植物促生菌的定殖及其影响因素与效率提高方法研究进展

李龙菲，环 琴，阎恒硕，王 威，叶阜鑫，刘 雪*

（西南林业大学 生态与环境学院（湿地学院），云南 昆明 650224）

摘 要 植物促生菌（plant growth-promoting bacteria，PGPB）因其在促进植物生长、增强植物抗病性与抗逆性、提高作物产量和质量中的重要作用受到广泛关注。相较于传统植物施肥促生方式，PGPB 具有广谱性、长效性、生态环境安全性等优点，在化学肥料广泛施用破坏生态环境的背景下具有良好的应用前景。PGPB 对宿主植物的有效定殖是保证其促生效果稳定的关键。因此，如何使 PGPB 成功定殖于宿主植物并提高其定殖效率、充分发挥其功能，成为研究的重点。本文通过阐述 PGPB 的主要功能、定殖（途径与检测方法）及影响因素（PGPB 自身特性、植物根系分泌物、微生物之间的相互作用、非生物环境影响等），重点探讨了提高 PGPB 定殖效率的方法，如基因工程改造菌株、外源添加植物根系分泌物、载体固定及合成菌群等。本文为理解 PGPB 的定殖及影响因素，进而提高 PGPB 定殖效率提供理论依据和技术参考，对保障农业可持续发展具有积极意义。

关键词 植物促生菌；定殖效率；影响因素；固定化；生物膜

中图分类号 Q939.96 **文献标识码** A **文章编号** 1005－7021（2026）03－0113－14

doi：10.3969/j.issn.1005－7021.2026.03.010

Research Progress on Colonization of Plant Growth-Promoting Bacteria and Methods to Improve Colonization Efficiency

LI Long-fei, HUAN Qin, YAN Heng-shuo, WANG Wei, YE Fu-xin, LIU Xue*

(*College of Ecology and Environment* (*College of Wetlands*), *Southwest Forestry University*, *Kunming* 650224)

Abstract Plant growth-promoting bacteria (PGPB) have received intensive interests due to its important roles in improving plant growth, disease resistance and stress tolerance, crop yield and quality. The distinct benefits of PGPB-based technologies include diverse spectrum of action, future effectiveness, and environmental safety, which are compared to traditional fertilization because in most cases chemical fertilizers cause extensive environmental harm. The colonization of host plants by the PGPB must be effective in order to provide stable growth-promoting effects. Hence, the enhancements in colonization and PGPB functional expression have become a major research topic. In this review, an overview of the principle functions of PGPB, their mode of colonization (pathways and detectability mechanisms), and factors that affect colonization including bacterial characteristics, root exudate composition, microbial interactions, and abiotic environmental factors are discussed. Among the strategies to improve the efficiency of PGPB colonization, this review covers genetic engineering of the bacterial strains, nature exogenous use of plant root exudates, microbial immobilisation methods, and artificial microbial consortia. It creates a theoretical base and work roadmap to comprehend the overall principles of PGPB colonization and maximize their performance and provides real-life resolutions to ensure sustainable agriculture.

Keywords plant growth-promoting bacteria (PGPB); colonization efficiency; influencing factor; immobilization; biofilm

基金项目：国家自然科学基金项目（41867066，41907129）；云南省农业基础研究联合专项（202101BD070001-043，202301BD070001-154）；云南省“兴滇英才支持计划”青年人才专项（YNQR-QNRC-2019-027）

作者简介：李龙菲 女，硕士研究生。研究方向为微生物学。E-mail：l1290046790@126.com

* 通讯作者。女，副研究员，博士，硕士生导师。主要研究方向为环境污染与食品安全。E-mail：liuxue20088002@126.com

收稿日期：2025-10-10

我国是农业大国,农业生产事关国民经济发展全局。化学肥料虽然能快速补充植物所需的氮、磷、钾等营养元素,提高粮食产量,缓解粮食短缺问题[1],但化学肥料无法完全被根系吸收,未被利用的营养元素会流失到空气、土壤和水体中,通过富营养化、生物富集作用和食物链传递等过程,对人类健康和生态环境产生威胁[2]。植物促生菌(plant growth-promoting bacteria,PGPB)可固氮、溶磷、溶钾、活化土壤铁元素、分泌植物生物刺激素,直接或间接发挥促生作用,因此受到广泛关注[3]。农业生产中合理使用 PGPB,具有应用广泛、效果持久且环保的优势。其能减少化学品使用,从而达到降低生产成本、提升作物品质、改善土壤并保护生态的目的,契合人与自然和谐发展的农业理念[4]。PGPB 在宿主植物中的有效定殖是其发挥促生与防病功能的关键前提,也是抵御土传病原菌的重要机制之一[5]。PGPB 定殖效率受自身特性、植物根系分泌物、植物免疫反应、微生物之间的相互作用、土壤/叶际环境等多重因素影响,这些复杂因素的动态作用导致其实际应用效果存在不稳定性。通过多维度综合分析 PGPB 定殖影响因素,针对性采取多种策略提高 PGPB 定殖效率,优化 PGPB 的田间表现,对 PGPB 在促生、抗逆和生物防治等领域的应用具有重要意义。本文综述了 PGPB 的主要功能、定殖途径和检测方法,分析了定殖影响因素,探讨了提高 PGPB 定殖效率的方法(基因工程改造菌株、外源添加植物根系分泌物、载体固定及合成菌群等),为优化 PGPB 应用提供理论依据和技术参考,也为后续促进矿质元素循环、防治植物病害及助力农业可持续发展提供保障。

1 植物促生菌的主要功能机制

PGPB 是一类能够通过活化氮、磷、钾等养分物质和合成植物激素的方式直接促进植物生长,或通过防治植物病害、提高植物抗逆性(干旱、高盐、重金属和有机物污染土壤)等方式间接促进植物生长的有益微生物,是农业和生态领域的重要研究对象(图 1)。主要包括假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、固氮菌属(*Azotobacter*)、根瘤菌属(*Rhizobium*)、沙雷氏菌属(*Serratia*)、产碱菌属(*Alcaligenes*)、节杆菌属(*Arthrobacter*)、伯克霍尔德菌属(*Burkholderia*)和克雷伯氏菌属(*Klebsiella*)等[6-7]。

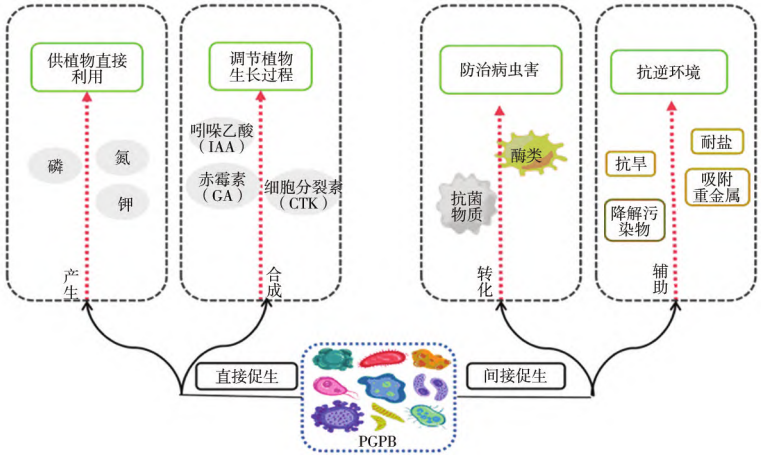


图 1 植物促生菌的功能机制

Fig. 1 The functional mechanism of plant growth-promoting bacteria

1.1 PGPB 促进植物对营养元素的吸收

PGPB 能够将土壤及大气中的矿质养分转化为植物可吸收的形态,如氮、磷、钾等。其中,固氮菌通过代谢活动将大气中的氮气转化为含氮化合物,除满足自身需求外,部分以无机或简单有机氮形式释放到环境中,供植物吸收利用。巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)N3 可借助氨化作用推动有机氮转变为无机氮,魏志敏等通过接种该菌株显著增加二月兰(*Orychophragmus violaceus*)地上部的氮含量[8]。溶磷菌(phosphate-sol-

ubilizing bacteria,PSB)通过将土壤中难以溶解的磷转化为可供植物吸收的形式,有效提高作物对磷的利用能力,PSB 通过分泌多种有机酸(柠檬酸、草酸、琥珀酸等)、酶类(磷酸酶、肌醇六磷酸酶等)以及离子螯合剂(铁载体)等物质,也可增加土壤可吸收利用的磷元素含量,为作物生长提供营养[9]。陈佳怡等[10]从水稻根际土壤中筛选得到的绿针假单胞菌(*Pseudomonas chlororaphis*)1.49具有高效溶磷能力,溶磷量可达 109 mg/L。解钾菌(potassium-solubilizing bacteria,KSB)通过酸化作用降低土壤的 pH 值,螯合矿物的钾离子,并通过离子交换置换矿物中的钾元素,以及络合反应,分解有机质生成可溶性钾化合物,进而将硅酸盐矿物的难溶性钾转变为可供植物吸收的有效钾[6]。Zhao 等[11]对土壤施加蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*) K2 后土壤速效钾含量提升 28.4 mg/kg。

1.2 PGPB 合成植物激素促进植物生长

PGPB 可以合成多种植物激素,如生长素(indole-3-acetic acid,IAA)、细胞分裂素(cytokinin,CTK)和赤霉素(gibberellin,GA)。植物激素通过调节细胞的分裂、伸长和分化影响植物发芽、生根、开花和结果等生理过程,平衡植物不同阶段的生长发育,缓解环境胁迫对植物生长的不利影响[12]。恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*) FA-56 通过代谢合成的 IAA 促进番茄植株细胞伸长,刺激形成层细胞分裂,促进维管组织分化等,显著提高了番茄植株的株高、干重和番茄产量[13];荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) G20-18 通过产生 CTK 调节植物的生理活动[14],如促进腋芽分叉、缓解顶端优势、调节根分生细胞生成和侧根生长等,协调植物的整体发育过程;解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*) RWL-1 通过刺激植物根茎组织的内源性 GA 分泌,促进水稻生长[15]。

1.3 PGPB 防治植物病害

PGPB 能够合成多种抗菌代谢物,如脂肽类(表面活性素、伊枯草菌素、芬荠素)和聚酮类,这些物质能破坏病原菌的细胞膜,导致细胞内容物泄漏,进而抑制或杀死病原菌;PGPB 还可分泌细胞降解酶,如几丁质酶、β-1,3-葡聚糖酶等,降解病原菌细胞壁,破坏其结构,抑制其生长[16]。PGPB通过在植物根际、根表和叶面等部位迅速繁殖,抢占病原菌的营养和空间,从而抑制病原菌的繁殖,激活植物的系统抗性,增强植物对病原菌的防御能力[17]。PGPB 对镰刀菌枯萎病(*Fusarium* wilt)、丝核菌根腐病(*Rhizoctonia* root rot)和青枯病(*Bacterial* wilt)等多种土传性植物病害均能起到有效的防控作用[18]。

1.4 PGPB 提高植物抗逆性

PGPB 产生的 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate, ACC)脱氨酶、IAA、CTK、GA 及胞外聚合物(extracellular polymeric substances,EPS)等可增强植物抗逆性[19],如当植物面临干旱胁迫时,PGPB 可通过分泌 ACC 脱氨酶分解植物体内的 ACC 合成酶,减少乙烯(ethylene, ET)的生成,有助于植物更好地应对干旱环境的压力[20];在盐碱环境中,PGPB 通过产生渗透保护剂、EPS 和挥发性有机化合物等方式增强植物耐盐能力[21]。PGPB 通过缓解重金属胁迫、降解有机污染物间接实现植物促生作用,如苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)通过静电吸引和络合配位等作用有效吸附铜和镉[22];假单胞菌属(*Pseudomonas* sp.) WBC-3 通过酶促反应将有机污染物甲基对硫磷(parathion-methyl,MP)催化降解为二氧化碳和水等小分子无毒无害化合物[23]。

2 植物促生菌的定殖

定殖是指 PGPB 在宿主植物的特定部位(根际、根表、根内和叶际等)长期生存并大量繁殖,与植物形成稳定的共生系统的过程(图 2)。定殖是 PGPB 发挥促生作用的基础,只有成功定殖,PGPB 才能与植物建立密切的互作关系。而PGPB的定殖是时间和空间动态变化的过程,利用定殖检测技术能动态追踪 PGPB 定殖状况,实时监测 PGPB 的分布和数量变化,更好地理解 PGPB 与植物之间的互作机制,优化其应用效果。目前常用的检测方法包括实时荧光定量法、基因标记法、高通量测序法和抗生素检测法等[19],这些检测方法能够提供高分辨率的时空信息,有助于揭示不同环境条件下 PGPB 的定殖规律(表 1)。

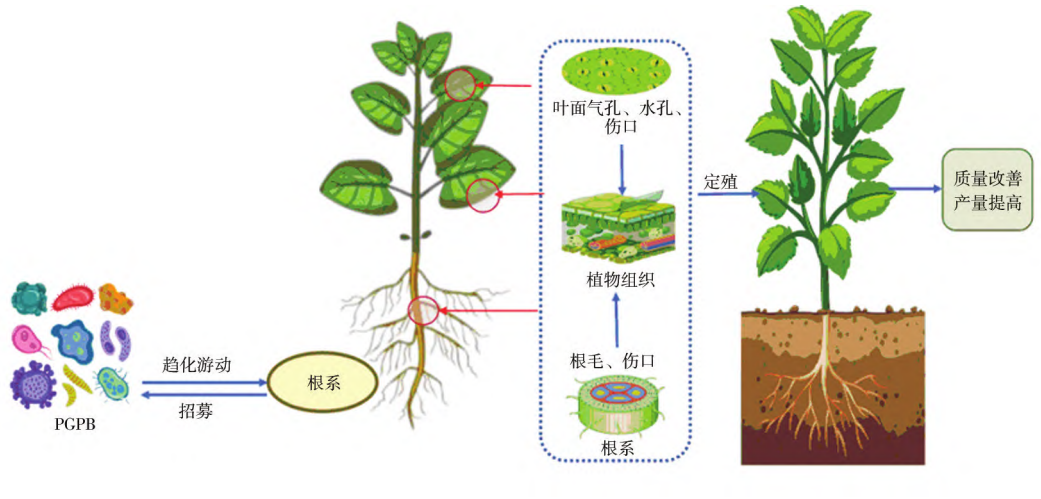


图 2 植物促生菌的定殖过程

Fig. 2 Colonization process of plant growth-promoting bacteria

表 1 植物促生菌定殖检测方法

Table 1 Detection methods for the colonization of plant growth-promoting bacteria

方法	描述	关键技术/工具	参考文献
实时荧光定量 PCR 法	通过特异性基因片段扩增定量检测目标菌株	SYBR 染料法、TaqMan 探针法	[36-37]
基因标记法	利用报告基因标记菌株，显微镜观察定殖情况	GFP 标记基因	[39-41]
高通量测序法	分析菌群结构及丰度，确认目标菌株定殖	16S rRNA 基因测序、宏基因测序	[43-44]
抗生素标记法	筛选抗性菌株，通过抗性平板检测定殖量	利福平抗生素	[46-47]

2.1 PGPB 定殖途径

PGPB 受到宿主植物的选择性招募，经由趋化受体蛋白（methyl-accepting chemotaxis protein，MCP）对植物特定根系分泌物的识别而产生趋化作用，氨基酸及特定糖类均为引起微生物趋化的常见化学诱导因素[24]，微生物经由菌毛或鞭毛向植物根际趋化游动，在根系周围土壤中繁殖后，通过鞭毛、菌毛等菌体表面结构与植物根部表面结合形成初步黏附，黏附于植物根表的 PGPB集聚并增殖形成微型菌落，同时分泌胞外多糖等物质增强与根系的黏附效果。在这个阶段，PGPB 通过构建生物膜完成表面定殖。随着菌体的繁殖，完成构建复杂且稳定的三维膜状结构（生物膜），成熟生物膜的形成表明 PGPB 于宿主植物根际和根表实现稳定定殖，并逐步实现促生功能[25]。如假单胞菌属（*Pseudomonas* sp.）XG11 在小麦根际、根表成功定殖后，小麦发芽率、株高及过氧化酶活性大幅提高，进而促进小麦幼苗的生长发育[26]。部分定殖于根际或根表的 PGPB 通过根系创口或根毛等自然通道进入根内，或通过分泌纤维素酶、半纤维素酶、果胶酶等破坏植物细胞壁，主动从根毛和侧根侵入，PGPB依次穿越植物的皮层、内皮层及中柱进入木质部导管，并通过鞭毛或蒸腾拉力突破多个生理屏障，最终达成由根部转移至地上部的迁移和定殖[27]。如蜡样芽孢杆菌（*Bacillus cereus*）0-9 由小麦根表侵入根部，并迁移至叶柄、叶脉区域定殖[28]。

PGPB 主要通过附着实现叶际定殖[29]。PGPB通过表面结构（鞭毛、菌毛）或与叶片蜡质层结合，并分泌表面活性素（Surfactin）等物质降低叶片表面张力，促进微生物扩散和吸附，通过形成三维生物膜完成稳定定殖并发挥促生作用[30]。如荧光假单胞菌 CZ 可定殖烟草叶片，促进烟草植株生长，抑制烟草花叶病毒（tobacco mosaic virus，TMV）繁殖[31]。部分叶表附生的 PGPB 通过气孔、水孔或伤口进入叶片质外体，并向内皮层迁移并繁殖，或分泌微量纤维素水解酶，主动侵入叶片组织，随后向茎干及根部迁移[32]。

通过上述途径，PGPB 能够迅速且大量地富集于植物各部位，植物分泌物为 PGPB 提供了生存所需的条件，PGPB 自身活动也发挥促生作

用[33]。植物微生物组并非全部源自植物生长过程中与外部环境的接触,部分植物微生物组源于植物亲代与子代间的纵向传播[34],通过繁殖器官(主要指种子)传播可提高母本选择性传递有益 PGPE 的概率,确保 PGPE 长期定殖种子内部,参与植物微生物组的早期建立,影响植物体早期发育[35]。

2.2 PGPB 定殖检测方法

实时荧光定量 PCR 法(quantitative real-time PCR,qRT-PCR)是结合分类学特异性与 DNA 拷贝数的精确测定,可在微量样品中实现 DNA 定量分析的方法。该方法针对目标菌株的特异性基因序列设计特定引物并进行扩增。扩增过程中会实时监测荧光信号,当荧光强度达到预设阈值时,系统记录循环数并计算目标片段拷贝数。通过标准曲线,可进一步换算得到 PGPB 的定量结果。qRT-PCR 技术具有高灵敏度和特异性,广泛应用于微生物定量研究[36]。qRT-PCR 技术主要包括 DNA 染料法和荧光探针法。DNA 染料法利用荧光染料(如 SYBR)非特异性结合扩增产物,通过荧光强度反映产物积累量;荧光探针法采用标记荧光基团的寡核苷酸探针(如 TaqMan 探针)特异性检测扩增产物,两种方法均可用于定量分析定殖菌的数量[37]。Liu 等[38]通过 qPCR-PCR 检测荧光假单胞菌成功定殖在烟草根际的数量为 1.92×10^6 CFU/g,根内的数量为 3.48×10^5 CFU/g。

基因标记法是将含有报告基因的载体导入目标 pGPB 中,待报告基因稳定表达后,通过标记菌株产生的特定表型(如荧光、色素等)与非目标菌株进行区分的方法。常用的报告基因包括绿色荧光蛋白(green fluorescent protein,GFP)、生化显色基因(如 *lacZ*、*gus*)以及生物发光酶基因等。其中,GFP 基因因其高灵敏度和稳定性,成为最理想的标记基因[39]。利用基因标记法将 GFP 基因导入 PGPB,在黑暗环境下使用长波紫外灯或蓝光照射菌体,使菌体呈绿色荧光,达到标记菌株的目的[40]。使用显微镜并搭配适配滤光片,可对目标组织或细胞进行镜检,直接观察并记录菌株的定殖情况,实现直观清晰的监测[41]。Yang 等[42]利用 GFP 标记系统成功对枯草芽孢杆菌(*Bacillus Subtilis*)262XY2 进行标记,利用荧光拍照技术测算出该菌株在宿主植物各部位定殖量分别为根际 1.63×10^5 CFU/g、根表 1.31×10^5 CFU/g。

高通量测序是通过对宿主植物组织进行测序,结合定性与定量分析获取样本菌群结构信息,包括菌种组成及其丰度分布的技术。分析菌种组成可判断目标菌株是否成功定殖,丰度数据可反映其定殖水平[43]。该技术主要包括 16S rRNA 基因测序和宏基因组测序两种方法,前者用于提取目标菌属的基因序列信息,后者可获取宿主组织的完整基因组数据。将测序结果与目标菌株的基因序列进行比对,可以准确分析其在植物组织中的定殖情况和分布特点[44]。庞杰等[45]采用高通量测序技术对植物组织微生物群落进行分析,结果表明红苍白草螺菌(*Herbaspirllum rubrisubalbicans*)R-13在龙葵根部成功定殖,与空白对照组(CK)相比,根部草螺菌属(*Herbaspirillum*)的相对丰度显著提升了 202%。

抗生素标记是通过菌株自身抗性或人工诱变,筛选出高抗抗生素的 PGPB 突变菌株,以进行定殖检测的方法[46],常用的抗生素包括利福平、卡那霉素、氨苄青霉素、链霉素、腐霉利、四环素和青霉素等[47]。实际应用中,使用利福平筛选的菌株突变体子代能稳定保持抗性,且菌株重要特性不易改变和丧失,为最常用的抗生素标记方法[48]。王雪等[49]从含利福平抗性平板上得到的标记菌株解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)FS6 的定殖试验结果表明,标记菌株均在人参植株各个部位定殖,定殖量分别为根表 2.4×10^3 CFU/g、根内 1.4×10^3 CFU/g、叶际 1.0×10^3 CFU/g。

3 植物促生菌定殖效率影响因素

PGPB 的定殖效率受多种因素影响,主要包括自身特性、宿主植物的调控、微生物间相互作用等生物因素以及土壤理化性质、叶际环境等非生物因素。PGPB 自身特性是其能够成功定殖的基础,宿主植物通过主动招募与防御调控的双重机制对 PGPB 的定殖产生影响,微生物间通过资源竞争、协同互惠、拮抗作用塑造 PGPB 的定殖动态;非生物环境因素如温度、pH、土壤类型及叶际环境条件对 PGPB 定殖效率具有显著调控作用(图 3)。

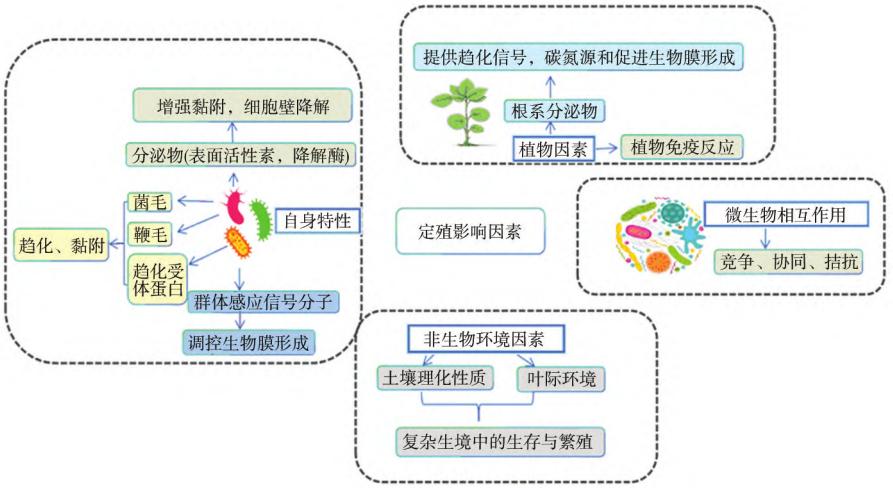


图 3 植物促生菌定殖效率影响因素

Fig. 3 Influencing factors of the colonization efficiency of plant growth-promoting bacteria

3.1 PGPB 自身特性

PGPB 的菌毛和鞭毛可使 PGPB 从远距离(大于 150 nm)移动至接近植物根际,如荧光假单胞菌 SBW25 借助鞭毛运动,以泳动、群游和蹭动等方式向莴苣根际趋化游动[50]。PGPB 的鞭毛、菌毛也影响其黏附过程,PGPB 利用鞭毛、菌毛蛋白作为黏附蛋白实现在宿主植物根表或叶面的黏附。Huang 等[25]研究发现贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)SQR9 通过鞭毛蛋白基因 *fliM* 实现黏附,当基因 *fliM* 发生突变时,其在植物根表的定殖能力显著下降。PGPB 细胞表面的趋化受体蛋白 MCP 能够感知并调控根际趋化物的响应。这些受体特异性识别并结合特定配体,通过跨膜传递趋化信号,随后趋化信号通路中的核心信号传导蛋白 CheA 组氨酸激酶(cheA histidine kinase,CheA)发生磷酸化,与鞭毛协同作用驱动 PGPB 向植物根际趋化游动并实现定殖[51]。Allsrd-Massicotte 等[52]研究发现,枯草芽孢杆菌 NCIB3610 的趋化受体蛋白 McpB 和 McpC 能够识别拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)根系分泌物中的信号分子,促进其在根际的高效定殖。而 CheA 突变体由于趋化功能受损,其定殖效率较野生型显著降低。

PGPB 分泌物(表面活性素和细胞壁溶解酶等)也会影响其定殖。表面活性素主要影响PGPB 对叶片表面的黏附,何朋杰等[53]研究发现,表面活性素能降低大白菜叶片表面张力,增强 PGPB 对叶片的黏附效率。与正常菌株相比,表面活性素缺陷突变体枯草芽孢杆菌 XF-1-Δ*srfA* 对大白菜叶片的黏附效率下降约 80%。细胞壁降解酶(纤维素酶、半纤维素酶、果胶酶、多聚半乳糖酶和木质素降解酶等)则影响 PGPB 的植物内生定殖,如内生固氮菌属(*Azoarcus* sp.)BH72 存在编码纤维素酶和多聚半乳糖酶等细胞壁降解酶基因,在其内生定殖过程中,相关降解酶基因转录水平显著上调,内生定殖效率增加[54]。

PGPB 群体感应(quorum sensing,QS)信号分子主要包含 N-酰基高丝氨酸内酯化合物(acylated homoserine lactones,AHLs)类、寡肽(oligopeprides,AIPs)类、自体诱导子-2(ruranosyl borate diester,AI-2)类等,PGPB 会在生理代谢过程中持续向周围环境释放信号分子。菌群密度上升使信号分子缓慢聚集,其浓度达临界值时通过受体结合的方式激活特定基因表达,进而主导菌群的多种生理功效,如生物膜的形成[55-56]。自然条件下生物膜的构建是 PGPB 生存的根本策略,与悬浮单一微生物相比,生物膜创造了一个稳定的生态位。PGPB 形成的三维生物膜附着于根际土壤、根表和叶际,通过增强群落微生物的代谢能力增加复杂环境下 PGPB 的存活率,促使 PGPB 在宿主的有效定殖[57-58]。Altaf 等[59]研究发现,多株荧光假单胞菌中的 MW4 菌株具有较强的生物膜形成能力,该能力使其定殖效率显著提升。Xiong 等[60]研究显示,贝莱斯芽孢杆菌 SQR9 产生的 QS

信号分子 AI-2 调控菌株 SQR9 生物膜生成和细胞运动,敲除 AI-2 合成酶编码基因 *luxS* 后,AI-2 的生成被截断,其定殖能力显著降低。植物还可影响 PGPB 群体感应,一些植物已被证明可产生影响 QS 信号分子活性的物质,如豆科植物释放的黄酮类化合物可增强根瘤菌 AHL 基因的表达[61]。

3.2 植物的根系分泌物与植物免疫反应

PGPB 受到宿主植物选择性招募后,逐渐向多样性更低、特化程度更高的方向发展[62],PGPB 的定殖效率受植物的根系分泌物和植物免疫反应等影响[63-64]。植物根系分泌物主要影响 PGPB 在根系的定殖,根系分泌物中含有的特定信号物质(如氨基酸、低分子有机酸、糖类、酚类等)可影响 PGPB 定殖[65]。PGPB 通过感受根系分泌的信号物质并向根际游动形成稳定生物膜,这些小分子物质可作为 PGPB 生长代谢所必需的碳氮源,进而形成宿主特异性的微生物群落。Gao 等[66]发现西瓜根系分泌物中大多数物质可不同程度地促进 PGPB 的趋化反应和生物膜的形成,其中苯甲酸诱导趋化反应最强,富马酸和谷氨酸对菌株生物膜的形成促进效应最大,多种信号物质共同作用促进 PGPB 的定殖;Sampedro 等[67]研究发现在盐角草(*Salicornia europaea*)根系分泌物的趋化作用下,安蒂卡盐单胞菌(*Halomonas anticariensis*)FP35 向植物根系游动并形成生物膜;类黄酮柚皮素(flavonoid naringenin)可显著促进巴西固氮螺菌(*Azospirillus brasilense*)在小麦根际定殖[68]。植物根系分泌物可直接作用于 PGPB,PGPB也能影响植物代谢并改变其根系分泌物组分。如 Liu 等[69]发现贝莱斯芽孢杆菌 SQR9 可系统性诱导黄瓜分泌色氨酸,并以其为底物合成 IAA,促进根系发育和根际养分吸收;黄瓜根系分泌物中的 D-半乳糖诱导菌株SQR9 向根系游动并形成生物膜,随着根际D-半乳糖浓度的增加,SQR9 的根定殖效率也显著增加。

当植物面对外来 PGPB 时,其免疫系统通过模式识别受体(pattern recognition receptors, PRRs)识别微生物相关分子模式(microbe-associated molecular patterns, MAMPs),如几丁质、肽聚糖等,触发基础免疫反应(mamp-triggered immunity,MTI),激活防御信号,包括活性氧(reactive oxygen species,ROS)的生成[70],以及水杨酸(salicylic acid,SA)、茉莉酸(jasmonic acid,JA)和 ET 等激素的变化,从而影响 PGPB 的定殖过程。部分 PGPB 如丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*),通过 3 型分泌系统(type Ⅲ secretion system,T3SS)分泌效应蛋白,直接干扰植物对微生物相关分子模式(MAMPs)的识别,从而抑制免疫反应[71]。此外,PGPB 可通过激活 JA/ET 信号通路,抑制 SA 介导的抗病反应,营造有利于定殖的微环境。例如,根瘤菌和菌根真菌通过抑制宿主 SA 防御反应,促进其在植物根部的成功定殖[72]。

3.3 微生物之间的相互作用

植物各部位微生物数量庞大且种类繁多,因此微生物间通过协作、竞争、拮抗等相互作用控制群落发展[73]。当微生物间资源竞争(空间、养分)较为激烈时,微生物之间相互排斥导致定殖效率降低。早期研究表明,在与其他土壤根际微生物竞争的环境中,荧光假单胞菌 MelRC2-Rif 对番茄植株的定殖能力显著下降[74]。微生物对资源的利用还存在互补性,由于单一物种无法充分利用所有可用资源,微生物群落中的不同物种能够分工协作,各自利用不同的资源[75]。互补性让群落整体更高效地利用资源,相较单一物种,生产力更高,代谢能力更强,促使植物招募更多微生物种群,进而增强 PGPB 的植物促生效应[76],微生物则凭借协同作用实现营养互供,互补的代谢网络进一步提升定殖稳固性,水稻叶际土著微生物群与 Pedraza 等[77]接种的固氮螺菌属(*Azospirillum* sp.)通过互补作用获得更多氮源营养物,共同促使水稻增产。而微生物的拮抗作用主要体现在 PGPB 与病原菌方面,如枯草芽孢杆菌可显著抑制青枯雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)的生长与增殖,有效降低植物青枯病的发病率[78]。

3.4 非生物环境因素

土壤理化性质(温度、pH 和土壤类型与结构等)显著影响植物根系 PGPB 的生命活动,进而影响 PGPB 的定殖效率。Loper 等[79]研究表明低温环境能一定程度促进 PGPB 的定殖,假单胞菌定殖马铃薯根际的最适温度为 12 ~ 18 ℃,而菌株生长的最适温度为 28 ~ 30 ℃,表明低温下马铃薯根际的土著微生物与假单胞菌的竞争变弱,利于假

单胞菌定殖,同时植物生长放缓,这也为根际微生物创造更充分的定殖机会。环境 pH 通过影响 PGPB 的生长速率、生存活力、运动表现及生物膜的形成,进而影响定殖效率。研究表明 pH 6 ~ 8 对微生物的生长与生存最为适宜。艾孜买提·阿不力孜等[80]研究显示中性或弱碱性环境下解淀粉芽孢杆菌 TR2 涌动能力较强,可形成较为优质的生物膜,利于菌株定殖。不同类型的土壤,其有机质含量、密度等性质差异显著,质地良好、肥沃的土壤所含有机物的种类和数量较多,对 PGPB 的定殖较为有利。Afzal 等[81]通过在不同土壤类型(沙质、壤土和粘土)中培育意大利黑麦草(*Lolium perenne*),并在其根际和茎内接种假单胞菌属 ITRI53,研究其存活率、基因丰度和分解代谢基因表达影响时发现,壤土中菌株定殖量最高,沙质土壤中定殖量最低,土壤孔隙为 PGPB 提供较多的保护位点可能是 PGPB 定殖效率更高的原因之一[82]。

相较于根际环境,叶际环境对微生物的生存更为严苛。叶表疏水性蜡质层抑制了水分蒸发,减少了代谢物的外渗,导致营养物质相对匮乏。此外,叶际微生物直接暴露于大气中,易受温度波动、降水变化及紫外线辐射等因素影响,这些因素均对 PGPB 的生存构成巨大挑战。叶际微生物具有不同温度偏好,呈现出一定规律,如刘伟妍[83]研究发现随着温度升高,矮大叶藻(*Zostera japonica*)叶际可培养细菌数量均呈现先增加后降低的趋势。叶片长期暴露于 UVA 和 UVB 紫外辐射环境,会造成核酸和蛋白的交联破裂,破坏核酸的生物活性,对菌体有直接的杀伤能力,导致定殖能力下降。Herrmann 等[84]研究发现,河漫滩阔叶林中,不同树种的叶际细菌的多样性和丰度于垂直梯度上均呈现下降趋势,与冠层中部、底部相比,顶部由于长期暴露于紫外线辐射环境,细菌丰富最低。降雨会冲刷植物体表的聚合体,稀释信号分子,导致一部分微生物被雨水冲刷,不利于 PGPB在叶际的定殖[85]。岑浴[86]研究发现降雨使茶树叶际多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*)总菌数大幅度下降。

4 提高植物促生菌定殖效率的方法

PGPB 定殖效率可影响其发挥植物促生和抗逆等能力,如何提高 PGPB 定殖效率,需依据影响其定殖的关键因素制定相应的优化策略。首先,基因工程技术的突破为定向改造菌株提供了可能,通过全基因组测序解析功能基因,结合 CRISPR-Cas9 等工具增强表达关键基因(趋化相关基因、生物膜形成调控基因等),显著提升PGPB 的定殖能力;第二,外源添加植物根系分泌物(蔗糖、有机酸和酚类物质)模拟自然微环境,通过提供 PGPB 碳源、诱导其趋化运动、刺激其生物膜形成等,有效提高 PGPB 的定殖效率;第三,利用载体固定化技术(包埋法和吸附法)通过无机、有机或复合载体(生物炭、海藻酸盐)保护 PGPB 免受环境胁迫,提升 PGPB 在复杂生境中的存活率与稳定性;最后,基于微生物互作网络构建合成菌群,通过功能互补或协同作用优化群落结构,打造更有优势的生存空间,提高 PGPB 定殖效率。

4.1 基因工程改造菌株

随着全基因组测序技术的进步,PGPB 的基因组结构及其功能被深入解析。例如,通过对枯草芽孢杆菌 MBI 600 进行全基因组测序和注释,发现多种与趋化运动相关的基因(*flic* 和 *mcp*)及表面活性素的合成基因 *srf*[87];对食二氮葡糖酸醋杆菌(*Gluconacetobacter diazotrophicus*)全基因组的测序和注释中发现其存在编码超氧化物歧化酶和谷胱甘肽还原酶等 ROS 解毒基因以及编码纤维素酶和多聚半乳糖酶等细胞壁降解酶基因[88],进一步阐释了 PGPB 定殖的分子基础,为筛选具有较强定殖能力的菌株提供依据。

全基因组测序技术的突破为微生物工程提供了精准的基因组图谱,可系统解析目标菌株的基因调控网络与代谢路径,通过 CRISPR-Cas9 等基因编辑工具构建高性能工程菌株,进而提高微生物定殖效率。如徐越[89]将趋化受体蛋白 mcpA 基因克隆至表达载体(pET28a),转化至膜蛋白优化宿主菌大肠埃希菌(*Escherchia coli*)C43,在优化诱导条件并验证其膜定位及趋化功能后,最终构建出趋化受体蛋白 mcpA 过量表达菌株 SQR9-OM。与野生型 SQR9 相比,突变体对黄瓜植株的定殖量显著增加。Xiong 等[90]通过敲除基因 *sinR*,减弱对形成胞外多糖相关基因的转录抑制,获得了生物膜过表达菌株解淀粉芽孢杆菌 P29Δ*sinR*,其在生菜植株上的定殖量显著提高。

Ge 等[91]通过敲除 *ywcC* 基因(其编码和 YwcC 蛋白可抑制 SlrA 蛋白的活性,而 SlrA 会抑制 *sinR* 基因的表达)获得生物膜高产突变菌株枯草芽孢杆菌突变株 B12Δ*ywcC*,其在白菜植株上的定殖量显著增加。

4.2 外源添加根系分泌物

植物根系分泌物通过提供营养物质(碳源、氨基酸等)、介导种内和种间通讯、诱导趋化性和调节生物膜形成等方式为 PGPB 创造有利的微环境。因此外源添加植物根系分泌物可作为提高定殖效率的手段。蔗糖作为根系分泌物广泛存在于光合植物中。Tian 等[92]在番茄根标添加外源蔗糖显著提高枯草芽孢杆菌的定殖效率,蔗糖可诱导 PGPB 进行趋化游动并为其提供营养,刺激胞外聚合果聚糖的合成与表面活性素的产生以及促进细胞超鞭毛形成;同时,促使 PGPB 加速形成三维生物膜,实现定殖效率的提高。根系分泌的低分子有机酸类物质(柠檬酸、酚类化合物)通过增强解淀粉芽孢杆菌 SQYUV162 和枯草芽孢杆菌 B2 的成膜能力提高定殖效率[93]。此外,从植物中提取的低分子活性物质可调控生物膜形成、促进碳水化合物代谢相关基因的表达,促进 PGPB 定殖。Chu 等[94]在添加浒苔(*Ulva prolifera*)提取的低分子活性物质浒苔多糖(ulva prolifera polysaccharide,UPP)后,发现解淀粉芽孢杆菌 Cas02 的碳水化合物转运能力和代谢相关基因的表达显著上调,表明 UPP 可作为胞外多糖基质合成的碳源,促进 PGPB 生物膜的形成,显著增加其定殖效率。

4.3 载体固定 PGPB

土壤和叶际是一个异质的和不可预测的环境,由于 PGPB 在土壤和叶际易受各种生物和非生物因素的影响,菌落密度逐渐下降,导致其对宿主植物的定殖效率降低,无法达到预期的促生效果。固定化微生物技术可作为解决这一问题的有效途径。

微生物固定化是指将微生物与载体材料结合,使其限制在聚合基质表面或内部,从而模拟自然界生物膜的技术,包括吸附法、包埋法、交联法和共价结合法等[95]。吸附法操作简便,成本低廉,可反复利用且传质性能好[96];包埋法操作简便,可同时固定多种微生物或载体,使微生物保持较高活性[97];交联法和共价结合法操作复杂,成本高,反应条件苛刻,微生物易失活[98]。因此包埋法和吸附法在实际应用中更为常见。广泛运用的固定化载体主要分为无机、有机及复合载体。无机载体(如活性炭、生物炭、硅藻土、高岭土、煤渣、多孔陶瓷等材料)依靠自身多孔特性吸附微生物;有机载体分为天然高分子材料(如海藻酸盐、琼脂、明胶、纤维素等类型)和合成高分子材料(如聚乙烯醇、聚丙烯铵、壳聚糖、聚氨酯泡沫)[99]。针对单一载体的局限性,通过结合有机载体和无机载体打造出的复合载体功能全面,能更好地提高微生物固定化效率[100]。

固定化微生物具有密度大、状态稳定、抗干扰等优点[101],增加 PGPB 在不同环境的留存概率可增强 PGPB 对宿主植物的定殖效率。张婉莹[102]通过生物炭将假单胞菌属(*Pseudomonas* sp.) NK3 固定在番茄植株后,菌株 NK3 定殖量显著高于游离菌;周宁[39]通过包埋法将解淀粉芽孢杆菌 BJW-1 固定于海藻酸钠中,与游离菌相比固定化菌株田间定殖效率显著提升;Saberi-Rise 等[103]借助新型复合载体海藻酸钠-膨润土复合钛纳米粒子固定枯草芽孢杆菌 Vru1,显著提高了大豆菌株的定殖效率。

4.4 构建合成菌群

合成菌群(synthetic microbial community)依据生态学与合成生物学理论构建,通过将两种或多种已知微生物按特定比例组合,在可控环境中建立共培养体系,由于微生物之间存在协作、竞争、拮抗等相互作用,因此构建合理的合成菌群能够发挥增效作用[104]。合成群落的构建通常在获得纯培养菌株后,对菌株的功能进行深入分析,根据全基因组测序分析、微生物互作网络分析以及利用全基因组关联研究(genome-wide association study,GWAS)和数量性状基因座(quantitative trait locus,QTLs)等方法分析微生物与植物表型之间的相关性,通过人工挑选菌株并确定混合比例,根据功能互补或者功能增强等方式组建合成群落[105]。

与单一菌群相比,合成菌群能适应更复杂的生存环境,微生物之间的相互作用和与植物的互作也朝着更积极的方向发展,对宿主植物的定殖

能力更强。Wang 等[106]对黑松幼苗共同接种短小芽孢杆菌(*Bacillus pumilus*)HR10 和外生菌根真菌,这两种协同互作的 PGPB 构建最简易的合成菌群,显著增强了菌株 HR10 的定殖效率;喻希[107]通过亲和性、生物膜、平板对峙及温室灌菌试验,初步明确了菌株间的相互作用及防控效果,筛选出相容性好且防效稳定的合成菌群 LPA(荧光假单胞菌 *P. fluorescens*LSW-4 + 高地芽孢杆菌属 *Bacillus* sp. P29 + 假蕈状芽孢杆菌 *Bacillus mycoides* A44),与单株菌相比,合成菌群 LPA 能显著增加各菌株对烟草植株的定殖效率;吴勇[108]从 69 株根际核心菌株中构建了大豆不同生长阶段(0、1、3、5、7 周)的合成菌群(W0、W1、W3、W5、W7),通过 16S rRNA 多样性定量分析,比较了合成菌群与单一菌株的定殖能力。结果表明,各合成菌群对大豆植株的定殖效率显著高于单一菌株。

5 展 望

PGPB 种类繁多且功能多样,在植物的健康生长方面发挥关键作用,在替代传统化学肥料和农药方面展现出良好的应用前景,已成为农业微生物领域的研究热点[109],深入探究 PGPB 不仅具有重要的科学价值,还为促进绿色农业发展提供了一种新的技术手段[110]。未来的研究应集中在探索提高 PGPB 定殖效率的方法方面,以提升其应用效果。一方面,需综合研究植物-微生物-环境的互作机制,解析 PGPB 的定殖过程及其影响因子,从植物-微生物这一角度阐明 PGPB 与宿主植物的特异性识别机制,包括植物根系分泌物的化学信号引导途径、菌群趋化运动的调控网络构成以及定殖位点生物膜形成的分子基础,全面解析外界环境对菌株定殖动态的协同调控效果。另一方面,根据影响因素针对性地研究提高定殖效率的方法,深入剖析 PGPB 基因组中与定殖相关的关键基因,利用 CRISPR-Cas9 等工具定向改造菌株,增强其环境适应性和定殖能力;解析植物根系分泌物成分及其对 PGPB 趋化行为的调控作用,通过筛选高效诱导剂开发外源添加技术,研发复合载体材料,优化载体释放机制,提高 PGPB 在复杂环境中的存活率和稳定性,基于植物-微生物互作网络分析,构建功能互补的合成菌群,增强群落稳定性和协同效应,研究合成菌群在田间复杂环境中的动态变化,评估其对作物生长的长期影响。未来在结合微生物学、植物学、材料学等多学科的基础上,采取针对性策略,根据作物种类及环境条件等因素实现 PGPB 精准施用,推动 PGPB 从实验室研究向田间应用的转化,这对实现农业可持续发展具有重要意义。

参考文献:

[1] Brown LR. World population growth, soil erosion, and food security[J]. Science, 1981, 214(4524): 995-1002.

[2] 万金琳, 穆红梅, 谢雨淳, 等. 南极低温植物促生菌筛选及促生功能评价[J]. 微生物学通报, 2025,52(6):2652-2665.

[3] 靳丰源. 植物促生细菌的筛选及其联合黑液促进紫花苜蓿生长的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2024.

[4] Hegde GM, Malligawad LH, Sreenivasa MN, et al. Role of plant growth promoting microbes in the control of fungal foliar diseases of tomato under protected cultivation[J]. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 2022, 32(1): 105.

[5] Dong X, Tu C, Xie Z, et al. The genome of *Bacillus velezensis* SC60 provides evidence for its plant probiotic effects[J]. Microorganisms, 2022, 10(4): 767.

[6] 马莹, 曹梦圆, 石孝均, 等. 植物促生菌的功能及在可持续农业中的应用[J]. 土壤学报, 2023, 60(6): 1555-1568.

[7] Ahmad F, Ahmad I, Khan MS. Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities[J]. Microbiological Research, 2008, 163(2): 173-181.

[8] 魏志敏, 孙斌, 方成, 等. 固氮芽孢杆菌 N3 的筛选鉴定及其对二月兰的促生效果[J]. 土壤, 2021, 53(1): 64-71.

[9] Ducousso-Detrez A, Lahrach Z, Fontaine J, et al. Cultural techniques capture diverse phosphate-solubilizing bacteria in rock phosphate-enriched habitats[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1280848.

[10] 陈佳怡, 徐晶秀, 陈紫茵, 等. 两株根际高效溶磷菌的筛选、鉴定和溶磷特性[J]. 草业科学, 2020, 37(10): 1979-1985.

[11] Zhao SX, Deng QS, Jiang CY, et al. Inoculation with potassium solubilizing bacteria and its effect on the medicinal characteristics of *Paris polyphylla* var. yunnanensis[J]. Agriculture-Basel, 2023, 13(1): 21.

[12] Ma H, Li P, Xiao N, et al. Poly-γ-glutamic acid promoted maize root development by affecting auxin signaling pathway and the abundance and diversity of rhizosphere microbial community[J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 521.

[13] Hernandez-Montiel LG, Chiquito-Contreras CJ, Murillo-Amador B, et al. Efficiency of two inoculation methods of *Pseudomonas putida* on growth and yield of tomato plants[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2017, 17(4): 1003-

1012.

[14] Großkinsky DK, Tafner R, Moreno MV, et al. Cytokinin production by *Pseudomonas fluorescens* G20-18 determines biocontrol activity against *Pseudomonas syringae* in Arabidopsis[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 23310.

[15] Shahzad R, Waqas M, Khan AL, et al. Seed-borne endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 produces gibberellins and regulates endogenous phytohormones of *Oryza sativa* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 106: 236-243.

[16] Triantafyllou A, Kamou N, Papadopoulou A, et al. Evaluation of the biocontrol potential of PGPB strains isolated from drought-tolerant tomatoes against fungal pathogens[J]. Journal of Plant Pathology, 2023, 105(3): 1013-1029.

[17] Fang H, Guo C, Mei X, et al. Light stress elicits soilborne disease suppression mediated by root-secreted flavonoids in *Panax notoginseng*[J]. Horticulture Research, 2024, 11(10): uhae213.

[18] Sain SK, Dewasi H, Singh A. Combined application of effective *Trichoderma*, *Pseudomonas* and *Arbuscular mycorrhiza* spp. reduced soil-borne diseases and boosted growth in cotton[J]. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 2023, 33(1): 94.

[19] 唐广宣, 何莉薇, 陈泳好, 等. 植物内生菌定殖检测技术及其应用[J]. 生物技术进展, 2023, 13(1): 55-64.

[20] 穆文强, 康慎敏, 李平兰. 根际促生菌对植物的生长促进作用及机制研究进展[J]. 生命科学, 2022, 34(2): 118-127.

[21] Kumar V, Raghuvanshi N, Pandey AK, et al. Role of halotolerant plant growth-promoting rhizobacteria in mitigating salinity stress: Recent advances and possibilities[J]. Agriculture-Basel, 2023, 13(1): 168.

[22] Bai X, Bol R, Chen H, et al. A meta-analysis on crop growth and heavy metals accumulation with PGPB inoculation in contaminated soils[J]. Journal of Hazardous Materials, 2024, 471: 134370.

[23] Wang L, Chi XQ, Zhang JJ, et al. Bioaugmentation of a methyl parathion contaminated soil with *Pseudomonas* sp. strain WBC-3[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2014, 87: 116-121.

[24] Solanki MK, Joshi NC, Singh PK, et al. From concept to reality: Transforming agriculture through innovative rhizosphere engineering for plant health and productivity[J]. Microbiological Research, 2024, 279: 127553.

[25] Huang R, Feng H, Xu Z, et al. Identification of adhesins in plant beneficial rhizobacteria *Bacillus velezensis* SQR9 and their effect on root colonization[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions ®, 2022, 35(1): 64-72.

[26] 李全芬, 张婷婷, 马磊. 羽毛针禾根部内生假单胞菌 XG11 在小麦上的定殖动态及促生效应[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(3): 219-224.

[27] 张妃, 冯乃宪, 宾慧, 等. 内生菌定殖、促生及降低作物有机污染的机理研究(Ⅰ):定殖与促生[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(8): 1619-1628.

[28] Huang Q, Liu H, Zhang J, et al. Production of extracellular amylase contributes to the colonization of *Bacillus cereus* 0-9 in wheat roots[J]. BMC Microbiology, 2022, 22(1): 205.

[29] Rilling JI, Acuña JJ, Nannipieri P, et al. Current opinion and perspectives on the methods for tracking and monitoring plant growth-promoting bacteria[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2019, 130: 205-219.

[30] Rangel LI, Leveau JHJ. Applied microbiology of the phyllosphere[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2024, 108(1): 211.

[31] 曲潇玲, 张俊英, 刘笑玮, 等. 荧光假单胞菌 CZ 菌株定殖及抗病毒活性研究[J]. 植物保护, 2020, 46(6): 14-21.

[32] Saimi A, Zhang Q, Liu Q, et al. Screening of endophytic antagonistic bacteria in wheat and evaluation of biocontrol potential against wheat stripe rust[J]. Plants-Basel, 2024, 13(10): 1366.

[33] Xiong YW, Li XW, Wang TT, et al. Root exudates-driven rhizosphere recruitment of the plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus flexus* KLBMP 4941 and its growth-promoting effect on the coastal halophyte *Limonium sinense* under salt stress[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 194: 110374.

[34] Schulz B, Boyle C. The endophytic continuum[J]. Mycological Research, 2005, 109(6): 661-686.

[35] Samreen T, Naveed M, Nazir MZ, et al. Seed associated bacterial and fungal endophytes: Diversity, life cycle, transmission, and application potential[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 168: 104191.

[36] Zhou J, Huang PW, Li X, et al. Generalist endophyte *Phomopsis liquidambaris* colonization of *Oryza sativa* L. promotes plant growth under nitrogen starvation[J]. Plant Molecular Biology, 2022, 109(6): 703-715.

[37] Lin Q, Di YP. Determination and quantification of bacterial virulent gene expression using quantitative real-time PCR[M]. Molecular toxicology protocols. New York, NY: Springer US, 2020: 177-193.

[38] Liu C, Lin H, Li B, et al. Endophyte *Pseudomonas putida* enhanced *Trifolium repens* L. growth and heavy metal uptake: A promising in-situ non-soil cover phytoremediation method of nonferrous metallic tailing[J]. Chemosphere, 2021, 272: 129816.

[39] 周宁. 大姜根际及内生益生菌的分离筛选与应用研究[D]. 济南: 齐鲁工业大学, 2017.

[40] Mullens A, Jamann TM. Colonization and movement of green fluorescent protein-labeled *Clavibacter nebraskensis* in maize[J]. Plant Disease, 2021, 105(5): 1422-1431.

[41] Bene L, Damjanovich L. When the complex makes it easy: Phasor plotting as a model independent representation of fluorescence decay in flow cytometry[J]. Cytometry, Part A, 2020, 97(12): 1211-1216.

[42] Yang C, Feng Z, Wang Y, et al. Identification and colonization dynamics of an antagonistic endophytic bacterium 262XY2′ against *Pseudomonas syringae* causing tomato leaf spot disease [J]. European Journal of Plant Pathology, 2021, 161(1): 233-245.

[43] Ziarovska J, Medo J, Kysel M, et al. Endophytic bacterial microbiome diversity in early developmental stage plant tissues of wheat varieties[J]. Plants-Basel, 2020, 9(2): 266.

[44] Caudill MT, Brayton KA. The use and limitations of the 16S rRNA sequence for species classification of *Anaplasma* samples[J]. Microorganisms, 2022, 10(3): 605.

[45] 庞杰, 刘月敏, 黄永春, 等. 1 株草螺属植物内生菌 R-13 的分离鉴定及对龙葵吸收土壤镉的影响[J]. 环境科学, 2021, 42(9): 4471-4480.

[46] Wang B, Wan C xing, Zeng H. Colonization on cotton plants with a GFP labeled strain of *Bacillus axarquiensis*[J]. Current Microbiology, 2020, 77(10): 3085-3094.

[47] 隋君康. 杨树根际防病促生功能菌的分离筛选及其作用机制[D]. 泰安: 山东农业大学, 2019.

[48] 王军强, 汪晶晶, 王琦, 等. 海洋细菌 L_1-9 双抗菌株的定殖能力及其对黄瓜枯萎病的防治作用[J]. 生物技术通报, 2016, 32(6): 193-198.

[49] 王雪, 张丹妮, 王春伟, 等. 解淀粉芽孢杆菌 FS6 在人参体内的定殖特性及对人参诱导抗病性[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2019, 47(7): 125-130,138.

[50] Miao YY, Shi SL, Zhang JG, et al. Migration, colonization and seedling growth of rhizobia with matrine treatment in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. Acta Agriculturae Scandinavica Section B: Soil and Plant Science, 2018, 68(1): 26-38.

[51] Sarkar MK, Paul K, Blair D. Chemotaxis signaling protein CheY binds to the rotor protein FliN to control the direction of flagellar rotation in *Escherichia coli*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(20): 9370-9375.

[52] Allard-Massicotte R, Tessier L, Lecuyer F, et al. *Bacillus subtilis* early colonization of *Arabidopsis thaliana* roots involves multiple chemotaxis receptors [J]. Mbio, 2016, 7(6): e01664.

[53] 何朋杰, 崔文艳, 何鹏飞, 等. 表面活性素促进枯草芽胞杆菌 XF-1 在大白菜叶际定殖能力研究[J]. 植物保护, 2021, 47(5): 28-34.

[54] Krause A, Ramakumar A, Bartels D, et al. Complete genome of the mutualistic, N_2-fixing grass endophyte *Azoarcus* sp. strain BH72 [J]. Nature Biotechnology, 2006, 24(11): 1384-1390.

[55] Pacheco T, Gomes AEI, Siqueira NMG, et al. SdiA, a quorum-sensing regulator, suppresses fimbriae expression, biofilm formation, and quorum-sensing signaling molecules production in *Klebsiella pneumoniae*[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 597735.

[56] 王亚军, 司运美, 李彦娟. 群体感应在生物强化功能菌定殖及降解能力增强中的作用研究进展[J]. 应用生态学报, 2022, 33(10): 2871-2880.

[57] Sierra Cacho D, Zamorano Sanchez DS, Luisa Xiqui-Vazquez M, et al. CdgC, a cyclic-di-GMP diguanylate cyclase of *Azospirillum baldaniorum* is involved in internalization to wheat roots [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 748393.

[58] Metok Y, Hosuru SS, Nayak N. 264. Biofilm cells of *Trichosporon asahii* show higher resistance than planktonic cells to various abiotic stresses [J]. Open Forum Infectious Diseases, 2019, 6: 146-147.

[59] Altaf Ahmad I. *In vitro* biofilm development and enhanced rhizosphere colonization of triticum aestivum by fluorescent *Pseudomonas* sp. [J]. Journal of Pure and Applied Microbiology, 2019,13(3):1441-1449.

[60] Xiong Q, Liu D, Zhang H, et al. Quorum sensing signal autoinducer-2 promotes root colonization of *Bacillus velezensis* SQR9 by affecting biofilm formation and motility[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2020, 104(16): 7177-7185.

[61] He J, Zhang L, Van Dingenen J, et al. Arbuscular mycorrhizal hyphae facilitate rhizobia dispersal and nodulation in legumes [J]. ISME Journal, 2024, 18(1): 185.

[62] Wang X, Wang M, Xie X, et al. An amplification-selection model for quantified rhizosphere microbiota assembly[J]. Science Bulletin, 2020, 65(12): 983-986.

[63] Ji Y, Lang D, Xu Z, et al. *Bacillus pumilus* G5 combined with silicon enhanced flavonoid biosynthesis in drought-stressed *Glycyrrhiza uralensis* fisch. by regulating jasmonate, gibberellin and ethylene crosstalk[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 220: 109560.

[64] 周可欣, 王小瑞, 米世灿, 等. 土壤污染根际修复研究进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2025,33(4): 769-782.

[65] Chen L, Liu Y. The function of root exudates in the root colonization by beneficial soil rhizobacteria [J]. Biology-Basel, 2024, 13(2): 95.

[66] Gao T, Wang X, Qin Y, et al. Watermelon root exudates enhance root colonization of *Bacillus amyloliquefaciens* TR2[J]. Current Microbiology, 2023, 80(4): 110.

[67] Sampedro I, Perez-Mendoza D, Total L, et al. Effects of halophyte root exudates and their components on chemotaxis, biofilm formation and colonization of the halophilic bacterium *Halomonas anticariensis* FP35[J]. Microorganisms, 2020, 8(4): 575.

[68] Moreira HT, Grange L, Rosset IG, et al. Identification and quantification of wheat roots flavonoids inoculated with native rhizobacteria[J]. International Journal of Research-Granthaalayah, 2020, 8(10): 350-356.

[69] Liu Y, Feng H, Fu R, et al. Induced root-secreted D-galactose functions as a chemoattractant and enhances the biofilm formation of *Bacillus velezensis* SQR9 in an McpA-dependent manner[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2020,

104(2): 785-797.

[70] Kanda Y, Nakagawa H, Nishizawa Y, et al. Broad-spectrum disease resistance conferred by the overexpression of rice RLCK BSR1 results from an enhanced immune response to multiple MAMPs[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(22): 5523.

[71] Li JZ, Gu YL, Zhang W, et al. *Pseudomonas syringae* lytic transglycosylase HrpH interacts with host ubiquitin ligase ATL2 to modulate plant immunity[J]. Cell Reports, 2025, 44(1): 115145.

[72] Benjamin G, Pandharikar G, Frendo P. Salicylic acid in plant symbioses: Beyond plant pathogen interactions[J]. Biology-Basel, 2022, 11(6): 861.

[73] Goyal A, Bittleston LS, Leventhal GE, et al. Interactions between strains govern the eco-evolutionary dynamics of microbial communities[J]. eLife, 2022, 11: e74987.

[74] Ikeda K, Toyota K, Kimura M. Effects of bacterial colonization of tomato roots on subsequent colonization by *Pseudomonas fluorescens* MelRC2Rif[J]. Canadian Journal of Microbiology, 1998, 44(7): 630-636.

[75] Tang J, Zhou S. The importance of niche differentiation for coexistence on large scales[J]. Journal of Theoretical Biology, 2011, 273(1): 32-36.

[76] Wei M, Zhang M, Huang G, et al. Coculture with two *Bacillus velezensis* strains enhances the growth of *Anoectochilus* plants via promoting nutrient assimilation and regulating rhizosphere microbial community[J]. Industrial Crops and Products, 2020, 154: 112697.

[77] Pedraza RO, Bellone CH, de Bellone SC, et al. *Azospirillum inoculation* and nitrogen fertilization effect on grain yield and on the diversity of endophytic bacteria in the phyllosphere of rice rainfed crop[J]. European Journal of Soil Biology, 2009, 45(1): 36-43.

[78] Sun Y, Su Y, Meng Z, et al. Biocontrol of bacterial wilt disease in tomato using *Bacillus subtilis* strain R31[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1281381.

[79] Loper J, Haack C, Schroth M. Population-dynamics of soil pseudomonads in the rhizosphere of potato (*Solanum tuberosum* L.)[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1985, 49(2): 416-422.

[80] 艾孜买提·阿不力孜, 王旭东, 贾绍雷, 等. pH 对解淀粉芽胞杆菌 TR2 生长和在土壤中定殖的影响[J]. 北京农学院学报, 2023, 38(1): 7-12.

[81] Afzal M, Yousaf S, Reichenauer TG, et al. Soil type affects plant colonization, activity and catabolic gene expression of inoculated bacterial strains during phytoremediation of diesel[J]. Journal of Hazardous Materials, 2011, 186(2-3): 1568-1575.

[82] Jechalke S, Schierstaedt J, Becker M, et al. *Salmonella* establishment in agricultural soil and colonization of crop plants depend on soil type and plant species[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 967.

[83] 刘伟妍. 温度对矮大叶藻氮营养盐吸收及叶际可培养细菌的影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2017.

[84] Herrmann M, Geesink P, Richter R, et al. Canopy position has a stronger effect than tree species identity on phyllosphere bacterial diversity in a floodplain hardwood forest[J]. Microbial Ecology, 2021, 81(1): 157-168.

[85] 程菊娥. 沼泽红假单胞菌 GJ-22 叶际定殖、生物膜形成及群体感应调控机制研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2021.

[86] 岑浴. 多粘类芽孢杆菌在茶叶上的定殖及其对叶际细菌群落的影响[D]. 石家庄: 河北科技大学, 2016.

[87] Samaras A, Nikolaidis M, Antequera-Gomez ML, et al. Whole genome sequencing and root colonization studies reveal novel insights in the biocontrol potential and growth promotion by *Bacillus subtilis* MBI 600 on cucumber[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 11: 600393.

[88] Krause A, Ramakumar A, Bartels D, et al. Complete genome of the mutualistic, N2-fixing grass endophyte *Azoarcus* sp. strain BH72[J]. Nature Biotechnology, 2006, 24(11): 1384-1390.

[89] 徐越. 吲哚乙酸介导的植物招募益生菌机制及定殖强化技术研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2022.

[90] Xiong Z, Zheng J, Sun H, et al. Biofilm-overproducing *Bacillus amyloliquefaciens* P29Δ*sinR* decreases Pb availability and uptake in lettuce in Pb-polluted soil[J]. Journal of Environmental Management, 2022, 302: 114016.

[91] Ge Y, Ge Z, Zheng J, et al. Biofilm-overproducing *Bacillus subtilis* B12Δ*Ywcc* decreases Cd uptake in chinese cabbage through increasing Cd-immobilizing related gene abundance and root surface colonization[J]. Journal of Environmental Sciences, 2022, 120: 84-93.

[92] Tian T, Sun B, Shi H, et al. Sucrose triggers a novel signaling cascade promoting *Bacillus subtilis* rhizosphere colonization[J]. ISME Journal, 2021, 15(9): 2723-2737.

[93] Wu K, Su L, Fang Z, et al. Competitive use of root exudates by *Bacillus amyloliquefaciens* with *Ralstonia solanacearum* decreases the pathogenic population density and effectively controls tomato bacterial wilt[J]. Scientia Horticulturae, 2017, 218: 132-138.

[94] Chu D, Wang X, Fan J, et al. *Ulva prolifera* polysaccharide enhances the root colonisation by *Bacillus amyloliquefaciens* strain Cas02[J]. Carbohydrate Polymers, 2023, 299: 120171.

[95] 张磊. 微生物固定化技术在废水处理中的应用[J]. 农业与技术, 2021, 41(14): 139-141.

[96] Bouabidi ZB, El-Naas MH, Zhang Z. Immobilization of microbial cells for the biotreatment of wastewater: A review[J]. Environmental Chemistry Letters, 2019, 17(1): 241-257.

[97] Gong YZ, Niu QY, Liu YG, et al. Development of multifarious carrier materials and impact conditions of immobilised mi-

crobial technology for environmental remediation: A review [J]. Environmental Pollution, 2022, 314: 120232.

[98] Ashjari M, Garmroodi M, Ahrari F, et al. Soluble enzyme cross-linking via multi-component reactions: A new generation of cross-linked enzymes[J]. Chemical Communications, 2020, 56(67): 9683-9686.

[99] 杜兆林, 陈洪安, 姚彦坡, 等. 生物炭固定化微生物修复污染土壤研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(12): 2584-2592.

[100] 李海玲, 陈丽华, 肖朝虎, 等. 微生物固定化载体材料的研究进展[J]. 现代化工, 2020, 40(8): 58-61,66.

[101] Dzionek A, Wojcieszynska D, Guzik U. Natural carriers in bioremediation: A review[J]. Electronic Journal of Biotechnology, 2016, 23: 28-36.

[102] 张婉莹. 生物炭固定化解磷菌对微型番茄促生效应的研究[D]. 郑州: 郑州大学, 2022.

[103] Saberi-Rise R, Moradi-Pour M. The effect of *Bacillus subtilis* Vru1 encapsulated in alginate-bentonite coating enriched with titanium nanoparticles against *Rhizoctonia solani* on bean[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2020, 152: 1089-1097.

[104] Gao B, Sabnis R, Costantini T, et al. A peek in the micro-sized world: A review of design principles, engineering tools, and applications of engineered microbial community[J]. Biochemical Society Transactions, 2020, 48(2): 399-409.

[105] 邢鹏程. 大豆根际促生菌剂的菌株组合及土壤定殖载体研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2022.

[106] Wang YH, Kong WL, Zhu ML, et al. Colonization by the mycorrhizal helper *Bacillus pumilus* HR10 is enhanced during the establishment of ectomycorrhizal symbiosis between *Hymenochaete* sp. Rl and *Pinus thunbergii*[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 818912.

[107] 喻希. 抗烟草青枯病合成菌群的构建及其抗病机制研究[D]. 重庆: 西南大学, 2024.

[108] 吴勇. 大豆根际核心细菌合成群落的定殖活性研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2024.

[109] 李年顺,曹雅雄,郭孟娇,等. 不同植物乳酸杆菌对苜蓿和全株玉米青贮的影响[J]. 饲料工业, 2025, 46(22): 102-108.

[110] 孔涛,李佳,曾泽宇,等. 古龙酸母液与木霉菌联合施用对铁尾矿库土壤的改良效果[J]. 沈阳农业大学学报, 2025, 56(2): 53-62.