

功能内生细菌对植物体内有机污染物代谢的影响

彭安萍, 刘娟, 凌婉婷*, 陈则友

(南京农业大学土壤有机污染控制与修复研究所, 南京 210095)

摘要:土壤有机污染危及农产品安全和人体健康。筛选具有降解有机污染物功能的植物内生细菌,并将其定殖于植物体,有望调控植物体内有机污染物的代谢过程,从而有效地规避植物有机污染的风险,相关研究受到国内外研究者的关注。通过综述近年来有关具有有机污染物降解功能的植物内生细菌分离、筛选的研究进展,分析了功能内生细菌对植物体内有机污染物代谢的影响,揭示了功能内生细菌调控植物体内有机污染物代谢的机理,为进一步利用内生细菌调控植物有机污染的风险提供了思路和依据。

关键词:内生细菌;有机污染物;植物代谢;微生物

中图分类号:X172 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2013)04-0668-07 **doi:**10.11654/jaes.2013.04.002

Effects of Endophytic Bacteria on the Metabolism of Organic Pollutants in Plant

PENG An-ping, LIU Juan, LING Wan-ting*, CHEN Ze-you

(Institute of Organic Contaminant Control and Soil Remediation, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: Soil organic contamination has become a worldwide environmental problem, posing great threats to agricultural products and human health. Utilizing endophytic bacteria to control the metabolism of organic pollutants in plant and effectively reduce the risk of plant organic contamination attracts much attention. In this paper, the isolation and screen of endophytic bacterial strains with the function of degradation of organic pollutants were reviewed. The effects of the functional endophytic bacteria on the metabolism of organic contaminants in plants were elucidated, and the mechanisms involved were clarified. This study provides a new perspective that the application of endophytic bacteria potentially decreases the accumulation of organic contaminants in plants, hence reducing the risks to food safety and human health.

Keywords: endophytic bacteria; organic pollutant; plant metabolism; microorganism

近些年来,随着工农业生产的迅速发展以及城市化的不断扩大,环境压力持续增大,土壤有机污染问题日趋严重。在我国,有机污染土壤面积十分庞大,仅农药污染土壤面积就达 $9.33 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 土壤污染造成的农产品安全问题引起广泛关注。近些年来,土壤环境中多环芳烃、农药、石油等有机污染物在主要农产品中的残留污染问题造成我国农产品出口受限、威胁人群健康、制约农业可持续发展,如何调控植物体内有机污染物的代谢作用、以减少作物有机污染的风险? 该研究备受重视。

研究表明,通过施用外源化学制剂可调控植物体

内有机污染物的代谢过程^[2]。然而,由于一些外源化学制剂本身具有毒性,其环境友好性尚待评价,且这些化学制剂对植物代谢有机污染物的调控作用只能在特定的环境条件下起作用,其广谱功效尚未得到证实。近年来研究发现,利用植物内生细菌构成的微生态系统、采用微生物学方法可调控植物体内有机污染物的代谢,进而有效地规避植物有机污染风险。植物内生细菌是存在于植物组织中、不易受外部恶劣环境影响的一类微生物,具有稳定的生态环境,可持续的对植物产生稳定影响^[3]。现已证实,多种植物内生细菌具有促生功能,可调控植物体内有机污染物代谢的过程^[4-5]。

本文综述了近年来有关具有有机污染物降解功能的植物内生细菌分离、筛选的研究进展,分析了功能内生细菌对植物体内有机污染物代谢的影响及机理,试图为减低植物有机污染风险、保障污染区农产品安全、合理利用土壤资源等提供基础依据。

收稿日期:2012-09-20

基金项目:江苏省科技支撑计划(BE2011780);国家自然科学基金(41171193, 21077056, 51278252)

作者简介:彭安萍(1988—),女,江苏扬州人,硕士研究生,主要研究方向为污染控制生物学。E-mail: 2011103050@njau.edu.cn

*通信作者:凌婉婷 E-mail: lingwanting@njau.edu.cn

1 植物体内有机污染物的代谢作用

一般认为有机污染物在植物体内的降解主要经历以下几个过程:

(1)官能团化^[6]:通过酶的参与,有机污染物可发生氧化、还原及水解等作用。疏水性的有机污染物可与羟基、羧基、氨基等亲水性官能团结合,提高了有机污染物分子活性,加快其代谢。

(2)轭合作用^[7]:有机污染物耦合蛋白质、多肽或木质素等无毒的内源性化合物形成毒性小于母体的轭合物,但是生成的轭合物仍保有原有机污染物基本的分子结构,因此轭合作用只是部分或暂时的减小了污染物的毒性。

(3)区域化作用^[8]:将轭合作用中形成的可溶轭合物储存在植物液泡中,不可溶的轭合物则通过植物物质外体的胞吐作用储存在细胞壁中。

(4)深度氧化^[9]:部分经官能团化后的有机污染物及储存在液泡中的可溶共轭污染物经深度氧化后彻底转化为 CO_2 、 H_2O 等无毒物质。

植物体内有机污染物的代谢过程与植物细胞的新陈代谢密切相关。酶是细胞赖以生存的基础,许多酶直接或间接参与了植物体内有机污染物的代谢作用,因此酶调控着细胞新陈代谢的大多数反应过程。已有的文献报道显示^[10-11],氧化酶、还原酶、去卤化酶、酯酶等部分酶类可直接参与有机污染物代谢反应,例如:谷胱甘肽-S-转移酶(GSTs)对大多数除草剂在植物体内的降解起重要作用^[12];三氮苯、氯代乙酰胺、芳氧苯氧丙酸、二苯醚、磺酰脲、硫代氨基甲酸酯等多种类型除草剂在作物体内均由GSTs催化、并与谷胱甘肽或高谷胱甘肽不可逆缀合而被代谢降解^[13]。Shimabukuro等^[14]的研究结果表明,玉米的GST能够促进玉米体内GSH与三氮苯类除草剂阿特拉津的轭合作用,从而迅速消除其对玉米的毒性。此外,部分酶则是通过参与能量的产生、氮的同化及其他的一些途径来间接的参与植物有机污染物的代谢过程^[15]。

尽管植物能够代谢和轭合一些有机物,但其代谢过程仍存在两个明显的缺陷:其一,作为光合自养生物,植物不能利用有机污染物作为能源或碳源。因此,在有机污染物的选择性胁迫下,植物不具有降解某些顽固分子的能力,仅能够降解有限的有机污染物^[16]。其二,为了避免逐步积累的有机污染物对植物敏感细胞器造成的毒害作用,有机污染物在植物体内一般先被转换成水溶性的分子储存隔离起来,但这并不能彻底

消除有机污染物的毒性^[6]。为了更高效地降解有机污染物,植物通常依靠与它们相关的微生物。植物内生细菌作为与植物关系最为密切的微生物类群之一,在长期进化的过程中,与宿主植物建立了和谐的共生关系。利用功能内生细菌调控植物体内有机污染物的代谢,从而有效地规避植物有机污染的风险已成为植物内生细菌研究的热点之一。

2 植物内生细菌

植物内生细菌是指能够定殖在植物组织内部,对宿主植物不造成任何感染或负面影响的一类微生物^[17]。地球上现存的近300 000种植物中,几乎每个植物体内均存在有一种或多种内生细菌^[18],其具有丰富的生物多样性^[19]。植物体内的内生细菌可能是外界细菌通过植物表面^[20]、体表的自然开口或伤口^[21]、种子^[22]、根部裂隙^[23]等进入植物的,也可能是来源于植物的致病虫^[24]。土壤细菌从根部入侵是内生细菌进入植物的主要途径,细菌通过根部进入植物后扩散到茎、叶等地上组织中^[25],因此内生细菌的多样性在一定程度上取决于根际细菌的多样性^[26-27]。Seghers等^[28]研究发现,植物根部和茎部中栖息的内生细菌有许多与土壤细菌的分类单位相同,且根部的细菌数要远大于茎叶中的细菌数,表明大部分内生细菌来源于植物根际,并由此进入植物组织的。

内生细菌的多样性、分布情况受宿主植物及植物生长环境的影响。植物生长区的污染胁迫是影响内生细菌群落结构的主要环境因素之一^[29-30]。王陶等^[31]研究表明,与对照相比,喷洒有机农药恶霉灵的小白菜茎中内生细菌多样性明显增加,根部内生细菌多样性有所增加,而叶部内生细菌多样性先增加后降低;Phillips等^[32]也发现,在烃类污染土壤中生长的不同植物体内的内生细菌群落结构各不相同,而部分内生细菌可能对植物代谢体内的烃类污染物的能力有一定的影响。

3 具有调控植物体内有机污染物代谢功能的内生细菌

目前,研究者已从一些植物中筛选出了若干种可促进植物代谢体内有机污染物的功能内生细菌,它们对有机污染物代谢的作用和功能开始引起关注。

Germaine等^[33]将具有降解2,4-二氯苯氧乙酸能力的细菌(*Pseudomonas putida* VM1450)进行基因标记后接种于豌豆中进行盆栽试验。结果显示,接种菌株

VM1450 的植株的生物量并不受土壤中 2,4-二氯苯氧乙酸浓度的影响,植物生长 7 d 后,接种 VM1450 的豌豆体内没有 2,4-二氯苯氧乙酸的积累,而未接种 VM1450 的豌豆则吸收了土壤中 2,4-二氯苯氧乙酸含量的 24%~35%。该研究表明内生细菌在增效植物修复农药污染、减少作物的农药残留水平等方面有一定作用。Phillips 等^[32]分析了紫花苜蓿内生细菌菌群结构与有机污染物降解能力的关系,发现当内生细菌 *Pseudomonas* spp. 占优势时植物代谢烷烃类污染物的能力提高,而当 *Brevundimonas* 和 *Pseudomonas rhodesiae* 占优势时植物代谢芳香烃类的能力会提高。Ho 等^[34]从芦苇、番薯和香根草中分离出了 188 株内生细菌,其中有 29 株菌可利用芳香烃化合物作为唯一的碳源,在萘、苯和儿茶酚污染的环境中正常生长;该实验还发现了一株具有调控植物修复儿茶酚污染的内生细菌 *Achromobacter xylosoxidans* F3B,结果揭示植物内生细菌具有促进植物忍受有机污染胁迫、提高植物修复效率的潜力。除此之外,研究者们还筛选出了其他多种可促进植物代谢有机污染物的内生细菌(表 1)。

植物内生细菌可调控植物对有机污染物的降解能力,但不同的内生细菌对植物的影响效果不同。洪永聪等^[35]从茶树内分离鉴定了 14 种内生细菌,摇瓶实验结果表明,它们均对氯氰菊酯有不同程度的降解,其中 *Bacillus* sp. TL2 在 48 h 内对氯氰菊酯的降解效率可达 75.7%,它不仅可在茶树中成功定殖,而且使茶树的株高增加。内生细菌促进植物代谢有机污染物的能力和效率与植物和内生细菌的种类和特性、植物对携带污染物降解基因的内生细菌的选择能力以及污染物的特性等有关^[43]。宿主植物对某一种特殊内生细菌的敏感性会随环境的改变而改变,而内生细

菌也需要找到正确的宿主植物才能成功定殖从而发挥作用^[44]。

4 功能内生细菌促进植物体内有机污染物代谢的作用机制

研究发现,植物内生细菌促进植物体内有机污染物的代谢主要是通过自身直接代谢或诱导植物代谢这两方面来完成的。

4.1 功能内生细菌直接代谢有机污染物

在酶的催化作用下,内生细菌可将有机污染物作为唯一的碳源或氮源进行生长,从而降低有机污染物的毒害作用^[45-46]。以多环芳烃为例,在其诱导下,细菌可产生双加氧酶,把两个氧原子加到苯环上,形成过氧化物,将其氧化为顺式二醇,脱氢产生酚。不同的有机污染物代谢途径有不同的中间产物,PAHs 降解的中间产物主要是:邻苯二酚,2,5-二羟基苯甲酸,3,4-二羟基苯甲酸等,产生的这些中间产物最后再由细菌降解^[47]。陈小兵等^[36]从长期受石油污染的小麦体内分离到一株可利用菲作为唯一碳源进行生长繁殖的内生细菌 *Enterobacter* sp.7J2,其可在小麦的茎部和根部良好定殖,有效地促进小麦生长、降低菲对小麦的毒害作用。

内生细菌也可利用植物体内的碳源或氮源实现对有机污染物的共代谢作用。已有研究结果表明,部分土壤细菌可与有机污染物共代谢从而降解土壤中有有机污染物^[49-50],植物内生细菌种属与土壤中细菌种属部分相同^[51]。因此,有些植物内生细菌对有机污染物降解的作用机理与土壤细菌相似,在植物体内有其它碳源或氮源存在下,它们可以与植物体内有机污染物共代谢,降解植物体内残留的有机污染物^[52]。共代

表 1 可调控植物降解有机污染物的内生细菌

Table 1 The endophytic bacteria that can regulate the degradation of organic pollutants in plant

有机污染物	植物	细菌	参考文献
2,4-二氯苯氧乙酸	豌豆	<i>Pseudomonas putida</i> VM1450	[33]
氯氰菊酯	茶树	<i>Bacillus</i> sp. TL2	[35]
菲	小麦	<i>Enterobacter</i> sp. 7J2	[36]
芘	小根蒜	<i>Enterobacter</i> sp. 12J1	[37]
多氯联苯(PCBs)	小麦	<i>Herbaspirillum</i> sp. K1	[38]
		<i>Pseudomonas fluorescens</i> F113rifPCB	[39]
甲苯	黄羽扇豆	<i>Pseudomonas</i> sp.VM1468	[40]
烷烃类污染物	牧草	<i>Pseudomonas</i> sp.	[32]
TNT、RDX 和 HMX	杂交杨树	<i>Methylobacterium populi</i> BJ001	[41]
三呋喃	白三叶草	<i>Comamonas</i> sp. KD2, KD7 和 PD1	[42]

谢作用可以提高内生细菌降解植物体内有机污染物的效率,改变细菌碳源与能源的底物结构,增大内生细菌对碳源和能源的选择范围,从而使植物体内积累的难降解有机污染物被内生细菌利用并降解^[48]。

4.2 功能内生细菌参与调控植物代谢有机污染物

植物内生细菌能有效地在植物体内定殖,诱导植物产生抗菌素、酶类等次生代谢产物,促进植物生长,提高植物的耐受性;与此同时植物也为内生细菌提供了生存场所和大量营养,刺激内生细菌的生长繁殖^[53]。内生细菌在植物体内定殖后,会分泌植物生长素吲哚乙酸、生成含铁载体以及其他有利于植株适应不利环境的酶等,提高植物抗逆境能力^[37,54],从而促进植物体内有机污染物的代谢能力。

4.2.1 内生细菌促进植物生长

内生细菌可通过促进植物生长来间接地提高植物体内有机污染物的代谢效率。内生细菌促进植株生长主要表现为促进植物根系的形成、增加植物的鲜重以及加强植株的生长势等方面^[55]。研究表明,内生细菌可产生吲哚乙酸、细胞分裂素、乙烯和赤霉素等植物激素来刺激植物的生长^[56-57]。有的植物内生细菌还可通过固定大气中的氮^[58]、增加宿主植物对土壤中氮、磷等必需元素的吸收^[59]以及影响植物的光合作用^[60]等间接的促进植物的生长。

另一方面,内生细菌可减少植物病菌感染,利于植物生长。内生细菌在宿主植物体内代谢产生了一些抗菌物质,如抗生素、超氧化物歧化酶、VOC等,可抑制或者杀害病原菌^[61],并可通过与病原菌的营养竞争和生态排斥作用来抑制病菌的生长^[15];有的内生细菌还可以诱导宿主植物产生系统抗性,从而抑制病原菌的侵染和繁殖。

4.2.2 内生细菌调控植物体内酶系活性

内生细菌能通过调控植株体内酶系来增强植株对污染物的抵抗力^[62]。植物体内的酶,如氧化酶、还原酶、去卤化酶、酯酶等参与了植物代谢体内有机污染物的解毒过程,内生细菌可直接影响宿主植物体内的酶的活性,从而对植物体内有机污染物的代谢过程起到调控作用^[63-64]。Kim等^[65]认为,内生细菌可以在特定诱导物的作用下提高酶的活性或诱导植物自身产生降解有机污染物的酶类来间接降解有机污染物。Weyens等^[66]的研究表明,当黄羽扇豆暴露在 $40\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 NiSO_4 和 $10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的TCE中时,其根部的过氧化氢酶、超氧化物歧化酶的活性显著增加,而接种可促进植物代谢TCE的菌株*B. cepacia* VM1468后,上

述两种酶的活性可保持在原有水平或只是轻微下降。

内生细菌中部分含有与代谢有关的基因也是促进宿主植物代谢有机污染物能力的原因之一。当土壤中有有机污染物存在时会促进植物内生细菌中某些与该污染物分解代谢有关基因的大量表达^[43]。Siciliano等^[43]的研究表明,受到有机污染后,植物根中内生细菌的*alkB*、*ndoB*、*ntdAa*和*ntnM*等基因会大量表达产生酶类,以促进植物对有机污染物的代谢。

另外,基因工程技术将有机污染物降解基因导入内生细菌从而构建了工程内生细菌,将其定殖到宿主植物体内,促进了植物体内有机污染物的降解。Baran等^[67]利用Tom质粒^[68]构建可高效降解甲苯的工程内生细菌,将其定殖到宿主植物体内,与对照相比,该工程菌株使宿主植物向空气中扩散甲苯的量降低了50%~70%。

5 问题与展望

筛选具有降解特性的植物功能内生细菌,并将其定殖在目标作物上,有望提高植物对有机污染物的降解作用^[69]。目前,研究者已从一些植物中分离筛选出了多种可促进植物代谢有机污染物的内生细菌。但是,利用内生细菌来加快植物代谢有机污染物的手段仍有一定的限制:首先,植物的耐受水平和有机污染物的生物利用度有限;其次,内生细菌对宿主植物有一定的选择性,部分具有降解有机污染物的功能内生细菌为专一宿主内生细菌,影响了其应用的范围;此外,部分内生细菌在某些特定情况下会抑制宿主植物的生长或造成植物病害,引起不利的生物学作用。

为了弥补以上的缺陷,许多研究已经聚焦于使用基因工程内生细菌来促进植物代谢有机污染物:将内生细菌中优良性状的遗传组分,通过基因工程手段转移到植物基因组中,构建出高效基因降解工程菌,从而达到彻底降解污染物的目的。与转基因植物相比,转基因细菌的操作往往更简单,而且利用自然基因在相关的环境和内生细菌之间转移的可能也避免了部分转基因生物的使用。目前对于内生细菌功能基因的研究主要集中在降解性质粒的研究以及功能基因的基因工程菌的构建上。虽然利用工程化内生细菌提高植物代谢有机污染物进而应用到大规模的修复工程中有很大的潜力,但其仍有很多问题需要解决:一是工程菌的稳定性问题还有待考察;二是工程菌的安全性问题始终令人担忧。而对于复合有机污染的土壤或水体,筛选能够降解多种有机污染物的功能内生细菌

菌,研究利用多种基因工程菌相结合来处理复合污染的方法十分必要。

为了进一步优化应用内生细菌规避植物有机污染风险,需要更加详细地研究内生细菌和宿主植物之间的相互作用关系;更深入地了解植物内生细菌调控植物代谢有机污染物机理;解决内生细菌与宿主植物的和谐性的问题,从而最大限度地发挥功能内生细菌在规避植物有机风险上的功效。可尝试从基因水平上分析功能内生菌调控植物吸收污染物的作用原理,筛选出更多高效的内生细菌功能基因,以综合地评价利用植物功能内生细菌来调控植物代谢环境中有机污染物的可行性,为防治土壤有机污染、保障污染区农产品安全、减低农作物有机污染风险、合理利用污染土壤资源等提供重要依据。

参考文献:

- [1] Joner E J, Imyval C. Rhizosphere gradients of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in two industrial soils and the impact of arbuscular mycorrhiza[J]. *Environmental Science and Technology*, 2003, 37: 2371-2375.
- [2] Gao Y Z, Shen Q, Ling W T, et al. Uptake of polycyclic aromatic hydrocarbons by *Trifolium pretense* L. from water in the presence of a nonionic surfactant[J]. *Chemosphere*, 2008, 72: 636-643.
- [3] Harish S, Kavino M, Kumar N, et al. Biohardening with plant growth promoting rhizosphere and endophytic bacteria induces systemic resistance against banana bunchy top virus[J]. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39: 187-200.
- [4] Shin D S, Park M S, Jung S, et al. Plant growth-promoting potential of endophytic bacteria isolated from roots of coastal sand dune plants[J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2007, 17(8): 1361-1368.
- [5] Sorkhoh N A, Al-Mailem D M, Ali N, et al. Bioremediation of volatile oil hydrocarbons by epiphytic bacteria associated with American grass (*Cynodon* sp.) and broad bean (*Vicia faba*) leaves[J]. *International Biodeterioration and Biodegradation*, 2011, 65: 797-802.
- [6] Sandermann H. Higher plant metabolism of xenobiotics: The "green liver" concept[J]. *Pharmacogenetics*, 1994, 4: 225-241.
- [7] Schroder P, Collins C. Conjugating enzymes involved in xenobiotic metabolism of organic xenobiotics in plants[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2002, 4(4): 247-265.
- [8] Coleman J, Blake K M, Davies E. Detoxification of xenobiotics by plants: chemical modification and vacuolar compartmentation[J]. *Trends in Plant Science*, 1997, 2(4): 144-151.
- [9] Kvesitadze G, Khatishashvili G, Sadunishvili T, et al. Biochemical mechanisms of detoxification in higher plants: The basis of phytoremediation[M]. Berlin Heidelberg, Springer, 2006, 110-119.
- [10] Hirose S, Kawahigashi H, Ozawa K. Transgenic rice containing human CYP2B6 detoxifies various classes of herbicides[J]. *Journal of Agricultural Food and Chemistry*, 2005, 53: 3461-3467.
- [11] DeRidder B P. Induction of glutathione S-transferases in arabidopsis by herbicide safeners[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130: 1497-1505.
- [12] Riechers D E, Vaughn K C, Molin W T. The role of plant glutathione S-transferases in herbicide metabolism[J]. *Environmental Fate and Safety Management of Agrochemicals*, 2005, 19: 216-232.
- [13] Singer A C, Drowley D E, Thompson I P. Secondary plant metabolites in phytoremediation and biotransformation[J]. *Trends in Biotechnology*, 2003, 21: 123-130.
- [14] Shimabukuro R H, Swanson H R, Walsh W C. Glutathione conjugation: atrazine detoxication mechanism in corn[J]. *Plant Physiology*, 1970, 46(1): 103-107.
- [15] Kvesitadze E, Sadunishvili T, Kvesitadze G. Mechanisms of organic contaminants uptake and degradation in plants[J]. *World Academy of Science, Engineering and Technology*, 2009, 55: 458-468.
- [16] Weyens N, van der Lelie D, Taghavi S, et al. Phytoremediation: plant-endophyte partnerships take the challenge[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2009, 20: 248-254.
- [17] Holliday P. A dictionary of plant pathology[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1989.
- [18] Strobel G, Daisy B, Castillo U, et al. Natural products from endophytic microorganisms[J]. *Journal of Natural Products*, 2004, 67: 257-268.
- [19] 韩继刚, 宋 未. 植物内生细菌研究进展及其应用潜力 [J]. 自然科学进展, 2004, 14(4): 374-379.
- [20] Han J G, Song W. Endophytic bacteria research progress and application potential[J]. *Progress in Natural Science*, 2004, 14(4): 374-379.
- [21] Mundt J O, Hinkle N F. Bacteria in clover root tissue[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 1957, 3(2): 125-129.
- [22] Kluepfel D A. The behavior and tracking of bacteria in the rhizosphere [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1993, 31: 353-373.
- [23] Lodewyckx C, Vangronsveld J, Porteous F, et al. Endophytic bacteria and their potential applications [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2002, 21(6): 583-606.
- [24] McCully M E. Niches for bacterial endophytes in crop plants: A plant biologist's view[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, 28(9): 983-990.
- [25] Ashbolt N J, Inkerman P A. Acetic acid bacterial biota of the pink sugarcane mealybug, *Saccharococcus sacchari*, and its environs[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1990, 56: 707-712.
- [26] Compant S, Clement C, Sessitsch A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42: 669-678.
- [27] Hallmann J, Quadri-Hallmann A, Mahaffee W F, et al. Bacterial endophytes in agricultural crops[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 1997, 43: 895-914.
- [28] Berg G, Krechel A, Ditz M, et al. Endophytic and ectophytic potato-associated bacterial communities differ in structure and antagonistic function against plant pathogenic fungi[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2005, 51: 215-229.
- [29] Seghers D, Wittebolle L, Top E M, et al. Impact of agricultural practices on the *Zea mays* L. endophytic community[J]. *Applied and Envi-*

- ronmental Microbiology, 2004, 70:1475-1482.
- [29] Kent A D, Triplett E W. Microbial communities and their interaction in soil and rhizosphere ecosystems[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2002, 56:211-236.
- [30] Sessitsch A, Reiter B, Pfeifer U, et al. Cultivation-independent population analysis of bacterial endophytes in three potato varieties based on eubacterial and *Actinomyces*-specific PCR of 16S rRNA genes[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2002, 39(1):23-32.
- [31] 王 陶, 王振中. 3种杀菌剂对小白菜内生细菌多样性的影响[J]. 广东农业科学, 2010, 11:153-158.
WANG T, WANG Z Z. Effect of three germicides to the endophytic bacteria diversity of pakchoi[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2010, 11:153-158.
- [32] Phillips L A, Germida J J, Farrell R E. Hydrocarbon degradation potential and activity of endophytic bacteria associated with prairie plants[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40:3054-3064.
- [33] Germaine K J, Liu X, Cabellos G G, et al. Bacterial endophyte-enhanced phytoremediation of the organochlorine herbicide 2, 4-dichlorophenoxyacetic acid[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2006, 57:302-310.
- [34] Ho Y N, Shih C H, Hsiao S C. A novel endophytic bacterium, *Achromobacter xylosoxidans*, helps plants against pollutant stress and improves phytoremediation[J]. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2009, 108:S75-S95.
- [35] 洪永聪, 辛 伟, 来玉宾, 等. 茶树内生防病和农药降解菌的分离[J]. 茶叶科学, 2005, 25(3):183-188.
HONG Y C, XIN W, LAI Y B, et al. Isolation of endophytic antifungal and pesticide degrading bacteria from tea plant[J]. *Journal of Tea Science*, 2005, 25(3):183-188.
- [36] 陈小兵, 盛下放, 何琳燕. 具菲降解特性植物内生细菌的分离筛选及其生物学特性[J]. 环境科学学报, 2008, 28(7):1308-1313.
CHEN X B, SHENG X F, HE L Y. Isolation and characteristics of a plant growth-promoting, phenanthrene-degrading endophytic bacterium from plants [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2008, 28(7):1308-1313.
- [37] Sheng X F, Chen X B, He L Y. Characteristics of an endophytic pyrene-degrading bacterium of *Enterobacter* sp. 12J1 from *Allium macrostemon* Bunge[J]. *International Biodeterioration and Biodegradation*, 2008, 62:88-95.
- [38] Mannisto M K, Tirola M A, Puhakka J A. Degradation of 2, 3, 4, 6-tetrachlorophenol at low temperature and low dioxygen concentrations by phylogenetically different groundwater and bioreactor bacteria [J]. *Biodegradation*, 2001, 12(5):291-301.
- [39] Ryan R P, Ryan D, Dowling D N. Plant protection by the recombinant, root-colonizing *Pseudomonas fluorescens* F113rifPCB strain expressing arsenic resistance:improving rhizoremediation[J]. *Applied Microbiology*, 2007, 45:668-674.
- [40] Taghavi S, Barac T, Greenberg B, et al. Horizontal gene transfer to endogenous endophytic bacteria from poplar improves phytoremediation of toluene[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(12):8500-8505.
- [41] Aken B V, Yoon J M, Schnoor J L. Biodegradation of nitro-substituted explosives 2, 4, 6-trinitrotoluene, hexahydro-1, 3, 5-trinitro-1, 3, 5-triazine inside poplar tissues (*Populus deltoids* × *nigra* DN34)[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(1):508-517.
- [42] Wang Y X, Yamazoe A, Suzuki S. Isolation and characterization of dibenzofuran-degrading *Comamonas* sp. strains isolated from white clover roots[J]. *Current Microbiology*, 2004, 49:288-294.
- [43] Siciliano S D, Fortin N, Mihoc A, et al. Selection of specific endophytic bacterial genotypes by plants in response to soil contamination[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, 67(6):2469-2475.
- [44] Downing K J, Thomson J A. Introduction of the serratia marcescens chiA gene into an endophytic pseudomonas fluorescens for the biocontrol of phytopathogenic fungi[J]. *Can Microbiology*, 2000, 46(4):363-369.
- [45] 任 明, 赵 蕾. 一株韭菜内生高效氯氰菊酯降解生防细菌的分离与鉴定[J]. 西北农业学报, 2010, 19(3):57-61.
REN M, ZHAO L. Isolation and identification of a beta-cypermethrin-degrading and biocontrol endophytic bacteria in leek[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2010, 19(3):57-61.
- [46] Germaine K J, Keogh E, Ryan D, et al. Bacterial endophyte-mediated naphthalene phytoprotection and phytoremediation[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2009, 296:226-234.
- [47] Sims R C, Overcash M R. Fate of polynuclear aromatic compounds (PNAs) in soil-plant systems[J]. *Residue Reviews*, 1983, 88:1-68.
- [48] 巩宗强, 李培军, 王 新, 等. 污染土壤中多环芳烃的共代谢降解过程[J]. 生态学报, 2000, 19(6):40-45.
GONG Z Q, LI P J, WANG X, et al. The process of cometabolic degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons in the contaminated soils[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2000, 19(6):40-45.
- [49] 王小欣, 梁 萍, 欧善生, 等. 农药污染土壤细菌修复研究进展[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(32):18166-18167.
WANG X X, LIANG P, OU S S, et al. Study on the remediation of pesticide-contaminated soil by bacteria [J]. *Journal of Agricultural Sciences*, 2010, 38(32):18166-18167.
- [50] 刘志培, 贾省芬, 杨惠芳. 单甲脒降解菌的分离筛选[J]. 微生物学通报, 1995, 22:285-288.
LIU Z P, JIA S F, YANG H F. Isolation and selection of N-2, 4-Dimethylformamide(DMA)-degrading bacteria[J]. *Microbiology China*, 1995, 22:285-288.
- [51] Chi F, Shen S H, Cheng H P, et al. Ascending migration of endophytic rhizobia, from roots to leaves, inside rice plants and assessment of benefits to rice growth physiology[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(11):7271-7278.
- [52] Juhasz A L, Naidu R. Bioremediation of high molecular weight polycyclic aromatic hydrocarbons: A review of the microbial degradation of benzo[a]pyrene[J]. *International Biodeterioration and Biodegradation*, 2000, 45:57-88.
- [53] Morrissey J P, Dow J M, Mark G L. Are microbes at the root of a solution to world food production?[J]. *EMBO Reports*, 2004, 5:922-926.
- [54] Lia J H, Wang E T, Chen W F. Genetic diversity and potential for promotion of plant growth detected in nodule endophytic bacteria of soy-

- bean grown in Heilongjiang province of China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40:238–246.
- [55] 崔北米, 潘巧娜, 张陪陪, 等. 大蒜内生细菌的分离及拮抗菌筛选与鉴定[J]. *西北植物学报*, 2008, 28(11):2343–2348.
- CUI B M, PAN Q N, ZHANG P P, et al. Isolation and identification of endogenous bacteria and screening of their antagonistic bacteria in garlic[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2008, 28(11):2343–2348.
- [56] 饶小莉, 沈德龙, 李俊, 等. 甘草内生细菌的分离及拮抗菌株鉴定[J]. *微生物学通报*, 2007, 34(4):700–704.
- RAO X L, SHEN D L, LI J, et al. Isolation of endophytic bacteria from glycyrrhiza and identifying of antagonistic bacteria[J]. *Microbiology China*, 2007, 34(4):700–704.
- [57] 王爱华, 殷幼平, 熊红利, 等. 广西柑橘黄龙病植株韧皮部内生细菌多样性分析[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(23):4823–4833.
- WANG A H, YIN Y P, XIONG H L, et al. Endophytic bacterial diversity analysis of Huanglongbing pathogen-infected citrus phloem tissue in Guangxi[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(23):4823–4833.
- [58] Compant S, Duffy B, Nowak J, et al. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: Principles, mechanisms of action, and future prospects[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71:4951–4959.
- [59] Fallik E, Sarig S, Okon Y. Morphology and physiology of plant roots associated with *Azospirillum*/In *Azospirillum*/Plant Associations [J]. *CRC Press, Boca Raton, FL*, 1994.
- [60] Shi Y, Lou K, Li C. Growth and photosynthetic efficiency promotion of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) by endophytic bacteria[J]. *Photosynthesis Research*, 2010, 105(1):5–13.
- [61] 邢 鲲, 韩巨才, 乔建, 等. 油菜内生细菌 yc8 诱导植物抗病性机理研究[J]. *山西农业科学*, 2010, 38(10):37–40.
- XING K, HAN J C, QIAO J, et al. Study on the mechanism of plant induced disease resistance of endophytic bacteria yc8 in rape[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2010, 38(10):37–40.
- [62] Harish S, Kavino M, Kumar N. Induction of defense-related proteins by mixtures of plant growth promoting endophytic bacteria against Banana bunchy top virus[J]. *Biological Control*, 2009, 51:16–25.
- [63] Sharma M P, Vanden Born W H. Foliar penetration of picloram and 2, 4-D in aspen and balsam poplar[J]. *Weed Science*, 1970, 18:57–65.
- [64] Jeger M J, Spence N J. Biotic interactions in plant-pathogen associations[J]. *CABI*, 2001:87–119.
- [65] Kim M H, Hao O J. Cometabolic degradation of chlorophenols by acinetobacter species[J]. *Water Research*, 1999, 33(2):562–574.
- [66] Weyens N, van der Lelie D, Artois T, et al. Bioaugmentation with engineered endophytic bacteria improves contaminant fate in phytoremediation[J]. *Environmental Science and Technology*, 2009, 43:9413–9418.
- [67] Baran T, Taghavi S, Borremans B, et al. Engineered endophytic bacteria improve phytoremediation of water-soluble, volatile, organic pollutants[J]. *Nature Biotechnology*, 2004, 22(5):583–588.
- [68] Shields MS, Reagin MJ, Gerger RR, et al. TOM, a new aromatic degradative plasmid from Burkholderia (*Pseudomonas*) cepacia G4[J]. *Applied and Environment Microbiology*, 1995, 61(4):1352–1356.
- [69] Newman L A, Reynolds C M. Bacteria and phytoremediation: New uses for endophytic bacteria in plants[J]. *Trends in Biotechnology*, 2005, 23:6–8.