2026, 66(10): 4937-4955
CSTR: 32112.14.j.AMS.20251014
DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20251014

微生物学报
Acta Microbiologica Sinica
http://journals.im.ac.cn/actamicrocn

Research Article 研究报告

新疆重度盐碱地漳州芽孢杆菌(*Bacillus zhangzhouensis*) A015 菌株的抗逆促生及相关功能基因挖掘

胡敏[1,2]，王鑫[1,2]，费志强[1,2]，赵泽东[1,2]，旷沛[1,2]，江旭[3]，周义清[3]，丁建莉[4]，朱杰[1,2*]

1 新疆农业大学 资源与环境学院，新疆 乌鲁木齐
2 新疆农业大学 资源与环境学院，新疆土壤与植物生态过程重点实验室，新疆 乌鲁木齐
3 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所，北方干旱半干旱耕地高效利用全国重点实验室，北京
4 北京市农林科学院，植物营养与资源环境研究所，北京

胡敏, 王鑫, 费志强, 赵泽东, 旷沛, 江旭, 周义清, 丁建莉, 朱杰. 新疆重度盐碱地漳州芽孢杆菌(*Bacillus zhangzhouensis*)A015 菌株的抗逆促生及相关功能基因挖掘[J]. 微生物学报, 2026, 66(10): 4937-4955.
HU Min, WANG Xin, FEI Zhiqiang, ZHAO Zedong, KUANG Pei, JIANG Xu, ZHOU Yiqing, DING Jianli, ZHU Jie. Stress tolerance, growth promotion and functional gene mining of *Bacillus zhangzhouensis* A015 from severe saline-alkali soil in Xinjiang[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(10): 4937-4955.

摘　要：【目的】从新疆重度盐碱地筛选耐盐碱能力强、植物促生性能好的有益菌株，为新疆盐碱地微生物菌肥、改良菌剂的研发提供优良的菌株资源。【方法】通过改良 LB 培养基筛选耐盐碱能力强的细菌，结合形态学观察、生理生化特性测定与 16S rRNA 基因序列分析完成菌株分类鉴定，并系统评价其植物促生相关功能特性。进一步通过 Illumina NovaSeq X Plus 二代测序平台对该菌株进行全基因组测序。【结果】从重度盐碱地中分离获得一株芽孢杆菌属(*Bacillus*)菌株，该菌株兼具较强的耐盐碱能力与较全面的促生功能，编号为 A015 (CCTCC M20242724)。该菌株最高可耐受 NaCl 浓度为 250 g/L，且能在 pH 2.0−12.0 的范围内生长。多功能促生试验结果表明，A015 具有产 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)脱氨酶特性，同时具有固氮、解钾、溶解有机磷及无机磷特性，其固氮酶浓度可达(185.36±4.16) ng/L；其溶解有机磷指数为 1.35±0.15，卵磷脂的转化量为(3.77±0.07) mg/L；溶解无机磷指数为 1.42±0.04，对磷酸钙的转化量高达(24.79±0.59) mg/L；解钾指数为 1.30±0.08，对钾长石粉的转化量达到(5.16±0.18) mg/L。小麦种子萌发与促生长试验表明，在 0−20 g/L NaCl 水琼脂培养基中接种菌株 A015，较 CK 处理，小麦种子胚芽和胚根生长均有明显的促进作用。尤其是在 5 g/L 氯化钠胁迫下，胚芽长和胚

资助项目：新疆维吾尔自治区重大科技专项(2024A03011-3)；新疆土壤与植物生态过程重点实验室项目(25XJTRZW12)
This work was supported by the Major Science and Technology Project of Xinjiang Uygur Autonomous Region (2024A03011-3) and the Xinjiang Key Laboratory of Soil and Plant Ecological Processes Project (25XJTRZW12).
*Corresponding author. E-mail: zhujie190520@163.com
Received: 2025-12-31; Accepted: 2026-05-25; Published online: 2026-06-17

根长均表现出明显的促生长效果，增幅分别达 43.86% 和 20.14%，且在 15−20 g/L 高盐下仍能有效促进根系生长。菌株 A015 全基因组序列已上传至 NCBI 数据库，登录号为 JBSPZB000000000，该基因组中与耐盐碱相关的基因共 25 个，主要涉及 *mrp*、*mle* 和 *nha* 基因簇；与促生相关的基因共 65 个，主要涉及 *nif*、*gdh* 及 *kef* 基因簇。【结论】本研究从新疆重度盐碱地获得一株耐盐碱能力强且促生功能优良的芽孢杆菌 A015。结合基因组分析挖掘了其与耐盐碱、促生相关功能的关键基因，可为新疆盐碱地微生物菌肥的开发利用及菌株抗逆机制的研究提供重要的实践与理论支撑。

关键词：重度盐碱地；芽孢杆菌；耐盐碱；植物促生性能；功能基因

Stress tolerance, growth promotion and functional gene mining of *Bacillus zhangzhouensis* A015 from severe saline-alkali soil in Xinjiang

HU Min[1,2], WANG Xin[1,2], FEI Zhiqiang[1,2], ZHAO Zedong[1,2], KUANG Pei[1,2], JIANG Xu[3], ZHOU Yiqing[3], DING Jianli[4], ZHU Jie[1,2*]

1 College of Resources and Environment, Xinjiang Agricultural University, Urumqi, Xinjiang, China
2 Xinjiang Key Laboratory of Soil and Plant Ecological Processes, College of Resources and Environment, Xinjiang Agricultural University, Urumqi, Xinjiang, China
3 State Key Laboratory of Efficient Utilization of Arable Land in China, Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, China
4 Institute of Plant Nutrition, Resources and Environment, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing, China

Abstract: [Objective] To obtain the strains with strong saline-alkali tolerance and plant growth-promoting traits from the severe saline-alkali soil in Xinjiang, thereby providing excellent strain resources for the development of microbial fertilizers and soil improvement agents. **[Methods]** Bacteria with strong saline-alkali tolerance were screened using modified LB medium. Subsequently, the strain was taxonomically identified based on morphology, physiological-biochemical tests and 16S rRNA sequencing, and its plant growth-promoting properties were characterized systematically. In addition, the strain was whole-genome sequenced *via* the Illumina NovaSeq X Plus platform. **[Results]** A strain with strong saline-alkali tolerance and multiple plant growth-promoting functions was isolated and designated as *Bacillus zhangzhouensis* A015 (CCTCC M20242724). It could tolerate 250 g/L NaCl and grow within a range of pH 2.0−12.0. Results of multifunctional growth-promoting tests revealed that strain A015 could produce ACC deaminase, and exhibited nitrogen fixation, potassium solubilization, organic phosphorus and inorganic phosphorus solubilization abilities. The nitrogenase activity of strain A015 was (185.36±4.16) ng/L. Its organic phosphorus solubilization index was 1.35±0.15, with lecithin

✉ actamicro@im.ac.cn, ☏ 010-64807516

conversion amount of (3.77±0.07) mg/L. The inorganic phosphorus solubilization index was 1.42±0.04, and the transformation amount of calcium phosphate reached up to (24.79±0.59) mg/L. Besides, the potassium solubilization index was 1.30±0.08, and the transformation capacity of feldspar powder was (5.16±0.18) mg/L. Wheat seed germination and growth promotion assays demonstrated that, compared with the control group (CK), inoculation with strain A015 significantly promoted the growth of wheat plumules and radicles on water agar media with 0−20 g/L NaCl. Specifically, under 5 g/L NaCl stress, remarkable growth promotion effects on plumule and radicle length were observed, with the growth increments of 43.86% and 20.14%, respectively. Notably, this strain could still effectively facilitate root growth under high salt stress of 15−20 g/L NaCl. The whole-genome sequence of A015 was deposited in NCBI, with the accession number JBSPZB000000000. Genome analysis revealed 25 saline-alkali tolerance-related genes, which were mainly involving *mrp*, *mle*, and *nha* gene clusters; meanwhile, 65 plant growth-promoting genes were identified, including *nif*, *gdh*, and *kef* gene clusters. **[Conclusion]** A strain of *Bacillus* A015 with strong salt-alkali tolerance and excellent plant growth-promoting ability was obtained from severe saline-alkali soil in Xinjiang. Genomic analysis further revealed genes linked to its salt-alkali tolerance and plant growth promotion capabilities. The findings provide theoretical basis and practical support for the development of saline-alkali soil microbial fertilizers in Xinjiang and the exploration of the strain's stress tolerance mechanisms.

Keywords: severe saline-alkali soil; *Bacillus*; saline-alkali tolerance; plant growth-promoting trait; functional genes

土壤盐碱化日趋加剧，现已成为全球农业可持续发展和威胁生态环境稳定的主要障碍因子。据统计，我国盐碱化土地总面积约为 3.6×10^7 hm^2[1]，其中新疆盐碱地面积占全国盐碱地总面积的 36.80%，是我国盐碱化土地分布面积最广的区域[2]。作为我国西北干旱区优质棉、粮油及特色林果主产区，新疆受特殊地质气候、不合理灌溉耕作影响，土壤次生盐碱化问题持续加剧，已成为制约当地农业可持续发展与生态安全的主要障碍[3]。近年来，新疆盐碱地先后开展了以水利工程改良为主，农艺改良、化学改良、生物改良为辅的综合技术实践，但高频微量滴灌易导致耕层盐分累积，诱发次生盐碱化；化学改良虽适用于片状和点状碱斑、盐壳治理，却存在推广应用面积小，需配套深耕深翻和冲灌的局限[3-4]。相比之下，兼具低污染、高生态效益与长效性的生物改良技术可通过提升土壤微生物活性维持土壤生态系统稳定[5]，现已成为盐碱地治理领域的研究热点。生物改良技术核心为种植喜盐植物、接种耐盐碱促生微生物，以此实现盐碱地改良与植物促生[6]。耐盐碱促生微生物可通过联合固氮、溶磷、解钾活化土壤养分、分泌活性物质、强化菌根功能以促进作物增产，同时维持根系离子稳态、增强植株抗盐性，并改良土壤理化性质，实现盐碱地修复[7]。

芽孢杆菌是一类具有重要应用价值的植物促生细菌，其对植物生长与病害防治有极其重要的作用[8]。研究表明，高浓度盐胁迫下植物可招募土壤中特定有益细菌至根际以提升自身耐盐能力，接种耐盐碱促生微生物则能显著提高水稻、玉米、小麦、大豆、菜豆等作物在盐碱环境中的产量，并有效缓解盐胁迫损伤[9-10]。夏玉侨等[11]从苏打盐碱地根际土壤分离出的 3 株耐盐碱促生细菌，可通过解磷、固氮、产铁载体等促生特性显著提高大豆根尖数、根长、根

表面积、根体积。王觉萱等[12]从盐碱地花生植株根际筛选出副地衣芽孢杆菌(*Bacillus paralicheniformis*) HS6，其与有机肥配制成微生物肥料能显著促进花生提质增产，在低盐胁迫下还能显著促进花生根际富集耐盐微生物类群；李思铭等[13]从东营市盐碱地田菁根际土壤分离出的苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*) M4可有效缓解NaCl胁迫对田菁幼苗生长的抑制效应，显著提升田菁幼苗的耐盐能力。研究发现，相较于接种其他菌属植物促生根际菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)，接种芽孢杆菌属PGPR对棉花叶片叶绿素(叶绿素a、类胡萝卜素)含量、抗氧化酶[过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)]活性及作物产量与品质的提升效应更为显著，其中以产量增幅最为突出，较对照组平均提升44.90%[14]。因此，挖掘盐碱生境下芽孢杆菌属中耐盐碱能力强且兼具多种促生功能的菌株，对改良盐碱地、促进植物生长及提升作物产量等具有重要意义。

本研究从新疆重度盐碱地生境分离获得耐盐碱菌株，对其进行生理生化、耐盐碱与促生功能等特性的研究，并通过全面基因组分析进行相关功能基因的挖掘与探索。本研究以期为新疆重度盐碱地优质菌种资源发掘、盐碱地改良专用微生物菌肥的研发提供支撑，也为利用微生物提升作物抗逆与促生能力、保障区域粮食安全、开展盐碱地综合治理提供理论依据与技术参考。

1 材料与方法

1.1 样品

供试土壤采自新疆阿克苏地区温宿县重度盐碱地(41°16′N, 80°14′E)。在盐碱斑最多的区域，采用五点取样法，采集0–20 cm深度的表层土壤，充分混匀后，冷藏运回实验室用以微生物的分离与筛选。供试土壤pH值为8.04，总盐含量17.79 g/kg。

1.2 培养基、主要试剂和仪器

盐碱耐受性测定参考文献[15]，改良LB培养基是在LB培养基中加入0.0、50.0、100.0、150.0、200.0、250.0、300.0 g/L NaCl，pH 7.00–7.20；使用1.0 mmol/L HCl和2.0 mmol/L NaOH调节pH到2.00、4.00、6.00、8.00、10.00、12.00、14.00。

阿须贝(Ashby)培养基、蒙金娜有机磷培养基、无机磷培养基、解钾培养基均参考文献[16]配制。

ADF液体培养基(含ACC)、DF液体培养基(不含氮源)，武汉普因特生物工程有限公司；比克曼革兰氏染色液试剂盒，湖南比克曼控股有限责任公司；固氮酶(nitrogenase, NITS)酶联免疫试剂盒，上海科兴商贸有限公司；细菌基因组DNA抽提试剂盒，生工生物工程(上海)股份有限公司。

全波长酶标仪，Tecan Austria GmbH公司；Qubit荧光定量仪，Life Technologies公司。

1.3 菌株的分离、纯化及保藏

采用无菌操作称取10.0 g土壤置于150 mL锥形瓶中，混匀后静置数分钟，以无菌水梯度稀释上清液至10^{-4}，取适量稀释后菌悬液涂布到LB固体培养基上，28 ℃恒温培养箱中倒置培养3–7 d。筛选单菌落并通过划线法反复纯化，纯化菌株分别进行4 ℃斜面保藏与–20 ℃甘油保藏。

1.4 菌株形态学鉴定、生理生化分析

依据《伯杰细菌鉴定手册》[17]对纯化后菌株的单菌落进行形态学特征观察(包括颜色、菌落的形状、透明度等)。参考《常见细菌系统鉴定手册》[18]进行生理生化测定(盐碱耐受能力、生长曲线、接触酶活性等)。菌株革兰氏染色按照比克曼革兰氏染色液试剂盒说明书操作。

1.5 菌株16S rRNA基因鉴定

将纯化后的A015菌株接种于LB液体培养

基中，30 ℃、180 r/min 培养至对数生长期(OD_{600}=0.5)，4 ℃、6 000 r/min 离心 3 min 收集菌体，参考 Zhu 等[19]方法对 A015 菌株 16S rRNA 基因进行 PCR 扩增，细菌 16S rRNA 基因通用引物为 27F (5′-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3′)和 1492R (5′-GGTTACCTTGTTACGACTT-3′)。PCR 反应体系(25.0 μL)：Green *Taq* Master Mix 12.5 μL，上、下游引物(10 μmol/L)各 0.5 μL，模板 DNA 2.0 μL，ddH_2O 9.5 μL。PCR 反应条件：95 ℃ 5.0 min；94 ℃ 1.0 min，55 ℃ 1.0 min，72 ℃ 1.5 min，共 35 个循环；72 ℃ 10.0 min。经 1.0% 的琼脂糖凝胶电泳检测后将扩增获得的 PCR 产物送至生工生物工程(上海)股份有限公司进行测序。将测序获得的基因序列提交至 EzBioCloud 数据库(https://www.ezbiocloud.net/)进行比对分析。

1.6 菌株耐盐碱能力测定

将纯化的菌株按 5% 的接种量接种于 pH 7.00、NaCl 浓度分别为 0.0、50.0、100.0、150.0、200.0、250.0、300.0 g/L 的改良 LB 液体培养基，30 ℃、180 r/min 培养 3 d 后测定 OD_{600} 值。以不接菌的改良 LB 液体培养基作为空白对照，每个处理 3 个重复，确定菌株对 NaCl 的耐受范围[20]。

在耐盐试验结果的基础上，进一步对菌株耐碱能力进行测定。配制 NaCl 浓度 50.0 g/L，pH 分别为 2.00、4.00、6.00、8.00、10.00、12.00、14.00 的 LB 液体培养基，将菌株以 5% 的接种量接入上述 LB 液体培养基。样品经 30 ℃、180 r/min 培养 3 d 后，测定其 OD_{600} 值。每个处理重复 3 次，确定菌株对酸碱的耐受范围[21]。

1.7 菌株的促生功能测定

1.7.1 菌株固氮能力测定

采用 Ashby 无氮培养基对菌株 A015 进行固氮能力初筛，将菌株接种至该培养基后置于 28 ℃恒温培养 5−7 d，依据菌株是否能在无氮培养基上正常生长来判定其固氮能力[22]，而后使用固氮酶(nitrogenase, NITS)酶联免疫检测试剂盒及全波长酶标仪定量检测菌株 A015 的固氮酶活性。

1.7.2 菌株产 ACC 脱氨酶能力测定

将 A015 菌悬液分别接种于 ADF 培养基与 DF 培养基，将接种后的培养基置于 28 ℃恒温培养箱中培养 5−7 d，培养期间每日观察菌落生长情况，若 ADF 培养基上的菌落长势持续稳定优于 DF 培养基上的菌落，则可判定该菌株具备利用 ACC 作为唯一氮源进行生长的能力[23]。

1.7.3 菌株溶磷能力测定

分别在蒙金娜有机磷与无机磷平板上点接 A015 菌悬液，经 28 ℃恒温培养箱倒置培养 5−7 d 后，测定溶磷圈直径(D)和菌落直径(d)。根据 D/d 比值计算解磷指数，评价菌株溶磷能力。同时开展菌株溶磷能力定量检测，将细胞悬浮液调整至 OD_{600}=0.5，以 5% 的接种量转接至 50 mL 液体蒙金娜有机磷培养基和无机磷培养基，30 ℃、180 r/min 培养 3 d，25 ℃、10 000 r/min 离心 15 min，取上清液，采用钼蓝比色法测定上清液中有效磷含量[24]。

1.7.4 菌株解钾能力测定

在解钾平板上点接 A015 菌悬液，经 28 ℃恒温培养箱倒置培养 5−7 d 后，测量菌株溶钾圈直径(D)和菌落直径(d)。根据 D/d 比值判定菌株解钾能力，比值越高则菌株解钾能力越强。解钾能力的定量实验参考吴红艳等[25]的方法，采用火焰分光光度计测定上清液中的钾含量。

1.8 小麦种子萌发与促生长试验

配制 pH 8.00、NaCl 浓度分别为 0、5、10、15、20 g/L 的 0.70% 水琼脂培养基。选取大小均一、饱满无破损的小麦种子，用 75% 乙醇浸泡 1 min，5% 次氯酸钠浸泡 2 min，用无菌水冲洗 5−10 次。消毒后将挑选的小麦种子均匀地置于水琼脂培养基表面，每皿放置 10 粒种子，设置接种 A015 对数生长期菌悬液(OD_{600}=0.5)为处

理组，以等量无菌水处理为对照组，每组 3 个重复，置于 28 ℃恒温培养箱暗培养 5 d，观察并记录种子的胚芽长和胚根长。同步采集巴楚县中度盐碱地原位土壤(39°44′N, 78°21′E)开展小麦盆栽试验，分别设置接菌与不接菌 2 个处理。

1.9 菌株全基因组测序分析

菌株 A015 的基因组 DNA 通过细菌基因组 DNA 提取试剂盒进行提取，采用 1% 琼脂糖凝胶检验 DNA 完整性，结合 Qubit 荧光定量仪测定样品浓度与纯度。各指标达标后，委托生工生物工程(上海)股份有限公司开展全基因组测序，测序平台选用 Illumina NovaSeq X Plus。下机原始数据借助 Fastp 软件完成质控分析、数据统计与序列修剪，再通过 SPAdes 软件完成基因组序列组装，后用 GapFiller 软件对拼接得到的 contig 进行补 GAP 操作，最后使用 Pilon 软件修正拼接过程中的剪辑错误以及插入缺失。完成基因预测与注释后，通过序列比对将基因蛋白序列与蛋白质直系同源簇数据库(clusters of orthologous groups of proteins, COG)、京都基因和基因组数据库(Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG)、基因本体数据库(gene ontology, GO)等公共数据库进行比对，获得对应的功能注释信息。菌株 A015 的 GO 功能注释信息基于 Swissprot、TrEMBL 的注释结果整合得到。通过 KAAS 平台对菌株 A015 的基因 KEGG 注释信息进行深度分析，进一步筛选出耐盐碱、固氮、溶磷及解钾等相关的促生功能基因。

1.10 数据处理及分析

采用 Microsoft Excel 2024 和 IBM SPSS Statistics 26.0 软件对数据进行统计及方差分析。通过 Shapiro-Wilk 检验进行数据正态性检验，若所有数据的正态性检验 $P>0.05$，表明数据符合正态分布；先使用 Levene’s test 方差齐性检验判定数据方差齐性后，再通过独立样本 t 检验进行组间差异分析，$P<0.05$ 代表差异具有统计学意义。

2 结果与分析

2.1 菌株分离、鉴定及生理生化特征

2.1.1 菌株形态学及生理生化特征

本研究从新疆重度盐碱地筛选得到 1 株耐盐碱促生细菌，命名为 A015。菌株 A015 目前保藏于中国典型培养物保藏中心(保藏编号：CCTCC M20242724)，A015 在改良 LB 固体培养基中的菌落颜色呈淡黄色，不透明，菌落边缘近圆形，扁平，表面粗糙褶皱(图 1A)。接触酶反应结果为阳性。革兰氏染色结果呈紫色，为革兰氏阳性菌株(图 1B)，菌体细胞形状为杆状，大小为(0.7−0.8) μm×(2.0−3.0) μm (图 1C)。菌株 A015 的生长曲线如图 2 所示，在 0−48 h 培养阶段，A015 处于对数生长期，48−120 h 细胞主要处于稳定期。菌株 A015 的耐盐碱能力测定结果表明，其耐 NaCl 浓度范围为 0−250 g/L (图 3A)，最适生长盐浓度为 50 g/L NaCl。该菌株的 pH 耐受范围为 2.0−12.0 (图 3B)，最适生长 pH 为 8.0。

2.1.2 菌株的 16S rRNA 基因序列分析及系统发育树构建

凝胶电泳图(图 4A)表明菌株 A015 的 16S rRNA 基因序列长度为 1 440 bp，序列上传至 NCBI 数据库(登录号为 PQ289212)，经 EzBioCloud 数据库(https://www.ezbiocloud.net/)同源性对比分析发现菌株 A015 隶属于芽孢杆菌属，与漳州芽孢杆菌(*Bacillus zhangzhouensis*) DW5-4^T 的序列相似度为 99.17%。基于 MEGA 11.0 构建的系统发育树进一步表明，菌株 A015 与 *Bacillus zhangzhouensis* DW5-4^T 亲缘关系最近，处于同一分支(图 4B)。

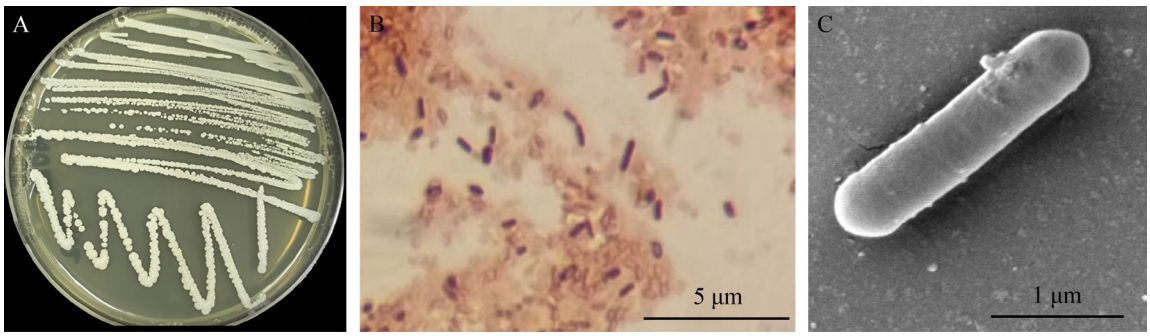


图1 菌株A015的形态特征

Figure 1 Morphological characteristics of strain A015. A: Colony characteristics; B: The Gram staining result; C: Scanning electron microscope.

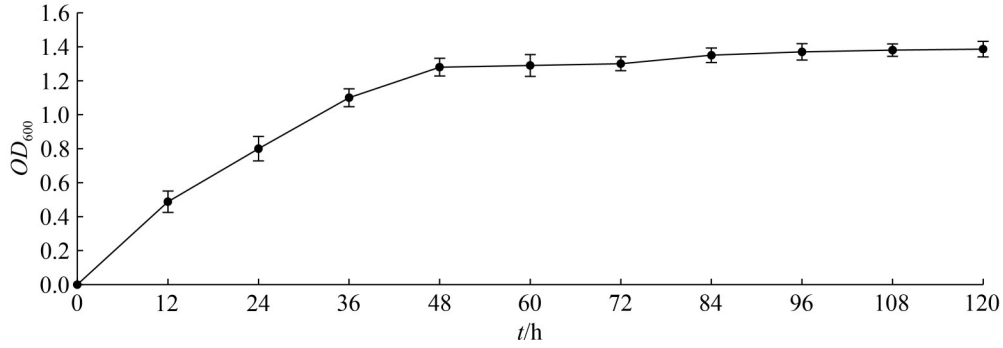


图2 菌株A015生长曲线特征

Figure 2 Growth curve characteristics of A015.

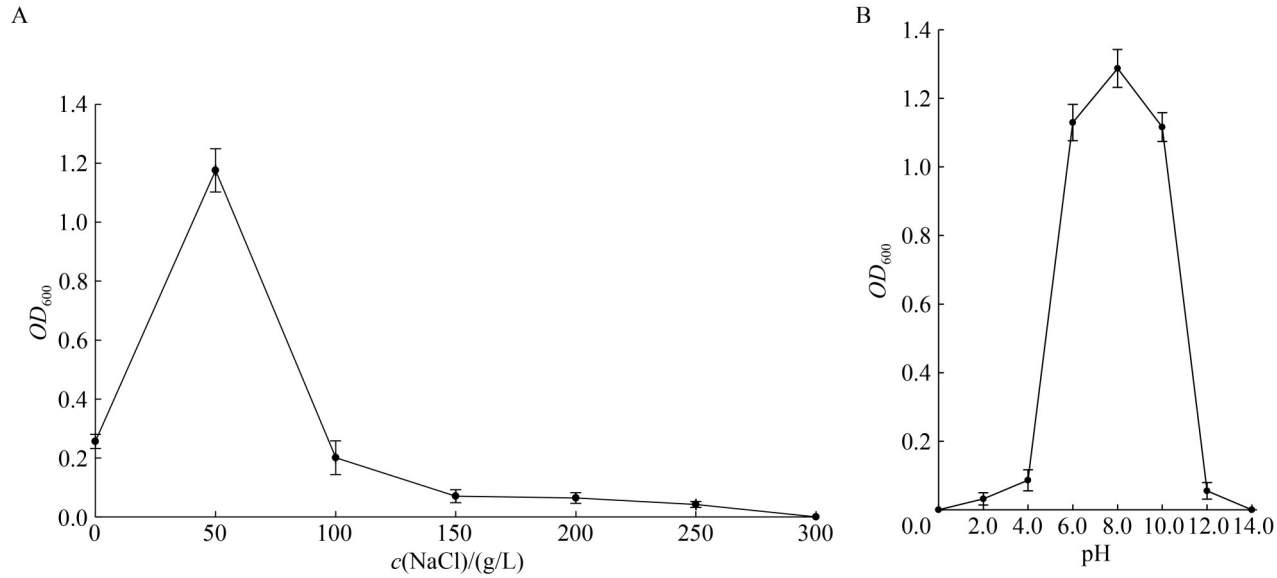


图3 菌株A015的盐浓度与pH耐受范围

Figure 3 NaCl and pH tolerance analysis of strain A015. A: NaCl concentration tolerance; B: pH tolerance.

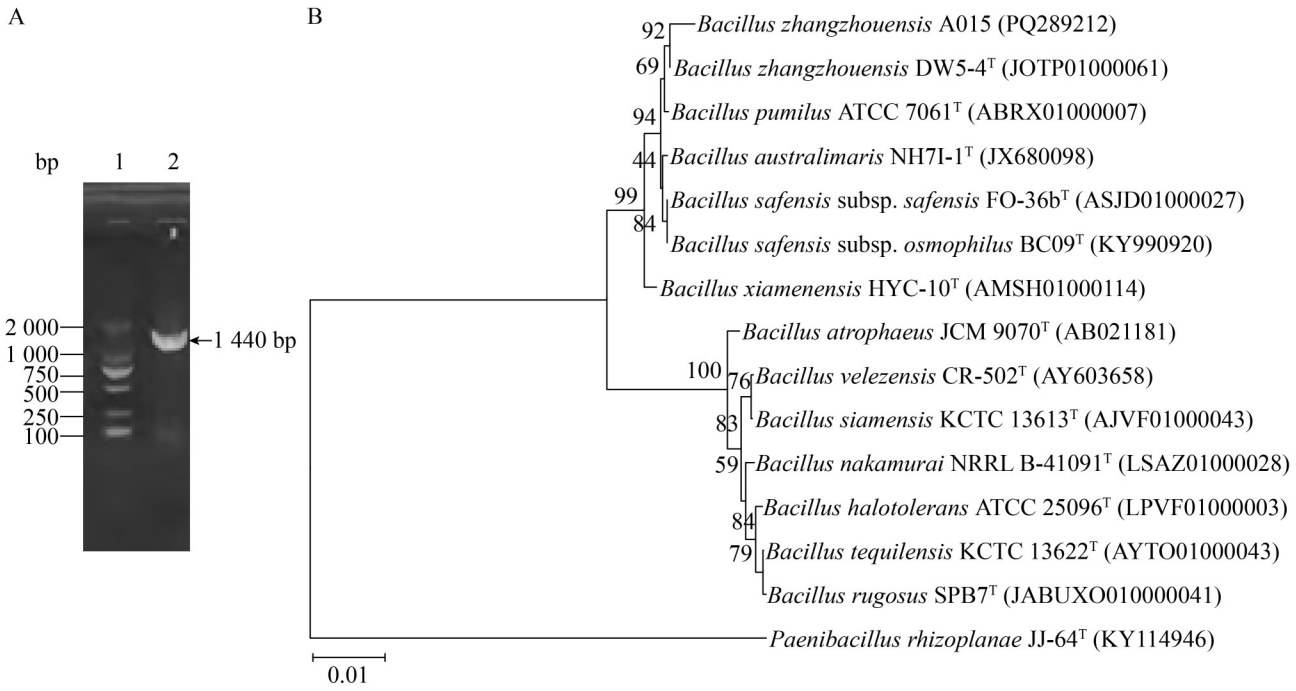


图4　菌株A015凝胶电泳图和系统发育树

Figure 4　Gel electrophoresis image and phylogenetic tree of strain A015. A: Gel electrophoresis image of the PCR amplification fragment of the 16S rRNA gene of strain A015; B: 16S rRNA gene-based phylogenetic tree of strain A015. Nodes show bootstrap values (%) from 1 000 replicates; GenBank accession numbers in parentheses; The scale bar represents 0.01 substitutions per site.

2.2　菌株促生功能分析

2.2.1　多功能促生能力的测定

通过不同功能培养基对菌株 A015 进行促生能力定性分析，发现菌株 A015 在 Ashby 无氮培养基、ADF 培养基、蒙金娜有机磷培养基、无机磷培养基、解钾培养基上均能正常生长(图 5)。定性试验表明菌株 A015 具有固氮能力(图 5A)，且进一步的定量试验结果表明其固氮酶浓度可达(185.36±4.16) ng/L。菌株 A015 在 ADF 培养基上生长情况优于 DF 培养基(图 5B)，说明该菌株能够利用 ACC 作为唯一氮源进行生长。有机磷定性实验结果如图 5C 所示，菌株 A015 的解有机磷指数为 D/d=1.35±0.15。无机磷定性测定结果如图 5D 所示，菌株 A015 解无机磷指数为 D/d=1.42±0.04；而该菌株对卵磷脂的转换量能达 (3.77±0.07) mg/L，对磷酸钙的转换量达 (24.79±0.59) mg/L。解钾定性测试结果如图 5E 所示，菌株 A015 的解钾指数为 D/d=1.30±0.08，对钾长石粉的转换量为(5.16±0.18) mg/L。

2.2.2　小麦种子的萌发与促生长的效果

在 0−20 g/L NaCl 水琼脂培养基中接种菌株 A015，较 CK 处理，小麦种子胚芽和胚根生长均有显著提高(图 6A−6C)。尤其是在 5.0 g/L 氯化钠胁迫下，胚芽长和胚根长均表现出明显的促生长现象，分别显著增加 43.86%、20.14%。即使在 15−20 g/L 的高盐条件下，小麦种子接种菌株 A015 仍较 CK 处理呈现出明显的促进根系生长的现象。此外，盐碱地原位土盆栽试验也表明接种菌株 A015 能显著提升幼苗的生长(图 6D、6E)。

2.3　菌株 A015 基因组序列分析

2.3.1　基因组组装与预测分析

利用 Illumina NovaSeq X Plus 二代测序平台

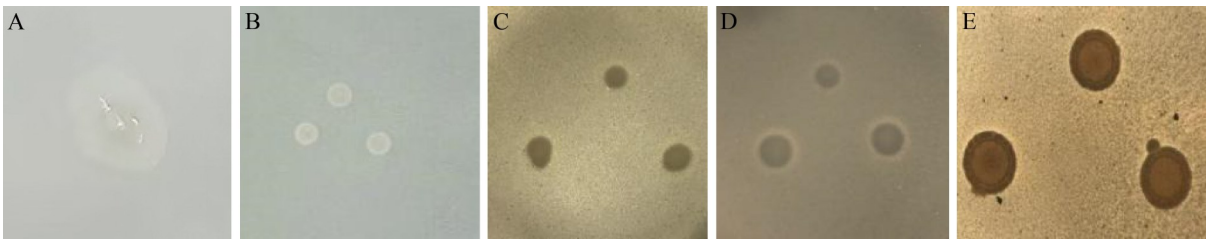


图5 菌株A015促生能力测定

Figure 5 The plant growth-promoting ability of strain A015. A: Nitrogen fixation ability; B: Plate assay for ACC deaminase activity; C: Organic phosphate solubilizing ability; D: Inorganic phosphate solubilizing ability; E: Potassium solubilizing ability.

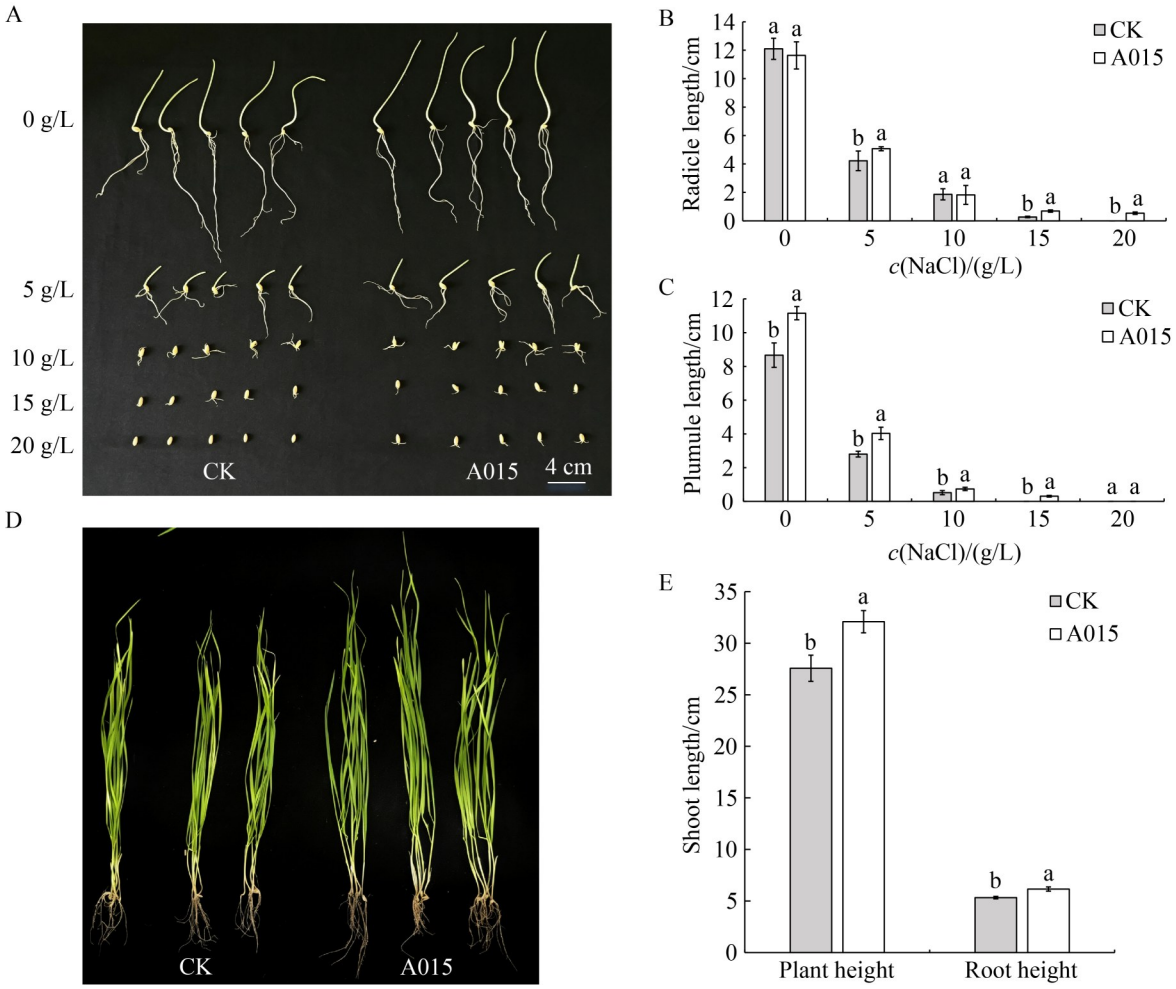


图6 菌株A015接种对盐胁迫下小麦种子萌发与幼苗促生长的影响

Figure 6 Effects of A015 inoculation on wheat seed germination and seedling growth under salt stress. A: Seed germination assay; B: Effects of A015 inoculation on radicle length of wheat seeds; C: Effects of A015 inoculation on plumule length of wheat seeds; D: Wheat seedling growth assay; E: Effects of A015 inoculation on wheat seedling growth. Lowercase letters denote significant differences (P<0.05).

完成全基因组测序，数据如表 1 所示。A015 基因组测序总数据量为 1 462 529 400 bp，过滤后获得 9 745 598 个高质量 reads，G+C 含量为 42.0%，总基因序列长度为 3 112 073 bp，共有 3 747 个蛋白编码基因，包括 3 669 个编码序列 (coding sequence, CDS)，6 个 rRNA、71 个 tRNA 和 1 个 ncRNA。基因组功能分析显示，A015 全基因组序列在 COG 数据库共注释到 2 484 个基因，在 KEGG 数据库共注释到 1 138 个基因，在 GO 数据库共注释到 911 个基因。

2.3.2 基因数据库注释分析

COG 数据库注释结果如图 7 所示，共注释

表1 菌株A015基因组基本特征

Table 1 Basic genomic characteristics of strain A015

Category	Quantity
Total number of base/bp	1 462 529 400
Number of high-quality reads	9 745 598
G+C content/%	42.0
Total gene sequence length/bp	3 112 073
Number of protein-coding genes	3 747
CDS	3 669
rRNA	6
tRNA	71
ncRNA	1
COG	2 484
KEGG	1 138
GO	911

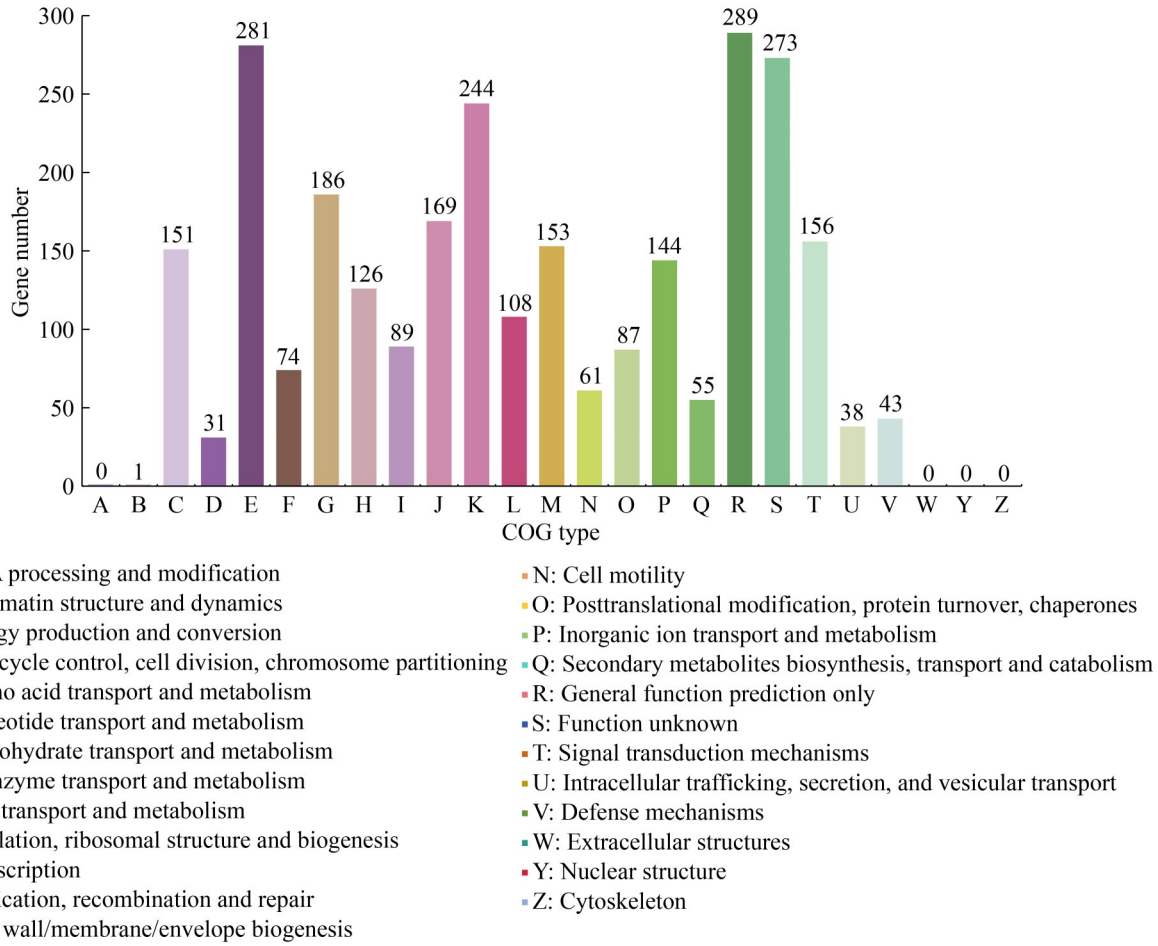


图7 菌株A015基因组COG数据库注释分类

Figure 7 COG annotation of strain A015 genome.

到 2 484 个基因，富集在 21 个分类中，其中有 273 个功能未知的基因。其中注释到基因数量较多的通路有以下 4 条：氨基酸转运及代谢(amino acid transport and metabolism)通路的功能基因数量最多，占总数的 11.31%；转录(transcription)通路功能基因占 9.82%；碳水化合物运输和代谢(carbohydrate transport and metabolism)通路功能基因占 7.49%；翻译及核糖体结构与生物合成(translation, ribosomal structure and biogenesis)通路功能基因占 6.80%。

KEGG 数据库注释结果如图 8 所示，共注释到 1 138 个基因，富集在 30 个分类中。其中注释到基因数量较多的代谢通路有以下 4 条：碳水化合物代谢(carbohydrate metabolism)通路的功能基因数量最多，占总数的 18.89%；氨基酸代谢(amino acid metabolism)通路功能基因占 17.31%；膜运输(membrane transport)通路功能基因占 14.94%；辅助因子及维生素代谢(metabolism of cofactors and vitamins)通路功能基因占 12.65%。

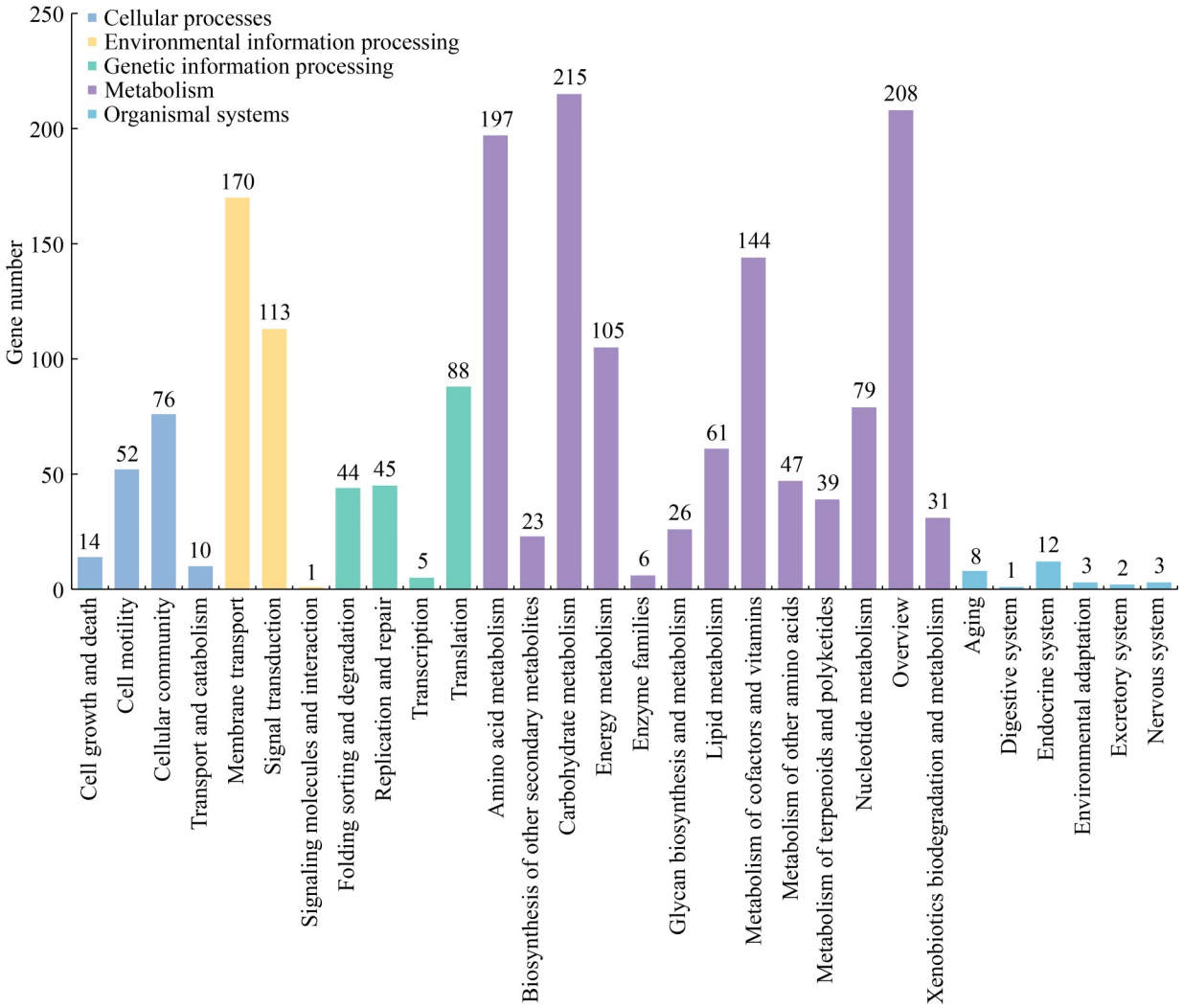


图8　菌株A015基因组KEGG数据库注释分类

Figure 8　KEGG annotation of strain A015 genome.

GO 数据库注释结果如图 9 所示，共注释到 911 个基因，富集在 33 个分类中。其中注释到基因数量较多的代谢通路有以下 4 条：细胞过程(cellular process)基因数量最多，占总数的 65.64%；代谢过程(metabolic process)基因占 57.30%；催化活性(catalytic activity)基因占 49.29%；分子结合能力(binding)基因占 20.31%。

2.3.3 耐盐碱相关功能基因分析

基因组注释发现 A015 有 25 个与耐盐碱相关的基因(表 2)，离子转运相关基因有 10 个，主要维持细胞内外的渗透压、离子和 pH 平衡，防止细胞脱水，避免过量 Na^+引发碱中毒，其中与 Mrp 复合体亚基相关基因有 7 个，包括 *mrpA*、*mrpB*、*mrpC*、*mrpD*、*mrpE*、*mrpF*、*mrpG*；与膜运输相关基因有 3 个，包括 *mleN*、*nhaK*、*nhaX*。与相容性溶质合成相关基因有 15 个，通过合成脯氨酸和甘氨酸甜菜碱核心相容性溶质可有效保护菌株大分子结

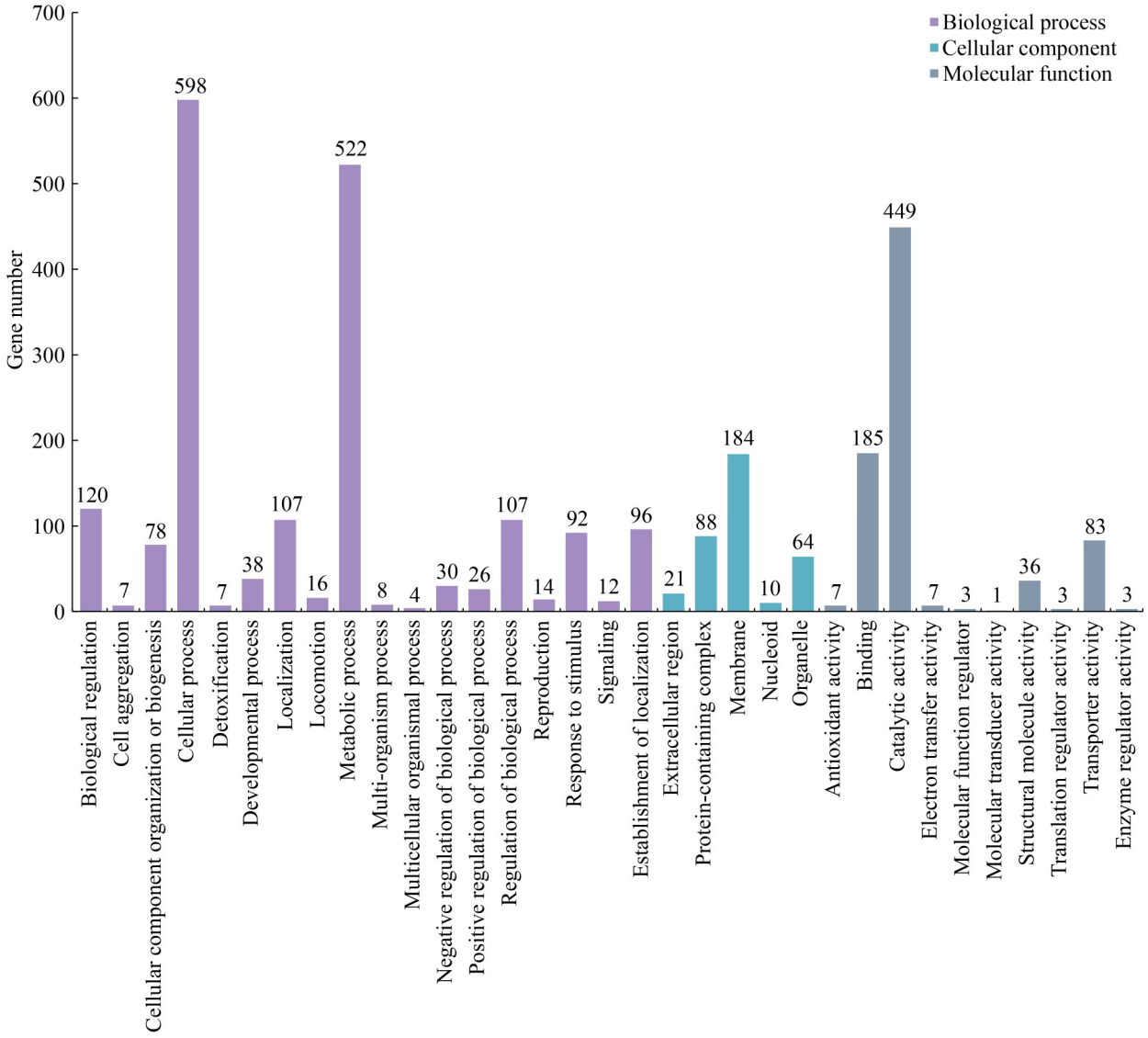


图9 菌株A015基因组GO数据库注释分类

Figure 9 GO annotation of strain A015 genome.

表2 菌株A015盐碱胁迫响应相关基因注释

Table 2 Gene annotation of salt-alkaline tolerance for strain A015

Gene cluster	Gene name	Gene number	Product name
pro	*proA*	2	Gamma-glutamyl phosphate reductase
	proB	2	Glutamate 5-kinase 1
	proC	4	Pyrroline-5-carboxylate reductase
	proS	2	Proline-tRNA ligase
bet	*betB*	1	NAD/NADP-dependent betaine aldehyde dehydrogenase
mrp	*mrpA*	1	Na^+/H^+ antiporter subunit A
	mrpB	1	Na^+/H^+ antiporter subunit B
	mrpC	1	Na^+/H^+ antiporter subunit C
	mrpD	1	Na^+/H^+ antiporter subunit D
	mrpE	1	Na^+/H^+ antiporter subunit E
	mrpF	1	Na^+/H^+ antiporter subunit F
	mrpG	1	Na^+/H^+ antiporter subunit G
nha	*nhaK*	1	Sodium, potassium, lithium and rubidium/H^+ antiporter
	nhaX	1	Stress response protein NhaX
mle	*mleN*	1	Malate-2 Na^+/H^+-lactate antiporter
gbs	*gbsA*	1	Betaine aldehyde dehydrogenase
	gbsB	1	Alcohol dehydrogenase
tre	*treA*	1	Trehalose-6-phosphate hydrolase
	treR	1	HTH-type transcriptional regulator TreR

构稳定，其中与脯氨酸相关基因有 10 个，主要包括 *proA*、*proB*、*proC*、*proS* 等；与甘氨酸甜菜碱相关基因有 3 个，包括 *betB*、*gbsA*、*gbsB*；与海藻糖相关的基因有 2 个，主要包括 *treA*、*treR*。

2.3.4 促生功能及其他抗逆相关基因分析

从菌株 A015 的基因组注释信息中共获取到 65 条与菌株促生有关的基因信息，具体如表 3 所示。与固氮相关基因 32 个(*nif*、*glu*、*glt*、*gln*、*nas*、*nor*)，其中 *nifS* 是参与固氮的核心编码基因，其他基因主要参与谷氨酸-谷氨酰胺代谢与转运、谷氨酸跨膜转运、硝酸盐与亚硝酸盐的还原与转运等；与溶磷相关基因 18 个(*gdh*、*pst*、*pho*、*ppa*、*gnt*)，主要参与谷氨酸脱氢酶及其辅因子合成、磷酸盐代谢与转运和焦磷酸酶分解等。与解钾相关基因 6 个(*kef*、*ktr*)，主要参与钾外排和钾吸收；与产 ACC 脱氨酶相关的基因有 1 个。此外，还注释到 6 个铁相关的基因(*fhu*、*fts*)与 2 个降解纤维素相关的基因(*celY*、e*glA*)，推测其可能具有合成铁载体、降解纤维素的潜在促生特性。基因组注释分析还发现，该菌株含有与应对低温胁迫相关的 *cspB*、*cspC*、*cspD* 基因；与应对高温胁迫相关的 *htpX* 基因；与多胺合成与代谢相关的 *speA*、*speB*、*speE*、*speG*、*speH* 基因，说明其可能具有潜在的广谱抗逆功能。

表3　菌株A015促生及抗逆相关基因注释

Table 3　Gene annotation of growth-promoting and stress resistance for strain A015

Function	Gene cluster	Gene name	Gene number	Product name
Nitrogen generation	*nif*	*nifS*	1	Putative cysteine desulfurase NifS nif
	glu	*gluP*	1	Rhomboid protease GluP
	glt	*gltA*	1	Glutamate synthase (NADPH) large chain
		gltB	1	Glutamate synthase (NADPH) large chain
		gltC	3	HTH-type transcriptional regulator GltC
		gltP	2	Proton/glutamate-aspartate symporter
		gltT	2	Proton/sodium-glutamate symport protein
		gltX	1	Glutamate-tRNA ligase
	gln	*glnA*	1	Glutamine synthetase
		glnH	2	Glutamine-binding periplasmic protein ABC transporter glutamine-binding protein GlnH
		glnK	2	Sensor histidine kinase GlnK
		glnM	1	Putative glutamine ABC transporter permease protein GlnM
		glnP	1	Putative glutamine ABC transporter permease protein GlnP
		glnQ	4	Glutamine transport ATP-binding protein GlnQ
		glnR	1	HTH-type transcriptional regulator GlnR
	nas	*nasA*	1	Nitrate transporter
		nasB	1	Assimilatory nitrate reductase electron transfer subunit
		nasC	1	Assimilatory nitrate reductase catalytic subunit
		nasD	1	Nitrite reductase [NAD (P) H]
		nasE	1	Assimilatory nitrite reductase [NAD(P)H] small subunit
	nor	*norR*	2	Anaerobic nitric oxide reductase transcription regulator NorR
		norG	1	D-alanyl-D-alanine carboxypeptidase DacA
Phosphate solubilization and uptake	*gdh*	*gdh_1*	1	Glucose 1-dehydrogenase
		gdh_2	1	NADP-specific glutamate dehydrogenase
		gdh_3	1	Glucose 1-dehydrogenase
		gdhlV	1	Glucose 1-dehydrogenase 4
	pst	*pstB*	2	Phosphate import ATP-binding protein PstB
		pstC	1	Phosphate transport system permease protein PstC
		pstS	1	Phosphate-binding protein PstS 1
	pho	*phoA*	1	Alkaline phosphatase 4
		phoP	2	Alkaline phosphatase synthesis transcriptional regulatory protein PhoP
		phoR	1	Alkaline phosphatase synthesis sensor protein PhoR
	ppa	*ppaX*	2	Pyrophosphatase PpaX
		ppaC	1	Manganese-dependent inorganic pyrophosphatase
	gnt	*gntP*	1	High-affinity gluconate transporter
		gntT	2	High-affinity gluconate transporter

(待续)

(续表3)

Function	Gene cluster	Gene name	Gene number	Product name
Potassium solubilization and uptake	*kef*	*kefB*	1	Glutathione-regulated potassium-efflux system protein KefB
		kefF	1	Glutathione-regulated potassium-efflux system ancillary protein KefF
	ktr	*ktrA*	2	Ktr system potassium uptake protein A
		ktrB	2	Ktr system potassium uptake protein B
ACC deaminase	*acd*	*acdA*	1	Acyl-CoA dehydrogenase
siderophore synthesis and transport	*ent*	*entB*	1	Enterobactin synthase component B
	fur	*fur*	1	Ferric uptake regulation protein
	put	*putB*	1	Proline dehydrogenase 2
		putC	1	1-pyrroline-5-carboxylate dehydrogenase 2
		putR	2	Proline-responsive transcriptional activator PutR
Cellulose degradation	*cel*	*celY*	1	Exoglucanase-2
	egl	*eglA*	1	Endoglucanase A
Cold tolerance	*csp*	*cspB*	1	Cold shock protein CspB
		cspC	1	Cold shock protein CspC
		cspD	1	Cold shock protein CspD
Heat tolerance	*htpX*	*htpX_1*	1	Protease HtpX
		htpX_2	1	Protease HtpX
		htpX_3	1	Protease HtpX
Polyamine biosynthesis and metabolism	*spe*	*speA_1*	1	Arginine decarboxylase
		speA_2	1	Arginine decarboxylase
		speB	1	Agmatinase
		speE	1	Polyamine aminopropyltransferase
		speG	1	Spermidine N(1)-acetyltransferase
		speH	1	S-adenosylmethionine decarboxylase proenzyme

3 讨论与结论

耐盐碱促生细菌可调控植物生长、缓解生物与非生物胁迫，并通过促进营养吸收来增强植株耐盐碱性，减轻逆境危害[26]。相较于非盐碱环境来源的菌株，盐碱生境中分离的耐盐碱促生细菌提升植物耐盐碱性的效果更为显著[27]；且耐盐碱促生细菌的促生作用具有生育期特异性，在植物的各个生育阶段表现出不同的促生长作用，可增强植物的耐盐碱性[28]。芽孢杆菌属因抗逆性强，是盐碱地相关菌剂研发的主要菌种，在已有研究中被报道兼具固氮、溶磷、解钾等功能，可提高土壤养分利用效率，促进植物生长发育[29-31]。本研究从新疆重度盐碱地分离筛选出 1 株耐盐碱能力强、促生功能全面的芽孢杆菌 A015，该菌株可耐受 0−250 g/L NaCl，并且 pH 耐受范围为 2.0−12.0，参照 Gadda 等[32]和庄滢潭等[33]对耐盐碱微生物的分类标准，菌株 A015 具备极端嗜盐兼性嗜碱微生物的特征。张亚宁等[34]从油莎豆根际筛选出的 10 株耐盐碱 PGPR，其耐 NaCl 阈值范围仅为 40.0−80.0 g/L；卜凡等[35]从小麦根际土中分离出的耐盐碱多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*) TaRb44 最高可耐受 NaCl 浓度为 40.0 g/L；王梦秋等[36]从哈密花生根际分离出的耐盐芽孢杆菌(*Bacillus halotolerans*) ZP-3821 仅能在 0.0－40.0 g/L 的

NaCl 浓度下生长。相较于已报道的耐盐碱芽孢杆菌，A015 的耐盐能力表现突出，该菌株的发掘对盐碱地农田强化微生物-植物互作、协助作物缓解盐碱胁迫、提升作物产量具有重要实践应用价值。

A015 基因组中预测存在大量与耐盐碱、促生功能(固氮、溶磷、解钾等)相关的基因。研究表明，将枯草芽孢杆菌的 *proBA* (*proB* 和 *proA*) 导入拟南芥可显著增强受体植株的渗透胁迫耐受性[37]；*mrp* 和 *nha* 基因可通过参与离子转运相关的应激调控，辅助菌株适应盐碱环境[38-39]，而 *bet* 基因在根瘤菌中也被证实对菌株的耐盐性和共生效能具有关键调控作用[40]。据此推测，本研究中 A015 基因组中发现的 *pro*、*mrp*、*mle*、*nha*、*bet*、*gbs* 及 *tre* 基因均参与了细胞盐胁迫响应机制。此外，基因组中还预测到 25 个与抗逆功能相关的基因，主要包括与抗氧化应激相关的基因(*gpx*、*ahpC*、*katA*)；与膜运输相关的基因(*opuA*、*opuC*、*opuD*、*opuE*)；与应对低温胁迫相关的基因(*cspB*、*cspC*、*cspD*)，与应对高温胁迫相关的基因(*htpX*)。同时，A015 基因组中还发现与多胺合成与代谢相关的基因，包括 *speA*、*speB*、*speE*、*speG*、*speH*。这些基因的存在可能帮助 A015 减缓氧自由基对细胞的损伤，缓解温度胁迫，其中 *speE* 基因不仅可能提高植物的耐旱性，还可能对生物膜形成起至关重要的调控作用[41]。

对于耐盐碱促生细菌而言，促生功能是其帮助植物适应盐碱生境的核心机制，该菌株可通过促生功能改善根际环境并提供养分，有效缓解盐碱胁迫对植物生长的抑制作用[42-46]。本研究表明菌株 A015 兼具 5 种促生功能，其固氮酶浓度为(185.36±4.16) ng/L，且 A015 能够利用 ACC 作为唯一氮源进行生长。菌株的解有机磷量为(3.77±0.07) mg/L，溶解无机磷量为(24.79±0.59) mg/L，解钾量为(5.16±0.18) mg/L。这与王蓉等[47]、李诗童等[48]、詹乐等[49]分离出的仅具有固氮、溶磷及解钾等 1−4 种促生功能的菌株相比，菌株 A015 的促生功能全面性优于多数已报道的耐盐促生细菌。

本研究从新疆重度盐碱地分离筛选出 1 株耐盐碱且促生功能优良的芽孢杆菌 A015，将为新疆盐碱地改良相关微生物菌肥、改良剂的研发提供重要的菌种资源参考。此外，本研究在基因水平上全面揭示了菌株 A015 携带的耐盐碱、促生及抗逆功能基因，也将为深入解析该菌株相关功能基因的分子调控机制提供重要的理论依据。

作者贡献声明

胡敏：数据管理，形式分析，调查研究，可视化呈现，初稿写作；王鑫：形式分析，调查研究，验证；费志强、赵泽东、旷沛：验证；江旭、周义清、丁建莉：指导；朱杰：总体构思，获取资助，提供资源，指导，审核与编辑写作。

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] 杨劲松. 中国盐渍土研究的发展历程与展望[J]. 土壤学报, 2008, 45(5): 837-845.
Yang JS. Development and prospect of the research on salt-affected soils in China[J]. Acta Pedologica Sinica, 2008, 45(5): 837-845 (in Chinese).

[2] 朱生堡, 乌尔古丽·托尔逊, 唐光木, 张云舒, 徐万里, 马海刚. 新疆盐碱地变化及其治理措施研究进展[J]. 山东农业科学, 2023, 55(3): 158-165.
Zhu SB, Tuoerxun Wegl, Tang GM, Zhang YS, Xu WL, Ma HG. Research progress on saline-alkali land changes and its treatment measures in Xinjiang[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2023, 55(3): 158-165 (in Chinese).

[3] 吕宁, 石磊, 戴昱余, 李云霞, 尹飞虎. 新疆盐碱地治理利用研究回顾与启示[J]. 灌溉排水学报, 2024, 43(12): 1-10.
Lyu N, Shi L, Dai YY, Li YX, Yin FH. Reclamation of saline-alkali soils in Xinjiang: a review[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2024, 43(12): 1-10 (in Chinese).

[4] 邵华伟, 孙九胜, 胡伟, 王新勇, 罗广华. 新疆盐碱地分布特点和成因及改良利用技术研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2014(11): 160-164.
Shao HW, Sun JS, Hu W, Wang XY, Luo GH. Research progress on distribution characteristics, causes and improved utilization technology of saline-alkali land in

Xinjiang[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2014(11): 160-164 (in Chinese).
[5] 胡诗钦, 顾怀应, 郭龙彪, 郝芷圻, 刘长华, 孟丽君. 盐碱地的生物修复方法[J]. 中国农学通报, 2024, 40(17): 36-42.
Hu SQ, Gu HY, Guo LB, Hao ZQ, Liu CH, Meng LJ. Bioremediation methods of saline-alkali land[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2024, 40(17): 36-42 (in Chinese).
[6] Wang GZ, Ni G, Feng G, Burrill HM, Li JF, Zhang JL, Zhang FS. Saline-alkali soil reclamation and utilization in China: progress and prospects[J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2024, 11(2): 216-228.
[7] 井大炜, 马海林, 刘方春, 杜振宇, 马丙尧, 咎林生, 贾海慧, 郭英华, 丁洪星. 盐胁迫环境下接种根际促生细菌对白蜡树根际生物学特征及其生长的影响[J]. 水土保持通报, 2018, 38(1): 76-81.
Jing DW, Ma HL, Liu FC, Du ZY, Ma BY, Zan LS, Jia HH, Guo YH, Ding HX. Effects of inoculating plant growth-promoting rhizobacteria on biological characteristics of rhizosphere and growth of *Fraxinus chinensis* under salt stress[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2018, 38(1): 76-81 (in Chinese).
[8] Du Y, Zhang L, Yang Y, Cheng KX, Li KH, Zhou YW, Li L, Jin Y, He XQ. Assembly, network and functional compensation of specialists and generalists in poplar rhizosphere under salt stress[J]. npj Biofilms and Microbiomes, 2025, 11: 28.
[9] Wang YJ, Gong HR, Zhang ZX, Sun ZQ, Liu SL, Ma CJ, Wang XJ, Liu ZH. Effects of microbial communities during the cultivation of three salt-tolerant plants in saline-alkali land improvement[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1470081.
[10] Cao YB, Song HF, Zhang LY. New insight into plant saline-alkali tolerance mechanisms and application to breeding[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(24): 16048.
[11] 夏玉侨, 荆瑞勇, 姜雪, 王丽艳, 郭永霞, 于镇华, 刘俊杰. 大豆根内耐盐碱促生细菌的分离鉴定及其促生功能研究[J]. 干旱地区农业研究, 2025, 43(5): 244-251, 262.
Xia YQ, Jing RY, Jiang X, Wang LY, Guo YX, Yu ZH, Liu JJ. Isolation and identification of endophytic salt-alkali tolerant growth-promoting bacteria from soybean roots and their growth-promoting functions[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2025, 43(5): 244-251, 262 (in Chinese).
[12] 王觉萱, 李洁, 徐周, 刘祖锋, 刘德锐, 张楠, 张瑞福, 沈其荣, 荀卫兵. 以副地衣芽孢杆菌HS6强化的有机肥料对盐碱地花生生长和产量的作用[J]. 微生物学报, 2025, 65(12): 5590-5604.
Wang JX, Li J, Xu Z, Liu ZF, Liu DR, Zhang N, Zhang RF, Shen QR, Xun WB. Effects of an organic fertilizer fortified with *Bacillus paralicheniformis* HS6 on the growth and yield of peanut plants in saline-alkali soil[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(12): 5590-5604 (in Chinese).
[13] 李思铭, 于潇, 彭志伟, 景海青, 刘珅坤, 王寅初, 尹雪斌, 季春丽, 任承钢, 薛金爱, 崔红利. 黄河三角洲芽孢杆菌的分离鉴定及其盐胁迫下对田菁的促生作用[J]. 微生物学报, 2025, 65(7): 2920-2937.
Li SM, Yu X, Peng ZW, Jing HQ, Liu SK, Wang YC, Yin XB, Ji CL, Ren CG, Xue JA, Cui HL. *Bacillus* strains from the Yellow River Delta: isolation, identification, and assessment of growth-promoting effect on *Sesbania cannabina* under salt stress[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(7): 2920-2937 (in Chinese).
[14] 梁洪榜, 赵丽, 周云鹏, 刘畅, 和婧, 匡乃昆, 李云开. 盐碱地应用根际促生菌对土壤改良、作物产量与品质的影响: 基于Meta分析[J]. 土壤, 2022, 54(6): 1257-1264.
Liang HB, Zhao L, Zhou YP, Liu C, He J, Kuang NK, Li YK. Effects of rhizosphere growth-promoting bacteria on soil improvement, crop yield and quality in saline-alkali land: a meta-analysis[J]. Soils, 2022, 54(6): 1257-1264 (in Chinese).
[15] 石伟. 极端盐碱土壤细菌的分离筛选及抗盐特性研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011.
Shi W. Screening and resistance-analysis of microorganisms in extreme saline soil environments[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2011 (in Chinese).
[16] 王鑫, 胡敏, 费志强, 赵泽东, 刘阳, 江旭, 周义清, 周晶, 朱杰. 新疆干旱区不动杆菌A11的筛选、全基因组测序及促生特性分析[J]. 微生物学通报, 2026, 53(6): 3189-3207.
Wang X, Hu M, Fei ZQ, Zhao ZD, Liu Y, Jiang X, Zhou YQ, Zhou J, Zhu J. Screening, whole-genome sequencing, and analysis of plant growth-promoting properties of *Acinetobacter* sp. A11 from the arid regions of Xinjiang[J]. Microbiology China, 2026, 53(6): 3189-3207 (in Chinese).
[17] Buchanan RE, Gibbons NE. Bergey's manual of determinative bacteriology[M]. 8th ed. Translated by Institute of Microbiology, Chinese Academy of Science. Beijing: Science Press, 1984.
[18] 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: 353-384.
Dong XZ, Cai MY. Common bacterial system identification manual[M]. Beijing: Science Press, 2001: 353-384 (in Chinese).
[19] Zhu J, Jiang X, Guan DW, Kang YW, Li L, Cao FM, Zhao BS, Ma MC, Zhao J, Li J. Effects of rehydration on physiological and transcriptional responses of a water-stressed *Rhizobium*[J]. Journal of Microbiology, 2022, 60(1): 31-46.
[20] Li ZF, Zhu ZY, Qian K, Tang BP, Han BC, Zhong ZH, Fu T, Zhou P, Stukenbrock EH, Martin FM, Yuan ZL. Intraspecific diploidization of a halophyte root fungus drives heterosis[J]. Nature Communications, 2024, 15: 5872.
[21] 田兴国, 张琇, 杨国平, 王斌, 宋晶晶, 刘倩如, 禹凤霞. 盐胁迫下普城沙雷氏菌F-06对玉米幼苗的促生效果[J]. 微生物学通报, 2024, 51(11): 4545-4559.
Tian XG, Zhang X, Yang GP, Wang B, Song JJ, Liu QR, Yu FX. *Serratia plymuthica* F-06 promotes the growth of maize seedlings under salt stress[J]. Microbiology China, 2024, 51(11): 4545-4559 (in Chinese).
[22] 余涵霞, 梁浩林, 王子轩, 杨晓宇, 李伟华. 薇甘菊根际

可培养固氮菌和氨化细菌的分离鉴定与促生作用[J]. 微生物学报, 2022, 62(5): 1851-1863.
Yu HX, Liang HL, Wang ZX, Yang XY, Li WH. Isolation, identification and growth-promoting effects of culturable nitrogen-fixing bacteria and ammonifying bacteria in rhizosphere soil of *Mikania micrantha*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2022, 62(5): 1851-1863 (in Chinese).

[23] 黄欣, 陈燕, 谷青青, 徐秋霞, 吴玲, 王莹, 郭聪, 曹凡, 李玉娟. 盐蒿根际产ACC脱氨酶菌株的筛选及其促生效果研究[J]. 中国土壤与肥料, 2024(12): 223-229.
Huang X, Chen Y, Gu QQ, Xu QX, Wu L, Wang Y, Guo C, Cao F, Li YJ. Screening of ACC-deaminase strains from the rhizosphere of *Artemisia halodendron* and study on their growth-promoting effect[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2024(12): 223-229 (in Chinese).

[24] 王欢, 王敬敬, 徐松, 赵维, 韩一凡, 王兴彪, 黄志勇. 有机磷降解菌的筛选及其促生特性[J]. 微生物学报, 2017, 57(5): 667-680.
Wang H, Wang JJ, Xu S, Zhao W, Han YF, Wang XB, Huang ZY. Screening and growth promoting characteristics of efficient organophosphate-degradation bacteria[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2017, 57(5): 667-680 (in Chinese).

[25] 吴红艳, 于淼, 冯健, 王智学, 冯敏. 土壤中解钾菌K02的筛选、鉴定及培养条件优化[J]. 微生物学杂志, 2020, 40(4): 60-65.
Wu HY, Yu M, Feng J, Wang ZX, Feng M. Screening, identification and culture condition optimization of potassium-soluble bacteria K02 in soil[J]. Journal of Microbiology, 2020, 40(4): 60-65 (in Chinese).

[26] 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.

[27] 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.

[28] Ma XX, Huang CH, Zhang J, Pan J, Guo Q, Yang H, Xue X. Comparative analysis of plant growth-promoting rhizobacteria's effects on alfalfa growth at the seedling and flowering stages under salt stress[J]. Microorganisms, 2024, 12(3): 616.

[29] 范东亮, 周蓓蓓, 陈晓鹏, 梁超凡. 枯草芽孢杆菌调控轻度盐碱土微环境与棉花增产机制[J]. 农业工程学报, 2025, 41(2): 134-145.
Fan DL, Zhou BB, Chen XP, Liang CF. Mechanisms of *Bacillus subtilis* in modulating soil microenvironment and enhancing cotton yield[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2025, 41(2): 134-145 (in Chinese).

[30] 代金霞, 田平雅, 张莹, 苏建宇. 银北盐渍化土壤中6种耐盐植物根际细菌群落结构及其多样性[J]. 生态学报, 2019, 39(8): 2705-2714.
Dai JX, Tian PY, Zhang Y, Su JY. Rhizobacteria community structure and diversity of six salt-tolerant plants in Yinbei saline soil[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(8): 2705-2714 (in Chinese).

[31] 陈燕鸿, 蔺红苹, 徐苏琪, 邱雨春, 李双羽, 李嘉怡, 卢冬梅. 植物根际促生菌的筛选及其耐盐促生效果[J]. 微生物学报, 2025, 65(1): 150-168.
Chen YH, Lin HP, Xu SQ, Qiu YC, Li SY, Li JY, Lu DM. Screening of plant growth-promoting rhizobacterium with salt tolerance from rhizosphere[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(1): 150-168 (in Chinese).

[32] Gadda G, Mcallister-Wilkins EE. Cloning, expression, and purification of choline dehydrogenase from the moderate halophile *Halomonas elongata*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(4): 2126-2132.

[33] 庄滢潭, 刘芮存, 陈雨露, 杨岑玥, 余岩, 王涛, 王友亮, 宋亚军, 滕越. 极端微生物及其应用研究进展[J]. 中国科学(生命科学), 2022, 52(2): 204-222.
Zhuang YT, Liu RC, Chen YL, Yang CY, Yu Y, Wang T, Wang YL, Song YJ, Teng Y. Extremophiles and their applications[J]. Science in China (Series C), 2022, 52(2): 204-222 (in Chinese).

[34] 张亚宁, 马正东, 陈莹, 佟鑫, 张盛洁, 贾舒安, 王旭哲, 马春晖. 南疆沙区油莎豆根际耐盐促生菌株的筛选[J]. 草地学报, 2026, 34(4): 1181-1195.
Zhang YN, Ma ZD, Chen Y, Tong X, Zhang SJ, Jia SA, Wang XZ, Ma CH. Screening of salt-tolerant and growth-promoting rhizosphere strains of *Cyperus esculentus* in sandy areas of south Xinjiang[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(4): 1181-1195 (in Chinese).

[35] 卜凡, 韩思宁, 朱仁贵, 苑瑜瑾, 于玮玮, 谷医林, 王远宏. 一株耐盐碱多黏类芽孢杆菌TaRb44的分离鉴定和耐盐促生作用评价[J]. 微生物学报, 2025, 65(4): 1498-1511.
Bu F, Han SN, Zhu RG, Yuan YJ, Yu WW, Gu YL, Wang YH. Isolation, identification, and plant growth-promoting effect evaluation of a saline-alkali-tolerant rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* TaRb44[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(4): 1498-1511 (in Chinese).

[36] 王梦秋, 代金平, 杨新平, 房世杰, 张小霞, 梁振普. 耐盐芽孢杆菌ZP-3821的分离与促生功能鉴定[J]. 河南农业大学学报, 2026, 60(3): 492-502.
Wang MQ, Dai JP, Yang XP, Fang SJ, Zhang XX, Liang ZP. Isolation and identification of growth-promoting ability of *Bacillus halotolerans* ZP-3821[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2026, 60(3): 492-502 (in Chinese).

[37] 曾永辉, 陈喜涵, 苗丽霞, 曹军卫. 枯草芽孢杆菌突变株*proBA*基因植物表达载体的构建及转基因拟南芥的耐盐性能初探[J]. 安徽农业大学学报, 2005, 32(3): 316-322.
Zeng YH, Chen XH, Miao LX, Cao JW. Construction of plant expression vector of the *ProBA* gene from *Bacillus subtilis* mutant and analysis of the salt tolerance of transgenic *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2005, 32(3): 316-322 (in Chinese).

[38] Ito M, Morino M, Krulwich TA. Mrp antiporters have important roles in diverse bacteria and archaea[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 2325.

[39] Jin T, An JX, Xu HD, Chen J, Pan L, Zhao RR, Wang N, Gai JY, Li Y. A soybean sodium/hydrogen exchanger

GmNHX6 confers plant alkaline salt tolerance by regulating Na^+/K^+ homeostasis[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 938635.

[40] Roumiantseva ML, Muntyan VS. Root nodule bacteria *Sinorhizobium meliloti*: tolerance to salinity and bacterial genetic determinants[J]. Microbiology, 2015, 84(3): 303-318.

[41] 杨雪, 李嘉楠, 王博, 马慧媛, 谢永丽, 周国英. 解淀粉芽孢杆菌增强燕麦干旱适生性及促生基因分析[J]. 微生物学报, 2026, 66(4): 1871-1889.
Yang X, Li JN, Wang B, Ma HY, Xie YL, Zhou GY. *Bacillus amyloliquefaciens* enhances the drought tolerance of oat plants by regulating the expression of plant growth-promoting genes[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(4): 1871-1889 (in Chinese).

[42] Giannelli G, Potestio S, Visioli G. The contribution of PGPR in salt stress tolerance in crops: unravelling the molecular mechanisms of cross-talk between plant and bacteria[J]. Plants, 2023, 12(11): 2197.

[43] 荣子惠, 赵卫松, 张晓云, 李社增. 2株耐盐碱芽孢杆菌对盐胁迫下葡萄的促生作用研究[J]. 植物医学, 2023, 2(6): 43-53.
Rong ZH, Zhao WS, Zhang XY, Li SZ. Growth-promoting effects of two saline-alkali-tolerant *Bacillus isolates* on grape under salt stress[J]. Plant Health and Medicine, 2023, 2(6): 43-53 (in Chinese).

[44] 邓聪, 马璐, 汪青松, 付健, 王玉凤, 杨克军. 芽孢杆菌对盐碱胁迫下玉米种子萌发及生理生化特性的影响[J]. 河南农业科学, 2025, 54(3): 20-30.
Deng C, Ma L, Wang QS, Fu J, Wang YF, Yang KJ. Effect of *Bacillus* on seed germination and physiological and biochemical characteristics of maize under salt-alkali stress[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2025, 54(3): 20-30 (in Chinese).

[45] 袁贵峰, 周晓夏, 徐萍萍, 王君竹, 秦瑞坪, 李磊, 焦子伟, 张洒洒. 三株薰衣草根际促生菌的多相分类鉴定及植物促生效果[J]. 微生物学通报, 2026, 53(3): 1433-1453.
Yuan GF, Zhou XX, Xu PP, Wang JZ, Qin RP, Li L, Jiao ZW, Zhang SS. Polyphasic taxonomic identification and plant growth-promoting effect evaluation of three rhizosphere bacterial strains of lavender[J]. Microbiology China, 2026, 53(3): 1433-1453 (in Chinese).

[46] Shao DZ, He Y, Zhai Y, Yang XX, Guo ZH, Tan JF, Wei M. Mechanisms of tomato growth promotion in three soils after applying *Bacillus* combinations[J]. Soil and Tillage Research, 2025, 249: 106477.

[47] 王蓉, 伊国云, 李娟, 王甜甜, 耿贵工, 程亮. 多功能促生细菌的筛选及其对番茄的促生效果评价[J/OL]. 南京农业大学学报, 2026. https://link.cnki.net/urlid/32.1148.S.20251119.1845.006.
Wang R, Yi GY, Li J, Wang TT, Geng GG, Cheng L. Screening of multifunctional plant growth-promoting bacteria and evaluation of their growth-promoting effects on Solanuml ycopersicum[J/OL]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2026. https://link.cnki.net/urlid/32.1148.S.20251119.1845.006 (in Chinese).

[48] 李诗童, 李点, 包小敏, 冯震宇, 赵曦阳, 由义敏. 盐碱土壤促生菌株的筛选及其对玉米发芽的影响[J]. 微生物学通报, 2026, 53(3): 1377-1392.
Li ST, Li D, Bao XM, Feng ZY, Zhao XY, You YM. Screening of plant growth-promoting strains from saline-alkali soil and evaluation of their effects on maize germination[J]. Microbiology China, 2026, 53(3): 1377-1392 (in Chinese).

[49] 詹乐, 刘晓珊, 林淑虹, 王雷, 陈烨华, 唐璐瑶, 张忠. 耐盐植物根际促生菌的筛选及对菘蓝促生效应[J]. 微生物学通报, 2025, 52(10): 4558-4576.
Zhan L, Liu XS, Lin SH, Wang L, Chen YH, Tang LY, Zhang Z. Screening of salt-tolerant rhizobacteria with growth-promoting effect on *Isatis indigotica*[J]. Microbiology China, 2025, 52(10): 4558-4576 (in Chinese).