

马成卫, 徐睿, 叶博航, 连正华, 邢佳佳, 秦华. 丛枝菌根真菌与伯克霍尔德菌联合接种对番茄青枯病的影响[J]. 土壤学报, 2026,

Ma Chengwei, Xu Rui, Ye Bohang, Lian Zhenghua, Xing Jiajia, Qin Hua. Synergistic Suppression of Tomato Bacterial Wilt through Co-inoculation of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Burkholderia sp[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

# 丛枝菌根真菌与伯克霍尔德菌联合接种对番茄青枯病的影响\*

马成卫<sup>1</sup>, 徐睿<sup>1</sup>, 叶博航<sup>1</sup>, 连正华<sup>2</sup>, 邢佳佳<sup>1</sup>, 秦华<sup>1†</sup>

(1. 浙江农林大学环境与资源学院、碳中和学院, 杭州 311300; 2. 浙江省耕地质量与肥料管理总站 杭州 310020)

**摘要:** 番茄青枯病作为番茄生产中的主要病害, 由茄科雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum*) 引起, 传统农药防治存在生态风险, 因此生物防控受到广泛关注。丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza, AM) 真菌与伯克霍尔德菌 (*Burkholderia*) 等有益微生物的互作是当前植物病害生物防治的重要途径。本实验在温室中建立了番茄-AM 真菌-伯克霍尔德菌-茄科雷尔氏菌互作试验, 探究 AM 真菌与伯克霍尔德菌单独和联合接种对番茄青枯病的防控效果及其根际微生物调控机制。研究发现, 单独接种 AM 真菌和伯克霍尔德菌可分别使番茄发病率降低 27.22% 和 22.11%, 两者联合接种的发病率较对照 (未接种有益微生物) 降低 34.78%。病原菌茄科雷尔氏菌接入后, AM 真菌和伯克霍尔德菌处理的番茄生物量显著提高, 两者联合接种在促进番茄生物量方面显著优于单独接种。联合接种能更好的优化根际微生物群落结构, 茄科雷尔氏菌接入前联合接种处理使根际土壤放线菌门 (Actinobacteriota) 和芽单胞菌门 (Gemmatimonadota) 相对丰度较对照分别增加 22.64% 和 12.09%; 接入后第 7 天芽单胞菌门 (Gemmatimonadota) 丰度提升 34.64%, 酸杆菌门 (Acidobacteriota) 丰度降低 21.17%; 接入后第 14 天绿弯菌门 (Chloroflexi) 丰度提升 49.40%。此外, 联合接种使根际细菌共现网络正相关连接比例从对照的 51.56% 提升至 73.76%, 平均连通度从 1.966 增至 2.484, 模块化指数从 0.988 降至 0.985。中性群落模型显示, 接种后第 7 天联合接种处理网络复杂度较对照降低 23.2%, 至第 14 天恢复至与对照相同水平。研究表明, 联合接种通过调控特定有益菌群丰度、优化微生物互作网络及动态调整群落稳定性实现协同抗病, 为番茄青枯病的生物防控提供了新的微生物组合策略, 有望为设施农业绿色高效生产提供理论支持。

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 伯克霍尔德菌; 番茄青枯病; 根际微生物群落; 微生物互作网络

**中图分类号:** S436.412.1+5; **文献标志码:** A

## Effects of Co-inoculation of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and *Burkholderia* on Tomato Bacterial Wilt

Ma Chengwei<sup>1</sup>, Xu Rui<sup>1</sup>, Ye Bohang<sup>1</sup>, Lian Zhenghua<sup>2</sup>, Xing Jiajia<sup>1</sup>, Qin Hua<sup>1†</sup>

(1. School of Environment and Resources, School of Carbon Neutrality, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China; 2. Cultivated Land Quality and Fertilizer Administration Station of Zhejiang Province, Hangzhou 310020, China)

\* 浙江省重点研发项目 (2022C02046) 资助 Support by the Key Research and Development Program of Zhejiang Province (No. 2022C02046)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: qinhua@zafu.edu.cn

作者简介: 马成卫 (1998—), 男, 甘肃兰州人, 硕士研究生, 研究方向土壤学。E-mail: 2023103011018@stu.zafu.edu.cn

收稿日期: 2025-04-09; 收到修改稿日期: 2025-07-29; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2025-07-29

**Abstract:** 【Objective】 Tomato bacterial wilt, caused by *Ralstonia solanacearum*, is a major disease in tomato production. The ecological risks of traditional pesticide control have prompted the adoption of biological control, which has received extensive attention. Research has revealed that the interaction between arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and beneficial microorganisms such as *Burkholderia* is an important mechanism for biological control of plant diseases. However, the effect of these interactions on soil microbial structure remains elusive. 【Method】 In this experiment, the interaction of tomato-AM fungi-*Burkholderia*-*Ralstonia solanacearum* was established in the greenhouse to explore the prevention and control effect of AM fungi and *Burkholderia* alone and in combination on tomato bacterial wilt and its rhizosphere microbial regulation mechanism. 【Result】 It was found that inoculation with AM fungi and *Burkholderia* could reduce the incidence of tomato by 27.22 % and 22.11 %, respectively, and the incidence of combined inoculation was 34.78 % lower than that of the control (without inoculation of beneficial microorganisms). After inoculation with *Ralstonia solanacearum*, the biomass of tomato treated with AM fungi and *Burkholderia* was significantly increased, and the combined treatment was significantly better than single inoculation in promoting tomato biomass. Combined inoculation can better optimize the rhizosphere microbial community structure. The relative abundance of Actinobacteriota and Gemmatimonadota in the rhizosphere soil increased by 22.64 % and 12.09 %, respectively, compared with the control. The abundance of Gemmatimonadota increased by 34.64 %, and the abundance of Acidobacteriota decreased by 21.17 % on the 7th day after inoculation. The abundance of Chloroflexi increased by 49.40 % on the 14th day after inoculation. In addition, the co-inoculation increased the positive correlation connection ratio of the rhizosphere bacterial co-occurrence network from 51.56 % of the control to 73.76 %, the average connectivity increased from 1.966 to 2.484, and the modularity index decreased from 0.988 to 0.985. The neutral community model showed that the network complexity of the combined inoculation treatment was 23.2 % lower than that of the control on the 7th day after inoculation, and returned to the same level as that of the control on the 14th day. 【Conclusion】 The results showed that combined inoculation achieved synergistic disease resistance by regulating the abundance of specific beneficial bacteria, optimizing the microbial interaction network, and dynamically adjusting the community stability. This demonstrates a new microbial combination strategy for the biological prevention and control of tomato bacterial wilt, and provides theoretical support for green and efficient production of facility agriculture.

**Key words:** Arbuscular mycorrhizal fungi; *Burkholderia*; Tomato bacterial wilt; Rhizosphere microbial community; Microbial interaction network

番茄 (*Solanum lycopersicum*) 作为一种全球消费量最大的蔬菜类水果之一, 2023 年番茄的总产量和世界收获面积分别达到了 1.82 亿 t 和 503.05 万  $\text{hm}^2$ 。中国番茄收获面积约占世界番茄收获面积的 21.6%, 年产量约占世界番茄年产量的 34.7%<sup>[1]</sup>。番茄产业受到多种因素影响, 其中青枯病作为最具破坏性的病害之一引起了人们的关注。青枯病因严重的破坏性而被喻为植物界的“癌症”, 可造成近 60%~100% 的产量损失<sup>[2-3]</sup>。青枯病由茄科雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum*, 简称青枯菌) 引起, 该病原菌能够在植物体内系统性地侵染, 导致植物枯萎和死亡, 且一旦发病, 控制和治疗手段有限。因此, 开发有效的茄科雷尔氏菌防治策略对于保障番茄安全生产至关重要<sup>[4]</sup>。

在生物防控的研究中, 丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza, AM) 真菌和伯克霍尔德菌 (*Burkholderia*) 均展现出良好的防治潜力。AM 真菌是球囊菌门 (Glomeromycota) 真菌侵染植物根系形成的植物根系与真菌的互惠共生体<sup>[5]</sup>, 可与番茄在内的大多数作物根系建立共生关系, 在植物抵抗生物胁迫和非生物胁迫方面有着重要作用<sup>[6]</sup>。已有研究表明, AM 真菌能够提高植物对营养的吸收效率、促进植物光合作用, 并增强植物防御酶活性来帮助植物抵御植物病害<sup>[7]</sup>。Martínez-Medina 等<sup>[8]</sup>在田间条件下研究发现, 与不接种 AM 真菌相比, 接种

AM 真菌后, 甜瓜 (*Cucumis melo*) 枯萎病发病率显著降低了 25%~50%。同时, 研究发现未接种 AM 真菌的番茄被尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*) 侵染后发病率为 70%, 而接种摩西管柄囊霉 (*Funneliformis mosseae*) 和光壁无梗囊霉 (*Acaulospora laevis*) 的番茄发病率降为 20%<sup>[9]</sup>。

伯克霍尔德菌则以其强大的拮抗特性和植物促生能力而受到关注, 它能够通过分泌抗生素、铁载体等物质抑制病原菌的生长, 同时促进植物生长。近年来, 用于生物防控的微生物的筛选及其特性研究已经大量开展, 其中芽孢杆菌、假单胞菌、伯克霍尔德菌和哈茨木霉等微生物因其显著的生防潜力而成为研究热点<sup>[10-11]</sup>。在这些微生物中, 伯克霍尔德菌因其潜在的抗病能力而被广泛研究。研究表明, 伯克霍尔德菌具有溶解矿物质磷、合成吲哚乙酸、生成铁载体以及拮抗植物致病卵菌的能力, 能够抑制病原菌的生长, 促进植物生长和提高抗性, 从而减轻或控制植物病害<sup>[12]</sup>。此外, 伯克霍尔德菌在多种植物病害的生物防治中展现出了显著的效果。例如, 在对黄瓜镰刀菌枯萎病的防治研究中, 伯克霍尔德菌通过产生抗真菌代谢物, 有效抑制了病原菌的生长, 降低了发病率<sup>[13]</sup>。同时, 它还能通过促进植物根系发育, 增强植物的营养吸收能力, 提高植物的整体抗逆性。在烟草青枯病的防治中, 伯克霍尔德菌与植物根系的互作能够诱导植物产生系统抗性, 使植物对病原菌的入侵产生更强烈的防御反应<sup>[14]</sup>。这种系统抗性包括植物防御酶活性的增强、植保素的合成以及病程相关蛋白的表达等, 从而有效抵御病原菌的侵袭。

然而, 单一菌种的生物防控往往存在效果有限的问题。联合施加 AM 真菌和其他有益微生物的策略, 可借助多种微生物功能的协同作用, 增强对病原菌的抑制效果。已有研究表明, AM 真菌与其他有益微生物联合接种也具有明显的抑病作用, 如黄瓜枯萎病 (病原菌为 *F. oxysporum*) 的防治中, AM 真菌与哈茨木霉 (*Trichoderma harzianum*) 联合接种的防效 (85%) 显著高于单用哈茨木霉 (60%)<sup>[15-16]</sup>。AM 真菌与其他有益微生物如根瘤菌以及芽孢杆菌等互作防治植物病害也已经有了较多研究, 表现出良好的防治效果。

尽管如此, 目前关于 AM 真菌跟伯克霍尔德菌互作对番茄青枯病的影响研究仍少见报道, 具体的协同作用机制还不清楚, 尤其是在番茄青枯病的防治方面。基于上述背景, 本研究将通过温室盆栽试验, 以本实验室通过拮抗实验筛选出的对茄科雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum*) 具有良好抑制作用的帕鲁迪斯伯克霍尔德菌 (*Burkholderia paludis*) S3-22L 为供试菌种, 与 AM 真菌摩西管柄囊霉 (*Funneliformis mosseae*) M47V 共同接种, 探究其对番茄青枯病防控是否具有协同效应, 并从根际微生物层面解析其影响机制, 为利用两类生防菌剂联合防治番茄青枯病提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料

1.1.1 供试菌剂 选定摩西管柄囊霉 (*F. mosseae*) M47V 为 AM 真菌供试菌剂, 由中国科学院南京土壤研究所提供, 通过紫花苜蓿在由沙子、蛭石、沸石和土壤组成的无菌基质中进行一轮扩繁 (周期 3 个月), 得到含有菌根、菌丝和孢子的根际土壤混合物作为 AM 真菌接种物, 本试验选用的菌剂中孢子含量经显微镜计数法测定, 约为 140 个·g<sup>-1</sup>。供试的伯克霍尔德菌是本实验室筛选的帕鲁迪斯伯克霍尔德菌 (*B. paludis*) S3-22L (GenBank: PP542128)。供试病原菌为茄科雷尔氏菌 (*R. solanacearum*) QL-RS 1115 (GenBank: GU390462), 由南京农业大学资源与环境学院提供, 分离自出现严重青枯病症状的番茄根际, 经科赫法则证实具有强致病能力。

*B. Paludis* 和 *R. solanacearum* 菌液制备: 将 *B. Paludis* 和 *R. solanacearum* 在 SMSA 培养

基中活化, 转接到营养肉汤液体培养基中, 28 °C、170 r·min<sup>-1</sup> 摇床培养 12 h, 作为种子液, 再转接于营养肉汤液体培养基, 28 °C、170 r·min<sup>-1</sup> 摇床培养 24~36 h, 高速离心(8 000 r·min<sup>-1</sup>, 10 min) 弃去上清液, 用无菌水重悬菌体, 通过稀释控制菌悬液浓度为 10<sup>9</sup> CFU·mL<sup>-1</sup>。

1.1.2 供试植物 供试番茄品种为“蟋蟀 矮生红番茄”。番茄种子用无菌水浸泡 5 min 后用 5% 的次氯酸钠溶液消毒 5 min, 无菌水冲洗 5 次, 将番茄种子转移至 30 °C 培养箱进行催芽 48 h。将萌发的番茄种子移入 32 孔育苗盘中, 向每孔中加入 20 g 高温高压灭菌法(121 °C, 103 kPa, 30 min) 进行 3 次灭菌的育苗基质土(主要成分: 泥炭、椰糠、珍珠岩、腐殖质)。番茄苗置于气候箱中培养, 相关参数设置如下: 温度 26 °C, 湿度 50%, 日照时长 12 h, 育苗 30 d。

1.1.3 供试土壤 供试土壤采自浙江省杭州市临安区浙江农林大学东湖校区农作园(30°15'N, 119°43'E), 试验地土壤, 采集 0~20 cm 土壤, 过 6 mm 筛, 备用。供试土壤基本理化性质为 pH 7.25、有机质 23.13 g·kg<sup>-1</sup>、碱解氮 186.67 mg·kg<sup>-1</sup>、有效磷 11.53 mg·kg<sup>-1</sup>、速效钾 74.67 mg·kg<sup>-1</sup>。

## 1.2 试验设计与样品处理

1.2.1 试验设计 盆栽试验于 2024 年 6 月在浙江农林大学温室大棚中进行, 试验设置四个处理: 1) 不接种有益微生物的阴性对照(CK); 2) 接种 *B. Paludis* S3-22L (BP); 3) 接种 *F. mosseae* M47V (FM); 4) 联合接种 *F. mosseae* M47V 和 *B. Paludis* S3-22L (FM+BP)。每个处理设置 4 次独立重复, 每次重复包含 10 盆番茄, 总计 40 盆番茄, 四个处理共 160 盆番茄。将育苗 30 d 后的番茄除去根系附着的育苗基质, 移入装有 500 g 供试土壤的盆钵中, 每盆移栽 1 株, 调节土壤含水量至田间持水量 60% 左右。对 FM 处理的番茄苗在移栽时每盆土壤中加入 50 g 的 *F. mosseae* 菌剂。对 BP 处理采用灌根法在番茄苗根系周围土壤接种 5 mL 制备好的 *B. Paludis* 悬液, 不接种 *B. Paludis* 的处理加入 5 mL 无菌水。移栽定植 20 d 后, 采用灌根法对四个处理番茄苗根系周围土壤接种 5 mL 制备好的 *R. solanacearum* 悬液, 定期统计番茄生长状况。

1.2.2 样品采集 在接种 *R. solanacearum* 前(0 d) 以及接入后的第 2、7 和 14 天, 在每个处理的 4 个重复中各随机选择 1 盆番茄, 采用抖根法收集番茄的根际土壤样品。将番茄的根际土壤样品单独保存于 -80 °C 的冰箱中, 用于后续的土壤总 DNA 提取和微生物群落分析。同时, 收集的番茄根系样品保存于 4 °C 的冰箱中, 用于根系侵染率的测定。

## 1.3 分析方法

1.3.1 青枯病发病率 在番茄根际接种 *R. solanacearum* 后, 对每个处理的番茄发病症状进行统计, 记录各处理番茄的发病率、病情指数以及植株的株高和茎粗。将植物的发病症状分为五个等级, 分级标准如下: 0 级, 无叶片萎蔫; I 级, 1%~25% 的叶片出现萎蔫现象; II 级, 26%~50% 的叶片出现萎蔫现象; III 级, 51%~75% 的叶片出现萎蔫现象; IV 级, 76%~100% 的叶片出现萎蔫现象。每个处理番茄发病率 = (感病株数 / 总株数) × 100%。

1.3.2 AM 真菌侵染率测定 将接入 *R. solanacearum* 前(0 d) 和接入后第 2 天、第 7 天、第 14 天收集的番茄根系样品进行 AM 真菌侵染率的测定。AM 真菌侵染率的测定: 称取 2 g 新鲜根系, 清水洗涤后剪成 1~2 cm 的根段, 放入离心管, 用 20% KOH 溶液脱色, 90 °C 水浴 40 min, 去除根系细胞内含物和细胞壁色素, 使根系透明。之后用蒸馏水冲洗干净, 再浸泡在 5% 醋酸溶液中常温处理 5 min, 最后用蒸馏水冲洗干净。用 5% 的醋酸墨水, 90 °C 水浴染色 30 min, 然后用蒸馏水冲洗干净。接着浸泡在脱色液中, 常温脱色 12 h 脱色后随机挑取 30 个根段制片, 每张载玻片压制 10 根。在 200 倍显微镜下采用十字交叉法进行侵染率测定, 观察菌丝、丛枝、泡囊与显微镜十字线的交叉点, 每个根段观察 10 个视野, 共计 100 个视野。侵染率采用根段频率标准法进行计算<sup>[17]</sup>。

1.3.3 DNA 提取及 Illumina MiSeq 测序 采用 PowerSoil™ Total DNA Isolation Kit 试剂盒

提取番茄根际土壤样品的总 DNA。根据试剂盒说明书提取 DNA，DNA 样本通过核酸定量仪 NanoDrop 检测其浓度及纯度，纯化的 DNA 样本保存于-40 °C 的冰箱中待用。将提取的根际土壤 DNA 样品委托杭州联川生物技术股份有限公司进行高通量测序。使用引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG- 3') 和 806R (5'- GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 通过聚合酶链反应 (PCR) 扩增 16S rRNA 基因的可变 V3-V4 区，基于 Illumina NovaSeq 平台对测序样本进行双端测序，使用 QIIME2 软件中的 DADA2 插件对所有样品的全部原始序列 (input) 进行质量控制 (filtered)，去噪 (denoised)，拼接 (merged)，并且去嵌合体 (non-chimeric)，形成 ASV，通过 Silva 数据库 (16S) 进行物种注释。设置置信度阈值为 0.7，当每个样品的 Alpha 多样性稀释曲线 (Rarefaction Curve) 趋于平缓，表明测序数据量已足够反映当前样品包含的绝大部分的微生物多样性信息。

#### 1.4 数据统计与分析

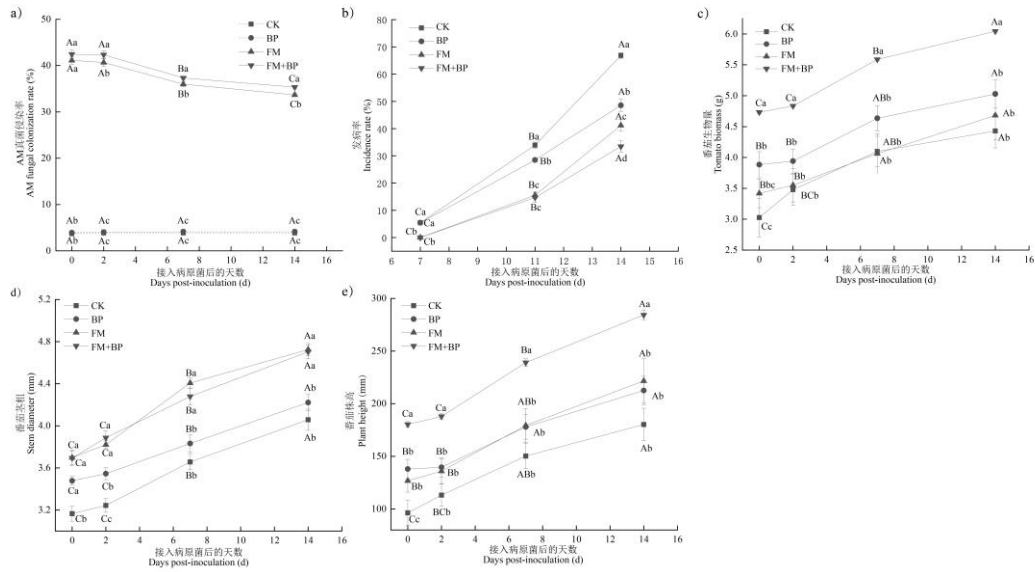
采用 Excel 2010 软件对数据进行处理。利用 SPSS 20.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 对根系 AM 真菌侵染率、植株生长和土壤微生物多样性等指标进行显著性检验。利用 R 4.4.2 软件对微生物测序数据进行分析。基于细菌 OTU 表，通过 QIIME 中 alpha\_diversity.py 脚本计算群落 Alpha 多样性指数；利用 R 语言中 vegan 软件包进行非度量多维尺度分析 (NMDS 分析) 并进行组间差异分析 (ANOSIM 相似性检验)；采用 spearman 相关性分析法分析共生生态网络，利用软件 Gephi (v.0.92) 构建细菌可视化网络图；通过非线性平方法拟合中性群落模型，并通过“Hmisc”软件包预测 95% 置信区间。

## 2 结果与分析

### 2.1 AM 真菌侵染率、番茄发病程度和植株生长状态

病原菌 *R. solanacearum* 接入前，番茄根系已成功与 AM 真菌建立共生关系，通过显微镜观察，根系中 AM 真菌的侵染率为 42.6%，未接种 AM 真菌的处理侵染率为 3.5%。病原菌 *R. solanacearum* 接入后，接种 AM 真菌的处理番茄菌根侵染率为 35.3%~42.0%，其中 FM+BP 处理根系菌根侵染率显著高于 FM 处理 ( $P<0.05$ )，而未接种 AM 真菌的处理番茄根系中几乎没有检测到菌根侵染。随着 *R. solanacearum* 接种时间延长，接种 AM 真菌的处理番茄菌根侵染率均呈现下降的趋势，且同一处理不同时期根系菌根侵染率差异显著 (图 1a)。与 CK 相比，FM 和 BP 处理番茄青枯病发病率分别降低了 27.22% 和 22.11%。联合接种的处理 (FM+BP) 番茄青枯病的发病率 34.78%，低于 CK 和单独接种的处理，显示显著协同效应 (图 1b)。

FM 真菌和 BP 接种后对番茄植株产生不同程度的促生作用。番茄生物量在同一采样时间点，FM+BP 处理与其他处理产生显著差异 ( $P<0.05$ )，随着 *R. solanacearum* 接种时间的延长，同一处理在不同时期番茄生物量干重增长差异显著 ( $P<0.05$ )，图 1c)。同一采样时间点，接种 FM 和 FM+BP 处理番茄径粗显著高于 CK 和 BP 处理 ( $P<0.05$ )，图 1d)。与对照相比，无论是单独接种 FM、BP 还是两者联合接种，均显著提高了番茄的株高，而 FM+BP 处理番茄株高显著高于单独接种的两个处理 (图 1e)。



注：图中大写字母表示同一处理不同时间点差异( $P < 0.05$ )；小写字母表示同一时间点不同处理差异( $P < 0.05$ )。CK，未接种有益微生物的阴性对照处理；BP，接种帕鲁迪斯伯克霍尔德菌处理；FM，接种 AM 真菌摩西管柄囊霉处理；FM+BP，联合接种帕鲁迪斯伯克霍尔德菌和 AM 真菌摩西管柄囊霉。下同。Note: The uppercase letters in the figure indicated the difference at different time points of the same treatment ( $P < 0.05$ ). Lowercase letters indicated differences in different treatments at the same time point ( $P < 0.05$ ). CK, negative control treatment without inoculation of beneficial microorganisms; BP, inoculated with *Burkholderia paludis*; FM, inoculated with AM fungi mossey handle bag mold treatment; FM+BP, co-inoculated with *B. paludis* and AM *F. mosseae*. The same below.

图 1 接种茄科雷尔氏菌后 AM 真菌侵染率 (a)、番茄发病率 (b)、番茄生物量 (c)、番茄茎粗 (d)、番茄株高 (e)

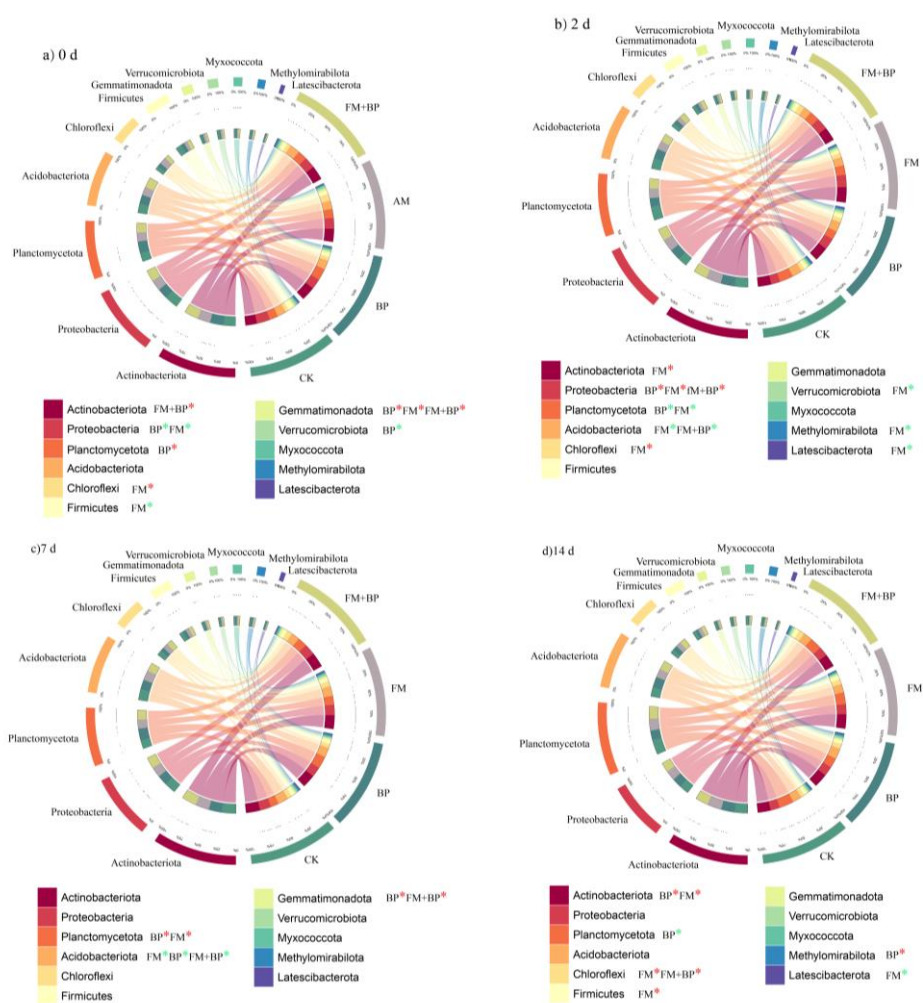
Fig. 1 The infection rate of AM fungi (a), the incidence of tomato (b), the biomass of tomato (c), the stem diameter of tomato (d) and the plant height of tomato (e) after *Ralstonia solanacearum* inoculation

## 2.2 番茄根际土壤细菌群落

2.2.1 番茄根际土壤细菌群落组成 对各处理组的微生物群落数据进行深入分析，运用统计学方法（单因素 ANOVA 检验）筛选出在不同处理下相对丰度差异显著的细菌类群，确定关键菌群。通过对比发现放线菌门（Actinobacteriota）、芽单胞菌门（Gemmatimonadota）和绿弯菌门（Chloroflexi）等在处理组中相对丰度显著高于对照组（图 2），可将其筛选为关键菌群与病害防控指标进行关联性分析。

在未接种 *R. solanacearum* 时 (0 d)，与 CK 相比，BP 处理浮霉菌门 (+39.36%)和芽单胞菌门(+10.62%)丰度显著提升，而变形菌门 (-22.98%)和疣微菌门 (-37.03%)丰度明显下降；FM 处理则增加绿弯菌门 (+101.91%)和芽单胞菌门 (+52.50%)丰度，降低变形菌门 (-19.06%)和厚壁菌门 (-42.78%)丰度；联合接种的 FM+BP 处理富集放线菌门 (+22.64%)和芽单胞菌门 (+12.09%)（图 2a）。接入 *R. solanacearum* 后第 2 天，BP 处理促使变形菌门 (+24.78%)丰度提升并降低浮霉菌门 (-36.07%)丰度，FM 处理虽提升放线菌门 (+15.70%)和绿弯菌门 (+23.42%)丰度，却显著抑制浮霉菌门(-29.78%)、酸杆菌门 (-17.16%)等关键菌群，FM+BP 处理中变形菌门 (+29.28%)相对丰度明显上升而酸杆菌门 (-21.57%)显著降低（图 2b）。接入 *R. solanacearum* 后第 7 天，BP 与 FM 处理中酸杆菌门丰度均显著降低，BP 处理富集浮霉菌门 (+50.15%)和芽单胞菌门(+19.43%)，FM 处理富集浮霉菌门 (+11.72%)，而 FM+BP 处理则进一步强化芽单胞菌门 (+34.64%)优势（图 2c）。接入 *R. solanacearum* 后第 14 d，BP 处理提升了放线菌门(+6.24%)和甲基微菌门 (+28.44%)丰度，FM 处理富集放线菌门 (+11.11%)、绿弯菌门 (+32.50%)和厚壁菌门 (+25.10%)，而 FM+BP 处理则显著提高了

绿弯菌门 (+49.40%)丰度 (图 2d)。



注: 红色星号表示该细菌门相对丰度较 CK 显著提高, 绿色星号表示该细菌门相对丰度较 CK 显著降低; \*, \*\*和\*\*\*分别表示在 0.05、0.01 和 0.001 水平上差异显著。Note: Red asterisks indicate that the relative abundance of the bacterial phylum is significantly increased compared to the control (CK), while green asterisks indicate a significant decrease; \*, \*\*, and \*\*\* indicate significant differences at 0.05, 0.01 and 0.001 levels, respectively.

图 2 不同处理番茄根际细菌门水平群落组成

Fig. 2 Bacterial community composition at the phylum level in the tomato rhizosphere under different treatments

2.2.2 番茄根际土壤细菌多样性 根际土壤细菌群落 Chao1 指数分析表明, FM+BP 处理在接种青枯菌后第 14 天时与第 0 天、第 7 天采样时间点差异显著, 而在同一时间点, 所有处理之间均没有显著差异 (图 3a)。Shannon 指数分析表明, 接种青枯菌后第 7 天, 联合接种 FM+BP 处理 Shannon 指数显著低于 BP 和 FM 单接种的处理。FM+BP 处理在接种青枯菌后第 14 天时的 Shannon 指数显著高于第 0 天和第 7 天 (图 3b)。

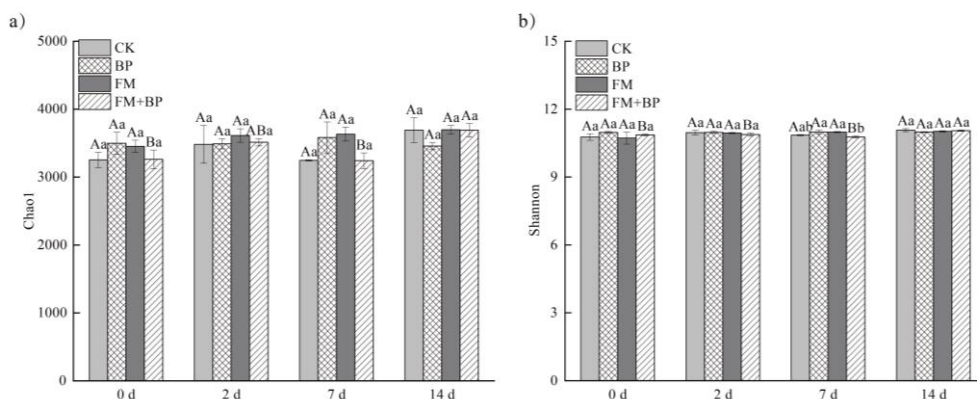


图3 接种茄科雷尔氏菌对番茄根际土壤细菌多样性的影响

Fig. 3 Effects of *Ralstonia solanacearum* inoculation on bacterial diversity in tomato rhizosphere soil

基于 Bray-Curtis 距离的 NMDS 分析表明, AM 真菌与伯克霍尔德菌接入对番茄根际微生物群落结构具有显著影响 (图 4)。在 *R. solanacearum* 接种前 (0 d), 接种 AM 真菌的处理 (FM、FM+BP) 土壤微生物群落与未接种根处理 (CK、BP) 具有显著差异 ( $R=0.164$ ,  $P<0.05$ , 图 4a)。青枯菌接种后, 接种 AM 与未接种 AM 处理间差异逐渐增大, 接种第 2 天群落分异程度显著升高 ( $R=0.27$ ,  $P<0.01$ , 图 4b), 第 7 天差异进一步加剧 ( $R=0.15$ ,  $P<0.05$ , 图 4c), 至第 14 天达到最大差异水平 ( $R=0.43$ ,  $P<0.001$ , 图 4d)。

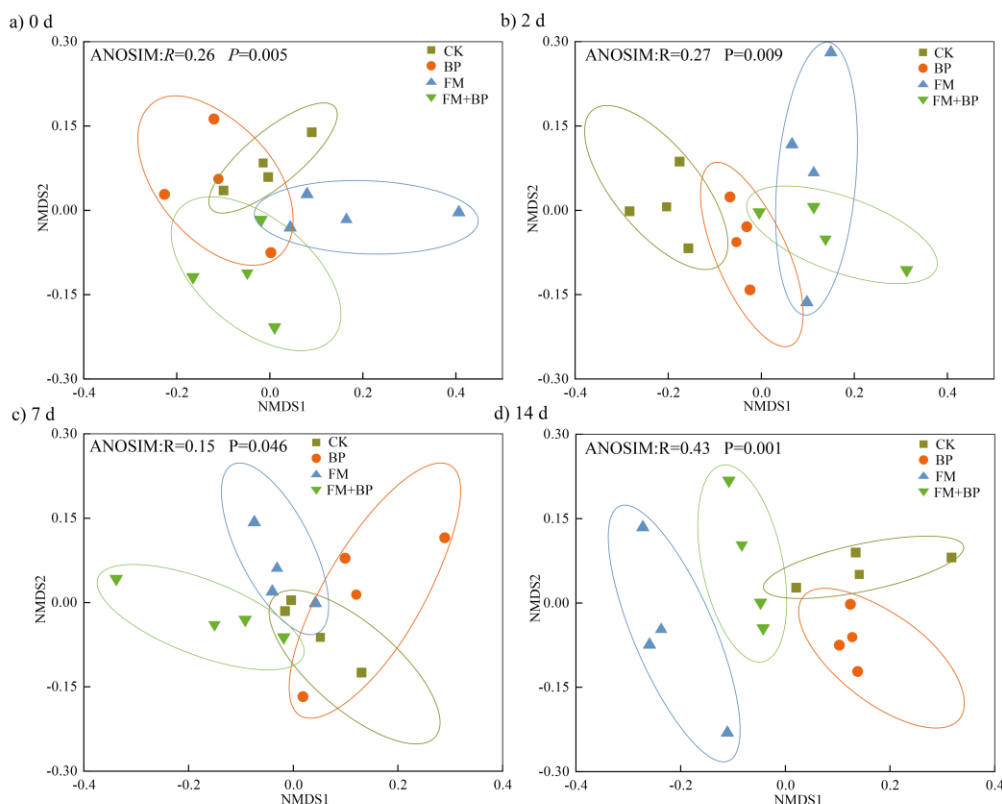


图4 接种茄科雷尔氏菌前后各处理的番茄根际细菌群落基于 OTU 水平的 NMDS 分析

Fig. 4 NMDS analysis of tomato rhizosphere bacterial communities across treatments before and after *Ralstonia solanacearum* inoculation, based on OTU level

### 2.2.3 番茄根际细菌群落组装

基于微生物群落结构动态分析 (表 1), 不同处理组的群

落组装拟合程度 ( $R^2$ ) 与网络复杂度 (Nm) 差异明显。在未接种 *R. solanacearum* 时 (0 d), BP 处理表现出较高的群落分化 ( $R^2=0.412$ ), 而 FM+BP 网络复杂度 (Nm=2039) 略低于单接种组。*R. solanacearum* 接种后, 各处理组  $R^2$  值在 2 d 时普遍升高 (如 CK 的  $R^2=0.455$ ), 其中 BP 网络复杂度明显增加 (Nm=2512), 单一接种可能通过增强种间互作响应病原菌胁迫。至 7 d 时, FM+BP 处理  $R^2$  值显著降低至 0.276, 且 Nm 值 (1717) 急剧下降, 表明联合接种可能通过简化微生物网络结构实现功能优化。至 14 d, FM+BP 处理  $R^2$  值回升至 0.432, 同时 Nm 值 (2328) 恢复至与 CK 组相近水平, 其群落稳定性可能通过动态结构调整得以重建。综上, *B. Paludis* 与 *F. mosseae* 的协同作用不仅影响群落分化程度, 还可通过调控网络复杂度增强群落稳定性。

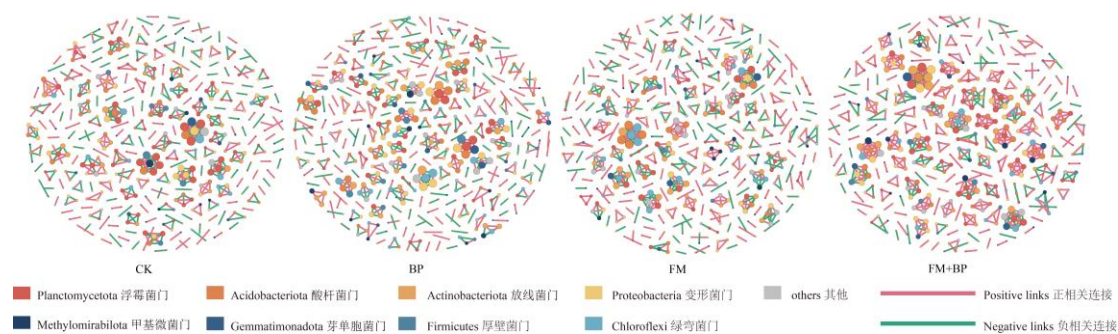
表 1 不同处理条件下群落组装的  $R^2$  (拟合优度) 和 Nm (迁移扩散量) 动态变化

Table 1 Dynamic changes of  $R^2$  (goodness of fit) and Nm (migratory diffusion) of community assembly under different

时间点 Time points	treatment conditions							
	拟合优度 $R^2$ Goodness of fit				迁移扩散量 Nm Migratory diffusion			
	CK	BP	FM	FM+BP	CK	BP	FM	FM+BP
0 d	0.322	0.412	0.279	0.401	2132	2064	2051	2039
2 d	0.455	0.442	0.372	0.350	2307	2512	2268	2138
7 d	0.458	0.429	0.452	0.276	2237	2155	2514	1717
14 d	0.429	0.472	0.420	0.432	2282	2290	2336	2328

注:  $R^2$  是衡量中性模型与实际数据的匹配程度, 表示模型解释的方差比例; Nm 用于衡量群落组装过程中随机扩散对群落结构的贡献程度。Note:  $R^2$  is a measure of the degree of matching between the neutral model and the actual data, and represents the proportion of variance explained by the model. Nm is used to measure the contribution of random diffusion to community structure during community assembly.

2.2.4 番茄根际细菌共现网络 基于高通量测序获得的 16S rRNA 基因数据, 通过计算不同 OTU (操作分类单元) 之间的相关性, 构建了青枯菌接种后各处理组的互作网络拓扑特征分析如图 5 所示。总体来看, 各处理组的共现网络表现出不同的拓扑特征。进一步分析关键菌群 (放线菌门、芽单胞菌门和绿弯菌门) 的共现模式, 发现它们在联合接种组 (FM+BP) 中与其他微生物类群之间存在正相关关系。放线菌门与芽单胞菌门之间表现出较强的正相关连接, 表明这两种菌群可能在联合接种处理中协同作用, 共同促进植物生长和抑制病原菌。深入分析共现网络的拓扑结构特征, 结果表明联合接种组的共现网络具有更高的平均连通度 (2.484) 和较低的模块化指数 (0.985), 而对照组的平均连通度为 1.966, 模块化指数为 0.988 (表 2)。这表明联合接种处理使微生物群落的结构更加紧密和稳定, 增强了群落对外界干扰 (如病原菌入侵) 的抵抗力。识别共现网络中的关键节点和模块, 发现放线菌门和芽单胞菌门是网络中的关键节点, 具有较高的连接度。这些关键节点可能通过产生抗菌物质、参与营养循环和诱导植物防御反应等途径对植物健康产生重要影响。在接入病原菌后, 联合接种组的共现网络正相关连接比例从 51.56% (对照组) 提升至 73.76%, 这表明关键菌群之间的协同作用增强, 形成了更紧密的生态网络, 有效抑制了病原菌的扩展。这种网络结构的优化有助于增强微生物群落的稳定性和功能冗余度, 提高土壤生态系统的抗逆性。



注：节点根据细菌门水平进行着色，每个节点的大小与连接度成正比；连接表示细菌物种之间的相互作用，红色连接表示正相关的相互作用，绿色连接表示负相关的相互作用。Note: Nodes are colored according to their bacterial phylum level, with node sizes proportional to their connectivity degree; Edges represent interactions between bacterial species, where red edges indicate positive correlations and green edges indicate negative correlations.

图 5 接种茄科雷尔氏菌后各处理的番茄根际细菌的共现网络图

Fig. 5 Co-occurrence network analysis of tomato rhizosphere bacteria under different treatments after *Ralstonia solanacearum* inoculation

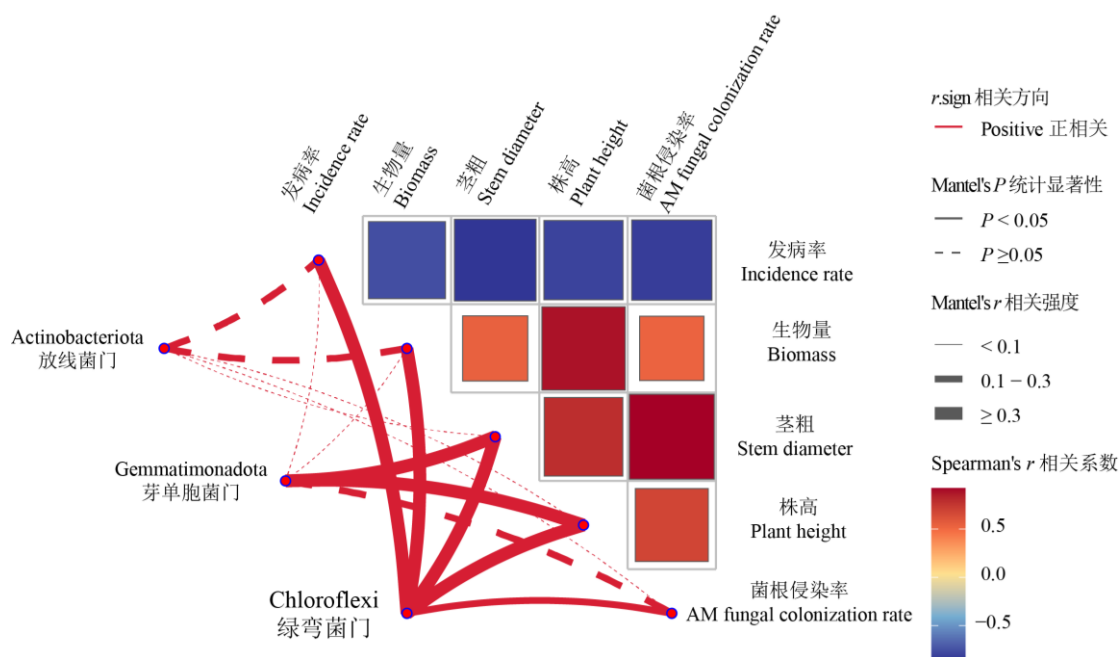
表 2 接种茄科雷尔氏菌后各处理的番茄根际细菌共现网络图拓扑性质

Table 2 Topological properties of co-occurrence networks of tomato rhizosphere bacterial communities across treatments after *Ralstonia solanacearum* inoculation

处理 Treatment	节点数 No. of nodes	连接数 Number of links			平均连通度 Average degree	模块化 Modularity
		总数	正相关连接	负相关连接		
		Total links	Positive links/%	Negative links/%		
CK	588	578	51.56	48.44	1.966	0.988
BP	608	570	56.32	43.68	1.875	0.991
FM	609	615	57.24	42.76	2.020	0.988
FM+BP	537	667	73.76	26.24	2.484	0.985

### 2.3 番茄根际微生物与病害防控效果相关性

番茄根际微生物与病害防控效果指标进行相关性分析（图 6）。结果表明，芽单胞菌门（Gemmatimonadota）的相对丰度与株高和茎粗呈显著正相关（ $P < 0.05$ ）。绿弯菌门（Chloroflexi）相对丰度与番茄植株生物量、茎粗、株高及番茄青枯病发病率均呈显著正相关（ $P < 0.05$ ）。其中，番茄青枯病发病率对生物量、茎粗、株高、菌根侵染率等均呈现明显抑制作用；而菌根侵染率对番茄生物量、茎粗和株高的增加则有明显促进作用。



注：图中颜色深浅代表病害防控效果各指标间相关性大小，不同曲线粗细代表相关性强度，实线代表差异显著，虚线代表差异不显著。Note: The color depth in the figure represents the correlation between the indicators of disease prevention and control effect. The thickness of different curves represents the correlation intensity. The solid line represents the significant difference, and the dotted line represents the insignificant difference.

图 6 接种茄科雷尔氏菌后番茄根际细菌门水平相对丰度与病害防控效果相关性

Fig. 6 Correlation between the relative abundance of rhizobacterial phylum in tomato and disease control effect after *Ralstonia solanacearum* inoculation

### 3 讨 论

#### 3.1 AM 真菌与伯克霍尔德菌对番茄根际微生物群落结构的协同调控机制

已有研究表明，AM 真菌和伯克霍尔德菌在提高植物抗病性和促进生长方面具有重要作用，验证了它们在农业生产中的广泛应用潜力。之前的研究表明，接种 AM 真菌（如 M47V）能够通过和植物根系形成共生关系，显著提高番茄对青枯病的抗性，降低病害发生率，同时通过改善植物对营养元素的吸收效率，促进植株生长<sup>[18]</sup>。类似地，伯克霍尔德菌对多种植物病原菌具有拮抗作用，包括引起番茄青枯病的病原菌，其接种不仅能有效降低病害发生率，还可能通过分泌植物生长促进物质或抑制病原菌生长来促进番茄植株的生长<sup>[19]</sup>。

本研究中，图 1 联合接种 *F. mosseae* 与 *B. paludis* 降低番茄青枯病发病率 34.78%，显著优于单一菌剂（FM: 27.22%；BP: 22.11%），这与黄瓜枯萎病中 AM 真菌与哈茨木霉联合接种防效提升 25% 的结果一致<sup>[15-16]</sup>。例如，Martínez-Medina 等<sup>[8]</sup>在甜瓜枯萎病研究中发现，AM 真菌单接种可降低发病率 25%~50%，与本研究 AM 真菌单接种效果相近；而伯克霍尔德菌在黄瓜软腐病中的防效可达 65%<sup>[9]</sup>，高于其在本研究中的表现(22.11%)，可能与青枯菌维管束系统性侵染特性及土壤微生态差异有关。此外，本研究中联合接种对番茄生物量的促生效果显著优于 AM 真菌单接种，与番茄根结线虫病中菌根真菌与促生细菌的协同促生效应一致<sup>[20]</sup>，表明微生物功能互补是增效关键。

番茄青枯病的爆发是茄科雷尔氏菌与番茄植株之间复杂互作的结果。雷尔氏菌作为维管束侵染性病原菌，主要通过土壤传播，从植物根系的自然孔口或伤口侵入，进而在维管束系

统内快速繁殖和扩散。其侵染过程大致可分为接触期、侵入期、定殖期和发病期。在接触期,病原菌借助土壤中的水分和化学信号,如植物根系分泌物中的有机酸、氨基酸等,向番茄根系趋化运动。侵入期时,病原菌通过根尖的裂纹、侧根痕等自然伤口,或是借助线虫等土壤生物造成的伤口进入根部组织。定殖期内,病原菌在根部维管束内大量繁殖,并逐渐向地上部分的维管束系统扩展,破坏水分和养分的运输通道,致使植物出现典型的青枯症状,即叶片失绿、萎蔫,最终整株枯死<sup>[21]</sup>。本研究中,联合接种通过双重屏障机制阻断病原菌侵染,AM真菌通过菌丝网络扩大根系吸收面积(侵染率达42.0%);伯克霍尔德菌分泌铁载体争夺铁元素(病原菌必需营养),同时产生脂肽类抗生素直接抑制青枯菌生物膜形成。联合接种提前富集放线菌门和芽单胞菌门,两类菌群分别通过抗生素合成(如链霉素)和碳源竞争(降解根系分泌物中的糖类)压缩病原菌生态位,显著改变了番茄根际土壤细菌群落的结构,增强了对病原菌的抵抗力<sup>[22]</sup>。图2研究结果表明,在接入*R. solanacearum*前,接种*B. paludis*的处理中,根际土壤的放线菌门(Actinobacteria)和浮霉菌门(Planctomycetota)相对丰度显著高于对照组,而变形菌门(Proteobacteria)和疣微菌门(Verrucomicrobiota)丰度降低,接种*F. mosseae*的处理则显著提高了绿弯菌门(Chloroflexi)的丰度(图2a)。这些变化与微生物的功能密切相关,绿弯菌门的富集可能通过增强有机物降解和养分循环提升植物抗病性,而伯克霍尔德菌通过促进放线菌门(存在较多病原菌拮抗菌)和浮霉菌门(参与氮循环)的增殖,间接抑制病原菌定殖<sup>[23]</sup>。此外,FM和BP处理均调节了变形菌门的丰度,该菌门包含多种植物促生和病原抑制相关类群,其动态变化可能与微生物群落的抗病功能平衡相关<sup>[24]</sup>。接入病原菌2d后,所有处理的细菌群落结构均发生显著改变,变形菌门丰度普遍上升,而酸杆菌门(Acidobacteriota)和浮霉菌门在AM真菌单独及联合接种处理中显著下降(图2b)。接入*R. solanacearum*14d后,各处理的细菌群落结构逐渐趋于稳定,酸杆菌门和浮霉菌门在*F. mosseae*真菌单独及联合接种处理中较CK不再改变(图2d)。这一现象与已有研究一致,表明*R. solanacearum*入侵会引发根际菌群应激响应,而AM真菌和伯克霍尔德菌通过预先优化群落结构缓冲了这种扰动。例如,AM真菌可能通过增强菌群稳定性抑制酸杆菌门(通常与贫营养环境相关)的减少,从而维持根际微生态平衡<sup>[25]</sup>。联合接种则进一步协同调控浮霉菌门等关键菌群,降低病原菌竞争资源的能力。这些机制共同提高了土壤微生物群落的多样性和功能冗余度,增强其对病原菌入侵的抵抗力和恢复力。因此,我们的研究结果证实,AM真菌与伯克霍尔德菌的联合应用可通过调控根际土壤细菌群落,提升关键菌群丰度,从而为植物提供生物保护屏障。

### 3.2 AM真菌和伯克霍尔德菌对番茄根际土壤细菌群落稳定性的影响

在本研究中,联合接种处理显著提高了根际土壤放线菌门、芽单胞菌门和绿弯菌门的丰度,可能与它们对根际环境的广泛适应性和高效资源利用能力有关<sup>[26]</sup>。相关性分析结果表明,放线菌门、芽单胞菌门和绿弯菌门相对丰度变化与病害防控指标具有显著的相关性(图6)。放线菌门在分泌抗生素和铁载体方面具有优势,这不仅抑制了病原菌的生长,还可能改变了土壤微环境的化学性质,使得其他有益微生物更容易定殖和生长。芽单胞菌门则在分解复杂的有机物质和固定养分方面表现出色,为植物和群落中的其他微生物提供了丰富的营养<sup>[27]</sup>。这种功能互补性增强了整个微生物群落的稳定性和功能性,这可能是其降低番茄青枯病发病率的关键因素之一。

本研究基于细菌共现网络与中性群落模型(NCM)的整合分析,揭示了AM真菌与伯克霍尔德菌对番茄根际细菌群落稳定性的影响机制。表2分析结果表明,与对照组相比,单独接种*F. mosseae*真菌以及联合接种的处理显著改变了细菌共现网络特性,根际土壤细菌共现网络节点数和连接数明显增加,平均连通度从1.966增至2.484,表明这些处理增强了土壤细菌物种间的相互作用,提升了群落结构的稳定性。表1中性群落模型分析显示,在*R. solanacearum*接种后,单独接种*B. paludis*的处理根际土壤细菌群落恢复速度更快,决定系

数基本保持不变, 单独接种 *F. mosseae* 的处理决定系数由 0.279 恢复至 0.420, 表明中性过程主导的群落构建机制对 *R. solanacearum* 的抵抗力更强。有研究表明, 接种 AM 真菌可通过增加网络节点数、连接数和模块化程度, 增强土壤细菌群落的稳定性, 从而帮助植物抵御病原菌侵害<sup>[28]</sup>。表 1 中性群落模型 (NCM) 研究也指出, 接种 *B. paludis* 能保持决定系数和群落迁移率保持不变, 进一步印证了中性过程在维持群落稳定性中的关键作用<sup>[29]</sup>。此外, 细菌共现网络的复杂性和模块化程度是评估土壤生态系统稳定性的重要指标, 接种有益微生物可通过优化这些网络特性, 显著提高土壤的抵抗力<sup>[30]</sup>。值得注意的是, 本研究发现接种 AM 真菌处理 (FM 和 FM+BP) 土壤对 *R. solanacearum* 的抵抗力增强, 加强了对生物多样性维持, 随机扩散对群落结构的塑造作用越强, 这可能与接种后群落多样性和稳定性的提升密切相关<sup>[31]</sup>。此外, 微生物群落的功能冗余性也是稳定性的重要保障。功能冗余意味着即使某些物种消失, 其他物种也能承担相似的生态功能, 从而维持群落的基本结构和功能不变。联合接种处理提高了微生物群落的功能冗余性, 增强了群落对外界干扰的缓冲能力。综上, AM 真菌可提升根际土壤细菌群落的结构稳定性和增强对微生物群落结构的塑造作用, 而伯克霍尔德菌则可以维持细菌群落功能的稳定性和加快恢复速度。这种稳定性和恢复力的提升可使土壤在面临病原菌时维持其功能与结构的完整性, 从而更有效地保护植物健康。

## 4 结论

本研究通过温室盆栽试验, 发现丛枝菌根真菌与伯克霍尔德菌联合接种能显著降低番茄青枯病发病率, 优于单独接种效果, 且能显著促进番茄生长, 提升株高、茎粗和生物量干重。通过动态富集放线菌门、芽单胞菌门、绿弯菌门等关键菌群, 优化根际细菌共现网络, 通过调整群落结构复杂度维持稳定性, 为番茄青枯病生物防控提供了高效微生物组合策略。综上, 丛枝菌根真菌与伯克霍尔德菌联合接种为番茄青枯病的生物防控提供了有效的策略, 具有良好的应用前景。

### 参考文献 (References)

- [1] Zeng X J, Zhang C, He Y Q, et al. Analysis of world tomato production based on FAO data from 1980 to 2019[J]. *Hunan Agricultural Sciences*, 2021(11): 104-108. [曾晓娟, 张驰, 何艳清, 等. 基于 1980—2019 年 FAO 数据的世界番茄生产状况分析[J]. *湖南农业科学*, 2021(11): 104-108.]
- [2] Mohammed A F, Oloyede A R, Odeseye A O. Biological control of bacterial wilt of tomato caused by *Ralstonia solanacearum* using *Pseudomonas* species isolated from the rhizosphere of tomato plants[J]. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2020, 53(1/2): 1-16.
- [3] Jiang G F, Wei Z, Xu J, et al. Bacterial wilt in China: History, current status, and future perspectives[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1549.
- [4] Wu S X, Gao F Y, Zhang R P, et al. Research progress in biological control of tomato bacterial wilt[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(9): 2585-2592. [吴思炫, 高复云, 张锐澎, 等. 番茄青枯病生物防治的研究进展[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(9): 2585-2592.]
- [5] Xiao W J, Yang G, Chen M L, et al. AM and its application in plant disease prevention of Chinese medicinal herbs cultivation[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2011, 36(3): 252-257. [肖文娟, 杨光, 陈美兰, 等. 丛枝菌根真菌在中药栽培病害防治研究中的应用[J]. *中国中药杂志*, 2011, 36(3): 252-257.]
- [6] Shi J C, Wang X L, Wang E T. Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: From genes to ecosystems[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2023, 74: 569-607.
- [7] Zhang J H, Xing J J, Peng L Y, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi improves diversity and stability of bacterial community and abundance of beneficial bacteria genus in the rhizosphere of tomato infected with *Ralstonia solanacearum*[J]. *Journal of*

- Plant Nutrition and Fertilizers, 2023, 29(1): 120-131. [张嘉慧, 邢佳佳, 彭丽媛, 等. 丛枝菌根真菌提高感染青枯菌番茄根际土壤细菌群落多样性和稳定性及有益菌属相对丰度[J]. 植物营养与肥料学报, 2023, 29(1): 120-131.]
- [8] Martínez-Medina A, Roldán A, Pascual J A. Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and *Trichoderma harzianum* under conventional and low input fertilization field condition in melon crops: Growth response and *Fusarium* wilt biocontrol[J]. Applied Soil Ecology, 2011, 47(2): 98-105.
- [9] Dreher D, Baldermann S, Schreiner M, et al. An arbuscular mycorrhizal fungus and a root pathogen induce different volatiles emitted by *Medicago truncatula* roots[J]. Journal of Advanced Research, 2019, 19: 85-90.
- [10] Yang Z, Dai C C, Wang X X, et al. Advance in research on rhizosphere microbial mechanisms of crop soil-borne fungal diseases[J]. Acta Pedologica Sinica, 2019, 56(1): 12-22. [杨珍, 戴传超, 王兴祥, 等. 作物土传真菌病害发生的根际微生物机制研究进展[J]. 土壤学报, 2019, 56(1): 12-22.]
- [11] Yabuuchi E, Kawamura Y, Ezaki T, et al. *Burkholderia uboniae* sp. nov., L-arabinose-assimilating but different from *Burkholderia thailandensis* and *Burkholderia vietnamiensis*[J]. Microbiology and Immunology, 2000, 44(4): 307-317.
- [12] Huang R L, Zhang N, Sun B, et al. Community structure of burkholderiales and its diversity in typical maize rhizosphere soil[J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57(4): 975-985. [黄瑞林, 张娜, 孙波, 等. 典型农田根际土壤伯克霍尔德氏菌群落结构及其多样性[J]. 土壤学报, 2020, 57(4): 975-985.]
- [13] Pérez-Pantoja D, Donoso R, Agulló L, et al. Genomic analysis of the potential for aromatic compounds biodegradation in Burkholderiales[J]. Environmental Microbiology, 2012, 14(5): 1091-1117.
- [14] Castanheira N, Dourado A C, Kruz S, et al. Plant growth-promoting *Burkholderia* species isolated from annual ryegrass in Portuguese soils[J]. Journal of Applied Microbiology, 2016, 120(3): 724-739.
- [15] Wei X C, Wang Q, Shi B, et al. Isolation and identification of *Burkholderia cenocepacia* YM12 and its control effect on cucumber soft rot disease[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2024, 40(5): 1088-1098. [卫鑫辰, 王巧, 石彬, 等. 新洋葱伯克霍尔德氏菌 YM12 的分离鉴定及其对黄瓜软腐病的防治效果[J]. 中国生物防治学报, 2024, 40(5): 1088-1098.]
- [16] Zou J X, Fan X X, Song F Q. Biocontrol mechanism of *Trichoderma* spp. against soilborn plant disease[J]. Soybean Science, 2017, 36(6): 970-977. [邹佳迅, 范晓旭, 宋福强. 木霉(*Trichoderma* spp.)对植物土传病害生防机制的研究进展[J]. 大豆科学, 2017, 36(6): 970-977.]
- [17] Sheng P P, Liu R J, Li M. Methodological comparison of observation and colonization measurement of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Mycosystema, 2011, 30(4): 519-525. [盛萍萍, 刘润进, 李敏. 丛枝菌根观察与侵染率测定方法的比较[J]. 菌物学报, 2011, 30(4): 519-525.]
- [18] Ma P K, Shi Z Q, Diao F W, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and Na<sup>+</sup> accumulation of *Suaeda glauca* (Bunge) grown in salinized wetland soils[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 166: 104065.
- [19] Zheng L X, Wang Y S, Liu H, et al. Effects of imidacloprid on the growth and P-solubilization of *Burkholderia Yabunchi* [J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57(1): 174-182. [郑丽霞, 王玉书, 刘海, 等. 吡虫啉对伯克霍尔德氏菌生长和溶磷作用的影响[J]. 土壤学报, 2020, 57(1): 174-182.]
- [20] Liu L, Xiao G M, Wang L, et al. Variations in the diversity and community assembly of arbuscular mycorrhizal fungi in greenhouse soils during the growing season[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61(1): 200-210. [刘蕾, 肖广敏, 王凌, 等. 设施蔬菜土壤丛枝菌根真菌多样性及群落构建的季相变化[J]. 土壤学报, 2024, 61(1): 200-210.]
- [21] Liu H, Dong Y H, Shen M C, et al. Characteristics of rhizosphere microbial communities in a disease-suppressive soil of tomato bacterial wilt and its disease-suppressive transmission mechanism[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(4): 1125-1135. [刘洪, 董元华, 申民翀, 等. 番茄青枯病抑病土壤根际微生物群落特征及其抑制性传递机制[J]. 土壤学报, 2022, 59(4): 1125-1135.]
- [22] Stopnisek N, Zühlke D, Carlier A, et al. Molecular mechanisms underlying the close association between soil *Burkholderia* and fungi[J]. The ISME Journal, 2016, 10(1): 253-264.
- [23] Pan T W, Chen Y L, Li S C, et al. Anaerobic soil disinfestation rather than *Bacillus velezensis* Y6 inoculant suppresses tomato bacterial wilt by improving soil quality and manipulating bacterial communities[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2023, 22(12): 2023-2034.

2025, 24(2): 754-768.

- [24] Ren J H, Li H, Liu H, et al. Influence of *Burkholderia pyrrocinia* JK-SH007 on the microbial population and functional diversity of microbial communities in the rhizosphere soil of poplar[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, 52(5): 126-133. [任嘉红, 李浩, 刘辉, 等. 吡咯伯克霍尔德氏菌 JK-SH007 对杨树根际微生物数量及功能多样性的影响[J]. *林业科学*, 2016, 52(5): 126-133.]
- [25] Yang J M, Wang Y J, Ma Y N, et al. Effects of AM fungi and *Trichoderma* on alfalfa responses to *Fusarium oxysporum* infection[J]. *Pratacultural Science*, 2025, 42(5): 1162-1171. [杨吉明, 王亚杰, 马亚男, 等. AM 真菌与木霉对紫花苜蓿应答尖孢镰刀菌侵染的影响[J]. *草业科学*, 2025, 42(5): 1162-1171.]
- [26] Ding X J, Jing R Y, Huang Y L, et al. Bacterial structure and diversity of rhizosphere soil of four tree species in Yellow River Delta based on high-throughput sequencing[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2018, 54(1): 81-89. [丁新景, 敬如岩, 黄雅丽, 等. 基于高通量测序的 4 种不同树种人工林根际土壤细菌结构及多样性[J]. *林业科学*, 2018, 54(1): 81-89.]
- [27] Chi Y W, Ma X Z, Chu S H, et al. Nitrogen cycle induced by plant growth-promoting rhizobacteria drives “microbial partners” to enhance cadmium phytoremediation[J]. *Microbiome*, 2025, 13(1): 113.
- [28] Liu B J, Li M, Liu R J. Influence of AM fungi on defensive enzyme activity in cotton roots[J]. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry: Natural Science Edition*, 2005, 33(S1): 73-78. [刘冰江, 李敏, 刘润进. AM 真菌对棉花根内防御性酶活性的影响[J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2005, 33(S1): 73-78.]
- [29] Li X. Effects of AM fungi on growth and rhizosphere bacterial community of *Astragalus adsurgens* in cadmium-lead contaminated saline soil[D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2022. [李雪. AM 真菌对 Cd-Pb 复合污染盐碱化土壤中沙打旺生长及根际细菌群落的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2022.]
- [30] Hu Z E, Xiao M L, Ding J N, et al. Response characteristics of soil microbial community under long-term film mulching[J]. *Environmental Science*, 2022, 43(10): 4745-4754. [胡志娥, 肖谋良, 丁济娜, 等. 长期覆膜条件下农田土壤微生物群落的响应特征[J]. *环境科学*, 2022, 43(10): 4745-4754.]
- [31] Luo Q Y, Wang X J, Li Y Y, et al. Mechanism of biological control to plant diseases using arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(19): 5997-6005. [罗巧玉, 王晓娟, 李媛媛, 等. AM 真菌在植物病虫害生物防治中的作用机制[J]. *生态学报*, 2013, 33(19): 5997-6005.]

(责任编辑: 王方方)