

植物内生细菌及其开发与应用

常慧萍

(安徽农业大学生命科学学院,安徽 合肥 230036)

[摘 要] 植物内生细菌系统地分布于植物体内,与植物在长期系统发育共进化过程中建立了一种和谐联合的关系,是植物微生态系统中的重要组成部分。植物内生细菌有丰富的种群多样性,对宿主植物具有内生固氮、生物防治以及促进生长等多种生物学作用,可应用于防治植物病害、植物内生细菌联合的生物修复以及作为外源基因的载体等,具有广泛的开发和应用价值,已成为国内外研究的热点。

[关键词] 植物内生细菌;微生态系统;开发与应用

[中图分类号] Q948

[文献标识码] A

[文章编号] 1672-9161(2008)01-0001-04

化肥和农药在农业生产中广泛应用,大大提高了农作物的产量,防止了病虫害的发生,但从生态、环保和健康的角度看存在很大的弊端,人们一直在寻找一种安全、有效、无污染的替代品,而存在于土壤或植物体内的微生物则可能成为一个有效选择。植物体是一个复杂的微生态系统,植物内生细菌(endophytic bacteria)和根际细菌(plant rhizobacteria)是植物微生态系统中的重要组成部分,其中许多细菌能够促进植物生长,被称作植物促生细菌(plant growth-promoting bacteria, PGPB),它们通过固氮作用、分泌植物生长调节物质、合成铁载体及抑制疾病的发生等方式促进植物生长^[1]。植物内生细菌存在于植物体内,与植物在长期系统发育共进化过程中建立了一种和谐联合的关系,生存环境稳定,不易受到外界环境的影响,其重要的生态和生理作用及作为潜在生防资源和外源基因载体,在农业和医药领域有着巨大的应用潜力,植物内生细菌的研究已经成为当前植物微生物学科基础及应用基础研究的挑战性领域^[2]。

1 植物内生细菌的概念及分类

1.1 对植物内生菌和内生细菌的认识历程

100 多年前人们就发现健康植物组织的内部也有微生物存在,20 世纪上半世纪以来,已从 30 多种健康植物体内分离获得了多种内生菌。1866 年 De Bary 为将生活在植物组织内的微生物与那些生长在植物表面的表生菌(Epiphyte)相区别,首先提出了内生菌(Endophyte)的概念^[3],认为凡是在植物体内的微生物均为内生菌。“endophyte”最早主要是指内生植物,后来被用来特指禾本科牧草中那些属于麦角菌科(Clavicipitaceae)的不引起症状、系统发生、种子携带的内生真菌,以同严格附生的病原真菌种类相区别。目前,它泛指一切生活在植物体内的腐生、寄生和共生真菌及细菌等微生物。1926 年 Petotti 等在许多健康植物的根组织内发现了细菌,并用“bacteriorrhiza”(菌根)描述了这

些细菌,后来许多学者证实了健康植物的根、茎、叶中存在内生细菌这一事实。1948 年 Tervet 和 Hollis 分离了马铃薯、胡萝卜、萝卜、红甜菜、甘薯、番茄和甘蓝贮藏器官的内生细菌,并首次用热处理和纯培养的方法证明植物体内内生细菌是一个混杂的细菌群,并进行了两个细菌群的初步鉴定。Carrol 在 1986 年将其阐述为生活在地上部分、活的植物组织内不引起明显症状的微生物。1992 年 Kleoppe 等^[4]认为植物内生菌是指能够定殖在植物细胞间隙或细胞内,并与寄主植物建立和谐联合关系的一类微生物,并首次提出“植物内生细菌”的概念,他认为能在植物体内定殖的致病菌和菌根菌不属于内生菌。1991 年 Petrini、1995 年 Wilon 则认为那些在生活史中某一阶段能营表生生活的表生菌、对寄主暂时没有伤害的潜伏性病原菌和菌根菌等均属于内生菌的范畴。1997 年 Hallmann 对植物内生细菌的概念进行补充,认为植物内生细菌是从表面消毒的植物组织中分离得到或从植物内部汁液获得的,并对植物表现上无危害及无明显症状的,但它们的存在并未使植物的表型特征和功能有任何改变的细菌^[5]。

1.2 植物内生细菌的种类

对于现在已分离到的植物内生细菌,依据其与植物体存在的关系分为专性内生细菌(obligate endophytic bacteria)和兼性内生细菌(facultative endophytic bacteria)。前者指只能在植物体内分离得到的细菌,后者指能在植物根际与土壤中分离得到,也能在植物体内分离得到的细菌,多数内生细菌属于兼性内生细菌^[6]。根据内生细菌对宿主植物生长的影响可以分成三类:中性内生细菌,即存在与否对宿主植物的生长发育等均无明显影响的内生细菌;有益内生细菌,即对宿主植物生长发育具有促进作用或能抵御病虫害及提高宿主植物增强对不良环境条件等适应能力的内生细菌;有害内生细菌,如一些致病或潜在致病细菌,在特别条件下接种到原宿主植物或其它的宿主植物会诱发植物病

[收稿日期] 2007-10-10

[作者简介] 常慧萍(1970-),女,河南原阳人,安徽农业大学生命科学学院博士生。主要研究方向:微生物生态学。

害。多数内生细菌为中性内生细菌,只有少量(约5%~10%)为有益内生细菌,约10%~20%为有害内生细菌^[7]。

2 植物与内生细菌的微生态系统

2.1 植物内生细菌的多样性和种群密度

植物与微生物之间存在着复杂的微生态关系,在这个系统中植物内生细菌发挥重要作用,不同的内生细菌占据不同的生态位并且建立一种动态的平衡体系,其中一些是分离频率高、数量大的优势种群,而另一些属于稀有种^[8]。生物多样性是构成生态系统的基本条件,众多的稀有种和几个优势种是构成微生态系统的生物因素。目前研究的关于微生态系统的植物已达上百种,主要集中在小麦、高粱、水稻、棉花、马铃薯、番茄、黄瓜、甜菜等植物。人们不仅从不同植物上分离到了内生细菌,而且在同一种植物上的分离部位也趋于多样化,分离涉及到的内生细菌有革兰氏阴性杆菌和革兰氏阳性杆菌约54个属,主要有芽孢杆菌属(*Bacillus* spp)、黄单胞菌属(*Xanthomonas* spp)、假单胞菌属(*Pseudomonas* spp)、欧文氏菌属(*Erwinia* spp)及短小杆菌属(*Curtobacterium* spp)等,其中属于芽孢杆菌属的菌株在多种植物中均占优势。这不仅拓宽了细菌的分类范围,并且发现了内生细菌新的分类单位,如金杆菌属(*Aureobacterium* spp)的一个种。

植物内生细菌系统地分布于植物体根、茎、叶、花、果实和种子等器官、组织的细胞或细胞间隙,其优势种及种群密度因植物的种类、基因型、器官、生育期、生长地域和环境以及品种而异。马冠华、肖崇刚^[9]认为,内生细菌在同种植物不同部位的分布可能会受具体生长环境中的多种因素影响,例如一些地区常下酸雨,叶片中的内生细菌数量将可能随之发生变化。生长迅速的植物个体及生长迅速的植物组织中内生细菌的数量较多。

2.2 植物内生细菌的侵染与定殖

内生细菌侵染植物并建立微生态系统不是被动的偶然的过程,而是个主动的过程。植物内生细菌源于根际土壤,当其在植物根表附着后就开始侵染宿主并定殖。内生细菌首先进入根皮层,利用某些酶类或物理作用通过皮层间隙向纵深进入,在内皮层细胞壁未加厚的位置侵入中柱,之后进入木质部导管,细菌随着植物的生长借助蒸腾作用运送到植物上部营养器官或繁殖器官中^[10]。有些内生细菌定殖在植物种子内称为“种生内生细菌”,成为下一代植物内生细菌的重要来源。有些内生细菌可以再回到空气中,通过空气运动重新分布到植物茎叶等处,再通过气孔、皮孔等回到植物体内。

内生细菌可在植物发育的早期定殖,也能定殖在不同的成熟植物组织中且在不同组织之间具有一定的流动性。大部分内生细菌的定殖起源于种子发芽期,在幼苗期植物能产生许多能为各种微生物识别的信号分子如凝集素、类黄酮类物质等,这些化学物质能诱导细菌发生特定的行为,而对植物产生信息反馈作用,植物接受反馈信息后会再次产生新的信号,从而使植物与微生物之间的信号交流构成一个复杂的网络^[11],只有与宿主“亲合性”最强的细菌能占据根际生态位并定殖。Gyaneshwar等^[12]利用能使细菌产生蓝色色素的gus基因标记了一种具有固氮能力的植物内生

细菌粘质沙雷氏菌(*Serratia marcescens*)IRBG500,研究了该菌对水稻的定殖情况,发现接种三天以后,能在根部观察到标记的细菌定殖,在新根与根尖部分定殖的量比较高,六天以后,在新生的茎和叶中出现了标记的内生细菌。刘忠梅等^[13]进行了蜡状芽孢杆菌(*B. cereus*)B946对小麦的定殖研究,叶部接种B946能在接种叶内定殖,并能向茎基部、其他叶和根内转移;用B946菌悬液浸种处理,该菌能向茎基部和叶内转移。

内生细菌对宿主的选择存在一定的专一性。Elbeltagy等^[14]对内生细菌在野生型水稻与种植的水稻中的定殖情况进行了研究,结果表明,经gfp基因标记的一种具有固氮能力的内生细菌*Herbaspirillum* sp. B501专性定殖于野生型水稻,并有明显的固氮能力。巴西固氮螺菌的不同菌株Sp245和Sp7对小麦的定殖能力也有明显差异,Schlöter等发现只有Sp245菌株可定殖于小麦根内,而Sp7则不能在小麦根内定殖,表明应用的内生细菌的有效性可能具有菌株特异性。最近Reiter等^[15]的研究结果表明,不同品种马铃薯的内生细菌可能在“属”和“系统发育组”的水平上相似,但在“种”和“株”的水平上有差异。相同宿主的内生细菌,其定殖能力之间也有区别,Verma等^[16]研究了一种泛菌与一种苍白杆菌(*Ochrobactrum* sp.)对水稻定殖的差异性,他们使用gfp基因对两种细菌进行标记,利用激光共聚焦扫描显微镜进行观察,发现当两种细菌分别接种于水稻上时,都能在植物细胞间进行定殖,然而当同时接种时,苍白杆菌的定殖受到泛菌的抑制。

3 植物内生细菌对宿主植物的作用

3.1 内生固氮作用

氮作为农作物生长发育的大量元素,与农作物的产量密切相关。内生固氮细菌生活在植物体内的独特微生态环境中能免受氧气等不利因素的影响,使得非豆科植物中的内生细菌能进行生物固氮作用,直接为植物提供所需要的氮营养。1958年Dobereiner和Ruschel从甘蔗根中分离到固氮内生细菌,非豆科植物的内生固氮细菌越来越引起人们的关注。随后研究发现在甘蔗的根、茎、叶内也存在大量的新型内生固氮菌,在水稻、玉米、高粱和小麦等禾谷类植物以及甘薯、棕榈树和块根植物等非豆科植物中也相继分离到具有固氮作用的内生细菌。目前内生固氮细菌主要有:固氮螺菌(*Azospirillum*)、草螺菌(*Herbaspirillum*)、食酸杆菌(*Acetobacter*)和固氮弧菌(*Azoarcus*)、巴西固氮螺菌(*Azospirillumbrasilense*)、生脂固氮螺菌(*A. lipoferum*)、无乳固氮螺菌(*A. amazonense*)、伊拉克固氮螺菌(*irakense*)、织片草螺菌(*Herbaspirillum seropedicae*)、重氮营养醋杆菌(*Acetobacterdiazotrophicus*)、固氮弧菌(*Azoarcus*)和伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia*)等。有人认为可能所有植物中均含有内生固氮细菌。从甘蔗中分离得到的固氮内生细菌重氮营养葡萄糖酸醋杆菌(*gluconacetobacter diazotrophicus*)具有较强的生物固氮能力,其固氮酶活性能达到一种典型根瘤菌(*Bradyrhizobium japonicum*)的25%^[17]。对这些内生固氮菌的固氮基因及其表达与调控的研究表明,固氮基因nif在根瘤菌与这些内生固氮菌中是保守的,该基因对氧气与铵离子浓度的敏感性在根瘤菌与内生固氮菌中是类似的,然而

不同内生固氮细菌采取不同的调控方式控制固氮酶的活性^[18]。另外,同一种内生固氮细菌在不同基因型的甘蔗体内,固氮活性明显不同,表明植物的遗传因子对内生细菌的生物固氮过程的效率有影响。研究证明,植物内生固氮菌与土壤固氮菌对植物的作用不同,内生固氮菌所固定的氮可直接为寄主植物所利用,而土壤固氮菌固定的氮首先是满足其自身生命活动的需要,只有当菌体死亡后,其死亡菌体对增加土壤的含氮量才有一定的效果。

3.2 生物防治作用

利用内生细菌防治植物病害就是利用内生细菌对病原菌的抑制作用。现已从棉花、油菜、橡树、马铃薯、水稻、玉米、蔬菜等多种作物体内分离筛选到对棉花黄萎病、棉花枯萎病、油菜黄萎病、马铃薯软腐病、水稻白叶枯病、蔬菜立枯病等真菌和细菌病害具有良好抑制效果的内生细菌^[19]。崔林等^[20]从马铃薯块茎中分离到 240 株内生细菌,其中 55 株能在平板培养中拮抗抗腐病菌。J. Hallmann 等研究发现棉花内生细菌与线虫相互作用过程中,一种内生细菌在线虫侵染部位的种群数量明显增加,线虫的侵入可能增加了内生细菌的进入位点。内生细菌防治植物病害的机制主要有拮抗作用 (antagonism)、溶菌作用 (lysis)、诱导系统抗性 (Induce Systematic Resistance, ISR) 等。

拮抗作用 (antagonism) 是指一种微生物的活动抑制或杀死另一种微生物的现象,拮抗作用又分为抗生素作用 (antibiosis)、竞争作用 (competition) 和重寄生作用 (hyperparasitism) 三种不同的类型。内生细菌能够定殖在皮层组织并能在代谢活动中通过分泌抗菌物质直接对病原物产生抑制,代谢物主要有:脂肽 (lipopeptide)、双乙酰藤黄酚 (Ph1)、吩嗪羧酸 (PCA)、藤黄绿脓菌素 (pyoluterin)、吡咯菌素 (pyrolnitrin)、几丁质酶 (chitinase) 以及葡聚糖酶 (glucanase) 等。目前研究最多的是关于荧光假单胞杆菌产生的 phl 抗生素基因及基因调控,功能和序列分析表明编码参与这些抗生素合成的酶的基因可能是成簇存在,这些基因的表达可能由相连的调控元件所控制,突变分析得出与抗生素合成相关的基因位点是很少的^[21]。内生细菌可与病原菌进行生态位与营养的竞争,Bacon 分离的玉米内生枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) 与玉米病原真菌串珠镰孢 (*Fusarium moniliforme* Sheldon) 有相同的生态位,该菌能在玉米体内迅速定殖和繁殖,可有效降低该病原菌及其毒素的积累^[22]。另外内生细菌也可产生嗜铁素类物质,与病原菌竞争铁离子,抑制病原菌对铁的吸收,从而抑制病菌的生长。

植物内生细菌可诱导寄主植物产生诱导系统抗性,这种抗性与系统获得抗性 (Systematic Acquired Resistance) 不同,它只有植物在受到病菌侵袭时才能诱导表达,且表达后对寄主细胞不产生任何不良影响。内生细菌介导 ISR 的机制包括诱导寄主细胞物理结构变化和生理生化反应变化两方面。其中物理结构变化主要包括诱导寄主植物在病菌入侵的细胞前沿形成结构致密的保护层,或诱导寄主细胞壁的结构发生改变,如细胞壁增厚形成乳突、细胞壁中木质素含量增加、细胞壁机械强度的增强等,以限制病菌的进一步侵入扩展;内生细菌诱导寄主植物生理生化活性变化主要

包括诱导寄主植物体内病程相关蛋白的积累、植保素以及其他次生代谢物质的合成、水解酶和氧化酶 (如几丁质酶、葡聚糖酶、过氧化物酶等) 的产生等。

3.3 促进植物生长

植物内生细菌可以促进植物的生长,在增加植物的株高、秆重以及增强植株的生长势等方面均有促进作用。内生细菌产生植物生长素、赤霉素以及细胞分裂素,或诱导寄主植物产生植物激素以及增加植物对矿质元素的吸收,改变寄主植物对霜冻等有害环境条件及有害病原生物的敏感性而促进植物的生长。何红等^[23]证明对辣椒和白菜具有促生作用的辣椒内生细菌 BS-2 菌株在进入植株体内后,其生长素、玉米素和赤霉素等激素含量提高,脱落酸含量减少。张集慧等从兰科药用植物中分离出 5 种内生真菌,并从这些真菌发酵液和菌丝体中分别提取出五种植物激素,如赤霉素、吲哚乙酸、脱落酸、玉米素、玉米核苷等,它们对兰花的生长发育有较好的促进作用。

有的内生细菌在单独接种时对植物没有促进作用,但是两种或几种细菌同时接种时,对寄主植物有促生作用。Sturz 等发现,豌豆根瘤菌三叶草生物变种 (*Rhizobium leguminosarum* pv. *trifolii*) 与其他细菌混合接种时,比单独接种的促生效果更好,而且与芽孢杆菌 (*B. insolitus*) 或与发根土壤杆菌 (*Agrobacterium rhizogenes*) 等细菌共同接种时,对根瘤的形成有促进作用,单独接种豌豆根瘤菌三叶草生物变种对根瘤的形成却没有促进作用。所以植物内生细菌对寄主植物促进生长作用,受到植物体内环境以及体外的多种生物种群和各种因素的影响。

4 植物内生细菌的应用研究

对植物内生细菌研究和应用的目的是改良作物中内生细菌的种群,使它们在最佳水平上保持相对稳定,以发挥内生细菌的有益生物学作用,提高作物生产力。

4.1 植物-内生细菌联合的生物修复

植物-内生细菌的联合能促进土壤污染物质的降解。化学农药和肥料、重金属由于难分解,其残留期较长,污染环境 and 农产品。从植物体内分离筛选对农药和化肥具有降解作用的内生细菌,利用其能在植物体内定殖的特点,对降解农产品残留农药和化肥更具有优势。Siciliano 等^[24]对硝基芳香族和杂酚类等有机生物异源污染物的研究表明,植物对携带污染物降解基因的内生细菌具有选择能力,这种能力取决于植物本身和污染物双方的特性,植物内生细菌可以在植物维管束中降解有毒的有机化合物,从而促进植物对土壤污染物的代谢。虽然植物以较高的速率吸收污染物,但植物体汁液中有毒化合物的浓度却可以保持在一个较低的水平,从而减轻了污染物对植物的毒性。

利用植物在污染土壤或废水中吸收重金属用于治理重金属污染的土壤和水质。对一些细菌抗镍、铬、锌等重金属污染物的基因已经进行了较为深入的研究,因此内生细菌的抗性基因有可用于提高植物对重金属的耐受性。Lodewyckx 等^[25]将 *Ralstonia metallidurans* 31A 的 ncc-nre 耐镍系统导入 *Burkholderia cepacia* L. S. 2. 4 后,发现接种 *B. cepacia* L. S. 2. 4: ncc-nre 的 *Lupinus luteus* 生长在富含镍的基质上时,其根部的镍浓度较对照提高了 30%,表明植物

内生细菌工程菌株具有可以提高重金属污染的植物修复作用。

4.2 内生细菌作为外源基因的载体

将具有优良性状的遗传组分转移到植物内生细菌构建植物内生防病或杀虫工程菌,再利用工程菌的内生作用,将外源杀虫防病基因带入植物体内,使植物起到与转基因防病杀虫植物相同或相似的作用。Turner 等在禾本科杂草狗牙根中分离到一株细菌——木质棍状杆菌犬齿亚种 (*Clavibacter xyli* subsp. *cynodontica*),人工接种时,该细菌能定殖于玉米、小麦等禾本科植物的维管束中,且不引起作物病害症状。他们借助一个含苏云金芽孢杆菌 HD-73 的 δ -内毒素基因的嵌合质粒 pCG610,将杀虫基因整合到该细菌的染色体上,建成了工程杀虫细菌,1988 年以来,已在美国 4 个州、12 个杂交玉米品种上进行大田试验,玉米螟为害率可降低 26% - 72%,连续多年田间试验尚未发现该工程菌中的苏云金芽孢杆菌毒素基因在环境中扩散,开创了内生细菌作为杀虫基因载体的先例。

总之,植物内生细菌是在长期与植物共进化的过程中建立了和谐联合关系,所以研究重点是他们微生态学行为,例如通过种质筛选获得具有相互适应性的植物-内生细菌体系,进行优化组合试验,确定最佳组合方式,构建内生细菌种质资源库,以充分发挥内生细菌对植物栽培种的特异性和宿主植物对内生细菌的接受能力,提高作物的产量和抗病性。通过非培养的分子生物学方法和生物信息学技术相结合,揭示植物内生细菌种群多样性特征信息、优势种群、动态分布及其与宿主的和谐联合关系。结合传统培养方法分离筛选具有有益功能的内生细菌优势菌株,为合理利用植物内生细菌资源提出科学依据。

【参考文献】

- [1] 孙 磊, 宋 未. 非培养方法在植物内生和根际细菌研究中的应用[J]. 自然科学进展, 2006, 16(2): 140 - 145.
- [2] Lodewyckx E, et al. Endophytic bacteria and their potential applications[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2002, 21: 583.
- [3] 郭良栋. 内生真菌研究进展[J]. 菌物系统, 2001, 20(1): 148 - 152.
- [4] Kleopfer JW, Schipper B, Bakker PAHM. Proposed elimination of the term endorhizosphere[J]. Phytopathol, 1992, 82: 726 - 727.
- [5] Hallmann J, Quadt - Hallmann A. Bacterial Endophytes in Agricultural Crops[J]. Canadian Journal of Microbiology, 1997, 43(10): 895 - 914.
- [6] 冯永君, 宋未. 植物内生细菌[J]. 自然杂志, 2001, 23(5): 249 - 252.
- [7] 何 红, 邱思鑫, 胡方平. 植物内生细菌生物学作用研究进展[J]. 微生物学杂志, 2004, 24(3): 40 - 45.
- [8] Fisher PJ, Petrini O, Scott HM. The distribution of some fungal and bacterial endophytes in maize (*Zea mays* L.) [J]. New Phytol, 1992, 122: 299 - 305.
- [9] 马冠华, 肖崇刚. 烟草内生细菌种群动态研究[J]. 微生物学杂志, 2004, 24(1): 7 - 12.
- [10] 孔庆科, 丁爱云. 内生细菌作为生防因子的研究进展[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2001, 32(2): 256 - 260.
- [11] Bais HP, Park SW, Weir T L, et al. How plants communicate using the underground information superhighway. Trends Plant Sci, 2004, 9(1): 26 - 32.
- [12] Gyaneshwar P, James E K, Mathan N, et al. Endophytic colonization of rice by a diazotrophic strain of *Serratiamarcescens* [J]. J Bacteriol, 2001, 183(8): 2634 - 2645.
- [13] 刘忠梅, 王陵, 赵金焕等. 有益内生细菌 B946 在小麦体内的定殖规律[J]. 中国生物防治, 2005, 21(2): 113 - 116.
- [14] Elbeltagy A, Nishioka K, Sato T, et al. Endophytic colonization and in planta nitrogen fixation by a *Herbaspirillum* sp. isolated from wild rice species [J]. Appl Environ Microbiol, 2001, 67(11): 5285 - 5293.
- [15] Reiter B, Pfeifer U, Schwab H, et al. Response of endophytic bacterial communities in potato plant to infection with *Erwinia carotovora* subsp. *Atroseptica* [J]. Appl Environ Microbiol, 2002, 68(5): 2261 - 2268.
- [16] Verma S C, Singh A, Chowdhury S P, et al. Endophytic colonization ability of two deep - water rice endophytes, *Pantoea* sp. and *Ochrobactrum* sp. using green fluorescent protein reporter [J]. Biotechnol Lett, 2004, 26: 425 - 429.
- [17] Pan B, Vessey JK. Response of the endophytic diazotroph *Gluconacetobacter diazotrophicus* on solid media to changes in atmospheric partial O₂ pressure. Appl Environ Microbiol, 2001, 67(10): 4694 - 4700.
- [18] 卢镇岳, 杨新芳, 冯永君. 植物内生细菌的分离、分类、定殖与应用[J]. 生命科学, 2006, 18(1): 90 - 94.
- [19] 杨海莲, 孙晓璐, 宋未. 植物根际促生细菌和内生细菌的诱导抗病性的研究进展[J]. 植物病理学, 2000, 30(2): 106 - 110.
- [20] 崔 林, 孙 振, 孙福在等. 马铃薯内生细菌的分离及环腐病拮抗菌的筛选鉴定[J]. 植物病理学报, 2003, 33(4): 353 - 358.
- [21] Hammer RE, DS. Hill S. Four genes from *Pseudomonas fluorescens* that encode the biosynthesis of pyrrolnitrin [J]. Appl. Environm. Microbiol, 1997, 63: 2147 - 2154.
- [22] 闫孟红, 蔡正求, 韩继刚等. 植物内生细菌在防治植物病害中的应用研究[J]. 生物技术通报, 2004, (3): 8 - 12.
- [23] 何红, 蔡学清, 洪永聪等. 辣椒内生细菌的分离以及拮抗菌的筛选[J]. 中国生物防治, 2002, 18(4): 171 - 175.
- [24] Siciliano SD, et al. Selection of specific endophytic bacterial genotypes by plants in response to soil contamination [J]. Appl Environ Microbiol, 2001, 67: 2469 - 2473.
- [25] Lodewyckx C, et al. The effect of recombinant heavy metal resistant Endophytic bacteria on heavy metal uptake by their host plant [J]. Int J Phytoremed, 2001, 3: 173 - 179.