

研究报告

产吲哚乙酸耐盐促生菌的筛选及其对盐胁迫下油莎豆幼苗的促生作用

陈莹, 刘朝荣, 张旭东, 胡天宇, 陈永成, 苏力合, 黄嵘峥, 王旭哲*, 马春晖*

石河子大学 动物科技学院, 新疆 石河子 832000

陈莹, 刘朝荣, 张旭东, 胡天宇, 陈永成, 苏力合, 黄嵘峥, 王旭哲, 马春晖. 产吲哚乙酸耐盐促生菌的筛选及其对盐胁迫下油莎豆幼苗的促生作用[J]. 微生物学通报, 2026, 53(1): 254-270.

CHEN Ying, LIU Chaorong, ZHANG Xudong, HU Tianyu, CHEN Yongcheng, SU Lihe, HUANG Rongzheng, WANG Xuzhe, MA Chunhui. Screening and effect evaluation of IAA-producing salt-tolerant bacterial strains promoting the growth of *Cyperus esculentus* seedlings under salt stress[J]. Microbiology China, 2026, 53(1): 254-270.

摘要:【背景】油莎豆具有抗逆性强、适应性广、耐瘠薄等特性,是一种集粮、油、牧、饲、药、绿化观赏于一体的高产经济作物,适宜在新疆维吾尔自治区土壤盐碱化的后备耕地进行种植。【目的】从新疆维吾尔自治区盐碱沙土中筛选高产吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)的耐盐促生菌,提高油莎豆中高盐胁迫下的耐受性,进而为新疆维吾尔自治区盐碱沙土改良提供菌种资源。【方法】采用传统定向筛选培养基培养、摇瓶培养和 16S rRNA 基因鉴定的方法,从新疆维吾尔自治区盐碱沙土筛选产 IAA 耐盐促生菌并测定其促生特性,通过油莎豆种子萌发和盆栽幼苗试验进一步验证产 IAA 耐盐促生菌的促生效果。【结果】从新疆维吾尔自治区盐碱沙土中分离出 4 株(Y8, Y35, Y46, Y4-20)高产 IAA 菌株,分别为鲁戈斯芽孢杆菌(*Bacillus rugosus*)、阿氏芽孢杆菌(*Bacillus aryabhattai*)、耐盐芽孢杆菌(*Bacillus halotolerans*)和南极碱盐单胞菌(*Halomonas alkaliantarctica*)。4 株菌均具有耐盐、固氮和解无机磷能力,菌株 Y35、Y46、Y4-20 还具有解钾能力。油莎豆种子萌发和盆栽幼苗试验结果表明,4 株产 IAA 耐盐促生菌在盐胁迫下均能促进油莎豆种子萌发和幼苗生长,其中菌株 Y8 对种子萌发和幼苗生长效果尤为突出。【结论】新疆维吾尔自治区盐碱沙土中存在高产 IAA 的耐盐促生菌,可提高油莎豆在中高盐胁迫下的耐受性,本研究可为新疆维吾尔自治区盐碱沙土改良提供微生物肥料菌种资源。

关键词: 油莎豆; 耐盐促生菌; 吲哚乙酸

资助项目: 新疆生产建设兵团科技计划(2024DB023); 石河子大学青年拔尖计划(BJZK202406); 国家自然科学基金(32260856)

This work was supported by the Science and Technology Program of Xinjiang Production and Construction Corps (2024DB023), the Young Top-notch Talent Program of Shihezi University (BJZK202406), and the National Natural Science Foundation of China (32260856).

*Corresponding authors. E-mail: MA Chunhui, chunhuima@126.com; WANG Xuzhe, 690953197@qq.com

Received: 2025-05-21; Accepted: 2025-07-09; Published online: 2025-07-30

Screening and effect evaluation of IAA-producing salt-tolerant bacterial strains promoting the growth of *Cyperus esculentus* seedlings under salt stress

CHEN Ying, LIU Chaorong, ZHANG Xudong, HU Tianyu, CHEN Yongcheng, SU Lihe, HUANG Rongzheng, WANG Xuzhe*, MA Chunhui*

College of Animal Science and Technology, Shihezi University, Shihezi 832000, Xinjiang, China

Abstract: [Background] *Cyperus esculentus*, a high-yield cash crop with remarkable stress and barren soil tolerance and broad adaptability, serves multiple purposes including grain production, oil extraction, forage production, medicinal applications, and ecological landscaping. Its cultivation holds significant potential for rehabilitating saline-alkali abandoned farmlands in Xinjiang. [Objective] To isolate salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) with high indole-3-acetic acid (indole-3-acetic acid, IAA) production from the saline-alkali sandy soils in Xinjiang to enhance *C. esculentus* tolerance to moderate-to-high salt stress, thereby providing microbial resources for soil amelioration. [Methods] Bacteria were screened via selective culture, shake-flask fermentation, and 16S rRNA gene sequencing. The plant growth-promoting effects of these bacteria were determined. The plant growth-promoting effects of these bacteria were then examined through seed germination and pot experiments with *C. esculentus* under salt stress. [Results] Four IAA-producing strains were isolated as Y8, Y35, Y46, and Y4-20, which were identified as *Bacillus rugosus*, *Bacillus aryabhatai*, *Bacillus halotolerans*, and *Halomonas alkaliantarctica*, respectively. All the four strains demonstrated salt tolerance, nitrogen fixation, and inorganic phosphate solubilization. Furthermore, Y35, Y46, and Y4-20 exhibited potassium-solubilizing ability. The results from both seed germination and pot experiments demonstrated that all the four IAA-producing salt-tolerant PGPR strains significantly promoted the seed germination and seedling growth of *C. esculentus* under salt stress. Notably, strain Y8 exhibited particularly outstanding promotion effects. [Conclusion] The saline-alkali soils in Xinjiang harbor salt-tolerant PGPR with high IAA production, which can significantly enhance the salt tolerance of *C. esculentus* under moderate-to-high salt stress. This study provides valuable microbial resources for developing bio-fertilizers to ameliorate saline-alkali soils in Xinjiang.

Keywords: *Cyperus esculentus*; salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria; indole-3-acetic acid (IAA)

土壤盐渍化是土地退化的主要表现之一, 现已成为世界灌溉农业可持续发展的制约因素^[1-2]。新疆维吾尔自治区是我国盐渍化最严重的地区之一, 盐渍土地总面积占全国的 22.01%, 约 $2.1814 \times 10^{11} \text{ m}^2$ ^[3], 适宜农林牧业利用的荒地面积

为 $1.03175 \times 10^7 \text{ m}^2$, 后备耕地为 $5.1511 \times 10^6 \text{ m}^2$, 位列全国之首^[4]。因此, 为了充分利用盐碱、沙化、休耕和弃耕的后备耕地^[5], 引进和种植适合干旱荒漠气候的耐盐植物, 则可增加土壤有机质和生物多样性丰富度, 从而改善盐渍化

土壤微生态环境^[6]。油莎豆(*Cyperus esculentus*)适宜在新疆维吾尔自治区大多数地区生长,因为当地的光热条件与其原产地北非尼罗河流域相似^[7],并且油莎豆根系发达、分布密集^[8],具有适应性广、耐贫瘠、抗逆性强、生物量大、含油量高、生育期短等特性^[9],是一种集粮食、油料、牧草和饲料于一体的优质经济作物^[10],适合在盐碱、沙化、休弃耕的土壤资源中进行种植。但油莎豆只能耐受低水平盐碱胁迫,中、高盐胁迫下其生长发育受到显著抑制^[5,11-12]。新疆维吾尔自治区中、高盐碱化土壤仍占据相当比例^[13],因此,如何提高中、高盐碱水平下油莎豆的耐受性能迫在眉睫。

植物根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)是绿色经济的微生物修复制剂^[14-15],通过改善土壤的理化性质^[16-17]、优化土壤微生物群落构成^[18]、分泌植物激素^[19]或产生抗生素等多种方式促进植物生长发育^[20-21]。其中吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)作为核心的植物生长素,不仅能通过作用于植物细胞壁、促进根系分泌物释放,从而筛选有益微生物并为植物提供营养以维持其生长繁殖,并且能显著刺激植物根系发育,增加根表面积,进而增强植物对水分和土壤养分的吸收效率^[22-23]。因此,通过筛选具有 IAA 合成能力的耐盐根际促生菌,有望促进植物根系生长并提高植物在盐碱地的适应性,从而助力盐碱地改良。凌宇等^[24]接种产 IAA 菌株 Z3 和 X8,促进狗牙根根长及地上和地下部鲜重;Pritesh 等^[25]接种产 IAA 耐盐促生菌显著影响水稻相对含水率、相对电导率和 Na^+/K^+ ;Kaleh 等^[26]通过在香蕉根部定殖菌株 EB3 和 RB3,提高植株叶绿素、类胡萝卜素、脯氨酸和抗氧化酶活性,同时降低丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量、相对电导率(electrolyte leakage, EL)和活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生,这些产 IAA 耐盐促生菌通过促进植物合成渗透调节物质、调节离子平衡,提高植物对水分和营养成分的吸收,

来保持植物体内活性氧的平衡,促进植物光合作用,从而缓解盐胁迫^[27]。国内鲜有关于盐碱风沙土分离产 IAA 促生菌方面的研究报道,而这一地区独特的土壤、环境条件很可能存在产 IAA 促生能力的微生物资源。

鉴于此,本研究以油莎豆为研究对象,从油莎豆植物根际土壤中分离筛选出具有产 IAA 的耐盐细菌,并对高产 IAA 的 4 株耐盐细菌进行促生(plant growth promotion, PGP)特性分析及菌种鉴定,通过种子萌发和盆栽幼苗试验探讨高产 IAA 耐盐促生菌株对盐胁迫下油莎豆幼苗的促生效果,以期提高油莎豆在中高盐胁迫下的耐受性,为改良盐渍土提供优质菌株资源。

1 材料与方法

1.1 样品

“中油莎 1 号”由中国农业科学院油料所提供,供试土壤采集于新疆维吾尔自治区生产建设兵团(77°06'E, 38°38'N),土壤类型为风沙土,土壤 pH 值为 8.1-8.3。挖取油莎豆的完整根系,除去大块、松散的土壤,抖落紧贴根系的土壤于无菌袋中,低温(-20 °C)运送至实验室,用于耐盐促生菌的筛选。

1.2 培养基

LB 培养基参考文献[28]配制,用于细菌的常规培养;向 LB 培养基中加入终浓度为 5%的 NaCl,用于耐盐菌株的分离;PKO 无机磷培养基、Ashby 固体培养基、解钾培养基参考文献[29-30]配制,分别用于耐盐促生菌溶磷、固氮、解钾的测定。

1.3 主要试剂和仪器

IAA、L-色氨酸、2,4-二硝基苯酚,上海源叶生物科技有限公司;Salkowski 显色剂,飞净生物科技有限公司。

净化工作台,天津市泰斯特仪器有限公司;双功能气浴恒温振荡器,常州金坛良友仪器有限公司;立式压力蒸汽灭菌器,上海博迅医疗生物仪器股份有限公司;可见分光光度计,上

海精其仪器有限公司。

1.4 耐盐菌的分离纯化

称取 10 g 供试土样加入 90 mL 无菌水于 250 mL 锥形瓶中, 并加入无菌玻璃珠, 30 °C、150 r/min 振荡 30 min 后静置。吸取 1 mL 土壤悬浮液加入 9 mL 灭菌蒸馏水中, 制成稀释度为 10^{-1} 的土壤悬浮液, 利用梯度稀释法依次稀释到 10^{-6} ^[31]。取 10^{-3} 、 10^{-4} 、 10^{-5} 土壤悬浊液各 100 μ L 涂布到 5% NaCl 的 LB 固体培养基上, 每个处理设置 3 个重复, 于 28 °C 培养 48 h。培养结束后, 挑取形态各异的菌落在含 5% NaCl 的 LB 培养基上纯化 5 代, 以获得遗传稳定的耐盐菌株, 采用 30% 甘油在 -80 °C 保藏备用。

1.5 产 IAA 菌株筛选

产 IAA 菌株定性检测: 用 Salkowski 比色法^[32]测定菌株产 IAA 能力。将菌株接种于含 L-色氨酸的 LB 液体培养基, 于 30 °C、160 r/min 培养 3 d, 设 3 次重复。调 OD_{600} 至 1.0, 4 000 r/min 离心 10 min 后取 2 mL 上清, 加入等量 Salkowski 显色剂避光反应 30 min。以未接菌培养基为对照, 显红色即为 IAA 阳性。

产 IAA 菌株定量检测: 将菌株接种于含 L-色氨酸的 LB 液体培养基, 于 30 °C、160 r/min 培养 3 d, 设 3 次重复。调整菌悬液 OD_{600} 至 1.0, 4 000 r/min 离心 10 min 后取 2 mL 上清, 加入等量 Salkowski 显色剂避光反应 30 min, 测定 530 nm 吸光度。以未接菌培养基为空白, 通过标准曲线计算 IAA 含量。

1.6 产 IAA 耐盐菌 PGP 特性测定

1.6.1 解钾能力测定

解钾能力参考文献^[33]测定。参考文献^[34]选取已知不具备植物促生特性的大肠杆菌 (*Escherichia coli*) 作为对照菌株, 参考文献^[35]以菌株 P4-5 作为阳性对照, 对上述筛选的 4 株高产 IAA 的耐盐菌株进行解钾能力测定。将菌株点接种于解钾培养基上, 每株菌重复 3 次, 于 37 °C 恒温培养 3-7 d 后观察结果, 菌落出现透明水解圈即认为具有解钾功能。

1.6.2 固氮能力测定

固氮能力参考文献^[36]测定。以 *E. coli* 作为对照菌株, 参考曹晶晶等^[37]以菌株 DJ-1 作为阳性对照, 对上述筛选的 4 株高产 IAA 的耐盐菌株进行固氮能力测定。将菌株点接种于 Ashby 固体培养基上, 每株菌重复 3 次, 于 37 °C 恒温培养 3-7 d 后观察结果, 能够在 Ashby 固体培养基上出现透明水解圈, 则表明具有固氮能力^[38]。

1.6.3 解磷能力测定

以 *E. coli* 作为对照菌株, 参考李畅等^[39]以 Y-H-21 作为阳性对照, 对上述筛选的 4 株高产 IAA 的耐盐菌株进行解磷能力测定。

解无机磷定性测定: 采用 PKO 无机磷培养基检测法^[40]。将菌株点接种于 PKO 无机磷培养基上, 每株菌重复 3 次, 于 28 °C 恒温培养 7 d 后观察结果, 若菌株周围出现透明圈则表明具有解无机磷能力。

解无机磷定量测定: 采用钼锑抗比色法^[41-42]进行定量测定。将上述筛选的 4 株高产 IAA 的耐盐菌株及对照菌株接种于 PKO 无机磷液体培养基中, 28 °C、200 r/min 恒温培养 7 d 后测定可溶性磷含量。将菌悬液于 10 000 r/min 离心 8 min, 取 100 μ L 上清液加 10 mL 超纯水稀释于 50 mL 容量瓶, 向其中依次加入 100 μ L 2,4-二硝基苯酚、800 μ L 0.5 mol/L NaHCO_3 (至黄色), 滴加 600 μ L 0.5 mol/L H_2SO_4 调至微黄或无色, 若无色则添加 150-300 μ L NaHCO_3 至微黄; 加入 5 mL 钼锑抗显色液, 定容至 50 mL, 室温静置显色 30 min, 测 OD_{700} 吸光值。

1.7 菌株耐盐性能测定

选择特性优良的菌株进行耐盐能力测定^[31]。以 *E. coli* 为对照菌株。向 LB 培养基中加入终浓度为 0.5、1.0、1.5、2.0 mol/L 的 NaCl, 将 pH 值均调到 7.0, 灭菌备用。将活化好的菌株用无菌水调到 OD_{600} 约为 0.5, 吸取 1 mL 菌液分别加到 0、0.5、1.0、1.5、2.0 mol/L 的 NaCl 培养基中 28 °C、150 r/min 培养 3 d, 对照组加入等量的蒸馏水, 每株菌重复 3 次, 测 OD_{600} 的吸光值。

1.8 菌株鉴定

1.8.1 形态学鉴定

将4株高产 IAA 耐盐促生菌株在 LB 固体培养基上进行划线培养,待长出清晰完整的单菌落,进行形态特征观察。挑取单菌落进行革兰氏染色,通过光学显微镜(油镜)观察染色结果。

1.8.2 生理生化鉴定

根据参考文献[43]的方法进行 V-P、甲基红、柠檬酸、淀粉水解等生理生化鉴定。使用微生物生化鉴定管试剂盒鉴定细菌利用蔗糖、明胶液化能力等。

1.8.3 菌株 16S rRNA 基因序列分析

采用引物 27F (5'-AGAGTTTGATCCTGGC TCAG-3')和 1492R (5'-CTACGGCTACCTTGT TACGA-3')进行 PCR 扩增,反应体系和条件见参考文献[39]。结果登录 NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)网站数据库进行比对分析,使用 MEGA 7.0 软件中的邻接法构建系统发育树。

1.9 油莎豆促生试验

1.9.1 油莎豆种子萌发试验

以4株高产 IAA 耐盐促生菌悬液浸泡的种子为处理,无菌水浸泡的种子为对照,测定在 0、100、200 mmol/L NaCl 盐胁迫下种子的生长情况。选取“中油莎 1 号”油莎豆种子,经表面消毒后,用不同菌悬液(OD_{600} 值为 0.5–0.6)浸泡 12 h,均匀摆放在铺有灭菌滤纸的培养皿中,每皿 10 粒种子,每个处理 3 个重复。培养第 4 天统计发芽种子并计算发芽势、发芽率和发芽指数,第 10 天从每个培养皿中随机挑取 5 株,测量幼苗胚根长、胚芽长和总长。

1.9.2 油莎豆盆栽幼苗试验

将菌株接种于 200 mL LB 液体培养基培养 2 d, 4 °C、10 000 r/min 离心 10 min,弃上清。用无菌水将菌体重悬至浓度约为 10^7 CFU/mL ($OD_{600}=0.8$)后备用^[44]。

采用双因素完全随机区组设计,因素 1 为 4 株高产 IAA 耐盐促生菌接种,无菌水为对照,因素 2 为 NaCl 浓度,设 3 个处理。处理 1: 无

盐胁迫;处理 2: 100 mmol/L NaCl;处理 3: 200 mmol/L NaCl。每个处理 3 次重复。出芽后 3 d 选择长势一致的油莎豆幼苗移栽至装有相同培养基质的花盆(直径 10.50 cm)中,每盆 1 株。菌悬液以灌根的方式进行接种,每 5 d 接种 1 次,接种 20 d 后开始进行取样,测定其农艺性状,叶片 MDA、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性由苏州格锐思生物科技有限公司提供的试剂盒进行测定。

1.10 数据分析

用 Excel 2019 软件进行数据整理,用 SPSS 27.0 软件进行单因素方差分析(One-way ANOVA),各处理间数据差异显著性用 Duncan 法进行检验($P<0.05$),计算数据以平均值±标准差的形式呈现,采用 Origin 2021 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 产 IAA 耐盐菌株定量测定结果

利用 5% NaCl 的 LB 培养基从供试土壤中筛选获得 76 株菌株,对其进行编号,用 30%甘油保存于 -80 °C。

对初筛获得的 76 株菌株进行产 IAA 能力的定性分析,有 23 株菌株呈现不同程度的粉红色,表明其具有产 IAA 能力。进一步对这 23 株菌进行定量分析,结果显示,19 株菌产 IAA 能力在 0–40 mg/L 之间,4 株菌产 IAA 能力在 50–80 mg/L 之间(图 1),其中菌株 Y4-20 的产量最高(76.89 mg/L),其次分别为 Y35 (64.33 mg/L)、Y8 (56.39 mg/L)和 Y46 (54.45 mg/L)。选择产 IAA 含量最高的 4 株菌进行 PGP 特性测定。

2.2 产 IAA 耐盐菌解钾、固氮、溶磷测定结果

2.2.1 产 IAA 耐盐菌解钾能力

采用解钾培养基对 4 株产 IAA 耐盐菌株进行培养,经 3 次重复实验后,菌体周围产生透明圈,对照菌株未出现透明圈(图 2)。测定结果显示,菌株 Y35 (图 2B)、Y46 (图 2C)和 Y4-20

(图 2D)表现出明显的解钾特性。

2.2.2 产 IAA 耐盐菌固氮能力

采用 Ashby 培养基对 4 株产 IAA 耐盐菌株的固氮特性进行研究。结果如图 3 所示, 菌株

Y8 (图 3B)、Y35 (图 3C)、Y46 (图 3D)和 Y4-20 (图 3E)在 Ashby 固体培养基上出现透明水解圈, 对照菌株未出现透明水解圈, 说明这 4 株菌均具有固氮能力。

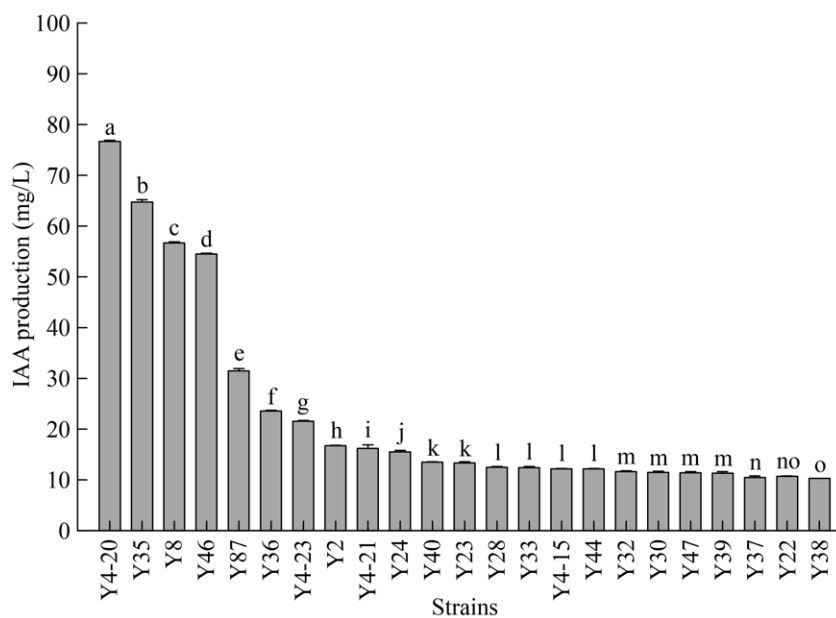


图 1 产 IAA 菌株的定量检测结果 不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

Figure 1 Quantitative detection results of IAA-producing strains. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same below.

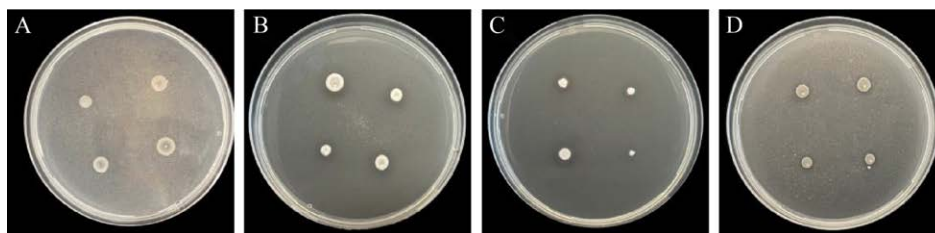


图 2 大肠杆菌(A)、Y35 (B)、Y46 (C)和 Y4-20 (D)的解钾能力

Figure 2 The potassium-dissolving ability of *E. coli* (A), Y35 (B), Y46 (C) and Y4-20 (D).

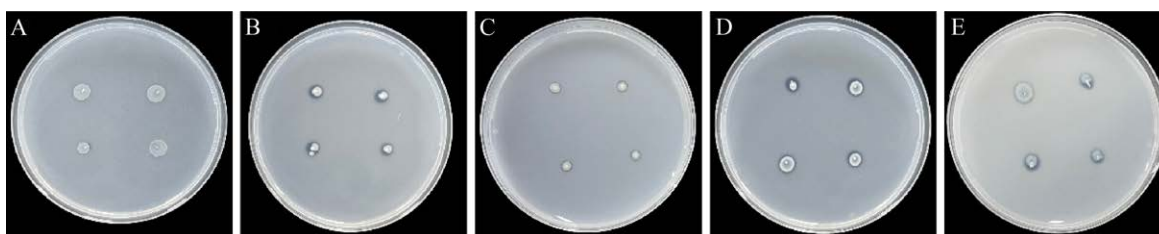


图 3 大肠杆菌(A)、Y8 (B)、Y35 (C)、Y46 (D)和 Y4-20 (E)的固氮能力

Figure 3 The nitrogen-fixing ability of *E. coli* (A), Y8 (B), Y35 (C), Y46 (D) and Y4-20 (E).

2.2.3 产 IAA 耐盐菌解磷能力

采用钼锑抗比色法对 4 株产 IAA 耐盐菌株的解磷能力进行定量测定。结果如图 4 所示, 当以磷酸三钙作为无机磷源时, 4 株菌均显著高于大肠杆菌(对照菌株), 与阳性对照(98.10 mg/L)相比属于较低水平。其中菌株 Y35 可溶性磷含量最高(6.58 mg/L), 菌株 Y4-20 最低(6.21 mg/L)。

2.3 不同 NaCl 浓度对细菌生长的影响

细菌在不同 NaCl 浓度培养液中的生长情况如图 5 所示。盐渍化土壤中富含可溶性盐

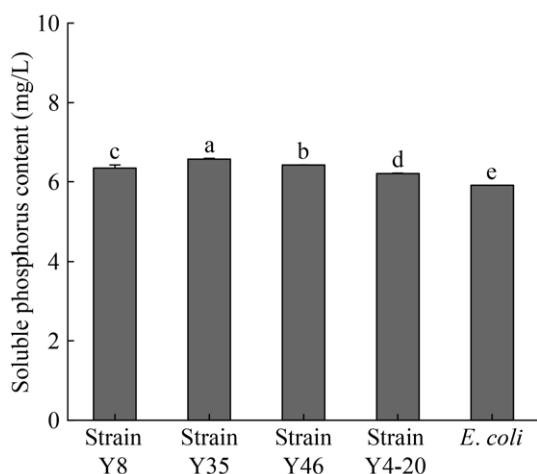


图 4 菌株可溶性磷含量

Figure 4 Soluble phosphorus content of the strain.

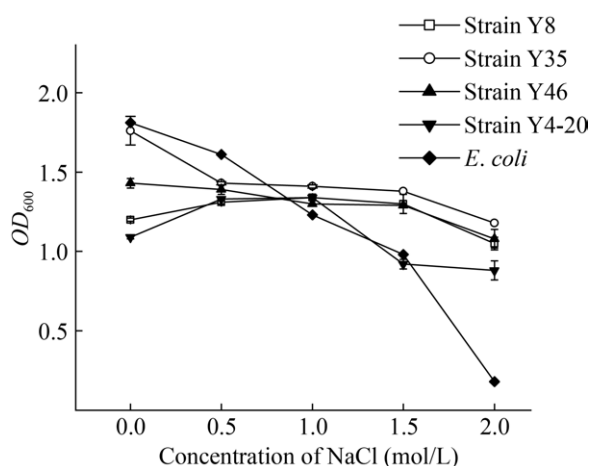


图 5 细菌在不同氯化钠浓度下的生长情况

Figure 5 Bacteria growth in different contents of NaCl.

分, 通过评估细菌在高浓度 NaCl 环境中的生长表现, 能够间接反映菌株在盐渍土中的适应性及其生长受限程度。4 株菌在 1 mol/L 的 NaCl 条件下均能生长, 随着 NaCl 浓度的增加细菌生长逐渐受到抑制, 其中菌株 Y4-20 抑制程度最大。当盐浓度为 2 mol/L 时, 4 株菌均高于大肠杆菌(对照菌株), 其中菌株 Y8 和 Y35 相对生物量最高, OD_{600} 值分别为 1.05 和 1.18。

2.4 菌种鉴定结果

2.4.1 形态学鉴定结果

对 4 株产 IAA 耐盐促生菌株的菌落及细胞形态学观察结果(图 6)表明: 4 株菌菌落均呈圆形凸起状, 表面湿润光滑, 但个体特征存在显著差异。其中, 菌株 Y8 (图 6A)菌落直径较小, 菌株 Y35 (图 6B)菌落中央呈黄色透明状, 菌株 Y46 (图 6C)菌落中央表现为乳白色透明状菌株, Y4-20 (图 6D)菌落较小且中央为乳白色不透明区域。革兰氏染色结果显示, 菌株 Y8 (图 6E)、Y35 (图 6F)、Y46 (图 6G)染色呈紫色, 为革兰氏阳性菌; 菌株 Y4-20 (图 6H)染色呈红色, 属于革兰氏阴性菌。

2.4.2 生理生化鉴定结果

由表 1 可知, 菌株 Y4-20、Y35、Y8 和 Y46 均能发酵蔗糖、产吡啶、具有接触酶活性, 并且甲基红反应和淀粉水解阳性, 但均不利用蛋白胨。特征差异表现为: 仅菌株 Y46 能利用柠檬酸盐; 菌株 Y8 具尿素酶活性而 V-P 反应和明胶液化阴性; 菌株 Y35 硝酸还原阴性; 其余菌株 V-P 反应(除菌株 Y8)和明胶液化(菌株 Y4-20、Y35)阳性。

2.4.3 菌株 16S rRNA 基因序列分析结果

对菌株 Y4-20、Y8、Y35、Y46 进行 16S rRNA 基因序列分析, 结果显示: 通过 BLAST 比对及 MEGA 7.0 构建的系统发育树(图 7)表明, 菌株 Y4-20 鉴定为南极碱盐单胞菌(*Halomonas alkaliantarctica*); 菌株 Y8、Y35、Y46 鉴定为芽孢杆菌属(*Bacillus*), 分别为鲁戈斯芽孢杆菌

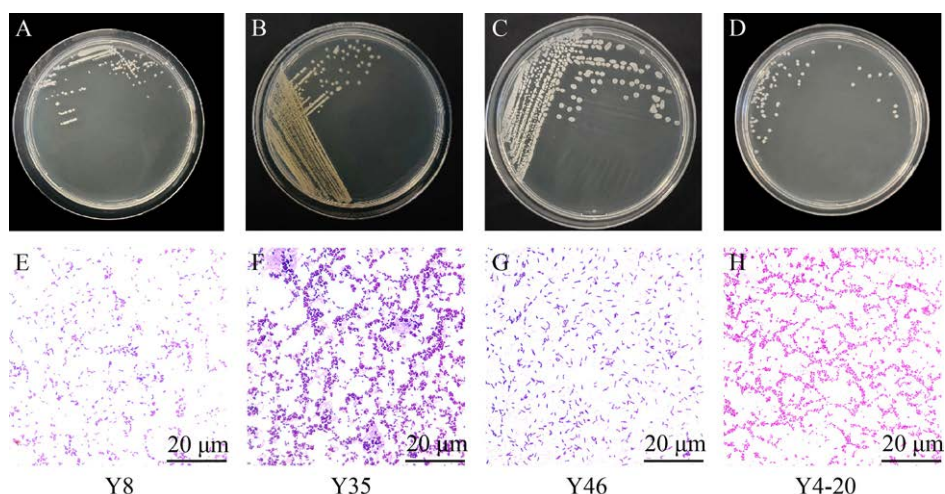


图 6 四株产 IAA 耐盐促生细菌的菌落形态(A-D)与细胞形态(E-H)

Figure 6 Colony morphology (A-D) and cellular morphology (E-H) of four IAA-producing halotolerant plant growth promoting rhizobacteria strains. A, E: Strain Y8; B, F: Strain Y35; C, G: Strain Y46; D, H: Strain Y4-20.

表 1 四株产 IAA 耐盐促生细菌生理生化特性

Table 1 Physiological and biochemical characteristics of four IAA-producing halotolerant plant growth promoting rhizobacteria strains

Test item	Strain			
	Y4-20	Y35	Y8	Y46
Sucrose fermentation reaction	+	+	+	+
V-P test	+	+	-	+
Citrate test	-	-	-	+
Indole reaction	+	+	+	+
Urease	-	-	+	-
Catalase test	+	+	+	+
Gelatin liquefaction	+	+	-	-
Methyl red test	+	+	+	+
Nitrate reduction	+	-	+	+
Amylum hydrolysis	+	+	+	+
Peptone reaction	-	-	-	-

+: 阳性; -: 阴性。

+: Positive; -: Negative.

(*Bacillus rugosus*)、阿氏芽孢杆菌(*Bacillus aryabhatai*)、耐盐芽孢杆菌(*Bacillus halotolerans*)。

2.5 施加产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆种子萌发的影响

2.5.1 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆种子萌发特性的影响

在无盐胁迫下, 菌株 Y35 较 CK 对油莎豆

种子发芽势影响显著($P < 0.05$) (表 2), 其中菌株 Y8、Y35 较 CK 提高了 8.33%、16.68%, 菌株 Y8 处理下的发芽指数最高, 较 CK 提高了 6.38%, 但 4 株菌处理下的油莎豆种子发芽率均略低于对照。在 100 mmol/L 盐胁迫下, 菌株 Y46 处理的油莎豆种子发芽势显著高于对照($P < 0.05$), 提升了 71.45%, 但 4 株菌处理的油莎豆种子发芽率和发芽指数差异不显著($P > 0.05$)。在 200 mmol/L 盐胁迫下, 菌株 Y8 和 Y46 较 CK 对油莎豆种子发芽率影响显著($P < 0.05$), 分别提高了 50.02% 和 38.01%, 菌株 Y8 较 CK 对油莎豆种子发芽指数影响显著($P < 0.05$), 但 4 株菌处理的发芽势差异不显著($P > 0.05$)。

2.5.2 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆种子胚芽、胚根和总长的影响

在无盐胁迫下, 菌株 Y35 较 CK 对种子胚芽长影响显著($P < 0.05$) (表 3), 提升了 36.68%, 菌株 Y8 处理下的胚根长和总长最高, 分别为 8.07 cm 和 17.64 cm。在 100 mmol/L 盐胁迫下, 菌株 Y8 较 CK 对种子胚芽长影响显著($P < 0.05$), 提高了 29.88%, 相较于对照, 4 株菌处理后的胚根长和总长均有小幅增长, 但差异不显著。在 200 mmol/L 盐胁迫下, 4 株菌处理后胚芽长、

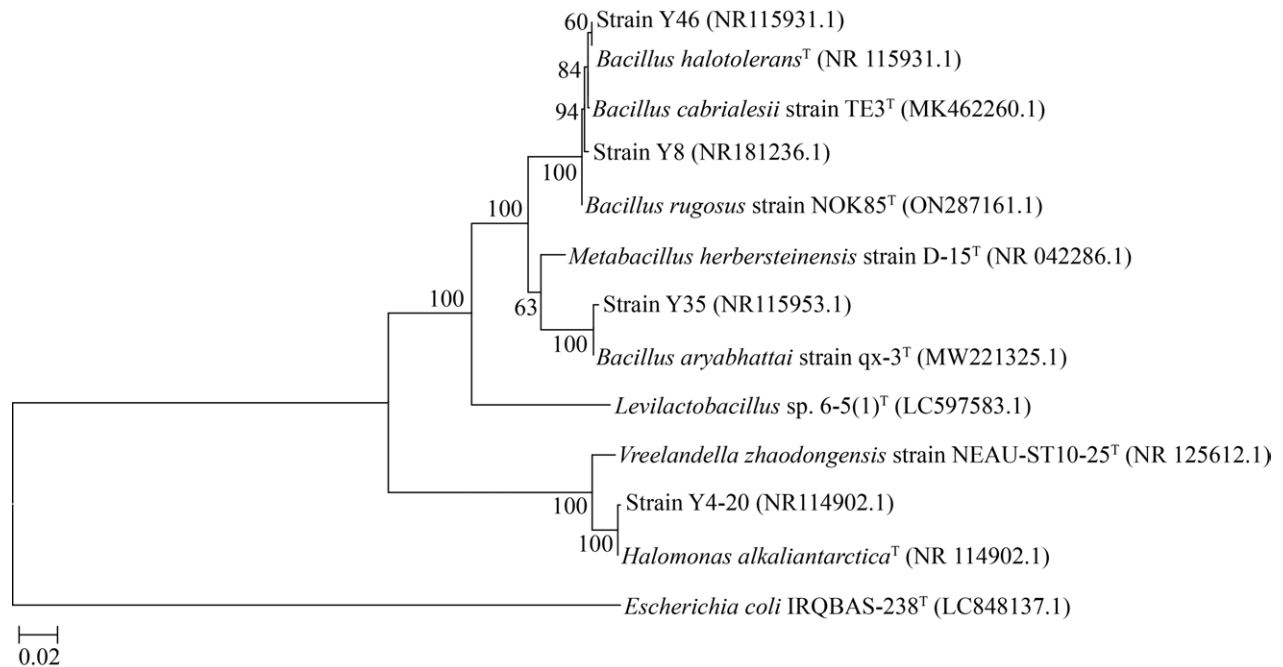


图 7 基于 16S rRNA 基因序列构建的系统发育树 括号中序号为 GenBank 的登录号; 分支点处的数值为构建系统发育树时 1 000 次计算形成的 bootstrap 值; 标尺 0.02 代表 2% 的核酸差异。

Figure 7 Phylogenetic tree based on 16S rRNA gene sequence. Numbers in parentheses is the GenBank accession numbers; Numbers at the branch nodes are bootstrap values, expressed as percentages of 1 000 replicates; The scale bar indicates 2% nucleotide substitution.

表 2 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆种子发芽参数的影响

Table 2 Effects of four IAA-producing salt-tolerant plant growth-promoting bacterial strains on germination parameters of *C. esculentus* seeds under salt stress

Salt concentration (mmol/L)	Treatment	Germination potential (%)	Germination rate (%)	Germination index
0	CK	40.00±10.00ab	60.00±10.00a	2.98±0.30a
	Strain Y8	43.33±5.77ab	56.67±5.77ab	3.17±0.31a
	Strain Y35	46.67±5.77a	53.33±11.55ab	2.99±0.45a
	Strain Y46	23.33±5.77c	46.67±5.77ab	1.98±0.07b
	Strain Y4-20	30.00±10.00bc	40.00±10.00b	2.17±0.62b
100	CK	23.33±5.77b	53.33±5.77a	1.96±0.66a
	Strain Y8	26.67±5.77b	60.00±10.00a	2.68±0.56a
	Strain Y35	33.33±5.77ab	53.33±5.77a	2.52±0.48a
	Strain Y46	40.00±10.00a	53.33±5.77a	2.78±0.60a
	Strain Y4-20	33.33±5.77ab	56.67±5.77a	2.58±0.66a
200	CK	10.00±0.00a	33.33±5.77b	1.16±0.56a
	Strain Y8	13.33±5.77a	50.00±0.00a	2.08±0.26ab
	Strain Y35	16.67±5.77a	33.33±5.77b	1.50±0.50ab
	Strain Y46	23.33±5.77a	46.67±5.77a	2.16±0.08b
	Strain Y4-20	10.00±0.00a	40.00±10.00ab	1.22±0.71b

不同小写字母表示相同盐胁迫下不同菌悬液浸种处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among bacterial suspension seed soaking treatments under the same salt stress level. The same below.

表 3 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆种子胚芽长、胚根长和总长的影响

Table 3 Effects of four IAA-producing salt-tolerant plant growth-promoting bacterial strains on plumule length, radicle length, and total length of *C. esculentus* seeds under salt stress

Salt concentration (mmol/L)	Treatment	Plumule length (cm)	Radicle length (cm)	Total length (cm)
0	CK	7.75±1.42b	7.16±0.94ab	14.91±1.88a
	Strain Y8	9.56±0.70ab	8.07±0.89a	17.64±1.52a
	Strain Y35	10.36±1.40a	5.26±0.79c	15.63±1.87a
	Strain Y46	8.56±1.61ab	6.52±0.96bc	15.08±2.44a
	Strain Y4-20	8.73±1.44ab	6.49±0.98bc	15.22±2.26a
100	CK	5.79±0.45b	4.75±0.68a	10.54±0.79a
	Strain Y8	7.52±1.00a	5.09±0.91a	12.61±1.42a
	Strain Y35	6.80±0.99ab	5.23±0.88a	12.03±1.83a
	Strain Y46	6.79±0.85ab	5.71±0.99a	12.50±1.28a
	Strain Y4-20	7.15±1.72ab	5.29±1.00a	12.44±2.58a
200	CK	4.22±0.67a	2.45±0.42a	6.67±0.96a
	Strain Y8	4.81±1.18a	2.57±0.52a	7.38±1.26a
	Strain Y35	4.83±0.36a	2.46±0.46a	6.84±0.59a
	Strain Y46	5.18±0.63a	2.71±0.78a	7.89±1.11a
	Strain Y4-20	4.47±0.66a	2.53±0.37a	7.00±0.70a

胚根长和总长均有小幅增长, 但差异不显著, 其中菌株 Y46 胚芽长、胚根长、总长最高, 分别提升了 22.75%、10.61%、22.75%。

2.6 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆盆栽幼苗的影响

2.6.1 促生效果

盐胁迫下, 观察油莎豆幼苗接种 4 株产 IAA 耐盐促生菌的生长情况, 结果如图 8、9 所示。盐胁迫下, 接种菌株 Y8 显著促进了油莎豆幼苗株高、根长生长。进一步具体检测油莎豆的生长指标, 结果见表 4。在无盐胁迫下, 接种菌株 Y8 较 CK 对油莎豆幼苗株高、地上鲜重、地下鲜重、叶长、茎粗、叶片数影响显著 ($P<0.05$), 但 4 株菌处理下的油莎豆幼苗根长均低于对照 ($P<0.05$)。在 100 mmol/L 盐胁迫下, 接种菌株的油莎豆幼苗地上部和地下部鲜重均显著高于对照 ($P<0.05$)。菌株 Y8、Y35 和 Y46 处理显著增加茎粗和叶片数 ($P<0.05$), 菌株 Y8 和 Y35 还显著提高株高和叶宽 ($P<0.05$), 并且 Y8 处理的根长显著高于对照 ($P<0.05$)。在 200 mmol/L 盐胁迫下, 接种菌株显著提高了油莎豆幼苗的地上部鲜重、叶宽和叶片数 ($P<0.05$), Y8、Y35

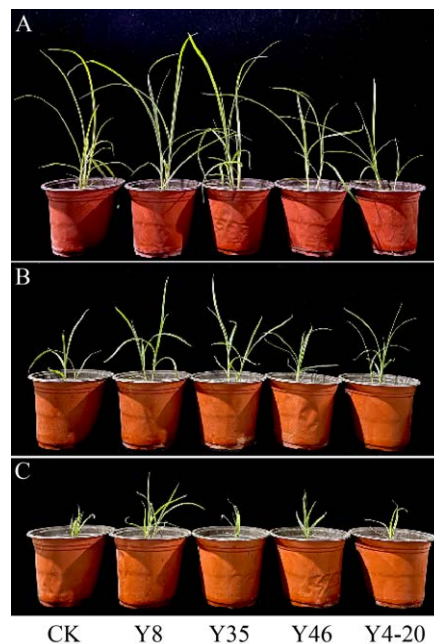


图 8 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆幼苗生长试验效果 A: 无盐胁迫组; B: 100 mmol/L 盐胁迫; C: 200 mmol/L 盐胁迫。

Figure 8 Effects of four IAA-producing salt-tolerant plant growth promoting rhizobacteria strains on the growth of *C. esculentus* seedlings under salt stress. A: Non-salt stress; B: 100 mmol/L salt stress; C: 200 mmol/L salt stress.

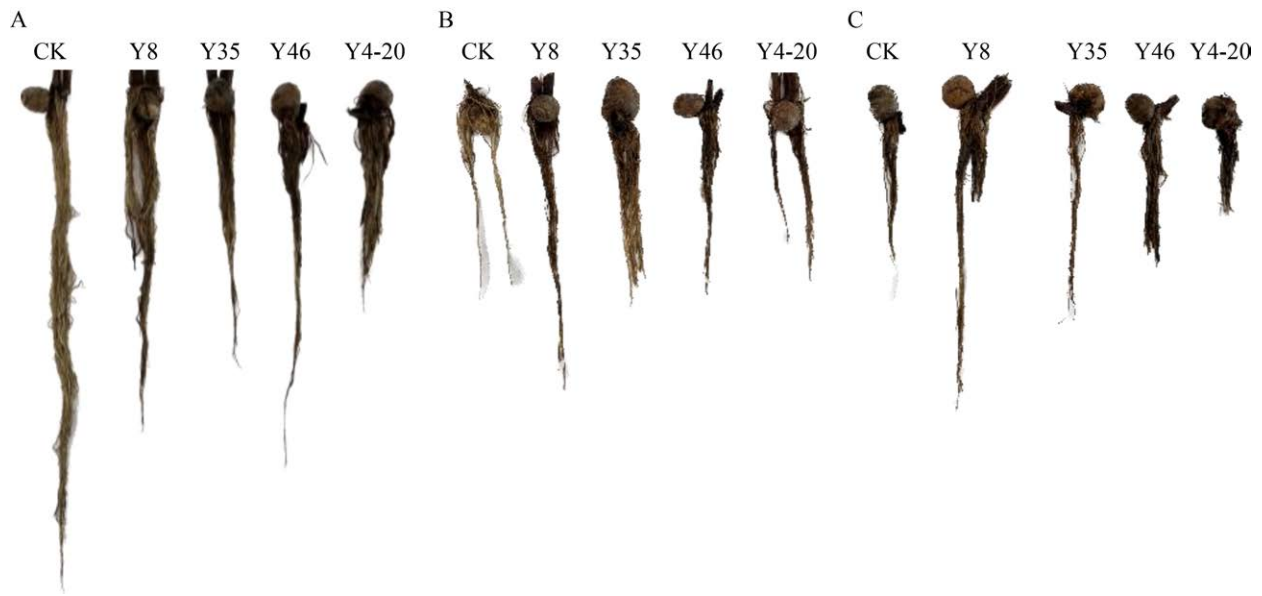


图9 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆幼苗根生长情况 A: CK (无盐胁迫组); B: 100 mmol/L 盐胁迫; C: 200 mmol/L 盐胁迫。

Figure 9 Effects of four IAA-producing salt-tolerant plant growth promoting rhizobacteria strains on root length growth of *C. esculentus* seedlings under salt stress. A: Control (non-salt stress); B: 100 mmol/L salt stress; C: 200 mmol/L salt stress.

表4 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆幼苗生长指标的影响

Table 4 Effects of four IAA-producing salt-tolerant plant growth promoting rhizobacteria strains on the growth parameters of *C. esculentus* seedlings under salt stress

Salt concentration (mmol/L)	Treatment	Plant height (cm)	Root length (cm)	Shoot fresh weight (g)	Root fresh weight (g)	Leaf width (mm)	Leaf length (mm)	Stem diameter (mm)	Leaf number
0	CK	35.43±1.66b	22.13±0.55a	2.55±0.32b	0.87±0.04b	4.14±0.98a	23.40±1.35bc	2.22±0.40b	4.67±0.58c
	Y8	40.37±0.87a	15.70±0.40c	4.56±0.40a	0.95±0.03a	4.93±0.85a	34.83±3.49a	3.71±0.16a	6.67±0.58a
	Y35	37.37±3.16ab	13.00±0.79d	4.18±0.16a	0.71±0.02c	4.10±0.94a	28.43±2.92b	2.55±0.55b	5.33±0.58bc
	Y46	35.00±0.85b	18.20±0.36b	2.77±0.08b	0.48±0.04d	4.77±0.16a	24.70±2.26bc	2.66±0.24b	6.67±0.58a
	Y4-20	31.30±0.80c	8.87±0.25e	1.81±0.13c	0.43±0.03d	5.21±0.45a	21.20±3.50c	2.67±0.81b	6.00±1.00ab
100	CK	18.60±0.70cd	7.90±0.20b	0.73±0.10d	0.11±0.02c	3.83±0.42b	11.27±1.76a	2.00±0.20c	3.33±0.58c
	Y8	21.33±1.03ab	10.50±0.30a	1.52±0.11a	0.31±0.03a	4.53±0.31ab	13.97±0.64a	2.55±0.08ab	5.33±0.58a
	Y35	22.77±2.00a	7.70±0.40b	1.48±0.02a	0.29±0.02a	4.84±0.46a	14.37±1.82a	3.07±0.46a	5.00±1.00ab
	Y46	17.43±0.90d	7.63±0.15b	0.89±0.04c	0.19±0.02b	3.82±0.59b	10.43±2.55a	2.56±0.21ab	5.33±0.58a
	Y4-20	19.97±1.30bc	8.07±0.15b	1.17±0.05b	0.21±0.02b	3.83±0.10b	11.83±2.70a	2.22±0.31bc	4.00±0.00bc
200	CK	6.43±1.57d	5.60±0.26d	0.15±0.04e	0.04±0.01d	2.05±0.82c	4.97±0.51c	2.07±0.14c	2.33±0.58b
	Y8	15.70±1.20a	11.73±0.40a	1.07±0.05a	0.27±0.03a	4.91±0.31a	10.60±0.75a	2.45±0.28b	4.00±1.00a
	Y35	10.87±0.35c	8.87±0.25b	0.27±0.05d	0.10±0.01c	3.35±0.80b	7.60±0.79b	2.88±0.04a	3.67±0.58a
	Y46	13.10±0.40b	6.13±0.25c	0.68±0.06b	0.21±0.02b	3.87±0.19b	8.37±0.93b	2.19±0.12bc	3.67±0.58a
	Y4-20	7.36±1.29d	3.73±0.25e	0.38±0.03c	0.07±0.01d	3.71±0.30b	5.33±0.15c	2.27±0.15bc	4.00±0.00a

和 Y46 处理组显著提升株高、根长、地下部鲜重及叶长, 而菌株 Y8 与 Y35 对茎粗的促生作用影响显著($P<0.05$)。

2.6.2 对生理特性的影响

探究 4 株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆幼苗生理特性的影响, 结果如图 10 所示。无盐胁迫下, 接种菌株 Y8 和 Y35 显著提高油莎豆幼苗的 CAT 活性($P<0.05$) (图 10A), 菌株 Y46 和 Y4-20 的 MDA 含量显著增加($P<0.05$) (图 10B), 菌株 Y8 的 SOD 活性显著增强($P<0.05$) (图 10C)。在 100 mmol/L 盐胁迫下, 相较于 CK, 菌株 Y8、Y35 和 Y4-20 显著提高油莎豆幼苗 CAT 和 SOD 活性, 同时降低 MDA 含量 ($P<0.05$); 此外, 菌株 Y8 和 Y35 显著增强 POD

活性($P<0.05$) (图 10D)。在 200 mmol/L 盐胁迫下, 相较于 CK, 4 株菌均显著增强 CAT 活性并降低 MDA 含量($P<0.05$); 此外, 菌株 Y8、Y35 和 Y46 显著提升 POD 活性($P<0.05$), 而菌株 Y8 和 Y46 显著增加 SOD 活性($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 高产 IAA 耐盐促生菌的筛选

IAA 作为一种广泛存在于植物体内的生长素, 不仅能促进植物根系生长, 增强作物对水分和养分的吸收, 还能调节植物内部激素的平衡, 增加细胞膜的稳定性, 提高植物对生物与非生物胁迫的抗性^[45-46]。当前有关 PGPR 产 IAA 的研究主要聚焦于芽孢杆菌属(*Bacillus*)、肠杆菌

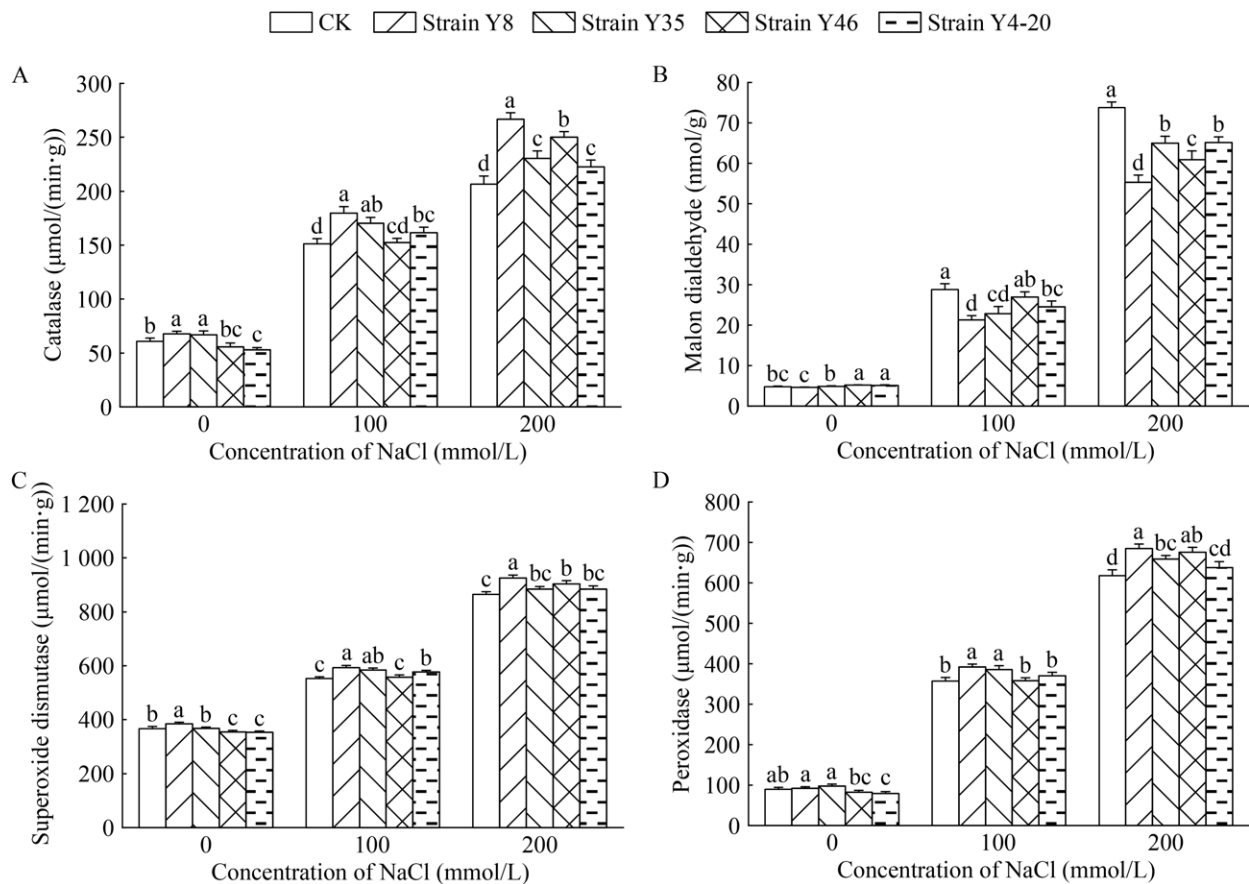


图 10 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆幼苗生理特性的影响

Figure 10 Effects of four IAA-producing salt-tolerant plant growth promoting rhizobacteria strains on the physiological characteristics of *C. esculentus* L. seedlings under salt stress.

属(*Enterobacter*)和固氮菌属(*Azotobacter*)等^[47],但不同菌株间产 IAA 能力存在显著差异。本研究从新疆维吾尔自治区盐碱风沙土中筛选出 4 株高产 IAA 菌株,由高到低依次为南极碱盐单胞菌、鲁戈斯芽孢杆菌、阿氏芽孢杆菌、耐盐芽孢杆菌。4 株菌 IAA 产量与相凯文等^[48]在华北平原潮土和砂姜黑土中筛出的栗褐芽孢杆菌(*Bacillus badius*) (IAA 产量 58.9 mg/L)、陶泽等^[44]从东北山樱(*Prunus sachalinensis*)根际土壤中筛选出的肠杆菌(*Enterobacter* sp.) D46 (IAA 产量 53.10 mg/L)和代金霞等^[49]从宁夏银北盐碱区耐盐植物根际土壤中筛选出的产 IAA 菌株(IAA 产量最高为 34.74 mg/L)相比属于较高水平。4 株产 IAA 菌株除了具有产 IAA 的促生特性外,还具有不同水平的固氮、解磷和解钾等促生特性,这与嗜盐单胞菌(*Halomonas saliphila*) 41 兼具产 IAA、固氮和解磷能力^[50],蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*) YT2-1C 兼具高产 IAA、溶磷和产铁载体能力^[51]的研究结果相一致。

3.2 四株产 IAA 耐盐促生菌对盐胁迫下油莎豆种子萌发和盆栽促生效果

研究表明,IAA 是 PGPR 促进植物逆境胁迫条件下生长的主要因素之一^[52],能有效提高农作物对土壤中养分的吸收和转化且提高作物的生物量。陈越等^[47]添加菌株 m-53、m-60 促进烟草种子萌发及幼苗生长;刘长征等^[53]施加产 IAA 促生菌显著促进何首乌种子萌发;Prittesh 等^[25]接种耐盐促生菌能有效促进水稻的生长。本研究以 100 mmol/L 和 200 mmol/L 的盐浓度模拟盐胁迫,将筛选得到的 4 株产 IAA 耐盐促生菌株进行油莎豆种子萌发和盆栽试验,结果表明,盐胁迫下添加不同菌悬液能不同程度地促进油莎豆种子萌发及幼苗生长,进而提高了油莎豆在中高盐胁迫下的耐受性。植物功能根系的建成依赖于生长素/吲哚乙酸(Aux/IAA)信号途径的核心调控作用,该激素通过协调主根发育、不定根形成和侧根分布等过

程,全方位主导着根系形态构建^[54-56]。相凯文等^[48]施用菌株 363 显著促进根系生长;陶泽等^[44]接种产 IAA 菌株提高了植株的根系活力、总呼吸速率、根表面积和根系生物量。盐胁迫下菌株 Y8 通过自身产 IAA 等多种促生特性调控植物侧根发生和调节根系构型,显著促进油莎豆幼苗根长和地下鲜重。但在无盐胁迫下,4 株菌处理下的油莎豆幼苗根长和种子发芽率均低于对照,并且菌株 Y46 和 Y4-20 处理组的株高、POD、CAT、SOD 活性均低于对照并显著增加 MDA 含量,这与大多数结果不一致,分析原因可能是耐盐促生菌的许多促生功能具有胁迫响应性,在非胁迫条件下,植物未处于应激状态,导致菌-植互作信号减弱,耐盐菌的促生功能无法充分激活,从而丧失生态竞争优势或是 4 株产 IAA 耐盐促生菌属于嗜盐微生物,只有在一定浓度的盐介质中才能够良好生长^[57],并且耐盐生长需要消耗大量能量^[58],从而可能导致促生能力减弱。

3.3 耐盐促生菌在农业中的应用及其作为益生菌的潜力

近年来,PGPR 作为微生物肥料的核心功能菌株,在农业生态循环中发挥关键作用。其中,假单胞菌(*Pseudomonas* spp.)、芽孢杆菌(*Bacillus* spp.)及链霉菌(*Streptomyces* spp.)等放线菌表现最为突出^[59]。这些耐盐促生菌不仅能通过溶磷、解钾、固氮等作用提高植物养分利用效率,还能分泌生长素等植物激素,进而调控离子转运、维持渗透平衡、增强氧化防御系统,从而显著增强植物耐盐性^[60]。Sultana 等^[34]筛选的阿氏芽孢杆菌(*B. aryabhattai*) MS3 通过固氮、溶磷及 IAA 合成等促生机制,显著提升盐敏感水稻的茎叶总碳水化合物与蛋白质含量,并在 200 mmol/L 盐胁迫下使植株存活率及干物质积累量同步提高。本研究筛选出 4 株具有不同水平固氮、解磷和解钾等促生特性的耐盐促生菌,并在盐胁迫下均能不同程度促进油莎豆种子萌发和幼苗生长,这与前人研究结果一致。

将多功能单菌株组合使用, 利用菌株间的协同互补作用, 可增强其促进植物生长的效果^[61]。王钢等^[62]筛选出 1 株贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*, B1)和 1 株链霉菌(*Streptomyces* spp., A1), 2 个菌株均具有解磷、解钾及产 IAA 能力, 复合菌液 A1+B1 处理对黄瓜的地上部位鲜重、地上部位干重、地下部位鲜重、地下部位干重提升效果最为显著。将本研究筛选出的 4 株耐盐促生菌复配成复合菌株并使复合菌株功效最大化已成为下一个亟待突破的关键研究方向。

4 结论

从新疆维吾尔自治区盐碱沙土中分离出 4 株具有耐盐、固氮和解无机磷能力的高产 IAA 菌株, 分别为鲁戈斯芽孢杆菌(*Bacillus rugosus*) Y8、阿氏芽孢杆菌(*Bacillus aryabhattai*) Y35、耐盐芽孢杆菌(*Bacillus halotolerans*) Y46 和南极碱盐单胞菌(*Halomonas alkaliantarctica*) Y4-20, 其中菌株 Y35、Y46 和 Y4-20 还具有解钾能力。4 株菌在盐胁迫下均能不同程度促进油莎豆种子萌发和幼苗生长, 其中菌株 Y8 对种子的萌发和幼苗生长效果尤为突出。

作者贡献说明

陈莹: 实验操作, 数据整理分析, 图表绘制, 撰写文章; 刘朝荣: 验证实验, 数据整理分析, 图表绘制; 张旭东: 实验操作; 胡天宇: 监督指导; 陈永成: 数据收集; 苏力合: 软件程序; 黄嵘峥: 监督指导, 稿件润色修改, 审阅; 王旭哲: 提出概念, 监督指导; 马春晖: 审阅, 提供资源。

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] KARIMOV A, QADIR M, NOBLE A, VYSHPOLSKY F, ANZELM K. Development of magnesium-dominant soils under irrigated agriculture in southern Kazakhstan[J]. *Pedosphere*, 2009, 19(3): 331-343.
- [2] 李彬, 王志春, 孙志高, 陈渊, 杨福. 中国盐碱地资源与可持续利用研究[J]. *干旱地区农业研究*, 2005,

- 23(2): 154-158.
- LI B, WANG ZC, SUN ZG, CHEN Y, YANG F. Resources and sustainable resource exploitation of salinized land in China[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2005, 23(2): 154-158 (in Chinese).
- [3] 罗廷彬, 任威, 谢春虹. 新疆盐碱地生物改良的必要性与可行性[J]. *干旱区研究*, 2001, 18(1): 46-48.
- LUO TB, REN W, XIE CH. Necessity and feasibility of biotic improving the saline and alkaline land in Xinjiang[J]. *Arid Zone Research*, 2001, 18(1): 46-48 (in Chinese).
- [4] 胡明芳, 田长彦, 赵振勇, 王林霞. 新疆盐碱地成因及改良措施研究进展[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2012, 40(10): 111-117.
- HU MF, TIAN CY, ZHAO ZY, WANG LX. Salinization causes and research progress of technologies improving saline-alkali soil in Xinjiang[J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2012, 40(10): 111-117 (in Chinese).
- [5] 梁培鑫, 唐榕, 郭晨荔, 郭睿, 何皇成, 王腾飞, 刘建国. 油莎豆对自然盐碱胁迫的生长及生理响应[J]. *中国农学通报*, 2022, 38(26): 1-8.
- LIANG PX, TANG R, GUO CL, GUO R, HE HC, WANG TF, LIU JG. Growth and physiological response of *Cyperus esculentus* L. to natural saline-alkali stress[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(26): 1-8 (in Chinese).
- [6] 杨劲松, 姚荣江, 王相平, 谢文萍, 张新, 朱伟, 张璐, 孙瑞娟. 防止土壤盐渍化, 提高土壤生产力[J]. *科学*, 2021, 73(6): 30-34, 2, 4.
- YANG JS, YAO RJ, WANG XP, XIE WP, ZHANG X, ZHU W, ZHANG L, SUN RJ. Halt soil salinization, boost soil productivity[J]. *Science*, 2021, 73(6): 30-34, 2, 4 (in Chinese).
- [7] 钟鹏, 苗丽丽, 刘杰, 王建丽, 陆海燕, 于洪久, 张楠. 种植密度和方式对油莎豆块茎生长期光合特性和产量的影响[J]. *中国油料作物学报*, 2021, 43(6): 1099-1107.
- ZHONG P, MIAO LL, LIU J, WANG JL, LU HY, YU HJ, ZHANG N. Effects of densities and planting mode on photosynthetic characteristics and yield of *Cyperus esculentus* during *Tuber* growth stage[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2021, 43(6): 1099-1107 (in Chinese).
- [8] 傅胤榕, 仇文岗. 土体含水率与根系埋深对银杏树苗抗拉拔性能的影响[J]. *土木与环境工程学报(中英文)*, 2019, 41(5): 42-48.
- FU YR, ZHANG WG. Effects of soil moisture content and root depth on anti-overturning performance of *Ginkgo biloba* seedlings[J]. *Journal of Civil and Environmental Engineering*, 2019, 41(5): 42-48 (in Chinese).
- [9] 路战远, 刘和, 张建中, 任永峰, 程玉臣, 张德健, 史功赋, 陈丽荣, 赵小庆. 油莎豆产业发展现状、问题与建议[J]. *现代农业*, 2019(6): 11, 13.
- LU ZY, LIU H, ZHANG JZ, REN YF, CHENG YC, ZHANG DJ, SHI GF, CHEN LR, ZHAO XQ. Current development status, problems, and suggestions for the oilseed rattan industry[J]. *Modern Agriculture*, 2019(6): 11, 13 (in Chinese).
- [10] 张学昆. 我国油莎豆产业研发进展报告[J]. *中国农村科技*, 2019(4): 67-69.
- ZHANG XK. Report on the progress of research and

- development in China's oilseed rattan industry[J]. China Rural Science & Technology, 2019(4): 67-69 (in Chinese).
- [11] 郭睿, 郭晨荔, 唐榕, 梁培鑫, 王腾飞, 何皇成, 刘建国. 盐碱胁迫对油莎豆种子萌发的影响[J]. 新疆农垦科技, 2021, 44(6): 54-57.
GUO R, GUO CL, TANG R, LIANG PX, WANG TF, HE HC, LIU JG[J]. Xinjiang Farm Research of Science and Technology, 2021, 44(6): 54-57 (in Chinese).
- [12] 马兴羽, 黄彩变, 曾凡江, 李向义, 张玉林, 丁雅, 高艳菊, 徐梦琪. 沙地盐胁迫对油莎豆幼苗生理生长影响的模拟研究[J]. 干旱区研究, 2022, 39(6): 1862-1874.
MA XY, HUANG CB, ZENG FJ, LI XY, ZHANG YL, DING Y, GAO YJ, XU MQ. To simulate the growth and physiological responses of *Cyperus esculentus* seedlings to salt stress in sandy soil[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(6): 1862-1874 (in Chinese).
- [13] 魏婷婷, 马延东, 郑飞敏. 新疆土壤盐碱化现状及其综合治理对策[J]. 安徽农学通报, 2020, 26(10): 107-110.
WEI TT, MA YD, ZHENG FM. The present situation and comprehensive treatment of soil salinization in Xinjiang[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2020, 26(10): 107-110 (in Chinese).
- [14] PAUL D, LADE H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: a review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2014, 34(4): 737-752.
- [15] SHRIVASTAVA P, KUMAR R. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2015, 22(2): 123-131.
- [16] 庞志强, 余迪求. 干旱胁迫下的植物根系-微生物互作体系及其应用[J]. 植物生理学报, 2020, 56(2): 109-126.
PANG ZQ, YU DQ. Plant root system-microbial interaction system under drought stress and its application[J]. Plant Physiology Journal, 2020, 56(2): 109-126 (in Chinese).
- [17] MAHMUD K, MAKAJU S, IBRAHIM R, MISSAOUI A. Current progress in nitrogen fixing plants and microbiome research[J]. Plants, 2020, 9(1): 97.
- [18] ZHANG H, HAN LZ, JIANG B, LONG CM. Identification of a phosphorus-solubilizing *Tsukamurella tyrosinosolvans* strain and its effect on the bacterial diversity of the rhizosphere soil of peanuts growth-promoting[J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2021, 37(7): 109.
- [19] RABIEI Z, HOSSEINI SJ, PIRDASHTI H, HAZRATI S. Physiological and biochemical traits in coriander affected by plant growth-promoting rhizobacteria under salt stress[J]. Heliyon, 2020, 6(10): e05321.
- [20] TSUKANOVA KA, CHEBOTAR VK, MEYER JJM, BIBIKOVA TN. Effect of plant growth-promoting rhizobacteria on plant hormone homeostasis[J]. South African Journal of Botany, 2017, 113: 91-102.
- [21] GOSWAMI D, THAKKER JN, DHANDHUKIA PC. Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review[J]. Cogent Food & Agriculture, 2016, 2(1): 1127500.
- [22] De GARCIA SALAMONE IE, HYNES RK, NELSON LM. Role of cytokinins in plant growth promotion by rhizosphere bacteria[M]//PGPR: Biocontrol and Biofertilization. Dordrecht: Springer Netherlands, 2005: 173-195.
- [23] JAMES EK, GYANESHWAR P, MATHAN N, BARRAQUIO WL, REDDY PM, IANNETTA PPM, OLIVARES FL, LADHA JK. Infection and colonization of rice seedlings by the plant growth-promoting bacterium *Herbaspirillum seropedicae* Z67[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2002, 15(9): 894-906.
- [24] 凌宇, 冯启佳, 孙小艳, 范吉标, 谢燕. 耐盐促生菌的筛选及其对狗牙根耐盐性的影响[J]. 草业科学, 2022, 39(11): 2297-2306.
LING Y, FENG QJ, SUN XY, FAN JB, XIE Y. Screening and identification of salt-tolerant and growth-promoting microbial strains in the rhizosphere and their effect on the salt tolerance of Bermuda grass[J]. Pratacultural Science, 2022, 39(11): 2297-2306 (in Chinese).
- [25] PRITTESH P, AVNIKA P, KINJAL P, JINAL HN, SAKTHIVEL K, AMARESAN N. Amelioration effect of salt-tolerant plant growth-promoting bacteria on growth and physiological properties of rice (*Oryza sativa*) under salt-stressed conditions[J]. Archives of Microbiology, 2020, 202(9): 2419-2428.
- [26] KALEH AM, SINGH P, MAZUMDAR P, CHUA KO, HARIKRISHNA JA. Halotolerant rhizobacteria isolated from a mangrove forest alleviate saline stress in *Musa acuminata* cv. *Berangan*[J]. Microbiological Research, 2022, 265: 127176.
- [27] 潘宇, 刘围, 孟俊, 宋天顺, 谢婧婧. 耐盐促生菌提高盐胁迫下植物生长的研究进展[J]. 生物加工过程, 2024, 22(2): 182-188.
PAN Y, LIU W, MENG J, SONG TS, XIE JJ. Research progress on enhancing plant growth under salt stress by salt-tolerant growth-promoting bacteria[J]. Chinese Journal of Bioprocess Engineering, 2024, 22(2): 182-188 (in Chinese).
- [28] 孙雪, 董永华, 王娜, 崔文会, 廖鲜艳, 刘莉. 耐盐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).
- [29] 王明欢, 张小娜, 林冰, 邓锦辉, 张英. 中药药渣中固氮菌、解磷菌、解钾菌的筛选[J]. 中成药, 2020, 42(2): 531-533.
WANG MH, ZHANG XN, LIN B, DENG JH, ZHANG Y. Screening of nitrogen-fixing bacteria, phosphorus-solubilizing bacteria, and potassium-solubilizing bacteria from Chinese herbal medicine residues[J]. Chinese Traditional Patent Medicine, 2020, 42(2): 531-533 (in Chinese).
- [30] 王亚楠, 陈莹莹, 吴玉洪, 吴海霞, 暴增海, 马桂珍. 甲基营养型芽孢杆菌对黄瓜促生作用及其机理研究[J]. 北方园艺, 2020(12): 1-7.
WANG YN, CHEN YY, WU YH, WU HX, BAO ZH, MA GZ. Study on the growth-promoting effect of *Bacillus methylotrophicus* and its mechanism[J]. Northern Horticulture, 2020(12): 1-7 (in Chinese).
- [31] 柳鑫鹏, 臧淑英, 智刚, 渠凤甜. 盐碱土耐盐碱细菌

- 筛选及其植物促生能力研究[J]. 土壤通报, 2022, 53(3): 567-576.
- LIU XP, ZANG SY, ZHI G, QU FT. Isolation for plant-growth promoting halotolerant bacteria from alkali-saline soil[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2022, 53(3): 567-576 (in Chinese).
- [32] MUTHURAJA R, MUTHUKUMAR T. Isolation and characterization of potassium solubilizing *Aspergillus* species isolated from saxum habitats and their effect on maize growth in different soil types[J]. Geomicrobiology Journal, 2021, 38(8): 672-685.
- [33] 张妙宜, 陈宇丰, 周登博, 起登凤, 高祝芬, 张锡炎. 蓖麻根际土壤解钾菌的筛选鉴定及发酵条件的优化[J]. 热带作物学报, 2016, 37(12): 2268-2275.
- ZHANG MY, CHEN YF, ZHOU DB, QI DF, GAO ZF, ZHANG XY. Isolation, identification and fermentation conditions optimization of potassium bacteria in *Castor* rhizosphere soil[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2016, 37(12): 2268-2275 (in Chinese).
- [34] SULTANA S, PAUL SC, PARVEEN S, ALAM S, RAHMAN N, JANNAT B, HOQUE S, RAHMAN MT, KARIM MM. Isolation and identification of salt-tolerant plant-growth-promoting rhizobacteria and their application for rice cultivation under salt stress[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2020, 66(2): 144-160.
- [35] 孙亚钦, 张书红, 张影, 刘星, 吴大付, 刘永卓, 王菲. 玉米根际解磷解钾细菌的筛选、鉴定及其生态适应性研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2023, 51(12): 111-119, 142.
- SUN YQ, ZHANG SH, ZHANG Y, LIU X, WU DF, LIU YZ, WANG F. Isolation, identification and ecological adaptability of phosphate-and potassium-solubilizing bacteria in maize rhizosphere[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2023, 51(12): 111-119, 142 (in Chinese).
- [36] 王琦, 李文涛, 张沛东, 张秀梅. 鳗草根际固氮菌的分离鉴定及培养条件的筛选[J]. 中国水产科学, 2017, 24(4): 791-801.
- WANG Q, LI WT, ZHANG PD, ZHANG XM. Isolation and characterization of nitrogen-fixing bacteria in the rhizosphere of *Zostera marina* and optimization of its culture conditions[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(4): 791-801 (in Chinese).
- [37] 曹晶晶, 熊惘梓, 钞亚鹏, 赵盼, 汪志琴, 仲乃琴. 极耐盐碱固氮菌的分离鉴定及固氮特性研究[J]. 微生物学报, 2021, 61(11): 3483-3495.
- CAO JJ, XIONG MZ, CHAO YP, ZHAO P, WANG ZQ, ZHONG NQ. Isolation and identification of extremely salt-tolerant *Azotobacter* and its nitrogen-fixing characteristics[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(11): 3483-3495 (in Chinese).
- [38] 张峰, 种培芳, 包新光, 王雪莹. 4株红砂根际固氮菌分离鉴定及对幼苗促生作用的研究[J]. 草业学报, 2025, 34(3): 144-153.
- ZHANG F, CHONG PF, BAO XG, WANG XY. Isolation and identification of four strains of *Reaumuria soongorica* root zone nitrogen fixing bacteria and their role in seedling growth promotion[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(3): 144-153 (in Chinese).
- [39] 李畅, 刘锐, 于运凯, 王立达, 季春丽, 郑艳宁. 黑土高效解磷菌的筛选及其对玉米的促生效果[J]. 微生物学通报, 2025, 52(3): 1101-1117.
- LI C, LIU R, YU YK, WANG LD, JI CL, ZHENG YN. Screening of efficient phosphate-solubilizing bacteria capable of promoting maize growth from black soil[J]. Microbiology China, 2025, 52(3): 1101-1117 (in Chinese).
- [40] 吕睿, 贾凤安, 刘晨, 胡婷, 甄丽莎. 无机磷降解菌株的分离、鉴定及解磷能力[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(20): 295-298.
- LYU R, JIA FA, LIU C, HU T, ZHEN LS. Isolation, identification, and phosphorus-solubilizing ability of inorganic phosphorus-degrading bacterial strains[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2017, 45(20): 295-298 (in Chinese).
- [41] KUMARI S, VAISHNAV A, JAIN S, VARMA A, CHOUDHARY DK. Bacterial-mediated induction of systemic tolerance to salinity with expression of stress alleviating enzymes in soybean (*Glycine max* L. Merrill)[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2015, 34(3): 558-573.
- [42] 姜焕焕. 耐盐碱解磷菌与磷石膏联用改良盐碱土的效果与机制[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2019.
- JIANG HH. Saline-alkali soil remediation by the combined application of halotolerant phosphate solubilizing microorganism and rock phosphate[D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2019 (in Chinese).
- [43] 东秀珠, 蔡妙英. 常见细菌系统鉴定手册[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- DONG XZ, CAI MY. Systematic Identification of Common Bacteria[M]. Beijing: Science Press, 2001 (in Chinese).
- [44] 陶泽, 佟兆庆, 秦嗣军. 樱桃根际产吲哚乙酸促生菌的分离、鉴定及功能特性[J]. 微生物学报, 2025, 65(1): 122-135.
- TAO Z, TONG ZQ, QIN SJ. Isolation, identification, and functional characterization of plant growth-promoting rhizobacteria capable of producing indole acetic acid from cherry rhizosphere[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(1): 122-135 (in Chinese).
- [45] MOHSIN TARIQ M, NOMAN M, AHMED T, HAMEED A, MANZOOR N, ZAFAR M. Antagonistic features displayed by plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review[J]. Journal of Plant Science and Phytopathology, 2017, 1(1): 38-43.
- [46] 周益帆, 白寅霜, 岳童, 李庆伟, 黄艳娜, 蒋玮, 何川, 王金斌. 植物根际促生菌促生特性研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(2): 644-666.
- ZHOU YF, BAI YS, YUE T, LI QW, HUANG YN, JIANG W, HE C, WANG JB. Research progress on the growth-promoting characteristics of plant growth-promoting rhizobacteria[J]. Microbiology China, 2023, 50(2): 644-666 (in Chinese).
- [47] 陈越, 李虎林, 朱诗苗, 闫寒, 郎彬, 姬文秀. 产吲哚乙酸(IAA)促生菌的分离鉴定及对烟草种子萌发和幼苗生长发育的影响[J]. 作物杂志, 2020(2): 176-181.
- CHEN Y, LI HL, ZHU SM, YAN H, LANG B, JI WX. Isolation and identification of IAA-producing rhizobacteria and its effects on seed germination and seedling growth of tobacco[J]. Crops, 2020(2): 176-181 (in Chinese).
- [48] 相凯文, 李丹丹, 郭自春, 任宗玲, 田慎重, 高磊, 彭新华, 蔡燕飞. 一株高产吲哚乙酸促生菌的筛选鉴

- 定、条件优化、应用效果及其代谢途径[J]. 微生物学通报, 2025, 52(6): 2599-2612.
- XIANG KW, LI DD, GUO ZC, REN ZL, TIAN SZ, GAO L, PENG XH, CAI YF. A high indole-3-acetic acid-producing bacterial strain with plant growth-promoting effect: screening, identification, culture condition optimization, application, and genome-wide analysis[J]. Microbiology China, 2025, 52(6): 2599-2612 (in Chinese).
- [49] 代金霞, 田平雅, 沈聪, 刘爽. 耐盐植物根际促生菌筛选及促生效应研究[J]. 生态环境学报, 2021, 30(5): 968-975.
- DAI JX, TIAN PY, SHEN C, LIU S. Screening of rhizosphere bacteria from salt tolerant plants and their growth promoting effects[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2021, 30(5): 968-975 (in Chinese).
- [50] 李章雷, 刘爽, 王艳宇, 周妍, 刘权, 殷奎德. 5株耐盐碱促生细菌的筛选鉴定及其对红小豆的促生作用[J]. 微生物学通报, 2021, 48(5): 1580-1592.
- LI ZL, LIU S, WANG YY, ZHOU Y, LIU Q, YIN KD. Screening and identification of five saline-alkali tolerant bacteria for growth promotion of red adzuki bean[J]. Microbiology China, 2021, 48(5): 1580-1592 (in Chinese).
- [51] 张慧, 卢文才, 王冬, 刘倩, 马连杰. 一株高产吲哚乙酸的 *Bacillus cereus* YT2-1C 的鉴定及促生作用[J]. 生物技术通报, 2025, 41(5): 300-309.
- ZHANG H, LU WC, WANG D, LIU Q, MA LJ. Identification of *Bacillus cereus* YT2-1C with high indoleacetic acid yield and its growth-promoting effect[J]. Biotechnology Bulletin, 2025, 41(5): 300-309 (in Chinese).
- [52] JHUMA TA, RAFEYA J, SULTANA S, RAHMAN MT, KARIM MM. Isolation of endophytic salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria from *Oryza sativa* and evaluation of their plant growth-promoting traits under salinity stress condition[J]. Frontiers in Sustainable Food Systems, 2021, 5: 687531.
- [53] 刘长征, 姜晓琳, 蔡启忠, 周良云, 杨全. 何首乌根际促生菌的筛选及其对何首乌种子萌发的影响[J]. 中国中药杂志, 2021, 46(20): 5247-5252.
- LIU CZ, JIANG XL, CAI QZ, ZHOU LY, YANG Q. Screening of plant growth-promoting rhizobacteria and its effect on seed germination of *Polygonum multiflorum*[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2021, 46(20): 5247-5252 (in Chinese).
- [54] Von BEHRENS I, KOMATSU M, ZHANG YX, BERENDZEN KW, NIU XM, SAKAI H, TARAMINO G, HOCHHOLDINGER F. Rootless with undetectable meristem 1 encodes a monocot-specific AUX/IAA protein that controls embryonic seminal and post-embryonic lateral root initiation in maize[J]. The Plant Journal, 2011, 66(2): 341-353.
- [55] LUO J, ZHOU JJ, ZHANG JZ. Aux/IAA gene family in plants: molecular structure, regulation, and function[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(1): 259.
- [56] HAN M, PARK Y, KIM I, KIM EH, YU TK, RHEE S, SUH JY. Structural basis for the auxin-induced transcriptional regulation by Aux/IAA17[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(52): 18613-18618.
- [57] 于慧瑛, 王帆, 王卓, 郭浩然, 杨静, 王传旭, 李新. 嗜盐微生物资源及其生物活性物质研究进展[J]. 新兴科学与技术趋势, 2023(4): 382-396.
- YU HY, WANG F, WANG Z, GUO HR, YANG J, WANG CX, LI X. Research progress of halophiles and their bioactive substances[J]. Emerging Science and Technology, 2023(4): 382-396 (in Chinese).
- [58] OREN A. Diversity of halophilic microorganisms: Environments, phylogeny, physiology, and applications[J]. Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology, 2002, 28(1): 56-63.
- [59] 杨腊英, 赵青云, 周登博, 郭立佳, 周游, 杨扬, 郭志凯, 汪军, 梁昌聪, 黄俊生. 复合菌群接种剂在热区农业可持续发展中的应用[J]. 中国科学: 生命科学, 2024, 54(10): 1939-1953.
- YANG LY, ZHAO QY, ZHOU DB, GUO LJ, ZHOU Y, YANG Y, GUO ZK, WANG J, LIANG CC, HUANG JS. Applications of microbial consortium inoculants in the sustainable development of tropical agriculture[J]. Scientia Sinica (Vitae), 2024, 54(10): 1939-1953 (in Chinese).
- [60] 吴昕劼, 栗晗, 王经邦, 贾保磊, 姚燕来, 郑华宝, 刘妍. 耐盐菌株筛选及其对盐胁迫下番茄种子萌发促进效应解析[J/OL]. 南京农业大学学报, 2025: 1-14. (2025-05-18). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1148.S.20250517.1811.002.html>.
- WU XM, LI H, WANG JB, JIA BL, YAO YL, ZHENG HB, LIU Y. Screening of salt-tolerant bacterial strains and analysis of their effects on promoting tomato seed germination under salt stress[J/OL]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2025: 1-14. (2025-05-18). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1148.S.20250517.1811.002.html> (in Chinese).
- [61] 张师师, 樊环环, 范明杰, 常魁革, 郝荷荷. 微生物肥料作用机制及发展现状[J]. 现代农业科技, 2025(12): 101-108.
- ZHANG SS, FAN HH, FAN MJ, CHANG KG, HAO HH. Mechanisms and development status of microbial fertilizer[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2025(12): 101-108 (in Chinese).
- [62] 王钢, 龚文坤, 陈丁凌, 伍巧慧, 王蓓蓓. 2株耐高温芒果根际促生菌的鉴定及促生效应[J]. 江苏农业科学, 2025, 53(16): 247-252.
- WANG G, GONG WK, CHEN DL, WU QH, WANG BB. Identification and growth-promoting effects of two strains of heat-tolerant rhizosphere probiotics from mango[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2025, 53(16): 247-252 (in Chinese).