

苏打盐碱地水稻内生鲍曼不动杆菌 J-7 的分离、全基因组分析及促生作用

商梓琳¹, 吴鉴洪¹, 李洋², 毕少杰^{1*}, 王彦杰^{1*}

1 黑龙江八一农垦大学 生命科学技术学院, 黑龙江省寒区环境微生物与农业废弃物资源化利用重点实验室, 黑龙江 大庆

2 大庆市农业技术推广中心, 黑龙江 大庆

商梓琳, 吴鉴洪, 李洋, 毕少杰, 王彦杰. 苏打盐碱地水稻内生鲍曼不动杆菌 J-7 的分离、全基因组分析及促生作用[J]. 微生物学报, 2025, 65(8): 3331-3347.

SHANG Zilin, WU Jianhong, LI Yang, BI Shaojie, WANG Yanjie. Isolation, whole genome analysis, and plant growth-promoting effect evaluation of endophytic *Acinetobacter baumannii* J-7 from rice grown in soda saline-alkaline soil[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(8): 3331-3347.

摘要:【目的】从黑龙江省大庆市苏打盐碱地种植的水稻茎内筛选并鉴定一株对水稻生长具有促进作用的内生菌, 探究其促生能力及相关基因, 以期丰富并利用水稻内生微生物资源。【方法】采用稀释涂布法从水稻茎内分离出一株内生菌, 通过形态、生理生化试验及 16S rRNA 基因测序进行菌株鉴定; 基于二代 Illumina 全基因组测序技术解析菌株促生功能机制; 利用 antiSMASH 预测次级代谢产物基因簇; 通过促生性能试验、水稻种子萌发与育苗试验评估菌株促生性能。【结果】分离的一株水稻内生细菌编号为 J-7, 基于全基因组测序及平均核苷酸一致性分析(average nucleotide identity analysis, ANI)初步鉴定菌株为鲍曼不动杆菌(*Acinetobacter baumannii*)。菌株为中温菌, 在 pH 10.5 条件下 OD_{600} 值为 0.679, 说明其具有一定耐碱性; 在 1.0 mol/L NaCl 浓度下 OD_{600} 值为 0.293, 说明其具有一定耐盐性。促生特性鉴定结果显示菌株具有溶解无机磷及有机磷的能力, 溶无机磷量为 (179.54 ± 1.21) mg/L, 溶有机磷量为 (65.57 ± 1.07) mg/L; 同时具备产铁载体及利用铁铵盐的特性。菌株基因组(国家微生物科学数据中心登录号 NMDC60154488)全长 3 666 630 bp, G+C 含量为 39%, 共编码 3 432 个基因, 含有 8 个潜在的次生代谢产物编码基因簇; 施加 1×10^7 CFU/mL 菌悬液的水稻种子萌发试验组较对照组胚根长、茎基宽分别显著提高了 13.02% 和 17.68%; 施加 2×10^9 CFU/mL 菌悬液的水稻育苗试验组较对照组株高、根长分别显著提升了 32.69% 和 36.55%。【结论】菌株 J-7 对水稻具有良好促生作用, 作为微生物菌种资源在农业中具有一定的应用潜力。全基因组测序为深入研究鲍曼不动杆菌促生机制提供了理论依据。

资助项目: 黑龙江八一农垦大学“揭榜挂帅”科技攻关项目(JB20220001)

This work was supported by the ‘Jiebang Guashuai’ Open Competition Key Technology Research and Development Project of Heilongjiang Bayi Agricultural University (JB20220001).

*Corresponding authors. E-mail: WANG Yanjie, wangyanjie1972@163.com; BI Shaojie, bishaojie1990@163.com

Received: 2025-02-25; Accepted: 2025-04-18; Published online: 2025-05-12

关键词：水稻内生菌；促生功能；生长特性；全基因组测序

Isolation, whole genome analysis, and plant growth-promoting effect evaluation of endophytic *Acinetobacter baumannii* J-7 from rice grown in soda saline-alkaline soil

SHANG Zilin¹, WU Jianhong¹, LI Yang², BI Shaojie^{1*}, WANG Yanjie^{1*}

¹ Heilongjiang Provincial Key Laboratory of Environmental Microbiology and Recycling of Agro-waste in Cold Region, College of Life Science and Biotechnology, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang, China

² Daqing Agricultural Technology Extension Center, Daqing, Heilongjiang, China

Abstract: [Objective] To screen and identify an endophytic bacterial strain with plant growth-promoting effects on rice from the stem of rice grown in the soda saline-alkaline soil in Daqing City, Heilongjiang Province and explore its plant growth-promoting effects and related genes, with a view to enriching and utilizing the endophytic microbial resources of rice. **[Methods]** An endophytic bacterial strain was isolated from rice stems *via* the dilution coating method, and the strain was identified by morphological observation, physiological and biochemical tests, and 16S rRNA gene sequencing. The mechanisms underlying the plant growth-promoting effects of the strain were deciphered by Illumina sequencing of the whole genome. antiSMASH was used to predict the synthetic gene clusters of secondary metabolites. The plant growth-promoting performance of the strain was evaluated by promotion performance, rice seed germination, and seedling cultivation tests. **[Results]** An isolated endophytic bacterial strain of rice was designated as J-7, and the strain was identified as *Acinetobacter baumannii* by whole genome sequencing and ANI analysis. The strain was a mesophilic bacterium with an OD_{600} value of 0.679 at pH 10.5, showcasing alkaline tolerance. The strain had an OD_{600} value of 0.293 in the presence of 1.0 mol/L NaCl, exhibiting salt tolerance. The strain had the ability to solubilize inorganic and organic phosphorus, with the amounts of inorganic and organic phosphorus solubilized being (179.54 ± 1.21) mg/L and (65.57 ± 1.07) mg/L, respectively. In addition, the strain had the ability to produce siderophores and utilize ferric ammonium salts. The strain genome (national microbiology data center accession number: NMDC60154488) was 3 666 630 bp in length, with the G+C content of 39% and a total of 3 432 genes (including 8 potential synthetic gene clusters of secondary metabolites). The rice seed germination test results showed that the application of 1×10^7 CFU/mL suspension of the strain significantly increased the radicle length and stem base width by 13.02% and 17.68%, respectively, compared with the control group. The rice seedling cultivation test results showed that the application of 2×10^9 CFU/mL suspension of the strain significantly increased the plant height and root length by 32.69% and 36.55%, respectively, compared with the control group. **[Conclusion]** Strain J-7 has a good growth-promoting effect on rice, showing

application potential in agriculture as a microbial strain resource. Whole genome sequencing provides a theoretical basis for in-depth study of the plant growth-promoting mechanism of *A. baumannii*.

Keywords: rice endophytes; plant growth-promoting effect; growth characteristics; whole genome sequencing

水稻(rice, *Oryza sativa* L.)是全球范围内种植最广泛的稻属谷类作物, 超过 50% 的人口以水稻为主食^[1]。随着世界人口的增长及气候变化的加剧, 水稻的产量和质量面临日益严峻的挑战。其中, 盐碱地因其高盐分和碱性特性, 对水稻的生长构成双重胁迫: 一方面, 高浓度盐离子毒害直接破坏细胞膜的完整性, 引发离子失衡与氧化应激; 另一方面, 碱性土壤导致根系渗透压升高, 抑制水分与养分的吸收, 加剧生理性干旱, 导致其产量和质量显著下降^[2]。因此, 如何在这种环境下提高水稻的生产力成为当前农业研究的热点之一。

内生菌作为一类重要的微生物资源, 广泛存在于植物的根、茎、叶等组织中^[3-4], 并能够与植物建立共生关系, 通过多种机制缓解盐碱胁迫^[5]。研究表明, 内生菌能够通过调节植物体内的离子平衡^[6]、增强过氧化氢酶活性及脯氨酸含量^[7]等方式, 显著提高水稻在盐碱胁迫下的生长能力。其中, 过氧化氢酶能够催化过氧化氢的分解, 减轻盐胁迫引起的氧化损伤; 脯氨酸则通过渗透调节和抗氧化作用, 维持细胞水分平衡并保护生物大分子免受氧化应激的破坏。此外, 内生菌还可以通过溶解土壤中难溶性磷酸盐、分泌吡啶乙酸、固氮等生物学效应显著促进植物生长^[8-9]。有些内生菌还能通过分泌蛋白酶、几丁质酶等有效抑制多种病原菌的侵染, 兼具促生及抗病双重功能^[10]。尽管已有研究表明内生菌在正常土壤条件下能够显著改善水稻的生长性状及产量^[11], 但针对盐碱环境中水稻内生菌的研究报道相对较少。因此, 本研究旨在从大庆市苏打盐碱地种植的水稻中筛选具有促生作用的内生菌, 并通过全基因组测序等技术, 初步探讨该菌株的促生机制及其潜在的应

用价值, 以期在水稻在盐碱环境中的种植提供一种可缓解盐碱胁迫、促进水稻生长的微生物菌剂, 并为未来农业可持续发展中微生物资源的开发与应用提供重要的理论支持。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 试验样品

样品采集于黑龙江省大庆市林甸县四季青镇大树林村水稻试验田(125°01'E, 47°14'N)。将新鲜、无病害的水稻植株采集后立即放入密封袋中, 并在 4 °C 的低温条件下运输至实验室储存。水稻种子品种为‘绥粳 18’, 由黑龙江八一农垦大学黑龙江省寒区环境微生物与农业废弃物资源化利用重点实验室提供。育秧基质(广州市生升农业股份有限公司), 产品名称为‘水稻育秧专用基质’, pH 5.5–7.0, 容重 0.6 g/cm³, 含水率 24%。

1.1.2 培养基

LB 培养基^[12]用于菌株分离纯化。Ashby 培养基、CAS 检测培养基、King 氏培养基、溶无机磷培养基依据龚禹瑞^[13]的方法配制。解钾培养基、铁细菌培养基参照赵晨晨^[14]的方法配制。NBRIP 培养基^[15]用于溶磷量测定。

1.2 内生菌分离纯化

用无菌水将水稻表面冲净, 将水稻根、茎、叶三部分分开放置于无菌容器中, 加入 20 mL 浓度为 75% 的乙醇浸泡 3 min, 再移至含有 20 mL 3% NaClO 烧杯中继续消毒 5 min^[16], 无菌水冲洗数次。将根、茎、叶分别用无菌剪刀截成直径为 2 mm 的小段, 放置于无菌研钵中研磨成浆液, 分别取 100 μ L 稀释液涂布于 LB 培养基,

每组 3 次重复。于 37 °C 恒温培养箱中培养 48 h, 挑取表观形态不同的单菌进行分离纯化。

1.3 促生内生菌初筛

将目标内生菌点接于无机磷培养基中, 置于 37 °C 恒温培养箱培养 72 h 后, 对透明圈直径 (D) 和菌落直径 (d) 进行测定, 计算菌株溶磷指数 (P solubilization index, $PSI=D/d$)。若 $PSI \geq 2$, 则说明菌株具有溶磷能力^[17], 应用钼锑抗比色法并依据标准曲线对其溶磷量进行测定。参照陆雪天等^[18]的方法对菌株固氮能力进行测定; 采用 Salkowski 比色法^[19]检测菌株产吲哚乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA) 能力; 依照刘冠一等^[20]的方法对菌株产 ACC 脱氨酶能力进行检测; 采用透明圈法检验菌株是否具备解钾能力。挑取菌株划线于 CAS 检测培养基, 37 °C 下培养 48 h 后观察, 若菌落周围产生橙黄色透明晕圈, 则说明菌株具有产铁载体能力; 将菌株划线至铁细菌培养基, 连续 3 次传代培养, 若 3 代均可正常生长, 则可判断菌株具备利用铁铵盐功能。

1.4 菌株鉴定及生长特性

1.4.1 形态学观察与生理生化鉴定

经促生内生菌初筛试验筛选得到功能性较强的菌株后, 观察菌株在 LB 培养基的菌落形态 (观察记录其颜色、表面结构、边缘结构等), 将其划线于血琼脂培养基, 检验其是否具有潜在的致病性, 并在光学显微镜下观察其菌体形态。依照布坎南等《伯杰细菌鉴定手册》^[21]、东秀珠等《常见细菌与古菌系统分类鉴定手册》^[22]对菌株进行生理生化鉴定。

1.4.2 分子生物学鉴定

委托生工生物工程(上海)股份有限公司对菌株 J-7 进行 16S rRNA 基因序列分析, 将 16S rRNA 基因序列上传至 EzBioCloud 数据库 (<https://www.ezbiocloud.net/>) 进行比对, 选取相似度高的序列使用 MEGA 11.0 构建系统发育树, 并将菌株 16S rRNA 基因序列上传至国家微生物科学数据中心。

1.4.3 生长特性测定

将 1 mL 菌液接种于 100 mL LB 培养基中, 于 30 °C、180 r/min 条件下培养, 分别在 0–16 h 间隔 2 h、24–36 h 间隔 4 h、36–48 h 间隔 6 h 进行取样测定 OD_{600} 值, 每组 3 个重复, 绘制菌株生长曲线。

设置 pH 梯度为 3.0–11.5; NaCl 浓度为 0.1–1.7 mol/L。初始接种量为 1%, 将 J-7 菌液接种于上述培养基中, 每组 3 个重复, 在 30 °C、180 r/min 条件下培养 24 h 后测定各处理 OD_{600} 值, 测定菌株耐盐碱能力。

1.5 全基因组测序及功能基因注释分析

1.5.1 基因组测序

使用 SPAdes 拼接 Illumina 二代测序数据, 采用 GapFiller 对拼接得到的 contig 补充 GAP。利用 Pilon 通过比对已知参考基因组对拼接序列进行校正, 利用 NCBI-PGAP 和 Prokka 软件分别进行标准基因注释和功能预测, 识别基因元件编码序列 (coding sequence, CDS)、tRNA、rRNA 等。统计基因组大小、G+C 含量、contig 数量等数据, 并绘制菌株基因组圈图。委托生工生物工程(上海)股份有限公司完成全基因组测序。将菌株全基因组序列上传至 NCBI, 通过 ‘JSpeciesWS’ 在线平台基于 BLAST+ 比对进行菌株平均核苷酸一致性分析 (average nucleotide identity analysis, ANI)。

1.5.2 促生功能基因注释

采用 NCBI BLAST+ 将基因蛋白序列与 KOG、COG、Nr、Nt、Pfam、Swiss-Prot、TrEMBL 等多个数据库进行比对。根据 Swiss-Prot 和 TrEMBL 的注释结果, 进一步提取 GO 数据库 (<http://www.geneontology.org>) 的功能注释信息。利用 KAAS 对 KEGG 数据库 (<http://www.kegg.jp>) 进行注释。依据 KEGG 数据库得到的注释结果, 结合已有的文献报道^[23–25]及代谢通路图, 进行相关促生功能基因分析。

1.6 菌株对水稻促生作用测定

使用 75% 乙醇浸泡水稻种子 3 min 进行初步消毒, 随后用 3% NaClO 溶液浸泡 5 min, 再用无菌水冲洗 3 次。将消毒后的水稻种子浸泡在 10 mL 菌悬液(活菌数约为 1×10^7 CFU/mL)中, 置于双层无菌滤纸的培养皿中(每皿放置 20 粒种子)作为试验组(T1)。以等量无菌水浸泡的种子作为对照组(CK), 每组 3 个重复。于 30 °C 恒温培养箱中发芽 10 d, 每天定期补水并记录各培养皿发芽粒数。发芽结束后对发芽率、发芽势、胚芽长、胚根长、地上部鲜重、地下部鲜重、地上部干重、地下部干重等指标进行测定^[26]。

将消毒后的水稻种子浸泡在浓度为 2×10^9 CFU/mL 的菌悬液中, 随后对菌悬液进行 10 倍和 100 倍梯度稀释, 分别测试不同浓度下的促生效果。将消毒后的种子浸泡在等量无菌水中, 8 h 后将其放置于育秧基质的各方盒中, 每个方盒中种植 100 粒种子, 进行为期 30 d 的育苗试验。苗期按照常规管理(适宜的光照、温度和水分控制)进行, 待水稻幼苗长至三叶一心时测定幼苗株高(cm)、根长(cm)、茎基宽(mm)、地上部鲜重(g)、地下部鲜重(g)等生物性状指标。

1.7 数据统计分析

采用 GraphPad Prism 9.5 及 Origin 2022 进行绘图, Excel 2019 及 SPSS 25.0 进行数据统计分析(*t* 检验、曼-惠特尼 U 检验), MEGA 11.0 基于

邻接(neighbor-joining, NJ)法进行系统发育树构建。

2 结果与分析

2.1 菌株分离鉴定

2.1.1 形态学观察

经多次划线纯化后, 从水稻茎内分离出一株内生菌, 命名为 J-7。其在 LB 培养基中单菌落大小约为 4 mm, 白色, 不透明, 质地光滑, 边缘整齐(图 1A)。在血琼脂培养基中不产生溶血环, 表明其不具备溶血特性(图 1B)。如图 1C 所示, 光学显微镜下菌体呈杆状。

2.1.2 生理生化鉴定

革兰氏染色结果表明 J-7 为革兰氏阴性菌, 可水解淀粉, 接触酶反应阳性, 可液化明胶, 不产吡啶。硝酸盐还原试验、M-R、V-P 试验均为阴性, 试管内滤纸条变黑表明菌株可产 H_2S (表 1)。

2.1.3 菌株生长特性

由 J-7 生长曲线可知, 在培养 4 h 内菌株生长缓慢, 生物量变化较小; 4–16 h OD_{600} 值逐渐升高, 进入对数生长期, 菌体生长迅速, 此阶段产生大量次级代谢产物, 是菌种保藏的最佳时期; 24 h 时菌体密度达到最大值(OD_{600} 为 1.872); 在 16–28 h 菌株生长处于稳定期; 28 h 后菌株生长进入衰退期(图 2A)。

如图 2B 所示, 菌株在 pH 4.5–10.5 范围内

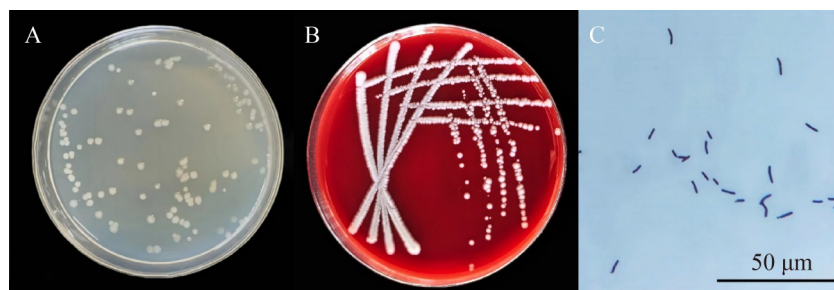


图1 菌株J-7的菌落与菌体形态。A: LB培养基上的菌落形态; B: 血琼脂培养基上的菌落形态; C: 菌体形态。

Figure 1 Strain J-7 Colony and Mycelial Morphology. A: Colony morphology in LB medium; B: Colony morphology in blood agar medium; C: Mycelial morphology.

表1 菌株J-7生理生化鉴定

Table 1 Physiological and biochemical identification of strain J-7

Item	Results
Gram staining	-
M-R reaction	-
V-P reaction	-
Indole production	-
Oxidase reaction	-
Citrate utilization	+
Contact enzyme reaction	+
Gelatin hydrolysis	+
H ₂ S production	+
Starch hydrolysis	-
O-F test	-
Nitrate reduction	-

+: Positive reactions; -: Negative reactions.

均能保持相对的活性, 最适生长 pH 为 7.5, 在 pH 10.5 条件下, OD_{600} 值为 0.679, 表明菌株具有一定耐碱能力。如图 2C 所示, 30 °C 时菌株生长状态最好, 属中温菌, 低温(10 °C)或高温(50 °C)均显著抑制菌体生长。如图 2D 所示, 菌株在含 0.1–1.0 mol/L NaCl 的培养基中均能生长, NaCl 浓度为 1.0 mol/L 时 OD_{600} 值为 0.293, 表明菌株具有一定的耐盐能力。

2.1.4 菌株 16S rRNA 基因序列分析

将菌株 16S rRNA 基因序列上传至国家微生物科学数据中心, 获得登录号 NMDCN0003HBM, 并在 EzBioCloud 数据库进行多序列比对。选取相似度较高的多个菌株构建系统发育树(图 3)。

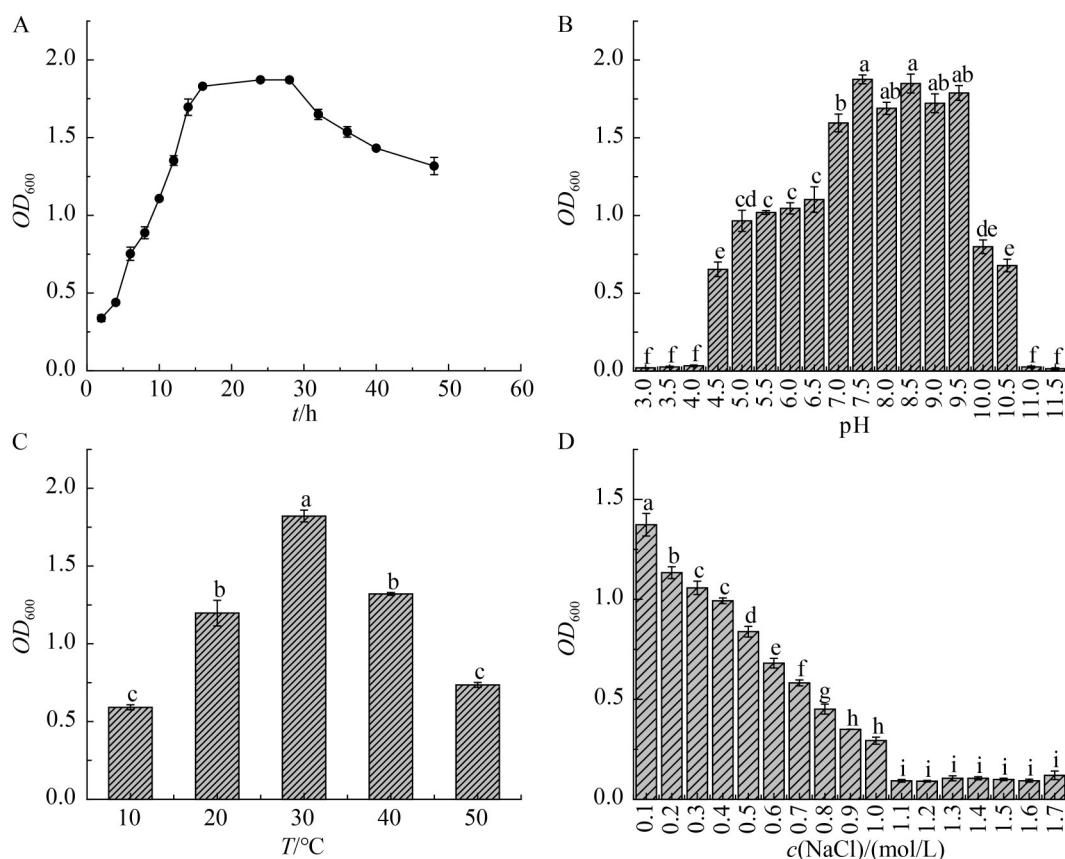


图2 菌株J-7生长特性。A: 生长曲线; B: 耐酸碱能力; C: 生长温度; D: 耐盐性。不同小写字母表示各组处理之间达到显著性差异($P<0.05$)。

Figure 2 Growth characteristics of strain J-7. A: Growth curve; B: Acid and alkali resistance; C: Growth temperature; D: Salt resistance. Different lowercase letters indicate significant differences between the groups being tested ($P<0.05$).

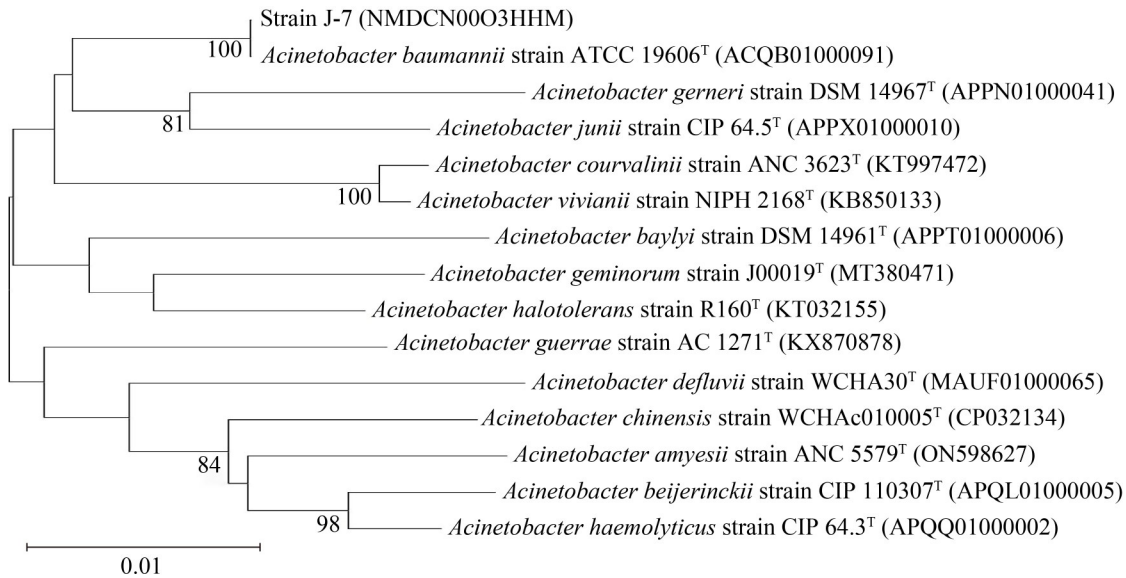


图3 菌株J-7基于16S rRNA基因序列及相似序列构建的NJ树。分支处数值为大于70%的置信度值；置信度检验次数为500次；菌株拉丁名后为菌株编号及序列登录号。

Figure 3 NJ tree was constructed based on 16S rRNA gene sequence of strain J-7 and similar sequences. The numerical value at the branch is greater than 70% bootstrap value; Bootstrap method was set to 500 replicates; The Latin name of the strain is followed by the strain number and sequence accession number.

结果显示, 菌株 J-7 与鲍曼不动杆菌(*Acinetobacter baumannii*) ATCC 19606^T 相似度最高, 并处于同一分支。结合菌株形态学、生理生化特性及全基因组 ANI 分析, 菌株 J-7 与 *A. baumannii* ATCC 19606^T 的 ANI 值高于 97%, 显著高于种界定阈值。因此, 最终将菌株 J-7 鉴定为鲍曼不动杆菌。

2.2 全基因组测序分析

2.2.1 菌株 J-7 基因组概况

采用二代 Illumina 全基因组测序对菌株 J-7 进行测序, 组装结果如表 2 所示。J-7 基因组全长 3 666 630 bp, G+C 含量为 39%, 含有 22 个 contigs。共预测到 3 432 条编码蛋白序列, 包括 3 363 个 CDS、63 个 tRNA、5 个 rRNA 和 1 个 ncRNA。基因组圈图如图 4 所示。

2.2.2 菌株 J-7 基因组功能分析

蛋白质直系同源簇数据库 (clusters of orthologous groups of proteins, COG) 注释结果显

示(图 5), 共预测到 2 392 个功能基因, 分为 25 个功能类别。其中, 氨基酸运输与代谢(amino acid transport and metabolism)通路的功能基因数量最多, 占总数的 8.2%; 能量生产与转换(energy production and conversion)通路占 6.9%; 辅酶运输和代谢通路注释到 92 个基因。此外, 仍有 233 个功能未知的基因。

将基因组信息与 KEGG 数据库进行比对, 共有 1 007 个基因被注释并分布于 29 个通路中(图 6)。其中, 氨基酸代谢(amino acid metabolism)通路包含的注释基因最多, 达 298 个。此外,

表2 菌株J-7基因组拼接结果

Table 2 The results of genome splicing of strain J-7

Item	Results
Total gene length (bp)	3 666 630
G+C content (%)	39
Contig number	22
Number of tRNA	63
Number of coding protein	3 432

碳水化合物代谢(carbohydrate metabolism)、能量代谢(energy metabolism)、辅因子与维生素代谢(metabolism of cofactors and vitamins)等通路中也存在大量被注释的功能基因。据此推测, 这些通路在菌株 J-7 的促生功能中发挥重要作用。

2.2.3 功能基因注释

参考 KEGG 数据库注释图及通路分类信息, 对菌株 J-7 基因组中的功能基因进行注释, 结果见表 3。结果显示, 菌株 J-7 基因组中包含产碱性磷酸酶、无机焦磷酸酶、外切磷酸酶等磷酸

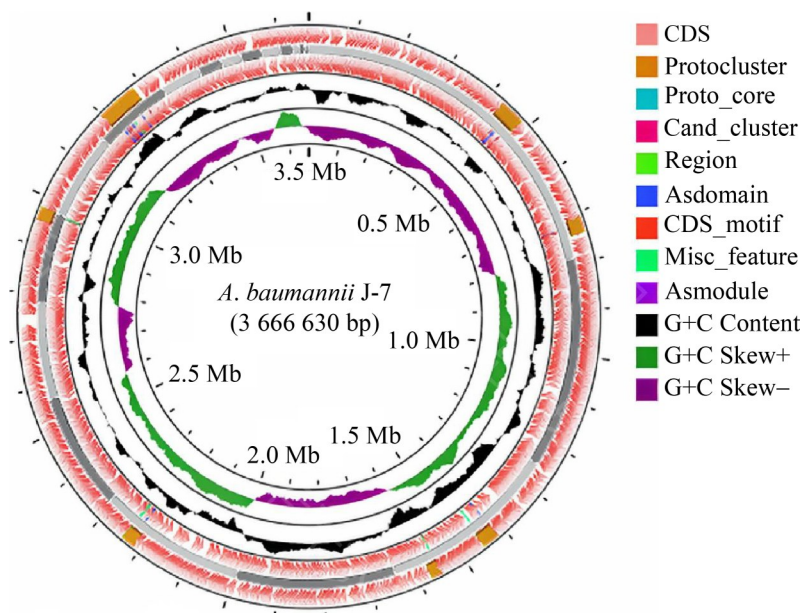


图4 菌株J-7基因组圈图

Figure 4 Circle diagram of strain J-7 genome.

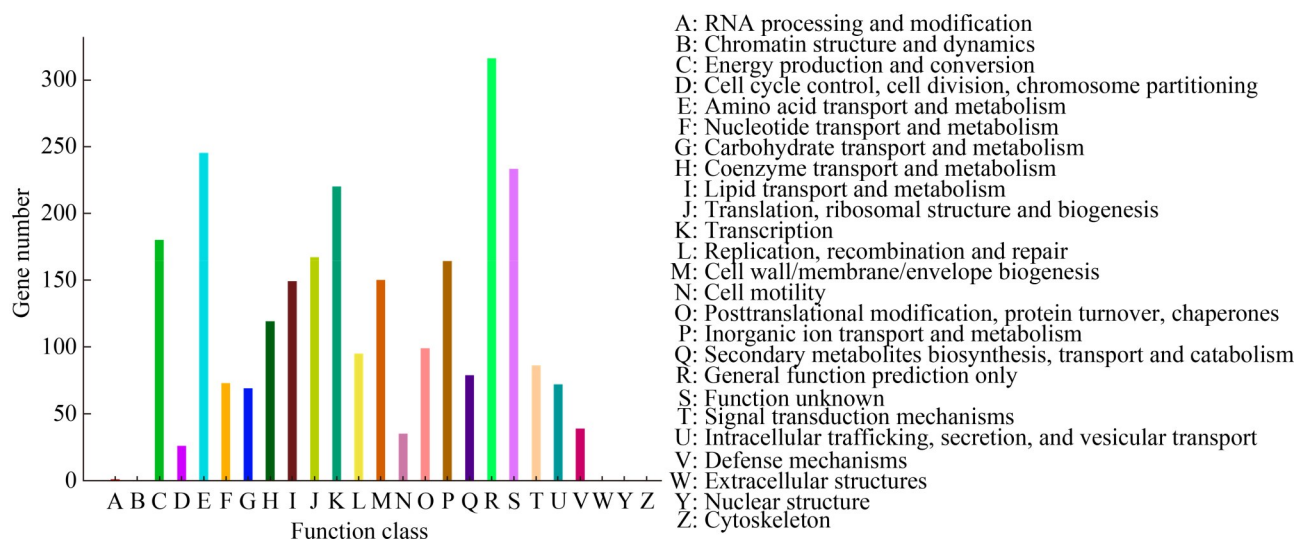


图5 COG数据库注释分类

Figure 5 COG database annotation classification.

盐化合物降解酶的基因, 这些基因使菌株能够发挥溶磷功能。同时, 基因组中发现 15 个与耐盐性潜在相关的基因, 主要涉及葡萄糖酸合成、ABC 转运系统和渗透调节等机制。葡萄糖酸合成虽不直接参与耐盐碱机制, 但葡萄糖酸可螯合 Na^+ 及其他有害离子, 减轻盐胁迫。此外, 在葡萄糖酸合成过程中产生的适量 H_2O_2 可能参与抗氧化反应, 从而减轻盐胁迫引起的氧化损伤。例如, 注释的关键基因 *gntK* 编码葡萄糖酸激酶, 参与葡萄糖酸的磷酸化。通过参与磷酸戊糖途径(pentose phosphate pathway, PPP), 葡萄糖酸激

酶间接影响细胞的能量代谢和抗氧化能力, 进而可能增强耐盐性。在 ABC 转运系统中, *pstB* 编码的磷酸盐转运系统 ATP 结合蛋白(phosphate transport system ATP-binding protein), 利用 ATP 水解产生的能量转运磷酸盐, 调控磷酸盐的吸收和利用, 从而间接影响细胞的耐盐性。

基因组中还注释到与铁载体合成相关的基因, 如 *entC*、*entB*、*entA* 等。由于菌株 J-7 具有耐碱性, 且在碱性、有氧条件下, 铁载体主要通过非核糖体肽合成酶(nonribosomal peptide synthetase, NRPS)依赖的途径合成。J-7 基因组

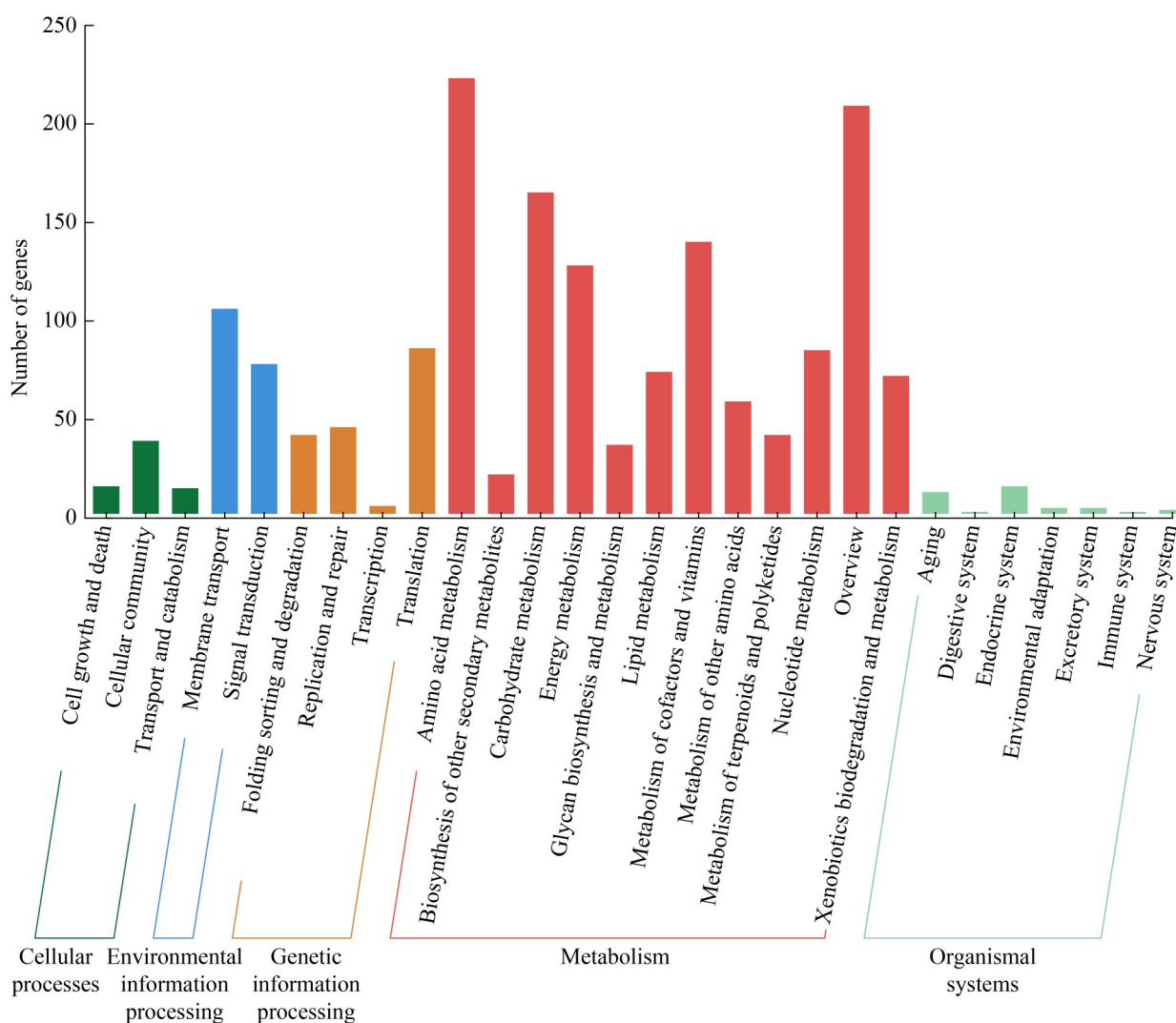


图6 KEGG数据库注释分类

Figure 6 KEGG database annotation classification.

表3 功能基因注释

Table 3 Functional gene annotation

Function characteristics	Pathway category	Gene ID	Gene name	Product name
Siderophore production	Metabolism	ctg00003_01463	<i>entA</i>	2,3-dihydro-2,3-dihydroxybenzoate dehydrogenase
		ctg00001_00427	<i>entC</i>	Isochorismate synthase
		ctg00001_00434	<i>entB</i> , <i>dhbB</i> , <i>vibB</i> , <i>mxoF</i>	Bifunctional isochorismate lyase/aryl carrier protein
		ctg00001_00435	<i>entE</i> , <i>dhbE</i> , <i>vibE</i> , <i>mxoE</i>	2,3-dihydroxybenzoate-AMP ligase
	Environmental information processing	ctg00002_01002	<i>bfr</i>	Bacterioferritin
		ctg00009_02939	<i>fepA</i>	Ferric enterobactin receptor
Alkaline phosphatase	Metabolism	ctg00001_00699	<i>phoD</i>	Alkaline phosphatase D
	environmental information processing	ctg00002_00801	<i>phoR</i>	Two-component system, OmpR family, phosphate regulon sensor histidine kinase
		ctg00002_00802	<i>phoB</i>	Two-component system, OmpR family, phosphate regulon response regulator
Inorganic pyrophosphatase	Metabolism	ctg00011_03213	<i>ppa</i>	Inorganic pyrophosphatase
		ctg00005_02055	<i>phnX</i>	Phosphonoacetaldehyde hydrolase
		ctg00008_02770	<i>gph</i>	Phosphoglycolate phosphatase
Exopolyphosphatase	Metabolism	ctg00004_01560	<i>ppx-gppA</i>	Exopolyphosphatase/guanosine-5'-triphosphate, 3'-diphosphate pyrophosphatase
Polyphosphatase gluconic acid synthesis	Metabolism	ctg00009_02948	<i>ppk</i>	Polyphosphate kinase
	Metabolism	ctg00001_00022	<i>gcd</i>	Quinoprotein glucose dehydrogenase
		ctg00002_01044	<i>gdhA</i>	Glutamate dehydrogenase (NAD(P) ⁺)
		ctg00004_01655	<i>gntK</i>	Gluconokinase
ABC transporters	Environmental information processing	ctg00005_02050	<i>afuA</i> , <i>fbpA</i>	Iron(III) transport system substrate-binding protein
		ctg00005_02051	<i>afuC</i> , <i>fbpC</i>	Iron(III) transport system ATP-binding protein
		ctg00005_02052	<i>afuB</i> , <i>fbpB</i>	Iron(III) transport system permease protein
		ctg00001_00439	<i>ABC.FEV.S</i>	Iron complex transport system substrate-binding protein
		ctg00001_00440	<i>ABC.FEV.A</i>	Iron complex transport system ATP-binding protein
		ctg00001_00441	<i>ABC.FEV.P</i>	Iron complex transport system permease protein
Osmotic regulation	Metabolism	ctg00001_00453	<i>pstB</i>	Phosphate transport system ATP-binding protein
		ctg00001_01152	<i>proA</i>	Glutamate-5-semialdehyde dehydrogenase
		ctg00001_00483	<i>proB</i>	Glutamate 5-kinase
		ctg00009_02886	<i>betA</i>	Choline dehydrogenase
		ctg00001_01721	<i>betB</i> , <i>gbsA</i>	Betaine-aldehyde dehydrogenase
		ctg00008_02751	<i>otsA</i>	Trehalose 6-phosphate synthase
		ctg00008_02752	<i>otsB</i>	Trehalose 6-phosphate phosphatase

编码铁载体合成的关键生物合成途径，如图 7 所示。该途径首先由双功能异分支酸裂解酶(bifunctional isochorismate lyase)，如 *entB*、*dhbB*、*vibB*、*mxoF*，催化异分支酸(isochorismate)水解生成 2,3-二氢-2,3-二羟基苯甲酸(2,3-dihydro-2,3-dihydroxybenzoate)。随后，在 2,3-二氢-2,3-二羟基

苯甲酸脱氢酶(2,3-dihydro-2,3-dihydroxybenzoate dehydrogenase, *entA*)的催化下，以 NAD⁺为受体，生成 2,3-二羟基苯甲酸(2,3-dihydroxybenzoate, DHB)，作为铁载体合成的前体物质，进一步生成弧菌素(vibriobactin)、杆菌素(bacillibactin)和肠杆菌素(enterochelin)，在肠杆菌素合成酶组分

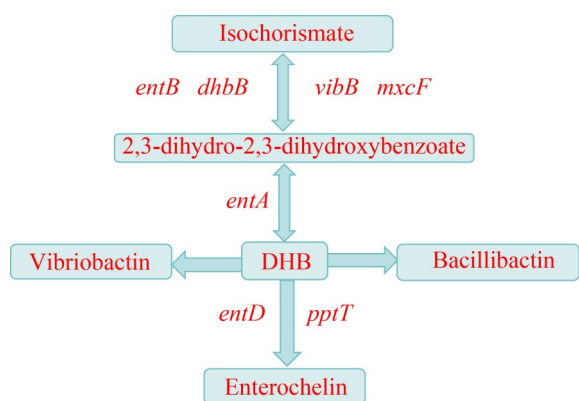


图7 铁载体组非核糖体肽的生物合成途径。*entB*、*dhbB*、*vibB*、*mxrF*: 编码双功能异分支酸裂解酶/芳基载体蛋白; *entA*: 编码2,3-二氢-2,3-二羟基苯甲酸脱氢酶; *entD*、*pptT*: 编码肠杆菌素合成酶组分D。

Figure 7 Biosynthesis of siderophore group nonribosomal peptides. *entB*, *dhbB*, *vibB*, *mxrF*: Encoded bifunctional isochorismate lyase/aryl carrier protein; *entA*: Encoded 2,3-dihydro-2,3-dihydroxybenzoate dehydrogenase; *entD*, *pptT*: Encoded enterobactin synthetase component D.

D (enterobactin synthetase component D, *entD*、*pptT*)的作用下, L-丝氨酸与 DHB 连接, 生成肠杆菌素(enterochelin), 完成铁载体的合成。

2.2.4 antiSMASH 预测

antiSMASH 分析结果显示, 菌株 J-7 的基因组中包含 8 个潜在的次级代谢产物合成基因簇, 分别编码不动杆菌素(acinetobactin)、鲍曼不动素(baumannoferrin A/baumannoferrin B)、兰卡菌素(lankacidin)、丰原素(fengycin)、伯尔尼霉素

(berninamycin K/berninamycin J/berninamycin A/berninamycin B)。其中, baumannoferrin A/baumannoferrin B 被归类为镍-铁载体化合物, 其基因簇包含 LucA/LucC 家族蛋白, 这些蛋白是合成铁载体的功能蛋白之一。该基因簇与已知的 baumannoferrin A/baumannoferrin B 基因簇相似性达 100%, 因此可确定其为产铁载体的完整基因簇(图 8)。此外, 基因组还可产生 lankacidin、fengycin 和 berninamycin 等具有潜在抑菌作用的化合物, 但其具体作用机制尚不清楚, 相关抑菌作用有待进一步研究。

2.3 菌株促生特性测定

2.3.1 菌株促生能力

菌株在溶无机磷培养基(图 9A)和有机磷培养基(图 9B)中培养 72 h 后, 菌落周围均产生明显透明圈。测定结果显示, 无机磷培养基的 PSI 为 3.41 ± 0.11 , 有机磷培养基的 PSI 为 3.18 ± 0.13 , 表明菌株 J-7 同时具有溶解无机磷和有机磷的能力。随后对其溶解无机磷能力进行定量测定, 得出标准曲线为 $y = 0.0057x + 0.0016$, 拟合系数为 0.9973, 菌株 J-7 溶解无机磷量为 (179.54 ± 1.21) mg/L; 对其溶解有机磷能力进行定量测定, 得出标准曲线为 $y = 0.0054x - 0.0081$, 拟合系数为 0.9906, 测定菌株 J-7 溶解有机磷量为 (65.57 ± 1.07) mg/L。在 CAS 检测培养基中, 菌株周围产生橙色透明晕圈, 表明其可分泌嗜铁素(图 9C); 菌株 J-7 在铁细菌培养基中经 3 次传代后仍可正常生长, 判断其具备利用铁铵盐的能力(图 9D)。菌株 F7 不具备解钾、固氮、产 ACC 脱氨酶及产 IAA 的能力。

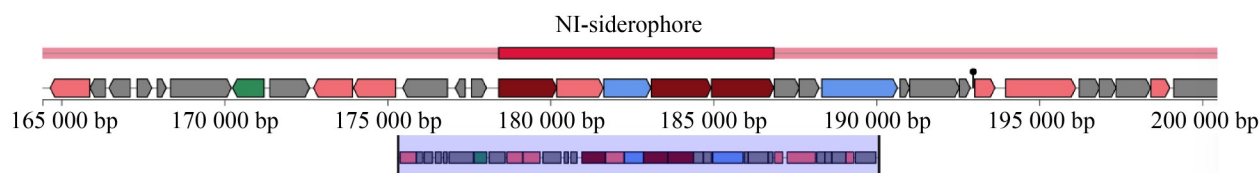


图8 铁载体合成基因簇

Figure 8 Iron carrier synthesis gene cluster.

2.3.2 水稻种子萌发试验

对照组(CK)与试验组(T1)种子培养期后各生理指标参数如图 10 所示。与对照组相比, 试验组胚根长度的均值为(10.33 ± 0.73) cm, 较对照组显著增加了 13.02% ($P < 0.05$, t 检验); 试验组胚芽长度的均值为(5.19 ± 0.72) cm, 相比对照组显

著增加了 8.81% ($P < 0.05$, t 检验); 试验组茎基宽度的均值为(1.81 ± 0.02) mm, 较对照组显著提高了 17.68% ($P < 0.05$, Mann-Whitney U 检验)。然而, 发芽率和发芽势在试验组与对照组之间未表现出显著差异。综上所述, J-7 菌悬液在水稻种子萌发过程中展现了良好的促生效果。

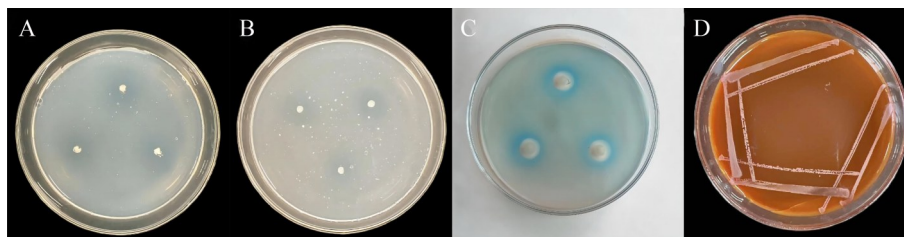


图9 菌株J-7促生特性。A: 溶无机磷; B: 解有机磷; C: 产铁载体; D: 利用铁铵盐。

Figure 9 Growth-promoting characteristics of strain J-7. A: Dissolution of inorganic phosphorus; B: Decomposition of organic phosphorus; C: Iron carrier production; D: Utilization of iron ammonium salts.

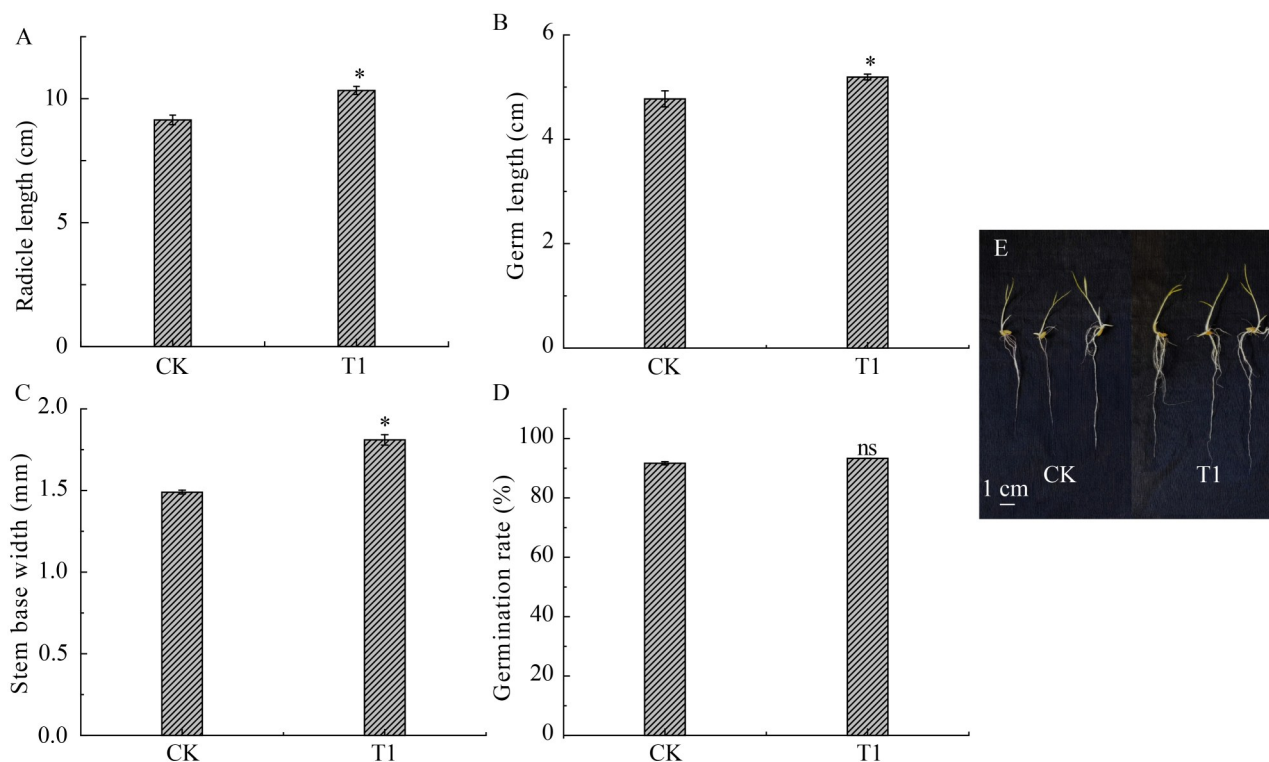


图10 种子萌发试验生理指标。A: 胚根长; B: 胚芽长; C: 茎基宽; D: 发芽率; E: 水稻种子萌发试验。ns: 差异不显著; *: 差异显著($P < 0.05$)。

Figure 10 Physiological indicators of seed germination test. A: Radicle length; B: Germ length; C: Stem base width; D: Germination rate; E: Rice seed germination test. ns: No significant difference; *: $P < 0.05$.

2.3.3 不同浓度菌悬液对水稻秧苗生长的影响

30 d 育苗期结束后, 每个处理随机抽取 100 株水稻, 测量根长、株高、茎基宽, 并测定其地上部与地下部鲜物质量, 以无菌水为对照(CK), 如图 11 所示。初始菌悬液(C0)处理组的秧苗根系发达, 根长平均值为 (10.61 ± 0.57) cm, 较对照组显著提高了 36.55% ($P < 0.05$, t 检验); 10 $\times$ 稀释液(C1)与 100 $\times$ 稀释液(C2)处理后也分别显著增加秧苗根长 23.68%、7.08% ($P < 0.05$, t 检验); 初始菌悬液处理组(C0)的水稻株高较对照组显著增加 32.69% ($P < 0.05$, t 检验), 其 10 $\times$ 稀释液(C1)与 100 $\times$ 稀释液(C2)处理组较对照组(CK)相比也具有显著性差异($P < 0.05$, t 检验), 但两处理组之间无明显差异; 初始菌悬液及其 10 $\times$ 稀

液处理组均显著提升了幼苗地上部、地下部鲜物质量, 同时显著增加了水稻幼苗的茎基宽, 这对秧苗生长与移栽的稳定性具有积极影响。

3 讨论与结论

鲍曼不动杆菌(*A. baumannii*)作为一种促生菌, 已从铁尾矿土壤^[27]、玉米根际土壤^[28]中筛选获得, 并在多种植物的生长过程中表现出良好的促生效果, 现有研究多集中在对旱地作物的促生作用, 如小麦^[29]、玉米^[30]和油菜^[31]等, 但在苏打盐碱地水稻田及水稻内生菌的研究中尚未见到有关具有促生功能的鲍曼不动杆菌的报道。本研究从黑龙江省大庆市苏打盐碱地种植的水稻茎内分离了一株具有显著促生作用的内生细菌 J-7, 基于全基因组测序及 ANI 分析,

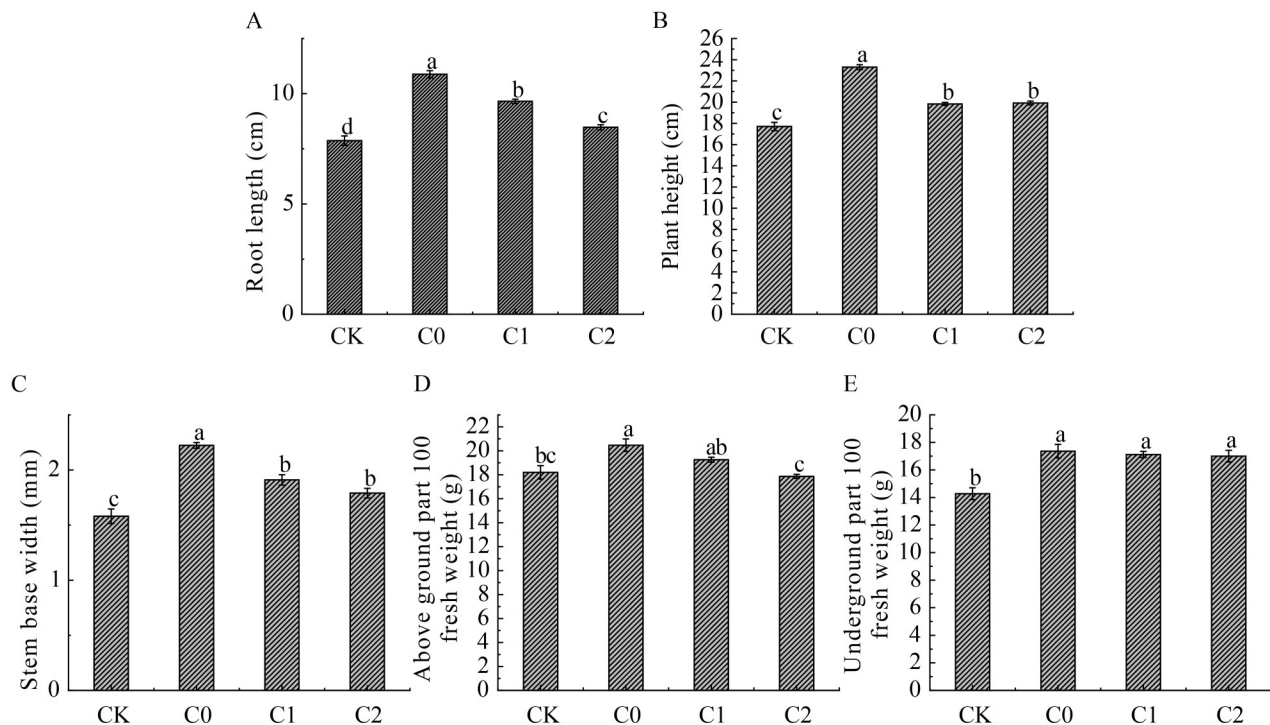


图11 不同浓度菌悬液对水稻秧苗生长的影响。A: 根长; B: 株高; C: 茎基宽; D: 地上部分百株鲜重; E: 地下部分百株鲜重。不同字母表示各组处理之间达到显著性差异($P < 0.05$)。

Figure 11 The effects of different concentrations of bacterial suspension on the growth of rice seedlings. A: Root length; B: Plant height; C: Stem base width; D: Aboveground part 100 fresh weight; E: Underground part 100 fresh weight. Different letters indicate significant differences between the treatment groups ($P < 0.05$).

鉴定该菌株为鲍曼不动杆菌(*A. baumannii*)。

全基因组测序功能注释及 antiSMASH 分析结果显示, 菌株 J-7 基因组中含有合成铁载体的基因 *entC*、*entB* 和 *entA* 等, 相关基因构成了一条完整的铁载体组非核糖体肽生物合成途径通路, 可产生弧菌素(vibriobactin)、杆菌素(bacillibactin)和肠杆菌素(enterochelin)。其中, 肠杆菌素(enterochelin)是已知最常见的铁载体之一^[32], 对 Fe^{3+} 具有极高亲和力, 能够在低铁环境下提高水稻对铁的吸收。与 Singh 等^[33]从土壤样本中分离出的鲍曼不动杆菌 TA1PS 相比, 菌株 J-7 的铁载体合成基因簇相对完整, 包含从异分支裂解到肠杆菌素合成的所有关键基因。antiSMASH 分析结果显示, 菌株基因组中存在一条完整的 baumannoferrin A/baumannoferrin B 基因簇。Baumannoferrin A/baumannoferrin B 作为异羟肟酸类铁载体^[34], 也参与细胞内 Fe^{3+} 的运输。由于土壤中的盐分是导致 Fe 缺乏的主要原因, 因此两者会共同对植物的地上部和根系生长、光合作用、蒸腾速率、叶绿素浓度等产生不利影响^[35]。在缺铁环境下, 铁载体通过螯合环境中的 Fe^{3+} 并转运至细胞内, 有效提高胞内铁浓度, 因此可以选用产铁载体菌株作为一种环保型的铁生物肥料替代合成配体^[36]。Mutungi 等^[37]从盐碱湖博戈里亚湖沿岸生长的灌木中分离出的内生菌 *Xiangfangensis* 可直接产生 IAA, 进而促进大豆生长。本研究中筛选获得的菌株 J-7 不能直接产生 IAA, 但在缺铁环境下, 铁载体可促进铁吸收、提高光合色素含量, 进而间接增加玉米^[38]的生物量, 因此菌株 J-7 也可能存在相同的机制, 有待进一步研究。

菌株 J-7 表现出较强的耐盐碱能力, 能够在 pH 10.5 和 1.0 mol/L NaCl 条件下生长, 并同时具备溶解无机磷和有机磷的能力。菌株 J-7 渗透调节基因主要包括甜菜碱合成酶基因 *betA/betB*、海藻糖合成酶基因 *otsA/otsB*、脯氨酸合成基因 *proA/proB*, 可能通过积累甜菜碱或其他相容性溶质调节细胞渗透压, 从而达到耐盐碱的效

果^[39]。已有报道表明, *proA/proB* 基因的过表达显著提高了脯氨酸合成量^[40], 从而调节细胞渗透压, 菌株 J-7 含有相关基因可能存在潜在的耐盐碱机制。菌株 J-7 溶无机磷能力为 179.54 mg/L, 溶有机磷能力为 65.57 mg/L, 明显低于已报道的鲍曼不动杆菌(*A. baumannii*)的溶磷能力^[27-28,31]。菌株 J-7 的潜在应用价值在于其是植物内生菌, 与根际微生物相比, 内生菌在时间和空间上都存在优先权, 生活在作物组织内部可免受温度、渗透势和紫外线辐射等不利外部环境因素的影响^[41], 菌株 J-7 的内生菌特性使其在逆境环境的应用存在可能性。

鲍曼不动杆菌应用于玉米盆栽试验, 可显著促进玉米幼苗的根长^[28]; 应用于水培油菜种植, 油菜植株鲜重、根系总长度及叶面面积均有所增加^[31], 但其对水稻生长的影响尚未见报道。本研究将菌株 J-7 应用于水稻浸种育苗, 促生效果显著。水稻育苗基质均呈酸性环境, 研究表明菌株 J-7 可在较低的 pH 条件下应用于水稻育苗土中, 可促进水稻幼苗生长; 菌株 J-7 还具有较好的耐盐碱能力, 其在苏打盐碱地水稻本田种植中的应用效果还需进一步研究。

综上所述, 菌株 J-7 作为苏打盐碱地水稻内生菌, 具有良好的耐盐碱能力和促生特性, 能够通过溶磷、分泌铁载体等机制促进水稻幼苗生长, 在苏打盐碱地水稻种植及农业微生物制剂领域具有潜在的应用价值。由于菌株 J-7 的溶磷能力相对较弱, 可在进一步的研究中探讨其应用方式及多功能菌群的构建。此外, 菌株 J-7 不具备固氮、解钾能力, 研究其与耐盐碱的具固氮、解钾能力的菌株进行配伍组合, 构建复合菌系, 或与有机肥混合制备生物有机肥, 可进一步提升其应用于实际的可行性。

作者贡献声明

商梓琳: 提出概念、数据分析、撰写文章; 吴鉴洪: 数据收集与监管; 李洋: 执行调研; 毕少杰: 编辑、审阅; 王彦杰: 获取基金、项

目管理、提供资源、编辑、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] GYANESHWAR P, JAMES EK, MATHAN N, REDDY PM, REINHOLD-HUREK B, LADHA JK. Endophytic colonization of rice by a diazotrophic strain of *Serratia marcescens*[J]. Journal of Bacteriology, 2001, 183(8): 2634-2645.
- [2] FU JH, LIU YW, LIU XC, GUO MF, GAO JZ, YANG M, LIU XS, WANG W, JIN Y, QU JJ. Screening of saline-alkali tolerant microorganisms and their promoting effects on rice growth under saline-alkali stress[J]. Journal of Cleaner Production, 2024, 481: 144176.
- [3] 曹凯, 李远婷, 安登第, 张瑞. 内生菌对植物抗旱胁迫能力的影响研究进展[J]. 生物技术通报, 2015, 31(9): 23-29.
CAO K, LI YT, AN DD, ZHANG R. Research progress on effects of endophytes on plant drought resistance[J]. Biotechnology Bulletin, 2015, 31(9): 23-29 (in Chinese).
- [4] ALI M, ALI Q, SOHAIL MA, ASHRAF MF, SALEEM MH, HUSSAIN S, ZHOU L. Diversity and taxonomic distribution of endophytic bacterial community in the rice plant and its prospective[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(18): 10165.
- [5] 宋雪, 付楚涵, 李家红, 孙雪铜, 韦银珠, 肖汇川, 李韦瑶, 秦立刚. 内生菌提高植物抗旱性和耐盐性分子机制研究进展[J]. 草地学报, 2024, 32(1): 13-24.
SONG X, FU CH, LI JH, SUN XT, WEI YZ, XIAO HC, LI WY, QIN LG. Research progress on molecular mechanism of endophytes improving the drought resistance and salt tolerance of plant[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(1): 13-24 (in Chinese).
- [6] 王慧楠, 唐琦勇, 顾美英, 张志东, 朱静. 新疆盐碱地区盐爪爪内生菌群落组成与分布格局研究[J]. 干旱地区农业研究, 2023, 41(4): 257-266.
WANG HN, TANG QY, GU MY, ZHANG ZD, ZHU J. Composition and distribution pattern of endophytic community of *Kalidium foliatum* in Xinjiang's saline-alkali regions[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2023, 41(4): 257-266 (in Chinese).
- [7] 赵龙飞, 徐亚军, 杨静雅, 黄雪珍, 宋唯一, 杜丽平. 内生菌 72 和 146 对盐胁迫下大豆幼苗过氧化氢酶活性和脯氨酸含量的影响[J]. 微生物学报, 2025, 65(4): 1726-1741.
ZHAO LF, XU YJ, YANG JY, HUANG XZ, SONG WY, DU LP. Endophytic bacterial strains 72 and 146 affect catalase activity and proline content in soybean seedlings under salt stress[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(4): 1726-1741 (in Chinese).
- [8] XU WF, WANG F, ZHANG M, OU T, WANG RL, STROBEL G, XIANG ZH, ZHOU ZY, XIE J. Diversity of cultivable endophytic bacteria in mulberry and their potential for antimicrobial and plant growth-promoting activities[J]. Microbiological Research, 2019, 229: 126328.
- [9] 陈夕军, 朱凤, 童蕴慧, 纪兆林, 徐敬友. 水稻内生联合固氮细菌的分离、种类及对水稻的促生长作用[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2007, 28(2): 61-64.
CHEN XJ, ZHU F, TONG YH, JI ZL, XU JY. Isolation, species of rice endophytic bacteria with associative nitrogenfixing activity and their promotion to the growth of rice plants[J]. Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition), 2007, 28(2): 61-64 (in Chinese).
- [10] 冯宝珍, 李培谦, 刘缙, 杨燕丽, 王晓静. 番茄内生菌的分离鉴定及菌株 FQ-G3 抗病促生特性[J]. 微生物学报, 2024, 64(1): 208-219.
FENG BZ, LI PQ, LIU J, YANG YL, WANG XJ. Isolation and identification of a tomato endophyte FQ-G3 and its disease-resistant and growth-promoting properties[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(1): 208-219 (in Chinese).
- [11] KHALMURATOVA I, CHOI DH, YOON HJ, YOON TM, KIM JG. Diversity and plant growth promotion of fungal endophytes in five halophytes from the Buan Salt Marsh[J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2021, 31(3): 408-418.
- [12] 韩如月, 李睿瑞, 杨帆, 李红宇, 钱永德, 郑桂萍, 郭永霞, 荆瑞勇. 一株水稻根内生拮抗细菌 SM13 的分离及鉴定[J]. 微生物学通报, 2019, 46(5): 1030-1040.
HAN RY, LI RR, YANG F, LI HY, QIAN YD, ZHENG GP, GUO YX, JING RY. Isolation and identification of an endophytic and antagonistic bacterium from rice roots[J]. Microbiology China, 2019, 46(5): 1030-1040 (in Chinese).
- [13] 龚禹瑞. 4 种野生稻内生细菌的分离鉴定及功能分析[D]. 昆明: 云南大学, 2022.
GONG YR. Isolation, identification and functional analysis of endophytic bacteria from four wild rice species[D]. Kunming: Yunnan University, 2022 (in Chinese).
- [14] 赵晨晨. 玉米内生细菌的分离鉴定及其在促生防病增产中的应用[D]. 南阳: 南阳师范学院, 2017.
ZHAO CC. Isolation, identification of bacterial endophytes from maize plants and their applications for growth promotion, disease control and yield enhancement[D]. Nanyang: Nanyang Normal University, 2017 (in Chinese).
- [15] 黎萍, 高新星, 韩昆明, 孙利芹, 李岩. 花生根际微生物的分离及高效功能菌株筛选[J]. 微生物学通报, 2023, 50(10): 4433-4447.
LI P, GAO XX, HAN KM, SUN LQ, LI Y. Isolation and efficient strain screening of microorganisms from peanut rhizosphere[J]. Microbiology China, 2023, 50(10): 4433-4447 (in Chinese).
- [16] 钱程, 叶景, Khadija EI Galai, 张琴, 高梦蝶, 杨新宇, 喻艳玲, 唐松. 一株柠檬内生细菌 Z10 的分离鉴定及其抑菌活性的发酵条件优化[J]. 微生物学通报, 2024, 51(5): 1641-1658.
QIAN C, YE J, KHADIJA EG, ZHANG Q, GAO MD, YANG XY, YU YL, TANG S. Isolation, identification,

- and fermentation condition optimization for antimicrobial activity of an endophytic bacterial strain Z10 from lemon[J]. *Microbiology China*, 2024, 51(5): 1641-1658 (in Chinese).
- [17] 李秀彤, 张迪, 赵福培, 江友峰, 曾祥, 王晓丹, 程利芳羽. 两株高效解磷菌的筛选及解磷性能分析[J]. *微生物学杂志*, 2024, 44(3): 60-69.
- LI XT, ZHANG D, ZHAO FP, JIANG YF, ZENG X, WANG XD, CHENG LFY. Screening and analysis of two strains of high efficiency phosphor-soluble bacteria[J]. *Journal of Microbiology*, 2024, 44(3): 60-69 (in Chinese).
- [18] 陆雪天, 赵菁, 程丹丹. 入侵植物欧洲千里光内生固氮菌和溶磷菌多样性[J]. *微生物学通报*, 2023, 50(2): 454-470.
- LU XT, ZHAO J, CHENG DD. Diversity of endophytic nitrogen-fixing and phosphate-solubilizing bacteria in the invasive *Senecio vulgaris*[J]. *Microbiology China*, 2023, 50(2): 454-470 (in Chinese).
- [19] DUONG TT, NGUYEN TTL, DINH THV, HOANG TQ, VU TN, DOAN T O, DANG TMA, LE TPQ, TRAN DT, LE VN, NGUYEN QT, LE PT, NGUYEN TK, PHAM TD, BUI HM. Auxin production of the filamentous cyanobacterial *Planktothricoides* strain isolated from a polluted river in Vietnam[J]. *Chemosphere*, 2021, 284: 131242.
- [20] 刘冠一, 刘艳玲, 刘博文, 刘莎莎, 郭长虹. 含 ACC 脱氨酶活性的复合菌株提高苜蓿抗盐碱能力研究[J]. *核农学报*, 2017, 31(5): 1022-1028.
- LIU GY, LIU YL, LIU BW, LIU SS, GUO CH. Research on enhanced alfalfa tolerance to saline-alkali stress by strain combinations containing ACC deaminase[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2017, 31(5): 1022-1028 (in Chinese).
- [21] 布坎南, 吉本斯等, 编. 中国科学院微生物研究所《伯杰细菌鉴定手册》翻译组译. 伯杰细菌鉴定手册[M]. 8版. 北京: 科学出版社, 1984.
- Edited by Buchanan RE, Gibbons NE, et al. Translated by the Translation Group of the Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*[M]. 8th Edition. Beijing: Science Press, 1984 (in Chinese).
- [22] 东秀珠, 周宇光, 朱红惠, 蔡曼, 崔恒林, 戴欣, 高喜燕, 姜成英, 李爱华, 梁宗林, 刘洪灿, 刘庆, 刘阳, 刘志培, 宋磊, 辛玉华. 常见细菌与古菌系统分类鉴定手册[M]. 北京: 科学出版社, 2023.
- DONG XZ, ZHOU YG, ZHU HH, CAI M, CUI HL, DAI X, GAO XY, JIANG CY, LI AH, LIANG ZL, LIU HC, LIU Q, LIU Y, LIU ZP, SONG L, XIN YH. *Manual of Systematic Classification and Identification of Common Bacteria and Archaea*[M]. Beijing: Science Press, 2023 (in Chinese).
- [23] LIN LZ, LI CC, REN ZL, QIN YZ, WANG RL, WANG J, CAI JY, ZHAO LF, LI XB, CAI YF, XIONG XY. Transcriptome profiling of genes regulated by phosphate-solubilizing bacteria *Bacillus megaterium* P68 in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1140752.
- [24] ZHANG J, GUO TT, TAO Z, WANG PC, TIAN HM. Transcriptome profiling of genes involved in nutrient uptake regulated by phosphate-solubilizing bacteria in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 156: 611-626.
- [25] 王帅, 吕鸿睿, 张昊, 吴占文, 肖翠红, 孙冬梅. 解磷菌 PSB-R 全基因组测序鉴定及其解磷特性分析[J]. *生物技术通报*, 2023, 39(1): 274-283.
- WANG S, LÜ HR, ZHANG H, WU ZW, XIAO CH, SUN DM. Whole-genome sequencing identification of phosphate-solubilizing bacteria PSB-R and analysis of its phosphate-solubilizing properties[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2023, 39(1): 274-283 (in Chinese).
- [26] 李坤, 洪秀杰, 王欣悦, 齐鹏宇, 霍佳慧, 于欣卉, 商梓琳, 毕少杰, 王彦杰. 贝莱斯芽孢杆菌 TC-52 的分离鉴定及其对水稻幼苗生长和立枯病的影响[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(10): 129-137.
- LI K, HONG XJ, WANG XY, QI PY, HUO JH, YU XH, SHANG ZL, BI SJ, WANG YJ. Isolation and identification of *Bacillus velezensis* TC-52 and its effect on rice seedling growth and blight[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(10): 129-137 (in Chinese).
- [27] 刘映彤, 薛林贵, 何园园, 寇嘉宾, 王欢, 张怡洋, 许雅洁. 土壤高耐砷促生菌株的筛选及其对砷去除性能的研究[J]. *兰州交通大学学报*, 2022, 41(2): 118-127.
- LIU YT, XUE LG, HE YY, KOU JB, WANG H, ZHANG YY, XU YJ. Screening of soil high arsenic-tolerant growth-promoting strains and their arsenic removal performance[J]. *Journal of Lanzhou Jiaotong University*, 2022, 41(2): 118-127 (in Chinese).
- [28] LUO D, SHI J, LI M, CHEN JX, WANG TF, ZHANG QF, YANG LH, ZHU N, WANG YG. Consortium of phosphorus-solubilizing bacteria promotes maize growth and changes the microbial community composition of rhizosphere soil[J]. *Agronomy*, 2024, 14(7): 1535.
- [29] 李美. 溶磷菌筛选及对小麦、玉米促生长作用研究[D]. 兰州: 兰州理工大学, 2021.
- LI M. Screening of phosphate solubilizing bacteria and their growth promotion on wheat and maize[D]. Lanzhou: Lanzhou University of Technology, 2021 (in Chinese).
- [30] 刘彦策. 抗玉米茎腐病复合菌剂 CAP 的创制与应用效果[D]. 保定: 河北农业大学, 2020.
- LIU YC. The creation and application effect of the compound microbial agent CAP against corn stalk rot[D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2020 (in Chinese).
- [31] 赵健淞, 付若哈, 王跃麟, 赵鑫, 张越, 杨艳歌, 孙冬梅. 不动杆菌 PSB-K 解磷促生能力及全基因组测序分析[J]. *微生物学通报*, 2025, 52(1): 199-218.
- ZHAO JS, FU RH, WANG YL, ZHAO X, ZHANG Y, YANG YG, SUN DM. Phosphate-solubilizing and plant growth-promoting effects and whole genome sequencing of *Acinetobacter baumannii* PSB-K[J]. *Microbiology China*, 2025, 52(1): 199-218 (in Chinese).
- [32] SAHA P, YEOH BS, XIAO X, GOLONKA RM, ABOKOR AA, WENCESLAU CF, SHAH YM, JOE B, VIJAY-KUMAR M. Enterobactin induces the chemokine, interleukin-8, from intestinal epithelia by chelating intracellular iron[J]. *Gut Microbes*, 2020, 12(1): 11-18.

- [33] SINGH TB, SAHAI V, GOYAL D, PRASAD M, YADAV A, SHRIVASTAV P, ALI A, DANTU PK. Identification, characterization and evaluation of multifaceted traits of plant growth promoting rhizobacteria from soil for sustainable approach to agriculture[J]. Current microbiology, 2020, 77(11): 3633-3642.
- [34] PENWELL WF, DEGRACE N, TENTARELLI S, GAUTHIER L, GILBERT CM, ARIVETT BA, MILLER AA, DURAND-REVILLE TF, JOUBRAN C, ACTIS LA. Discovery and characterization of new hydroxamate siderophores, baumannoferrin A and B, produced by *Acinetobacter baumannii*[J]. Chembiochem, 2015, 16(13): 1896-1904.
- [35] ABBAS G, SAQIB M, AKHTAR J, ANWAR UL HAQ M. Interactive effects of salinity and iron deficiency on different rice genotypes[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2015, 178(2): 306-311.
- [36] LOZANO-GONZÁLEZ JM, VALVERDE S, MONTOYA M, MARTÍN M, RIVILLA R, LUCENA JJ, LÓPEZ-RAYO S. Evaluation of siderophores generated by *Pseudomonas* bacteria and their possible application as Fe biofertilizers[J]. Plants, 2023, 12(23): 4054.
- [37] MUTUNGI PM, WEKESA VW, ONGUSO J, KANGA E, BALEBA SBS, Boga HI. Culturable bacterial endophytes associated with shrubs growing along the draw-down zone of lake Bogoria, Kenya: assessment of antifungal potential against *Fusarium solani* and induction of bean root rot protection[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 12: 796847.
- [38] BRICK MB, HUSSEIN MH, MOWAFY AM, HAMOUDA RA, AYYAD AM, REFAAY DA. Significance of siderophore-producing cyanobacteria on enhancing iron uptake potentiality of maize plants grown under iron-deficiency[J]. Microbial Cell Factories, 2025, 24(1): 3.
- [39] SHARMA A, SHAHZAD B, KUMAR V, KOHLI SK, SIDHU GPS, BALI AS, HANDA N, KAPOOR D, BHARDWAJ R, ZHENG BS. Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress[J]. Biomolecules, 2019, 9(7): 285.
- [40] 吴志勇, 李由然, 顾正华, 丁重阳, 张梁, 石贵阳. 枯草芽孢杆菌 L-脯氨酸合成途径中 *glnA*、*proB*、*proA* 基因功能探究[J]. 微生物学报, 2018, 58(1): 39-50.
WU ZY, LI YR, GU ZH, DING CY, ZHANG L, SHI GY. Function of *glnA*, *proB* and *proA* genes in L-proline anabolic pathway of *Bacillus subtilis*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2018, 58(1): 39-50 (in Chinese).
- [41] 刘娟娟, 郑娇, 高成林, 刘虹杉, 张东华, 刘丽. 苹果内生促生真菌筛选及其促生特性[J]. 果树学报, 2023, 40(4): 735-746.
LIU JJ, ZHENG J, GAO CL, LIU HS, ZHANG DH, LIU L. Screening of endophytic growth-promoting fungi and their characteristics in apple[J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(4): 735-746 (in Chinese).