

陈显磊,王剑峰,王 丽,等. 根际微生物增强植物对非生物和生物胁迫耐受机制综述[J]. 江苏农业科学,2024,52(12):24–33.
doi:10.15889/j.issn.1002–1302.2024.12.004

根际微生物增强植物对非生物和生物胁迫 耐受机制综述

陈显磊^{1,2}, 王剑峰⁴, 王 丽^{1,2}, 陈兰兰^{1,2}, 吴亚娟^{1,2}, 孔 鑫^{1,2}, 刘 杰^{2,3}, 乙 引^{2,3}, 龚记熠^{2,3}

(1. 贵州师范大学生命科学学院, 贵州贵阳 550001; 2. 贵州师范大学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, 贵州贵阳 550001; 3. 贵州省植物生理与发育调控重点实验室, 贵州贵阳 550001;
4. 兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室/兰州大学草地微生物研究中心, 甘肃兰州 730000)

摘要:频繁的人类生产过程造成的土壤盐渍化、干旱、病害、重金属等不利环境,以及低温地区环境的限制,严重制约了各地区自然和社会经济的发展,伴随封山育林、植树造林等生态修复工程的大力开展和研究发现,植物因其固着性将长期面临各种生物及非生物胁迫,植物可通过改变自身的生理生化反应来响应逆境。但随着对植物响应逆境研究的不断深入,发现根际不仅是植物根系与土壤之间物质交换和能量代谢的重要界面,根际微生物的生命代谢活动还可以影响植物生长发育、新陈代谢等生理活动来帮助植物建立响应非生物和生物胁迫的抵抗和耐性机制。为了推进生态修复工程 and 解决人地矛盾,越来越多的科研工作者关注到干旱、盐渍、重金属、低温等地区 and 植物病害下根际微生物在帮助植物响应逆境过程中发挥的作用。因此本文就根际微生物增强植物耐旱、耐寒、耐盐、耐重金属、抗病害等方面的研究状况进行系统梳理,结合实例综合论述根际微生物在增强植物对非生物和生物胁迫中发挥的作用,以期根际微生物促进农业发展和参与生态修复提供理论参考。

关键词:根际微生物; 逆境胁迫; 微生物功能; 微生物群落; 生物修复

中图分类号:S182 **文献标志码:**A **文章编号:**1002–1302(2024)12–0024–10

植物由于固着性,一直面临非生物和生物胁迫,其生存取决于植物的生理生化反应分子网络等对环境的快速响应。在陆地生态系统中,植物是重要的生产者,通过光合作用将有机产物释放到土壤,给土壤微生物提供碳源,而土壤微生物则作为分解者将土壤中有有机质转化成无机养分,便于植物吸收利用,植物–微生物的互作是生态系统稳定运作的重要基石^[1]。随着对土壤微生物的深入研究发现根际微生物在植物应对逆境胁迫过程中起着关键作用。根际一词由德国学者 Hiltner 在 1904 年提出,是指受植物根系影响的土壤区域^[2]。

Kuzyakov 等将此范围认为是距根系 0.5 ~ 4.0 mm 的土壤区域。根际作为植物与土壤之间物质交换和能量传递的重要界面,根际微生物在其中发挥着极为重要的作用,直接影响植物生长发育、新陈代谢等生理生化过程^[3]。而根际微生物群落主要来源于 Bulk Soil 的水平迁移,因此 Bulk Soil 微生物群落被认为是根际微生物群落的“种子库”,植物通过根系分泌物和免疫反应从 Bulk Soil 中招募建立根际微生物群落参与多种生理生化过程促进植物对营养的吸收、改善植物的生长、增强植物对非生物和生物胁迫的耐受性^[4]。生活在植物根际的微生物可分为有益微生物、中性微生物和有害微生物。一些植物的根系分泌物可抑制有害微生物,而另一部分植物的根系分泌物则可招募有益微生物,而根系分泌物的组成受植物的生理状态、种类和根际微生物群落结构的影响^[5]。根际有益微生物包括根际促生菌、菌根真菌和根瘤菌等,这些根际微生物可增强植物对干旱、盐渍等恶劣环境的耐受性^[6]。因此在修复生态系统的研究中不应该将植物和微生物分别视为一个独立的个体,应该看作宿主与微

收稿日期:2023–08–04

基金项目:国家自然科学基金与贵州省喀斯特科学研究中心联合基金项目(编号:U1812401);贵州省林业局科研基金项目[编号:黔林科合(2022)28号];兰州大学中央高校基本科研业务费(编号:lzujbky–2021–ey01/lzujbky–2021–kb12)。

作者简介:陈显磊(1999–),男,贵州六盘水人,硕士研究生,研究方向为植物微生物互作。E-mail:xianleichen@163.com。

通信作者:龚记熠,硕士,高级实验师,研究方向为植物生理与生态学。E-mail:201307048@gznu.edu.cn。

生物的共生体。此外,根际中微生物群落十分丰富,其他微生物群的存在可能会改变单一根际微生物的功能,还应当注重根际微生物群落整体结构和功能的研究^[7]。在农业生产和生态修复过程中土壤盐渍化、干旱、病害等不利环境的出现,严重制约农业的可持续发展。过量施加化肥农药及连作等不合理土地利用方式导致土壤微生物群落多样性降低,影响作物品质,甚至导致生态退化。目前对植物适应逆境的报道众多,但对于根际微生物与植物互作以增强植物适应非生物和生物胁迫的研究才刚起步。本研究就围绕根际微生物增强植物耐旱、耐寒、耐盐、耐重金属、抗病害等 5 个方面,通过对根际促生微生物(plant growth promoting microbe, PGPM)和根际微生物群落组成帮助植物响应逆境的过程进行系统梳理,以期利用根际微生物修复生态环境提供科学依据。

1 植物响应干旱胁迫的根际微生态机制

干旱是作物生产和生态结构稳定的主要制约因素,水分不足造成了作物气孔关闭、生物量减少,并影响作物的品质,对农业和自然经济产生广泛的负面影响。干旱胁迫条件下,植物可通过降低根、地上组织的生长、叶水势、蒸腾速率及增加活性氧、脱落酸的含量等一系列生理生化过程响应干旱胁迫^[8]。研究发现,当植物面临干旱胁迫时,可能不仅限于生理生化过程的响应,也可能受益于与互作物种之间的联系,尤其是对环境变化做出快速反应的土壤微生物群落,其中根际微生物在帮助植物响应干旱胁迫的过程中也发挥着重要的作用^[9]。

1.1 影响水分利用率

水分是植物生存的必需元素,PGPM 可通过影响植物对水分的吸收、蒸腾及利用率响应干旱胁迫,Augé 等通过对 460 项丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌与气孔调节关系的研究分析发现,在干旱条件下,与 AM 真菌共生会改变寄主植物的气孔导度,在土壤不同含水率条件下,非菌根植物比菌根植物的气孔导度低 24%。土壤中度含水率条件下,AM 真菌对气孔导度的促进作用是在土壤充分含水率条件下的 2 倍多,而土壤低度含水率条件下这种影响达到 4 倍多,且双子叶植物与 AM 共生后气孔导度比单子叶植物略高,C₃ 植物与 AM 共生后气孔导度比 C₄ 植物更高^[10]。这说明 AM 共生会使植物在干旱胁迫下气孔导度更高,且不同功

能群的植物与 AM 真菌共生对干旱胁迫下气孔导度应答也不同。Ruth 等在大麦(*Hordeum vulgare* L.)中接种根内球囊霉属(*Glomus intraradices*)发现,根内球囊霉属的菌丝增大了大麦根系与土壤的接触面积,对植物总吸水量的直接和间接贡献约为 20%^[11]。这些结果均说明根际微生物可通过改变植物的生物性状调节水分与植物的关系以增强水分利用率,这对改善植物在干旱胁迫下的生长起着重要的作用。

1.2 调节抗氧化系统

根际促生微生物还可以改善植物抗氧化系统以提高植物对干旱的耐受能力,Yaghoubian 等的研究表明,在干旱胁迫条件下,小麦(*Triticum aestivum* cv. Azar2)接种丛枝菌根真菌(*Glomus mosseae*)和内生真菌(*Piriformospora indica*),降低了植株的过氧化氢含量和脂质氧化速率,增加了过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化物酶(POD)等抗氧化酶活性和叶片的叶绿素含量。这些高活性的过氧化物酶和过氧化氢酶等抗氧化酶可消除自由基,保护植物细胞膜和避免 DNA 损伤等^[12]。Sarma 等研究发现,铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*) GGRJ21 处理绿豆[*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek],增加了绿豆超氧化物歧化酶(SOD)和抗坏血酸过氧化物酶的活性,而过氧化氢酶活性先升高后下降^[13]。Armada 等对薰衣草(*Lavandula angustifolia* Mill.)接种苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)发现,干旱胁迫条件下通过降低薰衣草谷胱甘肽还原酶(GR)和 APX 活性增强植物的耐旱性。这 2 种结果可能是由于不同植物和不同促生微生物组合而产生的差异^[14]。

1.3 调节胁迫响应基因的表达

根际促生微生物还可通过调节植物干旱胁迫响应基因的表达,从而诱导植物对干旱胁迫的耐性。Sherameti 等研究发现,拟南芥接种印度梨形孢(*Piriformospora indica*)提高了拟南芥磷脂酶 Dδ(PLD)、类钙调磷酸酶 B 蛋白(CBL1)和组蛋白乙酰转移酶(HAT)等胁迫相关基因的表达,从而增强了拟南芥的耐旱性^[15]。Kazerooni 等发现,辣椒接种解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)后,辣椒水解酶(Xth)基因表达增强,而 WRKY2、BI-1、PTII 和结合免疫球蛋白(Bip)基因表达降低,提高了幼苗的生长速率,改善了辣椒生长的理化特性^[16]。干旱胁迫响应基因可能因菌株及植物之间的不同而

产生差异,总之,根际促生微生物可通过对胁迫响应基因的调控,增强植物对干旱胁迫的耐受性。

1.4 根际微生物群落的组装增强植物的耐旱性

植物对干旱胁迫的响应更多地取决于地下微生物群落的快速变化,而不是植物性状的快速进化^[9]。干旱胁迫会改变土壤养分循环从而改变土壤微生物群落的结构和功能进而影响植物的生长发育,植物依赖土壤微生物的生命活动增强土壤养分的生物可用性。Santos - Medellín 等报道了在短期干旱胁迫下水稻根际微生物群落结构发生显著变化,而复水后能基本恢复到胁迫前的微生物群落结构,干旱胁迫后,放线菌群占细菌群落的 80% 以上,不仅如此,从根际微生物群落中最丰富的 OTU 中分离出来的链霉菌属 (*Streptomyces* sp.) SLBN - 177 能够在干旱条件下促进根系生长^[17]。这与 Xu 等的研究报道相似,干旱显著改变了高粱的根际微生物群落组成,放线菌的适度富集能够显著促进根系生长^[18]。这表明,一些根际微生物的富集可促进植物根系生长以提高植物对干旱的抵抗力。不仅如此,Sukweenadhi 等报道了在干旱胁迫下,拟南芥接种芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、类芽孢杆菌 (*Paenibacillus*)、短芽孢杆菌属 (*Brevibacillus*) 和微球菌属 (*Micrococcus*) 等植物根际促生菌 (PGPR),发现促生菌的代谢物诱导了拟南芥 *AtRAB18* 和 *AtLTI178* 基因的表达,这 2 个基因通过 ABA 信号通路参与植物对干旱胁迫的响应^[19]。这说明根际微生物通过诱导与耐旱性相关的基因表达,增强植物对干旱胁迫的耐受性。

总之,根际微生物可通过改变植物形态学、抗氧化系统、胁迫响应基因等 3 个重要方式以提高植物对干旱胁迫的适应能力,这一现象有助于摆脱传统育种和转基因技术的束缚,对农业生产活动具有极为重要的意义。

2 根际微生物促进植物抗寒

低温是限制农业发展面积的主要因素之一,不同种类植物对于温度的需求不同,根据植物对温度的耐受性分为冷敏感植物 (chilling - sensitive plants) 和抗冷植物 (chilling - insensitive plants or chilling - resistant plants),抗冷植物可在一定的低温下存活,而冷敏感植物则很难在低温下生存。春寒使作物生产遭受巨大损失,因此探究提高作物对寒冷胁迫耐性的方法尤为重要。研究表明,植物对低

温环境的适应主要包括:(1)植物结构特征和叶绿素含量等生物学性状的适应。(2)细胞膜通透性和抗氧化系统等生理学的适应。(3)萜烯类、酚类化合物等次生代谢产物的适应。Yarzabal 研究发现,低温环境下依然有微生物存活,这些耐寒微生物已对低温胁迫进化出许多适应性机制,能改善低温地区的农业发展^[20]。目前对促进植物适应低温胁迫的根际微生物的研究主要包括 3 种:(1)丛枝菌根 (AMF);(2)根际促生菌;(3)根瘤菌。

2.1 丛枝菌根 (AM) 真菌

丛枝菌根 (AM) 真菌是一类土壤中的共生真菌,与植物之间的共生关系是地球上最广泛和成功的共生关系之一。AM 真菌不但可改善土壤质量,还可促进植物生长及对寒冷胁迫的耐受性。Paradis 等研究发现,在 5 ℃ 低温处理下小麦接种摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*) 显著提高了小麦的生物量、叶绿素含量^[21],不仅如此,柏素花等在根际土中分离得到 6 株抗冷株系的 VA 菌根 (VA mycorrhizal fungi, VAMF) 命名为 G. sp1、G. sp2、G. sp3、G. sp4、G. sp5、G. sp6,在 8 ℃ 条件下茄子 (*Solanum melongena* L.) 分别接种 6 株 VA 菌根,显著提高了超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 等抗氧化酶活性^[22],这说明 AM 真菌通过影响植物的生理代谢活动,从而提高植物对寒冷胁迫的适应性。

2.2 根际促生菌 (PGPR)

根际促生菌 (PGPR) 是能直接或间接促进植物生长,提高植物的生产力或增强植物耐受性的一类有益细菌。研究发现,PGPR 可提高植物对低温环境的耐受性。Mishra 等的研究表明,在低温条件下小麦幼苗接种假单胞菌 (*Pseudomonas*),显著增加了小麦的生物量和养分含量,还显著提高了小麦的游离脯氨酸、营养物质和氨基酸等代谢物的含量,有效提升了小麦幼苗对低温胁迫的抵抗力^[23]。这说明 PGPR 可能通过调控植物生理生化反应和次生代谢产物等方式来改善植物在低温条件下的生长。

2.3 根瘤菌

豆科植物通过根瘤中的共生细菌固定大气中的氮 (N₂),这种共生细菌叫做根瘤菌 (*Rhizobium meliloti*)。植物给根瘤菌的生长繁殖提供营养,根瘤菌通过固氮为植物提供氮素,两者互利共生。不仅如此,根瘤菌还可提高植物的抗寒性,Liu 等的研究表明,在低温条件下苜蓿 (*Medicago*) 接种根瘤菌

(*Rhizobium meliloti*) Dormal 菌株,显著提高了可溶性蛋白质和糖的积累,还上调了植物响应冷胁迫的 *CBF2* 基因的表达和维持编码冷驯化特异性蛋白 *Cas* 基因的表达,增强了苜蓿在寒冷地区的生长和耐寒能力^[24]。这说明根瘤菌可通过调控植物营养元素和响应冷胁迫相关基因来提高植物对低温的耐受性。

但目前对根际微生物促进植物适应寒冷胁迫的研究较少,未来应加强对低温下根际微生物与植物互作的分子机理研究,为低温下培育作物或恢复生态提供新方法和新思路。

3 植物响应盐胁迫的根际微生态机制

盐碱地在全球分布广泛,因其环境承受能力差,对自然和社会经济的发展造成了阻碍。盐碱地中高浓度的 Na^+ 阻碍植物对水分和营养物质的吸收,缺水和营养失衡会诱发渗透胁迫和离子胁迫。植物应对高盐胁迫,可通过调节胞内离子平衡、激活渗透压系统、调解激素信号等生理生化反应响应盐胁迫^[25]。为了适应农业生产,传统的提高植物耐盐性方式主要是育种和基因工程相结合来增强植物对于盐胁迫的抗性,但基因工程技术目前有许多争议,且操作的耐性基因并不稳定易突变,所以此方法用于提高植物对盐胁迫的耐受性并不成功。随着对提高植物抗逆性的研究发现,根际微生物可以缓解盐分对植物的负面影响,根际微生物通过调节植物的营养吸收、植物激素及抗氧化活性物质含量等方式帮助植物建立抵抗或耐性机制以适应高盐环境。不仅如此,根际微生物还可通过调节植物盐胁迫抗性基因的表达,提高植物的耐盐性。

3.1 促进植物对营养的吸收

氮、磷等营养元素是植物生长过程中的必需营养元素,根际微生物通过提高植物对磷、氮等营养元素的吸收,提高植物在盐胁迫环境中的生存能力。Egamberdieva 等在盐胁迫下对甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.) 接种假单胞菌属(*Pseudomonas*) 和中慢生根瘤菌属(*Mesorhizobium*),显著增加了甘草生物量、根瘤数量和氮含量,说明根际微生物可促进甘草在盐胁迫下对营养元素氮的吸收^[26]。不仅如此,根际微生物还可产生铁载体、有机酸等物质以促进植物在高盐环境中吸收营养元素,Li 等对番茄(*Solanum lycopersicum* L.) 接种拉恩氏菌属(*Rahnella aquatilis*) JZ - GX1 菌株发现,JZ - GX1 在

盐胁迫下仍能产生吲哚 - 3 - 乙酸(IAA) 和铁载体,并溶解无机磷,提高植物对磷元素的吸收,从而提高了植物对盐胁迫的耐受性^[27]。

3.2 影响分泌植物激素

高盐环境下,植物的生理生化活动会发生显著变化,而根际微生物通过调节脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、吲哚乙酸(IAA) 等植物激素提高植物的耐盐性。高盐环境诱导植物内源脱落酸的积累,而脱落酸可作为水分调节激素,增强植物抵抗高盐胁迫。Arkhipova 等通过对小麦接种枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*) IB - 22 和假单胞菌属(*Pseudomonas mandelii*) IB - Ki14 菌株发现,IB - Ki14 菌株提高了小麦根的脱落酸含量,增加了小麦的抗盐性^[28]。但也有研究表明,根际微生物通过降低植物根的 ABA 含量,减轻植物对水分缺失的敏感性^[29]。这说明根际微生物可增加植物 ABA 的含量提高植物对高盐环境的抗性,但 ABA 积累可能因菌株及植物之间的不同而产生差异。此外,根际微生物还有分泌赤霉素的能力,在逆境胁迫下植物赤霉素信号传导是抑制细胞凋亡的关键因素。Khan 等通过将沃鲁氏节杆菌(*Arthrobacter woluwensis*) AK1、氧化微杆菌(*Microbacterium oxydans*) AK2、金黄节杆菌(*Arthrobacter aureus*) AK3、巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*) AK4 和阿氏芽孢杆菌(*Bacillus aryabhattai*) AK5 等菌株接种至大豆根际,在 200 mmol/L NaCl 胁迫下,这些根际微生物的接种显著改善了植物的生长特性,提高了叶绿素含量,并增加了赤霉素(GA)、吲哚乙酸(IAA) 和铁载体等物质的含量,改善了大豆在盐胁迫条件下的生长^[30]。说明根际微生物产生的植物激素并不单一,可能会产生多种植物激素,协同促进植物生长。不仅如此,高盐环境下根际微生物诱导植物产生吲哚乙酸(IAA),IAA 在植物整个生命周期中的多种细胞和发育反应中都起着至关重要的作用,可调节茎的生长、抑制侧芽、促进生根等。Li 等对油菜接种耐盐阴沟肠杆菌(*Enterobacter cloacae*),增加了油菜内源 IAA 含量,并能够耐受 50、100 mmol/L NaCl^[31]。因此抗盐胁迫微生物也是一种潜在的生物肥料,可通过调节植物激素以减轻盐胁迫对植物的不利影响,但目前对于盐胁迫下根际微生物调节植物激素的研究集中在 IAA 的研究中,而对 GA、ABA 等激素的研究较少,因此应加强盐胁迫条件下多种植物激素的研究。

3.3 调节胁迫响应基因

根际微生物还能通过调节植物盐胁迫响应基因的表达,改善植物在盐胁迫条件下的生长,Santos 等研究发现,在 250 mmol/L NaCl 条件下窄食单胞菌属 (*Stenotrophomonas*) 和微小杆菌属 (*Exiguobacterium*) 细菌具有嗜盐和促进植物生长的特性,将 2 种菌株共接种至大豆 (*Glycine*),不仅可提高大豆种子的发芽率,还上调了大豆生长标记基因 *Glyma. 03G226000* 以及对盐胁迫响应基因 *Glyma. 02G228100*、*Glyma. 04G180400*、*Glyma. 08G189600* 和 *Glyma. 17G173200* 等在根中的表达^[32]。Khan 等通过在 100、200、300 mmol/L NaCl 条件下将节杆菌 (*Arthrobacter woluwensis*) AK1 接种至大豆中,上调了参与细胞信号传导的耐受基因 *GmLAXs* 和 *GmST* 基因的表达^[33]。这些结果表明,根际微生物可通过调节植物胁迫响应基因的表达,改善植物在盐胁迫条件下的生长。

3.4 根际微生物群落的组装增强植物对盐胁迫的耐受性

越来越多的证据表明,根际微生物在帮助植物适应盐胁迫环境方面发挥重要作用。郭彦钊等报道了从高盐环境根际土中分离到 3 株具有耐盐和促生功能的根际微生物,枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) y1923、枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) hs032 和巨大普里斯特氏菌 (*Priestia megaterium*) hy127, hs032 具有产 IAA 和铁载体的能力,而 hy127 具有产 ACC 酶的能力,组成的混合菌剂可显著提高盐胁迫下玉米 (*Zea mays* L.) 的生物量和叶绿素,还可显著降低玉米体内丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 含量^[34]。这一结果表明盐胁迫下不同根际微生物的功能也不同,因此应该将根际微生物群落的互作看作一个整体来研究。而且具有促生效果的微生物可能会通过影响根际微生物群落帮助植物建立高盐抵御机制。邵美琪在 NaCl 胁迫条件下,将枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) NCD-2 接种到番茄,发现有显著促进效果,在 100 mmol/L NaCl 胁迫下 NCD-2 菌株对番茄根际细菌和真菌群落组成分析表明,NCD-2 菌株处理显著增加了根际细菌中节杆菌属 (*Arthrobacter*)、芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、鞘氨醇单胞菌属 (*Sphingomonas*)、微枝形杆菌属 (*Microvirga*) 菌群的相对丰度,显著增加了根际真菌中被孢菌门 (*Mortierella*)、球囊菌门 (*Glomeromycota*)、壶菌门 (*Chytridiomycota*) 菌群的

相对丰度,显著降低了曲霉菌属 (*Aspergillus*) 和镰刀菌属 (*Fusarium*) 的相对丰度,结果表明,在盐胁迫下 NCD-2 菌株可能是通过影响节杆菌属、芽孢杆菌属、鞘氨醇单胞菌属等有益菌群的相对丰度,降低曲霉菌属、镰刀菌属等病原真菌的相对丰度,促进番茄的生长。以上研究表明,植物根际微生物群落结构的组装可能会帮助植物建立抵御盐胁迫的耐性机制,但目前对于盐胁迫下根际微生物群落组装增强植物的耐盐性研究较少,在未来应加强盐胁迫条件下对植物根际微生物群落结构和功能的研究。

总之,根际微生物可通过促进植物的营养吸收、调节植物激素、胁迫响应基因以及影响根际微生物群落组装等方式,帮助植物增强对盐胁迫的耐受性,随着人口的扩增,粮食短缺依旧是研究的重点,因此研究在盐渍土中根际微生物与植物互作以适应盐胁迫仍然是值得深入的课题。

4 植物响应重金属胁迫的根际微生态机制

部分重金属是植物生长发育必需的微量元素,不仅可作为酶的辅助因子,还在蛋白质大分子的结构域中发挥重要作用,但过量的重金属摄入会导致植物的生理生化过程受到影响。重金属胁迫诱导植物产生大量的活性氧 (ROS) 自由基,进而引起脂膜及大分子物质的过氧化,导致植物细胞的新陈代谢损伤,甚至引起细胞死亡^[36]。植物的整个生长过程在重金属胁迫下会产生生化分子、生理形态等水平的变化,以减轻重金属对植物细胞的损伤,但深入研究发现根际微生物在帮助植物建立缓解重金属胁迫的抵抗机制中起着重要的作用。根际微生物及其代谢物 (脱落酸、赤霉素等植物激素) 通过促进植株对各种营养吸收等方式,改善植物在重金属胁迫下的生长。还可通过改变螯合剂 (如有机酸、聚磷酸) 的释放、氧化/还原反应等以改变重金属的生物有效性,以此提高植物对重金属胁迫的耐性。

4.1 促进植物对营养的吸收

氮元素 (N) 是植物生长的必需元素,空气的氮气并不能直接被植物所利用,而土壤中存在固氮微生物,氮元素可通过固氮微生物的一系列反应转变为植物可利用的形式。通过慢生根瘤菌 (*Bradyrhizobium* sp.)、中慢生根瘤菌 (*Pseudomonas* sp.)、根瘤菌 (*Ochrobactrum cytisi*) 等共生固氮微生物以固定 N_2 向植物提供所必需的 N 元素,以促进植物在重金属胁迫下的生长^[37]。张璐研究发现,在

重金属铅 (Pb) 污染土壤中, 紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 接种根瘤菌 (*Glomus mosseae*, G) 和丛枝菌根真菌 (*Rhizobium meliloti*, R), 能够促进植株对营养元素 N 和 P 的吸收, 还可增加植株的结瘤率和菌根侵染率, 以促进植株生长, 从而增强植株对重金属铅污染的耐性^[38]。众所周知, 磷元素也是植物生长的必需元素, 但土壤中植物可吸收的形态只有 H_2PO_4^- 和 HPO_4^{2-} 这 2 种, 其余大部分的磷均以不溶态的形式存在^[39]。而土壤中存在大量的解磷菌, 可将土壤中的不溶态磷转化为有效磷, 从而促进植物对于磷的吸收。Ma 等通过对蓖麻 (*Ricinus communis*) 和向日葵 (*Helianthus annuus*) 接种嗜冷杆菌 (*Psychrobacter* sp.) SRS8 的研究, 发现在镍污染的土壤中, SRS8 可促进蓖麻和向日葵植株对磷的吸收^[40]。而根际微生物通过提高植株对 N、P 等营养元素的吸收, 改善植株在重金属胁迫下的生长, 这对废弃矿山的复垦具有重要意义。

4.2 分泌植物激素

根际微生物在进行生命代谢活动时向土壤分泌一系列的代谢物, 其中就含有一些植物激素如植物生长素 (IAA)、赤霉素 (GA) 等可直接促进植物细胞生长、分裂来促进植物生长。Carlos 等报道了肠杆菌属 (*Enterobacter*)、沙雷氏菌属 (*Serratia*)、克雷伯氏菌属 (*Klebsiella*) 和大肠埃希氏菌属 (*Escherichia*) 等 10 株细菌, 通过测定发现几株细菌在铜、砷、铅、镍、镉和锰等重金属存在下均可合成 IAA 来促进向日葵生长^[41]。Efe 等也报道了 1 株死谷芽孢杆菌 (*Bacillus vallismortis*) 具有合成 IAA 的特性, 并促进植物生长^[42]。不仅如此, 根际微生物还可产生多种植物激素促进植物生长。连翠飞等研究发现假单胞菌 (*Pseudomonas*) CX-5-2 通过合成 IAA 和 GA, 明显促进小麦 (*Triticum aestivum* L.) 的生长^[43]。目前, 对重金属胁迫下根际微生物分泌植物激素的研究, 集中在 IAA 的研究上, 而对其他激素的研究较少, 在未来应加强重金属胁迫下对根际微生物分泌多种植物激素的研究。

4.3 调控抗氧化酶体系

植物的抗氧化酶体系, 如超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶等抗氧化酶可清除重金属胁迫诱导植物过量的活性氧自由基, 从而保护细胞免受损伤, 降低重金属对植物的损伤。Garg 等的研究表明, 将丛枝菌根真菌 (*Glomus mosseae*) 接种到木豆 [*Cajanus cajan* (Linn.) Millsp.], 在重金属镉和铅

的单独或组合胁迫下, 通过提高木豆体内的超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶等酶活性, 来帮助植物抵御重金属的伤害^[44]。Babu 等报道了樟子松接种木霉 (*Trichoderma* sp.) PDR1-7, 可显著促进矿山尾矿中重金属的溶解, 提高植株土壤中养分利用率、叶绿素含量和抗氧化酶活性, 以减少应激反应的重要标志物丙二醛的产生, 来改善植物在重金属胁迫下的生长^[45]。

4.4 氧化还原反应

自然界中, 有些重金属以不同价态的形式存在, 而微生物可通过一系列代谢活动来改变重金属离子的氧化还原反应, 以转变重金属离子的价态及存在形态, 从而使毒性减弱, 间接提高植物对重金属胁迫的耐受性。吴佳研究发现, 砷及其化合物毒性由砷的价态、化合物的构成不同而改变, As(V) 的毒性对于植物来说高于 As(III) 的毒性, 而根际微生物砷酸还原菌 (arsenate-reducing bacteria) Ts33、Ts41 能够促进土壤中 As(V) 还原为 As(III), 使根际 As(V) 含量减少 9.97% ~ 18.64%, 转化后 As 毒性降低, 对植物细胞的损害也减小^[46]。Srivastava 等也报道了 1 种沙雷氏菌 (*Serratia* sp.), 可将植物高毒性的 Cr(VI) 转化为毒性较低的 Cr(III)^[47]。

4.5 根际微生物群落组装增强植物对重金属胁迫的耐受性

在根际土壤微生态系统中, 植物响应重金属胁迫时通过招募特定的微生物类群, 形成具有特定功能的根际微生物群落帮助植物应对不利环境。如高鹏通过对蜈蚣草 (*Pteris vittata* L.) 非根际、根际及内生微生物群落研究发现, 蜈蚣草微生物群落结构差异显著受所处位置影响, 与砷浓度无显著关系, 其中根际核心微生物为黄色杆菌科未确定菌属 (*Xanthobacteraceae* uncultured)、绿湾菌门 (*Chloroflexi*) 未分类属 KD4-96 等对砷具有高度耐受性且能够促进植物生长的有益微生物, 在帮助蜈蚣草缓解砷毒害中发挥着重要作用^[48]。根际是植物-微生物互作的界面, 是土壤与植物之间进行养分和能量交换的活跃区域, 在受重金属胁迫的土壤中, 根际可能是阻止金属吸收的重要屏障。而根际核心微生物是根际微生物群落的关键组成部分, 筛选出核心微生物对理解复杂微生物群落的稳定性、可塑性和功能非常重要。Sun 等通过采集矿区周边受钒 (V)、铬 (Cr)、铜 (Cu)、锑 (Sb)、铅 (Pb)、镉 (Cd) 和砷 (As) 污染的农田中种植玉米 (*Zea mays*

L.)、水稻 (*Oryza sativa* L.) 和大豆 [*Glycine max* (L.) Merr.] 的根际土壤,通过 Illumina 测序分析和共网络分析发现,根际微生物群落结构的塑造主要取决于 V 和 Cr 的水平, Gaiellaceae (放线菌门放线菌纲,未确定菌属) 相关的 OTU 参与了大豆和水稻共生网络中与其他细菌物种的相互作用且能与几种金属共存,具有潜在的金属抗性^[49-50]。这些研究表明了植物根际微生物群落组装可能会增强植物对重金属胁迫的耐受性,但目前重金属胁迫下根际微生物群落组装增强植物耐重金属的研究较少。总之,根际微生物可通过调控其代谢物、氧化/还原反应及影响根际微生物群落的组装等方式增强植物对重金属胁迫的耐性,但目前对于重金属胁迫下根际微生物分泌的多种植物激素研究尚少,以及根际微生物群落组装在植物响应重金属胁迫过程中发挥的作用仍需探讨,因此加强对根际微生物的探究,可有效在矿山等污染地的重金属修复进程中发挥重要作用。

5 植物响应病害的根际微生态机制

随着化学农药的广泛使用,农田生态系统中的病原菌对农药的抗性越来越强,而天敌却被大量消灭,导致病原菌大量繁殖,严重破坏生态系统,化学农药不仅污染大气、水和土壤,还可能残留在动植物体内,通过食物链进入人体,危害人类健康。因此,寻求绿色环保的植物病害防治技术是科研工作者的研究热点之一。而微生物修复因其对自然环境干扰较小、效果较佳备受关注,目前对于根际有益微生物防治病害的研究也取得了重大突破,许多报道表明,根际有益微生物不仅可有效防治病害,还可有效促进植物的生长发育。如 Gowtham 等研究报道了 PGPR - 解淀粉芽孢杆菌 (*Bacillus amyloliquefaciens*) 对辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 炭疽病具有 71% 的显著防病效果,接种 PGPR - 解淀粉芽孢杆菌增强了辣椒幼苗的活力及营养参数^[51]。这些根际促生微生物可通过诱导植物抗性和产生抗菌物质等 2 种方式帮助植物抵御病害。

5.1 诱导植物抗性

根际有益微生物通过诱导植物抗性帮助植物抵御各种病害,这可能是根际有益微生物诱导植物产生系统获得性抗性 (SAR) 和诱导性系统抗性 (ISR),其中 SAR 通常在病原体攻击宿主后通过水杨酸 (SA) 依赖途径触发,而 ISR 是某些根际微生物

通过茉莉酸 (JA) 信号途径和乙烯 (ET) 信号途径激活^[52-53]。Yoo 等报道了曲霉菌 (*Aspergillus terreus*) JF27 处理的番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 种子可抑制由丁香假单胞杆菌 (*Pseudomonas syringae*) 致病变种引起的细菌斑点病,且 SAR 标记物致病相关基因 (*PR1*) 在曲霉菌处理生长的番茄植株叶片中表达水平更高,这表明 JF27 可能通过诱导番茄植株 SAR 来增强对斑点病的耐受性^[54]。而 Tonelli 等研究报道了芽孢杆菌 (*Bacillus* sp.) CHEP5 会引起了花生 (*Arachis hypogaea* L.) 的系统性抗性 (ISR),这对花生防御病原体齐整小核菌 (*Sclerotium rolfsii*) 的感染十分有效^[55]。

5.2 产生抗菌物质

根际微生物通过生命代谢活动产生许多挥发性有机化合物 (VOCs),产生的 VOCs 通过土壤间隙溢出,在占据相同生态位微生物之间的拮抗作用中发挥重要作用。Yuan 等报道了解淀粉芽孢杆菌 (*Bacillus amyloliquefaciens*) NJN-6 产生的 VOCs,可抑制造成香蕉 (*Musa nana* Lour.) 枯萎病的尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum* f. sp.) 的生长和孢子萌发^[56]。这些生防菌产生起作用的 VOCs 包括苯、酚、酮和烷烃等,但 VOCs 的数量和化合物组成因菌株不同而不同,还受到环境因素影响。此外,根际微生物在代谢活动中还能分泌一些胞外酶以抑制病原微生物生长,Shen 等研究发现,吸水链霉菌 (*Streptomyces hygroscopicus*) B04 可利用多种碳源,产生几丁质酶、蛋白酶,通过抑制尖孢镰刀菌的生长降低根腐病的发生率^[57]。几丁质酶能降解真菌细胞壁,还能通过损坏致病菌菌丝形成的几丁质,使菌丝停止生长,是理想的生防制剂。邢介帅等研究发现,枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) T2 产生的蛋白酶对尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*) 的孢子萌发、菌丝生长有明显抑制作用^[58]。值得注意的是生防菌代谢产生的多种代谢产物虽具生防效果,但抗生素等代谢物可能会残留在农作物上危害人体健康。

5.3 根际微生物群落组装增强植物的抗病性

根际土中微生物群落十分丰富,其他微生物群的存在可能会改变单一微生物激活的植物信号通路。Figueredo 等对花生 (*Arachis hypogaea* L.) 共接种和单独接种慢生根瘤菌 (*Bradyrhizobium* sp.) SEMIA6144、芽孢杆菌 (*Bacillus* sp.) CHEP5、引起花生茎部枯萎病的齐整小核菌 (*Sclerotium rolfsii*) 发

现,共接种 SEMIA6144 和 CHEP5 显著提高了花生对整齐小核菌的抗性,但共接种和单独接种每种微生物的过氧化物酶活性、酚类化合物含量等均不同,这一结果表明,根际微生物之间联系反应十分复杂,增强植物对病原体的耐受性并不是由单一的根际微生物所决定的^[7]。根际微生物群落可通过产生抑制病原体的抗菌物质或间接诱导植物中的 ISR 来增强植物对病原体的抗性。Berendsen 等研究报道了拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.] 叶片被霜霉病病原菌 (*Hyaloperonospora arabidopsidis*) 侵染时,根际会招募黄单胞菌 (*Xanthomonas* sp.)、单胞菌属 (*Stenotrophomonas* sp.) 和微杆菌 (*Microbacterium* sp.) 等 3 种有益微生物,通过提高植物的系统抗性,增强后代植物对病原菌的抗性^[59]。而 Lee 等通过分析健康和患青枯病番茄的根际微生物群落发现,在致病根际土壤 (DRS) 中放线菌和厚壁菌门的相对丰度低于健康根际土壤 (HRS),而致病性青枯菌 (*Ralstonia solanacearum*) 种群没有变化,从 HRS 分离出耐寒短杆菌 (*Brevibacterium frigoritolerans*) HRS1、烟酸芽孢杆菌 (*Bacillus niacini*) HRS2、森林芽孢杆菌 (*Solibacillus silvestris*) HRS3 和路西法芽孢杆菌 (*Bacillus luciferensis*) HRS4 等 4 种菌株,可通过激活植物免疫,对病原菌表现出更强的免疫活性^[60]。植物根际稳定的、丰富的有益微生物群落更有利于植物的生长和预防病原体入侵。随着根际微生物群落的生长,群体密度的增加会导致其生理和生化特性发生变化,表现出少量菌株或单个菌株所不具备的特征,来自根际细菌的群体感应 (quorum sensing, QS) 信号分子可激活 *MPK3*、*MPK6*、*WRKY22*、*WRKY29* 等多种植物防御基因^[61]。这些结果表明,应对病原体的侵染时,植物根际通过招募根际有益微生物改变根际微生物群落结构和功能增强植物对病害的抗性。总之,根际微生物通过诱导植物抗性和产生抗菌物质及根际微生物群落的组装等重要方式增强植物抗病害的能力,目前对于根际微生物的生物防治研究取得了许多成果,但也有许多不足之处,随着宏基因组技术的发展,根际微生物群落组成、结构和功能与植物生长、病害发生密切相关,但目前对于根际微生物群落组装增强植物的抗病性研究较少,未来可加强对于微生物的群落结构和功能的研究,进一步为植物抗病提供理论依据。

6 结语与展望

随着生态工程和农业的发展,根际微生物在植物适应各种非生物和生物胁迫中通过多种方式,促进植物调节一系列的生物学性状及生理生化反应的改变适应逆境,保证植物的生长发育。尽管对于根际微生物帮助植物抵御逆境的研究在目前取得了许多成果,但对于植物在干旱、寒冷、盐胁迫、重金属和病害等 5 个方面下根际微生物的作用仍有不足。尤其是以下 3 个方面:(1) 植物适应非生物胁迫的根际微生物学分子机制依然不清楚,应联合转录组学、代谢组学、微生物组学和分子生物学的方法,解析其植物响应逆境胁迫的根际微生物群落变化的分子机制。(2) 对植物在逆境胁迫下产生植物激素的研究主要集中在吲哚乙酸的研究,而赤霉素、脱落酸等多种激素又是怎样参与调控植物与逆境之间的关系,以及过量的植物激素会抑制植物的生长,而根际微生物在促生作用中是怎样调控激素是否过量等需要进一步研究。(3) 根际微生物的群落结构和功能如何平衡植物生长和抵抗逆境,以及在平衡过程中,根际微生物如何影响植物对氮和磷元素的吸收及利用等也需要进一步探讨。因此未来应着重加强这 3 个方面的研究,为探讨生态修复和农业发展提供新道路和新方法。

参考文献:

- [1] Bais H P, Weir T L, Perry L G, et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57 (1): 233 - 266.
- [2] Bakker P A H M, Berendsen R L, Doornbos R F, et al. The rhizosphere revisited: root microbiomics [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 165.
- [3] Kuzyakov Y, Razavi B S. Rhizosphere size and shape: temporal dynamics and spatial stationarity [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 343 - 360.
- [4] Bai B, Liu W, Qiu X, et al. The root microbiome: community assembly and its contributions to plant fitness [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64 (2): 230 - 243.
- [5] Ahemad M, Kibret M. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective [J]. *Journal of King Saud University (Science)*, 2014, 26 (1): 1 - 20.
- [6] Zeng M, Zhong Y, Cai S, et al. Deciphering the bacterial composition in the rhizosphere of *Baphicacanthus cusia* (NeeS) Bremek [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 15831.
- [7] Figueredo M S, Ibáñez F, Rodríguez J, et al. Simultaneous inoculation with beneficial and pathogenic microorganisms modifies peanut plant

- responses triggered by each microorganism[J]. *Plant and Soil*, 2018, 433(1/2):353–361.
- [8] Gupta A, Rico – Medina A, Caño – Delgado A I. The physiology of plant responses to drought[J]. *Science*, 2020, 368(6488):266–269.
- [9] Lau J A, Lennon J T. Rapid responses of soil microorganisms improve plant fitness in novel environments[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109(35):14058–14062.
- [10] Augé R M, Toler H D, Saxton A M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta – analysis[J]. *Mycorrhiza*, 2015, 25(1):13–24.
- [11] Ruth B, Khalvati M, Schmidhalter U. Quantification of mycorrhizal water uptake via high – resolution on – line water content sensors[J]. *Plant and soil*, 2011, 342(1/2):459–468.
- [12] Yaghoubian Y, Goltapeh 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(3):239–245.
- [13] Sarma R K, Saikia R. Alleviation of drought stress in mung bean by strain *Pseudomonas aeruginosa* GGRJ21[J]. *Plant and soil*, 2014, 377(1/2):111–126.
- [14] 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, 67(2):410–420.
- [15] Sherameti I, Tripathi S, Varma A, et al. The root – colonizing endophyte *Piriformospora indica* confers drought tolerance in *Arabidopsis* by stimulating the expression of drought stress – related genes in leaves[J]. *Molecular Plant(Microbe Interactions)*, 2008, 21(6):799–807.
- [16] Kazerooni E A, Maharachchikumbura S S N, Adhikari A, et al. Rhizospheric *Bacillus amyloliquefaciens* protects *Capsicum annuum* cv. Geumsugangsan from multiple abiotic stresses via multifarious plant growth – promoting attributes[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:669693.
- [17] Santos – Medellin C, Liechty Z, Edwards J, et al. Prolonged drought imparts lasting compositional changes to the rice root microbiome[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(8):1065–1077.
- [18] Xu L, Naylor D, Dong Z, et al. Drought delays development of the sorghum root microbiome and enriches for monoderm bacteria[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(18):E4284–E4293.
- [19] Sukweenadhi J, Kim Y J, Choi E S, et al. *Paenibacillus yonginensis* DCY84T induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression against aluminum, drought, and salt stress[J]. *Microbiological Research*, 2015, 172:7–15.
- [20] Yarzabal L A. Perspectives for using glacial and periglacial microorganisms for plant growth promotion at low temperatures[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2020, 104(8):3267–3278.
- [21] Paradis R, Dalpé Y, Charest C. The combined effect of arbuscular mycorrhizas and short – term cold exposure on wheat[J]. *New Phytologist*, 1995, 129(4):637–642.
- [22] 柏素花, 董超华, 刘 新. VA 菌根菌抗冷菌株的筛选及其对茄子抗冷性的影响[J]. *中国农学通报*, 2006(10):272–276.
- [23] Mishra P K, Bisht S C, Ruwari P, et al. Alleviation of cold stress in inoculated wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings with psychrotolerant *Pseudomonads* from NW Himalayas[J]. *Archives of Microbiology*, 2011, 193(7):497–513.
- [24] Liu Y S, Geng J C, Sha X Y, et al. Effect of rhizobium symbiosis on low – temperature tolerance and antioxidant response in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:538.
- [25] Zhao S, Zhang Q, Liu M, et al. Regulation of plant responses to salt stress[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(9):4609.
- [26] Egamberdieva D, Wirth S, Li L, et al. Microbial cooperation in the rhizosphere improves liquorice growth under salt stress[J]. *Bioengineered*, 2017, 8(4):433–438.
- [27] Li P S, Kong W L, Wu X Q. Salt tolerance mechanism of the rhizosphere bacterium JZ – GX1 and its effects on tomato seed germination and seedling growth[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12:657238.
- [28] Arkhipova T, Martynenko E, Sharipova G, et al. Effects of plant growth promoting rhizobacteria on the content of abscisic acid and salt resistance of wheat plants[J]. *Plants*, 2020, 9(11):1429.
- [29] Jiang F, Chen L, Belimov A A, et al. Multiple impacts of the plant growth – promoting rhizobacterium *Variovorax paradoxus* 5C – 2 on nutrient and ABA relations of *Pisum sativum* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(18):6421–6430.
- [30] Khan M A, Ullah I, Waqas M, et al. Halo – tolerant rhizospheric *Arthrobacter woluwensis* AK1 mitigates salt stress and induces physio – hormonal changes and expression of *GmST1* and *GmLAX3* in soybean[J]. *Symbiosis*, 2019, 77(1):9–21.
- [31] Li H, Lei P, Pang X, et al. Enhanced tolerance to salt stress in canola (*Brassica napus* L.) seedlings inoculated with the halotolerant *Enterobacter cloacae* HSNJ4[J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 119:26–34.
- [32] Santos A P, Belfiore C, úrbez C, et al. Extremophiles as plant probiotics to promote germination and alleviate salt stress in soybean[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(2):946–959.
- [33] Khan M A, Asaf S, Khan A L, et al. Halotolerant rhizobacterial strains mitigate the adverse effects of NaCl stress in soybean seedlings[J]. *BioMed Research International*, 2019, 2019:1–15.
- [34] 郭彦钊, 杜春辉, 于 烽, 等. 旱区盐生植物根际促生菌的分离鉴定及其干旱、盐胁迫下促生特性[J]. *微生物学报*, 2023, 63(2):610–622.
- [35] 邵美琪. 盐胁迫下枯草芽孢杆菌 NCD – 2 菌株对番茄促生作用及对根际微生物群落多样性的影响[D]. 保定: 河北农业大学, 2021.
- [36] 田生科. 超积累东南景天(*Sedum alfredii* Hance)对重金属(Zn/

- Cd/Pb)的解毒机制[D]. 杭州:浙江大学,2010.
- [37] Dary M, Chamber – Pérez M A, Palomares A J, et al. “*In situ*” phytostabilisation of heavy metal polluted soils using *Lupinus luteus* inoculated with metal resistant plant – growth promoting rhizobacteria[J]. Journal of Hazardous Materials, 2010, 177 (1/2/3): 323 – 330.
- [38] 张璐. 微生物强化重金属污染土壤植物修复的研究[D]. 长沙:湖南大学,2007.
- [39] Bhattacharyya P N, Jha D K. Plant growth – promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2012, 28 (4): 1327 – 1350.
- [40] Ma Y, Rajkumar M, Vicente J A F, et al. Inoculation of Ni – resistant plant growth promoting bacterium *Psychrobacter* sp. strain SRS8 for the improvement of nickel phytoextraction by energy crops [J]. International Journal of Phytoremediation, 2010, 13 (2): 126 – 139.
- [41] Carlos M H J, Stefani P V Y, Janette A M, et al. Assessing the effects of heavy metals in ACC deaminase and IAA production on plant growth – promoting bacteria [J]. Microbiological Research, 2016, 188: 53 – 61.
- [42] Efe D. Potential plant growth – promoting bacteria with heavy metal resistance [J]. Current Microbiology, 2020, 77 (12): 3861 – 3868.
- [43] 连翠飞, 李社增, 晁春燕, 等. 产植物激素拮抗细菌 CX – 5 – 2 的筛选、鉴定及其特性研究 [J]. 植物病理学报, 2007 (2): 197 – 203.
- [44] Garg N, Aggarwal N. Effect of mycorrhizal inoculations on heavy metal uptake and stress alleviation of *Cajanus cajan* (L.) Millsp. genotypes grown in cadmium and lead contaminated soils [J]. Plant Growth Regulation, 2012, 66 (1): 9 – 26.
- [45] Babu A G, Shea P J, Oh B T. *Trichoderma* sp. PDR1 – 7 promotes *Pinus sylvestris* reforestation of lead – contaminated mine tailing sites [J]. Science of the Total Environment, 2014, 476: 561 – 567.
- [46] 吴佳. 外源微生物对小麦和蜈蚣草砷吸收转化的影响及机制研究[D]. 武汉:华中农业大学,2011.
- [47] Srivastava S, Thakur I S. Biosorption and biotransformation of chromium by *Serratia* sp. isolated from tannery effluent [J]. Environmental Technology, 2012, 33 (1): 113 – 122.
- [48] 高鹏. 蜈蚣草非根际、根际及内生微生物对土壤砷污染的响应特征研究[D]. 上海:东华大学,2022.
- [49] Sun W, Xiao E, Krumins V, et al. Rhizosphere microbial response to multiple metal (loid) s in different contaminated arable soils indicates crop – specific metal – microbe interactions [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2018, 84 (24): e00701 – 18.
- [50] 葛君, 孟自力, 张志标, 等. 肥料配施对小麦根系、根际土壤微生物及秸秆养分积累的影响 [J]. 江苏农业科学, 2022, 50 (11): 214 – 219.
- [51] Gowtham H G, Murali M, Singh S B, et al. Plant growth promoting rhizobacteria – *Bacillus amyloliquefaciens* improves plant growth and induces resistance in chilli against anthracnose disease [J]. Biological Control, 2018, 126: 209 – 217.
- [52] van Loon L C, Bakker P, Pieterse C M J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria [J]. Annual Review of Phytopathology, 1998, 36 (1): 453 – 483.
- [53] Durrant W E, Dong X. Systemic acquired resistance [J]. Annu. Rev. Phytopathol, 2004, 42 (1): 185 – 209.
- [54] Yoo S J, Shin D J, Won H Y, et al. *Aspergillus terreus* JF27 promotes the growth of tomato plants and induces resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* [J]. Mycobiology, 2018, 46 (2): 147 – 153.
- [55] Tonelli M L, Furlan A, Taurian T, et al. Peanut priming induced by biocontrol agents [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2011, 75 (3): 100 – 105.
- [56] Yuan J, Raza W, Shen Q, et al. Antifungal activity of *Bacillus amyloliquefaciens* NJN – 6 volatile compounds against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78 (16): 5942 – 5944.
- [57] Shen T, Wang C, Yang H, et al. Identification, solid – state fermentation and biocontrol effects of *Streptomyces hygroscopicus* B04 on strawberry root rot [J]. Applied Soil Ecology, 2016, 103: 36 – 43.
- [58] 邢介帅, 李然, 赵蕾等. 生防芽孢杆菌 T2 胞外蛋白酶的纯化及其抗真菌作用 [J]. 植物病理学报, 2008, 38 (4): 377 – 381.
- [59] Berendsen R L, Vismans G, Yu K, et al. Disease – induced assemblage of a plant – beneficial bacterial consortium [J]. The ISME Journal, 2018, 12 (6): 1496 – 1507.
- [60] Lee S M, Kong H G, Song G C, et al. Disruption of Firmicutes and Actinobacteria abundance in tomato rhizosphere causes the incidence of bacterial wilt disease [J]. The ISME Journal, 2021, 15 (1): 330 – 347.
- [61] Hartmann A, Schikora A. Quorum sensing of bacteria and trans – kingdom interactions of N – acyl homoserine lactones with eukaryotes [J]. Journal of Chemical Ecology, 2012, 38 (6): 704 – 713.