

网络出版时间:2016-04-07 09:00 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2016.05.027
网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20160407.0900.054.html>

立枯丝核菌和菌核菌对人参总皂苷化学趋向性的响应

张爱华¹, 匙 坤¹, 许永华¹, 孙佳明², 雷锋杰¹

(1 吉林农业大学 中药材学院, 吉林省人参工程中心, 吉林 长春 130118; 2 长春中医药大学 生物工程研发中心, 吉林 长春 130117)

[摘要] **【目的】**探讨人参立枯丝核菌和菌核菌对人参总皂苷化学趋向性的响应。**【方法】**采用平板法测定人参立枯丝核菌和菌核菌在不同人参总皂苷质量浓度(200, 20, 2, 0.2 mg/L)、温度(10, 15, 20, 25, 30 ℃)和 pH(5, 6, 7, 8)下的化学趋向性响应, 以及初生菌丝受此趋化影响下的生长状况。**【结果】**人参立枯丝核菌对 25 ℃、pH=6、质量浓度为 2 mg/L 的人参总皂苷表现出较强的正趋向性, 而人参菌核菌则对 15 ℃、pH=7、质量浓度为 2 mg/L 的人参总皂苷表现出较强的正趋向性, 趋化移动指数(CMI)分别为 0.136 和 0.149。**【结论】**人参总皂苷作为趋化因子能够诱导人参立枯丝核菌和菌核菌产生化学趋向性响应。

[关键词] 人参立枯丝核菌; 人参菌核菌; 人参总皂苷; 化学趋向性

[中图分类号] S435.675

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2016)05-0200-05

Chemotaxis response of *Rhizoctonia solani* and *Sclerotinia schinseng* to total ginsenosides

ZHANG Ai-hua¹, CHI Kun¹, XU Yong-hua¹, SUN Jia-ming², LEI Feng-jie¹

(1 Ginseng Engineering Research Center of Jilin, College of Chinese Medicinal Materials, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China; 2 Development Center of Traditional Chinese Medicine and Bioengineering, Changchun University of Traditional Chinese Medicine, Changchun, Jilin 130117, China)

Abstract: **【Objective】** This study investigated the chemotaxis response of *Rhizoctonia solani* and *Sclerotinia schinseng* to total ginsenosides. **【Method】** Different concentrations of total ginsenosides (200, 20, 2, 0.2 mg/L), culture temperatures (10, 15, 20, 25, 30 ℃) and pH values (5, 6, 7, 8) were used to research the chemotaxis response of two pathogens by plate assay. The growth of primary hyphae affected by this chemotaxis was also analyzed. **【Result】** *Rhizoctonia solani* exhibited strong positive chemotaxis against total ginsenosides with concentration of 2 mg/L when the culture temperature was 25 ℃ and the pH was 6. *Sclerotinia schinseng* exhibited strong positive chemotaxis against total ginsenosides with concentration of 2 mg/L when the culture temperature was 15 ℃ and the pH was 7. The chemotactic migration indexes (CMI) of the two pathogens were 0.136 and 0.149, respectively. **【Conclusion】** Total ginsenosides induced chemotaxis response of *Rhizoctonia solani* and *Sclerotinia schinseng* chemokines.

Key words: *Rhizoctonia solani*; *Sclerotinia schinseng*; total ginsenosides; chemotaxis

人参(*Panax ginseng* C. A. Mey.)隶属于五加 科人参属,是吉林省名贵的道地药材。由于人参是

[收稿日期] 2014-10-10

[基金项目] 国家自然科学基金项目(31100239, 31200224); 吉林省科技发展计划项目(20110926, 20130206030YY, 20140520159JH); 公益性行业(农业)科研专项(201303111); 吉林省现代农业产业技术体系建设项目(2013018)

[作者简介] 张爱华(1978—),女,吉林长春人,副教授,硕士生导师,主要从事中药资源与生物技术研究。

E-mail: blueice20021230@163.com

[通信作者] 雷锋杰(1979—),男,吉林长春人,讲师,主要从事药用植物资源学研究。E-mail: fengjie_lei@163.com

多年生宿根植物,生产中人工栽培人参从播种到收获平均 4~6 年才能“做货”,而这期间人参立枯丝核菌和菌核菌的发生却危害着人参根及茎基部的正常生长^[1-3],且随着种植年限的增加,病害暴发流行的速率加快。野生人参的寿命长达几十年甚至百年,但病害的发生率却较低,有研究报道一个主要原因是野生人参种群内部植株间都保持一定的时空间距^[4]。随着野生人参的濒危灭绝,人工栽培人参过程中一个关键因素是种植者为了追求最大限度的经济利益,往往同一块地高密度种植,这违背了人参生境的自然状态,必然导致因根系长期分泌同一物质而影响土壤微生物的种类和数量,进而形成了特殊的土壤环境,使得生境越来越恶劣^[5]。笔者发现根系分泌物是土壤中病原菌生长和存活的关键性生态因子。同时,本课题组通过对人参根系分泌物的分析鉴定,发现其中特有物质三萜类皂苷对人参主要病原菌生长具有化感效应,并且不同类型的人参皂苷对不同人参病原菌具有不同程度的化感作用^[6-7]。

植物通过主动释放和淀积多种有机物,为根际微生物提供碳源、能源和生长因子,同时还释放化感物质和信号物质。当根际微生物感受到这种刺激信号时,利用自身趋向性的特点成功寻找食源或逃避毒性环境^[8]。然而人参病原菌对人参根系分泌物是否存在化学趋向性响应,与之相关的因素和机理有哪些,如何确立人参根系分泌物与病害发生之间的关系等尚未见相关报道。本试验以从人参根内分离提取的人参总皂苷为材料,探索人参立枯丝核菌和菌核菌对其化学趋向性的响应,以期探明人参根系分泌物与主要病害发生的互作机制,为人参根系分泌物的生态作用研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材 料

1.1.1 供试菌种 人参立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani* Kuhn)和人参菌核菌(*Sclerotinia schinseng* Wang, C. F. Chen et J. Chen)均取自吉林省人参工程技术研究中心,由吉林农业大学高洁教授鉴定。

1.1.2 供试药品 采用超声波法从 3 年生人参根中分离提取得到人参总皂苷(纯度 95%);孟加拉红培养基,北京奥博星生物技术有限责任公司产品。

1.2 方 法

1.2.1 菌液和皂苷溶液的制备 分别取上述各人参病原菌丝适量,加入装有 10 mL 无菌水的 EP 管中,置于漩涡混合器上混匀,配制成孢子含量为 10^6

CFU/mL 的悬浮液,备用。

利用蒸馏水配制质量浓度分别为 200, 20, 2, 0.2 mg/L 的人参总皂苷溶液,用 $0.22\ \mu\text{m}$ 滤膜过滤除菌,备用。

1.2.2 化学趋向性反应试验 按图 1 所示方法进行试验。使用打孔器($\Phi=6\ \text{mm}$)由上至下在培养基上打 3 个孔,标记为 A、B、C(A 代表 4 种质量浓度的人参总皂苷溶液,B 代表病原菌孢子悬浮液,C 代表无菌水),每孔间距为 20 mm,分别用 $25\ \text{mm}\times 2\ \text{mm}$ 的滤纸条相连,再用移液枪分别吸取 $30\ \mu\text{L}$ 上述各溶液加入到相应孔中,每个处理重复 3 次。其中,人参立枯丝核菌于 $25\ ^\circ\text{C}$ 、黑暗条件下培养 4 d;人参菌核菌于 $15\ ^\circ\text{C}$ 、黑暗条件下培养 4 d。

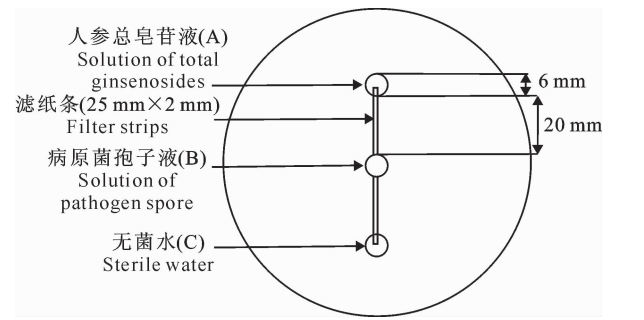


图 1 人参病原菌化学趋向性响应试验操作示意图
Fig. 1 Test operation schematic for chemotaxis response of ginseng pathogens

1.2.3 测定指标 对菌丝趋化移动指数(Chemotactic Migration Index, CMI)的测定方法^[9]进行改进,计算时移动距离指绝大多数菌丝移动的最远距离,菌丝从孔 B 向孔 A 移动的距离记为 a ,向孔 C 移动的距离为 b , $\text{CMI} = a/b - 1$ 。当 $\text{CMI} > 0$ 时,所测物质对测定微生物具有正趋向性;当 $\text{CMI} < 0$ 时,所测物质对测定微生物具有负趋向性;当 $\text{CMI} = 0$ 时,所测物质对测定微生物不具有趋向性。

1.2.4 人参总皂苷质量浓度对 2 种病原菌化学趋向性的影响 将配制好的人参总皂苷溶液(200, 20, 2, 0.2 mg/L)按 1.2.2 的方法进行化学趋向性试验。

1.2.5 温度和 pH 对 2 种病原菌化学趋向性的影响 人参立枯丝核菌在 15, 20, 25, $30\ ^\circ\text{C}$ 下,人参菌核菌在 10, 15, 20, $25\ ^\circ\text{C}$ 下,按 1.2.2 的方法进行化学趋向性试验,人参总皂苷质量浓度均为 2 mg/L。

将 2 mg/L 人参总皂苷溶液调制成 pH 分别为 5, 6, 7, 8, 按 1.2.2 的方法进行化学趋向性试验。

1.2.6 2 种病原菌对人参总皂苷化学趋向性的响应 在上述筛选的最优趋化参数下,按 1.2.2 的方

法对 2 种病原菌进行化学趋向性试验。

1.2.7 最优趋化参数下 2 种病原菌初生菌丝的生长状况 用数码电子显微镜观察最优趋化参数下人参立枯丝核菌和菌核菌初生菌丝的生长状况。以孔 B 中心为对称点,观察试验组孔 A 与对照组孔 C 同侧端初生菌丝的生长。

1.3 数据分析

试验数据采用 Excel 2007 软件进行处理,利用 SPSS 18.0 中的单因素方差分析(One-Way ANOVA)结合 LSD 法对统计结果进行显著性方差分析。

2 结果与分析

2.1 不同质量浓度人参总皂苷对 2 种病原菌化学趋向性的影响

由图 2 可知,人参立枯丝核菌和菌核菌都对低、中质量浓度(0.2~20 mg/L)的人参总皂苷表现出化学趋向性响应,且随人参总皂苷质量浓度的增加,化学趋向性呈现先上升后下降的趋势,在 2 mg/L 时 CMI 最大($P<0.05$),分别为 0.152 和 0.130;在人参总皂苷质量浓度较高(200 mg/L)时,人参立枯丝核菌和菌核菌对人参总皂苷表现出负的化学趋向性响应。

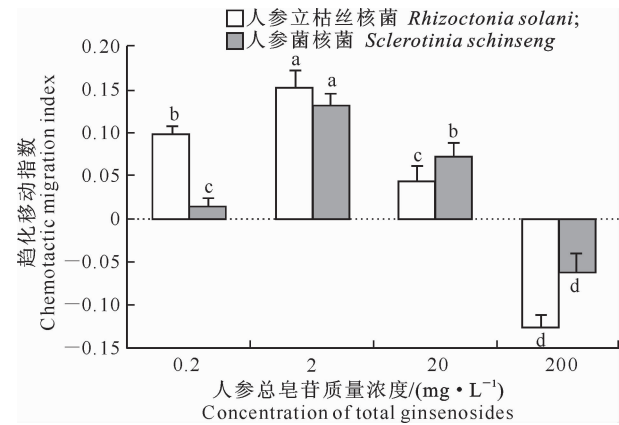


图 2 不同质量浓度人参总皂苷对人参立枯丝核菌和人参菌核菌化学趋向性的影响($n=3$)
图柱上标不同小写字母表示同一菌种不同处理间差异显著($P<0.05$)。下同同

Fig. 2 Effect of total ginsenosides with different concentrations on chemotaxis response of *Rhizoctonia solani* and *Sclerotinia schinseng* ($n=3$)
Different small letters mean significant difference ($P<0.05$) in different treatment of the same strain. The same below

2.2 温度对 2 种病原菌化学趋向性的影响

由图 3 可知,人参立枯丝核菌和人参菌核菌对 4 种温度下的人参总皂苷均表现出化学趋向性响

应,其中人参立枯丝核菌随着试验温度的逐渐升高,化学趋向性呈现先增强后减弱的趋势,在 25 ℃下化学趋向性显著($P<0.05$)高于其他试验组,CMI 为 0.177;而人参菌核菌对温度比较敏感,10 和 15 ℃试验组的化学趋向性要显著高于 20 和 25 ℃试验组,其中以 15 ℃下的化学趋向性最强,显著($P<0.05$)高于其他试验组,CMI 为 0.165,但这种化学趋向性随着温度的升高而减弱。

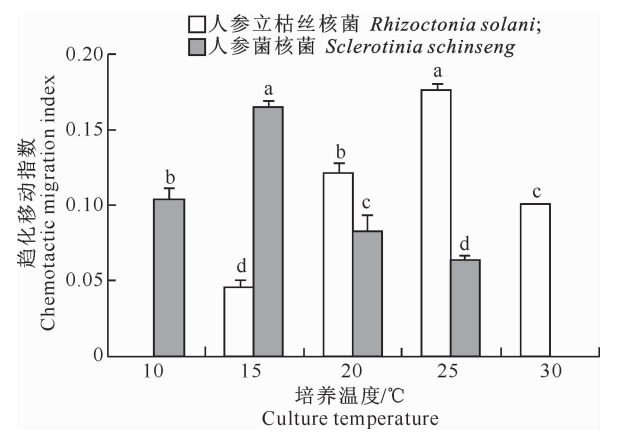


图 3 培养温度对人参立枯丝核菌和人参菌核菌化学趋向性的影响($n=3$)
Fig. 3 Effect of culture temperature on chemotaxis response of *Rhizoctonia solani* and *Sclerotinia schinseng* ($n=3$)

2.3 pH 对 2 种病原菌化学趋向性的影响
pH 对 2 种病原菌化学趋向性的影响见图 4。

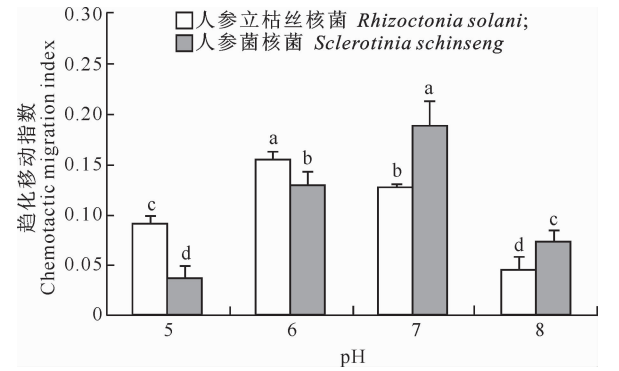


图 4 pH 对人参立枯丝核菌和人参菌核菌化学趋向性的影响($n=3$)
Fig. 4 Effect of pH on chemotaxis response of *Rhizoctonia solani* and *Sclerotinia schinseng* ($n=3$)

由图 4 可知,人参立枯丝核菌和人参菌核菌分别对不同 pH 值的人参总皂苷表现出化学趋向性响应,其中人参立枯丝核菌对人参总皂苷的化学趋向性随着溶液 pH 的逐级递增呈现先增强后减弱的趋势,尤其在偏弱酸性(pH=6)条件下的化学趋

向性最强且显著($P<0.05$)高于其他试验组,CMI为0.150;人参菌核菌对中性($\text{pH}=7$)的人参总皂苷表现出较强的化学趋向性且显著($P<0.05$)高于其他试验组,CMI为0.188,随着溶液 pH 值的逐级递增,这种化学趋向性表现出由强到弱的变化。

2.4 最优趋化参数下 2 种病原菌对人参总皂苷的化学趋向性响应

人参立枯丝核菌和人参菌核菌分别对最优趋化参数下的人参总皂苷表现出化学趋向性响应,其中人参立枯丝核菌对 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $\text{pH}=6$ 、质量浓度为 2 mg/L 的人参总皂苷表现出较强的化学趋向性,

CMI 为 0.136;人参菌核菌则对 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $\text{pH}=7$ 、质量浓度为 2 mg/L 的人参总皂苷的化学趋向性最强,CMI 为 0.149。

2.5 最优趋化参数下 2 种病原菌初生菌丝的生长状况

从图 5 和图 6 可以看出,2 种病原菌菌丝体由中心向两端生长时,试验组的菌丝体生长繁茂、密度高,而且菌丝多分枝,从整体上显得坚挺、饱满,而对照组的菌丝体长势稀疏、菌丝多细长,且密度较低。此外,人参菌核菌初生菌丝顶端分生孢子量也是试验组明显高于对照组。

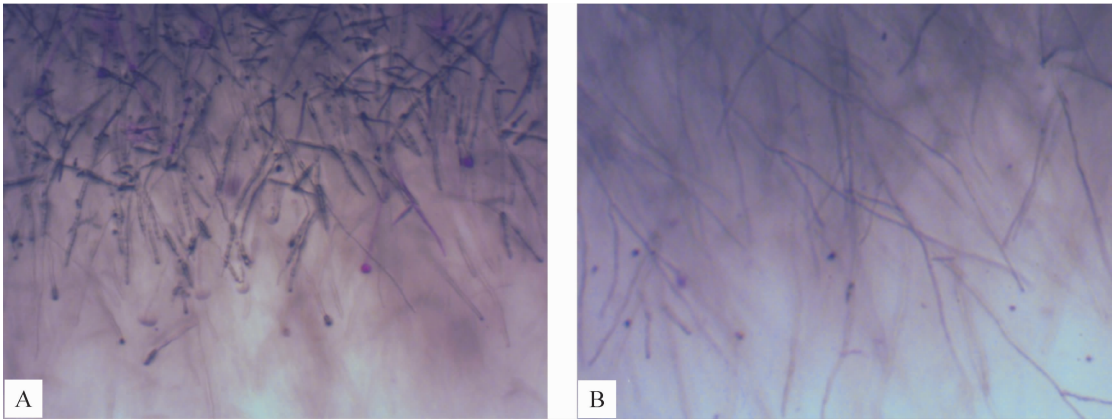


图 5 人参立枯丝核菌生长趋化性菌落边缘菌丝密度微观图(10×)
A. 试验组;B. 对照组
Fig. 5 Microcosmic observation of *Rhizoctonia solani* (10×)
A. Test group; B. Control group

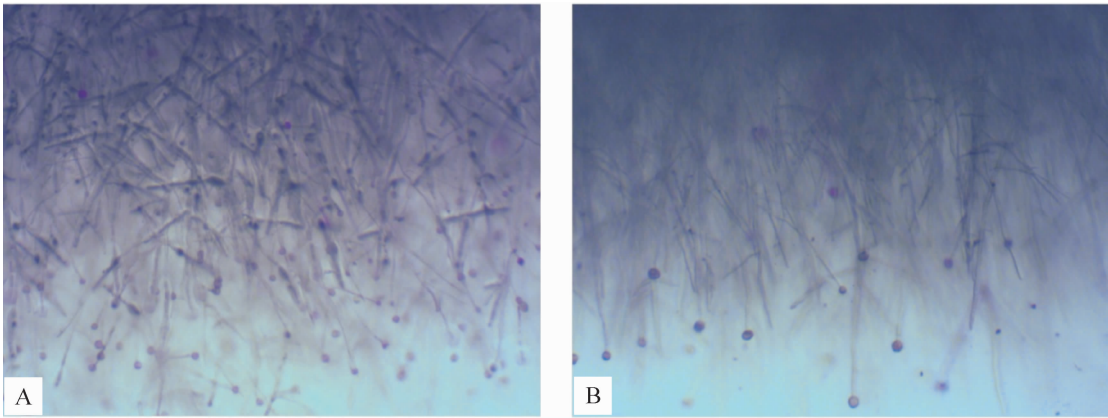


图 6 人参菌核菌生长趋化性菌落边缘菌丝密度微观图(10×)
A. 试验组;B. 对照组
Fig. 6 Microcosmic observation of *Sclerotinia schinseng* (10×)
A. Test group; B. Control group

3 结论与讨论

人参皂苷不仅是人参根系分泌的主要次生代谢产物,同时也是土壤微生物的基质,在植物体与土壤

微生物之间起着调节作用^[10-13]。自然条件下,次生代谢物质的浓度效应对于阐明化学趋向性具有重要意义,许多报道已证实低浓度下的植物次生代谢产物促使其病原菌显示出较强的化学趋向性响应。

寄主植物番茄根系分泌物中低浓度的有机酸和氨基酸对解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)和青枯病菌(*Ralstonia solanacearum*)具有化学趋向性作用,而其他非寄主根系分泌物则没有明显的趋向作用^[14-15]。桉树根系分泌的低浓度的次生代谢物质对野生型产酸克氏菌(*Klebsilla oxytoca*)具有强烈的吸引作用,极大地促进了野生菌株的正趋向性^[16]。豆科植物根系分泌的低浓度的黄豆苷和木黄酮除了可作为真菌游动孢子的化学引诱剂外,还可以对休止孢萌发出来的菌丝的生长起化学定向作用^[17]。本试验中,低、中质量浓度的人参总皂苷能够诱导人参立枯丝核菌和菌核菌对其产生正趋化性,这说明植物根系分泌物的浓度效应与病原菌的吸引和萌发甚至侵染有密切关系。

组氨酸激酶是微生物趋化性的重要元件,拥有这种酶编码基因的微生物都具有趋化特性^[18-20]。对于本试验中 2 种病原菌在高质量浓度培养时所表现出的负化学趋向性,笔者分析可能是初生菌丝体膜蛋白上的组氨酸激酶在受到高质量浓度人参总皂苷刺激时活性减弱,趋化信号无法在胞间正常传递,以至于菌丝体对外界环境变化不能做出准确判断。虽然本试验中 2 种病原菌对人参总皂苷表现出了化学趋向性响应,但其趋化机制,如调控 2 种病原菌趋化作用的组氨酸激酶是否独立存在,或是与其他酶类协同完成趋化作用,以及编码这些酶的基因等,还有待进一步研究。

[参考文献]

[1] 傅俊范. 药用植物病理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2007.
Fu J F. Herbal plant pathology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2007. (in Chinese)

[2] 王春伟. 吉林省人参主要病害安全用药技术研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2011.
Wang C W. Studies on safety application of fungicides for main diseases of ginseng in Jilin Province [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2011. (in Chinese)

[3] 杨昭霞, 刘长宝, 刘美良. 东部山区人参常见病害的症状及防治 [J]. 农业与技术, 2005, 25(2): 62-63.
Yang Z X, Liu C B, Liu M L. Symptoms and prevention of ginseng common diseases of eastern mountain [J]. Agriculture and Technology, 2005, 25(2): 62-63. (in Chinese)

[4] 肖培根. 山参资源及保护 [M]. 天津: 天津科学技术出版社, 2001.
Xiao P G. The resource and protection of wild ginseng [M]. Tianjin: Tianjin Science and Technology Press, 2001. (in Chinese)

[5] 张爱华, 郜玉钢, 许永华, 等. 我国药用植物化感作用研究进展

[J]. 中草药, 2011, 42(10): 1885-1890.

Zhang A H, Gao Y G, Xu Y H, et al. Advances in studies on allelopathy of medicinal plants in China [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2011, 42(10): 1885-1890. (in Chinese)

[6] 张爱华, 彭洪利, 雷锋杰, 等. 人参根系分泌物的提取及鉴定 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, 42(7): 191-196.

Zhang A H, Peng H L, Lei F J, et al. Extraction and identification of ginseng root exudates [J]. Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition), 2014, 42(7): 191-196. (in Chinese)

[7] 张爱华, 雷锋杰, 许永华, 等. 人参皂苷对人参主要土传病害的化感作用 [C]//中国植物保护学会植物化感作用专业委员会. 中国第四届植物化感作用学术研讨会论文摘要集, 2009.

Zhang A H, Lei F J, Xu Y H, et al. Allelopathy of ginsenosides on the main soil-borne diseases [C]//Allelopathy Professional Committee of China Society of Plant Protection. Abstracts collections of fourth China plant allelopathy symposium, 2009. (in Chinese)

[8] Haichar F Z, Santaella C, Heulin T, et al. Root exudates mediated interactions belowground [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2014, 77: 69-80.

[9] 汤卫华. 红曲霉发酵及其生长趋向性的初步研究 [D]. 天津: 天津科技大学, 2004.

Tang W H. Elementary study on the fermentation of monascus and its trend growth [D]. Tianjin: Tianjin University of Science & Technology, 2004. (in Chinese)

[10] 张一鸣, 刘芳君, 杨 莉, 等. 人参根际土壤甲醇提取物对人参病原真菌和拮抗菌的影响 [J]. 吉林农业大学学报, 2014, 36(4): 436-441.

Zhang Y M, Liu F J, Yang L, et al. Effect of ginseng rhizosphere soil methanol extracts on pathogenic fungi and their antagonistic microorganisms [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2014, 36(4): 436-441. (in Chinese)

[11] Nicol R W, Yousef L, Traquair J A, et al. Ginsenosides stimulate the growth of soilborne pathogens of American ginseng [J]. Phytochemistry, 2003, 64: 257-264.

[12] 雷锋杰. 人参根系分泌物的化感作用研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2011.

Lei F J. Allelopathic effect of ginseng root exudates on ginseng [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2011. (in Chinese)

[13] 张秋菊, 耿艳秋, 郜玉刚, 等. 人参皂苷对人参幼苗生长发育的影响 [J]. 中草药, 2012, 43(12): 2503-2507.

Zhang Q J, Geng Y Q, Gao Y G, et al. Effects of ginsenosides on seedling growth and development of *Panax ginseng* [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2012, 43(12): 2503-2507. (in Chinese)

[14] Jian Y, Caitilyn A. Chemotaxis is required for virulence and competitive fitness of the bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum* [J]. Journal of Bacteriology, 2006, 188: 3697-3708.

harvesting time on herbage yield and quality/quantity of oil in Thyme, *Thymus vulgaris* L. [J]. Industrial Crops and Products, 2004, 19: 231-236.

[30] Zhang X, Linit M J. Comparison of oviposition and longevity of *Mdnochamus alternates* and *M. carolinensis* (Coleoptera: Ceralnbycidae) under laboratory conditions [J]. Environmental Entomology, 1998, 27: 885-891.

[31] 李继泉,樊 慧,金幼菊,等. 光肩星天牛取食后复叶挥发物的释放机制 [J]. 北京林业大学学报, 2002, 24(5/6): 170-174. Li J Q, Fan H, Jin Y J, et al. Emission mechanism of volatile compounds from ashleaf maple feeding-damaged by *Anoplophora glabripennis* (Motsch.) [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2002, 24(5/6): 170-174. (in Chinese)

[32] Fettk  ther R, Reddy G V P, Noldt U, et al. Effect of host and larval frass volatiles on behavioural response of the old house borer, *Hylotrupes bajulus* (L.) (Coleoptera: Cerambycidae), in a wind tunnel bioassay [J]. Chemoecology, 2000, 10(1): 1-10.

[33] 蔡世民,黄一平,黄竞芳. 侧柏提取物对双条杉天牛引诱作用的初步研究: I. 提取物引诱活性测定 [J]. 北京林业大学学报, 1989, 11(3): 71-78. Cai S M, Huang Y P, Huang J F. Primary studies on attractive tendencies of the bark extreaccto *Semanotus bifasciatus bifasciatus* Motch [J]. Journal of Beijing Forestry University, 1989, 11(3): 71-78. (in Chinese)

[34] Kobayashi F, Yamane A, Ikeda T. The Japanese pine sawyer beetles as the vector of pine wilt disease [J]. Annual Review of Entomology, 1984, 29: 115-135.

[35] 王保新,杨 桦,杨 伟,等. 云斑天牛对 10 种植物挥发物的 EAG 和行为反应 [J]. 应用昆虫学报, 2014, 51(2): 481-489. Wang B X, Yang H, Yang W, et al. EAG and behavioral responses of *Batocera lineolata* Chevrolat (Coleoptera: Cerambycidae) to ten plant volatiles [J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2014, 51(2): 481-489. (in Chinese)

[36] Phillips T W, Wilkening A J, Atkinson T H, et al. Synergism of turpentine and ethanol as attractants for certain pine-infesting beetles (Coleoptera) [J]. Environmental Entomology, 1988, 17(3): 456-462.

[37] 张洪波,赵翔翔,蒋青年. 咖啡灭字脊虎天牛捕捉器试验及其生物防治意义 [J]. 云南热作科技, 1999, 22(1): 12-13. Zhang H B, Zhao Y X, Jiang Q N. The trap experiment and biological control significance of *Xylotrechus quadripes* Chevr [J]. Journal of Yunnan Tropical Crops Science & Technology, 1999, 22(1): 12-13. (in Chinese)

(上接第 204 页)

[15] Shiyong T, Chunlan Y, Xinlan M, et al. The effect of organic acids from tomato root exudates on rhizosphere colonization of *Bacillus amyloliquefaciens* T-5 [J]. Applied Soil Ecology, 2013, 64: 15-22.

[16] 于晓宇,江绍锋,蓝运华,等. 对菌根分泌物强趋性产酸克氏菌突变体的筛选 [J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2014, 32(2): 130-136. Yu X Y, Jiang S F, Lan Y H, et al. Screening for mutants of *Klebsilla oxytoca* with stronger chemotaxis to exudates from mycorrhiza of *Eucalyptus-Pisolithus tinctorius* [J]. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 2014, 32(2): 130-136. (in Chinese)

[17] Morris P F, Elizabeth B, Brett M T. Chemotropic and contact responses of *Phytophthorasojae hyphae* to soybean isoflavonoids and artificial substrates [J]. Plant Physiol, 1998, 117: 1171-1178.

[18] Buchan A, Crombie B, Alexandre G M. Tem-poral dynamics and genetic diversity of chemotactic-competent microbial populations in the rhizosphere [J]. Environ Microbiol, 2010, 12: 3171-3184.

[19] 张云怡,曾令兵,郭晓奎,等. 细菌趋化过程中信号转导系统研究 [J]. 中国微生态学杂志, 2011, 23(1): 93-97. Zhang Y Y, Zeng L B, Guo X K, et al. Study the signal transduction system during the chemotactic process of bacterial [J]. Chinese Journal of Microecology, 2011, 23(1): 93-97. (in Chinese)

[20] Xiqing W, Anh V, Kwangwoon L, et al. CheA-receptor interaction sites in bacterial chemotaxis [J]. Journal of Molecular Biology, 2012, 422: 282-290.