

文章编号:2095-7300(2014)04-045-05

促进植物生长根圈细菌(PGPR)的研究现状

何铁光¹, 杨雯馨², 林崇宝², 何永群¹,
张野¹, 韦彩会¹, 李婷婷¹

(1. 广西农业科学院 农业资源与环境研究所, 广西 南宁 530007; 2. 沅溪生物科技股份有限公司, 中国 台湾 42057)

摘要:有机农业提倡与自然共存不破坏平衡,而自然界的土壤中存在许多可促进植物生长的植物根圈微生物(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR),此类微生物可分泌促进植物生长的物质,并可诱导植物产生抗性基因,增强植物抗病. PGPR可产生有机物质促进植物生长,改善土壤肥力,增加可溶性磷及铁,诱发植物抗病、克服逆境、增强营养吸收,固氮或防治病害等,在有机农业上有助于植物增产,改善农业对化学肥料的依赖,生产出健康的作物. 参 25.

关键词:促进植物生长根圈细菌;植物生长;有机农业

中图分类号:S476

文献标识码:A

在粮食增产的压力下,化学肥料与农药被大量使用,造成环境遭受极大压力,如环境激素问题、水体富营养化问题等,不仅造成环境污染、生态破坏,最后也会经食物链造成食品安全等问题,使人类健康遭受威胁,如生长发育问题,并造成种种社会问题. 而有机农业所追求的是与自然界达成平衡,利用生物性的制剂逐步替代化学性的制剂已成为近代农业发展的重要方向. 因此,好的微生物制剂具有多重功效,如植物保护、促进开根、增加植物抗性基因的表达、生长因子的分泌、促进植物对营养源的吸收、改善重金属及化学有机物多环芳香族的污染问题. 而植物病害产生的原因大多起因于土壤问题,如病原菌持续留存在土壤中,致使农作物在轮作时造成植物的再次放大与感染,细究其主因是生物相的不平衡,在易受病害的土中其微生物相对而言较为单纯. 而这些土壤的微生物具有溶磷作用、固氮作用、增强植物抗病、增强营养吸收等作用,因此,一般称为促进植物生长根圈细菌(PGPR)^[1]. 这些土壤菌与植物根系形成生物圈,共同经营生存环

境,如分泌水解酵素,提升磷及氮、钾、铁溶解性,帮助植物吸收微量元素,此外透过植物根部的诱导,植物体启动防御机制,表现抗性基因,如经 NPR1 途径经 SAR 或 ISR 诱发 PR1a、Gns1 (1,3;1,4- β -glucanase)、Cht-1 (chitinase)、PR4、PR5 和 PR10a、PPO 等基因的表现造成全株植物产生抗性抵御病原入侵^[2,3]. 另外植物根圈微生物的建立可降低土壤中病原菌数量,在植物根圈的微生物可促进植物产生抗性,增加植物的免疫能力,此种抗性为系统性的,亦称为诱发性系统抗性(induced systemic resistance, ISR)^[3],如 *Bacillus pumilus*、*Bacillus mycoides*. 而从植物根圈所筛出的微生物,可有效的防治真菌、线虫、病毒、昆虫及细菌等危害. 发展多功效的 PGPR, 及找出最适植物的配方,是有机农业发展上的较佳解决之道,因此,最好的方式是对生态有所认知,利用永续农业(sustainable agriculture)的观念进行作物培育. 其中,有机农业(organic farming)是最好的方法,透过天然的方式进行作物培育,利用有机质肥料,不使用化学性的肥料、农药、生长调节剂,改

收稿日期:2014-09-05

基金项目:国家星火计划项目(编号:2013GA790006),广西科学研究与技术开发计划项目(编号:桂科合 14123001-20),南宁市科学研究与技术开发计划项目(编号:20132029),广西农业科学院基本科研业务专项(编号:桂农科 2014YQ35)

作者简介:何铁光(1976-),男,湖南桂阳人,博士,研究员,研究方向:环境生态学.

用生物性的肥料、农药、生长调节剂,并配合如轮作、间作等耕作方式,进行农业生产管理,以达纯净农业的目的.已知这些 PGPR 可增加农作物的产量,如促进作物之发芽、或是作物的生长及提升产,目前在一些研究中已获得成果,例如粮食作物:水稻、花生、小麦、大豆、玉米;根茎类作物:马铃薯、甜菜及萝卜等;叶菜类作物:油菜、小白菜;水果类作物西红柿等农作物^[4,5].此外,PGPR 若能产生抗性物质则称为 Antibiosis-Biological Control Agent (BCA),可抑制病原菌生长^[6].而除抗生素外,这些微生物会和病原菌竞争铁离子、糖类及其它孢子萌发所需的物质,并占据空间或捕食,如木霉菌的寄生作用、枯草菌可穿透线虫. PGPR 微生物亦可改变植物的生理功能,如蒸散作用、营养吸收、固氮作用、影响荷尔蒙的产生等.而大多数与植物共存的 PGPR,其生理功能是属于多重机制所造成的影响,PGPR 常见的属为 *Achromobacter*、*Arthrobacter*、*Azospirillum*、*Azotobacter*、*Bacillus*、*Burkholderia*、*Clostridium*、*Hydrogenophaga*、*Microbacterium*、*Paenibacillus*、*Serratia*、*Staphylococcus* 及 *Streptomyces*^[1].近年来,因高速定序发展快速,使得对土壤中的菌群的研究得以进一步的得知其细菌群的量及其基因表现的情形,可较清楚了解不同植物根圈中微生物相的变化,藉此可更清楚了解植物的生长特性与微生物互动的情形,更可由 transcriptome 来了解 PGPR 在植物中扮演的角色,微生物如何透过植物上的受体达到促进植物生长的效果,此外可经由基因体定序,分析主要的 PGPR 物种上的基因序列,如 *Bacillus sp.* 经基因体定序后可得知其与植物体互动的基因^[7].

PGPR 微生物是近代有机农业的一项重要变革,然而,要考虑的是微生物本身在大量使用下或许会对生态造成冲击,因此合适的配方与合适的使用才能不致造成环境污染.而 PGPR 微生物的特点是针对特定植物群有专一性,因此当植物改变时,PGPR 在土壤的优势会消失,微生物对生态产生的冲击会很小,所以,针对植物的生长特性开发适合的微生物制剂日显重要.在市场上,针对不同的植物营养源可分为固氮菌、溶磷菌、生长调节剂等需求,此外,一些真菌类的土壤制剂在市场上亦可见到,如木霉菌、白僵菌、黑僵菌,木霉菌同时兼具生物防治及溶磷作用^[8],白僵菌及外生菌根菌、虫生真菌亦具有溶磷作用^[9],在使用时可减少病害外,同时可调节土壤中的磷肥.而大多数的微生物可分

泌一些聚合物如 β -葡聚糖、 γ -聚麸胺酸等物质,可提高土壤保水性.此外,微生物所产生的有机酸可中和土壤,并可缓慢释出离子、提高营养元素的可利用率,不致使营养源流失,如 *Pseudomonas sp.* 可分泌 lipopolysaccharide^[10],而 *Bacillus sp.* 可分泌 γ -聚麸胺酸^[11].生物性肥料,其肥效高低,除了菌种本身的能力外,菌种配方与组成也是关键因素之一,特别是多种菌株的有效组合,及其在环境中的生长与植物的互动,是提高农产品产值的关键技术^[12].

1 PGPR 的应用

PGPR 可视为有益微生物,而这些生物种类多元,如 *Azotobacter*、*Azomonas*、*Beijerinckia*、*Derxia* 和 *Rhizobium* 为常见的非共生型固氮菌.固氮菌可分为共生、附着及游离三种,固氮菌可减少氮肥的使用,可将空气中的氮以 nitrogenase 催化铵态氮源;此外,一些光合菌及好气菌蓝绿藻,亦具有 nitrogenase,可提高土壤中的氮肥,如 *Anabaena*、*Gloeotheca*、*Nostoc*、*Oscillatoria*、*Rhodospseudomonas*、*Synechococcus*、*Rhodospirillum*、*Chlorobium* 和 *Chromatium* 等属的微生物,可进行光合作用固氮作用,减少对氮肥的依赖.磷肥在使用后会流失在土壤中,大部分的磷元素与土壤中的钙、镁、铝、铁结合后呈现不溶形态的复合物,而 PGPR 中有许多物种可产生有机酸或离子嵌合剂,将土壤中存在的磷酸铝、磷酸铵镁、磷酸钙及磷酸铁等磷酸复合体溶解,经由微生物转化为有机磷,提供植物营养.常见的菌属如 *Achromobacter*、*Aerobacter*、*Alcaligenes*、*Azotobacter*、*Bacillus*、*Beijerinckia*、*Bradyrhizobium*、*Brevibacterium*、*Erwinia*、*Flavobacterium*、*Micrococcus*、*Nitrosomonas*、*Pseudomonas* 和 *Xanthomonas*.这些 PGPR 微生物常由健康植株中的土壤环境所筛选,制剂中含有促进植物生长的活性微生物体或孢子,而制剂的配方可混合细菌、放线细菌、真菌、光合细菌及其发酵代谢产物等所制成的生物制剂.

此外,如放线菌、真菌等,亦有相当多的属种可作为 PGPR 微生物.这些微生物除具有生物肥料能力外,亦具有保护植物的多种机制,如 *Pseudomonas* 所具有的脂多醣可诱发植物的抗病能力;而 *Bacillus* 可分泌拮抗物质如 fengycin、surfactin 可抗真菌.而 PGPR 在具有拮抗病害能力的有些菌种也同时具有生物性肥料的功能,PGPR 拮抗的病原菌可包括 *Er-*

winia chrysanthemi^[13]、*Ralstonia solanacearum*^[14]、*Xanthomonas campestris* pv. *Vesicatoria*^[15]、*Xanthomonas campestris* pv. *Campestris*^[16]、*Xanthomonas campestris* pv. *Citri*^[17]等。PGPR可作为良好的生物防治用药^[18],保护植物不受病菌的侵袭,可归于下列几项因素:抗生物质的作用、诱发植物抗病性、竞争作用、营养源限制等因素。如:pyochelin^[19]作为铁离子嵌合剂可限制其它微生物生长;pyocyanin^[20]、butyrolactones、kanosamine、DAPG、phenazine-1-carboxylic acid、2,4-diacetyl phloroglucinol、oomycin、pyoluteorin、pyrrolnitrin、zwitermycin-A、pantocin等可作为抗生物物质;其它如N-acyl-L-homoserine lactones(AHL),可作为植物的抗性诱发剂^[21]。有些PGPR在植物根圈的微生物相可经产生激素,如IAA/cytokinin来促进植物发育;也有微生物可产生水解酵素,如蛋白酶、脂肪分解酶、纤维素酶及核酸分解酶,分解大分子化合物;此外PGPR可产生有机酸中和土壤中的离子营养源或亦可将营养物质在菌群中消长,达到延长营养源在土中的停留期,协助植物获取养分;另外亦有的菌群会分泌抗性物质,降低病原菌危害。在植物的根圈,大多数微生物透过吸附、固定在植物体上,亦有与植物形成共生等方式,如内生菌的方式,产生特定物质,促进植物生长。

人类的生活富足后,所追求的是永续,加上健康及环保意识抬头,有机农业成为重要的一环,而有机农业生产量低,若不使用农药肥料,收成相当有限。而在环境中有许多有用的微生物,这些微生物可取代化学性肥料,作为生物性肥料(Biofertilizer)^[22]。微生物制剂的生物肥料,可施用在种子、幼苗或土壤等,可增进土壤营养状况或改良土壤之理化、生物性质,协助植物吸收营养,改善农作物抗性,增加产量及提升质量。而生物性肥料的使用与生物技术的应用有重大的关联性,因此将传统农业提升成为生技产业中重要的一环。生物肥料所使用的生物技术主要有菌种的分子鉴定,技术包括16S DNA序列分析、16S-23S ITS序列、DDGE、qPCR、RAPD、SSCP、TGGE、T-RFLP及次世代基因体定序等技术(NGS)。因PGPR的组成复杂,而过去的研究是将菌种一一分离进行比对,在菌种回接后亦只能对1至数种的微生物进行研究,在NGS基因定序技术开发后,在一次实验中可定出10万到百万的序列,而若以16S基因序列中的V6区域来定序,此区域是菌种的指针区,土壤中的细菌约1千种,NGS

的定序能力远远大于菌种的数量,可利用NGS的技术分离及研究土壤中的主要菌群,作为PGPR组成设计的参考,针对不同植物设计最适菌调整配方,此外NGS亦可快速了解土壤中菌群的组成,有利于新菌种的开发。

2 结 论

PGPR是透过对自然生态的了解所开发出的产品,以微生物肥料作为肥料,此肥料可和植物体互动,因在有益微生物环境下可培育出良好的有机农作物,大多数的有益微生物其群落的成长和代谢与植物体呈现正相关,即良好发育的PGPR会造就植物成长的良好培育环境。与化学肥料不同的是,PGPR是以生命型式作为有效性的基础,化学肥料是以氮、磷、钾的元素为基础。PGPR对有机农业生产上有着重要的作用,包括土壤养分供应、植物生长的促进、抗病、抗逆性、改善农产品特性等。PGPR可协助改良植物的土壤环境,抑制病原菌与植物体的互动,而配方组合会影响植物的成长,良好的菌种配方,包括菌种组成、活性、使用方法及时机,除了与植物体的互动外,菌种与土壤的互动也很重要。而这些PGPR产生的植物荷尔蒙如IAA^[23],cytokinin^[24]或Gibberellin^[25]能促使植物根系发育。而PGPR也成为一项研究重点,如在植物抗性基因的表达,在模式植物拟南芥的研究中,探讨PGPR的表现情形,认为PGPR从根部所诱发的基因表现在PR-1a具有显着性,其中所表现的基因多属诱发型的抗性基因及讯号传递基因,特别是与SAR及ISR基因相关的表现。未来,可透过NGS的技术更清楚了解PGPR诱发植物抗性的主因,便可具有好的标准进行菌株、配方的评估与检测。有机农业是农业永续经营的最好的方式,而PGPR植物根圈细菌可降低农药的使用,并维持植物健康的生长环境,这些根圈细菌可产生许多互动因子如促进植物生长、营养吸收、诱发植物抗病及平衡环境营养源,而正确及适当的使用才不会造成生态的污染及危害。

参考文献:

- [1] Reed M; Glick B R. Applications of Plant Growth-Promoting Bacteria for Plant and Soil Systems[J]. Applications of Microbial Engineering, 2013; 181.
- [2] Annapurna K, Kumar A, Kumar L V. Govindasamy, V. ;

- Bose, P. ; Ramadoss, D. , PGPR-Induced Systemic Resistance (ISR) in Plant Disease Management [J]. In *Bacteria in Agrobiolgy: Disease Management*, Springer: 2013: 405-425.
- [3] Yi H S, Yang J W, Ryu C M. ISR Meets SAR Outside: Additive Action of the Endophyte *Bacillus Pumilus* INR7 and the Chemical Inducer, Benzothiadiazole, on Induced Resistance Against Bacterial Spot in Field-grown Pepper [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4.
- [4] Lucas, J. A. ; García - Villaraco, A. ; Ramos, B. ; García - Cristobal, J. ; Algar, E. ; Gutierrez-Mañero, J. , Structural and Functional Study in the Rhizosphere of *Oryza Sativa* L. Plants Growing under Biotic and Abiotic Stress. *Journal of Applied Microbiology* 2013, 115, 218-235.
- [5] Dawwam, G. ; Elbeltagy, A. ; Emara, H. ; Abbas, I. ; Hassan, M. , Beneficial Effect of Plant Growth Promoting Bacteria Isolated from the Roots of Potato Plant. *Annals of Agricultural Sciences* 2013, 58, 195-201.
- [6] Charalambous, A. ; Tjamos, S. E. ; Domazakis, E. ; Paplomatas, E. J. , Incorporation into the Transplant Soil Plug of the Plant Protective Agent *Paenibacillus Alvei* Strain K165 Confers Protection to Melon Against *Fusarium* Wilt. *BioControl* 2013, 58, 685-692.
- [7] Song, J. Y. ; Kim, H. A. ; Kim, J. -S. ; Kim, S. -Y. ; Jeong, H. ; Kang, S. G. ; Kim, B. K. ; Kwon, S. -K. ; Lee, C. H. ; Yu, D. S. , Genome Sequence of the Plant Growth-promoting Rhizobacterium *Bacillus* sp. Strain JS. *Journal of Bacteriology* 2012, 194, 3 760-3 761.
- [8] Altomare, C. ; Norvell, W. ; Björkman, T. ; Harman, G. , Solubilization of Phosphates and Micronutrients by the Plant-growth-promoting and Biocontrol Fungus *Trichoderma Harzianum* Rifai 1295-22. *Applied and Environmental Microbiology* 1999, 65, 2 926-2 933.
- [9] Fomina, M. ; Alexander, I. ; Hillier, S. ; Gadd, G. , Zinc Phosphate and Pyromorphite Solubilization by soil plant-symbiotic Fungi. *Geomicrobiology Journal* 2004, 21, 351-366.
- [10] Dekkers, L. C. ; van der Bij, A. J. ; Mulders, I. H. ; Phoelich, C. C. ; Wentwoord, R. A. ; Glandorf, D. C. ; Wijffelman, C. A. ; Lugtenberg, B. J. , Role of the O-antigen of Lipopolysaccharide, and Possible Roles of Growth Rate and of NADH: Ubiquinone Oxidoreductase (nuo) in Competitive Tomato Root-tip Colonization by *Pseudomonas Fluorescens* WCS365. *Molecular Plant-microbe Interactions* 1998, 11, 763-771.
- [11] Liu, J. ; He, D. ; Li, X. -z. ; Gao, S. ; Wu, H. ; Liu, W. ; Gao, X. ; Zhou, T. , γ -Polyglutamic Acid (γ -PGA) Produced by *Bacillus Amyloliquefaciens* C06 Promoting Its Colonization on Fruit Surface. *International Journal of Food Microbiology* 2010, 142, 190-197.
- [12] Nelson, L. M. , Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) : Prospects for New Inoculants. Online. *Crop Management* doi 2004, 10, 1 094.
- [13] Kumar, A. ; Prakash, A. ; Johri, B. , *Bacillus* as PGPR in Crop Ecosystem. In *Bacteria in Agrobiolgy: Crop Ecosystems*, Springer: 2011 ; pp 37-59.
- [14] Aliye, N. ; Fininsa, C. ; Hiskias, Y. , Evaluation of Rhizosphere Bacterial Antagonists for Their Potential to bioprotect potato *Solanumtuberosum* against bacterial wilt *Ralstonia solanacearum*. *Biological Control* 2008, 47, 282-288.
- [15] El-Hendawy, H. H. ; Osman, M. E. ; Sorour, N. M. , Biological Control of Bacterial Spot of Tomato Caused by *Xanthomonas campestris* pv. *Vesicatoria* by *Rahnella aquatilis*. *Microbiological Research* 2005, 160, 343-352.
- [16] Massomo, S. ; Mortensen, C. N. ; Mabagala, R. ; Newman, M. A. ; Hockenhull, J. , Biological Control of Black Rot (*Xanthomonas Campestris* pv. *Campestris*) of Cabbage in Tanzania with *Bacillus* Strains. *Journal of Phytopathology* 2004, 152, 98-105.
- [17] Pühler, A. ; Arlat, M. ; Becker, A. ; Göttfert, M. ; Morrissey, J. P. ; O' Gara, F. , What Can Bacterial Genome Research Teach Us about Bacteria - plant Interactions? *Current Opinion in Plant Biology* 2004, 7, 137-147.
- [18] Siddiqui, Z. A. , PGPR: Prospective Biocontrol Agents of Plant Pathogens. In *PGPR: Biocontrol and Biofertilization*, Springer: 2006; pp 111-142.
- [19] Cox, C. D. ; Rinehart, K. L. ; Moore, M. L. ; Cook, J. C. , Pyochelin: Novel Structure of an Iron-chelating Growth Promoter for *Pseudomonas Aeruginosa*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1981, 78, 4 256-4 260.
- [20] Mavrodi, D. V. ; Bonsall, R. F. ; Delaney, S. M. ; Soule, M. J. ; Phillips, G. ; Thomashow, L. S. , Functional Analysis of Genes for Biosynthesis of Pyocyanin and Phenazine-1-carboxamide from *Pseudomonas aeruginosa* PAO1. *Journal of Bacteriology* 2001, 183, 6 454-6 465.
- [21] Fernando, W. D. ; Nakkeeran, S. ; Zhang, Y. , Biosynthesis of Antibiotics by PGPR and Its Relation in Biocontrol of Plant Diseases. In *PGPR: Biocontrol and Biofertilization*, Springer: 2006; 67-109.
- [22] Vessey, J. K. , Plant Growth Promoting Rhizobacteria as Biofertilizers. *Plant and Soil* 2003, 255, 571-586.
- [23] Barazani, O. ; Friedman, J. , Is IAA the Major Root Growth Factor Secreted from Plant-growth-mediating Bacteria? *Journal of Chemical Ecology* 1999, 25, 2 397-2 406.

[24] García de Salamone, I. E. ; Hynes, R. K. ; Nelson, L. M. , Cytokinin Production by Plant Growth Promoting Rhizobacteria and Selected Mutants. Canadian Journal of Microbiology 2001 ,47 ,404-411.

[25] Bottini, R. ; Cassán, F. ; Piccoli, P. , Gibberellin Production by Bacteria and Its Involvement in Plant Growth Promotion and Yield Increase. Applied Microbiology and Biotechnology 2004 ,65 ,497-503.

Review of Research Progress on Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR)

HE Tie-guang¹, YANG Wen-xin², LIN Chong-bao², HE Yong-qun¹,
ZHANG Ye¹, WEI Cai-hui¹, LI Ting-ting¹

(1. Agricultural Resources and Environment Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural sciences, Nanning 530007, China; 2. Yuan Mei Biotech Co. ,Ltd, Taiwan 42057, China)

Abstract :Organic agriculture advocates coexistence and balance with nature. There are a lot of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in the soil, which can promote plant growth and induce plants to produce resistant gene that could improve the disease resistance. PGPR produce organic matters that have many benefits, such as promoting plant growth, improving soil fertility, increasing soluble phosphorus and Fe, strengthening the plant disease resistance, overcoming adversity, enhancing nutrient absorption for plants, fixing nitrogen, controlling disease, and so on. On the aspect of organic agriculture, PGPR help plants to increase production, reduce agriculture’s reliance on chemical fertilizer, and produce healthy crops. 25refs.

Keywords:plant growth promoting rhizobacteria(PGPR); plant growth; organic agriculture