

基于植物-土壤反馈的不同绿肥驯化微生物对玉米生长的影响

孟鹏飞¹, 郭涛^{*1}, 刘文²

1 西南大学资源环境学院, 重庆 400716

2 西南大学含弘学院, 重庆 400715

孟鹏飞, 郭涛, 刘文. 基于植物-土壤反馈的不同绿肥驯化微生物对玉米生长的影响[J]. 微生物学通报, 2023, 50(3): 1111-1122.

MENG Pengfei, GUO Tao, LIU Wen. Microorganisms domesticated with different green manures regulate maize growth via plant-soil feedback[J]. Microbiology China, 2023, 50(3): 1111-1122.

摘要: 【背景】在农田生态系统中, 土壤微生物与植物互作的机制仍不清楚。【目的】进一步加强对植物-微生物互作的认识, 筛选出引起不同反馈作用的关键微生物或微生物类群。【方法】采集豆科绿肥救荒野豌豆(*Vicia sativa*, V)、十字花科绿肥油菜(*Brassica napus*, N)和荒坡土壤(remnant prairie, R)驯化的田块土壤 0-20 cm 作为菌剂在温室进行植物-土壤反馈(plant-soil feedback, PSF)试验。土壤菌剂的接种量为 10%, 即有 90%理化性质一致的灭菌土壤作为背景土, 同时设置灭菌土壤菌剂作为对照(CK), 种植玉米。每组土壤菌剂处理均分为 50 mg/kg 高磷(high phosphorus, HP)和 5 mg/kg 低磷(low phosphorus, LP)两个磷浓度处理。玉米收获后, 测定产量和植株地上部磷含量, 并取土壤样品进行高通量测序, 解析不同养分供给情况下微生物对作物生长的反馈效应。

【结果】高磷和土壤反馈效应均促进了玉米的生长。在低磷水平下, V、N 和 R 处理的玉米地上部生物量均高于 CK 处理, 但 N 处理的玉米地上部生物量增加最多(38%), 且增幅显著高于 V 处理(28%)和 R 处理(16%); 在高磷条件下, V、N 和 R 处理的玉米生物量与 CK 之间无明显区别。低磷条件下, 3 种土壤菌剂处理的玉米地上部磷含量显著高于对照处理; 高磷条件下, 各处理的玉米地上部磷含量并无显著差异。各处理门水平主要物种组成存在差异, N 处理富集更多的变形菌门(*Proteobacteria*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)。KEGG 代谢通路分析表明, N 处理中磷养分活化相关的功能基因 *phoB*、*phoA*、*phoR*、*phnA* 和 *glpR* 含量显著上升。【结论】土壤反馈实验表明, 十字花科绿肥驯化的土壤微生物能够提高玉米的吸磷能力, 促进其生长; 十字花科绿肥富集更多和解磷相关的微生物和功能基因。

关键词: 植物-土壤反馈(PSF); 土壤养分; 土壤微生物; 果园绿肥

资助项目: 国家重点研发计划(2017YFD0200203-4)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2017YFD0200203-4).

*Corresponding author. E-mail: guotaosd@swu.edu.cn

Received: 2022-06-23; Accepted: 2022-09-28; Published online: 2022-12-22

Microorganisms domesticated with different green manures regulate maize growth via plant-soil feedback

MENG Pengfei¹, GUO Tao^{*1}, LIU Wen²

¹ College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400716, China

² Hanhong College, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: [Background] In agricultural ecosystems, the mechanisms of interactions between soil microorganisms and plants remain unclear. [Objective] To strengthen the understanding of plant-microorganism interactions and screen out the key microorganisms or microbial groups that cause different feedback effects. [Methods] The soil in the 0–20 cm layer of the fields domesticated with leguminous green manure *Vicia sativa* (V) or cruciferous green manure *Brassica napus* (N) and the remnant prairie (R) were collected as inoculants in the greenhouse for plant-soil feedback (PSF) test. Maize was planted in the substrate containing 10% inoculant and 90% sterilized soil with the same physical and chemical properties. The sterilized soil inoculum was set as the control (CK). For each inoculation treatment, two phosphorus levels, 50 mg/kg (high phosphorus, HP) and 5 mg/kg (low phosphorus, LP), were designed. After maize was harvested, we measured the yield and phosphorus content in the shoots and sequenced the soil samples to analyze feedback effects of microorganisms on crop growth under different nutrient supply conditions. [Results] High phosphorus and soil feedback both promoted the growth of maize. In the case of LP, the aboveground biomass of maize in the V, N, and R treatments all increased compared with that in the CK. Moreover, the increase in the N treatment (38%) was significantly higher than that in the V treatment (28%) and R treatment (16%). The V, N, and R treatments showed no significant difference in maize aboveground biomass compared with CK under the HP condition. The phosphorus content in the shoots of maize treated with the three soil inoculants was significantly higher than that of CK in the case of LP, while it showed no significant difference between treatments in the case of HP. There are differences in the composition of main species at each treatment phylum level, N treatment enriched more *Proteobacteria* and *Bacteroidetes*. KEGG pathway enrichment analysis showed that the abundance of functional genes *phoB*, *phoA*, *phoR*, *phnA* and *glpR* involved in phosphorus activation significantly increased in N treatment. [Conclusion] The soil microorganisms domesticated with cruciferous green manure could improve the phosphorus absorption ability and promote the growth of maize cruciferous green manure enriched more microorganisms and functional genes associated with phosphorus dissolution.

Keywords: plant-soil feedback (PSF); soil nutrients; soil microorganisms; orchard green manure

磷素是植物正常生长发育和代谢过程所必需的矿质元素。土壤是植物磷养分吸收的最主要来源, 虽然土壤中磷含量也很高, 但其含有大部

分的无机磷是一般植株难以吸收利用的。人们利用在土壤中施加磷肥来增加土壤中的磷含量, 但磷肥的大规模施用也引发了一些环境问题如水

体富营养化和土壤酸化等,为我国农业生产和环境可持续性等方面带来不利影响^[1]。合理施用磷肥和磷肥的高效利用是提高作物产量和环境保护的重要措施。近年来研究发现土壤微生物在促进植物养分获取和生长发育方面具有重要作用^[2]。土壤微生物群对作物植株根系获取土壤营养物质的能力有着直接或间接的影响。一方面,某些土壤微生物可以与植株根系建立良好的共生关系,改善植株根部生理结构和植物根际环境,直接影响植物根系获取各种土壤营养物质的能力^[3]。如共生固氮菌可以增强作物对氮素的吸收进而提高作物产量^[1];丛枝菌根真菌通过活化土壤中的有机磷和无机磷来实现作物对磷的吸收^[4];植物根际促生菌通过产生激素、溶解土壤难溶性磷和产生铁载体等机制来提高肥料的利用率^[5]。另一方面,土壤微生物参与土壤养分循环过程,如促进土壤有机质的分解以及养分的生物固定和有机磷的矿化分解等^[6-8]。

土壤微生物受到土壤中多种环境因素(温度、水分和氧气等)的影响,但植被仍然是影响土壤微生物群落结构和组成的重要因素^[9-10]。植物和微生物之间是相互选择、相互影响的,不同植物种类通过分泌不同的根系化合物从而富集不同的根际菌群^[11-12]。植物改变周围的土壤环境而这些土壤环境变化反过来又影响其他物种的过程被称为植物-土壤反馈(plant-soil feedback, PSF)^[13]。PSF在自然生态系统植物共存、多样性形成和多样性体系增产方面已得到广泛的应用^[10]。近年来,随着测序技术的迅速发展^[14],人们已具备在研究植物-土壤反馈机制的过程中应用的相关技术。因此,本研究通过高通量测序技术来筛选引起不同反馈作用的关键微生物或微生物类群,以期充分发挥土壤微生物在促进作物生长、提高养分和资源利用等方面提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 供试土壤

土壤采自重庆市江津区永兴镇(29°03.85'N, 106°11.37'E),海拔约 285 m。平均温度为 18.4 °C,平均降水量约 1 016.6 mm。采集深度为 0–20 cm。土壤质地类型为酸性紫色土。土壤基本理化性质为: pH 4.63,有机质 2.038 g/kg,全氮 1.45 g/kg,碱解氮 69.30 mg/kg,速效磷 3.73 mg/kg,速效钾 89.00 mg/kg。土壤风干后过 2 mm 筛,然后用 γ 射线(>25 K Gray)灭菌。

1.2 试验设计

在西南大学资源环境学院温室进行植物-土壤反馈试验。土壤菌剂处理包括:救荒野豌豆(V, *Vicia sativa*)、油菜(N, *Brassica napus*)和荒坡土壤(R, remnant prairie),另设灭菌土壤菌剂作为对照(CK)。每种土壤菌剂处理均设 50 mg/kg 高磷(high phosphorus, HP)和 5 mg/kg 低磷(low phosphorus, LP)这 2 个磷浓度处理,每个处理 4 个重复。各养分分别溶于去离子水后均匀加入土壤中(表 1)。播种前选取形状相似、大小相近的玉米种子用 3%过氧化氢消毒,用去离子水冲洗干净后平铺于纯水浸润的滤纸上并放置在 28 °C 培养箱内催芽。

表 1 各处理施肥量

Table 1 The amount of fertilizer applied in each treatment

元素	肥料	施用量
Element	Fertilizer	Input (mg/kg)
N	Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	200.0
P	KH ₂ PO ₄	5.0/50.0
K	K ₂ SO ₄	200.0
Ca	CaCl ₂ ·2H ₂ O	41.0
Mg	MgSO ₄ ·7H ₂ O	4.0
Cu	CuSO ₄ ·5H ₂ O	0.5
B	H ₃ BO ₃	0.1
Zn	ZnSO ₄ ·7H ₂ O	2.0
Mo	Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	0.1
Mn	MnSO ₄ ·4H ₂ O	3.0

取 3 kg 经 2 mm 筛灭菌的风干紫色土装入 5 L 塑料盆, 底部垫托盘以免土壤水分渗漏, 接着加入 0.4 kg 土壤菌剂, 最后加入 0.6 kg 灭菌紫色土覆盖菌剂。每盆播种 3 粒萌发的玉米种子, 1 周发芽后间苗至 1 株。栽培期间采取称重法每日进行浇水以保持土壤含水率为 60% (最大田间持水量)。60 d 后采收玉米, 地上部和根系分别进行采收, 根系用自来水和去离子水冲洗一遍。采收后, 检测玉米地上部生物量和植株磷含量。各处理土壤样品取根际土壤, 去除根系杂质后存 -80 °C 冰箱备用。

1.3 土壤微生物 DNA 测序

利用 Qiagen 磁珠法进行土壤总 DNA 的提取。土壤样品由上海凌恩生物科技有限公司采用 Illumina NovaSeq 高通量测序平台的 PE250 模式开展微生物测序。选取引物 515F (5'-GTGCC AGCMGCCGCGG-3') 和 907R (5'-CCGTCAATT CMTTTRAGTTT-3') 通过 PCR 扩增细菌 16S rRNA 基因的 V4-V5 区域。PCR 反应条件: 95 °C 3 min; 95 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 45 s, 27 个循环; 72 °C 10 min。PCR 反应体系 (20 μL): 5×*FastPfu* buffer 4 μL, dNTPs (2.5 mmol/L) 2 μL, 正向引物(forward primer) (5 μmol/L) 0.8 μL, 反向引物(reverse primer) (5 μmol/L) 0.8 μL, *FastPfu* polymerase (3.5 U/μL) 0.4 μL, 模板 DNA 10 ng, ddH₂O 补足 20 μL。对测序获得的序列进行质控和过滤, 以消除嵌合体和短序列; 区分样本后利用 cluster 命令完成分类操作单元(operational taxonomic unit, OTU)聚类分析和物种分类。

1.4 统计分析

利用 Microsoft Excel 2020 进行基本数据处理。玉米地上部生物量和磷含量等差异显著性通过单因素方差分析(one-way analysis of variance, one-way ANOVA)、最小显著差异法(least significant difference, LSD) ($P < 0.05$) 加以对比;

利用 R Studio (version 4.0.2) 实现基于 Bray-Curtis 距离的主坐标轴分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)、物种组成可视化、差异功能基因的筛选和可视化。

2 结果与分析

2.1 玉米地上部生物量和磷含量的差异

土壤反馈效应驱动了玉米的生长。在低磷条件下, 3 种土壤菌剂处理相较于灭菌菌剂处理都显著增加了玉米的生物量(图 1), 增量以油菜土壤菌剂处理最大, 提高了 38%, 增量显著高于救荒野豌豆土壤菌剂和荒坡土壤菌剂。在高磷条件下, 3 种土壤菌剂处理相较于灭菌菌剂处理并无显著差异。

在低磷条件下, 未灭菌土壤菌剂处理显著提高了玉米地上部含磷量, 其中以油菜处理的效果最优, 达到了 200%, 显著高于救荒野豌豆和荒坡土处理。在高磷条件下, 未灭菌土壤菌剂处理的玉米地上部磷含量与对照组处理相比

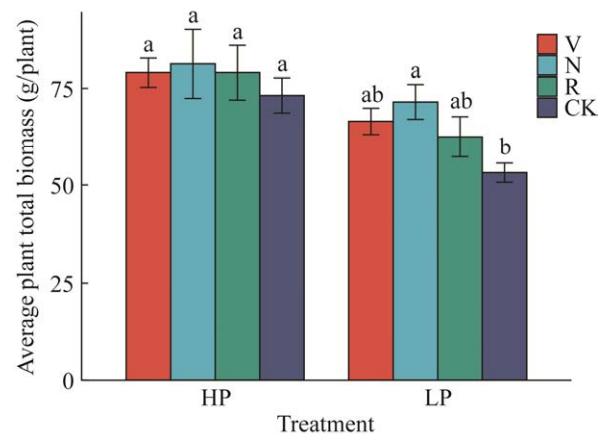


图 1 不同处理玉米地上部生物量 不同小写字母表示不同土壤菌剂之间差异显著($P < 0.05$)

Figure 1 Aboveground biomass of maize under different treatments. Different lowercase letters indicate significant differences among different soil inoculants ($P < 0.05$).

无显著差异。总而言之, 在低磷情况下, 未灭菌土壤菌剂处理可显著提高玉米地上部的磷含量, 而高磷情况下, 各处理之间并无显著差异(图 2)。

2.2 玉米根际微生物组成、结构、多样性的差异

我们发现接种土壤菌剂与灭菌土壤菌剂之间的根系微生物组成存在显著差异。基于 Bray-Curtis 距离的非限制性主坐标轴分析(PCoA)表明(图 3), 未灭菌土壤菌剂与灭菌土壤菌剂的微生物组成明显分成两大类型, 且在第 1 轴分开, 表明土壤菌剂驯化的微生物是微生物组变化的最主要因素。同时, 也观察到了不同土壤菌剂的微生物组成在第 2 轴上明显分开, 表明不同土壤菌剂之间的微生物组成也存在差异。

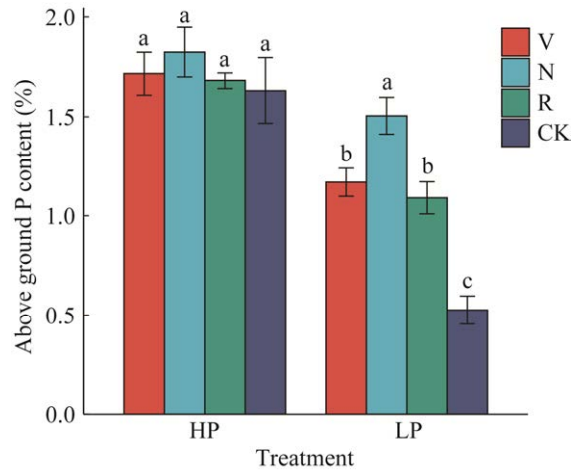


图 2 不同处理玉米地上部磷含量 不同小写字母表示不同土壤菌剂之间差异显著($P<0.05$)
Figure 2 Above ground phosphorus content of maize under different preceding crop treatments. Different lowercase letters indicate significant differences among different soil inoculants ($P<0.05$).

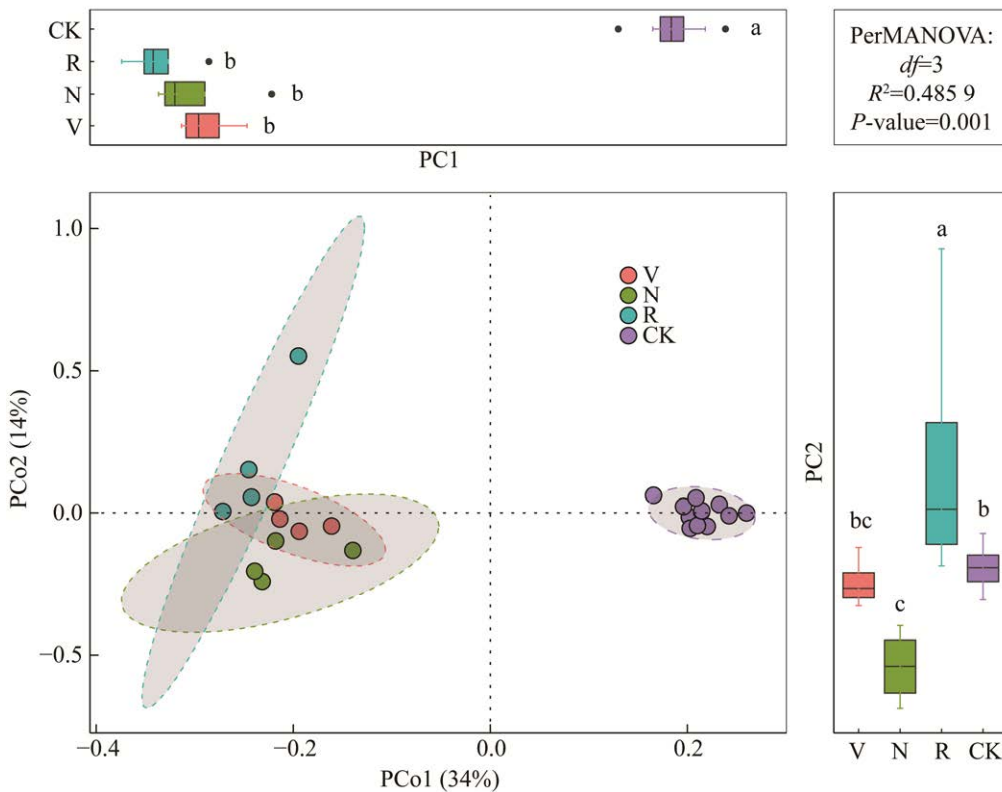


图 3 基于 Bray-Curtis 距离的细菌群落结构主坐标轴(PCoA)分析

Figure 3 Principal coordinate analysis (PCoA) of bacterial community structure based on Bray-Curtis distance.

如图 4 所示,在门水平上,不同处理之间土壤细菌类群丰度前 10 的物种占细菌群落总数的 97.23%以上。其中相对丰度较高的主要物种分别为 *Chloroflexi* (27.32%–34.12%) 和 *Proteobacteria* (25.11%–36.09%)。与 CK 处理相比, V、N 和 R 处理降低了 *Actinobacteriota* 和 *Acidobacteriota* 的相对丰度,增加了 *Chloroflexi*、*Proteobacteria* 和 *Bacteroidota* 的相对丰度。与 CK、V 和 R 处理相比, N 处理降低了 *Gemmatimonadota* 的相对丰度,增加了 *Proteobacteria* 的相对丰度。

如图 5 所示,在属水平上,不同处理的主要物种存在一定的差异。与 CK 处理相比,菌剂处理显著增加了 *Ktedonobacter*、*Reyranella*、*Nakamurella*、*Rhodopseudomonas*、*Nakamurella*、*Fulvimons*、*Mizugakiibacter* 和 *Angustibacter* 的相对丰度;与其他处理相比, N 处理显著增加了 *Holophaga*、*Chujaibacter*、*Rhodanobacter*、*Castellaniella*、*Micropepsis* 和 *Rhodovastum* 的

相对丰度($P<0.05$)。

土壤微生物优势 OTU 聚类结果表明(图 6),各处理下土壤微生物优势菌群组成有所不同。与 CK 相比,菌剂处理显著增加了 OTU 137、152、84、2、78、50、36 和 127 的相对丰度;与其他处理相比, N 处理显著增加了 OTU 1 507、1 901、1 474、1 291、1 494、75、769、87 和 1 824 的相对丰度($P<0.05$)。

2.3 影响玉米产量的关键微生物

如图 7 所示,微生物群落成员的互作网络分析表明,微生物模块的相对丰度与不同菌剂处理有关。在土壤微生物网络中,不同处理对土壤微生物群落的影响很明显,包含 CK 处理差异 OTU 的模块 M1 明显在网络中独立聚类存在;M10 主要包含 N 处理下的差异 OTU (图 7A、7B);对差异模块与玉米生物量进行线性回归分析,结果表明模块 10 相对丰度与玉米生物量之间存在显著正相关关系(图 7C)。对模块 10 的物

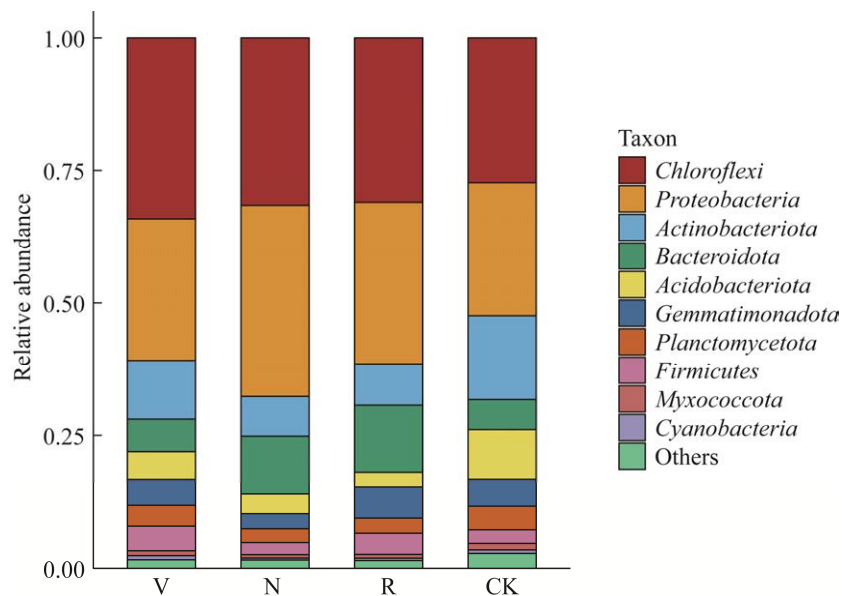


图 4 不同处理下土壤细菌主要物种在门水平的相对丰度 取丰度排在前 10 的物种,其他物种的丰度归为 Others

Figure 4 Relative abundance of main soil bacteria species (phylum level) under different treatments. Take the top 10 species in abundance, and the abundances of other species are classified as Others.

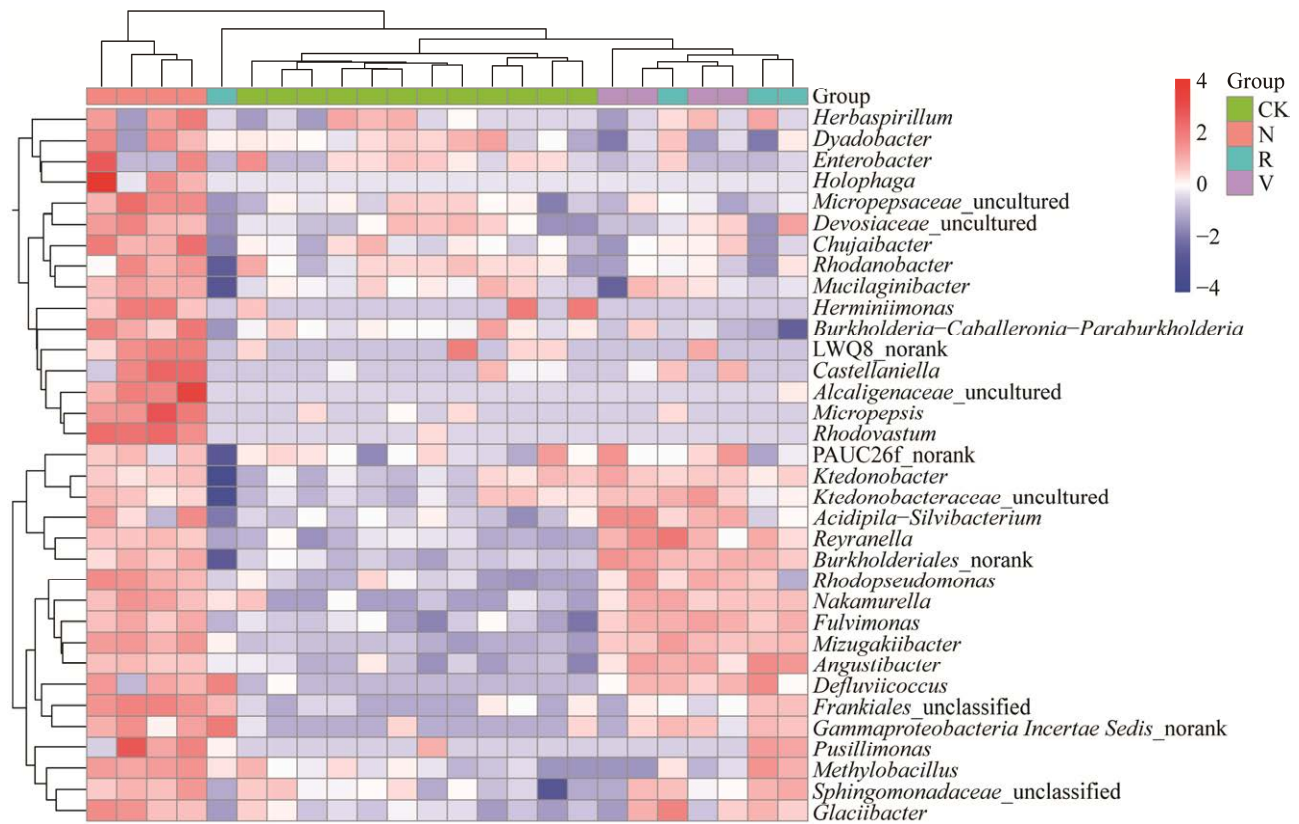


图 5 不同处理下土壤细菌属水平相对丰度比较

Figure 5 Comparison of relative abundance of soil bacterial genus under different treatments.

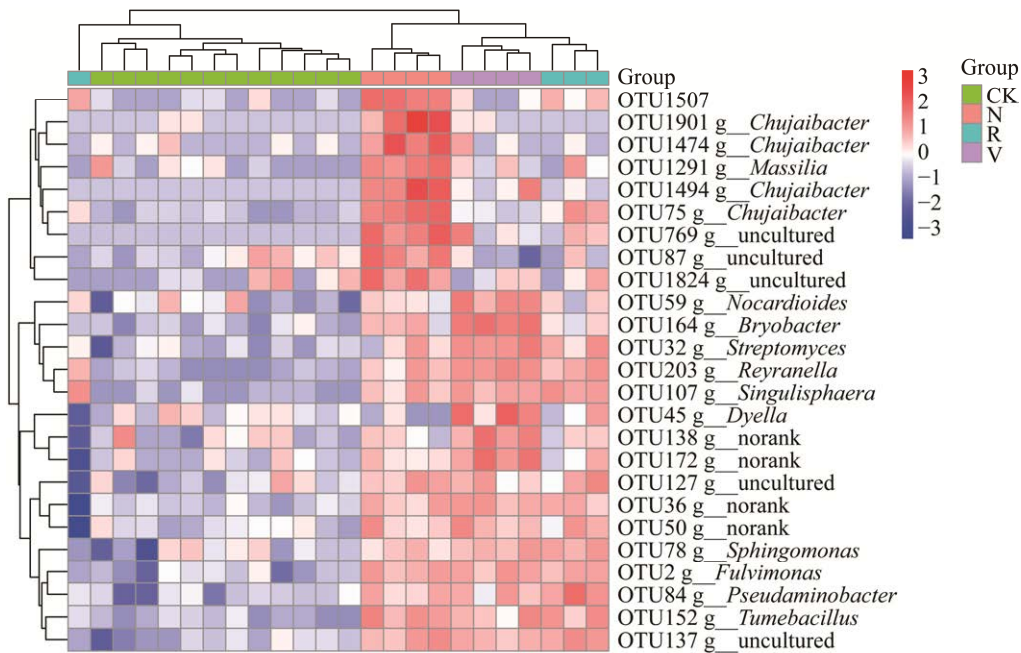


图 6 细菌优势 OTU 聚类热图

Figure 6 Cluser heat map of dominant OTU of bacteria.

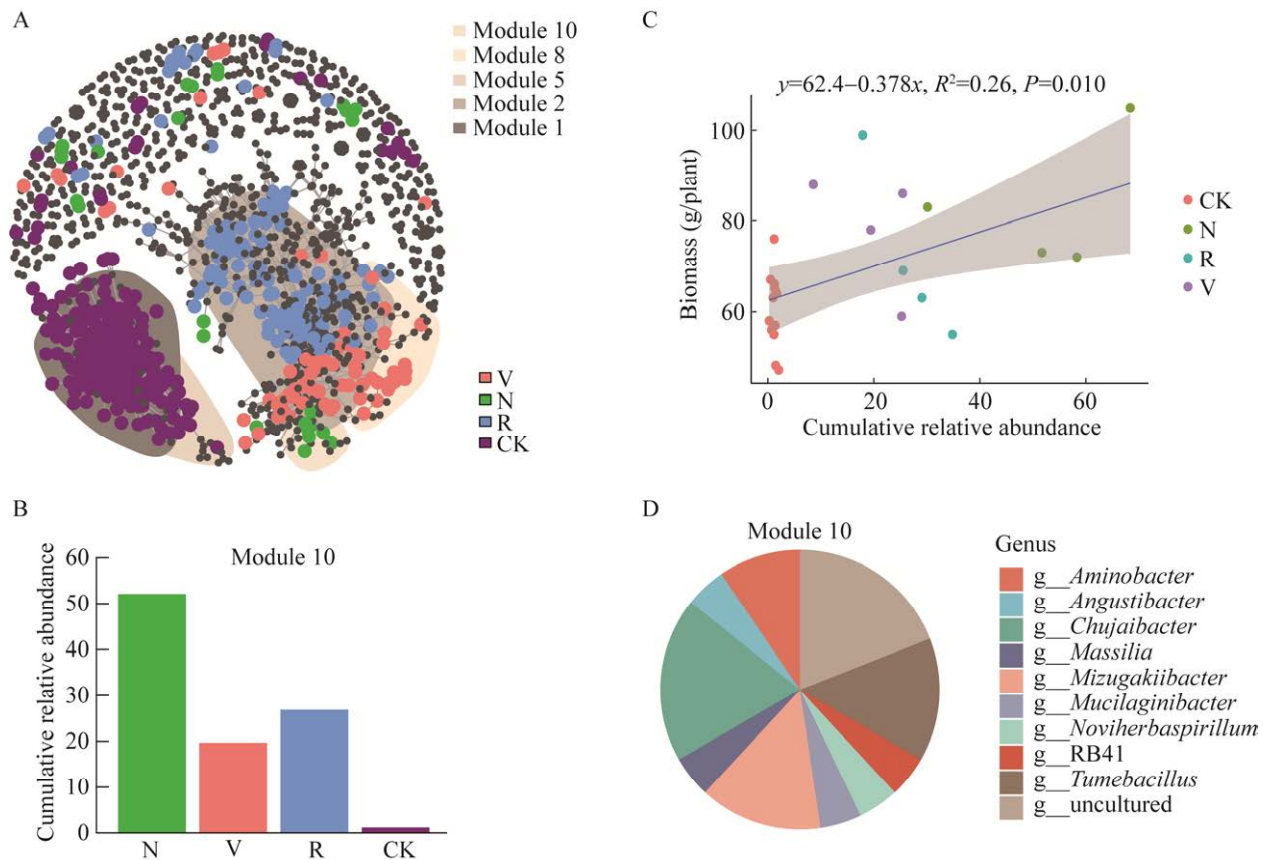


图 7 不同处理敏感 OTU 的共现网络 A: 不同处理的细菌共线性网络. B: 根系微生物网络中包含有组间差异 OTU 主要模块的相对丰度. C: 差异模块的相对丰度与玉米生物量之间的线性回归关系. D: 差异模块的属水平组成

Figure 7 Co-occurrence network of different processing sensitive OTUs. A: Bacterial collinear network with different treatments. B: Relative abundances of the main modules in the root microbial network that contain differences between groups OTU. C: Linear regression relationship between relative abundance of differential modules and maize biomass. D: Genus-level composition of differential modules.

种组成进行分析, 结果表明(图 7D), 模块 10 中主要的微生物是 *Chujaibacter*、*Aminobacter*、*Angustibacter*、*Massilia*、*Mizugakiibacter*、*Mucilagibacter*、*Noviherbaspirillum*、RB41 和 *Tumevacillus*。

2.4 微生物磷循环相关功能基因差异

我们使用 PICRUS2 来预测微生物功能的变化, 这可能与通过 16S rRNA 基因测序检测到的 OTU 丰度的变化有关。PICRUS2 方法已被证明可用于预测环境样品中生物体的基因

组, 并可能为根际微生物群的潜在功能提供启示。在这项研究中, 所选择的参考 OTU 被用来匹配 KEGG 数据库来预测微生物功能。

基于 Bray-Curtis 距离的非限制性 PCoA 表明(图 8), V、N 处理的功能基因和 R、CK 处理的功能基因在第 2 主轴分开, 说明绿肥驯化是功能基因组变异的最主要因素。同时也观察到了 V、N 处理的功能基因在第 2 主轴分开, 表明不同绿肥驯化的功能基因并不一致。

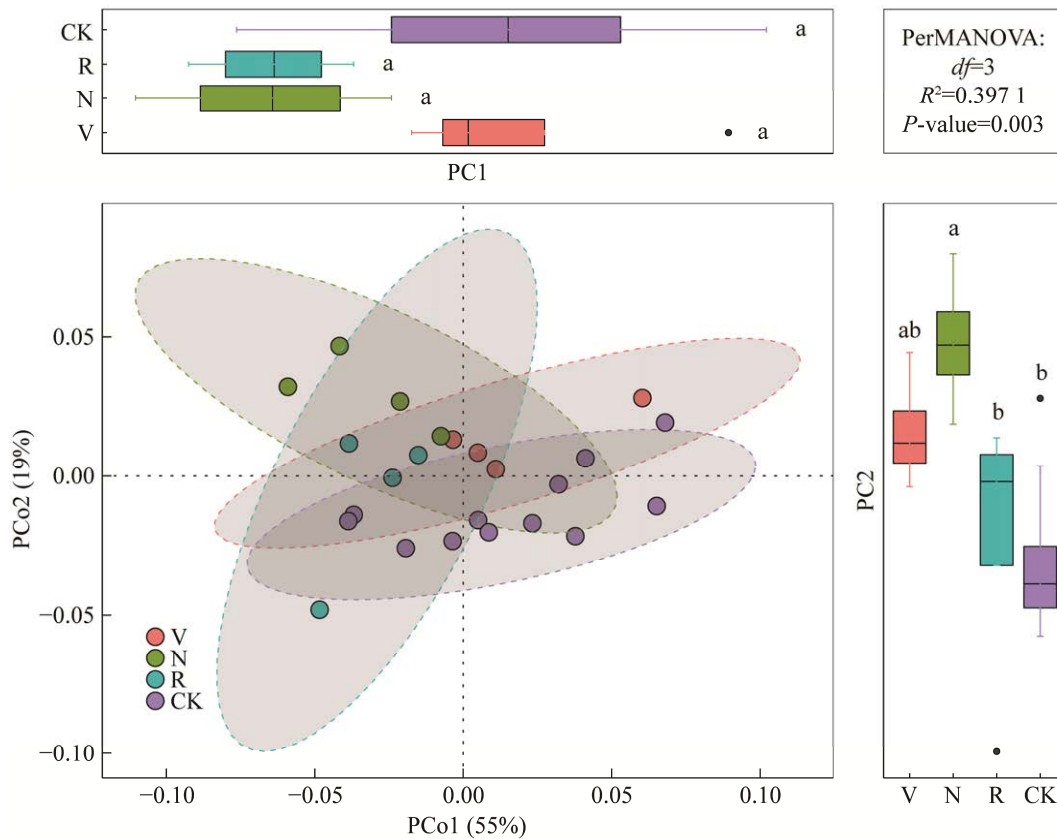


图 8 基于 Bray-Curtis 距离的功能基因结构主坐标分析

Figure 8 Principal coordinate analysis of functional gene structure based on Bray-Curtis distance.

另外, PICRUST2 预测了不同处理下与磷代谢相关基因包括磷养分活化相关、磷吸收相关和磷缺乏响应调控相关基因的相对丰度。在 14 个基因家族中,大多数属于磷养分活化相关、磷吸收相关和磷缺乏响应调控相关的基因。结果表明(图 9), V、N 处理与 CK 处理的功能基因丰度存在显著差异,其中 N 处理显著富集 *phoB*、*pstS*、*phoA*、*phoR*、*phnA* 和 *pqqA* 功能基因。

3 讨论

植物和土壤微生物是紧密相关的动态联合体。植物能够通过根系分泌物或凋零物选择与其生长发育有关的土壤微生物,土壤微生物又

反过来影响植物的养分吸收、根系形态构建及抵抗生物或非生物胁迫的能力^[15]。本研究,在低磷水平下,接种绿肥驯化的土壤微生物显著提高了玉米的生物量,且十字花科的绿肥效果更好。接种绿肥驯化的土壤微生物和高磷均促进了玉米的生长,表明玉米在低磷水平下更多地依赖解磷微生物获取土壤中的磷,而高磷水平下可直接利用土壤中的有效磷。

土壤微生物数量十分庞大复杂且类型十分多样化,参与完成元素的生物地球化学循环,对植物生长发育具有无法取代的作用^[16-18]。科学研究已经证实,变形菌门的细菌确实参与了土壤矿质元素的循环,有利于提高土壤肥力和植物生长效率^[19-20]。本研究发现添加十字花科

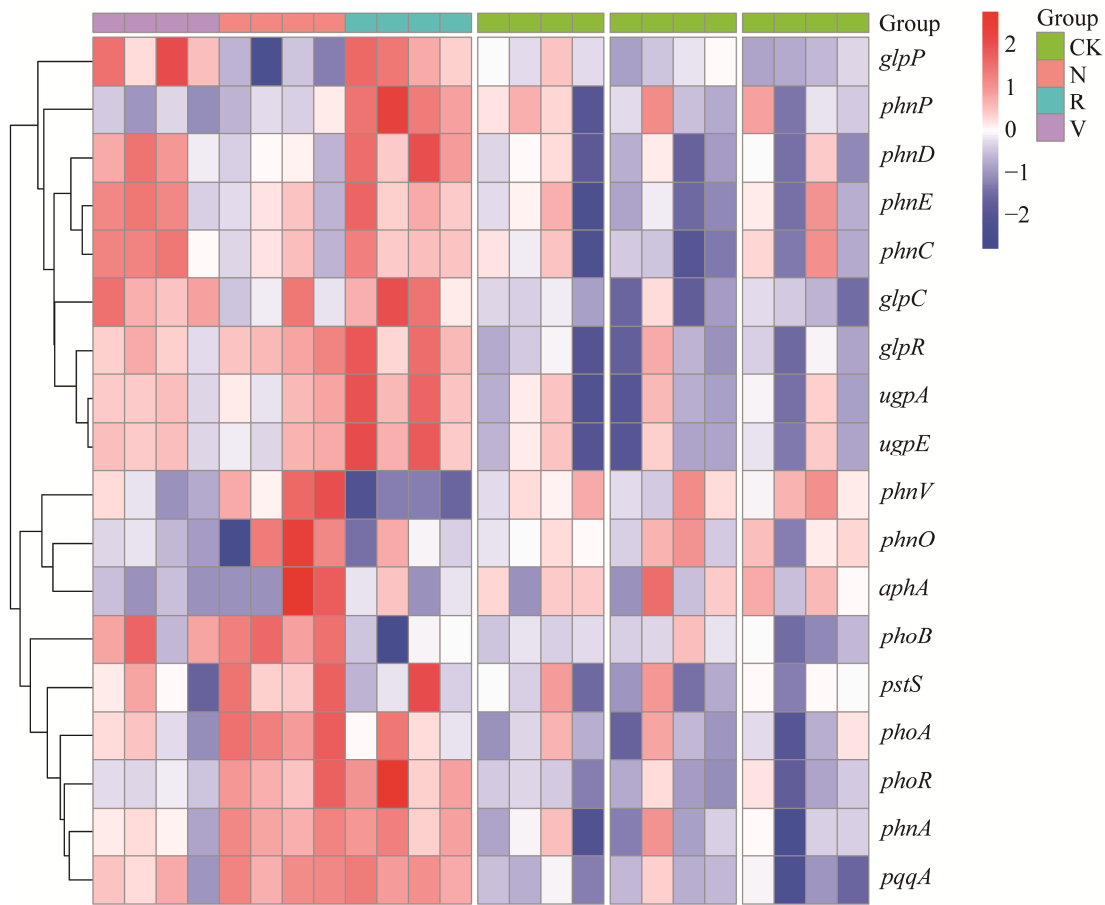


图9 磷代谢相关功能基因聚类热图

Figure 9 Clustering heat map of phosphorus metabolism-related functional genes.

驯化的微生物显著富集变形菌门，证明了这一观点。变形菌门中的细菌既能够增强土壤的固氮功能，同时也能够通过有机物的分解作用产生氨气和甲烷等养分，对氮、磷的养分循环有很大影响。研究表明褚氏杆菌属(*Chujaibacter*)具有促进植物生长和养分循环的作用^[21]。本研究发现，与其他处理相比，N处理在属水平显著增加了褚氏杆菌属(*Chujaibacter*)的相对丰度；而且在优势OTU分析中也发现了同样的结果，表明添加褚氏杆菌属(*Chujaibacter*)可能是影响玉米生长发育和养分吸收的重要物种。在根际微生物网络中观察到了包含大量模块差异OTU及其所在的模块，这些模块在不同的处理

中存在不同的丰度。差异OTU被聚集在不同的模块中，这些模块的丰度差异反映在不同的处理下。物种及其所属模块相对丰度的增加也可能对玉米生物量产生正向影响。本研究发现，模块10的相对丰度与玉米生物量呈正相关关系，这表明在N处理下玉米根际富集的微生物能够促进玉米的生长。

土壤微生物在土壤磷循环和促进作物高效吸收磷中起着至关重要的作用。土壤中存在大量的解磷微生物，通过自身分泌的物质将难溶性磷活化为可溶性磷。微生物参与磷转化过程主要是由磷养分活化、磷吸收和磷饥饿响应调节相关的基因所介导^[22]。具有参与磷养分活化

基因的细菌可以释放出有机阳离子来水解无机磷或通过产生的磷酸酶来分解矿化有机磷^[23]。有科学研究表明,低磷条件虽然无益于植物生长发育,但是有利于微生物对磷的固定^[24-25]。本研究在进行微生物 KEGG 代谢途径研究中发现,在低磷条件下,油菜处理土壤中磷吸收的相关功能基因 *phoB*、*pstS*、*phoA*、*phoR*、*phnA* 和 *pqqA* 的相对含量大大超过灭菌土壤菌剂,表明在低磷环境下,玉米在未灭菌菌剂处理中更容易富集具有磷循环相关功能基因的菌株,促使农田中的不可直接吸收磷转变为植物可直接吸收的无机磷形态。

4 结论

(1) 在低磷水平下,接种其他作物驯化的土壤微生物显著提高了玉米的生物量,且十字花科作物油菜驯化的土壤微生物菌剂效果最好;高磷水平下,玉米生长情况与植物-土壤反馈效应关系不大。

(2) 绿肥驯化的微生物处理与 CK 处理中的微生物结构具有显著差异,N 处理更富集绿弯菌门(*Chloroflexi*)、变形菌门(*Proteobacteria*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*),V 处理更富集厚壁菌门(*Firmicutes*)和绿弯菌门(*Chloroflexi*)。

(3) 不同处理的磷循环相关功能基因也具有显著差异,N 处理下磷缺乏响应调控相关的基因含量显著上升。

REFERENCES

- [1] MACDONALD GK, BENNETT EM, POTTER PA, RAMANKUTTY N. Agronomic phosphorus imbalances across the world's croplands[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(7): 3086-3091.
- [2] CLARHOLM M. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1985, 17(2): 181-187.
- [3] 沈仁芳, 赵学强. 土壤微生物在植物获得养分中的作用[J]. 生态学报, 2015, 35(20): 6584-6591. SHEN RF, ZHAO XQ. Role of soil microbes in the acquisition of nutrients by plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(20): 6584-6591 (in Chinese).
- [4] van der HEIJDEN MGA, STREITWOLF-ENGEL R, RIEDL R, SIEGRIST S, NEUDECKER A, INEICHEN K, BOLLER T, WIEMKEN A, SANDERS IR. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland[J]. The New Phytologist, 2006, 172(4): 739-752.
- [5] RICHARDSON AE, BAREA JM, MCNEILL AM, PRIGENT-COMBARET C. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms[J]. Plant and Soil, 2009, 321(1): 305-339.
- [6] van der HEIJDEN MGA, BARDGETT RD, van STRAALLEN NM. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. Ecology Letters, 2008, 11(3): 296-310.
- [7] 陈文新, 李卓棣, 闫章才. 我国土壤微生物学和生物固氮研究的回顾与展望[J]. 世界科技研究与发展, 2002, 24(4): 6-12. CHEN WX, LI FD, YAN ZC. Retrospect and prospect of soil microbiology and biological nitrogen fixation researches in China[J]. World Sci-Tech R&D, 2002, 24(4): 6-12 (in Chinese).
- [8] KUZYAKOV Y, FRIEDEL JK, STAHR K. Review of mechanisms and quantification of priming effects[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(11/12): 1485-1498.
- [9] SAMIS KAREN E. Perspectives in plant ecology, evolution & systematics[J]. Island Studies Journal, 2011, 6(2): 284-285.
- [10] 王光州, 贾吉玉, 张俊伶. 植物-土壤反馈理论及其在自然和农田生态系统中的应用研究进展[J]. 生态学报, 2021, 41(23): 9130-9143. WANG GZ, JIA JY, ZHANG JL. Plant soil feedback theory and its applications and prospects in natural and agricultural ecosystems[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(23): 9130-9143 (in Chinese).
- [11] EHRENFELD JG, RAVIT B, ELGERSMA K. Feedback in the plant-soil system[J]. Annual Review of Environment and Resources, 2005, 30(0): 75-115.
- [12] ZHALNINA K, LOUIE KB, HAO Z, MANSOORI N, DA ROCHA UN, SHI SJ, CHO H, KARAOZ U, LOQUÉ D, BOWEN BP, FIRESTONE MK,

- NORTHEN TR, BRODIE EL. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(4): 470-480.
- [13] WANG GZ, BEI SK, LI JP, BAO X, ZHANG JD, SCHULTZ P, LI HG, LI L, ZHANG FS, BEVER J, ZHANG JL. Soil microbial legacy drives crop diversity advantage: linking ecological plant-soil feedback with agricultural intercropping[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2021, 58(3): 496-506.
- [14] JO J, OH J, PARK C. Microbial community analysis using high-throughput sequencing technology: a beginner's guide for microbiologists[J]. *Journal of Microbiology*, 2020, 58(3): 176-192.
- [15] BAKKER PAHM, PIETERSE CMJ, de JONGE R, BERENDSEN RL. The soil-borne legacy[J]. *Cell*, 2018, 172(6): 1178-1180.
- [16] ADESEMOYE AO, KLOEPPER JW. Plant-microbes interactions in enhanced fertilizer-use efficiency[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2009, 85(1): 1-12.
- [17] RICHARDSON AE, SIMPSON RJ. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 989-996.
- [18] CAVAGNARO TR, BENDER SF, ASGHARI HR, HEIJDEN MGAVD. The role of arbuscular mycorrhizas in reducing soil nutrient loss[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(5): 283-290.
- [19] CHAUDHRY V, REHMAN A, MISHRA A, CHAUHAN PS, NAUTIYAL CS. Changes in bacterial community structure of agricultural land due to long-term organic and chemical amendments[J]. *Microbial Ecology*, 2012, 64(2): 450-460.
- [20] LESAULNIER C, PAPAMICHAIL D, MCCORKLE S, OLLIVIER B, SKIENA S, TAGHAVI S, ZAK D, van der LELIE D. Elevated atmospheric CO₂ affects soil microbial diversity associated with trembling aspen[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(4): 926-941.
- [21] CLOUTIER MLC, CHATTERJEE D, ELANGO D, CUI J, BRUNS M, CHOPRA S. *Sorghum* root flavonoid chemistry, cultivar, and frost stress effects on rhizosphere bacteria and fungi[J]. *Phytobiomes Journal*, 2021, 5(1): 39-50.
- [22] BERGKEMPER F, SCHÖLER A, ENGEL M, LANG F, KRÜGER J, SCHLOTTER M, SCHULZ S. Phosphorus depletion in forest soils shapes bacterial communities towards phosphorus recycling systems[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(8): 2767.
- [23] DAI ZM, LIU GF, CHEN HH, CHEN CR, WANG JK, AI SY, WEI D, LI DM, MA B, TANG CX, BROOKES PC, XU JM. Long-term nutrient inputs shift soil microbial functional profiles of phosphorus cycling in diverse agroecosystems[J]. *The ISME Journal*, 2020, 14(3): 757-770.
- [24] IKOYI I, FOWLER A, SCHMALENBERGER A. One-time phosphate fertilizer application to grassland columns modifies the soil microbiota and limits its role in ecosystem services[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 630: 849-858.
- [25] SPOHN M, ZAVIŠIĆ A, NASSAL P, BERGKEMPER F, SCHULZ S, MARHAN S, SCHLOTTER M, KANDELER E, POLLE A. Temporal variations of phosphorus uptake by soil microbial biomass and young beech trees in two forest soils with contrasting phosphorus stocks[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 117: 191-202.