

盐胁迫下植物促生菌和2,4-表油菜素内酯对月季幼苗光合生理及离子转运的影响

周士锋¹, 秦仁强²

(1. 河南农业职业学院 园艺园林学院, 河南 中牟 451450; 2. 华中农业大学 园艺林学学院, 湖北 武汉 430070)

摘要: 以月季品种巴西诺幼苗为试验材料, 采用室内盆栽试验, 探究不同盐质量分数(0、0.3%、0.6%、0.9%)胁迫下根际施用2,4-表油菜素内酯(EBR, 1 $\mu\text{mol/L}$)、接种植物促生菌(PGPB) *Providencia vermicola* (1×10^7 cfu/mL)及其复合处理对月季幼苗生长、光合和叶绿素荧光参数、离子转运及抗氧化系统的影响, 以探明两者缓解月季盐胁迫的机制。结果表明, 不同质量分数盐胁迫下月季幼苗生长受到抑制, 株高、叶片厚度以及地上部和根生物量等显著下降, 施用EBR或者PGPB可以缓解月季受到的生长抑制程度。0.9%盐胁迫下, 与对照(不喷施EBR, 不接种PGPB)相比, EBR+PGPB处理的叶绿素a、叶绿素b含量分别增加13.1%和32.3%; 叶绿素荧光参数中PS II最大光化学效率(Fv/Fm)与对照无显著差异, PS II潜在活性(Fv/Fo)增加8.8%, 净光合速率(Pn)增加53.7%, 蒸腾速率(Tr)和气孔导度(Gs)与对照相比无显著变化, 胞间二氧化碳浓度(Ci)降低6.0%。0.9%盐胁迫下, 与对照相比, EBR+PGPB处理后月季地上部和根系Na⁺含量分别降低21.1%和26.6%, 地上部和根系K⁺含量则分别增加73.7%和70.4%, 地上部和根系中K⁺/Na⁺值分别增加116.7%和135.1%; 同时EBR+PGPB处理能够激活超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)活性, 降低超氧阴离子自由基产生速率和H₂O₂累积, 与对照差异显著。综上, 添加EBR、接种PGPB或者EBR+PGPB处理均可以不同程度地提高月季叶绿素含量, 保护叶绿素荧光系统, 维持植物Na⁺和K⁺的平衡, 激活SOD、CAT等抗氧化酶活性以及降低细胞膜脂过氧化和H₂O₂累积, 以减轻盐胁迫对月季幼苗的伤害程度, 促进月季生长, 其中以EBR+PGPB处理下月季幼苗的抗盐性效果更佳。

关键词: 月季; 2,4-表油菜素内酯; 植物促生菌; 盐胁迫; 叶绿素; 离子平衡; 抗氧化酶

中图分类号: S685.12 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2024)10-0138-11

Regulation of Plant Growth-Promoting Bacteria and Exogenous 2,4-Epibrassinolide on Photosynthetic Physiology and Ion Transport of Rose Seedlings under Salt Stress

ZHOU Shifeng¹, QIN Renqiang²

(1. College of Horticulture and Gardening, Henan Vocational College of Agriculture, Zhongmu 451450, China;

2. College of Horticulture & Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: Using the rose variety Basino seedlings as experimental materials, an indoor potted experiment was conducted to investigate the effects of root zone application of 2,4-epibrassinolide (EBR, 1 $\mu\text{mol/L}$), inoculation with plant growth-promoting bacteria (PGPB) *Providencia vermicola* (1×10^7 cfu/mL), as well as their combined treatments, on the growth, photosynthesis, chlorophyll fluorescence parameters, ion transport, and antioxidant system of rose seedlings under different salt concentrations (0, 0.3%, 0.6%,

收稿日期: 2024-06-20

基金项目: 河南省高等教育教学改革研究与实践项目(2021SJGLX650); 中央高校基本科研业务费专项(2014QC020)

作者简介: 周士锋(1972-), 男, 河南固始人, 副教授, 本科, 主要从事园林工程研究。E-mail: 1910943570@qq.com

通信作者: 秦仁强(1971-), 男, 河南信阳人, 副教授, 硕士, 主要从事园林植物学研究。E-mail: Zhsfzs0124@163.com

and 0.9%) stress, to explore the mechanisms by which both alleviate salt stress in roses. The results showed that under different concentrations of salt stress, the growth of rose seedlings was inhibited, and plant height, leaf thickness, aboveground and root biomass significantly decreased. The application of EBR or PGPB could alleviate the growth inhibition of roses. Under 0.9% salt treatment, compared with the control (CK, no EBR, no PGPB) treatment, the EBR+PGPB treatment increased chlorophyll a and chlorophyll b by 13.1% and 32.3%, respectively. The maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of PS II in chlorophyll fluorescence parameters showed no significant difference compared to CK. The potential activity (F_v/F_o) of PS II increased by 8.8%, the net photosynthetic rate (P_n) increased by 53.7% compared to CK, the transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (G_s) showed no significant changes compared to CK, and the intercellular carbon dioxide (C_i) decreased by 6.0%. Under 0.9% salt stress, compared with the control, after EBR+PGPB treatment, the Na^+ content in the aboveground and root parts of roses decreased by 21.1% and 26.6%, respectively. The K^+ content in the aboveground and root parts increased by 73.7% and 70.4%, respectively. The K^+/Na^+ values in the aboveground and root parts increased by 116.7% and 135.1%, respectively. At the same time, EBR+PGPB treatment could activate the activities of antioxidant enzymes SOD and CAT, reduce the rate of superoxide anion production and H_2O_2 accumulation, which was significantly different from CK treatment. The conclusion is that adding EBR, PGPB, or EBR+PGPB treatments can all increase the chlorophyll content of roses, protect the chlorophyll fluorescence system, maintain the balance of plant Na^+ and K^+ , activate antioxidant enzyme activities such as SOD and CAT, and reduce lipid peroxidation and H_2O_2 accumulation, in order to alleviate the damage of salt stress to rose seedlings and promote rose growth. Among them, EBR+PGPB treatment has a better salt resistance effect on rose seedlings.

Key words: Rose; 2,4-epibrassinolide; Plant growth-promoting bacteria; Salt stress; Chlorophyll; Ion balance; Antioxidant enzymes

土壤盐渍化使得土壤含盐量超过国家标准并产生离子毒害效应,造成植物根系对水分和氮磷钾等营养物质的吸收能力减弱,引起植物生理干旱和缺素症^[1-2]。而加强耐盐植物的选育,充分运用植物本身的生理耐盐、拒盐特性并结合城市绿化种植耐盐植物,是今后城市园林土壤盐渍化改良的重要手段^[3-5]。根际植物促生菌(Plant growth-promoting bacteria, PGPB)能够定殖于植物根系,通过合成次生代谢产物,如激素、氨基酸等,影响土壤理化性质,改变植物根际所处的微生物环境,并对其生长发育起到反馈作用,促进植物对营养物质的吸收利用,增强其抗性^[6-12]。大量研究表明,PGPB可以提高植物在生物胁迫或非生物胁迫下的抵抗能力,包括水分胁迫以及盐碱胁迫等^[13-14]。盐胁迫下接种促生细菌枯草芽孢杆菌 WM13-24 能够提高多年生黑麦草生物量、叶绿素含量、根长和根系活力,降低相对质膜透性和丙二醛(MDA)含量,黑麦草地上部和根中的 K^+ 含量增加而 Na^+ 含量降低,有助于增加 K^+/Na^+ 值^[15]。井大炜等^[16]也发现,盐胁迫下接种 PGPB 阴沟肠杆菌后白蜡树的根体积、根系总吸收面积与活跃吸收面积均有增加,白蜡树地径、株高

也有所提高。可见,PGPB 与植物共生在提高植物耐盐性方面具有一定的应用前景。

2,4-表油菜素内酯(2,4-epibrassinolide, EBR)是植物中普遍存在的一种甾醇类物质,被公认为第六类植物激素,能够调节植物生长发育,抵御各种非生物胁迫,增强植物抗逆性^[17],在种子萌发、叶片衰老以及果实成熟等生理活动的调节上发挥着重要作用,并通过激发抗氧化酶系统活性来间接清除活性氧(ROS),进而增强植物对盐胁迫的抗性^[18-19]。有研究发现,盐胁迫下紫花苜蓿(*Medicago sativa*)添加外源 EBR 后根系活力、可溶性蛋白含量、抗氧化酶活性、非酶抗氧化物质(AsA、GSH)含量均显著增加,MDA 含量显著降低^[20]。王晚霞等^[21]研究发现,外源喷施 EBR 可有效降低盐碱胁迫下垂丝海棠(*Malus halliana*)叶片相对电导率(REC)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和 Na^+ 含量的升高幅度,以及相对含水量(RWC)、叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量及光合参数的下降幅度。王舒甜等^[22]也研究发现,EBR 处理可以不同程度提高盐胁迫下香樟幼苗植株相对含水率,增加其比叶面积、干鲜比并降低盐害指数,外施 EBR 可以提高香樟的叶绿素含量,缓解盐

胁迫对 PS II 反应中心破坏的效果,显著提高幼苗叶片最大荧光值(F_m)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_o)、PS II 实际光化学效率(Φ_{PSII}),降低最小荧光值(F_o)及非光化学猝灭系数(NPQ)。

以往的研究多集中在单一 PGPB 或 EBR 处理对盐胁迫下茄子^[23]、玉米^[24]等蔬菜和经济作物的缓解效应上,二者协同作用对城市园林绿化植物抗盐性的影响则鲜见报道。盐胁迫是影响月季在高盐环境或沿海地区室外绿化应用的主要非生物胁迫种类,容易导致其生长发育不良、观赏品质下降,限制其生长和应用范围。因此,以地被月季品种巴西诺为对象,探究 PGPB 和 EBR 对其幼苗生长、光合参数、叶绿素荧光参数、抗氧化系统以及离子转运的调控作用,解析二者促进月季适应盐胁迫的生理生态机制,以期增强月季抗盐性、提高月季在盐碱地区应用范围提供技术支持。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于 2023 年 5—9 月在河南农业职业学院内进行,以地被月季品种巴西诺枝条为试材。选择当年生健康的开花枝,去除残花后,枝条节间距保留 1~3 个芽点,距底部芽点下方 45°斜剪,顶部芽点上方 1 cm 左右平剪,扦插于直径 10 cm 的透明塑料花盆内,扦插基质由草炭、珍珠岩、蛭石混合而成(体积比为 1:1:1)。扦插前在基质表面喷施 500 倍 40% 甲醛溶液消毒,用薄膜覆盖,插穗在生根剂(吡啶丁酸钾 3 g、萘乙酸钠 2 g、水 10 kg 的混合液体)中浸泡 10~20 s 促进生根。扦插后,全光照喷雾,确保空气湿度保持在 90%;扦插 25 d 后插穗生根,挑选生长均匀的扦插苗移入塑料花盆中(高 25 cm、直径 30 cm),每盆种植 1 株。PGPB 为普罗维登斯菌(*Providencia vermicola*),由华中农业大学植物科学技术学院提供,自盐生植物碱蓬(*Suaeda glauca*)的根和根际土中分离得到。EBR 购自上海菀试生物技术有限公司,4℃冰箱避光保存备用。试验用土为草炭、园土、河沙按照 2:1:1(体积比)混合而成,经高温高压(121℃、101 kPa)灭菌后使用。土壤 pH 值为 7.04,有机质含量为 32.4 g/kg,全氮含量为 57.2 g/kg,速效磷含量为 54.3 mg/kg,速效钾含量为 42.5 mg/kg。

1.2 试验方法

试验采用二因素完全随机区组设计,盐质量分数设置 0、0.3%、0.6%、0.9% 4 个水平,各盐质量分数

水平下设置 4 个处理:对照(CK,不喷施 EBR,不接种 PGPB)、EBR(只喷施 EBR)、PGPB(只接种 PGPB)、EBR+PGPB(喷施 EBR 并接种 PGPB)。共计 16 个处理,每个处理重复 5 次。其中,各质量分数盐溶液处理采用一次性加盐法,并及时把托盘内渗出盐分倒回盆内,保证各试验盐胁迫水平。PGPB 接种处理:首先在无菌条件下,将菌种置于 100 mL LB 液体培养基中进行摇菌,培养条件为 32℃、180 r/min 下培养 12 h。后取 1 mL 菌液进行梯度稀释,吸取 100 μ L 菌悬液涂布于 LB 平板上,置于 32℃恒温培养箱中培养 48 h,得到纯菌株后备用。添加 PGPB 的处理每盆添加菌液 15 mL (1×10^7 cfu/mL)注于根系周围,其他处理则添加等量的灭菌菌液,以保证相同的微生物群落。EBR 的添加浓度为 1 μ mol/L,参照安辉等^[25]的试验结果,每隔 7 d 喷施 1 次,连喷 4 次,以叶面不滴落为宜。试验于日光温室中进行(白天/夜间为 20~25℃/16~20℃,相对湿度 70%),后期根据土壤肥力水平和植株生长需要补充 30% 的 Hoagland 营养液,于 45 d 后观测供试植株的各项指标。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 生长指标 用刻度尺子测定月季根部到植株生长点的距离即为株高;用精确到 0.01 mm 的测厚仪对各处理的叶片厚度进行测量;月季植株用清水洗净后迅速将表面水分吸干,用电子天平进行地上部及地下部鲜质量称量;将月季植株放入 105℃烘箱中先杀青 0.5 h,后于 85℃下烘干至恒定质量,再用电子天平进行地上部干质量和根系干质量称量。

1.3.2 叶片叶绿素含量及叶绿素荧光参数 选取月季健康成熟叶片,采用乙醇浸提法测定叶绿素含量。先称取鲜叶加少量碳酸钙粉和石英砂及 95% 乙醇研成匀浆,经过滤定容后利用 UV-5200 紫外分光光度计在 665、649、470 nm 波长下的吸光度值,依据相关公式计算叶绿素 a 和叶绿素 b 含量。选取植物叶片暗处理 30 min,用 Pocket PEA (Hansatech Instruments Ltd, UK)测定叶片的叶绿素荧光参数,根据暗适应后测定的最小荧光值(F_o)、最大荧光值(F_m)、可变荧光值(F_v)计算 PS II 的最大光化学量子效率(F_v/F_m)和 PS II 潜在活性(F_v/F_o)。

1.3.3 叶片气体交换参数 于晴朗天气 9:00—12:00,每个处理随机选取 6 株月季,选择健康成熟叶用便携式光合仪(CIRAS-3)进行测量(参数设置:光照强度 1 200 μ mol/($m^2 \cdot s$)、叶室温度 25℃、相对

湿度 70%、CO₂ 浓度 400 μmol/mol)。依次记录月季叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)、细胞间隙 CO₂ 浓度(C_i)等参数。

1.3.4 K⁺、Na⁺含量 采用火焰原子吸收分光光度计法进行测定,先将月季地上部和根系在电热鼓风干燥箱(101-A4 型号)中 105 °C 杀青 20 min,再 80 °C 烘至恒定质量,取出研磨并过 0.35 mm 筛。后称取样品 0.5 g 放于消煮管中,加混酸[V(浓硝酸):V(高氯酸)]=5:1]15 mL 消煮至无色透明为止,后转置 50 mL 容量瓶中用原子吸收分光光度计直接测定 K⁺、Na⁺ 含量,并计算 K⁺/Na⁺ 值。

1.3.5 活性氧代谢及相关酶活性 超氧阴离子自由基(O₂^{·-})产生速率采用羟胺法测定,过氧化氢(H₂O₂)含量采用硫酸钛法测定,超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定,过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法测定,以上均参照王学奎^[26]描述的方法测定。

1.4 数据处理

数据采用 Microsoft Excel 2003 软件进行处理和绘图,采用 DPS 9.0 和 SPSS 11.0 统计分析软件进行

单因素、双因素方差分析以及差异显著性检验(LSR 法,α=0.05)。表中数据为平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下外源 EBR 和 PGPB 对月季幼苗生长的影响

表 1 显示,在同一盐质量分数下,添加 EBR 或者 PGPB 可增加月季幼苗株高、叶片厚度、地上部干质量和根系干质量,且以 EBR+PGPB 处理下的提升效果最好。在同一处理下,随盐质量分数增加,月季幼苗各指标则呈现降低的趋势。在 0.9% 盐处理下,与 CK 相比,EBR 处理下的月季叶片厚度、地上部干质量和根系干质量分别增加 12.0%、7.4% 和 11.5%,株高无显著差异;PGPB 处理下月季株高、叶片厚度、地上部干质量与 CK 相比均无显著差异,根系干质量提高 7.7%;EBR+PGPB 处理下的月季株高与 CK 无显著差异,叶片厚度、地上部干质量和根系干质量分别增加 13.3%、16.6% 和 23.1%。可见,盐胁迫下添加 EBR 或者 PGPB 均可不同程度地增加月季生长指标,且 EBR+PGPB 处理下的效果最好。

表 1 盐胁迫下外源 EBR 和 PGPB 对月季幼苗生长的影响

Tab. 1 Effects of exogenous EBR and PGPB on the growth of rose seedlings under salt stress

处理 Treatment	盐质量分数/% Salt mass fraction	株高/cm Plant height	叶片厚度/mm Leaf thickness	地上部干质量/g Dry mass of underground	根系干质量/g Dry mass of root
CK	0	28.1±1.7 bc	0.304±0.009 bc	2.22±0.04 de	0.35±0.01 d
	0.3	25.6±2.2 cd	0.298±0.008 bcd	2.08±0.03 g	0.31±0.01 ef
	0.6	20.5±1.9 fg	0.263±0.015 de	1.80±0.02 ij	0.28±0.01 g
	0.9	18.5±1.9 g	0.225±0.010 g	1.75±0.01 j	0.26±0.01 h
EBR	0	28.9±1.5 b	0.326±0.010 b	2.39±0.03 c	0.40±0.01 b
	0.3	29.1±0.8 b	0.297±0.009 bcd	2.36±0.04 c	0.37±0.01 cd
	0.6	24.4±1.2 de	0.268±0.017 de	2.09±0.03 fg	0.32±0.01 e
	0.9	19.1±2.1 fg	0.252±0.014 def	1.88±0.02 i	0.29±0.00 fg
PGPB	0	28.6±2.0 b	0.308±0.004 bc	2.58±0.02 b	0.38±0.01 c
	0.3	28.2±2.3 bc	0.290±0.017 bcd	2.17±0.01 ef	0.33±0.01 e
	0.6	21.7±1.6 ef	0.265±0.009 de	1.95±0.02 h	0.28±0.01 g
	0.9	18.9±3.6 g	0.249±0.006 fg	1.81±0.01 ij	0.28±0.01 g
EBR+PGPB	0	32.0±1.9 a	0.338±0.005 a	2.72±0.01 a	0.44±0.01 a
	0.3	29.2±2.5 b	0.299±0.009 bc	2.50±0.02 b	0.41±0.01 b
	0.6	25.2±1.5 d	0.274±0.009 de	2.28±0.01 d	0.36±0.01 cd
	0.9	20.4±1.3 fg	0.255±0.009 def	2.04±0.04 g	0.32±0.00 e

注:同列不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。下同。

Note: In each column, different lowercase letters mean significant difference among treatments (P<0.05), the same below.

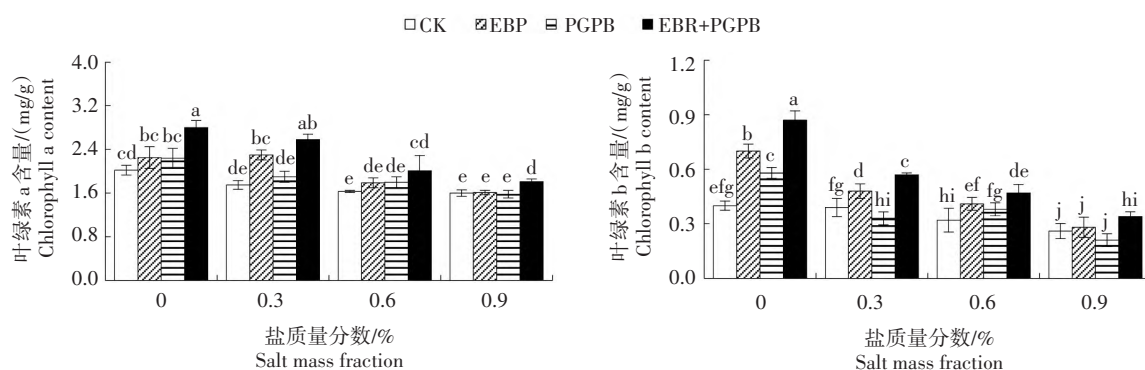
2.2 盐胁迫下外源 EBR 和 PGPB 对月季幼苗叶绿素含量的影响

由图 1 可知,在同一盐质量分数下,添加 EBR

或者 PGPB 可增加月季幼苗叶绿素 a 和叶绿素 b 含量,且以 EBR+PGPB 处理下的增幅效果最好。在同一处理下,随盐质量分数增加,月季幼苗叶绿素 a 和

叶绿素b含量呈不断下降的趋势。在0.9%盐质量分数处理下,与CK相比,EBR处理下的月季叶绿素a和叶绿素b含量无显著差异;PGPB处理下月季叶绿素a和叶绿素b含量无显著差异;EBR+PGPB处理下的月季叶绿素a和叶绿素b含量则分别增加

13.1%和32.3%。可见,盐胁迫显著抑制了月季幼苗叶绿素a、叶绿素b含量的增长,EBR+PGPB处理能够使其恢复一定水平,且同时显著促进叶绿素a和叶绿素b含量的积累。



不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。

Different lowercase letters mean significant difference among treatments ($P < 0.05$), the same below.

图1 盐胁迫下外源EBR和PGPB对月季幼苗叶绿素含量的影响

Fig. 1 Effects of exogenous EBR and PGPB on chlorophyll content of rose seedlings under salt stress

2.3 盐胁迫下外源EBR和PGPB对月季幼苗叶绿素荧光参数的影响

由图2可知,在同一盐质量分数下,EBR处理、PGPB处理以及EBR+PGPB处理均可增加月季幼苗Fv/Fm和Fv/Fo,且以EBR+PGPB处理下的增幅效果最好。在同一处理下,随盐质量分数增加,月季幼苗Fv/Fm和Fv/Fo不断下降。在0.9%盐质量分数处

理下,与CK相比,EBR处理下的月季Fv/Fm和Fv/Fo无显著差异;PGPB处理下月季Fv/Fm和Fv/Fo分别增加3.4%和5.9%;EBR+PGPB处理下的月季Fv/Fm无显著差异,Fv/Fo增加8.8%。可见,盐胁迫显著抑制了月季幼苗Fv/Fm、Fv/Fo的增长,EBR+PGPB处理能够使其恢复至盐质量分数为0时的CK水平,且同时显著促进Fv/Fo的提高。

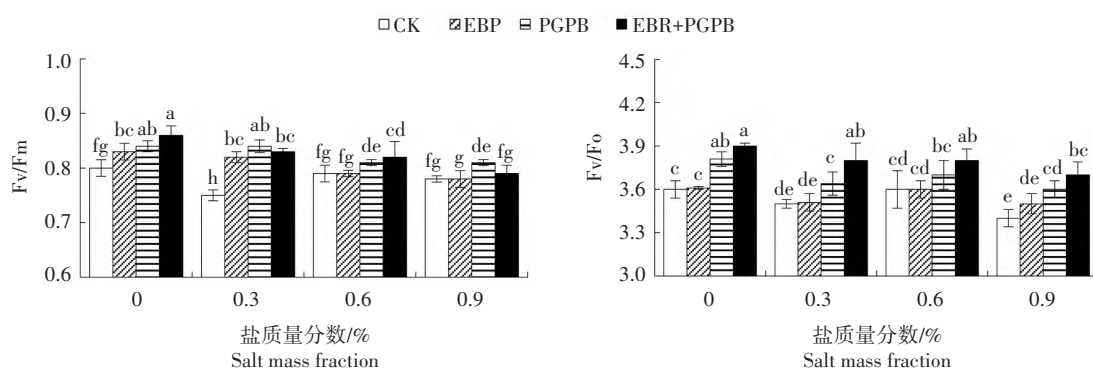


图2 盐胁迫下外源EBR和PGPB对月季幼苗叶绿素荧光参数的影响

Fig. 2 Effects of exogenous EBR and PGPB on chlorophyll fluorescence parameters of rose seedlings under salt stress

2.4 盐胁迫下外源EBR和PGPB对月季幼苗光合参数的影响

图3显示,在同一盐质量分数下,添加EBR或者PGPB可增加月季幼苗Pn、Tr、Gs而降低Ci,且以EBR+PGPB处理下的作用效果最好。在同一处理下,随盐质量分数增加,月季Pn、Tr、Gs呈现不断下降的趋势,而Ci则表现为先下降后上升的趋势,且

在盐质量分数0.3%处理下最低。在0.9%盐质量分数处理下,与CK相比,EBR处理下的月季Pn增加22.4%,Tr、Gs、Ci则无显著差异;PGPB处理下月季Pn、Gs、Ci与CK相比均无显著差异,Tr稍下降;EBR+PGPB处理下的月季Pn比CK增加53.7%,Tr和Gs无显著变化,Ci降低6.0%。可见,盐胁迫添加EBR+PGPB处理能显著增加Pn而降低Ci,对Tr和

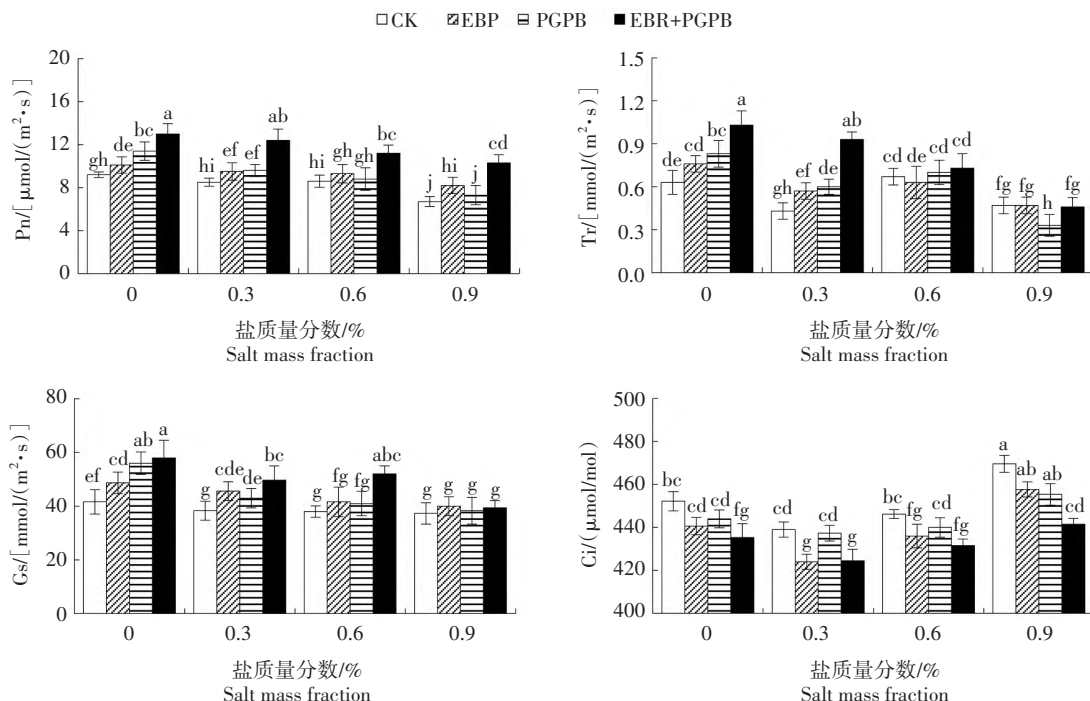


图3 盐胁迫下外源EBR和PGPB对月季幼苗光合参数的影响

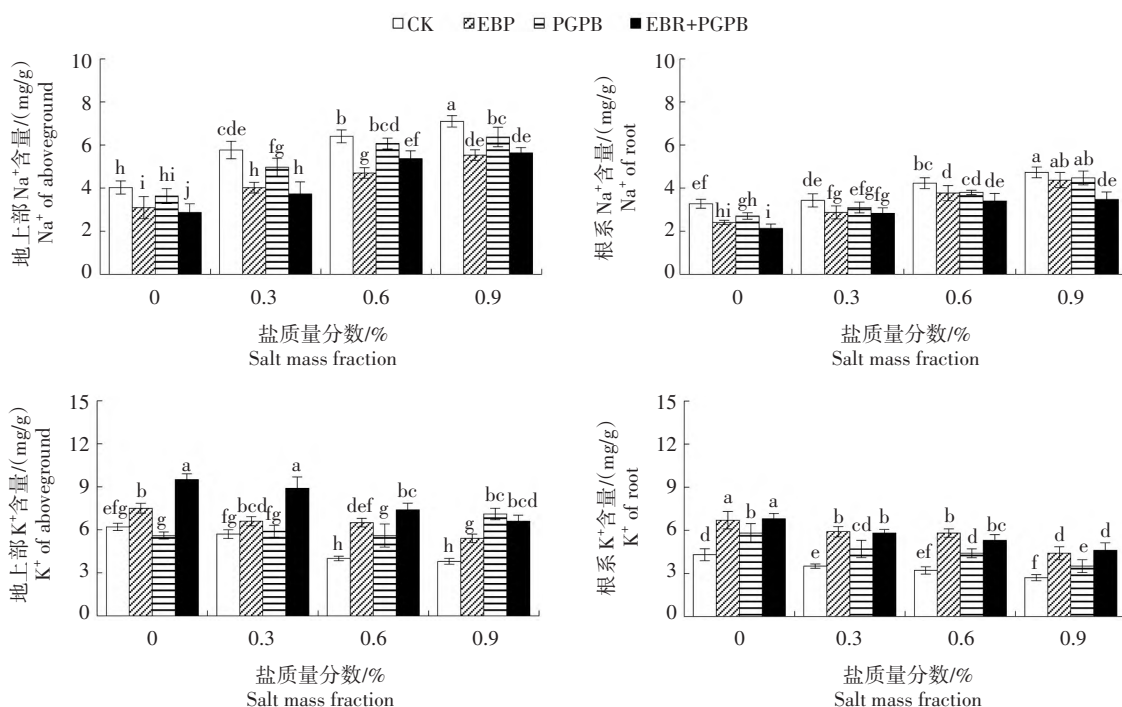
Fig. 3 Effects of exogenous EBR and PGPB on photosynthetic parameters of rose seedlings under salt stress

Gs 则无显著影响。

2.5 盐胁迫下外源EBR和PGPB对月季 Na^+ 、 K^+ 分布的影响

图4显示,在同一盐质量分数下,添加EBR或者PGPB可降低月季地上部和根系 Na^+ 含量,增加月季地上部和根系 K^+ 含量,并提高地上部和根系中 K^+/Na^+ 值。在同一处理下,随盐质量分数增加,月季

月季地上部和根系 Na^+ 含量不断上升,而地上部和根系 K^+ 含量则不断下降,地上部和根系中 K^+/Na^+ 值也呈不断下降的趋势。在0.9%盐质量分数处理下,与CK相比,EBR处理下的月季地上部 Na^+ 含量降低22.5%,根系 Na^+ 含量无显著差异,而月季地上部和根系 K^+ 含量则分别增加42.1%和62.9%,地上部和根系中 K^+/Na^+ 值则分别增加87.3%和77.2%;PGPB



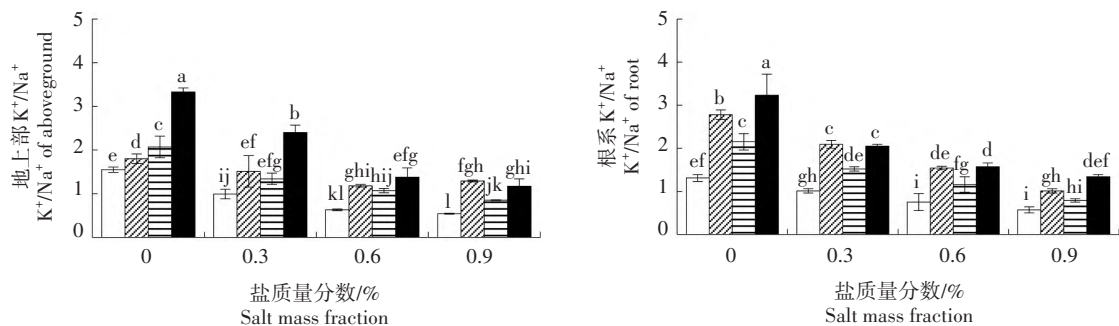


图4 盐胁迫下外源EBR和PGPB对月季幼苗Na⁺、K⁺转运的影响

Fig. 4 Effects of exogenous EBR and PGPB on Na⁺ and K⁺ transport in rose seedlings under salt stress

处理下地上部Na⁺含量降低9.8%,根系Na⁺含量无显著差异,而月季地上部和根系K⁺含量则分别增加86.8%和29.7%,地上部K⁺/Na⁺值增加57.4%,根系中K⁺/Na⁺值与CK无显著差异;EBR+PGPB处理下的月季地上部和根系Na⁺含量分别降低21.1%和26.6%,地上部和根系K⁺含量则分别增加73.7%和70.4%,地上部和根系中K⁺/Na⁺值则分别增加116.7%和135.1%。可见,盐胁迫添加EBR+PGPB处理能显著增加地上部和根系K⁺含量而降低Na⁺含量,对地上部和根系中K⁺/Na⁺值有促进作用。

2.6 盐胁迫下外源EBR和PGPB对月季幼苗活性氧代谢及相关酶活性的影响

由图5可知,同一处理下,随盐质量分数增加,月季幼苗H₂O₂含量、O₂^{·-}产生速率基本呈现增加的趋势

势,而SOD、CAT活性均呈现下降的趋势。同一盐质量分数下,添加EBR或者PGPB可降低月季幼苗H₂O₂含量和O₂^{·-}产生速率,而增加SOD、CAT活性。在盐质量分数0.9%处理下,与CK相比,EBR处理下的月季H₂O₂含量和O₂^{·-}产生速率分别降低12.7%和44.4%,SOD活性与CK无显著差异,CAT活性增加11.3%;PGPB处理下H₂O₂含量和O₂^{·-}产生速率与CK均无显著差异,SOD活性与CK也无显著差异,CAT活性增加10.4%;EBR+PGPB处理下的月季H₂O₂含量和O₂^{·-}产生速率分别降低10.9%和56.6%,SOD活性和CAT活性分别增加23.6%和19.7%。可见,盐胁迫添加EBR+PGPB处理能显著降低H₂O₂含量和O₂^{·-}产生速率而增加SOD和CAT活性。

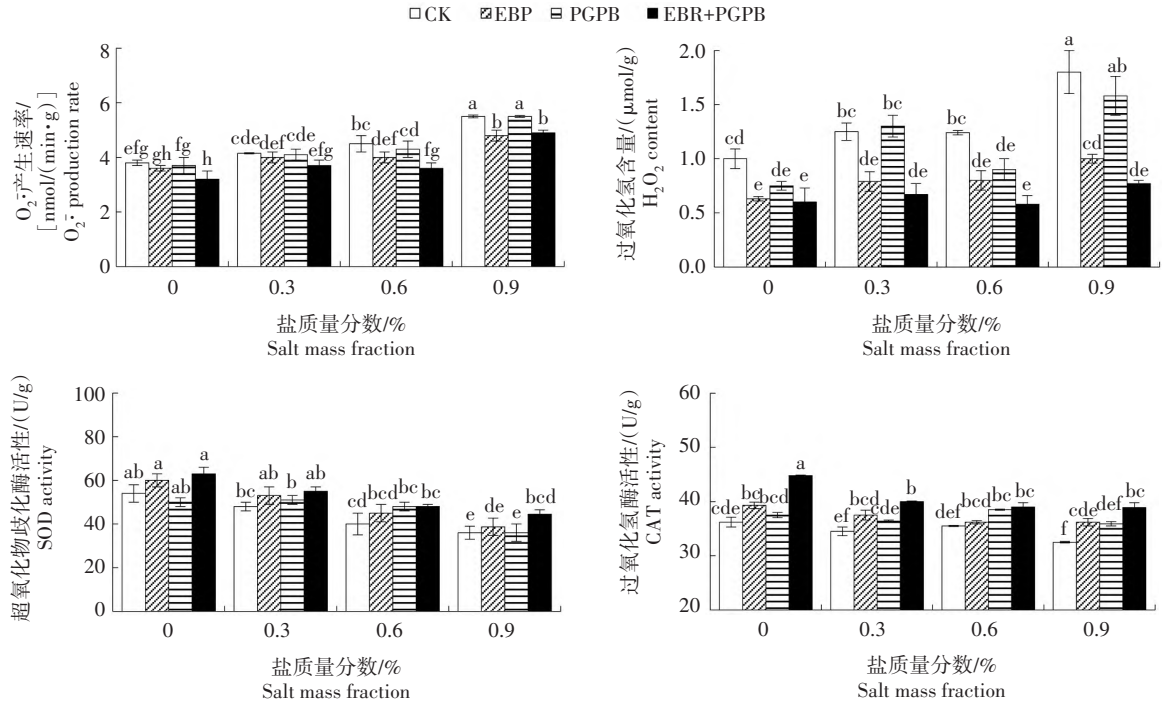


图5 盐胁迫下外源EBR和PGPB对月季幼苗活性氧代谢及相关酶活性的影响

Fig. 5 Effects of exogenous EBR and PGPB on active oxygen metabolism and related enzyme activities in rose seedlings under salt stress

3 结论与讨论

土壤盐渍化是植物面临最主要的生理逆境之一,利用工程措施解决盐碱化经济成本过高,因而提高植物的耐盐性、培育耐盐品种是未来盐碱城市绿化发展的有效途径。植物对盐胁迫的耐性,主要表现在外观生长、生理变化以及适应性,而植物的耐盐机制也十分复杂,主要包括诱导多种激素、合成小分子物质、离子区域化以及耐盐基因表达等^[27]。本试验发现,盐胁迫降低了月季幼苗株高、叶片厚度以及地上部、根系干质量,月季生长受到明显抑制,添加EBR或PGPB可减低盐胁迫带来的生长抑制,这与吴雪霞等^[23]研究结果一致,其发现盐胁迫下经外源EBR处理后的茄子(*Solanum melongena*)株高、根长和植株鲜质量均显著增加。而凌宇等^[28]的研究也发现,从盐碱地狗牙根(*Cynodon dactylon*)根际土壤中分离出的6株PGPB均有不同程度的促生作用,对狗牙根根长和地下鲜质量的增加效果更好。本试验中EBR+PGPB处理能够使盐胁迫下月季恢复至一定水平,且同时显著促进地上部干质量的积累,说明EBR+PGPB处理促进月季生长的效果最好。

叶绿体是植物光合作用最重要的质体,内含叶绿素、酶和脱氧核糖核酸,将CO₂固定还原成有机物等^[29],而叶绿素荧光参数在测定植物光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用。本试验发现,随盐胁迫质量分数的增加,月季幼苗叶绿素a含量和叶绿素b含量均表现为下降趋势,而姜超强等^[30]研究发现,盐胁迫下2个欧美杨品系叶绿素含量、类胡萝卜素含量也呈现出下降趋势,超微结构显示叶绿体整体萎缩变成圆形,内部结构分解,叶绿体膜上脂质成球增加,这与盐胁迫下植物叶绿体解体、失活有关。本试验下,添加EBR或PGPB后叶绿素a含量和叶绿素b含量均不同程度增加。此外,有研究发现,镁(Mg)作为叶绿素的中心原子及多种酶类的活化剂,参与植物光合作用等多种代谢过程^[31],而白加林等^[32]的研究证实促生菌剂添加有助于提高烤烟Mg含量,这也间接证实了PGPB提高叶绿素的效应。同时,本试验也发现,盐胁迫导致月季幼苗Pn、Tr和Gs以及叶绿素荧光参数Fv/Fm和Fv/Fo下降,添加EBR或PGPB可以显著增加月季幼苗的Fv/Fm和Fv/Fo,其中以EBR+PGPB处理的效果最好。说明施用EBR或者PGPB有助于PS II光系统并减轻盐胁迫引起的

光抑制作用。有研究证实,EBR可促进植物叶片RuBP羧化酶的活性,提高叶绿素含量,增加CO₂的同化能力,从而提高光合速率,解除光对生长的抑制作用^[33];而李文祥等^[34]研究认为,PGPB能够产生ACC脱氨酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase),还能够将ACC(乙烯直接前体)进行分解成 α -丁酮酸和氨,从而转化成植物可利用的碳、氮源,而乙烯的减少又能提高植物的抗逆性,从而最终改善植物生长,其主要通过改善土壤特性来提高根系对水分和矿物营养的吸收能力,最终影响植物的光合效率,这在侧柏^[35]、披碱草^[36]等研究中得到证实。

植物在盐胁迫下,过量的Na⁺与Cl⁻存在形成离子胁迫,植物体本身通过离子吸收或者转运等形式来维持离子平衡。宁建凤等^[37]研究发现,盐胁迫下罗布麻(*Apocynum venetum*)根系、茎秆以及叶片Na⁺含量呈现增加趋势,而K⁺含量则呈现下降趋势;根系、茎秆以及叶片K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺值也呈减低趋势。而本试验结果也证实了这一点,随盐处理质量分数增加,月季地上部和根系Na⁺快速积累,表现为地上部>根系,这可能是因为月季在盐胁迫下将大量Na⁺往地上部运输,以减轻盐胁迫对根系的伤害。王宁等^[38]也发现,盐胁迫下不同品种棉花组织中Na⁺含量增加,而K⁺含量下降,但耐盐品种能够保持相对较低的Na⁺和较高的K⁺,K⁺/Na⁺值维持在较高水平。本研究发现,盐胁迫下添加EBR或PGPB后,月季Na⁺含量下降,K⁺含量上升,表明二者能够减少植株对Na⁺的吸收,从而缓解盐胁迫对月季的毒害作用。王文静等^[39]研究证实,盐胁迫下紫花苜蓿阿迪娜添加EBR处理能显著减轻Na⁺对K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺的毒害,控制离子平衡。由此可见,外源激素EBR可以减小盐胁迫对根系的伤害,增强根系抗氧化系统活性。而QIN等^[40]发现,细菌胞外多糖(EPS)可以结合过量离子并限制离子进入植物根系,PGPB可以产生挥发性有机化合物(VOCs),使拟南芥根系高亲和性钾离子转运基因(*HKT1*)的表达下调,限制钠离子进入根系,同时使幼苗*HKT1*上调,从而促进幼苗与根系之间钠离子的循环,但本试验下有关基因表达的情况还需进一步试验证实。

植物遭受盐胁迫后,其主要伤害就是植物细胞膜系统受损,产生大量的活性氧,植物抗氧化酶系统受到抑制,活性氧产生和清除的动态平衡被破坏,使得O₂⁻产生速率、H₂O₂含量均增加。为适应环境变化,提高自身抗逆性,植物细胞通过改变自身

渗透势来缓解盐胁迫带来的伤害,同样细胞中的SOD、过氧化物酶(POD)以及CAT等非酶促反应的保护酶也会增强自身活性来消除活性氧。本试验中,随盐胁迫质量分数的增加,月季SOD和CAT活性不断下降,这可能是盐胁迫下抑制了酶活性,而添加EBR或者PGPB后, O_2^- 产生速率下降, H_2O_2 含量降低,SOD、CAT的活性则显著增强。HAN等^[41]认为,植物膜上的激酶受体BRI1能够感知EBR的信号,并且其胞质部分具有激酶活性,能够增强SOD、CAT活性;而LIU等^[42]研究发现,EBR提高油菜耐盐性的效应与腐胺(Put)代谢所产生的 H_2O_2 有着密切的关系,高盐胁迫下EBR能够促进Put向亚精胺和精胺转化,从而提高植物的耐盐性。本试验则表明,EBR或者PGPB可以有效增加盐胁迫下月季SOD、CAT活性,提高月季对活性氧的清除能力,降低由盐胁迫引起的 O_2^- 产生速率以及 H_2O_2 含量,有效缓解盐胁迫的伤害。这可能是因为PGPB产生了渗透调节物质,如脯氨酸、多糖等,保护植物在盐胁迫下的正常生长^[43];另有研究证实,PGPB通过调节植物盐碱抗性相关基因及蛋白质的表达,增强植物抗盐碱能力。SUKWEENADHI等^[44]研究发现,盐胁迫下拟南芥接种PGPB永平芽孢杆菌(*Paenibacillus yonginensis*)后,拟南芥中*AtRSA1*和*AtWRKY8*基因的转录水平显著提高,而*AtRSA1*参与活性氧的清除,*AtWRKY8*能够维持植物细胞内离子稳态,而本试验下渗透调节物质的含量变化以及相关耐盐基因的表达还需进一步试验论证。

综上,盐胁迫下月季生长受抑制,叶绿素a以及叶绿素b含量、光合参数以及叶绿素荧光参数等下降,离子平衡被打破,活性氧的大量积累使得SOD、CAT活性下降。而添加EBR或者接种PGPB均有助于提高月季叶绿素含量,保护叶绿素荧光系统,维持植物 K^+ 、 Na^+ 的平衡并提高 K^+/Na^+ 值,激活SOD、CAT等抗氧化酶活性以及降低 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 累积,以减轻盐胁迫对月季幼苗的伤害,促进月季生长。各盐质量分数处理下,添加外源EBR并接种PGPB处理对月季抗盐性效果更好。

参考文献:

- [1] MAEDA Y. Plant salt tolerance and removal of salt in saline soil by plants[J]. Bulletin of the Society of Sea Water Science(Japan), 2012, 66(2): 92-98.
- [2] 张睿,封晓辉,吴玉洁,等. 长穗偃麦草(*Thinopyrum ponticum*)幼苗对盐旱胁迫的生理响应[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(11): 1795-1806.
- [3] 郭林繁,毕春竹,宋振琪,等. 碱性盐胁迫对不同种源沙枣幼苗的生理影响[J]. 西北林学院学报, 2023, 38(4): 51-60.
- [4] GUO L F, BI C Z, SONG Z Q, et al. Physiological response of alkaline salt stress on *Elaeagnus angustifolia* seedlings from different provenances [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2023, 38(4): 51-60.
- [5] 高翔,张芸香,郭晋平. 沙漠植物盐爪爪(*Kalidium foliatum*)的耐盐碱性及其对碱性盐胁迫的响应[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2017, 37(4): 248-253.
- [6] GAO A, ZHANG Y X, GUO J P. The saline-alkali resistance of desert plant *Kalidium foliatum* and its response to concentration of alkaline salt stress [J]. Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 2017, 37(4): 248-253.
- [7] 易芮冰,王树东,郑冰倩,等. 盐渍化土壤的植物修复[J]. 土壤科学, 2021, 9(2): 77-80.
- [8] YI R B, WANG S D, ZHENG B Q, et al. The amelioration of saline soils by plants [J]. Hans Journal of Soil Science, 2021, 9(2): 77-80.
- [9] BENIDIRE L, MADLINE A, PEREIRA S I A, et al. Synergistic effect of organo-mineral amendments and plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on the establishment of vegetation cover and amelioration of mine tailings[J]. Chemosphere, 2021, 262: 127803.
- [10] GOSWAMI M, DEKA S. Plant growth-promoting rhizobacteria—Alleviators of abiotic stresses in soil: A review[J]. Pedosphere, 2020, 30(1): 40-61.
- [11] PAVLOVA A S, LEONTIEVA M R, SMIRNOVA T A, et al. Colonization strategy of the endophytic plant growth-promoting strains of *Pseudomonas fluorescens* and *Klebsiella oxytoca* on the seeds, seedlings and roots of the epiphytic orchid, *Dendrobium nobile* Lindl [J]. Journal of Applied Microbiology, 2017, 123 (1): 217-232.
- [12] 林子彦,王锬,黄点秋,等. 互花米草根系促生菌的筛选及其挥发性有机物质鉴定[J]. 南方农业学报, 2024, 55 (7): 2169-2180.
- [13] LIN Z Y, WANG K, HUANG D Q, et al. Screening of growth-promoting rhizobacteria from *Spartina alterniflora* and identification of their volatile organic compounds [J]. Journal of Southern Agriculture, 2024, 55 (7): 2169-2180.
- [14] 罗娅,况刚,张萌,等. 接种根际促生菌对白花前胡根际土壤微生态环境的影响[J]. 南方农业学报, 2024, 55(1): 75-85.
- [15] LUO Y, KUANG G, ZHANG M, et al. Effects of inoculation with different plant growth-promoting rhizobacteria on rhizosphere soil microecological environment of *Peucedanum praeruptorum* Dunn [J]. Journal of Southern Agriculture, 2024, 55(1): 75-85.
- [16] 王飞,李雪梦,杨瑾,等. 3株丹参根际促生细菌的筛选、鉴定及作用评价[J]. 河南农业科学, 2022, 51 (12): 81-89.
- [17] WANG F, LI X M, YANG J, et al. Screening, identification and effect evaluation of three plant

- growth-promoting rhizobacteria from *Salvia miltiorrhiza* [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2022, 51 (12):81-89.
- [12] 何建清,张格杰.植物根际促生菌肥代替部分化肥对黑青稞生长、产量和品质的影响[J].河南农业科学, 2022,51(7):93-101.
- HE J Q, ZHANG G J. Effects of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) fertilizer instead of part of chemical fertilizer on growth, yield and quality of black highland barley [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2022, 51(7):93-101.
- [13] 巨亚雯,陈亚丽,徐蓬,等.盐胁迫下根际促生菌对醉马草种子萌发的影响[J].草业科学, 2023, 40(2): 419-426.
- JU Y W, CHEN Y L, XU P, et al. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on *Achnatherum inebrians* seed germination during salt stress [J]. Pratacultural Science, 2023, 40(2):419-426.
- [14] 范克胜,吴小芹,任嘉红,等.盐胁迫下外生菌根真菌与根际有益细菌互作对杨树光合特性的影响[J].西北植物学报, 2011, 31(6):1216-1222.
- FAN K S, WU X Q, REN J H, et al. Photosynthetic characteristics of *Populus deltoides* seedlings inoculated ectomycorrhizal fungi and plant growth promoting rhizobacteria under salt stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2011, 31 (6): 1216-1222.
- [15] 姚丹,牛舒琪,赵祺,等.梭梭根际枯草芽孢杆菌WM13-24对多年生黑麦草耐盐性的影响[J].生态学报, 2020, 40(20):7419-7429.
- YAO D, NIU S Q, ZHAO Q, et al. Induced salt tolerance of ryegrass by *Bacillus subtilis* strain WM13-24 from the rhizosphere of *Haloxylon ammodendron* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40 (20):7419-7429.
- [16] 井大炜,马海林,刘方春,等.盐胁迫环境下接种根际促生细菌对白蜡树根际生物学特征及其生长的影响[J].水土保持通报, 2018, 38(1):76-81.
- JING D W, MA H L, LIU F C, et al. Effects of inoculating plant growth-promoting rhizobacteria on biological characteristics of rhizosphere and growth of *Fraxinus chinensis* under salt stress[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2018, 38(1):76-81.
- [17] 寇江涛,康文娟,苗阳阳,等.外源2,4-表油菜素内酯对NaCl胁迫下紫花苜蓿幼苗光合特性及离子吸收、运输和分配的影响[J].草业学报, 2016, 25(4):91-103.
- KOU J T, KANG W J, MIAO Y Y, et al. Effect of exogenous 2, 4-epibrassinolide on the uptake, transport, and disputation of ions, and photosynthetic characteristics of *Medicago sativa* seedlings under NaCl stress [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2016, 25 (4):91-103.
- [18] 王舒甜,王金平,张金池,等.油菜素内酯对盐胁迫下香樟幼苗叶片抗氧化酶活性的影响[J].浙江大学学报(农业与生命科学版), 2017, 43(4):476-482.
- WANG S T, WANG J P, ZHANG J C, et al. Effects of exogenous 2, 4-epibrassinolide on antioxidant enzyme activities of camphor seedlings under salt stress[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2017, 43(4):476-482.
- [19] 孙珊珊,安勐颖,韩烈保,等.外源24-表油菜素内酯对多年生黑麦草幼苗耐盐性的影响[J].草地学报, 2014, 22(5):1045-1050.
- SUN S S, AN M Y, HAN L B, et al. Effects of exogenously applied 24-epibrassinolide on the seedlings of perennial ryegrass under NaCl stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2014, 22(5):1045-1050.
- [20] 寇江涛,师尚礼.2,4-表油菜素内酯对NaCl胁迫下紫花苜蓿幼苗根系生长抑制及氧化损伤的缓解效应[J].中国生态农业学报, 2015, 23(8):1010-1019.
- KOU J T, SHI S L. 2, 4-epibrassinolide protection aginst root growth inhibition and oxidative damage of *Medicago sativa* L. seedling under NaCl stress [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2015, 23 (8): 1010-1019.
- [21] 王晚霞,高立杨,张瑞,等.2,4-表油菜素内酯对盐碱胁迫下垂丝海棠光合及生理特性的影响[J].果树学报, 2021, 38(9):1479-1490.
- WANG W X, GAO L Y, ZHANG R, et al. Effects of 2,4 epibrassinolide on photosynthetic and physiological characteristics of *Malusa halliana* under saline-alkali stress [J]. Journal of Fruit Science, 2021, 38 (9): 1479-1490.
- [22] 王舒甜,张金池,张亮.油菜素内酯对盐胁迫下香樟叶片光合色素以及叶绿素荧光的影响[J].浙江大学学报(农业与生命科学版), 2017, 43(1):45-53.
- WANG S T, ZHANG J C, ZHANG L. Effects of exogenous 24-epibrassinolide on chlorophyll content and chlorophyll fluorescence characteristics of camphor seedlings under salt stress [J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2017, 43(1):45-53.
- [23] 吴雪霞,查丁石,朱宗文,等.外源24-表油菜素内酯对盐胁迫下茄子种子萌发和幼苗生理特性的影响[J].植物生理学报, 2011, 47(6):607-612.
- WU X X, ZHA D S, ZHU Z W, et al. Effects of exogenous 24-epibrassinolide on seed germination, physiological characteristics of eggplant seedlings under NaCl stress[J]. Plant Physiology Journal, 2011, 47(6):607-612.
- [24] 吴春杏,胡志辉,鲁寒英,等. EBR对盐胁迫下玉米幼苗光合及抗氧化系统的影响[J].江苏农业科学, 2023, 51(13):109-116.
- WU C X, HU Z H, LU H Y, et al. Effects of EBR on photosynthesis and antioxidant system of maize seedlings under salt stress [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(13):109-116.
- [25] 安辉,盛伟,于玉凤,等.外源2,4-表油菜素内酯对盐胁迫下对水稻幼苗生理特性的影响[J].分子植物育种, 2021, 19(8):2740-2746.
- AN H, SHENG W, YU Y F, et al. Effects of exogenous 2, 4-epibrassinolide on physiological characteristics of rice seedlings under salt stress [J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(8):2740-2746.
- [26] 王学奎.植物生理生化实验原理和技术[M].2版.北京:高等教育出版社,2006.
- WANG X K. Plant physiological and biochemical test principle and technology [M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [27] 杨晓慧,蒋卫杰,魏珉,等.植物对盐胁迫的反应及其

- 抗盐机理研究进展[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2006, 37(2): 302-305.
- YANG X H, JIANG W J, WEI M, et al. Review on plant response and resistance mechanism to salt stress [J]. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition), 2006, 37(2): 302-305.
- [28] 凌宇, 冯启佳, 孙小艳, 等. 耐盐促生菌的筛选及其对狗牙根耐盐性的影响[J]. 草业科学, 2022, 39(11): 2297-2306.
- LING Y, FENG Q J, SUN X Y, et al. Screening and identification of salt-tolerant and growth-promoting microbial strains in the rhizosphere and their effect on the salt tolerance of Bermuda grass [J]. Pratacultural Science, 2022, 39(11): 2297-2306.
- [29] 谌志伟, 胡勇. 植物叶绿体分裂的分子机制[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2013, 29(3): 218-225.
- CHEN Z W, HU Y. Molecular mechanism involved in chloroplast division in plants [J]. Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 2013, 29(3): 218-225.
- [30] 姜超强, 李杰, 刘兆普, 等. 盐胁迫对转AtNHX1基因杨树光合特性与叶绿体超微结构的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(2): 301-308.
- JIANG C Q, LI J, LIU Z P, et al. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of transgenic poplar under NaCl stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(2): 301-308.
- [31] 滑俊. 丛枝菌根真菌对梨苗镁吸收的效应及其作用机制[D]. 芜湖: 安徽师范大学, 2014.
- HUA J. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on magnesium absorption of pear seedlings and its mechanism [D]. Wuhu: Anhui Normal University, 2014.
- [32] 白加林, 张映杰, 张荣辉, 等. 促生菌剂与不同有机肥复配对植烟土壤交换性钙镁的影响[J]. 农学学报, 2019, 9(2): 38-42.
- BAI J L, ZHANG Y J, ZHANG R H, et al. Combination of growth promoting bacteria and organic fertilizers affects exchangeable calcium and magnesium in tobacco planting soil [J]. Journal of Agriculture, 2019, 9(2): 38-42.
- [33] 李治鑫, 李鑫, 范利超, 等. 外源油菜素内酯对茶树光合特性的影响[J]. 茶叶科学, 2015, 35(6): 543-550.
- LI Z X, LI X, FAN L C, et al. Effects of exogenous 24-epibrassinolide on the photosynthetic characteristics of tea plants (*Camellia sinensis*) [J]. Journal of Tea Science, 2015, 35(6): 543-550.
- [34] 李文祥, 张天谣, 李洋, 等. 含ACC脱氨酶的根际促生菌对切花月季生长的影响[J]. 福建农业学报, 2023, 38(4): 423-430.
- LI W X, ZHANG T Y, LI Y, et al. Effect of rhizobacteria containing ACC deaminase on growth of rose bush [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2023, 38(4): 423-430.
- [35] 刘方春, 邢尚军, 马海林, 等. 干旱胁迫下植物根际促生细菌对侧柏生长及生理生态特征的影响[J]. 林业科学, 2014, 50(6): 67-73.
- LIU F C, XING S J, MA H L, et al. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on physio-ecological characteristics of *Platycladus orientalis* under drought stress [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2014, 50(6): 67-73.
- [36] 马骥毓, 张英, 孙广正, 等. 披碱草根际促生菌筛选及其接种剂的促生作用[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(4): 1039-1048.
- MA C Y, ZHANG Y, SUN G Z, et al. Identification of plant growth promoting rhizobacteria *Elymus dahuricus* and their effectiveness [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2016, 22(4): 1039-1048.
- [37] 宁建凤, 郑青松, 杨少海, 等. 高盐胁迫对罗布麻生长及离子平衡的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(2): 325-330.
- NING J F, ZHENG Q S, YANG S H, et al. Impact of high salt stress on *Apocynum venetum* growth and ionic homeostasis [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(2): 325-330.
- [38] 王宁, 杨杰, 黄群, 等. 盐胁迫下棉花K⁺和Na⁺离子转运的耐盐性生理机制[J]. 棉花学报, 2015, 27(3): 208-215.
- WANG N, YANG J, HUANG Q, et al. Physiological salinity tolerance mechanism for transport of K⁺ and Na⁺ ions in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedlings under salt stress [J]. Cotton Science, 2015, 27(3): 208-215.
- [39] 王文静, 麻冬梅, 赵丽娟, 等. 2, 4-表油菜素内酯对盐胁迫下紫花苜蓿生理指标及根系离子积累的影响[J]. 草地学报, 2021, 29(6): 1363-1368.
- WANG W J, MA D M, ZHAO L J, et al. Effects of 2, 4-table brassinolide on enzyme activity and root ion distribution and absorption in alfalfa seedlings [J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(6): 1363-1368.
- [40] QIN Y, DRUZHININA I S, PAN X Y, et al. Microbially mediated plant salt tolerance and microbiome-based solutions for saline agriculture [J]. Biotechnology Advances, 2016, 34(7): 1245-1259.
- [41] HAN C, WANG L Y, LYU J Y, et al. Brassinosteroid signaling and molecular crosstalk with nutrients in plants [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2023, 50(8): 541-553.
- [42] LIU J L, YANG R C, JIAN N, et al. Putrescine metabolism modulates the biphasic effects of brassinosteroids on canola and *Arabidopsis* salt tolerance [J]. Plant, Cell & Environment, 2020, 43(6): 1348-1359.
- [43] 姜焕焕, 王通, 陈娜, 等. 根际促生菌提高植物抗盐碱性的研究进展[J]. 生物技术通报, 2019, 35(10): 189-197.
- JIANG H H, WANG T, CHEN N, et al. Research progress in PGPR improving plant's resistance to salt and alkali [J]. Biotechnology Bulletin, 2019, 35(10): 189-197.
- [44] SUKWEENADHI J, KIM Y J, CHOI E S, et al. *Paenibacillus yonginensis* DCY84T induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression against aluminum, drought, and salt stress [J]. Microbiological Research, 2015, 172: 7-15.