生物技术通报
·综述与专论· BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2022, 38(12):88-99

荒漠植物内生菌多样性及其增强农作物抗旱和耐盐性的研究进展

伊帕热·帕尔哈提 祖力胡玛尔·肉孜 田永芝 朱艳蕾 李远婷 马晓林

（新疆师范大学生命科学学院 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室 新疆特殊环境物种多样性应用与调控重点实验室，乌鲁木齐 830054）

摘　要： 与内生菌共生是荒漠植物应对极端环境的重要策略。内生菌可促进宿主植物抗旱和耐盐生长，且荒漠植物内生菌可以相似方式促进非宿主农作物的抗逆生长，有望解决极端环境下粮食减产问题。本文综述了近年来荒漠植物来源的内生菌种类及其宿主植物多样性，并从植物－微生物共生互作的生理（激素、代谢物、抗氧化物及渗透势调节）到分子（酶和基因）水平，系统分析了内生菌对宿主及非宿主农作物发挥协同抗旱和耐盐的作用机制。结合本课题组多年从事荒漠植物内生菌的研究进展，在获得大量具有促生抗逆功能的菌株并探明其作用方式的基础上，为荒漠生态植被恢复及农业可持续发展探索备选方案。

关键词： 荒漠植物；内生菌；农作物；抗旱耐盐；抗逆响应基因

DOI：10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2021-1525

Research Progress in Diversity of Endophytes Microbial Communities Isolated from Desert Plants and Their Strengthening Effects on Drought and Salt Tolerance in Crops

YIPARE·Paerhati ZULIHUMAER·Rouzi TIAN Yong-zhi ZHU Yan-lei LI Yuan-ting MA Xiao-lin

（*Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology*，*Key Laboratory of Special Environment Biodiversity Application and Regulation in Xinjiang*，*School of Life Sciences*，*Xinjiang Normal University*，*Urumqi* 830054）

Abstract: Endophytes symbiosis is an important strategy for desert plant to resist to extreme environments. Endophytes promotes the drought resistance and salt tolerance of host plants，and can also improve the stress resistance of non-host crops in the similar way，which is expected to solve the problem of grain yield reduction in extreme environments. This paper summarized the species of endophytes from desert plants and the diversity of their host plants in recent years. From the physiological level of plant-microbial symbiotic interaction（hormone，metabolite，antioxidant and osmotic potential regulation）to the molecular（enzyme and gene）level，it systematically analyzed the mechanism of synergistic drought resistance and salt tolerance of endophytes on host and non-host crops. Combined with the research progress of desert plant endophytes engaged in by our research group for many years，on the basis of obtaining a large number of strains with growth promoting and stress resistance function and exploring their mode of action，we put forward positive alternative schemes for desert ecological vegetation restoration and agricultural sustainable development.

Key words: desert plant；endophyte；crops；drought and salt tolerance；genes associated with stress

近年来，全球极端天气频发再次预示局部环境对地球生态的系统长远性影响。干旱和盐渍主导的荒漠化以每年 5-7 万 km^2 的速度在全球蔓延，吞噬着有限的耕地资源[1-3]。利用生物学手段改善荒漠

收稿日期：2021-12-08
基金项目：国家自然科学基金项目（31860129），新疆维吾尔自治区高校科研计划（XJEDU2021Y036）
作者简介：伊帕热·帕尔哈提，女，硕士研究生，研究方向：微生物生态；E-mail：627428492@qq.com
通讯作者：马晓林，女，博士，副教授，研究方向：微生物学和分子免疫学；E-mail：xiaolin@xjnu.edu.cn

生态，是缓解全球极端天气、安全有效绿色低成本解决粮食危机的迫切之举。植物长期处于荒漠环境中逐渐演化出自身独特的抗逆响应机制，与内生菌共生构成的微生态系统就是其中一种。自1866年提出植物内生菌（endophyte）概念至今的155年里，对内生菌的种类、功能及其与宿主之间关系的研究日渐充盈并逐步清晰，对其界定也更加明确，即指生活史中的某一阶段或全部时期生活于健康植物组织和器官内，不引起宿主植物组织明显症状改变，并对植物生长、抗病、抗逆性及修复等有促进作用的一类微生物[4-5]。大量研究表明，来自根系土壤或空气中的微生物通过根及叶片进入植株后可在根、茎、叶、花、果实和种子等多个器官组织中定殖并迁移[6]，其多样性及定殖特性也因物种及其部位不同而各异。目前已在灌木、草本、木本、农作物、果树、藻类等30多万种植物中发现了包括真菌、细菌和放线菌在内的150多个属的内生菌，它们通过增加宿主吸收养分、促进生长发育、耐受胁迫和抗病虫害等方式来提高植物对环境的适应性[7-9]。许多分离自干旱、盐碱等极端环境中的植物内生菌对小麦、水稻、玉米等农作物的产量[10-11]、抗病[12]、抗旱和耐盐碱性均有不同程度的促进作用[13-14]。可见将这类促生内生菌应用于农业生产，有望在改良农作物品质、提高产量的基础上，减少土地化肥使用量从而减轻环境污染，提高粮食安全，符合我国长期以来解决环境和粮食问题的根本出发点。

本实验室长期从事干旱半干旱地区植物内生菌的分离鉴定及其共生机制的研究，目前已经分离了包括银砂槐[15-17]、抱茎独行菜[18]、羽毛针禾[19-20]等植物的内生菌，并分析了其来源、定殖特性及协助宿主抗旱和耐盐的生理生化及分子机理，积累了大量有关荒漠植物内生菌的种类及其促生特性的研究成果。本文就荒漠植物内生菌种类及其宿主植物多样性、内生菌促进宿主及非宿主农作物抗旱和耐盐性的机制进行综述，以期为农业绿色可持续发展提供备选方案。

1　荒漠植物内生菌类群多样性

荒漠植物主要是指在极度高温、干旱及土壤盐渍化等荒漠条件下仍能生存的植物，抗旱和耐盐碱是其典型特征。自2012年以来，对荒漠植物内生菌及其与植物互作机制的研究持续快速升温，我国对荒漠植物内生菌的挖掘工作开展的较早也较为深入。据不完全统计，目前国内外已从至少50多种荒漠植物中分离出内生菌，这些植物涵盖了约14个科的25个属。其中，以豆科植物报道的最多，包括甘草（*Glycyrrhiza uralensis* Fisch）[10]、桑托林丝兰（*Ceratocarpus arenarius*）[21]、盐地碱蓬（*Suaeda salsa*）[21]、骆驼刺（*Alhagi sparsifolia*）[22]、鹰嘴豆（*Chick peas*）[23]、银砂槐（*Ammodendron bifolium*）[24]、紫檀（*Pterocarpus indicus* Willd.）[25]、苜蓿（*Lotuscorniculatus* L.）[26]。其次是藜科植物，包括梭梭（*sacsaoul*）[23]、盐角草（*Salicornia europaea* L.）[27]、沙蓬（*Agriophyllum squarrosum* L.）。另外还有菊科的紫茎泽兰（*Teucrium polium*）[28]和沙蒿（*Artemisiaarenaria* DC.）、唇形科的迷迭香（*Rosemary*）[23]和盐角藻（*Salicornia* sp.）[29]、胡颓子科沙棘（*Seriphidium santolinum*）[30]、葫芦科小叶罗汉果（*Eragrostis minor*）[21]、棕榈科椰枣（*Phoenix dactylifera* L.）[31]、茄科黑果枸杞（*Lycium ruthenicum*）[32]、柽柳科多枝柽柳（*Tamarix ramosissima*）[32]、仙人掌科仙人掌（*Euphorbia trigonas*）[33]、十字花科抱茎独行菜（*Lepidium perfoliatum* L.）[18]、禾本科高粱（*Sorghum bicolor*）[34]、皱襞植物（*Cullen plicata* Delile）[35]等。从内生菌的种类来说，从荒漠植物中分离菌株主要为细菌和真菌，放线菌种类较少。

1.1　内生细菌

内生细菌几乎遍布所有植物体内，数量巨大、种类繁多。近年来，从荒漠植物根、茎、叶、果实和种子中分离的内生细菌种类丰富，其中以芽孢杆菌属（*Bacillus*）报道较多，包括枯草芽孢杆菌（*Bacillus subtilis*）[27]、短小芽孢杆菌（*Bacillus pumilus*）、巨大芽孢杆菌（*Bacillus megaterium*）、解淀粉芽孢杆菌（*Bacillus amyloliquefaciens*）、地衣芽孢杆菌（*Bacillus licheniformis*）、莫哈韦芽孢杆菌（*Bacillus mojavensi*）、木聚糖类芽孢杆菌（*Paenibacillus xylanexedens*）等。另外，解磷细菌（*Pseudomonas frederickbergensis*）、假单胞菌（*Pseudomonas* sp.）、

芸苔假单胞菌（*Pseudomonas brassicacearum*）、成团泛菌（*Pantoea agglomerans*）[36]、阴沟肠杆菌（*Enterobacter cloacae*）[37]、考氏科萨克氏菌（*Kosakonia cowanii*）、苜蓿根瘤菌（*sinorhizobium meliloti*）[26]、短臂杆菌（*Brachybacterium saurashtrense*）、假单胞菌[27]、葡萄球菌（*Staphylococcus* sp.）[29]等细菌在荒漠植物中也相继被分离出。在农作物中已发现超过129种属以上的内生细菌，以假单胞菌属、土壤杆菌属（*Agrobacterium*）、芽孢杆菌属、葡萄球菌属（*Staphylococcus*）、根瘤菌属（*Rhizobium*）、肠杆菌属（*Enterobacter*）[38-39]较为常见。

1.2 内生真菌

内生真菌是植物内生菌研究的源头，在禾本科植物中研究最多，其固氮及促进植物养分吸收等功能显著[40-41]，成为内生菌研究领域最突出的贡献者。目前已在80多个属290多种禾本科植物中发现内生真菌，大多数都属于子囊菌纲（Ascomycetes）及其衍生类[42]。同样，从荒漠植物中分离的内生真菌也多以子囊菌和深色有隔真菌（Dark *septate endophytes*）为主[43-46]，包括镰孢霉属（*Frusarium*）、匐柄霉属（*Stemphylium*）、短梗霉属（*Aureobasidium*）、曲霉属（*Aspergillus*）以及茎点霉属（*Phoma*）等[47]，其次是嗜热真菌（*Thermomyces.lanuginosus*）[35]、奇氏新孢霉（*Neocamarosporium chichastianum*）、新卡玛孢菌（*Neocamarosporium goegapense*）、团黑孢霉（*Periconia macrospinosa*）[23]等。

1.3 内生放线菌

内生放线菌能够产生具有抑菌活性的次生代谢产物，因此在药用植物中研究和报道最多，以链霉菌属（*Streptomyces*）、链轮丝菌属（*Streptoverticillum*）、游动放线菌属（*Antinoplanes*）、诺氏卡菌属（*Nocardia*）、小单胞菌属（*Micromonospora*）较常见[48]。然而，从荒漠植物中分离的放线菌报道较少，以链霉菌属、拟诺卡氏菌属（*Nocardiopsis*）、拟无枝酸菌属（*Amycolatopsis*）较为常见[25, 49-53]。

2 荒漠植物内生菌对宿主及非宿主农作物抗旱和耐盐性的影响

干旱和盐渍化是最典型的荒漠环境因子，也是制约植物生长最主要的非生物胁迫因素。在干旱及高盐环境下，植物生长发育的各个阶段均受到严重的制约，在种子阶段，干旱盐渍化降低了种子的渗透势从而严重抑制了种子萌发[54]；在幼苗阶段，缺水使得幼苗的植物叶片出现卷曲黄化现象，株高、根长以及鲜干重逐渐下降，叶片的叶绿素含量[55]、气孔导度及水势会逐渐降低[56]，生长发育迟缓；在成株阶段，由于从生理生化及代谢层面积累了大量不利因素，尤其是细胞毒性（氧化物）等物质[57-58]，导致植物生长及开花结实受阻。同样，微生物在逆境胁迫下也难以生存。然而与植物不同的是，生活周期短暂的微生物会迅速感应不利环境，快速产生包括过氧化氢酶（catalase，CAT）、过氧化物酶（peroxidase，POD）、抗氧化蛋白（peroxiredoxins，PRDX）和谷胱甘肽（glutaredoxins，GSH）等抗氧化活性物质及小分子渗透调节物质来维持自身生存[59]，这些物质可帮助植物抵御逆境胁迫。在共同利益的驱使下，植物与微生物进化为共同体联合抗逆，植物为微生物提供环境缓冲区维持微生态稳定，微生物则刺激植物产生各种酶及渗透调节物质等共同应对逆境胁迫[60-61]。内生菌通过调控植物激、固氮溶磷等改善宿主植物营养状况、提高光合作用及抗氧化酶活性协助荒漠植物响应逆境胁迫[62-64]（表1）。

干旱严重制约着农作物的产量[1-3]，其危害程度相当于所有自然灾害的总和[65]。因此，对荒漠植物内生菌的挖掘及其共生抗逆机制的研究有助于改善干旱区植被覆盖，扩大有效栽培面积，为农业可持续发展提供重要途径。例如，荒漠主导下的新疆是棉花、小麦和玉米作物的主产区[66]，同时分布着大量的耐受极端干旱和盐碱的植物资源，而其中蕴含的内生菌资源还有待进一步研究。因此，系统的对荒漠区域不同植被中内生菌进行挖掘整理，有望揭示共生抗逆生物学机制，为促进干旱区农作物生产提供新的策略。

2.1 荒漠植物内生菌提高宿主及农作物的抗旱能力

荒漠植物内生菌可提高宿主的抗旱能力。从荒漠植物中分离出的内生菌具有分泌生长素、产铁载体、ACC脱氨酶等多种功能，并可通过促进植物根

表 1　荒漠植物内生菌对宿主的促生功能及其参与调控的靶物质

Table1　Growth promoting function of endophytes on host of desert plant and their target substances involved in regulation

序号 No.	促生功能 Function of growth promoting	内生菌 Endophyte	参与调控的物质 Substances involved in regulation				植物来源 Plant origin	参考文献 Reference
			代谢产物 Metabolite	植物类激素 Phytohormone	酶类 Enzymes	渗透势物质 Osmotic potential material		
1	增加根长，茎长 Increase root length and stem length	短小芽孢杆、克雷伯氏菌 *B. pumilus*，*Klebsiella* sp.	总黄酮，总多糖，总皂苷，亚精胺 Total flavonoids，total polysaccharides，total saponins，and spermidine	吲哚乙酸 IAA	过氧化氢酶、谷胱甘肽过氧化物酶 CAT and GPX		甘草、阿尔哈吉 *Glycyrrhiza uralensis*，and *Fisch Alhagi sparsifolia*	［10，22］
2	增加生物量 Increase biomass	不等弯孢、镰刀、新孢子菌、格孢腔菌、单格孢菌、奇氏新孢霉、新卡玛孢菌 *Curvularia inaequali*，*Fusariumavenaceum*，*Neocamarosporium* sp.，*Pleosporales*，*Ulocladium* sp.，*Neocamarosporium* chichastianum，and *Neocamarosporium goegapense*			过氧化物酶、苯丙氨酸解氨酶、过氧化氢酶 POD，PAL，and CAT	可溶性糖，脯氨酸 Soluble sugar and proline	桑托林丝兰、沙棘、盐地碱蓬、小叶罗汉果，迷迭香、鹰嘴豆、梭梭 *Ceratocarpus arenarius*，*Seriphidium santolinum*，*Suaeda salsa*，*Eragrostis minor*，*Seidlitzia rosmarinus*，*Chick peas*，and *Sacsaoul*	［21，23］
3	固氮 Fix nitrogen	克雷伯氏菌、解磷细菌、芸苔假单胞菌 *Klebsiella* sp.，*Pseudomonas frederickbergensis*，and *Pseudomonas brassicacearum*	亚精胺，胞外多糖 Spermidine and exopolysaccharides	吲哚乙酸 IAA	ACC 脱氨酶、固氮酶 ACC deaminase，and nitrogenase		阿尔哈吉、椰枣、黑果枸杞、多枝柽柳 *Alhagi sparsifolia*，*Phoenix dactylifera* L.，*Lycium ruthenicum*，and *Tamarix ramosissima*	［22，31–32］
4	增加鲜重、干重 Increase fresh and dry weight	嗜热真菌、克雷伯氏菌 *Thermomyces lanuginosus*，*Klebsiella* sp.	总多糖，总黄酮和抗坏血酸，亚精胺 Total polysaccharides，total flavonoids，ascorbic acid，and spermidine	吲哚乙酸 IAA	苯丙氨酸解氨酶、过氧化氢酶、过氧化物酶 PAL，CAT，and POD		皱襞植物、阿尔哈吉 *Cullen plicata* Delile，and *Alhagi sparsifolia*	［22，35］
5	增加根重，茎重 Increase root weight and stem weight	短芽孢杆菌属、解磷细菌、芸苔假单胞菌 *Brevibacillus* sp.，*Pseudomonas frederickbergensis*，and *Pseudomonas brassicacearum*	胞外多糖 Exopolysaccharides	吲哚乙酸 IAA	纤维素酶、果胶酶、ACC 脱氨酶 Cellulase，pectase，and ACC deaminase		翅果油树、桂花、椰枣 *Fagonia mollis* Delile，*Achillea fragrantissima*（Forssk）Sch. Bip.，and *Phoenix dactylifera* L.	［28，31］
6	增加叶片叶绿素浓度，提高光合作用 Increase leaf chlorophyll concentration and improve photosynthesis	奇氏新孢霉、新卡玛孢菌、巨大芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌、阴沟肠杆菌、肺炎克雷伯菌 *Neocamarosporium chichastianum*，*Neocamarosporium goegapense*，*Periconia macrospinosa*，*Bacillus megaterium*，*B.amylolique faciens*，*Enterobacter cloacae*，and *Klebsiella pneumoniae*	胞外多糖 Exopolysaccharides		苯丙氨酸解氨酶、过氧化氢酶、过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物酶、谷胱甘肽过氧化物酶、超氧化歧化酶 PAL，CAT，POD，APX，GPX，and SOD	脯氨酸 Proline	迷迭香、鹰嘴豆、梭梭、仙人掌 *Seidlitzia rosmarinus*，*Chick peas*，*Sacsaoul*，and *Euphorbia trigonas*	［23，33］
7	提高种子萌发率 Improve seed germination rate	芽孢杆菌、葡萄球菌属、假单孢菌属、地衣芽孢杆菌、莫哈韦芽孢杆菌、枯草芽孢杆菌 *Bacillus*，*Staphylococcus*，*Pseudomonas*，*B. licheniformis*，*B. mojavensi*，and *B. subtilis*		吲哚乙酸 IAA		脯氨酸 Proline	银砂槐、抱茎独行菜 *Ammodendron bifolium*，and *Lepidium perfoliatum* L.	［18，24］

续表 Continued

序号 No.	促生功能 Function of growth promoting	内生菌 Endophyte	参与调控的物质 Substances involved in regulation				植物来源 Plant origin	参考文献 Reference
			代谢产物 Metabolite	植物类激素 Phytohormone	酶类 Enzymes	渗透势物质 Osmotic potential material		
8	提高植株磷、氮的含量 Increase plant phosphorus and nitrogen content	短芽孢杆菌属 *Brevibacillus* sp		吲哚乙酸 IAA	纤维素酶、果胶酶、ACC 脱氨酶 Cellulase，pectase，and ACC deaminase		翅果油树、桂花、椰枣 *Fagonia mollis Delile*，*Achillea fragrantissima*（Forssk）Sch. Bip.，and *Phoenix dactylifera* L.	[27]
9	促进植物生长 Promote plant growth	泛菌属、深色有隔内生菌、芽孢杆菌（*pantoea*）的 *Pantoea alhagi* sp.nov，Dark *septate endophytes*，*Bacillus*	铁载体，胞外多糖，氨，糖原，蛋白质，多聚磷酸盐，磷 Siderophores，exopolysaccharides，ammonia，glycogen，protein，polyphosphate，and phosphorus	吲哚乙酸 IAA	蛋白酶、纤维素酶，果胶酶、木聚糖酶 Protease，cellulase，and pectase，pentopan mono	可溶性糖、丙二醛、脯氨酸、钙、钾 Soluble sugar，malondiald-ehyde，proline，calcium，and kalium	骆驼刺、裸果木、紫茎泽兰 *Alhagi sparsifolia* Shap，*Gymnocarpos przewalskii*，and *Teucrium polium*	[62–64]
10	提高抗干旱能力 Improve drought resistance	芽孢杆菌、葡萄球菌属、假单孢菌属、泛菌属、深色有隔内生菌、巨大芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌、阴沟肠杆菌、肺炎克雷伯菌（*Bacillus*，*Staphylococcus*，*Pseudomonas*，*pantoea*）的 *Pantoea alhagi* sp.nov，Dark *septate endophytes*，*Bacillus megaterium*，*B.amylolique faciens*，*Enterobacter cloacae*，*Klebsiella pneumoniae*	铁载体，胞外多糖，氨，糖原，蛋白质，多聚磷酸盐，磷 Siderophores，exopolysaccharides，ammonia，glycogen，protein，polyphosphate，and phosphorus	吲哚乙酸 IAA	蛋白酶、抗坏血酸过氧化物酶、谷胱甘肽过氧化物酶、过氧化氢酶、超氧化歧化酶 Protease，APX，GPX，CAT，and SOD	脯氨酸 Proline	银砂槐、裸果木、骆驼刺、仙人掌 *Ammodendron bifolium*，*Gymnocarpos przewalskii*，*Alhagi sparsifolia* Shap，and *Euphorbia trigonas*	[24，33，62–63]
11	溶磷 Solve phosphorus	解磷细菌、芸苔假单胞菌、克雷伯菌 *Pseudomonas frederickbergensis*，*Pseudomonas brassicacearum*，*Klebsiella*	胞外多糖 Exopolysaccharides	吲哚乙酸 IAA	ACC 脱氨酶、固氮酶 ACC deaminase，and nitrogenase		椰枣、黑果枸杞、多枝柽柳 *Phoenix dactylifera* L.，*Lycium ruthenicum*，and *Tamarix ramosissima*	[31–32]
12	形成生物膜 Form biofilms	地衣芽孢杆菌、莫哈韦芽孢杆菌、枯草芽孢杆菌 *B.licheniformis*，*B.mojavensi*，*B.subtilis*					抱茎独行菜 *Lepidium perfoliatum* L.	[18]

注：IAA：吲哚乙酸；CAT：过氧化氢酶；GPX：谷胱甘肽过氧化物酶；POD：过氧化物酶；PAL：苯丙氨酸解氨酶；APX：抗坏血酸过氧化物酶；SOD：超氧化歧化酶

Note：IAA：3-Indoleacetic acid；CAT：catalase；GPX：glutathione peroxidase；POD：peroxidase；PAL：phenylalaninammo-nialyase；APX：aseorbateperoxidase；SOD：superoxide dismutase

部的发育来提高植物的吸水能力，从而提高宿主生存力[62]。例如，短小芽孢杆菌、嗜热真菌、奇氏新孢霉和新卡玛孢菌可通过分泌总黄酮、总多糖和总皂苷等物质促进植物生根、增加生物量来抵御干旱。同时，通过提高宿主苯丙氨酸酶（phenylalaninammonialyase，PAL）、超氧化物歧化酶（super oxide dismutase，SOD）、CAT、POD、谷胱甘肽过氧化物酶（glutathione peroxidase，GPX）等酶的活性来增强其对干旱胁迫的耐受能力。另外，泛菌（*Pantoea alhagi*）、巨大芽孢杆菌等可通过产生铁载体、胞外多糖、蛋白质和磷等多种方式促进仙人掌[33]、骆驼刺[62]和裸果木[63]的生长和对干旱环境的耐受力，如表 1 所示。从荒漠植物银沙槐中分离出 6 株菌内生细菌具有固氮、溶磷和产生长素、ACC 脱氨酶、淀粉酶和纤维素酶的能力[16]，其中葡萄球菌属、考克氏菌属（*Kocuria* sp.）和巨大芽孢杆菌在模拟极端干旱条件下，可促进银沙槐种子萌发和胚根生长缓解干旱胁迫[15-17]。

同样，协助宿主抗旱的荒漠植物内生菌对非宿主（尤其是农作物）也表现出类似的共生抗旱功能。例如，从荒漠植物白刺（*Nitraria tangutorum* Bobr）、梭梭中分离的内生细菌绝大部分能够固氮、溶磷和产生生长素，通过促进植物根系生长、增加渗透调节物质（谷胱甘肽）、叶绿素含量、促进抗氧化物酶及减少植株丙二醛含量缓解干旱胁迫。其中，鞘氨醇单胞菌（*Sphingomonas aquatilis*）、耐盐根瘤菌（*Rhizobium halotolerans*）还可通过促进玉米根际土壤菌群结构多样性和丰度来缓解逆境胁迫[67]。接种碱蓬内生菌可增加水稻株高与地上部分干重，提高叶片相对含水量以应对干旱。同时，碱蓬内生菌还可通过增加叶片及根中 K、Mg 和 P 含量，增加光合作用及抗氧化作用，促进水稻生理代谢缓解干旱胁迫[68]。研究发现，接种披碱草内生真菌链格孢属（*Alternaria*）、镰刀菌属（*Fusarium*）提高了小麦在干旱胁迫下的渗透调节能力、抗氧化物酶活性和光合特性，促进小麦对碳、氮和锌的吸收，从而提高小麦的抗旱性能[69]。芽孢杆菌在促进植物生长和诱导植物抗病方面作用突出[70]，例如从仙人掌分离的巨芽孢杆菌（*Bacillus megaterium*）和解淀粉芽孢杆菌可通过提高抗氧化酶活性帮助番茄植株抗旱，并调控其生理生化反应增加植株生物量[45]；枯草芽孢杆菌和解淀粉芽孢杆菌还可提高番茄种子萌发率 40%–50%[71]。

2.2　荒漠植物内生菌提高宿主及农作物的耐盐能力

盐胁迫降低了植物根部对水分和氮素的吸收利用能力[72]，加速了植物体内活性氧的积累从而导致细胞毒性[73]。同时，低渗透势和强离子浓度也会降低细胞从外界吸收水分能力，制约种子萌发、影响成株生长发育[74-75]。内生细菌能够提高植物在盐胁迫下的耐受性[76-77]，通过提高植物抗氧化物酶活性[78]、促进激素和渗透调节物质的产生（如脯氨酸、可溶性糖、甘氨酸－甜菜碱）来应对过氧化损伤[79-80]，调节细胞质的渗透势[81-82]及提高植物的吸水能力[83]。其中，吲哚乙酸（3-indoleacetic acid、IAA）是报道最多的一类内生菌调节靶激素。内生菌通过产生 IAA 降低了有毒离子的含量，进而促进植物在盐胁迫下的生长[84]。除此之外，内生细菌还能通过产乙烯脱氨酶（ethylene、ACC）来提高番茄在盐胁迫下的生长能力[85]。接种克雷伯氏菌（*Klebsiella* sp.）和科瓦尼氏菌（*Kosakonia cowanii*）内生根瘤菌，可通过固定氮、产生 IAA 和溶解磷酸盐来提高苜蓿的耐盐性[26]。

植物内生菌是改善农作物在盐胁迫下耐受性的有效选择[76-77]。例如，内生真菌赋予盐角草独特的盐耐受响应机制并对非宿主具有同样的盐耐受调控作用。耐盐碱禾本科植物中分离出的芽孢杆菌（*Bacillus altitudins*）和不动杆菌（*Acinetobacter nosocomialis*）在盐胁迫下，对小麦种子的发芽率均有促进作用[86]。分离自荒漠植物白刺、梭梭的鞘氨醇单胞菌和耐盐根瘤菌，能显著提高玉米种子在不同盐胁迫下的萌发率、胚芽鞘绿化率和生物量，从而提高玉米对盐胁迫的适应性[68]。另外，从沙漠植物紫檀分离的链霉菌（*Streptomyces ambofaciens*）增加了向日葵幼苗对盐度胁迫的耐受性，提高了其产量[25]。产 ACC 内生菌还可以通过调节植物乙烯合成提高水稻幼苗的耐盐性[87]。

综上所述，在干旱及盐渍化主导的荒漠环境中，蕴含着大量的能够协助植物生长及抗逆的内生菌资

源，其种类虽因植物不同而各异，但其抗逆作用的共性主要表现在促进植物吸水、吸收氮素、溶磷、抗氧化及增加渗透势等方面。更值得关注的是，源自荒漠植物且具有促生抗逆作用的内生菌，对于非宿主植物（尤其是农作物）的抗旱耐盐性也有一定的促进作用[68-69]。

3 参与调控植物抗逆性的内生菌基因及其作用的植物靶基因

在干旱或盐胁迫下，内生菌可调控植物激素及应激相关基因的表达来维持植物正常代谢和生命活动，进而增强宿主的环境适应性和抵御能力[88]。挖掘内生菌促生和抗逆相关功能基因，构建促进农作物生长的工程菌有望解决极端气候作物减产问题；同时，找出植物响应内生菌调控的相关基因及信号通路也有助于解决植物在逆境下的生长问题。

内生菌可以调控植物响应逆境相关基因的表达。Timmusk 等[89]报道，在干旱胁迫下拟南芥接种内生菌后干旱胁迫诱导基因 *ERD15* 上调表达，从而提高其对干旱的耐受能力。内生菌主要通过调控植物磷酸盐、海藻糖代谢，吲哚乙酸、硫化氢合成，几丁质酶、超氧物歧化酶的活性以及刺激热休克蛋白、冷休克蛋白合成过程中的相关基因表达来促进植物生长和抗逆[90]。此外，菌株基因组里存在耐盐相关的基因，例如编码胆碱转移酶的 *betT* 基因可将胆碱合成为甘氨酸甜菜碱，从而调节渗透势缓解逆境胁迫[90]。细菌中的海藻糖生物合成途径（trehalose biosynthesis pathways）是参与逆境响应最为普遍的代谢途径，包括 6- 磷酸海藻糖合成酶基因 *otsA*/*otsB*。在假单胞菌（*Pseudomonas*）的基因组中，发现了两条海藻糖合成途径，TreS 和 TreY-TreZ 途径[91]。研究表明，海藻糖生物合成基因的过表达可提高水稻在非生物胁迫下的耐受性[92]。菌株 *Pantoea* 的脂多糖（lipopolysaccharide，LPS）合成基因 *waa G* 缺失导致细菌 LPS 结构变化，使得该突变体菌株吸附和定殖到小麦根部的能力显著下降，促小麦抗旱能力基本丧失。因此，LPS 合成相关基因 *waa G* 在该菌株的定殖与促小麦抗旱功能上发挥着重要作用[93]。

以上研究均表明，荒漠植物内生菌在干旱及盐胁迫条件下对非宿主及农作物生长有促进作用，为进一步揭示内生菌与不同植物之间相互作用的机理奠定了基础，为提高荒漠地区作物的抗逆性及产量提供了重要思路。

4 展望

我国干旱半干旱地区总面积占全国土地总面积的一半[94]，生态环境脆弱、生物多样性降低、水土流失、土地荒漠化、盐碱化和酸化、退化，制约经济发展[95-96]。在全球气候极端化的大背景下，如何改善干旱区环境一直是科学界讨论的热点问题。理论与实践均表明，扩大植被覆盖是缓解干旱生态最行之有效的方法。共生微生物能够促进植物适应极端环境，且植物与微生物组成的共生体是维持荒漠生态系统稳定的重要基础之一[97]。此外，越来越多的研究表明，荒漠植物内生菌对非宿主尤其是农作物的抗逆促生效果明显。因此，挖掘荒漠植物中蕴藏的微生物资源，探明其与宿主及非宿主协同抗逆机制，有助于改善荒漠生态环境，并有望解决粮食绿色生产问题，提高荒漠土地利用率。目前内生菌与植物互作的生理表型及代谢相关研究已较为深入，但是共生抗逆的分子机理尚欠明确。未来通过基因组、转录组、代谢组及蛋白质组多组学分析，结合生理表型综合解析共生分子机制，包括参与调控的代谢物质、信号通路、关键响应基因和蛋白质是研究的热点及难点，也是促进内生菌向荒漠地区农业产业化迈进的关键所在。

参 考 文 献

［1］Dai AG. Drought under global warming：a review［J］. WIREs Clim Change, 2011, 2（1）：45-65.

［2］Mishra AK, Singh VP. A review of drought concepts（Review）［J］. Journal of Hydrology. 2010, Vol. 391（No. 1-2）：202-216.

［3］Lai CG, Zhong RD, Wang ZL, et al. Monitoring hydrological drought using long-term satellite-based precipitation data［J］. Sci Total Environ, 2019, 649：1198-1208.

［4］胡桂萍，郑雪芳，尤民生，等 . 植物内生菌的研究进展［J］. 福建农业学报，2010, 25（2）：226-234.
Hu GP, Zheng XF, You MS, et al. Recent advances in research on endophytes［J］. Fujian J Agric Sci, 2010, 25（2）：226-234.

［5］贾粟，陈疏影，翟永功，等 . 近年国内外植物内生菌产生物活性

物质的研究进展［J］. 中草药 , 2007, 38（11）: 1750-1754.
Jia L, Chen SY, Zhai YG, et al. Recent advances in studies on endophytes and their associated bioactive products［J］. Chin Tradit Herb Drugs, 2007, 38（11）: 1750-1754.
［6］许明双 . 番茄和水稻种子可培养内生细菌的多样性分析及促生菌功能研究［D］. 北京 : 中国农业大学 , 2014.
Xu MS. Culturable bacterial community compositions from seeds of tomato and rice and function of plant growth promoting endophytic bacteria［D］. Beijing : China Agricultural University, 2014.
［7］童文君 . 美花石斛内生菌多样性分析及促生潜力研究［D］. 南京 : 南京师范大学 , 2014.
Tong WJ. Analysis of endophytic diversity and growth promotion potential of *Dendrobium loddigesii* Rolfe［D］. Nanjing : Nanjing Normal University, 2014.
［8］关晔晴 , 张宝俊 , 韩巨才 , 等 . 植物内生放线菌在农业上的应用研究进展［J］. 农业技术与装备 , 2011（6）: 52-56.
Guan YQ, Zhang BJ, Han JC, et al. Research progress on application of plant endophytic actinomycetes in agriculture［J］. Agric Technol Equip, 2011（6）: 52-56.
［9］Strobel G, Daisy B, et al. Natural products from endophytic microorganisms［J］. J Nat Prod, 2004, 67（2）: 257-268.
［10］Xie ZC, Chu YK, Zhang WJ, et al. *Bacillus pumilus* alleviates drought stress and increases metabolite accumulation in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch［J］. Environ Exp Bot, 2019, 158 : 99-106.
［11］胡美玲 , 郑勇 , 孙翔 , 等 . 内生真菌促进玉米幼苗的抗旱性研究［J］. 菌物学报 , 2017, 36（11）: 1556-1565.
Hu ML, Zheng Y, Sun X, et al. Effects of endophytic fungi on drought resistance of maize seedlings［J］. Mycosystema, 2017, 36（11）: 1556-1565.
［12］Larran S, Simón MR, Moreno MV, et al. Endophytes from wheat as biocontrol agents against tan spot disease［J］. Biol Control, 2016, 92 : 17-23.
［13］张凯璇 , 唐艳葵 , 等 . 植物内生菌应用于有害金属污染环境修复研究进展［J］. 江苏农业科学 , 2018, 46（6）: 17-22.
Zhang KX, Tang YK, et al. Research progress on application of plant endophytes in remediation of environmental pollution caused by harmful metals［J］. Jiangsu Agric Sci, 2018, 46（6）: 17-22.
［14］杨福珍 , 武纤雨 , 张如养 , 等 . 玉米内生细菌资源研究进展［J］. 生物资源 , 2019, 41（5）: 390-396.
Yang FZ, Wu XY, Zhang RY, et al. Research advances on endophytic bacterial resources in maize［J］. Biotic Resour, 2019, 41（5）: 390-396.
［15］朱艳蕾 , 米丽吾叶提·阿达力 . 渗透胁迫条件下内生细菌对银砂槐种子萌发和主要碳水化合物含量的影响［J］. 植物资源与环境学报 , 2018, 27（3）: 18-24.
Zhu YL, Adali M. Effects of endophytic bacteria on seed germination and main carbohydrate contents in *Ammodendron bifolium* under osmotic stress condition［J］. J Plant Resour Environ, 2018, 27（3）: 18-24.
［16］朱艳蕾 . 银砂槐内生细菌分离、生理特性及促生抗逆作用研究［D］. 西安 : 陕西师范大学 , 2018.
Zhu YL. Isolation and identification of *Ammodendron bifolium* endophytic bacteria and the effects of selected isolates on host seed germination, initial radicle growth and osmotic stress tolerance［D］. Xi'an : Shaanxi Normal University, 2018.
［17］Zhu YL, She XP. Evaluation of the plant-growth-promoting abilities of endophytic bacteria from the psammophyte *Ammodendron bifolium*［J］. Can J Microbiol, 2018, 64（4）: 253-264.
［18］Li YT, Cheng C, An DD. Characterisation of endophytic bacteria from a desert plant *Lepidium perfoliatum* L［J］. Plant Protect Sci, 2017, 53（No. 1）: 32-43.
［19］Tian YZ, et al. Exploring the structural changes in nitrogen-fixing microorganisms of rhizosheath during the growth of *Stipagrostis pennata* in the desert［J］. Biosci Rep, 2021, 41（4）: BSR20201679.
［20］Tian YZ, Ma XL, Li YT, et al. Relationship between microbial diversity and nitrogenase activity of *Stipagrostis pennata* rhizosheath［J］. J Cell Biochem, 2019, 120（8）: 13501-13508.
［21］胡美玲 , 郑勇 , 孙翔 , 等 . 5 种内生真菌对玉米幼苗抗干旱的胁迫作用［J］. 菌物研究 , 2018, 16（1）: 28-35.
Hu ML, Zheng Y, Sun X, et al. Effect of five endophytic fungi on the growth of maize seedlings under drought stress［J］. J Fungal Res, 2018, 16（1）: 28-35.
［22］Zhang L, Zhong J, Liu H, et al. Complete genome sequence of the drought resistance-promoting endophyte *Klebsiella* sp. LTGPAF-6F［J］. J Biotechnol, 2017, 246 : 36-39.
［23］Hosseyni Moghaddam MS, Safaie N, Soltani J, et al. Desert-adapted fungal endophytes induce salinity and drought stress resistance in model crops［J］. Plant Physiol Biochem, 2021, 160 : 225-238.
［24］安登第 , 等 . 银沙槐内生放线菌抗菌活性及其与内生细菌的拮

抗关系［J］. 应用生态学报 , 2010, 21（4）：1021-1025.

An DD, et al. Anti-microbial activity of endophytic actinomycetes isolated from *Ammodendron bifolium* and their antagonism to endophytic bacteria［J］. Chin J Appl Ecol, 2010, 21（4）：1021-1025.

［25］Zahra T, Hamedi J, Mahdigholi K. Endophytic actinobacteria of a halophytic desert plant *Pteropyrum olivieri*：promising growth enhancers of sunflower［J］. 3 Biotech, 2020, 10（12）：514.

［26］Noori F, Etesami H, Najafi Zarini H, et al. Mining alfalfa（*Medicago sativa* L.）nodules for salinity tolerant non-rhizobial bacteria to improve growth of alfalfa under salinity stress［J］. Ecotoxicol Environ Saf, 2018, 162：129-138.

［27］Jha B, Gontia I, Hartmann A. The roots of the halophyte *Salicornia brachiata* are a source of new halotolerant diazotrophic bacteria with plant growth-promoting potential［J］. Plant Soil, 2012, 356（1/2）：265-277.

［28］ALKahtani MDF, Fouda A, Attia KA, et al. Isolation and characterization of plant growth promoting endophytic bacteria from desert plants and their application as bioinoculants for sustainable agriculture［J］. Agronomy, 2020, 10（9）：1325.

［29］Razzaghi Komaresofla B, Alikhani HA, Etesami H, et al. Improved growth and salinity tolerance of the halophyte *Salicornia* sp. by co-inoculation with endophytic and rhizosphere bacteria［J］. Appl Soil Ecol, 2019, 138：160-170.

［30］宋艳雨 , 杨镇 , 马晓颖 , 等 . 一株具有植物促生作用的沙棘内生真菌的分离鉴定［J］. 辽宁农业科学 , 2016（2）：19-22.

Song YY, Yang Z, Ma XY, et al. Isolation and identification of a strain endophytic fungi made plant growth promoting from sea buckthorn［J］. Liaoning Agric Sci, 2016（2）：19-22.

［31］Cherif H, Marasco R, Rolli E, et al. Oasis desert farming selects environment-specific date palm root endophytic communities and cultivable bacteria that promote resistance to drought［J］. Environ Microbiol Rep, 2015, 7（4）：668-678.

［32］王卫霞 . 新疆几种典型荒漠植物根际微生物特征及内生固氮菌的分离、促生性能研究［D］. 乌鲁木齐：新疆农业大学 , 2009.

Wang WX. The characteriestics of rhizosphere microorganisms, isolation and analysis their activity for plant growth-promoting of endophytic diazotrophic bacteria from typical desert plants in Xinjiang［D］. Urumqi：Xinjiang Agricultural University, 2009.

［33］Eke P, Kumar A, Sahu KP, et al. Endophytic bacteria of desert *Cactus*（*Euphorbia* trigonas Mill）confer drought tolerance and induce growth promotion in tomato（*Solanum lycopersicum* L.）［J］. Microbiol Res, 2019, 228：126302.

［34］Singh RP, Jha P, Jha PN. The plant-growth-promoting bacterium *Klebsiella* sp. SBP-8 confers induced systemic tolerance in wheat（*Triticum aestivum*）under salt stress［J］. J Plant Physiol, 2015, 184：57-67.

［35］Ali AH, Radwan U, El-Zayat S, et al. The role of the endophytic fungus, *Thermomyces lanuginosus*, on mitigation of heat stress to its host desert plant *Cullen plicata*［J］. Biol Futura, 2019, 70（1）：1-7.

［36］滕松山 , 刘艳萍 , 赵蕾 . 具 ACC 脱氨酶活性的碱蓬内生细菌的分离、鉴定及其生物学特性［J］. 微生物学报 , 2010, 50（11）：1503-1509.

Teng SS, Liu YP, Zhao L. Isolation, identification and characterization of ACC deaminase-containing endophytic bacteria from halophyte *Suaeda salsa*［J］. Acta Microbiol Sin, 2010, 50（11）：1503-1509.

［37］Yaish MW, Antony I, Glick BR. Isolation and characterization of endophytic plant growth-promoting bacteria from date palm tree（*Phoenix dactylifera* L.）and their potential role in salinity tolerance［J］. Antonie Van Leeuwenhoek, 2015, 107（6）：1519-1532.

［38］Hallmann J, Quadt-Hallmann A, Mahaffee WF, et al. Bacterial endophytes in agricultural crops［J］. Can J Microbiol, 1997, 43（10）：895-914.

［39］Surette MA, Sturz AV, Lada RR, et al. Bacterial endophytes in processing carrots（*Daucus carota* L. var. sativus）：their localization, population density, biodiversity and their effects on plant growth［J］. Plant Soil, 2003, 253（2）：381-390.

［40］郭顺星 . 药用植物内生真菌研究现状和发展趋势［J］. 菌物学报 , 2018, 37（1）：1-13.

Guo SX. The recent progress and prospects of research on endophytic fungi in medicinal plants［J］. Mycosystema, 2018, 37（1）：1-13.

［41］丁常宏 , 都晓伟 , 徐莹 . 药用植物内生真菌的功能研究进展［J］. 中医药学报 , 2013, 41（3）：168-171.

Ding CH, Du XW, Xu Y. Progress of study on function of endophytic fungi from medicinal plants［J］. Acta Chin Med

Pharmacol, 2013, 41(3):168-171.

[42] 王志伟,纪燕玲,陈永敢. 植物内生菌研究及其科学意义[J]. 微生物学通报,2015, 42(2):349-363.

Wang ZW, Ji YL, Chen YG. Studies and biological significances of plant endophytes [J]. Microbiol China, 2015, 42(2):349-363.

[43] 毕江涛,潘润霞,李乐,等. 牛心朴子内生真菌分离及其抑菌活性分析[J]. 草地学报,2014, 22(1):188-193.

Bi JT, Pan RX, Li L, et al. Isolation and microbial inhibition activity of endophytic fungus from *Cynanchum* komarovii [J]. Acta Agrestia Sin, 2014, 22(1):188-193.

[44] 徐振鲁,王彦多,孙炳达,等. 一株特殊生境荒漠植物雾冰藜内生真菌 *Stagonospora* sp. 的次级代谢产物[J]. 菌物学报,2020, 39(3):581-588.

Xu ZL, Wang YD, Sun BD, et al. Secondary metabolites of an endophytic fungus *Stagonospora* sp. inhabiting in desert plant *Bassia dasyphylla* [J]. Mycosystema, 2020, 39(3):581-588.

[45] 李露莹,王彦多,刘振亮,等. 一株特殊生境荒漠药用植物沙蓬内生真菌 *Rhinocladiella* similis 中苯甲酸大环内酯化合物[J]. 菌物学报,2020, 39(3):589-598.

Li LY, Wang YD, Liu ZL, et al. Resorcylic acid analogs from the desert plant endophytic fungus *Rhinocladiella* similis [J]. Mycosystema, 2020, 39(3):589-598.

[46] 侯力峰. 三种荒漠植物深色有隔内生真菌物种多样性和耐盐性研究[D]. 保定:河北大学,2020.

Hou LF. Species diversity and salt tolerance of dark septate endophytes in three desert plants [D]. Baoding:Hebei University, 2020.

[47] 张琳琳. 安西极旱荒漠植物深色有隔内生真菌多样性及其耐旱性研究[D]. 保定:河北大学,2018.

Zhang LL. Species diversity and drought resistance of dark septate endophytes in the rhizospheres of different plants in Anxi extreme arid desert [D]. Baoding:Hebei University, 2018.

[48] 赵珂,徐宽,等. 几种野生药用植物内生放线菌的遗传多样性及抗菌活性[J]. 四川农业大学学报,2011, 29(2):225-229, 279.

Zhao K, Xu K, et al. The genetic diversity and antibiotic activity of endophytic actinomycetes from medicinal plants in Sichuan [J]. J Sichuan Agric Univ, 2011, 29(2):225-229, 279.

[49] 马丽冉. 新疆特色药用植物内生放线菌多样性分析及两株链霉菌新物种多相分类[D]. 阿拉尔:塔里木大学,2020.

Ma LR. Diversity analysis of endogenous actinomycetes of Xinjiang characteristic medicinal plants and multi-phase classification of two new *Streptomyces* species [D]. Ala′er:Tarim University, 2020.

[50] 雷艳娟,夏占峰,等. 新疆 13 种荒漠植物根内生放线菌多样性及其抗菌活性筛选[J]. 塔里木大学学报,2020, 32(3):1-13.

Lei YJ, Xia ZF, et al. Diversity and antimicrobial activity of the endophytic actinomycetes from the root of 13 desert plants in Xinjiang [J]. J Tarim Univ, 2020, 32(3):1-13.

[51] 祁鹤兴,等. 宁夏白芨滩自然保护区苦豆子内生放线菌多样性及其分布[J]. 微生物学通报,2015, 42(6):990-1000.

Qi HX, et al. Diversity and distribution of endophytic actinomycetes strains in *Sophora alopecuroides* L. from Baijitan Nature Reserve of Ningxia [J]. Microbiol China, 2015, 42(6):990-1000.

[52] El-Shatoury SA, El-Kraly OA, Trujillo ME, et al. Generic and functional diversity in endophytic actinomycetes from wild Compositae plant species at South Sinai - Egypt [J]. Res Microbiol, 2013, 164(7):761-769.

[53] Natsagdorj O, Bekh-Ochir D, Baljinova T, et al. Bioactive compounds and molecular diversity of endophytic actinobacteria isolated from desert plants [J]. IOP Conf Ser:Earth Environ Sci, 2021, 908(1):012008.

[54] Carvalho M, Matos M, Castro I, et al. Screening of worldwide cowpea collection to drought tolerant at a germination stage [J]. Sci Hortic, 2019, 247:107-115.

[55] Koźmińska A, Al Hassan M, Wiszniewska A, et al. Responses of succulents to drought:comparative analysis of four *Sedum* (Crassulaceae) species [J]. Sci Hortic, 2019, 243:235-242.

[56] Tombesi S, Frioni T, Poni S, et al. Effect of water stress “memory” on plant behavior during subsequent drought stress [J]. Environ Exp Bot, 2018, 150:106-114.

[57] Chaves MM, Oliveira MM. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits:prospects for water-saving agriculture [J]. J Exp Bot, 2004, 55(407):2365-2384.

[58] Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, et al. Response of plants to water stress [J]. Front Plant Sci, 2014, 5:86.

[59] Khan AL, Waqas M, et al. Plant growth-promoting endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 alleviates salinity stress in *Solanum pimpinellifolium* [J]. Environ Exp Bot, 2017, 133:58-69.

[60] Zhang SH, Xu XF, Sun YM, et al. Influence of drought hardening on the resistance physiology of potato seedlings under drought

stress［J］. J Integr Agric, 2018, 17（2）：336-347.

［61］Tanveer M, Shahzad B, et al. 24-Epibrassinolide application in plants：an implication for improving drought stress tolerance in plants［J］. Plant Physiol Biochem, 2019, 135：295-303.

［62］Chen C, Xin K, Liu H, et al. *Pantoea Alhagi*, a novel endophytic bacterium with ability to improve growth and drought tolerance in wheat［J］. Sci Reports, 2017, 7：41564.

［63］Li X, He X, Hou L, et al. Dark septate endophytes isolated from a xerophyte plant promote the growth of *Ammopiptanthus mongolicus* under drought condition［J］. Sci Reports, 2018, 8：7896.

［64］Hassan SED. Plant growth-promoting activities for bacterial and fungal endophytes isolated from medicinal plant of *Teucrium polium* L［J］. J Adv Res, 2017, 8（6）：687-695.

［65］Chen Q, Tao SY, Bi XH, et al. Research progress in physiological and molecular biology mechanism of drought resistance in rice［J］. Am J Mol Biol, 2013, 3（2）：102-107.

［66］Zhang Q, Yu HQ, Sun P, et al. Multisource data based agricultural drought monitoring and agricultural loss in China［J］. Glob Planet Change, 2019, 172：298-306.

［67］剡涛哲. 荒漠植物内生细菌对植物抗旱耐盐的影响［D］. 兰州：兰州大学, 2019.

Yan TZ. Effects of endophytic bacteria in desert plants on drought and salt resistance of plants［D］. Lanzhou：Lanzhou University, 2019.

［68］刘倩雯. 碱蓬内生菌 EF0801 对 PEG 胁迫下水稻幼苗的缓解作用［D］. 沈阳：沈阳师范大学, 2017.

Liu QW. Alleviation of endophyte EF0801 from *S. salsa* to the damage of rice seedlings under PEG stress［D］. Shenyang：Shenyang Normal University, 2017.

［69］强晓晶. 披碱草内生真菌对小麦抗旱性的影响机制［D］. 北京：中国农业科学院, 2019.

Qiang XJ. Mechanisms underlying the effects of endophytic fungi isolated from *Elymus dahuricus* on the drought resistance of wheat［D］. Beijing：Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2019.

［70］曲发斌, 于明礼, 张柱岐, 等. 短小芽孢杆菌对番茄种子萌发及幼苗生长的影响［J］. 北方园艺, 2014（15）：109-111.

Qu FB, Yu ML, Zhang ZQ, et al. Effects of *Bacillus pumilus* on seed germination and seedling growth of tomato［J］. North Hortic, 2014（15）：109-111.

［71］苏阿德, 谢关林, 李斌, 等. 芽孢杆菌在促进番茄生长和控制青枯病上的比较优势（英文）［J］. 浙江大学学报：农业与生命科学版, 2004, 30（6）：603-610.

Su AD, Xie GL, Li B, et al. Comparative performance of *Bacillus* spp. in growth promotion and（suppression）of tomato bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum*［J］. J Zhejiang Univ Agric& Life Sci, 2004, 30（6）：603-610.

［72］Sánchez-Blanco MJ, Álvarez S, Ortuño MF, et al. Root system response to drought and salinity：Root distribution and water transport［M］// Root Engineering. Berlin, Heidelberg：Springer, 2014：325-352.

［73］De Gara L, Foyer CH. Ying and Yang interplay between reactive oxygen and reactive nitrogen species controls cell functions［J］. Plant Cell Environ, 2017, 40（4）：459-461.

［74］陆玉建, 高春明, 郑香峰, 等. 盐胁迫对拟南芥种子萌发的影响［J］. 湖北农业科学, 2012, 51（22）：5099-5104.

Lu YJ, Gao CM, Zheng XF, et al. Effects of salt stress on germination of *Arabidopsis thaliana* seeds［J］. Hubei Agric Sci, 2012, 51（22）：5099-5104.

［75］鱼小军, 师尚礼, 龙瑞军, 等. 生态条件对种子萌发影响研究进展［J］. 草业科学, 2006, 23（10）：44-49.

Yu XJ, Shi SL, Long RJ, et al. Research progress on effects of ecological factors on seed germination［J］. Pratacultural Sci, 2006, 23（10）：44-49.

［76］Paul D, Lade H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils：a review［J］. Agron Sustain Dev, 2014, 34（4）：737-752.

［77］Qin Y, Druzhinina IS, Pan XY, et al. Microbially mediated plant salt tolerance and microbiome-based solutions for saline agriculture［J］. Biotechnol Adv, 2016, 34（7）：1245-1259.

［78］Razzaghi Komaresofla B, Alikhani HA, Etesami H, et al. Improved growth and salinity tolerance of the halophyte *Salicornia* sp. by co-inoculation with endophytic and rhizosphere bacteria［J］. Appl Soil Ecol, 2019, 138：160-170.

［79］Sewelam N, Kazan K, Schenk PM. Global plant stress signaling：reactive oxygen species at the cross-road［J］. Front Plant Sci, 2016, 7：187.

［80］Numan M, Bashir S, Khan Y, et al. Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants：a review［J］. Microbiol Res, 2018, 209：21-32.

[81] Szabados L, Savouré A. Proline : a multifunctional amino acid [J] . Trends Plant Sci, 2010, 15 (2) : 89-97.
[82] Slama I, Abdelly C, Bouchereau A, et al. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress [J] . Ann Bot, 2015, 115 (3) : 433-447.
[83] Fahad S, Hussain S, Matloob A, et al. Phytohormones and plant responses to salinity stress : a review [J] . Plant Growth Regul, 2015, 75 (2) : 391-404.
[84] Chakraborty U, Roy S, et al. Plant growth promotion and amelioration of salinity stress in crop plants by a salt-tolerant bacterium [J] . Recent Res Sci Technol, 2011, 3 (11) : 61-70.
[85] Win KT, Tanaka F, et al. The ACC deaminase expressing endophyte *Pseudomonas* spp. Enhances NaCl stress tolerance by reducing stress-related ethylene production, resulting in improved growth, photosynthetic performance, and ionic balance in tomato plants [J] . Plant Physiol Biochem, 2018, 127 : 599-607.
[86] 吕海伦 . 生态友好型耐盐性禾本科植物内生细菌的筛选、鉴定及其对作物的促生效果 [D] . 南京 : 南京农业大学 , 2018.
Lv HL. Screening and identification of endophytic bacteria in eco-friendly salt-tolerant gramineous plants and their promotion effect on crops [D] . Nanjing : Nanjing Agricultural University, 2018.
[87] Liu YP, Cao LX, Tan HM, et al. Surface display of ACC deaminase on endophytic Enterobacteriaceae strains to increase saline resistance of host rice sprouts by regulating plant ethylene synthesis [J] . Microb Cell Fact, 2017, 16 (1) : 214.
[88] 张宏一 , 朱志华 . 植物干旱诱导蛋白研究进展 [J] . 植物遗传资源学报 , 2004, 5 (3) : 268-270.
Zhang HY, Zhu ZH. Research progress in drought-induced proteins in plants [J] . J Plant Genet Resour, 2004, 5 (3) : 268-270.
[89] Timmusk S, Wagner EG. The plant-growth-promoting rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression : a possible connection between biotic and abiotic stress responses [J] . Mol Plant Microbe Interact, 1999, 12 (11) : 951-959.
[90] Asaf S, Khan AL, Khan MA, et al. Complete genome sequencing and analysis of endophytic *Sphingomonas* sp. LK11 and its potential in plant growth [J] . 3 Biotech, 2018, 8 (9) : 389.
[91] Duan J, Jiang W, Cheng ZY, et al. The complete genome sequence of the plant growth-promoting bacterium *Pseudomonas* sp. UW_4 [J] . PLoS One, 2013, 8 (3) : e58640.
[92] Garg AK, Kim JK, et al. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 2002, 99 (25) : 15898-15903.
[93] 陈超琼 . 骆驼刺内生细菌新种 *Pantoea alhagi* LTYR-11Z 的鉴定及其促作物抗旱机制初步研究 [D] . 杨凌 : 西北农林科技大学 , 2017.
Chen CQ. The identification of a novel endophytic bacterium *Pantoea alhagi* LTYR-11Z from *Alhagi sparsifolia* shap. and dissecting mechanism underlying enhanced drought resistance in crops [D] . Yangling : Northwest A & F University, 2017.
[94] 王谦 . 中国干旱、半干旱地区的分布及其主要气候特征 [J] . 干旱地区农业研究 , 1983, 1 (0) : 11-24.
Wang Q. Distribution of the arid and semiarid areas in China and their major climatic characteristics [J] . Agric Res Arid Areas, 1983, 1 (0) : 11-24.
[95] 李磊 , 贾志清 , 朱雅娟 , 等 . 我国干旱区植物抗旱机理研究进展 [J] . 中国沙漠 , 2010, 30 (5) : 1053-1059.
Li L, Jia ZQ, Zhu YJ, et al. Research advances on drought resistance mechanism of plant species in arid area of China [J] . J Desert Res, 2010, 30 (5) : 1053-1059.
[96] 李世英 . 我国干旱区植物生态学工作的回顾和展望 [J] . 生态学报 , 1983, 3 (4) : 357-365.
Li SY. Perspective of plant ecology in the arid land of China [J] . Acta Ecol Sin, 1983, 3 (4) : 357-365.
[97] 马勤 , 雷瑞峰 , 迪力热巴·阿不都肉苏力 , 等 . 环境胁迫下内生菌与宿主代谢相互作用研究进展 [J] . 生物技术通报 , 2021, 37 (3) : 153-161.
Ma Q, Lei RF, Dilireba A, et al. Research progress on the symbiotic metabolic of endophytes and plants under stress [J] . Biotechnol Bull, 2021, 37 (3) : 153-161.

(责任编辑　李楠)