



野生和栽培种西瓜根系内生微生物群落结构比较

邱卢露¹, 何紫薇¹, 田萱¹, 黄金艳², 李桂芬², 杨尚东¹, 何毅^{2*}, 潘永鹏^{3*}

1 广西大学 农学院, 广西农业环境与农产品安全重点实验室, 植物科学国家实验教学示范中心,
广西 南宁 530004

2 广西壮族自治区农业科学院园艺研究所, 广西 南宁 530007

3 广西那坡县农业农村局, 广西 百色 533900

邱卢露, 何紫薇, 田萱, 黄金艳, 李桂芬, 杨尚东, 何毅, 潘永鹏. 野生和栽培种西瓜根系内生微生物群落结构比较[J]. 微生物学报, 2024, 64(10): 3869-3885.

QIU Lulu, HE Ziwei, TIAN Xuan, HUANG Jinyan, LI Guifen, YANG Shangdong, HE Yi, PAN Yongpeng. Comparison of endophytic microbial community structure in roots between wild and cultivated watermelon varieties[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(10): 3869-3885.

摘要:【目的】以野生西瓜品种为研究对象, 比较分析野生和栽培种西瓜根系内生微生物群落组成, 旨在阐明野生西瓜的驯化特征和抗性机制, 为构建新型西瓜育种评价体系以及开发利用有益微生物功能提供理论依据和技术支撑。【方法】基于高通量测序技术分析野生和栽培种西瓜根系内生微生物(细菌及真菌)的群落结构特征。【结果】野生西瓜根系内生细菌和真菌群落的门和属与栽培种西瓜相比均具有显著差异。野生西瓜根系中, 类诺卡氏菌属(*Nocardioideae*)和微杆菌属(*Microbacterium*)的细菌相对丰度显著高于栽培种西瓜根系的相应类群; 游动放线菌属(*Actinoplanes*)、分枝杆菌属(*Mycobacterium*)、列契瓦尼尔氏菌属(*Lechevalieria*)、拟无枝酸菌属(*Amycolatopsis*)、慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)、红球菌属(*Rhodococcus*)是野生西瓜根系特有的优势内生细菌; 刺盾炱目未分类菌属(*unclassified_o_Chaetothyriales*)真菌丰度占比在野生西瓜根系中显著高于相应的栽培种西瓜, 并且刺盾炱目未分类菌属、光黑壳属(*Preussia*)、小囊菌科未分类菌属(*unclassified_f_Microascaceae*)是野生西瓜根系中特有的优势内生真菌。【结论】野生西瓜驯化成栽培种后, 类诺卡氏菌属、微杆菌属、红球菌属等具有固氮、溶磷、产铁载体、生物活性物质、抗生素功能的有益细菌, 以及产生生长激素的光黑壳属真菌缺失。由此推断野生西瓜品种

资助项目: 广西重点研发计划(申请书 2023AB17011); 广西大学巴马产教融合研究院专项(巴人科 20220005); 广西农业科学院基本科研业务专项(桂农科 2021YT045)

This work was supported by the Key Research and Development Program of Guangxi (Application 2023AB17011), the Bama Institute of Integration of Industry and Education, Guangxi University (Barenke20220005), and the Basic Research Project of Guangxi Academy Innovation Team of Agricultural Science (Guinongke2021YT045).

*Corresponding authors. E-mail: HE Yi, gxnkyhy@163.com; PAN Yongpeng, 15707765144@163.com

Received: 2024-04-09; Accepted: 2024-06-17; Published online: 2024-06-19

驯化过程中，部分内生微生物的缺失是栽培种西瓜应对环境胁迫抗性弱于野生西瓜品种的重要原因之一。此外，类诺卡氏菌属、微杆菌属、红球菌属细菌，以及光黑壳属真菌有望作为提高西瓜抗性的备选微生物资源。

关键词：野生西瓜；高通量测序；内生微生物；根系

Comparison of endophytic microbial community structure in roots between wild and cultivated watermelon varieties

QIU Lulu¹, HE Ziwei¹, TIAN Xuan¹, HUANG Jinyan², LI Guifen², YANG Shangdong¹, HE Yi^{2*}, PAN Yongpeng^{3*}

1 National Experimental Teaching Demonstration Center of Plant Science, Guangxi Key Laboratory of Agricultural Products Safety, Agricultural College, Guangxi University, Nanning 530004, Guangxi, China

2 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, Guangxi, China

3 Napo County Bureau of Agriculture and Rural Affairs, Baise 533900, Guangxi, China

Abstract: [Objective] To clarify the domestication characteristics and resistant mechanism of wild watermelon plants and provide a theoretical basis and technical support for building a new evaluation system for watermelon breeding and developing beneficial microorganisms, we compared the endophytic microbial community structure in roots between wild and cultivated watermelon varieties. **[Methods]** High-throughput sequencing was employed to reveal the community structures of endophytic microorganisms (bacteria and fungi) in the roots of wild and cultivated watermelon varieties. **[Results]** The phyla and genera of endophytic bacteria and fungi in the roots were significantly different between wild and cultivated watermelon varieties. The roots of wild watermelon varieties had significantly higher relative abundance of *Nocardioides* and *Microbacterium* than those of cultivated watermelon varieties. *Actinoplanes*, *Mycobacterium*, *Lechevalieria*, *Amycolatopsis*, *Bradyrhizobium*, and *Rhodococcus* were the special dominant endophytic bacterial genera in the roots of wild watermelon varieties. The relative abundance of unclassified_o__*Chaetothyriale* in the roots of wild watermelon varieties was significantly higher than that in cultivated watermelon varieties. unclassified_o__*Chaetothyriales*, *Preussia*, and unclassified_f__*Microasaceae* were the dominant endophytic fungi specific to wild watermelon varieties. **[Conclusion]** The beneficial bacteria, such as *Nocardioides*, *Microbacterium*, and *Rhodococcus*, which were capable of fixing nitrogen, solubilizing phosphorus, secreting siderophores, and producing bioactive substances and antibiotics, and the growth hormone-producing fungi, such as *Preussia*, were lost in the roots of cultivated watermelon varieties after the domestication of wild watermelon. Therefore, it can be concluded that parts of endophytic microorganisms in the roots disappear during the domestication process of watermelon varieties, which is a major reason for the weak resistance of cultivated watermelon varieties to stresses. In addition, the bacterial genera such as *Nocardioides*, *Microbacterium*, and *Rhodococcus* and the fungal genus *Preussia* can be

taken as the candidate microbial resources for enhancing watermelon resistance.

Keywords: wild watermelon varieties; high-throughput sequencing; endophytic microorganisms; root

西瓜 [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansfeld & Nakai] 是葫芦科重要的经济作物, 在全球范围内种植广泛, 中国是全球西瓜生产和消费的第一大国^[1]。据联合国粮食及农业组织 (Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO) 数据库信息显示, 截至 2022 年, 我国西瓜总产量超过 6 000 万 t, 占全球总产量的 60% 以上^[2]。近年来, 随着我国西瓜种植面积不断增加, 连作障碍的发生越来越严重。

国内外学者在野生西瓜的遗传和特性研究上做了大量工作, 野生西瓜具有较高的遗传多样性, 而在野生西瓜进化或人工驯化成现代栽培西瓜的过程中, 抗病基因大量丢失^[3]。植物育种研究人员努力利用不同的遗传资源开发不同的砧木, 以应对生物和非生物胁迫条件^[4]。野生西瓜具有广泛的遗传变异, 其根系比栽培西瓜更强, 并且更耐旱^[5]、抗寒、耐盐碱^[6], 对南方根结线虫有一定的抗性^[7]。因此解析野生西瓜的抗性机制在种质改良上具有广阔的潜力。

目前, 西瓜抗枯萎病防治研究主要从选育抗病品种^[8]、调整栽培管理方法^[9]、砧木嫁接^[10]、激素调控^[11]、使用化学药剂等方面进行, 取得了良好的防治效果。其中, 利用生防菌抑制病原菌的繁殖并且诱导植物抗性, 是一种极具发展潜力、有效防控西瓜枯萎病的生物防治方法。郑明子等分析不同健康程度的西瓜植株根际土壤微生态及化学性质, 发现严重发病、健康植株根际分别特异性富集有害、有益菌, 形成了各自较为稳定的微生物群落结构, 致病菌和生防菌均在轻微发病植株根际富集^[12]; 张玉锦等以 2 个感病和 2 个抗病西瓜品种为材

料, 探究西瓜根系分泌物与枯萎病病原菌的互作关系, 发现抗病和感病品种西瓜根系分泌物对病原菌分别具有抑制和促进的功效; 另一方面, 抗病品种根系分泌物中十八烷酸含量增加, 而感病品种中含量降低, 表明十八烷酸可能与抗病性紧密相关^[13], 这些研究为从不同角度研究抗病品种的抗病机理及生防菌的筛选指明了方向。

内生微生物是一种非常独特且宝贵的生物资源, 许多内生菌已被证明可以产生具有药理学和商业价值的重要化合物^[14]; 植物内生细菌具有拮抗宿主植物病原菌、产生铁载体和植物激素等功能, 进而影响宿主植物体内物质的代谢, 促进植株生长^[15]。植物内生微生物群落组成会随着所研究的器官和宿主个体不同而变化^[16]。根系既是植物吸收水分的主要部位, 同时也是植物最先感受土传病害胁迫的部位, 其生长情况和活力水平直接影响植株地上部分的生长状况^[17]; 另一方面, 研究已证实, 根系内生微生物影响植物的抗性与养分吸收能力, 如由于根系内生真菌与植物长期共生进化形成共生关系, 因此, 它们可以引起植物抗性和养分吸收能力的变化^[18]。

截至目前, 尽管涉及野生西瓜抗性已有不少的研究^[19-21], 但大部分研究仍是从栽培管理与分子遗传层面研究, 涉及野生西瓜抗性与根系内生微生物群落之间的相关性仍鲜见报道, 为此, 本研究比较分析野生西瓜与栽培种西瓜根系内生微生物群落组成的差异, 以期阐明野生西瓜的驯化特征与抗性机制, 为构建新型西瓜育种评价体系、开发利用有益微生物功能提供理论依据和技术支撑。

1 材料与方 法

1.1 试验区域概况

试验地位于广西农业科学院园艺研究所西瓜试验基地(108°17'E, 22°51'N), 其土壤类型为红壤, pH 4.54, 有机质含量 10.06 g/kg、碱解氮 91.5 mg/kg、速效磷 17.3 mg/kg、速效钾 80.5 mg/kg、全氮 0.83 g/kg、全磷 0.67 g/kg、全钾 8.9 g/kg。

1.2 试验材料

供试野生西瓜品种分别为桂资野 1 (Y1)、桂资野 2 (Y2)和桂资野 3 (Y3); 栽培西瓜品种分别为桂选 118 (Y8)、桂选 103 (Y9)和桂玲 (Y10)。每个品种种植 20 株, 所有品种均同期育苗、定植以及采用相同的常规栽培管理方式。

1.3 样品采集

采用随机取样法, 每个品种随机选取 3 株西瓜植株, 使用经 75%乙醇溶液喷涂灭菌过的小铁锹, 以植株根部为圆心挖疏松环形圈(深度约 30 cm、直径约 40 cm)。然后将植株拔起, 装入标记好的无菌密封袋放入装有冰袋的盒子带回实验室。随后用流动的无菌水冲洗植株根系, 去除表面的附着物, 再用 75%乙醇溶液和 0.1%次氯酸钠溶液分别处理 5 min 和 3 min 进行消毒, 之后用无菌水洗涤 5 次, 并用无菌滤纸吸干, 标记后装入无菌袋, 放置于-80 °C 的冰箱中用于后续的检测。为确定根系表面灭菌是否成功, 提取 100 μL 最后一次洗涤过的无菌水置于培养基, 在 25 °C下培养 7 d, 培养基上未出现菌落, 证明已彻底消毒。

1.4 DNA 提取、PCR 扩增和序列测定

总 DNA 提取: 使用 FastDNA Spin Kit for soil(MP Biomedicals 公司)对西瓜根系样品进行总 DNA 抽提, 并使用 1%琼脂糖凝胶电泳检测抽提的基因组 DNA 浓度和纯度。

PCR 扩增: 采用 TransStart FastPfu DNA

Polymerase, 细菌 16S rRNA 基因 PCR 扩增引物为 799F (5'-AACMGGATTAGATACCCCKG-3')和 1193R (5'-ACGTCATCCCCACCTTCC-3'); 真菌 ITS 区 PCR 扩增引物为 ITS1F (5'-CTTGGT CATTAGAGGAAGTAA-3')和 ITS2R (5'-GCTG CGTTCTTCATCGATGC-3')。PCR 反应体系 (20 μL): 2×Pro Taq 10 μL, DNA 模板 10 ng/μL, 上、下游引物(5 μmol/L)各 0.8 μL, ddH₂O 补足 20 μL。PCR 反应条件: 95 °C 预变性 3 min; 95 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 45 s, 35 个循环; 72 °C 延伸 10 min。使用 2%琼脂糖凝胶电泳检测后回收 PCR 产物, 利用 AxyPrep DNA Gel Extraction Kit (Axygen Biosciences 公司)进行回收产物纯化, 并用 Quantus Fluorometer (Promega 公司)对回收产物进行定量检测。

样品总 DNA 提取、PCR 扩增及 Illumina 文库构建均由上海美吉生物医药科技有限公司完成。

1.5 数据处理和统计分析

通过 I-sanger 云数据分析平台(上海美吉生物医药科技有限公司)进行细菌、真菌群落组成及功能预测分析, 使用 Excel 2021 和 SPSS 27.0 进行试验数据的统计整理, 采用单因素方差分析(analysis of variance, ANOVA)检验方法进行显著性分析, 微生物多样性以 Shannon 指数和 Simpson 指数表示, 丰富度以 ACE 指数和 Chao1 指数表示。

2 结果与分析

2.1 野生和栽培种西瓜根系内生细菌多样性

2.1.1 野生和栽培种西瓜根系内生细菌的物种分类

西瓜根系内生细菌测序的原始数据已存入 NCBI 数据库, 登录号为 PRJNA1080270。由表 1 可知, 野生和栽培种西瓜根系内生细菌由 32 门 92 纲 220 目 390 科 811 属 1 535 种和 4 660 个分

类操作单元(operational taxonomic unit, OTU)组成。与栽培种西瓜相比,除门分类水平外,野生西瓜根系内生细菌在纲、目、科、属、种以及 OTU 分类水平上均高于相应的栽培种西瓜,表明野生西瓜根系拥有更为丰富的内生细菌种群数量。

2.1.2 野生和栽培种西瓜根系内生细菌多样性

由表 2 可知,西瓜根系内生细菌的 Shannon、Simpson、ACE 和 Chao1 指数在野生和栽培种西瓜之间均无显著差异($P>0.05$),表明野生和栽培种西瓜根系内生细菌多样性和丰富度并无显著差异。

另一方面,基于 OTU 水平进行偏最小二乘法判别分析(partial least squares discriminant analysis, PLS-DA)发现,野生和栽培种西瓜根系内生细菌群落分布于不同象限,不存在任何交集,表明野生和栽培种西瓜根系内生细菌的群落

结构差异显著(图 1)。

2.1.3 野生和栽培种西瓜根系内生细菌群落组成分析

由图 2 可知,门分类水平,野生和栽培种西瓜根系优势内生细菌门均为 7 个(相对丰度占比大于 1%),分别为变形菌门(*Proteobacteria*)、黏球菌门(*Myxococcota*)、放线菌门(*Actinobacteria*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)、绿屈挠菌门(*Chloroflexi*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、蛭弧菌门(*Bdellovibrionota*),表明门分类水平上,野生驯化成栽培种,仅改变了部分优势细菌门类相对丰度占比,并未改变西瓜根系内生细菌群落门类组成。采用 Kruskal-Wallis 秩和检验进行两组比较发现,野生西瓜根系中放线菌门的丰度占比显著高于相应的栽培种西瓜。

表 1 野生和栽培种西瓜根系内生细菌分类统计表

Table 1 Taxonomic statistics of endophytic bacteria in roots between wild and cultivated watermelon varieties

样品		门	纲	目	科	属	种	OTUs
Samples		Phylum	Class	Order	Family	Genus	Species	
野生西瓜(YS)	Y1	27	63	152	265	519	902	1 908
Wild watermelon varieties	Y2	26	67	167	281	531	933	2 169
	Y3	28	70	170	299	580	1 031	2 323
	总计 Total	29	82	202	351	713	1 322	3 548
栽培种西瓜(ZP)	Y8	27	60	152	280	533	931	1 986
Cultivated watermelon varieties	Y9	28	68	158	282	530	959	2 128
	Y10	29	68	161	275	529	943	2 061
	总计 Total	32	79	186	335	675	1 264	3 421
合计 Sum		32	92	220	390	811	1 535	4 660

表 2 野生和栽培种西瓜根系内生细菌的 α 多样性比较

Table 2 Alpha diversity of endophytic bacteria in roots between wild and cultivated watermelon varieties

样品		Shannon 指数	Simpson 指数	ACE 指数	Chao1 指数	覆盖率
Samples		Shannon index	Simpson index	ACE index	Chao1 index	Coverage rate (%)
野生	Y1	4.91±0.17a	0.02±0.01a	1 218.56±139.07a	1 211.74±127.35a	99.67
Wild watermelon varieties	Y2	4.86±0.38a	0.04±0.04a	1 343.14±53.53a	1 322.01±42.18a	99.61
	Y3	4.88±0.40a	0.03±0.02a	1 446.08±37.97a	1 436.95±36.75a	99.58
	栽培	Y8	4.17±0.88a	0.06±0.05a	1 227.23±270.93a	1 196.25±276.56a
Cultivated watermelon varieties	Y9	4.88±0.23a	0.02±0.01a	1 362.91±95.42a	1 351.31±72.87a	99.58
	Y10	4.80±0.46a	0.02±0.01a	1 294.15±288.87a	1 276.34±289.89a	99.61

同一列不同小写字母表示不同类型西瓜间差异显著($P<0.05$)

Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between different types of watermelon ($P<0.05$).

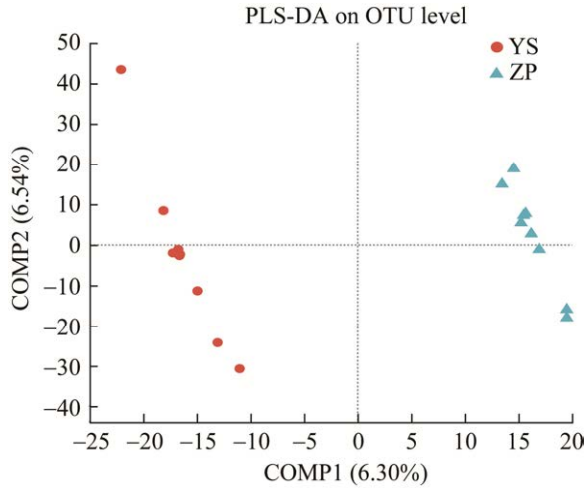


图 1 野生和栽培种西瓜根系内生细菌群落组成
Figure 1 Compositions of endophytic bacterial communities in roots between wild and cultivated watermelon varieties. YS: Wild watermelon varieties; ZP: Cultivated watermelon varieties. The same as below.

由图 3 可知, 属分类水平, 野生和栽培种西瓜根系内生细菌的优势细菌属(相对丰度占比大于 1%)的数量分别为 24 和 22; 其中, 二者共有的优势细菌属数量为 16 个。野生西瓜根系中, 芽孢杆菌属(*Bacillus*)、鞘氨醇菌属(*Sphingobium*)、溶

杆菌属(*Lysobacter*)、苯基小杆菌属(*Phenylobacterium*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、德沃斯氏菌属(*Devosia*)、链霉菌属(*Streptomyces*)、黄单藻科未分类菌属(*unclassified_f_Xanthomonadaceae*)、博斯氏菌属(*Bosea*)细菌的丰度占比均高于相应的栽培种西瓜。此外, 类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)、微杆菌属(*Microbacterium*)、分枝杆菌属(*Mycobacterium*)、游动放线菌属(*Actinoplanes*)、拟无枝酸菌属(*Amycolatopsis*)、列契瓦尼尔氏菌属(*Lechevalieria*)、慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)、红球菌属(*Rhodococcus*)是野生西瓜根系中特有的优势内生细菌属; 而金黄杆菌属(*Chryseobacterium*)、黄杆菌属(*Flavobacterium*)、代尔夫特菌属(*Delftia*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、嗜甲基菌科未分类菌属(*unclassified_f_Methylophilaceae*)、塔希杆菌属(*Tahibacter*)细菌是栽培种西瓜根系中特有的优势内生细菌, 采用 Kruskal-Wallis 秩和检验进行两组比较发现, 野生西瓜中类诺卡氏菌属和微杆菌属细菌的丰度占比显著高于相应的栽培种西瓜。

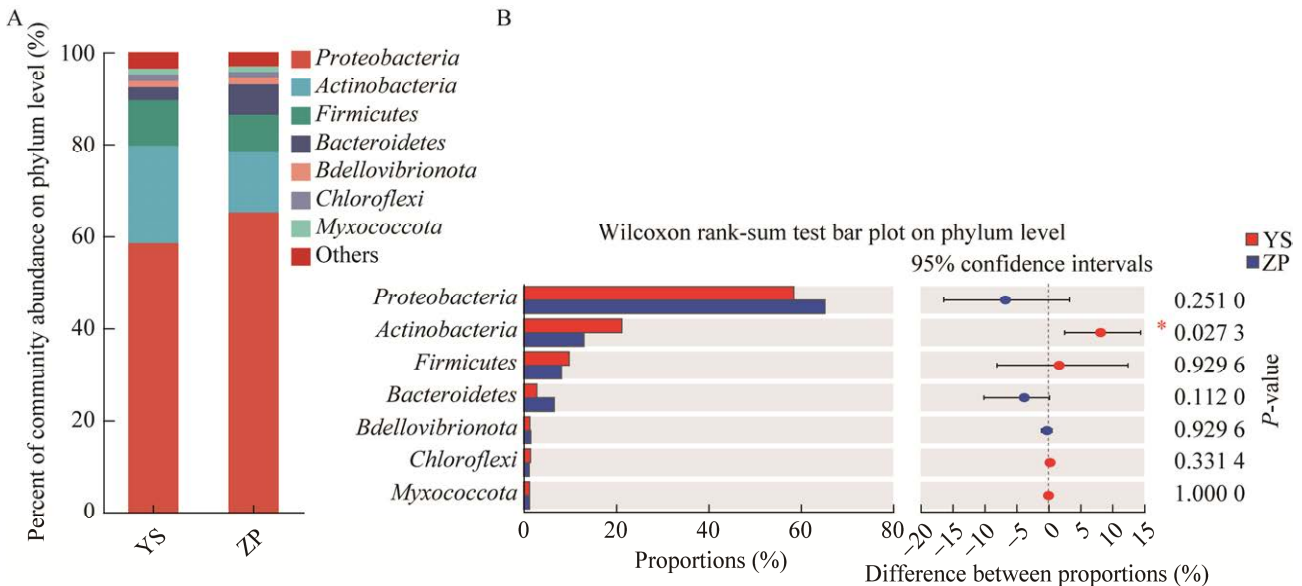


图 2 野生和栽培种西瓜根系内生细菌门的组成(A)和秩和检验(B)

Figure 2 Proportions (A) and Wilcoxon rank-sum test (B) of endophytic bacteria in roots between wild and cultivated watermelon varieties at phylum level.

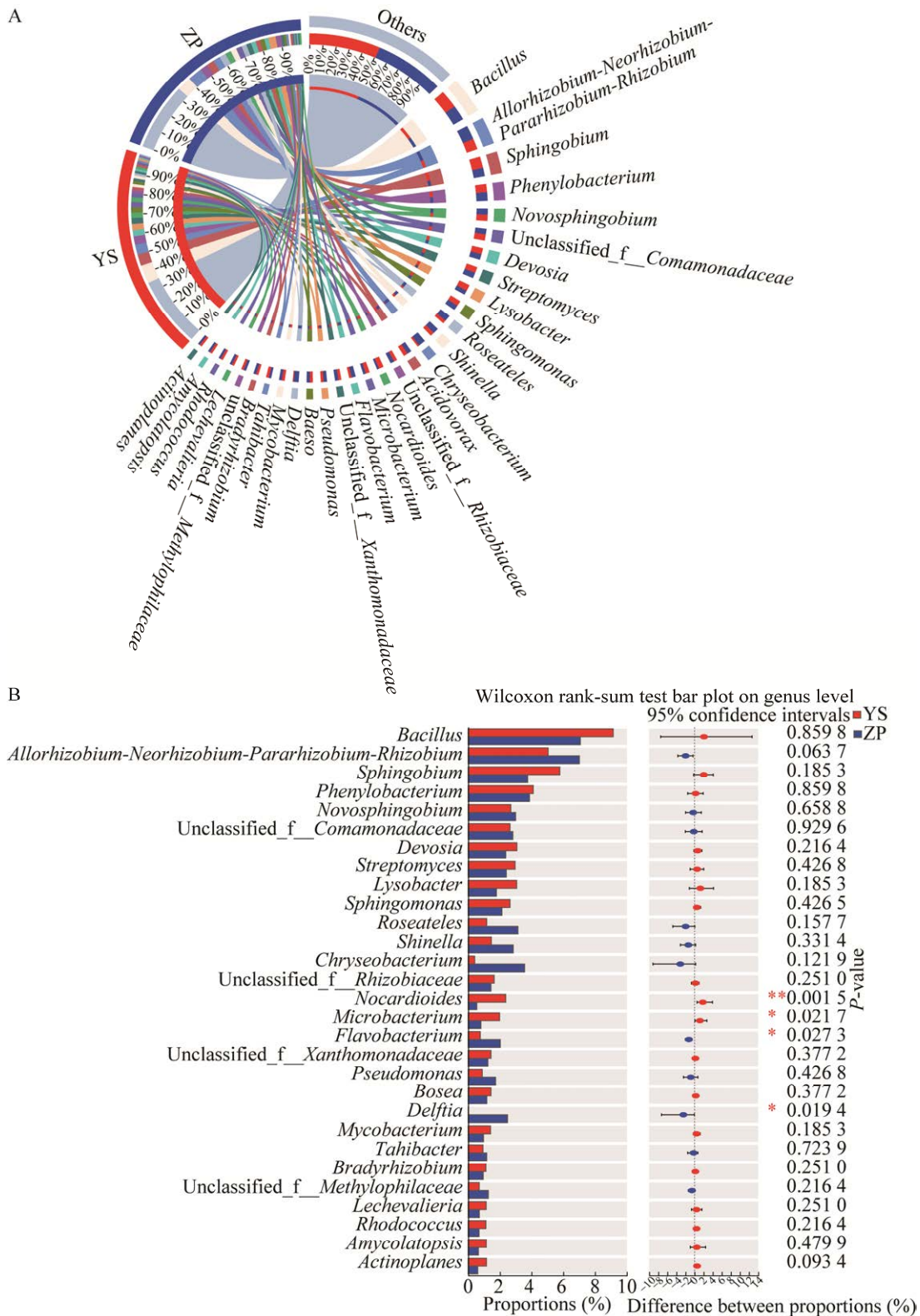


图3 野生和栽培种西瓜根系内生细菌属的组成(A)和秩和检验(B)

Figure 3 Proportions (A) and Wilcoxon rank-sum test (B) of endophytic bacteria in roots of wild and cultivated watermelon varieties at genus level.

2.1.4 野生和栽培种西瓜根系内生细菌的 LEfSe 分析

基于线性判别分析效应大小(linear discriminant analysis effect size, LEfSe) (LDA 阈值为 3.5)分析发现,与栽培种西瓜相比,野生西瓜根系中,类诺卡氏菌属和微杆菌属细菌显著富集,而代尔夫特菌属和黄杆菌属细菌则在栽培种西瓜根系内富集(图 4)。

2.1.5 功能预测分析

根据 BugBase 表型预测分析发现,野生和栽培

种西瓜根系内生细菌表型主要有革兰氏阴性(Gram negative)、潜在致病性(potentially pathogenic)、移动元件(contains mobile elements)、兼性厌氧性(facultatively anaerobic)、形成生物膜(forms biofilms)、胁迫耐受(stress tolerant)、厌氧性(anaerobic)等九大类。采用 Kruskal-Wallis 秩和检验进行两组比较,结果显示野生西瓜根系内生细菌的需氧性(aerobic)、革兰氏阳性(Gram positive)显著高于相应的栽培种西瓜,其余 7 类不同表型细菌丰度占比野生和栽培种西瓜之间不存在显著差异(图 5)。

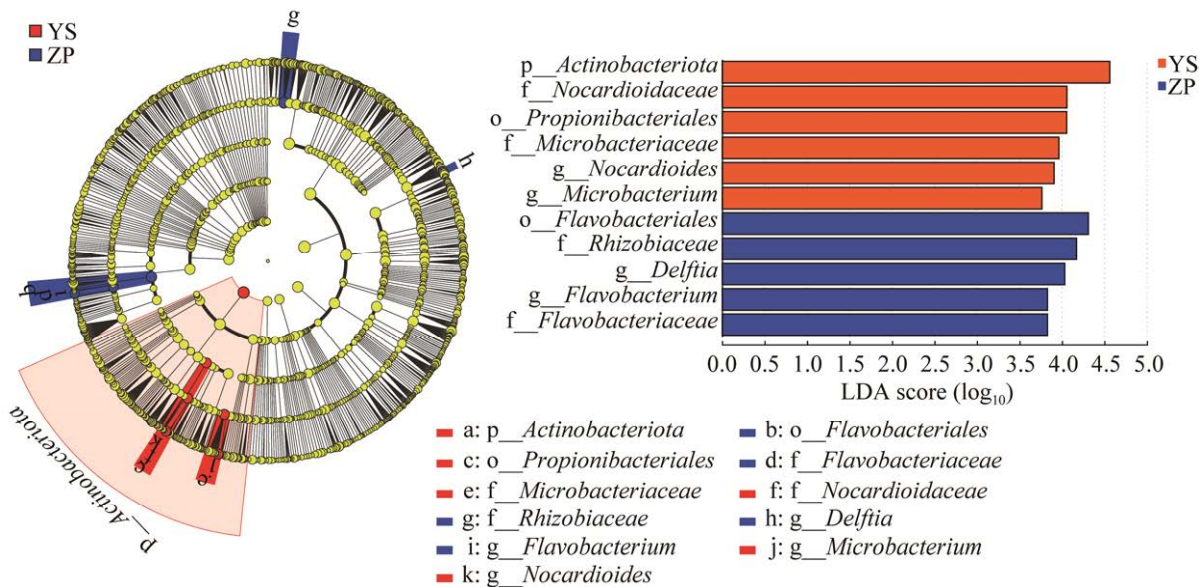


图 4 野生和栽培种西瓜根系内生细菌属的 LEfSe 分析结果

Figure 4 LEfSe analysis of endophytic bacteria in roots between wild and cultivated watermelon varieties.

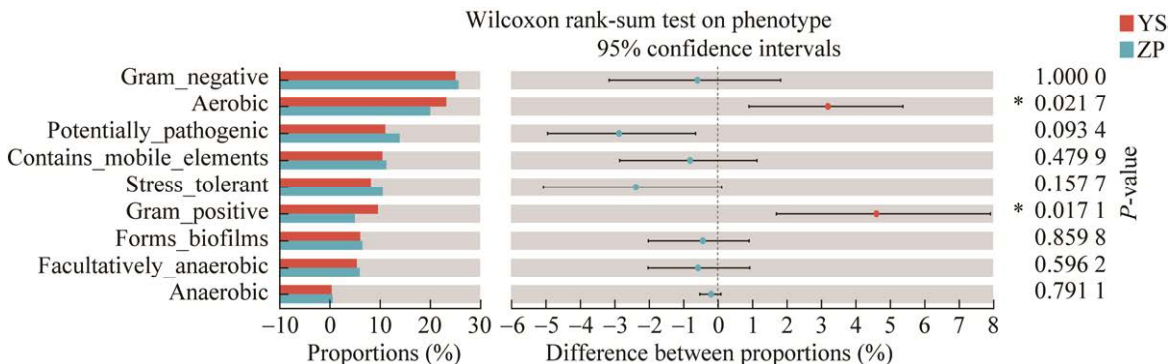


图 5 野生和栽培种西瓜根系内生细菌 BugBase 表型预测

Figure 5 Prediction of BugBase phenotypes of endophytic bacteria in roots between wild and cultivated watermelon varieties.

此外, 基于 KEGG (<http://www.genome.jp/kegg/>)数据库比对发现, 野生和栽培种西瓜植株根系内生细菌一级功能层包含生物学系统(organismal systems)、人类疾病(human diseases)、遗传信息加工(genetic information processing)、代谢(metabolism)、细胞过程(cellular processes)和环境信息加工(environmental information processing) 6类生物代谢通路(图 6A)。

另一方面, 野生和栽培种西瓜根系内生细菌二级功能层主要由碳水化合物代谢(carbohydrate metabolism)、维生素的代谢(metabolism of cofactors

and vitamins)、能量代谢(energy metabolism)等 46 个子功能组成(图 6B)。采用 Kruskal-Wallis 秩和检验进行两组比较, 发现 46 类代谢通路丰度在野生和栽培种西瓜之间均不存在显著差异。

2.2 野生和栽培种西瓜根系内生真菌多样性

2.2.1 野生和栽培种西瓜根系内生真菌的物种分类

西瓜根系内生真菌测序的原始数据已存入 NCBI 数据库, 登录号为 PRJNA1080342。由表 3 可知, 野生和栽培种西瓜根系内生真菌由 10 门 29 纲 67 目 127 科 204 属 278 种和 662 个 OTUs

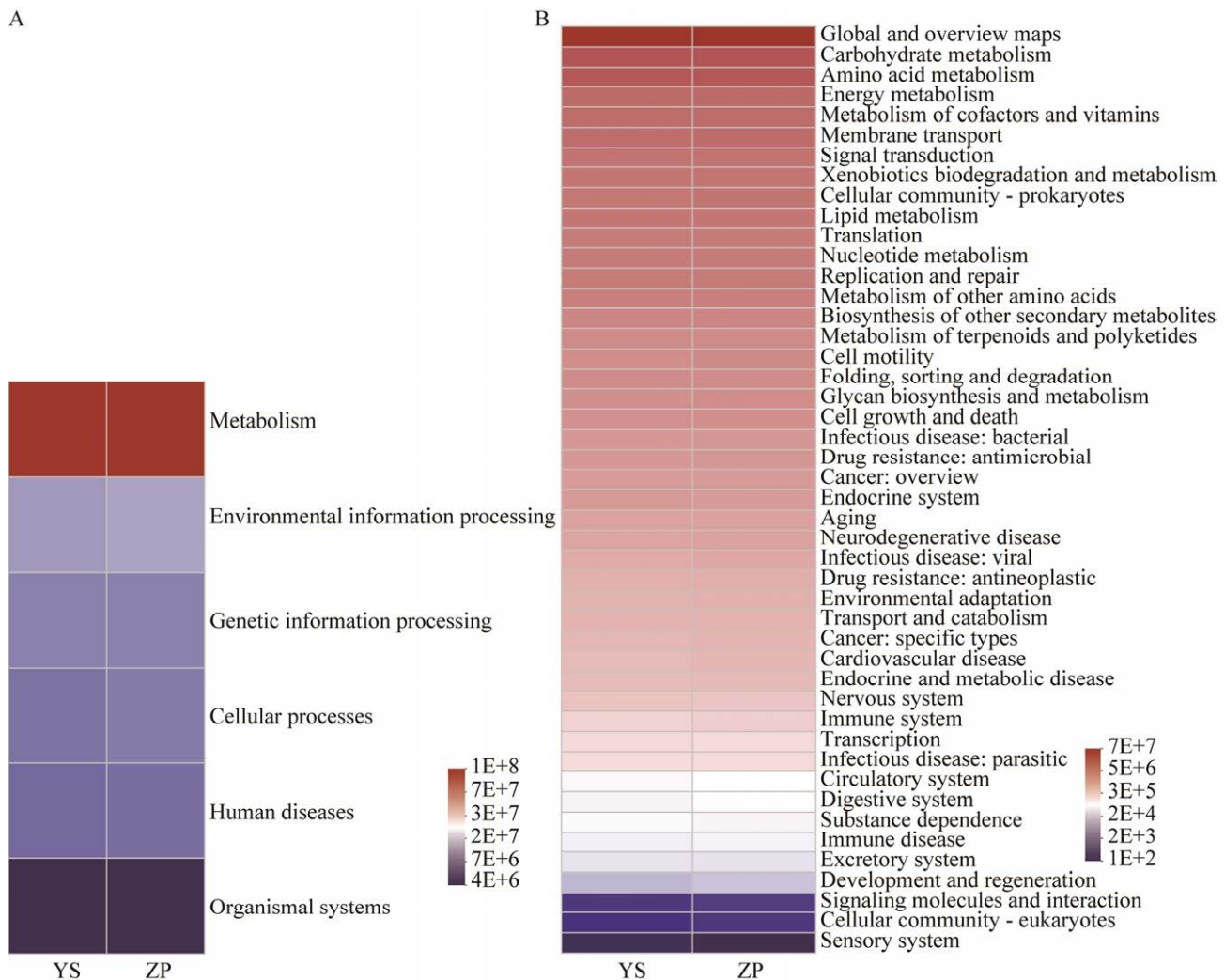


图 6 预测功能基因在野生和栽培种西瓜间的差异

Figure 6 Prediction of functional genes in roots between wild and cultivated watermelon varieties. A: Hierarchy level 1. B: Hierarchy level 2.

表 3 野生和栽培种西瓜根系内生真菌分类统计表

Table 3 Taxonomic statistics of endophytic fungi in roots between wild and cultivated watermelon varieties

样品		门	纲	目	科	属	种	OTUs
Samples		Phylum	Class	Order	Family	Genus	Species	
野生西瓜(YS)	Y1	7	17	34	58	69	85	164
Wild watermelon varieties	Y2	7	19	42	70	91	108	207
	Y3	9	20	34	57	72	100	213
	总计 Total	9	24	53	97	136	183	412
栽培种西瓜(ZP)	Y8	7	16	38	65	92	111	226
Cultivated watermelon varieties	Y9	7	19	38	64	95	120	266
	Y10	7	18	39	63	84	99	181
	总计 Total	8	24	54	101	159	202	465
合计 Sum		10	29	67	127	204	278	662

组成。与内生细菌的物种分类结果相反,野生西瓜根系中的内生真菌,除门、纲分类水平外,目、科、属、种及 OTU 分类水平数量上均低于相应的栽培种西瓜。

2.2.2 野生和栽培种西瓜根系内生真菌的 α 多样性分析

由表 4 可知,真菌多样性指数 Shannon 和 Simpson,以及丰富度指数 ACE 和 Chao1 在野生和栽培种西瓜根系之间均无显著差异($P>0.05$),表明野生和栽培种西瓜根系内生真菌的多样性和丰富度也不存在显著差异。

此外,基于 OTU 水平进行 PLS-DA 分析发现,

野生和栽培种西瓜根系内生真菌群落也分布于不同象限,同样不存在任何交集,表明野生和栽培种西瓜根系内生真菌的群落结构差异显著(图 7)。

2.2.3 野生和栽培种西瓜根系内生真菌群落组成分析

由图 8 可知,门分类水平,野生和栽培种西瓜根系共有的优势内生真菌有 3 个(相对丰度占比大于 1%),分别为子囊菌门(*Ascomycota*)、未分类的真菌(*unclassified_k_Fungi*)以及担子菌门(*Basidiomycota*)。此外,油壶菌门(*Olpidiomycota*)真菌是栽培种西瓜根系特有的优势真菌门类。

表 4 野生和栽培种西瓜根系内生细菌的 α 多样性分析

Table 4 Alpha diversity of endophytic fungi in roots between wild and cultivated watermelon varieties

样品		Shannon 指数	Simpson 指数	ACE 指数	Chao1 指数	覆盖率
Samples		Shannon index	Simpson index	ACE index	Chao1 index	Coverage rate (%)
野生	Y1	1.47±0.57a	0.49±0.18a	84.66±9.69a	86.42±10.14a	99.99
Wild watermelon varieties	Y2	1.76±0.54a	0.36±0.06a	98.08±28.84a	97.68±29.04a	99.99
	Y3	1.69±0.33a	0.47±0.14a	104.57±18.00a	104.07±18.13a	99.99
栽培	Y8	1.62±0.96a	0.38±0.35a	109.34±53.31a	110.03±53.60a	99.98
Cultivated watermelon varieties	Y9	2.17±0.47a	0.20±0.07a	128.63±47.21a	131.08±50.65a	99.98
	Y10	1.37±0.63a	0.51±0.24a	93.17±26.72a	93.47±27.78a	99.99

同一列不同小写字母表示不同类型西瓜间差异显著($P<0.05$)

Different lowercase letters in the same columns indicate significant differences among different types of watermelon ($P<0.05$).

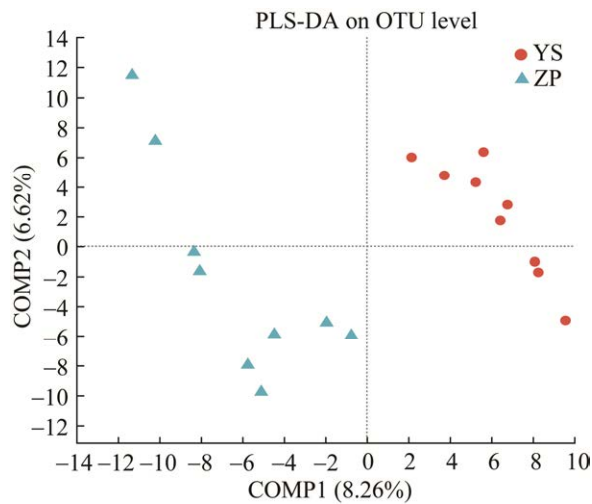


图 7 野生和栽培种西瓜根系内生真菌群落组成
Figure 7 Compositions of endophytic fungal communities in roots between wild and cultivated watermelon varieties.

由图 9 可知, 属分类水平, 野生和栽培种西瓜根系内生真菌的优势真菌属(相对丰度占比大于 1%)数量分别为 8 个和 11 个; 其中, 二者共有的优势内生真菌属数量为 5 个, 分别为 *Acrocalymma*、*Plectosphaerella*、*Poaceascoma* 以

及未分类真菌。此外, 刺盾炱目未分类菌属(*unclassified_o_Chaetothyriales*)、光黑壳属(*Preussia*)、小囊菌科未分类菌属(*unclassified_f_Microascaceae*)是野生西瓜根系特有的优势内生真菌; 而油壶菌属(*Olpidium*)、篮状菌属(*Talaromyces*)、新赤壳属(*Neocosmospora*)、*Edenia* 等是栽培种西瓜根系特有的优势内生真菌。采用 Kruskal-Wallis 秩和检验进行两组比较发现, 野生西瓜根系中刺盾炱目未分类菌属丰度占比显著高于相应的栽培种西瓜。

2.2.4 野生和栽培种西瓜根系内生真菌的 LEfSe 分析

LEfSe (LDA 阈值为 3.5) 分析发现, 与栽培种西瓜相比, 野生西瓜根系中刺盾炱目未分类菌属真菌显著富集, 而栽培种西瓜根系内缺乏显著富集的内生真菌。表明野生西瓜驯化过程中, 形成栽培种后根系中刺盾炱目未分类菌属真菌缺失(图 10)。

2.2.5 功能预测分析

由图 11 可知, 野生和栽培种西瓜根系内生

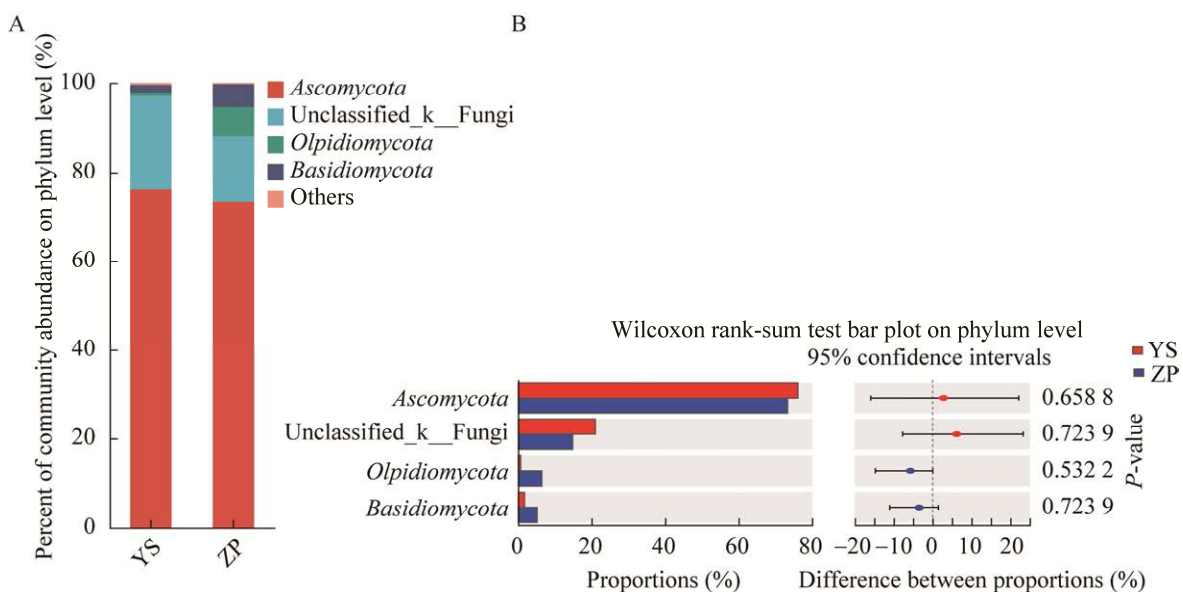


图 8 野生和栽培种西瓜根系内生真菌门的组成(A)和秩和检验(B)

Figure 8 Proportions (A) and Wilcoxon rank-sum test (B) of endophytic fungi in roots between wild and cultivated watermelon varieties at phylum level.

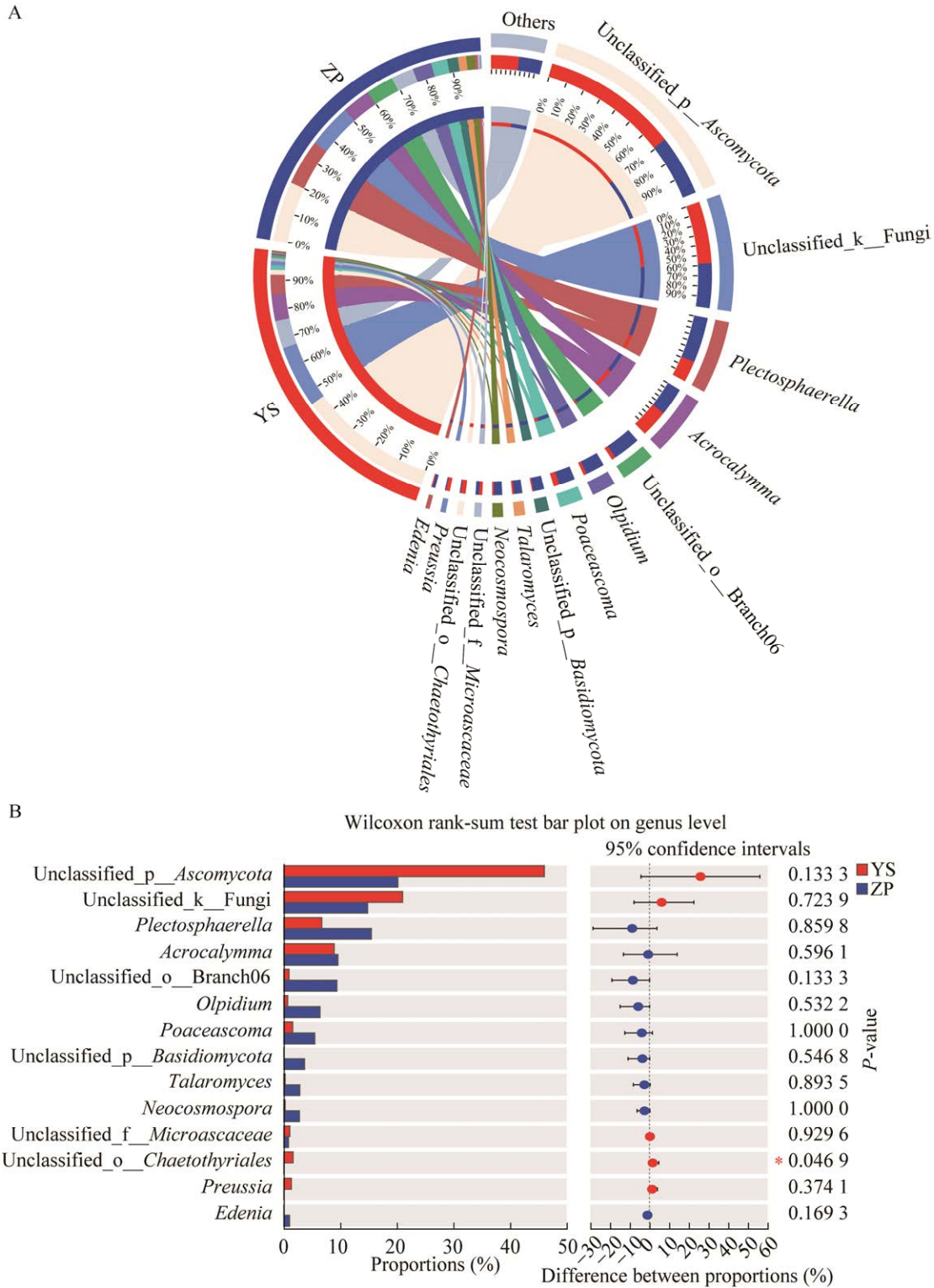


图 9 野生和栽培种西瓜根系内生真菌属的组成(A)和秩和检验(B)

Figure 9 Proportions (A) and Wilcoxon rank-sum test (B) of endophytic fungi in roots between wild and cultivated watermelon varieties at genus lever.

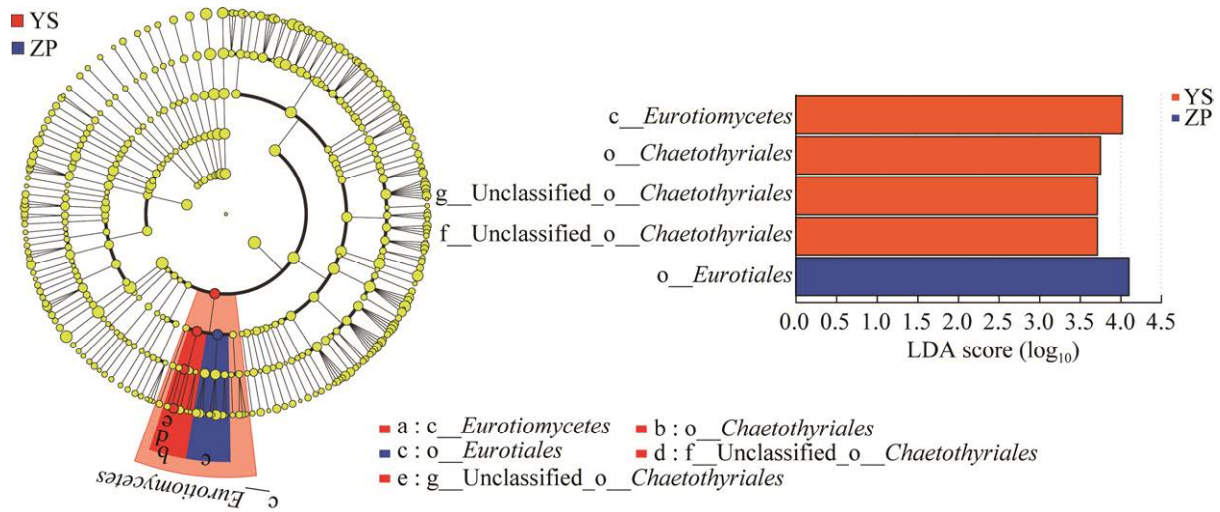


图 10 野生和栽培种西瓜根系内生真菌属的 LefSe 分析结果
Figure 10 LefSe analysis of endophytic fungi in roots of wild and cultivated watermelon varieties.

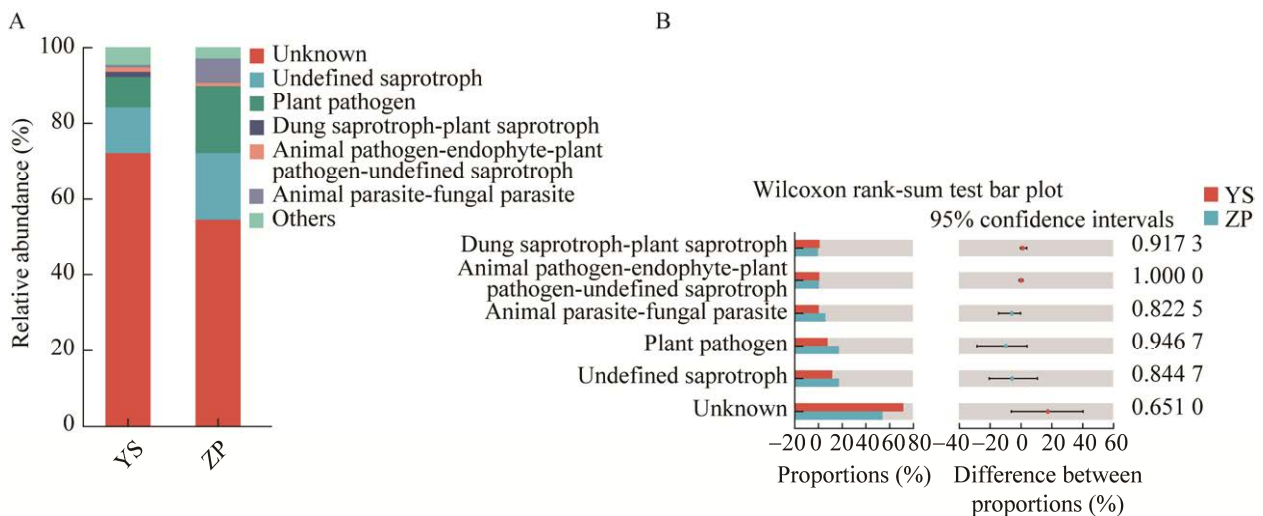


图 11 野生和栽培种西瓜根系内生真菌 FUNGuild 功能预测(A)和秩和检验(B)
Figure 11 FUNGuild functions of the endophytic fungi (A) and Wilcoxon rank-sum test (B) in roots between wild and cultivated watermelon varieties.

真菌共检测出: 植物病原体(plant pathogen)、动物寄生虫-真菌寄生虫(animal parasite-fungal parasite)、粪腐生菌-植物腐生菌(dung saprotroph-plant saprotroph)等 7 项功能; 未定义腐生真菌(undefined saprotrophs)、植物病原体(plant pathogen)、动物性寄生物-真菌性寄生物(animal parasite-fungal parasite)丰度增加, 基于 Kruskal-Wallis 秩和检验

比较发现: 上述功能在野生和栽培种西瓜之间并不存在显著差异。

3 讨论与结论

宿主-内生菌的关系可以是共生的, 也可以是拮抗的, 这取决于宿主特异性和宿主选择性^[22]。大部分的内生菌已被证明是非常有益的, 以各种

方式对植物、环境和人类产生积极影响。例如,内生菌可以通过直接或间接的方式促进植物生长,在生物修复、生物活性化合物生产和生物转化中都发挥着重要的作用^[23]。此外,内生菌还能够产生各种水解酶,从而有助于限制和杀死病原体,同时满足内生菌本身的部分营养需求^[24]。

本研究发现,野生和栽培种西瓜根系内生细菌和真菌多样性和丰富度不存在显著差异,这一现象与黄子粤等^[25]的研究结果类似;即:同一种作物不同品种间,品种自身对植株内生细菌多样性和丰富度塑造的影响可能比环境大,但基于 PLS-DA 分析发现,野生和栽培种西瓜根系内生细菌群落结构仍存在显著差异。

门分类水平上,野生和栽培种西瓜根系内生优势细菌群落门分类水平组成虽然完全相同,但不同优势内生细菌门类的相对丰度占比存在差异。例如:野生西瓜根系中,放线菌门细菌相对丰度占比显著高于相应的栽培种西瓜,此外,厚壁菌门和绿屈挠菌门细菌丰度占比也高于相应的栽培种西瓜;研究已证实,放线菌门和绿弯菌门细菌在分解有机物和养分循环中发挥了重要作用^[26];厚壁菌门细菌则具有诱导植物免疫反应的功能,在植物病害防控中发挥重要作用^[27]。人类的选育、驯化过程深刻塑造了不同作物根部(根际和根内)微生物组的多样性和群落结构,研究者对菜豆等多种作物分析发现,拟杆菌门几乎完全富集在野生近缘种的根部,而变形菌门和放线菌门则始终富集在驯化物种的根部^[28],与本研究中放线菌门显著富集在野生西瓜根系矛盾。Hassani 等对野生和栽培小麦根际微生物的研究也出现了类似的矛盾^[29],这可能是由于作物根系微生物组的多样性和群落结构不仅与作物的生长环境相关,还受其自身生理生态特征、驯化方向的影响,进而导致微生物组在不同作物间表现出差异^[30]。

属分类水平上,野生西瓜根系中,类诺卡氏菌属和微杆菌属细菌的丰度占比显著高于相应的栽培种西瓜,类诺卡氏菌属、微杆菌属、分枝杆菌属、游动放线菌属、拟无枝酸菌属、列契瓦尼尔氏菌属、慢生根瘤菌属、红球菌属细菌是野生西瓜根系的特有优势内生细菌属;研究已发现,类诺卡氏菌属细菌在生物固氮、溶磷及产铁载体方面发挥着重要作用^[31];某些微杆菌属细菌可以产生生物活性物质,进而促进植物生长,提高作物抗病性和产量^[32-34];分枝杆菌属细菌则具有脱氮与分解有机物的功能^[35]。游动放线菌属细菌具有产生抗生素类物质功能,对植物病原菌产生拮抗作用^[36];而拟无枝酸菌属、列契瓦尼尔氏菌属和红球菌属细菌则能产生抗生素,诱导植物产生抗性,提高植物的适应性进而促进植物健康生长^[37-40]。慢生根瘤菌属细菌与植物固氮能力密切相关^[41]。此外,基于 BugBase 表型预测以及比对 KEGG 数据库分析发现,野生西瓜根系中,内生细菌需氧性(aerobic)以及革兰氏阳性(Gram positive)显著高于相应的栽培种西瓜。对贵州花椒林的研究发现,大部分耐受菌属于革兰氏阳性菌,而致病菌多为革兰氏阴性菌^[42]。

另一方面,油壶菌门真菌是栽培种西瓜植株根系中特有的优势内生真菌门类;研究已发现,油壶菌门真菌具有两面性,该门类真菌是植物感染褐斑病的病原体;然而油壶菌门真菌的大多数物种也可以分解纤维素和几丁质,从而为植物生长提供更多的营养物质^[43]。

此外,刺盾炱目未分类菌属、光黑壳属、小囊菌科未分类菌属真菌是野生西瓜根系中特有的优势内生真菌。研究已证实,光黑壳属真菌能促进植株分泌生长激素,不仅有助于促进植物生长,而且在降解秸秆中大分子物质上发挥积极作用^[44-45]。

综上所述,野生西瓜驯化形成栽培种后,诸如类诺卡氏菌属、微杆菌属、红球菌属等具有固

氮、溶磷、产铁载体、生物活性物质以及抗生素的有益细菌属,具有分泌生长激素的光黑壳属内生真菌缺失,可能是西瓜栽培种应对环境胁迫抗性,一般情况下弱于野生西瓜种的重要原因之一。此外,类诺卡氏菌属、微杆菌属、红球菌属细菌,以及光黑壳属真菌有望作为提高西瓜抗性的备选微生物资源。

参考文献

- [1] 马珂馨. 填闲小麦抑制连作西瓜枯萎病发生的土壤生态学机理[D]. 哈尔滨: 东北农业大学博士学位论文, 2023.
MA KX. Soil ecological mechanism of wheat cover crop suppress watermelon *Fusarium* wilt under continuous monocropping[D]. Harbin: Doctoral Dissertation of Northeast Agricultural University, 2023 (in Chinese).
- [2] FOOD AAOOTUN. The production of watermelon [EB/OL]. [2024-03-12]. <https://www.fao.org/faostat/zh/#compare>.
- [3] 郭绍贵, 许勇. 西瓜基因组框架图谱绘制与 20 份代表性资源重测序研究[J]. 中国瓜菜, 2019, 32(8): 193-195.
GUO SG, XU Y. The draft genome of watermelon (*Citrullus lanatus*) and resequencing of 20 diverse[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2019, 32(8): 193-195 (in Chinese).
- [4] TSABALLA A, XANTHOPOULOU A, MADEISIS P, TSAFTARIS A, NIANIOU-OBEIDAT I. Vegetable grafting from a molecular point of view: the involvement of epigenetics in rootstock-scion interactions[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 11: 621999.
- [5] MO Y, YANG R, LIU L, GU X, YANG X, WANG Y, ZHANG X, LI H. Growth, photosynthesis and adaptive responses of wild and domesticated watermelon genotypes to drought stress and subsequent re-watering[J]. Plant Growth Regulation, 2016, 79: 229-241.
- [6] 高磊. 西瓜果肉硬度和酸味性状的转录组分析及主效基因的精细定位[D]. 北京: 中国农业科学院博士学位论文, 2018.
GAO L. Transcriptome analysis and fine mapping of major genes controlling flesh firmness and sour flesh in watermelon[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018 (in Chinese).
- [7] THIES JA, ARISS JJ, KOUSIK CS, HASSELL RL, LEVI A. Resistance to southern root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in wild watermelon (*Citrullus lanatus* var. *citroides*)[J]. Journal of Nematology, 2016, 48(1): 14-19.
- [8] 卢维宏, 张乃明, 包立, 张丽, 秦太峰. 我国设施栽培连作障碍特征与成因及防治措施的研究进展[J]. 土壤, 2020, 52: 651-658.
LU WH, ZHANG NM, BAO L, ZHANG L, QIN TF. Study advances on characteristics, causes and control measures of continuous cropping obstacles of facility cultivation in China[J]. Soils, 2020, 52(4): 651-658 (in Chinese).
- [9] KEINATH AP, COOLONG TW, LANIER JD, JI P. Managing *Fusarium* wilt of watermelon with delayed transplanting and cultivar resistance[J]. Plant Disease, 2019, 103(1): 44-50.
- [10] GE AH, LIANG ZH, HAN LL, XIAO J, ZHANG Y, ZENG Q, XIANG J, XIONG C, ZHANG LM. Rootstock rescues watermelon from *Fusarium* wilt disease by shaping protective root-associated microbiomes and metabolites in continuous cropping soils[J]. Plant and Soil, 2022, 479: 423-442.
- [11] ZHU F, WANG Z, FANG Y, TONG J, XIANG J, YANG K, WANG R. Study on the role of phytohormones in resistance to watermelon *Fusarium* wilt[J]. Plants, 2022, 11(2): 156.
- [12] 郑明子, 杨丙焯, 杨晶晶, 俞仪阳, 姚协丰, 徐锦华, 郭坚华, 蒋春号. 土壤微生态在西瓜枯萎病发病过程中的变化研究[J]. 土壤, 2022, 54: 1185-1192.
ZHENG MZ, YANG BY, YANG JJ, YU YY, YAO XF, XU JH, GUO JH, JIANG CH. Study on pathogenesis of watermelon *Fusarium* wilt from perspective of soil[J]. Soils, 2022, 54(6): 1185-1192 (in Chinese).
- [13] 张玉锦, 周文丽, 崔梦娇, 耿二康, 苗巧艺, 杨嵩涵, 吕桂云. 抗、感西瓜根系分泌物鉴定及对枯萎病菌生长的影响[J]. 中国瓜菜, 2022, 35(12): 33-39.
ZHANG YJ, ZHOU WL, CUI MJ, GENG EK, MIAO QY, YANG SH, LÜ GY. Identification of root exudates from resistant and susceptible watermelon varieties and their effects on growth of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2022, 35(12): 33-39 (in Chinese).
- [14] LIU X, ZHOU Z, CUI JL, WANG ML, WANG JH. Biotransformation ability of endophytic fungi: from species evolution to industrial applications[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2021, 105: 7095-7113.

- [15] 肖健, 陈思宇, 孙妍, 杨尚东, 谭宏伟. 甘蔗间作不同豆科作物对甘蔗植株内生细菌多样性的影响[J]. 热带作物学报, 2021, 42(11): 3188-3198.
XIAO J, CHEN SY, SUN Y, YANG SD, TAN HW. Effect of intercropping with different legume crops on endophytic bacterial diversity of sugarcanes[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(11): 3188-3198 (in Chinese).
- [16] STROBEL G. The emergence of endophytic microbes and their biological promise[J]. *Journal of Fungi*, 2018, 4(2): 57.
- [17] 杨传杰, 罗毅, 孙林, 甘容, 吉力力·阿不都外力, 张艳. 水分胁迫对覆膜滴灌棉花根系活力和叶片生理的影响[J]. 干旱区研究, 2012, 29(5): 802-810.
YANG CJ, LUO Y, SUN L, GAN R, ABUTTUWAYLI J, ZHANG Y. Effect of water stress on root vigor and leaf physiology of cotton under mulch drip irrigation[J]. *Arid Zone Research*, 2012, 29(5): 802-810 (in Chinese).
- [18] PURAHONG W, HYDE KD. Effects of fungal endophytes on grass and non-grass litter decomposition rates[J]. *Fungal Diversity*, 2011, 47: 1-7.
- [19] GORIM LY, VANDENBERG A. Evaluation of wild lentil species as genetic resources to improve drought tolerance in cultivated lentil[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1129.
- [20] ISEKI K, TAKAHASHI Y, MUTO C, NAITO K, TOMOOKA N. Diversity of drought tolerance in the genus *Vigna*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 729.
- [21] MALAMBANE G, MADUMANE K, SEWELO LT, BATLANG U. Drought stress tolerance mechanisms and their potential common indicators to salinity, insights from the wild watermelon (*Citrullus lanatus*): a review[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 13: 1074395.
- [22] KOWALSKI KP, BACON C, BICKFORD W, BRAUN H, CLAY K, LAPIERRE MI, LILLARD E, MCCORMICK MK, NELSON E, TORRES M, WHITE J, WILCOX DA. Advancing the science of microbial symbiosis to support invasive species management: a case study on phragmites in the Great Lakes[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 00095.
- [23] AGRAWAL S, BHATT A. Microbial endophytes: Emerging trends and biotechnological applications[J]. *Current Microbiology*, 2023, 80: 249.
- [24] SUNITHA VH, NIRMALA DD, SRINIVAS C. Extracellular enzymatic activity of endophytic fungal strains isolated from medicinal plants[J]. *World Journal of Agricultural Sciences*, 2013, 9(1): 1-9.
- [25] 黄子粤, 刘文君, 覃仁柳, 庞师婵, 肖健, 杨尚东. 不同品种南瓜内生细菌多样性及 PICRUSt 基因功能预测分析[J]. 中国农业科学, 2021, 54(18): 4018-4032.
HUANG ZY, LIU WJ, QIN RL, PANG SC, XIAO J, YANG SD. Endophytic bacterial community composition and PICRUSt gene functions in different pumpkin varieties[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, 54(18): 4018-4032 (in Chinese).
- [26] 郑佳华, 赵萌莉, 王琪, 张峰, 张彬, 张军. 放牧和刈割对大针茅草原土壤微生物群落结构及多样性的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(12): 4998-5008.
ZHENG JH, ZHAO ML, WANG Q, ZHANG F, ZHANG B, ZHANG J. Effects of management regime on soil microbial community structure and diversity of *Stipa grandis* grassland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(12): 4998-5008 (in Chinese).
- [27] LIU C, GONG X, DANG K, LI J, YANG P, GAO X, DENG X, FENG B. Linkages between nutrient ratio and the microbial community in rhizosphere soil following fertilizer management[J]. *Environmental Research*, 2020, 184: 109261.
- [28] PÉREZ-JARAMILLO JE, CARRIÓN VJ, HOLLANDER MD, RAAIJMAKERS JM. The wild side of plant microbiomes[J]. *Microbiome*, 2018, 6: 143.
- [29] HASSANI MA, ZKURT E, FRANZENBURG S, STUKENBROCK EH. Ecological assembly processes of the bacterial and fungal microbiota of wild and domesticated wheat species[J]. *Phytobiomes Journal*, 2020, 4: 217-224.
- [30] 谢育杭, 贾璞, 郑修坛, 李金天, 束文圣, 王宇涛. 驯化对作物微生物组多样性和群落结构的影响及作用途径[J]. 植物生态学报, 2022, 46(3): 249-266.
XIE YH, JIA P, ZHENG XT, LI JT, SHU WS, WANG YT. Impacts and action pathways of domestication on diversity and community structure of crop microbiome: a review[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(3): 249-266 (in Chinese).
- [31] 刘冰冰. 烤烟 K326 与香料植物间作下原核微生物多样性及部分菌株功能酶筛选研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学博士学位论文, 2014.
LIU BB. The diversity and functional enzymes screening of prokaryotes in intercropping systems of tobacco with aromatic plants[D]. Harbin: Doctoral Dissertation of Northeast Agricultural University, 2014 (in Chinese).
- [32] MAHMOOD A, KATAOKA R. Metabolite profiling reveals a complex response of plants to application of plant growth-promoting endophytic bacteria[J]. *Microbiological Research*, 2020, 234: 126421.

- [33] BORAH M, DAS S, BORA SS, BORO RC, BAROOAH M. Comparative assessment of multi-trait plant growth-promoting endophytes associated with cultivated and wild *Oryza germplasm* of Assam, India[J]. Archives of Microbiology, 2021, 203: 2007-2028.
- [34] 张亚红. 植物病毒抑制物 fTDP 对烟草根际土壤真菌群落结构和多样性的影响及 TMV 生防菌的筛选[D]. 南昌: 南昌大学硕士学位论文, 2023.
- ZHANG YH. Effects of plant viral inhibitor fTDP on fungal community structure and diversity in tobacco rhizosphere soil and screening of TMV biocontrol bacteria[D]. Nanchang: Master's Thesis of Nanchang University, 2023 (in Chinese).
- [35] 李建柱, 侯杰, 张鹏飞, 柳尧全, 夏闰红, 马徐发. 空心菜浮床对鱼塘水质和微生物多样性的影响[J]. 中国环境科学, 2016, 36(10): 3071-3080.
- LI JZ, HOU J, ZHANG PF, LIU YQ, XIA RH, MA XF. Influence on water quality and microbial diversity in fish pond by *Ipomoea aquatica* floating-bed[J]. China Environmental Science, 2016, 36(10): 3071-3080 (in Chinese).
- [36] 李雪男. 生防菌对小麦茎基腐病的防治和不同种植制度下土壤微生物多样性分析[D]. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2023.
- LI XN. Control of *Fusarium* crown rot by biocontrol strains and analysis of soil microbial diversity under different planting systems[D]. Tai'an: Master's Thesis of Shandong Agricultural University, 2023 (in Chinese).
- [37] NAKASHIMA T, KAMIYA Y, IWATSUKI M, TAKAHASHI Y, ÔMURA S. Mangromicins, six new anti-oxidative agents isolated from a culture broth of the actinomycete, *Lechevalieria aerocolonigenes* K10-0216[J]. The Journal of Antibiotics, 2014, 67: 533-539.
- [38] 许敏. 广东湛江红树植物内生放线菌资源勘探及生物活性研究[D]. 桂林: 桂林医学院硕士学位论文, 2015.
- XU M. Study on diversity and bioactivity of *Actinomycetes* isolated from plants in the mangrove forest of Zhanjiang, Guangdong Province[D]. Guilin: Master's Thesis of Guilin Medical University, 2015 (in Chinese).
- [39] 程峰, 李清华, 李恒, 薛亚平. NAD(P)H 依赖型氧化还原酶不对称还原胺化制备手性胺的研究进展[J]. 生物工程学报, 2020, 36: 1794-1816.
- CHENG F, LI QH, LI H, XUE YP. NAD(P)H-dependent oxidoreductases for synthesis of chiral amines by asymmetric reductive amination of ketones[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2020, 36: 1794-1816 (in Chinese).
- [40] 孔璐琦, 王敬敬, 胡琳珍, 黄志勇. 放线菌代谢产物的研究进展: 基于 Web of Science (WOS) 和中国知网 (CNKI)[J]. 微生物学通报, 2023, 50: 4275-4302.
- KONG LQ, WANG JJ, HU LZ, HUANG ZY. Advances in metabolites of *Actinobacteria*: a study based on Web of Science (WOS) and China National Knowledge Infrastructure (CNKI)[J]. Microbiology China, 2023, 50: 4275-4302 (in Chinese).
- [41] 吴月, 隋新华, 戴良香, 郑永美, 张智猛, 田云云, 于天一, 孙学武, 孙棋棋, 马登超, 吴正锋. 慢生根瘤菌及其与花生共生机制研究进展[J]. 中国农业科学, 2022, 55: 1518-1528.
- WU Y, SUI XH, DAI LX, ZHENG YM, ZHANG ZM, TIAN YY, YU TY, SUN XW, SUN QQ, MA DC, WU ZF. Research advances of *Bradyrhizobia* and its symbiotic mechanisms with peanut[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2022, 55: 1518-1528 (in Chinese).
- [42] 杨睿. 贵州喀斯特山区花椒林根际土壤微生物群落结构及功能研究[D]. 贵阳: 贵州师范大学硕士学位论文, 2021.
- YANG R. Study on the structure and function of soil microbial community in the rhizosphere soil of *Zanthoxylum bungeanum* forest in karst mountainous areas of Guizhou[D]. Guiyang: Master's Thesis of Guizhou Normal University, 2021 (in Chinese).
- [43] WANG Y, LI T, LI C, SONG F. Differences in microbial community and metabolites in litter layer of plantation and original Korean pine forests in north temperate zone[J]. Microorganisms, 2020, 8(12): 2023.
- [44] 刘婷, 温慧, 满都拉, 陈忠军, 孙子羽. 应用噬菌体控制假单胞菌的研究进展[J]. 中国抗生素杂志, 2019, 44(6): 661-666.
- LIU T, WEN H, MAN DL, CHEN ZJ, SUN ZY. Advances in the application of bacteriophages to control *Pseudomonas*[J]. Chinese Journal of Antibiotics, 2019, 44(6): 661-666 (in Chinese).
- [45] 李含放. 黄河三角洲滨海盐渍土耐盐解磷真菌的筛选和应用[D]. 郑州: 河南农业大学硕士学位论文, 2023.
- LI HF. Screening and application of salt-tolerant phosphorus-dissolving fungi in coastal saline soils of the Yellow River Delta[D]. Zhengzhou: Master's Thesis of Henan Agricultural University, 2023 (in Chinese).