

藿香耐盐碱内生细菌的筛选及其对盐胁迫下植株的促生作用

翟子佳^{1#}, 宋雨潭^{1#}, 马晓楠¹, 杨炳友², 刘艳², 张丽莉³, 吴秀菊^{1*}

1 东北农业大学 生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨

2 黑龙江中医药大学 药学院, 黑龙江 哈尔滨

3 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨

翟子佳, 宋雨潭, 马晓楠, 杨炳友, 刘艳, 张丽莉, 吴秀菊. 藿香耐盐碱内生细菌的筛选及其对盐胁迫下植株的促生作用[J]. 微生物学报, 2025, 65(9): 4174-4187.

ZHAI Zijia, SONG Yutan, MA Xiaonan, YANG Bingyou, LIU Yan, ZHANG Lili, WU Xiuju. Screening of salt-alkali-tolerant endophytic bacteria from *Agastache rugosa* and assessment of their plant growth-promoting effects under salt stress[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(9): 4174-4187.

摘要: 东北松嫩平原地区盐碱地分布广泛, 是制约粮食产量的主要因素。植物内生菌可以促进植物生长, 增强宿主植物的抗逆能力。前期试验发现, 藿香(*Agastache rugosa*)具有强耐盐性。【目的】从高盐胁迫下生长的藿香中分离、筛选耐盐碱内生细菌, 进一步挖掘植物抗逆促生菌资源。【方法】以在 200 mmol/L NaCl 条件下正常生长的藿香为材料, 通过组织切块法分离内生细菌, 采用平板法鉴定菌株的盐碱耐受性, 并对其促生及抗菌能力进行评价。【结果】从藿香幼苗的叶、茎、根中分离到内生细菌 95 株, 其中 20 株可耐受 15% NaCl, 14 株在 pH 10.0 条件下仍可生长。筛选出的优良耐盐菌株具有生长素(indole-3-acetic acid, IAA)合成、产铁载体及固氮等促生特性, 18 株对 3 种植物病原菌表现出拮抗活性。综合促生、耐盐及抑菌特性, 经主成分分析筛选出 YL-14、YS-35 与 YR-18 菌株, 分子生物学鉴定表明其均属于芽孢杆菌属(*Bacillus* sp.)。在不同盐胁迫条件下, 3 种菌株处理均对藿香幼苗生长具有促进作用。在 100 mmol/L 盐胁迫下, YL-14、YS-35 及 YR-18 菌株处理分别使藿香种子萌发率提高 5.5%、8.5% 和 7.0%, 根鲜重增加 34.9%、124.0% 和 127.0%, 而 YS-35 和 YR-18 分别促进主根伸长 40.9% 和 49.5%。【结论】本研究从藿香中分离筛选的内生细菌 YL-14、YS-35 及 YR-18 兼具优良的盐碱耐受性和促生特性, 具备开发为抗逆促生菌剂的潜力, 有望应用到其他作物中, 为盐碱地的利用提供了新的微生物资源。

资助项目: 黑龙江省“双一流”建设优势特色学科“中药生物遗传学”项目

This work was supported by the “Double First-class” Initiative in Heilongjiang Province: the “Traditional Chinese Medicine Biogenetics” Project.

[#]These authors contributed equally to this work.

*Corresponding author. E-mail: xiujuwu@neau.edu.cn

Received: 2025-03-06; Accepted: 2025-04-09; Published online: 2025-06-05

关键词: 藿香; 内生细菌; 耐盐碱; 芽孢杆菌; 促生作用

Screening of salt-alkali-tolerant endophytic bacteria from *Agastache rugosa* and assessment of their plant growth-promoting effects under salt stress

ZHAI Zijia^{1#}, SONG Yutan^{1#}, MA Xiaonan¹, YANG Bingyou², LIU Yan², ZHANG Lili³, WU Xiuju^{1*}

1 College of Life Science, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang, China

2 College of Pharmacy, Heilongjiang University of Chinese Medicine, Harbin, Heilongjiang, China

3 College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang, China

Abstract: Saline-alkali soil is extensively distributed in the Songnen Plain of Northeast China, posing a major constraint on the grain yield. It has been demonstrated that endophytic bacteria of plants could promote plant growth and enhance plant tolerance to environmental stress. *Agastache rugosa*, had been experimentally verified to exhibit strong salt tolerance. **[Objective]** To isolate and screen salt-alkali-tolerant endophytic bacteria from *A. rugosa* grown under high-salinity conditions and explore microbial resources for promoting plant growth under stress. **[Methods]** *A. rugosa* seedlings surviving under 200 mmol/L NaCl were selected to isolate endophytic bacteria by the tissue culture method. Salt-alkali tolerance of the isolates was assessed by plate assays, and the plant growth-promoting and antimicrobial properties of the isolates were also evaluated. **[Results]** A total of 95 endophytic bacterial strains were isolated from the leaves, stems, and roots of *A. rugosa* seedlings, of which 20 strains tolerated 15% NaCl and 14 strains could grow at pH 10.0. The selected elite salt-tolerant strains possessed plant growth-promoting properties such as indole-3-acetic acid (IAA) synthesis, siderophore production, and nitrogen fixation. Additionally, 18 strains showed resistance against three plant pathogens. The principal component analysis on plant growth-promoting properties, salt tolerance, and antimicrobial properties screened out strains YL-14, YS-35, and YR-18, which were molecularly identified as *Bacillus* sp. Under different salt stress conditions, three bacterial strains demonstrated significant growth-promoting effects on *A. rugosa* seedlings. Specifically, under 100 mmol/L salt stress, YL-14, YS-35, and YR-18 increased the seed germination rate by 5.5%, 8.5%, and 7.0% and the fresh root weight by 34.9%, 124.0%, and 127.0%, respectively. Strains YS-35 and YR-18 increased the main root length by 40.9% and 49.5%, respectively. **[Conclusion]** Endophytic bacterial strains YL-14, YS-35, and YR-18 with strong saline-alkali tolerance and plant growth-promoting properties were isolated from *A. rugosa*. These strains show great potential for development as bioinoculants and application in other crops to enhance crop stress resistance and growth, serving as new microbial resources for the utilization of saline-alkali soil.

Keywords: *Agastache rugosa*; endophytic bacteria; salt-alkali tolerance; *Bacillus*; plant growth-promoting effect

随着气候变化加剧,土壤盐碱化已成为全球范围内备受关注的生态问题。东北松嫩平原是我国重要的粮食主产区,由于半干旱季风气候的影响,该地区地表蒸发量大且降水不足,同时地表排水不畅,容易累积盐分,导致土壤盐碱化现象更为严重^[1]。改良盐碱土地成为提高当地农业生产力的关键措施之一。赵鹏敏和贾政强^[2]曾提出相关水利改良措施,但传统改良方法效果有限且成本较高,并可能对当地生态环境造成负面影响。因此以提升作物耐盐碱能力为核心,辅以高效、低成本且环保的耕作与栽培方式,将成为该地区农业研究的重点方向。

植物促生菌是一类有助于植物生长及抗病的微生物,主要包括细菌、真菌和放线菌^[3-4]。根据定殖部位,植物促生菌可分为内生促生菌与根际促生菌。植物促生细菌(plant growth-promoting bacteria, PGPB)可通过多种机制影响植物生理生化途径,帮助植物抵御非生物胁迫^[5]。耐盐 PGPB 能够适应高盐环境,改善盐渍土肥力,提升植物的盐胁迫耐受性并促进其生长^[6]。由于内生细菌生活在植物组织内部,能直接发挥有益作用,相较根际细菌更具优势^[7-8]。Bhutani 等^[9]从绿豆(*Vigna radiata*)根与根瘤中分离筛选到的地衣芽孢杆菌(*Bacillus licheniformis*) MHN12 具有高度耐盐性,具备产 ACC 脱氢酶、产吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)及铁载体等多种促生能力。Akbaba 等^[10]从盐胁迫下番茄(*Solanum lycopersicum*)根中筛选到根瘤菌(*Rhizobium* sp.) K12、K13、K40,假单胞菌(*Pseudomonas* sp.) K116 及肠杆菌(*Enterobacter* sp.) K188,这些菌株均可提升盐胁迫下番茄种子的活力与幼苗生物量,表现出良好的耐盐促生作用。耐盐植物的内生促生菌能够促进植物在高盐条件下的生长,进而显著增加植物的盐分耐受性^[11]。Chebotar 等^[12]也提出,利用耐盐内生细菌是一种有效提升植物耐受盐碱胁迫能力的生物技术方法。

藿香(*Agastache rugosa*),别名川藿香、苏藿

香、土藿香等,广泛分布于全国各地^[13],是一种多年生药食同源植物。食用时,藿香常被用作调味料或蔬菜烹制;同时,它还具有清热解暑、促进消化的药用价值^[14]。藿香具有较强的抗逆性。白瑞琴等^[15]研究表明,在干旱胁迫 8 d 后藿香叶片含水量下降幅度仍能保持在 5% 以内,脯氨酸含量相较于对照仅增加 0.33 $\mu\text{g/g}$ 。Xu 等^[16]和 Vârban 等^[17]的研究也发现,藿香可长期承受干旱胁迫,兼具耐寒性,可在东欧和东亚部分寒带地区安全越冬。前期试验还发现,藿香可耐受 200 mmol/L NaCl 胁迫。根据 Flowers 等^[18]的定义,在 200 mmol/L 及更高 NaCl 浓度下能正常生存与繁殖的植物为盐生植物。Etesami 等^[19]提出,从盐生植物中分离的 PGPB 可作为有效缓解非盐生植物盐胁迫的生物接种剂。因此藿香可作为分离植物抗逆性促生菌的理想植物材料。江绪文等^[20]首次对其内生细菌进行了分离和功能鉴定,证实 HX-2 菌株具有显著的促生作用,并可提升作物的耐盐碱能力。然而,目前关于藿香内生细菌促生效应的研究仍较为匮乏。

本研究以 200 mmol/L NaCl 处理的藿香幼苗为材料,分离并筛选具有较好耐盐碱及促生能力的内生细菌。通过综合形态学及分子生物学手段鉴定菌种,并对其耐盐促生效果进行评价,以期这些耐盐促生细菌在农业生产中的应用提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

藿香(*A. rugosa*)种子,由东北农业大学生命科学学院保存并提供。供试病原菌均从染病南瓜中分离获得,包括疫病病原菌(*Phytophthora capsici*) YM05、蔓枯病病原菌(*Stagonosporopsis cucurbitacearum*) XY13、炭疽病病原菌(*Colletotrichum magnum*) TZ02,由东北农业大学园艺园林学院屈淑平教授惠赠。

1.2 内生细菌的分离与纯化

将藁香种子均匀播种于试验钵中, 待幼苗长至四片真叶期, 每钵保留 3 株长势一致的植株。继续培养 3 周后, 每 3 d 以 200 mmol/L NaCl 溶液浇灌幼苗根部, 胁迫处理 20 d。取新鲜叶、茎和根, 洗净后在流水下冲洗 15 min, 晾干, 用 75% 乙醇浸泡 1 min, 随后将茎和叶在 1% 的次氯酸钠中浸泡 4 min, 根浸泡 5 min, 再用无菌水冲洗 3 次。

在无菌条件下将处理好的材料切成小块, 接种于 LB 固体培养基上, 37 °C 暗培养 3–5 d 后, 取组织切口边缘处的细菌菌落, 用无菌水稀释后划线纯化。根据菌落形态进行归类, 挑取单菌落置于 LB 液体培养基中, 37 °C、180 r/min 培养 12–16 h, 纯化后置于 4 °C 保存。

1.3 内生细菌的形态学鉴定

将分离出的菌株单菌落置于 37 °C 培养箱中培养 3 d 后, 观察菌落的颜色、边缘(光滑或不规则)、质地(光滑或粗糙)、光泽度及透明度等特征。参照《常见细菌系统鉴定手册》^[21]进行革兰氏染色鉴定, 使用光学显微镜(Olympus 公司)观察菌体形态和染色结果。

1.4 内生细菌耐盐碱及促生、抗菌能力的测定

将内生细菌菌株接种至 LB 液体培养基中, 37 °C、180 r/min 振荡培养 12 h 后进行盐碱耐受性、促生能力及抗菌能力测定。

1.4.1 耐盐碱性测定

将各菌液分别接种至含 2.5%、5.0%、10.0%、12.5% 和 15.0% NaCl 的 LB 固体培养基中, 37 °C 培养 3–5 d 后观察并记录菌株生长情况, 测定其耐盐性。用 1 mol/L NaOH 调节培养基 pH 至 8.0、9.0、10.0、11.0、12.0, 各菌液接种至不同 pH 培养基中, 37 °C 培养 3–5 d 后观察并记录菌株的生长情况, 测定其耐碱性。

1.4.2 促生能力测定

固氮、溶解无机磷、分解无机钾及产铁载

体能力均采用菌液点种对应能力检测培养基, 37 °C 暗培养 6–7 d。固氮能力根据菌株能否在固氮培养基上生长来判断, 以菌落长势为量化标准; 其他能力以透明能力圈直径(*D*)与菌落直径(*d*)计算 *D/d*, 重复 3 次, 定量比较菌株间能力强弱。内生细菌合成 IAA 的定性定量采用基于 Salkowski 法^[22]的比色测定。将各菌株分别接种至含 1 g/L L-色氨酸的 LB 液体培养基中, 37 °C、180 r/min 暗培养 4 d, 取 200 μL 菌液加入等体积 Salkowski 比色液(49 mL 35% 浓 H₂SO₄ 和 1 mL 0.5 mol/L FeCl₃ 混合)进行显色, 用 50 mg/L IAA 加等量比色液作阳性对照, 置于黑暗条件下 30 min, 若颜色变粉则说明细菌可合成 IAA。取产 IAA 菌株进行定量测定, 于 4 °C、8 000 r/min 离心 10 min, 取上清液并加等体积 Salkowski 比色液, 黑暗环境下静置 30 min 后, 在 530 nm 下测定吸光度。每个菌株处理 3 次, 根据 IAA 标准样绘制的标准曲线计算 IAA 产量(mg/L)。

1.4.3 抑制病原菌能力测定

采用划线法将菌株接种至 PDA 培养基中间, 在距内生细菌相同距离的两侧放置直径 7 mm 病原菌菌饼, 以只接种病原菌为对照, 28 °C 培养 5 d, 测量病原菌菌落直径, 每组处理重复 3 次。抑菌率计算如公式(1)所示。

抑菌率=

$$\frac{\text{对照组菌落直径} - \text{实验组菌落直径}}{\text{对照组菌落直径}} \times 100\% \quad (1)$$

1.5 内生细菌的分子生物学鉴定

细菌总 DNA 的提取参照金善钊^[23]的方法, 以 16S rRNA 通用引物 27F (5'-GAGAGTTTGAT CCTGGCTCAG-3') 和 1541R (5'-AAGGAGGTG ATCCAGCCGCA-3') 进行扩增^[24]。PCR 反应体系(20 μL): DNA 模板 1 μL, 上、下游引物(10 μmol/L)各 1 μL, 2×*Taq* Master Mix (Vazyme 公司) 10 μL, ddH₂O 7 μL。PCR 扩增程序: 95 °C 预变性 5 min; 95 °C 变性 30 s, 58 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 35 s, 30 个循环; 72 °C 终延伸 5 min。扩增产物委托吉林省库美生物科技有限

公司进行测序。测序结果通过 NCBI 中的 BLAST 工具进行同源序列比对, 利用 MEGA 11.0 经邻接法^[25-26]构建系统发育树以确定菌株的分类学地位。

1.6 内生细菌对盐胁迫下藿香种子萌发的影响

将菌株接种至 LB 液体培养基中, 37 °C、180 r/min 培养 24 h 后, 用无菌水调节 $OD_{600}=1.0$ 。将藿香种子用清水冲洗 15 min, 用 75% 乙醇表面消毒 1–2 min, 然后用无菌水清洗 3 次。处理组种子浸泡于上述菌液中 5 h, 对照组以等量 LB 液体培养基浸泡。挑取 30 粒饱满且大小一致的藿香种子, 均匀摆放在铺有 2 层无菌滤纸的培养皿(Φ 60 mm)中。设置 0、50、80、100 mmol/L 梯度盐胁迫(0、0.29%、0.47%、0.59% NaCl)处理, 以 5 mL 盐溶液润湿滤纸。置于 25 °C 培养箱中培养 7 d, 光照周期为 16 h/8 h (昼/夜), 统计发芽率, 每个处理重复 3 次。

1.7 内生细菌对盐胁迫下藿香幼苗生长的影响

将消毒后的藿香种子点种于 MS 固体培养基培养中, 光照周期 16 h/8 h (昼/夜), 25 °C 培养 7 d。筛选长势一致的藿香幼苗置于不同盐浓度的 1/2MS 培养基中培养(0、50、100 mmol/L 梯度盐胁迫), 调节菌液 OD_{600} 并于培养基底部接种不同菌株菌液, 对照组接等量 LB 液体培养基。培养皿垂直放置培养, 温度与光照周期同上, 培养 14 d, 每个处理重复 3 次。测量并统计各幼苗的植株鲜重、根鲜重、主根长、侧根数和根冠比。

1.8 数据分析

采用 Microsoft Excel 2010 与 GraphPad Prism 10 进行数据统计与作图, 数据均以平均值 $\pm$ 标准差表示; 主成分分析(principal component analysis, PCA)及其图表通过 OriginPro 2024 整合绘制; 利用 SPSS 29.0 进行单因素方差分析(one-way ANOVA)与 Duncan 多重比较检验数据间差异显著性, 以 $P<0.05$ 为显著标准。

2 结果与分析

2.1 藿香内生细菌的分离纯化

从 200 mmol/L 盐胁迫下的藿香叶、茎、根中分别分离出内生细菌 49、22 和 24 株, 共计 95 株。菌落呈白色或黄色, 透明或不透明, 边缘光滑或不规则, 质地多为光滑且有光泽; 菌株形态主要为短杆状和球状。经革兰氏染色鉴定, 叶、茎、根中革兰氏阳性菌分别为 29、14 和 9 株, 革兰氏阴性菌分别为 20、8 和 15 株。

2.2 藿香内生细菌的促生耐盐碱性能分析

2.2.1 藿香内生细菌的耐盐性能分析

分离到的全部菌株均能在含 5% NaCl 的 LB 固体培养基上生长, 其中 39 株能够耐受 10% 的 NaCl 胁迫, 尤其是 YL-13、YL-18 等 20 株耐盐性能较好, 可以在 15% NaCl 的培养基上生长(表 1)。

2.2.2 藿香内生细菌的耐碱性能分析

大部分菌株都能在 pH 9.0 的 LB 固体培养基上生长, 但只有 YL-5、YL-24 等 14 株可在 pH 10.0 的培养基上生长, 在 pH 11.0 和 pH 12.0 的培养基上均不能生长(表 2)。

2.2.3 藿香内生细菌的促生性状分析

对分离到的内生细菌进行促生特性检测, 发现 61 株具有产铁载体能力, 55 株具固氮能力, 17 株具溶无机磷能力, 93 株可产生一定量的 IAA, 但所有菌株均未检测到解钾能力, 共筛选出 22 株具有 3 种及以上促生特性的菌株(表 3)。为综合判断促生能力, 同时对 95 株内生细菌的抑病原菌能力进行测定, 结果显示 76 株菌株对 YM05、XY13、TZ02 三种病原菌均具有抑制效果(图 1), 占比 74.7%; 而筛选得到的 22 株优势菌株中 18 株对 3 种病原菌均具有抑制效果, 占比 81.8%(表 4)。

对具有 3 种及以上促生能力的 22 株优势菌株的耐盐性、耐碱性、促生能力(产铁载体、固

表1 耐盐优势菌株在不同盐浓度平板上的生长情况

Table 1 Salt-tolerant dominant strains on different salt concentration plates

Bacterial strain	2.5%	5.0%	10.0%	12.5%	15.0%
YL-13	++	+	+	+	+
YL-18	++	+	+	+	+
YL-19	++	++	+	+	+
YL-26	++	+++	+	+	+
YL-28	+	+	+	+	+
YL-29	++	++	++	+	+
YL-31	++	+	+	+	+
YL-35	++	+++	++	+	+
YR-2	++	+	+	+	+
YR-4	++	+	+	+	+
YR-6	++	+	+	+	+
YR-9	++	+	+	+	+
YR-10	++	++	+	+	+
YR-14	++	++	+	+	+
YR-16	+++	++	+	+	+
YR-18	++	++	+	+	+
YR-20	++	++	+	+	+
YR-22	++	++	+	+	+
YR-23	++	+	+	+	+
YR-24	+	+	+	+	+

+++：生长旺盛；++：生长较多；+：生长较少。

+++：Vigorous growth；++：Moderate growth；+：Slight growth.

氮、溶磷、IAA 产量)及抑菌能力进行了主成分分析(PCA)，各载荷指标主要偏向第一、二象限(图 2)。基于上述分析结果，选取处于第一、二象限的菌株对藿香幼苗进行盆栽试验，最终确定促生效果最好的处理菌株为 YR-18、YL-14 及 YS-35。

2.3 藿香内生细菌 YL-14、YS-35 及 YR-18 的鉴定

经 16S rRNA 基因序列分析，鉴定 YL-14、YS-35、YR-18 均属于芽孢杆菌属。其中，YL-14 与贫瘠水芽孢杆菌(*B. inaquosorum*) MER 88^T、YS-35 与蜡样芽孢杆菌(*B. cereus*) SN3-1^T、YR-

表2 耐碱优势菌株在不同pH平板上的生长情况

Table 2 Alkali-tolerant dominant strains on plates with different pH levels

Bacterial strain	8.0	9.0	10.0	11.0	12.0
YL-5	+++	++	++	-	-
YL-24	+++	++	++	-	-
YL-25	+++	+	+	-	-
YL-30	++	++	++	-	-
YL-36	++	+	+	-	-
YL-37	++	++	+	-	-
YL-38	++	+	+	-	-
YL-46	++	+	+	-	-
YL-63	++	+	+	-	-
YS-14	++	+	+	-	-
YS-22	++	+	+	-	-
YS-27	++	++	++	-	-
YS-31	+++	++	+	-	-
YS-35	++	++	+	-	-

+++：生长旺盛；++：生长较多；+：生长较少；-：不生长。

+++：Vigorous growth；++：Moderate growth；+：Slight growth；-：No growth.

18 与暹罗芽孢杆菌(*B. siamensis*) cqsM9^T的一致性均为 100%。结合系统发育树构建结果(图 3)与菌落形态特征(图 4)，确定 YL-14 为贫瘠水芽孢杆菌(*B. inaquosorum*)，YS-35 为蜡样芽孢杆菌(*B. cereus*)，YR-18 为暹罗芽孢杆菌(*B. siamensis*)。

2.4 三种菌株对盐胁迫下藿香种子萌发的影响

在正常条件下，YR-18 菌株处理可促进藿香种子的萌发。在盐胁迫条件下，YS-35 和 YR-18 能不同程度地促进藿香种子的萌发。在 80 mmol/L 盐胁迫处理下，YR-18 菌株的促萌发效果显著，萌发率较对照组提高了 8%；在 100 mmol/L 盐胁迫处理下，3 种内生细菌处理均使藿香种子的萌发率有所提高，其中 YS-35 的效果最为显著，萌发率提高了 8.5% (图 5)。

表3 22株优势藿香内生细菌的促生特性

Table 3 Growth-promoting characteristics of 22 endophytic bacterial strains from *Agastache rugosa*

菌株 Bacterial strain	产铁载体 Siderophore production	固氮 Nitrogen fixation	溶磷 Phosphate solubilization	解钾 Release potassium	IAA 产量 IAA production (mg/L)
YL-4	1.59±0.10	+	1.35±0.08	—	3.32±0.06
YL-13	1.54±0.12	+	1.46±0.26	—	3.70±0.05
YL-14	1.95±0.09	+	1.18±0.04	—	3.44±0.14
YL-15	1.33±0.14	+	1.41±0.15	—	3.12±0.13
YL-36	2.19±0.64	+	1.31±0.10	—	3.77±0.16
YL-47	1.43±0.03	++	1.15±0.05	—	3.17±0.29
YL-54	1.83±0.06	+	1.23±0.11	—	2.92±0.11
YL-57	1.50±0.14	++	1.17±0.07	—	2.99±0.05
YL-59	1.56±0.17	+	1.65±0.30	—	2.93±0.15
YL-66	1.75±0.10	+	1.20±0.17	—	3.07±0.12
YS-12	2.13±0.18	+	—	—	2.98±0.13
YS-16	1.74±0.09	+	—	—	3.12±0.14
YS-25	1.64±0.21	+	—	—	3.15±0.14
YS-35	1.64±0.26	+	—	—	3.17±0.16
YR-4	1.16±0.05	++	—	—	2.80±0.17
YR-7	1.41±0.11	++	—	—	4.22±0.32
YR-8	1.56±0.13	+	—	—	2.37±0.32
YR-12	1.21±0.06	+	—	—	2.79±0.06
YR-18	1.28±0.08	++	—	—	3.43±0.15
YR-22	1.60±0.12	+	—	—	2.63±0.13
YR-23	1.60±0.12	+	—	—	2.84±0.06
YR-27	1.29±0.02	+	—	—	3.00±0.39

表中数据为平均值±标准差。—: 无此能力; +: 有此能力; ++: 有此能力且较强。

The data are presented as mean ±SD. —: Absence of capability; +: Presence of capability; ++: Strong capability.

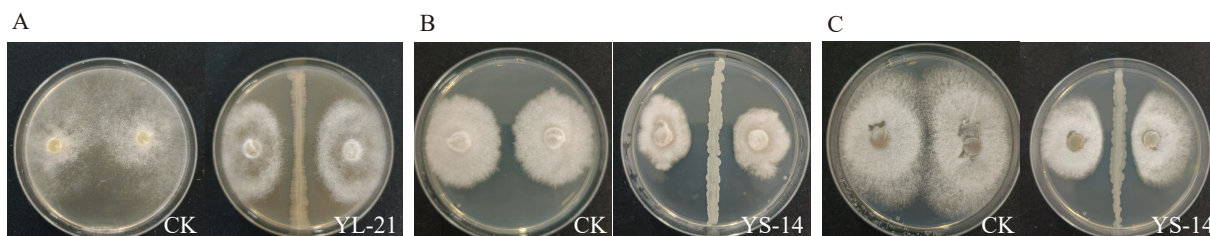


图1 藿香内生细菌与3种病原菌平板对峙。A: YL-21对YM05的抑制效果; B: YS-14对XY13的抑制效果; C: YS-14对TZ02的抑制效果。

Figure 1 Plate confrontation of endophytic bacteria from *Agastache rugosa* with three pathogenic microorganisms. A: Inhibitory effect of YL-21 against YM05; B: YS-14 against XY13; C: YS-14 against TZ02.

表4 22株优势藿香内生细菌对3种病原菌的抑制率

Table 4 Inhibition rates of 22 endophytic bacterial strains from *Agastache rugosa* against three pathogens

菌株 Bacterial strain	对YM05的抑制作用 Inhibition to YM05 (%)	对XY13的抑制作用 Inhibition to XY13 (%)	对TZ02的抑制作用 Inhibition to TZ02 (%)
YL-4	23.72±0.04	20.82±0.02	22.15±0.02
YL-13	22.00±0.02	28.57±0.03	17.81±0.02
YL-14	25.67±0.03	23.61±0.09	18.38±0.02
YL-15	42.54±0.03	21.91±0.01	13.24±0.02
YL-36	47.07±0.01	33.41±0.02	30.02±0.03
YL-47	15.65±0.02	30.99±0.02	23.86±0.00
YL-54	33.74±0.04	13.32±0.08	—
YL-57	48.90±0.00	37.89±0.06	11.99±0.01
YL-59	21.52±0.01	22.76±0.03	24.43±0.04
YL-66	—	20.34±0.04	22.37±0.02
YS-12	21.27±0.00	32.45±0.02	35.27±0.04
YS-16	—	20.82±0.07	43.38±0.11
YS-25	—	10.90±0.06	7.19±0.03
YS-35	19.56±0.01	21.67±0.03	23.40±0.01
YR-4	29.83±0.01	27.97±0.06	32.99±0.00
YR-7	35.82±0.03	17.68±0.03	26.9±0.02
YR-8	18.09±0.03	42.25±0.02	31.62±0.01
YR-12	46.82±0.03	40.80±0.01	34.47±0.01
YR-18	18.95±0.01	25.06±0.01	30.37±0.01
YR-22	45.97±0.00	36.32±0.04	27.17±0.00
YR-23	24.82±0.01	42.86±0.03	26.37±0.06
YR-27	38.14±0.00	42.01±0.03	25.80±0.01

表中数据为平均值±标准差。—：无抑制效果。

The data are presented as mean ±SD. —: No Inhibitory effect.

2.5 三种菌株对盐胁迫下藿香幼苗生长的影响

在正常条件下, 3种内生细菌均能促进植株鲜重的增加, 其中根鲜重显著增加, 但对主根长、侧根数及根冠比无显著影响。在50 mmol/L盐胁迫下, YS-35处理使幼苗鲜重显著增加, 根鲜重在YL-14、YS-35、YR-18处理下均明显增多, 分别提高了藿香幼苗根鲜重37%、165%、100%。在100 mmol/L盐胁迫下, YS-35和YR-18显著提高了藿香幼苗的植株鲜重, 并促进了主根的伸长, 其中主根长分别显著增加了40.9%和49.5%。YL-14、YS-35、YR-18菌株均显著

增加了根鲜重, 分别提高了34.9%、124.0%、127.0% (表5)。在50 mmol/L和100 mmol/L NaCl条件下, 3种菌株均能促进主根伸长以缓解植物受到的盐胁迫, 其中YS-35和YR-18菌株对藿香幼苗的促生效果更为明显(图6)。

3 讨论与结论

盐碱胁迫会导致作物生长不良和产量降低, 而内生细菌可通过多种机制提高植物在盐碱胁迫下的耐受能力, 有效缓解土壤盐碱化带来的农业减产问题^[27]。大量研究表明, 盐生植物是发掘改善盐胁迫下植物生长内生细菌的有效来

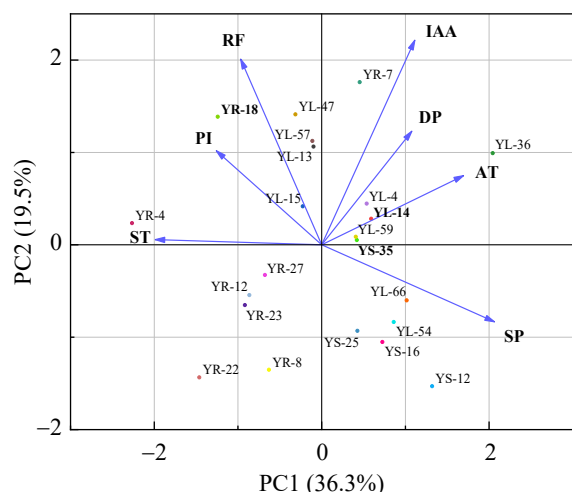


图2 藿香内生细菌促生因素主成分分析。RF: 固氮能力; PI: 抑病原菌能力; DP: 溶解磷能力; IAA: 吲哚-3-乙酸产量; SP: 产铁载体能力; ST: 耐盐性; AT: 耐碱性。

Figure 2 Principal component analysis of growth-promoting factors of endophytic bacteria from *Agastache rugosa*. RF: Nitrogen fixation capacity; PI: Pathogen inhibition capacity; DP: Dissolved phosphorus capacity; IAA: Indole-3-acetic acid production; SP: Siderophore production capacity; ST: Salt tolerance; AT: Alkali tolerance.

源^[19,28-29]。本研究从 200 mmol/L NaCl 胁迫下藿香的叶、茎、根中分离到 YL-14、YS-35、YR-18 三种菌株, 分别鉴定为贫瘠水芽孢杆菌(*B. inaquosorum*)、蜡样芽孢杆菌(*B. cereus*)及暹罗芽孢杆菌(*B. siamensis*)。已有研究发现, 耐盐性的贫瘠水芽孢杆菌、蜡样芽孢杆菌及暹罗芽孢杆菌均已从植物中分离得到, 并在促进植物生长的同时增强植物对盐胁迫的适应性^[30-32]。Yadav 等^[30]从盐碱地生长的小麦(*Triticum aestivum*)中分离得到的贫瘠水芽孢杆菌 WBESNJ 8 与蜡样芽孢杆菌 WBERNJ 5, 均可显著($P<0.05$)增加 250 mmol/L NaCl 胁迫下小麦的植株鲜重、干重、根长等多种生长参数; 肖香^[31]从甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)根部分离的蜡样芽孢杆菌 G2 可通过调控甘草幼苗的碳代谢及黄酮物质的

合成途径, 在盐胁迫下显著($P<0.05$)增加甘草幼苗中总可溶性糖、淀粉、果糖等碳水化合物的积累, 促进甘草植株的生长; Kaleh 等^[32]从杯萼海桑(*Sonneratia alba*)根部分离得到的暹罗芽孢杆菌 EB2 处理 90 mmol/L NaCl 胁迫下的小果野蕉(*Musa acuminata*)幼苗, 从脯氨酸含量、活性氧含量、 K^+ 含量等多个方面缓解盐胁迫症状, 增加盐胁迫下植株生物量。此外, 江绪文等^[20]从藿香叶片中分离得到的巨大普里斯特氏菌(*Priestia megaterium*) HX-2 菌株, 具备解磷并可产植物激素吲哚乙酸, 在正常条件下能显著促进藿香种子萌发与幼苗生长。本研究从藿香叶、茎、根中分离、筛选的 YL-14、YS-35 及 YR-18 均为芽孢杆菌属, 结合形态学判断为不同种芽孢杆菌, 进一步补充了藿香的内生促生细菌资源。本研究表明, 这 3 种菌株在正常及不同盐胁迫条件下均能促进藿香种子萌发和幼苗生长, 具有作为抗逆促生菌剂的开发价值。

植物内生细菌可通过固氮、溶磷、解钾、产铁载体等多种机制间接提高宿主植物对营养物质的利用率, 增强对非生物胁迫的防御能力, 有效提高植物抗逆性^[33]。芽孢杆菌为维持其在盐碱环境中的生存能力, 会产生海藻糖、渗透保护化合物、抗氧化酶、胞外多糖以及生物膜等, 这些代谢产物也潜在降低了植物受到盐碱胁迫的损伤^[34]。许多研究表明, 芽孢杆菌多个种可成为提高植物盐碱耐受力的潜力菌株。例如, Ghazala 等^[35]发现莫哈韦芽孢杆菌(*B. mojavensis*) I4 菌株可在 10% 盐度下生长, 接种 I4 可显著降低电解质渗透和丙二醛含量, 从而减少细胞膜损伤, 促进小麦在盐渍土中生长; Li 等^[36]发现芽孢杆菌属 pp02 表现出盐分与碱性条件下的适应性, 盐分耐受范围可达 3%–5%, pH 耐受范围在 5.0–9.0, 对杂交狼尾草(*Pennisetum alopecuroides*)在 100 mmol/L 盐胁迫下有明显促生作用。本研究筛选的 3 种菌株对藿香幼苗具有较好的抗逆促生作用, 在 100 mmol/L 盐胁迫下均可显著提高藿香种子萌发率, 其中 YS-35

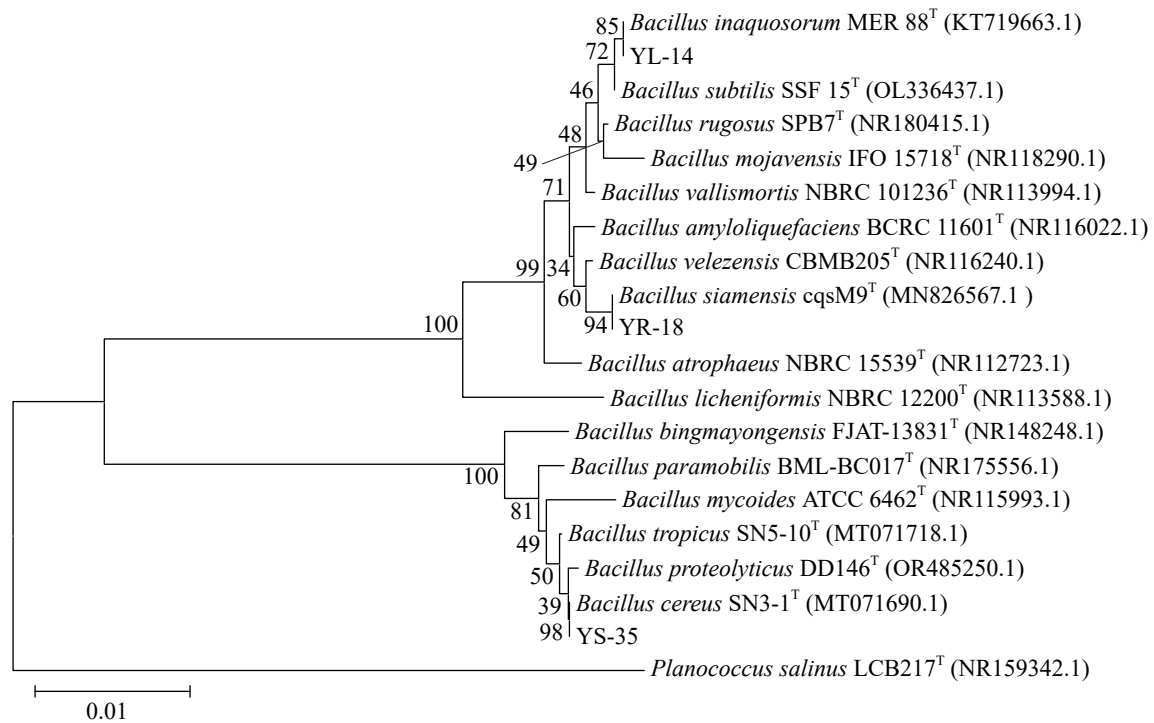


图3 基于16S rRNA基因序列构建的3种菌株系统发育树。分支节点自展值表示该分支可信度(%), 基于1 000次重复计算得出; 标尺表示所构建的发育树中序列间差异数值单位长度; 括号中序号为该分支16S rRNA基因序列于GenBank中的登录号。

Figure 3 Phylogenetic tree construction of three bacterial strains based on 16S rRNA sequences. Bootstrap values at branch nodes indicate the reliability (%) of the corresponding branches, calculated based on 1 000 replicates; The scale bar represents the unit length of sequence divergence values in the constructed phylogenetic tree; The numbers in parentheses are the accession numbers of 16S rRNA gene sequences of the corresponding branches in GenBank.

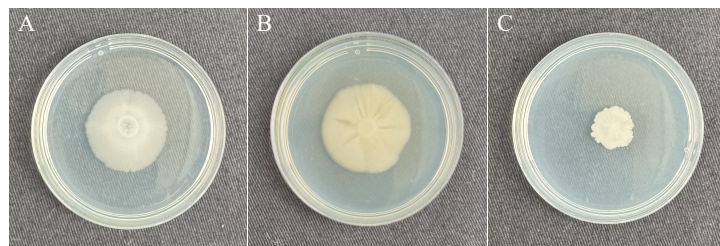


图4 LB培养基上YL-14、YS-35及YR-18菌株的表型。A: YL-14菌株; B: YS-35菌株; C: YR-18菌株。
Figure 4 Phenotypic characteristics of bacterial strains YL-14, YS-35, and YR-18 cultured on LB medium. A: YL-14 strain; B: YS-35 strain; C: YR-18 strain.

和 YR-18 表现出显著的耐盐促生作用, 使盐胁迫下藿香幼苗根鲜重分别增加 124% 和 127%, 表明这 2 种芽孢杆菌具备开发为微生物菌肥的

潜力。Namwongsa 等^[37] 从耐旱植物菊芋 (*Helianthus tuberosus*) 中分离得到的海水罗塞略莫拉氏菌 (*Rosellomorpha aquimaris*) 3.13 可同时

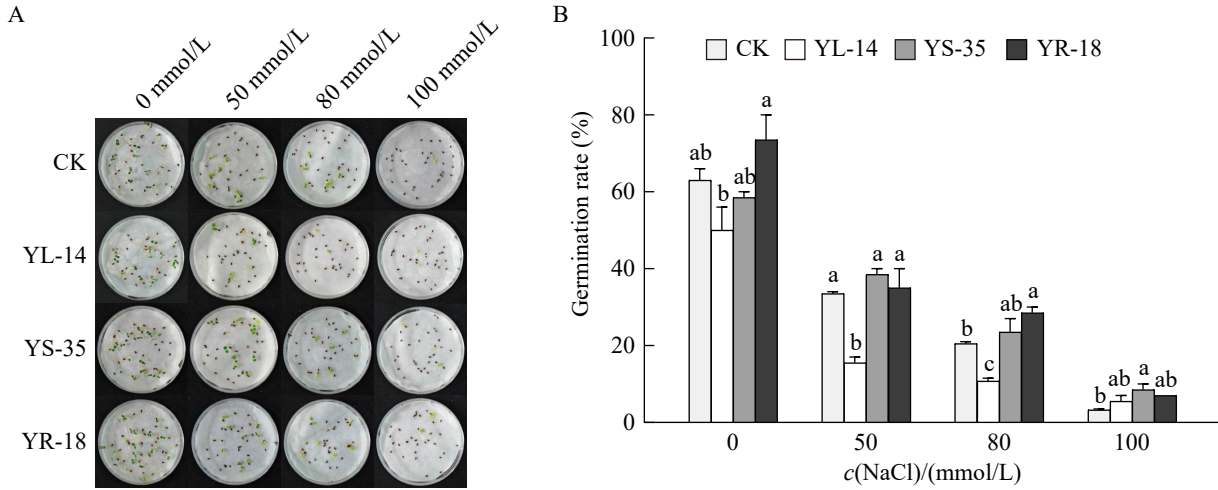


图5 三种内生细菌对盐胁迫下藿香种子萌发率的影响。A: 不同盐胁迫下各菌株处理组藿香种子萌发表型; B: 藿香种子萌发率统计[不同字母表示相同NaCl浓度下不同处理间差异显著性($P < 0.05$)]。

Figure 5 Effects of three endophytic bacterial strains on seed germination rate of *Agastache rugosa* under salt stress. A: Germination phenotypes of *A. rugosa* seeds under different salt stress conditions with bacterial strain treatments; B: Germination rate statistics of *A. rugosa* seeds (Different letters indicate significant differences between different treatments under the same NaCl concentration at 0.05 level).

表5 内生细菌对藿香幼苗生长的影响

Table 5 Effects of endophytic bacteria on the growth of *Agastache rugosa* seedling

NaCl浓度 NaCl concentration (mmol/L)	处理 Treatment	主根长 Root length (cm)	侧根数 Lateral root number	植株鲜重 Plant fresh weight (mg)	根鲜重 Root fresh weight (mg)	根冠比 Root shoot ratio
0	CK	7.57±0.83a	14.00±2.65a	17.13±0.81b	4.73±1.10c	0.40±0.12a
	YL-14	6.53±0.15a	17.67±1.53a	23.67±2.10a	8.20±0.79a	0.53±0.06a
	YS-35	7.00±0.36a	17.00±1.00a	18.67±0.31b	6.27±0.25b	0.50±0.03a
	YR-18	7.18±0.45a	16.67±1.53a	25.90±1.73a	8.73±0.55a	0.51±0.08a
50	CK	3.10±0.26b	5.67±1.53c	6.43±3.44b	2.20±1.30c	0.51±0.06b
	YL-14	3.50±0.30ab	10.00±1.73b	8.63±2.49b	3.03±0.93bc	0.54±0.02b
	YS-35	3.80±0.10a	15.67±1.53a	14.60±2.25a	5.83±0.74a	0.66±0.05a
	YR-18	3.30±0.17b	13.00±1.73a	10.93±1.93ab	4.40±0.70ab	0.67±0.03a
100	CK	2.32±0.49b	7.33±2.31a	7.23±0.58b	1.83±0.15c	0.34±0.01b
	YL-14	2.53±0.40b	8.67±2.52a	7.27±1.04b	2.47±0.12b	0.51±0.08a
	YS-35	3.27±0.25a	9.67±0.58a	12.03±1.48a	4.10±0.20a	0.52±0.07a
	YR-18	3.47±0.21a	11.00±1.73a	11.57±0.90a	4.17±0.25a	0.55±0.05a

表中数据为平均值±标准差, 同列不同字母表示同一处理间差异显著性($P < 0.05$)。

The data are presented as mean±SD, and the different letters within the same column indicate significant differences between the same treatment at 0.05 level.

产生 IAA 与 ACC 脱氨酶, 利用该菌株处理菊芋块茎发现其诱导根系发育来维持菊芋植株较高的水分吸收。早期盐分胁迫与干旱胁迫类似,

土壤中盐分会以渗透胁迫的形式抑制植物生长, 根系吸水能力下降导致植物萎蔫, 随后离子毒性的破坏才逐渐显现^[38]。在本研究中, 藿香幼

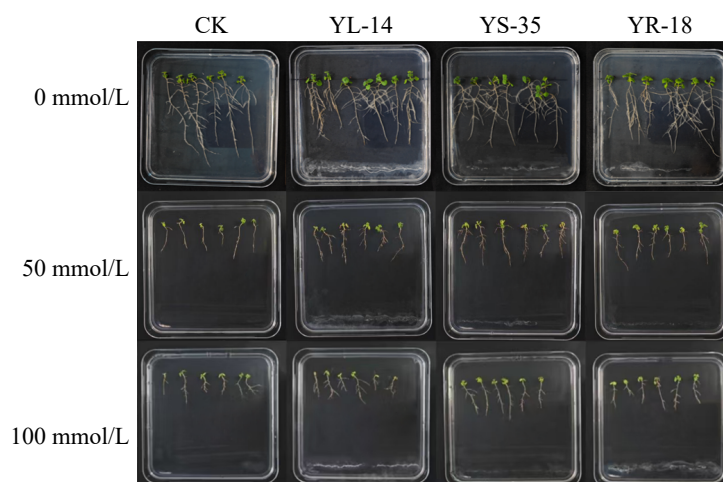


图6 三种内生细菌对盐胁迫下藿香幼苗生长的影响

Figure 6 Effect of three endophytic bacteria on the growth of *Agastache rugosa* seedlings under salt stress.

苗接种内生细菌处于盐胁迫早期, 因此可以解释藿香幼苗根部生物量表现明显优势这一现象。后续研究将通过整合生理指标测定与转录组分析系统解析其促生作用机制。

植物促生细菌已经被证实在提升产量、改善作物抗逆性及减少化肥农药的使用方面具有重要的应用价值, 并且 PGPB 本身也会促进其他有益微生物更好地发挥促生作用^[39-40]。例如, de Carvalho Neta 等^[41]发现玉蜀黍(*Zea mays*)在盐胁迫土壤环境下, 通过共接种丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungus, AMF)明根孢囊霉菌(*Rhizophagus clarus*)与植物促生细菌印度国化室假节杆菌(*Pseudarthrobacter enclensis*) BS24-1、田村氏勒克莱尔氏菌(*Leclercia tamurae*) BS46-1、节杆菌(*Arthrobacter* sp.) RS70 或植物内生微球菌(*Micrococcus endophyticus*) RS79-1, 可提升 PGPB 与 AMF 定殖并促进 AMF 菌根形成, 进而有效缓解盐胁迫对植物的危害。此外, Ikhwan 等^[42]研究发现不同的 PGPB 联合体存在异种细菌间的相互作用, 进而对玉米产量具有不同的影响。本研究分离到的内生细菌菌株 YL-14、YS-35 与 YR-18 可有效促进盐胁迫下藿香幼苗的萌发和生长, 但 3 种 PGPB 菌株的种间互作机制仍需深入研究, 后续将对其兼容菌种

配方进行探索优化, 以便在农业生产应用与推广。

作者贡献声明

翟子佳: 研究构思和设计、实验操作、数据收集与处理、论文撰写和修改; 宋雨潭: 协助实验操作、数据分析与可视化呈现、论文撰写和修改; 马晓楠: 协助实验操作、数据收集与处理; 杨炳友: 调查研究; 刘艳: 调查研究、提供资源; 张丽莉: 调查研究、提供资源、指导; 吴秀菊: 研究构思和设计、写作审核与编辑。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] 姚东恒, 廖宇波, 孔祥斌, 高秉博, 赵振庭, 张炎, 曹颖, 李亮, 马原. 基于“三层”融合的松嫩平原盐碱地资源特征[J]. 农业工程学报, 2022, 38(23): 247-257.
YAO DH, LIAO YB, KONG XB, GAO BB, ZHAO ZT, ZHANG Y, CAO Y, LI L, MA Y. Characteristics of saline-alkali land and resources based on three-layer fusion of saline-alkali soil in Songnen Plain of China[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2022, 38(23): 247-257 (in Chinese).

- [2] 赵鹏敏, 贾政强. 东北平原西部盐碱地生态治理探析[J]. 东北水利水电, 2020, 38(5): 47-49, 72.
ZHAO PM, JIA ZQ. Study on ecological management of saline-alkali land in west of northeast plain[J]. *Water Resources & Hydropower of Northeast China*, 2020, 38(5): 47-49, 72 (in Chinese).
- [3] STURZ AV, CHRISTIE BR, NOWAK J. Bacterial endophytes: potential role in developing sustainable systems of crop production[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2000, 19(1): 1-30.
- [4] CUI JM, NIE FX, ZHAO YQ, ZHANG DW, ZHOU DG, WU JF, QU L, XIAO L, LIU LL. A review on plant endophytes in response to abiotic stress[J]. *Environmental Pollutants and Bioavailability*, 2024, 36(1): 2323123.
- [5] MISHRA P, MISHRA J, ARORA NK. Plant growth promoting bacteria for combating salinity stress in plants-recent developments and prospects: a review[J]. *Microbiological Research*, 2021, 252: 126861.
- [6] XIE X, GAN LZ, WANG CY, HE TX. Salt-tolerant plant growth-promoting bacteria as a versatile tool for combating salt stress in crop plants[J]. *Archives of Microbiology*, 2024, 206(8): 341.
- [7] SANTOYO G, MORENO-HAGELSIEB G, del CARMEN OROZCO-MOSQUEDA M, GLICK BR. Plant growth-promoting bacterial endophytes[J]. *Microbiological Research*, 2016, 183: 92-99.
- [8] DUTTA D, PUZARI KC, GOGOI R, DUTTA P. Endophytes: exploitation as a tool in plant protection[J]. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 2014, 57(5): 621-629.
- [9] BHUTANI N, MAHESHWARI R, SHARMA N, KUMAR P, DANG AS, SUNEJA P. Characterization of halo-tolerant plant growth promoting endophytic *Bacillus licheniformis* MHN 12[J]. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 2022, 20(1): 113.
- [10] AKBABA M, ÖZDEN E. Salt tolerance of endophytic root bacteria and their effects on seed germination and viability on tomato plants[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2023, 54(4): 3147-3162.
- [11] NABTI E, SCHMID M, HARTMANN A. Application of halotolerant bacteria to restore plant growth under salt stress[M]//*Halophiles*. Cham: Springer International Publishing, 2015: 235-259.
- [12] CHEBOTAR VK, CHIZHEVSKAYA EP, KHONINA OV, KOSTITSIN RD, KURMANBAYEV AA, MUKHAMBETOV B, PISHCHIK VN, BAGANOVA ME, LAPENKO NG. Biotechnological potential of galophytes and their microbiomes for agriculture in Russia and Kazakhstan[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2023, 70(8): 183.
- [13] 任琦琦, 刘洋洋, 冯剑, 李文兰, 詹志来. 经典名方中藿香类药材的本草考证[J]. *中国实验方剂学杂志*, 2023, 29(6): 1-13.
REN QQ, LIU YY, FENG J, LI WL, ZHAN ZL. Herbal textual research on Huoxiang in famous classical formulas[J]. *Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae*, 2023, 29(6): 1-13 (in Chinese).
- [14] 余启高. 藿香利用价值与栽培技术[J]. *现代农村科技*, 2009(19): 9-10.
YU QG. Utilization value and cultivation techniques of *Pogostemon cablin*[J]. *Modern Rural Science and Technology*, 2009(19): 9-10 (in Chinese).
- [15] 白瑞琴, 任喜用, 张晓飞, 罗玉松, 石岭. 几种芳香植物对干旱胁迫的生长和生理响应[J]. *安徽农业科学*, 2015, 43(23): 103-106.
BAI RQ, REN XY, ZHANG XF, LUO Y S, SHI L. Growth and physiological responses to drought stress of fragrant plants[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2015, 43(23): 103-106 (in Chinese).
- [16] XU H, YEUM KJ, YOON YH, JU JH. Effect of hydrophilic polymer in three green roof substrates on growth, flower development, and overwintering of *Agastache rugosa* (Korean mint) without irrigation[J]. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2018, 16(5): 5503-5516.
- [17] VÂRBAN R, ONA A, STOIE A, VÂRBAN D, CRIȘAN I. Phenological assessment for agronomic suitability of some *Agastache* species based on standardized BBCH scale[J]. *Agronomy*, 2021, 11(11): 2280.
- [18] FLOWERS TJ, COLMER TD. Salinity tolerance in halophytes[J]. *New Phytologist*, 2008, 179(4): 945-963.
- [19] ETESAMI H, GLICK BR. Halotolerant plant growth-promoting bacteria: prospects for alleviating salinity stress in plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 178: 104124.
- [20] 江绪文, 李贺勤, 谭勇. 藿香内生细菌HX-2的鉴定、耐性及对宿主植物的促生作用[J]. *草业学报*, 2018, 27(1): 161-168.
JIANG XW, LI HQ, TAN Y. Identification, tolerance to abiotic stress and host plant effects of endophytic bacteria HX-2 from *Agastache rugosa*[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, 27(1): 161-168 (in Chinese).
- [21] 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. Handbook of Identification of Common Bacterial Systems[M]. Beijing: Science Press, 2001 (in Chinese).
- [22] BRIC JM, BOSTOCK RM, SILVERSTONE SE. Rapid in situ assay for indoleacetic acid production by bacteria immobilized on a nitrocellulose membrane[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1991, 57(2): 535-538.
- [23] 金善钊. 菊芋贮藏致病菌的拮抗菌株筛选及一株海洋假单胞菌拮抗特性的研究[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2013.
JIN SZ. Screening of antagonistic strains against pathogenic bacteria in jerusalem-artichoke storage and study on antagonistic characteristics of a marine *Pseudomonas*[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2013 (in Chinese).
- [24] 邢凯燕. 东北盐碱土中耐/嗜盐碱型的双酚A降解微生物研究[D]. 镇江: 江苏大学硕士学位论文, 2022.
XING KY. Study on bisphenol A-degrading microorganisms resistant/halophilic to saline-alkali soil in northeast China[D]. Zhenjiang: Master's Thesis of Jiangsu University, 2022 (in Chinese).
- [25] SAITOU N, NEI M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1987, 4(4): 406-425.

- [26] TAMURA K, STECHER G, KUMAR S. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, 38(7): 3022-3027.
- [27] CAO MY, NARAYANAN M, SHI XJ, CHEN XP, LI ZL, MA Y. Optimistic contributions of plant growth-promoting bacteria for sustainable agriculture and climate stress alleviation[J]. *Environmental Research*, 2023, 217: 114924.
- [28] ZHAO S, ZHOU N, ZHAO ZY, ZHANG K, WU GH, TIAN CY. Isolation of endophytic plant growth-promoting bacteria associated with the halophyte *Salicornia europaea* and evaluation of their promoting activity under salt stress[J]. *Current Microbiology*, 2016, 73(4): 574-581.
- [29] SHURIGIN V, EGAMBERDIEVA D, LI L, DAVRANOV K, PANOSYAN H, BIRKELAND NK, WIRTH S, BELLINGRATH-KIMURA SD. Endophytic bacteria associated with halophyte *Seidlitzia rosmarinus* Ehrenb. ex Boiss. from saline soil of Uzbekistan and their plant beneficial traits[J]. *Journal of Arid Land*, 2020, 12(5): 730-740.
- [30] YADAV J, SRIVASTVA AK, SINGH R. Diversity of halotolerant endophytes from wheat (*Triticum aestivum*) and their response to mitigate salt stress in plants[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2024, 56: 103000.
- [31] 肖香. 基于碳代谢的内生细菌 *Bacillus cereus* G2 调控盐胁迫下甘草活性成分合成和积累的机制研究[D]. 银川: 宁夏医科大学硕士学位论文, 2022.
XIAO X. Mechanism of *Bacillus cereus* G2, an endophytic bacterium based on carbon metabolism, regulating the synthesis and accumulation of active components in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. under salt stress[D]. Yinchuan: Master's Thesis of Ningxia Medical University, 2022 (in Chinese).
- [32] 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.
- [33] ALI B, HAFEEZ A, JAVED MA, AFRIDI MS, ALI ABBASI H, QAYYUM A, BATOOL T, ULLAH A, MARC RA, AL JAOUNI SK, ALKHALIFAH DHM, SELIM S. Role of endophytic bacteria in salinity stress amelioration by physiological and molecular mechanisms of defense: a comprehensive review[J]. *South African Journal of Botany*, 2022, 151: 33-46.
- [34] VALENCIA-MARIN MF, CHÁVEZ-AVILA S, GUZMÁN-GUZMÁN P, OROZCO-MOSQUEDA MDC, de LOS SANTOS-VILLALOBOS S, GLICK BR, SANTOYO G. Survival strategies of *Bacillus* spp. in saline soils: key factors to promote plant growth and health[J]. *Biotechnology Advances*, 2024, 70: 108303.
- [35] GHAZALA I, CHIAB N, SAIDI MN, GARGOURI-BOUZID R. The plant growth-promoting bacteria strain *Bacillus mojavensis* I4 enhanced salt stress tolerance in durum wheat[J]. *Current Microbiology*, 2023, 80(5): 178.
- [36] LI X, DING YM, OKOYE CO, GENG XY, JIANG HF, WANG YL, WU YF, GAO L, FU L, JIANG JX, SUN JZ. Performance of halo-alkali-tolerant endophytic bacteria on hybrid *Pennisetum* and bacterial community under varying soil conditions[J]. *Microorganisms*, 2024, 12(6): 1062.
- [37] NAMWONGSA J, JOGLOY S, VORASOOT N, BOONLUE S, RIDDECH N, MONGKOLTHANARUK W. Endophytic bacteria improve root traits, biomass and yield of *Helianthus tuberosus* L. under normal and deficit water conditions[J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2019, 29(11): 1777-1789.
- [38] MA Y, DIAS MC, FREITAS H. Drought and salinity stress responses and microbe-induced tolerance in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 591911.
- [39] YANG DH, TANG L, CHEN JX, SHI YM, ZHOU H, GAO H, JIN J, GUO CH. Strategy of endophytic bacterial communities in alfalfa roots for enhancing plant resilience to saline-alkali stress and its application[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2024, 60(4): 493-507.
- [40] PENG M, JIANG ZH, ZHOU FZ, WANG ZY. From salty to thriving: plant growth promoting bacteria as nature's allies in overcoming salinity stress in plants[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1169809.
- [41] De CARVALHO NETA SJ, ARAÚJO VLVP, FRACETTO FJC, Da SILVA CCG, de SOUZA ER, SILVA WR, LUMINI E, FRACETTO GGM. Growth-promoting bacteria and arbuscular mycorrhizal fungus enhance maize tolerance to saline stress[J]. *Microbiological Research*, 2024, 284: 127708.
- [42] IKHWAN A, IRIANY A, ISHARTATI E, HASANAH F. Formulation of bacterial consortium for improvement growth and yield of maize (*Zea mays* L.)[J]. *Sains Tanah-Journal of Soil Science and Agroclimatology*, 2021, 18(1): 89.