

DOI: 10.11686/cyxb2024253

http://cyxb.magtech.com.cn

董晓慧, 师尚礼, 尹国丽, 等. 玉米器官组织内生细菌和真菌群落多样性. 草业学报, 2025, 34(5): 130—145.

DONG Xiao-hui, SHI Shang-li, YIN Guo-li, *et al.* Diversity of endophytic bacterial and fungal communities in different maize organs. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(5): 130—145.

玉米器官组织内生细菌和真菌群落多样性

董晓慧, 师尚礼*, 尹国丽*, 陈三冬, 巩海强, 刘林波

(甘肃农业大学草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 甘肃省草业工程实验室, 中-美草地畜牧业可持续发展研究中心, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 探究玉米不同组织微环境与内生菌多样性的关系, 对筛选玉米相合性促生菌或生防菌等功能微生物具有重要意义。采用高通量测序技术研究玉米不同器官组织内生细菌和真菌群落多样性, 结果表明, 玉米内生细菌群落由31个门, 93个纲, 192个目, 340个科, 404个属组成。变形菌门和厚壁菌门为优势细菌门, 毛螺菌属、根瘤菌属、肠杆菌属及鞘氨醇单胞菌属为优势细菌属, 且部分内生细菌表现出不同程度的器官偏好性, 表明部分细菌种群存在组织微环境内生专一性。对比各器官组织优势细菌属, 根部独有的细菌属是细球菌属和绒毛杆菌属; 籽粒中独有的细菌属是葡萄球菌属、绒毛杆菌属、代尔夫特菌属、短波单胞菌属、链球菌属和狭窄梭菌属; 叶中独有的细菌群主要是假单胞菌属。玉米根、茎、叶微生物群落组成具有相似性, 但与籽粒差异较大。玉米内生真菌群落由12个门, 37个纲, 84个目, 187个科, 404个属组成。子囊菌门、担子菌门和壶菌门为优势真菌门, 被孢霉属和镰刀菌属为优势真菌属, 罗兹菌门是根部独有的优势真菌群。玉米茎、叶和籽粒器官组织间真菌群落组成差异较小, 但与根部差异较大。综上所述, 玉米器官组织对内生菌的分布具有较大的影响, 不同器官组织内生细菌群落组成差异显著, 内生真菌群落组成差异不明显。

关键词: 玉米; 组织器官; 内生细菌; 内生真菌; 多样性

Diversity of endophytic bacterial and fungal communities in different maize organs

DONG Xiao-hui, SHI Shang-li*, YIN Guo-li*, CHEN San-dong, GONG Hai-qiang, LIU Lin-bo

College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory of Pratacultural Ecosystem, Ministry of Education, Pratacultural Engineering Laboratory of Gansu Province, The Sino-U. S. Centers for Grazingland Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China

Abstract: The relationship between the microenvironment of different tissues of maize and the diversity of endophytic bacteria is of great significance for screening functional microorganisms, such as compatible growth-promoting bacteria or biocontrol bacteria. In this study, high-throughput sequencing technology was used to investigate the diversity of endophytic bacterial and fungal communities in various maize organs and tissues. The results showed that the maize endophytic bacterial community comprised 31 phyla, 93 classes, 192 orders, 340 families, and 404 genera. Proteobacteria and Firmicutes were the dominant bacterial phyla, and *Lachnospira*, *Rhizobium*, *Enterobacter*, and *Sphingomonas* were the dominant bacterial genera. Some endophytic bacteria were more abundant in some organs than in others, indicating that some bacterial populations had endogenous specificity for particular tissue microenvironments. Comparing the dominant bacterial genera among various organs and tissues, the unique

收稿日期: 2024-07-01; 改回日期: 2024-08-09

基金项目: 2024年度农业类省级技术创新引导计划-东西部科技协作专项全株青贮玉米“种+贮+喂”一体化技术集成及推广应用资助。

作者简介: 董晓慧(1998—), 女, 甘肃平凉人, 在读硕士。E-mail: 2325197593@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: shishl@gsau.edu.cn; ygl@gsau.edu.cn

bacterial taxa in the roots were *Micrococcus* and *uncultured_bacterium_f_Muribaculaceae*. The unique bacterial taxa in the kernels were *Staphylococcus*, *uncultured_bacterium_f_Muribaculaceae*, *Delftia*, *Brevundimonas*, *Streptococcus*, and *Clostridium_sensu_stricto_1*. The unique bacterial group in the leaves was mainly *Pseudomonas*, and no unique bacterial genus was detected in the stems. Beta diversity analyses showed that the microbial community composition was similar in the roots, stems, and leaves of maize, but different in the grain. The endophytic fungal community of maize was composed of 12 phyla, 37 classes, 84 orders, 187 families, and 404 genera. Ascomycota, Basidiomycota and Chytridiomycota were the dominant fungal phyla, *Mortierella* and *Fusarium* were the dominant fungal genera, and Rozellomycota was the unique dominant fungal group in the roots. Beta diversity analyses showed that there was little difference in fungal community composition among stems, leaves, and grain of maize, but it was significantly different in the root. In summary, the distribution of endophytic bacteria differs among maize organs and tissues. Compared with the endophytic fungal community, the endophytic bacterial community showed wider variations among the different organs and tissues.

Key words: maize; tissue and organs; endophytic bacteria; endophytic fungi; diversity

植物内生菌指在生活史的部分阶段或全部阶段生活在植物根、茎或者叶片等组织内但不引起侵染症状的一类新的微生物资源^[1],植物内生菌不仅能产生固氮、溶磷作用,促进植物萌发生长^[2],提高植物光合作用^[3],降解重金属污染^[4],抑制病原菌^[5],诱导系统抗性^[6],提高产量等,还能产生各种具有生物活性的次级代谢产物^[7],在病虫害防治及医药工业等领域都具有潜在的应用价值。内生菌的最大优势是这类微生物能够在适当的细胞或组织上定殖,能够免受环境压力的影响,直接调节植物的生长^[8],因此,植物内生菌成为近年来生防菌研究的热点,常见的植物内生菌包括细菌、真菌、放线菌等,在正常情况下均不引起寄主植物出现病害。

玉米(*Zea mays*)又称玉蜀黍、苞米、苞谷,是全世界范围内种植最广泛的农作物之一,具有营养丰富,适应性强的特点,市场需求量大,在我国粮食、畜牧业、医药、工业等领域具有重要的价值^[9]。玉米是多种植物病原体的宿主,受病害影响,玉米产量和质量大幅度下降,从而造成了巨大的经济损失^[10]。应用微生物菌剂能够减少化学农药等造成的污染,是实现玉米产业可持续发展的有效方法之一。目前市面上已经有从促生、生防、抗非生物胁迫等角度开发的多种微生物菌剂应用于玉米生产,但这些微生物菌剂的菌株与玉米的相合性共生能力弱,促生和生防效果差。

玉米内生菌是玉米相合性共生微生物的主要来源,因其天然的定殖优势能够免受环境的压力直接作用于植物或者控制病虫害,也可以通过改善内生菌群的组成和丰度达到促生长的目的,因此在控制病害方面,可能比传统的生防菌剂具有一定的优势。孙艺昕等^[11]从玉米植株上分离获得 61 株内生菌菌株,从中筛选出 2 株抗玉米蚜的优良植物内生菌菌株,并测定其对玉米生长的影响,结果发现 2 株玉米内生菌菌液浸种促进了玉米植株生长以及干物质的积累。目前已经报道的玉米真菌病害生物防治方面的内生菌多为芽孢杆菌属(*Bacillus*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*) 2 个常规拮抗菌属,可见在玉米病害防治方面的内生菌资源还需要进一步挖掘^[8]。植物各器官组织化学组成的差异造成内环境的不同,进而影响不同器官组织中的内生微生物组成^[12-13]。现阶段对玉米不同器官组织(根、茎、叶、籽粒)内生菌的差异相关的研究还十分薄弱,限制了玉米内生菌资源的开发和利用,且对玉米内生菌多样性的研究方式主要采用传统的培养分离鉴定模式,应用免培养技术的研究报道较少,尤其是内生真菌,玉米中大部分内生菌还未被检测到。因此,本试验以兰州西固地区玉米根、茎、籽粒、叶器官组织作为材料,采用高通量测序技术研究不同器官组织内生细菌和真菌群落多样性,旨在全面揭示玉米不同器官组织内生细菌和真菌的分布情况,深入了解不同组织微环境与内生菌多样性的关系,丰富玉米内生菌库资源,为筛选促进玉米生长以及增强其抗病性的相合性共生菌株奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于甘肃省兰州市西固区达家台(39°96' N, 116°40' E),属温带半干旱气候,干燥少雨,日照充足,蒸发量大,年平均气温8.5℃,年平均日照达2780 h,平均降水量327.70 mm,无霜期169 d,土壤性质是泥沙,以灰钙土、黄绵土为主,质地为中、轻壤质,土层厚度大于2 m,土壤含盐量0.06%左右,有机质含量0.7%左右^[14]。

1.2 样本采集

供试玉米品种:粮饲兼用型,‘和盛5288’玉米。该品种玉米幼苗叶鞘紫色,叶片绿色,叶缘绿色;株型紧凑,株高约3 m,穗长22 cm,穗行数16~18行,行粒数39粒,籽粒黄色,粒长,马齿型,适宜在甘肃省中晚熟玉米类型区种植。

试验设置3个重复小区,每个小区面积30 m²(3 m×10 m),且所有小区的水肥管理条件相同。于2022年4月13日播种,播种时采用精量机播,行距65 cm,种植密度600000株·hm⁻²。

样本处理:2022年9月21日,玉米进入蜡熟期,采用“S”型取样法,每个小区随机取生长健康,长势良好的玉米6株,每株分离成根、茎、叶和籽粒部分。根部样本采集完整根系,茎部样本采集茎基部3 cm的茎段,叶部样本随机采集茎中部条形叶片中段10 cm叶片,籽粒样本随机采取无病虫害的玉米籽粒。将采集好的样本置于冰盒中运送到实验室,以根、茎、叶、籽粒为4个器官组织处理,分别记为GN、JN、YN、LN,测定其内生微生物群落多样性。

预先对使用的器皿和工具进行消毒处理,然后在超净工作台中用无菌水冲洗根、茎、叶、籽粒表面30 s,然后用75%酒精浸泡1 min,3%次氯酸钠溶液浸泡3 min,75%酒精再浸泡0.5 min,之后用无菌水冲洗5遍进行表面消毒,将已消毒的玉米材料,用组织印迹法^[15]做对照处理,检验消毒效果。然后将冲洗液经150~200 r·min⁻¹振荡30 min,再将洗涤液10000 r·min⁻¹离心10 min以上,上清液过0.22 μm滤膜,最后将滤膜标记好样本信息后液氮速冻,置于-80℃冰箱保存^[16]。

1.3 总DNA提取、PCR扩增与测序

使用TGuide S96磁珠法土壤/粪便基因组DNA提取试剂盒(天根生化科技有限公司,中国北京)完成核酸的提取。使用酶标仪(synergy HTX, Gene Company Limited)检测提取核酸的浓度,以该检测浓度下DNA浓度为模板,用细菌16S rDNA V4区引物对338F和806R进行PCR扩增,用真菌ITS rDNA ITS1区引物对ITS1F和ITS2进行PCR扩增,使用浓度1.80%的琼脂糖对PCR产物进行电泳检测后建立检测文库。通过Qsep-400方法进行文库质检,质检合格的文库委托北京百迈克生物科技有限公司使用Illumina Novaseq6000进行上机测序。

1.4 高通量测序及数据分析

测序后的数据使用Usearch v 10软件,通过overlap对每个样品的Clean Reads进行拼接,过滤后使用UCHIME v 4.2软件,鉴定并去除嵌合体序列,得到最终有效序列(effective reads)。使用Usearch软件对Reads在97.0%的相似度水平下进行聚类、获得分类操作单元(operational taxonomic units, OTU)。以UNITE为参考数据库使用朴素贝叶斯分类器对特征序列进行分类学注释。用Excel 2016进行数据整理,用百迈客云平台进行数据分析,用SPSS 20.00软件对数据进行差异性分析,用R软件(2.15.3)绘制稀释曲线,Mothur(version v. 1.30)软件对Alpha多样性指数进行评估,QIIME 2软件对Beta多样性进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同器官组织内生菌序列统计与Alpha多样性分析

2.1.1 不同器官组织内生细菌序列统计与Alpha多样性分析 经16S rDNA测序,共获得834525对有效序列,聚类后得到2824个OTUs,新鲜玉米GN、JN、LN和YN中细菌序列为53129~73944,OTUs数目分别是1049、913、658和865个(表1)。随着测序深度的增加,各组曲线逐渐趋向于平缓,总体来看,物种数量呈“GN>YN>JN>LN”的趋势,说明GN中细菌物种最为丰富,其中,有一组GN的样本曲线高于其他两个重复,可能是

试验误差导致的样品数据不稳定等造成的(图 1)。各样品间 Simpson 指数和 Shannon—Wiener 指数无显著差异。Chao1 指数在 GN 中显著高于其他处理,ACE 指数在 JN 中显著高于其他处理($P < 0.05$),覆盖度均在 99% 及以上(表 1)。

表 1 细菌样品序列数统计、丰富度与多样性指数

Table 1 Statistics of sequence number, abundance and diversity index of bacterial samples

处理	分类单元	有效序列	香农—威纳指数	辛普森指数	Chao1 指数	ACE 指数	覆盖度
Treatment	Observed OTUs	Effective sequence	Shannon—Wiener index	Simpson index	Chao1 index	ACE index	Coverage
GN	1049±82a	73944±559a	8.47±0.30a	0.99±0.00a	1672.89±121.27a	1655.26±113.43b	0.99±0.00a
JN	913±73b	70993±4758a	8.21±0.33a	0.99±0.00a	1484.95±43.94b	2110.03±63.72a	1.00±0.00a
LN	658±28c	55470±3250b	8.35±0.11a	0.96±0.05a	956.66±44.63d	1353.57±26.21c	1.00±0.00a
YN	865±4b	53129±2415b	8.63±0.16a	0.99±0.00a	1181.34±2.69c	1645.59±123.73b	1.00±0.00a

注: GN、JN、LN、YN 分别表示根、茎、籽粒、叶。数据为平均值±标准差($n=3$),同列不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著($P < 0.05$)。下同。
 Note: GN、JN、LN and YN represent roots, stems, grains, and leaves, respectively. Data are mean±standard deviation ($n=3$). Different lowercase letters in the same column indicate a significant difference at the level of 0.05. The same below.

Venn 图体现了不同样品之间微生物群落的相似性和差异性(图 2),玉米不同器官组织共有 OTUs 数目为 683 个,其中 GN、JN、LN、YN 中特有的 OTUs 数目分别是 120、100、215、200 个,因此,可以看出各样品之间细菌群落差异性显著($P < 0.05$)。

2.1.2 不同器官组织内生真菌序列统计与 Alpha 多样性分析
 经 ITS 测序,共获得 5741273 对有效序列,聚类后得到 1705 个 OTUs,新鲜玉米 GN、JN、LN 和 YN 中真菌序列为 467631~474209,OTUs 的数目分别是 1686、1691、1681 和 1689 个(表 2)。样品稀释曲线都趋于平缓(图 3),结合覆盖度均为 100%,表明本试验测序数据的合理性与真实性,测序深度足够覆盖到大多数真菌类群,足以反映样品中的物种多样性,同时可以看出,GN、JN、LN 和 YN 中的 OTUs 数目相差不大,表明玉米不同器官组织中内生真菌多样性差异不显著。各样品间 Simpson 和 Shannon—Wiener 指数无显著差异。Chao 1 和 ACE 指数代表物种丰富度,各样品间无显著差异($P > 0.05$)。

由 Venn 图(图 4)可知,玉米不同器官组织共有 OTUs 数目为 1704 个,JN、LN、YN 中共有的 OTUs 有 1 个,各器官组织均没有独有的 OTUs,因此,可以看出各样品之间真菌群落组成差异不显著($P > 0.05$)。

2.2 不同器官组织内生菌群落组成及多样性

2.2.1 不同器官组织内生细菌群落组成及多样性
 基于 OTU 的丰度及注释信息,对玉米不同器官组织在门、目和属分类水平上相对丰度前 10 的细菌序

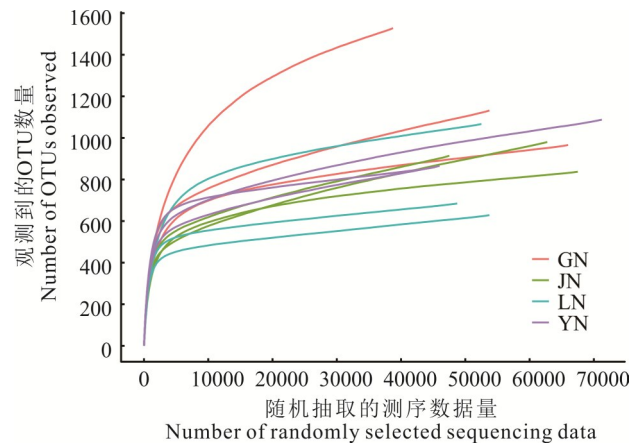


图 1 细菌样品稀释曲线

Fig. 1 Rarefaction curves for bacterial samples

GN: 根 Root; JN: 茎 Stem; LN: 籽粒 Grain; YN: 叶 Leaf. 下同 The same below.

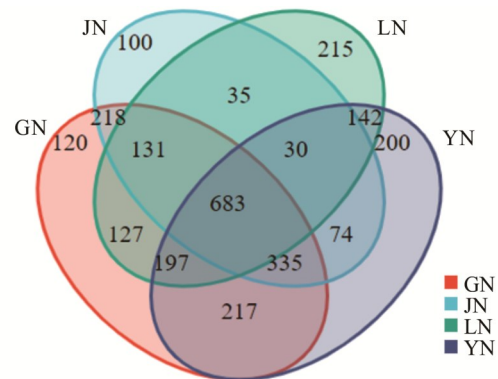


图 2 不同器官组织内生细菌物种的 Venn 分析

Fig. 2 Venn analysis of endophytic bacterial species in different organs and tissues

表2 真菌样品序列数统计、丰富度与多样性指数

Table 2 Sequence number statistics, abundance and diversity index of fungi samples

处理	分类单元	有效序列	香农-威纳指数	辛普森指数	Chao1指数	ACE指数	覆盖度
Treatment	Observed OTUs	Effective sequence	Shannon-Wiener index	Simpson index	Chao1 index	ACE index	Coverage
GN	1686±3a	474209±214a	8.60±0.02a	0.99±0.00a	1690.58±5.19a	1688.77±3.96a	1.00±0.00a
JN	1691±14a	467631±8577a	8.55±0.08a	0.99±0.00a	1698.81±5.87a	1693.88±11.25a	1.00±0.00a
LN	1681±12a	473974±970a	8.61±0.03a	0.99±0.00a	1690.58±9.04a	1683.94±10.11a	1.00±0.00a
YN	1689±13a	474064±362a	8.54±0.06a	0.99±0.00a	1690.33±12.66a	1689.44±13.20a	1.00±0.00a

列数目进行统计,并将相对丰度>1%的细菌定义为优势细菌群。结果发现,玉米不同器官组织优势细菌群落在门、目和属水平上均有差异,且相对丰度差异较大。

在门分类水平上,GN、JN、LN、YN中共有的优势细菌群主要是变形菌门(Proteobacteria)、厚壁菌门(Firmicutes)、绿弯菌门(Chloroflexi)和酸杆菌门(Acidobacteria),平均分别占总门类的31.09%、22.68%、4.16%和1.12%,其中变形菌门和厚壁菌门在JN中的相对丰度最低,与GN、LN、YN相比,变形菌门分别降低了97.19%、96.78%和97.20%,厚壁菌门分别降低了71.84%、80.69%和75.68%。而绿弯菌门在JN中的相对丰度最高,GN、LN和YN分别较JN降低了84.22%、87.22%和88.16%。JN中没有而GN、LN、YN中有的优势细菌群是拟杆菌门(Bacteroidetes)、放线菌门(Actinobacteria)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)和梭杆菌门(Fusobacteria),平均分别占总门类的11.78%、8.43%、1.83%和1.45%。其中,放线菌门在GN中的相对丰度高于LN和YN,分别增加了58.93%和64.56%。GN中独有的细菌群主要是髌骨细菌门(Patescibacteria)和软壁菌门(Tenericutes),平均分别占总门类的0.60%和0.55%,但并不是优势菌群;JN中独有的优势细菌群是装甲菌门(Armatimonadetes)、浮霉菌门(Planctomycetes)、圣诞岛盐菌门(Kiritimatiellaota)和GAL15门,平均分别占总门类的2.06%、23.74%、1.00%和47.34%;LN中独有的细菌群主要是螺旋体门(Spirochaetes),占LN中总门类的0.74%(图5)。

在目分类水平上,JN、LN、YN中的优势菌群主要是未培养变形菌目(uncultured_bacterium_k_Bacteria)、梭杆菌目(Fusobacteriales)、Subgroup_7目、弗兰克氏目(Frankiales)、uncultured_bacterium_c_Gitt-GS-136目、KI89A_clade目和红细菌目(Rhodobacterales),平均分别占总目类的14.25%、7.95%、6.33%、7.51%、7.46%、5.20%和7.10%。其中,红细菌目在LN中的相对丰度占比最高,JN和YN较LN分别降低了73.45%和63.04%;甲基球菌目(Methylococcales)是JN和LN中独有的优势菌,且JN中相对丰度占比较LN增加了

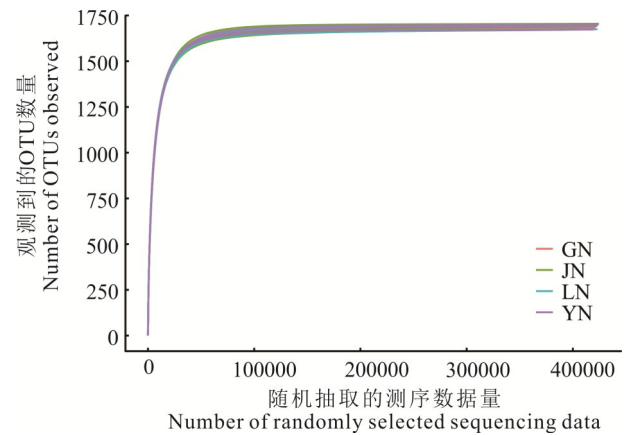


图3 真菌样品稀释曲线

Fig. 3 Rarefaction curves for fungal samples

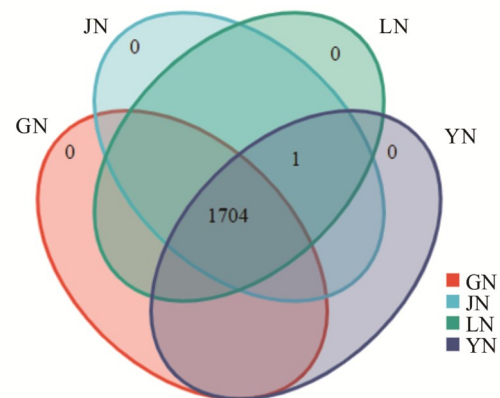


图4 不同器官组织内生真菌物种的Venn分析

Fig. 4 Venn analysis of endophytic fungi in different organs and tissues

60.01%；而 GN 中相对丰度前 10 的细菌群均是 GN 独有的，包括梭菌目 (Clostridiales)、根瘤菌目 (Rhizobiales)、 β -变形菌目 (Betaproteobacteriales)、拟杆菌目 (Bacteroidales)、肠杆菌目 (Enterobacteriales) 和乳杆菌目 (Lactobacillales)，分别占 GN 目类的 12.45%、8.76%、8.41%、7.23%、6.46%、5.73% (图 6)。

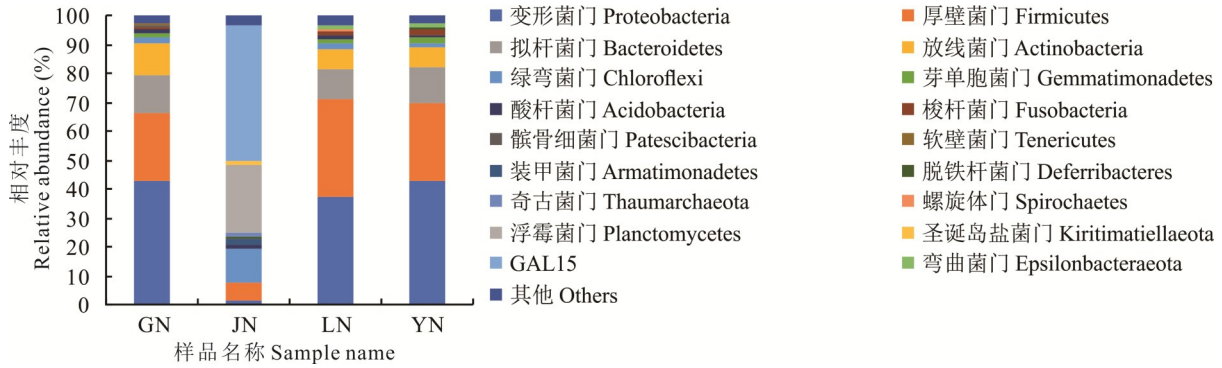


图 5 门分类水平下的细菌群落相对丰度

Fig. 5 Relative abundance of bacterial community at phylum level



图 6 目分类水平下的细菌群落相对丰度

Fig. 6 Relative abundance of bacterial community at order level

在属分类水平上，相对丰度前 10 且 GN、JN、LN、YN 中共有的细菌群是毛螺菌属 (*Lachnospira*)、根瘤菌属 (*Rhizobium*)、肠杆菌属 (*Enterobacter*) 及鞘氨醇单胞菌属 (*Sphingomonas*)，平均分别占总属类的 2.91%、3.28%、2.12% 和 1.46%，其中，毛螺菌属在 JN 中的相对丰度高于 GN、LN 和 YN，分别增加了 28.07%、12.51% 和 18.35%，根瘤菌属和肠杆菌属在 YN 中的相对丰度均高于 GN、JN 和 LN，根瘤菌属分别增加了 98.03%、38.76% 和 37.75%，肠杆菌属分别增加了 59.60%、26.95% 和 20.96%；乳杆菌属 (*Lactobacillus*) 是在 GN 中没有，但 JN、LN 和 YN 中均有的优势细菌属，且 YN 中的相对丰度较 JN 和 LN 增加了 17.73% 和 18.95%；变形杆菌属 (*Proteus*) 和埃希氏菌—志贺氏菌 (*Escherichia-Shigella*) 在 GN 和 JN 中为独有的优势细菌属，且在 JN 中的相对丰度均高于 GN，分别增加了 14.14% 和 50.17%；芽孢杆菌属是 GN 和 YN 中独有的优势细菌属，且 YN 中相对丰度较 GN 增加了 26.76%；拟杆菌属 (*Bacteroides*) 是 LN 和 YN 中独有的优势菌属，且 LN 中的相对丰度较 YN 增加了 10.33%。GN 中独有的优势细菌群是细球菌属 (*Micrococcus*)、绒毛杆菌属 (*Muribaculaceae*) 及毛螺旋菌属 NK4A136 家族 (*Lachnospiraceae_NK4A136_group*)，分别占 GN 属的 2.47%、2.24% 和 1.65%；JN 中相对丰度前 10 的细菌群落中没有独有的细菌属；LN 中独有的优势细菌群是葡萄球菌属 (*Staphylococcus*)、狭窄梭菌属 (*Clostridium_sensu_stricto_1*)、链球菌属 (*Streptococcus*)、短波单胞菌属 (*Brevundimonas*)、代尔夫特菌属 (*Delftia*) 和绒毛杆菌属，分别占 LN 属分类水平的 10.81%、1.31%、1.38%、1.62%、1.90% 和 2.01%；YN 中独有的优势细菌群是假单胞菌属，占 YN 属分类水平的 1.40% (图 7)。

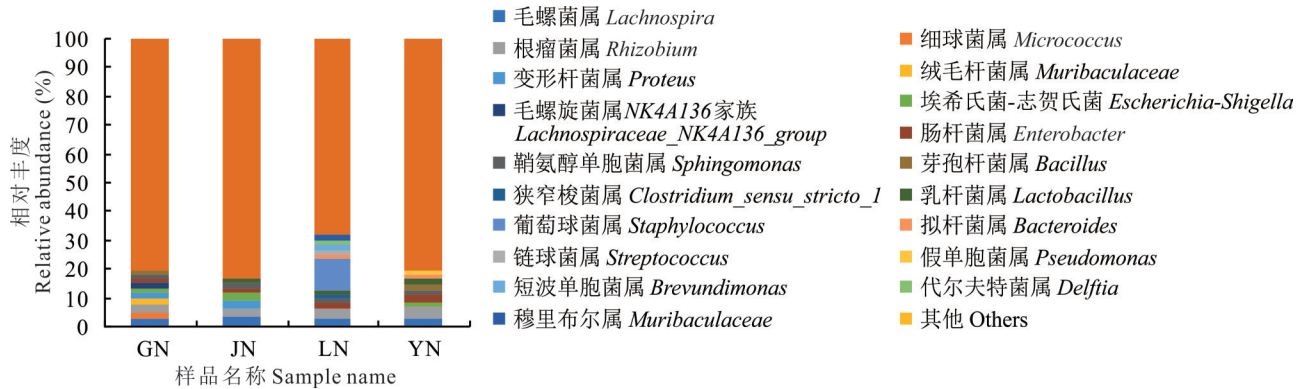


图7 属分类水平下的细菌群落相对丰度

Fig. 7 Relative abundance of bacterial community at the level of genus classification

2.2.2 不同器官组织内生真菌群落组成及多样性 基于 OTU 的丰度及注释信息,对玉米不同器官组织在门、目和属分类水平上相对丰度前10的真菌序列数目的相对丰度进行统计,并将相对丰度 $>1\%$ 的真菌定义为优势真菌群。结果发现,玉米不同器官组织优势真菌群落组成和相对丰度在门水平上有差异,但在目和属水平上无明显差异。

在门分类水平上,GN、JN、LN、YN的优势真菌群主要是子囊菌门、担子菌门和壶菌门,平均分别占总门类的61.00%、13.40%和10.01%。鞭毛菌门(Mortierellomycota)和未分类菌门在GN中的相对丰度均高于JN、LN和YN,分别占GN中总门类的12.29%和6.47%,而壶菌门和毛霉菌门(Mucoromycota)在GN中的相对丰度均低于JN、LN和YN,壶菌门分别降低了82.94%、83.29%和83.06%,毛霉菌门分别降低了99.41%、99.36%和99.43%。罗兹菌门和捕虫霉门(Zoopagomycota)是在GN中独有的真菌群,分别占GN中总门类的4.09%和0.04%。新丽鞭毛菌门(Neocallimastigomycota)和梳霉门(Kickxellomycota)是在JN、LN和YN有,但GN中没有的优势真菌群,在JN、LN和YN中的相对丰度无明显差异(图8)。

在目分类水平上,玉米不同器官组织真菌群落相对丰度差异不明显。GN、JN、LN、YN中的优势真菌群主要是肉座菌目(Hypocreales)和被孢霉目(Mortierellales),平均分别占总目类的18.24%和12.48%;枝孢目(Cladosporiales)是GN和LN中独有的优势真菌目,平均占总目类的2.43%;JN和LN中独有的优势真菌目主要是GS11目,分别占总目类的2.48%和2.58%(图9)。

在属分类水平上,GN、JN、LN、YN中Unclassified属分别占总属类的29.47%、29.45%、29.32%和29.61%。优势真菌属主要是被孢霉属(Mortierella)和镰刀菌属(Fusarium),平均占总属类的12.39%和5.82%,其余优势属包括曲霉属(Aspergillus)、蒜孢属(Rachicladosporium)、葡萄穗霉属(Stachybotrys)、枝孢属(Cladosporium)、珊瑚菌属(Clavaria)、四枝孢属(Tetracladium)和维希尼克氏酵母属(Vishniacozyma),且各菌群的相对丰度在不同器官组织中差异不明显(图10)。

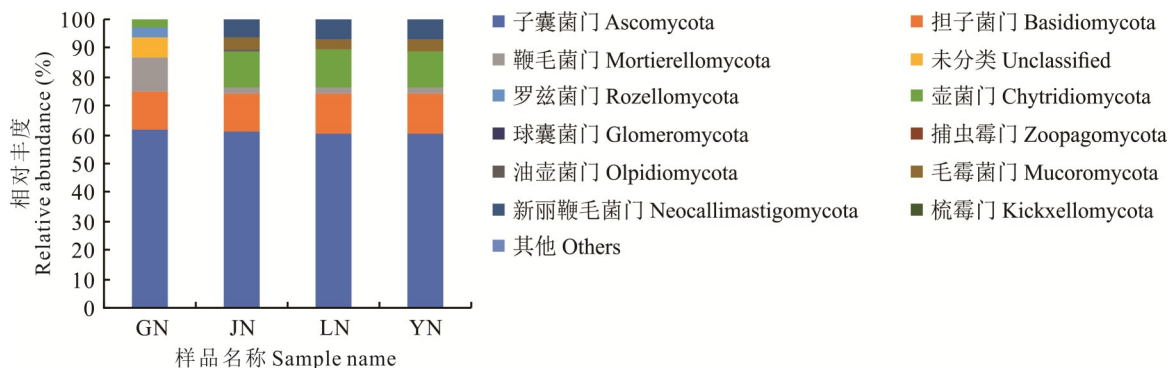


图8 门分类水平下的真菌群落相对丰度

Fig. 8 Relative abundance of fungal communities at the phylum level

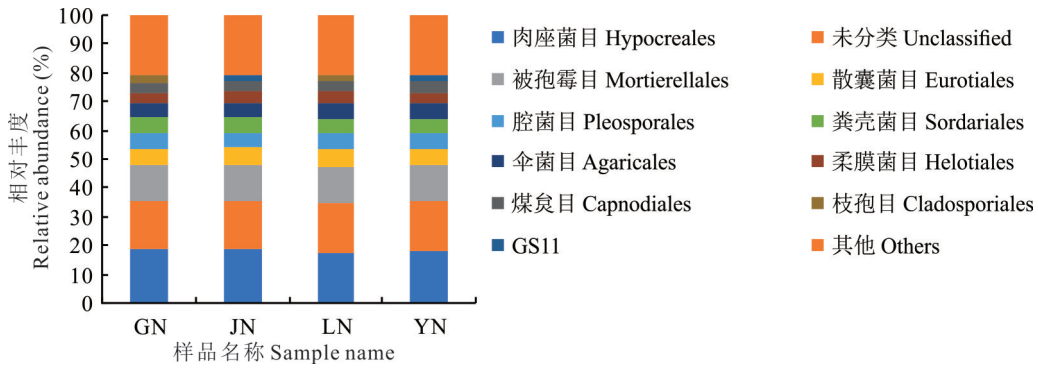


图 9 目分类水平下的真菌群落相对丰度

Fig. 9 Relative abundance of fungal communities at the order level

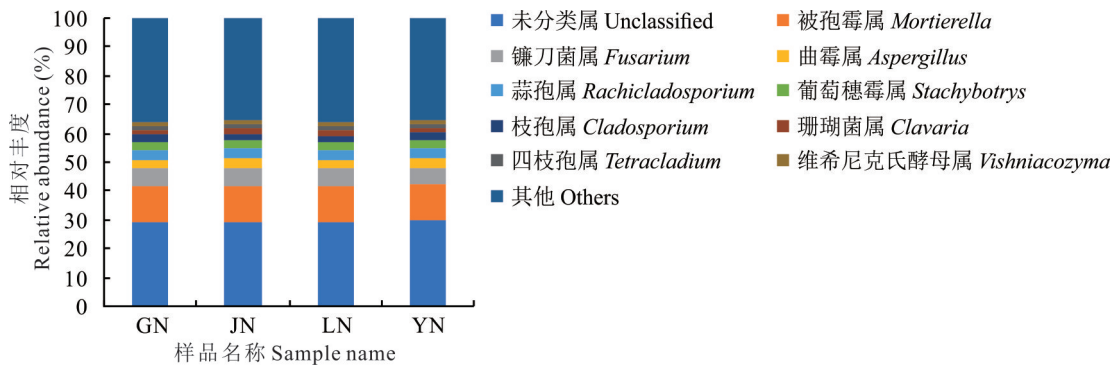


图 10 属分类水平下的真菌群落相对丰度

Fig. 10 Relative abundance of fungal communities at the genus level

2.3 不同器官组织内生菌 Beta 多样性分析

2.3.1 不同器官组织内生细菌 Beta 多样性分析

通过 Beta 多样性分析来比较玉米不同器官组织细菌群落组成存在的差异大小,基于 Binary-jaccard 距离算法对所有样品进行非量度多维尺度分析 (nonmetric multidimensional scaling, NMDS), 其 Stress 值为 0.0664, 小于 0.1, 表明 NMDS 分析排序良好。其中,GN、JN 和 YN 在第 3 象限均有部分重叠,且都分布在 Y 轴附近,表明玉米细菌群落结构组成在 GN、JN 和 YN 器官组织间差异较小;LN 分布在第 1、4 象限,GN、JN 和 YN 绝大部分分布在第 2、3 象限,表明 LN 与 GN、JN、YN 的细菌菌群组成具有较大差异;JN 和 YN 部分分布在第 2 象限,表明 JN 和 YN 中的细菌群落具有一定相似性, LN 和 YN 部分分布在第 4 象限,表明 LN 和 YN 中的细菌群落具有一定的相似性 (图 11)。

2.3.2 不同器官组织内生真菌 Beta 多样性分析

通过 Beta 多样性分析玉米不同器官组织真菌的差异性,基于 Binary-jaccard 距离算法对所有样品进行

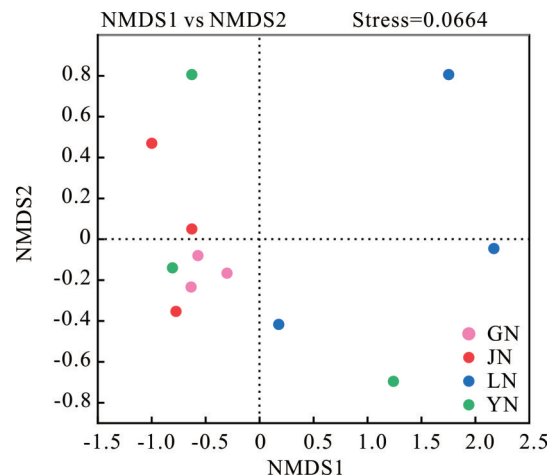


图 11 不同器官组织细菌群落结构的非度量多维尺度分析

Fig. 11 NMDS of bacterial community structure in different organs and tissues

当 Stress 小于 0.1 时,可认为是一个好的排序;当 Stress 小于 0.05 时,则具有很好的代表性;当 Stress 小于 0.2 时,表明 NMDS 分析具有一定的可靠性。坐标图上距离越近的样品,相似性越高。下同。When Stress is less than 0.1, it can be considered as a good order. When Stress is less than 0.05, it has a good representation; when Stress is less than 0.2, it shows that NMDS analysis has certain reliability. The closer the sample on the coordinate diagram, the higher the similarity. The same below.

NMDS 分析,其 Stress 值为 0.1735,表明 NMDS 分析具有一定的可靠性。其中, LN、JN 和 YN 部分均分布在原点附近,且 JN 和 YN 占大部分,表明玉米真菌群落结构组成在 LN、JN 和 YN 器官组织内具有一定相似性,且 JN 和 YN 之间差异最小;LN 分布在第 2、4 象限,YN 大部分分布在第 1 象限,两者之间距离较远,表明 LN 和 YN 之间真菌群落结构组成差异较大;GN 分布在第 2、3、4 象限,与其他器官组织之间具有一定的差异性(图 12)。

2.4 不同器官组织内生菌物种相关性分析

2.4.1 不同器官组织内生细菌物种相关性分析

物种相关性网络可以表达物种之间是否具有相关性,如果物种与物种之间具有相关性,它们之间就有连线,圆圈越大表示物种的丰度越高。根据物种丰度比例高于 1% 对玉米不同器官组织细菌的物种丰富度相关性进行网络图分析(图 13),结果表明:相对丰度较高的属分别是根瘤菌属、葡萄球菌属、毛螺菌属和肠杆菌属,其中根瘤菌属与拟杆菌属、肠杆菌属、盐单胞菌属(*Halomonas*)和柔嫩梭菌属(*Faecalibacterium*)均呈正相关;埃希氏菌-志贺氏菌与短波单胞菌属呈正相关;葡萄球菌属与芽单胞菌属呈负相关;乳杆菌属和变形杆菌属呈负相关;其他物种基本均呈正相关。

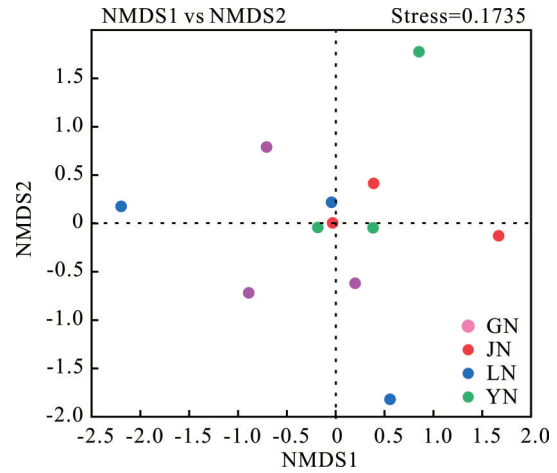


图 12 器官组织真菌群落结构的非度量多维尺度分析
Fig. 12 NMDS of fungal community structure in different organs and tissues

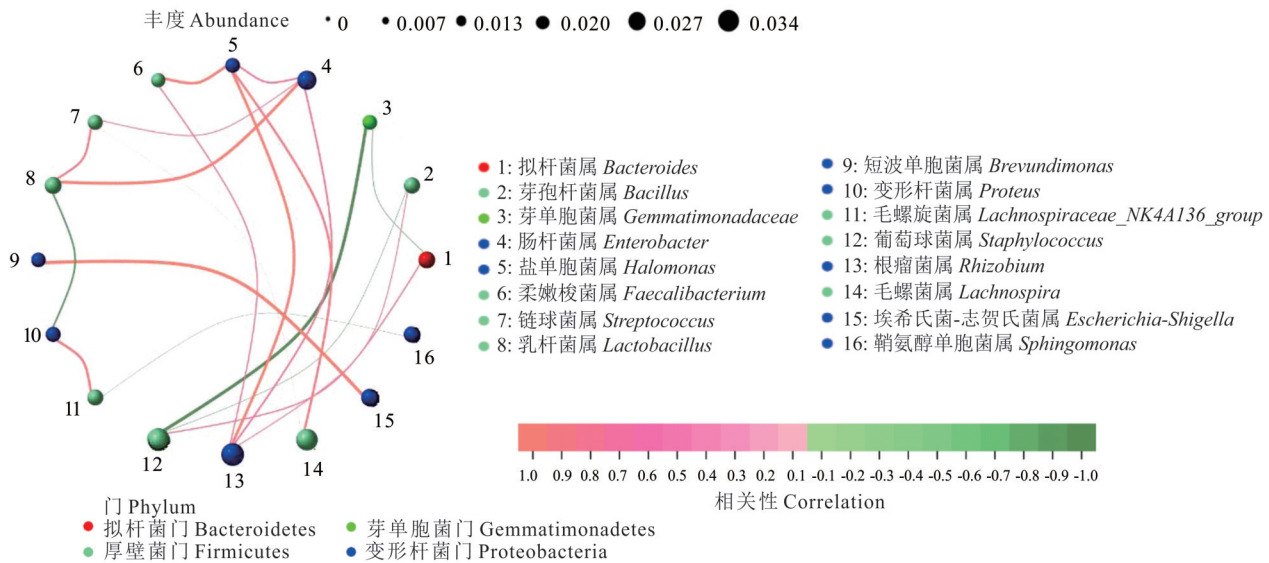


图 13 不同器官组织内生细菌的物种网络分析
Fig. 13 Network analysis of bacterial endophytes in different organs and tissues

2.4.2 不同器官组织内生真菌物种相关性分析

玉米不同器官组织内生真菌的物种相关性分析表明,被孢霉门的丰度最高,与其他物种均有相关性,其中与镰刀菌属、青霉属(*Penicillium*)和轮枝菌属(*Verticillium*)呈负相关,与蒜孢属和珊瑚菌属呈正相关;镰刀菌属的相对丰度次之,与珊瑚菌属和被孢霉属呈负相关;维希尼克氏酵母属只与蒜孢属呈正相关,与其他物种没有相关性(图 14)。

3 讨论

植物内生菌存在于植物的各个器官组织,种类繁多,是影响植物生长发育的重要组成部分,微生物群落多样

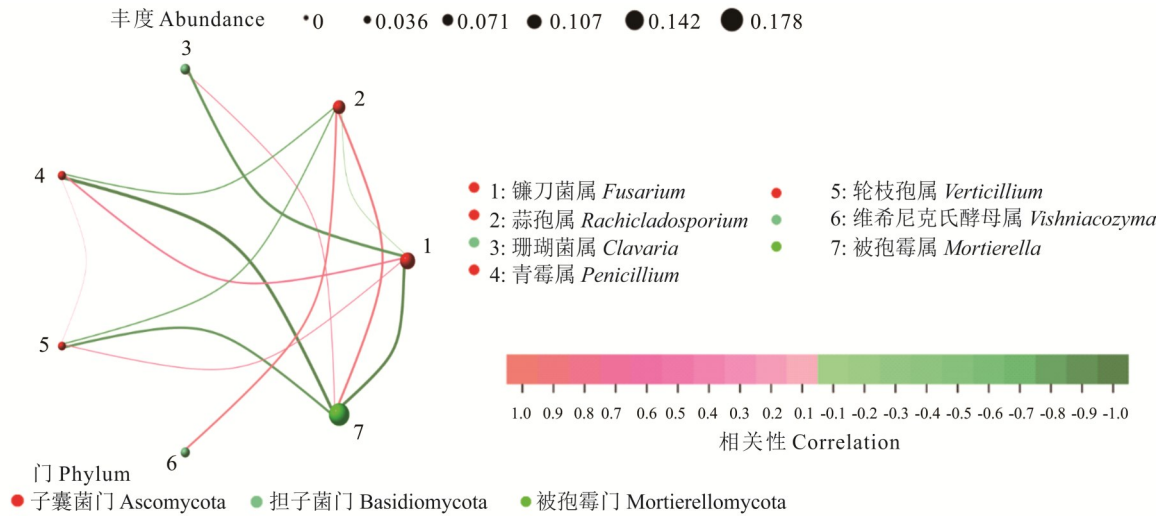


图 14 不同器官组织内生真菌的物种网络分析

Fig. 14 Network analysis of fungal endophytes in different organs and tissues

性是否稳定会直接影响微生物的生态功能和整个生态系统。内生菌与植物在长期协同进化过程中形成了复杂的生态关系,主要包括互利共生、无害或微害寄生等3种。微生物之间的拮抗、共生及竞争等关系一旦发生变化,则会使部分不利于植物生长的菌群发展成为优势种,导致植物病害的发生^[17]。本试验以新鲜玉米根、茎、籽粒、叶等不同器官组织作为材料,采用高通量测序技术,分析其内生细菌和真菌多样性和群落结构组成,整理出了玉米根、茎、籽粒、叶4个器官组织中内生细菌和真菌群落所属的门、目、属不同分类水平上相对丰度前10的优势类群,研究过程中发现玉米内生细菌群落组成差异显著,但内生真菌群落较为稳定。这可能是由于各器官组织的化学组成不同而造成内环境的差异,在长期协同进化过程中形成了较为稳定的内环境,进而影响内生菌群组成,还可能与各器官的形态特征有关。玉米不同器官组织中的优势内生菌群落组成及丰度有较大差异,这与其他学者的研究结果有偏差,可能与玉米品种、生长环境、生长阶段以及玉米不同部位的养分水平等因素有关。

3.1 玉米内生细菌优势群落分析

本研究发现,玉米内生细菌的多样性丰富,且玉米部分内生细菌表现出不同程度的器官组织偏好性,这可能与不同器官的组织结构、形态特征及其含有的化学成分有关。稀释性曲线可以反映测序深度以及物种丰富度,本研究中,随着测序深度的增加,各组曲线逐渐趋向于平缓,这表明测序深度足够反映样品中细菌的物种量信息,但仍有少量物种待发掘^[18],结合覆盖度均在99%以上,表明本试验测序数据的合理性与真实性,基本可以反映出每组样品中的菌群结构。Simpson指数和Shannon—Wiener指数能同时反映物种丰富度和均匀度^[19],但不能单独说明某个群落生物多样性的 高低。指数数值越大,表示多样性越高,群落的复杂程度越高^[20]。Chao1和ACE指数均代表物种丰富度,但它们的计算方法和意义略有不同。Chao1指数的计算是基于样本中单个物种的出现频率和丰度,而ACE指数的计算是基于样本中所有物种的出现频率和丰度。在本研究中,各样品间Simpson指数和Shannon—Wiener指数无显著差异。GN的Chao1指数显著高于其他处理,JN的ACE指数显著高于其他处理($P < 0.05$)。Alpha多样性分析显示,玉米不同器官组织细菌物种丰度从高到低依次是根>叶>茎>籽粒,可能与植物内生菌的来源息息相关,植物内生菌大部分来源于根际土壤微生物,后经根系运输到植株其他部位。这与吕佩等^[21]研究的刺山柑(*Capparis spinosa*)和黎起秦等^[22]研究的番茄(*Solanum lycopersicum*)内生菌分布特性的结果一致,黎起秦等^[22]认为番茄根系是内生细菌进入植物的入口,此处有较多植物次生根,机械损伤及病虫害会造成伤口,促进了细菌群落在根部的聚集和定殖,部分内生菌会逐渐向茎和叶等组织移动^[23],本研究玉米根系细菌群落丰富的结果与之具有相同之处,其主要原因是与植物的根沉积和根分泌有关,且已有研究发现在大豆(*Glycine max*)和水稻(*Oryza sativa*)中,根部细菌群落多样性由根际向根面和根内递减^[24-25]。

Beta多样性分析显示,玉米细菌群落组成在根、茎和叶器官组织间差异较小,与籽粒差异较大,其中茎和叶部

的内生细菌群落组成相似,籽粒和叶部也具有一定的相似性,体现出一定的组织差异性和专一性。总体来看,玉米内生细菌群落的分布随器官组织的不同有较小的差异,且主要体现在玉米籽粒中。对物种丰度比例高于1%的细菌相关性进行网络图分析,结果发现葡萄球菌属与芽单胞菌属呈负相关,乳杆菌属与变形杆菌属呈负相关,说明葡萄球菌属与芽单胞菌属,乳杆菌属与变形杆菌属在玉米中以竞争、拮抗或抑制生长为主,其余的菌均呈正相关,说明玉米内生菌群落总体上以更强的合作共生关系为主。

在门分类水平上,玉米4个器官组织中相对丰度较高的优势类群是变形菌门和厚壁菌门,这与国内外大多数研究结果一致^[26-28],说明玉米细菌群落与目前已测的大部分植物一样,门水平的细菌群落组成相对稳定。变形菌门下包含大量对植物生长有益的类群,能起到调节植物微生物群落的作用^[29]。厚壁菌门是第二优势类群,很多厚壁菌可以产生芽孢^[30],可以抵抗脱水和极端环境^[31]。其次,玉米内生菌中相对丰度较高的优势类群是拟杆菌门,放线菌门和绿弯菌门,且绿弯菌门在玉米茎中的相对丰度明显高于其他器官组织。放线菌门不仅具有降解木质素和分解纤维素的能力^[32],还可以产生农用抗生素、维生素、胞外酶等^[33-34],在宿主的病原体防御和生长调节中发挥重要作用。绿弯菌门可以利用光能在高温下将有机物转化为能量^[35],这可能表明,一些丰度较少的细菌门是由玉米对环境胁迫、不同养分条件和植物免疫的反应引起的。最后,酸杆菌门在玉米细菌群落中也属于优势菌群,酸杆菌门的相对丰度与土壤营养贫乏有关,变形菌门的相对丰度与土壤营养丰富有关,变形菌门和酸杆菌门的比例已被证明是土壤养分含量的指标^[36]。玉米根器官组织中独有的细菌群落是软壁菌门和髌骨细菌门,软壁菌门可以被认为是有益菌,主要是因为软壁菌门的大部分物种参与了土壤养分循环和有机物质降解等过程,还有一些物种也被用来生产食品(如面包、奶酪等)和药物(如抗生素)等^[37]。髌骨细菌门是目前已知地球上最小细菌家族的重要子集,在碳、氮、硫循环中发挥着重要作用,但自然环境中没有可培养髌骨细菌的报道^[38]。玉米茎器官组织中独有的优势细菌群是装甲菌门、奇古菌门、浮霉菌门、圣诞岛盐菌门和GAL15门。其中,奇古菌门在生理代谢,氨氧化和固碳等方面发挥着惊人的作用^[39]。浮霉菌门对全球氮循环具有重要意义,也是污水处理中重要的细菌^[40]。玉米籽粒中独有的优势细菌群是螺旋体门,多通过寄生方式引起人和动物疾病^[41]。这些试验结果证明细菌群落在玉米的生长发育和抗逆性方面起着至关重要的作用。

在属分类水平上,玉米4个器官组织主要的优势细菌属是毛螺菌属、根瘤菌属、肠杆菌属及鞘氨醇单胞菌属,因此推测这几个属细菌的侵入能力强,且在植株体内具有较强的竞争力。其中,毛螺菌属是一种潜在的有益菌,参与多种碳水化合物的代谢^[42];根瘤菌属具有很强的固氮能力^[43];肠杆菌属具有溶解磷酸盐、促生长的作用,且肠杆菌属含有多种产激素和抗菌物质的基因,在保护植物的同时对其他根内生细菌具有抑制作用^[44]。鞘氨醇单胞菌是一种降解芳香化合物的新型微生物资源^[45],能降解多种有机污染物^[46],也可以产生吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)促进植物的生长,还能通过产生一定的抗性物质提高植物的抗病性^[47]。除了关注玉米内生优势属外,玉米不同器官组织独有的相对丰度较低的属在玉米的生长发育中也扮演着重要角色。茎、籽粒和叶中独有的优势细菌属是乳杆菌属,且叶中的相对丰度占比高于茎和籽粒,乳杆菌属在青贮发酵过程中起决定性作用,乳杆菌能抑制有害微生物生长,从而使饲料得以长期保存,同时具有高效降血压、降胆固醇,促进细胞分裂,产生抗体免疫,增强人体免疫及预防癌症和抑制肿瘤生长等功能,还具有缓解乳糖不耐症、过敏等益生保健作用^[48-49]。根和叶中独有的优势细菌属是芽孢杆菌属,且叶中相对丰度占比高于根中,这与单凯等^[50]从玉米根部分离得到优势菌株为芽孢杆菌的结果相一致,芽孢杆菌是目前在农业、工业及医药卫生等领域应用最为广泛的有益菌,能够促进植物生长,诱导植物自身抗性,抑制不同病害,以及通过竞争空间和营养成分直接对微生物病原体造成拮抗作用,已广泛用于植保和动物饲料添加。叶中独有的优势细菌属是假单胞菌属,表现出部分细菌种群的组织专一性,这种专一性可能是内生菌与宿主在长期共同进化中形成的,产生这种专一性的可能原因是不同植物内生菌可利用不同的基质,对生活环境有不同的要求,因而内生菌具有不同的生活方式^[51]。这与李南南等^[52]的研究结果不一致,可能是受玉米品种及种植地区的影响,它不仅具有高效的固氮溶磷能力^[53],还能够代谢尼古丁、处理污水、降解土壤中的有毒物质等,对植株促生及防病作用明显^[54]。植物根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)就是一类定殖于植物根系的有益微生物,利用其生物学功能制成的生物菌剂具有低成本、高

效和环保等优点,这些结果都说明了玉米根部和叶部是开发玉米内生菌资源的主要潜在部位^[55]。

3.2 玉米内生真菌优势群落分析

本研究发现,玉米内生真菌群落较为稳定,表明在长期的协同进化过程中,玉米与其内生真菌形成了相对稳定的关系。Alpha多样性分析显示,玉米根、茎、叶和籽粒的内生优势真菌物种丰度差异不明显,在目和属水平上基本相同,可能是由于玉米真菌多样性与群落组成受植物各器官组织的影响较小,群落组成较稳定。Beta多样性分析显示,玉米内生真菌群落的分布随器官组织的不同有较小差异,主要体现在玉米根上。玉米籽粒、茎和叶部器官组织中内生真菌群落组成具有一定相似性,与根部差异较大。其中,茎部和叶部内生真菌群落组成相似,籽粒和叶部之间差异较大。对物种丰度比例高于1%的真菌相关性进行网络图分析,结果发现被孢霉属只与蒜孢属和珊瑚菌属呈正相关,与其他物种均呈负相关,说明在玉米体内被孢霉属与蒜孢属和珊瑚菌属合作生长,与其他物种以竞争或抑制生长为主。维希尼克氏酵母属只与蒜孢属呈正相关,说明玉米体内维希尼克氏酵母属与蒜孢属以合作关系为主,与其他物种没有相关性,但蒜孢属会感染非洲猴面包树(*Adansonia digitata*),属于植物病原菌^[56]。总体说明玉米内生真菌群落以竞争关系为主。

在门分类水平上,子囊菌门和担子菌门为玉米优势真菌门,这可能是由于玉米器官组织中木质素含量较高,腐生的子囊菌可以引起木材、食品、布匹和皮革的腐烂以及动植物残体的分解,担子菌门包含真菌能促进木质素分解^[57],玉米可以通过腐蚀的方式为自身提供有机物质。在目分类水平上,肉座菌目和被孢霉目是优势真菌群,已有研究表明肉座菌目也具有降解腐烂有机质,降解纤维素的作用^[58]。在属分类水平上,被孢霉属和镰刀菌属为优势真菌属,是防治较为困难的植物病原菌,可感染人和动植物,造成严重的疾病,但也可作为被利用的真菌资源,具有杀虫、杀菌等作用,有利于动植物的生长发育^[59]。枝孢属也是玉米真菌优势属之一,是一种常见的植物病原菌,但也是一种具有重寄生作用和抗菌活性的潜在生防菌株^[60]。但在门水平上,玉米根部优势真菌群与其他器官组织有明显差异,根部与土壤环境密切接触,土壤中的大量微生物等可能会感染根部,土壤与玉米内生真菌共生可以改变玉米根系分泌物和根际代谢物含量来影响玉米和土壤微生物群落,进而影响土壤养分循环^[61]。罗兹菌门和捕虫霉门是根部独有的优势真菌群,表现出部分真菌种群的组织专一性,这与Alpha多样性分析结果一致,其中捕虫霉门中多数为微型无脊椎动物(如线虫等)的寄生菌^[62],罗兹菌门在许多植物根部已有报道,例如苹果(*Malus domestica*)砧木^[63]。由于植物—内微生物—土壤微生物的相互作用,大多数内生菌来源于土壤微生物,这可能是导致根部特有门多于茎部、叶部的原因之一。本研究仅仅是对玉米不同器官组织的内生菌群落组成及分布进行分析,对其与宿主的作用和相关机制还不明确,且影响植物内生菌分布的因素和作用机制是多方面的,例如品种、生态环境、生长阶段等对玉米内生菌分布的影响,还需更进一步地研究。

4 结论

本试验对玉米不同器官组织的微生物群落进行分析,结果表明:

1)玉米器官组织对内生菌的分布具有较大的影响,不同器官组织内生细菌群落组成差异显著,内生真菌群落差异不显著。

2)玉米器官组织中还有丰富的未归类的内生菌资源,其中4个器官组织中未归类真菌种类和相对丰度基本相同,未归类细菌种类和相对丰度因器官组织而异,籽粒中细菌种类最多。

3)玉米器官组织中,内生细菌多样性高于内生真菌。可以从内生细菌中筛选有益细菌作为玉米生防菌或促生菌等功能微生物,为促进玉米生长发育和防治病虫害等提供丰富的微生物资源。

参考文献 References:

- [1] Ma R L, Xu S R, Zhang J J. Community composition and differential analysis of endophytic in different dormancy states of *Notopterygium incisum* Ting ex H. T. Chang seeds. *Natural Product Research and Development*, 2024, 36(5): 805–814.
马瑞丽,胥生荣,张金晶. 羌活种子不同休眠状态内生菌群落结构组成和差异性分析. *天然产物研究与开发*, 2024, 36(5): 805–814.

- [2] Fatima F, Ahmad M M, Verma S R, *et al.* Relevance of phosphate solubilizing microbes in sustainable crop production: A review. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2021, 19(9): 9283–9296.
- [3] Harman G E, Doni F, Khadka R B, *et al.* Endophytic strains of *Trichoderma* increase plants' photosynthetic capability. *Journal of Applied Microbiology*, 2021, 130(2): 529–546.
- [4] Wang Y L, Lin Q Q, Li Y, *et al.* Application potential of siderophore-producing rhizobacteria in phytoremediation of heavy metals-contaminated soil: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(7): 2081–2088.
王英丽, 林庆祺, 李宇, 等. 产铁载体根际菌在植物修复重金属污染土壤中的应用潜力. *应用生态学报*, 2013, 24(7): 2081–2088.
- [5] Song X, Fu C H, Li J H, *et al.* Research progress on molecular mechanism of endophytes improving the drought resistance and salt tolerance of plant. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(1): 13–24.
宋雪, 付楚涵, 李家红, 等. 内生菌提高植物抗旱性和耐盐性分子机制研究进展. *草地学报*, 2024, 32(1): 13–24.
- [6] Cao J Z, Du X W, Li Q, *et al.* Research progress in effects of endophytes from medicinal plants on promoting biosynthesis of medicinal components. *Central and South Pharmacy*, 2024, 22(2): 445–452.
曹际钊, 都晓伟, 李倩, 等. 药用植物内生菌促药效成分生物合成的研究进展. *中南药学*, 2024, 22(2): 445–452.
- [7] Zhai K H, Zhang Y Y, Gao X Q. Research progress on mechanisms of growth promotion and disease resistance of seed endophytes. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2023, 31(9): 1965–1979.
翟凯辉, 张影影, 高夕全. 种子内生菌促生机制和抗病机理研究进展. *农业生物技术学报*, 2023, 31(9): 1965–1979.
- [8] Hu Y, Mo Q, Zhang Y, *et al.* Research progress on endophytes in maize and their application of microorganism inoculants. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(23): 7977–7987.
胡玥, 莫芹, 章寅, 等. 玉米内生菌及其内生菌剂开发研究进展. *分子植物育种*, 2023, 21(23): 7977–7987.
- [9] Li P, Bai Y X, Zhang R S, *et al.* A brief discussion on the current status and direction of corn breeding development in my country. *Seed Science and Technology*, 2019, 37(2): 18–19.
李鹏, 白永新, 张润生, 等. 浅议我国玉米育种发展现状与方向. *种子科技*, 2019, 37(2): 18–19.
- [10] Liu J. Screening, identification and functional analysis of endophytes in fresh maize. Guangzhou: Zhongkai University of Agriculture and Engineering, 2018.
刘娟. 鲜食玉米内生菌的分离、鉴定及功能分析. 广州: 仲恺农业工程学院, 2018.
- [11] Sun Y X, Men X Y, Li C, *et al.* Screening of corn endophyte strains against *Rhopalosiphum maidis*. *Chinese Journal of Biological Control*, 2019, 35(4): 570–575.
孙艺昕, 门兴元, 李超, 等. 抗玉米蚜玉米内生菌的筛选. *中国生物防治学报*, 2019, 35(4): 570–575.
- [12] Lv F Y. Study of isolation and diversity of rhizospheric and endophytic nitrogen-fixing bacteria from different parts of maize. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2017.
吕翻洋. 玉米根际及不同部位内生固氮菌分离及其多样性研究. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- [13] Fisher P J, Petrini O, Scott H M L. The distribution of some fungal and bacterial endophytes in maize (*Zea mays* L.). *New Phytologist*, 1992, 122(2): 299–305.
- [14] Chen S D, Gong H Q, Yin G L, *et al.* Nutritional quality and bacterial community diversity of silage corn during aerobic exposure. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(2): 388–395.
陈三冬, 巩海强, 尹国丽, 等. 青贮玉米有氧暴露过程中营养品质及细菌群落多样性. *草地学报*, 2023, 31(2): 388–395.
- [15] Shu Y X, Luo M, Chen X Y, *et al.* Analysis of endophytic fungi diversity of *Exocarpium citri* Grandis in Guangdong province. *Journal of Zhongkai University of Agriculture and Engineering*, 2021, 34(1): 8–11.
舒永馨, 罗梅, 陈欣瑜, 等. 广东化橘红内生真菌多样性分析. *仲恺农业工程学院学报*, 2021, 34(1): 8–11.
- [16] Liu Y C, Wang H M, Qian X Y, *et al.* Isolation, identification and antagonistic activity of maize endophyte L10. *Journal of Plant Protection*, 2021, 48(3): 630–637.
刘彦策, 王会敏, 钱欣雨, 等. 玉米内生菌L10的分离、鉴定及拮抗活性. *植物保护学报*, 2021, 48(3): 630–637.
- [17] Fang T J, Bai L C. Community structure and diversity analysis of endophytic fungi in the needles of *Picea crassifolia* kom. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 20(15): 5198–5204.
方泰军, 白露超. 青海云杉针叶内生真菌群落结构及多样性分析. *分子植物育种*, 2022, 20(15): 5198–5204.
- [18] Fang T J, Bai L C. Community structure and diversity analysis of endophytic fungi in needles of *Juniperus przewalskii*. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2023, 37(4): 170–177.
方泰军, 白露超. 不同生长状态祁连圆柏针叶内生真菌群落结构与多样性分析. *干旱区资源与环境*, 2023, 37(4):

170—177.

- [19] Tu Y T, Huang J C, Peng Z P, *et al.* Effects of biochar on tomato growth and soil microecology under phenolic acid stress. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2021, 48(1): 94—103.
涂玉婷, 黄继川, 彭智平, 等. 生物炭对酚酸胁迫下番茄生长和土壤微生态的影响. *广东农业科学*, 2021, 48(1): 94—103.
- [20] Shi Q J, Jiang D, Zhou N, *et al.* Diversity and antibacterial activity of endophytic fungi from different parts of *Asarum heterotropoides* var. *manschuricum*. *Journal of Microbiology*, 2022, 42(5): 31—39.
史启今, 姜丹, 周娜, 等. 北细辛不同部位内生真菌的多样性与抑菌活性. *微生物学杂志*, 2022, 42(5): 31—39.
- [21] Lü P, Wang X H, Liu X Y, *et al.* Bacterial diversity and communities in different parts of the medicinal plant *Capparis spinosa* L. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(10): 3939—3954.
吕佩, 王新绘, 刘晓颖, 等. 药用植物刺山柑不同部位细菌群落结构及其多样性. *微生物学报*, 2023, 63(10): 3939—3954.
- [22] Li Q Q, Xie Y L, Lin W, *et al.* Distribution and diversity of endophytic bacteria in tomato plants from Guangxi. *Biodiversity*, 2006(6): 534—540.
黎起秦, 谢义灵, 林纬, 等. 广西番茄内生细菌的多样性和数量动态. *生物多样性*, 2006(6): 534—540.
- [23] Wang S S, Liu J M, Sun J, *et al.* Diversity and antibacterial activity of endophytic bacteria in roots and stems of *Dendrobium officinale* with different cultivation patterns. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(12): 4006—4025.
王珊珊, 刘佳萌, 孙晶, 等. 不同栽培方式的铁皮石斛根、茎中内生细菌多样性及其抑菌活性研究. *微生物学报*, 2021, 61(12): 4006—4025.
- [24] Xiao X, Chen W M, Zong L, *et al.* Two cultivated legume plants reveal the enrichment process of the microbiome in the rhizocompartments. *Molecular Ecology*, 2017, 26(6): 1641—1651.
- [25] Edwards J, Johnson C, Santos-Medellin C, *et al.* Structure, variation, and assembly of the root associated microbiomes of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(8): E911—E920.
- [26] Maida I, Chiellini C, Mengoni A, *et al.* Antagonistic interactions between endophytic cultivable bacterial communities isolated from the medicinal plant *Echinacea purpurea*. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(8): 2357—2365.
- [27] Fierer N, Bradford M A, Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, 2007, 88(6): 1354—1364.
- [28] Wei Y Q, Chen J X, Zheng Y L, *et al.* Diversity and adaptability of endophytic microorganisms in coralloid roots of different species of *Cycas*. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(7): 2835—2849.
魏玉倩, 陈健鑫, 郑艳玲, 等. 不同种苏铁珊瑚状根内生微生物多样性及适应性研究. *微生物学报*, 2022, 62(7): 2835—2849.
- [29] Tang Y N. Rhizosphere microecological mechanism of selenium enhancing phosphorus uptake in citrus. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2023.
汤艳妮. 硒增强柑橘磷吸收的根际微生态机制. 武汉: 华中农业大学, 2023.
- [30] Cheng Y, Liu Z D, Shen Q B, *et al.* The impact of straw biochar on corn rhizospheric and non-rhizospheric soil microbial community structure. *Journal of Ecology and Environment*, 2018, 27(10): 1870—1877.
程扬, 刘子丹, 沈启斌, 等. 秸秆生物炭施用对玉米根际和非根际土壤微生物群落结构的影响. *生态环境学报*, 2018, 27(10): 1870—1877.
- [31] Bashir S, Iqbal A, Hasnain S. Comparative analysis of endophytic bacterial diversity between two varieties of sunflower *Helianthus annuus* with their PGP evaluation. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2020, 27(2): 720—726.
- [32] Chen Z B, Huang L, Xia Z Y, *et al.* Species diversity characteristics of endophytic bacteria in tobacco at different regions of Yunnan province. *Journal of Southwest Agriculture*, 2015, 28(2): 857—861.
陈泽斌, 黄丽, 夏振远, 等. 云南不同地区烟草内生细菌多样性特征. *西南农业学报*, 2015, 28(2): 857—861.
- [33] Lupatini M, Suleiman A K A, Jacques R J S, *et al.* Network topology reveals high connectance levels and few key microbial genera within soils. *Front Environmental Science*, 2014, 2(10): 1—10.
- [34] Ma B, Wang H Z, Dsouza M, *et al.* Geographic patterns of co-occurrence network topological features for soil microbiota at continental scale in Eastern China. *The ISME Journal*, 2016, 10(8): 1—11.
- [35] Krzmarzick M J, Crary B B, Harding J J, *et al.* Natural niche for organohalide-respiring Chloroflexi. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(2): 393—401.
- [36] Castro H F, Classen A T, Austin E E, *et al.* Soil microbial community responses to multiple experimental climate change drivers. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(4): 999—1007.

- [37] Qian J, Wu Z Y, Zhu Y Z, *et al.* Correlation between microecology and antibiotic resistance at the pig—soil interface in Chongming District, Shanghai, China. *Chinese Journal of Microecology*, 2024, 36(2): 135—146.
钱璟, 吴哲元, 朱泳璋, 等. 上海市崇明区猪—土壤界面微生物生态与抗生素耐药性相关性分析. *中国微生态学杂志*, 2024, 36(2): 135—146.
- [38] Tao Y, Xing P. Progress in candidate phyla radiation (CPR) research. *Acta Microbiologica Sinica*, 2020, 60(6): 1284—1303.
陶晔, 邢鹏. 候选门级辐射类群(CPR)细菌研究进展. *微生物学报*, 2020, 60(6): 1284—1303.
- [39] Zhang L M, Shen J P, He J Z. Metabolism and functional diversity of the wonderful archaea—Thaumarchaeota. *Scientific Observation*, 2015, 10(6): 63—66.
张丽梅, 沈菊培, 贺纪正. 奇妙的古菌—奇古菌(Thaumarchaeota)的代谢和功能多样性. *科学观察*, 2015, 10(6): 63—66.
- [40] Liu D Y, Liu Y, Men X H, *et al.* Isolation and characterization of *Thermopirellula anaerolimosa* gen. nov., sp. nov., an obligate anaerobic hydrogen-producing bacterium of the phylum *Planctomycetes*. *Acta Microbiologica Sinica*, 2012, 52(8): 994—1001.
刘冬英, 刘奕, 门学慧, 等. 浮霉菌门严格厌氧产氢细菌(*Thermopirellula anaerolimosa*)的分离及其生理特性. *微生物学报*, 2012, 52(8): 994—1001.
- [41] Huang S B, Xiong S, Liu Z P, *et al.* Progress in impact of interaction between *Treponema pallidum* and maternal-fetal interface cells on pregnancy outcomes. *Chinese Journal of Pathophysiology*, 2024, 40(2): 351—357.
黄少彬, 熊顺, 刘兆平, 等. 梅毒螺旋体与母胎界面细胞相互作用影响妊娠结局的机制研究进展. *中国病理生理杂志*, 2024, 40(2): 351—357.
- [42] Wang Z W, Tian L T, Liu L L, *et al.* Effects of adding different types and proportions of complex probiotics to the diet on the rumen microbe of Hu sheep (*Ovis aries*). *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2024, 32(3): 568—577.
王智伟, 田林涛, 刘林丽, 等. 日粮添加不同种类和比例复合益生菌对湖羊瘤胃微生物群落的影响. *农业生物技术学报*, 2024, 32(3): 568—577.
- [43] Liu L, Zhan Q C, Peng W Z. Advances in biogeography of rhizobia. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(2): 202—208.
刘璐, 詹庆才, 彭伟正. 根瘤菌生物地理学的研究进展. *微生物学报*, 2018, 58(2): 202—208.
- [44] Taghavi S, Lelie D, Hoffman A, *et al.* Genome sequence of the plant growth promoting endophytic bacterium *Enterobacter* sp. 638. *PLoS Genetics*, 2010, 6(5): 808—811.
- [45] Gou M, Qu Y Y, Yang H, *et al.* *Sphingomonas* sp.: A novel microbial resource for biodegradation of aromatic compounds. *Journal of Applied and Environmental Biology*, 2008, 14(2): 276—282.
苟敏, 曲媛媛, 杨桦, 等. 鞘氨醇单胞菌: 降解芳香化合物的新型微生物资源. *应用与环境生物学报*, 2008, 14(2): 276—282.
- [46] Ma L C, Lü H, Wei H, *et al.* Advances in the research on biodegradation of bisphenols. *Industrial Water Treatment*, 2017, 37(12): 11—16.
马力超, 吕红, 魏浩, 等. 双酚类化合物的生物降解研究进展. *工业水处理*, 2017, 37(12): 11—16.
- [47] Zhang Z F, Huang R, Li X Y, *et al.* Seed-borne bacterial diversity of oat and functional analysis based on Illumina MiSeq high-throughput sequencing. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(7): 96—108.
张振粉, 黄荣, 李向阳, 等. 基于Illumina MiSeq高通量测序的燕麦种带细菌多样性及功能分析. *草业学报*, 2023, 32(7): 96—108.
- [48] Ding Z T, Xu D M, Bai J, *et al.* Characterization and identification of ferulic acid esterase-producing *Lactobacillus* species isolated from *Elymus nutans* silage and their application in ensiled alfalfa. *Journal of Applied Microbiology*, 2019, 127(4): 985—995.
- [49] Reziguli K, Cui W D, Long X Q, *et al.* Research progress on effect of lactic acid bacteria on fermentation quality of silage. *Feed Research*, 2023, 46(19): 155—158.
热孜姑丽·库尔班, 崔卫东, 龙宣杞, 等. 乳酸菌对青贮饲料发酵品质影响的研究进展. *饲料研究*, 2023, 46(19): 155—158.
- [50] Shan K, Wang C L, Fang Z J, *et al.* Effects of “starane” on the diversity of bacterial communities in different micro-environment of maize roots. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(3): 510—522.
单凯, 王春蕾, 方志军, 等. “使它隆”对玉米根部不同微生环境细菌群落多样性的影响. *微生物学报*, 2019, 59(3): 510—522.
- [51] Yu J F, Kang K L, Tu J H, *et al.* Diversity analysis of endophytes in *Cinnamomum septentrionale* based on high-throughput

- sequencing. Hebei Agricultural Sciences, 2024, 28(1): 74–80.
- 余劲夫, 康凯丽, 涂继红, 等. 基于高通量测序的银木内生细菌多样性分析. 河北农业科学, 2024, 28(1): 74–80.
- [52] Li N N, Liu Y, Zhao R, *et al.* Diversity of endophytic bacteria in Beijing high-quality hybrid maize (*Zea mays*) seed. Journal of Food Science and Technology, 2016, 34(5): 55–63.
- 李南南, 刘洋, 赵燃, 等. 北京优质杂交玉米种子内生细菌种类多样性. 食品科学技术学报, 2016, 34(5): 55–63.
- [53] Zhou X F. Study on the distribution of endophytic bacteria in *Dendrobium officinale*. Hangzhou: Zhejiang Science-Technology University, 2014.
- 周小凤. 铁皮石斛内生细菌分布规律的研究. 杭州: 浙江理工大学, 2014.
- [54] Tian B Y, Yang J T, Zhang K Q. Bacteria used in the biological control of plant-parasitic nematodes: populations, mechanisms of action, and future prospects. Fems Microbiology Ecology, 2007, 61(2): 197–213.
- [55] Wu G Q, Yu Z L, Wei M. The mechanism of PGPR regulating plant response to abiotic stress. Acta Prataculturae Sinica, 2024, 33(6): 203–218.
- 伍国强, 于祖隆, 魏明. PGPR调控植物响应逆境胁迫的作用机制. 草业学报, 2024, 33(6): 203–218.
- [56] Cruywagen E M, Crous P W, Roux J, *et al.* Fungi associated with black mould on baobab trees in southern Africa. Antonie Van Leeuwenhoek, 2015, 108(1): 85–95.
- [57] Li F H, Li M, Liu J Q, *et al.* Effects of biochar on fungal abundance of rhizosphere soil and cucumber root growth in greenhouse. Journal of Agricultural Machinery, 2017, 48(4): 265–270, 341.
- 李发虎, 李明, 刘金泉, 等. 生物炭对温室黄瓜根际土壤真菌丰度和根系生长的影响. 农业机械学报, 2017, 48(4): 265–270, 341.
- [58] Shanthiyaa V, Saravanakumar D, Rajendran L, *et al.* Use of *Chaetomium globosum* for biocontrol of potato late blight disease. Crop Protection, 2013, 25(3): 33–38.
- [59] Song H Y, Li L L, Li C, *et al.* Analysis of community structure and diversity of endophytic fungi in different parts of cotton. China Cotton, 2019, 46(1): 20–25.
- 宋海燕, 李丽莉, 李超, 等. 棉花不同部位内生真菌群落结构及多样性分析. 中国棉花, 2019, 46(1): 20–25.
- [60] Mei C, Fan S S, Ai X M, *et al.* Genome sequencing and mycoparasitism mechanism of a *Cladosporium* sp. strain. Bulletin of Microbiology, 2022, 49(8): 3310–3323.
- 梅超, 范世昌, 艾小满, 等. 一株重寄生枝孢菌的基因组测序及重寄生机制分析. 微生物学通报, 2022, 49(8): 3310–3323.
- [61] Jin Y Y, Chen Z J, Wang T, *et al.* Effects of endophytic fungi and field management practices on the abundance and diversity of soil fungal communities. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(4): 142–152.
- 金媛媛, 陈振江, 王添, 等. 内生真菌和田间管理措施对土壤真菌群落丰度和多样性的影响. 草业学报, 2023, 32(4): 142–152.
- [62] Jiang X, Deng C C, Wang D J, *et al.* Effects of plant functional groups removal on soil fungal community structure and diversity in an alpine meadow on the Qinghai–Tibet Plateau. Journal of Plant Sciences, 2023, 41(4): 425–436.
- 姜雪, 邓超超, 王党军, 等. 青藏高原高寒草甸植物功能群移除对土壤真菌群落结构和多样性的影响. 植物科学学报, 2023, 41(4): 425–436.
- [63] Cheng H, Zhang D H, Zhang J Z, *et al.* Endophytic microbial community analysis and function prediction in different tissue parts of apple rootstock T337. Jiangsu Agricultural Sciences, 2022, 50(14): 144–154.
- 程欢, 张东华, 张俊忠, 等. 苹果砧木 T337 不同组织内生菌群落及其功能预测. 江苏农业科学, 2022, 50(14): 144–154.