北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

核桃内生细菌对核桃苗生长及矿质营养吸收的影响

徐海根 谢佳怡 韦长江 高煜杰 张绥林 张赟齐 贾孙燕 侯智霞 齐建勋

Effects of walnut endophytic bacteria strains on the growth and mineral nutrition absorption of walnut seedlings

Xu Haigen, Xie Jiayi, Wei Changjiang, Gao Yujie, Zhang Suilin, Zhang Yunqi, Jia Sunyan, Hou Zhixia, Qi Jianxun

引用本文:
徐海根, 谢佳怡, 韦长江, 高煜杰, 张绥林, 张赟齐, 贾孙燕, 侯智霞, 齐建勋. 核桃内生细菌对核桃苗生长及矿质营养吸收的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(3):40–52. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250206
Xu Haigen, Xie Jiayi, Wei Changjiang, Gao Yujie, Zhang Suilin, Zhang Yunqi, Jia Sunyan, Hou Zhixia, Qi Jianxun. Effects of walnut endophytic bacteria strains on the growth and mineral nutrition absorption of walnut seedlings[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(3):40–52. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250206

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250206

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

缺钾胁迫对核桃幼苗生长及生理特性的影响
Effects of potassium deficient stress on growth and physiological characteristics of walnut seedlings
北京林业大学学报, 2022, 44(8): 23–30. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210020

不同缺素条件下核桃幼苗的生长和生理变化
Growth and physiological changes of walnut seedlings under different nutrient deficiency conditions
北京林业大学学报, 2023, 45(9): 33–41. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220024

84份核桃种质资源萌芽期和雌雄花期调查
Investigation on germination period and male and female flowering period of 84 walnut germplasm resources
北京林业大学学报, 2025, 47(2): 49–57. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240271

核桃*JrTT*1–1启动子不同长度片段响应干旱的活性分析
Activity analysis of different length fragments of walnut *JrTT*1–1 promoter in response to drought stress
北京林业大学学报, 2022, 44(8): 31–38. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210126

西藏高原不同树龄核桃林土壤细菌多样性及其影响因素分析
Soil bacterial diversity and its influencing factors of walnut forests with different stand ages in Xizang Plateau of northwestern China
北京林业大学学报, 2023, 45(11): 100–109. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230051

钩状木霉与枯草芽孢杆菌在核桃根际土壤中的定殖研究
Colonization of *Trichoderma hamatum* and *Bacillus subtilis* in rhizosphere soil of walnut
北京林业大学学报, 2021, 43(9): 19–24. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200285

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250206

核桃内生细菌对核桃苗生长及矿质营养吸收的影响

徐海根[1] 谢佳怡[1] 韦长江[1] 高煜杰[1] 张绥林[1] 张赟齐[2]
贾孙燕[1] 侯智霞[1] 齐建勋[2]

（1. 林木资源高效生产国家重点实验室，省部共建森林培育与保护教育部重点实验室，北京林业大学林学院，北京 100083；2. 北京市农林科学院林业果树研究所，北京市落叶果树工程技术研究中心，北京 100093）

摘要:【目的】核桃是重要的经济林树种，本研究通过明确 4 株核桃内生细菌对核桃苗生长的影响及其作用机理，筛选出对核桃有促生效果的内生细菌，以期为核桃高效育苗和绿色栽培提供优良菌种资源，并为深入解析内生细菌与核桃互作的生理与分子机制奠定基础。**【方法】**采用组织分离法从核桃根系和叶片中分离获得 4 株内生细菌（B-N-11，B-N-12，HJ-N-4，W45-N-1），对其进行鉴定并系统分析其基本菌物特性，进而通过盆栽试验从生长特性、矿质元素吸收能力及根际土壤养分状况 3 个维度探究 4 株内生细菌对核桃幼苗的影响，从中筛选对核桃有促生效果的内生细菌。此外，利用相关性分析和主成分分析明确核桃生长特性与矿质元素的相关性，筛选内生细菌对核桃苗促生效果的评价指标，计算主成分综合得分，据此对内生细菌促生效果进行排序。**【结果】**（1）4 株内生细菌中，菌株 B-N-11 为微小杆菌属细菌，菌株 B-N-12、W45-N-1 为肠杆菌属细菌，菌株 HJ-N-4 为芽孢杆菌属细菌。（2）菌株 B-N-11 固氮、解钾能力最强，菌株 W45-N-1 溶磷、产 ACC 脱氨酶能力最强，菌株 B-N-12 产 IAA 能力最强。（3）B-N-11 活菌液处理的核桃苗地径、地上生物量、叶片数、叶面积，整株钾、钙、镁积累量最大；HJ-N-4 活菌液处理的核桃苗根长、整株氮积累量最大；W45-N-1 活菌液处理的核桃苗地下生物量、总生物量，整株铁、锰积累量最大。（4）核桃苗生长特性与核桃整株钾、氮、磷、钙、镁积累量以及土壤铁、锰、镁含量具有较强的正相关性。（5）核桃苗总生物量，整株钙、镁积累量 3 个指标可以作为判断内生细菌对核桃苗促生效果的评价指标；活菌菌液促生效果优于灭活菌液、培养基与水，且菌株 B-N-11 对核桃苗促生效果最佳。**【结论】**4 株内生细菌能通过促进核桃苗对矿质元素的吸收起到促生效果，其中促生效果最强的菌株 B-N-11 能显著提高核桃苗钾、钙、镁积累量，研究结果不仅从矿质营养角度揭示了内生细菌的促生机理，也为利用微生物定向调控核桃养分吸收、培育抗逆壮苗提供了新策略。

关键词：核桃；内生细菌；促生；矿质元素；土壤养分

中图分类号：S664.1 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)03−0040−13

引文格式：徐海根，谢佳怡，韦长江，等. 核桃内生细菌对核桃苗生长及矿质营养吸收的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(3)：40−52. Xu Haigen, Xie Jiayi, Wei Changjiang, et al. Effects of walnut endophytic bacteria strains on the growth and mineral nutrition absorption of walnut seedlings［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(3): 40−52.

Effects of walnut endophytic bacteria strains on the growth and mineral nutrition absorption of walnut seedlings

Xu Haigen[1] Xie Jiayi[1] Wei Changjiang[1] Gao Yujie[1] Zhang Suilin[1] Zhang Yunqi[2]
Jia Sunyan[1] Hou Zhixia[1] Qi Jianxun[2]

(1. National Key Laboratory of Efficient Production of Forest Tree Resources, Key Laboratory of Forest Cultivation and Protection, Ministry of Education, College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Institute of Forestry and Fruit Trees, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing Deciduous Fruit Tree Engineering Technology Research Center, Beijing 100093, China)

收稿日期: 2025−06−09 **修回日期:** 2025−08−21

基金项目: 北京市自然科学基金项目（62522023），北京林业大学“5·5 工程”科研创新团队项目（BLRC2023B08）。

第一作者: 徐海根。主要研究方向：核桃内生细菌促生。Email：xhg230902@bjfu.edu.cn 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。

责任作者: 侯智霞，教授，博士生导师。主要研究方向：经济林与林下经济。Email：hzxn2004@163.com 地址：同上。齐建勋，副研究员。主要研究方向：核桃资源收集评价及遗传育种。Email：qijx@263.net 地址：100093 北京市香山瑞王坟甲 12 号北京市农林科学院林业果树研究所。

本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

Abstract:［**Objective**］Walnut is an important non-wood product forest species. In this study, the effects of four endophytic bacteria on walnut seedling growth and their mechanism were clarified, and the endophytic bacteria with growth promotion effect were screened, so as to provide excellent strain resources for walnut seedling and green cultivation, and lay a foundation for further understanding the physiological and molecular mechanism of interaction between endophytic bacteria and walnut.［**Method**］Four endophytic bacterial strains (B-N-11, B-N-12, HJ-N-4, W45-N-1) were isolated from walnut roots and leaves using tissue separation method. These strains were identified and their fundamental characteristics were systematically analyzed. Subsequently, a pot experiment was conducted to investigate the effects of the four endophytic bacteria on walnut seedlings from three dimensions: growth characteristics, mineral element absorption capacity, and rhizosphere soil nutrient status, aiming to screen endophytic bacteria with growth-promoting effects on walnut. Furthermore, correlation analysis and principal component analysis were employed to clarify the relationship between walnut growth characteristics and mineral elements, to identify evaluation indicators for the growth-promoting effects of endophytic bacteria on walnut seedlings, and to rank the growth-promoting effects of endophytic bacteria by calculating principal component scores.［**Result**］(1) Among the 4 endophytic bacteria, strain B-N-11 belongs to *Microbacterium*, strain B-N-12 and strain W45-N-1 belong to *Enterobacter*, strain HJ-N-4 belongs to *Bacillus*. (2) Strain B-N-11 has the strongest ability of nitrogen fixation and potassium hydrolysis, strain W45-N-1 has the strongest ability of phosphorus dissolution and ACC deaminase production, strain B-N-12 has the strongest ability of IAA production. (3) B-N-11 bacteria solution treatment of walnut seedling stem diameter, aboveground biomass, leaf number, leaf area, and whole plant potassium, calcium, magnesium accumulation was the largest. HJ-N-4 bacteria solution treatment of walnut seedling root length, whole plant nitrogen accumulation was the largest. W45-N-1 bacteria solution treatment of walnut seedling underground biomass, total biomass, whole plant iron, manganese accumulation was the largest. (4) The growth characteristics of walnut seedlings were positively correlated with the accumulation of potassium, nitrogen, phosphorus, calcium, magnesium in whole walnut plant and the contents of iron, manganese, magnesium in soil. (5) The total biomass of walnut seedlings and the accumulation of calcium and magnesium in whole plant can be used as evaluation indexes to judge the effect of endophytic bacteria on walnut seedlings. The growth promotion effect of live bacteria solution was better than inactivated bacteria solution, culture medium and water, and strain B-N-11 was the best.［**Conclusion**］The four endophytic bacterial strains enhanced walnut seedling growth by promoting mineral nutrient uptake, and strain B-N-11 had the strongest growth promoting effect, which could significantly increase potassium, calcium and magnesium accumulation of walnut seedlings. The results not only revealed the growth promotion mechanism of endophytic bacteria from the perspective of mineral nutrition, but also provided a new strategy for the use of microorganisms to regulate nutrient absorption and cultivate stress-resistant seedlings.

Key words: walnut; endophytic bacteria; growth promotion; mineral elements; soil nutrient

核桃(*Juglans regia*)隶属于胡桃科(Juglandaceae)胡桃属(*Juglans*)，是全球范围内栽培最为广泛的坚果树种之一，同时也是重要的木本油料作物。我国作为核桃的起源中心之一，拥有超过 2000 年的栽培历史。核桃种植兼具生态效益、经济效益和社会效益，已成为许多欠发达地区发展林业经济的重点树种，近年来栽培规模迅速扩大[1]。但是目前在核桃生产的管理上，存在过度施肥、管理粗放等问题，导致土壤肥力衰退，进而影响核桃果实的产量、品质和经济效益[2]。利用有益微生物制成微生物肥料，是改善土壤，提高农业生产效率的有效途径；而筛选具有促生效果的菌种，是研发此类微生物肥料的重要基础[3]。

矿质元素是土壤养分的重要组成部分，也是植物体内多种有机化合物的重要组成成分。矿质元素在植物体内的积累量，直接反映了其在一定生境条件下吸收养分的能力[4]。核桃树对氮、钾、钙的需求较高，其中，营养器官中氮、钙累积较多，而生殖器官累积较多氮、钾；每生产 1 000 kg 干商品核桃约需吸收氮 77.05 kg、磷 9.70 kg、钾 62.24 kg、钙 75.41 kg、镁 13.35 kg[5]。氮素供应能够影响核桃幼树的生长量

和生物量积累，缺氮会影响核桃木质部发育与水分运输，进而降低光合速率并影响树体整体生长[1]。钾通过参与水分吸收、光合作用、酶活性激活和同化物运输等生理过程，促进植物体内能量转化与物质转运；缺钾会影响核桃幼苗根系、地上部分的生长，以及光合色素的合成[6]。钙则在维持植物细胞壁和细胞膜的稳定、信号传导等方面发挥重要作用[7]，缺钙将会影响根系生长，减少养分吸收，导致叶片黄化、卷曲、萎缩，同时降低核桃树体的抗病能力[1]。

植物内生菌是指在其生活史的全部或部分阶段，定殖于植物组织和器官内而不会对宿主植物造成明显伤害的微生物类群，包括内生细菌、内生真菌和内生放线菌 3 大类[8]。常见的植物内生细菌包括假单胞菌属(*Pseudomonas*)、芽胞杆菌属(*Bacillus*)、泛菌属(*Pantoea*)、微小杆菌属(*Exiguobacterium*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)等[8]。前期研究[9−11]表明，内生细菌能够通过固氮、溶磷、解钾、产铁载体、产生植物生长调节物质以及合成 1−氨基环丙烷−1−羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase，ACC)脱氨酶等多种机制促进植物生长。其中，芽孢杆菌属已被证实为溶磷功能的主要优势菌属，也是吲哚乙酸(IAA)的高产菌属[9]。

目前，关于菌物与核桃互作的研究较多集中于核桃根际细菌对植株本身生长的影响，而对核桃内生细菌的作用及其机制的相关研究较少。已有研究[12−16]发现，核桃根际细菌具有一定促生能力：从根际分离出的芽孢杆菌属不同细菌具备溶磷、固氮、分泌铁载体、产生 IAA 等多种功能，能显著提高土壤中有效氮、有效磷、速效钾含量，促进核桃苗株高、地径、根长、根表面积、生物量的增加，并提高其氮、磷、叶绿素含量，增强核桃苗抗旱性；肠杆菌属根际细菌能促进核桃根系生物量的增加[17]。相比之下，核桃内生细菌研究虽有一定进展，但尚存在关键科学问题。已有研究发现，具有溶解有机磷、无机磷、分泌铁载体能力的核桃芽孢杆菌属内生细菌可促进核桃苗的株高、地径等生长参数的提升[18]。这一现象在其他植物相关研究中也相似：小麦(*Triticum aestivum*)微小杆菌属根际细菌能促进植株对氮、磷、钾、锌、铁的吸收[19]；具有固氮、溶磷、产铁载体作用的玉米(*Zea mays*)微小杆菌属根际细菌能够促进玉米生长[20]；毛竹(*Phyllostachys edulis*)的肠杆菌、芽孢杆菌、不动杆菌属(*Acinetobacter*)内生细菌混合施用能显著促进其株高增加和根系延长生长[21]。相较而言，施加内生细菌对核桃苗矿质元素吸收的影响机制尚不明确。

为了进一步挖掘更多具有促生潜力的核桃内生细菌资源，明确内生细菌对核桃苗矿质元素吸收的影响，本研究以从核桃根系和叶片中分离获得的 4 株内生细菌(B-N-11，B-N-12，HJ-N-4，W45-N-1)为材料，鉴定并系统分析其基本菌物特性，并通过盆栽试验探究其对核桃苗木生长特性、矿质元素吸收能力及根际土壤养分状况的影响。研究结果旨在筛选出核桃高效促生内生细菌，为核桃专用微生物肥料的研发提供优良菌种资源，进而推动核桃生态化栽培与产业效益的可持续提升。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为当年生‘温 185’核桃实生苗，盆栽于北京林业大学植物科学中心。以园区的田园土、草炭土、蛭石按 5∶1∶1 的比例混合均匀[22]后，经塑料布覆盖、太阳暴晒 2 d 灭菌后用于栽植核桃苗。

1.2 研究方法

1.2.1 内生细菌分离及鉴定

采用组织分离法从核桃根系、叶片分离得到的内生细菌(B-N-11，B-N-12，HJ-N-4，W45-N-1)。将 4 株内生细菌在牛肉膏蛋白胨固体培养基上培养，而后直接将其送至北京擎科生物科技股份有限公司进行 16S rRNA 测序，将测序结果与数据库中已知的序列进行 Blast 比对，使用 MEGA11 软件通过邻接法构建系统发育树，以明确分离所得 4 株内生细菌种属。

1.2.2 内生细菌特性测定

为了进一步评估这 4 株内生细菌的固氮、溶磷、解钾以及产 ACC 脱氨酶特性，将在牛肉膏蛋白胨培养基活化 24 h 的 4 株内生细菌接种于阿须贝无氮固体培养基、磷酸三钙无机磷固体培养基、钾长石固体培养基、ADF 固体培养基，每个菌株重复 3 次，置于 28 ℃ 恒温培养，其中阿须贝无氮固体培养基、磷酸三钙无机磷固体培养基、ADF 固体培养基培养 7 d，钾长石固体培养基培养 3 d，通过观察菌落在各培养基上的生长情况判断其功能：能够在阿须贝无氮固体培养基上生长视为具有固氮功能[23]；能在磷酸三钙无机磷固体培养基上形成溶磷圈即具有溶磷能力[24]；能在钾长石固体培养基上生长即有解钾功能[23]；能在 ADF 固体培养基上生长即具有产 ACC 脱氨酶能力[25]。通过形成的透明溶磷圈直径与菌落直径的比值(溶磷)或是直接用菌落直径大小(固氮、解钾、产 ACC 脱氨酶)来评估其相应能力的大小。此外，采用 Salkowski 比色法测定各菌株分泌吲哚乙酸(IAA)的能力。取 50 μL OD_{600} 为 0.5 的 4 种菌液，在无菌条件下接种至含 100 mg/L 色氨酸的 50 mL

King 培养液中，于 28 ℃、150 r/min 振荡培养 8 d，测定培养液中菌株 IAA 产量[24]。

1.2.3　盆栽试验及核桃各抗性指标测定

通过盆栽试验分析 4 种内生细菌对核桃苗生长及矿质营养吸收的影响。于 4 月 11 日将经多菌灵消毒的核桃种子播种于穴盆中进行育苗。待种子出苗后，于 6 月 10 日选取长势一致的幼苗移栽至 11 cm × 24 cm 的育苗盆中。试验共设置 10 个处理组：B-N-11 活菌菌液（A 组）、B-N-11 灭活菌液（AM 组）、B-N-12 活菌菌液（B 组）、B-N-12 灭活菌液（BM 组）、HJ-N-4 活菌菌液（C 组）、HJ-N-4 灭活菌液（CM 组）、W45-N-1 活菌菌液（D 组）、W45-N-1 灭活菌液（DM 组）、牛肉膏蛋白胨培养基（CK1）、无菌蒸馏水（CK2）。其中，灭活菌液由对应活菌液经高温高压灭菌（121 ℃，20 min）获得；每个处理设置 3 个重复，每个重复 6 株幼苗。移栽两周后（6 月 24 日）开始施加菌液，菌液浓度为 10^7 CFU/mL，灭活菌液为相同浓度菌液灭活后所得。每周施加 50 mL，连续施加 3 次（6 月 24 日、7 月 1 日、7 月 8 日）。施加菌液一个月后，于 8 月 8 日、9 月 8 日、10 月 8 日每月测定一次核桃苗的地径（游标卡尺）和株高（卷尺）。在生长季末（10 月 8 日）测定叶片数、叶面积和叶绿素相对含量（SPAD），并分别采集根、茎、叶及土壤样本。

其中，采用叶绿素仪（SPAD-502Plus，Japan）测定叶绿素相对含量，根系经根系扫描仪（Epson Twain Pro）扫描后，利用根系形态学和结构分析应用系统（Win RHIZO Pro）对直径小于 2 mm 的根表面积和根长进行定量分析[26]。准确称取烘干植物（0.20 g）与土壤（0.50 g）样品，经硫酸−双氧水高温消煮后，利用 Smart Chem 450 全自动间断化学分析仪测定氮和磷含量，采用火焰原子吸收分光光度计测定钾、钙、镁、铁、锰含量。土壤铵态氮和有效磷含量利用 Smart Chem 450 全自动间断化学分析仪测定，速效钾含量采用火焰光度计法测定，有机质含量采用重铬酸钾容量法测定[27]。植株根、茎、叶各矿质元素积累量为根、茎、叶烘干后的质量与根、茎、叶矿质元素含量的乘积，整株植物矿质元素积累量由植物根、茎、叶矿质元素积累量相加所得[28]。

1.2.4　相关性分析与主成分分析

通过 Origin 2022 软件，采用 Pearson 分析法对各特性指标进行相关性分析，制成相关性热图，以进一步明确核桃生长情况与各矿质元素的相关性。采用主成分分析法对核桃苗生长指标与矿质元素积累量进行主成分分析，筛选内生细菌对核桃苗促生效果的评价指标，计算主成分综合得分，据此对内生细菌促生效果进行排序。

1.3　数据处理

运用 Microsoft Excel 2019 整理数据，采用 SPSS 26.0 单因素（one-way ANOVA）和 Duncan 法进行方差分析和多重比较。

2　结果与分析

2.1　内生细菌鉴定

系统发育树（图 1）显示：菌株 B-N-11 与微小杆菌属为同一枝，菌株 B-N-12、W45-N-1 与肠杆菌属为同一枝，菌株 HJ-N-4 与芽孢杆菌属为同一枝。这表明菌株 B-N-11 属于微小杆菌属，菌株 B-N-12、W45-N-1 属于肠杆菌属，菌株 HJ-N-4 属于芽孢杆菌属。

2.2　内生细菌特性

B-N-11、B-N-12、W45-N-1 这 3 株内生细菌能够在磷酸三钙无机磷培养基上形成溶磷圈，具有溶磷能力，其中 W45-N-1 最强，其溶磷圈直径与菌落直径比值较 B-N-11、B-N-12 分别显著增加 110.00%、123.09%（图 2a）。B-N-11、HJ-N-4、W45-N-1 这 3 株内生细菌能够在阿须贝无氮固体培养基上生长，具有固氮能力，其中 B-N-11 最强，其菌落直径较 HJ-N-4、W45-N-1 分别显著增加 48.53%、57.05%（图 2a）。B-N-12、HJ-N-4、W45-N-1 这 3 株株内生细菌能在 ADF 固体培养基上生长，具有产 ACC 脱氨酶能力，其中 W45-N-1 最强，其菌落直径较 B-N-12、HJ-N-4 分别显著增加 86.48%、101.35%（图 2a）。4 株内生细菌均能在钾长石固体培养基上生长，均具有解钾能力，其中 B-N-11 解钾能力最强，其菌落直径较 W45-N-1、B-N-12、HJ-N-4 分别显著增加 44.02%、44.21%、47.26%（图 2a）。4 株内生细菌都具有产 IAA 能力，其中 B-N-12 产 IAA 能力最强，IAA 产量较 HJ-N-4、W45-N-1、B-N-11 分别显著增加 37.63%、218.42%、698.47%（图 2b）。

2.3　内生细菌处理对核桃苗生长的影响

施加 B-N-11 活菌液（A 组）的核桃苗在施菌液后 1～3 个月时的地径分别显著高于施加牛肉膏蛋白胨培养基（CK1）处理 14.25%、18.15%、16.41%（图 3a），表明菌株 B-N-11 能显著促进核桃苗地径的增加。施菌液处理 1 个月时，A 组株高较 CK1 株高显著增加 43.41%；施菌液处理 2 个月时，施加 W45-N-1 活菌液（D 组）、A 组株高较 CK1 株高分别显著增加 34.69%、33.53%；施菌液处理 3 个月时，D、A 组株高较 CK1 株高分别显著增加 31.28%、28.61%（图 3b）。这表明 B-N-11、W45-N-1 能显著促进核桃苗株高的生长。

D 组、A 组、施加 HJ-N-4 活菌液（C 组）处理总生物量较 CK1 分别显著增加 17.41%、16.49%、

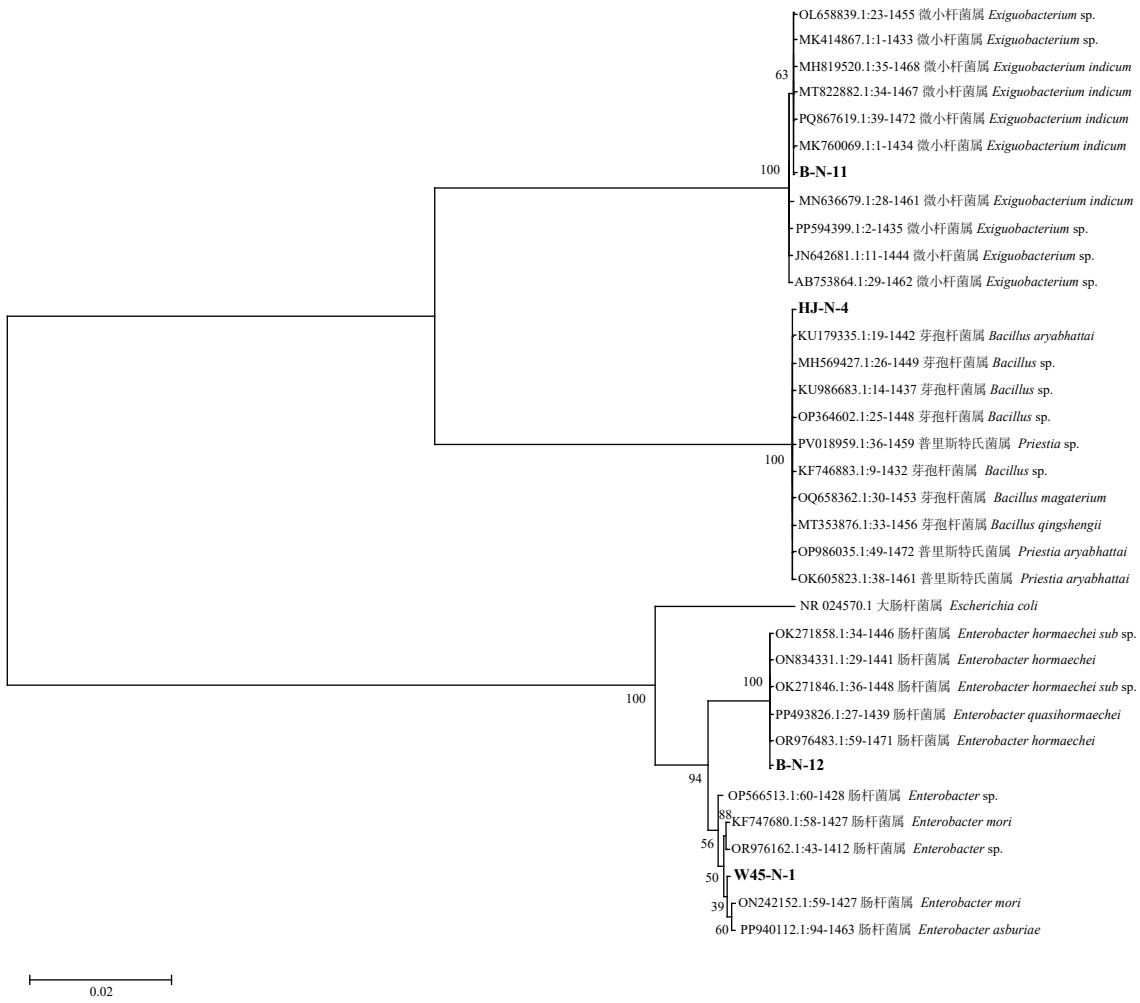


图 1 系统发育树

Fig. 1 Phylogenetic tree

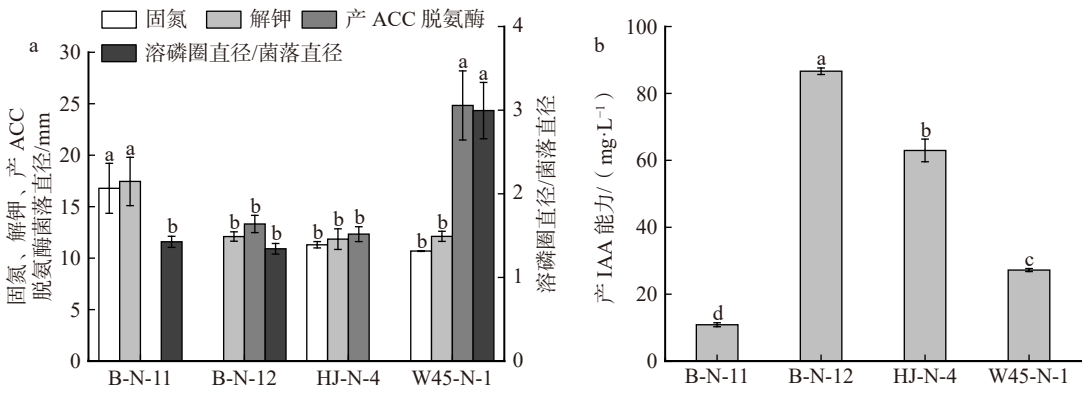
13.19%，D 组较施加 W45-N-1 灭活菌液（DM 组），A 组较 B-N-11 灭活菌液（AM 组），C 组较 HJ-N-4 灭活菌液（CM 组）分别显著增加 22.58%、19.25%、21.99%；A、D 组地上生物量较 CK1 分别显著增加 26.02%、25.32%（图 3c）。B-N-11、B-N-12、W45-N-1 能显著促进核桃苗总生物量的增加，并且其总生物量、地下生物量较灭活菌液显著增加，表明存活的菌株起到了促生效果。

C 组核桃苗 SPAD 较 CK1 显著增加 10.17%（图 3d），C 组核桃苗根表面积较 CK2、CM 组分别显著增加 16.95%、21.42%（图 3e）。这表明 HJ-N-4 能显著促进核桃苗 SPAD 以及根表面积的增加，且活菌液促生效果显著强于灭活菌液。

总体而言，菌株 B-N-11 的显著促生效果体现在地径、株高、地上生物量、总生物量上，菌株 HJ-N-4 的显著促生效果体现在总生物量、根表面积、SPAD 上，W45-N-1 的显著促生效果体现在株高、地上生物量、总生物量上。相较而言，菌株 B-N-11 总体促生效果较好。

2.4 内生菌物处理对核桃苗矿质营养的影响

施加 B-N-11 活菌液（A 组）、施加 W45-N-1 活菌液（D 组）的核桃苗整株钾积累量较施加牛肉膏蛋白胨培养基（CK1）分别显著增加 52.38%、25.80%，A 组整株钾积累量较施加 B-N-11 灭活菌液（AM 组）显著增加 32.01%（图 4a）。A 组核桃苗叶片钾积累量较施加无菌蒸馏水（CK2）、AM 组分别显著增加 78.72%、44.00%。施加 B-N-12 活菌液（B 组）核桃苗茎钾积累量较 CK1、施加 B-N-12 灭活菌液（BM 组）分别显著增加 117.82%、146.02%；D 组茎钾积累量较 CK1、施加 W45-N-1 灭活菌液（DM 组）分别显著增加 95.57%、77.17%；施加 HJ-N-4 活菌液（C 组）茎钾积累量较 CK1 显著增加 52.75%。A 组核桃苗根系钾积累量较 CK1、AM 组分别显著增加 30.59%、22.58%（图 4a）。B-N-11 活菌液能增加核桃整株、叶片、根系钾积累量，B-N-12 活菌液能增加核桃茎钾积累量，HJ-N-4 活菌液能增加核桃茎钾积累量，W45-N-1 活菌液能增加核桃整株、茎钾积累量。其中，B-N-11、B-N-12 活菌液促生效果显著强于灭活



a 图中不同小写字母表示同一特性方面不同内生细菌间存在显著差异（$P < 0.05$），b 图中不同小写字母表示不同内生细菌间的产 IAA 能力存在显著差异（$P < 0.05$）。

图 2　4 株内生细菌特性

Fig. 2　Characteristics of 4 endophytic bacteria strains

菌液，W45-N-1 活菌液在茎积累量上促生效果显著强于灭活菌液。

C 组核桃苗整株氮积累量较 CK1、施加 HJ-N-4 灭活菌液（CM 组）分别显著增加 25.87%、64.41%，叶片氮积累量较 CK1、CM 组分别显著增加 33.78%、162.93%，根系氮积累量较 CK1、CM 组分别显著增加 21.40%、41.73%；A 组根系氮积累量较 CK1、AM 组分别显著增加 18.60%、43.18%（图 4b）。HJ-N-4 活菌液能增加核桃整株、叶片、根系氮积累量，B-N-11 活菌液能增加核桃根系氮积累量，且两株菌的活菌液促生效果均显著强于灭活菌液。

C 组核桃苗叶片磷积累量较 CK1 显著增加 49.01%，C、B、A 组核桃苗茎磷积累量较 CK1 分别显著增加 87.30%、85.93%、78.31%（图 4c）。HJ-N-4 活菌液能增加核桃叶片、茎磷积累量，B-N-11、B-N-12 活菌液能增加核桃茎磷积累量。

A、C、D 组核桃苗整株钙积累量较 CK1 分别显著增加 35.44%、28.23%、26.84%，较 AM、CM、DM 组分别显著增加 26.31%、12.74%、11.86%；A 组核桃苗叶片钙积累量较 CK1、AM 组分别显著增加 18.50%、18.96%；A、C、D 组核桃苗根系钙积累量较 CK2 分别显著增加 44.51%、42.54%、29.91%，A 组根系钙积累量较 AM，C 组较 CM 组分别显著增加 38.02%、17.78%（图 4d）。B-N-11 活菌液能增加核桃整株、叶片、根系钙积累量，其活菌液促生效果显著强于灭活菌液；HJ-N-4、W45-N-1 活菌液能增加核桃整株、根系钙积累量，且 HJ-N-4 活菌液的促生效果显著强于灭活菌液，W45-N-1 活菌液在整株钙积累量的促生效果显著强于灭活菌液。

A、C、B 组核桃苗整株镁积累量较 CK1 分别显著增加 27.31%、21.08%、14.06%，A 组较 AM，C 组较 CM，B 组较 BM 组分别显著增加 26.60%、19.01%、21.61%；A、B 组核桃苗叶片镁积累量较 CK1 分别显著增加 47.11%、31.17%，A 组叶片镁积累量较 AM 组显著增加了 32.37%；C、A 组核桃苗根系镁积累量较 CK1 分别显著增加 24.92%、21.32%，C 组较 CM，A 组较 AM 组分别显著增加了 25.37%、29.28%（图 4e）。B-N-11 活菌液能增加核桃整株、叶片、根系镁积累量，促生效果显著强于灭活菌液；B-N-12 活菌液能增加核桃整株、叶片镁积累量，在整株镁积累量上促生效果显著强于灭活菌液；HJ-N-4 活菌液能增加核桃整株、根系镁积累量，促生效果显著强于灭活菌液。

A、D、C、B 组核桃苗茎铁积累量较 CK2 分别显著增加 116.45%、83.99%、68.42%、44.44%，A 组较 AM，D 组较 DM 组茎积累量分别显著增加了 54.05%、51.59%（图 4f）。4 株内生细菌活菌液均能增加核桃茎铁积累量，其中 B-N-11、W45-N-1 活菌液促生效果显著强于灭活菌液。

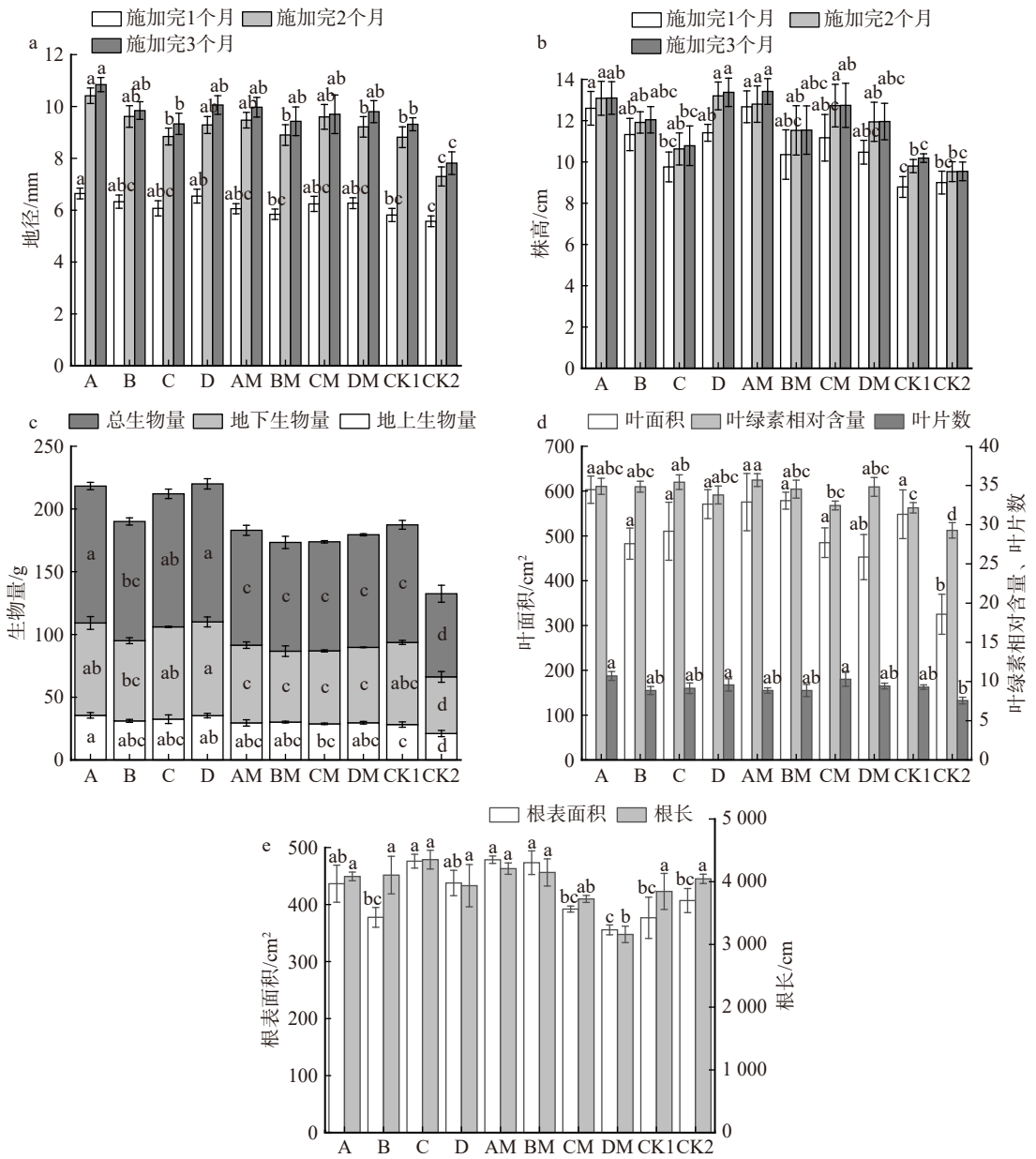
D 组核桃苗整株锰积累量较 CK1、DM 组分别显著增加 36.95%、53.49%（图 4g）。W45-N-1 活菌液能增加核桃整株锰积累量，且其促生效果显著强于灭活菌液。

总体而言，施加 B-N-11 活菌液的核桃苗整株钾、钙、镁积累量最大，施加 HJ-N-4 活菌液的核桃苗整株氮积累量最大，施加 W45-N-1 活菌液的核桃苗整株铁、锰积累量最大，各菌株在对核桃苗不同元素吸收的促进作用上存在差异。

2.5　内生细菌处理对土壤养分的影响

施加 B-N-12 活菌液（B 组）、施加 W45-N-1 活菌液（D 组）、施加 B-N-11 活菌液（A 组）、施加 HJ-N-4 活菌液（C 组）土壤全钾含量较施加牛肉膏蛋白胨培养基（CK1）分别显著增加 23.89%、17.44%、17.04%、12.53%（图 5a）。4 株内生细菌均能促进土壤全钾含量的增加。

C、B、A、D 组土壤镁含量较 CK1 分别显著增



A.B-N-11 活菌液；B. B-N-12 活菌液；C. HJ-N-4 活菌液；D. W45-N-1 活菌液；AM. B-N-11 灭活菌液；BM. B-N-12 灭活菌液；CM. HJ-N-4 灭活菌液；DM .W45-N-1 灭活菌液；CK1. 牛肉膏蛋白胨培养基；CK2. 无菌蒸馏水。不同小写字母表示不同处理间指标存在显著差异（$P < 0.05$）。下同。

图 3 不同处理下核桃苗地径、株高、生物量、叶片及根系生长状况

Fig. 3 Effects of different treatments on basal stem diameter, plant height, biomass, and leaf-root growth of walnut seedlings

加 5.20%、4.38%、3.25%、2.61%，B 组较施加 B-N-12 灭活菌液（BM 组），A 组较施加 B-N-11 灭活菌液（AM 组）分别显著增加 2.63%、2.93%。C、B、A、D 组土壤铁含量较 CK1 分别显著增加 119.90%、95.08%、84.83%、79.46%，B 组较 BM，A 组较 AM 组分别显著增加了 40.87%、86.96%。B、C、D、A 组土壤锰含量较 CK1 分别显著增加 82.03%、80.05%、67.77%、64.14%，B 组较 BM，A 组较 AM 组分别显著增加 31.35%、46.07%（图 5b）。4 株内生细菌活菌液均能显著提高土壤镁、铁、锰含量，其中菌株 B-N-12、B-N-11 活菌液能力显著强于灭活菌液。

C 组土壤有效磷含量较 CK2、施加 HJ-N-4 灭活菌液（CM 组）分别显著增加 32.03%、64.08%（图 5c）。HJ-N-4 活菌液相较灭活菌液以及对照组能显著提高土壤的有效磷含量。

总体而言，4 株内生细菌的活菌液相较于牛肉膏蛋白胨培养基、无菌蒸馏水，均能显著提高土壤镁、铁、锰的含量，其中菌株 B-N-11、B-N-12 活菌液的提升能力显著强于灭活菌液。

2.6 核桃苗生长特性、总矿质元素积累量与土壤养分的相关性分析

核桃苗生长特性与整株矿质元素积累量及土壤养分含量之间存在显著的正相关关系（图 6）：地径与整株钾、氮、磷、钙、镁积累量及土壤镁、铁、锰含量

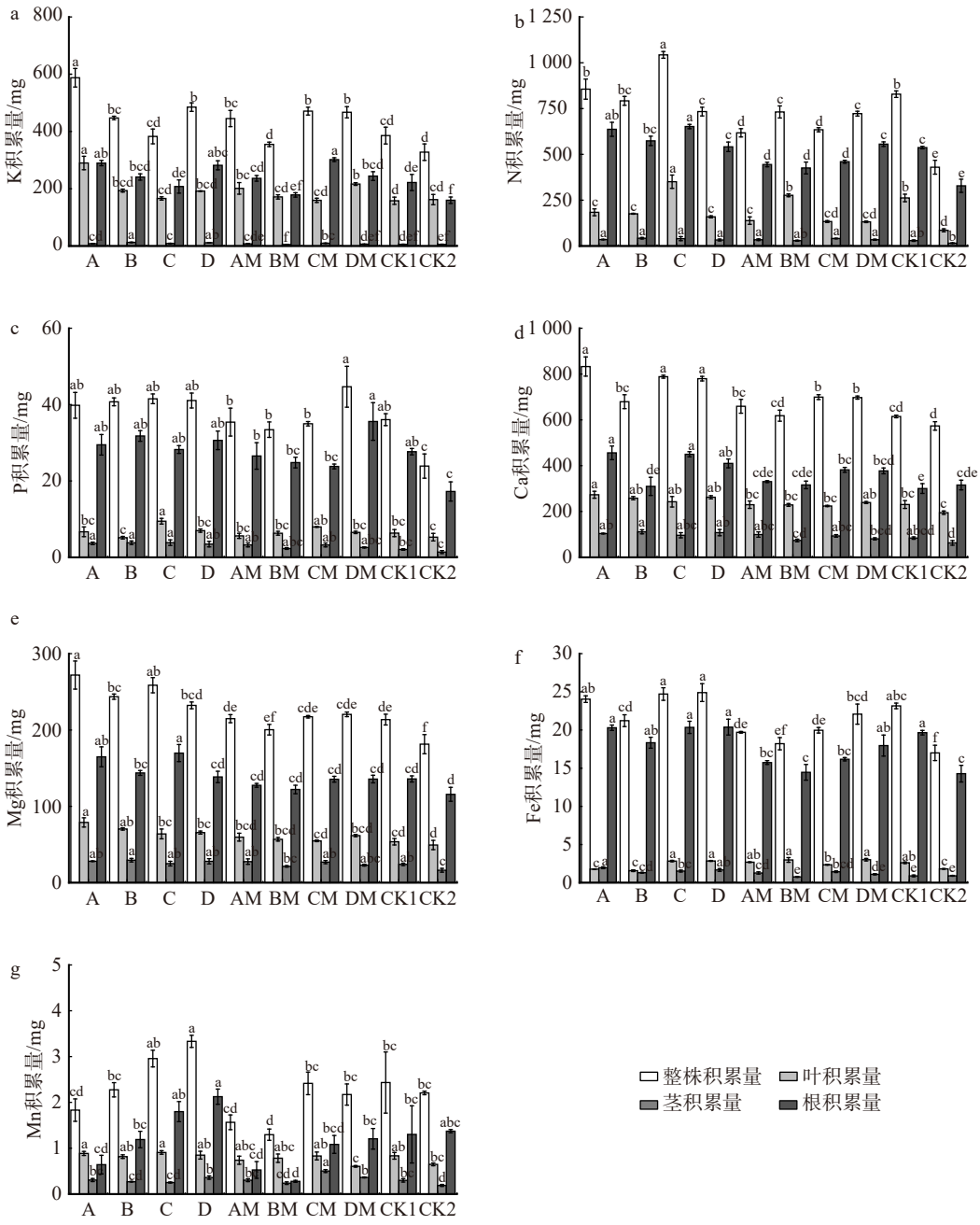


图 4　不同处理下核桃苗矿质元素积累量

Fig. 4　Accumulation of mineral elements in walnut seedlings under different treatments

呈极显著正相关，与土壤全钾、全磷含量呈显著正相关；株高与土壤全钾积累量呈显著正相关；生物量则与整株钾、氮、磷、钙、镁、铁积累量及土壤镁、铁、锰含量呈显著正相关；此外，叶绿素相对含量与整株磷积累量呈极显著正相关，叶面积与整株镁、铁积累量呈显著正相关。综上所述，核桃整株钾、氮、磷、钙、镁元素积累量与土壤镁、铁、锰含量的增加能够共同作用促进核桃生长。

2.7　核桃苗生长特性、总矿质元素积累量的主成分分析

对核桃苗生长特性以及矿质元素积累量进行主成分分析。筛选级别变量特征值 > 1 的 4 个主成分，方差累计贡献率达 77.136%（表 1）。第一主成分贡献率前 3 的是总生物量，整株钙、镁积累量，可作为内生细菌对核桃苗促生效果的评价指标，根据总生物量，整株钙、镁积累量的大小来判断内生细菌促生效果。

根据每个主成分对应的权重计算得分，最终主成分综合得分排序见表 2，据此对各内生细菌促生效果进行量化得分排序，除 B-N-12 灭活菌液外，其余 4 株活菌液与 3 株灭活菌液相较于牛肉膏蛋白胨培养基对核桃苗均有促生效果，4 株菌的活菌与灭活菌液相较于无菌蒸馏水对核桃苗均有促生效果，4 株菌活菌液促生效果均好于对应灭活菌液的促生

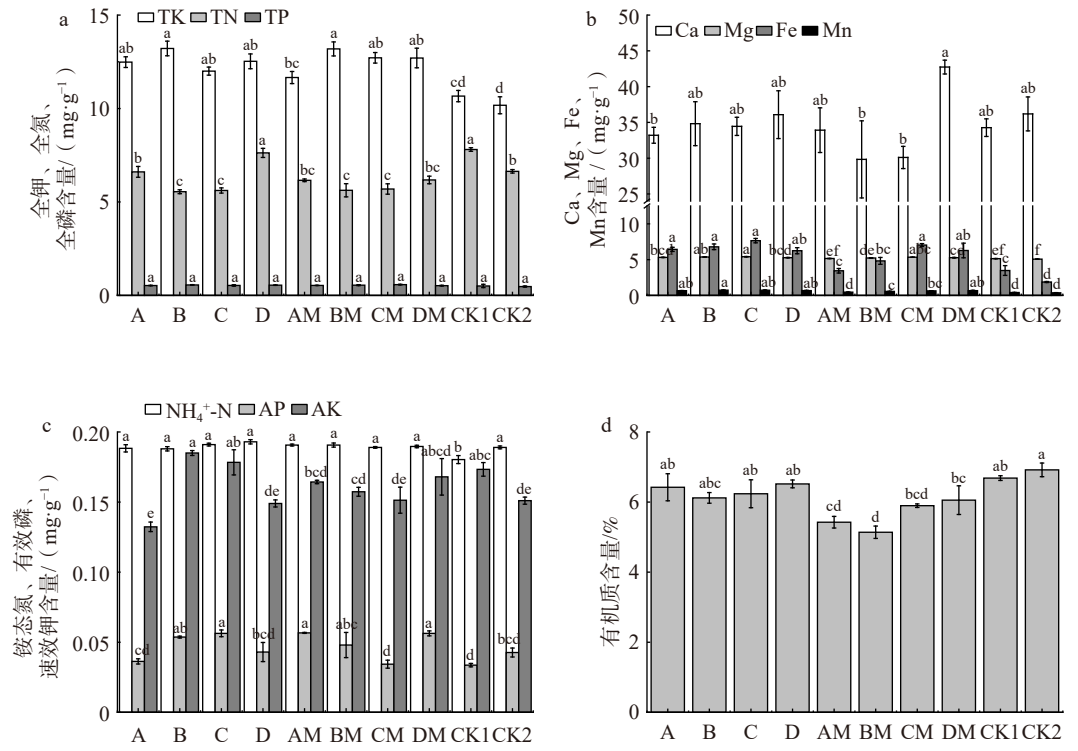
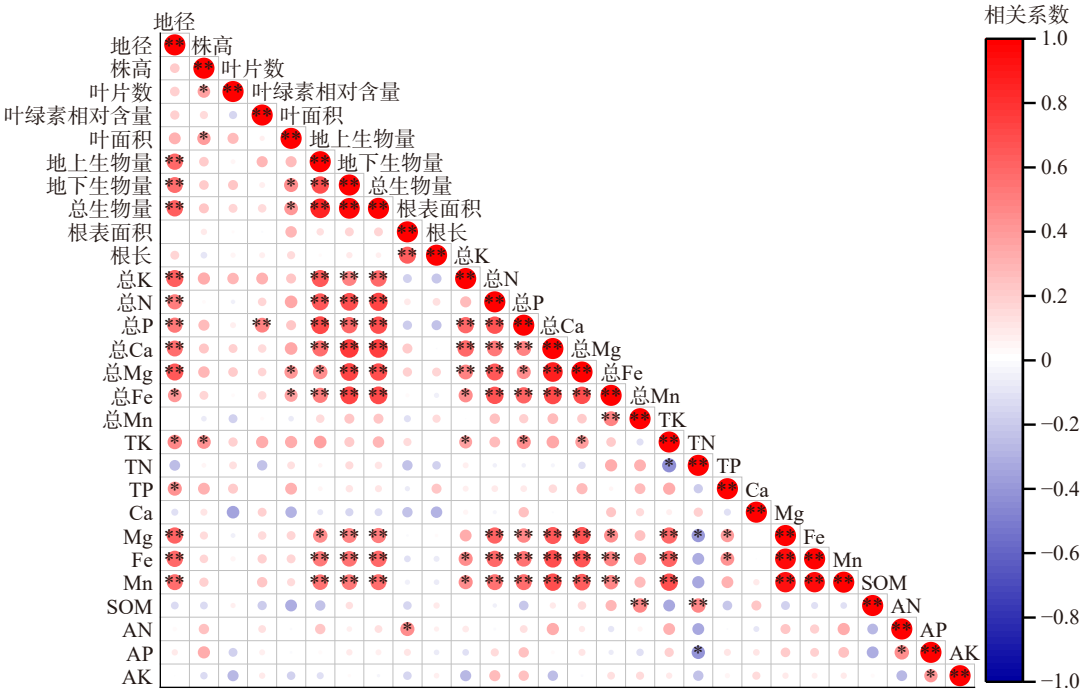


图 5 不同处理下土壤矿质元素、有机质含量

Fig. 5 Soil mineral elements and organic matter content under different treatments



* $p \leqslant 0.05$ ** $p \leqslant 0.01$

总 K. 整株钾积累量；总 N. 整株氮积累量；总 P. 整株磷积累量；总 Ca. 整株钙积累量；总 Mg. 整株镁积累量；总 Fe. 整株铁积累量；总 Mn. 整株锰积累量；TK. 土壤全钾含量；TN. 土壤全氮含量；TP. 土壤全磷含量；Ca. 土壤钙含量；Mg. 土壤镁含量；Fe. 土壤铁含量；Mn. 土壤锰含量；SOM. 土壤有机质含量；AN. 土壤铵态氮含量；AP. 土壤有效磷含量；AK. 土壤速效钾含量

图 6 核桃苗生长特性、矿质元素积累量、土壤矿质元素、有机质含量相关性分析

Fig. 6 Correlation analysis of walnut seedling growth characteristics, mineral element accumulation, soil mineral elements and organic matter content

表 1　主成分分析方差解释

Tab. 1　Total variance explained of principal component analysis

主成分	特征值	方差贡献率/%	累积方差贡献率/%	权重
PC1	6.056	46.587	46.587	0.604
PC2	1.664	12.803	59.389	0.166
PC3	1.293	9.949	69.338	0.129
PC4	1.014	7.798	77.136	0.101

表 2　不同处理主成分得分

Tab. 2　Principal component scores of different treatments

处理	得分	处理	得分
B-N-11活菌液	2.397	HJ-N-4灭活菌液	−0.320
W45-N-1活菌液	1.470	B-N-11灭活菌液	−0.353
HJ-N-4活菌液	1.170	牛肉膏蛋白胨培养基	−0.683
B-N-12活菌液	0.350	B-N-12灭活菌液	−0.917
W45-N-1灭活菌液	−0.053	无菌蒸馏水	−3.060

效果；所有菌液中，促生效果最好的是 B-N-11。

3　讨　　论

利用有益微生物制成微生物肥料，是改善土壤，提高农业生产效率的有效途径；而筛选具有促生效果的菌种，是研发此类微生物肥料的重要基础[3]。目前，关于菌物与核桃互作的研究较多集中于核桃根际细菌对植株本身生长的影响，对核桃内生细菌的作用及其机制的相关研究较少。本研究从核桃根系和叶片中分离内生细菌，通过菌株特性测定、盆栽试验系统评估其对核桃苗的促生效果，以期筛选出核桃高效促生内生细菌。

从生长指标上看，地径、株高、叶片以及根系生长状况等可以反映苗木的生长状态[27]，内生细菌能促进植物地径[29]、株高[29]、生物量[30]、叶绿素相对含量（SPAD）[29]、叶面积[30]、叶片数[31]、根表面积、根长[32]等的生长。本研究中，施加的 4 株内生细菌在核桃苗地径、株高、生物量、SPAD、叶面积等指标上能起到促生效果（图 3），而不同菌株可能由于自身特性在不同指标的促生效果上会存在差异。在地上、地下、总生物量上，4 株内生细菌活菌液处理的核桃苗均大于灭活菌液处理（图 3），表明 4 株内生细菌活菌液在生物量的促生效果上显著强于灭活菌液，可能是其中存活的内生细菌发挥的作用。IAA 是在植物细胞分裂、伸长等方面起重要作用的植物激素[33]。Qi Cheng 等发现 3 株具有产 IAA 功能的核桃芽孢杆菌属根际细菌，能促进核桃苗的生长，提高土壤速效养分含量[12]。本研究中 4 株内生细菌对核桃苗的促生作用可能与其均有产 IAA 能力有关（图 2）；菌株 B-N-11（微小杆菌属细菌）在 4 株内生细菌中产 IAA 能力最低，但其对核桃苗生长的促生效果最好，表明产 IAA 能力并非决定促生效果的唯一因素。进一步分析发现，内生细菌能通过促进植物对矿质元素的吸收来增强生长[9]，菌株 B-N-11 的固氮、解钾能力在 4 株菌中最强，能促进核桃苗对氮、钾的吸收（图 4），而氮、钾会影响核桃苗的树体生长，可能是菌株 B-N-11 促生效果最好的重要因素。这与薇甘菊假单胞菌属根际细菌能促进薇甘菊对钾的吸收进而促进生长研究结果相一致[34]。

从矿质元素上看，内生细菌主要通过固氮作用将大气中的分子态氮还原为化合态氮，通过分泌物质将土壤中难溶的磷和钾转化为易溶的磷和钾，通过产生铁载体与铁离子进行螯合作用，使这些元素可以直接被植物吸收[9]。本研究中施加具有固氮作用的 HJ-N-4（芽孢杆菌属细菌）活菌液的核桃苗整株氮积累量显著高于其余处理组（图 4），其土壤氨态氮含量也显著高于施加培养基的处理（图 5）。这与核桃芽孢杆菌属根际细菌促进核桃对氮的吸收结果相一致[15]，表明该菌能促进核桃苗对氮元素的吸收。施加 HJ-N-4 活菌液的土壤有效磷含量显著高于施加 B-N-11 活菌液、W45-N-1（肠杆菌属细菌）活菌液、培养基、无菌蒸馏水的处理（图 5）。这与核桃芽孢杆菌属根际细菌促进核桃对磷的吸收[15]，核桃假单胞菌属根际细菌显著提高土壤有效磷含量的研究结果一致[35−36]。表明其可能具有溶解土壤有机磷的能力，通过溶解土壤有机磷来提高土壤有效磷的含量，进而促进核桃对于磷的吸收，与具溶解有机磷能力但无溶解无机磷能力的根瘤菌能促进红芸豆生长的结果相一致[37]。施加 W45-N-1 活菌液的核桃苗整株铁积累量最大（图 4），其土壤铁含量也显著高于施加培养基、无菌蒸馏水的处理（图 5），与具产铁载体能力的假单胞菌属内生细菌能促进文冠果幼苗铁积累量的研究结果相一致[4]，推测菌株 W45-N-1 具备产铁载体能力，能促进植物对铁的吸收。本研究中施加 B-N-11 活菌液的核桃苗整株钙、镁积累量，施加 W45-N-1 活菌液的核桃苗整株锰积累量分别显著高于施加培养基、无菌蒸馏水以及其相应灭活菌液的处理（图 4）。与假单胞菌属促生细菌能促进鹰嘴豆对钙、镁、锰吸收的研究结果相一致[38]。推测菌株 B-N-11 能促进核桃苗对土壤中钙、镁的吸收。

通过主成分分析，本研究筛选出核桃苗总生物量，整株钙、镁积累量 3 个关键指标来判断内生细菌对核桃苗的促生效果。主成分得分排序结果显示（表 2），4 株内生细菌活菌菌液处理得分高于灭活菌

液及对照组，这与芽孢杆菌属活菌菌液对生菜地上生物量的提升效果优于灭活菌液[39]的研究结果相一致。表明活菌菌液中的内生细菌起到了作用，其能分泌代谢物质，起到固氮、溶磷、解钾等作用，提高土壤矿质元素含量，进而促进植物对矿质元素的吸收。在 4 株内生细菌中，菌株 B-N-11 活菌液处理组得分最高，该组核桃苗地径，地上生物量，叶面积，整株钾、钙、镁积累量均最大。这与相关性分析结果相一致，核桃苗整株钾、钙、镁积累量与地径、生物量均呈极显著正相关，整株镁积累量与叶面积呈显著性正相关。缺钾会显著降低核桃苗地上、根系生物量[6]，缺镁会导致叶片失绿黄化[1]，增施钙镁磷肥则能促进山核桃叶片数、新枝增加以及叶片增绿[40]，核桃营养器官中累积钙也较多[5]。表明核桃苗整株钾、钙积累量对地径、生物量影响较强，整株镁积累量对叶片影响较强；菌株 B-N-11 通过促进核桃苗对钾、钙的吸收，提高其在营养器官中的积累量，进而促进地径、生物量的增加，促进核桃苗对镁的吸收增加叶绿素相对含量与叶面积。同时，菌株 W45-N-1 在促进地下生物量、总生物量上表现更为突出，菌株 HJ-N-4 在提升整株氮、镁积累量与叶绿素相对含量上效果更佳，表明镁含量的增加能促进叶绿素的合成，以及不同的内生细菌在促进核桃苗吸收元素上有着不同的促进作用。

本研究从核桃根系与叶片中分离出 4 株具有促生效果的内生细菌，揭示了其在促进核桃苗生长以及矿质元素吸收方面的差异，通过相关性分析得出核桃苗生长特性与核桃整株钾、氮、磷、钙、镁积累量以及土壤铁、锰、镁含量正相关性强，通过主成分分析筛选出关键评价指标，明确 4 株内生细菌的应用潜力，丰富了核桃促生菌的菌种资源。本研究的局限性在于，尽管采取了土壤灭菌处理，但仍不能完全排除土壤土著微生物的干扰。在此种情况下，所试 4 株内生细菌均呈现出对核桃苗的促生效果。综合分析，该促生作用可能不限于所接种内生细菌定殖到核桃苗上从而促进其对矿质元素的吸收；也有可能由于施加内生细菌扰动土壤土著微生物群落或引发群落结构重塑，协同促进了核桃苗吸收矿质元素。进一步的促生机制可结合微生物高通量测序等手段，明确施加菌株在核桃内部的定殖情况及其对土壤土著微生物群落的重塑作用。此外，有研究发现 3 株核桃芽孢杆菌属根际细菌复合施用后促生效果优于单独施用[12]，后续可探索这 4 株内生细菌制成复合菌剂的促生效果，以期为核桃专用微生物肥料的研发提供优良菌种资源，进而推动核桃生态化栽培与产业效益的可持续提升。

4 结　　论

本研究从核桃根系、叶片中分离得到内生细菌，测定其特性，并进行盆栽试验，分析核桃苗生长指标、矿质元素积累量以及土壤矿质元素含量，研究得到以下结论。分离得到 4 株内生细菌，微小杆菌属（B-N-11）、肠杆菌属（B-N-12、W45-N-1）、芽孢杆菌属（HJ-N-4），B-N-11 固氮、解钾能力最强，W45-N-1 溶磷、产 ACC 脱氨酶能力最强，B-N-12 产 IAA 能力最强。4 株内生细菌对核桃苗均有促生作用，B-N-11 活菌液对核桃苗地径、地上生物量、叶片数、叶面积的促生作用最强，且该处理核桃苗整株钾、钙、镁积累量最大；HJ-N-4 活菌液处理的核桃苗根长、整株氮积累量最大；W45-N-1 活菌液处理的核桃苗地下部分及总生物量、整株铁和锰的积累量最大。核桃苗总生物量，整株钙、镁积累量 3 个指标可以作为判断内生细菌对核桃苗促生效果的评价指标。4 株内生细菌中，促生效果最好的为微小杆菌属 B-N-11。研究结果将为核桃专用微生物肥料的研发提供优良菌种资源，未来可推动核桃生态化栽培与产业效益的可持续提升。

参 考 文 献

[1] 宫峥嵘, 王一峰, 王瀚, 等. 核桃矿质营养研究进展 [J]. 林业科学, 2021, 57(1): 178−190.
Gong Z R, Wang Y F, Wang H, et al. Research progress on mineral nutrition of walnut [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2021, 57(1): 178−190.

[2] 李妍, 胡斯乐, 白晓雄, 等. 核桃根际耐旱促生菌的分离筛选及其促生作用研究 [J]. 西北林学院学报, 2024, 39(3): 84−92.
Li Y, Hu S L, Bai X X, et al. Isolation and screening of drought-tolerant plant growth promoting rhizobacteria in walnut and their growth promoting effects [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2024, 39(3): 84−92.

[3] Kumar A, Patel J S, Meena V S, et al. Recent advances of PGPR based approaches for stress tolerance in plants for sustainable agriculture [J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2019, 20: 101271.

[4] 郝莎莎, 吴燕, 秦偲, 等. 2 种内生细菌对文冠果幼苗矿质元素吸收的影响 [J]. 生态学杂志, 2020, 39(1): 146−154.
Hao S S, Wu Y, Qin C, et al. Effects of two endophytic bacteria on mineral elements uptake of *Xanthoceras sorbifolia* seedlings [J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(1): 146−154.

[5] 梁智, 周勃, 邹耀湘. 核桃树体生物量构成及矿质营养元素累积特性研究 [J]. 果树学报, 2012, 29(1): 139−142.
Liang Z, Zhou B, Zhou Y X. Compositional analysis of biomass and accumulation properties of mineral elements in Walnut [J]. Journal of Fruit Science, 2012, 29(1): 139−142.

[6] 黄小辉, 吴焦焦, 冯大兰, 等. 缺钾胁迫对核桃幼苗生长及生理

特性的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(8): 23−30.
Huang X H, Wu J J, Feng D L, et al. Effects of potassium deficient stress on growth and physiological characteristics of walnut seedlings [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(8): 23−30.

[7] Wdowiak A, Podgórska A, Szal B. Calcium in plants: an important element of cell physiology and structure, signaling, and stress responses [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2024, 46(12): 108.

[8] 郭丽榕, 郭青钰, 朱书生, 等. 植物垂直传递内生菌研究进展 [J]. 微生物学报, 2025, 65(2): 489−504.
Guo L R, Guo Q Y, Zhu S S, et al. Research advances in vertically transmitted endophytes in plants [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(2): 489−504.

[9] 黄雪珍, 赵龙飞. 药用植物内生菌对宿主植物促生作用机制研究进展 [J]. 微生物学通报, 2023, 50(4): 1653−1665.
Huang X Z, Zhao L F. Mechanism of endophytes of medicinal plants in promoting the growth of host plants [J]. Microbiology China, 2023, 50(4): 1653−1665.

[10] Wu W, Chen W, Liu S, et al. Beneficial relationships between endophytic bacteria and medicinal plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 646146.

[11] Liu H, Carvalhais L C, Crawford M, et al. Inner plant values: diversity, colonization and benefits from endophytic bacteria [J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 2552.

[12] Cheng Q, Sun S, Ning X, et al. A synergistic indole-3-acetic acid-producing synthetic bacterial consortium benefits walnut seedling growth [J]. Agronomy, 2024, 14(8): 1657.

[13] 萧利珠, 郑文秀, 陈铭炯, 等. 溶磷复合菌剂筛选及其对山核桃幼苗的生物学效应 [J]. 核农学报, 2021, 35(9): 2165−2171.
Xiao L Z, Zheng W X, Chen M J, et al. Screening the phosphate-solublizing mixing microbial inoculums and their growth-promoting effects on Chinese walnut *Carya cathayensis* Sarg. seedlings [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2021, 35(9): 2165−2171.

[14] Liu F, Ma H, Liu B, et al. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on the physioecological characteristics and growth of walnut seedlings under drought stress [J]. Agronomy, 2023, 13(2): 290.

[15] Choub V, Ajuna H B, Won S, et al. Antifungal activity of *Bacillus velezensis* CE 100 against anthracnose disease (*Colletotrichum gloeosporioides*) and growth promotion of walnut (*Juglans regia* L.) trees [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(19): 10438.

[16] 王仲康. 核桃根际促生抗旱功能细菌筛选与应用效果研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2020.
Wang Z K. Screening and application effect of rhizosphere bacteriumfor promoting and drought resistance of walnut[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2020.

[17] Pineda-Escobar M, Prodan S, Castaneda-Alvarez C, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria for protecting walnut plants from root-lesion nematode (*Pratylenchus vulnus*) [J]. European Journal of Plant Pathology, 2023, 167(4): 801−809.

[18] 玛丽艳姑丽·吐尔迪. 核桃内生菌的多样性及核桃树腐烂病生防菌的筛选 [D]. 阿拉尔市: 塔里木大学, 2024.
Maliyanguli·Tuerdi. Diversity of endophyte in walnut and screening of biocontrol bacteria against walnut tree valsa canker[D]. Alaer: Tarim University, 2024.

[19] Shaikh S, Saraf M. Biofortification of Triticum aestivum through the inoculation of zinc solubilizing plant growth promoting rhizobacteria in field experiment [J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2017, 9: 120−126.

[20] 李萍. 乙酰微小杆菌 TC13 耐 Cd(Ⅱ) 机制研究及其对 Cd(Ⅱ) 胁迫下玉米苗期的影响 [D]. 成都: 成都大学, 2024.
Li P. Mechanism of Cd (II) resistance of *Exiguobacterium acetylicum* TC13 and its effect for maize seedling stage under Cd (II) stress[D]. Chengdu: Chengdu University, 2024.

[21] 袁宗胜. 促生细菌对毛竹生长和叶片酶活性及土壤细菌群落的影响 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2025, 45(2): 96−105.
Yuan Z S. Effects of growth-promoting bacteria on growth, leaf enzyme activity and soil bacterial community of *Phyllostachys edulis* [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2025, 45(2): 96−105.

[22] Jing D, Liu B, Ma H, et al. Effects of inoculation with different plant growth-promoting rhizobacteria on the eco-physiological and stomatal characteristics of walnut seedlings under drought stress [J]. Agronomy, 2023, 13(6): 1486.

[23] 马佳勇, 李雪萍, 张振粉, 等. 复合微生物菌系的构建及对番茄防病促生效果评价 [J]. 甘肃农业大学学报, 2025, 60(1): 193−203.
Ma J Y, Li X P, Zhang Z F, et al. Development of complex microbial strains and evaluation of tomato disease prevention and growth promotion effect [J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2025, 60(1): 193−203.

[24] 郝莎莎, 卫旭芳, 侯智霞, 等. 文冠果根系瘤状物可培养内生细菌的特性 [J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(4): 766−774.
Hao S S, Wei X F, Hou Z X, et al. Characteristics of culturable endophytic bacteria of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge with tumor roots [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2018, 24(4): 766−774.

[25] 秦宝军, 罗琼, 高淼, 等. 小麦内生固氮菌分离及其 ACC 脱氨酶测定 [J]. 中国农业科学, 2012, 45(6): 1066−1073.
Qin B J, Luo Q, Gao M, et al. Isolation of wheat endophytic diazotrophs and determination of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(6): 1066−1073.

[26] 李晓蕊, 翟长远, 张赟齐, 等. 根土微环境对早实核桃细根时空分布、养分特征的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2024, 52(8): 69−77.
Li X R, Zhai C Y, Zhang Y Q, et al. Effects of root-soil microenvironment on the spatial and temporal distribution and nutrient characteristics of fine roots of early-fruiting *Juglans regia* L. [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2024, 52(8): 69−77.

[27] 曹漫, 杨圣艳, 周冰洁, 等. 铁素环境与接种菌根真菌 *Phialocephala* 对蓝莓苗生长和营养元素的影响 [J]. 福建农林大学学报 (自然科学版), 2025, 54(2): 163−173.
Cao M, Yang S Y, Zhou B J, et al. Effect of iron environment and inoculation with mycorrhizal fungi *Phialocephala* on growth and nutrient content of blueberry seedlings [J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2025, 54(2): 163−173.

[28] 张建英, 张莹莹, 毛向红. 核桃树体生物量构成及需肥规律需肥量研究 [J]. 果树学报, 2022, 39(2): 211−220.
Zhang J Y, Zhang Y Y, Mao X H. Study on biomass composition, fertilizer requirement and fertilizing amount in walnut [J]. Journal of Fruit Science, 2022, 39(2): 211−220.

[29] 汤蕾, 秦伟. 新疆野苹果叶片内生细菌的分离鉴定及其促生特性 [J]. 经济林研究, 2023, 41(4): 228−236.
Tang L, Qin W. Isolation, identification and promotion of endophytes in Xinjiang wild apple leaves [J]. Non-wood Forest Research, 2023, 41(4): 228−236.

[30] Ramírez C, Cardozo M, Gastón M L, et al. Plant growth promoting activities of endophytic bacteria from *Melia azedarach* (Meliaceae) and their influence on plant growth under gnotobiotic conditions [J]. Heliyon, 2024, 10(15): e35814.

[31] 邴辉, 王仲康, 杜秉海, 等. 基因组关联分析地衣芽孢杆菌 LCDD6 对核桃苗的促生作用 [J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28(3): 588−595.
Bing H, Wang Z K, Du B H, et al. Analysis of the genes associated with the growth-promoting effect of *Bacillus licheniformis* LCDD6 on walnut seedlings [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2022, 28(3): 588−595.

[32] Chen B, Zhang Y, Rafiq M T, et al. Improvement of cadmium uptake and accumulation in *Sedum alfredii* by endophytic bacteria *Sphingomonas* SaMR12: effects on plant growth and root exudates [J]. Chemosphere, 2014, 117: 367−373.

[33] Duca D, Lorv J, Patten C L, et al. Indole-3-acetic acid in plant-microbe interactions [J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2014, 106(1): 85−125.

[34] Sun F, Ou Q, Wang N, et al. Isolation and identification of potassium-solubilizing bacteria from *Mikania micrantha* rhizospheric soil and their effect on *M. micrantha* plants [J]. Global Ecology and Conservation, 2020, 23: e1141.

[35] Yu X, Liu X, Zhu T, et al. Co-inoculation with phosphate-solubilzing and nitrogen-fixing bacteria on solubilization of rock phosphate and their effect on growth promotion and nutrient uptake by walnut [J]. European Journal of Soil Biology, 2012, 50: 112−117.

[36] Yu X, Liu X, Zhu T. Walnut growth and soil quality after inoculating soil containing rock phosphate with phosphate-solubilizing bacteria [J]. ScienceAsia, 2014, 40(1): 21.

[37] 李钰, 李朦, 王若迪, 等. 山西省红芸豆根瘤菌的筛选及其促生效果研究 [J]. 中国土壤与肥料, 2024(8): 211−220.
Li Y, Li M, Wang R D, et al. Screening of rhizobia from red kidney bean in Shanxi Province and its growth promoting effects [J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2024(8): 211−220.

[38] Dogra N, Yadav R, Kaur M, et al. Nutrient enhancement of chickpea grown with plant growth promoting bacteria in local soil of Bathinda, Northwestern India [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2019, 25(5): 1251−1259.

[39] 李希, 边子俊, 宁周神, 等. 离子型稀土矿根际芽孢杆菌的促生作用研究 [J]. 生物技术通报, 2024, 40(11): 259−268.
Li X, Bian Z J, Ning Z S, et al. Studies on the growth-promoting effect of bacillus strain from rhizosphere in lonic rare earth ores [J]. Biotechnology Bulletin, 2024, 40(11): 259−268.

[40] 曾诗媛, 丁立忠, 马闪闪, 等. 施用沼渣、黄腐酸钾、钙镁磷肥对退化山核桃林的改土和增产效果 [J]. 江苏农业学报, 2019, 35(3): 618−623.
Zeng S Y, Ding L Z, Ma S S, et al. Effect of biogas residue, potassium humate and calcium-magnesium phosphate application on improving soil in degraded *Carya cathayensis* forest and its nut yield [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2019, 35(3): 618−623.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 戴玉成）