

豆科植物根瘤中的非根瘤菌研究进展

郝紫微¹, 任明霞¹, 艾加敏², 柳晓东¹, 姜影影¹, 邓振山^{1*}

1 延安大学 生命科学学院, 陕西 延安

2 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌

郝紫微, 任明霞, 艾加敏, 柳晓东, 姜影影, 邓振山. 豆科植物根瘤中的非根瘤菌研究进展[J]. 微生物学报, 2025, 65(11): 4842-4859.

HAO Ziwei, REN Mingxia, AI Jiamin, LIU Xiaodong, JIANG Yingying, DENG Zhenshan. Research progress of non-rhizobia in leguminous root nodules[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(11): 4842-4859.

摘要: 豆科植物根瘤中, 除根瘤菌外还存在大量非根瘤菌。这些非根瘤菌对促进植物生长发育、提高根瘤中的细菌丰度具有重要意义。部分非根瘤菌不仅有助于根瘤菌扩大宿主范围, 还能参与豆科植物-根瘤菌的共生结瘤过程。本文系统阐述了豆科根瘤中非根瘤菌的遗传多样性分类与功能, 具体总结了非根瘤菌进入根瘤的途径、与根瘤菌的互作机制, 以及土壤生态中非根瘤菌的多样性。此外, 本文还探讨了非根瘤菌的应用潜力及未来研究方向, 总结了当前豆科植物-根瘤菌-非根瘤菌互作研究的进展, 探讨了通过根瘤微生态介导的豆科植物-根瘤菌-非根瘤菌互作来提高作物生产力和健康水平的方法, 为可持续农业发展提供了理论支持。

关键词: 非根瘤菌; 共生结瘤; 遗传多样性; 互作

Research progress of non-rhizobia in leguminous root nodules

HAO Ziwei¹, REN Mingxia¹, AI Jiamin², LIU Xiaodong¹, JIANG Yingying¹, DENG Zhenshan^{1*}

1 School of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an, Shaanxi, China

2 College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi, China

Abstract: There are a large number of non-rhizobia endophytes in addition to rhizobia in leguminous root nodules, which are of great significance for promoting plant growth and improving the bacterial abundance in root nodules. Some NREs can not only help rhizobia expand their host range but also participate in the leguminous plant-rhizobia symbiotic nodulation process.

资助项目: 国家自然科学基金(32160003)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32160003).

*Corresponding author. E-mail: zhenshandeng214@163.com

Received: 2025-05-07; Accepted: 2025-06-17; Published online: 2025-07-14

In this review, we systematically summarize the genetic diversity, classification, and functions of NREs, specifically describe the pathways of NREs entering rhizobia, the interaction mechanism between NREs and rhizobia, and the diversity of NREs in soil ecosystems, and discuss the application potential and future research directions of NREs. Furthermore, this article summarizes the current research progress in leguminous plant-rhizobia-NREs interactions and explores the methods of improving crop productivity and health through interactions mediated by nodule microecology, aiming to provide theoretical support for sustainable agricultural development.

Keywords: non-rhizobia endophytes; symbiotic nodulation; genetic diversity; interactions

植物及其共生微生物组(包括细菌、古菌、真菌、原生生物和病毒)历经 4.5 亿年的协同进化形成了高度整合的宏生物系统^[1]。作为植物的“第二基因组”,这些微生物通过营养矿化、系统抗性诱导及环境胁迫缓解这三重互作机制,显著提升了宿主植物的适应性^[2]。其定殖位点涵盖根际(rhizosphere)、叶圈(phyllosphere)等生态位,形成了多尺度共生网络^[3]。

豆科植物包含 750 属 19 300 余种,以草本、灌木、藤本或乔木的形态广泛分布于陆地生态系统中,构成了全球多数植被类型的重要组成部分^[4-5]。豆科植物是重要的农作物,能够丰富土壤氮素,并产出富含蛋白质和油脂的种子^[6-7]。此外,豆科植物还具有多重应用价值:观赏价值方面,如紫荆花^[8]、含羞草^[9]、合欢^[10]等;药用价值方面,如黄芪^[11]、甘草^[12]等;食用价值方面,如大豆^[13]、花生^[14]等;同时,还具有重要的经济价值,是人类获取淀粉、蛋白质、油脂和蔬菜的主要来源之一^[15]。

在研究根瘤菌与豆科植物共生关系过程中普遍发现豆科植物根瘤中不仅含有根瘤菌,还栖息着大量其他非根瘤菌(non-rhizobia endophytes, NREs)^[16]。这些微生物在根瘤内完成部分或全部生命周期,且不会对宿主植物造成显著危害,因此属于根瘤内生菌^[17]。NREs 可增强根瘤菌的生态适应性和结瘤能力,并通过两者的协同作用在提高豆科植物固氮效率以及抗逆能力方面发挥着十分重要的作用^[18]。

随着研究的深入, NREs 如何影响植物生

长、与根瘤菌的互作机制及其作用原理已成为微生物分子生态学的研究热点,并取得了诸多进展^[19]。例如,某些 NREs 能够协助根瘤菌拓展宿主范围^[20];此外,它们还能增强豆科植物共生根瘤菌的结瘤与固氮效率^[21],并参与宿主-根瘤菌共生过程,涉及结瘤信号传导、相互识别及根瘤菌定殖等关键环节^[22]。在代谢方面,微生物间的互作关系通常采取一种称为互营(cross-feeding)的形式,即其中一个菌种分泌代谢产物供其他菌种吸收和利用^[23]。如在大豆根瘤内甲基养菌属(*Methylibium*)的细菌具备降解多种类型碳源的能力,因此可能在根瘤内的微生物食物链中起着向其他根瘤内生菌传递代谢产物的重要作用^[24]。在白刺花根瘤中,盐碱条件下共培养耐金属中生根瘤菌(*Mesorhizobium metallidurans*) YC-39 和暹罗芽孢杆菌(*Bacillus siamensis*) BT-9-1,后者的部分代谢产物可供 *M. metallidurans* YC-39^[18]。国内学者在根瘤内 NREs 方面开展了一些研究^[24-28]。李静^[28]以白刺花为研究对象,探索了其根瘤内生菌的遗传多样性及促生特性;尽管如此,通过微生物功能基因和代谢物介导的豆科植物-根瘤微生物互作的解码仍处于初级阶段,需要更全面的研究来指导这些互作的遗传和代谢调控以实现可持续农业发展。

本文系统总结了豆科植物及其根瘤中 NREs 的遗传多样性分类及其生态功能方面的研究进展,特别关注 NREs 进入根瘤的途径、与根瘤菌的互作机制以及土壤生态中 NREs 的多样性,并

深入探讨了 NREs 的应用潜力及未来研究方向以促进植物健康和适应能力。这些研究有助于促进豆科植物的生长发育，优化农用有益微生物的使用，实现农业的可持续性。此外，本文还能为科学利用具有优良抗逆性和生态适应性的 NREs 提供依据，助力开发能增强根瘤菌活性的复合菌剂，在可持续农业领域展现出重要应用价值。

1 豆科植物根瘤中 NREs 的遗传多样性研究进展

1.1 根瘤中 NREs 的研究历史

在豆科植物-根瘤菌共生体系研究中，传统微生物分离方法主要基于表面消毒后的根瘤组织分离培养技术^[29]。已有大量研究证实，根瘤内除共生根瘤菌外还存在多种 NREs。Philipson 等^[30]于 1957 年发现，多种内生菌可存在于健康的红三叶草根部和根瘤中；土壤杆菌属 (*Agrobacterium*) 也被报道存在于热带豆科植物中^[31]；类芽孢杆菌属 (*Paenibacillus*) 细菌能与根瘤菌共接种，成功定殖于新生根瘤并改变其结瘤特性^[32-33]；利迪链霉菌 (*Streptomyces lydicus*) 也可定殖于豌豆根瘤中^[34]；此外，Kuklinsky-Sobral 等^[35]证实，大豆的根、茎、叶片中均存在能促进植物生长的内生菌。从根瘤中可分离获得多种与根瘤菌共生固氮无关的细菌类群^[36]。

值得注意的是，这些 NREs 并非实验污染或组织腐败产物，而是具有特定生态位的共生微生物群，其存在已通过严格的消毒对照实验验证^[37]。在这方面，Benhizia 等^[38]进行了更系统的研究，发现从岩黄芩根瘤分离的细菌主要属于 γ -变形菌纲，包括神户肠杆菌 (*Enterobacter kobei*)、埃希氏菌属 (*Escherichia*) 和假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 等类群。后续研究揭示，这些 NREs 类群虽能定殖根瘤，但缺乏结瘤能力，且多数难以通过常规方法培养^[39]。此外，在前人研究中普遍发现根瘤中存在较多种类的内生细

菌，Muresu 等^[40]对这方面研究进行了文献总结，他们认为存在于根瘤中的细菌类群是内生菌。我们在分离根瘤菌过程中同样检测到大量 NREs 细菌，且这些菌株均源自健康成熟根瘤，证实其并非伴随根瘤衰败而侵入的次生定殖者；在进行根瘤菌分离研究时也出现了大量的 *Agrobacterium*^[36]。有研究发现 *Agrobacterium* 可伴随根瘤菌的侵染过程进入植物根部，并随根瘤发育定殖于其中^[32,41]。目前尚未有针对肠杆菌 (*Enterobacter*) 进入根瘤机制的系统研究，推测其可能类似 *Agrobacterium*，通过伴随根瘤菌侵染途径定殖于根瘤内部^[36]。

随着高通量测序技术的快速发展和微生物 DNA 条形码数据库的不断完善，越来越多的研究开始揭示豆科植物-根瘤中微生物互作涉及的微生物群落结构和网络^[3]。目前已有许多研究基于 16S rRNA 基因高通量测序技术解析豆科植物根瘤微生物群落多样性。石晴等^[42]分析了紫冠与巨冠菜豆的根际与根瘤细菌群落结构与功能的差异，得出巨冠菜豆的根际土壤细菌群落多样性显著低于紫冠菜豆，同时 2 种菜豆根际样品中细菌多样性显著高于根瘤样品的结论；成婷婷等^[43]对血人参 (*Indigofera stachyodes* Lindl.) 根及根瘤中内生菌进行物种注释、分类、物种多样性和组间差异分析，发现血人参根瘤中的埃氏慢生根瘤菌 (*Bradyrhizobium elkanii*) 和大豆慢生根瘤菌 (*Bradyrhizobium glycinis*) 为优势内生菌群。

与 16S rRNA 基因高通量测序技术不同，宏基因组测序技术的应用不仅可以检测出全部微生物的基因组 DNA，还能提高物种和菌株的分辨率^[44]，并直接解析目标的代谢通路、抗生素耐药基因、毒力因子等，同时解决了分离出的微生物难以培养的问题^[45]。目前，宏基因组已成为研究环境微生物多样性和代谢潜力不可或缺的工具^[46]。汪芳芳等^[47]通过对大豆的根际土壤采用宏基因组测序的方式发现接种合成菌群后的大豆根际中富集了类诺卡氏菌属

(*Nocardioides*)、假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)等有益菌属,显著增加了参与氮代谢和吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)生物合成途径相关基因的丰度,并促进了根际细菌进行辅酶、氨基酸转运和代谢,碳水化合物代谢和信号转导等生物过程;Brown等^[48]通过使用16S rRNA基因扩增子和鸟枪法宏基因组的测序方法证明根际细菌受土壤中的微生物菌群驱动,而植物内部组织中的内生细菌受宿主遗传学驱动。

质谱技术、多组学方法和机器学习等各种方法正被用于分析并阐明豆科植物宿主与根瘤中微生物之间复杂的遗传互作。Zhang等^[49]通过代谢分析、真菌基因敲除和比较转录组学分析发现,枫香拟茎点霉(*Phomopsis liquidambaris*)和慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)互作刺激真菌产生黄酮类物质,作为信号分子激发根瘤菌结瘤信号,促使花生-慢生根瘤菌共生信号激活和根瘤原基形成。

多组学技术如基因组学、蛋白质组学、转录组学和代谢组学等的发展和应用,能够全面解析植物-微生物之间互作的分子机制,这为深入理解豆科植物-根瘤菌-非根瘤菌互作的复杂性提供了多维度的视角和有力的技术支持。

1.2 根瘤中 NREs 遗传多样性研究

豆科植物与根瘤微生物群落形成的共生体系已超越传统的根瘤菌-宿主二元关系,发展为包含NREs的多元微生态系统。目前,已从多种豆科植物根瘤内筛选出不同种类的NREs^[17,50]。Hnini等^[51]通过分析不同地区及不同豆科植物中根瘤内生细菌的分布情况,综合报告出根瘤内生细菌中出现频率最高的属为芽孢杆菌属(*Bacillus*)和*Pseudomonas*,其次是类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)、*Enterobacter*、泛菌属(*Pantoea*)、*Agrobacterium*和微杆菌属(*Microbacterium*);Wang等^[52]也以16S rRNA基因测序技术探究了土壤、根际细菌和根瘤内的细菌丰度及组成,表明根瘤内细菌主要包括假单胞菌门

(*Pseudomonadota*)、放线菌门(*Actinobacteria*)、芽孢杆菌门(*Bacillota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*),并得出在植物生长发育阶段*Actinobacteria*在早期更占优势,而在后期占优势的为*Pseudomonadota*,*Bacteroidota*在前期占比较少,但会随着植物的生长不断增加的结果。不同宿主植物根瘤中的内生细菌会受到多重因素的影响,其不仅会受到环境因素,包括土壤类型^[53]、养分状况^[52]和气候条件等的影响,还会受到宿主植物遗传学^[48]的影响,且宿主植物生长阶段不同,其根瘤内的内生细菌也会随之发生变化。此外,分离根瘤内生细菌采取的方法不同得到的结果也会不同,其中采用正确的表面消毒、用于筛选的培养基配方、培养时间和方式、DNA提取、引物选择和分类学分类等方法对成功分离鉴定出豆科植物根瘤内生细菌至关重要^[54]。

近年来,本实验室以陕北6县区的本土豆科固氮灌木白刺花(*Sophora davidii* Kom. ex Pavol.)为研究对象开展了一系列关于根瘤中NREs的研究。其中,李静^[28]综合运用传统培养与高通量测序技术系统研究白刺花根瘤微生物的遗传多样性,序列分析表明根瘤内生细菌可聚类为65个门,7类真菌群落中子囊菌门(*Ascomycota*)是所有样品中的优势菌门,占比44.55%–84.71%,该结果不仅确定了其系统发育地位,还揭示了根瘤这一特殊微环境中内生菌的群落结构和物种组成特征;随后运用多位点序列分析等方法,探讨NREs和根瘤菌间基因水平转移(horizontal gene transfer)现象,研究发现持家基因*atpD*、*dnaK*、*recA*和共生基因*nodA*、*nifH*的比对结果与不同数量菌株的16S rRNA基因测序比对结果存在同属或不同属之间的差异;通过植物回接试验验证了菌株结瘤能力,发现*Mesorhizobium*的4株代表菌株均能诱导白刺花形成根瘤;采用小麦盆栽试验验证分离菌株的促生长特性,结果显示组合菌剂处理与对照组

相比, 其株高、鲜重、根长和叶绿素含量均出现不同程度的增加。该研究对根瘤微生物学具有重要价值, 为阐明 NREs 的起源进化及其与根瘤菌的协同进化机制提供理论基础。任明霞等^[50]通过抗氧化缓冲液制备根瘤提取物并结合多配方培养基培养从陕北 6 县区白刺花根瘤中分离获得 320 株内生细菌, 涵盖 4 门 7 纲 35 科 55 属(图 1)。在此基础上, 艾加敏^[18]研究了白刺花根瘤中根瘤菌与 NREs 的组装、演替及其互作关系, 发现根瘤、根际和对照土壤中微生物群落的组成也各不相同。该研究成果不仅有助于阐明这类微生物在生态系统中的功能价值、扩充内生菌资源库, 也为陕北干旱区生态修复实践提供了科学依据。

2 根瘤中 NREs 的生态功能

这些 NREs 以根瘤为生态位进行定殖, 并对宿主植物产生多重有益效应^[18], 包括拮抗植物病原菌、辅助固氮、增强抗逆性、提升重金属耐受性、通过铁载体介导的互作以及促进生长等^[17,55]。

2.1 促生特性

大多数细菌菌株至少表现出 2 种促生特性时可促进植物生长^[56]。广谱的 NREs 分离株表现出促进植物生长的特性, 例如研究表明从豆科植物的根瘤中分离出的 NREs 具有 2 种及以上的促生特性^[56-63]。这表明作为植物生长调节剂的 NRE 可与其他细菌类群相互合作共同促进植物生长, 在可持续农业生产中具有广阔的发展前景。

根系分泌物招募促植物生长微生物(plant growth promoting microorganisms, PGPM), 并重塑植物-微生物互作关系以缓解胁迫。PGPM 可直接分泌激素或间接触发植物激素的富集促进宿主生长^[3]。李静^[28]研究表明, 从白刺花根瘤中分离的 192 株内生细菌中 60% 具有潜在固氮能

力, 其中 20 株(10.42%)可溶磷, 78 株(40.63%)产 IAA, 18 株分泌铁载体, 4 株抑制 1-3 种病原真菌。进一步研究表明, 在共培养条件下慢生根瘤菌(*Bradyrhizobium diazoefficiens*) B-26 显著抑制类菌根瘤菌(*Mesorhizobium amorphae*) BT-30 的生长, 并且与 *M. amorphae* BT-30 共培养显著促进了 *B. diazoefficiens* B-26 的生长; 此外, *B. diazoefficiens* B-26 可以利用一些 *M. amorphae* BT-30 不能利用的碳源和氮源, 从而帮助并扩大了 *M. amorphae* BT-30 可利用的碳源和氮源范围^[28]。

2.2 抑制植物病原体

NREs 可以产生各种抑制病原体生长的抗微生物物质, 从而表现出多种生防效果。例如, Zhao 等^[64]从大豆根瘤中分离出的隶属于 *Enterobacter*、不动杆菌属(*Acinetobacter*)、*Pseudomonas*、苍白杆菌属(*Ochrobactrum*)和 *Bacillus* 的 6 株菌可抑制病原真菌大豆疫霉(*Phytophthora sojae*) 01 的生长, 导致真菌菌丝体形态异常变化; Tokgöz^[65]从大豆根瘤中分离出的 54 株 NREs 表现出对番茄枯萎病病原体不同程度的体外抗菌活性; Zaid^[66]分离出的 *Bacillus velezensis* HNA3 可产生 2 种占主导地位的有机化合物, 对 5 种产生黄曲霉毒素的植物病原真菌存在有效抑制作用。这些 NREs 表现出的抑菌现象为农业微生物组研究开辟了新路径, 为开发防治不同植物病原菌的生防菌株和新型抗菌分子提供了理论基础。

2.3 帮助宿主植物调节胁迫

近年来, 利用 NREs 辅助根瘤菌来提升豆科植物响应胁迫能力方面的研究取得了重大进展, 极大地推动了对这些调控途径的理解。Veza 等^[67]研究表明接种 *Rhizobium* 与 *Bacillus* 可以减轻砷诱导的叶绿素 a 和 b 以及类胡萝卜素含量的消耗, 增加砷暴露下大豆的结瘤率并对抗氧化系统活性产生积极影响, 从而降低暴露于砷酸

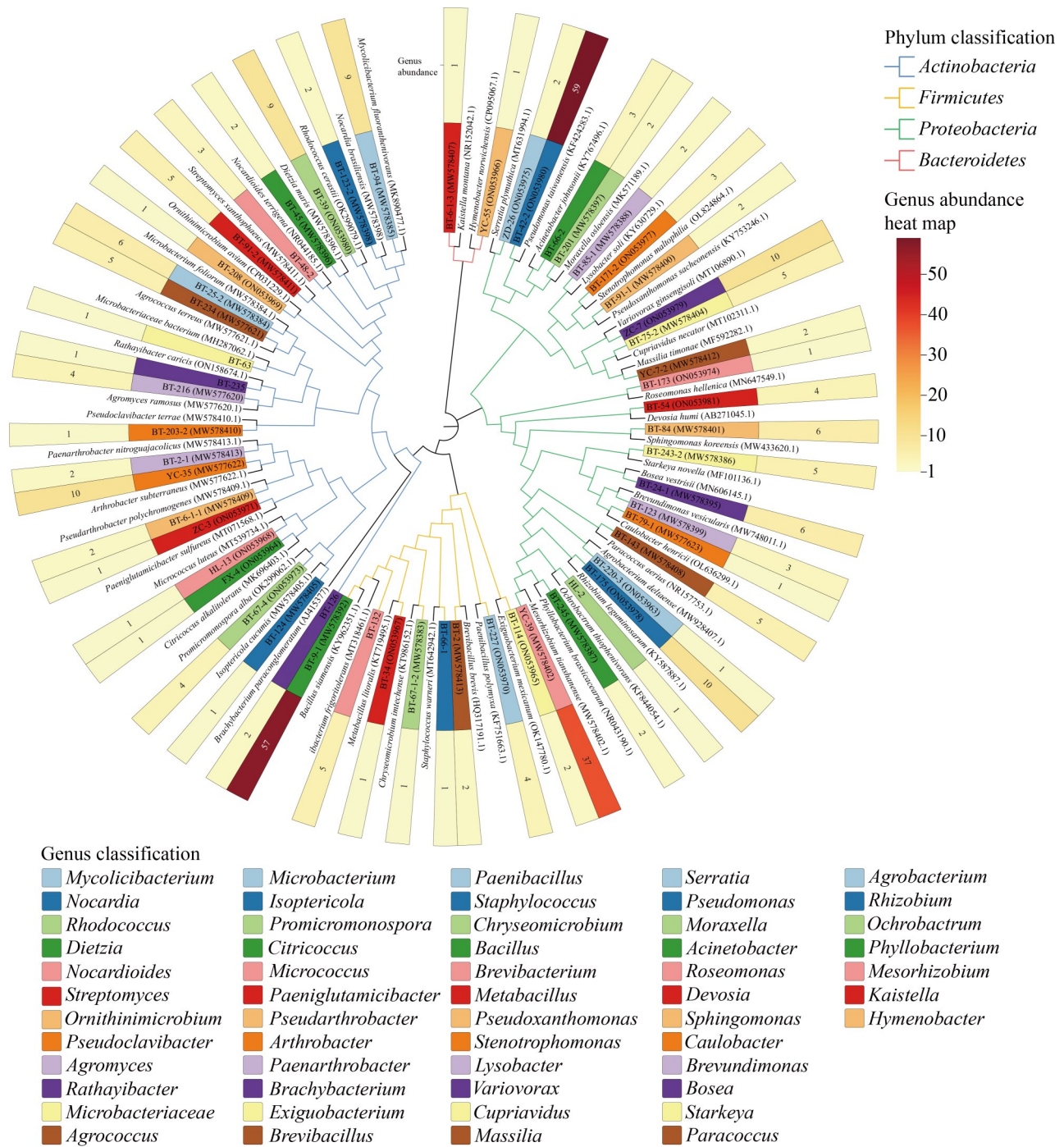


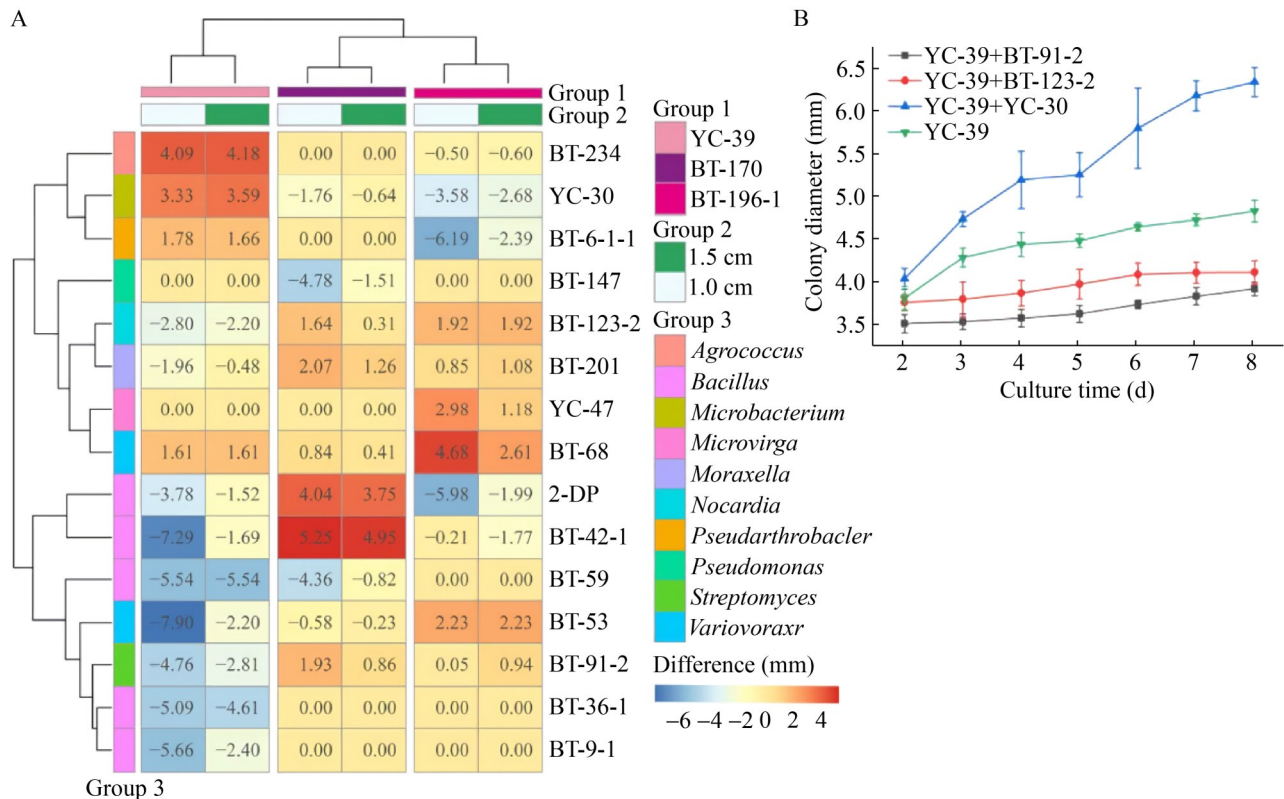
图1 白刺花根瘤内生细菌代表菌株的16S rRNA基因系统发育树及其属级分类丰度分布图^[50]。内环显示代表菌株16S rRNA基因系统发育树，外环呈现各属水平分离菌株丰度。

Figure 1 Phylogenetic tree of 16S rRNA genes and its genus taxonomic abundance distribution of representative strains of endophytic bacteria strains isolated from the root nodules of *Sophora davidii*^[50]. The inner circle is the phylogenetic tree of the 16S rRNA gene of the representative strains and the outer circle is the abundance of horizontally isolated strains of the genus to which the representative strains belonged.

盐和亚硝酸盐环境中的大豆植物组织中的砷含量, 在提高大豆产量的同时保证更安全的食品生产。

Ben Gaied 等^[68]证明了盐渍土叶杆菌 (*Phyllobacterium salinisoli*) 和半透明黄单胞菌 (*Xanthomonas translucens*) 能够改善 *Mesorhizobium* 的共生特性, 并促进盐胁迫下鹰嘴豆的生长。Noori 等^[69]研究表明 NREs 菌株的单独接种导致紫花苜蓿生长指数增加。艾加敏等^[70]研究发现在正常培养条件下大多数的 NREs 对根瘤菌的生长起到抑制作用, 且抑制作用通常出现在分类地位上与其亲缘关系较近的菌属(图 2A); 试验获得 3 株产挥发性有机化合物的 NREs, 其中的巴西诺卡氏菌 (*Nocardia brasiliensis*) BT-123-2 和黄暗色链霉菌 (*Streptomyces xanthophaeus*) BT-91-2 对 *M. metallidurans* YC-39 的生长起到抑制作用, 而氧化微杆菌 (*Microbacterium oxydans*) YC-30 对 *M. metallidurans* YC-39 的生长起到促进作用

(图 2B); 与正常培养条件下的共培养相比, 在盐碱和以谷氨酸作为唯一氮源的条件阿氏普里斯特氏菌 (*Priestia aryabhattai*) BT-59 和 *Priestia oryzihabitans* BT-147 对 *Rhizobium azibense* BT-170 的生长都从原来的抑制模式转变为促生模式, 且提高了其胞外多糖产量(图 2C); 此外, 她们还发现了 1 株 *B. siamensis* BT-9-1, 其在正常培养条件下抑制根瘤菌 *M. metallidurans* YC-39 的生长, 但在盐碱胁迫下促进了根瘤菌的生长, 并且增加了根瘤菌胞外多糖的产量(图 2D)。综上所述, 这种在胁迫条件下的根瘤菌与 NREs 互作模式的转变提高了根瘤菌的抗逆性, 且扩大了根瘤菌可利用氮源的范围; 植物通过精细调控生长和耐盐性之间的平衡以适应盐渍化土壤; 植物激素和生长激素在这一过程中发挥着关键作用, 通过复杂的信号通路和相互作用, 植物能够在盐胁迫下保持一定的生长速度和产量。



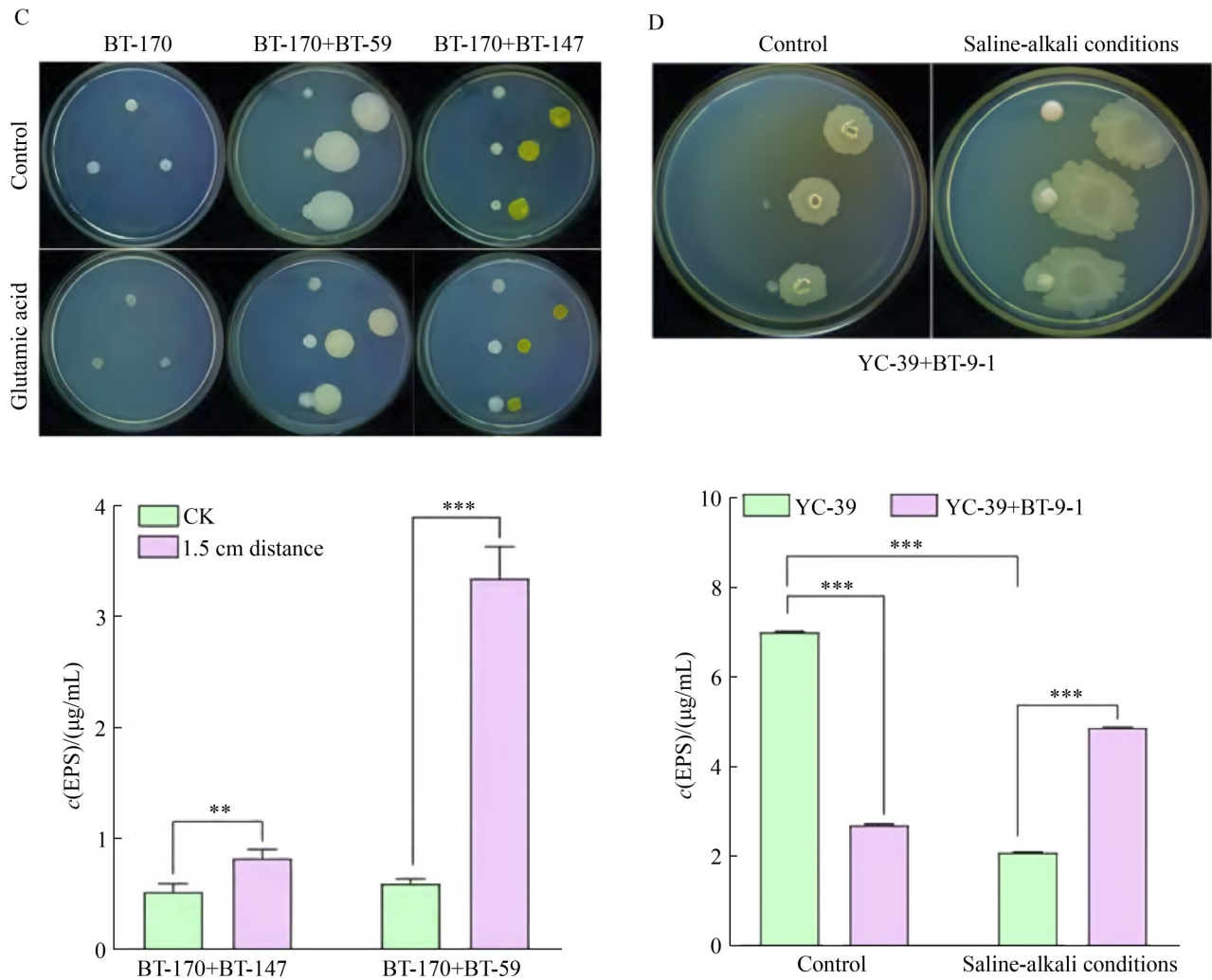


图2 白刺花根瘤菌与非根瘤菌在不同培养条件下互作模式的转变^[70]。A: 共培养体系中, 根瘤菌与非根瘤菌在1.0 cm和1.5 cm接种间距下基于菌落直径差值构建的热图; B: 在二分隔板培养条件下, YC-39与BT-91-1、BT-123-2、YC-30的菌落直径变化; C: 使用谷氨酸和酵母粉作为氮源时, 根瘤菌与NREs的相互作用及以BT-170在谷氨酸为唯一氮源时与NREs共培养的胞外多糖(exopolysaccharides, EPS)产量; D: 比较在盐碱条件和对照条件下YC-39与BT-9-1共培养和EPS产量。

Figure 2 Transformation of the interaction pattern between rhizobia and non-rhizobia of *Sophora davidii* under different culture conditions^[70]. A: In the co-culture system, a heat map was constructed based on the difference in colony diameter between rhizobia and non-rhizobia at 1.0 cm and 1.5 cm inoculation spacing; B: The bacterial diameters of *M. metallidurans* YC-39 and *S. xanthophaeus* BT-91-2, *N. brasiliensis* BT-123-2, and *M. xydans* YC-30 changed under the condition of two-compartment plate culture; C: The interaction between rhizobia and NRE when glutamic acid and yeast powder were used as nitrogen sources, and the EPS yield of *R. azibense* BT-170 co-cultured with NRE when glutamate was the only nitrogen source; D: The co-culture and EPS yield of *M. metallidurans* YC-39 and *Bacillus siamensis* BT-9-1 were compared between saline-alkali conditions and control conditions. *: Significant difference from the control (Welch *t*-test); **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

3 NREs 与根瘤菌的互作研究

3.1 NREs 的来源及进入根瘤的途径

3.1.1 随机渗透

一些研究表明, NREs 与根瘤菌分别独立成组且彼此不相关^[24]。它们通过随机渗透的方式进入根瘤, 这些微生物在单个植株内的不同根瘤中丰度较低且发生率不一致, 未被宿主植物优先选择为内生菌, 很可能作为内生菌在植物

生长中发挥有限的作用^[71-72]。

3.1.2 与根瘤菌共存时进入侵染线

在豆科植物根瘤中根瘤菌通过侵染线的方式进入根瘤并发挥作用^[73]。研究表明当 NREs 与根瘤菌菌株共接种时, 它们可能也会通过协同侵染途径进入根瘤原基^[74](图 3)。这一现象与豆科植物对根际微生物群的选择性调控机制相关: 宿主植物通过根瘤菌介导的侵染系统可特异性引导 NREs 进入共生微环境, 实现多菌种的

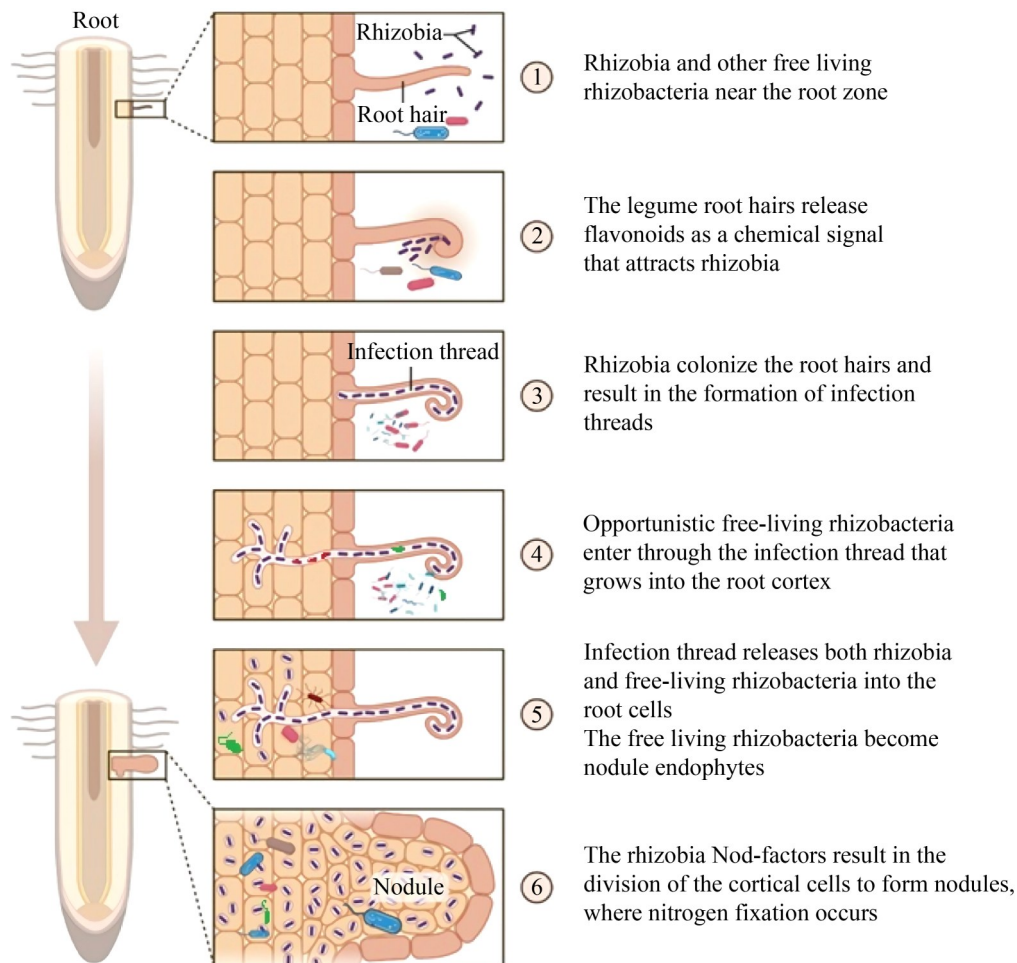


图3 NREs进入根瘤并成为根瘤微生物组的一部分的选择性调控机制^[72]。其中包括共生根瘤菌和曾经自由生活的根瘤菌, 它们是根际土壤的一部分。根瘤菌呈紫色, 而自由生长的NREs呈红色、蓝色和绿色。

Figure 3 Selective regulatory mechanism by which NREs enter nodules and become part of the nodule microbiome^[72]. This includes both the symbiotic rhizobia and the once free-living rhizobacteria, which are part of the rhizosphere soil. Rhizobium species are colored in purple, while free-living NREs are colored in red, blue, and green.

协同定殖^[75]。

3.1.3 依靠种子进行垂直传播

植物-微生物互作研究将种子微生物组传播划分为 2 类生态策略：环境获取型水平传播与亲本遗传型垂直传播^[76-77]。作为种子微生物组的核心组分，微生物在种子萌发、生长、健康和胁迫保护中发挥着关键作用^[78]，其可以通过垂直传播的方式将其所包含的有益微生物传递给下一代，并可能通过影响植物微生物群的初级组成对植物生产力发挥重要作用^[79]。

种子携带的内生细菌通过优先效应最先定殖根表，并通过代谢互作为土壤细菌提供养分，促进整个根际微生物群落的发育和稳定^[80]。经种子传播至下一代的内生细菌中包含了大量的 NREs，它们对植物的生长发育起到了重要作用^[81]。因此，本文猜测豆科植物根瘤中的 NREs 也可能是通过种子垂直传播的方式进入根瘤，与根瘤菌共同发挥作用，促进植物的生长发育。

3.2 NREs 与根瘤菌的互作机制

3.2.1 NREs 与根瘤菌的协同作用

共培养实验证实特定 NREs 菌株可通过代谢互补提升根瘤菌的结瘤效率与固氮活性。Favero 等^[53]通过盆栽和田间条件下 NREs 单独接种以及与根瘤菌联合接种的研究发现，与单独施用相比，添加 NREs 的根瘤菌提高了绿豆的发芽率、株高、根长、根瘤数、鲜重和干重。Sibponkrung 等^[82]将 *B. velezensis* S141 与 *B. diazoefficiens* USDA110 共接种到大豆中使大豆产生了更大的根瘤，提高了结瘤率和固氮效率。

3.2.2 豆科植物介导的信号传导

作为决定微生物相互作用的关键因素，微生物群落中的细菌通过群体感应 (quorum sensing, QS) 接受信号分子并触发一系列级联反应和基因表达^[83]。研究表明 QS 的破坏会导致微生物群落结构和丰度发生巨大变化^[84]。豆科植物中的根瘤菌通过产生群体感应分子 N-酰基高

丝氨酸内酯 (acyl-homoserine lactones, AHLs)，以群体感应依赖性方式调节基因的表达^[85]。Gosai 等^[86]描述了木豆中根瘤菌的 QS 现象，证明了鞭毛运动和对根的附着能力存在 QS 依赖，并发现剑菌属 (*Ensifer* sp.) 菌株 HP127 对 AHLs 信号有反应以及可在表型水平上相互调节并促进生物膜的形成。Li 等^[87]构建的合成菌群中有 2 株辅助菌可分泌 AHLs，激活根瘤菌的生物膜形成能力，高效侵染大豆根系。

趋化性是指通过改变代谢相关化学物质的浓度来调节细菌运动的特性，这些化学物质可以是对细菌有益的化合物，也可以是对细菌有负面影响的化合物^[88]。植物可以分泌高水平的营养物质来充当细菌的化学引诱剂^[89]，招募对自身有益的微生物辅助生长。例如，Han 等^[90]发现高油大豆品种的特异性根系分泌物可以富集马赛菌 (*Massilia*)，激活大豆的糖酵解途径，从而促进大豆种子油的积累；Zheng 等^[91]证明野生大豆通过分泌嘌呤招募有益的假单胞菌来对抗盐胁迫。豆科植物能够与根瘤菌形成根瘤，并通过共生固氮作用获取氮素营养；丛枝菌根 (arbuscular mycorrhiza, AM) 真菌与豆科植物形成共生关系，有助于植物吸收土壤中的磷和氮^[92]。此外，AM 共生的形成也可以促进豆科植物-根瘤菌共生。He 等^[93]研究表明 AM 真菌的菌丝体在土壤中广泛分布，为根瘤菌提供一个有效的分散网络，揭示了 AM 真菌菌丝体在根瘤菌长距离迁移到豆科植物根部过程中的重要性，为提高豆科植物固氮效率提供了新的视角。Zhang 等^[49]通过研究 *Phomopsis liquidambaris* 和 *Bradyrhizobium* 的互作证明真菌通过释放渗出物招募根瘤菌到菌丝际，随后真菌通过形成“真菌高速公路”将根瘤菌运送到根际。

植物根部有一道神秘的屏障——凯氏带 (Casparian strip)。在豆科植物中其形成区域与根瘤发生区域重叠，暗示两者可能存在关联。最近的研究通过构建凯氏带缺陷的莲花百脉根突变体发现内皮层质外体屏障的完整性是根瘤形

成和固氮的关键；屏障缺失会干扰根-冠间的氮信号传导(如 CEP1-miR2111-TML 通路)，并导致根瘤内代谢源-库失衡^[94]；此外，根瘤维管束的凯氏带与根部共享遗传调控网络，其功能缺陷会破坏元素分布和共生代谢稳态。这一发现为研究植物-微生物共生关系的空间调控提供了新模型。

3.2.3 NREs 与根瘤菌间的基因水平转移

基因水平转移是细菌进化的重要推动因素之一，对基因组的进化具有重要作用^[95]。某些具有特定基因组背景的 NREs 可以通过这种方式获得关键共生基因，并进化为具有初步结瘤甚至固氮能力的根瘤菌^[96]。本文认为根瘤中基因水平转移的方式大致分为直接接触转移、细胞

融合转移、环境摄取转移 3 种^[97](图 4)。

大量非根瘤菌已从豆科植物根瘤中成功分离，它们作为内生菌定居且不引发病害；相比其他植物组织内生菌对这类非根瘤菌的研究仍较匮乏；早期观点认为它们仅是根瘤菌的共生体，无法诱导结瘤^[37]。研究者陆续发现编码固氮还原酶的 *nifH* 基因等共生基因能够在根瘤菌与 NREs 之间发生水平转移^[98-101]。例如，Zakhia 等^[98]在 *Microbacterium*、农霉菌属(*Agromyces*)、斯塔基氏菌属(*Starkeya*)和叶杆菌属(*Phyllobacterium*)中检测到了与草木栖剑菌(*Ensifer meliloti*)最相似的 *nifH* 序列。研究发现根瘤中存在不能固氮和结瘤的根瘤菌，同时也无法扩增出相关的固氮结瘤基因，原因是这些根瘤菌可能通过基因的

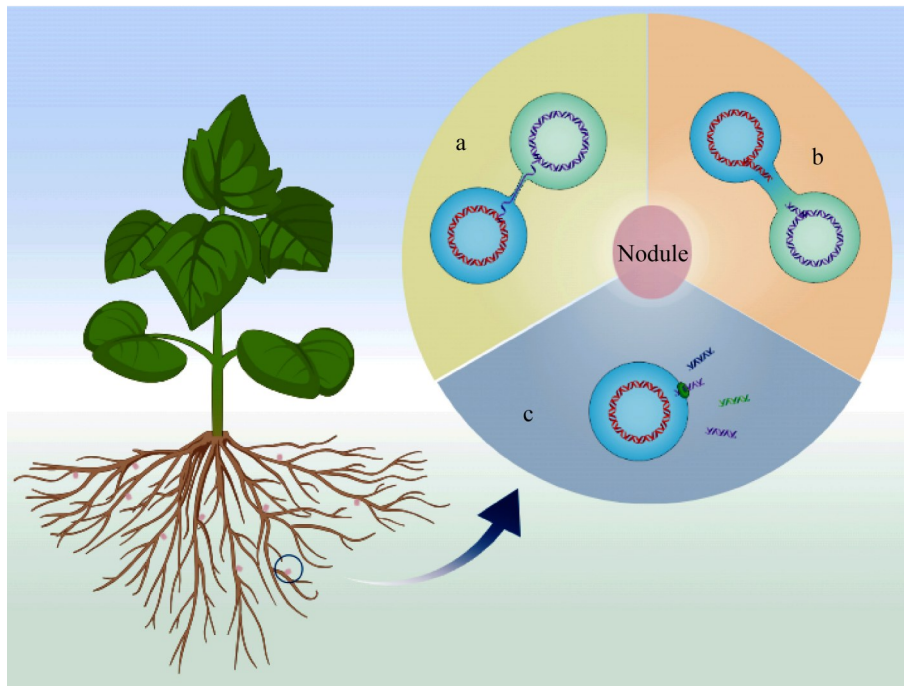


图4 豆科植物根瘤中细菌的基因水平转移方式^[97]。a: 直接接触转移(供体细胞向受体细胞传递单链DNA); b: 细胞融合转移(通过细胞桥接实现DNA双向交换); c: 环境摄取转移(细胞从外界摄取双链DNA)。

Figure 4 The mechanisms of horizontal gene transfer in bacteria within the root nodules of leguminous plants^[97]. a: Direct contact transfer (The donor cell delivers single-stranded DNA to the recipient cell); b: Cell fusion transfer (Bidirectional exchange of DNA through cell bridging); c: Environmental uptake transfer (Cells take up double-stranded DNA from the surrounding environment).

水平转移失去了相关基因, 因而缺失了结瘤固氮功能, 称其为“作弊者”, 因为它们只消耗营养, 失去这些功能的微生物可以在不维持这些功能的能耗下不断成长^[28,36]。然而如果非合作者持续摄取营养而不贡献, 这些不公平的代谢互作就不能持久存在, 且可能会导致互作的瓦解。此发现也为更好地阐明近年来新发现的新根瘤菌不断突破不同变形菌纲的内在机制提供了依据。

根瘤菌与NREs间的共生基因水平转移具有重要生态学意义, 可为揭示根瘤内新型内生细菌的进化机制提供研究依据^[25]。此外, 基因的水平转移在某种程度上驱动了根瘤内生细菌基因的多样性和适应性, 并可能对其在种或属水平上产生重要影响^[100]。

4 土壤生态中 NREs 的多样性

土壤中包含大量的微生物, 包括真菌、原生生物、古细菌、细菌和病毒, 这些土壤微生物在养分循环^[102]、维持土壤肥力及土壤碳封存^[103]方面起着至关重要的作用^[104]。研究表明土壤是根瘤相关微生物组组成的主要因素^[74], 不同土壤环境下其种植区内植物的内共生细菌也存在显著差异^[105]。

根瘤内的细菌多样性同时也会受到根际土壤细菌微生物群落的影响^[74], 且后者的丰富度显著高于前者^[106]。李静^[28]的研究结果显示, 土壤中微生物的相互作用网络比根瘤中的更为复杂; 黄土高原丘陵沟壑区根瘤、根际和块状土壤的细菌群落组成也存在显著差异^[107]。Yang 等^[108]的研究结果也证明根际土壤中的植物生长促进根际细菌 (plant growth promoting rhizobacteria, PGPR) 比块状土壤中更为丰富。这可能是特定细菌类群在不同生态位中分化以及宿主植物对细菌类群积极过滤的结果^[28,109]。基于这些研究, 可以通过探究根际土壤、根瘤内以及种子内的细菌多样性找出在这 3 个生态位中共同存在的 NREs 类群, 分析其存在的价值和

意义。这对于进一步揭示 NREs 如何促进植物生长以及在宿主植物中如何发挥作用具有重大的参考价值。

5 应用潜力

NREs 的广泛研究为农业的发展提供了新的应用前景。例如, 利用 NREs 在根系分泌模式、增强土壤养分状况和调节根际微生物群中的作用^[61]与根瘤菌共同构建合成菌剂, 可促进豆科植物结瘤率, 提高根瘤菌的固氮效率, 进而促进宿主植物的生长发育, 提高豆类种子的蛋白质含量和油脂含量, 提升生物肥料的有效性^[58], 增强豆科植物在盐碱胁迫等不良环境下的生产力^[55,68-69], 这对促进农业的可持续发展至关重要^[110]。通过利用 NREs 可以抑制病原菌的生长, 提高宿主植物的抗病能力。研究证明 *Pseudomonas*、沙雷氏菌属 (*Serratia*)、*Bacillus* 和 *Burkholderia* 的细菌菌株是全局耐药的潜在诱导剂^[65], 利用它们也可促进医药产业的发展; 利用根瘤菌和 NREs 的位点特异性优势可能有助于在不同栖息地开发和应用特异性接种物^[111]; 通过添加特定的 NREs 来改良土壤, 管理土壤以促进有益微生物的生长^[104]等。此外, 以固氮菌为核心筛选出少量的“辅助菌”, 构建精简且高效的合成微生物菌群 (microbial synthetic communities, SynComs) 可提高宿主植物对病害的抵抗能力, 增强植物健康^[112]。利用 SynComs 还可以构建生物传感器, 该技术可以在生物传感器系统中使用基因编辑或天然微生物群落来捕获生物信号并将其转换为数字输出^[113], 将微观信息进行可视化处理, 更直观地呈现结果。

6 总结与展望

NREs 在豆科植物根瘤中的作用越来越受到关注, 它们与根瘤菌的相互作用对植物生长和健康具有重要影响。通过深入研究这些微生物的 NREs 在豆科植物根瘤中的作用日益受到关注, 它们与根瘤菌的相互作用对植物生长和健

康具有重要影响。通过深入研究这些微生物的互作机制将有助于推动可持续农业的发展。未来需要更多的实证研究来推动这一领域的进步, 发掘其在农业和生态系统中的应用潜力。

本文总结了豆科植物根瘤中 NREs 的遗传多样性分类及其生态功能方面的研究进展, 特别关注了 NREs 进入根瘤的途径以及与根瘤菌的互作机制。目前, NREs 方面的研究已取得一定进展, 但在将这些基础知识应用于实际豆科植物农田生产并显著提高其结瘤固氮能力方面仍存在许多知识空白。为了填补这些空白, 未来仍需探索并解答许多关键问题, 包括: (1) 豆科植物招募 NREs 进入根瘤的遗传基础, 以及在不同植物器官(根和根瘤)中采用的定殖机制; (2) 植物-内生细菌相互作用如何调节根瘤器官发生和发育? 微生物介导对根瘤产生的影响, 具体是微生物-微生物的作用, 还是宿主植物-微生物的作用? (3) NREs 在延缓根瘤衰老方面的可能机制和发挥的作用; (4) 利用功能基因组学等方法, 进一步研究 NREs 的功能基因组, 以解码其在根瘤中的具体功能; (5) 筛选根瘤中的内生细菌以构建最精简的 SynComs, 高效促进植物生长; (6) 基于大数据的人工智能技术结合新兴的分析策略, 如网络模块分析、代谢模型构建和预测等来探究微生物生态网络。本综述为理解豆科植物-根瘤菌-非根瘤菌相互作用提供了新的视角, 并为农业可持续发展提供了理论基础和实践指导。

作者贡献声明

郝紫薇: 论文撰写与修改; 任明霞: 论文审阅与修订; 艾加敏、柳晓东: 论文修改与校对; 姜影影: 对论文修改提供建议; 邓振山: 获取基金, 对论文撰写提供思路及指导, 并对论文修改提供建议。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] MARTIN FM, UROZ S, BARKER DG. Ancestral alliances: plant mutualistic symbioses with fungi and bacteria[J]. *Science*, 2017, 356(6340): eaad4501.
- [2] MUKHERJEE A, SINGH BN, KAUR S, SHARMA M, FERREIRA DE ARAÚJO AS, PEREIRA APDA, MORYA R, PUOPOLO G, MELO VMM, VERMA JP. Unearthing the power of microbes as plant microbiome for sustainable agriculture[J]. *Microbiological Research*, 2024, 286: 127780.
- [3] FAN X, GE AH, QI S, GUAN Y, WANG R, YU N, WANG E. Root exudates and microbial metabolites: signals and nutrients in plant-microbe interactions[J/OL]. *Science China Life Sciences*, 2025: 1-13. (2025-3-11). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.5841.Q.20250312.0640.004.html>.
- [4] ANDREWS M, ANDREWS ME. Specificity in legume-rhizobia symbioses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(4): 705.
- [5] 肖爱芳. 百脉根共生信号转导途径中相关蛋白的功能及调控机制[D]. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2018.
XIAO AF. Functions and regulation mechanisms of proteins involved in symbiotic signaling pathway in *Lotus japonicus*[D]. Wuhan: Doctoral Dissertation of Huazhong Agricultural University, 2018 (in Chinese).
- [6] OLDROYD GE, MURRAY JD, POOLE PS, DOWNIE JA. The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis[J]. *Annual Review of Genetics*, 2011, 45: 119-144.
- [7] CAI Z, XIAN P, CHENG Y, ZHONG Y, YANG Y, ZHOU Q, LIAN T, MA Q, NIAN H, GE L. MOTHER-OF-FT-AND-TFL1 regulates the seed oil and protein content in soybean[J]. *New Phytologist*, 2023, 239(3): 905-919.
- [8] 陈勇, 李嘉杰, 郑丹菁, 罗树凯, 孟诗原, 钱磊, 代色平. 不同花色洋紫荆花瓣花青素和类黄酮物质组成和含量的变化[J]. *植物科学学报*, 2024, 42(1): 96-103.
CHEN Y, LI JJ, ZHENG DJ, LUO SK, MENG SY, QIAN L, DAI SP. Composition and content of anthocyanins and flavonoids in purple-red, pink, and white petals of *Bauhinia variegata* L.[J]. *Plant Science Journal*, 2024, 42(1): 96-103 (in Chinese).
- [9] 欧二绫, 曾庆飞, 韦鑫, 韦兴迪, 冉伟男, 龙忠富. 贵州山地三种野生豆科牧草根瘤菌资源及促生菌株筛选[J/OL]. *分子植物育种*, 2024: 1-17. (2024-12-31). <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20241230.1815.006>.
OU EL, ZENG QF, WEI X, WEI XD, RAN WN, LONG ZF. Screening of three wild leguminous forage *Rhizobium* resources and growthpromoting strains in Guizhou mountainous area[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2024: 1-17. (2024-12-31). <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20241230.1815.006> (in Chinese).
- [10] 王雪梅, 闫帮国, 王莹燕, 黄天志, 王立东, 白如霞. 本地种山合欢和外来种银合欢根系内细菌群落特征[J/OL]. *生态学报*, 2025: 1-14. (2025-01-07). <https://link.cnki.net/doi/10.20103/j.stxb.202404110792>.
WANG XM, YAN BG, WANG YY, HUANG TZ, WANG LD, BAI RX. Characteristics of root bacterial community

- of native *Albizia kalkora* and exotic *Leucaena leucocephala*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2025: 1-14. (2025-01-07). <https://link.cnki.net/doi/10.20103/j.stxb.202404110792> (in Chinese).
- [11] 黄璐瑶, 王冰玉, 邢博翰, 贺永贵, 郑桓, 张国彬, 刁瑾昆. 黄芪甲苷抑制缺锌诱导的线粒体自噬发挥心肌保护作用[J]. *中国药理学杂志*, 2025, 60(10): 1039-1049. HUANG LY, WANG BY, XING BH, HE YG, ZHENG H, ZHANG GB, XI JK. Astragaloside inhibits mitochondrial autophagy induced by zinc deficiency and exerts myocardial protective effect[J]. *Chinese Pharmaceutical Journal*, 2025, 60(10): 1039-1049 (in Chinese).
- [12] 刘畅, 马文欣, 虎娜, 刘自钰, 穆胜, 刘永杰, 马会明. 复方甘草酸苷调节肥胖大鼠睾丸组织凋亡和类固醇合成相关因子表达的作用[J]. *中草药*, 2025, 56(6): 2025-2033. LIU C, MA WX, HU N, LIU ZY, MU S, LIU YJ, MA HM. Role of compound glycyrrhizin in regulating apoptosis and expression of steroid synthesis-related factors in testicular tissues of obese rats[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2025, 56(6): 2025-2033 (in Chinese).
- [13] SHARAF H, RODRIGUES RR, MOON J, ZHANG B, MILLS K, WILLIAMS MA. Unprecedented bacterial community richness in soybean nodules vary with cultivar and water status[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 63.
- [14] 郭鑫, 焦博, 吴必聪, 张誉, 陈复生, 郭兴凤, 王强. 微波预处理对水酶法提取花生油和花生蛋白得率的影响[J]. *中国食品学报*, 2025, 25(4): 279-288. GUO X, JIAO B, WU BC, ZHANG Y, CHEN FS, GUO XF, WANG Q. Effect of microwave pretreatment on the yield of peanut oil and peanut protein extracted by aqueous enzymatic extraction[J]. *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 2025, 25(4): 279-288 (in Chinese).
- [15] 张卫卫, 吴安昌, 程婷婷, 陈军, 周传胜. 大豆专用肥的制备及应用性能探讨[J]. *肥料与健康*, 2020, 47(3): 10-14. ZHANG WW, WU AC, CHENG TT, CHEN J, ZHOU CS. Discussion on the preparation and application performance of special fertilizer for soybean[J]. *Fertilizer & Health*, 2020, 47(3): 10-14 (in Chinese).
- [16] De MEYER SE, De BEUF K, VEKEMAN B, WILLEMS A. A large diversity of non-rhizobial endophytes found in legume root nodules in Flanders (Belgium)[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 83: 1-11.
- [17] MARTÍNEZ-HIDALGO P, HIRSCH AM. The nodule microbiome: N₂-fixing rhizobia do not live alone[J]. *Phytobiomes Journal*, 2017, 1(2): 70-82.
- [18] 艾加敏. 白刺花根瘤中非根瘤菌与根瘤菌组装、演替及其互作关系研究[D]. 延安: 延安大学硕士学位论文, 2023. AI JM. Assembly, succession and interaction between non-rhizobium and rhizobium in nodules of *Sophora davidii* (Franch.) Skeels[D]. Yan'an: Master's Thesis of Yan'an University, 2023 (in Chinese).
- [19] 邓振山, 李军. 豆科植物根瘤中非共生的内生菌遗传多样性研究进展[J]. *微生物学杂志*, 2012, 32(4): 63-68. DENG ZS, LI J. Genetic diversity of nonsymbiosis endophytic bacteria in leguminous root nodules[J]. *Journal of Microbiology*, 2012, 32(4): 63-68 (in Chinese).
- [20] LIU J, WANG ET, REN DW, CHEN WX. Mixture of endophytic *Agrobacterium* and *Sinorhizobium meliloti* strains could induce nonspecific nodulation on some woody legumes[J]. *Archives of Microbiology*, 2010, 192(3): 229-234.
- [21] PEIX A, RAMÍREZ-BAHENA MH, VELÁZQUEZ E, BEDMAR EJ. Bacterial associations with legumes[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2014, 34(1/2/3): 17-42.
- [22] KANDEL SL, JOUBERT PM, DOTY SL. Bacterial endophyte colonization and distribution within plants[J]. *Microorganisms*, 2017, 5(4): 77.
- [23] MCNALLY CP, BORENSTEIN E. Metabolic model-based analysis of the emergence of bacterial cross-feeding via extensive gene loss[J]. *BMC Systems Biology*, 2018, 12(1): 69.
- [24] ZHANG B, DU N, LI Y, SHI P, WEI G. Distinct biogeographic patterns of rhizobia and non-rhizobial endophytes associated with soybean nodules across China[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 643: 569-578.
- [25] LI JH, WANG ET, CHEN WF, CHEN WX. Genetic diversity and potential for promotion of plant growth detected in nodule endophytic bacteria of soybean grown in Heilongjiang Province of China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(1): 238-246.
- [26] LI L, SINKKO H, MONTONEN L, WEI G, LINDSTRÖM K, RÄSÄNEN LA. Biogeography of symbiotic and other endophytic bacteria isolated from medicinal *Glycyrrhiza* species in China[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 79(1): 46-68.
- [27] XIAO X, CHEN W, ZONG L, YANG J, JIAO S, LIN Y, WANG E, WEI G. Two cultivated legume plants reveal the enrichment process of the microbiome in the rhizocompartments[J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26(6): 1641-1651.
- [28] 李静. 陕北地区白刺花根瘤内生菌遗传多样性及其促生特性研究[D]. 延安: 延安大学硕士学位论文, 2022. LI J. Genetic diversity and growth promoting characteristics of endophytic bacteria from *Sophora davidii* (Franch.) Skeels root nodules in northern Shaanxi[D]. Yan'an: Master's Thesis of Yan'an University, 2022 (in Chinese).
- [29] PAAU AS, BLOCH CB, BRILL WJ. Developmental fate of *Rhizobium meliloti* bacteroids in alfalfa nodules[J]. *Journal of Bacteriology*, 1980, 143(3): 1480-1490.
- [30] PHILIPSON MN, BLAIR ID. Bacteria in clover root tissue[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 1957, 3(2): 125-129.
- [31] De LAJUDIE P, WILLEMS A, NICK G, MOHAMED SH, TORCK U, COOPMAN R, FILALI-MALTOUF A, KERSTERS K, DREYFUS B, LINDSTRÖM K, GILLIS M. *Agrobacterium* bv. 1 strains isolated from nodules of tropical legumes[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 1999, 22(1): 119-132.
- [32] MHAMDI R, MRABET M, LAGUERRE G, TIWARI R, AOUBANI ME. Colonization of *Phaseolus vulgaris*

- nodules by *Agrobacterium*-like strains[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2005, 51(2): 105-111.
- [33] MRABET M, MNASRI B, ROMDHANE SB, LAGUERRE GL, AOUANI ME, MHAMDI R. *Agrobacterium* strains isolated from root nodules of common bean specifically reduce nodulation by *Rhizobium gallicum*[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2006, 56(2): 304-309.
- [34] TOKALA RK, STRAP JL, JUNG CM, CRAWFORD DL, SALOVE MH, DEOBALD LA, BAILEY JF, MORRA MJ. Novel plant-microbe rhizosphere interaction involving *Streptomyces lydicus* WYEC108 and the pea plant (*Pisum sativum*)[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(5): 2161-2171.
- [35] KUKLINSKY-SOBRA L, ARAÚJO WL, MENDES R, PIZZIRANI-KLEINER AA, AZEVEDO JL. Isolation and characterization of endophytic bacteria from soybean (*Glycine max*) grown in soil treated with glyphosate herbicide[J]. *Plant and Soil*, 2005, 273(1/2): 91-99.
- [36] 邓振山. 西北地区苦马豆根瘤中内生细菌遗传多样性及其促植物生长特性的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学博士学位论文, 2010.
- DENG ZS. Genetic diversity of endophytic bacteria and their potential for promotion of plant growth within nodules of the *Sphaerophysa salsula* grown in Northwestern China[D]. Yangling: Doctoral Dissertation of Northwest A&F University, 2010 (in Chinese).
- [37] KAN FL, CHEN ZY, WANG ET, TIAN CF, SUI XH, CHEN WX. Characterization of symbiotic and endophytic bacteria isolated from root nodules of herbaceous legumes grown in Qinghai-Xizang plateau and in other zones of China[J]. *Archives of Microbiology*, 2007, 188(2): 103-115.
- [38] BENHIZIA Y, BENHIZIA H, BENGUEDOUAR A, MURESU R, GIACOMINI A, SQUARTINI A. *Gamma proteobacteria* can nodulate legumes of the genus *Hedysarum*[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2004, 27(4): 462-468.
- [39] ESMA T, AHLEM R, BOUTHEINA T, SOUMIA S, RAZIKA G, HAYET B, YACINE B, AMMAR B. Contribution to the study of the relationship between gammaproteobacteria and rhizobia in legume species of the genus *Hedysarum*[J]. *Legume Research-an International Journal*, 2020, 43(6): 872-877.
- [40] MURESU R, POLONE E, SULAS L, BALDAN B, TONDELLO A, DELOGU G, CAPPUCINELLI P, ALBERGHINI S, BENHIZIA Y, BENHIZIA H, BENGUEDOUAR A, MORI B, CALAMASSI R, DAZZO FB, SQUARTINI A. Coexistence of predominantly nonculturable rhizobia with diverse, endophytic bacterial taxa within nodules of wild legumes[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 63(3): 383-400.
- [41] MHAMDI R, LAGUERRE G, AOUANI ME, MARS M, AMARGER N. Different species and symbiotic genotypes of field rhizobia can nodulate *Phaseolus vulgaris* in Tunisian soils[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2002, 41(1): 77-84.
- [42] 石晴, 汪芳芳, 徐伟慧, 陈文晶, 常春玲, 胡云龙, 王志刚. 东北早晚熟菜豆根际与根瘤微生物差异及根瘤菌固氮能力[J]. *微生物学报*, 2025, 65(2): 567-581.
- SHI Q, WANG FF, XU WH, CHEN WJ, CHANG CL, HU YL, WANG ZG. Differences of rhizosphere and root nodule microorganisms between early and late maturing varieties of *Phaseolus vulgaris* in Northeast China and nitrogen-fixing capacity of rhizobia[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(2): 567-581 (in Chinese).
- [43] 成婷婷, 朱攀攀, 周涛, 张永萍, 王崇敏, 李军. 基于高通量测序分析苗药血人参根和根瘤内生菌的多样性[J]. *中药材*, 2024, 47(1): 33-38.
- CHENG TT, ZHU PP, ZHOU T, ZHANG YP, WANG CM, LI J. Utilizing high-throughput sequencing to analyze the diversity of endophytic bacteria in the roots and root nodules of the Miao medicine *Indigofera stachyodes* Lindl.[J]. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2024, 47(1): 33-38 (in Chinese).
- [44] NEW FN, BRITO IL. What is metagenomics teaching us, and what is missed[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2020, 74: 117-135.
- [45] ZHOU Y, LIU M, YANG J. Recovering metagenome-assembled genomes from shotgun metagenomic sequencing data: methods, applications, challenges, and opportunities[J]. *Microbiological Research*, 2022, 260: 127023.
- [46] TEELING H, GLÖCKNER FO. Current opportunities and challenges in microbial metagenome analysis: a bioinformatic perspective[J]. *Briefings in Bioinformatics*, 2012, 13(6): 728-742.
- [47] 汪芳芳, 孙秀娟, 徐伟慧, 陈文晶, 胡云龙, 王志刚. 大豆根瘤内生菌合成菌群对根系微生物群落的影响[J]. *中国油料作物学报*, 2025, 47(1): 192-203.
- WANG FF, SUN XJ, XU WH, CHEN WJ, HU YL, WANG ZG. Synthetic flora of soybean endophytes alter root microbial community structure and function[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2025, 47(1): 192-203 (in Chinese).
- [48] BROWN SP, GRILLO MA, PODOWSKI JC, HEATH KD. Soil origin and plant genotype structure distinct microbiome compartments in the model legume *Medicago truncatula*[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 139.
- [49] ZHANG W, LUO X, MEI YZ, YANG Q, ZHANG AY, CHEN M, MEI Y, MA CY, DU YC, LI M, ZHU Q, SUN K, XU FJ, DAI CC. Priming of rhizobial nodulation signaling in the mycosphere accelerates nodulation of legume hosts[J]. *New Phytologist*, 2022, 235(3): 1212-1230.
- [50] 任明霞, 李静, 艾加敏, 柳晓东, 姜影影, 邓振山. 白刺花根瘤中分离细菌的物种多样性及其促生效应[J]. *微生物学报*, 2024, 64(8): 2940-2954.
- REN MX, LI J, AI JM, LIU XD, JIANG YY, DENG ZS. Species diversity and plant growth-promoting effects of bacteria isolated from the root nodules of *Sophora davidii*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(8): 2940-2954 (in Chinese).
- [51] HNINI M, AURAG J. Prevalence, diversity and applications potential of nodules endophytic bacteria: a systematic review[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1386742.

- [52] WANG M, GE AH, MA X, WANG X, XIE Q, WANG L, SONG X, JIANG M, YANG W, MURRAY JD, WANG Y, LIU H, CAO X, WANG E. Dynamic root microbiome sustains soybean productivity under unbalanced fertilization[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 1668.
- [53] FAVERO VO, CARVALHO RH, MOTTA VM, LEITE ABC, COELHO MRR, XAVIER GR, RUMJANEK NG, URQUIAGA S. *Bradyrhizobium* as the only rhizobial inhabitant of mung bean (*Vigna radiata*) nodules in tropical soils: a strategy based on microbiome for improving biological nitrogen fixation using bio-products[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 11: 602645.
- [54] YU YH, CROSBIE DB, MARÍN ARANCIBIA M. *Pseudomonas* in the spotlight: emerging roles in the nodule microbiome[J]. *Trends in Plant Science*, 2025, 30(5): 461-470.
- [55] EGAMBERDIEVA D, WIRTH SJ, SHURIGIN VV, HASHEM A, ABD ALLAH EF. Endophytic bacteria improve plant growth, symbiotic performance of chickpea (*Cicer arietinum* L.) and induce suppression of root rot caused by *Fusarium solani* under salt stress[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1887.
- [56] ASERSE AA, RÄSÄNEN LA, ASEFFA F, HAILEMARIAM A, LINDSTRÖM K. Diversity of sporosymbionts and nonsymbiotic endophytic bacteria isolated from nodules of woody, shrub, and food legumes in Ethiopia[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2013, 97(23): 10117-10134.
- [57] DENG ZS, ZHAO LF, KONG ZY, YANG WQ, LINDSTRÖM K, WANG ET, WEI GH. Diversity of endophytic bacteria within nodules of the *Sphaerophysa salsula* in different regions of Loess Plateau in China[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 76(3): 463-475.
- [58] DHOLE AM, SHELAT HN, PATEL HK, JHALA YK. Evaluation of the co-inoculation effect of *Rhizobium* and plant growth promoting non-rhizobial endophytes on *Vigna radiata*[J]. *Current Microbiology*, 2023, 80(5): 167.
- [59] LI M, LI Y, CHEN WF, SUI XH, LI Y Jr, LI Y, WANG ET, CHEN WX. Genetic diversity, community structure and distribution of rhizobia in the root nodules of *Caragana* spp. from arid and semi-arid alkaline deserts, in the north of China[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2012, 35(4): 239-245.
- [60] DENG ZS, KONG ZY, ZHANG BC, ZHAO LF. Insights into non-symbiotic plant growth promotion bacteria associated with nodules of *Sphaerophysa salsula* growing in Northwestern China[J]. *Archives of Microbiology*, 2020, 202(2): 399-409.
- [61] DEBNATH S, CHAKRABORTY S, LANGTHASA M, CHOURE K, AGNIHOTRI V, SRIVASTAVA A, RAI PK, TILWARI A, MAHESHWARI DK, PANDEY P. Non-rhizobial nodule endophytes improve nodulation, change root exudation pattern and promote the growth of lentil, for prospective application in fallow soil[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1152875.
- [62] YU YH, KURTENBACH J, CROSBIE D, BRACHMANN A, MARÍN ARANCIBIA M. *Pseudomonas* species isolated from *Lotus* nodules are genetically diverse and promote plant growth[J]. *Environmental Microbiology*, 2025, 27(3): e70066.
- [63] HOSSAIN MS, FRITH C, BHATTACHARYYA SS, DELAUNE PB, GENTRY TJ. Isolation and characterization of bacterial endophytes from small nodules of field-grown peanut[J]. *Microorganisms*, 2023, 11(8): 1941.
- [64] ZHAO L, XU Y, LAI X. Antagonistic endophytic bacteria associated with nodules of soybean (*Glycine max* L.) and plant growth-promoting properties[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2018, 49(2): 269-278.
- [65] TOKGÖZ S, LAKSHMAN DK, GHOZLAN MH, PINAR H, ROBERTS DP, MITRA A. Soybean nodule-associated non-rhizobial bacteria inhibit plant pathogens and induce growth promotion in tomato[J]. *Plants (Basel)*, 2020, 9(11): 1494.
- [66] ZAID DSH. 贝莱斯芽孢杆菌 HNA3 抗真菌活性和促进植物生长的基因组分析和分子机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2023.
ZAID DSH. Genomic insights and molecular mechanisms investigation of antifungal activity and plant growth promotion of *Bacillus velezensis* HNA3[D]. Wuhan: Doctoral Dissertation of Huazhong Agricultural University, 2023 (in Chinese).
- [67] VEZZA ME, PRAMPARO RDP, WEVAR OLLER AL, AGOSTINI E, TALANO MA. Promising co-inoculation strategies to reduce arsenic toxicity in soybean[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, 29(58): 88066-88077.
- [68] BEN GAIED R, SBISSI I, TARHOUNI M, BRÍGIDO C. Bacterial endophytes from legumes native to arid environments are promising tools to improve *Mesorhizobium*-chickpea symbiosis under salinity[J]. *Biology (Basel)*, 2024, 13(2): 96.
- [69] NOORI F, ETESAMI H, NAJAFI ZARINI H, KHOSHKHOLGH-SIMA NA, HOSSEINI SALEKDEH G, ALISHAHI F. Mining alfalfa (*Medicago sativa* L.) nodules for salinity tolerant non-rhizobial bacteria to improve growth of alfalfa under salinity stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 162: 129-138.
- [70] 艾加敏, 李静, 任明霞, 余天飞, 郑超超, 柳晓东, 姜影影, 赵瑞华, 邓振山. 白刺花根瘤菌与非根瘤菌在不同培养条件下互作模式的转变[J]. *微生物学报*, 2022, 62(9): 3558-3575.
AI JM, LI J, REN MX, YU TF, ZHENG CC, LIU XD, JIANG YY, ZHAO RH, DENG ZS. Transformation of the interaction pattern between rhizobia and non-rhizobia of *Sophora davidii* under different culture conditions[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(9): 3558-3575 (in Chinese).
- [71] MAYHOOD P, MIRZA BS, NOJIRI H. Soybean root nodule and rhizosphere microbiome: distribution of rhizobial and nonrhizobial endophytes[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2021, 87(10): e02884-02820.
- [72] HASSEN AI, MUEMA EK, DIALE MO, MPAI T, BOPAPE FL. Non-rhizobial endophytes (NREs) of the

- nodule microbiome have synergistic roles in beneficial tripartite plant-microbe interactions[J]. *Microorganisms*, 2025, 13(3): 518.
- [73] 任明霞, 艾加敏, 张瑞丽, 李洋, 邓振山. 豆科植物根瘤衰老机制与影响因素研究进展[J]. *微生物学报*, 2024, 64(12): 4701-4726.
REN MX, AI JM, ZHANG RL, LI Y, DENG ZS. Research progress in mechanism and influencing factors of root nodule senescence in leguminous plants[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(12): 4701-4726 (in Chinese).
- [74] LEITE J, FISCHER D, ROUWS LF, FERNANDES-JÚNIOR PI, HOFMANN A, KUBLIK S, SCHLOTER M, XAVIER GR, RADL V. Cowpea nodules harbor non-rhizobial bacterial communities that are shaped by soil type rather than plant genotype[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 7: 2064.
- [75] ZGADZAJ R, JAMES EK, KELLY S, KAWAHARADA Y, DE JONGE N, JENSEN DB, MADSEN LH, RADUTOIU S. A legume genetic framework controls infection of nodules by symbiotic and endophytic bacteria[J]. *PLoS Genetics*, 2015, 11(6): e1005280.
- [76] GUNDEL PE, RUDGERS JA, GHERSA CM. Incorporating the process of vertical transmission into understanding of host-symbiont dynamics[J]. *Oikos*, 2011, 120(8): 1121-1128.
- [77] CHEN L, BAO H, YANG J, HUO Y, ZHANG J, FANG R, ZHANG L. Dynamics of rice seed-borne bacteria from acquisition to seedling colonization[J]. *Microbiome*, 2024, 12(1): 253.
- [78] SHAO J, MIAO Y, LIU K, REN Y, XU Z, ZHANG N, FENG H, SHEN Q, ZHANG R, XUN W. Rhizosphere microbiome assembly involves seed-borne bacteria in compensatory phosphate solubilization[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 159: 108273.
- [79] SHADE A, JACQUES MA, BARRET M. Ecological patterns of seed microbiome diversity, transmission, and assembly[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2017, 37: 15-22.
- [80] GARRIDO-SANZ D, KEEL C. Seed-borne bacteria drive wheat rhizosphere microbiome assembly *via* niche partitioning and facilitation[J]. *Nature Microbiology*, 2025, 10(5): 1130-1144.
- [81] MORALES MOREIRA ZP, HELGASON BL, GERMIDA JJ. Assembly and potential transmission of the *Lens culinaris* seed microbiome[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2022, 97(12): fiab166.
- [82] SIBPONKRUNG S, KONDO T, TANAKA K, TITABUTR P, BOONKERD N, YOSHIDA KI, TEAUMROONG N. Co-inoculation of *Bacillus velezensis* strain S141 and *Bradyrhizobium* strains promotes nodule growth and nitrogen fixation[J]. *Microorganisms*, 2020, 8(5): 678.
- [83] ZENG X, ZOU Y, ZHENG J, QIU S, LIU L, WEI C. Quorum sensing-mediated microbial interactions: mechanisms, applications, challenges and perspectives[J]. *Microbiological Research*, 2023, 273: 127414.
- [84] SCHWAB M, BERGONZI C, SAKKOS J, STALEY C, ZHANG Q, SADOWSKY MJ, AKSAN A, ELIAS M. Signal disruption leads to changes in bacterial community population[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 611.
- [85] SANCHEZ-CONTRERAS M, BAUER WD, GAO M, ROBINSON JB, ALLAN DOWNIE J. Quorum-sensing regulation in rhizobia and its role in symbiotic interactions with legumes[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2007, 362(1483): 1149-1163.
- [86] GOSAI J, ANANDHAN S, BHATTACHARJEE A, ARCHANA G. Elucidation of quorum sensing components and their role in regulation of symbiotically important traits in *Ensifer* nodulating pigeon pea[J]. *Microbiological Research*, 2020, 231: 126354.
- [87] LI Y, LI R, LIU R, SHI J, QIU X, LEI J, ZHAO X, WANG C, GE M, XU H, MIAO P, LI Z, YI K, LIAO H, ZHONG Y. A simplified SynCom based on core-helper strain interactions enhances symbiotic nitrogen fixation in soybean[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2025, 67(6): 1582-1598.
- [88] ARONEY STN, POOLE PS, SÁNCHEZ-CAÑIZARES C. Rhizobial chemotaxis and motility systems at work in the soil[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 725338.
- [89] BRENCIC A, WINANS SC. Detection of and response to signals involved in host-microbe interactions by plant-associated bacteria[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2005, 69(1): 155-194.
- [90] HAN Q, ZHU G, QIU H, LI M, ZHANG J, WU X, XIAO R, ZHANG Y, YANG W, TIAN B, XU L, ZHOU J, LI Y, WANG Y, BAI Y, LI X. Quality traits drive the enrichment of *Massilia* in the rhizosphere to improve soybean oil content[J]. *Microbiome*, 2024, 12(1): 224.
- [91] ZHENG Y, CAO X, ZHOU Y, MA S, WANG Y, LI Z, ZHAO D, YANG Y, ZHANG H, MENG C, XIE Z, SUI X, XU K, LI Y, ZHANG CS. Purines enrich root-associated *Pseudomonas* and improve wild soybean growth under salt stress[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 3520.
- [92] WAHBI S, MAGHRAOUI T, HAFIDI M, SANGUIN H, OUFDOU K, PRIN Y, DUPONNOIS R, GALIANA A. Enhanced transfer of biologically fixed N from faba bean to intercropped wheat through mycorrhizal symbiosis[J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, 107: 91-98.
- [93] HE J, ZHANG L, VAN DINGENEN J, DESMET S, GOORMACHTIG S, CALONNE-SALMON M, DECLERCK S. Arbuscular mycorrhizal hyphae facilitate rhizobia dispersal and nodulation in legumes[J]. *The ISME Journal*, 2024, 18(1): wrac185.
- [94] SHEN D, MICIC N, VENADO RE, BJARNHOLT N, CROCOLL C, PERSSON DP, SAMWALD S, KOPRIVA S, WESTHOFF P, METZGER S, NEUMANN U, NAKANO RT, MARÍN ARANCIBIA M, ANDERSEN TG. Apoplastic barriers are essential for nodule formation and nitrogen fixation in *Lotus japonicus*[J]. *Science*, 2025, 387(6740): 1281-1286.

- [95] BAPTESTE E, O'MALLEY MA, BEIKO RG, ERESHEFSKY M, GOGARTEN JP, FRANKLIN-HALL L, LAPOINTE FJ, DUPRÉ J, DAGAN T, BOUCHER Y, MARTIN W. Prokaryotic evolution and the tree of life are two different things[J]. *Biology Direct*, 2009, 4: 34.
- [96] 焦健, 田长富. 根瘤菌共生固氮能力的进化模式[J]. *微生物学通报*, 2019, 46(2): 388-397.
JIAO J, TIAN CF. Evolution of rhizobial nodulation and nitrogen fixation[J]. *Microbiology China*, 2019, 46(2): 388-397 (in Chinese).
- [97] SOUCY SM, HUANG J, GOGARTEN JP. Horizontal gene transfer: building the web of life[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2015, 16(8): 472-482.
- [98] ZAKHIA F, JEDER H, WILLEMS A, GILLIS M, DREYFUS B, DE LAJUDIE P. Diverse bacteria associated with root nodules of spontaneous legumes in Tunisia and first report for *nif* H-like gene within the genera *Microbacterium* and *Starkeya*[J]. *Microbial Ecology*, 2006, 51(3): 375-393.
- [99] ZHAO L, XU Y, SUN R, DENG Z, YANG W, WEI G. Identification and characterization of the endophytic plant growth promoter *Bacillus cereus* strain mq23 isolated from *Sophora alopecuroides* root nodules[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2011, 42(2): 567-575.
- [100] XU L, ZHANG Y, WANG L, CHEN W, WEI G. Diversity of endophytic bacteria associated with nodules of two indigenous legumes at different altitudes of the Qilian Mountains in China[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2014, 37(6): 457-465.
- [101] DHOLE A, SHELAT H, VYAS R, JHALA Y, BHANGE M. Endophytic occupation of legume root nodules by *nif* H-positive non-rhizobial bacteria, and their efficacy in the groundnut (*Arachis hypogaea*)[J]. *Annals of Microbiology*, 2016, 66(4): 1397-1407.
- [102] PHILIPPOT L, CHENU C, KAPPLER A, RILLIG MC, FIERER N. The interplay between microbial communities and soil properties[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2024, 22(4): 226-239.
- [103] PEPE-RANNEY C, CAMPBELL AN, KOECHLI CN, BERTHRONG S, BUCKLEY DH. Unearthing the ecology of soil microorganisms using a high resolution DNA-SIP approach to explore cellulose and xylose metabolism in soil[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 703.
- [104] FIERER N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15(10): 579-590.
- [105] ZHANG J, WANG N, LI S, WANG J, FENG Y, WANG E, LI Y, YANG T, CHEN W. The effect of different rhizobial symbionts on the composition and diversity of rhizosphere microorganisms of chickpea in different soils[J]. *Plants (Basel)*, 2023, 12(19): 3421.
- [106] TAN Y, CUI Y, LI H, KUANG A, LI X, WEI Y, JI X. Diversity and composition of rhizospheric soil and root endogenous bacteria in *Panax notoginseng* during continuous cropping practices[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2017, 57(4): 337-344.
- [107] LI J, AI JM, LIU XD, JIANG YY, ZHENG CC, ZHAO RH, DENG ZS. Environmental filtering drives the establishment of the distinctive rhizosphere, bulk, and root nodule bacterial communities of *Sophora davidii* in hilly and Gully Regions of the Loess Plateau of China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 945127.
- [108] YANG Y, WANG N, GUO X, ZHANG Y, YE B. Comparative analysis of bacterial community structure in the rhizosphere of maize by high-throughput pyrosequencing[J]. *PLoS One*, 2017, 12(5): e0178425.
- [109] YUAN ZS, LIU F, LIU ZY, HUANG QL, ZHANG GF, PAN H. Structural variability and differentiation of niches in the rhizosphere and endosphere bacterial microbiome of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*)[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 1574.
- [110] ABD-ALLA MH, NAFADY NA, HASSAN AA, BASHANDY SR. Isolation and characterization of non-rhizobial bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi from legumes[J]. *BMC Microbiology*, 2024, 24(1): 454.
- [111] HAKIM S, MIRZA BS, IMRAN A, ZAHEER A, YASMIN S, MUBEEN F, MCLEAN JE, MIRZA MS. Illumina sequencing of 16S rRNA tag shows disparity in rhizobial and non-rhizobial diversity associated with root nodules of mung bean (*Vigna radiata* L.) growing in different habitats in Pakistan[J]. *Microbiological Research*, 2020, 231: 126356.
- [112] QIAO Y, WANG Z, SUN H, GUO H, SONG Y, ZHANG H, RUAN Y, XU Q, HUANG Q, SHEN Q, LING N. Synthetic community derived from grafted watermelon rhizosphere provides protection for ungrafted watermelon against *Fusarium oxysporum* via microbial synergistic effects[J]. *Microbiome*, 2024, 12(1): 101.
- [113] YUAN J, ZHAO K, TAN X, XUE R, ZENG Y, RATTI C, TRIVEDI P. Perspective on the development of synthetic microbial community (SynCom) biosensors[J]. *Trends in Biotechnology*, 2023, 41(10): 1227-1236.