

# 荒漠植物根际促生菌的筛选、鉴定及功能特性

马茜茜<sup>1</sup>, 汪慧<sup>1</sup>, 屈长青<sup>2\*</sup>, 薛娴<sup>3,4</sup>, 王治业<sup>5</sup>

1 阜阳师范大学 地理系, 安徽 阜阳

2 阜阳师范大学, 抗衰老中草药工程技术研究中心, 安徽 阜阳

3 中国科学院西北生态环境资源研究院, 干旱区盐渍化研究站, 甘肃 民勤

4 中国科学院西北生态环境资源研究院, 干旱区生态安全与可持续发展全国重点实验室, 甘肃 兰州

5 甘肃省科学院, 生物研究所, 甘肃 兰州

马茜茜, 汪慧, 屈长青, 薛娴, 王治业. 荒漠植物根际促生菌的筛选、鉴定及功能特性[J]. 微生物学报, 2026, 66(4): 1802-1818.

MA Xixi, WANG Hui, QU Changqing, XUE Xian, WANG Zhiye. Isolation, identification, and functional characterization of plant growth-promoting rhizobacteria associated with desert plants[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(4): 1802-1818.

**摘要:**【目的】挖掘适用于盐碱地生态修复的微生物资源, 明确其抗逆性和促生特性, 以期为基于生物技术的农业可持续发展提供理论依据。【方法】以甘肃省民勤绿洲的3种典型盐生植物——多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)和盐爪爪(*Kalidium foliatum*)为研究对象, 从其根际土壤中分离和筛选植物根际促生菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR), 并通过16S rRNA基因序列分析对优良菌株进行鉴定, 系统评价其固氮、溶磷、分泌吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、胞外多糖(exopolysaccharides, EPS)和铁载体的能力, 以及耐盐、耐旱、酸碱适应性、温度适应性和对6种常见植物病原真菌的拮抗作用。【结果】共分离获得62株细菌, 从中筛选出7株多功能PGPR(HL3、HL6、HL12、HG3、HG8、HG12和HG24), 分别鉴定为线状普里斯特氏菌(*Priestia filamentosa*)、萎缩芽孢杆菌(*Bacillus atrophaeus*)、内生泛菌(*Pantoea endophytica*)、耐寒近芽孢杆菌(*Peribacillus frigoritolerans*)、阿氏芽孢杆菌(*Bacillus aryabhatai*)、枯草芽孢杆菌粪便亚种(*Bacillus subtilis* subsp. *stercoris*)和皮尔瑞俄类芽孢杆菌(*Paenibacillus peoriae*)。筛选的菌株均兼具至少2种促生特性; 其中HL6和HG24同时具备固氮、溶磷、产IAA、EPS和铁载体的能力。抗逆性评价表明, HL3和HL6可耐受12% NaCl, HL3和HG8可耐受-20 bar渗透胁迫; 多数菌株适应pH 9.0及28-45 °C温度范围。拮抗试验显示, HL6

资助项目: 中央引导地方发展资金项目(23ZYQHO298); 阜阳师范大学本科教学项目(2025XTTZKC08, 2025XDCYXY02); 安徽省硕士研究生项目(2024qygz040); 阜阳师范大学博士研究项目(2024KYQD0123); 阜阳师范大学博士点专项建设项目(BSDZX2025004)

This work was supported by the Central Government Guides Local Funds Project for Science and Technology Development (23ZYQHO298), the Fuyang Normal University Undergraduate Teaching Projects (2025XTTZKC08, 2025XDCYXY02), the Postgraduate Program of Anhui Province (2024qygz040), the Doctoral Research Foundation of Fuyang Normal University (2024KYQD0123), and the Special Construction Project of Doctoral Program of Fuyang Normal University (BSDZX2025004).

\*Corresponding author. E-mail: qucq518@fynu.edu.cn

Received: 2025-12-27; Accepted: 2026-03-02; Published online: 2026-03-10

对全部 6 种病原真菌均有抑制作用, HG24 对 5 种病原真菌具有广谱拮抗活性, 二者对茄链格孢菌 (*Alternaria solani*) 抑菌效果最强。【结论】本研究从干旱区盐生植物根际筛选获得的 PGPR 兼具显著促生与抗逆特性, 可为盐碱地生物修复及本地化微生物菌剂的开发提供重要微生物资源支撑。

关键词: 植物根际促生菌; 盐生植物; 促生特性; 抗逆性; 民勤绿洲

## Isolation, identification, and functional characterization of plant growth-promoting rhizobacteria associated with desert plants

MA Xixi<sup>1</sup>, WANG Hui<sup>1</sup>, QU Changqing<sup>2\*</sup>, XUE Xian<sup>3,4</sup>, WANG Zhiye<sup>5</sup>

1 Department of Geography, Fuyang Normal University, Fuyang, Anhui, China

2 Engineering Technology Research Center of Anti-aging Chinese Herbal Medicine, Fuyang Normal University, Fuyang, Anhui, China

3 Drylands Salinization Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Minqin, Gansu, China

4 State Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou, Gansu, China

5 Institute of Biology, Gansu Academy of Sciences, Lanzhou, Gansu, China

**Abstract: [Objective]** To explore microbial resources suitable for the ecological restoration of saline-alkaline soils and elucidate their stress tolerance and plant growth-promoting traits, thereby providing a theoretical basis for biotechnology-driven sustainable agricultural development. **[Methods]** Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) were isolated and screened from the rhizosphere soils of three representative halophytes—*Tamarix ramosissima*, *Lycium ruthenicum*, and *Kalidium foliatum*—growing in the Minqin Oasis, Gansu Province, northwestern China. Selected strains were taxonomically identified by 16S rRNA gene sequence analysis. Their functional traits were systematically evaluated, including nitrogen fixation, phosphate solubilization, and production of indole-3-acetic acid (IAA), exopolysaccharides (EPS), and siderophores. In addition, stress tolerance under salinity, drought, pH, and temperature gradients, as well as antagonistic activity against six common phytopathogenic fungi, was assessed. **[Results]** A total of 62 bacterial isolates were obtained, among which seven multifunctional PGPR strains (HL3, HL6, HL12, HG3, HG8, HG12, and HG24) were selected and identified as *Priestia filamentosa*, *Bacillus atrophaeus*, *Pantoea endophytica*, *Peribacillus frigoritolerans*, *Bacillus aryabhatai*, *Bacillus subtilis* subsp. *stercoris*, and *Paenibacillus peoriae*, respectively. All the selected strains exhibited at least two plant growth-promoting traits. Notably, strains HL6 and HG24 simultaneously possessed nitrogen-fixing ability, phosphate-solubilizing capacity, and the ability to produce IAA, EPS and siderophores, showcasing pronounced multifunctionality. Stress tolerance assays showed that strains HL3 and HL6 tolerated up to 12% NaCl, while HL3 and HG8

withstood osmotic stress equivalent to  $-20$  bar. Most strains remained active under alkaline conditions (pH 9.0) and within a temperature range of  $28-45$  °C. Antagonistic assays revealed that HL6 inhibited all six tested phytopathogenic fungi, and HG24 exhibited broad-spectrum antagonistic activity against five pathogens, with the strongest inhibition observed against *Alternaria solani*. **[Conclusion]** This study demonstrates that PGPR isolated from the rhizosphere of halophytes in arid regions possess diverse plant growth-promoting functions and strong stress tolerance. These multifunctional and resilient strains represent valuable microbial resources for saline-alkaline soil remediation and the development of locally adapted biofertilizers, contributing to sustainable agriculture and ecological restoration in arid environments.

**Keywords:** plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR); halophytes; plant growth-promoting traits; stress tolerance; Minqin Oasis

土壤盐渍化是全球干旱与半干旱地区面临的最严峻的环境问题之一<sup>[1]</sup>。民勤盆地地处我国典型荒漠-绿洲过渡带,受风沙活动频繁、降水稀少、蒸发强烈以及不合理耕作等多重自然与人为因素叠加胁迫,区域土壤盐渍化问题尤为突出<sup>[2]</sup>。调查显示,民勤盆地 98% 以上的区域为不同程度的盐渍土,其中中度盐渍土占主导,面积占比超过 70%;重度盐渍土次之,主要分布于腾格里沙漠边缘地带<sup>[2]</sup>。高盐环境不仅显著抑制小麦、棉花和向日葵等主要作物的生长与产量,还导致绿洲农业生态系统退化与功能失衡。因此,亟需探索兼顾生态安全与可持续性的盐碱地修复途径。

植物根际促生菌 (plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR) 是一类能够通过多种直接或间接作用机制促进植物生长并增强其逆境适应能力的有益微生物。基于 PGPR 的生物修复策略可通过调控植物-土壤-微生物互作过程有效缓解盐胁迫,已逐渐成为盐碱地治理领域的重要研究方向<sup>[3]</sup>。大量研究表明,PGPR 可通过多种直接与间接机制协同促进宿主生长并增强其逆境适应性<sup>[4]</sup>。在直接作用方面,PGPR 可通过生物固氮、溶解难溶性磷以及产生吲哚-3-乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA) 等植物激素,提高土壤养分有效性,并调节植物根系形态与生长发

育<sup>[5-7]</sup>;同时,部分 PGPR 能够分泌胞外多糖 (exopolysaccharides, EPS) 与铁载体,通过改善根际微环境、促进水分保持以及调控微量元素吸收,进而增强植物对盐分、干旱及极端温度等非生物胁迫的耐受能力<sup>[8-10]</sup>。在间接作用方面,PGPR 可通过竞争营养与生态位、产生抗菌代谢物以及诱导植物系统抗性途径抑制土传病原菌的侵染,从而降低病害发生风险<sup>[11-12]</sup>。

在此背景下,盐生植物及其根际微生物日益受到关注。盐生植物长期定殖于高盐、干旱及养分贫瘠等极端生境,演化出独特的生理适应策略,其根际常富集兼具耐盐、耐旱特性与促生功能多样性的微生物类群,是发掘耐逆型 PGPR 的关键天然资源库。已有研究表明,民勤地区荒漠-绿洲生态系统中土壤细菌群落具有较高的多样性<sup>[13]</sup>,也有少量研究报道了利用外来 PGPR 接种促进耐盐植物生长的实验结果<sup>[14-15]</sup>。然而,针对乡土盐生植物根际促生菌的系统分离和筛选的研究仍较为有限,亟需从典型区域筛选兼具多重促生与耐逆功能的根际促生菌资源,为盐渍化土壤生态修复及绿洲农业可持续发展提供科学依据和潜在功能菌种资源。

本研究以民勤绿洲典型盐生植物——盐爪爪 (*Kalidium foliatum*)、黑果枸杞 (*Lycium ruthenicum*) 和多枝怪柳 (*Tamarix ramosissima*) 为研究对象,

从其根际土壤中分离和筛选 PGPR, 并结合分子鉴定与多种促生及抗逆功能特性分析, 对其功能潜力进行系统评价, 以期为功能菌剂开发、盐碱地生物修复及荒漠生态系统恢复提供理论依据和微生物资源支撑。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材 料

#### 1.1.1 植物样品采集

在干旱区盐渍化研究站(甘肃省民勤县, 39°02'38"N, 103°36'36"E)开展样品采集工作。采样时间为 2019 年 6 月 24 日, 采集对象为当地典型盐生植物多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)和盐爪爪(*Kalidium foliatum*)。上述植物多为自然生长或处于半自然状态下的多年生植被, 种植或定殖年限超过 3 年, 具有稳定的根际微生境特征。采样时选择生长健壮、无明显病害的植株作为材料。每种植物随机选取 3 株, 共采集 9 株植物的根际样品。采用经 75% 乙醇消毒后的铁铲, 沿植株主根向下挖掘 25–30 cm, 连同根系周围紧密附着的根际土壤一并取出。采集后的植株立即置于无菌自封袋中, 现场标注植物名称及采样日期。所有样品采集完成后在低温条件下保存, 并立刻运回实验室, 用于后续根际促生菌的分离、纯化及功能筛选实验。

#### 1.1.2 培养基

LB 培养基(Luria-Bertani, LB)、无氮培养基(nitrogen-free medium, NFM)、无机磷培养基(Pikovskaya's medium, PKO)、有机磷培养基(Mongina, MJN)和 King's B 培养基均为微生物学研究中常用培养基, 其制备方法及配方参考文献[16]。马铃薯葡萄糖琼脂(potato dextrose agar, PDA)培养基用于病原真菌的培养与拮抗实验, 其制备方法参考文献[17]。产胞外多糖

(EPS)培养基及嗜铁素检测培养基(chrome azurol S, CAS)分别用于检测菌株的 EPS 产生能力和铁载体分泌能力, 其培养基组成及检测方法均参照文献[9,11]。在高压灭菌前, 使用 1 mol/L NaOH 或 1 mol/L HCl 溶液调节各培养基初始 pH 至 7.2±0.2, pH 值采用精密 pH 计测定。

### 1.2 菌株分离和筛选

在超净工作台上去除根系大部分附着土壤和表面虚土后, 称取 1.0 g 根系置于 9 mL 0.85% 无菌生理盐水中, 180 r/min 振荡 10 min, 静置后取上清作为 10<sup>-1</sup> 根表稀释液, 并按十倍梯度连续稀释至 10<sup>-5</sup>。将 10<sup>-3</sup>、10<sup>-4</sup>、10<sup>-5</sup> 稀释液各 50 μL 接种于 NFM 和 PKO 培养基平板, 每梯度设 3 次重复, 在 28 °C 培养 5–7 d。从 NFM 平板上挑取生长较快、形态差异明显的单菌落, 经多次划线纯化, 获得固氮菌株; 从 PKO 平板上挑取菌落周围出现透明圈的单菌落, 经重复划线纯化, 获得溶磷菌。分别采用乙炔还原法、钼蓝比色法测定菌株固氮酶活性、溶磷量<sup>[18]</sup>。此外, 为获得更丰富的菌株资源, 对 2 种培养基上出现的其他形态各异的菌落也进行了分离纯化。最后, 将纯化菌株接种于 LB 斜面培养基, 并置于 4 °C 保存。

将分离到的菌株接种于含有 0.1% L-色氨酸的 King's B 液体培养基中, 于 28 °C、180 r/min 条件下振荡培养 72 h。培养结束后将发酵液以 12 000 r/min 离心 10 min, 收集上清液。随后取 1 mL 上清液与 2 mL Salkowski 试剂充分混合, 避光反应 30 min 后在 530 nm 波长下测定吸光度。通过 IAA 标准曲线计算菌株的 IAA 产量, 从而评估其产 IAA 潜力。该方法参考并改进自文献[19]中常用的细菌 IAA 测定方法。

在特殊培养基上测定菌株产 EPS 的潜力。将菌株点接在培养基上, 并在 28 °C 下培养 7 d。根据菌落周围是否形成黏液判断菌株产 EPS 的特性<sup>[20]</sup>。

将菌株点接在 CAS 琼脂平板上, 在 28 °C 下培养 7 d, 如果菌株周围呈橙色或黄色表明菌株具有产铁载体的特性<sup>[7,21]</sup>。

### 1.3 菌株分子鉴定

采用通用引物 27F (5'-AGAGTTTGATCCT GGCTCAG-3') 和 1492R (5'-GGTTACCTTGTTA CGACTT-3') 扩增菌株的 16S rRNA 基因片段。PCR 反应体系和扩增程序参照文献[22]进行。PCR 产物经 1.0% 琼脂糖凝胶电泳检测后, 送至北京擎科生物科技股份有限公司进行测序。将获得的基因序列提交至 NCBI 数据库(<https://submit.ncbi.nlm.nih.gov/subs/>), 并通过 BLASTn 程序与 GenBank 数据库中模式菌株的 16S rRNA 基因序列进行相似性比对。选取相似度较高的模式菌株序列, 利用 MEGA 软件, 采用邻接 (neighbor-joining, NJ) 法, 以 bootstrap 值 (1 000 次重复) 评估各分支置信度, 构建系统发育树。

### 1.4 生长曲线测定

取体积分数 1% 的菌悬液接种于 LB 培养基, 在 28 °C、180 r/min 条件下摇床培养。使用紫外分光光度计 (北京普析通用仪器有限责任公司) 于 600 nm 波长每 2 h 测定 1 次  $OD_{600}$ , 绘制生长曲线 ( $x$  轴为培养时间,  $y$  轴为  $OD_{600}$ )。实验设 3 次重复, 结果以均值  $\pm$  标准差 (SD) 表示。

### 1.5 抗非生物胁迫测定

取 100  $\mu$ L 菌悬液接种于 50 mL 对应培养基

中, 于 (28 $\pm$ 2) °C 培养 24 h。培养条件分别设置不同 NaCl 浓度 (0、2%、4%、6%、9%、12%)、PEG6000 渗透压 (0、-5、-10、-15、-20 bar)<sup>[5]</sup>、pH 值 (4.0、7.0、9.0、11.0) 及温度 (4、15、28、45、55 °C)。采用紫外分光光度计在 600 nm 波长下测定  $OD_{600}$ , 以评估菌株的耐盐性、耐旱性、酸碱适应性和温度适应性。

### 1.6 抗病性测定

将保存在 PDA 斜面上的病原真菌与待测菌株同时接种于 PDA 平板上。病原真菌接种于平板中心, 菌饼直径 6 mm。待测菌株等距接种于距中心 3 cm 处 (用加液枪将菌液垂直滴在滤纸片上), 每平板接种 4 株。培养 12 d 后, 根据抑制圈大小评估待测菌株的抑菌能力<sup>[23]</sup>。供试病原菌包括腐皮镰孢菌 (*Fusarium solani*)、瓜亡革菌 (*Thanatephorus cucumeris*)、茄链格孢菌 (*Alternaria solani*)、尖孢镰刀菌黄瓜专化型 (*Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum*)、大斑病菌 (*Exserohilum tucicum*) 及立枯丝核菌 (*Rhizoctonia solani*)。其中, *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* 为黄瓜的专化型致病菌, 其余病原真菌为非专化型、寄主范围较广的土传或气传病原菌, 常用于植物抗病性或拮抗作用的广谱评价研究。待测菌株对供试病原菌的抑制效果评分标准在参考已有文献方法<sup>[23]</sup>的基础上进行了适当修订 (表 1)。

表1 待测菌株对病原真菌的拮抗作用评分标准

Table 1 Scoring criteria for antagonistic activity of the tested strains against pathogenic fungi

Inhibition zone diameter (mm)	Score	Inhibition level	Biological significance
0-5	0	-	No antagonism
5-10	1	+	Weak antagonism
10-15	2	++	Moderate antagonism
>15	3	+++	Strong antagonism

抑制区直径为待测菌株菌落边缘至病原真菌菌落边缘的最短距离。

The inhibition zone was defined as the shortest distance between the edge of the tested bacterial colony and the pathogenic fungal colony.

## 2 结果与分析

### 2.1 根际促生菌统计

利用选择性培养基从 3 种盐生植物根际共分离获得 62 株细菌, 其中包括固氮菌 28 株、溶磷菌 12 株和产 IAA 菌 42 株[图 1, 其他数据已上传 ScienceDB 数据库(<https://www.scidb.cn>), CSTR 编号为 31253.11.scidb.j00231.00035]。不同植物根际的菌群组成存在明显差异: 多枝柽柳根际分离到的菌株数量最多, 共 32 株, 其中产 IAA 菌(23 株)占优势, 固氮菌(11 株)和溶磷菌(6 株)数量相对较少; 黑果枸杞根际共分离到 24 株, 其中固氮菌数量最多(13 株), 显示出在氮素转化潜力方面的优势, 而溶磷菌(3 株)比例最低; 盐爪爪根际仅获得 6 株菌株, 数量远低于前两者, 其中固氮菌(4 株)为主要类型, 仅有少量产 IAA 菌(2 株), 未分离到溶磷菌。部分菌株具有多重促生功能, 如兼具固氮、溶磷和产 IAA 能力, 因此功能特性总数可能大于实际分离菌株数量。

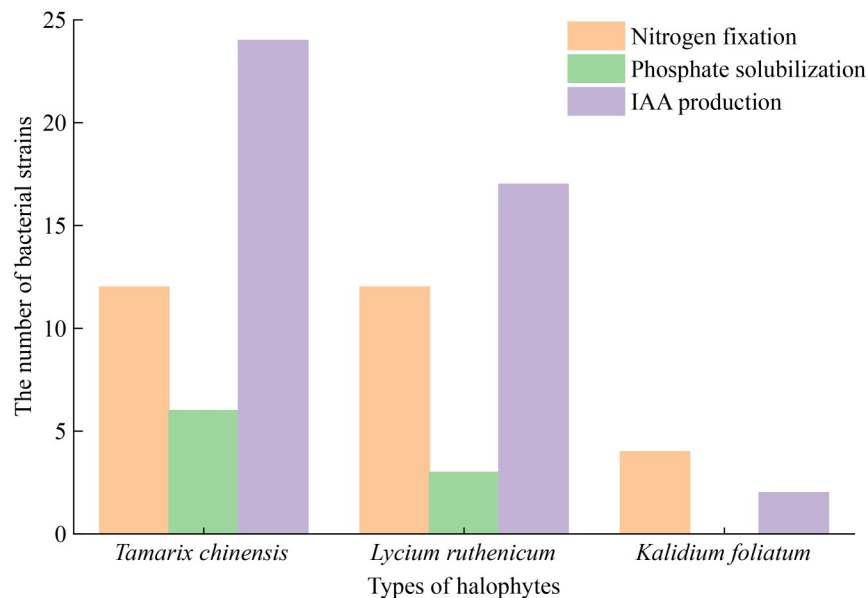


图1 典型盐生植物根际细菌分布情况

Figure 1 Distribution of rhizobacteria in typical halophytes.

### 2.2 优良菌株筛选

综合平板试验与定量测定, 初步筛选出 7 株具有较强促生潜力的功能菌株, 分别为 HL3、HL6、HL12、HG3、HG8、HG12 和 HG24 (图 2-图 4)。在 NFM 培养基上, HL3、HG3、HG8、HG12 和 HG24 能够正常生长, 表明其具备固氮能力(图 2A)。在 PKO 培养基中, HL3、HL6、HG8、HG12 和 HG24 对  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  均表现出一定的溶解作用, 形成明显溶磷圈(图 2B)。在 MJN 培养基上, HL3、HL6、HL12、HG8、HG12 和 HG24 对卵磷脂(有机磷源)具有不同程度的溶解作用(图 2C)。IAA 产生实验结果表明, 与对照(未接种培养基和高温灭活培养基)相比, 7 株细菌在 King's B 液体培养基中均表现出明显的 IAA 产生能力, 其中菌株 HL3、HL6、HL12 和 HG24 的 IAA 产生信号较为显著, 但其显色强度均低于阳性对照(100 mg/L IAA) (图 3)。

在琼脂平板试验中, HL6、HL12、HG3、HG12 和 HG24 的菌落周围均出现黏性物质, 其中 HL6、HG12 和 HG24 最为显著, 表明其具有较强的 EPS 分泌能力(图 4A)。此外, HL6 和

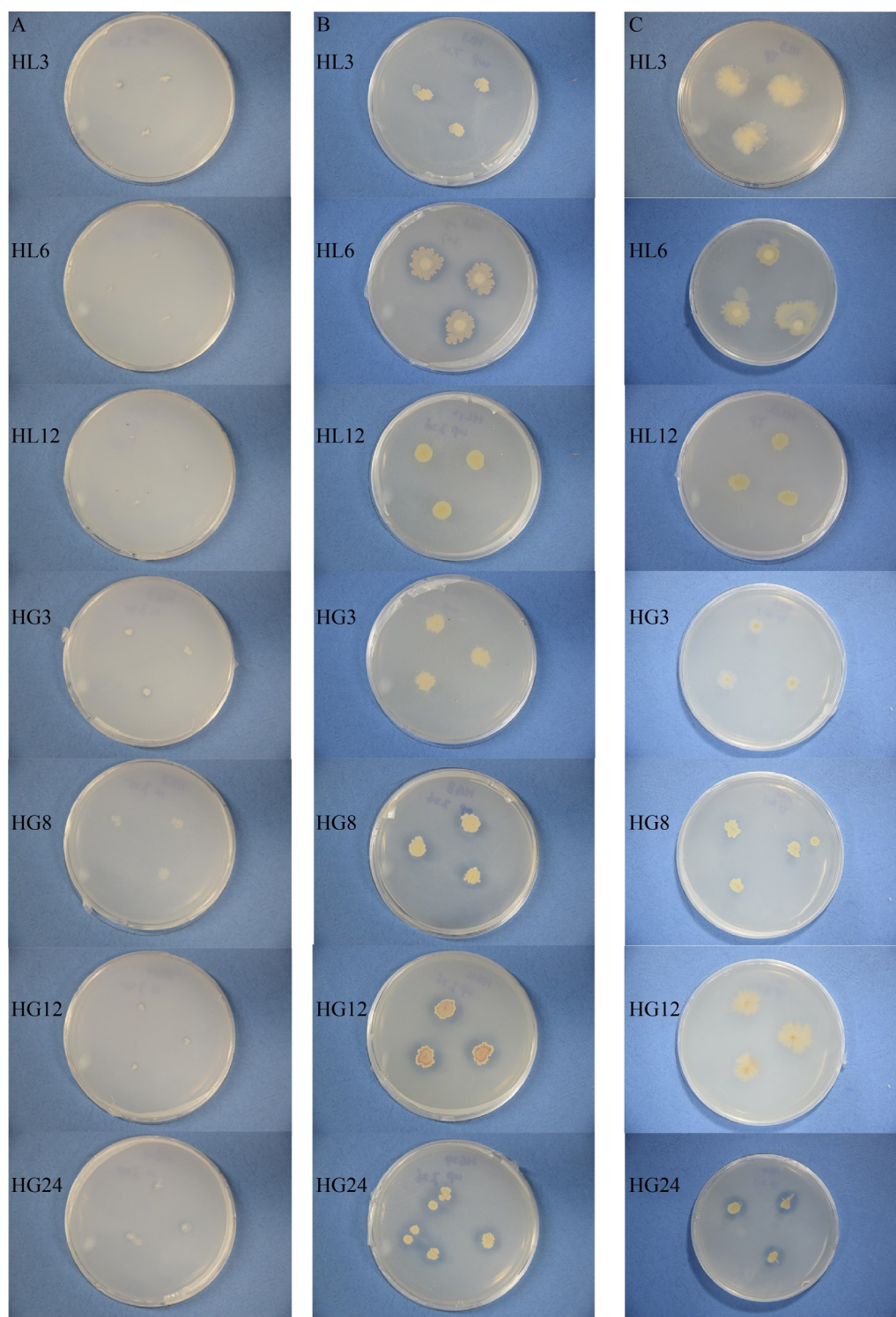


图2 菌株固氮和溶磷能力

Figure 2 Nitrogen-fixing and phosphate-solubilizing abilities of the bacterial strains. A: Nitrogen-fixing ability of the strains; B: Inorganic phosphate-solubilizing ability of the strains; C: Organic phosphate-solubilizing ability of the strains.

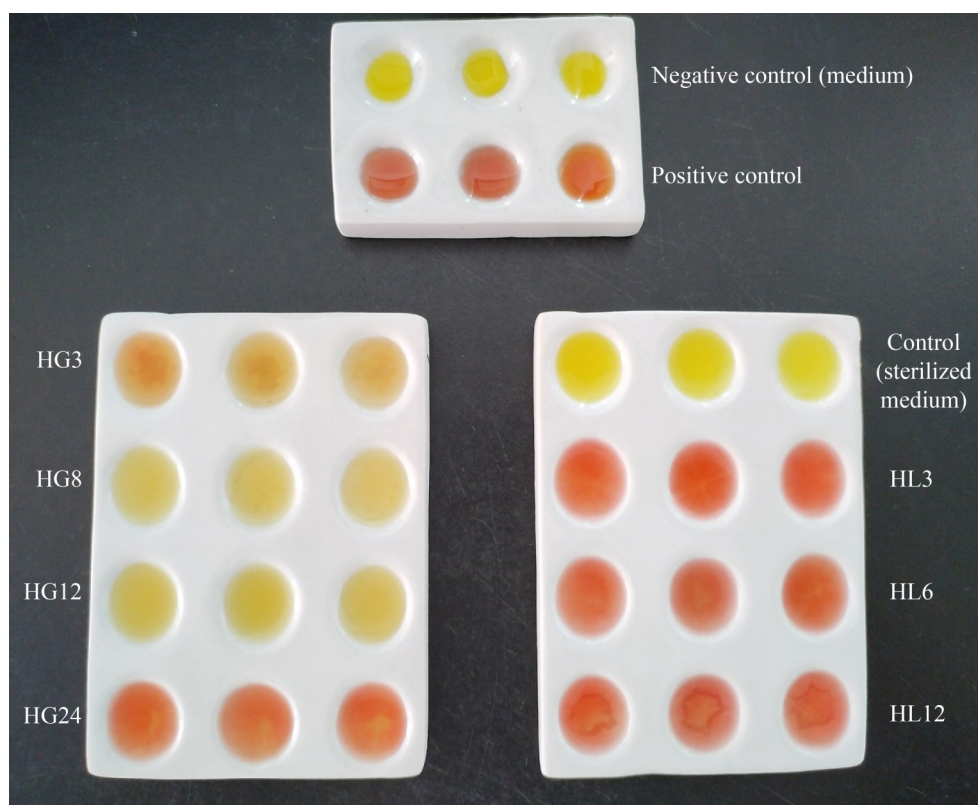


图3 菌株产IAA特性

Figure 3 Characterization of IAA production by strains.

HG24 在菌落周围出现明显橙黄色晕圈, 提示其具备分泌铁载体的特性(图 4B)。

### 2.3 菌种鉴定

系统进化分析结果表明, 菌株 HL3、HL6、HL12、HG3、HG8、HG12 和 HG24 分别为线状普里斯特氏菌(*Priestia filamentosa*)、萎缩芽孢杆菌(*Bacillus atrophaeus*)、内生泛菌(*Pantoea endophytica*)、耐寒近芽孢杆菌(*Peribacillus frigiditolerans*)、阿氏芽胞杆菌(*Bacillus aryabhatai*)、枯草芽孢杆菌粪便亚种(*Bacillus subtilis* subsp. *stercoris*)和皮尔瑞俄类芽孢杆菌(*Paenibacillus peoriae*) (图 5)。

### 2.4 耐逆适生特性

#### 2.4.1 生长曲线

在初始阶段, 各菌株为适应新环境表现出较低的生长速率。自第 4 h 起, 细胞迅速进入

对数生长期, 但不同菌株的增殖速率存在差异(曲线斜率不同), 其中 HG3 和 HG24 的增殖明显慢于其他菌株。至 16–20 h, 菌株生长逐渐进入稳定期, 尽管  $OD_{600}$  出现一定波动, 但整体维持在较高水平。与此不同, HG3 在 20 h 即进入衰亡期(图 6), 且其衰亡速率呈阶段性变化: 20–30 h 最快( $0.10 OD_{600}/h$ ), 30–36 h 明显减缓( $0.02 OD_{600}/h$ )。重复实验结果进一步验证了 HG3 的快速衰亡特性。

#### 2.4.2 抗非生物胁迫

本研究中, 菌株 HG3 在 30 h 时快速衰亡, 其  $OD_{600}$  为 0.803 (图 6), 因此将  $OD_{600}=0.8$  作为菌株耐受力的判定阈值, 即  $OD_{600}>0.8$  视为生长不受明显影响, 反之则认为受到抑制。在盐胁迫下, 当 NaCl 浓度超过 4% 时, HG24 基本停止生长, 而其余菌株可耐受 6% NaCl。进一步比

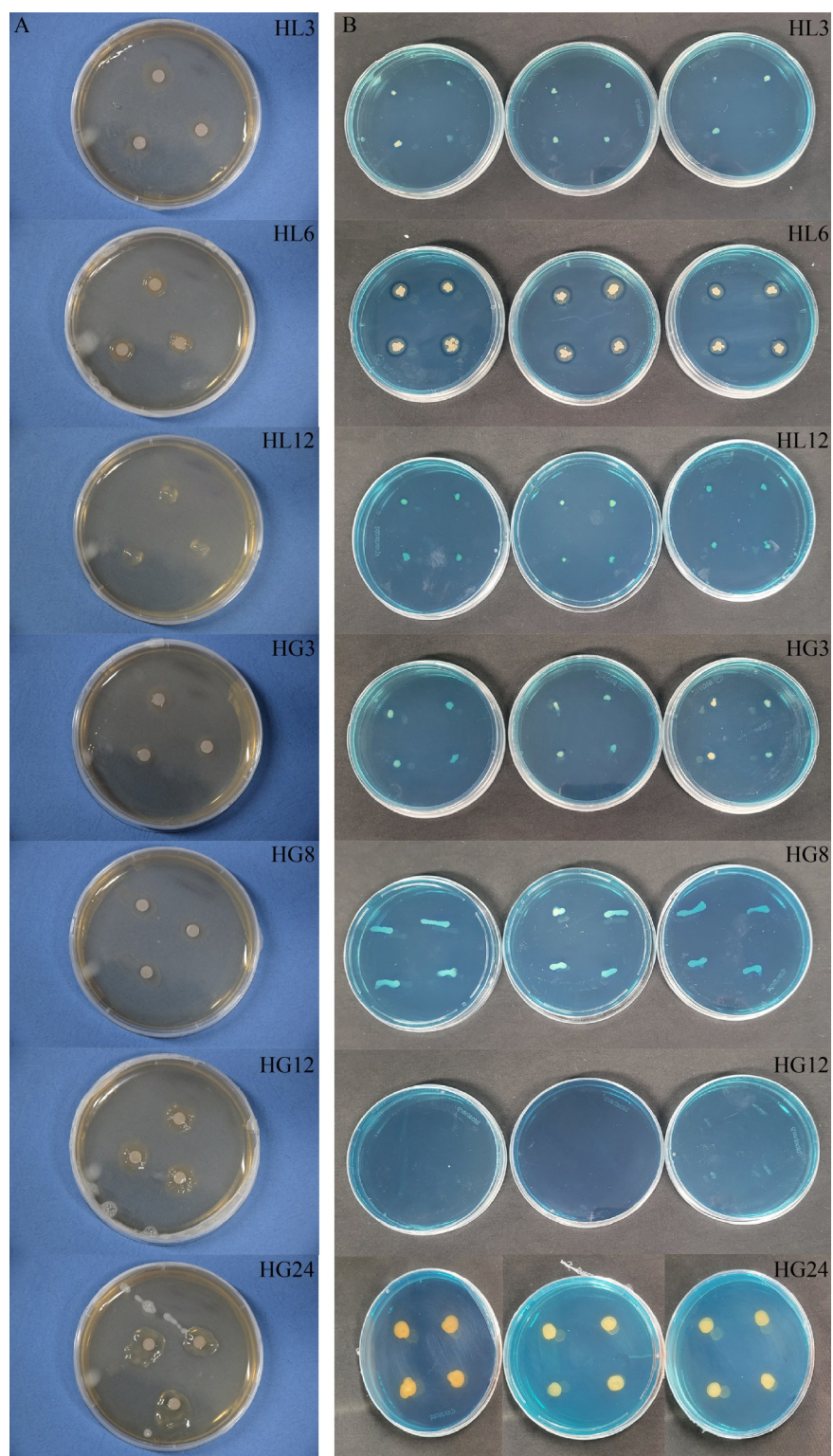


图4 菌株产EPS和铁载体特性

Figure 4 EPS and siderophore production abilities of the bacterial strains. A: EPS production ability of the strains; B: Siderophore production ability of the strains.

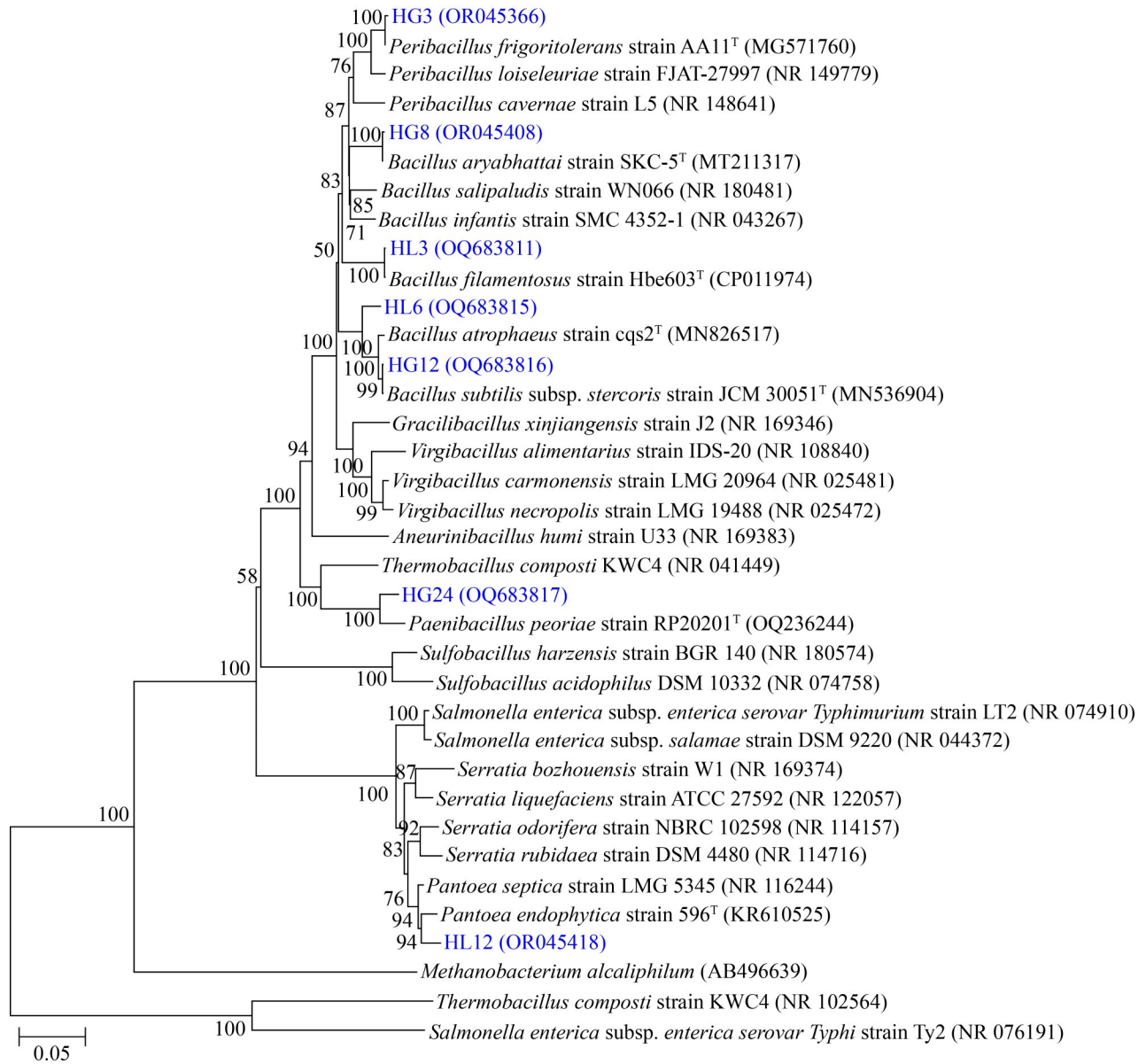


图5 基于16S rRNA基因序列构建的细菌菌株系统发育树

Figure 5 The phylogenetic tree based on the 16S rRNA gene sequences of the bacterial strains. Numbers in parentheses are the sequence accession number; Numbers in each branch points are the percentages supported by bootstrap; Bar: Nucleotide divergence.

较发现, HL3、HL6、HL12、HG8 和 HG12 在 9% NaCl 条件下仍能保持正常生长, 其中 HL3 和 HL6 甚至可在 12% NaCl 条件下生长, 显示出较强的耐盐性(图 7A)。在渗透胁迫下, 所有菌株均能在 -5 bar 条件下生长, 但仅 HL3 和 HG8 能耐受 -20 bar 胁迫, 表现出优异的耐旱潜

力(图 7B)。在酸碱适应性方面, 除 HG3 外, 其余菌株均能在 pH 9.0 条件下正常生长; 而在极端酸性(pH 4.0)或强碱性(pH 11.0)环境下, 所有菌株的生长均受到严重抑制(图 7C)。温度实验表明, 各菌株最适生长范围为 28-45 °C, 在低温(4 °C)和高温(55 °C)条件下均表现出生长受限

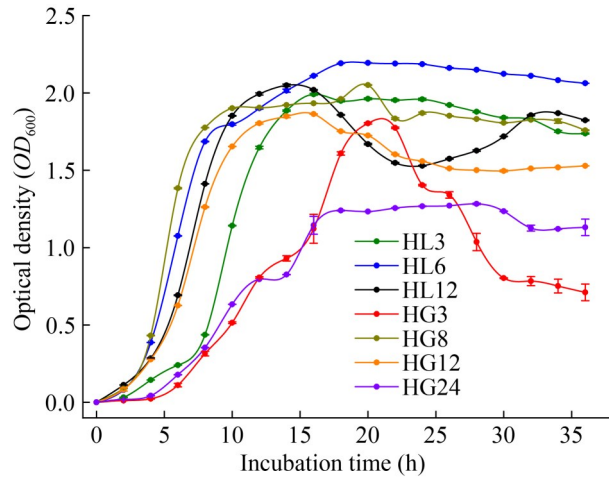


图6 细菌菌株的生长曲线

Figure 6 The growth curves of bacterial strains.

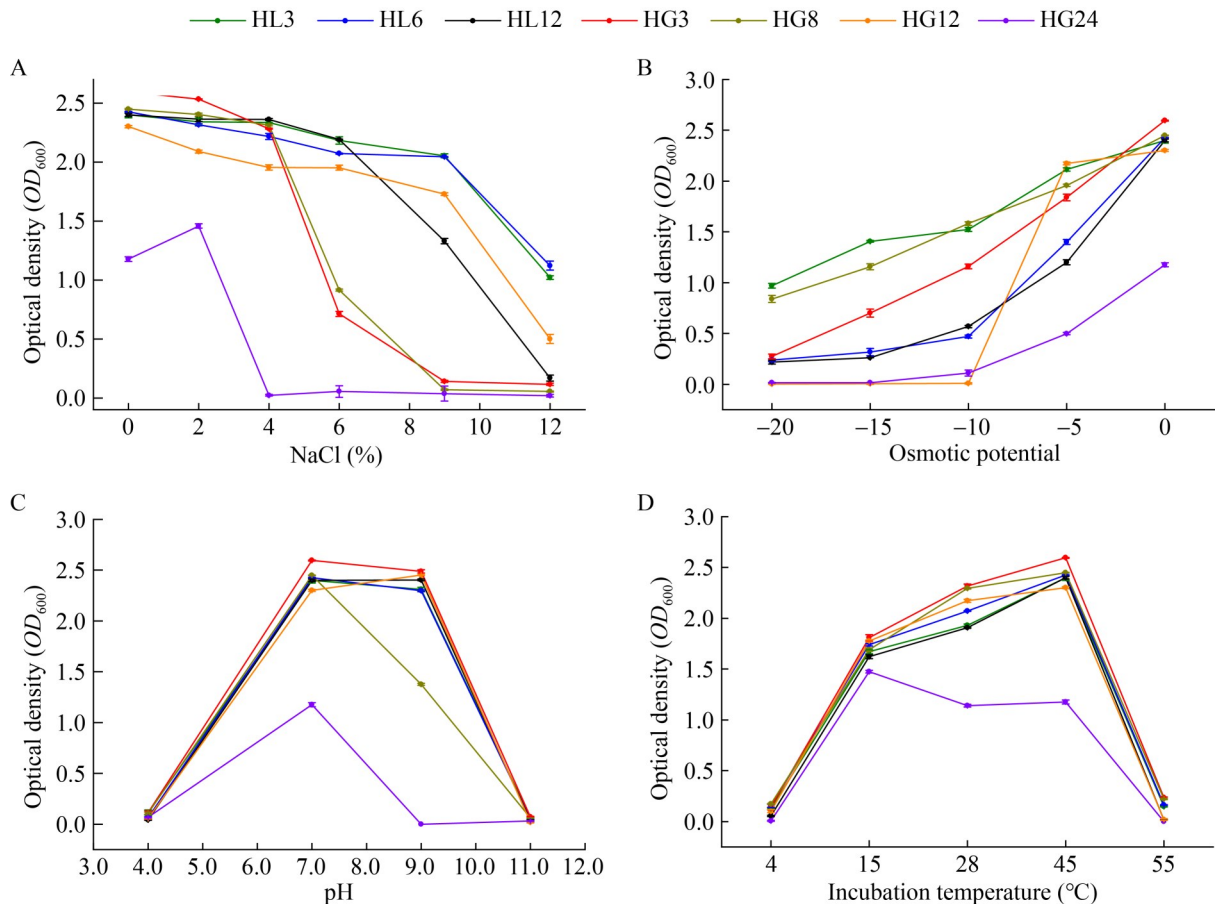


图7 细菌菌株抗逆性

Figure 7 The resistance of bacterial strains. A – D show the growth responses of bacterial strains to NaCl concentration, drought, pH, and temperature, respectively.

(图 7D)。

### 2.4.3 抗病性

拮抗试验结果表明, 菌株 HL6 对供试的 6 种植物病原真菌均表现出一定的抑制作用, 其中对茄链格孢菌的抑制效果最强, 对瓜亡革菌次之, 而对腐皮镰孢菌、尖孢镰刀菌黄瓜专化型、大斑病菌和立枯丝核菌的抑制效果相对接近。菌株 HG24 对除腐皮镰孢菌之外的 5 种病原真菌均表现出明显的抑制作用, 其中以对茄链格孢菌的拮抗效果最为显著。此外, HL12 与 HG12 对瓜亡革菌表现出一定的抑制活性, 而 HG3 对大斑病菌则仅表现出轻度的抑制作用(表 2)。

表2 细菌菌株对常见植物病原菌的拮抗性

Table 2 Bacterial strains' antagonism against common plant pathogens

Strains	腐皮镰孢菌 <i>Fusarium solani</i>	瓜亡革菌 <i>Thanatephorus cucumeris</i>	茄链格孢菌 <i>Alternaria solani</i>	尖孢镰刀菌黄瓜专化型 <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i>	大斑病菌 <i>Exserohilum tucicum</i>	立枯丝核菌 <i>Rhizoctonia solani</i>
HL3	-	-	-	-	-	-
HL6	+	++	+++	+	+	+
HL12	-	++	-	-	-	-
HG3	-	-	-	-	+	-
HG8	-	-	-	-	-	-
HG12	-	++	-	-	-	-
HG24	-	+	+++	+	++	+

The definitions of the symbols are provided in Table 1.

### 3 讨论

#### 3.1 盐生植物根际促生菌及其研究意义

从特殊生境植物根际挖掘兼具耐逆特性与功能多样性的有益微生物资源, 已成为盐渍化土地利用和改良研究的重要切入点<sup>[4]</sup>。与农田或非盐渍生态系统相比, 我国干旱荒漠绿洲区盐生植物根际可培养 PGPR 资源的系统研究仍较为有限。基于此, 本研究以民勤绿洲 3 种典型盐生植物为对象, 从其根际分离获得 62 株细菌, 其中固氮菌 28 株、溶磷菌 12 株、产 IAA 菌 42 株, 且多数菌株兼具多种促生功能。这一结果与国内外关于盐生植物根际促生菌的研究相呼应<sup>[24-27]</sup>。

盐生植物与其根际微生物并非简单的“共存”关系, 而是在长期演化过程中形成了高度适配的协同互作体系<sup>[28]</sup>。兼具固氮、溶磷及产 IAA 等多种功能的 PGPR, 能够在高盐和养分受限条件下同时参与养分循环与植物生长调控, 有助于缓解盐渍化土壤中“高盐-低肥”复合胁迫对植物生长的不利影响<sup>[3]</sup>。与此同时, 盐生植物也可通过根系分泌物选择性招募与其营养需求和抗逆策略相适应的功能微生物, 从而塑造具有一定宿主特异性的根际微生物群落<sup>[29]</sup>。需要指出的是, 本研究基于可培养方法, 仅反映了根际微生物群落中的可培养部分。后续研究仍

有必要结合高通量测序及多组学技术, 从群落整体层面系统解析不同盐生植物根际微生物的结构特征与功能潜力。

#### 3.2 菌株的多重促生机制及其应用

本研究综合平板试验与定量测定, 从 62 株细菌中筛选出 7 株具有显著促生潜力的优良菌株, 通过 16S rRNA 基因序列分析, 分别鉴定为 *Priestia filamentosa*、*Bacillus atrophaeus*、*Pantoea endophytica*、*Peribacillus frigiditolerans*、*Bacillus aryabhatai*、*Bacillus subtilis* subsp. *stercoris* 和 *Paenibacillus peoriae*。上述菌属均为 PGPR 研究中常见的功能类群, 其在促进植物生长和增强逆境适应性方面的作用已有较多文献报道<sup>[30-37]</sup>, 但针对干旱荒漠绿洲本土盐生植物来源的相关菌株功能特征研究仍较为缺乏。

枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)及其近缘种是研究最为深入的 PGPR 类群之一。研究表明, *B. subtilis* 可通过固氮、溶磷、产 IAA 等多种机制促进植物生长, 同时能产生脂肽类抗生素(如表面活性素、伊枯草菌素等)和细胞壁降解酶, 对多种土传病原真菌具有拮抗作用<sup>[38]</sup>。HG12 鉴定为 *Bacillus subtilis* subsp. *stercoris*, 该亚种近年来被报道具有促进玉米生长的潜力<sup>[39]</sup>。本研究进一步证实其兼具固氮、溶磷、产 IAA 和产 EPS 等多种功能, 且对瓜亡革菌(*Thanatephorus*

*cucumeris*)表现出抑制活性, 拓展了对该亚种功能特性的认识, 也为该菌在本土盐渍土中的应用提供了依据。

萎缩芽孢杆菌(*Bacillus atrophaeus*)是枯草芽孢杆菌的近缘种, 早期研究多集中于其在生物防护和工业酶生产方面的应用<sup>[40]</sup>。近年来, *B. atrophaeus* 的 PGPR 功能逐渐受到关注。陈兰等<sup>[41]</sup>报道 *B. atrophaeus* 具有低温适生性及耐盐性的特点, 同时具有显著拮抗病原真菌活性及产吡啶乙酸的能力, 对盐胁迫下的燕麦具有显著的促生效应。本研究中 HL6 (*B. atrophaeus*) 不仅具有较强的产 IAA 能力, 还能分泌 EPS 和铁载体, 更重要的是对 6 种供试病原真菌均表现出抑制作用, 尤其对茄链格孢菌(*Alternaria solani*)和瓜亡革菌(*Thanatephorus cucumeris*)的拮抗效果最为显著。这种促生、抗病与耐逆功能的耦合使 HL6 成为开发多功能微生物菌剂的理想候选, 也体现了从盐生植物根际筛选功能菌株的综合优势。

阿氏芽孢杆菌(*Bacillus aryabhatai*)因其较强的逆境适应能力而备受关注。该菌最初分离自印度上空平流层空气样品<sup>[42]</sup>, 后续研究表明其广泛分布于土壤和植物根际, 具有较强的耐盐、耐旱和耐辐射能力, 并能通过产 IAA、溶磷和产铁载体等机制促进植物生长<sup>[43]</sup>。本研究中 HG8 (*B. aryabhatai*)表现出优异的耐旱能力, 且兼具固氮、溶磷和产 EPS 功能, 与其在逆境适应方面的文献报道一致<sup>[43]</sup>, 进一步验证了该菌在干旱区应用的良好前景。线状普里斯特氏菌(*Priestia filamentosa*)原归类为芽孢杆菌属, 后重新分类为普里斯特氏菌。该菌的相关 PGPR 研究报道相对较少, 但 *Priestia* 属其他成员如 *P. aryabhatai* (即原 *B. aryabhatai*)已被证实具有多种促生功能<sup>[35,43]</sup>。本研究中 HL3 (*P. filamentosa*)表现出极为突出的耐盐(12% NaCl)和耐旱(-20 bar)能力, 同时兼具固氮、溶磷和产 IAA 功能, 是一株具有独特适应优势的潜在优良菌株, 其耐逆机制值得后续通过基因

组学、转录组学等手段深入研究。

内生泛菌(*Pantoea endophytica*)是泛菌属中较晚描述的种, 最初从玉米根内分离获得<sup>[44]</sup>。泛菌属细菌广泛存在于植物根际和体内, 可通过固氮、溶磷、产 IAA 等多种机制促进植物生长<sup>[45]</sup>。本研究中 HL12 (*P. endophytica*)对瓜亡革菌(*Thanatephorus cucumeris*)表现出抑制活性, 拓展了该菌在生物防治方面的应用潜力。耐寒近芽孢杆菌(*Peribacillus frigoritolerans*)和皮尔瑞俄类芽孢杆菌(*Paenibacillus peoriae*)均为 PGPR 研究中常见的功能菌。*Peribacillus frigoritolerans* 具有较强的毒杀活性及其生防潜力<sup>[46]</sup>; 并且, 由其组成的复合菌剂对当归具有显著的抗病和促生作用<sup>[47]</sup>。*Paenibacillus peoriae* 则被广泛报道为生防菌, 可产生多种抗菌物质抑制土传病原菌<sup>[48]</sup>。本研究中 HG24 (*P. peoriae*)兼具溶磷、产 IAA、产 EPS 功能, 并对 5 种病原真菌具有抑制作用, 与其作为生防 PGPR 的文献报道相吻合; 而 HG3 (*P. frigoritolerans*)虽表现出一定的促生潜力, 但其生长衰退较快, 限制了应用前景。

### 3.3 菌株耐逆特性与区域生态适生性

PGPR 在实际应用中能否有效定殖并发挥功能, 很大程度上取决于其对目标区域环境胁迫的耐受能力以及多种促生机制之间的协同效应<sup>[3]</sup>。民勤绿洲地处干旱荒漠区, 具有降水稀少、蒸发强烈、土壤盐分高、温度年较差大等典型环境特征<sup>[2]</sup>, 因此筛选兼具耐盐、耐旱、耐极端温度及酸碱适应性, 且功能特性相互协同的菌株对于实际应用至关重要。本研究通过生长曲线测定和抗逆性系统评价, 为理解菌株的生态适生性和应用潜力提供了重要依据。

生长曲线分析表明, 除 HG3 外, 其余 6 株菌(HL3、HL6、HL12、HG8、HG12 和 HG24)均表现出典型的细菌生长规律, 即在经历短暂的适应期后(0-4 h), 迅速进入对数生长期, 于 16-20 h 后进入稳定期, 并能维持较高密度地稳定生长至 36 h 以上。这一生长特征表明, HL3、

HL6、HL12、HG8、HG12 和 HG24 具备良好的培养特性和生长稳定性, 能够满足微生物肥料工业化发酵生产的基本要求。本研究中 HG3 在培养 20 h 后即进入衰亡期, 且衰亡速率明显快于其他菌株。这种快速衰亡可能源于以下几方面原因。(1) 代谢特性: 某些芽孢杆菌类群在营养耗尽时启动芽孢形成程序, 伴随营养细胞裂解, 导致  $OD_{600}$  快速下降<sup>[49]</sup>。(2) 自溶素活性: 细菌在稳定期后期产生自溶素, 水解细胞壁肽聚糖引发细胞裂解, 这可能与 HG3 的快速衰亡有关<sup>[50]</sup>。(3) 培养条件不适: HG3 鉴定为耐寒近芽孢杆菌, 其名称暗示该菌可能更适应低温环境; 本研究的培养条件(28 °C)虽适合多数菌株, 但对 HG3 而言可能已接近其温度耐受上限, 代谢压力诱发早衰。这一现象提示, 不同来源的 PGPR 菌株可能存在温度适应性分化, 在菌株筛选和功能评价中应考虑其生态起源与环境因子的匹配性<sup>[51]</sup>。HG3 的快速衰亡特性限制了其作为单一菌剂的应用前景, 但其在生长前期(0–20 h)仍表现出固氮、溶磷、产 IAA 等功能。在复合菌剂开发中, 可考虑将其与生长周期较长、功能互补的菌株(如 HL3、HL6)复配, 通过时序互补发挥功能。

在耐盐性方面, 菌株间差异明显。HL3 和 HL6 在 12% NaCl 条件下仍可正常生长, 表现出极强的耐盐能力; HL12、HG8 和 HG12 可耐受 9% NaCl, 而 HG24 在 NaCl 浓度超过 4% 时生长受抑。该差异可能与菌株来源植物根际的盐分背景有关, HL3 和 HL6 分别分离自多枝桤柳和黑果枸杞, 这 2 种植物常分布于高盐生境, 其根际微生物可能通过长期适应演化出更高效的耐盐机制。已有研究表明, PGPR 的耐盐性与相容性溶质积累、细胞膜结构调节及  $Na^+/H^+$  反向转运系统密切相关<sup>[4-5,24]</sup>。在耐旱性方面, 仅 HL3 和 HG8 可耐受 -20 bar 的重度渗透胁迫, 显示出较强的耐旱潜力。二者分别来源于深根性耐旱灌木多枝桤柳和黑果枸杞, 其根际微生物

可能通过 EPS 分泌、生物膜形成或渗透保护物质积累适应干旱环境<sup>[52]</sup>。在环境适应性方面, 除 HG3 外, 其余菌株均可在 pH 9.0 条件下生长, 适应民勤地区偏碱性土壤环境<sup>[53]</sup>。7 株菌的适生温度范围为 28–45 °C, 在极端高温和低温条件下生长受限。考虑到民勤地区显著的季节性温差, 实际应用中可通过剂型优化或合理选择接种时期以提高菌株存活率。

## 4 结论

本研究从民勤绿洲 3 种典型盐生植物(多枝桤柳、黑果枸杞、盐爪爪)根际土壤中共分离获得 62 株细菌, 经筛选最终获得 7 株具有应用潜力的植物根际促生菌(HL3、HL6、HL12、HG3、HG8、HG12 和 HG24)。通过 16S rRNA 基因序列分析, 这 7 株菌株分别鉴定为 *Priestia filamentosa*、*Bacillus atrophaeus*、*Pantoea endophytica*、*Peribacillus frigiditolerans*、*Bacillus aryabhatai*、*Bacillus subtilis* subsp. *stercoris* 和 *Paenibacillus peoriae*。抗逆性评价显示, 菌株 HL3 和 HL6 在 12% NaCl 极端盐浓度下仍能维持生长, HL3 和 HG8 对 -20 bar 渗透胁迫表现出良好耐受性, 反映出这些菌株演化出了高效的渗透调节机制, 具备适应西北干旱区盐渍化生境的生态潜力。功能特性分析表明, HL6 和 HG24 不仅同时具备固氮、溶磷、产 IAA、产 EPS 和产铁载体 5 种促生功能, 还表现出广谱的病原真菌拮抗活性, 兼具优良的促生特性、逆境耐受能力和生防潜力, 是开发盐渍化土壤微生物修复菌剂的理想候选资源, 后续需通过盆栽及大田试验进一步验证其应用效果。

## 作者贡献声明

马茜茜: 实验设计、数据收集和分析、论文撰写和修改; 汪慧: 实验协助, 数据整理; 屈长青: 修改润色, 获取基金; 薛娴: 论文修改, 提供资源, 审阅; 王治业: 论文修改, 审阅。

## 作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

## 参考文献

- [1] 侯瑞楠, 崔钰爽, 王雨, 黄亚丽, 陈晓波. 河北省同纬度不同样地土壤盐分特征与微生物群落结构研究[J]. 微生物学报, 2025, 65(4): 1417-1432.  
Hou RN, Cui YS, Wang Y, Huang YL, Chen XB. Soil salt characteristics and microbial community structures in different regions at the same latitude of Hebei Province[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(4): 1417-1432 (in Chinese).
- [2] 刘新, 郝媛媛, 花立民. 石羊河下游民勤盆地土壤盐分空间分异特征[J]. 干旱区研究, 2023, 40(10): 1615-1624.  
Liu X, Hao YY, Hua LM. Spatial differentiation characteristics of soil salinity in Minqin Basin, downstream of Shiyang River, China[J]. *Arid Zone Research*, 2023, 40(10): 1615-1624 (in Chinese).
- [3] Etesami H, Maheshwari DK. Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: action mechanisms and future prospects[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 156: 225-246.
- [4] Etesami H, Beattie GA. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 148.
- [5] Noori F, Etesami H, Najafi Zarini H, Khoshkholgh-Sima NA, Hosseini Salekdeh G, Alishahi F. Mining alfalfa (*Medicago sativa* L.) nodules for salinity tolerant non-rhizobial bacteria to improve growth of alfalfa under salinity stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 162: 129-138.
- [6] Adhikari P, Pandey A. Phosphate solubilization potential of endophytic fungi isolated from *Taxus wallichiana* Zucc. roots[J]. *Rhizosphere*, 2019, 9: 2-9.
- [7] Kang SM, Shahzad R, Khan MA, Hasnain Z, Lee KE, Park HS, Kim LR, Lee IJ. Ameliorative effect of indole-3-acetic acid- and siderophore-producing *Leclercia adecarboxylata* MO1 on cucumber plants under zinc stress[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2021, 16(1): 30-41.
- [8] Klopper JW, Leong J, Teintze M, Schroth MN. Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth-promoting rhizobacteria[J]. *Nature*, 1980, 286(5776): 885-886.
- [9] Paulo EM, Boffo EF, Branco A, Valente AMMP, Melo IS, Ferreira AG, Roque MRA, de Assis SA. Production, extraction and characterization of exopolysaccharides produced by the native *Leuconostoc pseudomesenteroides* R2 strain[J]. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2012, 84(2): 495-508.
- [10] Ahmed E, Holmström SJM. Siderophores in environmental research: roles and applications[J]. *Microbial Biotechnology*, 2014, 7(3): 196-208.
- [11] Arora NK, Verma M. Modified microplate method for rapid and efficient estimation of siderophore produced by bacteria[J]. *3 Biotech*, 2017, 7(6): 381.
- [12] Meena M, Swapnil P, Divyanshu K, Kumar S, Harish, Tripathi YN, Zehra A, Marwal A, Upadhyay RS. PGPR-mediated induction of systemic resistance and physiochemical alterations in plants against the pathogens: current perspectives[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2020, 60(10): 828-861.
- [13] Wei YL, Wang F, Gao JL, Huang YL, Ren W, Sheng HM. Culture-dependent and culture-independent characterization of bacterial community diversity in different types of sandy lands: the case of Minqin County, China[J]. *BMC Microbiology*, 2021, 21: 87.
- [14] Pan J, Huang CH, Peng F, Zhang WJ, Luo J, Ma SX, Xue X. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and plant growth-promoting bacteria (PGPR) inoculations on *Elaeagnus angustifolia* L. in saline soil[J]. *Applied Sciences*, 2020, 10(3): 945.
- [15] Pan J, Huang CH, Peng F, Wang T, Liao J, Ma SX, You QG, Xue X. Synergistic combination of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria modulates morpho-physiological characteristics and soil structure in *Nitraria tangutorum* bobr. under saline soil conditions[J]. *Research in Cold and Arid Regions*, 2022, 14(6): 393-402.
- [16] Wang Y, Yang CD, Yao YL, Wang YQ, Zhang ZF, Xue L. The diversity and potential function of endophytic bacteria isolated from *Kobresia capillifolia* at Alpine grasslands on the Xizang Plateau, China[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 15(9): 2153-2162.
- [17] Syamsia S, Idhan A, Latifah H, Noerfityani N, Akbar A. Alternative medium for the growth of endophytic fungi[J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2021, 886(1): 012045.
- [18] Liu XT, Chai JL, Zhang YC, Zhang C, Lei Y, Li QP, Yao T. Halotolerant rhizobacteria mitigate the effects of salinity stress on maize growth by secreting exopolysaccharides[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 204: 105098.
- [19] Ouyang LM, Pei HY, Xu ZH. Low nitrogen stress stimulating the indole-3-acetic acid biosynthesis of *Serratia* sp. ZM is vital for the survival of the bacterium and its plant growth-promoting characteristic[J]. *Archives of Microbiology*, 2017, 199(3): 425-432.
- [20] Amna, Ud Din B, Sarfraz S, Xia Y, Kamran MA, Javed MT, Sultan T, Hussain Munis MF, Chaudhary HJ. Mechanistic elucidation of germination potential and growth of wheat inoculated with exopolysaccharide and ACC-deaminase producing *Bacillus* strains under induced salinity stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 183: 109466.
- [21] Schwyn B, Neilands JB. Universal chemical assay for the detection and determination of siderophores[J]. *Analytical Biochemistry*, 1987, 160(1): 47-56.
- [22] 张银翠. 莫哈韦芽孢杆菌(*Bacillus mojavensis*)对燕麦盐胁迫的缓解效应及机理研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2023.  
Zhang YC. Mitigation effect and mechanism of plant growth promoting bacteria *Bacillus mojavensis* on salt

- stress in oats[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2023 (in Chinese).
- [23] Berg G, Roskot N, Steidle A, Eberl L, Zock A, Smalla K. Plant-dependent genotypic and phenotypic diversity of antagonistic rhizobacteria isolated from different *Verticillium* host plants[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2002, 68(7): 3328-3338.
- [24] Numan M, Bashir S, Khan Y, Mumtaz R, Shinwari ZK, Khan AL, Khan A, AL-Harrasi A. Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: a review[J]. Microbiological Research, 2018, 209: 21-32.
- [25] Zhu ZY, Zhang HH, Leng J, Niu HQ, Chen XC, Liu D, Chen Y, Gao N, Ying HJ. Isolation and characterization of plant growth-promoting rhizobacteria and their effects on the growth of *Medicago sativa* L. under salinity conditions[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2020, 113(9): 1263-1278.
- [26] Rabhi NEH, Silini A, Cherif-Silini H, Yahiaoui B, Lekired A, Robineau M, Esmael Q, Jacquard C, Vaillant-Gaveau N, Clément C, Ait Barka E, Sanchez L. *Pseudomonas knackmussii* MLR6, a rhizospheric strain isolated from halophyte, enhances salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2018, 125(6): 1836-1851.
- [27] Akyol TY, Sato S, Turkan I. Deploying root microbiome of halophytes to improve salinity tolerance of crops[J]. Plant Biotechnology Reports, 2020, 14(2): 143-150.
- [28] Sáenz-Mata J, Palacio-Rodríguez R, Sánchez-Galván H, Balagurusamy N. Plant growth promoting rhizobacteria associated to halophytes: potential applications in agriculture[M]//Khan MA, Boër B, Öztürk M, Clüsener-Godt M, Gul B, Breckle SW. Sabkha Ecosystems: Volume V: The Americas. Cham: Springer International Publishing, 2016: 411-425.
- [29] Ruppel S, Franken P, Witzel K. Properties of the halophyte microbiome and their implications for plant salt tolerance[J]. Functional Plant Biology, 2013, 40(9): 940-951.
- [30] 高艳东, 候可心, 李俊达, 刘扬, 陶羽, 王志林, 刘惠荣. 梭梭根际、内生细菌的促生作用及其复合菌群的构建[J]. 微生物学通报, 2026, 53(3): 1468-1487.
- Gao YD, Hou KX, Li JD, Liu Y, Tao Y, Wang ZL, Liu HR. Evaluation of plant growth-promoting effects of rhizosphere and endophytic bacteria of *Haloxylon ammodendron* and construction of strain combinations[J]. Microbiology China, 2026, 53(3): 1468-1487 (in Chinese).
- [31] 陆海年, 王添, 高定安, 张绣锦, 常斐斐, 吴晓晖, 谢永丽. 一株低温胁迫下促玉米生长的萎缩芽孢杆菌 NLHLT2 的生物活性分析[J]. 微生物学通报, 2025, 52(12): 5810-5826.
- Lu HN, Wang T, Gao DA, Zhang XJ, Chang FF, Wu XH, Xie YL. *Bacillus atrophaeus* NLHLT2 promotes maize growth under low-temperature stress[J]. Microbiology China, 2025, 52(12): 5810-5826 (in Chinese).
- [32] 李红, 牛新湘, 吴凤康, 杨红梅, 楚敏, 包慧芳, 王宁, 詹发强, 杨蓉, 娄恺, 史应武. 萎缩芽孢杆菌抑菌物质的鉴定及其对厚皮甜瓜贮藏期风味品质的影响[J]. 园艺学报, 2025, 52(7): 1901-1914.
- Li H, Niu XX, Wu FK, Yang HM, Chu M, Bao HF, Wang N, Zhan FQ, Yang R, Lou K, Shi YW. Identification of antifungal substances of *Bacillus atrophaeus* and their effects on flavor quality of thick-skinned melons during the storage period[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2025, 52(7): 1901-1914 (in Chinese).
- [33] 孙立博, 刁彦花, 魏帅强, 吕亚天, 王素娜, 王丽萍, 程辉彩. 释硅内生泛菌(*Pantoea endophytica*) CBPS-16 的筛选鉴定及对玉米促生效果[J]. 玉米科学, 2025, 33(10): 110-118.
- Sun LB, Xi YH, Wei SQ, Lü YT, Wang SN, Wang LP, Cheng HC. Screening and identification of silicon-solubilizing *Pantoea endophytica* CBPS-16 and its growth-promoting effect on maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2025, 33(10): 110-118 (in Chinese).
- [34] Świątczak J, Kalwasińska A, Brzezinska MS. Plant growth-promoting rhizobacteria: *Peribacillus frigoritolerans* 2RO30 and *Pseudomonas sivasensis* 2RO45 for their effect on canola growth under controlled as well as natural conditions[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 14: 1233237.
- [35] 张传丽, 李同祥, 黄天姿, 汤薇, 王春艳, 孙会刚. 油菜内生阿氏芽孢杆菌鉴定及其对铬(III)处理反应性分析[J]. 华北农学报, 2021, 36(S1): 341-346.
- Zhang CL, Li TX, Huang TZ, Tang W, Wang CY, Sun HG. Identification and reactivity analysis to Cr(III) treatment of *Bacillus aryabhatai* from *Brassica napus* L.[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2021, 36(S1): 341-346 (in Chinese).
- [36] 陈鑫, 李昌宁, 晁艺, 李萍, 姚拓, 孙永平. 菌剂对种养废弃物堆肥中腐殖质及酶活性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(8): 1568-1579.
- Chen X, Li CN, Chao Y, Li P, Yao T, Sun YP. Effects of microbial inoculants on humification and enzyme activity during composting of planting and breeding wastes[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2024, 30(8): 1568-1579 (in Chinese).
- [37] Devkota P, Klopper JW, Enebak SA, Eckhardt LG. Towards biocontrol of ophiostomatoid fungi by plant growth-promoting rhizobacteria[J]. Biocontrol Science and Technology, 2020, 30(1): 19-32.
- [38] Hashem A, Tabassum B, Fathi Abd\_Allah E. *Bacillus subtilis*: a plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2019, 26(6): 1291-1297.
- [39] Świątczak J, Kalwasińska A, Wojciechowska A, Brzezinska MS. Physiological properties and genomic insights into the plant growth-promoting rhizobacterium *Brevibacillus laterosporus* K75 isolated from maize rhizosphere[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2023, 103(3): 1432-1441.
- [40] Sella SRBR, Vandenberghe LPS, Soccol CR. *Bacillus atrophaeus*: main characteristics and biotechnological applications: a review[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2015, 35(4): 533-545.
- [41] 陈兰, 谢永丽, 吴晓晖, 杨雪, 王添, 武玲玲. 萎缩芽孢杆菌 CKL1 促盐胁迫下燕麦生长活性及其功能基因分析[J]. 微生物学通报, 2022, 49(8): 3150-3164.

- Chen L, Xie YL, Wu XH, Yang X, Wang T, Wu LL. *Avena sativa* growth-promoting activity of *Bacillus atrophaeus* CKL1 under salt stress and the functional genes[J]. *Microbiology China*, 2022, 49(8): 3150-3164 (in Chinese).
- [42] Shivaji S, Chaturvedi P, Begum Z, Pindi PK, Manorama R, Padmanaban DA, Shouche YS, Pawar S, Vaishampayan P, Dutt CBS, Datta GN, Manchanda RK, Rao UR, Bhargava PM, Narlikar JV. *Janibacter hoylei* sp. nov., *Bacillus isronensis* sp. nov. and *Bacillus aryabhatai* sp. nov., isolated from cryotubes used for collecting air from the upper atmosphere[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2009, 59(12): 2977-2986.
- [43] Lee S, Ka JO, Song HG. Growth promotion of *Xanthium italicum* by application of rhizobacterial isolates of *Bacillus aryabhatai* in microcosm soil[J]. *The Journal of Microbiology*, 2012, 50(1): 45-49.
- [44] Gao JL, Xue J, Yan H, Tong S, Sayyar Khan M, Wang LW, Mao XJ, Zhang XH, Sun JG. *Pantoea endophytica* sp. nov., novel endophytic bacteria isolated from maize planting in different geographic regions of northern China[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2019, 42(4): 488-494.
- [45] Walterson AM, Stavrinos J. *Pantoea*: insights into a highly versatile and diverse genus within the Enterobacteriaceae[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2015, 39(6): 968-984.
- [46] 薛娟娟, 梁超琼, 王婷, 孙孟娇, 唐光辉, 李培琴. 耐寒近芽孢杆菌 Rhs-L31 的杀线活性及其对松材线虫病的防效[J/OL]. *中国森林病虫*, 2025: 1-11. (2025-11-27). <https://doi.org/10.19688/j.cnki.issn1671-0886.20250066>. Xue JJ, Liang CQ, Wang T, Sun MJ, Tang GH, Li PQ. Nematicidal activity of *Peribacillus frigiditolerans* Rhs-L31 against *Bursaphelenchus xylophilus* and control effect against pine wilt disease[J/OL]. *Forest Pest and Disease*, 2025: 1-11. (2025-11-27). <https://doi.org/10.19688/j.cnki.issn1671-0886.20250066> (in Chinese).
- [47] 杜晓雪, 杨涛, 谢田朋, 丁琦, 杨林桦, 黄钰芳. 抗病促生细菌的筛选及叶面喷施复配菌剂对当归质量的影响[J]. *微生物学通报*, 2026, 53(2): 761-781. Du XX, Yang T, Xie TP, Ding Q, Yang LH, Huang YF. Screening of disease-resistant and plant growth-promoting bacteria and evaluation of the effects of foliar spraying with compound microbial agents on the quality of *Angelica sinensis*[J]. *Microbiology China*, 2026, 53(2): 761-781 (in Chinese).
- [48] Weid I, Alviano DS, Santos ALS, Soares RMA, Alviano CS, Seldin L. Antimicrobial activity of *Paenibacillus peoriae* strain NRRL BD-62 against a broad spectrum of phytopathogenic bacteria and fungi[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2003, 95(5): 1143-1151.
- [49] Wells JE, Russell JB. Why do many ruminal bacteria die and lyse so quickly?[J]. *Journal of Dairy Science*, 1996, 79(8): 1487-1495.
- [50] Charpentier E, Novak R, Tuomanen E. Regulation of growth inhibition at high temperature, autolysis, transformation and adherence in *Streptococcus pneumoniae* by ClpC[J]. *Molecular Microbiology*, 2000, 37(4): 717-726.
- [51] 李旭. 耐冷植物根际促生菌的筛选、低温适应机理及促生机理研究[D]. 重庆: 西南大学, 2023. Li X. Screening of psychrotrophic plant growth-promoting bacteria and studied on their mechanisms of cold-adaptation and growth-promoting[D]. Chongqing: Southwest University, 2023 (in Chinese).
- [52] Yildirim E, Ekinici M, Sahin U, Ors S, Turan M, Demir İ, Dursun A, Kotan R. Improved water productivity in summer squash under water deficit with PGPR and synthetic methyl amine applications[J]. *Rhizosphere*, 2021, 20: 100446.
- [53] Pan J, Xue X, Huang CH, Peng F, Liao J, Ma SX, You QG, Wang T. Salt tolerance strategies of *Nitraria tangutorum* Bobr. and *Elaeagnus angustifolia* Linn. determine the inoculation effects of microorganisms in saline soil conditions[J]. *Agronomy*, 2022, 12(4): 913.