

放线菌对干旱胁迫下黑麦草生长及抗氧化特性的影响

曹书苗¹, 王文科^{1*}, 王 非², 张 军¹

(1 长安大学 旱区水文与生态效应教育部重点实验室, 西安 710054; 2 空军工程大学 理学院, 西安 710054)

摘 要: 采用菌剂接种及盆栽生物实验, 研究了干旱缺水条件下放线菌对黑麦草生长和抗氧化特性的影响。结果显示: (1) 干旱胁迫下, 土壤中接种放线菌显著促进黑麦草的生长, 其中根分蘖及根部生物量分别显著增加 35.00% 和 37.47%; (2) 接种放线菌后, 黑麦草叶片的叶绿素总量和类胡萝卜素含量分别显著增加了 12.02% 和 10.38%; (3) 加菌后 3 种主要的抗氧化酶超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)较不加菌对照均增加, 其增率分别为 12.72%、2.38% 和 24.83%, 其中 SOD 和 CAT 的活性增加显著。研究表明, 干旱胁迫下放线菌接种土壤后, 提高了黑麦草叶绿素含量和类胡萝卜素含量, 增强了黑麦草抗干旱胁迫的抗氧化酶活性, 可显著促进黑麦草的生长, 增加其生物量。

关键词: 干旱胁迫; 放线菌; 黑麦草; 抗氧化性

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Actinomycetes on the Growth and Antioxidative Characteristics of Perennial Ryegrass under Drought Stress

CAO Shumiao¹, WANG Wenke^{1*}, WANG Fei², ZHANG Jun¹

(1 Key Laboratory of Subsurface Hydrology and Ecological Effects in Arid Region (Ministry of Education), Chang'an University, Xi'an 710054, China; 2 College of Science, Air Force Engineering University, Xi'an 710054, China)

Abstract: We investigated the effects of actinomycetes on the growth and antioxidative characteristics of perennial ryegrass under drought stress, using soil inoculating actinomycetes agent and pot experiment. Results showed that: (1) actinomycetes-inoculated treatment significantly promoted the plant growth under drought stress, of which root tiller number and root fresh weight were significantly increased by 35.00% and 37.47%, respectively ($P < 0.05$); (2) the contents of total chlorophylls and carotenoid were significantly increased by 12.02% and 10.38% with actinomycetes-inoculated under drought stress; (3) the three main antioxidative enzyme activities of SOD, POD and CAT were increased by 12.72%, 2.38% and 24.83%, respectively, while SOD and CAT activities showed significantly increased with actinomycetes inoculation. These results indicated that actinomycetes-inoculated in drought soil improved the contents of total chlorophylls and carotenoid, enhanced the antioxidative characteristics of perennial ryegrass, and thus significantly promoted the plant growth by increasing plant biomass.

Key words: drought stress; actinomycetes; perennial ryegrass; antioxidative characteristics

收稿日期: 2015-12-29; 修改稿收到日期: 2016-02-26

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(41230314); 长江学者与中国教育部创新团队项目(IRT0811); 教育部重点实验室和陕西省地下水与生态环境工程中心开放基金(310829151146)

作者简介: 曹书苗(1984—), 女, 在读博士研究生, 主要从事水土污染修复研究。E-mail: shumiaocao@163.com

* 通信作者: 王文科, 教授, 博士生导师, 主要从事旱区水文与生态效应方面的研究。E-mail: wenkew@chd.edu.cn

多年生黑麦草(*Lolium perenne* L.)是世界范围内一种重要的冷季型草,生长快、分蘖多、株型外观优美,是草坪建植的良好品种。此外,因其产量高、草质好及营养丰富,广泛用于畜牧养殖,是一种有较高经济效益和生态效应的植物。

干旱是引起水分胁迫的主要原因之一,多年生黑麦草对水分需求的敏感性较强,抗旱性较弱^[1]。干旱胁迫可使黑麦草的叶绿体结构出现基粒和被膜轻度破损,片层膨胀分化或溶解消失,严重抑制了黑麦草的光合作用,影响光合色素的含量和组成^[2-3]。此外,植物受干旱胁迫后,可产生大量的乙烯,进而导致体内过量的氧自由基的产生,引发或加剧膜脂过氧化,造成细胞膜系统损伤,对植物产生较强的毒害作用^[4]。因此,干旱胁迫直接阻碍了黑麦草的生长发育和品质。

近年来,国内外学者主要关注黑麦草耐旱性品种的筛选,利用转基因和分子杂交的手段来提高品种的抗旱性^[5-7]。然而,由于耗时,花费大及伦理方面的问题,急需寻找一种环境友好且便于实际应用的替代方法^[8]。植物生长根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)被认为是一种非常有价值的微生物,可分泌促进植物生长的代谢产物如吡啶乙酸,赤霉素等物质促进植物生长;可促进土壤养分的活化,有利于植物吸收土壤或大气中的一些必需元素如 N、P、Fe、Zn 等;此外还可产生抗生素等物质来抑制土壤中的病原菌,显著促进植物生长,提高植物产量和品质^[9]。以往研究中,利用内生真菌感染黑麦草可明显提高其在温室渗透胁迫下植株叶片 SOD 活性,大大降低叶片 MDA 含量^[10];而干旱胁迫下内生真菌感染没有显著提高宿主植物黑麦草抗氧化酶 SOD、POD 和 PPO 的活性,仅使黑麦草对干旱胁迫的反应更为迅速^[11];在分子水平上,内生真菌感染黑麦草后主要通过调节有关叶绿体保护、渗透调节和活性氧清除能力基因,来增强黑麦草的耐旱性^[12]。然而,目前的研究主要集中在真菌方面,对于放线菌对黑麦草在半干旱缺水条件下的生长促进作用及抗氧化性的研究很少。

放线菌是土壤中主要的微生物菌群之一,其中的链霉菌能产生抗生素,抑制土传病原真菌,促进植物生长^[13]。放线菌固态发酵可制成活菌制剂,易于保存且便于大面积施用,且对环境友好。本研究利用盆栽实验,重点探索一株放线菌对黑麦草在干旱缺水条件下对黑麦草生长和抗氧化性的影响,以期放线菌促进黑麦草在干旱半干旱条件下的生长和

耐旱性提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

1.1.1 土样 采自陕西长安区农田表层 30 cm 土壤,风干,过 5 mm 尼龙筛,去掉杂物使土壤混匀均一,测定其理化性质(表 1)。

1.1.2 微生物 放线菌 Act12(密旋链霉菌, *Streptomyces pactum*)为西北农林科技大学资源环境学院微生物资源研究室,从青藏高原、黄土高原土壤极端生境下的万余株放线菌中分离筛选到的 1 株多功能菌株,该菌具有防病促生多种功能^[13]。本研究盆栽试验所用菌粉为该菌的固态发酵产物,其中活菌数量为 4.6×10^{10} CFU · g⁻¹^[14]。

黑麦草种子购于北京鑫农丰农业技术研究所,千粒重 2.2 g,出苗率 90%,在种植前用 0.5% NaClO 室温下消毒 10 min,用蒸馏水冲洗。

1.2 盆栽试验

1.2.1 方案 试验设对照和加菌处理,每个处理重复 9 次,共 18 盆。盆栽土的水分状况模拟中国大部分半干旱地区土壤含水率的变幅(10%~30%)^[15]。

1.2.2 实施 每盆(直径 23 cm,深度 21 cm)装土 3 kg。加菌处理按 1.5 g · kg⁻¹干土的用量将菌剂与土壤混匀后,装入塑料盆。种植前向土壤补充水分,使土壤含水率控制在 30%,点播,均匀分布,每盆种 50 粒;种植后通过称重法每天傍晚补充当天损失的水分,种子萌发成幼苗时涮苗,使每盆统一保留 15 株。将盆栽随机放置在日光温室,温度控制在 22 ℃,每隔 5~6 d 当土壤含水率约为 10%,植物此时出现发黄或干枯叶片,再补充水分 1 次至 30%,连续周期性干旱胁迫,30 d 后收获,观察记录生长情况。

1.3 植物样品各项指标测定

1.3.1 植物 植物鲜样用去离子水清洗干净,用吸

表 1 土壤基本理化性状

Table 1 The basic physico-chemical properties of soil

指标 Index	值 Value
pH	6.77±0.35
总氮 Total N/(g · kg ⁻¹)	1.27±0.10
总磷 Total P/(g · kg ⁻¹)	0.49±0.01
总钾 Total K/(g · kg ⁻¹)	0.24±0.01
有机质 Organic matter/(g · kg ⁻¹)	14.57±0.95
容重 Bulk density/(g · kg ⁻¹)	1.21±0.02
含水率 Water content/%	20.56±1.23

水纸吸干植株表面的游离水,测定黑麦草株高、分蘖数、单株叶片数,剪下根系称重,计算茎叶重量。称重结束后,留取新鲜的叶片冻存于液氮中,测定过氧化氢酶、超氧化物歧化酶和过氧化物酶的活性及叶绿素含量。

1.3.2 叶绿素含量 新鲜植物叶片,擦洗干净,去叶脉,取 2.0 g 加少量石英砂和 95% 乙醇研磨成匀浆,加乙醇过滤至棕色容量瓶,定容到 25 mL,在波长为 660、649 和 470 nm 下测定吸光度,根据 Licht-enhaller^[16] 公式计算。

1.3.3 SOD 酶活性 由抑制氮蓝四唑(NBT)在光下的还原作用来确定,参照 Marklund^[17] 的方法,一个酶活单位以抑制 NBT 光还原的 50% 表示。

1.3.4 过氧化氢酶活性 根据测量 240 nm 下吸光率的变化速度来反映过氧化氢分解。方法参照 Aebi^[18],以 1 min 内减少 0.1 的酶量为 1 个酶活单位。

1.3.5 过氧化物酶活性 按照 Polle^[19] 方法测定。

1.4 土壤中放线菌 Act12 的数量测定

放线菌加入干旱胁迫土壤中,对植物生长最主要的是根区和根表土中接入放线菌的繁殖数量。根区土壤指根系密集分布区与根系紧密结合的根周围;根表土指根系上附着的大量土抖落后根表面仍粘附的用无菌水洗下的少量土壤。根区、根表土样品制备参照周永强等^[20] 的方法进行,采用稀释平板法进行微生物分离计数。通过与同步培养平板上接入的放线菌 Act12 参比菌落形态,比较鉴定确认 Act12 的数量^[21]。

1.5 数据处理与分析

相对增率(Δ ctrl%)是表示接菌处理与不接菌对照的差值与不接菌对照比值的百分数。测定样品的数据分析用统计分析用软件 SPSS20.0 (IBM, USA),差异显著性用 DUNCAN 法检验,分析在 $P < 0.05$ 水平(表示差异达显著性水平)进行。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下放线菌对黑麦草的生长影响

表 2 显示,干旱胁迫下,土壤中接入放线菌后,黑麦草根长、分蘖数及根鲜重显著性高于不加菌对照($P < 0.05$),分别增加了 16.11%、35.00% 及 37.47%;而株高、叶片数及根鲜重的加菌处理也显著性高于不加菌处理,分别增加了 28.83%、32.14% 及 28.45%。结果表明,在干旱胁迫下,放线菌加入土壤后能显著促进黑麦草地下部分和地上部分的生长,其中对根分蘖及根部生物量的增加最明显。

2.2 干旱胁迫下放线菌对黑麦草光合色素含量的影响

图 1 显示,在干旱胁迫下,与不加菌对照相比,加菌处理黑麦草叶片的类胡萝卜素含量和叶绿素总量分别增加了 10.38% 和 12.02%,其增加均达显著性水平($P < 0.05$)。可见,在干旱缺水条件下,放线菌加入土壤后,促进了黑麦草的叶绿素含量增加。

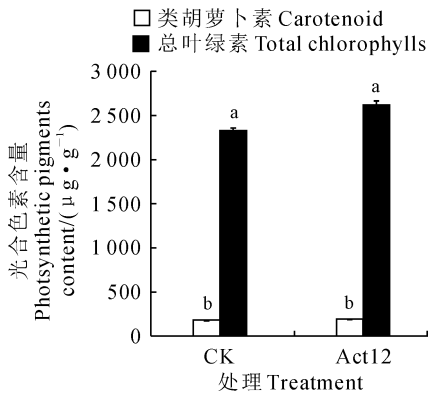


图 1 干旱胁迫下放线菌对黑麦草叶片光合色素含量的影响
Fig. 1 Effect of actinomycetes on the content of photosynthetic pigments in perennial ryegrass leaves under drought stress

表 2 干旱胁迫下放线菌对黑麦草生长的影响

Table 2 Effect of actinomycetes on the growth of perennial ryegrass under drought stress

处理 Treatment	根长 Root length/cm	分蘖数 Tiller number per plant	根鲜重 Fresh root weight per pot/g	株高 Plant height/cm	叶片数 Leaf number per plant	地上鲜重 Fresh shoot weight per pot/g
对照 Control	5.4±0.2	2.0±0.1	16.2±0.95	16.3±1.1	5.6±0.5	16.17±1.01
加菌 Inoculation	6.27±0.15	2.7±0.1	22.27±1.76	21.0±1.4	7.4±0.6	20.77±1.60
Δ ctrl%	16.11 *	35 *	37.47 *	28.83 *	32.14 *	28.45 *

注: * 表示接菌值较对照值差异达显著性水平($P < 0.05$);下同。
Note: * denotes significant difference between actinomycetes inoculation and uninoculated control at 0.05 level; The same as below.

这可能与放线菌促进黑麦草根系生长,根系吸水面积增大,缓解了水分胁迫对黑麦草的胁迫有关。

2.3 干旱胁迫下放线菌对黑麦草叶片抗氧化酶的影响

植物抗氧化酶系统是干旱胁迫下保护植物体免受活性氧的氧化损伤的重要保护系统,包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等。SOD 是植物防御氧自由基对细胞损伤的第一道防线,主要将有活性和有毒性的超氧自由基转化成 H_2O_2 和 O_2 。土壤中加入放线菌,黑麦草叶片的 SOD 活性较不加菌对照显著增加了12.72% (图 2),这表明放线菌加入提高了 SOD 活性,使黑麦草对干旱胁迫产生的氧自由基转化为 H_2O_2 的量增加。随后, H_2O_2 可被 CAT 和 POD 转化为 H_2O 和 O_2 而清除。土壤加入放线菌后,黑麦草叶片的 CAT 活性较对照显著增加了 24.83% (图 2),而 POD 酶活性没有显著增加,变化不大。这表明,干

旱胁迫下,放线菌加入土壤后,主要通过提高黑麦草体内的 SOD 和 CAT 的活性,协同作用防御活性氧自由基的伤害。

2.4 放线菌在干旱胁迫处理土壤中的繁殖

外源菌在植物根域的定殖力是决定菌剂发挥效果的重要因素之一。本研究中,放线菌 Act12 加入干旱胁迫下黑麦草种植土壤,30 d 后测定结果(图 3)表明,该放线菌能在干旱胁迫土壤中成功定殖,在根区、根表土中的定殖数量分别为 3.98×10^7 、 6.35×10^7 CFU \cdot g⁻¹。

3 讨 论

植物生长状况与接入菌在植物根部的定殖能力有直接关系。研究发现,伯克氏细菌(*Burkholderia phytofirmans*)PsJN 能在干旱胁迫下良好定殖在小麦的根部^[22]。本研究中放线菌是从极端干旱条件下分离而来,具有孢子量大,抗逆性强,有利于定殖等优点。干旱胁迫下,该菌在黑麦草根部能够良好繁殖,是促进黑麦草生长和抗氧化酶活性的重要物质基础。

已有研究表明黑麦草受干旱胁迫,各项生理指标发生变化,主要表现在生长受到抑制,生物量减小,甚至枯死的现象^[1-3]。本研究中放线菌 Act12 在干旱胁迫下对黑麦草的生长具有显著的促进作用,尤其对黑麦草根的促进作用最大。这主要是因为微生物可能产生植物促生物质如植物激素(吲哚乙酸, IAA)、氨基环丙烷羧酸脱氨酶(ACC deaminase)、铁细胞等来刺激植物生长,缓解干旱胁迫。IAA 能够促进植物根部表面积和根条数的增加,增加根部对水分和养分的吸收,进而协助植物应对缺水环境^[23]。此外,干旱胁迫可使植物产生大量的乙烯,根际促生菌产生 ACC 脱氨酶,能分解合成乙烯的前体物质,降低乙烯的积累,进而可缓解植物受干旱胁迫的危害,促进植物生长^[24]。微生物产铁细胞,能够增加有效态铁离子含量,促进植物根部吸收的生长^[25]。此外,微生物还能通过产酸,溶磷作用,增加有效磷的含量,促进植物生长^[26]。而放线菌在繁殖时,还可能会产生如抗生素,有机酸、氨基酸、维生素、酶等代谢产物,分枝状的菌丝体能够产生各种胞外水解酶^[13],这些物质本身可刺激植物根系发育及养分吸收。本研究中放线菌 Act12 在干旱胁迫下对黑麦草的促生作用可能与该菌能产生某种或多种促生物质有关。以往的研究中利用放线菌 Act12 对多种园艺作物如西瓜、草莓、甜瓜等也表现出良好的促

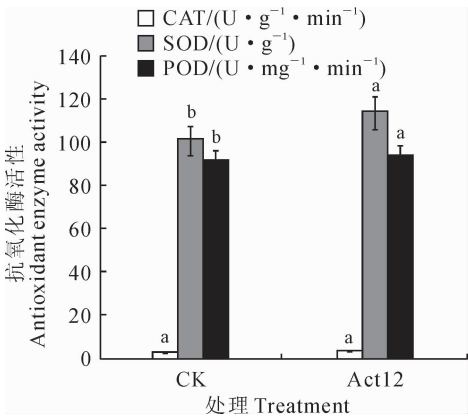


图2 干旱胁迫下放线菌对黑麦草叶片抗氧化酶 SOD、CAT 和 POD 活性的影响
Fig.2 Effect of actinomycetes on the antioxidant enzyme activities of SOD,CAT and POD in perennial ryegrass leaves under drought stress

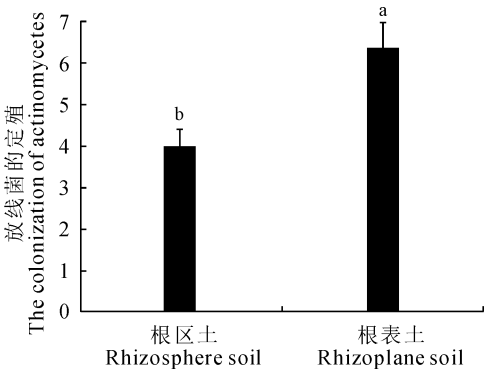


图3 放线菌在干旱胁迫土壤中的繁殖
Fig.3 The colonization of actinomycetes in the soil under drought stress

生效果^[14,27],但没有干旱胁迫下利用该放线菌促进黑麦草生长和抗旱性的研究报道。本研究进一步证实了该放线菌可能会是广谱的促生菌,应进一步探索其在干旱胁迫下的促生机理。

叶绿素是植物叶绿体内参与光合作用的重要色素,叶绿素含量的多少与其生物合成及退化降解有关,可反映水分胁迫下植物光合和生长状况的指标之一^[28]。本研究发现,干旱胁迫下,放线菌能显著增加叶绿素总量和类胡萝卜素含量。微生物在生长代谢过程中通过产生促生物质和活化土壤养分促进植物对土壤养分和水分的吸收,缓解氧化胁迫损伤,抑制光合色素的分解及光合能力,显著增加光合色素的含量^[28]。而类胡萝卜素通过非光化学淬灭耗散过剩的能量,保护叶绿素分子免遭氧化损伤^[29]。叶绿素含量和类胡萝卜素的增加,进一步证明放线菌加入土壤后不仅对植物生长有促进作用,对阻止活性氧的损伤起了重要的作用。

缺水或干旱胁迫能破坏植物的光合和呼吸,改变细胞正常的激素水平,导致活性氧的大量累积^[30]。干旱胁迫对黑麦草的最初伤害主要是引起

叶片脱水,萎蔫;叶片失水严重进而导致根部干枯,植株死亡^[31]。因此,叶片中抗氧化酶(POD、SOD、CAT)对维持自由基在黑麦草体内产生和清除的动态平衡非常重要。SOD可以将有活性和有毒性的超氧自由基转化成 H_2O_2 ,随后 H_2O_2 可被CAT和POD转化为 H_2O 和 O_2 而清除^[30]。本研究中土壤加入放线菌 Act12 后,黑麦草叶片抗氧化酶 CAT 和 POD 的活性显著提高,对干旱胁迫下黑麦草起到积极的保护作用,而 POD 活性的变化不大。微生物的作用降低了干旱胁迫对植物的毒害作用^[32]。已有研究表明玉米接种芽孢杆菌缓解了干旱胁迫带来的伤害,但抗氧化酶 CAT 和过氧化物酶活性却降低了^[33]。本研究中放线菌 Act12 不仅能缓解干旱胁迫对植物生长的危害,还能使两种抗氧化酶 CAT 和 SOD 保持在较高的活性水平。

综上所述,干旱胁迫下,放线菌 Act12 加入土壤中,通过增加叶片叶绿素含量和类胡萝卜素含量,提高植物叶片中抗氧化酶的活性,缓解黑麦草受干旱胁迫的伤害,进而显著提高了黑麦草根部和地上部分的生长。

参考文献:

- [1] 马博英. 多年生黑麦草的逆境生理研究进展[J]. 生物学杂志, 2010, **27**(2): 58-61.
MA B Y. Research advances in stress physiological adaptation of perennial ryegrass [J]. *Journal of Biology*, 2010, **27**(2): 58-61.
- [2] 万里强, 石永红, 李向林, 等. 高温干旱胁迫下 3 个多年生黑麦草品种叶绿体和线粒体超微结构的变化[J]. 草业学报, 2009, **18**(1): 25-31.
WAN L Q, SHI Y H, LI X L, *et al.* The variation of ultra-micro structure in chloroplast and mitochondria of three perennial ryegrass under high temperature and drought stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2009, **18**(1): 25-31.
- [3] CHAVES M M, FLEXAS J, PINHEIRO C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. *Annals of Botany*, 2009, **103**(4): 551-560.
- [4] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, **48**(12): 909-930.
- [5] 石永红, 万里强, 刘建宁, 等. 干旱胁迫对 6 个坪用多年生黑麦草品种抗旱性的影响[J]. 草地学报, 2009, **17**(1): 52-57.
SHI Y H, WAN L Q, LIU J N, *et al.* Effects of PEG stress on the drought resistance of six turf grass varieties of *Lolium perenne* L. [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2009, **17**(1): 52-57.
- [6] LIU S, JIANG Y. Identification of differentially expressed genes under drought stress in perennial ryegrass[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, **139**(4): 375-387.
- [7] HAN L, LI X, LIU J, *et al.* Drought-tolerant transgenic perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) obtained via particle bombardment gene transformation of CBF3/DREB1A gene[J]. *Acta Horticulturae*, 2008, **783**: 273-282.
- [8] ASHRAF M, AKRAM N A. Improving salinity tolerance of plants through conventional breeding and genetic engineering: an analytical comparison[J]. *Biotechnology Advances*, 2009, **27**(6): 744-752.
- [9] CHAUHAN H, BAGYARAJ D J, SELVAKUMAR G, *et al.* Novel plant growth promoting rhizobacteria-prospects and potential[J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, **95**: 38-53.
- [10] 陈世苹, 高玉葆, 梁宇, 等. 水分胁迫下内生真菌感染对黑麦草叶内保护酶系统活力的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2001, **7**(4): 348-354.
CHEN S P, GAO Y B, LIANG Y, *et al.* Effect of endophyte infection on protective enzyme activities in leaves of *Lolium perenne* L. under water stress[J]. *Chin. J. Appl. Environ Biol.*, 2001, **7**(4): 348-354.
- [11] 任安芝, 高玉葆, 陈悦. 干旱胁迫下内生真菌感染对黑麦草叶内几种同工酶的影响[J]. 生态学报, 2004, **24**(7): 1323-1329.
REN A Z, GAO Y B, CHEN Y. Effect of endophyte infection on POD, SOD and PPO enzymes in perennial ryegrass (*Lolium*

perenne L.) under different water conditions[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(7): 1 323-1 329.

[12] ZHOU Y. Neotyphodium lolii endophyte improves drought tolerance in perennial ryegrass(*Lolium perenne* L.) through broadly adjusting its metabolism[D]. New Zealand: Massey University, 2014.

[13] ZHAO J, XUE Q H, SHEN G H, *et al.* Evaluation of *Streptomyces* spp. for biocontrol of gummy stem blight (Didymelabryoniae) and growth promotion of *Cucumis melo* L. [J]. *Biocontrol Sci. Techn.*, 2012, **22**: 23-37.

[14] 薛泉宏, 蔡 艳, 司美茹, 等. 一种辣椒疫病生防制剂及其生产方法: 中国, 1543801A[P]. 2004-11-10.

[15] LI M X, MA Z G. Soil moisture drought detection and multi-temporal variability across China [J]. *Science China Earth Sciences*, 2015, **58**(10): 1 798-1 813.

[16] LICHTENHALER K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes[M]//PACKER L, DOUCE R. *Methods in Enzymology*. San Diego: Academia Press, 1987: 350-382.

[17] MARKLUND S, MARKLUND G. Involvement of the superoxide anion radical in the auto oxidation of pyrogallol and a convenient assay for superoxide dismutase[J]. *Eur. J. Biochem.*, 1947, **47**: 469-474.

[18] AEBI H E. Catalase[M]//BERGMAYER H U. *Methods of Enzymatic Analysis*. Verlag Chemie: Weinheim, 1983: 273-286.

[19] POLLE A, OTTER T, SEIFERT F. Apoplastic peroxidases and lignification in needles of Norway spruce(*Piceaabies* L.) [J]. *Plant Physiology*, 1994, **106**(1): 53-60.

[20] 周永强, 薛泉宏, 杨 斌, 等. 生防放线菌对西瓜根域微生态的调整效应[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, **36**(4): 143-150.

ZHOU Y Q, XUE Q H, YANG B, *et al.* Adjusted effect of inoculating with biocontrol actinomycetes on microbial flora of water melon rooting zone[J]. *Northwest A&F Univ.* (Nat. Sci. Edi.), 2008, **36**(4): 143-150.

[21] 何 斐, 张忠良, 崔 鸣, 等. 生防放线菌剂对魔芋根域微生物区系的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2015, **21**(2): 221-227.

HE F, ZHANG Z L, CUI M, *et al.* Effect of biocontrol actinomycetes agents on microflora in the root-zone of *Amorphophallus konjac* K. Koch ex N. E. Br[J]. *Chin. J. Appl. Environ Biol.*, 2015, **21**(2): 221-227.

[22] NAVEED M, HUSSAIN M B, ZAHIR Z A, *et al.* Drought stress amelioration in wheat through inoculation with *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN[J]. *Plant Growth Regulation*, 2014, **73**(2): 121-131.

[23] MANTELIN S, TOURAINE B. Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**(394): 27-34.

[24] LIM J H, KIM S D. Induction of drought stress resistance by multi-functional PGPR *Bacillus licheniformis* K11 in pepper [J]. *The Plant Pathology Journal*, 2013, **29**(2): 201.

[25] JIN C W, LI G X, YU X H, *et al.* Plant Fe status affects the composition of siderophore-secreting microbes in the rhizosphere[J]. *Annals of Botany*, 2010: mcq071.

[26] NENWANI V, DOSHI P, SAHA T, *et al.* Isolation and characterization of a fungal isolate for phosphate solubilization and plant growth promoting activity[J]. *Journal of Yeast and Fungal Research*, 2010, **1**(1): 9-14.

[27] 张鸿雁, 薛泉宏, 申光辉, 等. 放线菌制剂对人参生长及根域土壤微生物区系的影响[J]. 应用生态学报, 2013, **24**(8): 2 287-2 293.

ZHANG H Y, XUE Q H, SHEN G H, *et al.* Effects of actinomycetes agent on ginseng growth and rhizosphere soil microflora[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(8): 2 287-2 293.

[28] 刘方春, 马海林, 杜振宇, 等. 金银花容器苗对干旱胁迫下接种根际促生细菌的生理响应[J]. 生态学报, 2015, **35**(21): 7 003-7 010.

LIU F C, MA H L, DU Z Y, *et al.* Physiological responses of *Lonicera japonica* conrainer seeding to plant growth-promoting rhizobacteria inoculation under drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(21): 7 003-7 010.

[29] K RANNER I, BECKETT T R P, WORNIK S, ZORN M, PFEIFHOFER H W. Revival of a resurrection plant correlates with its antioxidant status [J]. *Plant J.*, 2002, **31**: 13-24.

[30] GUPTA D K, PALMA J M, CORPAS F J. Reactive oxygen species and oxidative damage in plants under stress[EB/OL]. 2015. <http://link.springer.com/book/10.1007%2F978-3-319-20421-5>.

[31] 陈才夫, 梁祖铎, 王槐三. 多年生黑麦草对高温, 干旱的生理反应[J]. 南京农业大学学报, 1988, **11**(2): 87-92.

CHEN C F, LIANG Z D, WANG H S. Physiological responses of perennial ryegrass to high temperature and drought[J]. *Journal of Nanjing Agriculture University*, 1988, **11**(2): 87-92.

[32] VURUKONDA S, VARDHARAJULA S, SHRIVASTAVA M, *et al.* Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria[J]. *Microbiological Research*, 2015.

[33] VARDHARAJULA S, ZULFIKAR A S, GROVER M, *et al.* Drought-tolerant plant growth promoting *Bacillus* spp., effect on growth, osmolytes, and antioxidant status of maize under drought stress[J]. *J. Plant Inter*, 2011, **6**: 1-14.

(编辑: 潘新社)