

DOI: 10.13376/j.cblls/2022014

文章编号: 1004-0374(2022)02-0118-10

· 评述与综述 ·

根际促生菌对植物的生长促进作用及机制研究进展

穆文强, 康慎敏, 李平兰*

(中国农业大学食品科学与营养工程学院, 北京 100083)

摘要: 植物根际促生菌是一类生活在植物根系附近的微生物, 它具有能够促进植物生长、提高植物抗逆的能力并且增加作物的产量、提高质量的作用。在目前化肥农药大量施用破坏了生态环境的背景下, 促生菌作为生物制剂, 在农业、林业以及环境修复等方面具有良好的应用前景。文章从植物根际促生菌的概念、种类、作用机理以及应用方面进行阐述, 重点总结了近年来国内外关于植物根际促生菌的直接作用机制(促进营养物质吸收和分泌植物激素)和间接作用机制(抗病害和抗逆境)方面的进展, 同时对该研究领域目前存在的问题以及今后的研究前景进行展望, 以期为今后植物根际促生菌的研究提供新的思路 and 理论依据。

关键词: 植物促生菌; 促生机制; 生物调节; 生物防治; 抗逆性

中图分类号: Q939.96 文献标志码: A

Advances in rhizosphere growth-promoting bacteria function on plant growth facilitation and their mechanisms

MU Wen-Qiang, KANG Shen-Min, LI Ping-Lan*

(College of Food Science and Nutritional Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China)

Abstract: Plant rhizosphere growth-promoting bacteria is a kind of microorganism living near plant roots, which plays a beneficial role in promotion of plant growth, enhancement of the ability of plant resistance to environmental stress, and acceleration of crop yield and quality. Currently, with extensive application of chemical fertilizers and pesticides destroying the ecological environment, growth-promoting bacteria are enormous potential candidates for biological agents in agriculture, forestry, and environmental restoration. This review summarizes the plant rhizosphere growth-promoting bacteria concept, species, mechanisms and applications on crops, especially outlines recent advances in the direct mechanisms (promoting nutrient absorption and secretion of plant hormones) and indirectly mechanisms (resistance to disease and environmental stress) of rhizosphere bacteria home and abroad. Meanwhile, we talk about the existing problems and prospects of growth-promoting bacteria, providing new ideas and a theoretical basis for future research.

Key words: plant growth-promoting bacteria; growth-promoting mechanism; biological regulation; biological control; stress resistance

我国是农业大国, 农业的发展对国民的影响举足轻重, 改革开放以来, 化肥和农药的大规模使用极大地促进了粮食产量的增长, 但也对土壤、水源以及空气造成了严重的污染, 且化肥和农药残留物不易分解, 通过生物富集对人类健康产生威胁。科学上通过尝试一系列的手段解决这一问题, 如利用基因工程的转基因作物, 但目前转基因产品的安全性尚未得到完全证实, 大范围实际应用仍有难度;

另一种方式是利用微生物肥料、有机肥、绿肥等方式来促进作物的生长。

微生物肥料是指含有对植物生长有益的活体微生物的肥料, 它不仅能够促进植物的生长、增加植

收稿日期: 2021-07-19; 修回日期: 2021-09-08

基金项目: 国家重点研发计划项目(2020YFD1000300)

*通信作者: E-mail: lipinglan@cau.edu.cn; Tel: 010-62737686

物的抗逆性, 提高作物的产量和质量, 还可以改善土壤的理化性质, 优化土壤微生物构成, 微生物肥料的使用有望解决化肥和农药对环境污染这一难题^[1]。微生物肥料的实际作用效果是由它含有微生物的功能决定的, 因此挖掘功能优异的植物根际促生菌株、研究其促生机制是目前的重要任务。本文梳理了当前植物根际促生菌的主要促生方式, 同时对该研究领域目前存在的问题以及今后的研究前景进行展望, 以期为今后植物根际促生菌的研究提供新的思路 and 理论依据。

1 植物根际促生菌

1904年, Hilnter 最早提出根际 (Rhizosphere) 一词, 将根际土壤附近的微生物定义为根际微生物 (Rhizosphere Microorganism)^[2], 根际微生物分为有益 (2%~5%)、有害 (8%~15%) 和中性 (80%~90%) 三大类^[3]。其中有益微生物能够促进植物的生长、发育和抗逆等过程被定义为植物根际促生菌 (plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)。由于 PGPR 相对于传统的化肥和农药具有一定的优势, 因此近些年被作为研究的热点, 目前已发现的 PGPR 的种类主要包括假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、肠杆菌属 (*Enterobacter*) 和伯克霍尔德里菌属 (*Burkholderia*); 此外, 常见的 PGPR 还有农杆菌属 (*Agrobacterium*)、埃文氏菌属 (*Eriwinia*)、无色杆菌属 (*Achromobacter*)、黄杆菌属 (*Flavobacterium*)、巴斯德氏菌属 (*Pasteuria*)、沙雷氏菌属 (*Serratia*) 等^[4-5]。

PGPR 是生活在植物根际的有益微生物, 对植物的生长起促进作用。PGPR 的多样性使得其分类方式也有多种, 按 PGPR 所在的位置可分为定殖在植物根细胞内部的胞内根际促生菌 (intracellular PGPR, iPGPR) 和自由生活在植物根际周围或者根细胞与皮质之间的胞外根际促生菌 (extracellular PGPR, ePGPR)。iPGPR 能够与植物产生根瘤, 直接和植物发生营养物质的交换, 如弗兰克氏菌属 (*Frankia*)、固氮菌属 (*Rhizobium*) 和伯克霍尔德里菌属等^[6]; 而 ePGPR 则不能生成根瘤, 它们通过信号进行物质传递, 促进土壤营养素的活化, 如不动杆菌属 (*Acinetobacter*)、无色菌属 (*Achromobacter*)、产碱杆菌属 (*Alcaligenes*) 等^[7]。

按照 PGPR 促进植物生长的机理可分为直接作用和间接作用。直接作用一方面是指 PGPR 具有活化养分的功能 (如固氮、溶磷和解钾等); 另一方

面是指通过分泌植物激素 (如赤霉素、生长素等)、挥发性物质来促进植物生长。间接作用是指 PGPR 能减轻或抑制植物病害程度和促进植物在逆境中 (如干旱、盐地等) 的生长。目前这种分类是相对公认的分类方式, 也有文献将 PGPR 的作用机理分为抗生物胁迫和抗非生物胁迫, 此种分类方式本文不详细展开, 重点以直接作用和间接作用详细阐述 PGPR 的促生机制。

2 PGPR的直接作用促生机制

2.1 促进营养素吸收

植物在生长发育过程中营养素起着至关重要的作用, 为了保证必需营养素的供应, 早期主要是通过大量的施用化肥以达到目的, 随着人们对环境和自身健康的重视, 大量施用化肥的危害逐渐显露, 而新出现的 PGPR 如假单胞菌、芽孢杆菌等通过在根部分泌植物激素、抗生素等方式来改善这一现状。

2.1.1 促进氮元素的固定和植物对氮元素的吸收

氮 (nitrogen, N) 是构成蛋白质的重要成分, 对植物茎叶的生长和果实的发育有重要作用, 是与植物生长和产量最密切的必需元素之一。而自然界中的大多数氮元素植物无法吸收利用, 植物仅能直接吸收以 NO_3^- 、 NH_4^+ 以及少量氨基酸、寡肽等形式存在的氮元素。PGPR 中存在固氮微生物, 这些微生物含有复杂的固氮酶系统, 可以通过生物固氮的方式将游离的氮转变为可供植物直接吸收利用的含氮化合物。常见的固氮微生物有: 根瘤菌属 (*Rhizobium*)、醋杆菌属 (*Acetobacter*)、节杆菌属 (*Arthrobacter*)、柠檬酸杆菌属 (*Citrobacter*)、梭菌属 (*Clostridium*) 和链霉菌属 (*Streptomyces*) 等^[8], 其中根瘤菌作为主要的固氮微生物, 可提供约 70% 氮的来源^[9]。因此, 有关根瘤菌的研究更加深入和全面。

豆科植物的根瘤菌不仅能将氮源提供给寄主, 还能作为促生长因子提供给其他植物, 如用 ^{15}N 标记豆科植物白三叶中的氮, 与黑麦草混播后, 测定显示白三叶约一半的固氮量被转移到黑麦草中, 供非宿主植物黑麦草生长^[10]。有些固氮菌除了能帮助植物获取氮素外也伴有其他功能, 如溶磷、解钾、产生植物激素及减缓重金属胁迫等^[11], 如对二月兰接种巨大芽孢杆菌 N3 (*B. megaterium* N3), 使其植株地上部氮、磷、钾养分含量分别显著提高了 33.03%、55.56% 和 31.94%^[12]。生物炭和 PGPR 的结合施用, 土壤中 NO_3^- 的含量比对照组高 87.12%,

使得番茄产量增加了 32.45%，同时增加了土壤中硝化螺旋菌 (*Nitrospirae*) 和慢生根瘤菌 (*Bradyrhizobium*) 的相对丰度^[13]，可以较好地改善土壤微生物群落，提高番茄含氮化合物的利用率。

不同促生菌的固氮途径有差异，根瘤菌通过 *otsa* (海藻糖-6-磷酸合酶基因)、*groel* (热休克蛋白基因)、*clpb* (伴侣蛋白基因) 及 *rpoh* (转录调节基因) 等应激反应基因在固氮过程发挥作用^[8]；施氏假单胞菌 A1501 (*P. stutzeri* A1501) 在氮胁迫下通过双固氮酶途径进行固氮^[14]，它核心基因组中的 *nfs* 基因参与氧化反应、渗透胁迫反应和调节反应等，*nfs* 表达后调节双重固氮酶的 mRNA，并通过诱导 *rpon*、*ntrc* 和 *nifa* 等基因调控级联反应。

2.1.2 促进土壤中磷元素的转化和植物对磷元素的吸收

磷 (phosphorus, P) 是植物生长的第二营养素，参与植物体内的一系列代谢过程，影响植物的生长发育、抗病性以及根系发达程度等。土壤中含磷元素较为丰富，但大多数以不可溶的无效态存在，可溶态中仅以磷酸氢根 (HPO_4^{2-}) 和磷酸二氢根 (H_2PO_4^-) 形式存在的磷元素可被植物吸收，这部分占总磷的 4%~5%^[15]。由于植物自身对磷的吸收和利用率低，肥料中大部分磷无法被作物高效利用，因此，磷的利用是农业生产和环境保护中重点关注的问题。土壤中存在能将无效态磷转化成可供植物吸收利用的正磷酸盐形式的溶磷细菌 (phosphate-solubilizing bacteria, PSB)，如假单胞菌属、芽孢杆菌属、根瘤菌属、伯克霍尔德氏菌属、无色杆菌属、农杆菌属和黄杆菌属等^[16]。

对于无机磷主要是通过释放有机酸 (如葡萄糖酸、柠檬酸等) 来溶解不可溶的无效态磷 (磷酸钙等)，来提高植物对磷元素的吸收。有学者证明，PSB 主要是通过降低植物根际的 pH 值将磷从无效态溶解出来^[17]。除通过有机酸降低 pH 外，部分 PSB 也可以不依赖有机酸的溶磷机制，即通过直接氧化途径向胞外释放强酸性物，通过将 H^+ 释放到细菌细胞的外表面以交换阳离子的吸收^[16]。在实际种植中，将 PSB 和抗盐性的 PGPR 混合^[18] 或与固氮菌混合使用^[11]，最终混合接种的植物生长情况显著优于单独接种 PSB 的植物。

有机磷的释放主要通过酶解作用，如通过磷酸酶、植酸酶等^[19]。磷酸酶通过催化磷酸酯键断裂释放无机磷酸，植酸酶可水解肌醇六磷酸中的磷酸单酯键，释放出肌醇磷酸酯和无机磷酸酯^[20]。酶作为

一种生物活性分子，活性受到多方面的因素影响，如荧光假单胞菌 (*P. fluorescens*) 编码酸性磷酸酶的 *apo* 基因和福氏志贺氏菌 (*Shigella flexneri*) 编码三磷酸腺苷磷酸水解酶的 *apy* 基因的表达受温度调节^[21-22]。大多数磷酸酶受水解产物磷酸基团的影响，但摩氏摩根氏菌 (*Morganella fulton*) 基因中 *phoc* 表达的 A 类酸性磷酸酶在高水平磷酸盐的条件下，表现出特有模式调节磷酸酶的活性^[23]。

2.1.3 促进土壤中钾元素的分解和植物对钾元素的吸收

钾 (potassium, K) 是植物生长三大营养素之一，在植物代谢过程中主要起促进酶的活化作用。土壤中的钾大多数以不溶的形式存在，具有解钾能力的细菌能够将不溶形式的钾转化为易溶形式供植物吸收利用。解钾细菌通过与矿物质接触的直接作用方式和分泌多种物质的间接方式促进钾元素的转换。

直接作用是解钾细菌通过自身主动或被动的运动与矿物质接触，整个过程可以分为大致四个阶段^[24]：聚集阶段、可逆附着阶段、不可逆附着阶段和生物膜形成与循环。每个阶段通过主要的作用力进行划分，如可逆附着阶段主要是水动力学的相互作用^[25]、摩擦力等^[26]；不可逆附着阶段主要是范德华力和疏水作用力等^[27]。环境的温度、pH、离子强度等因素均可影响作用力的大小，进而对解钾细菌的解钾效果产生影响^[28]。

间接作用是指解钾细菌可分泌的无机酸、有机酸、胞外多糖 (extracellular polysaccharides, EPS) 以及蛋白质等物质能够通过改变环境 pH 或通过螯合作用等方式促进含钾矿物的分解。盛下放和黄为一^[29]发现硅酸盐细菌 NBT (*Silicate bacteria* NBT) 能合成并分泌草酸、柠檬酸、酒石酸以及多种氨基酸等使矿物质分解并释放出钾，从而供植物吸收利用。土壤芽孢杆菌 (*B. edaphicus*)^[30]、胶质芽孢杆菌 (*B. mucilaginosus*) 和巨大芽孢杆菌^[31] 能够分别促进小麦、黄瓜及茄子等作物对钾元素的吸收，促进作物生长发育。恶臭假单胞菌 Rs-198 (*P. putida* Rs-198) 的施用^[32]，可提升土壤中 73.2% 速效钾的含量，同时增加了土壤中的芽单胞菌 (*Gemmatimonadetes*)、放线菌 (*Actinobacteria*) 和拟杆菌 (*Bacteroidetes*) 等菌，并减少绿弯菌 (*Chloroflexi*)、硝化螺旋菌等细菌，较好地改变了土壤微生物群落结构。

2.1.4 活化土壤铁元素并帮助植物吸收

铁 (iron, Fe) 是植物生长发育过程中的必需元素，它作为辅因子在植物叶绿素、物质运输等生命

活动过程发挥至关重要的作用。铁元素在土壤中主要以 Fe^{3+} 和 Fe^{2+} 两种形式存在, 易形成难溶物, 且植物仅能吸收 Fe^{2+} , 在自然条件下 Fe^{2+} 的存在不稳定, 易被氧化为 Fe^{3+} 的形式, 无法直接供植物吸收利用, 且大多数的微生物生长也需要铁元素^[33]。

嗜铁素也称铁载体, 是 PGPR 分泌的低分子量的有机化合物, 通常由非核糖体肽合成酶或聚酮合酶合成^[34]。嗜铁素是一类化合物的统称, 包括 500 多种化合物, 根据螯合基团的特性可将嗜铁素分为儿茶酚酯类、异羟肟酸酯类和 α - 羟基羧酸酯类三大类^[35]。植物从土壤中获取铁既可以通过 PGPR 分泌的嗜铁素螯合 Fe^{3+} 使其还原成 Fe^{2+} ^[36], 也可以通过自身根系分泌酸类或酚类物质溶解 Fe^{3+} , 然后在还原酶的作用下将 Fe^{3+} 还原成 Fe^{2+} 以供植物利用。前者是植物在铁胁迫环境下吸收铁元素的主要方式。嗜铁素可与不溶铁结合形成可溶性嗜铁素复合体, 这种复合体被吸收的机制可能有三种: 一是螯合降解和铁的释放, 二是吸收嗜铁素- Fe^{3+} 的复合体, 三是进行配体交换反应^[37]。PGPR 不仅供给植物所需的铁元素, 还能夺走有害微生物生长所需的铁元素, 抑制其生长, 减缓植物发病情况^[38-39]。

多种微生物可以分泌嗜铁素, 细菌分泌的嗜铁素对植物更为重要, 能够维持植物体内铁平衡、影响免疫功能等。荧光假单胞菌 C7R12 产生的嗜铁素调控拟南芥防御相关的基因的表达, 如 ERF、WRKY、MYB 等转录因子相关基因^[40]。低浓度的 Cd^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Cu^{2+} 等金属离子可促进细菌嗜铁素的分泌^[41-42], 如芽孢杆菌 PZ-1 在一定 Pb^{2+} 浓度下, 可增加异羟肟酸酯类的嗜铁素合成量, 促进了土壤中铅的吸收, 并将铅转移到气生组织中, 可作为芥菜型油菜的生物强化促生剂^[43]。

Betoudji 等^[44]在体外合成混合配体双-儿茶酚-单异羟肟酸载体 (SID), 它是天然嗜铁素的类似物, 对植物病原菌丁香假单胞菌番茄致病变种 DC3000 (Pst DC3000) 具有直接的抗菌活性, 增加了拟南芥的免疫能力, 这是首次证明人工合成嗜铁素, 即天然产生的细菌嗜铁素的类似物, 可用于促进从根到叶的植物免疫防御。此外, 嗜铁素还具有载体功能, 与药物相连能够靶向作用于病原菌^[45], 对医药界的研发具有一定的意义。

2.2 通过激素促进植物生长

植物激素 (plant hormones) 在植物的种子萌发、生长发育以及开花结果等生命活动中扮演重要角色。PGPR 可以通过直接分泌植物激素或者影响植

物自身的激素合成, 影响植物的生长。植物激素主要有生长素吲哚-3-乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA)、细胞分裂素 (cytokinin, CTK) 和赤霉素 (gibberellic acid, GA) 等。

2.2.1 IAA

在植物激素中, IAA 对植物的生命活动影响最大, 主要体现在对植物根系的促进。能合成 IAA 的 PGPR 包括固氮菌属、肠杆菌属、假单胞菌属和葡萄球菌属 (*Staphylococcus*) 等^[46-47]。PGPR 分泌的 IAA 会影响到植物内源 IAA 的合成, PGPR 与植物通过 IAA 可表现为互惠的关系, 细菌分泌的生长素在低浓度下会刺激植物初生根的伸长, 在较高浓度下会促进侧根和不定根的形成, 增强植物根系对矿物质的吸收^[48]; IAA 使植物根际的细胞壁松弛, 促进根系分泌物的产生, 进而为 PGPR 提供更多生长必需的营养物质^[49]。不同 PGPR 合成 IAA 的能力相差较大, 如荧光假单胞菌产生 IAA 的量是草螺菌的 3.5 倍^[50], 对植物的根系生长影响较大。

IAA 的产生途径因微生物种类的不同而不同, 有益微生物通过吲哚-3-丙酮酸酯 (IPyA) 途径, 有害微生物通过吲哚-3-乙酰胺 (IAM) 途径^[51]。IPyA 途径是由丙酮酸脱羧酶基因编码的关键蛋白吲哚-3-丙酮酸脱羧酶介导的, 催化 IPyA 脱羧生成吲哚-3-乙醛中间体, 进而氧化成 IAA, 该途径与植物自身合成 IAA 的途径相同, 因此更有利于植物的吸收利用^[52]。细菌分泌的 IAA 能减缓干旱、盐碱地重金属污染等条件对植物生长造成的胁迫^[53], 如在重金属镍的胁迫下, 接种巨大芽孢杆菌 MCR-8 的长春花与未接种的相比, 前者通过芽孢杆菌分泌的 IAA 可显著促进长春花根的生长, 同时提高超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶和抗坏血酸过氧化物酶等酶的活性, 可较好地缓解重金属镍的胁迫^[54]。

2.2.2 CTK

CTK 是一类能促进植物细胞分裂、伸长和一些组织器官分化的激素, 能提高植物的抗逆性, 延缓细胞的衰老。在细菌中, CTK 的合成途径是由 *ipt* 基因表达产物异戊烯基转移酶催化 DMAPP (二甲烯丙基二磷酸) 的异戊烯基部分转移到 AMP 中开启, 或通过 HMBDP (1-羟基-2-甲基-2(E)-丁烯基-4-二磷酸酯) 的异戊烯基部分转移到 AMP 来启动 CTK 的产生^[55]。

在水稻上接种短小芽孢杆菌 TUAT1 (*B. pumilus* TUAT1) 促进其冠根形成, 可能是短小芽孢杆菌

TUAT1 通过上调 *crl₅* 的表达和下调 *wox₁₁* 的表达来调控 *osrr* 的表达,从而调节细胞分裂素发挥作用^[56]。PGPR 产生的 CTK 也可作为生物控制剂,减少植物患病,如 CTK 能降低拟南芥中被丁香假单胞菌感染的可能^[57]。在逆境条件下,阿氏芽孢杆菌 SRB02 (*B. aryabhatai* SRB02) 可以合成 CTK 并改善大豆的生长^[58],且大多数的根瘤菌能够合成并释放出类似 CTK 的物质促进植物生长^[8]。

2.2.3 GA

GA 参与植物的许多发育过程,如调节种子休眠、发芽、开花、果实成熟和促进根生长以及根毛丰度等。GA 实质上是一类物质,目前已经发现 100 多种,PGPR 主要产生的是 GA3。能产生 GA 的包括醋杆菌属、芽孢杆菌属和固氮菌属等^[59-60]。细菌 GA 合成途径以香叶基-香叶基焦磷酸 (GGPP) 为起点,在对苯二酚二磷酸合酶、20-酮戊二酸依赖性双加氧酶、细胞色素 450 单加氧酶 I 等酶的作用下可形成多种结构 GA^[61]。

有研究表明,肠球菌 LKE12 (*Enterococcus faecium* LKE12) 可以通过分泌多种结构的 GA 来增强水稻和甜瓜的生长和产量,且肠球菌 LKE12 还能同时合成 IAA,多种激素共同促进植物生长^[62]。此外,也有报道 GA 能缓解逆境对植物的影响,如特基拉芽孢杆菌 SSB07 (*B. tequilensis* SSB07) 合成的 GA 还能促进植物在高温胁迫下的生长^[63],GA 也能促进茄果类作物在盐胁迫下的生长^[64]。细菌产 GA 的增加会使其接种的植物中谷氨酸、苏氨酸、苯丙氨酸、甘氨酸、脯氨酸和精氨酸等氨基酸的产量增加,这可能是作物产量增加的原因^[65]。

此外,有的 PGPR 还能产生其他类植物激素,如乙烯 (ethylene, ET)、脱落酸 (abscisic acid, ABA) 等,多种激素之间通过相互作用 (增效、拮抗及互补等) 也可以影响到植物的生长。

3 PGPR的间接作用促生机制

3.1 抗病害

病害对植物的生长伤害较大,尤其是对瓜果蔬菜,2020 年全国秋粮作物重大病虫害防控现场会要求将秋粮作物重大病虫害危害损失控制在 5% 以内^[66],然而以增加农药使用的方式来控制病虫害不符合国家“双减”的目标。而 PGPR 可作为一种生物防治剂,它的使用既可以增加植物对病害的抵抗能力,且对环境友好,具有较好的发展和应用前景。PGPR 生物防治主要是通过分泌抗菌代谢物 (如抗生素等)

或者在营养和空间上通过竞争抑制病原菌生长等方式起作用。

3.1.1 抗菌代谢物和酶类的作用

抗菌代谢物能够直接抑制病原菌的生长,从而减少植物所受的损害,抗菌代谢物主要是抗生素。目前发现由 PGPR 产生的抗生素有吩嗪、藤黄绿脓菌素、硝基吡咯菌素、托酚酮、脓青素、2,4-二乙酰藤黄酚和苯二酚等^[67-68]。荧光假单胞菌产生的抗生素 2,4-二乙酰藤黄酚对小麦的全蚀病有良好的防治效果^[69]。有研究表明,芽孢杆菌和链霉菌产生的 β -1,3-葡聚糖酶能抑制使植物根腐、茎腐的尖孢镰刀菌的生长^[70]。恶臭假单胞菌 CRN-09 和枯草芽孢杆菌 CRN-16 (*P. subtilis* CRN-16)^[71] 的共同使用,不仅将绿豆的发芽率提升了 18.73%,且能诱导系统抗性 (ISR),使绿豆自身产生多酚氧化酶、苯丙氨酸解氨酶、 β -1,3-葡聚糖酶和几丁质酶,提高植物自身的抗病性和系统抗性,提高植物免疫力。

3.1.2 营养物质和生长空间竞争的作用

一切生物的正常生长都需要一定的空间和营养作为保证,PGPR 与病原菌生长的位点及所需的营养相同或类似:一方面,有益微生物通过竞争作用抢占对生长繁殖有利的位点,从而抑制病原菌的生长,间接促进植物生长;另一方面则是有益微生物对环境中的有限营养物质的抢占。如在低铁环境中,PGPR 通过嗜铁素将土壤中有限的铁元素供植物和自身利用,有效抑制病原微生物生长^[38-39]。有研究表明,地中海假单胞菌 (*P. mediterranea*) 在低铁条件下对烟草疫霉菌有显著的抑制作用^[72]。

3.2 抗逆环境

化肥农药的大量施用及工业“三废”的排放,我国盐碱地面积以及土壤中重金属含量逐年上升,已经成为制约现代农业发展的重要限制因素,已经严重影响农作物的产量以及质量,PGPR 的应用作为一种新的解决途径,对改善这一问题具有良好的应用前景。

3.2.1 增加植物抗旱的能力

水资源一直是植物生长发育的主要限制因素之一,我国农业灌溉的用水量占总用水量的 60% 左右^[73]。研究表明,许多 PGPR 能够提高植物的抗旱性,促进植物进行正常的生命活动,如克雷伯菌属、假单胞菌属、芽孢杆菌属等^[74]。PGPR 可以通过多种产物来增强植物的抗逆性,包括 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 脱氨酶^[75]、IAA^[48]、CTK^[57]、GA^[64] 以及 EPS^[76] 等。其中 ACC 脱氨酶的作用方式主要是

当植物遭受干旱胁迫时, 植物产生的 ACC 合成酶的含量及活性上升, ACC 分泌到根际被细菌的 ACC 脱氨酶分解, 从而降低植物合成 ET 的量, 增加植物抗干旱胁迫的能力^[77-78]。IAA 则主要是通过促进根的伸长和分支, 使植物能够更大范围地吸收营养及水分, 促进植物的生长发育^[79]。Ansari 等^[80]通过筛选发现假单胞菌 FAP5 通过合成 EPS、IAA、磷酸三钙以及 ACC 脱氨酶等多种方式来缓解小麦的干旱胁迫。

3.2.2 提高植物耐盐的能力

我国盐碱化土地面积达 $9.9133 \times 10^7 \text{ hm}^2$ ^[81], 分布于全国多个地区, 土壤中盐分过高会破坏植物细胞渗透势、抑制光合作用、减弱蛋白质及脂类代谢, 进而造成植物代谢功能紊乱甚至会导致植物绝产和死亡, 因此土壤盐碱化影响植物生长和产量, 严重影响我国农业现代化发展。据报道, PGPR 在盐环境中会产生某些代谢物, 如渗透保护剂^[82]、EPS^[76]和挥发性有机化合物 (volatile organic compounds, VOCs)^[83]等来提高植物的抗盐能力。Sajid 等^[84]研究发现, 在盐环境中接种 PGPR 的小麦与未经处理的对照相比, 小麦种子的发芽率提高了 43%, 同时显著提高了盐田小麦的产量。Faiza 等^[85]发现, 在 200 mmol/L 盐度胁迫下, 嗜盐葡萄球菌 F-11 使玉米的干重增加了 3 倍。在盐地条件下, 对香菜种子接种巴西固氮螺菌 (*A. brasiliense*) 和圆褐固氮菌 (*A. chroococcum*), 与未接种相比, 双重接种使香菜产量提高了 11.6%, 且茎长和干重分别增加了 11.3% 和 17.2%^[86]。接种 PGPR 一方面可以提高植物耐盐性, 另一方面也可以改善土壤质量防止进一步盐碱化。

3.2.3 缓解重金属对植物的胁迫

污染土壤常见的重金属有 As^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Cr^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Hg^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Zn^{2+} 等。重金属离子通过降低植物的蒸腾速率、气孔导度、木质部导管的大小和数量, 引起植物水分胁迫, 最终影响光合作用, 导致植物生物量降低。PGPR 可以通过自身产生 VOCs、EPS 与植物建立联系, 促使宿主植物能够在含金属的土壤中定殖, 增强植物抵抗力^[87], PGPR 也能刺激植物根系分泌黄酮类物质, 可以通过充当脂蛋白-寡糖信号分子合成中的结节 *nod* 基因的化学吸引剂和诱导剂来促进植株的生长^[88]。对金属生物富集、生物吸附、沉淀、氧化和还原以及金属酶的方式来减少重金属污染, 从而降低了金属离子对植物的危害^[89]。在 Cd 胁迫下, 接种恶臭假单胞菌 X4 的小

白菜生物量与未接种相比增加了 2.4~6.1 倍^[90]。过量的 Cu 可诱导苜蓿体内丙二醛 (MDA) 和活性氧 (ROS) 的积累, 随后抑制了植物器官的抗氧化能力。然而, 在 S,S- 乙二胺二琥珀酸 (EDDS) 存在下, PGPR 和根瘤菌的共同接种通过减轻 MDA 和 ROS 的积累, 并增加抗氧化酶活性来增加苜蓿对铜胁迫的耐受性^[91]。

4 PGPR 的应用

鉴于上述的功能及优点, PGPR 在农业、林业以及环境修复中的应用有良好前景。利用 PGPR 的绿色无污染的特性, 将其制成生物肥料或生物农药用于实际生产, 符合发展绿色可持续农业的要求。PGPR 活体制剂即微生物肥料, 可以增加土壤中的酶含量, 增加土壤养分含量, 同时具有改善土壤微生物多样性、提高土壤质量等方面的作用。

PGPR 更多地应用于农业上, 一方面, 接种 PGPR 的作物在生长、产量以及质量方面均有显著增加; 另一方面, 能够改善土壤中微生物群落的多样性, 对提高土壤生产力和可持续性发展具有重要作用^[92]。此外, 由于微生物的生长特性, 接种后的 PGPR 发挥作用受实际环境变化的影响较大: 一方面种植林业的环境变化较大, 如温度、湿度、紫外线等可能影响 PGPR 正常生长及发挥作用^[93]; 另一方面, 林业植物生长比农业作物生长量大, 且林业实际种植面积相对较大, 与农业相比 PGPR 的接种量大^[94], 实际的效果仍需进一步研究。因此, 目前 PGPR 在林业上的应用还相对较少, 为了发挥生物效应和经济效应, PGPR 主要应用在大田等环境相对可控的条件下。PGPR 对环境修复是通过植物来吸收、降低或者固定环境中存在的有害物质, 通常植物会受到污染物毒性的损害, 而接种 PGPR 能够促进植物的正常生长, 此外还能缓解土壤富营养化, 改善土壤质量。

5 展望

PGPR 的种类丰富且功能多样, 具有较好的应用前景, 但由于田间应用的差异, 且目前 PGPR 的研究重点在于其分离、鉴定及其功能上, 缺乏对现有菌株多株联合使用和 PGPR 在大田中的实际效果等方面的研究, 使得 PGPR 在实际应用中受限。我国也分离鉴定出多种促生效果良好的 PGPR, 对于实际的应用更应该选择多种促生菌之间的组合, 制成促生菌剂或者生物肥料。或者通过胶囊化技术

将优良 PGPR 微胶囊化, 在保护促生菌活性的同时, 也可以较好地克服外界复杂的使用条件。

在 PGPR 的机理研究中, 研究更多地停留在 PGPR 对植物的促进效果上, 如生长量、产量等方面, 缺乏深入的机制研究。在机制的研究中更多的是单一的分析, 不能够理解整个促生机制。之后应该注重从 PGPR- 植物 - 土壤 - 土壤微生物群落之间的互动等方面进行深入研究, 可以通过功能基因探针、基因组学、转录组学、蛋白质组学及群落代谢等先进手段研究, 利用单细胞技术等先进的生物信息学手段分析; 也可以利用基因工程手段对 PGPR 进行基因改造, 使其具有更好的抗逆性和促生效果, 在生产应用中具有更重大的实践意义。也有学者认为不能单集中于根部的研究, 也可以从植物的茎、叶及果实等部位研究, 扩大促生菌的范围, 更加全面地了解微生物与植物的生长关系。

未来对 PGPR 研究的重点应从进一步丰富 PGPR 菌株库、挖掘多功能 PGPR 菌株、发展多株 PGPR 联合使用、菌株的稳定性保存、PGPR- 植物 - 土壤 - 土壤微生物群落之间的互动、实时监测 PGPR 在实际应用的时效性和稳定性以及更多地模拟接种后作物生长情况的模型等方面入手。

此外, 现阶段我国设施蔬菜育苗基质方面的研究远远落后于欧美国家, 欧美国家已经完成了配合基质、标准基质、订制基质和含促生菌的功能基质四个阶段的发展^[95], 而我国基质的发展还处在配合基质的初始阶段, 因此我国在学习西方发达国家理论和技术的同时, 更需加强 PGPR 的深入研究, 开发生产含促生菌的功能基质, 跨越多个发展阶段, 赶超国际先进水平。

[参 考 文 献]

- [1] Reza K, Farzaneh F, Mehdi P. et al. The effects of biological, chemical, and organic fertilizers application on root growth features and grain yield of sorghum. *J Plant Nutr*, 2019, 42: 2221-33
- [2] Mehrotra BR, Kakkar RK. Rhizosphere soil fungi of some vegetable plants. *Mycopathol Mycol Appl*, 1972, 46: 379-85
- [3] Schroth MN, Hancock JG. Selected topics in biological control. *Annu Rev Microbiol*, 1981, 35: 453-76
- [4] Sanjay P, Jinal HN, Amaresan N. Isolation and characterization of drought resistance bacteria for plant growth promoting properties and their effect on chilli (*Capsicum annuum*) seedling under salt stress. *Biocatal Agric Biotechnol*, 2017, 12: 85-9
- [5] Etesami H, Beattie GA. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. *Front Microbiol*, 2018, 9: 148
- [6] Urte S, Martin M, Christian C, et al. Maize source leaf adaptation to nitrogen deficiency affects not only nitrogen and carbon metabolism but also control of phosphate homeostasis. *Plant Physiol*, 2012, 160: 1384-406
- [7] Abid U, Sun H, Muhammad FHM, et al. Phytoremediation of heavy metals assisted by plant growth promoting (PGP) bacteria: a review. *Environ Exp Bot*, 2015, 117: 28-40
- [8] Oleńska E, Małek W, Wójcik M, et al. Beneficial features of plant growth-promoting rhizobacteria for improving plant growth and health in challenging conditions: a methodical review. *Sci Total Environ*, 2020, 743: 140682
- [9] Mus F, Crook MB, Garcia K, et al. Symbiotic nitrogen fixation and the challenges to its extension to nonlegumes. *Appl Environ Microbiol*, 2016, 82: 3698-710
- [10] Ledgard SF. Transfer of fixed nitrogen from white clover to associated grasses in swards grazed by dairy cows, estimated using ¹⁵N methods. *Plant Soil*, 1991, 131: 215-23
- [11] Raklami A, Oufdou K, Tahiri A, et al. Safe cultivation of *Medicago sativa* in metal-polluted soils from semi-arid regions assisted by heat- and metallo-resistant PGPR. *Microorganisms*, 2019, 7: 212
- [12] 魏志敏, 孙斌, 方成. 等. 固氮芽孢杆菌N3的筛选鉴定及其对二月兰的促生效果. *土壤*, 2021, 53: 64-71
- [13] Wang Y, Li WQ, Du BH, et al. Effect of biochar applied with plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on soil microbial community composition and nitrogen utilization in tomato. *Pedosphere*, 2021, 31: 872-81
- [14] Zhan H, Yan YL, Deng ZP, et al. The novel regulatory ncRNA, NfiS, optimizes nitrogen fixation via base pairing with the nitrogenase gene nifK mRNA in *Pseudomonas stutzeri* A1501. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: E4348-E56
- [15] Alori ET, Glick BR, Babalola OO. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. *Front Microbiol*, 2017, 8: 971
- [16] Hilda R, Reynaldo F. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnol Adv*, 1999, 17: 319-39
- [17] Ma Y, Prasad MNV, Rajkumar M, et al. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnol Adv*, 2011, 29: 248-58
- [18] Etesami H, Beattie GA. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. *Front Microbiol*, 2018, 9: 148
- [19] Behera BC, Singdevsachan SK, Mishra RR, et al. Diversity, mechanism and biotechnology of phosphate solubilising microorganism in mangrove- A review. *Biocatal Agric Biotechnol*, 2014, 3: 97-110
- [20] 向春阳, 马艳梅, 田秀平. 长期耕作施肥对白浆土磷组分及其有效性的影响. *作物学报*, 2005, 31: 48-52
- [21] 秦利均, 杨永柱, 杨星勇. 土壤溶磷微生物溶磷、解磷机制研究进展. *生命科学研究*, 2019, 23: 59-64+86

- [22] Tishina B, Santanu D, Vasanthi R, et al. Virulent Shigella codes for a soluble apyrase: identification, characterization and cloning of the gene. *Curr Sci*, 1995, 68: 293-300
- [23] Pompei R, Cornaglia G, Ingianni A, et al. Use of a novel phosphatase test for simplified identification of species of the tribe Proteaceae. *J Clin Microbiol*, 1990, 28: 1214-8
- [24] 韩苗, 朱晓艳, 陈国炜, 等. 解钾菌及其释钾微观机制的研究进展. *土壤学报*, 2021, 59: 334-48
- [25] Desai N, Shaik VA, Ardekani AM. Hydrodynamic interaction enhances colonization of sinking nutrient sources by motile microorganisms. *Front Microbiol*, 2019, 10: 289
- [26] Li GL, Kong L, Tam. et al. Amplified effect of Brownian motion in bacterial near-surface swimming. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 18355-9
- [27] Tuson HH, Weibel DB. Bacteria-surface interactions. *Soft Matter*, 2013, 9: 4368-80
- [28] Conrad JC. Physics of bacterial near-surface motility using flagella and type IV pili: implications for biofilm formation. *Res Microbiol*, 2012, 163: 619-29
- [29] 盛下放, 黄为一. 硅酸盐细菌NBT菌株解钾机理初探. *土壤学报*, 2002, 39: 863-71
- [30] Sheng XF, He LY. Solubilization of potassium-bearing minerals by a wild-type strain of *Bacillus edaphicus* and its mutants and increased potassium uptake by wheat. *Can J Microbiol*, 2006, 52: 66-72
- [31] 林启美, 饶正华, 孙焱鑫, 等. 硅酸盐细菌的筛选及其对番茄营养的影响. *中国农业科学*, 2002, 35: 59-62
- [32] Wei MM, Liu XC, He YH, et al. Biochar inoculated with *Pseudomonas putida* improves grape (*Vitis vinifera* L.) fruit quality and alters bacterial diversity. *Rhizosphere*, 2020, 16: 100261
- [33] Neilands JB. Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds. *J Biol Chem*, 1995, 270: 26723-6
- [34] Carroll CS, Moore MM. Ironing out siderophore biosynthesis: a review of non-ribosomal peptide synthetase (NRPS)-independent siderophore synthetases. *Crit Rev Biochem Mol Biol*, 2018, 53: 356-81
- [35] Hider RC, Kong X. Chemistry and biology of siderophores. *Nat Prod Rep*, 2010, 27: 637-57
- [36] Jian L, Bai X, Zhang H, et al. Promotion of growth and metal accumulation of alfalfa by coinoculation with *Sinorhizobium* and *Agrobacterium* under copper and zinc stress. *PeerJ*, 2019, 7: e6875
- [37] Zhang XX, Zhang D, Sun W, et al. The adaptive mechanism of plants to iron deficiency via iron uptake, transport, and homeostasis. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 2424
- [38] Crowley DE, Wang YC, Reid CPP, et al. Mechanisms of iron acquisition from siderophores by microorganisms and plants. *Plant Soil*, 1991, 130: 179-98
- [39] 谭周进, 肖罗, 谢丙, 等. 假单胞菌的微生态调节作用. *核农学报*, 2004, 18: 72-6
- [40] Trapet P, Avoscan L, Klinguer A, et al. The *Pseudomonas fluorescens* siderophore pyoverdine weakens *Arabidopsis thaliana* defense in favor of growth in iron-deficient conditions. *Plant Physiol*, 2016, 171: 675-93
- [41] Hesse E, O'Brien S, Tromas N, et al. Ecological selection of siderophore-producing microbial taxa in response to heavy metal contamination. *Ecol Lett*, 2018, 21: 117-27
- [42] Peili S, Zhu KX, Zhang YX, et al. Effect of heavy-metal on synthesis of siderophores by *Pseudomonas aeruginosa* ZGKD3. *Earth Environ Sci*, 2017, 52: 255-64
- [43] Jinal HN, Gopi K, Pritesh P, et al. Phytoextraction of iron from contaminated soils by inoculation of iron-tolerant plant growth-promoting bacteria in *Brassica juncea* L. *Czern. Environ Sci Pollut Res Int*, 2019, 26: 32815-23
- [44] Betoudji F, Rahman TAE, Miller MJ, et al. A siderophore analog of fimsbactin from acinetobacter hinders growth of the phytopathogen pseudomonas syringae and induces systemic priming of immunity in *Arabidopsis thaliana*. *Pathogens*, 2020, 9, 806
- [45] John MRI, Yun ML, Yong L, et al. Studies and syntheses of siderophores, microbial iron chelators, and analogs as potential drug delivery agents. *Curr Med Chem*, 2000, 7: 159-97
- [46] Rajkumar M, Sandhya S, Prasad MNV, et al. Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. *Biotechnol Adv*, 2012, 30: 1562-74
- [47] Sang HP, Mohamed E, Wang HY, et al. Adventitious root formation of *in vitro* peach shoots is regulated by auxin and ethylene. *Sci Hortic*, 2017, 226: 250-60
- [48] Verbon EH, Liberman LM. Beneficial microbes affect endogenous mechanisms controlling root development. *Trends Plant Sci*, 2016, 21: 218-29
- [49] Bernard RG, Biljana T, Jennifer C, et al. Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Crit Rev Plant Sci*, 2007, 26: 227-42
- [50] Mani R, Noriharu A, Helena F. Endophytic bacteria and their potential to enhance heavy metal phytoextraction. *Chemosphere*, 2009, 77: 153-60
- [51] Ma Y, Prasad MNV, Rajkumar M, et al. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnol Adv*, 2010, 29: 248-58
- [52] Spaepen S, Vanderleyden J, Remans R. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiol Rev*, 2007, 31: 425-48
- [53] Guzel K, Tatiana A, Tatiana K, et al. Phytohormone mediation of interactions between plants and non-symbiotic growth promoting bacteria under edaphic stresses. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 1368
- [54] Ullah KW, Rashid AS, Ahmad YN, et al. Application of *Bacillus megaterium* MCR-8 improved phytoextraction and stress alleviation of nickel in *Vinca rosea*. *Int J Phytoremediation*, 2017, 19: 813-24
- [55] Wong WS, Tan SN, Ge L, et al. The importance of phytohormones and microbes in biostimulants: mass spectrometric evidence and their positive effects on plant growth. *Acta Hortic*, 2016, 1148: 49-60
- [56] Ngo NP, Yamada T, Higuma S, et al. Spore inoculation of *Bacillus pumilus* TUAT1 strain, a biofertilizer microorganism, enhances seedling growth by promoting root system development in rice. *Soil Sci Plant Nutr*, 2019, 65: 598-

- 604
- [57] Dominik KG, Richard T, María VM, et al. Cytokinin production by *Pseudomonas fluorescens* G20-18 determines biocontrol activity against *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis*. *Sci Rep*, 2016, 6: 473-88
- [58] Yeon GP, Bong GM, Sang MK, et al. *Bacillus aryabhatai* SRB02 tolerates oxidative and nitrosative stress and promotes the growth of soybean by modulating the production of phytohormones. *PLoS One*, 2017, 12: e0173203
- [59] Ryan SN, Mariana M, Ariana M, et al. Elucidation of gibberellin biosynthesis in bacteria reveals convergent evolution. *Nat Chem Biol*, 2017, 13: 69-74
- [60] Nagel R, Bieber JE, Schmidt DMG, et al. A third class: functional gibberellin biosynthetic operon in β -proteobacteria. *Front Microbiol*, 2018, 9: 2916
- [61] Sonia SC, Nancy MM, Jenny GS, et al. Gibberellin biosynthesis and metabolism: a convergent route for plants, fungi and bacteria. *Microbiol Res*, 2018, 208: 85-98
- [62] Lee K, Radhakrishnan R, Kang S, et al. *Enterococcus faecium* LKE12 cell-free extract accelerates host plant growth via gibberellin and indole-3-acetic acid secretion. *J Microbiol Biotechnol*, 2015, 25: 1467-75
- [63] Sang MK, Abdul LK, Muhammad W, et al. Integrated phytohormone production by the plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus tequilensis* SSB07 induced thermotolerance in soybean. *J Plant Interact*, 2019, 14: 416-23
- [64] Halo BA, Khan AL, Waqas M, et al. Endophytic bacteria (*Sphingomonas* sp. LK11) and gibberellin can improve *Solanum lycopersicum* growth and oxidative stress under salinity. *J Plant Interact*, 2015, 10: 117-25
- [65] Sang MK, Muhammad W, Muhammad H, et al. Gibberellins and indole-3-acetic acid producing rhizospheric bacterium *Leifsonia xyli* SE134 mitigates the adverse effects of copper-mediated stress on tomato. *J Plant Interact*, 2017, 12: 373-80
- [66] 农业农村部部署秋粮作物重大病虫害防控工作确保总体危害损失控制在5%以内. *中国植保导刊*, 2020, 40: 108
- [67] 刘淑琮, 冯焯, 于洁. 植物根际促生菌的研究进展及其环境作用. *湖北农业科学*, 2009, 48: 2882-7
- [68] Dweipayan G, Janki NT, Pinakin CD. Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review. *Cogent Food Agric*, 2016, 2: 1127500
- [69] JoséI B, Leonardo C, Vera LDB, et al. Recent advances in BNF with non-legume plants. *Soil Biol Biochem*, 1997, 29: 911-22
- [70] Compant S, Samad A, Faist H, et al. A review on the plant microbiome: ecology, functions, and emerging trends in microbial application. *J Adv Res*, 2019, 19: 29-37
- [71] Sharma CK, Vishnoi VK, Dubey RC, et al. A twin rhizospheric bacterial consortium induces systemic resistance to a phytopathogen *Macrophomina phaseolina* in mung bean. *Rhizosphere*, 2018, 5: 71-5
- [72] 田方, 丁延芹, 朱辉, 等. 烟草根际铁载体产生菌G-229-21T的筛选、鉴定及拮抗机理. *微生物学报*, 2008, 48: 631-7
- [73] 杨晶. 乡村振兴战略推进下农业水资源节水激励机制研究. *农业经济*, 2020, (07): 12-4
- [74] Zhang H, Murzello C, Sun Y, et al. Choline and osmotic-stress tolerance induced in *Arabidopsis* by the soil microbe *Bacillus subtilis* (GB03). *Mol Plant Microbe Interact*, 2010, 23: 1097-104
- [75] Munne BS, Penuelas J, Asensio D, et al. Airborne ethylene may alter antioxidant protection and reduce tolerance of holm oak to heat and drought stress. *Plant Physiol*, 2004, 136: 2937-47
- [76] 张文平, 杨臻, 吴佩佳, 等. 乳酸菌胞外多糖对逆境胁迫下水稻种子萌发及幼苗生长的影响. *核农学报*, 2019, 33: 138-47
- [77] Shimon M, Tsipora T, Bernard RG. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. *Plant Physiol Biochem*, 2004, 42: 565-72
- [78] Bernard RG, Donna MP, Jiping L. A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth-promoting bacteria. *J Theor Biol*, 1998, 190: 63-8
- [79] 赵阳. 水分胁迫条件下生长素对烟草苗期发育的影响机理[D]. 北京:中国农业科学院, 2017: 30-5
- [80] Ansari FA, Jabeen M, Ahmad I. *Pseudomonas azotoformans* FAP5, a novel biofilm-forming PGPR strain, alleviates drought stress in wheat plant. *Int J Environ Sci Technol*, 2021, 18: 1-16
- [81] 高淑梅, 周继伟. 松嫩平原盐碱土现状及改良措施. *现代化农业*, 2011, (06): 13-5
- [82] Upadhyay SK, Singh DP. Effect of salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria on wheat plants and soil health in a saline environment. *Plant Biol (Stuttg)*, 2015, 17: 288-93
- [83] Vaishnav A, Kumari S, Jain S, et al. Putative bacterial volatile-mediated growth in soybean (*Glycine max* L. Merrill) and expression of induced proteins under salt stress. *J Appl Microbiol*, 2015, 119: 539-51
- [84] Sajid MN, Zahir AZ, Muhammad N, et al. Mitigation of salinity-induced negative impact on the growth and yield of wheat by plant growth-promoting rhizobacteria in naturally saline conditions. *Ann Microbiol*, 2013, 63: 225-32
- [85] Faiza A, Basharat A. Halotolerant bacterial diversity associated with *Suaeda fruticosa* (L.) forssk. improved growth of maize under salinity stress. *Agron*, 2018, 8: 131
- [86] Rabiei Z, Hosseini SJ, Pirdashti H, et al. Physiological and biochemical traits in coriander affected by plant growth-promoting rhizobacteria under salt stress. *Heliyon*, 2020, 6: e05321
- [87] Bailly A, Weisskopf L. The modulating effect of bacterial volatiles on plant growth: current knowledge and future challenges. *Plant Signal Behav*, 2012, 7: 79-85
- [88] Santi MM, Dipjyoti C, Satyahari D. Phenolic acids act as signaling molecules in plant-microbe symbioses. *Plant Signal Behav*, 2010, 5: 359-68
- [89] Ma Y, Oliveira RS, Freitas H, et al. Biochemical and molecular mechanisms of plant-microbe-metal

- interactions: relevance for phytoremediation. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 918
- [90] Xu XJ, Huang Q, Huang QY, et al. Soil microbial augmentation by an EGFP-tagged *Pseudomonas putida* X4 to reduce phytoavailable cadmium. *Int Biodeterior Biodegrad*, 2012, 71: 55-60
- [91] Ju WL, Liu L, Jin XL, et al. Co-inoculation effect of plant-growth-promoting rhizobacteria and rhizobium on EDSS assisted phytoremediation of Cu contaminated soils. *Chemosphere*, 2020, 9: 126724
- [92] 黄文茂, 詹永发, 王欢, 等. PGPR菌剂对辣椒的促生效应及根际土壤细菌的响应研究. *中国土壤与肥料*, 2020, (05): 152-60
- [93] Lucy M, Reed E, Glick BR. Applications of free living plant growth-promoting rhizobacteria. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2004, 86: 1-25
- [94] Masahiro S, Christopher PC. Colonization and growth promotion of outplanted spruce seedlings pre-inoculated with plant growth-promoting rhizobacteria in the greenhouse. *Can J For Res*, 2000, 30: 845-54
- [95] 孟宪民. 我国基质产业面临的问题与对策. *中国蔬菜*, 2017, (08): 16-20