

柠条根际促生芽孢杆菌的分离、鉴定及功能分析

刘思源¹, 万永青¹, 郜晋楠¹, 杨金耀², 满都拉^{3*}

¹内蒙古农业大学生命科学学院, 内蒙古 呼和浩特

²杭锦旗林业和草原事业发展中心, 内蒙古 鄂尔多斯

³内蒙古农业大学食品科学与工程学院, 内蒙古 呼和浩特

收稿日期: 2026年3月25日; 录用日期: 2026年4月23日; 发布日期: 2026年4月29日

摘要

内蒙古自治区作为我国北方的重要生态屏障, 承担着我国23%的防沙重任。柠条(*Caragana korshinskii* Kom.)作为耐旱植物, 在防风固沙和水土保持中发挥重要作用。为保证人工栽培柠条的发芽和幼苗生长, 本研究分离筛选柠条根际促生菌、评价其促生性能, 构建复合菌剂并通过盆栽实验研究最佳菌种组合, 分析菌剂对柠条理化指标、土壤指标和根际微生物的影响。结果表明, 从柠条根际土壤和平茬废弃物中分离得到84株芽孢杆菌(*Bacillus*), 筛选出产吡啶乙酸、解磷、解钾和拮抗功能的菌株11株, 其中SGA510、SC21和B180可显著促进柠条种子萌发和幼苗生长($p < 0.05$), 萌发率分别提高4%、5%和9.33%, 株高分别增长14.23%、10.01%和12.12%, 经鉴定, SGA510为植物内芽孢杆菌(*B. endophyticus*), SC21和B180为枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)。构建的SGB (SGA510 + SC21)和SCB (SC21 + B180)复合菌剂能够分别显著提升柠条株高25.3%和27.3%、叶片数30.3%和20.6% ($p < 0.05$)。此外, 两种复合菌剂还能显著提高柠条叶绿素含量和超氧化物歧化酶活力, 降低丙二醛含量, 提升土壤蔗糖酶活性, 且SGB还能显著提高土壤速效磷含量($p < 0.05$)。根际微生物分析结果显示, SGA510、SGB和SCB可显著降低根际微生物丰富度($p < 0.05$), 但不改变土壤本身菌群结构($p > 0.05$)。其中, SC21、SGB和SCB可提高变形菌门(*Proteobacteria*)丰度(分别为8.2%、7.1%和17.2%), 降低纤维弧菌属(*Cellvibrio*)丰度, SGA510、SC21、SGB和SCB可提高马赛菌属(*Massilia*)丰度。综上, 本研究筛选出高效促生菌株并构建复合菌剂, 改善了柠条根际微环境、提高了柠条生物量, 为内蒙古荒漠化地区治理和可持续发展提供了一种微生物解决思路。

关键词

柠条, 促生菌, 复合菌剂, 微生物群落, 芽孢杆菌

*通讯作者。

Isolation, Identification, and Functional Analysis of Plant Growth-Promoting *Bacillus* Strains Associated with the Rhizosphere of *Caragana korshinskii* Kom.

Siyuan Liu¹, Yongqing Wan¹, Jinnan Gao¹, Jinyao Yang², Dlaa Man^{3*}

¹College of Life Sciences, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot Inner Mongolia

²Hangjin Banner Forestry and Grassland Development Center, Ordos Inner Mongolia

³College of Food Science and Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot Inner Mongolia

Received: March 25, 2026; accepted: April 23, 2026; published: April 29, 2026

Abstract

As an important ecological barrier in northern China, the Inner Mongolia Autonomous Region bears 23% of the nation's major sand control responsibility. *Caragana korshinskii* Kom., a drought-tolerant plant, plays a key role in windbreak and sand fixation as well as soil and water conservation. To ensure the germination and seedling growth of cultivated *C. korshinskii*, this study isolated and screened plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) from the rhizosphere of *C. korshinskii*, evaluated their growth-promoting traits, constructed composite microbial inoculants, and investigated the optimal bacterial combinations through pot experiments. The effects of the inoculants on the physicochemical indices of *C. korshinskii*, soil properties, and rhizosphere microbial community were analyzed. Results showed that 84 *Bacillus* strains were isolated from rhizosphere soil and pruning residues of *C. korshinskii*. Among them, 11 strains exhibited capabilities such as IAA production, phosphate solubilization, potassium solubilization, and antagonistic activity. Three strains, SGA510, SC21, and B180, significantly promoted seed germination and seedling growth of *C. korshinskii* ($p < 0.05$), increasing germination rates by 4%, 5%, and 9.33%, respectively, and plant heights by 14.23%, 10.01%, and 12.12%, respectively. SGA510 was identified as *B. endophyticus*, while SC21 and B180 were identified as *B. subtilis*. The composite inoculants SGB (SGA510 + SC21) and SCB (SC21 + B180) significantly increased plant height by 25.3% and 27.3%, and leaf number by 30.3% and 20.6%, respectively ($p < 0.05$). Moreover, both composite inoculants significantly increased chlorophyll content and superoxide dismutase (SOD) activity, reduced malondialdehyde (MDA) content, and enhanced soil sucrose activity. Additionally, SGB significantly increased soil available phosphorus content ($p < 0.05$). Rhizosphere microbial analysis revealed that SGA510, SGB, and SCB significantly reduced rhizosphere microbial richness ($p < 0.05$) but did not alter the overall soil microbial community structure ($p > 0.05$). Specifically, SC21, SGB, and SCB increased the abundance of *Proteobacteria* (by 8.2%, 7.1%, and 17.2%, respectively) and reduced the abundance of *Cellvibrio*; SGA510, SC21, SGB, and SCB increased the abundance of *Massilia*. In conclusion, this study screened highly efficient growth-promoting bacterial strains and constructed composite inoculants, which improved the rhizosphere microenvironment and increased the biomass of *C. korshinskii*, providing a microbial approach for desertification control and sustainable development in Inner Mongolia.

Keywords

Caragana korshinskii Kom., Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR), Compound Microbial Inoculants, Microbial Community, *Bacillus*

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

内蒙古自治区作为我国北方重要生态屏障,承担着 23%的防沙治沙重任,长期面临土地沙化、植被退化及土壤贫瘠的严峻挑战,生态系统脆弱,水土流失与草原荒漠化问题突出[1]。柠条(*Caragana korshinskii* Kom.)系豆科锦鸡儿属多年生灌木,主要分布于我国北方干旱半干旱地区,其根系发达、叶片具蜡质层,耐旱、耐盐碱、抗风沙能力极强,是荒漠化地区植被恢复的核心物种[2]。柠条既能固结流沙、改善土壤通气性和水分渗透能力,提升水土保持效果,其残体和平茬废弃物还能增加土壤有机质[3]、促进碳封存[4],同时作为优质畜牧饲料,兼具重要生态与经济价值[5]。据报道,2024 年内蒙古人工柠条林面积已突破 6230 万亩,借助三北防护林和“黄河几字湾”生态治理项目,近两年新增种植面积达历史峰值,但荒漠区土壤有机质匮乏、磷钾多为结合态[6],可供柠条吸收的养分有限,导致人工育苗成活率低、成林缓慢,制约了其生态防护功能发挥[7]。传统生态修复手段成本高、适应性差、难以持续,亟需探索高效便捷的技术手段提升柠条生长质量。

植物根际促生菌(PGPR)是定殖于植物根系及周围土壤、可通过直接或间接机制促进植物生长的有益微生物[8]。目前已发现假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、根瘤菌属(*Rhizobium*)等 20 多个属[9]。PGPR 可通过固氮、解磷、解钾等改善植物养分供应,分泌吲哚乙酸(IAA)等激素促进根系发育,合成铁载体、抗生素抑制病原菌,增强植物抗逆性[10]。其中,芽孢杆菌属因能形成抗逆芽孢、适应极端环境,广泛分布于土壤中,在生态修复中极具优势,尤其是枯草芽孢杆菌,可促进植物根系生长、提高叶绿素含量,已被商业化用于复合菌剂开发[11]。目前有多种复合菌剂应用于作物增产、盐碱地改良[12],但针对柠条这一干旱区核心生态树种却缺乏系统的菌株筛选、复合菌剂开发及作用机制探索。

将分子生物学技术整合到 PGPR 的研究中逐渐成为一种趋势,可从基因层面揭示 PGPR 对植物和土壤微生物群落的影响[13]。微生物高通量测序是对微生物群落进行快速且大规模测序分析的方法,突破了传统分析技术的限制,能够直接解析环境、临床或工业样本中的微生物多样性[14]。扩增子测序(Amplicon Sequencing)是微生物高通量测序的重要方法,通过 PCR 特异性扩增微生物群落中的保守标记基因片段,结合高通量测序技术分析其序列变异,从而揭示样本中的微生物组成、多样性及群落结构,进一步分析不同处理间微生物群落间的差异[15]。

基于此,本研究以柠条为研究对象,以其根际土壤和平茬废弃物中分离筛选促生菌株,通过解磷、解钾、产 IAA 功能初筛余发芽、盆栽实验复筛寻找柠 PGPR。进一步,通过拮抗实验筛选相容性菌株构建复合菌剂,评价复合菌剂对柠条菌剂柠条根际土壤微生物的影响。

2. 实验材料和方法

2.1. 实验材料

柠条根际土壤、周边土壤及平茬废弃物于 2024 年 5 采集于内蒙古鄂尔多斯市杭锦旗人工柠条林。盆栽实验土壤采自内蒙古农业大学实验田,土壤 pH 7.5,实验期间不做灭菌处理。柠条种子采自内蒙古呼和浩特市四子王旗人工柠条林,选取饱满健康种子用于实验。

实验所用培养基包括 LB、NB、PDA、BPY、NBRIP 培养基,以及解磷、解钾筛选培养基。解磷菌筛选培养基:葡萄糖 10 g/L、Ca₃(PO₄)₂ 5 g/L、MgCl₂·6H₂O 5 g/L、MgSO₄·7H₂O 0.25 g/L、KCl 0.2 g/L、(NH₄)₂SO₄

0.1 g/L, pH 7.5, 琼脂 20 g/L; 解钾筛选培养基: 葡萄糖 5 g/L、MgSO₄·7H₂O 0.5 g/L、Na₂HPO₄ 2 g/L、CaCO₃ 0.1 g/L、钾长石粉 10 g/L, pH 7.5, 琼脂 20 g/L。所有培养基均于 121℃ 高压蒸汽灭菌 20 min。

2.2. 实验方法

2.2.1. 促生菌的分离初筛与功能鉴定

称取 2 g 样品加入 18 mL 无菌生理盐水, 80℃ 水浴 10 min 杀灭非芽孢杆菌, 180 r/min 振荡 30 min 制备土壤悬液, 经 10 倍梯度稀释后取 10 μL 涂布于解磷、解钾筛选培养基, 28℃ 倒置培养 3~5 d, 挑取具有明显解磷、解钾圈的菌落划线纯化, 纯化菌株于 LB 斜面 4℃ 保存。采用 IAA 比色法对菌株进行产吲哚乙酸定性检测, 菌株在 LB 液体培养基中 28℃、200 r/min 培养 24 h, 离心取上清加入比色板, 避光孵育 24 h, 变红判定为产 IAA 阳性。

2.2.2. 柠条萌发和盆栽实验

采用柠条种子萌发与盆栽实验进行菌株促生效果复筛。种子经 75%乙醇消毒 1 min、无菌水冲洗后, 每皿 100 粒置于无菌滤纸培养皿中, 添加 OD₆₀₀ 为 1.00 的菌液, 以无菌 LB 培养基为对照(CK), 5 d 后统计萌发率。选取促生效果显著的菌株进行盆栽实验, 种子播种于营养土: 蛭石为 1:3 的灭菌基质中, 4 株/钵, 每周添加 5 mL 菌液, CK 添加等量无菌培养基, 每处理 3 次重复。培养 30 d 后测定株高、根长、叶片数、鲜重、干重等生物量指标。

2.2.3. 促生功能定量分析

采用钼锑抗比色法测定菌株解磷能力。菌株在无机磷液体培养基中 28℃、180 r/min 培养 7 d, 离心取上清测定吸光度并计算有效磷含量。采用 ELISA 试剂盒测定菌株产 IAA 能力。

2.2.4. 促生菌的鉴定及生理生化特性

LB 培养基培养后观察菌落形态, 结晶紫染色后油镜观察菌体形态。采用细菌通用引物 27F/1492R 扩增 16S rDNA, 测序后在 NCBI 比对, 采用邻接法构建系统发育树。利用商用生理生化鉴定条测定菌株理化特性。

2.2.5. 复合菌剂制备及其对柠条的促生效应

采用十字划线法与平板对峙法进行菌株拮抗实验, 判断菌株间相容性。复合菌剂盆栽实验采用未灭菌实验田土壤, 种子经消毒后播种, 4 株/钵, 置于植物培养房(光照 16 h/d)培养; 设置单菌株、复合菌剂处理及 CK, 每 7 d 施用 5 mL OD₆₀₀ = 1.00 菌液, 复合菌剂按等比例混合施用, 每个处理 3 次重复; 培养 30 d 测定株高、根长、茎粗、叶片数等指标。

采用 95%乙醇浸提法测定叶片叶绿素含量, 使用酶活试剂盒(Molfarming)测定丙二醛(MDA)、超氧化物歧化酶(SOD)活性, 采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量。土壤速效氮、速效磷、速效钾含量, 以及脲酶、蔗糖酶、碱性磷酸酶、过氧化氢酶活性使用对应试剂盒进行测定。

2.2.6. 根际土壤微生物高通量测序分析

土壤样品置于干冰保存, 送至北京诺禾致源科技股份有限公司完成细菌 16S rDNA 扩增子测序, 测序数据利用 NovoMagic 云平台进行生物信息学分析, 包括群落多样性与结构分析。

2.3. 数据统计与处理

所有实验均设置 3 次生物学重复, 数据采用单因素方差分析(ANOVA), Tukey 法进行多重比较($p < 0.05$)。使用 Microsoft Office 16 进行数据整理, GraphPad Prism 10 完成统计分析 with 图表绘制。

3. 结果和分析

3.1. 促生菌的分离筛选、评价与鉴定

3.1.1. 促生菌的分离筛选

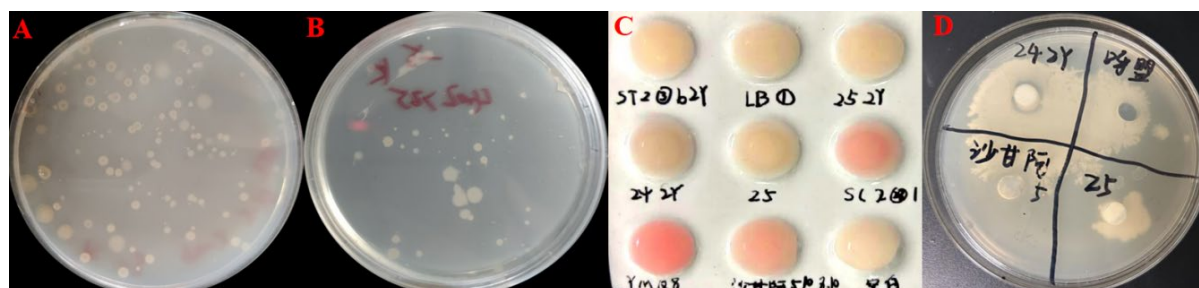
通过 80℃ 加热富集芽孢杆菌后, 梯度稀释培养, 挑取平板上的单菌落进行多次纯化培养共获得 84 株单菌落。经解磷、解钾和产 IAA 等功能鉴定后得到 11 株具有解磷、解钾和产 IAA 等功能菌株, 结果如表 1 和图 1 所示。微生物在土壤磷循环中扮演着不可或缺的角色, 解磷菌可以通过分泌化学物质将土壤中以结合态存在的磷转化为可供植物吸收的有效磷[16]。部分菌株在不同磷源条件下还会以不同的方式进行磷的分解: 初期分泌酸性物质溶解无机磷, 后期利用代谢副产物进一步产生可供植物吸收的磷[17]。

其中, SC21 具有产 IAA 功能, YMQ8 具有产 IAA、解磷功能, SGA510 同时具有产 IAA、解磷和拮抗三种功能, LBQ 具有解磷和拮抗功能, B79 拥有解磷和解钾功能, 242Y、B192 和 B180 具有解磷功能, B39 拥有解钾和拮抗功能, B168 和 B163 拥有解钾功能。PGPR 的促生作用往往是多种功能协同作用的效果, 与具有单一功能的促生菌相比, 具有多种功能的促生菌往往促生效果更强烈, 陈醋等人曾分离出具有 4 种功能的 PGPR, 显著提高了玉米的生长发育[18]。迟惠荣等人筛选出的促生菌显著促进了多花黄精的生长[19]。

Table 1. Isolation and screening results

表 1. 促生菌的筛选

菌株编号	产 IAA	解磷	解钾	抗菌(<i>Staphylococcus aureus</i> CICC23656)	菌株来源
LBQ		√		√	平茬废弃物
YMQ8	√	√			平茬废弃物
SGA510	√	√		√	平茬废弃物
242Y		√			柠条根际土壤
SC21	√				柠条周边土壤
B39			√	√	柠条根际土壤
B79		√	√		柠条根际土壤
B163			√		柠条根际土壤
B168			√		柠条根际土壤
B180		√			柠条根际土壤
B192		√			柠条根际土壤



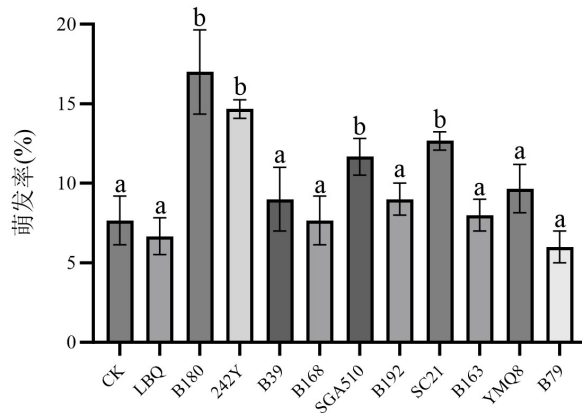
注: 图 A 为解磷菌的筛选, 图 B 为解钾菌的筛选, 图 C 为 IAA 比色板鉴定结果, 图 D 为金黄色葡萄球菌拮抗检测。图 C、D 中的沙甘阿即 SGA510 菌株。

Figure 1. Isolation and identification of selected strains

图 1. 促生菌的筛选鉴定

3.1.2. 柠条萌发和盆栽实验

通过添加促生菌菌液，观察不同促生菌对柠条种子萌发的影响后发现，B180 和 242Y、SGA510 和 SC21 处理下的柠条种子萌发率较对照显著增加($p < 0.05$)，分别提高了 9.33%、7.34%、4%和 5%。因此，选择 B180、242Y、SC21 和 SGA510 这四株菌进行柠条幼苗的栽培实验，考察所筛微生物对柠条幼苗的影响，结果如图 2 所示。



注：字母不同代表具有显著差异，差异显著性水平为 $p < 0.05$ 。

Figure 2. Seed germination rate under different strains
图 2. 施用不同菌株后柠条种子的萌发率

通过分析不同菌株处理 30d 后柠条幼苗的生长指标发现(表 2)，与对照相比，SGA510、SC21 和 B180 三株菌能显著提高柠条生物量($p < 0.05$)，株高分别增长了 14.23%、10.01%、12.12%，根长分别提高了 20.17%、13.88%、13.05%，叶片数分别提高了 8.97%、19.07%、23.59%，鲜重分别提高了 39.1%、52.17%、26.09%，干重分别提高了 38.98%、40.68%、20.34%。以上结果与 PGPR 的解磷、产 IAA 等功能密不可分，部分菌株也拥有产 IAA 功能但对柠条的促生作用并不明显，既可能是 IAA 分泌量较少导致，也可能是 IAA 分泌量过多，对柠条生长起到了抑制作用[20]。242Y 菌株施用下的柠条生物量与对照相比并未显著增高，故选用 SGA510、SC21 和 B180 三株菌进行后续研究。

Table 2. Biomass changes of *C. korshinskii* seedlings after single-strain inoculation
表 2. 施用单一菌株对柠条幼苗的影响

指标	CK	SC21		B180		242Y		SGA510	
		生长指标	增长率	生长指标	增长率	生长指标	增长率	生长指标	增长率
株高 (cm)	18.97 ± 0.32 ^a	20.87 ± 1.12 ^b	10.01%	21.27 ± 1.39 ^b	12.12%	19.43 ± 0.5 ^a	2.42%	21.67 ± 0.93 ^b	14.23%
根长 (cm)	8.43 ± 0.12 ^a	9.6 ± 0.56 ^b	13.88%	9.53 ± 0.32 ^b	13.05%	9.8 ± 0.26 ^b	16.25%	10.13 ± 0.25 ^b	20.17%
叶片数 (个)	29.67 ± 2.52 ^a	35.33 ± 1.53 ^b	19.07%	36.67 ± 3.21 ^b	23.59%	32.67 ± 3.06 ^a	10.11%	32.33 ± 3.06 ^a	8.97%
鲜重(g)	0.23 ± 0.02 ^a	0.35 ± 0.03 ^b	52.17%	0.29 ± 0.03 ^b	26.09%	0.25 ± 0.01 ^a	8.7%	0.32 ± 0.05 ^b	39.1%
干重(g)	0.059 ± 0.004 ^a	0.083 ± 0.009 ^b	40.68%	0.071 ± 0.005 ^b	20.34%	0.065 ± 0.008 ^a	10.17%	0.082 ± 0.01 ^b	38.98%

注：字母不同代表具有显著性差异，差异显著性水平为 $p < 0.05$ 。

3.1.3. 促生功能定量分析

通过将 SGA510 和 B180 菌株接种于 NBRIP 平板上观察其解磷圈的大小, 结果如图 3 所示。

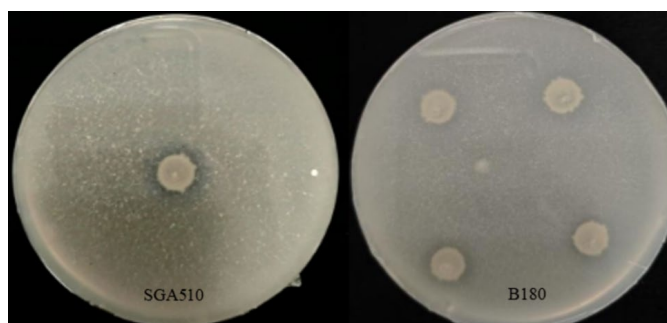


Figure 3. Phosphate-solubilizing effects of strains SGA510 and B180
图 3. SGA510 和 B180 的解磷效果图

观察发现, 菌株 SGA510 和 B180 均能够在 NBRIP 培养基上形成透明解磷圈。其中, 菌株 SGA510 解磷圈相对较大, 2 个菌株的溶磷圈直径与菌落直径比(D/d)分别为 1.62 和 1.47。经过计算 SGA510 和 B180 解磷量分别为 $41.06 \pm 4.29 \mu\text{g/mL}$ 和 $32.35 \pm 5.41 \mu\text{g/mL}$ 。测定 SGA510 和 SC21 的产 IAA 能力后发现, 分别为 $16.01 \pm 2.39 \mu\text{g/mL}$ 和 $19.24 \pm 3.85 \mu\text{g/mL}$ 。

3.1.4. 促生菌的鉴定、生理生化特性及生长特性

将 SGA510、SC21 和 B180 均接种于 LB 培养基, 参考《伯杰氏细菌鉴定手册》第九版进行形态学鉴定[21], 观察菌落形态, 结果如图 4(A)所示。SGA510 单菌落直径 1~2.5 mm, 呈白褐色, 不透明, 质地呈粉末状, 上有轻微褶皱, 其菌落边缘不规则整体为圆形。SC21 单菌落直径 1~3 mm, 呈灰白色, 不透明, 表面凸起有褶皱, 无光泽, 边缘略粗糙呈圆形。B180 单菌落直径 1~2 mm, 呈米黄色, 不透明, 无光泽, 质地呈蜡装, 上有褶皱, 边缘略粗糙呈圆形。使用油镜观察在 LB 液体培养基培养 12 h 后 SGA510、SC21 和 B180 菌株的微观形态, 结果如图 4(B)所示。三株菌均呈短杆状, 往往多个首尾相连组成丝状, 不运动。与常见的芽孢杆菌形态相同。其中 SGA510 和 SC21 菌株可以清晰看到菌与菌之间的隔断, 而 B180 菌与菌之间的连接更为紧密, 隔断较小。

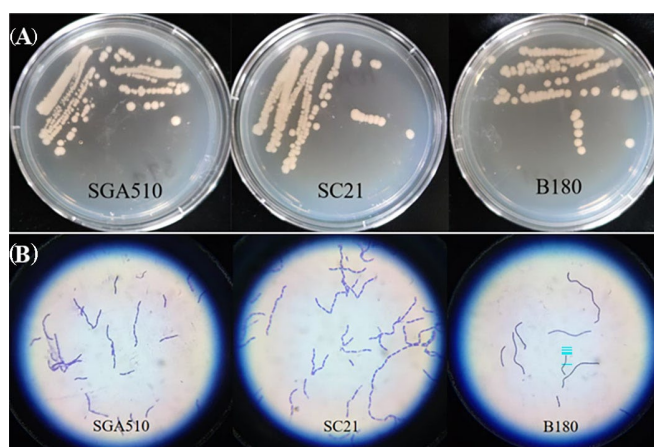


Figure 4. Colony (A) and cell (B) morphology of SGA510, SC21, and B180
图 4. SGA510、SC21 和 B180 的菌落(A)与细胞(B)形态

经测序将测序结果与 NCBI 数据库的序列进行比对。发现, 菌株 SGA510 为植物内生芽孢杆菌(*Bacillus endophyticus*), 与 *B. endophyticus* 序列一致性达到 99.24%。SC21 菌株为枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*), 与 *B. subtilis* 序列一致性高达 99.72%。B180 菌株为枯草芽孢杆菌, 与 *B. subtilis* 序列一致性高达 99.76%。

植物内生芽孢杆菌是 2020 年被新划分命名的芽孢杆菌, 最早从棉花植物之中分离得到。枯草芽孢杆菌是被广泛应用的革兰氏阳性益生菌, 其作用涵盖农业、工业、环保及医药等多个领域。枯草芽孢杆菌其抑制植物病原菌的范围很广, 包括植物根部病害、枝干病害等等, 是一种理想的生防微生物[22]。市面上也多以枯草芽孢杆菌为基础生产菌肥或菌剂, 一是因为枯草芽孢杆菌具有促生效果, 并且还能产生脂肽类抗生素, 起到抑制病原菌的作用。二是因为芽孢杆菌属具有强大的生存能力, 在恶劣环境下会形成芽孢结构进入休眠状态, 能够长时间的保存, 易于运输储存[23]。

SGA510、SC21 和 B180 的生理生化特性如表 3 所示。SGA510 为革兰氏阳性菌, 与 V-P、L-阿拉伯糖、D-甘露醇、7% NaCl 生长、pH 5.7 生长、淀粉水解反应呈阳性, 与柠檬酸盐、丙酸盐、D-木糖、明胶、硝酸盐反应呈阴性。SC21 为革兰氏阳性菌, 与 V-P、D-木糖、L-阿拉伯糖、D-甘露醇、7% NaCl 生长、pH 5.7 生长、硝酸盐还原、淀粉水解反应呈阳性, 与柠檬酸盐、丙酸盐、明胶液化、厌氧生长反应呈阴性。B180 为革兰氏阳性菌, 与 V-P、柠檬酸盐、D-木糖、L-阿拉伯糖、7% NaCl 生长、pH 5.7 生长、硝酸盐还原、淀粉水解反应呈阳性, 与丙酸盐、D-甘露醇、明胶液化、厌氧生长反应呈阴性。SC21 和 B180 完全符合枯草芽孢杆菌的特征, 它们的硝酸盐还原反应为阳性, 能够减少硝酸盐的积累, 具有治理自然环境中含硝酸盐的污水的潜力。而 SGA510 作为植物内生芽孢杆菌, 在柠檬酸盐、D-木糖、硝酸盐还原三项上为阴性, 与枯草芽孢杆菌不同。三株菌均能够在低 pH 条件下生长, 可见除了将其运用于沙漠盐碱地外, 还具有将其施用于酸性土壤及其作物的潜力, 文钟林等人便曾使用 PGPR 修复过酸性土壤中的金属铝污染[24]。

Table 3. The physiological and biochemical characteristics of SGA510, SC21 and B180

表 3. SGA510、SC21 和 B180 菌株的生理生化特性

类别	供试菌株		
	SGA510	SC21	B180
革兰氏染色	G ⁺	G ⁺	G ⁺
乙酰甲基甲醇(V-P)	+	+	+
柠檬酸盐	-	+	+
丙酸盐	-	-	-
D-木糖	-	+	+
L-阿拉伯糖	+	+	+
D-甘露醇	+	+	-
明胶液化	-	-	-
7% NaCl 生长	+	+	+
pH 5.7 生长	+	+	+
硝酸盐还原	-	+	+
淀粉水解	+	+	+
厌氧生长	-	-	-

由生长曲线可知(图 5), SGA510 的对数生长期在 4~24 h, 其中 0~12 h 生长最为迅速, 12 h 后逐渐放

缓，到达 24 h 后进入稳定期。SC21 菌株的对数生长期在 4~28 h，28 h 之前生长较为迅速，28 h 后到达稳定期。B180 菌株的对数生长期在 4~24 h，24 h 后逐渐放缓，到达稳定期。

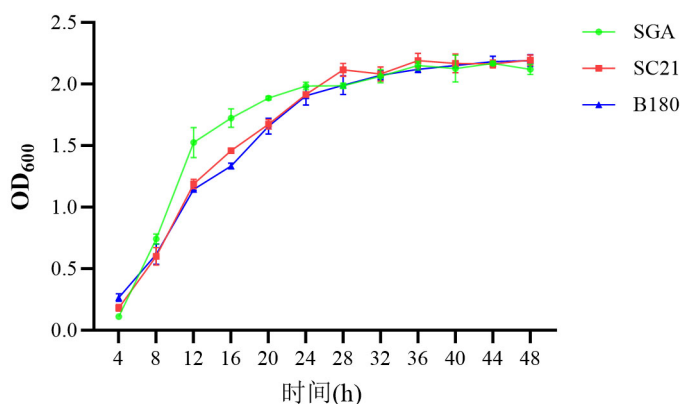
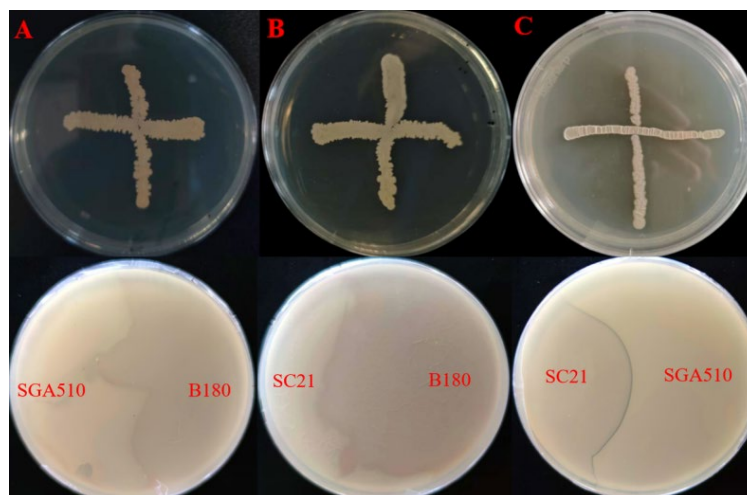


Figure 5. 48-hour growth curves of SGA510, SC21 and B180
图 5. SGA510、SC21 和 B180 菌株的 48h 生长曲线

3.2. 复合菌剂对柠条生长的影响

3.2.1. 三株促生菌间的拮抗作用

从结果来看(图 6)，SGA510 与 B180 之间和 SC21 与 B180 之间无明显拮抗关系，而 SGA510 与 SC21 之间有明显拮抗作用。因此，分别选取 SGB (SGA510 + B180)和 SCB (SC21 + B180)组合进行复合菌剂的柠条盆栽实验，分析复合菌剂对柠条生理指标和柠条根际土壤理化指标的影响。



注：图 A 为 SGA510 与 B180 菌株拮抗检测，图 B 为 SC21 与 B180 菌株拮抗检测，图 C 为 SGA510 与 SC21 菌株拮抗检测。

Figure 6. Antagonism between strains
图 6. 菌间拮抗性

3.2.2. 复合菌剂对柠条生物量的影响

施用复合菌剂后，柠条的生物量显著增长($p < 0.05$)，如表 4、图 7 所示。与对照相比，施用 SGB 的柠条株高、叶片数、鲜重和干重分别显著提高了 25.3%、30.3%、38.9%和 38.8% ($p < 0.05$)。SCB 处理与

对照相比,株高、叶片数、鲜重和干重分别显著提高了 27.3%、20.6%、38.4%和 44.9% ($p < 0.05$)。研究显示,含有多种微生物的复合菌剂代谢途径多于单一微生物接种剂,分泌的代谢产物也更多,能够处理单一微生物无法解决的复杂有机物,且不会造成化学污染[25]。其次,复合菌剂促进了植物生长后,植物根系又会分泌糖类和氨基酸反哺微生物,为其提供营养物质。促生菌和植物互相的正向效应在之前的多种研究中已被证实,这是化学肥料无法比拟的优势[26]。

Table 4. Biomass changes of *C. korshinskii* after co-inoculation with different bacterial consortia

表 4. 施用复合菌剂后柠条生物量的变化

指标	CK	SGB (SGA510 + B180)		SCB (SC21 + B180)	
		生长指标	增长率	生长指标	增长率
株高(cm)	17.1 ± 0.700 ^b	21.433 ± 0.556 ^a	25.3%	21.767 ± 0.665 ^a	27.3%
根长(cm)	9.767 ± 0.735 ^a	10.933 ± 0.568 ^a	12.1%	10.533 ± 0.752 ^a	7%
叶片数(个)	24.333 ± 1.528 ^b	31.67 ± 2.082 ^a	30.3%	29.333 ± 1.528 ^a	20.6%
鲜重(g)	0.211 ± 0.016 ^b	0.293 ± 0.015 ^a	38.9%	0.292 ± 0.012 ^a	38.4%
干重(g)	0.049 ± 0.006 ^b	0.068 ± 0.005 ^a	38.8%	0.071 ± 0.006 ^a	44.9%

注:字母不同代表具有显著性差异,差异显著性水平为 $p < 0.05$ 。

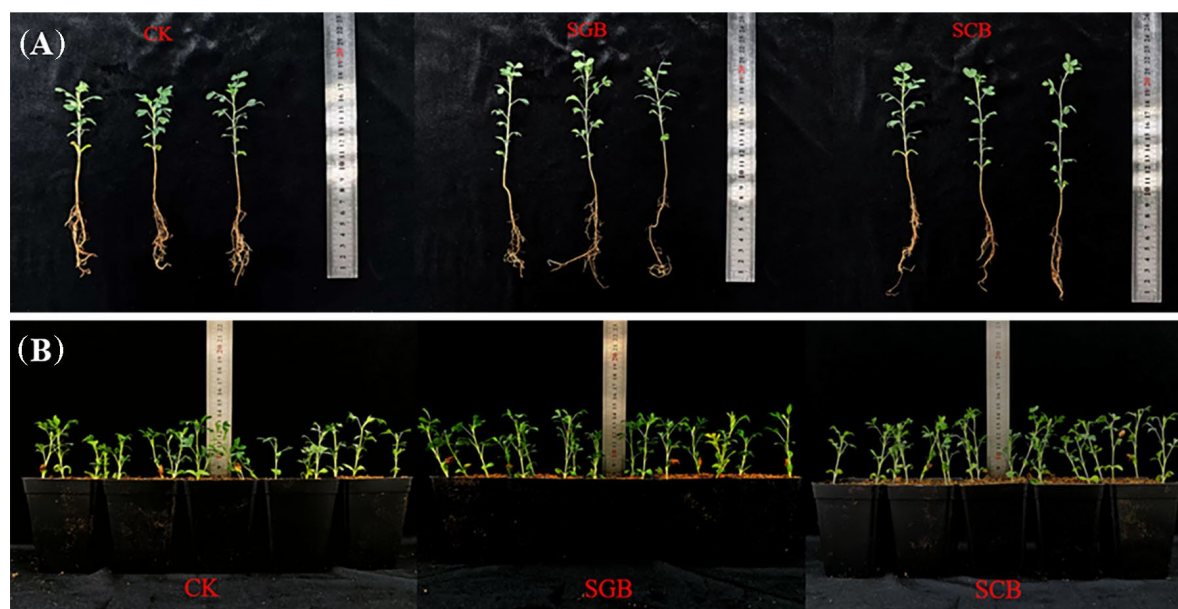
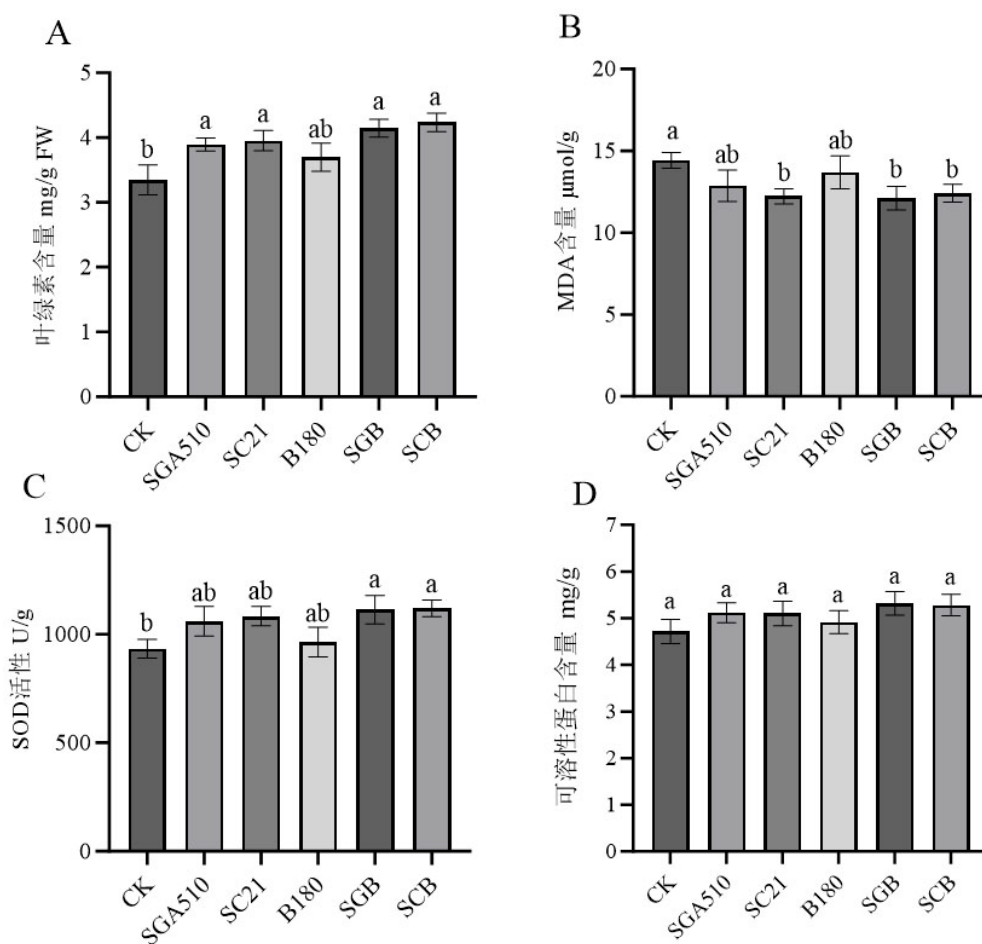


Figure 7. Effects of a compound microbial agent on the biomass (A) and plant height (B) of *C. korshinskii*

图 7. 复合菌剂对柠条生物量(A)和株高(B)的影响

3.2.3. 复合菌剂对柠条生理指标的影响

如图 8 所示,接种 SGA510、SC21、SGB 和 SCB 的柠条叶片叶绿素含量均显著高于不接菌对照($p < 0.05$),分别增加 16.35%、18.16%、23.85%和 26.66%,而接种 B180 的柠条叶绿素含量与对照无显著差异($p > 0.05$)。可见 SGA510 和 SC21 促进了叶绿素积累,且复合菌剂效果优于单一菌剂。SGA510 和 SC21 均具有产 IAA 能力,Rizwana 等人便曾发现具有产 IAA 能力的 PGPR 能够促进植物叶绿素含量的升高[27]。



注：字母不同代表具有显著性差异，差异显著性水平为 $p < 0.05$ ；图 A 为柠条叶片叶绿素含量，图 B 为丙二醛含量，图 C 为超氧化物歧化酶含量，图 D 为可溶性蛋白含量。

Figure 8. Effects of different microbial agents on the physiological of *C. korshinskii*

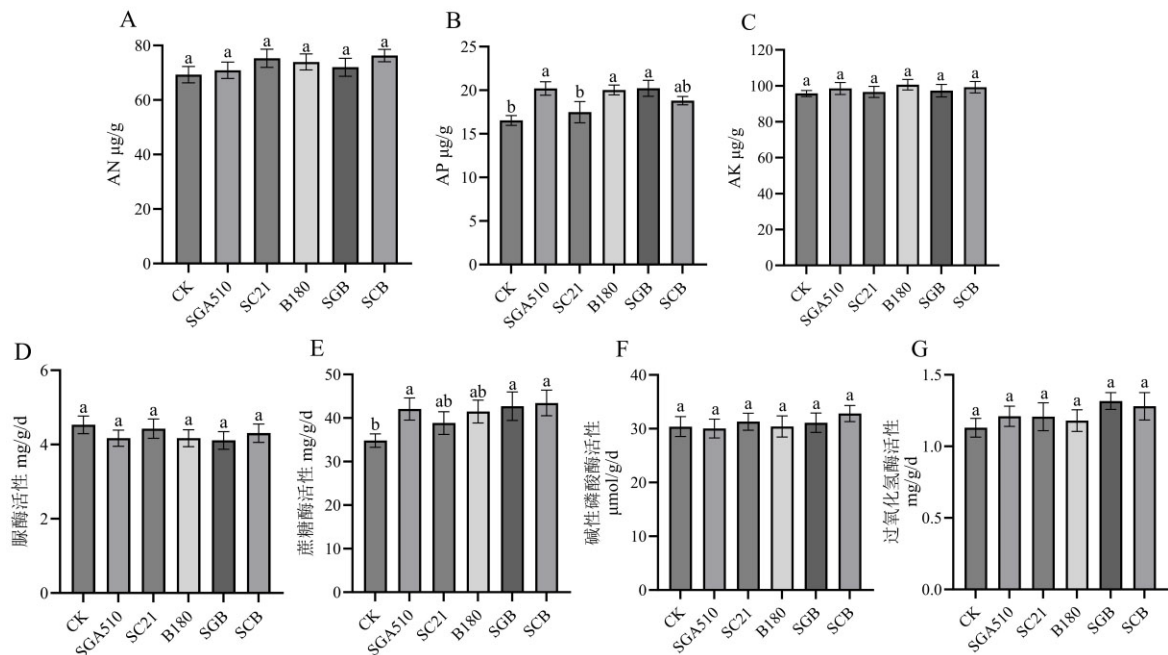
图 8. 接种不同菌剂对柠条植株生理指标的影响

B180 仅能解磷但不产 IAA，因此未显著提高叶绿素含量，说明在本试验条件下产 IAA 可能是促进叶绿素合成的关键因素。复合菌剂处理的叶绿素含量高于单一菌剂处理，可能与不同菌株在根际的协同作用有关，例如 SGA510 与 SC21 或 B180 组合后，同时提高了根际 IAA 水平和磷有效性，从而更有效地促进养分吸收和叶绿素合成。在抗氧化指标方面，接种 SC21、SGB 和 SCB 的柠条 MDA 含量显著低于对照组 ($p < 0.05$)，分别降低 15.23%、16.44% 和 14.59%。MDA 是膜脂过氧化产物[28]，其含量降低表明菌剂处理减轻了氧化胁迫，提高了植物的抗逆性[29]。进一步测定超氧化物歧化酶(SOD)活性发现，接种复合菌剂 SGB、SCB 的柠条 SOD 活性显著高于对照组 ($p < 0.05$)，分别提高 19.7% 和 20.42%，同时可溶性蛋白含量也分别提高 12.74% 和 9.18%，说明复合菌剂可能通过激活 SOD 清除超氧阴离子，并增加可溶性蛋白作为渗透调节物质和酶蛋白来源，协同增强植物的抗氧化能力[30]。

3.2.4. 复合菌剂对柠条根际土壤理化性质的影响

根际微生物往往通过影响土壤理化性质的方式进而作用于植物[31]。如图 9 所示，不同菌剂处理对柠条根际土壤的养分含量和酶活性产生了差异化的影响，其中土壤速效氮与速效钾含量在所有处理组中均无显著变化 ($p > 0.05$)，各处理数值与对照相差较小；在速效磷方面，植物内生芽孢杆菌 SGA510、枯草芽

孢杆菌 B180 及复合菌剂 SGB 处理均显著提高了其含量($p < 0.05$), 分别较对照增加 26.1%、22.4%和 23.5%, 而枯草芽孢杆菌 SC21 与复合菌剂 SCB 处理虽略高于对照, 但未达显著水平。土壤酶活性方面, 脲酶和过氧化氢酶活性在所有处理组中均与对照无显著差异($p > 0.05$); 蔗糖酶活性在 SGA510、SGB 和 SCB 处理下显著升高($p < 0.05$), 分别较对照提高 20.9%、22.7%和 24.9%, SC21 与 B180 处理虽略高于对照但差异不显著; 土壤中的碱性磷酸酶可以促进土壤磷循环, 释放出结合磷[32], SGA510、B180 和 SGB 处理下的碱性磷酸酶活性显著提高($p < 0.05$), 分别提高 15.9%、13.3%和 17.1%, SC21 和 SCB 处理虽略高于对照但差异不显著。总体而言, 土壤速效氮、速效钾含量及脲酶、过氧化氢酶活性未受到明显影响, 而部分菌株及复合菌剂处理显著提升了速效磷含量、蔗糖酶活性和碱性磷酸酶活性, 这表明在短期盆栽条件下, 这些菌剂可能通过改善根际土壤磷素供应和相关酶活性, 为柠条的生长创造有利条件。



注: 字母不同代表具有显著差异, 差异显著性水平为 $p < 0.05$; 图 A 为速效氮含量, B 为速效磷含量, C 为速效钾含量, D 为脲酶活性, E 为蔗糖酶活性, F 为碱性磷酸酶活性, G 为过氧化氢酶活性。

Figure 9. Effects of bacterial consortia on soil physicochemical properties and enzyme activities

图 9. 复合菌剂对土壤理化性质和酶活的影响

3.3. 复合菌剂对柠条根际土壤细菌多样性的影响

3.3.1. 添加菌剂对柠条根际土壤细菌群落 Alpha 多样性的影响

Alpha 多样性分析是指基于 Shannon 和 Chao1 等指数进行微生物丰富度及均匀度分析, 物种总数越多则 Chao1 指数越大。Shannon 指数可以反映出群落的丰富度和均匀度, 其指数与群落的多样性呈正相关。

Table 5. Effects of different treatments on the alpha diversity of rhizosphere soil bacterial communities in *C. korshinskii*
表 5. 不同处理对柠条根际土壤细菌群落 Alpha 多样性的影响

处理	Chao1	Shannon	Goods coverage
CK	2966.61 ± 733.77 ^a	9.687 ± 0.927 ^a	0.990 ± 0.002 ^c
SGA510	1860.94 ± 419.94 ^b	9.288 ± 0.741 ^{ab}	0.999 ± 0.000 ^a

续表

SC21	2519.63 ± 575.52 ^{ab}	9.377 ± 0.232 ^{ab}	0.995 ± 0.003 ^b
B180	2742.82 ± 455.20 ^{ab}	10.028 ± 0.427 ^a	0.996 ± 0.002 ^a
SGB	1777.87 ± 326.92 ^b	8.745 ± 0.392 ^b	0.997 ± 0.001 ^a
SCB	2136.54 ± 617.95 ^b	8.772 ± 0.530 ^b	0.996 ± 0.002 ^a

注：字母不同代表具有显著性差异，差异显著性水平为 $p < 0.05$ 。

添加菌剂对柠条根际土壤细菌群落多样的影响如表 5 所示。不同处理下，Goods coverage 指数均大于 0.99，可见物种覆盖度已达到最高水平，表明在此测序深度进行的细菌群落分析足够可靠。添加菌剂的处理组与对照相比 Chao1 指数有所下降，其中 SGA510、SGB 和 SCB 处理显著下降($p < 0.05$)，分别下降了 37.8%、40.1%和 28.3%。这可能是 SGA510 菌株对土壤中的部分微生物起到拮抗作用。有报道指出，一些 PGPR 可以分泌脂肽类抗生素，降低土壤物种丰富度，使细菌群落复杂性降低，从侧面提高了细菌群落的稳定性[33]。这与前期定性鉴定时发现 SGA510 菌株具有拮抗功能相呼应。许多芽孢杆菌具有一定的拮抗性能，被广泛用于生物防治[34]。B180 处理的 Shannon 指数相较其他处理有所提高，维持了菌群的物种丰富度。

3.3.2. 复合菌剂对柠条根际土壤细菌群落组成的影响

图 10(A)为门分类上的细菌丰度柱形图，通过柱形图能够看出不同处理对柠条根际土壤细菌组成的影响。在不同处理中均包含变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinobacteriota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和蓝藻门(*Cyanobacteria*)等。其中变形菌门始终处于优势地位，SC21、SGB 和 SCB 处理均提高了变形菌门的丰度，分别提高了 8.2%、7.1%和 17.2%。变形菌门包含多种功能菌群，能直接参与到氮素转化和碳代谢中，促进土壤中的养分循环[35]。放线菌门在所有处理中均是仅次于变形菌门的优势菌门。它能够降解纤维素、木质素等复杂有机物，进而提高土壤有机质[36]。添加不同菌剂后酸杆菌门的波动较大，SGA510 使其丰度上升，而 SCB 处理令其大幅下降。酸杆菌门作为土壤微生物中的重要一员，主要存活于酸性土壤中，但在中性、甚至碱性土壤中也有所分布[37]。与对照相比，SGB 处理的蓝藻门丰度提高 7%，蓝藻门能够分泌胞外多糖黏结土壤颗粒，提高土壤黏性，防止风化，此外，蓝藻门在沙漠盐碱地中还能起到促进耐盐植物定植的作用[38]。

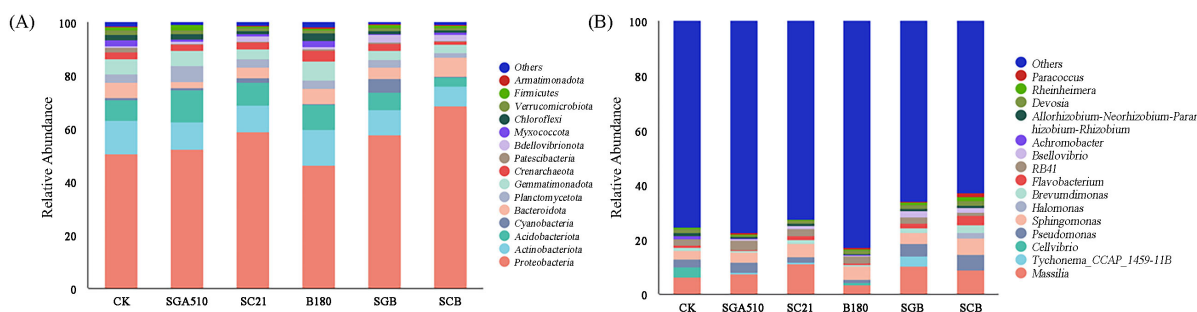


Figure 10. Effects of different treatments on the composition of rhizosphere soil bacteria at the phylum (A) and genus (B) levels in *C. korshinskii*

图 10. 不同处理对柠条根际土壤细菌门(A)与属(B)水平组成的影响

图 10(B)为不同处理下根际土壤细菌属水平下的组成情况。可以看出占据优势地位的菌属大多归于变形菌门，如马赛菌属(*Massilia*)、纤维弧菌属(*Cellvibrrio*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)等等。SGA510、SC21、

SGB 和 SCB 处理均提高了马赛菌属的丰度。马赛菌具有溶磷、耐受重金属等多种功能[39]。与对照相比,所有处理的纤维弧菌丰度大幅下降,可能是芽孢杆菌对此菌属产生了一定的拮抗作用。SGA510、SGB 和 SCB 处理下的假单胞菌属丰度都有所上升,假单胞菌属往往具有一定的促生功能,与盆栽实验的结果相契合。

3.3.3. 添加菌剂对柠条根际土壤细菌群落结构的影响

图 11 显示,不同处理对柠条根际细菌群落结构未产生显著影响($p > 0.05$)。可见,在短期盆栽实验条件下,所用复合菌剂并未显著改变土著微生物群落结构,表明其与土壤本底菌群共存时具有较好的相容性。可见复合菌剂在短期内对生态系统的干扰较小,表现出一定的环境适应性和潜在应用安全性。

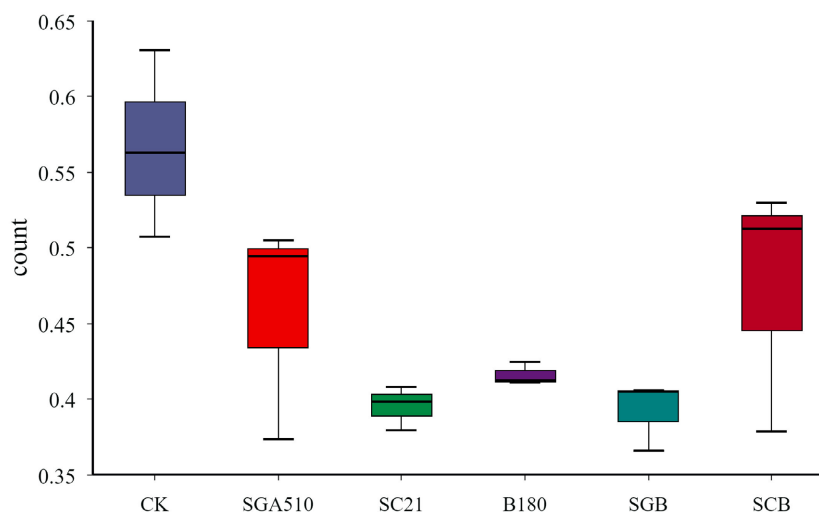


Figure 11. Box plot of differences between groups of the Beta index

图 11. Beta 指数组间差异箱型图

4. 结论

本研究从柠条根际土壤和平茬废弃物样品中分离得到 84 株芽孢杆菌,其中 11 株具有解磷、解钾或产 IAA 的促生潜能。通过柠条萌发及盆栽实验,最终筛选出 SGA510(植物内生芽孢杆菌)和 SC21、B180(均为枯草芽孢杆菌)三株高效促生菌,可显著提高柠条株高、根长、叶片数及生物量($p < 0.05$),其中 SGA510 兼具解磷、产 IAA 与拮抗功能。生理生化检验显示,三株菌均为革兰氏阳性,部分指标表现一致,而在碳源利用、柠檬酸盐利用及硝酸盐还原等方面存在菌株特异性差异。基于菌株相容性构建了 SGB(SGA510 + SC21)和 SCB(SC21 + B180)两种复合菌剂,盆栽实验显示复合菌剂的促生效果总体优于多数单一菌株,可提高柠条生物量、叶绿素含量及抗氧化酶活性,降低丙二醛含量,并在一定程度上改善根际土壤速效磷含量及蔗糖酶等酶活性($p < 0.05$)。高通量测序显示,各菌株及复合菌剂处理未显著改变根际微生物群落总体组成($p > 0.05$),但部分处理降低了微生物丰富度并简化群落结构,提示在短期盆栽条件下可能存在轻微的微生态调控作用。总体而言,本研究筛选的芽孢杆菌及其复合菌剂通过直接促生、改善土壤养分与酶活性以及潜在调控根际微生态的多重途径促进柠条生长,显示出开发为柠条专用微生物菌剂的应用潜力,但需要指出的是,本研究为短期盆栽实验,其长期田间效果及生态安全性仍需进一步验证。

基金项目

鄂尔多斯市科技重大专项(2022EEDSKJZDZX017)。

参考文献

- [1] 宋思梦, 林冬梅, 周恒宇, 等. 种植巨菌草对乌兰布和沙漠植物物种多样性与土壤理化性质的影响[J]. 生态环境学报, 2023, 32(9): 1595-1605.
- [2] 候腾思, 沈艳, 马红彬, 等. 柠条平茬对荒漠草原土壤水分特征及水量平衡的影响[J]. 草业学报, 2024, 33(8): 15-24.
- [3] Zhang, L., Fan, J., Meng, Q., Niu, Y. and Niu, W. (2013) *Caragana* Fabr. PROMOTES Revegetation and Soil Rehabilitation in Saline-Alkali Wasteland. *International Journal of Phytoremediation*, **15**, 38-50. <https://doi.org/10.1080/15226514.2012.670314>
- [4] Lu, Q., Ma, H., Zhou, Y., Calvelo-Pereira, R. and Shen, Y. (2022) *Caragana korshinskii* Kom. Plantation Reduced Soil Aggregate Stability and Aggregate-Associated Organic Carbon on Desert Steppe. *PeerJ*, **10**, e12507. <https://doi.org/10.7717/peerj.12507>
- [5] 王效帅. 柠条的种植技术及饲用方法[J]. 现代畜牧科技, 2016(9): 50.
- [6] 牛西午, 张强, 杨治平, 等. 柠条人工林对晋西北土壤理化性质变化的影响研究[J]. 西北植物学报, 2003(4): 628-632.
- [7] Fu, B., Liu, Y., Lü, Y., He, C., Zeng, Y. and Wu, B. (2011) Assessing the Soil Erosion Control Service of Ecosystems Change in the Loess Plateau of China. *Ecological Complexity*, **8**, 284-293. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2011.07.003>
- [8] Ma, Y., Rajkumar, M. and Freitas, H. (2009) Improvement of Plant Growth and Nickel Uptake by Nickel Resistant-Plant-Growth Promoting Bacteria. *Journal of Hazardous Materials*, **166**, 1154-1161. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2008.12.018>
- [9] Goswami, D., Thakker, J.N. and Dhandhukia, P.C. (2016) Portraying Mechanics of Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): A Review. *Cogent Food & Agriculture*, **2**, Article ID: 1127500. <https://doi.org/10.1080/23311932.2015.1127500>
- [10] He, S., Li, L., Lv, M., Wang, R., Wang, L., Yu, S., et al. (2024) PGPR: Key to Enhancing Crop Productivity and Achieving Sustainable Agriculture. *Current Microbiology*, **81**, Article No. 377. <https://doi.org/10.1007/s00284-024-03893-5>
- [11] 李思铭, 于潇, 彭志伟, 等. 黄河三角洲芽孢杆菌的分离鉴定及其盐胁迫下对田菁的促生作用[J]. 微生物学报, 2025, 65(7): 2920-2937.
- [12] Yang, J., Lan, L., Jin, Y., Yu, N., Wang, D. and Wang, E. (2022) Mechanisms Underlying Legume-Rhizobium Symbioses. *Journal of Integrative Plant Biology*, **64**, 244-267. <https://doi.org/10.1111/jipb.13207>
- [13] 马雪晴, 冀傲冉, 郑娇莉, 等. 植物根际促生菌促生机制及其应用研究进展[J]. 中国农业科技导报(中英文), 2025, 27(2): 13-23.
- [14] Quijada, N.M., Hernández, M. and Rodríguez-Lázaro, D. (2020) High-Throughput Sequencing and Food Microbiology. *Advances in Food and Nutrition Research*, **91**, 275-300. <https://doi.org/10.1016/bs.afnr.2019.10.003>
- [15] Dongare, D.B., Nishad, S.S., Mastoli, S.Y., Saraf, S.A., Srivastava, N. and Dey, A. (2025) High-Throughput Sequencing: A Breakthrough in Molecular Diagnosis for Precision Medicine. *Functional & Integrative Genomics*, **25**, Article No. 22. <https://doi.org/10.1007/s10142-025-01529-w>
- [16] 银婷婷, 王敬敬, 柳影, 等. 高效解磷菌的筛选及其促生机制的初步研究[J]. 生物技术通报, 2015, 31(12): 234-242.
- [17] Li, H., Han, Q., Liu, Q., Gan, Y., Rensing, C., Rivera, W.L., et al. (2023) Roles of Phosphate-Solubilizing Bacteria in Mediating Soil Legacy Phosphorus Availability. *Microbiological Research*, **272**, Article ID: 127375. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127375>
- [18] 陈腊, 米国华, 李可可, 等. 多功能植物根际促生菌对东北黑土区玉米的促生效果[J]. 应用生态学报, 2020, 31(8): 2759-2766.
- [19] 迟惠荣, 张亚惠, 曾欣, 等. 多花黄精内生贝莱斯芽孢杆菌的分离鉴定及其抗菌与促生作用分析[J]. 植物保护, 2019, 45(4): 122-131.
- [20] 谌帅, 舒泉, 李思悦, 等. 微生物菌剂对猕猴桃根际土壤理化性质和真菌群落的影响[J]. 地质通报, 2026, 45(1): 121-132.
- [21] Garrity, G.M., Brenner, D.J., Krieg, N.R. and Staley, J.T. (2004) *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Springer.
- [22] 黄曦, 许兰兰, 黄荣韶, 等. 枯草芽孢杆菌在抑制植物病原菌中的研究进展[J]. 生物技术通报, 2010(1): 24-29.
- [23] Bueno, C.B., dos Santos, R.M., de Souza Buzo, F., de Andrade da Silva, M.S.R. and Rigobelo, E.C. (2022) Effects of Chemical Fertilization and Microbial Inoculum on *Bacillus Subtilis* Colonization in Soybean and Maize Plants. *Frontiers in Microbiology*, **13**, Article 901157. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.901157>

- [24] 文钟灵, 杨旻恺, 陈星雨, 等. 酸铝胁迫土壤中耐铝大豆根际不同部位细菌群落结构、功能及其对促生菌富集作用的研究[J]. 遗传, 2021, 43(5): 487-507.
- [25] 宋以玲, 于建, 陈士更, 等. 复合微生物菌剂对棉花生理特性及根际土壤微生物和化学性质的影响[J]. 土壤, 2019, 51(3): 477-487.
- [26] Li, C., Sun, L., Jia, Z., Tang, Y., Liu, X., Zhang, J., *et al.* (2024) Microbial Inoculants Drive Changes in Soil and Plant Microbiomes and Improve Plant Functions in Abandoned Mine Restoration. *Plant, Cell & Environment*, **48**, 1162-1178. <https://doi.org/10.1111/pce.15215>
- [27] Syed Nabi, R.b., Shahzad, R., Tayade, R., Shahid, M., Hussain, A., Ali, M.W., *et al.* (2021) Evaluation Potential of PGPR to Protect Tomato against *fusarium* Wilt and Promote Plant Growth. *PeerJ*, **9**, e11194. <https://doi.org/10.7717/peerj.11194>
- [28] 陈贵, 胡文玉, 谢甫绶, 等. 提取植物体内 MDA 的溶剂及 MDA 作为衰老指标的探讨[J]. 植物生理学通讯, 1991(1): 44-46.
- [29] 赵世杰, 许长成, 邹琦, 孟庆伟. 植物组织中丙二醛测定方法的改进[J]. 植物生理学通讯, 1994(3): 207-210.
- [30] 何乐韵, 周后珍, 谭周亮, 等. 活性污泥中超氧化物歧化酶(SOD)活性测定影响因素[J]. 环境科学与技术, 2012, 35(12): 146-149.
- [31] Nagrale, D.T., Chaurasia, A., Kumar, S., Gawande, S.P., Hiremani, N.S., Shankar, R., *et al.* (2023) PGPR: The Treasure of Multifarious Beneficial Microorganisms for Nutrient Mobilization, Pest Biocontrol and Plant Growth Promotion in Field Crops. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **39**, Article No. 100. <https://doi.org/10.1007/s11274-023-03536-0>
- [32] Li, X., Zhao, S., Zheng, N., *et al.* (2019) Progress in Bacterial Urease Complexes and Their Activation Mechanisms. *Chinese Journal of Biotechnology*, **35**, 204-215.
- [33] Li, C., Chen, X., Jia, Z., Zhai, L., Zhang, B., Grüters, U., *et al.* (2024) Meta-Analysis Reveals the Effects of Microbial Inoculants on the Biomass and Diversity of Soil Microbial Communities. *Nature Ecology & Evolution*, **8**, 1270-1284. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02437-1>
- [34] 毛思业, 周瑚, 郑昕威, 等. 枯草芽孢杆菌 YN145 的发酵条件优化及活性物质分析[J]. 农药, 2025, 64(2): 106-114, 141.
- [35] Kim, H., Lee, S., Jo, H.Y., Finneran, K.T. and Kwon, M.J. (2021) Diversity and Composition of Soil Acidobacteria and Proteobacteria Communities as a Bacterial Indicator of Past Land-Use Change from Forest to Farmland. *Science of The Total Environment*, **797**, Article ID: 148944. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148944>
- [36] Bhatti, A.A., Haq, S. and Bhat, R.A. (2017) Actinomycetes Benefaction Role in Soil and Plant Health. *Microbial Pathogenesis*, **111**, 458-467. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2017.09.036>
- [37] 王光华, 刘俊杰, 于镇华, 等. 土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展[J]. 生物技术通报, 2016, 32(2): 14-20.
- [38] Li, H., Zhao, Q. and Huang, H. (2019) Current States and Challenges of Salt-Affected Soil Remediation by Cyanobacteria. *Science of The Total Environment*, **669**, 258-272. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.104>
- [39] 杨恩东, 崔丹曦, 汪维云. 马赛菌属细菌研究进展[J]. 微生物学通报, 2019, 46(6): 1537-1548.