

繁殖体数量对外来 *Ralstonia solanacearum* 在红壤中入侵潜力的影响

马超^{1,2}, 庄睿花¹, 王时聪¹, 许 邨¹, 柴如山¹, 屠人凤¹, 朱 林¹, 李道林¹, 郜红建¹

(1. 农田生态保育与污染防治安徽省重点实验室, 安徽农业大学资源与环境学院, 合肥 230036;

2. 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095)

摘 要: 外来种的繁殖体压力因可调控其他入侵影响因素(如外来种特性)而备受入侵生态学家的关注。前人研究指出剂量-响应曲线能够定量分析繁殖体数量对入侵潜力的影响, 但关于该曲线形状的认识尚未统一。利用土壤微宇宙, 比较了初始接种量为 10^3 (PP3)、 10^5 (PP5)、 10^7 (PP7)和 10^9 CFU·g⁻¹(PP9)的青枯病菌 *Ralstonia solanacearum* 进入土壤 3 和 42 d 后的存活量, 并对初始接种量和存活量之间关系进行拟合, 试图探清地下部微生物入侵的剂量-响应曲线状况。研究发现, 不同接种量处理外来 *R. solanacearum* 接入土壤 3 d 后的存活量差异显著 ($P < 0.05$), 从大到小依次为 PP9、PP7、PP5 和 PP3, 初始接种量和存活量之间拟合的剂量-响应曲线为指数型; 而外来 *Ralstonia solanacearum* 接入土壤 42 d 后, 除了初始接种量为 10^9 CFU·g⁻¹ 处理的存活量稍高外, 其余处理间差异不显著, 此时的剂量-响应曲线呈直线型(斜率约为 0)。结果表明, 外来病原菌入侵土壤时的剂量-响应关系会随其进入土壤时间的延长而改变, 前期为指数型, 后期转为直线型, 这说明外来 *R. solanacearum* 在红壤中的入侵潜力在入侵前期随繁殖体数量增加而呈指数增长, 在入侵后期不受繁殖体数量的影响。

关键词: 微生物入侵; 繁殖体数量; 剂量-响应曲线; 青枯菌; 红壤

中图分类号: S154.3

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2019)04-0665-06

Effect of propagule pressure of non-indigenous *Ralstonia solanacearum* on its invasion potential in soil

MA Chao^{1,2}, ZHUANG Ruihua¹, WANG Shicong¹, XU Bei¹, CHAI Rushan¹,
TU Renfeng¹, ZHU Lin¹, LI Daolin¹, GAO Hongjian¹

(1. Anhui Province Key Lab of Farmland Ecological Conservation and Pollution Prevention, School of Resources and Environment, Anhui Agricultural University, Hefei 230036; 2. College of Resources and Environment Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

Abstract: Propagule pressure is one of fundamental factors to influence invasion success, yet our knowledge of its role in the microorganism domain is limited. Moreover, dose-response curve has been considered as an effective way to describe the influence of propagule number on macro-organism invasion, but it still different to draw generalizable conclusions about the type of the curve. Here, we carried out a soil microcosm experiment to compare the survival of non-indigenous *Ralstonia solanacearum* with four different inoculum levels (10^3 , 10^5 , 10^7 and 10^9 CFU·g⁻¹ dry soil) on the day 3 and day 42 after introducing them into the tested soil. Also, fitting was conducted on the data of initial inoculum size and survival of each sampling time. The results showed that the inoculum size had significant impact on the survival of non-indigenous bacteria on day 3, but not for the survival of non-indigenous bacteria on the day 42. In addition, the dose-response curve maintained exponential type and horizontal type on day 3 and day 42 after introduction, respectively. Therefore, the type of dose-response curve of non-indigenous soil-borne bacteria invasion was various in different incubation time, and it was concluded that invasion potential of non-indigenous *Ralstonia solanacearum* in red soil was increased exponentially with the increase of its propagule number at the early invasion stage, but no change at the late invasion stage.

收稿日期: 2019-05-20

基金项目: 安徽省自然科学基金(1808085MD97), 国家自然科学基金(31700452)和国家重点研发计划(2016YFD0200107, 2016YFD0300901) 共同资助。

作者简介: 马超, 博士, 讲师。E-mail: chaoma@ahau.edu.cn

Key words: microbial invasion; propagule pressure; dose-response curve; *Ralstonia solanacearum*; red soil

探明生物入侵机制将有助于准确预测、有效控制入侵生物，降低入侵生物引起的生态环境恶化和经济损失^[1-2]。大量研究发现外来种的繁殖体压力、种属特性和被入侵系统的生物多样性和有效资源含量等均会对生物入侵结果产生决定性影响^[3-5]。外来种的繁殖体压力因会引起其他入侵影响因素(如外来种特性、被入侵地资源和群落特征)的效应产生波动而备受关注^[6]。

前人研究表明，外来物种的繁殖体压力越大，其入侵成功的可能性越大^[7]。繁殖体数量大的种群往往能够避免因偶发自然现象而造成的灭绝和阿利效应的限制，而且繁殖体总迁移次数多的种群通常拥有更加多样化的基因库，有助于其适应度的提高和快速融入新栖息地^[8-9]。Lockwood等^[10]发现，使用剂量-响应曲线来表征外来生物繁殖体压力与其入侵潜力的关系可定量分析繁殖体压力对入侵的影响。但目前关于剂量-响应曲线的具体形状却存在诸多争议^[11-13]。例如，Courchamp等^[11]认为生物入侵的剂量-响应曲线是S型的，即经历缓慢增加-快速增加-缓慢增加3个阶段，并指出这是因为种群数量的发展过程会受阿利效应的影响；而Leung等^[12]则认为外来生物的入侵过程会持续受到繁殖体压力的推动，即生物入侵的剂量-响应曲线呈现正的线性关系。Drake和Lodge^[13]综合分析前人的研究指出，生物入侵的剂量-响应曲线会因物种迁移速度、阿利效应强度以及环境最大容纳量等不同而变化。因此，

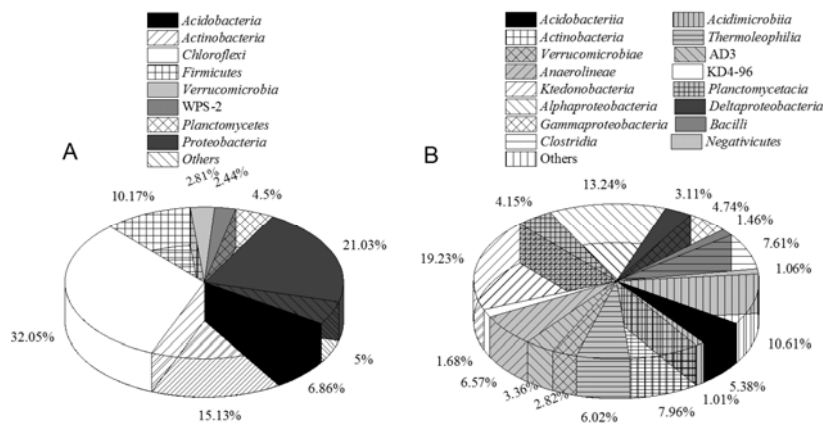
利用不同类型的外来种和被入侵系统进行研究将有助于解决当前关于繁殖体压力-响应曲线的争论。

由于受传统土壤生物检测技术的限制，以往的外来种繁殖体压力对入侵影响研究多围绕地上部大型动植物展开，鲜有涉及土壤微生物^[14-15]。本研究通过观察不同数量的*Ralstonia solanacearum*接种到土壤后第3天和第42天的存活量，分析繁殖体数量对外来细菌入侵土壤的影响以及外来细菌在土壤中的剂量-响应曲线，旨在探明外来细菌繁殖体数量与其土壤入侵状况的剂量-响应关系，为完善繁殖体压力假说和防控青枯病害提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试土壤和细菌

供试土壤样品为江西省红壤研究所(116°20'N, 28°15'E)的长期定位试验田的红壤性水稻土，取样深度为0~15 cm，将采集的鲜土过5 mm筛，剔除石子、大中型土壤动物及根茬等残体后备用^[16]。试验开始前将土壤样品在22 °C黑暗环境下培养2周进行活化。土壤基本理化性质如下：有机碳 21.1 g·kg⁻¹，全氮 2.1 g·kg⁻¹，速效氮 19.3 mg·kg⁻¹，土壤砂、粉、粘的粒级比为 66%：19%：15%，pH(水土比 2.5:1) 5.2。土壤的细菌群落由 28 个门、73 个纲组成，详见图 1。



Acidobacteria: 酸杆菌门; *Actinobacteria*: 放线门; *Chloroflexi*: 绿弯菌门; *Firmicutes*: 厚壁菌门; *Verrucomicrobia*: 疣微菌门; *Planctomycetes*: 浮霉菌门; *Proteobacteria*: 浮霉菌门。 *Acidobacteriia*: 酸杆菌纲; *Acidimicrobiia*: 酸微菌纲; *Actinobacteria*: 放线菌纲; *Thermoleophilia*: 嗜热油菌纲; *Verrucomicrobiae*: 疣微菌纲; *Anaerolineae*: 厌氧绳菌纲; *Ktedonobacteria*: 纤线杆菌纲; *Planctomycetacia*: 浮霉菌纲; *Alphaaproteobacteria*: α-变形杆菌纲; *Deltaproteobacteria*: δ-变形菌纲; *Gammmaproteobacteria*: γ-变形菌纲; *Bacilli*: 杆菌纲; *Clostridia*: 梭菌纲

图 1 供试土壤细菌门(A)和纲(B)水平的组成

Figure 1 Relative abundance of bacteria phyla and order of the tested soil

土壤中的细菌通过平板培养测定, 外来细菌 *Ralstonia solanacearum* QL-Rs1115- RFP (*R. solanacearum*) 为一种青枯菌, 由国家有机类肥料工程技术研究中心的研究人员从青枯病害严重的蔬菜地中筛获, 并对其进行了红色荧光蛋白(Red fluorescence protein, RFP)标记, RFP 转化后的菌株除了具 Gm^r 外, 其余性状与母株相比均无显著差异^[17]。

1.2 试验方案

本试验共设 4 个处理: 分别是 10^3 、 10^5 、 10^7 和 10^9 CFU·g⁻¹ 干土的接种量, 每处理 3 次重复。具体步骤为: 接种前将 *R. solanacearum* 在含 $30 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ 庆大霉素的 50 mL LB 液体培养基中进行富集培养 ($220 \text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$, 30°C); 用无菌水离心 ($8\,000 \text{ g}$, 5 min) 重悬 3 次培养至指数生长期的细菌并制作 10^4 、 10^6 、 10^8 和 10^{10} CFU·mL⁻¹ 的菌液 4 份; 分别移取 3 mL 左右菌液至供试土壤系统中, 使外来细菌在土壤中的接种量分别为 10^3 、 10^5 、 10^7 和 10^9 CFU·g⁻¹ 干土; 接种完成后, 于 25°C 下继续培养 42 d, 并在第 3 天和第 42 天进行破坏性采样, 测定外来细菌在土壤中的存活量。

1.3 指标测定

外来 *R. solanacearum* 在土壤中的存活量采用改进的稀释涂布计数法测定^[18]。先称取土样 5.00 g, 放入装有 45 mL 无菌水并带有玻璃珠的三角烧瓶

中, 振摇 30 min, 使土样和水充分混合; 梯度稀释后, 制成稀释度为 10^{-1} 、 10^{-2} 、 10^{-3} 和 10^{-4} 等的土壤溶液; 再定量移取稀释后的土壤溶液到含有 $30 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ 庆大霉素的 LB 固体培养基平板上, 于 30°C 下培养至可用 LED 透射仪(LB-16, Maetrogen, USA) 观测到清晰荧光亮斑为止。

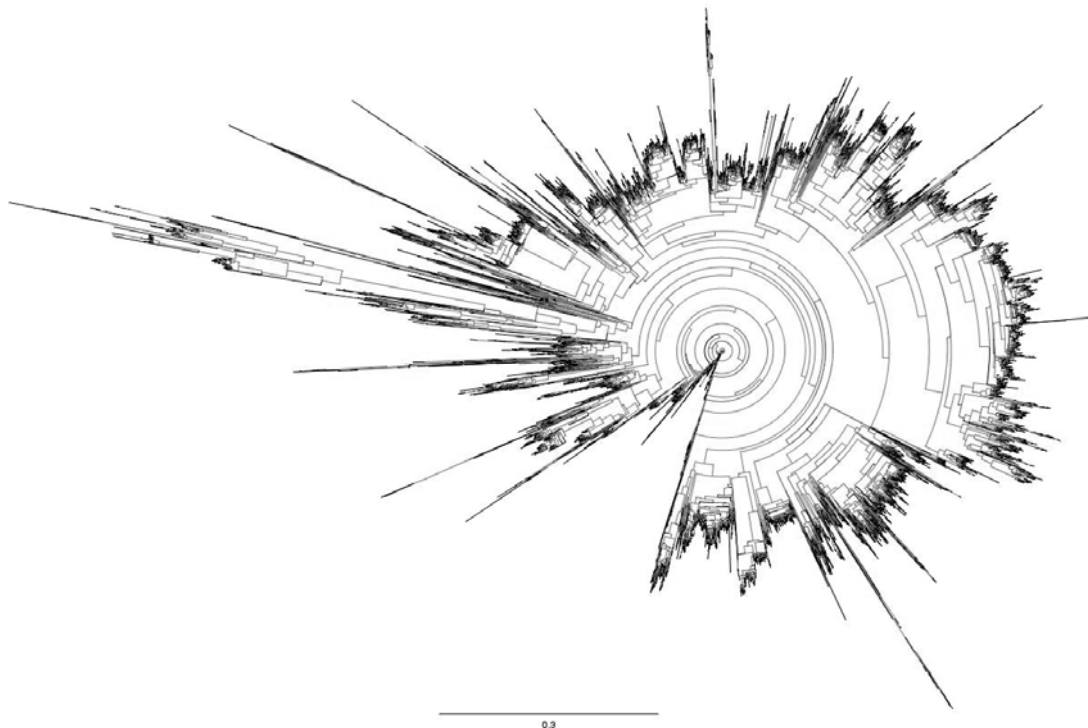
1.4 数据分析

采用 FigTree 构建外来菌与土著细菌间系统发育树; 采用单因素方差分析和 Duncan 检验分析繁殖体数量对外来细菌接入土壤后 3 d 和 42 d 存活量的影响; 采用 Linear 和 Polynomial 分别对外来细菌接入土壤后剂量-响应关系进行线性和多项式拟合。统计分析和图形制作分别在 SPSS 19.0、Origin 9.1 和 FigTree 1.4.2 上完成。

2 结果与分析

2.1 外来细菌性状和土著微生物之间的关系

通过比对外来细菌与土壤本地细菌的种属信息, 发现土壤本地细菌含 28 个门、73 个纲, 涵盖了外来青枯菌所在的 *Proteobacteria* 门, 但没有其所在的 *Betaproteobacteria* 纲 (图 1)。外来细菌 *R. solanacearum* 与供试土壤本地群落中的细菌在系统发育树的位点无重复 (图 2)。

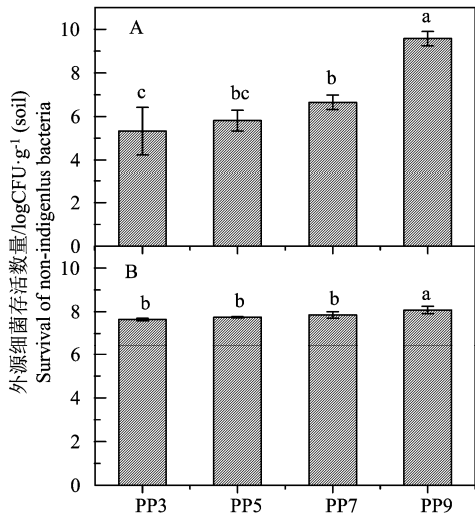


该进化树基于细菌 16S rRNA 序列构建, 分枝长度的比例尺显示在系统发育树的下面

The tree was constructed based on the 16S rRNA genes, and the scale for branch length was shown below the phylogenetic tree

图 2 外来 *R. solanacearum* 和土壤本地细菌的贝叶斯系统发育树

Figure 2 Bayesian phylogeny of the non-indigenous *R. solanacearum* and soil native bacteria

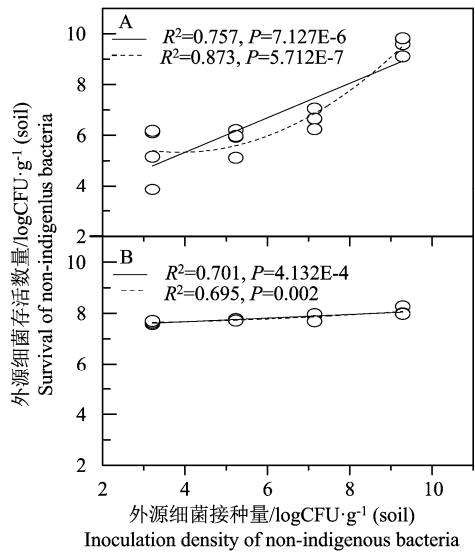


图中展示的是单因素方差分析及 Duncan 检验显著性水平; PP3、PP5、PP7 和 PP9 表示接种量分别为 10³、10⁵、10⁷ 和 10⁹ CFU·g⁻¹ 干土

Different letters on bars indicated significant differences ($P < 0.05$) among treatments based on the one-way ANOVA and Duncan's test; PP3, PP5, PP7 and PP9 represented inoculum of 10³, 10⁵, 10⁷ and 10⁹ CFU·g⁻¹ dry soil, respectively

图 3 不同繁殖体数量外来细菌接入土壤后 3 d (A) 和 42 d (B) 的存活量

Figure 3 Abundance of non-indigenous bacteria on the day 3 (A) and the day 42 (B) after inoculation



图中展示的是曲线拟合时的相关性和显著性水平

The results of linear and polynomial fitting were presented in the graph

图 4 外来细菌繁殖体数量与其接入土壤后 3 (A) 和 42 d (B) 时存活量的剂量-响应曲线

Figure 4 Dose-response curve of propagule pressure and survival of non-indigenous bacteria in soil on the day 3 (A) and day 42 (B)

2.2 外来细菌接种量对其存活的影响

接种土壤 3 d 后, 不同接种量处理外来 *R. so-*

lanacearum 在土壤中的存活量大小顺序为 PP9>PP7>PP5>PP3, 其中 PP9 处理的 *R. solanacearum* 存活量为 9.57 log CFU·g⁻¹ 干土, 显著高于 PP7 处理的 6.65 log CFU·g⁻¹ 干土和 PP5 处理的 5.81 log CFU·g⁻¹ 干土 ($P < 0.05$), PP7 和 PP5 之间无显著差异, 但二者较 PP3 的 5.33 log CFU·g⁻¹ 干土在数量上优势显著 ($P < 0.05$) (图 3A)。与接种时的数量相比, PP9、PP7 和 PP5 处理 *R. solanacearum* 的存活量有所下降, 而 PP3 的却升高了。将 *R. solanacearum* 接入土壤 42 d 后, 其存活量在不同处理间的大小规律依然为: PP9>PP7>PP5>PP3 (图 3B)。此时, PP9 和 PP7 处理的 *R. solanacearum* 存活量分别下降至 7.24 logCFU·g⁻¹ 干土和 7.03 log CFU·g⁻¹ 干土, 而 PP5 和 PP3 处理的 *R. solanacearum* 存活量则分别上升为 6.94 log CFU·g⁻¹ 干土和 6.84 log CFU·g⁻¹ 干土, 显著差异仅存在于 PP9 与其余处理之间 ($P < 0.05$)。

2.3 外来细菌在土壤中的剂量-效应曲线

接入土壤 3 d 后, *R. solanacearum* 存活量与其初始接种量之间的关系曲线拟合的结果 ($R^2=0.873$, $P=5.712E-7$) 比线性拟合的 ($R^2=0.757$, $P=7.127E-6$) 效果好 (图 4A); 但 *R. solanacearum* 的初始接种量对其进入土壤 42 d 后存活量的影响却是线性方程的拟合结果 ($R^2=0.701$, $P=4.132E-4$) 显著优于曲线方程拟合的 ($R^2=0.695$, $P=0.002$) (图 4B)。由此可知, 外来细菌接入土壤前期的剂量-响应曲线趋向于指数型, 而后期的更接近线性。

3 讨论与结论

本研究选用青枯菌作为研究对象, 主要是因为它筛选于菜园土, 在长期种植水稻的土壤中较为罕见^[17, 19]。值得一提的是, 一般水稻土种植土壤中不乏青枯菌所属 *Betaproteobacteria* 纲的细菌, 但本研究的供试土壤细菌群落中却不含 *Betaproteobacteria* 纲, 这或是因为长期单施化肥会显著降解红壤旱地土壤的细菌多样性^[20]。图 2 显示, 供试细菌和土壤土著细菌的 16s rDNA 序列差异显著, 从而证实用 *R. solanacearum* 作为外来细菌进行入侵研究理论上可行。此外, Von Bodman 等^[21]发现青枯菌在土壤中要达到一定数量后才能引发植物发病, 这说明其存活状况或浸染能力与繁殖体数量关系密切, 所以本研究结果还可为青枯病害的防治提供参考。

本研究结果显示, 初始接种量越大, 接种 3 d 后土壤中外来病原菌的存活量越高, 拟合发现其剂量-响应曲线呈指数型, 这说明该细菌入侵土壤前期的成功率会受繁殖体压力的影响。Leung 等^[12]提

出高繁殖体数量的入侵者往往分布范围更加广泛, 这使其能够有效减少因偶然因素造成的死亡, 进而促进其在新栖息地定殖和发展。Hufbauer 等^[22]揭示了高繁殖体入侵者存活率高的另一机制, 即繁殖体数量较高的外来种还可因少受阿利效应的负作用而保持强入侵性。本试验结果可能主要由其分布优势决定, 而与少受阿利效应影响无关。由于土壤环境的异质性较强^[23], 外来细菌分布广泛时更能避免偶然因素造成的大量死亡, 保证其能较好地适应新环境。同时, 阿利效应认为入侵者繁殖体压力小时成功率低是由于种群数量小, 会出现难以找到配偶或因近亲繁殖等因素导致出生率降低, 死亡率增加^[11, 24]。但本研究采用的入侵者为细菌, 是通过无性繁殖的方式产生后代的, 不需要配偶也可繁殖后代。此外, 阿利效应认为过分拥挤也会对生殖产生副作用, 限制种群发展, 这意味着外来物种繁殖体数量达到某一阈值后, 再增加繁殖体数量不会影响其入侵的成功率^[22], 但本研究却没有出现类似现象。需要注意的是, 细菌群体感应行为系统的发挥也与细胞繁殖体数量有着密切的关联^[21, 25], 即细菌只有在特定范围内的个体数量达到一定程度后, 群体中的自诱导物质才会累积至冲破阈值而实现与转录调节蛋白的结合, 开始诱导或抑制数量众多的基因表达^[26-27]。所以本研究中外来病原菌的指数型剂量-响应关系可能还与细菌的群体感应行为有关。例如, Von Bodman 等^[21]研究发现群体感应会调控细菌的生物膜形成和抗生素合成等性状, 这些性状均会对细菌在土壤中的存活产生促进作用。

与处理 3 d 时不同, 42 d 时外来病原菌的存活量几乎不会因初始接种量的不同而出现差异, *R. solanacearum* 的剂量-响应关系为直线型 (几乎呈水平线), 这表明繁殖体数量对入侵土壤后期的外来细菌存活量无影响。Ma 等^[28]研究发现, 随着外来细菌进入土壤时间延长, 土壤微宇宙有效资源 (如可溶性有机碳) 含量下降, 并逐渐成为外来种存活的限制因素。如此一来, 初始接种量低的处理可能会因资源需求低、生长不受限, 使得繁殖体数量逐渐增加, 直至达到环境最大容纳量^[29]。例如, Young 等^[30]在比较不同接种量的蜡状芽孢杆菌土壤存活动态时, 也有类似发现。反之, 初始接种量高的处理则可能会因系统资源供给不足、细菌生长代谢受限而导致繁殖体数量下降, 直至环境最大可容纳量时为止^[31]。图 3 中不同接种量处理 42 d 时外来 *R. solanacearum* 存活量均维持在 $7 \log \text{CFU} \cdot \text{g}^{-1}$ 干土左右, 为上述推论提供了有效证据。需要注意的是, 外来 *R. so-*

lanacearum 入侵土壤时的线性剂量-响应关系与 Leung 等^[12]所述的线性关系有所区别, 前者接近水平线, 斜率几乎为 0, 而后者表达的是正相关关系, 斜率要大于 0。这一差异可能是由于微生物主动迁移能力弱, 在遭遇资源供给危机时不能够像大型生物一样进行大范围的迁移, 进而获取新的资源^[32]。

繁殖体数量对外来 *R. solanacearum* 在红壤中入侵潜力的影响在入侵不同时期表现不同。入侵前期, 外来 *R. solanacearum* 的入侵潜力随其繁殖体数量增加而呈指数增长; 入侵后期, 外来 *R. solanacearum* 的入侵潜力则不会因为繁殖体数量的变化而变化。结合前期研究结果^[16, 28], 笔者推测本研究中入侵前期和后期繁殖体数量作用的差异或是由土壤中有效资源 (如可溶性有机碳) 含量变化引起的。入侵前期的土壤有效资源丰富, 高繁殖体数量在分布和群体感应方面的优势得以充分发挥, 会显著促进外来细菌的入侵; 入侵后期的土壤有效资源贫乏, 高繁殖体数量群体难以维继。上述研究成果将不仅有助于扩展繁殖体压力入侵理论, 还可以为作物青枯病的高效防治提供指导。但基于单一细菌的、封闭土壤系统的试验显著降低了本研究的普适性, 因而今后有必要在增加外来种类和引入种植作物土壤系统的基础上继续开展此类研究。此外, 关于有效资源含量决定繁殖体数量作用的机制还有待进一步试验验证。

参考文献:

- [1] MACK R N, SIMBERLOFF D, LONSDALE W M, et al. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control[J]. *Ecol Appl*, 2000, 10(3): 689-710.
- [2] KINNUNEN M, DECHESNE A, ALBRECHTSEN H J, et al. Stochastic processes govern invasion success in microbial communities when the invader is phylogenetically close to resident bacteria[J]. *ISME J*, 2018, 12(11): 2748-2756.
- [3] KOLAR C S, LODGE D M. Progress in invasion biology: predicting invaders[J]. *Trends in Ecol Evol*, 2001, 16(4): 199-204.
- [4] GOING B M, HILLERISLAMBERS J, LEVINE J M. Abiotic and biotic resistance to grass invasion in serpentine annual plant communities[J]. *Oecologia*, 2009, 159(4): 839-847.
- [5] RIVETT D W, JONES M L, RAMONEDA J, et al. Elevated success of multispecies bacterial invasions impacts community composition during ecological succession[J]. *Ecol Lett*, 2018, 21(4): 516-524.
- [6] SIMBERLOFF D. The role of propagule pressure in biological invasions[J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2009, 40(1): 81-102.
- [7] ACOSTA F, ZAMOR R M, NAJAR F Z, et al. Dynamics of an experimental microbial invasion[J]. *Proc Natl Acad*

- Sci USA, 2015, 112(37): 11594-11599.
- [8] KEMPEL A, CHROBOCK T, FISCHER M, et al. Determinants of plant establishment success in a multispecies introduction experiment with native and alien species[J]. PNAS, 2013, 110(31):12727-12732.
- [9] BLACKBURN T M, LOCKWOOD J L, CASSEY P. The influence of numbers on invasion success[J]. Mol Ecol, 2015, 24(9): 1942-1953.
- [10] LOCKWOOD J L, CASSEY P, BLACKBURN T. The role of propagule pressure in explaining species invasions[J]. Trends Ecol Evol, 2005, 20(5): 223-228.
- [11] COURCHAMP F, CLUTTON-BROCK T, GRENFELL B. Inverse density dependence and the allee effect[J]. Trends Ecol Evol, 1999, 14(10): 405-410.
- [12] LEUNG B, DRAKE J M, LODGE D M. Predicting invasions: propagule pressure and the gravity of allee effects[J]. Ecology, 2004, 85(6): 1651-1660.
- [13] DRAKE J M, LODGE D M. Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: risk analysis for biological invasions[J]. Biol Invasions, 2006, 8(2): 365-375.
- [14] LITCHMAN E. Invisible invaders: non-pathogenic invasive microbes in aquatic and terrestrial ecosystems[J]. Ecol Lett, 2010, 13(12):1560-1572.
- [15] KINNUNEN M, DECHESNE A, PROCTOR C, et al. A conceptual framework for invasion in microbial communities[J]. ISME J, 2016, 10(12): 2773-2779.
- [16] 马超, 龚鑫, 郜红建, 等. 历史因素对土壤微生物群落与外来细菌入侵间关系的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(22): 7933-7941.
- [17] WEI Z, YANG X M, YIN S X, et al. Efficacy of *Bacillus*-fortified organic fertiliser in controlling bacterial wilt of tomato in the field[J]. Appl Soil Ecol, 2011, 48(2): 152-159.
- [18] MALLON C A, ROUX X L, VAN DOORN G S, et al. The impact of failure: unsuccessful bacterial invasions steer the soil microbial community away from the invader's niche[J]. ISME J, 2018, 12(3): 728-741.
- [19] YAMADA T, KAWASAKI T, NAGATA S, et al. New bacteriophages that infect the phytopathogen *Ralstonia solanacearum*[J]. Microbiology, 2007, 153(8): 2630-2639.
- [20] 杨尚东, 李荣坦, 谭宏伟, 等. 长期单施化肥和有机无机配合条件下红壤蔗区土壤生物学性状及细菌多样性差异[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(4):1024-1030.
- [21] VON BODMAN S B, BAUER W D, COPLIN D L. Quorum sensing in plant-pathogenic bacteria[J]. Annu Rev Phytopathol, 2003, 41(1): 455-482.
- [22] HUFBAUER R A, RUTSCHMANN A, SERRATE B, et al. Role of propagule pressure in colonization success: disentangling the relative importance of demographic, genetic and habitat effects[J]. J Evol Biol, 2013, 26(8): 1691-1699.
- [23] ETTEMA C. Spatial soil ecology[J]. Trends Ecol Evol, 2002, 17(4): 177-183.
- [24] STEPHENS P A, SUTHERLAND W J, FRECKLETON R P. What is the allee effect?[J]. Oikos, 1999, 87(1): 185.
- [25] FLAVIER B, GANOVARAEVA M, SCHELL A, et al. Hierarchical autoinduction in *Ralstonia solanacearum*: control of acyl-homoserine lactone production by a novel autoregulatory system responsive to 3-hydroxypalmitic acid methyl ester[J]. J Bacteriol, 1997, 179(22): 7089 - 7097.
- [26] MILLER M B, BASSLER B L. Quorum sensing in bacteria[J]. Annu Rev Microbiol, 2001, 55(1): 165-199.
- [27] WATERS C M, BASSLER B L. Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria[J]. Annu Rev Cell Dev Biol, 2005, 21(1): 319-346.
- [28] MA C, LIU M Q, WANG H, et al. Resource utilization capability of bacteria predicts their invasion potential in soil[J]. Soil Biol Biochem, 2015, 81: 287-290.
- [29] BRITTON-SIMMONS K H, ABBOTT K C. Short- and long-term effects of disturbance and propagule pressure on a biological invasion[J]. J Ecol, 2007, 96(1): 68-77.
- [30] YOUNG C S, LETHBRIDGE G, SHAW L J, et al. Survival of inoculated *Bacillus cereus* spores and vegetative cells in non-planted and rhizosphere soil[J]. Soil Biol Biochem, 1995, 27(8):1017-1026.
- [31] HAYES K R, BARRY S C. Are there any consistent predictors of invasion success? [J] Biol Invasions, 2008, 10(4): 483-506.
- [32] FOSTER B L, DICKSON T L. Grassland diversity and productivity: the interplay of resource availability and propagule pools[J]. Ecology, 2004, 85(6): 1541-1547.