

植物内生菌及其在番茄生长发育中的作用研究进展

张 敏¹, 张丽莉², 王虹云², 曹守军², 姚建刚², 张瑞清²,

刘安达², 郑世伟², 尹海波¹, 李 涛^{1,2}

(1. 烟台大学生命与科学学院 山东烟台 264000; 2. 山东省烟台市农业科学研究院 山东烟台 264500)

摘 要: 内生菌是植物体内普遍存在的一类微生物, 通过自身和丰富的代谢物参与调控植物的生长发育。以番茄为对象, 系统阐明了内生菌的种类及其分泌的多种活性代谢物, 包括生长调节物质 IAA、乙烯, 溶磷物质、水解酶, 固氮成分和铁载体等, 通过精准调控养分吸收、竞争性占据优势生态位点、激活植物诱导抗性系统(ISR)等途径, 在促进宿主生长发育、协助抵御病虫害和环境胁迫等方面发挥作用。并就植物内生菌研究中存在的问题与展望进行探讨, 以期为其在番茄优质高效生产中的应用提供参考。

关键词: 番茄; 内生菌; 代谢物; 生长发育

中图分类号: S641.2

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2025)07-010-07

Research progress on endophytic bacteria in plants and their roles in the growth and development of tomato

ZHANG Min¹, ZHANG Lili², WANG Hongyun², CAO Shoujun², YAO Jiangang², ZHANG Ruiqing²,
LIU Anda², ZHENG Shiwei², YIN Haibo¹, LI Tao^{1,2}

(1. School of Life Sciences, Yantai University, Yantai 264000, Shandong, China; 2. Yantai Academy of Agricultural Sciences of Shandong Province, Yantai 264500, Shandong, China)

Abstract: Endophytic bacteria are a kind of microorganisms that are widely lived in plants, which participate in regulating the growth and development of plants through themselves and their metabolites. This article takes tomato as the object and systematically clarifies the types of endophytic bacteria and the various active metabolites they secrete, including growth regulatory substances IAA, ethylene, phosphorus-solubilizing substances, hydrolases, nitrogen-fixing components and iron carriers. Through precise regulation of nutrient absorption, competitive occupation of dominant ecological sites, and activation of the plant-induced resistance system (ISR) and other pathways, the role in promoting the growth and development of the host and assisting in resisting pests, diseases and environmental stress. The problems and prospects existing in the research direction of endophytic bacteria in plants are discussed, with the expectation of providing a reference for its application in the high-quality and efficient production of tomato.

Key words: Tomato; Endophyte; Metabolites; Growth and development

内生菌是植物微生态系统的重要组成部分, 能与宿主植物形成互惠共生关系, 在宿主植物中获取生长所需的营养物质, 同时利用各种方式来影响宿主植物的生长发育, 提高宿主植物在生物和非生物胁迫中的抗性^[1]。番茄 (*Lycopersion esculentum* Mill.) 作为人们日常生活中最重要的蔬菜之一, 富含多种对人体有益的营养元素, 在蔬菜产业中占据

重要地位^[2]。但随着番茄产业的不断发展, 病虫害严重发生及化学肥料过度使用等问题也愈发突出, 如何利用植物内生菌增强番茄抗性、提高养分吸收效率从而促进番茄生长发育越来越成为业界研究的热点^[3]。笔者从植物内生菌种类及其代谢物在番茄生长过程中的作用和功能进行阐述, 以期植物内生菌在番茄优质高效生产中的应用提供科学依据。

收稿日期: 2025-04-05; 修回日期: 2025-06-05

基金项目: 国家现代农业产业技术体系专项(CARS-23-G11); 山东省生态农业技术体系(SDAIT-30-11); 山东省重点研发计划(乡村振兴科技创新提振行动计划)(2023TZXD026)

作者简介: 张 敏, 女, 在读硕士研究生, 研究方向为番茄内生菌代谢物的功能与作用。E-mail: Zhanm89@126.com

通信作者: 李 涛, 男, 正高级农艺师, 研究方向为蔬菜育种及分子生物学。E-mail: ytnkyscs@163.com

1 植物内生菌的定义及其在植物体内的定殖方式

Hallmann 等^[4]于 1926 年提出植物内生菌的概念,指一定阶段或者全部阶段生活在植物组织或器官中的细菌或真菌,具有促进植物生长、增强植物抗性并与宿主植物保持互利共生关系的一类微生物群体。内生菌主要存在于植物的根、茎、叶、种子的细胞内或细胞间隙,通过其代谢产物来调控植物的生长发育^[5]。

番茄内生菌主要包括放线菌、真菌和细菌,其中内生细菌主要包括芽孢杆菌属(*Bacillus*)、伯克霍尔德氏菌属(*Burkholderia*)、短杆菌属(*Brevibacterium*)、微球菌(*Micrococcus*)、泛菌(*Pantoea*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)等^[6],其中芽孢杆菌和假单胞菌在生产中广泛应用。内生真菌包括炭疽菌属(*Colletotrichum*)、枝孢属(*Cladosporium*)、拟盘多毛孢属(*Pestalotiopsis*)、隐球菌属(*Cryptococcus*)等^[7]。植物内生菌作为有益微生物,在医药、农业、环境保护等领域中已经表现出巨大的应用潜力。冯宝珍等^[8]在番茄植株不同部位共筛选获得 72 株内生细菌和 31 株内生真菌,经测序鉴定内生细菌主要为芽孢杆菌属和埃希菌属,内生真菌为曲霉属、枝孢霉属和链格孢属。张慧等^[9]研究表明,高产 IAA 的内生菌 *Bacillus cereus* TY2-1 细菌可显著增加黄瓜、番茄、辣椒的株高、叶绿素含量、茎粗及鲜质量。

内生菌在植物体内的定殖方式分为横向定殖和纵向定殖。内生菌通过植物根系分泌的混合化学物质诱导侵入宿主根系中,再利用自身鞭毛、荚膜和菌毛迁移至宿主植物根、茎和叶等不同组织中的定殖方式称为纵向定殖^[7];从环境中直接迁移到植物根、幼茎和叶片等部位的定殖方式称为横向定殖^[10]。内生菌可以利用纵向、横向定殖模式,平衡宿主植物内的生态环境,促进宿主植物对营养物质的吸收利用^[11]。内生菌的定殖主要受宿主植物自身生长阶段对营养物质的需求,以及土壤 pH、温度、湿度等外部环境因素的共同影响^[12]。研究表明,菌株 PsJN(*Burkholderia* sp.)接种于葡萄根系后,均能在植株的根表面、花序、种子内检测到该菌株,表明其进入植物根系后能够向地上部分进行移动^[13]。Tian 等^[14]研究发现,番茄根系的内生菌群落结构及其功能与番茄根结线虫定殖在宿主根系的部位有密切关系。这些研究表明内生菌在宿主内的定殖方式对植物的生长发育具有重要作用。

2 植物内生菌的主要种类及其功能

2.1 内生溶磷菌在番茄生长发育中的作用

磷素是植物生长发育必需的大量元素之一,在光合作用、呼吸作用、能量的储存传递、细胞分裂等一系列代谢过程中发挥关键作用^[15]。磷素与土壤中的 Ca^{2+} 、 Fe^{3+} 、 Fe^{2+} 、 Al^{3+} 等亲和性较高,容易结合形成难溶性磷酸盐,导致植物无法直接吸收利用磷素^[16]。内生溶磷菌通过分泌低分子量有机酸或磷酸酶溶解磷酸盐,阻止磷酸盐的吸附和固定,提高土壤中可溶性磷含量,满足植物对磷素的需求。不同内生溶磷菌的溶解能力有较大差距,主要受菌株自身遗传特性和环境 pH、温度、微生物活性等因素的影响^[17-18]。Chawngthu 等^[19]研究表明,番茄体内的内生溶磷菌利用自身代谢物和生物协同作用,通过分泌 H^+ 、酸化、螯合、离子交换、产生有机酸等方式溶解难溶性磷酸盐,将有效磷输送到植物所需要的组织部位,促进植物对磷素的吸收利用。Cochard 等^[20]研究表明,番茄体内含有多多样性的内生溶磷菌,如萨氏芽孢杆菌、枯草芽孢杆菌、莫拉维假单胞杆菌等,其定殖番茄后不仅能够增加番茄根系数量、叶部的鲜质量与干质量,促进植株对磷素的吸收,还能分泌 IAA 促进番茄的生长发育。卢雨欣等^[21]在番茄中获得 5 株具有溶解无机磷能力的内生菌株,分泌的磷酸酶能溶解多黏芽孢杆菌分泌的过量脯氨酸,提高了番茄体内的抗氧化酶活性,增强了对活性氧(ROS)的清除能力,并对番茄青枯病、黄瓜灰霉病、茄子根腐病和西瓜枯萎病等病害具有拮抗能力,进而增强了植物的抗性。内生溶磷菌具有安全、经济、无污染、高效等生物特性,是研究生物菌剂促进植物生长发育的理想材料^[22]。

2.2 内生固氮菌在番茄生长发育中的作用

植物体内氮素的来源除外部施肥供给外,也能利用体内的内生固氮菌自主生成来满足自身需求。内生固氮菌种类丰富,主要包括巴西氮螺旋菌、伯克霍尔德氏菌、葡萄糖醋杆菌、BH72、重氮营养菌等。当植物在缺少有效氮的环境中时,内生固氮菌可将宿主体内的 N_2 分子还原成 NH_3 分子,增强宿主植物的固氮能力^[23-24],且不与植物产生结瘤,比根际共同固氮菌更有优势^[25]。Shameem 等^[26]研究发现,番茄内生固氮菌含有一种特殊功能的蛋白酶—固氮酶,这种固氮酶是一种高度保守的蛋白质,能大量定殖在组织内部,不需要形成特殊共生结构或组织即可直接发挥固氮作用,并证明这是由

内生固氮菌的胞膜和基质的内生特性决定的。陈意超等^[27]研究发现,固氮内生菌能在不含氮源的培养基上正常生长,不仅能为番茄的生长提供有效氮素,还能够对自然界中的氮循环发挥重要作用,将大气中分子态氮还原为番茄可吸收利用的化合态氮,从而提高了植物的氮素吸收量。Mahmoud 等^[28]研究表明,内生固氮真菌 *Scolecobasidium humicola* 定殖于番茄幼苗根部后,不仅提高了植株内有机氮的含量,还提高了番茄的生物量,进而促进番茄的生长发育。内生固氮菌 RNK 定殖于番茄后,不仅改变了番茄根系的内生菌群落结构,还提高了碳水化合物和氮素含量,促进了蛋白质代谢,增强了植株的抗逆性。金玲月等^[29]在患根结线虫病的番茄根系中筛选获得 3 株稳定的内生固氮菌,并通过聚类分析,发现根瘤菌是患根结线虫病番茄根系中的优势内生固氮菌。

2.3 其他类型内生菌在番茄生长发育中的作用

解钾内生菌可通过直接增溶、间接增溶、分泌多糖与矿物表面生成生物膜等方式,提高植物对难溶性矿物钾的吸收能力。马佳勇等^[30]在番茄植株中分离获得 5 株解钾内生菌株,可使植株速效钾含量(w)提高至 $35 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,有利于缓解盐碱胁迫,提高番茄的抗逆性。内生菌在植物生长发育过程中发挥着重要作用,包括内生菌种类和功能的多样性,可直接或间接提高植物对营养元素的吸收利用,增强抗逆能力,促进植物的生长发育。

3 内生菌代谢物的种类及其对番茄生长发育的影响

植物内生菌代谢物是指由内生菌分泌对宿主植物直接或间接产生作用的混合化合物,通过在宿主体内占据有利的生态位,将营养元素输送到特定部位,提供宿主所需的营养物质,维持宿主体内的微生态平衡^[31]。目前已知的内生菌代谢物有 500 多种,主要包括生长激素、蛋白酶、铁载体、有机酸、多糖等(表 1),主要通过改变根系形态、调节渗透能力、增强矿物质溶解性等途径调控植物的生长发育^[32]。

3.1 内生菌代谢物生长激素的功能及其对番茄的调节作用

植物激素是调节植物生理功能的重要物质,其中生长激素 IAA(吲哚乙酸)直接参与植物细胞之间的信号转导、生长发育以及植物防御系统诱导^[33]。研究表明,植物内生菌分泌的 IAA 能有效累积在植物细胞中,可提高植物的生物量,诱导宿主

植物的侧根和不定根生成,影响植物的光合作用与代谢物合成,增强植物在逆境胁迫下的抗性,影响茉莉酸(JA)、脱落酸(ABA)、乙烯(ET)和 ACC 酶的合成^[34]。

植物中的扩散型气体一氧化碳(CO)可通过影响内生菌的通路信号和色氨酸路径来诱导内生菌分泌植物所需的生长激素 IAA。分泌 IAA 的内生菌定殖时首先会降低宿主的免疫力,诱导更多微生物侵入植物体中,增加植物体内的微生物数量^[35-36]。不同浓度的 IAA 对宿主植物的生长发育具有不同的作用,内生菌分泌的少量 IAA,能增加番茄根系表面积和侧根的数量,提高种子发芽率,增强耐盐性及抗逆性,从而提高番茄对水分和养分的吸收,而高浓度的 IAA 则会抑制番茄生长^[37-38]。缪蝶等^[39]将少量 IAA 定殖番茄后,选择较稳定的 *APT* 作为内参基因,发现生长素响应基因 *SIGH3.4* 的表达水平在 IAA 处理条件下显示出相似的趋势,为番茄响应外源激素处理的分子调控机制研究提供了理论依据。史娟等^[40]研究表明,内生菌株哥斯达黎加链霉菌 *A-m1*.(*Streptomyces costaricanus*)对番茄幼苗的生长具有促进作用,并发现番茄生长过程中不同组织部位对 IAA 的需求量存在差异。

植物体内生长素激素 IAA 能够有效调控 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)含量,ACC 是乙烯合成的前体物质,直接决定了乙烯在宿主植物体内的含量^[41]。乙烯是调控植物生物胁迫和非生物胁迫响应的主要激素,是诱导植物抗性系统(ISR)发挥作用的关键物质,可调节植物各生长阶段的生理和生长发育,如根系形成、叶片衰老、脱落、根结瘤、细胞伸长、果实成熟和激素运输等,对宿主植物提高抗性具有重要作用^[42]。Eke 等^[38]研究表明,当番茄处于胁迫环境时,体内乙烯含量会增多,进而抑制植物主根系的生长,此时番茄体内的内生菌会产生 ACC 脱氢酶,ACC 脱氢酶能将 ACC 分解成 α -酮丁酸脂和氨盐,进而导致内源乙烯的含量降低,从而提高番茄的抗逆性和抗旱性。Mayak 等^[43]研究发现,产生 ACC 脱氢酶的内生杆菌 *Piechadii* ARV8 能显著提高番茄和辣椒幼苗期植株的鲜质量与干质量。内生真菌青霉菌株 LKJ.(*Penicillium*)定殖番茄后既提高了番茄植株的 ABA 含量,同时降低了 JA 含量,进而增强了抗逆性^[44]。

3.2 内生菌代谢物 Fe 载体的功能及其对番茄的调节作用

铁(Fe)元素是植物生长所必需的微量营养元

表 1 内生菌代谢物的种类和功能			
Table 1 Endophytes metabolites and plant growth-promoting functions			
内生菌种类 Endophyte species	宿主植物 Host plant	代谢物种类 Metabolites species	功能 Function
<i>Burkholderia</i>	番茄 Tomato、土豆 Potato、玉米 Corn	IAA、ACC 酶 ACC enzyme	促进根系生长 Promote root growth
<i>Phytofirmans</i> PsJN	番茄 Tomato	IAA	促进生长发育 Promote growth and development
<i>A. brasilense</i>	番茄 Tomato	IAA	促进根系生长 Promote root growth
<i>Bacillus velezensi</i>	番茄 Tomato	蛋白酶 Protease、 铁载体 Ironophore、IAA	拮抗灰霉病 Antagonize gray mold disease
<i>Pseudomonas putida</i>	番茄 Tomato	IAA	增加产量,提高抗逆性 Increase yield and stress resistance
<i>A.piechaudii</i> ARV8	番茄 Tomato、辣椒 Pepper	ACC 酶 ACC enzyme	降低乙烯含量,提高抗逆性 Reduce ethyl- ene content and improve stress resistanc
<i>Costari Canus</i> A-M1	番茄 Tomato	IAA、铁载体 Ironophore	促进生长发育 Promote growth and development
<i>Endophytic Bacterium</i>	番茄 Tomato	IAA、铁载体 Ironophore	促进侧根系,毛细根生长 Promote the growth of lateral root system and capillary root
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	番茄 Tomato	IAA、ACC 酶 ACC enzyme	促进根系生长,提高种子发芽率 Promote root growth and improve seed ger- mination rate
<i>Pseudomonas</i> [Ps(5)]	番茄 Tomato	IAA、铁载体 Ironophore	拮抗镰孢菌、根丝孢菌 Antagonistic to <i>Fusarium</i> and <i>Rhizoctonia</i>
<i>Bacillus</i> [B(1)]	番茄 Tomato	铁载体 Ironophore	抗重金属 Resistance to heavy metals
AR-ACC2、ANR-ACC3	番茄 Tomato	铁载体 Ironophore	抗重金属 Resistance to heavy metals
<i>Pseudomonas putida</i> BP25	黑胡椒 Black pepper、辣椒 Pepper、 番茄 Tomato	铁载体 Ironophore、 活性物质 Active substance	广谱抗菌性 Broad antibacterial property
<i>Bioformulations</i> GBP1-TW1	水稻 Rice、大豆 Soybean、 番茄 Tomato	磷酸盐增溶剂 Phosphoric acid solubilizer、IAA、铁载体 Irono- phore、磷酸酶 Phosphatate	增强耐低温性,促进生长发育 Improve low temperature resistance and pro- mote growth and development
<i>Scolecobasidium humicola</i>	番茄 Tomato	固氮物质 Nitrogen fixing substance	增加有机氮含量 Increase organic nitrogen content
<i>Paenibacillus</i> P22	番茄 Tomato	固氮物质 Nitrogen fixing substance	促进生长发育,拮抗病虫害 Promote growth and development and antag- onize diseases and pests
<i>Antoea vagan</i>	番茄 Tomato	多糖 Polysaccharide	抗根结线虫,拮抗病原菌 Resistance to root knot nematodes and an- tagonistic pathogens
<i>Lysinibacillus</i> Cr33	番茄 Tomato	乙酸 Acetic acid	降低 JA 含量 Reduce JA content
FO47、GS-20	番茄 Tomato	抗生素 Antibiotic	诱导 ISR、SAR 抗性系统 Induced ISR and SAR resistance system

素之一,在氧代谢、电子转移以及 DNA 和 RNA 合成等植物发育过程中起着催化剂的作用^[45]。铁元素在土壤中存在的主要形式包括碳酸盐、氢氧化物、铁的氧化物和磷酸盐等难溶性盐,导致土壤中有效铁含量无法满足植物正常生长的需求,大多数植物在生长过程中出现缺铁的生理现象,由此造成叶绿素合成受阻、光合效率降低、代谢紊乱、新叶失绿变黄、植株生长受到抑制及抗逆性降低等^[46]。土壤中铁元素多数以难溶性三价铁离子的形式存在,需要在植物体内转化为二价铁离子后由铁转运蛋白运输至细胞内,由此导致铁元素吸收率较低^[47]。Ma

等^[48]研究发现,植物为适应较低浓度的可吸收铁元素环境,内生菌会通过分泌铁载体,将宿主体内难溶性铁盐通过氧化还原反应、螯合降解、配体交换等方式转化为可溶性铁,促进植物对土壤中铁元素的吸收。Radzki 等^[49]研究表明,可分泌铁载体的内生菌 C138 能有效提高番茄植株叶绿素与铁含量,且能通过根部向缺铁的番茄组织提供可吸收铁。研究表明,番茄细胞获取铁元素后,可激活位于细胞膜上的铁转运蛋白 IRT1,铁转运蛋白 IRT1 既能转运二价铁离子,又能作为铁离子在质膜上转运时的受体,在内吞体和质膜之间连续循环^[50-51],这一过

程受各种二级底物(如锌、锰、钴和镉)的调节,从而避免重金属累积,导致细胞毒素的产生,防止番茄植株发生重金属紊乱,维持体内的微生态平衡,进而提高自身免疫系统的抗性,促进番茄生长^[52]。此过程是由于调控铁稳态的转录因子 FIT 会在低铁浓度环境时被激活,与其他转录因子(bHLHs 和 EIN3/EIN1)相互作用,从而诱导与铁元素吸收相关基因的表达^[49]。Carroll 等^[53]研究发现,分泌铁载体的内生细菌能有效抑制真菌病害的发生,且抑制率与铁载体浓度呈正相关。Ahmad 等^[54]通过试验发现,铁载体能有效为水培番茄提供铁元素并抑制病原体生长,预防病害发生。

4 内生菌代谢物对番茄病原菌的抑制作用

放线菌属、假单孢菌属、芽孢杆菌属、肠杆菌属和沙雷菌属等植物内生菌属对病原菌活性均有明显的抑制效果^[55]。Sheoran 等^[56]研究发现,在黑胡椒根系分离到的假单孢菌株 *putida* Bp25 能够有效抑制番茄菌核病、辣椒疫病和腐霉病。Chandrasekaran 等^[57]研究表明,接种枯草芽孢杆菌 CBR05 对番茄软腐病具有显著的预防效果。内生菌株 *Pantoea vagans* C9-1 已经作为预防炭疽病的生物农药被商业化应用^[58]。

内生菌的抑菌作用主要通过分泌生物碱、毒素、铁载体、激素、水解酶和抗微生物的有机挥发性物质等代谢物来抑制病原体和虫害的发生,增强宿主植物的抗性^[59]。内生菌分泌的几丁质酶、蛋白酶和葡聚糖酶等细胞壁靶向酶,能降解病原微生物的细胞壁,促使细胞死亡;或降解毒素等致病因子,起到保护植株的作用^[60]。芽孢杆菌能产生大蒜素、利福昔明、西拉菌素,对尖孢镰刀菌、炭疽杆菌等多种植物病原菌具有显著的抑制作用^[61]。何红等^[62]研究发现,内生细菌 BS-2 分泌的抗菌物质对番茄、黄瓜、辣椒、白菜等蔬菜苗期的立枯病具有较好的抑制效果;并认为内生菌是研究植物病害防御分子机制的良好外源基因载体。

植物诱导性抗性系统(ISR)和植物系统性抗性系统(SAR)是植物抵御病害的主要防御系统,其中由内生菌诱导的植物诱导性抗性系统可提前激活植株的防御体系,进而在抵御病害的同时减轻病原菌对植株的损伤^[63]。番茄植株的诱导性抗性系统可由乙烯、水杨酸和茉莉酸等激素诱导启动,进而使番茄产生广谱抗性,使植株免受病原菌的侵害^[64]。

Niu 等^[65]研究发现,蜡样芽孢杆菌 AR156 能够诱导拟南芥中水杨酸、茉莉酸、乙烯等激素含量的升高,进而诱导抗性系统启动。

5 总结与展望

内生菌是植物体内普遍存在的一类微生物,通过自身和丰富的代谢物参与调控植物的生长发育。目前在内生菌功能菌株及其代谢物的分离与功能鉴定等方面取得了一定的研究成果,主要集中在内生菌的种类及其分泌的 IAA、乙烯,溶磷物质、水解酶,固氮成分和铁载体等代谢物在调控养分吸收、增强植物抗逆性方面所发挥的作用。

然而,目前对内生菌的研究仍面临着一些亟待突破的方向,一是内生菌种类的分离鉴定仍以传统培养分离的方式为主,由于对微生物生长所需要的环境条件了解不足,会导致大量功能菌株的遗漏;二是对内生菌代谢物的作用机制研究不足,内生菌及其代谢物种类丰富,对植物的生长发育具有多方面的促进作用,但对代谢物种类的鉴定及其与植物体间相互作用的机制尚不完全明晰;三是内生菌与光照、温度、湿度等环境因素间相互作用机制的研究较少。

基因工程技术、基因组学、多组学关联分析等高新技术的发展,有利于对内生菌种类及其代谢物的精准、高效鉴定与功能分析。未来应对内生菌与宿主和环境因子间相互作用的分子机制等方面开展深入研究,进一步揭示内生菌的作用机制,以期为其在生产上的应用提供更多的理论基础。

参考文献

- [1] 丁绍武,张鹏,刘梦铭.植物内生菌对植物生长的影响研究进展[J].现代农业科技,2020(11):132-134.
- [2] ZHU L C, LI B Y, WU L M, et al. MdERDL6-mediated glucose efflux to the cytosol promotes sugar accumulation in the vacuole through up-regulating *TSTs* in apple and tomato[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(1): e2022788118.
- [3] ABHINANDAN P, ANAMIKA D, MALLA M. A, et al. Complete genome sequence of *Lactobacillus plantarum* strain JDARSH, isolated from sheep milk[J]. Microbiology Resource Announcements, 2020, 9(2): e1199.
- [4] HALLMANN J, MAHAFFEE W F, KLOEPPER J W, et al. Bacterial endophytes in agricultural crops[J]. Canadian Journal of Microbiology, 1997, 43(10): 895-914.
- [5] HARRISON J G, GRIFFIN E A. The diversity and distribution of endophytes across biomes, plant phylogeny and host tissues: How far have we come and where do we go from here[J]. Environmental Microbiology, 2020, 22(6): 2107-2123.

- [6] 张婷,黎烨,熊娟,等.番茄不同生态位内生菌的菌群结构组成和差异性分析[J].基因组学与应用生物学,2020,39(12):5558-5566.
- [7] AFZAL I, SHINWARI Z K, SIKANDAR S, et al. Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants[J]. Microbiological Research, 2019, 221: 36-49.
- [8] 冯宝珍,李培谦,刘缙,等.番茄内生菌的分离鉴定及菌株 FQ-G3 抗病促生特性[J].微生物学报,2024,64(1):208-219.
- [9] 张慧,卢文才,王冬,等.一株高产吡啶乙酸的 *Bacillus cereus* YT2-1C 的鉴定及促生作用[J].生物技术通报,2024,41(5):300-309.
- [10] ZINNIEL D K, LAMBRECHT P, HARRIS N B, et al. Isolation and characterization of endophytic colonizing bacteria from agronomic crops and prairie plants[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2002, 68(5): 2198-2208.
- [11] SULLIVAN T J, ROBERTS H, BULTMAN T L. Genetic covariation between the vertically transmitted Endophyte *Epichloë canadensis* and its host Canada wildrye[J]. Microbial Ecology, 2023, 86(3): 1686-1695.
- [12] 郭宾会.植物内生菌的生态学作用与天然产物研究现状及展望[J].江苏农业科学,2019,47(20):13-19.
- [13] COMPANT S, REITER B, SESSITSCH A, et al. Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by plant growth-promoting bacterium *Burkholderia* sp. strain PsJN[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(4): 1685-1693.
- [14] TIAN B Y, CAO Y, ZHANG K Q. Metagenomic insights into communities, functions of endophytes, and their associates with infection by root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, in tomato roots[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 17087.
- [15] ZHAO D Y, DING Y Q, CUI Y R, et al. Isolation and genome sequence of a novel phosphate-solubilizing rhizobacterium *Bacillus altitudinis* GQYP101 and its effects on rhizosphere microbial community structure and functional traits of corn seedling[J]. Current Microbiology, 2022, 79(9): 249.
- [16] PAHALVI H N, RAFIYA L, RASHID S, et al. Chemical fertilizers and their impact on soil health[J]. Microbiota and Biofertilizers, 2021, 2(1): 1-20.
- [17] LYNCH J P, BROWN K M. New roots for agriculture: Exploiting the root phenome[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences, 2012, 367(1595): 1598-1604.
- [18] AYENNEW B, TADDESSE A M, KIBRET K, et al. Chemical forms of phosphorous and physicochemical properties of acid soils of Cheha and Dinsho districts, southern highlands of Ethiopia[J]. Environmental Systems Research, 2018, 7(1): 15.
- [19] CHAWNGTHU L, HNAME R, LALFAKZUALA R. Isolation and characterization of rhizospheric phosphate solubilizing bacteria from wetland paddy field of mizoram, India[J]. Geomicrobiology Journal, 2020, 37(3): 366-375.
- [20] COCHARD B, GIROUD B, CROVADORE J, et al. Endophytic PGPR from tomato roots: Isolation, *in vitro* characterization and *in vivo* evaluation of treated tomatoes (*Solanum lycopersicum* L.)[J]. Microorganisms, 2022, 10(4): 765.
- [21] 卢雨欣,赵文娟,白亚妮,等.耐盐碱番茄内生菌的筛选鉴定及功能研究[J].中国农学通报,2023,39(24):50-58.
- [22] ADHIKARI P, PANDEY A. Bioprospecting plant growth promoting endophytic bacteria isolated from Himalayan yew (*Taxus wallichiana* Zucc.)[J]. Microbiological Research, 2020, 239: 126536.
- [23] BHATTACHARJEE R B, SINGH A, MUKHOPADHYAY S N. Use of nitrogen-fixing bacteria as biofertiliser for non-legumes: Prospects and challenges[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2008, 80(2): 199-209.
- [24] GUPTA G, PANWAR J, JHA P N. Natural occurrence of *Pseudomonas aeruginosa*, a dominant cultivable diazotrophic endophytic bacterium colonizing *Pennisetum glaucum* (L.) R.Br[J]. Applied Soil Ecology, 2013, 64: 252-261.
- [25] 王玉虎,赵明敏,郑红丽.植物内生固氮菌及其固氮机理研究进展[J].生物技术进展,2022,12(1):17-26.
- [26] SHAMEEM M R, SONALI J M I, KUMAR P S, et al. *Rhizobium mayense* sp. nov., an efficient plant growth-promoting nitrogen-fixing bacteria isolated from rhizosphere soil[J]. Environmental Research, 2023, 220: 115200.
- [27] 陈意超,孙晓莹,解智杰,等.根际促生菌的筛选及其在尾矿改良中的应用[J].草业学报,2022,31(7):50-63.
- [28] MAHMOUD R S, NARISAWA K. A new fungal endophyte, *Scolecobasidium humicola*, promotes tomato growth under organic nitrogen conditions[J]. PLoS One, 2013, 8(11): e78746.
- [29] 金玲月,路晶晶,冯燕辉,等.患根结线虫病番茄根内生固氮菌的筛选、鉴定和系统发育分析[J].福建农业科技,2020(12):46-51.
- [30] 马佳勇,李雪萍,张振粉,等.复合微生物菌系的构建及对番茄防病促生效果评价[J].甘肃农业大学学报,2025,60(1):193-203.
- [31] FRAVEL D, OLIVAIN C, ALABOUVETTE C. *Fusarium oxysporum* and its biocontrol[J]. New Phytologist, 2003, 157(3): 493-502.
- [32] 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.
- [33] POVEDA J, GONZÁLEZ-ANDRÉS F. *Bacillus* as a source of phytohormones for use in agriculture[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2021, 105(23): 8629-8645.
- [34] LATA R, CHOWDHURY S, GOND S K, et al. Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes[J]. Letters in Applied Microbiology, 2018, 66(4): 268-276.
- [35] CREUS C M, GRAZIANO M, CASANOVAS E M, et al. Nitric oxide is involved in the *Azospirillum brasilense*-induced lateral root formation in tomato[J]. Planta, 2005, 221(2): 297-303.
- [36] MOLINA-FAVERO C, CREUS C M, SIMONTACCHI M, et al. Aerobic nitric oxide production by *Azospirillum brasilense* Sp245 and its influence on root architecture in tomato[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2008, 21(7): 1001-1009.
- [37] FUJISHIGE N A, KAPADIA N N, DE HOFF P L, et al. Investigations of *Rhizobium* biofilm formation[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2006, 56(2): 195-206.

- [38] EKE P, KUMAR A, SAHU K P, et al. Endophytic bacteria of desert cactus (*Euphorbia trigonas* Mill.) confer drought tolerance and induce growth promotion in tomato (*Solanum lycopersicum* L.)[J]. Microbiological Research, 2019, 228: 126302.
- [39] 缪蝶, 张舒心, 王鹏. 番茄不同组织及不同激素处理下内参基因的筛选[J]. 热带生物学报, 2024, 40(1): 1-12.
- [40] 史娟, 李永丽, 常乐, 等. 哥斯达黎加链霉菌 A-m1 的促生作用及解析[J]. 华北农学报, 2021, 36(4): 205-211.
- [41] KANG S M, SHAHZAD R, BILAL S, et al. Indole-3-acetic-acid and ACC deaminase producing leclercia adecarboxylata MO1 improves *Solanum lycopersicum* L. growth and salinity stress tolerance by endogenous secondary metabolites regulation[J]. BMC Microbiology, 2019, 19: 80.
- [42] ANSARI F A, JABEEN M, AHMAD I, et al. *Pseudomonas azotoformans* FAP5, a novel biofilm-forming PGPR strain, alleviates drought stress in wheat plant[J]. International Journal of Environmental Science and Technology, 2021, 18 (12): 3855-3870.
- [43] MAYAK S, TIROSH T, GLICK B R. Plant growth-promoting bacteria that confer resistance to water stress in tomatoes and peppers[J]. Plant Science, 2004, 166(2): 525-530.
- [44] BASUMATARY B, DAS D, CHOUDHURY B N, et al. Isolation and characterization of endophytic bacteria from tomato foliage and their *in vitro* efficacy against root-knot nematodes[J]. Journal of Nematology, 2021, 53(1): e2021-104.
- [45] 蒲文宣, 戴曦, 岳佳妮, 等. 铁信号及其在植物-病原体互作中的研究进展[J]. 生物技术进展, 2025, 15(1): 1-10.
- [46] KAYA C, ASHRAF M N, ALYEMENI M N, et al. Responses of nitric oxide and hydrogen sulfide in regulating oxidative defence system in wheat plants grown under cadmium stress[J]. Physiologia Plantarum, 2020, 168(2): 345-360.
- [47] ROBE K, IZQUIERDO E, VIGNOLS F, et al. The coumarins: Secondary metabolites playing a primary role in plant nutrition and health[J]. Trends in Plant Science, 2021, 26(3): 248-259.
- [48] MA Y, RAJKUMAR M, ZHANG C, et al. Beneficial role of bacterial endophytes in heavy metal phytoremediation[J]. Journal of Environmental Management, 2016, 174: 14-25.
- [49] RADZKI W, MAÑERO F J G, ALGAR E, et al. Bacterial siderophores efficiently provide iron to iron-starved tomato plants in hydroponics culture[J]. Antonie van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology, 2013, 104(3): 321-330.
- [50] CLEMENS S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants[J]. Biochimie, 2006, 88(11): 1707-1719.
- [51] LEŠKOVÁ A, GIEHL R F H, HARTMANN A, et al. Heavy metals induce iron deficiency responses at different hierarchical and regulatory levels[J]. Plant Physiology, 2017, 174 (3): 1648-1668.
- [52] KRAMER J, ÖZKAYA Ö, KÜMMERLI R. Bacterial siderophores in community and host interactions[J]. Nature Reviews Microbiology, 2020, 18(3): 152-163.
- [53] CARROLL C S, MOORE M M. Ironing out siderophore biosynthesis: A review of non-ribosomal peptide synthetase (NRPS) - independent siderophore synthetases[J]. Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology, 2018, 53 (4): 356-381.
- [54] AHMAD F, AHMAD I, KHAN M S. Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities[J]. Microbiological Research, 2008, 163(2): 173-181.
- [55] GAO M, XIONG C, GAO C, et al. Disease-induced changes in plant microbiome assembly and functional adaptation[J]. Microbiome, 2021, 9(1): 187.
- [56] SHEORAN N, NADAKKAKATH A V, MUNJAL V, et al. Genetic analysis of plant endophytic *Pseudomonas putida* BP25 and chemo-profiling of its antimicrobial volatile organic compounds[J]. Microbiological Research, 2015, 173: 66-78.
- [57] CHANDRASEKARAN M, CHUN S C. Expression of PR-protein genes and induction of defense-related enzymes by *Bacillus subtilis* CBR05 in tomato (*Solanum lycopersicum*) plants challenged with *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora*[J]. Bioscience Biotechnology and Biochemistry, 2016, 80(11): 2277-2283.
- [58] SMITS T H M, REZZONICO F, KAMBER T, et al. Metabolic versatility and antibacterial metabolite biosynthesis are distinguishing genomic features of the fire blight antagonist *Pantoea vagans* C9-1[J]. PLoS One, 2011, 6(7): e22247.
- [59] 卜宣尹, 杨卫丽. 植物内生菌抑菌机制和抑菌次生代谢产物的研究进展[J]. 现代药物与临床, 2021, 36(10): 2200-2206.
- [60] RADHAKRISHNAN R, HASHEM A, ABD ALLAH E F. *Bacillus*: A biological tool for crop improvement through bio-molecular changes in adverse environments[J]. Frontiers in Physiology, 2017, 8: 667.
- [61] 周池, 周诗晶, 陶禹, 等. 贝莱斯芽孢杆菌 XY40-1: 全基因组特征分析及对辣椒疫病的生物防治效果评价[J]. 微生物学报, 2024, 64(12): 4882-4901.
- [62] 何红, 蔡学清, 洪永聪, 等. 内生菌 BS-2 对蔬菜立枯病的抑制效果[J]. 福建农业大学学报, 2004, 33(1): 17-20.
- [63] YU Y Y, GUI Y, LI Z J, et al. Induced systemic resistance for improving plant immunity by beneficial microbes[J]. Plants-Basel, 2022, 11(3): 386.
- [64] CONSTANTIN M. E, DE LAMO F J, VLIEGER B V, et al. Endophyte-mediated resistance in tomato to *Fusarium oxysporum* is independent of ET, JA, and SA[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 979.
- [65] NIU D, WANG X, WANG Y, et al. *Bacillus cereus* AR156 activates PAMP-triggered immunity and induces a systemic acquired resistance through a *NPRI*- and SA-dependent signaling pathway[J]. Biochem Biophys Res Commun, 2016, 469 (1): 120-125.