

研究报告

南极低温植物促生菌筛选及促生功能评价

万金琳, 穆红梅, 谢雨淳, 张馨予, 李静*

中国海洋大学 海洋生命学院, 山东 青岛 266003

万金琳, 穆红梅, 谢雨淳, 张馨予, 李静. 南极低温植物促生菌筛选及促生功能评价[J]. 微生物学通报, 2025, 52(6): 2652-2665.

WAN Jinlin, MU Hongmei, XIE Yuchun, ZHANG Xinyu, LI Jing. Screening and evaluation of plant-growth-promoting effect of Antarctic psychrotrophs[J]. Microbiology China, 2025, 52(6): 2652-2665.

摘要:【背景】国家农业绿色发展和乡村振兴战略中, 微生物肥料不可或缺。低温适应型菌株对于研制耐低温、抗冷害胁迫的微生物肥料具有重要意义。【目的】从南极耐冷菌中筛选具有解磷、解硅、合成铁载体和吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)能力的低温植物促生菌(plant growth-promoting bacteria, PGPB), 通过盆栽试验验证和评估低温 PGPB 菌剂的促生能力, 为低温微生物肥料的开发和应用提供优质的菌种资源。【方法】分别使用国际植物研究所磷酸盐生长培养基(National Botanical Research Institute's phosphate growth medium, NBRIP)、硅酸盐培养基、铬天青(chrome azurol S, CAS)培养基及 R2A 培养基筛选出具有解磷、解硅、合成铁载体和产 IAA 多重促生功能的菌株, 制备成复合菌剂, 并通过矮生番茄盆栽试验评估该复合菌剂的促生效果。【结果】筛选获得 6 株促生功能多样的南极耐冷菌, 其中, 明显分离泛菌(*Pantoea eucrina*) DA-1 和马氏副球菌(*Paracoccus marcusii*) CC-25 具有较强的解磷和解硅能力(>85.20 $\mu\text{g/mL}$)以及良好的铁载体和 IAA 合成能力, 菌株 DA-1 解磷能力最强, 达到 105.03 $\mu\text{g/mL}$; 霍氏肠杆菌(*Enterobacter hormaechei*) GW4-59 和圆孢芽孢八叠球菌(*Sporosarcina globispora*) Z1-38 具备 3 个促生指标, 菌株 GW4-59 具有较强的解磷、解硅和 IAA 合成能力(>93.12 $\mu\text{g/mL}$), 解硅能力最强, 达到 160.50 $\mu\text{g/mL}$; 菌株 Z1-38 具有解硅、铁载体和 IAA 合成能力, 铁载体合成率为 57.64%; 佩尔加米诺假单胞菌(*Pseudomonas pergaminensis*) ZS5-60 和南极假单胞菌(*Pseudomonas antarctica*) ZS9-60 具备 2 个促生指标, 菌株 ZS5-60 具有较强的解磷和解硅能力(>82.22 $\mu\text{g/mL}$), 菌株 ZS9-60 的铁载体和 IAA 合成能力较强, IAA 产量为 116.71 $\mu\text{g/mL}$ 。盆栽试验结果表明 6 株低温 PGPB 制备的复合菌剂能够显著促进番茄的生长, 番茄发芽率、株高、茎粗、根鲜重和结果数分别增加了 54.0%、22.3%、29.2%、30.4%和 66.0%。【结论】南极环境蕴含丰富的低温 PGPB 资源, 制备的低温复合菌剂可促进番茄生

资助项目: 国家重点研发计划(2022YFC2807502)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2022YFC2807502).

*Corresponding author. E-mail: lijing313@ouc.edu.cn

Received: 2024-10-10; Accepted: 2024-12-18; Published online: 2025-01-23

长和发育，为研制适合高纬度农业区及抗低温冷害的微生物肥料提供了优质菌种资源和实践基础。

关键词：南极耐冷菌；低温植物促生菌；复合菌剂；低温冷害

Screening and evaluation of plant-growth-promoting effect of Antarctic psychrotrophs

WAN Jinlin, MU Hongmei, XIE Yuchun, ZHANG Xinyu, LI Jing*

College of Marine Life Sciences, Ocean University of China, Qingdao 266003, Shandong, China

Abstract: [Background] In the national strategies for green agricultural development and rural revitalization, microbial fertilizers are indispensable. Strains adapting to low temperature play a crucial role in developing microbial fertilizers tolerant to low temperature and resistant to chilling damage. [Objective] The plant growth-promoting bacteria (PGPB) capable of solubilizing phosphorus and silicon, producing siderophores, and synthesizing indole-3-acetic acid (IAA) were screened from Antarctic psychrophiles. A pot experiment was conducted to evaluate the growth-promoting properties of the inoculant developed from the PGPB isolates. This study aims to provide high-quality bacterial resources for the development and application of low-temperature microbial fertilizers. [Methods] Strains with multiple growth-promoting properties such as solubilizing phosphate and silicon, producing siderophores, and synthesizing IAA were screened with the National Botanical Research Institute's phosphate growth medium (NBRIP), silicate medium, Chrome azurol S (CAS) medium, and R2A medium. The selected strains were prepared into a composite inoculant, and the plant growth-promoting effects of the composite inoculant were evaluated by a pot experiment with dwarf tomato plants. [Results] Six strains of Antarctic cold-adapted PGPB with diverse plant growth-promoting properties were obtained. Among them, *Pantoea eucrina* DA-1 and *Paracoccus marcusii* CC-25 showed excellent phosphorus- and silicon-solubilizing abilities ($>85.20 \mu\text{g/mL}$) and high siderophore and IAA production. Especially, DA-1 possessed the strongest phosphorus-solubilizing ability ($105.03 \mu\text{g/mL}$). *Enterobacter hormaechei* GW4-59 and *Sporosarcina globispora* Z1-38 exhibited three growth-promoting properties. Specifically, GW4-59 was capable of solubilizing phosphorus and silicon and synthesizing IAA ($>93.12 \mu\text{g/mL}$), with an excellent silicon-solubilizing ability ($160.50 \mu\text{g/mL}$); Z1-38 had the abilities to solubilize silicon and synthesize siderophores and IAA, with the siderophore synthesis rate reaching 57.64%. *Pseudomonas pergaminensis* ZS5-60 and *Pseudomonas antarctica* ZS9-60 exhibited two growth-promoting properties. Specifically, ZS5-60 possessed strong phosphorus and silicon-solubilizing abilities ($>82.22 \mu\text{g/mL}$); ZS9-60 had exceptional siderophore- and IAA-synthesizing abilities, with the IAA yield as high as $116.71 \mu\text{g/mL}$. The results of the pot experiment showed that the composite inoculant significantly promoted the growth of tomato plants, increasing the germination rate, plant height, stem diameter, root fresh weight, and number of fruits by 54.0%, 22.3%, 29.2%, 30.4%, and 66.0%, respectively. [Conclusion] The Antarctic environment is rich in PGPB resources, and the prepared low-temperature composite

bacterial inoculant can promote the growth and development of tomato plants, which has the potential to be applied in low-temperature agricultural areas and provides elite strain resources for the development of low-temperature microbial fertilizers.

Keywords: Antarctica psychrotrophs; cold-adapted plant growth-promoting bacteria; composite bacterial inoculants; chilling damage

农业是人类生存和基本发展的必要前提,提高农业产量和品质、确保粮食安全是当务之急。然而化学合成肥料滥用,化学物质累积,土壤氮、磷、钾元素利用率下降,土壤板结,营养成分降低,地下水污染等问题日益凸显,不仅阻碍农业绿色发展,人类健康和卫生也因此受到威胁^[1]。在推进国家现代绿色农业的可持续发展以及乡村振兴规划的进程中,微生物肥料具有不可替代的作用^[2]。微生物肥料是指含有有效微生物活体的相关制品,可利用微生物生命活动来促进土壤中有益微生物的生长^[3],降低土壤环境污染和退化的风险,改善土壤结构,提高土壤团粒稳定性和土壤水肥利用效率,帮助作物抵御环境胁迫,提高作物产量和品质,进而改善农业生态现状^[4-5]。对实现“藏粮于地、藏粮于技”指导思想,保障国家粮食安全、农产品质量安全和农业生态安全具有十分重要的意义^[6]。

根据相关文件对微生物肥料产业提出的要求^[7-8],功能良好的菌种是研制微生物肥料的基础,筛选具有新功能或多功能、生长迅速、易存活的优良菌株至关重要^[9-10],这些菌株被称为植物促生菌(plant growth-promoting bacteria, PGPB),可通过多种机制促进植物生长和增加作物产量,如固氮、解磷、解钾、产铁载体、产植物激素、产抗生素等,或者通过抑制病原菌的生长等方式间接促进植物生长^[11-12]。

在高纬度农业区以及耕作周期始于早春甚至晚冬的北半球温带农业区,农业绿色发展面临着气候寒冷、季节短暂、降雨不充分、土壤质量较差等问题^[13-14],此外,低温冷害也是高度影响低温农业区生产的主要气象灾害之一。低温冷害是指在作物生长发育期间,出现较长时间的持续性低温天气或在作物生殖生长期

出现短期的强低温天气过程(尽管日最低气温在 0 °C),影响农作物的生长发育和生理活动机能而引起减产的农业自然灾害,对水稻、玉米、大豆、蔬菜和果树等多种作物都能造成不同程度的减产,影响全国粮食供给和农业经济的发展^[15]。高纬度寒冷地区的农业生产和反季节温室大棚蔬菜的生产都需要在相对低温的条件下能发挥作用的微生物肥料。因此,低温适应型 PGPB 的筛选和微生物肥料的研制具有重要意义^[16-18]。

南极洲是平均海拔最高的大陆,位于地球的最南端,具有严寒、干燥、高辐射和季节性光照等环境特质^[19-20]。南极微生物在恶劣环境下生存,进化出一系列独特的生理生化特性,包括对严寒、干燥和高辐射环境的适应能力,在南极生态系统中发挥着不可替代的作用,其中以嗜冷菌、耐冷菌为主的低温微生物在生态学上展示出明显的优势,它们能耐受大幅度且快速的温度变化^[21-22]。近些年,专家们研究发现冰川、南极等极端地区也存在低温 PGPB,可进一步制成微生物肥料应用于低温农业区。如 2015 年, Balcazar 等^[23]从冰川分离出耐冷的解磷菌,可在 4–30 °C 生长代谢并发挥促生功能^[23]; 2022 年, Styczynski 等^[2]研究了 3 株南极耐冷菌的植物促生功能及对土壤微生物组成的影响,结果表明引入的细菌没有破坏土壤的物理化学条件及微生物组成。综上,南极来源的 PGPB 可适应极端环境,如低温、强辐射、高盐度等,是嗜温细菌的优良替代品。

本研究以南极耐冷菌为研究对象,筛选具有解磷、解硅、产生铁载体及吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)能力的低温 PGPB, 以为低温微生物肥料的开发提供优质的菌种资源和理论依据。

1 材料与方法

1.1 样品

128 株供试南极耐冷菌来源于南极环境, 实验室保藏; 供试植物种子选用常见市售四季矮生盆栽番茄; 实验用土采自青岛胶州区普通大田; 枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)菌肥购自网店。

1.2 主要试剂和仪器

钼锑抗显色剂参考文献[24]配制; 丙酮酸羧化酶(pyruvate carboxylase, PC)比色液参考文献[25]配制; 色氨酸, 100 $\mu\text{g/mL}$ 硅标准溶液, 上海麦克林生化科技股份有限公司; IAA 标准品, 生工生物工程(上海)股份有限公司。生化培养箱, 上海新苗医疗器械制造有限公司; 振荡培养箱, 上海知楚仪器有限公司; 全波长酶标仪, Thermo Fisher Scientific 公司; 人工气候培养箱, 上海一恒科学仪器有限公司。

1.3 培养基

R2A 固体培养基(g/L): R2A 液体培养基 18.0, 琼脂 20.0, 购买自青岛海博生物技术有限公司; 国际植物研究所磷酸盐生长培养基(National Botanical Research Institute's phosphate growth medium, NBRIP)参考文献[26]配制; 硅酸盐培养基参考文献[27]配制; 钾长石培养基参考文献[27]配制; 铬天青(chrome azurol S, CAS)培养基参考文献[28]配制。

1.4 PGPB 的筛选

1.4.1 解磷菌的筛选及解磷能力的测定

将 128 株实验菌接种于 NBRIP 固体培养基, 15 $^{\circ}\text{C}$ 恒温培养 2–7 d, 若菌落周围有清晰的透明圈出现, 初步确定供试菌株具有溶解不溶性磷酸盐的能力。取上述筛选获得的解磷菌接种于 R2A 液体培养基中, 20 $^{\circ}\text{C}$ 、170 r/min 振荡培养 48 h 至 OD_{600} 为 1.0, 取 500 μL 接种于 NBRIP 液体培养基, 设置 3 个平行, 以空白培养基为对照, 15 $^{\circ}\text{C}$ 、170 r/min 振荡培养 48 h, 用钼锑抗比色法检测上清液中可溶磷的存在^[24], 在酶标仪中测定上清液 OD_{700} 吸光值, 通过磷

标准曲线计算菌株的解磷量。

1.4.2 解硅菌的筛选及解硅能力的测定

将 128 株实验菌接种于硅酸盐固体培养基, 15 $^{\circ}\text{C}$ 恒温培养箱培养 2–7 d, 若菌落周围有清晰的透明圈出现, 初步确定供试菌株具有溶解不溶性硅酸盐的能力。将出现上述解硅圈的菌株接种于 R2A 液体培养基中, 20 $^{\circ}\text{C}$ 、170 r/min 振荡培养 48 h 至 OD_{600} 为 1.0, 取 500 μL 接种于硅酸盐液体培养基, 设置 3 个平行, 以空白培养基为对照, 15 $^{\circ}\text{C}$ 、170 r/min 振荡培养 48 h, 用硅钼蓝比色法检测上清液中可溶硅的存在^[27], 在酶标仪中测定上清液 OD_{346} 吸光值, 通过硅标准曲线计算菌株的解硅量。

1.4.3 合成铁载体的能力

将 128 株实验菌接种于 R2A 固体培养基, 15 $^{\circ}\text{C}$ 、170 r/min 恒温培养箱培养 2–7 d, 于平板上覆盖一层无菌的 CAS 培养基, 静置 1–2 h, 若菌落周围出现黄色晕圈, 说明该菌株具有合成铁载体的能力。将上述筛选获得的铁载体合成菌接种于 R2A 液体培养基中, 20 $^{\circ}\text{C}$ 、170 r/min 振荡培养 48 h 至 OD_{600} 为 1.0, 取 500 μL 接种于 R2A 液体培养基中, 设置 3 个平行, 以空白培养基为对照, 15 $^{\circ}\text{C}$ 、170 r/min 振荡培养 48 h, 采用 CAS 检测法测定铁载体的合成率^[29], 酶标仪测定 OD_{630} 吸光值, 铁载体合成率 $R=(A_0-A_1)/A_0\times 100\%$ (A_1 为上清液与 CAS 检测液 1:1 混合液的 OD 值, A_0 为空白培养基的 OD 值)。

1.4.4 分泌 IAA 的能力

将实验菌株单菌落接种于 R2A 液体培养基, 20 $^{\circ}\text{C}$ 、170 r/min 振荡培养 48 h, 取 500 μL 菌液接种于含 5 mmol/L 色氨酸的 R2A 液体培养基中, 设置 3 个平行, 以空白培养基为对照, 15 $^{\circ}\text{C}$ 、170 r/min 振荡培养 48 h。吸取 5 mL 上述菌液, 4 500 r/min 离心 5 min, 取上清液与等量 PC 检测液混合, 液体颜色变为粉色, 说明上清液中有 IAA 产生, 以相应空白为参比测定 OD_{540} 吸光值^[30], 根据 IAA 标准曲线计算 IAA 的产量。

1.5 促生能力的测定

1.5.1 复合菌剂和菌肥的制备

将挑选出的低温 PGPB 分别接种于 R2A 液体培养基中, 15 °C、170 r/min 振荡培养 24 h, 6 000 r/min 离心 5 min, 弃上清, 菌体用无菌水冲洗 2-3 遍, 制成 OD_{600} 0.5 的菌悬液, 以 1:1 比例混合制备成活菌数目为 10^8 CFU/mL 的复合菌剂^[31]。

阳性对照组施用商业枯草芽孢杆菌菌肥, 参照使用说明, 将菌粉用无菌水稀释至活菌数目为 10^8 CFU/mL, 制成菌肥液使用。空白对照组施用无菌水。

1.5.2 催芽

取 300 颗大小一致、籽粒饱满的番茄种子经 75%乙醇溶液浸泡 30 s, 1% NaClO₂ 溶液浸泡 2 min, 无菌水清洗 3-5 遍。经消毒处理的种子平均分为 3 份, 空白对照组、枯草芽孢杆菌组 BC、复合菌剂组 CF 各 100 颗, 分别用无菌水、枯草芽孢杆菌肥料稀释液、复合菌液浸泡 30 min, 取出种子, 用湿润的纱布包裹, 分别放在 3 个无菌培养皿中, 在人工气候培养箱中以温度 15 °C、湿度 40%、光照 10 h (光照强度 20%)、黑暗 14 h 的条件下催芽 48 h, 其间喷施无菌水, 保持纱布湿润, 防止种子因缺水干瘪。48 h 后记录各组种子的发芽数, 计算发芽率。

1.5.3 幼苗培育

将外形饱满、发芽状态一致的种子播种于 3 个育苗盘中, 分为 3 组, 每组 24 颗。在人工气候培养箱中以温度 15 °C、湿度 60%、光照 10 h (光照强度 20%)、黑暗 14 h 的条件培养。培养期间, 每隔 2 d 分别浇施 5 mL 无菌水(空白对照组)、5 mL 枯草芽孢杆菌肥料稀释液(BC 组)和 5 mL 低温复合菌剂(CF 组)。在第 7 天和第 28 天测定各组芽长或苗高, 记录数据。此后每 2 周测量 1 次株高, 并记录数据。第 21 天时 3 组均施用番茄专用肥料, 以保证番茄幼苗的正常生长。第 35 天, 幼苗长至微粗壮时, 各组选取长势一致的幼苗移入育苗花盆(每盆 12 L 普

通大田土), 在室外阳台培育, 培育温度大约 (15±5) °C, 每个处理组设置 4 个平行, 即每个处理组移栽 4 株。第 60 天时 3 组均施用番茄专用肥料, 维持番茄开花结果需要的养分, 待开花后再次施肥。

1.5.4 收获植株

第 140 天时收获植株, 记录株高、茎粗、结果数及根鲜重。

2 结果与分析

2.1 菌株促生特性的测定

对 128 株南极耐冷菌的解磷、解硅和合成铁载体、IAA 特性分别进行了定性和定量测定。定性筛选结果如图 1 所示, 初步确定部分菌株具有特定的促生功能, 进一步对上述菌株进行促生能力的定量测定, 共筛选出 27 株解磷菌(图 2A)、25 株解硅菌(图 2B)、30 株可以合成铁载体的菌株(图 2C)和 39 株 IAA 合成菌(图 2D)。结果表明, 解磷量最高的菌株为明显分开泛菌(*Pantoea eucrina*) DA-1, 达 105.03 µg/mL; 解硅量最高为霍氏肠杆菌(*Enterobacter hormaechei*) GW4-59, 达 160.50 µg/mL; 铁载体合成率最高为圆孢芽孢八叠球菌(*Sporosarcina globispora*) CC-34, 达 71.94%, IAA 产生量最高为南极假单胞菌(*Pseudomonas antarctica*) ZS24-4, 达 124.16 µg/mL。有 6 株菌具有 2 种或 2 种以上的促生特性, 分别为明显分开泛菌(*P. eucrina*) DA-1、霍氏肠杆菌(*E. hormaechei*) GW4-59、马氏副球菌(*Paracoccus marcusii*) CC-25、佩尔加米诺假单胞菌(*Pseudomonas pergaminensis*) ZS5-60、圆孢芽孢八叠球菌(*S. globispora*) Z1-38 和南极假单胞菌(*P. antarctica*) ZS9-60, 后续实验中将这 6 株菌作为复合菌剂的制备菌, 其基本信息汇总于表 1, 序列信息已提交到国家微生物科学数据中心, 编号为 SUB1746859007178。

2.2 对番茄促生效果的评价

2.2.1 对番茄种子的催芽效果

在人工气候培养箱中进行矮生番茄种子发

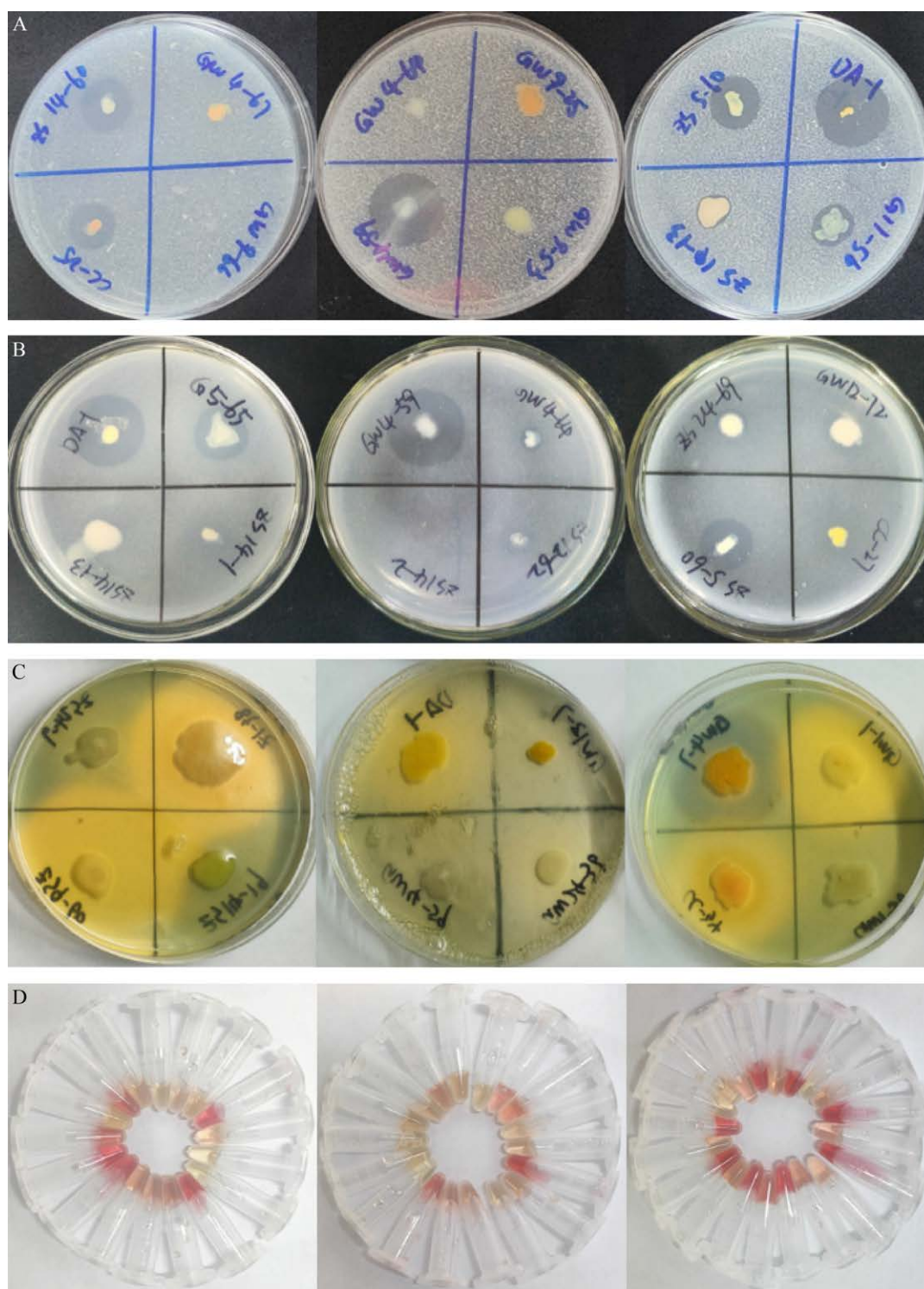


图1 实验菌株不同促生能力筛选结果 A: 解磷; B: 解硅; C: 合成铁载体; D: 合成 IAA。下同。
Figure 1 The results of screening of different growth-promoting properties of experimental strains. A: Phosphorus-solubilizing; B: Silicon-solubilizing; C: Synthesize siderophores; D: Synthesize IAA. The same below.

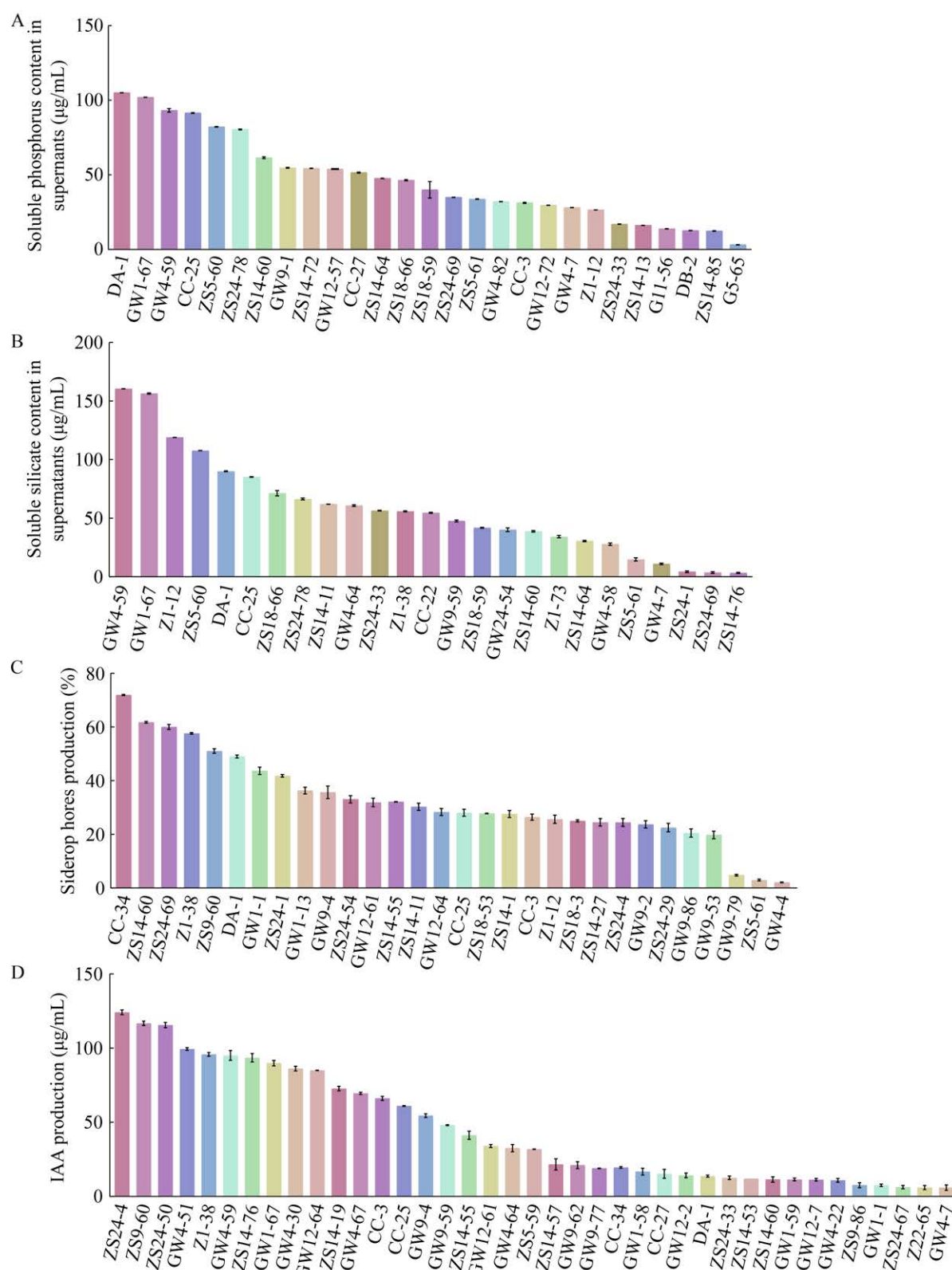


图2 实验菌株不同促生能力统计结果

Figure 2 Statistical results of different growth-promoting properties of experimental strains.

表 1 菌株基本信息

Table 1 Basic information of the test strains

菌株编号 Strain code	物种分类地位 Classification status	解磷能力 Phosphorus-solubilizing ability (μg/mL)	解硅能力 Silicon-solubilizing ability (μg/mL)	铁载体合成率 Siderophore synthesis rate (%)	IAA 产量 IAA yield (μg/mL)
DA-1	<i>Pantoea eucrina</i>	105.03	90.06	49.01	13.75
GW4-59	<i>Enterobacter hormaechei</i>	93.12	160.50	—	95.12
CC-25	<i>Paracoccus marcusii</i>	91.51	85.20	28.06	61.08
ZS5-60	<i>Pseudomonas pergaminensis</i>	82.22	107.70	—	—
Z1-38	<i>Sporosarcina globispora</i>	—	55.89	57.64	95.81
ZS9-60	<i>Pseudomonas antarctica</i>	—	—	51.05	116.71

—: 菌株不具备相应促生能力。

—: The strain does not have the corresponding growth-promoting ability.

芽率测定, 实验结果如表 2 和图 3A 所示, 低温条件下使用复合菌剂浸种, 对矮生番茄种子有明显的催芽效果; 使用枯草芽孢杆菌肥液浸种也能明显提高矮生番茄种子的发芽率。CF 组发芽率较空白对照组提高了 54.0%, 较 BC 组提高了 45.0%。

2.2.2 对番茄植株的促生效果

番茄发芽期和幼苗期的促生效果如图 3A–3C 所示, 第 7 天, CF 组的芽长高于空白对照组和 BC 组; 第 28 天, CF 组苗高较空白对照组提高了 31.0%, 较 BC 组提高了 16.6%, 并且 CF 组的植株较 2 个对照组更直立挺拔(图 3C)。如图 3D、3E 所示, 番茄在幼苗期和坐果期, CF 组的株高始终高于空白对照组和 BC 组, 第 140 天, CF 组的株高较空白对照组提高了 22.3%, 较 BC 组提高了 15.4%。如图 3F 所示, CF 组的茎粗较空白对照组提高了 29.2%, 较 BC 组提高了 10.6%。如图 3G、3H 所示, CF 组结果数也明显多于 2 个对照组, 较 BC 组提高了 50.0%, 是空白对照组的 1.66 倍。如图 3I、3J 所示, CF 组的根鲜重较

空白对照组、BC 组分别提高了 30.4%和 20.0%。结果表明添加复合菌剂促进了矮生番茄植株的生长以及开花坐果。综合以上实验结果得出, 添加复合菌剂可以提高矮生番茄植株的苗高、株高、茎粗以及结果率, 促进了矮生番茄的生长和发育, 促生效果明显。

以上结果表明南极来源的低温复合菌剂的催芽效果和番茄促生效果明显, 并且抗逆性良好, 为低温 PGPB 的开发提供了优质的菌种资源。

3 讨论

植物在生长过程中受到各种环境的影响, 低温是其中之一。低温会导致植物 DNA 和蛋白质受损, 以及膜脂质过氧化等, 进而导致种子发芽不良、幼苗活力减弱、开花结果受阻等^[32]。在高纬度农业区及华中华北地区的早春(尤其是倒春寒气候), 农作物的种植和生长发育会受低温胁迫的影响^[2]。而传统的微生物肥料主要以常温菌种为主, 在低温环境下无法正常发挥植物促生功能, 稳定性较低。开发在低温环境下应用的微生物菌肥, 可以减轻低温胁迫对植物生长发育的不利影响, 提高土壤中磷、硅、铁等元素的有效利用率, 促进植株的生长发育, 增强植物的抗寒性和抗病性^[33], 对于低温耕种区的农业绿色发展具有重要意义。南极地区常年被冰雪覆盖, 气候严寒, 微生物在极端恶劣

表 2 种子发芽率测定结果

Table 2 Results of germination rate determination

分组 Group	发芽数 Number of germinations (pieces)	发芽率 Germination rate (%)
复合菌剂 CF	138	69
枯草芽孢杆菌 BC	48	24
空白对照 Control	30	15

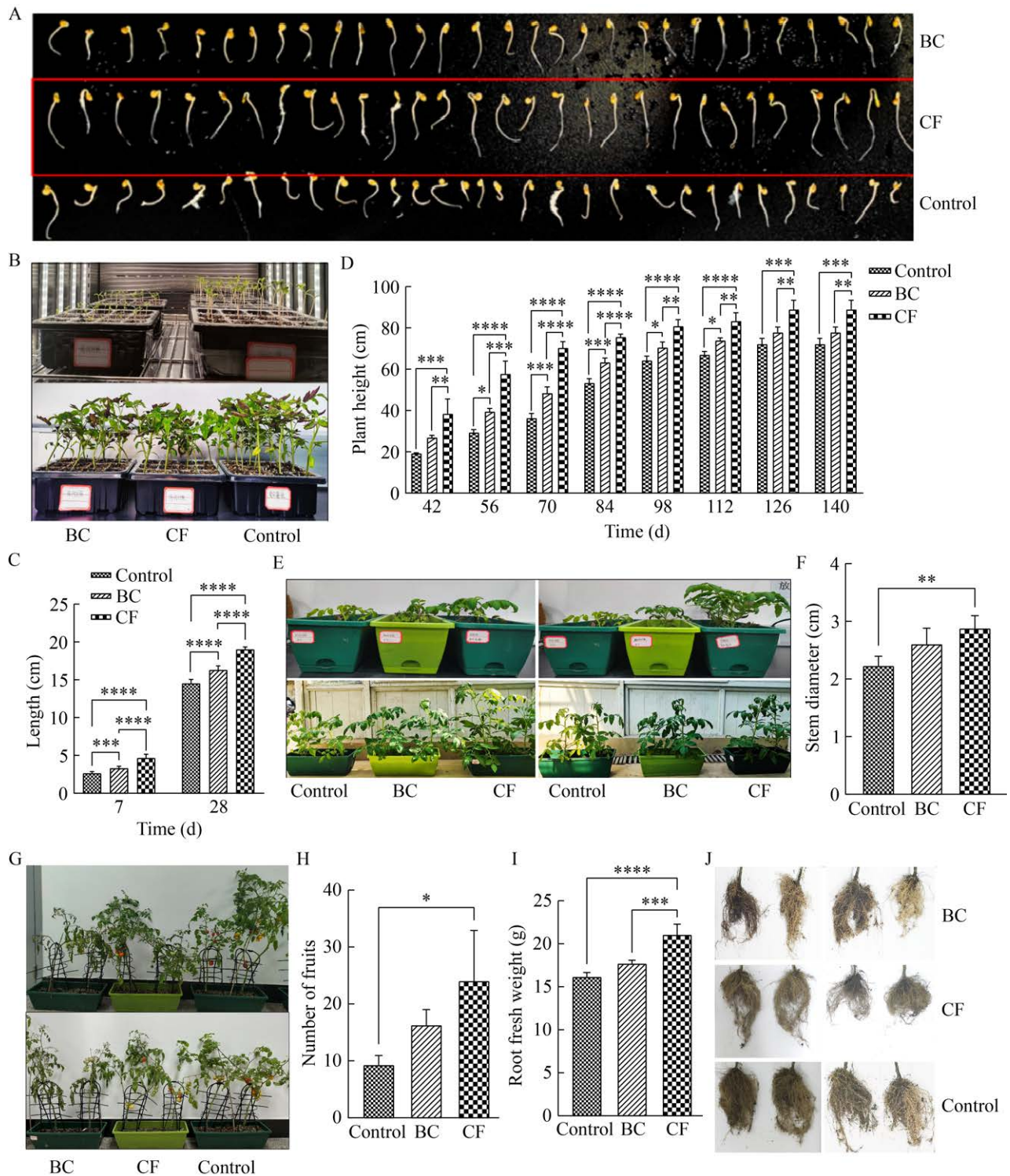


图3 三组番茄植株不同时期表型图片和相关数据分析 A: 不同浸种处理对番茄发芽的影响; B: 不同施肥处理对番茄芽(上)和幼苗(下)生长的影响; C: 不同施肥处理对番茄芽长(7 d)和苗高(28 d)影响的分析; D: 不同施肥处理对番茄植株生长的影响; E: 不同施肥处理对番茄株高影响的分析; F: 不同施肥处理对番茄茎粗影响的分析; G: 不同施肥处理对番茄结果的影响; H: 不同施肥处理对番茄结果数

影响的分析; I: 不同施肥处理对番茄根鲜重影响的分析; J: 不同施肥处理对番茄根系的影响。BC: 枯草芽孢杆菌组; CF: 复合菌剂组; Control: 空白对照组。

Figure 3 Phenotypic images and related data analysis of three groups of tomato plants at different stages. A: The effect of different soaking treatments on tomato germination; B: The effect of different fertilization treatments on the growth of tomato sprouts (top row) and seedlings (bottom row); C: Analysis of the effects of different fertilization treatments on tomato bud length (7 d) and seedling height (28 d); D: The effect of different fertilization treatments on tomato plant growth; E: Analysis of the effects of different fertilization treatments on tomato plant height; F: Analysis of the effects of different fertilization treatments on tomato stem diameter; G: The effect of different fertilization treatments on tomato fruiting; H: Analysis of the influence of different fertilization treatments on tomato fruiting numbers; I: Analysis of the effects of different fertilization treatments on the fresh weight of tomato roots; J: The effect of different fertilization treatments on tomato root system. BC: *Bacillus subtilis* group; CF: Compound agent group; Control: Blank control group. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$; ****: $P<0.0001$.

的环境中生存, 进化出了一系列耐冷特性, 筛选得到的南极低温 PGPB 恰好能应用于低温微生物肥料的开发, 促进低温农业区的发展。

PGPB 按功能分类主要包括: 解磷菌、解硅菌、铁载体合成菌、分泌植物生长素的细菌和固氮菌等^[34]。解磷菌常通过释放有机酸来溶解被固定的磷元素, 即通过降低 pH 值、螯合活性、竞争磷吸附位点, 以及通过与金属离子形成可溶性复合物来释放磷^[35]; 还可通过产生氢氧根离子和二氧化碳等物质使矿物态磷释放络合物, 或通过细菌胞外酶的释放(生化磷矿化)和底物降解期间释放磷(生物磷矿化)的方式, 溶解或矿化土壤中难溶性磷酸盐, 转化为可溶性磷酸盐供植物吸收利用^[36], 从而改善土壤环境(如提高土壤湿润度和土壤酶活等)^[37]; 解硅菌具有溶解不溶或难溶性硅酸盐的能力, 通过分泌乙酸、草酸等有机酸、酶解胞外多糖以及形成细菌-矿物复合体等途径有效分解土壤中的不溶性硅酸盐, 释放土壤中的硅元素, 提高土壤中硅元素的利用率^[33]; 铁载体合成菌可高效螯合土壤中的铁离子, 形成稳定的螯合物, 将三价铁离子和不溶性含铁化合物转化为低分子量的二价铁, 在土壤缺铁的情况下, 可作为铁源被植物利用, 还可以减少土壤中依赖有效铁的病原菌对铁の利用^[38-39]。因此将菌株在低温条件下解磷、解硅、产铁载体和 IAA 的能力作为 PGPB 的筛选指标, 这些作用机制能够促进种子萌芽、增加生物量、促进根系发育、

增强植株抗病性和增强植株抵抗环境胁迫的能力等^[40], 同时具有改良土壤结构、增强土壤肥力, 提高土壤中有效磷、硅、铁元素的利用率, 增强植物对营养物质吸收的能力^[41]。

泛菌属(*Pantoea*)已被广泛评价为有希望提高土壤中磷利用率的细菌, 该属成员广泛存在于多种植物根际, 是构成根际微生物的主要类群之一, 已有研究报道该属在植物生长、抗病性方面具有良好的效果^[42]。该菌属的成团泛菌(*Pantoea agglomerans*)在半干旱土壤中的解磷能力达到 980 mg/L, 将土壤中矿物磷酸盐转化率显著提高了 69%, 群落中厚壁菌门(*Firmicutes*)相对丰度显著增加^[43]; 其次, 该属的广布泛菌(*Pantoea vagans*)在高盐高碱条件下解磷量达到 300 mg/L 以上, 盆栽试验表明, 该菌可有效促进土壤中无效态磷向有效态磷的转化(有效磷含量从 0.029 mg/kg 提升至 0.043 mg/kg), 从而促进中华结缕草的生长^[44]。不同植物根际分离的泛菌, 其解磷能力差异较大, 分析其原因, 可能跟泛菌所处的生态环境及植物根系的代谢产物有关。与上述研究相比, 本研究筛选得到的 6 株具多重促生指标的南极耐冷菌, 有 4 株解磷能力均在 80 $\mu\text{g/mL}$ 以上, 其中泛菌属菌株 DA-1 可达 105.03 $\mu\text{g/mL}$ 。尽管我们筛选到的菌株其解磷活性相对较弱, 但菌株在 4–30 $^{\circ}\text{C}$ 范围内生长良好, 具备用于制备低温菌肥的优势。同时, 目前关于极地来源泛菌的解磷和作物促生研究还很少, 对 *P. eucrino* 的促生研究主要集

中在金属抗逆性^[45], 极地环境来源的肠杆菌属(*Enterobacter*)解磷菌也尚无相关研究报道, 本研究结果展示出南极微生物资源优秀的解磷潜力, 填补 *P. eucrina* 在解磷和番茄促生方面的研究空白, 为进一步挖掘极地海洋和土壤来源低温促生菌提供理论基础和应用方向。

假单胞菌属(*Pseudomonas*)是土壤中最丰富, 研究最多的菌群之一, 在维持土壤肥力中发挥了重要作用^[46]。假单胞菌具有含孔蛋白的坚固外膜, 能够保护假单胞菌在严苛的环境下生存, 在极地环境中也是微生物群落中的优势菌属^[47-48]。假单胞菌可以通过固氮、解磷、产 IAA、产铁载体等多种特性来促进植物生长。有研究表明, 从荒漠植物根际分离的油菜假单胞菌(*Pseudomonas brassicacearum*)发酵液中水溶性磷含量可达 67.15 mg/L, 并且该菌具有固氮能力、产 IAA 能力(8.93 mg/L)、产铁载体能力(D/d 为 2.46)和 1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase, ACCD)活性, 显著促进小麦干物质的积累, 提高马铃薯的产量^[49]; 从大豆根际分离获得多舌假单胞菌(*Pseudomonas polyglossia*)等菌株, 其解磷能力为 75.39 mg/L, 同时也可以产生 IAA 和 ACC 等植物生长激素^[50]。与上述研究结论一致, 本实验筛选得到的低温 PGPB 中, 假单胞菌属为优势属, IAA 合成率最高为 116.71 $\mu\text{g/mL}$, 其解磷、产铁载体和 IAA 活性相对较强, 促生效应更佳。此外, 肠杆菌属的极地铁载体和 IAA 合成菌也尚无相关研究报道, 能否在土壤中定殖亟待进一步研究。

番茄是典型的亚热带作物, 其生长的所有阶段都对低温胁迫具有生理性敏感^[51]。研究表明, 低于 18 °C 的低温条件会影响番茄生长、开花和果实成熟, 低于 12 °C 会抑制其生长^[52]。因此, 番茄是评估复合菌剂在低温环境下是否仍具有良好促生效果的理想选择。本研究在 (15 $\pm$ 5) °C 环境下进行, 对番茄而言存在一定程度的低温胁迫, 结果表明, 复合菌剂对于番茄

植株各阶段的生长发育均具有较好的促生作用, 与 Subramanian 等^[53]对分离自冬季农田土样中的 4 株细菌在 15 °C 低温胁迫下能明显促进种子发芽(增加 50%)和植物生长的结论相一致。在以往研究中, 谢永丽等^[17]从青海昆仑山冻土荒漠区分离出 7 株可在 4–30 °C 正常生长的芽孢杆菌, 用菌液催芽处理拟南芥可促进其幼苗生长, 其鲜重(增加 61.79%)、根长(增加 4.771 cm)等表征均有明显增加; 李明源^[18]利用不同组合复合菌剂通过固氮、解磷、产铁载体和 IAA 等机制, 使得垂穗披碱草株高提高 11.1%–40.9%, 茎粗提高 8.1%–31.9%; Li 等^[54]发现接种甲基营养芽孢杆菌不仅能促进番茄的生长, 还可以提高番茄抵御低温胁迫能力。本研究盆栽试验结果表明, 在施用 6 株低温 PGPB 制备的复合菌剂后, 番茄发芽率、株高、茎粗、根鲜重和结果数分别增加了 54.0%、22.3%、29.2%、30.4% 和 66.0%。同一复合菌剂针对不同作物种类可能有不同促生效果, 与其促生机制有很大关联, 并且不同作物生长规律和代谢类型也有差别, 导致促生效果不尽相同。但就本研究来说, 复合菌剂显著促进了矮生番茄植株的发芽和坐果, 在番茄各生长阶段表现均优于空白对照和芽孢杆菌组。有研究表明, 菌种组成单一或功能单一是影响生物菌肥效果的关键因素, 菌种组成或菌种功能丰富的复合菌剂的促生效果明显优于单一菌种^[55-56]。在本研究中, 功能较好的前 35 株低温 PGPB 中, 有 18 株菌具有 2 种以上的促生功能, 占比为 51.4%, 较单一促生功能接种剂更适合用于低温农业区多功能微生物肥料的开发。

为了更好地挖掘南极耐冷细菌在农业植物促生方面的潜力, 促进微生物复合菌剂的商业化应用, 今后可进一步探究低温 PGPB 的促生作用机制, 并对来自南极生境的其他菌株的促生功能展开研究, 同时在大田或作物培育基地进行更大样本量的种植试验, 深入探讨 PGPB 引入土壤后的定殖问题, 为开发低温微生物肥料

提供扎实的理论知识和优质的菌种资源。

4 结论

本研究从南极海洋环境筛选获得 6 株低温 PGPB, 具有较强的解磷、解硅、合成铁载体和 IAA 的能力, 并且在低温下生长良好, 由 6 株实验菌制备的复合菌剂能够有效促进番茄植株各阶段的生长发育, 经鉴定分别属于肠杆菌属、泛菌属、副球菌属、假单胞菌属及芽孢八叠球菌属, 具有作为微生物肥料在低温农业区应用的潜力, 为农业绿色发展注入新的活力。

作者贡献声明

万金琳: 实施研究过程, 论文撰写和修订, 数据可视化, 调研整理文献; 穆红梅: 设计研究方案, 实施研究过程, 采集整理数据, 起草论文; 谢雨淳: 整理数据, 统计分析; 张馨予: 整理数据, 统计分析; 李静: 提出研究选题, 设计论文框架, 获取研究经费, 指导性支持。

作者利益冲突公开声明

作者声明绝无任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

REFERENCES

- [1] MAHAPATRA DM, SATAPATHY KC, PANDA B. Biofertilizers and nanofertilizers for sustainable agriculture: phycopropects and challenges[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 803: 149990.
- [2] STYCZYNSKI M, BIEGIEWSKI G, DECEWICZ P, REWERSKI B, DEBIEC-ANDRZEJEWSKA K, DZIEWIT L. Application of psychrotolerant Antarctic bacteria and their metabolites as efficient plant growth promoting agents[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2022, 10: 772891.
- [3] MAHANTY T, BHATTACHARJEE S, GOSWAMI M, BHATTACHARYYA P, DAS B, GHOSH A, TRIBEDI P. Biofertilizers: a potential approach for sustainable agriculture development[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(4): 3315-3335.
- [4] NOSHEEN S, AJMAL I, SONG YD. Microbes as biofertilizers, a potential approach for sustainable crop production[J]. *Sustainability*, 2021, 13(4): 1868.
- [5] 汪小涵, 钱磊, 韦殿菊, 王常荣, 孔庆学, 张业尼. 我国生物有机肥研究与应用进展[J]. *现代农业科技*, 2019(4): 160-161, 163.
WANG XH, QIAN L, WEI DJ, WANG CR, KONG QX, ZHANG YN. Research and application progress of bio-organic fertilizer in China[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2019(4): 160-161, 163 (in Chinese).
- [6] 李俊, 姜昕, 马鸣超, 关大伟, 曹凤明, 李力. 我国微生物肥料产业需求与技术创新[J]. *中国土壤与肥料*, 2019(2): 1-5.
LI J, JIANG X, MA MC, GUAN DW, CAO FM, LI L. Development demand and technical innovation for bio-fertilizer industry in China[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2019(2): 1-5 (in Chinese).
- [7] 中华人民共和国中央人民政府国务院. 国务院关于印发生物产业发展规划的通知[Z/OL]. 2013-01-06. https://www.gov.cn/zhengce/content/2013-01/06/content_2754.htm.
The State Council of the People's Republic of China. Notice on Issuing the Development Plan for the Biotechnology Industry[Z/OL]. 2013-01-06. https://www.gov.cn/zhengce/content/2013-01/06/content_2754.htm (in Chinese).
- [8] 中华人民共和国农业农村部. 农业农村部关于印发《农业绿色发展技术导则(2018-2030 年)》的通知[Z/OL]. 2018-07-02. https://www.gov.cn/gongbao/content/2018/content_5350058.htm.
Notice from the Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China on the issuance of the Technical Guidelines for Agricultural Green Development (2018-2030)[Z/OL]. 2018-07-02. https://www.gov.cn/gongbao/content/2018/content_5350058.htm (in Chinese).
- [9] 刘静洋, 崔松松, 韩国民, 曹媛媛, 陈晓琳, 唐欣昀. 棉花根际细菌的生理活性和促生效果[J]. *中国土壤与肥料*, 2013(6): 88-92.
LIU JY, CUI SS, HAN GM, CAO YY, CHEN XL, TANG XY. The physiological activities and growth-promoting effects of cotton PGPR[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2013(6): 88-92 (in Chinese).
- [10] 崔晓双, 王伟, 张如, 张瑞福. 基于根际营养竞争的植物根际促生菌的筛选及促生效应研究[J]. *南京农业大学学报*, 2015, 38(6): 958-966.
CUI XS, WANG W, ZHANG R, ZHANG RF. Screening of plant growth-promoting rhizobacteria based on rhizosphere nutrition competitiveness and investigation of their promoting effects[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2015, 38(6): 958-966 (in Chinese).
- [11] LEE SW, LEE SH, BALARAJU K, PARK KS, NAM KW, PARK JW, PARK K. Growth promotion and induced disease suppression of four vegetable crops by a selected plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) strain *Bacillus subtilis* 21-1 under two different soil conditions[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(6): 1353-1362.
- [12] BHATTACHARYYA PN, JHA DK. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture[J]. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2012, 28(4): 1327-1350.
- [13] 何敏, 王秀璞, 李彦, 戴志聪, 王从彦, 杜海, 杜道林. 两株耐寒 PGPB 的分离及其对藏北当地牧草生长的影响[J]. *广西植物*, 2021, 41(9): 1425-1432.
HE M, WANG XP, LI Y, DAI ZC, WANG CY, DU H, DU DL. Isolation of two cold-tolerant PGPB strains from northern Tibetan soil and effects on growth of local grass[J]. *Guihaia*, 2021, 41(9): 1425-1432 (in Chinese).
- [14] STEVENSON KT, RADER HB, ALESSA L, KLISKEY AD, PANTOJA A, CLARK M, SMEENK J. Sustainable

- agriculture for Alaska and the circumpolar north: part III. meeting the challenges of high-latitude farming[J]. Arctic, 2014, 67(3): 320.
- [15] 王绍武, 马树庆, 陈莉, 王琪, 黄建斌. 低温冷害[M]. 北京: 气象出版社, 2009.
- WANG SW, MA SQ, CHEN L, WANG Q, HUANG JB. Diwen Lenghai[M]. Beijing: China Meteorological Press, 2009 (in Chinese).
- [16] SELVAKUMAR G, KUNDU S, JOSHI P, NAZIM S, GUPTA AD, MISHRA PK, GUPTA HS. Characterization of a cold-tolerant plant growth-promoting bacterium *Pantoea dispersa* 1A isolated from a sub-alpine soil in the North Western Indian Himalayas[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2008, 24(7): 955-960.
- [17] 谢永丽, 马莉贞, 徐志伟, 张英, 李希来. 冻土荒漠区分离低温适生 PGPR 菌的鉴定及其抗菌促生特性[J]. 中国生物防治学报, 2014, 30(1): 94-100.
- XIE YL, MA LZ, XU ZW, ZHANG Y, LI XL. Identification of low-temperature adapting PGPR strains isolated from frozen desert area and their antimicrobial and growth-promoting activity[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2014, 30(1): 94-100 (in Chinese).
- [18] 李明源. 祁连山高寒草地优势牧草耐冷促生菌特性及促生机理研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学博士学位论文, 2022.
- LI MY. Characterization and plant growth-promoting mechanism of cold-adapted PGPR from dominant herbage in the alpine grassland of the Qilian mountains[D]. Lanzhou: Doctoral Dissertation of Gansu Agricultural University, 2022 (in Chinese).
- [19] MAKHALANYANE TP, VALVERDE A, VELÁZQUEZ D, GUNNIGLE E, van GOETHEM MW, QUESADA A, COWAN DA. Ecology and biogeochemistry of cyanobacteria in soils, permafrost, aquatic and cryptic polar habitats[J]. Biodiversity and Conservation, 2015, 24(4): 819-840.
- [20] 曾胤新, 陈波. 南极低温微生物研究及其应用前景[J]. 极地研究, 1999, 11(2): 143-152.
- ZENG YX, CHEN B. Progress and application prospects in the study on Antarctic cold-adapted microorganisms[J]. Chinese Journal of Polar Research, 1999, 11(2): 143-152 (in Chinese).
- [21] YARZÁBAL LA. Perspectives for using glacial and periglacial microorganisms for plant growth promotion at low temperatures[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2020, 104(8): 3267-3278.
- [22] COWAN DA, MAKHALANYANE TP, DENNIS PG, HOPKINS DW. Microbial ecology and biogeochemistry of continental Antarctic soils[J]. Frontiers in Microbiology, 2014, 5: 154.
- [23] BALCAZAR W, RONDÓN J, RENGIFO M, BALL MM, MELFO A, GÓMEZ W, YARZÁBAL LA. Bioprospecting glacial ice for plant growth promoting bacteria[J]. Microbiological Research, 2015, 177: 1-7.
- [24] 孟丽媛, 邱涵, 谢瑾, 林星宇, 吴兰, 欧阳双, 魏赛金. 解磷菌、解钾菌和固氮菌的分离筛选与鉴定[J]. 生物灾害科学, 2022, 45(2): 241-246.
- MENG LY, QIU H, XIE J, LIN XY, WU L, OUYANG S, WEI SJ. Isolation, screening and identification of phosphorus-solubilizing bacteria, potassium-solubilizing bacteria and nitrogen-fixing bacteria[J]. Biological Disaster Science, 2022, 45(2): 241-246 (in Chinese).
- [25] 冯燕辉. 番茄根内生细菌产 IAA 及植物促生机制研究[D]. 福州: 福建师范大学硕士学位论文, 2021.
- FENG YH. Study on IAA production by tomato root endophytic bacteria and its plant growth promotion mechanism[D]. Fuzhou: Master's Thesis of Fujian Normal University, 2021 (in Chinese).
- [26] 王振龙, 姚拓, 李明源, 李青璞, 柴加丽, 张琛, 张银翠. 若尔盖高寒草地优势牧草植物根际促生菌的筛选及特性[J]. 草业科学, 2023, 40(2): 319-328.
- WANG ZL, YAO T, LI MY, LI QP, CHAI JL, ZHANG C, ZHANG YC. Isolation, screening, and characterization of dominant plant growth-promoting rhizobacterial species in Zoige alpine grassland[J]. Pratacultural Science, 2023, 40(2): 319-328 (in Chinese).
- [27] 张成凯, 蒙悦, 殷志秋, 康耀卫, 苑莹, 王丹丹, 解志红. 高效解硅菌的分离鉴定及其促生能力[J]. 微生物学通报, 2022, 49(11): 4740-4751.
- ZHANG CK, MENG Y, YIN ZQ, KANG YW, YUAN Y, WANG DD, XIE ZH. Isolation, identification, and growth-promoting ability of efficient silicate-solubilizing strains[J]. Microbiology China, 2022, 49(11): 4740-4751 (in Chinese).
- [28] 许佳露, 张平, 李美芳, 廖柏寒, 彭佩钦, 李靖, 梅金星. 产铁载体菌株的分离、培养条件优化及初步应用[J]. 微生物学通报, 2022, 49(3): 1004-1016.
- XU JL, ZHANG P, LI MF, LIAO BH, PENG PQ, LI J, MEI JX. Isolation, culture condition optimization, and preliminary application of siderophore-producing strains[J]. Microbiology China, 2022, 49(3): 1004-1016 (in Chinese).
- [29] SULTANA S, ALAM S, KARIM MM. Screening of siderophore-producing salt-tolerant rhizobacteria suitable for supporting plant growth in saline soils with iron limitation[J]. Journal of Agriculture and Food Research, 2021, 4: 100150.
- [30] GLICKMANN E, DESSAUX Y. A critical examination of the specificity of the salkowski reagent for indolic compounds produced by phytopathogenic bacteria[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1995, 61(2): 793-796.
- [31] 高丹丹. 低温促生菌的筛选鉴定及其对烟草促生效果的研究[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2018.
- GAO DD. Screening and identification of low-temperature-promoting bacteria and its effect on the growth-promoting effect of tobacco[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2018 (in Chinese).
- [32] YADAV SK. Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2010, 30(3): 515-527.
- [33] SHARMA B, KUMAWAT KC, TIWARI S, KUMAR A, AHMAD DAR R, SINGH U, CARDINALE M. Silicon and plant nutrition: dynamics, mechanisms of transport and role of silicon solubilizer microbiomes in sustainable agriculture: a review[J]. Pedosphere, 2023, 33(4): 534-555.
- [34] BASHAN Y, DE-BASHAN LE. How the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum* promotes plant growth: a critical assessment[J]. Advances in Agronomy, 2010, 108: 77-136.
- [35] BILLAH M, KHAN M, BANO A, HASSAN TU, MUNIR A, GURMANI AR. Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: keys for sustainable agriculture[J]. Geomicrobiology Journal, 2019, 36(10): 904-916.

- [36] 陈岩岩, 叶项宇, 常肖锐, 徐碧林, 吕锐玲, 郑永良. 板栗根际高效解磷菌的筛选[J]. 经济林研究, 2021, 39(2): 132-139.
- CHEN YY, YE XY, CHANG XR, XU BL, LYU RL, ZHENG YL. Screening of highly efficient phosphate-solubilizing bacteria of *Castanea mollissima* rhizosphere[J]. Non-wood Forest Research, 2021, 39(2): 132-139 (in Chinese).
- [37] ADHIKARI P, JAIN R, SHARMA A, PANDEY A. Plant growth promotion at low temperature by phosphate-solubilizing *Pseudomonas* spp. isolated from high-altitude Himalayan soil[J]. Microbial Ecology, 2021, 82(3): 677-687.
- [38] SUN YX, WU JL, SHANG XY, XUE LG, JI GY, CHANG SJ, NIU JB, EMANEGHEMI B. Screening of siderophore-producing bacteria and their effects on promoting the growth of plants[J]. Current Microbiology, 2022, 79(5): 150.
- [39] 林天兴, 唐梅, 黄明远, 管芩澜, 龚明福. 高产铁载体棉田土壤细菌 SS05 的筛选与鉴定[J]. 微生物学通报, 2012, 39(5): 668-676.
- LIN TX, TANG M, HUANG MY, GUAN QL, GONG MF. Screening and identification of a high yield siderophore-producing bacteria SS05 isolated from cotton soil[J]. Microbiology China, 2012, 39(5): 668-676 (in Chinese).
- [40] GLICK BR. Beneficial Plant-Bacterial Interactions[M]. Cham: Springer International Publishing, 2020.
- [41] HAFEEZ FY, YASMIN S, ARIANI D, UR-RAHMAN M, ZAFAR Y, MALIK KA. Plant growth-promoting bacteria as biofertilizer[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2006, 26(2): 143-150.
- [42] LORENZI AS, BONATELLI ML, CHIA MA, PERESSIM L, QUECINE MC. Opposite sides of *Pantoea agglomerans* and its associated commercial outlook[J]. Microorganisms, 2022, 10(10): 2072.
- [43] SAADOULI I, MOSBAH A, FERJANI R, STATHOPOULOU P, GALIATSATOS I, ASIMAKIS E, MARASCO R, DAFFONCHIO D, TSIAMIS G, OUZARI HI. The impact of the inoculation of phosphate-solubilizing bacteria *Pantoea agglomerans* on phosphorus availability and bacterial community dynamics of a semi-arid soil[J]. Microorganisms, 2021, 9(8): 1661.
- [44] 刘萍, 夏江宝. 滨海盐碱地根际溶磷细菌磷素转化特征[J]. 生态学报, 2021, 41(11): 4531-4540.
- LIU P, XIA JB. Properties of rhizosphere phosphate-solubilizing bacteria in coastal saline and alkaline land[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(11): 4531-4540 (in Chinese).
- [45] 陈俊. 黄河三角洲湿地植物耐镍和锰的内生细菌的分离鉴定及其耐重金属机制的初步研究[D]. 济南: 山东师范大学硕士学位论文, 2020.
- CHEN J. Isolation and identification of endophytic bacteria resistant to nickel and manganese in wetland plants in the Yellow River Delta and preliminary study on their resistance to heavy metals[D]. Jinan: Master's Thesis of Shandong Normal University, 2020 (in Chinese).
- [46] TAO CY, LI R, XIONG W, SHEN ZZ, LIU SS, WANG BB, RUAN YZ, GEISEN S, SHEN QR, KOWALCHUK GA. Bio-organic fertilizers stimulate indigenous soil *Pseudomonas* populations to enhance plant disease suppression[J]. Microbiome, 2020, 8(1): 137.
- [47] FOX AR, SOTO G, VALVERDE C, RUSSO D, LAGARES A Jr, ZORREGUIETA Á, ALLEVA K, PASCUAN C, FRARE R, MERCADO-BLANCO J, DIXON R, AYUB ND. Major cereal crops benefit from biological nitrogen fixation when inoculated with the nitrogen-fixing bacterium *Pseudomonas protegens* Pf-5 X940[J]. Environmental Microbiology, 2016, 18(10): 3522-3534.
- [48] JING XS, CUI QW, LI XC, YIN J, RAVICHANDRAN V, PAN D, FU J, TU Q, WANG HL, BIAN XY, ZHANG YM. Engineering *Pseudomonas protegens* Pf-5 to improve its antifungal activity and nitrogen fixation[J]. Microbial Biotechnology, 2020, 13(1): 118-133.
- [49] 杨杉杉, 李国光, 张胜男, 路晓培, 丁悦, 国情文, 田再民, 冯福应. 假单胞菌 BP16 的分离鉴定及其植物促生性状和效应[J]. 微生物学通报, 2018, 45(10): 2121-2130.
- YANG SS, LI GG, ZHANG SN, LU XP, DING Y, GUO QW, TIAN ZM, FENG FY. Isolation and identification of *Pseudomonas* sp. BP16 and its plant growth-promoting traits and effects[J]. Microbiology China, 2018, 45(10): 2121-2130 (in Chinese).
- [50] Da SILVA AV, de OLIVEIRA AJ, TANABE ISB, SILVA JV, Da SILVA BARROS TW, Da SILVA MK, FRANÇA PHB, LEITE J, PUTZKE J, MONTONE R, de OLIVEIRA VM, ROSA LH, DUARTE AWF. Antarctic lichens as a source of phosphate-solubilizing bacteria[J]. Extremophiles, 2021, 25(2): 181-191.
- [51] FOOLAD MR, LIN GY. Relationship between cold tolerance during seed germination and vegetative growth in tomato: analysis of response and correlated response to selection[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2001, 126(2): 216-220.
- [52] van PLOEG D, HEUVELINK E. Influence of sub-optimal temperature on tomato growth and yield: a review[J]. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2005, 80(6): 652-659.
- [53] SUBRAMANIAN P, KIM K, KRISHNAMOORTHY R, MAGESWARI A, SELVAKUMAR G, SA TM. Cold stress tolerance in psychrotolerant soil bacteria and their conferred chilling resistance in tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) under low temperatures[J]. PLoS One, 2016, 11(8): e0161592.
- [54] LI GB, PENG TL, QU F, WANG JZ, LONG YH, HU XH. *Bacillus methylotrophicus* could improve the tolerance and recovery ability of the tomato to low-temperature stress and improve fruit quality[J]. Agronomy, 2023, 13(7): 1902.
- [55] MOLINA-ROMERO D, BAEZ A, QUINTERO-HERNÁNDEZ V, CASTAÑEDA-LUCIO M, FUENTES-RAMÍREZ LE, BUSTILLOS-CRISTALES MDR, RODRÍGUEZ-ANDRADE O, MORALES-GARCÍA YE, MUNIVE A, MUÑOZ-ROJAS J. Compatible bacterial mixture, tolerant to desiccation, improves maize plant growth[J]. PLoS One, 2017, 12(11): e0187913.
- [56] LI HY, QIU YZ, YAO T, MA YC, ZHANG HR, YANG XL. Effects of PGPR microbial inoculants on the growth and soil properties of *Avena sativa*, *Medicago sativa*, and *Cucumis sativus* seedlings[J]. Soil and Tillage Research, 2020, 199: 104577.