

淺談微生物提升作物耐旱性之潛力

The Potential of Microorganisms to Enhance Crop Tolerance to Drought Stress

龔美玲¹、邱燕欣²

一、前言

極端氣候與密集的農業活動逐漸在全球各地加劇非生物逆境對農作物減產的影響，例如高溫、低溫、乾旱、淹水，以及所衍生土壤理化性質的劣化，包含鹽害、酸化、營養缺乏、金屬或有機物毒害等。這些非生物逆境除了直接導致植物死亡，會促使植物為了適應環境產生生長速率、根莖結構、生育階段轉換等生理或型態上的變化，但這些改變通常也造成作物產量的下降。雖然育種或遺傳工程技術可以提升作物對逆境的耐受性，但需要漫長的研發時間，且仍有許多國家未能接受經過遺傳工程操作的作物品種。而目前已普遍認知到植物生長促進微生物 (Plant growth-promoting microorganisms, PGPMs) 能透過一些機制幫助植物在逆境下維持生產力，因此運用有益微生物因應環境逆境是一項在研發成本上相對經濟且對環境友善的策略。

由於已有相當多論述利用微生物防治病蟲害等生物性逆境 (即生物農藥、微生

物製劑) 或促進植物生長 (即微生物肥料) 的文章，也為目前在臺灣登記之微生物應用商品的主要功效，而以微生物或微生物代謝物所製成的生物刺激素目前未列入國內管理規範。因此，筆者除了先盤點臺灣目前現有的微生物產品，也擬從國內較少被討論的非生物性逆境角度切入有益微生物的相關研究與應用進展，提供產官學界參考，而本篇將從與水資源息息相關的乾旱逆境開始探討。

二、臺灣微生物肥料及微生物製劑商品登記現況

經查農業部農糧署《肥料管理整合資訊系統》(<https://fims.afa.gov.tw/WFR/PublicFun/QueryFertBrand.aspx>) 將微生物肥料分成 6 類，代號從 8-01~06 分別為：豆科根瘤菌肥料、游離固氮菌肥料、溶磷菌肥料、溶鉀菌肥料、複合微生物肥料及叢枝菌根菌肥料；截至 2024 年 10 月 28 日止查詢登記在案的微生物肥料商品，以 8-03 溶磷菌肥料為最大宗共 87 筆，8-04 溶鉀菌肥料有 3 筆，8-06 叢枝菌根菌肥料有 3 筆，

¹ 種苗改良繁殖場種苗檢驗科 副研究員

² 種苗改良繁殖場 種苗檢驗科 副研究員兼科長

其他品項則皆為 0 筆。細看溶磷菌肥料的菌種主要有 9 種，其中 8 種為芽孢桿菌屬 (*Bacillus* spp.)，另一種則為酵母菌的季也蒙假絲酵母菌 (*Candida guilliermondii*)，溶鉀菌肥料有 2 個菌且皆為芽孢桿菌屬，而叢枝菌根菌僅有 1 種真菌為摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*)，統計情形詳見表一。

而農業部農業藥物試驗所《生物農藥暨生物天敵查詢平台》(<https://ipm.acri.gov.tw/biol/search.aspx>) 所登載之微生物製劑菌種種類主要有 10 種，其中針對病原微生物的有 7 種，另外 3 種則是防治害蟲，也是以芽孢桿菌屬為大宗，統計情形詳見表二。雖然無論是微生物肥料或微生物製劑產品皆是以芽孢桿菌屬為主流，但該屬中的臘樣芽孢桿菌 (*Bacillus cereus*，又稱仙人掌桿菌) 及炭疽桿菌 (*Bacillus anthracis*) 是環境部公告之不得含有的微生物。

三、乾旱逆境對植物及微生物的影響

根據聯合國糧農組織 (FAO, 2009) 的報告，全球發展中國家中，約 60% 的作物生產未配備灌溉系統，亦即所謂的「看天田」，這意味著絕大多數作物易受到乾旱威脅。此外，農業用水佔全球水資源利用的 70%(Acquaah, 2007; Etesami and Beattie, 2017)，在乾旱地區，灌溉用水甚至佔高達 90%。研究顯示，在乾旱及半乾旱地區，氣溫每升高攝氏 1 度，水資源需求將增加約 10%，進一步加劇了水資源短缺及糧食危機的挑戰。

乾旱不僅影響植物，也對微生物與土壤產生重大影響，並且通常是一個環節的變化 (如植物) 會連帶影響其他環節 (如微生物)，因此，植物、微生物、土壤與非生物逆境之間的關係是密切交織的 (圖 1)。此外，逆境影響的程度取決於多種條

表一、臺灣微生物肥料商品登記現況 (2024 年 10 月 28 日查詢)

類型	菌種學名	菌種中文名	商品支數
溶磷菌肥料	<i>Bacillus subtilis</i>	枯草桿菌 (又稱枯草芽孢桿菌)	29
	<i>Bacillus safensis</i>	沙福桿菌	20
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	液化澱粉芽孢桿菌	18
	<i>Bacillus licheniformis</i>	地衣芽孢桿菌	9
	<i>Bacillus velezensis</i>	貝萊斯芽孢桿菌	6
	<i>Bacillus mycoides</i>	蕈狀芽孢桿菌	2
	<i>Bacillus nitratisreducens</i>	硝酸鹽還原芽孢桿菌	1
	<i>Bacillus siamensis</i>	暹羅芽孢桿菌	1
	<i>Candida guilliermondii</i>	季也蒙假絲酵母菌	1
溶鉀菌肥料	<i>Bacillus mycoides</i>	蕈狀芽孢桿菌	2
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	液化澱粉芽孢桿菌	1
叢枝菌根菌肥料	<i>Glomus mosseae</i>	摩西球囊霉	3

文獻報告

表二、臺灣微生物製劑商品登記現況 (2024 年 10 月 28 日查詢)

防治對象	菌種學名	菌種中文名	商品支數
病原微生物	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	液化澱粉芽孢桿菌	7
害蟲	<i>Bacillus thuringiensis subsp. aizawai</i>	鮎澤蘇力菌	5
害蟲	<i>Bacillus thuringiensis subsp. kurstaki</i>	庫斯蘇力菌	5
病原微生物	<i>Bacillus velezensis</i>	貝萊斯芽孢桿菌	3
病原微生物	<i>Bacillus subtilis</i>	枯草桿菌	2
病原微生物	<i>Bacillus mycoides</i>	蕈狀芽孢桿菌	1
害蟲	<i>Beauveria bassiana</i>	白殭菌	1
病原微生物	<i>Streptomyces candidus</i>	純白鏈黴菌素	1
病原微生物	<i>Trichoderma gamsii</i> 及 <i>Trichoderma asperellum</i>	蓋棘木黴菌	1

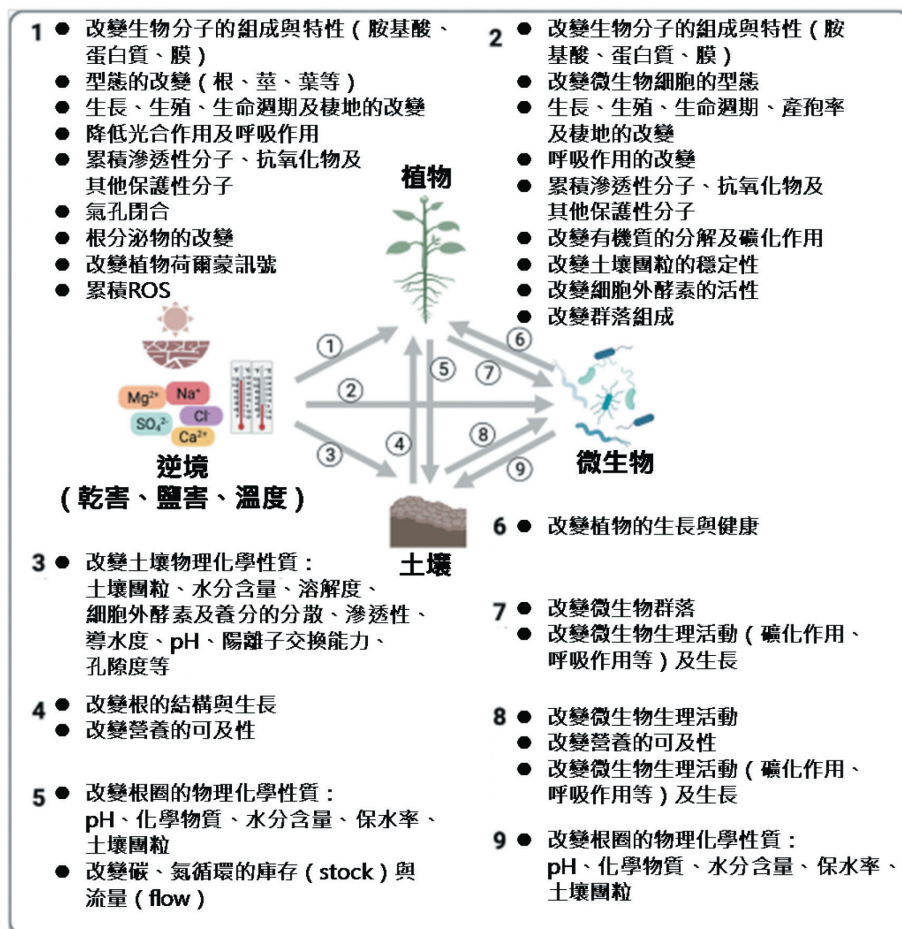


圖 1. 乾旱逆境對植物與微生物群落的交互影響示意圖；乾旱會改變微生物群落的活動、植物與微生物的形態與生理狀態，以及土壤的理化性質 (Omae and Tsuda, 2022)



件，包括逆境發生的時間點、植物種類、逆境的嚴重程度（如強度、頻度及持續時間等）及其他環境因子，這使得植物與微生物之間的交互作用呈現出動態且複雜的特性 (Omae and Tsuda, 2022; Fadji et al., 2023)。

爲了應對乾旱，植物會透過調整生理機制來適應環境，例如改變根部結構、關閉氣孔、減少光合作用、降低種子發芽率、縮短生殖時間，以及調整根部分泌物的組成與分泌量。在乾旱情況下，植物的光合作用能力下降，光呼吸作用增加，並伴隨活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 自由基的產生，進而危害光合作用關鍵酵素的功能。乾旱還會引發一系列的生理壓力，包括滲透壓逆境、鹽害和養分逆境，因此被視爲一種複合且多面向的逆境；乾旱降低養分的動態轉移，植物出現萎凋，無法吸收養分，最終導致產量顯著下降，甚至植株死亡。乾旱同樣影響微生物的活性及生理狀態，導致滲透調節物質的累積增加、產孢率提升及棲息地的改變，酶活性的降低進而減少磷、氮、硫等關鍵營養元素循環及影響土壤養分狀態，這些變化連帶改變微生物群落的組成。

四、有益微生物幫助植物減緩乾旱逆境之研究

與幫助植物健康及提高耐受性相關之微生物機制，包含增加重要營養元素的溶解度、調節植物荷爾蒙訊號（包含 auxin、GA 及乙烯）、直接提供養分或抗氧化物、透過 ACC 脫胺酶 (deaminase) 降解乙烯生

合成前驅物 (ACC) 及調控抗耐性基因等 (Inbaraj, 2021)。多項研究顯示乾旱會導致植物高粱及水稻土壤根圈的樣本內菌種多樣性 (α) 下降，但放線菌門 (*Actinobacteria*) 鏈黴菌屬 (*Streptomyces*) 的豐度相對增加 (Naylor et al., 2017)，並與植物的耐旱性呈正相關。放線菌門的富集可能與植物主動吸引鏈黴菌屬以提供益處或其自身適應乾旱環境的特性有關；放線菌門的耐旱特性，如孢子形成和厚細胞壁，及被誘發特定基因（如代謝物運輸相關基因）的表達，但放線菌門的富集僅發生在根部乾旱區域，而非充分灌溉或死掉的根中。

許多研究致力於利用接種微生物減輕植物的乾旱壓力（表三），研究作物種類包含小麥、玉米、鷹嘴豆、番茄等作物，而微生物可能提供耐旱性的作用機制，包含提高作物的光合作用效率 (Fv/Fm)、二氧化碳同化速率 (P_N)、氣孔導度 (g_s)、養分和水分吸收、葉片相對含水量、生物量及離層酸 (ABA) 含量，增強抗氧化酶 (CAT、APOX、POD 和 SOD) 的活性以減少氧化性膜的損傷，顯著積累脯氨酸 (proline)、天冬氨酸 (aspartate)、甘油等保護性物質，以及增加土壤含水量。微生物產生的胞外多醣 (exopolysaccharides, EPS) 也對緩解乾旱有所幫助，EPS 是由多醣、蛋白質、核酸和脂類組成的長鏈生物聚合物，EPS 的加入可增強對作物的促生作用。有學者發現臘樣芽胞桿菌 (*Bacillus cereus*) 的培養上清液可以誘導番茄的耐旱性表現 (王等人, 2016)，另外有研究指出細菌的生物膜

文獻報告

表三、具提升作物耐旱性潛力之微生物研究成果彙整

菌種學名	應用植物	作用機制	文獻
<i>Azospirillum brasilense</i>	阿拉伯芥	透過提高 ABA 含量誘導氣孔閉合。	Cohen et al., 2015
<i>Bacillus subtilis</i>	阿拉伯芥	增加植物參與 ABA 訊息途徑及非生物性逆境耐受性之基因表達量。	張, 2022
<i>Bacillus safensis</i> 及 <i>Ochrobactrum pseudogregynensis</i>	小麥	增強抗氧化活性。	Chakraborty et al., 2013
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	小麥	提升存活率、相對含水量 (RWC) 和根系活力, 協同細胞防禦反應, 包括丙二醛濃度降低和抗氧化活性濃度升高, 增加逆境相關的基因表達及調控 ABA。	Wang et al., 2019
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> <i>Bacillus megaterium</i>	番茄	改變番茄的氧化狀態、氣孔和 PSII 功能、葉片內部溫度、RWC 及抗氧化活性。	Eke et al., 2019
<i>Bacillus pseudomycoides</i>	小麥	透過分泌揮發性化合物調控小麥抗旱基因的表達, 且具有顯著更高的生物膜形成能力, 使小麥在發芽率、根莖長度、RWC 及葉綠素含量、可溶性糖、蛋白質、H ₂ O ₂ 、NO、細胞死亡以及抗氧化水平等各方面表現最佳。	Paul et al., 2022
<i>Bacillus subtilis</i> <i>Bacillus thuringiensis</i> <i>Bacillus megaterium</i>	鷹嘴豆	增加葉片中脯氨酸的含量、抗氧化 (CAT、APOX、POD 和 SOD) 的活性, 並顯著積累脯氨酸 (proline)、核黃素 (riboflavin)、天冬氨酸 (aspartate)、L- 天冬氨酸、甘油 (glycerol)、煙胺 (nicotinamide) 和 3- 羥基 -3- 甲基戊二酸 (3-hydroxy-3-methylglutarate) 等保護性物質。	Khan et al., 2019
<i>Bacillus tequilensis</i> 及 <i>Pseudomonas stutzeri</i>	小麥 茄子	基於細菌本身對滲透壓應激的耐受性及促進植物生長的特性, 提高作物的葉綠素含量、生物量 (根長、莖長) 及抗氧化性。	Patel et al., 2022
<i>Burkholderia phytofirmans</i>	小麥	提升光合作用速率、養分和水分吸收及土壤含水量。	Naveed et al., 2014
<i>Fusarium solani</i>	番茄	提高淨二氧化碳同化速率 (PN)、氣孔導度 (gs)、葉片 RWC 以及 PSII 效率, 增強抗氧化活性以減少氧化性膜損傷	Kavroulakis et al., 2018
<i>Pseudomonas azotoformans</i>	小麥	能產生 EPS 及 IAA, 溶解三鈣磷酸鹽, 表現 ACC 脫胺活性, 乾旱下顯著增加生物膜形成, 強化在根部的定殖; 提高小麥乾旱壓力下的生長參數、光合作用效率等生理指標及抗氧化活性,	Ansari et al., 2021
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	番茄	增強生物量、生葉水分關係、氣孔導度和光合效率參數 (Fv/Fm), 緩解同時存在的乾旱和鹽分脅迫。	Duc et al., 2018

菌種學名	應用植物	作用機制	文獻
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	玉米	合成外多醣 (EPS)。	Naseem and Bano, 2014
<i>Rhizophagus irregularis</i> 及 <i>Variovorax paradoxus</i>	番茄	提高光合作用活性、根部水力傳導性和磷酸化狀態。	Calvo-Polanco et al., 2016
<i>Rhizophagus intraradices</i> <i>Funneliformis mosseae</i> <i>Funneliformis geosporum</i>	小麥	提高了葉片相對含水量 (RWC)、最大光化學反應、更高的葉綠素含量、PSII 中電子傳遞的恢復、更高的吸光指數 (PI(abs)) 以及 PSI 的光化學反應。	Mathur et al., 2018
<i>Glomus versiforme</i>	玉米	改善葉綠素含量、礦物質的吸收與同化，增加脯氨酸、糖類和游離氨基酸的含量，及正向調抗氧化系統。	Begum et al., 2019

(biofilm) 形成能力與在植物根部定殖 (root colonization) 有正向關係，有助於提高番茄抗旱性 (Wang et al., 2019)。

相較於細菌，乾旱對根部真菌群落結構的影響較小，但叢枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 和外生菌根真菌 (ectomycorrhiza, ECM) 可在乾旱期間通過提供營養與水分緩解宿主植物的乾旱壓力，在一些自然乾旱區域 (如沙丘松林、季節性乾燥林地和稀樹草原)，*Cenococcum geophilum* 是主要的 ECM 物種 (Fernandez and Koide, 2013)。而 AMF 可提升滲透保護劑的含量，促進澳洲堅果 (Yooyongwech et al., 2013) 和玉米 (Quiroga et al., 2019) 在乾旱中的生長。乾旱壓力下，番茄和高苣會透過提高植物激素 - 獨腳金內酯 (strigolactones) 生合成，作為 "求助信號" 誘導叢枝菌根真菌中的 *Rhizophagus irregularis* 的定殖，從而增強植物的乾旱耐受性 (Ruiz-Lozano et al., 2016)。AMF 能藉由提

高植物的光合作用活性、根部水分傳導性和磷酸化狀態，改善葉綠素含量、礦物質的吸收與同化，增加脯氨酸、糖類和游離氨基酸的含量，及正向調控抗氧化系統等作用，緩解乾旱的影響。

四、結語

由於非生物逆境與植物及微生物之間的交互作用極為複雜，評估微生物在緩解非生物逆境中的作用與效果並不容易，且微生物產品的開發與安全性評估需遵循相關法規與程序。因此，本文希望透過回顧國際研究現況，反向從現有的微生物肥料或微生物農藥或自行蒐集的菌株中，有針對性地篩選候選菌株，並可透過通過 PCR 方法檢測細菌的 ACC 脫氨酶基因 (*acdS*) 及與生物膜相關基因 (*AdnA* 和 *FliC*) 表現，再將其應用於非生物逆境模擬栽培試驗中，藉此加速國內有益微生物在非生物逆境中的應用研究與推廣，從而提升農業的韌性與實現永續發展的目標。