

耐旱菌研究热点变迁及其提高植物耐旱性的机制

王一腾, 钱怡雯, 刁琦, 骆晶晶, 季翠, 王依嘉, 姜雪婷, 何琳燕*

南京农业大学 生命科学学院 农业农村部农业环境微生物重点实验室, 江苏 南京 210095

王一腾, 钱怡雯, 刁琦, 骆晶晶, 季翠, 王依嘉, 姜雪婷, 何琳燕. 耐旱菌研究热点变迁及其提高植物耐旱性的机制[J]. 微生物学通报, 2024, 51(11): 4370-4382.

WANG Yiteng, QIAN Yiwen, DIAO Qi, LUO Jingjing, JI Cui, WANG Yijia, JIANG Xueting, HE Linyan. Drought-tolerant microorganisms: changes in research hotspots and mechanisms of improving plant drought tolerance[J]. Microbiology China, 2024, 51(11): 4370-4382.

摘要: 干旱是严重的非生物胁迫, 也是农业减产的重要原因之一。一些对植物生长有促进作用的环境友好型微生物手段亟待发现并应用。因此, 本文分析了 2003–2023 年间中国知网和 Web of Science 中与耐旱菌有关的 1 986 篇文献, 总结该领域近 20 年的研究热点和研究进展, 探讨耐旱菌的生物多样性及其协助植物抵御干旱胁迫的机制, 旨在为分离筛选耐旱菌和创制有效耐旱的菌植组合提供指导意见, 为应对全球干旱对农业和食品生产带来的挑战提供新的解决方案。

关键词: 干旱; 耐旱菌; 研究热点; 植物

Drought-tolerant microorganisms: changes in research hotspots and mechanisms of improving plant drought tolerance

WANG Yiteng, QIAN Yiwen, DIAO Qi, LUO Jingjing, JI Cui, WANG Yijia, JIANG Xueting, HE Linyan*

Key Laboratory of Agricultural and Environmental Microbiology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu, China

Abstract: Drought is a serious abiotic stress dramatically reducing crop yields, which urgently necessitates the development and application of environmentally friendly biological methods capable of promoting plant growth. We retrieved 1 986 articles on drought-tolerant microorganisms from the CNKI

资助项目: 南京农业大学大学生创新训练项目(202310307099Z); 国家自然科学基金(41977199)

This work was supported by the College Student Innovation Training Program of Nanjing Agricultural University (202310307099Z) and the National Natural Science Foundation of China (41977199).

*Corresponding author. E-mail: helinyan7012@sina.com

Received: 2024-02-26; Accepted: 2024-05-12; Published online: 2024-08-23

and the Web of Science that were published during 2003–2023. By reviewing these articles, we summarized the research hotspots and progress in this field and discussed the biodiversity of drought-tolerant microorganisms and the mechanisms of these microorganisms in protecting plants from drought stress. This review aims to provide guidance for the isolation and screening of drought-tolerant microorganisms and the creation of effective microorganism-plant combinations in response to drought and offers new solutions for the challenges posed by global drought to agriculture and food production.

Keywords: drought; drought-tolerant microorganisms; research hotspots; plant

干旱是世界上最具破坏性的自然灾害之一，常常给农业、生态系统和人类社会造成严重损失。我国是世界上主要的干旱国家之一，干旱区的面积约为 280 万 km²，半干旱和半湿润易旱区的面积约为 213 万 km²，其总面积约占全国面积的一半以上^[1]。在全球气候变暖的背景下，干旱可能会趋向严重化和广泛化。对大多数的农作物来说，干旱会对其生长发育产生不利影响，是农作物减产的主要问题之一。

人们采取多种措施来缓解干旱对农业的影响，包括开发滴灌、喷灌等农业技术，筛选耐旱作物品种等。其中，微生物这种经济节约的手段为人们提供了另一种思路。耐旱菌是指那些能够在缺乏水分的环境中生存和繁殖的微生物，在实验室条件下表现为可以在含一定浓度聚乙二醇的培养基中生长。这些微生物具有一系列适应性特征，使它们能够在极端干燥条件下维持生命活动。耐旱菌包括细菌、真菌和古细菌等，它们的耐旱机制可能涉及调节细胞内渗透压、增强细胞壁的保护能力、产生特殊的保护蛋白质或脂类物质以减少水分流失等策略。这些微生物在生态系统中发挥着重要作用，如帮助植物吸收水分和营养、促进土壤形成或修复，以及在极端环境中维持地球化学循环。通过对耐旱菌的研究可以揭示微生物提高作物耐旱性的机制，帮助提高作物的适应性和产量稳定性。此外，耐旱菌对土壤系统保护和生态环境

修复也都有着重要意义。这些特点使耐旱菌可以成为全球气候变化带来的干旱问题的对策。

1 国内外耐旱菌研究热点

1.1 国内耐旱菌研究热点的变迁

在 2003–2023 年国内发表了 1 986 篇耐旱菌相关文献，将这 20 年划分为 4 个五年期，每个五年期的耐旱菌发文量依次占总耐旱菌发文量的 8.8%、18.1%、30.0%和 43.2%，不难看出，近 20 年来国内研究者对耐旱菌的关注度持续上升。进一步统计每个五年期中出现频次排名前 7 位的关键词，包括丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)、干旱胁迫、脱落酸(abscisic acid, ABA)、根瘤菌(*Rhizobium*)、内生真菌等。表 1 统计了上述 4 个五年期的国内研究热点。

1.2 国外耐旱菌研究热点的变迁

在 2003–2023 年国际上发表了 2 916 篇耐旱菌相关文献，同样将这 20 年划分为 4 个五年期，每个五年期的耐旱菌发文量依次占总耐旱菌发文量的 3.2%、9.6%、24.9%和 62.2%，显然近 20 年国际研究者对于耐旱菌的关注度同样逐年上升。进一步统计每个五年期中出现频次排名前 7 位的关键词，主要有 tolerance、drought stress、plant growth-promoting rhizobacteria、*Arabidopsis* 和 arbuscular mycorrhizal 等。表 2 统计了上述 4 个五年期耐旱菌的国际研究热点。

表 1 2003–2023 年国内耐旱菌研究热点

Table 1 Domestic research hotspots of drought-tolerant microorganisms from 2003 to 2023

排序 Rank	2003–2007 年 2003 to 2007		2008–2012 年 2008 to 2012		2013–2017 年 2013 to 2017		2018–2023 年 2018 to 2023	
	关键词 Keyword	频次 Frequency	关键词 Keyword	频次 Frequency	关键词 Keyword	频次 Frequency	关键词 Keyword	频次 Frequency
1	抗旱性 Drought resistance	22	干旱胁迫 Drought stress	60	干旱胁迫 Drought stress	155	干旱胁迫 Drought stress	228
2	根瘤菌 <i>Rhizobium</i>	21	抗旱性 Drought resistance	47	丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	125	丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	149
3	干旱胁迫 Drought stress	19	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	25	抗旱性 Drought resistance	73	土壤微生物群落 Soil microbial communities	133
4	水分胁迫 Water stress	17	水分胁迫 Water stress	24	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	35	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	78
5	丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	10	丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	18	水分胁迫 Water stress	32	宿主植物 Host plant	74
6	AM 真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	6	根瘤菌 <i>Rhizobium</i>	14	野生型 Wild-type	30	抗旱性 Drought resistance	57
7	春小麦 Spring wheat	5	ABA Abscisic acid	8	ABA Abscisic acid	15	内生真菌 Endophytic fungi	15

表 2 2003–2023 年耐旱菌国际研究热点

Table 2 International research hotspots of drought-tolerant microorganisms from 2003 to 2023

排序 Rank	2003–2007 年 2003 to 2007		2008–2012 年 2008 to 2012		2013–2017 年 2013 to 2017		2018–2023 年 2018 to 2023	
	关键词 Keyword	频次 Frequency	关键词 Keyword	频次 Frequency	关键词 Keyword	频次 Frequency	关键词 Keyword	频次 Frequency
1	Tolerance	41	<i>Arabidopsis</i>	94	Drought stress	457	Plant growth promoting rhizobacteria	278
2	<i>Arabidopsis</i>	28	Climate change	52	Resistance to drought	289	Arbuscular mycorrhizal	259
3	ABA	17	ABA	42	Arbuscular mycorrhizal	107	Rice	151
4	Mycorrhizal	12	Maize	27	Phytohormones	36	Root microbiome	129
5	Yeast	10	Arbuscular mycorrhizal	19	ACC deaminase	31	ACC deaminase	114
6	Arbuscular mycorrhizal	7	Endophytic fungi	11	Rhizobacteria	26	Plant-microbe interaction	88
7	Rice	6	Soybean	9	Litter decomposition	22	Microbial community assembly	41

1.3 耐旱菌种类

图 1 为基于目前研究者们已经分离得到并用于耐旱研究的部分细菌的 16S rRNA 基因序列构建的系统发育树。系统发育树中包含了许多细菌门及一些未培养出来的细菌克隆。包括变形菌门(*Proteobacteria*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)和放线菌门(*Actinobacteria*)等。这些显示了耐旱菌的遗传多样性。这些门中包括了多个科, 假单胞菌科 (*Pseudomonadaceae*) 和芽孢杆菌科 (*Bacillaceae*) 数量最多。这两类细菌被认为有较好的耐旱潜力: 假单胞菌有很高的代谢多样性, 多数有形成生物膜的能力, 使得它们有很好的环境适应性和抗逆性; 芽孢杆菌是广泛存在于土壤中的革兰氏阳性细菌, 能够产生抗逆孢子, 所以在极端环境下具有很好的生存能力。目前大多数耐旱菌研究都集中在芽孢杆菌和假单胞菌上^[2]。

1.3.1 丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)

由表 1、表 2 可知, AMF 出现的频率激增。AMF 是一类重要的土壤微生物, 能与约 90% 的陆生高等植物形成互惠共生体, 这种共生关系对植物的生长和健康具有多方面的积极作用^[3]。岳海等^[4]通过对澳大利亚坚果 (*Macadamia ternifolia* F.) 幼苗进行水分胁迫试验(土壤含水量为 9%–10%), 发现接种摩西球囊霉后植物体内脯氨酸含量有明显提升, 并且澳大利亚坚果幼苗的根系以及排根分泌的脯氨酸含量也均有明显提高。国外研究者对 AMF 的关注度也逐渐上升。Romero-Munar 等^[5]的研究表明, AMF 能降低植物叶片中丙二醛含量而升高脯氨酸含量, 从而减少植株水分代谢, 提高植物在干旱环境下的生长潜力; AMF 还可降低根部细胞色素氧化酶含量从而减弱根系呼吸作用, 有利于植物在板结土壤中生长。作为天然的生物肥料, 使用 AMF 作为促进植物生长的手段更加环保,

较使用化学肥料和农药更有利于构建可持续的农业生态系统。

1.3.2 根瘤菌

2003–2017 年, 国内研究人员对于耐旱菌的研究集中在根瘤菌。根瘤菌可与豆科植物共生, 提高植物氮吸收, 增强耐旱性。Liu 等^[6]研究表明, 接种根瘤菌可提高豆科植物黄芪 (*Astragalus sinicus* L.) 的耐旱性, 这种改善与固氮作用和氨同化作用的增强有关。生物固氮对于促进干旱条件下豆科植物生长有着重要意义, 但对非豆科植物的直接促进作用有限。随着耐旱菌研究的深入, 耐旱菌菌种不断丰富, 其可以作用的植物种类逐渐增多, 根瘤菌在耐旱菌研究领域受到的关注有些下降。

目前, 随着微生物组的概念不断发展, 根瘤菌的研究仍具有重要的科学价值和应用前景。“微生物组”概念强调多种微生物在生态系统的协同作用。在这个体系中, 根瘤菌虽然在非豆科植物上的直接促进作用有限, 但可以通过改善土壤环境、增加土壤肥力等间接方式帮助植物应对干旱逆境^[7]。探索如何设计和管理微生物组合, 优化根瘤菌功能, 使其在耐旱性方面对更广泛的植物产生积极影响是一个极具潜力的研究方向。已经有研究表明, 利用根瘤菌构建微生物组合, 可以显著促进马铃薯耐旱, 微生物组合的促进效果比使用单一菌株更优^[8]。

1.3.3 植物根际促生细菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)

在第 4 个五年期中, 在耐旱菌领域研究 PGPR 的频次激增, 直接跃升为第一, 相比之下, 国内研究者对于这一概念的研究频次较低, 并未跻身前七。

PGPR 是定殖于根际环境中促进植物生长发育的功能性细菌, 包括假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、固氮菌属 (*Azotobacter*)、芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、

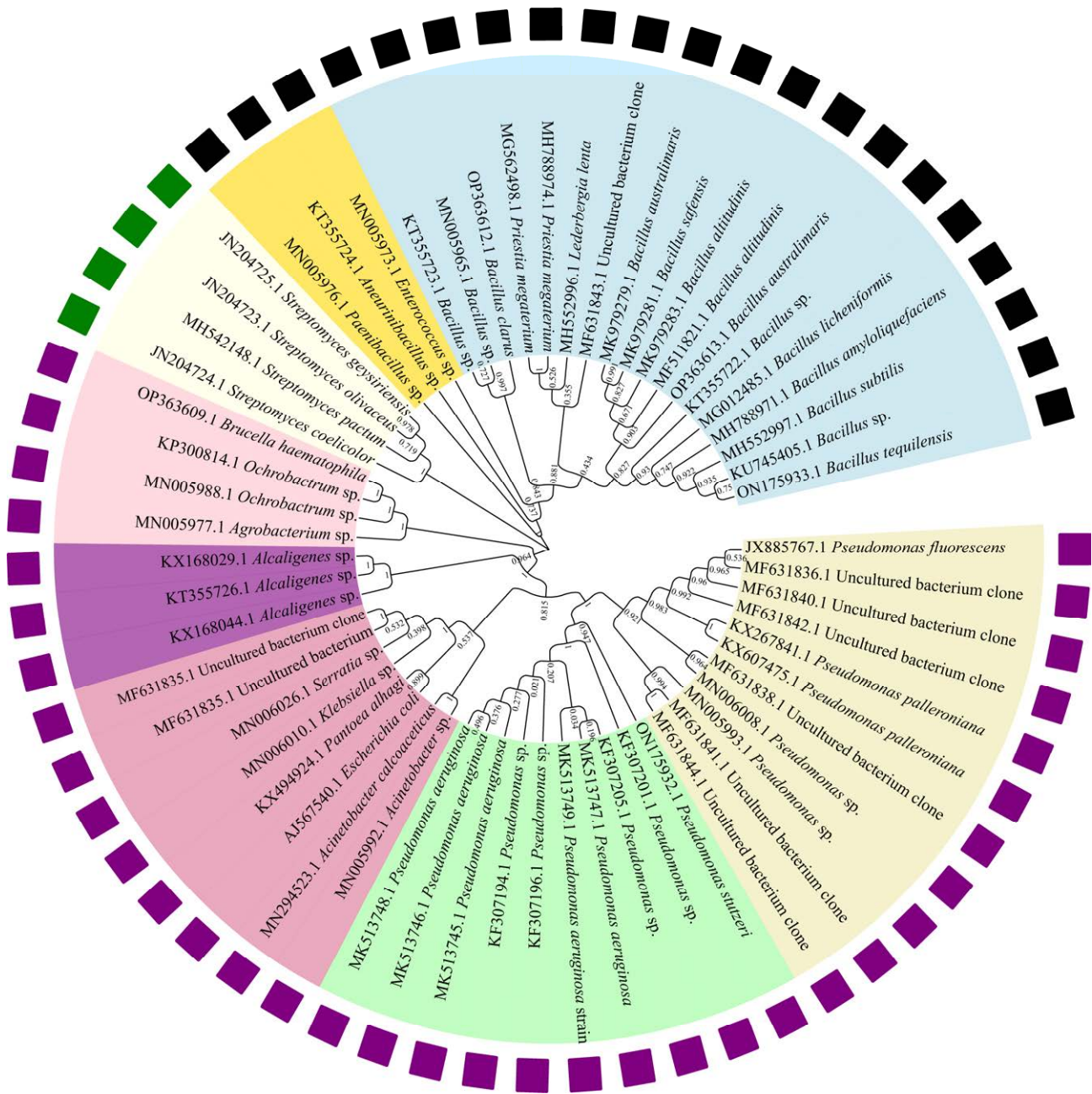


图 1 部分被分离出的耐旱菌组成的进化树 不同颜色的方框代表不同门；发育树内部不同颜色分支代表不同科的耐旱菌种；分支点上数字代表支持值，支持值通过自展法计算得出，“1”代表在重复的自展分析中，约 100%的情况下该分支被保留

Figure 1 Phylogenetic tree of some drought-tolerant microorganisms that have been isolated. Different colored box represent different phyla; Different colored branches within the phylogenetic tree indicate drought-tolerant bacterial species from different families; The numbers at the branching points represent support values, which are calculated using the bootstrap method, with “1” indicating that the branch is retained in approximately 100% of the bootstrap replicates.

沙雷氏菌属(*Serratia*)、克雷伯氏菌属(*Klebsiella*)等。PGPR 能直接或间接地帮助植物抵御干旱胁迫。Santander 等^[9]给莴苣接种 2 种芽孢杆菌(*B. ginsengihumi* 和 *B. atropaeus*), 显著提高莴苣中吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)的产生, 改善了莴苣生长中氮和水分吸收, 增强其水分胁迫耐受性。刘方春等^[10]在探究干旱胁迫下接种 PGPR 对核桃苗的影响时, 发现 PGPR 可以在干旱胁迫下显著提高核桃苗的株高和茎粗, 减少叶片活性氧(reactive oxygen species, ROS)积累和膜脂过氧化产物的氧化程度, 提高抗氧化酶活性, 缓解干旱胁迫。邓琳等^[11]从砒砂岩土壤和苜蓿中筛选出的产生 IAA、铁载体和生物膜的芽孢杆菌 P75 对苜蓿和黑麦草均有促生作用。

PGPR 这一概念的提出与风靡意味着人们对于细菌和植物生长整体性的认识更为深入, 不再将两者作为两个割裂的部分来看待, 为日后干旱胁迫领域的研究打开了新的思路, 这与国内热点中的“根瘤菌”“宿主植物”等概念的内涵是统一的。同时, PGPR 也对作物生产力和生态系统功能有着积极的影响, 是植物天然的根际共生体, 它能在维持原有生态环境的条件下产生促进植物生长的“附加效益”, 对维持生态系统平衡有着重要意义, 值得在农业中被鼓励使用。表 3 为 PGPR 的种类及作用机制多样性。

1.3.4 土壤微生物群落和根际微生物组

土壤微生物群落, 包括细菌、真菌等, 不仅在物质循环和生化过程中发挥作用, 而且是土壤健康和生态系统稳定的基石。通过生产酶和其他代谢产物, 这些微生物参与分解有机质, 改善土壤结构, 增加养分的生物可用性, 并通过生物固氮等过程直接增强土壤肥力^[23]。随着微生物学、生态学和土壤科学领域的研究不断深入, 科学界对土壤微生物的研究已经从单一(或一些)菌株转变为探索整个微生物群落的复合

功能。这也是土壤微生物群落一词在耐旱菌研究中出现频次逐渐升高的原因。土壤微生物群落在水分保持、养分循环和促进植物生长等方面的作用, 依赖于群落中不同成员的相互作用和协同效应。实际上, 群落中任何一个成员的变化, 无论是添加还是缺失都可能引发整个生态系统功能的显著变化^[24], 例如 Fedorec 等^[25]就曾设计一种由单一工程菌通过分泌细菌素来稳定的微生物群落。

植物根际微生物组的概念比 PGPR 更为复杂。这种复杂性不仅体现在组成种类上, 还包括其与植物的相互作用方式。PGPR 是促进植物生长的有益根际细菌, 而“根际微生物组”中除了有益微生物外还存在大量中性微生物和病原微生物。植物根际微生物组的动态变化与植物健康和产量密切相关, 实质上构成了植物的“第二基因组”, 对植物的适应性和生长性状有深远影响。有研究表明, 番茄品种 Hawaii 7996 招募黄杆菌使根际微生物组成发生改变, 从而获得对土传病原体青枯雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)的抗性^[26]。Chang 等^[27]研究发现, 菌株高地芽孢杆菌(*Bacillus altitudinis*) LZP02 通过重塑根际微生物组显著促进水稻生长。

“土壤微生物群落”和“根际微生物组”这两个概念的兴起, 依靠的是分子生物学技术和测序技术的进步。Hernández-Álvarez 等^[28]对来自潮湿和干旱地区具有显著性差异的南瓜根际土壤微生物群进行宏基因组测序, 发现干旱条件富集了蛋白质降解和折叠、氧化应激、相容溶质合成以及与渗透调节相关的离子泵的基因。Xu 等^[29]通过鸟枪法宏基因组测序和比较基因组学, 发现干旱条件下的高粱根际土壤中发生了放线菌的显著富集并揭示了铁转运和代谢相关基因的拷贝数在上述放线菌基因组中显著增加。

表3 PGPR的种类及作用机制多样性

Table 3 Diversity of types and mechanisms of PGPR

种类 Specie	来源 Source	作用机制 Mechanism
假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i>		
<i>P. fluorescens</i> ^[12]	根际	增加脯氨酸含量
<i>P. chlororaphis</i> subsp. <i>aurantiaca</i> ^[12]	Rhizosphere	Accumulating proline content
<i>P. aeruginosa</i> ^[13]	根际	应激渗透酶和抗氧化酶活性提高
	Rhizosphere	Increasing stress osmozyme and antioxidant enzyme activity
<i>P. migulae</i> ^[14]	内生, 根际	提高超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性
	Endophytic, rhizosphere	Improving SOD activity
伯克霍尔德氏菌属 <i>Burkholderia</i>		
<i>Burkholderia</i> sp. ^[15]	内生	提高可溶性蛋白含量
	Endophytic	Advancing soluble protein
芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>		
<i>Bacillus</i> sp. ^[16]	根际	解钾, 提高植物 K ⁺ 含量
	Rhizosphere	Dissolving potassium and increasing plant K ⁺ content
<i>B. thuringiensis</i> ^[17]	根际	产 IAA
	Rhizosphere	Producing IAA
<i>B. halotolerans</i> ^[18]	根际	产 IAA, 铁载体
	Rhizosphere	Producing IAA and siderophores
<i>B. amyloliquefaciens</i> ^[19]	根际	增加相对含水量、可溶性糖和 Fe ²⁺ 含量
	Rhizosphere	Increasing the relative water content, soluble sugar and Fe ²⁺ content
固氮菌属 <i>Azotobacter</i>		
<i>Azotobacter chroococcum</i> ^[20]	根际	提高过氧化氢酶(catalase, CAT)活性, 降低丙二醛含量
	Rhizosphere	Improving the activity of CAT, reducing malondialdehyde content
寡养单胞菌属 <i>Stenotrophomonas</i>		
<i>Stenotrophomonas maltophilia</i> ^[21]	根际	提高氧化物酶(peroxidase, POD)活性
	Rhizosphere	Enhancing POD activity
肠杆菌属 <i>Enterobacter</i>		
<i>Enterobacter</i> sp. ^[22]	根际	提高异戊二烯排放量
	Rhizosphere	Improving isoprene emissions

2 耐旱菌提高植物耐旱性的机理

调节植物激素、植物酶活性、植物细胞渗透压等是耐旱菌在生理水平上提高植物耐旱性的主要方式。除此之外, 调控特异性基因表达、合成干旱诱导蛋白等分子水平的调节方式也逐渐被揭示。目前国内外的耐旱菌研究方向正从植物生理水平转向分子水平。图 2 展示了耐旱

菌提高植物耐旱性的机理。

2.1 植物生理水平

2.1.1 调节植物激素

耐旱菌通过提高 IAA、赤霉素等植物激素水平, 促进植物生长, 提高植物耐旱性。已有研究表明, 在逆境条件下, 耐旱菌会提高植物中内源性 IAA 的含量, 从而改变根的结构, 增加侧根, 提高植物的水分和养分吸收效率^[30]。

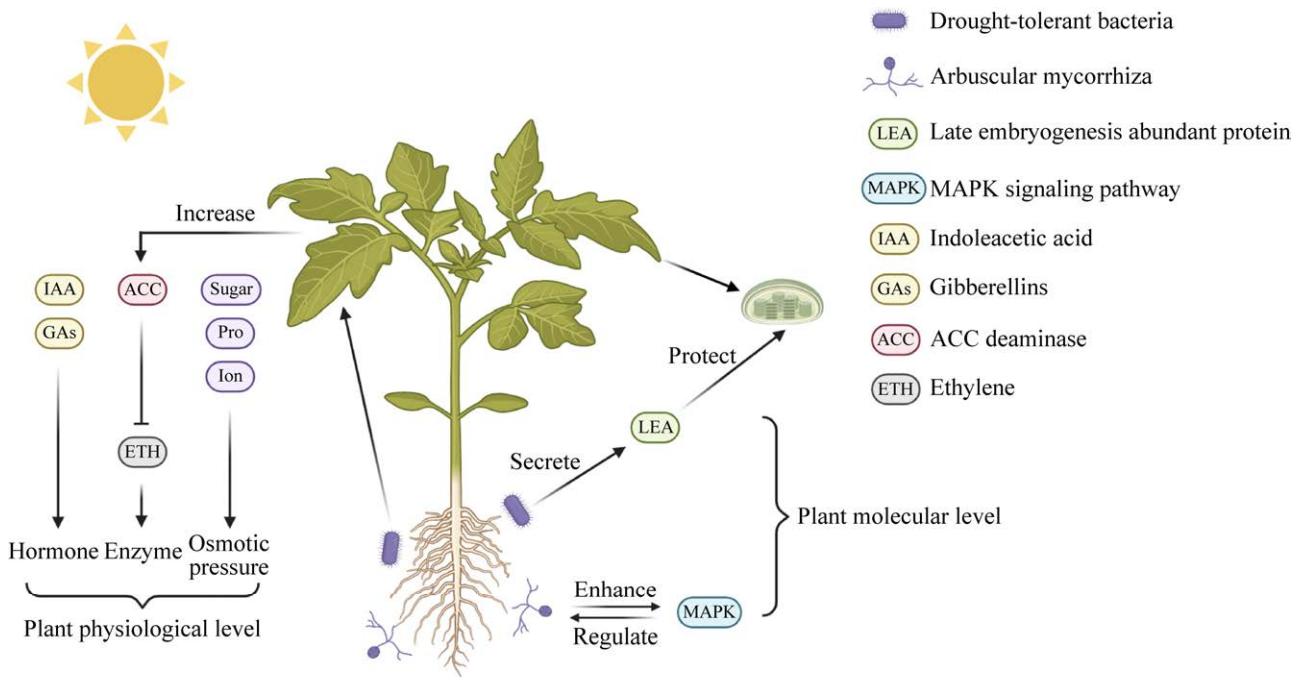


图 2 耐旱菌提高植物耐旱性的机理

Figure 2 Mechanism of drought-tolerant microorganisms improving drought tolerance of plants.

刘方春等^[31]在侧柏根际土壤中接种蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*), 在重度胁迫下植株赤霉素含量比对照组高 11.12%。

2.1.2 改变植物酶活性

正常情况下, 植物组织体内氧离子、含氧自由基、过氧化物(如 H_2O_2 、 ROO^-)等 ROS 处于稳态并且可以作为第二信使, 介导多种应答反应。干旱胁迫会诱导植物产生大量 ROS, 导致植物体 ROS 失调, 损害植物细胞膜而影响植物正常生理活动。耐旱菌可以提高植物的抗氧化酶如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性, 提高植物细胞清除活性氧自由基的能力, 从而缓解干旱胁迫^[14]。张妙玲^[19]在 2 个品种的紫花苜蓿上接种解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*), 可在干旱处理前期显著提高 SOD 酶活性, 分别是未接种的 1.25 倍

和 1.11 倍。接种铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)的绿豆植株抗坏血酸过氧化物酶含量比对照增加 23%^[13]。

植物在逆境中除了产生 ROS, 还会产生大量乙烯抑制自身生长。一些耐旱菌合成 ACC 脱氨酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase, ACCD)把乙烯的合成前体 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate, ACC)水解成氨和 α -丁酮酸, 从而降低植物体内乙烯水平, 起到促生效果^[32]。研究表明, ACCD 活性超过 20 nmol/(mg·h)的菌株可以在干旱胁迫下显著促进植物生长^[32]。在渗透胁迫条件下, 大量的 ACC 以根系分泌物的形式释放到根际土壤中, 被合成 ACCD 的 PGPR 作为氮和碳源利用^[33], 也促进了耐旱菌的生长。目前, ACCD 的高效产生已经被用作评估微生物在缓解各种胁迫(如干旱、洪水、寒冷以及昆虫和病原体攻

击)方面潜力的关键性状^[34]。

2.1.3 影响植物细胞渗透压

调节细胞渗透压是植物抵御干旱的重要生理机制,植物在较低渗透势下的渗透调节依赖于渗透保护剂如可溶性糖、脯氨酸、无机离子等的合成和积累。

耐旱菌可以增加植株可溶性糖含量,维持细胞渗透势。干旱胁迫下,Wang等^[35]将鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas* sp.)接种到玉米11 d后,玉米可溶性糖含量较对照增加了34%,玉米根鲜重和茎干重提高了61.3%和96.3%。干旱条件下耐旱菌可提高植物体脯氨酸含量,保护植物亚细胞结构,提高植物耐旱性。有研究表明接种链霉菌(*Streptomyces* spp.)^[36]和鹰嘴豆根瘤菌(*Mesorhizobium ciceri*)^[37]分别增加了番茄和鹰嘴豆中的脯氨酸含量。植物从外界吸收的无机离子主要包括 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等,耐旱菌可增加植物对无机离子的吸收,调节渗透压。张妙玲^[19]研究发现接种*Bacillus amyloliquefaciens*的植物地上部 K^+ 显著增加,是两个品种紫花苜蓿未接菌重度干旱处理组的2.73倍和2.25倍。

2.1.4 其他

植物能够吸收、传递和转化光能主要依赖于叶绿素。植物在受到干旱胁迫时,叶片中叶绿素的合成速度减缓,而叶片中已有的叶绿素的分解速度加快^[38],由此给植株带来严重损害。张敏等^[39]的研究表明,中重度干旱胁迫条件下,接种耐旱菌的红枣叶绿素含量平均值较对照增加了39.8%。这说明耐旱菌可以缓解干旱胁迫对植株叶绿素合成的抑制,促进光合作用,提高植物耐旱性。

除了作用于植物本身以外,一些微生物可以改善土壤条件,给干旱情况下的植物提供更好的生长环境。邓雪婷等^[40]研究发现,相较于添加生

物炭基质,筛选出的耐盐碱聚谷氨酸产生菌可以显著减少砒砂岩土壤渗水率2.74%–3.63%,显著提高土壤保水率约2.2%,这给提高植物耐旱提供了一个新的思路。

2.2 植物分子水平

2.2.1 调控特异性基因表达

丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)信号通路是真核生物中进化高度保守的信号模块,在非生物胁迫应答中具有重要作用。Wang等^[41]发现在重度干旱胁迫下,AMF的HOG1-MAPK级联途径中的*RiSte11*、*RiPbs2*、*RiHog1*基因表达水平显著升高,在丛枝发育过程中具有重要作用。Fan等^[42]进一步利用宿主诱导基因沉默(host-induced gene silencing, HIGS)和病毒诱导基因沉默(virus-induced gene silencing, VIGS)技术,发现AMF转录激活子*RiMsn2*能与*RiHog1*直接相互作用,调控丛枝菌根的形成,从而增强植物耐旱性。

2.2.2 合成干旱诱导蛋白

胚胎发育晚期丰富(late embryogenesis abundant, LEA)蛋白是一类逆境胁迫响应蛋白,能够参与保护大分子和细胞结构,增强植物对非生物胁迫的耐受性。Lü等^[43]发现,定位于紫花苜蓿叶绿体的LEA group 3蛋白MsLEA1能在干旱胁迫下以分子伴侣的形式维持叶绿体结构和功能的稳定,维持光合能力,降低气孔开度,显著增强苜蓿的耐旱能力。Yang等^[44]发现在干旱条件下,大豆诱导产生的GmDi19-5蛋白可通过脱落酸依赖途径负向调控大豆对干旱和盐胁迫的反应。

3 展望

当前和未来一段时间内,耐旱菌的研究仍将是缓解全球干旱问题、提高农业生产力和可

持续性的重要科学领域。面对日益严峻的气候变化和农业生产挑战，耐旱菌的研究方向将会继续向以下几个方面深入。

3.1 耐旱菌的多样性、生态位拓展及可持续利用

目前耐旱菌已初步展示其种群的丰富性，未来研究将深入挖掘更多未知耐旱菌，并研究其功能多样性。从自然环境中筛选出更多种类的耐旱菌不仅需要依靠先进的微生物学技术，还应开发和优化筛选方法，以发现更多具有独特耐旱机制的微生物种类。研究者可采用宏基因组学、转录组学等探索不同生态环境下耐旱菌种群的动态变化，借助生物信息学工具对大数据进行整合分析，评估它们对农业生态系统的影响。随着耐旱菌研究的深入，发现、管理并有效利用新的耐旱菌种将变得更加重要。通过建立种质库对耐旱菌资源进行保护与管理，保护生物多样性的同时，推动耐旱菌资源的可持续利用。

3.2 耐旱菌与植物互作机制的深入研究

耐旱菌如何影响植物的生长以及植物如何响应耐旱菌的存在，将会是未来研究的重点。目前已知 PGPR 等微生物能通过改变植物的生长调节因子、调整植物根系结构等方式，产生更多 ROS 清除剂、抗氧化物、亲水胞外多糖等，提升植物的耐旱水平，提高植物的产量和质量。这些微生物与作物的互作分子机制可以通过多组学技术，如转录组学、蛋白质组学等进行深入探索，建立耐旱菌与植物互作的模型，揭示促进植物耐旱性的关键信号路径。

3.3 根际微生物组在植物耐旱性中的功能解析

单一促生菌的作用有限，对微生物组的研究和应用已然是一种趋势。根际微生物组对植物耐旱性的影响日益受到关注。未来研究应综

合利用宏基因组学、宏转录组学等方法，深入研究根际微生物组成的动态变化对植物耐旱性的影响，探索通过调控根际微生物组优化农业生产的策略，构建高效、稳定甚至多效的复合微生物组。研究人员还可以结合计算机技术，使用计算机模拟微生物组调控实验，开发计算机模拟+实验验证的研究模式。

3.4 耐旱菌在农业生产中的试验

基于耐旱菌提高植物耐旱性的研究，未来需要开展更多田间试验，验证耐旱菌在不同气候条件、不同土壤类型以及不同作物上的应用效果，并探索耐旱菌的最佳施用方式，从而促进耐旱菌技术在农业生产中的广泛应用。

总而言之，未来的耐旱菌研究会围绕其生物多样性、互作机制、生态功能及应用潜力，综合运用现代分子生物学、生态学和信息技术，推动耐旱菌研究向纵深发展，为应对全球变暖和农业可持续发展贡献力量。

REFERENCES

- [1] 徐海量, 苑堃焯, 徐俏. 干旱区生态修复的实践: 以古尔班通古特沙漠为例[J]. 科学, 2020, 72(6): 14-18, 4. XU HL, YUAN KY, XU Q. Ecological remediation of arid area: the case of Gurbantunggut Desert, Xinjiang[J]. Science, 2020, 72(6): 14-18, 4 (in Chinese).
- [2] CHUKWUNEME CF, BABALOLA OO, KUTU FR, OJUEDERIE OB. Characterization of actinomycetes isolates for plant growth promoting traits and their effects on drought tolerance in maize[J]. Journal of Plant Interactions, 2020, 15(1): 93-105.
- [3] 阮仕琴, 陶刚, 娄璇, 赵兴丽. 丛枝菌根真菌生态功能及其与共生植物互作机理[J]. 中国土壤与肥料, 2022(5): 237-244. RUAN SQ, TAO G, LOU X, ZHAO XL. The ecological functions of arbuscular mycorrhizal fungi and their interaction mechanisms with the symbiotic plants[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2022(5): 237-244 (in Chinese).
- [4] 岳海, 何双凌, 耿建建, 陶亮, 倪书邦, 贺熙勇. 丛枝菌根真菌对澳洲坚果幼苗耐旱性的影响[J]. 西部

- 林业科学, 2020, 49(2): 30-35, 42.
- YUE H, HE SL, GENG JJ, TAO L, NI SB, HE XY. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the drought tolerance of *Macadamia ternifolia* seedling[J]. Journal of West China Forestry Science, 2020, 49(2): 30-35, 42 (in Chinese).
- [5] ROMERO-MUNAR A, DEL-SAZ NF, RIBAS-CARBÓ M, FLEXAS J, BARAZA E, FLOREZ-SARASA I, FERNIE AR, GULÍAS J. Arbuscular mycorrhizal symbiosis with *Arundo donax* decreases root respiration and increases both photosynthesis and plant biomass accumulation[J]. Plant, Cell & Environment, 2017, 40(7): 1115-1126.
- [6] LIU YJ, GUO ZF, SHI HF. *Rhizobium* symbiosis leads to increased drought tolerance in Chinese milk vetch (*Astragalus sinicus* L.)[J]. Agronomy, 2022, 12(3): 725.
- [7] HAYAT R, ALI S, AMARA U, KHALID R, AHMED I. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review[J]. Annals of Microbiology, 2010, 60(4): 579-598.
- [8] AL MAMUN A, NEUMANN G, MORADTALAB N, AHMED A, DUPUIS B, DARBON G, NAWAZ F, DECLERCK S, MAI K, VOGT W, LUDEWIG U, WEINMANN M. Microbial consortia versus single-strain inoculants as drought stress protectants in potato affected by the form of N supply[J]. Horticulturae, 2024, 10(1): 102.
- [9] SANTANDER C, GONZÁLEZ F, PÉREZ U, RUIZ A, AROCA R, SANTOS C, CORNEJO P, VIDAL G. Enhancing water status and nutrient uptake in drought-stressed lettuce plants (*Lactuca sativa* L.) via inoculation with different *Bacillus* spp. isolated from the Atacama Desert[J]. Plants, 2024, 13(2): 158.
- [10] 刘方春, 马海林, 刘丙花, 井大炜, 彭琳, 刘幸红, 杜振宇. 持续干旱下接种 PGPR 对核桃苗抗氧化系统的影响[J]. 西北林学院学报, 2023, 38(5): 73-78.
- LIU FC, MA HL, LIU BH, JING DW, PENG L, LIU XH, DU ZY. Effects of PGPR on the antioxidant system in the leaves of *Juglans regia* seedlings under continuous drought stress[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2023, 38(5): 73-78 (in Chinese).
- [11] 邓琳, 王涛, 殷涂童, 何琳燕, 杨才千, 梁止水. 砒砂岩中植物促生芽孢杆菌的筛选及其对土壤的改良作用[J]. 水土保持通报, 2019, 39(5): 211-217.
- DENG L, WANG T, YIN TT, HE LY, YANG CQ, LIANG ZS. Isolation of plant growth promoting *Bacillus* spp. and their impact on feldspathic sandstone soil characteristics[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2019, 39(5): 211-217 (in Chinese).
- [12] 陈可. 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[D]. 衡阳: 南华大学硕士学位论文, 2018.
- CHEN K. Effects of two plant growth promoting rhizobacteria on drought resistance and uranium bioaccumulation abilities by *Macleaya cordata*[D]. Hengyang: Master's Thesis of University of South China, 2018 (in Chinese).
- [13] UZMA M, IQBAL A, HASNAIN S. Drought tolerance induction and growth promotion by indole acetic acid producing *Pseudomonas aeruginosa* in *Vigna radiata*[J]. PLoS One, 2022, 17(2): e0262932.
- [14] 张慧. 合成菌群对黄芪生长及抗旱能力的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2021.
- ZHANG H. Effect of bacterial synthetic community on the growth and drought resistance of *Astragalus*[D]. Yangling: Master's Thesis of Northwest A&F University, 2021 (in Chinese).
- [15] 陈建桦, 曹科鑫, 张凤媛, 韦小兰, 黄荣韶, 李良波. 越南槐内生细菌 B29 缓解宿主干旱胁迫的作用及生理响应研究[J]. 中药材, 2021, 44(9): 2040-2044.
- CHEN JH, CAO KX, ZHANG FY, WEI XL, HUANG RS, LI LB. Effects of endophytic bacteria B29 from *Sophora tonkinensis* on mitigation of drought-stress in hosts and its physiological response[J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 2021, 44(9): 2040-2044 (in Chinese).
- [16] 陈腊, 李可可, 米国华, 胡栋, 隋新华, 陈文新. 解钾促生菌的筛选鉴定及对东北黑土区玉米的促生效应[J]. 微生物学通报, 2021, 48(5): 1560-1570.
- CHEN L, LI KK, MI GH, HU D, SUI XH, CHEN WX. Screening and identification of potassium-solubilizing bacteria and their promoting effects on maize in black soil of Northeast China[J]. Microbiology China, 2021, 48(5): 1560-1570 (in Chinese).
- [17] 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.
- [18] 殷涂童. 产多糖芽孢杆菌协同黏土矿物阻控蔬菜吸收镉的效果及机制研究[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2020.
- YIN TT. Synergistic effects of polysaccharide-producing *Bacillus* and clay minerals in reducing cadmium uptake in vegetables and the mechanism

- involved[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2020 (in Chinese).
- [19] 张妙玲. 解淀粉芽孢杆菌对干旱胁迫下紫花苜蓿的促生作用及机理初探[D]. 太谷: 山西农业大学硕士学位论文, 2022.
- ZHANG ML. Growth promoting effect and mechanism of *Bacillus amyloplitica* on alfalfa under droughtstress[D]. Taigu: Master's Thesis of Shanxi Agricultural University, 2022 (in Chinese).
- [20] 葛红莲, 刘中华, 张福丽. 褐球固氮菌对干旱胁迫下小麦幼苗生长的影响[J]. 周口师范学院学报, 2022, 39(5): 60-64.
- GE HL, LIU ZH, ZHANG FL. Effects of *Azotobacter chroococcum* on seedling growth of wheat under drought stress[J]. Journal of Zhoukou Normal University, 2022, 39(5): 60-64 (in Chinese).
- [21] SINGH RP, JHA PN. The PGPR *Stenotrophomonas maltophilia* SBP-9 augments resistance against biotic and abiotic stress in wheat plants[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 1945.
- [22] SALEEM AR, BRUNETTI C, KHALID A, DELLA ROCCA G, RAIIO A, EMILIANI G, de CARLO A, MAHMOOD T, CENTRITTO M. Drought response of *Mucuna pruriens* (L.) DC. inoculated with ACC deaminase and IAA producing rhizobacteria[J]. PLoS One, 2018, 13(2): e0191218.
- [23] NELSON AG, SPANER D. Cropping systems management, soil microbial communities, and soil biological fertility[M]//Genetic Engineering, Biofertilisation, Soil Quality and Organic Farming. Dordrecht: Springer, 2010: 217-242.
- [24] CARLSTRÖM CI, FIELD CM, BORTFELD-MILLER M, MÜLLER B, SUNAGAWA S, VORHOLT JA. Synthetic microbiota reveal priority effects and keystone strains in the *Arabidopsis* phyllosphere[J]. Nature Ecology & Evolution, 2019, 3: 1445-1454.
- [25] FEDOREC AJH, KARKARIA BD, SULU M, BARNES CP. Single strain control of microbial consortia[J]. Nature Communications, 2021, 12: 1977.
- [26] KWAK MJ, KONG HG, CHOI K, KWON SK, SONG JY, LEE J, LEE PA, CHOI SY, SEO M, LEE HJ, JUNG EJ, PARK H, ROY N, KIM H, LEE MM, RUBIN EM, LEE SW, KIM JF. Rhizosphere microbiome structure alters to enable wilt resistance in tomato[J]. Nature Biotechnology, 2018, 36: 1100-1109.
- [27] CHANG WN, CHEN WJ, HU YL, WANG ZG. *Bacillus altitudinis* LZP02 improves rice growth by reshaping the rhizosphere microbiome[J]. Plant and Soil, 2024, 498(1): 279-294.
- [28] HERNÁNDEZ-ÁLVAREZ C, GARCÍA-OLIVA F, CRUZ-ORTEGA R, ROMERO MF, BARAJAS HR, PIÑERO D, ALCARAZ LD. Squash root microbiome transplants and metagenomic inspection for *in situ* arid adaptations[J]. The Science of the Total Environment, 2022, 805: 150136.
- [29] XU L, DONG ZB, CHINIQUY D, PIERROZ G, DENG SW, GAO C, DIAMOND S, SIMMONS T, WIPF HML, CADDELL D, VAROQUAUX N, MADERA MA, HUTMACHER R, DEUTSCHBAUER A, DAHLBERG JA, GUERINOT ML, PURDOM E, BANFIELD JF, TAYLOR JW, LEMAUX PG, COLEMAN-DERR D. Genome-resolved metagenomics reveals role of iron metabolism in drought-induced rhizosphere microbiome dynamics[J]. Nature Communications, 2021, 12: 3209.
- [30] JOCHUM MD, McWILLIAMS KL, BORREGO EJ, KOLOMIETS MV, NIU GH, PIERSON EA, JO YK. Bioprospecting plant growth-promoting rhizobacteria that mitigate drought stress in grasses[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 2106.
- [31] 刘方春, 邢尚军, 马海林, 杜振宇, 马丙尧. 干旱胁迫下植物根际促生细菌对侧柏生长及生理生态特征的影响[J]. 林业科学, 2014, 50(6): 67-73.
- LIU FC, XING SJ, MA HL, DU ZY, MA BY. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on physio-ecological characteristics of *Platycladus orientalis* under drought stress[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2014, 50(6): 67-73 (in Chinese).
- [32] Orozco-Mosqueda MDC, GLICK BR, SANTOYO G. ACC deaminase in plant growth-promoting bacteria (PGPB): an efficient mechanism to counter salt stress in crops[J]. Microbiological Research, 2020, 235: 126439.
- [33] SINGH RP, MA Y, SHADAN A. Perspective of ACC-deaminase producing bacteria in stress agriculture[J]. Journal of Biotechnology, 2022, 352: 36-46.
- [34] PENROSE DM, GLICK BR. Levels of ACC and related compounds in exudate and extracts of canola seeds treated with ACC deaminase-containing plant growth-promoting bacteria[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2001, 47(4): 368-372.
- [35] WANG F, WEI YL, YAN TZ, WANG CC, CHAO YH, JIA MY, AN LZ, SHENG HM. *Sphingomonas* sp. Hbc-6 alters physiological metabolism and recruits beneficial rhizosphere bacteria to improve plant growth and drought tolerance[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1002772.

- [36] ABBASI S, SADEGHI A, SAFAIE N. *Streptomyces* alleviate drought stress in tomato plants and modulate the expression of transcription factors ERF1 and WRKY70 genes[J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 265: 109206.
- [37] ABDELA AA, BARKA GD, DEGEFU T. Co-inoculation effect of *Mesorhizobium ciceri* and *Pseudomonas fluorescens* on physiological and biochemical responses of Kabuli chickpea (*Cicer arietinum* L.) during drought stress[J]. *Plant Physiology Reports*, 2020, 25(2): 359-369.
- [38] 王晓雨, 王小平, 史文宇, 刘美艳, 马健, 郭云鹏, 宋瑞欣, 王清涛. 拔节期冬小麦光合特性、干物质积累和产量对干旱胁迫的响应[J]. *新疆农业科学*, 2023, 60(9): 2163-2172.
WANG XY, WANG XP, SHI WY, LIU MY, MA J, GUO YP, SONG RX, WANG QT. Responses of photosynthetic characteristics, dry matter accumulation and yield to drought stress in winter wheat at jointing stage[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2023, 60(9): 2163-2172 (in Chinese).
- [39] 张敏, 王迎, 杨琳, 郝汝倩, 白晓雄, 余旋. 干旱胁迫下 PGPR 对红枣植株生长及生理特性的影响[J]. *西南林业大学学报(自然科学)*, 2020, 40(5): 48-55.
ZHANG M, WANG Y, YANG L, HAO RQ, BAI XX, YU X. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on growth and physiological characteristics of *Zizyphus jujuba* seedlings under drought-stress[J]. *Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences)*, 2020, 40(5): 48-55 (in Chinese).
- [40] 邓雪婷, 薛冬, 刘君辉, 高蓉蓉, 邓琳, 何琳燕. 产聚谷氨酸耐盐碱芽孢杆菌的筛选及改良砒砂岩土壤的作用[J]. *中国土壤与肥料*, 2023(6): 225-231.
DENG XT, XUE D, LIU JH, GAO RR, DENG L, HE LY. Screening of polyglutamic acid producing and saline-alkali-tolerant *Bacillus* strains and the effect on improving Pisha sandstone soil[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2023(6): 225-231 (in Chinese).
- [41] WANG SJ, XIE XN, CHE XR, LAI WZ, REN Y, FAN XN, HU WT, TANG M, CHEN H. Host- and virus-induced gene silencing of HOG1-MAPK cascade genes in *Rhizophagus irregularis* inhibit arbuscule development and reduce resistance of plants to drought stress[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(4): 866-883.
- [42] FAN XN, XIE HY, HUANG XR, ZHANG SY, NIE YY, CHEN H, XIE XN, TANG M. A module centered on the transcription factor Msn2 from arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* regulates drought stress tolerance in the host plant[J]. *New Phytologist*, 2023, 240(4): 1497-1518.
- [43] LÜ AM, SU LT, FAN NN, WEN WW, WANG Z, ZHOU P, AN Y. Chloroplast-targeted late embryogenesis abundant 1 increases alfalfa tolerance to drought and aluminum[J]. *Plant Physiology*, 2023, 193(4): 2750-2767.
- [44] YANG YH, REN R, KARTHIKEYAN A, YIN JL, JIN TT, FANG F, CAI H, LIU MZ, WANG DG, ZHI HJ, LI K. The soybean GmPUB21-interacting protein GmDi19-5 responds to drought and salinity stresses via an ABA-dependent pathway[J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(4): 1152-1162.