



综述 • Review

根瘤菌及其与植物共生机制研究进展

黄飞奕 李小龙

(贺州学院 食品与生物工程学院 广西 贺州 542899)

摘要 本篇报告深入探讨了根瘤菌与植物共生机制的研究进展。报告详尽阐述了根瘤菌的定义、分类、生物学特性, 以及它们与豆科植物共生关系的发现、共生信号传导、侵染过程、根瘤形成、固氮作用、环境适应性以及在农业可持续发展中的潜力。探讨根瘤菌共生系统的环境适应性, 以及如何通过接种根瘤菌来提高作物产量和品质, 促进农业生态系统的健康与稳定, 旨在增进人们对根瘤菌的认识, 拓展对根瘤菌研究与应用的视野。

关键词 根瘤菌; 共生; 固氮

文章编号 019-2024-0412

Research Progress on Rhizobia and Their Symbiotic Mechanism with Plants

Huang Feiyi, Li Xiaolong

(School of Food and Biological Engineering, Hezhou University, Hezhou 542899, China)

Abstract This report discusses the research progress of the symbiosis mechanism between rhizobia and plants. The report elaborates on the definition, classification, and biological characteristics of rhizobia, as well as the discovery of their symbiotic relationship with legumes, symbiotic signaling, infection processes, nodule formation, nitrogen fixation, environmental adaptability, and their potential for sustainable agricultural development. To explore the environmental adaptability of rhizobia symbiosis system, and how to improve crop yield and quality by inoculating rhizobia and promote the health and stability of agroecosystems, the aim is to enhance people's understanding of rhizobia and expand the horizon of rhizobia research and application.

Keywords Rhizobia; Symbiosis; Nitrogen fixation

收稿日期: 2024-09-11 录用日期: 2024-11-25

通讯作者: 李小龙; 单位: 贺州学院 食品与生物工程学院 广西 贺州

基金项目: 贺州学院校级课题 (HZUBS202108, 2023JSQD01)

引用格式: 黄飞奕, 李小龙. 根瘤菌及其与植物共生机制研究进展[J]. 现代精准农业快报, 2024, 2(1): 1-7.

1 根瘤菌概述

1.1 根瘤菌的定义与分类 根瘤菌是一类可以与豆科植物形成共生关系，在植株根部形成根瘤，而根瘤菌可以把空气中的氮气转化为氨，进而为宿主提供氮源^[1]。根瘤菌是一类能够与豆科植物根系形成共生关系的细菌，它们在自然界氮素循环中扮演着至关重要的角色。根据以宿主植物为中心的系统发育关系的现代系统分类^[2]，根瘤菌多属于 α - 和 β - 变形菌纲，包括根瘤菌属 (*Rhizobium*)、中华根瘤菌属 (*Sinorhizobium*)、中慢生根瘤菌属 (*Mesorhizobium*)、慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*) 和伯克氏菌属 (*Burkholderia*) 等^[3]。截至目前为止，发现了共 17 个属，近 130 多个种。它们都是革兰氏阴性、非孢子形成的好氧细菌^[4]。根瘤菌在提高土壤肥力，减少氮肥施用以及改善生态环境等方面发挥积极作用。

1.2 根瘤菌的生物学特性 根瘤菌是一类能够与豆科植物根系形成共生关系的细菌，其共生结瘤固氮的特性使得这种共生关系成为自然界中氮循环的重要组成部分^[5]。根瘤菌，作为与豆科植物共生并进行固氮作用的细菌的统称，具有杆状细胞结构。它们形成的菌落呈圆形，凸起且半透明，能分泌粘液。在酵母膏 - 甘露醇 - 无机盐 (YMA) 培养基上，这些菌落的直径通常为 4~8 mm，宽度在 2~5 mm，边缘不规则，表面微凸，颜色为灰白色^[6]，它在 2~3 d 的老龄培养液中的浊度会增大^[7]。多数根瘤菌菌株不能利用 3- 酮基乳糖，在牛肉膏蛋白胨上生长差，不能利用淀粉^[8]。根瘤菌是化能异养型细菌，它以各种碳水化合物和有机酸盐类作为碳源，没有气体产生。在含糖的培养基上生长时，多数会产生乳白色的胞外黏液^[9]。此外，根据根瘤菌在 YMA 培养基上生长速率的快慢，将根瘤菌分成快生型根瘤菌与慢生型根

瘤菌两类^[10]。慢生菌均产碱，快生菌多数产酸，少数产碱^[11]。生长曲线测定结果表明：根瘤菌菌株在培养 0~4 h 为迟缓期，4~24 h 为对数生长期，24 h 后进入稳定生长期^[12]。根瘤菌一般均能较好地利用单糖和双糖，且利用单糖的速度比利用双糖的快^[13]。

2 根瘤菌与植物共生的发现

在适当的条件下，根瘤菌能够侵入豆科植物的根部或茎部，并与之建立共生关系，形成固氮结瘤，进而将大气中的游离氮转化为植物可吸收利用的化合态氮^[14]。对根瘤菌与植物共生现象的早期观察和研究，为现代生物学和农业科学的发展奠定了坚实的基础。苜蓿根瘤菌能够将大气中的氮气固定为植物可以吸收和利用的氮化合物，促进了植物的生长和发育^[15]。张旭辉等^[16]研究发现，重茬豌豆接种根瘤菌后可提高植株株高、地上部生物量，促进豌豆生长。重茬障碍的重要原因是土壤养分的失衡，接种根瘤菌可增强光合作用，增加豌豆植株的生物量。李娜等^[17]研究发现田菁茎瘤固氮根瘤菌菌液浸种，可提高广金钱草植株生长期的叶绿素和含氮量，从而促进植株生长。杨振宇等^[18]使用根瘤菌菌剂接种黄芪，既促进有效成分积累，又提高了土壤养分水平和酶活性，可为黄芪专用菌肥的开发提供物质基础。黄荣韶^[19]对盆栽鸡骨草接种根瘤菌，接种处理能促进鸡骨草植株生长和分枝，提高其中的化学成分相思子碱的含量。研究表明，花生接种根瘤菌剂能够提高其种子和周围土壤中根瘤菌的数量，进而保证有效的结瘤和较高的花生产量^[20]。根瘤菌通过改善植株氮营养促进叶绿素合成、增强光系统活性，提高光合能力，进而促进干物质积累调控生长^[21]。

3 根瘤菌的共生信号传导

根瘤菌与豆科植物之间的共生涉及两者之间的信号交流, 引发这种交流的关键是植物分泌的类黄酮。根瘤菌侵入植物始于植物根部产生的黄酮类化合物, 它是结瘤基因转录激活的诱导剂, 与根瘤菌的结瘤基因 (*nod*、*noe* 和 *nol*) 上游的保守启动子 (Nod 盒) 结合^[22]。对于根毛侵染体系来说, 豆科植物首先向土壤中释放类黄酮, 类黄酮与根瘤菌的 Nod D 蛋白识别并结合, 诱导根瘤菌结瘤基因 (*Nod*) 表达合成结瘤因子 (*nod factors*, NF)^[23]。结瘤因子与植物根表的结瘤因子受体蛋白 (*nod factor receptor*, NFR) 正确识别后激活植物共生信号通路, 在该信号通路中 SymRK (*leucine-rich repeat receptor kinase*) 信号转导蛋白首先被诱导表达, 进而将信号传入根毛的细胞核中并经由 Ca^{2+} 振荡激活 Ca^{2+} 依赖蛋白激酶 CcMK。CcMK 方面通过调节与肌动蛋白重排相关的 Nap1 蛋白及转录调节因子 NSP1、NSP2 和 NIN (*nodule inception*) 的表达而调控侵染线在根毛中的形成及延伸, 另一方面通过细胞分裂素等信号分子调节转录调节因子 NSP1、NSP2 和 NIN 的表达而调控根部皮层细胞分裂促进根瘤原基形成, 为根瘤菌侵入根瘤原基细胞做准备^[24]。此外, 根瘤菌胞外多糖 EPS (*exopolysaccharides*) 作为侵染线基质的重要组成部分参与到了侵染线的延伸过程中, 同时作为植物防御体系抑制剂提高了根瘤菌在侵染线和根瘤细胞中的存活率和共生效率^[25]。

4 根瘤菌侵染过程与根瘤形成

4.1 根瘤菌的侵染 根瘤菌的侵染主要有三种方式: 根毛侵染, 表皮裂缝侵染和表皮细胞间质侵染^[26]。根瘤菌侵染植物根系的过程是共生机制研究中的关键环节, 它涉及一系列复杂的

生物学事件。首先, 根瘤菌通过识别植物根系分泌类黄酮类化合物, 启动侵染过程。当结瘤因子被位于植物体表面的受体识别后, 诱导细胞骨架重排, 引起根弯曲将根瘤菌包裹在内形成侵染室 (*infection chamber*)^[27], 菌株分裂增殖形成“侵染线”。根部细胞的细胞核向侵染线顶端移动, 微管沿着根毛纵向排列, 在根毛内形成侵染线-细胞质桥-细胞核的结构^[28], 伴随着侵染线的极性生长, 根瘤菌在细胞内不断分裂, 根瘤菌通过侵染线进入根内皮层细胞, 形成侵染丝。根瘤菌与植物细胞间的相互作用导致细胞分化, 根瘤菌在根瘤内形成类菌体与植物达成共生关系, 进行生物固氮^[29]。根瘤的形成不仅需要根瘤菌的参与, 还需要植物提供适宜的环境和营养物质。在这一过程中, 根瘤菌与植物细胞之间的营养交换机制至关重要, 它确保了共生体的稳定和功能的发挥。

4.2 根瘤的形成与调控 根瘤的形成主要包括固氮微生物与宿主植物的相互识别、固氮微生物侵入宿主植物、根瘤原基的形成、根瘤的发育与成熟^[30]。宿主植物的根系在土壤的低氮环境信号诱导下会合成并分泌一种类黄酮物质^[31]。在豆科植物共生信号转导途径中, NIN (*NODULE INCEPTION*) 属于植物特异的 RWP-RK 家族的转录因子, 是根瘤共生过程的核心调控元件。NIN 通过整合共生信号和激素信号 (细胞分裂素和生长素) 调控根瘤共生^[32]。该信号途径主要通过植物根茎之间的长距离信号交流实现: 植物根部感受到结瘤因子, 产生信号分子, 转运到植物茎部分, 茎通过感应到根的信号分子后合成新的信号分子转运到植物根部抑制根瘤的生成^[33]。这种共生关系始于植物黄酮类化合物的识别, 从而激活根瘤 Nod 因子的合成。寄主对结瘤因子的识别控制防御反应的激活或抑制、感染线的形成和结瘤发育的

启动有着重要作用^[34]。根瘤菌进入植物体后, 经历一个分化过程, 开始表达固氮酶以及其它固氮所必需的基因, 从而给植物提供氮源^[35]。

5 根瘤菌固氮作用

根瘤菌能够与豆科植物共生, 形成根瘤 (Nodule) 固定大气中的氮供自身及周同植物利用, 是生物固氮 (Biological nitrogen fixation) 中效率最高的体系^[36]。验证菌株的固氮特性, 即对固氮酶活性的测定或对固氮基因 *nifH* 的检测研究, 以证实菌株的固氮功能, 是令人信服的根瘤菌验证的主要方法^[12]。根瘤菌与植物之间的共生关系, 其核心在于将大气中的氮气转化为植物可直接利用的形式。

豆科植物 - 根瘤菌的共生体 (Legume-rhizobium symbioses) 不仅具备固氮能力, 还能通过优化植株的光合特性来促进干物质的积累, 从而提升产量; 它们还能促进根系的生长, 扩大根系的吸收面积, 进而增强根毛对营养元素的吸收能力, 推动植物更有效地吸收和利用周围环境中的养分, 调控其生长发育, 并改善其品质^[37]。豆科植物 - 根瘤菌共生体在提升土壤肥力、降低氮肥使用量以及改善生态环境方面发挥着重要的积极作用^[5]。因此, 研究和开发根瘤菌对于农业生产及生态环境的修复具有至关重要的意义。它们的固氮作用不仅为植物提供了必需的氮素营养, 而且对全球氮素循环产生了深远的影响。据统计, 全球农作物每年对氮的需求量约为 1.1 亿吨, 其中 9000 万吨由生物固氮过程提供, 据估计, 自然界中约有 65% 的生物固氮是由根瘤菌完成的^[38], 这一过程显著减少了对化学肥料的依赖, 对农业可持续发展具有重要意义。例如, 根瘤菌与豆科植物匹配后建立共生固氮体系, 可以使大豆获得最佳固氮效果^[39], 从而减少了化肥的使用量。

Mishra 等^[40]研究表明, 接种根瘤菌显著提升了豆科作物的生长性能, 使得豆科作物的单株根瘤数量显著增多, 根瘤的鲜重和干重也明显增加。姬月眉等^[41]的结果表明大接种根瘤菌后, 豆类植物的根瘤数量和重量相较于未接种的情况均显示出不同程度的提升。钱亚斯等^[42]报道接种根瘤菌后, 根瘤的数量及其重量均显著增加。刁治民^[43]等在青海的蚕豆种植区域, 实施根瘤菌接种显著促进了蚕豆的生长发育, 并有效提升了产量。这种共生固氮作用增强了蚕豆的生长发育, 导致根瘤数量增多, 固氮量提升, 进而增加了植株的干重、含氮量以及根系的干重, 最终实现了蚕豆产量的提高。在氮素水平高的土壤中存在“氮阻遏”现象, 氮作为信号分子影响共生固氮基因的功能从而抑制共生固氮过程^[44]。另外, 铁元素影响血红蛋白、固氮酶等与共生固氮密切相关功能蛋白的合成, 进而影响共生固氮效率^[45]。

6 根瘤菌共生系统的环境适应性

根瘤菌作为一类重要的植物根际微生物, 其对环境变化的响应机制是共生机制研究中的关键内容。提供适量的水分和养分, 以及采用适当的栽培密度, 可提升根瘤菌的固氮能力^[15]。在干旱条件下, 根瘤菌通过调节其细胞膜的脂肪酸组成, 增加不饱和脂肪酸的比例, 以保持膜的流动性, 从而维持正常的生理功能。豆科植物 - 根瘤菌共生固氮作用受根瘤菌、宿主植物和土壤环境的共同影响。耕作方式 (如免耕) 通过影响土壤养分、物理性质等间接影响豆科植物 - 根瘤菌共生体的固氮作用^[46]。土壤过酸 (pH 值 < 5.0) 或过碱 (pH 值 > 8.5) 均会严重抑制根瘤菌结瘤和固氮^[47]。无机氮含量低的土壤能够有效促进大豆根系生长, 进而促进根瘤的形成^[48], 而无机氮含量高的土壤往往会抑

制根瘤的形成。如高浓度的 NO_3^- ，会抑制根瘤菌的侵染、根瘤的发育和固氮酶活性；高浓度 NH_4^+ 甚至可以导致接种根瘤菌的大豆基本上不结瘤^[49]。酸性土壤中的氢离子 (H^+) 浓度较高，会影响根瘤菌的活性和生存能力，降低其固氮效率。在酸性土壤中，植物通常更容易吸收土壤中已经存在的铝和锰等有害元素，可能对根瘤菌的生存和活性造成不利影响^[50]。盐胁迫对豆科植物根瘤发育的各个阶段都产生不利影响，包括根瘤菌侵染率降低、根瘤固氮活性被抑制以及加速根瘤早衰^[51]。慢生根瘤菌群体感应系统及对干旱胁迫环境响应沉默^[23]。

在不同土壤类型条件下，接种根瘤菌会促进或抑制大豆的氮积累^[52]。在黄褐土中，接种根瘤菌能够显著促进大豆植株氮积累，而在砂姜黑土中，则抑制大豆植株氮积累^[53]。在恶劣环境条件下，中慢生根瘤菌属将优先在锦鸡儿属根部形成根瘤；在温和环境条件下，根瘤菌属将优先在锦鸡儿属根部形成根瘤^[54]。

耐盐碱能力较强的根瘤菌不仅能够提高自身在土壤环境中的存活率，还能够帮助提高宿主植物体内的过氧化氢酶活性，降低相对质膜透性和丙二醛含量，维持质膜的相对完整性，提高宿主叶片可溶性糖和脯氨酸含量，进而提高宿主的耐盐性^[55]。根瘤菌还可降低宿主植物体内的 Na^+ 含量、维持 K^+ 含量相对稳定，提高钾、钠离子物质质量的比值 (K^+/Na^+)，提高宿主耐盐碱能力。

7 展望

根瘤菌与植物共生机制的研究不仅深化了我们对自然界生物间相互作用的理解，而且在推动农业可持续发展方面展现出巨大潜力。通过共生关系，根瘤菌能够将大气中的氮气转化为植物可利用的氮源，这一过程显著减少了对

化学肥料的依赖，从而降低了农业生产成本并减少了环境污染。豆科植物与根瘤菌的共生关系可以提供高达 60% 的植物氮需求，这在减少化肥使用的同时，也提高了土壤肥力。此外，共生体中碳源的交换和能量代谢的优化，进一步增强了植物的生长和产量。接种根瘤菌的作物产量可提高 10% 至 30%，这在保障粮食安全的同时，也促进了农业生态系统的健康和稳定。

利益冲突声明：本文不存在任何利益冲突。

参考文献

- [1] Griesmann M, Chang Y, Liu X, et al. Phylogenomics reveals multiple losses of nitrogen-fixing root nodule. *Rogel M A, Ormeño-Orrillo E, Martínez Romero E.*
- [2] Yang S H, Chen W H, Wang E T, et al. Rhizobial biogeography and inoculation application to soybean in four regions across China[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2018, 125(3): 853-866.
- [3] 刘璐, 詹庆才, 彭伟正. 根瘤菌生物地理学的研究进展 [J]. *微生物学报*, 2018, 58(2): 202-208.
- [4] Tong W J, Li X C, Huo Y Y, et al. Genomic insight into the taxonomy of *Rhizobium* genospecies that nodulate *Phaseolus vulgaris* [J]. *Syst Appl Microbiol*, 2018, 41(4): 300-310. DOI:10.1016/j.syapm.2018.03.001.
- [5] 李永春, 孔令如, 王焱, 等. 酸性土壤中大豆优势根瘤菌的分离、鉴定及其生物学特性 [J]. *中国油料作物学报*, 2011, 33(4): 384-390.
- [6] 黄荣韶, 盛孝邦, 王永雄. 鸡骨草根瘤菌的分离及其生物学特性研究 [J]. *中国中药杂志*, 2005, 30(13): 971-977. DOI:10.3321/j.issn:1001-5302.2005.13.003.
- [7] 齐文静. 黄河三角洲地区野生大豆根瘤菌生物学特性及多样性研究 [D]. 山东: 山东师范大学, 2012. DOI:10.7666/d.D209807.
- [8] 樊利勤, 吴庆标, 黄宝灵, 等. 卷荚相思根瘤菌的生物学特性 [J]. *生态科学*, 2007, 26(2): 107-110. DOI:10.3969/j.issn.1008-8873.2007.02.003.
- [9] 刘宏生, et al., 辽宁省豆科结瘤植物及其根瘤菌资源调查 [J]. *生态学杂志*, 2000, 19(6): 62-64.

- [10] 吕成群, et al., 相思树种根瘤菌的生物学特性 [J]. 微生物学通报, 2003. 30(004): 1-5.
- [11] 吕成群, 黄宝灵, 韦原莲, 等. 相思树种根瘤菌的生物学特性 [J]. 微生物学通报, 2003, 30(4): 1-5. DOI:10.3969/j.issn.0253-2654.2003.04.001.
- [12] 唐美琼, 闵丹丹, 李刚, 等. 山豆根根瘤菌的生物学特性及其不同菌株对山豆根幼苗药用有效成分的影响 [J]. 江苏农业科学, 2017, 45(1): 131-134. DOI:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.01.037.
- [13] 黄健屏, 朱挑英. 1990. 林业微生物学 [M]. 湖南: 湖南科学技术出版社.
- [14] 姚延轩, 接伟光, 杜燕, 等. 根瘤菌的分类、鉴定及应用技术研究现状 [J]. 中国农学通报, 2020, 36(15): 100-105.
- [15] 郝凤, 刘晓静, 齐敏兴, 等. 磷水平和接根瘤菌对紫花苜蓿根系形态特征和根瘤固氮特性的影响 [J]. 草地学报, 2015, 23(4): 818-822.
- [16] 张旭辉, 马绍英, 马蕾, 等. 接种根瘤菌对重茬豌豆植株生长及光合特性的影响 [J]. 草地学报, 2021, 29(6): 1234-1241.
- [17] 李娜, 马祝铿, 黄瑞华, 等. 根瘤菌对广金钱草种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. 广西植物, 2021, 41(11): 1931-1938.
- [18] 杨振宇, 王宝慧, 宋诗娟, 等. 固氮菌剂对黄芪生长、土壤养分及酶活性的影响 [J]. 山西农业科学, 2022, 50(6): 861-868.
- [19] 黄荣韶. 鸡骨草根瘤菌资源及其对生长和有效成分影响的研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2004.
- [20] 李敏, 梁伟健, 付时丰, 等. 花生缓释专用肥配施根瘤菌菌剂的肥效和增产增效作用研究 [J]. 花生学报, 2022, 51(2): 32-38. DOI:10.14001/j.issn.1002-4093.2022.02.005.
- [21] Herridge D F, Peoples M B, Boddey R M. Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems [J]. Plant and Soil, 2008, 311: 1-18.
- [22] 盖昊宇. 大豆慢生型根瘤菌 *Bradyrhizobium diazoefficiens* 群体感应系统在共生过程中 [D]. 甘肃: 兰州大学, 2020.
- [23] 周远超. 慢生型大豆根瘤菌 USDA110 群体感应系统对干旱胁迫的响应调控 [D]. 广东: 华南农业大学, 2017.
- [24] Holden Matthew Tg, Ram Chhabra Siri, De Nys Rocky, Stead Paul, Bainton Nigel J, Hill Philip J, Manefield Mike, Kumar Naresh, Labatte Maurice, England Dacre. Quorum-sensing cross talk: isolation and chemical characterization of cyclic dipeptides from *Pseudomonas aeruginosa* and other gram-negative bacteria [J]. Molecular microbiology, 1999, 33(6): 1254-1266.
- [25] Oldroyd G. E. D. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants [J]. Nature Reviews Microbiology, 2013, 11(4): 252-263.
- [26] Marsh J F, Rakocevic A, Mitra R M, et al. *Medicago truncatula* NIN is essential for rhizobial-independent nodule organogenesis induced by autoactive calcium/calmodulin-dependent protein kinase [J]. Plant Physiol, 2007, 144(1): 324-35.
- [27] Schauser L, Roussis A, Stiller J, et al. A plant regulator controlling development of symbiotic root nodules [J]. Nature, 1999, 402(6758): 191-5.
- [28] 钱志鑫. MtRBR 在蒺藜苜蓿根瘤发育中的功能研究 [D]. 上海: 上海师范大学, 2024.
- [29] Gage D J. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes [J]. Microbiol Mol Biol Rev, 2004, 68(2): 280-300.
- [30] 白宇. 植物激素调控豆科植物根瘤发育的研究进展 [J]. 世界生态学, 2024, 13(2): 129-133. DOI:10.12677/ije.2024.132017.
- [31] Lillo, C., Lea, U.S. and Ruoff, P. (2008) Nutrient Depletion as a Key Factor for Manipulating Gene Expression and Product Formation in Different Branches of the Flavonoid Pathway. Plant, Cell & Environment, 31, 587-601.
- [32] Marsh J F, Rakocevic A, Mitra R M, et al. *Medicago truncatula* NIN is essential for rhizobial-independent nodule organogenesis induced by autoactive calcium/calmodulin-dependent protein kinase [J]. Plant Physiol, 2007, 144(1): 324-35.
- [33] 张娜. 菜豆根瘤菌 CFN42 中固氮调控基因 *nifA* 对其侵染结瘤及竞争能力影响的相关研究 [D]. 江苏: 南京农业大学, 2017. DOI:10.7666/d.Y3539500.
- [34] Oldroyd G. E. D. Speak, friend, and enter: signalling

- systems that promote beneficial symbiotic associations in plants [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(4): 252-263.
- [35] Holden Matthew Tg, Ram Chhabra Siri, De Nys Rocky, Stead Paul, Bainton Nigel J, Hill Philip J, Manefield Mike, Kumar Naresh, Labatte Maurice, England Dacre. Quorum-sensing cross talk: isolation and chemical characterization of cyclic dipeptides from *Pseudomonas aeruginosa* and other gram-negative bacteria [J]. *Molecular microbiology*, 1999, 33(6): 1254-1266.
- [36] Herridge D F, Peoples M B, Boddey R M. Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems [J]. *Plant and Soil*, 2008, 311: 1-18.
- [37] 王二涛. 植物根瘤菌共生固氮 [J]. *中同基础科学*, 2016, 18(1): 21-27, 22.
- [38] 张金平. 土壤中的天然化肥厂-固氮微生物 [J]. *农药市场信息*, 2016(28): 70-71.
- [39] Zhong Y J, Yang Y G, Liu P, et al. Genotype and rhizobium inoculation modulate the assembly of soybean rhizobacterial communities [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(6): 2028-2044.
- [40] Mishra P K, Bisht S C, Mishra S, et al. Coinoculation of *Rhizobium leguminosarum* PR1 with a cold tolerant *Pseudomonas* sp. improves iron acquisition, nutrient uptake and growth of field pea (*Pisum sativum* L.) [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2012, 35(2): 243-256.
- [41] 姬月梅, 赵志刚, 罗瑞萍, 等. 在不同氮素水平下接种根瘤菌对春大豆生长及产量的影响 [J]. *宁夏农林科技*, 2016, 57(05): 1-5.
- [42] 钱亚斯, 石凤翎, 闫伟, 等. 不同根瘤菌接种对草原 3 号杂花苜蓿幼苗生长的影响 [J]. *草原与草业*, 2020, 32(01): 29-35.
- [43] 刁治民, 李锦萍, 马寿福. 青海蚕豆根瘤菌共生固氮效应的研究 [J]. *青海师范大学学报(自然科学版)*, 2002(1): 55-59. DOI: 10.3969/j.issn.1001-7542.2002.01.015.
- [44] 罗振鹏, 谢芳. 硝酸盐调控豆科植物与根瘤菌共生固氮的机制研究 [J]. *生物技术通报*, 2019, 35(10): 34-39.
- [45] 焦健, 刘克寒, 田长富. 根瘤菌铁转运代谢及其调控机制研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2019, 35(10): 7-17.
- [46] Torabian S, Farhangi-Abriz S, Denton M D. Do tillage systems influence nitrogen fixation in legumes A review [J]. *Soil and Tillage Research*, 2019, 185: 113-121.
- [47] De Castro Pires R, Dos Reis Junior F B, Zilli J E, et al. Soil characteristics determine the rhizobia in association with different species of *Mimosa* in central Brazil [J]. *Plant and Soil*, 2018, 423(1/2): 411-428.
- [48] Afza R, Hardarson G, Zapata F. Effects of delayed soil and foliar N fertilization on yield and N fixation of soybean [J]. *Plant and Soil*, 198, 97: 361-368.
- [49] 严君, 韩晓增. 盆栽条件下土壤无机氮浓度对大豆结瘤、固氮和产量的影响 [J]. *中国农业科学*, 2014, 47(10): 1929-1938.
- [50] 郭虹. 苜蓿根瘤菌固氮研究现状及应用建议 [J]. *农业技术与装备*, 2024(8): 159-161. DOI: 10.3969/j.issn.1673-887X.2024.08.056.
- [51] Swaraj K, Bishnoi N R. Effect of salt stress on nodulation and nitrogen fixation in legumes [J]. *Indian journal of experimental biology*, 1999, 37(9): 843-848.
- [52] 张宗祥, 王军, 赵强, 等. 不同类型土壤接种根瘤菌对大豆共生固氮和根际氮转化的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2024, 30(10): 1883-1897. DOI: 10.11674/zwyf.2024134.
- [53] Kunert K J, Vorster B J, Fenta B A, et al. Drought stress responses in soybean roots and nodules [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1015.
- [54] Ji Z J, Yan H, Cui Q G, et al. Competition between rhizobia under different environmental conditions affects the nodulation of a legume [J]. *Systematic Applied Microbiology*, 2017, 40(2): 114-119.
- [55] 陈佳, 缙晶毅, 赵祺, 等. 梭梭根际根瘤菌对紫花苜蓿生长及耐盐性的影响 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2021, 45(6): 99-110.