

刘 星,刘开芬,卢林尧,等. 植物生长促进微生物对干旱胁迫条件下植物生长的影响[J]. 江苏农业学报,2024,40(4):753-761.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2024.04.019

植物生长促进微生物对干旱胁迫条件下植物生长的影响

刘 星^{1,2}, 刘开芬¹, 卢林尧¹, 杨 娅¹, 何艳玲¹, 邵桂红¹, 刘 杰^{1,2}

(1.贵州师范大学生命科学学院, 贵州 贵阳 550001; 2.西南喀斯特山地生物多样性保护国家林业和草原局重点实验室/贵州省植物生理与发育调控重点实验室, 贵州 贵阳 550001)

摘要: 干旱胁迫是植物受到的重要非生物胁迫之一,不仅对植物的生长繁殖有严重影响,造成作物的减产,还会破坏生态环境。目前,人们除了通过建设灌溉工程等措施人为改善植物的生长环境来提高植物的存活率外,还以植物生长促进微生物(PGPM)作为植物生长调节剂来维持植物正常的生理生化反应,缓解干旱胁迫对植物造成的不良响应。本文以干旱胁迫下植物生长促进微生物如何促进植物生长为研究目的,通过查阅文献资料,对相关内容进行总结,旨在阐明干旱胁迫下植物生长促进微生物对植物生长的正向调控作用。

关键词: 植物生长促进微生物; 干旱胁迫; 生理生化

中图分类号: S482.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2024)04-0753-09

Effects of plant growth promoting microorganisms on plant growth under drought stress

LIU Xing^{1,2}, LIU Kai-fen¹, LU Lin-yao¹, YANG Ya¹, HE Yan-ling¹, SHAO Gui-hong¹, LIU Jie^{1,2}

(1.School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; 2.Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Biodiversity Conservation in Karst Mountainous Areas of Southwestern China/Key Laboratory of Plant Physiology and Development Regulation, Guizhou Province, Guiyang 550001, China)

Abstract: Drought stress is one of the most important abiotic stresses on plants, which not only affects the growth and reproduction of plants seriously, resulting in reduced crop yield, but also damages the ecological environment. At present, besides improving the growth environment of plants artificially by constructing irrigation projects, plant growth promoting microorganisms (PGPM) are also used as plant growth regulators to maintain normal physiological and biochemical reactions of plants and alleviate the adverse responses caused by drought stress. This paper aimed at studying how plant growth promoting microorganisms promoted plant growth under drought stress, and summarized relevant contents by consulting literature, aiming to clarify the positive regulation of plant growth promoting microorganisms on plant growth under drought stress.

Key words: plant growth promoting microorganisms; drought stress; physiology and biochemistry

收稿日期:2023-10-12

基金项目:贵州省科技支撑项目(11904/0519002);贵州省林业厅项目(11904/0523080)

作者简介:刘 星(1998-),男,贵州余庆人,硕士研究生,研究方向为高山杜鹃抗旱生理。(E-mail)2550672356@qq.com

通讯作者:刘 杰,(E-mail)liujie791204@126.com

目前,随着中国对地被植物的重视程度不断提升,对植物环境 and 经济效益的重视程度也进一步提高^[1]。水分在植物生长、发育和繁殖过程中具有不可或缺的作用,如参与植物的光合作用、呼吸作用及有机物的合成和分解。当前,随着高温天气持续增

多、降雨不均衡、酸雨和臭氧层被破坏等,全球干旱地区面积占全球陆地总面积的比例已达到 41%^[2],预计到 21 世纪末,全球干旱、半干旱地区面积将占陆地总面积的 50% 以上^[3]。目前,许多研究者已经基于第六次国际耦合模式比较计划数据开展了全球气候变化背景下干旱情况的研究,预测到 21 世纪末,北美西部、中美洲、欧洲、亚马逊河流域、非洲南部、中国、东南亚和澳大利亚等地区的干旱指数均呈现上升趋势,且在许多地区极端干旱现象的发生概率提高^[4]。

干旱胁迫会限制植物生长和生物量的积累,影响其产量和质量。为了应对干旱胁迫,目前多数研究人员通过灌溉、培育抗旱品种来缓解干旱胁迫对植物生长发育的不良影响。随着对植物生长繁殖生境研究的深入,人们发现某些微生物不仅能作为植物化学肥料促进植物的生长繁殖^[5],还对增强植物抗旱性有重要作用,从而引起国内外学者的广泛关注。

能促进植物生长发育、提高生物量和有利于病虫害防治的有益微生物统称植物生长促进微生物(PGPM),PGPM 主要分布在植物根际、根表、叶际,并与植物形成共生关系(图 1)。PGPM 又可分为植物促生细菌(PGPB)和植物促生真菌(PGPF)。发生干旱胁迫时,最先对植物根系产生影响,此时干旱胁迫会限制植物地下部分根的生长并抑制根功能,使根的吸水能力和吸水范围受到限制。在轻微干旱胁迫下,植物依靠根数目的增加扩大植物吸水面积,以适应干旱环境^[6]。植物主要在根际土壤中获得养分而生长发育,对植物生长繁殖起促进作用的微生物也主要分布在植物根际土壤中,而根际土壤是植物根周围能影响植物生长繁殖的土壤区域^[7],它形成了根际土壤特有的理化性质、特定的微生物群落结构和功能,对维持土壤性质、增强植物抗旱性具有重要意义^[8]。据统计,1 g 根际土中的 PGPM 数量为 $10^9 \sim 10^{11}$ 个^[9],对 PGPM 的研究相对集中在植物根际促生菌(PGPR)方面。此外,生活在植物体内的无症状微生物能促进植物生长、提高植物对养分的吸收能力、减轻病虫害、增强植物对环境胁迫的耐受性,这类细菌和真菌,称为植物内生菌^[10]。植物内生菌因其数量和种类繁多、生活环境较为稳定等特点,在植物抗干旱、抗冷害、抗重金属胁迫及提高产量等方面的效果颇为显著,因此植物内生菌也

成为当下的研究重点。PGPM 对植物的促生机制大致有以下几个:(1)氮素转化、溶磷作用和解钾作用,其原理都是将植物无法吸收利用或者难以吸收利用的有机元素或者不溶性元素转化为可利用元素;(2)产生铁载体,铁载体是一种对铁有高亲和力的金属螯合物,其作用原理是将三价铁还原成二价铁,进而改善植物缺铁现象并促进植物生长;(3)分泌植物激素或调控植物激素的合成,PGPM 通过直接分泌植物激素或者影响植物自身激素的合成来起到促进植物生长的作用^[11-12]。此外,当植物遭受干旱胁迫时,PGPM 常通过改变植物光合作用中间物质、各种次生代谢物、各种渗透物质的含量和酶活性来减弱或消除不利于生长的因素。

日渐严峻的全球性干旱情况,导致植物的正常生长受限。本文旨在总结前人研究结果,阐明植物生长促进微生物对干旱胁迫下植物的促生作用,为改善干旱胁迫下植物的生长状况提供参考。

1 PGPM 对干旱胁迫下植物形态的影响

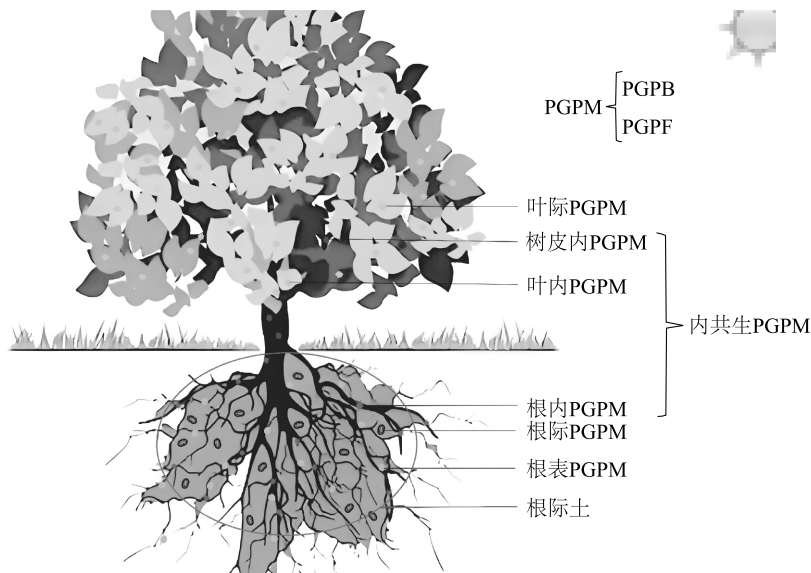
在干旱胁迫下,植物通过自身的调节机制来减弱干旱胁迫对其生长发育的影响,具体调节机制有改变生长和繁殖的周期等。由于植物的自我调节能力有限,重度干旱胁迫对植物造成的不良影响往往无法通过植物自身来调节,而接种 PGPM 能削弱植物生长过程中不利因素的影响,如提高植物萌发率与增加植物高度、相对根长度、根直径、叶和根的总生物量等,从而提高植物在重度干旱胁迫下的存活率。

1.1 干旱胁迫下 PGPM 对种子萌发及幼苗生长的影响

在植物种子萌发阶段,干旱缺水的条件会阻碍植物种子的吸胀作用,导致种子的出苗率、活力指数降低,甚至在重度干旱胁迫下,种子即使萌发也会因缺水而无法正常工作^[13]。例如,随着干旱胁迫程度的加大,宽叶雀稗(*Paspalum wettsteinii*)和香根草(*Vetiveria zizanioides*)等种子的发芽率随之递减^[14]。在干旱胁迫下,长枝木霉(*Trichoderma longibrachiatum*)、西蒙斯木霉(*Trichoderma simmonsii*)均能促进大豆种子萌发和幼苗生长,促生率高达 40%^[15]。此外,玉米的发芽率也在很大程度上受到干旱胁迫的影响,但在玉米上接种植生 PGPR 拉乌尔菌(*Raoul-*

tella planticola)后,明显促进了玉米胚芽、胚根的生长,与不接种 PGPM 相比,胚芽、胚根长度分别增加了 1.20 cm、2.75 cm^[16]。陈可等^[17]在干旱胁迫下对博落回 (*Macleaya cordata*) 种子进行萌发处理发现,对博落回接种绿针假单胞菌橙色亚种 (*Pseudomonas chlororaphis* subsp. *aurantiaca*)、荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens* Migula) 后,它们分泌的赤霉素、生长素等能显著促进种子发芽,从而提高博落回种子的发芽率,在干旱胁迫下,其发芽率分别比

不接种 PGPM 时的发芽率提高了 59.09%、40.91%。Bae 等^[18]在对可可树 (*Theobroma cacao*) 幼苗进行木霉菌 (*DIS 219b*) 定殖处理时发现,在干旱胁迫下该菌促进了幼苗的生长,增加了根鲜质量和干质量。湛端玉^[19]研究发现,在干旱胁迫下桃叶杜鹃 (*Rhododendron annae* Franch.) 幼苗在接种杜鹃花类菌根 (*Ericoid mycorrhizal*) 后,幼苗的株高、地径大幅度增加。由此可见,在干旱胁迫下 PGPM 可以促进植物种子萌发及幼苗生长。



PGPM: 植物生长促进微生物;PGPB: 植物促生细菌;PGPF: 植物促生真菌。

图 1 植物生长促进微生物在植物上的分布

Fig.1 Distribution of plant growth promoting microorganisms on plants

1.2 干旱胁迫下 PGPM 对植物地上部分的影响

叶片是植物地上部分对水分最敏感的器官,植物叶片形态因干旱胁迫而出现的变化也最直观和明显,在不同时期叶片的变化特征主要有卷曲、变黄、焦灼、脱落等。在干旱胁迫下,PGPM 通过增加叶片皮层蜡质层含量、增加叶片关闭的气孔数量来增强抵御干旱胁迫的能力。例如,在干旱胁迫条件下,对小麦接种巴西固氮螺菌 (*Azospirillum brasilense*) 后,与未接种该菌的小麦相比,接种该菌的小麦地上部、根部的相对含水量显著增加^[20]。此外,接种植物内生菌可以提高植物对水分的利用率,减缓干旱胁迫造成的损伤,如对醉马草 (*Achnatherum inebrians*) 接种内生菌后,其光合作用得到提高,植物生物量也得到了增加,同时其对碳、氮、磷的积累量也增加,与干

旱胁迫下不接种 PGPM 的植物相比,植物体内的碳、氮、磷元素含量增加了 15%以上^[21]。由此可见,施用 PGPM 可以缓解干旱胁迫下植物体内水分的丧失。

有研究发现,受到干旱胁迫的植物在接种 PGPM 后,干旱胁迫对植物形态的不良影响会被打破。例如,从 4 种耐旱水稻 [Mattaikar、Nootripattu、Anna R(4) 和 PMK3] 叶际分离提取的 PGPM 可以在缓解干旱胁迫的同时促进植物生长,可以明显看出,喷洒 PGPM 后植物叶片长势比干旱胁迫下的好^[22]。此外,在干旱胁迫下,接种 PGPM 能使玉米从土壤中更好地吸收水分和养分,显著增加玉米的株高和茎粗,提高玉米叶片的叶绿素含量^[23]。Dubey 等^[24]在大豆 (*Glycine max*) 中接种 AKAD A1-2、AKAD A1-16

2 种不同的内生菌发现,在干旱胁迫下接种 AKAD A1-16 的植株芽长比未接种 AKAD A1-16 的植株芽长显著增加了 71.85%,其次是接种 AKAD A1-2 的幼苗芽长,在水分充足、干旱胁迫条件下,芽长分别增加了 34.7%、51.9%,可见在干旱胁迫下给植株接种 PGPM 提高了大豆的生物量,并且在干旱胁迫条件下,与未接种内生菌的对照植物相比,接种 AKAD A1-16 的大豆幼苗的总叶绿素含量从 28.57% 增加至 69.28%,说明接种 PGPM 对植物叶片叶绿素含量的提高有显著作用。

1.3 干旱胁迫下 PGPM 对植物地下部分的影响

在干旱胁迫下,植物会通过增加根系长度、纵向延伸根系来增加植物的吸水面积,增强吸水能力,这是植物自身对抗干旱胁迫的措施。但是当土壤中植物可利用的水分含量达到植物耐受限度时,会严重抑制植物细胞的伸长,致使木质部到周围伸长细胞的水流中断,造成有丝分裂过程受损、细胞膨胀受损,从而导致植物无法通过自身调节以适应恶劣环境。PGPM 可通过促进吡啶乙酸(IAA)的分泌提高干旱胁迫下水稻根冠生物量,减弱干旱的影响。例如,在干旱胁迫下,对苹果苗接种不同荧光假单胞菌(*Psdeuomnoda fluoerncne*)后,能促进苹果根系生长,提高根系活力,与不接种处理相比,对照(CK)、轻度干旱胁迫(LD)、中度干旱胁迫(MD)和重度干旱胁迫(SD)处理的根系活力分别提高了 5.60%、13.26%、26.30% 和 20.91%^[25]。对薰衣草(*Lavandula dentata*)、鼠尾草(*Salvia officinalis*)接种苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)后,能够增加其侧根数量、促进根毛形成,从而增强其抗旱性^[26]。可见,PGPM 产生的细胞分裂素会促进植物的细胞分裂和维管分化,使根系更加发达,从而从整体上增强植物的抗逆能力。

2 PGPM 对干旱胁迫下植物生理生化指标的影响

2.1 PGPM 对干旱胁迫下植物激素的影响

植物激素是用于调节植物各种应激反应和代谢过程的必要因子,常见的植物激素有脱落酸(ABA)、生长素(IAA)、赤霉素(GA)、乙烯(Eth)和细胞分裂素(CTK)等。当植物受到干旱胁迫时,PGPM 会通过分泌或促进植物分泌激素来提高植物对营养元素的利用率。

ABA 是植物应对干旱胁迫的首要信号,在干旱胁迫下,ABA 在植物根、茎和叶中大量积累,诱导相关保护性物质的合成^[27]。另外,ABA 能够调节植物水分含量和根系吸水过程,并且通过由木质部运输到茎叶的 ABA 能控制叶片气孔的有效闭合,削弱干旱胁迫对植物蒸腾速率、光合作用等的不良影响。大量的研究发现,PGPM 可以自身分泌或者刺激植物分泌 ABA。有研究发现,在 20% 的土壤水分含量条件下,对醉马草(*Achnatherum inebrians* DHG)接种内生菌 *Epichloë* 后,接种该内生菌的处理和施加外源 ABA 的处理间的促生效果无明显差异,接种 *Epichloë* 的促生效果与不接种 *Epichloë* 相比差异较大,说明内生菌 *Epichloë* 同样能分泌植物激素 ABA 以促进植物生长^[28]。

IAA 具有促进植物细胞分裂、根分化和器官生长等作用。干旱胁迫会导致植物内源性 IAA 含量减少,并且干旱胁迫程度越重、时间越长,植物内源性 IAA 的含量就越低,从而严重影响植物的生长。有研究发现,从植物姜黄(*Curcuma longa*)根块茎中分离出来的内生细菌葡萄球菌(*Staphylococcus* sp.)在干旱胁迫条件下对植物有促生作用,因为在植物干旱缺水 21 d 后,对照组植株严重萎蔫、干枯,而用葡萄球菌处理后的植株没有受到严重影响,经高效液相色谱法分析发现,葡萄球菌在干旱胁迫下能产生 IAA,可能是植物在干旱环境下能够保持正常生长的原因^[29]。PGPM 对干旱胁迫下甘蔗的生长有促进作用,对甘蔗接种 PGPM 后可能在甘蔗根圈中产生更多 IAA 和其他植物激素,从而影响甘蔗根部的植物激素水平,进而增强甘蔗对养分的吸收能力^[30]。根瘤菌(*Rhizobium*)中产生的过量 IAA 触发了内源 IAA 水平的变化,并对紫花苜蓿(*Medicago sativa*)响应干旱胁迫产生了积极影响,当 6 d 不浇水时,发现接种固氮菌 *Ensifer meliloti* 的野生型 1021 紫花苜蓿几乎全部枯萎,相比之下,接种产生过量 IAA 的 RD64 衍生菌株的紫花苜蓿仅部分枯萎,与每天浇水的对照组相比,其水分含量保持不变^[31]。不仅如此,其他研究也发现,在豆科植物根瘤内,根瘤菌分泌的 IAA 可以改变植物内源 IAA 含量水平,从而调节植物生长^[32]。可见,在干旱胁迫下对植物接种 PGPM 能够促进植物内外源 IAA 的合成,进而促进植物正常生长。

在干旱胁迫下,植物中的 GA 含量会减少,从而

影响植物种子萌发与幼芽生长,使植物无法开花结果、繁衍后代。在干旱胁迫下,接种 PGPM 可以促进植物体内产生 GA 及微生物自身合成 GA^[33],产生 GA 的能力是由一个富含细胞色素 P450 (CYP) 生物合成基因簇赋予的,该基因簇称为 GA 操作子,广泛分布于根瘤菌中^[34]。

除了前文介绍的植物激素外, Eth、CTK 等植物激素在 PGPM 的作用下也能发挥对干旱胁迫中植物的促生作用。例如, PGPM 产生的 IAA 可以诱导编码 1-氨基环丙烷-1-羧酸合酶 (ACS) 的基因转录,造成 Eth 的直接前体 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 的浓度增加,从而有利于植物中 Eth 的产生并促进植物细胞发育^[35]。由此可见, ACC 生物合成途径相关基因的调节能够影响植物中 Eth 的产生。PGPM 产生的 CTK 能够刺激植物细胞分裂、细胞膨胀、根和芽生长、根毛增殖并增加根表面积^[36],但具体促生机制还不明确。

2.2 PGPM 对干旱胁迫下植物各次生代谢物的影响

在干旱胁迫下,植物会调节自身可溶性溶质含量来调节渗透压,合成抗氧化剂,调节气孔导度,降低蒸腾速率和光合作用速率等。这些变化会破坏次级代谢产物合成的平衡,因此在干旱胁迫下,植物的次级代谢产物合成途径可能会受到影响。相关研究发现,在干旱胁迫下, PGPM 能够直接或间接产生各种次生代谢物来促进植物生长^[37]。Lin 等^[38]用筛选的细菌共生体菌落处理蒙古黄芪 (*Astragalus mongholicus*),发现与未加菌的干旱胁迫处理相比,加菌后蒙古黄芪中的次生代谢产物黄芪甲苷、毛蕊异黄酮-7-葡萄糖苷含量明显高于对照组,分别增加了 150.16%、277.22%。在干旱胁迫下,植物主要通过固氮、溶解磷、溶解铁和钾来合成次级代谢产物,增强其对非生物胁迫的抗性^[39]。

2.3 PGPM 对干旱胁迫下植物各种渗透调节物质的影响

植物在干旱胁迫下,会通过增加渗透活性分子和离子[如可溶性糖、脯氨酸 (Pro)、甘氨酸、甜菜碱、钾离子、钙离子和氯离子等]来缓解干旱胁迫带来的不良影响。

可溶性糖负责在细菌和根系、土壤颗粒之间及不同细菌之间建立附着区,可由一些 PGPB 产生并作为根周围的屏障,促进干旱胁迫下的植物生长。干旱胁迫会使 Pro 在植物体内大量积累,当植物复

水后, Pro 含量也会减少,以此克服干旱的有害影响^[40],这是植物对抗干旱胁迫时自身的调节作用。一些 PGPM 会释放 Pro,帮助植物提高抗旱性。关于 Pro 含量升高对植物抗旱性的提升作用已在几种作物中报道,如玉米^[41]、高粱^[42]、马铃薯^[43]、绿豆^[44]及拟南芥^[45]等。

对植物接种 PGPR 还能使植物转化不溶性磷、增加可用磷元素的含量,促进植物对磷元素的吸收,促进植物根系的发育。除此之外, PGPR 还能促进植物对氮的固定和提高植物对根系中铁、锌的利用率^[46]。此外,干旱胁迫还会影响植物对 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^{+} 和 Si^{2+} 等矿物质离子的同化和吸收,从而导致植物生长、发育减缓。王艺等^[47]研究发现,在干旱胁迫下马尾松 (*Pinus massoniana*) 幼苗在接种外生菌根真菌褐环乳牛肝菌后加强了对 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等元素的吸收,促进了马尾松生长。

2.4 PGPM 对干旱胁迫下植物酶活性的影响

在干旱胁迫前期,植物可通过自身抗氧化防御系统应对干旱胁迫造成的活性氧大量积累,其中抗坏血酸-谷胱甘肽途径就是一个重要的抗氧化防御系统,它对减轻逆境下植物受到的伤害具有重要作用。但是随着干旱胁迫的加重,植物体内各种抗氧化酶的活性会下降,不足以抵御现有干旱环境,此时接种 PGPR 会提高植物体内各种抗氧化酶[超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX)] 的活性,缓解氧化损伤。例如,植物在接种丛枝菌根真菌后,抗氧化酶活性得到显著上调^[48]。有研究发现,在干旱胁迫下接种 PGPR (荧光假单胞菌) 的苹果实生苗幼苗的 SOD 活性显著高于对照组, SOD 活性较对照组增加了 74.79%^[49],用弯曲假单胞菌 (*Pseudomonas geniculata*) 处理扁穗雀麦 (*Bromus cartharticus* Vahl) 老化含水量低的种子也能提高植株的 SOD、POD 活性,在一定程度上促进了胚根、胚芽的伸长,促进了种子发芽^[50]。刺槐 (*Robinia pseudoacacia* L.) 与丛枝菌根真菌形成的菌根能诱导抗氧化酶活性显著提高,在干旱胁迫下,接种 PGPM 的幼苗根、叶的 SOD、POD、CAT、APX、谷胱甘肽还原酶 (GR) 活性分别比不接种 PGPM 的幼苗高 27.2%、13.1%、23.5%、25.7%、9.8% 和 13.5%、58.2%、78.3%、14.4%、22.7%^[51]。此外,张超^[25]研究发现,在植物根际接种 PGPR,对植物活性氧清除系统有加速激

活、减少丙二醛(MDA)合成的作用,进而降低植物细胞膜过氧化带来的伤害。

当 Eth 浓度过高时,植物根、茎的生长受到抑制,叶片非正常掉落,而高浓度 Eth 的出现与干旱胁迫有关。因为在干旱胁迫下,氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)在植物体内大量积累,而乙烯的合成前体是 ACC,因此导致植物的不正常生长。ACC 的减少可以通过 PGPM 产生 ACC 脱氨酶来实现^[52],从而使植物根、茎中的 ACC 水平降低。ACC 脱氨酶是一种能够促进养分(如 N、P、K 和 Ca 等)吸收的酶,在渗透调节中发挥着重要作用。此外,PGPM 能将 ACC 分解成其他物质(如氨、 α -丁酮酸等),从而提高植物对逆境的抗性^[53]。例如,PGPR 能够在干旱土壤中分泌 ACC 脱氨酶,从而增加甜菜碱含量,调节植物的渗透势,增强植物的抗旱性,而能够分泌 ACC 脱氨酶的植物根际促生菌居植物柔武氏菌(*Raoultella planticola*)可以通过调节甜菜碱、胆碱合成的方式保护不同品种玉米免受渗透胁迫的危害^[16]。

PGPM 除了通过增减酶抗氧化途径中相关物质含量应对活性氧造成的伤害,还靠非酶抗氧化途径来降低干旱胁迫对植物的伤害。例如,PGPR 通过合成和分泌维生素、生育酚、芪类、酚类、抗坏血酸盐、谷胱甘肽、类黄酮和类胡萝卜素来抑制过量活性氧(ROS),从而保护细胞免受氧化应激;PGPF 能通过增强抗氧化物活性、提高光合色素含量来辅助小麦的生长,最终达到抗旱的目的^[54]。

3 PGPM 对干旱胁迫下植物分子机制的影响

在干旱胁迫下,PGPM 不仅能够改善植物的生理生化性状,还能调控相关抗旱基因的表达。在干旱胁迫下,植物对环境胁迫的反应是复杂的,涉及干旱胁迫相关基因的表达与调节的因子、蛋白质与酶有乙烯反应因子(Gmreb)、脱水反应结合蛋白(Gmdreb1a)、半乳糖醇合成酶(Gmgols)和 Δ_1 -吡咯啉-5-羧酸酶合成酶^[55]。植物抗逆基因的表达可以由 PGPM 诱导,PGPM 通过调控渗透物质含量来减少干旱胁迫造成的损伤。在干旱胁迫下,固氮螺菌之所以能够改变植物胚芽鞘木质部结构的形态,就在于其能够通过感知 IAA 浓度来上调自身吲哚-3-丙酮酸脱羧酶编码基因的表达,从而实现 PGPM 自身促进 IAA 的合成。由于固氮螺菌使植物胚芽鞘

木质部结构形态发生了改变,接种后可为小麦幼苗提供更好的水分环境,研究者也把原因归于固氮螺菌具有上调自身吲哚-3-丙酮酸脱羧酶基因相对表达量的能力^[56]。在干旱胁迫下用肺炎克雷伯菌处理大豆,发现大豆叶片中的 *rbc L*、*rbc S*、*RCA α* 、*RCA β* 基因的相对表达量在多个时间点上调,保证了 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶的含量和活性^[57]。研究者将枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)寄生在植物组织中进行试验发现,枯草芽孢杆菌会影响合成植物细胞 Pro 途径中的关键酶编码基因 *proA* 和 *proB* 的过量表达,从而使细胞代谢合成 Pro 的能力显著提升。当内生菌木霉(*Trichoderma hamatum*)在可可(*Theobroma cacao*)中定殖时,它可以特异性地诱导 *TcSTK*、*TcMKK4*、*PK3* 及受干旱抑制的 *TcNRd* 等的表达,改变植物受干旱胁迫导致的光合作用的减弱^[18]。因此,PGPM 能在干旱胁迫下通过调节植物抗旱基因的表达来缓解干旱胁迫造成的不良响应。

蛋白质损伤是干旱胁迫对植物造成的常见不良影响,干旱胁迫能够提高植物的叶温^[58],叶温的不正常升高会导致蛋白质变性,使细胞膜的稳定性遭到破坏,进而导致离子吸收、氨基酸合成受阻^[59],因此在干旱胁迫下维持蛋白质的功能对于植物存活是必要的。PGPM 除了可以通过相关物质来调节气孔导度,并进一步控制植物叶温、保护蛋白质活性外,PGPR 分泌的蛋白酶也可以将土壤中的复杂蛋白质催化、水解为肽,分解为植物可利用的氨基酸。总之,已有研究结果表明,在干旱胁迫下,接种 PGPM 后影响植物生长的各类分子机制得到了改善。

4 展 望

目前,干旱胁迫是植物面临的一个十分严峻的非生物胁迫之一^[60-62],不仅直接对生态环境造成很大的破坏,它所带来的间接影响也时刻威胁着地球生态,并对农业生产造成不可估量的损失。虽然植物遭受的胁迫可通过人为干预来改善,但是这样的做法会浪费人力、财力,且不利于生态物种的保护。于是,能减轻或消除植物干旱胁迫影响的 PGPM 就成为研究者关注的热点。与传统治理方法相比,PGPM 对于植物的促生作用有诸多优势:一是 PGPM 的数量、种类众多,对植物面临的不同非生物胁迫(如干旱胁迫、重金属胁迫、盐胁迫等)、生物胁迫(如病虫害胁迫)都有作用。二是 PGPM 来自植物

的原始生境,属于植物小生境微生物群落中对植物有直接或间接促生作用的一部分微生物,不会对植物原有生境造成外来物种入侵的威胁,且植物的免疫系统可以影响根际微生物群落,微生物可以通过产生或调控植物生长调节因子来改变植物的生理通路。三是 PGPM 对植物的促生效果具有长期性和稳定性。首先,植物新陈代谢活动产生的分泌物很多都是土壤微生物的营养来源,起着吸引微生物的作用,土壤微生物的新陈代谢活动也加速了土壤养分的分解,产生一些刺激植物生长的物质或合成一些能被植物利用的营养物质,促进植物发育,也有些微生物侵入植物体内后形成了特殊结构,与植物间建立起互利共生的关系。其次,对于植物而言,发挥促生作用的微生物多集中于土壤中,而土壤中的微生物是长期存在的。各土壤微生物种群间共同关联并构成了稳定的植物微生物群落,微生物群落的稳定也给予植物良好的生存环境,植物从土壤中吸收养分的效果也更好。综上所述,PGPM 对植物促生作用的研究具有很好的前景,但是目前关于 PGPM 对植物的具体促生机制还有待进一步研究。

致谢: 本研究由高山杜鹃新品种选育与栽培技术研究项目和山桐子优良种源批量化生产技术与遗传稳定性鉴定技术示范推广项目共同资助。

参考文献:

- [1] 余 利,蔡 伊,申卫丹,等. 基于文献计量分析的国内地被植物研究进展[J/OL]. 贵州师范大学学报(自然科学版),2023;1-8[2023-10-12]. DOI: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/52.5006.N.20230130.1356.014.html>.
- [2] 陈亚宁,李玉朋,李 稚,等. 全球气候变化对于旱区影响分析[J]. 地球科学进展,2022,37(2):111-119.
- [3] CHEN H P, SUN J Q. Changes in climate extreme events in China associated with warming[J]. International Journal of Climatology, 2015,35(10):2735-2751.
- [4] 陈清心. CMIP6 预估 21 世纪中国区域不同类型干旱的变化[D]. 南京:南京信息工程大学,2023.
- [5] OLDROYD G E D, LEYSER O A. Plant's diet, surviving in a variable nutrient environment[J]. Science, 2020,368(6486):ea-ba0196.
- [6] 张 玉,冷海楠,曹宏杰,等.干旱胁迫对植物的影响研究[J]. 黑龙江科学,2022,13(14):22-24,47.
- [7] LAKSHMANAN V, RAY P, CRAVEN K D. Toward a resilient, functional microbiome: drought tolerance-alleviating microbes for sustainable agriculture[J]. Plant Stress Tolerance: Methods and Protocols, 2017,1631:69-84.
- [8] FAN D, SUBRAMANIAN S, SMITH D L. Plant endophytes promote growth and alleviate salt stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. Scientific Reports, 2020,10(1):12740.
- [9] BERG G, RYBAKOVA D, GRUBE M, et al. The plant microbiome explored: implications for experimental botany[J]. Journal of Experimental Botany, 2016,67(4):995-1002.
- [10] RODRIGUEZ R J, WOODWARD C J, REDMAN R S. Fungal influence on plant tolerance to stress[J]. Biocomplexity of Plant Fungal Interactions, 2012:155-163.DOI:10.1002/9781118314364.ch7.
- [11] 马雪晴,冀傲冉,郑娇莉,等. 植物根际促生菌促生机制及其应用研究进展[J/OL]. 中国农业科技导报, 2024;1-11[2023-10-12]. DOI:10.13304/j.nykjdb.2023.0654.
- [12] 李 琬,刘 森,张必弦,等. 植物根际促生菌的研究进展及其应用现状[J]. 中国农学通报, 2014,30(24):1-5.
- [13] VAHABINIA F, PIRDASHTI H, BAKHSHANDEH E. Environmental factors' effect on seed germination and seedling growth of chicory (*Cichorium intybus* L.) as an important medicinal plant [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2019,41(2):27.
- [14] 文竹梅,冯玉超,刘青青,等. 3 种草本植物种子萌发及幼苗生长生理对于旱胁迫的响应[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2022,51(4):562-569.
- [15] BAKHSHANDEH E, GHOLAMHOSSEINI M, YAGHOUBIAN Y, et al. Plant growth promoting microorganisms can improve germination, seedling growth and potassium uptake of soybean under drought and salt stress [J]. Plant Growth Regulation, 2020,90(1):123-136.
- [16] 郑 鹏. ACC 脱氨酶根际促生菌的分离鉴定及其对于旱胁迫下玉米甜菜碱代谢的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2015:56.
- [17] 陈 可,胡 南,陈 威,等. 两种植物根际促生菌对博落回抗干旱及富集铀性能的增强作用研究[J]. 环境科学学报, 2018,38(10):4142-4149.
- [18] BAE H, SICHER R C, KIM M S. The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao* [J]. Journal of Experimental Botany, 2009,60(11):3279-3295.
- [19] 湛端玉. 干旱胁迫下接种 ERM 真菌对桃叶杜鹃幼苗光合特性的影响[D]. 贵阳:贵州大学, 2016.
- [20] CREUS C M, SUELDO R J, BARASSI C A. Water relations and yield in *Azospirillum*-inoculated wheat exposed to drought in the field[J]. Canadian Journal of Botany, 2004,82(2):273-281.
- [21] XIA C, CHRISTENSEN M J, ZHANG X, et al. Effect of *Epichloë gamsuensis* endophyte and transgenerational effects on the water use efficiency, nutrient and biomass accumulation of *Achnatherum inebrians* under soil water deficit[J]. Plant and Soil, 2018,424(1):555-571.
- [22] ARUN K D, SABARINATHAN K G, GOMATHY M, et al. Mitigation of drought stress in rice crop with plant growth-promoting abiotic stress-tolerant rice phyllosphere bacteria [J]. Journal of

- Basic Microbiology, 2020, 60(9): 768-786.
- [23] LIN Y, WATTS D B, KLOEPPER J W, et al. Influence of plant growth-promoting rhizobacteria on corn growth under drought stress [J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2020, 51(2): 250-264.
- [24] DUBEY A, SAIYAM D, KUMAR A, et al. Bacterial root endophytes: characterization of their competence and plant growth promotion in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under drought stress [J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2021, 18(3): 931.
- [25] 张超. 干旱下植物根际促生菌对苹果实生苗生理特性和磷吸收利用的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [26] ARMADA E, ROLDÁN A, AZCON R. Differential activity of autochthonous bacteria in controlling drought stress in native *Lavandula* and *Salvia* plants species under drought conditions in natural arid soil [J]. Microbial Ecology, 2014, 267(2): 410-420.
- [27] NISHIYAMA R, WATANABE Y, FUJITA Y, et al. Analysis of cytokinin mutants and regulation of cytokinin metabolic genes reveals important regulatory roles of cytokinins in drought, salt and abscisic acid responses, and abscisic acid biosynthesis [J]. Plant Cell, 2011, 23(6): 2169-2183.
- [28] CUI X, HE W, CHRISTENSEN M J, et al. Absciscic acid may play a critical role in the moderating effect of *Epichloë* endophyte on *Achnatherum inebrians* under drought stress [J]. Journal of Fungi, 2022, 8(11): 1140.
- [29] JAYAKUMAR A, KRISHNA A, NAIR I C, et al. Drought-tolerant and plant growth-promoting endophytic *Staphylococcus* sp. having synergistic effect with silicate supplementation [J]. Archives of Microbiology, 2020, 202(7): 1899-1906. DOI: <https://doi.org/10.3390/jof8111140>.
- [30] CHANDRA P, TRIPATHI P, CHANDRA A. Isolation and molecular characterization of plant growth-promoting *Bacillus* spp. and their impact on sugarcane (*Saccharum* spp. hybrids) growth and tolerance towards drought stress [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2018, 40(11): 199.
- [31] DEFEZ R, ANDREOZZI A, DICKINSON M, et al. Improved drought stress response in alfalfa plants nodulated by an IAA over-producing *Rhizobium* strain [J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 2466.
- [32] ANSARI R A, RIZVI R, SUMBUL A, et al. PGPR: current vogue in sustainable crop production [J]. Probiotics and Plant Health, 2017, 21: 455-472.
- [33] NETT R S, BENDER K S, PETERS R J. Production of the plant hormone gibberellin by rhizobia increases host legume nodule size [J]. The ISME Journal, 2022, 16(7): 1809-1817.
- [34] NETT R S, CONTRERAS T, PETERS R J. Characterization of CYP115 as a gibberellin 3-oxidase indicates that certain rhizobia can produce bioactive gibberellin A4 [J]. ACS Chemical Biology, 2017, 12(4): 912-917.
- [35] ASHRY N M, ALAIDAROOS B A, MOHAMED S A, et al. Utilization of drought-tolerant bacterial strains isolated from harsh soils as a plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) [J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2022, 29(3): 1760-1769.
- [36] CHIEB M, GACHOMO E W. The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses [J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 407.
- [37] SINGH A K, KUMAR A, SINGH P K. PGPR amelioration in sustainable agriculture [M]. Cambridge: Woodhead Publishing, 2019: 129-157.
- [38] LIN Y X, ZHANG H, LI P R, et al. The bacterial consortia promote plant growth and secondary metabolite accumulation in *Astragalus mongholicus* under drought stress [J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 475.
- [39] RAJINI S B, NANDHINI M, UDAYASHANKAR A C, et al. plant growth-promoting traits, and biocontrol potential of fungal endophytes of *Sorghum bicolor* [J]. Plant Pathology, 2020, 69(4): 642-654.
- [40] DIEN D C, MOCHIZUKI T, YAMAKAWA T. Effect of various drought stresses and subsequent recovery on proline, total soluble sugar and starch metabolisms in rice (*Oryza sativa* L.) varieties [J]. Plant Production Science, 2019, 22(4): 530-545.
- [41] 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.
- [42] GROVER M, MADHUBALA R, ALI S Z, et al. Influence of *Bacillus* spp. strains on seedling growth and physiological parameters of sorghum under moisture stress conditions [J]. Journal of Basic Microbiology, 2014, 54(9): 951-961.
- [43] GURURANI M A, UPADHYAYA C P, BASKAR V, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance abiotic stress tolerance in *Solanum tuberosum* through inducing changes in the expression of ROS-scavenging enzymes and improved photosynthetic performance [J]. Plant Growth Regul, 2013, 32: 245-258.
- [44] SARMA R K, SAIKIA R. Alleviation of drought stress in mung bean by strain *Pseudomonas aeruginosa* GGRJ21 [J]. Plant Soil, 2014, 377: 111-126.
- [45] COHEN A C, BOTTINI R, PONTIN M, et al. *Azospirillum brasilense* ameliorates the response of *Arabidopsis thaliana* to drought mainly via enhancement of ABA levels [J]. Physiologia Plantarum, 2015, 153: 79-90.
- [46] KOUR D, RANA K L, KAUR T, et al. Microbe-mediated alleviation of drought stress and acquisition of phosphorus in great millet (*Sorghum bicolor* L.) by drought-adaptive and phosphorus-solubilizing microbes [J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2020, 23: 101501.
- [47] 王艺, 丁贵杰. 干旱胁迫下外生菌根真菌对马尾松幼苗生长和微量元素吸收的影响 [J]. 浙江农林大学学报, 2012, 29(6): 822-828.
- [48] CHANDRASEKARAN M, PARAMASIVAN M. *Arbuscular mycorrhizal* fungi and antioxidant enzymes in ameliorating drought stress;

- a meta-analysis[J]. *Plant and Soil*, 2022, 480(1): 295-303.
- [49] 徐雪东, 张 超, 秦 成, 等. 干旱下接种根际促生细菌对苹果实生苗光合和生理生态特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(10): 3501-3508.
- [50] 柳 旭. 植物根际促生细菌与种子引发技术对老化种子萌发和幼苗生长的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018: 57.
- [51] HE F, SHENG M, TANG M. Effects of *Rhizophagus irregularis* on photosynthesis and antioxidative enzymatic system in *Robinia pseudoacacia* L. under drought stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 183.
- [52] VOLPE V, CHITARRA W, CASCONE P, et al. The association with two different arbuscular mycorrhizal fungi differently affects water stress tolerance in tomato[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1480.
- [53] 王 欢, 高曹晨乐, 张鑫雨. 植物根际促生菌提高植物抗旱能力的研究分析[J]. *中国战略新兴产业*, 2018(40): 148.
- [54] YAGHOUBIAN Y, GOLTAPPEH E M, PIRDASHTI H, et al. Effect of *Glomus mosseae* and *Piriformospora indica* on growth and antioxidant defense responses of wheat plants under drought stress[J]. *Agricultural Research*, 2014, 3: 239-245.
- [55] MARTINS S J, ROCHA G A, DE MELO H C, et al. Plant-associated bacteria mitigate drought stress in soybean[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(14): 13676-13686.
- [56] PEREYRA M A, GARCÍA P, COLABELLI M N, et al. A better water status in wheat seedlings induced by *Azospirillum* under osmotic stress is related to morphological changes in xylem vessels of the coleoptile[J]. *Applied Soil Ecology*, 2012, 53: 94-97.
- [57] 刘 丹. 植物促生菌 *Klebsiella pneumoniae* Sneb YK 诱导大豆抗逆性研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018: 129.
- [58] HARTMAN K, TRINGE S G. Interactions between plants and soil shaping the root microbiome under abiotic stress[J]. *The Biochemical Journal*, 2019, 476: 2705-2724.
- [59] VARSHIKAR D, TAN F C. Salt and drought stress affects electron transport chain genes in rice[J]. *International Journal of Advanced and Applied Sciences*, 2017, 4: 106-110.
- [60] 吕婧妤, 徐 超, 刘昱君, 等. 基于模拟优化模型的干旱风沙草原区水-粮食-能源关系[J]. *排灌机械工程学报*, 2023, 41(3): 296-304.
- [61] 徐存东, 胡小萌, 刘子金, 等. 干旱区人工绿洲水土资源承载状态演变分析[J]. *排灌机械工程学报*, 2023, 41(1): 62-69.
- [62] 吴克倩, 肖 让, 赵文举, 等. 降解地膜对河西干旱区土壤水热及制种玉米产量的影响[J]. *排灌机械工程学报*, 2022, 40(9): 952-958.

(责任编辑: 徐 艳)