



请通过网上投稿系统投稿 网址:http://www.aes.org.cn

臭氧污染和EDU喷施对小麦叶际细菌群落的影响

苏熠,程诚,王琪,刘园园,徐彦森,冯兆忠

引用本文:

苏熠,程诚,王琪,刘园园,徐彦森,冯兆忠. 臭氧污染和EDU喷施对小麦叶际细菌群落的影响[J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(5): 984–993.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.11654/jaes.2022-0792

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

秸秆类型对强还原土壤细菌群落及多样性的影响

赵雨鑫, 廖洪凯, 龙健, 李娟, 冉泰山, 杨国梅 农业环境科学学报. 2022, 41(12): 2629-2641 https://doi.org/10.11654/jaes.2022-1079

铅对土细菌群落组成的影响研究

安凤秋, 吕家珑, 刁展, 李海红, 赵琪琪 农业环境科学学报. 2018, 37(2): 268-275 https://doi.org/10.11654/jaes.2017-0960

水分管理对Cd-Pb-Zn污染土壤有效态及水稻根际细菌群落的影响

李海龙, 李香真, 聂三安, 李云云, 郑朝元, 王果 农业环境科学学报. 2018, 37(7): 1456-1467 https://doi.org/10.11654/jaes.2018-0726

紫泥田水稻土细菌群落对不同农艺调控措施的响应

钟俊杰,李晓镜,尹泽润,盛浩,聂三安 农业环境科学学报.2022,41(2):367-374 https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0654

生物炭原位添加对养殖池塘底泥中微生物群落结构的影响

赵汉胤,陈潘毅,唐欣哲,陈以芹,李娟英 农业环境科学学报.2021,40(12):2770-2778 https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0434



关注微信公众号,获得更多资讯信息

苏熠,程诚,王琪,等. 臭氧污染和EDU喷施对小麦叶际细菌群落的影响[J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(5): 984-993. SU Y, CHENG C, WANG Q, et al. Effects of ozone pollution and EDU spraying on the phyllospheric bacterial community of wheat plants[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2023, 42(5): 984-993.

臭氧污染和EDU喷施对小麦叶际细菌群落的影响

苏熠,程诚,王琪*,刘园园,徐彦森,冯兆忠*

(南京信息工程大学应用气象学院,南京 210044)

摘 要:为研究 O₃浓度升高和亚乙基二脲(EDU)喷施对小麦叶际微生物群落的影响,本研究以农麦 88 为供试植物,于2021年3月 1日至5月13日,利用完全开放式熏蒸系统(Free-Air Concentration Enrichment, FACE),对其进行环境 O₃浓度(A 处理)和1.5倍环 境 O₃浓度(E 处理)的熏蒸,同时设置叶面喷施 6 次 450 mg·L⁻¹ EDU 或等量清水的处理,研究 O₃浓度升高、叶面喷施 EDU 及其相互 作用条件下小麦叶际细菌群落 alpha 多样性与结构的变化。结果表明:E 处理使农麦 88 株高降低了 9.4%(P<0.05),而 E 处理下叶 面喷施 EDU 使小麦株高增加 11.0%。E 处理、EDU 处理及其交互作用对小麦叶际细菌群落 alpha 多样性没有显著影响。非度量多 维尺度(NMDS)和主坐标分析(PCoA)的结果均表明,E 处理、EDU 处理显著影响了叶际细菌群落结构;叶际优势菌门按相对丰度 由高到低分别为 Proteobacteria(相对丰度 84.7%~94.8%,其中 Gammaproteobacteria 占比 75.2%~94.3%)、Bacteroidetes(1.3%~13.1%) 和 Firmicutes(1.6%~5.4%);E 处理条件下 EDU 显著降低了 Gammaproteobacteria 的相对丰度,同时提高了 Bacteroidetes 的相对丰度。 另外,优势菌属的相对丰度也发生了显著变化,较之于 A 处理,E 处理使 *Pseudomonas*和 *Serratia*属的相对丰度分别显著下降了 50.6%~57.2%和41.4%~65.5%(P<0.05);在E 处理下EDU 使 *Erwinia*的相对丰度显著下降了 73.0%。结果表明,O₃浓度升高和 EDU 喷施虽然对小麦叶际细菌群落 alpha 多样性没有显著影响,但改变了群落结构;EDU 可能通过提高环境适应性强的菌群丰度来提 高小麦对 O₃胁迫的耐受性。

关键词:臭氧;亚乙基二脲;小麦;叶际细菌;群落结构;生物多样性 中图分类号:X515;S512.1 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2023)05-0984-10 doi:10.11654/jaes.2022-0792

Effects of ozone pollution and EDU spraying on the phyllospheric bacterial community of wheat plants

SU Yi, CHENG Cheng, WANG Qi^{*}, LIU Yuanyuan, XU Yansen, FENG Zhaozhong^{*}

(School of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: In order to study the effects of elevated O_3 , ethylenediurea (EDU), and their interactions with the phyllospheric microbial community, *Triticum aestivum* L. Nongmai88 was grown in the China O_3 Free-Air Concentration Enrichment (O_3 -FACE) platform under either ambient atmospheric O_3 concentration (A) or 1.5 times ambient atmospheric $O_3(E)$, and the foliage was sprayed with 450 mg \cdot L⁻¹ EDU or water every ten days from March 1st to May 13th. Compared with A treatment, plant height decreased by 9.4% under E treatment, while plant height increased by 11.0% when EDU was sprayed on leaves under E treatment. Based on alpha diversity analysis of the phyllospheric bacterial community, elevated O_3 , EDU, and their interactions had no significant effect on alpha diversity indices. Both NMDA and PCoA results indicated that the structure of the phyllospheric bacterial community was significantly affected by elevated O_3 and

收稿日期:2022-08-04 录用日期:2022-11-25

作者简介:苏熠(2001一),女,江苏江阴人,研究方向为微生物与环境。E-mail:suyi41shuli@163.com

^{*}通信作者:王琪 E-mail:qiwang@nuist.edu.cn; 冯兆忠 E-mail:zhaozhong.feng@nuist.edu.cn

基金项目:国家自然科学基金重点项目(42130714);南京信息工程大学人才启动经费(003342);南京信息工程大学2021年校级大创项目"互联 网+"大赛、"挑战杯"系列竞赛专项(XJDCZX202110300053)

Project supported: The Key Program of the National Natural Science Foundation of China (42130714); The Startup Foundation for Introducing Talent of NUIST (003342); 2021 University-level Innovation Project "Internet +" Competition and "Challenge Cup" Series Competition of NUIST (XJDCZX202110300053)

EDU, respectively. At the phylum level, the dominant phyllospheric bacteria included Proteobacteria (84.7% - 94.8%) (with Gammaproteobacteria accounting for 75.2% - 94.3%), Bacteroidetes (1.3% - 13.1%), and Firmicutes (1.6% - 5.4%). Under E treatment, EDU significantly reduced the relative abundance of Gammaproteobacteria and increased the relative abundance of Bacteroidetes compared with the control group (water treatment). In addition, the relative abundance of the abundant genera also changed significantly. Compared with A treatment, E significantly decreased the relative abundance of *Pseudomonas* and *Serratia* by 50.6%–57.2% and 41.4%–65.5%, respectively. Under E treatment, EDU reduced the relative abundance of *Erwinia* by 73.0% compared with the control group. In conclusion, both elevated O₃ and EDU change the phyllospheric bacterial community structure of wheat plants, although they have no effect on alpha –diversity. EDU may improve the tolerance of wheat to O₃ stress by increasing the abundance of environmentally adaptable microbiota.

Keywords: ozone; ethylenediurea; wheat; phyllospheric bacteria; community structure; biodiversity

植物的地上部分被大量微生物定殖,Partida-Martínez等^[1]认为不存在没有微生物的植物。据 Vorholt^[2]估计,全球叶表面积约6.4×10⁸ km²,能定殖 1×10²⁶个细菌细胞,每平方米约1×10¹⁶~1×10¹⁸个细菌 细胞,数量远超植物本身细胞数量。已有的研究表 明,植物叶际细菌群落对植物生长与健康及生态系统 功能有重要作用。这些细菌能通过产生吲哚乙酸、铁 载体等促生物质来促进植物对养分的吸收,提高植物 生物量;通过产生抗氧化酶、抗生素等物质来抑制病 原菌对植物的侵袭,提高植物对多种环境胁迫的适应 性;甚至部分细菌还具有降解污染物的功能^[3-5]。

臭氧(0₃)作为最具植物毒性的空气污染物之 一,其环境效应已经成为公众密切关注的问题。尽 管1995-2014年间欧洲和北美洲的大部分地区地 表 0,浓度有所下降,但是近年来东亚地区地表 0,浓 度仍呈现出普遍上升趋势,尤其是中国和印度[6-7]。 O3浓度升高会对植物造成一系列损害,包括叶片肉眼 可见受损、光合作用受抑制、产量和品质下降等[8-9], O3已成为全球作物生产和食品安全的主要威胁之 一^[10]。小麦较其他农作物对O₃浓度升高更为敏感^[11]。 2010—2012年间03污染对印度和中国的小麦产量影 响最严重,印度北部和中国西北部的大片地区产量损 失超过15%^[12]。Feng等^[11]基于最新的0₃剂量反应规律, 发现03污染使中国小麦产量下降了28.2%~36.9%。 长三角作为农作物主产区之一,也是我国03主要污 染区之一。2014—2019年间03浓度升高致使该区域 冬小麦年减产20.4%,年经济损失约7亿美元[13]。

O3主要通过引起氧化应激反应对农作物产生损害^[14];植物通过气孔将O3吸收到质外体内后,O3迅速降解并产生活性氧,进而干扰各种生理和酶促过程^[15]。迄今,科研工作者已从生理、产量与品质等方面系统研究了O3浓度升高对小麦的影响^[16],但是鲜有研究关注O3浓度升高对小麦叶际微生物群落的

影响。

亚乙基二脲(N-[2-(2-氧代-1-咪唑烷基)乙 基]-N'-苯基脲,EDU)作为一种抗O₃剂被广泛用于 评价O₃浓度升高对植被的影响^{17]}和筛选O₃抗性品 种[18-19]。EDU常以叶面喷施、茎秆注射或土壤淋湿 的方式施用于植物,其能有效增加植物光合色素含 量、提高光合能力、改变抗氧化酶活性和抗氧化剂的 浓度[20-24]。基于 Meta 分析, Feng 等[25]发现, 与对照相 比,EDU使O3引起的小麦叶片可见损伤降低76%, 光合速率提高8%,地上生物量和小麦产量分别提高 7%和15%。尽管大量研究表明EDU可以保护植物 免受0,伤害并抑制植物过早衰老,但其保护机制尚 不清楚^[26]。目前关于EDU的作用机制主要包括:(1) 可能通过降低气孔导度来降低 O3 气孔吸收通量[27]; (2) 通过增加酶促或非酶促抗氧化剂去除叶片活性 氧^[20];(3)作为氮肥^[28];(4)作为异生物质,破坏激素 稳态^[26]。然而EDU对农作物叶际微生物群落的调控 研究尚未见报道。

植物根系微生物组相关研究表明植物会召集"胁 迫微生物"来应对各种生物和非生物胁迫,且这种选 择性的富集受植物代谢和免疫相关性状的差异驱 动^[29-30]。以上发现表明小麦也可能通过召集叶际"胁 迫微生物"来应对O₃胁迫。本研究利用完全开放式 O₃熏蒸系统(O₃-FACE)对长三角地区广泛种植的小 麦品种(农麦88)进行O₃熏蒸,同时配以EDU叶面喷 施处理,于灌浆后期采集小麦叶片样品,利用细菌 16S rRNA 基因高通量测序技术解析O₃浓度升高和 EDU喷施处理对小麦叶际细菌群落结构与多样性的 影响。本研究假设:(1)O₃熏蒸会改变小麦叶际细菌 群落 alpha 和 beta 多样性;(2)叶面喷施 EDU 也改变了 叶际细菌群落 alpha 和 beta 多样性,且提高叶际有益 菌群丰度可能是其增强小麦O₃耐受性的作用方式。 预期结果能进一步丰富小麦适应O₃浓度升高及EDU

www.aer.org.cn

缓解小麦O3胁迫的作用机理。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

本试验于2020年11月至2021年5月在江苏省扬 州市江都区的南京信息工程大学扬州绿色农业研究 与示范基地(32°44′N,119°25′E)开展,该试验区地 处长江中下游平原,属于典型的亚热带湿润气候。 2020年,该地区年均气温和年均降水总量分别为 16.6℃和1337.8 mm,年日照时数为1455.4 h。该地 区长期实行稻麦轮作,属于典型的农田生态系统^[31]。 0~15 cm根层土壤的基本理化性质为pH 6.8、有机质 2.06%、总氮1.1 g·kg⁻¹、速效钾 61 mg·kg⁻¹、有效态磷 30 mg·kg⁻¹。

1.2 试验设计

试验以农麦 88作为供试植物,于2020年11月播种,2021年3月1日开始利用O₃-FACE进行两个O₃浓度的熏蒸处理,包括环境O₃浓度(浓度约为40.9 mg·L⁻¹·h⁻¹,A处理)和1.5倍环境O₃浓度[浓度为(59.9±2.5)mg·L⁻¹·h⁻¹,E处理],每个O₃浓度设置4个FACE 圈重复,每个FACE圈为直径14m的正八边形,各圈之间间隔大于50m,以避免相互干扰。O₃发生器(HY003,济南创成科技有限公司)产生的O₃与空气混合后通过置于冠层上方的布气管释放到FACE圈内,并利用自动化控制中心对FACE圈内O₃浓度进行实时检测,确保FACE圈内O₃浓度维持在正常范围内。晴朗天气每日熏蒸10h(8:00—18:00),阴雨天则停止熏蒸,实际熏蒸49d,O₃浓度控制偏差率基本在15%以内(图1)。每个FACE圈设有3m×3m的亚区,

农业环境科学学报 第42卷第5期

熏蒸10d后开始对小麦进行叶面喷施450 mg·L⁻¹ EDU^[32],以浇等量的水作为对照(水)处理,在喷施时, 每株小麦的叶片能挂住溶液即可。每隔10d叶面喷 施EDU溶液一次,如果喷施后的第二天遇上雨天则需 要进行补喷,试验期间共喷施EDU6次。

各圈播种时间、种植密度和日常管理均与周围大田相同。其中,肥料按氮肥220 kg·hm⁻²,磷肥(P₂O₅)和钾肥(K₂O)均75 kg·hm⁻²的标准分别施入各圈,氮肥为尿素,磷肥和钾肥均为复合肥。

1.3 叶片样品收集与叶际微生物提取

于 2021年5月13日(即小麦灌浆期)采集叶片样品,用卷尺测定株高。双手用75%酒精消毒后,用表面消毒过的剪刀取各 FACE 圈内小麦倒二叶(每个FACE 圈内每个小麦品种各取两穴,20株左右),每穴叶片样品混合后放入无菌的牛皮纸袋带回实验室备用。参考 Wang等^[33]的方法收集叶际微生物,取5片小麦叶片,浸入装有300 mL无菌 PBS缓冲液(0.02 mmol·L⁻¹,pH7.0,0.1% Tween 80)的1 L 三角瓶中,摇床28 ℃振荡1 h后,再超声振荡20 min。利用孔径为0.22 µm的滤膜抽真空富集叶际微生物,然后置于-80 ℃备用。按 Fast DNA spin 试剂盒(MP Biomedicals LLC,美国)的使用说明书提取叶际微生物基因组总DNA,DNA经琼脂糖凝胶电泳验证后,采用 NanoDrop[™]2000分光光</sup>度计(Thermo Scientific,美国)测定其浓度。

1.4 PCR 扩增及高通量测序

利用引物 799R/1993F 对叶际细菌 16S rRNA 基因序列进行扩增^[34]。每个引物上都连接了 12 bp 的独特的 barcode 以区分不同样品。PCR 在 50 µL 扩增体系中进行,包括 25 µL PrimeSTAR Max Premix(2×)



(TAKARA,大连)、正反向引物(Invitrogen,上海)各 0.5 μL、1 μL DNA模板(含DNA 10 ng)和23 μL双蒸 水。PCR 扩增程序:95 ℃预变性2 min 后,扩增20个 循环(95 ℃变性20 s,55 ℃退火20 s,72 ℃延伸45 s), 最后72 ℃延伸3 min^[35]。PCR产物经琼脂糖凝胶电泳 验证后,使用 AxyPre PCR清洁系统(Axygen,杭州)对 其进行纯化。将纯化后的PCR产物等摩尔质量混合 后,利用 Illumina MiSeq 测序仪进行高通量测序。原 始数据已于 NCBI数据库获得登录号(SRP375487)。

1.5 数据统计

参照Wang等^[36]的方法,利用i-Sanger(http://www. i-sanger.com) 云数据分析平台处理高通量测序获得 的细菌 16S rRNA 基因序列。原始数据质控处理后, 利用 UCLST 将高质量序列聚类成 OTU(相似性不低 于 97%)^[37]。利用 RDP 数据对每个 OTU 进行鉴定,置 信阈值为 0.80^[38]。为避免不同测序深度对结果分析 产生干扰,从每份样本中随机抽取 15 000条序列进行 后续 alpha 和 beta 多样性分析。

以香农指数(Shannon)^[39]和辛普森指数(Simpson)^[40]来表征细菌群落的 alpha 多样性。基于 Bray-Curtis 距离计算方法,采用非度量多维尺度(NMDS) 和主坐标分析(PCoA)对不同处理样品细菌群落结构 进行聚类分析。利用 Shapiro-Wilk 和 Levene 检验检 查数据的正态分布和方差齐性后,用 JMP 10.0软件中 的双因素方差分析(ANOVA)来解析 O₃、EDU 及其相 互作用对株高、叶际细菌群落 alpha 多样性及优势种 群相对丰度的影响。利用 Tukey-Kramer HSD 检验不 同处理间的显著差异性^[31]。

2 结果与分析

2.1 对小麦生长的影响

如图2所示,在对照处理条件下,E处理显著降低 了小麦株高(较A处理降低了9.4%)。A处理条件下, 喷施EDU对小麦株高没有产生显著影响。E处理条件



Error bars denote standard deviation; Different letters represent significant differences between different treatments(*P*<0.05). The same below.

图 2 O₃浓度升高和EDU叶面喷施对灌浆期小麦株高的影响 Figure 2 Effects of O₃ and EDU leaf spraying on plant height

下,喷施 EDU 使小麦株高提高了 11.0%(P<0.05)。O₃ 和 EDU 的交互作用对小麦株高没有产生显著影响。 2.2 对小麦叶际细菌群落 alpha 多样性的影响

如表1所示,不同处理样品细菌群落的覆盖度 (在序列97%的相似度的水平上)均高于0.97,表明本 试验的测序深度包含了大多数细菌群落,能满足后续 序列分析的需要。不同处理条件下 Shannon 指数和 Simpson 指数没有发生显著变化,说明 O₃浓度升高、 EDU 喷施及其交互作用均对小麦叶际细菌群落 alpha 多样性没有显著影响。

2.3 对小麦叶际细菌群落结构的影响

基于不同样品间的Braye-Curtis相似距离计算, 采用NMDS和PCoA对不同样品叶际细菌群落进行聚 类分析。结果发现在NMDS图和PCoA图上A-水、A-EDU、E-水、E-EDU4种处理的试验样品分别聚成了 不同的圈(图3),这表明O₃浓度升高和EDU喷施均改 变了小麦叶际细菌群落结构。

2.4 对小麦叶际细菌优势菌门的影响

门水平上,小麦叶际细菌优势菌门为Proteobacteria(84.7%~94.8%)、Bacteroidota(1.3%~13.1%)、Fir-

表1 不同试验处理条件下小麦叶际细菌群落alpha多样性指数

Table 1 Alpha-diversity indices of phyllosphere bacterial community of NM88 under different treatments

多样性指数 Diversity index	L	A	Е		
	水	EDU	水	EDU	
Shannon香农指数	5.17±0.26a	5.32±0.15a	5.12±0.06a	5.37±0.16a	
Simpson辛普森指数	0.95±0.01a	0.95±0.02a	0.97±0.02a	0.98±0.01a	
覆盖度 Good' Coverage	0.972±0.004a	0.973±0.004a	0.976±0.002a	0.977±0.002a	

注:不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Different letters represent significant differences between different treatments (P<0.05). The same below.



图3 不同处理条件下细菌群落的非度量多维尺度分析(NMDS)和主坐标分析(PCoA)

Figure 3 Nonmetric multidimensional scaling(NMDS) analysis and principal coordinates analysis(PCoA) plot depicts the Bray–Curtis distance of bacterial communities in different treatments

micutes(1.6%~5.4%)。其中, Proteobacteria 中最优势 纲为 Gammaproteobacteria, 占总细菌群落的 75.2%~ 94.3%。如图4所示,水处理条件下,O₃浓度升高提高 了 Gammaproteobacteria 和 Alphaproteobacteria 的相对 丰度,但是未达到显著水平。EDU处理条件下,O₃浓 度升高使叶际 Gammaproteobacteria 的相对丰度降低 了 14.3%(P<0.05),同时显著提高了 Alphaproteobacteria 和 Bacteroidetes 的相对丰度(与对照相比分别提高 了 1.4倍和 8.7倍)。

A 处理中, EDU 喷施使 Gammaproteobacteria 的相 对丰度增加了 9.7%(P<0.05), 并使 Bacteroidetes 的相 对丰度降低了 65.8%(P<0.05)。E 处理中, EDU 喷施 却使 Gammaproteobacteria 的相对丰度降低了 12.3%, 使 Bacteroidetes 的相对丰度增加了 1.9 倍。O₃和 EDU 的交互作用对 Gammaproteobacteria 和 Bacteroidetes 的 相对丰度产生了显著影响(P<0.001)。

2.5 对小麦叶际细菌优势种属的影响

将总的叶际细菌群落中相对丰度高于 1% 的属 定义为优势属,发现所有样品中农麦 88 的优势属相 对丰度由高到低依次为 Pseudomonas (21.8%)、Pantoea (17.1%)、Duganella (9.7%)、Serratia (7.2%)、Erwinia (5.0%)、Sphingomonas (3.5%)、Paenibacillus (3.0%)、Massilia (2.6%)。

如表2所示, O_3 浓度升高对 Massilia、Pantoea、 Pseudomonas和Serratia的相对丰度产生了显著影响。 水和EDU处理条件下, O_3 浓度升高使Pseudomonas和 Serratia相对丰度均较A处理分别显著下降了50.6%~ 57.2%和41.4%~65.5%。EDU处理条件下, O_3 浓度升 高使 Massilia 相对丰度显著下降了25.8%,而水处理 下 O₃浓度升高对其相对丰度则无显著影响。O₃浓度 升高仅在水处理条件下使 Pantoea 相对丰度显著提高 了 5.7 倍。

EDU喷施对Erwinia、Massilia和Pseudomonas的相 对丰度产生了显著影响。如表2所示,E处理下EDU 使Erwinia相对丰度显著下降了73.0%,而A处理下 EDU对其相对丰度则无显著影响。EDU在A处理条 件下使Massilia和Pantoea相对丰度分别显著提高了 46.7%和274.0%。A和E处理下EDU均降低了Pseudomonas的相对丰度,但未达到显著水平。O3和EDU 的交互作用对Duganella、Paenibacillus、Pantoea和 Sphingomonas的相对丰度产生了显著影响。

3 讨论

本研究发现,环境O₃浓度由40.9 mg·L⁻¹·h⁻¹升高 至(59.9±2.5) mg·L⁻¹·h⁻¹对小麦的生长有抑制作用, 具体表现为降低了小麦的株高(图2)。之前的研究 通过盆栽和田间试验也发现O₃浓度升高显著降低了 小麦的生物量^[41-42]。其主要作用机制为具有强氧化 性的O₃通过气孔进入植物体内后经一系列生化反应 产生活性氧自由基(ROS),ROS进一步破坏细胞结 构,造成植物生理代谢混乱,进而减弱光合作用并抑 制生长^[43]。而EDU处理能使小麦保持较高的抗氧化 酶活性和较高浓度的抗氧化剂,以保护细胞免受O₃ 诱导的ROS的伤害,维持叶片中较高的光合色素和 蛋白质水平^[27],并将更多的光合作用物质转移到生殖 部位,从而提高产量。Tiwari等^[44]发现叶面喷施 300 mg·L⁻¹EDU显著提高了印度小麦(品种M533)的株 高;本研究也发现在环境O₃浓度和1.5倍环境O₃浓度



□水 □EDU



表 2 O3浓度升高、EDU叶片喷施及其相互作用对叶际优势属(占比 1% 以上)相邓	对丰度的影响
--	--------

Table 2 Main effects of elevated O₃, EDU leaf spraying, and their interaction on the relative abundance of abundant genus (more than 1%)

属 Genus	相对丰度 Relative abundance/%			D			
	А		Е		P		
	水	EDU	水	EDU	O ₃	EDU	O ₃ ×EDU
Duganella	6.38±1.49a	8.06±0.58a	8.47±1.91a	6.15±1.35a	0.908	0.694	0.028
Erwinia	3.37±0.06a	2.92±0.89a	5.44±2.93a	$1.47 \pm 0.17 \mathrm{b}$	0.719	0.022	0.058
Massilia	$3.10 \pm 1.12 \mathrm{b}$	4.55±0.20a	$1.69 \pm 0.98 \mathrm{b}$	$3.38 \pm 1.39 \mathrm{b}$	0.038	0.015	0.835
Paenibacillus	2.06±1.77ab	$0.30 \pm 0.23 \mathrm{b}$	0.42±0.31ab	6.00±5.34a	0.398	0.433	0.040
Pantoea	4.43±0.93c	$16.59 \pm 5.92 \mathrm{b}$	29.68±4.81a	$12.17 \pm 3.50 \mathrm{b}$	0.001	0.268	< 0.001
Pseudomonas	41.84±10.07a	28.10±4.13a	$17.91 \pm 2.05 \mathrm{b}$	13.94±4.36b	< 0.001	0.009	0.112
Serratia	7.99±1.79ab	13.41±5.64a	4.69±2.41b	$4.63 \pm 2.82 \mathrm{b}$	0.008	0.182	0.173
Sphingomonas	2.16±0.33a	5.51±3.16a	7.49±6.06a	2.07±0.86a	0.624	0.592	0.039

条件下喷施 EDU 均提高了小麦株高,尤其是 1.5 倍环 境 O_3 浓度条件下喷施 EDU 对小麦的促生作用更明显 (图 2)。Shang 等^[45]利用开顶箱式 O_3 熏蒸系统(OTC) 通过盆栽试验发现在环境 O_3 浓度[(39.6±1.9)mg·L⁻¹·h⁻¹]下叶面喷施 EDU 能完全缓解水稻的 O_3 胁迫,而在

高浓度 O₃[(87.3±0.9) mg·L⁻¹·h⁻¹]下叶面喷施 EDU则 部分缓解了 O₃胁迫。由此可知,叶面喷施 EDU 对 O₃ 胁迫的缓解效果可能因品种和试验条件的不同而异。

生态系统多样性越丰富,其对环境变化的耐受性 也越高^[46]。Wang等^[47]利用OTC 熏蒸系统发现,较之 于炭过滤大气,环境O₃浓度升高40 mg·L⁻¹·h⁻¹时显著 提高了杂交稻南粳5055 叶际细菌生物多样性,这可 能是南粳5055 对O₃胁迫的一种积极应对策略。本研 究中1.5 倍环境O₃浓度与叶片 EDU喷施处理及其相 互作用,均没有显著影响叶际细菌群落的 alpha 多样 性(表1)。研究结论的不一致可能与作物品种、O₃熏 蒸浓度及熏蒸方式相关。

本研究中叶际细菌群落的优势菌门按相对丰度 由高到低排列依次是 Proteobacteria、Bacteroidota 和 Firmicutes,根据已有的报道可知这3个菌门为植物叶 际优势菌门^[2,8,48],与韩筱璇^[49]和Xu等^[50]的研究结果一 致,本研究也发现Gammaproteobacteria是小麦叶际最 优势的种群。基于宏基因组研究, Sessitsch等^[51]发现 在植物叶际占绝对优势的 Gammaproteobacteria 参与 了氮循环。氮是所有活细胞中尿素、氨基酸(蛋白 质)、核酸(DNA和RNA)、三磷酸腺苷(ATP)和烟酰胺 腺嘌呤二核苷酸(NAD)的基本成分^[52],另外氮也是植 物光合作用所必需的叶绿素的重要成分[53]。由微生 物介导的氨化作用、硝化作用等氮循环过程能为植物 提供速效和丰富的氮源,因此对植物生长与产量具有 重要意义。由此可知Gammaproteobacteria可能在维 持植物生长与健康中起重要作用。另外 Gammaproteobacteria也被报道能帮助植物抵御外部生物、非生 物因子的干扰[54]。

PCoA结果表明O₃浓度升高和叶面喷施EDU均 显著改变了小麦叶际细菌群落结构(图3)。本研究 发现水处理条件下 O3浓度升高对 Gammaproteobacteria没有显著影响(图4),这表明Gammaproteobacteria 在维持小麦叶际细菌群落稳定性中扮演了重要角色。 另外在环境O₃浓度条件下EDU的喷施显著提高了 Gammaproteobacteria的相对丰度,这可能是由于EDU 为叶际细菌提供了丰富的氮源,而Gammaproteobacteria是叶际氮循环的重要参与者。另外在本研究中, 在O3浓度升高条件下叶面喷施 EDU 显著提高了 Bacteroidetes的相对丰度,而在环境O₃浓度下EDU反而 降低了Bacteroidetes的相对丰度(图4)。Bacteroidetes 从人类肠道到海洋水环境等各种环境都有着较高的 丰度,尽管数据库中储存的属于 Bacteroidetes 的菌株 序列并不多[55]。长期以来,滑动运动被认为是Bacteroidetes的一个标志性特征,它允许菌株主动运动到 叶片表面具有更多水分和养分的有利位置,并可能通 过对养分或植物信号分子的趋化作用来辅助完成该 过程^[56]。Bacteroidetes在进化过程中还保留了高效节

农业环境科学学报 第42卷第5期

能的 ACIIIcaa3COX 呼吸超复合体,这提高了它们竞 争高分子量碳水化合物的适应性^[56]。另外,Bacteroidetes 可以利用柔红素家族色素作为紫外线保护 剂^[57]。综上说明Bacteroidetes 对胁迫环境具有更强的 适应性。因此,环境O₃浓度下喷施 EDU 为叶际细菌 提供了丰富的氮源,从而降低了Bacteroidetes 的相对 丰度;而1.5倍环境O₃浓度下小麦生长受到胁迫,叶 面喷施 EDU 可能通过提高 Bacteroidetes 的相对丰度 来增强小麦对O₃胁迫的适应性;但该结论仍需要后 续试验进一步验证。

相对于栖息在植物地下部的微生物,叶际微生物 在更开放的生境中面临更多环境压力[2],叶际微生物 势必需要采取不同的策略应对环境压力以便在小麦 叶片定殖。研究表明, Pantoea 作为叶际细菌群落的 优势属,在固氮、促进植物生长和抵御病原菌侵害中 起重要作用^[5]。本研究中水处理条件下O₃浓度升高 显著提高了叶际 Pantoea 的相对丰度(表 2),这可能 是小麦自主适应O3胁迫而提高叶际细菌氮素利用效 率的一种适应性策略。另外,叶际的优势菌属Pseudomonas 和 Sphingomonas 也具有通过色素沉着来避免 紫外线辐射的功能。优势属 Massilia 在植物表面的定 殖能力很强,能通过产生吲哚乙酸、铁载体有效促进 植物的牛长,目其对微牛境中养分的可用性与竞争也 非常敏感,能通过产铁载体和纤维素酶等途径有效抵 御包括Pythium等在内的植物病原菌的侵袭[58]。综上 可知,叶际细菌从叶片表面获得稳定的微生境的同时 也对植物生长有利。

了解叶际微生物的驱动因素是制定植物管理策 略的第一步,能促进形成健康的叶际微生物群落结 构,从而有利于植物的健康和生态功能^[59]。一般来 说,植物微生物群落结构由植物基因型、土壤、植物发 育阶段、植物组织、气候和人类活动等因素决定[60-61]。 作为一个开放的生境,叶际微生物比内生菌对非生物 因素(包括辐射、干旱、风速等)更为敏感四。Ueda 等^[62]认为O₃胁迫下不同程度的碳源有效性(如挥发性 有机物 VOCs 利用率)可能会影响水稻叶际微生物养 分的有效性,从而影响微生物群落的组成。植物 VOCs 排放对植物表面微生物群落的形成起重要作 用^[63],然而这一观点仍需通过进一步的试验来验证。 Yan 等^[64]发现叶片的形貌特征在叶际细菌群落的形 成过程中发挥了重要作用。此外,电解质渗漏、叶片 表面脂质转化和蜡质也可能对叶际微生物产生影响。 这些生理参数将在今后的研究中进一步探讨。

另外,尽管本试验为O₃浓度升高、EDU喷施及其 交互作用对小麦叶际微生物群落的影响提供了新的 见解和重要视角,但还需要更多的试验数据来阐明 O₃浓度升高和EDU喷施对不同小麦品种的不同生长 阶段叶际微生物菌群的持续影响与重演性。特别是 叶际微生物群落 alpha 多样性和群落结构与小麦产量 之间的关系仍有待进一步研究。

4 结论

(1)O₃浓度升高降低了农麦88的株高,叶面喷施 EDU能有效缓解O₃胁迫对小麦生长的抑制。

(2)O₃浓度升高、EDU叶面喷施显著改变了农麦88 叶际细菌群落结构,但对alpha多样性没有显著影响。

(3)农麦88叶际优势细菌门相对丰度由高到低 依次为Proteobacteria、Bacteroidotes和Firmicutes,其 中Gammaproteobacteria为最优势纲;O₃浓度升高条件 下EDU显著降低了Gammaproteobacteria的相对丰 度,同时提高了Bacteroidetes的相对丰度;EDU可能 通过提高逆境适应性强的Bacteroidetes的相对丰度 来增强小麦对O₃胁迫的适应性。

参考文献:

- PARTIDA-MARTÍNEZ L P, HEIL M. The microbe-free plant: fact or artifact?[J]. Frontiers in Plant Science, 2011, 2:100.
- [2] VORHOLT J A. Microbial life in the phyllosphere[J]. Nature Reviews Micorbiology, 2012, 10:828-840.
- [3] STROBEL G, DAISY B, CASTILLO U, et al. Natural products from endophytic microorganisms[J]. *Journal of Natural Products*, 2004, 67(2): 257–268.
- [4] LINDOW S E, BRANDL M T. Microbiology of the phyllosphere[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69:1875–1883.
- [5] REN G D, ZHU C W, ALAM M S, et al. Response of soil, leaf endosphere and phyllosphere bacterial communities to elevated CO₂ and soil temperature in a rice paddy[J]. *Plant and Soil*, 2015, 392(1/2): 27-44.
- [6] MILLS G, PLEIJEL H, MALLEY C S, et al. Tropospheric ozone assessment report: present-day tropospheric ozone distribution and trends relevant to vegetation[J]. *Elementa–Science of the Anthropocene*, 2018, 6: 47.
- [7] POMMIER M, FAGERLI H, GAUSS M, et al. Impact of regional climate change and future emission scenarios on surface O₃ and PM_{2.5} over India[J]. Atmospheric Chemistry and Physics, 2018, 18:103–127.
- [8] 梁晶,朱建国,曾青,等.开放式臭氧浓度升高对水稻叶片光合作用日变化的影响[J].农业环境科学学报,2010,29(4):613-618. LIANG J, ZHU J G, ZENG Q, et al. Effects of O₃-FACE(ozone-free air control enrichment) on gas exchange and chlorophyll fluorescence of rice leaf [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2010, 29(4):613-618.

- [9] LI P, FENG Z Z, CATALAYUD V, et al. A meta-analysis on growth, physiological, and biochemical responses of woody species to groundlevel ozone highlights the role of plant functional types[J]. *Plant Cell* and Environment, 2017, 40(10):2369-2380.
- [10] TAI A P K, VAL MARTIN M. Impacts of ozone air pollution and temperature extremes on crop yields: spatial variability, adaptation and implications for future food security[J]. *Atmospheric Environment*, 2017, 169:11-21.
- [11] FENG Z Z, XU Y S, KOBAYASHI K, et al. Ozone pollution threatens the production of major staple crops in East Asia[J]. *Nature Food*, 2022, 3:47-56.
- [12] MILLS G, SHARPS K, SIMPSON D, et al. Closing the global ozone yield gap: quantification and cobenefits for multistress tolerance[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(10):4869–4893.
- [13] REN X Y, SHANG B, FENG Z Z, et al. Yield and economic losses of winter wheat and rice due to ozone in the Yangtze River Delta during 2014—2019[J]. Science of the Total Environment, 2020, 745:140847.
- [14] ANISWORTH E A. Understanding and improving global crop response to ozone pollution[J]. *The Plant Journal*, 2017, 90(5): 886– 897.
- [15] KRASENSKY J, CARMODY M, SIERLA M, et al. Ozone and reactive oxygen species[M]. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2017.
- [16] FREI M. Breeding of ozone resistant rice: relevance, approaches and challenges[J]. Environmental Pollution, 2015, 197:144-155.
- [17] AGATHOKLEOUS E, ARAMINIENE V, FENG Z Z, et al. Protecting plants against ozone toxicity by applying ethylenediurea: an update [M]//ARAWAL S B, ARAWAL M, SINGH A. Tropospheric ozone: a hazard for vegetation and human health madrid. Cambridge Scholar Publishing, 2021:464-483.
- [18] JIANG L J, FENG Z Z, DAI L L, et al. Large variability in ambient ozone sensitivity across 19 ethylenediurea-treated chinese cultivars of soybean is driven by total ascorbate[J]. *Journal of Environmental Science*, 2018, 64:10-22.
- [19] ASHRAFUZZAMAN M, LUBNA F A, HOLTKAMP F, et al. Diagnosing ozone stress and differential tolerance in rice (*Oryza satival.*) with ethylenediurea (EDU) [J]. *Environmental Pollution*, 2017, 230: 339– 350.
- [20] RAI R, AGRAWAL M, CHOUDHARY K K, et al. Application of ethylene diurea (EDU) in assessing the response of a tropical soybean cultivar to ambient O₃: nitrogen metabolism, antioxidants, reproductive development and yield[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, 112:29–38.
- [21] YUAN X Y, CALATAYUD V, JIANG L J, et al. Assessing the effects of ambient ozone in China on snap bean genotypes by using ethylenediurea(EDU)[J]. *Environmental Pollution*, 2015, 205:199–208.
- [22] XIN Y, YUAN X Y, SHANG B, et al. Moderate drought did not affect the effectiveness of ethylenediurea (EDU) in protecting populus cathayana from ambient ozone[J]. Science of the Total Environments, 2016, 569:1536-1544.
- [23] GUPTA S K, SHARMA M, MAJUMDER B, et al. Effects of ethylenediurea(EDU) on regulatory proteins in two maize(Zea mays L.) vari-

www.aer.org.cn

eties under high tropospheric ozone phytotoxicity[J]. *Plant Physiology* and Biochemistry, 2020, 154:675-688.

- [24] SINGH A A, CHAURASIA M, GUPTA V, et al. Responses of Zea mays L. cultivars 'Buland' and 'Prakash' to an antiozonant ethylene diurea grown under ambient and elevated levels of ozone[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2018, 40:92.
- [25] FENG Z Z, WANG S G, SZANTOI Z, et al. Protection of plants from ambient ozone by applications of ethylenediurea(EDU): a meta-analytic review[J]. *Environmental Pollution*, 2010, 158:3236-3242.
- [26] AGATHOKLEOUS E. Perspectives for elucidating the ethylenediurea (EDU) mode of action for protection against O₃ phytotoxicity[J]. *Eco-toxicology and Environmental Safety*, 2017, 142:530-537.
- [27] SINGH S, AGRAWAL S B, AGRAWAL M. Differential protection of ethylenediurea(EDU) against ambient ozone for five cultivars of tropical wheat[J]. *Environmental Pollution*, 2009, 157:2359–2367.
- [28] MANNING W J, PAOLETTI E, SANDERMANN J H, et al. Ethylenediurea(EDU): a research tool for assessment and verification of the effects of ground level ozone on plants under natural conditions[J]. Environmental Pollution, 2011, 159:3283–3293.
- [29] STRINGLIS I A, YU K, FEUSSNER K, et al. MYB72-dependent coumarin exudation shapes root microbiome assembly to promote plant health[J]. PNAS, 2018, 115(22):e5213-e5222.
- [30] ZHALNINA K, LOUIE K B, HAO Z, et al. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(4):470-480.
- [31] 付饶,尚博,张国友,等.不同生育期臭氧熏蒸对水稻光合作用及 生长的影响差异[J].农业环境科学学报,2021,40(10):2066-2075. FU R, SHANG B, ZHANG G Y, et al. Differential effects of ozone pollution on photosynthesis and growth of rice during two growth stages[J]. Journal of Agro - Environment Science, 2021, 40 (10):2066-2075.
- [32] FENG Z Z, JIANG L J, CALATAYUD V, et al. Intraspecific variation in sensitivity of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) to ambient ozone in northern China as assessed by ethylenediurea (EDU) [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25:29208–29218.
- [33] WANG P, KONG X, CHEN H S, et al. Exploration of intrinsic microbial community modulators in the rice endosphere indicates a key role of distinct bacterial taxa across different cultivars[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12:629852.
- [34] QIU Z, WANG J, DELGADO-BAQUERIZO M, et al. Plant microbiomes: do different preservation approaches and primer sets alter our capacity to assess microbial diversity and community composition?[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:993.
- [35] SUN R B, ZHANG X X, GUO X S, et al. Bacterial diversity in soils subjected to long-term chemical fertilization can be more stably maintained with the addition of livestock manure than wheat straw[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 88:9–18.
- [36] WANG Q, LI Z Z, LI X W, et al. Interactive effects of ozone exposure and nitrogen addition on the rhizosphere bacterial community of poplar saplings[J]. Science of the Total Environment, 2021, 754: 142134.

- [37] EDGAR R C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST[J]. Bioinformatics, 2010, 26:2460-2461.
- [38] COLE J R, CHAI B, FARRIS R J, et al. The Ribosomal Database Project (RDP – II): sequences and tools for highthroughput rRNA analysis[J]. Nucleic Acids Research, 2005, 33: D294–D296.
- [39] IZSAK J. Parameter dependence of correlation between the Shannon index and members of parametric diversity index family[J]. *Ecological Indicators*, 2007, 7(1):181-194.
- [40] GUILLIN A, JABOT F, PERSONN A. On the Simpson index for the Wright-Fisher process with random selection and immigration[J]. International Journal of Biomathematics, 2020, 13(6):77-111.
- [41] 陈展, 王效科, 段晓男, 等. 臭氧浓度升高对盆栽小麦根系和土壤 微生物功能的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(5):1803-1808. CHEN Z, WANG X K, DUAN X N, et al. Ozone effects on wheat root and soil micorbial biomass and diversity[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (5):1803-1808.
- [42]于伟伟. 臭氧污染对冬小麦根系生物学特性及根际土壤环境的影响[D]. 洛阳:河南科技大学, 2014:18-19. YU W W. Effects of elevated ozone on the biological characteristics of root and rhizosphere soil environment in winter wheat[D]. Luoyang: Henan University of Science & Technology, 2014:18-19.
- [43] AINSWORTH E A. Understanding and improving global crop response to ozone pollution[J]. *Plant Journal*, 2017, 90(5):886-897.
- [44] TIWARI S, AGRAWAL M, MANNING W J. Assessing the impact of ambient ozone on growth and productivity of two cultivars of wheat in India using three rates of application of ethylenediurea(EDU)[J]. Environmental Pollution, 2005, 138(1):153-160.
- [45] SHANG B, FU R, AGATHOKLEOUS E, et al. Ethylenediurea offers moderate protection against ozone-induced rice yield loss under high ozone pollution[J]. Science of the Total Environment, 2022, 806: 151341.
- [46] LOREAU M, DE MAZANCOURT C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16:106-115.
- [47] WANG Q, LIU Y Y, SU Y, et al. Effects of elevated ozone on bacterial communities inhabiting the phylloand endo-spheres of rice plants[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 830:154705.
- [48] SCHLECHTER R O, MIEBACH M, REMUS-EMSERMANN M N P. Driving factors of epiphytic bacterial communities: a review[J]. Journal of Advanced Research, 2019, 19:57–65.
- [49] 韩筱璇. 庞庄矿区飞灰对小麦幼苗及其叶际微环境的影响研究 [D]. 徐州:中国矿业大学, 2019:35-36. HAN X X. Study of effect of fly ash from Pangzhuang mining area on wheat seeding and its microenvironment[D]. Xuzhou: China University of Mining and Technology, 2019:35-36.
- [50] XU N H, QU Q, ZHANG Z Y, et al. Effects of residual S-metolachlor in soil on the phyllosphere microbial communities of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Science of the Total Environment, 2020, 748:141342.
- [51] SESSITSCH A, HARDOIM P, DOERING J, et al. Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis[J]. *Molecular Plant – Microbe Interactions*,

农业环境科学学报 第42卷第5期

2023年5月

2012, 25(1):28-36.

- [52] BUREN S, RUBIO L M. State of the art in eukaryotic nitrogenase engineering[J]. FEMS Microbiology Letters, 2017, 365: fnx274.
- [53] WAGNER S C. Biological nitrogen fixation[J]. Nature Education Knowledge, 2012, 3:15.
- [54] PALANIYANDI S A, YANG S H, ZHANG L, et al. Effects of actinobacteria on plant disease suppression and growth promotion[J]. Appllied Microbiology and Biotechnology, 2013, 97:9621–9636.
- [55] TOMINAGA K, MORIMOTO D, NISHIMURA Y, et al. In silico prediction of virus-host interactions for marine bacteroidetes with the use of metagenome-assembled genomes[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11:738.
- [56] MUNOZ R, TEELING H, AMANN R, et al. Ancestry and adaptive radiation of bacteroidetes as assessed by comparative genomics[J]. Systematic and Appllied Microbiolog, 2020, 43:126065.
- [57] ARULDASS C A, DUFOSSÉ L, AHMAD W A. Current perspective of yellowish-orange pigments from microorganisms: a review[J]. *Journal* of Clean Products, 2018, 180:168–182.
- [58] OFEK M, HADAR Y, MINZ D. Ecology of root colonizing Massilia (Oxalobacteraceae)[J]. PLoS One, 2012, 7(7):e40117.

- [59] LAFOREST-LAPOINTE I, MESSIER C, KEMBEL S W. Host species identity, site and time drive temperate tree phyllosphere bacterial community structure[J]. *Microbiome*, 2016, 4:27.
- [60] HARDOIM P R, VAN OVERBEEK L S, BERG G, et al. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2015, 79:293–320.
- [61] IMPERATO V, KOWALKOWSKI L, PORTILLO-ESTRADA M, et al. Characterisation of the *Carpinus betulus* L. phyllomicrobiome in urban and forest areas[J]. *Fronters in Microbiology*, 2019, 10:1110.
- [62] UEDA Y, FRINDTE K, KNIEF C, et al. Effects of elevated tropospheric ozone concentration on the bacterial community in the phyllosphere and rhizoplane of rice[J]. *PLoS One*, 2016, 11(9):e0163178.
- [63] FARRÉ-ARMENGOL G, FILELLA I, LLUSIA J, et al. Bidirectional interaction between phyllospheric microbiotas and plant volatile emissions[J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(10):854–860.
- [64] YAN K, HAN W H, ZHU Q L, et al. Leaf surface microtopography shaping the bacterial community in the phyllosphere: evidence from 11 tree species[J]. *Microbialogical Research*, 2022, 254:126897.

(责任编辑:李丹)