

分类号: Q93  
学 号: 20212006065

密 级: 公开  
单位代码: 10759

# 石河子大学

## 硕士学位论文



### AMF 和 PGPR 对枸杞幼苗耐盐碱 及促生效果评估

学 位 申 请 人	成育瑶
指 导 教 师	孙燕飞副教授
	冯丽讲师
申请学位门类级别	理学硕士
学 科、专 业 名 称	生物学
研 究 方 向	微生物学
所 在 学 院	生命科学学院

中国·新疆·石河子

2024年07月

**EVALUATION OF THE EFFECT OF AMF AND PGPR ON SALINE-  
ALKALI TOLERANCE AND GROWTH PROMOTION OF  
*LYCIUM BARBARUM SEEDLINGS***

A Dissertation Submitted to

**Shihezi University**

In Partial Fulfillment of the Requirements

for the Degree of

**Master of Natural Science**

By

**Cheng Yuyao**

**(Microbiology)**

Dissertation Supervisor: Prof. Sun Yan-fei

Lecturer Feng Li

July, 2024

# 石河子大学学位论文独创性声明及使用授权声明

## 学位论文独创性声明

本人所提交的学位论文是在我导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。据我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确的说明并表示谢意。

研究生签名：成育瑶

时间：2024年7月8日

## 使用授权声明

本人完全了解石河子大学有关保留、使用学位论文的规定，学校有权保留学位论文并向国家主管部门或指定机构送交论文的电子版和纸质版。有权将学位论文在学校图书馆保存并允许被查阅。有权自行或许可他人将学位论文编入有关数据库提供检索服务。有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

研究生签名：成育瑶

时间：2024年7月8日

导师签名：

时间：2024年7月8日

## 摘要

目的：我国西北地区土壤盐渍化严峻，严重影响了农业的发展，盐碱地的改良和应用至关重要。枸杞 (*Lycium barbarum* L.) 作为一种重要的药用植物和食用植物，具有一定的生态价值和药用价值，提高枸杞的耐盐碱性对促进新疆可持续发展具有重要意义。添加微生物菌剂可以提高植物的抗盐碱能力、促进植物生长，其中，复合微生物菌剂的促进作用往往优于单一菌种，然而由于微生物的种类不同、植物种类不同和生长环境不同，产生的作用效果也不同，因此需要探究对高盐碱胁迫下枸杞幼苗生长具有促进作用的优良微生物组合。本文研究了新疆本土丛枝菌根真菌 (Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF) 和植物根际促生菌 (Plant Growth Promoting Rhizobacteria, PGPR) 作为微生物菌剂对枸杞的耐盐碱能力以及生长的影响，为盐碱地改良及靶标性菌剂应用奠定基础。

方法：本研究使用传统方法分离纯化可培养细菌，并对细菌进行形态鉴定和 16S rRNA 基因测序分析；采用湿筛倾析-蔗糖离心法分离单个 AMF，对 AMF 核糖体小亚基基因进行测序分析；设置了不同浓度盐碱梯度，确定了枸杞耐盐碱范围；研究了单一接种 PGPR 和 AMF 以及优势菌株混合接种对枸杞生长和防御盐碱胁迫能力的影响。

结果：(1) 试验确定了枸杞的耐盐碱范围为  $\leq 300$  mM。经过分离纯化得到 293 株可培养细菌，得到了 8 株兼具多种功能的 PGPR，后经鉴定为 5 种类型，分别是毛茛兰根泛菌 (*Pantoea cypripedii*)、黏质沙雷氏菌 (*Serratia marcescens*)、霍氏肠杆菌 (*Enterobacter hormaechei*)、阿氏普里斯特氏菌 (*Priestia aryabhatai*)、贝莱斯芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*)。经拟南芥平板实验以及枸杞盆栽实验发现，施加盐碱胁迫后，*Enterobacter hormaechei*、*Bacillus velezensis* 单独接种对拟南芥和枸杞的株高、鲜重及叶面积均有显著促进作用，综合枸杞生长各项指标分析得到 B (*Bacillus velezensis*) 能在很大程度上缓解盐碱胁迫，促进植物生长，对枸杞各项指标在盐碱浓度为 100 mM 时改善作用最大。

(2) 结果表明 AMF 均显著促进了枸杞的株高、根长、生物量、叶片含水量、脯氨酸、可溶性糖、叶绿素含量以及抗氧化酶活性 (SOD、POD、CAT)，盐碱浓度小于 300 mM 时 A2 (*Praraglomus* sp.) 对枸杞株高、生物量、可溶性糖、叶绿素含量和 SOD 的促进作用最显著，而 A1 (*Glomus* Chen14 DL-Glo31) 对枸杞的根长、叶片含水量、脯氨酸、POD、CAT 的促进作用最显著。此外，A1 组枸杞的侵染率高于 A2 组侵染率，盐碱浓度为 300 mM 时 AMF 对枸杞的菌根依存度结果为 A1 显著高于 A2。研究发现 A1 处理组主要表现为显著增加了土壤酸性磷酸酶和土壤含水量，而 A2 的促进作用着重于显著增加了土壤总球囊霉素。总的结果表明 A1 减轻了盐碱胁迫对枸杞的迫害作用，对在盐碱胁迫下枸杞的促生效果最好。

(3) 通过施加 300 mM 盐碱胁迫，A1 (*Glomus* Chen14 DL-Glo31) 和 B (*Bacillus velezensis*) 混合接种对枸杞的生长、菌根依赖性、酸性磷酸酶活性、球囊霉素、脯氨酸、可溶性糖、叶绿素含

量及抗氧化酶活的影响均比单独接种 A1、B 有显著增加，结果表明 B 促进了 A1 的侵染，混合菌剂对枸杞的促生作用更明显。

结论：本研究筛选出了适宜于枸杞生长的 A1 (*Glomus* Chen14 DL-Glo31) 和 B (*Bacillus velezensis*)，表明 PGPR 与 AMF 种类与植物类型之间具有选择性，A1 和 B 之间相互作用促进了枸杞生长，这主要是由于枸杞与 A1 产生共生关系，A1 侵染枸杞根部，促进土壤中产生大量酸性磷酸酶，增加土壤球囊霉素含量，促进了土壤团聚体的形成，使土壤环境维持稳定性，保持了土壤水分，B 显著增加了 A1 的作用，改善了土壤条件，提高枸杞抗氧化能力和防御能力，增加体内抗氧化酶活性、降低细胞渗透性来维持体内活性氧，提高了枸杞耐盐碱能力，从而促进了盐碱胁迫下枸杞的发育，使枸杞在高盐碱胁迫下正常生长成为可能，同时为微生物复合菌剂开发利益提供理论支持。本研究为选育抗高盐碱胁迫枸杞品种提供依据，并为靶标性复合微生物菌剂在提高土壤肥力、促进植物生长、增加农作物产量方面奠定基础，同时还能减少因化肥投入过多导致的环境及经济问题。

**关键词：**AMF；PGPR；枸杞；盐碱胁迫；促生作用

## Abstract

Object: Soil salinization in Northwest China is serious, which seriously affects the development of agriculture. The improvement and application of saline-alkali land is very important. *Lycium barbarum* L., as an important medicinal plant and edible plant, has certain ecological value and medicinal value. Improving the salt tolerance of *Lycium barbarum* L. is of great significance to promote the sustainable development of Xinjiang. Adding microbial agents can improve the saline-alkali resistance of plants and promote plant growth. Among them, the promotion effect of compound microbial agents is often better than that of single inoculation. However, due to the different types of microorganisms, different plant species and different growth environments, the effects are also different. Therefore, it is necessary to explore the excellent microbial combinations that can promote the growth of *Lycium barbarum* seedlings under high saline-alkali stress. In this paper, the effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) and Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) as microbial agents on the saline-alkali tolerance and growth of *Lycium barbarum* were studied, which laid a foundation for the improvement of saline-alkali land and the application of target microbial agents.

Methods: In this study, culturable bacteria were isolated and purified by traditional methods, and the bacteria were identified by morphology and 16S rRNA gene sequencing. Single AMF was isolated by wet sieving and sucrose centrifugation, and the ribosomal small subunit gene of AMF was sequenced and analyzed. Different concentrations of saline-alkali gradients were set up to determine the saline-alkali tolerance range of *Lycium barbarum*. The effects of single inoculation of PGPR and AMF and mixed inoculation of dominant strains on the growth and defense ability of *Lycium barbarum* were studied.

Results: (1) The salt-tolerant range of *Lycium barbarum* was determined to be  $\leq 300$  mM. After isolation and purification, 293 strains of culturable bacteria were obtained, and 8 strains of PGPR with multiple functions were obtained. They were identified as 5 types, *Pantoea cyripedii*, *Serratia marcescens*, *Enterobacter hormaechei*, *Priestia aryabhattai* and *Bacillus velezensis*. Through *Arabidopsis thaliana* plate experiment and *Lycium barbarum* pot experiment, it was found that after saline-alkali stress was applied, *Enterobacter hormaechei* and *Bacillus velezensis* inoculated alone significantly promoted the plant height, fresh weight and leaf area of *Arabidopsis thaliana* and *Lycium barbarum*. Comprehensive analysis of *Lycium barbarum* growth indicators showed that B (*Bacillus velezensis*) could alleviate saline-alkali stress to a large extent and promote plant growth. The indicators of *Lycium barbarum* improved the most when the saline-alkali concentration was 100 mM.

(2) The results showed that AMF significantly promoted the plant height, root length, biomass, leaf

water content, proline, soluble sugar, chlorophyll content and antioxidant enzyme activity (SOD, POD, CAT) of *Lycium barbarum*. When the saline-alkali concentration was less than 300 mM, A2 (*Praraglomus* sp.) had the most significant effect on the plant height, biomass, soluble sugar, chlorophyll content and SOD of *Lycium barbarum*, while A1 (*Glomus* Chen14 DL-Glo31) had the most significant effect on the root length, leaf water content, proline, POD and CAT of *Lycium barbarum*. In addition, the infection rate of A1 to *Lycium barbarum* was higher than that of A2. When the saline-alkali concentration was 300 mM, the mycorrhizal dependence of AMF to *Lycium barbarum* was significantly higher than that of A2. The study found that the A1 treatment group mainly showed a significant increase in soil acid phosphatase and soil water content, while the promotion effect of A2 focused on a significant increase in soil total glomalin. The overall results showed that A1 alleviated the persecution of *Lycium barbarum* under saline-alkali stress, and had the best growth-promoting effect on *Lycium barbarum* under saline-alkali stress.

(3) By applying 300 mM saline-alkali stress, the effects of mixed inoculation of A1 (*Glomus* Chen14 DL-Glo31) and B (*Bacillus velezensis*) on the growth, mycorrhizal dependence, acid phosphatase activity, glomalin, proline, soluble sugar, chlorophyll content and antioxidant enzyme activity of *Lycium barbarum* were significantly higher than those of single inoculation of A1 and B. The results showed that B promoted the infection of A1, the growth-promoting effect of mixed bacteria on *Lycium barbarum* was more obvious.

Conclusion: In this study, A1 (*Glomus* Chen14 DL-Glo31) and B (*Bacillus velezensis*) suitable for the growth of *Lycium barbarum* were screened out, indicating that PGPR and AMF species and plant types were selective. The interaction between A1 and B promoted the growth of *Lycium barbarum*, which was mainly due to the symbiotic relationship between *Lycium barbarum* and A1. A1 infected the roots of *Lycium barbarum*, promoted the production of a large amount of acid phosphatase in the soil, increased the content of glomalin in the soil, promoted the formation of soil aggregates, maintained the stability of the soil environment, and maintained the soil moisture. B significantly increased the role of A1, improved soil conditions, improved the antioxidant capacity and defense ability of *Lycium barbarum*, increased the activity of antioxidant enzymes in the body, reduced cell permeability to maintain reactive oxygen species in the body, and improved the saline-alkali tolerance of *Lycium barbarum*. The ability to promote the development of *Lycium barbarum* under saline-alkali stress, make it possible for *Lycium barbarum* to grow normally under high saline-alkali stress, and provide theoretical support for the development of microbial compound bacteria. This study provides a basis for the breeding of *Lycium barbarum* varieties resistant to high saline-alkali stress, and lays a foundation for targeted compound microbial agents in improving soil fertility, promoting plant growth and increasing crop yield. At the same time, it can also reduce the environmental and economic problems caused by excessive fertilizer input.

**Key words:** AMF; PGPR; wolfberry; saline-alkali stress; growth-promoting effect

# 目录

摘要.....	I
Abstract.....	III
目录.....	V
缩略词表.....	VIII
第 1 章 文献综述.....	1
1.1 研究背景.....	1
1.1.1 枸杞及土壤盐碱化概况.....	1
1.1.2 微生物肥料.....	3
1.1.3 丛枝菌根真菌 (AMF) 简介.....	4
1.1.4 植物根际促生菌 (PGPR) 简介.....	4
1.2 国内外研究进展.....	7
1.2.1 AMF 国内外研究进展.....	7
1.2.2 PGPR 国内外研究进展.....	9
1.2.3 微生物菌剂应用.....	11
1.3 研究目的与意义.....	12
1.4 研究内容.....	13
1.5 技术路线.....	13
第 2 章 耐盐碱 PGPR 的分离及对枸杞促生效果分析.....	14
2.1 前言.....	14
2.2 试验材料.....	14
2.2.1 土壤材料.....	14
2.2.2 主要仪器及试剂.....	15
2.3 试验方法.....	15
2.3.1 耐盐碱促生细菌候选菌株的分离.....	15
2.3.2 候选菌株的功能检测.....	15
2.3.3 初筛菌株的分子生物学鉴定.....	16
2.3.4 耐盐碱促生细菌的筛选.....	17
2.4 数据分析与处理.....	18
2.5 结果分析.....	18
2.5.1 耐盐碱 PGPR 可培养细菌的分离筛选.....	18

2.5.2 耐盐碱 PGPR 的鉴定 .....	19
2.5.3 拟南芥平板试验 .....	20
2.5.4 枸杞盆栽试验 .....	24
2.6 讨论与小结 .....	35
第 3 章 枸杞 AMF 的分离筛选及对枸杞促生效果分析 .....	38
3.1 前言 .....	38
3.2 试验材料 .....	38
3.2.1 土壤材料 .....	38
3.2.2 主要仪器及试剂 .....	38
3.3 试验方法 .....	39
3.3.1 AMF 的分离及鉴定 .....	39
3.3.2 AMF 枸杞促生试验 .....	39
3.4 数据分析与处理 .....	40
3.5 结果分析 .....	40
3.5.1 AMF 的分子生物学鉴定 .....	40
3.5.2 盐碱胁迫下 AMF 对枸杞生长影响 .....	41
3.5.3 盐碱胁迫下 AMF 对枸杞菌根依存度的影响 .....	45
3.5.4 盐碱胁迫下 AMF 的定殖情况 .....	46
3.5.5 盐碱胁迫下 AMF 对枸杞土壤指标影响 .....	47
3.5.6 盐碱胁迫下 AMF 对枸杞抗逆指标影响 .....	49
3.5.7 盐碱胁迫下 AMF 主成分分析 .....	53
3.6 讨论与小结 .....	54
第 4 章 PGPR 和 AMF 混菌对枸杞促生效果评价 .....	57
4.1 前言 .....	57
4.2 试验材料 .....	57
4.2.1 土壤材料 .....	57
4.2.2 主要仪器及试剂 .....	57
4.3 试验方法 .....	57
4.4 数据分析与处理 .....	58
4.5 结果分析 .....	58
4.5.1 盐碱胁迫下混合处理对枸杞生长影响 .....	58
4.5.2 盐碱胁迫下混合处理对枸杞菌根依存度的影响 .....	59
4.5.3 盐碱胁迫下混合处理在枸杞中的定殖 .....	60
4.5.4 盐碱胁迫下混合处理对枸杞土壤指标影响 .....	61

4.5.5 盐碱胁迫下混合处理对枸杞抗逆指标影响 .....	61
4.6 讨论与小结 .....	64
第 5 章 结论与展望 .....	66
5.1 结论 .....	66
5.2 展望 .....	67
参考文献 .....	68
附录 .....	80
致谢 .....	99
作者简介 .....	101

## 缩略词表

简写	英文全称	中文全称
PGPR	Plant Growth-Promoting Rhizobacteria	植物根际促生菌
AMF	Aarbuscular Mycorrhizal Fungi	丛枝菌根真菌
mM	mmol/L	毫摩尔每升
IAA	Indole-3-Acetic Acid	吲哚-3-乙酸
ACC	1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate	1-氨基环丙烷-1-羧酸
EPS	Exopolysaccharides	胞外多糖
hm <sup>2</sup>	hm <sup>2</sup>	平方公顷
SOD	Superoxide Dismutase	超氧化物歧化酶
CAT	Catalase	过氧化氢酶
POD	Peroxidase	过氧化物酶
GRSP	Glomalin Related Soil Protein	球囊霉素

## 第 1 章 文献综述

### 1.1 研究背景

#### 1.1.1 枸杞及土壤盐碱化概况

##### 1.1.1.1 枸杞简介

枸杞 (*Lycium barbarum*) 属于茄科, 枸杞属, 是多年生木本植物, 通常分布于中国干旱半干旱地区<sup>[1]</sup>, 枸杞在日常生活中往往都是以药用、保健、滋补的角色出现, 可降血压、增强免疫力、润肺明目、抗氧化和抗疲劳等功能<sup>[2]</sup>, 具有药用价值, 除此之外, 枸杞还具有生态价值, 对于防风固沙、荒漠化防治、水土保持和盐碱地改良有重要作用<sup>[3]</sup>。宁杞一号 (*Lycium barbarum* L.) 是我国枸杞主栽品种, 抗旱性和适应性强, 作为一种引种在新疆也有广泛种植, 然而盐碱地限制了枸杞的种植范围<sup>[4]</sup>, 高盐碱的胁迫会极大破坏枸杞的生长环境, 影响枸杞的生长和质量, 这对于人类的生态文明是不利的。

##### 1.1.1.2 土壤盐渍化形成原因

受人为因素 (工业污染加剧、化肥过量施用和灌溉不当) 和全球变暖以及气候变化的影响, 地表盐分不断沉积, 加速了土地荒漠化和耕地退化, 全球土壤盐渍化已成为一个严重问题, 全球范围内有近 9.32 亿  $\text{hm}^2$  的土地受到盐碱化影响<sup>[1]</sup>, 直接严重影响到了全球的粮食问题, 为农业生产和生态环境造成了严峻的不利影响, 阻碍了社会的可持续发展<sup>[1-2]</sup>。

盐碱地由两部分组成 (盐土和碱土), 盐土通常为土壤中可溶性盐的含量  $\geq 0.6\%$ , 碱土指的是当总代换量中交换性钠离子含量占阳离子 20% 以上 (pH 值大于 9)。盐土土壤离子主要是  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ ; 而碱土土壤中  $\text{CO}_3^{2-}$  以及  $\text{HCO}_3^-$  含量较高<sup>[5]</sup>。我国盐碱地涉及范围包括以东北、华北、西北地区为主的 17 个省区, 面积约 3600 万  $\text{hm}^2$ , 为全国可利用土地面积的 5%<sup>[6-9]</sup>。土壤盐渍化致使我国可用于种植的土地总面积不断减少, 耕地利用率以及粮食产量也逐渐下降, 严峻影响了我国农业、畜牧业的发展和生态文明建设。新疆位于欧亚大陆腹地, 据统计, 其盐碱土面积占全国盐碱土总面积的 22.01%, 是我国土壤盐碱化分布范围最广、类型最多、积盐最为严重的地区。

新疆盐碱地形成原因有自然因素 (气候和地形等) 和人为因素: 新疆具有独特的区域特征, 不仅展现出山盆相间的地貌布局, 还有干旱半干旱的气候条件, 这些导致

了新疆年蒸发量高于降水量的情况，使得土壤中的盐分得以上升到地表，经过水分的蒸发后盐分则留存在土壤的表层，易形成盐壳，日渐形成盐碱土现象<sup>[7]</sup>，为植被生长带来一定的挑战，也为新疆的生态环境带来了一定的影响。另一方面由于耕地面积的减少和社会生产需要，土壤开荒及用水不合适、肥料使用不合理等做法在农业生产中普遍存在，都会使土层底部的盐分上升到地表，造成土壤盐碱化<sup>[10]</sup>，对新疆工业、农业发展产生极大不便<sup>[11]</sup>。

### 1.1.1.3 土壤盐渍化的危害

盐碱地对农业生产造成的破坏是巨大的。盐胁迫下，盐度压力会破坏植物对水的吸收，造成体内营养物质的不平衡以及导致离子的毒性，引起叶片气孔关闭，叶绿体受损，光合相关酶失活或变性，光合速率下降<sup>[4]</sup>，同化产物合成减少<sup>[5]</sup>，导致植物发育迟缓，植物组织、器官的生长和分化受阻，植物叶面积扩展速率降低。随着含盐量的增加，叶面积停止发育，叶、茎和根的鲜重及干重降低，植物的发育进程提前，对农业生产产生不利影响。当土壤中盐含量积累较多时，会阻碍作物的根系生长，损害植株细胞功能，导致气孔封闭，降低光合作用能力，诱发植物氧化应激，进一步限制了对植物生长有负面影响的  $\text{CO}_2$  吸收<sup>[12]</sup>。同时盐胁迫影响植物体内 SOD、CAT 和 POD 等抗氧化酶类的活性<sup>[4]</sup>，比如硝酸还原酶具有催化还原  $\text{NO}_3^-$  到  $\text{NO}_2^-$  的作用，这种酶对盐胁迫非常敏感<sup>[4]</sup>，对植物氮代谢有影响。大量的盐分积累，还会引起土壤孔隙度变小，导致土壤透气渗水性降低，影响了土壤中功能微生物的生长、多样性、代谢以及土壤转化酶、酸性磷酸酶、过氧化氢酶和脲酶等酶的活性，破坏了土地结构，降低了土壤有机质的转化速率，从而影响植物的吸收代谢机能，严重限制农作物生长，降低了农作物的产量<sup>[13]</sup>和质量，甚至会导致死亡<sup>[10]</sup>。

碱胁迫往往对植物的危害程度更为严重，碱胁迫不仅会破坏植物渗透平衡、影响离子分布，其高 pH 对植物的养分吸收影响巨大，植物生长受到抑制<sup>[14]</sup>。除此之外，盐碱地很大程度破坏了原有的生态环境，这也是造成温室效应的原因之一。

### 1.1.1.4 土壤盐渍化改良

新疆存在不同程度的土壤盐渍化问题，盐碱地限制了新疆农业的发展。在新疆盐碱土问题日益凸显的背景下，如何有效治理和利用这些土地成为亟待解决的难题。

近年来盐碱地的研究逐渐深入<sup>[15]</sup>，研究者们尝试了很多改良盐碱地的方法，有传统的改良方法，也有现代改良方法，主要从物理、化学、生物及综合治理方面对盐碱地进行改良<sup>[10]</sup>。盐碱地微生物多样性是盐碱地生物修复的重要资源<sup>[16]</sup>。目前主要采取向盐渍土壤中添加土壤改良剂和施用微生物肥料等方法，利用微生物对土壤中盐分的吸收与转化作用，同时结合有机肥改善土壤微环境，提高土壤中有机质含量。微生物

肥料对改善土壤盐渍化程度具有积极作用，也促进了作物生长、提高了作物产量和品质<sup>[15]</sup>。

### 1.1.2 微生物肥料

与化学肥料相比微生物肥料的安全性和低成本性在盐碱地的改良方面脱颖而出。微生物肥料是指一类含有活微生物的特定制品，在农业生产应用上又有生物肥料、微生物接种剂或菌肥等代名词，使用微生物菌肥的作物能够获得特定的肥料效应，这离不开菌肥中微生物菌群的作用<sup>[17]</sup>，施用于植物种子、根茎或土壤时，通过生物活性调动营养物质，将土壤矿物质和植物凋落物转化为有效形态，并帮助建立缺失的微生物菌群，从而改善土壤状况<sup>[18]</sup>。在农业生产中，微生物菌剂发挥着关键作用，能够产生专属的肥料效应，弥补农业生产效应的不足，微生物菌群在其中扮演着重要角色，通过一系列生命活动，增加了植物可利用的各种营养元素，很好改善了作物的营养情况，提高了作物的产量。除了提供营养支持外，微生物还生产一系列对植物有益的激素（如生长激素），促进植物生长，并增加植物对营养和生长元素的吸收利用。此外，它们还能改善植物根际土壤中微生物数量和种类，抑制一些致病菌的繁殖生长，提高作物对病虫害的抵抗力<sup>[19]</sup>，有利于增加作物产量，如根际促生细菌（Plant Growth Promoting Rhizobacteria，简称 PGPR），包括放线菌在内的细菌是存在于根际中的最丰富的微生物，真菌和原生动物也存在于根际<sup>[6]</sup>，它们均发挥着重要作用。

微生物肥料的种类多种多样，根据制品中不同的微生物种类可以分为细菌型肥料、真菌型肥料、放线菌型肥料三种类型肥料；根据肥料发挥的功能不同可分为根瘤菌肥料、解磷菌类肥料、固氮菌类肥料（自生或联合共生类）、解钾类肥料（硅酸盐细菌）、抗菌菌肥料、VA 菌根真菌肥料、堆肥菌剂和发酵菌剂等<sup>[20]</sup>。农业部微生物肥料质检中心将当前的微生物肥料分成微生物接种剂、复合型微生物肥料和生物有机肥三种类型。（1）微生物接种剂是指经过有效的工业化生产增值后直接使用，或者经过浓缩或经过载体吸附而成的活菌制品的一种或多种目的微生物，主要用途包括削根或者拌种<sup>[21]</sup>。微生物拌种剂根据实现的作用不同而又可以分为促生菌菌剂、根瘤菌菌剂、固氮菌肥料菌剂等。（2）复合微生物肥料是由特定的两种或者两种以上的微生物种类以及一定的营养物质复合加工而成的生物制品。它可以为植物提供需要的营养物质，同时避免了使用化肥造成的一系列环境问题，在改善农产品的品质、提高农作物产量等方面的潜力是无限的。（3）生物有机肥是一种活菌制品，其目的是通过一系列工业化生产增值后的微生物与主要来自植物残体（如农作物秸秆、禽畜粪便等有机质）结合并经过无害化处理的有机物料混合加工而成。这种肥料能够有效地改善土壤质量，促进植物生长，提高农作物产量<sup>[22]</sup>。

其中，最广为人知的促进植物生长的细菌为植物促生菌，同时，近年来研究发现丛枝菌根真菌在促进植物生长以及帮助植物抵抗胁迫方面也发挥着至关重要的作用。

### 1.1.3 丛枝菌根真菌（AMF）简介

泡囊-丛枝菌根（Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza, VAM）是一种可以在植物根内产生“泡囊”（Vesicles）和“丛枝”（Arbuscules）结构的内生真菌。部分真菌不在根内产生泡囊，但都会形成丛枝结构，故简称为丛枝菌根（Arbuscular Mycorrhiza, AM），丛枝菌根真菌（Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF）是参与形成丛枝菌根的真菌<sup>[7]</sup>。在过去，这些真菌被命名为内生菌根，后来改为泡囊丛枝菌根，并最终成为AMF<sup>[23]</sup>。

AMF 孢子在土壤中萌发并在宿主表面产生一个附着胞，称为菌丝体，菌丝穿过根细胞，通过质外体进入皮层，并穿过根轴进入内根皮层细胞，导致根中的形态变化<sup>[23]</sup>。随后发展为细胞内菌丝（卷曲菌丝和分支菌丝），菌丝卷曲不进入寄主植物的共质体和胞质。AMF 菌丝被从宿主细胞质中排出是通过来源于宿主细胞的膜实现的，称为丛枝周围膜（Periarbuscular Membrane, PAM）。

AMF 能与绝大多数陆生植物共生，还能与其他土壤微生物（如根瘤菌和植物促生细菌）互动，在植物促生方面具有重要生态学意义<sup>[8]</sup>。AMF 能够建立一个大的菌丝网络，可以连接各种植物群落，有助于养分循环和保持水分，AMF 通过改变根系（根面积的增加）、增强营养摄入和动员其他微生物来极大地帮助植物的发育和生长。此外，它们刺激植物中非酶防御机制和酶抗氧化剂的发展，改善了体内元素平衡，减轻了由盐度诱导的反应性氧化物（ROS）引起的氧化应激的有害影响<sup>[12]</sup>，促进植物的光合作用效率，提高植物的渗透调节能力<sup>[9]</sup>。这使得它们能够耐受并存活于胁迫，抵御环境危害。AMF 还表现出杀线虫特性，防止病虫害破坏，从经济可行性到抗病性均有显著益处。AMF 消耗所形成的光合化合物和产物有助于它们的 C 骨架的形成<sup>[23]</sup>。AMF 有助于调节有毒离子的摄取和运输，如钠和氯化物，减少它们在植物组织中的有害积累，并减轻离子的毒性。近年来的研究表明，AMF 不仅与植物物种存在互利共生关系，还与特定的细菌种类存在间接的互利共生关系<sup>[23]</sup>。

### 1.1.4 植物根际促生菌（PGPR）简介

根际细菌（Rhizobacteria）是一类可以侵染并定殖于植物根部的细菌。因此，在植物生长的大多数阶段，这些细菌可以繁殖并占据植物根部的生态位。一些根际细菌是内生菌，另一些是在植物根部周围起作用的细菌，这些细菌有有益细菌，也有有害细

菌，促进植物生长的根际细菌（Plant Growth Promoting Rhizobacteria, PGPR）是促进植物生长的根际细菌的非常小的部分。

术语 PGPR 在 1978 年由 Kloeppe 和 Schroth<sup>[24-25]</sup> 详细阐述，并用于指定表现出显著植物生长促进作用的根际细菌。PGPR 的有益效果源于植物生长和健康的改善，并且可以通过出苗情况、活力指数、根系发育和产量的增加来证明。通常 PGPR 通过在种植时接种种子或具有高群体的无性繁殖植物部分来施用。PGPR 发挥一种或多种不同的作用机制来促进植物生长，这些机制对植物生长具有直接作用，如增加营养吸收速率改善植物营养<sup>[26]</sup>，或者它们可以具有间接作用，如通过消除病原体、诱导植物防御反应或通过从根际消除污染物来增强植物健康<sup>[6]</sup>。

PGPR 能够改善植物生长环境，包括改变土壤中元素形态，使土壤中有机养分转化为矿质养分，分泌有机酸、胞外磷酸酶、铁载体等方式提高植物的养分吸收；一些 PGPR 能够产生植物激素，改变或间接调控植物体内激素的水平，对植物生长起促进作用，增强植物对盐碱的耐受性；一些抗氧化物质和渗透调节物质的产生和分泌能够一起作用，加强植物的抗盐碱胁迫能力；PGPR 产生 EPS 对土壤团聚体的形成创造了条件，改善了土壤性质，与此同时形成一个屏障，抵抗了外界盐离子的胁迫，保护植物不受侵害；PGPR 产生的 ACC 脱氨酶能够降解 ACC 转变成 $\alpha$ -酮丁酸和氨，降低了对植物不利的乙烯过量积累，帮助植物抵抗盐碱胁迫；同时释放出的挥发性有机化合物（Volatile organic compounds, VOCs）可以增强植物盐碱抗性以及介导盐碱环境下植物盐碱抗性调控<sup>[27]</sup>，维持土壤环境稳定。

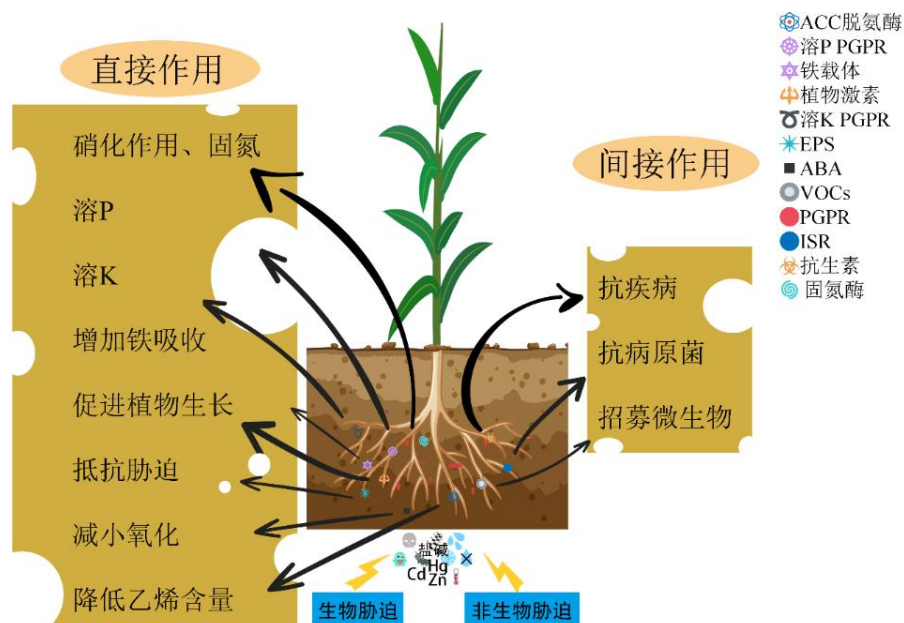


图 1-1 PGPR 的促生作用

Fig.1-1 The growth-promoting effect of PGPR