

DOI: 10.13376/j.cbls/2019042

文章编号: 1004-0374(2019)03-0289-07

根际促生菌提高水稻对非生物胁迫耐受性的研究进展

韩 笑, 卢 磊*

(东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040)

摘 要: 随着极端气候的不断出现和环境污染的日益严重, 水稻在种植过程中受到了多种非生物胁迫(如干旱、重金属和高盐等), 导致生长受到抑制, 产量降低。近些年, 减缓胁迫影响的技术受到越来越多的关注, 根际促生菌(PGPR)作为从根际土壤中筛选出的微生物, 可有效降低非生物胁迫对水稻生长的影响。它们不仅能够通过自身的生理特性阻碍重金属迁移, 减轻重金属对水稻的毒害作用, 还能通过产 1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶、嗜铁素、植物激素或固氮解磷解钾作用, 使水稻在形态或生理等方面发生改变, 从而提高对重金属、干旱、高盐等非生物胁迫的耐性, 促进其生长。该文介绍了 PGPR 及其种类, 并对非生物胁迫下 PGPR 提高水稻耐受性的研究进展进行总结, 为进一步研究和利用 PGPR 缓解非生物胁迫对水稻的影响提供参考。

关键词: 根际促生菌; 水稻; 非生物胁迫

中图分类号: Q945; X172 **文献标志码:** A

Progress in plant growth promoting rhizobacteria to enhance abiotic stress tolerance in rice

HAN Xiao, LU Lei*

(School of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: With the intensified emergence of extreme climate and increasing environmental pollution, rice can be subjected to a variety of abiotic stresses (such as drought, heavy metals and high salinity) during planting, resulting in growth inhibition and reduced yield. In recent years, technologies of alleviating the adverse effects of stress have received more and more attention. The plant growth promoting rhizobacteria (PGPR), which are isolated from the rhizosphere soil, can efficiently decrease the adverse effects of abiotic stresses on rice growth. They can not only hinder the migration of heavy metals through its own physiological characteristics, but also alleviate the toxic effects of heavy metals on rice. In addition, they are able to influence the morphological and physiological features of rice through the production of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) deaminase, ferricidin and plant hormones or nitrogen fixation, phosphate and potassium solubilization. These direct or indirect effects enhance the tolerance of rice towards abiotic stresses such as heavy metals, drought and high salinity, and thereby promote the rice growth. In this article, we introduce the PGPR as well as their species, and review the applications of PGPR in improving rice tolerance under abiotic stress, which may provide some references for further research and application of PGPR in this field.

Key words: plant growth promoting rhizobacteria; rice; abiotic stress

收稿日期: 2018-10-25; 修回日期: 2018-12-17

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项基金项目(2572017CA22)

*通信作者: E-mail: lulei82@126.com

根际作为植物-土壤系统能量和物质交换最活跃的界面,是土壤、微生物和植物三者相互影响较大的区域^[1]。在植物根际中存在着大量的微生物,它们是参与根际微域活动的主要成员^[2],其种类包括细菌、放线菌、真菌、原生动物等^[3]。近些年,随着研究的深入,研究人员根据根际微生物对植物的作用效果将其分为有益微生物、中性微生物和有害微生物。其中,有益根际微生物包括根瘤菌、丛枝菌根真菌和根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)等^[4]。根瘤菌通过与豆科植物建立共生关系,在根系形成固氮根瘤,为植物生长提供必要的氮素,促进植物生长^[5-6]。丛枝菌根真菌则能够与大多数陆地植物形成互惠共生体,在保证自身的生长的同时提高了植物对矿质营养的吸收和对胁迫的耐受性^[7-8]。而PGPR能够通过解磷、固氮、产植物激素等作用多方面影响作物,如促进种子萌发、提高作物生长和产量、缓解外界胁迫、提高作物抗胁迫能力等^[9]。此外,PGPR还能促进其他有益微生物的生长,抑制有害微生物^[10]。因此,植物PGPR被广泛应用在农业生产中,这对农业的可持续发展有着深远的影响^[11]。

水稻(*Oryza sativa*)是世界上最重要、消耗最大的粮食作物之一,对其产量的需求随着世界人口的不断增长正不断增加^[12]。但随着近些年全球极端性气候的出现和严重的环境污染,使得农耕土壤的盐碱化、沙漠化,重金属含量超标时常发生,土壤生产力严重下降,水稻的生长、产量及品质受到严重的影响^[13-14]。随着近些年对PGPR研究的不断深入,研究人员发现,将PGPR施加在水稻上,能够有效提升水稻产量^[15-17]。而当水稻受到非生物胁迫时,PGPR也能通过产胞外多糖、嗜铁素、有机酸等作用机制直接或间接减缓非生物胁迫带来压力,而后通过溶磷解钾、分泌植物激素等作用机制增加水稻对营养物质的吸收,从而促进水稻生长^[13-14,18]。与传统农业中施加化肥相比,PGPR不仅节省了种植成本,同时还降低了对环境的污染^[19]。基于PGPR对不同非生物胁迫的作用效果、机制不同,本文介绍了PGPR的种类,并对近几年的应用进行了总结。

1 根际促生菌

根际促生菌(PGPR)是指能够在根周围或根表面的土壤中自由生长,通过在根际附近产生和分泌各种物质,直接或间接刺激植物生长的一类微生物^[14]。在根际土壤中,PGPR的代谢活动会影响根

际的能量循环和物质代谢,但同时,PGPR生长繁殖所需的大量能源也来自植物根系的分泌物,两者相互影响、相互促进^[20]。现已知的PGPR促进植物生长的一些机制包括:(1)通过隔离有毒重金属物种和降解异种生物化合物以及改善土壤结构(通过细菌胞外多糖),对受重金属污染的土壤进行生物修复;(2)合成1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)脱氨酶,从而降低发育植物根中胁迫诱导的乙烯水平;(3)通过生物固氮为植物提供氮素营养;(4)产生嗜铁素;(5)产生植物激素,如脱落酸、赤霉素、生长素;(6)通过产生分解真菌细胞壁的胞外酶、争夺根际内的营养物质(生态位)、诱导系统抗药性以及产生抗生素和铁磷等不同机制控制植物病原体;(7)溶磷解钾,加强对营养物质的吸收;(8)提高非生物胁迫抗性^[14,21]。

近些年的研究发现,PGPR的种类主要有假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、固氮菌属(*Azotobacter*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)、节杆菌属(*Arthrobacter*)、伯克氏菌属(*Burkholderia*)等,其中研究较多的是假单胞菌属和芽孢杆菌属等^[22]。

2 非生物胁迫条件下PGPR在水稻上的应用

水稻在生长过程中,非生物胁迫会对其形态、代谢等方面产生影响^[23-24]。同样,土壤中的微生物群落结构、代谢也同样会受到非生物胁迫的影响^[25-26]。在经过长时间的适应性选择、进化,微生物形成了多种机制来缓解胁迫对植物和微生物生长带来的影响,从而促进水稻的生长^[13-14]。

2.1 重金属

矿石的开采、工业“三废”的大量排放以及含重金属农药和化肥的滥用,使土壤受重金属污染日益加剧。重金属不仅很难从环境中消除,而且会对环境中的植物产生毒性,造成植物生长抑制、产量下降,还会在植株中不断积累,通过食物链传递给人类^[27]。当水稻受到重金属胁迫时,作为重要的植物系统防御信号之一,乙烯含量会急剧提高,抑制植物正常的生长发育,从而抵抗外界重金属对植物造成的危害^[14]。重金属镉就是一种公认的能够诱导乙烯大量产生的诱导因子^[28]。近些年,大量的实验证明,ACC脱氨酶对于缓解乙烯造成的胁迫起着重要的作用。*Pseudomonas stutzeri* A1501是一种能够产生ACC脱氨酶的PGPR,与其*acdS*突变体和不接菌的对照组相比,可有效地提升幼苗在镍胁迫下根系伸长能力^[29]。同样,产ACC脱氨酶的*Enterobacter*

cloacae 在减缓砷对水稻幼苗胁迫时,具有相同的作用^[30]。PGPR 通过 ACC 脱氨酶的活性,调节乙烯前体 ACC 的浓度,从而降低重金属的影响,最终提高水稻的耐受性,促进生长^[14]。

PGPR 在生长过程中会产生植物生长激素等代谢产物,通过促进溶磷解钾等作用,增加了水稻对营养物质的吸收^[14]。同时,在受到重金属胁迫时,PGPR 通过利用这些代谢产物,促进营养物质的吸收,阻碍重金属迁移,调节水稻植株内各种酶的活性,最终促进水稻的生长发育。对金属镉、铅、砷具有较高的抗性的 *Enterobacter aerogenes* MCC3092,能够有效提高淀粉酶、蛋白酶等酶的活性,使得在镉胁迫条件下的水稻种子的萌发率显著提高,幼苗中的叶绿素含量增加,并且使环境胁迫导致的乙烯胁迫得到缓解,提高了水稻对镉的耐受性,生长得到促进^[31]。此外,重金属胁迫还会使水稻组织细胞内产生并积累大量的超氧阴离子,引起氧化应激,导致细胞氧化还原状态不平衡,最终降低了作物的生产力^[27]。为了应对重金属带来的胁迫,植物具有较完善的清除系统,包括非酶抗氧化剂,如谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸、胡萝卜烯类,以及酶抗氧化系统,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、谷胱甘肽还原酶(GR)^[27]。植物 PGPR 能够通过诱导植物系统抗性,使相关基因的表达量上升,增强抗氧化酶的活性,有效减少重金属带来的危害^[14]。丙二醛作为植物受到胁迫危害的主要指标之一,其含量的多少往往反映着受胁迫的程度,同时,过量丙二醛也会对水稻幼苗组织造成破坏^[20]。在研究中发现, *Brevundimonas diminuta* NBRI012、*Glomus mosseae* 和 *Glomus intraradice* 等 PGPR,通过调节 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶的活性,降低了活性氧带来的危害,植株组织内丙二醛的含量也明显降低,幼苗生长受到促进^[32-33]。在砷污染盆栽实验中发现,接种 *Brevundimonas diminuta* NBRI012 后幼苗的叶绿素含量和对磷的吸收量均得到提升,砷也有效地固存植物根系中,迁移受到抑制,稻米中的积累量明显下降^[32]。同样,耐砷的植物 PGPR,如 *Staphylococcus arlettae* (NBRIEAG-6)、*Staphylococcus* sp. (NBRIEAG-8) 和 *Brevibacillus* sp. (NBRIEAG-9) 可以显著降低水稻对金属的吸收,其幼苗中总 GSH 和 GR 活性的降低说明砷胁迫得到缓解,水稻的生长得到了促进^[34]。

此外,对于重金属的毒害作用,PGPR 对重金属的吸附与吸收能力以及菌株的自身代谢机制,也

决定着减缓胁迫压力的能力。PGPR 通过分泌植物激素、胞外多糖、有机酸和嗜铁素等多种代谢物,通过代谢中的氧化还原等作用,抑制重金属向植株或可使用部分的迁移,从而使积累量降低,水稻生长和品质得以提升。对于不同种类的重金属,水稻的吸收效果不同^[35]。金属镉在水稻植株中的迁移能力最强,因此会大量积累在稻米中,使品质降低^[35]。*Kocuria flava* AB402 和 *Bacillus vietnamensis* AB403 在植株根部形成生物膜并且向外分泌胞外多糖,在水稻受到重金属胁迫时,能够有效地吸附并吸收环境中的镉,降低胁迫压力,阻碍迁移^[36]。Pramanik 等^[37] 在研究中也发现,水稻在受到镉胁迫时,添加 *Klebsiella pneumoniae* MCC3091 能够通过维持细胞内稳定,抑制氧化胁迫,降低因镉胁迫而升高的乙烯含量,减少对镉的吸收,促进水稻幼苗的生长。PGPR 对重金属吸收与吸附是去除环境中的不利水稻生长因素的有效方法,也是恢复土壤生产力的有效途径。

在面对重金属胁迫时,PGPR 能够通过自身代谢产生的代谢物直接或间接地促进水稻对营养物质的吸收,阻碍重金属的迁移,降低积累量;同时,通过影响植物的生理代谢活动、诱导抗性系统响应、提高抗氧化酶的活性等机制,形成良好的抑制能力,促进水稻生长,最终使产量提高^[20,34,36]。PGPR 应用在重金属污染农田中是一种有效的环境友好型的技术方式,为减缓低浓度重金属污染、降低水稻可使用部分重金属积累、修复低浓度污染土壤提供了新的研究方向和理论基础。

2.2 盐碱

由于极端天气、地理条件和灌溉、施肥等不当农业措施的影响,耕地受盐碱影响正逐步恶化。此外,在中国,盐碱地面积约占全国土地面积的十分之一,为了扩大种植面积,作为潜在的耕地后备资源的盐碱地具有巨大的价值^[38]。土壤中积累的盐分会严重影响水稻的生理代谢,抑制幼苗的生长发育,使产量降低^[24,39]。近年来,除了通过基因改造的手段提高水稻的耐盐碱能力外,添加 PGPR 促进水稻种子萌发、幼苗生长,已逐渐发展成了一种新的缓解盐碱胁迫的处理方法^[25,40-41]。通过实验已经证明,接种丛枝菌根真菌、假单胞菌等 PGPR 可以有效提高水稻在盐碱胁迫下的生长能力。Kumar 等^[42] 将 *Pseudomonas aeruginosa* 接种到受到盐胁迫的水稻幼苗上,结果表明,接种菌株的植株地上部生物量显著高于对照,幼苗的耐盐性得到提升,证明了

PGPR 是缓解盐敏感植物盐分胁迫的有效途径。

盐碱胁迫会引起植物生理代谢发生变化。由于盐碱会使土壤变为碱性 pH, 并使钠离子等阳离子和碳酸根、碳酸氢根等阴离子增加, 致使土壤中磷钾钙铁等多种离子发生沉降; 同时, 盐碱胁迫还会导致土壤渗透压增高, 使水稻根部细胞受到渗透压作用, 产生生理干旱而受到伤害, 这都降低了水稻对营养成分的摄入^[24]。在研究中发现, PGPR 能够通过分泌有机酸、嗜铁素、植物生长激素等物质, 促进溶磷解钾等作用, 增强水稻幼苗对营养物质的吸收, 从而缓解因营养不足而造成的胁迫^[43]。而对于渗透作用, Shah 等^[44] 则通过向土壤中添加 *Thalassobacillus denorans* NCCP-58 证明, 添加促生菌后能够降低植株体内钠离子的浓度, 提升钙离子和钾离子浓度, 减少因盐胁迫引起的渗透作用对细胞膜造成的损伤; 同时, 该菌也增强了水稻的盐耐受力, 使叶绿素、溶解磷的含量得以提升, 抗氧化酶、固氮酶的活性得到增强, 水稻的生长受到促进。Ashrafuzzaman 等^[45] 研究证明, 施用嗜盐细菌促进水稻幼苗生长, 可能也与生长素的产生有关。

另一方面, 盐碱胁迫还会引起水稻的多种抗性防御反应, 对抗胁迫危害, 但同时这也影响着水稻的生长。盐碱胁迫引起的水抗性系统响应, 会导致相关的抗性基因表达量上升、氧化酶增加, 幼苗受到氧化胁迫, 生长受到抑制^[46]。而对于缓解因胁迫导致抗性系统响应带来的影响, PGPR 则能够通过增强抗氧化酶的活性, 抑制氧化胁迫, 降低胁迫影响, 从而增加幼苗的干鲜重、叶绿素含量, 降低胁迫带来的影响^[46]。此外, 在研究中还发现, 高盐还会引起水稻的防御反应, 致使乙烯含量增高, 进一步加强了环境压力的作用^[47]。Bal 等^[43] 将从植物根系中分离出具有 ACC 脱氨酶活性的耐盐菌 *Alcaligenes* sp. 接种后, 水稻内的乙烯含量减少, 胁迫压力得到了缓解, 水稻的株高、干鲜重及叶绿素含量都得到了提升。此外, 产生脱落酸的菌种也被证实能够有效提升水稻的耐盐碱能力^[48]。

PGPR 应用在高盐土壤中能够通过调节土壤中的营养物质和生长环境, 保护水稻根部细胞, 缓解因高盐产生的内外渗透压, 引起植株的抗性系统响应, 有效地缓解胁迫对水稻造成的危害, 促进水稻幼苗的生长, 提高产量, 是一种高效环保, 能够持续作用的有益方式^[25,42,49-50]。

2.3 干旱

干旱胁迫是过去几十年来影响世界粮食安全最

具破坏性的非生物胁迫之一^[51]。干旱会影响植物对养分和有毒物质的吸收与迁移, 从而影响植物的生长^[51]。此外, 干旱还会引起氧化应激等反应^[51]。水稻作为一种半水生植物, 相对于其他大多数作物更易受干旱胁迫的影响^[41]。在近几年的研究中发现, 通过添加 PGPR 可以有效缓解干旱对水稻产量的影响^[51]。

Lasudee 等^[52] 将 *Streptomyces thermocarboxydus* 接种水稻后, PGPR 通过增强溶解磷, 分泌脯氨酸、植物激素和嗜铁素, 提高了水稻的抗旱能力, 干鲜重及叶绿素等生理指标明显提升。除了增加养分, 促生菌还可通过激活水稻的抗氧化防御系统, 提高水稻内脯氨酸的积累, 增强细胞膜的稳定性, 减少因渗透压导致的不稳定性, 提升水稻的耐旱性, 促进生长^[53]。由固氮螺菌 (*Azospirillum brasilense* Az39) 产生的尸胺同样具有促进水稻根系生长, 减轻渗透胁迫的作用^[54]。

除了通过添加单一菌株, 还可通过复合菌株作用, 或搭配生长诱导剂, 提高水稻抗旱能力。Kakar 等^[55] 通过实验验证, 水稻在接种混合菌或添加生长诱导剂的混合菌后, 能够维持植株内较高的 SOD 和 CAT 活性、脯氨酸和胆碱含量, 降低丙二醛含量和电解质的渗漏, 保护了植物细胞的完整性, 减少氧化胁迫, 并且还能诱导非生物胁迫相关基因的表达, 提高水稻植株的抗干旱能力。

3 展望

随着水稻需求量不断增长, 人们通过多种方式提高了水稻在非生物因素胁迫下的生长能力。其中, 利用基因工程和植物育种开发抗性强、产量高的水稻品种是必要的技术方法, 但其研究所需时间相对较长, 而筛选 PGPR 则是一个相对快速的技术手段。PGPR 具有高效、环保等优点, 能够通过多种促生机制缓解非生物胁迫对水稻造成的影响, 但对其的研究仍有许多问题需要解决。当前, 促生菌的促生机制还不是十分明确, 主要是微生物群落所涉及的大量生理生化和信号介导的过程尚不明确。了解这些过程是优化植物适应机制和提高土壤微生物缓解作物胁迫能力的基础, 为准确揭示作用机理提供了可能。同时, 应进一步研究 PGPR 促进水稻在非生物胁迫中的作用, 充分利用这些 PGPR 提高水稻对非生物胁迫耐受性, 从而发挥它们在环境修复中的作用。环境污染和气候的突然变化是导致非生物胁迫加剧的主要原因, 而与过去相比, 这些变化正在

加剧,大多数环境压力,如干旱、盐碱化、重金属污染等胁迫压力会同时存在。因此,为了筛选和引进最佳的 PGPR,建议同时研究菌株在这些压力作用下的效果。

目前,在实验室条件下,PGPR 能够有效地提高植物对非生物胁迫的耐受性,进而促进植物的生长和产量,但由于单一的菌株的作用机制是有限的,其促生效果有限,抗胁迫能力也较为单一。为了克服这些不足,联合接种具有多种促生效果特性的 PGPR 是有效的方法。最好的 PGPR 可能对植物生长有多种作用机制。一般来说,具有 ACC 脱氨酶和产生生长素的 PGPR 因在缓解植物的盐碱度、干旱和重金属毒性方面具有多重优势,故在未来应用于作物上是一个很好的选择。联合应用 PGPR,可能对缓解不同的胁迫有协同作用。然而,PGPR 在农田等自然条件下使用时往往无法产生这些有益的影响,影响作用效果的原因是多重,一方面是室外农田环境的不可控性;另一方面就是农田本身的特性,如土壤中的原始菌种、土壤成分含量等因素,这在今后的研究中应予以关注。在农业生产中,使用 PGPR 不仅会改善植物的健康状况,同时还在减少化学物质的用量以实现可持续的农业生产方面也发挥着重要作用。PGPR 应用在水稻种植中的前景光明,它为可持续粮食生产提供了新的途径,为绿色农业的发展提供了新的技术手段。

[参 考 文 献]

- [1] Pandey A, Yarzabal LA. Bioprospecting cold-adapted plant growth promoting microorganisms from mountain environments. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2019, 103: 643-57
- [2] 杨珍,戴传超,王兴祥,等.作物土传真菌病害发生的根际微生物机制研究进展. *土壤学报*, 2019, 56: 12-22
- [3] 康业斌,田艳艳,丁玥琪,等.烟草根际微生物多样性研究进展[C]//河南省植物保护学会、河南省昆虫学会、河南省植物病理学会会员代表大会暨学术讨论会. *河南省昆虫学会*, 2017: 7
- [4] 张蕾,徐慧敏.根际微生物与植物再植病的发生发展关系. *微生物学报*, 2016, 56: 1234-41
- [5] Oldroyd GE, Murray JD, Poole PS, et al. The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis. *Annu Rev Genet*, 2011, 45: 119-44
- [6] Liu H, Zhang C, Yang J, et al. Hormone modulation of legume-rhizobial symbiosis. *J Integr Plant Biol*, 2018, 60: 632-48
- [7] Wang W, Shi J, Xie Q, et al. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mol Plant*, 2017, 10: 1147-58
- [8] Parniske M. *Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses*. *Nat Rev Microbiol*, 2008, 6: 763-75
- [9] Glick BR. *Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications*. *Scientifica*, 2012, 2012: 963401
- [10] Di Salvo LP, Cellucci GC, Carlino ME, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria inoculation and nitrogen fertilization increase maize (*Zea mays* L.) grain yield and modified rhizosphere microbial communities. *Appl Soil Ecol*, 2018, 126: 113-20
- [11] Backer R, Rokem JS, Ilangumaran G, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1473
- [12] Tiwari S, Prasad V, Chauhan PS, et al. *Bacillus amyloliquefaciens* confers tolerance to various abiotic stresses and modulates plant response to phytohormones through osmoprotection and gene expression regulation in rice. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1510
- [13] Forni C, Duca D, Glick BR. Mechanisms of plant response to salt and drought stress and their alteration by rhizobacteria. *Plant Soil*, 2017, 410: 335-56
- [14] Etesami H, Maheshwari DK. Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: action mechanisms and future prospects. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2018, 156: 225-46
- [15] Bakhshandeh E, Pirdashti H, Gilani Z. Application of mathematical models to describe rice growth and nutrients uptake in the presence of plant growth promoting microorganisms. *Appl Soil Ecol*, 2018, 124: 171-84
- [16] Souza RD, Schoenfeld R, Passaglia LMP. Bacterial inoculants for rice: effects on nutrient uptake and growth promotion. *Archiv Agron Soil Sci*, 2015, 62: 561-9
- [17] Kecskés ML, Choudhury ATMA, Casteriano AV, et al. Effects of bacterial inoculant biofertilizers on growth, yield and nutrition of rice in Australia. *J Plant Nutr*, 2015, 39: 377-88
- [18] Paul D, Lade H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: a review. *Agron Sustain Dev*, 2014, 34: 737-52
- [19] Vejan P, Abdullah R, Khadiran T, et al. Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability--A review. *Molecules*, 2016, 21: 573
- [20] 李交昆,余黄,曾伟民,等.根际促生菌强化植物修复重金属污染土壤的研究进展. *生命科学*, 2017, 29: 434-42
- [21] Olanrewaju OS, Glick BR, Babalola OO. Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World J Microbiol Biotechnol*, 2017, 33: 197
- [22] Mahanty T, Bhattacharjee S, Goswami M, et al. Biofertilizers: a potential approach for sustainable agriculture development. *Environm Sci Pollut Res Int*, 2017, 24: 3315-35
- [23] 辛树权,王贵,高扬.植物生长促生菌对盐胁迫下水稻种子萌发及幼苗生长的影响. *湖北农业科学*, 2012, 51: 490-2, 6
- [24] Kanawapee N, Sanitchon J, Srihaban P, et al. Physiological changes during development of rice (*Oryza sativa* L.)

- varieties differing in salt tolerance under saline field condition. *Plant Soil*, 2013, 370: 89-101
- [25] Shrivastava P, Kumar R. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi J Biol Sci*, 2015, 22: 123-31
- [26] Nautiyal CS, Srivastava S, Chauhan PS, et al. Plant growth-promoting bacteria *Bacillus amyloliquefaciens* NBRISN13 modulates gene expression profile of leaf and rhizosphere community in rice during salt stress. *Plant Physiol Biochem*, 2013, 66: 1-9
- [27] Mitra S, Pramanik K, Ghosh PK, et al. Characterization of Cd-resistant *Klebsiella michiganensis* MCC3089 and its potential for rice seedling growth promotion under Cd stress. *Microbiol Res*, 2018, 210: 12-25
- [28] Chmielowska-Bąk J, Lefèvre I, Lutts S, et al. Effect of cobalt chloride on soybean seedlings subjected to cadmium stress. *Acta Soc Bot Pol*, 2014, 83: 201-7
- [29] Han Y, Wang R, Yang Z, et al. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase from *Pseudomonas stutzeri* A1501 facilitates the growth of rice in the presence of salt or heavy metals. *J Microbiol Biotechnol*, 2015, 25: 1119-28
- [30] Mitra S, Pramanik K, Sarkar A, et al. Bioaccumulation of cadmium by *Enterobacter* sp. and enhancement of rice seedling growth under cadmium stress. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2018, 156: 183-96
- [31] Pramanik K, Mitra S, Sarkar A, et al. Alleviation of phytotoxic effects of cadmium on rice seedlings by cadmium resistant PGPR strain *Enterobacter aerogenes* MCC 3092. *J Hazard Mater*, 2018, 351: 317-29
- [32] Singh N, Marwa N, Mishra SK, et al. *Brevundimonas diminuta* mediated alleviation of arsenic toxicity and plant growth promotion in *Oryza sativa* L.. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2016, 125: 25-34
- [33] 王立, 安广楠, 马放, 等. AMF对镉污染条件下水稻抗逆性及根际固定性的影响. *农业环境科学学报*, 2014, 33: 1882-9
- [34] Singh N, Srivastava S, Rathaur S, et al. Assessing the bioremediation potential of arsenic tolerant bacterial strains in rice rhizosphere interface. *J Environ Sci*, 2016, 48: 112-9
- [35] 韩娟英, 张宁, 舒小丽, 等. 水稻对重金属的吸收特性及其影响因素. *中国稻米*, 2018, 24: 44-8, 54
- [36] Mallick I, Bhattacharyya C, Mukherji S, et al. Effective rhizoinoculation and biofilm formation by arsenic immobilizing halophilic plant growth promoting bacteria (PGPB) isolated from mangrove rhizosphere: a step towards arsenic rhizoremediation. *Sci Total Environ*, 2018, 610-11: 1239-50
- [37] Pramanik K, Mitra S, Sarkar A, et al. Characterization of cadmium-resistant *Klebsiella pneumoniae* MCC 3091 promoted rice seedling growth by alleviating phytotoxicity of cadmium. *Environm Sci Pollut Res Int*, 2017, 24: 24419-37
- [38] 朱建峰, 崔振荣, 吴春红, 等. 我国盐碱地绿化研究进展与展望. *世界林业研究*, 2018, 31: 70-5
- [39] Abbas G, Saqib M, Akhtar J, et al. Physiological and biochemical characterization of *Acacia stenophylla* and *Acacia albida* exposed to salinity under hydroponic conditions. *Canadian J Forest Res*, 2017, 47: 1293-301
- [40] Numan M, Bashir S, Khan Y, et al. Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: a review. *Microbiol Res*, 2018, 209: 21-32
- [41] Redman RS, Kim YO, Woodward CJ, et al. Increased fitness of rice plants to abiotic stress via habitat adapted symbiosis: a strategy for mitigating impacts of climate change. *PLoS One*, 2011, 6: e14823
- [42] Kumar K, Amaresan N, Madhuri K. Alleviation of the adverse effect of salinity stress by inoculation of plant growth promoting rhizobacteria isolated from hot humid tropical climate. *Ecol Eng*, 2017, 102: 361-6
- [43] Bal HB, Nayak L, Das S, et al. Isolation of ACC deaminase producing PGPR from rice rhizosphere and evaluating their plant growth promoting activity under salt stress. *Plant Soil*, 2013, 366: 93-105
- [44] Shah G, Jan M, Afreen M, et al. Halophilic bacteria mediated phytoremediation of salt-affected soils cultivated with rice. *J Geochem Explor*, 2017, 174: 59-65
- [45] Ashrafuzzaman M, Hossen FA, Razi Ismail M, et al. Efficiency of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) for the enhancement of rice growth. *Biotechnology*, 2009, 8: 1247-52
- [46] Khan A, Sirajuddin, Zhao XQ, et al. *Bacillus pumilus* enhances tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) to combined stresses of NaCl and high boron due to limited uptake of Na⁺. *Environ Expl Bot*, 2016, 124: 120-9
- [47] Liu Y, Cao L, Tan H, et al. Surface display of ACC deaminase on endophytic *Enterobacteriaceae* strains to increase saline resistance of host rice sprouts by regulating plant ethylene synthesis. *Microb Cell Fact*, 2017, 16: 214
- [48] Shahzad R, Khan AL, Bilal S, et al. Inoculation of abscisic acid-producing endophytic bacteria enhances salinity stress tolerance in *Oryza sativa*. *Environ Exp Bot*, 2017, 136: 68-77
- [49] Nakbanpote W, Panitlurtumpai N, Sangdee A, et al. Salt-tolerant and plant growth-promoting bacteria isolated from Zn/Cd contaminated soil: identification and effect on rice under saline conditions. *J Plant Interact*, 2013, 9: 379-87
- [50] Sarkar A, Ghosh PK, Pramanik K, et al. A halotolerant *Enterobacter* sp. displaying ACC deaminase activity promotes rice seedling growth under salt stress. *Res Microbiol*, 2017, 169: 20-32
- [51] Vurukonda SS, Vardharajula S, Shrivastava M, et al. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiol Res*, 2016, 184: 13-24
- [52] Lasudee K, Tokuyama S, Lumyong S, et al. Actinobacteria associated with arbuscular mycorrhizal *funneliformis mosseae* spores, taxonomic characterization and their beneficial traits to plants: evidence obtained from mung bean (*Vigna radiata*) and thai Jasmine Rice (*Oryza sativa*). *Front Microbiol*, 2018, 9: 1247
- [53] Yogendra SG, Singh US, Sharma AK. Bacterial mediated

- amelioration of drought stress in drought tolerant and susceptible cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *African J Biotechnol*, 2015, 14: 764-73
- [54] Cassán F, Maiale S, Masciarelli O, et al. Cadaverine production by *Azospirillum brasilense* and its possible role in plant growth promotion and osmotic stress mitigation. *Eur J Soil Biol*, 2009, 45: 12-9
- [55] Kakar KU, Ren XL, Nawaz Z, et al. A consortium of rhizobacterial strains and biochemical growth elicitors improve cold and drought stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Biol*, 2016, 18: 471-83