



药用植物刺山柑不同部位细菌群落结构及其多样性

吕佩¹, 王新绘^{1,2*}, 刘晓颖¹, 耿美菊¹

1 新疆大学生态与环境学院, 新疆 乌鲁木齐 830017

2 新疆大学地理与遥感科学学院, 新疆 乌鲁木齐 830017

吕佩, 王新绘, 刘晓颖, 耿美菊. 药用植物刺山柑不同部位细菌群落结构及其多样性[J]. 微生物学报, 2023, 63(10): 3939-3954.

LÜ Pei, WANG Xinhui, LIU Xiaoying, GENG Meiju. Bacterial diversity and communities in different parts of the medicinal plant *Capparis spinosa* L.[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(10): 3939-3954.

摘要:【目的】研究传统药用植物刺山柑(*Capparis spinosa* L.)不同部位细菌群落结构、物种组成和多样性特征,为药用植物微生物资源的开发及微生物与宿主互作提供理论依据。【方法】本研究以刺山柑地上部植物组织(果实、茎)和地下部土壤(根际土壤、非根际土壤)为研究材料,采用高通量测序技术分析刺山柑不同部位细菌的16S rRNA基因多样性,比较其细菌群落结构和物种组成特征。【结果】刺山柑4种样本共获得的3 649个操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU),属于34门、88纲、248目、464科和1 051属。土壤样本的细菌多样性大于植物组织,细菌群落多样性以根际土壤、非根际土壤、茎和果实的顺序逐渐降低,果实内生细菌群落多样性始终最低,显著低于根际土壤。不同部位相对丰度较高的细菌门如下:植物组织中以变形菌门为主,根际土壤中为变形菌门和放线菌门,非根际土中为厚壁菌门和放线菌门。无色杆菌属(*Achromobacter*)、欧文氏菌属(*Erwinia*)、肠球菌属(*Enterococcus*)、微小杆菌属(*Exiguobacterium*)、乳杆菌属(*Lactobacillus*)和克雷伯氏菌属(*Klebsiella*)主要存在于刺山柑植物组织中。游动球菌属(*Planomicrobium*)、库克菌属(*Kocuria*)、类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)、链霉菌属(*Streptomyces*)、微枝形杆菌属(*Microvirga*)和节杆菌属(*Arthrobacter*)主要分布于土壤中。 β 多样性分析结果表明,刺山柑植物组织和土壤的细菌群落结构具有显著差异,同类型样本的细菌群落结构相似。【结论】刺山柑土壤样本中细菌群落的多样性和丰富度均高于植物组织,刺山柑不同部位的细菌群落组成不同。本研究对刺山柑不同部位细菌群落结构进行了初步分析,鉴定了各部位细菌群落中的核心菌群,为以后挖掘刺山柑的功能研究和利用提供了准确的微生物信息。

资助项目:新疆维吾尔自治区自然科学基金(2022D01C397)

This work was supported by the Natural Science Foundation of Xinjiang Uygur Autonomous Region (2022D01C397).

*Corresponding author. E-mail: wangxh@xju.edu.cn

Received: 2023-03-03; Accepted: 2023-05-17; Published online: 2023-05-22

关键词：刺山柑；植物内生菌；根际细菌；群落结构；多样性

Bacterial diversity and communities in different parts of the medicinal plant *Capparis spinosa* L.

LÜ Pei¹, WANG Xinhui^{1,2*}, LIU Xiaoying¹, GENG Meiju¹

1 College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830017, Xinjiang, China

2 College of Geography and Remote Sensing Sciences, Xinjiang University, Urumqi 830017, Xinjiang, China

Abstract: [Objective] To understand the bacterial community structures, species composition, and diversity in different parts of the medicinal plant *Capparis spinosa* L., so as to provide a theoretical basis for developing the microbial resources in medicinal plants and revealing the interactions between microorganisms and hosts. **[Methods]** The aboveground tissue (fruit and stem) samples of plants and soil (rhizosphere soil and bulk soil) samples were collected. High-throughput sequencing of bacterial 16S rRNA gene hypervariable regions V5–V7 and V3–V4 was employed to compare the bacterial community structure, species composition, and function in different samples. **[Results]** A total of 3 649 (operational taxonomic unit, OTUs) were annotated for the sequencing results of the four samples, belonging to 1 051 genera, 464 families, 248 orders, 88 classes of 34 phyla. The bacterial diversity in soil samples was higher than that in plant samples, following the trend of rhizosphere soil>bulk soil>stems>fruits. The bacterial diversity in fruits was always the lowest and significantly lower than that in rhizosphere soil. At the phylum level, *Proteobacteria* was dominant in plant samples, *Proteobacteria* and *Actinobacteriota* in rhizosphere soil, and *Firmicutes* and *Actinobacteriota* in bulk soil. At the genus level, *Achromobacter*, *Erwinia*, *Enterococcus*, *Exiguobacterium*, *Lactobacillus*, and *Klebsiella* were dominant in the plant samples, and *Planomicrobium*, *Kocuria*, *Paenibacillus*, *Streptomyces*, *Microvirga*, and *Arthrobacter* in the soil samples. The beta diversity analysis indicated that the bacterial community structure had significant differences between plant samples and soil samples and was similar in the same type of samples. **[Conclusion]** The bacterial diversity and abundance in soil samples were higher than those in plant samples, and the bacterial community structure varied between different parts of *Capparis spinosa* L. The findings provide accurate microbial information for exploring the function of and utilizing the bacteria in this medicinal plant.

Keywords: *Capparis spinosa* L.; plant endophyte; rhizospheric bacteria; community structure; diversity

植物组织内部和表面栖息着各种各样的微生物,分布于植物组织内部的这一部分为植物内生菌^[1]。内生菌为部分或全部生命周期定殖于健

康植物体各种器官的组织或细胞间隙且对植物不会产生明显危害的微生物^[2]。植物的根、茎、叶、花和果实中有大量的内生菌存在其中,占据

一定的生态位,是植物微生态系统的主要组成部分^[3-4]。在植物的生长、健康和生物胁迫的反应中,内生菌起着至关重要的作用^[5-6]。植物内生菌产生的次级代谢产物是抗癌、抗氧化、抗病毒和抑菌杀虫等药物的重要来源^[7]。因此,揭示内生菌群落组成对于发现微生物资源、实现药用植物微生物开发具有重要价值。

土壤环境是植物微生物组的主要物种库,与植物相关的微生物群落大部分是从土壤环境中富集而得到的^[8]。根际是围绕植物根部的狭窄区域,植物通过将次级代谢物沉积到根际来吸引微生物,是微生物活动和相互作用的热点区域^[9]。根际部位复杂的微生物群落在植物生长、营养获取、胁迫耐受和生物地球化学循环中扮演着重要角色^[10]。研究土壤微生物群落的组成和多样性对于了解植物的生长和胁迫耐受性非常必要,也有助于进一步了解植物和微生物之间的相互作用。

一直以来,植物被认为是药用物质和营养剂的丰富来源。所以,中草药成为越来越多人关注的热点^[11]。刺山柑(*Capparis spinosa* L.)是山柑科的传统药用灌木,主要分布于地中海、中亚及西亚等地区^[12],在我国,刺山柑主要分布于新疆、甘肃、内蒙古和西藏等省和自治区,新疆地区的刺山柑主要分布于新疆东帕米尔周边、天山南北临近荒漠地区、吐鲁番-哈密盆地^[13]。据报道,刺山柑含有大量的生物活性成分,如植物甾醇、生育酚、类胡萝卜素、类黄酮和硫代葡萄糖苷等^[12-13]。此外,大量研究表明,它可能具有抗氧化、抗真菌、抗肝毒性、抗炎、抗糖尿病、抗高血压、抗风湿、抗高脂血症和抗肿瘤活性^[14]。刺山柑在医药行业具有重要价值。目前,大多数研究都集中于药用化合物的提取及其应用方面。近年来,有研究表明大量的植物药用化合物实际上是由相关的植物微生物或通过植物-微生物之间的相互作用产生的^[15]。所以,研究刺山柑植物微生物

菌群对探究其药用化合物产生是非常必要的。

本研究采用16S rRNA基因扩增子测序技术对传统药用植物刺山柑不同部位(果实、茎、根际土壤和非根际土壤)细菌群落结构、多样性、物种组成的相似性和差异性进行分析,为了解刺山柑的微生物资源状况提供参考,同时为探究刺山柑细菌群落的生态功能以及植物与微生物的相互作用机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

刺山柑样品采集自新疆吐鲁番沙漠植物园(89°20'N, 42°86'E),平均海拔-84.9 m。该地区位于新疆中东部,是天山东部的一个东西横置、形如橄榄状的山间盆地,是我国最低的盆地。隶属于大陆性暖温带荒漠气候,昼夜温差大,年平均气温为14℃,夏季平均气温在30℃,极端最高气温48℃,年平均降水量16 mm。刺山柑在研究区广泛自然分布。刺山柑是一种多年生蔓生灌木,株高30-50 cm,植丛的冠幅可达4-25 m²,主茎不明显,枝丛生,幼时有细毛,成熟时变成无毛,通常有刺,平铺地面,长2-3 m,茎粗为0.3-0.5 cm^[16]。根部粗大,呈黄色或者白色,长度可达5 m以上,有的根垂直向下延伸可达30-40 m,发达的根系可使刺山柑在干旱的环境中获得生存所需的水分。果实呈橄榄形,肉质,长2-4 cm,宽约1 cm,成熟时开裂,有多数种子^[17]。

1.2 样品采集和表面无菌化处理

2022年7月,在上述研究区内选择自然状态下生长势一致的处于成熟期的健康刺山柑灌木,从每株灌木个体中选择果实、茎、根际土壤和非根际土壤样品用于细菌群落检测。采集土壤样品时,抖落松散结合的土壤后,用无菌刷刷取根面附着的薄层土壤,采集的样品为根际土壤,

直接从根部脱落的土壤颗粒代表非根际土壤样品, 置于无菌 EP 管保存于车载冰箱中。采集自同一灌木的果实和茎单独放置在无菌聚乙烯袋中, 存储在 -20°C 车载冰箱中, 并在 12 h 内带回实验室, 进行表面无菌化处理。采集的植物组织样品在自来水下充分清洗, 去除表面泥土然后用无菌水振荡漂洗数次且经涂板检测无菌后进行 DNA 提取^[18-19]。将果实内圈(fruit endosphere, FE)记为 FE、茎内圈(stem endosphere, SE)记为 SE、根际土壤(rhizosphere soil, RS)记为 RS、非根际土壤(bulk soil, BS)记为 BS, 每个样品 3 个重复。

1.3 DNA 提取和 PCR 扩增测序

根据 FastDNA[®] SPIN Kit for Soil (MP Biomedicals)说明书进行 DNA 抽取。用于扩增细菌 16S rRNA 基因的引物分别为 799F (5'-AACM GGATTAGATACCCCKG-3')和 1193R (5'-ACGTC ATCCCCACCTTCC-3')^[20]以及 338 (5'-ACTCCT ACGGGAGGCAGCAG-3')和 806R (5'-GGACTA CHVGGGTWTCTAAT-3')^[21]。使用 ABI GeneAmp[®] 9700 型 PCR 仪进行 PCR 扩增, 纯化后的 PCR 产物在 Illumina MiSeq PE300 平台进行测序。

1.4 数据分析

使用 fastp (0.19.6)软件和 FLASH (v1.2.11)^[2]软件进行质控、过滤和拼接后获得有效序列。使用 UPARSE (v7.1)软件对原始序列进行去噪、分类, 然后以 97%的相似度进行操作分类单元 (operational taxonomic unit, OTU)聚类。采用 RDP classifier^[22](v11.5)贝叶斯算法对 OTU 进行分类注释。使用 Mothur (v1.30.1)^[23]软件计算各样品的 α 多样性指数并进行 Student's-*t* 检验, 绘制稀释曲线; 采用 R (v4.2.3)可视化不同分类水平下的物种组成; 利用 QIIME (v1.9.1)计算 β 多样性; 利用线性判别分析效应大小(linear discriminant analysis effect size, LEfSe) (v1.0)软件进行差异物种分析^[24]。

2 结果与分析

2.1 刺山柑细菌群落总体测序数据和 α 多样性分析

Illumina 测序总共产生 770 203 个原始序列, 处理后得到 695 223 个高质量序列, 并且大多数序列长度在 360–440 bp 之间, 以 97%的序列相似性进行归类后, 共获得 3 649 个 OTU, 归属于 34 门、88 纲、248 目、464 科和 1 051 属。且所有检测样本的数据饱和度从 $99.38\% \pm 0.044\ 8\%$ 到 $99.93\% \pm 0.017\ 5\%$ (表 1), 都在 0.99 以上, 数据准确可用。稀释曲线的形状表明测序数据量足以反映样本中绝大多数的微生物多样性信息, 此外, Shannon 多样性在根际土壤中始终最高, 其次是非根际土壤(图 1A)。从图 1B 可以看出, 随着样本数的增加, 箱型图趋于平缓, 表示测序的样本数充足, 能够覆盖测试样本的细菌种群。

刺山柑不同部位细菌的 α 多样性指数经 *t* 检验后的组间差异如表 1 所示, 土壤样本细菌群落多样性大于植物组织, 细菌群落多样性以根际土壤、非根际土壤、茎、果实的顺序逐渐降低。根际土壤的 Sobs、Ace、Chao1 指数最大, 均显著高于果实, 同时根际土壤的 Shannon 指数显著高于果实。由此可以说明刺山柑果实内生细菌群落的丰富度和多样性始终最低, 而根际土壤细菌群落始终最高。

2.2 不同部位优势类群组成分析

所有样本的 OTU 被归入 34 个细菌门, 但只有 9 个门的相对丰度大于 1%。尽管在不同组样本中各门的丰度不同, 但变形菌门 (*Proteobacteria*)、厚壁菌门 (*Firmicutes*)、放线菌门 (*Actinobacteriota*) 是刺山柑样本中的 3 个优势门。刺山柑不同部位优势细菌门差异很大, 在刺山柑植物组织中, 变形菌门为优势细菌门, 在果实和茎样本中的相对丰度分别为 87.82% 和

82.55%。根际土壤中的优势菌门为变形菌门和放线菌门, 相对丰度分别为 44.57%和 21.28%。此外, 绿弯菌门(*Chloroflexi*) (9.15%)、酸杆菌门(*Acidobacteria*) (3.34%)和蓝细菌门(*Cyanobacteria*) (2.02%)也主要分布于根际土壤中。在非根际土壤中, 厚壁菌门和放线菌门为其优势菌门, 相对丰度分别为 44.20%和 36.33% (图 2A)。

如图 2B 显示, 大多数细菌属于 γ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*)、芽孢杆菌纲(*Bacilli*)、

放线菌纲 (*Actinobacteria*)、 α -变形菌纲 (*Alphaproteobacteria*)。然而, 各优势细菌纲在刺山柑不同部位而有所差异。在植物组织中 γ -变形菌纲占绝对优势, 在果实和茎中的相对丰度分别为 84.94%和 77.09%。在根际土壤中, 占优势的细菌为 α -变形菌纲、放线菌纲和 γ -变形菌纲, 相对丰度分别为 23.67%、19.43%和 16.32%。非根际土壤中芽孢杆菌纲和放线菌纲占优势, 相对丰度分别为 44.13%和 36.33%。

表 1 不同部位细菌群落 α 多样性指数

Table 1 Alpha diversity index of bacterial communities in different parts

Samples	Sobs	Ace	Chao1	Shannon	Coverage (%)
FE	196.00±132.38b	218.08±123.08b	228.59±124.08c	1.73±1.37b	99.93±0.017 5
SE	596.67±605.89ab	808.24±536.56a	699.30±542.95bc	2.33±2.43a	99.81±0.162 6
RS	1 307.33±121.56a	1 469.60±121.86a	1 472.51±121.95a	5.47±0.32a	99.38±0.044 8
BS	841.67±280.95ab	1 057.15±241.66a	1 052.20±250.48ab	3.48±1.21a	99.41±0.069 9

The diversity index data in the table are the means±SD (standard deviation). Different letters in the same column indicate significant difference between samples at $P<0.05$ level.

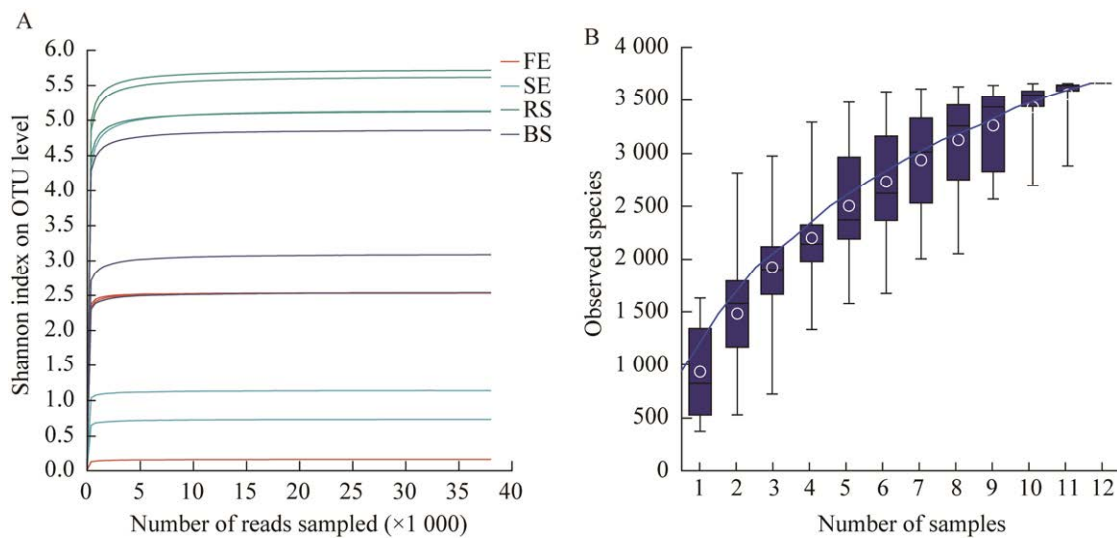


图 1 不同部位细菌群落 Shannon 指数稀释曲线(A)和物种累积箱型图(B)

Figure 1 Shannon index-based rarefaction curve (A) and species accumulation boxplot (B) of bacterial communities in different parts. The species accumulation boxplot reflects the numerical distribution of the observed species number, the horizontal axis is sample size, vertical coordinate is the number of OTUs observed for 100 (default) sampling runs at that sample size. In the box, top and bottom end lines represent upper and lower quartiles (Interquartile range, IQR), median line represent median value, top and bottom edges represent maximum value and minimum value (extreme values within IQR range of 1.5 times). FE, SE, RS, BS represent fruit endosphere, stem endosphere, rhizosphere soil and bulk soil, respectively. The same below.

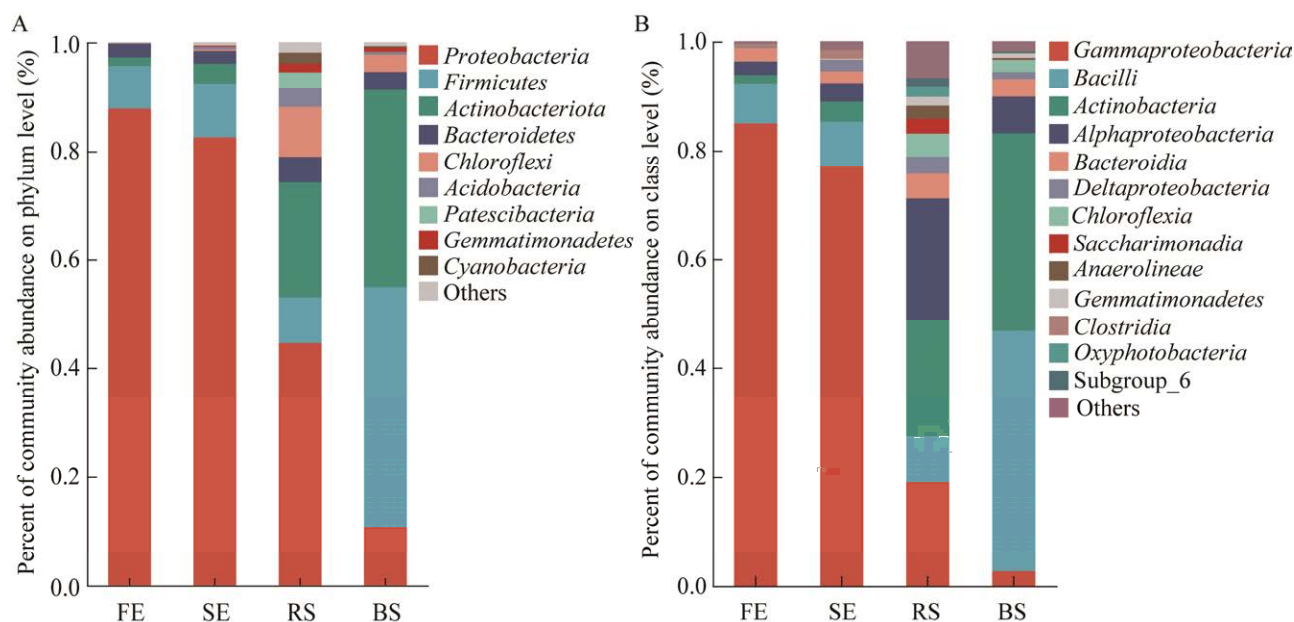


图 2 果实、茎、根际土壤和非根际土壤中细菌在门(A)和纲(B)水平上的物种组成

Figure 2 Species composition of bacteria at phylum (A), class (B) level in fruit, stem, rhizosphere soil and bulk soil. The “others” represents the sum of bacterial taxa with relative abundance of less than 1%.

为进一步探究刺山柑各部位样本中的细菌群落组成及物种丰度信息,利用热力图表征刺山柑各部位样本中丰度前35的属(图3)。可以看出,在刺山柑植物组织中,优势菌属为无色杆菌属(*Achromobacter*)和欧文氏菌属(*Erwinia*),二者在果实中的相对丰度分别为58.30%和13.23%,在茎中的相对丰度分别为37.14%和29.09%。在果实中相对丰度较高的菌属还有假单胞菌属(*Pseudomonas*) (4.84%)、微小杆菌属(*Exiguobacterium*) (3.49%)。此外,在非根际土壤中,游动球菌属(*Planomicrobium*) (25.89%)、库克菌属(*Kocuria*) (22.63%)、芽孢杆菌属(*Bacillus*) (12.47%)的相对丰度较大。根际土壤中则以马赛菌属(*Massilia*)的丰度较高,相对丰度为6.36%。根际土壤中相对丰度较高的菌属还有类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*) (4.29%)。无色杆菌属、欧文氏菌属、肠球菌属(*Enterococcus*)、微

小杆菌属、乳杆菌属(*Lactobacillus*)和克雷伯氏菌属(*Klebsiella*)主要以植物内生菌的形式存在于植物组织中;游动球菌属、库克菌属、类芽孢杆菌属、链霉菌属(*Streptomyces*)、微枝形杆菌属(*Microvirga*)和节杆菌属(*Arthrobacter*)主要分布于土壤中。由此可见,细菌群落结构受其所处的部位而影响。

2.3 不同部位共有和特有物种组成分析

在属水平上对4个部位细菌群落共有和特有物种组成进行分析(图4)。共有物种中所占比例大于2%的属有9个,分别为芽孢杆菌属、马赛菌属、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、微小杆菌属、节杆菌属、类芽孢杆菌属、链霉菌属、微枝形杆菌和鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*),4个部位共有物种中所占比例最高的为芽孢杆菌属(17.95%)。果实中特有的物种主要包括短杆菌属(*Brevibacterium*)、假交替单胞菌属

(*Pseudoalteromonas*)、嗜氢菌属(*Hydrogenophilus*)、弧菌属(*Vibrio*)和泥滩杆菌属(*Gaetbulibacter*);茎中特有物种主要包括毛球菌属(*Trichococcus*)、丙酸熔岩菌属(*Propioniciclava*)、氢噬胞菌属(*Hydrogenophaga*)、*Candidatus-Competibacter* 和 *Thiogranum*;根际土壤中特有物种包括丝杆菌属(*Niastella*)、*Pseudofulvimonas*、*Rhabdobacter*、

贪铜菌属(*Cupriavidus*)和玫瑰弯菌属(*Roseiflexus*);非根际土壤中特有物种主要包括德库菌属(*Desemzia*)、*Marinilactibacillus*、DSSF69、*Pseudohongiella*和斯氏菌属(*Stackebrandtia*) (表2)。此外,刺山柑4个部位的特有物种在各自细菌群落中的相对丰度均较小(<1%)。

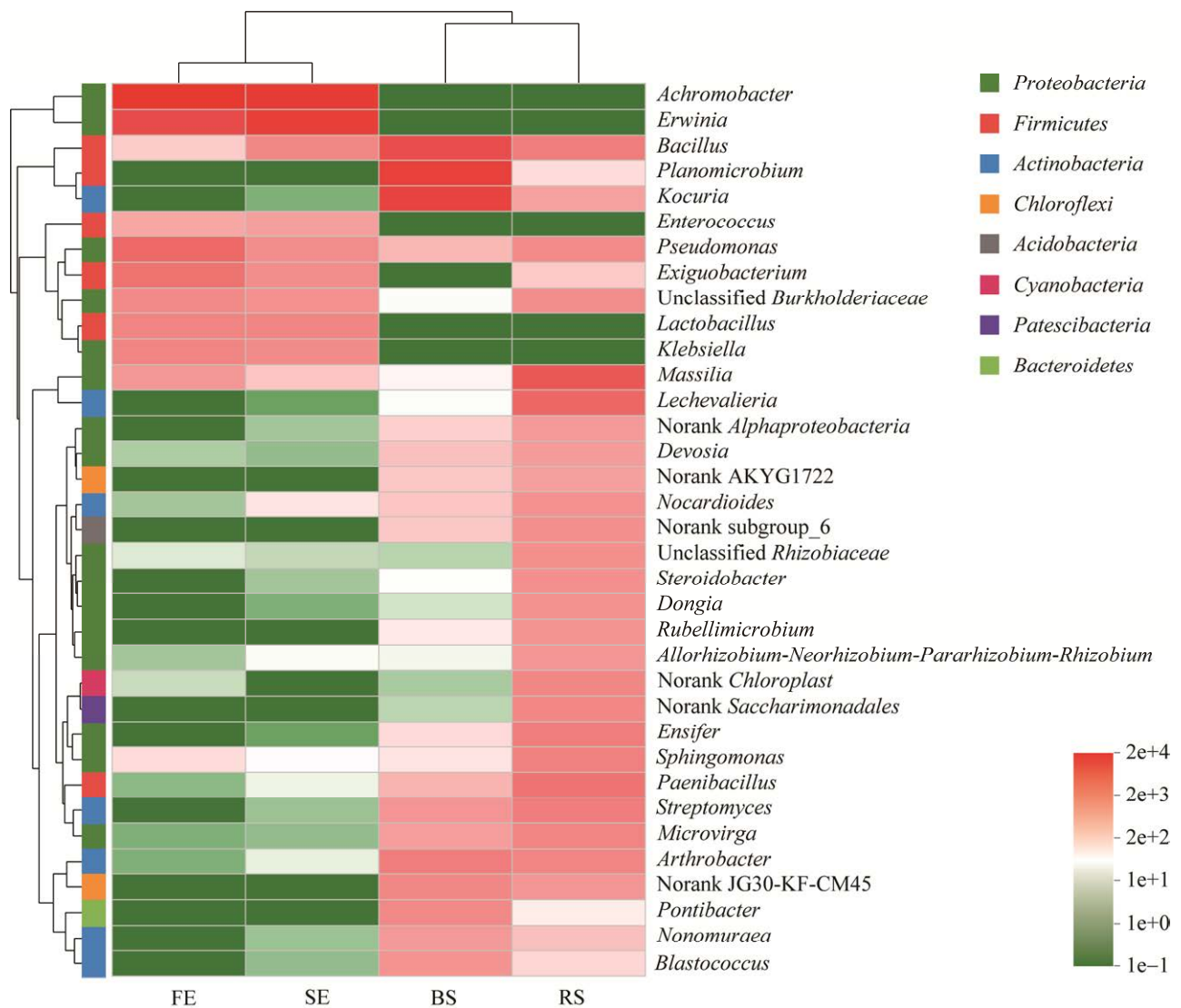


图3 果实、茎、根际土壤和非根际土壤中细菌属的相对丰度

Figure 3 The relative abundance of bacterial genera in fruit, stem, rhizosphere soil and bulk soil.

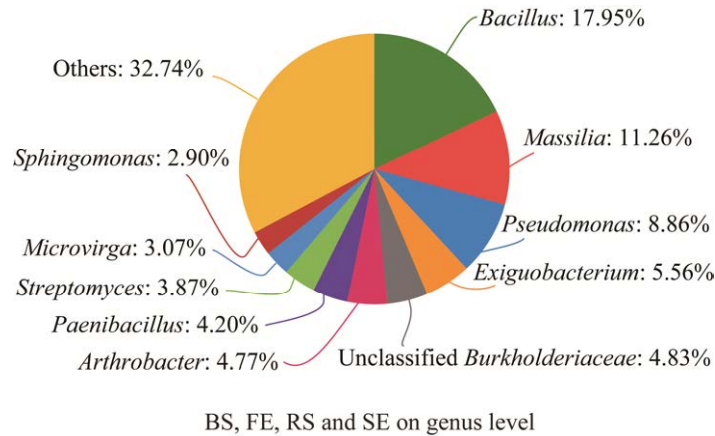


图 4 果实、茎、根际土壤和非根际土壤中细菌群落的共有物种组成

Figure 4 Common species composition of bacterial communities in fruit, stem, rhizosphere soil and bulk soil. Different colors indicate different species, and the area of the pie indicate the percentage of that species.

表 2 刺山柑果实、茎、根际土壤、非根际土壤特有细菌属

Table 2 Endemic bacterial genera in fruit, stem, rhizosphere soil and bulk soil of *Capparis spinosa* L.

Samples	Genus	Taxonomic affiliation	Percentage (%)
FE	<i>Brevibacterium</i>	P: <i>Bacteroidetes</i> ; C: <i>Bacteroidia</i> ; F: <i>Flavobacteriaceae</i>	11.53
	<i>Pseudoalteromonas</i>	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Gammaproteobacteria</i> ; F: <i>Pseudoalteromonadaceae</i>	9.91
	<i>Hydrogenophilus</i>	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Gammaproteobacteria</i> ; F: <i>Hydrogenophilaceae</i>	7.19
	<i>Vibrio</i>	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Gammaproteobacteria</i> ; F: <i>Vibrionaceae</i>	7.19
	<i>Gaetbulibacter</i>	P: <i>Bacteroidetes</i> ; C: <i>Bacteroidia</i> ; F: <i>Flavobacteriaceae</i>	5.56
SE	<i>Trichococcus</i>	P: <i>Firmicutes</i> ; C: <i>Bacilli</i> ; F: <i>Carnobacteriaceae</i>	6.68
	<i>Propioniciclava</i>	P: <i>Actinobacteriota</i> ; C: <i>Actinobacteria</i> ; F: <i>Propionibacteriaceae</i>	4.03
	<i>Hydrogenophaga</i>	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Gammaproteobacteria</i> ; F: <i>Burkholderiaceae</i>	3.06
	<i>Candidatus-Competibacter</i>	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Gammaproteobacteria</i> ; F: <i>Competibacteraceae</i>	2.92
	<i>Thiogramum</i>	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Gammaproteobacteria</i> ; F: <i>Ectothiorhodospiraceae</i>	2.50
RS	<i>Niastella</i>	P: <i>Bacteroidetes</i> ; C: <i>Bacteroidia</i> ; F: <i>Chitinophagaceae</i>	12.56
	<i>Pseudofulvimonas</i>	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Gammaproteobacteria</i> ; F: <i>Rhodanobacteraceae</i>	10.45
	<i>Rhabdobacter</i>	P: <i>Bacteroidetes</i> ; C: <i>Bacteroidia</i> ; F: <i>Spirosomaceae</i>	10.06
	<i>Cupriavidus</i>	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Gammaproteobacteria</i> ; F: <i>Burkholderiaceae</i>	5.50
	<i>Roseiflexus</i>	P: <i>Chloroflexi</i> ; C: <i>Chloroflexia</i> ; F: <i>Roseiflexaceae</i>	3.65
BS	<i>Desemzia</i>	P: <i>Firmicutes</i> ; C: <i>Bacilli</i> ; F: <i>Carnobacteriaceae</i>	23.88
	<i>Marinilactibacillus</i>	P: <i>Firmicutes</i> ; C: <i>Bacilli</i> ; F: <i>Carnobacteriaceae</i>	17.84
	DSSF69	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Alphaproteobacteria</i> ; F: <i>Sphingomonadaceae</i>	4.67
	<i>Pseudohongiella</i>	P: <i>Proteobacteria</i> ; C: <i>Gammaproteobacteria</i> ; F: <i>Pseudohongiellaceae</i>	2.01
	<i>Stackebrandtia</i>	P: <i>Actinobacteriota</i> ; C: <i>Actinobacteria</i> ; F: <i>Micromonosporaceae</i>	1.46

The percentages indicate the proportion of specific species among total endemic species. P: Phylum; C: Class; F: Family.

2.4 不同部位细菌群落 β 多样性分析

对刺山柑各部位样本进行主坐标分析 (principal co-ordinates analysis, PCoA), 结果如图 5A 所示, PC1 为 43.01%, PC2 为 17.83%, 共解释了细菌群落结构差异的 60.84%。植物组织样本之间的距离较近, 表明两样本群落结构组成相似, 植物组织样本与土壤样本间的距离较远, 说明植物组织和土壤样本的群落组成具有明显差异, 同时根际土壤和非根际土壤间也具有较大差异。等级聚类分析(图 5B)显示在 OTU 水平上, 植物组织样本与土壤样本分为 2 支, 果实与茎样本聚为一支, 根际土壤和非根际土壤聚为一支, 可得知刺山柑果实与茎的内生细菌群落结构具有较高的相似性, 根际土壤与非根际土壤细菌群落结构具有一定的相性, 但植物组织样本与土壤样本之间差异较大。

2.5 不同部位物种差异分析

本研究采用 LEfSe 分析, 线性判别分析(line discriminant analysis, LDA) >4 , 进行分析不同部

位中存在显著差异的物种。由图 6 可看出, 在门、纲、目水平上, 变形菌门、 γ -变形菌纲、 β -变形菌目(*Betaproteobacteriales*)特异富集于果实中; 肠杆菌目(*Enterobacteriales*)特异富集于茎中; *Patescibacteria*、绿弯菌门、酸杆菌门、绿弯菌纲(*Chloroflexia*)、厌氧绳菌纲(*Anaerolineae*)、根瘤菌目(*Rhizobiales*)、黏细菌目(*Myxococcales*)、假诺卡氏菌目(*Pseudonocardiales*)和链霉菌目(*Streptomycetales*)特异富集于根际土壤中; 非根际土壤中的生物标记物为放线菌门、放线菌纲、微球菌目(*Micrococcales*)、链孢囊菌目(*Streptosporangiales*)和噬纤维菌目(*Cytophagales*)。

在属水平, 微小杆菌属为果实中的生物标记物; 根际土壤中的生物标记物为微枝形杆菌属、剑菌属(*Ensifer*)、类芽孢杆菌属、*Lechevalieria* 和链霉菌属; 非根际土壤中的生物标记物为芽孢杆菌属、节杆菌属、库克菌属。相比较而言, 土壤样本中的生物标记物较多, 这与土壤中细菌群落丰富度高、物种多样性高有关。

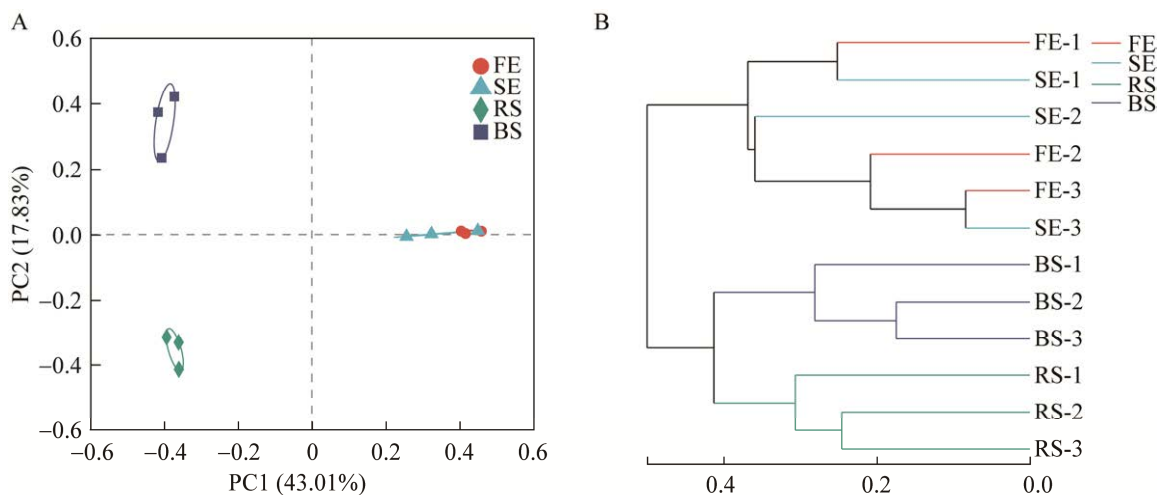


图 5 基于 Bray-Curtis 距离的细菌群落结构主坐标(PCoA)分析(A)和样本等级聚类树(B)

Figure 5 Bacterial community structure assessed by principal coordinate analysis (PCoA) (A) based on Bray-Curtis distance and hierarchical cluster tree (B).

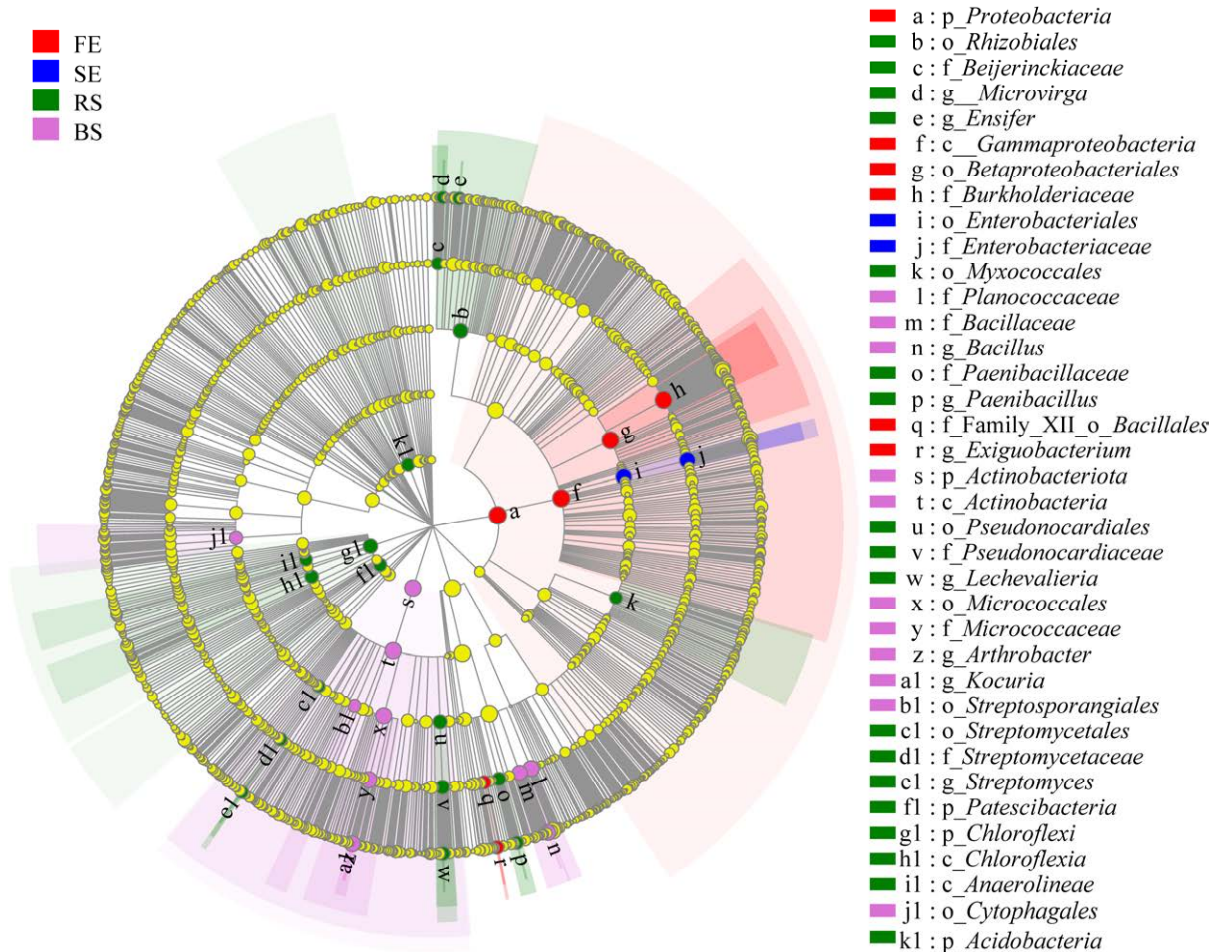


图 6 不同部位细菌群落的 LefSe 分析

Figure 6 LefSe analysis of bacterial communities in different parts. Classification level of tree diagrams is from phylum to genus. Node size indicates the relative abundances of each order. Different colored nodes indicate microorganisms that are significantly enriched in the corresponding group and have a significant effect on the differences between groups. Yellowish nodes indicate microorganisms that are not significantly different in any of the different groups.

3 讨论

本研究利用 16S rRNA 基因测序技术对刺山柑地上部植物组织(果实和茎)和地下部土壤(根际土壤和非根际土壤)细菌群落结构进行分析。 α 多样性分析表明,土壤细菌群落的多样性和丰富度均高于植物组织,根际土壤高于非根际土壤,且根际土壤的细菌多样性和丰富度最高。在杨树^[25]、番茄^[26]的细菌微生物组的研究中也发现

类似的结果。研究表明,这与植物的根沉积和根分泌有关,因为这些过程可以促进细菌群落在根际土壤和根表面聚集和定殖,从而形成独特、高度丰富和多样的根际微生物群落^[27]。根际土壤是植物与外界环境互作的微环境,在根际环境中进行着的各种复杂的相互作用(植物根系与根系、根系与昆虫、根系与微生物)塑造了根际土壤微生物丰富的多样性^[28]。内生菌在植物中定殖是一个连续的过程,一般从植物根际开始,在

根表面和根内部定殖后,有能力的内生菌可以移动到植物茎、叶等地上部分^[29],只有相对较少的类群能够适应内生环境^[30]。对于根区,细菌群落多样性由根际向根面和根内递减,该现象在水稻^[31]和大豆^[32]中已被证明,由此认为细菌由土壤向根内定殖的过程存在分层过滤机制^[33];有研究者将美洲黑杨^[34]和构树^[35]的研究从根区扩展到树冠,发现这种机制同样适用于木本植物。故刺山柑根际土壤的细菌群落丰富度和多样性高于非根际土壤,也高于植物内生菌群。此外,植物不同部位的养分水平、生物和非生物因子具有一定的差异,这也可能导致不同部位细菌群落多样性的不同^[8]。

植物各部分微生物群落与植物之间形成互利共生关系。在调节植物生长代谢和抗逆性方面发挥重要作用。通过检测分析,在门水平上,刺山柑植物组织和土壤样本中的细菌群落中以变形菌门、厚壁菌门、放线菌门为优势类群,此结果与前人的研究结果一致^[36-38],说明刺山柑细菌群落与目前已测的大部分植物一样,门水平的组成相对稳定。研究表明,变形菌门、厚壁菌门和放线菌门在参与宿主代谢和维持内生微生物区系的稳定性方面起着关键作用^[39-40]。在大多数情况下,变形菌门可以存活、繁殖并且占优势,因为它们的外膜主要由脂多糖组成,可以保护它们的内部遗传物质免受外部干预^[41]。放线菌门在宿主的病原体防御和生长调节中发挥作用^[42]。此外,放线菌可以产生多种生物活性物质,由此引起了制药行业的极大兴趣^[43]。据统计,目前有 10 000 多种抗生素是由微生物产生的,其中一半以上来自放线菌^[44]。厚壁菌门可生活在极端环境中,因其具有较厚的细胞壁,且多数能产生芽孢^[45]。绿弯菌门、酸杆菌门和蓝细菌门主要分布于根际土壤中。绿弯菌门可以利用光能在高温下将有机物转化为能量^[46],这可能表明,

一些丰度较少的细菌门是由刺山柑对生物胁迫、非生物胁迫、不同营养条件和植物免疫的反应引起的。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^[47]。蓝细菌门在环境中分布广泛,它们可以利用自身的 α -叶绿素进行光合作用^[48],既可以固定氮,也可以通过反硝化等地球化学循环过程将氮转化为气体。蓝细菌门还能改善土壤质量,促进土壤碳氮循环^[49]。这些细菌群落在刺山柑的生长发育和抗逆性方面发挥着重要作用。

从热图可以看出刺山柑植物组织和土壤样本中细菌群落在属分类水平上的差异。这种现象在攀枝花苏铁、玉米、小麦和大麦中都有报道,其中植物组织生态位的分化可以影响微生物群的多样性和组成^[50-52]。进一步分析表明,刺山柑植物组织中显著富集的属有无色杆菌属、欧文氏菌属、肠球菌属、微小杆菌属、乳杆菌属和克雷伯氏菌属。而在另一种药用植物牛至中,丰度较高的菌属包括芽孢杆菌属、埃希氏杆菌属 (*Escherichia*)、不动杆菌属 (*Acinetobacter*) 和副链杆菌属 (*Paralkalibacillus*)^[53]。此外,在对胡杨植物组织内生细菌的研究中发现芽孢杆菌属为其优势属^[54],女贞叶片和茎中的优势菌属为红球菌属 (*Rhodococcus*) 和青枯雷尔氏菌属 (*Ralstonia*)^[33]均不同于本文的研究结果。这可能是由于内生细菌的群落结构和组成受多种因素影响,其中包括生物(宿主植物)和非生物因素(地理环境)^[55]。在刺山柑植物组织的优势属中,欧文氏菌属的一些物种会引起许多重要经济作物的病害,如在患软腐病的芹菜中分离出属于欧文氏菌属的菌株^[56],在患感柑橘黄龙病的长春花植株的内生菌中欧文氏菌属为其优势菌群^[57]。此外,研究发现 *Erwinia carotovora* 是马铃薯茎

腐病的病原体^[58]。生菜软腐病的致病菌为 *Erwinia persicina*^[59]，与此同时它还是导致紫花苜蓿萎焉的致病因子^[56]。乳杆菌属通过产生促进植物生长和抑制病原体生长的次级代谢产物，对植物健康具有重要的作用^[60]，且乳杆菌属菌株已经被广泛用作中药材有效成分的转化^[61]。研究发现，克雷伯氏菌属菌株可以产生一种叫作 kribellosides 的化合物，该化合物可以抑制酿酒酵母的活性^[62]。此外还发现，克雷伯氏菌属菌株可作为一种抑制剂，减少铜绿假单胞菌生物膜的形成^[63]。刺山柑根际土壤中显著富集的属为游动球菌属、库克菌属、芽孢杆菌属；非根际土壤中显著富集的属为马赛菌属和类芽孢杆菌属。其中，芽孢杆菌属是目前应用范围最广的农用微生物菌剂，主要具有植物促生、防治病虫害等功效，马赛菌属不仅能合成多种次生代谢产物，还能促进植物生长、溶解磷、降解菲和提高作物耐盐性的功能^[64]，同时还具有耐重金属作用，在土壤修复邻域、化工和医药生产等邻域具有巨大的应用潜力^[65]。

4 结论

初步分析了药用植物刺山柑植物组织和土壤中的细菌群落组成和结构的差异，结果表明土壤中细菌的多样性和丰富度均高于植物组织，刺山柑不同部位的细菌群落组成不同。该研究有助于填补对于刺山柑植物微生物群缺乏科学认识的空白，为进一步探究药用植物不同部位的代谢差异奠定基础，且为以后挖掘刺山柑的功能研究和利用提供准确的微生物信息。

参考文献

- [1] ZHANG YJ, HU HW, CHEN QL, SINGH BK, YAN H, CHEN DL, HE JZ. Transfer of antibiotic resistance from manure-amended soils to vegetable microbiomes[J]. *Environment International*, 2019, 130: 104912.
- [2] VANDENKOORNHUYSE P, QUAISER A, DUHAMEL M, LE van A, DUFRESNE A. The importance of the microbiome of the plant holobiont[J]. *New Phytologist*, 2015, 206(4): 1196-1206.
- [3] EMAMI S, ALI ALIKHANI H, ALI POURBABAEI A, ETESAMI H, SARMADIAN F, MOTESSHAREZADEH B. Effect of rhizospheric and endophytic bacteria with multiple plant growth promoting traits on wheat growth[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(19): 19804-19813.
- [4] 沙月霞. 不同水稻组织内生细菌的群落多样性[J]. *微生物学报*, 2018, 58(12): 2216-2228. SHA YX. Diversity of bacterial endophytic community in different rice tissues[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(12): 2216-2228 (in Chinese).
- [5] MATSUMOTO H, FAN XY, WANG Y, KUSSTATSCHER P, DUAN J, WU SL, CHEN SL, QIAO K, WANG YL, MA B, ZHU GN, HASHIDOKO Y, BERG G, CERNAVA T, WANG MC. Bacterial seed endophyte shapes disease resistance in rice[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(1): 60-72.
- [6] 王桥美, 严亮, 杨瑞娟, 彭文书, 季爱兵, 刘丽, 张文杰, 胡先奇. 普洱地区茶叶内生细菌与根际土壤细菌群落结构分析[J]. *微生物学报*, 2022, 62(2): 703-714. WANG QM, YAN L, YANG RJ, PENG WS, JI AB, LIU L, ZHANG WJ, HU XQ. Analysis on the community structure of bacteria in tea leaves and rhizosphere soil in Pu'er[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(2): 703-714 (in Chinese).
- [7] BRADER G, COMPANT S, MITTER B, TROGNITZ F, SESSITSCH A. Metabolic potential of endophytic bacteria[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2014, 27: 30-37.
- [8] TRIVEDI P, LEACH JE, TRINGE SG, SA TM, SINGH BK. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607-621.
- [9] WANG ZT, LI T, WEN XX, LIU Y, HAN J, LIAO YC, DEBRUYN JM. Fungal communities in rhizosphere soil under conservation tillage shift in response to plant growth[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1301.

- [10] SHETEIWY MS, ALI DFI, XIONG YC, BRESTIC M, SKALICKY M, ALHAJ HAMOUD Y, ULHASSAN Z, SHAGHALEH H, ABDELGAWAD H, FAROOQ M, SHARMA A, EL-SAWAH AM. Physiological and biochemical responses of soybean plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium* under drought stress[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 1-21.
- [11] VILLALOBOS-FLORES LE, DAVID ESPINOSA-TORRES S, HERNÁNDEZ-QUIROZ F, PIÑA-ESCOBEDO A, CRUZ-NARVÁEZ Y, VELÁZQUEZ-ESCOBAR F, SÜSSMUTH R, GARCÍA-MENA J. The bacterial and fungal microbiota of the Mexican Rubiaceae family medicinal plant *Bouvardia ternifolia*[J]. Microbial Ecology, 2022, 84(2): 510-526.
- [12] ROMEO V, ZIINO M, GIUFFRIDA D, CONDURSO C, VERZERA A. Flavour profile of capers (*Capparis spinosa* L.) from the eolian archipelago by HS-SPME/GC-MS[J]. Food Chemistry, 2007, 101(3): 1272-1278.
- [13] RIVERA D, INOCENCIO C, OBON C, ALCARAZ F. Review of food and medicinal uses of *Capparis* L. subgenus *Capparis* (*Capparidaceae*)[J]. Economic Botany, 2003, 57(4): 515-534.
- [14] RAJHI I, HERNANDEZ-RAMOS F, ABDERRABBA M, BEN DHIA MT, AYADI S, LABIDI J. Antioxidant, antifungal and phytochemical investigations of *Capparis spinosa* L.[J]. Agriculture, 2021, 11(10): 1025.
- [15] QIN D, YOU C, LAN WY, WANG YM, YU BH, PENG YJ, XU JR, DONG JY. Microbial assemblages of Schisandraceae plants and the correlations between endophytic species and the accumulation of secondary metabolites[J]. Plant and Soil, 2023, 483(1/2): 85-107.
- [16] 张立运, 杨春. 保护风蚀地的刺山柑[J]. 植物杂志, 2004(1): 3-4.
ZHANG LY, YANG C. 保护风蚀地的刺山柑[J]. Plants, 2004(1): 3-4 (in Chinese).
- [17] 刘静. 刺山柑解剖结构与根际 VA 真菌对其干旱环境适应性的研究[D]. 石河子: 石河子大学硕士学位论文, 2013.
LIU J. Study on anatomical structure of *Capparis spinosa* and adaptability of rhizosphere VA fungi to its arid environment[D]. Shihezi: Master's Thesis of Shihezi University, 2013 (in Chinese).
- [18] BAI Y, MÜLLER DB, SRINIVAS G, GARRIDO-OTER R, POTTHOFF E, ROTT M, DOMBROWSKI N, MÜNCH PC, SPAEPEN S, REMUS-EMSERMANN M, HÜTTEL B, MCHARDY AC, VORHOLT JA, SCHULZE-LEFERT P. Functional overlap of the *Arabidopsis* leaf and root microbiota[J]. Nature, 2015, 528(7582): 364-369.
- [19] 顾美英, 古丽尼沙·沙依木, 张志东, 朱静, 刘晓静, 唐琦勇, 欧提库尔·玛合水提, 宋素琴, 冯雷, 唐光木, 徐万里. 黑果枸杞不同组织内生细菌群落多样性[J]. 微生物学报, 2021, 61(1): 152-166.
GU MY, SHAYIMU G, ZHANG ZD, ZHU J, LIU XJ, TANG QY, MAHMUT O, SONG SQ, FENG L, TANG GM, XU WL. Diversity and function analysis of endophytic bacterial community in different tissues of *Lycium ruthenicum* Murr[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(1): 152-166 (in Chinese).
- [20] BULGARELLI D, SCHLAEPI K, SPAEPEN S, van THEMAAT EVL, SCHULZE-LEFERT P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2013, 64: 807-838.
- [21] XU N, TAN GC, WANG HY, GAI XP. Effect of biochar additions to soil on nitrogen leaching, microbial biomass and bacterial community structure[J]. European Journal of Soil Biology, 2016, 74: 1-8.
- [22] WANG Q, GARRITY GM, TIEDJE JM, COLE JR. Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2007, 73(16): 5261-5267.
- [23] SCHLOSS PD, WESTCOTT SL, RYABIN T, HALL JR, HARTMANN M, HOLLISTER EB, LESNIEWSKI RA, OAKLEY BB, PARKS DH, ROBINSON CJ, SAHL JW, STRES B, THALLINGER GG, van HORN DJ, WEBER CF. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(23): 7537-7541.
- [24] SEGATA N, IZARD J, WALDRON L, GEVERS D, MIROPOLSKY L, GARRETT WS, HUTTENHOWER C. Metagenomic biomarker discovery and explanation[J]. Genome Biology, 2011, 12(6): R60.

- [25] BECKERS B, OP DE BEECK M, WEYENS N, BOERJAN W, VANGRONSVELD J. Structural variability and niche differentiation in the rhizosphere and endosphere bacterial microbiome of field-grown poplar trees[J]. *Microbiome*, 2017, 5(1): 1-17.
- [26] ROMERO FM, MARINA M, PIECKENSTAIN FL. The communities of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) leaf endophytic bacteria, analyzed by 16S-ribosomal RNA gene pyrosequencing[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2014, 351(2): 187-194.
- [27] BAIS HP, WEIR TL, PERRY LG, GILROY S, VIVANCO JM. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 233-266.
- [28] YU L, NICOLAISEN M, LARSEN J, RAVNSKOV S. Molecular characterization of root-associated fungal communities in relation to health status of *Pisum sativum* using barcoded pyrosequencing[J]. *Plant and Soil*, 2012, 357(1/2): 395-405.
- [29] 王珊珊, 刘佳萌, 孙晶, 贾宁, 金诺, 刘佳妮, 范蓓, 王凤忠. 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[J]. *微生物学报*, 2021, 61(12): 4006-4025.
WANG SS, LIU JM, SUN J, JIA N, JIN N, LIU JN, FAN B, WANG FZ. Diversity and antibacterial activity of endophytic bacteria in roots and stems of *Dendrobium officinale* with different cultivation patterns[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(12): 4006-4025 (in Chinese).
- [30] AFZAL I, SHINWARI ZK, SIKANDAR S, SHAHZAD S. Plant beneficial endophytic bacteria: mechanisms, diversity, host range and genetic determinants[J]. *Microbiological Research*, 2019, 221: 36-49.
- [31] EDWARDS J, JOHNSON C, SANTOS-MEDELLÍN C, LURIE E, PODISHETTY NK, BHATNAGAR S, EISEN JA, SUNDARESAN V. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(8): E911-E920.
- [32] XIAO X, CHEN WM, ZONG L, YANG J, JIAO S, LIN YB, WANG ET, WEI GH. Two cultivated legume plants reveal the enrichment process of the microbiome in the rhizocompartments[J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26(6): 1641-1651.
- [33] 李斌, 史鸿翔, 刘兰兰, 张欣, 杨璞, 陈航, 冯颖, 陈晓鸣. 园林植物女贞不同生态位细菌群落结构及其多样性[J]. *微生物学报*, 2022, 62(2): 686-702.
LI B, SHI HX, LIU LL, ZHANG X, YANG P, CHEN H, FENG Y, CHEN XM. Structure and diversity of bacterial community in different niches of garden plant *Ligustrum lucidum* Ait[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(2): 686-702 (in Chinese).
- [34] CREGGER MA, VEACH AM, YANG ZK, CROUCH MJ, VILGALYS R, TUSKAN GA, SCHADT CW. The *Populus* holobiont: dissecting the effects of plant niches and genotype on the microbiome[J]. *Microbiome*, 2018, 6(1): 1-14.
- [35] CHEN PL, ZHAO ML, TANG F, HU YM, PENG XJ, SHEN SH. The effect of plant compartments on the *Broussonetia papyrifera*-associated fungal and bacterial communities[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2020, 104(8): 3627-3641.
- [36] MAIDA I, CHIellini C, MENGONI A, BOSI E, FIRENZUOLI F, FONDI M, FANI R. Antagonistic interactions between endophytic cultivable bacterial communities isolated from the medicinal plant *Echinacea purpurea*[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(8): 2357-2365.
- [37] SUÁREZ-MORENO ZR, VINCHIRA-VILLARRAGA DM, VERGARA-MORALES DI, CASTELLANOS L, RAMOS FA, GUARNACCIA C, DEGRASSI G, VENTURI V, MORENO-SARMIENTO N. Plant-growth promotion and biocontrol properties of three *Streptomyces* spp. isolates to control bacterial rice pathogens[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 290.
- [38] 魏玉倩, 陈健鑫, 郑艳玲, 竺永金, 周媛婷, 马焕成, 伍建榕. 不同种苏铁珊瑚状根内生微生物多样性及适应性研究[J]. *微生物学报*, 2022, 62(7): 2835-2849.
WEI YQ, CHEN JX, ZHENG YL, ZHU Yongjin, ZHOU YT, MA HC, WU JR. Diversity and adaptability of endophytic microorganisms in coralloid roots of different species of *Cycas*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(7): 2835-2849 (in Chinese).
- [39] BASHIR S, IQBAL A, HASNAIN S. Comparative analysis of endophytic bacterial diversity between two varieties of sunflower *Helianthus annuus* with their

- PGP evaluation[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2020, 27(2): 720-726.
- [40] MÜLLER H, BERG C, LANDA BB, AUERBACH A, MOISSEL-EICHINGER C, BERG G. Plant genotype-specific archaeal and bacterial endophytes but similar *Bacillus* antagonists colonize Mediterranean olive trees[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 138.
- [41] WHALLEY WR, RISELEY B, LEEDS-HARRISON PB, BIRD NRA, LEECH PK, ADDERLEY WP. Structural differences between bulk and rhizosphere soil[J]. European Journal of Soil Science, 2005, 56(3): 353-360.
- [42] COOMBS JT, FRANCO CMM. Isolation and identification of *Actinobacteria* from surface-sterilized wheat roots[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(9): 5603-5608.
- [43] JANARDHAN A, KUMAR AP, VISWANATH B, SAIGOPAL DVR, NARASIMHA G. Production of bioactive compounds by actinomycetes and their antioxidant properties[J]. Biotechnology Research International, 2014, 2014: 1-8.
- [44] TURBYVILLE TJ, WIJERATNE EMK, WHITESSELL L, LESLIE GUNATILAKA AA. The anticancer activity of the fungal metabolite terrecyclic acid A is associated with modulation of multiple cellular stress response pathways[J]. Molecular Cancer Therapeutics, 2005, 4(10): 1569-1576.
- [45] GALPERIN MY. Genome diversity of spore-forming firmicutes[J]. Microbiology Spectrum, 2013, 1(2): TBS-15.
- [46] KRZMARZICK MJ, CRARY BB, HARDING JJ, OYERINDE OO, LERI AC, MYNENI SCB, NOVAK PJ. Natural niche for organohalide-respiring *Chloroflexi*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(2): 393-401.
- [47] CASTRO HF, CLASSEN AT, AUSTIN EE, NORBY RJ, SCHADT CW. Soil microbial community responses to multiple experimental climate change drivers[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2010, 76(4): 999-1007.
- [48] ACINAS SG, HAVERKAMP THA, HUISMAN J, STAL LJ. Phenotypic and genetic diversification of *Pseudanabaena* spp. (cyanobacteria)[J]. The ISME Journal, 2009, 3(1): 31-46.
- [49] XU HJ, WANG XH, LI H, YAO HY, SU JQ, ZHU YG. Biochar impacts soil microbial community composition and nitrogen cycling in an acidic soil planted with rape[J]. Environmental Science & Technology, 2014, 48(16): 9391-9399.
- [50] ZHENG Y, GONG X. Niche differentiation rather than biogeography shapes the diversity and composition of microbiome of *Cycas panzhihuaensis*[J]. Microbiome, 2019, 7(1): 1-19.
- [51] XIONG C, HE JZ, SINGH BK, ZHU YG, WANG JT, LI PP, ZHANG QB, HAN LL, SHEN JP, GE AH, WU CF, ZHANG LM. Rare taxa maintain the stability of crop mycobiomes and ecosystem functions[J]. Environmental Microbiology, 2021, 23(4): 1907-1924.
- [52] XIONG C, ZHU YG, WANG JT, SINGH B, HAN LL, SHEN JP, LI PP, WANG GB, WU CF, GE AH, ZHANG LM, HE JZ. Host selection shapes crop microbiome assembly and network complexity[J]. New Phytologist, 2021, 229(2): 1091-1104.
- [53] 高磊, 刘永红, 马金彪, Osama Abdalla Abdelshafy Mohamad, 李文均, 李丽. 新疆药用植物牛至内生细菌多样性与抗菌活性[J]. 微生物学通报, 2021, 48(4): 1140-1150.
- GAO L, LIU YH, MA JB, MOHAMAD OAA, LI WJ, LI L. Diversity and antagonistic effect of endophytic bacteria isolated from *Origanum vulgare* L. in Xinjiang[J]. Microbiology China, 2021, 48(4): 1140-1150 (in Chinese).
- [54] 杨多, 岳海涛, 伍杰毅, 赵鲁玉, 邢祥祥, 郭飞, 杨洁. 胡杨叶片及韧皮部内生细菌多样性及生物学功能分析[J]. 微生物学报, 2022, 62(1): 213-226.
- YANG D, YUE HT, WU JY, ZHAO LY, XING XX, GUO F, YANG J. Diversity and biological function of endophytic bacteria in *Populus euphratica* leaves and phloem[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2022, 62(1): 213-226 (in Chinese).
- [55] WU W, CHEN WH, LIU SY, WU JJ, ZHU YT, QIN LP, ZHU B. Beneficial relationships between endophytic bacteria and medicinal plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 646146.
- [56] WANG JH, HAN WX, PAN Y, ZHANG D, ZHAO DM, LI Q, ZHU JH, YANG ZH. First report of *Erwinia persicina* causing stalk rot of celery in China[J]. Plant Disease, 2022, 106(5): 1514.
- [57] 李佳, 王中康, 谢攀, 吴东, 殷幼平. 长春花内生细菌多样性与柑橘黄龙病菌的相关性[J]. 微生物学报, 2012, 52(4): 489-497.

- LI J, WANG ZK, XIE P, WU D, YIN YP. Endophytic bacterial community analysis of *Catharanthus roseus* and its association with huanglongbing pathogen[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2012, 52(4): 489-497 (in Chinese).
- [58] NEWTON JA, FRAY RG. Integration of environmental and host-derived signals with quorum sensing during plant-microbe interactions[J]. *Cellular Microbiology*, 2004, 6(3): 213-224.
- [59] CANIK OREL D. *Erwinia persicina* as the new causal agent of lettuce soft rot[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2020, 158(1): 223-235.
- [60] DARANAS N, ROSELLÓ G, CABREFIGA J, DONATI I, FRANCÉS J, BADOSA E, SPINELLI F, MONTESINOS E, BONATERRA A. Biological control of bacterial plant diseases with *Lactobacillus plantarum* strains selected for their broad-spectrum activity[J]. *Annals of Applied Biology*, 2019, 174(1): 92-105.
- [61] 艾素, 汤伟, 郭若琳, 李纪前, 杨梧, 何增国. 微生物发酵中草药及其活性物质的研究进展[J]. *中国中药杂志*, 2019, 44(6): 1110-1118.
- AI S, TANG W, GUO RL, LI JQ, YANG W, HE ZG. Research progress on Chinese herbal medicine fermentation and profile of active substances derived[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2019, 44(6): 1110-1118 (in Chinese).
- [62] IGARASHI M, SAWA R, YAMASAKI M, HAYASHI C, UMEKITA M, HATANO M, FUJIWARA T, MIZUMOTO K, NOMOTO A. Kribbelosides, novel RNA 5'-triphosphatase inhibitors from the rare actinomycete *Kribbella* sp. MI481-42F₆[J]. *The Journal of Antibiotics*, 2017, 70(5): 582-589.
- [63] KIM YG, LEE JH, KIM CJ, LEE JC, JU YJ, CHO MH, LEE J. Antibiofilm activity of *Streptomyces* sp. BFI 230 and *Kribbella* sp. BFI 1562 against *Pseudomonas aeruginosa*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2012, 96(6): 1607-1617.
- [64] KRISHNAMOORTHY R, KIM K, SUBRAMANIAN P, SENTHILKUMAR M, ANANDHAM R, SA T. Arbuscular mycorrhizal fungi and associated bacteria isolated from salt-affected soil enhances the tolerance of maize to salinity in coastal reclamation soil[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2016, 231: 233-239.
- [65] 杨恩东, 崔丹曦, 汪维云. 马赛菌属细菌研究进展[J]. *微生物学通报*, 2019, 46(6): 1537-1548.
- YANG ED, CUI DX, WANG WY. Research progress on the genus *Massilia*[J]. *Microbiology China*, 2019, 46(6): 1537-1548 (in Chinese).