



## 根瘤菌生物地理学的研究进展

刘璐, 詹庆才, 彭伟正\*

湖南省农业生物技术研究中心, 湖南 长沙 410125

**摘要:** 根瘤菌是一类革兰氏阴性菌, 能与特定的宿主植物共生形成根瘤, 将空气中的分子态氮转变为植物可以利用的氨态氮。研究根瘤菌的生物地理分布格局及形成机制, 不仅具有理论上的意义, 还对根瘤菌接种剂的选择具有指导意义。目前, 随着分子生物学技术的发展, 以及根瘤菌多样性研究数据的积累, 根瘤菌生物地理学取得了较大的进展。本文综述了根瘤菌生物地理学的研究方法及现状, 并对今后的重点研究方向作了展望。

**关键词:** 根瘤菌, 系统发育分类, 生物地理学

生物地理学(Biogeography)是研究各种生物空间和时间分布及其丰度的一个综合性学科, 有助于了解生物多样性产生和保持的机制<sup>[1]</sup>。相对于大型生物(植物和动物)而言, 微生物生物地理学研究相对滞后, 对微生物是否存在一定的地理分布格局存在广泛争论<sup>[2]</sup>。近年来 Fierer 等研究表明在多尺度空间条件下细菌具有明显的生物地理分布特征, 彻底否定了细菌没有生物地理分布的说法<sup>[3]</sup>。

根瘤菌是一类革兰氏阴性菌, 其与豆科植物形成的共生体系不仅能够自身固氮从而减少化学氮肥的使用, 更能改良土壤结构、提高作物产量<sup>[4]</sup>。根瘤菌生物地理学的研究, 有助于了解生物多样性产生和保持的机制, 对于根瘤菌菌剂的开发与

应用具有重要意义<sup>[5]</sup>。虽然根瘤菌可以脱离宿主在土壤中腐生或在非共生宿主植物中作为内生菌存在, 但它们的地理分布还是不可避免地受到其宿主植物分布的影响, 这使得根瘤菌生物地理学的研究更为困难。近年来, 随着分子生物学技术的发展, 根瘤菌多样性研究数据的积累, 根瘤菌生物地理学的研究取得了较大进展。本文结合课题组前期的研究工作, 综合国内外最新文献, 对根瘤菌生物地理学的研究现状进行系统的介绍, 并对今后的研究重点进行了展望。

### 1 根瘤菌分类研究概述

根瘤菌是一类革兰氏阴性细菌, 其主要特征

基金项目: 国家自然科学基金(41701293, 31400412); 广西重点研发计划(桂科 AB17129009); 湖南农业科技创新项目(2017JC78)

\*通信作者。E-mail: 389694762@qq.com

收稿日期: 2017-04-05; 修回日期: 2017-05-23; 网络出版日期: 2017-07-10

是能与豆科植物共生固氮, 但近年来的研究发现, 许多非共生的细菌根据系统发育分析也归属到根瘤菌的范围内, 使得根瘤菌既包括了共生固氮的细菌, 也包括了非共生固氮的细菌<sup>[6]</sup>。目前, 已发现的能结瘤固氮的共生根瘤菌包括属于 alpha-变形杆菌门的 14 个属的根瘤菌: 土壤杆菌属(*Agrobacterium*)、异根瘤菌属(*Allorhizobium*)、*Aminobacter*、固氮根瘤菌属(*Azorhizobium*)、慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)、德沃斯氏菌属(*Devosia*)、中慢生根瘤菌属(*Mesorhizobium*)、甲基杆菌属(*Methylobacterium*)、微枝形杆菌属(*Microvirga*)、苍白杆菌属(*Ochrobactrum*)、叶瘤杆菌属(*Phyllobacterium*)、根瘤菌属(*Rhizobium*)、申氏杆菌属(*Shinella*)和中华根瘤菌属(*Sinorhizobium*)/剑菌属(*Ensifer*), 以及属于 beta-变形杆菌门的 3 个属的根瘤菌: 伯克氏菌属(*Burkholderia*)、贪铜菌属(*Cupriavidus*)和草螺菌属(*Herbaspirillum*)<sup>[7]</sup>。在最新的分类体系中, 对  $\alpha$ -纲内的根瘤菌属进行了重新划分, 新增了副根瘤菌属(*Pararhizobium*)和新根瘤菌属(*Neorhizobium*)<sup>[6]</sup>。

根瘤菌物种的准确鉴定是进行根瘤菌生物地理学研究的基础。随着新的根瘤菌资源的不断发现和科学技术的发展, 根瘤菌的分类方法从以宿主植物为中心的“互接种族”的传统分类逐步发展到研究“系统发育关系”的现代系统分类<sup>[4]</sup>。Colwell 等(1970)首次提出多相分类的概念来研究微生物多样性, 获取微生物表型、遗传型和系统发育等方面的信息, 从而更全面地反映微生物的多样性, 同时也从多个角度验证分类结果是否可靠。根瘤菌的表型分群主要通过数值分类、细胞脂肪酸组成分析、全细胞可溶性蛋白电泳以及多位点酶电泳等方法<sup>[6]</sup>。根瘤菌的遗传分群主要通过基因组指纹图谱分析、特定基因序列分析、DNA-DNA 杂交、

G+C mol% 及多位点序列分析(MLSA)等方法<sup>[8]</sup>。

70% 的 DNA 同源性值曾是确定细菌之间是否为同一种的“黄金标准”之一<sup>[6]</sup>。Konstantindis 提出以基因组平均核苷酸一致性(ANI)作为新的细菌种分类标准, 多基因序列分析、全基因组序列比较来确定种的分类地位已成为确定根瘤菌基因种的“黄金标准”<sup>[9]</sup>。虽然全基因组测定方便快捷, 但还是需要一定的时间分析和注释。Zhang 等采用多基因序列(如 *SMc00019-truA-thrA*)分析发现, 以 94% 或 96% ANI 相似性作为阈值可以很好地区分不同根瘤菌物种, 此方法与其他持家基因及全基因组分析结果有很好的 consistency<sup>[10]</sup>。对于 1 个未知菌株, 结合 16S rRNA 基因序列分析和持家基因 ANI 比较, 就能快速、准确地确定根瘤菌的分类地位。

## 2 根瘤菌的生物地理学格局

以前研究认为“微生物无处不在, 只是环境选择而已”, 但最近的研究对这一微生物分布的经典表述产生了争议。虽然许多被 16S rRNA 基因系统发育定义的细菌种类看似是全球随机分布的, 但这些细菌在基因型或菌株的水平上已经表现出了地点的特异性或地方特有分布<sup>[11]</sup>。

随着对根瘤菌遗传多样性研究结果的积累, 目前对与豆科植物共生根瘤菌的生物地理分布特征有了一定的了解。国内外学者对大豆根瘤菌进行了系统的研究, 研究表明其具有明显的生物地理分布特征<sup>[11-14]</sup>, 如在我国新疆地区盐碱土壤环境中主要是中华根瘤菌属的种群(*Sinorhizobium*), 而在东北地区中性偏酸土壤环境中主要存在慢生根瘤菌属的种群(*Bradyrhizobium*)。除此之外, 其他一些与栽培或野生豆科植物共生的根瘤菌也存

在生物地理学分布, 如花生、甘草、沙冬青和菜豆等共生的根瘤菌<sup>[15-20]</sup>。与这些根瘤菌的生物地理分布不同的是, 有些植物的根瘤菌地理分布大多不以种属水平为单位, 而是多以种下遗传群水平与地理起源间的对应关系为特点, 如蚕豆和其他野豌豆属的植物无论在什么类型的土壤中都主要与 *Rhizobium leguminosarum* 结瘤, 但来自不同地区的菌株遗传类群不一样, 这说明宿主植物对根瘤菌的染色体背景和共生基因的选择存在差异<sup>[21-22]</sup>。另外, 根瘤菌在共生效率方面也表现出生物地理学特征, 通常高效的共生组合都来自于同一生态区<sup>[23-24]</sup>。本课题组前期对喀斯特地区(碱性土壤)常见的野生豆科植物根瘤进行了调查, 对与其共生的根瘤菌进行系统发育分析, 结果表明在喀斯特生态系统中, 与豆科植物共生的根瘤菌具有高度的区域特异性, 以慢生根瘤菌属为主。且在区域尺度上, 来源于同一地点的根瘤菌系统发育关系较近, 表明根瘤菌存在一定的生物地理学分布格局<sup>[25]</sup>。

根瘤菌除了与豆科植物共生之外, 还可以脱离宿主在土壤中腐生, 或在非共生宿主植物中作为内生菌存在<sup>[4]</sup>。以往对根瘤菌的研究多采用直接分离田间根瘤或在温室用土壤捕捉的方法, 随着宏基因组学技术在微生物生态学领域的广泛应用, 研究者们开始关注土著根瘤菌的生物地理学分布特征<sup>[26]</sup>。在高通量测序中, 16S rRNA 基因常用于环境中细菌多样性的研究, 但是由于分辨率有限, 只能将根瘤菌区分到属, 寻找高分辨率的分子标记有助于获得更精确的细菌多样性信息及其生物地理分布特征<sup>[27]</sup>。郭慧娟<sup>[28]</sup>、Vos 等<sup>[29]</sup>从 *rpoB* 序列中找到了一段序列, 它可以将不同根瘤菌种很好地区分。Zhang 等<sup>[26]</sup>通过对 3 个生态区大豆根际土壤 *rpoB* 基因的高通量测序, 发现土著

根瘤菌在物种水平上也存在着生物地理学分布特征, 且这种分布格局的形成不仅受环境因子的影响, 同时还受宿主植物的影响。

### 3 根瘤菌生物地理学格局的形成机制

微生物生物地理学分布格局的形成主要包括 4 个过程: 选择、扩散、多样化和漂变<sup>[27]</sup>。环境选择(如 pH、盐度、土壤碳含量等)是决定微生物分布格局的重要因素, 它还能通过影响微生物的多样化(如重组和基因水平转移)来影响微生物的群落组成<sup>[30-31]</sup>。在环境因子的选择作用下, 微生物会呈现出距离消减关系(Distance decay relationship), 即地理距离降低, 相似性增加<sup>[32]</sup>。微生物具有不同的扩散能力, 如某些具有孢子结构的微生物扩散能力较强, 而 Rhizobiaceae、Bradyrhizobiaceae 和 Xanthomonadaceae 这些共生微生物种类的扩散能力较差<sup>[15]</sup>。水平基因转移是进化多样化的重要方面, 如微生物通过水平基因转移获得抗性基因, 从而在环境适应过程中更具竞争力<sup>[33]</sup>。在不同的环境条件下, 微生物具有不同的进化速率, 这也会影响微生物的地理分布格局。生态漂变对低丰度物种的影响更明显, 可能造成局部的物种灭绝, 通过改变物种的相对丰度来影响微生物群落组成<sup>[27]</sup>。

在传统生物地理学研究中, 已发展了相关的理论用于解释大型生物空间分布格局的形成机制, 如特别强调历史进化因素(如距离分隔、物理屏障、扩散历史和过去的环境异质性等)和当代环境因子(如光照、温度、土壤 pH 和营养状况等)的相对作用<sup>[1]</sup>。目前, 对微生物生物地理学分布形成机制的研究, 主要有 2 种方法, 一种是要区分当代环境因子以及历史进化对生物地理学分布的影响;

另一种是基于基础的生态学理论,用集合群落理论和生物多样性中性理论来解释现有的这种生物地理分布特征<sup>[1-2]</sup>。历史进化因素和当代环境因子对其空间分布格局的影响具有尺度依赖性<sup>[34]</sup>。不同尺度下历史进化因素和当代环境因素对微生物地理分布的影响程度不同,一般认为在较大空间尺度下历史进化过程起主导作用,在小空间尺度下当代环境因子对空间分布格局进行细部改造<sup>[2]</sup>。

对根瘤菌而言,其生物地理分布特征是长期进化过程和当代环境共同作用导致的结果,同时也受到宿主植物的选择作用<sup>[35-36]</sup>。不管是分离于根瘤中的根瘤菌或是土著根瘤菌,其分布均与地理距离显著相关<sup>[22,26]</sup>。环境选择是影响根瘤菌生物地理学分布格局的重要因素,pH、有机质、速效磷、速效钾、海拔等通过影响根瘤菌的竞争能力,进而影响根瘤菌的地理分布与种群丰度<sup>[14,30-31,35]</sup>。另外,宿主植物基因型(品种)也显著影响根瘤菌的生物地理分布格局,其在选择根瘤菌的染色体遗传背景和共生基因背景方面发挥主要作用,能够优先选择具有强竞争结瘤能力和高效固氮能力的根瘤菌<sup>[37-38]</sup>。在适应当地环境的过程中,根瘤菌与宿主植物存在共进化<sup>[39]</sup>。而且,根瘤菌的染色体基因与共生基因可能对环境的响应方式不同,共生基因能够发生水平转移,从而导致不同的进化历程<sup>[33]</sup>。这些数据可为根瘤菌生物地理学现象提供一些解释,但对根瘤菌生物地理学格局的形成机制的认识,仍需要更多的数据积累。

#### 4 不足与展望

与微生物生物地理学的研究一样,根瘤菌生物地理学研究也以物种分类(Taxonomy)为基础,探讨地理距离与物种的关系<sup>[13,22]</sup>。事实上,相同

或相似的物种(基于 16S rRNA 序列),在不同的环境中其功能特征(固氮、结瘤能力等)可能差异较大<sup>[1]</sup>。目前,基于物种分类的微生物生物地理学的研究,并不能很好地解释物种共存机制及预测微生物群落对环境的响应机制<sup>[40-41]</sup>。已有研究表明,相比于染色体基因(16S rRNA),功能基因(如结瘤基因 *nodC*)与根瘤菌生物地理分布格局的关系更为密切<sup>[34]</sup>。在今后的研究中,应基于分子生物学手段尤其是高通量测序技术的应用,从基因组学、蛋白组学、转录组学和代谢组学水平上,将目前基于物种分类的根瘤菌生物地理学研究转向基于功能特征的根瘤菌生物地理学研究,重点加强基于固氮基因、结瘤基因的根瘤菌生物地理学的研究。

现有研究表明,宿主及土壤环境是影响根瘤菌生物地理学分布格局的主要因素,但对迁移、扩散、基因分化、基因流、物种灭绝等历史过程对根瘤菌生物地理分布格局的影响研究相对较少<sup>[33]</sup>。此外,从生态学和遗传学对根瘤菌生物地理分布的解释,仍需要更多的试验验证。在今后的研究中,有必要结合宏基因组学技术,对具有生物地理分布特征的种群进行种群遗传学分析,分析特定种群的遗传重组、选择、迁移和突变等在微生物生物地理分布模式形成中所起的作用,探讨根瘤菌基因组的进化方向和特点。同时,采用控制试验和多元统计分析,定量表征历史过程和当代环境因子对维持当前的根瘤菌生物地理分布格局的相对贡献。在此基础上,发展相应的理论模型用于解释根瘤菌生物地理学格局的形成机制及根瘤菌物种形成和适应规律。

#### 参考文献

- [1] Martiny JBH, Bohannan BJM, Brown JH, Colwell RK, Fuhrman JA, Green JL, Horner-Devine MC, Kane M,

- Krumins JA, Kuske CR, Morin PJ, Naeem S, Øvreås L, Reysenbach AL, Smith VH, Staley JT. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(2): 102–112.
- [2] He JZ, Ge Y. Recent advances in soil microbial biogeography. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5571–5582. (in Chinese) 贺纪正, 葛源. 土壤微生物生物地理学研究进展. *生态学报*, 2008, 28(11): 5571–5582.
- [3] Fierer N, Jackson RB. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(3): 626–631.
- [4] 陈文新, 汪恩涛. 中国根瘤菌. 北京: 科学出版社, 2011.
- [5] Zhang XX, Guo HJ, Wang R, Sui XH, Zhang YM, Wang ET, Tian CF, Chen WX. Genetic divergence of *Bradyrhizobium* strains nodulating soybeans as revealed by multilocus sequence analysis of genes inside and outside the symbiosis island. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(10): 3181–3190.
- [6] Chen WF. Progress and perspective of systematics of rhizobia. *Microbiology China*, 2016, 43(5): 1095–1100. (in Chinese) 陈文峰. 根瘤菌系统学研究进展与展望. *微生物学通报*, 2016, 43(5): 1095–1100.
- [7] Selvakumar G, Panneerselvam P, Ganeshamurthy AN. Legume root nodule associated bacteria//Arora NK. *Plant Microbe Symbiosis: Fundamentals and Advances*. India: Springer, 2013: 215–232.
- [8] Zhang HX, Feng RH, Li J, Guan DW, Cao FM. Genetic diversity and phylogeny of soybean rhizobia isolated from the regions of Loess Plateau in China. *Acta Microbiologica Sinica*, 2010, 50(11): 1466–1473. (in Chinese) 张红侠, 冯瑞华, 李俊, 关大伟, 曹凤明. 黄土高原地区大豆根瘤菌的遗传多样性和系统发育. *微生物学报*, 2010, 50(11): 1466–1473.
- [9] Konstantinidis KT, Serres MH, Romine MF, Rodrigues JLM, Auchtung J, McCue LA, Lipton MS, Obraztsova A, Giometti CS, Nealson KH, Fredrickson JK, Tiedje JM. Comparative systems biology across an evolutionary gradient within the *Shewanella* genus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(37): 15909–15914.
- [10] Zhang YM, Tian CF, Sui XH, Chen WF, Chen WX. Robust markers reflecting phylogeny and taxonomy of rhizobia. *PLoS One*, 2012, 7(9): e44936.
- [11] Tian CF, Zhou YJ, Zhang YM, Li QQ, Zhang YZ, Li DF, Wang S, Wang J, Gilbert LB, Li YR, Chen WX. Comparative genomics of rhizobia nodulating soybean suggests extensive recruitment of lineage-specific genes in adaptations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(22): 8629–8634.
- [12] Zhang YM, Li Jr Y, Chen WF, Wang ET, Tian CF, Li QQ, Zhang YZ, Sui XH, Chen WX. Biodiversity and biogeography of rhizobia associated with soybean plants grown in the North China Plain. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(18): 6331–6342.
- [13] Man CX, Wang H, Chen WF, Sui XH, Wang ET, Chen WX. Diverse rhizobia associated with soybean grown in the subtropical and tropical regions of China. *Plant and Soil*, 2008, 310(1/2): 77–87.
- [14] Shiro S, Matsuura S, Saiki R, Sigua GC, Yamamoto A, Umehara Y, Hayashi M, Saeki Y. Genetic diversity and geographical distribution of indigenous soybean-nodulating Bradyrhizobia in the United States. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(12): 3610–3618.
- [15] Li L, Sinkko H, Montonen L, Wei GH, Lindström K, Räsänen LA. Biogeography of symbiotic and other endophytic bacteria isolated from medicinal *Glycyrrhiza* species in China. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 79(1): 46–68.
- [16] Chen JY, Hu MJ, Ma HM, Wang YS, Wang ET, Zhou ZF, Gu J. Genetic diversity and distribution of bradyrhizobia nodulating peanut in acid-neutral soils in Guangdong Province. *Systematic and Applied Microbiology*, 2016, 39(6): 418–427.
- [17] Zhao L, Wang XY, Huo HB, Yuan GJ, Sun YL, Zhang DH, Cao Y, Xu L, Wei GH. Phylogenetic diversity of *Ammopiptanthus* rhizobia and distribution of rhizobia associated with *Ammopiptanthus mongolicus* in diverse regions of Northwest China. *Microbial Ecology*, 2016, 72(1): 231–239.
- [18] Cao Y, Wang ET, Zhao L, Chen WM, Wei GH. Diversity and distribution of rhizobia nodulated with *Phaseolus vulgaris* in two ecoregions of China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 78: 128–137.
- [19] Verástegui-Valdés MM, Zhang YJ, Rivera-Orduña FN, Cheng HP, Sui XH, Wang ET. Microsymbionts of *Phaseolus vulgaris* in acid and alkaline soils of Mexico. *Systematic and Applied Microbiology*, 2014, 37(8): 605–612.
- [20] Wang L, Cao Y, Wang ET, Qiao YJ, Jiao S, Liu ZS, Zhao L, Wei GH. Biodiversity and biogeography of rhizobia associated with common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Shaanxi Province. *Systematic and Applied Microbiology*, 2016, 39(3): 211–219.

- [21] Lei X, Wang ET, Chen WF, Sui XH, Chen WX. Diverse bacteria isolated from root nodules of wild *Vicia* species grown in temperate region of China. *Archives of Microbiology*, 2008, 190(6): 657–671.
- [22] Van Cauwenberghe J, Michiels J, Honnay O. Effects of local environmental variables and geographical location on the genetic diversity and composition of *Rhizobium leguminosarum* nodulating *Vicia cracca* populations. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 90: 71–79.
- [23] Abd-Alla MH, Elenany AE, Mohamed TR, El-Zohri M, Nafady IM. Nodulation and nitrogen fixation of some wild legumes from differing habitats in Egypt. *European Journal of Biological Research*, 2017, 7(1): 9–21.
- [24] Jia RZ, Gu J, Tian CF, Man CX, Wang ET, Chen WX. Screening of high effective alfalfa rhizobial strains with a comprehensive protocol. *Annals of Microbiology*, 2008, 58(4): 731–739.
- [25] Liu L, He XY, Xie Q, Wang KL. Genetic diversity of rhizobia isolated from common legumes in the Karst area, Northwest Guangxi. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(12): 3663–3669. (in Chinese)  
刘璐, 何寻阳, 谢强, 王克林. 桂西北喀斯特常见豆科植物根瘤菌的遗传多样性. *应用生态学报*, 2015, 26(12): 3663–3669.
- [26] Zhang XX, Guo HJ, Jiao J, Zhang P, Xiong HY, Chen WX, Tian CF. Pyrosequencing of *rpoB* uncovers a significant biogeographical pattern of rhizobial species in soybean rhizosphere. *Journal of Biogeography*, 2017, 44(7): 1491–1499.
- [27] Nemergut DR, Schmidt SK, Fukami T, O'Neill SP, Bilinski TM, Stanish LF, Knelman JE, Darcy JL, Lynch RC, Wickey P, Ferrenberg S. Patterns and processes of microbial community assembly. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2013, 77(3): 342–356.
- [28] 郭慧娟. 大豆快生根瘤菌共生基因的遗传分化及快慢生根瘤菌对土壤微生物的影响比较. 中国农业大学博士学位论文, 2014.
- [29] Vos M, Quince C, Pijl AS, de Hollander M, Kowalchuk GA. A comparison of *rpoB* and 16S rRNA as markers in pyrosequencing studies of bacterial diversity. *PLoS One*, 2012, 7(2): e30600.
- [30] Li QQ, Wang ET, Zhang YZ, Zhang YM, Tian CF, Sui XH, Chen WF, Chen WX. Diversity and biogeography of rhizobia isolated from root nodules of *Glycine max* grown in Hebei Province, China. *Microbial Ecology*, 2011, 61(4): 917–931.
- [31] Xu L, Zhang Y, Wang L, Chen WM, Wei GH. Diversity of endophytic bacteria associated with nodules of two indigenous legumes at different altitudes of the Qilian Mountains in China. *Systematic and Applied Microbiology*, 2014, 37(6): 457–465.
- [32] Hanson CA, Fuhrman JA, Horner-Devine MC, Martiny JBH. Beyond biogeographic patterns: processes shaping the microbial landscape. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(7): 497–506.
- [33] Ji ZJ, Yan H, Cui QG, Wang ET, Chen WX, Chen WF. Genetic divergence and gene flow among *Mesorhizobium* strains nodulating the shrub legume *Caragana*. *Systematic and Applied Microbiology*, 2015, 38(3): 176–183.
- [34] Lemaire B, Chimphango SBM, Stirton C, Rafudeen S, Honnay O, Smets E, Chen WM, Sprent J, James EK, Muthama Muasya A. Biogeographical patterns of legume-nodulating *Burkholderia* spp.: from African fynbos to continental scales. *Applied and Environmental Microbiology*, 2016, 82(17): 5099–5115.
- [35] Adhikari D, Kaneto M, Itoh K, Suyama K, Pokharel BB, Gaihre YK. Genetic diversity of soybean-nodulating rhizobia in Nepal in relation to climate and soil properties. *Plant and Soil*, 2012, 357(1/2): 131–145.
- [36] Parker MA. The spread of *Bradyrhizobium* lineages across host legume clades: from *Abarema* to *Zygia*. *Microbial Ecology*, 2015, 69(3): 630–640.
- [37] Heath KD, Tiffin P. Stabilizing mechanisms in a legume-rhizobium mutualism. *Evolution*, 2009, 63(3): 652–662.
- [38] Zgadzaj R, Garrido-Oter R, Jensen DB, Koprivova A, Schulze-Lefert P, Radutoiu S. Root nodule symbiosis in *Lotus japonicus* drives the establishment of distinctive rhizosphere, root, and nodule bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(49): E7996–E8005.
- [39] Wang H, Man CX, Wang ET, Chen WX. Diversity of rhizobia and interactions among the host legumes and rhizobial genotypes in an agricultural-forestry ecosystem. *Plant and Soil*, 2009, 314(1/2): 169–182.
- [40] Green JL, Bohannan BJM, Whitaker RJ. Microbial biogeography: from taxonomy to traits. *Science*, 2008, 320(5879): 1039–1043.
- [41] Nelson MB, Martiny AC, Martiny JBH. Global biogeography of microbial nitrogen-cycling traits in soil. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(29): 8033–8040.

## Advances in biogeography of rhizobia

Lu Liu, Qingcai Zhan, Weizheng Peng\*

Hunan Agricultural Biotechnology Research Center, Changsha 410125, Hunan Province, China

**Abstract:** Rhizobia are Gram-negative bacteria that can form a nodule with specific host plants, which can transform nitrogen in the air to ammonia nitrogen for plant utilization. Studying on the biogeographical pattern of the rhizobia is not only theoretically meaningful, but also helpful to guide the selection of rhizobial inoculant. At present, with the development of molecular biotechnology, and the accumulation of rhizobia diversity research data, rhizobial biogeography has got great progress. This paper summarizes the current researches of rhizobial biogeography, and indicates the direction in future research.

**Keywords:** rhizobia, phylogenetic classification, biogeography

(本文责编: 李磊)

---

Supported by the National Natural Science Foundation of China (41701293, 31400412), by the Guangxi Key Research and Development Program (AB17129009) and by the Hunan Agricultural Science and Technology Innovation Program (2017JC78)

\*Corresponding author. E-mail: 389694762@qq.com

Received: 5 April 2017; Revised: 23 May 2017; Published online: 10 July 2017