

百香果白皮症状内生微生物群落多样性及功能类群分析

王宏利¹, 赖淼¹, 赵久成¹, 罗玉霞¹, 董龙²,
李宝生³, 蔡昭艳², 邱文武⁴, 付鑫锋^{1*}

¹广西壮族自治区农业科学院钦州分院·钦州市农业科学研究所, 广西钦州 535000;

²广西壮族自治区农业科学院园艺研究所, 南宁 530000; ³贵港市农业科学研究所, 广西贵港 537100;

⁴广西壮族自治区农业科学院·广西作物遗传改良生物技术重点开放实验室, 南宁 530000)

摘要:【目的】探究百香果白皮症状与内生微生物群落的关联性, 解析百香果白皮症状的微生物生态机制, 为病害的绿色防控提供参考。【方法】采用16S rRNA和ITS高通量测序技术, 比较分析白皮症状与正常百香果果皮内生微生物优势细菌、真菌门属、群落多样性及群落结构的差异。【结果】白皮与正常百香果果皮的内生微生物群落结构特征存在显著差异。相较于白皮症状果, 正常百香果果皮中特有的细菌与真菌OTU(operational taxonomic unit)数量增多, 微生物多样性更丰富; 门分类水平表现为, 变形菌门(Pseudomonadota)细菌和子囊菌门(Ascomycota)真菌在白皮症状果皮的相对丰度高于正常果皮百香果, 分别是1.24和1.13倍; 属分类水平表现为, 玫瑰杆菌属(*Roseateles*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)细菌和黑孢属(*Nigrospora*)、枝孢属(*Cladosporium*)真菌是白皮症状百香果中的优势属。LEfSe差异分析结果显示, 寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)、河川球菌属(*Defluviicoccus*)和红假单胞菌属(*Rhodopseudomonas*)细菌在白皮症状百香果果皮显著富集; 在真菌层面, 白皮症状和正常百香果果皮均无明显富集。【结论】百香果白皮症状的发生与内生微生物群落多样性降低、有益类群衰减及致病类群富集密切相关, 其形成的原因之一可能是微生态系统紊乱。

关键词: 百香果; 白皮症状; 内生菌; 16S rRNA; ITS

中图分类号: S667.9

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2026)05-1210-15

Analysis of endophytic microbial community diversity and functional groups associated with white peel symptom in *Passiflora edulis*

WANG Hongli¹, LAI Miao¹, ZHAO Jiucheng¹, LUO Yuxia¹, DONG Long², LI Baosheng³, CAI Zhao-yan², QIU Wenwu⁴, FU Xinfeng^{1*}

¹Qinzhou Branch of Guangxi Zhuang Autonomous Region Academy of Agricultural Sciences/Qinzhou City Agricultural Science Research Institute, Qinzhou 535000, Guangxi, China; ²Horticultural Research Institute, Guangxi Zhuang Autonomous Region Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530000, Guangxi, China; ³Guigang City Academy of Agricultural Sciences, Guigang 537100, Guangxi, China; ⁴Guangxi Zhuang Autonomous Region Academy of Agricultural Sciences/Guangxi Key Open Laboratory of Crop Genetic Improvement and Biotechnology, Nanning 530000, Guangxi, China)

Abstract: 【Objective】 *Passiflora edulis*, as a characteristic tropical and subtropical cash crop, is rich in vitamins, amino acids, and bioactive substances, possessing significant economic value in fresh consumption, processing and other fields. However, the white peel symptom of *P. edulis* adversely affects fruit quality and often results in irregular white patches on the fruit epidermis. This not only severely impairs the fruit's appearance quality but also reduces its commercial value and market acceptance, caus-

收稿日期: 2025-08-06 接受日期: 2025-12-05

基金项目: 国家现代农业产业技术体系广西创新团队百香果钦州综合试验站(nycytxgxcxtid-2024-17-09); 国家现代农业产业技术体系广西创新团队百香果南宁综合试验站(nycytxgxcxtid-2024-17-08); 广西农业科学院基本科研业务专项(桂农科2024YP049、桂农科2021YT046)

作者简介: 王宏利, 男, 在读博士研究生, 农艺师。主要研究方向为百香果育种、高效栽培及病虫害防治。E-mail: whl@gxaas.net

*通信作者 Author for correspondence. E-mail: xfengf@gxaas.net

ing substantial economic losses to growers. Currently, the mechanism underlying this symptom remains unclear. Existing studies have mainly focused on the impacts of environmental factors (e.g., light, temperature, and nutrients), while the association between endophytic microorganisms—an important component of the host's microecosystem—and the white peel symptom has not been systematically explored. This study aims to clarify the key microbial taxa associated with the formation of the white peel symptom and identify functional microorganisms with potential regulatory roles (e.g., pathogenic-related or probiotic taxa) by analyzing the differences in endophytic microbial communities between symptomatic and normal *P. edulis* peel. The results are expected to provide theoretical support for revealing the microecological driving mechanism of the white peel symptom in *P. edulis* and a scientific basis for developing microbe-based green control technologies, thereby facilitating the sustainable development of the *P. edulis* industry. **【Methods】** During the fruiting period of *P. edulis* in August 2024, three samples each of mature fruits with white peel symptom and healthy fruits were collected. Using 16S rRNA and ITS high-throughput sequencing technologies (Illumina NextSeq 2000 platform), comparative analyses were conducted on the phylum and genus levels, community diversity, and community structure of endophytic microorganisms in the peel of symptomatic and normal *P. edulis*. For data analysis, QIIME2 software was used for sequence quality control, Operational Taxonomic Units (OTUs) clustering, and species annotation. Alpha diversity indices (Shannon index, Simpson index, Chao1 index, etc.) were employed to evaluate community richness and evenness, and ANOVA was used to test for significance of differences between groups. LEfSe (Linear Discriminant Analysis Effect Size) analysis was performed to screen for biomarkers with significant differences between the two groups (LDA score > 2.5). Meanwhile, the relative abundances of dominant taxa at the phylum and genus levels were statistically analyzed, and the chi-square test was used to assess the differences in proportions between groups. **【Results】** Significant differences were observed in the structural characteristics of endophytic microbial communities between the peel of *P. edulis* with white peel symptom and normal peel. A total of 72 phyla, 169 classes, 374 orders, 637 families, 1208 genera, 1928 species, and 3487 OTUs were identified in the endophytic bacterial communities of *P. edulis* with symptomatic and normal peel. Among them, the numbers of endophytic bacteria in symptomatic peel at different taxonomic levels were: 34 phyla, 76 classes, 172 orders, 296 families, 568 genera, 882 species, and 1459 OTUs; while those in normal peel were: 38 phyla, 93 classes, 202 orders, 341 families, 640 genera, 1046 species, and 2028 OTUs. In addition, a total of 14 phyla, 37 classes, 57 orders, 67 families, 82 genera, 99 species, and 165 OTUs were identified in the endophytic fungal communities of *P. edulis* with symptomatic and normal peel. Among them, the numbers of endophytic fungi in symptomatic peel at different taxonomic levels were: 7 phyla, 18 classes, 28 orders, 31 families, 38 genera, 49 species, and 79 OTUs; while those in normal peel were: 7 phyla, 19 classes, 29 orders, 36 families, 44 genera, 50 species, and 86 OTUs. Compared with symptomatic fruits, the number of unique bacterial and fungal OTUs in normal *P. edulis* peel was higher, indicating that healthy peel maintains richer microbial diversity. At the phylum level, it was observed that the relative abundances of bacteria belonging to the phylum *Pseudomonadota* and fungi belonging to the phylum *Ascomycota* in the peel of *P. edulis* with white peel symptom were higher than those in the peel of normal *P. edulis*. Specifically, their relative abundances were 1.24-fold and 1.13-fold higher than those in normal peel, respectively. At the genus level, bacterial genera including *Roseateles* and *Pseudomonas*, as well as fungal genera including *Nigrospora* and *Cladosporium*, were identified as the dominant genera with high abundance in the peel of *P. edulis* exhibiting white peel symptom. LEfSe (Linear Discriminant Analysis Effect Size) analysis revealed that bacterial genera *Stenotrophomonas*,

Defluviicoccus, and *Rhodopseudomonas* were significantly enriched in the peel of *P. edulis* with white peel symptom. At the fungal level, no fungi showed significant enrichment in either the peel with white peel symptom or the normal peel of *P. edulis*. 【Conclusion】 The occurrence of white peel symptom in *P. edulis* is closely associated with the imbalance of endophytic microbial communities, specifically manifested as a significant reduction in community diversity, attenuation of beneficial microbial taxa in healthy peel (e.g., phylum *Actinobacteriota* and genus *Bacillus*, which have growth-promoting and antagonistic functions), and enrichment of potential pathogenic or harmful taxa. It is hypothesized that the mechanism may involve the disruption of microecological homeostasis in the peel due to the disorder of endophytic microbial communities, leading to a decline in host defense capabilities. Meanwhile, the metabolic activities of harmful microbial groups may directly or indirectly affect the peel cell structure and pigment synthesis, ultimately inducing the white peel symptom. The results suggest that regulating endophytic microbial communities (e.g., supplementing probiotics or inhibiting harmful bacteria) may serve as an effective approach to control the white peel symptom in *P. edulis*. Future studies can further isolate and identify key functional strains to verify their specific roles in symptom formation.

Key words: *Passiflora edulis*; White peel symptom; Endophyte; 16S rRNA; ITS

百香果(*Passiflora edulis*)作为热带亚热带高价值经济作物,包含紫果百香果(*Passiflora edulis* f. *edulis*, 原变型)和黄果百香果(*Passiflora edulis*, 栽培变型),这两种变型在遗传背景、农艺性状及抗性特征上均存在显著差异。百香果果实发育过程中出现的白皮症状主要表现为果皮褪绿白化,表面出现不规则白色斑块,同时伴随果肉发育不良,导致商品果率下降超30%,严重制约产业效益^[1]。百香果白皮症已成为制约产业提质增效的关键病理问题,但其发病机制尚未明确。内生微生物是植物微生态系统的核心组成部分,其通过参与物质代谢、抑制病原菌定殖、诱导宿主抗性等多种途径调控植物健康状态,微生物群落结构的失衡与植物病害发生密切相关^[2-3]。因此,解析与病害相关的内生微生物群落特征已成为揭示植物抗病机制的重要突破口。

前人研究已证实,内生微生物能够通过丰富且复杂的机制提升宿主植物抵御生物胁迫的能力,有效抵御病原菌侵染,从而保障健康的生长态势和正常的发育进程^[4-7]。史玉洁等^[8]采用高通量测序技术系统分析了不同抗性核桃品种(系)健康及患病青皮组织的内生菌群多样性、群落结构及功能特征。该研究发现抗病品种(系)内生菌群的丰富度与多样性显著高于易感品种,且患病后真菌多样性显著升高,鉴定出假单胞菌属(*Pseudomonas*)、刺盘孢属(*Colletotrichum*)等关键菌属,其中假单胞菌属多被报道可通过产生抗菌物质或诱导系统抗性参与抗病过

程,而刺盘孢属则多为植物病原菌;抗病品种健康青皮中显著富集鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、篮状菌属(*Talaromyces*)等有益标志菌群,而这些菌群的代谢功能是通过氨基酸与核苷酸生物合成途径提升宿主抗病性。许明双^[9]比较了不同番茄(*Solanum lycopersicum* L.)和水稻(*Oryza sativa* L.)种子中内生细菌的菌群结构。结果发现,采用促生内生菌处理番茄种子,能够显著增强幼苗对灰霉病的防御效能,其作用机制与不同信号通路的差异化激活密切相关。Kim等^[10]针对链霉菌属(*Streptomyces*)中的稻瘟毒素链霉菌(*Streptomyces blastmyceticus*)菌株12-6开展研究,发现该菌株具有显著的抗植物病原真菌活性,对多种植物病原真菌均表现出强效抑制作用,为植物病害的生物防治提供了新的潜在资源。罗永兰等^[11]对柑橘白癞病进行病原鉴定,发现胶孢刺盘孢(*Colletotrichum gloeosporioides*)、柑橘砖格孢(*Alternaria citri*)和可可球二孢(*Botryodiplodia theobromae*)这3种真菌均可以单独或混合侵染。在其他果树果皮研究中,如苹果、柠檬和葡萄等,均发现内生微生物的组成和多样性对宿主抵御病原菌的抗菌机制具有显著调控作用^[12-14]。但目前针对百香果白皮症状的内生微生物研究仍较为匮乏。现有报道多聚焦于正常植株内生微生物的分离鉴定和资源挖掘,对白皮症状下内生微生物群落的多样性变化、核心类群特征及与症状关联的解析尚未开展,限制了对该症状发病机制的深入理解^[15-17]。

基于此,本研究以正常和白皮症状果皮的百香果为研究对象,采用高通量扩增子测序(16S rRNA和ITS)技术,系统比较内生细菌、真菌群落的组成与功能差异,明确白皮症状百香果内生微生物的优势类群、特有类群、丰度动态及多样性变化规律,以期为百香果靶向调控内生微生物群落、研发绿色防控技术奠定一定的理论基础。

1 材料和方法

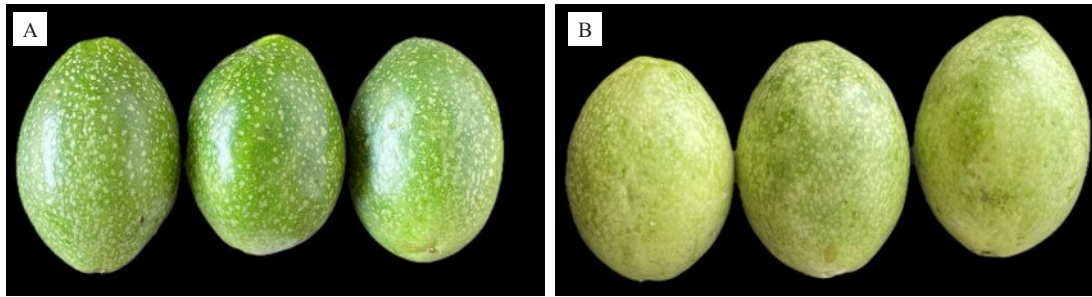
1.1 样本采集

供试材料为黄金百香果品种钦果9号,于2024年2月种植在广西钦州市农业科学研究所久隆实验

基地,分别随机选取同一试验田、同一长势、植株形态特征相同的白皮症状与正常果皮的百香果,用75%乙醇冲洗表面,吸水纸吸干,装入无菌袋中并写好标记后送样检测,百香果形态特征如图1所示。为过滤假阳性信号,设置3个生物学重复,共计6份样品,白皮症状标记为WPS(white peel symptom),正常果皮标记为CK(control check)。

1.2 方法

1.2.1 果皮基因组DNA提取与质量检测 DNA抽提试剂盒为FastPure Soil DNA Isolation Kit(Magnetic bead)(MJYH, Shanghai, China),按照说明书流程提取百香果果皮样品的微生物总基因组DNA。提



A 为健康果;B 为白斑症状果。

A shows a healthy fruit, and B shows a fruit with white spot symptoms.

图1 正常果皮和白皮症状百香果不同形态特征

Fig. 1 Different morphological characteristics between normal pericarp and white-skin symptom of *Passiflora edulis*

取完成后,通过1%琼脂糖凝胶电泳对DNA完整性进行初步检测;使用NanoDrop2000分光光度计(Thermo Fisher Scientific,美国)测定DNA的浓度及OD₂₆₀/OD₂₈₀比值,以评估DNA提取的纯度,确保后续试验材料的质量稳定性。

1.2.2 PCR扩增与产物纯化 以合格的基因组DNA为模板,在ABI GeneAmp®9700 PCR仪(ABI, Carlsbad, CA, USA)上进行目标片段的PCR扩增。引物选择方面,以特异性强和覆盖度高为准则,扩增所用引物及对应的测序类型详见表1^[18]。PCR产物经2%琼脂糖凝胶电泳分离后,采用AxyPrep DNA

凝胶回收试剂盒对目的片段进行纯化回收,经Tris-HCl缓冲液洗脱后,使用Quantus™ Fluorometer(Pro-mega,美国)对纯化产物进行精确定量,确保文库构建的均一性。

1.2.3 Illumina高通量测序与数据分析 纯化后的PCR扩增片段用于Illumina测序文库构建,文库经质量验证后在Illumina Nextseq 2000(Illumina, San Diego, California, USA)平台进行双末端(PE)测序,上述DNA提取、PCR扩增及测序过程均由上海美吉生物医药科技有限公司完成。原始测序数据处理流程如下:基于序列间的overlap区域进行PE reads拼

表1 百香果内生菌引物及测序信息表

Table 1 Primers and sequencing information of endophytes in *P. edulis*

| 引物名称 Primer name | 引物类型 Primer type | 引物序列(正向/反向) Primer sequences (forward/reverse) | 测序平台 Sequencing platform | 有效序列长度 Effective sequence length/bp |
|---------------------|---------------------|---|-----------------------------|--|
| 779F+1193R | 细菌 Bacteria | AACMGGATTAGATACCKG ACGTCATCCCCACCTCC | Nextseq 2000 | 394 |
| ITS1F+ITS2R | 真菌 Fungi | CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA GCTGCGTTCTTCATCGATGC | Nextseq 2000 | 350 |

接,通过质控过滤去除低质量序列及接头污染;经样本区分后,利用上海美吉生物有限公司 I-sanger 云数据分析平台进行操作分类单元(OTU)聚类(相似度阈值设为 97%)及物种注释;基于 OTU 聚类结果计算 Alpha 多样性指数,并在门、纲、目、科、属、种等不同分类水平上进行群落组成结构的统计分析可视化呈现。

1.3 统计分析

试验数据首先通过 Excel 2019 软件进行均值计算,将所得平均值导入 PASW Statistics 18 统计分析软件进行差异显著性检验;为反映数据的集中趋势与离散程度,数据均以“平均数±标准差(SD)”的形式表示。内生微生物群落结构分析涵盖内生细菌与真菌的 Alpha 多样性评估:采用 Shannon 指数和 Simpson 指数量化微生物群落的多样性水平,其中 Shannon 指数侧重反映群落物种丰度与均匀度的综合特征, Simpson 指数更敏感于优势物种的占比差异;通过 Ace 指数和 Chao1 指数评估微生物群落的物种丰富度,二者均基于 OTU 聚类结果估算群落中实际存在的物种总数,为群落物种数量的比较提供量化依据。

2 结果与分析

2.1 物种 Venn 分析

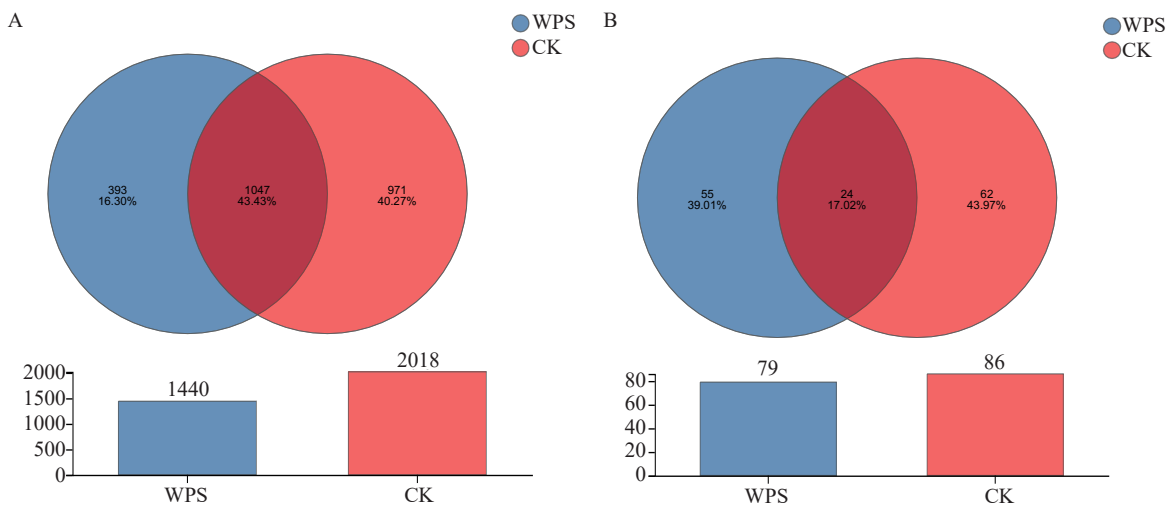
由图 2 可知,白皮症状与正常果皮的百香果中,共有优势细菌 OTU 数量为 1047 个,白皮症状特有

的 OTU 数量为 393 个,而正常果皮特有的细菌 OTU 数量为 971 个;白皮症状与正常果皮的百香果中共有优势真菌 OTU 数量为 24 个,白皮症状百香果特有的真菌 OTU 数量为 55 个,而正常果皮百香果特有的真菌 OTU 数量为 62 个。上述结果显示,在细菌层面,白皮症状与正常果皮百香果的共有优势细菌 OTU 数量较多(1047 个),但正常果皮特有的细菌 OTU 数量(971 个)显著多于白皮症状(393 个),表明正常果皮百香果的细菌群落具有更丰富的类群;而在真菌层面,两者共有优势真菌 OTU 数量较少(24 个),且白皮症状特有的真菌 OTU 数量(55 个)与正常果皮(62 个)接近,说明真菌群落的特有类群差异相对较小。整体来看,在两种果皮间,细菌群落的特有类群丰度的差异更为明显,可能与百香果果皮症状的关联更紧密。

2.2 OTU 聚类分析

由表 2 可知,百香果白皮症状果皮与正常果皮的内生微生物群落经 OTU 聚类后,在核心分类层级上呈现显著差异。

在细菌群落方面,两组样本共获得 3487 个 OTU、1208 个属、637 个科。其中,正常果皮的细菌 OTU、属、科数量分别为 2028 个、640 个、341 个,而白皮症状果皮仅为 1459 个、568 个、296 个;相较于正常果皮,白皮症状果皮的细菌 OTU 数量下降 28.06%,属和科数量分别下降 11.25%和 13.20%,核心分类单



A 为内生细菌;B 为内生真菌。

A is endophytic bacteria, and B is endophytic fungi.

图 2 白皮症状和正常果皮百香果内生细菌、真菌 OTU 在分类水平的 Venn 数量分布

Fig. 2 Distribution of Venn quantities of OTUs for endophytic bacteria and fungi at the taxonomic level in *P. edulis* with white peel symptom and normal peel

表2 白皮症状和正常果皮百香果内生微生物群落不同分类级别数量

Table 2 Number of endophytic microbial communities at different taxonomic levels in *P. edulis* with white peel symptom and normal peel

| 处理 Treatment | 样本状态 Sample status | OTU 数量 Number of OTUs | 分类级别数量(门/纲/目/科/属/种) Number of taxonomic ranks (Phylum/Class/Order/Family/ Genus/Species) |
|-----------------|-----------------------|--------------------------------|---|
| 细菌 Bacteria | 白皮 White peel | 1459 | 34/76/172/296/568/882 |
| | 正常 Normal | 2028 | 38/93/202/341/640/1046 |
| | 共计 Total | 3487 | 72/169/374/637/1208/1928 |
| 真菌 Fungi | 白皮 White peel | 79 | 7/18/28/31/38/49 |
| | 正常 Normal | 86 | 7/19/29/36/44/50 |
| | 共计 Total | 165 | 14/37/57/ 67/82/99 |

元的丰富度降幅显著。

在真菌群落方面,两组样本共获得 165 个 OTU、82 个属、67 个科,整体物种数量大幅度低于细菌。正常果皮的真菌 OTU、属、科数量分别为 86 个、44 个、36 个,白皮症状果皮为 79 个、38 个、31 个,核心分类单元数量虽低于正常果皮,但降幅远小于细菌(OTU 降幅 8.14%),群落结构差异相对较小。

上述结果表明,百香果白皮症状的发生与内

生微生物群落多样性降低密切相关,且细菌群落的丰富度衰减远大于真菌。正常果皮拥有更丰富的细菌核心分类单元,可能是维持果皮健康状态的重要微生态基础;而白皮症状果皮的细菌群落丰富度显著下降,这一特征或与果皮症状的形成存在关键关联。

2.3 Alpha 多样性指数

Alpha 多样性指数常用来表征群落中的物种丰富度、均匀度和多样性。对百香果白皮症状与正常果皮的内生微生物群落进行 Alpha 多样性分析。由表 3 可知,内生细菌层面,正常果皮的 Ace 指数、Chao 指数和香农指数均高于白皮果皮百香果,反映了正常果皮内生细菌群落丰富度、多样性更优;辛普森指数低于白皮,说明正常果皮细菌优势种集中度更低。内生真菌层面,正常果皮 Ace 指数、Chao 指数和香农指数略高于白皮症状百香果,且两者辛普森指数差异较小,表明正常果皮真菌群落的物种丰富度更突出,真菌群落优势物种集中程度相近。两类微生物的覆盖范围均超过 0.95,说明测序对群落的覆盖度良好,数据可靠性较高。整体而言,白皮症状可能影响百香果果皮内生微生物群落的多样性结构,正常果皮在微生物丰富度与多样性上表现更优。

表3 白皮症状和正常果皮百香果内生微生物群落的 Alpha 多样性指数

Table 3 Alpha diversity indices of endophytic microbial communities in *P. edulis* with white peel symptom and normal peel

| 处理 Treatment | 样本状态 Sample status | Ace 指数 Ace index | Chao 指数 Chao index | 香农指数 Shannon index | 辛普森指数 Simpson index | 覆盖范围 Coverage |
|-----------------|-----------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------|------------------------|------------------|
| 细菌 Bacteria | 白皮 White peel | 796.47±354.16 a | 791.91±349.81 a | 4.14±0.768 a | 0.06±0.03 a | 0.99 |
| | 正常 Normal | 1216.88±238.32 a | 1213.10±221.37 a | 4.96±0.065 a | 0.03±0.005 a | 0.99 |
| 真菌 Fungi | 白皮 White peel | 24.56±23.88 a | 30.00±15.40 a | 2.71±0.610 a | 0.13±0.100 a | 0.99 |
| | 正常 Normal | 33.33±5.51 a | 33.33±5.51 a | 2.84±0.280 a | 0.11±0.620 a | 1.00 |

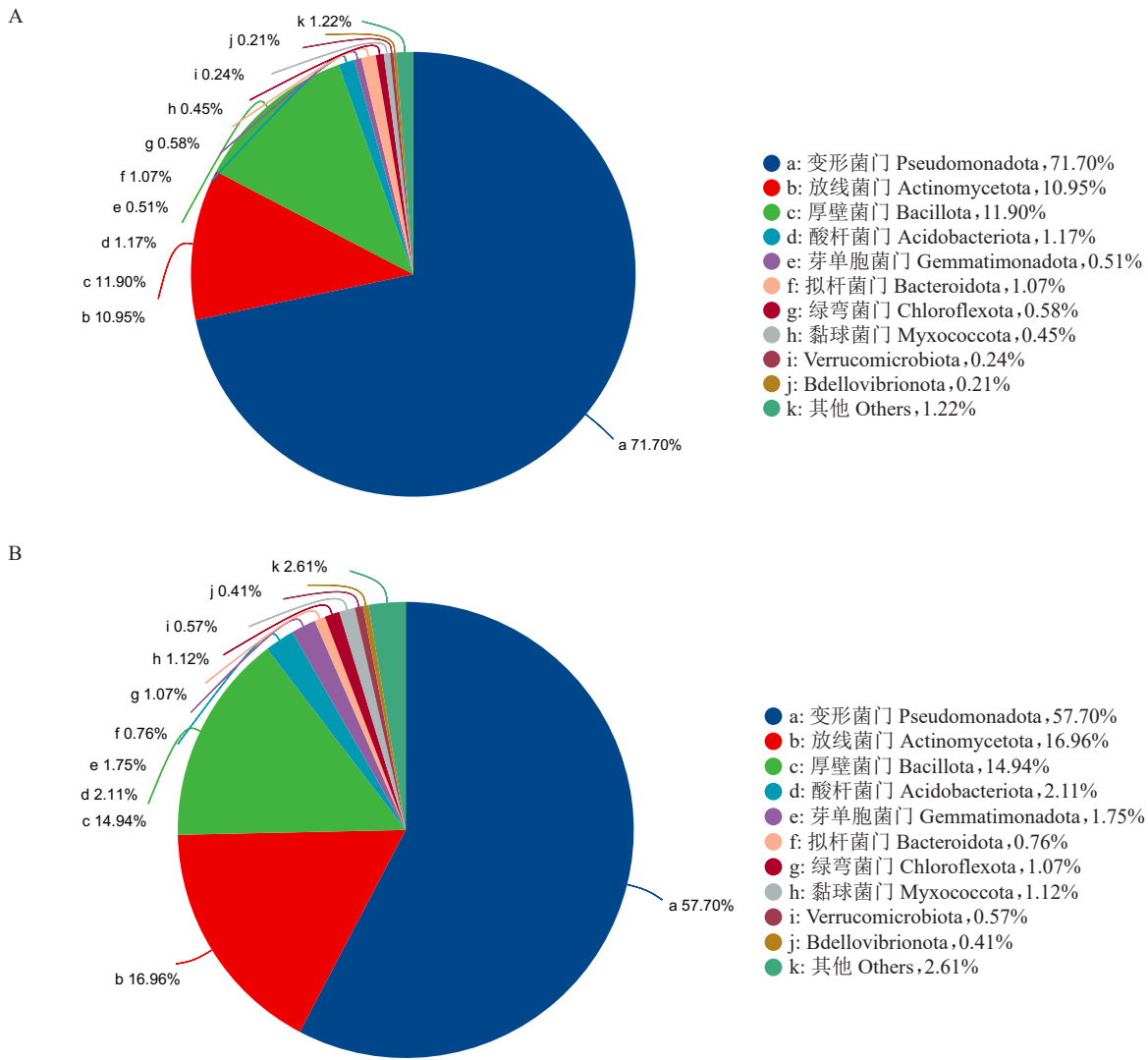
注:同列不同小写字母表示组间差异显著(P<0.05)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between groups at the 0.05 probability level.

2.4 白皮症状和正常果皮百香果内生微生物群落结构组成

2.4.1 内生细菌群落组成 在门分类水平,白皮症状和正常果皮百香果中优势内生细菌门类(相对丰度占比大于 1%)数量分别为 5 个和 7 个(图 3)。其中,白皮症状百香果优势内生细菌门类相对丰度占比大小顺序依次为:变形菌门(Pseudomonadota, 71.70%)、厚壁菌门(Bacillota, 11.90%)、放线菌门(Actinomycetota, 10.95%)、酸杆菌门(Acidobacterio-

ta, 1.17%)和拟杆菌门(Bacteroidota, 1.07%);正常果皮百香果优势内生细菌门类相对丰度占比大小顺序依次为:变形菌门(Pseudomonadota, 57.70%)、放线菌门(Actinomycetota, 16.96%)、厚壁菌门(Bacillota, 14.94%)、酸杆菌门(Acidobacteriota, 2.11%)、芽单胞菌门(Gemmatimonadota, 1.75%)、黏球菌门(Myxococcota, 1.12%)和绿弯菌门(Chloroflexota, 1.07%)。表明两组(白皮症状组与正常果皮组)优势细菌门类组成和排序有差异,白皮症状百香果的



A 为白斑症状果;B 为健康果。

A shows a fruit with white spot symptoms, and B shows a healthy fruit.

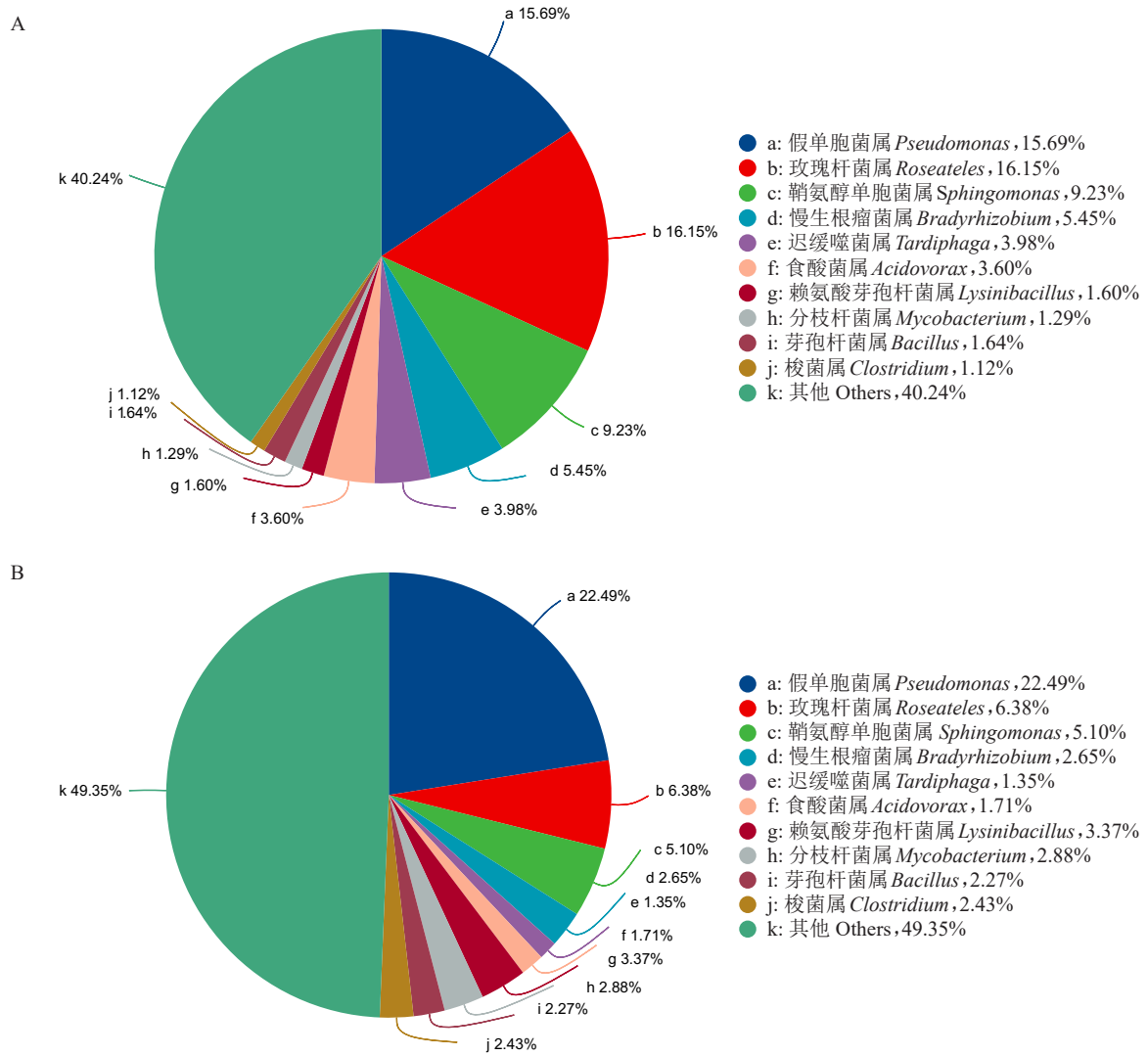
图 3 白皮症状与正常果皮百香果中优势内生细菌在门分类水平的相对丰度分布

Fig. 3 Distribution of relative abundance of dominant endophytic bacteria at the phylum taxonomic level in *P. edulis* with white peel symptom and normal peel

优势内生细菌以变形菌门为绝对优势(占比超70%),门类较少且其他核心门类(放线菌门、厚壁菌门)占比偏低;而正常果皮百香果中,变形菌门优势度下降,放线菌门、厚壁菌门占比提升,且新增3个低丰度优势门类,整体菌群结构更丰富、均衡,这可能与果皮健康状态下的微生物群落稳定性相关。

在属分类水平,如图4所示,白皮症状优势内生细菌属类别及相对丰度占比大小顺序依次为:玫瑰杆菌属(*Roseateles*, 16.15%)、假单胞菌属(*Pseudomonas*, 15.69%)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*, 9.23%)、慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*, 5.45%)、迟

缓噬菌属(*Tardiphaga*, 3.98%)、食酸菌属(*Acidovorax*, 3.60%)、芽孢杆菌属(*Bacillus*, 1.64%)、赖氨酸芽孢杆菌属(*Lysinibacillus*, 1.60%)、梭菌属(*Clostridium*, 1.12%)和分枝杆菌属(*Mycobacterium*, 1.29%);正常果皮百香果优势内生细菌属类相对丰度占比大小顺序依次为:假单胞菌属(*Pseudomonas*, 22.49%)、玫瑰杆菌属(*Roseateles*, 6.38%)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*, 5.10%)、赖氨酸芽孢杆菌属(*Lysinibacillus*, 3.37%)、分枝杆菌属(*Mycobacterium*, 2.88%)、慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*, 2.65%)、梭菌属(*Clostridium*, 2.43%)、芽孢杆菌属



A 为白斑症状果;B 为健康果。

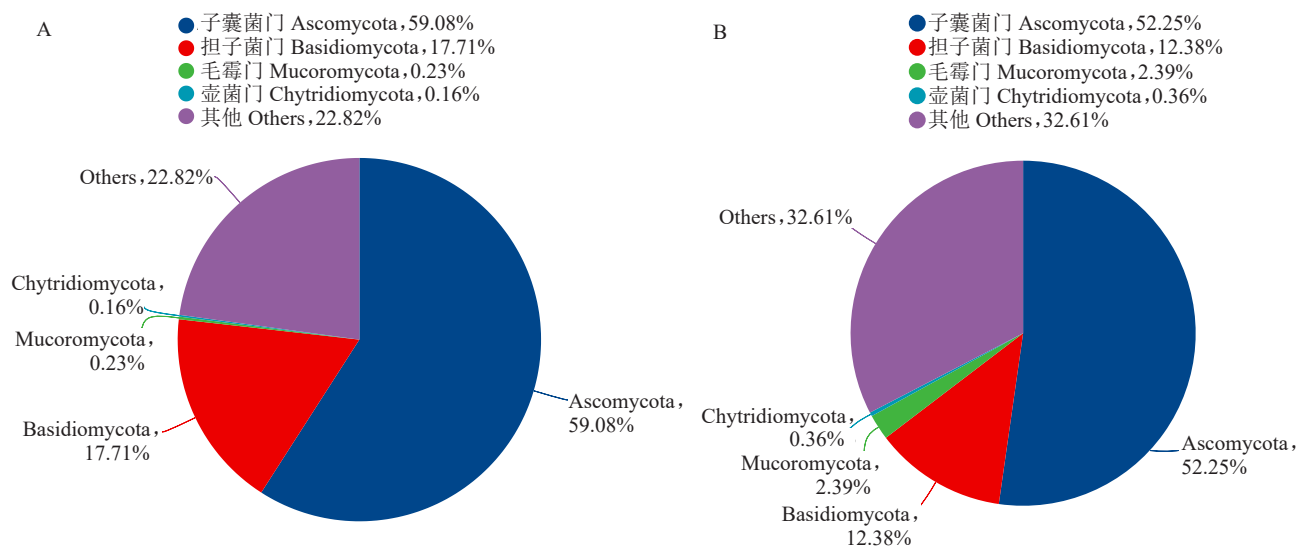
A shows a fruit with white spot symptoms, and B shows a healthy fruit.

图4 白皮症状与正常果皮百香果中优势内生细菌在属分类水平的相对丰度分布

Fig. 4 Distribution of relative abundance of dominant endophytic bacteria at the genus taxonomic level in *P. edulis* with white peel symptom and normal peel

(*Bacillus*, 2.27%)、食酸菌属(*Acidovorax*, 1.71%)和迟缓噬菌(*Tardiphaga*, 1.35%)。在属分类水平上,白皮症状和正常果皮百香果的优势内生细菌属(相对丰度超1%)数量均为10个,但优势属的排序、占比及种类存在明显差异,其中,白皮症状中玫瑰杆菌属(16.15%)为第一优势属,假单胞菌属次之(15.69%),且包含慢生根瘤菌属、迟缓噬菌属和食酸菌属;正常果皮中假单胞菌属占比最高(22.49%),玫瑰杆菌属降至第二(6.38%),其他优势类群替换为分枝杆菌属和梭菌属,同时慢生根瘤菌属、赖氨酸芽孢杆菌属等的占比也有明显变化。

2.4.2 内生真菌群落组成 在门分类水平,白皮症状和正常果皮百香果中优势内生真菌门类(相对丰度占比超1%)数量分别为2个和3个(图5)。其中,白皮症状百香果优势内生真菌门类相对丰度占比大小顺序依次为:子囊菌门(*Ascomycota*, 59.08%),担子菌门(*Basidiomycota*, 17.71%),毛霉门(*Mucoromycota*, 0.23%),壶菌门(*Chytridiomycota*, 0.16%);正常果优势内生真菌门类相对丰度占比大小顺序依次为:子囊菌门(*Ascomycota*, 52.25%),担子菌门(*Basidiomycota*, 12.38%),毛霉门(*Mucoromycota*, 2.39%);壶菌门(*Chytridiomycota*, 0.36%)。



A 为白斑症状果;B 为健康果。

A shows a fruit with white spot symptoms, and B shows a healthy fruit.

图 5 白皮症状与正常果皮百香果中优势内生真菌在门分类水平的相对丰度分布

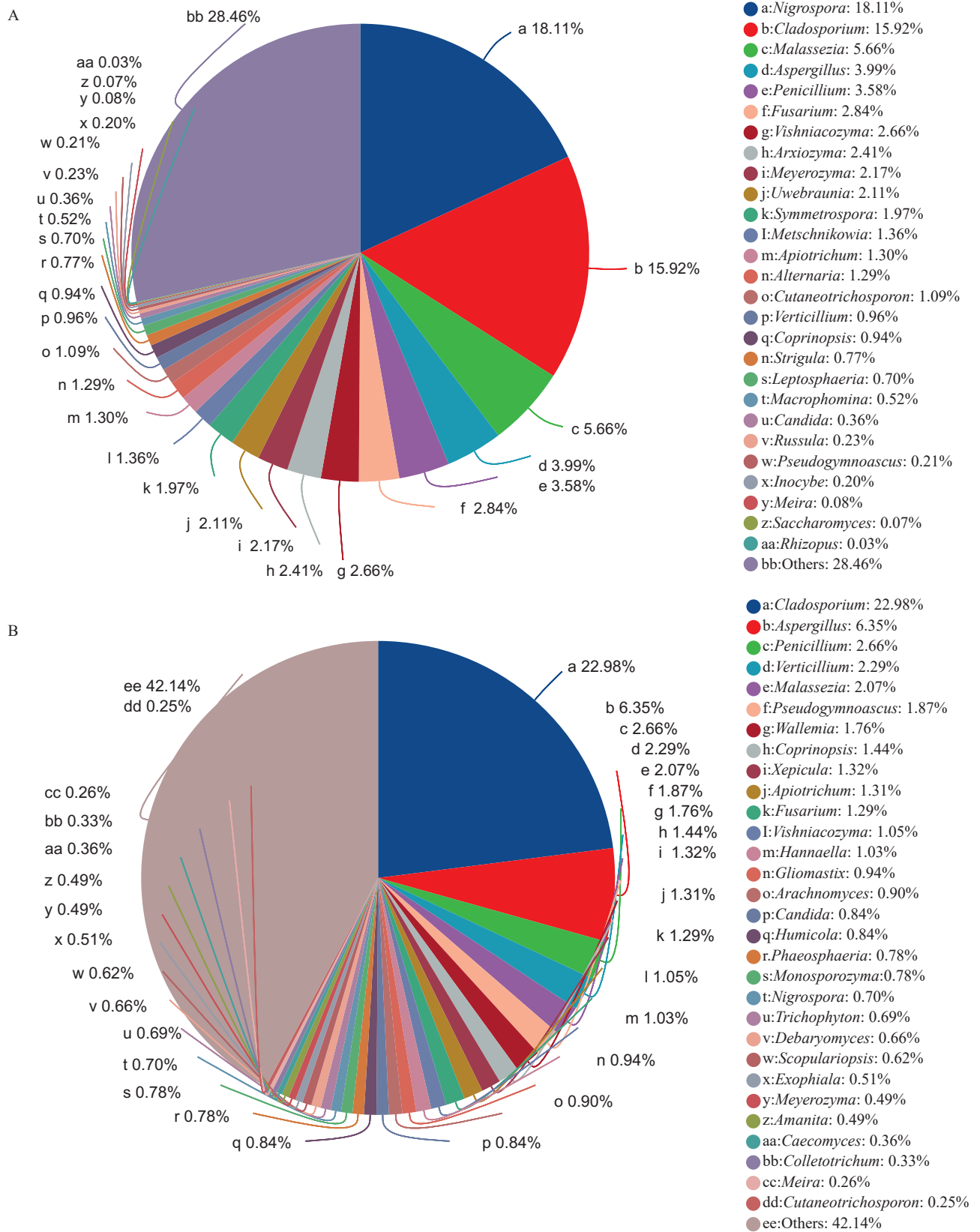
Fig. 5 Distribution of relative abundance of dominant endophytic fungi at the phylum taxonomic level in *P. edulis* with white peel symptom and normal peel

在属分类水平,白皮症状和正常果皮百香果中优势内生真菌属类(相对丰度占比超1%)数量分别为15个和13个(图6)。其中,白皮症状百香果优势内生真菌属类相对丰度占比大小顺序依次为:黑孢属(*Nigrospora*, 18.11%),枝孢属(*Cladosporium*, 15.92%),马拉色菌属(*Malassezia*, 5.66%),曲霉属(*Aspergillus*, 3.99%),青霉属(*Penicillium*, 3.58%);正常果优势内生真菌属类相对丰度占比大小顺序依次为:枝孢属(*Cladosporium*, 22.98%),曲霉属(*Aspergillus*, 6.35%),青霉属(*Penicillium*, 2.66%),轮枝菌属(*Verticillium*, 2.29%),马拉色菌属(*Malassezia*, 2.07%)。从门至属不同分类层级的比较能够发现,百香果白皮症状的产生伴随着内生真菌优势类群的更迭及比例重构,这种群落结构的特异性改变可能是诱发白皮症状的关键因素之一。

2.4.3 白皮症状和正常百香果果皮内生微生物群落结构组成差异 基于LEfSe分析($P < 0.05$, LDA score > 2.5)对白皮症状和正常果皮百香果内生微生物群落结构进行比较分析。由图7可知,白皮症状和正常果皮百香果内生细菌群落结构存在显著差异。寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)、河川球菌属(*Defluviicoccus*)、红假单胞菌属(*Rhodopseudomonas*)和SM2D12是白皮症状百香果果皮显著富集的

细菌。仅Subgroup_10是正常果皮百香果显著富集的细菌。同时,在真菌层面,白皮症状和正常百香果果皮均无明显富集。

2.4.4 白皮症状和正常百香果果皮内生微生物群落功能预测分析 基于16S rRNA扩增子测序获得微生物群落数据,利用PICRUST2软件结合KEGG数据库(kyoto encyclopedia of genes and genomes)进行细菌菌群功能预测,明确百香果果皮样本中微生物群落的功能特征,通过对比功能组成与丰度差异,进一步解析果皮从健康状态到白皮症状变化过程中潜在的微生物功能响应规律。预测结果显示,共获得6类一级功能通路,分别为代谢(metabolism)、遗传信息处理(genetic information processing)、环境信息处理(environmental information processing)、细胞过程(cellular processes)、有机体系统(organismal systems)及人类疾病(human diseases)。其中代谢通路为绝对优势通路,占总体功能丰度的75.79%;其余5类通路占比均不足10%,依次为环境信息处理(7.27%)、细胞过程(5.50%)、遗传信息处理(5.45%)、人类疾病(4.09%)及有机体系统(1.90%)。在6类一级功能通路下,共注释46类二级功能通路,其中丰度占比1%以上的二级通路达29类。在差异最显著的前15条二级通路中(图8),代谢类通路占7条,主要包括碳水化合物代

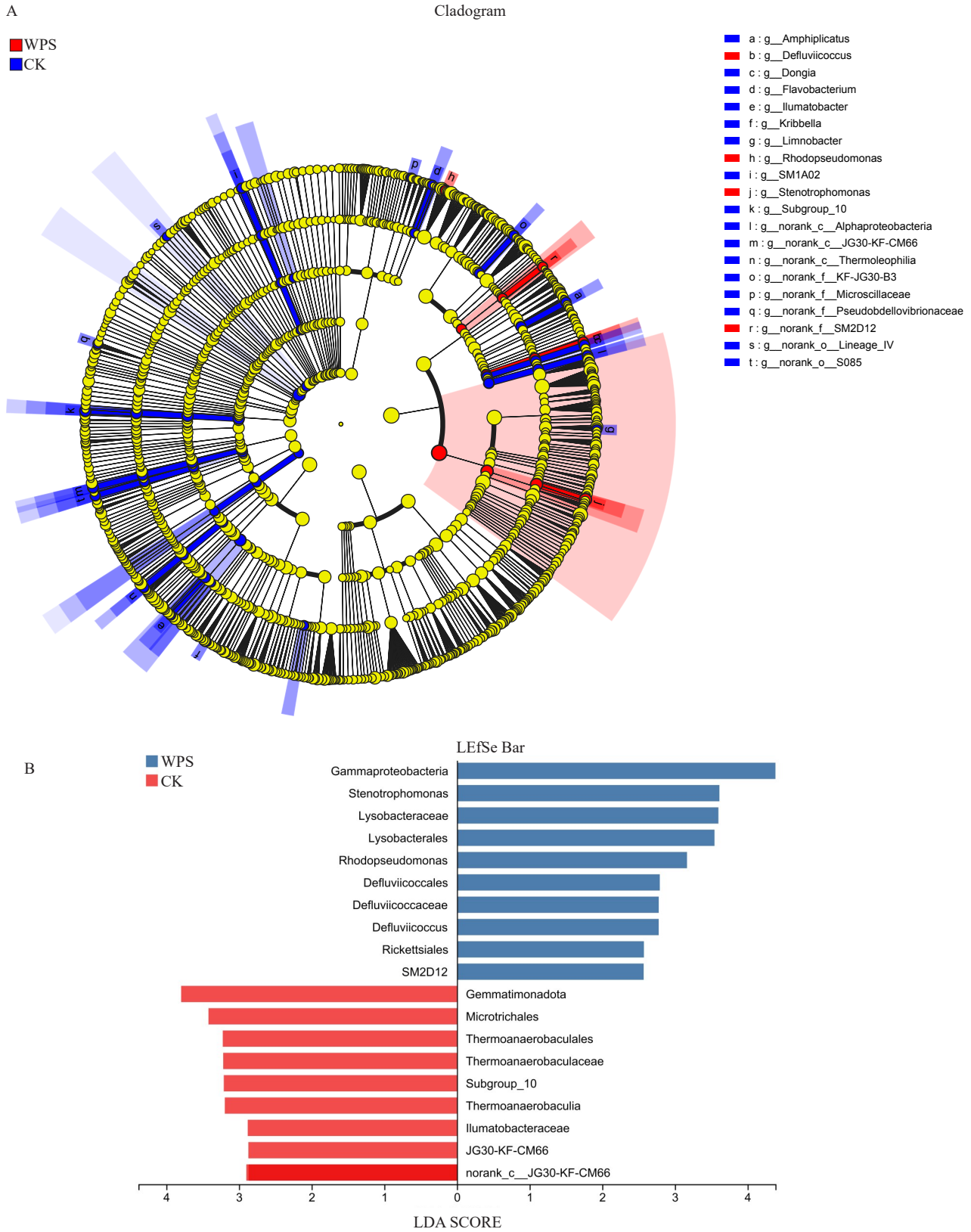


A 为白斑症状果;B 为健康果。

A shows a fruit with white spot symptoms, and B shows a healthy fruit.

图 6 白皮症状与正常果皮百香果中优势内生真菌在属分类水平的相对丰度分布

Fig. 6 Distribution of relative abundance of dominant endophytic fungi at the genus taxonomic level in *P. edulis* with white peel symptom and normal peel



A 为多级物种层级树;B 为 LDA 判别柱形图。

A is the multilevel species hierarchical tree diagram; B is the LDA discriminant bar chart.

图 7 白皮症状和正常果皮白香果内生细菌 LfSe 多级物种差异判别分析

Fig. 7 LfSe-based multilevel species differential discriminant analysis of endophytic bacteria in *P. edulis* with white peel symptom and normal peel

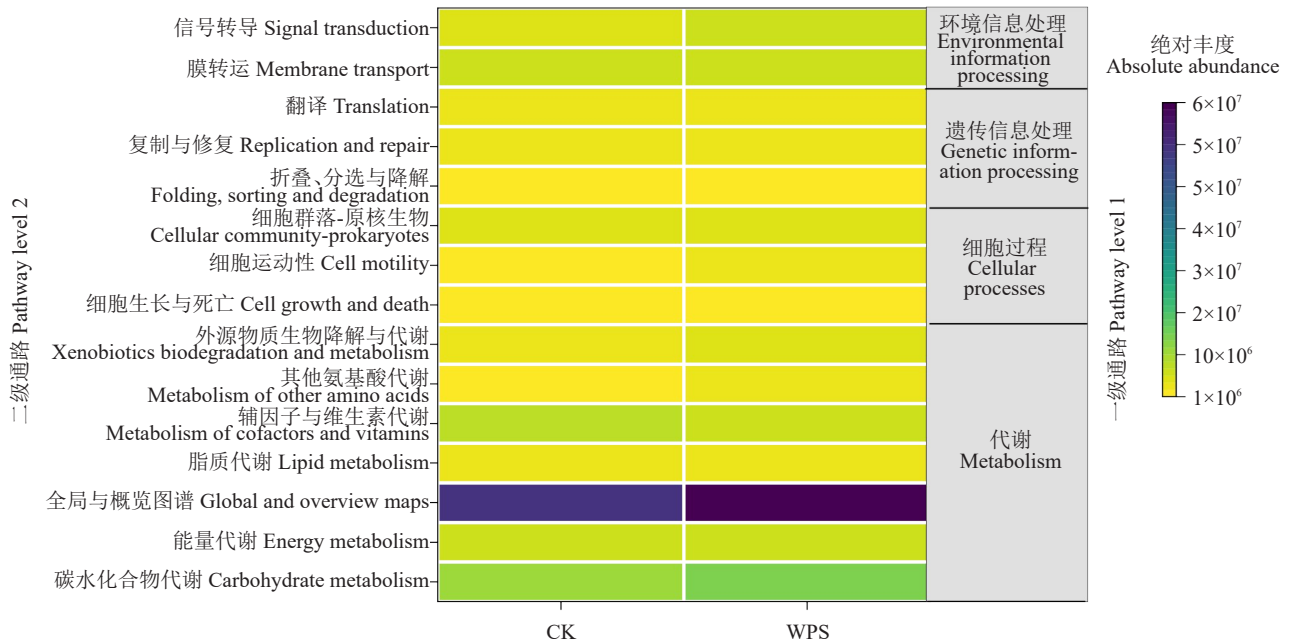


图8 白皮症状和正常果皮百香果内生微生物群落功能预测

Fig. 8 Functional prediction of endophytic microbial communities in passion fruit with white peel symptom and normal peel

谢、脂质代谢及外源物质生物降解与代谢等;细胞过程类通路占3条,主要包括细胞生长与死亡、细胞运动性及细胞群落-原核生物;遗传信息处理类通路占3条,主要包括折叠、分选与降解、复制与修复及翻译;环境信息处理类通路占2条,主要包括膜转运与信号转导。在差异显著的二级功能通路中,白皮症状果皮的细胞运动性(cell motility)和细胞生长与死亡(cell growth and death)通路丰度增幅较为突出,分别较正常果皮提高18.16%和10.37%,显示该症状下细菌群落中致病性相关类群的代谢活性增强,且细菌的扩散能力与对宿主细胞的干扰作用显著提升;此外,翻译(translation)通路丰度降低3.93%,表明有益细菌的蛋白质合成能力减弱,进一步印证了前期群落结构分析中假单胞菌属(健康果皮最优势菌属,占比22.49%)在白皮症状果皮中丰度下降30%(降至15.69%)的功能意义。该属细菌的减少不仅导致抗菌物质分泌量降低,削弱对致病微生物的抑制作用,还可能通过下调次生代谢调控功能,引发果皮色素合成通路受阻(表现为褪绿白化)与细胞壁组分(如木质素、果胶)合成不足(表现为表皮结构脆弱)。在真菌层面,白皮症状和正常百香果果皮均无明显富集,故基于FUN-Guild预测的真菌功能类群没有匹配到有关的通路。

3 讨论

3.1 白皮症状和正常果皮百香果内生细菌群落差异分析

内生细菌群落的结构方面,在门分类水平上,白皮症状果皮的细菌多样性显著降低,优势门数量减少了2个,且变形菌门表现出单极扩张的特点。这种单一菌门占据主导地位的情况,在植物体内微生态失衡时较为常见,往往还伴随着群落功能冗余降低和生态位稳定性减弱^[19]。正常果皮中放线菌门和厚壁菌门丰度偏高,这两微生物门类具有合成抗菌物质、增强植物免疫力等有益功能,其丰度的下降可能会弱化果皮微环境的生物防御屏障^[20]。同时,正常果中丰度较高的假单胞菌属与芽孢杆菌属具有固氮、抑菌等潜在功能,然而在白皮症状中其相对丰度显著降低,进一步佐证了内生细菌群落的失衡。此外,具有生物防治潜力的芽孢杆菌属与赖氨酸芽孢杆菌属的丰度也随之同步降低。单胞菌属是健康果皮的最优势细菌属,占比达22.49%;而在白皮症状果皮中,其占比降至15.69%,显著降低了约30%。这一显著变化暗示百香果果皮微生态可能发生了根本性扰动。正常果皮中高丰度的单胞菌属菌群,可能通过分泌抗菌物质抑制致病微生物,或通过调节果皮次生代谢以维持果皮结构稳定;而白皮症状中

其丰度显著下降,可能直接导致果皮抗菌物质分泌减少,对潜在病原菌的天然抑制作用减弱,同时伴随次生代谢调控功能弱化、色素合成通路受阻,最终与其他致病相关菌群共同作用,诱发白皮症状。这一推测与史玉洁等^[8]的研究结论一致,他们的研究发现抗病核桃品种中假单胞菌属丰度显著高于感病品种。值得注意的是,假单胞菌属内菌株功能具有异质性。Lindow等^[21]发现部分假单胞菌(如*Pseudomonas syringae*)可能侵染果实表皮,分泌毒素或胞外多糖(EPS),破坏表皮细胞结构,导致果皮失水、褪色或形成白色斑块。而王智荣等^[22]在采前对锦橙果皮喷施荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) ZX,发现该菌株可有效提升锦橙果实品质、调控果皮物质代谢,并能诱导羟基肉桂酸类(hydroxycinnamic acids,HCAs)、黄酮酮、多甲氧基黄酮类(poly-methoxyflavones,PMFs)、精油、辛弗林及果胶等次生代谢功能成分积累。由此可推测,假单胞菌属的有益菌株在正常百香果果皮中大量富集,而在白皮症状百香果果皮中相对丰度较低;这类有益菌株可能通过调节百香果果皮次生代谢物质合成、增强表皮结构稳定性,或是抑制致病微生物定植等途径,维持果皮正常形态,从而减少白皮症状的发生。

3.2 白皮症状和正常果皮百香果内生真菌群落差异分析

内生真菌群落的结构方面,在门分类水平上,在白皮症状百香果中子囊菌门和担子菌门的丰度有所提高,真菌多样性降低,由正常果皮的3个优势门降低至2个。在属分类水平上,正常果皮中含量丰富的枝孢属作为典型的植物益生菌,能通过竞争作用抑制病原真菌^[23];子囊菌门中的轮枝菌属和担子菌门马拉色菌属等类群,虽丰度较低,但可能通过与其他微生物的竞争、拮抗等相互作用,间接对生态系统的稳态产生影响。这些类群在白皮症状中的缺失,可能进一步削弱了群落的稳定性。同时,黑孢属在健康果中的相对丰度占比仅为0.7%,与白皮症状果皮中18.11%的占比存在显著差异,这一现象尤为值得关注。吕闯^[24]针对黄瓜、苦瓜、冬瓜、节瓜、南瓜、蒲瓜和有棱丝瓜这7种葫芦科蔬菜的叶斑病典型病样开展研究,先分离出病原真菌,再对代表性菌株进行形态学特征观察、多基因系统发育分析及致病力测定,最终发现黑孢属的9个种对葫芦科蔬菜叶斑病的形成具有显著影响。有研究证实,黑孢属也包含多

种导致果实腐烂的病原菌,其出现既可能是组织受损的结果,也可能成为加剧白皮症状的诱因^[25]。总体而言,白皮症状百香果的内生真菌群落呈现动态失衡,既体现为多样性下降、有益类群消失,也存在特定属异常增殖与核心门类占比偏移的现象,均提示内生真菌与白皮症状的发生存在密切潜在关联。

3.3 白皮症状和正常果皮百香果内生微生物群落结构 LEfSe 分析

本研究通过 LEfSe 分析揭示了白皮与正常果皮百香果内生微生物群落结构的显著差异,尤其在细菌层面呈现出明确的群落分化特征。寡养单胞菌属作为白皮症状百香果果皮显著富集的细菌,该属的部分菌株已被报道具有降解木质素的作用^[26]。木质素作为植物细胞壁的核心构成成分之一,通过与纤维素、半纤维素形成交联网络,共同为植物提供多重关键生理功能。而木质素的降解可能会破坏百香果果皮细胞结构,并进一步影响百香果果皮色素的合成过程。在真菌层面未发现两组样品存在显著富集的类群,这表明百香果白皮症状的发生可能主要与内生细菌群落的失衡相关,而真菌群落在此过程中可能未参与或仅发挥次要作用。但这一结果并不能完全排除真菌的潜在影响,未来可通过宏基因组测序等手段进一步解析真菌功能基因的表达差异,以更全面地阐明微生物群落与白皮症状的关联机制。

最后,需要指出的是,本研究受限于供试品种及产区单一。未来课题组将收集不同产区多个品种百香果样本对本研究揭示的百香果白皮症状与果皮内生微生物群落结构、核心优势菌属的关联规律进行跨产区、跨品种验证,并尝试从白皮症状果皮中分离黑孢属、寡养单胞菌属等优势菌株,通过接种健康果实的离体试验,验证其是否能诱导白皮症状,同时检测果皮色素合成酶活性、细胞壁组分的变化。

4 结 论

白皮与正常果皮百香果在内生细菌和真菌群落结构上均存在显著差异。细菌与真菌群落在白皮症状果皮中呈现协同性结构退化现象,主要表现为群落多样性降低、具有益生功能的类群减少、致病性类群增加。微生态系统紊乱可能是白皮症状形成的重要驱动因素。本研究为解析百香果白皮症状的微生态机制提供了新的研究视角,也为后续通过调控内生微生物群落实现病害的绿色防控奠定了理论基础。

参考文献 References:

- [1] WANG H L, ZHAO J C, LAI M, ZHANG Y Q, QIU W W, LI Y Y, TU H L, LING Q C, FU X F. Differential gene expression analysis and physiological response characteristics of passion fruit (*Passiflora edulis*) buds under high-temperature stress[J/OL]. PeerJ, 2023, 11: e14839. <https://doi.org/10.7717/peerj.14839>.
- [2] BANSAL N, SHARMA S, RAMKRISHNA, SAINI A, JOSHI P, RANI A, PANDEY S. Elucidating the mechanisms of plant endophytes as biocontrol agents and resistant inducers against biotic stress[M]//MITRA D, DE LOS SANTOS VILLALOBOS S, RANI A, SIERRA B E G, ANDJELKOVIĆ S. Bio-control agents for sustainable agriculture: Diversity, mechanisms and applications[M]. Singapore: Springer Nature Singapore, 2025: 261-292.
- [3] WANG X N, SUN H F, LI Y N, ZHANG L H, LI X M. Metabolomic analysis provides new insights into the growth-promoting mechanism of endophyte in rice seedlings[J]. Applied Ecology & Environmental Research, 2025, 23(3): 4611-4627.
- [4] 石晶盈, 陈维信, 刘爱媛. 植物内生菌及其防治植物病害的研究进展[J]. 生态学报, 2006, 26(7): 2395-2401.
SHI Jingying, CHEN Weixin, LIU Aiyuan. Advances in the study of endophytes and their effects on control of plant diseases[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(7): 2395-2401.
- [5] CHEN P L, YU Q Y, WANG C, MONTOYA L, WEST P T, XU L, VAROQUAUX N, COLE B, HIXSON K K, KIM Y M, LIU L, ZHANG B D, ZHANG J, LI B Y, PURDOM E, VOGEL J, JANSSON C, HUTMACHER R B, DAHLBERG J A, COLEMAN-DERR D, LEMAUX P G, TAYLOR J W, GAO C. Holomics disentangle drought response and biotic interactions among plant, endophyte and pathogen[J]. New Phytologist, 2025, 246(6): 2702-2717.
- [6] MATSUMOTO H, FAN X Y, WANG Y, KUSSTATSCHER P, DUAN J, WU S L, CHEN S L, QIAO K, WANG Y L, MA B, ZHU G N, HASHIDOKO Y, BERG G, CERNAVA T, WANG M C. Bacterial seed endophyte shapes disease resistance in rice[J]. Nature Plants, 2021, 7(1): 60-72.
- [7] LU C C, WANG Q B, JIANG Y K, ZHANG M, MENG X L, LI Y, LIU B Y, YIN Z Y, LIU H F, PENG C E, LI F C, YUE Y Z, HAO M X, SUI Y R, WANG L L, CHENG G D, LIU J Z, CHU Z H, ZHU C X, DONG H S, DING X H. Discovery of a novel nucleoside immune signaling molecule 2'-deoxyguanosine in microbes and plants[J]. Journal of Advanced Research, 2023, 46: 1-15.
- [8] 史玉洁, 张赞齐, 李静苗, 何文浩, 孙永江, 陈永浩, 侯智霞, 苏淑钗, 张俊佩, 齐建勋. 成熟期核桃青皮组织内生菌群落多样性及功能类群分析[J]. 果树学报, 2025, 42(9): 2121-2135.
SHI Yujie, ZHANG Yunqi, LI Jingmiao, HE Wenhao, SUN Yongjiang, CHEN Yonghao, HOU Zhixia, SU Shuchai, ZHANG Junpei, QI Jianxun. Analysis of endophytic community diversity and functional taxa in walnut green husk tissues at the mature stage[J]. Journal of Fruit Science, 2025, 42(9): 2121-2135.
- [9] 许明双. 番茄和水稻种子可培养内生细菌的多样性分析及促生菌功能研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2014.
XU Mingshuang. Culturable bacterial community compositions from seeds of tomato and rice and function of plant growth promoting endophytic bacteria[D]. Beijing: China Agricultural University, 2014.
- [10] KIM Y J, KIM J H, RHO J Y. Antifungal activities of *Streptomyces blastmyceticus* strain 12-6 against plant pathogenic fungi[J]. Mycobiology, 2019, 47(3): 329-334.
- [11] 罗永兰, 张志元, 姜子德. 柑桔白癞病的研究[J]. 华南农业大学学报, 2001, 22(2): 42-45.
LUO Yonglan, ZHANG Zhiyuan, JIANG Zide. Studies on white scaled lesion on citrus[J]. Journal of South China Agricultural University, 2001, 22(2): 42-45.
- [12] 李晓静. 苹果果实内生菌多样性及其对三种病害生防作用研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2021.
LI Xiaojing. Diversity of endophyte in apple fruit and its biocontrol effect on three apple diseases[D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2021.
- [13] 钱程. 柠檬内生菌的筛选及其转化柑橘皮渣合成抗菌化合物研究[D]. 芜湖: 安徽工程大学, 2024.
QIAN Cheng. Study on screening of lemon endophytes and their transformation of citrus peel residue to synthesize antimicrobial compounds[D]. Wuhu: Anhui Polytechnic University, 2024.
- [14] 王雁南, 张珣. 北京红地球葡萄内生菌的种群多样性分析[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(3): 13-15.
WANG Yannan, ZHANG Xun. Diversity analysis of endophytic microorganisms of red globe grape in Beijing[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2016, 44(3): 13-15.
- [15] 唐嘉城, 梁毅珉, 马葭思, 彭桂香, 谭志远. 百香果内生菌多样性及促生长特性[J]. 生物技术通报, 2022, 38(1): 86-97.
TANG Jiacheng, LIANG Yimin, MA Jiasi, PENG Guixiang, TAN Zhiyuan. Diversity and growth promotion of endophytic bacteria isolated from *Passiflora edulia* Sims[J]. Biotechnology Bulletin, 2022, 38(1): 86-97.
- [16] 唐嘉城. 百香果内生菌多样性及其对水稻促生作用的研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2021.
TANG Jiacheng. Diversity of endophytic bacteria isolated from *Passiflora edulia* Sims and its growth promoting effect on rice[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2021.
- [17] 张美玲. 鸡蛋果两株内生细菌的分离鉴定和促生抑菌效应[D]. 福州: 福建农林大学, 2020.
ZHANG Meiling. Isolation and identification of two strains of endophytic bacteria from *Passiflora edulis* and their effect on growth and inhibition[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2020.
- [18] 卜阳韦, 王柳迷, 陈建桦, 李良波, 黄荣韶. 不同生长年限山豆根内生菌群落特征及其与药材主要有效成分的相关性分析[J].

- 广东农业科学, 2025, 52(6): 75-86.
- BU Yangwei, WANG Liumi, CHEN Jianhua, LI Liangbo, HUANG Rongshao. Correlations of endophytic microbial community with main active components of *Sophora tonkinensis* of different growth years[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2025, 52(6): 75-86.
- [19] TRIVEDI P, LEACH J E, TRINGE S G, SA T M, SINGH B K. Plant-microbiome interactions: From community assembly to plant health[J]. Nature Reviews Microbiology, 2020, 18(11): 607-621.
- [20] BULGARELLI D, GARRIDO-OTER R, MÜNCH P C, WEIMAN A, DRÖGE J, PAN Y, MCHARDY A C, SCHULZELEFERT P. Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley[J]. Cell Host & Microbe, 2015, 17(3): 392-403.
- [21] LINDOW S E, BRANDL M T. Microbiology of the phyllosphere[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(4): 1875-1883.
- [22] 王智荣. 锦橙果皮主要活性成分响应采前喷施荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*) ZX 的动态变化及其机制研究[D]. 重庆: 西南大学, 2022.
- WANG Zhirong. Study on the dynamic changes and involved mechanisms of the main active components in brocade orange peel in response to preharvest applications of *Pseudomonas fluorescens* ZX[D]. Chongqing: Southwest University, 2022.
- [23] CROUS P W, BRAUN U, SCHUBERT K, GROENEWALD J Z. The genus *Cladosporium* and similar dematiaceous hyphomycetes[J]. Studies in Mycology, 2012, 58(1): 1-401.
- [24] 吕闯. 广东省葫芦科蔬菜真菌性叶斑病原鉴定[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
- LÜ Chuang. Identification of pathogenic fungi causing Cucurbitaceae vegetables leaf spot diseases in Guangdong province[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022.
- [25] HONG X J, CHEN S J, WANG L C, LIU B, YANG Y R, TANG X F, LIU Y S, HUANG S X. First report of *Nigrospora sphaerica* causing fruit dried-shrink disease in *Akebia trifoliata* from China[J]. Plant Disease, 2021, 105(8): 2244.
- [26] 刁昱亭. 嗜根寡养单胞菌 SJ-3 的筛选及其降解木质素机理研究[D]. 上海: 上海师范大学, 2025.
- DIAO Yuting. Isolation and screening of *Stenotrophomonas rhizophila* strain SJ-3 and study on its lignin degradation mechanism[D]. Shanghai: Shanghai Normal University, 2025.