

微生物协助植株应对非生物胁迫策略

邵俊雯* 孔 丽

浙江师范大学 生命科学学院 浙江金华 321000

摘要: 在农业发展中, 非生物胁迫被公认为是限制植物生长和影响作物产量的关键因素之一。多种农作物都能够与微生物互作来提高抗逆性和存活率。本文关注根际生态和根际微生物调控植物非生物胁迫相关基因等方面的研究进展, 论述了植物与微生物群落之间组合模式, 微生物群落中的哪一类菌能够协助植株应对非生物胁迫以及植物以何种媒介募集特异种属的微生物三个方面科学问题, 旨在为微生物肥料和农业可持续发展提供新思路。

关键词: 根际微生物; 非生物胁迫; 根系分泌物; 可持续农业

Strategies for assisting plants with abiotic stress

Junwen Shao*, Li Kong

Zhejiang Normal University, College of Life Sciences, Jinhua, Zhejiang, 321000

Abstract: The role of non-biological stress in limiting plant growth and affecting crop yields has been recognized as a key factor in agricultural development. Various crops are able to interact with microorganisms to enhance stress resistance and survival. This paper focuses on the research progress in the regulation of plant non-biological stress-related genes by the rhizosphere ecology and rhizosphere microorganisms, and discusses the combination patterns between plants and microbial communities, which type of bacteria in the microbial community can assist plants in coping with non-biological stress, and how plants recruit specific microbial species through what kind of medium. The aim is to provide new ideas for microbial fertilizers and sustainable agricultural development.

Keywords: Rhizosphere microorganisms; Abiotic stress; Root exudates; Sustainable agriculture

在植物的生长发育过程中会受到一系列的非生物胁迫, 例如: 水分缺水, 高温, 寒冷, 干旱, 土壤中盐分含量过高以及氮磷钾钙镁等营养元素的缺失等等。这些非生物胁迫对于作物的生产力具有极大的负面影响。随着全球气候危机的出现, 即多个国家和地区遭受高温, 干旱, 暴雨和暴风雪等极端天气影响的频率和幅度不断攀升, 人口数量的增加以及农业化肥、农药的过量使用等都导致全球可利用耕地面积和耕地质量水平下降, 从而使得提高作物生产力的需求十分迫切。据统计, 全球作物的60%-80%产量损失由非生物胁迫造成, 预计在2050年全球农业需水量将增加一倍, 然而淡水供应量可能减少40-60%^[1]。人们已有生态可持续发展的意识, 但仍需要强有力的基础研究和手段进一步提高全球粮食产量及解决粮食安全问题的。

一、经典逆境生物学研究进展

为了应对非生物胁迫, 植物进化出相互关联的调节机制, 从而能够迅速响应环境中不利于自身生长发育的情况。植物应对非生物胁迫的反应是复杂的, 包括叶片卷曲枯萎, 净光合速率降低, 气孔导度, 水分利用效率, 总叶绿素含量, 激素响应变化等^[2]。植物在遭受到盐, 冷和干旱等非生物胁迫或者病原微生物侵害时, 会激活MYB2, MYC2, NAC, AREB/ABF等转录因子的免疫激素信号途径^{[3][4]}, 植物主要利用免疫激素茉莉酸(JA), 水杨酸(SA)来抵抗病原体的侵染, 而脱落酸(ABA)和乙烯(ETH)

作为主要的非生物胁迫反应激素来协调胁迫反应^{[5][6][7]}。植物膜FLS2、BAK1或细胞质定位免疫受体NLR、TLR介导微生物相关分子模式或病原体效应物的识别, 从而增强感染时植物的免疫反应^{[8][9][10]}植物还可以通过激活转录因子DRE结合脱水响应元件DREB的非ABA依赖的信号通路来响应非生物胁迫^[11]。植物能够通过各种细胞区室感知非生物胁迫以启动多个水平的响应。寒冷, 干旱, 高盐度等不同类型的非生物胁迫对植物细胞的影响主要为渗透胁迫, 引起细胞溶质Ca²⁺浓度的瞬时增加, Ca²⁺被认为是主要应力信号的通用第二信使, 其在细胞内的浓度快速变化会被细胞中的Ca²⁺渗透通道或转运体精准的管理, 例如SOS途径的钙依赖蛋白激酶途径介导盐胁迫信号^{[12][13]}。除此之外, 非生物胁迫对细胞产生的另一个影响为氧化胁迫, 活性氧(ROS)主要通过植物的光合作用产生, 其可作为植物中对胁迫感应器应答产生的响应信号, 受质膜上Ca²⁺或磷酸化介导的RBOH激活调节。RBOH作为植物ROS信号转导网络中的关键节点, 可使植物ROS信号与多种信号转导途径相链接^{[14][15]}。

经典的逆境生物学研究主要侧重于分子标记辅助育种和遗传工程等。其提高植物应对非生物胁迫的基本策略都是引入植物直接响应非生物胁迫的功能基因, 目的是明确其在植物应对非生物胁迫时的表型性状, 再通过分子育种进行优异的基因型选择。但是通过基因工程实现的植物在抗旱性和耐盐性方面的提高, 其中

涉及的转基因技术在公众认知和监管问题上都会受到一定程度的限制。然而,除了保护植物免受生物及非生物胁迫的内在调控机制外,植物还可以通过和微生物建立一系列有益的联系来减少非生物胁迫带来的损伤。近年来,由于宏基因组测序技术的进一步发展,研究者的注意力更多地转向根系微生物在植物应对胁迫时扮演的角色及其分子机制,以及植物与微生物之间通过何种媒介相互影响。

二、根系微生物组与植物的关系

微生物群落包括细菌,真菌,原生生物,线虫和病毒,它们栖息于所有可靠近的土壤,根际以及根部,并且与寄主建立复杂而动态的共生关系。微生物可以直接或间接与植物相互作用进而影响宿主植物的生长、抗病和胁迫耐受力(如干旱等非生物胁迫)等,这些微生物统称为植物微生物组(也被称为植物的第二基因组)。植物可以提供许多生态位供给多种微生物进行生长和繁殖,且植物根系分泌的自身20%-60%的光合作用固定的碳源,激素及脂类物质会被土壤中的微生物代谢。而微生物分解利用植物分泌物,渗出物和溶胞物质为自身提供生长繁殖所需的养分,同时还能够通过转化或者转移土壤中的必需营养素,生产水解酶缓解环境压力等途径保证自然环境下的植物生产力和健康。因此,学者们提出了将植物和其相关的微生物群落视作“共生功能体”,二者间的共同进化有助于系统整体的稳定性^[16]。

2.1 植物与根际微生物群落的组合模式

近些年,基于根际微生态的生物技术方法在协助农作物应对逆境胁迫等方面引起研究者的广泛关注。已经明确一些重要的根系共生微生物组具有促进宿主植物养分利用、抵御病原菌和干旱等非生物胁迫的功能,那么植物与微生物群落之间是否为随机组合模式呢?答案是否定的。越来越多的证据表明随着根系的生长发育,植物的根部不断穿过土壤剖面,根系分泌物也由此从根的表面释放到土壤中去^[17],提高了土壤颗粒的稳定性并且减少根系与土壤间的摩擦力。已经有研究表明,存在某些根系分泌物能够通过调节土壤颗粒间的状态以及调节土壤中水分和养分的有效性^[18]来影响微生物群落的动态组成^[19]。植物的免疫系统可以与微生物群落的组成和发育相互影响。植物激素水杨酸在植物遭受病原侵害后在植物体内的含量显著增加,学者发现在毛果杨中,不同寄主基因型的根系产生的水杨酸衍生物的产生导致同一土壤来源细菌和真菌群落组成存在差异。几种优势菌(如Betaproteobacteria, Acidobacteria, Verrucomicrobia, Chloroflexi, gemmatinamadete, Firmicutes)和一个真菌门(mortielomycota)也与特定的SA次生代谢物相关^[20]。研究者利用拟南芥MYC2突变体提出植物中存在与“肠道微生物-免疫”轴相似的途径,即“根际微生物-免疫”轴,研究发现在光照不理想时,根际微生物和地上部对光的反应会通过微生物-根-芽的方式牺牲植株的部分防御功能调控植物的生长^[21]。微生物之间的相互作用亦影响微生物的群

落组成,变形杆菌和放线菌被认为是影响群落建成的关键物种,在植物受到干扰时,驱动在群落结构的改变,并且在菌株定殖中具有优先作用^[22]。

植物区系亦是形成植物相关微生物的主要选择力。在土壤和植物的交互区域内,学者们提出了植物根际的概念,植物根际指的是植物根系和土壤的交界区域,特指与植物根系紧密相连的土壤层,是土壤-微生物-植物间相互作用的重要界面,是养分或者有害物质从土壤进入植物的重要门户和通道,该区域内包含数量巨大的微生物和无脊椎动物。根据微生物和植物根系间的关系可将微生物群落分为植物微生物和根际微生物。植物微生物指所有栖息在植物宿主的微生物,包括共生、互利共生、有害病原菌等。根际微生物即与植物根系紧密贴合,受根系生长发育影响的土壤颗粒中的微生物^[23]。

2.2 植物根系分泌物具有特定的信号作用

根系释放的初级代谢产物和次级代谢产物,例如碳水化合物,有机酸,黄酮和独角金内酯等,通常具有抗菌或者信号活性,其在根系分泌物中的组成和浓度在植物暴露于生物胁迫和非生物胁迫时会发生改变,并且产生特定的信号作用。

植物根际促生菌(PGPR)能够合成植物生长调节因子例如生长素,赤霉素,细胞分裂素;PGPR通过产生ACC脱氨酶降解乙烯合成前体ACC下调植物内源ET的表达或者促进IAA合成从而促进植物根毛侧根的形成帮助植物抗旱。除此之外,PGPR还可以分泌具有高度保水性的胞外多糖,在植株根部形成一层亲水性生物膜,提高植株的抗旱性能^{[24][25]}。*Azospirillum*为PGPR中极为重要的一类,该菌属存在于多数作物根际,属于微嗜氧菌,能够在氧压较低的环境中固定氮。但将该菌接种于植物后的作用远不止于促进植物生长。Fukami J将*A. brasilense-V5*和*A. brasilense-V6*两种菌株接种或喷施于玉米叶片后,可检测到APX1, APX2, CAT1, SOD2, SOD4等氧化应激反应基因的表达上调^[26]。

菌根指的是土壤真菌和植物根系之间高度进化的互利共生体定殖于根的内部,菌根能够扩大根系的面积。丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)可以在干旱时调控植株水通道蛋白的表达和活性^[27]。陈保冬研究组从丛枝菌根真菌*Glomus intraradices*克隆了两个水孔蛋白基因*GintAQPF1*和*GintAQPF2*,通过异源酵母的过表达实验证明*GintAQPF1*和*GintAQPF2*都有明显的输水功能。在玉米根部接种丛枝菌根真菌(*Glomus intraradices* AH01)后发现*Glomus intraradices* AH01能够通过提高*GintAQPF1*和*GintAQPF2*的表达从而提高植株的抗旱能力^[28]。Xu等人研究发现放线菌属,链霉菌属在干旱时大量富集于高粱的根际,并且对SC1和SC2两种放线菌进行分离定殖实验发现干旱条件更利于此类菌株定殖于高粱根际,除此之外还发现定殖了SC1和SC2这两种放线菌都在干旱条件下高粱根系鲜重显著增加^[29]。丛枝菌根真菌

(AMF) 和植物共生放线菌 (PSA) 同时同时定殖于茄科蔬菜根部具有促进根系生长同时抑制灰霉菌的协同作用。

绝大部分陆生植物除了通过根的表皮细胞和根毛的途径吸收养分来促进植株生长外，还会通过丛枝菌根真菌的庞大的根外菌丝网络及其菌丝分泌物，而菌丝分泌物可以富集大量能够活化分解土壤养分的微生物形成菌丝微生物组为植株提供营养物质，极大程度的提高了植株对土壤中氮磷的利用效率^[30]。已有研究表明从菌根真菌中分离的磷转运蛋白HPPT1和HcPT2可以提高宿主植物磷的有效吸收率^[31]。

三、微生物协助植株应对逆境环境

关于植物与微生物之间，学者们提出了一系列假说。宋毅等人在通过整合植物遗传调控因子在植株遭受生物胁迫和非生物胁迫时参与并且主动重塑根际微生物群的遗传基础上提出了植物向微生物群“呼救”的假说。根系微生物群落影响着植物正常的生长发育和植株对环境中的水和盐分的响应。多项研究表明植物基因，例如MYB72、NRT1.1B、FERONIA、PHR1、HY5等参与了逆境胁迫中根际微生物群的重塑。我们可以将植物共生的微生物群根据其对植物的影响可分为有益微生物，中性微生物和病原微生物。变形菌门，厚壁菌门，放线菌门会在遭受病原体感染的植物土壤中大量富集，并且赋予土壤抑制病原菌的功能，这种“抑病土壤”甚至能够降低后代植株生长过程中病原体感染发生的频率^[32]。即植物在遭受逆境胁迫时（包括生物胁迫，营养胁迫，非生物胁迫）以根际分泌物为媒介主动重塑根际微生物的组成维持自身正常生长发育。植物内源遗传调控因子也参与调控非生物胁迫下的自身微生物组的重组。植物主动求救的证据即土壤遭受真菌病害侵袭时主动富集荧光假单胞杆菌，使土壤具备拮抗病害的性能^{[33][34]}。在旱稻根际中，Pang等人分离筛选出*Chaetomium pilosum*、*Talaromyces purpureogenus*、*Aspergillus aureolus*等7种菌株，分别接种于水稻幼苗后证明接种过上述菌株的水稻根部鲜重均比未接种的水稻增加50%左右，并且抗氧化酶活性和可溶性糖含量均有所升高，暗示这些真菌接种于水稻根际后，可能参与抗氧化代谢途径，增强植物抗逆性^[35]。Venkatesan Sundaresan课题组近期研究了11天，21天和33天持续干旱状态下对水稻内皮层和根际微生物组结构和发育的影响，通过β多样性距离分析证明短期干旱结束后恢复正常灌溉根际微生物组成能够迅速恢复到对照组水平，然而长期干旱结束后根际微生物群落组成会发生剧烈且持续的改变。在根系微生物中鉴定分离出的*Streptomyces sp.*。该菌株链霉菌属，能够天然定殖于多个地域的水稻根际中，是水稻核心微生物组成员。*Streptomyces sp.*接种于水稻种子后证明能够在干旱胁迫中显著促进根长的增加，暗示能够帮助植物吸收吸收土壤深层中的水分从而提高植株耐旱性能^[36]。

植物和微生物早已进化出了从互惠共生到寄生的各种关系。植物和它们相关的微生物可以被认为是一个整体，宿主依靠其微生物组来实现特定的功能和性状。植物可以为有益微生物“建立家园”：根的生长和根的不同类型以及土壤创建的孔隙为根际微生物创造分离生态位，根际分泌物滋养和诱导微生物群落的组成和再组装，根际微生物之间还可以通过扩散性和挥发性的化合物实现短距离和远距离通信，从而完成自身群落的组装^[37]。据估计，定殖于植物的微生物细胞的数量高于植物细胞的总和，特别是定殖于根部的微生物。植物根系分泌物的代谢多样性是植物与微生物识别交流的基础，代谢物包括可溶性糖，氨基酸，有机酸，光合作用产物。根系分泌物在选择根际微生物群落方面起着关键作用，通过改变根系分泌物模式来选择一个良好的根际微生物群落可能会为提高植物性能开辟新的机会。

四、根系招募微生物的媒介

那么植物根系在植株遭受非生物胁迫时，是通过何种代谢物为媒介来招募微生物的呢？研究表明，植株在遭受干旱胁迫后会将更多的碳聚集于根系分泌物中，这是由于水分缺水时，植物光合作用受到抑制^[38]。Melanie Brunn等研究指出树木在干旱条件下能够通过增加净光合碳在根系分泌物中碳含量的分配从而维持与对照处理相同的根系分泌物的输入量。干旱处理下，山毛榉分配给根系分泌物的碳占净同化碳的比例相较于对照增加了2倍，而云杉则增加了3倍^[39]。在干旱的高粱根系中，徐凌等人发现植株根系内甘油三磷酸的含量以及甘油三磷酸转运体G3PP的表达量都显著提高^[28]。干旱可能通过改变植物的代谢产物的数量或组成来影响根系分泌物，进而影响土壤微生物群落。植物在干旱后会产生活性氧及G3P，可以通过根系分泌影响根系周围微生物的生存状态，其中G3P被证实有益于革兰氏阳性细菌细胞壁形成^[40]。有研究表明，盐敏感的黄瓜品种津春1号在低盐胁迫条件下根系分泌物中可溶性糖和氨基酸分泌物含量增加，根际细菌丰富度提高，其中细菌，放线菌出现富集状态^[41]。另一研究表明，非生物胁迫下促使植物根际分泌的有机酸在拟南芥，黄瓜和香蕉中都被证实是能够招募PGPR的重要信号^[42]。然而，在目前的研究中，根系分泌物中的某种或者某类防御性化合物是否能在植株遭受胁迫的时候特异招募某个或者某几个种属的微生物（即准确鉴定某种代谢物和某种宿主与微生物群落之间的关系）还有待进一步探索。

众多研究者们对植物-微生物-土壤关系的探索的最终目的是引领农业高质量发展。我国自上世纪四十年代以来不断更新微生物肥料的标准体系，加速了微生物肥料的研究和产业化进程。当前我国微生物肥料研究主要应用在蔬菜种植上，并且主要的功能微生物为根际促生细菌和生防菌两大类微生物群落组成^{[43][44][45]}。因此将有益于植株生长发育和抵抗非生物胁迫的微生物群落转化

为高效稳定的微生物肥料是有待攻克另一个难题。植物根际微生物并非单一存在, 想要在农业生产中得到广泛利用, 需要建立功能协同和功能互补的微生物群落。Livia S Zaramela 提出通过多组学数据集成与计算方法相结合形成生物系统的数学建模, 利用合成生物学打破益生菌对物种和优势菌株的高度依赖性的限制, 合理干预微生物群落的组成^[46]。

五、展望

迄今为止, 非生物胁迫仍是阻碍我国农作物产量和农业经济发展关键因素之一, 然而目前大多植物根际微生物的研究思路还局限于植物根际促生菌等菌群促进土壤中营养物质矿化和宿主生长的中。在植物-微生物-土壤这种高度复杂的地下相互作用机制中, 微生物-微生物, 微生物-土壤和微生物-植物三条途径, 应对植株非生物胁迫时的优势菌种的确定与筛选分离仍需要进一步的确定。多学科交融的方式也为未来研发出高效性, 专一性的微生物肥料开拓了新思路, 赋予我们更加高效的模拟和管理农业系统的能力, 秉持可持续发展的农业生产思路, 能够迅速应对和适应未来的气候变化。

参考文献:

- [1]王雷,郭岩,杨淑华. 非生物胁迫与环境适应性育种的现状及对策[J]. 中国科学:生命科学,2021,51(10):1424-1434.
- [2]Ambavaram, Madana M R et al. “Coordinated regulation of photosynthesis in rice increases yield and tolerance to environmental stress.” *Nature communications* vol. 5 5302. 31 Oct. 2014, doi:10.1038/ncomms6302
- [3]Yang, An et al. “A R2R3-type MYB gene, OsMYB2, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice.” *Journal of experimental botany* vol. 63,7 (2012): 2541-56. doi:10.1093/jxb/err431
- [4]Song, Cheng et al. “The Multifaceted Roles of MYC2 in Plants: Toward Transcriptional Reprogramming and Stress Tolerance by Jasmonate Signaling.” *Frontiers in plant science* vol. 13 868874. 25 Apr. 2022, doi:10.3389/fpls.2022.868874
- [5]Ku, Yee-Shan et al. “Plant Hormone Signaling Crosstalks between Biotic and Abiotic Stress Responses.” *International journal of molecular sciences* vol. 19,10 3206. 17 Oct. 2018, doi:10.3390/ijms19103206
- [6]Nakashima, Kazuo, and Kazuko Yamaguchi-Shinozaki. “ABA signaling in stress-response and seed development.” *Plant cell reports* vol. 32,7 (2013): 959-70. doi:10.1007/s00299-013-1418-1
- [7]Nadarajah, Kalaivani et al. “SA-Mediated Regulation and Control of Abiotic Stress Tolerance in Rice.” *International journal of molecular sciences* vol. 22,11 5591. 25 May. 2021, doi:10.3390/ijms22115591
- [8]Yuan, Minhang et al. “Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity.” *Nature* vol. 592,7 852 (2021): 105-109. doi:10.1038/s41586-021-03316-6
- [9]Li, Lei et al. “The FLS2-associated kinase BIK1 directly phosphorylates the NADPH oxidase RbohD to control plant immunity.” *Cell host & microbe* vol. 15,3 (2014): 329-38. doi:10.1016/j.chom.2014.02.009
- [10]Sun, Yadong et al. “Structural basis for flg22-induced activation of the Arabidopsis FLS2-BAK1 immune complex.” *Science (New York, N.Y.)* vol. 342,6158 (2013): 624-8. doi:10.1126/science.1243825
- [11]Zhou, Yongbin et al. “Overexpression of soybean DREB1 enhances drought stress tolerance of transgenic wheat in the field.” *Journal of experimental botany* vol. 71,6 (2020): 1842-1857. doi:10.1093/jxb/erz569v
- [12]Gong, Zhizhong et al. “Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency.” *Science China. Life sciences* vol. 63, 5 (2020): 635-674. doi:10.1007/s11427-020-1683-x
- [13]Shi, H. (n.d.). Integration Of Ca²⁺ In Plant Drought And Salt Stress Signal Transduction Pathways. *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops*, 141 - 182. doi:10.1007/978-1-4020-5578-2_7
- [14]Chapman, Jordan M et al. “RBOH-Dependent ROS Synthesis and ROS Scavenging by Plant Specialized Metabolites To Modulate Plant Development and Stress Responses.” *Chemical research in toxicology* vol. 32,3 (2019): 370-396. doi:10.1021/acs.chemrestox.9b00028
- [15]Nadarajah, Kalaivani K. “ROS Homeostasis in Abiotic Stress Tolerance in Plants.” *International journal of molecular sciences* vol. 21,15 5208. 23 Jul. 2020, doi:10.3390/ijms21155208
- [16]Trivedi, Pankaj et al. “Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health.” *Nature reviews. Microbiology* vol. 18,11 (2020): 607-621. doi:10.1038/s41579-020-0412-1
- [17]Tyc, O., Song, C., Dickschat, J. S., Vos, M., & Garbeva, P. (2017). The Ecological Role of Volatile and Soluble Secondary Metabolites Produced by Soil Bacteria. *Trends in Microbiology*, 25(4), 280 - 292. doi:10.1016/j.tim.2016.12.002
- [18]Zarebanadkouki, M., Fink, T., Benard, P., & Banfield, C. C. (2019). Mucilage Facilitates Nutrient Diffusion in the Drying Rhizosphere. *Vadose Zone Journal*, 18(1), 0. doi:10.2136/vzj2019.02.0021
- [19]Ahmed, M. A., Zarebanadkouki, M., Ahmadi, K., Kroener, E., Kostka, S., Kaestner, A., & Carminati, A. (2018). Engineer

- ing Rhizosphere Hydraulics: Pathways to Improve Plant Adaptation to Drought. *Vadose Zone Journal*, 17(1), 0. doi:10.2136/vzj2016.09.0090
- [20] Veach, Allison M et al. “Rhizosphere microbiomes diverge among *Populus trichocarpa* plant-host genotypes and chemotypes, but it depends on soil origin.” *Microbiome* vol. 7, 176. 18 May. 2019, doi:10.1186/s40168-019-0668-8
- [21] Hou, Shiji et al. “A microbiota-root-shoot circuit favours Arabidopsis growth over defence under suboptimal light.” *Nature plants* vol. 7,8 (2021): 1078-1092. doi:10.1038/s41477-021-00956-4
- [22] Banerjee, Samiran et al. “Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning.” *Nature reviews. Microbiology* vol. 16,9 (2018): 567-576. doi:10.1038/s41579-018-0024-1
- [23] Trivedi, Pankaj et al. “Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health.” *Nature reviews. Microbiology* vol. 18,11 (2020): 607-621. doi:10.1038/s41579-020-0412-1
- [24] Xu, Xue-Dong et al. “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” [Effects of PGPR inoculation on photosynthesis and physiological-ecological characteristics of apple seedlings under drought stress]. *Yingyong shengtai xue bao = The journal of applied ecology* vol. 30,10 (2019): 3501-3508. doi:10.13287/j.1001-9332.201910.024
- [25] Danish, Subhan, and Muhammad Zafar-Ul-Hye. “Co-application of ACC-deaminase producing PGPR and timber-waste biochar improves pigments formation, growth and yield of wheat under drought stress.” *Scientific reports* vol. 9,1 5999. 12 Apr. 2019, doi:10.1038/s41598-019-42374-9
- [26] Fukami J, Ollero FJ, Megias M, Hungria M. Phytohormones and induction of plant-stress tolerance and defense genes by seed and foliar inoculation with *Azospirillum brasilense* cells and metabolites promote maize growth. *AMB Express*. 2017 Dec;7(1):153. doi: 10.1186/s13568-017-0453-7. Epub 2017 Jul 17. PMID: 28724262; PMCID: PMC5514007.
- [27] Fu, Wei et al. “Community response of arbuscular mycorrhizal fungi to extreme drought in a cold-temperate grassland.” *The New phytologist* vol. 234,6 (2022): 2003-2017. doi:10.1111/nph.17692
- [28] Li, Tao et al. “Aquaporin genes *GintAQPF1* and *GintAQPF2* from *Glomus intraradices* contribute to plant drought tolerance.” *Plant signaling & behavior* vol. 8,5 (2013): e24030. doi:10.4161/psb.24030
- [29] Xu, Ling et al. “Drought delays development of the sorghum root microbiome and enriches for monoderm bacteria.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol. 115,18 (2018): E4284-E4293. doi:10.1073/pnas.1717308115
- [30] Zhang, Lin et al. “Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra.” *Trends in plant science* vol. 27,4 (2022): 402-411. doi:10.1016/j.tplants.2021.10.008
- [31] Tatro, Marie-Violaine et al. “Two differentially regulated phosphate transporters from the symbiotic fungus *Hebeloma cylindrosporum* and phosphorus acquisition by ectomycorrhizal *Pinus pinaster*.” *The Plant journal : for cell and molecular biology* vol. 57,6 (2009): 1092-102. doi:10.1111/j.1365-3113X.2008.03749.x
- [32] Wang, Zhenghong and Yi Song. “Toward understanding the genetic bases underlying plant-mediated ‘cry for help’ to the microbiota.” *iMeta* (2022): n. pag.
- [33] Rolfe, S. A., Griffiths, J., & Ton, J. (2019). Crying out for help with root exudates: adaptive mechanisms by which stressed plants assemble health-promoting soil microbiomes. *Current Opinion in Microbiology*, 49, 73 – 82. doi:10.1016/j.cmi.2019.10.003
- [34] Bai, Bo et al. “The root microbiome: Community assembly and its contributions to plant fitness.” *Journal of integrative plant biology* vol. 64,2 (2022): 230-243. doi:10.1111/jipb.13226
- [35] Pang, Zhiqiang et al. “Microbial Diversity of Upland Rice Roots and Their Influence on Rice Growth and Drought Tolerance.” *Microorganisms* vol. 8,9 1329. 31 Aug. 2020, doi:10.3390/microorganisms8091329
- [36] Santos-Medellin, Christian et al. “Prolonged drought imparts lasting compositional changes to the rice root microbiome.” *Nature plants* vol. 7,8 (2021): 1065-1077. doi:10.1038/s41477-021-00967-1
- [37] Song, Chunxu et al. “Designing a home for beneficial plant microbiomes.” *Current opinion in plant biology* vol. 62 (2021): 102025. doi:10.1016/j.pbi.2021.102025
- [38] Sunil, Bobba et al. “Photorespiration is complemented by cyclic electron flow and the alternative oxidase pathway to optimize photosynthesis and protect against abiotic stress.” *Photosynthesis research* vol. 139,1-3 (2019): 67-79. doi:10.1007/s11120-018-0577-x
- [39] Brunn, Melanie et al. “Carbon allocation to root exudates is maintained in mature temperate tree species under drought

- t.” *The New phytologist* vol. 235,3 (2022): 965-977. doi:10.1111/nph.18157
- [40] Xu, Ling, and Devin Coleman-Derr. “Causes and consequences of a conserved bacterial root microbiome response to drought stress.” *Current opinion in microbiology* vol. 49 (2019): 1-6. doi:10.1016/j.mib.2019.07.003
- [41] 包静. 盐胁迫对黄瓜根系分泌物及土壤微生物的影响[D]. 东北农业大学, 2009.
- [42] Xu, Ling, and Devin Coleman-Derr. “Causes and consequences of a conserved bacterial root microbiome response to drought stress.” *Current opinion in microbiology* vol. 49 (2019): 1-6. doi:10.1016/j.mib.2019.07.003
- [43] Wang, Ning et al. “化肥减量配施有机肥对棉田土壤微生物生物量、酶活性和棉花产量的影响” [Effects of reduced chemical fertilizer with organic fertilizer application on soil microbial biomass, enzyme activity and cotton yield]. *Ying yong sheng tai xue bao = The journal of applied ecology* vol. 31,1 (2020): 173-181. doi:10.13287/j.1001-9332.202001.022
- [44] 赵玲玉, 索升州, 赵祺, 姚丹, 李慧萍, Christopher Rensing, 张金林. 梭梭根际促生菌(PGPR)菌肥对番茄产量、品质和土壤特性的影响[J/OL]. 甘肃农业大学学报: 1-14 [2022-08-26]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/62.1055.S.20220602.1820.011.html>
- [45] 仝倩倩, 祝英, 崔得领, 赵毅, 陈玉坤, 王治业, 熊友才. 我国微生物肥料发展现状及在蔬菜生产中的应用[J]. *中国土壤与肥料*, 2022(04): 259-266.
- [46] Zaramela, Livia S et al. “The sum is greater than the parts: exploiting microbial communities to achieve complex functions.” *Current opinion in biotechnology* vol. 67 (2021): 149-157. doi:10.1016/j.copbio.2021.01.013
- 作者简介: 邵俊雯, 浙江师范大学生命科学学院硕士研究生, 研究方向为生物化学与分子生物学