

不同果肉厚度辣椒内生微生物群落差异及其与果肉厚度的关联

余明珠^{1,2,3,4}, 王玉琦^{2,3}, 彭征宇^{2,3}, 陶禹^{2,3}, 周池^{2,3}, 李鑫^{2,3*}, 李雪峰^{1,2,4*}

1 湖南农业大学 园艺学院, 湖南 长沙

2 岳麓山实验室, 湖南 长沙

3 湖南省微生物研究所, 植物内生微生物资源挖掘与利用湖南省工程研究中心, 湖南 长沙

4 湖南省蔬菜研究所, 湖南 长沙

余明珠, 王玉琦, 彭征宇, 陶禹, 周池, 李鑫, 李雪峰. 不同果肉厚度辣椒内生微生物群落差异及其与果肉厚度的关联[J]. 微生物学报, 2026, 66(3): 1119-1137.

YU Mingzhu, WANG Yuqi, PENG Zhengyu, TAO Yu, ZHOU Chi, LI Xin, LI Xuefeng. Variations in endophytic microbial communities and their association with pulp thickness in pepper varieties with different pulp thickness[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(3): 1119-1137.

摘要:【目的】探究不同果肉厚度辣椒 4 个生态位的内生微生物群落差异及关联, 挖掘不同辣椒果肉厚度对应的微生物群落差异。【方法】以不同果肉厚度的辣椒为试验材料, 分别提取辣椒根、茎、叶、果部位的 DNA, 利用 Illumina 平台对不同果肉厚度辣椒的 4 个生态位内生微生物群落进行细菌 16S rRNA 基因和真菌 ITS 区测序, 鉴定并筛选与辣椒果实厚度具有潜在关联的菌群, 同时开展盆栽试验进行验证。【结果】不同果肉厚度辣椒的 4 个生态位的内生细菌和真菌群落均存在差异, 其中果部细菌群落结构差异最为显著。果实属水平柱状图和物种差异分析表明, 鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*) 在厚肉型辣椒中显著富集, 且与果肉厚度呈正相关。从辣椒果实中分离出 28 种内生菌, 其中有 2 株菌属于鞘氨醇单胞菌属, 分别为水生鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas aquatilis*) 和菽内氏鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas yabuuchiae*), 这 2 株菌均具备产吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)和固氮能力。通过辣椒盆栽试验发现, 这 2 株内生菌可显著促进辣椒果实生长, 施加菌剂的辣椒果肉厚度增加 75.44%。【结论】辣椒果实中鞘氨醇单胞菌属的相对丰度与辣椒果肉厚度呈显著正相关, 且该菌属能促进辣椒果实生长。本研究对揭示内生微生物群落在调控辣椒果实发育响中的作用具有重要意义, 可为辣椒果实品质改良提供必要的理论依据。

关键词: 辣椒; 果肉厚度; 内生微生物; 群落差异; 盆栽试验

资助项目: 岳麓山实验室种业专项项目(YLS-2025-ZY02009); 湖南省自然科学基金(2025JJ50172); 湖南省农业科技创新资金(2024CX50, 2024CX115)

This work was supported by the Yuelushan Laboratory Breeding Program (YLS-2025-ZY02009), the Hunan Provincial Natural Science Foundation (2025JJ50172), and the Hunan Provincial Agricultural Science and Technology Innovation Fund (2024CX50, 2024CX115).

*Corresponding authors. E-mail: LI Xin, s2007203272@yeah.net; LI Xuefeng, lxf276@126.com

Received: 2025-09-28; Accepted: 2025-12-01; Published online: 2025-12-19

Variations in endophytic microbial communities and their association with pulp thickness in pepper varieties with different pulp thickness

YU Mingzhu^{1,2,3,4}, WANG Yuqi^{2,3}, PENG Zhengyu^{2,3}, TAO Yu^{2,3}, ZHOU Chi^{2,3}, LI Xin^{2,3*}, LI Xuefeng^{1,2,4*}

1 College of Horticulture, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan, China

2 Yuelushan Laboratory, Changsha, Hunan, China

3 Hunan Engineering Research Center for Endophytic Microbial Resources Mining and Utilization, Hunan Institute of Microbiology, Changsha, Hunan, China

4 Hunan Vegetable Research Institute, Changsha, Hunan, China

Abstract: **[Objective]** To investigate the differences and associations in endophytic microbial communities across four ecological niches of pepper varieties with varying pulp thickness and to delve into the microbial community disparities associated with different pepper pulp thickness. **[Methods]** We extracted DNA from the roots, stems, leaves, and fruits of pepper varieties with varying pulp thickness. The bacterial 16S rRNA gene and fungal ITS region of the endophytic microbial communities within these four niches were sequenced on the Illumina platform. Microbial taxa potentially associated with pulp thickness were identified and screened, followed by validation through pot experiments. **[Results]** Endophytic bacterial and fungal communities in the four ecological niches of pepper varieties with different pulp thicknesses all exhibited differences. Particularly, the bacterial community structure in the fruit displayed the most significant variations. Bar plots at the genus level and analyses of species disparities revealed that the genus *Sphingomonas* was significantly enriched in the pepper varieties with thick pulp and showed a positive correlation with pulp thickness. A total of 28 endophytic strains were isolated from pepper fruits. Among them, two strains belonged to the genus *Sphingomonas*, identified as *S. aquatilis* and *S. yabuuchiae*. Each of the two bacterial strains exhibited capabilities of both indole-3-acetic acid production and nitrogen fixation. Pot experiments demonstrated that inoculation with the two endophytic strains significantly promoted the fruit growth of pepper plants, increasing the pulp thickness by 75.44%. **[Conclusion]** The relative abundance of *Sphingomonas* in pepper fruits showed a significantly positive correlation with pulp thickness and *Sphingomonas* promoted fruit growth. This study is of great significance for revealing the role of endophytic microbial communities in the regulation of pepper fruit development and lays a theoretical foundation for improving pepper fruit quality.

Keywords: pepper; pulp thickness; endophytic microorganisms; community difference; pot experiment

辣椒(*Capsicum annuum* L.)具有独特的辛辣风味和丰富的营养价值,是我国重要的蔬菜和调味品。改良辣椒品质、提高辣椒产量和繁育辣椒新品种一直是推动辣椒产业发展的重要工作^[1]。果实性状直接影响辣椒的品质和销量,因此选育出具有优质果实性状的辣椒品种至关重要。辣椒的果实性状主要包括形状、颜色、大小、辣度及果肉厚度等^[2]。其中,辣椒果实的经济价值高度依赖于其果肉厚度:薄肉型辣椒在风味和特定加工用途方面表现出优势,厚肉型辣椒则具备较好的储存性能和较强的加工适应性^[3]。此外,辣椒果肉厚度还影响其产量,有研究表明辣椒平均单果质量与果肉厚度呈极显著正相关^[4]。

植物的生长发育不仅受基因控制和环境影响,还受植物内生微生物的调控^[5]。植物-微生物互作研究揭示,植物内生微生物群落广泛参与调控植株生长发育等多个生物学过程,通过固氮、溶磷、调节植物激素分泌和诱导植物系统抗性等多种机制来促进植物生长、增强逆境耐受性、抵御病虫害,进而影响最终作物的产量和品质^[6-7]。研究发现种子内生微生物可以调节作物对抗生素的吸收和积累^[8];调整内生菌群落结构能够提高甘蓝型油菜对磷的吸收能力^[9];东南景天(*Sedum alfredii*)的根内生菌可通过提高植株转运蛋白基因的表达量增加地上部位镉、锌的积累量,从而提高植株的生物量。有研究证明鞘氨醇单胞菌(*Spingobium yanoikuyae*) 41R9通过调控植株氮转运基因(如 *NRT2.5*、*SLAH1/3*)和激素平衡,显著提高低氮条件下油菜根生物量和根系氮吸收效率^[10]。另有研究发现,接种内生根瘤菌(*Rhizobium* sp.) BH46可以影响鱼腥草中的代谢信号,调控其生长和代谢,进而提升鱼腥草的产量和品质^[11]。以上研究表明植物内生菌对植物生长具有重要的调控作用。

目前,国内外对辣椒果实性状的研究主要集中在辣椒果实形状、果实品质等方面^[12-14]。有研究发现,从野生黑棉、野生柳树和杂交杨

树中分离出的假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)等9种内生菌具有促生特性,接种菌株后的苹果单果质量显著高于对照组^[15]。“花皮”病致病菌(白腐菌 *Phanerochaete* 等)侵染会破坏辣椒果肉细胞壁和细胞膜,导致细胞内含物分解和果肉厚度变薄^[16]。微白黄链霉菌(*Streptomyces albidoflavus*) OsiLf-2通过减少油茶根系细胞水分损失和诱导合成渗透调节物质(如多糖、糖醇)来缓解干旱胁迫,改善油茶果实直径和质量^[17]。因此,利用内生微生物改良果实性状是提高辣椒果实品质的有效措施之一^[18]。

本研究对供试的9种不同果肉厚度的辣椒进行扩增子分析,探究不同果肉厚度辣椒4个生态位的内生微生物群落组成,解析微生物多样性与辣椒果肉厚度的相关性,挖掘与果肉厚度相关的关键微生物,阐明内生微生物群落在果实膨大增厚过程中的促生效果及具体作用。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 植物材料

试验所用的9份辣椒材料由辣椒育种课题组提供,分别为CT-08、CT-28、CT-31、NJ-28、NJ-33、NJ-47、CS-14、CS-16、CS-24。这9份辣椒材料均统一种植于湖南省农业科学院高桥科研基地。

1.1.2 主要培养基与溶液配制

LB 固体培养基(g/L): 蛋白胨 10.0, 酵母浸出粉 5.0, NaCl 10.0, 琼脂 18.0, pH 7.0。

PDA 固体培养基: PDA 干粉 39.0 g/L, pH 5.4-5.8。

R₂A 液体培养基^[19] (g/L): 酵母提取物 0.5, 蛋白胨 0.5, 酸水解干酪素 0.5, 葡萄糖 0.5, 可溶性淀粉 0.5, K₂HPO₄ 0.3, MgSO₄·7H₂O 0.05, 丙酮酸钠 0.3, 色氨酸 0.2, pH 7.0-7.4。

Ashby 无氮培养基^[20] (g/L): KH₂PO₄ 0.2, CaCO₃ 5.0, CaSO₄·2H₂O 0.1, MgSO₄·7H₂O

0.2, 甘露醇 10.0, NaCl 0.2, 琼脂 1.0, pH 7.0。

Salkowski 比色剂: 50 mL 35% HClO₄ 中加入 1 mL 0.5 mol/L FeCl₃。

1.2 辣椒果肉厚度测定

使用精度为 0.01 mm 的游标卡尺, 将试验辣椒果实横切, 选取避开维管束的典型区域, 垂直于表皮测量果壁厚度。每个果实测量 3 个点, 取平均值作为该果实的果壁厚度值, 设置 3 次生物学重复, 每个重复选取 5 个果实。

1.3 总 DNA 提取与扩增子测序

分别取不同果肉厚度辣椒成熟果实的 4 个生态位(根、茎、叶、果)样本 0.5 g, 进行 3 次生物学重复, 共 108 份样本。采用 DNA 快速提取试剂盒(Omega Bio-Tek 公司)提取样本总 DNA。以 4 个生态位的总 DNA 为模板, 细菌扩增引物为 335F (5'-CADACTCCTACGGGAGGC-3') 和 769R (5'-ATCCTGTTTGMTMCCCVCRC-3'), 真菌扩增引物为 ITS1-F (5'-CTTGGTCATTTAGAG GAAGTAA-3') 和 ITS2-R (5'-TGC GTTCTTCATC GATGC-3')^[21]。PCR 产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳检测后, 采用 DNA 纯化试剂盒(Omega Bio-Tek 公司)进行纯化。纯化后的产物最终在 Illumina NovaSeq 测序平台进行双末端测序。以上所有样本 DNA 的提取、扩增均委托 Omega Bio-Tek 公司完成。

1.4 数据处理与可视化

使用 Trimmomatic v0.33 对来自不同果肉厚度辣椒的根、茎、叶、果样本的原始测序序列进行质控, 获得各样本的 clean reads; 利用 USearch v10 软件将 clean reads 进行双端序列拼接, 根据不同区域的长度范围对拼接后数据进行长度过滤; 通过 UCHIME v4.2 软件鉴定并去除嵌合体序列, 得到最终有效数据; 使用 USearch 软件在 97.0% 的相似度水平下对 reads 进行聚类, 获得操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU); 使用 QIIME 2 (version 2020.6) 软件对样品序列进行 α 多样性分析(alpha

diversity); 使用 QIIME (version 1.8.0) 软件基于 Bray-Curtis 距离矩阵进行 β 多样性分析(beta diversity); 使用 Python 2 v1.5.1 软件对各个样品中物种相对含量进行物种分类学分析, 对 LDA score>4, $P<0.05$ 的差异物种进行差异分析; 相关性网络图计算使用 SPIEC-EASI 方法构建网络, 使用 Gephi v0.10.1 绘制网络图。

1.5 菌株分筛与发育树分析

将辣椒用无菌水清洗干净, 每株取 1 g 根、茎、叶、果组织, 分别用 5% 乙醇和 2% 次氯酸钠对其进行表面灭菌, 随后用无菌水清洗组织 3 次。将最后一次漂洗的无菌水涂布于 PDA 培养基, 28 °C 下培养 7 d, 无菌落生长, 证明本次表面消毒彻底^[22]。在无菌条件下进行组织匀浆, 用无菌水对匀浆进行梯度稀释操作, 在无菌试管中分别达到 1×10^{-3} 、 1×10^{-4} 、 1×10^{-5} 的稀释倍数。从各梯度溶液中吸取 10 μ L 均匀涂布在 LB 平板上, 于 30 °C 微生物培养箱内倒置培养 1–3 d, 观察菌落生长情况。将生长状况良好且形态不同的菌落在新 LB 平板上划线获得单菌落, 重复 3 次, 将经过纯化的单菌用甘油保存于 -80 °C 冰箱。

细菌 16S rRNA 基因序列测序由南京擎科生物科技有限公司完成, 使用 MEGA 11 软件对从辣椒果实中获得的菌株采用邻接法(neighbor-joining, NJ)进行系统分析。

1.6 产 IAA 能力与固氮能力测定

将从果实分离纯化出的菽内氏鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas yabuuchiae*)和水生鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas aquatilis*)单菌接种于含 L-色氨酸(100 mg/L)的 R₂A 液体培养基中, 30 °C、180 r/min 黑暗培养 48 h 后, 取 10 mL 发酵液 4 000 r/min 离心 10 min, 取 500 μ L 上清液滴加在 2.5 mL 离心管中, 加入同体积的 Salkowski 比色剂, 混匀。同时, 取 500 μ L 20 mg/mL 的吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)标准溶液与同体积 Salkowski 比色剂混合作为阳性对照

(CK1), 取 500 μL 未接菌 R_2A 液体培养基与同体积比色剂混合作为阴性对照(CK2)。在常温避光反应 30 min 后观察颜色变化。若产生红色反应则说明有 IAA 产生, 且红色越深说明 IAA 产量越高^[23]。

分别用接种环蘸取菽内氏鞘氨醇单胞菌和 水生鞘氨醇单胞菌, 在 Ashby 无氮固体培养基上进行分区划线, 将接种好的平板倒置放入 30 $^{\circ}\text{C}$ 恒温培养箱中培养 7 d。观察划线处是否形成清晰、可见的菌落, 若有菌生长则说明具有固氮能力^[24]。

1.7 候选菌株对辣椒生长影响的测定

将菽内氏鞘氨醇单胞菌和 水生鞘氨醇单胞菌单菌接种在无菌的 50 mL LB 液体培养基中, 于 28 $^{\circ}\text{C}$ 、125 r/min 培养 48 h。使用无菌水 1:1 混合两菌株菌悬液, 使其浓度为 1×10^8 CFU/mL, 现配现用。

供试辣椒经 40 $^{\circ}\text{C}$ 温水浸泡 2 h 后, 再经赤霉素溶液浸泡 2 h, 用无菌滤纸包裹置于 30 $^{\circ}\text{C}$ 温室中催芽。露白后, 将种子置于 30 $^{\circ}\text{C}$ 、湿度 65% 的温室中育苗。辣椒幼苗长出真叶时选取长势一致且生长健壮的幼苗定植于湖南省农业科学院高桥科研基地, 采用大棚盆栽模式培育。试验预设 CT-28 辣椒 1 个处理组及 1 个空白对照组, 每组 10 株辣椒苗, 处理组灌注水生鞘氨醇单胞菌和菽内氏鞘氨醇单胞菌混合菌悬液 (1×10^8 CFU/mL) 20 mL, 共接种 3 次。辣椒果实成熟后(2025 年 7 月 15 日)统计生物数量, 测定其果实厚度, 具体方法见 1.2 节。

2 结果与分析

2.1 辣椒果肉厚度测定结果

九份辣椒的果实厚度测定结果显示(图 1), CT-31、CT-28、CT-08 的果实厚度分别为 4.29、4.67、4.73 mm, 合并为薄果肉组(ST 组); NJ-33、NJ-28、NJ-47 的厚度分别为 6.90、7.25、7.78 mm, 合并为中果肉组(MT 组); CS-24、

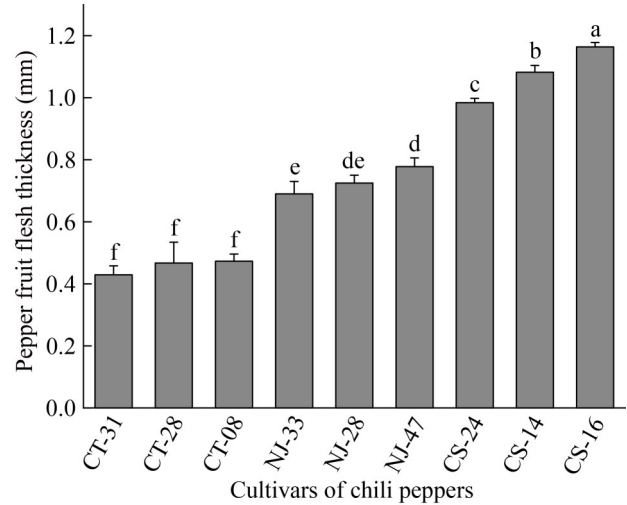


图1 九份辣椒的果肉厚度

Figure 1 Fruit pulp thickness in nine pepper cultivars. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

CS-14、CS-16 的果实厚度分别为 9.84、11.64 mm, 合并为厚果肉组(DT 组)。

2.2 不同果肉厚度的辣椒内生细菌和真菌多样性

2.2.1 不同生态位内生微生物测序结果

为比较不同品种辣椒 4 个生态位的内生微生物对果肉厚度的影响, 在 9 份辣椒共 108 份样品中, 通过扩增子测序共检测出细菌 7 859 160 对 reads, 每个样品至少产生 40 674 条 clean reads, 平均产生 72 603 条 clean reads; 真菌 15 311 809 对 reads, 每个样品至少产生 81 703 条 clean reads, 平均产生 141 089 条 clean reads。

通过 Venn 分析辣椒 4 个生态位内生菌在属水平的共有和特有物种数量, 细菌群落分析结果显示(图 2A), 在不同果肉厚度辣椒的根、茎、叶、果中内生细菌分别得到 OTUs 数目 543、313、1 029、220 个, 不同组别共有 OTUs 数目分别为 148、94、281、73 个; 其中, DT 组叶部的特有 OTUs 数目最高, 为 237 个, DT 组茎部特有 OTUs (18 个)最少。对真菌群落分析发现(图 2B), 从根、茎、叶、果中分别得到内生真

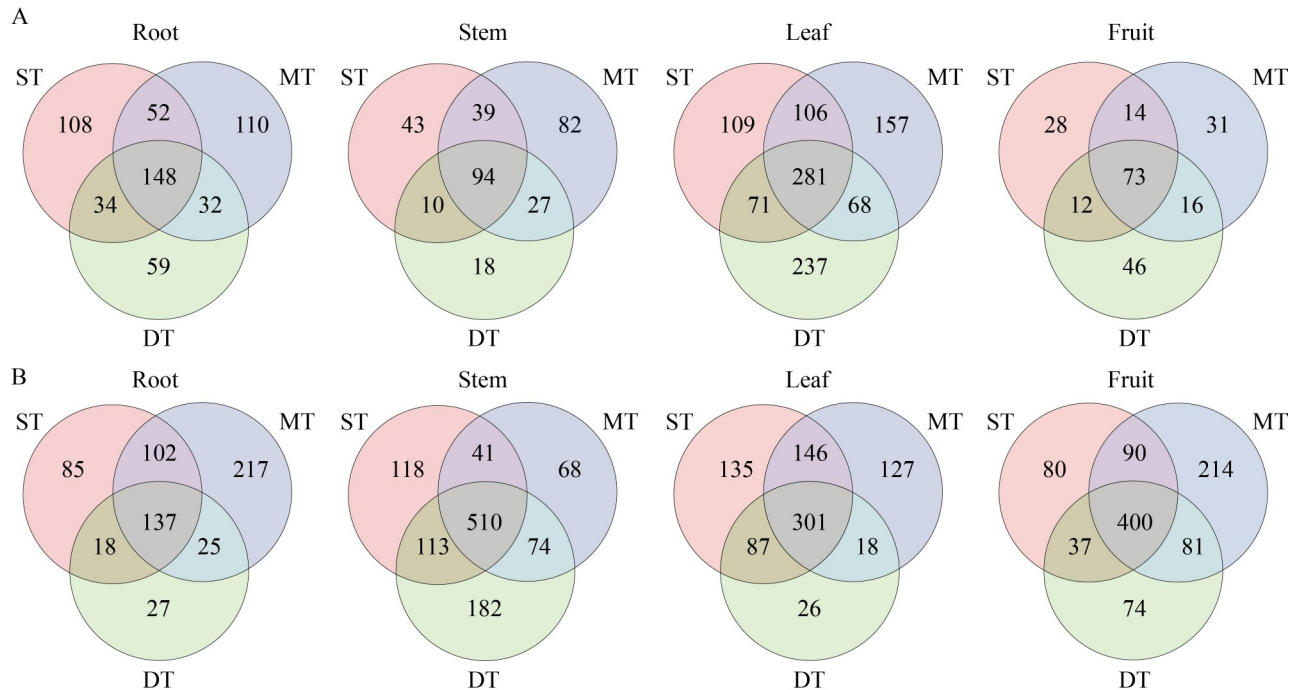


图2 辣椒不同生态位内生细菌和真菌物种的Venn分析。A: 辣椒内生细菌Venn分析; B: 辣椒内生真菌Venn分析。

Figure 2 Venn analysis of endophytic bacterial and fungal species across different niches in pepper. A: Venn analysis of endophytic bacterial communities in pepper; B: Venn analysis of endophytic fungal communities in pepper.

菌 OTUs 数目 611、1 106、840、976 个, 共有 OTUs 数目分别为 137、510、301、400 个; 其中, DT 组叶部(26 个)和根部(27 个)特有 OTUs 最少, MT 组的根部(217 个)和果部(214 个)特有 OTUs 数目最多。Venn 图结果表明各组样品之间细菌群落和真菌群落分布均存在差异, 内生真菌比内生细菌的菌群稳定性更强, 受品种差异影响更小。

2.2.2 辣椒不同果肉厚度品种细菌和真菌群落多样性

基于 OTU 水平对不同果肉厚度的辣椒内生细菌和真菌群落进行 α 多样性分析(图 3A-3D), 通过差异性检验辣椒内生菌的物种丰富度(Chao1 指数)和群落多样性(Shannon 指数)。在辣椒的细菌群落中(图 3A、3B), ST 组茎部和果部的 Chao1 指数显著高于 MT 组和 DT 组, DT 组果部的 Shannon 指数明显低于 ST 组和 MT 组。整

体来看, 叶部的细菌丰富度最高, 其次为根部, 茎部和果实的丰富度较低, 而茎部和果部的群落多样性更高。真菌的 α 多样性结果显示(图 3C、3D), 茎部中 DT 组 Chao1 指数最高, 叶部中 ST 组和 MT 组 Shannon 指数高于 DT 组。总体而言, 辣椒茎部的真菌群落丰富度和多样性最高, 其次是辣椒果部, 最后是叶部和根部。综上所述, 果肉厚度最大的 DT 组在果实部位具有最低的群落多样性和丰富度。

2.3 辣椒不同生态位内生微生物在门水平上的组成

基于 OTU 丰度及注释信息, 从门水平对不同果肉厚度辣椒 4 个生态位相对丰度前 10 的细菌序列数目进行统计, 结果显示(图 4A), 丰度占比前 3 依次为假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、芽孢杆菌门(*Bacillota*)、放线菌门(*Actinobacteriota*)。

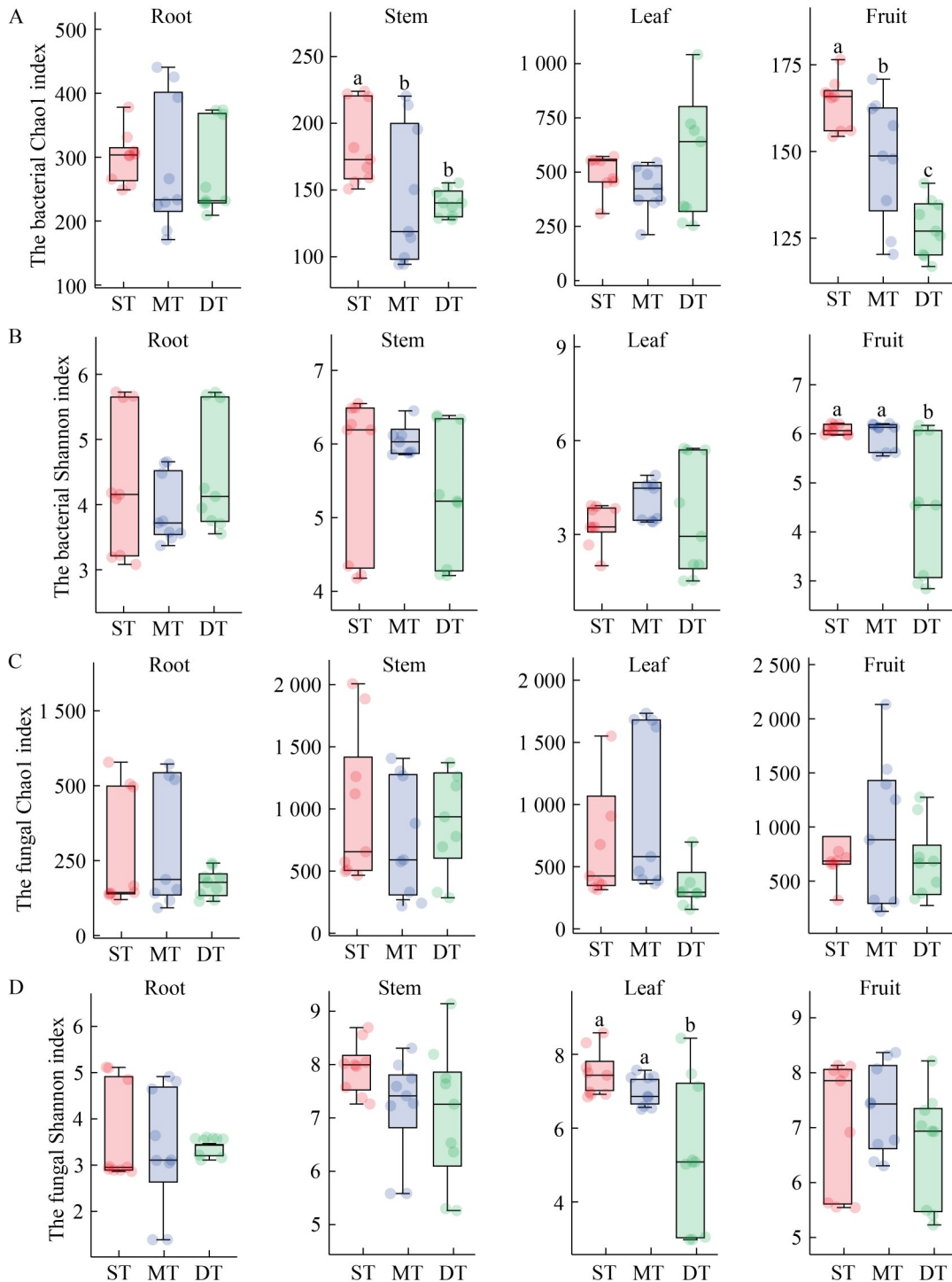


图3 辣椒不同果肉厚度品种4个生态位的微生物群落多样性。A: 细菌Chao1指数; B: 细菌Shannon指数; C: 真菌Chao1指数; D: 真菌Shannon指数。不同小写字母表示与其他处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 3 Microbial community diversity in four niches of pepper varieties with different pulp thickness. A: The bacterial Chao1 index; B: The bacterial Shannon index; C: The fungal Chao1 index; D: The fungal Shannon index. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$).

不同果肉厚度辣椒在不同生态位细菌门类的相对丰度存在差异,假单胞菌门在根部中的DT组占比最高(92.23%),茎部中的MT组相对丰度最低(52.31%);芽孢杆菌门在茎部中的MT组丰度占比最高,为16.09%;放线菌门相较于叶部,在辣椒的茎、果中的相对丰度较高,在ST组的叶部最低(0.73%),在MT组的根部最高(18.30%)。

辣椒前10内生真菌优势门显示(图4B),子囊菌门(*Ascomycota*)在4个生态位中占比最高。根部的真菌门占比与其他3个生态位存在显著差异,其中子囊菌门在辣椒根部的占比显著高于其他3个生态位,MT组和DT组的丰度占比最高,分别为90.98%和90.92%;被孢霉门(*Mortierellomycota*)在ST组和DT组的根部中占比也较高,分别为18.73%和8.24%。

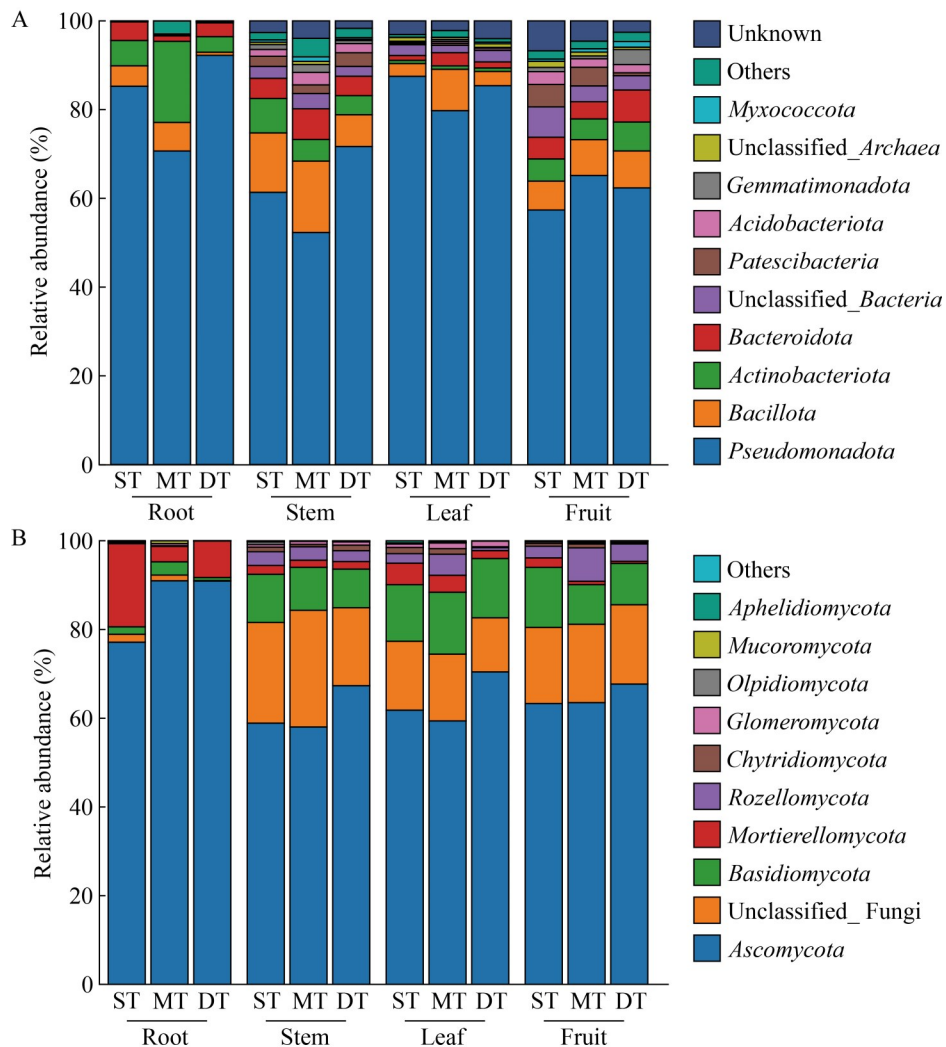


图4 辣椒不同生态位内生菌门水平群落相对丰度柱形图。A: 辣椒门水平的细菌丰度柱状图; B: 辣椒门水平的真菌丰度柱状图。

Figure 4 Relative abundance of endophytic bacterial and fungal communities at the phylum level in different niches of pepper. A: Phylum level bacterial abundance bar chart in pepper; B: Phylum level fungal abundance bar chart in pepper.

2.4 不同果肉厚度辣椒内生细菌和真菌群落结构的相似性

通过 β 多样性分析来比较辣椒不同生态位微生物群落组成存在的多样性差异, 基于 OTU 分类水平对不同果肉厚度辣椒品种根、茎、叶、果内生细菌和内生真菌群落进行主坐标分析 (principal co-ordinates analysis, PCoA) (图 5A、5B), 辣椒不同生态位的细菌群落和真菌群落各存在差异性。辣椒根、茎、叶、果的细菌群落第一主成分(PC1)和第二主成分(PC2)的总解释度分别为 58.23%、31.27%、55.50% 和 42.28%, 其中, DT 组果部位细菌群落与 ST 组和 MT 组完全分离, 表明三组样品辣椒中的果部细菌群落结构存在显著差异 ($P=0.01$)。真菌群落根、茎、叶、果的第一和第二主成分的总解释度分别为 61.15%、30.20%、35.85% 和 39.55%, 4 个生态位中的样本点均有一定重叠。不同组别的辣椒仅在果实部位的内生细菌群落中产生显著分离, 这可能暗示果肉厚度的变化与果实部位的内生细菌群落变化显著相关。

2.5 辣椒果实内生菌在属水平的群落构成与差异比较

2.5.1 辣椒果实内生菌的微生物群落特征

从属水平对不同组别果实生态位的内生菌群落组成构建柱状图, 选取相对丰度占比前 15 的内生细菌和内生真菌(图 6A、6B)。结果显示(图 6A), 不同果肉厚度辣椒果实生态位中内生细菌属的丰度存在显著差异。水栖杆菌属 (*Enhydrobacter*) 为 ST 组的优势细菌属, 占比为 9.94%。DT 组的优势菌属有鞘氨醇单胞菌属 (*Sphingomonas*), 占比 19.41%, 且显著高于 ST 组(0.76%)和 MT 组(1.12%); 其次是甲基杆菌属 (*Methylobacterium_Methylorubrum*), 占比 18.23%, 也显著高于 ST 组(0.88%)和 MT 组(0.83%); 根瘤菌属 (*Allorhizobium_Neorhizobium_Pararhizobium_Rhizobium*) 也为 DT 组的优势菌

属, 相对丰度占比为 7.16%。

通过内生真菌属水平的分析结果显示(图 6B), ST 组优势真菌属为曲霉属 (*Aspergillus*), 丰度占比为 12.81%, 显著高于 MT 组(0.83%)和 DT 组(1.10%)。DT 组的优势真菌属枝顶孢属 (*Acremonium*) 占比为 13.47%, 显著高于 ST 组(0.30%)和 MT 组(0.17%)。

由该分析结果可知, 随着果实厚度增加, 内生细菌中水栖杆菌属 (*Enhydrobacter*) 显著减少, 而鞘氨醇单胞菌属、甲基杆菌属、根瘤菌属相对丰度显著提高; 内生真菌中枝顶孢属显著增加、曲霉属显著减少。关键菌属的差异可能影响了辣椒果实果肉的厚度变化。

2.5.2 辣椒果实内生菌的物种差异分析

基于线性判别分析 (linear discriminant analysis effect size, LEfSe), 分析不同果肉厚度组别的辣椒样品在果实中属水平微生物群落的物种差异 (LDA score > 4) (图 7A、7B)。结果表明(图 7A), 辣椒果实的内生细菌在组间存在显著差异, 辣椒果实内生细菌的标记生物数量共有 14 个属, 其中 ST 组的标记生物数量最多, 共有 6 个属; 其次为 DT 组, 有 5 个菌属; MT 组只有 3 个细菌属存在显著差异。其中鞘氨醇单胞菌属和甲基杆菌属富集于 DT 组辣椒, 且数值显著高于其他 2 个辣椒品种。辣椒果实内生真菌的物种差异分析结果显示(图 7B), 共有 5 个真菌属被鉴定为组间差异显著的类群 (LDA score > 4)。其中, 未分类黄丝菌属 (*unclassified_Cephaothecaceae*) 富集于 MT 组辣椒果实生态位中, 可能存在未被充分研究的功能真菌类群; ST 组的标记生物数量最多, 共有 4 个真菌属, 且曲霉属 (*Aspergillus*) 的富集显著高于其他真菌属; 而 DT 辣椒样品中未鉴定出具有组间显著差异的真菌属。整体而言, 辣椒内生真菌种的标记生物数量远少于内生细菌, 组别间的菌属差异集中于内生细菌, 尤其是鞘氨醇

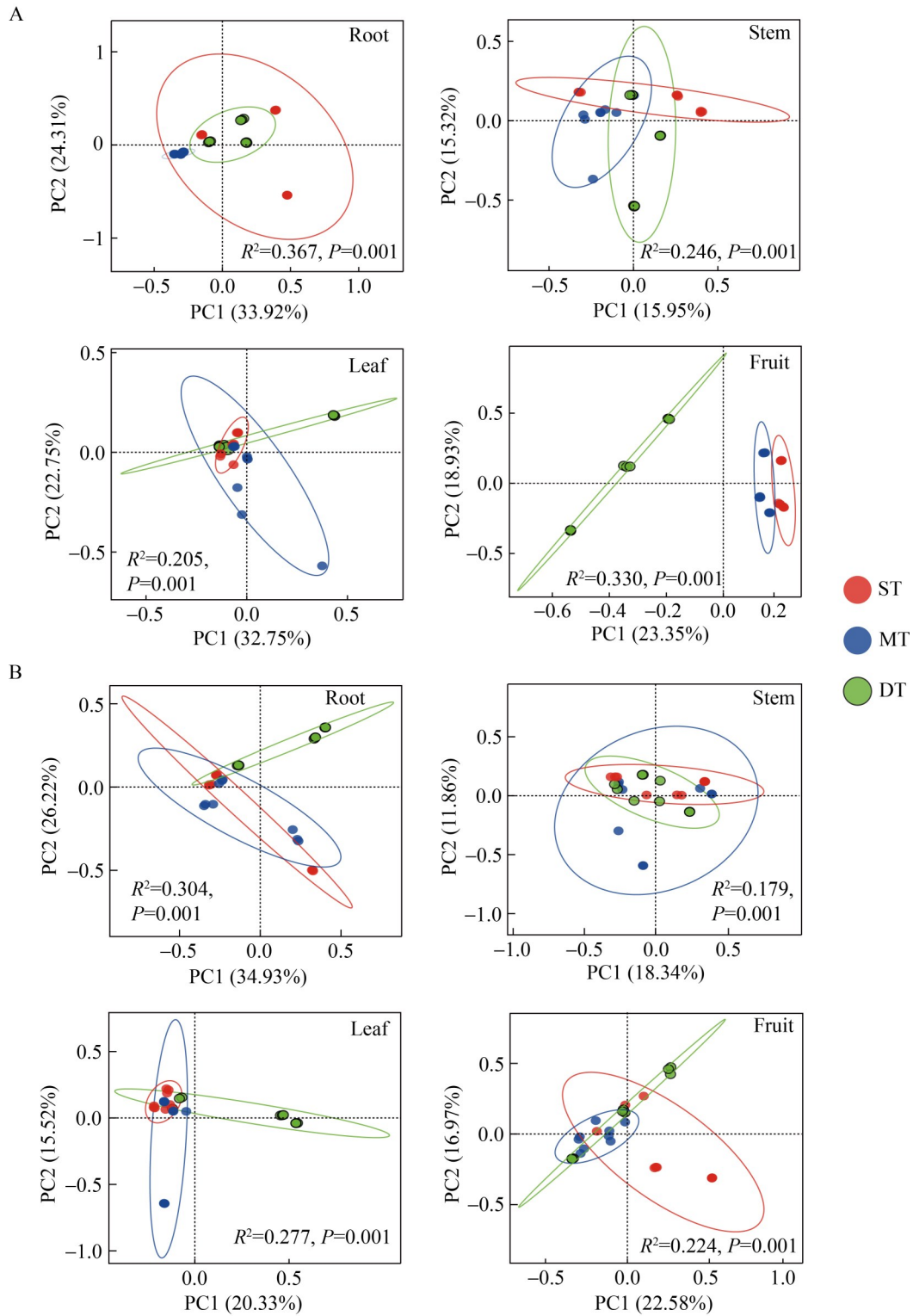


图5 辣椒不同生态位内生菌的PCoA分析。A: 内生细菌PCoA分析; B: 内生真菌PCoA分析。

Figure 5 PCoA analysis of endophytic microbiota in pepper across different ecological niches. A: Endophytic bacterial PCoA analysis; B: Endophytic fungal PCoA analysis.

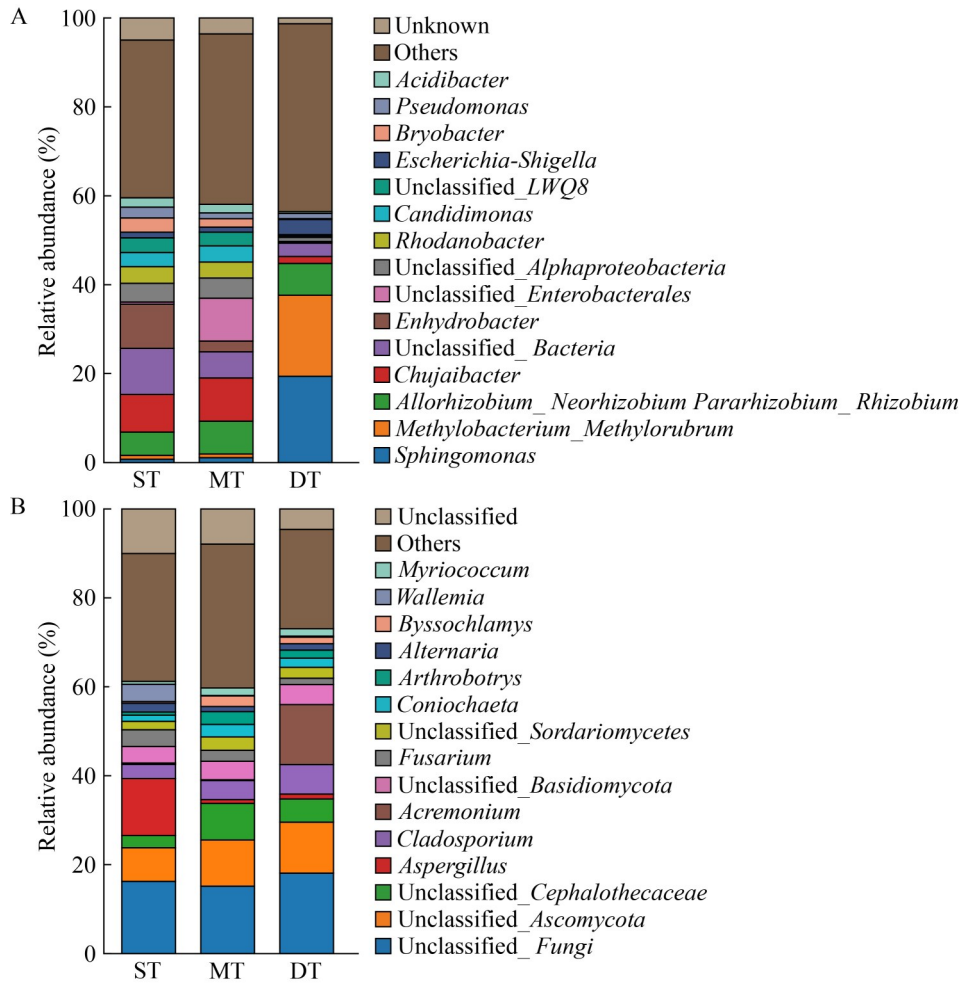


图6 不同果肉厚度辣椒的果实内生菌属水平群落相对丰度柱形图。A: 果实内生细菌属水平相对丰度柱形图; B: 果实内生真菌属水平相对丰度柱形图。

Figure 6 Relative abundance of bacterial and fungal communities at the genus level in the fruit niche of pepper with different pulp thickness. A: Bar plot of relative abundance of endophytic bacteria at the genus level in fruit; B: Bar plot of relative abundance of endophytic fungi at the genus level in fruit.

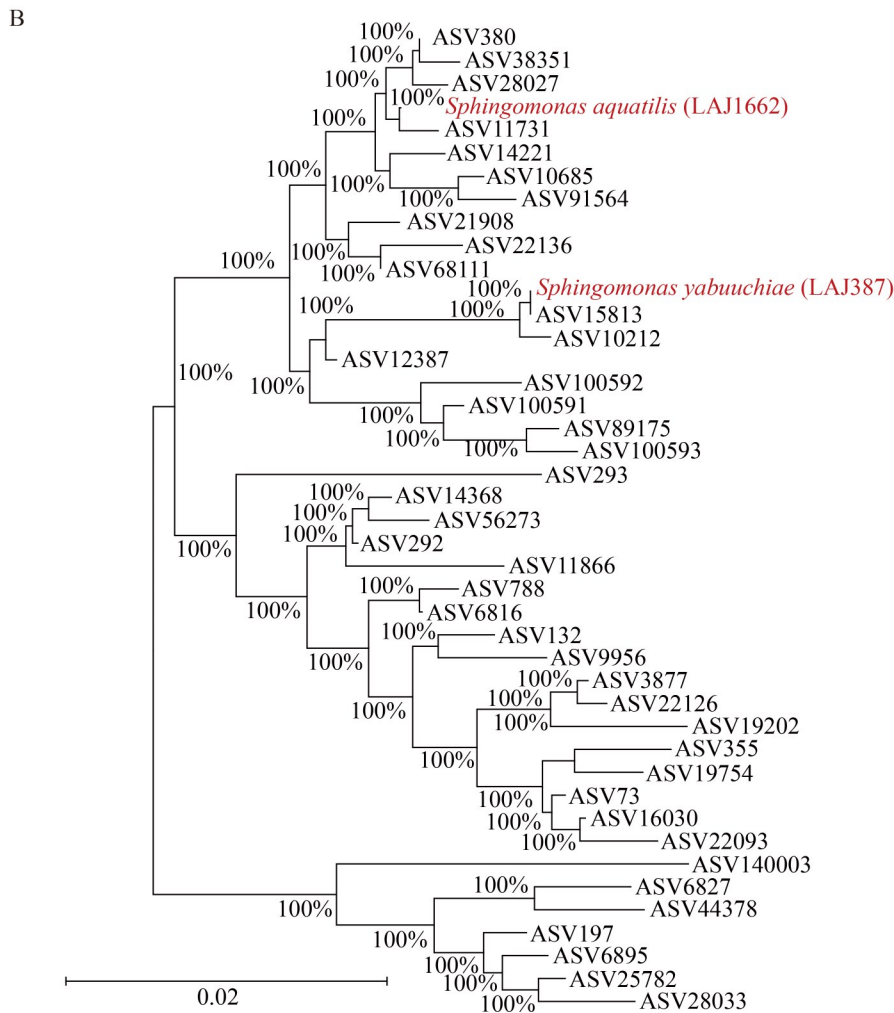
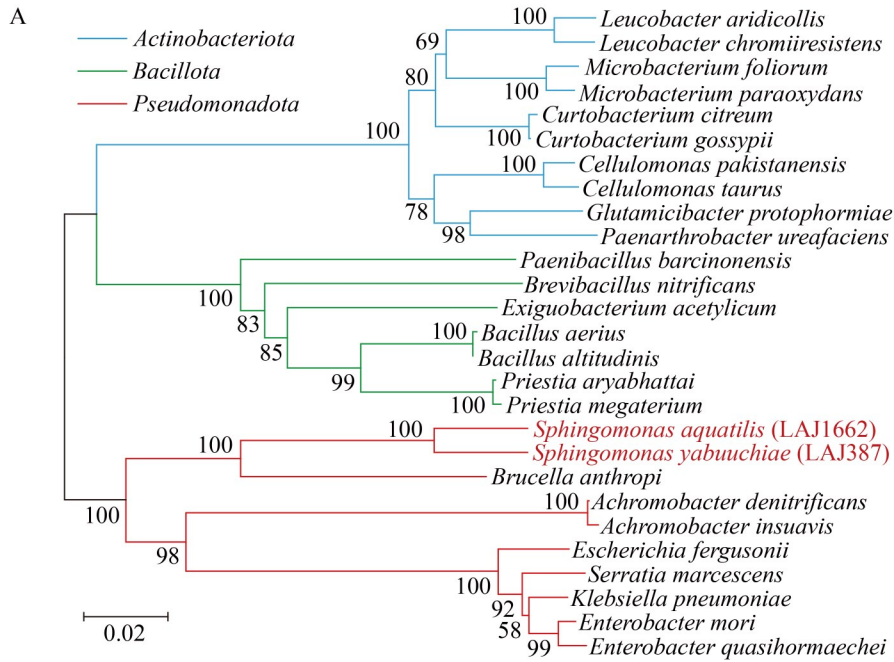
单胞菌属和甲基杆菌属, 可能会影响辣椒果肉厚度。

为探明鞘氨醇单胞菌属、甲基杆菌属与辣椒果肉厚度的关联, 筛选并从属水平合并相对丰度 top 100 的内生细菌属, 与果肉厚度构建相关性网络图(图 7C)。结果发现, 鞘氨醇单胞菌属、甲基杆菌属与辣椒果肉厚度呈显著正相关。

2.6 菌株分离、筛选与发育树分析结果

将不同果肉厚度辣椒的果实组织磨碎匀浆,

稀释涂布于 LB 固体培养基上, 经纯化, 筛选到 28 种内生细菌, 基于 16S rRNA 基因序列构建系统发育树(图 8A)。其中有 2 株为假单胞菌门的鞘氨醇单胞菌属, 编号为 LAJ387 和 LAJ1662。对 2 株鞘氨醇单胞菌的 16S rRNA 基因序列与扩增子测序产生的该属级分类操作单元(ASV)进行对比, 结果显示(图 8B), LAJ387 与该属 ASV15813 具有 100% 相似性, LAJ1662 与该属 ASV11731 具有 100% 相似性。对内生菌



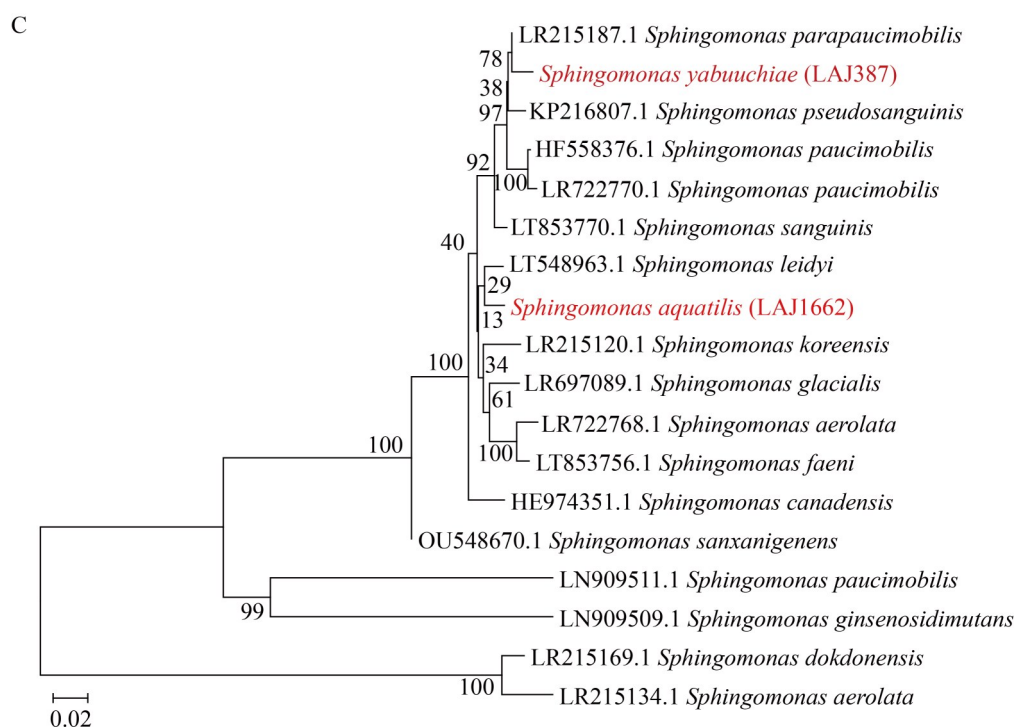


图8 菌株LAJ387和LAJ1662的分离筛选与系统发育树分析。A: 辣椒果实的28种内生细菌系统发育树; B: LAJ387和LAJ1662与鞘氨醇单胞菌属ASV序列对比分析; C: LAJ387和LAJ1662基于16S rRNA基因的系统发育树。

Figure 8 Isolation, screening, and phylogenetic tree analysis of strains LAJ387 and LAJ1662. A: Phylogenetic tree of 28 pepper fruit endophytic bacteria; B: Sequence comparison of LAJ387, LAJ1662, and *Sphingomonas* ASVs; C: 16S rRNA gene-based phylogeny of LAJ387 and LAJ1662.

LAJ387 和 LAJ1662 进行分子生物学鉴定, 将其 16S rRNA 基因序列在 GenBank 数据库中进行 BLAST 多重序列比对分析, 并构建系统发育树 (图 8C), 确定菌株 LAJ387 为菽内氏鞘氨醇单胞菌 (*Sphingomonas yabuuchiae*), 菌株 LAJ1662 为水生鞘氨醇单胞菌 (*Sphingomonas aquatilis*)。

2.7 两种内生菌促生能力测定与对辣椒果实促生效果测定

2.7.1 两株内生菌产 IAA 定性与固氮能力测定

对辣椒果实内生细菌 LAJ387 和 LAJ1662 进行分泌 IAA 定性测定, 结果显示 (图 9A), 其中阳性对照组 (CK1) 呈较深粉红色, 阴性对照组 (CK2) 呈无色, LAJ1662 混合溶液呈淡粉色,

LAJ387 混合溶液呈粉红色。结果表明, 2 株内生菌均具有产 IAA 能力。

两株内生细菌的固氮能力测定结果见图 9B, 2 株菌均能在无氮固体培养基上生长, 表明 LAJ387 和 LAJ1662 具有固氮能力, 存在一定的促生能力。

2.7.2 两株内生菌对辣椒果实促生效果测定结果

经过 LAJ387 和 LAJ1662 的混合菌液处理, 对辣椒植株无显著影响, 但显著促进了辣椒果实的生长, 结果如图 10A 所示。接种内生菌后, 辣椒 CT-28 的单株果实数量显著增加, 比对照组增加 83.33%, 辣椒单果质量比对照组提高 35.98%, 辣椒果实直径和长度分别增长 8.90%

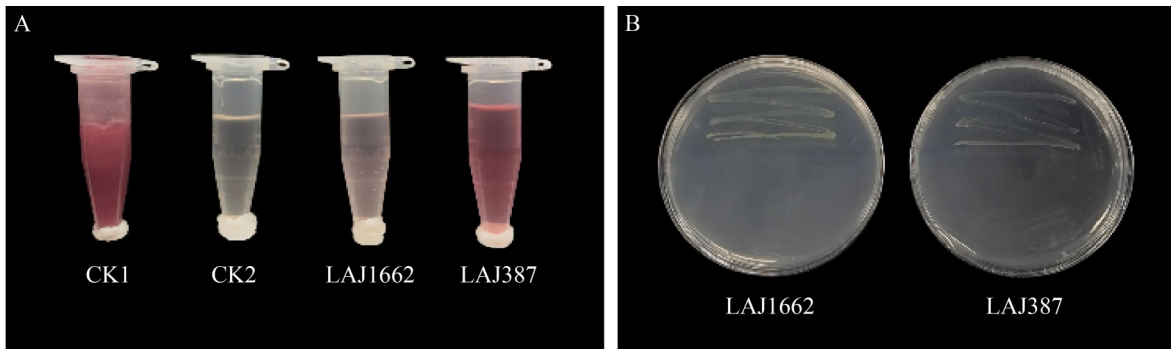


图9 LAJ387和LAJ1662产IAA定性与固氮能力测定结果。A: 2种内生菌产IAA定性测定结果; B: 2种内生菌固氮能力测定结果。

Figure 9 Results of IAA production and nitrogen fixing capacity assays for LAJ387 and LAJ1662. A: Qualitative determination of IAA production by two endophytic bacteria; B: Determination of nitrogen-fixing ability of two endophytic bacteria.

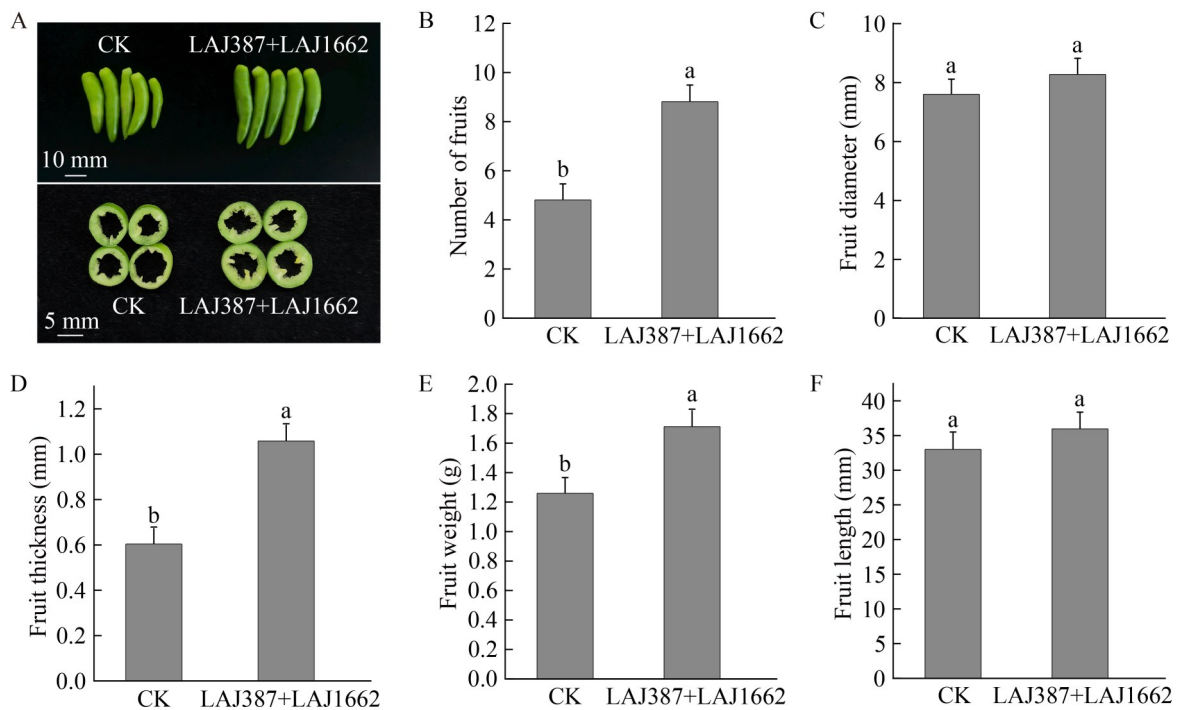


图10 LAJ387和LAJ1662菌株混合菌液灌根处理对辣椒果实农艺性状及生物量的影响。A: 辣椒果实生长状况; B: 单株辣椒果实数量; C: 辣椒单果直径; D: 辣椒果肉厚度; E: 辣椒单果质量; F: 辣椒单果长度。柱状和线表示5个重复的平均值±标准误差。不同小写字母表示与其他处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 10 Effects of root irrigation with mixed culture of strains LAJ387 and LAJ1662 on agronomic traits and biomass of pepper fruits. A: Growth status of pepper fruit; B: Number of fruits per pepper plant; C: Single fruit diameter of pepper; D: Pepper pulp thickness; E: Single fruit weight of pepper; F: Pepper single fruit length. The bars and lines represent the mean±standard error of five replicates. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$).

和 8.95%，显著增加辣椒果肉厚度，比对照组提高了 75.44%。结果表明，接种 2 株鞘氨醇单胞菌属可以有效促进辣椒果实膨大及生长发育。

3 讨论

遗传学研究已明确表明，辣椒果肉厚度主要由基因型控制，符合 2 对主基因+多基因混合遗传模型，其主基因遗传率高达 83.33%^[25]，但在品种确定的情况下，特定微生物可能会影响辣椒果肉厚度的形成。为探究内生微生物对辣椒果肉厚度的影响，本研究采用高通量测序技术对不同果肉厚度辣椒 4 个生态位的内生微生物多样性、群落结构组成进行了分析。结果发现 4 个生态位的内生微生物群落多样性和组成均存在差异，其中果实的细菌群落差异最为显著。通过 Venn 图和 α 多样性分析可知，辣椒叶片内生细菌群落更为丰富，茎部内生真菌群落丰富度最高。研究发现植物叶片中存在丰富的具有固氮作用的内生菌，有助于植物吸收氮素养分，维持植物健康^[26]。沉香属植物内生真菌集中分布在植物的茎部，且能够促进植物生长、增强植物的抗逆能力^[27]。门水平柱状图显示，假单胞菌门是 4 个生态位的共有优势细菌菌门，其中假单胞菌门在厚肉型辣椒品种的根部中占比最高，可能是因为假单胞菌门中的细菌可以产生生长素(IAA)等物质^[28]，促进根系发育，进而影响果实养分积累。子囊菌门是辣椒的共有优势真菌门，在薄肉型辣椒和厚肉型辣椒的根部中被孢霉门存在富集现象，值得注意的是，已有研究发现油茶根系中被孢霉门的高丰度可以减少病原菌侵入^[29]。因此，辣椒不同部位微生物存在的差异可能与其在植物生长过程中所发挥的功能相关。 β 多样性分析结果表明，不同组别间果实部位的细菌群落结构差异最为显著，这种群落的显著分离可能与果实厚度差异显著相关。

通过属水平柱状图和物种差异分析发现，不同果肉厚度辣椒样品的内生菌群落组成均存

在显著差异。结果显示，内生真菌中曲霉属在薄肉型辣椒中富集。有研究发现，赭曲霉可以感染多种农产品，包括谷物、葡萄和梨等作物^[30]，且在单一终止条件下曲霉属的富集会引起来果病害的发生，并减少荚果内的芽孢杆菌^[31]。综上可说明，在薄肉型辣椒中曲霉属的富集可能不利于辣椒果实的生长发育。内生细菌群落中，鞘氨醇单胞菌属、甲基杆菌属在厚肉型辣椒中富集，且鞘氨醇单胞菌的占比显著高于薄肉型辣椒和中肉型辣椒。通过相关性分析发现，鞘氨醇单胞菌属与辣椒果肉厚度呈显著正相关。有研究人员发现健康小麦根际的鞘氨醇单胞菌属的丰度与小麦产量呈显著正相关，该菌属能显著促进小麦生长^[32]；有效微生物群落(effective microorganisms, EM)处理可显著增加番茄产量，同时增加根际土壤中鞘氨醇单胞菌的相对丰度，且鞘氨醇单胞菌的相对丰度与番茄产量呈显著正相关^[33]。在鳄梨和猕猴桃植株中，鞘氨醇单胞菌是抗病品种的核心菌群^[34-35]，鞘氨醇单胞菌属还可能具有平衡果实成熟和抗病性的作用。有研究发现甲基杆菌具有固氮、溶磷、促生长及硒氧化能力^[36-37]，并且甲基杆菌突变株在植物叶际的定殖能力增强，可显著提高油菜、黄瓜、甜瓜等作物的产量^[38]，促进果实膨大。已有研究证明甲基杆菌(*Methylobacterium*)通过分泌细胞分裂素(如玉米素)和生长素(如 IAA)刺激细胞分裂、细胞扩大，并影响根系形态，从而提高营养吸收效率，增加番茄单果质量^[39]。综上所述，厚肉型辣椒果实中的鞘氨醇单胞菌属和甲基杆菌属可能影响辣椒果肉的细胞增殖或细胞膨大，在提高辣椒果肉厚度、促进果实生长发育方面具有重要作用。

本研究通过组织匀浆法对辣椒果实内生细菌进行分离，共得到 28 种细菌，其中有 2 株经鉴定为鞘氨醇单胞菌属，分别是菽内氏鞘氨醇单胞菌和水中鞘氨醇单胞菌，且 2 株菌均具有一定的促生能力(产 IAA，固氮)。也有研究发现从玉米分离出的菽内氏鞘氨醇单胞

菌(*S. yabuuchiae*)具有生物固氮和产吡啶乙酸能力, 对小麦幼苗生长具有促进作用^[40]; 水生鞘氨醇单胞菌(*S. aquatilis*)和小单胞菌(*Micromonosporaechin-aurantiaca*)的组合可以显著促进番茄植株的生长, 提高番茄植株鲜重^[41]。利用这 2 株内生细菌进行辣椒盆栽试验, 结果表明接种鞘氨醇单胞菌属的 2 株内生细菌可明显提高辣椒的果实生物量、果长、单果直径、果实质量和果肉厚度, 证明鞘氨醇单胞菌属能够有效促进辣椒果实的生长, 提高辣椒品质和产量。然而, 本研究尚缺乏对鞘氨醇单胞菌影响果实膨大发育的机制探索。在进一步的实验中可以通过转录组和代谢组检测, 阐明在辣椒生长发育过程中鞘氨醇单胞菌属所起到的具体作用。本研究的盆栽验证实验仅使用一个薄肉型辣椒品种进行验证, 存在局限性, 未来将在研究中增加相关品种, 并完善照片信息等数据记录。

4 结论

本研究采用高通量测序技术分析了不同果肉厚度辣椒 4 个生态位的内生微生物群落结构。PCoA 结果表明, 不同果肉厚度辣椒 4 个生态位中果实的内生细菌群落差异最为显著。辣椒果实的属水平物种组成和物种差异分析显示, 鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)为厚肉型辣椒品种的优势细菌属, 占比高达 19.41%, 比薄肉型辣椒高 18.65%, 且鞘氨醇单胞菌属与辣椒果肉厚度呈显著正相关。从辣椒果实中分离得到 28 种内生菌, 其中 2 株为鞘氨醇单胞菌属细菌, 分别为水生鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas aquatilis*)和菽内氏鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas yabuuchiae*), 这 2 株菌均具有产 IAA 和固氮能力。用其进行辣椒盆栽试验, 结果表明这 2 株辣椒果实内生细菌可以促进辣椒果实的生长, 增加果实厚度。这对探究内生微生物在调控辣椒果实发育过程中的具体作用具有重要意义, 也为后续的辣椒品质改良提供了理论依据。

作者贡献声明

余明珠: 样品采集、数据收集、数据分析、初稿撰写、论文修改; 王玉琦: 样品采集、实验指导、审阅、论文修改; 彭征宇: 审阅、论文修改; 陶禹: 试验设计; 周池: 实验指导; 李鑫: 提出概念、试验设计; 李雪峰: 提供资源、论文修改。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] 张婷, 王雪艳, 郭勤卫, 李朝森, 刘慧琴, 项小敏, 韦静, 赵东风, 万红建. 基于农艺性状的辣椒种质资源遗传多样性[J]. 浙江农业学报, 2024, 36(2): 325-333.
ZHANG T, WANG XY, GUO QW, LI CS, LIU HQ, XIANG XM, WEI J, ZHAO DF, WAN HJ. Genetic diversity of pepper germplasm resources based on agronomic traits[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2024, 36(2): 325-333 (in Chinese).
- [2] 黄亚杰, 李素文, 肖瑜, 张斌. 辣(甜)椒果实相关性状遗传研究进展[J]. 中国蔬菜, 2012(12): 9-15.
HUANG YJ, LI SW, XIAO Y, ZHANG B. Research progress on related fruit genetic traits of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. China Vegetables, 2012(12): 9-15 (in Chinese).
- [3] 秦可颖, 葛帅, 陈佳妮, 蒋立文, 覃业优, 王蓉蓉, 丁胜华. 不同品种辣椒角质层组成特性变化及其对贮藏品质的影响[J]. 食品工业科技, 2025, 46(12): 334-343.
QIN KY, GE S, CHEN JN, JIANG LW, QIN YY, WANG RR, DING SH. Variations in cuticular composition characteristics among pepper varieties and their effects on storage quality[J]. Science and Technology of Food Industry, 2025, 46(12): 334-343 (in Chinese).
- [4] 韩微莉, 张婷婷, 陈雪平, 罗双霞, 申书兴. 国外辣椒种质资源农艺性状的相关性分析[J]. 河南农业科学, 2014, 43(6): 103-107.
HAN WL, ZHANG TT, CHEN XP, LUO SX, SHEN SX. Correlation analysis of main agronomic characters in pepper germplasm collected abroad[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2014, 43(6): 103-107 (in Chinese).
- [5] 程龙媛, 张国卉, 孙燕, 赵金龙, 倪春杨, 孙悦, 徐凌川. 药用植物-内生菌-根际微生物互作研究进展[J]. 中草药, 2024, 55(15): 5264-5273.
CHENG LY, ZHANG GH, SUN Y, ZHAO JL, NI CY, SUN Y, XU LC. Research progress on tripartite interaction of medicinal plants-endophytic fungi-rhizosphere microbes[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2024, 55(15): 5264-5273 (in Chinese).
- [6] WANG YY, WANG XL, SUN S, JIN CZ, SU JM, WEI JP, LUO XY, WEN JW, WEI T, SAHU SK, ZOU HF, CHEN HY, MU ZX, ZHANG GY, LIU X, XU X, GRAM

- L, YANG HM, WANG ET, LIU H. GWAS, MWAS and mGWAS provide insights into precision agriculture based on genotype-dependent microbial effects in foxtail millet[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 5913.
- [7] COMPANT S, CASSAN F, KOSTIĆ T, JOHNSON L, BRADER G, TROGNITZ F, SESSITSCH A. Harnessing the plant microbiome for sustainable crop production[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2024, 23(1): 9-23.
- [8] WANG YZ, ZHAO HM, HUANG XP, ZHANG Y, YE JC, FENG NX, LI YW, LIU BL, CAI QY, XIANG L, MO CH, LI QX. Variety-dependent seed endophytic bacteria enhance stress tolerance to and bioaccumulation of ciprofloxacin in choy sum (*Brassica parachinensis*)[J]. *Microbiome*, 2025, 13(1): 80.
- [9] LIU C, BAI Z, LUO Y, ZHANG YF, WANG YF, LIU HX, LUO M, HUANG XF, CHEN AL, MA LG, CHEN C, YUAN JW, XU Y, ZHU YT, MU JX, AN R, YANG CL, CHEN H, CHEN JJ, LI ZF, et al. Multiomics dissection of *Brassica napus* L. lateral roots and endophytes interactions under phosphorus starvation[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 9732.
- [10] WANG YQ, ZHAO DL, LI Z, ZHENG H, LI YQ, ZHENG YF, ZHANG CS. *Sphingobium yanoikuyae* 41R9 enhances nitrogen uptake by modulating transporter genes and root development in rapeseed[J/OL]. *Plant, Cell & Environment*, 2025. DOI: 10.1111/PCE.15471.
- [11] WANG XT, YAN K, YU TH, YANG ZN, LUO SQ. A single latent plant growth-promoting endophyte BH46 enhances *Houttuynia cordata* Thunb. yield and quality[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72(21): 12057-12071.
- [12] 王彦飞, 曹国璠. 不同品种辣椒综合性状对比及抗病性研究[J]. *北方园艺*, 2010(18): 31-33.
WANG YF, CAO GF. Study on comprehensive characters and disease resistance of different varieties of hot pepper[J]. *Northern Horticulture*, 2010(18): 31-33 (in Chinese).
- [13] 王立浩, 张宝玺, 张正海, 曹亚从, 于海龙, 冯锡刚. 辣椒遗传育种研究进展[J]. *园艺学报*, 2020, 47(9): 1727-1740.
WANG LH, ZHANG BX, ZHANG ZH, CAO YC, YU HL, FENG XG. Research progress in genetics and breeding of *Capsicum*[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, 47(9): 1727-1740 (in Chinese).
- [14] MAO LZ, SHEN YY, CUI QZ, HUANG Y, ZHANG X, LV JH, XING WJ, ZHANG D, FANG NY, CHEN DQ, WU ZX, LI PR, DENG MH, OU LJ, ZOU XX, LIU ZB. The IQ67-domain protein IQD1 regulates fruit shape through complex multiprotein interactions in pepper (*Capsicum annuum* L.)[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(7): 2651-2666.
- [15] RHO H, van EPPS V, KIM SH, DOTY SL. Endophytes increased fruit quality with higher soluble sugar production in honeycrisp apple (*Malus pumila*)[J]. *Microorganisms*, 2020, 8(5): 699.
- [16] 丁筑红, 刘海, 郑文宇, 李小鑫, 王晓芸. 红辣椒“花皮”致病菌对果实细胞结构的影响[J]. *园艺学报*, 2014, 41(3): 479-488.
DING ZH, LIU H, ZHENG WY, LI XX, WANG XY. Effects of pathogens causing discoloration on the microcosmic structure of red pepper cells[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, 41(3): 479-488 (in Chinese).
- [17] HE ZL, CUI KP, WANG R, XU T, ZHANG Z, WANG XN, CHEN YZ, ZHU YH. Multi-omics joint analysis reveals how *Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2 assists *Camellia oleifera* to resist drought stress and improve fruit quality[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1152632.
- [18] 徐重新, 仲建锋, 高美静, 卢莉娜, 刘贤金, 沈燕. 植物内生菌在食用农产品质量安全与营养品质调控中的研究进展[J]. *生物技术通报*, 2022, 38(5): 215-227.
XU CX, ZHONG JF, GAO MJ, LU LN, LIU XJ, SHEN Y. Research progress in plant endophyte on the quality safety and nutritional quality regulation of edible agricultural products[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2022, 38(5): 215-227 (in Chinese).
- [19] 邹卫玲, 冯广达, 李华平, 朱红惠. 废弃铅锌矿石和钨矿砂中可培养细菌多样性分析[J]. *生物技术进展*, 2018, 8(5): 450-458.
ZOU WL, FENG GD, LI HP, ZHU HH. Diversity analyses of culturable bacteria in abandoned lead-zinc ore and tungsten sands[J]. *Current Biotechnology*, 2018, 8(5): 450-458 (in Chinese).
- [20] 刘天增, 毛中伟, 张巨明. 狗牙根内生固氮菌生长条件[J]. *草业科学*, 2016, 33(5): 835-842.
LIU TZ, MAO ZW, ZHANG JM. Growth conditions of endophytic diazotroph isolated from *Cynodon dactylon*[J]. *Pratacultural Science*, 2016, 33(5): 835-842 (in Chinese).
- [21] 蔡彦彦, 张明星, 周池, 陶禹, 杨莎, 李鑫, 李雪峰. 辣椒疫病不同抗性品种内生微生物群落多样性、结构及功能分析[J]. *园艺学报*, 2025, 52(2): 322-336.
CAI ZY, ZHANG MX, ZHOU C, TAO Y, YANG S, LI X, LI XF. Analysis of endogenous microbial community diversity, structure and function of pepper different resistant *Phytophthora* blight cultivars[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2025, 52(2): 322-336 (in Chinese).
- [22] 周池, 周诗晶, 陶禹, 张评美, 邱芳颖, 彭宇翔, 李雪峰, 李鑫. 贝莱斯芽孢杆菌 XY40-1: 全基因组特征分析及对辣椒疫病的生物防治效果评价[J]. *微生物学报*, 2024, 64(12): 4882-4901.
ZHOU C, ZHOU SJ, TAO Y, ZHANG PM, QIU FY, PENG YX, LI XF, LI X. *Bacillus velezensis* XY40-1: whole genomic characteristics and biocontrol effects on pepper phytophthora blight[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(12): 4882-901 (in Chinese).
- [23] 李培根, 要雅倩, 宋吉祥, 王天琪, 周波, 王冰, 林榕姗. 马铃薯根际产 IAA 芽孢杆菌的分离鉴定及促生效果研究[J]. *生物技术通报*, 2020, 36(9): 109-116.
LI PG, YAO YQ, SONG JX, WANG TQ, ZHOU B, WANG B, LIN RS. Isolation and identification of IAA-producing *Bacillus* sp. on potato rhizosphere and its growth-promoting effect[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(9): 109-116 (in Chinese).
- [24] 李思铭, 于潇, 彭志伟, 景海青, 刘坤坤, 王寅初, 尹雪斌, 季春丽, 任承钢, 薛金爱, 崔红利. 黄河三角洲芽孢杆菌的分离鉴定及其盐胁迫下对田菁的促生作用[J]. *微生物学报*, 2025, 65(7): 2920-2937.

- LI SM, YU X, PENG ZW, JING HQ, LIU SK, WANG YC, YIN XB, JI CL, REN CG, XUE JA, CUI HL. *Bacillus* strains from the Yellow River Delta: isolation, identification, and assessment of growth-promoting effect on *Sesbania cannabina* under salt stress[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(7): 2920-2937 (in Chinese).
- [25] 陈学军, 方荣, 周坤华, 缪南生, 黄长林. 辣椒果实性状主基因+多基因遗传分析[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(2): 246-251.
CHEN XJ, FANG R, ZHOU KH, MIAO NS, HUANG CL. Major gene plus polygene inheritance analysis of fruit traits in pepper[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, 32(2): 246-251 (in Chinese).
- [26] ZHU YG, PENG JJ, CHEN C, XIONG C, LI SL, GE AH, WANG ET, LIESACK W. Harnessing biological nitrogen fixation in plant leaves[J]. *Trends in Plant Science*, 2023, 28(12): 1391-1405.
- [27] 黄颖, 孟慧, 何欣, 杨云. 沉香属植物内生真菌多样性及功能研究进展[J]. *中草药*, 2024, 55(4): 1397-1406.
HUANG Y, MENG H, HE X, YANG Y. Research progress on diversity and functions of endophytic fungi in *Aquilaria* genus[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2024, 55(4): 1397-1406 (in Chinese).
- [28] JIANG XL, LI WW, HAN ML, CHEN G, WU J, LAI SY, FU ZP, ZHANG SX, DENG WW, GAO LP, XIA T. Aluminum-tolerant, growth-promoting endophytic bacteria as contributors in promoting tea plant growth and alleviating aluminum stress[J]. *Tree Physiology*, 2022, 42(5): 1043-1058.
- [29] 杨娅琳, 吴峰婧琳, 陈健鑫, 武自强, 刘丽, 张东华, 马焕成, 伍建榕. 油茶根腐病根际土壤、根系内真菌群落结构和多样性分析[J]. *中国农业科技导报*, 2024, 26(7): 121-135.
YANG YL, WU FJL, CHEN JX, WU ZQ, LIU L, ZHANG DH, MA HC, WU JR. Analysis on structure and diversity of fungi community in rhizosphere soil and root system of *Camellia oleifera* root rot[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2024, 26(7): 121-135 (in Chinese).
- [30] TU TT, REN Y, GONG WF, HUANG JY, ZHU CY, SALAH M, ZHAO LN, XIA XS, WANG Y. Endoglucanase H from *Aspergillus westerdijkiae* plays an important role in the virulence on pear fruits[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72(15): 8415-8422.
- [31] LUO X, SUN K, LI HR, ZHANG XY, PAN YT, LUO DL, WU YB, JIANG HJ, WU XH, MA CY, DAI CC, ZHANG W. Depletion of protective microbiota promotes the incidence of fruit disease[J]. *The ISME Journal*, 2024, 18: wrac071.
- [32] WANG FY, ZHANG HQ, LIU HW, WU CF, WAN Y, ZHU LF, YANG J, CAI P, CHEN JP, GE TD. Combating wheat yellow mosaic virus through microbial interactions and hormone pathway modulations[J]. *Microbiome*, 2024, 12(1): 200.
- [33] 陈舒婷, 吴慕绵, 李涛, 黎振兴, 麦培婷, 孙保娟, 郝彦伟, 宫超. 有效微生物群落对番茄产量及根际土壤细菌群落的影响[J]. *园艺学报*, 2025, 52(9): 2477-2490.
CHEN ST, WU MM, LI T, LI ZX, MAI PT, SUN BJ, HAO YW, GONG C. Effects of EM bacteria on tomato yield and soil bacterial community[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2025, 52(9): 2477-2490 (in Chinese).
- [34] FU M, CHEN YH, LIU YX, CHANG XX, ZHANG L, YANG XY, LI L, ZHANG LX. Genotype-associated core bacteria enhance host resistance against kiwifruit bacterial canker[J]. *Horticulture Research*, 2024, 11(11): uhae236.
- [35] MAGAGULA P, SWART V, FOURIE A, VERMEULEN A, NELSON JH, van ROOYEN Z, van den BERG N. Avocado rhizosphere community profiling: white root rot and its impact on microbial composition[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2025, 16: 1583797.
- [36] De ANDRADE PEDRO AM, ARMANDO CFD, SIMONE RC, Da COSTA DIOGO P, JOÃO TCO, de OLIVEIRA LUCIANNE FP, FERNANDO JF, FERNANDO DA, JULIA KS. Differential niche occupation and the biotechnological potential of *Methylobacterium* species associated with sugarcane plants[J]. *African Journal of Microbiology Research*, 2018, 12(25): 595-605.
- [37] LEI Z, WANG HX, ZHANG H, LIU WJ, HE ZY, WANG Z, ZHANG H, WANG Y, TANG YN, HU CX, ZHAO XH. *Sultr1;2*-mediated recruitment of selenium-oxidizing bacteria promotes plant selenium uptake[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2025, 73(22): 13313-13326.
- [38] ZHANG C, ZHOU DF, WANG MY, SONG YZ, ZHANG C, ZHANG MM, SUN J, YAO L, MO XH, MA ZX, YUAN XJ, SHAO Y, WANG HR, DONG SH, BAO K, LU SH, SADILEK M, KALYUZHNYAYA MG, XING XH, YANG S. Phosphoribosylpyrophosphate synthetase as a metabolic valve advances *Methylobacterium/Methylorubrum* phyllosphere colonization and plant growth[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 5969.
- [39] SENTHILKUMAR M, KRISHNAMOORTHY R. Isolation and characterization of tomato leaf phyllosphere *Methylobacterium* and their effect on plant growth[J]. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2017, 6(11): 2121-2136.
- [40] 傅晓方, 韩红江, 郝勇锋, 李维平. 玉米内生固氮菌的分离鉴定及对小麦幼苗的促生效应[J]. *西北农业学报*, 2012, 21(1): 66-71.
FU XF, HAN HJ, HAO YF, LI WP. Isolation and identification of endophytic diazotrophic bacteria from maize and their effect on wheat seedling growth[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2012, 21(1): 66-71 (in Chinese).
- [41] DARGIRI SA, SAMSAMPOUR D. Endophytic seed pretreatment: a strategy for boosting morphophysiological traits in tomato seedlings[J]. *BMC Plant Biology*, 2025, 25(1): 242.