

综 述 Reviews

干旱胁迫下的植物根系-微生物互作体系及其应用

庞志强^{1,2}, 余迪求^{1,*}¹中国科学院西双版纳热带植物园热带植物资源可持续利用重点实验室, 昆明650223²中国科学院大学生命科学学院, 北京100049

摘要: 在非生物胁迫中, 干旱胁迫被认为是限制植物生长的重要因素之一。多种植物能与微生物互作来提高其抗旱性和存活率, 从而引发了一系列科学问题: 植物与微生物互作时如何提升宿主植物的抗旱性? 该过程与植物生理学变化有何区别? 对未来农业的可持续发展有何帮助? 以往研究表明: 在土壤-植物根系-微生物交互网络中, 根系中的细菌能通过产生植物生长调节因子或改变植物的激素水平来促进植物根系发育及伸长, 诱导植物产生系统抗逆信号通路, 促进植物产生抗氧化物、活性氧清除剂、亲水胞外多糖, 从而提升植物的耐旱水平; 菌根真菌通过其菌丝直接帮助宿主植物吸收水分、营养, 还能调控宿主植物的水通道蛋白、干旱相关基因, 以促进植物在干旱胁迫下的代谢和生长。因此, 人们越来越意识到有益微生物群落在改善植物健康方面具应用潜力, 提出核心微生物、最小微生物、协助微生物等概念, 挖掘与植物高生产力相关的潜在有益细菌, 为农业生物肥料开发提供理论基础。该文关注根际促生菌、外生菌根真菌、丛枝菌根真菌、多菌种接种实验以及微生物调控植物干旱相关基因等方面研究进展, 论述根系微生物与植物互作的耐旱分子机制并整合了本研究技术路线, 旨在为可持续、低化学投入的应用农业提供新思路。

关键词: 可持续农业; 胁迫; 根际促生菌; 丛枝菌根; 活性氧; 干旱响应基因

干旱是世界范围内粮食安全和植物生产力的主要制约因素之一, 对农作物的生长、发育和农艺产量等产生不利影响(Rapparini等2014), 并导致土地退化(Lesk等2016)。联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)报道随着气候变化, 干旱的频率将会在本世纪末增加(Pachauri等2014)。干旱胁迫会引起植物产生负效应, 如离子胁迫和渗透胁迫引起植物的氧化胁迫导致对植株有害的活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生(Hameed等2014)。然而, 不同植物对干旱胁迫的敏感性和应激反应可能不同。植物对干旱的反应是复杂的, 包括叶枯萎、净光合速率降低、气孔导度、水分利用效率、相对含水量、总叶绿素含量、激素响应等变化(Pagano 2014), 以避免胁迫或增加耐受性。这些形态和生理适应对于某些植物是至关重要的, 但并非所有植物都有此响应。相反, 对干旱胁迫的细胞反应似乎在植物界相对保守(Ruiz-Lozano 2004)。

除了保护植物免受生物和非生物胁迫的内在系统外, 植物还可以与根际的一些微生物建立有益的联系(Toju等2018), 从而减轻干旱胁迫的损伤。这些微生物被称为植物微生物组, 代表植物的第二基因组, 可对植物健康和生产力产生积极影响

且极具潜力(Berendsen等2012)。微生物组包括广泛且功能多样的基因库, 比如与不同的植物组织或器官互作的真核、原核生物以及病毒, 这些位于根表面附近的土壤中的微生物称为根际微生物(Rout等2013)。根际可以被概念化为通过“根际沉积”过程直接影响植物生长或响应根系分泌物释放的土壤区域(Lakshmanan等2017)。已经明确一些重要的共生微生物可以降低植物病害的发生率, 促进宿主植物养分利用(Spence等2014), 抵抗非生物胁迫等(Friesen等2011; Zelicourt等2013)。作为回报, 植物通过根际沉降为微生物生长活动和群落组成提供碳源等(Mendes等2013)。

传统促进植物耐旱性的研究主要涉及分子标记辅助育种和遗传工程等技术, 基本策略是引入直接参与植物对干旱响应的功能基因(Umezawa等2006)。目标是确定在耐旱性中起关键作用的表型性状, 通过分子育种进行优异的基因型选择(Sinclair 2011)。但通过基因工程改善植物的耐旱性在时间

收稿 2019-09-27 修定 2019-11-06

资助 中国科学院西双版纳热带植物园“一三五”期间重大突破专项(2017XTBG-TOP2)。

* 通讯作者(ydq@xtbg.ac.cn)。

和所需资源方面都是昂贵的,此外还可能涉及转基因等技术方法的公众认知和监管问题。基于微生物的植物生物技术已被证实比植物育种和遗传改良方法更有效(Smith 2014)。因此明确植物根系-微生物互作体系在干旱胁迫时的分子机制及其应用方式是必要的。前人的论述多集中于非生物胁迫对根系微生物某一种互作类型或对某种植物的耐旱性机制,未涉及干旱胁迫时根系微生物(根际、根表、根内等)与多种植物如何协同提升宿主植物的耐旱性机制,因此本文就几种根系微生物类型促进植物耐旱性机制及最新研究进展、研究技术路线和该互作体系在农业生产中的应用做出论述。

1 土壤-微生物-植物根系交互网络

农作物根系和植物内部富集了数量庞大且种类繁多的微生物,这些微生物的集合被称为农作物微生物组(Muller等2016)。这些微生物能够编码比宿主植物更多的基因,通过协作、竞争等关系形成稳定的群落结构(Philippot等2013),在作物生长发育、抗病、抗逆等方面至关重要(白洋等2017)。

1.1 根际生长促进菌

根际是植物直接生长或通过“根沉积”过程响应根系分泌物释放的土壤区域(Saharan等2011),在植物生长和发育中起着关键作用(Hryniewicz等2012)。基于高通量测序的技术方法极大地提高了人们对植物微生物的认识,并发现根际微生物比其他位置的微生物更加活跃(Caporaso等2012)。植物生长促进菌(plant growth promoting bacteria, PGPB和plant-growth-promoting fungi, PGPF)指的是可以刺激植物生长或赋予植物在生物或非生物胁迫下更高抗性的真菌或细菌(Zelicourt等2013),植物根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)指的是生活在土壤或附生于根系的一类细菌,具有促进植物生长及矿质营养吸收,并提高植物抗逆能力的作用。PGPR主要通过溶解矿物质、分泌植物生长调节因子、抑制病原微生物以及自身代谢产物等与植物互作来促进植物生长发育,改善植物营养,诱导宿主植物产生系统抗病性和系统抗逆性(Vurukonda等2016),因此,可以说

根际促生菌是一类对植物有益的重要菌群(袁志林等2019; Rosenblueth等2006)。

1.2 微生物影响植物功能性状

已知在30种植物功能性状中(Cornelissen等2003),微生物能够调节的有14种(Friesen等2011),包括多数叶性状和根部特征、一些光合途径(C_3 、 C_4)和植物生长型(草本、藤本、灌木、乔木)等看似不可能受到微生物影响的功能性状;丛枝菌根还能够影响禾草的无性繁殖能力(Streitwolf-Engel等2001)。根系微生物影响植物功能性状主要有两种方式:一是通过提供新的生化能力,二是通过改变现有的植物代谢途径(Streitwolf-Engel等2001)。与宿主植物自身相比,微生物介导的植物-微生物体系能合成一系列具有生物活性的化合物和植物自身不能产生的化学物质等(Friesen等2011)。

1.3 微生物-植物生长调节因子相互影响

植物的免疫系统可以影响根际微生物群落,微生物可以通过产生或调控植物生长调节因子来改变植物的生理通路(Streitwolf-Engel等2001)。近年的研究表明,植物防御系统的相关激素如水杨酸(salicylic acid, SA)等在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和玉米(*Zea mays*)根系的微生物群落组装中起着重要作用(Lebeis等2015; Peiffer等2013);有报道称拟南芥茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号突变体*myc2*和*med2*释放较少的天冬酰胺、鸟氨酸和色氨酸,而*med25*释放较少的谷氨酸,导致根际微生物种群的丰度发生变化(Carvalhais等2015);此外,随着植物JA信号的变化,根系分泌物的释放会影响根际细菌和古菌的相对丰度(Carvalhais等2015)。

其次,微生物也能合成植物生长调节因子。基于植物和真菌中赤霉素(gibberellic acids, GA)生物合成途径,细菌中GA合成途径已经被阐明(图1)。GGPP(geranylgeranyl-PP)是GA的生物合成前体,GA通过类萜途径合成。已从高等植物、真菌和细菌中分离鉴定出多种GA,其中于128种高等植物中鉴定出136种,7类真菌中鉴别出28种,细菌中仅鉴定4类(GA_1 、 GA_3 、 GA_4 、 GA_{20})(Hedden等2012);此外,一些PGPR还可以合成生长素、细胞分裂素等植物生长调节因子,这些生长调节因子

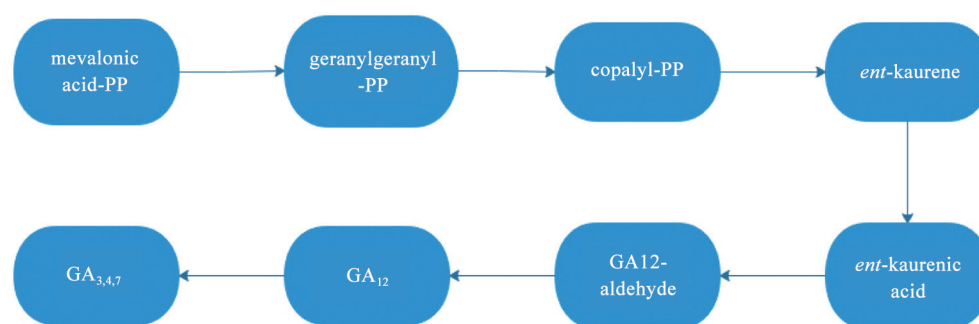


图1 PGPR中GA的生物合成途径

Fig.1 Biosynthetic pathway of GA in PGPR

参照Kang等(2014)略作修改。

是通过植物分泌的前体合成的(Baca和Elmerich 2003)。这些由细菌产生的植物生长调节因子可在盐碱、干旱和重金属等不同的非生物胁迫环境下促进细胞分裂, 促进植物生长。还有一些细菌具有刺激氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)活性和水解的能力, 并以此调节植物激素水平(Mayak等2004; Glick 2005)。

1.4 根系微生物提高植物抗逆能力

前人已综述过菌根真菌能够减轻胁迫对寄主植物的不利影响(Miransari 2014)。微生物具有一些独特的缓解胁迫的作用, 主要通过提高寄主植物对水分和养分的摄取来实现。虽然植物能够通过形态学和生理响应来应对压力, 但是植物根系-微生物体系可以更显著地提高寄主植物的耐胁迫能力。一些体外实验表明根系微生物(如假单胞菌 *Pseudomonas*)可以通过减少附着胞形成和抑制真菌生长从而使植物抗病, 并引发JA和乙烯(ethylene, ET)依赖性诱导的系统抗性反应(induced systemic resistance, ISR) (Spence等2014); 并在植物抵御盐碱、干旱等非生物胁迫过程中发挥重要功能(Zelnicourt等2013; Kang等2014; Akhtar等2012; Yang等2009)。一些重要的共生微生物同样可以减少植物病害的发生率(Spence等2014), 促进养分利用, 并增强植物抵抗非生物胁迫的能力。

此外, 非生物胁迫下植物根系微生物群落也表现出不同的变化与富集(Santos-Medellin等2017), 微生物群落组成的变化与逆境胁迫下植物代谢的改变和细菌ABC转运基因活性的增加有关, 接种

实验证明胁迫期间菌根定殖的增加对植物生长有积极的影响(Xu等2018)。

2 微生物协助植物提高抗旱能力

微生物群落影响着植物的整体健康及对干旱、盐分等环境的响应, 有些真菌可将菌根丝延伸到植物根系外, 以获取额外的营养和水分, 因此缓解干旱胁迫, 该方法受到了广泛关注。真菌在植物适应性和非生物胁迫耐受性方面起着重要作用, 如促进生长、增加养分吸收、提高种子产量以及增强对不同生物和非生物胁迫的抵抗力等(袁志林等2019; Santos-Medellin等2017)。对菌根真菌(担子菌纲)的相关研究表明, 即使在干旱条件下, 这些共生微生物也具有显著的促进植物生长的特性(Ghimire等2009)。

前人在水稻 (Zhang等2018; Zhang等2019; Yোগendra等2015; Wang等2008; Spence等2014; Santos-Medellin等2017; Edwards等2015)、玉米(Walters等2018; Peiffer等2013; Peiffer和Ley 2013)、甘蔗(*Saccharum officinarum*) (Yeoh等2016; Marques等2014)、野生大麦(*Agave tequilana*) (Bulgarelli等2015; Coleman-Derr等2016)、香蕉(*Musa spp.*) (Koberl等2015)、拟南芥(Zolla等2013; Schlaeppli等2014; Carvalhais等2015; Bulgarelli等2012; Bai等2015)、高粱(*Sorghum bicolor*) (Xu等2018)、杨树(*Populus*) (Qin等2016; 袁志林等2019)、桃金娘(*Myrtillocaustus geometrizans*)和仙人掌(*Opuntia robusta*) (Fonseca-Garcia等2016)等沙漠植物(Gairola

等2018)或萨王纳特殊植被(Xi等2018), 以及烟草(*Nicotiana tabacum*) (黄化刚等2017)、白菜(*Brassica campestris*) (Sun等2010)、可可(*heobroma cacao*) (Bae等2009)、番茄(*Solanum lycopersicum*) (Mayak等2004)、谷子(*Setaria italica*) (Nematpour等2019; Jin等2017; Bennetzen等2012)等多种植物的根系微生物与宿主植物抗旱能力相关性等方面取得了一定研究成果。

2.1 根际微生物协助宿主植物抵御干旱胁迫

根际是受植物根系影响的土壤层(Saharan等2011), 已知在植物生长和发育中起着关键作用(Hryniewicz等2012)。前文(1.1)已涉及植物生长促进菌(PGP/PGPB/PGPF)和植物根际促生菌(PGPR)的概念, PGPR在植物干旱胁迫下发挥重要作用, 如: 多年生黑麦草(*Lolium perenne*)在干旱的美国东南部大面积蔓延, 研究表明, 其根际微生物能够增强寄主植物适应不同生态环境或地理分布的能力, 使其具有更大的适应性优势(Singh等2011)。目前已知根际细菌介导的植物抗旱机制主要包括以下三个途径: (1) PGPR能够合成脱落酸(abscisic acid, ABA)、赤霉素、吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)等植物生长调节因子; (2) PGPR能够产生ACC脱氢酶, 降低根部乙烯含量; (3)产生细菌胞外多糖(exopoly saccharides, EPS)等(Lakshmanan等2017)。

2.1.1 PGPR合成植物生长调节因子

PGPR能够合成植物生长调节因子是根系微生物促进植物逆境胁迫生长的重要机制之一(Martínez-Viveros等2010; Spaepen等2007)。已经有一些真菌和细菌被报道用于植物生长调节因子的生产当中(Tsavkelova等2006)。广泛分布于土壤和植物的相关细菌能够合成植物生长调节因子, PGPR产生的生长素、赤霉素和细胞分裂素(cytokinin, CTK)可以刺激植物生长发育(Spence等2014; Bottini等2004), 或是通过下调植物内源乙烯的高表达从而协助宿主植物应对胁迫(Glick 2005)。如苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*, Bt)能够合成IAA, 并能明显促进侧根和根毛的形成, 从而帮助宿主植物应对干旱胁迫(Armada等2014); 在黄瓜、番茄中也发现了PGPR的存在, 接种菌株的番茄植株可获

得更高的植株生物量和株高, 且内源性脱落酸在原单孢菌存在时显著下调; 对玉米、小麦、油菜等作物的接种验证实验表明: 作物与假单胞菌共生体系增强了寄主的抗旱性。首先干旱胁迫引起植物激素平衡的变化, 包括叶片脯氨酸(proline, Pro)和脱落酸含量的增加及生长素、赤霉素和细胞分裂素合成的下降, 而接种菌株的植株叶片脯氨酸、脱落酸、赤霉素和细胞分裂素的含量则上调, 因此在水分亏缺胁迫条件下, PGPR的应用确实可以提高农作物的激素含量(Arvin等2012; Ansary等2012)。

PGPR合成GA的途径具体如图1。前人对特定产生GA的菌种和不同植物根系微生物在逆境胁迫下产生的生长调节因子类型已有所总结(Kang等2014)。

2.1.2 PGPR降低植物ET水平

乙烯是植物正常生长发育的重要调节剂, 植物对环境干旱胁迫的反应特征之一是产生乙烯。PGPR在干旱胁迫中发挥着多种作用, 其中一种机制是通过产生ACC脱氢酶来降解乙烯的合成前体ACC (Volpe等2018), 使得宿主植物根茎中总ACC和ET水平降低, 从而消除了较高的ET浓度, 并降低了寄主植物的应激水平(Glick 2004)。例如, 对番茄和胡椒(*Capsicum annum*)幼苗用无色杆菌ARV8 (能够产生ACC脱氢酶的细菌)处理, 使得植株ET浓度降低, 提高了宿主植物的耐旱性(Mayak等2004)。

2.1.3 PGPR产生EPS提高根系保水性

另一种机制则为PGPR菌株分泌亲水胞外多糖(Pande等2012), EPS具高保水性, 每克EPS可保水超过70 g (Vu等2009), 因此经EPS修饰的细胞可在干旱条件下有效改善植物性能。例如, 假单胞菌属不动杆菌属菌株通过产生EPS在植物根部周围形成亲水性生物膜来提高辣椒对干旱胁迫的防御能力(Rolli等2015)。

此外, 一些菌种接种实验也证实PGPR能够提高植物的耐旱性, 如接种天然植物生长促进细菌苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)的混合菌种或个体菌根物种可以显著改善薰衣草(*Lavandula dentata*)的耐旱性和氧化代谢水平(Armada等2016)。

2.2 菌根真菌提高植物的耐旱性

菌根是真菌侵染植物根尖后形成的一种特殊结构(Szuba等2015)。菌根真菌是组成土壤生态系统的主要部分之一,在增加植物吸收营养及增强植物的适应性等方面发挥重要作用(袁志林等2019)。研究表明在水分充足和干旱胁迫条件下,菌根玉米植株的光合速率(P_n)和蒸腾速率(E)高于非菌根玉米(Zhu等2012)。在干旱胁迫下,菌根植物的气孔导度较非菌根植物高24.6% (Xu等2018),菌根共生体通过降低气孔阻力和增加蒸腾通量,使寄主植物的气体交换能力增加(Hameed 2014),且干旱条件下菌根植物比非菌根植物具有更高的吸水率(Augé等2001)。此外,相比于非菌根植物,菌根植物根系生物量、钾含量和水分含量均有改善(Augé等2001)。赋予植物耐旱性的共生真菌大致可分为:完全生活在植物内部的内生真菌,或系统地或具体地生活在根、茎或叶等组织中,如丛枝菌根;只在植物根上定殖的真菌,但将其丝状菌体向根际延伸,如外生菌根。这些菌根真菌主要通过增强或加速植物根或根毛的生长,调节植物干旱胁迫相关基因来实现增强宿主植物抗旱性(Lakshmanan等2017)。已有学者论述过植物-微生物体系的御旱性与抗旱性的主要特征是通过提高菌根植物的水分吸收性能,使得宿主植物渗透调节得到改善,这是宿主植物抗旱性提升的基础(Miransari 2014),并总结了共生体系在改善植物对干旱胁迫反应方面的作用主要包括以下几种生理生化过程:(1)对水分和营养物质的直接吸收及转移;(2)调节植物激素水平;(3)增强气体交换和水利用效率;(4)在限水条件下产生保护机体免受氧化损伤的抗氧化代谢物,从而改善、减轻和补偿菌根植物水分胁迫的负面影响,产生的代谢变化在渗透调节中发挥积极作用等。以下主要介绍外生菌根和丛枝菌根协助宿主植物抵御干旱胁迫的机制进展。

2.2.1 外生菌根(ectomycorrhizas, ECM)

外生菌根是真菌在植物根部皮层细胞间隙发育形成哈蒂氏网(Hartig net)在根尖形成菌套(mantle)结构的共生体(郭米山等2019)。植物的养分供给状况与其生长发育、抗逆性显著相关,尤其是磷元素(Singh和Singh 2011),缺乏磷元素时植物根系

吸水受阻。低磷状态下宿主植物吸收磷主要依靠外生菌根的菌丝体(Plassard等2011),外生菌根可以增加小分子有机酸分泌量,将土壤中的难溶性磷转化为可溶性磷,磷酸酶将大量无机态磷元素转化为矿化态供植物利用(郭米山等2019),前人从菌根真菌(*Hebeloma cylindrosporum*)中分离出磷转运蛋白HPPT1和HcPT2,使得宿主植物磷有效吸收率大幅度提高(Tatry等2009);菌根植物对干旱胁迫的生理反应可以通过植物干旱相关基因的表达来调节(Miransari 2014),水通道蛋白(aquaporin, AQP)通常被认为参与植物-真菌界面的共生交换过程,有研究表明其AQP参与水分运输的精细调节和植物-微生物间的水分运输(Maurel和Plassard 2011)。研究人员已在根部细胞膜和外生菌根菌丝体中鉴定了编码水通道蛋白的基因(Li等2013; Aroca等2013),且植物和真菌的水通道蛋白都受到干旱胁迫的影响(Uehlein等2007),在干旱胁迫条件下观察到菌根植物中水通道蛋白基因的表达量低于非菌根植物(Porcel等2006; Aroca等2013, 2009);一些研究人员认为菌根真菌的胞外菌丝发育与在半干旱生态系统中生长的植物具更强的抗旱性有关:温室试验表明外生菌根对寄主植物水分关系具有重要性,外生菌根(胞外菌丝)对叶片水势和土壤水势的影响均优于内生菌根(根系菌丝)定殖、根系密度、土壤聚集、土壤球囊霉素浓度等因素,且半干旱性混合菌根真菌接种效果优于单菌接种(Auge等2003);关于一种松树(*Pinus edulis*)外生菌根的研究表明,其外生菌根在干旱年份比湿润年份多44%~95%,子囊菌真菌属(*Pezizales*)是其外生菌根真菌群落的重要成员,在干旱胁迫的林地中沙生地孔菌属(*Geopora*)的高度局部丰度,接种外生菌根土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)的欧洲橡树品种耐旱能力更强(Herzog等2013),证明了外生菌根共生体系对宿主植物应对干旱胁迫的重要性(Gordon和Gehring 2011)。

此外,胁迫发生导致植物体内ROS增加,菌根化植物在胁迫和非胁迫环境下ROS清除系统中的酶活性均高于非菌根化植物(Alvarez等2009),荒漠地区微生物也表现出较高的耐辐射特性与抗氧化特性(李婷等2018),研究人员发现通过接种外生菌

根真菌(*Pisolithus tinctorius*)可提高干燥环境下西班牙栓皮栎(*Quercus suber*)的株高、枝条生物量、胸径和根系生长状况,与非菌根植物相比,经受干旱的菌根植物表现出较少的胁迫症状,如可溶性糖和淀粉的减少,脂肪酸含量和膜脂质不饱和水平的增加,但没有检测到干旱诱导的ROS产生或渗透调节有显著的菌根效应,表明对于由外生菌根*P. tinctorius*提升宿主植物的耐旱机制来说,调节ROS并不是主要途径(Sebastiana等2018);在枳(*Poncirus trifoliata*)中的研究表明菌根通过改变根部的脂肪酸组成及饱和水平来增强耐旱性(Wu等2019),同时干旱胁迫时菌根能够刺激根毛生长、IAA的合成和转运(Liu等2018b),以及改变蔗糖与脯氨酸的代谢(Wu等2017),增加根系中H₂O₂的外排(Huang等2017);在不同的水分胁迫实验条件下,菌根真菌能够增强番茄的养分获取并且通过调节水量弥补氮损失(Bowles等2018)。

2.2.2 丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)

丛枝菌根是球囊菌门(Glomeromycota)真菌菌丝定殖在根部细胞内部形成具有泡囊、丛枝等结构的共生体(袁志林等2019)。AM通过改变植物生理机能和激活植物基因的表达来提高植物对干旱胁迫的抗性(Augé等2000),干旱胁迫时AM对植物水通道蛋白基因的调控通常可以有效改善植物水分状况和耐旱性(Aroca等2013, 2009),菌根植物根部水通道蛋白基因的低表达表明AM植物采用了水保护的机制。然而有研究表明当玉米受到干旱胁迫时,丛枝菌根和外生菌根编码水通道蛋白的功能基因的表达量增加(Li等2013),由于这种模式与水通道蛋白的积累及根系含水量的增加相关,因此作者提出AM真菌通过调节植物和真菌中水通道蛋白的表达和活性来改善植物水分状况这一观点;对一种半日花(*Helianthemum almeriense*)根和叶中两个AQP的表达在菌根真菌存在或灌溉处理下显著上调,而另一个AQP无论干旱与否,其表达量都是非菌根植物高于菌根植物,而多数AQP的表达和气孔导度呈负相关(Navarro-Rodenas等2013);对苜蓿(*Medicago truncatula*)的研究发现AM能够特异性诱导水通道蛋白基因的表达,研究人员还提出水通道蛋白可以作为氨或铵的低亲和

力转运蛋白(Uehlein等2007)。为充分了解水通道蛋白基因对AM植物增强抗旱性的贡献,进一步研究其机制是必要的。

当干旱等胁迫发生时,多数植物出现大量的脯氨酸积累,渗透调节被认为是高等植物干旱和水分胁迫及其耐受机制的重要组成部分(Koyro等2012)。在胁迫条件下,一些小分子如可溶性糖和脯氨酸等有机溶质在植物中积累,其中,脯氨酸可参与渗透调节清除自由基,并作为稳定蛋白质结构的分子伴侣,从而保护植物细胞免受各种环境胁迫的破坏作用(Szabados和Savouré 2010; Koyro等2012; de Carvalho等2013);苜蓿(Inès 2011)、小麦(Jatav等2012)和拟南芥(Ju等2013)在干旱胁迫下脯氨酸水平均有所增加,耐旱性植物表现出大量的脯氨酸积累,这通常与增加的胁迫耐受性相关(Pande Katare等2012);但研究发现,AM能够增加金鱼草(*Antirrhinum majus*)叶片中的脯氨酸含量,在水分充足和干旱胁迫水平下分别增加了9%和28%(Asrar等2012),AM金鱼草叶片的脯氨酸含量较高,这表明AM定殖增强了寄主植物的水分胁迫耐受性;还有研究发现AMF (arbuscular mycorrhiza fungi)在干旱胁迫下能够保护小麦光合作用场所(Mathur等2019);在木本常绿植物中提高了叶片的光合能量利用效率并降低了光合产物的运输成本(Barros等2018);最新研究表明接种AM后,脯氨酸化学转化作用可以修复干旱胁迫对植物的损伤(Azmat和Moin 2019)。前人在丛枝菌根协助宿主植物提高耐受性如调节脂质过氧化和电解质渗漏、抗氧化、营养摄取、总叶绿素含量、AM共生的形态特征与发展等方面有详细总结(Hameed等2014)。

其次,植物激素如脱落酸会影响AM共生体系,进而改变植物生理和植物基因的表达来增强植物对水分亏缺的耐受性,有研究表明外源ABA的添加显著增强了非AM植物枝条中的ABA含量,同时伴随着胁迫标记基因*Lsp5cs*、*Lslea*以及*Lsnced*的表达,而且AM植物可比非AM植物更好更快地调节宿主植物的ABA水平,从而达到干旱和恢复期间叶片蒸腾和植物根叶间水分运动的良性平衡状态(Aroca等2008);AM共生在干旱条件下诱导独脚金内酯(strigolactone, SL)的生物合成,提高了莠苣

和番茄的耐旱性(Manuel Ruiz-Lozano等2016); AM共生和茉莉酸甲酯共同作用避免了干旱引起的根系过低水分运输率(Sanchez-Romera等2016)。前人对植物激素响应和调控植物根系与微生物互作等方面的研究进展有所总结(廖德华等2016; 侯鹏飞等2017; 张宏等2018)。

一些AMF接种实验进一步验证了共生体系的耐旱性: 在干旱胁迫下接种AM如摩西球囊菌(*Glomus mosseae*)对植物有促进作用(Gholamhoseini等2013); 接种*Glomus* spp.使得中国西南部的槐属获得了更好的抗旱性(改善植物生长和生理性能)(Gong等2012); 接种外生菌根土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)的欧洲橡树品种耐旱能力更强(Herzog等2013); 接种根内球囊霉(*G. intraradices*)后对菜豆(*Phaseolus vulgaris*)的水分含量有积极影响(Aroca等2009); 对番茄(Chitarra等2016)、亚麻(*Linum usitatissimum*) (Rahimzadeh等2017)、含羞草(*Fabaceae*) (Pena-Becerril等2016)、柏木(Zarik等2016)等多种植物的研究表明丛枝菌根共生介导

能够提升宿主植物对干旱的耐受性。此外, 有研究表明在干旱胁迫下, 丛枝菌根真菌减轻了星星草(*Puccinellia tenuiflora*)的硼毒性(Liu等2018a), 增加甘草苷在甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)中的积累(Xie等2018)和降低羊草(*Leymus chinensis*)中内生菌的感染(Liu等2017), 以及使得鹰嘴豆(*Cicer arietinum*)蛋白质含量增加(Oliveira等2017)等。

2.3 干旱响应相关基因参与植物-微生物互作耐旱体系

前文已提到过, 干旱胁迫下植物耐受性是通过加速根或根毛的生长、渗透调节和气孔调节, 以及产生植物激素和调节植物干旱胁迫相关基因来实现的。已经鉴定许多植物响应干旱的基因, 其中一些与影响气孔响应时间等有关, 而另一些则间接地与非生物胁迫有关(Shinozaki等2003), 对于能够产生耐旱性的途径或一些生理反应, 可能存在一种微生物或微生物群落能够直接或间接地诱导一些非生物胁迫应激反应。研究发现印度梨状孢霉属真菌(*Piriformospora indica*)通过调节拟

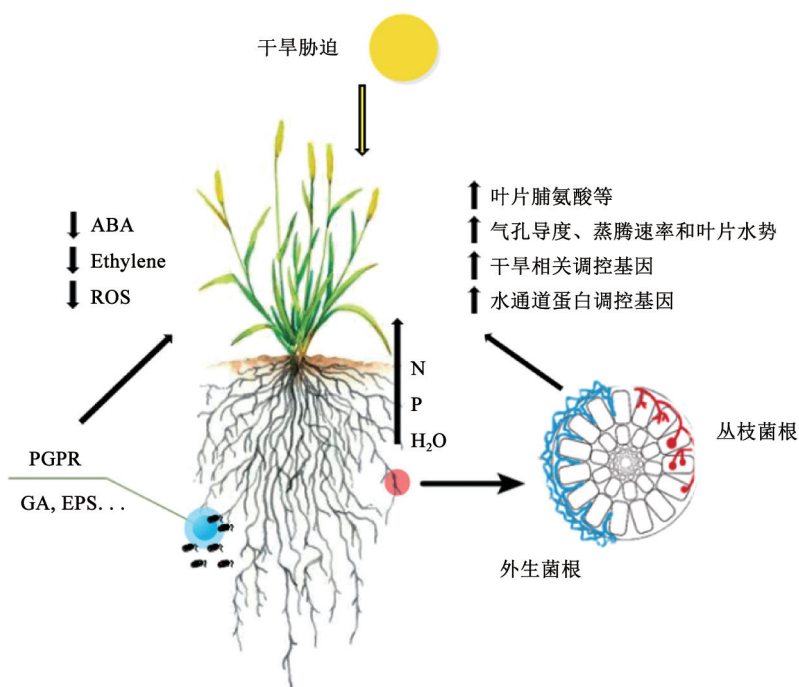


图2 植物根系-微生物互作提高植物耐旱性机制简图

Fig.2 Mechanism diagram of plant root-microorganism interaction to improve drought tolerance of plants

菌根图根据袁志林等(2019)略作修改; 植物示意图来源网络<https://www.leyijc.com>并略作修改。

南芥的*PYK10*等基因来缓解干旱胁迫(Sherameti等2008); 印度梨状孢霉通过刺激抗氧化酶、上调*DREB2A*、*CBL1*、*ANAC072*、*RD29A*等干旱相关基因和上调类囊体膜相关的钙感染调节因子的CAS mRNA水平和CAS蛋白表达量, 使得白菜具有抗旱性(Sun等2010); 当木霉(*Trichoderma hamatum*)可在可可中定殖时, 真菌分泌物DIS 219b能够特异性诱导*TcHK*、*TcMA*、*PK3*、*TcSTK*、*TcMKK4*以及受干旱抑制的*TcNRd*等的表达, 最终导致气孔导度, 净光合作用和绿色荧光等的变化(Bae等2009); 也有研究表明在干旱条件下, JA合成缺陷的番茄植株*def-1*突变参与植株对丛枝菌根共生的响应, 并证实JA、ABA、SA的浓度由AM共生控制(Sanchez-Romera等2018)。枸杞(*Lycium barbarum*)中6个磷酸转运体1(*PHT1*)家族成员的特征及其对丛枝菌根和水分胁迫的响应(Hu等2017)中3个基因(*LbPT3*、*LbPT34*和*LbPT35*)受AM诱导的, 其在根和叶中磷的获取、转运和迁移中起着重要作用, AM诱导的*PHT1*基因在干旱胁迫下维持其正常功能, 而中度和重度水分胁迫分别上调了非AM诱导的根和叶中*PHT1*基因的表达; 研究人员用*Rhizophagus intraradices*接种玉米整个或半根系统, 记录玉米根生理参数和*R. intraradices*中耐旱相关基因的表达, 观察到编码蛋白MIPS和GF14的基因表达量同时增加, 这些基因负责ABA信号转导, 还在*R. intraradices*中发现其参与了14-3-3蛋白和水通道蛋白(GintAQPF1和GintAQPF2)的激活(Li等2016); 丛枝菌根真菌的14-3-3蛋白在根内球囊霉-蒺藜苜蓿共生体中参与相关胁迫反应, 对*Ri14-3-3*和*RiB-MH2*基因进行沉默时, 共生体中的丛枝出现了早衰或提前降解的现象, 同时苜蓿自身与菌根丛枝形成相关的*MtPT4*和*MtMST2*基因表达量下降, 干旱胁迫下的丛枝菌根表达谱表明, 14-3-3基因均参与了干旱胁迫的响应(Sun等2018); 还有研究表明干旱胁迫下AM共生可调节刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的水通道蛋白编码基因*RpAQP*的表达, 改善宿主幼苗的植物生物量、组织水分状况和叶片光合作用来增强刺槐属植物的耐旱性(He等2016); 此外有研究表明玉米转抗旱基因*Hahb-4*并不会影响AM真菌的定殖, 发现转抗旱基因使得丛枝菌根真

菌群落重组, 并提高了玉米对于干旱胁迫的耐受性(Colombo等2017)。

3 干旱胁迫下核心微生物功能富集及研究技术路线

目前的研究主要集中在植物与单个菌种之间的二元相互作用(Lebeis等2012), 而自然环境中更为常见的是协同的多微生物-植物互作关系。即使单枝根尖, 也可能被多种或甚至超过100种外生菌根真菌定殖(Morris等2008; Bahram等2011)。更多的植物根系-微生物共生体系是目前未知的(Vandenkoornhuyse等2015)。其次, 由于共生特定环境限制, 体外培养的个体菌株接种实验无法建立土壤栖息微生物的协作和竞争环境(Bashan 1998)。此外, 人们越来越意识到有益微生物群落在改善植物健康方面有待挖掘的潜力(Qin等2016)。鉴于自然条件下微生物群落的复杂性和活力, 已经提出“微生物组”这一术语用于描述生活在特定栖息地的微生物群的完整遗传内容(Bulgarelli等2013)。

基于高深度和分辨率的高通量宏基因组测序技术, 相比以往的克隆文库测序或PCR-DGGE(变性梯度凝胶电泳)方法提供了更多关于微生物群落多样性、结构和组装的信息(Guttman等2014), 16S核糖体RNA(rRNA)基因和核糖体DNA内转录间隔子(Herzog等2013)或大亚核糖体RNA(28S LSU)常被用作细菌和真菌群落扩增测序的条形码。但截至目前, 只有拟南芥、杨树、玉米、水稻等模式植物或农作物创建了人工控制、农地和自然状态条件下较为完整的微生物物种目录(Bulgarelli等2012; Gottel等2011; Hacquard 2016; Lundberg等2012; Edwards等2015; Peiffer等2013), 水稻等作物发育阶段根系微生物的建立过程也逐渐被揭示(Zhang等2018), 研究表明根系微生物群组从水稻营养阶段的根开始定殖, 繁殖阶段逐渐稳定, 此后直到水稻成熟后都变化较小, 而且水稻基因型和地理位置都影响了植物生长过程中发生的根微生物群转变模式; 对水稻进行的实验研究表明, 微生物在第一次土壤接触后24 h内开始在幼苗根部内胚落定殖, 并在两周内达到稳定的微生物状态(Edwards等2015); 科学家也开始在干旱等极端环境中

进行根际和根微生物群的普查, 微生物群落也表现出干旱等胁迫介导的组分变化, 如Santos-Medellin等(2017)在不同干旱胁迫的土壤中种植不同基因型的水稻(陆稻/旱稻)品种, 跟踪其根际(根周围的土壤)、根内(根内部)和未种植土壤微生物组成的变化, 研究表明干旱胁迫除了对植物生理产生效应外, 还导致植物微生物群落的重组, 而且改变后的植物微生物群可能有助于植物在极端环境条件下的生存。

3.1 核心微生物

随着研究技术的发展, 不同生态环境的根系微生物群落中各组分的功能冗余现象比先前更多(Allison等2008; Dopheide等2015; Purahong等2014), 近期研究表明只需要一小部分微生物就可以为植物提供一系列功能服务, 将其称之为核心微生物组(core microbiome, CM) (Qin等2016)。目前有多种生物信息学方法可以定义CM, 比如基于维恩图分析的五个参数: 微生物菌种、组成、发育、持久性和均衡性等指标用以发现核心微生物(Shade等2012), 这些核心微生物是组织植物相关微生物协同优化的关键菌种, 而不仅仅是促进宿主植物的生长(Toju等2018)。后有学者指出丰度相对低的微生物类群对维持根系微生物群落功能也同样重要(Shi等2016), 因此提出了核心微生物组+“协助”微生物组的假设, “协助”微生物组(accessory microbiome)也应包含其他的重要组分, 但这部分微生物往往因样品中微生物组成的高度异质性被忽视(Vandenkoornhuyse等2015); 此后学者又引入了最小微生物组(minimal microbiome, MM)的概念, 与CM不同的是: 功能冗余有时会发生在CM的成员之间(de Vos 2013), 而MM是总微生物组中必须功能不可或缺的最小子集(Raaijmakers 2015; Mendes等2013; Mohanram等2019)。从生物技术应用的角度来看, 识别CM或MM的最终目标是将它们用作植物的新型益生菌肥料, 这可以通过合成微生物群落的合理重建来实现(Hacquard 2016)。有学者具体分析了如何有效识别CM的整个流程, 以及如何正确识别及招募具有不同功能的微生物或抑制病原体来介导和组织植物-微生物和微生物-微生物相互作用(Toju等2018; Qin等2016; Lund-

berg等2012; Jin等2017)。具体可参考近期研究: 通过16S rRNA基因扩增子测序确定了来自2个分离良好的地理位置的谷子根际微生物, 由根际和相应的大块土壤的2 882个样品的细菌组成; 研究确定了16 109个运营分类单位(operational taxonomic unit, OTU), 并将187个OTU定义为共享的根际核心OTU; 大规模关联分析确定了与植物高生产力相关的潜在有益细菌, 发现了谷子CM可为农业生物肥料开发的理论基础(Jin等2017)。

3.2 研究技术路线

3.2.1 正向筛选与反向筛选

正向筛选与反向筛选是明确植物生长耐旱的根系微生物资源的筛选方法。正向筛选以单个菌株为单位, 通过人工分离培养和高通量测序技术相结合的方法富集培养和鉴定功能性真菌或细菌, 揭示根际、根内生等植物关键生态位的微生物区系、菌群结构以及组装机理, 进而研究其在植物促生抗逆方面的生物学效应, 具体应用如将干旱或荒漠地区植物和农作物分离筛选出的菌种接种以此提升其他地区作物的耐旱性(Abd_Allah等2019; Ahmad等2018; Meena等2017)。反向筛选是以微生物组(菌群)为单位, 优化完善土壤微生物组提取技术, 初步建立耐旱作物根际微生物组工程体系, 以期构建微生物人工合成群体的研究奠定基础, 为创制新型植物抗旱菌剂的开发应用提供理论依据(秦媛2017), 如基于高通量测序的微生物组工程体系及其应用(Lawson等2019, 2018)。

3.2.2 合成微生物群落

重建合成微生物群落(synthetic microbial communities, SMCs)可缩小基础研究与农业实践之间的差距(Qin等2016)。具体步骤如图3: (1)通过焦磷酸测序技术和计算机分析(数据和生物信息分析), 可以预测CM或MM; (2)对可培养的微生物组进行广泛的调查, 以建立可分离的微生物数据库, 并检测体外纯培养物的有益性状(如产ACC脱氢酶、固氮、溶磷、产IAA等); (3)基于菌株的功能互补性、相容性和协同效应等, 将产生含有几种优良分离物的混合物的重构微生物群落; (4)培养旱地植物或耐旱作物天然混合微生物, 进行再分离和再接种测试以比较混合培养物和个体成员之间的

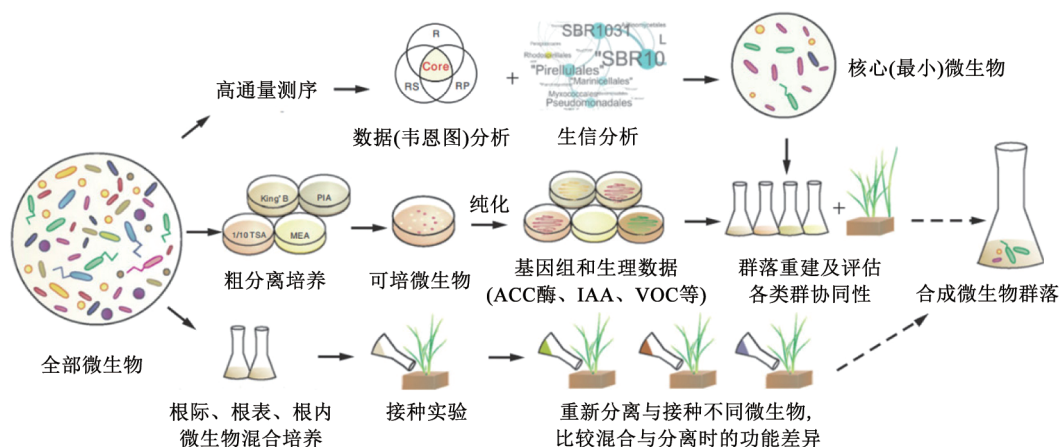


图3 根系微生物研究技术路线示意图

Fig.3 Schematic diagram of technical route for root microorganism research

参照Qin等(2016)略作修改。

功能差异, 这可以挖掘最简单的微生物群落成分, 用以接种农作物提升其耐旱性等(Qin等2016)。

4 研究展望

干旱胁迫下植物根系-微生物互作体系的耐受性主要是通过改变植物的生理状态, 如加速根或根毛的生长、通过渗透调节和气孔调节、产生植物激素和调控植物干旱胁迫相关基因来实现。由于传统技术的限制, 我们对根系微生物调控宿主植物抗旱的基因网络还知之甚少, 可通过开展更多微生物代谢组、转录组等工作, 阐明更深层次的植物根系-微生物共生机理。其次, 传统微生物培养实验与现代测序、生物信息学技术应充分结合, 微生物的培养分离研究可用于详细研究互作机制, 筛选特定性状和确定表型背后的遗传机制(Lakshmanan等2017)。目前尚不清楚微生物中有多少比例是真正无法培养的, 而基于宏基因组测序技术的方法对我们理解微生物群落动态、代谢潜力、筛选CM和MM等提供了有力的工具(Zhou等2015)。可通过实验室和温室控制实验研究来了解土壤微生物组与其寄主植物之间的功能反应, 从复杂的野外环境中获得大规模蛋白质组学或代谢组学等数据, 对植物根系微生物进行深层次研究。

微生物组被称为植物的第二基因组, 但目前

我们对这些微生物的认识还比较片面, 主流研究集中在根瘤菌、丛枝菌根和重要病原菌上, 而这些只是农作物微生物组中很小的一部分。而且由于研究技术手段的限制, 传统方法开展依赖于实验室条件下农作物与单一微生物互作关系的研究, 很少在自然状态下研究微生物组与宿主植物共存的分子机制, 农作物微生物组学研究把与农作物相关的所有微生物在群落水平作为一个整体, 探究这一整体如何影响作物的生理表型, 同时更关注微生物间以及微生物组与宿主植物之间的互作关系(白洋等2017; Bai等2015)。其次, 已证明丛枝菌根真菌和植物根际生长促进根细菌在内的多种有益微生物在胁迫环境下能够提升宿主植物耐旱性, 不同的微生物种类和菌种正在全球不同地区进行试验、生产和用作微生物接种剂, 土壤微生物菌剂对植物生长和作物生产对环境 and 经济都具有积极意义。由于全球水资源短缺的情况日益严重, 水稻等作物灌溉用水需求量较大, 近年来, 陆稻(又称旱稻、雨养稻)与水陆两用稻、节水抗旱稻等节水型稻作成为植物育种家的主要应对策略之一, 能够协作农作物提升其耐旱性的微生物资源将是未来研究的趋势之一, 基于耐旱性的有益微生物菌剂、旱作物或耐旱微生物肥料和菌剂的等功能性专用微生物菌肥的研发也是必要的。

以往微生物研究仅被纳入作物改良计划的最

后阶段或大田实验的施肥阶段, 已证实在植物育种过程中优化微生物和植物基因型的配对具有最大化植物性能的巨大潜力。因此植物微生物的研究需要更多地参与到植物育种过程中, 结合传统植物育种、精确施肥和水分高效利用等研究, 以期在植物面临一系列胁迫时能够有效改善其生长、发育与产出状况的应用型微生物, 在水资源短缺和干旱化日益严重的背景下, 为植物营养与健康、低化学投入的农业可持续发展提供变革性的范例。

参考文献(References)

- Abd_Allah EF, Tabassum B, Alqarawi AA, et al (2019). Physiological markers mitigate drought stress in *Panicum turgidum* Forssk. by arbuscular mycorrhizal fungi. *Pak J Bot*, 51 (6): 2003–2011
- Ahmad M, Pataczek L, Hilger TH, et al (2018). Perspectives of microbial inoculation for sustainable development and environmental management. *Front Microbiol*, 9: 2992
- Akhtar A, Hisamuddin, Robab MI, et al (2012). Plant growth promoting Rhizobacteria: An overview. *J Nat Prod Plant Resour*, 2 (1): 19–31
- Allison SD, Martiny JHB. (2008). Colloquium paper: resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 Suppl 1: 11512–11519
- Alvarez M, Huygens D, Fernandez C, et al (2009). Effect of ectomycorrhizal colonization and drought on reactive oxygen species metabolism of *Nothofagus dombeyi* roots. *Tree Physiol*, 29 (8): 1047–1057
- Armada E, Probanza A, Roldan A, et al (2016). Native plant growth promoting bacteria *Bacillus thuringiensis* and mixed or individual mycorrhizal species improved drought tolerance and oxidative metabolism in *Lavandula dentata* plants. *J Plant Physiol*, 192: 1–12
- Armada E, Roldan A, Azcon R (2014). Differential activity of autochthonous bacteria in controlling drought stress in native *Lavandula* and *Salvia* plants species under drought conditions in natural arid soil. *Microb Ecol*, 67 (2): 410–420
- Aroca R, Bago A, Sutka M, et al (2009). Expression analysis of the first arbuscular mycorrhizal fungi aquaporin described reveals concerted gene expression between salt-stressed and nonstressed mycelium. *Mol Plant-Microbe Interact*, 22 (9): 1169–1178
- Aroca R, Ruiz-Lozano JM, Zamarreno AM, et al (2013). Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants. *J Plant Physiol*, 170 (1): 47–55
- Aroca R, Vernieri P, Ruiz-Lozano JM (2008). Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. *J Exp Bot*, 59 (8): 2029–2041
- Arvin P, Vafabakhsh J, Mazaheri D, et al (2012). Study of drought stress and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on yield, yield components and seed oil content of different cultivars and species of Brassica Oilseed Rape. *Ann Biol Res*, 3 (9): 4444–4451
- Asrar AA, Abdel-Fattah GM, Elhindi KM (2012). Improving growth, flower yield, and water relations of snapdragon (*Antirrhinum majus* L.) plants grown under well-watered and water-stress conditions using arbuscular mycorrhizal fungi. *Photosynthetica*, 50 (2): 305–316
- Augé RM (2000). Stomatal behavior of arbuscular mycorrhizal plants. In: Koltai H, Kapulnik Y (eds). *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*, Netherlands: Springer, 201–237
- Augé RM (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11 (1): 3–42
- Augé RM, Moore JL, Cho K, et al (2003). Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. *J Plant Physiol*, 160 (10): 1147–1156
- Augé RM, Stodola AJW, Tims JE, et al (2001). Moisture retention properties of a mycorrhizal soil. *Plant Soil*, 230 (1): 87–97
- Azmat R, Moin S (2019). The remediation of drought stress under VAM inoculation through proline chemical transformation action. *J Photochem Photobiol B-Biol*, 193: 155–161
- Bae H, Sicher RC, Kim MS, et al (2009). The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*. *J Exp Bot*, 60 (11): 3279–3295
- Bahram M, Pölme S, Köljalg U, et al (2011). A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. *FEMS Microbiol Ecol*, 75 (2): 313–320
- Bai Y, Müller DB, Srinivas G, et al (2015). Functional overlap of the *Arabidopsis* leaf and root microbiota. *Nature*, 528 (7582): 364–369
- Bai Y, Qian J, Zhou J, et al (2017). Crop microbiome: Breakthrough technology for agriculture. *Bull Chin Acad Sci*, 31 (3): 260–265 (in Chinese with English abstract) [白洋, 钱景美, 周俭民等(2017). 农作物微生物组: 跨越转化临界点的现代生物技术. 中国科学院院刊, 31 (3): 260–265]

- Barros V, Frosi G, Santos M, et al (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi improve photosynthetic energy use efficiency and decrease foliar construction cost under recurrent water deficit in woody evergreen species. *Plant Physiol Biochem*, 127: 469–477
- Bashan Y (1998). Inoculants of plant growth-promoting bacteria for use in agriculture. *Biotechnol Adv*, 16 (4): 729–770
- Bennetzen JL, Schmutz J, Wang H, et al (2012). Reference genome sequence of the model plant *Setaria*. *Nat Biotechnol*, 30 (6): 555–561
- Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PAHM (2012). The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Sci*, 17 (8): 478–486
- Bottini R, Cassan F, Piccoli P (2004). Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion and yield increase. *Appl Microbiol Biotechnol*, 65 (5): 497–503
- Bowles TM, Jackson LE, Cavagnaro TR (2018). Mycorrhizal fungi enhance plant nutrient acquisition and modulate nitrogen loss with variable water regimes. *Glob Chang Biol*, 24 (1): e171–e182
- Bulgarelli D, Garrido-Oter R, Münch PC, et al (2015). Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley. *Cell Host Microbe*, 17 (3): 392–403
- Bulgarelli D, Rott M, Schlaeppi K, et al (2012). Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature*, 488 (7409): 91–95
- Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, et al (2013). Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 807–838
- Caporaso JG, Lauber CL, Walters WA, et al (2012). Ultra-high-throughput microbial community analysis on the Illumina HiSeq and MiSeq platforms. *Isme J*, 6: 1621
- Carvalhais LC, Dennis PG, Badri DV, et al (2015). Linking Jasmonic Acid signaling, root exudates, and rhizosphere microbiomes. *Mol Plant Microbe Interact*, 28 (9): 1049–1058
- Chitarra W, Maserti B, Gambino G, et al (2016). Arbuscular mycorrhizal symbiosis-mediated tomato tolerance to drought. *Plant Signal Behav*, 11 (7): e1197468
- Coleman-Derr D, Desgarennes D, Fonseca-Garcia C, et al (2016). Plant compartment and biogeography affect microbiome composition in cultivated and native *Agave* species. *New Phytol*, 209 (2): 798–811
- Colombo R, Ibarra JG, Fernandez Bidondo L, et al (2017). Arbuscular mycorrhizal fungal association in genetically modified drought-tolerant corn. *J Environ Qual*, 46 (1): 227–231
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 51 (4): 335–380
- de Carvalho K, de Campos MKF, Domingues DS, et al (2013). The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic *Swingle citrumelo*. *Mol Biol Rep*, 40 (4): 3269–3279
- de Vos WM (2013). Fame and future of faecal transplantations-developing next-generation therapies with synthetic microbiomes. *Microb Biotechnol*, 6 (4): 316–325
- de Zelicourt A, Al-Yousif M, Hirt H (2013). Rhizosphere microbes as essential partners for plant stress tolerance. *Mol Plant*, 6 (2): 242–245
- Dopheide A, Lear G, He Z, et al (2015). Functional gene composition, diversity and redundancy in microbial stream biofilm communities. *PLoS ONE*, 10 (4): e0123179
- Edwards J, Johnson C, Santos-Medellin C, et al (2015). Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112 (8): E911–920
- Fonseca-Garcia C, Coleman-Derr D, Garrido E, et al (2016). The cacti microbiome: Interplay between habitat-filtering and host-specificity. *Front Microbiol*, 7: 150
- Friesen ML, Porter SS, Stark SC, et al (2011). Microbially mediated plant functional traits. *Annu Rev Ecol Evol S*, 42 (1): 23–46
- Gairola S, Al Shaer KI, Al Harthi EK, et al (2018). Strengthening desert plant biotechnology research in the United Arab Emirates: a viewpoint. *Physiol Mol Biol Plants*, 24 (4): 521–533
- Ghimire SR, Charlton ND, Craven KD (2009). The mycorrhizal fungus, *Sebacina vermifera*, enhances seed germination and biomass production in switchgrass (*Panicum virgatum* L.). *Bioenerg Res*, 2 (1–2): 51–58
- Gholamhoseini M, Ghalavand A, Dolatabadian A, et al (2013). Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on growth, yield, nutrient uptake and irrigation water productivity of sunflowers grown under drought stress. *Agr Water Manage*, 117: 106–114
- Glick B (2004). Bacterial ACC deaminase and the alleviation of plant stress. *Adv Appl Microbiol*, 56: 291–392
- Glick BR (2005). Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase. *FEMS Microbiol Lett*, 251 (1): 1–7
- Gong M, Tang M, Chen H, et al (2012). Effects of two *Glomus* species on the growth and physiological performance of *Sophora davidii* seedlings under water stress. *New Forest*, 44 (3): 399–408

- Gordon GJ, Gehring CA (2011). Molecular characterization of peizizalean ectomycorrhizas associated with pinyon pine during drought. *Mycorrhiza*, 21 (5): 431–441
- Gottel NR, Castro HF, Kerley M, et al (2011). Distinct microbial communities within the endosphere and rhizosphere of *Populus deltoides* roots across contrasting soil types. *Appl Environ Microbiol*, 77 (17): 5934–5944
- Guo M, Ding G, Gao G, et al (2019). Enhancement to the esistance of host plant in abiotic stress by ectomycorrhizae: A review. *World Forestry Res*, OL (in Chinese with English abstract) [郭米山, 丁国栋, 高广磊等(2019). 非生物逆境中外生菌根对宿主植物抗逆性的增强作用. *世界林业研究*, OL]
- Gusain YS, Singh US, Sharma AK (2015). Bacterial mediated amelioration of drought stress in drought tolerant and susceptible cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *Afr J Biotechnol*, 14 (9): 764–773
- Guttman DS, McHardy AC, Schulze-Lefert P (2014). Microbial genome-enabled insights into plant–microorganism interactions. *Nat Rev Genet*, 15: 797
- Hacquard S. (2016). Disentangling the factors shaping microbiota composition across the plant holobiont. *New Phytol*, 209 (2): 454–457
- Hameed A, Wu QS, Abd-Allah EF, et al (2014). Role of AM Fungi in alleviating drought stress in plants. In: Miransari M (ed). *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*, New York: Springer, 55–75
- He F, Zhang H, Tang M (2016). Aquaporin gene expression and physiological responses of *Robinia pseudoacacia* L. to the mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* and drought stress. *Mycorrhiza*, 26 (4): 311–323
- Hedden P, Thomas SG (2012). Gibberellin biosynthesis and its regulation. *Biochem J*, 444 (1): 11–25
- Herzog C, Peter M, Pritsch K, et al (2013). Drought and air warming affects abundance and exoenzyme profiles of *Cenococcum geophilum* associated with *Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*. *Plant Biology*, 15 (1): 230–237
- Hou P, Jia Z, Song S (2017). Auxin and cytokinin modulate root microbe interactions. *Biol Bull*, 33 (7): 1–6 (in Chinese with English abstract) [侯鹏飞, 贾振华, 宋水山 (2017). 生长素和细胞分裂素调控植物根和微生物互作的研究进展. *生物技术通报*, 33 (7): 1–6]
- Hryniewicz K, Baum C (2012). The potential of rhizosphere microorganisms to promote theplant growth in disturbed soils. In: Malik A, Grohmann E (eds). *Environmental Protectionstrategies for Sustainable Development*. Berlin: Springer, 35–64
- Hu W, Zhang H, Zhang X, et al (2017). Characterization of six PHT1 members in *Lycium barbarum* and their response to arbuscular mycorrhiza and water stress. *Tree Physiol*, 37 (3): 351–366
- Huang H, Lü L, Zhang Y, et al(2017). Microbe-assisted drought resistance for tobacco plants: mechanisms and applications. *Chin J Appl Ecol*, 28 (9): 3099–3110 (in Chinese with English abstract) [黄化刚, 吕立新, 张艳茗等(2017). 微生物帮助烟草抗旱的机理及其应用. *应用生态学报*, 28 (9): 3099–3110]
- Huang YM, Zou YN, Wu QS (2017). Alleviation of drought stress by mycorrhizas is related to increased root H₂O₂ efflux in trifoliate orange. *Sci Rep*, 7: 42335
- Inès S (2011). Differential response to water deficit stress in alfalfa (*Medicago sativa*) cultivars: growth, water relations, osmolyte accumulation and lipid peroxidation. *Afr J Biotechnol*, 10 (72): 16250–16259
- Jatav KS, Agarwal RM, Singh RP, et al (2012). Growth and yield responses of wheat [*Triticum aestivum* L.] to suboptimal water supply and different potassium doses. *J Funct Environ Bot*, 2 (1): 39–51
- Jin T, Wang Y, Huang Y, et al (2017). Taxonomic structure and functional association of foxtail millet root microbiome. *Gigascience*, 6 (10): 1–12
- Ju HW, Min JH, Chung MS, et al (2013). The *atrzf1* mutation of the novel RING-type E3 ubiquitin ligase increases proline contents and enhances drought tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 203–204: 1–7
- Kang SM, Waqas M, Khan AL, et al (2014). Plant-growth-promoting rhizobacteria: Potential candidates for gibberellins production and crop growth promotion. In: Miransari M (ed). *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*. New York: Springer, 1: 1–19
- Koberl M, Dita M, Martinuz A, et al (2015). Agroforestry leads to shifts within the gammaproteobacterial microbiome of banana plants cultivated in Central America. *Front Microbiol*, 6: 91
- Koyro HW, Ahmad P, Geissler N (2012). An overview: Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds). *Abiotic Stress Responses in Plants*. New York: Springer, 1–28
- Lakshmanan V, Ray P, Craven KD. (2017). Toward a resilient, functional microbiome: drought tolerance-alleviating microbes for sustainable agriculture. *Methods Mol Biol*, 1631: 69–84
- Lawson CA, Raina JB, Kahlke T, et al (2018). Defining the core microbiome of the symbiotic dinoflagellate, Symbiodinium. *Environ Microbiol Rep*, 10 (1): 7–11
- Lawson CE, Harcombe WR, Hatzenpichler R, et al (2019). Common principles and best practices for engineering microbiomes. *Nat Rev Microbiol*, 17 (12): 725–741

- Lebeis SL, Paredes SH, Lundberg DS, et al (2015). Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. *Science*, 349 (6250): 860–864
- Lebeis SL, Rott M, Dangl JL, et al (2012). Culturing a plant microbiome community at the cross-Rhodes. *New Phytol*, 196 (2): 341–344
- Lesk C, Rowhani P, Ramankutty N (2016). Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529: 84
- Li T, Hu YJ, Hao ZP, et al (2013). First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytol*, 197 (2): 617–630
- Li T, Sun Y, Ruan Y, et al (2016). Potential role of D-myo-inositol-3-phosphate synthase and 14-3-3 genes in the cross-talk between *Zea mays* and *Rhizophagus intraradices* under drought stress. *Mycorrhiza*, 26 (8): 879–893
- Li T, Zhang W, Liu G, et al (2018). Advances in the study of microbial ecology in desert soil. *J Desert Res*, 38 (2): 329–338 (in Chinese with English abstract) [李婷, 张威, 刘光琇等(2018). 荒漠土壤微生物群落结构特征研究进展. *中国沙漠*, 38 (2): 329–338]
- Liao D, Liu J, Liu J, et al (2016). Advances in the response and modulation of phytohormones on arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J Plant Nutr Fert*, 22 (6): 1679–1689 (in Chinese with English abstract) [廖德华, 刘俊丽, 刘健健等(2016). 植物激素响应和调控丛枝菌根共生研究进展. *植物营养与肥料学报*, 22 (6): 1679–1689]
- Liu C, Dai Z, Cui M, et al (2018a). Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate boron toxicity in *Puccinellia tenuiflora* under the combined stresses of salt and drought. *Environ Pollut*, 240: 557–565
- Liu CY, Zhang F, Zhang DJ, et al (2018b). Mycorrhiza stimulates root-hair growth and IAA synthesis and transport in trifoliate orange under drought stress. *Sci Rep*, 8 (1): 1978
- Liu H, Chen W, Wu M, et al (2017). Arbuscular mycorrhizal fungus inoculation reduces the drought-resistance advantage of endophyte-infected versus endophyte-free *Leymus chinensis*. *Mycorrhiza*, 27 (8): 791–799
- Lundberg DS, Lebeis SL, Paredes SH, et al (2012). Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome. *Nature*, 488 (7409): 86–90
- Marques J M, da Silva T F, Vollu R E, et al (2014). Plant age and genotype affect the bacterial community composition in the tuber rhizosphere of field-grown sweet potato plants. *FEMS Microbiol Ecol*, 88 (2): 424–435
- Martínez-Viveros O, Jorquera MA, Crowley DE, et al (2010). Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by Rhizobacteria. *J Soil Sci Plant Nutr*, 10 (3): 293–319
- Mathur S, Tomar RS, Jajoo A (2019). Arbuscular Mycorrhizal fungi (AMF) protects photosynthetic apparatus of wheat under drought stress. *Photosynth Res*, 139 (1–3): 227–238
- Maurel C, Plassard C (2011). Aquaporins: for more than water at the plant-fungus interface? *New Phytol*, 190: 815–817
- Mayak S, Tirosh T, Glick BR (2004). Plant growth-promoting bacteria that confer resistance to water stress in tomatoes and peppers. *Plant Sci*, 166 (2): 525–530
- Meena KK, Sorty AM, Bitla UM, et al (2017). Abiotic stress responses and microbe-mediated mitigation in plants: The omics strategies. *Front Plant Sci*, 8: 172
- Mendes R, Garbeva P, Raaijmakers JM (2013). The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiol Rev*, 37 (5): 634–663
- Miransari M (2014). Mycorrhizal fungi to alleviate compaction stress on plant growth. In: Miransari M (ed). *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*. New York: Springer, 1: 165–174
- Mohanram S, Kumar P (2019). Rhizosphere microbiome: revisiting the synergy of plant-microbe interactions. *Ann Microbiol*, 69 (4): 307–320
- Morris MH, Pérez-Pérez MA, Smith ME, et al (2008). Multiple species of ectomycorrhizal fungi are frequently detected on individual oak root tips in a tropical cloud forest. *Mycorrhiza*, 18 (8): 375–383
- Muller DB, Vogel C, Bai Y, et al (2016). The plant microbiota: Systems-level insights and perspectives. *Annu Rev Genet*, 50: 211–234
- Navarro-Rodenas A, Barzana G, Nicolas E, et al (2013). Expression analysis of aquaporins from desert truffle mycorrhizal symbiosis reveals a fine-tuned regulation under drought. *Mol Plant Microbe Interact*, 26 (9): 1068–1078
- Nematpour A, Eshghizadeh HR, Zahedi M (2019). Drought-tolerance mechanisms in foxtail millet (*Setaria italica*) and proso millet (*Panicum miliaceum*) under different nitrogen supply and sowing dates. *Crop Pasture Sci*, 70 (5): 442–452
- Oliveira RS, Carvalho P, Marques G, et al (2017). Increased protein content of chickpea (*Cicer arietinum* L.) inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen-fixing bacteria under water deficit conditions. *J Sci Food Agr*, 97 (13): 4379–4385
- Pachauri R, Reisinger A, Barros VR, et al (2014). Climate Change 2014: Synthesis report. contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. *J Roman Studies*, 4 (2): 85–88

- Pagano MC (2014). Drought stress and mycorrhizal plant. In: Miransari M (ed). Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses. New York: Springer, 97–110
- Pande KD, Nabi G, Azooz M, et al (2012). Biochemical modifications and enhancement of psoralen content in salt-stressed seedlings of *Psoralea corylifolia* Linn. J Funct Environ Bot, 2: 65–74
- Peiffer JA, Ley RE (2013). Exploring the maize rhizosphere microbiome in the field: A glimpse into a highly complex system. Commun Integr Biol, 6 (5): e25177
- Peiffer JA, Spor A, Koren O, et al (2013). Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. Proc Natl Acad Sci USA, 110 (16): 6548–6553
- Pena-Becerril JC, Monroy-Ata A, del Socorro Orozco-Almanza M, et al (2016). Establishment of *Mimosa biuncifera* (Fabaceae) inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi in greenhouse and field drought conditions. Rev Biol Trop, 64 (2): 791–803
- Philippot L, Raaijmakers JM, Lemanceau P, et al (2013). Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. Nat Rev Microbiol, 11 (11): 789–799
- Plassard C, Louche J, Ali MA, et al (2011). Diversity in phosphorus mobilisation and uptake in ectomycorrhizal fungi. Ann Forest Sci, 68 (1): 33–43
- Porcel R, Aroca R, Azcon R, et al (2006). PIP aquaporin gene expression in arbuscular mycorrhizal *Glycine max* and *Lactuca sativa* plants in relation to drought stress tolerance. Plant Mol Biol, 60 (3): 389–404
- Purahong W, Schlöter M, Pecyna MJ, et al (2014). Uncoupling of microbial community structure and function in decomposing litter across beech forest ecosystems in Central Europe. Sci Rep, 4: 7014
- Qin Y (2017). Plant-associated microbiota from saline areas and its potential phytobeneficial effects (dissertation). (in Chinese with English abstract) [秦媛(2017). 盐碱地植物共生微生物资源及功能初步研究(学位论文). 北京: 中国林业科学研究院]
- Qin Y, Druzhinina IS, Pan X, et al (2016). Microbially mediated plant salt tolerance and microbiome-based solutions for saline agriculture. Biotechnol Adv, 34 (7): 1245–1259
- Raaijmakers JM (2015). The minimal rhizosphere microbiome. In: Lugtenberg B (ed). Principles of Plant-Microbe Interactions: Microbes for Sustainable Agriculture. Switzerland: Springer, Cham: 411–417
- Rahimzadeh S, Pirzad A (2017). Arbuscular mycorrhizal fungi and *Pseudomonas* in reduce drought stress damage in flax (*Linum usitatissimum* L.): a field study. Mycorrhiza, 27 (6): 537–552
- Rapparini F, Peñuelas J (2014). Mycorrhizal fungi to alleviate drought stress on plant growth. In: Miransari M (ed). Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses. New York: Springer, 1: 21–42
- Rolli E, Marasco R, Vigani G, et al (2015). Improved plant resistance to drought is promoted by the root-associated microbiome as a water stress-dependent trait. Environ Microbiol, 17 (2): 316–331
- Rosenblueth M, Martínez-Romero E (2006). Bacterial endophytes and their interactions with hosts. Mol Plant Microbe In, 19 (8): 827–837
- Rout ME, Southworth D (2013). The root microbiome influences scales from molecules to ecosystems: the unseen majority. Am J Bot, 100 (9): 1689–1691
- Ruiz-Lozano J (2004). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. Mycorrhiza, 13 (6): 309–317
- Ruiz-Lozano JM, Aroca R, Zamarreno AM, et al (2016). Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces strigolactone biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato. Plant Cell Environ, 39 (2): 441–452
- Saharan B, Nehra V (2011). Plant growth promoting Rhizobacteria a critical review. Life SciMed Res, (LSMR–21)
- Sanchez-Romera B, Calvo-Polanco M, Ruiz-Lozano JM, et al (2018). Involvement of the *def-1* mutation in the response of tomato plants to arbuscular mycorrhizal symbiosis under well-watered and drought conditions. Plant Cell Physiol, 59 (2): 248–261
- Sanchez-Romera B, Manuel Ruiz-Lozano J, Maria Zamarreno A, et al (2016). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and methyl jasmonate avoid the inhibition of root hydraulic conductivity caused by drought. Mycorrhiza, 26 (2): 111–122
- Santos-Medellin C, Edwards J, Liechty Z, et al (2017). Drought stress results in a compartment-specific restructuring of the rice root-associated microbiomes. MBio, 8 (4): e00764–17
- Schlaeppli K, Dombrowski N, Oter RG, et al (2014). Quantitative divergence of the bacterial root microbiota in *Arabidopsis thaliana* relatives. Proc Natl Acad Sci USA, 111 (2): 585–592
- Sebastiana M, da Silva AB, Matos AR, et al (2018). Ectomycorrhizal inoculation with *Pisolithus tinctorius* reduces stress induced by drought in cork oak. Mycorrhiza, 28 (3): 247–258
- Shade A, Handelsman J (2012). Beyond the Venn diagram: the hunt for a core microbiome. Environ Microbiol, 14 (1): 4–12
- Sherameti I, Venus Y, Drzewiecki C, et al (2008). PYK10, a beta-glucosidase located in the endoplasmatic reticulum,

- is crucial for the beneficial interaction between *Arabidopsis thaliana* and the endophytic fungus *Piriformospora indica*. Plant J, 54 (3): 428–439
- Shi S, Nuccio E, Shi Z, et al (2016). The interconnected rhizosphere: High network complexity dominates rhizosphere assemblages. Ecology Letters, 19 (8): 926–936
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Seki M (2003). Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. Curr Opin Plant Biol, 6 (5): 410–417
- Sinclair TR (2011). Challenges in breeding for yield increase for drought. Trends Plant Sci, 16 (6): 289–293
- Singh B, Singh G (2011). Phosphorus enhanced establishment, growth, nutrient uptake, and productivity of *Dalbergia sissoo* seedlings maintained at varying soil water stress levels in an Indian Arid Zone. J Sustain Forest, 30 (6): 480–495
- Singh LP, Gill SS, Tuteja N (2011). Unraveling the role of fungal symbionts in plant abiotic stress tolerance. Plant Signal Behav, 6 (2): 175–191
- Smith PA (2014). Foliage Friendships Microbial communities on a plant's roots, stems and leaves may improve crop growth. Sci Am, 311 (2): 24–25
- Spaepen S, Vanderleyden J, Remans R (2007). Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. FEMS Microbiol Rev, 31 (4): 425–448
- Spence C, Alff E, Johnson C, et al (2014). Natural rice rhizospheric microbes suppress rice blast infections. BMC Plant Biol, 14: 130
- Streitwolf-Engel R, van der Heijden MGA, Wiemken A, et al (2001). The ecological significance of arbuscular mycorrhizal fungal effects on clonal reproduction in plants. Ecology, 82: 2846–2859
- Sun C, Johnson JM, Cai D, et al (2010). *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein. J Plant Physiol, 167 (12): 1009–1017
- Sun Z, Song J, Xin X, et al (2018). Arbuscular mycorrhizal fungal 14-3-3 proteins are involved in arbuscule formation and responses to abiotic stresses during AM symbiosis. Front Microbiol, 9: 91
- Szabados L, Savaure A (2010). Proline: a multifunctional amino acid. Trends Plant Sci, 15 (2): 89–97
- Szuba A (2015). Ectomycorrhiza of *Populus*. Forest Ecol Manage, 347: 156–169
- Tatry MV, El Kassis E, Lambilliotte R, et al (2009). Two differentially regulated phosphate transporters from the symbiotic fungus *Hebeloma cylindrosporum* and phosphorus acquisition by ectomycorrhizal *Pinus pinaster*. Plant J, 57 (6): 1092–1102
- Toju H, Peay KG, Yamamichi M, et al (2018). Core microbiomes for sustainable agroecosystems. Nat Plants, 4 (5): 247–257
- Tsavelkova EA, Klimova SY, Cherdyntseva TA, et al (2006). Microbial producers of plant growth stimulators and their practical use: A review. Appl Biochem Microbiol, 42 (2): 117–126
- Turner T R, Ramakrishnan K, Walshaw J, et al (2013). Comparative metatranscriptomics reveals kingdom level changes in the rhizosphere microbiome of plants. Isme J, 7: 2248
- Uehlein N, Fileschi K, Eckert M, et al (2007). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and plant aquaporin expression. Phytochemistry, 68 (1): 122–129
- Umezawa T, Fujita M, Fujita Y, et al (2006). Engineering drought tolerance in plants: discovering and tailoring genes to unlock the future. Curr Opin Biotech, 17 (2): 113–122
- Vandenkoornhuyse P, Quaiser A, Duhamel M, et al (2015). The importance of the microbiome of the plant holobiont. New Phytol, 206 (4): 1196–1206
- Volpe V, Chitarra W, Cascone P, et al (2018). The association with two different arbuscular mycorrhizal fungi differently affects water stress tolerance in tomato. Front Plant Sci, 9: 1480
- Vu B, Chen M, Crawford RJ, et al (2009). Bacterial extracellular polysaccharides involved in biofilm formation. Molecules, 14 (7): 2535–2554
- Vurukonda SS, Vardharajula S, Shrivastava M, et al (2016). Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. Microbiol Res, 184: 13–24
- Walters WA, Jin Z, Youngblut N, et al (2018). Large-scale replicated field study of maize rhizosphere identifies heritable microbes. Proc Natl Acad Sci USA, 115 (28): 7368–7373
- Wang E, Wang J, Zhu X, et al (2008). Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. Nat Genet, 40 (11): 1370–1374
- Wu HH, Zou YN, Rahman MM, et al (2017). Mycorrhizas alter sucrose and proline metabolism in trifoliolate orange exposed to drought stress. Sci Rep, 7: 42389
- Wu QS, He JD, Srivastava AK, et al (2019). Mycorrhiza enhances drought tolerance of citrus by altering root fatty acid compositions and their saturation levels. Tree Physiol. 155: 695–701
- Xi N, Chu C, Bloor JMG (2018). Plant drought resistance is mediated by soil microbial community structure and soil-plant feedbacks in a savanna tree species. Environ Experiment Bot, 155: 695–701
- Xie W, Hao Z, Zhou X, et al (2018). Arbuscular mycorrhiza

- facilitates the accumulation of glycyrrhizin and liquiritin in *Glycyrrhiza uralensis* under drought stress. *Mycorrhiza*, 28 (3): 285–300
- Xu L, Naylor D, Dong Z, et al (2018). Drought delays development of the sorghum root microbiome and enriches for monoderm bacteria. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115 (21): E4952
- Yang J, Kloepper JW, Ryu CM (2009). Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends Plant Sci*, 14 (1): 1–4
- Yeoh YK, Paungfoo-Lonhienne C, Dennis PG, et al (2016). The core root microbiome of sugarcane cultivated under varying nitrogen fertilizer application. *Environ Microbiol*, 18 (5): 1338–1351
- Yuan Z, Pan X, Jin W (2019). Tree-associated symbiotic microbes and underlying mechanisms of ecological interactions: a case study of poplar. *Acta Ecol Sin*, 39 (1): 381–397 (in Chinese with English abstract) [袁志林, 潘雪玉, 靳微(2019). 林木共生菌系统及其作用机制—以杨树为例. *生态学报*, 39 (1): 381–397]
- Zarik L, Meddich A, Hijri M, et al (2016). Use of arbuscular mycorrhizal fungi to improve the drought tolerance of *Cupressus atlantica* G. *CR Biol*, 339 (5–6): 185–196
- Zhang H, Jin J, Wang J (2018). Role of auxin in the process of microbe control root development. *Acta Bot*, 38 (7): 1369–1374 (in Chinese with English abstract) [张宏, 金洁, 王剑峰(2018). 生长素在微生物调控根发育过程中的作用. *西北植物学报*, 38 (7): 1369–1374]
- Zhang J, Liu YX, Zhang N, et al (2019). *NRT1.1B* is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice. *Nat Biotechnol*, 37 (6): 676–684
- Zhang J, Zhang N, Liu YX, et al (2018). Root microbiota shift in rice correlates with resident time in the field and developmental stage. *Sci China Life Sci*, 61 (6): 613–621
- Zhou J, He Z, Yang Y, et al (2015). High-throughput metagenomic technologies for complex microbial community analysis: Open and closed formats. *mBio*, 6 (1): e02288–14
- Zhu X, Song F, Liu S, et al (2012). Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress. *Plant Soil Environ*, 58: 186–191
- Zolla G, Badri DV, Bakker MG, et al (2013). Soil microbiomes vary in their ability to confer drought tolerance to *Arabidopsis*. *Appl Soil Ecol*, 68: 1–9

Plant root system-microbial interaction system under drought stress and its application

PANG Zhiqiang^{1,2}, YU Diqui^{1,*}

¹CAS Key Laboratory of Tropical Plant Resources and Sustainable Use, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

²College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: In abiotic stress, drought stress is considered as one of the most important factors limiting plant growth. Most of plants interact actively with a variety of microorganisms to enhance their drought resistance and survival rates. So, there are some interesting scientific questions. How do plants interact with microorganisms and lead to high drought resistance? What are the differences of plant physiological performance between with and without the assistance of microbes under the drought pressure? Would the research in this area be benefit to sustainable agriculture especially with the increasing aridification? In soil-root-microbe interactions, bacteria contribute to plant drought resistance in multiple ways: (1) producing or altering phytohormone to promote plant root development and elongation; (2) inducing drought-resistant-related pathways; and (3) stimulating host plant to generate more antioxidants, activated oxygen scavenger and hydrophilic extracellular polysaccharides. Another group of microbes, mycorrhizal fungi, ensure the metabolism and development of plants through two main mechanisms: (1) facilitating water and nutrients uptake for plants via their enormous hyphae; (2) regulating aquaporins and drought-related genes. Some terminologists appeared such as core microbiome, ‘accessory’ microbiome and minimal microbiome because we realized this is a new and crucial topic that beneficial microorganisms communities play a crucial role in plant life cycle and we need more research to provide knowledge foundation which could be used for crop reproduction. In this review, we focus on rhizosphere-promoting bacteria, ectomycorrhizas fungi, arbuscular mycorrhiza fungi, multi-strain inoculation experiments and drought response genes. Then we demonstrate the molecular mechanisms of drought tolerance of root microorganisms and plants. Finally, we provide the basic but integrated research technical route of drought tolerance of root microorganisms and plants, and discuss an approach combined with traditional and latest molecular methods which aims to contribute to sustainable agriculture.

Key words: sustainable agriculture; stress; rhizosphere-promoting bacteria; arbuscular mycorrhiza; reactive oxygen species; drought response gene

Received 2019-09-27 Accepted 2019-11-06

This work was supported by the “13th Five-Year” Major Breakthrough in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, and Chinese Academy of Sciences (2017XTBG-TOP2).

*Corresponding author (ydq@xtbg.ac.cn).