

# 植物根际促生菌作用机制研究进展\*

康贻军<sup>1,2,3</sup> 程洁<sup>2</sup> 梅丽娟<sup>2</sup> 胡健<sup>2</sup> 朴哲<sup>2</sup> 殷士学<sup>1,2,\*\*</sup>

(<sup>1</sup> 扬州大学农学院, 江苏扬州 225009; <sup>2</sup> 扬州大学环境科学与工程学院, 江苏扬州 225009; <sup>3</sup> 盐城师范学院生命科学与技术学院, 江苏盐城 224002)

**摘要** 植物在生长过程中可能会遭受许多生物和非生物因素胁迫, 从而降低生物产量。人们已知一些植物在不同因素的刺激诱导下, 能系统化建立抵抗或忍受不利因素的机制, 植物根际促生菌( PGPR )就是其中一类能定殖于根系并促进植物生长的细菌。本文对 PGPR 促生机制进行归纳和总结, 系统阐述了诱导体系抗性和诱导体系产生忍耐力两大促生机制。PGPR 的作用机制的多样性暗示着其可能在更多的农业生态系统中得到应用。

**关键词** 植物根际促生菌( PGPR ) 机制 诱导体系抗性( ISR ) 诱导体系忍耐力( IST ) 进展

文章编号 1001-9332( 2010 )01-0232-07 中图分类号 Q81 文献标识码 A

**Action mechanisms of plant growth-promoting rhizobacteria ( PGPR ): A review.** KANG Yi-jun<sup>1,2,3</sup>, CHENG Jie<sup>2</sup>, MEI Li-juan<sup>2</sup>, HU Jian<sup>2</sup>, PIAO Zhe<sup>2</sup>, YIN Shi-xue<sup>1,2</sup> (<sup>1</sup> College of Agronomy, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China; <sup>2</sup> College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China; <sup>3</sup> School of Life Science and Technology, Yancheng Teachers University, Yancheng 224002, Jiangsu, China ). -Chin. J. Appl. Ecol. 2010 21( 1 ): 232-238.

**Abstract :** Plants during their growth may suffer from many biotic and abiotic stresses, resulting in a decrease of biological production. They may also establish some mechanisms to resist or tolerate the stresses under the stimulation or induction by a variety of factors, among which, plant growth-promoting rhizobacteria ( PGPR ) is an important one. In this paper, the recently published papers related to this subject were reviewed, and two categories of the action mechanisms of PGPR, namely, induced systemic resistance ( ISR ) and induced systemic tolerance ( IST ), were elaborated. The diversity of the action mechanisms of PGPR implied that PGPR could be applied in more agro-eco-systems.

**Key words :** plant growth-promoting rhizobacteria ( PGPR ); mechanism ; induced systemic resistance ( ISR ); induced systemic tolerance ( IST ); progress.

植物根际促生菌( plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR )是指定殖于植物根际系统, 并能促进植物生长的一类细菌的总称<sup>[1]</sup>。根据 PGPR 定殖于根际的位置, 可将其划分为两类: 一类是胞内 PGPR( intracellular PGPR, iPGPR ), 其特征是通常只局限性地定殖于植物某些特殊组织或细胞内, 产生根瘤, 最早的报道可追溯到 19 世纪 80 年代 Beijerinck 从植物根瘤中分离出第一株根际细菌<sup>[2]</sup>; 另一类是胞外 PGPR( extracellular PGPR, ePGPR ), 该类型的特征是定殖于根系细胞外, 不形成根瘤, 但能依靠产

生信号物质直接促进植物生长, 或者提高植物抗性、加速土壤养分循环等, 对其最早的研究主要集中于芽孢杆菌属( *Bacillus* )和节杆菌属( *Anthrobacter* )<sup>[1]</sup>。根据其 与植物根系的依附程度, ePGPR 可再细分为 3 类: 1) 紧邻但不接触根系; 2) 定居在根系表面; 3) 定居在植物根系皮层与细胞之间<sup>[3]</sup>。这样的细分有助于更好地理解 PGPR 的促生机制<sup>[4]</sup>。

目前对上述两类 PGPR 的认识已经深入到基因组学、蛋白质组学、细胞以及“植物-环境”关系等水平上。龙伟文等<sup>[5]</sup>和胡江春等<sup>[6]</sup>曾分别就 PGPR 与丛枝菌根真菌( AMF )的相互作用关系、PGPR 的应用前景等方面进行系统综述。随着研究水平的不

\* 国家自然科学基金项目( 40871117 )资助。  
\* \* 通讯作者。E-mail : sxyn@ yzu. edu. cn  
2009-07-08 收稿, 2009-10-29 接受。

断提高,人们对 PGPR 作用机制有了更新的发现.例如,人们所熟知并在农业上已有不少应用的“植物共生菌”,其促生机制包括:诱导植物产生生长激素、产嗜铁素提高土壤 Fe 活性、溶磷菌提高土壤可溶性磷<sup>[7]</sup>、增强植物对病原菌和环境胁迫的抗性和忍耐力<sup>[8-9]</sup>等.

根据已有研究结果,人们普遍认为 PGPR 的作用机制主要有两大类:一类是诱导体系抗性(induced systemic resistance, ISR)<sup>[10]</sup>;另一类是诱导体系忍受力(induced systemic tolerance, IST)<sup>[11]</sup>.前者是指 PGPR 能产生抵抗多种病原菌的抗生素类物质或毒素,帮助植物抵抗生物类侵害,包括病原细菌、真菌、病毒及线虫等.目前在室内和野外试验中已有一些成功的报道<sup>[10,12]</sup>.后者是指 PGPR 能帮助植物忍受多种非生物胁迫,包括重金属、干旱、盐分、肥力低下或过剩等.相对来说,后者的研究报道较少,但有成为研究热点的趋势.

## 1 诱导体系抗性(ISR)

PGPR 引发的 ISR 机制主要通过增强植物根系细胞壁强度,以及在应对病原菌时调整生理生化反应合成一些防御病原菌的化合物来完成<sup>[13]</sup>.

### 1.1 改变寄主植物细胞壁结构和超微结构

植物主要依靠快速构建一道保护细胞壁的防线来防御病原菌侵害<sup>[14]</sup>.一些报道证实,当遇到病原菌侵害时,PGPR 可以诱导植物细胞壁结构发生改变<sup>[15-16]</sup>.例如,经 PGPR 处理过的菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)种子,其根系细胞壁木质化程度比对照高 17%~93%<sup>[17]</sup>;用 *Pseudomonas fluorescens* 63-28 菌株处理过的豌豆(*Pisum sativum* L.)种子,其细胞壁可形成胼胝和酚醛类化合物以抵抗 *Pythium ultimum* 和 *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* 的菌丝渗透<sup>[14]</sup>.在番茄(*Lycopersicon esculentum* Miller)<sup>[16]</sup>中也发现了类似现象.经 PGPR 诱导,在病原真菌菌丝侵染的地方(如细胞壁)快速形成防御障碍,有助于延缓受害过程,为寄主植物建立防御体系赢得充足时间.

### 1.2 改变寄主植物生理生化特性

PGPR 可以使寄主植物的某些生理生化特性发生改变.由 PGPR 引起的 ISR 常常伴随植物病程相关蛋白(patho-genesis-related proteins, PRs)<sup>[18-22]</sup>、植保素和其他次生代谢产物<sup>[23-24]</sup>的积累.例如,经荧光细菌定殖处理过的菜豆,当遭遇 *Botrytis cinerea* 侵害时会产生 PRs<sup>[24]</sup>.Maurhofer 等<sup>[25]</sup>研究发现,烟草

经荧光假单胞菌 CHA0 诱导引起的 ISR 可产生  $\beta$ -1,3-葡聚糖和内切几丁质酶,无 ISR 诱导功能的菌株 P3 不能使寄主植物产生 PRs,表明 PRs 起到了诱导体系抗性的作用.经 *P. fluorescens* 63-28 菌株处理的豌豆种子可以产生诸如几丁质酶和  $\beta$ -1,3-葡聚糖之类的水解酶.在 PGPR 诱导下,寄主植物产生的裂解酶积累在病原真菌菌丝渗透的地方,起到降解真菌细胞壁从而杀死病原真菌的作用<sup>[15]</sup>.用同样的菌株诱导番茄,当遭遇 *F. oxysporum* f. sp. *radicislycopersici* 侵染时,产生了可以用于抵抗病害的植物几丁质<sup>[16]</sup>.

然而,用荧光假单胞菌 WCS 417r 诱导萝卜(*Raphanus sativus* L.)ISR 时(病原物为 *F. oxysporum* f. sp. *raphani*)并不发生 PRs 的积累<sup>[26-27]</sup>,对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)<sup>[28]</sup>的处理也出现了同样的结果. Van Wees 等<sup>[29]</sup>同时用野生拟南芥和经 *NahG* 基因(编码水杨酸水解酶)转导的拟南芥进行试验,也未发现 PRs 的积累.由此推断:对于某些植物,PRs 并非是 PGPR 诱导体系抗性的特定伴随产物.荧光假单胞菌 WCS 417r 诱导香石竹(*Dianthus caryophyllus*)ISR 时可伴随植保素的积累<sup>[23]</sup>.Zdor 等<sup>[24]</sup>在研究生长初期菜豆及其内生菌相互作用关系时发现,植保素的活性与编码苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia lyase, PAL)和查尔酮合酶(一种合成植保素的酶)mRNAs 呈正相关.

### 1.3 PGPR 诱导体系抗性的决定因子

在 PGPR 诱导体系抗性时,有几个重要的决定因子.其中最重要的是细菌外膜中的脂多糖(lipopolysaccharides, LPS),以及产嗜铁素和水杨酸(salicylic acid, SA)的能力<sup>[12]</sup>.

**1.3.1 脂多糖** 对一些 PGPR,其外膜 LPS 是诱导体系抗性的主要决定因子.如前面提及的荧光假单胞菌 WCS 417 的细胞外膜 LPS 能在香石竹遭受 *F. oxysporum* f. sp. *dianthi* 侵害时诱导体系抗性<sup>[30]</sup>.同样,荧光假单胞菌 WCS 374 和 WCS 417 外膜 LPS 能在萝卜遭受 *F. oxysporum* f. sp. *dianthi* 侵害时产生 ISR<sup>[31]</sup>.用一株缺失脂多糖抗原的突变体进行试验,无法诱导植物抗性.但在另一项研究中,试验人员发现用野生 WCS 417r 和脂多糖抗原缺失突变体均能诱导拟南芥系统抗性<sup>[29]</sup>.说明 LPS 并不是 PGPR 诱导植物系统抗性的唯一信号.

**1.3.2 嗜铁素** PGPR 在铁素缺乏的环境下可以自身产生嗜铁素. Leeman 等<sup>[32]</sup>指出, WCS 374 和 WCS 417 外膜 LPS 是引起诱导的主要因素,但其试验环

境是富含铁的,这些细菌的 LPS 在寄主植物(萝卜)遭受 *Fusarium* 侵害时,并未诱导其产生抗性.但利用从 WCS 374 里提纯的嗜铁素,却可以诱导萝卜系统抗性.以上研究结果表明,LPS 和嗜铁素在诱导体系抗性时似乎是相互依赖的,ISR 并非受单一因子控制.

1.3.3 水杨酸 1979 年,White<sup>[33]</sup>首次发现经 SA 处理的烟草能减轻烟草花叶病毒病害的侵害.20 世纪 90 年代,Kessmann 等<sup>[18]</sup>以及 Schneider 等<sup>[34]</sup>对 SA 引起 ISR 进行了较为详尽的综述.

绿脓杆菌 7NSK2 产生的 SA 在菜豆受到 *Botrytis cinerea* 侵害时可以诱导体系抗性,用同一菌株构建的突变体(不产生 SA)却没有诱导能力.有研究人员将编码 SA 合成的两个基因 *pch A* 和 *pch B* 整合到假单胞菌 P3 中,可以显著增强烟草对花叶病毒的抵抗力.假单胞菌 CHA0 能在铁素缺乏的条件下自然产生 SA,同样可以诱导烟草增加抵抗花叶病毒的能力<sup>[35]</sup>.

然而,*S. marcescens* 90-166 菌株突变体(缺失产 SA 基因)能和野生菌株同水平诱导黄瓜和烟草产生系统抗性.另一项研究结果显示,野生 *S. marcescens* 90-166 既能诱导正常的烟草抗性,也能诱导转 *NahG* 基因(*NahG* 基因编码 SA 羟化酶,能将 SA 转变为邻苯二酚)烟草的抗性<sup>[36]</sup>.同样地,能产 SA 的假单胞菌 WCS 417r 和 WCS 358r 能诱导野生拟南芥和 *NahG* 转基因拟南芥的系统抗性<sup>[29]</sup>.这说明,由 WCS 417r 和 WCS 358r 诱导拟南芥的系统抗性可能与 SA 的产出与否不相关.此后,Knoester 等<sup>[37]</sup>试验表明 WCS 417r 依赖乙烯信号途径诱导 ISR.

总之,对寄主植物系统抗性的诱导,不同 PGPR 依赖于不同的决定因子,这些因子包括嗜铁素、菌株、寄主植物及其品种等.

2 诱导体系忍耐力(IST)

近几年来,陆续可见一些关于 PGPR 介导,提高寄主植物对非生物胁迫(如干旱、盐分、养分亏缺或肥害、重金属)忍耐力的报道.有学者将该机制称为“诱导体系忍耐力”(induced systemic tolerance, IST)<sup>[11]</sup>,与 ISR 对应,希望引起科研工作者对此的重视.

2.1 诱导寄主植物对干旱的忍耐力

干旱胁迫阻碍植物生长并影响其产量,该现象在干旱和半干旱地区尤为常见<sup>[38]</sup>.Timmusk 等<sup>[39]</sup>研究发现,用 PGPR 菌株(*Paenibacillus polymyxa*)接种

的拟南芥提高了对干旱的忍耐力,与对照相比,其干旱响应基因 *ERD15*(Early responsive to dehydration 15, *ERD15*)转录的 mRNA 发生变化. PGPR 菌株 *Achromobacter piechaudii* ARV8 产生的 1-氨基环丙烷-1-羧基(1-aminocyclopropane-1-carboxylate, ACC)脱氨酶,增强了辣椒(*Capsicum annuum* L.)和西红柿(*Solanum lycopersicum* L.)对干旱的忍耐力<sup>[40]</sup>.当遭遇包含干旱在内的环境胁迫时,内源性植物激素乙烯能够通过减小根茎的长度来调节植株平衡<sup>[41]</sup>.但是,由 PGPR 产生的 ACC 脱氨酶却可以降解乙烯的前体物质(ACC),从而减轻环境胁迫对植株的影响<sup>[41]</sup>.

最近,一些能诱导植物忍受干旱的 PGPR 已经应用到温室及大田生产中,其中包括含有共生固氮根瘤菌<sup>[42]</sup>或菌根<sup>[43]</sup>的混合菌群.根瘤菌在干旱胁迫下,其固氮能力急剧下降,而在菜豆中同时接种 *Rhizobium tropici* 和两株 *P. polymyxa* 细菌将会提高植物鲜质量、茎干质量和根瘤数<sup>[42]</sup>.有趣的是,接种 *P. polymyxa* 不同菌株的两种细菌,其 IST 效果远比接种其中任何一株效果强,这暗示着一些菌株混合使用具有协同效应.

研究发现,干旱胁迫通过增加脱落酸(abscisic acid, ABA)破坏植物激素平衡.由于细胞分裂素和 ABA 共享同一前体物质<sup>[44]</sup>,因此内源性细胞分裂素减少会促使 ABA 数量增多,从而诱导气孔关闭<sup>[42,44]</sup>.今后有必要进一步研究由 *P. polymyxa* 产生的细胞分裂素能否影响 ABA 对植物或根瘤的信号传导<sup>[39,44]</sup>.

严重干旱条件下,给莴苣(*Lactuca sativa* L.)同时接种 PGPR 菌 *Pseudomonas mendocina* 和丛枝菌根真菌(*Glomus intraradices* 或 *G. mosseae*),能增加莴苣过氧化氢酶活性,说明接种 PGPR 可以减轻干旱对植物的氧化伤害<sup>[43]</sup>.

2.2 诱导寄主植物对盐害的忍耐力

干旱地区土壤盐害是制约农作物生产的重要因素.目前,虽然有很多似乎能改善土壤盐害的技术,但只有 PGPR 诱导植物忍耐盐分胁迫的能力是被人们真正研究过的.接种 *Achromobacter piechaudii* 的番茄幼苗,在盐分胁迫时乙烯含量减少,表明菌株产生的 ACC 脱氨酶在起作用,即使在最高盐分胁迫下,番茄幼苗生长量仍比对照高出 66%<sup>[45]</sup>.最近有研究者对已经商业化的 PGPR 菌株 *Bacillus subtilis* GB03 进行试验时发现,该菌株同样能诱导拟南芥对盐害的忍耐力.并且经研究证明 *B. subtilis* GB03 产

生的一些挥发性有机化合物( volatile organic compounds , VOCs )是促使该菌株产生 IST 的决定性物质<sup>[ 46 ]</sup>.

在 600 个被克隆分离出来的拟南芥基因中 , *HKT1*( High-Affinity K<sup>+</sup> Transporter 1 )基因负责调控 Na<sup>+</sup> 进入根细胞. 如果接种产 VOCs 的 PGPR 于 *ath-kt1* 缺失的拟南芥突变体上 , 在盐害情况下则会出现该胁迫应有的表征 , 如发育迟缓、幼苗生长受阻等. 通过基因转录试验证明 , PGPR 产 VOCs 降低了 *HKT1* 在根中的表达水平 , 但却能提高其在茎组织中的表达 , 从而使 Na<sup>+</sup> 在整个植株体内的水平降低. 而且 , Na<sup>+</sup> 输出基因( salt overly sensitive 3 , *sos3* )突变体和野生拟南芥对 IST 的响应无差异. 这表明 , 茎组织里 *HKT1* 基因功能是从木质部获得的 Na<sup>+</sup> , 从而促进 Na<sup>+</sup> 从茎到根的再循环.

2.3 诱导寄主植物对养分亏缺及肥害的忍耐力

植物所面临的另一个非生物胁迫是土壤养分. 例如 , 90% 左右的 P 可在雨水的作用下与土壤中 Fe、Al、Ca 等离子结合成不可溶的 P , 导致植物无法直接吸收利用. 一些 PGPR 能够通过溶解土壤中不可溶的 P , 从而被植物体吸收利用<sup>[ 47 ]</sup>. 还有报道称 PGPR 能促进植物对 N 素的利用<sup>[ 48 - 49 ]</sup>.

PGPR 除了能促进一般植物地上部分生长 , 还有一些能促进根系发展<sup>[ 48 ]</sup> , 并通过产生诸如 IAA 之

类的植物激素改变根的结构<sup>[ 50 ]</sup> , 从而增加根表面积和提高根尖数量. 这种对植物根的刺激 , 有助于抵御病害并诱导 IST. 假设根尖以及根表是植物吸收养分的区域 , 那么 PGPR 提高植物养分吸收的机制就可以认为与促进根系发展有关. 还有人提出 PGPR 是通过刺激 ATP 酶质子泵从而促进植物对养分吸收的假说<sup>[ 48 ]</sup> , 但至今仍缺乏试验证明.

虽然农作物生产需要养分供给 , 但施肥不当往往造成 N、P 等养分的积累从而污染地表及地下水. 如 P 素的流失可导致地表水富营养化 , 造成鱼类大量死亡<sup>[ 35 ]</sup> , 所以越来越多的人呼吁通过减少肥料施入量来获得理想产量. 因此 , 不少研究正致力于验证一个假说 : 即 PGPR 有可能在减少施肥量的前提下获得稳定的产量. 目前初步研究结果乐观. 例如 , 在—项研究中 , 减少 25% 的 N、P、K 施入量 , 同时辅以 PGPR 作用 , 小麦( *Triticum aestivum* L. )产量可达到相当于 N、P、K 正常施用量( 无 PGPR )时的水平<sup>[ 51 ]</sup>.

最近提出的一个有关 PGPR 的假说是 , 如果将 PGPR 作为肥料运筹中的一个成分进行施用的话 , 将会降低土壤中的养分构成. 这个假说来源于一个 3 年的定位试验<sup>[ 49 ]</sup> , 其结果是施用 PGPR 后 , 产量的显著提高同时伴随着每克谷粒中 N 素的积累和土壤中 N、P、K 的减少.

表 1 近几年 PGPR 修复重金属污染土壤状况  
Tab.1 Remediation of heavy metals contamination in soils by PGPR in recent years

植物根际促生菌 PGPR	植物 Plants	重金属 Heavy metals	试验环境 Environment for experiment	作用机制 Mechanism	参考文献 Reference
<i>Azotobacter chroococcum</i> HKN-5 <i>Bacillus megaterium</i> HKP-1 <i>Bacillus mucilaginosus</i> HKK-1	甘蓝、芥菜 <i>Brassica oleracea</i> L. and <i>Brassica juncea</i> L.	Pb、Zn	温室盆栽	促进植物生长、 减轻重金属对 植物毒害作用	[ 61 ]
<i>Bacillus subtilis</i> SJ-101	甘蓝、芥菜 <i>Brassica oleracea</i> L. and <i>Brassica juncea</i> L.	Ni	生长室盆栽	促进 Ni 积累	[ 62 ]
<i>Brevundimonas</i> sp. KR013 <i>Pseudomonas fluorescens</i> CR3 <i>Pseudomonas</i> sp. KR017 <i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>trifolii</i> NZP561	无 No plants	Cd	介质培养	螯合作用	[ 63 ]
<i>Kluyvera ascorbata</i> SUD165 <i>Kluyvera ascorbata</i> SUD165/26	芥菜、油菜、番茄 <i>Brassica juncea</i> L. , <i>Brassica rapa</i> Linn. and <i>Lycop- ersicon esculentum</i> Miller	Ni、Pb、Zn	生长室盆栽	减轻重金属对 植物毒害作用	[ 64 ]
<i>Mesorhizobium huakuii</i> subsp. <i>rengei</i> B3	紫云英 <i>Astragalus sinicus</i> Linn.	Cd	水培	转 <i>PCSA</i> 基 因 细胞对 Cd <sup>2+</sup> 的 吸收比对照高 9 ~ 19 倍	[ 65 ]
<i>Psychrobacter</i> sp. SRA1 <i>Bacillus cereus</i> SRA10	芥菜 <i>Brassica juncea</i> L.	Ni	温室盆栽	提高 Ni 在植物 中的积累 , 促进 植物生长	[ 66 ]
<i>Pseudomonas tolaasii</i> ACC23 <i>Pseudomonas fluorescens</i> ACC9 <i>Alcaligenes</i> sp. ZN4 <i>Mycobacterium</i> sp. ACC14	油菜 <i>Brassica rapa</i> Linn.	Cd	温室盆栽	促进植物生长 从而提高对 Cd 的积累总量	[ 67 ]

2.4 诱导寄主植物对重金属离子的忍耐力

一些能忍受和累积高浓度重金属的植物被称为超积累植物( hyperaccumulators ). 理论上,通过超积累植物修复受到重金属胁迫的土壤需要大量种植该种植物<sup>[52]</sup>. 而事实上,大多数超积累植物生长缓慢同时又受到高浓度重金属的胁迫,所以,使用超积累植物修复土壤重金属污染受到一定程度的制约. 重金属污染通过如下几个途径影响土壤的微生物区系: 1)导致微生物生物量下降<sup>[53-54]</sup>; 2)引起特殊微生物群体数量减少<sup>[55-56]</sup>; 3)改变土壤微生物群落结构<sup>[4,57]</sup>. Sandaa 等<sup>[57]</sup>指出,即使只有少量重金属存在,也会导致该区域土壤微生物多样性大幅度降低.

正是由于微生物群落对重金属的敏感性,使其应用到污染土壤的生物修复过程成为可能<sup>[58-59]</sup>. PGPR 用于修复受重金属污染的土壤前景看好,例如 PGPR 联合其他一些能降解污染物的混合菌群能成功去除环境中的混合污染物<sup>[60]</sup>. 最近一些有关 PGPR 与不同植物联合修复受重金属污染土壤的研究参见表 1.

3 研究展望

关于 PGPR,如下几方面的工作有待进一步展开:

- 1) 研究具有不同诱导决定因子的 PGPR 混合使用情况及其协作效应;
- 2) 使用更多不同的 PGPR 菌株、寄主植物、环境条件来证实 ISR 特别是 IST 的存在;
- 3) 更详细地研究 PGPR 和寄主植物之间 ISR、IST 的信号传导机制;
- 4) 如何将实验室和温室条件下效果显著的 PGPR 真正应用到大田环境.

只有做到这几方面,PGPR 对寄主植物、环境及人类的作用才能更清楚地显现出来.

参考文献

[ 1 ] Brown ME. Seed and root bacterization. *Annual Review of Phytopathology*, 1974, **12**: 181-197

[ 2 ] Robertson LA. Bacteria from the Beijerinck collection. *Trends in Microbiology*, 1998, **6**: 353

[ 3 ] Vessey JK. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil*, 2003, **255**: 571-586

[ 4 ] Gray EJ, Smith DL. Intracellular and extracellular PGPR: Commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, **37**: 395-412

[ 5 ] Long W-W ( 龙伟文 ), Wang P ( 王 平 ), Feng X-M ( 冯新梅 ), *et al.* Research progress on PGPR/AMF interactions. *Chinese Journal of Applied Ecology* ( 应用生态学报 ), 2000, **11**( 2 ): 311-314 ( in Chinese )

[ 6 ] Hu J-C ( 胡江春 ), Xue D-L ( 薛德林 ), Ma C-X ( 马成新 ), *et al.* Research advances in plant growth-promoting rhizobacteria and its application prospects. *Chinese Journal of Applied Ecology* ( 应用生态学报 ), 2004, **15**( 10 ): 1963-1966 ( in Chinese )

[ 7 ] Kloepper JW, Leong J, Teintze M, *et al.* Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth-promoting rhizobacteria. *Nature*, 1980, **286**: 885-886

[ 8 ] Sturz AV, Christie BR, Nowak J. Bacterial endophytes: Potential role in developing sustainable systems of crop production. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2000, **19**: 1-30

[ 9 ] Glick BR, Penrose DM, Li J. A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth-promoting bacteria. *Journal of Theoretical Biology*, 1998, **190**: 63-68

[ 10 ] Kloepper JW, Ryu C-M, Zhang S. Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* species. *Phytopathology*, 2004, **94**: 1259-1266

[ 11 ] Yang J, Kloepper JW, Ryu CM. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in Plant Science*, 2009, **14**: 1-4

[ 12 ] Loon LV, Bakker P, Pieterse C. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology*, 1998, **36**: 453-483

[ 13 ] Ramamoorthy V, Viswanathan R, Raguchander T, *et al.* Induction of systemic resistance by plant growth promoting rhizobacteria in crop plants against pests and diseases. *Crop Protection*, 2001, **20**: 1-11

[ 14 ] Benhamou N, Belanger RR, Paulitz TC. Induction of differential host responses by *Pseudomonas fluorescens* in Ri T-DNA-transformed pea roots after challenge with *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* and *Pythium ultimum*. *Phytopathology*, 1996, **86**: 114-178

[ 15 ] Benhamou N, Kloepper JW, Quadthallman A, *et al.* Induction of defense-related ultrastructural modifications in pea root tissues inoculated with endophytic bacteria. *Plant Physiology*, 1996, **112**: 919-929

[ 16 ] Piga PM, Belanger RR, Paulitz TC, *et al.* Increased resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* in tomato plants treated with the endophytic bacterium *Pseudomonas fluorescens* strain 63-28. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1997, **50**: 301-320

[ 17 ] Anderson AJ, Guerra D. Responses of bean to root colonization with *Pseudomonas putida* in a hydroponic system. *Phytopathology*, 1985, **75**: 992-995

[ 18 ] Kessmann H, Staub T, Ligon J, *et al.* Activation of systemic acquired disease resistance in plants. *European Journal of Plant Pathology*, 1994, **100**: 359-369

[ 19 ] Ryals JA, Neuenschwander UH, Willits MG, *et al.* Systemic acquired resistance. *Plant Cell*, 1996, **8**: 9-19

[ 20 ] Sticher L, Mauch-Mani B, Metraux JP. Systemic acquired resistance. *Annual Review of Phytopathology*,

- 1997, **35**: 35–70
- [ 21 ] Uknes S, Mauch-Mani B, Moyer M, *et al.* Acquired resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1992, **4**: 645–656
- [ 22 ] Ward ER, Uknes SJ, Williams SC, *et al.* Coordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired resistance. *Plant Cell*, 1991, **3**: 1085–1094
- [ 23 ] Peer RV, Niemann GJ, Schippers B. Induced Resistance and phytoalexin accumulation in biological control of *Fusarium* Wilt of carnation by *Pseudomonas* sp. strain WCS 417r. *Phytopathology*, 1991, **81**: 728–734
- [ 24 ] Zdor RE, Anderson AJ. Influence of root colonizing bacteria on the defense responses of bean. *Plant and Soil*, 1992, **140**: 99–107
- [ 25 ] Maurhofer M, Hase C, Meuwly P, *et al.* Induction of systemic resistance of tobacco to tobacco necrosis virus by the root-colonizing *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0: Influence of the *gacA* gene and of pyoverdine production. *Phytopathology*, 1994, **84**: 139–146
- [ 26 ] Hoffland E, Hakulinen J, Pelt JAV. Comparison of systemic resistance induced by avirulent and nonpathogenic *Pseudomonas* species. *Phytopathology*, 1996, **86**: 757–762
- [ 27 ] Hoffland E, Pieterse CMJ, Bik L, *et al.* Induce systemic resistance in radish is not associated with accumulation of pathogenesis-related proteins. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1995, **46**: 309–320
- [ 28 ] Pieterse CMJ, Wees SCMV, Hoffland E, *et al.* Systemic resistance in *Arabidopsis* induced by biocontrol bacteria is independent of salicylic acid accumulation and pathogenesis-related gene expression. *Plant Cell*, 1996, **8**: 1225–1237
- [ 29 ] Wees SCMV, Pieterse CMJ, Trijssenaar A, *et al.* Differential induction of systemic resistance in *Arabidopsis* by biocontrol bacteria. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1997, **10**: 716–724
- [ 30 ] Peer RV, Schippers B. Lipopolysaccharides of plant-growth promoting *Pseudomonas* sp. strain WCS417r induce resistance in carnation to *Fusarium* wilt. *European Journal of Plant Pathology*, 1992, **98**: 129–139
- [ 31 ] Leeman M, Vanpelt JA, Ouden FMD, *et al.* Induction of systemic resistance against *Fusarium* wilt of radish by lipopolysaccharides of *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology*, 1995, **85**: 1037–1043
- [ 32 ] Leeman M, Ouden FMD, Pelt JAV, *et al.* Iron availability affects induction of systemic resistance to *Fusarium* wilt of radish by *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology*, 1996, **86**: 149–155
- [ 33 ] White RF. Acetyl salicylic acid ( aspirin ) induces resistance in tobacco. *Virology*, 1979, **99**: 410–412
- [ 34 ] Schneider M, Schweizer P, Meuwly P, *et al.* Systemic acquired resistance in plants. *International Journal of Cytology*, 1996, **168**: 303–340
- [ 35 ] Maurhofer M, Reimann C, Schmidli PS, *et al.* Salicylic acid biosynthetic genes expressed in *Pseudomonas fluorescens* strain P3 improve the induction of systemic resistance in tobacco against tobacco necrosis virus. *Phytopathology*, 1998, **88**: 678–684
- [ 36 ] Press CM, Wilson M, Tuzun S, *et al.* Salicylic acid produced by *Serratia marcescens* 90-166 is not the primary determinant of induced systemic resistance in cucumber or tobacco. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1997, **10**: 761–768
- [ 37 ] Knoester M, Pieterse CMJ, Bol JF, *et al.* Systemic resistance in *Arabidopsis* induced by rhizobacteria requires ethylene-dependent signaling at the site of application. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1999, **12**: 720–727
- [ 38 ] Kramer P, Boyer J. Water Relations of Plants and Soils. Hardbound: Academic Press, 1995
- [ 39 ] Timmusk S, Wagner EGH. The plant-growth-promoting rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression: A possible connection between biotic and abiotic stress responses. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1999, **12**: 951–959
- [ 40 ] Mayak S, Tirosha T, Glick BR. Plant growth-promoting bacteria that confer resistance to water stress in tomatoes and peppers. *Plant Science*, 2004, **166**: 525–530
- [ 41 ] Glick BR, Todorovic B, Jennifer Czarny, *et al.* Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2007, **26**: 22–242
- [ 42 ] Figueiredo MVB, Burity HA, Martínez CR, *et al.* Alleviation of drought stress in the common bean ( *Phaseolus vulgaris* L. ) by co-inoculation with *Paenibacillus polymyxa* and *Rhizobium tropici*. *Applied Soil Ecology*, 2008, **40**: 182–188
- [ 43 ] Josef K, Antonio HJ, Fuensanta C, *et al.* Plant-growth-promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi modify alleviation biochemical mechanisms in water-stressed plants. *Functional Plant Biology*, 2008, **35**: 141–151
- [ 44 ] Cowan A, Cairns A, Bartels-Rahm B. Regulation of abscisic acid metabolism: Towards a metabolic basis for abscisic acid-cytokinin antagonism. *Journal of Experimental Botany*, 1999, **50**: 595–603
- [ 45 ] Mayak S, Tirosh T, Glick BR. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. *European Journal of Medicinal Chemistry*, 2004, **42**: 565–572
- [ 46 ] Ryu CM, Farag MA, Hu CH, *et al.* Bacterial Volatiles Induce Systemic Resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2004, **134**: 1017–1026
- [ 47 ] Gyaneshwar P, Kumar GN, Parekh LJ, *et al.* Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. *Plant and Soil*, 2002, **245**: 83–93
- [ 48 ] Mantelin S, Touraine B. Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: Impacts on root development and nitrate uptake. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**: 27–34
- [ 49 ] Adesemoye AO, Torbert HA, Kloepper JW. Enhanced plant nutrient use efficiency with PGPR and AMF in an integrated nutrient management system. *Canadian Journal of Microbiology*, 2008, **54**: 876–886
- [ 50 ] Kloepper JW, Gutierrez-Estrada A, McInroy JA. Photo-period regulates elicitation of growth promotion but not

- induced resistance by plant growth-promoting rhizobacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 2007, **53**: 159–167
- [ 51 ] Shaharoon B, Naveed M, Arshad M, *et al.* Fertilizer-dependent efficiency of *Pseudomonads* for improving growth, yield, and nutrient use efficiency of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2008, **79**: 147–155
- [ 52 ] Nie L, Shah S, Rashid A, *et al.* Phytoremediation of arsenate contaminated soil by transgenic canola and the plant growth-promoting bacterium *Enterobacter cloacae* CAL2. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2002, **40**: 355–361
- [ 53 ] Brookes PC, McGrath SP. Effect of metal toxicity on the size of the soil microbial biomass. *European Journal of Soil Science*, 1984, **35**: 341–346
- [ 54 ] Fliessbach A, Martens R, Reber HH. Soil microbial biomass and activity in soils treated with heavy metal contaminated sewage sludge. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, **26**: 1201–1205
- [ 55 ] Chaudri AM, McGrath SP, Giller KE, *et al.* Enumeration of indigenous *Rhizobium leguminosarum biovar trifolii* in soils previously treated with metal-contaminated sewage sludge. *Soil Biology & Biochemistry*, 1993, **25**: 301–309
- [ 56 ] Koomen I, McGrath SP, Giller KE. Mycorrhizal infection of clover is delayed in soils contaminated with heavy metals from past sewage sludge applications. *Soil Biology & Biochemistry*, 1990, **22**: 871–873
- [ 57 ] Sandaa RA, Torsvik V, Enger Ø, *et al.* Analysis of bacterial communities in heavy metal-contaminated soils at different levels of resolution. *FEMS Microbiology Ecology*, 1999, **30**: 237–251
- [ 58 ] Umrana V. Bioremediation of toxic heavy metals using acidothermophilic autotrophes. *Bioresource Technology*, 2004, **97**: 1237–1242
- [ 59 ] Kao PH, Huang CC, Hseu ZY. Response of microbial activities to heavy metals in a neutral loamy soil treated with biosolid. *Chemosphere*, 2006, **64**: 63–70
- [ 60 ] Huang XD, El-Alawi Y, Gurska J, *et al.* A multi-process phytoremediation system for decontamination of persistent total petroleum hydrocarbons (TPHs) from soils. *Microchemical Journal*, 2005, **81**(1): 139–147
- [ 61 ] Wu SC, Cheung KC, Luo YM, *et al.* Effects of inoculation of plant growth-promoting rhizobacteria on metal uptake by *Brassica juncea*. *Environmental Pollution*, 2006, **140**: 124–135
- [ 62 ] Zaidi S, Usmani S, Singh BR, *et al.* Significance of *Bacillus subtilis* strain SJ-101 as a bioinoculant for concurrent plant growth promotion and nickel accumulation in *Brassica juncea*. *Chemosphere*, 2006, **64**: 991–997
- [ 63 ] Robinson NJ, Tommey AM, Kuske C, *et al.* Plant metallothioneins. *Biochemical Journal*, 1999, **295**: 1–10
- [ 64 ] Burd GI, Dixon DG, Glick BR. Plant growth-promoting bacteria that decrease heavy metal toxicity in plants. *Canadian Journal of Microbiology*, 2000, **46**: 237–245
- [ 65 ] Sriprang R, Hayashi M, Ono H, *et al.* Enhanced accumulation of  $Cd^{2+}$  by a *Mesorhizobium* sp. transformed with a gene from *Arabidopsis thaliana* coding for phytochelatin synthase. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, **69**: 1791–1796
- [ 66 ] Ma Y, Rajkumar M, Freitas H. Improvement of plant growth and nickel uptake by nickel resistant-plant-growth promoting bacteria. *Journal of Hazardous Materials*, 2009, **166**: 1154–1161
- [ 67 ] Amico ED, Cavalca L, Andreoni V. Improvement of *Brassica napus* growth under cadmium stress by cadmium-resistant rhizobacteria. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, **40**: 74–84

---

作者简介 康贻军,男,1980年生,博士研究生,讲师.主要从事环境微生物研究,发表论文10余篇. E-mail: yjkangrd@yahoo.com

责任编辑 肖红

---