

# 叶际微生物群落的研究进展

崔穆峰<sup>1,2</sup>, 胡跃华<sup>2</sup>, 袁燕<sup>1</sup>, 杨洁<sup>2</sup>

(1. 云南民族大学 民族医药学院 民族药资源化学国家民委-教育部重点实验室, 云南昆明 650500;  
2. 中国科学院西双版纳热带植物园 中国科学院热带森林生态重点实验室, 云南勐仑 666303)

**摘要:**叶际作为独特的微生物栖息地, 承载着高度多样化且数量庞大的微生物群落。系统回顾了叶际微生物研究的发展历程, 重点阐述了其组成特征及其构建机制。基于进化群落生态学的最新理论框架, 深入探讨了影响叶际微生物群落构建的4个关键生态过程, 分别是选择、扩散、多样化和漂变。在扩散过程中, 叶际微生物主要通过垂直和水平2种途径进行传播。垂直扩散途径包括从土壤到植物种子再到叶际的微生物传递; 而水平扩散则主要依赖于空气传播媒介, 促进微生物在植物叶片表面的定殖和群落形成。就多样性而言, 叶际微生物群落的组成受到非生物胁迫因子和横向基因转移等多重因素的影响, 这些因素共同驱动了微生物多样性的产生和维持。此外, 漂变作为随机性生态过程, 主要通过影响稀有物种的丰度来调控整个微生物群落的结构。深入解析叶际微生物的生态功能、作用机制及其与宿主的互作关系, 对于阐明植物健康维持机制和生态系统功能具有重要的理论意义。未来的研究方向应着重关注叶际微生物的生态功能解析, 并加强模型系统的构建, 以全面揭示其在植物生态系统中的重要作用。

**关键词:**叶际微生物; 群落构建; 选择; 扩散; 多样化; 漂变

**中图分类号:**S714.3 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-8513(2025)02-0154-13

植物的地上部分——叶际构成了一个独特的微生物栖息地, 为多样化的微生物群落提供了广阔的生存空间。叶际主要由植物叶片组成, 其总面积估计可达10亿 $\text{km}^2$ <sup>[1]</sup>, 这一数字远超地球表面积(5.1亿 $\text{km}^2$ )<sup>[2]</sup>, 凸显了其生态重要性。植物病理学家Last<sup>[3]</sup>于20世纪50年代首次提出叶际概念。随着高通量测序技术的发展, 研究者逐渐认识到动植物宿主与其共生微生物组应被视为一个完整的生态单元——全息有机体<sup>[4]</sup>。这一“隐秘”的生态位实际上承载着丰富的微生物群落(phylosphere microbial communities, PMC), 包括细菌、丝状真菌、酵母以及原生生物<sup>[5-7]</sup>、藻类<sup>[8]</sup>、噬菌体<sup>[9]</sup>、古菌和病毒<sup>[10]</sup>等。由于叶际直接暴露于大气环境, 面临强烈的紫外线辐射、间歇性干旱胁迫和营养匮乏等挑战, 其微生物群落以细菌为主, 密度通常达到 $10^6 \sim 10^7$ 个/ $\text{cm}^2$ <sup>[11]</sup>。

叶际概念的演进揭示了植物与微生物间复杂而精妙的互作关系。基于这一概念, 研究者进一步划分出4个次级生态位, 分别为茎际、叶平面、花际和果际。近年来, 叶际相关研究呈现快速增长趋势<sup>[12-13]</sup>, 反映了科学界对这一领域的持续关注。值得注意的是, “叶际”概念本身经历了不断发展和扩展的过程。虽然叶际概念最初是类比根际提出的, 但两者存在本质区别: 根际指受根系分泌物直接影响的狭窄土壤区域, 其微生物群落定殖于土壤介质中; 而叶际微生物则直接依附于植物表面, 这一特征使其具有独特的生态学意义。

**收稿日期:**2024-02-23.

**基金项目:**国家自然科学基金(32360226); 国家自然科学基金 Dimensions 中美合作研究项目(32061123003); 云南省基础研究杰出青年项目(202001AV070016); 云南省万人计划青年拔尖人才项目(YNWR-QNBJ-2018-309).

**作者简介:**崔穆峰(1996-), 男, 硕士. 主要从事微生物生态学研究。

**通信作者:**胡跃华(1982-), 男, 博士, 副研究员. 主要从事乔木和土壤真菌的局域和纬度梯度格局及其驱动机制、物种共存和生物多样性维持机制、物种时空分布格局、物种生态位分布模型、数据挖掘和机器学习研究。

## 1 叶际微生物及国内外研究概况

### 1.1 叶际微生物组成及多样性

从植物与微生物的物理互作关系来看,植物通过叶际和根际对微生物群落产生直接和间接的影响.作为微生物的重要栖息地,叶际和根际在空间尺度上呈现出独特的生态特征.Vacher等<sup>[13]</sup>形象地将叶际比作微生物的“丛林”,而根据维基百科的类比,一片普通叶片对单细胞细菌而言,其空间尺度相当于约5 000 km<sup>2</sup>的陆地生态系统<sup>[14]</sup>.Morris<sup>[15]</sup>进一步拓展了叶际环境的定义,认为其应包括叶片表面和内部组织,因为从叶表到内部并不存在明确的物理边界,气孔和排水器等天然通道为微生物在叶际内外的迁移提供了途径.基于人类观察视角,根据定殖位置的差异,叶际微生物可划分为内生菌和附生菌.这种分类不仅反映了叶际微生物的生态多样性和环境适应性,同时也暗示了它们在植物生长发育过程中可能发挥的不同生态功能.

#### 1.1.1 叶际细菌

叶际环境存在强烈的时空格局波动,导致叶际附生细菌的组成在较小的距离内、短时间尺度上和生长季节上均存在显著的差异<sup>[16-18]</sup>.此外,叶片的性状是影响叶际微生物组成的重要因素之一<sup>[19-20]</sup>.由于地上与地下植物表面的物理化学环境存在显著差异,叶片的优势细菌类群与根系优势类群也存在很大差异<sup>[19,21]</sup>.随着高通量测序技术的出现,基于16S rRNA的叶际细菌研究发现了高度多样化的细菌类群<sup>[22-23]</sup>.叶际细菌既可以是内生的也可以是附生的,可以是病原菌或者非病原菌<sup>[24-25]</sup>.

常见的叶际细菌类群有变形菌门(Pseudomonadota: alpha ( $\alpha$ )-, beta ( $\beta$ )-, and gamma ( $\gamma$ )-), Pseudomonadota)、拟杆菌门(Bacteroidota)、芽孢杆菌门(Bacillota)和放线菌门(Actinomycetota). Redford等<sup>[26]</sup>研究表明,裸子植物更易被 $\gamma$ -变形菌和放线菌寄生,而被子植物更易被 $\beta$ -变形菌和拟杆菌寄生.常见的类群属包括假单胞菌属(*Pseudomonas*)、伊文氏杆菌属(*Erwinia*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、短杆菌属(*Curtobacterium*)、黄单孢菌属(*Xanthomonas*)、红球菌属(*Rhodococcus*)、节杆菌属(*Arthrobacter*)、黄杆菌属(*Flavobacteria*)、红螺菌属(*Rhodospirillum*)和微球菌属(*Micrococcus*)等<sup>[27]</sup>.众多的叶际细菌类群中,变形菌门是一类很具有代表性的类群,在叶际环境中扮演着许多重要的生态角色<sup>[28]</sup>.例如,Mansfield等<sup>[29]</sup>发现丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*, Pst),作为一种细菌病原体,能够附生生长并通过气孔或伤口进入叶片内部组织,通过细胞间隙的繁殖.研究还发现同一植物的微生物群落结构相似,不同种类植物的叶际微生物群落存在差异,说明每一植物种类的叶际可能具有特定的微生物群落<sup>[31]</sup>.利用高通量扩增子测序方法,Lambais等<sup>[32]</sup>研究了9个树种叶际细菌的多样性,发现每个叶际群落包含从至少95~671个细菌种类,对所有研究的树种来说,97%的细菌都是新种,这表明他们可能是叶际生境所特有的.以莴苣(*Lactuca sativa* L.)的叶际细菌群落为研究对象,Zwiehner等<sup>[33]</sup>研究发现在所获得的基因序列有71.8%未报道过的细菌类群,突显了叶际细菌群落的多样性.孙泓等<sup>[34]</sup>运用高通量测序技术对不同生境中桂花(*Osmanthus fragrans* (Thunb.) Lour.)和夹竹桃(*Nerium oleander* L.)叶际细菌的群落结构进行探究,结果表明,来自3处生境的两种植物的叶际细菌多样性之间无显著性差异.植物种类、生境及二者之间的相互作用均对叶际细菌群落结构产生显著影响,其中生境的影响最为显著.

#### 1.1.2 叶际真菌

叶际是一个丰富多彩的微生物生态系统,除了细菌外,酵母和丝状真菌也是其重要组成部分.在门水平上,叶际真菌的优势类群为子囊菌门(Ascomycota)和担子菌门,其中多数植物以担子菌门为主<sup>[30]</sup>.在属水平上,常见的真菌属有枝孢属(*Cladosporium*)、链格孢属(*Alternaria*)、青霉属(*Penicillium*)、毛霉属(*Mucor*)和曲霉属(*Aspergillus*)<sup>[37,125]</sup>.阚望等<sup>[40]</sup>从西双版纳39个随机采集的无病害症状的植物样品中还发现了球针壳属(*Phyllactinia*)、乌氏菌属(*Uwebraunia*)、*Filobasidium*、*Acaromyces*、*Vishniacozyma*和*Golubevia*属.刘利玲等<sup>[41]</sup>在青杨雌雄株叶际发现了小麦叶枯菌属(*Zymoseptoria*)、茎点霉属(*Phoma*)和白粉菌属(*Erysiphe*).短梗霉属(*Aureobasidium*)在葡萄叶际也被报道<sup>[42]</sup>.

相对于细菌而言,叶际中的真菌数量和多样性较低,但在功能和位置上表现出多样性.许多内生真菌有一个附生于叶片表面的阶段,然后通过气孔、或者其他表皮区域的器官主动进入叶片内部的器官<sup>[35-36]</sup>.Glushakova等<sup>[43]</sup>测定了25种植物在整个生长期叶片和花朵上的附生酵母菌数量,结果发现叶表真菌数量随

着季节的变化而变化,且在春季和夏季有所增加. Ahmed 等<sup>[37]</sup>研究了橄榄(*Canarium album* (Lour.) Rauesch)的叶、花和果实 3 种器官的真菌多样性,结果表明叶片的真菌多样性水平最高. 这也解释了为什么选择叶片这一器官来反映微生物与宿主植物间的关系. 就各种环境胁迫而言,叶表的胁迫较叶片内部更加极端,许多附生真菌在叶片衰老的生理活动开始之时进入叶片组织,例如链格孢属(*Alternaria*)、枝孢属(*Cladosporium*)和附球菌属(*Epicoccum*)<sup>[38]</sup>. 此外,叶际环境中也存在着致病和非致病丝状真菌,丝状真菌在叶片上主要以休眠孢子形式存在<sup>[39]</sup>.

除了对维管植物叶际微生物群落的研究外,有学者还对苔藓植物叶际真菌群落进行了研究. Kachalkin 等<sup>[44]</sup>通过对比泥炭藓(*Sphagnum palustre* L.)和维管植物叶际附生酵母菌群在分类结构上的差异性发现,泥炭藓和维管植物叶片上形成的附生微生物群落组成存在显著差异,而出现这种差异的原因主要是由不同植物的生长环境造成的.

## 1.2 叶际微生物的作用

叶际微生物群落对植物、种群、群落和生态系统有着一系列的作用. 在个体水平上,一些具有成冰核行为的细菌,例如丁香假单胞菌,可以对霜敏感植物带来霜害. 通过适当的管理成冰核细菌,例如使用非成冰核细菌的竞争排除成冰核细菌,可以有效地降低霜害的影响<sup>[45-46]</sup>. 类似地,使用非致病菌替代性地覆盖花柱头的表面,可以大量地减少病原菌侵占<sup>[47-49]</sup>. 在种群水平,一些共生真菌的存在可以促进植物的生长和抵御生物和非生物胁迫的能力,如用可可(*Theobroma cacao*)自然感染的无症状宿主中经常分离出的内生菌接种无内生菌的叶片,在可可幼苗受到一种病原体(疫霉)的攻击时显著降低叶片坏死和叶片死亡率<sup>[50]</sup>;在一个水分胁迫控制实验中,感染了内生真菌的小蓝草(*Poa alsodes*)个体的生物量显著高于感染附生真菌的小蓝草个体<sup>[51]</sup>; Waller 等<sup>[52]</sup>发现内生真菌印度梨形孢(*Piriformospora indica*)重编程促进了大麦(*Hordeum vulgare* L.)的耐盐胁迫、抗病和高产. 在群落水平,植物病原菌通过 Janzen - Connell 效应,促进了植物的多样性<sup>[53-54]</sup>. 生态学家们很早就认识到了叶际微生物群落对生态系统功能的影响. Ruinen<sup>[55]</sup>提出,由拜叶林克氏菌属(*Beijerinckia*)和固氮菌属(*Azotobacter*)的叶际细菌固定的大气氮可以通过直接被叶子吸收或被雨水冲刷并提供给根,从而对热带植物的生长做出实质性的贡献. 几年后, Jones<sup>[56]</sup>对一种温带树种进行类似的研究,并得出了同样的结论.

近年来,随着先进的分子生物学和元基因组学技术的发展,对叶际微生物群落的研究逐渐深入,揭示了其丰富的多样性、复杂的互作网络以及对植物生长和健康的关键影响. 共生微生物的存在也在多个层面上影响植物. Bodenhausen 等<sup>[57]</sup>的研究发现,植物叶际微生物具有抗病原菌的作用,为植物提供一种天然的防御机制. 这一发现强调了叶际微生物在植物免疫系统中的重要性. Sui 等<sup>[58]</sup>的研究揭示了内生真菌与植物的相互作用,影响植物的生理响应,包括对抗胁迫、提高生长等方面,这为研究内生微生物对植物生理的影响提供了实证支持. 叶际微生物与植物的养分吸收也存在密切关系. Qin 等<sup>[59]</sup>的研究指出,某些叶际真菌能够通过与植物协同作用,促进氮的固定和植物的养分吸收. 这为理解叶际微生物在植物养分循环中的作用提供了重要线索. 这些研究共同揭示了叶际微生物群落在植物生态系统中的多样化作用,涉及到植物个体的健康、种群的动态和群落的结构. 深入理解叶际微生物的作用机制将有助于优化农业生产、改善植物健康状况,并为微生物生态学领域提供新的研究方向.

## 1.3 国内外叶际微生物的研究概况

相对于根际微生物研究,叶际微生物研究的数量还处于起步阶段. 通过在 Institute for Scientific Information Web of Science 数据库中以“phyllosphere”“rhizosphere”和“microb”为关键词,检索近 30 年已发表文章数量,发现根际微生物已发表文章数量约是叶际微生物已发表数量的 10 倍. Ruinen<sup>[55]</sup>从植物叶际分离得到拜叶林克氏菌属的菌株,开启了科研人员对叶际微生物的关注. 此后,科研人员从叶际还陆续分离得到丝状真菌、酵母、蓝细菌、藻类以及少量线虫和原生动物等<sup>[60]</sup>. 全基因组进化论预测微生物的快速进化可以协助宿主的适应环境的能力<sup>[61]</sup>. 传统的研究方法只能了解到少量可培养微生物,限制了对叶际微生物的组成、多样性和生态学功能的认知. Kembel<sup>[62]</sup>提出一种基于 DNA 片段的随机宏基因组测序的方法,通过叶际微生物全部 DNA 片段的方法可以推断叶际微生物之间的系统发育关系. 元组学方法的发展促进了叶际微生物的研究. 叶际微生物作为一种重要的生态学指标,与宿主植物健康和生态系统功能密切相关,使得叶际

微生物成为当今的研究热点之一。过去的几年中,在揭示叶际微生物学的几个方面取得了重大进展,包括多样性和微生物群落组成、动力学和功能相互作用。在微生物生态学中,考虑到从环境序列数据定义明确的物种单位的挑战,系统发育多样性是一种越来越普遍和相关的量化群落多样性的手段。这些结果将为生态机制与微生物群落中观察到的系统发育模式联系起来的理论框架奠定了基础<sup>[63]</sup>。为了预测生态群落的组成和功能随时间变化的情况,理解原位进化如何改变居民物种和入侵物种之间的优先效应非常重要。现有模型通常认为适应主要改善居民物种在其现有生态位上的效率,然而 Debray<sup>[64]</sup>发现,居民物种扩展了其生态位,现有生态理论在微生物群落中的应用存在潜在限制。

以“phyllosphere”和“microb”为关键词检索发现,我国在叶际微生物方面的研究仅占全球研究的 3%。国内许多研究机构和大学开展了关于叶际微生物多样性、功能和与植物健康相关的研究。特别是在农业生态系统、土壤微生物群落和作物病害防控方面,如水稻<sup>[65]</sup>、烟草<sup>[66-67]</sup>、果蔬<sup>[68-69]</sup>和绿化植被<sup>[34,70]</sup>等经济作物的研究取得了显著成果。Li 等<sup>[71]</sup>在亚热带森林中叶际微生物对宿主响应的研究中揭示它们具有很强的季节聚类性,其中细菌群落季节效应比真菌群落季节效应更明显。所以对于叶际微生物的研究,既有挑战也有机遇,本文对叶际微生物概念、组成及群落构建研究的历史进行综述,展望了未来研究方向和应用前景。

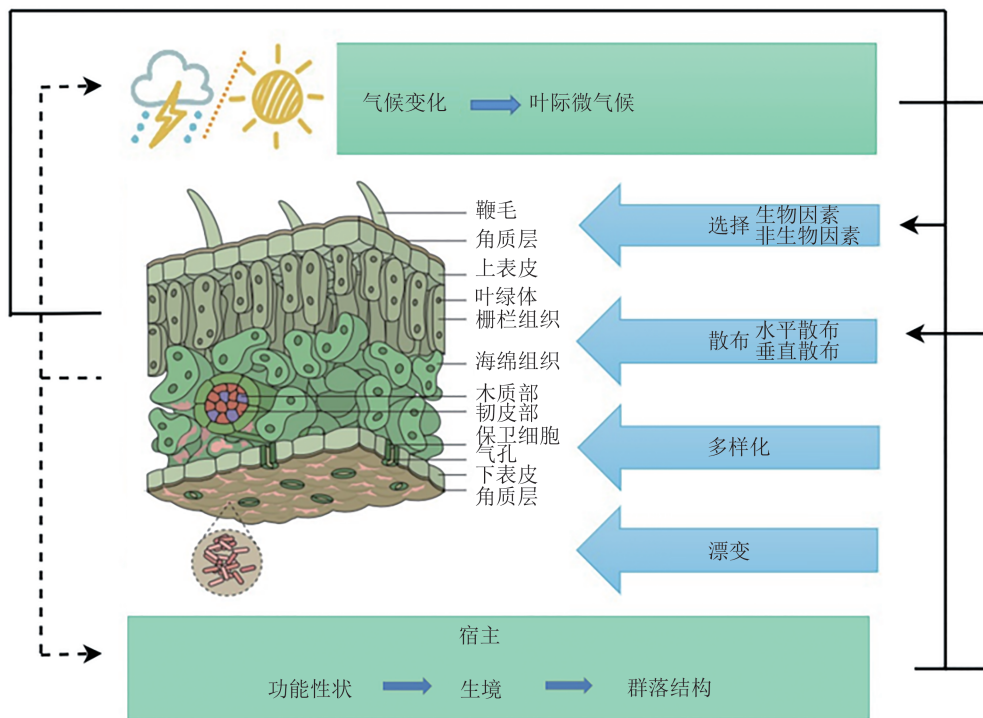
## 2 叶际微生物群落的构建

### 2.1 群落构建

群落生态学是研究群落中物种的多度和组成的模式及其背后的过程。在群落生态学中,缺乏了一个可以描述和关联特定观点和理论的连贯框架。元群落框架明确地包含了漂变、选择和扩散<sup>[72]</sup>。Vellend<sup>[73]</sup>提出了群落构建的 4 类基本过程,分别是扩散、种化、选择和漂变。扩散是指生物在空间上的移动;种化是指形成新物种的形成,选择反映了物种之间的适合度差异,漂变代表物种多度的不确定性变化。这些过程类似于种内和种间表型变异的进化过程。在群落层面应用这些过程需要将群落作为一个种群,其个体属于不同的共存物种,并将物种身份视为具有几乎完美遗传力的分类表型(物种形成发生时除外)。选择可以根据一个物种的相对适合度而偏向另一个物种,物种适合度定义为群落中给定物种的所有个体的平均适合度<sup>[73]</sup>。元群落框架和 Vellend 的四类基本过程,为群落构建提供了一个连贯的理论基础。这一综合框架有助于更好地理解微生物群落中物种多度和组成的动态变化。

### 2.2 叶际微生物群落构建的过程

相较于宏生物而言,微生物的物种概念比较模糊<sup>[74-75]</sup>。Vellend 框架可以解释宿主植物对叶际微生物群落施加的选择压力,但缺乏解释叶际微生物群落对其宿主的性状和适应性所产生的影响的机制。微生物不仅仅是宿主的外部组成部分,它们还与宿主形成了共生关系,对宿主的表型和体质可能产生深远的影响。进化的全息理论提供了更全面的视角,认为全息体是进化中的一个选择单位<sup>[61]</sup>。根据这一理论,宿主和相关的微生物基因组作为一个联合体,通过整体进化应对环境变化。在环境快速变化的时期,多样化的微生物群落可以帮助整体生物生存和繁殖,并为宿主基因组的进化争取必要的时间<sup>[60]</sup>。Nemergut 等<sup>[76]</sup>建议将 Vellend 框架中的“种化”一词替换为“多样化”。多样化可能是来自内部的基因组突变、缺失、复制或转位和来自外部的 DNA 融入的结果<sup>[74]</sup>,它创造了新的表型突变体<sup>[77]</sup>。为了说明叶际微生物群落对其植物宿主的影响,Vacher 等<sup>[13]</sup>使用微生物介导的植物功能性状的概念,定义为微生物赋予植物的新的代谢或生理能力,或微生物引起的现有性状的改变。通过对 Vellend 提出的框架进行合理的调整,Vacher 等<sup>[13]</sup>塑造叶际微生物群落的 4 个形成过程:扩散、多样化、选择和漂变(图 1)。扩散在空间中移动生物体,多样化创造新物种,选择反映物种之间确定性的适应性差异,漂变代表物种丰度的随机变化<sup>[73]</sup>。扩散和多样化塑造了叶际微生物的功能多样性。非生物因素倾向于那些最适应当地条件的气候。通过竞争或寄生等生物相互作用的选择进一步调节微生物群落的结构。漂变引起群落结构的随机变化。因此,微生物群落的结构受到植物、大气和群落本身的影响。这一框架强调了群落层面的视角,将群落视为一个种群,个体属于不同的共生物种,物种身份被视为具有几乎完美遗传力的分类表型。在叶际微生物群落中,这 4 个过程共同塑造了群落的结构和动态,最终影响宿主植物的健康。



细实线显示了它们最可能的效果,虚线显示叶际微生物反作用于宿主和大气的功能

图1 构建叶际微生物群落过程的框架示意图(改自 Vacher et al, 2016)

## 2.2.1 选择过程

### (1) 内生微生物的生物选择因子

对于微生物而言,叶际并不是完全分割开的,微生物可以通过气孔进入植物内部器官。一旦在叶子上定殖,微生物之间存在相互作用。微生物的相互作用涵盖了宏观生物已知的各个相互作用类型,包括竞争、寄生、捕食、互利和共生<sup>[78]</sup>。这些相互作用在微生物群落中塑造了多样的性状,影响了微生物的生态角色。微生物相互作用不仅仅在微生物层面发生,还对宿主植物产生深远的影响。这种相互作用可以选择特定的微生物性状,如对噬菌体的抵抗力,而这些性状在植物的无性繁殖季节可能显著增加<sup>[79]</sup>。微生物相互作用也影响植物圈微生物的健康。Remus - Emsermann 等<sup>[80]</sup>观察到,落在叶面上的细菌细胞的繁殖成功率随着已经存在的细胞的局部密度增加而降低,这被认为是营养物质竞争的基础。Chen 等<sup>[81]</sup>发现受损的遗传网络会影响叶片内生微生物的组成,产生的微生物变异与叶片表型相关,健康叶片和不健康叶片的总微生物组的多样性没有显著差异,但是叶内微生物组的丰度和多样性均有显著的变化。Carrell 和 Frank 的研究<sup>[82]</sup>发现,巨型海岸红杉树(*Sequoia sempervirens*)和巨型红杉(*Sequoiadendron giganteum*)宿主内生微生物群落能够产生植物生长所必需的激素、酶和其他生物活性物质。此外,它们还能够利用大气氮,使其转化为植物可以利用的氮源,从而提高植物的营养水平。结果表明,内生微生物在植物体内与宿主形成共生关系,其提供一定的功能帮助保护宿主免受非生物胁迫作用。通过优先效应,相互作用着的叶际微生物群落的组装轨迹可以决定后续叶际定殖微生物的类群组成, Maignien 等<sup>[83]</sup>在属于同一基因型、生长在同一气候室的拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)植物中观察到这一效应。

### (2) 内生微生物的非生物选择因子

叶际微生物和环境的非生物因素之间的相互作用是复杂的,而内生菌作为附生菌的一个子集,主要受到附生菌是否定植于叶片表面的影响。定植于叶表面的微生物群落主要聚集在气孔和伤口处,而气孔和伤口作为连接内外的通道,为微生物群落寄生于植物器官提供了便携通道。与附生微生物相比,内生微生物与植物免疫监视机制和防御化合物有更密切的接触,这可能限制内生菌的增殖潜力<sup>[84]</sup>。

### (3) 附生微生物的生物选择因子

叶际的环境决定了叶际附生微生物的功能和组成。由于植物物种和基因型的差异导致叶片的形态、化

学和生理不同, 进而对叶际表面微生物施加不同的选择压力. 许多研究已经证实了植物基因型<sup>[85-87]</sup>和植物物种<sup>[88-90]</sup>差异驱动了叶际附生微生物群落. 拟南芥突变系研究表明, 角质层蜡的组成显著影响了叶际附生细菌群落<sup>[90-92]</sup>, 而毛状体的存在则没有影响<sup>[93]</sup>. 研究<sup>[86, 94]</sup>还发现, 负责植物抵御病原体的位点驱动了叶际附生微生物群落的变异, 这一结果与在玉米中得到的研究结果相似. 对于多年生植物, Yadav 等<sup>[95]</sup>研究表明, 在地中海乔木和灌木中, 叶片含水量是叶片表面附生细菌丰度的主要驱动因素. 叶片磷含量被发现影响热带树木的附生细菌群落结构<sup>[77]</sup>, 而叶片铝含量对附生真菌的影响更为显著<sup>[89]</sup>.

#### (4) 附生微生物的非生物选择因子

叶际作为一个开放的系统, 受到包括全球变化在内的环境扰动的影响, 从而赋予更高的适应性来塑造叶际附生微生物群落<sup>[13]</sup>. 在非生物胁迫条件下, 叶际微生物群落通过多种策略降低环境的不利影响, 以成功定植在叶际. 许多叶际微生物产生胞外多糖 (extracellular polysaccharides, EPSs), 使得细胞聚集, 并积累胞内渗透保护剂, 如脯氨酸、胆碱和可溶性糖等, 这些物质共同有助于防止干燥和渗透胁迫, 并与单细胞细菌相比能够提升细菌适应性<sup>[11, 96-97]</sup>. 为了解决叶表高剂量 UV 辐射的不利影响, 叶际的一些细菌 (如 *Methylobacterium*、*Pseudomonas* 和 *Sphingomonas* 等) 能够通过色素沉着或激活抗氧化酶 (如过氧化氢酶和超氧化物歧化酶) 来对抗 UV 诱导的氧化胁迫<sup>[11, 39]</sup>. 叶际的出芽短梗霉菌 (*Aureobasidium pullulans*) 等, 同样通过产生 EPSs 和黑色素来适应叶际的胁迫环境<sup>[98]</sup>. 为了在营养贫瘠的叶片表面环境中存活, 在附生菌中也存在一些生态位驱动的生物化学和代谢适应. 例如, 宏蛋白基因组学方法表明, 在甲基杆菌属物种中, 甲基营养代谢蛋白的丰度增加对于其消耗甲醇作为营养是必需的<sup>[1, 31]</sup>. 与叶片表面相比, 叶内生区隔中对于微生物定植有不同的挑战. 内生区隔中似乎具有更丰富的营养, 且能保护微生物免受外部大气变化的波动, 包括 UV 辐射和湿度等<sup>[84]</sup>. Maignien 等<sup>[83]</sup>进行了叶际微生物群落组成的生态演替与随机变量实验, 虽然一开始叶际细菌群落与空气传播来源群落相似, 但逐渐发展出独特的群落组成. 这说明叶际微生物群落对于环境变化具有一定的演替性和随机性, 呈现出适应性的变化趋势. 微生物在叶际中建立、生长和繁殖的能力也取决于其承受叶片小气候的能力. 小气候对叶际微生物群落的选择压力也是重要的影响因素. 通过比较同一树冠不同部位叶片的叶际微生物群落<sup>[36, 99-100]</sup>, 利用海拔气候梯度<sup>[101-102]</sup>, 以及在普通花园实验中操纵气候<sup>[103]</sup>, 都已经评估了小气候对叶际微生物群落的选择压力的变化. 这些研究揭示了气候变化对叶际微生物群落的空间格局和多样性的重要性. Xu 等<sup>[104]</sup>研究表明微生物与宿主植物多样性在空间地理格局存在差异性, 进一步强调了地理环境对微生物群落的调节作用. 这表明地理环境也可能是塑造叶际微生物群落结构的关键因素之一.

### 2.2.2 扩散

#### (1) 垂直扩散

土壤是植物微生物组最主要的种子库, 不仅决定了迁入菌群的种类, 也影响植物的养分利用率, 进而影响植物的生长、根系结构和分泌物组成<sup>[105-107]</sup>. 土壤种子库极其复杂并高度可变, 植物从其生长的土壤中可获得微生物接种. 有研究指出, 一年生植物种子中的微生物很可能是新叶定殖的最重要来源<sup>[108]</sup>. 在多种植物的研究中证实了微生物从种子到叶际的垂直传播方式, 并且种子微生物可以允许跨世代的垂直传播, 这种传播方式对植物的生态、健康和生产力有深远影响<sup>[57, 109-110]</sup>. 然而, 最近的一项研究<sup>[111]</sup>表明, 来自土壤的微生物来源是有限的. 在另一项研究<sup>[112]</sup>中发现橡树种子将大部分微生物传播到根和叶际, 强调植物种子是植物微生物组的储存库, 特别是在植物生长的早期阶段. 种子可以携带高度多样化和有益的细菌分类群, 以确保为后代建立最佳的细菌共生. 这些工作强调了植物微生物的遗传可能在塑造叶际微生物群中起主导作用.

#### (2) 水平扩散

对于叶际微生物而言, 空气作为一个不可忽视的传播媒介, 它不同于土壤向植物提供养分. Maignien 等<sup>[83]</sup>通过对拟南芥叶际细菌群落的研究证实了空气传播的细菌在植物叶片上形成群落的能力. 微生物与灰尘颗粒、小型植物碎片或花粉聚集在一起形成了生物气溶胶. 生物气溶胶包含单细胞形式的细菌、细胞聚集体或孢子, 以及孢子和菌丝碎片形式的真菌. 当幼苗出现, 生物气溶胶成是微生物水平扩散的主要方式. 生物气溶胶的传播分为 3 个步骤<sup>[113]</sup>, 分别是源头逃逸、在气流中运输以及沉积. 叶面微生物和细小颗粒的气溶胶

涉及被动过程,如风蚀和雨水飞溅,但也可能涉及主动孢子释放<sup>[114]</sup>。颗粒在树冠上方的喷射,取决于其密度和异质性。颗粒可以留在树冠内,并沉积在相邻的植物上,或者它们可以在或多或少的距离内旅行。除其他因素外,它们的轨迹取决于释放的高度、大气条件、以及颗粒的大小和特定密度。大气环流模型表明,直径小于 20  $\mu\text{m}$  或具有相同比密度的颗粒可以在一年中轻易地在各大洲之间移动<sup>[115]</sup>。扩散限制可能会使微生物群落受到地理距离的影响,具体表现在随地理距离的减少而减少<sup>[116]</sup>。Finkel 等<sup>[117]</sup>在美国西南部索诺兰沙漠气候条件一致的地点,测量了空间分散的毛叶柳(*Salix dasyclados* Wimm.)叶片上细菌群落的差异。实验结果表明,毛叶柳的叶际细菌群落的地理趋势支持这一预期。Galès 等<sup>[118]</sup>发现,松针上的一个细菌物种的沉积随着与来源距离的增加而减少,并受到风向的影响。Meyer 等<sup>[119]</sup>的田间实验表明,随着生物量的增加,邻里植物对菌群的扩散影响越强烈。扩散的存在意味着当地植物群落的组成和植被结构可以或大或小地影响叶际微生物群落。

### 2.2.3 多样化

叶际微生物的多样化速度可能很高。叶际微生物会受到强烈的非生物压力,如紫外线辐射、温度、湿度、土壤类型和农业活动<sup>[120-122]</sup>,进而增加突变速率。Hart 等<sup>[123]</sup>研究发现,浮萍具有较高的种内基因型和表型多样性,因此有可能在同一时间尺度上观察植物-微生物组相互作用过程中的物种组成和基因型组成的变化。当一种微生物通过横向基因转移(HGT)获得了抵抗不适环境的抗性时,那么它就不再受制于等位基因进化的相同基因组环境,从而有可能使该种微生物探索新的适应性景观<sup>[76]</sup>。这表明 HGT 调动的遗传信息库也可能改变微生物群落组装动态。除了改变进化的速度外,HGT 还可以作为一种多样化和同质化的力量。目前的数据表明,HGT 塑造了植物病原真菌的几个功能特征,包括降解和穿透宿主细胞壁的关键能力<sup>[75]</sup>。此外,微生物还可以通过突变迅速产生促进生态稳定的多样性。一些细菌还可以启动增加的突变速率和 HGT,特别是在面对不适宜居住的环境时,作为一种策略,随着时间的推移,以可变的进化速率再次增加多样性。

### 2.2.4 漂变

漂变是指产生微生物类群丰度的随机变化来影响叶际微生物群落的构建<sup>[13]</sup>。叶际微生物群落由少数非常丰富类群和大量的稀有类群组成<sup>[124]</sup>。漂变主要影响这些稀有的类群,这部分类群丰度的微小变化可能会导致其在局部范围内灭绝<sup>[76]</sup>。漂变还会影响到早期微生物群落定植的成功性,然后影响到整个微生物群落的构成<sup>[83]</sup>。

## 3 结语

叶际微生物在植物生态系统中的重要性和生态功能已经引起了广泛关注。尽管目前的研究已经取得了一定进展,但仍然存在许多未解之谜和挑战。为了更好地理解叶际微生物的生态功能并为未来的研究提供方向,今后将重点关注以下几个方面:

(1) 深入了解叶际微生物的生态功能及作用机制,未来的研究将致力于深入探索叶际微生物在植物生长发育中的具体作用机制。通过结合生物学、生态学和计算生物学的方法,今后将努力揭示微生物与植物之间复杂的相互关系,并探讨微生物如何影响植物健康和生态系统功能。

(2) 加强叶际微生物多样性的评估和定量分析,未来的研究将强调加强对叶际微生物多样性的评估和定量分析。今后将利用高通量测序技术和计算生物学方法,准确把握叶际微生物群落的组成和结构,以预测微生物群落的动态变化和其对环境变化的响应。

(3) 解决当前研究面临的挑战,未来的研究还将致力于解决当前研究面临的挑战,包括模型系统的构建和研究方法的优化。通过开发更真实可靠的实验模型和采用先进的研究技术,今后可以更好地模拟叶际微生物的生态环境,深入研究其生态功能和作用机制。

(4) 探索叶际微生物与植物相互关系的新领域,未来的研究还将探索叶际微生物与植物相互关系的新领域,如微生物对植物激素的影响、微生物对植物抗逆性的调控等。今后将借助生态学和进化生态学的概念框架,深入研究叶际微生物与植物之间的相互作用,以期能够更好地理解叶际微生物在植物健康和生态系统功能中的作用。

(5) 为植物健康和生态系统功能提供科学支持,未来的研究将重点关注叶际微生物的生态功能及其对

植物生态系统的影响机制,加强对微生物多样性的评估和定量分析,同时解决当前研究面临的挑战,以促进对叶际微生物的全面理解,并为植物健康和生态系统功能的维持提供科学支持。

#### 参考文献:

- [1] DELMOTTE N, KNIEF C, CHAFFRON S, et al. Community proteogenomics reveals insights into the physiology of phyllosphere bacteria[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(38):16428–16433.
- [2] HOLDEN, J. *An introduction to physical geography and the environment*. (4th ed.) [M/OL]. 2021, Pearson Education, 2017. <https://elibrary.pearson.de/book/99.150005/9781292083612>.
- [3] LAST F T. Seasonal incidence of *Sporobolomyces* on cereal leaves[J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1955, 38(3):221–239.
- [4] RICHARDSON L A. Evolving as a holobiont[J]. *PLOS Biology*, 2017, 15(2):e2002168.
- [5] STONE B W G, WEINGARTEN E A, JACKSON C R, et al. 2018. The role of the phyllosphere microbiome in plant health and function[J]. *Annual Plant Reviews Online*. 2018, 2(1):533–556.
- [6] FLUES S, BLOKKER M, DUMACK K, et al. Diversity of cercozoan species in the phyllosphere and rhizosphere of different plant species with a description of *Neocercomonas epiphylla* (Cercozoa, Rhizaria) a leaf-associated protist[J]. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2018, 65(5):587–599.
- [7] SAPP M, PLOCH S, FIORE – DONNO A M, et al. Protists are an integral part of the *Arabidopsis thaliana* microbiome[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(1):30–43.
- [8] ZHU H, LI S, HU Z, et al. Molecular characterization of eukaryotic algal communities in the tropical phyllosphere based on real-time sequencing of the 18S rDNA gene[J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1):365.
- [9] BALOGH B, NGA N T T, JONES J B, et al. Relative level of bacteriophage multiplication *in vitro* or in phyllosphere may not predict in planta efficacy for controlling bacterial leaf spot on tomato caused by *Xanthomonas perforans* [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9:2176.
- [10] KOSKELLA B. Phage-mediated selection on microbiota of a long-lived host[J]. *Current Biology*, 2013, 23(13):1256–1260.
- [11] LINDOW S E, BRANDL M T. Microbiology of the phyllosphere[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(4):1875–1883.
- [12] VORHOLT J A. Microbial life in the phyllosphere[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(12):828–840.
- [13] VACHER C, HAMPE A, PORTÉ A J, et al. The phyllosphere: microbial jungle at the plant–climate interface[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2016, 47:1–24.
- [14] KOSKELLA B. The phyllosphere[J]. *Current Biology*, 2020, 30(19):1143–1146.
- [15] MORRIS C E. Phyllosphere[M]//WILEY. *Encyclopedia of life sciences*, 2002.
- [16] HIRANO S S, UPPER C D. Diel variation in population size and ice nucleation activity of *Pseudomonas syringae* on snap bean leaflets[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1989, 55(3):623–630.
- [17] ERCOLANI G L. Distribution of epiphytic bacteria on olive leaves and the influence of leaf age and sampling time [J]. *Microbial Ecology*, 1991, 21(1):35–48.
- [18] THOMPSON I P, BAILEY M J, FENLON J S, et al. Quantitative and qualitative seasonal changes in the microbial community from the phyllosphere of sugar beet (*Beta vulgaris*) [J]. *Plant and Soil*, 1993, 150(2):177–191.
- [19] KINKEL L L, WILSON M, LINDOW S E. Plant species and plant incubation conditions influence variability in epiphytic bacterial population size[J]. *Microbial Ecology*, 2000, 39(1):1–11.
- [20] O' BRIEN A M, LAURICH J, LASH E, et al. Mutualistic outcomes across plant populations, microbes, and environments in the duckweed *Lemna minor* [J]. *Microbial Ecology*, 2020, 80(2):384–397.
- [21] FOKKEMA N, SCHIPPERS B, FOKKEMA N, et al. Phyllosphere versus rhizosphere as environments for saprophytic colonization[J]. *Microbiology of the Phyllosphere*, 1986, 137–159.
- [22] JURKEVITCH E J, SHAPIRA G. Structure and colonization dynamics of epiphytic bacterial communities and of selected component strains on tomato (*Lycopersicon esculentum*) leaves[J]. *Microbial Ecology*, 2000, 40(4):300–308.
- [23] BASHIR I, WAR A F, RAFIQ I, et al. Phyllosphere microbiome: diversity and functions [J]. *Microbiological Research*, 2022, 254:126888.
- [24] NEWTON A C, GRAVOUIL C, FOUNTAINE J M, et al. Managing the ecology of foliar pathogens: ecological tolerance in

- crops[J]. *Annals of Applied Biology*, 2010, 157(3):343 – 359.
- [25] MAZINANI Z, ZAMANI M, SARDARI S, et al. Isolation and identification of phyllospheric bacteria possessing antimicrobial activity from *Astragalus obtusifolius*, *Prosopis juliflora*, *Xanthium strumarium* and *Hippocrepis unisiliquosa* [J]. *Avicenna Journal of Medical Biotechnology*, 2017, 9(1):31 – 37.
- [26] REDFORD A J, BOWERS R M, KNIGHT R, et al. The ecology of the phyllosphere: geographic and phylogenetic variability in the distribution of bacteria on tree leaves[J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(11):2885 – 2893.
- [27] SHI W, ZHANG H B. Characteristics of phyllosphere and epiphytes[J]. *Microbiology China*, 2007, 34:761 – 764.
- [28] RASTOGI G, SBODIO A, TECH J J, et al. Leaf microbiota in an agroecosystem: spatiotemporal variation in bacterial community composition on field – grown lettuce[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(10):1812 – 1822.
- [29] MANSFIELD J, GENIN S, MAGORI S, et al. Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2012, 13(6):614 – 629.
- [30] 杨宽,王慧玲,叶坤浩等. 叶际微生物及与植物互作的研究进展[J]. *云南农业大学学报(自然科学版)*, 2021, 36(1): 155 – 164.
- [31] YANG C H, CROWLEY D E, BORNEMAN J, et al. Microbial phyllosphere populations are more complex than previously realized[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98(7):3889 – 3894.
- [32] LAMBAIS M R, CROWLEY D E, CURY J C, et al. Bacterial diversity in tree canopies of the atlantic forest [J]. *Science*, 2006, 312(5782):1917 – 1917.
- [33] ZWIELEHNER J, HANDSCHUR M, MICHAELSEN A, et al. DGGE and real – time PCR analysis of lactic acid bacteria in bacterial communities of the phyllosphere of lettuce[J]. *Molecular Nutrition & Food Research*, 2008, 52(5):614 – 623.
- [34] 孙泓,李慧,詹亚光,等. 不同生境中桂花和夹竹桃叶际细菌的群落结构[J]. *应用生态学报*, 2018, 1653 – 1659.
- [35] JUMPPONEN A, JONES K L, BLAIR J, et al. Vertical distribution of fungal communities in tallgrass prairie soil [J]. *Mycologia*, 2010, 102(5):1027 – 1041.
- [36] CORDIER T, ROBIN C, CAPDEVIELLE X, et al. Spatial variability of phyllosphere fungal assemblages: genetic distance predominates over geographic distance in a European beech stand (*Fagus sylvatica*) [J]. *Fungal Ecology*, 2012, 5(5): 509 – 520.
- [37] AHMED A, GIULIA L D N M, OLGA C S, CACCIOLA SO, et al. Metabarcoding analysis of fungal diversity in the phyllosphere and carposphere of olive (*olea europaea*) [J]. *PLOS One*, 2015, 10:e0131069.
- [38] PETRINI O. Fungal endophytes of tree leaves [M]//ANDREWS J H, HIRANO S S. *Microbial Ecology of Leaves*. New York, NY: Springer New York, 1991, 179 – 197 [2024 – 01 – 18].
- [39] WHIPPS J M, HAND P, PINK D, et al. Phyllosphere microbiology with special reference to diversity and plant genotype [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2008, 105(6):1744 – 1755.
- [40] 阚望,许姗姗,杨太源,等. 西双版纳热带雨林植物叶际细菌群落研究[J]. *西南农业学报*, 2020, 33(3):631–636.
- [41] 刘利玲,李会琳,蒙振思,等. 青杨雌雄株叶际微生物群落多样性和结构的差异[J]. *微生物学报*, 2020, 60(3):556 – 569.
- [42] SINGH P, SANTONI S, WEBER A, et al. Understanding the phyllosphere microbiome assemblage in grape species (*Vitaceae*) with amplicon sequence data structures [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1):14294.
- [43] GLUSHAKOVA A M, CHERNOV I Y. Seasonal dynamics of the structure of epiphytic yeast communities [J]. *Microbiology*, 2010, 79:830 – 839.
- [44] KACHALKIN A V, GLUSHAKOVA A M, YURKOV A M, et al. Characterization of yeast groupings in the phyllosphere of *Sphagnum mosses* [J]. *Microbiology*, 2008, 77(4):474 – 481.
- [45] LINDOW S E. Control of epiphytic ice nucleation-active bacteria for management of plant frost injury [J]. *Biological Ice Nucleation and Its Applications*, 1995:239–256.
- [46] KARAMANOLI K, VOKOU D, MENKISSOGLU U, et al. Bacterial colonization of phyllosphere of *Mediterranean aromatic* plants. [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(9):2035 – 2048.
- [47] LINDOW S. Interactions of antibiotics with *Pseudomonas fluorescens* strain A506 in the control of fire blight and frost injury to pear [J]. *Phytopathology*, 1996, 86(8):841.
- [48] JOHNSON K B, STOCKWELL V O, SAWYER T L, et al. Assessment of environmental factors influencing growth and spread of *Pantoea agglomerans* on and among blossoms of pear and apple [J]. *Phytopathology*, 2000, 90(11):1285 – 1294.
- [49] MERCIER J, LINDOW S E. Field Performance of antagonistic bacteria identified in a novel laboratory assay for biological

- control of fire blight of pear[J]. *Biological Control*, 2001, 22(1):66 – 71.
- [50] ARNOLD A E, MEJÍA L C, KYLLO D, et al. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2003, 100(26):15649 – 15654.
- [51] KANNADAN S, RUDGERS J A. Endophyte symbiosis benefits a rare grass under low water availability [J]. *Functional Ecology*, 2008, 22(4):706 – 713.
- [52] WALLER F, ACHATZ B, BALTRUSCHAT H, et al. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt – stress tolerance, disease resistance, and higher yield[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005, 102(38): 13386 – 13391.
- [53] BAGCHI R, SWINFIELD T, GALLERY R E, et al. Testing the Janzen – Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(10):1262 – 1269.
- [54] BAGCHI R, GALLERY R E, GRIPENBERG S, et al. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition[J]. *Nature*, 2014, 506(7486):85 – 88.
- [55] RUINEN J. The phyllosphere: V. The grass sheath, a habitat for nitrogen-fixing micro-organisms [J]. *Plant and Soil*, 33(1/3):661 – 671.
- [56] JONES K, 1970. Nitrogen fixation in the phyllosphere of the douglas fir, *Pseudotsuga douglasii*[J]. *Annals of Botany*, 1970, 34(1):239 – 244.
- [57] BODENHAUSEN N, HORTON M W, BERGELSON J, et al. Bacterial communities associated with the leaves and the roots of *Arabidopsis thaliana*[J]. *PLOS One*, 2013, 8(2):e56329.
- [58] SUI L, ZHU H, XU W, et al. Elevated air temperature shifts the interactions between plants and endophytic fungal entomopathogens in an agroecosystem[J]. *Fungal Ecology*, 2020, 47:100940.
- [59] QIN Y, PAN X, KUBICEK C, et al. Diverse plant – associated *Pleosporealean* fungi from saline areas: ecological tolerance and nitrogen – status dependent effects on plant growth[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8:158.
- [60] PEÑUELAS J, TERRADAS J. The foliar microbiome[J]. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(5):278 – 280.
- [61] ZILBER – ROSENBERG I, ROSENBERG E. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2008, 32(5):723 – 735.
- [62] KEMBEL S W, EISEN J A, POLLARD K S, et al. The phylogenetic diversity of metagenomes[J]. *PLOS One*, 2011, 6(8): e23214.
- [63] O'DWYER J P, KEMBEL S W, SHARPTON T J, et al. Backbones of evolutionary history test biodiversity theory for microbes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(27):8356 – 8361.
- [64] DEBRAY R, HERBERT R A, JAFFE A L, et al. Priority effects in microbiome assembly[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(2):109 – 121.
- [65] 王培. 水稻叶际微生物群落结构特征及其对稻叶瘟等典型互作因子的响应[D]. 长沙:湖南农业大学, 2021.
- [66] 徐慧,杨根华,张敏,等. 云南烟草叶片内生及叶际细菌、真菌多样性研究[J]. *云南农业大学学报(自然科学版)*, 2014, 29:149 – 154.
- [67] 吴小军,汪汉成,孙美丽,等. 烟草角斑病叶际微生物群落结构与多样性分析[J]. *烟草科技*, 2023, 56:1 – 10.
- [68] 高爽. 柑橘叶表细菌种群结构与溃疡病的关联研究[D]. 长沙:湖南农业大学, 2016.
- [69] 孙家秀,何涛,杜鸿燕,等. 杀卵菌剂对葡萄叶际真菌群落多样性的影响[J]. *植物病理学报*, 2023, 1 – 19.
- [70] 李莹,熊立瑰,黄芳芳,等. 园艺植物叶际微生物研究进展[J]. *植物生理学报*, 2022, 58:1829 – 1839.
- [71] LI J, JIN M K, NEILSON R, et al. Plant identity shapes phyllosphere microbiome structure and abundance of genes involved in nutrient cycling[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 865:161245.
- [72] DRISCOLL D A. Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities [J]. *Austral Ecology*, 2006, 31(7): 910 – 911.
- [73] VELLEND M. Conceptual synthesis in community ecology[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 2010, 85(2):183 – 206.
- [74] KOONIN E V, MAKAROVA K S, ARAVIND L, et al. Horizontal gene transfer in prokaryotes: quantification and classification[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2001, 55(1):709 – 742.
- [75] SOANES D, RICHARDS T A. Horizontal gene transfer in eukaryotic plant pathogens[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2014, 52(1):583 – 614.
- [76] NEMERGUT D R, SCHMIDT S K, FUKAMI T, et al. Patterns and processes of microbial community assembly [J].

- Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2013, 77(3):342 – 356.
- [77] KEMBEL S W, O'CONNOR T K, ARNOLD H K, et al. Relationships between phyllosphere bacterial communities and plant functional traits in a neotropical forest[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2014, 111(38):13715 – 13720.
- [78] FAUST K, RAES J. Microbial interactions: from networks to models [J]. Nature Reviews Microbiology, 2012, 10(8) : 538 – 550.
- [79] KOSKELLA B, VOS M. Adaptation in natural microbial populations [J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2015, 46(1):503 – 522.
- [80] REMUS – EMSERMANN M N P, TECON R, KOWALCHUK G A, et al. Variation in local carrying capacity and the individual fate of bacterial colonizers in the phyllosphere[J]. The ISME Journal, 2012, 6(4):756 – 765.
- [81] CHEN T, NOMURA K, WANG X, et al. A plant genetic network for preventing dysbiosis in the phyllosphere [J]. Nature, 2020, 580(7805):653 – 657.
- [82] CARRELL A A, FRANK A C. Bacterial endophyte communities in the foliage of coast redwood and giant sequoia [J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6:1008.
- [83] MAIGNIEN L, DEFORCE E A, CHAFEE M E, et al. Ecological Succession and stochastic variation in the assembly of *Arabidopsis thaliana* phyllosphere communities [J]. mBio, 2014, 5(1):e00682 – 13.
- [84] SOHRABI R, PAASCH B C, LIBER J A, et al. Phyllosphere microbiome [J]. Annual Review of Plant Biology, 2023, 74(1) : 539 – 568.
- [85] HUNTER P J, PINK D A C, BENDING G D, et al. Cultivar – level genotype differences influence diversity and composition of lettuce (*Lactuca sp.*) phyllosphere fungal communities [J]. Fungal Ecology, 2015, 17:183 – 186.
- [86] HORTON M W, BODENHAUSEN N, BEILSMITH K, et al. Genome – wide association study of *Arabidopsis thaliana* leaf microbial community [J]. Nature Communications, 2014, 5(1):5320.
- [87] MASON C J, PFAMMATTER J A, HOLESKI L M, et al. Foliar bacterial communities of trembling aspen in a common garden [J]. Canadian Journal of Microbiology, 2015, 61(2):143 – 149.
- [88] KIM M, SINGH D, LAI – HOE A, et al. Distinctive phyllosphere bacterial communities in tropical trees [J]. Microbial Ecology, 2012, 63(3):674 – 681.
- [89] KEMBEL S W, MUELLER R C. Plant traits and taxonomy drive host associations in tropical phyllosphere fungal communities [J]. Botany, 2014, 92(4):303 – 311.
- [90] SAPKOTA R, KNORR K, JØRGENSEN L N, et al. Host genotype is an important determinant of the cereal phyllosphere mycobiome [J]. New Phytologist, 2015, 207(4):1134 – 1144.
- [91] REISBERG E E, HILDEBRANDT U, RIEDERER M, et al. Distinct phyllosphere bacterial communities on *Arabidopsis* wax mutant leaves [J]. PLOS One, 2013, 8(11):e78613.
- [92] BODENHAUSEN N, BORTFELD – MILLER M, ACKERMANN M, et al. A synthetic community approach reveals plant genotypes affecting the phyllosphere microbiota [J]. PLOS Genetics, 2014, 10(4):e1004283.
- [93] REISBERG E E, HILDEBRANDT U, RIEDERER M, et al. Phyllosphere bacterial communities of trichome – bearing and trichomeless *Arabidopsis thaliana* leaves [J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2012, 101(3):551 – 560.
- [94] BALINT – KURTI P, SIMMONS S J, BLUM J E, et al. Maize leaf epiphytic bacteria diversity patterns are genetically correlated with resistance to fungal pathogen infection [J]. Molecular Plant – Microbe Interactions, 2010, 23(4):473 – 484.
- [95] YADAV R K P, KARAMANOLI K, VOKOU D, et al. Bacterial colonization of the phyllosphere of mediterranean perennial species as influenced by leaf structural and chemical features [J]. Microbial Ecology, 2005, 50(2):185 – 196.
- [96] CARRELL A A, FRANK A C. *Pinus flexilis* and *Piceae engelmannii* share a simple and consistent needle endophyte microbiota with a potential role in nitrogen fixation [J]. Frontiers in Microbiology, 2014, 5:333.
- [97] MONIER J M, LINDOW S E. Differential survival of solitary and aggregated bacterial cells promotes aggregate formation on leaf surfaces [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2003, 100(26):15977 – 15982.
- [98] LIU F, ZHANG J, ZHANG L, et al. Correlation between the synthesis of pullulan and melanin in *Aureobasidium pullulans* [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2021, 177:252 – 260.
- [99] LEFF J W, DEL TREDICI P, FRIEDMAN W E, et al. Spatial structuring of bacterial communities within individual *Ginkgo biloba* trees [J]. Environmental Microbiology, 2015, 17(7):2352 – 2361.
- [100] OSONO, T, MASUYA H. Endophytic fungi associated with leaves of Betulaceae in Japan [J]. Canadian Journal of

- Microbiology, 2012, 58(4), 507 – 515.
- [101] COINCE A, CORDIER T, LENGELLÉ J, et al. Leaf and root – associated fungal assemblages do not follow similar elevational diversity patterns[J]. PLOS One, 2014, 9(6):e100668.
- [102] CORDIER T, ROBIN C, CAPDEVIELLE X, et al. The composition of phyllosphere fungal assemblages of European beech (*Fagus sylvatica*) varies significantly along an elevation gradient[J]. New Phytologist, 2012, 196(2):510 – 519.
- [103] BÁLINT M, BARTHA L, O'HARA R B, et al. Relocation, high-latitude warming and host genetic identity shape the foliar fungal microbiome of poplars[J]. Molecular Ecology, 2015, 4(1):235 – 248.
- [104] XU S, YUAN Y, SONG P, et al. The spatial patterns of diversity and their relationships with environments in rhizosphere microorganisms and host plants differ along elevational gradients[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14:1079113.
- [105] 史刚荣. 植物根系分泌物的生态效应[J]. 生态学杂志, 2004, 1:97 – 101.
- [106] ZARRAONAINDIA I, OWENS S M, WEISENHORN P, et al. The soil microbiome influences grapevine – associated microbiota[J]. mBio, 2015, 6(2):e02527.
- [107] MANCEAU C R, KASEMPOUR M N. Endophytic versus epiphytic colonization of plants: what comes first? [J]. Phyllosphere Microbiology, 2002:115 – 123.
- [108] CANKAR K, KRAIGHER H, RAVNIKAR M, et al. Bacterial endophytes from seeds of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst)[J]. FEMS Microbiology Letters, 2005, 244(2):341 – 345.
- [109] KUKKURAINEN S, LEINO A, VÄHÄMIKO S, et al. Occurrence and location of endophytic bacteria in garden and wild strawberry[J]. HortScience, 2005, 40(2):348 – 352.
- [110] LÓPEZ – LÓPEZ A, ROGEL M A, ORMEÑO – ORRILLO E, et al. Phaseolus vulgaris seed – borne endophytic community with novel bacterial species such as *Rhizobium endophyticum* sp. nov. [J]. Systematic and Applied Microbiology, 2010, 33(6):322 – 327.
- [111] ZHOU S Y D, LI H, GILES M, et al. Microbial flow within an air – phyllosphere – soil continuum [J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 11:615481.
- [112] ABDELFATTAH A, WISNIEWSKI M, SCHENA L, et al. Experimental evidence of microbial inheritance in plants and transmission routes from seed to phyllosphere and root[J]. Environmental Microbiology, 2021, 23(4):2199 – 2214.
- [113] MORRIS C E, LEYRONAS C, NICOT P C. Movement of bioaerosols in the atmosphere and the consequences for climate and microbial evolution[M]//COLBECK I, LAZARIDIS M. Aerosol Science: Technology and Applications. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2013:393.
- [114] BAILEY B N, STOLL R, PARDYJAK E R, et al. Effect of vegetative canopy architecture on vertical transport of massless particles[J]. Atmospheric Environment, 2014, 95:480 – 489.
- [115] WILKINSON D M, KOUMOUTSARIS S, MITCHELL E A D, et al. Modelling the effect of size on the aerial dispersal of microorganisms[J]. Journal of Biogeography, 2012, 39(1):89 – 97.
- [116] HANSON C A, FUHRMAN J A, HORNER – DEVINE M C, et al. Beyond biogeographic patterns: processes shaping the microbial landscape[J]. Nature Reviews Microbiology, 2012, 10(7):497 – 506.
- [117] FINKEL O M, BURCH A Y, ELAD T, et al. Distance – decay relationships partially determine diversity patterns of phyllosphere bacteria on tamarix trees across the sonoran desert [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(21):7818.
- [118] GALÈS A, LATRILLE E, WÉRY N, et al. Needles of pinus halepensis as biomonitors of bioaerosol emissions[J]. PLOS One, 2014, 9(11):e112182.
- [119] MEYER K M, PORCH R, MUSCETTOLA I E, et al. Plant neighborhood shapes diversity and reduces interspecific variation of the phyllosphere microbiome[J]. The ISME Journal, 2022, 16(5):1376 – 1387.
- [120] AYDOGAN E L, MOSER G, MÜLLER C, et al. Long – term warming shifts the composition of bacterial communities in the phyllosphere of *Galium album* in a permanent grassland field – experiment[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9:144.
- [121] TRUCHADO P, GIL M I, MORENO – CANDEL M, et al. Impact of weather conditions, leaf age and irrigation water disinfection on the major epiphytic bacterial genera of baby spinach grown in an open field [J]. Food Microbiology, 2019, 78:46 – 52.
- [122] STONE B W G & JACKSON C R. Seasonal patterns contribute more towards phyllosphere bacterial community structure than short – term perturbations[J]. Microbial Ecology, 2021, 81(1):146 – 156.

- [123] HART S P, TURCOTTE M M, LEVINE J M. Effects of rapid evolution on species coexistence [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2019, 116(6):2112 – 2117.
- [124] UNTERSEHER M, JUMPPONEN A, ÖPIK M, et al. Species abundance distributions and richness estimations in fungal metagenomics – lessons learned from community ecology: community ecology in fungal metagenomics [J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20(2):275 – 285.
- [125] 刘宇星,董醇波,邵秋雨,等. 叶际微生物与植物健康研究进展[J]. *微生物学杂志*,2022,42(2):88 – 89.

## Research advances on the phyllosphere microbial community

CUI Mu-feng<sup>1,2</sup>, HU Yue-hua<sup>2</sup>, YUAN Yan<sup>1</sup>, YANG Jie<sup>2</sup>

(1. Key Laboratory of Chemistry in Ethnic Medicinal Resources, State Ethnic Affairs Commission & Ministry of Education, School of Ethnic Medicine, Yunnan Minzu University, Kunming 650500, China; 2. CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China)

**Abstract:** The phyllosphere, as a unique microbial habitat, harbors highly diverse and abundant microbial communities. This review systematically examines the development of research on phyllosphere microbiota, with a particular focus on the compositional characteristics and assembly mechanisms of phyllosphere microbial communities. Based on the latest theoretical framework of evolutionary community ecology, the paper explores in – depth four key ecological processes that influence the assembly of phyllosphere microbial communities: selection, dispersal, diversification and drift. In terms of dispersal, phyllosphere microbes are primarily transmitted through vertical and horizontal pathways. The vertical pathway involves microbial transfer from soil to plant seeds and subsequently to the phyllosphere, while horizontal dispersal mainly relies on air as a medium, facilitating microbial colonization and community formation on plant leaf surfaces. Regarding diversity, the composition of phyllosphere microbial communities is influenced by multiple factors, including abiotic stressors and horizontal gene transfer, which collectively drive the generation and maintenance of microbial diversity. Additionally, drift, as a stochastic ecological process, primarily regulates the overall microbial community structure by affecting the abundance of rare species. A thorough understanding of the ecological functions, mechanisms of action, and host-microbe interactions of phyllosphere microbes is of significant theoretical importance for elucidating plant health maintenance mechanisms and ecosystem functions. Future research directions should focus on deciphering the ecological functions of phyllosphere microbes and strengthening the development of model systems to comprehensively reveal the crucial roles of phyllosphere microbiota in plant ecosystems.

**Key words:** phyllosphere microorganism; community construction; selection; dispersal; diversification; drift

(责任编辑 王煜丹)