



李江, 靳艳玲, 赵海. 根际促生菌对植物生长的影响及其作用机制[J]. 黑龙江农业科学, 2023(10):132-137.

根际促生菌对植物生长的影响及其作用机制

李江^{1,2}, 靳艳玲¹, 赵海¹

(1. 中国科学院 成都生物研究所, 四川 成都 610041; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 长期以来, 我国农业生产过度依赖化肥, 忽视了植物-微生物-土壤系统巨大的生物学潜力。植物根际促生菌可以在根际释放养分, 具有促进植物生长的功能, 是微生物肥料的主要来源菌种, 具有广阔的应用前景。在我国化肥减施政策的约束下, 研究植物根际促生菌的促生特性及其作用, 对于推动农业的高产和高效具有重要作用。因此, 本文综述了国内外关于植物根际促生菌在促进植物生长方面的作用机制及土壤-促生菌-植物互作机制的研究进展, 并对其在微生物肥料开发、应用及推动绿色农业发展中的应用进行展望。

关键词: 植物; 根际促生菌; 作用机制

微生物与农业可持续生产密切相关, 农业生产的物质基础是土壤, 土壤的形成及其肥力的提高均有赖于根际微生物的积极作用。根际微生物常常在土壤中占据一定的生态位, 被公认为是绿色农业发展中大有作为的植物第二基因组, 直接或间接参与调节土壤中的物质循环与能量流动。而根际微生物的核心是能够在植物根际大量定殖、有效促进植物生长发育、并抑制病原菌生长的植物根际促生菌(Plant Growth Promoting Rhizobacteria, PGPR)。PGPR 被定义为根际生物群中不可或缺的部分, 根据其与植物根细胞的关系程度, 可分为胞外植物促生长根际细菌(ePGPR)和胞内植物促生长根际细菌(iPGPR)^[1]。在土壤生态系统中成功建立的根际细菌, 具有高度的环境适应性和代谢多功能性, 通过与植物共生促进宿主生长。由于菌株与宿主的相互关系, 导致 PGPR 促进植物生长的机制多样, 如溶磷、解钾、固氮、铁载体的产生、1-氨基环丙烷-1 羧酸脱氨酶(ACC)的产生、植物激素的产生、挥发性有机化合物(Volatile Organic Compounds, VOCs)的产生、群体感应(Quorum Sensing, QS)、系统抗性的诱导、促进有益的植物-微生物共生等^[2]。

PGPR 作为连接植物和土壤的纽带, 通过与土壤和植物的相互作用构建健康的根际系统, 持续高效地促进植物生产。此外, 随着 PGPR 在农业中的潜力稳步增加, 越来越多的工作者聚焦 PGPR 的分子作用机制的研究和成熟微生物菌剂

及肥料的开发与利用, 以一种绿色高效的方式来取代化肥、农药和其他补充剂的使用。本文综述了近年来根际促生菌在促进植物生长方面的相关作用机制, 为其在农业改良中的应用提供相关参考。

1 植物根际促生菌的作用机制

1.1 活化土壤养分

PGPR 能通过自身代谢和生理活动活化土壤中被整合的矿物, 通过活化土壤中的养分, 为植物生长发育创造条件。磷是植物生长必需的营养元素之一, 植物的光合作用和体内生化过程都需磷参与^[3]。土壤中含有丰富的有机磷和无机磷, 但大多数磷被土壤中钙、铁、铝等离子及土壤黏粒固定, 难以被植物直接吸收利用。在 PGPR 中存在一类溶磷细菌, 能够将不溶性磷转变为能被植物直接利用的形式(H_2PO_4^- 和 HPO_4^{2-})。大量研究表明, 这些细菌能够在植物根际通过不同方式溶磷。Ding 等^[4]通过靶向代谢组研究发现, 在甘薯根际分离出的一株苍白杆菌 FP12 能够在磷饥饿的情况下通过分泌大量低分子量有机酸(葡萄糖酸、苹果酸和琥珀酸等)参与溶磷; Safirzadeh 等^[5]在甘蔗根际接种阴沟肠杆菌 R33, 发现其能够通过改变根系磷内流来提高甘蔗的磷吸收效率, 促进了甘蔗生长发育。

氮是构成植物体内氨基酸和蛋白质的主要元素, 氮素的缺乏会直接造成作物的大幅减产。而植物根际中的固氮微生物能够在固氮酶的作用下将大气中游离的氮转化为可被植物直接利用的铵盐, 从而为植物提供养分^[6]。Chaudhary 等^[7]将耐盐固氮菌株用作小麦品种 WH157 的接种剂, 结果发现显著提高了小麦的全氮、生物量和产量; Jin 等^[8]将高效褐球固氮菌 P208 应用到水稻和小麦上, 显著促进了水稻和小麦幼苗根系的生长; 魏

收稿日期: 2023-04-12

基金项目: 四川省重点研发项目(2022YFN0043); 国家甘薯产业技术体系(CARS-10-GW24)。

第一作者: 李江(1997—), 男, 硕士研究生, 从事农业微生物研究。E-mail: ljsw2110@163.com。

通信作者: 赵海(1966—), 男, 硕士, 研究员, 从事农业微生物研究。E-mail: zhaohai@cib.ac.cn。

志敏等^[9]将巨大芽孢属的固氮菌 N3 接种至二月兰,结果发现显著提高了二月兰地上部氮、磷和地下部氮、钾的含量。

土壤中大多数钾元素被固定在长石等硅酸盐矿物中无法被植物吸收,研究表明植物根际的溶钾菌能够通过酸解、螯合和络合反应等从硅酸盐矿物中释放钾元素促进其被植物吸收利用。Rashid 等^[10]发现巨大芽孢杆菌能够通过溶解钾元素产生胞外多糖和植物激素,提高了番茄的生物量及其在干旱胁迫下的耐受性;Safirzadeh 等^[5]发现根际光合细菌 R13 处理后加速了新植甘蔗对钾的吸收,表明了菌株对甘蔗钾吸收具有促进作用。以上研究表明,PGPR 不但可以促进土壤养分的转化,还可以增加营养元素在植物体内的运输和吸收,并且单一促生菌可同时对多种营养元素发挥上述作用。

1.2 产生植物激素

激素是调节植物生长发育的微量物质。目前大量研究表明,PGPR 能够通过合成吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、赤霉素(gibberellin, GA)、乙烯(ethylene, ETH)和脱落酸(abscisic acid, ABA)等植物激素来影响细胞分裂伸长和植物发芽、生根等生理过程^[11]。

IAA 是植物体内最重要的调节激素,影响着植物众多的生理与代谢活动。Souza 等^[12]研究表明,外源适宜浓度的 IAA 能够通过有效促进细胞伸长和组织分化来促进植物生长。除植物能产生 IAA 外,在根际微生物中假单胞菌属、芽孢杆菌属、克雷伯氏菌属、偶氮螺旋体属、肠杆菌属和沙雷氏菌属菌株均能产生 IAA 并将其分泌到植物生长素库中,影响植物的生长发育^[13]。Myo 等^[14]对弗氏酵母 NKZ-259 进行产 IAA 条件优化($82.36 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$),并将其用于番茄促生实验,发现 NKZ-259 处理后显著增加了番茄根和芽的长度。陈越等^[15]在烟草土壤根际筛选出具有产 IAA 能力的鞘氨醇杆菌属 m-53($98 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)和威海仙球菌属 m-60($41 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$),并将其用于促生实验,结果发现菌剂处理后显著促进了烟草种子萌发和幼苗生长。Zhang 等^[16]发现生长素促生菌粘质沙雷氏菌能够利用根系分泌物中的生长素前体来调控根系生长素的合成并影响根系发育,增加了拟南芥侧根的生成并影响了多种营养转运蛋白(N、P、K、S)基因的表达。

除生长素 IAA 外,PGPR 产生的赤霉素、脱落酸、细胞分裂素和油菜素甾醇等植物激素也能够调控植物生长。Kang 等^[17]从土壤中筛选到一

株乙酸钙不动杆菌 SE370,并将其应用于黄瓜、白菜和雏菊的促生实验中,发现其能够通过分泌赤霉素和溶磷来有效促进植物生长;Shahzad 等^[18]发现解淀粉芽孢杆菌能够合成脱落酸来提高水稻对盐的胁迫;吴秉奇等^[19]在烟草根际接种多粘类芽孢杆菌 YC0136,发现其诱导了烟草中生长素、细胞分裂素和赤霉素等植物激素相关基因的表达,显著促进了烟草的生物量和株高。以上研究表明,PGPR 不但可以通过自身分泌激素调节植物生长,而且可以诱导植物产生内源激素,从而共同调控植株的生长发育。

1.3 释放挥发性物质

芽孢杆菌属、珊瑚球菌属和毛壳菌属等 PGPR 能够产生挥发性化合物,影响植物生长^[20-22]。挥发性化合物(VOCs)是一类具有低沸点和低分子量的化合物,其主要产物来自于氮、硫、碳水化合物、氨基酸、脂肪酸、酮和醇代谢^[23]。Raya-González 等^[24]发现枯草芽孢杆菌和荧光假单胞菌产生的挥发性物质中均存在化合物 N,N-二甲基十六胺,通过影响细胞分裂和伸长促进了拟南芥幼苗侧根和根毛的发育;Farag 等^[25]发现绿针假单胞菌能够产生挥发性代谢物水杨酸和茉莉酸,通过产物信号诱导植物产生免疫反应;He 等^[26]发现来源于梭梭根际的枯草芽孢杆菌 WM13-24 能够通过释放挥发性有机化合物 2,3-丁二醇和苯甲醇等来调控 IAA 运输途径,通过增加 IAA 在根中的积累来增加侧根数量,从而促进梭梭和拟南芥的生长和发育。

此外,有研究表明土壤细菌产生的挥发性有机化合物有很强的抗菌活性,具有抑制土传植物病原菌的潜力。微生物挥发性有机化合物是细菌进化的重要驱动力,Wang 等^[27]研究了植物病原菌青枯菌为提高其在生分解淀粉芽孢杆菌 T-5 细菌产生的 VOC 混合物中的适应能力,而减弱青枯菌致病能力的机制,从而保护植物健康,为消减土壤生物障碍的生存-致病权衡策略提供了理论基础。

值得注意的是,PGPR 产生的复杂混合挥发性物质通常需要共同作用才能发挥生物功效,单个或其中某些挥发性物质组合可能无法再现 PGPR 在植物根际发挥的功能^[28-29],这增加了靶向研究特定挥发性物质的难度,同时也显示了根际促生菌的不可替代性。

1.4 抑制病原菌

PGPR 能够调节根际微生物群落结构,诱导植物产生对致病细菌、真菌和病毒的抗性以提高自身抗病能力。Cao 等^[30]发现芽孢杆菌属菌株

Y6 和 F7 分泌的表面活性素、伊枯草菌素和杆菌霉素等抗菌脂肽化合物对青枯菌和尖孢镰刀菌等病原菌具有强烈的拮抗活性;Sang 等^[31]将金黄杆菌属的菌株 ISE14 接种至感染了辣椒疫霉的辣椒中,发现其显著降低了由辣椒疫霉引起疫病的严重程度,并增加了辣椒的根长和干重;Jiang 等^[32]筛选出 2 株具有较高拮抗和水解酶活性的韦氏芽孢杆菌 5YN8 和 DSN012,发现其能够通过分泌次级代谢产物来显著抑制辣椒灰霉病的病原菌灰斑病菌的生长和孢子形成,间接促进了辣椒生长。

上述研究结果表明,根际促生菌抑制病原菌的主要机制是通过竞争作用占据营养丰富的生态位点,并通过大量生长繁殖抑制植物根际病原菌,发挥生防作用。

2 土壤-促生菌-植物相互作用的机制

根系是植物直接吸收养分的门户,是抵御不同生物和非生物胁迫的第一道防线。在植物生长的过程中根系扮演着双重角色,一方面选择性地从根际环境中吸收植物生长所需的矿质营养与水分并将其运输至维管系统,为植物生长发育提供保障;另一方面根系通过根系分泌物塑造了对植物生长有益的根际微生物群落,使其抵御生物与非生物胁迫。PGPR 能够调控根系代谢、植物激素和定殖影响发挥促生作用。PGPR 与植物和土壤间相互影响、相互作用已成为发挥土壤生产潜力的研究热点^[33]。根际复杂的生态环境决定了植物-PGPR-土壤互作机制的复杂性和多样性,了解植物根际互作机制对于定向调控 PGPR 的功能具有重要意义。

2.1 PGPR 通过 IAA 影响根系代谢

植物的生长发育是其与微生物及其生境条件之间一系列相互作用的结果,植物促生菌可以对植物生长发育、养分吸收、对非生物胁迫的耐受性和疾病抑制等产生影响,例如芽孢杆菌属、假单胞菌属和分枝杆菌属菌株可以通过产生次生代谢物或通过影响植物激素稳态或信号传导来促进植株的根系生长。IAA 通常在植物激素调节和根系发育中发挥着重要作用。当 PGPR 定殖到植物根际时,分泌生长素促生菌能够利用色氨酸和其他小分子根系代谢物合成 IAA,此外源 IAA 能够被植物吸收、转运,激活内源生长素信号通路,促进植物细胞生长和增殖^[16]。付严松等^[34]发现 PGPR 分泌的植物激素和信号分子,还可以通过影响根根系发育信号来调节根系构型,促进主根的伸长和侧根根毛发育。此外,Li 等^[35]利用荧光标记和定点突变的技术发现定殖在植物根尖的

CM11 能够通过抑制主根生长素的积累干扰根细胞活性,从而阻断主根的生长,并揭示了 CM11 诱导次生根转录因子 PLT3、PLT5 和 PLT7 调控正常侧根,促进地上部分发育的分子机制。

2.2 根系分泌物塑造根际微生物群落结构

植物在特定环境下与某些微生物互作可能对其产生独特的影响^[36]。PGPR 调控宿主植物的根内代谢通路后,能够将大约 20%~30% 的光合作用产物以根系分泌物的形式塑造宿主在根际的微生物群落结构^[37-38]。根际分泌物是烟草与土壤进行物质交换和信息交流的重要载体,以根际分泌物为核心的信息物质在调控植物根系和微生物互作方面具有重要作用^[39]。植物通过根系分泌物吸收有益微生物,通过塑造根际微生物菌群为其生长助力。一方面为根际微生物的生长和繁殖提供适合的碳源和能源^[40-41];另一方面,通过次生代谢产物选择塑造根际微生物群落结构,影响土壤养分释放和信息传递,进而影响植物生长发育^[42]。

目前已发现的植物根系分泌物主要包括糖类、氨基酸类、有机酸类、脂肪酸类、激素类、黄酮类和生长因子类等^[43]。根系分泌物受不同作物种类及同种作物不同生育期的状态影响差异较大^[44-45]。早期对植物根系分泌物的研究主要集中在糖类和氨基酸的功能上,认为其能够为根际微生物提供碳源与氮源,并显著影响着根际微生物的种类和丰度。然而,Jiang 等^[46]在丛枝菌根互作的研究中,发现植物还能够以脂肪酸的形式为真菌提供有效碳源,为 PGPR 的营养利用开辟了新思路。根系分泌物中一些低分子量有机酸类物质能促进土壤中难溶态养分的释放,供植物和根际微生物吸收利用,对植物的生长产生积极影响。此外,根系还能分泌对植物本身生长具有抑制效应的物质,如苯甲酸和阿魏酸等化合物,这些物质能够通过改变土壤养分、pH 及化感作用等方式对根际土壤微生物生长起着调控作用^[47]。在土壤和根际环境中,根际微生物能够通过可扩散的化学信号进行交流,被称为群体感应。革兰氏阴性细菌能够通过酰基高丝氨酸内酯(AHLS)作为通讯信号,革兰氏阳性菌则使用寡肽作为通讯信号^[48]。

不同种类的根系分泌物能够塑造功能各异的根际微生物群落。近年来,随着宏基因组学的迅猛发展,根际微生物中的一些重要菌属被先后鉴别出来,其中包括根瘤菌属(*Rhizobia*)、不动杆菌属(*Acinetobacter*)、碱性菌属(*Alcaligenes*)、节杆菌属(*Arthrobacter*)、偶氮杆菌属(*Azobacteria*)、芽孢杆

菌属(*Bacillus*)、伯克霍尔德菌属(*Burkholderia*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)、欧文菌属(*Erwinia*)、黄杆菌属(*Flavobacterium*)、鞘脂单胞菌属(*Sphingomonas*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、变形杆菌属(*Proteus*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、沙雷氏菌属(*Serratia*)和黄单胞菌属(*Xanthomonas*)等,这些菌属构成了大部分根际菌群的核心部分。其中,鞘脂单胞菌属和鞘氨醇单胞菌属是根际在富营养状态的优势菌种,其对根际中的芳香族化合物具有广泛的代谢能力,与根际微生物的固氮密切相关,并且还能够将戊糖、己糖及二糖转变成酸,罗河杆菌属(*Rhodanobacter*)对根腐真菌病原体腐皮镰孢霉菌(*Fusarium solani*)具有拮抗作用,并且能够参与氮循环过程,中间根瘤菌属(*Mesorhizobium*)与微生物固氮密切相关。

2.3 PGPR 在根际定殖

植物促生菌能够在植物组织内部或外部生存,通过各种有益活动促进植物生长。利用植物有益微生物组调控作物生长与健康是当下根际微生物研究的热点。定殖是多因素综合作用的结果,过程复杂多样,在多变的根际环境中竞争定殖是保证其促生效果稳定的关键,也是微生物用于生物施肥、植物刺激、生物防治等相关应用的关键。

促生菌在土壤中的存活时间短是当下微生物促生菌剂应用的主要障碍之一。近年来大量研究工作表明,与单菌相比,施用混和菌群更容易在宿主植物根际形成稳定的生物膜,极大促进了目标菌株的定殖并取得了稳定的促生效果。因此,越来越多的科学家提出合成菌群(syncoms)的概念^[49]。Sun等^[50]以芽孢杆菌与假单胞菌为基础,将合成的微生物菌群制成微生物肥料,在盆栽促生效果方面发现合成菌群显著优于单菌施用,展示了合成菌群在植物促生方面的巨大潜力。Li等^[51]通过建立高多样性的跨界人工合成菌群,揭示了合成菌群在原位条件下抑制番茄尖孢镰刀枯萎病的功能和作用机制。de Soaza等^[52]采用合成微生物群落的方法培养特定类群模拟微生物组的结构和功能,通过协同作用来增加微生物群落的稳定性和作物韧性。大量研究成果表明,合成菌群在扩宽促生菌在植物根际的生态位宽度,驱动菌群代谢互养,协同增强植物益生能力等方面发挥着重要作用。

此外,细菌的趋化性被认为是促生菌定殖的机制之一,其中CheY反应调节器的磷酸化和鞭毛的相互作用发挥着关键作用^[53]。当植物在根际分泌代谢物质后,PGPR能够通过自身化学感

受器感知不同根系分泌物,并受根际分泌物募集,从根周运动到根系分泌物释放的部位,形成微菌落,最后在植物与微生物共同作用下形成微生物被膜,被膜的形成是PGPR在根际成功定殖的标志^[54]。在定殖过程中,PGPR面临着植物免疫系统,有益微生物需要逃避或抑制根部免疫反应,以减少活性氧(ROS)的产生,为其与宿主定殖建立互利关系^[55-56]。Tzipilevich等^[57]在产生长素芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*) FZB42与拟南芥根系相互作用中发现植物免疫系统激活是生长素分泌有益细菌有效定殖根的必要条件。细菌定殖触发根系免疫反应后产生的活性氧能够刺激其产生生长素,促进细菌存活和有效定殖,使细菌能够抑制真菌感染并促进植物生长。

3 展望

大量研究证明使用PGPR是提高土壤利用率的有效途径,能够减少化肥的投用量,推动化肥减施。但是,目前的研究大多还停留在实验室阶段。在大田应用时,复杂的环境可能导致PGPR的应用效果不稳定,对PGPR的推广提出了挑战。因此,还需要持续系统地研究如何通过剂型的优化提升PGPR的存活期,如何调控根际环境促进PGPR定殖,如何减少PGPR对与植物健康密切相关的根际菌群产生的影响等生产实践所面临的问题。相信随着田间试验的不断深入,PGPR将在绿色农业及作物增产方面发挥越来越重要的作用。

参考文献:

- [1] MARTÍNEZ O A, JORQUERA M, GAJARDO G, et al. Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria [J]. *Journal of Soil Science & Plant Nutrition*, 2010, 10(3): 293-319.
- [2] BHATTACHARYYA P, JHA D. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture [J]. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2012, 28(4): 1327-1350.
- [3] HA S, TRAN L S. Understanding plant responses to phosphorus starvation for improvement of plant tolerance to phosphorus deficiency by biotechnological approaches [J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2014, 34(1): 16-30.
- [4] DING Y, YI Z, FANG Y, et al. Multi-Omics reveal the efficient phosphate-solubilizing mechanism of bacteria on rocky soil [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 761972.
- [5] SAFIRZADEH S, CHOROM M, ENAYATIZAMIR N. Effect of phosphate solubilising bacteria (*Enterobacter cloacae*) on phosphorus uptake efficiency in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) [J]. *Soil Research*, 2019, 57(4): 333-341.
- [6] SHRIDHAR B S. Nitrogen fixing microorganisms [J]. *Microbiology Research*, 2012, 3(1): 46-52.
- [7] CHAUDHARY D, NARULA N, SINDHU S S, et al. Plant growth stimulation of wheat (*Triticum aestivum* L.) by

- inoculation of salinity tolerant *Azotobacter* strains[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2013, 19: 515-519.
- [8] JIN H Y, WANG H, ZHANG Y H. Genome-based identification and plant growth promotion of a nitrogen-fixing strain isolated from soil [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61 (10): 3249-3263.
- [9] 魏志敏, 孙斌, 方成, 等. 固氮芽孢杆菌 N3 的筛选鉴定及其对二月兰的促生效果[J]. *土壤*, 2021, 53(1): 64-71.
- [10] RASHID U, YASMIN H, HASSAN M N, et al. Drought-tolerant *Bacillus megaterium* isolated from semi-arid conditions induces systemic tolerance of wheat under drought conditions[J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 41: 549-569.
- [11] MA Y, OLIVEIRA R S, NAI F, et al. The hyperaccumulator *Sedum plumbizincicola* harbors metal-resistant endophytic bacteria that improve its phytoextraction capacity in multi-metal contaminated soil[J]. *Journal of Environmental Management*, 2015, 156: 62-69.
- [12] SOUZA M S T, de BAURA V A, SANTOS S A, et al. *Azospirillum* spp. from native forage grasses in Brazilian Pantanal floodplain: biodiversity and plant growth promotion potential[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2017, 33: 1-13.
- [13] YADAV S, SINGH K, CHANDRA R. Chapter 13 plant growth-promoting-phizobacteria (PGPR) and bioremediation of industrial W[M]//CHANDRA R, SOBTI R C. *Microbes for Sustainable Development and Bioremediation*. CRC Press, 2019: 207.
- [14] MYO E M, GE B, MA J J, et al. Indole-3-acetic acid production by *Streptomyces fradiae* NKZ-259 and its formulation to enhance plant growth[J]. *BMC Microbiology*, 2019, 19: 1-14.
- [15] 陈越, 李虎林, 朱诗苗, 等. 产吲哚乙酸 (IAA) 促生菌的分离鉴定及对烟草种子萌发和幼苗生长发育的影响[J]. *作物杂志*, 2020, 36(2): 176-181.
- [16] ZHANG C, YU Z, ZHANG M, et al. *Serratia marcescens* PLR enhances lateral root formation through supplying PLR-derived auxin and enhancing auxin biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73 (11): 3711-3725.
- [17] KANG S M, JOO G J, HAMAYUN M, et al. Gibberellin production and phosphate solubilization by newly isolated strain of *Acinetobacter calcoaceticus* and its effect on plant growth[J]. *Biotechnology Letters*, 2009, 31: 277-281.
- [18] SHAHZAD R, KHAN A L, BILAL S, et al. Inoculation of abscisic acid-producing endophytic bacteria enhances salinity stress tolerance in *Oryza sativa* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 136: 68-77.
- [19] 吴秉奇, 梁永江, 丁延芹, 等. 两株烟草根际拮抗菌的生防和促生效果研究[J]. *中国烟草科学*, 2013, 34(1): 66-71.
- [20] GUO Y, JUD W, WEIKL F, et al. Volatile organic compound patterns predict fungal trophic mode and lifestyle [J]. *Communications Biology*, 2021, 4(1): 673.
- [21] YE X, CHEN Y, MA S, et al. Biocidal effects of volatile organic compounds produced by the myxobacterium *Corrallococcus* sp. EGB against fungal phytopathogens [J]. *Food Microbiology*, 2020, 91: 103502.
- [22] HUNG R, LEE S, BENNETT J W. Fungal volatile organic compounds and their role in ecosystems [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, 99: 3395-3405.
- [23] SCHULZ S, DICKSCHAT J S. Bacterial volatiles: the smell of small organisms [J]. *Natural Product Reports*, 2007, 24(4): 814-842.
- [24] RAYA-GONZÁLEZ J, VELÁZQUEZ-BECERRA C, BARRERA-ORTIZ S, et al. N,N-dimethyl hexadecylamine and related amines regulate root morphogenesis via jasmonic acid signaling in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Protoplasma*, 2017, 254: 1399-1410.
- [25] FARAG M A, ZHANG H, RYU C M. Dynamic chemical communication between plants and bacteria through airborne signals: induced resistance by bacterial volatiles [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2013, 39: 1007-1018.
- [26] HE A L, ZHAO L Y, REN W, et al. A volatile producing *Bacillus subtilis* strain from the rhizosphere of *Haloxylon ammodendron* promotes plant root development [J]. *Plant and Soil*, 2023, 486: 661-680.
- [27] WANG J N, RAZAA W, JIANG G F, et al. Bacterial volatile organic compounds attenuate pathogen virulence via evolutionary trade-offs [J]. *The ISME Journal*, 2023, 17(3): 443-452.
- [28] CORDOVEZ V, MOMMER L, MOISAN K, et al. Plant phenotypic and transcriptional changes induced by volatiles from the fungal root pathogen *Rhizoctonia solani* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1262.
- [29] RAMOS-GALARZA C, BOLAÑOS-PASQUEL M, GARCÍA-GÓMEZ A, et al. La escala EFECO para valorar funciones ejecutivas en formato de auto-reporte [J]. *Revista Iberoamericana de Diagnóstico y Evaluación-e Avaliação Psicológica*, 2019, 1(50): 83-93.
- [30] CAO Y, PI H, CHANDRANGSU P, et al. Antagonism of two plant-growth promoting *Bacillus velezensis* isolates against *Ralstonia solanacearum* and *Gusarium oxysporum* [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1-14.
- [31] SANG M K, JEONG J J, KIM J, et al. Growth promotion and root colonisation in pepper plants by phosphate-solubilising *Chryseobacterium* sp. strain ISE14 that suppresses *Phytophthora blight* [J]. *Annals of Applied Biology*, 2018, 172(2): 208-223.
- [32] JIANG C H, LIAO M J, WANG H K, et al. *Bacillus velezensis*, a potential and efficient biocontrol agent in control of pepper gray mold caused by *Botrytis cinerea* [J]. *Biological Control*, 2018, 126: 147-157.
- [33] ZHANG R, VIVANCEO J M, SHEN Q. The unseen rhizosphere root-soil-microbe interactions for crop production [J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2017, 37: 8-14.
- [34] 付严松, 李宇聪, 徐志辉, 等. 根际促生菌调控植物根系发育的信号与分子机制研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2020, 36(9): 42.
- [35] LI Q, LI H C, YANG Z, et al. Plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas* sp. CM11 specifically induces lateral roots [J]. *The New Phytologist*, 2022, 235 (4): 1575-1588.
- [36] HUANG N, WANG W W, YAO Y L, et al. The influence of different concentrations of bio-organic fertilizer on cucumber *Fusarium* wilt and soil microflora alterations [J]. *PLoS One*, 2017, 12(2): e0171490.
- [37] COTTON T E A, PÉTRIACQ P, CAMERON D D, et al. Metabolic regulation of the maize rhizobiome by benzoxazinoids

- [J]. The ISME Journal, 2019, 13(7):1647-1658.
- [38] SASSE J, MARTIONA E, NORTEN T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? [J]. Trends in Plant Science, 2018, 23(1):25-41.
- [39] PANG Z, CHEN J, WANG T, et al. Linking plant secondary metabolites and plant microbiomes: a review [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:621276.
- [40] GUO Q, YU J, SUN J, et al. Exogenous inoculation of microorganisms effect on root exudates and rhizosphere microorganism of tobaccos [J]. Advances in Microbiology, 2021, 11(9):510-528.
- [41] BADRI D V, VIVANCO J M. Regulation and function of root exudates [J]. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(6):666-681.
- [42] EISENHAUER N. Aboveground-belowground interactions as a source of complementarity effects in biodiversity experiments [J]. Plant and Soil, 2012, 351:1-22.
- [43] TRIVEDI P, LEACH J E, TRINGE S G, et al. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health [J]. Nature Reviews Microbiology, 2020, 18(11):607-621.
- [44] VIVES-PERIS V, OLLAS C D, A GÓMEZ-CADENAS, et al. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond [J]. Plant Cell Reports, 2020, 39(1):3-17.
- [45] AULAKH M S, WASSMANN R, BUENO C, et al. Impact of root exudates of different cultivars and plant development stages of rice (*Oryza sativa* L.) on methane production in a paddy soil [J]. Plant and Soil, 2001, 230:77-86.
- [46] JIANG Y, WANG W, XIE Q, et al. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi [J]. Science, 2017, 356(6343):1172-1175.
- [47] SUN N, YANG C, QIN X, et al. Effects of organic acid root exudates of *Malus hupehensis* Rehd. derived from soil and root leaching liquor from orchards with apple replant disease [J]. Plants, 2022, 11(21):2968.
- [48] COQUANT G, AGUANNO D, PHAM S, et al. Gossip in the gut: quorum sensing, a new player in the host-microbiota interactions [J]. World Journal of Gastroenterology, 2021, 27(42):7247.
- [49] SHAYANTHAN A, ORDONEZ P A C, ORESNIK L J. The role of synthetic microbial communities (SynCom) in sustainable agriculture [J]. Frontiers in Agronomy, 2022, 4:58.
- [50] SUN X L, XU Z H, XIE J Y, et al. *Bacillus velezensis* stimulates resident rhizosphere *Pseudomonas stutzeri* for plant health through metabolic interactions [J]. The ISME Journal, 2021, 16(3):774-787.
- [51] LI S Y, XIAO J, SUN T Z, et al. Synthetic microbial consortia with programmable ecological interactions [J]. Methods in Ecology and Evolution, 2022, 13(7):1608-1621.
- [52] de SOUZA R S C, ARMANHI J S L, ARRUDA P. From microbiome to traits: designing synthetic microbial communities for improved crop resiliency [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11:1179.
- [53] SARKAR M K, PAUL K, BLAIR D. Chemotaxis signaling protein CheY binds to the rotor protein FlhN to control the direction of flagellar rotation in *Escherichia coli* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(20):9370-9375.
- [54] SANTOYO G, URTIS-FLORES C A, LOEZA-LARA P D, et al. Rhizosphere colonization determinants by plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) [J]. Biology, 2021, 10(6):475.
- [55] ZBORALSKI A, FILION M. Genetic factors involved in rhizosphere colonization by phytobeneficial *Pseudomonas* spp. [J]. Computational and Structural Biotechnology Journal, 2020, 18:3539-3554.
- [56] YU K, PIETERSE C M J, BAKKER P A H M, et al. Beneficial microbes going underground of root immunity [J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(10):2860-2870.
- [57] TZIPILEVICH E, RUSS D, DANGL J L, et al. Plant immune system activation is necessary for efficient root colonization by auxin-secreting beneficial bacteria. [J]. Cell host & microbe, 2021, 29(10):1507-1520.

Effects of Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) on Plant Growth and Its Mechanism

LI Jiang^{1,2}, JIN Yanling¹, ZHAO Hai¹

(1. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: For a long time, agricultural production in China has relied excessively on chemical fertilizers, neglecting the enormous biological potential of the plant-microbial-soil system. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) can release nutrients in the rhizosphere and promote plant growth. They are the main source of microbial fertilizers and have broad application prospects. Under the policy of restricting chemical fertilizer in China, investigating the characteristics and effects of PGPR plays an important role in enhancing yield and efficiency of agricultural production. Therefore, this article reviewed the research progress on the mechanism of PGPR in promoting plant growth and the interaction mechanism between soil-PGPR-plants at home and abroad, and prospected its application in the development and application of microbial fertilizers and the promotion of green agriculture development.

Keywords: plant; growth promoting rhizobacteria; mechanism