

杂草根际促生菌的挖掘与应用综述

孔令冬, 张 昱, 张洪波, 张瑜瑜, 夏 云*
(昆明学院 农学与生命科学学院, 云南 昆明 650214)

摘要: 杂草作为一类具有高度适性并会进一步影响当地生态系统的植物, 其植物自身的根际促生菌具有改变土壤环境的能力, 杂草 PGPR 可经过筛选以及驯化改良其活性, 进而对经济作物起到促生的效果, 但是目前对于杂草类 PGPR 的开发和利用尚处于起步阶段. 杂草 PGPR 在适应环境过程中会导致土壤理化性质、微生物群落组成和功能的改变. 因此, 通过对杂草 PGPR 引起的促生机制进行归纳, 并对目前杂草 PGPR 在农业生产应用方面取得的成果进行总结分析, 对杂草 PGPR 在可持续农业发展中的作用具有一定的意义.

关键词: 杂草; 植物根际促生菌; 促生机制; 农业生产

中图分类号: S182 **文献标识码:** A **文章编号:** 1674-5639 (2021) 03-0077-06

DOI: 10.14091/j.cnki.kmxyxb.2021.03.016

Summary of the Excavation and Application of Weed Rhizosphere Growth Promoting Bacteria

KONG Lingdong, ZHANG Yu, ZHANG Hongbo, ZHANG Yuyu, XIA Yun*
(College of Agronomy and Life Sciences, Kunming University, Kunming, Yunnan, China 650214)

Abstract: Weeds, a kind of plant with high adaptability will further affect the local ecosystem. The plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) of its own plant has the ability to change the soil environment. After screening weeds PGPR and improving their activity by domestication the growth-promoting effect on cash crops can be achieved. However, the development and utilization of weed PGPR is still in its infancy. Weed PGPR will cause changes in soil physical and chemical properties, microbial community composition and function during the process of adapting to the environment. By summarizing the growth-promoting mechanism caused by weed PGPR, and analyzing the current achievements of weed PGPR in agricultural production, it is proved to be significant in the role of weed PGPR in sustainable agricultural development.

Key words: weed; plant growth promoting rhizobacteria; growth promotion mechanism; agricultural production

有益的植物根际细菌被称为植物根际促生菌 (Plant growth promoting rhizobacteria, PGPR), PGPR 通常以直接作用 (例如增加植物根际矿物质的溶解度和促进营养成分吸收或产生植物生长调节剂) 与间接作用 (例如通过铁载体增强植物抗病性) 来促使植物生长发育^[1], 在农业上可直接体现在微肥的应用, 以绿色环保、无污染的方式增加农作物产量, 扩大经济效益. PGPR 不仅可以提升土壤肥力, 而且对于抑制病虫害的发生与化肥的减

量化和易降解农药的开发也具有较大的潜力. 因此, PGPR 的挖掘和应用对现代农业的绿色发展增添了一项科学、可持续的、易实现的技术支持, 且符合生态农业的发展方向^[2]. 但是, 根据 Nakkeeran 等^[3]报道, 可应用于农业生产中比较理想的 PGPR 应具有以下特性: 生态幅宽, 能适应不同的土壤环境, 还需具备较高的存活能力; 能耐寒耐热, 抗紫外线和抗氧化剂等复杂的环境因素. 此外, PGPR 对作物的促生效果受到其本身在土壤中

收稿日期: 2021-03-13

基金项目: 云南省教育厅科学研究基金项目 (2020Y0470, 2021Y26).

作者简介: 孔令冬 (1996—), 女, 云南文山山人, 硕士研究生, 主要从事微生物资源利用研究.

* 通讯作者: 夏云 (1966—), 女, 云南昆明人, 教授, 博士, 主要从事分子微生物学研究, E-mail: 3098933205@qq.com.

的存活率、与作用植物的相容性、与原生土壤中的微生物相互作用能力及环境因素等影响,导致PGPR在现阶段农业上的应用受到了很大的限制^[4].

杂草是农业生态系统中重要的一环,在人类农作物种植历史中起到了重要的作用.一方面,杂草会降低农作物产量,传播病虫害,恶化农业生态环境^[5];另一方面,可以根据杂草与根际微生物在自然进化过程中形成的互利共生机制,利用现代生物技术手段,开发生物技术,开发挖掘杂草的PGPR,驯化培养后施用于人类的目标作物,既可以保护环境,也可以作为农业资源进行利用,增产增收,一举多得. Bhandari等^[6]在印度拉贾斯坦邦应用豆科杂草心叶木蓝(*Indigofer cordifolia*)和珍珠粟(*Pennisetum americanum*)的混种促进了珍珠粟的产量.混种促收最直接的原因就是根际微生物的交互和再适应.根际微生物的生命活动需要依赖植物根际分泌物作为能源物质,次过程中产生的次级代谢物又可反作用于植物,而PGPR的绝大部分次级代谢物可作为植物生长调节剂,促进植物的生长.

我国对杂草的开发利用还处于起步阶段,在中国宁夏地区,银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、沙葱(*Allium mongolicum*)等杂草也被广泛作为中药药材^[7];野豇豆(*Vigna vexillata*)对Zn和Hg元素具备吸附能力,对于修复重金属污染的土壤也表现出潜质^[8].然而,目前在农业生产过程中应用杂草的有益性受到很多因素的限制,因此研究杂草入侵以及适应环境的生理生化和微生物学机制,不仅有助于杂草的合理利用及防控杂草,对可持续生态农业的发展具有重要意义,还可实现PGPR在农业上的应用,以及提供有效的解决方案和不断丰富菌种资源库.

1 杂草入侵对土壤理化性质的改变

植物根系是一个植物、土壤和土壤微生物相互作用的区域,微生物在其中的活动十分复杂.杂草在入侵过程中其根部的PGPR会对土壤养分含量产生影响,影响土壤的氮和磷等元素循环^[9-11].李为花^[12]研究发现,随着入侵性杂草加拿大一枝黄花入侵程度的加深,入侵地土壤中的含水量以及氮磷钾的含量发生显著变化,且重度入侵后的土壤与未入侵时的土壤相比含水量增加了20%、全氮量降低192%、有效磷含量降低42%和速效钾的含量

提高了16%.牛红榜等^[13]对入侵性杂草紫茎泽兰的研究表明,在紫茎泽兰重度入侵的地区, NO_3^- -N和 NH_4^+ -N相比于未入侵的土壤分别提高了40%和125%左右,有效磷含量则提高了113%左右.

此外,后续一些关于杂草入侵的研究也取得了相同的结果.研究^[9,12,14-16]发现,杂草的入侵显著改变了生态系统土壤的理化性质,并且随着入侵程度的加深,土壤的理化性质会驱同发展以适应杂草的入侵.例如:入侵性杂草反枝苋与经济作物大豆混种明显改变了土壤理化性质^[14-16],与单种大豆相比,反枝苋和大豆混种后导致根际土壤的pH降低,从开花结荚期到成熟期,根际土壤pH值的平均值下降了8%,而单种时,大豆根际的土壤pH值的平均值仅下降3%.另外,根际土壤含水量在植物生长过程也呈现下降的趋势,混种和单种相比根际土壤含水总量下降了5.9%.由此可见,该研究结果也进一步证明杂草入侵改变了土壤理化性质,因此,土壤理化性质对杂草入侵过程的响应机制比我们认为的更加复杂.但是,可以确认的是,PGPR对土壤的调节在很大程度上是有利的,其中一些PGPR可以降解土壤中不易被植物吸收的有机物和无机物,也可以降解重金属,改善土壤环境.

2 杂草入侵对当地土壤微生物群落的改变

植物根系可以通过分泌不同的化合物来促进或抑制根际微生物种群的活性,杂草入侵的过程除了影响土壤的理化性质,还会促使土壤微生物群落的组成和功能的快速改变^[17].祁小旭^[18]在天津静海、河北衡水、河北沧州、河南安阳调查了杂草黄顶菊的入侵地和未入侵的土壤微生物群落变化,相比之下,河南安阳黄顶菊入侵地土壤中的革兰氏阴性菌增加了37%、革兰氏阳性菌增加54%.但是,在天津静海和河北衡水黄顶菊的入侵却显示相反的结果,黄顶菊的入侵导致两个入侵地土壤的微生物群落多样性指数分别下降了0.65和0.85.该研究结果发现,同种杂草入侵到不同生境的土壤中,土壤微生物群落呈现出不同的反馈机制,进一步说明根际土壤微生物群落的丰度和功能及杂草入侵过程相关性受到很多因素的影响,推测这种复杂性可能是由于杂草本身的生理生化性质和入侵地土壤的理化性质和环境因不同导致的.

郑洁^[19]使用磷脂脂肪酸法(PLFA)对杂草互

花米草入侵地土壤微生物群落的组成调查发现, 与未入侵地土壤相比, 互花米草的入侵导致土壤真菌的总量从 18.29 $\mu\text{g/g}$ 下降到 10.46 $\mu\text{g/g}$, 放线菌的总量从 8.57 $\mu\text{g/g}$ 下降到 2.33 $\mu\text{g/g}$, 此研究结果表明, 互花米草的入侵降低了土壤微生物群落多样性. 而另一项研究却呈现相反的结果, 韦梅等^[20]调查了杂草一年蓬和加拿大一枝黄花入侵后的根际土壤细菌种群, 与未入侵地的根际土壤相比, 两种杂草的入侵显著增加了土壤根际细菌的多样性和丰度, 例如, 浮霉菌门 (Planctomycetes) 增加了 3.6%、绿弯菌门 (Chloroflexi) 增加了 2.1%、疣微菌门 (Verrucomicrobia) 增加了 1.2%, 以及未分类的微生物群落增加了 3.0%, 该研究结果表明, 一年蓬和加拿大一枝黄花入侵后显著增加了某些细菌种群的丰度, 并形成有利于自身生长的土壤环境. 另一项对黄顶菊 (*Flaveria bidentis*) 入侵地微生物群落特性的研究^[21]发现, 入侵地处于显著优势的微生物种群相对于其他微生物种群具有更高的碳氮比 (C/N), 优势微生物的代谢特征的改变是黄顶菊快速生长的主要原因, 黄顶菊的入侵显著影响了土壤微生物群落的多样性和功能菌群的丰度. 因此, 了解和掌握杂草入侵地土壤微生物种群的组成和功能的变化, 是防控杂草入侵的关键所在. 由于不同入侵地土壤微生物种群构成差异, 以及不同的杂草入侵响应机制也没有统一的特性, 导致了土壤微生物群落演替的复杂性^[17-19].

3 杂草 PGPR 功能菌群的研究进展

利用杂草 PGPR 功能菌群促进农作物的生产尚处于起步的阶段, 尽管一些研究^[6,22]表明, 从杂草根际土壤分离和鉴定的 PGPR 对于某些农作物有促生的作用, 但是, 由于对其研究的深度和广度都还没完全成熟, 导致在实际农业生产中应用的进展速度缓慢. 随着研究的不断深入, PGPR 在未来农业中的作用将越来越不容小觑. 通常, PGPR 会以以下 3 种不同的方式来发挥其作用

3.1 PGPR 可合成特定的化合物

PGPR 可以通过分泌植物激素 (例如植物生长素、细胞分裂素、赤霉素、乙烯和脱落酸) 来发挥其促生效果, 其中, 能分泌合成吲哚乙酸 (Indole-3-acetic acid, IAA) 和产 ACC 脱氨酶的

PGPR 是目前报道最多的一类功能菌群. IAA 可以诱导根系的生长, 在中柱鞘细胞中促使侧根原基的产生^[22-23]; ACC 脱氨酶通过植物内部的乙烯循环, 将 ACC 分解为 α -丁酮酸和氨, 减少乙烯的生成, 并且通过这一循环来促使种子发芽, 加快植物生长的速度, 有利于植物有机物质的合成和积累^[24].

Bhromsiri 等^[25]从泰国杂草香根草 (*Vetiveria zizanioides*) 中分离出的枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*)、固氮螺菌属 (*Azospirillum*)、根癌农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*) 和根瘤菌属 (*Rhizobium*) 在内的 4 种 PGPR, 都具有产 IAA 的能力; Fang 等^[26]从紫茎泽兰的根际中分离出 390 株 PGPR, 其中 354 株 (90.8%) 具有产 IAA 的功能. 在另一项研究中, Sarathambal 等^[27]从 8 种印度杂草中筛选并鉴定了一些 PGPR, 其中 43% 具有固氮功能的细菌中还具有产 ACC 脱氨酶的能力, 其包括枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*)、肺炎克雷伯氏菌 (*Klebsiella pneumoniae*)、粘质沙雷氏菌 (*Serratia marcescens*) 和地衣芽孢杆菌 (*Bacillus licheniformis*).

3.2 PGPR 可提升作物抗胁迫能力

细菌、真菌和一些藻类在同化植物根际分泌物过程中会产生氰化物, 其中 HCN 是 PGPR 产生的重要生防物质之一. 研究^[22]发现, HCN 除了能促进种子萌发外, 还在提高植物应对有害生物及非生物胁迫能力方面发挥着重要作用. 另外, Riaz 等^[28]对假单胞菌属的研究结果证明了某些荧光假单胞菌产生的 HCN 具有抑制植物根部病原菌的功能; Nagórska 等^[29]对普遍存在于植物根际的芽孢杆菌属的微生物进行研究, 其结果进一步证实芽孢杆菌可产生具有广谱作用的化合物 HCN; Sarathambal 等^[30]从杂草中分离的 16 株根际固氮菌, 其中 7 株具有产 HCN 的能力, 且粘质沙雷氏菌产 HCN 的能力最强, 为 $(68.70 \pm 1.13) \mu\text{g}/(\text{mg 蛋白})$.

3.3 PGPR 可促进植物对土壤养分的吸收

氮 (N) 是地球上最重要的元素之一, 在大气中的体积分数 (含量) 高达 78.01%, 对生态系统至关重要. 目前, 已知的生命活动都有蛋白质的参与, 大到动植物器官直接的相互联系, 小到酶在细胞个体内的催化, 所有生命体的基本结构都离不开氮元素的参与. 但实际上生物体可直接利用的氮是

有限的,而微生物固氮则是给生态系统提供氮素的最基本途径,PGPR可将大气中的氮进行固定并转变为植物可以利用的形式. Bhromsiri等^[25]研究发现,杂草根际细菌具有固氮能力,同时测试了102株分离菌株的固氮酶活性,研究显示,所测菌株的固氮酶活性平均为 $0.2 \text{ n mole C}_2\text{H}_4 \text{ mg}^{-1}\text{protein h}^{-1}$,其中31株的固氮酶活性(占总量的30.4%)高于平均活性. 每年仅在陆地生态系统中就有100~290 t氮被微生物固定进入生态系统中^[31]. 主要的形式包括共生和非共生,如根瘤菌与豆科植物的共生固氮. 而共生形式的固氮是指含有固氮能力的微生物在与高等植物共生时才能进行固氮. 非共生形式的固氮分为联合固氮和自生固氮,联合固氮是指微生物生活在植物的根际或叶面等位置进行固氮,但不形成共生组织;自生固氮则是指微生物不依存于植物独立进行固氮过程,如圆褐固氮菌和蓝藻等. 虽然非共生形式的固氮相较于共生固氮效率偏低,但其时空分布更为广泛^[32-33].

磷(P)是植物生长发育的必要元素之一,植物中磷元素的含量仅次于氮元素. 但由于土壤中存在大量的不溶性磷,为无效磷,而植物仅可以吸收两种水溶性的有效磷,即 H_2PO_4^- 和 HPO_4^{2-} ^[34],因此植物对磷的利用率较低. 施用具有溶磷功能的PGPR可以将土壤中难溶的磷变为植物可利用的可溶性磷. 巩瑞红^[35]在内蒙古四子王旗的荒漠草原中,对5种杂草,即短花针茅(*Stipa breviflora*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)、银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、多根葱(*Allium polyrhizum*)及沙葱(*Allium mongolicum*)的根际土壤采用无机磷培养基分离得到的37株具有解磷能力的PGPR菌株,其中22株(占59%)属于放线菌纲,这些菌株的解磷能力在 $0.715 \sim 66.824 \mu\text{g}/\text{mL}$ 之间. Fang等^[26]从紫茎泽兰的根际土壤中分离出390株具有植物促生功能的细菌,经测试发现,其中199株(51.2%)具有溶磷的功能. 最有效的解磷菌为细菌中的芽孢杆菌属(*Bacillus*)、根瘤菌属(*Rhizobium*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*),真菌中的曲霉属(*Aspergillus*)和青霉属(*Penicillium*)也有一定的解磷能力^[36].

铁载体是存在于微生物中的有机物质. PGPR产生的铁载体能与某些重金属离子相结合形成螯合物,从而达到修复重金属污染的目的. 细菌和真菌

需要铁来形成血红素,产生能量和其他物质,维持自身正常的生命活动^[37]. 郭欣^[38]从三叶草根际土壤分离出41株PGPR,进行功能筛选与鉴定后发现,其中8株具有产铁载体的能力,占PGPR总数的44.44%. Fang等^[26]从紫茎泽兰的根际土壤中分离出390株具有植物促生功能的细菌,其中202株(51.8%)具有能产铁载体的功能,有199株(51.2%)能溶解磷酸盐,其中还有143株表现出上述两种功能. 以上研究表明,杂草根际土壤PGPR具有复杂的组成和功能的多样性,特别是部分PGPR菌株表现出具有两种以上PGPR功能的特性有待进一步开发和利用.

4 杂草 PGPR 在农业生产的应用进展

目前,PGPR在生物防控、生物修复和生物肥料方面都得到了较为广泛的应用,且对农作物的产量以及生态系统功能的修复都产生了积极的影响^[30]. 杂草的入侵虽然影响了土壤的理化性质和微生物群落的组成和功能^[39],但是,近年来一些研究已经将从入侵杂草根际土壤分离和鉴定出的PGPR应用于农作物的生产中,并取得了较好的效果^[16,26,27,38,40]. Sturz等^[41]将意大利黑麦草(*Lolium perenne*)根际土壤分离鉴定出的PGPR对马铃薯进行了2年的促生试验,其中应用分离出的18株PGPR菌子施加给马铃薯苗,与未施加PGPR菌剂的对照组相比,马铃薯的产量第1年增长了17%,第2年增长了28%,表明施加PGPR菌剂显著促进了马铃薯的生长. Sarathambal等^[30]从杂草香附子(*Cyperus rotundus*)、髯毛风铃草(*Campanula barbata*)、野生稻(*Oryza rufipogon*)和矮生百慕大(*Cynodon dactylon*)的根际中分离出6株具有固氮功能的细菌,并将其应用于水稻的促生试验,与对照组相比,施加固氮菌剂导致水稻株高增高了13%,谷物产量提高了32%. 许芳芳^[42]在内蒙古荒漠地区从杂草梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和白刺(*Nitraria tangutorum*)中分离和筛选出的PGPR包括16株肠杆菌属(*Enterobacter*)、1株小坂菌属(*Kosakonia*)、1株沙雷氏菌属(*Serratia*),并将以上菌株制成混合菌剂应用于盐胁迫下的小麦进行促生试验,结果发现,相比于不加PGPR菌剂的对照组,混合菌剂处理的小麦根长增加了196.7%,根干质量增加了107.47%,根际盐

质量浓度降低了49.88%, 此研究结果表明, 杂草 PGPR 对盐胁迫下小麦的生长具有显著的促生作用以及对盐碱地的改良具有较大的潜力。

5 总结与展望

目前, 国内对于杂草根际土壤 PGPR 的开发还处于一个起步的阶段。而杂草是组成生态系统的一个重要部分, 如何应用杂草 PGPR 迅速改变土壤生理生化以及吸附营养物质的性质以提高农作物的产量具有广阔的研究前景。特别是在胁迫环境下利用入侵性杂草 PGPR 对农作物进行促生具有重大意义, 将其应用在营养缺乏以及金属污染的土壤中可以较少的投入来实现经济作物的可持续栽培, 对农业发展具有广阔的前景。但是, 怎样在农作物的生产过程中, 更有效地利用杂草根际土壤 PGPR, 仍然是一项艰巨的挑战, 这需要进一步了解杂草入侵过程中微生物和土壤环境的响应机制, 以及植物对根际微生物的反馈机制。

[参考文献]

- [1] ASGHAR H, ZAHIR Z, ARSHAD M, et al. Relationship between in vitro production of auxins by rhizobacteria and their growth-promoting activities in *Brassica juncea* L. [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, 35 (4): 231–237.
- [2] 卢冬雪, 杨美英, 岳胜天, 等. 植物根际促生菌的促生作用及促生机制研究进展 [C] //中国农业发展与科技交流中心. 全国植物生物技术发展与植物逆境生理研究前沿动态研讨会论文集, 2017
- [3] NAKKEERAN S, FERNANDO W, SIDDIQUI Z A. Plant growth promoting rhizobacteria formulations and its scope in commercialization for the management of pests and diseases [M]. Berlin: Springer, 2005.
- [4] MARTINEZ-VIVEROS O, JORQUERA M A, CROWLEY D E, et al. Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria [J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2010, 10 (3): 293–319.
- [5] 李香菊. 近年我国农田杂草防控中的突出问题与治理对策 [J]. *植物保护*, 2018, 44 (5): 77–84.
- [6] BHANDARI D C, SEN D N. Agro-ecosystem analysis of the Indian arid zone I. *Indigofera cordifolia* heyne ex roth. as a weed [J]. *Agro Ecosystems*, 1979, 5 (3): 257–262.
- [7] 李明, 左忠, 李吉宁, 等. 宁夏中部干旱带农牧交错区农田杂草型药用植物资源 [J]. *宁夏农林科技*, 2016, 57 (6): 33–37.
- [8] 张治国. 复垦区土壤重金属污染特征及农田杂草修复潜力研究 [D]. 淮南: 安徽理工大学, 2011.
- [9] 官玉婷. 不同生境中加拿大一枝黄花入侵程度对植物群落与土壤特性的影响 [D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [10] 王媛. 生物炭配施植物根际促生菌 (PGPR) 对作物生长及土壤理化和生物性状的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2019.
- [11] 刘丹丹, 李敏, 刘润进. 我国植物根围促生细菌研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2016, 35 (3): 815–824.
- [12] 李为花. 加拿大一枝黄花生态适应机制研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2015.
- [13] NIU H B, LIU W, WAN F, et al. An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives [J]. *Plant and Soil*, 2007, 294 (1): 73–85.
- [14] 田秋阳, 周鸿章, 鲁萍, 等. 外来杂草反枝苋对大豆根际土壤微生物碳源利用和土壤理化性质的影响 [J]. *作物杂志*, 2012 (2): 24–30.
- [15] 许浩, 胡朝臣, 许士麒, 等. 外来植物入侵对土壤氮有效性的影响 [J]. *植物生态学报*, 2018, 42 (11): 1120–1130.
- [16] SUDING K N, LEJEUNE K D, SEASTEDT T R. Competitive impacts and responses of an invasive weed: dependencies on nitrogen and phosphorus availability [J]. *Oecologia*, 2004, 141 (3): 526–535.
- [17] 王宁, 杨洪宇, 祁珊珊, 等. 外来植物入侵的生物多样性响应及其生态防控综述 [J]. *江苏农业科学*, 2019, 47 (12): 13–17.
- [18] 祁小旭. 黄顶菊对入侵地植物群落和土壤生物群落特征的影响 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- [19] 郑洁. 闽江河口红树林根际土壤微生物群落对互花米草入侵的响应 [D]. 福州: 福建农林大学, 2018.
- [20] WEI M, WANG S, XIAO H, et al. Co-invasion of daisy fleabane and Canada goldenrod pose synergistic impacts on soil bacterial richness [J]. *Journal of Central South University*, 2020, 27 (6): 1790–1801.
- [21] 彭鑫怡, 李永春, 王秀玲, 等. 植物入侵对土壤微生物的影响 [J]. *浙江农林大学学报*, 2019, 36 (5): 1019–1027.
- [22] 付严松, 李宇聪, 徐志辉, 等. 根际促生菌调控植物根系发育的信号与分子机制研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2020, 36 (9): 42–48.
- [23] PÉRET B, DE R B, CASIMIRO I, et al. *Arabidopsis*

- lateral root development: an emerging story [J]. Trends in Plant Science, 2009, 14 (7): 399–408.
- [24] 贾凤安, 常帆, 吕睿, 等. 具1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶活性植物根际促生菌在微生物-植物联合修复技术中的作用 [J]. 陕西农业科学, 2016, 62 (9): 41–45.
- [25] BHROMSIRI C, BHROMSIRI A. Isolation, screening of growth-promoting activities and diversity of rhizobacteria from vetiver grass and rice plants [J]. Thai Journal of Agricultural Science, 2010, 43 (4): 217–230.
- [26] FANG K, WANG Y Z, ZHANG H B. Differential effects of plant growth-promoting bacteria on invasive and native plants [J]. South African Journal of Botany, 2019, 124 (6): 94–101.
- [27] SARATHAMBAL C, ILAMURUGU K, SRIMATHI P L. Isolation of elite diazotrophic bacterial isolates from *Cyanodon dactylon* rhizosphere of saline soils [J]. Research Journal of Chemistry and Environment, 2013, 17 (12): 70–77.
- [28] RIAZ U, MURTAZA G, ANUM W, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) as biofertilizers and biopesticides [M]. Berlin: Springer, 2020.
- [29] NAGÓRSKA K, BIKOWSKI M, OBUCHOWSKI M. Multicellular behaviour and production of a wide variety of toxic substances support usage of *Bacillus subtilis* as a powerful biocontrol agent [J]. Acta Biochimica Polonica, 2007, 54 (3): 495–508.
- [30] SARATHAMBAL C, ILAMURUGU K. Saline tolerant plant growth promoting diazotrophs from rhizosphere of bermuda grass and their effect on rice [J]. Indian Journal of Weed Science, 2013, 45 (2): 80–85.
- [31] CLEVELAND C, TOWNSEND A R, SCHIMMEL D S, et al. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N_2) fixation in natural ecosystems [J]. Global Biogeochemical Cycles, 1999, 13 (2): 623–646.
- [32] KIM J, REES D C. Nitrogenase and biological nitrogen fixation [J]. Biochemistry, 1994, 33 (2): 389–397.
- [33] 徐鹏霞, 韩丽丽, 贺纪正, 等. 非共生生物固氮微生物分子生态学研究进展 [J]. 应用生态学报, 2017, 28 (10): 3440–3450.
- [34] VESSEY J K. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers [J]. Plant and Soil, 2003, 255 (2): 571–586.
- [35] 巩瑞红. 四子王旗荒漠草原主要植物优势种的促生细菌多样性 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2014.
- [36] 于海洋, 周方园, 李凤, 等. 解磷微生物及其在土壤污染防治中的应用研究进展 [J]. 环境科学与技术, 2020, 43 (S1): 44–51.
- [37] GROBELAK A, HILLER J. Bacterial siderophores promote plant growth: Screening of catechol and hydroxamate siderophores [J]. International Journal of Phytoremediation, 2017, 19 (9): 825–833.
- [38] 郭欣. 三叶草根际氢氧化细菌的筛选及促生活性物质研究 [D]. 西安: 西北大学, 2013.
- [39] PRAVIN V, ROSAZLIN A, TUMIRAH K, et al. Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability: A review [J]. Molecules, 2016, 21 (5): 1–17.
- [40] FABBRO C D, PRATI D. Invasive plant species do not create more negative soil conditions for other plants than natives [J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2015, 17 (2): 87–95.
- [41] STURZ A V, MATHESON B G, ARSENAULT W, et al. Weeds as a source of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural soils [J]. Canadian Journal of Microbiology, 2001, 47 (11): 1013–1024.
- [42] 许芳芳. 荒漠植物耐盐碱 PGPR 的分离筛选及其对盐胁迫下三种植物的促生效应和机理 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2017.

