

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

李思铭¹, 于潇¹, 彭志伟¹, 景海青¹, 刘珅坤², 王寅初³, 尹雪斌¹,
季春丽¹, 任承钢³, 薛金爱^{1*}, 崔红利^{1,3,4*}

1 山西农业大学 农学院, 山西 太谷

2 烟台市农业技术推广中心, 山东 烟台

3 中国科学院烟台海岸带研究所, 海岸带生物学与生物资源利用重点实验室, 山东 烟台

4 国家盐碱地综合利用技术创新中心, 黄河三角洲农业高新技术产业区院士工作站, 山东 东营

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 Siming, YU Xiao, PENG Zhiwei, JING Haiqing, LIU Shenkun, WANG Yinchu, YIN Xuebin, JI Chunli, REN Chenggang, XUE Jin'ai, CUI Hongli. *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.

摘要:【目的】从黄河三角洲盐碱土中分离筛选具有耐盐性且促生效果良好的菌株, 为作物在盐碱地高效种植提供菌种资源。【方法】采用平板稀释涂布法分离芽孢杆菌, 并通过浸种试验筛选出促生效果良好的菌株。对筛选出的菌株进行促生特性测定, 并在盐胁迫条件下, 利用田菁盆栽试验评估其促生效果。结合形态学特征、生理生化特征以及分子生物学方法, 对促生效果最佳的菌株进行鉴定, 并通过全基因组序列分析, 挖掘与促生功能相关的基因。【结果】共分离获得60株芽孢杆菌, 通过浸种试验筛选出编号为M4、M5、B5、L3和Q17的菌株, 这些菌株表现出优良的促生效果, 具备解无机磷、解钾以及产生吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)等功能。田菁盆栽试验结果表明, 在正常培养条件以及低浓度盐胁迫(NaCl浓度为100 mmol/L)培养时, 接种

资助项目: 国家重点研发计划(2021YFD1901105); 国家自然科学基金-山东省联合基金(U23A20146); 山西省科技重大专项(202101140601026-7); 山东省自然科学基金(ZR2021MC106); 山东省绿色产业与环境安全创新创业共同体项目(2023-LSGTT-CX-004); 国家盐碱地综合利用技术创新中心黄河三角洲农业高新技术产业区院士工作站; 黄河三角洲农业高新技术产业示范区科技专项(2022SZX12)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2021YFD1901105), the Joint Funds of the National Natural Science Foundation of China and Shandong Province (U23A20146), the Science and Technology Major Project of Shanxi Province (202101140601026-7), the Shandong Natural Science Foundation (ZR2021MC106), the Innovation/Entrepreneurship Project of Shandong Green Industry and Environmental Security Innovation and Entrepreneurship Community (2023-LSGTT-CX-004), the Academician Workstation of Agricultural High-tech Industrial Area of the Yellow River Delta, National Center of Technology Innovation for Comprehensive Utilization of Saline-alkali Land of China, and the Science & Technology Specific Project in Agricultural High-tech Industrial Demonstration Area of the Yellow River Delta (2022SZX12).

*Corresponding authors. E-mail: XUE Jin'ai, xuejinai@sxau.edu.cn; CUI Hongli, hlcui@yic.ac.cn

Received: 2024-12-02; Accepted: 2025-02-28; Published online: 2025-03-28

芽孢杆菌能够显著提高田菁幼苗的株高、最大叶面积、茎秆干重和根干重($P<0.05$); 高浓度盐胁迫(NaCl 浓度为 200 mmol/L)培养时, 接种 5 株芽孢杆菌能够显著提高田菁幼苗茎秆和叶片的鲜重与干重($P<0.05$); 接种芽孢杆菌能显著提高田菁幼苗叶片中的过氧化氢酶(catalase, CAT)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化物酶(superoxide dismutase, POD)活性, 且丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量显著降低($P<0.05$)。其中, 促生效果最佳的菌株 M4 经鉴定为苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)。【结论】分离得到的 5 株芽孢杆菌均具有多种促生特性, 能够促进盐胁迫下田菁幼苗的生长, 缓解盐分对幼苗的抑制作用。其中促生效果最好的 M4 菌株经鉴定为 *B. thuringiensis*, 具备较强的开发盐碱地促生菌肥的潜力。

关键词: 植物促生菌; 芽孢杆菌; 田菁; 耐盐能力; 促生效果

***Bacillus* strains from the Yellow River Delta: isolation, identification, and assessment of growth-promoting effect on *Sesbania cannabina* under salt stress**

LI Siming¹, YU Xiao¹, PENG Zhiwei¹, JING Haiqing¹, LIU Shenkun², WANG Yinchu³, YIN Xuebin¹, JI Chunli¹, REN Chenggang³, XUE Jin'ai^{1*}, CUI Hongli^{1,3,4*}

1 College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi, China

2 Yantai Agricultural Technology Extension Center, Yantai, Shandong, China

3 Key Laboratory of Coastal Biology and Biological Resource Utilization, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong, China

4 Academician Workstation of Agricultural High-tech Industrial Area of the Yellow River Delta, National Center of Technology Innovation for Comprehensive Utilization of Saline-alkali Land, Dongying, Shandong, China

Abstract: [Objective] To isolate and screen the salt-tolerant strains with good plant growth-promoting effect from the saline-alkali soil of the Yellow River Delta, thus providing strain resources for the efficient cultivation of crops in saline-alkali soil. [Methods] *Bacillus* strains were isolated by the dilution coating method, and the strains with good plant growth-promoting effects were further selected by the seed soaking test. The growth-promoting characteristics of the selected strains were measured, and the growth-promoting effects of the strains on *Sesbania cannabina* under salt stress was evaluated by pot experiments. The strain with the strongest plant growth-promoting effect was identified based on morphological characteristics, physiological and biochemical characteristics, and molecular biological evidence. Through the whole genome sequence analysis, the genes related to the plant growth-promoting function were discovered. [Results] A total of 60 *Bacillus* strains were isolated, from which strains M4, M5, B5, L3, and Q17 were screened out by the seed soaking test. These strains showed robust plant growth-promoting properties, being capable of solubilizing inorganic phosphorus, solubilizing potassium, and producing inole-3-acetic acid. The pot experiment results showed that under normal culture

conditions and under low salt stress (NaCl concentration of 100 mmol/L), inoculation with *Bacillus* increased the plant height, maximum leaf area, stem dry weight, and root dry weight of *S. cannabina* seedlings ($P < 0.05$). Under high salt stress (NaCl concentration of 200 mmol/L), the fresh and dry weights of stem and leaves of *S. cannabina* seedlings were increased by inoculation with five strains of *Bacillus* ($P < 0.05$). In addition, inoculation with *Bacillus* enhanced the activities of catalase, superoxide dismutase, and peroxidase while reducing the content of malondialdehyde in the leaves of *S. cannabina* seedlings ($P < 0.05$). Strain M4 with the strongest plant growth-promoting effect was identified as *Bacillus thuringiensis*. **[Conclusion]** All the five isolates have various plant growth-promoting properties, being capable of promoting the growth of *S. cannabina* seedlings under salt stress and alleviating the inhibitory effect of salt on the seedlings. Strain M4 with the robust plant growth-promoting effect is identified as *B. thuringiensis*, and it has the potential to be developed as plant growth-promoting bacterial fertilizer for saline-alkali soil.

Keywords: plant growth-promoting bacteria; *Bacillus*; *Sesbania cannabina*; salt tolerance; plant growth-promoting effect

土壤盐碱化对农业生产构成了严峻的挑战。由于黄河三角洲地处黄河入海口，地下水位普遍较浅，在海水浸润顶托的作用下，导致该地区土壤含盐量高且极易出现季节性返盐，促使土壤发生次生盐渍化^[1]。土壤中盐分过高会导致植物细胞内外的渗透压失衡，使得细胞难以从土壤中吸收必要的水分和矿物质，从而抑制植物的生长^[2]。高盐环境会引起离子毒性和渗透胁迫，限制植物对水分的吸收，降低发芽率，并延缓植物的发育^[3]。此外，土壤中较高的盐分会导致植株叶片的生长速度减慢，叶片大小也会受到影响，最终导致植物死亡^[4]。因此，迫切需要开发提高植物耐盐性的策略，以改善植物的生长提高产量。

田菁(*Sesbania cannabina*)作为一种耐盐的绿肥作物，在盐碱地上种植能够改善土壤生态功能并带来较好的经济效益，由于其根系发达且固氮能力强，常被作为先锋植物用于滩涂盐碱地的土壤修复改造，但在实际应用过程中仍需进一步提升其对高浓度盐碱胁迫的耐受性^[5]。微生物菌剂已被广泛应用于农业，尤其是盐碱地的修复改良^[6-7]。研究表明，芽孢杆菌菌剂能够有效缓解盐分对植物造成的伤害^[8-9]。例如，用芽孢杆菌菌剂浸种处理可以显著提高田菁种子

的发芽率^[10]。芽孢杆菌能够在恶劣的环境下形成芽孢以保证存活，待环境改善后萌发。萌发后的芽孢杆菌能够定殖在植物根部，并表现出促生长能力^[11]。李娅娣等^[7]研究表明，芽孢杆菌可通过固氮、解磷、解钾、分泌植物激素等方式促进植物在盐胁迫下的生长。芽孢杆菌通过固氮作用增加土壤中的氮含量，帮助田菁在盐胁迫条件下维持正常的氮代谢；此外，芽孢杆菌还可通过分泌磷酸酶和有机酸(如葡萄糖酸、柠檬酸和草酸)溶解磷酸盐，这些化合物降低了根际 pH 值，形成酸性微环境，有助于土壤中磷酸盐的溶解；部分有机酸能够将土壤中的难溶性磷酸盐转化为可溶性磷酸盐，使其更易被植物吸收和利用，从而促进根系发育、开花和结果^[12]。在这些机制的共同作用下，接种芽孢杆菌菌剂能够促进作物幼苗在盐渍环境中的正常生长，提高作物的产量和品质，同时减轻合成肥料对环境的危害。此外，研究发现芽孢杆菌菌剂对提高多种作物的耐盐性有显著效果，如大豆、藜麦、玉米、水稻等^[8,13-14]。因此，进一步挖掘和鉴定芽孢杆菌资源，可更好地服务于作物种植。

研究表明，从原生境土壤中分离得到的菌株具有适应性强、生物多样性高、遗传稳定性

好等优点, 与模式菌株相比, 从原生境分离菌株可能对植物的促生效果更好, 并能够更好地适应土壤中的微生物群落形成共生菌落, 从而提高土壤定殖率^[15-16]。因此, 从黄河三角洲的盐渍土壤中分离并筛选出兼具耐盐和促生特性的芽孢杆菌菌株, 不仅能够丰富现有的菌种资源库, 还能最大限度地发挥这些菌株在植物促生方面的潜力^[17], 这将为开发适应黄河三角洲地区盐碱环境的生物肥料提供重要的菌种资源, 并为改良盐碱土壤和提升作物产量开辟新的途径。

本研究采用稀释涂布法从黄河三角洲盐碱地分离芽孢杆菌, 并通过浸种法筛选出 5 株具有显著促生效果的芽孢杆菌菌株。为进一步验证这些菌株在盐胁迫条件下对田菁幼苗的促生作用, 本研究对其耐盐性、生理生化特性以及促生功能进行了评估。以田菁种子为实验材料, 探究了盐胁迫下接种芽孢杆菌对田菁幼苗形态学参数及抗氧化酶活性的影响。此外, 对促生效果最佳的菌株进行了形态特征分析、系统发育分析及生理生化特征鉴定, 完成了菌种分类学鉴定。本研究旨在获取耐盐促生菌资源, 为微生物改良盐渍地提供新的菌种资源, 并为耐盐促生微生物菌剂的研制提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 材料

用于菌株分离的土壤样本采集自黄河三角洲地区山东省东营市(118°20'E, 37°33'N)的盐碱地。选取高盐地区田菁植株附近的根际土壤, 收集到无菌袋中, 放入低温采样箱运回实验室, 于 4 °C 冰箱保存, 用于后续芽孢杆菌的分离和筛选。经测定, 采集到的土壤水土比为 1:5, pH 值为 7.73, 电导率为 1 990 μS/cm, 盐分含量为 7.85%。

浸种实验和盆栽试验使用田菁 *S. cannabina*, 田菁种子由中国科学院烟台海岸带研究所海岸带生物学与生物资源利用重点实验室提供。

1.2 芽孢杆菌促生菌株的筛选

称取 10 g 植物根际土壤样品, 溶解于装有 90 mL 纯净水的锥形瓶中, 30 °C、180 r/min 振荡 15 min 后, 置于 90 °C 水浴锅孵育 10 min。冷却至室温后, 取土壤溶液按梯度稀释到试管中, 分别取 10⁻²、10⁻³、10⁻⁴ 的稀释液各 100 μL, 涂布于 LB 固体培养基上, 倒置于 30 °C 恒温培养箱中培养 48 h。根据菌落形态、颜色以及大小挑取不同的单菌落, 经 3 次划线培养后获得纯化菌株, 接种于斜面后培养 2-3 d, 置于 4 °C 冰箱中备用。同时, 纯化后的菌株用 25% 的甘油长期储存于 -80 °C 冰箱。

1.3 芽孢杆菌菌株盐碱耐受性测定

在 LB 琼脂培养基中分别添加 2%、4%、6% 和 8% 的 NaCl, 于 121 °C 灭菌 20 min, 分别将不同 NaCl 浓度的琼脂培养基倒入平板, 用接种环蘸取菌液划线, 30 °C 培养 48 h 后观察菌落生长情况, 确定菌株对 NaCl 的耐受范围^[16]。用 1 mol/L NaOH 调节 LB 液体培养基的 pH 至 8.0、9.0、10.0、11.0、12.0, 在 121 °C 灭菌 20 min 后, 分别将不同 pH 的琼脂培养基倒入平板, 用接种环蘸取菌液划线培养, 30 °C 培养 48 h 后观察菌落生长情况, 确定菌株对碱度的耐受范围^[15]。

1.4 芽孢杆菌菌株促生性能评估

通过测定菌株的解磷能力、解钾能力、固氮能力、产吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)能力和降解纤维素能力, 综合评估其促生性能, 具体测定方法如下: 解磷能力测定采用蒙金娜有机磷培养基^[18]和无机磷培养基检测法^[19], 若菌落能产生透明圈则具有该能力; 解钾能力测定采用硅酸盐细菌培养基检测法^[20], 能够在硅酸盐细菌培养基上生长视为具有解钾功能; 固氮能力测定采用 Ashby 培养基法^[21], 能够在培养基上生长则具有固氮能力; 产吲哚-3-乙酸能力测定采用 Salkowski 比色法^[22]。在 LB 液体培养基中添加 L-色氨酸(100 mg/L), 经

121 °C灭菌 20 min, 待冷却后在超净工作台中按 2% 的菌液浓度接种到锥形瓶中。在 30 °C、180 r/min 条件下振荡培养 3 d 后, 吸取 100 μ L 菌液至 96 孔板中, 同时吸取稀释为 1、2、4、5、10 mg/L 的 100 μ L IAA 溶液至 96 孔板中, 分别加入 100 μ L Salkowski 显色液混合均匀, 避光反应 20–30 min 后观察颜色是否变化。若菌株具有产 IAA 能力, 则会与 Salkowski 试剂反应产生粉红色或红色, 颜色越深表示产 IAA 能力越强。通过测定 OD_{530} 处的吸光值, 得到 IAA 浓度和 OD_{530} 的线性关系 ($y=0.0125x+0.0787$, 其中 x 为 IAA 浓度, y 为 OD_{530} 的吸光值), 计算各菌株的 IAA 产量。降解纤维素能力测定采用刚果红染色法^[23], 染色后菌落的周围出现透明圈证明其具有纤维素降解能力。

1.5 芽孢杆菌菌悬液的制备

将筛选到的芽孢杆菌菌株以 2% 的浓度接种到 LB 液体培养基中, 在 30 °C、180 r/min 的恒温振荡器中培养 24 h, 8 000 r/min 离心 10 min 收集菌体并用无菌水洗涤 2 次, 重悬于无菌水中, 调整各菌悬液的 OD_{600} 值为 1.0 (菌液浓度约为 8×10^8 CFU/mL)。

1.6 芽孢杆菌浸种处理对田菁种子萌发和幼苗生长的促生效果筛选

将分离得到的 60 个芽孢杆菌菌株分别制备为菌悬液备用。选取颗粒饱满、种皮完整的田菁种子, 用 75% 的乙醇浸泡 10 min, 并用无菌水冲洗 5–6 次进行消毒处理。以纯净水浸种作为对照组, 将消毒后的种子分别使用纯净水和芽孢杆菌菌悬液浸泡 3 h, 在无菌培养皿中放入 2 张滤纸, 将用不同溶液浸种的种子分散摆放至培养皿中, 每个培养皿中放置 15 粒种子, 分别用纯净水和胁迫液 (NaCl 浓度为 200 mmol/L, 约为 1.2% 的 NaCl 溶液) 浸润, 每隔 2 d 补 1 次纯净水保持滤纸湿润。每组处理 3 次重复。将其置于 30 °C 培养箱中恒温暗培养, 第 7 天测定田

菁幼苗的芽长、根长及发芽率。

1.7 田菁盆栽试验

盆栽采用育苗基质土种植 (花盆直径为 7.8 cm, 高为 9 cm, 每盆装基质土 300 mL, 盆外包裹锡箔纸避光处理), 模拟盐渍土壤。试验采用双因素设计, 因素一为芽孢杆菌菌剂, 纯净水处理作为对照, 菌剂包含编号为 M4、M5、B5、L3、Q17 的 5 个菌株制备的菌悬液。因素二为盐胁迫程度, 包括 CK、N100 (NaCl 浓度为 100 mmol/L) 和 N200 (NaCl 浓度为 200 mmol/L) 3 组处理。共设置 6 个处理 (CK-H₂O、N100-H₂O、N200-H₂O、CK-菌、N100-菌、N200-菌), 每个处理重复 3 次。田菁种子消毒处理后, 每盆播种 10 粒田菁种子, 出苗后将其置于 25 °C、光暗周期为 14 h/10 h 的恒温温室培养; 待幼苗长出第 1 片真叶后挑选长势一致的盆栽作为实验组, 分别取编号为 M4、M5、B5、L3、Q17 的菌株菌悬液 50 mL 均匀浇灌至根系周围, H₂O 组加 50 mL 纯净水; 定殖 2 d 后取盐胁迫液 50 mL 均匀浇灌至根系周围, 其间维持土壤湿度 50%–70%, 继续培养 15 d 后收获, 测定田菁幼苗的株高、根长、地上部及地下部的鲜重和干重、最长枝条长度以及最大叶面积。其中最大叶面积采用叶面积系数法计算, 叶面积计算如公式(1)所示。

$$s=klw \quad (1)$$

式中: s 为面积, l 为叶片的长度, w 为叶片的宽度, k 为系数, 本研究中 k 取 $1/3$ ^[24]。

1.8 田菁幼苗生理指标和抗氧化酶活性测定方法

田菁幼苗叶片中丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 含量采用硫代巴比妥酸 (thiobarbituric acid, TBA) 法测定; 超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 采用氮蓝四唑 (nitroblue tetrazolium test, NBT) 法测定; 过氧化物酶 (peroxidase, POD) 采用愈创木酚法测定; 过氧化氢酶 (catalase, CAT) 采用钼酸铵比色法测定^[25]。

1.9 芽孢杆菌菌株的形态学、生理生化及分子生物学鉴定

将菌株 M4 接种到 LB 液体培养基中, 30 °C、180 r/min 培养 24 h 后观察菌体形态特征; 此外, 采用扫描电子显微镜(Hitachi 公司)观察菌株个体形态特征。芽孢染色步骤为: 将菌株 M4 接种到 LB 液体培养基中, 30 °C、180 r/min 培养 48 h 后, 将芽孢杆菌菌液制成涂片, 干燥后加热固定, 滴加石炭酸复红染液, 酒精灯加热温染 5 min, 用 95% 乙醇脱色, 再滴加碱性美蓝染液复染 2 min, 水洗吸干后用显微镜镜检。显微镜视野中, 菌体呈蓝色, 芽孢呈紫色。

菌株的形态学观察和生理生化鉴定均参考《常见细菌系统鉴定手册》^[26], 采用革兰氏染色法对细菌进行初步分类, 并通过 V-P、柠檬酸盐利用、丙酸盐利用、D-木糖发酵、L-阿拉伯糖发酵、D-甘露醇发酵、明胶液化、7% NaCl 耐受性、pH 5.7 生长实验、硝酸盐还原实验以及淀粉水解等一系列生理生化实验对目标菌株进行鉴定。

分子生物学鉴定委托青岛睿博尔生物有科技有限公司进行。利用 16S rRNA 基因通用引物 27F (5'-AGAGTTTGTATCCTGGCTCAG-3') 和 1492R (5'-GGTTACCTTGTTACGACTT-3') 进行 PCR 扩增。PCR 反应体系 (25 μ L): 2 \times PCR Master Mix 12.5 μ L, 上、下游引物 (10 μ mol/L) 各 1 μ L, DNA 模板 1 μ L, ddH₂O 9.5 μ L。PCR 反应条件: 95 °C 预变性 5 min; 94 °C 变性 30 s, 57 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 90 s, 30 个循环; 72 °C 终延伸 10 min。测序所得 16S rRNA 基因序列上传到 EzBioCloud 数据库进行序列比对, 使用 MEGA 11.0 软件, 利用 Kimura 2-parameter model+Gamma distribution 模型, 1 000 次自展值构建 16S rRNA 基因的最大似然法 (maximum likelihood method) 系统发育树, 初步确定其分类地位。获得的 16S rRNA 基因序列上传到 NCBI

数据库中, 获得 GenBank 登录号为 PQ113765。

1.10 菌株 M4 全基因组测序及其功能基因分析

将菌株 M4 接种到 LB 液体培养基中, 30 °C、180 r/min 培养 48 h 后, 8 000 r/min 离心 10 min 收集菌体, 液氮冷冻后干冰送至武汉贝纳科技有限公司进行全基因组测序。测得的草图基因组序列使用 SPAdes v3.11.1 软件组装成 contigs 和 scaffolds, 并将基因序列上传到 NCBI 数据库, 获得 BioProject 登录号为 PRJNA1216383, GenBank 登录号为 JBLFEW000000000。

基因组平均核苷酸相似性 (average nucleotide identity, ANI) 通过 JSpeciesWS (<https://jspecies.ribohost.com/jspeciesws/>) 进行计算。基因组数字 DNA 杂交值 (digital DNA-DNA hybridization, dDDH) 通过在线工具 Genome-to-Genome Distance Calculator (GGDC) (<http://ggdc.dsmz.de/home.php>) 进行计算。使用单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphism, SNP) 数据构建全基因组系统发育树。

1.11 数据处理及分析

采用 Microsoft Excel 2010 软件对数据进行处理, SPSS 26.0 软件进行差异显著性分析, Origin 2021 软件绘图, 显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下芽孢杆菌菌株对田菁种子萌发的促生效果筛选

本研究采用浸种法, 评价从盐碱土中分离得到的各菌株在盐胁迫条件下对田菁种子萌发的影响, 以筛选出促生效果最佳的菌株并进行后续试验。结果见表 1, 经编号为 M4、M5、B5、L3 和 Q17 的菌悬液浸种后, 幼苗的芽长和根长均显著高于对照组的田菁幼苗 ($P < 0.05$)。其中, 在无盐胁迫时, M5 菌株处理的幼苗芽长较对照组提高了 87.37%, M4 菌株处理的幼苗芽长和根长较对照组分别提高了 85.96% 和

61.19%；在 200 mmol/L 盐胁迫浓度下，M4 菌株处理的幼苗芽长和根长较对照组分别提高了 71.28% 和 59.46%。

2.2 五株芽孢杆菌的促生特性能力测定

通过上述田菁种子的浸种发芽试验，初步筛选出 5 株促生效果最显著的芽孢杆菌菌株。对其部分促生功能进行测定后，结果见表 2。其中，5 个菌株均具有溶解无机磷和解钾的能力，只有 Q17 菌株具有解有机磷的功能。编号为 M4、M5、B5 和 Q17 的 4 个菌株能够在 Ashby 无氮培养基上生长，表明其具有固氮能力。在

表1 芽孢杆菌菌株对盐胁迫下田菁种子萌发的影响

Table 1 Effects of *Bacillus* strains on *Sesbania cannabina* seed germination under salt stress

NaCl胁迫浓度 NaCl stress concentration (mmol/L)	浸种菌株 Impregnated strain	发芽率 Germination rate (%)	芽长 Bud length (cm)	根长 Root length (cm)
0	H ₂ O	60.0	2.85±0.56b	2.19±0.38b
	M4	80.0	5.30±0.94a	3.53±0.67a
	M5	83.0	5.34±0.97a	3.46±0.58a
	B5	70.0	5.10±0.95a	3.19±0.48a
	L3	70.0	5.09±0.67a	3.29±0.56a
	Q17	70.0	4.94±0.64a	3.49±0.58a
200	H ₂ O	50.0	1.95±0.36c	0.74±0.14d
	M4	70.0	3.34±0.60a	1.18±0.20b
	M5	73.0	3.19±0.56ab	1.12±0.16b
	B5	67.0	2.94±0.54ab	1.43±0.24a
	L3	60.0	2.78±0.50b	0.97±0.18c
	Q17	67.0	3.18±0.55ab	1.35±0.26a

数据为平均值±标准误，同一指标不同字母表示在 $P<0.05$ 差异显著， $n=3$ 。

The data were mean±SE, and different letters of the same index indicated significant difference at $P<0.05$, $n=3$.

表2 五株芽孢杆菌菌株的促生功能评价

Table 2 Evaluation of growth promoting function of five strains of *Bacillus*

菌株 Strain number	有机磷 Phosphate solubilizing	无机磷 Phosphorus hydrolysis	解钾 Potassium	固氮能力 Nitrogen fixation	产 IAA 能力 IAA production capacity (mg/L)	降解纤维素能力 Cellulose degrading ability
M4	-	+	+	+	7.46±0.34b	-
M5	-	+	+	+	6.64±0.16c	-
B5	-	+	+	+	4.75±0.21d	+
L3	-	+	+	-	1.33±0.21e	+
Q17	+	+	+	+	12.61±0.56a	-

+: 菌株有此功能；-: 菌株无此功能；数据为平均值±标准误，同一指标不同字母表示在 $P<0.05$ 差异显著， $n=5$ 。

+: Strain has this function; -: Strain does not have this function. The data were mean±SE. Different letters of the same index indicate significant difference at $P<0.05$, $n=5$.

CMC 固体培养基上生长的菌落经刚果红染色后，编号为 B5 和 L3 的菌落周围出现透明圈，说明这 2 个菌株具有降解纤维素的能力。此外，测定结果显示，5 个菌株均具有产 IAA 的能力，其中能力最强的菌株 Q17 IAA 产量可达 12.61 mg/L (初始色氨酸浓度为 100 mg/L)。

2.3 五株芽孢杆菌菌株盐胁迫下对田菁幼苗生长的影响

2.3.1 接种菌株对田菁幼苗生长形态的影响

为验证菌株对田菁幼苗盐胁迫的缓解效果，接种芽孢杆菌菌悬液 15 d 后幼苗的长势如图 1

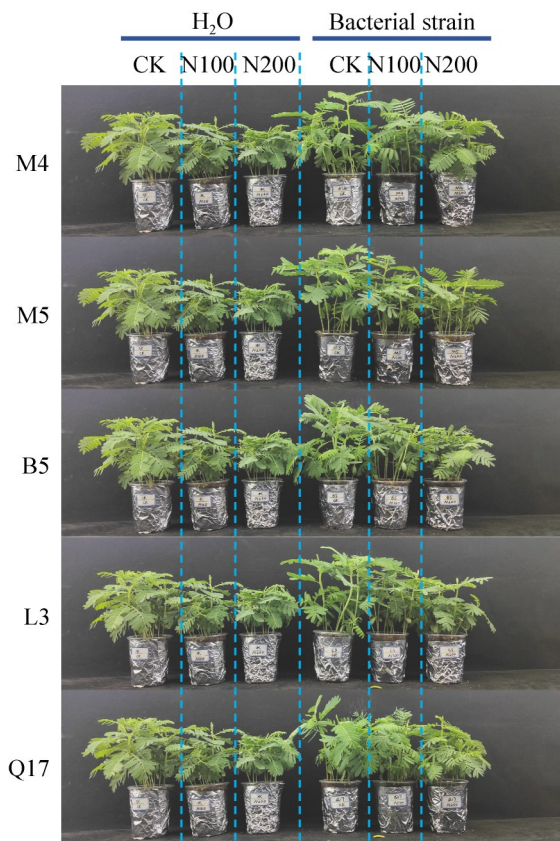


图1 不同盐胁迫下接种5株芽孢杆菌对田菁幼苗生长形态的促生效果分析。CK: 无盐胁迫; N100: 氯化钠浓度100 mmol/L; N200: 氯化钠浓度200 mmol/L。

Figure 1 Analysis on the growth promotion effect of five strains of *Bacillus* inoculated with different salt stress on *Sesbania cannabina* seedlings. CK: No salt stress; N100: Sodium chloride concentration 100 mmol/L; N200: Sodium chloride concentration 200 mmol/L.

所示。在未接种芽孢杆菌的情况下, 随着 NaCl 浓度的增加, 植株高度逐渐降低; 而加入菌悬液后, 田菁幼苗的高度显著增加。

各试验处理下田菁幼苗的生长形态参数如表 3 所示。与对照组相比, 加入各菌株后对田菁幼苗的株高、根长、最长枝条长度和最大叶面积均有不同程度的促生效果。在无胁迫条件下, 加入 M4、M5、B5、L3、Q17 这 5 个菌株

的菌悬液后, 株高最高增加了 19.25%, 根长最高增加了 20.77%, 表明菌株 M4 对田菁幼苗的株高和根长具有显著的促生效果($P<0.05$)。加入 M4 和 B5 菌株后, 最长枝条长度分别增加了 18.06% 和 10.42%, 最大叶面积分别增加了 33.34% 和 21.05%, 表明这 2 个菌株显著增加了枝条长度和叶面积, 使幼苗更加茂盛($P<0.05$)。

当 NaCl 胁迫浓度达到 100 mmol/L 时, 与对照组相比, 加入 5 个芽孢杆菌的菌悬液后, 株高最高增加了 20.76%, 根长最高增加了 20.28%, 表明在盐胁迫下能显著提高植物的株高和根长($P<0.05$)。同时, 结果发现加入编号为 M4 的菌悬液后, 其株高与无胁迫下的对照组幼苗株高无显著差异, 说明加入 M4 菌株能够完全消除盐分对植物的抑制效果。此外, 加入这 5 株芽孢杆菌的菌悬液后, 幼苗的最大叶面积较对照组显著增加($P<0.05$), 最高增加 36.29%。当 NaCl 胁迫浓度达到 200 mmol/L 时, 田菁幼苗植株高度较无胁迫条件时降低了 24.60%。加入编号为 M4 和 Q17 的菌悬液后, 幼苗的株高分别增加了 22.87% 和 18.79%, 根长分别增加了 19.64% 和 18.45%, 显著缓解了盐胁迫对植物的影响($P<0.05$)。加入 M4 菌株的菌悬液后, 显著增加了幼苗的最长枝条长度和最大叶面积($P<0.05$), 分别增加了 21.77% 和 103.70%。

综上所述, 编号为 M4、M5、B5、L3、Q17 的菌株均能在不同程度上提高田菁幼苗在盐胁迫下的形态学参数, 其中 M4 菌株的促生效果最为显著。

2.3.2 接种菌株对田菁幼苗生物量的影响

在完成各处理组的形态学参数评估后, 对不同菌株在不同盐胁迫处理下田菁幼苗的生物量进行了测定, 如表 4 所示。在无胁迫条件下, 向盆栽中加入 5 个菌株的菌悬液均能显著提高幼苗的茎秆鲜重、根鲜重、茎秆干重和根干重($P<0.05$), 其中茎秆鲜重最高增加了 31.28%。当 NaCl 胁迫浓度达到 100 mmol/L 时, 加入 M4、M5、B5 菌株的菌悬液能够显著增加幼苗的茎秆

表3 不同盐胁迫下接种5株芽孢杆菌对田菁幼苗形态参数的影响

Table 3 Effects of inoculation of five strains of *Bacillus* on morphological parameters of *Sesbania cannabina* seedlings under different salt stress

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	根长 Root length (cm)	最长枝条长度 Longest shoot length (cm)	最大叶面积 Maximum leaf area (cm ²)
H ₂ O-CK	14.96±0.84c	13.58±1.00c	8.64±0.29c	0.57±0.08b
H ₂ O-M4	17.84±0.83a	16.40±1.36a	10.20±0.72a	0.76±0.07a
H ₂ O-M5	17.12±0.50ab	15.16±0.72b	9.20±0.58bc	0.69±0.10a
H ₂ O-B5	17.20±0.47ab	14.86±0.62b	9.54±0.67ab	0.68±0.09a
H ₂ O-L3	16.72±1.13b	14.48±0.54bc	9.10±0.82bc	0.70±0.10a
H ₂ O-Q17	16.22±0.59b	14.34±0.92bc	9.22±0.42bc	0.71±0.06a
N100-CK	12.04±0.71c	11.24±1.11b	6.54±0.11c	0.47±0.05b
N100-M4	14.54±0.51a	13.52±1.23a	7.82±0.63a	0.64±0.03a
N100-M5	13.70±0.33ab	13.08±0.73a	7.02±0.63bc	0.64±0.08a
N100-B5	13.30±0.96b	12.52±1.28ab	7.16±0.55ab	0.62±0.06a
N100-L3	13.94±0.36ab	12.74±0.84a	7.34±0.58bc	0.60±0.07a
N100-Q17	13.86±0.57ab	12.96±0.69a	6.98±0.55bc	0.62±0.09a
N200-CK	11.28±0.79b	10.08±0.51b	5.88±0.71b	0.27±0.04b
N200-M4	13.86±0.30a	12.06±0.66a	7.16±0.72a	0.55±0.09a
N200-M5	12.80±1.58ab	11.92±1.16a	6.24±0.82b	0.53±0.07a
N200-B5	12.26±0.77ab	11.82±0.54a	6.14±0.29b	0.51±0.05a
N200-L3	13.18±1.29a	11.22±0.99ab	6.20±0.29b	0.52±0.05a
N200-Q17	13.40±1.64a	11.94±1.24a	6.68±0.50ab	0.52±0.07a

数据为平均值±标准误, 同一指标不同字母表示在 $P<0.05$ 差异显著, $n=5$ 。

The data were mean±SE. Different letters of the same index indicate significant difference at $P<0.05$, $n=5$.

鲜重和根鲜重($P<0.05$)。将叶片烘干后发现, 加入这 5 株芽孢杆菌的菌悬液后, 也显著增加了田菁幼苗的茎秆干重和根干重($P<0.05$)。当 NaCl 胁迫浓度为 200 mmol/L, 加入芽孢杆菌菌悬液能够显著提高幼苗的茎秆鲜重、根鲜重、茎秆干重和根干重($P<0.05$), 其中茎秆干重较对照组增长率最高为 92.13%, 根干重增长率为 90.57%, 表明加入各芽孢杆菌的菌悬液均能有效缓解盐分对植物积累生物量的胁迫作用, 其中 M4 菌株的效果尤为突出。

2.4 五株芽孢杆菌对田菁幼苗叶片抗氧化代谢的影响

本研究测定了不同盐胁迫浓度下, 接种与未接种芽孢杆菌的田菁叶片中 3 种抗氧化酶活性(CAT 活性、SOD 活性、POD 活性)以及 MDA

含量(图 2)。在不同处理条件下, 接种 5 株芽孢杆菌均能提高 3 种抗氧化酶的活性。如图 2A 所示, MDA 含量是细胞膜脂质过氧化的生物标志物, 随着盐胁迫浓度的增加, MDA 含量也随之增加, 但接种菌株后较对照组均有所下降。在无胁迫及 100 mmol/L NaCl 胁迫条件下, 接种 M4、M5、L3、Q17 菌株后, 田菁叶片中 MDA 含量显著下降($P<0.05$)。在 200 mmol/L NaCl 胁迫条件下, 接种芽孢杆菌菌悬液后叶片中 MDA 含量最多下降 22.06%, 且均显著低于无胁迫下的对照组。

如图 2B 所示, CAT 活性代表细胞内催化过氧化氢(H_2O_2)分解的速度。在无盐胁迫处理下, 叶片的 CAT 活性随盐胁迫浓度的增加而升高。与较对照组相比, 100 mmol/L NaCl 胁迫和

表4 不同盐胁迫下接种5株芽孢杆菌对田菁幼苗生物量积累及生长响应的影响

Table 4 Effects of inoculation of five strains of *Bacillus* on biomass accumulation and growth response of *Sesbania cannabina* seedlings under different salt stress

处理 Treatment	地上部鲜重 Fresh weight on the ground (g)	地上部干重 Dry weight on the ground (g)	地下部鲜重 Fresh weight underground (g)	地下部干重 Dry weight underground (g)
H ₂ O-CK	2.44±0.20c	0.35±0.04c	0.70±0.07c	0.10±0.01c
H ₂ O-M4	3.20±0.22a	0.68±0.04a	1.24±0.10a	0.23±0.02a
H ₂ O-M5	2.79±0.14bc	0.51±0.03b	0.91±0.11b	0.20±0.02b
H ₂ O-B5	2.91±0.15ab	0.52±0.02b	1.00±0.08b	0.18±0.03b
H ₂ O-L3	2.80±0.27b	0.45±0.04b	0.95±0.12b	0.17±0.02b
H ₂ O-Q17	2.73±0.13bc	0.50±0.07b	0.95±0.13b	0.19±0.02b
N100-CK	1.86±0.13c	0.26±0.03d	0.64±0.03c	0.09±0.01c
N100-M4	2.37±0.09a	0.56±0.05a	0.97±0.04a	0.18±0.02a
N100-M5	2.11±0.11b	0.48±0.05b	0.89±0.05ab	0.16±0.03ab
N100-B5	2.10±0.19b	0.39±0.03c	0.86±0.07b	0.14±0.02b
N100-L3	2.07±0.04bc	0.42±0.04bc	0.80±0.04b	0.15±0.01ab
N100-Q17	2.03±0.08bc	0.42±0.05bc	0.87±0.08ab	0.14±0.02b
N200-CK	1.34±0.04c	0.19±0.03c	0.51±0.03c	0.07±0.01c
N200-M4	1.90±0.14a	0.37±0.02a	0.74±0.07a	0.13±0.02a
N200-M5	1.73±0.13b	0.28±0.01b	0.68±0.03ab	0.10±0.02b
N200-B5	1.84±0.06ab	0.25±0.03b	0.61±0.05b	0.11±0.02ab
N200-L3	1.76±0.06ab	0.27±0.04b	0.66±0.06ab	0.10±0.01b
N200-Q17	1.70±0.05b	0.30±0.01b	0.63±0.06b	0.11±0.01ab

数据为平均值±标准误, 同一指标不同字母表示在 $P<0.05$ 差异显著, $n=5$ 。

The data were mean±SE. Different letters of the same index indicate significant difference at $P<0.05$, $n=5$.

200 mmol/L NaCl 胁迫处理下, CAT 活性分别增加了 32.64% 和 64.81%。接种 5 株芽孢杆菌后, 叶片 CAT 活性均显著提高($P<0.05$)。如图 2C 所示, SOD 能够清除超氧自由基, 盐胁迫时植物体内 SOD 活性会升高。结果显示, 100 mmol/L NaCl 胁迫和 200 mmol/L NaCl 胁迫处理组较无胁迫处理的田菁叶片中 SOD 活性分别增加了 16.27% 和 33.58%。无盐胁迫时, 接种 5 株芽孢杆菌均显著提高了田菁叶片中 SOD 活性($P<0.05$)。在 100 mmol/L NaCl 胁迫和 200 mmol/L NaCl 胁迫下, 接种芽孢杆菌后叶片中 SOD 活性显著提高($P<0.05$)。POD 能保护植物缓解盐胁迫下的氧化应激损害, 其活性与植物的抗性

密切相关。如图 2D 所示, 接种 5 株芽孢杆菌后, 叶片中 POD 活性均显著提高($P<0.05$)。在 200 mmol/L NaCl 胁迫条件下, 接种不同芽孢杆菌菌悬液后叶片 POD 活性最高增加 56.22%。

2.5 菌株 M4 的生理生化特征及分类鉴定

2.5.1 菌株 M4 的形态学特征

将菌株 M4 在 LB 固体培养基上培养 24 h 后进行形态学观察, 菌落表面平滑、扁平、不透明、边缘规则, 呈乳白色。扫描电镜结果显示, M4 菌株呈短杆状, 大小约为(2.5–3.5) μm ×(0.7–0.8) μm 。菌液培养 48 h 后, 芽孢从菌体上脱离, 经染色后芽孢呈现紫色, 菌体呈现蓝色(图 3)。

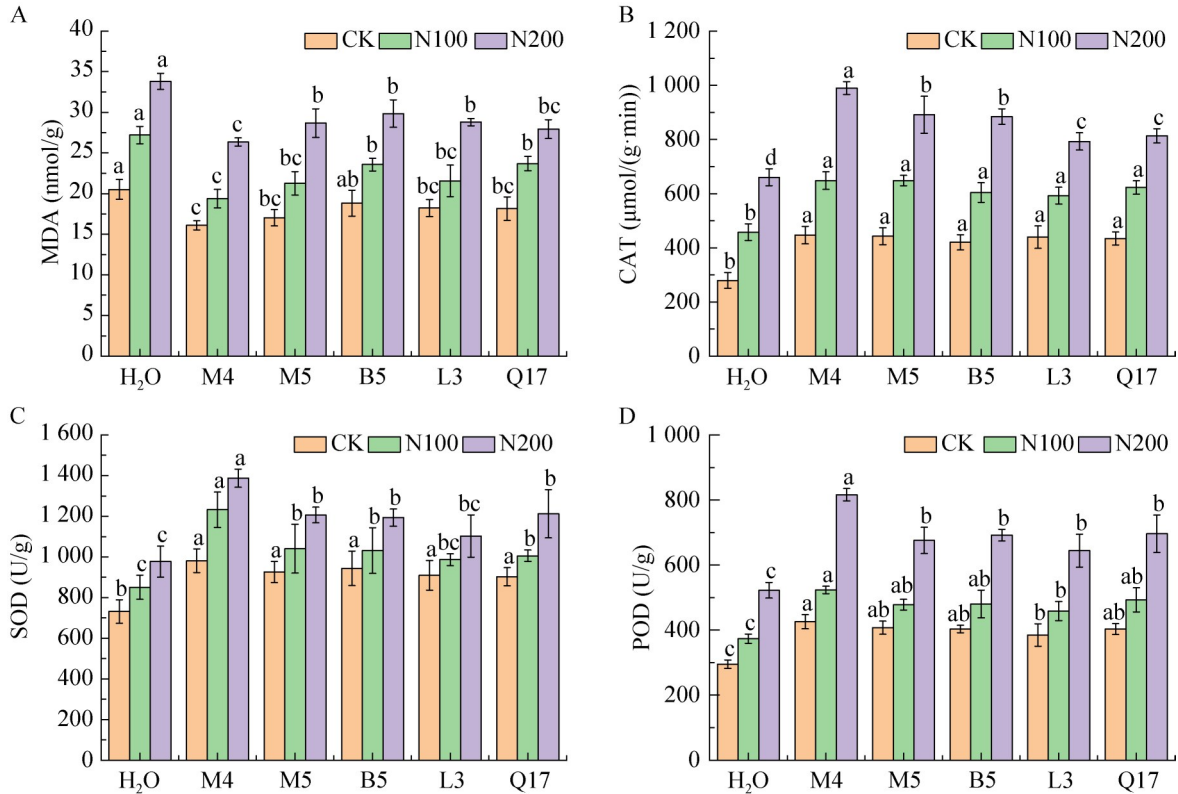


图2 不同盐胁迫下接种5株芽孢杆菌对田菁幼苗叶片中抗氧化酶活性的影响分析。A: MDA含量; B: CAT活性; C: SOD活性; D: POD活性。同一指数的不同字母表示 $P < 0.05$, $n = 5$ 时有显著性差异。

Figure 2 Effect of inoculation of five *Bacillus* strains under different salt stress on antioxidant oxidase activity in leaves of *Sesbania cannabina* seedlings. A: MDA content; B: CAT activity; C: SOD activity; D: POD activity. Different letters of the same index indicate significant difference at $P < 0.05$, $n = 5$.

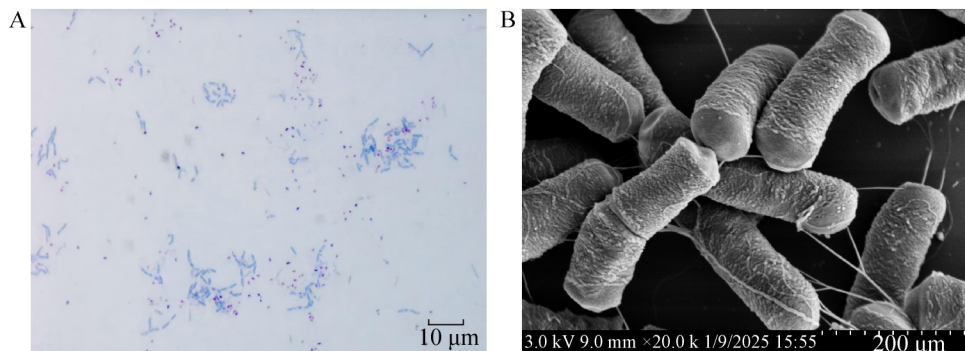


图3 菌株M4芽孢染色及扫描电镜形态分析特征。A: 孢子染色照片(紫色的为孢子, 蓝色的为营养体); B: 菌株M4的扫描电镜图像。

Figure 3 Morphological characteristics of spore staining and scanning electron microscopy of strain M4. A: Spore staining photos (purple is the spores, blue is the nutrients); B: Scanning electron microscope image of strain M4.

2.5.2 菌株 M4 的系统发育分析

菌株 M4 与苏云金芽孢杆菌 (*Bacillus thuringiensis*) ATCC 10792^T 和东洋芽孢杆菌 (*Bacillus toyonensis*) BCT-7112^T 的序列相似性最高, 均高于 99%。基于 16S rRNA 基因构建的最大似然系统发育树(ML)显示, 菌株 M4 与 *B. thuringiensis* ATCC 10792^T 聚在一个分支上(图

4A)。进一步的全基因组系统发育树也显示 M4 与 *B. thuringiensis* ATCC 10792^T 聚在一个分支上(图 4B), 表明菌株 M4 可能为 *B. thuringiensis*, 属于 *Bacillus cereus*。

2.5.3 菌株 M4 及其近缘菌株的 ANI 和 dDDH 基因组比较分析

菌株 M4 与 *B. thuringiensis* ATCC 10792^T 的

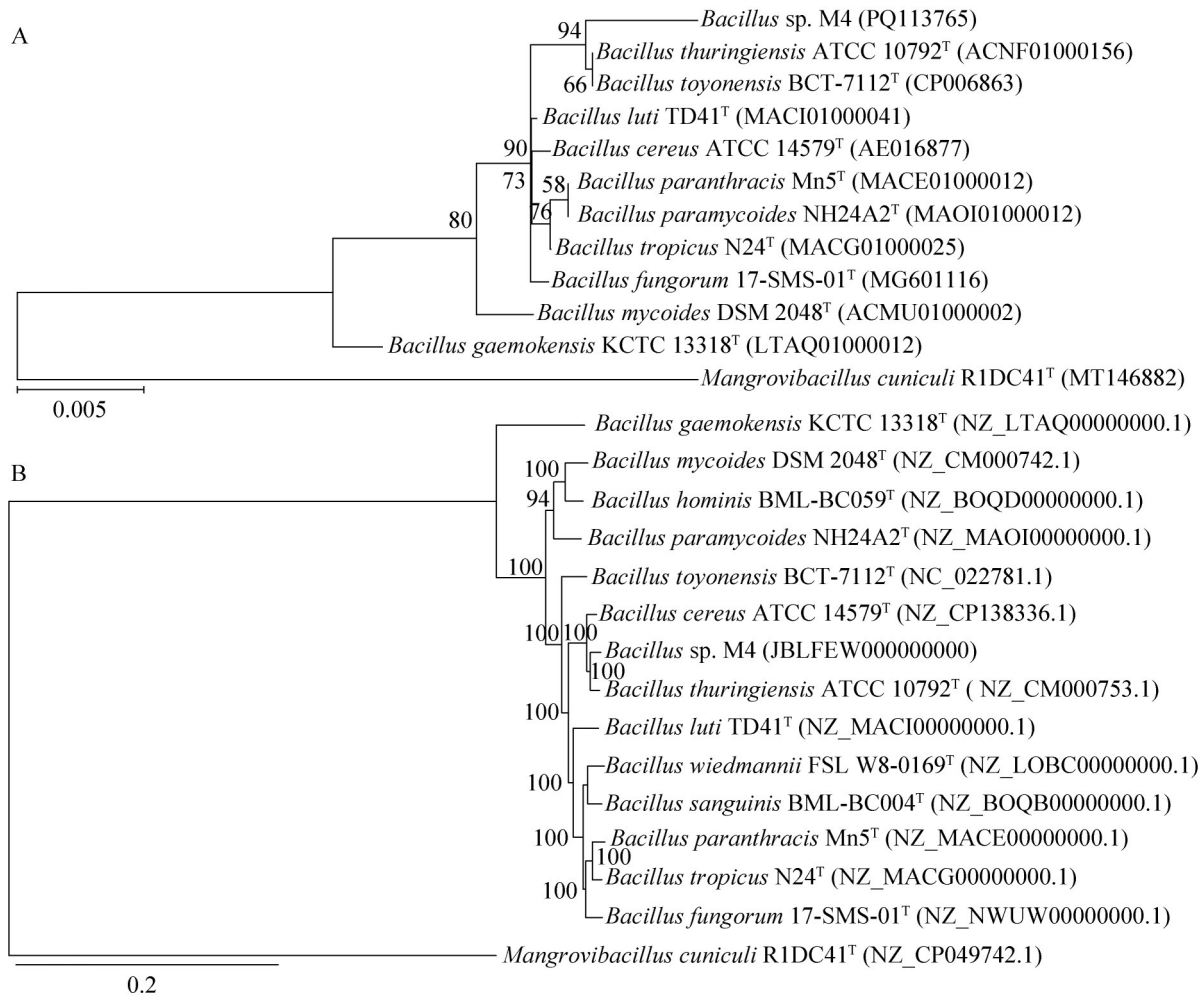


图4 菌株M4基于16S rRNA基因序列及全基因组序列构建的系统发育树。A: 基于16S rRNA基因序列构建的最大似然系统发育树; B: 基于细菌全基因组基因序列构建的最大似然系统发育树。GenBank登录号标注在括号内; 分支节点上的自展值(bootstrap value)表示1 000次重复的百分比。

Figure 4 Phylogenetic tree of strain M4 was constructed based on 16S rRNA gene sequence and whole genome sequence. A: Maximum likelihood phylogenetic tree based on 16S rRNA gene sequence; B: Maximum likelihood phylogenetic tree constructed based on the whole bacterial genome gene sequence. The GenBank accession number is indicated in parentheses; The bootstrap value on a branch node represents the percentage of 1 000 repetitions.

ANI 值为 96.49%，dDDH 值为 72.8%，均高于区分物种的界限值 (ANI: 95.00%–96.00%; dDDH: 70.0%)。与其他菌株的 ANI 比值在 83.86%–91.92% 之间，dDDH 比值在 20.2%–43.9% 之间(表 5)，表明菌株 M4 属于苏云金芽孢杆菌。

2.5.4 菌株 M4 的生理生化特征及全基因组学特征

菌株 M4 的生理生化鉴定结果显示其为革兰氏阳性菌，具有明胶液化、硝酸盐还原和淀粉水解能力，V-P 试验为阴性，无法利用 D-木糖、L-阿拉伯糖和 D-甘露醇作为碳源。菌株 M4 能够在 4% NaCl 平板上生长，远高于田菁幼苗的盐分致死浓度，因此可初步确定菌株 M4 为具有耐盐特性的植物促生菌。

菌株 M4 的全基因组基本特征见表 6，基因组大小为 6.3 Mb，G+C 含量为 34.6%，草图基因组包含 141 个 contigs，共 6 516 个基因。采用 antiSMASH 程序预测菌株 M4 全基因组中含有 8 个次级代谢产物基因簇(表 7)。此外，CAZy 家族基因的表达有助于植物应对逆境胁迫。菌株 M4 全基因组中共含有 124 个 CAZy 家族基因，其中糖基转移酶(glycosyltransferases, GTs)数量最多，为 47 个；糖苷水解酶(glycoside hydrolases, GHs)基因数为 37 个，其他基因数量如图 5 所示。

表5 M4及其近缘菌株的ANI和dDDH基因组相似性分析

Table 5 ANI and dDDH genomic similarity analysis of M4 and its related strains

Strains	ANI (%)	dDDH (%)
<i>Bacillus thuringiensis</i> ATCC 10792 ^T	96.49	72.8
<i>Bacillus toyonensis</i> BCT-7112 ^T	91.85	43.9
<i>Bacillus paranthracis</i> Mn5 ^T	91.66	42.0
<i>Bacillus paramycooides</i> NH24A2 ^T	89.57	34.1
<i>Bacillus tropicus</i> N24 ^T	91.85	43.6
<i>Bacillus luti</i> TD41 ^T	91.46	41.4
<i>Bacillus sanguinis</i> BML-BC004 ^T	91.74	42.3
<i>Bacillus wiedmannii</i> FSL W8-0169 ^T	91.79	43.8
<i>Bacillus fungorum</i> 17-SMS-01 ^T	91.92	41.9
<i>Bacillus hominis</i> BML-BC059 ^T	91.15	35.8
<i>Bacillus mycooides</i> DSM 2048 ^T	90.00	36.7
<i>Bacillus gaemokensis</i> KCTC 13318 ^T	85.85	24.7
<i>Mangrovibacillus cuniculi</i> R1DC41 ^T	83.86	20.2

表6 菌株M4全基因组基本特征

Table 6 The genome features of strain M4

Genomic features	Results
Accession number	PRJNA1216383
Size (Mb)	6.3
Number of contigs	141
G+C content (%)	34.6
Number of genes	6 516
N50 (bp)	172 712
N90 (bp)	27 395

表7 菌株M4全基因组中次级代谢产物基因簇的预测与功能分析

Table 7 Prediction and functional analysis of secondary metabolite gene clusters in the whole genome of strain M4

Compound	Synthetase type	Size (kb)
Bacillibactin	NRPS	46.1
Molybdenum cofactor	Terpene	21.9
Zwittermicin A	Lanthipeptide-class-ii, NRPS, T1PKS	107.2
Fengycin	Betalactone	25.2
Petrobactin	Siderophore	13.7
Thurincin H	Ladderane, sactipeptide	35.5
Bacillicin CER074	RiPP-like	8.6
Anabaenopeptin NZ857/nostamide A	NRPS	1.7

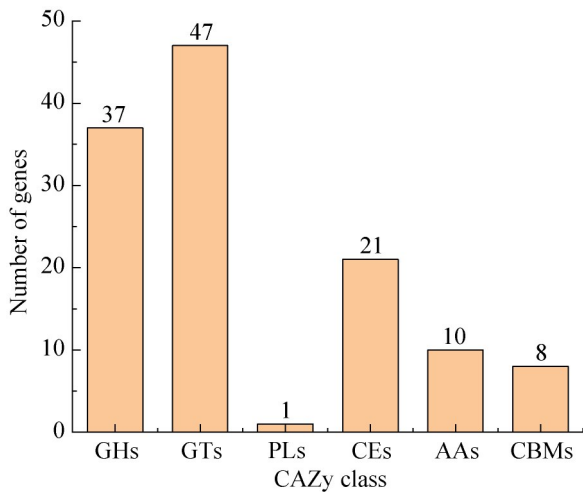


图5 菌株M4基因组中含有的CAZy家族基因数量。GHs: 糖苷水解酶; GTs: 糖基转移酶; PLs: 多糖裂解酶; CEs: 碳水化合物酯酶; AAs: 辅助活性; CBMs: 碳水化合物结合模块。

Figure 5 The number of genes of the CAZy family contained in the strain M4 genome. GHs: Glycoside hydrolase; GTs: Glycosyltransferase; PLs: Polysaccharide lyase; CEs: Carbohydrate esterase; AAs: Auxiliary activity; CBMs: Carb binding module.

3 讨论

黄河三角洲盐碱地位于山东省黄河入海口处, 近些年由于自然因素和人类活动的影响, 加剧了土壤盐渍化程度, 导致土壤肥力下降、作物生长受阻^[27]。田菁是一种多年生草本植物, 由于其具有固氮能力, 常被用作绿肥作物以改善土壤氮含量, 增加土壤中的有机质, 提高土壤的保水性和透气性, 从而有助于改善土壤的盐碱状况^[28]。Patani 等^[29]研究发现接种芽孢杆菌菌株能通过消除盐胁迫对植物生长的负面影响来提高番茄的产量和耐盐性。因此, 接种芽孢杆菌在提高植物耐盐性和促进生长方面具有重要的应用潜力。

众所周知, 根际微生物被认为是植物的“第二基因组”, 在农业绿色发展具有重要作用^[30]。本研究从黄河三角洲盐碱土壤中共分离

得到 60 株芽孢杆菌, 通过田菁种子的浸种试验筛选出 5 株具有显著促生效果的菌株, 其编号分别为 M4、M5、B5、L3 和 Q17。对这些菌株的促生能力进行测定, 发现这些芽孢杆菌菌株具备解无机磷、解钾和分泌 IAA 的能力, 部分菌株还具有解有机磷、固氮和降解纤维素的能力。这些功能对于促进植物的耐盐性至关重要, 能够直接提高幼苗的生长。Ali 等^[31]研究表明, 接种苏云金芽孢杆菌 *B. thuringiensis* PM25 能够分泌植物激素 IAA, 从而改善玉米在盐胁迫下的生长。

Patani 等^[29]研究发现, 接种植物促生菌后幼苗的形态学参数和生物量均发生了显著变化, 包括发芽率、株高、根长、叶面积、植株鲜重和干重。Masmoudi 等^[32]的研究发现, 无论有无盐胁迫, 接种贝莱斯芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*) FMH2 都能促进番茄幼苗的生长, 这与本研究的结果一致。随着盐胁迫的增加, 植株的生长明显受到抑制, 而在接种这 5 个菌株后田菁幼苗在株高、根长、最长枝条长度、最大叶面积、茎秆鲜重、茎秆干重、根鲜重和根干重等生长指标上均有显著提升。在 NaCl 胁迫浓度为 100 mmol/L 时, 与无胁迫处理组相比, 分别提高了 10.47%、11.39%、6.73%、27.71%、8.90%、50.00%、24.48% 和 53.01% 以上; 在 NaCl 胁迫浓度为 200 mmol/L 时, 与无胁迫处理组相比, 分别提高了 86.9%、11.31%、4.42%、87.39%、26.62%、33.33%、20.26% 和 43.73%。这表明这 5 株芽孢杆菌不仅能促进植物在非胁迫条件下的生长, 更能在盐胁迫环境下提高植物的耐盐性和生长潜力。

MDA 是植物体内脂质过氧化的产物, 其含量的增加通常与细胞膜的损伤相关, 盐分胁迫下细胞内渗透压的增加会导致 MDA 含量升高, 因此 MDA 的含量通常反映了植物在逆境条件下的生理状态^[33]。已有研究表明, 在盐胁迫下, 接种海水芽孢杆菌 (*Bacillus aquimaris*) DY-3 后, 玉米幼苗 MDA 含量降低了 9.55%^[34]; 与单独盐

胁迫的植物相比, 接种蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*) KP120 能够使拟南芥幼苗的 MDA 含量降低, 氧化损伤减轻^[35]。本研究结果表明, 与对照组相比, 接种芽孢杆菌菌株的田菁幼苗叶片中 MDA 含量显著降低, 在 CK、N100、N200 处理条件下, 其含量分别降低了 8.20%、12.92% 和 11.71% 以上。MDA 含量的降低说明接种植物促生菌的幼苗对氧化胁迫的耐受性更强, 这与上述接种植物促生菌能够有效缓解盐胁迫下植物幼苗生长抑制的结果一致。

在盐胁迫条件下, 植物体内的活性氧(reactive oxygen species, ROS)水平升高, 这会导致氧化应激并对植物造成损伤。抗氧化酶如过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)在保护植物免受氧化应激和缓解植物生长抑制方面发挥重要作用^[36]。赵龙飞等^[37]研究发现, 在盐胁迫下, 大豆幼苗接种枯草芽孢杆菌 127 和解蛋白芽孢杆菌 133 后, 叶片中 SOD 和 POD 活性均有所提升, 说明接种植物促生菌有助于减轻盐分对植物造成的损害, 并增强植物的抗逆性。CAT 能催化植物细胞中的过氧化氢转化为氧气和水, 从而缓解过氧化氢造成的伤害, 在植物抗氧化系统中是非常重要的部分。Khan 等^[38]发现, 通过接种植物促生菌幼苗中的 SOD 和 CAT 活性分别比盐处理过的植物增加了 58.40% 和 25.65%。这与本研究中接种芽孢杆菌后田菁叶片中 CAT、SOD 和 POD 等抗氧化酶活性增强的结果相符。在无盐胁迫条件下, CAT、SOD、POD 的活性分别增加了 50.30%、23.38% 和 30.45% 以上; 在 NaCl 胁迫浓度为 100 mmol/L 时 CAT、SOD、POD 活性分别增加了 29.50%、15.99% 和 22.66%; 当 NaCl 胁迫浓度达到 200 mmol/L 时 CAT、SOD、POD 活性分别增加 20.10%、12.88% 和 23.31% 以上。这表明接种芽孢杆菌菌株可能通过增强植物的抗氧化系统来减轻氧化损伤, 保护植物细胞免受盐胁迫的伤害。

芽孢杆菌属是土壤中发现的主要细菌属之

一, 具有巨大的遗传和代谢多样性, 在土壤生态系统中发挥着多种生态功能, 从养分循环到赋予植物抗逆性^[39]。芽孢杆菌种类的高潜力在于它们能够产生许多有益成分, 包括 IAA、氢氰酸、铁载体、水解酶、具有抗菌活性的化合物, 以及它们的磷酸盐增溶和固氮能力^[39]。另一个优势是它们是孢子形成细菌。与营养形式相比, 孢子更强壮、更耐药, 这使得它们在生产过程中更方便操作^[40]。Zou 等^[41]报道指出, 枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)在盐碱条件下具有促进月季生长和提高抗逆性的潜力, 并能影响根系微生物群落的调控。相比之下, 高盐胁迫下接种贫瘠水芽孢杆菌(*Bacillus inaquosorum*)、苏云金芽孢杆菌(*B. thuringiensis*)和解蛋白芽孢杆菌(*Bacillus proteolyticus*)对藜麦的生物量、根长、次生根数、脯氨酸含量和光合活性等生长和生理指标都有显著的促进作用, 从而提高了藜麦的耐盐性^[42]。

盆栽试验筛选到的促生效果最佳的菌株为 M4, 经系统发育分析、基因组 ANI 和 dDDH 比较分析以及生理生化特征鉴定, 确认其为苏云金芽孢杆菌(*B. thuringiensis*)。菌株 M4 的全基因组中共含有 124 个 CAZy 家族基因, 其中糖基转移酶(glycosyltransferases, GTs)数量最多, 达 47 个。GTs 是以活化糖基供体为底物, 催化蛋白质、脂质、激素及苯丙烷类化合物发生糖基化反应的酶^[43]。它能够调节物质的生化特性和亚细胞定位。在植物细胞的生长发育及代谢平衡中, GTs 催化的糖基化反应是一种必需的修饰反应, 可维持小分子化合物的多样性, 并对植物种子萌发、生长、开花和结实等生命活动至关重要^[44]。此外, Gharabli 等^[45]研究表明 GTs 可以修饰植物分泌的次生代谢物, 影响植物与微生物的共生关系, 从而促进植物生长。在本研究中, 菌株 M4 的基因组预测包含 8 个次级代谢产物基因簇, 其中 bacillibactin 和 petrobactin 能够帮助芽孢杆菌获取铁元素。通过改善植物的铁营养和诱导植物系统抗性机制, 这些基

因簇间接促进了植物的生长^[46]。

4 结论

本研究从黄河三角洲盐碱土中筛选到 60 株芽孢杆菌菌株, 其中编号为 M4、M5、B5、L3 和 Q17 的芽孢杆菌菌株能够显著提高盐胁迫下田菁种子的萌发率和幼苗生长。这 5 株芽孢杆菌菌株部分具备解无机磷和有机磷、解钾、固氮、产 IAA 及降解纤维素等促生特性。无论有无盐胁迫, 接种这 5 株芽孢杆菌后, 田菁幼苗的株高、根长、最长枝条长度、最大叶面积、茎鲜重和干重、根鲜重和干重均显著提高。同时, 接种芽孢杆菌菌株能够显著降低叶片中 MDA 含量, 并显著提高 CAT、SOD 和 POD 活性。其中, M4 菌株的效果最为显著, 有效缓解了 NaCl 胁迫对田菁幼苗生长的抑制作用, 显著提高了田菁幼苗的耐盐性。经鉴定, 菌株 M4 为 *B. thuringiensis*。其全基因组分析显示, 菌株 M4 基因组大小为 6.3 Mb, antiSMASH 预测表明基因组中含有 8 个次级代谢产物基因簇, 并包含 124 个 CAZy 家族基因。因此, 深入研究芽孢杆菌与植物互作的分子机制, 将有助于开发新型微生物肥料和土壤改良剂, 推动黄河三角洲盐碱地的生态修复和农业生产的可持续发展。

作者贡献声明

李思铭: 设计研究方案、撰写初稿; 于潇: 数据收集和处理; 彭志伟: 协助实验操作; 景海青: 生物学分析; 刘坤坤: 提供试验材料和技术支持; 王寅初: 数据分析与文献整理; 尹雪斌: 提供专业意见; 季春丽: 协助实验设计; 任承钢: 协助实验设计; 薛金爱: 对论文进行审阅和修改; 崔红利: 协助论文的最终修改。

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] 赵英, 于金艺, 胡秋丽, 赵惠丽, 索立柱, 王毅, 吴楠. 黄河三角洲盐碱地根土水交互过程及其调控[J]. 鲁东大学学报(自然科学版), 2023, 39(2): 97-106, 145. ZHAO Y, YU JY, HU QL, ZHAO HL, SUO LZ, WANG Y, WU N. Interactive processes and modifications of root-soil-water in saline agricultural development of the Yellow River Delta[J]. Journal of Ludong University (Natural Science Edition), 2023, 39(2): 97-106, 145 (in Chinese).
- [2] ULLAH A, BANO A, KHAN N. Climate change and salinity effects on crops and chemical communication between plants and plant growth-promoting microorganisms under stress[J]. Frontiers in Sustainable Food Systems, 2021, 5: 618092.
- [3] DODD IC, PÉREZ-ALFOCEA F. Microbial amelioration of crop salinity stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(9): 3415-3428.
- [4] SUÁREZ N, MEDINA E. Salinity effect on plant growth and leaf demography of the mangrove, *Avicennia germinans* L.[J]. Trees, 2005, 19(6): 722-728.
- [5] 王艳霞, 解志红, 张蕾, 常大勇. 田菁根际促生菌的筛选及其促生耐盐效果[J]. 微生物学报, 2020, 60(5): 1023-1035. WANG YX, XIE ZH, ZHANG L, CHANG DY. Screening of plant growth promoting and salt tolerant rhizobacteria in *Sesbania cannabina*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2020, 60(5): 1023-1035 (in Chinese).
- [6] 关欣, 王丹丹, 刘佳凝, 宋恩泽, 严龙, 王洪凤, 解志红. 蒙脱石与复合菌剂配施提高田菁改良盐渍土的效果[J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(2): 331-341. GUAN X, WANG DD, LIU JN, SONG EZ, YAN L, WANG HF, XIE ZH. Combined use of montmorillonite and microbial inoculum improves theremediation efficiency of *Sesbania cannabina* in saline soil[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2024, 30(2): 331-341 (in Chinese).
- [7] 李娅娣, 王瀚祥, 胡柏耿, 杨辉, 胡新喜, 熊兴耀, 王万兴. 植物根际促生菌缓解园艺作物非生物胁迫研究进展[J]. 园艺学报, 2024, 51(8): 1964-1976. LI YD, WANG HX, HU BG, YANG H, HU XX, XIONG XY, WANG WX. Research progress on plant growth promoting rhizobacteria to alleviate abiotic stress tolerance of horticultural crops[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2024, 51(8): 1964-1976 (in Chinese).
- [8] 孙亚楠, 王春雪, 王欣, 杜秉海, 刘凯, 汪城墙. 萎缩芽孢杆菌 CNY01 的生防特性及其对玉米的抗盐促生作用[J]. 生物技术通报, 2024, 40(5): 248-260. SUN YN, WANG CX, WANG X, DU BH, LIU K, WANG CQ. Biocontrol characteristics of *Bacillus atrophaeus* CNY01 and its salt-resistant and growth-promoting effect on maize seedling[J]. Biotechnology Bulletin, 2024, 40(5): 248-260 (in Chinese).
- [9] 冯钰权, 邓娜, 李启彪, 孙靖然, 胡永华, 莫坤联. 特基拉芽孢杆菌 Bt-RS 对盐胁迫环境下香蕉幼苗生长的影响[J]. 热带作物学报, 2024, 45(8): 1613-1622. FENG ZQ, DENG N, LI QB, SUN JR, HU YH, MO KL. Effect of *Bacillus tequilensis* bt-RS on the growth of banana seedling under salt stress[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2024, 45(8): 1613-1622 (in Chinese).

- [10] 张凯晔, 刘晓琳, 董小燕, 刘润进, 贺立恒, 解志红. 田菁种子内生菌的分离及其对萌发的影响[J]. 中国农业科技导报, 2020, 22(6): 40-48.
ZHANG KY, LIU XL, DONG XY, LIU RJ, HE LH, XIE ZH. Isolation of endophytic cultures from *Sesbania cannabina* seeds and their effects on germination[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2020, 22(6): 40-48 (in Chinese).
- [11] MORALES-CEDEÑO LR, OROZCO-MOSQUEDA MC, LOEZA-LARA PD, PARRA-COTA FI, de los SANTOS-VILLALOBOS S, SANTOYO G. Plant growth-promoting bacterial endophytes as biocontrol agents of pre- and post-harvest diseases: fundamentals, methods of application and future perspectives[J]. Microbiological Research, 2021, 242: 126612.
- [12] SAEED Q, WANG XK, HAIDER FU, KUČERIK J, MUMTAZ MZ, HOLATKO J, NASEEM M, KINTL A, EJAZ M, NAVEED M, BRTNICKY M, MUSTAFA A. Rhizosphere bacteria in plant growth promotion, biocontrol, and bioremediation of contaminated sites: a comprehensive review of effects and mechanisms[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(19): 10529.
- [13] 胡玉婕, 朱秀玲, 丁延芹, 杜秉海, 汪城墙. 芽孢杆菌的耐盐促生机制研究进展[J]. 生物技术通报, 2020, 36(9): 64-74.
HU YJ, ZHU XL, DING YQ, DU BH, WANG CQ. Research progress on salt tolerance and growth-promoting mechanism of *Bacillus*[J]. Biotechnology Bulletin, 2020, 36(9): 64-74 (in Chinese).
- [14] 王华笑, 刘环, 杨国平, 张琇, 李壮, 张炎. *Bacillus amyloliquefaciens* YM6对盐胁迫条件下玉米促生长作用研究[J]. 生物技术通报, 2019, 35(12): 45-49.
WANG HX, LIU H, YANG GP, ZHANG X, LI Z, ZHANG Y. Effect of *Bacillus amyloliquefaciens* YM6 on growth promotion of maize under salt stress[J]. Biotechnology Bulletin, 2019, 35(12): 45-49 (in Chinese).
- [15] 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(1): 5872.
- [16] 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).
- [17] 李丽艳, 谭海霞, 李婧, 王连龙, 杜迎辉, 徐志文. 耐盐促生芽孢杆菌的筛选及其对盐胁迫下燕麦生长的影响[J]. 浙江农业学报, 2022, 34(6): 1268-1276.
LI LY, TAN HX, LI J, WANG LL, DU YH, XU ZW. Screening of salt-tolerant growth-promoting *Bacillus* strains and their effect on oat growth under salt stress[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2022, 34(6): 1268-1276 (in Chinese).
- [18] 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).
- [19] 吕睿, 贾凤安, 刘晨, 胡婷, 甄丽莎. 无机磷降解菌株的分离、鉴定及解磷能力[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(20): 295-298.
LÜ R, JIA FA, LIU C, HU T, ZHEN LS. Isolation, identification and phosphate-solubilizing ability of inorganic phosphorus degrading strain[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2017, 45(20): 295-298 (in Chinese).
- [20] 张妙宜, 陈宇丰, 周登博, 起登凤, 高祝芬, 张锡炎. 蓖麻根际土壤解钾菌的筛选鉴定及发酵条件的优化[J]. 热带作物学报, 2016, 37(12): 2268-2275.
ZHANG MY, CHEN YF, ZHOU DB, QI DF, GAO ZF, ZHANG XY. Isolation, identification and fermentation conditions optimization of potassium bacteria in *Castor* rhizosphere soil[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2016, 37(12): 2268-2275 (in Chinese).
- [21] 王琦, 李文涛, 张沛东, 张秀梅. 鳊草根际固氮菌的分离鉴定及培养条件的筛选[J]. 中国水产科学, 2017, 24(4): 791-801.
WANG Q, LI WT, ZHANG PD, ZHANG XM. Isolation and characterization of nitrogen-fixing bacteria in the rhizosphere of *Zostera marina* and optimization of its culture conditions[J]. Journal of Fishery Sciences of China 2017, 24(4): 791-801 (in Chinese).
- [22] 何勇, 许淑雅, 胡贤君, 卢云亮, 刘幸, 梁倩文, 齐永霞, 陈方新. 白术一株植物促生细菌的分离鉴定及培养条件优化[J]. 微生物学通报, 2023, 50(9): 3983-3996.
HE Y, XU SY, HU XJ, LU YL, LIU X, LIANG QW, QI YX, CHEN FX. A plant growth-promoting bacterium in *Atractylodes macrocephala* Koidz: isolation, identification, and optimization of culture conditions[J]. Microbiology China, 2023, 50(9): 3983-3996 (in Chinese).
- [23] 刘晓梅, 邹亚杰, 胡清秀, 杨小红, 沈德龙. 菌渣纤维素降解菌的筛选与鉴定[J]. 农业环境科学学报, 2015, 34(7): 1384-1391.
LIU XM, ZOU YJ, HU QX, YANG XH, SHEN DL. Screening and identification of cellulose-degrading bacteria from spent substrate of edible mushroom[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2015, 34(7): 1384-1391 (in Chinese).
- [24] 胡林. 植物叶面积系数法改进研究[J]. 中国农学通报, 2015, 31(5): 228-233.
HU L. Improvement of plant leaf area coefficient method[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(5): 228-233 (in Chinese).
- [25] 钟尚志, 刘学金, 欧阳江晗, 屠祥建, 宋文政, 曹薇, 陶奇波, 孙娟. 黄河三角洲盐碱土下生物炭配施磷肥对紫花苜蓿生长及生理特性的影响[J]. 中国草地学报, 2024, 46(7): 35-45.
ZHONG SZ, LIU XJ, OUYANG JH, TU XJ, SONG WZ, CAO W, TAO QB, SUN J. Effects of biochar and phosphorus fertilizer combination on the physiological growth characteristics of alfalfa in saline-alkali soil of the Yellow River Delta[J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(7): 35-45 (in Chinese).
- [26] 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 XZ, CAI MY. Handbook of Identification of Common Bacterial Systems[M]. Beijing: Science Press, 2001 (in Chinese).
- [27] 赵盈涵, 李田, 邵鹏帅, 孙景宽, 许文静, 张泽浩. 黄河三角洲不同类型盐生植物土壤真菌群落结构特征[J]. 西北植物学报, 2022, 42(5): 854-864.
ZHAO YH, LI T, SHAO PS, SUN JK, XU WJ, ZHANG ZH. Structural characteristics of fungi communities in soil of different halophytes in the Yellow River Delta[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2022, 42(5): 854-864 (in Chinese).
- [28] ZAHNAN HH. Rhizobia from wild legumes: diversity, taxonomy, ecology, nitrogen fixation and biotechnology[J]. Journal of Biotechnology, 2001, 91(2-3): 143-153.
- [29] PATANI A, PRAJAPATI D, ALI D, KALASARIYA H, YADAV VK, TANK J, BAGATHARIA S, JOSHI M, PATEL A. Evaluation of the growth-inducing efficacy of various *Bacillus* species on the salt-stressed tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1168155.
- [30] XU ZH, LIU YP, ZHANG N, XUN WB, FENG HC, MIAO YZ, SHAO JH, SHEN QR, ZHANG RF. Chemical communication in plant-microbe beneficial interactions: a toolbox for precise management of beneficial microbes[J]. Current Opinion in Microbiology, 2023, 72: 102269.
- [31] ALI B, HAFEEZ A, AHMAD S, JAVED MA, SUMAIRA, AFRIDI MS, DAWOUD TM, ALMAARY KS, MURESAN CC, MARC RA, ALKHALIFAH DHM, SELIM S. *Bacillus thuringiensis* PM25 ameliorates oxidative damage of salinity stress in maize via regulating growth, leaf pigments, antioxidant defense system, and stress responsive gene expression[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 921668.
- [32] MASMOUDI F, TOUNSI S, DUNLAP CA, TRIGUI M. Endophytic halotolerant *Bacillus velezensis* FMH2 alleviates salt stress on tomato plants by improving plant growth and altering physiological and antioxidant responses[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 165: 217-227.
- [33] 王旭明, 麦绮君, 周鸿凯, 赵夏夏, 陈景阳, 龚茂健, 杨善, 谢平, 莫俊杰, 叶昌辉. 盐胁迫对4个水稻种质抗逆性生理的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(2): 149-156.
WANG XM, MAI QJ, ZHOU HK, ZHAO XX, CHEN JY, GONG MJ, YANG S, XIE P, MO JJ, YE CH. Effects of salt stress on resistance physiology of four rice germplasms[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2019, 27(2): 149-156 (in Chinese).
- [34] LI HQ, JIANG XW. Inoculation with plant growth-promoting bacteria (PGPB) improves salt tolerance of maize seedling[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2017, 64, 235-241.
- [35] ZHANG YR, TIAN ZY, XI Y, WANG XM, CHEN S, HE MT, CHEN YG, GUO YQ. Improvement of salt tolerance of *Arabidopsis thaliana* seedlings inoculated with endophytic *Bacillus cereus* KP120[J]. Journal of Plant Interactions, 2022, 17(1): 884-893.
- [36] KESAWAT MS, SATHEESH N, KHERAWAT BS, KUMAR A, KIM HU, CHUNG SM, KUMAR M. Regulation of reactive oxygen species during salt stress in plants and their crosstalk with other signaling molecules-current perspectives and future directions[J]. Plants, 2023, 12(4): 864.
- [37] 赵龙飞, 徐亚军, 邵璇, 杨静雅. 两株内生芽孢杆菌对盐胁迫下大豆幼苗超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性影响[J]. 微生物学通报, 2022, 49(5): 1664-1677.
ZHAO LF, XU YJ, SHAO X, YANG JY. Two endophytic *Bacillus* strains from soybean nodules affect superoxide dismutase and peroxidase activities in soybean seedlings under salt stress[J]. Microbiology China, 2022, 49(5): 1664-1677 (in Chinese).
- [38] KHAN V, UMAR S, IQBAL N. Palliating salt stress in mustard through plant-growth-promoting rhizobacteria: regulation of secondary metabolites, osmolytes, antioxidative enzymes and stress ethylene[J]. Plants, 2023, 12(4): 705.
- [39] SAXENA AK, KUMAR M, CHAKDAR H, ANUROOPA N, BAGYARAJ DJ. *Bacillus* species in soil as a natural resource for plant health and nutrition[J]. Journal of Applied Microbiology, 2020, 128(6): 1583-1594.
- [40] VLAJKOV V, PAJČIN I, VUČETIĆ S, ANĐELIĆ S, LOC M, GRAHOVAC M, GRAHOVAC J. *Bacillus*-loaded biochar as soil amendment for improved germination of maize seeds[J]. Plants, 2023, 12(5): 1024.
- [41] ZOU M, YU K, LIU H, SHENG QQ, ZHANG YL. Effects of *Bacillus subtilis* on rose growth promotion and rhizosphere microbial community changes under saline-alkaline stress[J]. Agronomy, 2024, 14(4): 730.
- [42] SLATNI T, BEN SLIMENE I, HARZALLI Z, TAAMALLI W, SMAOUI A, ABDELLY C, ELKAHOUI S. Enhancing quinoa (*Chenopodium quinoa*) growth in saline environments through salt-tolerant rhizobacteria from halophyte biotope[J]. Physiologia Plantarum, 2024, 176(4): e14466.
- [43] SPEECKAERT N, ADAMOUM NM, HASSANE HA, BALDACCI-CRESP F, MOL A, GOEMINNE G, BOERJAN W, DUEZ P, HAWKINS S, NEUTELINGS G, HOFFMANN T, SCHWAB W, EL JAZIRI M, BEHR M, BAUCHER M. Characterization of the UDP-glycosyltransferase UGT72 family in poplar and identification of genes involved in the glycosylation of monolignols[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(14): 5018.
- [44] WU BP, LIU XH, XU K, ZHANG B. Genome-wide characterization, evolution and expression profiling of UDP-glycosyltransferase family in pomelo (*Citrus grandis*) fruit[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 459.
- [45] GHARABLI H, GALA VD, WELNER DH. The function of UDP-glycosyltransferases in plants and their possible use in crop protection[J]. Biotechnology Advances, 2023, 67: 108182.
- [46] 李铮, 王金辉, 丁丽丽, 张岱, 田梦君, 杨志辉, 朱杰华. 贝莱斯芽孢杆菌菌株NZ-4生防潜能及基因组学分析[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(2): 117-125.
LI Z, WANG JH, DING LL, ZHANG D, TIAN MJ, YANG ZH, ZHU JH. Biocontrol potential and genomic analysis of *Bacillus velezensis* strain NZ-4[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(2): 117-125 (in Chinese).