

研究报告

一株耐盐碱芽孢杆菌的分离鉴定及其对水稻的促生分析

王馨翊^{1,2,5}, 冯浩原^{1,3,5}, 张建朋¹, 张家智^{1,2,5}, 王自杰^{1,2,5}, 马瑞^{1,2}, 宋英博^{1,2}, 郭夏宇⁴, 刘凯^{5,6*}, 王囡囡^{1,3,5*}

- 1 黑龙江省农业科学院 佳木斯分院, 黑龙江 佳木斯 154000
- 2 三江平原主要作物育种栽培重点实验室, 黑龙江 佳木斯 154000
- 3 黑龙江省白浆土机械改良工程技术研究中心, 黑龙江 佳木斯 154000
- 4 三亚市国家耐盐碱水稻技术创新中心, 海南 三亚 572000
- 5 国家耐盐碱水稻技术创新中心东北中心, 黑龙江 哈尔滨 150001
- 6 黑龙江省农业科学院, 黑龙江 哈尔滨 150001

王馨翊, 冯浩原, 张建朋, 张家智, 王自杰, 马瑞, 宋英博, 郭夏宇, 刘凯, 王囡囡. 一株耐盐碱芽孢杆菌的分离鉴定及其对水稻的促生分析[J]. 微生物学通报, 2026, 53(1): 199-214.

WANG Xinyi, FENG Haoyuan, ZHANG Jianpeng, ZHANG Jiazhi, WANG Zijie, MA Rui, SONG Yingbo, GUO Xiayu, LIU Kai, WANG Nannan. Isolation, identification, and rice growth-promoting effect measurement of a salt-alkali-tolerant *Bacillus halotolerans* strain[J]. Microbiology China, 2026, 53(1): 199-214.

摘要:【背景】盐碱地是我国重要的土地资源, 利用微生物改良土壤环境并促进植物生长近年来已经成为研究的热点。【目的】从黑龙江省大庆市盐碱地水稻根部土壤中筛选获得 1 株耐盐碱促生细菌, 旨在改善盐碱土环境并促进水稻生长, 为开发适用于东北盐碱地地区水稻生长的微生物菌剂提供良好的菌种资源与基础。【方法】通过微生物分离培养技术筛选得到耐盐碱微生物菌株, 并对其进行菌落形态观察、生理生化检测、生长曲线测定、菌株 16S rRNA 基因鉴定。利用多功能鉴定培养基对菌株进行解磷、产铁、产淀粉酶、耐盐碱性检测。利用平板对峙法对菌株进行抗病性检测。检测菌株产胞外聚合物(extracellular polymeric substances, EPS)、吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)及降碱能力, 并通过水稻种子平板促生实验、水培实验对菌株的促生能力进行鉴定。【结果】从黑龙江省大庆市盐碱地水稻根部土壤中筛选得到一株耐盐碱菌株 J-009, 杆状, 革兰氏阳性, 菌落呈现白色褶皱状, 菌株在接种 12 h 后达到生长峰值, 生长 pH 范围 8.0–10.0, 最高耐盐浓度(NaCl)为

资助项目: 国家耐盐碱水稻技术创新中心三亚市国家耐盐碱水稻技术创新中心联合攻关项目; 黑龙江省省属科研业务费(CZKYF2024-1-B003)

This work was supported by the National Center of Technology Innovation for Saline-alkali Tolerant Rice and National Center of Technology Innovation for Saline-alkali Tolerant Rice in Sanya Joint Research Project and the Scientific Research Operational Funds of Heilongjiang Province (CZKYF2024-1-B003).

*Corresponding authors. E-mail: LIU Kai, liukailouis@163.com; WANG Nannan, wangnannan_1787@163.com

Received: 2025-04-10; Accepted: 2025-07-08; Published online: 2025-11-07

5%。菌株 J-009 对无机磷及有机磷有一定的溶解特性，产铁载体、淀粉酶及 H₂S，可利用葡萄糖、阿拉伯糖、山梨醇，不利用蔗糖与麦芽糖，过氧化氢酶、脲酶与纤维素水解酶均为阳性。16S rRNA 基因序列分析判定菌株 J-009 为耐受盐芽孢杆菌(*Bacillus halotolerans*)，GenBank 登录号为 PV635949。平板对峙试验检测，菌株 J-009 对水稻稻瘟病有一定的抑制作用。菌株 J-009 产 EPS 的量为(0.581±0.083) g/g。分泌 IAA 的含量为(12.39±0.66) mg/L，并且菌株 J-009 的降碱能力可以达到 13.9%。在水稻种子平板促生实验、水培实验中，相较于对照组，经菌株 J-009 处理后的水稻种子的根长和苗长均极显著增加。【结论】菌株 J-009 具有良好的耐盐碱性及促生功能，能够有效促进盐碱环境下的水稻生长，为今后盐碱土微生物改良及菌剂研发奠定了基础。

关键词：盐碱地；盐碱地微生物；耐受盐芽孢杆菌；促生能力

Isolation, identification, and rice growth-promoting effect measurement of a salt-alkali-tolerant *Bacillus halotolerans* strain

WANG Xinyi^{1,2,5}, FENG Haoyuan^{1,3,5}, ZHANG Jianpeng¹, ZHANG Jiazhi^{1,2,5}, WANG Zijie^{1,2,5}, MA Rui^{1,2}, SONG Yingbo^{1,2}, GUO Xiayu⁴, LIU Kai^{5,6*}, WANG Nannan^{1,3,5*}

1 Jiamusi Branch, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi 154000, Heilongjiang, China

2 Key Laboratory of Breeding and Cultivation of Main Crops in Sanjiang Plain, Jiamusi 154000, Heilongjiang, China

3 The Planosol Machinery Improvement Engineering Technology Research Center of Heilongjiang Province, Jiamusi 154000, Heilongjiang, China

4 National Technology Innovation Center for Salt-Tolerant Rice at Sanya, Sanya 572000, Hainan, China

5 Northeast Branch of National Center of Technology Innovation for Saline-Alkali Tolerant Rice, Harbin 150001, Heilongjiang, China

6 Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150001, Heilongjiang, China

Abstract: [Background] Saline-alkali land is an important land resource in China. Using microorganisms to improve soil environment and promote plant growth has become a research focus in recent years. [Objective] A strain of saline-tolerant growth-promoting bacteria was selected from rice root soil in the saline-alkali land in Daqing, Heilongjiang. This study is expected to provide elite strain resources for the development of microbial agents suitable for rice growth in the saline-alkali land of Northeast China. [Methods] Saline-tolerant microbial strains were screened by microbial isolation and culture. These strains were subjected to colony morphology observation, physiological and biochemical tests, growth curve determination, and 16S rRNA gene identification. The multifunctional identification media were used to evaluate the phosphorus solubilization, siderophore production, amylase production, and salt-alkali tolerance of the target strain. The disease resistance of the strain was tested by the plate confrontation method. The abilities of the strain to produce extracellular polymeric substance (EPS) and indole-3-acetic acid (IAA) and reduce alkali were examined. Furthermore, the rice growth-promoting effect of the strain was evaluated by rice seed germination and water culture experiments. [Results] A saline-alkali tolerant strain J-009 was screened from the rice root soil in the saline-alkali land in Daqing. The strain was rod-shaped and Gram-positive, with white

and wrinkled colonies. The strain reached its growth peak 12 h after inoculation, survived within the range of pH 8.0–10.0, and showed tolerance to the maximum salt (NaCl) concentration of 5%. Strain J-009 was capable of solubilizing inorganic phosphorus and organophosphorus and producing siderophores, amylase, and H₂S. It can utilize glucose, arabinose, and sorbitol but cannot utilize sucrose or maltose. The reactions of peroxidase, urease, and cellulase were all positive. Strain J-009 was identified by 16S rRNA gene sequence analysis as *Bacillus halotolerans*, with the GenBank accession number PV635949. Strain J-009 had a certain inhibitory effect on rice blast. This strain showed the EPS production of (0.581±0.083) g/g, the IAA secretion of (12.39±0.66) mg/L, and the alkali-reducing capacity of 13.9%. Compared with the control group, the strain J-009 treatment significantly increased the root length and plant height of rice seedlings. **[Conclusion]** Strain J-009 demonstrated good saline-alkali tolerance and plant growth-promoting effect, and it could effectively promote the growth of rice in saline-alkali environment. The findings lay a foundation for the microbial improvement of saline-alkali soil and the development of microbial agents in the future.

Keywords: saline-alkali land; microorganisms in saline-alkali land; *Bacillus halotolerans*; plant growth-promoting effect

盐碱地在地球上分布广泛, 土壤环境盐碱化是全球范围内的挑战^[1], 世界盐碱地面积约 为 1.0×10⁹ hm², 占世界耕地面积的 76%。我国盐碱地面积较大约为 9.9×10⁷ hm²^[2], 由于长江流域的地理和气候特征, 盐碱地分布主要集中在北方, 包括内蒙古高原的半干旱盐碱土区、东北平原半干旱半湿润盐碱土区、黄淮海平原半干燥半湿润盐碱土区等^[3]。其中东北地区盐碱地为苏打盐碱地^[4], 主要分布在东北西部如松嫩平原地区^[5], 是世界三大片苏打盐碱地集中分布区之一, 该区域盐碱地土壤富含碳酸钠及碳酸氢钠, Na⁺含量高、碱性强、透气性差, 土壤改良利用难度较大^[6]。因此, 如何改良盐碱地, 促进盐碱地植物的适应性生长、增加盐碱地农作物产量成为近年来的研究热点^[7-8]。

土壤微生物在土壤生态环境中发挥着重要作用, 丰富的微生物群落可以改善遭受盐碱胁迫的土壤生态环境, 提高土壤肥力。在植物根际环境周围, 存在着能够竞争性地定殖植物根系并刺激生长的细菌群落, 命名为植物根际促生菌 (plant-growth-promoting rhizobacteria, PGPR)^[9-11]。植物根际促生菌对植物生长及减少生物和非生

物胁迫都有直接或间接的积极影响, 可以通过促进植物对营养物质的吸收, 从而增强植物的耐盐碱性, 减轻恶劣环境对植物的危害^[12-13]。目前研究表明, 植物促生根际菌生长过程中所产生的胞外聚合物(extracellular polymeric substances, EPS)富含羟基、羧基官能团, 不仅可以吸附土壤环境中的金属离子, 同时还可以通过范德华力与土壤胶体形成土壤团聚体, 从而可以减轻盐碱土中盐离子对植物的毒害作用^[14]。吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)在植物对盐胁迫的响应中同样具有重要的作用^[15]。植物根际促生菌中产 IAA 的菌株能够显著促进植物的生长和发育。因此, 当环境中盐浓度增加导致植物内源 IAA 含量减少时, 可以通过菌株分泌的 IAA 含量刺激植物内源 IAA 的合成, 从而促进植物的生长^[14]。

芽孢杆菌是植物根际促生菌的主要菌类之一, 为植物根际重要组成部分。芽孢杆菌可产生类似植物生长激素、细胞分裂素, 以及 5-羟基赖氨酸、柠檬酸等小分子有机酸代谢物质^[16], 产生的化学物质不仅可以促进植物快速发育, 还可以增强植株抗性^[17], 有效抵抗病原物的侵

害,因此在盐碱地上被广泛应用于促进植物生长。例如,孙亚楠等^[18]在黄河三角洲白榆根际土分离到一株深褐芽孢杆菌(*Bacillus atrophaeus*) CNY01,可以提高玉米植株的抗盐性。荆瑞勇等^[19]在大庆盐碱地大豆根系中分离到1株耐盐碱解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*),可以提高大豆对大豆菌核病菌等病原菌的抗性。除此之外,芽孢杆菌因其耐热、繁殖快、具有良好的纤维素酶分泌功能和良好的环境适应性,成为近年来菌剂制作的热门菌株,在农业生产中被广泛应用^[20]。综上所述,芽孢杆菌仍具有巨大的应用价值,有待深入挖掘。

本研究旨在筛选出适用于东北地区盐碱地的植物根际促生菌,为后续深入挖掘该菌株的功能基因及盐碱地专用微生物肥料开发奠定基础。

1 材料与方 法

1.1 样品

土壤采集于2024年7月,黑龙江省大庆市813乡道盐碱土水稻种植区(125.229 066°E, 46.670 890°N),在一片稻田内选取2个点,每个点采取3株水稻,保留水稻根部混合装袋,带到实验室风干后用于耐盐碱微生物分离,测量该盐碱土的pH值为8.13,电导率951 $\mu\text{S}/\text{cm}$,土壤全盐量0.64 g/kg,碱化度4.64%。

水稻(*Oryza sativa*)种子‘龙粳31’,黑龙江省农业科学院佳木斯分院。

病原菌稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*),黑龙江省农业科学院佳木斯分院。

1.2 培养基

LB培养基参考文献^[14]配制。1%–5% NaCl LB培养基:NaCl添加量为10.0–50.0 g/L的LB培养基。产EPS菌株发酵培养基参考文献^[14]配制。产IAA培养基参考文献^[15]配制。产淀粉酶培养基(g/L):可溶性淀粉10.0,酵母浸出物2.5,蛋白胨5.0, K_2HPO_4 0.5, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.2。CAS培养基、解有机磷培养基、解无机磷培养基,黑龙江丽川科技有限公司。

所有培养基均由121 °C湿热灭菌20 min。

1.3 主要试剂和仪器

Salkowski试剂,黑龙江丽川科技有限公司。pH计,梅特勒-托利多仪器(上海)有限公司;紫外分光光度计,耶拿分析仪器(北京)有限公司;超净台,北京东联哈尔仪器制造有限公司;显微镜,奥林巴斯公司;扫描电子显微镜,日立公司;培养箱,上海一恒科学仪器有限公司;人工气候箱,上海一恒科学仪器有限公司。

1.4 土壤微生物筛选

菌株的分离:取5 g所采集的水稻根部土壤于装有50 mL无菌水的锥形瓶中,180 r/min振荡30 min,得到 10^{-1} 土壤混合液。将该土壤混合液按梯度进行稀释,吸取浓度梯度为 10^{-2} 、 10^{-3} 、 10^{-4} 的土壤混合液100 μL 于LB固体培养基中进行涂布,用于分离土壤微生物。将平板倒置放入28 °C恒温培养箱中培养48 h。

菌株的纯化:挑取不同形态、颜色、大小的单个微生物菌落进行多次纯化,直至获得单克隆菌株。

1.5 菌株的形态观察、生长曲线测定、溶磷特性及生理生化分析

菌株的形态观察:将菌株在LB培养基上按照四分法划线,28 °C培养24 h后观察菌落质地、透明程度和边缘等特点。

菌株生长曲线测定:挑取菌落单克隆于LB液体培养基中28 °C、180 r/min培养过夜,随后按照4%的接种量将菌液接种于新的LB液体培养基中,在0、2、4、6、8、10、12、14、24、28、32、48 h分别测量菌液的 OD_{600} ,每个时间点样品重复3次。

菌株溶磷特性:将菌株接种在解有机磷、解无机磷培养基上,28 °C培养3 d,观察接种菌株附近透明圈形成。

菌株生理生化分析:(1)产铁载体检测。将菌株接种在CAS培养基上,28 °C培养3 d,若有铁载体生成,则会在菌株附近生成橙色圈。(2)产淀粉酶检测。将菌株接种在产淀粉酶培养

基上, 28 °C 培养 3 d, 随后用卢戈碘液浸满平板 1 min, 若菌株附近产生透明菌圈则表示淀粉酶活性为阳性。

菌株其余生理生化分析测试由黑龙江丽川科技有限公司完成。

1.6 菌株耐盐碱性分析

将菌株分别接种在 1%–5% NaCl、pH 8.0–10.0 LB 固体和液体培养基, 以及 5% NaCl pH 10.0 LB 高盐强碱培养基上, 28 °C 培养 48 h, 观察菌株的生长情况来判断菌株的耐盐碱性。

1.7 菌株的分子生物学鉴定

采用 16S rRNA 基因序列分析的方法对筛选所得菌株进行鉴定, 利用细菌常用通用引物 27F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') 和 1492R (5'-GGTTACCTTGTTACGACTT-3') 进行 PCR 扩增。菌株基因组提取、PCR 扩增及测序工作均由北京六合华大基因科技有限公司武汉分公司完成。根据测序所得 16S rRNA 基因序列在 NCBI 中 BLAST 并确定菌株种属。同时下载同源性较高的其他菌株基因序列, 利用 ClustalX 将比对菌株与参考菌株进行多组基因序列比对, 并参照 Tamura 等^[21]方法, 利用 MEGA 11.0 软件使用邻接(neighbor joining)法构建系统发育树。

1.8 菌株产 EPS 能力测定

将 OD_{600} 为 0.5 的菌液以 5% 的接种量接入产 EPS 菌株发酵培养基中, 28 °C、180 r/min 培养 3 d。取 10 mL 发酵液于 4 000 r/min 离心 15 min, 所得菌体于 105 °C 烘干至恒重。上清液加入 3 倍体积 95% 乙醇, 4 °C 过夜醇沉, 将混合液于 4 000 r/min 离心 30 min, 倒去上清液, 所得沉淀于 105 °C 烘干至恒重。通过公式(1)得出单位重量菌株的 EPS 产量。

$$\text{EPS产量(g/g)} = \frac{\text{发酵液EPS干重} - \text{培养基EPS干重}}{\text{菌株干重}} \quad (1)$$

1.9 菌株产 IAA 能力测定

菌株产 IAA 能力采用 Salkowski 比色法测定。将 OD_{600} 为 0.5 的菌液以 5% 的接种量接

入 4% NaCl pH 8.5 含色氨酸的 LB 培养基中, 28 °C、180 r/min 培养 24 h, 随后将菌株发酵液于 10 000 r/min 离心 10 min 去除菌体, 取 1 mL 上清液和 Salkowski 试剂等体积混合并置于黑暗处, 30 min 后测定混合液 OD_{530} 的吸光值, 菌株所产 IAA 含量根据 IAA 标准曲线计算。

IAA 标准曲线制作: 配制浓度为 0、5、10、20、30、40、50 mg/mL 的 IAA 标准液, 分别取不同浓度的 IAA 溶液加入等体积的 Salkowski 反应液, 混匀后置于暗处 30 min 后, 利用紫外分光光度计测量 OD_{530} 的吸光值, 每个样品 3 组重复。

1.10 菌株降碱能力测定

将 OD_{600} 为 0.5 的菌液以 5% 的接种量接入 pH 9.5 的 LB 液体培养基中, 28 °C、180 r/min 培养 24 h。在接种前与培养后分别测量培养基的 pH 值, 依据公式(2)计算菌株的降碱能力。

$$\text{降碱能力(\%)} = \frac{\text{pH接种前} - \text{pH培养后}}{\text{pH培养后}} \times 100 \quad (2)$$

1.11 菌株拮抗病原菌能力测定

将稻瘟病菌菌饼倒扣接种在 LB 固体培养基两侧, 实验组则在菌饼中间划线, 28 °C、180 r/min 培养 5 d 后测量菌落半径。对照组测量 2 个稻瘟病菌菌饼之间距离, 实验组则分别测量菌饼与生长最边缘的距离, 并按照公式(3)计算菌株抑菌率。

抑菌率=

$$\frac{\text{对照组菌落距离} - \text{实验组菌落距离}}{\text{对照组菌落距离}} \times 100\% \quad (3)$$

1.12 菌株平板促生能力测定

菌株种子液的制备: 将 OD_{600} 为 0.5 的菌株以 5% 的接种量接入 LB 液体培养基中, 28 °C 培养 48 h。随后将菌液以 8 000 r/min 离心 10 min 去除上清液, 用无菌水将菌体悬浮成 $OD_{600}=0.5$ 的菌株悬浮液。

水稻种子处理: 挑选大小一致、饱满的水稻种子, 75% 乙醇 180 r/min 消毒 30 min, 随后用无菌水清洗直至种子表面无乙醇残留。将处

理后的种子于 28 °C 浸泡在制备好的菌株悬浮液中 3 h。

水稻发芽床的制备：选择无菌培养皿进行实验，每组 16 粒水稻种子，重复 3 次。采用不同 NaCl 浓度(0、50、100、150 mmol/L)与不同 pH 值(8.0, 9.0, 10.0)的溶液添加琼脂来模拟不同盐胁迫与碱胁迫的环境。水稻种子在 28 °C 暗培养 7 d 后，测定水稻种子根长、芽长。

1.13 菌株水培促生能力测定

为模拟大庆盐碱土土壤环境，采用 42.8 g/L Na₂CO₃ 调节蒸馏水至 pH 8.5 作为水稻水培环境。挑选大小一致、饱满的水稻种子，34 °C 浸种 24 h，随后在同样的温度下催芽 48 h。催芽结束后，选取长势一致的水稻种子种植在水培盒中，处理组与对照组各重复 3 次，置于人工气候箱中培养，12 h 光照 12 h 黑暗。菌株种子液制备方法见 1.12，在水稻生长至两叶一心期时，处理组各接种 10 mL 分离菌株的菌悬液。种植 4 周后测量水稻苗长及根长。

1.14 数据处理

利用 SPSS 软件分析数据差异显著性。利用 GraphPad Prism 8 进行作图。

2 结果与分析

2.1 菌株的基本性质

2.1.1 菌株的形态学特征

从初筛获得的培养基中，根据菌落不同形

态特征分离纯化。其中菌株 J-009 表面粗糙、有褶皱、颜色为乳白色、菌落形状不规则(图 1A、1B)，革兰氏染色结果显示该细菌为革兰氏阳性菌(图 1C)。电镜结果显示(图 1D)，该细菌表面光滑，细菌形状为杆状，长约为 1.8 μm，直径约为 0.4 μm，两端为钝圆。

2.1.2 菌株生长曲线

将菌株 J-009 菌液按照 4% 的接种量接入新的 LB 液体培养基后，每隔一段时间测量菌液 OD₆₀₀，共 12 组数据。结果显示，菌株 J-009 在接种后进入对数生长期，并在 12 h 达到峰值，随后进入稳定期，中间菌株数量略有波动，但变化不明显。

2.1.3 菌株的溶磷性分析

将菌株 J-009 接种在无机磷(图 2A)及有机磷(图 2B)平板上，28 °C 培养 3 d 后在接种菌落的边缘有透明圈，说明菌株 J-009 对无机磷及有机磷有一定的溶解作用，具有解磷功能。

2.1.4 菌株的生理生化特征

对菌株 J-009 的生理生化进行测试，结果显示，菌株 J-009 可以产铁载体(图 3A)，同时，菌株 J-009 在产淀粉酶检测平板经卢戈碘液染色后具有明显的水解圈，说明该菌株具有较强水解淀粉的能力(图 3B)。除此之外，对菌株 J-009 其他生理生化指标进行检测，结果显示，菌株 J-009 可以产 H₂S，葡萄糖、阿拉伯糖、山梨醇、过氧化氢酶、脲酶与纤维素水解酶反应均为阳性，蔗糖与麦芽糖反应均为阴性。

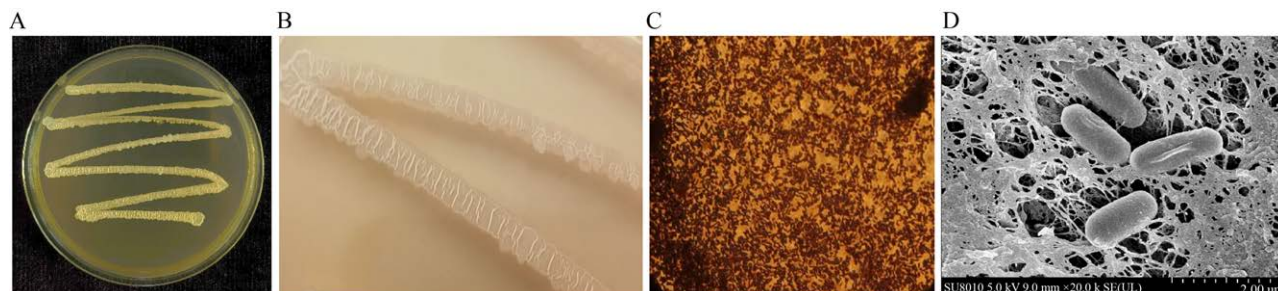


图 1 菌株 J-009 菌落菌体形态及芽孢形态 A-B: 菌株 J-009 菌落形态; C: 菌株 J-009 革兰氏染色; D: 菌株 J-009 电镜观察。Bar=2 μm。

Figure 1 Colony and spore morphology of strain J-009. A-B: Colony morphology of strain J-009; C: Gram staining of strain J-009; D: Electron microscope observation of strain J-009. Bar=2 μm.

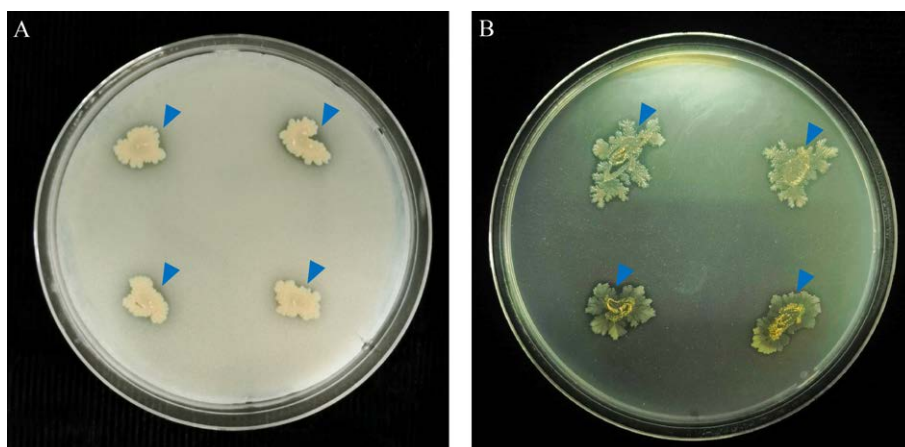


图 2 菌株 J-009 的解无机磷特性(A)和解有机磷特性(B) 箭头：水解圈。

Figure 2 Characteristic of solubilizing inorganic phosphorus (A) and organic phosphorus (B) by strain J-009. Arrow: Hydrolysis zone.

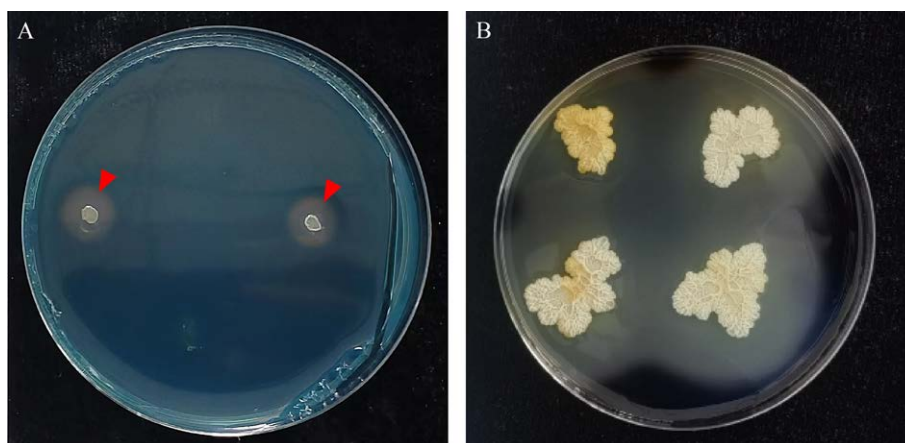


图 3 菌株 J-009 产铁载体(A)及产淀粉酶(B)检测 箭头：橙色水解圈。

Figure 3 Detection of iron-sulfur carrier (A) and amylase (B) of strain J-009. Arrow: The orange hydrolysis circle.

2.2 菌株的耐盐碱性分析

由于菌株 J-009 从苏打盐碱土中分离得到，随后进一步对该菌株的耐盐碱性进行测试。将菌株 J-009 按照四分法分别在 1%–5% NaCl 及 pH 8.0–10.0 的 LB 固体培养基上划线培养 48 h。结果如图 4A 显示，菌株 J-009 在 1%–5% NaCl 及 pH 8.0–10.0 的培养基上均有生长。相较于对照组，在相同条件下的液体培养基中接种培养 24 h，菌株 J-009 也呈现出良好的生长态势，但 5% NaCl 及 pH 10.0 的液体培养基中的生长较差

(图 4B)。以上结果表明，菌株 J-009 有一定程度上的耐盐碱性，但高盐及高碱环境会抑制菌株 J-009 的生长速度。同时，将菌株 J-009 在 5% NaCl、pH 10.0 高盐强碱的平板下划线培养 48 h 也能生长(图 4C)，说明菌株 J-009 在盐碱综合的条件下也可以生长。

2.3 菌株分子生物学鉴定结果

为了明确菌株 J-009 的种属，将该菌株 16S rRNA 基因测序结果输入 NCBI 中进行 BLAST 比对分析，选取同源性较高的菌株及芽孢杆菌

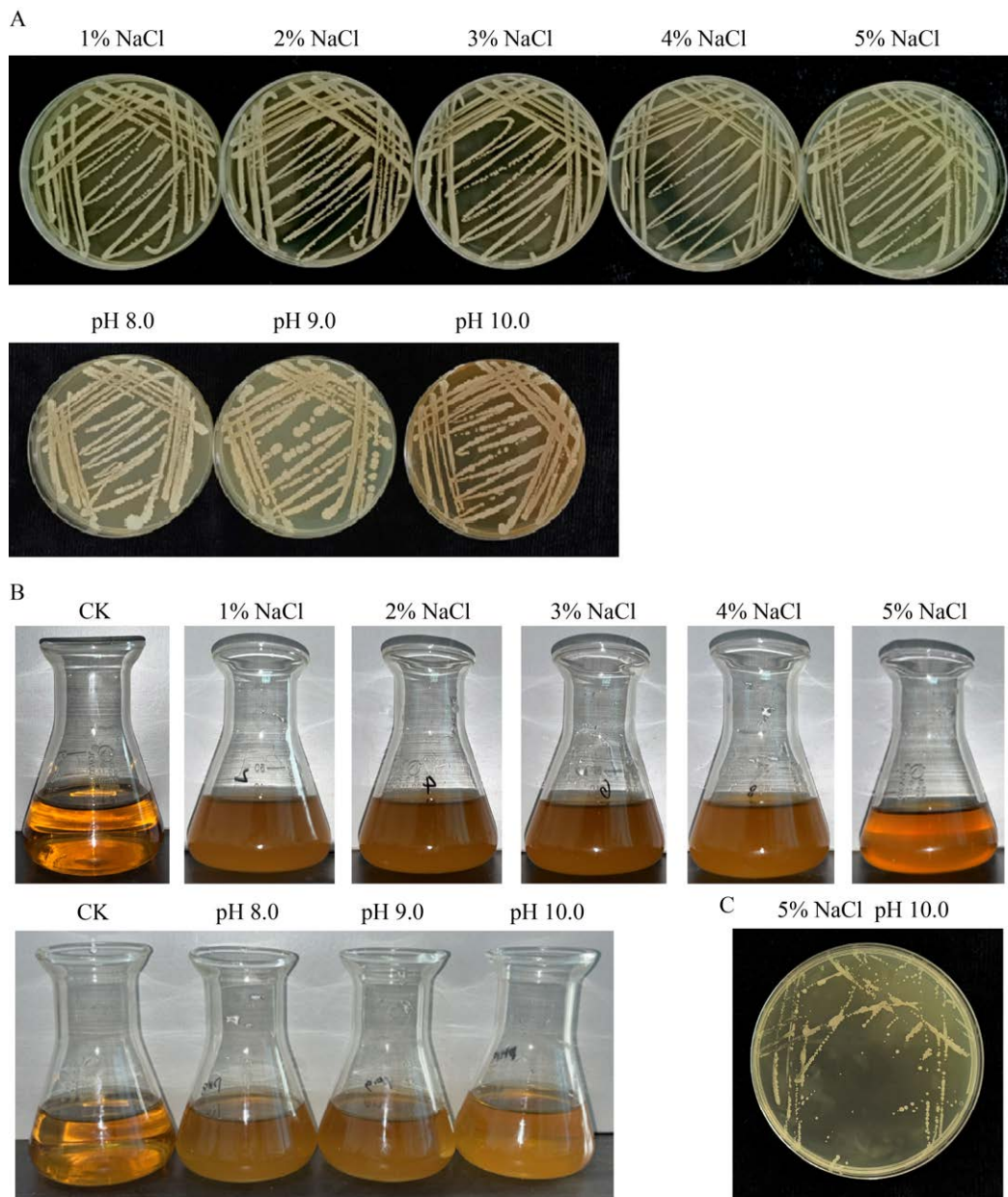


图4 菌株 J-009 耐盐碱性测试 A: 不同盐碱固体培养基; B: 不同盐碱液体培养基; C: 高盐强碱条件下生长情况。

Figure 4 Salt-tolerance and alkali-tolerance test of strain J-009. A: Different salt and alkali solid culture medium; B: Different salt and alkali liquid culture medium; C: High salt and strong alkali conditions.

种属中标准菌株制作系统发育树。结果如图 5 所示, 菌株 J-009 与同属于耐受盐芽孢杆菌 (*Bacillus halotolerans*) 的 Béjar CR-119 (GenBank 登录号为 AY603657) 亲缘关系较近, 并且菌株 J-009 16S rRNA 基因序列与 Béjar CR-119 相似性为 100%,

因此可以判定菌株 J-009 为 *Bacillus halotolerans*。将菌株 J-009 的 16S rRNA 基因序列上传至 NCBI, 得到该序列的 GenBank 登录号为 PV635949。将菌株 J-009 送至中国微生物菌种保藏普通微生物中心保存, 编号为 CGMCC No.31901。

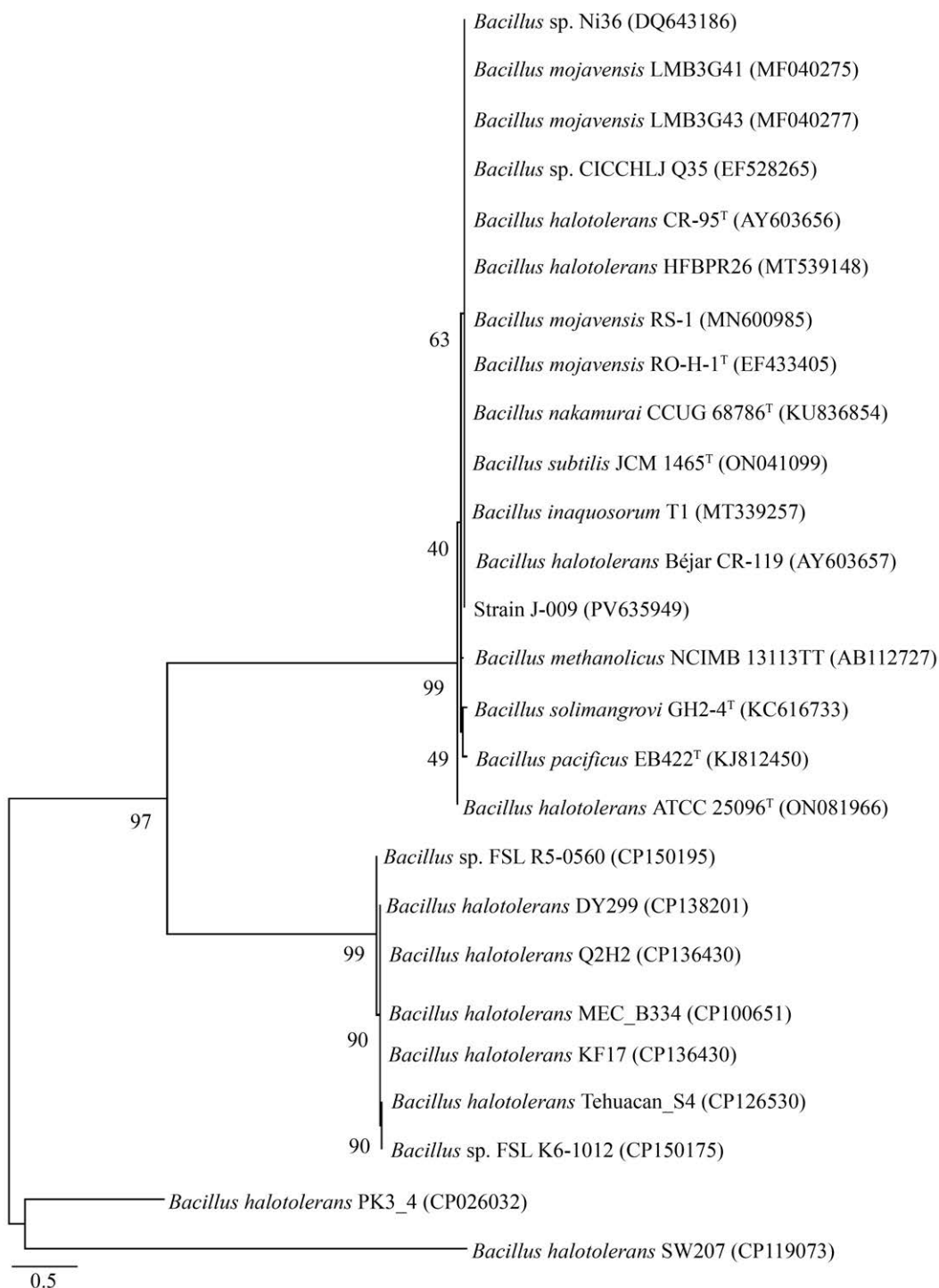


图 5 基于 16S rRNA 基因序列构建的菌株 J-009 的系统发育树 括号内序号为 GenBank 登录号；分支处数字表示 bootstrap 支持率；标尺 0.5 为核苷酸替代率。

Figure 5 Phylogenetic tree of strain J-009 based on 16S rRNA gene sequence. The serial number in parentheses are GenBank accession numbers; The branch number indicates the bootstrap support rate; The scale bar 0.5 indicates nucleotide substitution rate.

2.4 菌株产 EPS、IAA 及降碱能力

对菌株 J-009 产 EPS 能力进行测定, 菌株 J-009 产 EPS 的量为 (0.581 ± 0.083) g/g。在高盐、强碱的环境下对菌株 J-009 产 IAA 能力进行测定, 分泌 IAA 的含量为 (12.39 ± 0.66) mg/L, 进一步对菌株 J-009 降碱能力进行测定, 菌株 J-009 的降碱能力较强, 可以达到 13.9%。以上结果表明, 菌株 J-009 不仅可以产 EPS、IAA, 还具有一定的降碱功能, 为进一步研究菌株 J-009 在盐碱地上的功能奠定了基础。

2.5 菌株抗水稻稻瘟病能力

采用平板对峙法验证菌株 J-009 是否对水稻稻瘟病有抑菌作用。结果如图 6 所示, 菌株 J-009 对水稻稻瘟病的抑菌作用明显, 接种菌落与病原菌中间有较为明显的抑菌带, 经测量菌株 J-009 对水稻稻瘟病的抑菌率为 30.4%。

2.6 菌株促生能力

2.6.1 菌株在盐胁迫下的促生能力

随着盐浓度的增加, 对照组与处理组的水稻种子根长和芽长均逐渐降低, 但相较于对照组, 在 50、100、150 mmol/L NaCl 的盐胁迫下, 经菌株 J-009 处理后的水稻种子的根长和芽长均极显著增加(图 7)。

2.6.2 菌株在碱胁迫下的促生能力

随着 pH 值增加, 对照组与处理组的水稻

种子根长和芽长均逐渐降低, 但相较于对照组, 在 pH 8.0–10.0 不同碱胁迫条件下, 经菌株 J-009 处理后的水稻种子根长及芽长均极显著增加(图 8)。

2.6.3 菌株在盐碱胁迫下的促生能力

为了探究盐碱胁迫下菌株 J-009 对水稻促生能力的影响, 采取水培实验, 利用 42.8 g/L Na_2CO_3 调节蒸馏水至 pH 8.5 模拟盐碱环境, 相较于对照组, 在盐碱胁迫条件下经菌株 J-009 处理后的水稻种子根长及苗长均极显著增加(图 9)。

3 讨论

PGPR 是生活在土壤中并定殖于植物根系的一类有益微生物, 其促生作用分为两类, 直接作用: 微生物通过固氮、解钾、溶磷和产铁等方式, 调节植物激素水平来促进植物生长; 间接作用: 具有抗病性的微生物抑制病原菌的生长, 减少植物病害并增强植物的抗逆性^[22]。

芽孢杆菌是常见的 PGPR, 其中部分种属具有生防功能, 可以通过竞争作用、拮抗作用、诱导植物产生抗性等方式提升植物抵抗生物逆境的能力^[23]。例如, 戴秀华研究发现解淀粉芽孢杆菌 Lx-11 能够诱导 *LOX*、*PR4* 等基因的表达, 以及过氧化物酶等抗氧化酶活性的变化,

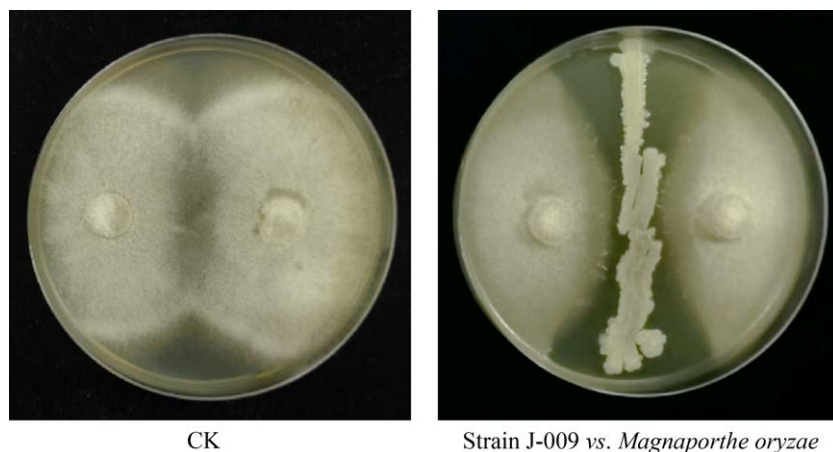


图 6 菌株 J-009 抗稻瘟病能力检测

Figure 6 Detection of the resistance ability of strain J-009 against rice blast disease.

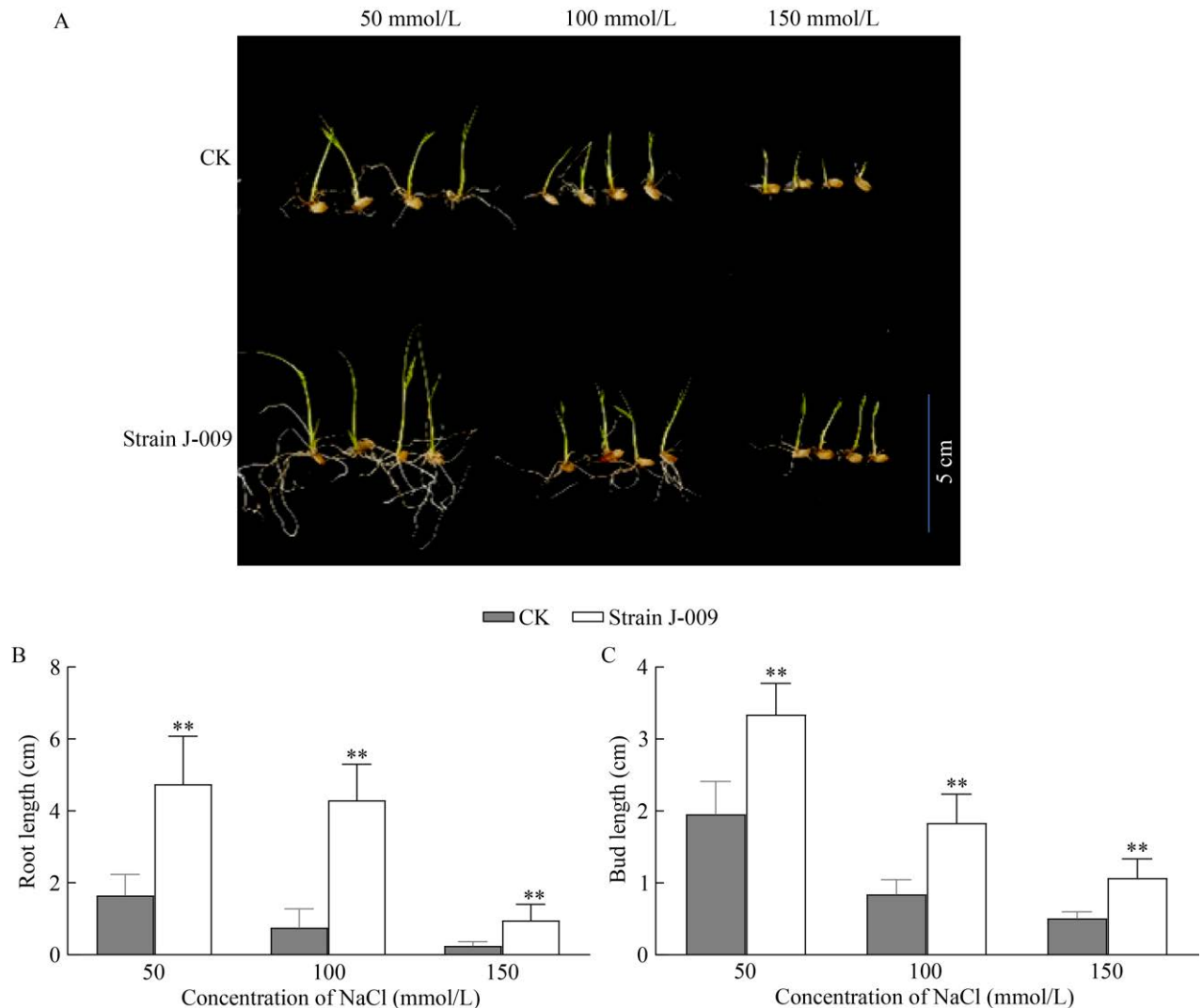


图7 菌株 J-009 在不同盐胁迫下对水稻种子的促生能力 A: 水稻种子形态; B: 根长; C: 芽长。
Figure 7 Growth promotion ability of strain J-009 on rice seeds under different salt stress. A: Rice seed morphology; B: Root length; C: Bud length. **: $P < 0.01$.

从而防止水稻细菌性条斑病菌的侵染^[24]。在我国东北地区 7、8 月份, 正值水稻生长季节, 气象条件满足稻瘟病的发病要求, 因此稻瘟病一直为东北地区最常发生且最严重的水稻病害^[25]。在本研究中, 从大庆盐碱地水稻根部土壤中分离得到 1 株耐盐碱芽孢杆菌 J-009, 平板对峙试验结果可知, 该病菌对稻瘟病有一定的抑制作用, 该菌株为日后研究抗病性机理及针对东北盐碱地水稻种植区生防菌的研发与利用提供了基础。

盐碱地因其含盐量高、土壤肥力低、土壤结构差一直以来是影响全球农业发展的重要问题, 施用传统改良剂虽能有效提高土壤养分, 但会显著影响土壤微生物氮磷的循环过程^[26], 导致植物生长状况差, 土壤改良效果并不理想。近年来有研究表明, 利用微生物方法不仅可以提高盐碱地植物的生长状态, 还可以改善土壤的理化性质。赵媛等^[27]通过对青海湖水样菌种分离纯化, 并对其降盐降碱的特性研究后发现, 分离得到的芽孢杆菌属降盐率达到了 17.3%,

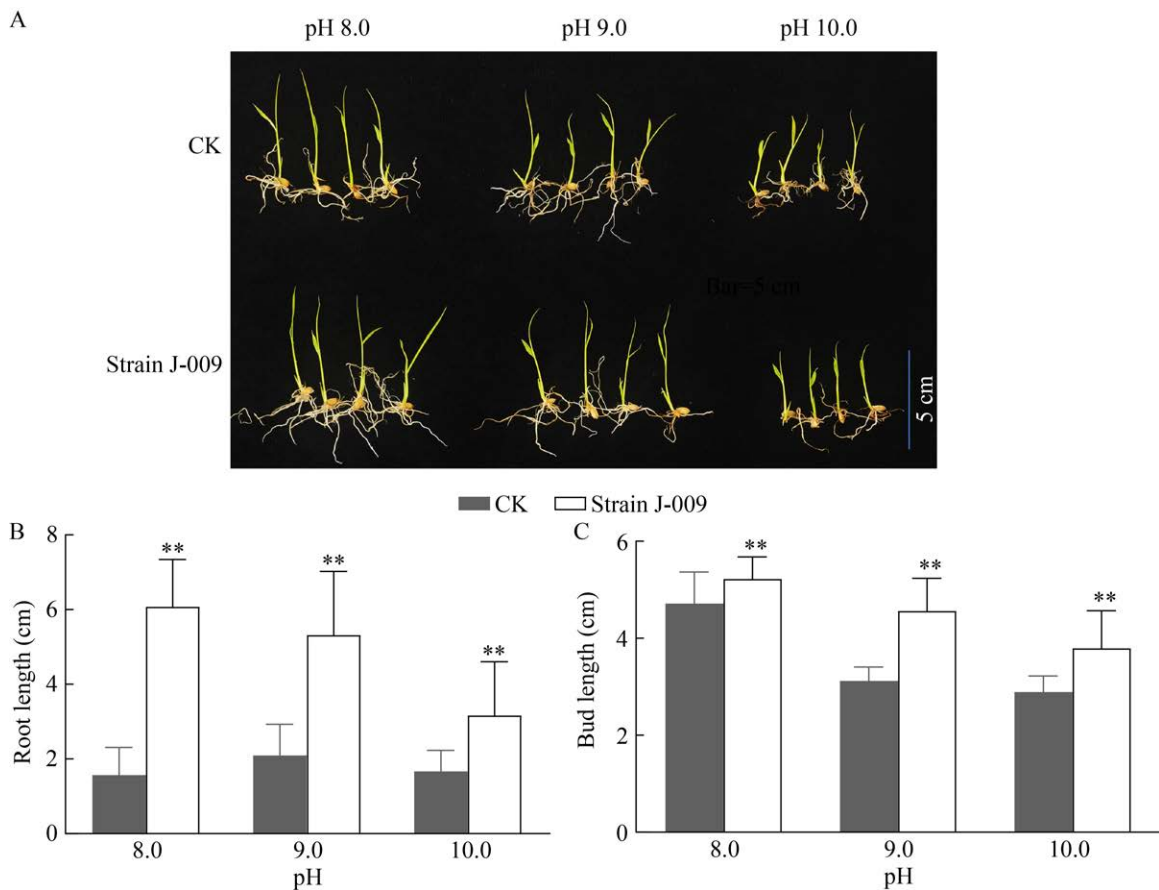


图8 菌株 J-009 在不同碱胁迫下对水稻种子的促生能力 A: 水稻种子形态; B: 根长; C: 芽长。
Figure 8 Growth promotion ability of strain J-009 on rice seeds under different alkali stress. A: Rice seed morphology; B: Root length; C: Bud length. **: $P < 0.01$.

而嗜盐单胞菌属(*Halomonas*)降碱率达到了7.6%，说明在盐碱环境中部分细菌具有降盐、降碱的特性。除此之外，王芳等^[28]在宿迁葡萄根际盐碱土中筛选得到了8株真菌、14株细菌，在发酵第6天后，真菌菌属木贼镰孢菌(*Fusarium equiseti*)降碱率达到了23.11%，降盐率达到了21.59%，细菌菌属中孢短芽孢杆菌(*Brevibacillus centrosporus*)降碱率为16.87%，降盐率为12.35%。由此可见，在盐碱环境中，存在着一些能够较大程度降碱、降盐的微生物。目前有研究表明，不同的微生物具有不同的耐盐碱机制。例如，有些微生物细胞膜和细胞壁含有半乳糖醛酸、葡萄糖醛酸等酸性物质，或在微生物生长过程中合成某些酸类物质^[29]，可以中和并降低土壤

pH；有些微生物还可以减少对土壤中 Na^+ 的吸收，维持其耐盐特性；有些微生物还可以合成可溶性蛋白、氨基酸等物质，缓解高渗透压^[28]。在本研究中，从盐碱环境中所分离到的菌株J-009，具有良好的耐盐碱性，不仅可以在1%–5% NaCl、pH 8.0–10.0的环境中生存，还具有降碱功能，其降碱率为13.9%，但菌株J-009具体的耐盐碱及降碱机制尚不明确，可以通过分析菌株J-009代谢物中是否含有酸类物质，或对其耐盐碱、植物促生基因进行挖掘，进一步揭示菌株J-009耐盐碱及降碱的具体功能。

在水稻生长过程中，氮磷钾缺一不可，磷在呼吸作用、光合作用和细胞膜在内的细胞功

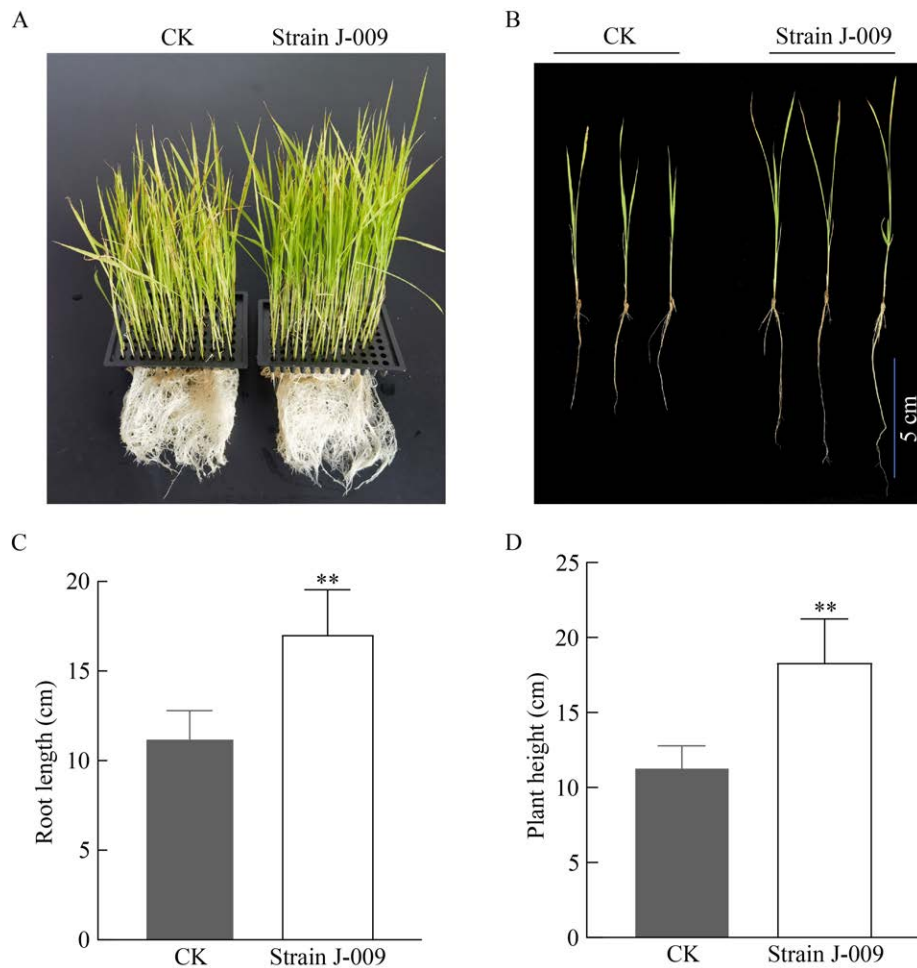


图9 菌株 J-009 在盐碱胁迫下对水稻的促生能力 A: 盐碱胁迫下水稻生长情况; B: 盐碱胁迫下单株水稻形态; C: 根长; D: 苗长。

Figure 9 The promoting growth ability of strain J-009 on rice under saline-alkali stress. A: Growth condition of rice under saline-alkali stress; B: The overall morphology of a single rice under saline-alkali stress; C: Root length; D: Plant height. **: $P < 0.01$.

能中起到至关重要的作用。为了弥补土壤环境中磷元素的不足,提高作物产量,需要在生产过程中施用大量的磷肥^[30]。然而,过量的磷胁迫会导致水稻分蘖数及穗数减少,各项农艺性能下降^[31]。目前研究发现,在磷胁迫下,土壤中的微生物群落结构会有一些影响,低磷的环境会增加内生细菌的多样性,高磷的环境会增加根际真菌的多样性,并且芽孢杆菌在低磷及高磷的环境中均为主要菌种^[32]。由此可见,溶磷微生物对植物的生长非常重要,可将土壤

中不可用的磷(PO_4^{3-})溶解为可用磷(HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-)^[33],促进植物光合磷酸化过程,增加籽粒产量^[34]。本研究中,菌株 J-009 为耐受盐芽孢杆菌,在无机磷、有机磷的平板中菌落周围形成了溶磷圈,说明菌株 J-009 具有一定的溶磷作用,今后可针对其在过量施肥盐碱地对不同作物的促生作用、土壤磷元素的分解利用,以及土壤微生物的群落结构变化等方向做进一步研究。

枯草芽孢杆菌作为最常见的 PGPR,近年

来成为研究的热门,被广泛应用于植物界中。卢宇等^[35]从日本野漆树组培苗中分离到1株产吡啶乙酸的内生枯草芽孢杆菌,不仅可以在pH 7.0和10 g/L NaCl的条件下生存,还可促进水稻幼苗的生长。祖雪等^[36]筛选到1株枯草芽孢杆菌K-268,为水稻稻瘟病重要的生防细菌之一。张娜等^[37]通过沼泽红假单胞菌(*Rhodospseudomonas palustris*)和枯草芽孢杆菌混施的方法显著增加了水稻产量,改变了根表土壤细菌群落结构并增加了根表土壤细菌的功能基因丰度。本研究从黑龙江省大庆市中度盐碱化土地水稻根部中分离得到1株耐盐碱芽孢杆菌J-009,可以在5% NaCl、pH 10.0高盐强碱的环境中生长,IAA产量高达(12.39±0.66) mg/L。不仅如此,菌株J-009还产EPS、铁载体,具有解磷的功能,对增加土壤团聚性及改良磷肥施用过多的土壤具有重要意义。同时,菌株J-009还可以在盐、碱胁迫环境下促进水稻种子根长及芽长的发育,以上结果表明菌株J-009具有强烈的地域特色,生防、促生等功能较为全面,在未来利用微生物改良东北地区盐碱地、提高盐碱地农作物产量方面具有潜在的应用价值,并可在日后研发为微生物菌剂,改善土壤环境,提高土壤肥力。

4 结论

本研究从大庆盐碱地水稻根际土壤中分离得到了1株*Bacillus halotolerans* J-009,该菌株耐盐范围1%–5% NaCl,耐碱范围pH 8.0–10.0,该菌株具有解有机磷、无机磷、产铁载体、产IAA、产EPS、产淀粉酶及降碱的功能,对水稻稻瘟病有一定的抑制作用。水稻种子促生实验及水培实验结果表明,菌株J-009能极显著提高水稻种子在盐、碱胁迫条件下的根长和芽长。以上结果表明,菌株J-009耐盐碱性优异,可以促进植物在盐碱胁迫下的生长,在未来有望将其研发成盐碱地适用的菌剂,改良盐碱地环境,促进植物生长,提高作物产量。

作者贡献声明

王馨翊:撰写文章,实验操作;冯浩原:数据收集与监管;张建朋:数据分析;张家智:提供材料;王自杰:软件程序;马瑞:数据验证;宋英博:监督指导;郭夏宇:执行调研、提出概念;刘凯:获取基金、项目管理;王囡囡:方案设计、提供资源、稿件润色修改、审阅。

作者利益冲突公开声明

作者声明绝无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。

REFERENCES

- [1] YANG DH, TANG L, CUI Y, CHEN JX, LIU L, GUO CH. Saline-alkali stress reduces soil bacterial community diversity and soil enzyme activities[J]. *Ecotoxicology*, 2022, 31(9): 1356-1368.
- [2] YANG S, HAO XH, XU YM, YANG JJ, SU DR. Meta-analysis of the effect of saline-alkali land improvement and utilization on soil organic carbon[J]. *Life*, 2022, 12(11): 1870.
- [3] LIU LL, WANG BS. Protection of halophytes and their uses for cultivation of saline-alkali soil in China[J]. *Biology*, 2021, 10(5): 353.
- [4] 朱向明, 富美玲, 陆海鹏, 王明明, 张于, 马亮乾, 彭伟, 冉恩华. 基于探地雷达的苏打盐碱地土壤分层信息获取[J]. *农业工程学报*, 2025, 41(4): 99-107.
ZHU XM, FU ML, LU HP, WANG MM, ZHANG Y, MA LQ, PENG W, RAN EH. Acquiring the soil stratification of soda saline-alkali soils using ground penetrating radar[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2025, 41(4): 99-107 (in Chinese).
- [5] 杨帆, 王志春, 马红媛, 杨福, 田春杰, 安丰华. 东北苏打盐碱地生态治理关键技术研发与集成示范[J]. *生态学报*, 2016, 36(22): 7054-7058.
YANG F, WANG ZC, MA HY, YANG F, TIAN CJ, AN FH. Research and integrated demonstration of ecological amelioration techniques of saline-sodic land in Northeast China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(22): 7054-7058 (in Chinese).
- [6] 顾鑫, 任翠梅, 王丽娜, 杨丽, 张宏宇, 刘冰, 孙兴荣, 徐慧春, 赵践韬. 施用腐植酸改良大庆苏打盐碱土的效应[J]. *中国土壤与肥料*, 2021(4): 77-82.
GU X, REN CM, WANG LN, YANG L, ZHANG HY, LIU B, SUN XR, XU HC, ZHAO JT. Effects of humic acid application on soda saline-alkali soil in Daqing[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2021(4): 77-82 (in Chinese).
- [7] DU YQ, LIU XF, ZHANG L, ZHOU W. Drip irrigation in agricultural saline-alkali land controls soil salinity and improves crop yield: Evidence from a global meta-analysis[J]. *Science of The Total Environment*, 2023, 880: 163226.
- [8] ZHANG KY, CHANG L, LI GH, LI YF. Advances and future research in ecological stoichiometry under

- saline-alkali stress[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2023, 30(3): 5475-5486.
- [9] 王明睿, 杨升, 刘星, 陈秋夏. 盐胁迫下植物根系特征及其微生物的互作关系[J]. *世界林业研究*, 2023, 36(4): 22-27.
WANG MR, YANG S, LIU X, CHEN QX. Root characteristics of plants under salt stress and their interactions with microorganisms[J]. *World Forestry Research*, 2023, 36(4): 22-27 (in Chinese).
- [10] WANG YJ, GONG HR, ZHANG ZX, SUN ZQ, LIU SL, MA CJ, WANG XJ, LIU ZH. Effects of microbial communities during the cultivation of three salt-tolerant plants in saline-alkali land improvement[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1470081.
- [11] GIANNELLI G, POTESIO S, VISIOLI G. The contribution of PGPR in salt stress tolerance in crops: unravelling the molecular mechanisms of cross-talk between plant and bacteria[J]. *Plants*, 2023, 12(11): 2197.
- [12] 邢硕, 邹荣松, 李素艳, 朱建峰, 陈军华, 罗志斌. 耐盐碱根际微生物在盐碱地生态修复中的应用[J]. *世界林业研究*, 2024, 37(5): 30-36.
XING S, ZOU RS, LI SY, ZHU JF, CHEN JH, LUO ZB. Application of saline-alkali tolerant rhizosphere microorganisms to ecological restoration of saline-alkali land[J]. *World Forestry Research*, 2024, 37(5): 30-36 (in Chinese).
- [13] HASHEM A, TABASSUM B, ALLAH EFA. *Bacillus subtilis*: a plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress[J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2019, 26(6): 1291-1297.
- [14] 孙雪, 董永华, 王娜, 崔文会, 廖鲜艳, 刘莉. 耐盐碱促生菌的筛选及性能[J]. *生物工程学报*, 2020, 36(7): 1356-1364.
SUN X, DONG YH, WANG N, CUI WH, LIAO XY, LIU L. Screening and evaluation of saline-alkali-tolerant and growth-promoting bacteria[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2020, 36(7): 1356-1364 (in Chinese).
- [15] 韦廷舟, 文怡, 王超, 王爽, 陈云, 张泽颖, 范清锋, 胡婉新, 龙治坚, 江世杰. 一株产 IAA 芽孢杆菌 ST37 对油菜的耐盐促生作用[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(6): 210-215.
WEI TZ, WEN Y, WANG C, WANG S, CHEN Y, ZHANG ZY, FAN YQ, HU WX, LONG ZJ, JIANG SJ. Study on salt-tolerance and growth-promoting effect of an IAA-producing *Bacillus* ST37 on *Brassica napus*[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(6): 210-215 (in Chinese).
- [16] 敖静, 李杨, 刘晓辉, 宋立群, 胡琴琴. 锰离子胁迫下解淀粉芽孢杆菌 A-3 代谢响应[J]. *农业环境科学学报*, 2025, 44(5): 1276-1285.
AO J, LI Y, LIU XH, SONG LQ, HU QQ. Metabolic response of *Bacillus amyloliquefaciens* A-3 under manganese ion stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2025, 44(5): 1276-1285 (in Chinese).
- [17] 李怡洁, 杨佐忠. 枯草芽孢杆菌主要作用机制与应用研究进展[J]. *四川林业科技*, 2019, 40(4): 126-130.
LI YJ, YANG ZZ. Advances in researches on main action mechanism and application of *Bacillus subtilis*[J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2019, 40(4): 126-130 (in Chinese).
- [18] 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).
- [19] 荆瑞勇, 韩如月, 杨帆, 李瑞睿, 王丽艳, 范国权, 郭永霞. 盐碱地大豆根内促生拮抗细菌 DCX 的分离及鉴定[J]. *中国油料作物学报*, 2019, 41(5): 788-795.
JING RY, HAN RY, YANG F, LI RR, WANG LY, FAN GQ, GUO YX. Isolation and identification of an endophytic, antagonistic and growth promoting bacteria DCX from soybean roots in saline-alkali soil[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2019, 41(5): 788-795 (in Chinese).
- [20] 卜正国, 龙捷, 杨涛, 彭霞薇, 李永双, 万龙, 吴秀芹, 白志辉. 纳米膜覆盖与芽孢杆菌菌剂施用对畜禽粪便好氧堆肥中细菌群落结构、关键集群及物质转化过程的影响[J]. *环境科学*, 2025, 46(3): 1915-1923.
BU ZG, LONG J, YANG T, PENG XW, LI YS, WAN L, WU XQ, BAI ZH. Effects of nanomembrane covering and *Bacillus* inoculant application on bacterial community structure, key clusters, and substance transformation process in aerobic manure composting system of livestock and poultry[J]. *Environmental Science*, 2025, 46(3): 1915-1923 (in Chinese).
- [21] TAMURA K, STECHER G, KUMAR S. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, 38(7): 3022-3027.
- [22] 雷生妍, 张英, 苏贝贝, 道日娜, 马林雄, 铁晓龙, 刘文辉. 植物根际促生菌(PGPR)对高寒区 3 种栽培饲草促生效果研究[J]. *草地学报*, 2025, 33(7): 2388-2399.
LEI SY, ZHANG Y, SU BB, DAO RN, MA LX, TIE XL, LIU WH. Effects of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on three cultivated forages in alpine area[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(7): 2388-2399 (in Chinese).
- [23] 张万强, 任立瑞, 折红军, 杨中华, 韩平. 枯草芽孢杆菌生防机制与剂型加工及联用研究进展[J]. *农药*, 2024, 63(8): 547-553.
ZHANG WQ, REN LR, SHE HJ, YANG ZH, HAN P. Research progress in biocontrol mechanisms, formulation processing and combined application of *Bacillus subtilis*[J]. *Agrochemicals*, 2024, 63(8): 547-553 (in Chinese).
- [24] 戴秀华. 解淀粉芽孢杆菌 Lx-11 防治水稻细菌性条斑病的促生、控病机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
DAI XH. Study on the mechanism of *Bacillus Amyloliquefaciens* LX-11 against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* and promote the growth of rice[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015 (in Chinese).
- [25] 丛殿峰. 东北地区水稻主要病虫害的发生及防治[J]. *农民致富之友*, 2013(11): 44.
CONG DF. Occurrence and control of major rice diseases and pests in northeast China[J]. *Nong Min Zhi Fu Zhi You*, 2013(11): 44 (in Chinese).

- [26] ZHANG YY, CAI L, CHEN LH, ZHANG H, LI GQ, WANG GX, CUI J, FILATOVA I, LIU YN. Effect of micro-nano bubbles on the remediation of saline-alkali soil with microbial agent[J]. *Science of The Total Environment*, 2024, 912: 168940.
- [27] 赵媛, 何彩霞, 杨国柱, 徐汝燕, 宋宏伟. 青海湖耐盐微生物分离及对盐碱降解率的研究[J]. *黑龙江畜牧兽医*, 2018(13): 16-19, 240.
ZHAO Y, HE CX, YANG GZ, XU RY, SONG HW. Isolation of salt-tolerant microorganisms from Qinghai lake and the effect of degradation rate on salt-alkali[J]. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 2018(13): 16-19, 240 (in Chinese).
- [28] 王芳, 韩浩章, 王晓立, 张丽华, 张颖, 张楠. 设施土壤耐盐碱微生物的筛选及其降解特性[J/OL]. *分子植物育种*, 2024: 1-13. (2024-08-16). <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20240815003&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
WANG F, HAN HZ, WANG XL, ZHANG LH, ZHANG Y, ZHANG N. Screening and removal characteristics of microorganisms with salt-alkali tolerance in facility soil[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2024: 1-13. (2024-08-16). <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20240815003&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ> (in Chinese).
- [29] 宋建, 赵尚昆, 李方方, 王洋洋. 耐盐碱细菌筛选、鉴定及其降碱机理探究[J]. *有色金属(冶炼部分)*, 2021(9): 48-53, 103.
SONG J, ZHAO SK, LI FF, WANG YY. Study on isolation and identification of salin-tolerant bacteria and its degradation characteristics[J]. *Nonferrous Metals (Extractive Metallurgy)*, 2021(9): 48-53, 103 (in Chinese).
- [30] 赵喜辉, 李雨阳, 郝威名, 江孟孟, 徐国伟. 干湿交替灌溉与施磷量耦合对水稻根系生长、产量与磷肥利用的影响[J]. *植物生理学报*, 2023, 59(3): 641-652.
ZHAO XH, LI YY, HAO WM, JIANG MM, XU GW. Effect of alternate wetting and drying irrigation and phosphorus rates interaction on rice root system, grain yield and phosphorus utilization[J]. *Plant Physiology Journal*, 2023, 59(3): 641-652 (in Chinese).
- [31] SELVAN TS, SEEM K, PANDEY R, PANDEY R, VINOD KK, KUMAR S, MOHAPATRA T. Physiological and molecular investigations on a high-yielding variety and near-isogenic line of rice under continuous phosphorus stress reveal major regulatory function of Pup1 QTL[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2025, 221: 109577.
- [32] LONG XE, YAO HY. Phosphorus input alters the assembly of rice (*Oryza sativa* L.) root-associated communities[J]. *Microbial Ecology*, 2020, 79(2): 357-366.
- [33] SAEID A, PROCHOWNIK E, DOBROWOLSKA-IWANEK J. Phosphorus solubilization by *Bacillus* species[J]. *Molecules*, 2018, 23(11): 2897.
- [34] 刘星, 邓仕文, 陈英龙, 李荣凯, 戴其根. 水稻氮磷高效吸收与利用的特征及机制研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(5): 1-11.
LIU X, DENG SW, CHEN YL, LI RK, DAI QG. Research progress on characteristics and mechanisms of efficient absorption and utilization of nitrogen and phosphorus in rice[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(5): 1-11 (in Chinese).
- [35] 卢宇, 马东晓, 周锦涛, 胡治旭, 杨泽慧, 段晓盟, 纵丹, 何承忠. 一株产吡啶乙酸的日本野漆树内生枯草芽孢杆菌生长条件及其促生特性研究[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2023, 38(3): 392-399.
LU Y, MA DX, ZHOU JT, HU ZX, YANG ZH, DUAN XM, ZONG D, HE CZ. Growth conditions and growth-promoting characteristics of an endophytic bacterium from *Toxicodendron succedaneum*[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2023, 38(3): 392-399 (in Chinese).
- [36] 祖雪, 周璐, 朱华琚, 任佐华, 刘二明. 枯草芽孢杆菌 K-268 的分离鉴定及对水稻稻瘟病的防病效果[J]. *生物技术通报*, 2022, 38(6): 136-146.
ZU X, ZHOU H, ZHU HJ, REN ZH, LIU EM. Isolation and identification of *Bacillus subtilis* K-268 and its biological control effect on rice blast[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2022, 38(6): 136-146 (in Chinese).
- [37] 张娜, 朱艳, 肖娴, 赵远. 沼泽红假单胞菌与枯草芽孢杆菌混施对水稻根域细菌多样性与功能的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28(1): 58-71.
ZHANG N, ZHU Y, XIAO X, ZHAO Y. Effects of co-inoculation of *Rhodopseudomonas palustris* and *Bacillus subtilis* on the diversity and function of soil bacteria in rice root zone[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28(1): 58-71 (in Chinese).