

研究报告

攀西地区玉米根际耐旱放线菌多样性及促生特性分析

李思思¹, 秦磊涛¹, 陈玉蓝^{1,2}, 刘东阳², 陈强¹, 王勇^{*2}, 辜运富^{*1}

1 四川农业大学 资源学院, 四川 成都 611130

2 四川省烟草公司凉山州公司, 四川 凉山 615050

李思思, 秦磊涛, 陈玉蓝, 刘东阳, 陈强, 王勇, 辜运富. 攀西地区玉米根际耐旱放线菌多样性及促生特性分析[J]. 微生物学通报, 2025, 52(3): 1193-1205.

LI Sisi, QIN Leitao, CHEN Yulan, LIU Dongyang, CHEN Qiang, WANG Yong, GU Yunfu. Diversity and plant growth-promoting characteristics of drought-tolerant actinomycetes in rhizosphere of maize in Panxi Plateau, China[J]. Microbiology China, 2025, 52(3): 1193-1205.

摘要:【背景】植物根际促生菌能加速根际土壤的营养元素循环, 改善土壤微生物群落结构, 提高土壤肥力。【目的】认识攀西地区玉米根际耐旱放线菌的多样性, 同时筛选促生耐旱放线菌。【方法】以攀西地区烟草-玉米轮作田中玉米根际土为研究材料分离筛选耐旱放线菌, 运用 BOXA1R 聚类分析和 16S rRNA 基因测序技术分析攀西地区耐旱放线菌多样性并鉴定明确其系统发育地位, 测定其产 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-amino-1-cyclopropanecarboxylic acid, ACC)脱氨酶、产铁载体、降解纤维素、溶磷能力, 以及抑制病原菌的能力, 筛选出高效促生耐旱菌株进行玉米幼苗干旱促生试验。【结果】共分离筛选得到 31 株耐旱放线菌, BOXA1R 聚类分析得到的 31 株耐旱放线菌分别属于链霉菌属(*Streptomyces*)、类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)、冢村氏菌属(*Tsukamurella*)、戈登氏菌属(*Gordonia*)和拟无枝酸菌属(*Amycolatopsis*), 其中链霉菌属为优势属。31 株促生耐旱放线菌中, 25.80%具有产铁载体能力, 32.25%具有溶磷能力, 9.68%具有纤维素降解能力, 74.19%具有产 ACC 脱氨酶能力。抑菌试验表明, 菌株 SICAU-37 和 SICAU-70 对 3 种病原真菌稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)、烟草疫霉(*Phytophthora nicotianae*)和玉米尾孢菌(*Cercospora zeina*)均有抑制作用, 抑菌直径/菌落直径(HD/CD)均在 2 以上。综上, 菌株 SICAU-37 和 SICAU-70 促生、抑菌性能突出, 筛选为进行干旱促生试验的菌株。经鉴定这 2 株菌分别为耐酪酸冢村菌(*Tsukamurella tyrosinosolvans*)和石斛拟无枝酸菌(*Amycolatopsis dendrobii*)。在干旱条件下, 菌株 SICAU-70 能有效促进玉米幼苗的生长, 可使株高和地上部鲜重提高 9.44%和 33.42%。【结论】攀西地区烟草-玉米轮作田中玉米根际存

资助项目: 四川省烟草公司凉山州公司项目(SCYC202104); 四川省重点研发计划(2020YFN0100)

This work was supported by the Sichuan Tobacco Company Liangshan Prefecture Company Project (SCYC202104), and the Key Research and Development Program of Sichuan Province (2020YFN0100).

*Corresponding authors. E-mail: WANG Yong, 18087314430@163.com; GU Yunfu, guyf@sicau.edu.cn

Received: 2024-05-22; Accepted: 2024-10-18; Published online: 2024-11-11

在较为丰富多样的促生耐旱放线菌，具有潜在的应用价值。

关键词：植物根际促生菌；耐旱放线菌；多样性分析；干旱

Diversity and plant growth-promoting characteristics of drought-tolerant actinomycetes in rhizosphere of maize in Panxi Plateau, China

LI Sisi¹, QIN Leitao¹, CHEN Yulan^{1,2}, LIU Dongyang², CHEN Qiang¹, WANG Yong^{*2}, GU Yunfu^{*1}

1 College of Resources, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, Sichuan, China

2 Sichuan Tobacco Company Liangshan Prefecture Company, Liangshan 615050, Sichuan, China

Abstract: [Background] Plant growth-promoting rhizobacteria can accelerate nutrient cycling in the soil and improve the structure of soil microbial communities to enhance soil fertility. [Objective] To reveal the diversity of drought-tolerant actinomycetes in the rhizosphere of maize in Panxi Plateau, China and screen out plant growth-promoting drought-tolerant actinomycetes. [Methods] Drought-tolerant actinomycetes were isolated and screened from the rhizosphere soil of maize in the field with tobacco-maize rotation in Panxi Plateau, China. BOXA1R cluster analysis was performed to assess the diversity of drought-tolerant actinomycetes, and 16S rRNA gene sequencing was employed to determine their phylogenetic positions. The abilities of the isolates to produce ACC deaminase and siderophores, degrade cellulose, solubilize phosphorus, and inhibit pathogens were evaluated. The drought-tolerant strains capable of efficiently promoting plant growth were selected for drought stress experiments on maize seedlings. [Results] A total of 31 strains of drought-tolerant actinomycetes were isolated and identified. BOXA1R cluster analysis revealed that these strains belonged to *Streptomyces*, *Nocardioides*, *Tsukamurella*, *Gordonia*, and *Amycolatopsis*, among which *Streptomyces* was the dominant genus. Among the 31 isolates, 25.80%, 32.25%, 9.68%, and 74.19% could produce siderophores, solubilize phosphorus, degrade cellulose, and produce ACC deaminase, respectively. Strains SICAU-37 and SICAU-70 exhibited inhibitory effects on the pathogenic fungi *Magnaporthe oryzae*, *Phytophthora nicotianae*, and *Cercospora zeina*, with the ratios of the inhibitory zone diameter to the colony diameter being greater than 2 against all the three fungal species. Notably, strains SICAU-37 and SICAU-70 with prominent plant growth-promoting and antifungal properties were selected for drought stress experiments. Upon identification, these two strains were determined to be *Tsukamurella tyrosinosolvans* and *Amycolatopsis dendrobii*, respectively. Under drought conditions, SICAU-70 effectively promoted the growth of maize seedlings, increasing the plant height and fresh shoot weight by 9.44% and 33.42%, respectively. [Conclusion] The fields with tobacco-maize rotation in Panxi Plateau harbor diverse and rich plant growth-promoting drought-tolerant actinomycetes, which have application potential.

Keywords: plant growth-promoting rhizobacteria; drought-tolerant actinomycetes; diversity analysis; drought

水分是作物生长的首要限制因素。近年来,全球表面温度升高和降水格局的变化导致了非常严重的干旱问题^[1-2]。干旱条件下,植物抗氧化酶活性增高,正常生理生化代谢过程遭到破坏,影响作物生物量的积累^[3-4]。有研究表明干旱增加了土壤异质性,限制了土壤养分循环,导致微生物多样性下降,加剧了植物受到的干旱胁迫^[5]。

植物根际促生菌(plant growth promoting rhizosphere, PGPR)是指一类能够与宿主植物根系相互作用并影响植物生长的微生物。它们能够促进植物生长或(和)抑制病原菌,在提高植物对生物和非生物胁迫的耐受性发挥了重要的作用^[6-7]。刘方春等^[8]发现干旱胁迫显著降低了核桃苗的丙二醛含量,提高了叶片活性氧的累积量,而接种假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)能有效减少叶片内活性氧的积累,减弱细胞膜的破坏程度,以缓解干旱胁迫对植物正常代谢造成的影响。王琪等^[9]认为干旱胁迫下施加伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia* sp.)能够显著提高黄瓜幼苗抗氧化酶活性和脯氨酸的含量,提高植株的生物量。

在干旱条件下接种环境适应能力更强的PGPR会改善植物根际微生物群落结构,改善土壤理化性质,从而提高植物的耐旱力。放线菌是一种革兰氏阳性细菌,具有极强的环境适应能力。但目前关于干旱生境条件下放线菌多样性的研究较少^[10-12],主要集中在耐旱细菌的研究。任明霞等^[13]从干旱生境条件下分离得到许多耐旱促生细菌,分别属于假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)和中生根瘤菌属(*Mesorhizobium*)等,将其施加在土壤中,均对小麦幼苗的生长有促进作用。将兼具溶磷和解钾功能的印度克雷伯氏菌(*Klebsiella indica*)和弗氏志贺氏菌(*Shigella flexneri*)接种至高羊茅土

壤中,能显著促进干旱胁迫下高羊茅的生长^[14]。

攀西地区具有典型的干旱干热河谷气候特征,光热资源丰富,降水量少而蒸发量大,生态系统脆弱^[15],研究攀西地区耐旱放线菌的多样性和系统发育关系,对丰富攀西地区放线菌资源库具有十分重要的意义,可为后续选育高效促生耐旱放线菌菌剂研制提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 样品

本研究以攀西地区烟玉轮作田中旺长期玉米的根际土为实验材料,采样地点凉山州彝族自治州会理市龙河村(102.33°E, 26.24°N),采样时间为2022年7月上旬,玉米品种分别为‘川单99’和‘正红6号’。采样时选择生长健壮、无病害的健康植株。将采集的根际土壤样品立即放入无菌袋中,贴上标签,4℃保藏运回实验室。

金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)、稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)、烟草疫霉(*Phytophthora nicotianae*)和玉米尾孢菌(*Cercospora zeina*)由四川农业大学资源学院应用微生物学系提供。

1.2 培养基

菌株分离使用高氏一号固体培养基、耐旱放线菌的筛选使用含20% PEG-6000的高氏一号液体培养基^[3],抑真菌生长能力的测定使用马铃薯葡萄糖培养基^[16],产铁载体能力的测定使用嗜铁素检测固体培养基(chromogenic Agar for Spore, CAS)^[4],溶解无机磷能力的测定使用蒙金娜无机磷培养基(pikovskaya, PVK)^[17],纤维素降解能力的测定使用刚果红培养基^[18],产1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-amino-1-cyclopropanecarboxylic acid, ACC)脱氨酶能力的测定培养基按照Penrose等^[19]的方法配制。

1.3 主要试剂和仪器

引物、TIAN amp Bacteria DNA Kit、2×*Taq* PCR Mix, 天根生化科技(北京)有限公司。手提式压力蒸汽灭菌器, 上海申安医疗器械有限公司; 超净工作台、恒温培养箱, 上海博讯医疗生物仪器股份有限公司; PCR 仪, 杭州朗基科学仪器有限公司; 凝胶成像系统, 伯乐生命医学产品(上海)有限公司; 电泳仪, 北京君意东方电泳设备有限公司。

1.4 玉米根际放线菌的分离与培养

利用稀释涂布平板法分离玉米根际放线菌。将 1 g 玉米根际土壤样品放入盛有 9 mL 无菌水的离心管中, 180 r/min 振荡 3 h, 将其梯度稀释成 10^{-3} 、 10^{-4} 、 10^{-5} , 分别涂布于高氏一号培养基上, 密封倒置在 28 °C 恒温培养箱中培养。每天观察, 及时挑取并纯化颜色形态不同的放线菌菌落。记录各菌株的形态、大小、颜色和质地并对各菌株进行编号统计。将纯化后的菌株保存于 25% 的甘油中, 置于 -80 °C 冰箱待用^[20]。

1.5 耐旱菌株的筛选

利用 PEG-6000 模拟干旱胁迫的方法对放线菌耐旱性进行筛选。将菌株接种于高氏一号培养基中, 28 °C、200 r/min 培养 4 d 制成种子液; 同时向培养基中添加 0%、10%、15% 和 20% PEG-6000, 制成渗透压分别为 0.00、-0.05、-0.30 和 -0.49 的高氏一号培养基, 吸取 20 μL 种子液涂布在平板上, 28 °C 培养 3-7 d, 观察记录生长情况^[21]。

1.6 BOXA1R 指纹图谱聚类分析

挑取高氏一号平板单菌落, 采用 TIAN amp Bacteria DNA Kit 提取 31 株耐旱放线菌的基因组 DNA, 1% 琼脂凝胶电泳检测, -20 °C 保存。以引物(5'-CTACGGCAAGGCGACGCTGACG-3')对菌株进行 PCR 扩增^[22]。BOXA1R PCR 反应体

系: 2×*Taq* PCR Mix 5 μL, BOXA1R (30 pmol/L) 0.2 μL, 模板 DNA (50 ng/μL) 1.0 μL, ddH₂O 补足 10 μL。PCR 反应条件: 94 °C 3 min; 94 °C 30 s, 59 °C 30 s, 72 °C 1 min, 30 个循环; 72 °C 5 min。扩增产物经电泳分离后通过凝胶成像系统进行成像检测。对所得图谱中的条带进行统计分析, 随后利用 NT-SYS 软件进行聚类分析以生成聚类图谱。最终, 筛选出代表性菌株以进行后续的测序。

1.7 分子生物学鉴定

基于 BOXA1R-PCR 指纹图谱, 选取代表菌株进行 16S rRNA 基因测序。以提取的 DNA 为模板, 利用细菌 16S rRNA 基因通用引物 27F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') 和 1492R (5'-GGTTACCTTGTTACGACTT-3') 进行 PCR 扩增^[23]。PCR 反应体系(40 μL): 2×*Taq* PCR Mix 20 μL, 上、下游引物(10 μmo/L)各 0.8 μL, 模板 DNA (50 ng/μL) 2.5 μL, 加 ddH₂O 补足 40 μL。PCR 反应条件: 94 °C 3 min; 94 °C 30 s, 59 °C 30 s, 72 °C 1 min, 30 个循环; 72 °C 5 min。PCR 产物用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测后, 送至生工生物工程(上海)股份有限公司进行测序。对测序结果进行质检后获得长约 1 500 bp 的 16S rRNA 基因序列, 将测序所得序列与 EzBioCloud 数据库中的已发表序列进行比对, 使用 MEGA 11 软件邻接法(neighbor-joining method)构建系统发育树。

1.8 促生抑菌能力的测定

1.8.1 促生能力的测定

溶磷能力的测定参照漫静等^[24]的方法, 将菌株接种至 PVK 平板上, 根据平板上是否有溶磷圈和溶磷圈的大小来判断菌株的溶磷能力; 采用 CAS 平板法^[4]鉴定菌株产铁载体的能力, 将菌株接种至 CAS 平板上, 根据菌株周围是否出现橙黄色铁载体溶解圈来判断菌株是否产铁载

体;降解纤维素菌株的筛选参考陈欢等^[25]的方法进行;ACC脱氨酶活性的测定参照Penrose等^[19]的方法进行测定。

1.8.2 抑菌活性的测定

采用平板对峙法测定放线菌对病原真菌的抑制效果,在马铃薯葡萄糖琼脂培养基中央接种直径5 mm的病原真菌菌饼,用十字接种法接种分离放线菌菌株,重复3次,以接空白高氏一号培养基作为阴性对照,28 °C培养4 d,观察是否出现抑制圈,并测量抑制圈的直径来反映放线菌的抑菌效果。采用抑菌圈法对病原细菌抑制效果进行测定,将病原细菌菌液涂布到LB固体培养基上,将待测菌株等距十字接种至LB平板上,重复3次,以接种空白培养基为对照,28 °C培养24 h,观察是否出现抑菌圈,并测量抑菌圈的直径^[26]。

1.9 盆栽试验

土壤采集自四川农业大学成都校区校园内,去除落叶等杂质,并过5 mm筛,每盆装2 kg土样。用10%的H₂O₂溶液消毒玉米种子表面40 min,经无菌水清洗2-3次,温度25 °C、湿度90%催芽^[22],选取长势一致的幼苗移栽至土壤中,每盆1株。盆栽试验于四川农业大学成都校区温室内进行,其间用称重法将所有处理的土壤含水量控制在50%-55%^[27]。处理组中将目标菌株菌液离心重悬,每周以10⁸ CFU/g接种量根灌接种,共接种8次,对照组施加等量清水。

60 d后测定植株生长情况,如茎粗、株高、鲜重和叶片叶绿素相对含量。

1.10 数据处理

利用Excel 2021对数据进行统计。采用软件NT-SYS进行聚类分析并获得聚类图谱,并用MEGA 11软件进行系统发育树的构建。采用SPSS 23.0软件进行单因素方差分析(ANOVA)。

2 结果与分析

2.1 耐旱放线菌的分离筛选结果

共分离得到放线菌95株,其中从川单99分离得到53株放线菌,从正红6号分离得到42株放线菌。部分放线菌在培养基上的生长形态如图1所示。将培养好的放线菌种子液涂布于不同PEG-6000浓度的高氏一号培养基。如表1所示,在PEG-6000浓度为0时,各菌株均能生长,随着PEG-6000浓度的升高,放线菌的耐受性变差,当PEG-6000的浓度达到20%时,仅有31株菌株能生长,其中长势较好的有10株(10.53%)。

2.2 耐旱放线菌的聚类分析及系统发育树

经BOXA1R-PCR后,得到31株耐旱放线菌的聚类图谱(图2),以相似水平74.8%作为标准,31株菌株被划分为11个BOX遗传群。根据表2可知,类型4数量最多,为10株;类型1、2、6、7、9均只有1株。根据上述结果,选出

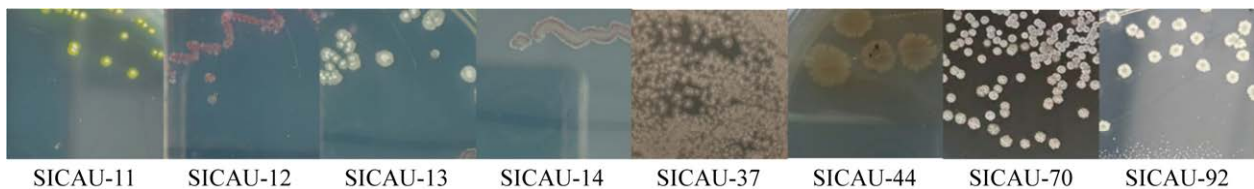


图1 部分放线菌的菌落特征

Figure 1 Growth patterns of some actinomycetes on culture media.

表 1 不同浓度 PEG-6000 模拟干旱胁迫条件下菌株生长情况

Table 1 Drought-tolerance of strains under different concentrations PEG-6000 stress

Strain	0%	10%	15%	20%
SICAU-2	+++	++	+	+
SICAU-7	+++	+++	++	++
SICAU-9	+++	++	+	+
SICAU-10	+++	+++	++	++
SICAU-11	+++	++	+	+
SICAU-15	+++	++	+	+
SICAU-16	+++	+++	++	++
SICAU-24	+++	+++	++	+
SICAU-27	+++	++	+	+
SICAU-28	+++	+++	+++	++
SICAU-30	+++	++	+	+
SICAU-34	+++	+++	++	++
SICAU-37	+++	+++	++	++
SICAU-38	+++	++	+	+
SICAU-40	+++	++	+	+
SICAU-44	+++	+++	++	+
SICAU-46	+++	++	+	+
SICAU-53	+++	++	++	+
SICAU-58	+++	+++	++	+
SICAU-63	+++	++	+	+
SICAU-64	+++	+++	++	++
SICAU-67	+++	++	+	+
SICAU-70	+++	+++	++	++
SICAU-75	+++	++	+	+
SICAU-77	+++	+++	++	++
SICAU-85	+++	+++	++	+
SICAU-90	+++	+++	++	++
SICAU-91	+++	++	+	+
SICAU-92	+++	+++	++	+
SICAU-93	+++	++	+	+
SICAU-95	+++	++	++	+

+++：长势很好；++：长势良好；+：长势弱。

+++：Grow very well；++：Grow good；+：Grow poorly.

11 株代表菌株进行 16S rRNA 基因扩增，序列对比结果见表 2，构建的系统发育树如图 3 所示，这 11 株代表菌株的分布情况为：链霉菌属 (*Streptomyces*)、类诺卡氏菌属 (*Nocardioide*)、

冢村氏菌属 (*Tsukamurella*)、戈登氏菌属 (*Gordonia*) 和拟无枝酸菌属 (*Amycolatopsis*)，其中 7 株为链霉菌属，占代表菌株的 63.63%，为优势菌属。

2.3 耐旱放线菌的促生特性

经过测定 31 株耐旱放线菌的促生能力发现，具有产铁载体能力的菌株有 8 株，占总耐旱菌株的 25.80%；具有溶磷能力的菌株有 10 株，占总耐旱菌株的 32.25%；具有纤维素降解能力的菌株有 3 株，占总耐旱菌株的 9.68%；具有产 ACC 脱氨酶能力的菌株有 23 株，占总耐旱菌株的 74.19%。综合评价耐旱放线菌的促生能力，有 8 株耐旱放线菌同时具备 3 种及以上促生功能(表 3)，其中有 4 株耐旱放线菌的 ACC 脱氨酶活性高于 5.00 $\mu\text{mol}/(\text{mg}\cdot\text{h})$ ，菌株 SICAU-53 的 ACC 脱氨酶活性最高，为 12.91 $\mu\text{mol}/(\text{mg}\cdot\text{h})$ ；3 株溶磷能力较强 ($D/d > 1.50$)，其中菌株 SICAU-92 的 D/d 值最高为 1.72；2 株具有纤维素降解能力，其中菌株 SICAU-37 纤维素降解能力较强， D/d 值为 1.54，菌株 SICAU-2 和 SICAU-37 兼具 4 项促生功能，2 株耐旱放线菌均分离自川单 99，其中菌株 SICAU-37 各促生性能均优于菌株 SICAU-2。

2.4 抑制病原菌活性的测定

对 31 株耐旱放线菌的抑菌活性进行了评估(表 4)，结果显示有 5 株(16.13%)耐旱放线菌表现出对 3 种及以上病原菌的拮抗活性。其中，菌株 SICAU-70 对所有检测的病原菌均显示出拮抗作用。此外，菌株 SICAU-24、SICAU-37 和 SICAU-70 对稻瘟病菌、烟草疫霉和玉米尾孢菌均存在抑制作用，其中菌株 SICAU-37 和 SICAU-70 对 3 种病原真菌的抑制效果最强；对于金黄色葡萄球菌，仅有 3 株耐旱放线菌表现出了抑制特点，分别是菌株 SICAU-11、SICAU-44 和 SICAU-70，其中菌株 SICAU-70 抑菌能力最强。

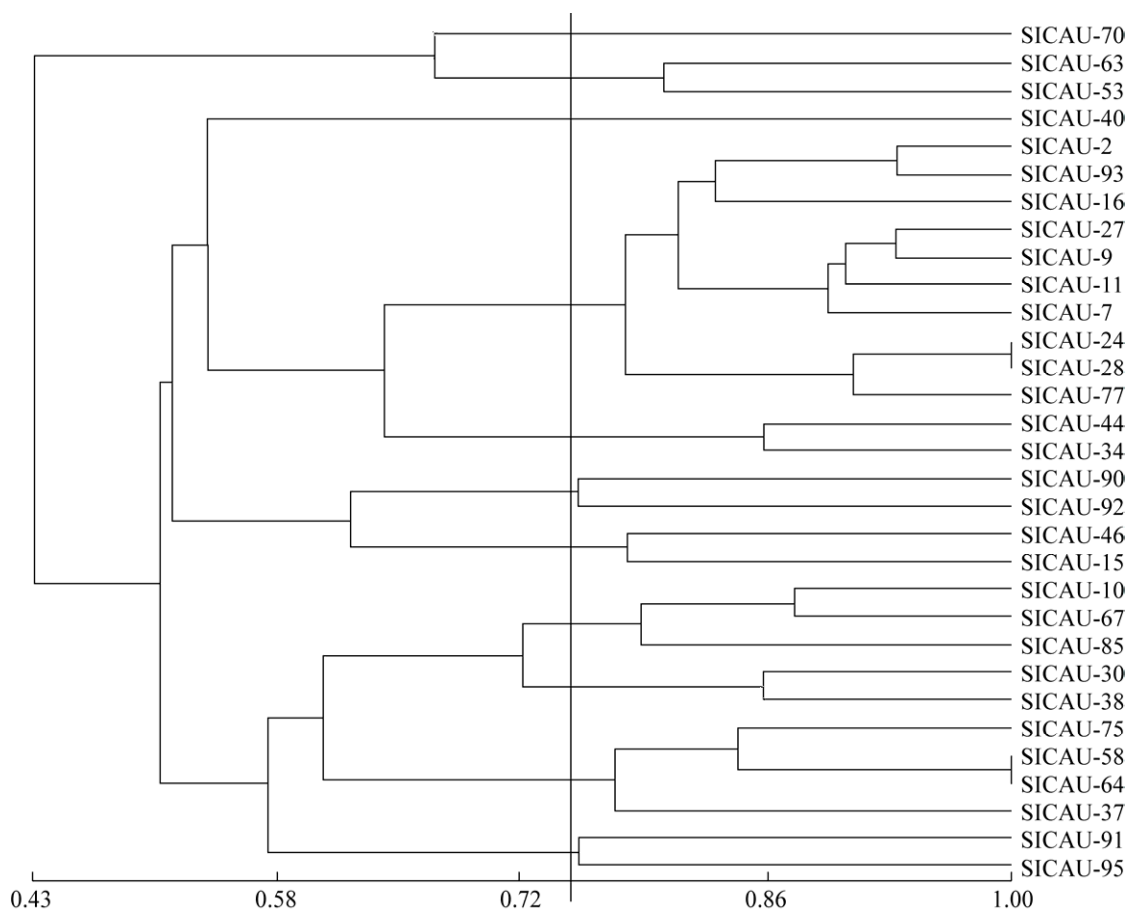


图 2 31 株耐旱放线菌的聚类分析图

Figure 2 The cluster analysis of 31 drought-resistant actinobacteria.

表 2 耐旱放线菌代表菌株序列比对结果

Table 2 Sequence alignment results of representative strains of drought-tolerant actinomycetes

属	菌株	类型/菌株数量	近源菌株(登录号)	相似性
Genus	Strain	Type/Number of strains	Similar strain (accession No.)	Similarity (%)
<i>Amycolatopsis</i>	SICAU-70	1/1	<i>Amycolatopsis dendrobii</i> (LC575120)	98.56
<i>Gordonia</i>	SICAU-40	2/1	<i>Gordonia malaquae</i> (BAOP01000027)	97.76
<i>Nocardioides</i>	SICAU-63	3/2	<i>Nocardioides albus</i> (AF004988)	97.48
<i>Streptomyces</i>	SICAU-27	4/10	<i>Streptomyces althioticus</i> (AY999791)	98.88
	SICAU-30	5/2	<i>Streptomyces griseoaurantiacus</i> (AB184676)	98.95
	SICAU-90	6/1	<i>Streptomyces jietaisiensis</i> (AY314783)	97.82
	SICAU-85	7/1	<i>Streptomyces pratensis</i> (JQ806215)	98.68
	SICAU-67	8/2	<i>Streptomyces thermocarboxydus</i> (U94490)	98.39
<i>Streptomyces</i>	SICAU-95	9/1	<i>Streptomyces xylanilyticus</i> (LC128341)	98.61
	SICAU-46	10/2	<i>Streptomyces tricolor</i> (AB184687)	99.65
	SICAU-37	11/4	<i>Tsukamurella tyrosinosolvans</i> (FNSA01000003)	99.09

根据扩增条带片段划分图谱类型。

The types were divided according to the amplified fragments.

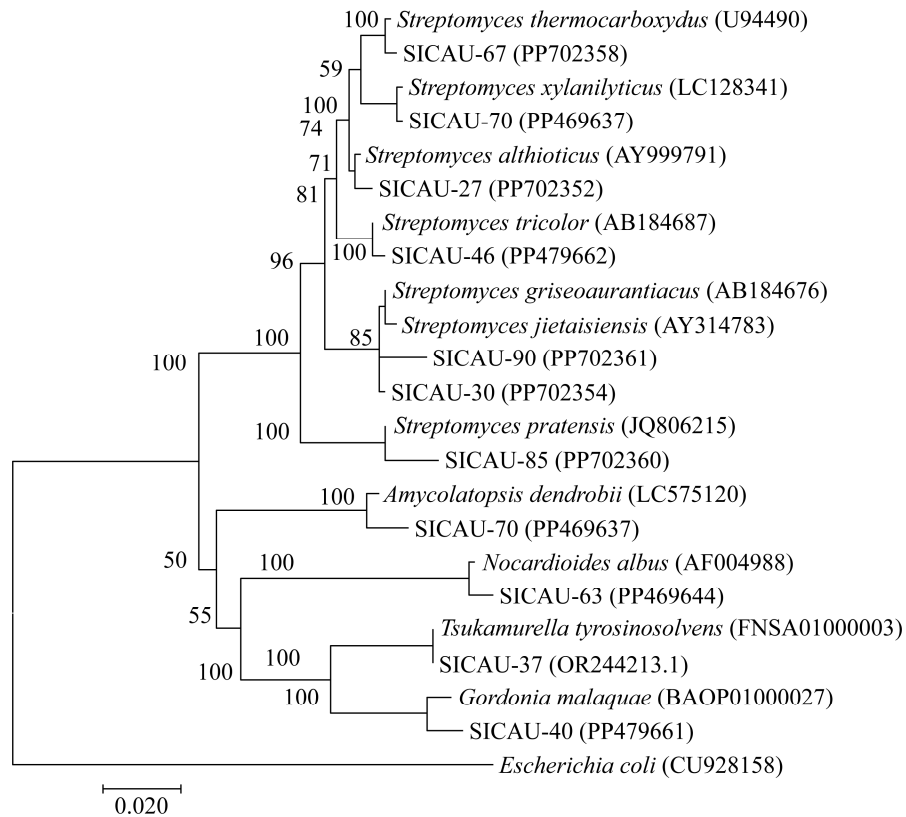


图3 基于16S rRNA基因序列构建的系统发育树 括号中序号代表菌株在EzBioCloud中的登录号；分支上的数字代表bootstrap值；标尺表示碱基置换频率；外群菌株为大肠杆菌(*Escherichia coli*)。

Figure 3 Phylogenetic tree constructed based on 16S rRNA gene sequences. The numbers in parentheses indicate accession numbers in EzBioCloud; The numbers at the nodes represent bootstrap values; The scale bar indicates substitution frequency; The outgroup strain is *Escherichia coli*.

表3 耐旱放线菌产ACC脱氨酶、溶磷及纤维素降解能力

Table 3 The ability of drought-tolerant actinomycetes to produce ACC deaminase, dissolve phosphorus and degrade cellulose

菌株 Strains	D/d 分泌铁载体能力 Siderophore production	溶磷能力 Phosphate solubilizing	纤维素降解能力 Cellulose degradation	ACC脱氨酶活性 ACC deaminase activity ($\mu\text{mol}/(\text{mg}\cdot\text{h})$)
SICAU-2	1.60±0.08	1.11±0.03	1.31±0.72	1.40±0.24
SICAU-37	1.87±0.23	1.31±0.11	1.54±0.67	5.41±0.99
SICAU-38	1.64±0.42	1.11±0.15	nd	9.92±4.29
SICAU-53	1.34±0.32	1.01±0.14	nd	12.91±3.69
SICAU-58	1.66±0.24	1.02±0.11	nd	1.20±0.25
SICAU-70	1.28±0.17	1.52±0.12	nd	7.38±1.77
SICAU-75	1.27±0.43	1.55±0.33	nd	0.57±0.10
SICAU-92	1.84±0.35	1.72±0.56	nd	0.25±0.04

nd: 未检出; D : 溶解圈直径; d : 菌落直径。

nd: Not detected; D : Diameter of the transparent circle; d : Diameter of the colony.

表 4 耐旱放线菌抑菌能力

Table 4 The antimicrobial activity of drought-tolerant actinomycetes

菌株 Strain	(HD/CD)			
	金黄色葡萄球菌 <i>Staphylococcus aureus</i>	稻瘟病菌 <i>Magnaporthe oryzae</i>	烟草疫霉 <i>Phytophthora nicotianae</i>	玉米尾孢菌 <i>Cercospora zeina</i>
SICAU-11	+	-	++	-
SICAU-24	-	+	+	+
SICAU-37	-	++	+++	++
SICAU-38	-	+	++	-
SICAU-44	+	-	+	++
SICAU-70	++	++	+++	+++
SICAU-75	-	+	++	-
SICAU-92	-	+++	+++	-

HD: 抑菌圈直径; CD: 菌落直径; +++; HD/CD 值大于 3; ++: HD/CD 值介于 2-3; +: HD/CD 值介于 1-2; -: HD/CD 值小于 1。

HD: Transparent circle diameter; CD: Colony diameter; +++; HD/CD value more than 3; ++: HD/CD value between 2 and 3; +: HD/CD value between 1 and 2; -: HD/CD value less than 1.

2.5 耐旱放线菌对玉米幼苗生长的影响

综合促生和抗病指标, 将性能突出的菌株 SICAU-37 和菌株 SICAU-70 用于玉米幼苗的主要生理指标测定(图 4)。如表 5 所示, 菌株 SICAU-70 处理的玉米株高和地上部鲜重显著高于其他处理, 较对照组分别提高了 9.44% 和 33.42%; 菌株 SICAU-37 处理可以显著提高玉米幼苗的茎粗, 较对照组增加了 20.86%; 在叶片叶绿素相对含量方面, 菌株 SICAU-37 和菌

株 SICAU-70 处理提升效果明显, 较 CK 分别增加了 24.29% 和 18.30%; 就地下部鲜重而言, 指标内所有处理间无明显差异。总体而言, 菌株 SICAU-70 处理的促生效果更显著。

3 讨论

全球气候变暖导致干旱问题日益严重, 目前有大量的研究聚焦于利用 PGPR 菌株缓解植物所受到的干旱胁迫, 而对于筛选干旱条件下促生放线菌的研究则鲜有报道。

干旱胁迫通过改变土壤理化性质和植物根系形态, 直接或间接地影响到植物根际微生物的群落^[28-29]。前人研究表明, 在干旱胁迫下, 绝大多数细菌群落的相对丰度会降低, 放线菌门 (*Actinomycetota*) 的相对丰度则会显著升高^[30], 放线菌因其特殊的细胞壁结构, 可以适应并根植于干旱贫瘠的土地, 为实现旱区植物增产增效提供有效措施^[31]。本研究选择了从攀西地区玉米根系中筛选得到 31 株耐旱放线菌, 经鉴定, 它们分别属于链霉菌属 (*Streptomyces*)、戈登氏菌属 (*Gordonia*)、冢村氏菌属 (*Tsukamurella*)、类

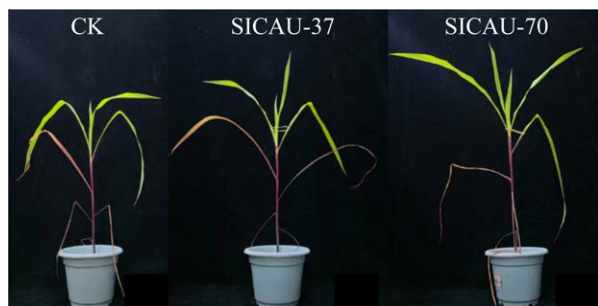


图 4 两株高效促生耐旱放线菌的干旱玉米促生试验结果

Figure 4 Results of drought stress experiments on maize with two high-efficiency growth-promoting drought-tolerant actinomycetes.

表 5 不同处理玉米幼苗生长性状

Table 5 Growth characteristics of corn seedlings under different treatments

处理 Treatment	CK	Strain SICAU-37	Strain SICAU-70
株高 Plant height (cm)	87.96±4.27b	91.27±3.28ab	96.26±2.28a
地上部鲜重 Aboveground fresh weight (g)	14.66±2.38b	17.10±2.07ab	19.56±1.66a
茎粗 stem diameter (mm)	4.65±0.57b	5.62±0.26a	5.33±0.35ab
地下部鲜重 Underground fresh weight (g)	6.68±0.99a	6.11±0.66a	6.81±0.71a
叶片叶绿素相对含量 Leaf chlorophyll relative content	12.02±0.64b	14.94±0.58a	14.22±0.74a

不同小写字母代表不同的显著性差异($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$).

诺卡氏菌属(*Nocardioideis*)和拟无枝酸菌属(*Amycolatopsis*)。体现了攀西地区玉米根系耐旱放线菌的遗传多样性。李佳慧等^[32]从库姆塔格沙漠分离得到 370 株放线菌, 分别属链霉菌属(*Streptomyces*)、伦茨氏菌属(*Lentzea*)、戈登氏菌属(*Gordonia*)、糖丝菌属(*Saccharothrix*)和拟无枝酸菌属(*Amycolatopsis*)等 22 个属, 其中链霉菌属占总量的 63%, 属于优势菌属。与上述研究相似, 本研究链霉菌属分离率为 71.4%, 链霉菌在放线菌门中占据绝对优势, 广泛分布于旱地、海洋和湿地等不同生境中, 而因其代谢物丰富多样, 具有较强的环境适应能力^[33-35]。

本研究筛选出 2 株放线菌 SICAU-37 耐酪酸豕村菌(*Tsukamurella tyrosinosolvans*)和 SICAU-70 石斛拟无枝酸菌(*Amycolatopsis dendrobii*), 通过耐旱、促生和抑菌性能测试发现它们均具有较强的促生功能, 二者均具有溶磷、产铁载体、产 ACC 脱氨酶能力, 并且对稻瘟病菌(*M. oryzae*)和烟草疫霉(*P. nicotianae*)都有一定的抑制作用。本研究中的耐旱放线菌的 ACC 脱氨酶活性高于从旱稻根系、碱草根际分离的促生菌, 表现出较好的耐旱促生能力^[36-37]。Long 等^[38]发现 *T. tyrosinosolvans* 能显著提高干旱胁迫下花生幼苗的株高和生物量, 提高了花生幼苗过氧化氢酶和超氧化物歧化酶活性, 快速清除 H_2O_2 和 O_2^- , 有效减少活性氧的积累, 降低高盐环境对

花生幼苗的氧化损伤。

放线菌源生物活性物质一直是农作物病虫害防控菌剂研发、工业生产及生物医学领域抗菌药物研究的主要来源, 本研究分离得到的菌株 SICAU-70 对金黄色葡萄球菌和稻瘟病菌等病原菌均具有较好的抑制作用。Lay 等^[39]发现 *Amycolatopsis* sp. 作为根际核心微生物组成员, 它在土壤中的丰度与油菜产量呈正相关, 这可能是 *Amycolatopsis* sp. 部分菌株具有抗病原菌活性。但 *Amycolatopsis dendrobii* 在干旱条件下的促生应用尚无报道, 主要促生机制尚不明确。

干旱胁迫会限制玉米幼苗对水分的吸收, 进而降低叶片的蒸腾速度, 引起氧化应激反应, 同时影响植物的光合能力。干旱试验结果显示, 菌株 SICAU-37 和 SICAU-70 均对玉米幼苗有一定的促生作用, 主要表现在增长株高、茎粗以及提高地上部分鲜重等方面, 这与李晓婷^[40]的研究结果相似, 干旱胁迫下接种内生真菌能促进燕麦根系的生长, 促进燕麦对土壤中营养元素的吸收和转化, 进而提高燕麦幼苗的株高和生物量。植物生物量的积累与光合作用有直接关系, 研究表明干旱胁迫下叶片的光合特性会发生变化, 使其适应非生物胁迫^[41]。本研究中, 发现 2 株耐旱促生放线菌均能显著提高玉米幼苗的叶片叶绿素相对含量, 推测是由于耐旱促生放线菌通过自身的代谢活动对叶片光合系统的

运行产生了保护作用,缓解了玉米幼苗受到的干旱胁迫,此结果与 Bae 等^[42]结果一致。

4 结论

从攀西地区烟玉轮作田的玉米根际土中分离得到 95 株放线菌,经耐旱性能试验筛选出 31 株耐旱放线菌,最后经促生性能和抑菌性能试验,筛选出 2 株高效促生耐旱放线菌 SICAU-37 和 SICAU-70。经盆栽试验,上述菌株均能在干旱条件下显著促进玉米的生长,在缓解干旱胁迫,促进作物生长方面存在潜在应用价值。

REFERENCES

- [1] WANG ZL, LI J, LAI CG, WANG RY, CHEN XH, LIAN YQ. Drying tendency dominating the global grain production area[J]. *Global Food Security*, 2018, 16: 138-149.
- [2] LESK C, ROWHANI P, RAMANKUTTY N. Influence of extreme weather disasters on global crop production[J]. *Nature*, 2016, 529(7584): 84-87.
- [3] 马廷臣, 余蓉蓉, 陈荣军, 曾汉来, 张端品. PEG-6000 模拟干旱对水稻幼苗期根系的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2010, 18(6): 1206-1211.
MA TC, YU RR, CHEN RJ, ZENG HL, ZHANG DP. Effect of drought stress simulated with PEG-6000 on root system in rice seedling[J]. *Chinese Journal of Ecological Agriculture*, 2010, 18(6): 1206-1211 (in Chinese).
- [4] SCHWYN B, NEILANDS JB. Universal chemical assay for the detection and determination of siderophores[J]. *Analytical Biochemistry*, 1987, 160(1): 47-56.
- [5] 陈俊芳, 吴宪, 杨佳绒, 刘啸林, 刘宇. 全球气候变化下干旱及复水对植物和土壤微生物的影响: 进展与展望[J]. *生态学杂志*, 2023, 42(12): 3038-3049.
CHEN JF, WU X, YANG JR, LIU XL, LIU Y. Effects of drought and rewatering on plants and soil microorganisms under climate change: review and perspectives[J]. *Journal of Ecology*, 2023, 42(12): 3038-3049 (in Chinese).
- [6] WESELOWSKI B, NATHOO N, EASTMAN AW, MACDONALD J, YUAN ZC. Isolation, identification and characterization of *Paenibacillus polymyxa* CR1 with potentials for biopesticide, biofertilization, biomass degradation and biofuel production[J]. *BMC Microbiology*, 2016, 16(1): 244.
- [7] RASHAD YM, AL-ASKAR AA, GHONEEM KM, SABER WIA, HAFEZ EE. Chitinolytic *Streptomyces griseorubens* E44G enhances the biocontrol efficacy against *Fusarium* wilt disease of tomato[J]. *Phytoparasitica*, 2017, 45(2): 227-237.
- [8] 刘方春, 马海林, 刘丙花, 井大炜, 彭琳, 刘幸红, 杜振宇. 持续干旱下接种 PGPR 对核桃苗抗氧化系统的影响[J]. *西北林学院学报*, 2023, 38(5): 73-78.
LIU FC, MA HL, LIU BH, JING DW, PENG L, LIU XH, DU ZY. Effects of PGPR on the antioxidant system in the leaves of *Juglans regia* seedlings under continuous drought stress[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2023, 38(5): 73-78 (in Chinese).
- [9] 王琪, 胡哲, 富薇, 李光哲, 郝林. 伯克霍尔德氏菌 GD17 对黄瓜幼苗耐干旱的调节[J]. *生物技术通报*, 2023, 39(3): 163-175.
WANG Q, HU Z, FU W, LI GZ, HAO L. Regulation of *Burkholderia* sp. GD17 on the drought tolerance of cucumber seedlings[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2023, 39(3): 163-175 (in Chinese).
- [10] THUMAR JT, DHULIA K, SINGH SP. Isolation and partial purification of an antimicrobial agent from halotolerant alkaliphilic *Streptomyces aburaviensis* strain Kut-8[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2010, 26(11): 2081-2087.
- [11] CAO SM, YANG F, ZHANG HH, WANG QM, XU GG, ZHU BS, WU CX. Physiological and transcriptome profiling analyses reveal important roles of *Streptomyces rochei* D74 in improving drought tolerance of *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 207: 105204.
- [12] NIU SQ, GAO Y, ZI HX, LIU Y, LIU XM, XIONG XQ, YAO QQ, QIN ZW, CHEN N, GUO L, YANG YZ, QIN P, LIN JZ, ZHU YH. The osmolyte-producing endophyte *Streptomyces albidoflavus* OsILf-2 induces drought and salt tolerance in rice via a multi-level mechanism[J]. *The Crop Journal*, 2022, 10(2): 375-386.
- [13] 任明霞, 李静, 艾加敏, 柳晓东, 姜影影, 邓振山. 白刺花根瘤中分离细菌的物种多样性及其促生效应[J]. *微生物学报*, 2024, 64(8): 2940-2954.
REN MX, LI J, AI JM, LIU XD, JIANG YY, DENG ZS. Species diversity and plant growth-promoting effects of bacteria isolated from the root nodules of *Sophora davidii*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(8): 2940-2954 (in Chinese).
- [14] 胡桑源, 李光裕, 鲁泽宇, 玉苏普喀迪尔·孜米尼, 朱天奇, 黄轶男, 许岳飞, 刘铁莞. 高羊茅根际耐旱促生菌的分离鉴定及其促生作用[J]. *草业科学*, 2024, 41(11): 2576-2593.
HU SY, LI GY, LU ZY, YUSUPKADIER Z, ZHU TQ, HUANG YN, XU YF, LIU TY. Isolation and Identification of drought-tolerant plant growth promoting Rhizobacteria from *Tall Fescue* and their growth promoting effects[J]. *Pratacultural Science*, 2024, 41(11): 2576-2593 (in Chinese).
- [15] 卿文静. 攀西地区生态环境问题及其对策研究[J]. *现代农业科学*, 2008(9): 66-67, 84.
QING WJ. Study on Eco-environmental problems and its countermeasures in Pan-xi region[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2008(9): 66-67, 84 (in Chinese).
- [16] 蔡信之, 黄君红. *微生物学实验*[M]. 4 版. 北京: 科学出版社, 2019.
CAI XZ, HUANG JH. *Experiments in Microbiology*[M]. 4th ed. Beijing: Science Press, 2019 (in Chinese).
- [17] 李振高, 骆永明, 滕应. *土壤与环境微生物研究法*[M]. 北京: 科学出版社, 2008.
LI ZG, LUO YM, TENG Y. *Research Method of Soil and Environmental Microorganisms*[M]. Beijing: Science

- Press, 2008 (in Chinese).
- [18] 李静, 张瀚能, 赵翀, 张金羽, 张琪, 张靖莹, 刘茂柯, 陈强, 赵珂. 高效纤维素降解菌分离筛选、复合菌系构建及秸秆降解效果分析[J]. 应用与环境生物学报, 2016, 22(4): 689-696.
LI J, ZHANG HN, ZHAO C, ZHANG JY, ZHANG Q, ZHANG JY, LIU MK, CHEN Q, ZHAO K. Isolation and screening of cellulose decomposing microbe and the straw decomposing effect of complex microbial system[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2016, 22(4): 689-696 (in Chinese).
- [19] PENROSE DM, GLICK BR. Methods for isolating and characterizing ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria[J]. Physiologia Plantarum, 2003, 118(1): 10-15.
- [20] 李菲, 李喆, 黄媛林, 潘信利, 黄庶识. 角果木树皮来源放线菌多样性及生物活性初探[J]. 中国抗生素杂志, 2021, 46(9): 845-853.
LI F, LI Z, HUANG YL, PAN XL, HUANG SS. Primary study on biodiversity and biological activity of actinomycetes isolated from the barks of *Ceriops tagal*[J]. Chinese Journal of Antibiotics, 2021, 46(9): 845-853 (in Chinese).
- [21] 申枚灵, 赵翀, 廖萍, 李静, 程雪芬, 李成成, 张琴, 李艳宾, 张利莉, 赵珂. 塔里木盆地光果甘草内生放线菌的分离鉴定及抗逆、促生特性[J]. 草业科学, 2018, 35(7): 1624-1633.
SHEN ML, ZHAO C, LIAO P, LI J, CHENG XF, LI CC, ZHANG Q, LI YB, ZHANG LL, ZHAO K. The isolation and identification of endophytic Actinobacteria from *Glycyrrhiza glabra* in the Tarim basin and their stress resistance and ability to promote plant growth[J]. Pratacultural Science, 2018, 35(7): 1624-1633 (in Chinese).
- [22] VERSALOVIC J, KOEUTH T, LUPSKI JR. Distribution of repetitive DNA sequences in eubacteria and application to fingerprinting of bacterial genomes[J]. Nucleic Acids Research, 1991, 19(24): 6823-6831.
- [23] ZACHOW C, BERG C, MÜLLER H, MEINCKE R, KOMON-ZELAZOWSKA M, DRUZHININA IS, KUBICEK CP, BERG G. Fungal diversity in the rhizosphere of endemic plant species of Tenerife (Canary Islands): relationship to vegetation zones and environmental factors[J]. The ISME Journal, 2009, 3(1): 79-92.
- [24] 漫静, 唐波, 邓波, 李佳欢, 何玉娟, 张佳良. 羊草根际促生菌的分离筛选及促生作用研究[J]. 草业学报, 2021, 30(1): 59-71.
MAN J, TANG B, DENG B, LI JH, HE YJ, ZHANG JL. Isolation, screening and beneficial effects of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in the rhizosphere of *Leymus chinensis*[J]. Acta Pratacultural Sinica, 2021, 30(1): 59-71 (in Chinese).
- [25] 陈欢, 史子浩, 吴春会, 李秋风, 于晓梦, 徐领, 贾海阔, 刘震灵, 王明亚. 不同来源纤维素降解菌的筛选、鉴定及产酶能力的比较[J]. 草地学报, 2024, 32(4): 1252-1258.
CHEN H, SHI ZH, WU CH, LI QF, YU XM, XU L, JIA HK, LIU ZL, WANG MY. Screening, identification and comparison of enzyme production capacity screening, identification and comparison of enzyme production capacity[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(4): 1252-1258 (in Chinese).
- [26] 王晶, 李波, 黎柳萍, 韦靖, 姜明国, 周燕. 广西亚热带植物根际促生菌的筛选、鉴定及促生作用研究[J]. 南京农业大学学报, 2024, 47(3): 468-476.
WANG J, LI B, LI L, WEI J, JIANG MG, ZHOU Y. Screening and identification of plant growth-promoting rhizobacteria and its growth promoting effects in subtropical region in Guangxi[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2024, 47(3): 468-476 (in Chinese).
- [27] 洪越, 周贵兰, 刘瑞, 路振宗, 袁雪, 王晔, 李润枝. 外源褪黑素对干旱胁迫下不同抗旱型玉米幼苗生理特性的影响[J]. 北京农学院学报, 2024, 39(3): 39-46.
HONG Y, ZHOU GL, LIU R, LU ZZ, YUAN X, WANG Y, LI RZ. Effects of exogenous melatonin on physiological characteristics of different drought-resistant maize seedlings under drought stress[J]. Journal of Beijing University of Agriculture, 2024, 39(3): 39-46 (in Chinese).
- [28] 吉泽, 肖关丽, 陈斌, 李俊逸, 姚遥, 祝春月, 杨金睿. 干旱胁迫对马铃薯叶片内生细菌组成和结构的影响[J]. 华中农业大学学报, 2024, 43(1): 79-88.
JI Z, XIAO GL, CHEN B, LI JY, YAO Y, ZHU CY, YANG JR. Effect of drought stress on composition and structure of endosymbiotic bacteria in potato leaves[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2024, 43(1): 79-88 (in Chinese).
- [29] 王艳成, 张纪月, 冯帅奇, 梁雪, 张振, 董微巍, 姬文秀. 外源促生菌联合有机肥对干旱胁迫下参地土壤性状及人参抗逆性影响[J]. 中国农业科技导报, 2023, 25(8): 196-202.
WANG YC, ZHANG JY, FENG SQ, LIANG X, ZHANG Z, DONG WW, JI WX. Effects of exogenous PGPR combined with organic fertilizers on soil properties and stress resistance of ginseng under drought stress[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2023, 25(8): 196-202 (in Chinese).
- [30] SU XL, SU X, ZHOU GY, DU ZG, YANG SC, NI MY, QIN H, HUANG ZQ, ZHOU XH, DENG J. Drought accelerated recalcitrant carbon loss by changing soil aggregation and microbial communities in a subtropical forest[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 148: 107898.
- [31] SCHIMEL J, BALSER TC, WALLENSTEIN M. microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function[J]. Ecology, 2007, 88(6): 1386-1394.
- [32] 李佳慧, 汶瑛, 田茂, 刘光琇, 张威, 章高森, 薛林贵. 库姆塔格沙漠可培养放线菌多样性及抑菌潜力评估[J]. 中国抗生素杂志, 2024, 49(4): 438-447.
LI JH, WEN Y, TIAN M, LIU GX, ZHANG W, ZHANG GS, XUE LG. Diversity of culturable actinomycetes and evaluation of their bacteriostatic potential in Kumtag desert[J]. Chinese Journal of Antibiotics, 2024, 49(4): 438-447 (in Chinese).
- [33] ILIĆ SB, KONSTANTINOVIĆ SS, TODOROVIĆ ZB, LAZIĆ ML, VELJKOVIĆ VB, JOKOVIĆ N, RADOVANOVIĆ BC. Characterization and antimicrobial activity of the bioactive metabolites in streptomycete isolates[J]. Mikrobiologija, 2007, 76(4): 480-487.
- [34] BARKA EA, VATSA P, SANCHEZ L, GAVEAU-

- VAILLANT N, JACQUARD C, KLENK HP, CLÉMENT C, OUHDOUCH Y, VAN WEZEL GP. Taxonomy, physiology, and natural products of Actinobacteria[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2016, 80(1): 1-43.
- [35] D'ANGELI IM, SERRAZANETTI DI, MONTANARI C, VANNINI L, GARDINI F, DE WAELE J. Geochemistry and microbial diversity of cave waters in the gypsum Karst aquifers of *Emilia* Romagna region, Italy[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 598: 538-552.
- [36] 胡应平, 林冬梅, 胡弘正, 吴颖, 林佳丽, 林占嬉, 刘斌. 一株旱稻联合固氮菌株的分离鉴定及促生作用[J]. *西南农业学报*, 2024, 37(4): 780-788.
HU YP, LIN DM, HU HZ, WU Y, LIN JL, LIN ZX, LIU B. Isolation, identification and growth-promoting characteristics of endophytic nitrogen-fixing bacteria in upland rice roots[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 37(4): 780-788 (in Chinese).
- [37] 李鑫, 张美珍, 郑翹楚, 刘权, 黄玉兰, 殷奎德. 盐碱胁迫下产 ACC 脱氨酶促生菌对绿豆插条生根的作用[J]. *河南农业科学*, 2023, 52(7): 52-59.
LI X, ZHANG MZ, ZHENG QC, LIU Q, HUANG YL, YIN KD. Effect of ACC deaminase-producing bacteria on rooting of mung bean cuttings under saline-alkali stress[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2023, 52(7): 52-59 (in Chinese).
- [38] LONG CM, YANG TT, HAN YJ, HAN LZ. Effects of *Tsukamurella tyrosinosolvans* P9 on growth, physiology and antioxidant enzyme of peanut under drought stress and after re-watering[J]. *Biocell*, 2023, 47(6): 1417-1430.
- [39] LAY CY, BELL TH, HAMEL C, HARKER KN, MOHR R, GREER CW, YERGEAU É, ST-ARNAUD M. Canola root-associated microbiomes in the Canadian prairies[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1188.
- [40] 李晓婷. 燕麦内生真菌多样性及其抗旱促生长特性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学博士学位论文, 2023.
LI XT. Study on the diversity of endophytic fungi in Oat and The drought-resistant and growth-promoting characteristics[D]. Hohhot: Doctoral Dissertation of Inner Mongolia Agricultural University, 2023 (in Chinese).
- [41] 廖醒, 覃凌薇, 吴志培, 马道承, 王凌晖. 外源 NaHS 对 NaCl 胁迫下赤苍藤幼苗光合及生理特性的影响[J]. *广西林业科学*, 2023, 52(3): 324-330.
LIAO X, QIN LW, WU ZP, MA DC, WANG LH. Effects of exogenous NaHS on photosynthetic and physiological characteristics of *Erythralum scandens* seedlings under NaCl stress[J]. *Guangxi Forestry Science*, 2023, 52(3): 324-330 (in Chinese).
- [42] BAE HH, SICHER RC, KIM MS, KIM SH, STREM MD, MELNICK RL, BAILEY BA. The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(11): 3279-3295.