize cultivars with high/low cadmium accumulation[J]. Microbiology China, 2025, 52(4): 1520-1536.

摘要:【背景】根际微生物在作物镉耐性与累积中起着重要作用。【目的】探究根际微生物相互移植对镉高/低积累玉米生长及镉累积的影响。【方法】以铅锌矿区污染农田镉相对高积累(盘玉 3 号)和低积累(路单 16 号)的 2 个品种为研究材料, 分析其根际细菌群落结构特征, 进而开展移植根际微生物的盆栽试验, 研究根际微生物移植后 2 个品种玉米的生长及镉累积特征。【结果】2 个品种玉米根际细菌群落组成相似, 以变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinomycetota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)为主; 优势属为链霉菌属(*Streptomyces*)、类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)、栖大理石菌属(*Marmoricola*)等, 但存在相对丰度的差异, 盘玉 3 号根际类节杆菌属(*Paenarthrobacter*)的相对丰度显著高于路单 16 号。移植试验发现, 镉低积累玉米根际微生物导致镉高积累玉米根系生物量、蒸腾速率和根系交叉数分别增加 26.3%、31.3%和 462%, 植株镉生物转运系数降低 58.5%; 镉高积累玉米根际微生物导致低积累玉米株高、生物量分别降低 15.0%、21.3%, 地上部镉累积量显著降低 61.6%。Mantel 分析表明, 路单 16 号根际微生物中变形菌门、放线菌门、酸杆菌门的相对丰度与盘玉 3 号的镉含量、镉累积量呈正相关, 与株高、生物量呈负相关; 盘玉 3 号根际微生物中放线菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)的相对丰度对路单 16 号株高、生物量、生物转运系数有正相关影响。【结论】镉低积累玉米根际微生物能促进镉高积累玉米地下部镉的滞留, 增强玉米对镉的耐性, 根际微生物对玉米生长与镉累积起着特定的调控作用。

关键词: 玉米; 镉高/低积累; 根际细菌; 移植; 镉累积

资助项目: 云南省院士专家工作站(202305AF150042, 202205AF150010); 国家自然科学基金(42267002)

This work was supported by the Academician Expert Workstation in Yunnan Province (202305AF150042, 202205AF150010) and the National Natural Science Foundation of China (42267002).

*Corresponding author. E-mail: zfd97@ynau.edu.cn

Received: 2024-07-19; Accepted: 2024-08-21; Published online: 2024-09-19

Rhizosphere microbiome transplantation affects the growth and cadmium accumulation of maize cultivars with high/low cadmium accumulation

LIU Meijing¹, YANG Renyuan¹, LI Xiaoyi¹, LI Yang¹, ZHAN Fangdong^{*1}, WEI Heng^{2,3}

1 College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, Yunnan, China

2 Yunnan Research Academy of Eco-environmental Sciences, Kunming 650034, Yunnan, China

3 Yunnan Engineering Research Center for Control of Heavy Metal Pollution, Kunming 650034, Yunnan, China

Abstract: [Background] Rhizosphere microbiomes significantly influence plant cadmium (Cd) tolerance and accumulation. [Objective] To assess the effects of rhizosphere microbiome transplantation on the growth and Cd accumulation of maize cultivars with different Cd accumulation capacities. [Methods] Two maize cultivars, ‘Panyu 3’ with high Cd accumulation and ‘Ludan 16’ with low Cd accumulation, in the farmland exposed to lead-zinc mine contamination were selected. The structure of the rhizosphere bacterial community was analyzed. Subsequently, a pot experiment of rhizosphere microbiome transplantation was conducted to assess the growth and Cd accumulation in the two maize cultivars post transplantation. [Results] The rhizosphere bacterial communities of both maize cultivars exhibited similar composition, being dominated by *Proteobacteria*, *Actinomycetota*, and *Acidobacteriota* at the phylum level and *Streptomyces*, *Nocardioides*, and *Marmoricola* at the genus level. The dominant genera presented distinct variations in relative abundance between the two cultivars. Notably, *Paenarthrobacter* exhibited a significantly greater abundance in the rhizosphere of ‘Panyu 3’ than in the rhizosphere of ‘Ludan 16’. The transplantation experiment demonstrated that the rhizosphere microbiome from the maize cultivar with low Cd accumulation enhanced the root biomass, transpiration rate, and root intersection number by 26.3%, 31.3%, and 462%, respectively, and reduced the Cd translocation factor by 58.5% in the maize cultivar with high Cd accumulation. The rhizosphere microbiome from the maize cultivar with high Cd accumulation diminished the plant height, biomass, and aboveground Cd accumulation by 15.0%, 21.3%, and 61.6%, respectively, in the maize cultivar with low Cd accumulation. Mantel analysis revealed that the relative abundance of *Proteobacteria*, *Actinomycetota*, and *Acidobacteriota* in the rhizosphere of ‘Ludan 16’ had positive correlations with the Cd content and accumulation and negative correlations with the plant height and biomass of ‘Panyu 3’. The relative abundance of *Actinomycetota*, *Acidobacteriota*, and *Gemmatimonadota* in the rhizosphere of ‘Panyu 3’ was positively correlated with the plant height, biomass, and translocation factor of ‘Ludan 16’. [Conclusion] The rhizosphere microbiome from the maize cultivar with low Cd accumulation significantly facilitates Cd sequestration in the roots of the maize cultivar with high Cd accumulation, augmenting maize tolerance to Cd. Rhizosphere microbiomes exert specific regulatory effects on maize growth and Cd accumulation.

Keywords: maize; high/low cadmium accumulation; rhizosphere bacteria; transplantation; cadmium accumulation

镉在环境中流动性大,污染面积广,是生物毒性较强且分布较广的重金属元素之一,低浓度时便会对植物产生较大的毒性,并且易被植物吸收^[1]。伴随着采矿、冶金及工农业的发展,镉进入到农田生态系统中被作物吸收和积累,严重影响作物产量和品质^[2]。根际微生物在提高或阻控作物吸收重金属、增强环境适应性方面发挥着重要作用^[3]。作物品种的重金属积累特性导致根际微生物的结构有所差异,通过对不同积累型作物根际微生物的移植,可以将完整的基因库及其功能(重金属吸收和促进植物生长)以及生态系统之间的相互作用转到另一个生态系统,从而实现不同植物品种在重金属污染环境下生存策略的差异性^[4-5]。

根际微生物以细菌为主,细菌群落包括数量有限的高丰度细菌类群和大量低丰度细菌类群^[6-7]。现有研究表明,镉高积累与低积累型水稻的根际细菌群落结构存在显著差异。高镉积累水稻品种的根际土壤中,拟杆菌门(*Bacteroidota*)和变形菌门(*Proteobacteria*)丰度较高,这些细菌直接或间接地通过促进镉的生物可利用性,影响植株镉积累能力^[8]。相反,低镉积累作物根际细菌群落多样性与丰富度更高,以缓解重金属胁迫,维持作物健康^[9]。可见,高/低重金属积累型植物品种根际细菌群落结构的差异对植物镉积累能力会产生不同的影响。当前研究多聚焦于利用根际微生物来强化植株对污染物的耐受性和抗病性,或者以若干复合菌作为接种菌剂应用于土壤重金属污染的修复,但对2种镉积累能力的玉米根际微生物移植,探究其对玉米镉积累的影响还知之甚少。

云南会泽铅锌矿位于我国云南省东北部,是国内品位最富的铅锌矿,长期的开采活动导致尾矿渣、废气和废水通过雨水、河流及大气沉降等途径,对周边农田土壤造成显著的重金

属污染^[10-11]。因此,通过研究会泽铅锌矿区受重金属污染农田镉高(盘玉3号)/低(路单16号)积累玉米品种根际微生物移植对玉米生长与镉累积的影响,以及2个玉米品种根际细菌群落的差异,为在矿区污染土壤中利用根际微生物调控玉米镉累积进一步研究提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 样品

基于于子昊等^[12]对云南12个主栽玉米品种在镉污染土壤中植株镉累积特征的显著差异分析,确定路单16号为低镉积累品种,盘玉3号为高镉积累品种,用于本次研究。土壤样本源自云南会泽铅锌矿区毗邻的农田盘玉3号、路单16号玉米根际土壤,属红壤类型。土壤理化性质概述:pH值6.14,总氮、总磷、总钾含量依次为1.58、8.65和7.32 g/kg,碱解氮、速效磷、速效钾含量分别为114.63、140.37和150.32 mg/kg,有机质含量25.26 g/kg,镉含量10.90 mg/kg。在盘玉3号与路单16号玉米样地内,随机挑选生长一致的3-5株玉米,于10-30 cm深度采集根系,运用抖根法独立收集2个品种的根际土壤^[13]。样本置于无菌采样袋,于-80 °C保存,用于植物根际微生物接种及微生物多样性分析。同时,采集同一矿区农田的土壤于121 °C灭菌2 h,用于栽培基质制备。

1.2 主要试剂和仪器

10×KOD Buffer、KOD 聚合酶、MgSO₄和模板DNA,广州基迪奥生物科技有限公司。根系扫描仪,爱普生公司;根系分析系统,Regent Instruments公司;便携式光合仪,LI-COR公司;紫外分光光度计和石墨炉原子分光光度计,赛默飞世尔科技公司。

1.3 玉米培养体系建立及管理

路单16号和盘玉3号玉米,购自云南省昆

明市小板桥种子批发市场。对 2 种玉米栽培的种子分别进行 75%乙醇溶液表面灭菌 1 min, 随后用去离子水冲洗 3 次, 再用 10% NaClO 溶液灭菌 10 min, 最后用去离子水冲洗 5 次。经表面消毒的种子在含无菌水与无菌滤纸的平板内于 25 °C 培养箱中萌发 3 d, 待发芽后进行种植。

在温室条件下开展盆栽试验。试验设计包括 4 组处理(盘玉 3 号、路单 16 号及其对应的根际土壤), 每组处理设置 4 个重复, 共 16 盆。操作详情如下: 每个花盆填充 4 kg 经灭菌处理的矿区农田土壤, 以 1%接种量每盆添加 40 g 根际土壤作为根际微生物接种剂。具体为: 盘玉 3 号根际土壤用于接种并种植相同品种(PY-PY), 路单 16 号根际土壤用于接种并种植盘玉 3 号(PY-LD); 路单 16 号根际土壤用于接种并种植自身品种(LD-LD), 盘玉 3 号根际土壤用于接种并种植路单 16 号(LD-PY)。种植 50 d 后, 收集玉米地下部与地上部样品, 以备后续分析。

1.4 玉米根际细菌群落结构的测定

由广州基迪奥生物科技有限公司提取样品 DNA, 对样品 DNA 进行 16S rRNA 基因 V3-V4 区的 PCR 扩增, 通用引物为 341F (5'-CCTACGGG NGGCWGCAG-3')和 806R (5'-GGACTACHVG GGTATCTAAT-3')^[14-15]。PCR 反应体系: 10×KOD Buffer 5 μL, dNTPs (2 mmol/L) 5 μL, MgSO₄ (25 mmol/L) 3 μL, 上、下游引物(10 μmol/L)各 1.5 μL, KOD 聚合酶(2.5 U/μL) 1 μL, 模板 DNA (100 ng/μL) 1 μL, ddH₂O 补足 50 μL。PCR 反应条件: 94 °C 2 min; 98 °C 10 s, 62 °C 30 s, 68 °C 30 s, 30 个循环; 68 °C 5 min。将 PCR 产物切胶回收、定量和均一化处理后利用 Illumina MiSeq PE250 进行高通量测序。原始数据保存

在 FASTQ 文件中, 已上传至 NCBI 的序列读取档案数据库中, 序列号为 PRJNA1146408。

1.5 玉米株高、生物量、根系形态、光合指标的测定

用卷尺测量玉米高度, 将植株分为茎和根, 依次用自来水和蒸馏水冲洗 2-3 次。利用根系扫描仪扫描, 用根系分析系统处理图像, 获得根体积、根长、根尖数、根表面积、分枝数、平均根系直径。将植株置于 105 °C 烘箱中 30 min, 75 °C 干燥至恒重, 称重, 记录生物量。将样品粉碎并筛选(0.25 mm)以供使用。

光合指标的测定: 玉米植株收获前 10 天, 选取倒一叶作为测定叶片, 测定时间为 9:00-11:00, 使用便携式光合仪进行测定净光合速率、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度^[16]。叶绿素的测定参照 Wellburn 的方法^[17]: 取新鲜植物叶片, 采用 95%乙醇萃取法, 使用紫外分光光度计在波长 665、649 和 470 nm 测定光密度, 计算叶绿素的浓度。

1.6 玉米镉含量的测定

玉米镉含量: 采用 H₂O₂-HNO₃ 法消解玉米植株, 用石墨炉原子分光光度计测定玉米各部位镉含量^[18]。

玉米镉累积量: 玉米镉累积量(μg)=玉米各部位生物量(g)×玉米各部位镉含量(mg/kg)。镉生物转运系数=地上部镉累积量(μg)/地下部镉累积量(μg)。

1.7 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2021 进行数据统计分析, 用 Origin 2024 和 OmicStudio 软件绘制图表。用 IBM SPSS Statistics 26 对数据进行单因素方差及 Wilcoxon 秩和检验分析, 使用 QIIME (v1.9.1)计算 Shannon、ACE、Coverage 和 Sobs 指数。

2 结果与分析

2.1 镉高/低积累玉米品种根际细菌群落多样性

盘玉 3 号、路单 16 号中分析得到可分类 OTU 分别为 2 741 个和 2 848 个, 共有的 OTU 为 2 250 个, 特有的 OTU 依次为 491 个和 598 个, 分别占总 OTU 的 17.9% 和 20.9%。路单 16 号的 Shannon、ACE 和 Sobs 指数大于盘玉 3 号(图 1), 表明路单 16 号的根际细菌群落多样性和丰度优于镉累积能力强的玉米品种盘玉 3 号, 细

菌群落多样性的变化趋势与细菌群落丰富度的变化趋势一致。不同镉积累型玉米品种间土壤细菌群落相对丰度及多样性均无显著性差异 ($P>0.05$)。

2.2 镉高/低积累玉米品种根际细菌群落结构特征

不同镉积累型玉米品种主要根际细菌群落门水平上组成相似, 平均相对丰度高于 1% 的细菌门有 8 个(图 2), 分别为放线菌门 (*Actinomycetota*, 51.7%–54.8%)、变形菌门 (*Proteobacteria*, 14.6%–14.8%)、绿弯菌门

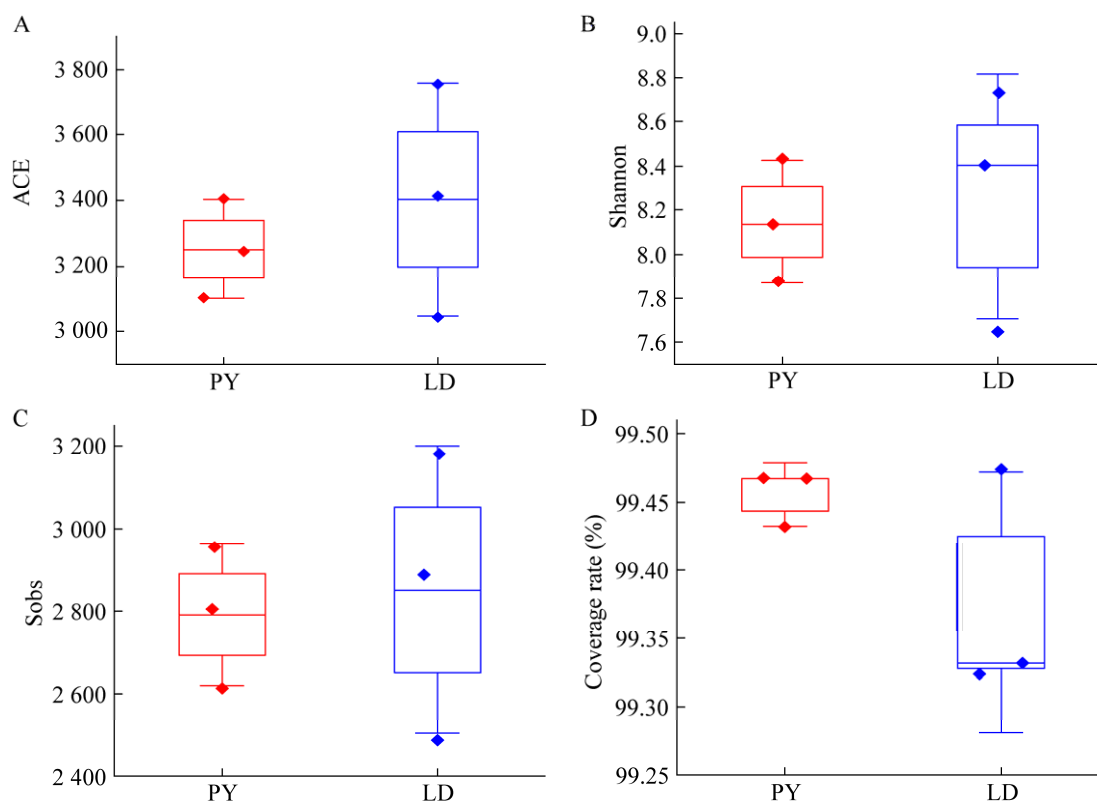


图 1 镉高/低积累玉米根际细菌多样性指数比较(OTU 水平) A: ACE 指数差异性分析箱线图; B: Shannon 指数差异性分析箱线图; C: Sobs 指数差异性分析箱线图; D: Coverage 指数差异性分析箱线图。PY: 镉高积累玉米(盘玉 3 号), LD: 镉低积累玉米(路单 16 号)。下同。

Figure 1 Comparison of rhizosphere bacterial diversity index in maize with high/low Cd accumulation (OTU level). A: ACE index difference analysis box plot; B: Shannon index difference analysis box plot; C: Sobs index difference analysis box plot; D: Coverage index difference analysis box plot. PY: 'Panyu 3' with high Cd accumulation, LD: 'Ludan 16' with low Cd accumulation. The same below.

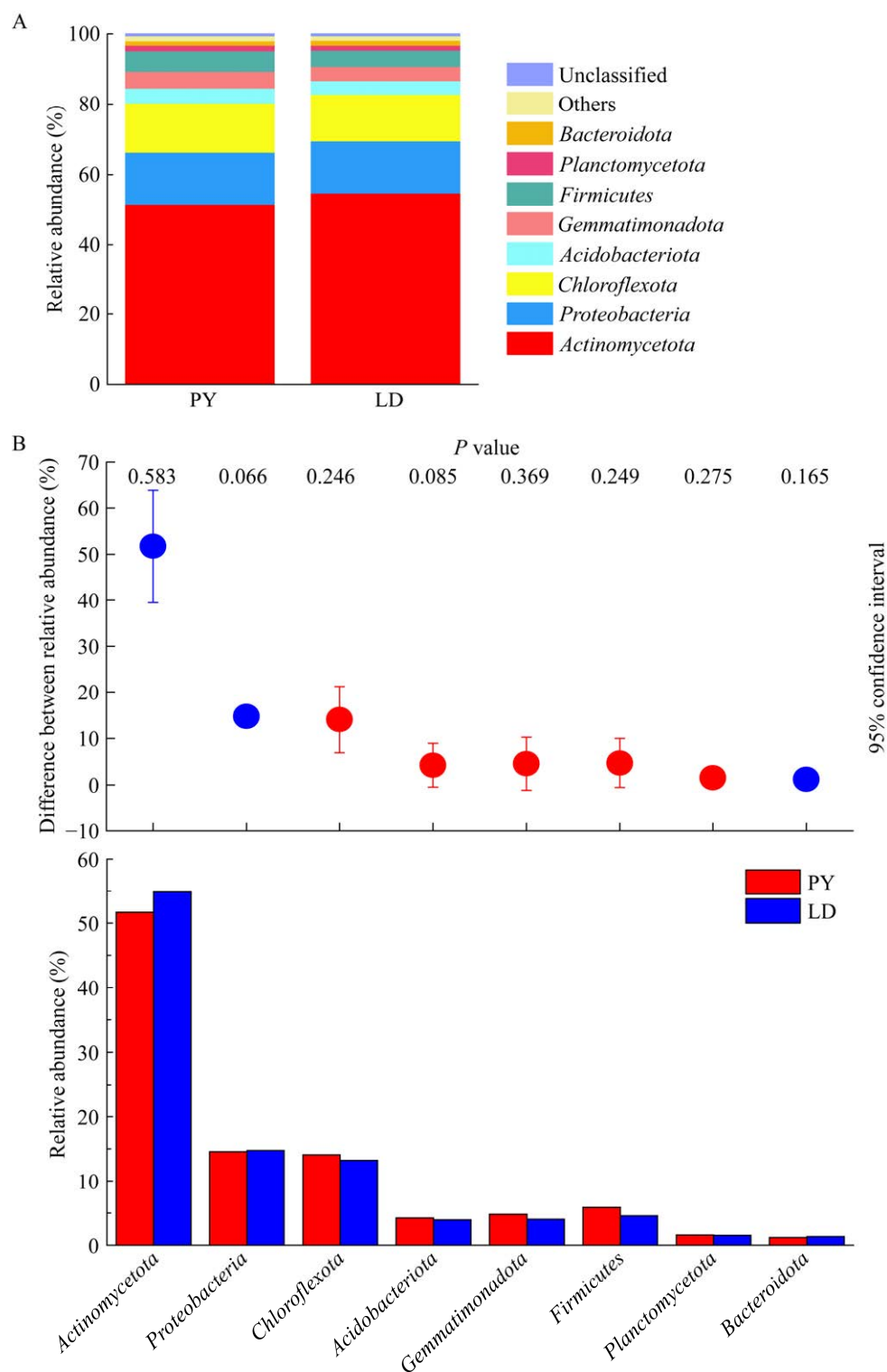


图 2 镉高/低积累玉米根际细菌群落在门水平上的相对丰度图(A)和组间差异检验图(B)

Figure 2 Relative abundance chart (A) and inter-group difference test chart (B) of the bacterial communities at the phylum level in the rhizosphere of maize with high/low Cd accumulation.

(*Chloroflexota*, 14.1%–13.2%)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*, 4.2%–4.0%)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*, 4.8%–4.0%)、厚壁菌门(*Firmicutes*, 5.9%–4.6%)、浮霉状菌门(*Planctomycetota*, 1.6%–1.5%)、拟杆菌门(*Bacteroidota*, 1.2%–1.4%)。其中,路单16号根际土中变形菌门、放线菌门、拟杆菌门的相对丰度大于盘玉3号。盘玉3号根际土中绿弯菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门、厚壁菌门相对丰度高于路单16号,但无显著差异($P>0.05$)。

在属水平上,玉米根际土壤的优势类群主要是链霉菌属(*Streptomyces*, 3.9%–4.8%)、鞘氨醇单孢菌属(*Sphingomonas*, 2.4%–2.1%)、类诺卡氏菌属(*Nocardioide*s, 3.5%–4.8%)、栖大理石菌属(*Marmoricola*, 3.7%–4.0%)、水稻土菌属(*Oryzihumus*, 2.1%–2.5%)、芽殖球菌属(*Blastococcus*, 2.2%–2.4%)、罗河杆菌属(*Rhodanobacter*, 1.0%–1.5%)、类节杆菌属(*Paenarthrobacter*, 4.3%–0.7%)、盖亚女神菌属(*Gaiella*, 1.5%–1.3%)、微杆菌属(*Microbacterium*, 2.4%–1.3%)及未分类的菌属(图3A)。盘玉3号根际土细菌群落相对丰度大于2%的菌属有8个,路单16号只有6个。组间差异分析表明,盘玉3号根际土中类节杆菌属相对丰度显著高于路单16号($P<0.05$) (图3B)。

2.3 根际微生物移植对镉高/低积累玉米生长的影响

相较于接种盘玉3号的根际微生物,路单16号的根际微生物使盘玉3号的光合速率降低50.9%,蒸腾速率显著增加31.3% (表1)。相较于接种路单16号的根际微生物,盘玉3号的根际微生物使路单16号的蒸腾速率显著增加,增幅为44.8%,胞间 CO_2 浓度降低14.3%。双因素方差分析显示,玉米品种对光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度有极显著($P<0.01$)影响,

根际微生物对玉米蒸腾速率的影响极显著($P<0.01$),玉米品种 $\times$ 根际微生物对玉米叶绿素含量、光合速率和胞间 CO_2 浓度有显著影响($P<0.05$)。综上所述,根际微生物互接对2个品种玉米的光合速率存在显著影响。

相较于接种盘玉3号的根际微生物,路单16号的根际微生物使盘玉3号的株高和根系生物量分别提高了6.1%和26.3%。相较于未接种盘玉3号根际微生物的植株,路单16号株高和地上部、地下部生物量分别降低了15.0%、21.3%、16.7% (表2)。双因素方差分析显示,玉米品种对玉米地上部和地下部生物量的影响极显著($P<0.01$)。2个玉米品种根际微生物互接对玉米株高、生物量的影响不显著。

相较于接种盘玉3号的根际微生物,路单16号的根际微生物使盘玉3号的根系交叉数显著增加,增幅为462% (图4)。双因素方差分析显示,玉米品种对玉米分枝数、根长、根平均直径、根体积有显著或极显著($P<0.05$ 或 $P<0.01$)的影响。而根际微生物除对玉米交叉数的影响极显著($P<0.01$)外,对根系形态影响不显著。可见,2个玉米品种根际微生物互接对根系形态(除根系交叉数外)的影响不显著。

2.4 根际微生物移植对镉高/低积累玉米镉累积的影响

两个品种玉米植株镉含量和累积量存在品种间的显著差异,高积累的盘玉3号植株地上部镉含量显著高于低积累的路单16号。如图5所示,相较于接种盘玉3号根际微生物,路单16号根际微生物导致盘玉3号根系镉含量增加86.6%,镉累积量增加114.8%。相较于接种路单16号根际微生物,盘玉3号根际微生物导致路单16号地上部镉累积量降低61.6%,但植株镉含量无显著变化。双因素方差分析表明,玉米品种对玉米地上部镉含量和镉累积量有极显著影响

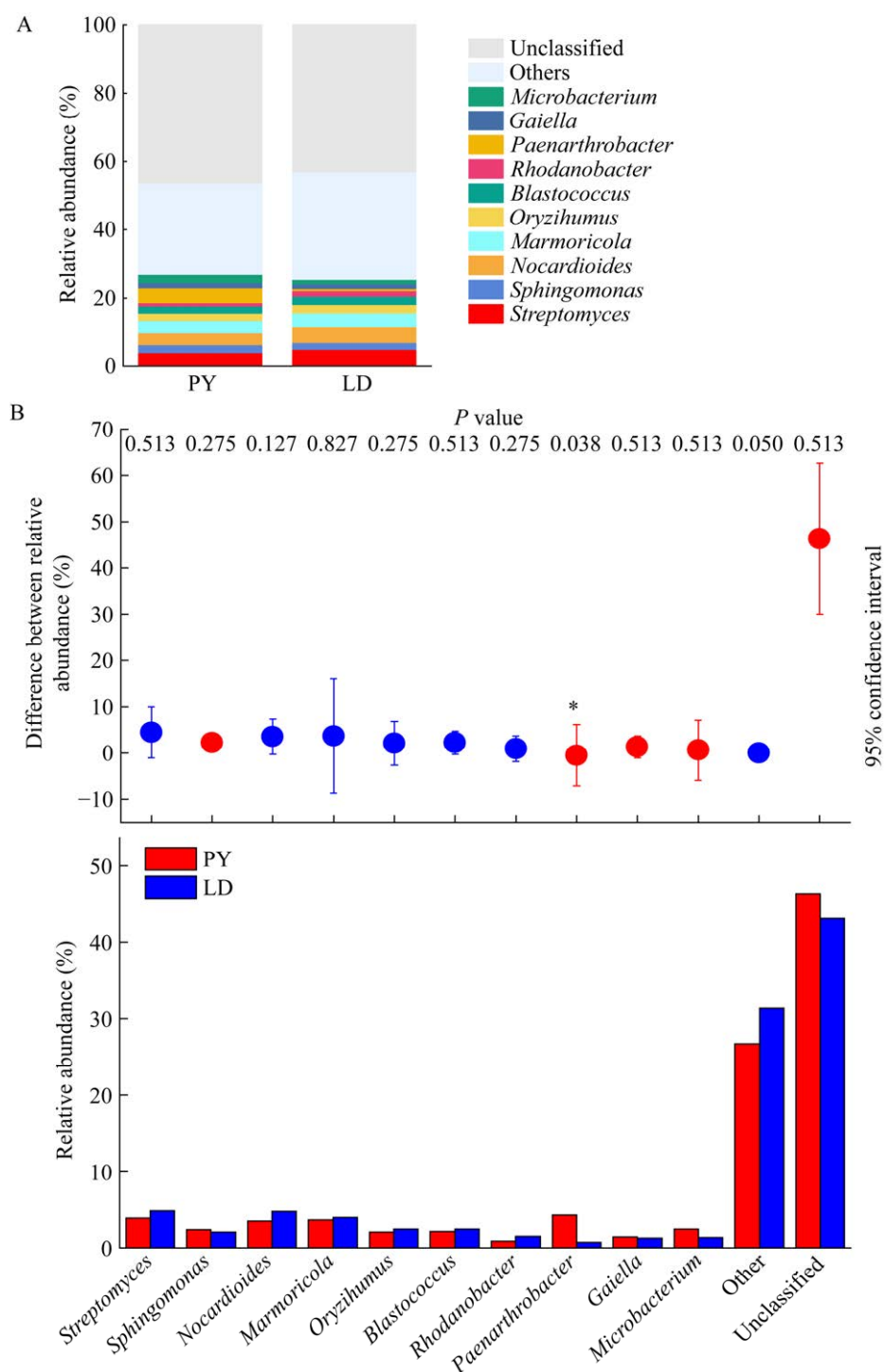


图 3 镉高/低积累玉米根际细菌群落在属水平上的相对丰度图(A)和组间差异检验图(B) *表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 3 Relative abundance chart (A) and inter-group difference test chart (B) of the bacterial communities at the genus level in the rhizosphere of maize with high/low Cd accumulation. *: Indicates a significant difference between treatments ($P<0.05$).

表 1 根际微生物移植对玉米光合参数的影响

Table 1 Effect of rhizosphere microbiome transplantation on photosynthetic parameters of maize

处理 Treatment	叶绿素 Chlorophyll (mg/L)	光合速率 Photosynthetic rate ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	蒸腾速率 transpiration rate ($\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	气孔导度 Stomatal conductance ($\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration ($\mu\text{L}/\text{L}$)
PY-PY	1.12 $\pm$ 0.14a	1.73 $\pm$ 0.31b	1.12 $\pm$ 0.09bc	0.09 $\pm$ 0.03a	352 $\pm$ 18a
PY-LD	1.23 $\pm$ 0.05a	0.85 $\pm$ 0.12c	1.63 $\pm$ 0.31a	0.07 $\pm$ 0.03ab	360 $\pm$ 13a
LD-LD	1.22 $\pm$ 0.16a	2.24 $\pm$ 0.44ab	0.96 $\pm$ 0.15c	0.04 $\pm$ 0.02b	301 $\pm$ 21b
LD-PY	1.07 $\pm$ 0.09a	2.32 $\pm$ 0.40a	1.39 $\pm$ 0.33ab	0.04 $\pm$ 0.02b	258 $\pm$ 33c
双因素方差分析 Two-way analysis of variance					
玉米品种 Maize variety	ns	**	ns	**	**
根际微生物 Rhizo-microbiomes	ns	*	**	ns	ns
玉米品种 $\times$ 根际微生物 Maize variety $\times$ Rhizo-microbiomes	*	*	ns	ns	*

PY: 镉高积累玉米(盘玉 3 号); LD: 镉低积累玉米(路单 16 号)。不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。PY-PY: 盘玉 3 号根际微生物移植接种于盘玉 3 号品种; PY-LD: 路单 16 号根际微生物移植接种于盘玉 3 号品种; LD-LD: 路单 16 号根际微生物移植接种于路单 16 号品种; LD-PY: 盘玉 3 号根际微生物移植接种于路单 16 号品种。ns: 无统计学意义; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。下同。

PY: 'Panyu 3' with high Cd accumulation; LD: 'Ludan 16' with low Cd accumulation. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$); PY-PY: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Panyu 3' to the same variety; PY-LD: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Ludan 16' to 'Panyu 3' variety; LD-LD: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Ludan 16' to the same variety; LD-PY: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Panyu 3' to 'Ludan 16' variety. By two-way ANOVA, ns: No statistical significance; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$. The same below.

表 2 根际微生物移植对玉米株高、生物量的影响

Table 2 Effect of rhizosphere microbiomes transplantation on maize plant height and biomass

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	地下部生物量 Ground biomass (g)	地上部生物量 Aerial biomass (g)
PY-PY	62.97 $\pm$ 14.41a	1.16 $\pm$ 0.38c	4.89 $\pm$ 1.06bc
PY-LD	62.98 $\pm$ 14.06a	1.57 $\pm$ 0.30ab	4.47 $\pm$ 1.50c
LD-LD	62.99 $\pm$ 5.83a	2.39 $\pm$ 0.68a	8.49 $\pm$ 1.49a
LD-PY	62.03 $\pm$ 4.89a	1.99 $\pm$ 0.37ab	6.68 $\pm$ 0.59ab
双因素方差分析 Two-way analysis of variance			
玉米品种 Maize variety	ns	**	**
根际微生物 Rhizo-microbiomes	ns	ns	ns
玉米品种 $\times$ 根际微生物 Maize variety $\times$ Rhizo-microbiomes	ns	ns	ns

不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。ns: 无统计学意义; **: $P<0.01$ 。

Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$). By two-way ANOVA, ns: No statistical significance; **: $P<0.01$.

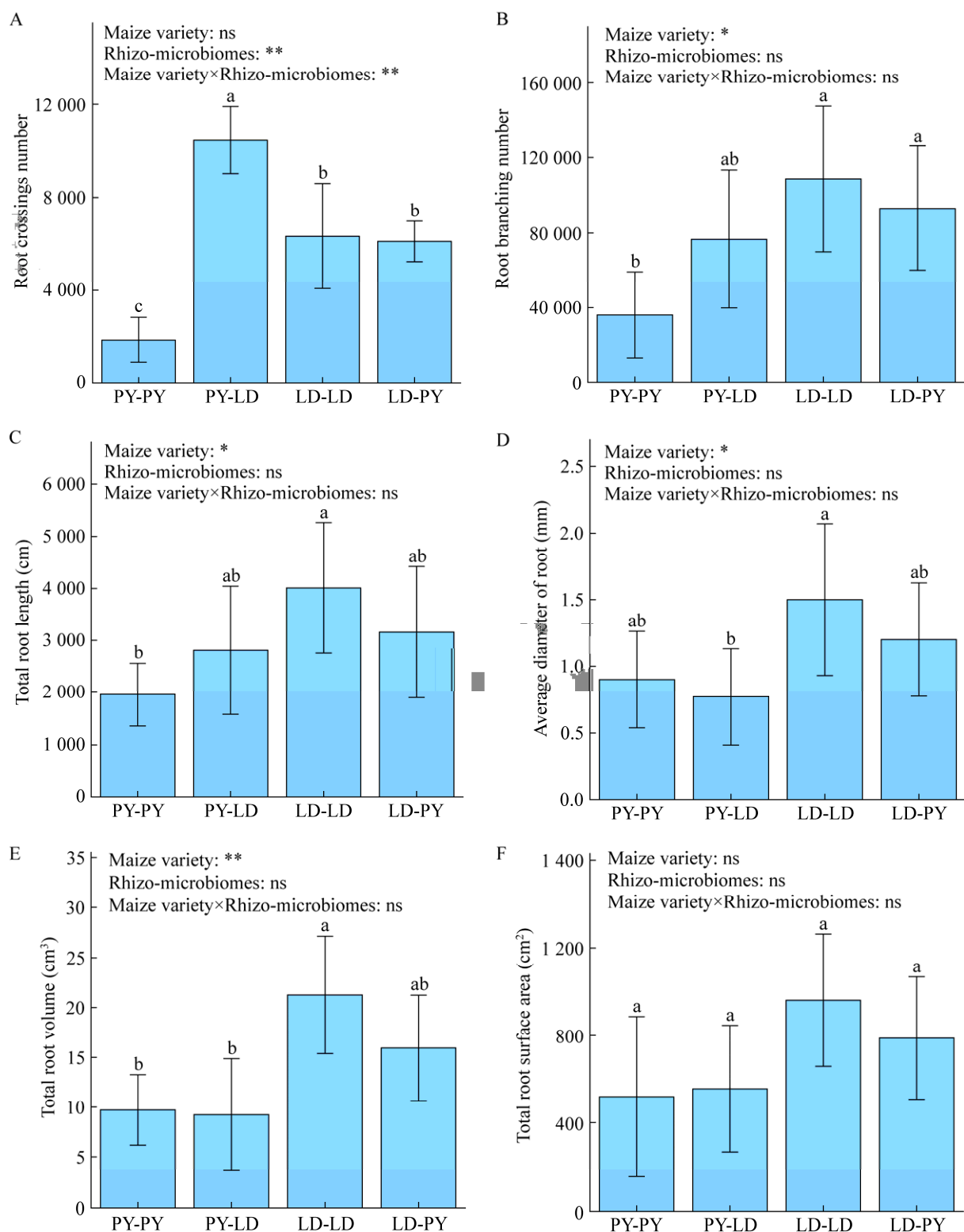


图4 根际微生物移植对镉高/低积累玉米根系生长的影响 A: 根系交叉数; B: 根系分枝数; C: 总根长; D: 根平均直径; E: 总根体积; F: 总根表面积。PY-PY: 盘玉3号根际微生物移植接种于盘

玉 3 号品种; PY-LD: 路单 16 号根际微生物移植接种于盘玉 3 号品种; LD-LD: 路单 16 号根际微生物移植接种于路单 16 号品种; LD-PY: 盘玉 3 号根际微生物移植接种于路单 16 号品种。不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。双因素方差分析中, Maize variety、Rhizo-microbiomes、Maize variety×Rhizo-microbiomes 分别为玉米品种、根际微生物、玉米品种×根际微生物。

Figure 4 Effect of rhizosphere microbiomes transplantation on root growth of maize with high/low Cd accumulation. A: Number of root intersections; B: Number of root branches; C: Root length; D: Average root diameter; E: Root volume; F: Root surface area. PY-PY: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Panyu 3' to the same variety; PY-LD: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Ludan 16' to 'Panyu 3' variety; LD-LD: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Ludan 16' to the same variety; LD-PY: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Panyu 3' to 'Ludan 16' variety. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$). By two-way ANOVA, ns: No statistical significance; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$.

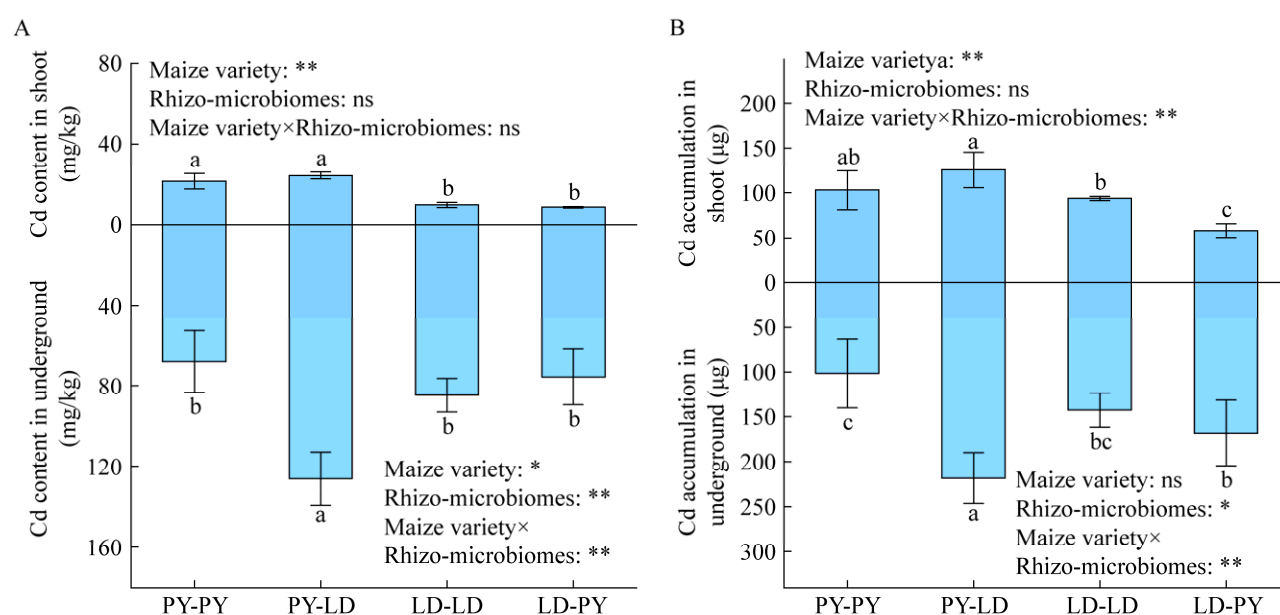


图 5 根际微生物移植对镉高/低积累玉米镉含量(A)及镉累积量(B)的影响 PY-PY: 盘玉 3 号根际微生物移植接种于盘玉 3 号品种; PY-LD: 路单 16 号根际微生物移植接种于盘玉 3 号品种; LD-LD: 路单 16 号根际微生物移植接种于路单 16 号品种; LD-PY: 盘玉 3 号根际微生物移植接种于路单 16 号品种。不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。双因素方差分析中, Maize variety、Rhizo-microbiomes、Maize variety×Rhizo-microbiomes 分别为玉米品种、根际微生物、玉米品种×根际微生物。

Figure 5 Effect of rhizosphere microbiomes transplantation on Cd content (A) and Cd accumulation (B) in maize with high/low Cd accumulation. PY-PY: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Panyu 3' to the same variety; PY-LD: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Ludan 16' to 'Panyu 3' variety; LD-LD: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Ludan 16' to the same variety; LD-PY: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Panyu 3' to 'Ludan 16' variety. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$). By two-way ANOVA, ns: No statistical significance; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$.

($P<0.01$), 根际微生物对玉米地下部镉累积量和镉含量有显著或极显著影响($P<0.05$ 或 $P<0.01$), 2 个因子对玉米根系镉含量和地上部、地下部镉累积量的影响极显著($P<0.01$)。可见, 根际微生物互接对 2 个品种地下部镉含量与累积量存在显著影响。

相较于接种盘玉 3 号根际微生物处理, 接种路单 16 号根际微生物导致盘玉 3 号镉生物转运系数显著降低 58.5%。相较于接种路单 16 号根际微生物处理, 接种盘玉 3 号根际微生物导致路单 16 号镉生物转运系数降低 32.4% (图 6)。双因素方差分析表明, 玉米品种、根际微生物对镉生物转运系数有显著影响($P<0.05$)。可见, 镉低积累玉米路单 16 号根际细菌能抑制高积累玉米盘玉 3 号地下部镉向地上部转运。

2.5 镉高/低积累玉米品种根际细菌优势菌群丰度与玉米生长、镉累积参数相关分析

如图 7A 所示, 路单 16 号根际细菌优势门类变形菌门(*Proteobacteria*)的相对丰度与盘玉 3 号镉含量、镉累积量呈显著正相关($P<0.05$), 放线菌门(*Actinomycetota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)的相对丰度与镉含量、镉累积量呈正相关, 与玉米株高、生物量呈负相关; 如图 7B 所示, 盘玉 3 号根际细菌放线菌门(*Actinomycetota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)、绿弯菌门(*Chloroflexota*)的相对丰度与路单 16 号株高、生物量、镉含量、累积量、生物转运系数呈正相关, 变形菌门(*Proteobacteria*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)的相对丰度与路单 16 号根际细菌群落多样性、丰富度指数呈正相关, 与株高、生物量、生物转运系数呈负相关, 但无显著差异($P>0.05$)。

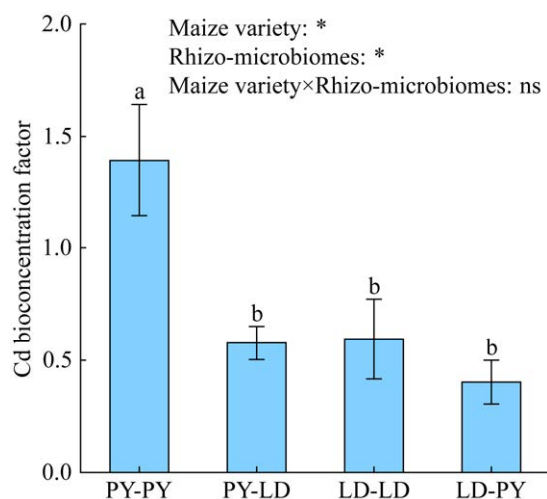


图 6 根际微生物移植对镉高/低积累玉米镉生物转运系数的影响 PY-PY: 盘玉 3 号根际微生物移植接种于盘玉 3 号品种; PY-LD: 路单 16 号根际微生物移植接种于盘玉 3 号品种; LD-LD: 路单 16 号根际微生物移植接种于路单 16 号品种; LD-PY: 盘玉 3 号根际微生物移植接种于路单 16 号品种。不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 6 Effect of rhizosphere microbiomes transplantation on Cd bioconcentration factor in maize with high/low Cd accumulation. PY-PY: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Panyu 3' to the same variety; PY-LD: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Ludan 16' to 'Panyu 3' variety; LD-LD: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Ludan 16' to the same variety; LD-PY: Microbial transplantation from the rhizosphere of 'Panyu 3' to 'Ludan 16' variety. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$). ns: No statistical significance; *: $P<0.05$.

3 讨论

3.1 镉高/低积累玉米根际细菌群落多样性与丰度差异

镉高积累玉米品种和镉低积累玉米品种的根际细菌多样性与丰度存在差异, 镉高积累品

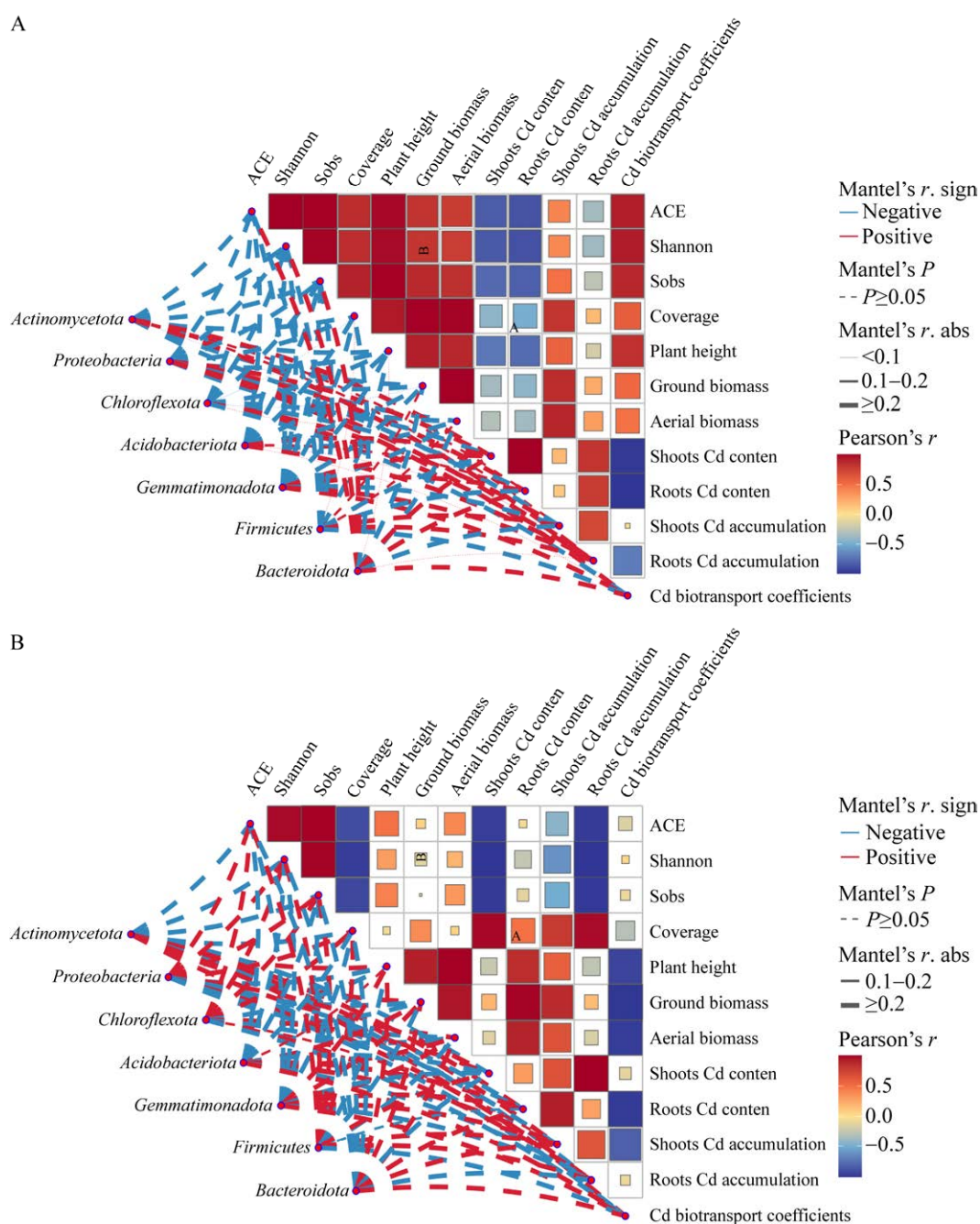


图7 镉高/低积累玉米根际细菌群落相对丰度与玉米生长和镉累积相关分析 A: 镉低积累品种(路单16号)根际细菌群落相对丰度与镉高积累品种(盘玉3号)生长和镉累积的相关分析; B: 镉高积累品种(盘玉3号)根际细菌群落相对丰度与镉低积累品种(路单16号)生长和镉累积的相关分析。

Figure 7 Correlation analysis of relative abundance of rhizosphere bacterial communities with maize growth and Cd accumulation in high/low Cd accumulating maize. A: Correlation analysis of the relative abundance of the rhizosphere bacterial community of the low Cd accumulating maize variety 'Ludan 16' with growth and Cd accumulation in the high Cd accumulating maize variety 'Panyu 3'; B: Correlation analysis of the relative abundance of the rhizosphere bacterial community of the high Cd accumulating maize variety 'Panyu 3' with growth and Cd accumulation in the low Cd accumulating maize variety 'Ludan 16'.

种(盘玉 3 号)的细菌多样性与丰度低于镉低积累品种(路单 16 号)。龚玉莲等^[19]研究发现, 镉低积累型蔬菜的根际细菌多样性高于高积累型, 细菌数量却相反, 与本研究结果趋势一致。而在东南景天与重金属的研究中, 铅高积累东南景天的根际细菌群落具有更高的多样性指数(香农指数, 辛普森指数)、系统发育程度与功能多样性, 表明细菌多样性和丰富度与植物重金属积累量呈正相关^[20]。产生这一结果可能源于重金属胁迫下根际细菌的选择性变化^[21-22]。

在重金属胁迫下, 作物品种间细菌群落结构与多样性会发生变化, 敏感菌群被更具适应性和耐受力的菌株取代^[23]。Kong 等^[24]指出, 不同玉米品种的根际土壤细菌群落存在显著差异, 并且其根际土壤中的优势门与本研究结果一致, 包括变形菌门、放线菌门、酸杆菌门、拟杆菌门及芽单胞菌门等。这些细菌类群在拟南芥^[25]、番茄^[26]等作物根际普遍存在, 彰显其对根际微环境的高适应性。研究表明, 接种根际细菌能通过影响核心细菌类群的多样性, 进而作用于土壤和植物生长, 核心细菌类群可能对植物和土壤的整体功能产生更直接和显著的影响^[27-28]。同时, 由于高丰度菌群的引入, 能与土壤环境中的其他细菌发生互补或协同作用, 导致细菌群落发生变化^[29-30]。

本研究发现, 路单 16 号根际土壤中放线菌门、变形菌门、拟杆菌门的相对丰度高于盘玉 3 号, 并且与盘玉 3 号的镉含量、累积量呈显著正相关。这表明镉低积累品种玉米的根际优势细菌类群促进了盘玉 3 号根际土壤中相应分类群的生长, 进而提升了镉的累积量, 与 Xu 等^[31]的研究结果一致。推测放线菌门、变形菌门能促进土壤中的重金属释放, 并增强重金属耐受性^[32]。相较于未添加铅的土壤, 铅添加土壤中拟杆菌门的相对丰度显著增加^[33], 本研究

结果同样显示拟杆菌门为优势菌群。可见, 变形菌门、放线菌门、拟杆菌门在镉累积中起重要作用。然而, 在本研究中未识别和选择出一种具有促进植物生长和镉累积的直接和间接机制的细菌类群, 以及缺少验证在根际中哪些细菌或真菌类群作为良好的定殖者和竞争者, 有待于深入解析微生物组对植物生长与镉累积的作用机理。

3.2 根际细菌对镉高/低积累玉米镉累积的影响

根际细菌的组成和丰度对于其相应功能的强弱具有重要的影响。重金属污染土壤胁迫下, 镉低积累能力作物需要更多的菌群来缓解重金属胁迫^[34]。多项研究发现, 变形菌门、放线菌门、拟杆菌门是能够有效利用各种土壤基质的微生物群, 与土壤环境密切相关, 也可能由此使植物产生不同的重金属吸收累积效应^[35-36]。此外, 盘玉 3 号根际细菌中类节杆菌属的相对丰度高于路单 16 号, 隶属于变形菌门, 推测在重金属污染土壤中玉米镉积累差异可能受类节杆菌属类似的作用机制来调控^[37]。研究结果发现, 接种镉低积累路单 16 号根际细菌显著增加镉高积累盘玉 3 号根系的镉含量和镉累积量。接种盘玉 3 号根际细菌显著降低路单 16 号地上部镉累积量。进一步证明镉低积累玉米根际细菌中相对丰度较高的变形菌门、放线菌门、拟杆菌门等菌群促进了高积累玉米对镉的累积。相关性分析显示, 路单 16 号根际细菌中的变形菌门、放线菌门、酸杆菌门相对丰度与盘玉 3 号镉含量、累积量呈显著正相关; 盘玉 3 号根际厚壁菌门的相对丰度与路单 16 号株高、生物量、镉含量、累积量和生物转运系数呈负相关。可见细菌群落的组成和丰度对植物重金属吸收有较大影响。

产生这种影响的原因, 一方面可能是玉米

品种差异引起根系环境中重金属浓度变化,影响细菌群落结构^[38];另一方面可能是根际细菌的亲合力差异改变土壤重金属的生物可利用性,进而改变不同植物品种的重金属积累特性^[39]。研究表明,植物能通过调整根系构型获取营养或抑制有害物质^[40-41]。同一植物的不同品种表现出各异的重金属吸收特征,其与根系紧密相关,不同的根系构型塑造出独特的根际细菌群落,从而实现不同品种或生态型植物在重金属污染环境下生存策略的差异性^[42-43]。Xia 等^[44]研究指出,根系形态是影响低镉与高镉小白菜重金属差异的原因之一,根系发达品种重金属吸收能力更佳。本研究中观察到,接种镉低积累玉米根际细菌显著增加镉高积累玉米品种根系交叉数,推测根系交叉数的增加也是促进镉高积累玉米镉累积的原因。

4 结论

(1) 镉低积累路单 16 号根际土中变形菌门、放线菌门、酸杆菌门的相对丰度大于镉高积累盘玉 3 号。

(2) 接种路单 16 号根际微生物显著增加盘玉 3 号根系镉含量、镉累积量,降低镉生物转运系数;接种盘玉 3 号根际微生物显著降低路单 16 号地上部镉累积量。

(3) 路单 16 号根际土中变形菌门、放线菌门、拟杆菌门的相对丰度与盘玉 3 号镉含量、镉累积量呈正相关。因此,镉低积累品种玉米根际细菌优势菌群能减少镉从高积累品种玉米地下部向地上部的运输和富集,提高植物对镉胁迫的耐性。

REFERENCES

- [1] CHEN JX, WANG L, LIANG XR, LI B, HE YM, ZHAN FD. An arbuscular mycorrhizal fungus differentially regulates root traits and cadmium uptake in two maize varieties[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, 264: 115458.
- [2] LUO XH, WU C, LIN YC, LI W, DENG M, TAN JQ, XUE SG. Soil heavy metal pollution from Pb/Zn smelting regions in China and the remediation potential of biomineralization[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2023, 125: 662-677.
- [3] 葛艺, 徐民民, 徐绍辉, 徐艳. 铜胁迫对小麦根系微域微生物群落的影响[J]. *环境科学*, 2021, 42(2): 996-1003.
- GE Y, XU MM, XU SH, XU Y. Effects of copper pollution on microbial communities in wheat root systems[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(2): 996-1003 (in Chinese).
- [4] CHEN ZJ, TIAN W, LI YJ, SUN LN, CHEN Y, ZHANG H, LI YY, HAN H. Responses of rhizosphere bacterial communities, their functions and their network interactions to Cd stress under phytostabilization by *Miscanthus* spp.[J]. *Environmental Pollution*, 2021, 287: 117663.
- [5] OROZCO-MOSQUEDA MDC, KUMAR A, BABALOLA OO, SANTOYO G. Rhizobiome transplantation: a novel strategy beyond single-strain/consortium inoculation for crop improvement[J]. *Plants*, 2023, 12(18): 3226.
- [6] JIA X, DINI-ANDREOTE F, SALLES JF. Unravelling the interplay of ecological processes structuring the bacterial rare biosphere[J]. *ISME Communications*, 2022, 2(1): 96.
- [7] WU C, WU YJ, LI F, DING XX, YI SW, HANG SC, GE F, ZHANG M. Reducing the accumulation of cadmium and phenanthrene in rice by optimizing planting spacing: role of low-abundance but core rhizobacterial communities[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 926: 171856.
- [8] HOU DD, WANG RZ, GAO XY, WANG K, LIN Z, GE J, LIU T, WEI S, CHEN WK, XIE RH, YANG XE, LU LL, TIAN SK. Cultivar-specific response of bacterial community to cadmium contamination in the rhizosphere of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Environmental Pollution*, 2018, 241: 63-73.
- [9] 刘芳, 刘鸿雁, 王旭莲, 居贤杭, 李春燕, 赵群, 彭贵兰. 地质高背景区晚疫病马铃薯根际土壤细菌群落对重金属胁迫的响应[J]. *中国马铃薯*, 2024, 38(1): 59-70.
- LIU F, LIU HY, WANG XL, JU XH, LI CY, ZHAO Q, PENG GL. Response of rhizosphere soil bacterial community of late blight potato to heavy metal stress in high geological background area[J]. *Chinese Potato Journal*, 2024, 38(1): 59-70 (in Chinese).
- [10] 李佳益, 李曦, 范铭丰, 王晓艳, 刘希华. 铅胁迫下东南景天耐铅内生细菌种群多样性分析[J]. *信阳农林学院学报*, 2023, 33(4): 81-86.
- LI JY, LI X, FAN MF, WANG XY, LIU XH. Diversity analysis of lead-tolerant endophytic bacteria under lead stress in *Sedum alfredii*[J]. *Journal of Xinyang Agricultural College*, 2023, 33(4): 81-86 (in Chinese).
- [11] 赵靓, 梁云平, 陈倩, 徐谦, 荆红卫. 中国北方某城市绿地土壤重金属空间分布特征、污染评价及来源解析[J]. *环境科学*, 2020, 41(12): 5552-5561.
- ZHAO L, LIANG YP, CHEN Q, XU Q, JING WH. Spatial distribution, contamination assessment, and sources of heavy metals in the urban green space soils

- of a city in north China[J]. Environmental Science, 2020, 41(12): 5552-5561 (in Chinese).
- [12] 于子昊, 李胜宝, 赵晓玲, 李明锐, 李博, 何永美, 陈建军, 湛方栋. 玉米根系、根鞘性状与镉吸收的品种差异研究[J]. 农业环境科学学报, 2021, 40(4): 747-755.
- YU ZH, LI SB, ZHAO XL, LI MR, LI B, HE YM, CHEN JJ, ZHAN FD. Differences in root morphology, rhizosheath traits, and Cd uptake in maize cultivars[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2021, 40(4): 747-755 (in Chinese).
- [13] JIANG GF, ZHANG YL, GAN GY, LI WL, WAN W, JIANG YQ, YANG TJ, ZHANG Y, XU YC, WANG YK, SHEN QR, WEI Z, DINI-ANDREOTE F. Exploring rhizo-microbiome transplants as a tool for protective plant-microbiome manipulation[J]. ISME Communications, 2022, 2(1): 10.
- [14] CAPORASO JG, KUCZYNSKI J, STOMBAUGH J, BITTINGER K, BUSHMAN FD, COSTELLO EK, FIERER N, PEÑA AG, GOODRICH JK, GORDON JI, HUTTLEY GA, KELLEY ST, KNIGHTS D, KOENIG JE, LEY RE, LOZUPONE CA, McDONALD D, MUEGGE BD, PIRRUNG M, REEDER J, et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data[J]. Nature Methods, 2010, 7(5): 335-336.
- [15] KLINDWORTH A, PRUESSE E, SCHWEER T, PEPLIES J, QUAST C, HORN M, GLÖCKNER FO. Evaluation of general 16S ribosomal RNA gene PCR primers for classical and next-generation sequencing-based diversity studies[J]. Nucleic Acids Research, 2013, 41(1): e1.
- [16] 牛宁, 李振侠, 金素娟, 赵璇, 付雅丽, 焦鑫, 王玉岭, 李占军. 黄淮海地区大豆光合特性及高光效种质筛选[J]. 中国油料作物学报, 2018, 40(4): 524-532.
- NIU N, LI ZX, JIN SJ, ZHAO X, FU YL, JIAO X, WANG YL, LI ZJ. Comparison of photosynthetic gas exchange parameters for 150 soybean germplasm from Huanghuaihai Region[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2018, 40(4): 524-532 (in Chinese).
- [17] WELLBURN AR. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution[J]. Journal of Plant Physiology, 1994, 144(3): 307-313.
- [18] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- BAO SD. Soil and Agricultural Chemistry Analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese).
- [19] 龚玉莲, 曾小龙, 曾碧健, 吕保玉, 王俊丽. 蕹菜镉积累典型品种根际微生物群落特征研究[J]. 生态科学, 2014, 33(1): 25-31.
- GONG YL, ZENG XL, ZENG BJ, LU BY, WANG JL. Differences of microbial community characteristics in rhizosphere between low-Cd and high-Cd accumulating cultivars of water spinach (*Ipomoea Aquatica* Forsk)[J]. Ecological Science, 2014, 33(1): 25-31 (in Chinese).
- [20] SUN LJ, CAO XY, TAN CY, DENG YQ, CAI RZ, PENG X, BAI J. Analysis of the effect of cadmium stress on root exudates of *Sedum plumbizincicola* based on metabolomics[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 205: 111152.
- [21] 刘娴, 季翠, 高蓉蓉, 邓雪婷, 何琳燕. 基于菌植互作的植物根际细菌钝化镉作用和机制研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(10): 4598-4610.
- LIU X, JI C, GAO RR, DENG XT, HE LY. Role and mechanisms of cadmium passivation by plant rhizosphere bacteria based on bacteria and plants Internet: a review[J]. Microbiology China, 2023, 50(10): 4598-4610 (in Chinese).
- [22] SCHNEIDER AR, GOMMEAU M, DUCLERCQ J, FANIN N, CONREUX A, ALAHMAD A, LACOUX J, ROGER D, SPICHER F, PONTHEU M, CANCE S, MORVAN X, MARIN B. Response of bacterial communities to Pb smelter pollution in contrasting soils[J]. Science of the Total Environment, 2017, 605: 436-444.
- [23] 姚宇恒, 李景峰, 南丽丽, 郭全恩, 曹诗瑜. 铜镍复合胁迫对鹰嘴紫云英根际土壤细菌群落的影响[J]. 中国草地学报, 2024, 46(4): 90-99.
- YAO YH, LI JF, NAN LL, GUO QE, CAO SY. Effects of copper and nickel combined stress on rhizosphere soil bacterial community of *Astragalus sinicus*[J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(4): 90-99 (in Chinese).
- [24] KONG X, HAN ZF, TAI X, JIN DC, AI S, ZHENG XX, BAI ZH. Maize (*Zea mays* L. Sp.) varieties significantly influence bacterial and fungal community in bulk soil, rhizosphere soil and phyllosphere[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2020, 96(3): fiae020.
- [25] LI SZ, ZHAO B, JIN M, HU L, ZHONG H, HE ZG. A comprehensive survey on the horizontal and vertical distribution of heavy metals and microorganisms in soils of a Pb/Zn smelter[J]. Journal of Hazardous Materials, 2020, 400: 123255.
- [26] YAN CC, WANG F, GENG HH, LIU HJ, PU SY, TIAN ZJ, CHEN HL, ZHOU BH, YUAN RF, YAO J. Integrating high-throughput sequencing and metagenome analysis to reveal the characteristic and resistance mechanism of microbial community in metal contaminated sediments[J]. Science of the Total Environment, 2020, 707: 136116.
- [27] JIAO S, QI JJ, JIN CJ, LIU Y, WANG Y, PAN HB, CHEN S, LIANG CL, PENG ZH, CHEN BB, QIAN X, WEI GH. Core phylotypes enhance the resistance of soil microbiome to environmental changes to maintain multifunctionality in agricultural ecosystems[J]. Global Change Biology, 2022, 28(22): 6653-6664.
- [28] FAN KK, DELGADO-BAQUERIZO M, GUO XS, WANG DZ, ZHU YG, CHU HY. Biodiversity of key-stone phylotypes determines crop production in a 4-decade fertilization experiment[J]. The ISME Journal, 2021, 15(2): 550-561.
- [29] TAO CY, LI R, XIONG W, SHEN ZZ, LIU SS, WANG BB, RUAN YZ, GEISEN S, SHEN QR, KOWALCHUK GA. Bio-organic fertilizers stimulate indigenous soil *Pseudomonas* populations to enhance plant disease suppression[J]. Microbiome, 2020, 8(1): 137.
- [30] BASHAN Y, DE-BASHAN LE, PRABHU SR, HERNANDEZ JP. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998–2013)[J]. Plant and Soil, 2014, 378(1): 1-33.
- [31] XU YL, SESHADRI B, SARKAR B, WANG HL,

- RUMPEL C, SPARKS D, FARRELL M, HALL T, YANG XD, BOLAN N. Biochar modulates heavy metal toxicity and improves microbial carbon use efficiency in soil[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 621: 148-159.
- [32] SALEEM M, LAW AD, SAHIB MR, PERVAIZ ZH, ZHANG QM. Impact of root system architecture on rhizosphere and root microbiome[J]. *Rhizosphere*, 2018, 6: 47-51.
- [33] WEN T, ZHAO ML, YUAN J, KOWALCHUK GA, SHEN QR. Root exudates mediate plant defense against foliar pathogens by recruiting beneficial microbes[J]. *Soil Ecology Letters*, 2021, 3(1): 42-51.
- [34] 林海, 秦康佳, 董颖博, 李冰, 侯学文, 唐亚鲁. 双功能菌群在金属矿区黄药、镉复合污染土壤修复中的应用[J]. *金属矿山*, 2022, 7: 225-232.
- LIN H, QIN KJ, DONG YB, LI B, HOU XW, TANG YL. Application of bifunctional bacterial flora in the remediation of butyl xanthate and Cd compound contamination soil in metal mining areas[J]. *Metal Mine*, 2022, 7: 225-232 (in Chinese).
- [35] LI C, CHEN XL, JIA ZH, ZHAI L, ZHANG B, GRÜTERS U, MA SL, QIAN J, LIU X, ZHANG JC, MÜLLER C. Meta-analysis reveals the effects of microbial inoculants on the biomass and diversity of soil microbial communities[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2024, 8(7): 1270-1284.
- [36] QIU LP, ZHANG Q, ZHU HS, REICH PB, BANERJEE S, van der HEIJDEN MGA, SADOWSKY MJ, ISHII S, JIA XX, SHAO MG, LIU BY, JIAO H, LI HQ, WEI XR. Erosion reduces soil microbial diversity, network complexity and multifunctionality[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(8): 2474-2489.
- [37] QIAN X, LÜ QX, HE XS, WANG YJ, LI HZ, XIAO QT, ZHENG XY, LIN RY. *Pseudomonas* sp. TCd-1 significantly alters the rhizosphere bacterial community of rice in Cd contaminated paddy field[J]. *Chemosphere*, 2022, 290: 133257.
- [38] DU YY, ZHANG DW, ZHOU DG, LIU LL, WU JF, CHEN HS, JIN DC, YAN ML. The growth of plants and indigenous bacterial community were significantly affected by cadmium contamination in soil-plant system[J]. *AMB Express*, 2021, 11(1): 103.
- [39] YIN K, WANG QN, LYU M, CHEN LX. Microorganism remediation strategies towards heavy metals[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2019, 360: 1553-1563.
- [40] 王雨茜, 陈莲, 张培珍, 王振江, 林森, 唐翠明, 罗国庆, 钟建武, 李智毅, 王圆. 根系分泌物与根际微生物对土壤重金属污染的响应与修复作用[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(5): 19-27.
- WANG YH, CHEN L, ZHANG PZ, WANG ZJ, LIN S, TANG CM, LUO GQ, ZHONG JW, LI ZY, WANG Y. Response and remediation of root exudates and rhizosphere microorganisms to heavy metal pollution in soil (review)[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(5): 19-27 (in Chinese).
- [41] 阿丹, 姜钰, 洪志锋, 张旎晨, 杨杰文, 林庆祺, 倪卓彪, 晁元卿. 根系分泌物-烷基酚共代谢作用下芦苇根际细菌与真菌的群落结构变化及环境限定因子[J]. *环境科学学报*, 2023, 43(11): 362-371.
- A D, JIANG Y, HONG ZF, ZHANG NC, YANG JW, LIN QQ, NI ZB, CHAO YQ. Community structure variation of bacteria and fungi in the *Phragmites australis* rhizosphere and their environmental limiting factors by the co-metabolism between root exudates and alkylphenols[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2023, 43(11): 362-371 (in Chinese).
- [42] MAJHI S, BHAKTA MSN. How heavy metal stress affects the growth and development of pulse crops: insights into germination and physiological processes[J]. *3 Biotech*, 2023, 13(5): 155.
- [43] 卢圣凡, 尹世杰, 王超, 鞠龙泰, 李佳. 镉胁迫对忍冬根系形态与根系分泌物的影响[J]. *山东农业科学*, 2023, 55(8): 96-100.
- LU SF, YIN SJ, WANG C, JU LT, LI J. Effects of cadmium stress on root morphology and root exudates of *Lonicera japonica*[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2023, 55(8): 96-100 (in Chinese).
- [44] XIA SL, DENG RB, ZHANG Z, LIU CF, SHI GR. Variations in the accumulation and translocation of cadmium among pak choi cultivars as related to root morphology[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(10): 9832-9842.