

# 植物生长促进根际细菌在农业可持续性中的作用—综述

普拉文卡帝任, 都米拉维简, 罗沙琳伊斯迈, 莎玛阿都拉

隶属机构: 马来亚大学农业生物技术研究 (CEBAR), 马来西亚吉隆坡 50603

**摘要:** 植物生长促进根际细菌 (PGPR) 在可持续农业产业中显示出重要作用。随着合成化肥和杀虫剂用量的显著减少, 且人民对农作物生产的需求不断增长, 这是当今的一大挑战。PGPR 的使用已被证明是一种通过直接或间接机制促进植物生长来提高农作物产量的环保方式。PGPR 的机制包括调节激素和营养平衡、诱导对植物病原体的抵抗力以及溶解营养物质以便植物吸收。此外, PGPR 与根际内外的大块土壤中的微生物具有协同和拮抗的相互作用, 从而间接提高了植物的生长速度。有许多细菌种类可作为 PGPR, 在文献中描述为成功地促进植物生长元素之一。然而, PGPR 对植物生长的作用方式 (机制) 与 PGPR 作为生物肥料的作用之间存在差距。因此, 本综述弥补了上述空白并总结了 PGPR 作为生物肥料促进农业可持续发展的机制。

**关键词:** 生物肥料; 植物生长促进根际细菌 (PGPR); 植物微生物; 植物生长

## Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Agricultural Sustainability—A Review

Pravin Khadiran, Tumira Vejan, Rosazlin Ismail, Salmah Abdullah

Institute of Research in Biotechnology for Agriculture (CEBAR), Faculty of Agricultural, University of Malaya, 50603 Kuala Lumpur, Malaysia.

**Abstract:** Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) shows an important role in the sustainable agriculture industry. The increasing demand for crop production with a significant reduction of synthetic chemical fertilizers and pesticides use is a big challenge nowadays. The use of PGPR has been proven to be an environmentally sound way of increasing crop yields by facilitating plant growth through either a direct or indirect mechanism. The mechanisms of PGPR include regulating hormonal and nutritional balance, inducing resistance against plant pathogens, and solubilizing nutrients for easy uptake by plants. In addition, PGPR show synergistic and antagonistic interactions with microorganisms within the rhizosphere and beyond in bulk soil, which indirectly boosts plant growth rate. There are many bacteria species that act as PGPR, described in the literature as successful for improving plant growth. However, there is a gap between the mode of action (mechanism) of the PGPR for plant growth and the role of the PGPR as biofertilizer. Hence, this review bridges the gap mentioned and summarizes the mechanism of PGPR as a biofertilizer for agricultural sustainability.

**Keywords:** biofertilizer; plant growth promoting rhizobacteria (PGPR); plant-microbes; plant growth

### 介绍:

为了实现可持续的农业愿景, 生产的农作物需要具备抗病性、耐盐性、耐旱性、耐重金属胁迫性和更好的营养价值。为了满足上述作物所需的特性, 一种可能性是使用增加养分吸收能力和水分利用效率的土壤微生物 (细菌、真菌、藻类等)。几种微生物促进植物生长, 许多刺激植物生长的微生物产品已经上市。在这篇综述中, 我们将自己限制在源自根部并对根部施加这种影响的细

菌。在这些潜在的土壤微生物中, 被称为植物生长促进根际细菌 (PGPR) 的细菌是最有前途的。从这个意义上说, PGPR 可用于增强植物健康和促进植物生长速度而不会污染环境。

这些根杆菌对植物生长的有益作用可以是直接的, 也可以是间接的。这篇综述从描述细菌在根际生活的条件开始。为了发挥它们的有益作用, 细菌通常必须有效地在根表面定植。因此, 随后描述了根定殖所需的细菌

特征。最后, 本文也描述了微生物可以对植物生长有益的几个机制。本文所讨论的直接促进植物生长的例子包括 (a) 生物施肥, (b) 刺激根系生长, (c) 根治, 和 (d) 植物胁迫控制。根际细菌间接促进植物生长的生物控制机制, 即通过降低疾病水平, 包括抗生素、诱导系统抗性以及对养分和生态位的竞争。

根据那克兰等人的说法, 理想的 PGPR 应具备高根际能力、增强植物生长能力、作用广谱、对环境安全、与其他根际细菌相容、耐热、耐紫外线辐射和作为氧化剂之一。考虑到上述因素, 人们强调需要一种更好的 PGPR 生物肥料来补充飞速增长的农业粮食生产, 作为经济的关键驱动力之一。纳米封装技术的加入对于当今 PGPR 生物肥料配方的革命至关重要。

喜尔得纳发现, 根际, 即受根部影响的土壤层, 比周围的大块土壤富含更多细菌。这些根际微生物是有意义的, 因为植物根部分泌可用作营养的代谢物。这种根际效应是由于植物固定的大量 (5-21%) 被分泌出来的, 主要是根系分泌物。尽管根际细菌浓度比大块土壤高 10 到 1000 倍, 但仍比普通实验室培养基中的低 100 倍。因此, 根际细菌的生活方式最好以饥饿为特征。为了在根部环境中发挥有益作用, 细菌必须具有根际能力, 即能够与其他根际微生物很好地竞争根部分泌的养分和根上可以占据的位点。

人们对根际中有哪些食物来源以及微生物如何利用它们来养活自己知之甚少。一个例外是番茄根系分泌物的成分, 其中有机酸是主要成分, 其次是糖。有机酸在根系定植中的预测作用得到了证实, 研究发现, 受有机酸利用影响的突变体在根系定植上的竞争能力比亲本差, 而糖利用缺陷的突变体在根系定植方面与亲本没有区别。只有一小部分根表面被细菌覆盖。细菌生长最流行的部位是表皮细胞和出现侧根的区域之间的连接处。很久以前, 根平面定植不良被认为是限制生物防治效果的一个因素。近年来, 已证明某些生物防治机制确实需要根部定植, 例如抗生素和 CNN (营养和生态位的竞争)。

### 1.0 根际微生物的营养物质

植物根系释放的有机化合物包括氨基酸、脂肪酸、核苷酸、有机酸、酚类物质、植物生长调节剂、腐胺、固醇、糖和维生素。研究学应谨慎解释渗出物成分的数据。

(a) 一个人只能找到他正在寻找的组件, 除非他幸运。例如, 直到竞争性定植突变体的表征表明它的存在, 才能搜索到腐胺。

(b) 只有从在人工条件下 (例如在无菌滤纸或无菌植物营养液中) 生长的无菌植物中收集的渗出液, 才能充分浓缩以进行成功分析。我们知道, 植物的生理状态、

微生物的存在、根际细菌的产物如非那津、2, 4-二乙酰间苯三酚和玉米赤霉烯酮以及生长底物, 将影响渗出液的组成。

(c) 植物不仅分泌成分, 而且吸收渗出成分。最著名的分泌物成分可能是番茄。其主要可溶性碳源为有机酸, 其次为糖和氨基酸。重要的氮源是氨基酸和腐胺。根系分泌物也可以影响 (病原) 真菌的行为。番茄根系渗出物以及它的两种主要成分, 柠檬酸盐和葡萄糖, 允许番茄根系病原体 *orl* (*Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*) 的孢子萌发。生物控制菌 *Pseudomonas fluorescens* WCS365 的额外存在延缓了这一过程。

### 2.0 植物生长促进根际杆菌

植物生长促进根际细菌 (PGPR) 是一组可以在根际被发现的细菌。术语“植物生长促进细菌”是指在植物根部 (根际) 定殖的细菌, 可促进植物生长。根际是植物根系可用的土壤环境, 是微生物活动最大的区域, 并形成了一个有限的营养池, 在其中提取了必需的大量和微量营养素。由于存在作为微生物生长营养来源的根系分泌物, 根际中存在的微生物种群与其周围环境相对不同 [威勒和托马斯证明, 与大块土壤相比, 狭窄的根际带富含微生物的养分; 这从植物根部周围的细菌数量可以看出, 通常比大块土壤中的细菌数量高 10 到 100 倍。微生物定植根际包括细菌、真菌、放线菌、原生动物和藻类。然而, 细菌是根际中最丰富的微生物。通过应用这些微生物种群来促进植物生长是众所周知和被证明的。扣波和施罗斯为这些有益微生物引入了术语“植物生长促进根际细菌 (PGPR)”, 为 PGPR 的更大发现铺平了道路。PGPR 不仅与根系有关, 对植物发育发挥有益作用, 而且对控制植物病原微生物也有积极作用。因此, PGPR 作为生物肥料配方中的活性成分之一。

基于与植物的相互作用, PGPR 可以分为共生细菌, 即它们生活在植物内部并直接与其交换代谢物的共生细菌, 以及生活在植物细胞外的自由生活的根际细菌。PGPR 的工作机制也可以分为直接的和间接的。直接机制是生物施肥、刺激根系生长、根系修复和植物胁迫控制。另一方面, 根际细菌作为植物生长促进间接参与的生物控制机制是通过减少疾病的影响, 包括抗生素、系统抗性的诱导以及对养分和生态位的竞争。共生细菌主要存在于宿主植物的细胞间隙中, 但也有某些细菌能够与宿主形成互惠相互作用并穿透植物细胞。除此之外, 少数能够将其生理学与植物结合起来, 从而形成专门的结构。根瘤菌是著名的共生细菌, 它可以与豆科作物建立共生关系, 将大气中的氮固定在称为根瘤的特定根部结构中。

### 3.0 直接植物生长促进

直接促进植物生长的根际细菌在没有病原体的情况

下促进植物生长, 我们可以在生物肥料的直接机制中看到它。

一些根际细菌在没有病原体压力的情况下促进植物生长。细菌肥料为植物提供养分。根瘤菌和慢生根瘤菌等固氮细菌可以在大豆、豌豆、花生和苜蓿等豆科植物的根部形成根瘤, 在其中它们将氮 ( $N_2$ ) 转化为氨, 而  $N_2$  则可以被植物用作氮来源。固氮螺菌属是一种自由生活的  $N_2$  固定剂, 可以给小麦、高粱和玉米施肥。尽管固氮螺菌具有固氮能力, 但由固氮螺菌接种引起的产量增加, 主要归因于根系发育的增加, 因此水和矿物质的吸收率也会增加。低水平的可溶性磷酸盐会限制植物的生长。一些促进植物生长的细菌从有机或无机结合的磷酸盐中溶解磷酸盐, 从而促进植物生长。几种酶, 如非特异性磷酸酶、植酸酶、磷酸酶和 C-P 裂解酶, 从土壤中的有机化合物中释放出可溶性磷。C-P 裂解酶切割有机磷酸盐中的 C-P 连接。从矿物磷酸盐中释放磷是与有机酸的产生有关, 例如葡萄糖酸。

### 3.1 根际介质

细菌降解土壤污染物的一个问题是, 这些细菌虽然在实验室中有效, 但对大块土壤的条件适应性较差, 它们的主要代谢依赖于污染物的降解。事实上, 它们在施用后很快就会饿死, 然后在污染物降解方面变得低效。因此要解决这个问题有一个有前途的策略是将初级代谢所需的能量与污染物降解所需的能量分开。为此, 柯伊等人开发了一种称为根修复的系统。他们的策略是选择生活在或靠近根部的可降解污染物的根际细菌, 以便它们可以利用根系分泌物作为主要营养来源。这些作者开发了一种系统, 通过从草根细菌的粗混合物开始, 然后在选择污染物上的生长和选择草根的有效定殖之间交替进行, 从而有效地富集这些细菌。产生的菌株之一恶臭假单胞菌 PCL1444 有效利用根系分泌物, 降解根部周围的萘, 保护种子不被萘杀死, 并使植物正常生长。不能降解萘的突变体不能保护植物。

### 3.2 植物刺激剂

在没有病原体的情况下, 一些细菌会产生刺激植物生长的物质。最容易理解的例子是激素生长素。此外, 其他激素以及某些挥发物和辅因子吡咯喹啉醌 (PQQ) 会刺激植物生长。存在于根分泌物中的促根生长激素生长素通常由分泌物中的氨基酸色氨酸合成。植物分泌物中的色氨酸浓度差异很大。用产生生长素的 *P. fluorescens* WCS365 接种种子不会导致黄瓜、甜椒或番茄的根或枝条重量增加, 但会导致萝卜的根重量显著增加。萝卜每颗幼苗在其分泌物中产生的色氨酸至少是黄瓜、甜椒或番茄的 9 倍。从亚热带禾本科植物中分离出的固氮细菌 *Azotobacter paspali* 可促进多种双子叶和单子

叶植物的生长。添加无机氮的实验表明, 植物生长促进是由植物生长因子如 IAA、赤霉素和细胞分裂素的产生引起的, 而不是固氮作用。一些根际细菌, 例如来自枯草芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌和阴沟肠杆菌的菌株, 通过释放挥发物来促进植物生长, 并用 2, 3-丁二醇和乙偶姻观察到最高水平的生长促进。*B. amyloliquefaciens* IN937a 和 *B. subtilis* GB03 的突变体在这些化合物的生物合成中受阻, 在植物生长促进方面无活性。最近, 张等人发现枯草芽孢杆菌 GB03 通过调节葡萄糖和脱落酸感应的内源性信号传导来增加拟南芥的光合效率和叶绿素含量。他们得出的结论是, 这种细菌在植物获取能量方面起着调节作用。辅因子 PQQ 被描述为植物生长促进剂, 合成 PQQ 则促进番茄和黄瓜植物的生长。结果表明, PQQ 在植物中起到抗氧化剂的作用。然而, 不能排除这种影响是间接的, 因为 PQQ 是几种酶的辅助因子, 例如, 参与抗真菌活性和诱导全身抗性。

### 3.3 压力控制器

含有酶 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 脱氨酶的植物生长促进细菌通过降低植物乙烯水平来促进植物生长和发育。此类细菌吸收乙烯前体 ACC 并将其转化为 2-氧代丁酸和  $NH_3$ 。ACC 脱氨酶生产者可以缓解几种形式的压力, 例如植物病原菌的影响, 以及对多环芳烃、 $Ca^{2+}$  和  $Ni^{2+}$  等重金属以及盐和吃水的压力的抵抗力。

### 4.0 植物促生根际菌在促进植物生长中的作用

PGPR 通过多种机制在促进植物生长方面发挥重要作用。

PGPR 促进植物生长的作用方式包括 (i) 植物对非生物胁迫的耐受性; (ii) 养分固定, 便于植物吸收; (iii) 植物生长调节剂; (iv) 铁载体的产生; (v) 挥发性有机化合物的生产; (vi) 生产保护酶, 如几丁质酶、葡聚糖酶和 ACC 脱氨酶, 用于预防植物病害。然而, 不同 PGPR 的作用方式因寄主植物的类型而异。植物生长受到土壤环境造成的各种压力的影响, 这是可持续农业生产的主要制约因素。这些胁迫可分为两类, 生物和非生物。

生物是指植物病原体和害虫如病毒、真菌、细菌、线虫、昆虫等, 而非生物是由于土壤中重金属含量、干旱、养分缺乏、盐度、温度等造成的胁迫。

#### 4.1 植物的非生物胁迫耐受性

非生物胁迫被认为是农业减产的主要来源。然而, 非生物胁迫的强度取决于土壤类型 (激素缺乏和营养失衡) 和植物因素 (生理障碍, 如易受疾病、脱落等)。先前对植物中针对非生物胁迫的 PGPR 机制进行了广泛研究。皮希克等人报道, 由于细菌能够通过结合机制从土壤中吸收镉离子, 因此镉污染对大麦植物的毒性作用可以减弱 PGPR, 从而降低土壤中镉的可用性。此外, 纳



蒂亚 等人证明, 缓慢芽孢杆菌菌株增加了菠菜、胡萝卜和生菜可食用部分的抗氧化能力, 并促进了生长。产生的结果很重要, 特别是对于提高这些农作物的营养成分。PGPR 在非生物胁迫条件下对植物的另一个主要影响是改善叶片水分状况, 尤其是在盐分和干旱胁迫下。萨姆和塞凯报道铜绿假单胞菌菌株在干旱条件下改善了 *Vigna radiata* (绿豆) 植物的生长。植物利用水生长的能力取决于它们的气孔孔径。植物叶片上的气孔起到平衡叶片水分和根系吸收水分的作用。艾哈迈德等人报道, 在干旱条件下, 接种 PGPR 的植物比未接种 PGPR 的植物叶片的气孔导度 (通过气孔叶排出的水蒸气) 更高。两项研究的结果证明, 接种 PGPR 的植物倾向于提高植物的水分利用效率。就减少过度用水而言, 这一发现可能对环境有益。马鲁兰达等人报道, 在盐度条件下, 接种到玉米根中的巨大芽孢杆菌菌株增加了根吸收水分的能力。贡德等人也发现了在将成团泛菌接种到玉米根中时的类似行为, 他们发现玉米根部在盐碱条件下吸收水分的能力有所提高。在这里, 可以在高盐度条件下生长的细菌将能够更好地定殖根际和根部的外部空间, 而这些根部本身暴露于高盐度条件下。因此, 该策略是首先筛选细菌分离物在高盐条件下生长的能力。冈萨雷斯等人使用 *Azospirillum brasilense* 在体外生根过程中提高荷荷巴植物的耐盐性。根据获得的发现, *A. brasilense* 可以减少盐分条件对荷荷巴油生根的不良影响。细菌减弱了盐度对荷荷巴植物生根能力的影响。这表明 *A. brasilense* 具有较高的植物对盐胁迫的耐受性。加布里埃拉等人还使用 *Azospirillum* 研究盐胁迫下的生菜生长。他们发现接种 *Azospirillum* sp 不仅提高了生菜的品质, 还延长了盐胁迫下生菜的贮藏期, 进一步提高了产量。

#### 4.2 植物吸收的养分有效性

PGPR 能够通过固定养分来增加根际中养分浓度的可用性, 从而防止它们浸出。例如, 合成氨基酸和蛋白质所需的氮是植物最有限的营养素。将大气中的氮添加到可以被植物同化的有机形式中的机制是原核生物独有的。自由生活的固氮生物的一个罕见例子是固氮螺菌, 通常与温带地区的谷物有关, 据报道还能够提高水稻作物的产量。一些 PGPR 具有溶解磷酸盐的能力, 从而增加了土壤中磷酸盐离子的可用性, 这些磷酸盐离子很容易被植物吸收。从根际土壤中分离出的 *Kocuria turfandensis* 菌株 2M4 被发现是一种磷酸盐增溶剂、一种 IAA 生产者和一种铁载体生产者。拉瓦库什等人研究了 PGPR 对水稻养分吸收的影响。他们使用了 PGPR 菌株, 例如荧光假单胞菌、恶臭假单胞菌和荧光假单胞菌。

#### 4.3 植物生长调节剂

PGPR 可以通过产生不同的植物激素 (如 IAA、赤

霉素和细胞分裂素) 来改变根系结构并促进植物发育。据报道, 几种 PGPR 以及一些致病性、共生和自由生活的根际细菌在根际土壤中产生 IAA 和赤霉素, 因此在增加许多植物的根表面积和根尖数量方面发挥着重要作用。最近对作为植物激素生产者合成根际细菌的生长素的研究表明, 尽管生长素合成的一般机制基本上集中在不依赖色氨酸的途径上, 但根际细菌可以通过不同的途径从色氨酸合成 IAA。植物病原细菌更倾向于使用吲哚乙酰胺途径来合成 IAA, 这与植物肿瘤诱导的早期有关。斯温等人报道了产生 IAA 的枯草芽孢杆菌菌株对 *Dioscorea rotundata* L 的积极影响。他们在植物表面施用了枯草芽孢杆菌的悬浮液, 与未接种的植物相比, 这导致了根茎比以及芽数的增加。阿莫等人报道了固氮杆菌在农业中产生大量 IAA (7.3–32.8 mg/ml) 的潜力。与未接种的植物相比, 发芽。Ahmad 等人报道了固氮杆菌在农业中产生大量 IAA (7.3–32.8 mg/ml) 的潜力。相似地, *Azospirillum* spp. 分泌的类赤霉素物质促进了玉米和水稻矮化突变体的显著芽生长。IAA 介导的乙烯生产可以增加 PGPR 接种番茄植物的根生物量、根毛数量, 从而增加根表面积。通过增强侧根和不定根的形成, 还观察到 PGPR 配制的细胞分裂素参与作物植物的根起始、细胞分裂、细胞扩大和根表面积增加。最近, 已经确定这些植物刺激剂导致农作物植物整体发育的工作途径受到分解代谢物抑制的不同调节作为生物膜形成的生理调节剂。

这些植物生长调节剂, 也称为植物外源激素, 是类似于天然植物激素的合成物质。它们用于调节植物的生长, 是促进农业生产的重要措施。PGPR 促进生长的主要作用模式之一是植物刺激剂或植物生长调节剂。这被定义为能够产生或改变 IAA、GA、细胞分裂素和乙烯等生长调节剂浓度的微生物。正在预测的机制是植物激素 (植物激素) 的产生, 例如生长素、细胞分裂素和 GA。植物激素是一种含量极低的有机物质, 对植物的生化、生理和形态过程产生影响; 它们的合成是平稳调节的。不是由植物天然合成而是通过天然和合成方式外源合成的植物激素并称为植物生长调节剂。以下示例是由 PGPR 直接和间接合成的植物激素, 它们充当植物生长调节剂。

生长素是关键分子之一, 直接或间接地调节大多数植物过程, 正如阿么和哈山那报告产生生长素的芽孢杆菌属进一步证明的那样, 对马铃薯的生长产生积极影响。植物中最活跃和最著名的生长素是吲哚-3-乙酸 (IAA)。根据斯帕本和维斯伦, 植物发育和植物生长的广泛过程受外源 IAA 控制, 其中少量 IAA 可以刺激初级根伸长, 而高 IAA 水平会降低初级根长度, 增加根毛的形成, 刺激侧根的形成。因此, 随着细菌 IAA 增加根表面积和长

度, 植物可以更多地获取土壤养分。

种子萌发和出苗、花诱导、花和果实发育以及蒸汽和叶片生长的过程包括赤霉素(GA)的参与, 赤霉素(GA)是一种植物激素。然而, GA最主要的生理效应是枝条伸长。研究表明, 番茄植株接种了产生赤霉素的鞘氨醇单胞菌。LK11菌株在各种生长特性上有显著提高。细胞分裂素刺激植物的细胞分裂、维管形成层敏感性和维管分化, 并诱导根毛增殖, 但抑制侧根形成和初生根伸长。刘报道, 接种产生细胞分裂素的枯草芽孢杆菌菌株的东方金柏幼苗对干旱胁迫的抵抗力更强。乙烯是另一种已知可调节许多过程的植物激素, 例如果实的成熟、叶子的脱落或果实的成熟。此外, 在高浓度下, 乙烯会诱导落叶和细胞过程, 从而抑制根和茎的生长以及过早衰老, 所有这些都会导致农作物性能下降。植物合成了1-氨基环丙烷-1-羧酸盐(ACC), 它是乙烯的前体, 以应对各种类型的环境胁迫, 如寒冷、干旱、洪水、病原体感染和重金属的存在。在压力条件下产生的高水平乙烯可以阻止某些过程, 例如豆科植物的根伸长或固氮, 并导致过早衰老。

#### 5.0 植物促生根际菌作为生物肥料的作用

生物肥料正在成为有机农业的一个重要方面, 也是全球经济和一般农业生产的主要参与者。生物肥料是由活微生物制备的物质, 当将其施用于种子或与土壤相邻的植物表面时, 可以在根际或植物内部定殖, 从而促进根系生长。生物肥料这一术语不应与绿肥、粪肥、间作或有机补充化肥互换使用。生物肥料也可以定义为含有活微生物的产品; 当应用于种子、植物表面或土壤时, 它们会在植物的根际或内部定殖, 并通过增加寄主植物的主要营养物质的供应或可用性来促进植物生长。

有趣的是, 一些PGPR物种似乎通过充当生物肥料和生物农药来促进植物生长。例如, 已经观察到洋葱伯克霍尔德菌菌株具有对镰刀菌属的生物防治特性, 同时, 它还可以通过产生铁载体来刺激玉米在缺铁条件下的生长。据报道, *Allorhizobium*、*Azorhizobium*、*Bradyrhizobium*、*Mesorhizobium*、*Rhizobium* 和 *Sinorhizobium* 可作为生物肥料的有效PGPR菌株。

根据米拉的研究, 生物肥料是一种促进固氮、磷酸盐溶解或纤维素溶解微生物的活细胞或潜在细胞的混合物, 用于土壤、种子、根系或堆肥区, 目的是增加这些互利微生物的数量, 并加速这些微生物过程, 从而增加养分的可获得性, 然后容易被植物吸收和吸收。马鲁提出, 生物肥料是一种含有一种或多种微生物的配方产品, 通过替代土壤养分和/或使植物更容易获得养分和/或提高植物的养分状态(生长和产量), 或通过增加植物获取养分的途径。

PGPR 与其宿主之间的关系可分为两个基本复杂程度: (1) 根际和 (2) 内生。在根际关系中, PGPRs 可以定殖于根际、根表面甚至植物根部的表层细胞间隙。只是由于根际土壤的不同物理化学性质的变化, 如土壤 pH 值、水势和  $O_2$  分压以及植物分泌物与大块土壤相比, 反过来会影响 PGPR 菌株定殖的能力。根际阿希克洛在内生关系中, PGPR 位于寄主植物内的质外体空间内, 有直接证据表明在薄壁组织和木质部血管的质外细胞间隙中存在内生菌。最好的例子可以从豆科植物中的豆科根瘤菌共生体中引用。因此, PGPRs 提高寄主植物养分状态从而作为生物肥料的手段可以分为五个不同的领域, 例如生物固氮、增加根际养分的可用性、增加根表面积、增强有益的共生主机, 最后是上述所有动作模式的组合。然而, PGPR 和寄主植物之间的亲密度可能会因 PGPR 在何处以及如何定殖植物而异。生物肥料产品通常以植物促生长微生物(PGPM)为基础。PGPM 可分为三大类微生物: 丛枝菌根真菌(AMF)、植物生长促进根瘤菌(PGPR)和固氮根瘤菌, 它们被认为对植物生长有益和营养。然而, 据报道, PGPR 已在世界范围内用作生物肥料, 有助于提高作物产量和土壤肥力。因此, 由于 PGPR 的潜在贡献, 这将导致可持续的农业和森林业。

以前的研究表明, 通过将 PGPR 与堆肥结合制备的生物肥料可以增强植物的促生长效果和生物防治。芽孢杆菌属和假单胞菌属是两种 PGPR, 据报道它们是有效的生物控制剂。在这些细菌物种中, 枯草芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌和蜡状芽孢杆菌是通过各种机制控制植物病害的最有效物种。形成内生孢子的能力允许 PGPR, 尤其是芽孢杆菌属和假单胞菌属, 在广泛的环境条件下生存, 从而促进生物肥料的有效配方。生物肥料中足够的 PGPR 密度有助于为植物生长创造合适的根际, 并通过生物过程转化重要的营养元素, 例如增加 N、P、K 的可用性, 以及抑制病原体的生长。N、P 和 K 的高可用性可以提高土壤肥力, 提高拮抗分离物的生物防治效果, 并提高微生物在土壤中的存活率。当 PGPR 作为植物营养和富集源, 可以补充或重建土壤、植物根系和存在的微生物之间的营养循环时, 它们可以归类为生物肥料。这里的问题是使用的“活”生物肥料是否可以自我维持, 或者是否需要不断地重新施用于土壤, 以及过度使用是否会破坏土壤中微生物的相互作用。

#### 结论:

植物和植物微生物组之间的关系是古老的, 是长期共同进化的结果。进化是务实的、随机的和无情的, 我们应该期待发现许多额外的、有时是令人惊讶的关系, 这些关系有利于作物, 因此也有利于全球粮食生产。很明显, 植物微生物组的成员在新的和更可持续的作物管

理实践方面提供了巨大的潜力,然而,我们也清楚地了解这种潜力的一小部分,还有很多工作要做。一开始最容易开发的领域可能是单个菌株或具有少量成员和/或它们产生的信号化合物的联合体。这些可能集中在刺激植物生长上,特别是在不利条件下,如高温和干旱胁迫,随着气候变化的进展,这种情况变得越来越普遍。

考虑到 PGPR 在生物施肥、生物防治和生物修复方面的好影响,所有这些都对作物生产力和生态系统功能产生积极影响,应鼓励其在农业中的实施。希望通过改进技术来开发成功的研究和开发,PGPR 的使用必将成为现实,并将有助于确保农业生态系统稳定性和生产力的关键过程,从而引导我们走向理想的农业系统。植物微生物组为农业效益提供了巨大的潜力,在全球粮食安全、农作物生产提供可持续性和使农业系统适应气候变化。我们需要确保以系统、彻底和广泛考虑的方式处理这一问题。

#### 参考文献:

- [1]Armada, E.; Portela, G.; Roldan, A.; Azcon, R. Combined use of beneficial soil microorganism and agrowaste residue to cope with plant water limitation under semiarid conditions. *Geoderma* 2014, 232, 640 – 648
- [2]Calvo, P.; Nelson, L.M.; Kloepper, J.W. Agricultural uses of plant biostimulants. *Plant Soil* 2014, 383, 3 – 41
- [3]Nakkeeran, S.; Fernando, W.G.D.; Siddiqui, Z.A. Plant growth promoting rhizobacteria formulations and its scope in commercialization for the management of pests and diseases. In *PGPR: Biocontrol and Biofertilization*; Siddiqui, Z.A., Ed.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2005; pp. 257 – 296
- [4]Hiltner L. 1904. Ueber neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiete der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Grünung und Brache. *Arb. Dtsch. Landwirtsch. Ges. Berl.* 98:59 – 78
- [5]De Weert S, Kuiper I, Kamilova F, Mulders IHM, Bloemberg GV, et al. 2007. The role of competitive root tip colonization in the biological control of tomato foot and root rot. In *Biological Control of Plant Diseases*, ed. SB Chincholkar, KGMukerji, pp. 103 – 22. New York/London/Oxford: Haworth
- [6]Lugtenberg BJJ, Dekkers LC, Bloemberg GV. 2001. Molecular determinants of rhizosphere colonization by *Pseudomonas*. *Annu. Rev. Phytopathol.* 39:461 – 90
- [7]Siddiqui A, Haas D, Heeb S. 2005. Extracellular protease of *Pseudomonas fluorescens* CHA0, a biocontrol factor with activity against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Appl. Environ. Microbiol.* 71:5646 – 49
- [8]Marschner H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. London: Academic. 2nd ed
- [9]Lugtenberg BJJ, Kravchenko LV, Simons M. 1999. Tomato seed and root exudate sugars: composition, utilization by *Pseudomonas* biocontrol strains and role in rhizosphere colonization. *Environ. Microbiol.* 1:439 – 46
- [10]Kamilova F, Validov S, Azarova T, Mulders I, Lugtenberg B. 2005. Enrichment for enhanced competitive plant root tip colonizers selects for a new class of biocontrol bacteria. *Environ. Microbiol.* 7:1809 – 17
- [11]Validov S. 2007. Biocontrol of tomato foot and root rot by *Pseudomonas* bacteria in stonewool. PhD thesis. Leiden Univ. <http://hdl.handle.net/1887/12480>
- [12]Weller DM. 1988. Biological control of soil borne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria. *Annu.Rev. Phytopathol.* 26:379 – 407
- [13]Kamilova F, Kravchenko LV, Shaposhnikov AI, Azarova T, Makarova N, Lugtenberg BJJ. 2006. Organic acids, sugars, and L-tryptophane in exudates of vegetables growing on stonewool and their effects on activities of rhizosphere bacteria. *Mol. Plant Microbe Interact.* 19:250 – 56
- [14]Kamilova F, Kravchenko LV, Shaposhnikov AI, Makarova N, Lugtenberg BJJ. 2006. Effects of the tomato pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* and of the biocontrol bacterium *Pseudomonas fluorescens* WCS365 on the composition of organic acids and sugars in tomato root exudate. *Mol. Plant Microbe Interact.* 19:1121 – 26
- [15]Lugtenberg BJJ, Kravchenko LV, Simons M. 1999. Tomato seed and root exudate sugars: composition, utilization by *Pseudomonas* biocontrol strains and role in rhizosphere colonization. *Environ. Microbiol.* 1:439 – 46
- [16]Phillips DA, Fox TC, King MD, Bhuvaneswari TV, Teuber LR. 2004. Microbial products trigger amino acid exudation from plant roots. *Plant Physiol.* 136:2887 – 94
- [17]Ahmad, F.; Ahmad, I.; Khan, M.S. Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiol. Res.* 2008, 163, 173 – 181
- [18]Burdman, S.; Jurkevitch, E.; Okon, Y. Recent advances in the use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in agriculture. In *Microbial Interactions in Agriculture and Forestry*; Subba Rao, N.S., Dommergues, Y.R., Eds.; Science Publishers: Enfield, NH, USA, 2000; pp. 229 – 250.
- [19]Weller, D.M.; Thomashow, L.S. Current challenges in introducing beneficial microorganisms into the rhizosphere. In *Molecular Ecology of Rhizosphere Microorganisms: Biotechnology and Release of GMOs*; O' Gara, F., Dowling,



D.N., Boesten, B., Eds.; VCH: New York, NY, USA, 1994; pp. 1 – 18.

[20]Kaymak, D.C. Potential of PGPR in agricultural innovations. In *Plant Growth and Health Promoting Bacteria*;

[21]Maheshwari, D.K., Ed.; Springer-Verlag: Berlin/Heidelberg, Germany, 2010.Saharan, B.S.; Nehra, V. Plant growth promoting rhizobacteria: A critical review. *Life Sci. Med. Res.* 2011, 21,1 – 30.

[22]hattacharyya, P.N.; Jha, D.K. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Emergence in agriculture. *Wood J. Microb. Biotechnol.* 2012, 28, 1327 – 1350.

[23]Kloepper, J.W.; Schroth, M.N. Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. In *Station de Pathologie, Proceedings of the 4th International Conference on Plant Pathogenic Bacteria*, Tours, France, 27 August – 2 September 1978; V é g é tale et Phyto-Bact é riologie, Ed.; pp. 879 – 882.

[24]Kloepper, J.W.; Leong, J.; Teintze, M.; Schroth, M.N. Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth promoting rhizobacteria. *Nature* 1980, 286, 885 – 886

[25]Son, J.S.; Sumayo, M.; Hwang, Y.J.; Kim, B.S.; Ghim, S.Y. Screening of plant growth promoting rhizobacteria as elicitor of systemic resistance against grey leaf spot diseases in pepper. *Appl. Soil Ecol.* 2014, 73, 1 – 8

[26]Gray, E.J.; Smith, D.L. Intracellular and extracellular PGPR: Commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes. *Soil Biol. Biochem.* 2005, 37, 395 – 412

[27]Egamberdieva, D.; Lugtenberg, B. Use of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria to Alleviate Salinity Stress in Plants. In *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*; Springer: New York, NY, USA, 2014; Volume 1, pp. 73 – 96

[28]Okon Y, Bloemberg GV, Lugtenberg BJJ. 1998. Biotechnology of biofertilization and phytostimulation In *Agricultural Biotechnology*, ed. A Altman, pp. 327 – 49. New York: Marcel Dekker

[29]Kloepper JW, Gutierrez-Estrada A, McInroy JA (2007) Photoperiod regulates elicitation of growth promotion but not induced resistance by plant growth-promoting rhizobacteria. *Can J Microbiol* 53(2):159 – 167

[30]Han J, Sun L, Dong X, Cai Z, Sun X, Yang H, Wang Y, Song W (2005) Characterization of a novel plant growth-promoting bacteria strain Delftia tsuruhatensis HR4 both as a diazotroph and a potential biocontrol agent against various plant pathogens. *Syst Appl Microbiol* 28(1):66 – 76

[31]Ahmad F, Ahmad I, Khan MS (2005) Indole acetic acid production by the indigenous isolates of *Azotobacter* and fluorescent *Pseudomonas* in the presence and absence of tryptophan. *Turk J Biol* 29:29 – 34

[32]Boiero L, Perrig D, Masciarelli O, Penna C, Cassan F, Luna V (2007) Phytohormone production by three strains of *Bradyrhizobium japonicum* and possible physiological and technological implications. *Appl Microbiol Biotechnol* 74:874 – 880. doi:10.1007/s00253-006-0731-9

[33]Ribaudo C, Krumholz E, Cassan F, Bottini R, Cantore M, Cura A (2006) *Azospirillum* sp. promotes root hair development in tomato plants through a mechanism that involves ethylene. *J Plant Growth Regul* 24:175 – 185. doi:10.1007/s00344-005-0128-5

[34]Werner T, Motyka V, Laucou V, Smets R, Onckelen HV, Schmulling T (2003) Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *Plant Cell* 15:2532 – 2550

[35]Zaied KA, El-Diasty ZM, El-Rhman MMA, El-Sanossy ASO (2009) Effect of horizontal DNA transfer between *Azotobacter* strains on protein patterns of *Azotobacter* transconjugants and biochemical traits in bioinoculated Okra (*Abelmoschus Esculentus*, L.). *Aust J Basic Appl Sci* 3(2):748 – 760

[36]McCully ME (2001) Niches for bacterial endophytes in crop plants: a plant biologist's view. *Aust J Plant Physiol* 28:983 – 990

[37]Dong Z, McCully ME, Canny MJ (1997) Does *Acetobacter diazotrophicus* live and move in the xylem of sugarcane stems? Anatomical and physiological data. *Ann Bot* 80:147 – 158

[38]James EK, Olivares FL, de Oliveira ALM, dos Reis FB, da Silva LG, Reis VM (2001) Further observations on the interaction between sugar cane and *Gluconacetobacter diazotrophicus* under laboratory and greenhouse conditions. *J Exp Bot* 52:747 – 760

[39]Vessey JK (2003) Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil* 255:571 – 586

[40]Griffiths BS, Ritz K, Ebbelwhite N, Dobson G (1999) Soil microbial community structure: Effects of substrate loading rates. *Soil Biol Biochem* 31:145 – 153. doi:10.1016/S0038-0717(98)00117-5