

文章编号:1004-0374(2006)01-0090-05

植物内生细菌的分离、分类、定殖与应用

卢镇岳, 杨新芳, 冯永君*

(北京理工大学生命科学与技术学院, 北京 100081)

摘要: 植物内生细菌已成为国内外的研究热点, 目前已从植物中分离得到许多不同种属的植物内生细菌, 其中有的具有促生与防治病害等对宿主植物有利的作用, 而一些则具有潜在的致病性。研究人员利用多种方法对植物内生细菌的内生定殖行为进行研究, 发现了有意义的定殖规律, 例如, 某种植物内生细菌对其宿主的侵染能力明显强于另一种内生细菌。目前, 尽管植物内生细菌还有不少问题有待解决, 但它在农业上的巨大应用潜力业已彰显。

关键词: 内生细菌; 共生定殖; 生物防治

中图分类号: Q948.122.3; Q939.11; S476; S432.42 **文献标识码:** A

Endophytic bacteria: separation, classification, colonization and application

LU Zhen-Yue, YANG Xin-Fang, FENG Yong-Jun*

(School of Life Science and Technology, Beijing Institute of Technology, Beijing 100081, China)

Abstract: Endophytic bacteria have become one of the most popular research topics, and many endophytic bacteria have been identified. Some of them benefit the hosts by growth-promoting and/or biological control, others are considered to be potential plant pathogen. Through different methods, researchers have found out some rules about endophytic colonization behaviour, e.g. one is more aggressive endophytic colonizer of its host than the other. Though there are still some problems of endophytic bacteria that have to be solved, the potential of their use in agriculture is conspicuous.

Key words: endophytic bacteria; symbiotic colonization; biological control

人们已认识到化肥和农药在农业应用中的弊端, 但目前仍无更合适的替代品, 它们仍在农业生产中被广泛使用。而存在于土壤中或植物体内的具有控制病害与促生增产潜力的微生物将可能成为一个有效选择, 其中植物内生细菌最为重要。

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获得的、能够定殖在健康植物细胞间隙或细胞内, 并未使植物的表型特征和功能发生改变的细菌^[1-4]。绝大部分内生细菌对植物不造成实质性危害, 并与宿主植物建立和谐联合共生的关

系^[3-6]。植物内生细菌在自然界中广泛存在, 现已从多种植物中分离到不同种属的内生细菌, 它们在植物体中的数量很大, 在植物根组织中能达到 10^5 CFU/g 鲜重^[7], 而且它们的生物学功能多种多样^[2-6]。植物内生细菌已成为近十年内微生物研究的一大热点, 国内外有关研究报道不断增加, 主要涉及植物内生细菌的分离、鉴定、生物学功能以及定殖过程。

1 植物内生细菌的分离、鉴定与分类

自20世纪中叶起, 国外就已经在多种植物中

收稿日期: 2005-08-01; 修回日期: 2005-08-24

基金项目: 国家自然科学基金(No. 30400002)

作者简介: 卢镇岳(1981-), 男, 硕士研究生; 杨新芳(1963-), 女, 本科, 实验师; 冯永君(1973-), 男, 博士, 副教授, * 通讯作者。

分离得到了不同种属的内生细菌^[7-10]。国内虽起步较晚,但有人从番茄、棉花、富贵竹、辣椒、哈密瓜、马尾松、烟草和水稻等不同种类的植物中分离得到多种内生细菌^[11-24],主要有以下几个属:芽孢杆菌属(*Bacillus*)、黄单孢菌属(*Xanthomonas*)、假单孢菌属(*Pseudomonas*)、欧文氏菌属(*Erwinia*)及短小杆菌属(*Curtobacterium*)其中属于芽孢杆菌属的菌株数在多种植物中都为最多。研究者们统计发现,一般在植物根部与种子中内生细菌的含量比较高,而在茎和叶中相对较少。不同植物,有的根部最多,有的则种子中最多,然而也有一些从叶中分离到的内生细菌数会比根部多。马冠华,肖崇刚^[21]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而发生变化。文献21~23还指出植物生长发育的不同时期,体内内生细菌的总数以及各组织内的内生细菌数会有所变化,生长迅速的植物个体以及生长迅速的植物组织中内生细菌的数量较多。

内生细菌分离与鉴定的方法一般都依赖于传统的平板培养方法,该方法简便、经济,也容易普及,其主要缺点是无法分离得到不可培养的内生细菌,因而不能准确判断植物内生细菌的数量与种类。近年来,以16S rRNA基因作为系统发育标记为基础,利用非培养方法检测微生物种群的技术应用于植物内生细菌研究,克服了传统培养方法的缺陷,为检测植物内生细菌种群多样性提供了更有效的手段^[3]。

对于现已分离得到的植物内生细菌,一般可分为专性内生细菌与兼性内生细菌,前者指至今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^[7],而且种类居多。根据内生细菌对宿主植物生长发育的影响可以将其分成三类:第一类对植物的作用是中性的,即尚未发现它们的内生定殖对宿主植物生长与繁殖有影响;第二类对植物生长发育有促进作用,如能提高宿主植物抗病、抗逆能力,或能通过固氮与分泌激素促进植物生长发育等;第三类对植物生长具有负面影响^[7],在特别条件下接种到原宿主植物或另外的宿主植物会诱发植物病害。但需要注意的是,同种细菌定殖于不同宿主植物可能对宿主植物产生不同的影响。

2 植物内生细菌与宿主植物的关系

植物内生细菌与宿主植物之间存在着复杂的相

互关系,了解这些关系不仅有利于认识植物内生细菌在自然生态环境中的地位,并为其应用奠定基础。

2.1 植物内生细菌对宿主植物病害具有防治作用

目前已经在多种植物中分离得到、能抑制宿主植物病原菌生长的内生细菌,它们能提高宿主植物对抗疾病的能力。例如,王万能和肖崇刚^[24]从烟草根部分离的内生细菌118菌株能防治烟草黑胫病^[24];龙良鲲等^[11]从番茄健康植株根内分离获得的239株内生细菌中有18株能在平板培养中拮抗番茄青枯病菌;崔林等^[16]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环腐病菌。国内外对棉花内生细菌的研究相对较多,有多种棉花内生细菌能防治棉花一种或多种病害,其中包括能拮抗根腐菌的假单孢菌属一些菌株和拮抗黄曲霉菌的洋葱假单孢菌(*Ps. Cepacia*) ,还有能防治棉花黄萎病的菌株^[17]。文献12~15报道,辣椒与哈密瓜等植物中也分离到多株具有防治病原菌能力的内生细菌。这些内生细菌防治作用的机理主要为拮抗作用与诱导抗病作用^[25-27]。

2.2 植物内生细菌对宿主植物有直接促生作用 细菌定殖于宿主植物体内便能获得独特的微生态环境进行生长繁殖^[28]。Baldani等^[29]报道,固氮细菌定殖于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,这使一系列非豆科植物中的内生细菌能进行生物固氮作用,并已从多种非豆科植物中分离到具有固氮能力的内生细菌,其中包括甘蔗、棕榈树、*Kallar*草以及多种谷类与能形成块茎的植物。一种从甘蔗中分离得到的固氮内生细菌重氮营养葡萄糖醋杆菌(*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%^[30]。对这些固氮内生细菌的固氮基因及其表达与调控的研究表明,固氮基因 nif 在根瘤菌与这些固氮内生菌中是保守的,该基因对氧气与铵离子浓度的敏感性在根瘤菌与固氮内生菌中是类似的,然而不同固氮内生细菌采取不同的调控方式控制固氮酶的活性^[31-34]。而且,大多数固氮内生菌是严格需氧菌,Egener等^[31]研究结果证明,几种不同的内生细菌采用各不相同的方式去创造一个适合固氮酶作用的微生态环境,其中包括利用菌落的结构、胞外多糖以及粘液去限制氧的扩散。笔者研究表明,水稻内生成团泛菌(*Pantoea agglomerans*) YS19通过特有的sympasmata菌团结构为自身创造生存微环境,并

发现在该结构下YS19会诱导表达出单体菌不具有的蛋白,可以预见YS19在不同生长状态下可能有着不同的代谢方式。

Pan和Vessey^[30]报道指出,部分内生细菌能分泌生长素与细胞分裂素等能促进植物生长的化学物质。沈德龙等^[35]已证明水稻内生成团泛菌YS19能分泌四种不同的植物生长激素,它们共同调节水稻的生命活动,能影响水稻乳熟期光合产物的分布。一些固氮内生细菌同时具备分泌具有促生作用激素的能力^[33]。

从进化的意义上说,具备收留有抗病促生作用的细菌作为内生细菌能力的植物,其对不利环境的适应能力更强,在进化上更有优势。由于植物内生细菌是普遍存在的,可以推测植物与内生细菌的和谐共生关系是千百年来共进化的结果。

2.3 植物内生细菌是潜在的致病菌 部分内生细菌的确是潜在的致病菌。袁红旭等^[12]从四个品种富贵竹茎叶中分离出64个内生细菌,以烟草过敏性反应和半叶接种法测定其内生细菌中有22个菌株具有潜在致病性。谈家金等^[36]从健康马尾松茎部分离到一株内生细菌坚强芽孢杆菌(*Bacillus firmus*) GD2,当将该菌与松材线虫混合接种在水培离体松枝时,能诱发松材线虫病,而单独接种GD2或松材线虫的松枝都不发病。

3 植物内生细菌对宿主植物的侵染与定殖

利用植物内生细菌作为生物制剂对植物进行生物预处理的确存在广阔的应用前景,掌握其定殖行为是进行生产应用的前提^[37]。

Coombs和Franco^[37]研究了链霉菌属(*Streptomyces*)的一个菌株EN27在发芽小麦种子中的定殖情况,他们在实验中发现,在发芽小麦种子的胚芽、胚乳与刚生出的幼根中能看到内生定殖的标记细菌,证明内生细菌能定殖在处于发育早期的植物中。定殖后的细菌并不是静止不动,而是能在植物体内不同部位转移的。Gyaneshwar等^[38]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。

国内一些研究人员采用抗性基因标记的植物内生细菌也进行了类似的研究。刘忠梅等^[34]进行了蜡状芽孢杆菌(*B. cereus*) B946对小麦的定殖研究,该

菌对小麦纹枯病有明显的防治效果,其结果表明,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。杨海莲等^[40]的研究也证明了植物内生细菌能广泛定殖于宿主的不同组织,还发现细菌能定殖于根细胞间也能定殖于根细胞内。

内生细菌不但能在植物体内转移,而且对特定部位有所偏好。龙良鲲和肖崇刚^[41]进行了内生细菌01-144对番茄的定殖研究,该菌对番茄的青枯病具有防治作用。他们指出,浸种与灌根处理均可使01-144在番茄根茎内定殖,且在根内的定殖能力大于茎内;灌根处理后该菌在茎下部的定殖能力大于茎上部;对不同时期的定殖菌数进行统计表明,其定殖数量动态在根茎内均有一个“由增到减”的趋势,但其在根内的数量变化明显较茎内平缓。

内生细菌对宿主的选择不是随机的,其对宿主的选择存在一定的专一性。Elbeltagy等^[42]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,其结果表明,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。相同宿主的内生细菌,其定殖能力之间也有区别。Verma等^[43]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基因对研究用细菌进行标记,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在水稻上时,该泛菌与该苍白杆菌都能在植物胞间进行定殖,然而当该泛菌与该苍白杆菌同时接种时,苍白杆菌的定殖受到泛菌的抑制。内生细菌定殖不仅仅受植物品种与另一“入侵者”的影响,而且还受“土著”细菌的影响。Remus等^[44]利用酶联免疫吸附的方法进行观察,对成团泛菌D5/23对冬小麦等几种谷物的定殖进行研究结果证明,在植物液体培养的情况下,植物体表的带菌情况能影响该菌的内生定殖。

植物内生细菌对不同宿主的亲和能力不一样。内生细菌对植物的定殖能发生在发育的早期,也能发生在成熟的植株中,而且同株细菌能定殖在同种植物的不同组织中,并且定殖的细菌在不同组织之间具有一定的流动性,在植物生长旺盛的分生组织内生细菌的含量会比较高。

以上的对植物内生细菌在健康植物中定殖的研究,利用了不同的内生细菌标记与检测方法。采用抗药性标记引入微生物,是一种传统而实用的方法,具有简便、经济的优点^[39,41];缺点是依赖于平

板培养,精度很低,再就是不能避免植物体内本身具有抗性的细菌的影响。使用可见光或荧光进行研究,即把能使细菌发色的基因或常用的绿色荧光蛋白基因导入菌体,利用这类标记进行定殖研究时配备相应的显微镜能达到很好的效果^[37-38,42-46]。冯永君和宋未^[45]已证明GFP能在成团泛菌YS19中稳定表达,基因的丢失率接近自然突变率。但有时,使用绿色荧光蛋白时,激发光可能使植物组织发出自发荧光影响观察,需要使用特别波长激发的荧光蛋白^[37]。

近年来,人们越来越多意识到一个新的问题,植物向土壤中分泌的化学物质是植物与微生物通信的物质媒介,这些化学物质能诱导细菌发生特定的行为,而微生物受植物影响后会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^[47]。通常,植物内生细菌可能来源于植物根际细菌,因此,对根际微生物与植物信号交流的深入研究会对揭示内生细菌定殖的起始步骤有重要作用。

4 植物内生细菌的应用前景与存在问题

很多研究表明,植物内生细菌应用于农作物的病害防治与促生有明显的效果^[1-7],其中已经有一些菌株被制成生防制剂^[6-7]。早在1986年,陈延熙教授就已开始对分离得到的有益芽胞杆菌进行应用示范,已证明在水稻等50多种植物上有增产、防病、改善品质、抗旱、防寒等功效^[4]。

与植物内生细菌不同,成团泛菌CPA-2最初分离自苹果表面,该菌是细菌用于生物防治的比较好的例子,它能用于保存收获后的水果^[48]。CPA-2作为生物制剂的研究比较成熟,其一些研究经验可借鉴于利用植物内生细菌当作生物制剂使用。

Costa等^[48]确定了培养CPA-2的合适条件,其中包括温度、pH值以及水活度。Pope等^[49]研究了CPA-2对收获后水果上的病原体的防治机制,认为竞争营养物是其中一种防治机制,而CPA-2与病原体的直接接触对发挥防治效果很重要。Teixidó等^[50]研究CPA-2与碳酸盐联用作为防治手段的效果,结果表明与合适浓度的碳酸盐溶液联合使用,CPA-2能扩宽抗菌谱,而且此浓度下的碳酸盐并不影响CPA-2的生长。

上述研究提示,利用植物内生细菌作为生防剂应多考虑一些问题:是否能在合适的条件下进行培养;是否对其防治机制十分了解;具体的应用环

境是否会影响生防试剂的作用效果;可否与现有的安全可靠的防治手段联用,以达到相得益彰的效果。

文献2~7提出以下几个需要注意的问题:分离内生细菌时所使用的植物体表灭菌方法对分离效果的影响;自然生态环境对内生细菌生物学作用的影响,例如土壤的pH值;内生细菌可能诱导宿主植物产生对人畜不利的性状,例如植物的毒性。

除以上提到问题以外,还应该充分了解该菌的侵染、定殖、繁殖与传播的具体情况,因为一些内生细菌对于某些植物是有益或是无害的,然而对于另外的一些植物可能是致病的。在不完全了解这些情况的时候,限制其传播是十分必要的,因为根据以前利用动物来防治动物的经验,在一个生态环境下引入一个新的物种可能会造成生态灾难,而微生物的情况会更严重得多。我们对自然界微生态系统的了解还是远远不够的,把一种微生物引入一个新的生态系统有可能影响很多土著微生物的生长,这些都是利用植物内生细菌作为生防试剂需要注意的。因此,内生菌的分离再回接,可以被看作是较为可靠的方式。

认识了植物根际与植物内生微生物,我们对植物与微生物之间的关系不再是简单理解为生产者与分解者,而是越来越发现它们和谐共生的秘密。对植物内生细菌的研究,还可能帮助我们揭开植物研究中的某些谜团。应该相信,随着研究的不断深入,认识的持续提高,植物内生细菌在生态型农业中的应用前景将十分广阔。

[参 考 文 献]

- [1] 冯永君,宋未.植物内生细菌.自然杂志,2001,23(5):249-252
- [2] 杨海莲,孙晓璐,宋未.植物内生细菌的研究.微生物学通报,1998,25(4):224-227
- [3] 韩继刚,宋未.植物内生细菌研究进展及其应用潜力.自然科学进展,2004,14(4):374-379
- [4] 刘云霞.植物内生细菌的研究与应用.植物保护,1994,20(5):30-32
- [5] 文才艺,吴元华,田秀玲.植物内生菌研究进展及其存在的问题.生态学杂志,2004,23(2):86-91
- [6] 孔庆科,丁爱云.内生细菌作为生防因子的研究进展.山东农业大学学报,2003,32(2):256-260
- [7] 阎孟红,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.生物技术通报,2004,3:6-12
- [8] Steenhoudt O, Vanderleyden J. Azospirillum, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. FEMS Microbiol Rev, 2000, 24: 487-506

- [9] Sturz A V, Christie B R, Matheson B G, et al. Biodiversity of endophytic bacteria which colonize red clover nodules, roots, stems and foliage and their influence on host growth. *Biol Fertil Soils*, 1997, 25: 13-19
- [10] Dong Z M, Canny M J, McCully M E, et al. A nitrogen-fixing endophyte of sugarcane stems. *Plant Physiol*, 1994, 105: 1139-1147
- [11] 龙良鲲, 肖崇刚, 奚彦霞. 防治番茄青枯病内生细菌的分离与筛选. *中国蔬菜*, 2003, 2: 19-21
- [12] 袁红旭, 周立赖, 周锦兰, 等. 富贵竹内生细菌群落的生物效应研究. *中国生态农业学报*, 2005, 13(1): 95-97
- [13] 芦云, 罗明. 哈密瓜内生细菌的分离及拮抗菌的筛选. *石河子大学学报*, 2004, 22: 104-109
- [14] 邱思鑫, 何红, 阮宏椿, 等. 具有抑菌促生作用的植物内生细菌的筛选. *应用与环境生物学报*, 2004, 10(5): 655-659
- [15] 何红, 蔡学清, 洪永聪, 等. 辣椒内生细菌的分离及拮抗菌的筛选. *中国生物防治*, 2002, 18(4): 171-175
- [16] 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. *植物病理学报*, 2003, 33(4): 353-358
- [17] 罗明, 芦云, 张祥林. 棉花内生细菌的分离及生防益菌的筛选. *新疆农业科学*, 2004, 41(5): 277-282
- [18] 兰海燕, 王长海, 宋荣. 棉花内生细菌及其研究进展. *棉花学报*, 2003, 12(2): 105-108
- [19] 高增贵, 庄敬华, 陈捷, 等. 玉米根系内生细菌种群及动态分析. *应用生态学报*, 2004, 15(8): 1344-1348
- [20] 李庚花, 杨民和, 蒋军喜, 等. 茄科植物内生细菌的分离及拮抗菌的筛选. *江西植保*, 2005, 28(1): 10-11
- [21] 马冠华, 肖崇刚. 烟草内生细菌种群动态研究. *微生物学杂志*, 2004, 24(1): 7-12
- [22] 杨海莲, 孙晓璐, 宋未, 等. 水稻内生联合固氮细菌的筛选、鉴定及其分布特性. *植物学报*, 1999, 41(9): 927-931
- [23] 刘云霞, 张青文, 周明祥. 水稻体内细菌的动态研究. *应用生态学报*, 1999, 10(6): 735-738
- [24] 王万能, 肖崇刚. 烟草内生细菌118防治黑胫病的机理研究. *西南农业大学学报*, 2003, 25(1): 28-31
- [25] 吴加志, Pleban S, Chernin L, et al. 植物土传、根际和内生细菌用于植物病害生物防治潜力的研究. *中国微生物学杂志*, 1996, 8(3): 13
- [26] 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. *植物病理学报*, 2000, 30(2): 106-110
- [27] 苗则彦, 赵奎华, 刘长远, 等. 我国植物内生细菌对病虫害防治研究现状. *辽宁农业科学*, 2003, 6: 31-32
- [28] 王万能, 全学军, 谢应宇. 植物病害生物防治与微生物学. *中国植保导刊*, 2005, 25(3): 7-9
- [29] Baldani J I, Vera L C, Baldani L D, et al. Recent advances in BNF with non-legume plants. *Soil Biol Biochem*, 1997, 29(5): 911-922
- [30] Pan B, Vessey J K. Response of the endophytic diazotroph *Gluconacetobacter diazotrophicus* on solid media to changes in atmospheric partial O_2 pressure. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67(10): 4694-4700
- [31] Egner T, Martin D E, Sarkar A, et al. Role of a ferredoxin gene cotranscribed with the *nif* HDK operon in N_2 fixation and nitrogenase: "switch-off" of *Azoarcus* sp. strain BH72. *J Bacteriol*, 2001, 183(12): 3752-3760
- [32] Martin D E, Reinhold-Hurek B. Distinct roles P₋ like signal transmitter proteins and amtB in regulation of *nif* gene expression, nitrogenase activity, and posttranslational modification of NifH in *Azoarcus* sp. strain BH72. *J Bacteriol*, 2002, 184(8): 2251-2259
- [33] Hurek T, Reinhold-Hurek B, Turner G L, et al. Augmented rates of respiration and efficient nitrogen fixation at nanomolar concentrations of dissolved O_2 in hyperinduced *Azoarcus* sp. strain BH72. *J Bacteriol*, 1994, 176(15): 4726-4733
- [34] Monteiro R A, de Souza E M, Yate M G, et al. Fnr is involved in oxygen control of *Herbaspirillum seropedicae* N-truncated NifA protein activity in *Escherichia coli*. *Appl Environ Microbiol*, 2003, 69(3): 1527-1531
- [35] 沈德龙, 冯永君, 宋未. 内生菌团泛菌YS19对水稻乳熟期光合产物在旗叶、穗分配中的影响. *自然科学进展*, 2002, 12(8): 863-865
- [36] 谈家金, 向红琼, 冯志新. 马尾松内生细菌与松材线虫病关系的初步研究. *植物病理学报*, 2003, 33(5): 474-476
- [37] Coombs J T, Franco C M M. Visualization of an endophytic *Streptomyces* species in wheat seed. *Appl Environ Microbiol*, 2003, 69(7): 4260-4262
- [38] Gyaneshwar P, James E K, Mathan N, et al. Endophytic colonization of rice by a diazotrophic strain of *Serratia marcescens*. *J Bacteriol*, 2001, 183(8): 2634-2645
- [39] 刘忠梅, 王霞, 赵金焕, 等. 有益内生细菌B946在小麦体内的定殖规律. *中国生物防治*, 2005, 21(2): 113-116
- [40] 杨海莲, 孙晓璐, 宋未. 水稻内生阴沟肠杆菌的定殖研究. *自然科学进展*, 1999, 9(12): 1241-1244
- [41] 龙良鲲, 肖崇刚. 内生细菌01-144在番茄根茎内定殖的初步研究. *微生物学通报*, 2003, 30(5): 53-56
- [42] Elbeltagy A, Nishioka K, Sato T, et al. Endophytic colonization and in plant nitrogen fixation by a *Herbaspirillum* sp. isolated from wild rice species. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67(11): 5285-5293
- [43] 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. *Biotechnol Lett*, 2004, 26: 425-429
- [44] Remus R, Ruppel S, Jacob H J, et al. Colonization behaviour of two enterobacterial strains on cereals. *Biol Fertil Soil*, 2000, 30: 550-557
- [45] 冯永君, 宋未. 水稻内生优势成团泛菌GFP标记菌株的性质与标记丢失动力学. *中国生物化学与分子生物学报*, 2002, 18(1): 85-91
- [46] Sabaratnam S, Beattie G A. Differences between *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* B728a and *Pantoea agglomerans* BRT98 in epiphytic and endophytic colonization of leaves. *Appl Environ Microbiol*, 2003, 69(2): 1220-1228
- [47] Bais H P, Park S W, Weir T L, et al. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends Plant Sci*, 2004, 9(1): 26-32
- [48] Costa E, Usall J, Teixidó N, et al. Water activity, temperature, and pH effects on growth of the biocontrol agent *Pantoea agglomerans* CPA-2. *Can J Microbiol*, 2002, 44: 1082-1088
- [49] Poppe L, Vanhoutte S, Hofte M. Modes of action of *Pantoea agglomerans* CPA-2, an antagonist of postharvest pathogens on fruits. *Eur J Plant Pathol*, 2003, 109: 963-973
- [50] Teixidó N, Usall J, Palou L, et al. Improving control of green and blue molds of oranges by combining *Pantoea agglomerans* (CPA-2) and sodium bicarbonate. *Eur J Plant Pathol*, 2001, 107: 685-694