

研究报告

不同品种桃树根部内生细菌群落结构、多样性及功能分析

崔博飞¹, 刘辰宇¹, 刘悦萍^{1,2}, 谈昕煜^{*3}

1 北京农学院 生物与资源环境学院, 北京 100096

2 农业农村部华北都市农业重点实验室, 北京 102206

3 中国科学院微生物研究所 微生物资源前期开发国家重点实验室, 北京 100101

崔博飞, 刘辰宇, 刘悦萍, 谈昕煜. 不同品种桃树根部内生细菌群落结构、多样性及功能分析[J]. 微生物学通报, 2024, 51(12): 5141-5158.

CUI Bofei, LIU Chenyu, LIU Yueping, TAN Xinyu. Structures, diversity, and functions of endophytic bacterial communities in the roots of different peach varieties[J]. Microbiology China, 2024, 51(12): 5141-5158.

摘要:【背景】桃树的根部内生细菌群落具有促进植物生长和抗逆性的潜力。研究这些微生物群落的组成和功能可以进一步挖掘内生菌在桃树根部生长发育中的作用, 可为后续微生物资源开发和利用提供参考。【目的】分析不同品种桃树根部的内生细菌群落的组成、多样性和功能, 为进一步研究桃树与内生菌之间共生关系奠定基础。【方法】采用 16S rRNA 基因扩增子测序技术, 并运用多种生物信息学方法进行数据分析, 对北京市平谷区国桃基地 7 个不同品种桃树根内生细菌进行群落组成、多样性分析、LEfSe 分析和 PICRUST2 功能预测。【结果】发现不同品种桃树的根部内生细菌群落在红毛桃、白毛桃和黄肉桃中的组成存在显著差异。主要优势菌门为放线菌门 (*Actinobacteriota*)、变形菌门 (*Proteobacteria*) 和厚壁菌门 (*Firmicutes*), 其中放线菌门在大部分样品中占优势地位。微生物群落多样性分析显示, 品种间的 Shannon、Simpson 指数差异显著, 表明不同桃品种根内生菌的多样性存在差异性, 并较复杂。LEfSe 分析识别了与特定品种相关的根内生菌标志物, 例如双歧杆菌属 (*Bifidobacterium*) 在红毛桃和白毛桃中具有较高相对丰度。PICRUST2 功能预测表明, 内生细菌生物学功能在不同红毛桃品种间差异较大, 主要参与碳水化合物代谢和氨基酸代谢, 展示了内生菌群对宿主植物生理功能的潜在影响。【结论】本研究揭示了不同品种桃树根部内生细菌群落的组成、多样性和功能, 拓宽了对桃树内生菌的认识, 为后续桃树内生菌资源的开发利用奠定了基础。

关键词: 内生细菌群落; 功能预测; 桃树根部; 微生物多样性

资助项目: 重庆德勤公益基金会-北京农学院平谷区低碳循环农业示范项目(01226)

This work was supported by the Chongqing Deloitte Charity Foundation-Beijing Agricultural College Pinggu District Low-carbon Recycling Agriculture Demonstration Project (01226).

*Corresponding author. E-mail: tanxy@im.ac.cn

Received: 2024-05-27; Accepted: 2024-07-17; Published online: 2024-08-26

Structures, diversity, and functions of endophytic bacterial communities in the roots of different peach varieties

CUI Bofei¹, LIU Chenyu¹, LIU Yueping^{1,2}, TAN Xinyu^{*3}

1 College of Bioscience and Resource Environment, Beijing University of Agriculture, Beijing 100096, China

2 Key Laboratory for Northern Urban Agriculture of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 102206, China

3 State Key Laboratory of Microbial Resources, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: **[Background]** Endophytic bacterial communities in the roots of peach plants have the potential to promote plant growth and enhance stress resistance. Studying the structures and functions of these microbial communities can reveal the role of endophytes in peach root growth and development. The results can serve the subsequent development and utilization of microbial resources. **[Objective]** To study the structures, diversity, and functions of endophytic bacterial communities in the roots of different peach varieties, laying a foundation for further research on the relationship between peach plants and endophytes. **[Methods]** We employed 16S rRNA gene amplicon sequencing to study the community structure and diversity of endophytic bacteria in the roots of seven different peach varieties in the National Peach Base in Pinggu District, Beijing. Furthermore, we performed linear discriminant analysis effect size (LEfSe) and used PICRUST2 for function prediction. **[Results]** Significant differences existed in the structures of endophytic bacterial communities in the roots among red-skin, white-skin, and yellow-fleshed peach varieties. The dominant phyla were *Actinobacteriota*, *Proteobacteria*, and *Firmicutes*, with *Actinobacteriota* being predominant in most samples. The Shannon and Simpson indices of the bacterial communities were significantly different among the varieties, indicating the varied and complex diversity of root endophytes among different peach varieties. LEfSe identified the root endophyte biomarkers associated with peach varieties, such as *Bifidobacterium*, which had higher relative abundance in red-skin and white-skin peach varieties. The endophytic bacteria showcased varied biological functions among different red-skin peach varieties, mainly participating in carbohydrate and amino acid metabolism, which highlighted the potential impact of endophytic bacteria on the physiological functions of host plants. **[Conclusion]** This study revealed the structures, diversity, and functions of endophytic bacterial communities in the roots of different peach varieties, enriching our knowledge and laying a foundation for the development and utilization of endophytic bacterial resources in peach plants. **Keywords:** endophytic bacterial community; functional prediction; peach tree roots; microbial diversity

桃(*Prunus persica*)是一种蔷薇科(*Rosaceae*)的果树,其栽培历史可追溯至中国数千年前。桃树属于落叶小乔木,高度在2–6 m之间。根据果

肉的颜色,桃果实可分为白肉桃、黄肉桃和红肉桃;根据果实的硬度,桃果实可分为溶质桃和硬桃。桃果外皮可以呈现毛茸状或光滑,果实内富

含酚类化合物、类胡萝卜素和维生素等化合物, 这些成分对人体健康十分有益, 有助于维持身体的正常代谢和抵抗一些疾病^[1]。桃是一类营养价值丰富的水果。果树根在植物体中承担着极其重要的功能, 是吸收水分、养分和氧气的重要器官, 并且还能为植物提供必要的支撑和稳定性, 此外果树根还是贮藏营养物质的主要器官, 为果树的下一年生长和能量消耗提供保障^[2-3]。

在植物的各种组织和器官内部存在一类被称为内生菌的微生物, 内生菌能够在植物的根、茎和种子中定殖, 与植物形成共生关系, 在植物生命周期的某个或全部阶段与其共同生活^[4-5], 而不对植物产生明显的有害影响^[6-7]; 内生菌能够为植物带来多方面的益处, 包括促进生长、增强抗逆性和提高病害抵抗力等^[6,8-9]。Shah 等^[10]从 3 种小麦品种的种子中分离得到 5 株内生细菌, 发现所筛选的菌株显示出不同水平的过氧化氢酶活性、氮同化、磷溶解能力, 以及吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)和铁载体的产生能力, 表现出对植物的生长促进能力, 有些内生菌则表现出较强的早盐胁迫抗性。Verma 等^[11]从入侵的芦苇种子中分离出 9 株内生细菌, 获得一株对尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)具有强烈抑制作用的菌株。研究人员在对根内生菌的研究中也发现相似的现象, 从大蒜根部分离出的内生菌对大蒜幼苗生长表现出促进作用^[12]。Andrade 等^[13]的研究发现从兰花根和叶中分离的内生菌具有明显的固氮、IAA 和铁载体产生的能力。Eke 等^[14]的研究证实大戟科植物根、茎、叶中分离出的解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)具有显著的生物防治能力。这些研究表明, 植物与内生菌之间的共生对植物的生长和健康具有重要意义。

现代分子技术, 特别是高通量测序技术, 已经在不同植物的微生物群落组成和结构的研

究中发挥了重要作用^[15-16]。相较于传统的培养方法, 高通量测序技术可深入了解植物内生细菌群落的组成和多样性, 具有快速、准确的优势。本研究采用 16S rRNA 基因扩增子测序的方法, 对北京市平谷区刘家店镇国桃基地内 7 种不同品种桃树根部内生细菌进行了微生物组测序, 并进行群落组成、多样性分析、线性判别分析效应大小(linear discriminant analysis effect size, LEfSe)分析和功能预测, 探讨不同品种桃树根部微生物群落的结构和功能; 增强桃树根部微生物与树体生长的关系认识。本研究可为后续桃树根部微生物群落功能的研究提供理论支持, 促进内生菌资源的开发利用。

1 材料与方 法

1.1 采样地点

本研究样品采集地点在北京市平谷区刘家店镇国桃基地, 经纬度为 40°14'520"N 和 117°01'309"E, 属于温带大陆性季风气候, 年平均气温为 11.7 °C, 平均风速 1.56 m/s, 平均相对湿度 59%, 年均降水量 626 mm, 年降水日数 70 d 左右。

1.2 样品采集及表面处理

于 2023 年 7 月至 9 月, 在果园中选择 7 个不同品种的桃树进行根系采样(表 1); 不同品种桃树所对应土壤理化性质来源于实验室已有数据(表 2)。这些土壤理化性质的测定方法遵循相关标准进行, 酸碱度的测定采用 HJ 962—2018 标准, 有机质含量的测定采用 NY/T 1121.6—2006 标准(<https://www.nssi.org.cn/cssn/js/pdfjs/web/preview.jsp?a100=NY/T%201121.1-2006>), 有效磷的测定采用 LY/T 1232—2015 标准(<https://www.nssi.org.cn/cssn/js/pdfjs/web/preview.jsp?a100=LY/T%201232-2015>), 速效钾的测定则采用 LY/T 1234—2015 标准(<https://www.nssi.org.cn/cssn/>

表 1 不同组别样本基本信息

Table 1 Basic information of samples from different groups

样品 Sample	样品名称 Sample name	果肉颜色 Flesh color	果皮颜色 Peel color	桃类型 Peach type
p1bR	绿化久 LVHUAJIU	白色 White	粉红 Pink	红毛桃 Red Fuzz Peach
p2bR	90342	白色 White	粉红 Pink	红毛桃 Red Fuzz Peach
p3bR	白如玉 BAIRUYU	白色 White	白 White	白毛桃 White Fuzz Peach
p4bR	黄瑞光 HUANGRUIGUANG	黄色 Yellow	红 Red	黄油桃 Yellow Nectarine
p5bR	中油 4 ZHONGYOU4	黄色 Yellow	红 Red	黄油桃 Yellow Nectarine
p6bR	黄金蜜 HUANGJINMI	黄色 Yellow	黄色(未摘袋) Yellow (unopened bag)	黄毛桃 Yellow Fuzz Peach
p7bR	晚 9 号 WAN9HAO	白色 White	粉红 Pink	红毛桃 Red Fuzz Peach

表 2 不同组别土壤理化性质

Table 2 Soil physical and chemical properties of different groups

样品 Sample	pH	OM (g/kg)	AP (mg/kg)	AK (g/kg)	AN (mg/kg)
p1bR	6.780±0.085b	21.109±1.304ab	83.304±12.719b	0.270±0.018b	131.725±6.733ab
p2bR	6.855±0.106ab	17.903±1.812bc	68.190±10.120bc	0.260±0.022b	139.809±7.645a
p3bR	6.923±0.123ab	21.789±2.467a	79.704±9.747b	0.282±0.017ab	129.945±22.069ab
p4bR	6.940±0.175ab	21.134±2.734ab	62.420±8.900c	0.288±0.038ab	116.975±16.713b
p5bR	6.928±0.113ab	20.572±3.249ab	84.797±6.665b	0.315±0.022a	143.800±19.414a
P6bR	6.953±0.079a	22.970±3.382a	121.417±23.195a	0.317±0.040a	141.618±4.206a
P7bR	6.980±0.114a	18.812±5.930ab	84.223±14.763b	0.247±0.039b	111.593±14.470b

pH、OM、AP、AK、AN 分别表示酸碱度、土壤有机质、有效磷、速效钾、碱解氮。小写字母标注显著性差异。相同字母表示组间差异不显著($P>0.05$)，不同字母表示组间差异显著($P<0.05$)

pH, OM, AP, AK, and AN represent acidity/alkalinity, soil organic matter, available phosphorus, available potassium, and alkali-hydrolyzable nitrogen, respectively. Lowercase letters indicate significant differences. The same letter means no significant difference between groups ($P>0.05$), while different letters indicate significant differences between groups ($P<0.05$).

js/pdfjs/web/preview.jsp?a100=LY/T%201234-2015), 碱解氮的测定采用 LY/T 1228—2015 标准 (<https://www.nssi.org.cn/cssn/js/pdfjs/web/preview.jsp?a100=LY/T%201228-2015>)。每个品种选取 4 棵桃树作为重复样品。在每棵桃树距离主干 30 cm 以内、地下约 20 cm 处, 挖掘根系样品。从根系中选取直径在 2–3 mm 的根部作为试验材料, 在 4 °C 环境下保存, 于 6 h 内进行表面处理。首先, 将样品用自来水清洗, 并用滤纸吸干表面水分后进行表面消毒。消毒过程包括先置于含有 75% 乙醇和 2% 次氯酸钠的溶液中洗涤 2 min, 接着再次用 2% 次氯酸钠处理 3 min, 然后在 75% 乙醇中处理 1 min, 最后用无菌蒸馏水漂洗 1 min。这一过程重复 2 次后放在超净台上干燥 30 min, 使用

无菌剪刀分别将各组织样本剪碎成小块, 置于无菌 50 mL 管中标记保存。将最后一次冲洗的无菌水接种于 LB 培养皿中, 以进行无菌感染监测。

1.3 培养基和主要试剂、仪器

LB 培养基(g/L): 酵母浸粉 5.0, 胰蛋白胨 10.0, 氯化钠 5.0, 琼脂 20.0。

MGIEasy 通用 DNA 文库制备试剂盒(96 RXN), 深圳华大智造科技股份有限公司。

Qubit 荧光定量仪, Thermo Fisher Scientific 公司; 电子天平, 梅特勒-托利多仪器(上海)有限公司; 超微量分光光度计, 杭州奥盛仪器有限公司; 金属浴, 北京卡尤迪生物科技股份有限公司; 电泳仪和 PCR 仪, Bio-Rad 公司; 冷冻台式微型离心机, 艾本德(上海)国际贸易有限公司。

1.4 DNA 提取、扩增和测序

采用 CTAB 法提取采集的桃树根部样本的基因组 DNA, 存于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱中。通过 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 提取质量, 并利用荧光定量仪测定其浓度。将适量基因组 DNA 稀释至 $1\text{ ng}/\mu\text{L}$, 以稀释后的基因组 DNA 为模板, 采用带 barcode 的特异性引物 F (5'-ACGGHCCARACTCCTACGGAA-3')和 R (5'-CTACCMGGGTATCTAATCCKG-3')对 V3+V4 区进行 PCR 扩增。PCR 反应体系($20\text{ }\mu\text{L}$): KAPA HiFi HotStart Ready Mix $10\text{ }\mu\text{L}$, 正、反向引物($10\text{ }\mu\text{mol/L}$)各 $0.8\text{ }\mu\text{L}$, 样品($10\text{ ng}/\mu\text{L}$) $1\text{ }\mu\text{L}$, ddH₂O 补足 $25\text{ }\mu\text{L}$ 。PCR 反应条件: $95\text{ }^{\circ}\text{C}$ 3 min; $98\text{ }^{\circ}\text{C}$ 20 s, $56\text{ }^{\circ}\text{C}$ 15 s, $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ 20 s, 30 个循环; $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ 5 min。PCR 扩增后用 1%琼脂糖凝胶电泳检测扩增条带, 并进行回收。回收的 PCR 产物使用 MGIEasy 通用 DNA 文库制备试剂盒制备测序文库。随后, 采用华大智造 BGI2000RS 测序平台进行 PE300 双端测序。

1.5 高通量测序数据处理

根据设计的 barcode 序列拆分原始测序数据, 并通过 FastQC 软件评估数据质量。随后, 运用 Trim Galore 软件自动检测并去除测序接头, 同时基于 Phred 质量分数(Q)阈值 30, 去除每条 read 末端的低质量序列, 保留序列长度大于 150 bp 的双端序列。经过宿主序列的去除后, 利用 QIIME 2 软件进行统计分析, 采用 DADA2 模块对有效数据序列进行降噪、去除引物及合并双端数据, 并过滤掉丰度小于 10 的序列, 得到扩增子序列变异(amplicon sequence variants, ASV)特征表。随后, 利用 classify-sklearn 模块将 ASV 与 Sliva138.1 参考数据库比对, 删除叶绿体和线粒体序列, 得到过滤后的 ASV 特征表及物种注释表。最后, 对各样本数据进行均一化处理, 以备后续分析使用。原始测序数据已上传至 NCBI, 编号为 PRJNA1101462。

1.6 统计分析

R 语言(v4.1.1)“vegan”包用于计算 Shannon、Simpson、Chao1 和 ACE 指数等 α 多样性指数; 通过计算样本间的 Bray-Curtis 距离进行主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)和 β 多样性分析, 通过 Anosim 分析来评估样本分组间的显著性差异。“microeco”包用于线性判别分析(linear discriminant analysis, LDA)和效应大小分析, LDA 评分的过滤值设为 4。Past 4.0.9 软件用于 Shannon 稀疏曲线生成。利用 PICRUST2 对特征序列进行物种注释, 并基于 KEGG 数据库对样本中的潜在功能和功能基因进行预测。使用 Origin 2024 的 Fisher LSD 检验($P<0.05$)比较显著性。

2 结果与分析

2.1 高通量测序数据处理

原始测序数据为两端各得到 1 372 765 条序列, 随后用 QIIME 2 软件的 DADA2 模块对有效数据序列进行降噪、去引物、合并双端数据、除去嵌合体, 最终得到 405 855 条序列。过滤掉丰度小于 10 的序列, 在 100%序列相似度水平下进行聚类得到代表性序列。共得到 269 个 ASVs, 并可以分为 11 个门 16 个纲 51 个目 75 个科 90 个属。

在序列数据分析中, 稀释曲线显示了在不同的测序水平下样本中检测到的微生物物种数量或丰度。从图 1 可以看出, 随着测序深度的增加, 稀释曲线最终趋于平缓, 这表明在更高的测序深度下, 反映的 Shannon 指数未显著增加。这种趋势表明样本中的微生物多样性已经被充分捕获。

2.2 不同品种内生细菌群落组成及差异

在门水平上, 放线菌门(Actinobacteriota)丰度最高, 相对丰度为 57.43%–79.27%。其次是变

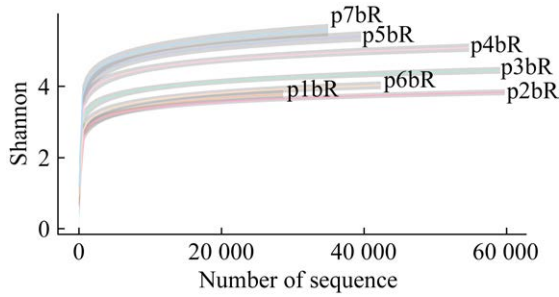


图1 桃树根部内生细菌 Shannon 稀释曲线图
Figure 1 Shannon dilution curve of endophytic bacteria in peach tree roots.

形菌门(*Proteobacteria*)和厚壁菌门(*Firmicutes*), 相对丰度分别为 2.18%–33.14%和 1.59%–31.53%。拟杆菌门(*Bacteroidota*)相对丰度为 0.58%–2.31%。黏芽孢菌门(*Myxococcota*)、帕特斯菌门(*Patescibacteria*)、疣微菌门(*Verrucomicrobiota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、依赖菌门(*Dependentiae*)和装甲杆菌门(*Armatimonadota*)的平均相对丰度小于 1% (图 2A)。

在 7 个桃品种中, 放线菌门是主要的优势菌门, 而厚壁菌门和变形菌门在不同品种中显示出不同的优势程度。p1bR、p2bR、p3bR 中厚壁菌门的相对丰度为 10.35%–31.53%, 高于变形菌门的相对丰度(3.96%–8.32%); 但是在 p4bR、p5bR、p6bR 和 p7bR 中厚壁菌门的相对丰度为 1.23%–10.32%, 反而低于变形菌门的相对丰度(15.16%–33.14%)。

在属水平上, p1bR、p2bR、p3bR 中双歧杆菌属(*Bifidobacterium*)占主导地位, 相对丰度为 47.64%–64.76%; p4bR、p5bR、p6bR 中链霉菌属(*Streptomyces*)占主导地位, 相对丰度为 34.30%–48.74%; 与其他品种不同的是 p7bR 中占主导地位的是诺卡菌属(*Nocardia*), 相对丰度为 26.18% (图 2B)。不同品种间存在这种微生物群落结构的差异, 可能反映了它们在营养吸收、病害防御及环境适应性方面的不同需求和适应策略。

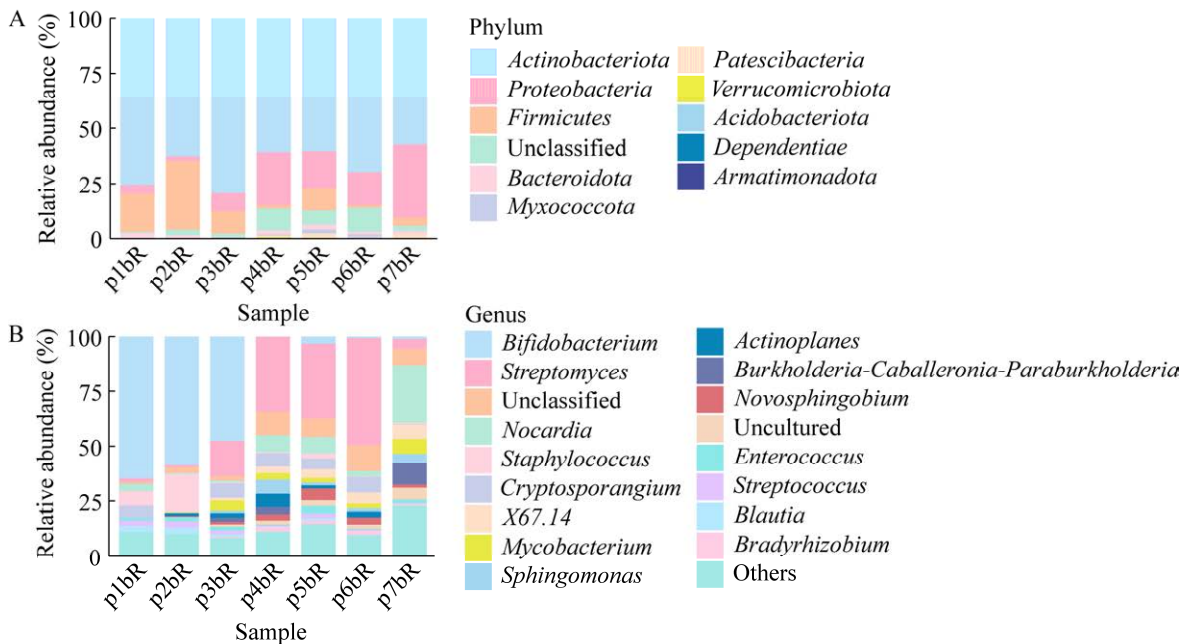


图2 桃树根部内生细菌群落在门(A)和属(B)水平上的分布 属水平中相对丰度小于 1%被归为 others
Figure 2 Distribution of endophytic bacterial communities in peach tree roots at the phylum (A) and genus (B) levels. Relative abundances less than 1% at the genus level are classified as others.

2.3 不同品种内生菌群落多样性分析

在 7 个桃树根部样品中，受桃品种类型的影响，内生细菌 Shannon、Simpson、Richness 和 Chao1 指数有一定差异。Shannon 指数中，p4bR、p5bR 和 p7bR 高于其他品种；p1bR、p2bR 和 p6bR 的 Simpson 指数高于其他品种；Richness 指数和 Chao1 指数中，p4bR 和 p5bR 高于其他品种(表 3)。p4bR、p5bR 和 p7bR 这 3 个品种具有较高的 Shannon 指数，表明这些品种内生菌群落更具生物多样性，能够提供更稳定、更广

泛的生态功能，从而促进宿主桃树的健康生长，提高对环境变化和病害的抵抗力。

PCoA 分析结果显示，桃树不同样品间存在明显的群落结构差异。如图 3 所示，PCo1 和 PCo2 解释了 54.56%和 19.09%的总方差，可以发现不同样品根据其品种分别聚类，红毛桃 p1bR、p2bR 和黄肉桃的 p4bR 和 p5bR、p6bR 分别聚集在一起，白毛桃 p3bR 和晚熟红毛桃 p7bR 则远离其他样品组，组间呈现出明显的分离现象。这表明试验样品在微生物组成上的差

表 3 桃树根部内生细菌的 α 多样性分析

Table 3 Alpha diversity analysis of endophytic bacteria in peach tree roots

Sample	Shannon index	Simpson index	Richness index	Chao1 index
p1bR	2.310±0.522cd	0.199±0.124ab	31.500±10.630e	31.625±10.719e
p2bR	2.087±0.473d	0.236±0.094a	39.500±12.450de	39.583±12.312de
p3bR	2.665±0.519bc	0.135±0.053bc	52.000±20.298cd	52.000±20.298cd
p4bR	3.128±0.400ab	0.102±0.061bc	79.250±11.587ab	79.250±11.587ab
p5bR	3.282±0.197a	0.109±0.034bc	89.000±5.944a	89.000±5.944a
p6bR	2.448±0.103cd	0.236±0.019a	62.250±6.551bc	62.250±6.551bc
p7bR	3.421±0.166a	0.059±0.016c	65.750±9.430bc	65.750±9.430bc

不同小写字母表示组间差异显著($P<0.05$)

Different lowercase letters indicate significant differences between groups ($P<0.05$).

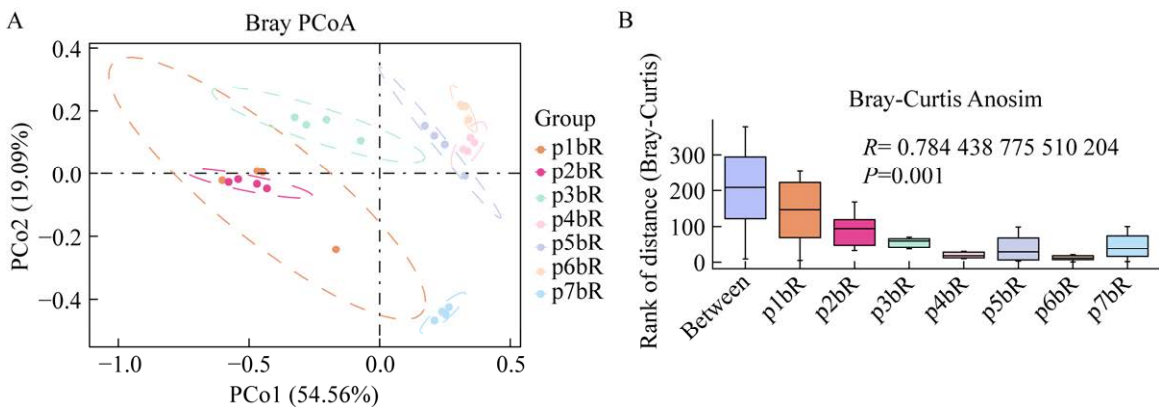


图 3 桃树根部内生细菌的 β 多样性分析 A: 基于 Bray-Curtis 距离算法下桃树根部内生细菌的 PCoA 分析. B: 基于 Anosim 分析评估样本分组间的显著性差异

Figure 3 Beta diversity analysis of endophytic bacteria in peach tree roots. A: PCoA analysis of endophytic bacteria on peach tree roots based on Bray-Curtis distance algorithm. B: Evaluate the significant differences between sample groups based on Anosim analysis.

异性与桃的品种特性相关联。进一步的 Anosim 分析验证了这种差异的显著性, 说明了 PCoA 分析结果的可信度。

2.4 不同品种根内生菌生物标志物的鉴定

使用 LEfSe 来识别不同品种的桃树根部内生菌的差异性菌群。图 4 展示了在不同样品中 LDA 分数大于 4 的前 30 个菌种。在树状进化分支图中(图 4A), 从内向外辐射的圆圈表示从门到属的分类水平, 其中 p1bR 有 1 个菌属, p2bR 有 9 个菌属, p4bR 有 4 个菌属, p6bR 有 3 个菌属, p7bR 涉及到的有差异菌属最多, 达到 13 个菌属(图 4B)。

p1bR 中有差异的菌属为 *c__Clostridia*; p2bR 中有差异的菌属为 *p__Firmicutes*、*o__Bifidobacteriales*、*o__Lachnospirales* 等, 其中 *o__Bifidobacteriales* 的 LDA 分值最高, 达到了 5.512; p4bR 中有差异的菌属主要为 *c__Alphaproteobacteria*; p6bR 中有差异的菌属主要为 *o__Streptomycetales*; p7bR 中有差异的菌属主要为 *p__Proteobacteria*、*c__Thermoleophilia* 和 *o__Corynebacteriales*。

2.5 基于 PICRUSt2 的功能预测

通过 PICRUSt2 功能预测后, 在二级功能分类中选取平均相对丰度大于 1% 的功能进行分析; 涉及代谢、遗传信息处理和环境信息处理 3 个一级功能分类。其中, 代谢为最主要功能, 平均丰度为 73.82%; 其次为遗传信息相关, 平均丰度为 10.73%; 最后是环境信息相关, 平均丰度为 9.83%。

进一步对预测基因二级功能分类开展分析, 共涉及碳水化合物代谢、氨基酸代谢、能量代谢、外源化合物的生物降解和代谢等 16 个二级功能分类。其中, 碳水化合物代谢的平均丰度最高, 为 18.62%; 其次为氨基酸代谢, 平均丰度为 15.51%; 能量代谢、外源化合物的生物

降解和代谢、辅因子和维生素代谢、核苷酸代谢和膜转运的平均丰度在 5.56%–7.84% 之间; 折叠、分类和降解、复制和修复、翻译、糖苷的生物合成和代谢、其他次生代谢产物的生物合成、萜类化合物和多酮类化合物的代谢、其他氨基酸的代谢、脂质代谢和信号转导的平均丰度小于 5% (图 5)。

p1bR 和 p2bR 的红毛桃品种在一级功能代谢、遗传信息处理和环境信息处理等多个方面的代谢功能与其他品种表现出显著差异, 特别是在氨基酸代谢、外源化合物的生物降解和代谢、脂质代谢、其他氨基酸的代谢, 以及萜类化合物和多酮类化合物的代谢等方面。p7bR 晚熟红毛桃在能量代谢、碳水化合物代谢及信号传导中也显示出特异性代谢特征(图 6), 这些代谢途径的差异可能会对植物的生长发育、代谢活动及抗逆性产生显著影响。

对碳水化合物代谢、氨基酸代谢、能量代谢及脂质代谢的二级功能预测分类下的基因展开了三级功能的差异比较, 主要针对预测基因三级功能分类中相对丰度大于 1% 的功能进行了分析; 结果显示, p3bR、p4bR、p5bR 和 p6bR 的丰度水平几乎相同或相似, 主要的差异在于 p1bR、p2bR 和 p7bR 这 3 个品种之间(图 7)。

3 讨论

内生菌对植物的作用包括促进养分吸收、抑制病原微生物、合成植物生长素和提高抗逆性等^[17-19], 内生菌包括细菌和真菌, 与植物建立了共生关系, 会促进生长和抗逆性的增强、营养吸收的改善及对环境胁迫的更强适应性^[6,8-9]。植物内生菌群落的多样性受植物种类和品种、土壤酸碱度、水分、温度和养分等因素影响; 植物的生长阶段和季节变化也会导致内生菌群落的动态变化。因此, 本研究采用高通量测序技术

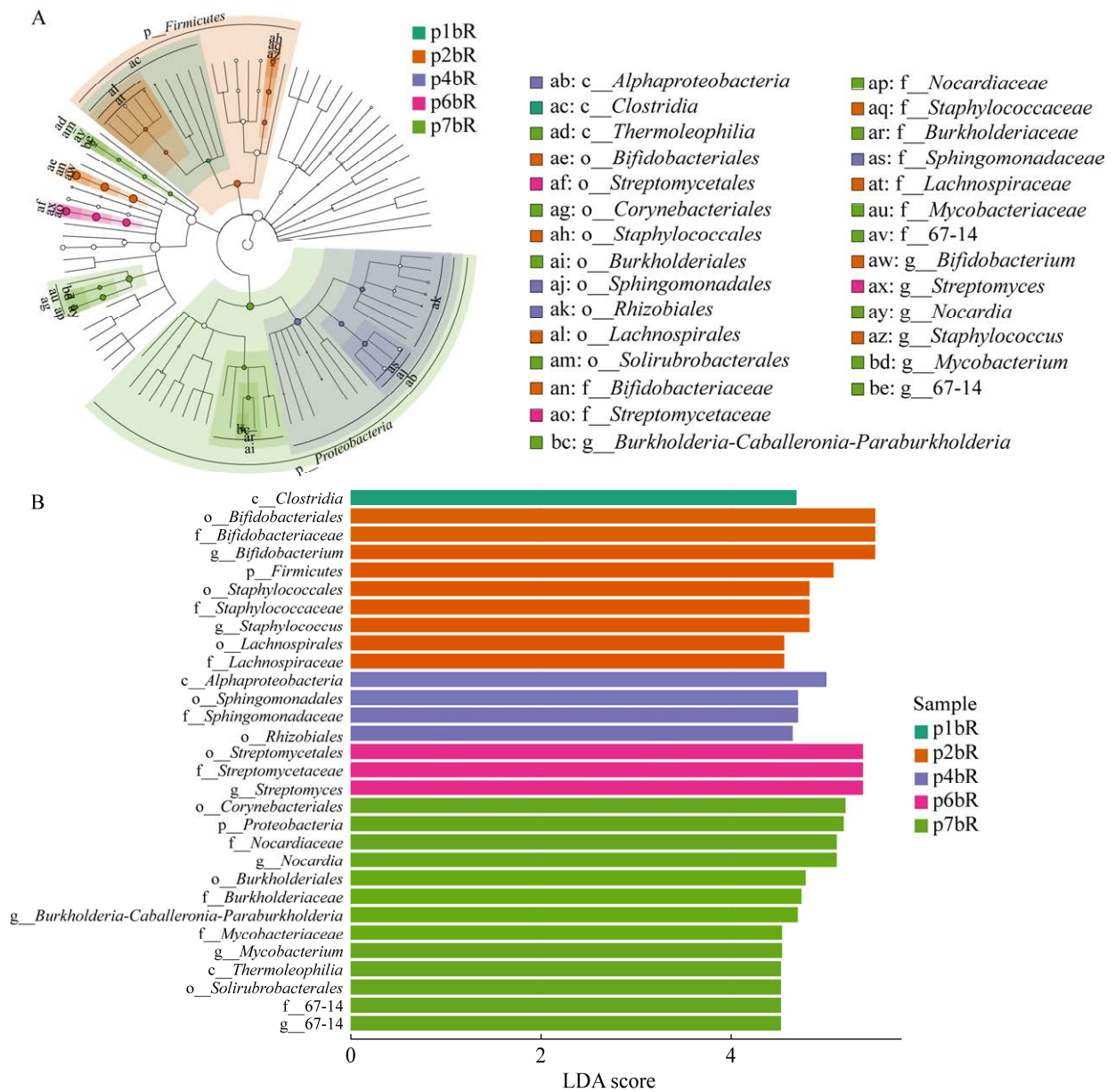


图 4 不同桃树根部内生细菌 LefSe 分析的树状分支图(A)和 LDA 值分布直方图(B) 图中显示了 LDA 评分大于 4 的前 30 物种, 即在不同组中存在显著差异的物种. 在树状分支图中, 由内向外辐射的圆圈代表了从门到种的分类学水平. 不同分类学水平上的每个小圆代表该水平上的一个分类学单元, 小圆的直径与物种的相对丰度成正比. 直方图的长度表示具有显著差异的物种影响的大小

Figure 4 Cladogram (A) and LDA score distribution histogram (B) of LefSe analysis for endophytic bacteria in different peach tree roots. The figure shows the top 30 species with LDA scores greater than 4, indicating species with significant differences among different groups. In the cladogram, the radiating circles from the center represent taxonomic levels from phylum to species. Each small circle at different taxonomic levels represents a taxonomic unit at that level, and the diameter of the small circle is proportional to the relative abundance of the species. The length of the bars in the histogram indicates the magnitude of the impact of species with significant differences.

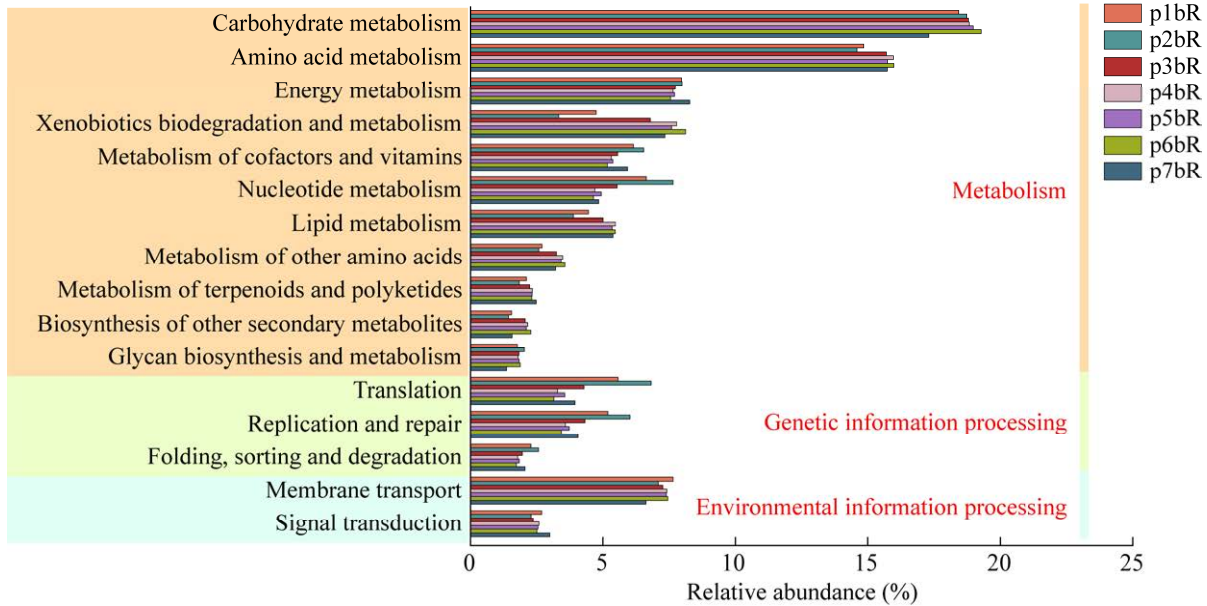


图 5 桃树根部内生细菌 PICRUSt2 功能预测 level 2 分类复合柱形图

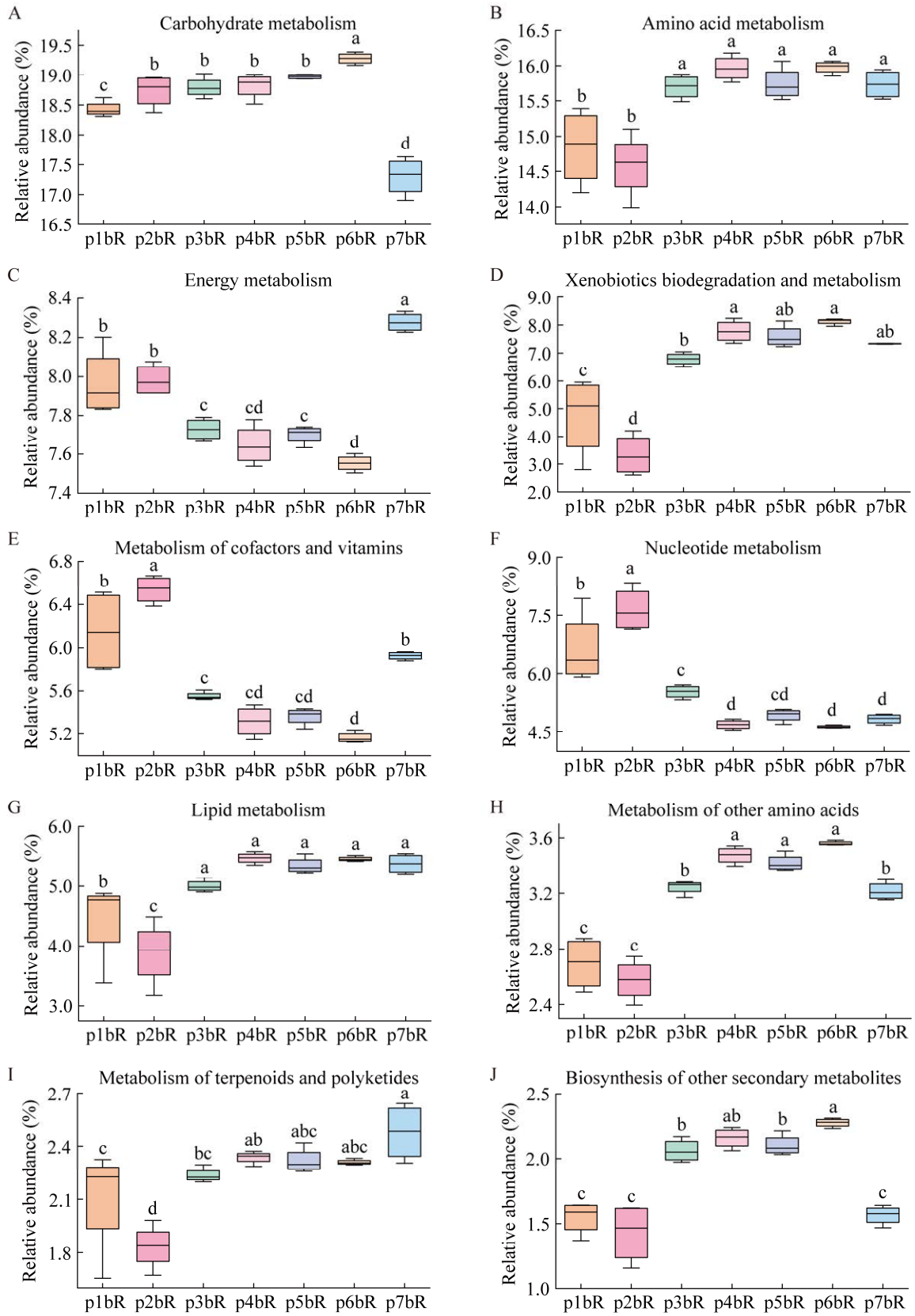
Figure 5 Functional prediction of PICRUSt2 endophytic bacteria in peach tree roots using level 2 classification composite bar chart.

分析不同品种桃树根部内生细菌群落的组成和多样性，并做了差异性比较分析。

不同品种的桃树对根内生细菌群落的影响存在显著差异。本研究中，‘黄瑞光’‘中油 4’和‘晚 9 号’桃品种展现出更高的 Shannon 指数，表明这些品种的内生细菌多样性更丰富，有助于维持内生菌群落的稳定性和健康状态，并提高植物对环境变化的适应能力。另一方面，‘绿化久’‘90342’和‘黄金蜜’品种的 Simpson 指数较高，意味着群落中个体数分布不均匀，少数几个物种占据了主导地位，而其他物种的个体数相对较少。内生菌和寄主植物建立了一种互利共生的关系，并在之中存在着一个平衡点使得双方都正常生长。一旦这种平衡被打破，这种共生的关系就会被破坏，内生菌将会从植物中获得大量营养物质，并从互利共生转变为寄生关系，甚至会导致疾病的发生^[20-22]。因此，对于不同品种桃树根内生细菌群落的不同可能是经过长期演化形成的，也可能与土壤环境以及

内生细菌与宿主互作关系的不同有关^[23-25]。

在门水平上，放线菌门、变形菌门和厚壁菌门为优势菌门，这与已有的研究结果相似^[26-28]。在红毛桃和白毛桃中变形菌门的丰度小于厚壁菌门，但是在其他 4 个品种中表现出相反的现象，这可能是由于不同品种桃基于其遗传背景、招募和维持特定内生细菌群落的能力也存在着差异^[15]。在 López 等^[29]从苜蓿中分离内生菌的研究中发现，放线菌门中的节杆菌属 (*Arthrobacter*) 和微杆菌属 (*Microbacterium*) 表现为植物生长素产生活性，并且厚壁菌门中的 *Bacillus* 表现出了蛋白酶、纤维素酶、果胶酶活性和抑制真菌的活性。在 Saikia 等^[30]研究中发现兰花植物内部的内生放线菌具有促进植物生长的特性。Ghorbani 等^[31]在对核桃内生菌进行研究时发现，变形菌门中的短小芽孢杆菌 (*Bacillus pumilus*) 能促进杨树扦插的生根和新梢形成。在桃树根部微生物群落中的优势菌属很可能在桃生长过程中起到了重要作用。



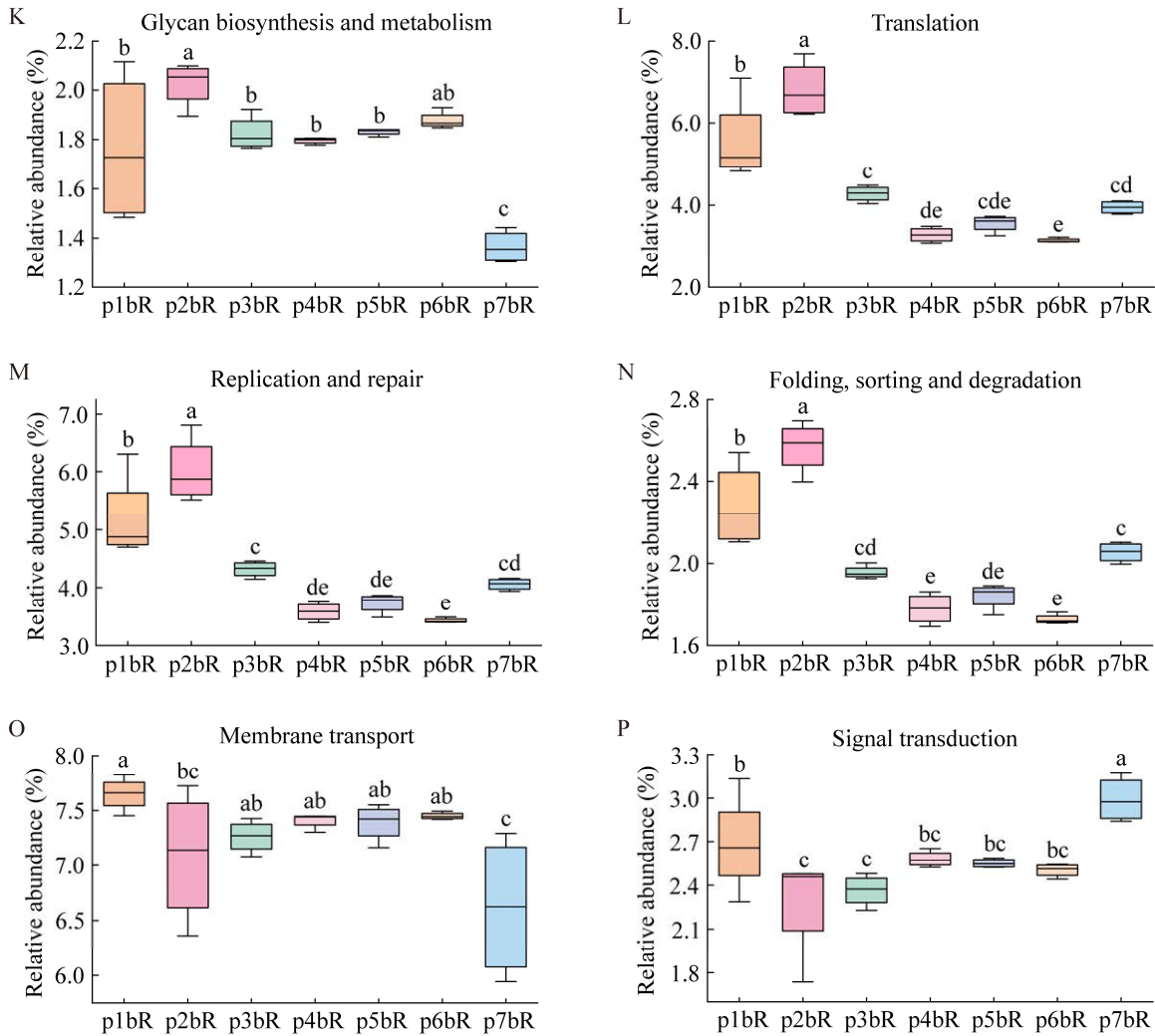
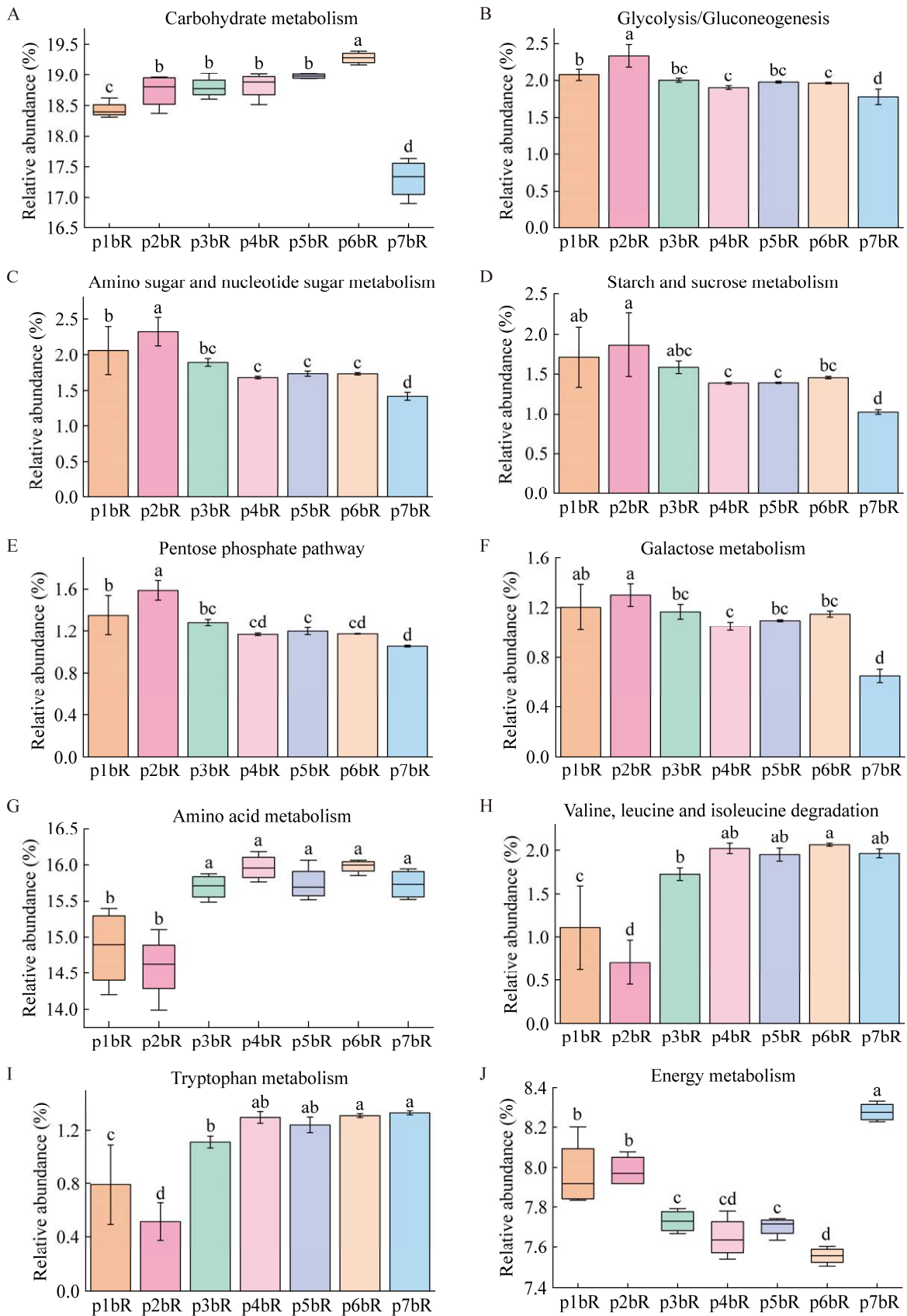


图 6 桃树根部内生细菌 level 2 差异基因分析图 A–P 展示了相对丰度大于 1% 的二级功能分类。A: 碳水化合物代谢; B: 氨基酸代谢; C: 能量代谢; D: 外源化合物的生物降解和代谢; E: 辅因子和维生素代谢; F: 核苷酸代谢; G: 脂质代谢; H: 其他氨基酸的代谢; I: 萜类化合物和多酮类化合物的代谢; J: 其他次生代谢产物的生物合成; K: 糖苷的生物合成和代谢; L: 翻译; M: 复制和修复; N: 折叠、分类和降解; O: 膜转运; P: 信号转导。小写字母标注显著性差异, 相同字母表示组间差异不显著 ($P>0.05$), 不同字母表示组间差异显著 ($P<0.05$)

Figure 6 Analysis of level 2 differential genes of endophytic bacteria in peach tree roots. A–P shows the secondary functional classifications with relative abundances greater than 1%. A: Carbohydrate metabolism; B: Amino acid metabolism; C: Energy metabolism; D: Biodegradation and metabolism of xenobiotics; E: Metabolism of cofactors and vitamins; F: Nucleotide metabolism; G: Lipid metabolism; H: Metabolism of other amino acids; I: Metabolism of terpenoids and polyketides; J: Biosynthesis of other secondary metabolites; K: Glycan biosynthesis and metabolism; L: Translation; M: Replication and repair; N: Folding, sorting, and degradation; O: Membrane transport; P: Signal transduction. Lowercase letters indicate significant differences. The same letter means no significant difference between groups ($P>0.05$), while different letters indicate significant differences between groups ($P<0.05$).



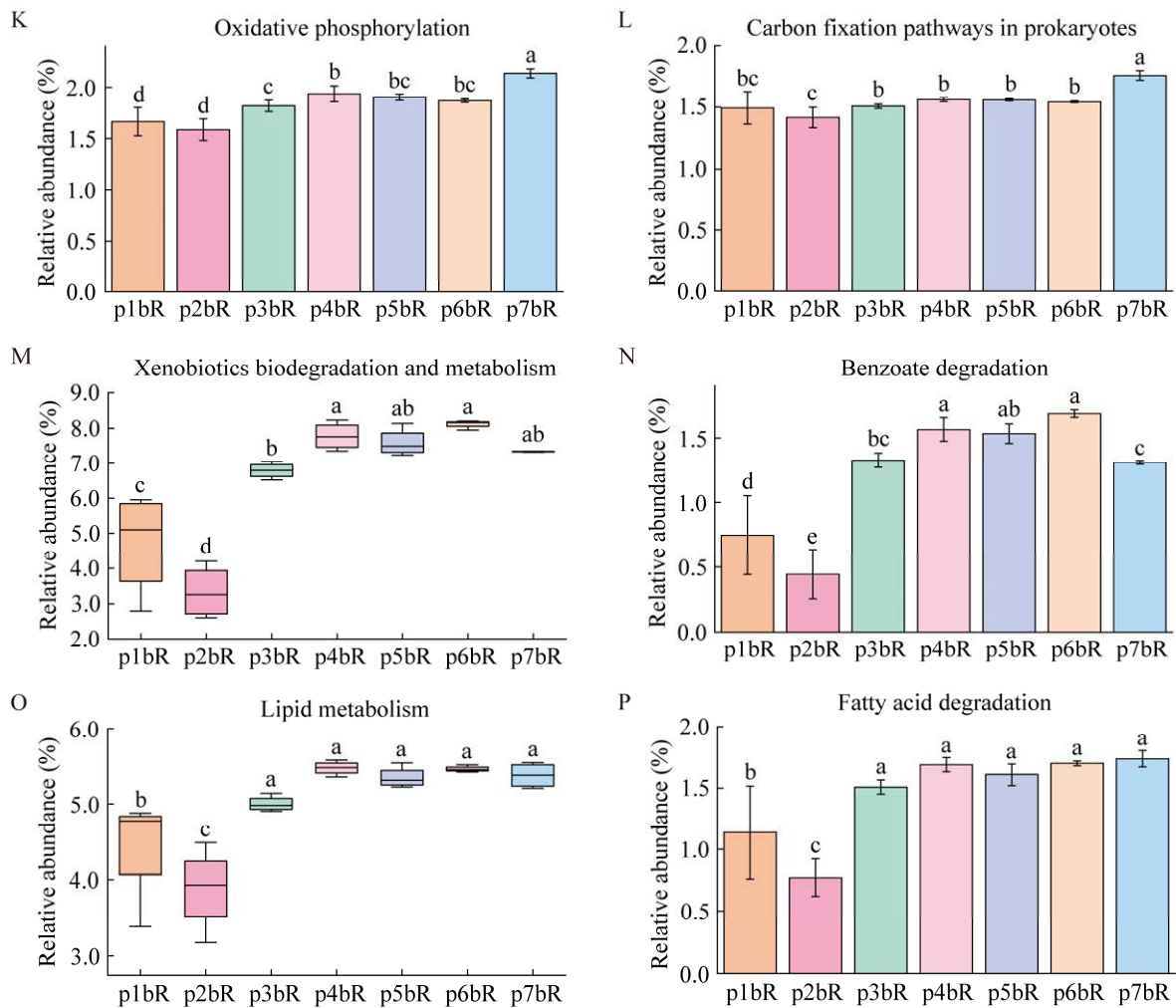


图7 桃树根部内生细菌 level 3 差异基因分析图 A–P 展示了 5 个二级功能分类及其对应的三级功能分类；其中箱型图表示二级功能分类，柱状图表示三级功能分类。A: 碳水化合物代谢；B: 糖酵解/糖异生；C: 氨基糖和核苷酸糖代谢；D: 淀粉和蔗糖代谢；E: 磷酸戊糖途径；F: 半乳糖代谢；G: 氨基酸代谢；H: 缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸的降解；I: 色氨酸代谢；J: 能量代谢；K: 氧化磷酸化；L: 原核生物的碳固定途径；M: 外源化合物的生物降解和代谢；N: 苯甲酸降解；O: 脂质代谢；P: 脂肪酸降解。不同小写字母表示组间差异显著($P < 0.05$)

Figure 7 Analysis of level 3 differential genes of endophytic bacteria in peach tree roots. A–P illustrates five secondary functional classifications and their corresponding tertiary functional classifications; The box plots represent the secondary functional classifications, while the bar charts represent the tertiary functional classifications. A: Carbohydrate metabolism; B: Glycolysis/Gluconeogenesis; C: Amino sugar and nucleotide sugar metabolism; D: Starch and sucrose metabolism; E: Pentose phosphate pathway; F: Galactose metabolism; G: Amino acid metabolism; H: Degradation of valine, leucine, and isoleucine; I: Tryptophan metabolism; J: Energy metabolism; K: Oxidative phosphorylation; L: Carbon fixation pathways in prokaryotes; M: Biodegradation and metabolism of xenobiotics; N: Benzoate degradation; O: Lipid metabolism; P: Fatty acid degradation. Different lowercase letters indicate significant differences between groups ($P < 0.05$).

在属水平上,不同品种间内生细菌群落的主导菌属存在显著差异,在7个不同桃树品种的根部内生菌中,双歧杆菌属、链霉菌属和诺卡菌属都占据主导地位。通常,双歧杆菌属主要在动物肠道微生物群中发现,特别是在人类和其他哺乳动物的肠道中^[32],但是也有研究发现双歧杆菌属也可以作为植物内生菌存在^[33-34];链霉菌属在内生菌中成为优势菌属,原因是它能促进宿主植物的健康生长^[35-36],链霉菌也可以形成耐受不利环境条件的孢子,适应在广泛酸碱度下的环境内生长,具有较强的逆境适应性^[37];在 Villafaña 等^[38]的研究中,从大豆根系中分离出了一种名为 *Streptomyces* N2A 的链霉菌;该细菌属于一种能够显著促进植物生长和提高植物抗病能力的菌属,在不影响作物脂肪和蛋白质含量的情况下提高了植物的检疫质量。诺卡菌属在多数研究中都作为病原菌被研究^[39-40],但是在 Khilyas 等^[41]研究中发现茫崖诺卡氏菌(*Nocardia mangyaensis*) NH1 表现出铁载体的分泌和吡啶乙酸的合成能力,并且铁载体代谢产物体现出抗真菌活性,可保护作物免受植物病原体的侵害。铁载体(siderophore)是一类由各种细菌、真菌、酵母和一些植物产生的次生代谢产物,是响应铁稀缺条件的产物,可以作为高亲和力的螯合剂,可以溶解三价铁离子并将其转运到细胞内,帮助植物利用铁参与许多生理和生化途径^[42];并且还可以体现出抗真菌活性,可保护作物免受植物病原体的侵害^[41],土壤微生物产生的铁载体为植物提供铁元素来促进植物的生长^[43],提供对外界胁迫的耐受性^[44]。

链霉菌属作为最高丰度的优势菌存在于‘黄瑞光’‘中油4’和‘黄金蜜’3个黄肉桃品种中。然而,在‘黄金蜜’样品的土壤中,有效磷的含量显著高于‘黄瑞光’和‘中油4’。已有研究表明,

链霉菌属能与不同形态的磷具有协同效应,可能通过其磷溶解和矿化能力提高植物对磷的吸收效率^[45]。这一机制可能解释了在土壤有效磷含量增加的情况下,‘黄金蜜’中链霉菌属的相对丰度高于另外2个黄肉桃品种的现象。

通过 PICRUSt2 功能预测分析了不同桃树品种内生微生物群落的功能特征。结果显示,代谢、遗传信息处理和环境信息处理功能是最主要一级功能分类,这些功能承担了生命体绝大多数的基础生物学功能和生理活动^[46]。氨基酸在植物生理过程中担任多重角色,包括作为蛋白质组成成分、渗透调节剂、调节离子传输、重金属解毒,影响酶的合成和活性,并可作为许多植物次生代谢产物的前体^[47-49]。碳水化合物代谢可为植物提供生长和发育所需的能量和代谢产物,并产生用于合成其他物质的中间产物^[50-51]。本研究二级代谢分类中碳水化合物代谢和氨基酸代谢丰度最高,体现了这2个代谢的重要功能。

在‘绿化久’和‘90342’这2个红毛桃品种根内生菌中,脂肪酸降解与缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸降解显著低于其他品种,脂肪酸衍生的植物激素茉莉酸(jasmonic acid, JA)及其前体12-氧化植烷二酸(12-oxo-phytodienoic acid, OPDA)在植物对抗病原体的过程中发挥重要的作用。这些激素通过调节植物的防御反应,帮助植物应对各种生物和非生物胁迫^[52];并且调控茉莉酸3与L-异亮氨酸结合形成活性激素,从而解除对茉莉素响应基因的抑制,使植物产生局部和系统性的防御反应,如释放挥发性有机化合物来吸引食草动物的捕食者,从而实现植物的防御反应^[53]。‘绿化久’和‘90342’桃品种的根部内生菌在代谢途径上与其他品种的差异,可能会影响其防御激素的生成和功能,从而导致在抵御病原体和环境胁迫方面表现出不同的能力。

4 结论

本研究丰富了桃树根部微生物多样性研究内容,发现了内生细菌在桃树健康生长发育中的潜在作用,为后续桃内生菌资源的挖掘和利用提供了重要的参考,生产实践中有望通过优化桃树的微生物环境来提高树体的生产力。

REFERENCES

- [1] BENTO C, GONÇALVES AC, SILVA B, SILVA LR. Peach (*Prunus Persica*): phytochemicals and health benefits[J]. Food Reviews International, 2022, 38(8): 1703-1734.
- [2] WHITE PJ, GEORGE TS, GREGORY PJ, BENGOUGH AG, HALLETT PD, MCKENZIE BM. Matching roots to their environment[J]. Annals of Botany, 2013, 112(2): 207-222.
- [3] 束怀瑞. 果树栽培生理学[M]. 北京: 农业出版社, 1993: 165-166.
- SHU HR. Fruit Tree Cultivation Physiology[M]. Beijing: Agricultural Press, 1993: 165-166 (in Chinese).
- [4] HARDOIM PR, van OVERBEEK LS, BERG G, PIRTTILÄ AM, COMPANT S, CAMPISANO A, DÖRING M, SESSITSCH A. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2015, 79(3): 293-320.
- [5] KANDEL SL, JOUBERT PM, DOTY SL. Bacterial endophyte colonization and distribution within plants[J]. Microorganisms, 2017, 5(4): 77.
- [6] KHARE E, MISHRA J, ARORA NK. Multifaceted interactions between endophytes and plant: developments and prospects[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 2732.
- [7] FRANK AC, SALDIERNA GUZMÁN JP, SHAY JE. Transmission of bacterial endophytes[J]. Microorganisms, 2017, 5(4): 70.
- [8] MORELLI M, BAHAR O, PAPAPOULOU KK, HOPKINS DL, OBRADOVIĆ A. Editorial: role of endophytes in plant health and defense against pathogens[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1312.
- [9] CHAUDHARY P, AGRI U, CHAUDHARY A, KUMAR A, KUMAR G. Endophytes and their potential in biotic stress management and crop production[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 933017.
- [10] SHAH D, KHAN MS, AZIZ S, ALI H, PECORARO L. Molecular and biochemical characterization, antimicrobial activity, stress tolerance, and plant growth-promoting effect of endophytic bacteria isolated from wheat varieties[J]. Microorganisms, 2021, 10(1): 21.
- [11] VERMA SK, KINGSLEY KL, BERGEN MS, KOWALSKI KP, WHITE JF. Fungal disease prevention in seedlings of rice (*Oryza sativa*) and other grasses by growth-promoting seed-associated endophytic bacteria from invasive *Phragmites australis*[J]. Microorganisms, 2018, 6(1): 21.
- [12] COSTA PSP Jr, CARDOSO FP, MARTINS AD, TEIXEIRA BUTTRÓS VH, PASQUAL M, DIAS DR, SCHWAN RF, DÓRIA J. Endophytic bacteria of garlic roots promote growth of micropropagated meristems[J]. Microbiological Research, 2020, 241: 126585.
- [13] ANDRADE GVS, RODRIGUES FA, NADAL MC, Da SILVA DAMBROZ CM, MARTINS AD, RODRIGUES VA, dos REIS FERREIRA GM, PASQUAL M, BUTTROS VH, DÓRIA J. Plant-endophytic bacteria interactions associated with root and leaf microbiomes of *Cattleya walkeriana* and their effect on plant growth[J]. Scientia Horticulturae, 2023, 309: 111656.
- [14] EKE P, KULESHWAR PRASARD S, ASHARANI P, NEELAN S, NYA DINANGO V, AUNDY K. Endophytic bacteria, from the desert spurge (*Euphorbia antiquorum*) enhance nutrients uptake and suppress root rot in the common bean[J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2023, 53: 102880.
- [15] LI Q, GUO RJ, LI YJ, HARTMAN WH, LI SF, ZHANG ZX, TRINGE SG, WANG HQ. Insight into the bacterial endophytic communities of peach cultivars related to crown gall disease resistance[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2019, 85(9): e02931-18.
- [16] SUN MX, LIU XL, SHI KW, PENG FT, XIAO YS. Effects of root zone aeration on soil microbes species in a peach tree rhizosphere and root growth[J]. Microorganisms, 2022, 10(10): 1879.
- [17] FADIJI AE, BABALOLA OO. Elucidating mechanisms of endophytes used in plant protection and other bioactivities with multifunctional prospects[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2020, 8: 467.
- [18] 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.
- [19] EID AM, FOU DA A, ABDEL-RAHMAN MA, SALEM SS, ELSAIED A, OELMÜLLER R, HIJRI M, BHOWMIK A, ELKELISH A, HASSAN SED. Harnessing bacterial endophytes for promotion of plant growth and biotechnological applications: an overview[J]. *Plants*, 2021, 10(5): 935.
- [20] KOGEL KH, FRANKEN P, HÜCKELHOVEN R. Endophyte or parasite: what decides?[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9(4): 358-363.
- [21] SCHULZ B, RÖMMERT AK, DAMMANN U, AUST HJ, STRACK D. The endophyte-host interaction: a balanced antagonism?[J]. *Mycological Research*, 1999, 103(10): 1275-1283.
- [22] LUDWIG-MÜLLER J. Plants and endophytes: equal partners in secondary metabolite production?[J]. *Biotechnology Letters*, 2015, 37(7): 1325-1334.
- [23] REN F, DONG W, YAN DH. Organs, cultivars, soil, and fruit properties affect structure of endophytic mycobiota of Pinggu peach trees[J]. *Microorganisms*, 2019, 7(9): 322.
- [24] GLYNOU K, ALI T, BUCH AK, HAGHI KIA S, PLOCH S, XIA XJ, ÇELIK A, THINES M, MACIÁ-VICENTE JG. The local environment determines the assembly of root endophytic fungi at a continental scale[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(8): 2418-2434.
- [25] JI X, XIA Y, ZHANG H, CUI JL. The microscopic mechanism between endophytic fungi and host plants: from recognition to building stable mutually beneficial relationships[J]. *Microbiological Research*, 2022, 261: 127056.
- [26] LIU SS, HOU YG, ZHENG KX, MA Q, WEN M, SHAO SC, WU SH. Exploring the diversity, bioactivity of endophytes, and metabolome in *Synsepalum dulcificum*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1258208.
- [27] PETROSYAN K, THIJS S, PIWOWARCZYK R, RURAŹ K, KACA W, VANGRONSVELD J. Diversity and potential plant growth promoting capacity of seed endophytic bacteria of the holoparasite *Cistanche phelypaea* (*Orobanchaceae*)[J]. *Scientific Reports*, 2023, 13: 11835.
- [28] ZHANG Q, ACUÑA JJ, INOSTROZA NG, MORA ML, RADIC S, SADOWSKY MJ, JORQUERA MA. Endophytic bacterial communities associated with roots and leaves of plants growing in Chilean extreme environments[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 4950.
- [29] LÓPEZ JL, ALVAREZ F, PRÍNCIPE A, SALAS ME, LOZANO MJ, DRAGHI WO, JOFRÉ E, LAGARES A. Isolation, taxonomic analysis, and phenotypic characterization of bacterial endophytes present in alfalfa (*Medicago sativa*) seeds[J]. *Journal of Biotechnology*, 2018, 267: 55-62.
- [30] SAIKIA J, MAZUMDAR R, THAKUR D. Phylogenetic affiliation of endophytic *Actinobacteria* associated with selected orchid species and their role in growth promotion and suppression of phytopathogens[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1058867.
- [31] GHORBANI S, HARIGHI B. Characterization of endophytic bacteria with plant growth promotion and biological control potential isolated from walnut trees[J]. *Forest Pathology*, 2018, 48(2): e12403.
- [32] TURRONI F, DURANTI S, MILANI C, LUGLI GA, van SINDEREN D, VENTURA M. *Bifidobacterium bifidum*: a key member of the early human gut microbiota[J]. *Microorganisms*, 2019, 7(11): 544.
- [33] RAJ G, SHADAB M, DEKA S, DAS M, BARUAH J, BHARALI R, TALUKDAR NC. Seed interior microbiome of rice genotypes indigenous to three agroecosystems of Indo-Burma biodiversity hotspot[J]. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 924.
- [34] YAO YX, ZHANG X, HUANG ZL, LI H, HUANG J, CORTI G, WU ZJ, QIN XL, ZHANG YR, YE XY, FAN HX, JIANG LJ. A field study on the composition, structure, and function of endophytic bacterial community of *Robinia pseudoacacia* at a composite heavy metals tailing[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 850: 157874.
- [35] VURUKONDA SSKP, GIOVANARDI D, STEFANI E. Plant growth promoting and biocontrol activity of *Streptomyces* spp. as endophytes[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(4): 952.
- [36] WORSLEY SF, NEWITT J, RASSBACH J, BATEY SFD, HOLMES NA, MURRELL JC, WILKINSON B, HUTCHINGS MI. *Streptomyces* endophytes promote host health and enhance growth across plant species[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(16): e01053-20.
- [37] de JESUS SOUSA JA, OLIVARES FL. Plant growth promotion by *Streptomyces*: ecophysiology, mechanisms and applications[J]. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 2016, 3(1): 24.
- [38] VILLAFANE DL, MALDONADO RA, BIANCHI JS,

- KURTH D, GRAMAJO H, CHIESA MA, RODRÍGUEZ E. *Streptomyces* N2A, an endophytic *Actinobacteria* that promotes soybean growth and increases yield and seed quality under field conditions[J]. *Plant Science*, 2024, 343: 112073.
- [39] MEHTA HH, SHAMOO Y. Pathogenic *Nocardia*: a diverse genus of emerging pathogens or just poorly recognized?[J]. *PLoS Pathogens*, 2020, 16(3): e1008280.
- [40] BROWN-ELLIOTT BA, BROWN JM, CONVILLE PS, JR WALLACE RJ. Clinical and laboratory features of the *Nocardia* spp. based on current molecular taxonomy[J]. *Clinical Microbiology Reviews*, 2006, 19(2): 259-282.
- [41] KHILYAS IV, MARKELOVA MI, VALEEVA LR, IVOILOVA TM, SHAGIMARDANOVA E, LAIKOV AV, ELISTRATOVA AA, BERKUTOVA ES, LOCHNIT G, SHARIPOVA MR. Genomic insights and anti-phytopathogenic potential of siderophore metabolome of endolithic *Nocardia mangyaensis* NH1[J]. *Scientific Reports*, 2024, 14(1): 5676.
- [42] DEB CR, TATUNG M. Siderophore producing bacteria as biocontrol agent against phytopathogens for a better environment: a review[J]. *South African Journal of Botany*, 2024, 165: 153-162.
- [43] TIMOFEEVA AM, GALYAMOVA MR, SEDYKH SE. Bacterial siderophores: classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture[J]. *Plants*, 2022, 11(22): 3065.
- [44] FERREIRA MJ, SILVA H, CUNHA A. Siderophore-producing rhizobacteria as a promising tool for empowering plants to cope with iron limitation in saline soils: a review[J]. *Pedosphere*, 2019, 29(4): 409-420.
- [45] NASRABADI R G, GREINER R, MAYER-MIEBACH E, MENEZES-BLACKBURN D. Phosphate solubilizing and phytate degrading *Streptomyces* isolates stimulate the growth and P accumulation of Maize (*Zea mays*) fertilized with different phosphorus sources[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2023, 40(4): 325-336.
- [46] LI R, DUAN WY, RAN ZF, CHEN XL, YU HX, FANG L, GUO LP, ZHOU J. Diversity and correlation analysis of endophytes and metabolites of *Panax quinquefolius* L. in various tissues[J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 275.
- [47] RAI VK. Role of amino acids in plant responses to stresses[J]. *Biologia Plantarum*, 2002, 45(4): 481-487.
- [48] PRATELLI R, PILOT G. Regulation of amino acid metabolic enzymes and transporters in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(19): 5535-5556.
- [49] GIORDANENGO P, BRUNISSEN L, RUSTERUCCI C, VINCENT C, van BEL A, DINANT S, GIROUSSE C, FAUCHER M, BONNEMAIN JL. Compatible plant-aphid interactions: how aphids manipulate plant responses[J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2010, 333(6/7): 516-523.
- [50] PLAXTON WC. The organization and regulation of plant glycolysis[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 185-214.
- [51] FERNIE AR, CARRARI F, SWEETLOVE LJ. Respiratory metabolism: glycolysis, the TCA cycle and mitochondrial electron transport[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(3): 254-261.
- [52] LIU WS, PARK SW. 12-*oxo*-phytodienoic acid: a fuse and/or switch of plant growth and defense responses?[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 724079.
- [53] SVOBODA J, BOLAND W. Plant defense elicitors: analogues of jasmonoyl-isoleucine conjugate[J]. *Phytochemistry*, 2010, 71(13): 1445-1449.