

光合细菌的农用微生物功能解读

苏品^{1*}, 张德咏^{1*}, 张卓^{1*}, 陈昂¹, 程菊娥¹, 曾军², 谭石勇³, 戴建平¹, 刘勇^{1**}

(1. 湖南省农业科学院植物保护研究所, 长沙 410125; 2. 新疆农业科学院微生物应用研究所, 乌鲁木齐 830091; 3. 农业农村部植物营养与生物肥料重点实验室, 长沙 410324)

摘要: 光合细菌是能利用细菌叶绿素进行光合自养型生长的一类微生物总称, 也是植物表面与土壤微生物群落的一个重要组成部分。光合细菌通过自身的特征代谢活动, 参与植物的养分摄取、生长发育、抵御逆境等过程, 是农田生态系统中与植物以及其他微生物关系密切的有益微生物。本文介绍了光合细菌在农业上植物营养、促生、抗逆、病害防控等方面的功能, 阐述了光合细菌通过生物固氮、磷酸盐溶解、重金属固定、植物激素与生长调节剂合成、抗生物质合成、植物免疫诱导等方式维护植物与土壤健康。作为一类代谢功能多样、分布广泛、环境适应能力强, 且与植物生长密切相关的微生物, 光合细菌将是新型多功能微生物肥料与微生物农药开发的重要菌种资源。

关键词: 光合细菌; 农业功能微生物; 植物营养; 植物健康

中图分类号: S476.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9261(2021)01-0030-08

Dissection on the Agronomical Functions of Photosynthetic Bacteria

SU Pin^{1*}, ZHANG Deyong^{1*}, ZHANG Zhuo^{1*}, CHEN Ang¹, CHENG Ju'e¹, ZENG Jun²,
TAN Shiyong³, DAI Jianping¹, LIU Yong^{1**}

(1. Hunan Plant Protection Institute, Hunan Academy of Agricultural Sciences, Changsha 410125, China; 2. Institute of Applied Microbiology, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, China; 3. Key Laboratory of Plant Nutrition and Fertilizer, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Changsha 410324, China)

Abstract: Photosynthetic bacteria (PSB) are summarized as the group of microbes capable of carrying out photosynthesis with the employment of Bacteriochlorophyll. Members of PSB are regarded as important components in microbiome from plant surface and soil. Attributed to their extraordinary metabolism versatility, photosynthetic bacteria often play significant roles in processes like plant nutrient uptake, growth and development, as well as stress resistance and establish close relationships with plants and other microorganisms in agroecosystem. This confers PSB a reputation as plant beneficial microorganism. In this article, we mainly focus on the PSB-produced effects on the plant nutrition, growth promotion, stress resistance and disease management. The biological activities carried out by PSB, e.g., nitrogen fixation, phosphate solubilization, heavy metal immobilization, phytohormone and plant growth regulator production, antimicrobial compound synthesis, plant systemic resistance induction, are illustrated. Those activities are recognized as the main resorts to maintain the plant and soil health. In conclusion, as a group of microbes with properties including metabolism versatility, wide distribution, flexibly adaptive to environment, and intimately interactive with plants, photosynthetic bacteria can be exploited as a valuable resource for development of novel multi-functional bio-fertilizer and bio-control agent.

Key words: photosynthetic bacteria; agricultural functional microorganism; plant nutrition; plant health

收稿日期: 2020-08-05

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0200400); 新疆农业科学院科技创新重点培育专项(xjkcpy-2020005); 湖南省重点研发计划(2019NK2192)

作者简介: *共同每一作者, 苏品, 博士, 助理研究员, E-mail: supin102@163.com; 张德咏, 研究员, E-mail: dyzhang78@163.com; 张卓, 副研究员, E-mail: lionkingno.1@163.com. **通信作者, 研究员, E-mail: haoasliu@163.com.

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2021.02.012

环境土壤、植物根际与叶际中存在大量微生物，这些微生物依据环境条件、植物宿主差异形成具有决定植物营养吸收、生长发育、抵御逆境作用的特异性微生物群落^[1,2]。光合细菌是植物表面与土壤环境中微生物群落的一个重要组成部分^[3,4]。光合细菌即利用细菌叶绿素(Bacteriochlorophyll, BChl)完成光合自养的一类微生物总称。光合细菌分为产氧(Oxygenic)与不产氧(Anoxygenic)两大类。产氧光合细菌以水分子为供电子体，在光合作用过程中形成O₂^[5]。产氧光合细菌主要来自蓝细菌(Cyanobacteria)和原绿生物(Prochlorophytes)。不产氧光合细菌(Anoxygenic photosynthetic bacteria)在光合作用中不产生O₂，其供电子体为水分子以外的其他有机或无机化合物^[6]。不产氧光合细菌是光合细菌的一个主要类群，按其光合作用反应中心的类型可分为两类：一类含有铁-硫型光合反应中心(RC1)，其成员分布在厚壁菌门(Firmicutes)、绿硫菌门(Chlorobi)和光酸杆菌门(Acidobacteria)中；另一类含有脱镁叶绿素-醌型光合反应中心(RC2)，其成员分布在变形菌门(Proteobacteria)与绿弯菌门(Chloroflex)中^[7,8]。迄今为止，已有353个种的APSB在分类学上归属到这5个细菌的门中。依据其供电子体以及其他代谢特征的差异，APSB又划分为以H₂S为供电子体的紫色硫细菌(Purple sulfur bacteria)、绿色硫细菌(Green sulfur bacteria)，以其他小分子化合物作为供电子体的紫色非硫细菌(Purple non-sulfur bacteria)、绿色非硫细菌(Green non-sulfur bacteria)、日光杆菌(Heliobacteria)^[3]。光合细菌是生态环境修复^[5,9]、农业功能微生物资源利用^[10]、能源微生物开发^[11]等领域备受瞩目的一类细菌。光合细菌的代谢功能多样性使光合细菌菌株具有适应多种极端环境的特性^[12,13]。光合细菌中的紫色非硫细菌，如沼泽红假单胞菌*Rhodopseudomonas palustris*在不同的生长条件下可灵活调控4种代谢方式获得能源与维持生长：光能自养型(利用光能，CO₂)、光能异养型(利用光能、有机质)、化能异养型(利用有机质作为碳源与能源)和化能自养型(利用有机质为能源、CO₂为碳源)^[13]。这种代谢特征使光合细菌在高盐、重金属污染、高农药残留的土壤环境具有比其他微生物更强的耐受能力。光合细菌能利用许多不同的底物为其代谢提供物质基础，且对重金属离子和农药等有毒物质具有高度耐受性，因此被广泛应用于工业废水处理、环境重金属移除、化工废弃物和农药残留降解等领域^[5]。种植业上，光合细菌的固氮能力和磷酸盐溶解功能能显著提高土壤中的有效养分，是优良的植物根际促生微生物(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)^[14-16]。不产氧光合细菌的胞外产物中含有大量植物促生与免疫诱导物质，如吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、5-氨基乙酰丙酸(5-aminolevulinic acid, ALA)、铁载体(siderophore)、核黄素(riboflavin)、酰基高丝氨酸内酯(AHLs)和胞外多糖(EPS)等^[17]。近年来研究报道表明，从植物根际土壤、叶际中分离到的不产氧光合细菌菌株能合成对植物病毒、细菌、真菌、线虫具有抑制作用的抗病毒蛋白、抗真菌蛋白、抗生素等活性物质，这些发现证明光合细菌在植物防御中的作用^[18,19]。随着对光合细菌的研究逐渐深入，该类细菌在农业上的应用前景也突显而出。已开发的光合细菌类生物肥料、生物农药作为病虫害防治生物农药已取得良好的运用。以沼泽红假单胞菌*R. palustris*、嗜酸柏拉红菌*Rhodoblastus acidophilus*、嗜硫小红卵菌*Rhodovulum sulfidophilus*、东方红细菌*Rhodobium orientis*、荚膜红细菌*Rhodobacter capsulatus*、类球红细菌*Rhodobacter sphaeroides*为代表的农业功能微生物在土壤生态修复、农业功能微生物资源利用、病虫害绿色防控策略中相继得到应用，这使得以光合细菌为主体的农业功能微生物产品逐渐形成。嗜硫小红卵菌HNI-1悬浮剂、沼泽红假单胞菌PSB-S悬浮剂作为杀菌剂在防治番茄根结线虫、水稻稻曲病、水稻稻瘟病以及辣椒、番茄、烟草上的花叶病毒病的应用中取得广泛的市场认可，并获得国家生物农药登记和生物肥料登记。本文将重点介绍光合细菌的植物营养与促生、植物免疫激活等方面的功能，突出光合细菌作为一类不同于芽胞杆菌、木霉、假单胞菌等已有生物防治与植物促生的功能微生物，在新型微生物农药和微生物肥料产品开发与应用中的优势。

1 光合细菌的植物营养功能

光合细菌的植物营养功能主要来源于固氮、磷酸盐溶解能力。不产氧光合细菌中的大部分菌株都具有生物固氮功能，可将大气中的分子氮转化为植物可利用的铵^[20]。沼泽红假单胞菌和荚膜红假单胞菌可将氮转化为氨来补充植物氮素吸收。已报道的沼泽红假单胞菌基因组均具有与固氮酶相关的基因。这

些固氮酶相关基因编码钼固氮酶、钒固氮酶和铁固氮酶^[12,21]。紫色非硫细菌可在植物叶际中定殖并利用大气中的 N_2 进行生物固氮。在缺乏氮源的水培营养液中, 接种光合细菌的培养基中可检测到高浓度的铵 ($<10 \mu\text{mol/L}$)^[22]。固氮功能使光合细菌成为水稻田的优势物种。据报道, 在氮源仅为土壤有机质和微生物固氮的情况下, 稻田中水稻的氮素成分可高达 $2.0\sim 3.5 \text{ 吨}/\text{hm}^2$, 证明了以光合细菌为主的微生物固氮对水稻氮素摄取的重要性^[23]。在接种荚膜红细菌的水稻培养液中, 水稻在缺氮条件下根系含氮量提高了 $50\%\sim 65\%$, 说明光合细菌的固氮能力能满足水稻生长的氮素需求^[24]。用荚膜红细菌进行水稻种子包衣处理, 植株的含氮量提高了 9.2% ^[25]。将光合细菌接种于水稻幼苗根部, 可使水稻籽粒含氮量提高 7.1% ^[25]。光合细菌不仅通过固氮供给植物养分, 同时能增加植物对合成氮肥的利用率。荚膜红细菌与合成氮肥混合施用, 植物对合成氮肥的利用率显著提高^[23]。混合使用比单独使用化肥或荚膜红假单胞菌具有更高的粮食产量。在白菜上接种沼泽红假单胞菌, 白菜对土壤中氮素营养吸收提高 2 倍; 同样沼泽红假单胞菌能使生菜和小白菜氮素利用率提高 17% 和 $22\%\sim 44\%$ ^[26]。因此, 光合细菌在农业上可有效减少化学肥料的使用量, 在化学肥料减施提效中具有广阔的应用前景。农田中施用的磷肥大约只有 $10\%\sim 20\%$ 能被植物吸收, 大部分无机磷被黏土矿物以及铁 (Fe^{3+}) 和铝 (Al^{3+}) 离子吸附, 或者与钙 (Ca^{2+}) 和镁 (Mg^{2+}) 离子形成结晶^[27]。如何将土壤中植物不可利用的磷酸盐转换成植物可吸收的溶解态磷, 是提高植物对磷元素摄取的关键^[28]。磷酸盐溶解的主要途径是增加土壤中具有矿物溶解功能的物质, 如有机酸、铁载体、 H^+ 、 OH^- 和 CO_2 等。这些物质能调节土壤 pH 值或具有螯合剂功能^[29]。研究报道, 沼泽红假单胞菌从含有 $200\sim 800 \text{ mg/L}$ $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ 的培养基中产生 $64\sim 95 \text{ mg/L}$ 的可溶性磷酸盐^[15]。深红螺菌可将不溶态的磷酸盐 $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ 、 $\text{Mg}_3(\text{PO}_4)_2$ 和 $\text{Zn}_3(\text{PO}_4)_2$ 的溶解率提高 50% 以上^[28]。光合细菌在农田土壤中能显著提高溶解态磷含量, 这种功能对于提高土壤肥力、减少磷肥投入, 维持健康土壤状态具有重要的生态意义。

2 光合细菌的促生作用

光合细菌具有合成植物激素 IAA 和 ALA 的功能, 是光合细菌对植物产生促生作用的重要因素^[15,21]。IAA 和 ALA 协调植物中的各种生理过程, 如花、叶、根、茎、色素的形成, 果实的发育和成熟等^[30,31]。在细菌中已发现 IAA 的多种生物合成途径。沼泽红假单胞菌利用吡啶-3-丙酮酸和色胺途径合成 IAA^[32]。从田间土壤、灌溉水体等样品中分离到的光合细菌均具有 IAA 合成功能。通过向培养基中添加 IAA 的合成前体色氨酸, 能显著提高光合细菌的 IAA 产量。沼泽红假单胞菌 GJ-22 在培养基中添加色氨酸后, IAA 的最高浓度达到 30 mg/L ^[19]。同样, 沼泽红假单胞菌 KL9 可产生浓度达 52 mg/L 的 IAA^[15]。ALA 具有调节植物生长的作用, 还促进植物对矿物质的吸收以及可溶性糖和蛋白质的合成。ALA 是合成叶绿素、维生素 B12、抗氧化酶和其他代谢物的前体, 也促进植物 ATP 和 NADPH 的产生。在使用浓度为 $1\sim 5 \text{ mg/L}$ 时, ALA 能显著提高植物的光合作用, 增强植物对高盐、弱光、干旱、高温等逆境的耐受能力^[33]。但 ALA 市场价格昂贵, 在农业上应用受到制约。光合细菌的高产 ALA 特性可作为弥补 ALA 在农业上的成本投入过高问题。光合细菌主要以甘氨酸和琥珀酰辅酶 A 为底物, 通过 ALA 合成酶合成 ALA^[34]。从田间土壤中分离的光合细菌菌株可产生 $0.23\sim 5.0 \text{ mg/L}$ 的 ALA^[27]。在室内培养条件下, 培养基中加入 ALA 的合成前体甘氨酸与琥珀酸可使沼泽红假单胞菌株 GJ-22 的 ALA 合成量达到 7.9 mg/L ^[19]。这类具有 ALA 合成功能的光合细菌菌株在植物促生、抗逆、防病的作用中可起到关键作用。

在农作物增产提质的需求下, 光合细菌促生功能在许多作物上取得了良好的应用效果。沼泽红假单胞菌 BL6 和 KL9 在番茄上使产量提高 20% 以上^[35]。在水稻上沼泽红假单胞菌 KN122 的增产效果达到 24% ^[36]。其他光合细菌菌株在柿子、葡萄、柑橘上均有增产 10% 以上的报道^[10]。施用光合细菌的作物普遍提高了可溶性糖、类胡萝卜素、叶绿素含量, 品质大幅提高。球形红假单胞菌 *Rhodopseudomonas spheroids* NR3 显著提高菠菜和芥菜的类胡萝卜素含量。沼泽红假单胞菌在番茄上对番茄红素、叶绿素 a、叶绿素 b 等促进植株健康与果实外观等物质的合成均有显著提升效果^[37]。荚膜红假单胞菌 DSM 155 使水稻籽粒含氮量提高了 7.1% 。沼泽红假单胞菌 PS3 能显著降低小白菜和生菜的硝酸盐含量, 在确保农作物品质的同时也降低了有害物质的含量^[38]。

3 光合细菌提高植物的抗逆性

土壤盐碱化与重金属污染是影响农作物生长的两大重要非生物逆境。土壤高盐度与高重金属离子浓度干扰植物内源代谢过程,如光合作用、激素分泌、过氧化物清除等。高盐胁迫下的植物根系产生过量的超氧阴离子(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)和羟基自由基(OH)等活性氧类(ROSs)物质^[39]。植物依赖过氧化物酶、过氧化氢酶、谷胱甘肽还原酶、超氧化物歧化酶等抗氧化酶类清除 ROSs^[40]。高盐胁迫导致这些抗氧化酶类活性降低,迫使植物需要借助外源的抗氧化物质或提高自身抗氧化酶的合成。ALA 在植物受逆境胁迫时提供有效的保护。光合细菌可在高盐条件下提高 ALA 的合成。在 NaCl 浓度达到 0.25% 时,沼泽红假单胞菌可产生 1180~1705 mg/L 的 ALA^[41]。高盐胁迫下,经 ALA 处理的水稻各类抗氧化酶的活性均显著提高,其中超氧化物歧化酶活性可提高 4~5 倍^[41]。在盐碱地施用产 ALA 光合细菌生物制剂可有效降低高盐胁迫带来的减产问题。接种沼泽红假单胞菌 TK103、PP803 和 P1 后,水稻在高盐稻田中株高、根长、干重、叶绿素含量和最终测产指标可接近正常水稻种植水平^[42]。在盐碱地用荚膜红假单胞菌 DSM 155 对水稻种子进行包衣处理后,水稻产量增加 18%~33%^[23]。沼泽红假单胞菌 TN114、PP803 和 TK103 混合菌剂接种在盐碱地水稻田时,水稻株高增加 4.1%~10%,穗重增加 21%~33%,每穗粒数增加 8.4%~18%,产量增加 5.2%~9.0%^[43]。

光合细菌通过胞内积累、胞外多糖吸附、铁载体吸附以及氧化还原转换等方式降低土壤中可交换重金属离子的含量。沼泽红假单胞菌 CS2 和粪红假单胞菌 SS5 能分别对土壤中的亚硝酸盐起到氧化作用与对硝酸盐起到还原作用,从而维持氮的氧化循环,起到对土壤的解毒作用^[44]。光合细菌多用于废水中的重金属治理,在土壤生物修复应用中也具有很大的前景。类球红细菌在镉污染土壤中能将小麦根与叶中的镉分别降低 67%与 53%^[45]。沼泽红假单胞菌能降低镉的氧化还原电位,使其转化成更稳定且不能被植物吸收的形式^[46]。海红菌 *Rhodobium marinum* NW16 和球形红假单胞菌 KMS24 主要通过胞外多糖的吸附作用将污染水体中 90% 以上的二价镉、铜、铅、锌离子移除^[47]。在镉、砷污染严重的土壤中,施用沼泽红假单胞菌、胶质红假单胞菌、粪假单胞菌、苯甲酸盐红长命菌 *Rubrivivax benzoatilyticus* 使小麦、菜豆、烟草、水稻等作物稳产的同时降低了作物对重金属的吸收^[44]。总之,光合细菌自身对重金属的耐受能力、对多种环境的适应能力和对土壤的生物修复能力使其成为解决农田重金属污染的一类重要微生物资源。

4 光合细菌的作物病害防控功能

生防微生物的主要作用方式包括与病原微生物进行营养与空间竞争、分泌抗生物质、诱导植物宿主产生系统抗性等^[48]。植物的系统诱导抗性(induced systemic resistance, ISR)是植物响应微生物相关模式分子后(microbe-associated molecular patterns, MAMPs)诱发的免疫反应。植物细胞表面受体识别 MAMPs 后,将免疫信号通过胞质类激酶、MAPK 级联、钙离子通道等向下游传递,诱导植物细胞 ROSs 爆发、气孔关闭、抗病基因表达^[49]。MAMPs 包括有一些细菌的外泌蛋白、多糖、糖蛋白、脂多糖(LPS)等。光合细菌胞外代谢物中含有大量 MAMPs 信号分子成分,如嗜铁素、核黄素、ALA、胞外多糖等^[17]。对沼泽红假单胞菌 GJ-22 的 ISR 诱导功能分析发现,烟草叶面接种 GJ-22 菌体后,植株获得对烟草花叶病毒(tobacco mosaic virus, TMV)的系统抗性。GJ-22 显著提高植物细胞活性氧清除酶类超氧化物歧化酶、过氧化氢酶,病程相关防御酶类多酚氧化酶、苯丙氨酸解氨酶的活性。烟草细胞中参与水杨酸信号、茉莉酸/乙烯信号的病程相关蛋白基因 *PR1a*、*PR3*、*PR5*、*PDF1.2*,以及植物 RNA 沉默相关蛋白基因 *RDR6* 均得到显著提高。受诱导的发病植株 TMV 病毒粒子的含量比对照降低 70%,且田间对 TMV 的防治效果、增产率、提质率均优于化学药剂对照。最新研究表明,GJ-22 合成一种具有 MAMP 分子活性的胞外多糖 G-EPS^[50]。G-EPS 诱导处理的植株受 TMV 侵染后迅速上调防御酶基因的表达,TMV 病毒的胞内复制受到显著抑制。G-EPS 分子结构中含 92.8% 的 D-甘露糖与 7.2% 的 D-葡萄糖糖元,是目前首个获得鉴定的具有 ISR 诱导活性的光合细菌胞外多糖。对沼泽红假单胞菌的群体感应分子 *p*-Coumaroyl-homoserine lactone (*p*C-HSL) 的抗病诱导功能研究发现,*p*C-HSL 能延长受 TMV 侵染的本氏烟细胞中两个关键激酶 NbSIPK 与 NbWIPK 的磷酸化时间,使烟草细胞获得对病毒放大的免疫信号并产生有效的抗性^[51]。光合细菌可分泌对病原物具

有直接抑制作用的化合物^[19]。沼泽红假单胞菌 JSC-3b 的胞外产物中具有抑制 RNA 病毒的抗病毒蛋白 Rhp-PSP。Rhp-PSP 具有核酸内切酶活性, 体外钝化 TMV 病毒粒子的效果达 80%以上, 植物活体生测中对 TMV 侵染的预防与治疗效果均达到 70%以上^[52]。植物叶际光合细菌甲基杆菌属 *Methylobacterium* spp. 菌株的基因组信息表明, 甲基杆菌合成的细菌素、羟基苯甲酸等对植物病原细菌、真菌具有抑制作用^[53,54]。植物叶际光合细菌还可与病原菌进行营养与空间的竞争。甲基杆菌与鞘氨醇单胞菌属 *Sphingomonas* spp. 菌株是植物叶际最常见的细菌。研究发现, 具有病害防治作用的甲基杆菌、鞘氨醇单胞菌与植物病原细菌具有相同的碳源^[55]。植物叶际的养分稀少, 主要来自叶细胞渗出葡萄糖、果糖、蔗糖以及氨基酸等。光合细菌通过光合自养在叶际快速定殖并抢占水分与养分渗出较多的部位, 如气孔、胞间间隙等, 另一方面与病原菌竞争碳源、氮源、铁离子等养分。这种竞争机制是许多叶际光合细菌能帮助宿主植物防御病原物侵害的关键因素。光合细菌对土壤微生态的调控可以防治作物土传病害^[56,57]。沼泽红假单胞菌 PSB06 定殖的土壤中, 微生物群落结构多样性与放线菌相对丰度均有显著提高, 这种土壤微生物组的变化对辣椒疫病产生了良好的防治效果^[58]。

5 讨论

光合细菌与植物存在一种互惠的共生关系。一方面植物在叶际、根际为光合细菌提供适当的生长环境, 植物细胞的分泌物中含有光合细菌所需的养分、水分等; 另一方面光合细菌通过自身合成的某些代谢产物刺激植物生长、激活植物免疫、抑制病原物生长, 为植物的健康提供有效的保障^[10,59]。

值得注意的是, 植物对与其共生的光合细菌种类具有选择性。不同的植物物种, 其叶际光合细菌的群落结构间存在显著差异。甲基杆菌属在大豆叶际具有较高的相对丰度, 而胶状红长命菌和绿弯菌属只在三叶草叶际存在^[60]。植物叶际光合细菌群落结构的差异还存在于同一作物的不同生育期、同种植物对某种病原物的抗性差异品种间^[61]。这种差异说明光合细菌与宿主植物的密切联系是长期进化过程中的双向选择结果。这种选择性可为开发针对某一类作物生长具有高效促进作用, 或者对某一种病害防控具有特殊效果的农用光合细菌提供有价值的信息。

农用微生物制剂的开发需考虑微生物在田间的环境适应性、在植物叶际与根际土壤的定殖能力等因素, 这些因素决定微生物产品的应用效果与稳定性^[52]。植物叶际是微生物附着的一个主要部位, 也是植物抵御病原物侵染的一道重要防线。植物叶际上的有益微生物与病原微生物的竞争博弈往往决定宿主植物的健康状态。但植物叶际缺水、养分稀少、紫外线照射等逆境不利于生防微生物的定殖生长^[2]。光合细菌具有光能自养、固氮与二氧化碳固定等功能, 使其在叶际中具有很强的定殖能力, 因而为利用光合细菌开发应用于植物叶面的生物肥料、生物农药提供了依据。此外, 光合细菌广泛存在于高山、农田、湖泊和植物等多种生态环境中, 较强环境生存能力与在植物表面的特殊适应机制使光合细菌成为农用功能微生物选育的优质资源。

参 考 文 献

- [1] Amine H M, Paloma D, Stéphane H. Microbial interactions within the plant holobiont[J]. *Microbiome*, 2018, 6(1): 58.
- [2] Vorholt J A. Microbial life in the phyllosphere[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(12): 828-840.
- [3] Csotonyi J T, Swiderski J, Stackebrandt E, *et al.* A new environment for aerobic anoxygenic phototrophic bacteria: biological soil crusts[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2010, 2(5): 651-656.
- [4] Kembel S W, O'connor T K, Arnold H K, *et al.* Relationships between phyllosphere bacterial communities and plant functional traits in a neotropical forest[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2014, 111(38): 13715-13720.
- [5] Idi A, Md Nor M H, Abdul Wahab M F, *et al.* Photosynthetic bacteria: an eco-friendly and cheap tool for bioremediation[J]. *Reviews in Environmental Science and BioTechnology*, 2014, 14(2): 271-285.
- [6] Imhoff J F, Rahn T, Kunzel S, *et al.* Photosynthesis is widely distributed among proteobacteria as demonstrated by the phylogeny of pufm reaction center proteins[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2679.
- [7] Asao M, Pinkart H C, Madigan M T. Diversity of extremophilic purple phototrophic bacteria in Soap Lake, a Central Washington (USA) Soda Lake[J].

- Environmental Microbiology, 2011, 13(8): 2146-2157.
- [8] Imhoff J F, Rahn T, Künzel S, *et al.* Phylogeny of anoxygenic photosynthesis based on sequences of photosynthetic reaction center proteins and a key enzyme in bacteriochlorophyll biosynthesis, the chlorophyllide reductase[J]. Microorganisms, 2019, 7(11): 576.
- [9] Zheng B X, Zhang H K, Ding K. Draft genome sequence of *Rhodococcus opacus* strain 04-OD7, which can mobilize phosphate[J]. Genome Announcements, 2018, 6(23): e00494-18.
- [10] Sakarika M, Spanoghe J, Sui Y, *et al.* Purple non-sulphur bacteria and plant production: benefits for fertilization, stress resistance and the environment[J]. Microbial Biotechnology, 2020, 13(5): 1336-1365.
- [11] Howard K S, Hales B J, Socolofsky M D. Nitrogen fixation and ammonia switch-off in the photosynthetic bacterium *Rhodospseudomonas viridis*[J]. Journal of Bacteriology, 1983, 155(1): 107-122.
- [12] Larimer F W, Chain P, Hauser L, *et al.* Complete genome sequence of the metabolically versatile photosynthetic bacterium *Rhodospseudomonas palustris*[J]. Nature Biotechnology, 2004, 22(1): 55-61.
- [13] Simmons S S, Isokpehi R D, Brown S D, *et al.* Functional annotation analytics of *Rhodospseudomonas palustris* genomes[J]. Bioinformatics and Biology Insights, 2011, 5: 115-129.
- [14] Hameeda B, Harini G, Rupela O P, *et al.* Growth promotion of maize by phosphate-solubilizing bacteria isolated from composts and macrofauna[J]. Microbiological Research, 2008, 163(2): 234-242.
- [15] Koh R H, Song H G. Effects of application of *Rhodospseudomonas* sp. on seed germination and growth of tomato under axenic conditions[J]. Journal of Molecular Microbiology and Biotechnology, 2007, 17(11): 1805-1810.
- [16] Ndong R K, Friedel J K, Spornberger A, *et al.* 'Effective micro-organisms' (EM): an effective plant strengthening agent for tomatoes in protected cultivation[J]. Biological Agriculture and Horticulture, 2011, 27: 189-204.
- [17] Sasaki K, Watanabe M, Suda Y, *et al.* Applications of photosynthetic bacteria for medical fields[J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2005, 100(5): 481-488.
- [18] Su P, Feng T, Zhou X, *et al.* Isolation of Rhp-PSP, a member of YER057c/YjgF/UK114 protein family with antiviral properties, from the photosynthetic bacterium *Rhodospseudomonas palustris* strain JSC-3b[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 16121.
- [19] Su P, Tan X, Li C, *et al.* Photosynthetic bacterium *Rhodospseudomonas palustris* GJ-22 induces systemic resistance against viruses[J]. Microbial Biotechnology, 2017, 10(3): 612-624.
- [20] Olivares J, Bedmar E J, Sanjuan J. Biological nitrogen fixation in the context of global change[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2013, 26(5): 486-494.
- [21] Sakpirom J, Kantachote D, Nunkaew T, *et al.* Characterizations of purple non-sulfur bacteria isolated from paddy fields, and identification of strains with potential for plant growth-promotion, greenhouse gas mitigation and heavy metal bioremediation[J]. Research in Microbiology, 2017, 168(3): 266-275.
- [22] Maudinas B, Chemardin M, Yovanovitch E, *et al.* Gnotobiotic cultures of rice plants up to ear stage in the absence of combined nitrogen source but in the presence of free living nitrogen fixing bacteria *Azotobacter vinelandii* and *Rhodospseudomonas capsulata*[J]. Plant and Soil, 1981, 60(1): 85-97.
- [23] Gamal-Eldin H, Elbanna K. Field evidence for the potential of *Rhodobacter capsulatus* as biofertilizer for flooded rice[J]. Current Microbiology, 2011, 62(2): 391-395.
- [24] Elbadry M, Gamal-Eldin H, Elbanna K. Effects of *Rhodobacter capsulatus* inoculation in combination with graded levels of nitrogen fertilizer on growth and yield of rice in pots and lysimeter experiments[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 1999, 15(3): 393-395.
- [25] Elbadry M, El-Bassel A, Elbanna K. Occurrence and dynamics of phototrophic purple nonsulphur bacteria compared with other asymbiotic nitrogen fixers in ricefields of Egypt[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 1999, 15(3): 359-362.
- [26] 许书华, 罗凯军, 方炜, 等. 利用光合菌微生物肥料降低水耕叶菜类中的硝酸盐含量[J]. 作物, 环境与生物信息, 2015, 12(1): 30-41.
- [27] Schoumans O F, Bouraoui F, Kabbe C, *et al.* Phosphorus management in Europe in a changing world[J]. Ambio, 2015, 44(S): 180-192.
- [28] Rana G, Meikap S, Mondol M, *et al.* Green-fertilizer, *Rhodospirillum rubrum*, for agricultural development on fly-ash without any toxic metal ion release[J]. Basic Research Journal of Agricultural Science and Review, 2016, 5: 109-117.
- [29] Alori E T, Glick B R, Babalola O O. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: e971.
- [30] Ali B, Huang C R, Qi Z Y, *et al.* 5-Aminolevulinic acid ameliorates cadmium-induced morphological, biochemical, and ultrastructural changes in

- seedlings of oilseed rape[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2013, 20(10): 7256-7267.
- [31] Fahad S, Hussain S, Bano A, *et al.* Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(7): 4907-4921.
- [32] Spaepen S, Vanderleyden J, Remans R. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2007, 31(4): 425-448.
- [33] Akram N A, Ashraf M. Regulation in plant stress tolerance by a potential plant growth regulator, 5-aminolevulinic acid[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2013, 32(3): 663-679.
- [34] Sasaki K, Tanaka T, Nishizawa Y, *et al.* Production of a herbicide, 5-aminolevulinic acid, by *Rhodobacter sphaeroides* using the effluent of swine waste from an anaerobic digester[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 1990, 32(6): 727-731.
- [35] Lee K H, Koh R H, Song H G. Enhancement of growth and yield of tomato by *Rhodopseudomonas* sp. under greenhouse conditions[J]. *Journal of Microbiology*, 2008, 46(6): 641-646.
- [36] Harada N, Nishiyama M, Otsuka S, *et al.* Effects of inoculation of phototrophic purple bacteria on grain yield of rice and nitrogenase activity of paddy soil in a pot experiment[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2005, 51(3): 361-367.
- [37] Kondo K, Nakata N, Eiji N. Effect of the purple non-sulfur bacterium (*Rhodobacter sphaeroides*) on the Brix, titratable acidity, ascorbic acid, organic acid, lycopene and β -carotene in tomato fruit[J]. *Journal of Food Agriculture Environment*, 2010, 8(2): 743-746.
- [38] Lidder S, Webb A J. Vascular effects of dietary nitrate (as found in green leafy vegetables and beetroot) via the nitrate-nitrite-nitric oxide pathway[J]. *British Journal of Clinical Pharmacology*, 2013, 75(3): 677-696.
- [39] Ashraf M, Harris P J C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants[J]. *Plant Science*, 2003, 166(1): 3-16.
- [40] Neto A D D, Prisco J T, Eneas J, *et al.* Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(1): 87-94.
- [41] Nunkaew T, Kantachote D, Kanzaki H, *et al.* Effects of 5-aminolevulinic acid (ALA)-containing supernatants from selected *Rhodopseudomonas palustris* strains on rice growth under NaCl stress, with mediating effects on chlorophyll, photosynthetic electron transport and antioxidative enzymes[J]. *Electronic Journal of Biotechnology*, 2014, 17(1): 19-26.
- [42] Kantha T, Kantachote D, Klongdee N. Potential of biofertilizers from selected *Rhodopseudomonas palustris* strains to assist rice (*Oryza sativa* L. subsp. *indica*) growth under salt stress and to reduce greenhouse gas emissions[J]. *Annals of Microbiology*, 2015, 65(4): 2109-2118.
- [43] Kantachote D, Nunkaew T, Kantha T, *et al.* Biofertilizers from *Rhodopseudomonas palustris* strains to enhance rice yields and reduce methane emissions[J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, 100: 154-161.
- [44] Nookongbut P, Kantachote D, Megharaj M, *et al.* Reduction in arsenic toxicity and uptake in rice (*Oryza sativa* L.) by As-resistant purple nonsulfur bacteria[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(36): 36530-36544.
- [45] Fan W H, Jia Y Y, Li X M, *et al.* Phytoavailability and geospeciation of cadmium in contaminated soil remediated by *Rhodobacter sphaeroides*[J]. *Chemosphere*, 2012, 88(6): 751-756.
- [46] Oremland R S, Stolz J F. The ecology of arsenic[J]. *Science*, 2003, 300(5621): 939-944.
- [47] Panwichian S, Kantachote D, Wittayaweerarak B, *et al.* Removal of heavy metals by exopolymeric substances produced by resistant purple nonsulfur bacteria isolated from contaminated shrimp ponds[J]. *Electronic Journal of Biotechnology*, 2011, 14(4): 1-13.
- [48] Pieterse C M, Zamioudis C, Berendsen R L, *et al.* Induced systemic resistance by beneficial microbes[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2014, 52: 347-375.
- [49] Choudhary D K, Prakash A, Johri B N. Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action[J]. *Indian Journal of Microbiology*, 2007, 47(4): 289-297.
- [50] Zhai Z, Du J, Chen L, *et al.* A genetic tool for production of GFP-expressing *Rhodopseudomonas palustris* for visualization of bacterial colonization[J]. 2019, 9(1): 1-12.
- [51] Du X, Huang R, Zhang Z, *et al.* *Rhodopseudomonas palustris* quorum sensing molecule pC-HSL induces systemic resistance to TMV infection via up-regulation of NbSIPK/NbWIPK expressions in *Nicotiana benthamiana*[J]. *Phytopathology*, 2020. DOI: 10.1094/PHYTO-05-20-0177-R.
- [52] Su P, Zhang D, Zhang Z, *et al.* Characterization of *Rhodopseudomonas palustris* population dynamics on tobacco phyllosphere and induction of plant resistance to tobacco mosaic virus[J]. *Microbial Biotechnology*, 2019, 12(6): 1453-1463.

- [53] Kwak M J, Jeong H, Madhaiyan M, *et al.* Genome information of *Methylobacterium oryzae*, a plant-probiotic methylotroph in the phyllosphere[J]. PLoS ONE, 2014, 9(9): e106704.
- [54] Zervas A, Zeng Y, Madsen A M, *et al.* Genomics of aerobic photoheterotrophs in wheat phyllosphere reveals divergent evolutionary patterns of photosynthetic genes in *Methylobacterium* spp.[J]. Genome Biology and Evolution, 2019, 11(10): 2895-2908.
- [55] Innerebner G, Knief C, Vorholt J A. Protection of *Arabidopsis thaliana* against leaf-pathogenic *Pseudomonas syringae* by *Sphingomonas* strains in a controlled model system[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(10): 3202-3210.
- [56] 罗路云, 金德才, 左晖, 等. 沼泽红假单胞菌 PSB06 对辣椒根际微生物群落结构的影响[J]. 环境科学, 2017, 38(2): 735-742.
- [57] Luo L, Wang P, Zhai Z, *et al.* The effects of *Rhodospseudomonas palustris* PSB06 and CGA009 with different agricultural applications on rice growth and rhizosphere bacterial communities[J]. AMB Express, 2019, 9(1): 173.
- [58] 罗源华, 陈冰, 张卓, 等. 光合细菌对辣椒疫病的田间防治试验[J]. 南方农业学报, 2013, 4(10): 1658-1661.
- [59] Masuda S, Harada J, Yokono M, *et al.* A monogalactosyldiacylglycerol synthase found in the green sulfur bacterium *Chlorobaculum tepidum* reveals important roles for galactolipids in photosynthesis[J]. Plant Cell, 2011, 23(7): 2644-2658.
- [60] Atamna-Ismaeel N, Finkel O, Glaser F, *et al.* Bacterial anoxygenic photosynthesis on plant leaf surfaces[J]. Environmental Microbiology Reports, 2012, 4(2): 209-216.
- [61] Bodenhausen N, Bortfeld-Miller M, Ackermann M, *et al.* A synthetic community approach reveals plant genotypes affecting the phyllosphere microbiota[J]. PLoS Genetics, 2014, 10(4): e1004283.

(责任编辑: 吕平香)