

魏宏宇, 李 怡, 彭帅英, 等. 胞外多糖促进胁迫条件下农作物生长的研究与展望[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(4): 1123-1134.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.04.032

胞外多糖促进胁迫条件下农作物生长的研究与展望

魏宏宇^{1,2}, 李 怡^{1,2}, 彭帅英^{1,2}, 黄 林^{1,2}, 张 宝^{1,2}, 李昆太³, 程 新^{1,2}

(1. 江西农业大学应用微生物研究所, 江西 南昌 330045; 2. 江西农业大学生物科学与工程学院, 江西 南昌 330045; 3. 广东海洋大学食品科技学院, 广东 湛江 524088)

摘要: 胞外多糖是微生物分泌的一大类天然大分子活性物质, 在食品、医药、化工等领域有着广泛的应用。目前, 大量研究结果表明, 胞外多糖是一种很好的生物源肥料, 外源施加可以有效地提高农作物生长性能, 激活农作物自身潜在的防御机制, 以此促进不同胁迫条件下农作物的生长。本文综述了胞外多糖提高盐、干旱、重金属等胁迫条件下农作物生长及生理代谢的研究进展, 进而对胞外多糖促进胁迫条件下农作物生长的机理进行了归纳和总结, 并对本领域的研究热点进行了展望, 旨在推进胞外多糖在农业领域的应用。

关键词: 胞外多糖; 产胞外多糖微生物; 农作物; 胁迫

中图分类号: S182 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2022)04-1123-12

Promoting crop growth under stress conditions by exopolysaccharides: review and perspective

WEI Hong-yu^{1,2}, LI Yi^{1,2}, PENG Shuai-ying^{1,2}, HUANG Lin^{1,2}, ZHANG Bao^{1,2}, LI Kun-tai³, CHENG Xin^{1,2}

(1. Institute of Applied Microbiology, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. College of Bioscience and Bioengineering, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 3. College of Food Science and Technology, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China)

Abstract: Exopolysaccharides (EPS) are a large class of natural macromolecular active substances secreted by microorganisms, and play an extensive role in food, medicine, chemical industry and other fields. Numerous research results show that EPS can be used as biological fertilizer. Exogenous application can effectively improve the growth performance of crops and activate their potential defense mechanisms, thus promoting the growth of crops under different stress conditions. Research progress of EPS in improving crop growth and physiological metabolism under stress conditions such as salt stress, drought stress and heavy metals stress was reviewed, and the mechanism of EPS in promoting crop growth under stress conditions was also summarized. In the end, the hotspots in this field were prospected. The aim of this paper is to advance the application of EPS in agriculture.

Key words: exopolysaccharides; exopolysaccharides-producing microorganisms; crop; stress

胞外多糖 (Exopolysaccharides, EPS) 是一些特

殊微生物在生长代谢过程中分泌到细胞壁外的水溶性多糖, 属于微生物的次级代谢产物^[1], 可以分为由一种单糖构成的同多糖和由 2 种以上单糖构成的杂多糖, 对微生物的生长、定殖、抗逆等生理学过程有重要意义^[2], 近年来已被广泛应用于食品、医药、化工等多领域^[3]。

多糖类物质在诱导植物抗逆性方面的应用正日益引起人们的关注。相对于其他外源添加物, 多糖

收稿日期: 2021-12-21

基金项目: 江西省自然科学基金项目 (20202BABL205019); 江西省教育厅科技计划项目 (GJJ180211)

作者简介: 魏宏宇 (1998-), 男, 江西南昌人, 硕士研究生, 主要从事农业微生物资源研究。(E-mail) hongyu_wei@yeah.net

通讯作者: 李昆太, (E-mail) atai78@sina.com; 程 新, (E-mail) xincheng@jxau.edu.cn

不仅具有较好的环境友好特性,同时由于其本身结构的特殊性和分子内活性基团的多样性,多糖也具有改善土壤特性^[4]、提高作物抗逆性^[5]、吸附重金属离子等复合效应,是一种非常具有应用前景的农业生物材料。相比于其他来源的多糖,微生物所产生的胞外多糖具有产量高、易分离、周期短等特性,但目前对其研究主要集中于食品医药领域,对其在

农业领域的应用研究尚处于起步阶段。结合近年来在本领域的研究成果,对目前应用于农作物胁迫领域的产胞外多糖菌株进行了归纳(表 1),并总结了胞外多糖对盐、干旱、重金属等胁迫条件下农作物的影响,进而对其影响机理进行总结,并对本领域相关的研究热点进行展望,旨在推进胞外多糖在农业领域应用的相关研究。

表 1 应用于农作物胁迫领域的产胞外多糖菌株

Table 1 Exopolysaccharides-producing strains applied in crop stress

微生物菌株	胁迫类型	作物	参考文献
骆驼刺内生细菌(<i>Pantoea alhagi</i>) Nx-11	盐	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	[6]
枯草芽孢杆菌(<i>Bacillus subtilis</i>)、解脂海杆状菌(<i>Marinobacter lipolyticus</i>)	盐	小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	[7]
地衣芽孢杆菌(<i>Bacillus licheniformis</i>) SKU 3、短小芽孢杆菌(<i>Bacillus pumilus</i>) SKU 4、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i> sp.) SKU 5、洋葱伯克霍尔德氏菌(<i>Burkholderia cepacia</i>) SKU 6、肠杆菌属(<i>Enterobacter</i> sp.) SKU 7、肠杆菌属 SKU 8、微杆菌属(<i>Microbacterium</i> sp.) SKU 9、异常芽孢杆菌(<i>Bacillus insolitus</i>) SKU 13、类芽孢杆菌属(<i>Paenibacillus</i> sp.) SKU 11、浸麻类芽孢杆菌(<i>Paenibacillus macerans</i>) SKU 10、凝结芽孢杆菌(<i>Bacillus coagulans</i>) SKU 12	盐	小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	[8]
弗劳氏枸橼酸杆菌(<i>Citrobacter freundii</i>) ATHM38	盐	番茄(<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.)	[9]
彭氏变形杆菌(<i>Proteus penneri</i>) Pp1、铜绿假单胞菌(<i>Pseudomonas aeruginosa</i>) Pa2、粪产碱杆菌(<i>Alcaligenes faecalis</i>) AF3	干旱	玉米(<i>Zea mays</i> L.)	[10]
解淀粉芽孢杆菌(<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>) HYD-B17、地衣芽孢杆菌 HYTAPB18、苏云金芽孢杆菌(<i>Bacillus thuringiensis</i>) HYDGRFB19、 <i>Paenibacillus favisporus</i> BKB30、枯草芽孢杆菌 RMPB44	干旱	玉米(<i>Zea mays</i> L.)	[11]
肺炎克雷伯氏菌(<i>Klebsiella pneumoniae</i>) Mcc 3091	重金属	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	[12]
植物乳杆菌(<i>Lactobacillus plantarum</i>) LPC-1	重金属	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	[13]
屎肠球菌(<i>Enterococcus faecium</i>) CX2-6	重金属	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	[14]
棉花角斑病菌(<i>Xanthomonas citri</i> pv. <i>Malvacearum</i>) 101	致病菌	棉花(<i>Gossypium hirsutum</i> L.)	[15]
<i>Paenibacillus kribbensis</i> PS04	致病菌	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	[16]
恶臭假单胞菌(<i>Pseudomonas putida</i>) GAP-P45	干旱、盐、高温	向日葵(<i>Helianthus annuus</i> L.)	[17]、[18]
铜绿假单胞菌 PF07	盐	向日葵(<i>Helianthus annuus</i> L.)	[19]
嗜水气单胞菌(<i>Aeromonas hydrophila/caviae</i>) MAS-765、异常芽孢杆菌 MAS17、芽孢杆菌属 MAS617、芽孢杆菌属 MAS620、芽孢杆菌属 MAS820	盐	小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	[20]
变异盐单胞菌(<i>Halomonas variabilis</i>) HT1、莱比托游动球菌(<i>Planococcus rifietoensis</i>) RT4	盐	鹰嘴豆(<i>Cicer arietinum</i> L.)	[21]
杜氏盐藻(<i>Dunaliella salina</i>) MS002	盐	番茄(<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.)	[22]
铜绿假单胞菌 OT 15、芽孢杆菌属、假单胞菌属、诺卡菌属(<i>Nocardia</i> sp.)、产碱杆菌属(<i>Alcaligenes</i> sp.)、产黄菌属(<i>Flavobacterium</i> sp.)、节杆菌属(<i>Arthrobacter</i> sp.)、链霉菌属(<i>Streptomyces</i> sp.)	重金属	萝卜(<i>Raphanus sativus</i> L.)	[23]
<i>Nostoc calcicola</i> 、 <i>Nostoc spongiaeformae</i> 、 <i>Nostoc linckia</i> 、 <i>Nostoc muscorum</i>	盐	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)、小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)、玉米(<i>Zea mays</i> L.)	[24]
植物乳杆菌	致病菌	番茄(<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.)	[25]、[26]
小胶鞘藻(<i>Phormidium tenue</i>)	干旱	柠条(<i>Caragana korshinskii</i> Kom.)	[27]
荧光假单胞菌(<i>Pseudomonas fluorescens</i>) DR7、荧光假单胞菌 DR11、霍氏肠杆菌(<i>Enterobacter hormaechei</i>) DR16、米氏假单胞菌(<i>Pseudomonas migulae</i>) DR35	干旱	粱(<i>Setaria italica</i> L.)	[28]
芽孢杆菌属 LMA3、芽孢杆菌属 LMA33、芽孢杆菌属 LMA42、泛菌属(<i>Pantoea</i> sp.) LMA28	干旱	玉米(<i>Zea mays</i> L.)	[29]
铜绿假单胞菌 PM389、铜绿假单胞菌 ZNP1B、植物内芽孢杆菌(<i>Bacillus endophyticus</i>) J13、特基拉芽孢杆菌(<i>Bacillus tequilensis</i>) J12	干旱	拟南芥 [<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh]	[30]

续表1 Continued1

微生物菌株	胁迫类型	作物	参考文献
生脂固氮螺菌(<i>Azospirillum lipoferum</i>)、固氮螺菌属(<i>Azospirillum</i> sp.)、褐球固氮菌(<i>Azotobacter chroococcum</i>)	盐	玉米(<i>Zea mays</i> L.)	[31]
豌豆根瘤菌(<i>Rhizobium leguminosarum</i>) LR-30、鹰嘴豆中间根瘤菌(<i>Mesorhizobium ciceri</i>) CR-30、鹰嘴豆中间根瘤菌 CR-39、菜豆根瘤菌(<i>Rhizobium phaseoli</i>) MR-2	干旱	小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	[32]
<i>Exiguobacterium oxidotolerans</i> STR36	盐	假马齿苋(<i>Bacopa monnieri</i> L.)	[33]
米氏硫胺素芽孢杆菌(<i>Aneurinibacillus migulanus</i>) Nagano	致病菌	番茄(<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.)	[34]
铜绿假单胞杆菌 PF23	盐、致病菌	向日葵(<i>Helianthus annuus</i> L.)	[35]
白色短小杆菌(<i>Curtobacterium albidum</i>) SRV4	盐	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	[36]
荧光假单胞杆菌 Psd	重金属	小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	[37]
中华游动微菌(<i>Planomicrobium chinense</i>) P1、蜡样芽孢杆菌(<i>Bacillus cereus</i>) P2	干旱	小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	[5]
短小芽孢杆菌 STR2、期望盐单胞菌(<i>Halomonas desiderata</i>) STR8、 <i>Exiguobacterium oxidotolerans</i> STR36	盐	薄荷(<i>Mentha arvensis</i> L.)	[38]
肠杆菌属 MN17、芽孢杆菌属 MN54	盐	藜麦(<i>Chenopodium quinoa</i> Willd.)	[39]
碘短杆菌(<i>Brevibacterium iodinum</i>) RS16、云南微球菌(<i>Micrococcus yunnanensis</i>) RS222、阿氏芽孢杆菌(<i>Bacillus aryabhatai</i>) RS341、地衣芽孢杆菌 RS656	盐	油菜(<i>Brassica campestris</i> L.)	[40]
解淀粉芽孢杆菌 FZB42	干旱	拟南芥 [<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh]	[41]
枯草芽孢杆菌、巴西固氮螺菌(<i>Azospirillum brasilense</i>)	干旱	小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	[42]
巨大芽孢杆菌(<i>Bacillus megaterium</i>) N8、沙福芽孢杆菌(<i>Bacillus safensis</i>) N11、副炭疽芽孢杆菌(<i>Bacillus paranthracis</i>) N18、贝莱斯芽孢杆菌(<i>Bacillus velezensis</i>) N25、巨大芽孢杆菌 N29、枯草芽孢杆菌 N35	重金属	菠菜(<i>Spinacia oleracea</i> L.)	[43]
炭疽芽孢杆菌(<i>Bacillus anthracis</i>) PM21	重金属	印度田菁(<i>Sesbania sesban</i> L.)	[44]
<i>Porphyridium sordidum</i>	致病菌	拟南芥 [<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh]	[45]

1 胞外多糖对不同胁迫条件下农作物生长的影响

在农作物生长过程中,环境变化对农作物所产生的胁迫效应一直是困扰当今农业发展的主要问题^[46]。不良环境会造成农作物产量的降低,重金属等污染物还会对农产品质量安全造成严重的威胁^[47]。近年来的研究表明,胞外多糖的应用可以显著提高农作物对不同胁迫环境的抗逆能力^[48],提高作物产量,胞外多糖在农业生产中具有良好的应用前景^[49]。

1.1 胞外多糖调节盐胁迫下农作物的生长特性

世界上大约有 20% 的灌溉土壤受到盐胁迫的影响,且呈不断恶化的趋势^[50],盐胁迫已成为农作物面临的重要胁迫之一。近年来,胞外多糖被发现具有限制 Na⁺ 流动以及提高植物渗透胁迫耐受性等功能,展现出其在植物耐盐领域中的非凡潜力^[51]。胞外多糖不仅可以显著降低 Na⁺ 和 Cl⁻ 的吸收,提高

作物地上部分 N、P 和 K 的积累,改善水稻、小麦、玉米、向日葵等农作物在盐胁迫下的生长性能,提高作物的活力指数,而且胞外多糖的加入对农作物体内光合色素、脯氨酸等物质的含量变化也有着显著影响,对盐胁迫下农作物耐盐性的提高有巨大的作用^[7,20,24,31,33,36]。

除单一胞外多糖之外,多种胞外多糖联用被证实具有更好的诱导农作物耐盐胁迫的性能。Upadhyay 等^[8]将 3 株产胞外多糖的菌株同时接种到盐胁迫下小麦幼苗盆栽的土壤中,发现小麦幼苗的各项生长性能均得到了不同程度的提高,并且相较于接种单一菌株,多菌株联用具有更显著的促进效果。此外,胞外多糖与其他物质联用也被发现具有更好的促生效果。Isfahani 等^[9]在盐胁迫下的番茄栽培过程中添加了纳米硅、弗氏柠檬酸杆菌(*Citrobacter freundii*)及其所产胞外多糖,结果表明,3 种物质联用能显著降低脯氨酸含量与抗氧化酶的活性,提高番茄的生长发育指标。但有趣的是,单一添加菌悬

液时该现象却没有发生,这也间接说明胞外多糖在农作物抗盐胁迫中具有良好的诱导作用。上述研究结果均表明,联合使用多种类型胞外多糖或胞外多糖与其他物质联用在保护农作物免受盐胁迫危害方面具有更好的效果,未来胞外多糖与同类型植物逆境保护剂(硅肥、水杨酸、纳米硒等物质)联用,在保护农作物免受盐胁迫危害方面将是一种新思路。

1.2 胞外多糖调节干旱胁迫下农作物的生长特性

随着全球变暖的趋势逐渐加快,各地干旱化情况不断恶化,土壤含水量急剧下降,农业生产受到严重威胁^[52]。有研究结果^[11,29-30,32,42]表明,胞外多糖在保持土壤湿度、提高农作物抗旱性等方面具有显著作用。接种产胞外多糖微生物或直接外源施加胞外多糖,不仅可以促进玉米、小麦、小米等农作物的根长、芽长、干质量、叶面积等生长指标,同时,对作物的根系附着土壤与根系组织比(RAS/RT)、土壤团聚体的稳定性、叶片的相对含水量(RWC)等指标也起到显著改观的作用,而植物体内与抗旱相关的基因的相对表达量也会大幅度上升,进一步激活农作物的抗旱性。当采用产胞外多糖菌株及其所产胞外多糖进行复合处理时,植株的抗旱性均表现为增强,与单一接种菌悬液相比差异显著^[10],证明胞外多糖是诱导农作物抗旱能力提高的关键因子。

另有研结果究表明,干旱胁迫下微生物胞外多糖的产量与其在农作物根部的定殖作用呈正相关^[28],这表明胞外多糖在根际微生物与植物沟通过程中可能扮演着中间者的角色,是干旱胁迫下根际微生物与植物共生关系中关键的一环,但目前有关这一过程的机制研究尚不多见,有待进一步深入。

1.3 胞外多糖调节重金属胁迫下农作物的生长特性

重金属不仅对农作物造成强烈的氧化胁迫,危害农作物的健康生长,同时还会通过食物链进入人体,严重威胁人类的健康^[53],寻求合适的处理方式以缓解重金属对农作物的胁迫效应已成为目前的研究重点。大量研究结果^[12,43-44,54-56]表明,胞外多糖对环境中的 Cu、Cd、Pb 等重金属离子具有良好的吸附性,能有效缓解重金属离子在农作物体内的积累效应,使得农作物的安全性大大提升;同时,胞外多糖还具有改善重金属胁迫条件下农作物生长发育的功能,水稻、菠菜等农作物的常规形态学指标(根长、芽长、干质量、鲜质量等)均得到明显改观,叶绿

素 a、叶绿素 b 等光合色素含量均显著增加,并且代表农作物营养程度的磷酸盐含量、氮含量等也有所提升。

但值得注意的是,胞外多糖对重金属的吸附过程受到 pH 等环境因素的调节^[57],而不同类型土壤具有不同的理化性质,因此其应用效果会随着使用环境的不同而发生相应的变化。

1.4 胞外多糖调节病原菌胁迫下农作物的生长特性

植物病原菌是引发植物发生侵染性病害的微生物,在正常农业生产中,感染植物病原菌会造成大面积的农作物生长不良,通常伴随烂叶、烂根、烂果的发生,进而引发较大数额的经济损失并对种植场所造成污染^[58],因此长期以来,预防和治理由植物病原菌引起的病害是农业领域中经常面临并亟需解决的问题之一。胞外多糖具有很好的体外抑菌活性,能显著抑制环境中致病菌的生理活性及毒性^[59],同时具有阻止病原微生物生物膜形成的能力,近年来得到了广泛关注^[60]。现有研究结果表明,胞外多糖对农作物中频发的纹枯病、稻瘟病、灰霉病、细菌性斑疹病等由病原菌引起的疾病有很好的预防及防治作用^[16,25-26]。外源直接添加胞外多糖或接种产胞外多糖的菌株不仅能显著提高番茄、水稻等农作物的形态学指标,还能增强植物体内多酚氧化酶(PPO)、过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)、谷胱甘肽还原酶(GR)、脂氧合酶(LOX)等的活性,提高农作物的光合速率,显著降低各种疾病的发病率,有效缓解田间植物病原菌对农作物的毒害作用。

有趣的是,部分植物病原菌被发现也具有产胞外多糖的能力,并且胞外多糖的合成能力与其毒力大小直接相关,在协助病原菌抵抗植物的防御系统中发挥着关键作用^[61]。因此,有学者尝试直接采用植物病原菌所产胞外多糖激活植物体内的防御系统,以提高植物整体抗病能力,从而达到有效防治的作用。Keshkeih 等^[15]尝试用侵染棉花的棉花角斑病菌(*Xanthomonas citri* pv. *Malvacearum*)所产胞外多糖作为诱导剂,成功地减少了易感多毛棉品种中的细菌数量。上述发现给本领域的相关研究提供了一个崭新的思路,即,不仅可从有益微生物入手,也可以利用植物病原菌所产的胞外多糖来激发植物的一系列正向应激反应。

2 胞外多糖调节农作物抗性的作用机理

胞外多糖可以提高胁迫状态下农作物的抗逆性

已得到广泛的证实,并且有大量文献对其作用机理进行了不同程度的阐述。综合现有研究结果来看,胞外多糖对农作物抗逆性的作用机理主要包括以下几个方面(图1)。

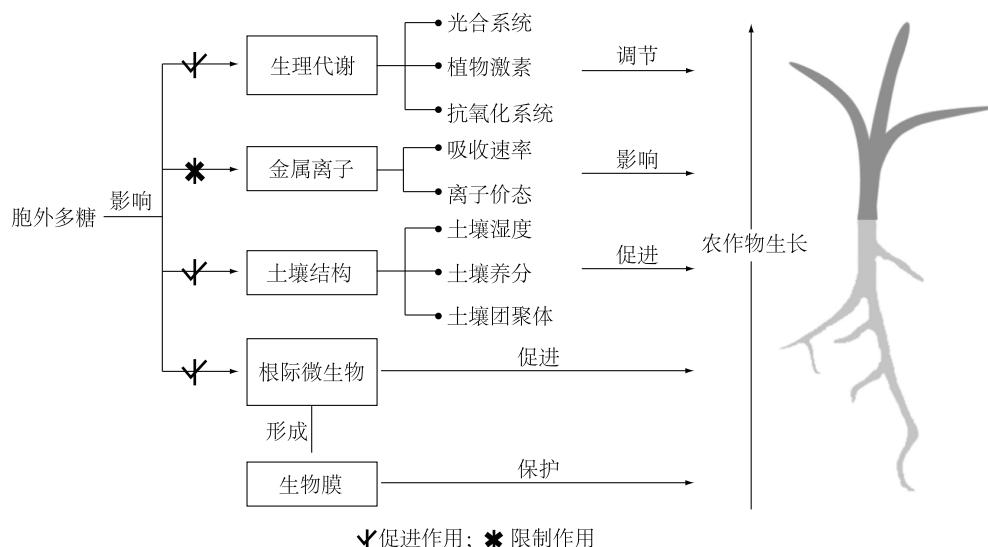


图1 胞外多糖提高农作物抗性的作用途径

Fig.1 Pathways of improving crop resistance by exopolysaccharides

2.1 胞外多糖改变土壤结构

土壤是农作物生长的基础,土壤的理化性质直接影响农作物的生产效率和生产水平^[62]。近年来,随着化肥的大量使用,土壤结构受到了极大的破坏,板结、沙化等问题日益严重,一定程度上降低了农业生产效率。微生物所分泌的胞外多糖作为土粒的有效胶结剂,可以通过亲水、吸水、保水的复合作用影响土壤结构^[63],在提高土壤质量方面有显著成效。已有大量研究结果证实,胞外多糖产量与土壤结皮厚度、土壤团聚体稳定性等土壤性质呈极显著相关^[64]。

胞外多糖改良土壤的活性取决于其独特的结构。胞外多糖是由多个连续或不连续的单糖片段组成的网状分子,这造就了胞外多糖强大的黏附性,能使其黏合在土壤颗粒表面,形成一个被大量土壤颗粒包围的中间区域,土壤颗粒和胞外多糖在该区域不断黏合,逐渐形成微团聚体(直径<250 μm)和大团聚体(直径>250 μm),最终使得土壤中完全分散的土壤颗粒聚集在一起(图2),显著提高土壤团聚体的比例及其稳定性^[17],进而影响土壤的持水量、水分分布状况及土壤水分蒸发速率等土壤水分指

标^[65],起到缓解水分流失的作用。类似地,由于胞外多糖优秀的黏合性,胞外多糖的加入同样会对植物根系附近的土壤产生聚集作用^[21],从而导致根系附着土壤与根系组织的比例上升^[19],根系表面土壤的覆盖范围增大,进而在植物根系表面形成土壤鞘^[41],有效隔绝环境中生物与非生物因素所带来的不良影响,达到促进植物对土壤养分合理利用的效果^[66]。

除土壤结构之外,胞外多糖还可以缓解土壤酸化,提高土壤中土壤脲酶、蔗糖酶、酸性磷酸酶、过氧化氢酶等的活性,进而能有效分解土壤中的有机质,对土壤养分有明显的改善效果^[67-68],但目前该方面的研究较少,其关键作用机制有待进一步深入研究。

2.2 胞外多糖促进根际微生物的生物膜形成

农作物根系与土壤等所构成的微环境是作物良好生长的核心保障,同时也是多种微生物及其代谢产物的“战场”,对作物生长调节、抗逆性、营养物质吸收转运等具有非常重要的调节作用^[69],而胞外多糖在这一过程中被发现具有复杂且多变的正向效应。当具有产胞外多糖能力的微生物黏附于植物根系表面后,会通过分泌包括胞外多糖在内的多种胞外物

质,以大幅度增强菌体与菌体之间、菌体与植物根系之间的黏附性,从而达到整个微生物群落富集于植物根系表面的作用^[70]。并且在这一过程中,随着黏附在植物根系表面的菌体数量不断增多,胞外多糖含量也不断得到增长,过多的胞外多糖便会在菌体表面形成一层水凝胶基因,最终形成生物膜覆盖在根系表面^[40,71](图 2),从而对环境胁迫因子起到有效隔离作用^[21],进而对作物生长产生调节作用。以假单胞菌属为例,藻酸盐(Alginate)是假单胞菌属所能分泌的一类胞外多糖,主要负责黏合载体表面的菌落,也是细菌生物膜的主要成分,在 Upadhyay^[37]构建的 Alginate 合成基因 *alg8* 缺失突变株中,不仅发现生物膜无法有效形成,而且吡啶乙酸

产量、铁载体产量、溶磷能力等植物促生特性也急剧下降。此外,Alenezi 等^[34]在对具有良好生物防治性能的米氏硫胺素芽孢杆菌(*Aneurinibacillus migulanus*) Nagano 及其同属的米氏硫胺素芽孢杆菌 NCTC 7096 进行全基因组比对后发现,NCTC 7096 缺失了胞外多糖生物合成途径中的第一个关键合成酶基因——聚戊烯基糖基磷酸转移酶基因,最终导致了 NCTC 7096 不具备胞外多糖产生能力,无法形成生物膜,使得生物防治效果同 Nagano 相比较差。综上所述,胞外多糖在土壤微生物定殖过程中扮演着不可替代的地位,能有效改变农作物根部微环境,促进生物膜的形成,在微生物-植物互作方面具有一定潜力。

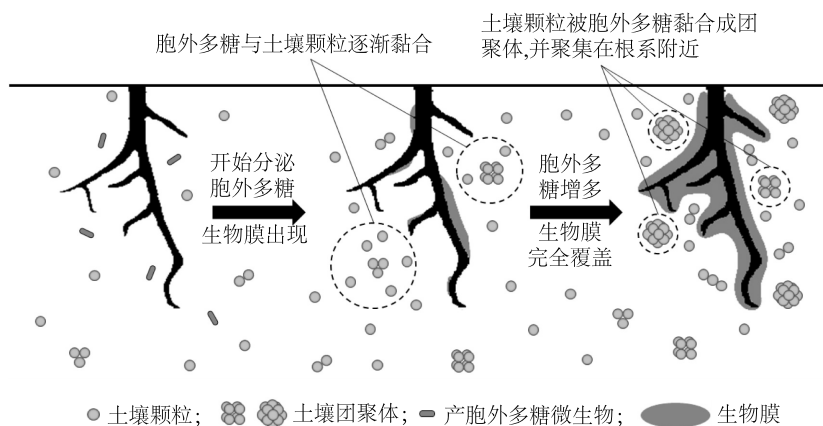


图 2 胞外多糖改善土壤结构,促进生物膜形成

Fig.2 Improving soil structure and promoting biofilm formation by exopolysaccharides

2.3 胞外多糖影响金属离子吸收

土壤中含有大量的金属离子,其中包括农作物生长所必需的各种大量或微量金属元素,同时也包括对农作物生长形成严重氧化胁迫的镉、铅等重金属离子^[72],在保障农作物正常生长的同时解除重金属离子带来的毒害作用是当前农作物栽培过程中亟待解决的问题之一。现有研究结果表明,胞外多糖具有丰富的活性基团(如-OH 和 COO⁻等),可以通过螯合作用与土壤中的金属离子形成多糖-阳离子复合物^[73],改变金属离子的价态和生物学活性^[74],进而影响作物对不同金属离子的吸收效率^[22,39],最终导致金属离子在植物不同器官与细胞上的分布发生改变^[75],以此完成对农作物响应重金属胁迫的调节。

但值得注意的是,胞外多糖的螯合作用并不具备特异性,除重金属离子之外,各种植物所必需的金

属阳离子(锌、铜、锰等)也会受到胞外多糖的螯合作用^[76],过度使用胞外多糖螯合金属离子也必然会造成农作物养分含量的降低,因而寻求胞外多糖用量与土壤肥力之间的平衡点也是日后实际应用过程中所需解决的问题之一。

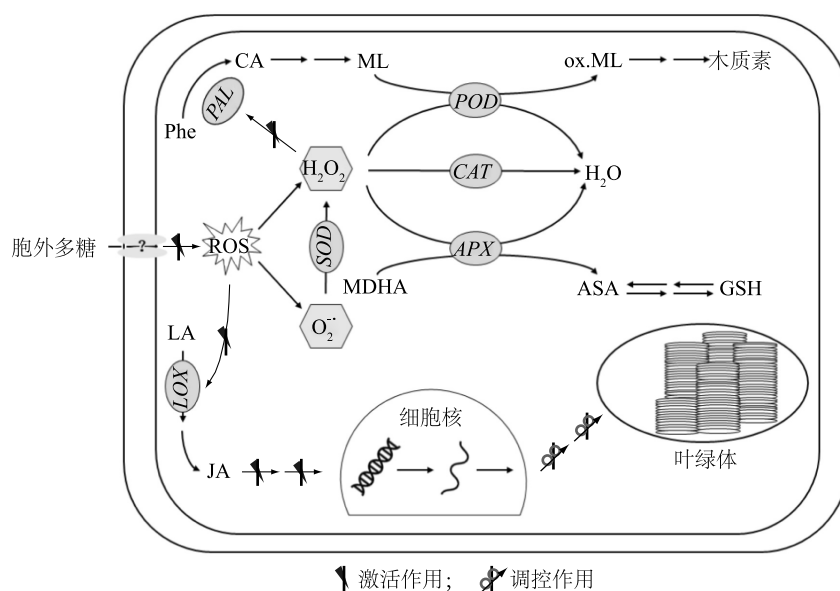
2.4 胞外多糖调节农作物生理代谢

胞外多糖对胁迫条件下农作物生理代谢的调控机理十分复杂,目前国内外尚未有学者阐明其关键调控路径,但大部分研究表明可能与农作物体内的活性氧自由基(ROS)水平有关^[77]。ROS 在农作物体内以超氧阴离子自由基(O₂⁻)、过氧化氢(H₂O₂)等形式存在,能够充当信号分子介导农作物的抗氧化防御系统,但 ROS 在细胞内的水平却受到严格的调控,ROS 过度积累往往会导致细胞不可逆的氧化损伤,严重危及农作物的正常生长^[78]。而胞外多糖作为一种微生物源活性物质,已被多次证实是 ROS 的激活

剂^[45,79],且作用效果在根部尤为明显^[80]。当胞外多糖外源加入时会迅速引起植物体内的 ROS 爆发,从而作为信号直接影响 *SOD*、*CAT*、*POD* 等抗氧化系统酶的活性^[5,16,33,36],而抗氧化系统酶活性的变化影响细胞壁合成通路,进而对植物根系的细胞壁代谢起到调节作用,导致植物根系组成发生变化,影响植物根系的结构^[81],最终对植物代谢造成一系列应答反应(图 3)。上述现象在本课题组前期研究中同样得到了证实^[13,82],此外,本课题组研究还发现,抗氧化系统酶活性变化与植物生长周期也有极大关系^[14],说明胞外多糖对农作物产生影响是一个动态过程。

另外,激增的 ROS 也会与植物激素互作进而造成一系列正向响应^[83]。诸多植物激素前体物质的

含量诸如亚麻酸、新植二烯和维生素 E(生育酚)等含量均会在胞外多糖的刺激下显著增加^[22],并且在茉莉酸合成途径中起关键作用的 *LOX* 及脂氧合酶(*GhLOX1*)活性也会受到胞外多糖的正向调节作用^[15,25-26]。在植物激素与 ROS 的共同调节作用下,植物光合作用受到正反馈调控,各类叶绿素含量显著提高^[24,36,38],光合速率明显增加^[27],最终形成正反馈循环。而在接种了胞外多糖的缺陷突变株体内不仅没有 ROS 爆发现象的发生,而且各类生理生化指标的变化均与对照无显著差异^[6,35,41],这也直接证明了胞外多糖造成的 ROS 爆发是引起植物一系列响应的关键机制,但是就目前而言,并未有详细的分子机制阐明胞外多糖究竟是如何引起 ROS 爆发的,相关研究仍有待跟进。



Phe: 苯丙氨酸; PAL: 苯丙氨酸解氨酶; ML: 木质素单体; ox.ML: 木质素单体氧化态; POD: 过氧化物酶; CAT: 过氧化氢酶; ROS: 活性氧自由基; SOD: 超氧化物歧化酶; APX: 抗坏血酸过氧化物酶; MDHA: 单脱氢抗坏血酸; ASA: 抗坏血酸; GSH: 谷胱甘肽(还原型); LA: 亚麻酸; LOX: 脂氧合酶; JA: 茉莉酸。

图 3 胞外多糖调节农作物生理代谢的途径

Fig.3 The physiological metabolism pathways in crops regulated by exopolysaccharides

3 展望

近年来,随着对胞外多糖研究的不断深入,其在农业生产中的应用也逐渐受到科研人员的关注。从总体来看,在以下几个领域还需要开展系统的研究。

3.1 胞外多糖提高农作物胁迫抗性的机理

农作物的生长代谢受到外界环境因子的综合调控^[84-85],胞外多糖对植物的生理调节同样是一个非

常复杂的生理过程,涉及到土壤理化性质改变、细胞结构变化、生理代谢调整等多个相互关联又相互独立的方面,尽管现有的大量研究从不同角度阐述了胞外多糖对植物抗逆性的改善和提高效应,但这些研究大多只关注于某一个或几个方面,缺少整体性的研究。近年来,多组学研究(Multi-Omics)^[86-87]、长期定点栽培^[88]等技术被广泛应用于植物生长代谢和抗逆性研究,并取得了较好的研究成果^[89]。因

此,选择合适的研究工具和技术,从整体代谢的角度研究胞外多糖对植物抗逆性的影响机理,将是未来的研究热点之一。

3.2 外界条件对胞外多糖结构及其生理活性的影响

胞外多糖是微生物改善土壤结构、提高农作物胁迫抗性的主要物质^[68, 90],微生物合成胞外多糖的能力受环境因素的影响^[91]。由于微生物赖以生存的环境存在差异,因此每一种微生物所分泌的胞外多糖不同,即使是同种微生物,也会因为环境条件的差异而合成不同结构与生物学活性的胞外多糖^[92-93],碳源等营养物质的差异也会影响胞外多糖的生物学活性与产量^[94]。研究结果表明,胞外多糖的生物学活性、功能及其结构之间存在显著的关联^[13, 94],但从现有的研究结果来看,目前的研究基本上都聚焦在胞外多糖结构改变与其体外生物学活性之间的关联方面,而有关其结构变化与诱导农作物抗性之间的研究尚未见报道,仍有待进一步研究。

3.3 胞外多糖对植物根际微生物区系及微生态系统的影响

根际微生物区系与植物生理代谢之间的相互作用已成为近年来的研究热点^[95-96]。在不利条件下,植物根际微生物区系会发生一定的改变,进而对植物的生理代谢产生影响^[97]。而随着外源胞外多糖的加入,植物根际土壤结构会发生很大的变化,同时会引起土著菌结构与功能的变化^[98-99]。近年来,有部分研究涉及到外源性物质添加对植物根系微生物区系的影响^[100]。随着外源胞外多糖的加入,植物根系微生物区系究竟会发生何种变化,这种变化与土壤结构、植物生长之间又存在怎样的相互影响,这些问题依然需要进行深入的研究。

3.4 寡糖类物质在农业生产中的应用

寡糖为2~10个单糖通过 α 或 β -糖苷键连接组成的直链或支链天然碳水化合物^[101]。与大分子多糖类物质相比,寡糖的相对分子质量低、水溶性好且易被生物体吸收,具有更广泛的应用前景。不同来源的寡糖在植物种植领域已被证明具有促进植物生长、诱导抗病性产生及改善农产品品质等多种作用,不仅可以提高农作物的防御反应^[102],同时还可以用于水果、蔬菜的保鲜等领域^[103],是一种非常有应用前景的生物大分子活性物质。

目前,寡糖在农业生产中的应用基本上以壳寡

糖^[104]和海藻寡糖^[105]为主,而在微生物胞外多糖领域,目前的研究与应用基本以直接使用产胞外多糖菌株或粗多糖为主,而应用微生物源寡糖的研究则少见报道,对于微生物源寡糖的制备工艺和应用效果的研究也尚不多见。

参考文献:

- [1] ZANNINI E, WATERS D M, COFFEY A, et al. Production, properties, and industrial food application of lactic acid bacteria-derived exopolysaccharides[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2016, 100(3):1121-1135.
- [2] WANG J, SALEM D R, SANI R K. Extremophilic exopolysaccharides: a review and new perspectives on engineering strategies and applications[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2019, 205:8-26.
- [3] NWODO U U, GREEN E, OKOH A I. Bacterial exopolysaccharides: functionality and prospects[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13(11):14002-14015.
- [4] ROSSI F, POTRAFKA R M, PICHEL F G, et al. The role of the exopolysaccharides in enhancing hydraulic conductivity of biological soil crusts[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 46:33-40.
- [5] KHAN N, BANO A. Exopolysaccharide producing rhizobacteria and their impact on growth and drought tolerance of wheat grown under rainfed conditions[J]. *PLoS One*, 2019, 14(9):e0222302.
- [6] SUN L, LEI P, WANG Q, et al. The endophyte *Pantoea alhagi* NX-11 alleviates salt stress damage to rice seedlings by secreting exopolysaccharides[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 10:1-13.
- [7] ATOUEI M T, POURBABAEE A A, SHORAFI M. Alleviation of salinity stress on some growth parameters of wheat by exopolysaccharide-producing bacteria[J]. *Iranian Journal of Science and Technology, Transactions A: Science*, 2019, 43(5):2725-2733.
- [8] UPADHYAY S K, SINGH J S, SINGH D P. Exopolysaccharide-producing plant growth-promoting rhizobacteria under salinity condition[J]. *Pedosphere*, 2011, 21(2):214-222.
- [9] ISFAHANI F M, TAHMOURESPOUR A, HOODAJI M, et al. Influence of exopolysaccharide-producing bacteria and SiO₂ nanoparticles on proline content and antioxidant enzyme activities of tomato seedlings (*Solanum Lycopersicum* L.) under salinity stress[J]. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2019, 28(1):153-163.
- [10] NASEEM H, BANO A. Role of plant growth-promoting rhizobacteria and their exopolysaccharide in drought tolerance of maize[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2014, 9(1):689-701.
- [11] SANDHYA V, ALI S K Z, GROVER M, et al. Drought-tolerant plant growth promoting *Bacillus* spp.: effect on growth, osmolytes, and antioxidant status of maize under drought stress[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2011, 6(1):1-14.
- [12] PRAMANIK K, MITRA S, SARKAR A, et al. Characterization of cadmium-resistant *Klebsiella pneumoniae* MCC 3091 promoted rice

- seedling growth by alleviating phytotoxicity of cadmium[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2017, 24(31):24419-24437.
- [13] ZHANG W P, ZHAO Y J, ZHAO Z W, et al. Structural characterization and induced copper stress resistance in rice of exopolysaccharides from *Lactobacillus plantarum* LPC-1[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2020, 152:1077-1088.
- [14] 罗 晟,赵泽文,任新宇,等. 屎肠球菌胞外多糖对镉胁迫下水稻种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(9):1888-1899.
- [15] KESHKEIH R A, ABU-GHORRAH M, JALLOUL A. Exopolysaccharides from *Xanthomonas citri* pv. *malvacearum* induce resistance in cotton against bacterial blight[J]. Biotechnologia, 2019, 100(2):101-109.
- [16] 刘德嘉. PS04 菌株胞外多糖诱导植物抗性及其应用研究[D]. 广州:华南农业大学, 2016.
- [17] SANDHYA V, ALI S K Z. The production of exopolysaccharide by *Pseudomonas putida* GAP-P45 under various abiotic stress conditions and its role in soil aggregation[J]. Microbiology, 2015, 84(4):512-519.
- [18] SANDHYA V, ALI S K Z, GROVER M, et al. Alleviation of drought stress effects in sunflower seedlings by the exopolysaccharides producing *Pseudomonas putida* strain GAP-P45[J]. Biology & Fertility of Soils, 2009, 46(1):17-26.
- [19] TEWARI S, ARORA K. Talc based exopolysaccharides formulation enhancing growth and production of *Helianthus annuus* under saline conditions[J]. Cellular and Molecular Biology, 2014, 60(5):73-81.
- [20] ASHRAF M, HASNAIN S, BERGE O, et al. Inoculating wheat seedlings with exopolysaccharide-producing bacteria restricts sodium uptake and stimulates plant growth under salt stress[J]. Biology and Fertility of Soils, 2004, 40(3):157-162.
- [21] QURASHI A W, SABRI A N. Bacterial exopolysaccharide and biofilm formation stimulate chickpea growth and soil aggregation under salt stress[J]. Brazilian Journal of Microbiology, 2012, 43(3):1183-1191.
- [22] ARROUSSI H E, BENHIMA R, ELBAOUCHI A, et al. *Dunaliella salina* exopolysaccharides: a promising biostimulant for salt stress tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. Journal of Applied Phycology, 2018, 30(5):2929-2941.
- [23] LEE T E, LOUITT M W. Effect of extracellular polysaccharides of rhizosphere bacteria on the concentration of molybdenum in plants [J]. Soil Biology & Biochemistry, 1977, 9(6):411-415.
- [24] ARORA M, KAUSHIK A, RANI N, et al. Effect of cyanobacterial exopolysaccharides on salt stress alleviation and seed germination [J]. Journal of Environmental Biology, 2010, 31(5):701-704.
- [25] BLAINSKI J M L, NETO A C R, SCHIMIDT E C, et al. Exopolysaccharides from *Lactobacillus plantarum* induce biochemical and physiological alterations in tomato plant against bacterial spot[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2018, 102(11):4741-4753.
- [26] BLAINSKI J M L, NETO A C R, LUIZ C, et al. *Lactobacillus plantarum* exopolysaccharides induce resistance against tomato bacterial spot[J]. Journal of Agricultural Science, 2017, 9(2):162-179.
- [27] XU Y H, ROSSI F, COLICA G, et al. Use of cyanobacterial polysaccharides to promote shrub performances in desert soils: a potential approach for the restoration of desertified areas[J]. Biology and Fertility of Soils, 2012, 49(2):143-152.
- [28] NIU X G, SONG L C, XIAO Y N, et al. Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi-arid agroecosystem and their potential in alleviating drought stress[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 8:1-11.
- [29] KAVAMURA V N, SANTOS S N, SILVA J L D, et al. Screening of Brazilian cacti rhizobacteria for plant growth promotion under drought[J]. Microbiological Research, 2013, 168(4):183-191.
- [30] GHOSH D, GUPTA A, MOHAPATRA S. A comparative analysis of exopolysaccharide and phytohormone secretions by four drought-tolerant rhizobacterial strains and their impact on osmotic-stress mitigation in *Arabidopsis thaliana* [J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2019, 35(6):1-15.
- [31] AWAD N M, TURKY A S, ABDELHAMID M T, et al. Ameliorate of environmental salt stress on the growth of *Zea Mays* L. plants by exopolysaccharides producing bacteria [J]. Journal of Applied Sciences Research, 2012, 8(4):2033-2044.
- [32] HUSSAIN M B, ZAHIR Z A, ASGHAR H N, et al. Can catalase and exopolysaccharides producing rhizobia ameliorate drought stress in wheat? [J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2014, 16(1):3-13.
- [33] BHARTI N, YADAV D, BARNAWAL D. *Exiguobacterium oxidotolerans*, a halotolerant plant growth promoting rhizobacteria, improves yield and content of secondary metabolites in *Bacopa monnieri* L. Pennell under primary and secondary salt stress [J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2013, 29(2):379-387.
- [34] ALENEZI F N, IMEN R, ALI C B, et al. Increased biological activity of *Aneurinibacillus migulanus* strains correlates with the production of new gramicidin secondary metabolites [J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8:1-11.
- [35] TEWARI S, ARORA N K. Multifunctional exopolysaccharides from *Pseudomonas aeruginosa* PF23 involved in plant growth stimulation, biocontrol and stress amelioration in sunflower under saline conditions [J]. Current Microbiology, 2014, 69(4):484-494.
- [36] VIMAL S R, PATEL V K, SINGH J S. Plant growth promoting *Curtobacterium albidum* strain SRV4: An agriculturally important microbe to alleviate salinity stress in paddy plants [J]. Ecological Indicators, 2019, 105:553-562.
- [37] UPADHYAY A, KOCHAR M V, RAJAM M, et al. Players over the surface: unraveling the role of exopolysaccharides in zinc bio-sorption by fluorescent *Pseudomonas* strain Psd [J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8:1-15.

- [38] BHARTI N, BARNAWAL D, AWASTHI A, et al. Plant growth promoting rhizobacteria alleviate salinity induced negative effects on growth, oil content and physiological status in *Mentha arvensis* [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(1):45-60.
- [39] YANG A, AKHTAR S S, IQBAL S, et al. Enhancing salt tolerance in quinoa by halotolerant bacterial inoculation[J]. *Functional Plant Biology*, 2016, 43(7):632-642.
- [40] HONG B H, JOE M M, SELVAKUMAR G, et al. Influence of salinity variations on exocellular polysaccharide production, biofilm formation and flocculation in halotolerant bacteria[J]. *Journal of Environmental Biology*, 2017, 38(4):657-664.
- [41] LU X, LIU S F, YUE L, et al. *Epsc* involved in the encoding of exopolysaccharides produced by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 act to boost the drought tolerance of *Arabidopsis thaliana*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(12):1-18.
- [42] ILYAS N, MUMTAZ K, AKHTAR N, et al. Exopolysaccharides producing bacteria for the amelioration of drought stress in wheat [J]. *Sustainability*, 2020, 12(21):1-19.
- [43] NAJM-UL-SEHER, MAQSHOOF A, AZHAR H, et al. Potential of exopolysaccharides producing-lead tolerant *Bacillus* strains for improving spinach growth under lead stress[J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2020, 24(6):1845-1854.
- [44] ALI J, ALI F, AHMAD I, et al. Mechanistic elucidation of germination potential and growth of *Sesbania sesban* seedlings with *Bacillus anthracis* PM21 under heavy metals stress: an *in vitro* study [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 208:1-11.
- [45] DRIRA M, ELLEUCH J, BEN HLIMA H, et al. Optimization of exopolysaccharides production by *Porphyridium sordidum* and their potential to induce defense responses in *Arabidopsis thaliana* against *Fusarium oxysporum*[J]. *Biomolecules*, 2021, 11(2):1-17.
- [46] SAIJO Y, LOO E P I. Plant immunity in signal integration between biotic and abiotic stress responses[J]. *New Phytologist*, 2019, 225(1):87-104.
- [47] 冯依涛, 阎秀兰, 佟雪娇, 等. 再生铝企业周边农田土壤与农作物重金属含量特征分析[J]. *农业环境科学学报*, 2020, 39(1):87-96.
- [48] SILAMBARASAN S, LOGESWARI P, CORNEJO P, et al. Evaluation of the production of exopolysaccharide by plant growth promoting yeast *Rhodotorula* sp. strain CAH2 under abiotic stress conditions[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2019, 121:55-62.
- [49] 刘煜琨, 张雨晴, 高原, 等. 乳杆菌胞外多糖抗氧化活性研究[J]. *中国食品学报*, 2019, 19(6):21-35.
- [50] LIU W, LI R J, HAN T J, et al. Salt stress reduces root meristem size by nitric oxide-mediated modulation of auxin accumulation and signaling in *arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2015, 168(1):343-356.
- [51] ARORA N, SUNITA K, MISHRA I, et al. Secondary metabolites from halotolerant plant growth promoting rhizobacteria for ameliorating salinity stress in plants[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11:1-12.
- [52] DING Y J, ZHANG S Q, ZHAO L, et al. Global warming weakening the inherent stability of glaciers and permafrost[J]. *Science Bulletin*, 2019, 64(4):245-253.
- [53] ARIF N, SHARMA N C, YADAV V, et al. Understanding heavy metal stress in a rice crop: toxicity, tolerance mechanisms, and amelioration strategies[J]. *Journal of Plant Biology*, 2019, 62(4):239-253.
- [54] MUKHERJEE P, MITRA A, ROY M. Halomonas rhizobacteria of *Avicennia marina* of indian sundarbans promote rice growth under saline and heavy metal stresses through exopolysaccharide production[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10:1-18.
- [55] SHARMA R K, BAROT K, ARCHANA G. Root colonization by heavy metal resistant *Enterobacter* and its influence on metal induced oxidative stress on *Cajanus cajan*[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2020, 100(4):1532-1540.
- [56] 彭向永, 于 荟, 石 磊, 等. 海带硫酸多糖对镉毒害甜瓜幼苗的保护作用[J]. *农业环境科学学报*, 2010, 29(9):1640-1645.
- [57] HOU W J, MA Z Q, SUN L L, et al. Extracellular polymeric substances from copper-tolerance *Sinorhizobium meliloti* immobilize Cu^{2+} [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2013, 261:614-620.
- [58] 闫智臣, 古丽君, 李应德, 等. 植物病害对中国豆科牧草及家畜生产的影响[J]. *家畜生态学报*, 2019, 40(2):6-12.
- [59] JEONG D, KIM D H, KANG I B, et al. Characterization and antibacterial activity of a novel exopolysaccharide produced by *Lactobacillus kefiranofaciens* DN1 isolated from kefir[J]. *Food Control*, 2017, 78:436-442.
- [60] WU S M, LIU G, JIN W H, et al. Antibiofilm and anti-infection of a marine bacterial exopolysaccharide against *Pseudomonas aeruginosa*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7:1-15.
- [61] DENNY T P. Involvement of bacterial polysaccharides in plant pathogenesis[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1995, 33(1):173-197.
- [62] ZUCCO M A, WALTERS S A, CHONG S K, et al. Effect of soil type and vermicompost applications on tomato growth[J]. *International Journal of Recycling of Organic Waste in Agriculture*, 2015, 4(2):135-141.
- [63] WINGENDER J, NEU T R, FLEMMING H C. What are bacterial extracellular polymeric substances? [M]. Heidelberg: Springer, 1999.
- [64] 艾 雪. 沙漠结皮中耐盐碱细菌的分离及其固沙特性研究[D]. 兰州: 兰州交通大学, 2015.
- [65] 陈兰周, 刘永定, 宋立荣. 微鞘藻胞外多糖在沙漠土壤成土中的作用[J]. *水生生物学报*, 2002, 26(2):155-159.
- [66] ASHRAF S H B M. Effect of exo-polysaccharides producing bacterial inoculation on growth of roots of wheat (*Triticum aestivum* L.) plants grown in a salt-affected soil[J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2006, 3(1):43-51.

- [67] 张文平,王 清,黄诗宸,等. 乳酸菌胞外多糖对水稻生长及土壤理化性质的影响[J]. 浙江农业学报, 2019, 31(1):130-138.
- [68] 张文平,李昆太,黄 林,等. 产胞外多糖菌株的筛选及其对土壤团聚体的影响[J]. 江西农业大学学报, 2017, 39(4):772-779.
- [69] RAAIJMAKERS J M, PAULITZ T C, STEINBERG C, et al. The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms[J]. Plant and Soil, 2009, 321(1):341-361.
- [70] 戚韩英,汪文斌,郑 昱,等. 生物膜形成机理及影响因素探究[J]. 微生物学通报, 2013, 40(4):677-685.
- [71] MOENS M, BRANCO R, MORAIS P V. Arsenic accumulation by a rhizosphere bacterial strain *Ochrobactrum tritici* reduces rice plant arsenic levels[J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2020, 36(2):1-11.
- [72] APPENROTH K J. What are 'heavy metals' in Plant Sciences? [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2010, 32(4):615-619.
- [73] GROVER M, ALI S Z, SANDHYA V, et al. Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses [J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2011, 27(5):1231-1240.
- [74] GAURI S S, MANDAL S M, PATI B R. Impact of *Azotobacter* exopolysaccharides on sustainable agriculture[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2012, 95(2):331-338.
- [75] ZONG H, LI K, LIU S, et al. Improvement in cadmium tolerance of edible rape (*Brassica rapa* L.) with exogenous application of chitooligosaccharide[J]. Chemosphere, 2017, 181:92-100.
- [76] ZAINAB N, DIN B U, JAVED M T, et al. Deciphering metal toxicity responses of flax (*Linum usitatissimum* L.) with exopolysaccharide and ACC-deaminase producing bacteria in industrially contaminated soils[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 152:90-99.
- [77] BHAGAT N, RAGHAV M, DUBEY S, et al. Bacterial exopolysaccharides: insight into their role in plant abiotic stress tolerance[J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2021, 31(8):1045-1059.
- [78] CHOUDHURY F K, RIVERO R M, BLUMWALD E, et al. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination[J]. The Plant Journal, 2017, 90(5):856-867.
- [79] JANCZAREK M, RACHWAŁ K, MARZEC A, et al. Signal molecules and cell-surface components involved in early stages of the legume-rhizobium interactions [J]. Applied Soil Ecology, 2015, 85:94-113.
- [80] MENESES C, GONÇALVES T, ALQUERES S, et al. *Gluconacetobacter diazotrophicus* exopolysaccharide protects bacterial cells against oxidative stress *in vitro* and during rice plant colonization [J]. Plant and Soil, 2017, 416(1/2):133-147.
- [81] LOIX C, HUYBRECHTS M, VANGRONSVELD J, et al. Reciprocal interactions between cadmium-induced cell wall responses and oxidative stress in plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8:1-19.
- [82] 赵泽文,杨政宁,万 琳,等. 菌糠多糖对铜离子胁迫下水稻种子萌发的影响[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(3):473-481.
- [83] 祁伟亮,孙万仓,马 骊. 活性氧参与调控植物生长发育和胁迫应激响应机理的研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(3):69-81,193.
- [84] CHAIWANON J, WANG W F, ZHU J Y, et al. Information integration and communication in plant growth regulation [J]. Cell, 2016, 164(6):1257-1268.
- [85] BEGUM N, QIN C, AHANGER M A, et al. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: Implications in abiotic stress tolerance[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10:1-15.
- [86] ZANDER M, LEWSEY M G, CLARK N M, et al. Integrated multi-omics framework of the plant response to jasmonic acid[J]. Nature Plants, 2020, 6(3):290-302.
- [87] ZHAO X M, CHEN S, WANG S S, et al. Defensive responses of tea plants (*Camellia sinensis*) against tea green leafhopper attack: a multi-omics study[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 10:1-17.
- [88] HANUS-FAJERSKA E, CIARKOWSKA K, MUSZYŃSKA E. Long-term field study on stabilization of contaminated wastes by growing clonally reproduced *Silene vulgaris* calamine ecotype[J]. Plant and Soil, 2019, 439(1/2):431-445.
- [89] ZHANG C Y, WANG M H, GAO X Z, et al. Multi-omics research in albino tea plants: past, present, and future[J]. Scientia Horticulturae, 2020, 261:1-11.
- [90] MOHITE B V, KOLI S H, PATIL S V. Heavy metal stress and its consequences on exopolysaccharide (EPS)-producing *Pantoea agglomerans* [J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2018, 186(1):199-216.
- [91] KILIC N K, DOENMEZ G. Environmental conditions affecting exopolysaccharide production by *Pseudomonas aeruginosa*, *Micrococcus* sp., and *Ochrobactrum* sp.[J]. Journal of Hazardous Materials, 2008, 154(1/3):1019-1024.
- [92] JOULAK I, FINORE I, NICOLAUS B, et al. Evaluation of the production of exopolysaccharides by newly isolated *Halomonas* strains from Tunisian hypersaline environments [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2019, 138:658-666.
- [93] ZHOU Y, CUI Y H, QU X J. Exopolysaccharides of lactic acid bacteria: Structure, bioactivity and associations: a review [J]. Carbohydrate Polymers, 2019, 207:317-332.
- [94] CHENG X, HUANG L, LI K T. Antioxidant activity changes of exopolysaccharides with different carbon sources from *Lactobacillus plantarum* LPC-1 and its metabolomic analysis[J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2019, 35(5):1-13.
- [95] MOHANRAM S, KUMAR P. Rhizosphere microbiome: revisiting the synergy of plant-microbe interactions[J]. Annals of Microbiology, 2019, 69(4):307-320.

- [96] 杨璐,周蓓蓓,侯亚玲,等. 枯草芽孢杆菌菌剂对盐胁迫下冬小麦生长与土壤水氮分布的影响[J]. 排灌机械工程学报, 2021, 39(5): 517-524.
- [97] GUPTA R, SINGH A, SRIVASTAVA M, et al. Plant-microbe interactions endorse growth by uplifting microbial community structure of *Bacopa monnieri* rhizosphere under nematode stress[J]. Microbiological Research, 2019, 218: 87-96.
- [98] MAHDHI M, TOUNEKTI T, KHEMIRA H. Effects of *Prosopis juliflora* on germination, plant growth of *Sorghum bicolor*, mycorrhiza and soil microbial properties[J]. Allelopathy Journal, 2019, 46(2): 265-275.
- [99] BRUNEL C, BEIFEN Y, POUTEAU R, et al. Responses of rhizospheric microbial communities of native and alien plant species to *Cuscuta* parasitism[J]. Microbial Ecology, 2019, 79(3): 617-630.
- [100] GAO M L, DONG Y M, ZHANG Z, et al. Effect of dibutyl phthalate on microbial function diversity and enzyme activity in wheat rhizosphere and non-rhizosphere soils[J]. Environmental Pollution, 2020, 265: 1-14.
- [101] MUANPRASAT C, CHATSUDTHIPONG V. Chitosan oligosaccharide: biological activities and potential therapeutic applications[J]. Pharmacology & Therapeutics, 2017, 170: 80-97.
- [102] LI Y Y, ZHANG Q Q, OU L N, et al. Response to the cold stress signaling of the tea plant (*Camellia sinensis*) elicited by chitosan oligosaccharide[J]. Agronomy, 2020, 10(6): 915-927.
- [103] BOSE S K, HOWLADER P, WANG W, et al. Oligosaccharide is a promising natural preservative for improving postharvest preservation of fruit: a review[J]. Food Chemistry, 2021, 341: 1-13.
- [104] NAVEED M, PHIL L, SOHAIL M, et al. Chitosan oligosaccharide (COS): an overview[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2019, 129: 827-843.
- [105] CHEONG K L, QIU H M, DU H, et al. Oligosaccharides derived from red seaweed: production, properties, and potential health and cosmetic applications[J]. Molecules, 2018, 23(10): 1-18.

(责任编辑:陈海霞)