

## 研究报告

## 盐胁迫下普城沙雷氏菌 F-06 对玉米幼苗的促生效果

田兴国<sup>1</sup>, 张琇<sup>\*1</sup>, 杨国平<sup>\*1</sup>, 王斌<sup>2</sup>, 宋晶晶<sup>1</sup>, 刘倩如<sup>1</sup>, 禹凤霞<sup>1</sup>

1 北方民族大学 生物科学与工程学院 宁夏特殊生境微生物资源开发与利用重点实验室, 宁夏 银川 750021

2 新疆农业科学院土壤肥料与农业节水研究所, 新疆 乌鲁木齐 830091

田兴国, 张琇, 杨国平, 王斌, 宋晶晶, 刘倩如, 禹凤霞. 盐胁迫下普城沙雷氏菌 F-06 对玉米幼苗的促生效果[J]. 微生物学通报, 2024, 51(11): 4545-4559.

TIAN Xingguo, ZHANG Xiu, YANG Guoping, WANG Bin, SONG Jingjing, LIU Qianru, YU Fengxia. *Serratia plymuthica* F-06 promotes the growth of maize seedlings under salt stress[J]. Microbiology China, 2024, 51(11): 4545-4559.

**摘要:** 【背景】研究证实部分微生物可促进农作物生长并能提高其耐盐性。【目的】从宁夏回族自治区北部盐碱地分离筛选获得了一株编号 F-06 的细菌, 在探究其生理生化特性的基础上, 开展盐胁迫下其对玉米幼苗的促生作用。【方法】通过形态学特征、生理生化特征和 16S rRNA 基因序列等对菌株 F-06 进行菌种鉴定; 在 100 mmol/L NaCl 胁迫下, 采用砂培试验评价其对玉米幼苗的促生效果。【结果】菌株 F-06 为短杆状, 属于革兰氏阴性菌, 可以在 2%–10% 的 NaCl 浓度范围和 pH 8.0–11.0 的环境下正常生长, 具有固氮、解有机磷、解钾、产铁载体、产 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate, ACC)脱氨酶和产吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)等特性, 经鉴定为普城沙雷氏菌(*Serratia plymuthica*)。以不添加 NaCl 为对照组, 玉米幼苗在 100 mmol/L NaCl 处理组中, 生长被显著抑制; NaCl+F-06 处理组与 NaCl 处理组相比, 玉米幼苗的株高、茎粗、茎叶鲜重和干重均显著增加, 分别为 11.36%、15.97%、36.63%和 18.42%, 根鲜重和干重也增加了 8.54%和 10.0% ( $P<0.05$ ); 玉米幼苗叶片脯氨酸含量显著增加, 叶绿素和丙二醛含量降低( $P<0.05$ ); 超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性下降 5.3%, 过氧化物酶(peroxidase, POD)活性显著下降了 61.9%, 过氧化氢酶(catalase, CAT)活性提高了 40.33% ( $P<0.05$ )。【结论】菌株 F-06 能够在 100 mmol/L NaCl 胁迫下促进玉米幼苗生长。

**关键词:** 盐胁迫; 普城沙雷氏菌; 玉米; 促生效果

资助项目: 宁夏回族自治区重点研发计划(2023BCF01014); 国家自然科学基金(32060424); 宁夏回族自治区科技领军人才项目(2022GKLRLX06); 北方民族大学研究生创新项目(2024)

This work was supported by the Key Research and Development Program of Ningxia Hui Autonomous Region (2023BCF01014), the National Natural Science Foundation of China (32060424), the Science and Technology Leading Talents Project of Ningxia Hui Autonomous Region (2022GKLRLX06), and the North Minzu University Graduate Innovation Project (2024).

\*Corresponding authors. E-mail: ZHANG Xiu, zhangxiu101@nmu.edu.cn; YANG Guoping, yang\_guoping@126.com

Received: 2024-03-11; Accepted: 2024-04-25; Published online: 2024-05-23

## *Serratia plymuthica* F-06 promotes the growth of maize seedlings under salt stress

TIAN Xingguo<sup>1</sup>, ZHANG Xiu<sup>\*1</sup>, YANG Guoping<sup>\*1</sup>, WANG Bin<sup>2</sup>, SONG Jingjing<sup>1</sup>, LIU Qianru<sup>1</sup>, YU Fengxia<sup>1</sup>

1 College of Biological Science and Engineering, North Minzu University, Ningxia Key Laboratory for the Development and Application of Microbial Resources in Extreme Environments, Yinchuan 750021, Ningxia, China

2 Institute of Soil Fertilizer and Agricultural Water Saving, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, Xinjiang, China

**Abstract:** [Background] Studies have shown that some microorganisms can promote the growth and improve the salt tolerance of crops. [Objective] To study the physiological and biochemical characteristics of a strain named F-06 isolated from a saline-alkali field in northern Ningxia, and evaluate the growth-promoting effect of the strain on maize seedlings under salt stress. [Methods] Strain F-06 was identified based on the morphological, physiological, and biochemical characteristics and the 16S rRNA gene sequence. Its growth-promoting effect on maize seedlings was evaluated by the sand culture under 100 mmol/L NaCl stress. [Results] Strain F-06 was a short rod-shaped Gram-negative bacterial strain capable of growing normally within the ranges of 2%–10% NaCl and pH 8.0–11.0. It can fix nitrogen, solubilize organophosphorus and potassium, and produce siderophore, 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase, and indole-3-acetic acid (IAA) and was identified as *Serratia plymuthica*. Compared with the control group without NaCl, 100 mmol/L NaCl significantly inhibited the growth of maize seedlings. The plant height, stem diameter, fresh weight of stems and leaves, dry weight of stems and leaves, fresh root weight, and dry root weight of maize seedlings in the NaCl+F-06 group increased by 11.36%, 15.97%, 36.63%, 18.42%, 8.54%, and 10.0%, respectively, compared with those in the NaCl group ( $P<0.05$ ). In addition, the leaves of maize seedlings in the NaCl+F-06 group showcased increased content of proline, decreased content of chlorophyll and malondialdehyde ( $P<0.05$ ), superoxide dismutase (SOD) activity decrease of 5.3%, peroxidase (POD) activity decrease of 61.9%, and catalase (CAT) activity increase of 40.33% compared with the NaCl group ( $P<0.05$ ). [Conclusion] Strain F-06 promoted the growth of maize seedlings exposed to 100 mmol/L NaCl.

**Keywords:** salt stress; *Serratia plymuthica*; maize; growth-promoting effect

玉米(*zea mays* L.)为禾本科玉蜀黍属的一年生草本植物,是热带和温带地区广泛种植的谷物,全国各地均有栽培<sup>[1]</sup>。在宁夏玉米种植面积达  $3\times 10^5$  ha 以上,是重要的粮食、经济、饲料等多元用途作物,为宁夏的肉牛、奶牛和滩羊等重点产业供应优质饲草,在宁夏种养加产

业高质量发展中具有重要地位<sup>[2]</sup>。但玉米是盐敏感作物,盐胁迫对玉米的生长发育、生理代谢方面都有一定的抑制作用,使粮食、饲草供应出现严重短缺问题,限制了农业和畜牧业的高质量发展<sup>[3]</sup>。

土壤盐渍化是一个严重阻碍农业绿色发展

的问题<sup>[4]</sup>。西北干旱半干旱区大面积耕地存在着不同程度的盐渍化,其特点是含有大量水溶性盐、肥力较差、土壤 pH 值高、微量元素缺乏且对农作物新陈代谢等生理活动产生影响,极大地限制了农业及畜牧业的发展<sup>[5-6]</sup>。盐胁迫使植物离子失衡和渗透胁迫,引起细胞质中 Cl<sup>-</sup>和 Na<sup>+</sup>的积累,这对植物的生长产生负面影响,使植物出现生理干旱现象,进而降低植物从土壤中汲取养分的能力,影响植物的正常生长<sup>[7-8]</sup>。高盐浓度会对土壤渗透性和基质潜力产生不利影响,使土壤微生物活性降低,进而导致土壤退化<sup>[9]</sup>。改良盐渍化土壤,促进农作物生长,提高粮食和饲草供应是亟待解决的问题,对农业和畜牧业可持续发展具有特殊意义<sup>[10]</sup>。

为了使玉米可以更好地适应盐胁迫环境,耐盐根际植物促生菌(salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria, ST-PGPR)可能在生长发育中起到关键作用,ST-PGPR 是生长于盐渍地中植物根系表面的细菌群落,具有促进植物生长和改善土壤微环境等作用<sup>[11]</sup>。ST-PGPR 定殖于植物根部周围,在盐胁迫下通过自身作用直接产生有利于植物生长的代谢物质或改变植物的代谢途径间接促进植物生长<sup>[12]</sup>。然而,能够应用于盐碱地利用方面的微生物资源非常有限。分离筛选耐盐植物促生菌并进行机理探究和开发产品应用已成为缓解植物盐胁迫的研究热点。早期研究报道从盐渍土壤中分离出的无色杆菌属(*Achromobacter*)、节杆菌属(*Arthrobacter*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、金黄色杆菌属(*Chryseobacterium*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)、苍白杆菌属(*Ochrobactrum*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)和沙雷氏菌属(*Serratia*)等在促进植物生长和环境胁迫耐受性方面起关键作用<sup>[13]</sup>,沙雷氏菌作为促进植物生长的细菌,可缓解盐度、干旱和养分失衡压力<sup>[14]</sup>,El-Esawi 等<sup>[15]</sup>首次揭示了液化沙雷氏菌

(*Serratia liquefaciens*) KM4 通过调节氧化还原电位、离子稳态、叶片气体交换和胁迫相关基因表达来提高玉米的耐盐性。然而,普城沙雷氏菌(*Serratia plymuthica*)在盐胁迫下是否对农作物有促生效果的研究鲜有报道。

我们课题组采用可培养方法从宁夏回族自治区北部盐碱地分离获得了一株普城沙雷氏菌 F-06<sup>[16]</sup>。为了验证菌株 F-06 在盐胁迫下对农作物有促生作用,本研究对其进行了耐盐碱性、生理生化特性和促生功能的研究,并以宁单 33 玉米种子为材料,探究盐胁迫下对玉米幼苗的叶绿素、丙二醛和脯氨酸含量,以及超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)等抗氧化酶活性的影响,旨在获取耐盐促生菌资源,为利用微生物改良盐渍地提供新的菌种资源,为研制耐盐促生微生物菌剂产品提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 样品

供分离筛选耐盐促生菌的土壤样品采集自宁夏回族自治区北部盐碱地(106°11'E, 38°45'N; 海拔 1 065 m),于 2023 年 4 月取土样,取样土层为 0-30 cm,将采集的土样装入无菌袋放进冷冻盒中,送回实验室存放在 4 °C 冰箱,用于分离筛选耐盐促生细菌。

宁单 33,挑颗粒完整、规格一致的玉米种子进行试验。

### 1.2 培养基

LB 培养基<sup>[17]</sup>、阿须贝(Ashby)无氮培养基<sup>[18]</sup>、铁载体检测培养基(chromogenic agar for spore, CAS)<sup>[19]</sup>、有机磷培养基<sup>[20]</sup>和无机磷培养基<sup>[21]</sup>、硅酸盐细菌培养基<sup>[22]</sup>、ADF 培养基<sup>[23]</sup>按参考文献配制,分别用于细菌培养及耐盐耐碱测定、固氮能力检测、产铁载体能力检测、解磷能力

检测、解钾能力检测和产 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate, ACC)脱氨酶的检测。

### 1.3 主要试剂和仪器

植物叶绿素含量试剂盒、丙二醛含量试剂盒及脯氨酸含量试剂盒,苏州科铭生物技术有限公司;SOD 试剂盒、POD 试剂盒及 CAT 试剂盒,北京索莱宝生物科技有限公司。

高压灭菌锅,施都凯仪器设备(上海)有限公司;高速冷冻离心机,长沙湘智离心机仪器有限公司;恒温培养振荡器,上海智城分析仪器制造有限公司;分光光度计,上海棱光技术有限公司;细菌培养箱和植物光照培养箱,上海锦玫仪器设备有限公司。

### 1.4 菌株的分离纯化

按 1:10 的土:水比例称取 10 g 土壤装入有 100 mL 无菌水的三角瓶中,30 °C、180 r/min 振荡 25 min,静置片刻后取土壤上清液按梯度进行稀释,分别取  $1 \times 10^{-4}$ 、 $1 \times 10^{-5}$ 、 $1 \times 10^{-6}$  的稀释液各 100  $\mu$ L,涂布于 LB 培养基中,倒置于 37 °C 恒温培养 2-3 d。根据菌落形态、颜色及大小的区别,挑取不同单菌落,经 3 次划线培养后获得纯化菌株,接种于斜面后培养 2-3 d,菌株做标记后作为菌种放于 4 °C 冷藏冰箱中临时备用<sup>[24]</sup>。同时纯化后的菌株用 30% 的甘油长期储存于 -80 °C 冰箱备用。

### 1.5 菌株性能的测定

#### 1.5.1 耐盐性的测定

在 LB 液体培养基中添加 2%、4%、6%、8%、10% NaCl,调节 pH 7.0,在 121 °C 湿热灭菌 20 min 后冷却,按 1% 接种量吸取培养 48 h 的菌液接种在不同 NaCl 浓度培养基中 37 °C、150 r/min 振荡培养 48 h,测定  $OD_{600}$  时吸光值,确定菌株对 NaCl 的耐受范围<sup>[17]</sup>。

#### 1.5.2 耐碱性的测定

用 1 mol/L NaOH 调节 LB 液体培养基的 pH

8.0、9.0、10.0、11.0、12.0,在 121 °C 湿热灭菌 20 min 后冷却,按 1% 接种量吸取培养 48 h 的菌液接种在不同 pH 培养基中 37 °C、150 r/min 振荡培养 48 h 后,测定  $OD_{600}$  时的吸光值,确定菌株生长的 pH 范围<sup>[17]</sup>。

#### 1.5.3 固氮能力的测定

采用 Ashby 培养基法<sup>[18]</sup>测定固氮能力。将分离得到的菌株制成菌悬液后吸取 50  $\mu$ L 涂布于 Ashby 无氮培养基上,37 °C 倒置恒温培养 3 d,观察菌落生长情况,能够在培养基上生长则具有固氮能力。

#### 1.5.4 产铁载体能力的测定

采用 CAS 检测法<sup>[19]</sup>测定产铁载体能力。吸取菌悬液 50  $\mu$ L 涂布于 CAS 培养基上,在 37 °C 条件下培养 3 d,若菌落周围有橘黄色产生,则具有产铁载体能力。

#### 1.5.5 解磷能力的测定

采用蒙金娜有机磷培养基和 PKO 无机磷培养基检测法<sup>[20]</sup>测定解磷能力。吸取菌悬液 50  $\mu$ L 涂布于培养基,放入 37 °C 恒温培养箱倒置培养 3 d,若菌落能产生透明圈则具有该能力。

#### 1.5.6 解钾能力的测定

采用硅酸盐细菌培养基检测法<sup>[21]</sup>测定解钾能力。吸取菌悬液 50  $\mu$ L 涂布于硅酸盐细菌培养基,放 37 °C 恒温培养箱倒置培养 3 d 后,观察菌落是否生长,能够在硅酸盐细菌培养基上生长视为具有解钾功能。

#### 1.5.7 产 ACC 能力的测定

按照 ADF 培养基检测法<sup>[22]</sup>检测 ACC 脱氨酶。吸取 100  $\mu$ L 菌悬液于 ADF 液体培养基上,37 °C、150 r/min 振荡培养 3 d,观察 ADF 液体培养基是否有菌产生变浑浊,若产生即该菌具有产 ACC 脱氨酶能力。

#### 1.5.8 产吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)能力的测定

采用 Salkowski 比色法<sup>[23]</sup>测定产 IAA 的能

力。在 LB 液体培养基的基础上添加 L-色氨酸 (100 mg/L) 装入瓶中, 经 121 °C 湿热灭菌 20 min, 等冷却后在超净工作台将分离出的菌株接种到锥形瓶中。在 37 °C、150 r/min 条件下振荡培养 3 d 后, 吸取 50  $\mu$ L 菌液放于白瓷板中, 同时吸取 50  $\mu$ L IAA 溶液, 分别加入 50  $\mu$ L Salkowski 显色液等体积混合, 避光反应 20–30 min 后观察颜色是否变化, 若菌株具有产 IAA 能力则会与 Salkowski 试剂反应产生粉红色或红色, 颜色越深产 IAA 能力越强。

### 1.6 菌株的鉴定

形态学观察和生理生化鉴定均参考《常见细菌系统鉴定手册》<sup>[25]</sup>, 检测细菌革兰氏染色、甲基红、荧光色素、V-P 试验、接触酶试验、淀粉水解、明胶液化、产氨试验、纤维素分解、柠檬酸盐利用。

目的菌株活化后, 委托生工生物工程(上海)股份有限公司进行基因组 DNA 的提取、16S rRNA 基因 PCR 扩增、扩增产物纯化及 DNA 测序等。PCR 反应体系(25  $\mu$ L): 10 $\times$ PCR Buffer 12.5  $\mu$ L, 引物 27F (AGAGTTTGATCMTGGCTCAG) 和 1492R (AGAGTTTGATCMTGGCTCAG) (10  $\mu$ mol/L) 各 1  $\mu$ L, DNA 1  $\mu$ L, ddH<sub>2</sub>O 补足 25  $\mu$ L。PCR 反应条件: 95 °C 5 min; 94 °C 30 s, 57 °C 30 s, 72 °C 90 s, 30 个循环; 72 °C 10 min。根据测序所得 16S rRNA 基因序列在 GenBank 中 BLAST 搜索同源序列, 依据比对信息对菌株进行分析鉴定<sup>[26]</sup>。在数据库中选择同源基因序列, 使用 MEGA 11.0 软件构建系统发育树, 初步确定其分类地位。

### 1.7 菌液制备

挑取菌株接种至 LB 液体培养基 150 r/min 摇床培养至浑浊, 10 000 r/min 离心 5 min, 去除培养基, 用无菌水将菌体稀释至 1 $\times$ 10<sup>8</sup> CFU/mL 制成菌悬液。

### 1.8 盆栽试验

以玉米为研究对象, 采用白石子砂培盆栽方法进行促生效果试验。设 Hogland 营养液处理的非盐胁迫组(对照组)、Hogland 营养液+100 mmol/L NaCl 的盐胁迫组(NaCl 处理组)和 Hogland 营养液+100 mmol/L NaCl+细菌处理组(NaCl+F-06 处理组)。挑选颗粒饱满、大小一致的玉米种子装入无菌烧杯中, 加入 75% 的酒精搅拌 15–20 s 倒出, 再加入适量 0.1% 的 HgCl<sub>2</sub> 搅拌 20–30 s 对种子进行表面消毒, 再用无菌水清洗 3–5 次后将种子浸泡在无菌水中 4 °C 保存 10 h, 将浸泡好的玉米种子摆放在 0.8% 水琼脂培养基上, 放入(25 $\pm$ 2) °C 培养箱黑暗育根, 待长度为 2–3 cm 完成育根。培养瓶用 75% 的酒精擦拭消毒后装入 450 g 无菌白石子, 对照组和 NaCl 处理组将育好根的玉米种子直接植于瓶中, 无需菌悬液浸染, NaCl+F-06 处理组将育好根的玉米种子放入 1 $\times$ 10<sup>8</sup> CFU/mL 菌悬液中常温浸染 5 h 后植于瓶中, 每瓶 4 粒, 重复 3 瓶, 对照组加正常 Hogland 营养液, NaCl 与 NaCl+F-06 处理组加混有 100 mmol/L NaCl 的 Hogland 营养液, 每瓶各 80 mL, 标记水位线位置, 每隔 4 d 补加 1 次无菌水至水位线。玉米幼苗在植物培养箱中生长, 生长条件模拟夏季温和气候。

### 1.9 玉米幼苗生长指标的测定

生长 14 d 后分别取各处理组长势均匀的玉米幼苗统计株高、茎粗、茎叶鲜重干重、根长、根鲜重干重和叶绿素含量相对值(soil and plant analyzer development, SPAD)<sup>[27]</sup>。

### 1.10 玉米幼苗生理指标的测定

玉米幼苗叶片叶绿素含量采用比色法测定; 丙二醛含量采用硫代巴比妥酸(thiobarbituric acid, TBA)法测定; 脯氨酸含量采用磺基水杨酸法<sup>[28]</sup>测定。

### 1.11 玉米幼苗叶片抗氧化酶活性的测定

玉米幼苗叶片 SOD 活性采用氮蓝四唑法测定; POD 活性采用愈创木酚法测定; CAT 活性采用钼酸铵比色法测定<sup>[29]</sup>。

### 1.12 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 软件对数据处理, SPSS 26.0 软件进行差异显著性分析, GraphPad Prism 8.0 软件绘图, 显著性水平为  $P<0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 耐盐促生菌的分离及促生效果初步筛选

对照组为非盐胁迫处理(不添加 NaCl), NaCl

处理组为盐胁迫处理(添加 100 mmol/L NaCl), NaCl+细菌处理组(添加 100 mmol/L NaCl 并将细菌浸染到玉米根上), 各处理进行砂培盆栽, 14 d 后测定各处理玉米幼苗的株高、茎粗、鲜重及 SPAD 值后发现只有编号为 GX-2, GX-6, F-06, Q-17, GX-E 和 GX-P 这 6 株菌接种后玉米长势好于 NaCl 处理组, 其中菌株 F-06 的玉米幼苗株高、茎粗和鲜重显著高于其他处理组( $P<0.05$ ) (表 1); 同时相比其他菌株, 菌株 F-06 也能在 2%–10% 的 NaCl 浓度范围和 pH 8.0–11.0 的环境下正常生长(图 1), 初步确定其为一株耐盐促生菌株并进行后续试验。

表 1 初筛 6 株菌在 100 mmol/L NaCl 下对玉米幼苗生长的影响

Table 1 Effects of six strains on the growth of maize seedlings under 100 mmol/L NaCl in the initial screening

处理	株高	茎粗	鲜重	SPAD 值
Treatment	Plant height (cm)	Stem diameter (mm)	Fresh weight (g)	SPAD value
Control	26.450±0.440a	2.717±0.325b	2.290±0.450a	29.230±2.446bc
NaCl	14.697±0.614d	3.093±0.205ab	1.527±0.384b	32.560±1.528a
NaCl+GX-2	15.180±0.897d	2.240±0.135c	1.653±0.078b	29.560±0.920bc
NaCl+GX-6	15.660±1.148cd	2.940±0.148ab	1.853±0.227ab	32.530±1.501a
NaCl+F-06	19.383±1.377b	3.173±0.185a	2.287±0.140a	31.620±2.015ab
NaCl+Q-17	15.253±0.323d	2.731±0.224b	1.720±0.176b	28.980±2.130abc
NaCl+GX-E	17.297±0.912c	2.960±0.125ab	1.893±0.186ab	32.520±2.545a
NaCl+GX-P	16.263±1.479cd	2.337±0.275c	1.923±0.199ab	31.310±1.710ab

数据为平均值±标准误, 同一指标不同小写字母表示在  $P<0.05$  差异显著,  $n=3$

The data were mean±SE. Different lowercase letters of the same index indicate significant difference at  $P<0.05$ ,  $n=3$ .

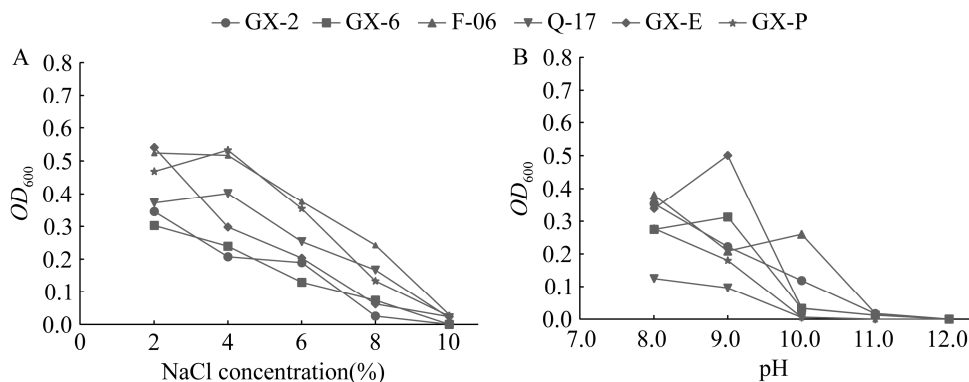


图 1 初筛 6 株菌的耐盐能力(A)和耐碱(B)能力

Figure 1 Salt tolerance (A) and alkali tolerance (B) of six strains of bacteria.

## 2.2 菌株 F-06 的促生性能测定结果

经过在 100 mmol/L NaCl 条件下玉米幼苗促生效果试验,初步确定菌株 F-06 耐盐及促生效果最好,又对其进行菌自身促生性能检测发现该菌株具有一定的固氮、解有机磷、解钾、产铁载体能力,还有产 IAA 和 ACC 脱氨酶等促生能力(表 2)。

## 2.3 菌株 F-06 的鉴定结果

### 2.3.1 菌株 F-06 的形态学特征

在 LB 固体培养基培养 3 d 后观察菌株 F-06 的菌落形态,其表面湿润光滑、圆形凸起、不透明、呈乳白色、边缘整齐、有光泽,菌落直径约 1.2–1.5 mm (图 2A),革兰氏染色为红色,短杆状(图 2B)。

### 2.3.2 菌株 F-06 的生理生化特征

生理生化特征结果显示,菌株 F-06 为革兰氏阴性菌,甲基红试验为阴性,V-P 试验和接触酶呈阳性,不能利用柠檬酸盐,可以产生荧光色素,不能水解淀粉,可以水解明胶,产氨试验为阳性(表 3)。

### 2.3.3 菌株 F-06 的分子生物学鉴定结果

通过 16S rRNA 基因序列的 PCR 产物测序结果显示,菌株 F-06 的 16S rRNA 基因序列长度为 1 478 bp,通过与 GenBank 数据库中的核

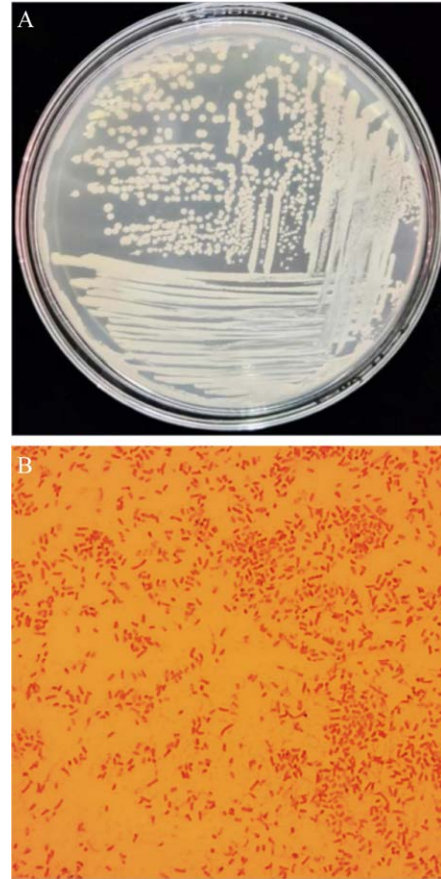


图 2 菌株 F-06 的菌落形态(A)及革兰氏染色(B, 100×)

Figure 2 Colony morphology (A) and Gram staining (B, 100×) of strain F-06.

表 2 菌株 F-06 的促生性能

Table 2 Probiotics of strain F-06

Test indicator	Result
Nitrogen fixation	+
Organophosphorus solubilizing	+
Inorganic phosphorus	-
Potassium dissolving	+
Siderophore production	+
ACC deaminase activity	+
Producing IAA	+

+: 菌株有此功能; -: 菌株无此功能

+: The strain has this function; -: The strain does not have this function.

表 3 菌株 F-06 的生理生化特征

Table 3 Physiological and biochemical characteristics of the strain F-06

Test item	Result
Gram stain	-
Methyl red test	-
V-P test	+
Contact enzyme	+
Citrate test	-
Fluorescent pigment	+
Hydrolysis of starch	-
Gelatin liquefaction	+
Ammonia production test	+

+: 阳性, -: 阴性

+: Positive, -: Negative.

酸序列数据进行 BLAST 比对分析,使用 MEGA 11.0 构建的菌株系统发育树见图 3,可知菌株 F-06 与沙雷氏菌属成员 PR (ON337524.1)的 16S rRNA 基因序列相似性最高,为 100%,初步确定菌株 F-06 为 *Serratia plymuthica*。

#### 2.4 菌株 F-06 对玉米幼苗生长的影响

由表 4 可以看出,对照组的玉米幼苗期的生长指标好于 NaCl 处理组,对照组株高比 NaCl 处理组的增加了 43.12%,说明 100 mmol/L NaCl

胁迫下抑制了玉米幼苗的生长。NaCl+F-06 处理组的玉米幼苗株高、茎粗、茎叶鲜重和干重较 NaCl 处理组差异显著,分别增加了 11.36%、15.97%、36.63%和 18.42%,根鲜重和根干重也增加了 8.54%和 10.0%,但对照组与 NaCl+F-06 处理组的 SPAD 值低于 NaCl 处理组,并且对照组的 SPAD 值最低( $P<0.05$ );图 4 中也能清晰反映出接种菌种 F-06 可以较好地促进玉米幼苗生长。可见,NaCl+F-06 处理组的玉米幼苗较 NaCl

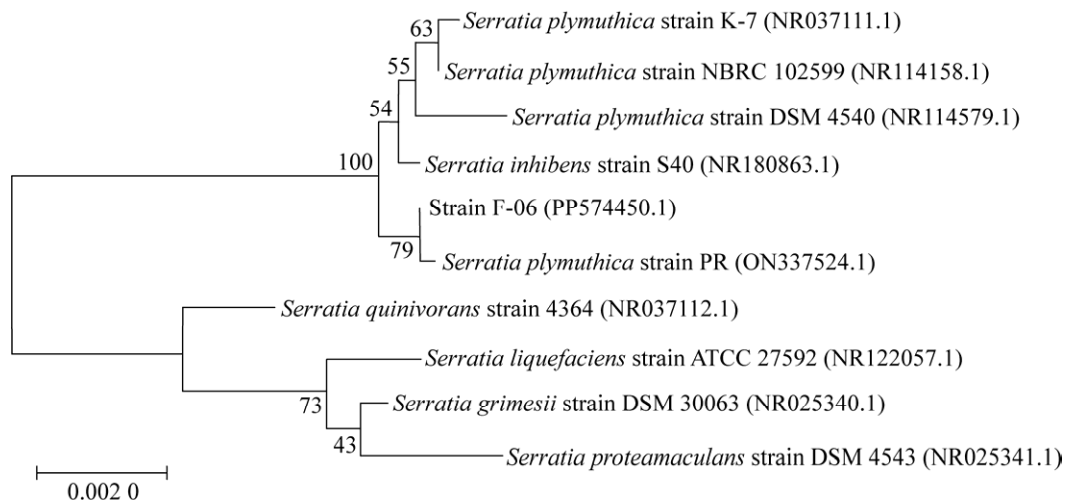


图 3 基于 16S rRNA 基因序列构建的菌株 F-06 的系统发育树 括号内的编号是 GenBank 登录号;分支节点上的数字是引导值,表示 1 000 次重复的百分比;比例尺表示 2‰的核苷酸替换

Figure 3 Phylogenetic tree of strain F-06 based on 16S rRNA gene sequence. Numbers in parentheses is the GenBank accession numbers; Numbers at the branch nodes are bootstrap values, expressed as percentages of 1 000 replicates; The scale bar indicates 2‰ nucleotide substitution.

表 4 菌株 F-06 对玉米幼苗生长的影响

Table 4 Effects of strain F-06 on the growth of maize seedlings

Item	Control	NaCl	NaCl+F-06
株高 Plant height (cm)	30.467±1.162a	17.327±1.302c	19.553±0.408b
茎粗 Stem diameter (mm)	2.787±0.072b	2.688±0.073b	3.199±0.149a
茎叶鲜重 Fresh weight of stems and leaves (g)	1.327±0.076a	0.699±0.038c	1.103±0.159b
根鲜重 Root fresh weight (g)	1.607±0.290a	1.018±0.174b	1.113±0.251b
茎叶干重 Dry weight of stems and leaves (g)	0.132±0.007a	0.062±0.003c	0.076±0.007b
根干重 Root dry weight (g)	0.191±0.029a	0.189±0.009a	0.210±0.020a
SPAD 值 SPAD value	28.010±0.478b	32.557±1.528a	31.433±2.268a

数据为平均值±标准误,同一指标不同字母表示在  $P<0.05$  差异显著,  $n=3$

The data were mean±SE. Different letters of the same index indicate significant difference at  $P<0.05$ ,  $n=3$ .



处理组差异显著，能够明显促进在盐胁迫下玉米幼苗地上部分茎叶的生长。

## 2.5 菌株 F-06 对玉米幼苗叶绿素、丙二醛和脯氨酸含量的影响

在图 5A 中，叶绿素含量是 Chla 和 Chlb 的总和，由于受到 100 mmol/L NaCl 胁迫，NaCl 处理组的玉米幼苗叶绿素含量显著高于其他处理组，与对照组相比提高了 51.8%，NaCl+F-06 处理组叶绿素含量低于 NaCl 处理组，较高于对照组；图 5B 中，NaCl 处理组受到胁迫，丙二

醛含量显著高于其他处理组，NaCl+F-06 处理组使得丙二醛含量降低；图 5C 中，NaCl 处理组受到胁迫时，玉米幼苗体内的脯氨酸大量积累，对照组脯氨酸含量较低，NaCl+F-06 处理组提高了玉米幼苗脯氨酸的含量( $P<0.05$ )，从而能应对 NaCl 胁迫对玉米幼苗的伤害。

## 2.6 菌株 F-06 对玉米幼苗 SOD、POD、CAT 活性的影响

图 6 为在 100 mmol/L NaCl 胁迫下不同处理对玉米幼苗叶片抗氧化酶活性的结果，由图 6A

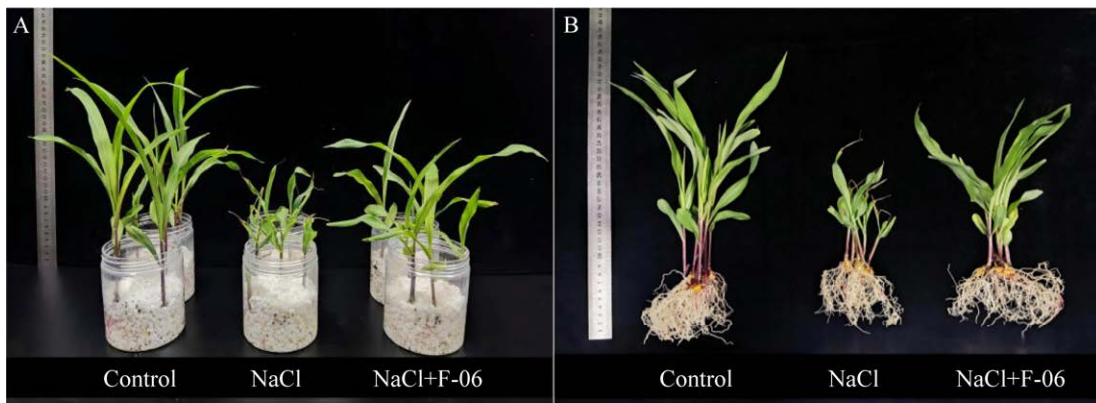


图 4 菌株 F-06 对玉米幼苗的生长情况 A: 盆栽玉米生长效果; B: 整株玉米生长效果

Figure 4 The effects of strain F-06 on the growth of maize seedlings. A: Growth effect of potted maize; B: Growth effect of whole maize.

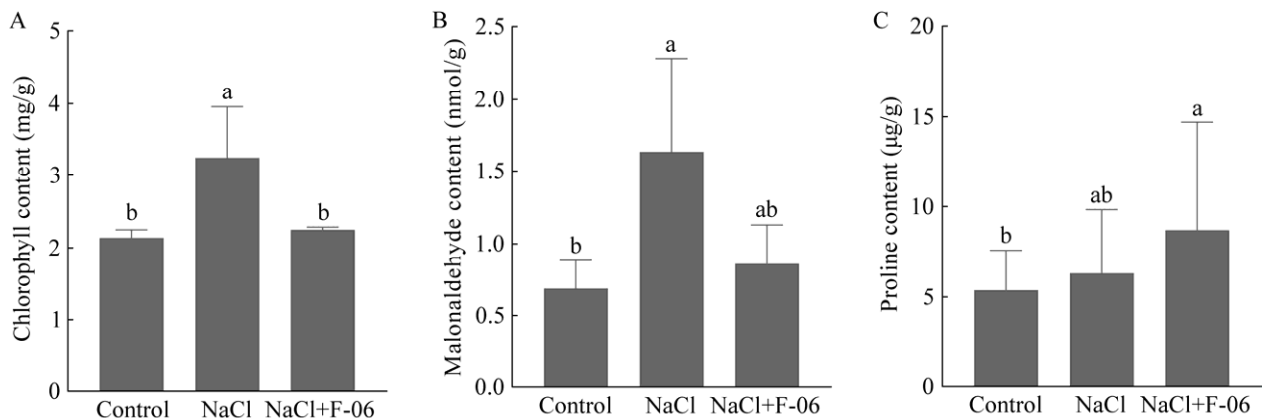


图 5 菌株 F-06 在 100 mmol/L NaCl 胁迫下对玉米幼苗叶绿素(A)、丙二醛(B)和脯氨酸(C)含量的影响 不同小写字母表示差异显著

Figure 5 Effects of strain F-06 on content of chlorophyll (A), malondialdehyde (B) and proline (C) in maize seedlings under 100 mmol/L NaCl stress. Different lowercase letters indicate significant differences.

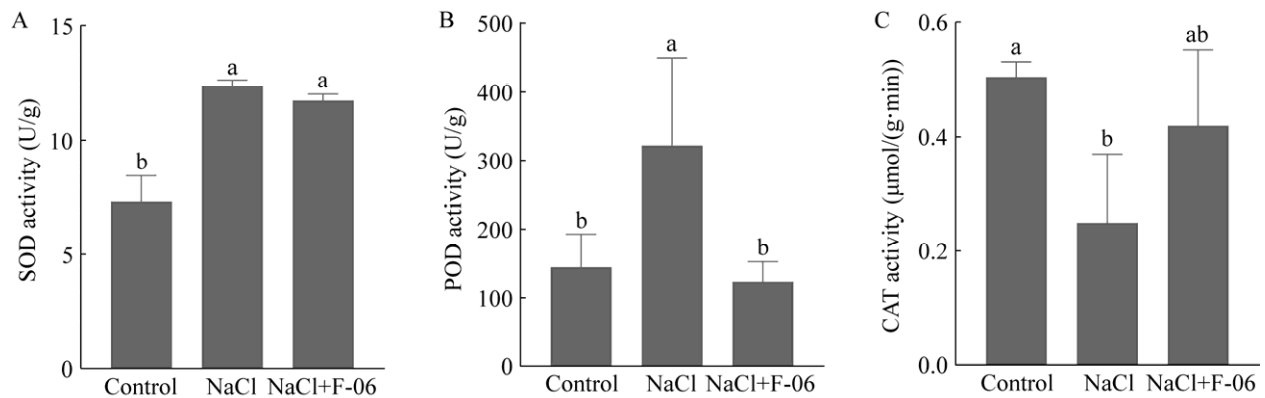


图 6 菌株 F-06 在 100 mmol/L NaCl 胁迫下对玉米幼苗抗氧化酶活性的影响 A: 超氧化物歧化酶活性; B: 过氧化物酶活性; C: 过氧化氢酶活性

Figure 6 Effects of strain F-06 on antioxidant enzyme activity of maize seedlings under 100 mmol/L NaCl stress. A: Superoxide dismutase (SOD) activity; B: Peroxidase (POD) activity; C: Catalase (CAT) activity.

和图 6B 可知, NaCl 胁迫下接种菌株 F-06 后玉米幼苗叶片 SOD 活性和 POD 活性与 NaCl 处理组相比均有所下降, 分别下降了 5.3% 和 61.9%, POD 活性下降趋势显著, 但由图 6C 可看出, 100 mmol/L NaCl 胁迫下使玉米幼苗 CAT 活性降低, 接种菌株 F-06 后玉米幼苗叶片 CAT 活性升高, 较 NaCl 处理组提高了 40.33% ( $P < 0.05$ ), 说明菌株 F-06 通过生理调节可以减轻氧化损伤, 能够缓解 NaCl 胁迫对玉米幼苗的生长抑制现象。

### 3 讨论

土壤盐渍化环境会使农作物生长发育受到抑制, 作物能否在盐碱地生长, 取决于种子在盐胁迫下能否发芽<sup>[30]</sup>。玉米是盐胁迫中度敏感作物, 沈丹丹等<sup>[31]</sup>在文章中提到盐胁迫抑制了玉米地上部分的生长, 其原因是盐胁迫会影响玉米质外体的酸化作用和抑制质膜上 ATPase 的 H<sup>+</sup>泵活性, 同时导致 pH 值升高以及细胞壁合成和代谢相关酶活性下降。利用耐盐微生物降低土壤盐分是提高植物耐盐能力和修复盐渍

化土壤的有效措施<sup>[32]</sup>。

植物根际促生菌 (plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR) 在植物的生长中发挥至关重要的作用, 它与植物的营养元素获取有着密不可分的关系<sup>[33]</sup>, 前人研究发现植物根际促生菌可以通过自身固氮、将难溶性钾和磷转变为植物易吸收的可溶性钾和磷、产 IAA 促进植物细胞生长, 使细胞的体积和质量增加、或分泌 ACC 脱氨酶、产铁载体等多种物质促进植物生长<sup>[34]</sup>。Kumar 等<sup>[13]</sup>针对缓解土壤盐渍化在 PGPR 概念的基础上提出了 ST-PGPR, 使得筛选耐盐促生菌更加精准。本研究从宁夏回族自治区北部盐碱地分离得到菌株 F-06, 其具有固氮、解有机磷、解钾、产铁载体、产 ACC 脱氨酶和产 IAA 等促进植物生长的特性, 经 16S rRNA 基因序列鉴定为 *Serratia plymuthica*, 这与王艳宇等<sup>[35]</sup>在研究中发现沙雷氏菌 KM1 具有固氮、解磷、产 IAA 和 ACC 脱氨酶功能的结果相似。刘环等<sup>[16]</sup>研究发现, 相较于未接菌, 在植物中接种植物促生菌后可以显著增加根长、株高以及其他生物量。Patel 等<sup>[36]</sup>在研究黏质沙雷

氏菌 (*Serratia marcescens*) 和 荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*) 对辣椒的促生作用中也发现, 这 2 种菌能够显著提高辣椒的株高、叶片数、茎长和根长, 并且沙雷氏菌的促生效果优于荧光假单胞菌。普城沙雷氏菌 (*Serratia plymuthica*) 在盐胁迫下对玉米幼苗促生长的试验中, 与对照组相比, 未接菌的玉米幼苗在 100 mmol/L NaCl 胁迫下生长明显被抑制, 接种菌株 F-06 会显著增加在 100 mmol/L NaCl 胁迫下玉米幼苗的株高、茎粗、茎叶鲜重和干重, 分别为 11.36%、15.97%、36.63% 和 18.42%, 根鲜重和根干重也增加了 8.54% 和 10.0%。说明相较于 NaCl 处理组, 菌株 F-06 能够促进 100 mmol/L NaCl 胁迫下的玉米幼苗的生长。

叶绿素含量在植物进行光合作用中发挥着重要作用, 盐胁迫会对光合作用产生负面影响<sup>[37]</sup>。Cruz 等<sup>[38]</sup>研究发现一些耐盐细菌能够增加叶绿素含量, 接种耐盐促生菌可以减弱盐胁迫对植物叶绿素水平的影响。本研究中各处理组叶绿素含量均有差异, 与对照组相比, NaCl 处理组的玉米幼苗叶绿素含量显著升高, 接种菌株 F-06 也增加了玉米幼苗的叶绿素含量, 有利于减轻 NaCl 胁迫对光合色素的负面影响。该结果与大多数相关研究不一致, 原因可能由于玉米品种存在差异而导致, 或可能在 100 mmol/L NaCl 胁迫处理下的玉米幼苗叶片受到盐胁迫无法正常伸展, 单位面积叶片中叶绿体数量多从而使得叶绿素增加, 而未胁迫处理的叶片正常生长, 单位面积的叶绿体数量较少, 叶绿素含量降低。研究表明, 丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 会使细胞膜发生脂质过氧化, 导致膜的通透性增大, 大量有害物质会进入胞内, 从而使植物的生理代谢功能紊乱<sup>[39]</sup>。在 100 mmol/L NaCl 胁迫下接种了菌株 F-06 测定玉米幼苗叶片的丙二醛后

发现其含量明显低于 NaCl 处理组。在盐胁迫下接种耐盐促生菌 KP1.2 可以显著降低水稻的 MDA 含量, 提高水稻的盐胁迫抗性<sup>[40]</sup>。潘晶等<sup>[41]</sup>也发现接种丛植菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 后植物体内细胞膜透性和 MDA 含量低于对照。可见菌株 F-06 能降低 NaCl 胁迫对细胞膜系统造成的损伤, 缓解对植物生长的不利因素。脯氨酸在植物中起着重要的渗透调节作用, 尤其在植物受到盐胁迫时会发挥关键的调控功能, 植物积累脯氨酸是一种自身的防御性反应, 同时也是对逆境胁迫的一种信号<sup>[42]</sup>。Wang 等<sup>[43]</sup>研究发现玉米幼苗体内的脯氨酸含量在盐胁迫下会显著上升, 可以起到缓解盐胁迫的作用。本试验中在 100 mmol/L NaCl 胁迫下玉米幼苗叶片中的脯氨酸含量明显高于非盐胁迫植株, 接种菌株 F-06 也增加了玉米幼苗叶片中脯氨酸含量, 通过渗透调节物的升高减缓了玉米幼苗在 NaCl 胁迫下的伤害。

在本研究中, 经过 100 mmol/L NaCl 胁迫处理, 发现玉米幼苗叶片的 SOD 和 POD 活性较对照组显著升高, 而 CAT 活性降低。然而在相同的条件下接种菌株 F-06 后 SOD 和 POD 活性呈现下降趋势, 而 CAT 活性呈上升趋势, 这与大多数学者研究的结果相反, 但 SOD 活性与 Cruz 等<sup>[38]</sup>研究在盐胁迫下接种菌株 A 玉米的 SOD 活性降低的结果相同, 车永梅等<sup>[44]</sup>研究在盐胁迫下接种菌株 C8 和 B4 对番茄植株促生效果时也发现其提高了 CAT 活性, 但降低了 SOD 活性。海水芽孢杆菌 (*Bacillus aquimaris*) DY-3 在盐胁迫下提高了小麦幼苗 SOD、CAT 和抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX) 活性, 但 POD 活性降低<sup>[45]</sup>, 这与本研究接种菌株 F-06 后玉米幼苗 POD 和 CAT 活性的结果相同。在抗氧化酶活性检测中接种菌株 F-06 的数据与

前人研究结果略有不同,因此在 100 mmol/L NaCl 胁迫下接种菌株 F-06 是否与其他学者研究的菌种调控机制相同,或是否因接种作物的不同而存在差异须进一步探究。

## 4 结论

本研究表明菌株 F-06 能在 2%–10% 的 NaCl 浓度范围和 pH 8.0–11.0 的环境下正常生长,具有固氮、解有机磷、解钾、产铁载体、产 ACC 脱氨酶和产 IAA 等特性,经生理生化特征和分子生物学鉴定为 *Serratia plymuthica*。当营养液中含有 100 mmol/L NaCl 时会抑制玉米幼苗的生长,叶绿素含量升高;在该条件下,添加菌株 F-06 可以显著提高玉米幼苗的生长指标,增加幼苗的脯氨酸含量,降低丙二醛含量, SOD 和 POD 活性呈现降低趋势, CAT 活性显著升高。菌株 F-06 有效减缓了 NaCl 胁迫对玉米幼苗生长的抑制作用,提高了玉米幼苗的耐盐性,是一株极具潜力的耐盐促生菌。

## REFERENCES

- [1] 王昊, 李素荣, 吴春来, 梅双双, 戎伟. 海口玉米小斑病原菌的分离及抗病自交系的筛选[J]. 分子植物育种, 2023, 21(4): 1224-1231.  
WANG H, LI SR, WU CL, MEI SS, RONG W. Isolation of pathogen of maize southern leaf blight disease in Haikou and screening of maize resistant inbred line[J]. Molecular Plant Breeding, 2023, 21(4): 1224-1231 (in Chinese).
- [2] 曹立娟, 张顺香, 姚亚妮, 王斌, 李满有, 沈笑天, 谢应忠, 兰剑. 14 个青贮玉米品种在宁夏雨养区的生产性能和营养价值综合评价[J]. 草业科学, 2022, 39(5): 977-987.  
CAO LJ, ZHANG SX, YAO YN, WANG B, LI MY, SHEN XT, XIE YZ, LAN J. Comprehensive evaluation of the production performance and nutritional value of 14 silage maize varieties in rainfed areas of Ningxia[J]. Pratacultural Science, 2022, 39(5): 977-987 (in Chinese).
- [3] 许睿, 祝英方. 中介体复合物在植物非生物胁迫应答中的功能[J]. 生物技术通报, 2023, 39(11): 54-60.  
XU R, ZHU YF. The key roles of mediator complex in plant responses to abiotic stress[J]. Biotechnology Bulletin, 2023, 39(11): 54-60 (in Chinese).
- [4] FAROOQ M, HUSSAIN M, WAKEEL A, SIDDIQUE KHM. Salt stress in maize: effects, resistance mechanisms, and management: a review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2015, 35(2): 461-481.
- [5] 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).
- [6] 沙月霞, 黄泽阳, 魏照清. 生物菌剂撒施对宁夏石嘴山盐碱地微生物群落结构的影响[J]. 中国农学通报, 2022, 38(34): 82-90.  
SHA YX, HUANG ZY, WEI ZQ. Impact of microbial agent broadcast application on microbial community structure of saline-alkali soil in Shizuishan of Ningxia[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2022, 38(34): 82-90 (in Chinese).
- [7] 乌凤章, 王贺新. 盐胁迫对高丛越橘幼苗生长及离子平衡的影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(11): 3335-3341.  
WU FZ, WANG HX. Effects of salt stress on growth and ion homeostasis of highbush blueberry seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(11): 3335-3341 (in Chinese).
- [8] ABBAS R, RASUL S, ASLAM K, BABER M, SHAHID M, MUBEEN F, NAQQASH T. Halotolerant PGPR: a hope for cultivation of saline soils[J]. Journal of King Saud University-Science, 2019, 31(4): 1195-1201.
- [9] 鲁凯珩, 金杰人, 肖明. 微生物肥料在盐碱土壤中的应用展望[J]. 微生物学通报, 2019, 46(7): 1695-1705.  
LU KH, JIN JR, XIAO M. Prospect of microbial fertilizer in saline soil[J]. Microbiology China, 2019, 46(7): 1695-1705 (in Chinese).
- [10] 黄晶, 孔亚丽, 徐青山, 朱春权, 朱练峰, 曹小闯, 洪小智, 张均华. 盐渍土壤特征及改良措施研究进展[J]. 土壤, 2022, 54(1): 18-23.  
HUANG J, KONG YL, XU QS, ZHU CQ, ZHU LF, CAO XC, HONG XZ, ZHANG JH. Progresses for characteristics and amelioration measures of saline soil[J]. Soils, 2022, 54(1): 18-23 (in Chinese).
- [11] 唐古磊山, 李昂, 周文林, 吴婷婷, 侯爽, 侯亚玲, 曾文治. 根际促生菌对盐分胁迫下玉米生长的影响[J]. 节

- 水灌溉, 2023(2): 121-127.
- TANG G, LI A, ZHOU WL, WU TT, HOU S, HOU YL, ZENG WZ. Effects of rhizosphere plant growth promoting bacteria on maize growth under salt stress[J]. *Water Saving Irrigation*, 2023(2): 121-127 (in Chinese).
- [12] 张小霞, 陈筱玥, 王秋云, 张国只, 杨新平, 代金平, 梁振普. 柽柳根际一株盐单胞菌 *Bachu 26* 的分离、鉴定及其盐胁迫下的促生作用研究[J]. *微生物学报*, 2024, 64(2): 607-622.
- ZHANG XX, CHEN XY, WANG QY, ZHANG GZ, YANG XP, DAI JP, LIANG ZP. Isolation and identification of *Halomonas* sp. *Bachu 26* with plant growth-promoting effect from rhizosphere of *Tamarix chinensis* under salt stress[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(2): 607-622 (in Chinese).
- [13] KUMAR A, SINGH S, MUKHERJEE A, RASTOGI RP, VERMA JP. Salt-tolerant plant growth-promoting *Bacillus pumilus* strain JPVS11 to enhance plant growth attributes of rice and improve soil health under salinity stress[J]. *Microbiological Research*, 2021, 242: 126616.
- [14] KULKOVA I, WRÓBEL B, DOBRZYŃSKI J. *Serratia* spp. as plant growth-promoting bacteria alleviating salinity, drought, and nutrient imbalance stresses[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1342331.
- [15] EL-ESAWI MA, ALARAI DH IA, ALSAHLI AA, ALZAHIRANI SM, ALI HM, ALAYAFI AA, AHMAD M. *Serratia liquefaciens* KM4 improves salt stress tolerance in maize by regulating redox potential, ion homeostasis, leaf gas exchange and stress-related gene expression[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(11): 3310.
- [16] 刘环, 王华笑, 杨国平, 张琇. 一株促进玉米耐盐碱菌株 *Bacillus velezensis* YM6 的发现及鉴定[J]. *西北农业学报*, 2019, 28(9): 1522-1527.
- LIU H, WANG HX, YANG GP, ZHANG X. Identification of a salt-tolerant strain *Bacillus velezensis* YM6[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2019, 28(9): 1522-1527 (in Chinese).
- [17] 喻江, 王新珍, 王淳, 曹英雪, 于镇华. 一株耐盐碱柠檬酸杆菌在促进植物生长中的应用及其耐盐碱基因挖掘[J]. *微生物学通报*, 2024, 51(3): 864-879.
- YU J, WANG XZ, WANG C, CAO YX, YU ZH. A saline-alkali tolerant strain of *Citrobacter*: application in promoting plant growth and mining of saline-alkali tolerance genes[J]. *Microbiology China*, 2024, 51(3): 864-879 (in Chinese).
- [18] 王琦, 李文涛, 张沛东, 张秀梅. 鳗草根际固氮菌的分离鉴定及培养条件的筛选[J]. *中国水产科学*, 2017, 24(4): 791-801.
- WANG Q, LI WT, ZHANG PD, ZHANG XM. Isolation and characterization of nitrogen-fixing bacteria in the rhizosphere of *Zostera marina* and optimization of its culture conditions[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, 24(4): 791-801 (in Chinese).
- [19] 王平, 董飏, 李卓棣, 胡正嘉. 小麦根圈细菌铁载体的检测[J]. *微生物学通报*, 1994, 21(6): 323-326.
- WANG P, DONG B, LI FD, HU ZJ. Detection of bacterial iron carrier in wheat rhizosphere[J]. *Microbiology China*, 1994, 21(6): 323-326 (in Chinese).
- [20] 吕睿, 贾凤安, 刘晨, 胡婷, 甄丽莎. 无机磷降解菌株的分离、鉴定及解磷能力[J]. *江苏农业科学*, 2017, 45(20): 295-298.
- (LÜ/LV/LU/LYU) R, JIA FA, LIU C, HU T, ZHEN LS. Isolation, identification and phosphate-solubilizing ability of inorganic phosphorus degrading strain[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2017, 45(20): 295-298 (in Chinese).
- [21] 张妙宜, 陈宇丰, 周登博, 起登凤, 高祝芬, 张锡炎. 蓖麻根际土壤解钾菌的筛选鉴定及发酵条件的优化[J]. *热带作物学报*, 2016, 37(12): 2268-2275.
- ZHANG MY, CHEN YF, ZHOU DB, QI DF, GAO ZF, ZHANG XY. Isolation, identification and fermentation conditions optimization of potassium bacteria in *Castor* rhizosphere soil[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2016, 37(12): 2268-2275 (in Chinese).
- [22] 李章雷, 刘爽, 王艳宇, 周妍, 刘权, 殷奎德. 5 株耐盐碱促生细菌的筛选鉴定及其对红小豆的促生作用[J]. *微生物学通报*, 2021, 48(5): 1580-1592.
- LI ZL, LIU S, WANG YY, ZHOU Y, LIU Q, YIN KD. Screening and identification of five saline-alkali tolerant bacteria for growth promotion of red adzuki bean[J]. *Microbiology China*, 2021, 48(5): 1580-1592 (in Chinese).
- [23] 刘泽. 耐盐促生菌的分离鉴定及盐碱条件下对油菜促生效果的研究[D]. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2022.
- LIU Z. Isolation and identification of salt-tolerant growth-promoting bacteria and the effects on *Brassica campestris* under salt-alkali conditions[D]. Taian: Master's Thesis of Shandong Agricultural University, 2022 (in Chinese).
- [24] 梁翔宇, 顾欣, 刘文辉, 孙小涵, 白宇馨, 马艳, 李茜, 赵莹. 盐碱地盐生植物根际耐盐促生菌的筛选及鉴定[J]. *农业科学研究*, 2021, 42(4): 1-6, 11.

- LIANG XY, GU X, LIU WH, SUN XH, BAI YX, MA Y, LI Q, ZHAO Y. Screening and identification of saline-alkaline tolerance growth-promoting rhizobacteria of halophytes in saline-alkali soil[J]. Journal of Agricultural Sciences, 2021, 42(4): 1-6, 11 (in Chinese).
- [25] 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).
- [26] 赵廷伟, 彭轶楠, 梁燕, 王治业, 季彬. 耐盐碱微生物菌种的筛选鉴定及其功能性与促生性[J]. 微生物学通报, 2022, 49(10): 4033-4047.
- ZHAO TW, PENG YN, LIANG Y, WANG ZY, JI B. Screening and identification of saline-alkali-resistant microbial strains and research on their functions and growth-promoting properties[J]. Microbiology China, 2022, 49(10): 4033-4047 (in Chinese).
- [27] 王华笑, 刘环, 杨国平, 张琇, 李壮, 张炎. *Bacillus amyloliquefaciens* YM6 对盐胁迫条件下玉米促生长作用研究[J]. 生物技术通报, 2019, 35(12): 45-49.
- WANG HX, LIU H, YANG GP, ZHANG X, LI Z, ZHANG Y. Effect of *Bacillus amyloliquefaciens* YM6 on growth promotion of maize under salt stress[J]. Biotechnology Bulletin, 2019, 35(12): 45-49 (in Chinese).
- [28] 曾静雯. 豇豆幼苗抗冷性综合评价及外源物质对其抗冷性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学硕士学位论文, 2018.
- ZENG JW. Comprehensive evaluation of cowpea seedlings' tolerance to coldness and the effects of exogenous regulating substance on chilling tolerance of cowpea seedlings[D]. Ya'an: Master's Thesis of Sichuan Agricultural University, 2018 (in Chinese).
- [29] 刘婷婷, 翟锡姣, 卫旭阳, 邢国明, 郑少文. 外源褪黑素对黄瓜幼苗生长特性的影响[J]. 山西农业科学, 2021, 49(7): 828-833.
- LIU TT, ZHAI XJ, WEI XY, XING GM, ZHENG SW. Effects of exogenous melatonin on the growth characteristics of cucumber seedlings[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2021, 49(7): 828-833 (in Chinese).
- [30] 黄玉梅, 张杨雪, 刘庆林, 刘盼, 黄胜岚. 水杨酸对盐胁迫下百日草种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. 草业学报, 2015, 24(7): 97-105.
- HUANG YM, ZHANG YX, LIU QL, LIU P, HUANG SL. Effects of salicylic acid on seed germination and seedling physiological characteristics of *Zinnia elegans* under salt stress[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(7): 97-105 (in Chinese).
- [31] 沈丹丹, 程文, 王志武, 卢增斌, 赵苏娴, 丁照华, 张恩盈. 我国玉米耐盐种质研究现状与展望[J]. 山东农业科学, 2018, 50(11): 163-167.
- SHEN DD, CHENG W, WANG ZW, LU ZB, ZHAO SX, DING ZH, ZHANG EY. Research advances and prospects of salt tolerant maize germplasms in China[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2018, 50(11): 163-167 (in Chinese).
- [32] DODD IC, PÉREZ-ALFOCEA F. Microbial amelioration of crop salinity stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(9): 3415-3428.
- [33] VANDENKOORNHUYSE P, QUAISER A, DUHAMEL M, Le VAN A, DUFRESNE A. The importance of the microbiome of the plant holobiont[J]. The New Phytologist, 2015, 206(4): 1196-1206.
- [34] SUN SL, YANG WL, FANG WW, ZHAO YX, GUO L, DAI YJ. The plant growth-promoting rhizobacterium *Variovorax boronicumulans* CGMCC 4969 regulates the level of indole-3-acetic acid synthesized from indole-3-acetonitrile[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2018, 84(16): e00298-18.
- [35] 王艳宇, 刘爽, 李鑫, 王思文, 刘权, 殷奎德, 张兴梅. 3株耐盐碱促生菌对绿豆根际微生态的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(1): 139-145.
- WANG YY, LIU S, LI X, WANG SW, LIU Q, YIN KD, ZHANG XM. Effects of three saline-alkali tolerant growth-promoting bacteria on the rhizosphere microecology of mung bean[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2022, 40(1): 139-145 (in Chinese).
- [36] PATEL SK, SINGH S, BENJAMIN JC, SINGH VR, BISHT D, LAL RK. Plant growth-promoting activities of *Serratia marcescens* and *Pseudomonas fluorescens* on *Capsicum annuum* L. plants[J]. Ecological Frontiers, 2024, 44(4): 654-663.
- [37] KHAN MA, SAHILE AA, JAN R, ASAF S, HAMAYUN M, IMRAN M, ADHIKARI A, KANG SM, KIM KM, LEE IJ. Halotolerant bacteria mitigate the effects of salinity stress on soybean growth by regulating secondary metabolites and molecular responses[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 176.
- [38] CRUZ C, CARDOSO P, SANTOS J, MATOS D, SÁ C, FIGUEIRA E. Application of plant growth-promoting bacteria from cape verde to increase maize tolerance to salinity[J]. Antioxidants, 2023, 12(2): 488.
- [39] 吴华鑫, 赵野, 王浩宇, 张凤祥, 邹刚, 闫永庆. 外

- 源  $\text{Ca}^{2+}$  对西伯利亚白刺盐胁迫伤害的缓解效应[J]. 山东农业科学, 2022, 54(8): 73-78.
- WU HX, ZHAO Y, WANG HY, ZHANG FX, ZOU G, YAN YQ. Relieving effect of exogenous  $\text{Ca}^{2+}$  on salt stress injury to *Nitraria sibirica*[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2022, 54(8): 73-78 (in Chinese).
- [40] SULTANA S, PAUL SC, PARVEEN S, ALAM S, RAHMAN N, JANNAT B, HOQUE S, RAHMAN MT, KARIM MM. Isolation and identification of salt-tolerant plant-growth-promoting rhizobacteria and their application for rice cultivation under salt stress[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2020, 66(2): 144-160.
- [41] 潘晶, 黄翠华, 罗君, 彭飞, 薛娴. 盐胁迫对植物的影响及 AMF 提高植物耐盐性的机制[J]. 地球科学进展, 2018, 33(4): 361-372.
- PAN J, HUANG CH, LUO J, PENG F, XUE X. Effects of salt stress on plant and the mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi enhancing salt tolerance of plants[J]. Advances in Earth Science, 2018, 33(4): 361-372 (in Chinese).
- [42] 王仨珍, 刘倩, 高娅妮, 柳旭. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展 [J]. 生态学报, 2017, 37(16): 5565-5577.
- WANG QZ, LIU Q, GAO YN, LIU X. Review on the mechanisms of the response to salinity-alkalinity stress in plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16): 5565-5577 (in Chinese).
- [43] WANG MQ, GONG SC, FU LX, HU GH, LI GL, HU SX, YANG JF. The involvement of antioxidant enzyme system, nitrogen metabolism and osmoregulatory substances in alleviating salt stress in inbred maize lines and hormone regulation mechanisms[J]. Plants, 2022, 11(12): 1547.
- [44] 车永梅, 郭艳苹, 刘广超, 叶青, 李雅华, 赵方贵, 刘新. 菌株 C8 和 B4 的分离鉴定及其耐盐促生效果和机制[J]. 生物技术通报, 2023, 39(5): 276-285.
- CHE YM, GUO YP, LIU GC, YE Q, LI YH, ZHAO FG, LIU X. Isolation and identification of bacterial strain C8 and B4 and their halotolerant growth-promoting effects and mechanisms[J]. Biotechnology Bulletin, 2023, 39(5): 276-285 (in Chinese)
- [45] LI HQ, JIANG XW. Inoculation with plant growth-promoting bacteria (PGPB) improves salt tolerance of maize seedling[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2017, 64(2): 235-241.