

樱桃根际产吲哚乙酸促生菌的分离、鉴定及功能特性

陶泽, 佟兆庆, 秦嗣军*

沈阳农业大学 园艺学院, 辽宁省果树品质发育与调控重点实验室, 辽宁 沈阳 110866

陶泽, 佟兆庆, 秦嗣军. 樱桃根际产吲哚乙酸促生菌的分离、鉴定及功能特性[J]. 微生物学报, 2025, 65(1): 122-135.

TAO Ze, TONG Zhaoqing, QIN Sijun. Isolation, identification, and functional characterization of plant growth-promoting rhizobacteria capable of producing indole acetic acid from cherry rhizosphere[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(1): 122-135.

摘要: 【目的】从东北山樱(*Prunus sachalinensis*)根际土壤中分离产吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)优势细菌, 测定促生特性, 通过反接种到甜樱桃常用砧木吉塞拉6号幼苗明确促生效果, 为挖掘樱桃自身生物学潜力, 建立良性根系-微生物互作关系, 为解决根系发育较弱问题提供理论参考及实践途径。【方法】使用牛肉膏蛋白胨培养基分离根际土壤细菌, 选择各类特异培养基筛选并测定细菌产 IAA、固氮、溶磷、解钾和趋化性能力, 通过 16S rRNA 基因序列的同源性分析构建系统发育树鉴定菌属, 采用盆栽樱桃植株探究菌株的促生效果。【结果】从东北山樱根际土壤中筛选到 5 株产 IAA 菌株, 其中菌株 D46 的 IAA 产量最高(53.10 mg/L)。通过 16S rRNA 基因序列分析将 D5 鉴定为普里斯特氏菌属(*Priestia* sp.), D27 和 D46 鉴定为肠杆菌属(*Enterobacter* sp.), D43 和 D79 鉴定为芽孢杆菌属(*Bacillus* sp.)。5 株细菌均具有固氮能力, D27、D46 和 D79 具有溶磷能力、D5 和 D43 具有解钾能力。菌株 D27、D46 和 D79 对糖、有机酸和氨基酸的综合趋化性较强。盆栽促生试验显示, 接种菌株 D27、D43、D46 和 D79 均显著提高了植株的根系活力。接种菌株 D27 后根系总呼吸速率较对照组(CK)显著提高了 51.40%, 并且根系糖酵解途径(glycolysis, EMP)、三羧酸循环途径(tricarboxylic acid cycle, TCA)和戊糖磷酸途径(pentose phosphate pathway, PPP)呼吸速率均显著提高。菌株 D27 显著改善了樱桃幼苗的根系构型。接种菌株 D5 后叶片净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)较 CK 显著提高了 58.82%, 接种菌株 D27 对叶片水分利用效率(water use efficiency, WUE)提升最显著。菌株 D27、D46 和 D79 对植株生物量的综合促生效果较为显著。【结论】樱桃根际存在产 IAA 细菌, 分离到的 5 株产 IAA 菌株兼具其他促生特性。菌

资助项目: 国家自然科学基金(32472663, 30900967); 烟台市科技创新发展计划基础研究项目(2023JCYJ103); 沈阳农业大学横向科研课题(H2022140)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32472663, 30900967), the Basic Research Project of Yantai Science and Technology Innovation Development Plan (2023JCYJ103), and the Scientific Research Project of Shenyang Agricultural University from Enterprise (H2022140).

*Corresponding author. E-mail: qsj1975@syau.edu.cn

Received: 2024-07-04; Accepted: 2024-08-30; Published online: 2024-09-02

株 D27、D46 和 D79 对樱桃幼苗的综合促生效果良好, 后续可深入探究其促生对象的广谱性及环境耐受性, 为发掘和丰富 PGPR 菌种资源提供理论基础。

关键词: 樱桃; 吲哚-3-乙酸; 植物根际促生菌; 菌种筛选

Isolation, identification, and functional characterization of plant growth-promoting rhizobacteria capable of producing indole acetic acid from cherry rhizosphere

TAO Ze, TONG Zhaoqing, QIN Sijun*

Horticultural College, Shenyang Agricultural University, Key Laboratory of Fruit Quality Development and Regulation of Liaoning Province, Shenyang 110866, Liaoning, China

Abstract: [Objective] This study isolated the dominant indole-3-acetic acid (IAA)-producing bacteria from the rhizosphere soil of *Prunus sachalinensis*, determined their plant growth-promoting properties, and clarified the growth-promoting effect by inoculation to the seedlings of the common rootstock Gisela 6, aiming to provide theoretical reference and practical approaches for exploring the biological potential of cherry, establish a benign root-microbial interaction relationship, and solve weak root development. **[Methods]** We used the beef extract peptone medium to isolate bacteria from the rhizosphere soil and selected various specific media to screen the bacteria and determine the IAA-producing, nitrogen-fixing, phosphorus-solubilizing, potassium-solubilizing, and chemotactic abilities of the bacteria. Then, we constructed a phylogenetic tree based on 16S rRNA gene sequences to identify the bacteria. Finally, potted cherry plants were used to explore the plant growth-promoting effects of the strains. **[Results]** Five IAA-producing strains were screened from the rhizosphere soil of *P. sachalinensis*, among which strain D46 had the highest IAA yield (53.10 mg/L). D5 was identified as *Priestia* sp. D27 and D46 were identified as *Enterobacter* sp. D43 and D79 were identified as *Bacillus* sp. All the five strains had the ability to fix nitrogen. D27, D46, and D79 had the ability to solubilize phosphorus, and D5 and D43 had the ability to solubilize potassium. Strains D27, D46, and D79 showed strong integrative chemotaxis to sugars, organic acids, and amino acids. Pot experiments showed that the inoculation of strains D27, D43, D46, and D79 significantly increased the root activity. After the inoculation of strain D27, the total root respiration rate increased by 51.40% compared with that in the control group (CK), and the root respiration rates of glycolysis (EMP), tricarboxylic acid cycle (TCA), and pentose phosphate pathway (PPP) also significantly increased. Strain D27 significantly improved the root architecture of cherry seedlings. After inoculation of strain D5, the net photosynthetic rate of leaves significantly increased by 58.82% compared with that in CK, and the inoculation of strain D27 demonstrated the best performance in improving the water use efficiency of leaves. Strains D27, D46, and D79 significantly increased the plant biomass. **[Conclusion]** There were

IAA-producing bacteria in the rhizosphere of cherry, and the five IAA-producing strains isolated had other plant growth-promoting properties. Strains D27, D46, and D79 demonstrated comprehensive plant growth-promoting effects on cherry seedlings. In the future, we can explore the spectra of plants with growth promoted by the strains and the environmental tolerance of the strains, providing a theoretical basis for mining and enriching the strain resources of plant growth-promoting rhizobacteria.

Keywords: cherry; indole-3-acetic acid; plant growth-promoting rhizobacteria; strain selection

甜樱桃(*Prunus avium*)因具有营养价值丰富、经济价值高等特点而深受广大消费者的喜爱^[1],近年来在中国的栽培面积迅速扩大。大多数甜樱桃砧木因根系密度低、分布浅和对土壤环境变化敏感等特点而影响了植株整体的生长发育^[2-3]。为了追求产量,樱桃园存在盲目大量施用各类肥料及菌剂问题,这往往加剧了土壤质量退化^[4],对樱桃根系发育产生了更大的负面影响。生产中也经常因根系管理不当出现树势迅速衰退,甚至突然死树等问题。因此,如何科学解决根系发育较弱的问题成为甜樱桃产业持久稳定发展的重要一环。

吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)是植物体内的一种重要激素,其对根系构型及生理代谢具有直接调控作用^[5]。研究发现,外源施加 IAA 或萘乙酸(1-naphthaleneacetic acid, NAA)可以调控根系构型和功能^[6]。然而,由于 IAA 在自然环境下并不稳定且作用时效较短等原因,并不适合大量应用于产业来改善植株根系生长这一问题。植物根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)作为生活在植物根际的益生微生物,其能通过改善土壤的理化性质^[7-8],优化土壤微生物群落构成^[9]、分泌植物激素^[10]或产生抗生素等多种方式影响植物生长发育^[11-12]。因此,若能够筛选到产 IAA 的根际促生菌,则有望从长期、绿色且经济的角度来解决根系的生长调控问题。研究发现,PGPR 与植物通过 IAA 介导可形成互利互惠的关系,PGPR 分泌的 IAA

在低浓度下会刺激植物初生根的伸长生长,在较高浓度下会促进侧根和不定根的形成,增强植物根系对矿质元素的吸收^[5,13]。例如,接种产 IAA 的枯草芽孢杆菌 y1923 和 hs032 以及巨大普里斯特氏菌 hy127 后,使玉米的根长、株高、干重和叶绿素都有显著提高^[14]。此外,前人已经在小麦、大豆、甘蔗、苹果等多种作物上验证了产 IAA 的 PGPR 对植物的促生作用^[15-16]。目前,产 IAA 的 PGPR 的研究主要集中在芽孢杆菌属(*Bacillus*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)等常见菌属中^[17]。

本研究从中国原产作为砧木应用的东北山樱根际土壤分离筛选、鉴定了多株产 IAA 的细菌,测定了其促生(plant growth promoting, PGP)特性,最后通过接种菌剂的方式探究其对甜樱桃矮化砧木吉塞拉 6 号幼苗的促生效果,以期探究所鉴定的产 IAA 菌株对樱桃植株生长发育的调控机理,为丰富 PGPR 菌种资源提供理论参考。

1 材料与方 法

1.1 土壤和植株

本研究使用的根际土壤样本采集自中国辽宁省沈阳市沈阳农业大学东北山樱异地保存圃(41°49'31"N, 123°34'0"E, 2006 年建圃)中的健壮植株。2022 年 6 月,选取 3 株树,在其周围挖掘半径 50 cm,深 30 cm,45°的扇形采样坑,观察东北山樱根系分布情况。选取深度 15 cm 以下的毛细根,采用抖根法获取根际土壤。促生试

验幼苗为当年组培繁育的甜樱桃矮化砧木吉塞拉6号。

1.2 供试培养基及试剂

牛肉膏蛋白胨(beef extract peptone medium, BPM)培养基用于根际细菌的分离纯化培养及生长曲线的测定^[14]；使用 BPM 培养基(添加 L-色氨酸 100 mg/L)和 Salkowski 比色液(50 mL 35% HClO₄+1 mL 0.5 mol/L FeCl₃)对纯化后的菌株进行产 IAA 的定性定量检测^[18]；结晶紫、番红、95%乙醇和碘液用于革兰氏染色；添加糖、有机酸和氨基酸的 10% BPM 半固体培养基用于测定菌株的趋化能力^[19]；使用 Ashby 无氮培养基检测菌株的固氮能力^[20]，利用 nitrogenase ELISA 科研试剂盒[北农雨禾(北京)科技发展有限公司]测定菌株固氮酶活性；用分别加入 Ca₃(PO₄)₂ 或蛋黄卵磷脂的 PKO 培养基测定菌株溶解无机磷和有机磷的能力^[21]；使用硅酸盐培养基(含钾长石粉 1 g/L)测定菌株的解钾能力^[22]。

1.3 樱桃根际产 IAA 菌株的分离和鉴定

1.3.1 菌株的分离及纯化

称取 5 g 土壤样品置于装有 45 mL 灭菌水的 100 mL 三角瓶中, 37 °C、180 r/min 培养 20 min, 然后静置 10 min。将土壤菌悬浮液梯度稀释至 10⁻²-10⁻⁸ 后, 涂布于 BPM 固体培养基上, 于 37 °C 恒温箱中培养 24-48 h, 挑取不同形态的菌落进行菌株纯化培养。纯化后的菌株于 4 °C 冰箱中保存待用。菌株分离试验共计进行 3 次, 每次设置 3 次重复。

1.3.2 产 IAA 菌株的定性定量测定

将纯化后的细菌于 BPM 液体培养基(添加 L-色氨酸 100 mg/L)培养 24 h 后, 取 50 μL 的菌液与 50 μL Salkowski 试剂于白色陶瓷板上, 避光静置 30 min 进行显色反应, 以灭菌的 BPM 液体培养基为阴性对照。红色越深, 证明菌株产 IAA 的能力越强。

以灭菌的 BPM 培养基为空白对照, IAA 标准样品浓度为横坐标, OD₅₃₀ 值为纵坐标绘制 IAA 标准曲线。将筛选出的菌株分别培养 12、24、36 和 48 h 后, 取 5 mL 菌悬液于 10 000 r/min 离心 10 min, 取 3 mL 上清液, 加入等体积 Salkowski 显色剂, 避光静置 30 min, 测定其 OD₅₃₀ 值, 通过 IAA 标准曲线计算 IAA 产量。

1.3.3 产 IAA 菌株基本特征及 PGP 特性测定

按照涂片固定、初染、媒染、脱色、复染和镜检的方法进行染色观察^[23]。

取 2 mL 活化后的菌液于 2 mL 离心管中, 进行 4 °C、8 000 r/min 离心 5 min 去除上清液, 然后用趋化性缓冲液重悬菌体 3 次去除残存培养基, 并调节菌悬液至 OD₆₀₀=1.0 待用。取 8 μL 菌悬液分别点在 3 种趋化培养基中央, 然后水平静置于 37 °C 恒温培养箱中培养 24 h。培养结束后用游标卡尺测量不同菌株在不同趋化培养基中趋化圈直径, 以此来判定各菌株对不同物质的趋化能力。

取活化后的菌株使用接种环在 Ashby 无氮固体培养基上划线, 于 37 °C 培养箱中培养 4 d, 观察菌株在 Ashby 固体培养基上是否生长。选择能在 Ashby 无氮培养基上生长的菌株采用细菌固氮酶活性试剂盒[北农雨禾(北京)科技发展有限公司]测定菌株固氮酶活性。

取 2.5 μL 活化后的菌液滴加于 PKO 固体培养基上, 于 37 °C 培养箱中培养 4-5 d, 观察菌株是否产生溶磷圈。若产生透明的溶磷圈则证明其具有溶磷能力, 并使用钼锑抗比色法进行定量测定。

吸取 2.5 μL 活化后的菌液滴加于硅酸盐固体培养基中, 于 28 °C 培养箱中培养 3 d, 观察菌株周围是否产生解钾晕圈。若产生解钾晕圈则说明其具有解钾能力, 然后采用 6% H₂O₂ 溶液于沸水浴中消化蒸发 1 h, 4 °C、13 000 r/min 离心

5 min 的方法取上清液, 使用火焰分光光度计测定 K^+ 浓度。

1.3.4 产 IAA 菌株的 16S rRNA 基因序列测定

采用细菌 16S rRNA 基因通用引物 27F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') 和 1492R (5'-GGTTACCTTGTTACGACTT-3') 对选定菌株进行细菌 PCR 扩增。PCR 反应体系(50 μ L): 2 \times SanTaq PCR Master Mix (含蓝染料) 25 μ L, 上、下游引物(10 μ mol/L)各 2 μ L, DNA 模板 4 μ L, ddH₂O 17 μ L。PCR 反应条件: 94 $^{\circ}$ C 预变性 5 min; 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 1 min, 35 个循环; 72 $^{\circ}$ C 终延伸 10 min。PCR 产物由生工生物工程(上海)股份有限公司进行序列测定, 然后将序列与 NCBI 数据库中的细菌序列进行同源比对分析, 最后使用 neighbor-joining 法利用 MEGA X 软件建立菌株的系统发育树。

1.4 产 IAA 菌株的植株促生试验

1.4.1 试验设计

将菌株接种于 50 mL BPM 液体培养基中并培养至对数生长期, 4 $^{\circ}$ C、10 000 r/min 离心 10 min, 弃上清。用无菌水将菌体重悬至浓度约为 10^7 CFU/mL ($OD_{600}=0.8$) 后备用。

试验苗栽植土壤为沈阳农业大学果树科研基地普通园土与河沙 2:1 混配后备用(有机质、碱解氮、有效磷和速效钾的含量分别为 17.42 g/kg、127.33 mg/kg、34.68 mg/kg 和 51.88 mg/kg)。试验处理于 2023 年 5 月 20 日开始(幼苗高约 10 cm), 试验对照组(CK)植株接种 50 mL 无菌水, 试验组为 5 组, 分别接种 D5、D27、D43、D46 和 D79 菌株制成的菌悬液 50 mL。每组处理独立重复 5 次。菌悬液以灌根的方式进行接种, 每 5 d 接种 1 次, 共接种 6 次。接种 30 d 后开始进行取样, 测定植株根系活力、根系呼吸速率、根系构型、光合参数和生物量等指标来评估不同菌株对植株的促生效果。

1.4.2 植株根系活力测定

称取 0.5 g 根系鲜样, 加入质量体积分数 0.4% 的氯化三苯基四氮唑 5 mL 和 pH 7.0 的磷酸盐缓冲液 5 mL, 37 $^{\circ}$ C 培养 4 h, 然后加入 1 mol/L 的 H₂SO₄ 溶液 2 mL 终止反应。取出根系擦干后放回原试管, 加入 95% 的乙醇溶液 10 mL 过夜浸提, 待溶液变红后测定 OD_{485} 值。

1.4.3 植株根系呼吸速率测定

称取 0.005 g 幼嫩的根系样品, 使用液相氧电极(Hansatech 公司)测定根系总呼吸、糖酵解途径(glycolysis, EMP)、三羧酸循环途径(tricarboxylic acid cycle, TCA)及戊糖磷酸途径(pentose phosphate pathway, PPP)的呼吸速率^[24]。

1.4.4 植株根系构型测定

使用数字化扫描仪(Epson 公司)扫描根系, 将扫描图片用 WinRHIZO Pro 2016 分析软件进行定量分析根系的总长度、表面积、体积和平均根直径。

1.4.5 植株叶片光合参数测定

使用光合仪(LI-COR 公司), 随机挑选各试验组 5 片位置相同的成熟叶片测定其净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)、蒸腾速率(transpiration rate, Tr)、气孔导度(stomatal conductance, Gs)、和胞间二氧化碳浓度(intercellular carbon dioxide concentration, Ci)并计算叶片的水分利用效率(water use efficiency, WUE)。

1.4.6 植株生物量测定

用卷尺和游标卡尺分别测量幼苗的株高和茎粗。将植株根系清洗后晾干并分别称量植株地上部和根鲜重, 然后将其分开放入烘箱中 85 $^{\circ}$ C 杀青 30 min, 再 70 $^{\circ}$ C 烘干 48 h 至恒重, 冷却后分别称其干重。

1.5 数据处理

试验数据采用 SPSS 26.0 软件分析, 图形采用 Origin 2021 软件绘制。计算数据以平均值 \pm

标准差的形式呈现。采用单因素方差分析 (ANOVA) 评估试验所得数据的差异性, 显著性水平设置为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 樱桃根际产 IAA 菌株分离鉴定结果

2.1.1 产 IAA 菌株的筛选及定性定量情况

本研究从东北山樱根际土壤中共分离纯化了 76 株优势细菌, 其中有 5 株可以产生 IAA, 其显色情况如图 1A 所示。IAA 定量结果如图 1B 所示, 其中菌株 D27 和 D46 产 IAA 能力最强, 分别为 51.50 mg/L 和 53.10 mg/L, 且 IAA 产量显著高于其他 3 株细菌。

2.1.2 产 IAA 菌株的基本特征及 PGP 特性结果

如图 2 所示, 5 株产 IAA 菌株中 D5 和 D79 为革兰氏阳性菌, D27、D43 和 D46 为革兰氏阴性菌。如图 3 所示, 各菌株对不同物质趋化性差异较大, 其中 D79 对糖的趋化性最强, D27 对

有机酸的趋化性最强, D46 对氨基酸的趋化性最强, 趋化圈直径分别达到了 27.78、25.58 和 22.39 mm。

各菌株固氮、溶磷和解钾能力的相关数据如表 1 所示。5 株产 IAA 菌株均能在 Ashby 无氮培养基上生长, 其中 D46 的固氮酶活性最高为 33.59 IU/L, D27、D46 和 D79 菌株可以在 PKO 培养基上形成溶磷圈, D27 和 D46 的溶磷能力最强, 5 d 发酵液无机磷含量分别为 50.67 mg/L 和 50.95 mg/L, 有机磷含量分别为 2.54 mg/L 和 2.50 mg/L; D5 和 D43 可以在硅酸盐培养基上形成解钾晕圈, 2 d 发酵液 K^+ 平均含量分别为 2.73 mg/L 和 2.49 mg/L。

2.1.3 产 IAA 菌株的菌属鉴定

将 5 株产 IAA 菌株的 16S rRNA 基因序列上传至 GenBank 数据库获得登录号, 然后通过邻接法构建了系统发育树(图 4)。分析发现, 菌株 D5 (PP747901.1) 与 *Priestia megaterium* Md1-39 (MF581445.1) 的亲缘关系最近, 16S rRNA 基因

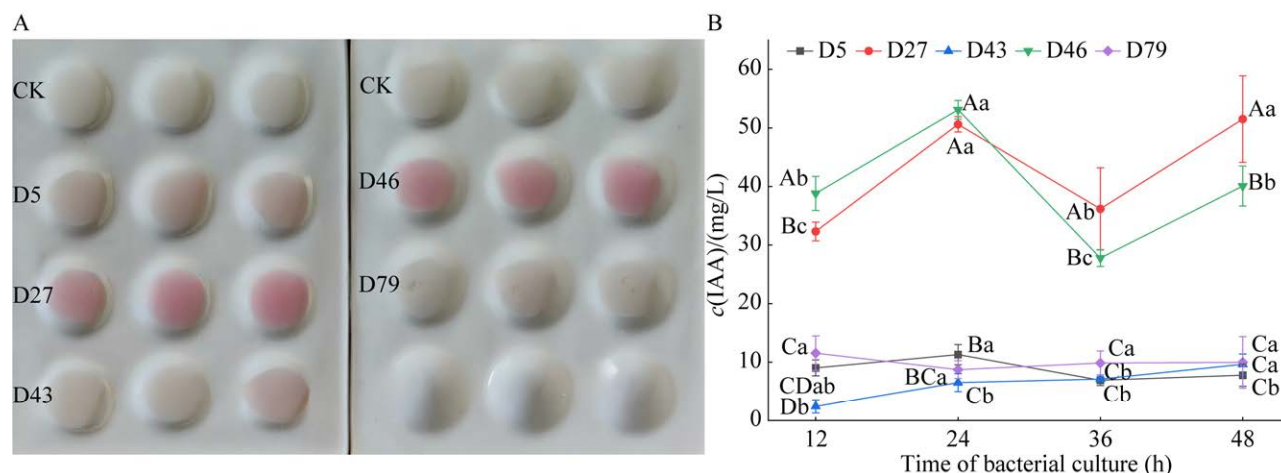


图 1 东北山樱根际细菌的产 IAA 情况

Figure 1 Condition of IAA production by rhizosphere bacteria of *Prunus sachalinensis*. A: The color development of bacterial suspension with Salkowski reagent. The darker the red color, the higher the IAA yield. B: IAA yield of each strain. The figure shows the IAA yield of different strains under different culture times. Capital letters indicate the difference of IAA yield in different strains for the same culture time; Lowercase letters indicate the difference in IAA yield of the same strain for different culture times ($P < 0.05$).

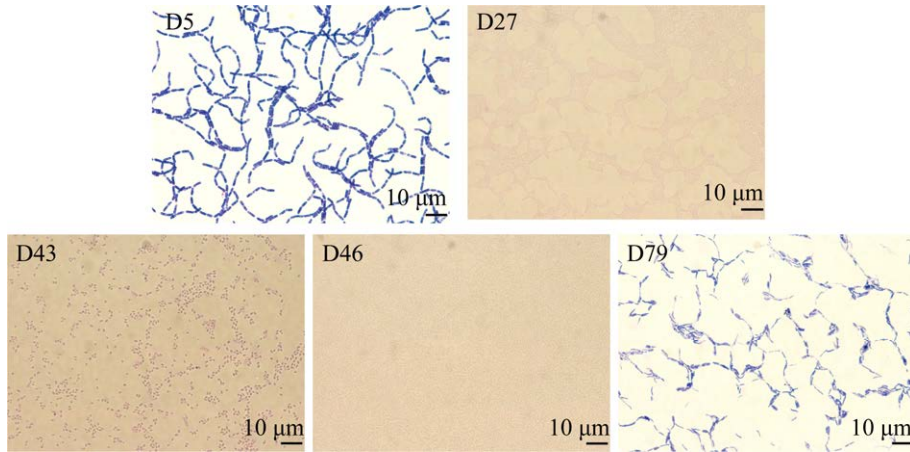


图 2 东北山樱根际产 IAA 细菌的革兰氏染色

Figure 2 Gram staining of IAA-producing bacteria in rhizosphere of *Prunus sachalinensis*. The length of the ruler in the figure is 10 μm .

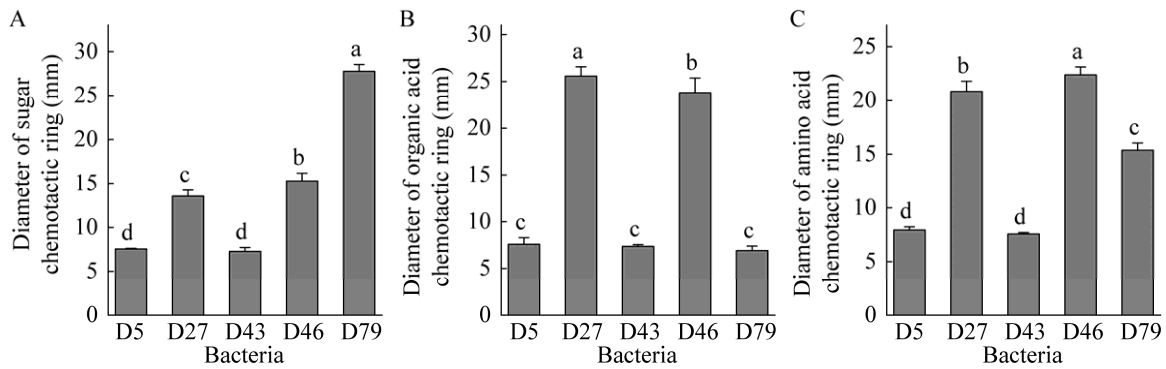


图 3 东北山樱根际产 IAA 细菌的趋化性

Figure 3 Chemotaxis of IAA-producing bacteria in rhizosphere of *Prunus sachalinensis*. A: Diameter of chemotactic circle of different strains on medium containing sugar. B: Diameter of chemotactic circle of different strains on medium containing organic acid. C: Diameter of chemotactic circle of different strains on medium containing amino acid. Different lowercase letters indicate statistically significant differences between groups ($P < 0.05$).

表 1 产 IAA 菌株固氮、溶磷及解钾定量情况

Table 1 Quantitative situation of nitrogen fixation, phosphorus solubilization and dissolved potassium of IAA-producing bacteria

Bacteria	Nitrogenase activity (IU/L)	Amount of dissolved organophosphorus (mg/L)	Amount of dissolved inorganic phosphorus (mg/L)	Amount of dissolved potassium (mg/L)
CK	–	0.45±0.09c	36.83±1.64c	1.64±0.07c
D5	26.39±1.62b	–	–	2.73±0.10a
D27	24.92±1.20b	2.54±0.10a	50.67±1.65ab	–
D43	17.59±1.51c	–	–	2.49±0.06b
D46	33.59±2.27a	2.50±0.09a	50.95±1.21a	–
D79	28.25±2.27b	1.42±0.07b	47.49±2.12b	–

Lowercase letters represent the significant difference of PGP activity among different strain ($P < 0.05$). – indicates that the strain doesn't have this PGP feature.

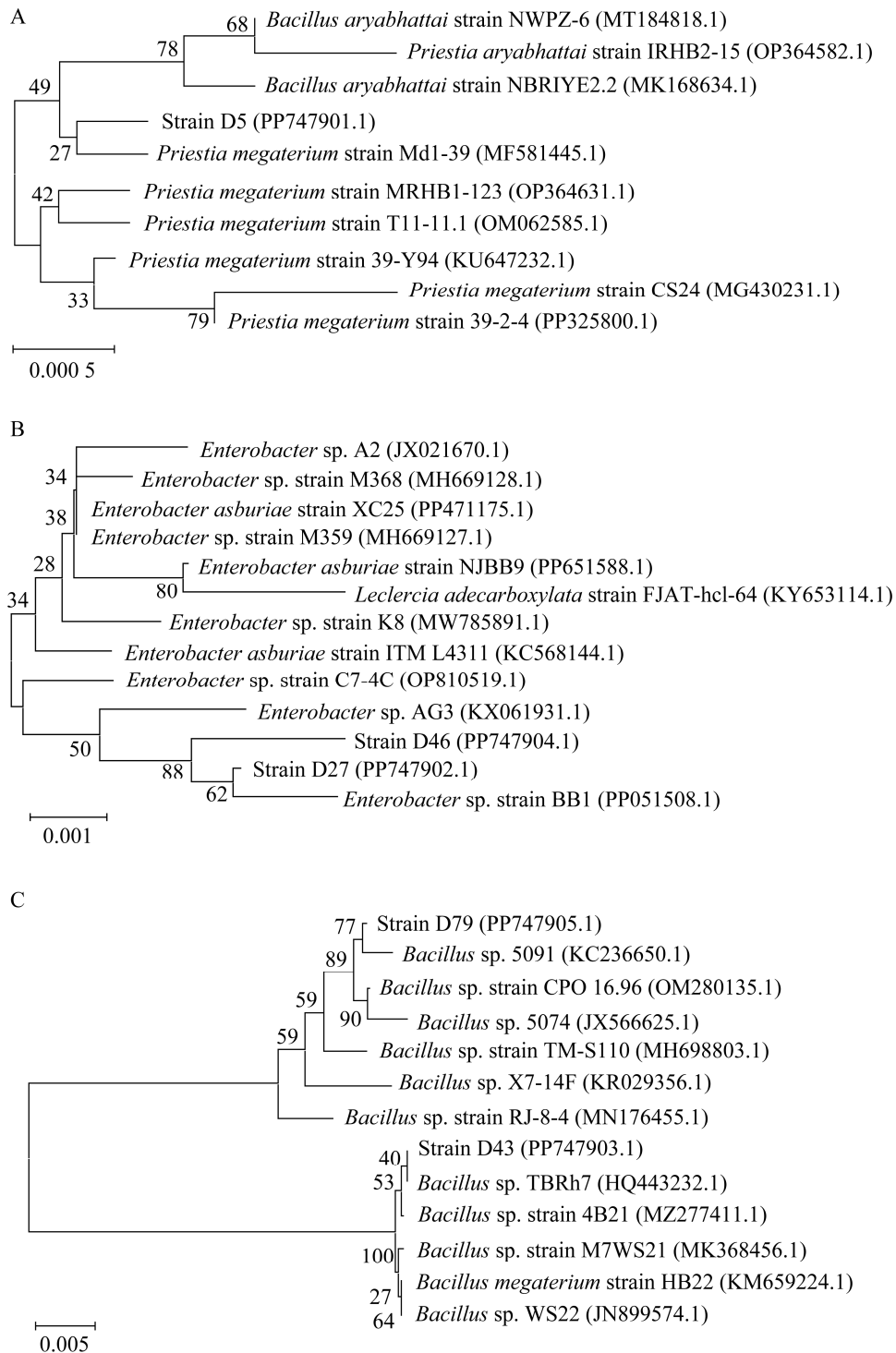


图 4 促生菌株的系统发育树

Figure 4 Phylogenetic tree of growth promoting strains. A: Phylogenetic tree of strain D5. Bar 0.000 5 represents sequence deviation value. B: Phylogenetic tree of strain D27 and D46. Bar 0.001 represents sequence deviation value. C: Phylogenetic tree of strain D43 and D79. Bar 0.005 represents sequence deviation value. Numbers in parentheses represent the sequences' accession number in GenBank.

序列相似度为 99.59%，最终将 D5 鉴定为 *Priestia* sp.。菌株 D27 (PP747902.1) 和 D46 (PP747904.1) 与 *Enterobacter* sp. BB1 (PP051508.1) 的亲缘关系最相近，16S rRNA 基因序列相似度为 99.72% 和 99.49%，最终将 D27 和 D46 鉴定为 *Enterobacter* sp.。菌株 D43 (PP747903.1) 和 D79 (PP747905.1) 分别与 *Bacillus* sp. TBRh7 (HQ443232.1) 和 *Bacillus* sp. 5091 (KC236650.1) 的亲缘关系最相近，16S rRNA 基因序列相似度分别为 99.93% 和 99.73%，最终将 D43 和 D79 鉴定为 *Bacillus* sp.。

2.2 产 IAA 菌株对樱桃植株的促生效果

2.2.1 植株根系活力、根系呼吸速率和根系构型

由图 5 可知，与 CK 相比菌株 D5 对植株的根系活力无显著性影响，菌株 D27、D43、D46 和 D79 较 CK 根系活力分别提高了 27.87%、24.79%、41.90% 和 28.01%，达到显著水平，但 4 个菌株促进效果无差异。

由图 6A 可知，菌株 D27 对幼苗根系的总呼吸速率影响最显著，且较 CK 提高了 51.40%，

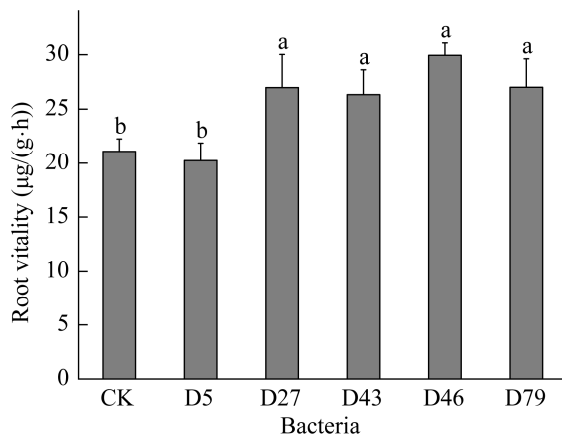


图 5 产 IAA 菌株对幼苗根系活力的影响

Figure 5 Effects of IAA-producing bacteria on root activity of seedlings. Different lowercase letters indicate statistically significant differences between groups ($P < 0.05$).

其他菌株对根系总呼吸影响不显著。如图 6B 所示，在根系各生化途径的呼吸速率中，各菌株对 EMP 的影响最大，均显著高于 CK。菌株 D27、D46 和 D79 对根系 TCA 呼吸速率也产生了显著性影响，且分别较 CK 显著提高了 159.10%、122.73% 和 177.27%。菌株 D27 和 D79 对根系 PPP 呼吸速率也较 CK 显著提高了 68.57% 和 128.57%。综合分析，菌株 D27 和 D79 对根系的呼吸速率影响最大。

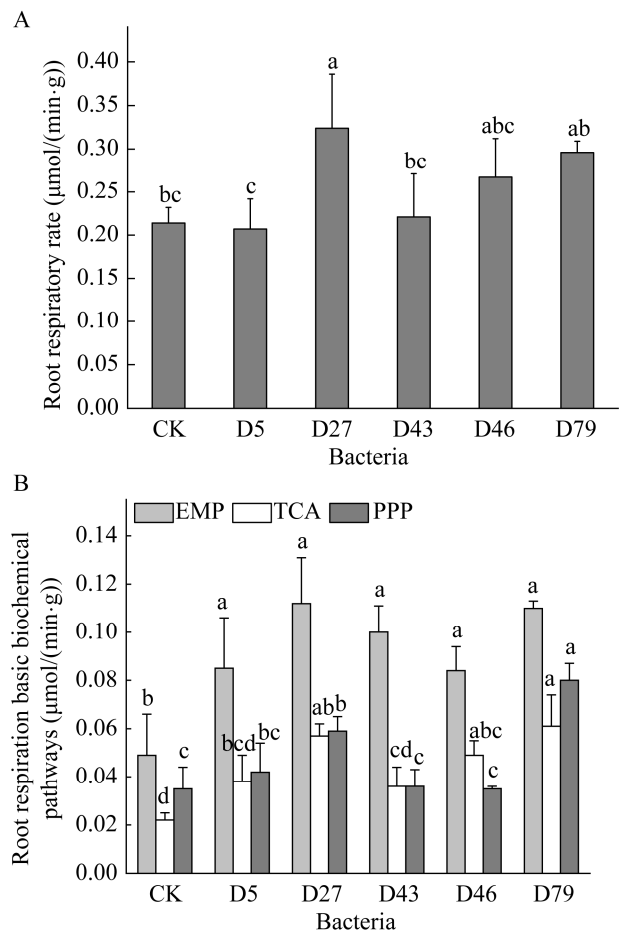


图 6 产 IAA 菌株对幼苗根系呼吸速率的影响

Figure 6 Effects of IAA-producing bacteria on root respiration rate of seedlings. A: Effect of strain on total root respiration rate. B: Effects of strains on respiration rate of root each biochemical pathway. Different lowercase letters indicate statistically significant differences between groups ($P < 0.05$).

如表 2 所示, 菌株 D27 对根系总根长和根体积影响不显著, 但与 CK 相比根表面积显著增加了 19.80%。菌株 D46 对幼苗根系却产生了一定程度的抑制作用, 其中总根长较 CK 显著降低了 29.07%。此外, 其他菌株对幼苗根系构型影响不显著。

2.2.2 植株叶片光合参数

如表 3 所示, 各菌株处理显著提高了幼苗叶片的净光合速率(Pn), 其中菌株 D5 提高最为显著, 较 CK 显著提高了 58.82%。蒸腾速率(Tr)和气孔导度(Gs)表现出一定程度的下降趋势。胞间二氧化碳浓度(Ci)均显著下降, 其中菌株 D27

较 CK 显著下降了 19.22%。叶片水分利用效率(WUE)整体均显著提高, 其中菌株 D27 较 CK 显著提高了 79.83%。

2.2.3 植株生物量

如表 4 所示, 菌株 D5、D27 和 D46 处理后幼苗株高较 CK 显著增加了 28.80%、46.65%和 31.39%。各菌株对茎粗无显著影响。菌株 D27、D46 和 D79 处理对植株地上部的生物量影响较为显著。菌株 D46 和 D79 对植株根系生物量的影响较为显著。综合所述, 菌株 D27、D46 和 D79 对植株整体生物量的促生效果较为明显。

表 2 产 IAA 菌株对幼苗根系构型的影响

Table 2 Effects of IAA-producing bacteria on root system architecture of seedlings

Bacteria	Total root length (m)	Root surface area (cm ²)	Root volume (cm ³)	Average diameter (mm)
CK	9.94±0.30a	138.38±5.04bc	1.52±0.17ab	0.44±0.02a
D5	10.87±0.46a	148.02±2.46ab	1.63±0.09ab	0.44±0.02a
D27	10.70±0.61a	165.78±7.60a	1.79±0.37ab	0.45±0.03a
D43	10.19±0.66a	152.60±10.31ab	1.94±0.10a	0.47±0.01a
D46	7.05±0.57b	116.88±7.59c	1.45±0.10b	0.48±0.02a
D79	10.14±0.19a	152.90±8.60ab	1.88±0.24ab	0.48±0.02a

Different lowercase letters indicate statistically significant differences between groups ($P<0.05$).

表 3 产 IAA 菌株对幼苗叶片光合参数的影响

Table 3 Effects of IAA-producing bacteria on leaf photosynthetic parameters of seedlings

Bacteria	Pn ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	Tr ($\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	GS ($\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	Ci ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	WUE ($\mu\text{mol}/\text{mmol}$)
CK	7.31±0.18e	2.11±0.01a	0.17±0.01a	400.48±1.87a	3.47±0.16c
D5	11.61±0.32a	2.07±0.27a	0.13±0.02b	335.45±7.51b	5.67±0.52ab
D27	8.37±0.10d	1.35±0.11c	0.1±0.01c	323.49±9.75c	6.24±0.68a
D43	10.51±0.13b	1.98±0.05a	0.14±0.01b	342.28±1.49b	5.33±0.28b
D46	9.79±0.31c	1.77±0.07b	0.12±0.02b	339.23±4.91b	5.56±0.48ab
D79	10.87±0.15b	1.95±0.06ab	0.13±0.01b	340.33±3.8b	5.53±0.30ab

Different lowercase letters indicate statistically significant differences between groups ($P<0.05$).

表 4 产 IAA 菌株对幼苗生物量的影响

Table 4 Effects of IAA-producing bacteria on plant biomass of seedlings

Bacteria	Plant height (cm)	Stem diameter (mm)	Aboveground fresh weight (g)	Aboveground dry weight (g)	Root fresh weight (g)	Root dry weight (g)
CK	20.45±1.38c	3.05±0.14a	5.06±0.37c	1.67±0.31b	3.91±0.10b	0.96±0.06b
D5	26.34±1.19ab	3.22±0.09a	6.27±0.36ab	2.06±0.13ab	4.15±0.11b	0.95±0.03b
D27	29.99±1.77a	3.27±0.12a	7.18±0.25a	2.52±0.06a	4.51±0.59ab	0.98±0.07b
D43	19.33±2.91c	3.28±0.11a	5.90±0.63bc	1.97±0.18ab	4.76±0.20ab	1.12±0.07ab
D46	26.87±0.37ab	3.38±0.12a	7.29±0.13a	2.48±0.10a	5.28±0.26a	1.25±0.16a
D79	22.57±1.00bc	3.24±0.17a	6.84±0.23ab	2.32±0.06a	5.17±0.15a	1.24±0.02a

Different lowercase letters indicate statistically significant differences between groups ($P<0.05$).

3 讨论与结论

众所周知,根际微生物对植物根系乃至植株整体的生长发育都起到不可忽视的调控作用,其中 PGPR 以相对较小的微生物群落占比却对植物生长发挥着重要的促生作用^[25]。目前,前人已经在多种不同植物和不同环境下筛选到了诸多具有不同促生特性的 PGPR 菌株,其中芽孢杆菌对植物的促生报道较多,而肠杆菌则通常能高产 IAA 促进植物生长^[26]。本研究筛选到的 5 株细菌中肠杆菌 D46 的 IAA 最高产量达到了 53.10 mg/L,这在目前报道的众多产 IAA 促生菌中属于较高水平。除了具有产 IAA 的促生特性外,其还具有不同水平的固氮、溶磷和解钾等促生特性,这与根际枯草芽孢杆菌 y1923 兼具产 IAA、溶磷和解钾能力^[14],毛竹根际水生拉恩氏菌 SD2N7 兼具高产 IAA、固氮和溶磷能力^[27]的研究结果相一致。PGPR 促进植物生长的前提是要成功定殖于宿主植物根际^[28]。研究发现,PGPR 自身的趋化能力有助于其向植物根系移动,植物根系分泌有机酸、多糖和氨基酸等物质可作为良好的趋化性引诱剂来引诱细菌向植物根系移动,进而完成定殖^[29]。本研究中,菌株 D27、D46 和 D79 对糖、氨基酸和有机酸类物质均表现出较强的趋化性,说明其具备在土壤中向植物根系运动定殖的潜力,这与解淀粉芽孢杆菌 T-5 对番茄根系分泌的有机酸类物质具有强趋化性的研究结果有一定相似之处^[30]。研究表明,可以通过外源添加趋化性物质来增强 PGPR 的趋化性,促使其进一步快速地向植物根系移动进而定殖根系来达到发挥其促生作用的目的。例如,通过添加石莼多糖(*Ulva prolifera* polysaccharide, UPP)可以显著增强解淀粉芽孢杆菌 Cas02 的趋化性,使其快速地在烟草根际定殖^[28]。

鉴于菌株自身具有产 IAA 等多种潜在的促

生特性,而 IAA 具有促进细胞分裂、调控植物侧根发生和调节根系构型等多种重要作用^[17],因此我们进一步对其进行了盆栽促生试验研究。结果显示,菌株 D27、D46 和 D79 对吉塞拉 6 号幼苗整体生物量的影响较为显著,这与其他产 IAA 促生菌在马铃薯、小麦和甜瓜等多种不同作物上的促生结果相一致^[31-33]。各菌株对幼苗的根系构型和根系活力也产生了不同程度的影响。其中菌株 D46 处理后幼苗总根长、根表面积和根体积较 CK 均显著减少,但其根系活力却相对较高。进一步结合植株生物量的变化可以发现,菌株 D46 处理后使植株在较小的根系状态下能维持植株地上部更强的长势,且能显著提高根系活力,这对果树生产具有重要意义。根系的呼吸作用是植物根系与外界进行能量和物质交换的重要途径之一,其对根系再生、养分吸收及植株整体的生长发育都极具重要意义^[34]。本研究中,菌株 D27 处理后樱桃幼苗根系的总呼吸速率较 CK 显著提高了 51.40%。在不同生化途径中,EMP 呼吸途径占比最高,且各菌株处理对 EMP 呼吸途径的提升程度也最大。进一步分析发现,樱桃根系主要以 EMP-TCA 呼吸为主,外源 PGPR 的接种能进一步促进 EMP-TCA 循环,加速根系与外界能量与物质交换能力,进而促进植株整体的生长发育^[35]。PGPR 在直接促进根系生长发育的同时也能对植物的光合作用产生一定的影响^[36]。在甘蔗根际接种铜绿假单胞菌 DJ06 后,其净光合速率较 CK 显著提高^[37];在小麦根际接种芽孢杆菌 MNCN1 也显著提高了叶片的光合速率^[38]。在本研究中,各菌株处理均显著提高了樱桃叶片的净光合速率,蒸腾速率均出现了不同程度的下降,但叶片的光合水分利用效率均显著增加,因此综合分析各菌株对幼苗的光合性能有一定的促生作用,这与前人的研究结果基本一致。

近年来, PGPR 的研究逐渐广泛深入, 其中以 PGPR 制成的生物菌肥也逐渐适用于广大农业生产一线。然而, 目前生产上很多菌株的促生作用机理并不明确, 多种菌株复配使用后可能并不能最大效率地促进植株的生长发育。此外, 实验室条件下促生菌的促生效果往往在实际大田生产中无法完全实现, 进而导致菌肥的促生效果大打折扣。鉴于目前 PGPR 菌肥存在的问题, 因此开发促生特性多样化且促生条件具有广谱性的优良菌株是极其重要的研究方向^[39]。

本研究从东北山樱根际筛选到 5 株产 IAA 菌株, 其中 D46 产量最高, 为 53.10 mg/L。菌株系统发育树分析将 D5 鉴定为 *Priestia* sp.、D27 和 D46 鉴定为 *Enterobacter* sp.、D43 和 D79 鉴定为 *Bacillus* sp.。此外, 5 株细菌具有固氮特性, 3 株具有溶磷特性, 2 株具有解钾特性, 且对糖、有机酸和氨基酸均具有不同程度的趋化性。接种菌剂试验表明, 5 株菌株均能在不同程度上提高吉塞拉 6 号樱桃幼苗的根系活力和呼吸速率, 改善根系构型、增强植株光合性能、增加植株生物量来促进植物的生长发育, 其中以菌株 D27、D46 和 D79 的综合促生效果较好。鉴于自然环境的多变复杂性, 促生菌对生产中的果树促生效应还存在诸多不确定性。因此, 后期需要进一步探究 PGPR 对多种环境的耐受性及促生的时空效应, 开展相关田间试验验证 PGPR 的广谱性和抗逆性, 为微生物菌肥的生产提供优良多样的菌种资源。

参考文献

- [1] PRINSI B, NEGRI AS, ESPEN L, PIAGNANI MC. Proteomic comparison of fruit ripening between 'hedelfinger' sweet cherry (*Prunus avium* L.) and its somaclonal variant 'HS'[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2016, 64(20): 4171-4181.
- [2] ZHANG P, HE JL, LYU DG, QIN SJ. Physiological and biochemical mechanisms of *Prunus sachalinensis* root for coping with short-term waterlogging and subsequent recovery[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2024, 24(2): 2997-3010.
- [3] LI PF, CAO XQ, TAN H, WANG JH, REN SM, YANG PL. Studies on water uptake and heat status of cherry root under water-saving measures[J]. *Agricultural Water Management*, 2020, 242: 106359.
- [4] GUO YZ, WANG JY. Spatiotemporal changes of chemical fertilizer application and its environmental risks in China from 2000 to 2019[J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2021, 18(22): 11911.
- [5] VERBON EH, LIBERMAN LM. Beneficial microbes affect endogenous mechanisms controlling root development[J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(3): 218-229.
- [6] LUO P, DI DW. Precise regulation of the TAA1/TAR-YUCCA auxin biosynthesis pathway in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(10): 8514.
- [7] 庞志强, 余迪求. 干旱胁迫下的植物根系-微生物互作体系及其应用[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(2): 109-126.
PANG ZQ, YU DQ. Plant root system-microbial interaction system under drought stress and its application[J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(2): 109-126 (in Chinese).
- [8] MAHMUD K, MAKAJU S, IBRAHIM R, MISSAOUI A. Current progress in nitrogen fixing plants and microbiome research[J]. *Plants*, 2020, 9(1): 97.
- [9] ZHANG H, HAN LZ, JIANG B, LONG CM. Identification of a phosphorus-solubilizing *Tsukamurella tyrosinosolvans* strain and its effect on the bacterial diversity of the rhizosphere soil of peanuts growth-promoting[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2021, 37(7): 109.
- [10] RABIEI Z, HOSSEINI SJ, PIRDASHTI H, HAZRATI S. Physiological and biochemical traits in coriander affected by plant growth-promoting rhizobacteria under salt stress[J]. *Heliyon*, 2020, 6(10): e05321.
- [11] TSUKANOVA KA, CHEBOTAR VK, MEYER JJM, BIBIKOVA TN. Effect of plant growth-promoting rhizobacteria on plant hormone homeostasis[J]. *South African Journal of Botany*, 2017, 113: 91-102.
- [12] GOSWAMI D, THAKKER JN, DHANDHUKIA PC. Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review[J]. *Cogent Food and Agriculture*, 2016, 2(1): 1127500.
- [13] ZHANG QD, GONG M, XU X, LI HH, DENG W. Roles of auxin in the growth, development, and stress tolerance of horticultural plants[J]. *Cells*, 2022, 11(17): 2761.
- [14] 郭彦钊, 杜春辉, 于烽, 黄敏刚, 齐飞. 旱区盐生植物根际促生菌的分离鉴定及其干旱、盐胁迫下促生特性[J]. *微生物学报*, 2023, 63(2): 610-622.
GUO YZ, DU CH, YU F, HUANG MG, QI F. Isolation and identification of growth-promoting bacteria in halophyte rhizosphere in arid region and their growth-promoting characteristics under drought and salt stresses[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(2): 610-622 (in Chinese).

- [15] JIANG WT, CHEN R, ZHAO L, DUAN YN, WANG HY, YAN ZB, SHEN X, CHEN XS, YIN CM, MAO ZQ. Isolation of phloridzin-degrading, IAA-producing bacterium *Ochrobactrum haematophilum* and its effects on the apple replant soil environment[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2023, 9(2): 199-208.
- [16] MARTINS DS, REIS VM, SCHULTZ N, ALVES BJR, URQUIAGA S, PEREIRA W, SOUSA JS, BODDEY RM. Both the contribution of soil nitrogen and of biological N₂ fixation to sugarcane can increase with the inoculation of diazotrophic bacteria[J]. *Plant and Soil*, 2020, 454(1): 155-169.
- [17] 陈越, 李虎林, 朱诗苗, 闫寒, 郎彬, 姬文秀. 产吡啶乙酸(IAA)促生菌的分离鉴定及对烟草种子萌发和幼苗生长发育的影响[J]. *作物杂志*, 2020(2): 176-181. CHEN Y, LI HL, ZHU SM, YAN H, LANG B, JI WX. Isolation and identification of IAA-producing rhizobacteria and its effects on seed germination and seedling growth of tobacco[J]. *Crops*, 2020(2): 176-181 (in Chinese).
- [18] WANG XN, ZHANG JC, WANG XF, AN JP, YOU CX, ZHOU B, HAO YJ. The growth-promoting mechanism of *Brevibacillus laterosporus* AMCC100017 on apple rootstock *Malus robusta*[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2022, 8(1): 22-34.
- [19] 谢来工, 赵文瑾, 张磊. AI-2 通过甲基化趋化受体 McpU 调控恶臭假单胞菌 KT2440 的趋化运动及生物膜形成[J]. *微生物学报*, 2022, 62(2): 628-639. XIE LG, ZHAO WJ, ZHANG L. Autoinducer-2 regulates the chemotaxis and biofilm formation of *Pseudomonas putida* KT2440 by the methyl-accepting chemotaxis protein McpU[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(2): 628-639 (in Chinese).
- [20] 赵龙飞, 徐亚军, 常佳丽, 李敏, 张艳玲, 党永杰, 王梦思, 程亚稳, 张斌月. 具 ACC 脱氨酶活性大豆根瘤内生菌的筛选、抗性及其促生作用[J]. *微生物学报*, 2016, 56(6): 1009-1021. ZHAO LF, XU YJ, CHANG JL, LI M, ZHANG YL, DANG YJ, WANG MS, CHENG YW, ZHANG BY. Screening, resistance and growth-promoting effect of endophytic bacteria with ACC deaminase activity isolated from soybean nodules[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2016, 56(6): 1009-1021 (in Chinese).
- [21] 张昊鑫, 王中华, 牛兵, 郭慷, 刘璐, 姜瑛, 张世祥. 产 IAA 兼具溶解解钾高效促生菌的筛选、鉴定及其广谱性应用[J]. *生物技术通报*, 2022, 35(5): 100-111. ZHAO LF, WANG ZH, NIU B, GUO K, LIU L, JIANG Y, ZHANG SX. Screening, identification and broad-spectrum application of efficient IAA-producing bacteria dissolving phosphorus and potassium[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2022, 35(5): 100-111 (in Chinese).
- [22] 王珣珺, 黄巧云, 蔡鹏, 陈雯莉. 解钾菌解钾效率检测方法比较[J]. *华中农业大学学报*, 2016, 35(1): 81-85. WANG XJ, HUANG QY, CAI P, CHEN WL. Comparing different methods of detecting potassium solubilizing efficiency with potassium solubilizing bacteria[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2016, 35(1): 81-85 (in Chinese).
- [23] OU T, ZHANG M, HUANG YZ, WANG L, WANG F, WANG RL, LIU XJ, ZHOU ZY, XIE J, XIANG ZH. Role of rhizospheric *Bacillus megaterium* HGS7 in maintaining mulberry growth under extremely abiotic stress in hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 880125.
- [24] 余让才, 潘瑞焱. 蓝光对水稻幼苗呼吸代谢的影响[J]. *中国水稻科学*, 1996, 10(3): 159-162. YU RC, PAN RC. Effect of blue light on the respiration of rice (*Oryza sativa*) seedlings[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 1996, 10(3): 159-162 (in Chinese).
- [25] PRAMANIK K, MANDAL S, BANERJEE S, GHOSH A, MAITI TK, MANDAL NC. Unraveling the heavy metal resistance and biocontrol potential of *Pseudomonas* sp. K32 strain facilitating rice seedling growth under Cd stress[J]. *Chemosphere*, 2021, 274: 129819.
- [26] GUPTA V, BUCH A. *Pseudomonas aeruginosa* predominates as multifaceted rhizospheric bacteria with combined abilities of P-solubilization and biocontrol[J]. *Journal of Pure and Applied Microbiology*, 2019, 13(1): 319-328.
- [27] 杨芾, 王辉, 王琴, 姜春前, 周妍旭, 李潞滨. 浙江地区毛竹林根际土壤促生细菌筛选及促生效应研究[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2024. DOI:10.12302/j.issn.1000-2006.202307015. YANG F, WANG H, WANG Q, JIANG CQ, ZHOU YX, LI LB. Screening of growth promoting bacteria in the rhizosphere soil of *Phyllostachys edulis* and study on the growth promoting effects in Zhejiang province[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2024. DOI:10.12302/j.issn.1000-2006.202307015 (in Chinese).
- [28] CHU DP, WANG XQ, FAN JJ, PENG LJ, LIANG JC, ZHENG YF, WANG R, YOU XW, JING CL, CLARK J, LI YQ, YUAN Y. *Ulva prolifera* polysaccharide enhances the root colonisation by *Bacillus amyloliquefaciens* strain Cas02[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2023, 299: 120171.
- [29] TIAN T, SUN BB, SHI HW, GAO TT, HE YH, LI Y, LIU YX, LI XX, ZHANG LQ, LI SD, WANG Q, CHAI YR. Sucrose triggers a novel signaling cascade promoting *Bacillus subtilis* rhizosphere colonization[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(9): 2723-2737.
- [30] TAN SY, YANG CL, MEI XL, SHEN SY, RAZA W, SHEN QR, XU YC. The effect of organic acids from tomato root exudates on rhizosphere colonization of *Bacillus amyloliquefaciens* T-5[J]. *Applied Soil Ecology*, 2013, 64: 15-22.
- [31] 李培根, 要雅倩, 宋吉祥, 王天琪, 周波, 王冰, 林榕姗. 马铃薯根际产 IAA 芽孢杆菌的分离鉴定及促生效果研究[J]. *生物技术通报*, 2020, 36(9): 109-116. LI PG, YAO YQ, SONG JX, WANG TQ, ZHOU B, WANG B, LIN RS. Isolation and identification of IAA-producing *Bacillus* sp on potato rhizosphere and its growth-promoting effect[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(9): 109-116 (in Chinese).
- [32] OU KM, HE XY, CAI K, ZHAO WR, JIANG XX, AI WF, DING Y, CAO YY. Phosphate-solubilizing

- Pseudomonas* sp. strain WS32 rhizosphere colonization-induced expression changes in wheat roots[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 927889.
- [33] LEE KE, RADHAKRISHNAN R, KANG SM, YOU YH, JOO GJ, LEE IJ, KO JH, KIM JH. *Enterococcus faecium* LKE12 cell-free extract accelerates host plant growth via gibberellin and indole-3-acetic acid secretion[J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2015, 25(9): 1467-1475.
- [34] FAHEY TJ, YAVITT JB. An *in situ* approach for measuring root-associated respiration and nitrate uptake of forest trees[J]. *Plant and Soil*, 2005, 272(1): 125-131.
- [35] 杜国栋, 刘志琨, 赵玲, 吕三三, 汪晓谦, 吕德国. 生物炭减缓干旱胁迫对秋子梨根系呼吸生理功能的影响[J]. *果树学报*, 2016, 33(S1): 90-97.
DU GD, LIU ZK, ZHAO L, LÜ SS, WANG XQ, LÜ DG. Biochar alleviates effects of drought stress on root respiration in *Pyrus ussuriensis*[J]. *Journal of Fruit Science*, 2016, 33(S1): 90-97 (in Chinese).
- [36] 潘晶, 黄翠华, 彭飞, 尤全刚, 刘斐耀, 薛娴. 植物根际促生菌诱导植物耐盐促生作用机制[J]. *生物技术通报*, 2020, 36(9): 75-87.
- PAN J, HUANG CH, PENG F, YOU QG, LIU FY, XUE X. Mechanisms of salt tolerance and growth promotion in plant induced by plant growth-promoting rhizobacteria[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(9): 75-87 (in Chinese).
- [37] GUO DJ, SINGH P, YANG B, SINGH RK, VERMA KK, SHARMA A, KHAN Q, QIN Y, CHEN TS, SONG XP, ZHANG BQ, LI DP, LI YR. Complete genome analysis of sugarcane root associated endophytic diazotroph *Pseudomonas aeruginosa* DJ06 revealing versatile molecular mechanism involved in sugarcane development[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1096754.
- [38] AYAZ M, ALI Q, JIANG QF, WANG RY, WANG ZQ, MU GY, KHAN SA, KHAN AR, MANGHWAR H, WU HJ, GAO XW, GU Q. Salt tolerant *Bacillus* strains improve plant growth traits and regulation of phytohormones in wheat under salinity stress[J]. *Plants*, 2022, 11(20): 2769.
- [39] Chandran H, Meena M, Swapnil P. Plant growth-promoting rhizobacteria as a green alternative for sustainable agriculture[J]. *Sustainability*, 2021, 13(19): 10986.