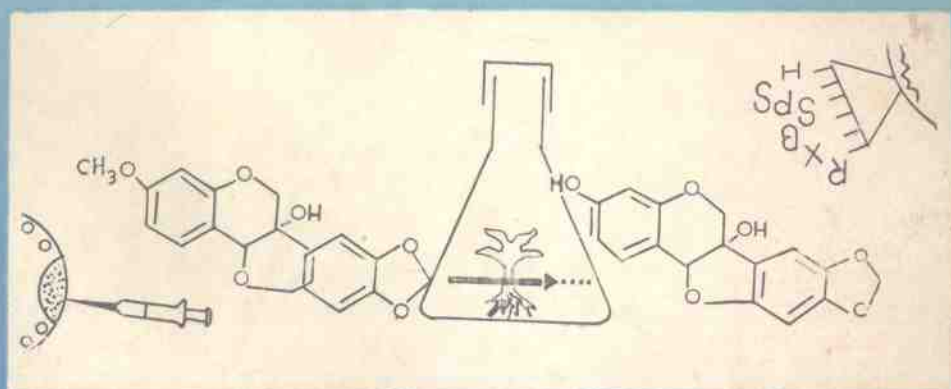


植物与微生物相互作用的分子和遗传学

——研究现状与展望

〔美〕 Tsune Kosuge 和 Eugene W. Nester 编辑

沈 瑛 范在丰 何江林 莫寅元 译校
邱德文 李道新 张圣喜 黄世文



中国水稻研究所植保系

译 者 的 话

《植物与微生物相互作用的分子和遗传学》，是美国杜邦公司维尔博士 (Du Pont Barbara Valent) 1985年来中国水稻所访问时赠送的一本关于植物病理学和分子遗传学方面的工具书。全书共分十七章，从普及植物与微生物相互作用的研究方法和应用技术出发，较为系统地介绍了植物与微生物相互作用中微生物酶的调节、病毒及类病毒的快速诊断、遗传工程及基因载体、植物与微生物的相互识别、抗性遗传和肿瘤形成及生物防治等一系列有关植物与微生物相互作用的分子和遗传学研究进展。

该书所提出的理论是最新的，所采用的研究方法和手段亦是比较先进的。可供植物生理学，微生物学，植物病理学，病毒学，生物学，生物化学，生物工程，遗传育种，分子生物学及医学等科研人员和有关大中专院校师生作参考。

参加本书译校的有中国水稻研究所植保系沈瑛、莫寅元、邱德文、李道新、黄世文；生物工程系范在丰；北京农业大学研究生何江林；湖南安江农校张全喜等同志。由沈瑛、何江林同志总校和整理全书；黄世文译注插图；袁筱萍、均巨法、吕福英同志参加了部分誊写工作。邱德文同志负责全书印刷的校对、封面设计及抬图的绘制工作，在该书的出版过程中，我们得到了四川省秀山县印刷厂的大力支持，在此一并表示感谢。

为使同行们对植物与微生物相互作用的认识能建立在分子遗传学的基础之上，以加速该综合性学科的发展，现将该书翻译成册。由于时间紧迫，译者的水平有限，特别是有些观点在国内还尚未见报导。因此，错漏之处在所难免，恳请各位专家、读者予以批评指正。

一九八七年八月

目 录

译者的话	(1)
前言	(1)
1、总论	
第一章 植物与微生物相互作用的概念和术语	(3)
1. 致病的相互作用	(3)
1.1. 病害概念	(3)
1.2. 微效病原菌	(4)
1.3. 主效病原菌	(5)
1.4. 病原菌的生物防治	(5)
2. 共生相互作用	(6)
2.1. 根瘤菌/豆科植物的共生作用	(6)
2.2. 与固氮微生物的相互关系	(6)
3. 菌根真菌	(7)
4. 未确定的相互作用	(8)
5. 基因途径	(8)
第二章 致病因子	(12)
1. 致病决定因子	(12)
1.1. 形态发生反应作为决定因子	(12)
1.1.1. 粘附	(12)
1.1.2. 穿透	(13)
1.1.3. 有关的生物化学反应	(14)
1.2. 毒素作为限制因子	(14)
1.2.1. 扩展具备的条件	(15)
1.2.2. 作用位点及机制	(16)
1.3. 酶作为决定性因子	(19)
1.3.1. 角质层降解酶	(19)
1.3.2. 细胞壁降解酶	(19)
1.3.3. IAA合成酶	(20)
2. 总结	(21)
第三章 微生物酶的调节及其对致病性的重要性	(21)
1. 角质酶	(22)
1.1. 底物	(22)
1.2. 物理性质和生物化学性质	(22)

1.3.在致病过程中的作用.....	(23)
1.4.调节作用及其对致病性的可能重要性.....	(23)
2.甲酰胺水解酶(氰化物水合酶).....	(25)
2.1.底物.....	(25)
2.2.物理性质和生化性质.....	(25)
2.3.在致病过程中的作用.....	(26)
2.4.体外调节和原位调节.....	(26)
3.豌豆素脱甲基酶.....	(28)
3.1.底物.....	(28)
3.2.物理性质和生化性质.....	(28)
3.3.在致病过程中的作用.....	(28)
3.4.调节作用及其对致病性的可能重要性.....	(29)
4.致病过程中病原其他调节作用的例子.....	(31)
4.1.果胶裂解酶.....	(31)
4.2.植物激素.....	(32)
4.3.毒素的生成.....	(33)
4.4.病原发育的调节作用.....	(33)
5.结语.....	(34)
第四章 寄主与寄生物系统的遗传学：分子生物学简介	(35)
1.寄主与寄生物遗传学的现状.....	(36)
2.分子生物学方法的遗传学问题.....	(38)
3.利用克隆的基因进行基础研究.....	(39)
3.1.分子机理.....	(39)
3.1.1.作为信息的基因.....	(40)
3.1.2.作为信息的 mRNA.....	(40)
3.1.3.作为决定性基因产物的酶.....	(40)
3.1.4.作为信息的代谢物.....	(40)
3.2.一般实验方案.....	(41)
4.一个典型的寄主和寄生物系统的建立.....	(41)
4.1.例子：植物真菌病.....	(42)
4.2.典型的标准在其它病原和种属寄生物中的应用.....	(42)
4.3.基因分离技术.....	(42)
4.4.真核生物转化系统的建立.....	(43)
4.4.1.以抗药性基因为基础的转化.....	(43)
4.4.2.直接整合的转化.....	(44)
4.4.3.用自动复制的载体转化.....	(44)
4.4.4.利用小染色体的转化.....	(44)
4.4.5.有机体的限制.....	(45)

5. 克隆基因的实际应用	(45)
6. 小结	(45)
I. 研究方法及工具	
第五章 植物病毒与类病毒的快速有效诊断	(46)
1. 诊断植物病毒侵染的免疫学方法	(46)
1.1. 免疫电镜技术 (ISEM)	(47)
1.2. 酶标技术 (ELISA)	(47)
1.2.1. 直接抗体夹层法	(47)
1.2.2. 间接双抗体夹层法	(48)
1.2.3. 两种方法的比较	(48)
1.2.4. 酶标技术在植物病毒侵染常规诊断上的应用	(49)
1.3. 放射免疫分析 (RISA)	(49)
1.4. 时间分辨荧光免疫分析 (缩写为TR-FIA)	(49)
1.5. 免疫学技术在植物病毒诊断上应用的发展方向	(50)
2. 快速诊断植物类病毒和病毒侵染的杂交分析技术	(50)
2.1. 分子杂交分析原理	(50)
2.2. 放射性互补DNA的制备	(51)
2.2.1. 以纯化的类病毒为模板直接合成cDNA	(51)
2.2.2. 类病毒重组DNA克隆的应用	(52)
2.3. 用 ^{32}P -cDNA探针进行类病毒侵染的诊断	(56)
2.3.1. 液体杂交法	(56)
2.3.2. 硝酸纤维素点迹法	(57)
2.4. 点迹法与液体杂交法的比较	(59)
2.5. 杂交方法的效用与专化性	(59)
2.6. 杂交分析与植物病毒侵染的诊断	(61)
2.7. 非放射性杂交探针的建立	(61)
第六章 遗传工程的理论与实践	(62)
1. 载体特性	(62)
1.1. 大肠杆菌克隆载体	(62)
1.1.1. 质粒载体	(63)
1.1.2. 入噬菌体载体	(64)
1.1.3. M13噬菌体载体	(64)
1.2. 穿梭载体	(65)
1.2.1. 原核生物	(65)
1.2.2. 酵母菌及其他真菌	(65)
1.2.3. 哺乳动物细胞	(66)
1.2.4. 植物	(66)
1.3. 整合载体	(66)

1.3.1. 酵母菌	(67)
1.3.2. 果蝇	(67)
1.3.3. 哺乳动物细胞	(68)
2. 克隆专化性基因	(68)
2.1. 库筛选	(68)
2.1.1. 纯化探针	(68)
2.1.2. 特异杂交	(68)
2.1.3. 合成探针	(69)
2.1.4. 抗体检测	(69)
2.1.5. 开放读码	(69)
2.1.6. 重组	(69)
3. DNA的体 外 改造	(70)
3.1. 突变的产生	(70)
3.1.1. 缺失	(70)
3.1.2. 插入	(70)
3.1.3. 基因融合	(70)
3.1.4. 点突变	(71)
3.1.5. 寡核苷酸突变	(71)
4. 小结	(72)
第七章 植物载体的开发	(72)
1. 载体的特征	(73)
2. 基因和控制区	(73)
3. Agrobacterium Ti质粒 载体	(74)
3.1. Agrobacterium转化特性	(74)
3.2. 使用Ti质粒的遗传工程	(75)
3.3. Agrobacterium载体的限制 因素	(76)
4. DNA载体的基因 转 移	(77)
5. 植物病毒	(79)
5.1. 病毒载体的可行性	(79)
5.2. 利用CaMV的遗传工程	(79)
5.3. CaMV载体的利用前景	(80)
6. 基因转移在植物与微生物相互作用研究中的应用	(81)
第八章 突变选择	(82)
1. 细胞培养和整体植株选择	(82)
2. 突变种类	(83)
3. 突变体分离和选择的研究现状	(83)
3.1. 诱变	(83)
3.2. 突变体选择	(84)

3.2.1. 病原抗性细胞系和植株的分离	(84)
3.2.2. 对抗代谢物的抗性	(85)
3.2.3. 农业上有用的突变体	(86)
3.2.4. 光系统突变体	(87)
3.2.5. 营养缺陷型	(88)
3.3. 突变体的稳定性	(90)
3.4. 突变体的分析	(91)
3.4.1. 生化分析	(91)
3.4.2. 遗传分析	(92)
4. 展望	(92)
4.1. 模式系统	(92)
4.2. 新的选择方法	(93)
4.3. 体细胞无性系的变异	(94)
II. 识别的分子生物学	
第九章 寄主——病原微生物识别的概念及其实验方法	(94)
1. 识别的关联	(95)
1.1. 病原物、共生体和腐生物	(95)
2. 识别方式	(96)
2.1. 对扩散性寄主产物的趋性和向性反应	(96)
2.2. 接触识别	(96)
2.3. 接触后的识别	(97)
3.1. 识别是否存在?	(97)
3.2. 识别方式	(97)
4. 研究识别作用的实验方法	(98)
4.1. 趋性和向性反应	(98)
4.2. 经接触精连的识别作用	(98)
4.3. 接触后的识别	(100)
5. 影响识别因子	(101)
5.1. 温度	(101)
5.2. 氢离子浓度	(101)
5.3. 盐类	(101)
5.4. 其它环境因子	(102)
6. 总结与结论	(102)
第十章 植物表面细菌的吸附	(103)
1. 细菌对植物表面附着力的测定	(103)
2. <i>Rhizobium</i> 细胞在豆科植物根部的附着	(104)
2.1. 作为侵染前兆 <i>Rhizobium</i> 的吸附	(105)
2.2. 根瘤菌对寄主豆科植物根的吸附存在选择性吗?	(106)

3. <i>Agrobacterium</i>	(108)
3.1. 与 <i>Agrobacterium</i> 附着有关的间接实验	(108)
3.2. <i>Agrobacterium</i> 对植物细胞吸附的直接测定	(109)
3.3. 肿瘤发生期 <i>Agrobacterium</i> 细胞对植物组织的附着	(111)
3.4. 附着资料的位点吸附假说	(112)
4. 入侵性细菌的附着和固定	(112)
4.1. 细胞界面的结构	(112)
4.2. 细胞附着和固定的结果	(115)
5. 植物和细菌界面的组成	(116)
5.1. 细菌表面的受体	(116)
5.2. 植物表面的受体	(118)
5.2.1. 果胶化合物	(119)
5.2.2. 植物外源凝集素	(119)
5.2.3. 细菌凝集素	(121)
6. 对附着的展望	(121)
IV. 植物对环境的反应	
第十一章 <i>Rhizobium</i> 结瘤的遗传学	(123)
1. 根瘤的发育	(123)
2. 寄主范围和主要的交叉接种组合	(124)
3. <i>Rhizobium</i> 遗传学和结瘤	(126)
3.1. 遗传技术	(126)
3.2. 遗传标记	(126)
3.3. 重组载体	(127)
3.4. <i>Rhizobium</i> 质粒的生物学	(127)
3.5. 有关质粒的物理证据	(128)
3.6. 质粒的转移和丢失	(128)
3.7. 结瘤突变体	(129)
3.8. 克隆结瘤基因	(130)
3.9. 连续共生基因: <i>nod</i> 和 <i>nif</i>	(131)
4. 遗传学和表现型	(132)
4.1. 表面之间的相互作用	(132)
4.1.1. 附着	(132)
4.1.2. 相互影响和发育控制	(133)
4.1.3. 突变体的研究	(134)
4.2. 根毛的反应	(135)
4.3. 细胞分裂	(137)
4.4. 其它结瘤步骤中的突变体	(138)
4.5. 寄主的选择性: 正选择性和(或)负选择性	(138)

4.6. 寄生因子	(139)
5. 基因的表达	(140)
6. 前景	(141)
第十二章 对损伤的系统反应	(142)
1. 伤口反应的类型	(142)
2. 植物系统防御的分子生物学	(145)
3. 总结	(147)
第十三章 侵染或化学物质诱导抗性的遗传和分子方面	(148)
1. 诱导抗性和过敏性反应	(148)
2. 由天然的或合成的化学物质诱发的诱导抗性	(149)
3. 诱导抗性的分子方面	(152)
4. 结语	(159)
第十四章 植物的肿瘤发生	(160)
1. 植物遗传肿瘤	(160)
1.1. 形成肿瘤的植物种类	(160)
1.2. 肿瘤的遗传基础	(161)
1.3. 植物激素和肿瘤发生	(163)
1.4. 遗传性肿瘤研究的展望	(163)
2. 病毒诱导的肿瘤: 植物呼肠孤病毒 (phytorcovirus)	(164)
2.1. 分类及一般特征	(164)
2.2. 病害症状	(164)
2.3. 在寄主细胞中的增殖	(165)
2.4. WTV和植物激素	(166)
2.5. WTV的核酸蛋白质	(166)
2.6. WTV遗传学	(167)
2.7. WTV研究的展望	(167)
3. 细菌诱导的植物肿瘤	(168)
3.1. 各种 <i>Agrobacterium</i> 和植物肿瘤	(168)
3.1.1. 细菌分类, 病害症状及寄主范围	(168)
3.1.2. 肿瘤诱导因子的特性	(169)
3.1.3. Ti质粒向植物细胞中的转移与整合	(171)
3.1.4. T-DNA在植物细胞中的表达	(172)
3.1.5. T-DNA的突变: 与植物激素有关的冠瘿瘤	(173)
3.2 <i>Pseudomonas Syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> 和植物肿瘤	(174)
3.2.1. 病害症状和寄主范围	(174)
3.2.2. 植物激素的产生和 <i>P. savastanoi</i> 质粒	(174)
4. 结语	(175)

V. 生物防治

第十五章 作为生物防治因子的附生微生物	(176)
1. 竞争作用	(176)
1.1. 竞争作用的利用	(177)
1.1.1. 空间的竞争	(177)
1.1.2. 利用竞争的证据	(178)
1.2. 干扰竞争	(179)
2. 重寄生现象	(180)
3. 对叶表的适应	(180)
4. 生物防治策略	(181)
4.1. 初步筛选和完善	(181)
4.2. 改进的途径	(182)
4.2.1. 改进措施	(182)
4.2.2. 培养条件	(183)
4.2.3. 菌系改良	(183)
5. 结语	(184)
第十六章 低毒性	(185)
1. 利用低毒性防治病害	(186)
1.1. <i>E. parasitica</i> 的低毒性	(186)
1.1.1. 低毒性的发现	(186)
1.1.2. 低毒性的特性	(186)
1.1.3. 防治战略	(187)
1.2. 其它真菌的低毒性	(190)
2. 利用低毒性因子控制低毒性	(190)
2.1. 低毒性因子的性质	(190)
2.2. dsRNA 的复制	(192)
2.3. dsRNA 分裂的变异性	(192)
2.4. dsRNA 对毒性表现可能起的作用	(192)
2.5. 没有 dsRNA 时低毒性的表现	(193)
2.6. <i>E. parasitica</i> 的毒性机理	(194)
3. 结语	(194)
第十七章 解释病毒与类病毒表现“交叉保护”现象的模型	(195)
1. 有关交叉保护作用机制的早期理论	(195)
1.1. 前体的消耗	(195)
1.2. 专化性抑制剂	(195)
1.3. 代谢发生改变	(195)
1.4. 外壳蛋白包被	(196)
2. 目前交叉保护现象在农业中的应用	(196)
2.1. 蕃茄中的烟草花叶病毒	(196)

2.2. 柑桔Tristeza 病毒.....	(196)
2.3. 其它实例.....	(196)
3. 谨慎利用交叉保护防治病毒的理由以及未来的策略.....	(197)
4. 交叉保护的模型.....	(197)

前 言

人们从分子生物学角度对植物与微生物相互作用的研究已取得了较大的进展，特别表现在植物冠瘿方面的研究所获得的信息。利用细菌，把细菌DNA重组到植物细菌核DNA中，成功地使植物细胞遗传物质得到改变这一事实，已激起分子生物学家和作物学家的丰富想象。对植物冠瘿的研究已说明可以把分子生物学中的方法应用到常见植物与微生物相互作用的研究领域内。这包括那些有益的（共生固氮）及那些有害的（植物病害）相互作用。目前的研究范围正朝着一些下常见的植物与微生物的相互作用类型及普通植物分子生物学方向迈进。从人们对植物和微生物的基础生物学兴趣的恢复和提高作物生产力的观点两方面看，这些尝试都是顺应时势的。

对于这些尝试，有必要及时报道目前植物病理学家、植物生理学家、微生物学家及分子生物学家所取得的最新研究进展，这点在本从书中可得到领会。基于强调植物与微生物的相互作用这一前提，即对这些系统研究能为在理论和实践领域取得显著突破提供唯一的可能性。本从书的各卷（每两年出版一卷）适合于有关植物和微生物学各门学科的研究人员、教师 and 研究生阅读。

植物在自然界中的生存环境中存在着各种各样的微生物。植物表面可成为众多细菌和真菌的栖居地，这些生物可粘附并在植物叶、茎、根、果实的表面生存。自然界植物所接触的数百种微生物中，仅有少数几种能建立某些永久的联系，因此人们认为这种相互作用的特殊机制尤为重要。田间研究表明，植物地上部分和地下部分都可作为众多微生物的自然环境，这些微生物的群体受不断变化的环境影响；它们主要依靠植物表面所分泌的营养物质维持生活。

早期的田间研究人员提出该观点，即植物只有和特定的微生物建立密切的联系才能生存。同时，他们认识到并非所有的联系对植物都有益。实际上，在某些情况下，这种联系对微生物虽有利，可对植物却是有害的，结果使植物发病。相反，有时这种联系对微生物可能有害，或是中性而对植物有益。大量的证据表明，植物只有与特定的微生物发生联系才能正常地生长和繁殖。因此，人们一般认为，利用这种联系可使植株生长健壮，提高作物的生产力。除了获得巨大的作物生产潜力外，还可对植物和微生物分子生物学这一人们目前感兴趣的问题——植物和微生物相互作用有一个比较深入的了解。

微生物与植物相互反应所表现的层次是多种多样的，植物对微生物可以不发生接触而通过微生物自身分泌的化学物质作出反应。同样，微生物也会对从植物组织中扩散出来的化学物质作出反应。两种生物发生接触，它们所作出的反应就可能在其中之一种或两种生物整个生活周期内持续下去。尽管大量的证据表明，微生物和植物能彼此影响对方的生长发育，但直到近年才找到了可行的工具与途径来确切地分辨和定义这两种相互作用的生物各自所起的作用。

在此卷中将明显地看到，生物技术方面的重要突破已为探索植物与微生物相互作用的机理开辟了各种新的途径，根据Beringer—Johnston两位博士的观点，根瘤菌与豆科植物的相互

作用，为植物与微生物相互作用概念的提出，特别是为植物与微生物之间的识别机制的研究提供了难得的材料。Dunke博士对此作了进一步的讨论。他强调有必要区分致病过程中的初级因子和次级反应物。既然生活在植物表面上的大多数微生物都不能致病，那么，病原菌就必须具有使其与植物建立致病联系的独特性。Van Etten和Kisler两位博士曾对具有这些特性的病原菌进行过讨论。他们主要致力于为与植株建立亲和关系所必需的特性方面的研究。这些特性的分子基础可通过DNA重组技术得到解决，正如Gilchrist和Yoder两位博士所讨论的那样。他们发现植物与微生物相互作用的遗传学对进行富有成效的调查研究是大有前途的。

用于植物和微生物遗传工程领域中的方法已在寄主与病原菌相互作用的研究中得到了重要的应用。在这方面，读者们将会发现Symons博士有关鉴定植物病毒的新途径一章不仅有趣而且非常有用。在下一章节内，Rothstein和Szostak两位博士讨论了遗传工程方法的原理和概念。鉴定控制植物—微生物相互作用特异性的基因的关键方法就是如何研制向植物体和微生物体转移基因的载体。对此Houck和Gardner两位博士作了论述。Flick和Evans讨论了突变体的筛选这一问题。突变体的筛选对培育适用于遗传研究和植物遗传工程的植物都是一种重要的途径。

该卷的第三部分，Lippincott等人阐述了可应用于植物与微生物之间识别研究的概念和实验方法，Pueppke对此作了补充说明，他对细菌在植物表面粘附的重要性进行了讨论。

第四部分论述植物对微生物的反应。读者将发现一篇论述植物对伤害反应的文章。根据Ryan博士的观点，这种反应类型可能是植物免受昆虫和病原菌危害的基本反应。Gianinazzi博士阐述植物对病毒接种的过敏性反应而诱导产生抗性的基本特性。Gelvin博士对激素在植物肿瘤形成中的作用进行了综述。同时对细菌在遗传工程中的作用也进行了讨论。Long博士阐述了根瘤菌—豆科植物共生作用的遗传学，同时对细菌基因和植物基因是如何测定其结瘤反应进行了论述。

在最后一章生物防治中，Andrews和Cullen两位博士讨论了栖居在植物表面上的微生物之间的适应和竞争，并指出怎样才能将这些生物最有效地用于植物病害的防治上。Van Alfen博士仔细研究了dsRNA在真菌低毒性中的作用，并指出怎样应用低毒性于栗疫病防治中。在最后一章中，Palukaitis和Zaitlin两位博士对植物病毒和类病毒所表现的“交互保护”现象进行了综述。

(李道新译、沈瑛校)

第一章 植物与微生物相互作用的概念和术语

J. E. Beringer 和 A. W. B. Johnston

植物和众多的微生物发生联系的部位有根、茎、叶等。因为植物是环境中有机质的重要组成部分，所以它是微生物营养物质的主要来源。植物提供营养物质的渠道，如间接地分泌物质、落叶、花粉脱落以及枯死的植物残体等。在某些情况下，微生物直接从其发生密切联系的植物中得到养料。与植物的联系中，有些对植物是极其有害的，例如与毒性病原菌之间的联系，但表面上似乎并不影响植物的生长；而有些是有益的联系，如与菌根真菌或固氮细菌之间的联系。

有关这些相互作用的知识是极为杂乱的，因为研究其机制的方法一般是不够的，并且还因为主要精力都集中在那些经济上比较重要或某些具有特殊意义的相互作用方法，病原菌在和植物相互作用时，为获得植物所供给的营养物质，已进化产生了各种不同的方法，这一点是可以理解的。同样，植物也进化产生了限制微生物对它们进行危害的潜在能力。对于多数微生物来说，与植物的相互作用只不过局限在叶片、茎杆及根的表面扩展，因为这些区域都有分泌物存在。不过，病原菌和共生菌都有自己的方式使它们进入寄主，直接获得养料。

我们利用术语“毒性”来描述病原菌的侵染能力，其所包含的意思是穿透寄主的能力，在寄主里的繁殖速度和对植物的危害程度。毒性非常强的病原菌（例如某些锈菌）能够对寄主进行重复侵染，不断繁殖，致使植株严重受害。毒性较低的微生物或部分锈菌菌株，除非它们产生毒素，否则侵染能力通常较弱，这些就属于危害较轻的病原菌类。对于共生菌，例如根瘤菌和菌根真菌，则很少使用“毒性”这个术语。因为此术语包含有致病性和对寄主造成危害之意。实际上，带有菌根真菌的植株受益程度通常是与其被侵染根的数目成正相关的。根侵染的比例越大，受益越显著。

越来越多的证据表明，植物虽受到细菌和其它微生物的侵染，但并不表现出明显的症状。具有这种侵染能力的微生物，在植株上的数目是较少的，从而它们不会导致光合产物的严重损耗，它们在植株上的残留物对植株是否有益还有待于进一步研究。有人认为线粒体和叶绿体是由侵入植物体的微生物进化产生的，因此有理由相信，目前正在形成类似的联系，事实上，Jeon等（1976）已指出，永久的共生关系可通过实验获得。1967年他们利用已受细菌侵染的阿米巴进行了研究，并指出截止1976年，没有此细菌的阿米巴都未能存活。

鉴于植物和微生物接触的范围很广，读者会惊奇地发现我们已了解到少数几种类型的植物和微生物之间的密切相互作用，尤其是那些有益的相互作用。不过，虽然我们目前了解到的相互作用类型不多，但相互作用的存在形式众多这一点却是可以肯定的。

1、致病的相互作用

1.1 病害概念

牛津缩略英语词典把病害定义为“机体或机体的某一部分或某一器官所处的一种状态下，

在该状态时机体的功能受到干扰或搅乱。用“植株”代替“机体”就能给出病害比较准确的描述。最为重要的是可能此定义也概括了植物对有益微生物侵染的反应，例如根瘤菌和菌根真菌。根瘤菌和菌根真菌总是有益的，表现在前者能进行固氮作用，后者能提高植物对磷的吸收，从而为植株提供较多的营养物质。有时这些微生物的侵染会对植物表现出有害。且在这种条件下，寄主失去能量，微生物得到能量，结果导致植株发病。因此，定义的原义为病害会削弱作物的生产力，表现形式有生长缓慢，产量降低及影响其商品性的外表损伤等。应该注意，营养缺乏也会影响植株的生长和植株的生产力，因此可用“营养缺乏病”这个术语来概括这些现象。

为了实用的目的，将病害定义为植株的功能受到致病微生物的干扰和搅乱，使植株不能获得最佳的商品产量。这种定义是易被人们所接受。这是由于它不能推测其确切的症状，不过，所有的植物在生长的环境中，存在的微生物数量很大，可能对植株造成微小的损伤或直接和植株之间竞争养分，这种微生物所引起的病害通常对植物生长影响较小。在不同的环境条件下，这些微生物对不同种类的植物生长所造成的危害程度是不同的，有些微生物可能是致病的。同样，由毒性较强的“真正的”病原菌所引起的病害和微生物与植物之间的所有相互作用都要受寄主基因型和环境的影响。

致病性、病害及毒性三者之间的关系极难分清，因为这些都是高度抽象的术语。例如带有病斑的马铃薯没有商品价值，但对于其它一些植物种来说，如果种子的产量和质量并未受到影响，那么营养器官上的损伤再严重，也可忽略不计。因为按照马铃薯的商品规定，其上的病斑属于一种严重的病害，而致病微生物则是一种严重的病原菌。在其它植物上的病斑则不认为是病害，且微生物也不认为是病原菌，可是在实际评价时，致病性和病害这两个术语都会使用。问题在于毒性这个术语的使用。“毒性”是指病原菌的繁殖速度和致病速度，或是指病原菌所造成的危害程度。产生毒素的病原菌（某些种类的假单胞杆菌，如以植物对毒性的反应为基础，则划分为“有毒性的”，而对于其它病原菌（如很多真菌病原）毒性则由穿透寄主的能力及在寄主里的繁殖速度来评价。

1. 2 微效病原菌

长期以来，人们就已认识到一些微生物能影响植物的正常生长（但不产生特定的病症），而使植物的生产力降低。典型的微效病原菌可认为是造成植物局部较小危害的微生物，这些病状对器官（通常是根）生长影响很小，但如果毒性较强的病原菌从此伤口侵入则产量将大大降低。

有毒化合物生长调节剂的产生也可认为是微效病原菌的特征。它们对植物吸收营养物质的影响或者是直接的，或者是间接的。所发生的间接相互作用可能是最难考察的，因为只根据定义，其含义是不明显的。从理论上可以给出两种能说明这个问题的可能性。第一，如果某微生物能影响豆科植物的结瘤以及固氮（豆科植物只有在其自身能于较适生长的土壤中进行固氮），那么这种微生物即是微效病原菌。第二，土壤中或根表面上的微生物所产生的大量植物生长素会影响根的生长。这两种类型的相互作用是显而易见的，且能在实验室进行模拟。在正常的培养条件下，这两种类型的相互作用能否观测到是有争论的。其它许多较为明显的相互作用尚有待作进一步研究。

这里和Schroth等所用的“微效病原菌”这个术语对描述那些相对不易归类的病原菌是很有用的。在生物学上极难明确定义微效病原菌这一术语，人们对主效病原菌之间的区别是没有异议的，我们觉得，为方便起见，如果微效病原菌是用于描述对植物有害的微生物，同时这些微生物的活动对作物生产影响不大，那么微效病原菌这一概念还是有用的。

1. 3 主效病原菌

主效病原菌通常是一组定义明确的微生物，因为它们对植物造成的损伤及产量损失都是比较明显的，因此通常研究较为详细。不过，定义这组微生物也存在一定的困难，和微效病原菌一样，因为植物所表现的反应也要受环境和植物基因型的影响。例如对某寄主特别有毒的病原菌或许不能侵染其它种类的植物，或许只对这些植物产生有限的危害，在这些寄主上，它们似乎就属于微效病原菌。

植物上的相互作用点和所包含的生物组群或致病程度三者之间没有明显的关系。一般来说，真菌病害是常见的。例如Agrios (1978) 所列举的23种由微生物引起作物严重减产的植物病害中，有14种是真菌引起的，有5种是由病毒引起的，有2种是由细菌引起的，其余2种是由类菌质体引起的。无疑，定义主效病原菌要受病原微生物在作物生产上的经济重要性和它们对树木及其它一些“重要种类的”植物所造成的危害。从生态学家的观点来看，我们认为，比较重要的几种病原菌可能在导致农业生产上的单一栽培趋势才具重要性。值得注意的是，人们对品种混播的兴趣与日俱增，这是利用它们对特殊病原菌株的感病性差异，从而降低病原菌在感病寄主中的扩展速度。

1. 4 病原菌的生物防治

生物防治是当今很流行的一个话题，因为它可以不通过使用化学物质而达到防治病原菌的目的。简而言之，生物防治就是选育抗性品种或转移抗性基因。在农业上，对作物品种的各种抗性基因进行有机的组合乃是极为重要的。不过，生物防治一般是指通过利用其他生物来控制病原菌。尽管栽培措施的变化会影响病原菌的繁衍，但通常是引进控制性生物来进行防治，土壤加热灭菌使某些病原菌可变为危害严重的病原菌，因其天敌种群难以建立，这是栽培措施对病原菌产生影响的很好例证。另一方面，对土壤进行的化学处理，至少部分也可以通过促进拮抗微生物的活动对病原菌产生影响。

必须明确，可作为生物防治的生物数量有限，培育能在正常农业条件下可利用的生物尚远不能满足我们的需要。其中原因之一就是生产成本及运输费用大大超过了经济收益，但更为重要的原因是我们对微生物中能与植物发生相互作用的拮抗微生物方面了解很少，这就意味着要创造能使拮抗性微生物旺盛繁殖的环境条件并确保它们在土壤中达到最佳分布的状态都是十分困难的。

选育用于生防的生物，其通常的途径是筛选抗特定病原菌的拮抗微生物，这种方法在某些地区的土壤杆菌上已取得很大的成功，并已用于十字花科作物根腐和秆腐的Heterobasidium annosum防治上。Schroth及其同事利用这种方法筛选能改良植物生长的微生物。不过，体外筛选拮抗微生物有其局限性。因为体外筛选排除了那些不能在体外生长的拮抗微生物及在试验条件下不表现出拮抗作用的微生物。另外，人们发现只有一小部分在体外显示具有拮抗作用的拮抗微生物才能在大田中发挥其效能。用于生防生物更为重要的潜在资源往往由于自

身的存在对病原菌有拮抗作用而在筛选的过程中检测不出来。这些生物能在受病原菌感染的植株部位中繁殖，建立群落，与病原菌竞争原料，或阻止病原菌的正常繁殖、扩展。这种病原菌与生防生物之间的“被动”相互作用尽管极为常见，但难以进行研究。

2. 共生相互作用

共生作用和生物学中的许多其它概念一样，是难以定义的。因为常见的用法改变了原意，特别是在讨论植物与微生物之间的相互作用时大为明显。因此共生的原意（有时仍然使用）却被一个新的共生概念所取代，即共生包括在互利基础上的密切相互作用；这是互利作用比较完整的定义。植物与微生物共生作用研究得最为清楚的是豆科植物与根瘤菌的共生作用，这种共生作用之所以重要是因为在试图提供生物学的精确定义时，它又可作为进一步解决这个问题时的例子。在氮素不足的条件下，带有活性强的根瘤固氮菌而结瘤的豆科植物能从这种相互作用中受益，豆科植物为生长促进土壤中根瘤菌及其它微生物的生长，不过，根瘤菌的某些菌株固氮频率低或根本就不能固氮，这些菌系或者对植物生长益处小，或者对植物有害，因为它们利用植物的能量，而植物却不能受益。

2. 1 根瘤菌/豆科植物的共生作用

尽管对根瘤菌和豆科植物之间的相互作用已进行了多年的详细研究，但我们对共生作用方面的了解却仍然有限。根瘤菌只能在众多的豆科种类中的一小部分种上和一种非豆科植物 *Parasponia* 上形成根瘤。在这个寄主植物范围内，人们还可以观察到形成有效共生作用时植物和根瘤菌之间的专一性。反映在根瘤菌的分类上。这种分类方法是基于结瘤寄主植物的种类来划分的。例如 *R. trifolii* 能在三叶草上结瘤。不过，尽管按寄主范围进行分类是有用的，因其忽略的例外很多，同时又未能包括热带植物中的大多数共生作用，故尚有不足之处。由于根瘤菌研究重点主要放在温带豆科植物上，而对于热带豆科植物及根瘤菌却研究很少。有关寄主与根瘤菌间的识别作用将在 Puetpke 和 Long 所撰写的章节里进行讨论。

2. 2、与固氮微生物的相互关系

与根瘤菌有关的共生作用可能研究得最为清楚，但它们仅是植物与固氮微生物之间所发生的此类相互作用中的一个例子。放线菌 *Frankia* 能在许多双子叶植物上结瘤，而蓝细菌 *Nostoc* 能在苏铁科植物 *Macrozamia* 上结瘤。在上述现象中都具有一定程度的专化性。这就表明存在着互相识别的系统。人们对这些相互作用的类型以及在生化或基因水平的机理了解甚少，从对 *Frankia* 和 *Nostoc* 共生作用的研究上可以证实，特别有趣的是这些毫无关联的生物竟都进化产生了同样的过程（结瘤），以调节植物为被侵染组织提供营养物质的作用。

在所有的联系中，对植物来说，为达到最佳效益，把与其相互作用的微生物数量限制到一定数量是很重要的，这可通过限制根瘤的数量和大小或形成其它特定的相互作用来达到。后者可由 *Azolla* 和 *Gunnera* 来说明。在 *Azolla* 中，氮细菌（*Anabaena*）生活在叶瘿里，在 *Gunnera* 中，*Nostoc* 存在于叶片基部的各种腺体中，这两者都是由复杂相互作用而产生抑制现象的例子。

较为简单的相互作用（共生与非共生作用都存在）往往伴随有其它固氮微生物的存在。单子叶植物根与 *Azospirillum* 的相互联系就是这种“疏松”相互作用的一个极好例子。这种