

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第9期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.09.011

论文标题： 油茶根际耐旱促生菌的筛选及其促生潜能分析

作　　者： 张栩萌，李星语，林 婧，等

收稿日期： 2025-11-19

引文格式： 张栩萌,李星语,林婧,等.油茶根际耐旱促生菌的筛选及其促生潜能分析[J].中南林业科技大学学报,2026,46(9):120-130.

Zhang X M, Li X Y, Lin J, et al. Screening of drought tolerant plant growth-promoting rhizobacteria from *Camellia oleifera* rhizosphere and analysis of their growth-promoting potential[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(9):120-130.

相关论文推荐

Recommended articles

油茶根际促生菌的筛选与促生特性

Isolation and promoting characteristics of the rhizospheric bacteria of *Camellia oleifera* Abel

油茶根际高效解磷菌的筛选及其解磷特性

Screening of high-efficiency phosphorus-solubilizing bacteria in the rhizosphere of *Camellia oleifera* and their phosphorus solubilizing characteristics

不同油茶品种对干旱胁迫的响应及其抗旱性综合评价

Responses of different *Camellia oleifera* varieties to drought stress and the comprehensive evaluation of their drought resistance

油茶‘湘林 210’抗干旱特性研究

Study on drought resistance characteristics of ‘Xianglin 210’ *Camellia oleifera*

油茶*bHLH*基因家族鉴定与响应干旱胁迫的基因表达分析

Identification of *bHLH* gene family in *Camellia oleifera* and analysis of its expression under drought stress

干旱-复水处理对3个油茶良种的生长与光合生理特性的影响

Effects of mechanical pretreatment on the conventional drying characteristics of larch logs

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.09.011 http: //qks.csuft.edu.cn

油茶根际耐旱促生菌的筛选及其促生潜能分析

张栩萌[1]，李星语[1]，林 婧[2]，王晓岩[1]，苏喜玉[1]，王慧敏[1]，何苑皞[1, 3]，邓小军[1d, 3]

（1. 中南林业科技大学 a. 森林有害生物防控湖南省重点实验室；b. 经济林培育与保护教育部重点实验室；c. 森林生物资源与有害生物综合管理湖南省普通高等学校重点实验室；d. 生命与环境科学学院，湖南 长沙 410004；2. 广西壮族自治区国有博白林场，广西 玉林 537600；3. 广西林业科学研究院 a. 国家林业和草原局中南速生材繁育实验室；b. 广西优良用材林资源培育重点实验室，广西 南宁 530002）

摘 要：【目的】筛选对油茶有良好促生和耐旱效果的细菌，明确其系统分类地位，初步探讨其机理，为提高油茶抗旱性提供新的研究方向。【方法】利用聚乙二醇（Polyethylene glycol，PEG）6000 模拟干旱胁迫，从干旱环境下长势良好的油茶根际土壤中分离并筛选耐旱菌，测定其固氮、解磷、解钾、分泌吲哚 -3- 乙酸（Indole-3-acetic acid，IAA）、产铁载体以及产生 1- 氨基环丙烷 -1- 羧酸（1-aminocyclopropane-1-carboxylate，ACC）脱氨酶等促生能力，结合形态学、生理生化测定及 16 S rDNA 序列分析，明确其系统分类地位，通过种子萌发试验验证促生性和抗旱性，并研究其对油茶根部抗氧化酶活性及抗旱相关基因表达的影响。【结果】筛选出可耐 300 g/L PEG6000 干旱胁迫的菌株 23 株，其中固氮菌 21 株，解磷菌 16 株，产 IAA 菌 5 株，分泌铁载体菌 11 株，分泌 ACC 脱氨酶菌 6 株；结合耐旱和促生效果，筛选出最佳菌株 1J81，结合形态特征、生理生化特征和 16 S rDNA 测序结果，鉴定为四川肠杆菌 *Enterobacter sichuanensis*；在干旱和非干旱条件下菌株 1J81 对油茶均有明显的促生效果，同时能够提高油茶根部过氧化氢酶、过氧化物酶、超氧化物歧化酶等酶的活性以及相关抗旱基因 *POD*、*SOD1*、*PR1B1* 的表达量。【结论】来源于油茶根际土壤的四川肠杆菌 1J81 可作为微生物肥料菌种资源，具有提高油茶抗旱性的潜力。

关键词：油茶；耐旱性；根际促生菌；干旱胁迫

中图分类号：S794.4 **文献标志码：**A **文章编号：**1673-923X(2026)09-0120-11

Screening of drought tolerant plant growth-promoting rhizobacteria from *Camellia oleifera* rhizosphere and analysis of their growth-promoting potential

Zhang Xumeng[1], Li Xingyu[1], Lin Jing[2], Wang Xiaoyan[1], Su Xiyu[1], Wang Huimin[1], He Yuanhao[1,3], Deng Xiaojun[1d,3]

(1.a.Hunan Provincial Key Laboratory for Control of Forest Diseases and Pests; b.Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-wood Forest Trees, Ministry of Education; c.Key Laboratory of Integrated Management of Forest Biological Resources and Pests of Universities in Hunan Province; d. College of Life and Environmental Sciences, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, Hunan, China; 2.Guangxi State-owned Bobai Forest Farm, Yulin 537600, Guangxi, China; 3.a.Zhongnan Fast-growing Wood Breeding Laboratory of National Forestry and Grassland Administration; b.Guangxi Key Laboratory of Superior Timber Tree Resource Cultivation, Guangxi Forestry Research Institute, Nanning 530002, Guangxi, China)

Abstract:【Objective】To screen strains with good growth-promoting and drought-tolerant effects on *C. oleifera*, clarify their systematic classification status, and preliminarily explore their mechanisms, which provides a new research direction for improving the drought resistance of *C. oleifera*.【Method】Drought-tolerant bacteria were isolated and screened from the rhizosphere soil of *C. oleifera* growing well in a drought environment by using polyethylene glycol (PEG) 6000 to simulate drought stress. Their nitrogen fixation, phosphate solubilization, potassium solubilization, secretion of indole-3-acetic acid (IAA), siderophore and 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase were determined. Combined with morphological, physiological and biochemical tests and 16S rDNA

收稿日期（Received）：2025-11-19 **修订日期**（Revised）：2026-04-10

基金项目：广西自筹经费林业科技项目（2024GXZCLK11）；湖南省教育厅科学研究重点项目（24A0213）。

第一作者：张栩萌（1281972147@qq.com），硕士研究生。

通信作者：何苑皞（yuanhaohe@csuft.edu.cn），副教授，博士，硕士研究生导师；邓小军（dengxiaojun2008@sina.com），正高级工程师，博士。

引文格式：张栩萌 , 李星语 , 林婧 , 等 . 油茶根际耐旱促生菌的筛选及其促生潜能分析 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(9):120-130.

Zhang X M, Li X Y, Lin J, et al. Screening of drought tolerant plant growth-promoting rhizobacteria from *Camellia oleifera* rhizosphere and analysis of their growth-promoting potential[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(9):120-130.

sequence analysis, the phylogenetic status was clarified. The growth-promoting and drought-resistance were verified by seed germination experiments, and their effects on the activity of antioxidant enzymes and the expression of related resistance genes in the roots of *C. oleifera* were studied.【Result】A total of 23 strains of bacteria that tolerate 300 g/L PEG6000 drought stress were screened, including 21 strains of nitrogen-fixing bacteria, 16 strains of phosphate-solubilizing bacteria, 5 strains of IAA-producing bacteria, 11 strains of siderophore-secreting bacteria and 6 strains of ACC deaminase-secreting bacteria. Combined with drought tolerance and growth-promoting effects, the optimal strain 1J81 is screened and identified as Enterobacter sichuanensis by morphological characteristics, physiological and biochemical tests and 16S rDNA sequencing results. Under both drought and non-drought conditions, strain 1J81 significantly promotes the activities of catalase (CAT), peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD) and other enzymes in the roots of *C. oleifera* and the expression levels of related resistance genes *POD, SOD1* and *PR1B1*.【Conclusion】As a microbial fertilizer strain resource, *E. sichuanensis* 1J81 derived from the rhizosphere soil of *C. oleifera* has the potential to improve the drought resistance of *C. oleifera*.

Keywords: *Camellia oleifera;* drought tolerance; plant growth-promoting rhizobacteria; drought stress

油茶 *Camellia oleifera* 是山茶科 Theaceae 山茶属 *Camellia* 的常绿灌木，是我国重要的木本油料树种，在保障我国粮油安全、助力乡村振兴中发挥着重要作用[1]。油茶主要种植于丘陵山地，灌溉设备简陋，管理较为粗放，致使油茶幼苗极易受气候条件的影响。受全球气候变化加剧的影响，干旱灾害频发，水资源短缺问题日趋突出。2022年湖南省出现大范围极度干旱，7—11月全省平均降水量为86.0 mm，较常年同期偏少79.5%，为1961年以来历史同期最少[2]。干旱环境下，油茶植株体内会大量积累活性氧（Reactive oxygen species，ROS）等有害物质，对细胞膜系统造成损伤[3]，进而破坏植株正常代谢与生理功能，表现为根系生长受阻、根毛减少、果实偏小、产量下降等[4-5]。因此，如何提高油茶抗旱性是种植过程中亟待解决的关键问题。

传统植物抗旱改良手段以抗性育种为主，但存在操作烦琐、耗时长等问题，而利用根际促生菌（Plant growth-promoting rhizobacteria，PGPR）提高植物抗旱能力，具备操作简单、耗时短等优势，应用潜力更为突出。同时，PGPR能够通过多种机制提升植物耐旱水平，包括促进根系发育、激素分泌、产生活性氧清除剂、诱导系统抗逆信号以及分泌亲水胞外多糖等[6]。在干旱条件下，PGPR在增加生物量、增强光合作用和抑制氧化损伤方面的作用比在良好灌溉条件下更为显著[7]。Liu等[8]研究发现，PGPR蜡样芽孢杆菌 *Bacillus cereus* L90在干旱胁迫下增加了核桃幼苗的生长素（Indole-3-acetic acid，IAA）、赤霉素（Gibberellin acid，GA_3）和玉米素（Zeatin riboside，ZR）含量以及抗氧化酶活性，改变了植株的光合特性，并显著促进了植物的生长。然而，当前根际促生菌研究多数集中在玉米 *Zea mays*、辣椒 *Capsicum annuum* 等非木本植物，针对油茶这类多年生木本油料作物的特异性研究较少。同时，对油茶根际促生菌的研究大多聚焦于促生特性[9-10]，对其提高抗旱性的研究鲜有报道。随着全球气候变暖日趋严峻，植物抗旱能力的选育要求不断提高。基于此，本研究在探究促生特性的基础上加入抗旱性指标，对后期应对气候变化具有重要的实践指导作用。

本研究针对湖南严重干旱年份下生长良好的油茶植株，筛选其根际PGPR，测定其耐旱性及促生特性，确定菌株分类学地位，通过室内活体萌发试验验证其抗旱、促生性能，并检测油茶根部防御酶的活性及抗旱相关基因表达量，为后期耐旱PGPR在油茶上的应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样品的采集

2022年9月（当月降水量0 mm），在长沙天际岭油茶林选取健康油茶植株，完整挖取根系，轻抖去除表层浮土，样品迅速装入无菌采样袋，4 ℃低温冷藏。

1.2 培养基与试剂

本研究采用的培养基与试剂如下：LB培养基[11]、蒙金娜培养基、PKO培养基、钾长石培养基[12]、Salkowski比色液[13]、MSA基础培养基、CAS溶液[14]、DF盐培养基、TSB液体培养基[15]。

1.3 细菌的分离、纯化与耐旱菌株的筛选

取油茶根际土壤0.5 g置于5 mL无菌水中，超声波清洗5 min，清洗液由10^{-1}逐级稀释至10^{-7}，涂布于LB培养基上，28 ℃培养1～2 d获得菌落，纯化分离后4 ℃冷藏保藏。

采用聚乙二醇（Polyethylene glycol，PEG）6000溶液模拟干旱胁迫。为高效筛选具有强耐

旱潜力的根际细菌，设置 3 个质量浓度梯度，根据 Michel 等 [16] 的公式计算渗透势，各质量浓度 PEG-6000 溶液对应的渗透势分别为 −0.15 MPa（100 g/L PEG6000，轻度耐旱）、−0.49 MPa（200 g/L PEG6000，中偏重度耐旱）、−1.00 MPa（300 g/L PEG6000，极重度耐旱）。待测菌株接种于 100 g/L PEG6000 液体培养基中，于 28 ℃条件下 180 $rmin^{-1}$ 培养，2 d 后观察液体是否浑浊，并以 100 g/L 梯度逐级转接，直至 300 g/L，进行耐旱菌株的筛选与驯化。

1.4 促生 PGPR 菌株的筛选

1.4.1 菌株固氮能力的测定

将筛选出的耐旱菌菌液接种于阿须贝培养基正中央，28 ℃培养 3 d，若菌株能正常生长，则判断其具有固氮能力。通过测定菌株在无氮液体阿须贝培养基上的 OD_{600} 值，评估其固氮能力 [11]。

1.4.2 菌株解磷、解钾能力的测定

将耐旱菌菌液接种于蒙金娜有机磷培养基、PKO 培养基、钾长石培养基正中央，28 ℃培养 4 ～ 5 d，若产生透明圈则判断其具有溶磷、解钾能力，测量并记录透明圈直径（D）和菌株直径（d）[12]。

1.4.3 菌株分泌 IAA 能力的测定

采用 Salkowski 比色法测定菌株分泌 IAA 能力，根据 IAA 标准曲线回归方程 y=0.032 6x+0.004 8（R^2=0.997 9），计算单位体积发酵液中的 IAA 含量 [13]。

1.4.4 产铁载体能力的测定

将耐旱菌菌液接种至 MSA-CAS 固体培养基中央，28 ℃培养 3 ～ 5 d，筛选有橙黄色晕圈的产铁载体菌株 [14]。晕圈大小反映产铁载体能力强弱。

1.4.5 产 ACC 脱氨酶能力的测定

参照 Penrose 等 [15] 的方法进行 ACC 脱氨酶活性测定。用单位酶活力除以总蛋白质量表示比活力（U/mg），以此得到细菌的脱氨酶活性。

1.5 萌发试验及生长指标的测定

菌悬液的制备：将供试菌株接种于 LB 液体培养基中，在 28 ℃、180 $r·min^{-1}$ 条件下培养 12 h，8 000 $r·min^{-1}$ 离心 5 min，弃上清，无菌水洗涤菌体 3 次，加入等量无菌水将菌体悬浮，使用分光光度计测定其 600 nm 下的吸光度（OD_{600}），待其 OD_{600} 值调至 1.00 时制成菌悬液。选择饱满具有活力的油茶种子，用 10% 次氯酸钠消毒 10 min，冲洗 3 ～ 5 次，吸干水分，用菌悬液浸泡 10 min，铺于培养皿中，于 25 ℃、16 h 光照 /8 h 黑暗条件下培养。设 4 个处理组，分别为菌悬液浸泡种子后每 2 天补充无菌水（CE）；菌悬液浸泡种子后每 2 天补充 PEG6000 溶液（PE）；每 2 天补充 PEG6000 溶液（P）；每 2 天补充无菌水（CK）。每个处理 4 个重复。15 d 后统计油茶种子萌发势，指标计算公式如下：

$$G_E=（N_{15}/N_S）×100\%；\quad（1）$$

$$G_P=（G_N/N_S）×100\%。\quad（2）$$

式中：G_E 为种子萌发势；N_{15} 为 15 d 内种子萌发数；N_S 为供试种子总数；G_P 为种子萌发率；G_N 为种子萌发总数。

油茶种子培养 50 d 后，选取萌发的种苗进行取样，并测定各项生长指标。每个处理选取 5 株种苗，用游标卡尺测量芽长及根长；分别称量油茶地上部分和地下部分鲜质量，经 105 ℃杀青 30 min、70 ℃烘箱烘干至恒质量后，测定各部分干质量。

1.6 菌株鉴定

将供试细菌接种于 LB 培养基上，28 ℃培养 1 d，观察记录细菌的菌体及菌落形态特征，并进行革兰氏染色。严格按照《伯杰细菌鉴定手册》[17] 和《常见细菌系统鉴定手册》[18] 中的方法对细菌进行相关生理生化指标测定。

16 S rDNA 序列测定及分析：使用细菌基因组 DNA 提取试剂盒（TIANGEN）提取有较好功能的耐旱细菌 DNA，经琼脂糖凝胶电泳验证合格后以其为模板，采用 16 S rDNA 通用引物 27F（5′-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3′）和 1492R（5′-GGTTACCTTGTTACGACTT-3′）进行 PCR 扩增，获得 16 S rDNA 片段，PCR 产物送往擎科生物测序。PCR 扩增程序为：94 ℃预热 4 min，94 ℃变性 1 min，55 ℃退火 1 min，72 ℃延伸 1 min，34 个循环，72 ℃终延伸 5 min。测序结果在 NCBI 数据库中进行 BLAST 比对后，筛选同源性超 99% 的序列，采用 MEGA 11 软件构建系统发育树。

1.7 油茶抗旱性生理生化指标的测定

取苗高 5 ～ 8 cm 的油茶种苗，称取油茶苗主根根尖部分 0.1 g，测定过氧化氢酶（Catalase，CAT）、过氧化物酶（Peroxidase，POD）、超氧化物歧化酶（Superoxide dismutase，SOD）的活性。每个处理重复 5 次。采用苏州格锐思生物科技有限公司试剂盒测定样品酶活性。

1.8　抗旱性相关基因的荧光定量 PCR 测定

根据 Trelief® RNAprep Pure Plant Plus Kit 说明书提取总 RNA，并检测 RNA 的纯度和质量浓度，纯度使用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 条带。调整 RNA 质量浓度为 1 000 ng·μL^{-1}，用于后续试验。电泳结果（图 1）表明，28 S 和 18 S 条带清晰，说明 RNA 无降解，完整性较好。$OD_{260/280}$ 的值均在 1.8 ～ 2.0，RNA 无污染，可用于后续反转录。具体操作按照 Syn-Script® Ⅲ RT SuperMix for qPCR（+gDNA Remover）试剂盒说明书进行，得到 cDNA，合成的 cDNA 稀释 5 倍后使用。根据 Servicebio 公司的 2×Universal Blue SYBR Green qPCR Master Mix 说明书，以 *EF1α* 为内参基因，分别对 *POD*、*SOD1* 以及 *PR1B1* 基因进行荧光定量反应。所有引物设计参考文献 [19]，具体结果如表 1 所示。根据 Ct 值计算 *POD*、*SOD1* 以及 *PR1B1* 基因的相对表达量。

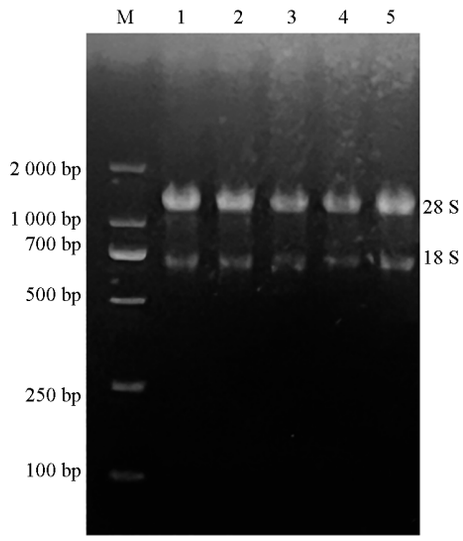


图 1　总 RNA 电泳图
Fig. 1　Electrophoresis of total RNA

表 1　qRT-PCR 使用的引物
Table 1　Primers used in qRT-PCR

基因 ID Gene ID	引物 F Primer F	引物 R Primer R
EF1α	CAAAGAAGGGTGCCAAGTGA	ACCAAACAACCGACCTACGA
PR1B1	GTGTTGGGGGACAACAATGC	TGAACCCTAGCGCATCCAAG
SOD1	TCAGTGGCACCGTACACTTC	TTAAGCCCAGAGACGCTTCC
POD	TCATACATTCGGACGGGCTG	AGTTGTAAAGGCGTGGGGTC

1.9　数据处理

利用 Excel 2021 软件对数据进行整理，采用 SPSS 26.0 软件进行单因素方差分析（One-way ANOVA），使用 GraphPad Prism 8.0 软件作图，用 MEGA 11 软件构建系统发育树。

2　结果与分析

2.1　耐旱菌株的筛选与促生特性

分离纯化菌株 100 株，其中 23 株可在极重度耐旱（300 g/L PEG6000）条件下正常生长，可用于后续功能研究。经测定发现，具有固氮效果的菌株有 21 株，具有溶有机磷能力的有 16 株，具有解钾能力的有 19 株，具有分泌 IAA 能力的有 5 株，具有产铁载体能力的有 11 株，具有产 ACC 脱氨酶能力的有 6 株。其中，有 10 株菌株同时具备 4 种及以上促生功能（表 2）。具体来看，有 5 株固氮能力较强（OD_{600} 值大于 0.250），1J81 在无氮培养基中生长能力最好，OD_{600} 达到 0.408；6 株表现出较好的溶解有机磷效果（D/d ＞ 1.50），其中菌株 1J53 的 D/d 值最高为（1.67±0.16）；5 株表现出较好的解钾效果（D/d ＞ 2.0），其中菌株 1J81 的 D/d 最高，为（3.20±0.15）；3 株具有分泌 IAA 能力，其中 1J22 的 IAA 质量浓度最高，为 29.98 μg·mL^{-1}；6 株具有产铁载体能力，其中 1J81 产铁载体能力最强，晕圈直径达到（1.47±0.03）mm；仅有 2 株耐旱菌有产 ACC 脱氨酶能力，其中 1J81 的 ACC 脱氨酶活性明显高于另一株，为 0.251 U·mg^{-1}。

对促生功能突出的菌株（1J81、1J75 和 1J22）进行耐旱萌发试验，在 300 g/L PEG6000、250 g/L PEG6000 模拟的干旱胁迫下，所有处理的种子萌发受到抑制，无种子萌发。在 200 g/L PEG6000 模拟的干旱胁迫下，菌株 1J81 处理组的种子萌发率、种苗促生耐旱效果均显著优于其他菌株（P ＜ 0.05）（表 3）。后续种苗试验均以 200 g/L PEG6000 模拟干旱胁迫。

综上，通过对各菌株的功能特性进行综合对比，菌株 1J81 同时具备 5 项促生功能，且促生能力与耐旱能力均表现优异，因此本研究选取菌株 1J81 开展后续试验。

2.2　菌株的形态学与生理生化特征及分子生物学鉴定结果

1J81 菌落为米黄色，形态呈椭圆或较为规则

表 2 部分菌株的促生效果 †
Table 2 Growth-promoting effect of strains

菌株 Strain	固氮（OD_{600}） Nitrogen fixation(OD_{600})	溶磷能力（*D*/*d*） Phosphate-solubilizing capacity(*D*/*d*)	解钾能力（*D*/*d*） Potassium-dissolving ability(*D*/*d*)	铁载体 Siderophore production /mm	IAA 质量浓度 The amount of IAA secreted /(μg·mL^{-1})	ACC 酶活性 ACC enzyme activity /(U·mg^{-1})
1J75	0.213±0.02	1.23±0.15	2.56±0.12	—	22.39±1.01	—
1J78	0.281±0.06	1.28±0.09	2.19±0.18	1.28±0.05	—	—
1J81	0.408±0.06	1.63±0.18	3.20±0.15	1.47±0.03	—	0.251±0.057
1J74	0.226±0.03	1.46±0.06	2.67±0.09	—	—	0.033±0.009
1J53	0.234±0.03	1.67±0.16	1.21±0.10	1.23±0.03	—	—
1J76	0.296±0.02	1.28±0.14	1.48±0.14	1.05±0.04	—	—
1J5	0.293±0.04	1.55±0.12	0	1.32±0.05	18.56±0.58	—
1J24	0.221±0.03	1.59±0.20	1.95±0.20	1.14±0.04	—	—
1J22	0.273±0.02	1.65±0.10	1.19±0.16	—	29.98±0.13	—
1J15	0.249±0.05	1.57±0.10	2.49±0.59	—	—	—

† —：该菌株未检测出相应功能。—: the strain did not detect the corresponding function.

的圆状，菌落小且黏稠不透明，中部微微凸起，表面湿润，向四周呈辐射状发散（图 2A）。该菌株为革兰氏阴性菌，在显微镜下呈长棒状（图 2B）。根据《伯杰细菌鉴定手册》和《常见细菌系统鉴定手册》，对照淀粉水解、明胶液化、糖发酵、柠檬酸盐的利用、硝酸盐还原、M.R、V.P、吲哚试验等生理生化试验结果（表 4），初步判断菌株 1J81 为肠杆菌属。将测序结果提交到 GenBank 数据库（登录号为 PX365875），通过序列比对发现，该菌株与四川肠杆菌 *E. sichuanensis* 的序列同源性最高，达到 99.50%。在 NCBI 数据库中进行 BLAST 比对，并选择同源比率为 99.0% ～ 99.5%、序列长度为 1 000 ～ 1 450 bp 的菌种构建系统发育树，结果见图 3。结合形态特征、生理生化特征和 16 S rDNA 测序结果综合分析，菌株 1J81 为肠杆菌属四川肠杆菌。

表 3 优势菌株的耐旱效果 †
Table 3 Drought tolerance effect of dominant strains

处理组 Processing group	萌发率 Germination rate /%	种苗根长 Seedling root length /mm	种苗芽长 Seedling bud length /mm
干旱胁迫 P	25	11.10±4.03 c	0 c
1J22	30	23.54±2.92 b	8.52±3.10 b
1J75	30	21.66±5.60 bc	2.68±1.75 bc
1J81	35	40.16±8.21 a	19.87±6.95 a

† 不同小写字母代表不同处理间差异显著（$P < 0.05$）。
Different lowercase letters indicate significant among treatments at $P < 0.05$.

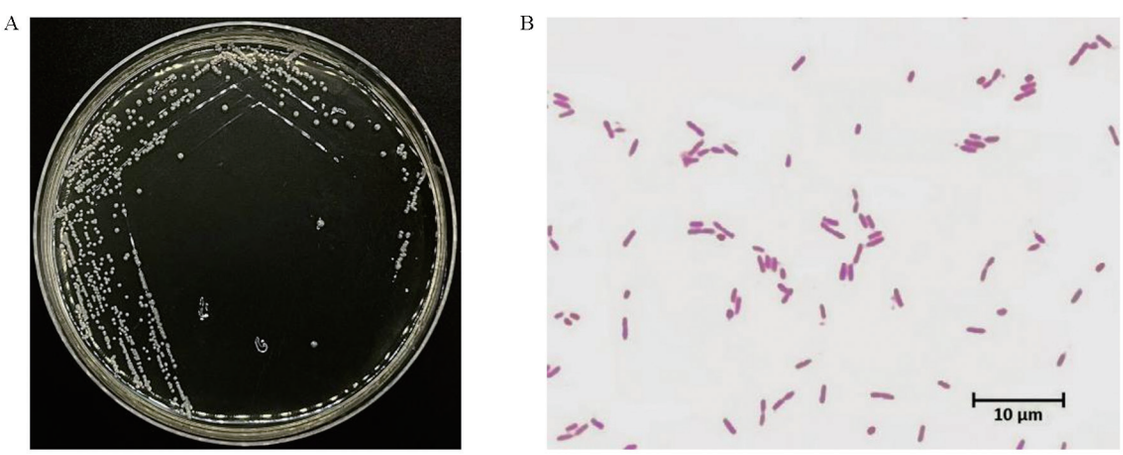


图 2 1J81 菌落形态和革兰氏染色镜检结果
Fig. 2 Colony morphology and Gram staining result of strain 1J81

2.3 菌株 1J81 对种子萌发和种苗的促生作用

在 200 g/L PEG6000 模拟干旱胁迫下，菌株 1J81 可显著提升种子萌发活力（表 5），同时对幼苗根系与芽的生长均具有促进作用（图 4）。非干旱条件下，菌株 1J81 处理组（CE）种苗的芽长、根长、鲜质量及干质量均显著高于对照组（CK）（$P < 0.05$）。干旱条件下，菌株 1J81 处理组（PE）种苗的芽长、根长、鲜质量及干质量均显著高于

表 4　菌株 1J81 生理生化鉴定结果 †
Table 4　Physiological and biochemical identification results of strain 1J81

鉴定试验 Identification test	试验结果 Test result	鉴定试验 Identification test	试验结果 Test result
淀粉水解 Amylohydrolysis	-	葡萄糖发酵 Fermentation with glucose	+
明胶液化 Liquefy the gelatin	-	果糖发酵 Fermentation with fructose	+
柠檬酸盐的利用 Citrate utilization	+	甘露醇发酵 Fermentation with mannitol	+
硝酸盐还原 Reduced nitrate	+	蔗糖发酵 Fermentation with sucrose	+
M.R	-	可溶性淀粉发酵 Fermentation with soluble starch	+
V.P	+	吲哚实验 Indole experiment	-

† +，阳性或可利用；-，阴性或不可利用。 +: positive or available, -: negative or not available.

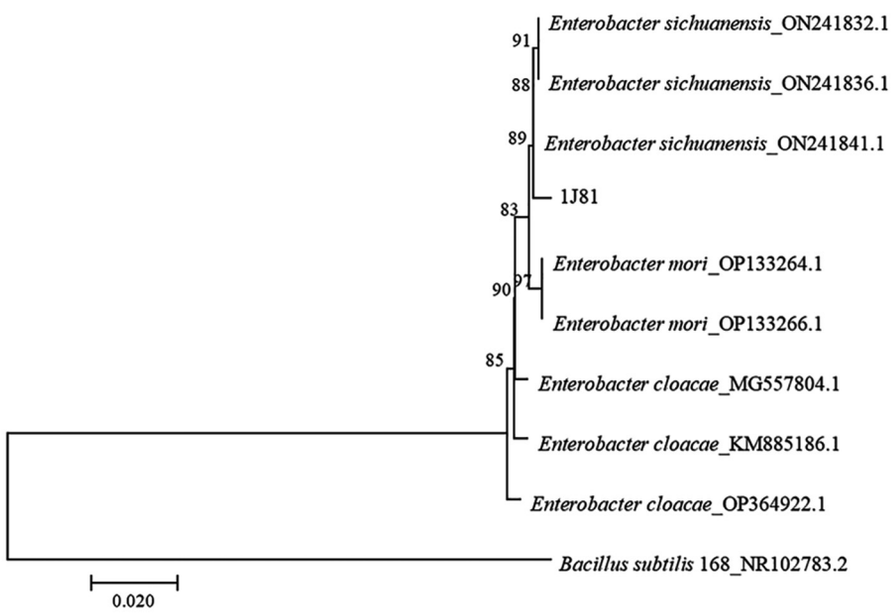


图 3　基于 16 S rDNA 序列构建的系统发育树
Fig. 3　Phylogenetic tree based on 16S rDNA sequences

干旱胁迫组（P）（$P < 0.05$）。干旱胁迫下，菌株 1J81 处理组（PE）种苗的干质量显著高于对照组（CK）。综上，菌株 1J81 有显著促生耐旱效果。

表 5　菌株 1J81 对种子萌发的影响
Table 5　Effects of strain 1J81 on seed germination

处理组 Processing group	萌发势（15 d） Germination vigor (15 d) /%	萌发率 Germination rate /%
无菌水 CK	75	75
耐旱菌 CE	65	75
干旱胁迫 P	15	25
干旱接菌 PE	25	35

2.4　油茶抗氧化酶活性变化与抗旱相关基因的表达

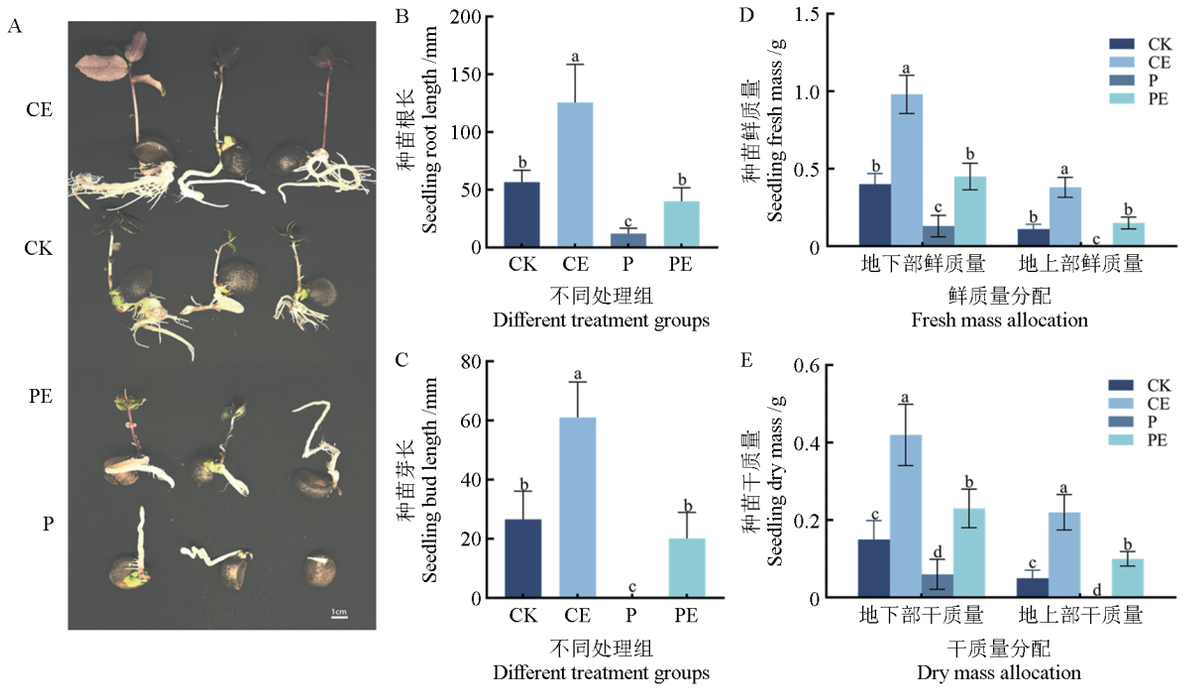
经处理后，油茶根系酶活性表现出不同幅度的上升（图 5）。干旱胁迫下，菌株 1J81 处理组（PE）油茶根部 CAT 酶活为 0.33 mmol·min^{-1}·g^{-1}，是对照组（CK）的 2 倍（$P < 0.05$），是干旱胁迫组（P）的 1.33 倍；POD 酶活为 399.17 U·g^{-1}·min^{-1}，是对照组（CK）的 10.41 倍（$P < 0.05$），是干旱胁迫组（P）的 1.85 倍（$P < 0.05$）；SOD 酶活为 594.09 U·g^{-1}，是对照组（CK）的 7.25 倍（$P < 0.05$），是干旱胁迫组（P）的 1.49 倍（$P < 0.05$）。经菌株 1J81 处理后，可提高油茶根部 CAT、POD、SOD 的酶活，提升油茶的抗逆性。

由图 6 可知，以 *EF1α* 基因作为内参基因，干旱情况下菌株 1J81 处理组（PE）的油茶根系 *POD*、*SOD1*、*PR1B1* 基因表达量均显著高于对照组（CK）（$P < 0.05$）。由此表明，菌株 1J81 对油茶进行处理后，可在干旱情况下诱导 *POD*、*SOD1* 以及 *PR1B1* 等抗旱基因的表达，进而诱导油茶形成系统性抗旱能力。

3　讨论与结论

3.1　讨　论

干旱胁迫下植物根系 - 微生物互作体系主要通过改变植物的生理状态来提高耐旱性，目前已



不同小写字母代表不同处理间差异显著（$P < 0.05$），下同。Different lowercase letters indicate significant among treatments at $P < 0.05$. The same below.

图 4 菌株 1J81 对种苗生长的影响

Fig. 4 The effect of strain 1J81 on seedling growth

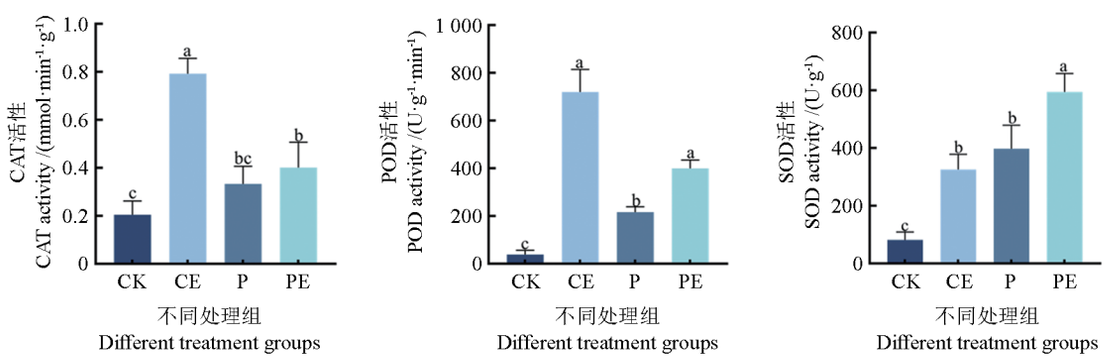


图 5 各处理对油茶根系酶活性的影响

Fig. 5 Effects of each treatment on enzyme activity in the roots of *C. oleifera*

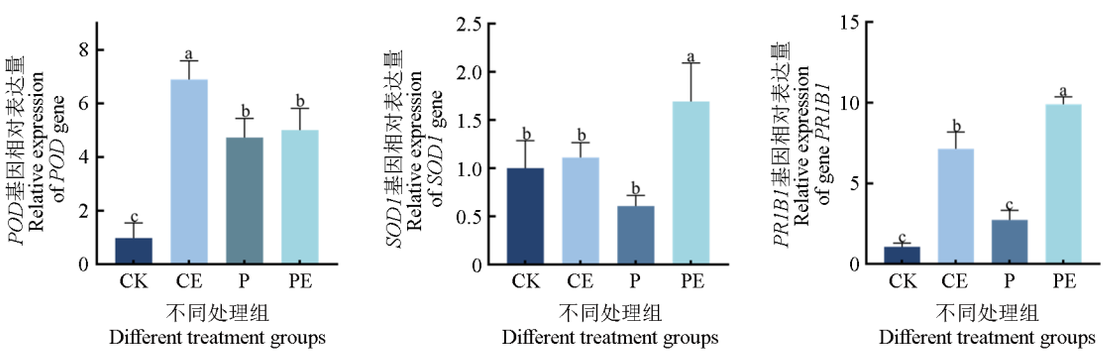


图 6 各处理对油茶根部抗旱基因相对表达量的影响

Fig. 6 Effects of each treatment on the relative expression of drought resistance genes in the roots of *C. oleifera*

知根际细菌介导的植物抗旱机制主要包括三个途径[14]。一是 PGPR 菌株可合成 IAA、GA_3 等植物生长调节物质，促进植物生长发育[20]。例如，内生细菌肠杆菌属 RD4-1-1 通过合成 IAA 来促进水稻种子萌发和幼苗生长，从而提高宿主植物在 PEG 模拟干旱条件下的耐旱能力[21]。二是产生 ACC 脱氨酶，降低根部乙烯（ET）含量。例如，产 ACC 脱氨酶的阴沟肠杆菌 ZNP-4，有助于减少非生物胁

迫对小麦植株的抑制作用，提高小麦植株的抗逆性[22]。三是产生能够分泌具有高保水性的亲水胞外多糖（Exopolysaccharides，EPS），提高根系保水性[23]，经EPS修饰的细胞可在干旱条件下显著改善植物生长表现。例如，阴沟肠杆菌*E. cloacae*的BHUAS1、巨大芽孢杆菌*B. megaterium*的BHUIESDAS3、蜡样芽孢杆菌*B. cereus*的BHUAS2能够在干旱胁迫下产生EPS，在植物根部周围形成亲水性生物膜，具有维持生长和产量的能力，减轻水分胁迫对小麦的有害影响[24]。本研究对油茶根际促生耐旱菌产IAA和ACC脱氨酶能力进行了测定，推测四川肠杆菌菌株1J81的促生耐旱机理可能与合成植物生长调节因子或产生ACC脱氨酶有关。此外，由于本研究未测定菌株分泌EPS的能力，后续可对此进行补充研究。

种子萌发期对水分胁迫最为敏感，是评价植物抗旱能力的重要时期[25]。干旱胁迫会限制种子水分吸收，抑制代谢活性，致使发芽率、发芽指数和活力指数等萌发指标下降[8]。本研究在菌株筛选阶段，以300 g/L PEG6000极重度干旱胁迫作为筛选压力，通过逐级驯化，获取具备较强耐旱潜力的根际促生菌资源。但在试验过程中，250 g/L及以上质量浓度PEG6000处理会抑制油茶种子萌发，类似的现象在其他植物研究中也存在，例如在300 g/L PEG6000质量浓度下不同基因型的鹰嘴豆*Cicer arietinum*均不能发芽[26-27]。若以低质量浓度（如150 g/L PEG6000）筛选，其最优菌株可能在更严重的干旱下失效，实用性有限。因此，为兼顾菌株耐旱潜力与后续油茶种子萌发，本试验最终使用200 g/L PEG6000进行种子萌发与种苗促生试验，是油茶种子能维持萌发的最高胁迫质量浓度，已被证实可用于油茶干旱胁迫研究[28]。本研究比较了3株优势菌株在200 g/L PEG6000胁迫下的种苗促生效果，菌株1J81在油茶种子可耐受的最高胁迫质量浓度下仍具有最优的促生耐旱性能。在种子萌发试验中，干旱胁迫下菌株1J81处理组（PE）较干旱胁迫组（P）的萌发势和萌发率相对提升了66.7%和40.0%，但仍明显低于对照组（CK），表明菌株1J81虽无法完全抵消干旱胁迫对种子萌发的抑制，但可适当缓解干旱胁迫。其原因可能是油茶种子具有厚而坚实的种皮，不仅会阻碍水分与氧气的渗透，还可能限制菌株1J81分泌的促生物质进入种胚内部[29-30]。此外，PGPR处理对种子萌发的促进作用本身就存在一定局限性。Satognon等[31]研究表明，PGPR接种可以显著促进幼苗生长和叶片发育，但对种子萌发率的影响往往不显著。PGPR的核心促生机制更多作用于幼苗发育阶段，而非种子吸水膨胀和胚根突破种皮的萌发阶段。种苗生长试验中，干旱胁迫下菌株1J81处理组（PE）的芽长、根长、鲜质量及干质量均显著优于干旱胁迫组（P），同时干质量显著高于对照组（CK），说明菌株1J81的促生功能可有效补充油茶生长所需养分，增强植株对干旱环境的适应能力。这与Niu等[32]从旱生作物谷子*Setaria italica*根际分离的耐旱根际促生菌株*E. hormaechei* DR1在干旱胁迫下显著促进植物幼苗生长的结果一致。综上所述，尽管菌株1J81对油茶种子萌发的促生效果有限，但其对种苗生长有显著促进效果，其作用机制可能通过调控油茶的生理状态，增强其应对干旱胁迫的能力。

干旱胁迫条件下植物活性氧代谢失衡，需依赖SOD、POD和CAT等抗氧化酶清除作物体内ROS，阻止膜脂过氧化，从而缓解植物因干旱胁迫受到的伤害。为了进一步揭示菌株1J81对油茶影响的内在机制，对其抗氧化酶活与抗旱相关基因表达量进行分析。结果显示，干旱胁迫下菌株1J81处理组（PE）可显著提高油茶根部SOD、POD和CAT活性（$P < 0.05$）。但菌株1J81处理组（CE）和干旱胁迫组（P）的*SOD1*基因表达量与对照组（CK）没有显著差异，甚至在干旱胁迫条件下有降低的趋势。这是因为油茶*SOD1*基因编码胞质铜锌超氧化物歧化酶（Cu/Zn-SOD），其表达量水平与酶活性变化存在不一致性[33]。这种现象可能与植物*SOD*基因家族的多重调控有关，即SOD活性不仅受单一*SOD1*基因转录水平影响，还可能受其他同源基因的表达、翻译后修饰或蛋白稳定性调控。Zhou等[34]在茶树*C. sinensis*的研究中也表明，胞质Cu/Zn-SOD家族具有多个同源成员，而油茶与茶树亲缘关系较近，推测油茶中可能存在功能冗余的同源基因，在干旱胁迫下补偿*SOD1*转录水平的不足。在马铃薯干旱胁迫研究中发现，泛素化模块*StUBC18-StPUB40*可在不改变*SOD*基因表达的情况下调控其酶活性[35]。水稻中胞质*Cu/Zn-SOD*基因在轻度干旱条件下表达升高，而在重度干旱下表达下降[36]，表明*SOD*基因的表达与干旱强度密切相关。综上所述，多重调控机制在油茶中可能同样存在，菌株1J81可能通过提高现有SOD蛋白的活性或调控其他*SOD*同源基因来增强油茶的抗氧化能力。此外，本研究中*POD*基因表达量与对应的POD酶活性变化呈现一致的趋势，表明油茶根部POD酶活性受*POD*

基因表达水平调控。*PR1B1* 基因能被病菌侵染、干旱、盐和重金属等多种胁迫所诱导，其表达增加了植物抗病和抗逆能力[37-38]。经菌株 1J81 处理的油茶根部 *PR1B1* 基因显著表达，揭示菌株 1J81 可能通过诱导 *PR1B1* 基因表达，从而增强油茶的抗旱能力。

耐旱促生菌株 *E. sichuanensis* 1J81 对油茶种子萌发、种苗生长具有一定促生、抗旱作用，且经菌株 1J81 处理的油茶根部抗氧化酶活性及抗旱相关基因表达量均有提升。本研究仅在 PEG6000 模拟干旱条件下进行室内萌发试验，在促进油茶种苗抗旱生长方面展现出一定的应用潜力，但其对种子萌发的促进效果有限，后期需开展盆栽与林间试验加以深入验证，综合评估菌株 1J81 在不同水势、土壤类型及微生物群落条件下的耐旱促生效能，以验证其实际应用潜力，并探索其菌肥制剂的可行性。

3.2 结 论

本研究从湖南省长沙市天际岭森林公园干旱环境下长势良好的油茶根际土壤中分离获得 100 株细菌，经 300 g/L PEG6000 模拟干旱胁迫筛选，获得 23 株极重度耐旱菌株。通过系统测定其固氮、解磷、解钾、分泌 IAA、铁载体及 ACC 脱氨酶等促生特性，筛选出功能综合最优的菌株 1J81。分子鉴定结果显示，该菌为四川肠杆菌 *E. sichuanensis*。在种子萌发试验中，菌株 1J81 可缓解干旱胁迫对油茶种子萌发的抑制，显著促进种苗生长。抗氧化酶活性与抗旱基因表达的测定结果表明，干旱胁迫下菌株 1J81 处理可显著提高油茶根部 CAT、POD、SOD 活性，分别是对照组的 2.00 倍、10.41 倍和 7.25 倍，同时显著上调 *POD*、*SOD1* 与 *PR1B1* 抗旱基因表达。该菌株作为微生物肥料菌种资源，在油茶种苗抗旱促生方面具有一定的应用潜力。

参考文献：

[1] 陈永忠 . 我国油茶科技进展与未来核心技术 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(7):1-22.
Chen Y Z. Scientific and technological progress and future core technologies of oil tea *Camellia* in China[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(7):1-22.

[2] 王景晨 , 徐小英 , 赖昆寅 , 等 .2019—2023 年湖南农业气象灾害情势及防灾减灾建议 [J]. 湖南农业科学 ,2024(6):85-90.
Wang J C, Xu X Y, Lai K Y, et al. Analysis of agro-meteorological disaster situation and disaster prevention and reduction in Hunan Province from 2019 to 2023[J]. Hunan Agricultural Sciences,2024(6):85-90.

[3] Ramanjulu S, Bartels D. Drought- and desiccation-induced modulation of gene expression in plants[J]. Plant, Cell & Environment, 2002,25:141-151.

[4] 黎运 . 油茶对干旱胁迫的生理响应及转录组分析 [D]. 长沙 : 中南林业科技大学 ,2021:25-60.
Li Y. Physiological response and transcriptome analysis of *Camellia oleifera* to drought stress[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology,2021:25-60.

[5] 丁少净 . 干旱胁迫对油茶生长发育的影响 [D]. 北京 : 中国林业科学研究院 ,2016:30-73.
Ding S J. Effects of drought stress on growth and development of *Camellia oleifera*[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2016:30-73.

[6] Eichmann R, Richards L, Schäfer P. Hormones as go-betweens in plant microbiome assembly[J]. The Plant Journal,2021,105: 518-541.

[7] Zhao X W, Yuan X M, Xing Y J, et al. A meta-analysis on morphological, physiological and biochemical responses of plants with PGPR inoculation under drought stress[J]. Plant, Cell & Environment,2023,46:199-214.

[8] Liu F C, Ma H L, Liu B H, et al. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on the physioecological characteristics and growth of walnut seedlings under drought stress[J]. Agronomy, 2023,13:290.

[9] 司春灿 , 林英 , 尚天玉 . 油茶根际促生菌的筛选与促生特性 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2024,44(4):28-35.
Si C C, Lin Y, Shang T Y. Isolation and promoting characteristics of the rhizospheric bacteria of *Camellia oleifera* Abel[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2024,44(4):28-35.

[10] 王舒 . 油茶根际土壤高效溶磷细菌的筛选、鉴定及其促生效应 [D]. 南昌 : 江西农业大学 ,2015:5-20.
Wang S. Screening, identification and enhancement to the growth of phosphate solubilizing bacteria in rhizosphere of *Camellia oleifera* Abel[D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2015:5-20.

[11] 乔秀丽 , 迟彩霞 . 土壤中固氮菌对农药抗性的研究 [J]. 安徽农业科学 ,2015,43(9):129-130,132.
Qiao X L, Chi C X. Research on pesticide resistance of *Azotobacter* in the soil[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2015,43(9):129-130,132.

[12] 谢东 , 汪流伟 , 李宁健 , 等 . 一株多功能菌株的发掘、鉴定及解磷条件优化 [J]. 生物技术通报 ,2023,39(7):241-253.
Xie D, Wang L W, Li N J, et al. Exploration, identification and

phosphorus-solubilizing condition optimization of a multifunctional strain[J]. Biotechnology Bulletin,2023,39(7):241-253.

[13] Lakshmanan V, Ray P, Craven K D. Toward a resilient, functional microbiome: drought tolerance-alleviating microbes for sustainable agriculture[M]//Plant stress tolerance: methods and protocols. New York, NY: Springer New York,2017:69-84.

[14] 张静 , 张腾 , 肖耀鹏 , 等 . 黄骅盐碱地玉米根系内生真菌分离及耐盐促生功能 [J]. 微生物学通报 ,2024,51(10):4089-4103.
Zhang J, Zhang T, Xiao Y P, et al. Isolation of endophytic fungi from the roots of maize in the saline-alkaline land in Huanghua and screening of strains improving salt tolerance and growth of maize[J]. Microbiology China,2024,51(10):4089-4103.

[15] Penrose D M, Glick B R. Methods for isolating and characterizing ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria[J]. Physiologia Plantarum,2003,118:10-15.

[16] Michel B E, Kaufmann M R. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000[J]. Plant Physiology,1973,51:914-916.

[17] 布坎南 R E, 吉本斯 N E. 伯杰细菌鉴定手册 [M].8 版 . 北京 : 科学出版社 ,1984:385-710.
Buchanan R E, Gibbons N E. Bergey's manual of determinative bacteriology[M]. 8th ed. Beijing: Science Press,1984:385-710.

[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 ,2001:353-419.
Dong X Z, Cai M Y. Handbook of identification of common bacterial systems[M]. Beijing: Science Press,2001:353-419.

[19] 陈晓琳 . 油茶叶际合成菌群构建及其对炭疽病防治潜力研究 [D]. 长沙 : 中南林业科技大学 ,2023:8-15.
Chen X L. Study on the construction of synthetic flora in the phyllosphere of *Camellia oleifera* and its potential to control anthracnose[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology,2023:8-15.

[20] Spence C, Alff E, Johnson C, et al. Natural rice rhizospheric microbes suppress rice blast infections[J]. BMC Plant Biology, 2014,14:130.

[21] Chiangmai P N, Khianngam S, Meetum P, et al. Increasing rice seedling growth under induced water-deficient conditions using indole-3-acetic acid produced from *Enterobacter* sp. bacteria[J]. The Journal of Agricultural Sciences-Sri Lanka, 2023,18(2):237-250.

[22] Singh R P, Pandey D M, Jha P N, et al. ACC deaminase producing rhizobacterium *Enterobacter cloacae* ZNP-4 enhance abiotic stress tolerance in wheat plant[J]. PLoS One,2022,17(5): e0267127.

[23] Katare D P, Nabi G, Azooz M M, et al. Biochemical modifications and enhancement of psoralen content in salt-stressed seedlings of *Psoralea corylifolia* Linn.[J]. Journal of Functional and Environmental Botany,2012,2(1):65-74.

[24] Shankar A, Prasad V. Potential of desiccation-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria in growth augmentation of wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress[J]. Frontiers in Microbiology,2023,14:1017167.

[25] 任毅 , 王仙 , 张金汕 , 等 . 中亚大麦品种萌发期抗旱性筛选与鉴定 [J]. 新疆农业科学 ,2019,56(5):882-889.
Ren Y, Wang X, Zhang J S, et al. Screening and identification of drought resistance of central Asian barley varieties at germination stage[J]. Xinjiang Agricultural Sciences,2019,56(5):882-889.

[26] Imşek Ü K, Dikilitas M, Talapov T, et al. Water stress is differently tolerated by *Fusarium*-resistant and-susceptible chickpea genotypes during germination[J]. Life,2025,15:1050.

[27] 郝珉琦 , 王进鑫 . 盐 - 旱复合胁迫对蜀葵种子萌发的影响 [J]. 草地学报 ,2025,33(12):4060-4071.
Hao M Q, Wang J X. Effects of combined salt and drought stresses on germination of *Alcea rosea* seeds[J]. Acta Agrestia Sinica,2025,33(12):4060-4071.

[28] 董斌 , 洪文泓 , 黄永芳 , 等 . 广西 4 个油茶品种苗期对干旱胁迫的生理响应 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2018,38(2):1-8.
Dong B, Hong W H, Huang Y F, et al. Physiological responses of four *Camellia oleifera* clones of Guangxi in seeding stage under drought stress[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2018,38(2):1-8.

[29] Gorim L, Asch F. Effects of composition and share of seed coatings on the mobilization efficiency of cereal seeds during germination[J]. Journal of Agronomy and Crop Science,2012,198: 81-91.

[30] Norden N, Daws M I, Antoine C, et al. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests[J]. Functional Ecology,2009,23: 203-210.

[31] Satognon F, Watts D B, Adesemoye A O, et al. Impact of *Bacillus* PGPR consortium on germination and seedling vigor of cool- and warm-season forage grasses under different temperature regimes[J]. Arid Land Research and Management,2026,40(2): 281-300.

[32] Niu X G, Song L C, Xiao Y N, et al. Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi-arid agroecosystem and their potential in alleviating drought stress[J]. Frontiers in Microbiology,2018,8:2580.

[33] 王艺颖 , 袁军 , 谭晓风 , 等 . 油茶 *SOD* 基因克隆及不同授粉处理下的表达分析 [J]. 植物遗传资源学报 ,2023,24(1):226-236.
Wang Y Y, Yuan J, Tan X F, et al. Cloning and expression analysis of *SOD* genes under different pollination treatments in *Camellia oleifera* Abel[J]. Journal of Plant Genetic Resources,2023,24(1):

226-236.

[34] Zhou C Z, Zhu C, Fu H F, et al. Genome-wide investigation of superoxide dismutase (SOD) gene family and their regulatory miRNAs reveal the involvement in abiotic stress and hormone response in tea plant (*Camellia sinensis*)[J]. PLoS One,2019, 14(10):e0223609.

[35] Liu W G, Tang X, Ma R, et al. The StUBC18-StPUB40 pair negatively regulates drought stress tolerance and influences tuber yield in potato[J]. Horticulture Research,2025,12:uhaf145.

[36] Refli, Muljopawiro S, Dewi K, et al. Expression analysis of antioxidant genes in response to drought stress in the flag leaf of two Indonesian rice cultivars[J]. Indonesian Journal of Biotechnology,2014,19(1):43-55.

[37] 侯丽霞 , 高超 , 车永梅 , 等 . 葡萄病程相关蛋白 1 基因的克隆和表达分析 [J]. 植物生理学报 ,2012,48(1):57-62.
Hou L X, Gao C, Che Y M, et al. Gene cloning and expression analysis of pathogenesis-related protein 1 in *Vitis vinifera* L.[J]. Plant Physiology Journal,2012,48(1):57-62.

[38] Akbudak M A, Yildiz S, Filiz E. Pathogenesis related protein-1 (PR-1) genes in tomato (*Solanum lycopersicum* L.): bioinformatics analyses and expression profiles in response to drought stress[J]. Genomics,2020,112:4089-4099.

[本文编校：谢荣秀]

（上接第 119 页）

[32] 王学文 , 王玉珏 , 付秋实 , 等 . 弱光逆境对番茄幼苗形态、生理特征及叶片超微结构的影响 [J]. 华北农学报 ,2009,24(5): 144-149.
Wang X W, Wang Y J, Fu Q S, et al. Effects of low light stress on morphological trait, physiological characters and leaf ultrastructure of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) seedlings[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica,2009,24(5):144-149.

[33] 赵洋 , 陈云 , 张晓晨 , 等 . 遮阴对少叶花楸幼苗光合和叶绿素荧光参数的影响 [J]. 东北林业大学学报 ,2019,47(1):30-34.
Zhao Y, Chen Y, Zhang X C, et al. Effects of shading on photosynthetic and chlorophyll fluorescence response of *Sorbus hupehensis* var. *paucijuga*[J]. Journal of Northeast Forestry University,2019,47(1):30-34.

[34] 张勇 , 程怡 , 王清明 , 等 . 遮荫对月季光合特性及生长发育的影响 [J]. 西北植物学报 ,2014,34(1):162-168.
Zhang Y, Cheng Y, Wang Q M, et al. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Rosa hybrida*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2014,34(1):162-168.

[35] 邢鸿林 , 刘天义 , 扎史都吉 , 等 . 光照与氮添加对红皮云杉幼树生长与叶形态功能的影响 [J]. 森林工程 ,2022,38(4):1-9.
Xing H L, Liu T Y, Zhashiduji, et al. Effects of light and nitrogen addition on the tree growth, needle morphological and functions of *Picea koraiensis* saplings[J]. Forest Engineering,2022,38(4): 1-9.

[36] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature,2004,428:821-827.

[37] 杨霖 , 黄郑雯 , 毛开泽 , 等 . 望天树幼苗光合特性与功能性状对光照和施肥的响应 [J]. 西部林业科学 ,2021,50(6):46-52.
Yang L, Huang Z W, Mao K Z, et al. Response of photosynthetic characteristics and functional traits of '*Parashorea chinensis*' seedlings to light and fertilization[J]. Journal of West China Forestry Science,2021,50(6):46-52.

[38] 王虹妍 , 卜朝阳 , 李先民 , 等 . 不同光照条件下米奴塔睡莲生长特性及抗氧化生理响应 [J]. 热带作物学报 ,2022,43(4): 798-806.
Wang H Y, Bu Z Y, Li X M, et al. Growth and antioxidant physiology effects of *Nymphaea minuta* under different light conditions[J]. Chinese Journal of Tropical Crops,2022,43(4): 798-806.

[本文编校：谢荣秀]