

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.07.009

引用格式:于乔,王鹤潼,杨万强,等.副地衣芽孢杆菌对多年生黑麦草非生物胁迫抗性的生理调控机制[J].草地学报,2026,34(7):2440–2449

YU Qiao, WANG He-tong, YANG Wan-qiang, et al. Physiological Mechanisms Underlying the Modulation of Abiotic Stress Tolerance in Perennial Ryegrass by *Bacillus paralicheniformis*[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(7):2440–2449

副地衣芽孢杆菌对多年生黑麦草非生物胁迫抗性的生理调控机制

于乔¹,王鹤潼¹,杨万强¹,孟庆娴¹,张宇婧²,普布卓玛³,呼天明¹,付娟娟^{1*}

(1. 西北农林科技大学草业与草原学院,陕西杨凌 712100; 2. 巴彦淖尔市耕地质量监测保护中心,内蒙古巴彦淖尔 015000; 3. 西藏自治区农牧科学院草业科学研究所,西藏拉萨 850000)

摘要:为探究植物生长促生菌对多年生黑麦草(*Lolium perenne* L.)抗旱、抗寒及耐盐碱能力的生理调控机制,本研究以副地衣芽孢杆菌(*Bacillus paralicheniformis*, NCBI ID: PRJNA1402526)菌株为研究对象,采用盆栽接菌试验,设置干旱、低温、盐碱三种非生物胁迫处理,分析根际接种该菌株对多年生黑麦草生长指标、生理特性及根系形态的影响。发现接种副地衣芽孢杆菌显著缓解了非生物胁迫对多年生黑麦草生长的抑制。与未接种相比,接种处理的株高、地上部和地下部生物量均显著提高,叶片相对电导率和丙二醛含量显著降低,超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶活性及脯氨酸、可溶性糖含量显著上升,且根系形态构型得到显著改善($P<0.05$)。综上,接种副地衣芽孢杆菌可通过协同增强多年生黑麦草的抗氧化防御能力、渗透调节功能及根系构型,从而显著提高其对干旱、低温和盐碱胁迫的抗性。

关键词:副地衣芽孢杆菌;多年生黑麦草;非生物胁迫;抗氧化酶;渗透调节;根系形态

中图分类号:S543+.6

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)07-2440-10

Physiological Mechanisms Underlying the Modulation of Abiotic Stress Tolerance in Perennial Ryegrass by *Bacillus paralicheniformis*

YU Qiao¹, WANG He-tong¹, YANG Wan-qiang¹, MENG Qing-xian¹, ZHANG Yu-jing²,
PUBU Zhuoma³, HU Tian-ming¹, FU Juan-juan^{1*}

(1. College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 2. Bayannur Cultivated Land Quality Monitoring and Protection Center, Bayannur, Inner Mongolia 015000, China; 3. Institute of Grassland Science, Xizang Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa, Xizang 850000, China)

Abstract: To investigate the physiological regulation mechanisms of plant growth-promoting bacteria on the drought, cold, and saline-alkali stress tolerance of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), this study used *Bacillus paralicheniformis* (NCBI ID: PRJNA1402526) as the test strain. A pot inoculation experiment was conducted under three abiotic stress conditions—drought, cold, and saline-alkali stress—to analyze the effects of rhizosphere inoculation on the growth indices, physiological characteristics, and root morphology of perennial ryegrass. The results showed that inoculation with *B. paralicheniformis* significantly alleviated the growth inhibition caused by abiotic stresses. Compared to the non-inoculated control, the inoculated plants exhibited significantly increased plant height, above-ground and below-ground biomass, along with markedly reduced leaf relative conductivity and malondialdehyde content. Additionally, the activities of superoxide dismutase, peroxi-

收稿日期:2025-11-28;修回日期:2026-01-28

基金项目:西藏自治区重点研发及转化项目-二次科考项目(XZ202502ZY0050)资助

作者简介:于乔(2001-),男,汉族,吉林四平人,硕士研究生,主要从事植物与微生物互作研究,E-mail: 2229300337@qq.com;*通信作者
Author for correspondence, E-mail: fujuanjuan@nwafu.edu.cn

dase, and catalase, as well as the contents of proline and soluble sugars, were significantly enhanced ($P < 0.05$). Moreover, root system architecture was notably improved. In conclusion, inoculation with *B. paralicheniformis* can significantly enhance the resistance of perennial ryegrass to drought, cold, and saline-alkali stresses by synergistically strengthening its antioxidant defense capacity, osmoregulatory function, and root morphological configuration.

Key words: *Bacillus paralicheniformis*; Perennial ryegrass; Abiotic stress; Antioxidant enzymes; Osmotic regulation; Root morphology

干旱、低温与盐碱胁迫是限制作物生长与产量的主要非生物胁迫因素。在干旱条件下,植物因水分供应不足导致气孔关闭,光合作用受阻,活性氧(Reactive oxygen species)大量积累,引起膜脂过氧化和蛋白质变性,造成细胞结构损伤^[1]。低温胁迫会降低细胞膜流动性,影响酶活性及离子平衡,严重时导致组织冻害甚至死亡^[2]。盐碱胁迫则通过渗透胁迫、离子毒性和营养失衡等途径干扰植物的正常生理代谢,抑制根系发育和养分吸收^[3]。这些胁迫共同引起植物体内代谢紊乱,影响其生长发育,最终导致产量和品质下降。

植物根际促生菌(Plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)通过多种机制增强植物对非生物胁迫的耐受性。在干旱条件下,PGPR可分泌胞外多糖、调节植物内源激素如脱落酸(Abscicic acid)和细胞分裂素水平,促进气孔调节与根系发育,增强水分利用效率^[4]。在盐碱胁迫中,部分PGPR能够调节植物体内 Na^+/K^+ 平衡,增强抗氧化酶系统活性,减轻氧化损伤^[5]。在低温胁迫方面,PGPR可诱导植物产生冷调节蛋白与渗透调节物质,提高细胞膜的稳定性^[6]。副地衣芽孢杆菌(*Bacillus paralicheniformis*)作为芽孢杆菌属的重要成员,因其强大的环境适应力、产孢能力强、并能合成多种生物活性物质(如抗菌肽、水解酶和植物激素)而受到关注^[7]。近年来,该菌种在促进作物生长、诱导系统抗性及缓解非生物胁迫方面已展现出潜力。副地衣芽孢杆菌可提高小麦、番茄等作物的抗旱、耐盐能力,其机制可能与调节植物内源激素、增强抗氧化系统等有关^[8]。值得注意的是,PGPR菌株的功能特性常与其遗传背景及生境密切相关。然而,现有研究多集中于促生活动或单一胁迫响应,针对该菌如何系统提升宿主植物对多重非生物胁迫(如干旱、低温及盐碱交织胁迫)的整体抗性,仍缺乏深入解析。多年生黑麦草(*Lolium perenne* L.)是全球温带地区重要的禾本科牧草和草坪草,因发芽快、建植迅速、产量高、适口性好且营养丰富而备受青睐,又因分蘖能力强、耐刈割和践踏,在畜牧业和草坪建植中地位关键^[9],因其对干旱、盐

碱及极端低温等非生物胁迫的耐受性有限,一定程度上限制了逆境下的推广应用。因此,深入挖掘能够系统性提升多年生黑麦草多重抗逆性的特异PGPR菌株并阐明其生理调控网络,具有重要的理论和应用价值。鉴于微生物的功能特性受其生境选择压力的深刻塑造,来源于极端环境的菌株可能具备独特的抗逆促生能力。

本研究以青藏高原海拔5000米以上极端生境(低温、强紫外辐射、土壤贫瘠)中的野生垂穗披碱草(*Campeiosachys nutans* Griseb.)根际土壤为材料,筛选环境适应性强、具有抗逆促生潜力的PGPR。本研究以分离、鉴定的副地衣芽孢杆菌为研究对象,探究其在干旱、低温和盐胁迫下对多年生黑麦草的生理调控效应,旨在为解析此特殊生境来源的副地衣芽孢杆菌与植物互作、系统性响应多重环境胁迫的生理机制奠定理论基础,同时为利用青藏高原特殊生境来源的优异抗逆菌株开发新型微生物肥料提供菌种资源。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究选用的供试植物为多年生黑麦草品种‘博士’,该品种在草坪建植、牧草生产及生态修复中应用广泛,且对非生物胁迫的响应具有典型代表性。其种子由西北农林科技大学草业与草原学院实验室提供,种子发芽率 $\geq 95\%$,经前期筛选确保无病虫害污染。

供试菌株为副地衣芽孢杆菌,序列数据已上传至NCBI SRA数据库,生物项目登录号为PRJNA1402526,分离自西藏阿里野生垂穗披碱草根际土壤(31.87° N, 80.09° E; 海拔5158 m)。该菌株保存于本课题组微生物资源库,试验前经LB液体培养基(胰蛋白胨 $10\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$,酵母提取物 $5\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$, NaCl $10\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$, pH值7.0~7.2, 121 °C高压蒸汽灭菌20 min)活化培养至对数生长期(菌液浓度调整为 $1\times 10^8\text{ CFU}\cdot\text{mL}^{-1}$),用于后续根际接种处理^[10]。

1.2 试验方法

1.2.1 幼苗培养与接种处理 多年生黑麦草种子先经1% NaClO溶液表面消毒10 min,再用无菌水反复冲洗3~4次以去除残留消毒剂。消毒后的种子播种于装有灭菌石英砂的塑料盆钵(上口径15 cm,高12 cm)中,每盆定苗10株。随后将培养钵置于人工气候箱中培养,气候箱参数设置为:光周期16 h/昼、8 h/夜,温度25℃/昼、20℃/夜,相对湿度65%,光强300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。培养期间每3天浇灌一次1/2 Hoagland营养液,为幼苗生长提供必需的矿质营养,持续培养21 d至幼苗长势一致^[11]。

供试副地衣芽孢杆菌经活化后,接种至LB液体培养基,于28℃、180 $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 条件下振荡培养至对数生长期^[12]。离心收集菌体后,用无菌磷酸缓冲液重悬,制备成浓度为 1×10^8 CFU $\cdot\text{mL}^{-1}$ 的菌悬液。幼苗培养21 d后,筛选生长状态一致的植株,进行根际接种处理:每盆沿根系周围缓慢注入10 mL菌悬液,共接种3次,每次间隔3 d,以确保菌株在根际有效定殖;对照组则以等量灭菌的LB液体培养基进行相同方式处理,保证试验的单一变量控制。

1.2.2 胁迫处理设计 末次接种7 d后,分别进行干旱、低温、盐碱胁迫处理。干旱胁迫采用称重法精准调控土壤含水量,其中正常生长条件对照组土壤含水量维持在 $(70\pm 5)\%$ (田间持水量的适宜水平),干旱处理组土壤含水量控制在 $(30\pm 5)\%$ (中度干旱水平),两种水分条件分别持续处理7 d和14 d^[13];

低温胁迫在人工气候箱(4℃)中进行(其他环境参数如光周期、光强、湿度与前期幼苗培养一致),正常生长条件对照组在相同类型人工气候箱中培养,温度设置为 $(25\pm 2)^\circ\text{C}$,其余环境参数与低温处理组完全相同。低温处理分别持续低温处理3 d和7 d^[14]。盐碱胁迫处理采用模拟中国西北地区盐碱土壤离子组成的复合盐碱溶液进行构建。该混合溶液由NaCl、 Na_2SO_4 、 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 组成,其摩尔比例为1:9:9:1(即 $\text{Cl}^-:\text{SO}_4^{2-}:\text{HCO}_3^-:\text{CO}_3^{2-}$ 比例),总盐浓度设定为500 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。配制时将上述混合盐溶解于Hoagland营养液中,溶液pH值稳定在 8.6 ± 0.1 ,以模拟高浓度盐碱混合胁迫环境。正常生长条件对照组使用等量普通Hoagland营养液(pH值为 5.8 ± 0.2 ,无添加盐分)进行处理。盐碱胁迫处理分别持续5 d和10 d^[15]。以正常生长条件下未接菌组作为对照。为保证试验结果的可靠性与统计有效性,所有处理均设置3次生物学重复。

1.2.3 形态指标测定 胁迫处理结束后,从每处理中随机选取6株生长状态均匀的植株,系统开展生长、生理及根系形态等指标的测定。

于各胁迫处理结束当天的固定时段(9:00—11:00),使用卷尺测量植株垂直株高(自然伸展高度);将植株分离为地上部与根系两部分,用万分之一电子天平分别称量鲜重,随后将样品于105℃杀青30 min,80℃烘至恒重后称量干重。在各胁迫处理末期,使用数码相机从统一角度拍摄盆栽植株的整体表型图,用于直观记录植株在胁迫下的外观生长状况^[16]。采用Epson Expression 12000XL根系扫描仪获取高清根系图像,随后采用WinRHIZO Pro 2019软件分析总根长、根系表面积、根体积、根平均直径、根尖数及分叉数等根系形态参数^[17]。其中,根系形态指标于各胁迫处理的最终时间点(即干旱14 d、低温7 d、盐碱10 d)进行测定,以评估胁迫峰值阶段根系构型的响应。

1.2.4 生理指标测定 取样部位为植株倒三叶完全展开叶,取样时间为各胁迫处理结束后次日上午9:00—11:00;取样时选取长势一致、无病虫害的健康叶片,且所有处理组取样操作均在相同环境条件下完成。采用电导仪法测定相对电导率;丙二醛含量采用硫代巴比妥酸法测定(北京索莱宝,BC6415)^[18]。超氧化物歧化酶活性采用氮蓝四唑光化还原法测定(北京索莱宝,BC5165)^[19];过氧化物酶活性采用愈创木酚法测定(北京索莱宝,BC0095)^[20];过氧化氢酶活性采用紫外吸收法测定(北京索莱宝,BC4785)^[21];脯氨酸含量采用磺基水杨酸法测定;可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定,用于分析植株的渗透调节水平^[22]。

1.2.5 数据处理 采用SPSS 23.0软件进行方差分析,并用Duncan's多重比较法检验差异显著性。采用Origin 2024软件作图。

2 结果与分析

2.1 接种副地衣芽孢杆菌对多年生黑麦草生长及生物量的影响

干旱、低温和盐碱胁迫均显著抑制了多年生黑麦草的生长,植株叶片出现萎蔫或黄化。接种副地衣芽孢杆菌后,各胁迫下的植株生长状况得到明显改善,叶片萎蔫程度显著减轻,更为舒展且保持较好的绿色,分蘖数增多,株高增高,表型恢复效果显著(图1)。

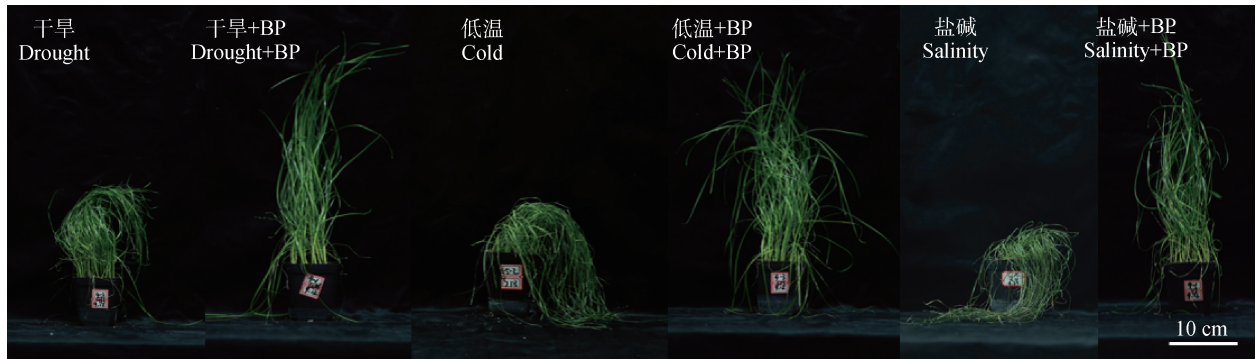


图1 接种副地衣芽孢杆菌(BP)对不同胁迫处理后植株表型的影响

Fig. 1 Effects of *Bacillus paralicheniformis* (BP) inoculation on plant phenotypes under different durations of stress treatments
注:从左至右:干旱14 d、干旱14 d+BP、低温7 d、低温7 d+BP、盐碱10 d、盐碱10 d+BP

Note: From left to right, the pictures represent: Drought stress (14 d), Drought stress with BP inoculation, Cold stress (7 d), Cold stress with BP inoculation, Salt-alkali stress (10 d), and Salt-alkali stress with BP inoculation

与表型结果一致,干旱、低温和盐胁迫处理均显著抑制多年生黑麦草的株高生长与生物量积累,而根际接种副地衣芽孢杆菌可显著缓解这种胁迫导致的生长抑制效应(图2a)。在生物量积累上,接种组地上部与地下部生物量在胁迫中后期均显著高于未接种组,促进了物质合成与根系发育(图2b, c);在水分维持上,接种组地上部与地下部含水量在胁迫中后期也显著更高,有效减少了水分流失、维持了植株水分稳态(图2d, e)。

2.2 接种副地衣芽孢杆菌对叶片细胞膜稳定性的影响

图3可知,随着干旱、低温、盐胁迫时间延长,未接种副地衣芽孢杆菌的植株,其叶片相对电导率与MDA含量均呈显著上升趋势,表明细胞膜通透性增加、膜结构破坏程度不断加重;而根际接种副地衣芽孢杆菌后,植株的这两项指标均显著下降。具体来看,在干旱胁迫14 d、低温胁迫7 d、盐碱胁迫10 d(各胁迫的较严重阶段)时,接种处理的相对电导率较未接种处理分别降低76.3%,59.8%和45.0% ($P<0.05$),MDA含量则分别降低39.8%,35.9%和31.4% ($P<0.05$)。因此,副地衣芽孢杆菌可通过减少细胞膜透性异常增加、抑制膜脂过氧化产物积累,有效维持多年生黑麦草细胞膜的结构完整性,从而减轻非生物胁迫对细胞膜的伤害。

2.3 接种副地衣芽孢杆菌对叶片抗氧化酶活性的影响

与未接种对照组相比,根际接种副地衣芽孢杆菌显著提升了胁迫条件下多年生黑麦草叶片中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化

氢酶(CAT)三种抗氧化酶的活性(图4)。以干旱胁迫7 d为例,接种处理的SOD,POD,CAT活性分别比未接种处理提高55.6%,28.6%,40.7% ($P<0.05$),酶活性增强效果显著;且在低温、盐碱胁迫条件下,接种菌株对三种抗氧化酶活性的促进作用同样稳定存在,呈现出与干旱胁迫下一致的提升趋势。副地衣芽孢杆菌可通过激活宿主植物自身的抗氧化防御系统,增强活性氧清除能力,从而减少非生物胁迫下活性氧的过量积累,为细胞膜稳定性的维持提供了重要生理保障。

2.4 接种副地衣芽孢杆菌对叶片渗透调节物质含量的影响

由图5可知,在干旱、低温、盐碱胁迫条件下,根际接种副地衣芽孢杆菌显著提高了多年生黑麦草叶片中脯氨酸与可溶性糖的积累量。以盐碱胁迫10 d为例,接种处理的叶片脯氨酸含量较未接种处理提高20.1%,可溶性糖含量较未接种处理提高17.1% ($P<0.05$);在干旱、低温胁迫的不同处理时期,接种菌株同样能够促进脯氨酸和可溶性糖的积累。

2.5 接种副地衣芽孢杆菌对根系形态的影响

根际接种副地衣芽孢杆菌可显著优化多年生黑麦草的根系构型^[23]:在干旱、低温、盐碱胁迫条件下,接种处理的根系总长度、投影面积、根系表面积、根体积、根尖数及分叉数,均显著高于单一胁迫组,根系生长的促进效应具有一致性。以干旱胁迫为例,接种处理使植株根系总长度较未接种处理增加94.5%,根尖数更是显著增加126.7% ($P<0.05$),根系分支更密集、吸收位点更丰富(图6)。

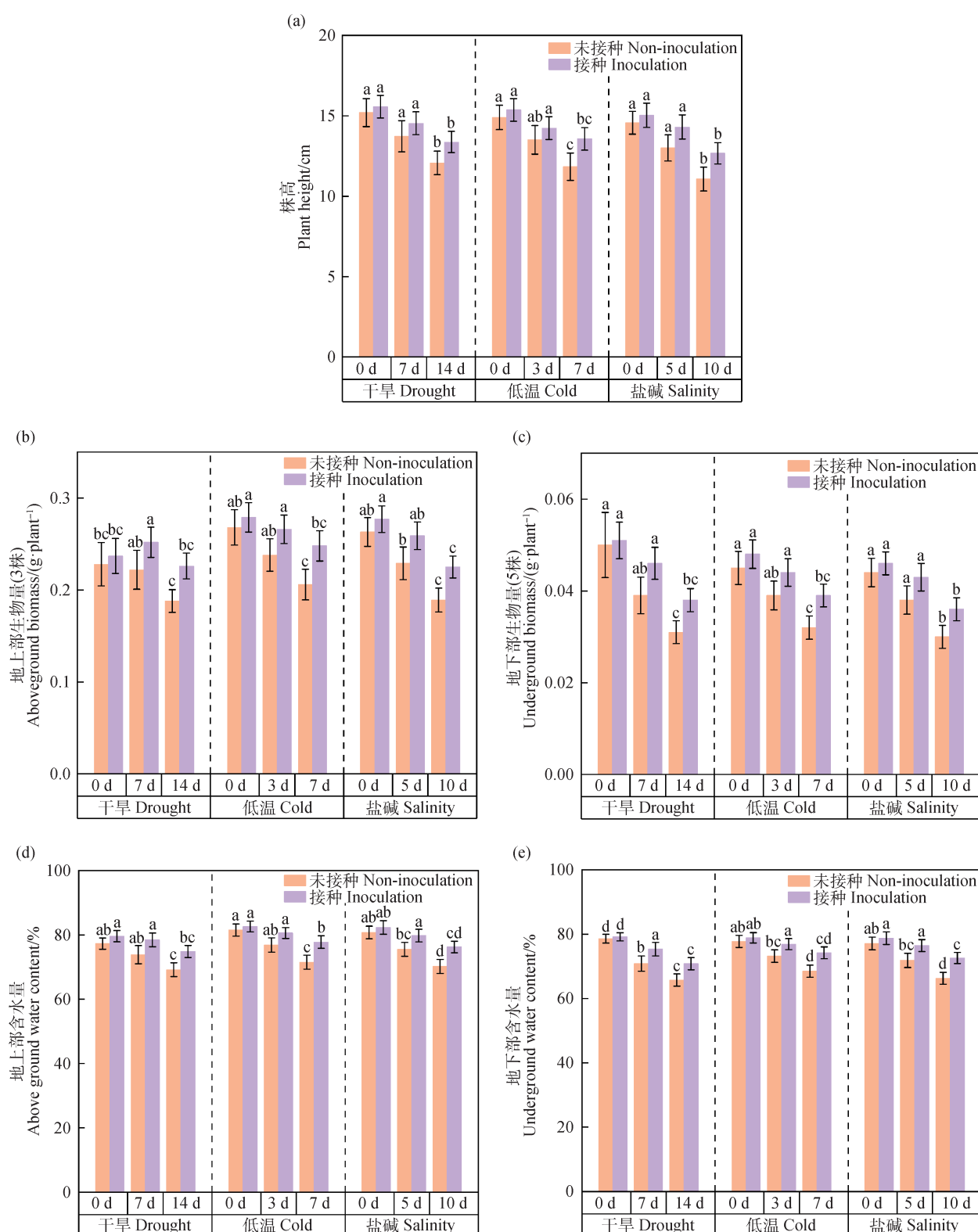


图2 接种副地衣芽孢杆菌对干旱、低温和盐碱胁迫下多年生黑麦草株高及生物量的影响

Fig. 2 Effects of *B. paralicheniformis* inoculation on the plant height and biomass of perennial ryegrass under drought, cold, and salt-alkali stress conditions

注:不同小写字母表示各处理间差异显著 ($P < 0.05$),下同

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$), the same as follow

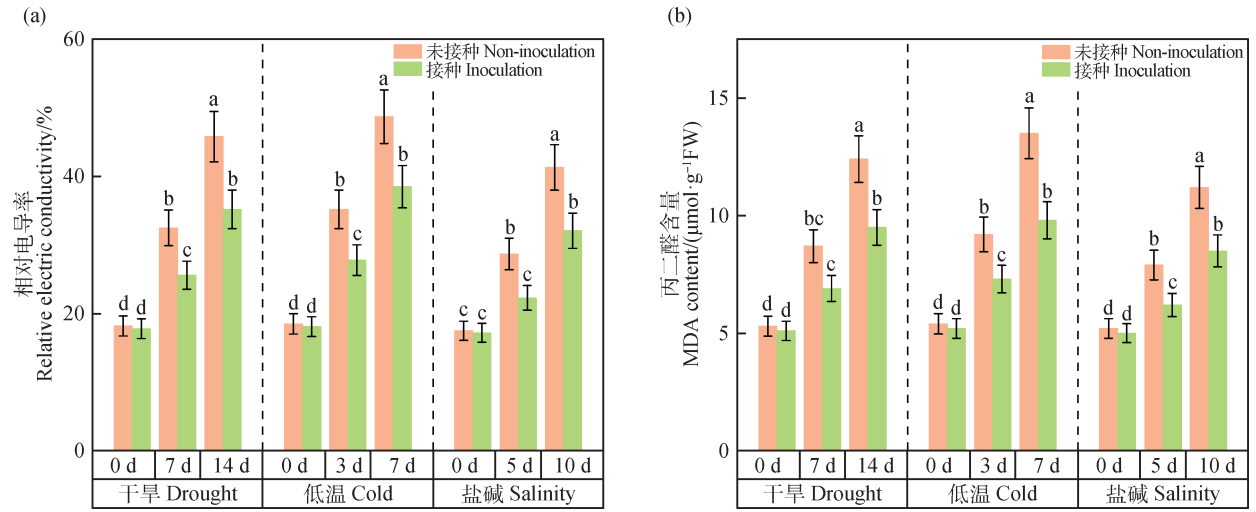


图 3 接种副地衣芽孢杆菌对干旱、低温和盐碱胁迫下多年生黑麦草叶片相对电导率和丙二醛含量的影响
Fig. 3 Effects of *B. paralicheniformis* inoculation on relative electrical conductivity and MDA content in perennial ryegrass leaves under drought, cold, and salt-alkali stress conditions

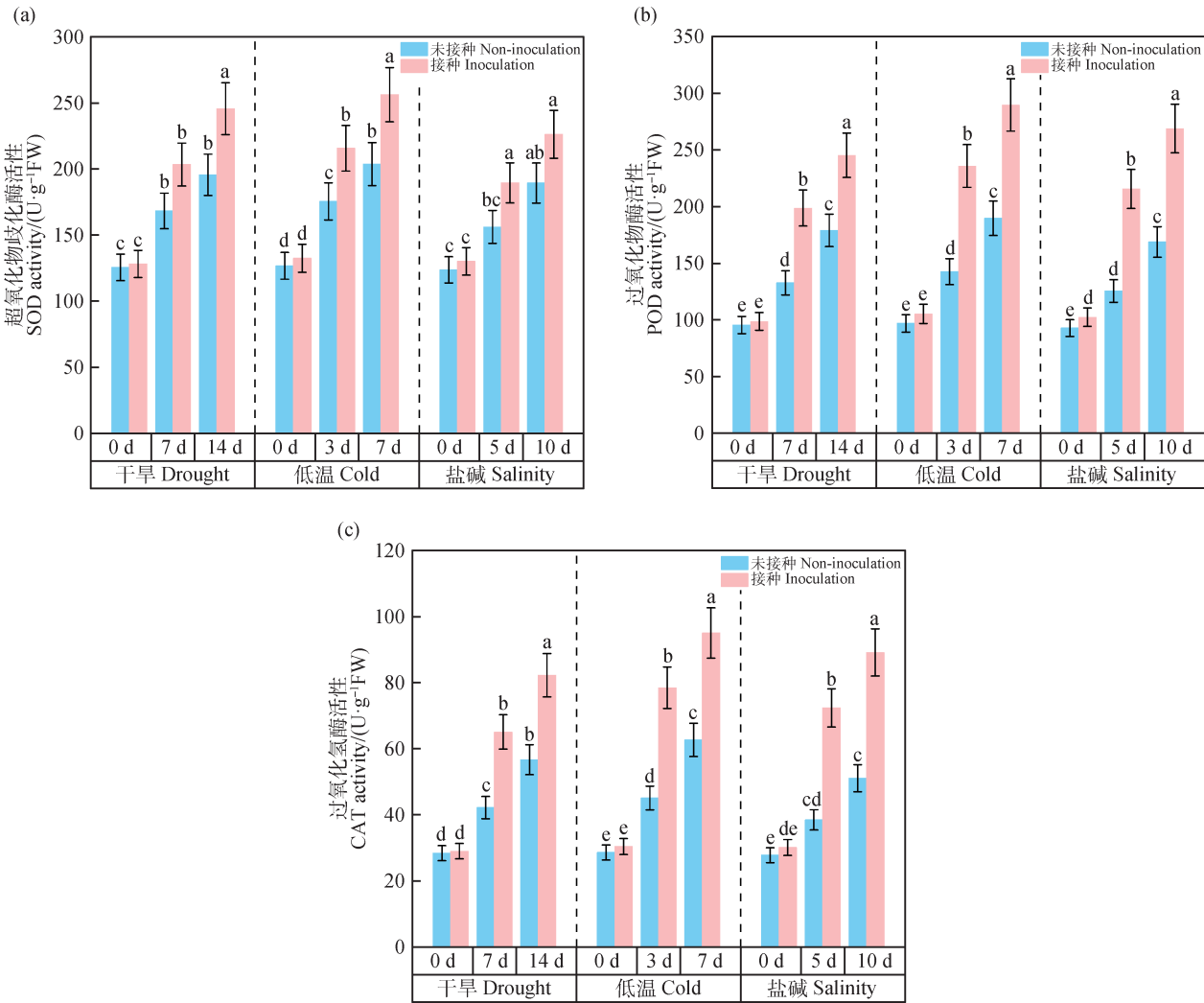


图 4 接种副地衣芽孢杆菌对干旱、低温和盐碱胁迫下多年生黑麦草叶片抗氧化酶活性的影响
Fig. 4 Effects of *Bacillus paralicheniformis* inoculation on antioxidant enzyme activities of perennial ryegrass leaves under drought, cold, and salt-alkali stress conditions

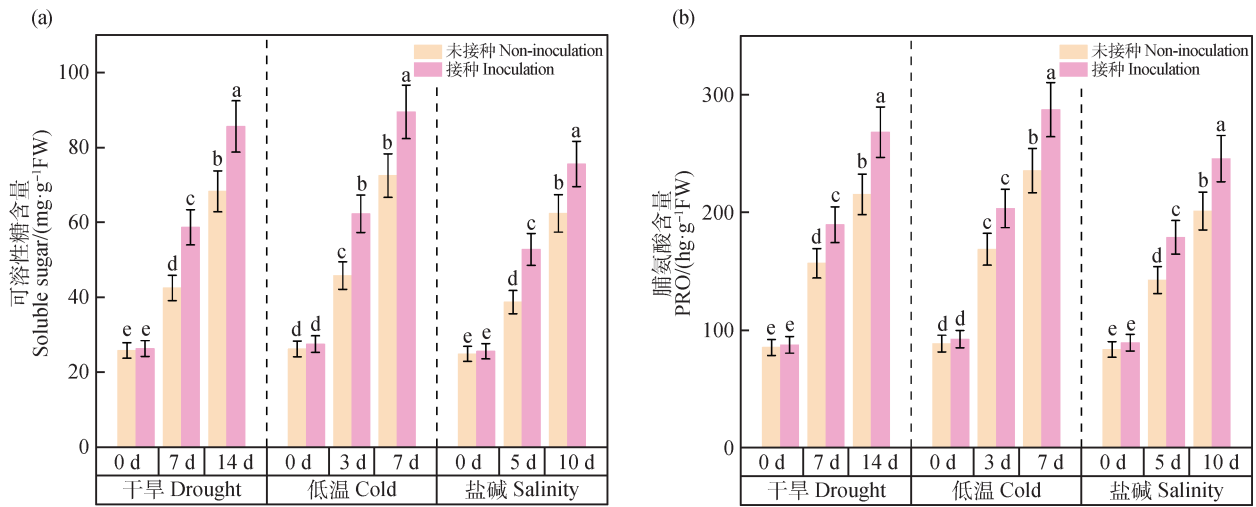


图5 接种副地衣芽孢杆菌对干旱、低温和盐碱胁迫下多年生黑麦草叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

Fig. 5 Effects of *Bacillus paralicheniformis* inoculation on proline and soluble sugar contents in perennial ryegrass leaves under drought, cold, and salt-alkali stress conditions

3 讨论

3.1 接种副地衣芽孢杆菌促进干旱、低温和盐碱胁迫下黑麦草幼苗生长和根系形态建成

干旱、低温及盐碱等非生物胁迫通过诱发氧化损伤、渗透失衡与生长抑制等多重生理紊乱,严重限制多年生黑麦草的生产与应用。近年研究表明,利用植物根际促生菌(PGPR)是提高植物抗逆性的有效途径之一^[24]。本研究以一株分离自青藏高原极端生境的副地衣芽孢杆菌为材料,发现其并非通过单一通路,而是通过构建一个层次清晰、协同作用的整体生理调控网络,系统增强了多年生黑麦草对干旱、低温及盐碱胁迫的交叉耐受能力。该网络的核心在于,菌株首先优化植物的“基础结构”(根系),进而协同增强其“核心防御系统”(抗氧化与渗透调节),最终实现抗逆性能的整体提升。

副地衣芽孢杆菌作为芽孢杆菌属中的重要类群,因其突出的环境适应性与代谢多样性而备受关注。然而,PGPR的功能效果具有明显的菌株特异性。与许多来源于常规生境的菌株相比,本研究采用的菌株分离自青藏高原高寒、强紫外辐射、低氧的极端环境。长期自然选择可能塑造了其更为高效且稳定的胁迫响应与植物互作体系^[25-26],这与本研究中观察到的显著促生抗逆效果及在干旱、低温和盐碱胁迫下宿主植物生理防御机制的显著激活结果相一致(图1,2)。

发达的根系是植物吸收水分养分、感知并响应逆境的基础。本研究发现,接种该菌株显著促进了

胁迫条件下多年生黑麦草的根系生长,总根长、根表面积及根尖数量均大幅增加(图6)。这不仅为植物获取有限资源奠定了结构基础,也可能通过扩大根-土界面,增强了菌株与宿主之间的信号与物质交换。值得注意的是,在干旱胁迫下,根系形态的改善最为显著,这可能是因为水分亏缺是干旱胁迫的核心矛盾,菌株通过优先刺激根系发育以扩大水分吸收面积,成为其最直接、高效的抗逆策略。与一些研究中解淀粉芽孢杆菌对根系的促进作用相比^[27],本菌株在同等胁迫强度下表现出的促根幅度(如根尖数增加126.7%)凸显了其在改善植物水分获取结构方面的潜在优势。

3.2 副地衣芽孢杆菌通过激活抗氧化防御系统活性提高黑麦草幼苗的非生物胁迫抗性

在优化根系构型的同时,菌株同步激活了宿主植物的核心生理防御系统。非生物胁迫引起的活性氧(ROS)爆发是导致细胞损伤的关键因素^[28]。接种后,植物体内超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等关键抗氧化酶活性协同上升(图4),形成了高效的ROS清除体系,直接导致膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量和细胞膜透性(相对电导率)显著降低(图3),从而有效维持了细胞膜的完整性。这一强大的抗氧化响应,可能与菌株原始生境中应对高强度紫外辐射的适应性机制有关^[29]。

研究表明,菌株处理还显著提高了脯氨酸和可溶性糖等渗透调节物质的积累(图5)。这些物质

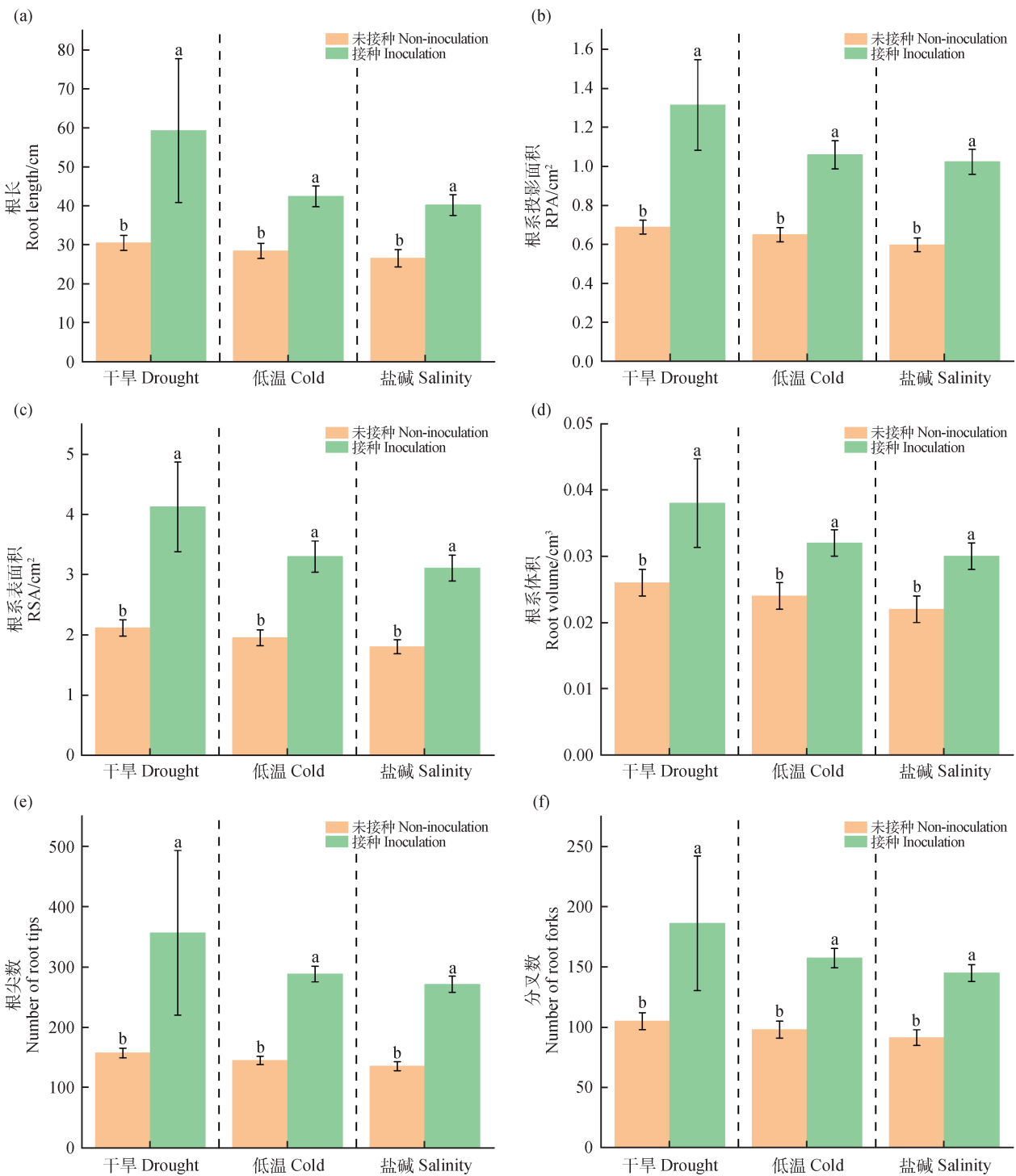


图 6 接种副地衣芽孢杆菌对干旱、低温和盐碱胁迫下多年生黑麦草根系形态的影响

Fig. 6 Effects of *Bacillus paralicheniformis* inoculation on root morphology of perennial ryegrass under drought , cold , and salt-alkali stress conditions

注:图中所示为干旱 14 d、低温 7 d、盐碱胁迫 10 d 的数值
Note: Data shown were obtained following 14 days of drought stress , 7 days of cold stress , and 10 days of salt-alkali stress , respectively

不仅能降低细胞渗透势、维持膨压,某些物质(如脯氨酸)本身还具有抗氧化功能^[30]。因此,渗透调节的增强与抗氧化系统的激活并非孤立事件,而是形成了相互支持的“协同防御”,共同缓解胁迫引发的

渗透与氧化双重伤害。尤其在盐碱胁迫下,渗透调节物质(如脯氨酸)的积累比例更为突出,这有助于应对盐碱胁迫引起的离子毒害与渗透胁迫。

综上,与许多聚焦于单一机制或单一胁迫的

PGPR研究相比,本研究系统揭示的“根系优化-生理防御协同”网络,不仅深化了对副地衣芽孢杆菌抗逆功能的理解,也从多维度生理整合的角度,为利用极端环境微生物资源提高植物的抗逆性提供了直接依据^[27, 30]。

4 结论

本研究从多生理维度整合的角度阐明了该菌株的作用机制,副地衣芽孢杆菌能够通过优化根系构型、协同增强抗氧化防御能力与渗透调节水平的系统性生理调控网络,有效缓解干旱、低温及盐碱胁迫对多年生黑麦草造成的生长抑制与细胞损伤,显著提升其综合抗逆性,为其作为优良PGPR菌剂在牧草及草坪草生产中的应用提供了深入的理论支撑。

参考文献

- [1] 裴斌,张光灿,张淑勇,等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报,2013,33(5):1386-1396
PEI B, ZHANG G C, ZHANG S Y, et al. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(5):1386-1396
- [2] 江福英,李延,翁伯琦. 植物低温胁迫及其抗性生理[J]. 福建农业学报,2002,17(3):190-195
JIANG F Y, LI Y, WENG B Q. Review on physiology of chilling stress and chilling resistance of plants[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2002, 17(3):190-195
- [3] 王俭珍,刘倩,高娅妮,等. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展[J]. 生态学报,2017,37(16):5565-5577
WANG Q Z, LIU Q, GAO Y N, et al. Review on the mechanisms of the response to salinity-alkalinity stress in plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16):5565-5577
- [4] LUGTENBERG B, KAMILOVA F. Plant-growth-promoting rhizobacteria[J]. Annual Review of Microbiology, 2009, 63: 541-556
- [5] SHRIVASTAVA P, KUMAR R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2015, 22(2):123-131
- [6] EGAMBERDIEVA D, DAVRANOV K, WIRTH S, et al. Impact of soil salinity on the plant-growth - promoting and biological control abilities of root associated bacteria[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2017, 24(7):1601-1608
- [7] SHAFI J, TIAN H, JI M S. *Bacillus* species as versatile weapons for plant pathogens: a review[J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2017, 31(3):446-459
- [8] VESSEY J K. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers[J]. Plant and Soil, 2003, 255(2):571-586
- [9] LIU S W, JIANG Y W. Identification of differentially expressed genes under drought stress in perennial ryegrass[J]. Physiologia Plantarum, 2010, 139(4):375-387
- [10] 雷家琪,张清,祝志豪,等. 基于分子改造和宿主优化促地衣芽孢杆菌高效表达 γ -谷氨酰转肽酶[J]. 生物工程学报,2025, 41(5):2026-2037
LEI J Q, ZHANG Q, ZHU Z H, et al. Molecular modification and host optimization enhance the expression of γ -glutamyltranspeptidase in *Bacillus licheniformis* [J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2025, 41(5):2026-2037
- [11] 刘鹏,崔彤彤,孙鹏越,等. 嗜冷乳糖杆菌B7对遮阴胁迫下多年生黑麦草幼苗生长和抗氧化防御系统的影响[J]. 草业科学,2021,38(1):81-88
LIU P, CUI T T, SUN P Y, et al. Effects of *Arthrobacter psychrolactophilus* B7 on the growth and antioxidant defense system in perennial ryegrass under shade stress[J]. Pratacul-tural Science, 2021, 38(1):81-88
- [12] 王艺璇. 生防副地衣芽孢杆菌ZYG1811在小麦植株和根际的定殖及其基因组学分析[D]. 兰州:甘肃农业大学,2025: 15-28
WANG Y X. Colonization of the biocontrol strain *Bacillus paralicheniformis* ZYG1811 in wheat plants and rhizosphere and its genomic analysis[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2025:15-28
- [13] TAN W R, ZHANG D W, ZHOU H P, et al. Transcription factor HAT1 is a substrate of SnRK_{2.3} kinase and negatively regulates ABA synthesis and signaling in *Arabidopsis* responding to drought[J]. Plos Genetics, 2018, 14(4):e1007336
- [14] 朱政,蒋家月,江昌俊,等. 低温胁迫对茶树叶片SOD、可溶性蛋白和可溶性糖含量的影响[J]. 安徽农业大学学报,2011,38(1):24-26
ZHU Z, JIANG J Y, JIANG C J, et al. Effects of low temperature stress on SOD activity, soluble protein content and soluble sugar content in *Camellia sinensis* leaves[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2011, 38(1):24-26
- [15] LI S X, LIU J L, AN Y R, et al. MsPIP2;2, a novel aquaporin gene from *Medicago sativa*, confers salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 165:39-52
- [16] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000:279-298
LI H S. Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 279-298
- [17] 汤丽斯. 碱性盐胁迫下新疆狗牙根形态、生理及分子响应机制研究[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2024:20-30
TANG L S. Morphological, physiological and molecular response mechanism of *Cynodon dactylon* in Xinjiang under alkaline salt stress[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural Univer-

- sity, 2024:20-30
- [18] HAMMERSCHMIDT R, NUCKLES E M, KUĆ J. Association of enhanced peroxidase activity with induced systemic resistance of cucumber to *Colletotrichum lagenarium* [J]. Physiological Plant Pathology, 1982, 20(1):73-82
- [19] CAKMAK I, MARSCHNER H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves[J]. Plant Physiology, 1992, 98(4):1222-1227
- [20] 杨芊. 外源褪黑素对高温胁迫下观赏荞麦种子萌发及幼苗生长的影响[D]. 保定:河北农业大学, 2023:15-20
- YANG Q. Effects of exogenous melatonin on seed germination and seedling growth of ornamental buckwheat under high temperature stress [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2023:15-20
- [21] 黄紫岳, 王园园, 马守田, 等. 种植品种与密度互作对玉米根系形态的影响[J]. 生态学杂志, 2025, 44(11):3613-3619
- HUANG Z Y, WANG Y Y, MA S T, et al. Interactive effects of cultivar and planting density on root morphology of summer maize [J]. Chinese Journal of Ecology, 2025, 44(11):3613-3619
- [22] 林福呈, 李德葆. 枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)S₉对植物病原真菌的溶菌作用[J]. 植物病理学报, 2003, 33(2):174-177
- LIN F C, LI D B. Cell-lytic effect of *Bacillus subtilis* on plant fungal pathogens [J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2003, 33(2):174-177
- [23] 张琴. 小麦对土壤水分胁迫响应的研究进展[J]. 现代农业科技, 2024(18):31-34
- ZHANG Q. Research progress on response of wheat to soil water stress[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2024(18):31-34
- [24] 胡江春, 薛德林, 马成新, 等. 植物根际促生菌(PGPR)的研究与应用前景[J]. 应用生态学报, 2004, 15(10):1963-1966
- HU J C, XUE D L, MA C X, et al. Research advances in plant growth-promoting rhizobacteria and its application prospects[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(10):1963-1966
- [25] ESITKEN A, YILDIZ H E, ERCISLI S, et al. Effects of plant growth promoting bacteria (PGPB) on yield, growth and nutrient contents of organically grown strawberry[J]. Scientia Horticulturae, 2010, 124(1):62-66
- [26] 郭倩倩, 周文彬. 植物响应联合胁迫机制的研究进展[J]. 植物学报, 2019, 54(5):662-672
- GUO Q Q, ZHOU W B. Advances in the mechanism underlying plant response to stress combination[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2019, 54(5):662-672
- [27] ABDELAZIZ M E, ABDELSATTAR M, ABDELDAYM E A, et al. *Piriformospora indica* alters Na⁺/K⁺ homeostasis, antioxidant enzymes and LeNHX1 expression of greenhouse tomato grown under salt stress [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 256:108532
- [28] HAN Q Q, LÜ X P, BAI J P, et al. Beneficial soil bacterium *Bacillus subtilis* (GB03) augments salt tolerance of white clover [J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5:525
- [29] ASHRAFI E, RAZMJOO J, ZAHEDI M, et al. Screening alfalfa for salt tolerance based on lipid peroxidation and antioxidant enzymes[J]. Agronomy Journal, 2015, 107(1):167-173
- [30] MA X J, OUYANG Z P, LUO H B, et al. *Bacillus velezensis* HR6-1 enhances salt tolerance in tomato by increasing endogenous cytokinin content and improving ROS scavenging [J]. Microbiological Research, 2025, 296:128143

(责任编辑 彭露茜)