

一株耐盐碱多黏类芽孢杆菌 TaRb44 的分离鉴定和耐盐促生作用评价

卜凡^{1#}, 韩思宁^{2#}, 朱仁贵¹, 苑瑜瑾¹, 于玮玮¹, 谷医林^{1*}, 王远宏^{1*}

1 天津农学院 园艺园林学院, 天津

2 中化现代农业有限公司, 北京

卜凡, 韩思宁, 朱仁贵, 苑瑜瑾, 于玮玮, 谷医林, 王远宏. 一株耐盐碱多黏类芽孢杆菌 TaRb44 的分离鉴定和耐盐促生作用评价[J]. 微生物学报, 2025, 65(4): 1498-1511.

BU Fan, HAN Sining, ZHU Rengui, YUAN Yujin, YU Weiwei, GU Yilin, WANG Yuanhong. Isolation, identification, and plant growth-promoting effect evaluation of a saline-alkali-tolerant rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* TaRb44[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(4): 1498-1511.

摘要:【目的】为筛选获得具有良好耐盐碱能力的植物根际促生菌, 并对其功能进行评价。【方法】采集不同盐碱条件下的小麦根际土, 通过耐盐碱富集和稀释涂布法分离高效耐盐碱细菌。利用平板对峙和选择性培养基检测菌株的抑菌和促生特性, 并利用 ELISA 试剂盒检测菌株分泌的固氮酶活性。结合形态学、生理生化及系统进化分析鉴定其分类地位。通过室内盆栽人工模拟盐胁迫, 探究菌株对小麦生长的影响。【结果】从根际土壤中富集到一株丰度较高的耐盐碱细菌, 命名为 TaRb44, 该菌株能够在 3% NaCl 和 pH 10.0 的条件下正常生长。菌株 TaRb44 对引起小麦茎基腐病的假禾谷镰孢菌、引起西瓜枯萎病的尖孢镰孢菌西瓜专化型、引起香蕉枯萎病的尖孢镰孢菌古巴专化型, 以及引起番茄采后灰霉病的灰葡萄孢菌, 均具有较强的拮抗作用。同时, 该菌株还能产生嗜铁素、淀粉酶、纤维素酶等多种植物促生相关活性物质, 并具有良好的生物固氮活性, 其分泌的固氮酶含量为 65.50 U/L。经系统鉴定, 菌株 TaRb44 为多黏类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*)。温室盆栽试验结果表明, 经 *P. polymyxa* TaRb44 浸种处理后, 在盐胁迫和非盐胁迫条件下均能显著促进小麦幼苗生长, 增加根系生物量。【结论】本研究获得了一株具有防病、促生、耐盐碱等多种优良性状的多黏类芽孢杆菌 TaRb44, 为今后开发新的微生物菌肥和土壤改良剂提供了良好的菌种资源。

关键词: 耐盐碱; 拮抗; 促生; 多黏类芽孢杆菌

资助项目: 国家自然科学基金(31901932)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31901932).

[#]These authors contributed equally to this work.

*Corresponding authors. E-mail: GU Yilin, guyilin@caas.cn; WANG Yuanhong, wangyh@tjau.edu.cn

Received: 2024-11-15; Accepted: 2024-12-31; Published online: 2025-02-21

Isolation, identification, and plant growth-promoting effect evaluation of a saline-alkali-tolerant rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* TaRb44

BU Fan^{1#}, HAN Sining^{2#}, ZHU Rengui¹, YUAN Yujin¹, YU Weiwei¹, GU Yilin^{1*}, WANG Yuanhong^{1*}

1 College of Horticulture and Landscape Architecture, Tianjin Agricultural University, Tianjin, China

2 Sinochem Modern Agriculture Co., Ltd., Beijing, China

Abstract: [Objective] To screen and identify the plant growth-promoting bacterial strain with saline-alkali tolerance and evaluate its functions. [Methods] The rhizosphere soil of wheat was collected from different saline-alkali regions, and the highly efficient saline-alkali-tolerant bacterial strain was isolated by enrichment under saline-alkali condition and dilution coating. The antifungal spectrum and plant growth-promoting effects of the isolate were evaluated *in vitro*, and the nitrogenase activity was measured by an ELISA kit. The strain was identified based on the morphological, physiological, biochemical characteristics and phylogenetic analysis. The effect of the strain on wheat growth under salt stress was investigated by a pot experiment. [Results] A highly abundant bacterium with saline-alkali tolerance was enriched from rhizosphere soil and designated as TaRb44, which could grow normally under 3% NaCl and pH 10.0. Strain TaRb44 showed strong antagonism against soil-borne pathogenic fungi such as *Fusarium pseudograminearum* causing wheat crown rot, *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* causing watermelon Fusarium wilt, and *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* causing banana wilt, as well as *Botrytis cinerea* causing gray mold of postharvest tomatoes. Further tests showed that strain TaRb44 produced a variety of plant growth-promoting substances such as siderophores, amylase, and cellulase, and it had nitrogen fixation activity with the nitrogenase level of 65.50 U/L. Finally, the strain TaRb44 was identified as *Paenibacillus polymyxa*, which significantly promoted the growth of wheat seedlings and increased the root biomass under both salt stress and non-salt stress conditions. [Conclusion] In this study, *P. polymyxa* TaRb44 was obtained with much excellent properties such as disease prevention, plant growth promotion, and saline-alkali tolerance. It serves as an elite strain for developing new microbial fertilizer and soil amendments in the future.

Keywords: saline-alkali tolerance; antagonism; plant growth-promoting; *Paenibacillus polymyxa*

土壤盐碱化是一个日趋严重的世界性问题, 目前, 全球大约有 $9.5 \times 10^8 \text{ hm}^2$ 的盐碱地, 约占耕地面积的 10%, 且以每年 1.0×10^6 – $1.5 \times 10^6 \text{ hm}^2$ 的速度持续增长^[1]。我国耕地资源缺失严重, 为保证粮食产量, 长期大量投入化肥和农药, 加上灌溉水质量低、地表蒸发量大、年降水量偏少

等因素, 导致北方干旱半干旱地区土壤盐碱化尤为严重, 对农业可持续发展造成了巨大威胁^[2]。此外, 仍有 1 750 万 hm^2 的土地正遭受土壤盐渍化的影响。当土壤盐分和 pH 过高时, 能够直接影响种子萌发率和作物根系形态建成, 降低土壤养分和有机质含量, 阻碍作物根系对

土壤中养分和水分的吸收与利用,进而影响其生长发育,导致产量下降,甚至死亡。

我国耕地资源有限,大面积盐碱地的改造和利用对于增加耕地面积、保障农业生产、提升作物总产量具有重要价值。一直以来,我国盐碱地治理以“以地适种”为主导,根据土壤水盐运动规律,通过水利工程进行灌排调控,再配套农艺措施以达到消减盐碱障碍、适宜作物生长的效果。然而,该方法存在一定的局限性,尤其在北方干旱半干旱区域,由于淡水资源紧张,基于水利工程的盐碱地治理受到极大限制^[3]。亟待开发盐碱地安全高效的功能型调理剂、环境友好型功能肥料等绿色投入品,形成盐碱地利用配套的技术模式和综合解决方案^[4]。基于此,国家提出盐碱地治理要“以种适地”与“以地适种”相结合,其中“以种适地”的核心便是利用生物技术进行生态治理。植物根际促生菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)能够改善根际环境,提高作物对盐碱胁迫的抵抗力,提升盐碱地作物幼苗质量及环境适应性^[5]。

PGPR 种类丰富且功能多样,常被用于开发微生物肥料、土壤改良剂、植物调节剂等制剂。目前,研究报道较多的 PGPR 包括芽孢杆菌属(*Bacillus* spp.)、假单胞菌属(*Pseudomonas* spp.)、固氮螺菌属(*Azospirillum* spp.)、根瘤菌属(*Rhizobium* spp.)、以及木霉属(*Trichoderma* spp.)、青霉属(*Penicillium* spp.)等多种微生物^[6-7]。PGPR 通过分泌有机酸、嗜铁素、土壤酶、植物激素等代谢物,降低土壤 pH、提高土壤肥力、促进作物生长,进而提升作物对逆境的响应能力^[8-12]。大量研究表明,接种 PGPR 能够显著提高盐碱水平下水稻、玉米、小麦、大豆、菜豆等多种作物的产量,并保护植物免受盐胁迫损伤^[13-15]。陈燕鸿等^[16]发现 PGPRs 及其复合菌群

在盐胁迫条件下对绿豆种子萌发具有促进作用;梁振普等^[17]分离获得一株具有良好耐盐碱能力的喜盐芽孢杆菌 Bachu 85,并在盐碱胁迫条件下显著促进拟南芥和玉米的生长;研究发现,黑曲霉和芽孢杆菌通过分泌有机酸降低土壤 pH 参与盐碱地改良,改善土壤环境并促进植物生长^[18-19]。

多黏类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*)是一种产芽孢、具有固氮能力的革兰氏阳性细菌,已在农业、医学、工矿业及废水处理等方面广泛应用。农业农村部将其列为免做安全鉴定的一级菌种,是一类可安全用于农业生产的有益微生物资源。多黏类芽孢杆菌能够产生多肽、多糖、蛋白质、核苷类似物、醇醛酸及吡嗪类等具有生物活性的代谢物^[20]。在农业生产中,多黏类芽孢杆菌的作用主要体现在促生作用及生物防治 2 个方面。Luo 等^[21]研究发现,多黏类芽孢杆菌可通过根系定殖、拮抗作用和诱导抗病等机制控制植物病害,其方式与其他微生物农药相似。已有报道证实,该菌对稻瘟病、玉米茎基腐病、番茄枯萎病、疫霉病等多种不同病原造成的植物病害均有较好的防治效果^[22-27]。此外,该类菌株还能促进植物生长,提高作物生物量,提高土壤主要酶活性,调控土壤 pH 和土壤重金属^[28-30]。近些年,研究发现此类菌株在改善土壤盐碱化、提升作物耐盐碱能力方面也具有一定成效^[13,31-33]。然而,该类群在盐碱地改良方面的资源储备和开发应用仍相对不足,需要进一步挖掘和丰富菌种资源。

本研究通过采集天津市、河北省、新疆维吾尔自治区等盐碱地的小麦根际土,从中分离获得一株具有明显耐盐碱能力的根际细菌,通过生理生化和系统进化分析鉴定其分类地位,进一步对其耐盐、耐碱能力进行分析,并对其在盐碱胁迫下对小麦的促生能力进行验证,以

期为利用植物根际促生菌改良盐碱地提供新的菌种资源和理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

‘西农 529’，购自陕西长丰种业有限公司。
栽培基质为营养土:自然土:蛭石=2:1:1，混匀后灭菌分装于直径 6.5 cm 的花盆中，将菌液处理后的种子播种其中，随后置于育苗室中培养。
假禾谷镰孢菌(*Fusarium pseudograminearum*)、尖孢镰孢菌西瓜专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*)、尖孢镰孢菌古巴专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*)、灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)均由本实验室分离保存。

LB 固体培养基(g/L): 胰蛋白胨 10.0, 酵母粉 5.0, 氯化钠 10.0, 琼脂粉 16.0, 用于根际细菌的分离培养; LB 液体培养基: LB 培养基中不加琼脂, 用于细菌的液体培养; 3% NaCl 的 LB 液体培养基: 在 LB 培养基中加入氯化钠 30.0 g/L, 用于耐盐碱细菌的富集; PDA 培养基(g/L): 土豆 200.0, 葡萄糖 20.0, 琼脂粉 16.0, 用于病原真菌的培养和对峙试验。

1.2 土壤样本的采集

分别于 2023 年和 2024 年小麦生长季, 在天津市、河北省、新疆维吾尔自治区的中低盐碱区采集小麦根际土壤样本。采用五点取样法, 每块田采集样本约 500 g, 混匀后带回实验室, 保存于 4 °C 冰箱中, 用于耐盐碱土壤微生物的分离筛选。

1.3 耐盐碱微生物的富集和分离

每份土壤去除茎秆、落叶等杂质后, 称取 2 g 样品加入盛有 18 mL 无菌生理盐水的三角瓶中, 在室温下振荡 60 min, 使土壤均匀分散于生理盐水中, 静置 2 min 后取 1 mL 上清液, 加

入 9 mL 含 3% NaCl、pH 9.0 的 LB 液体培养基中, 在 28 °C、200 r/min 条件下培养 48 h。随后取 1 mL 培养液重新接种到 9 mL 新的含 3% NaCl、pH 9.0 的 LB 液体培养基中, 在相同条件下培养 48 h, 重复 3 次, 以富集耐盐碱微生物。富集培养后的菌液经 10 倍梯度稀释至 10⁻⁶, 每个浓度稀释液各取 100 μL 均匀涂布于 LB 平板, 置于 28 °C 恒温培养箱中培养 48–72 h。根据菌落形态、颜色差异挑选不同的单菌落进行划线纯化培养。纯化后的菌株置于–80 °C 冰箱中保存, 并挑选其中丰度最高的菌株用于后续试验验证。

1.4 菌株耐盐碱能力测定

分别配制不含 NaCl 的 LB 液体培养基和 20% 的 NaCl 溶液, 参考王艳霞等^[34]的方法设置盐浓度梯度, 具体按照表 1 中比例分别加入 LB 培养液和 20% 的 NaCl 溶液配制相应 NaCl 浓度的 LB 培养液, 用于检测单一耐盐能力; 参考张小霞等^[35]方法, 配制 pH 分别为 7.0、8.0、9.0、10.0、11.0、12.0 的 LB 液体培养基, 用于检测单一耐碱能力。

挑取新鲜划线培养的菌株单菌落接种于 LB 液体培养基中, 在 28 °C、200 r/min 条件下培养

表1 不同NaCl浓度的LB液体培养基
Table 1 LB liquid medium with different NaCl concentrations

c(NaCl)/%	LB liquid medium without NaCl (μL)	20% NaCl solution (μL)
0	5 000	0
1	4 750	250
3	4 250	750
4	4 000	1 000
5	3 750	1 250
7	3 250	1 750
9	2 750	2 250

过夜, 制备接种母液。将母液以 1% 的接种量分别接种到不同 NaCl 浓度和不同 pH 的 LB 培养基中, 在 28 °C、200 r/min 条件下培养 48 h, 随后利用紫外分光光度计在 600 nm 波长下测定菌液浓度。以 1% NaCl 和未经调节 pH 的 LB 培养基作为对照, 每个处理重复 3 次。

在上述检测结果下, 配制相应的 pH 和 NaCl 浓度的 LB 培养基, 在 28 °C、200 r/min 条件下培养 48 h 检测其生长量。以 1% NaCl 和未经调节 pH 的 LB 培养基作为对照, 用于评价耐盐碱能力, 每个处理重复 3 次。

1.5 菌株的抑菌能力测定

采用平板对峙法验证菌株抑制植物病原真菌的活性。利用直径 5 mm 的打孔器在病原真菌 PDA 平板上打取菌饼, 并转接至新的 PDA 平板中央位置。在距离菌饼两侧约 2.5 cm 处均匀点接 5 μ L 过夜培养的菌液, 待菌液风干后, 倒置于 25 °C 培养箱中, 72 h 后观察抑菌情况。以接种相同体积的 LB 培养液为空白对照, 每个处理重复 3 次。

1.6 菌株分泌植物促生和土壤改良相关胞外酶检测

挑取新鲜划线培养的菌株单菌落接种于 LB 液体培养基, 在 28 °C、200 r/min 条件下培养过夜。随后将 5 μ L 菌液分别接种到无机磷固体培养基、产纤维素酶固体培养基、产蛋白酶检测培养基、产淀粉酶检测培养基和 CAS 培养基上, 检测菌株的溶磷、产纤维素酶、蛋白酶、淀粉酶和嗜铁素的能力^[36]。挑取单菌落在阿须贝 (Ashby) 无氮培养基上多次传代划线培养, 检测菌株的固氮能力^[37], 并利用细菌固氮酶 ELISA 试剂盒 (上海源桔生物科技中心) 对其固氮酶活性进行检测, 具体操作步骤按照试剂盒说明书进行。

1.7 菌株的鉴定

1.7.1 菌株形态特征观察及生理生化特征测定

将菌株在 LB 平板上划线, 28 °C 培养 48 h 后观察其形态特征。参考《常见细菌系统鉴定手册》^[38]对菌株相关生理生化指标进行测定。

1.7.2 分子生物学鉴定

以单菌落为模板, 利用 16S rRNA 基因序列扩增通用引物 27F (AGAGTTTGATCCTGGCTCAG) 和 1492R (TACGGCTACCTTGTACGACTT) 进行序列扩增。PCR 扩增体系: 2 $\times$ T3 PCR Mix 25 μ L, 正、反引物 (10 μ mol/L) 各 1 μ L, ddH₂O 补足 50 μ L。PCR 反应条件: 98 °C 预变性 5 min; 98 °C 变性 1 min, 55 °C 退火 1 min, 72 °C 延伸 1.5 min, 共 35 个循环; 72 °C 终延伸 5 min。PCR 产物经电泳检测后, 送往北京擎科生物科技股份有限公司进行测序。将扩增获得的基因序列提交至 EzBioCloud 数据库 (<https://www.ezbiocloud.net/>) 进行比对, 并在 MEGA X 软件中采用邻接法构建系统发育树。

1.8 在盐碱条件下菌株对小麦的促生作用

选取颗粒饱满的小麦种子, 经 2% 次氯酸钠浸泡 2 min 进行表面消毒, 用无菌水冲洗 2–3 次, 去除种子表面残留的次氯酸钠。随后将其分为 2 组, 分别浸泡于浓度为 1×10^6 CFU/mL 的菌株发酵液和 LB 液体培养基中 30 min, 待自然风干后备用。

为模拟自然条件下低度盐胁迫和重度盐胁迫对小麦生长的影响, 以及耐盐碱菌株浸种处理对小麦的促生效果, 分别设置土壤中拌入 0.3% NaCl、0.6% NaCl 和不加 NaCl 的处理。然后将每个处理分为 2 组, 分别种植经发酵液和 LB 液体培养基浸种的小麦种子, 以经 LB 液体培养基浸种且种植于土壤中未拌入 NaCl 的处理

组作为空白对照(Mock)。每个花盆种植 10 粒种子, 每个处理种植 5 盆, 置于人工气候室(光/暗时长 16 h/8 h, 相对湿度 65%, 温度 25 °C)中培养。种植 3 周后, 测量株高、根长、鲜重、茎粗等指标。

1.9 数据统计分析

采用 SPSS Statistics 27.0 进行单因素方差分析, 利用 Duncan's 新复极差法进行差异显著性检验。数据结果利用 Microsoft Excel 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 耐盐碱菌株的分离筛选

通过在 3% NaCl 和 pH 9.0 的 LB 液体培养基中多次传代富集培养, 最终获得多株具有耐盐碱潜力的小麦根际细菌。其中, 来自天津市武清区的一份土壤样本经过 3 次富集培养后, 利用梯度稀释涂布法发现, 所有平板上生长的菌落形态几乎完全一致, 可以断定该土壤样本中仅富集到 1 株菌株, 将其命名为 TaRb44。推测该菌株在盐碱条件下可能具有明显的生长优势, 或存在抑制其他菌株生长的能力。因此, 以该菌株为靶标进一步验证其生物学功能。

2.2 菌株 TaRb44 耐盐碱能力测定

2.2.1 菌株耐盐能力

在分别含有 1%–7% NaCl 的 LB 培养液中接种菌株 TaRb44, 经过 48 h 摇培后发现, 菌株 TaRb44 在 1%–3% 的 NaCl 浓度下生长几乎未受到影响。与 1% 的 NaCl 相比, 2% 和 3% 的 NaCl 浓度未表现出对菌株 TaRb44 生长的抑制作用, 在 OD_{600} 下的 3 个处理的生长量无显著差异(图 1)。然而, 在 4% 的 NaCl 浓度下, 菌株 TaRb44 的生长量受到明显抑制, 培养 48 h 后, 其生长量显著低于 1%–3% 的 NaCl 水平, 仅为其生长的 50% 左右; 而当 NaCl 浓度超过 5% 时, 菌株 TaRb44 几乎无法生长(图 1)。由此可

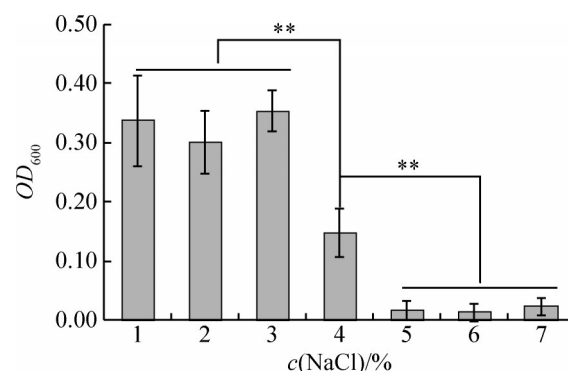


图1 不同NaCl浓度下摇培48 h菌株TaRb44的生长量。**: $P<0.01$ 水平下差异显著。

Figure 1 Determination of OD_{600} absorbance after diluting the culture liquid by 10 times after 48 h. ** indicates significant differences ($P<0.01$).

见, 菌株 TaRb44 可以耐受最高 4% 的 NaCl 浓度, 而在 3% 及以下浓度的 NaCl 中可以正常生长。

2.2.2 菌株耐碱能力

菌株 TaRb44 在 pH 7.0–12.0 条件下的生长能力如图 2 所示。与对照组相比, 当 LB 培养基的 pH 为 7.0–10.0 时, 菌株 TaRb44 培养 48 h 的生长量未受到任何影响, 在 600 nm 波长下, 吸光值均超过 0.2; 而当 pH 上升至 11.0 时, 菌株生长明显变慢, 培养 48 h 后平均吸光值仅为 0.14, 显著低于对照组和其他 pH 条件下的生长量; 当培养基 pH 达到 12.0 时, 菌株生长完全被抑制。因此, 菌株 TaRb44 最高可耐受 pH 为 11.0, 在 pH 10.0 及以下至自然 pH 范围内均可正常生长。

2.2.3 菌株耐盐碱能力

基于上述试验结果, 选择 NaCl 浓度 3%、pH 分别为 9.0 和 10.0 的条件下检测菌株 TaRb44 的生长情况。如图 3 所示, 经过 48 h 培养, 与对照组相比, 菌株 TaRb44 在 3% NaCl 浓度、pH 值为 9.0 和 10.0 的环境下均能够正常生长。

上述结果表明, 菌株 TaRb44 能够耐受最高

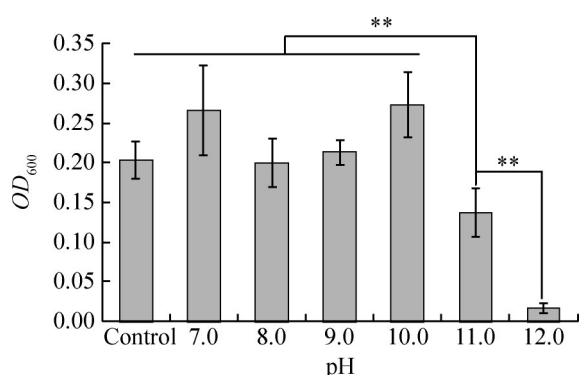


图2 不同pH条件下摇培48 h菌株TaRb44的生长量。**: $P < 0.01$ 水平下差异显著。

Figure 2 Growth of strain TaRb44 cultured in shake flasks at different pH conditions for 48 h. ** indicates a significant difference at $P < 0.01$ level.

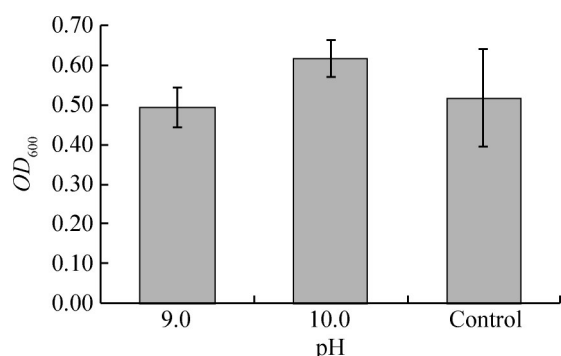


图3 在3% NaCl、不同pH条件下摇培48 h菌株TaRb44的生长量

Figure 3 Growth of strain TaRb44 cultured for 48 h under 3% NaCl and different pH conditions.

4% NaCl 和 pH 11.0 的环境条件，而在 3% NaCl 和 pH 10.0 条件下生长不受影响，是一株具有良好耐盐碱能力的小麦根际细菌。

2.3 菌株 TaRb44 对植物病原真菌的拮抗活性

在分离筛选过程中，发现菌株 TaRb44 富集培养后，培养液中可分离到的微生物种类明显减少。考虑到盐碱因素的限制之外，推测该菌株可能具有抑制其他微生物生长的作用。因此选择常见的植物病原真菌作为靶标，对菌株

TaRb44 的抑菌活性进行了检测。平板对峙试验结果显示，菌株 TaRb44 具有稳定且高效的抑制植物病原真菌生长的能力。该菌株对假禾谷镰孢菌(*F. pseudograminearum*)、尖孢镰孢菌西瓜专化型(*F. oxysporum* f. sp. *niveum*)、尖孢镰孢菌古巴专化型(*F. oxysporum* f. sp. *cubense*)和灰葡萄孢(*B. cinerea*)均表现出良好的抑制作用(图 4)。

2.4 菌株 TaRb44 产酶相关指标检测

为了进一步验证菌株 TaRb44 的植物促生和土壤改良潜力，利用选择性培养基对该菌株的产酶活性进行体外检测。如图 5 所示，菌株 TaRb44 具备产嗜铁素、淀粉酶和纤维素酶的能力；然而，该菌株水解无机磷的能力较弱，且不具备产生蛋白酶的能力。同时，菌株能够在

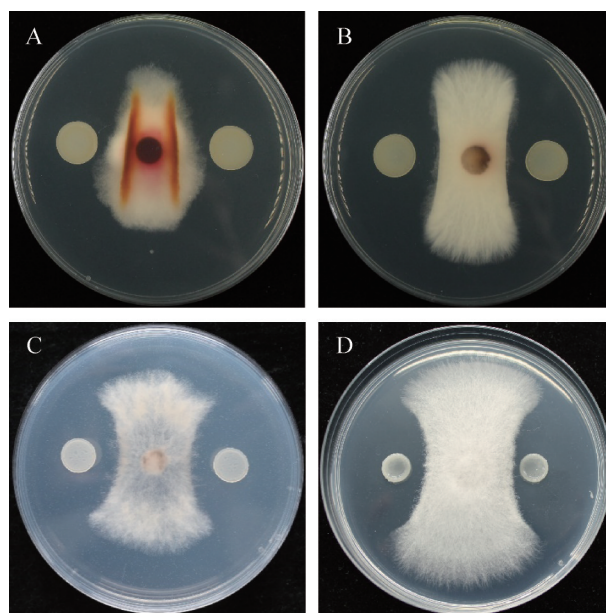


图4 菌株TaRb44对植物病原真菌的平板拮抗效果。A: 假禾谷镰孢菌；B: 尖孢镰孢菌西瓜专化型；C: 灰葡萄孢；D: 尖孢镰孢菌古巴专化型。

Figure 4 Plate antagonism assay was performed to determine the inhibitory effect of strain TaRb44 on pathogenic fungi. A: *F. pseudograminearum*; B: *F. oxysporum* f. sp. *niveum*; C: *B. cinerea*; D: *F. oxysporum* f. sp. *cubense*.

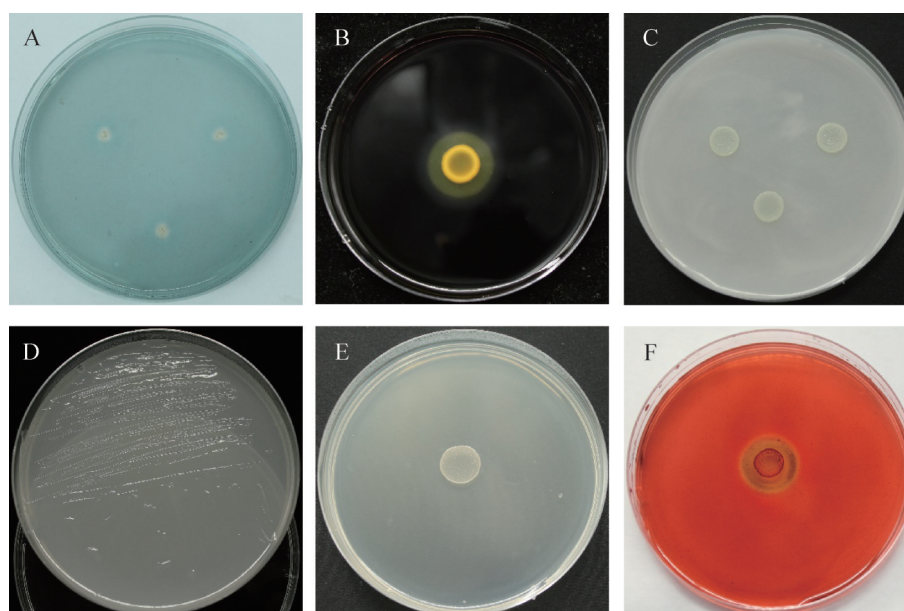


图5 菌株TaRb44植物促生相关指标检测结果。A: 分泌嗜铁素; B: 产淀粉酶; C: 水解无机磷; D: 固氮; E: 产蛋白酶; F: 产纤维素酶。

Figure 5 *In vitro* test of plant growth-promoting traits of strain TaRb44. A: Siderophore production; B: Amylase production; C: Phosphate solubilization; D: Nitrogen-fixing; E: Protease production; F: Cellulase production.

阿须贝无氮培养基上稳定生长, 表明其具有潜在的固氮能力。为进一步明确菌株的固氮酶活性, 利用酶联免疫试剂盒进行检测。通过不同浓度标准品及其对应的 450 nm 吸光值构建标准曲线, 得到回归方程为 $y=0.0078x+0.1996$ ($R^2=0.9928$)。对菌株 TaRb44 菌液样本处理后, 在 450 nm 下检测其吸光值为 0.71 ± 0.05 , 计算出菌株 TaRb44 分泌的固氮酶活性为 65.50 U/L。这表明菌株 TaRb44 具备良好的生物固氮能力。

2.5 菌株 TaRb44 的系统鉴定

菌株 TaRb44 在 LB 固体培养基上初期呈现乳白色、黏稠状, 表面湿润光滑。培养 48 h 后, 颜色加深至浅黄色(图 6)。生理生化检测结果显示, 菌株 TaRb44 接触酶阳性, 氧化酶反应阴性; 能够利用葡萄糖、甘油、淀粉、糖原、麦芽糖、甘露醇、海藻糖等作为唯一碳源。上述结果均与 *P. polymyxa* 的生理生化特性一致^[39]。为进一步明确菌株 TaRb44 的分类地位, 基于

16S rRNA 基因序列对该菌株与近源类芽孢杆菌模式菌株进行系统进化分析。经序列比对发现, 菌株 TaRb44 的 16S rRNA 基因序列与模式菌株 *P. polymyxa* DSM 36^T 的 16S rRNA 基因序列同源性最高, 序列一致性达到 99.17%。从系统发育树可以看出, 菌株 TaRb44 与 *P. polymyxa* DSM

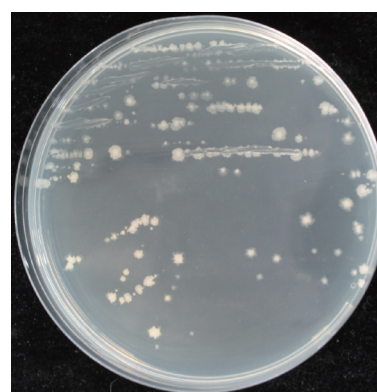


图6 菌株TaRb44在LB培养基上划线培养的形态
Figure 6 Morphology of strain TaRb44 after streaking on LB medium.

36^T 聚为一支(图 7), 可以确定菌株 TaRb44 为多黏类芽孢杆菌(*P. polymyxa*)。

2.6 盐胁迫下菌株对小麦生长的影响

为研究菌株 TaRb44 在不同盐胁迫下对小麦

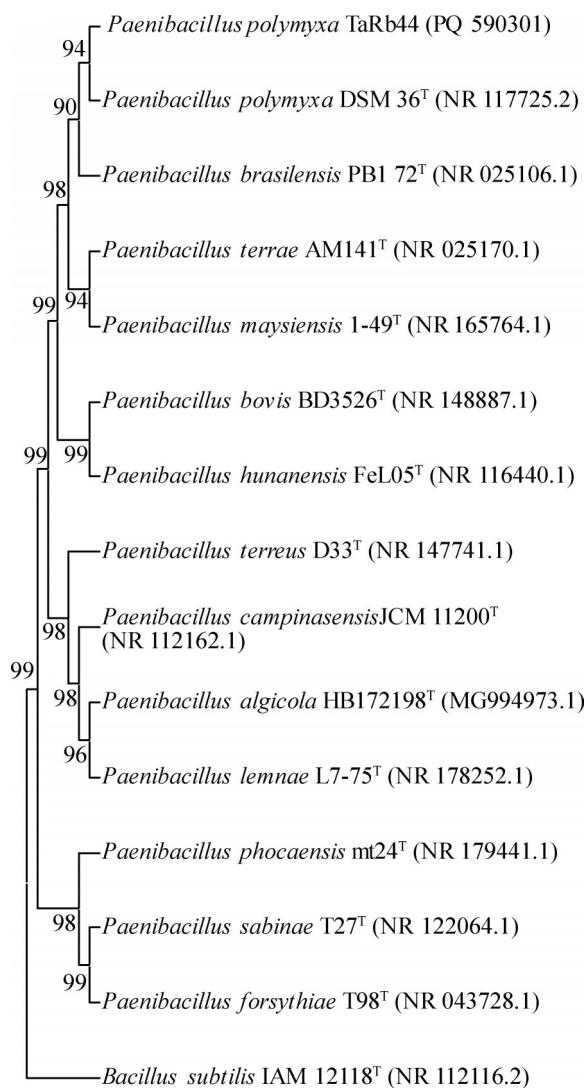


图7 菌株TaRb44基于16S rRNA基因序列构建的系统发育树。每个分支节点的自举值为基于1 000次重复计算出现的比例; 每株菌后括号中序号为16S rRNA基因序列在GenBank中的登录号。

Figure 7 Phylogenetic tree of strain TaRb44 based on the 16S rRNA gene sequences. Bootstrap values based on 1 000 replications are listed at the branching points; The accession number in GenBank of each strain is given in parentheses.

生长的影响, 室内配制不同盐浓度的土壤用于小麦种植。待小麦生长 3 周后, 观察小麦植株长势和根系形成。结果显示, 经浓度为 1×10^6 CFU/mL 的菌悬液浸种 30 min 后, 各处理组小麦的长势明显增强, 株高和根系建成等明显高于经 LB 液体浸种的处理(图 8)。进一步对各处理组小麦的株高、根长、鲜重和茎粗等指标进行测量分析, 发现菌株 TaRb44 浸种后在空白土壤和盐胁迫环境下均能显著提高小麦的株高和鲜重, 尤其在重度盐胁迫下(0.6% NaCl), 小麦株高提升最大; 而小麦茎粗仅在 0.3% NaCl 条件下, 经菌液浸种后有明显增强; 尽管根长在所有处理中差异均不显著, 但浸种后小麦根系的生长量明显增加(图 8、图 9)。上述结果表明, 菌株 TaRb44 在非盐胁迫、低盐胁迫和重度盐胁迫环境下, 对小麦均具有良好的促生功能。

3 讨论与结论

土壤盐碱化和次生盐渍化正在大面积侵蚀农业用地, 土壤盐碱胁迫严重影响作物的正常生长代谢, 对农业的可持续发展带来了极大威胁。长期以来, 盐碱地改良是我国耕地产能提升面临的巨大挑战。利用生物和物理相结合的方法加快盐碱地综合治理对于提升我国耕地面积和耕地质量具有重要意义。近年来, 植物根际促生菌因其在作物增产、病害防控、土壤肥力提升、盐碱地改良等方面表现出卓越效果而备受关注。本研究从多个耕地盐碱化地区的小麦根际土壤中分离到一株具有良好耐盐碱作用的 *P. polymyxa* TaRb44, 并通过室内模拟不同盐胁迫试验, 发现在低度(0.3% NaCl)和重度(0.6% NaCl)盐胁迫下, 该菌株均能显著促进小麦幼苗生长和根系建成。

多黏类芽孢杆菌与植物关系密切, 多数以

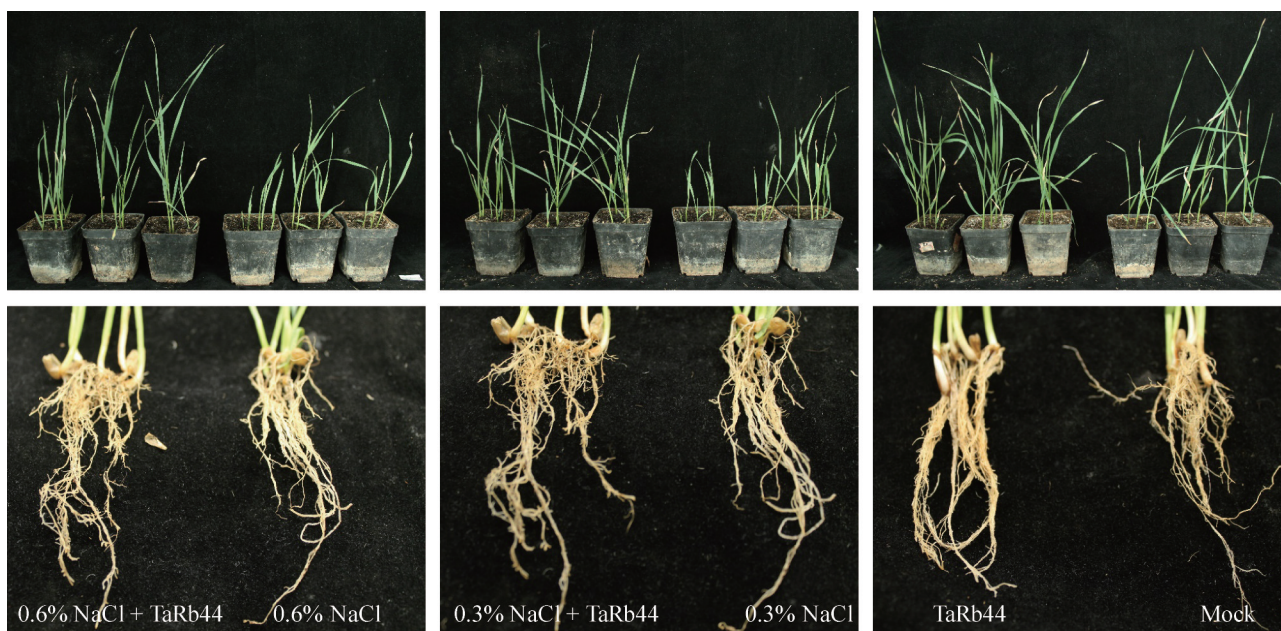


图8 不同盐胁迫下菌株TaRb44浸种对小麦生长的影响

Figure 8 Effects of strain TaRb44 on wheat growth under different salinity.

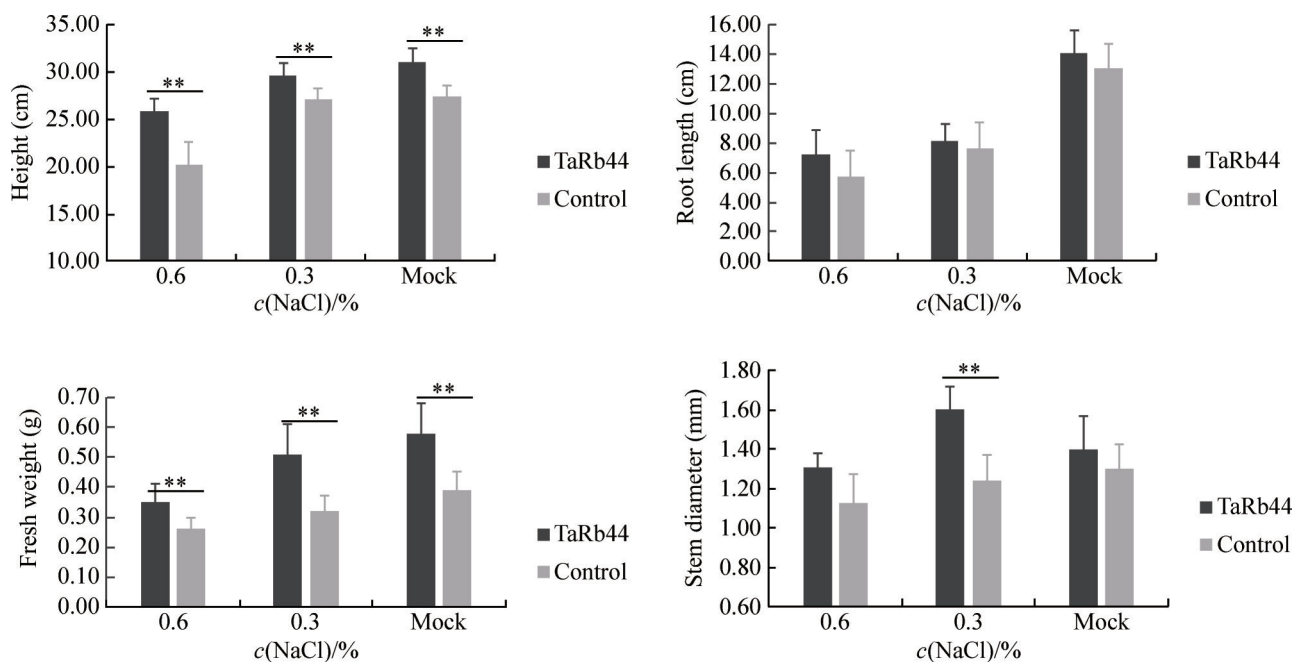


图9 菌株TaRb44浸种处理后小麦在不同盐胁迫下的生长指标。数据为5组重复的平均值±标准差；**：P<0.01水平下差异显著。

Figure 9 Growth indexes of wheat under different salinity levels after soaking with strain TaRb44. The data are presented as the mean values of five replicates, with mean±SD; ** indicates a significant difference at $P<0.01$ level.

植物根际菌和内生菌的形式存在^[40]。该类群在农业生产中作为植物促生菌和植物病害生防菌的研究相对较多。它们可以通过产生脂肽(如杀镰孢菌素、paenimyxin 和 pelgipeptin)、诱导植物抗病、产生水解酶和挥发性有机化合物等多种机制对抗植物病原体,提高植物免疫力,并改善植物生长环境和促进植物生长^[41-43]。本研究获得的菌株 TaRb44 也表现出较强的抑制植物病原真菌生长的能力,但其内在机制仍有待进一步研究。多黏类芽孢杆菌接触植物根系后主要在根尖形成生物膜并完成定殖^[44],其产生的胞外多糖既有助于辅助菌株定殖,也可以为植物根系提供营养^[45]。研究表明,菌株 *P. polymyxa* P2b-2R 接种后可成功定殖到玉米根系,并通过生物固氮促进植物生长^[46]。菌株 RC05 对生根和根生长的刺激作用与其产生吡啶-3-乙酸有关^[47]。本研究从根际土壤中分离筛选出的菌株 TaRb44 可以产生纤维素酶、淀粉酶,并具有很强的固氮能力,与多数多黏类芽孢杆菌的特性相似^[48-51]。通过室内盆栽试验,证明该菌株在盐胁迫下对小麦具有良好的促生能力。

植物根际微生物通过产生有机酸调节根际微环境 pH 是其发挥耐盐碱功能的作用机制之一。PGPR 通过分泌有机酸、质子等促进无机磷溶解,并通过酶促作用使有机磷矿化,从而促进植物磷吸收^[52-53]。菌株 TaRb44 在选择性培养基检测中并未表现出较强的溶解无机磷的效果,可以推测其产酸能力较弱。然而,该菌株却表现出较强的耐盐碱能力。因此,推断菌株 TaRb44 并未通过产生有机酸来降低环境 pH 以增强其耐盐碱能力,其具体的生物学机制仍值得进一步分析。菌株 *P. polymyxa* SC2 的相关研究表明,其能够通过上调编码肽聚糖、胞外多糖和脂肪酸生物合成的基因,促进盐碱条件下

玉米的生长^[54]。

综上所述,本研究分离获得的耐盐碱菌株 *P. polymyxa* TaRb44 具有较好的耐盐碱能力,在 0.3% NaCl 和 pH 10.0 的条件下生长不受抑制,且在盐胁迫下能够显著促进小麦生长,提高根系生物量等作用。该菌株具有较强拮抗植物病原真菌的能力,显著抑制镰孢菌、灰葡萄孢等的生长;通过平板检测发现其还能够产生嗜铁素、淀粉酶、纤维素酶等多种胞外酶,并具有生物固氮的潜力。本研究证明菌株 TaRb44 是一株具有防病、促生、耐盐碱等多种优良性状的多黏类芽孢杆菌,为今后开发新的微生物菌肥和土壤改良剂提供了良好的菌种资源。

作者贡献声明

卜凡:菌株分子生物学鉴定、产酶检测、盆栽试验和初稿撰写;韩思宁:样本采集、菌株分离、生理生化鉴定和对峙培养;朱仁贵:耐盐、耐碱指标检测;苑瑜瑾:数据分析;于玮玮:样本采集;谷医林:试验设计、数据分析和论文修改;王远宏:试验设计和论文修订。

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] 张建锋,张旭东,周金星,刘国华,李冬雪.世界盐碱地资源及其改良利用的基本措施[J].水土保持研究,2005,12(6):28-30.
ZHANG JF, ZHANG XD, ZHOU JX, LIU GH, LI DX. World resources of saline soil and main amelioration measures[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2005, 12(6): 28-30 (in Chinese).
- [2] 刘涛.宁夏引黄灌区盐碱荒地水肥盐与植物根系调控技术研究[D].北京:北京林业大学博士学位论文,2020.
LIU T. The control techniques of water-nutrient-salt and plant root in a saline-alkali wasteland of Ningxia Irrigation Area[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of Beijing Forestry University, 2020 (in Chinese).
- [3] 吕宁,石磊,戴昱余,李云霞,尹飞虎.新疆盐碱地治理

- 利用研究回顾与启示[J]. 灌溉排水学报, 2024, 43(12): 1-10.
- LYU N, SHI L, DAI YY, LI YX, YIN FH. Reclamation of saline-alkali soils in Xinjiang: a review[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2024, 43(12): 1-10 (in Chinese).
- [4] 赵耕毛, 杨梦圆, 陈硕, 苏纪康, 吕慧琳, 贾慧昕, 刘兆普. 我国盐碱地治理: 现状、问题与展望[J]. 南京农业大学学报, 2025, 48(1): 14-26.
- ZHAO GM, YANG MY, CHEN S, SU JK, LÜ HL, JIA HX, LIU ZP. Saline-alkali land management in China: current situation, problems and prospects[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2025, 48(1): 14-26 (in Chinese).
- [5] HE S, LI L, LV M, WANG R, WANG L, YU S, GAO Z, LI X. PGPR: Key to enhancing crop productivity and achieving sustainable agriculture[J]. Current Microbiology, 2024, 81(11): 377.
- [6] AKRAM W, SHARIF S, REHMAN A, ANJUM T, ALI B, AFTAB ZE, SHAFQAT A, AFZAL L, MUNIR B, RIZWANA H, LI G. Exploring the potential of *Bacillus subtilis* IS1 and *B. amyloliquefaciens* IS6 to manage salinity stress and *Fusarium* wilt disease in tomato plants by induced physiological responses[J]. Microorganisms, 2024, 12(10): 2092.
- [7] 窦龙涛, 胡基华, 刘春燕, 曲晓军. 多粘类芽孢杆菌的研究进展[J]. 黑龙江科学, 2024, 15(4): 8-13.
- DOU LT, HU JH, LIU CY, QU XJ. Research progress of *Paenibacillus polymyxa*[J]. Heilongjiang Science, 2024, 15(4): 8-13 (in Chinese).
- [8] 温佳旭, 陈雪丽, 肖洋, 万书明, 孙磊, 方海瑞. 土壤中主要溶磷菌种类及其作用机制[J]. 北方园艺, 2023(14): 139-145.
- WEN JX, CHEN XL, XIAO Y, WAN SM, SUN L, FANG HR. Major phosphorus-dissolving bacteria species in soils and mechanisms of action[J]. Northern Horticulture, 2023(14): 139-145 (in Chinese).
- [9] 刘英杰, 张丽红, 张宏, 兰波, 吕江涛, 陈光, 王禄山, 刘正学. 溶磷微生物在土壤磷循环中的作用研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(8): 3671-3687.
- LIU YJ, ZHANG LH, ZHANG H, LAN B, LÜ JT, CHEN G, WANG LS, LIU ZX. Role of phosphate solubilizing microorganisms in soil phosphorus cycle: a review[J]. Microbiology China, 2023, 50(8): 3671-3687 (in Chinese).
- [10] GROSS A, LIN Y, WEBER PK, PETT-RIDGE J, SILVER WL. The role of soil redox conditions in microbial phosphorus cycling in humid tropical forests [J]. Ecology, 2020, 101(2): e02928.
- [11] 马莹, 王玥, 石孝均, 陈新平, 李振轮. 植物促生菌在重金属生物修复中的作用机制及应用[J]. 环境科学, 2022, 43(9): 4911-4922.
- MA Y, WANG Y, SHI XJ, CHEN XP, LI ZL. Mechanism and application of plant growth-promoting bacteria in heavy metal bioremediation[J]. Environmental Science, 2022, 43(9): 4911-4922 (in Chinese).
- [12] 李笑淳, 宋凯, 陈博, 江连, 何亚文. 植物根际促生菌: 作用机制与未来[J]. 激光生物学报, 2024, 33(3): 193-200.
- LI XC, SONG K, CHEN B, JIANG L, HE YW. Plant growth-promoting rhizobacteria: mechanisms and perspectives[J]. Acta Laser Biology Sinica, 2024, 33(3): 193-200 (in Chinese).
- [13] DIXIT VK, MISRA S, MISHRA SK, TEWARI SK, JOSHI N, CHAUHAN PS. Characterization of plant growth-promoting alkalotolerant *Alcaligenes* and *Bacillus* strains for mitigating the alkaline stress in *Zea mays*[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2020, 113(7): 889-905.
- [14] WANG YJ, GONG HR, ZHANG ZX, SUN ZQ, LIU SL, MA CJ, WANG XJ, LIU ZH. Effects of microbial communities during the cultivation of three salt-tolerant plants in saline-alkali land improvement[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1470081.
- [15] CAO YB, SONG HF, ZHANG LY. New insight into plant saline-alkali tolerance mechanisms and application to breeding[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(24): 16048.
- [16] 陈燕鸿, 蔺红苹, 徐苏琪, 邱雨春, 李双羽, 李嘉怡, 卢冬梅. 植物根际促生菌的筛选及其耐盐促生效果[J]. 微生物学报, 2025, 65(1): 150-168.
- CHEN YH, LIN HP, XU SQ, QIU YC, LI SY, LI JY, LU DM. Screening of plant growth-promoting bacteria with salt tolerance from rhizosphere[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(1): 150-168 (in Chinese).
- [17] 梁振普, 贾俊卿, 王秋云, 代金平, 苏萍, 张小霞. 桤柳根际喜盐芽孢杆菌 *Bacillus* 85 的分离及耐盐促生功能鉴定[J/OL]. 河南农业大学学报, 2024. DOI: 10.16445/j.cnki.1000-2340.20240905.001.
- LIANG ZP, JIA JQ, WANG QY, DAI JP, SU P, ZHANG XX. Isolation and identification of salt-tolerant growth promoting ability of *Halobacillus* Bacu 85 from rhizosphere of *Tamarix chinensis*[J/OL]. Journal of Henan Agricultural University, 2024. DOI: 10.16445/j.cnki.1000-2340.20240905.001 (in Chinese).
- [18] 高鹏. 产有机酸菌株的筛选及其对盐碱土改良的初步研究[D]. 武汉: 武汉工程大学硕士学位论文, 2018.
- GAO P. Screening of microbe producing organic acid and its application in improving saline-alkali soil[D]. Wuhan: Master's Thesis of Wuhan Institute of Technology, 2018 (in Chinese).
- [19] 宋建, 赵尚昆, 李方方, 王洋洋. 耐盐碱细菌筛选、鉴定及其降碱机理探究[J]. 有色金属(冶炼部分), 2021(9): 48-53, 103.
- SONG J, ZHAO SK, LI FF, WANG YY. Study on isolation and identification of saline-tolerant bacteria and its degradation characteristics[J]. Nonferrous Metals (Extractive Metallurgy), 2021(9): 48-53, 103 (in Chinese).
- [20] 卓平清, 王瀚, 王昱, 赵淑玲, 王林林, 王弋博, 田凤鸣. 一株多粘类芽孢杆菌的鉴定及其对花椒根腐病菌 *Fusarium solani* 的抑菌作用[J]. 绵阳师范学院学报, 2023, 42(5): 68-74.
- ZHUO PQ, WANG H, WANG Y, ZHAO SL, WANG LL, WANG YB, TIAN FM. Identification of a *Paenibacillus polymyxa* strain and its antibacterial effect on root rot in *Zanthoxylum bungeanum* of *Fusarium solani*[J]. Journal of Mianyang Teachers' College, 2023, 42(5): 68-74 (in Chinese).
- [21] LUO YC, CHENG YJ, YI JC, ZHANG ZJ, LUO Q, ZHANG DJ, LI YG. Complete genome sequence of industrial biocontrol strain *Paenibacillus polymyxa* HY96-2 and further analysis of its biocontrol mechanism[J].

- Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 1520.
- [22] 窦龙涛, 曲晓军, 胡基华, 姜威. 一株多粘类芽孢杆菌的鉴定及对水稻稻瘟病菌的抑菌作用[J]. 中国农学通报, 2024, 40(23): 118-125.
- DOU LT, QU XJ, HU JH, JIANG W. *Paenibacillus polymyxa* identification and its antibacterial effect on *Pyricularia oryzae*[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2024, 40(23): 118-125 (in Chinese).
- [23] 邓云, 田大刚, 苏妍, 刘友, 许卿, 肖翔, 李正美, 刘小灿, 郭建忠. 多粘类芽孢杆菌 NPDY05-8 对玉米茎基腐病的防治效果及对土壤微生物的影响[J]. 福建农业学报, 2023, 38(12): 1445-1452.
- DENG Y, TIAN DG, SU Y, LIU Y, XU Q, XIAO X, LI ZM, LIU XC, GUO JZ. Control on maize stalk rot and effects on soil microbes of *Paenibacillus polymyxa*[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2023, 38(12): 1445-1452 (in Chinese).
- [24] 周东兴, 王恩泽, 刘多, 金聪敏, 李欣, 姜娜, 白皓天. 番茄枯萎病生防细菌的筛选及对植株防御酶活性的影响[J]. 生态学杂志, 2020, 39(5): 1753-1760.
- ZHOU DX, WANG EZ, LIU D, JIN CM, LI X, JIANG S, BAI HT. Screening of biocontrol bacteria against tomato wilt and the effect on defense enzyme activity of plants[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(5): 1753-1760 (in Chinese).
- [25] 张亮, 盛浩, 袁红, 段良霞. 多粘类芽孢杆菌 LRS-1 对辣椒疫霉病害根际土壤细菌多样性的影响[J]. 土壤通报, 2020, 51(2): 358-364.
- ZHANG L, SHENG H, YUAN H, DUAN LX. Effects of *Paenibacillus polymyxa* LRS-1 on rhizosphere soil bacteria diversity affected by *Phytophthora* disease of pepper[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2020, 51(2): 358-364 (in Chinese).
- [26] 王艺茹, 潘培培, 沈虎生, 张林林, 王润东, 何梦茜, 申顺善. 番茄疫霉根腐病菌拮抗细菌 HP8-1 的鉴定及生物防治潜力[J]. 河南农业大学学报, 2024, 58(1): 78-86.
- WANG YR, PAN PP, SHEN HS, ZHANG LL, WANG RD, HE MH, SHEN SS. Identification and biocontrol potential of antagonist bacteria HP8-1 against *Phytophthora* root rot of tomato[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2024, 58(1): 78-86 (in Chinese).
- [27] 熊大维, 金丹凤, 袁林, 郭建军, 黄国昌. 多粘类芽孢杆菌发酵液对脐橙果树内生菌的抑菌研究[J]. 江西科学, 2024, 42(4): 728-731.
- XIONG DW, JIN DF, YUAN L, GUO JJ, HUANG GC. Study on the bacteriostasis of *Paenibacillus polymyxa* fermentation liquid on endophytes of navel orange fruit trees[J]. Jiangxi Science, 2024, 42(4): 728-731 (in Chinese).
- [28] 王建. 多粘类芽孢杆菌 GRY-11 的分离、鉴定及其对苹果连作障碍影响的研究[D]. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2023.
- WANG J. Screening and identification of *Paenibacillus polymyxa* GRY-11 and its effect on apple replant disease[D]. Tai'an: Master's Thesis of Shandong Agricultural University, 2023 (in Chinese).
- [29] 张桂娟, 格日乐其木格, 峥嵘, 张涛涛, 董丹, 吴慧玲. 多粘类芽孢杆菌 246-1 可湿性粉剂研制及其对温室黄瓜生长的影响[J]. 科学技术与工程, 2021, 21(36): 15386-15391.
- ZHANG GJ, Gerileqimuge, ZHENG R, ZHANG TT, DONG D, WU HL. Preparation of wettable powder of *Paenibacillus polymyxa* 246-1 and its effect on cucumber growth in greenhouse[J]. Science Technology and Engineering, 2021, 21(36): 15386-15391 (in Chinese).
- [30] 隋秀玉, 王伟, 何石福, 辛在军, 王玺洋, 李亮, 孙小艳. 施用多粘类芽孢杆菌与木本生物炭对紫苏吸收镉的影响[J]. 土壤通报, 2024, 55(3): 791-800.
- SUI XY, WANG W, HE SF, XIN ZJ, WANG XY, LI L, SUN XY. Effects of application of *Bacillus polymyxa* and woody biochar on cadmium uptake by *Perilla frutescens*[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2024, 55(3): 791-800 (in Chinese).
- [31] 许芳芳. 促进盐碱胁迫下小麦生长根际细菌与合成群落的构建及机理研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学博士学位论文, 2023.
- XU FF. Promoting wheat growth under saline-alkaline rhizosphere bacterial and construction of synthetic communities stress and their mechanisms[D]. Hohhot: Doctoral Dissertation of Inner Mongolia Agricultural University, 2023 (in Chinese).
- [32] ZHANG ZC, FENG SC, LUO JQ, HAO BH, DIAO FW, LI X, JIA BB, WANG LX, BAO ZH, GUO W. Evaluation of microbial assemblages in various saline-alkaline soils driven by soluble salt ion components[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(11): 3390-3400.
- [33] KHOSO MA, WANG MY, ZHOU ZZ, HUANG YX, LI SL, ZHANG YM, QIAN GT, KO SN, PANG QY, LIU CL, LI LX. *Bacillus altitudinis* AD13-4 enhances saline-alkali stress tolerance of alfalfa and affects composition of rhizosphere soil microbial community[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(11): 5785.
- [34] 王艳霞, 解志红, 张蕾, 常大勇. 田菁根际促生菌的筛选及其促生耐盐效果[J]. 微生物学报, 2020, 60(5): 1023-1035.
- WANG YX, XIE ZH, ZHANG L, CHANG DY. Screening of plant growth promoting and salt tolerant rhizobacteria in *Sesbania cannabina*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2020, 60(5): 1023-1035 (in Chinese).
- [35] 张小霞, 王一, 苏萍, 杨新平, 代金平, 梁振普. 一株嗜盐嗜碱菌属促生菌的分离及功能鉴定[J]. 微生物学通报, 2024, 51(11): 4617-4632.
- ZHANG XX, WANG Y, SU P, YANG XP, DAI JP, LIANG ZP. Isolation and functional identification of a growth-promoting rhizobacterial strain of *Alkalibacterium*[J]. Microbiology China, 2024, 51(11): 4617-4632 (in Chinese).
- [36] GU YL, WANG J, XIA ZY, WEI HL. Characterization of a versatile plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas mediterranea* strain S58[J]. Microorganisms, 2020, 8(3): 334.
- [37] 高佩, 马亚琼, 何永超, 王彬贤, 马玉花. 中国沙棘根际固氮菌的分离、鉴定及促生能力比较[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2024, 53(4): 522-531.
- GAO P, MA YQ, HE YC, WANG BX, MA YH. Isolation, identification and growth-promoting ability of azotobacter in rhizosphere of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2024, 53(4): 522-531 (in Chinese).

- 522-531 (in Chinese).
- [38] 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. Manual of Systematic Determination of Bacteriology[M]. Beijing: Science Press, 2001 (in Chinese).
- [39] KWAK MJ, CHOI SB, HA SM, KIM EH, KIM BY, CHUN J. Genome-based reclassification of *Paenibacillus jamilae* Aguilera et al. 2001 as a later heterotypic synonym of *Paenibacillus polymyxa* (Prazmowski 1880) Ash et al. 1994[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2020, 70(5): 3134-3138.
- [40] PANDEY AK, BARBETTI MJ, LAMICHHANE JR. *Paenibacillus polymyxa*[J]. Trends in Microbiology, 2023, 31(6): 657-659.
- [41] DOBRZYŃSKI J, NAZIĘBŁO A. *Paenibacillus* as a biocontrol agent for fungal phytopathogens: is *P. polymyxa* the only one worth attention?[J]. Microbial Ecology, 2024, 87(1): 134.
- [42] LI XY, MA SJ, MENG Y, WEI W, PENG C, LING CL, FAN SS, LIU ZY. Characterization of antagonistic bacteria *Paenibacillus polymyxa* ZYPP18 and the effects on plant growth[J]. Plants, 2023, 12(13): 2504.
- [43] DAUD NS, MOHD DIN ARJ, ROSLI MA, AZAM ZM, OTHMAN NZ, SARMIDI MR. *Paenibacillus polymyxa* bioactive compounds for agricultural and biotechnological applications[J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2019, 18: 101092.
- [44] TIMMUSK S, GRANTCHAROVA N, GERHART H WAGNER E. *Paenibacillus polymyxa* invades plant roots and forms biofilms[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(11): 7292-7300.
- [45] HUANG XY, YE XP, HU YY, TANG ZX, ZHANG T, ZHOU H, ZHOU T, BAI XL, PI EX, XIE BH, SHI L. Exopolysaccharides of *Paenibacillus polymyxa*: a review[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2024, 261: 129663.
- [46] PURI A, PADDA KP, CHANWAY CP. Seedling growth promotion and nitrogen fixation by a bacterial endophyte *Paenibacillus polymyxa* P2b-2R and its GFP derivative in corn in a long-term trial[J]. Symbiosis, 2016, 69(2): 123-129.
- [47] ERTURK Y, ERCISLI S, HAZNEDAR A, CAKMAKCI R. Effects of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on rooting and root growth of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) stem cuttings[J]. Biological Research, 2010, 43(1): 91-98.
- [48] LAL S, TABACCHIONI S. Ecology and biotechnological potential of *Paenibacillus polymyxa*: a minireview[J]. Indian Journal of Microbiology, 2009, 49(1): 2-10.
- [49] 胡琼, 任国平. 多粘类芽孢杆菌在植物生产中的应用及作用机制[J]. 北方园艺, 2020(24): 137-144.
HU Q, REN GP. Application and mechanism of *Paenibacillus polymyxa* in plant production[J]. Northern Horticulture, 2020(24): 137-144 (in Chinese).
- [50] 林凤敏. 多粘类芽孢杆菌发酵工艺优化研究[J]. 黑龙江科学, 2024, 15(20): 91-93.
LIN FM. Optimization of fermentation process of *Bacillus polymyxoides*[J]. Heilongjiang Science, 2024, 15(20): 91-93 (in Chinese).
- [51] LIU H, LIU K, LI YH, WANG CQ, HOU QH, XU WF, FAN LC, ZHAO J, GOU JY, DU BH, DING YQ. Complete genome sequence of *Paenibacillus polymyxa* YC0136, a plant growth-promoting rhizobacterium isolated from tobacco rhizosphere[J]. Genome Announcements, 2017, 5(6): e01635-16.
- [52] OLEŃSKA E, MALEK W, WÓJCIK M, SWIECICKA I, THIJS S, VANGRONSVELD J. Beneficial features of plant growth-promoting rhizobacteria for improving plant growth and health in challenging conditions: a methodical review[J]. Science of the Total Environment, 2020, 743: 140682.
- [53] 勾宇春, 王宗抗, 张志鹏, 魏浩, 孟品品, 曾艳华, 邓祖科, 周进. 植物根际促生菌作用机制研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29(2): 495-506.
GOU YC, WANG ZK, ZHANG ZP, WEI H, MENG PP, ZENG YH, DENG ZK, ZHOU J. Advance in role mechanisms of plant growth-promoting rhizobacteria[J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2023, 29(2): 495-506 (in Chinese).
- [54] WANG C, PEI J, LI H, ZHU X, ZHANG Y, WANG Y, LI W, WANG Z, LIU K, DU B, JIANG J, ZHAO D. Mechanisms on salt tolerant of *Paenibacillus polymyxa* SC2 and its growth-promoting effects on maize seedlings under saline conditions[J]. Microbiological Research, 2024, 282: 127639.