

橡胶树根际促生菌的分离鉴定及其对橡胶幼苗促生作用研究

彭文涛¹, 彭柯程^{1,2}, 李安琪^{1,2}, 程琳琳¹, 王纪坤¹, 周立军¹, 安 锋¹, 谢贵水¹

1. 中国热带农业科学院橡胶研究所, 海南海口 571101; 2. 云南农业大学热带作物学院, 云南昆明 665099

摘要: 植物根际细菌在植物养分吸收利用中扮演着重要角色, 而农作物的高产与其根际活跃的功能菌群活动密切相关。本研究通过对超高产橡胶的根际土壤中的功能细菌进行分离、筛选和鉴定, 以期找到对提升橡胶树产量有潜在应用价值的有益菌株。使用梯度稀释涂布和选择性培养基从云南省勐腊农场超高产橡胶树根际土壤中分离、纯化功能细菌 60 株, 并对分离菌株的解磷、解钾、固氮能力以及产吲哚乙酸 (IAA)、产铁载体、产 ACC 脱氨酶、产乙偶姻 (3-羟基-2-丁酮, acetoin) 等促生特性进行鉴定。16S rDNA 序列分析表明, 分离的菌株可归类为 *Burkholderia*、*Paraburkholderia*、*Caballeronia*、*Cupriavidus*、*Dyella*、*Pseudomonas*、*Silvania*、*Enterobacter*、*Escherichia*、*Raoultella*、*Pantoea* 和 *Bacillus* 12 个属, 其中 *Burkholderia* 属有 40 株, 占比 66.67%, 为绝对优势类群。通过橡胶苗盆栽对部分分离菌株的促生能力验证试验结果表明, 菌株 *Enterobacter* sp. SYK24 对盆栽橡胶苗具有较好促生效果, 橡胶苗全株鲜质量、地上部干质量、地下部干质量和根系长度分别较对照显著提高 12.89%、23.24%、22.81%和 28.30%。除全磷、速效钾较对照分别降低 5.01%和 18.98%外, SYK24 处理未对其他土壤养分含量产生显著影响。*Burkholderia* sp. SYN37 在试验期内对橡胶苗生物量增长无促进作用, 且大幅消耗了土壤养分, 其处理的土壤有机质、全氮和速效钾较对照分别下降了 31.39%、22.73%和 13.03%。本研究初步构建了一个超高产橡胶树根际功能细菌的小型菌种库, 通过盆栽试验对 2 株功能菌的促生效果进行验证, 为橡胶树专用微生物菌剂进一步开发应用提供科学依据。

关键词: 植物根际; 促生菌; 橡胶树; 促生作用

中图分类号: S144 文献标志码: A

Screening of Plant Growth-promoting Rhizobacterium from Rhizosphere of Rubber Tree and Its Effect on the Growth of Rubber Tree Seedlings

PENG Wentao¹, PENG Kecheng^{1,2}, LI Anqi^{1,2}, CHENG Linlin¹, WANG Jikun¹, ZHOU Lijun¹, AN Feng¹, XIE Guishui¹

1. Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China; 2. College of Tropical Crops, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 665099, China

Abstract: Plant rhizosphere bacteria play a crucial role in plant nutrient uptake and utilization, and the active functional microbial communities in the rhizosphere are closely associated with high yield of crops. This study aimed to isolate, screen and identify functional bacteria from the rhizosphere soil of super high-yield rubber trees to identify beneficial strains that could potentially enhance rubber tree productivity. Using gradient dilution plating and selective medium, 60 strains of functional bacteria were isolated from the rhizosphere soil of super high yield rubber trees in Mengla Farm, Yunnan province. The isolated strains were characterized for the abilities to solubilize phosphate and potassium, fix nitrogen, and for the plant growth-promoting traits, including the production of indole-3-acetic acid (IAA), siderophores, ACC deaminase, and acetoin (3-hydroxy-2-butanone). 16S rDNA sequence analysis showed that the isolates could be classified into 12 genera, including *Burkholderia*, *Paraburkholderia*, *Caballeronia*, *Cupriavidus*, *Dyella*, *Pseudomonas*,

收稿日期 2025-03-24; 接受日期 2025-04-30

基金项目 海南省自然科学基金项目 (No. 421RC753); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (No. 1630022022014); 国家天然橡胶产业技术体系 (No. CARS33ZP1)。

作者简介 彭文涛 (1983—), 男, 博士, 助理研究员, 研究方向: 微生物学; E-mail: dawentao@163.com。

Silvania, *Enterobacter*, *Escherichia*, *Raoultella*, *Pantoea* and *Bacillus*. Among these, *Burkholderia* was the dominant genus, comprising 40 strains (66.67%). Pot experiments with rubber seedlings demonstrated that the strain *Enterobacter* sp. SYK24 exhibited significant growth-promoting effects, with increases in whole plant fresh weight, aboveground dry weight, belowground dry weight and root length by 12.89%, 23.24%, 22.81% and 28.30%, respectively, compared to the control. The SYK24 treatment showed 5.01% and 18.98% reductions in total phosphorus and available potassium, respectively, compared to the control, while no statistically significant differences were observed in other soil nutrient contents. The strain *Burkholderia* sp. SYN37 did not promote biomass growth in rubber seedlings during the experimental period. SYN37 inoculation substantially depleted soil nutrients, resulting in reductions of soil organic matter by 31.39%, total nitrogen by 22.73%, and available potassium by 13.03% compared to the control. This study preliminarily established a small-scale functional bacterial strain library from the rhizosphere of super high-yield rubber trees, validated the growth-promoting effects of two functional strains through pot experiments, and would provide a scientific basis for the further development and application of microbial inoculants specifically tailored for rubber trees.

Keywords: plant rhizosphere; growth-promoting bacterium; rubber tree; growth-promoting effect

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.09.009

橡胶树 (*Hevea brasiliensis*) 原产巴西亚马逊热带雨林地区^[1], 其树皮割胶流出的胶乳制取的天然橡胶是四大工业原料之一, 在国民经济运转、国家战略安全保障等多个方面具有不可替代的作用。中国是天然橡胶最大的消费国, 2022 年我国天然橡胶产量为 85.3 万 t^[2], 进口量为 197.78 万 t^[3], 对外依存度超过 70%。因此, 提升我国天然橡胶产量, 提高天然橡胶自给率变得尤为重要。近年来多数的研究者通过栽培管理措施、遗传学选育等手段^[4-5]挖掘橡胶树自身的代谢潜力以提高产量, 但对从与宿主植物营养吸收、生长发育和生理代谢等方面存在密切关联的根际促生微生物方面的研究开展不足。

根际微生物被认为是植物的第二基因组, 这些微生物以寄生、共生和附生等形式存在于植物根系内部或者根系周围^[6], 通过分泌生长素、细胞分裂素、赤霉素、ACC 脱氢酶等植物生长调节剂, 以及生物溶磷、溶钾、固氮和分泌铁载体等方式来改善植物营养状况^[7], 增加宿主植物对环境胁迫的抗性, 促进植物的生长发育和提升作物生物量和产量^[8-9]。

位于云南省勐腊农场五分场 2 队的超高产橡胶芽接树为 PR017 品系, 1963 年定植, 1970 年开割, 2005 年统计单株年产干胶 107.8 kg, 创世界植胶史记录, 是当地平均单株产量的 15~20 倍^[10]。国内学者从该超高产橡胶树的立地环境、生理生化特性、遗传信息和基因表达等多方面尝试对其高产原因进行分析^[10-15], 未得出明确结论。但割胶对橡胶树是一种营养元素剥夺, 更高的产量意味着橡胶树需要从根系吸收更多的土壤养分以弥补割胶导致的营养元素损失, 而活跃的根际功能微生物在根系的营养元素的转换吸收过程中发挥

着必不可少的作用。

本研究以超高产橡胶树根际土壤样品为筛选材料, 使用选择性培养基从中筛选具有溶磷、解钾和固氮特性的功能细菌, 对分离菌株的产 IAA、产铁载体、ACC 分解和产乙偶姻等促生能力进行测定, 并通过盆栽试验对部分筛选菌株的促生能力进行初步验证。研究结果为橡胶树专用微生物菌剂的进一步开发应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

超高产橡胶树位于云南勐腊农场五分场 2 队。采集时以树干为中心, 呈十字形在距树干 1.5~2.0 m 处挖取 0~20 cm 深度的树根, 抖落法采集根际土, 4 °C 低温保存带回实验室备用。盆栽橡胶苗为热研 73397 品系组培苗, 由海南天然橡胶新型种植材料创新基地提供。盆栽用土为海南省儋州市本地红壤土, 掺入 10% 体积品氏泥炭土 (0~6 mm 粒径) 以增强土壤透气性。

培养基与试剂: LB 培养基^[16], 解磷 (PVK) 培养基^[17], 解钾培养基^[18], 固氮 (Ashby) 培养基^[19], NA 培养基^[20], DF 液体培养基^[21], MR-VP 培养基^[22]; Salkowski 试剂^[23], CAS 检测液^[24]。

1.2 方法

1.2.1 根际解磷、解钾和固氮菌株的分离、纯化和功能验证 称取根际土壤样品 5 g, 加入装有 95 mL 无菌水的三角瓶中, 于 30 °C、200 r/min 震荡分散 20 min, 此即为 10⁻¹ 土壤悬浊液。依次进行梯度稀释, 取 10⁻⁴、10⁻⁵、10⁻⁶、10⁻⁷ 梯度悬浊液分别涂布于解磷、解钾和固氮培养基平板。30 °C 培养 3~5 d 后, 挑选单克隆菌落在相应筛选

培养基进行划线纯化培养, 重复操作 3 次, 能够连续稳定传代生长的判定其具有相应的解磷、解钾和固氮能力。将筛选的具备解磷、解钾或固氮能力的菌株分别接种于其余 2 种筛选培养基上并同样重复传代验证 3 次, 以鉴定菌株是否具有另外 2 种养分有效性提升能力。

1.2.2 菌株其他促生能力鉴定 吲哚乙酸 (IAA) 测定: 将过滤除菌的 4 g/L L-色氨酸溶液加入到 NA 液体培养基至终浓度为 0.5 g/L, 菌液按 1% 接种量接种至该培养基, 于 30 °C、200 r/min 培养 24 h, 取发酵液上清, 参考 MEKONNEN 等^[20]和 GOSWAMI 等^[23]的方法进行检测, 如溶液变红则判定为阳性。

铁载体测定: 菌液按 1% 接种量接种至 NA 液体培养基, 于 30 °C、200 r/min 培养 24 h, 取发酵液上清, 参照 JEON 等^[24]的方法进行产铁载体能力检测, 如混合液蓝色消退则判定为阳性。

ACC 脱氨酶测定: 参照 SHAHZAD 等^[21]的方法进行产 ACC 脱氨酶能力检测。菌液按 1% 接种量分别接种至 DF 液体培养基, 以及添加终浓度为 3.0 mmol/L 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 的 DF 液体培养基, 于 30 °C、200 r/min 培养 24 h, 检测菌液 OD₆₀₀ 吸光值, 对比菌株能否分解利用 ACC 作为唯一氮源的生长情况, 以评估其产 ACC 脱氨酶能力。

乙偶姻 (3-羟基-2-丁酮, acetoin) 测定: 菌液以 1% 的接种量接种至 MR-VP 液体培养基, 于 30 °C、200 r/min 培养 24 h, 取发酵液上清, 参照 VAN HOUDT 等^[16]的方法进行产乙偶姻能力检测, 如混合物显红色, 则判定为阳性反应。

1.2.3 细菌的 16S rDNA 序列测定和系统发育分析 使用细菌基因组提取试剂盒 [天根生化科技 (北京) 有限公司] 提取菌株 DNA, 提取方法参照试剂盒说明书。采用通用引物 27f (5'-AGA GTTTGATCMTGGCTCAG-3'), 1492r (5'-CGGH TACCTTGTTACGACTT-3') 对菌株的 16S rDNA 序列进行 PCR 扩增。50 μL 反应体系: DNA 模板 0.5 μL, 2×PCR Mix 25 μL, 上、下游引物各 1 μL, ddH₂O 22.5 μL, 扩增程序: 94 °C 预变性 3 min; 94 °C 变性 30 s, 53 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 60 s, 共 35 个循环; 72 °C 终末延伸 10 min。扩增产物送测序公司进行测序, 返回的序列信息在 ezbiocloud 数据库 (<https://www.ezbiocloud.net>) 中进行同源性分析比对。下载与供试菌株序列相

似性接近的序列, 使用 Mega 5.0 软件邻接法 (Neighbor-joining) 构建系统发育树, 自展验证值 (Bootstrap) 为 1000。测序序列整理后提交 NCBI 数据库。

1.2.4 菌株的生理生化鉴定和 NaCl、pH 耐受性测试 生理生化鉴定: 参照《常见细菌系统鉴定手册》^[25]的方法对菌株进行生理生化特征的鉴定。盐浓度耐受性测试: 调整 LB 培养基中 NaCl 用量使其终浓度分别达到 1%、3%、5%、7%、9%, 菌液按 1% 接种量接种于上述各浓度 LB 培养基中, 每浓度重复 3 次, 于 30 °C、200 r/min 培养 24 h, OD₆₀₀ 检测吸光值并依此判断菌株生长状况。

pH 耐受性测试: 使用 0.1 mol/L 氢氧化钠或 0.1 mol/L 盐酸调节配制 pH 为 2.0~11.0 的 LB 培养基, 过滤除菌以避免高温灭菌引起的 pH 改变。菌液按 1% 接种量接种于各梯度 LB 培养基中, 每梯度重复 3 次, 于 30 °C、200 r/min 培养 24 h, OD₆₀₀ 检测吸光值并依此判断菌株生长状况。

1.2.5 橡胶苗盆栽促生试验 选择长势一致的橡胶组培苗进行盆栽试验, 每处理重复 3 次, 每重复 8 株幼苗。菌株活化后按 1% 接种量接种至 LB 液体培养基, 于 30 °C、200 r/min 培养 48 h 后, 于 5000 r/min 离心 5 min 收集菌体沉淀, 无菌水洗涤重悬 2 次并稀释至 1×10⁸ CFU/mL, 即为所用菌液。橡胶苗移栽后第 1 周、第 3 周进行灌根处理, 每株菌液用量为 200 mL, 对照使用等量无菌水进行处理。试验持续 90 d, 于试验开始和结束时测量幼苗株高、地径, 株高为土面距植株顶端分生点高度, 地径为距土面 2.5~3.0 cm 处橡胶苗直径。试验结束时, 使用 SPAD-502Plus 叶绿素仪测量叶片的叶绿素含量, 称量法测量植株全株鲜质量。使用万深 LA-S 植物根系分析系统扫描并分析植株根系数据。烘干法测定地上部干质量、地下部干质量。采集盆栽土壤, 参照《土壤农化分析》^[26]测定土壤主要理化指标。

1.3 数据处理

采用 IBM SPSS Statistics 25.0 软件进行数据统计、方差分析, 采用 Origin 9.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 橡胶树根际功能细菌的分离、促生功能验证和 16S rDNA 鉴定

从超高产橡胶树根际土壤中共分离纯化菌株 60 株 (表 1)。其中, 具有解磷功能的菌株有

表 1 分离菌株信息
Tab. 1 The information of isolated strains

序号 No.	菌株 Strain	解磷 P solubi- lization	解钾 K solubi- lization	固氮 N fixation	铁载体 Sidero- phore	吲哚 乙酸 IAA	ACC 分解 ACC decom- position	乙偶姻 Acetoin	相近属种 Relative genus	相似度 Similarity /%	NCBI 登录号 NCBI acces- sion number
1	SYPD02	+	-	-	-	+	-	-	<i>Bacillus proteolyticus</i>	99.52	PV424380
2	SYPD03	+	-	-	+	+	-	-	<i>Silvania hatchlandensis</i>	99.70	PV424381
3	SYPD05	+	-	-	+	+	+	-	<i>Pseudomonas sesami</i>	99.59	PV424382
4	SYK01	+	+	+	+	-	-	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424342
5	SYK04	-	+	-	-	-	-	-	<i>Caballeronia terrestris</i>	97.77	PV424343
6	SYK08	×	×	×	+	×	+	×	<i>Paraburkholderia gin- sengiterrae</i>	99.41	PV424344
7	SYK11	+	+	+	+	-	-	-	<i>Burkholderia ambifaria</i>	99.89	PV424345
8	SYK15	+	+	+	-	-	+	-	<i>Burkholderia pyrrocinia</i>	99.65	PV424346
9	SYK16	+	-	+	+	-	+	-	<i>Cupriavidus agavae</i>	98.74	PV424347
10	SYK17	+	+	-	+	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424348
11	SYK19	+	+	-	+	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424349
12	SYK21	+	+	+	+	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.41	PV424350
13	SYK22	+	+	+	+	-	-	-	<i>Burkholderia pyrrocinia</i>	99.51	PV424351
14	SYK23	+	+	+	-	-	+	-	<i>Pantoea allii</i>	98.83	PV424352
15	SYK24	+	+	+	-	+	-	+	<i>Enterobacter huaxiensis</i>	99.64	PV424353
16	SYK25	+	+	+	-	-	+	-	<i>Burkholderia pyrrocinia</i>	99.51	PV424354
17	SYK26	+	+	+	-	-	+	-	<i>Paraburkholderia sabiae</i>	99.65	PV424355
18	SYK29	-	+	+	-	+	-	-	<i>Escherichia hermannii</i>	98.24	PV424356
19	SYK31	+	+	+	+	-	-	-	<i>Burkholderia ubonensis</i>	99.09	PV424357
20	SYK32	+	+	+	-	-	-	-	<i>Paraburkholderia gin- sengiterrae</i>	98.30	PV424358
21	SYK36	+	-	+	-	-	-	-	<i>Dyella marensis</i>	99.72	PV424359
22	SYK39	+	-	+	-	×	-	-	<i>Dyella japonica</i>	99.17	PV424360
23	SYK43	+	+	+	+	+	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.55	PV424361
24	SYN01	+	+	+	+	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424362
25	SYN02	+	+	+	+	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.55	PV424363
26	SYN03	+	+	+	+	-	+	-	<i>Burkholderia pyrrocinia</i>	99.40	PV424364
27	SYN04	+	+	+	-	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424365
28	SYN06	+	+	+	-	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424366
29	SYN09	+	+	+	+	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.55	PV424367
30	SYN11	+	+	+	+	-	-	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424368
31	SYN12	-	+	+	-	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424369
32	SYN18	+	-	-	-	-	+	-	<i>Caballeronia concitans</i>	99.09	PV424370
33	SYN22	+	+	-	-	+	-	-	<i>Burkholderia territorii</i>	99.51	PV424371
34	SYN25	+	+	+	+	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.63	PV424372
35	SYN26	+	-	+	-	-	+	-	<i>Caballeronia grimmiae</i>	99.37	PV424373
36	SYN28	-	+	+	+	-	-	-	<i>Burkholderia stabilis</i>	99.44	PV424374
37	SYN351	-	+	+	+	+	-	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424375
38	SYN352	×	+	×	+	-	+	×	<i>Burkholderia aenigmatica</i>	99.51	PV424376
39	SYN36	+	+	+	-	+	+	+	<i>Silvania confinis</i>	99.55	PV424377
40	SYN37	+	+	+	+	+	+	-	<i>Burkholderia pyrrocinia</i>	99.58	PV424378
41	SYN43	-	+	+	-	-	-	-	<i>Burkholderia sola</i>	99.71	PV424379
42	SYPP05	-	+	+	+	-	-	-	<i>Burkholderia sola</i>	99.89	PV424383

续表 1 分离菌株信息
Tab. 1 The information of isolated strains (continued)

序号 No.	菌株 Strain	解磷 P solubi- lization	解钾 K solubi- lization	固氮 N fixation	铁载体 Sidero- phore	吲哚 乙酸 IAA	ACC 分解 ACC decom- position	乙偶姻 Acetoin	相近属种 Relative genus	相似度 Similarity /%	NCBI 登录号 NCBI acces- sion number
43	SYPP06	-	+	+	-	-	-	-	<i>Burkholderia sola</i>	99.70	PV424384
44	SYPP07	+	+	+	-	+	+	-	<i>Silvania confinis</i>	99.46	PV424385
45	SYPP09	-	+	+	+	-	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424386
46	SYPP11	-	+	+	-	-	-	-	<i>Burkholderia sola</i>	99.63	PV424387
47	SYPP13	-	+	+	+	+	-	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.48	PV424388
48	SYPP15	+	+	+	-	+	+	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.63	PV424389
49	SYPP16	-	+	+	+	+	+	-	<i>Burkholderia ambifaria</i>	99.77	PV424390
50	SYPP17	+	+	+	-	+	+	+	<i>Raoultella ornithinolytica</i>	99.59	PV424391
51	SYPP18	+	-	-	-	+	+	+	<i>Pantoea ananatis</i>	99.49	PV424392
52	SYPP19	-	-	+	-	-	+	-	<i>Paraburkholderia steynii</i>	99.79	PV424393
53	SYPP20	+	+	+	+	-	+	-	<i>Burkholderia pyrrocinia</i>	99.90	PV424394
54	SYPP23	-	+	+	-	-	+	-	<i>Burkholderia paludis</i>	98.90	PV424395
55	SYPP24	-	+	+	+	-	-	-	<i>Burkholderia orbicola</i>	99.58	PV424396
56	SYPP27	+	+	+	+	+	-	-	<i>Burkholderia paludis</i>	99.39	PV424397
57	SYPP30	+	+	+	+	-	+	-	<i>Burkholderia stabilis</i>	99.61	PV424398
58	SYPP31	+	+	+	-	-	+	-	<i>Burkholderia ambifaria</i>	99.09	PV424399
59	SYPP37	+	-	-	-	-	-	-	<i>Burkholderia anthina</i>	98.83	PV424400
60	SYPP52	+	+	+	-	+	+	+	<i>Burkholderia cepacia</i>	99.57	PV424401

注: +表示阳性反应; -表示阴性反应; ×表示在检测条件下未观察到生长。

Note: + indicates positive; - indicates negative; × indicates no growth detected under assay conditions.

43 株, 占比 71.67%; 具有解钾功能的菌株有 48 株, 占比 80.00%; 具有固氮功能的菌株有 48 株, 占比 80.00%; 具有产 IAA 能力的菌株有 18 株, 占比 30.00%; 具有产铁载体能力的菌株有 30 株, 占比 50.00%; 具有产 ACC 脱氨酶活性的菌株有 36 株, 占比 60.00%; 具有产乙偶姻能力的菌株有 5 株, 占比 8.33%。16S rDNA 测序和比对结果表明, 60 株分离菌株可归类为 12 个属, 其中 *Burkholderia* 40 株, 占比 66.67%, 是分离菌株中的绝对优势类群。其余分离菌株中, *Paraburkholderia* 4 株; *Caballeronia* 3 株, *Cupriavidus* 1 株, *Dyella* 2 株, *Pseudomonas* 1 株, *Silvania* 3 株, *Enterobacter* 1 株, *Escherichia* 1 株, *Raoultella* 1 株, *Pantoea* 2 株, *Bacillus* 1 株。

2.2 菌株的生理生化鉴定和系统发育分析

在具备解磷、解钾和固氮 3 个基本养分增强能力的菌株中, 选择具有产 IAA、产乙偶姻 2 项促生指标的 SYK24, 以及具有产铁载体、产 IAA 和 ACC 分解能力 3 项促生指标的 SYN37 开展生

理生化鉴定和后续盆栽促生试验验证。

在 LB 固体平板上, SYK24 菌落呈白色, 圆形, 湿润, 边缘整齐, 直径 3.0~4.0 mm; SYN37 菌落呈白色至淡黄色, 圆形, 湿润, 边缘整齐, 直径 1.5~2.0 mm (图 1)。SYK24 和 SYN37 的生理生化鉴定结果见表 2。SYK24 在 NaCl 浓度 5% 以下, pH 4~10 之间能够良好生长。SYN37 在 NaCl 浓度 3% 以下, pH 4~9 之间均能较好生长 (图 2)。



图 1 SYK24 和 SYN37 的菌落形态
Fig. 1 Colony morphology of strain SYK24 and strain SYN37

表 2 菌株的生理生化鉴定
Tab. 2 Physiological and biochemical identification of strains

项目 Item	SYK24	SYN37	项目 Item	SYK24	SYN37
葡萄糖	+	+	阿拉伯糖	+	-
麦芽糖	+	+	菊糖	-	-
鼠李糖	+	-	尿酶	-	-
木糖	+	+	硝酸盐	+	+
甘露醇	+	-	明胶液化	+	+
肌醇	-	-	动力穿刺	+	-
山梨醇	+	-	VP 反应	+	+
蜜二糖	-	-	吲哚	+	+
棉籽糖	+	-	硫化氢	+	+
侧金盏花醇	+	-	鸟氨酸	+	+
柠檬酸盐	+	+	赖氨酸	+	+
乳糖	-	-	苯丙氨酸	-	-
半乳糖	+	+	氧化酶	-	+
蔗糖	+	-	过氧化氢酶	+	+
果糖	+	+			

注：+表示阳性反应；-表示阴性反应。
Note: + indicates positive; - indicates negative.

16S rDNA 测序和对比结果表明，SYK24 与 *E. huaxiensis* 090008 (MK049964) 序列相似度最

高，为 99.64%，系统发育分析也显示，SYK24 与 *E. huaxiensis* 090008 亲缘关系最为接近(图 3)。SYN37 与 *B. pyrrocinia* DSM10685 (CP011503) 序列相似度最高，为 99.93%，在系统发育关系上最为接近，聚为一簇(图 4)。结合生理生化鉴定结果，将 SYK24 鉴定为 *Enterobacter* 属，将 SYN37 鉴定为 *Burkholderia* 属。

2.3 SYK24 和 SYN37 菌株对盆栽橡胶苗的促生效果验证

2.3.1 SYK24、SYN37 菌株处理对橡胶幼苗生长和生物量的影响 SYK24 菌株处理显著促进橡胶幼苗生长，提升了橡胶幼苗的全株生物量。SYK24 处理的橡胶幼苗的株高增长(39.22±0.76)cm，地径增长(3.18±0.23)mm，分别较 CK 提高 9.31%和 31.95%。SYK24 处理的橡胶幼苗的全株鲜质量为(31.70±0.68)g，地上部分干质量为(3.50±0.24)g，地下部干质量为(5.76±0.70)g，分别较 CK 增长 12.89%、23.24%和 22.81% (表 3、表 4、图 5)。

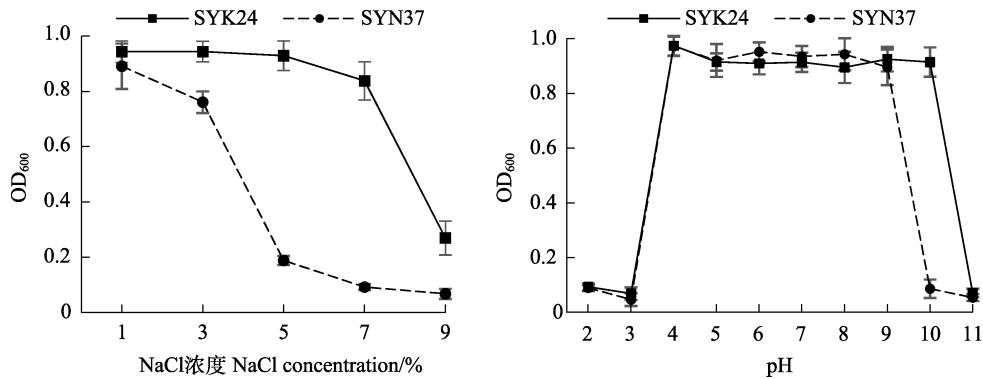


图 2 SYK24 和 SYN37 菌株盐浓度和 pH 耐受性
Fig. 2 Salt and pH tolerance of strain SYK24 and strain SYN37

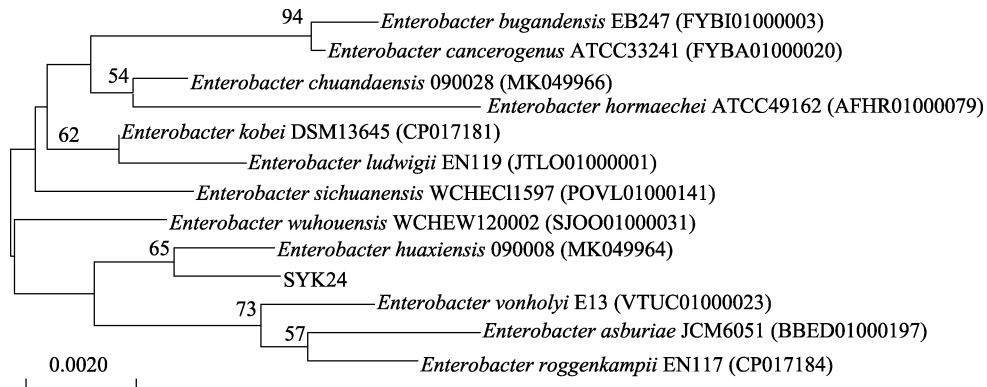


图 3 SYK24 菌株的 16S rDNA 系统发育树
Fig. 3 Phylogenetic tree of 16S rDNA of strain SYK24

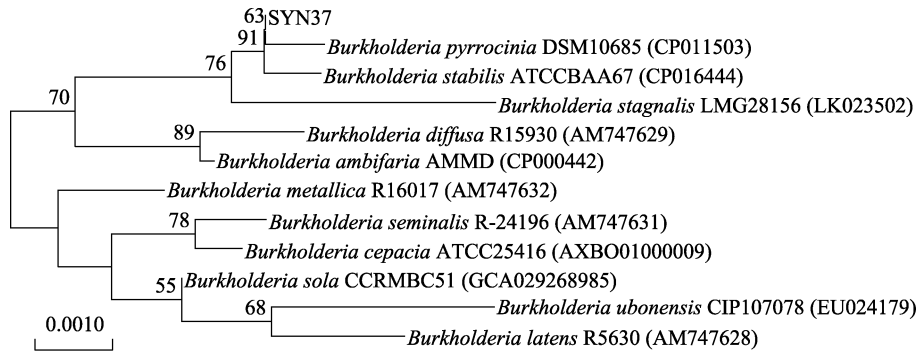


图 4 SYN37 菌株的 16S rDNA 系统发育树
Fig. 4 Phylogenetic tree of 16S rDNA of strain SYN37

表 3 菌株对橡胶幼苗生长的影响

Tab. 3 Effect of bacterial strains on the growth of rubber seedlings

处理 Treatment	初始株高 Initial plant height/cm	初始地径 Initial ground diameter/mm	终末株高 Final plant height/cm	终末地径 Final ground diameter/mm	株高增长 Plant height increment/cm	地径增长 Ground diameter increment/cm
CK	18.57±1.43 ^a	2.65±0.03 ^a	54.45±0.98 ^a	5.06±0.14 ^c	35.88±1.57 ^b	2.41±0.17 ^b
SYK24	18.30±1.97 ^a	2.58±0.13 ^a	57.52±2.72 ^a	5.76±0.12 ^a	39.22±0.76 ^a	3.18±0.23 ^a
SYN37	18.63±0.93 ^a	2.76±0.11 ^a	49.23±2.27 ^b	5.42±0.16 ^b	30.59±2.17 ^c	2.66±0.23 ^b

注：同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).

表 4 菌株对橡胶幼苗生物量的影响

Tab. 4 Effect of bacterial strains on biomass of rubber seedlings

处理 Treatment	全株鲜质量 Whole-plant fresh weight/g	地上部干质量 Dry weight aboveground/g	地下部干质量 Dry weight underground/g	根冠比 Root shoot ratio	叶绿素含量 Chlorophyll content/(mg·g ⁻¹)
CK	28.08±1.73 ^{ab}	2.84±0.41 ^b	4.69±0.16 ^b	1.65±0.18 ^a	39.01±5.09 ^a
SYK24	31.70±0.68 ^a	3.50±0.24 ^a	5.76±0.70 ^a	1.65±0.10 ^a	40.52±1.28 ^a
SYN37	26.12±2.39 ^b	2.92±0.16 ^{ab}	4.71±0.14 ^b	1.61±0.08 ^a	37.56±1.85 ^a

注：同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).



图 5 SYK24 和 SYN37 菌株对橡胶幼苗生长的影响
Fig. 5 Growth-promoting effect of SYK24 and SYN37 strains on rubber tree seedlings

2.3.2 SYK24 和 SYN37 菌株处理对橡胶幼苗根系发育的影响 SYK24、SYN37 均具有促进橡胶

苗根系发育的作用。SYK24、SYN37 处理的橡胶幼苗的每株平均根系总长度分别为(1587.91±164.15)、(1531.52±100.80)cm, 分别较对照增长 28.30%、23.74%。SYK24、SYN37 的根系总表面积和根尖数量也高于 CK, 但未达到显著性水平(表 5)。

2.3.3 SYK24 和 SYN37 菌株处理对盆栽橡胶幼苗土壤养分的影响 土壤养分含量测定结果表明, SYK24 处理的盆栽土壤除全磷、速效钾较 CK 分别降低 5.01%和 18.98%外, 对其他主要土壤养分含量无显著影响。SYN37 施用则大幅度消耗了土壤碳氮, 其盆栽处理土壤有机质、全氮和速效钾分别较 CK 下降了 31.39%、22.73%和 13.03%(表 6)。

表 5 根系扫描数据分析
Tab. 5 Root scanning data analysis

处理 Treatment	总长度 Total length/cm	表面积 Surface area/cm ²	体积 Volume/cm ³	平均直径 Average diameter/mm	根尖数 Root tip number
CK	1237.69±68.73 ^b	470.53±18.47 ^a	31.82±2.98 ^a	1.22±0.47 ^a	1899.72±77.87 ^a
SYK24	1587.91±164.15 ^a	623.07±136.42 ^a	44.45±15.92 ^a	1.23±0.90 ^a	2242.96±660.12 ^a
SYN37	1531.52±100.80 ^a	561.79±28.68 ^a	33.63±3.08 ^a	1.15±0.04 ^a	2160.23±232.01 ^a

注：同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).

表 6 土壤理化性质分析
Tab. 6 Analysis of soil physical and chemical properties

处理 Treatment	pH	有机质 SOM/(g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen/(g·kg ⁻¹)	全磷 Total phosphorus/(g·kg ⁻¹)	全钾 Total potassium/(g·kg ⁻¹)
CK	5.60±0.02 ^a	12.52±0.64 ^a	0.22±0.01 ^a	72.40±0.53 ^a	1.17±0.07 ^a
SYK24	5.57±0.06 ^a	10.23±1.55 ^{ab}	0.19±0.03 ^{ab}	68.77±0.95 ^b	1.07±0.01 ^a
SYN37	5.53±0.04 ^a	8.59±1.31 ^b	0.17±0.02 ^b	70.40±0.21 ^{ab}	1.19±0.11 ^a

处理 Treatment	水解氮 Hydrolyzable nitrogen/(mg·kg ⁻¹)	硝态氮 Nitrate nitrogen/(mg·kg ⁻¹)	铵态氮 Ammonium nitrogen/(mg·kg ⁻¹)	速效磷 Available P/(mg·kg ⁻¹)	速效钾 Available K/(mg·kg ⁻¹)
CK	96.13±9.83 ^a	2.95±0.62 ^a	2.70±0.51 ^{ab}	19.81±2.91 ^a	175.49±12.59 ^a
SYK24	100.80±0.00 ^a	2.88±0.34 ^a	3.53±0.54 ^a	16.71±1.68 ^a	142.18±4.62 ^b
SYN37	91.47±5.83 ^a	7.05±4.44 ^a	2.38±0.38 ^b	17.17±1.71 ^a	152.63±11.83 ^b

注：同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).

3 讨论

在所有分离的 60 株橡胶树根际可培养功能细菌中, *Burkholderia* 有 40 株, 占比 66.67%。分离的 *Paraburkholderia*、*Caballeronia*、*Caballeronia* 与 *Burkholderia* 同属 *Burkholderiaceae* 科, 该科菌株共计 48 株, 占分离菌株的 80.00%。*Burkholderia* 及其近缘属是橡胶树根际土壤中的功能细菌的绝对优势类群。*Burkholderia* 细菌对酸性条件具有较好的耐受性^[27], 是热带植物根际、非根际土壤环境中的常见菌属^[28]。该属成员具有多样化的代谢通路和次级代谢产物^[29], 除溶磷、解钾和固氮等营养强化能力外, 还具有产铁载体、IAA、ACC 脱氨酶、氢氰酸、挥发性有机化合物 (VOCs) 等植物激素和抗生素等能力, 是一类常见的植物益生菌类群^[30-31]。分离菌株中的 *Silvania*、*Escherichia*、*Raoultella*、*Pantoea* 和 *Enterobacter* 同属 *Enterobacterales* 科, 菌株数量共计 8 株, 占比 13.33%, 是菌株的第二大优势类群。其中, *Enterobacter* 细菌广泛分布于水体、土壤、植物根际和人类肠道等多种环境中, 该属细菌成员具有提高宿主生物量、增强宿主的适应性、抗盐胁迫

和抗重金属胁迫等能力^[32], 被证明对水稻^[33]、小麦^[34]、大豆^[35]、甘蔗^[36]等多种作物的生物量和产量增长以及抗逆性提升具有显著促进作用。如从水稻根际分离 *E. asburiae* D2 菌株不仅提升了水稻幼苗在盐碱胁迫的耐受性, 植株的株高、根长、地下部干质量和地上部干质量也分别较对照增长 18.1%~34.7%、25.9%~57.1%、57.1%~150% 和 17.3%~50.4%^[37]。根际促生菌 *E. cloacae* Rs-2 除提升玉米幼苗的生物量外, 可通过增强植株对土壤养分的利用效率从而减少 50% 的化肥施用量^[38]。

不同植物释放的根系分泌物具有差异性, 可以通过根系释放特异性的碳水化合物、有机酸、脂肪酸、氨基酸、黄酮、多酚、甾醇等物质^[39], 从而选择性招募特定类型的根际细菌, 以获得所需的根际微生物类群的功能性状^[40]。这意味着, 从特定宿主植物根际筛选的促生菌在对宿主物种施用时可能比从其他植物根际获得的促生菌具备更强的定殖优势, 能够更好地发挥作用^[41]。另外, 我国主要植胶区位于海南、云南等热带酸性土壤地区^[42], 这也要求橡胶树根际促生菌对低 pH 具有一定的耐受能力, 从而在施用后的土壤中始终保持较高活性以利于定殖。本研究从云南超高产

橡胶树根际土壤环境中筛选的菌株 *Enterobacter* sp. SYK24, 在 pH 4~10 之间, NaCl 浓度 5% 以下条件均能够良好生长, 能够适应多数南方酸性红壤环境。SYK24 菌株具有解磷、解钾、固氮、产 IAA 和产乙偶姻等促生能力。盆栽试验也证明, SYK24 处理的橡胶幼苗的全株鲜质量、地上部干质量和地下部干质量分别较对照增长 12.89%、23.24% 和 22.81%, 对植株生长具有良好促进作用, 具有较好应用潜力。

Burkholderia sp. SYN37 灌根处理对橡胶幼苗的根系发育具有促进作用, 提高了根系总长度, 但植株地上部干物质积累与对照相比无显著差异。根际促生菌主要为富营养细菌, 具有较高的最大生长速率, 需要依靠植物根际分泌物、植物凋落物分解残体等物质作为外源碳源、氮源等进行异养生长^[39, 43]。当菌株代谢能力过快, 所处环境输入的碳源、氮源等物质供给不能满足需求时, 则需要消耗土壤中原有养分以供生长繁殖。SYN37 处理的土壤有机质、土壤总氮等土壤养分下降幅度较大, 表明该菌株可能具有较高的代谢活性, 大量消耗了土壤养分, 这对植株生长存在不利影响。尽管该菌株具备解磷、解钾、固氮、产铁载体、产 IAA 和 ACC 分解等促生能力, 对植株根系发育也有一定促进作用, 但对定殖环境过高的营养需求和消耗可能压制了其对于植株的促生作用。

4 结论

从超高产橡胶树根际土壤分离纯化菌株 60 株, 并对分离菌株的解磷、解钾、固氮能力以及产 IAA、产铁载体、产 ACC 脱氨酶和产乙偶姻等促生特性进行鉴定。16S rDNA 测序和比对结果表明, 分离菌株可归类为 12 个属, 其中 *Burkholderia* 菌株占比 66.67%, 是绝对优势类群。盆栽促生试验表明, 菌株 SYK24 对橡胶幼苗的生长具有显著促进作用, 其全株鲜质量、地上部干质量和地下部干质量分别较对照显著提高 12.89%、23.24% 和 22.81%。生理生化分析表明该菌株具有可在 NaCl 浓度 5% 以下, pH 4~10 之间正常生长, 环境适应性良好, 具有较好的潜在应用价值。研究结果为橡胶树专用微生物功能菌剂的开发应用提供菌种资源。

参考文献

[1] NAIR K P. Rubber (*Hevea brasiliensis*)[M]. Tree Crops:

Harvesting Cash from the World's Important Cash Crops, Cham: Springer International Publishing, 2021: 287-332.

- [2] 莫业勇, 杨琳. 2022 年国内外天然橡胶产业发展情况和 2023 年形势分析[J]. 中国热带农业, 2023(4): 19-25, 70.
- MO Y Y, YANG L. Analysis of the development of domestic and foreign natural rubber industry in 2022 and the situation in 2023[J]. China Tropical Agriculture, 2023(4): 19-25, 70. (in Chinese)
- [3] 崔小明. 2022 年我国橡胶原材料进出口概况[J]. 中国橡胶, 2023, 39(7): 12-17.
- CUI X M. Overview of the import and export of rubber raw materials in China in 2022[J]. China Rubber, 2023, 39(7): 12-17. (in Chinese)
- [4] ISMAWANTO S, AJI M, LOPEZ D, TARYONOC, SUBANDIYAH S, MONTORO P. Genetic analysis of agronomic and physiological traits associated with latex yield revealed complex genetic bases in *Hevea brasiliensis*[J]. Heliyon, 2024, 10(13): 12-17.
- [5] 曾霞, 高新生, 黄天带, 程汉, 黄华孙. 橡胶树抗逆高产品种选育与应用[J]. 中国科学: 生命科学, 2024, 54(10): 1752-1765.
- ZENG X, GAO X S, HUANG T D, CHENG H, HUANG H S. Breeding of stress-tolerant and high-yield rubber tree clones[J]. Scientia Sinica (Vitae), 2024, 54(10): 1752-1765. (in Chinese)
- [6] KUZYAKOV Y, RAZAVI B S. Rhizosphere size and shape: temporal dynamics and spatial stationarity[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 135: 343-360.
- [7] FINKEL O M, SALAS-GONZÁLEZ I, CASTRILLO G, CONWAY J M, LAW T F, TEIXEIRA P J P L, WILSON E D, FITZPATRICK C R, JONES C D, DANG J L. A single bacterial genus maintains root growth in a complex microbiome[J]. Nature, 2020, 587(7832): 103-108.
- [8] NABTI E, SAHNOUNE M, GHOUL M, FISCHER D, HOFMANN A, ROTHBALLER M, SCHMID M, HARTMANN A. Restoration of growth of durum wheat (*Triticum durum* var. waha) under saline conditions due to inoculation with the rhizosphere bacterium *Azospirillum brasilense* NH and extracts of the marine alga *Ulva lactuca*[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2010, 29(1): 6-22.
- [9] ZHANG J, LIU Y X, ZHANG N, HU B, JIN T, XU H, QIN Y, YAN P, ZHANG X, GUO X, HUI J, CAO S, WANG X, WANG C, WANG H, QU B, FAN G, YUAN L, GARRIDO-OTER R, CHU C, BAI Y. *NRT1. 1B* is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37(6): 676-684.

- [10] 刘子凡, 王军, 林位夫. 超高产橡胶芽接树的土壤微生态环境研究[J]. 热带作物学报, 2009, 30(1): 1-4.
LIU Z F, WANG J, LIN W F. Soil micro-ecological condition of high-yielding rubber budding tree[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2009, 30(1): 1-4. (in Chinese)
- [11] 刘子凡, 王军, 林位夫. 超高产橡胶芽接树的光合特性[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2009, 38(4): 376-379.
LIU Z F, WANG J, LIN W F. Photo synthetic characteristics of supper-high-yield rubber budding tree[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2009, 38(4): 376-379. (in Chinese)
- [12] 刘子凡, 王军, 林位夫. 超高产橡胶芽接树的树皮结构特征[J]. 热带作物学报, 2009, 30(9): 1221-1225.
LIU Z F, WANG J, LIN W F. Anatomic characteristics of bark of very high-yielding rubber budding tree[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2009, 30(9): 1221-1225. (in Chinese)
- [13] 刘子凡, 王军, 林位夫. 超高产橡胶芽接树产排胶生理研究[J]. 北京林业大学学报, 2010, 32(4): 106-109.
LIU Z F, WANG J, LIN W F. Physiological characteristics of latex regeneration and latex flow of supper-high-yield rubber budding tree[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2010, 32(4): 106-109. (in Chinese)
- [14] 刘子凡, 王军, 林位夫. 超高产橡胶芽接树叶片矿质养分特性研究[J]. 广东农业科学, 2012, 39(1): 40-41, 50.
LIU Z F, WANG J, LIN W F. Characteristics of mineral nutrients in leaves of supper-high-yield rubber bud-grafted trees[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2012, 39(1): 40-41, 50. (in Chinese)
- [15] TANG C R, XIAO X H, LI H P, FAN Y J, YANG J H, QI J Y, LI H B. Comparative analysis of latex transcriptome reveals putative molecular mechanisms underlying super productivity of *Hevea brasiliensis*[J]. PLoS One, 2013, 8(9): e75307.
- [16] BLOM D, FABBRI C, CONNOR E C, SCHIESTL F P, KLAUSER D R, BOLLER T, EBERL L, WEISSKOPF L. Production of plant growth modulating volatiles is widespread among rhizosphere bacteria and strongly depends on culture conditions[J]. Environmental Microbiology, 2011, 13(11): 3047-3058.
- [17] NAUTIYAL C S. An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms[J]. FEMS Microbiology Letters, 1999, 170(1): 265-270.
- [18] ZHANG M, RIAZ M, LIU B, XIA H, EL-DESOUKI Z, JIANG C. Two-year study of biochar: achieving excellent capability of potassium supply via alter clay mineral composition and potassium-dissolving bacteria activity[J]. Science of the Total Environment, 2020, 717: 137286.
- [19] STELLA M, SUHAIMI M. Selection of suitable growth medium for free-living diazotrophs isolated from compost[J]. Journal of Tropical Agriculture and Food Science, 2010, 38(2): 211-219.
- [20] MEKONNEN H, KIBRET M, ASSEFA F. Plant growth promoting rhizobacteria for biocontrol of tomato bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum*[J]. International Journal of Agronomy, 2022(1): 1489637.
- [21] SHAHZAD S M, ARIF M S, RIAZ M, IQBAL Z, ASHRAF M. PGPR with varied ACC-deaminase activity induced different growth and yield response in maize (*Zea mays* L.) under fertilized conditions[J]. European Journal of Soil Biology, 2013, 57: 27-34.
- [22] VAN HOUTDT R, AERTSEN A, MICHIELS C W. Quorum-sensing-dependent switch to butanediol fermentation prevents lethal medium acidification in *Aeromonas hydrophila* AH-1N[J]. Research in Microbiology, 2007, 158(4): 379-385.
- [23] GOSWAMI D, THAKKER J N, DHANDHUKIA P C. Simultaneous detection and quantification of indole-3-acetic acid (IAA) and indole-3-butyric acid (IBA) produced by rhizobacteria from l-tryptophan (Trp) using HPTLC[J]. Journal of Microbiological Methods, 2015, 110: 7-14.
- [24] JEON B J, PARK J S, HONG S C, LEE E H, CHOI J, KIM J D. Plant growth-promoting effects of a novel *Lelliottia* sp. JS-SCA-14 and comparative genome analysis[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1484616.
- [25] 东秀珠, 蔡妙英. 常见细菌系统鉴定手册[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
DONG X Z, CAI M Y. Handbook for the systematic identification of common bacteria[M]. Beijing: Science Press, 2001. (in Chinese)
- [26] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
BAO S D. Soil and agricultural chemisitry analysis[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000. (in Chinese)
- [27] STOPNISEK N, BODENHAUSEN N, FREY B, FIERER N, EBERL L, WEISSKOPF L. Genus - wide acid tolerance accounts for the biogeographical distribution of soil *Burkholderia* populations[J]. Environmental Microbiology, 2014, 16(6): 1503-1512.
- [28] YEOH Y K, DENNIS P G, PAUNGFUO-LONHIENNE C, WEBER L, BRACKIN R, RAGAN M A, SCHMIDT S, HUGENHOLTZ P. Evolutionary conservation of a core root microbiome across plant phyla along a tropical soil chronosequence[J]. Nature Communications, 2017, 8(1): 215.
- [29] ELSHAFIE H S, CAMELE I. An overview of metabolic activity, beneficial and pathogenic aspects of *Burkholderia* spp.[J]. Metabolites, 2021, 11(5): 321.
- [30] BACH E, PASSAGLIA L M P, JIAO J, GROSS H.

- Burkholderia* in the genomic era: from taxonomy to the discovery of new antimicrobial secondary metabolites[J]. *Critical Reviews in Microbiology*, 2022, 48(2): 121-160.
- [31] PAL G, SAXENA S, KUMAR K, VERMA A, SAHU P K, PANDEY A, WHITE J F, VERMA S K. Endophytic *Burkholderia*: multifunctional roles in plant growth promotion and stress tolerance[J]. *Microbiological Research*, 2022, 265: 127201.
- [32] JHA C K, AERON A, PATEL B V, MAHESHWARI D K, SARAF M. *Enterobacter*: role in plant growth promotion[M]. *Bacteria in agrobiolgy: Plant growth responses*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011: 159-182.
- [33] PRAMANIK K, MITRA S, SARKAR A, SOREN T, MAITI T K. Characterization of a Cd²⁺-resistant plant growth promoting rhizobacterium (*Enterobacter* sp.) and its effects on rice seedling growth promotion under Cd²⁺-stress *in vitro*[J]. *Agriculture and Natural Resources*, 2018, 52(3): 215-221.
- [34] SINGH R P, JHA P, JHA P N. Bio-inoculation of plant growth-promoting rhizobacterium *Enterobacter cloacae* ZNP-3 increased resistance against salt and temperature stresses in wheat plant (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2017, 36: 783-798.
- [35] RAMESH A, SHARMA S K, SHARMA M P, YADAV N, JOSHI O. Plant growth-promoting traits in *Enterobacter cloacae* subsp. *dissolvens* MDSR9 isolated from soybean rhizosphere and its impact on growth and nutrition of soybean and wheat upon inoculation[J]. *Agricultural Research*, 2014, 3(1): 53-66.
- [36] DE SANTI FERRARA F I, OLIVEIRA Z M, GONZALES H H S, FLOH E S, BARBOSA H R. Endophytic and rhizospheric *Enterobacteria* isolated from sugar cane have different potentials for producing plant growth-promoting substances[J]. *Plant and Soil*, 2012, 353: 409-417.
- [37] NING Z, LIN K, GAO M, HAN X, GUAN Q, JI X, YU S, LU L. Mitigation of salt stress in rice by the halotolerant plant growth-promoting bacterium *Enterobacter asburiae* D2[J]. *Journal of Xenobiotics*, 2024, 14(1): 333-349.
- [38] XUE Q, WANG X, ZHANG K, ZHANG J, GAO N, MIN J, HE Y, WU Z, CHANG X. *Enterobacter cloacae* Rs-2 inoculum replaces fertiliser application by half in the field and modifies microbial community structure[J]. *Rhizosphere*, 2024, 31: 100942.
- [39] UPADHYAY S K, SRIVASTAVA A K, RAJPUT V D, CHAUHAN P K, BHOJIYA A A, JAIN D, CHAUBEY G, DWIVEDI P, SHARMA B, MINKINA T. Root exudates: mechanistic insight of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable crop production[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 916488.
- [40] XIONG Y W, LI X W, WANG T T, GONG Y, ZHANG C M, XING K, QIN S. Root exudates-driven rhizosphere recruitment of the plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus flexus* KLBMP 4941 and its growth-promoting effect on the coastal halophyte *Limonium sinense* under salt stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 194: 110374.
- [41] HASSAN M K, MCINROY J A, KLOEPPER J W. The interactions of rhizodeposits with plant growth-promoting rhizobacteria in the rhizosphere: a review[J]. *Agriculture*, 2019, 9(7): 142.
- [42] ZOU X, ZHU X, ZHU P, SINGH A K, ZAKARI S, YANG B, CHEN C F, LIU W J. Soil quality assessment of different *Hevea brasiliensis* plantations in tropical China[J]. *Journal of Environmental Management*, 2021, 285: 112147.
- [43] LING N, WANG T, KUZYAKOV Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions[J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 836.