

羽木兰, 赵小慧, 董静, 等. 克雷伯氏菌对作物耐盐性的提高及促生效果[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(5): 1051-1063.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.05.018

克雷伯氏菌对作物耐盐性的提高及促生效果

羽木兰^{1,2}, 赵小慧², 董静², 刘冲², 邢锦城², 裴宝磊¹, 张振华²

(1. 淮阴工学院生命科学与食品工程学院, 江苏 淮安 223001; 2. 江苏沿海地区农业科学研究所, 江苏 盐城 224002)

摘要: 全球盐渍化土壤严重威胁农业可持续发展, 微生物改良技术作为一种经济有效的土壤修复方法, 成为全球研究热点之一。本文总结了克雷伯氏菌(*Klebsiella* spp.) 作为植物根际细菌的耐盐和促生特性; 回顾了其提高作物耐盐性和促生效果的研究进展。阐明了克雷伯氏菌可通过协同调控抗氧化酶活性、积累渗透调节物质、维持离子平衡及调控信号转导途径, 显著提升水稻、小麦、棉花等作物的耐盐性; 同时通过固氮、溶磷、解钾等营养转化作用, 以及调控生长素合成与降低乙烯(ET)合成等方式, 有效改善盐胁迫下多种作物的种子萌发、生物量积累及产量形成; 指出当前农业生产中克雷伯氏菌的应用仍面临诸多挑战, 包括菌株的环境适应性差、遗传稳定性不足, 以及潜在生态风险等; 未来需结合多组学技术解析菌群互作机制, 挖掘并改造高效功能基因与工程菌株, 定向研发新型微生物肥料, 从而推动其在盐碱地生物改良与修复领域的产业化应用。

关键词: 盐渍土壤; 克雷伯氏菌; 耐盐性; 促生特性; 生物改良

中图分类号: X172 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)05-1051-13

Enhancement of crop salt tolerance and growth promotion by *Klebsiella* spp.

YU Mulan^{1,2}, ZHAO Xiaohui², DONG Jing², LIU Chong², XING Jincheng², PEI Baolei¹, ZHANG Zhenhua²

(1. School of Life Science and Food Engineering, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an 223001, China; 2. Institute of Agricultural Sciences in the Coastal District of Jiangsu Province, Yancheng 224002, China)

Abstract: Global salinized soil seriously threatens the sustainable development of agriculture. Microbial remediation technology, as a cost-effective bioremediation method, has become one of the research hotspots worldwide. This article summarizes the salt tolerance and growth promoting properties of *Klebsiella* spp. as rhizosphere bacteria, reviews the research progress in enhancing crop salt tolerance and growth-promoting effects, and clarifies that *Klebsiella* spp. can significantly improve the salt tolerance of crops such as rice, wheat, and cotton through synergistically regulating antioxidant enzyme activities, accumulating osmotic adjustment substances, maintaining ion balance, and modulating signal transduction pathways. Meanwhile, through nutritional transformation effects such as nitrogen fixation, phosphate solubilization, and potassium release, as well as by regulating auxin synthesis and reducing ethylene (ET) synthesis, it effectively improves seed germination, biomass accumulation, and yield formation of various crops under salt stress. Furthermore, this paper points out that the application of *Klebsiella* in current agricultural production still faces many challenges, including poor environmental adaptability of strains, insufficient genetic stability, and potential ecological risks. In the future, it is necessary to combine multi-omics

收稿日期: 2025-07-28

基金项目: 农业农村部盐碱土改良与利用(滨海盐碱地)重点实验室开放课题(2025ZD04); 江苏省盐城市科技基础研究计划项目(YCBK2024056); 盐城市盐碱地综合利用重点实验室项目(YCBM202403-06); 淮阴工学院研究生科研与实践创新计划项目(HGYK202504)

作者简介: 羽木兰(2000-), 女, 广西梧州人, 硕士, 主要从事土壤生物改良研究。(E-mail) yu_mulan77@163.com

通讯作者: 邢锦城, (E-mail) sdauxx@163.com

um release, as well as by regulating auxin synthesis and reducing ethylene (ET) synthesis, it effectively improves seed germination, biomass accumulation, and yield formation of various crops under salt stress. Furthermore, this paper points out that the application of *Klebsiella* in current agricultural production still faces many challenges, including poor environmental adaptability of strains, insufficient genetic stability, and potential ecological risks. In the future, it is necessary to combine multi-omics

technologies to decipher the mechanisms of microbial interactions, mine and engineer efficient functional genes and engineered strains, and directionally develop novel microbial fertilizers, thereby promoting their industrial application in the biological improvement and remediation of saline-alkali land.

Key words: saline soil; *Klebsiella* spp.; salt tolerance; growth-promoting characteristics; biological improvement

联合国粮农组织 2024 年《全球盐渍土壤状况报告》显示,全球盐渍土壤总面积达 $1.381 \times 10^9 \text{ hm}^2$,占全球陆地总面积的 10.7%。中国盐渍土壤面积为 $3.69 \times 10^7 \text{ hm}^2$,其中耕地次生盐渍化达 $9.20 \times 10^6 \text{ hm}^2$,而可利用盐渍土资源仅约 $6.67 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ^[1-2]。中国盐渍化土地分布广、面积大,已经形成覆盖滨海、西北内陆、东北平原及黄河流域等区域的生态困境。盐渍化不仅破坏土壤结构、降低土壤肥力,还会抑制植物生长发育,导致土壤微生物活性减弱,严重影响农业生产,对农业可持续发展及国家粮食安全构成重大威胁^[3-4]。土壤盐渍化是指可溶性盐分在土壤表层持续累积,致使土壤理化性质改变并阻碍植物正常生长的过程或现象^[5],其盐分组成以钠、钾、钙、镁等阳离子形成的硫酸盐、氯化物、碳酸盐及重碳酸盐为主。在各类盐渍成分中,氯化钠(NaCl)占比最高,其所含的氯离子对植物具有毒性,高浓度条件下易导致植物生长迟缓^[6]。

盐碱地土壤改良可分为物理改良、化学改良、生物改良和工程改良。与前两者相比,生物改良具有低能耗性、高效经济、持久性强、改良效果稳定等优点,是盐碱化土壤改良的重要研究方向^[7]。耐盐碱微生物具有生态修复功能,筛选兼具土壤改良与植物促生功能的菌株成为盐渍土修复的核心技术路径^[8]。近年来,相关研究表明,植物根际的一些微生物不仅可以提高植物耐旱、耐盐等性能,还可促进植物生长发育^[9-10],因此被定义为有益根际细菌(Plant Growth Promoting Rhizobacteria, PGPR)。PGPR 通过促进植物对养分的吸收利用、调节和控制激素及脱氨酶活性的合成,有效缓解盐胁迫并促进植物生长^[11]。有益根际细菌包括假单胞菌属细菌、芽孢杆菌属细菌、肠杆菌属细菌、农杆菌属细菌、链霉菌属细菌、克雷伯氏菌属细菌和绿杆菌属细菌等,此类菌株在盐渍土环境下,对促进植物生长,提升产量具有显著作用^[12-14]。

克雷伯氏菌(*Klebsiella* spp.)作为一种有益根际细菌,可通过多重机制发挥耐盐促生作用:首先,该菌能合成渗透调节物质以维持细胞水分平衡,调控离子转运蛋白从而有效降低钠毒害,如钠离子

(Na^+)/氢离子(H^+)逆向转运^[15];其次,可激活抗氧化酶系统,及时清除活性氧(ROS),显著减轻氧化损伤,最终达到缓解氧化应激、提升作物抗逆性等效果^[16];此外,该菌还可参与盐胁迫信号转导途径,通过调控相关功能基因的表达(如双组分信号转导系统, TCS),协同增强自身与宿主作物的耐盐能力^[17]。在促生方面,克雷伯氏菌不仅能够介导植物激素的合成与代谢,如分泌脱氨酶(ACC)降解乙烯(ET)前体,从而降低乙烯含量,同时分泌吲哚乙酸(IAA)促进作物根系发育,还可通过溶磷等营养活化作用,显著提升作物的生长潜力^[18-19]。目前,关于克雷伯氏菌耐盐促生功能及作用机制的研究已取得一定进展,但仍存在诸多亟待厘清的科学问题,尤其是耐盐促生菌与盐渍化土壤土著微生物的协同互作机制,尚未得到系统解析^[20]。鉴于此,本文系统总结了盐胁迫下克雷伯氏菌的作用机制,及其在提升作物耐盐性与促进作物生长发育方面的研究进展,明确指出该菌在农业生产应用中面临的挑战与未来研究方向,以期对盐碱地生物改良修复及农业可持续发展提供理论参考与实践指导。

1 克雷伯氏菌概述

1.1 生态定殖及分类地位

根据国内外对 20 余属有益根际细菌的研究,克雷伯氏菌属(*Klebsiella*)细菌被归类为内生促生菌^[21],主要定殖于植物内部组织,并通过分泌代谢产物的方式间接促进植物生长。近年来相关研究者发现,除了克雷伯氏菌属^[22]细菌外,芽孢杆菌属(*Bacillus* spp.)^[23]、假单胞菌属(*Pseudomonas* spp.)^[24]、节杆菌属(*Arthrobacter* spp.)^[25]、根瘤菌属(*Rhizobium* spp.)^[26]等耐盐促生菌也兼具促进作物生长和增强盐胁迫抗性的双重功能。在分类学上,克雷伯氏菌(*Klebsiella* spp.)是一类兼具荚膜结构,无运动性且氧化酶为阴性的革兰氏阴性杆菌,它隶属于变形菌门(Proteobacteria)下的 γ -变形菌纲(Gammaproteobacteria),进一步归属于肠杆菌目(Enterobacterales)肠杆菌科(Enterobacteriaceae)。在系统发育上克雷伯氏菌被划入 KES 亚群(即克雷伯

氏菌属细菌、肠杆菌属细菌和沙雷氏菌属细菌组成的类群^[27]。克雷伯氏菌属(*Klebsiella*)细菌包括产酸克雷伯氏菌(*Klebsiella oxytoca*)、肺炎克雷伯氏菌(*Klebsiella pneumoniae*)、产气克雷伯氏菌(*Klebsiella aerogenes*)、土生克雷伯氏菌(*Klebsiella terrigena*)、植生克雷伯氏菌(*Klebsiella planticola*)、变栖克雷伯氏菌(*Klebsiella variicola*)、密歇根克雷伯氏菌(*Klebsiella michiganensis*)等^[28]。研究表明,该菌属细菌部分菌株具有多种促生与抗逆功能,其中,肺炎克雷伯氏菌、产酸克雷伯氏菌、产气克雷伯氏菌与变栖克雷伯氏菌具备耐盐性^[17,29-30];肺炎克雷伯氏菌、产酸克雷伯氏菌、变栖克雷伯氏菌、土生克雷伯氏菌和植生克雷伯氏菌具有固氮作用^[31-32];产酸克雷伯氏菌和变栖克雷伯氏菌广泛应用于降解环境污染物^[27,33];变栖克雷伯氏菌和密歇根克雷伯氏菌则对重金属具有抗性^[33-34]。

1.2 形态和生理生化鉴定

克雷伯氏菌呈粗短杆状,菌体长度0.6~6.0 μm,直径0.3~1.0 μm,多呈单菌体、成对或短链状排列,无鞭毛和芽胞,具有明显的荚膜。在含糖培养基中,该菌可形成肥厚荚膜,菌落呈圆突状,颜色为灰白色且带有闪光质感。以从水稻中分离得到的肺炎克雷伯氏菌 NP36 菌株为代表,该菌株的菌落为乳白色、圆形,边缘整齐、中间凸起,质地半透明、表面光滑湿润,菌体呈短杆状;生理生化特性方面,其接触酶试验与柠檬酸盐利用试验结果均为阳性,具备产蛋白酶的能力,而氧化酶试验、硫化氢试验、伏普试验、硝酸盐还原试验及明胶液化试验结果均为阴性,同时该菌株无产纤维素酶能力。进一步研究结果证实,该菌株能够有效缓解盐碱胁迫,促进水稻种子萌发和植株生长^[35]。此外,从红树林生境分离得到的产气克雷伯氏菌 S2 菌株,在 LB 培养基上可形成乳白色、圆形、表面光滑湿润的菌落。该菌株在吲哚试验、甲基红试验、柠檬酸盐利用试验中结果均呈阳性,且能发酵阿拉伯糖、甘露醇、鼠李糖和蔗糖,发酵试验结果均为阳性,但无法利用葡萄糖、侧金盏花醇、乳糖与山梨醇,上述生理生化特征与其对植物病原真菌的拮抗作用及促生效果密切相关^[36]。

1.3 耐盐性和促生功能

耐盐性试验结果表明,假单胞菌属(*Pseudomonas*)细菌、芽孢杆菌属(*Bacillus*)细菌、肠杆菌属(*Enterobacter*)细菌、农杆菌属(*Agrobacterium*)细菌、链霉菌属(*Streptomyces*)细菌、克雷伯氏菌属(*Kleb-*

siella)细菌和暗色杆菌属(*Ochromobacter*)细菌均表现出一定的耐盐性,其中,多数菌属的菌株可耐受质量体积比为4%~8% NaCl 溶液,而克雷伯氏菌属细菌的耐受范围更广,可耐受质量体积比为1%~20% NaCl 溶液^[27]。目前,针对克雷伯氏菌属细菌耐盐能力的研究多聚焦于肺炎克雷伯氏菌、产气克雷伯氏菌、产酸克雷伯氏菌和变栖克雷伯氏菌。

克雷伯氏菌属内不同菌种及菌株的耐盐性呈现显著差异(表1)。肺炎克雷伯氏菌 L15 菌株和 L17 菌株的生长上限为质量体积比为 6.0% NaCl 溶液,超过此浓度则生长受抑制^[15,37-38],相比之下,1#菌株、3#菌株和 MEBAphS1 菌株对 NaCl 表现出更高的耐受性,其生长上限可达质量体积比为 10% NaCl 溶液^[30,39]。表明该菌种的耐盐性具有显著的菌株特异性,且多数菌株的耐受范围集中于 NaCl 溶液质量体积比为1%~8%。其他菌种的耐盐性也表现较大差异性:产气克雷伯氏菌 S6 菌株最高可在 2.5 mol/L NaCl 浓度下生长^[29];产酸克雷伯氏菌 PSB-23 菌株在低于 NaCl 溶液质量体积比 7.5%时能够生长^[40],5#菌株可耐受的 NaCl 溶液质量体积比为 10.0%^[30];变栖克雷伯氏菌的耐盐性也较为突出,D5A 菌株可耐受的 NaCl 溶液质量体积比为 12.0%^[17]。值得关注的是,Sapre 等^[16]研究发现,菌株 *Klebsiella* sp.IG3 耐盐能力上限可达 NaCl 溶液质量体积比 20.0%。

从表1可知,克雷伯氏菌不同菌种在植物促生功能上也存在显著差异。总体而言,肺炎克雷伯氏菌涵盖的促生功能广泛,包括产吲哚-3-乙酸(IAA)、产1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)脱氨酶、产铁载体、固氮、溶磷、解钾、产氨、产过氧化氢酶、产赤霉素(GA₃)及产几丁质酶等;其中,SBP-8 菌株的促生功能最全面^[15,37]。产气克雷伯氏菌的促生功能也较为丰富,S6 菌株已被证实具有产 IAA、产 ACC 脱氨酶、产铁载体、固氮、溶磷、解钾、产氨及产水解酶等多种功能^[29]。相比之下,目前已报道的产酸克雷伯氏菌促生功能相对较少,其主要集中于产 IAA 和溶磷能力^[18-19,30,40,41-42]。变栖克雷伯氏菌的促生功能也呈现多样性,且菌株间呈现明显的功能分化,其中 D5A 菌株兼具产 IAA、产铁载体、固氮、溶磷等广谱促生活性^[17];SURYA6 菌株的功能特异性表现在产胞外多糖^[43];D5A 菌株和 CGMCC1.15640 菌株还具有产乙偶姻的能力^[17,44]。

综上所述,不同克雷伯氏菌种在耐盐性与促生

功能方面表现出显著的种间差异性,且同一菌种内不同菌株间也存在明显的异质性。这为后续针对特

定胁迫环境(如盐渍土)的菌种筛选及定向功能应用提供了重要的菌株资源及理论依据。

表 1 4 类克雷伯氏菌菌种的耐盐性和促生功能

Table 1 Salt tolerance and plant growth-promoting functions of four *Klebsiella* species

菌种	菌株名称	耐受 NaCl 上限	促生作用													参考文献
			产 IAA	产 ACC 脱氨酶	产铁载体	固氮	溶磷	解钾	产氨	产乙偶姻	产赤霉素	产几丁质酶	产过氧化氢酶	产水解酶	产胞外多糖	
肺炎克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella pneumoniae</i>)	SBP-8	8.0% (质量体积比)	√	√	√		√		√		√	√				[15]、 [37]
	1#、3#	10.0% (质量体积比)	√		√	√	√	√								[30]
	L15、L17	6.0% (质量体积比)	√		√		√									[38]
	MEBAphS1	10.0% (质量体积比)	√	√		√	√	√	√							[39]
	S5	-	√	√	√	√	√		√							[45]
产气克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella aerogenes</i>)	YNA12	-	√						√			√				[46]
	S6	2.5 mol/L	√	√	√	√	√	√	√					√		[29]
	S2	-	√				√									[36]
	YJ-DY2	1.5 mol/L	√	√	√	√	√									[47]
产酸克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella oxytoca</i>)	Rs-5	-	√	√			√									[18]
		-	√				√									[19]
		-		√												[41]
		1.0% (质量体积比)	√		√		√									[42]
	5#	10.0% (质量体积比)	√		√	√	√	√								[30]
变栖克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella variicola</i>)	PSB-23	7.5% (质量体积比)	√	√			√		√							[40]
	D5A	12.0% (质量体积比)	√		√	√	√			√						[17]
	CGMCCI.15640	-	√			√	√	√	√	√						[44]
	SURYA6	160 mmol/L	√	√										√		[43]

√表示具有该功能,-表示未研究耐盐范围。IAA:吲哚-3-乙酸;ACC:1-氨基环丙烷-1-羧酸。

2 在作物上实际应用效果及改土作用

2.1 耐盐促生作用

本文总结了接种克雷伯氏菌对不同作物耐盐性及生长的影响,包括粮食作物(小麦、水稻、玉米等)、经济作物(大豆、棉花、甘蔗、番茄等)、饲料及绿肥作物(高羊茅)。此外,月见草接种克雷伯氏菌后表现出生长受到抑制的效果(表 2)。

张盼^[30]的研究结果表明,在低浓度盐胁迫下,具有产 ACC 脱氨酶活性的肺炎克雷伯氏菌 1#菌株和产酸克雷伯氏菌 5#菌株仍能显著提高小麦、玉米发芽率,

减轻 NaCl 胁迫对其根系生长的抑制作用;在 50~150 mmol/L NaCl 胁迫下对小麦、玉米下胚轴和根分枝数的促进作用最显著。Singh 等^[15]的研究结果显示,200 mmol/L NaCl 胁迫下,小麦接种肺炎克雷伯氏菌 SBP-8 菌株与未接种的对照相比,其茎长、根长和鲜重的增幅分别为 47.73%、36.05%、24.52%。蔡杨等^[32]针对棉花耐盐能力的试验结果显示,随着 NaCl 浓度升高,接种产酸克雷伯氏菌菌株的棉花耐盐能力优于接种胶质芽孢杆菌(*Bacillus mucilaginosus*)菌株和地衣芽孢杆菌(*Bacillus licheniformis*)菌株。在盐渍土(土壤总盐含量为 0.3%,质量体积比),接种产酸克雷伯氏菌 Rs-5 菌

株与未接种的对照相比,棉花种子发芽率提高 26.3%^[19]。石在强^[42]针对产酸克雷伯氏菌 Rs-5 菌株的研究结果表明,在高含量 NaCl 胁迫下,与未接种菌株相比,接种该菌株的棉花种子发芽速率、发芽率均显著提升,同时棉花生长量及干物质积累量显著增加;接种菌株的棉苗根系中脯氨酸含量、可溶性糖含量和可溶性蛋白含量显著增加,抗 NaCl 胁迫能力显著增强。

另外,在盐胁迫下(电导率为 7.5 dS/m),与未接种菌株相比,根部接种变栖克雷伯氏菌 RS-1 菌株的晚香玉叶片长度增加 46%,叶面积也显著增加^[48]。综上,在一定 NaCl 浓度范围内,接种克雷伯氏菌相关菌株不仅能够显著提高不同作物的耐盐能力,同时具有较好的促生效果。

表 2 克雷伯氏菌在不同作物上的应用效果与机制

Table 2 Application effects and mechanisms of *Klebsiella* spp. on different crops

菌株	作物	试验方法	NaCl 胁迫浓度范围	应用效果与作用机制	参考文献
肺炎克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella pneumoniae</i>) SBP-8	小麦	盆栽	0 mmol/L、150 mmol/L、 175 mmol/L 和 200 mmol/L	(1)0~200 mmol/L NaCl 处理下,接种 SBP-8 菌株可显著促进小麦生长,提升茎长、根长及生物量;在 200 mmol/L NaCl 胁迫下,该菌株的促生作用更好,显著优于未接种的对照。(2)在 200 mmol/L NaCl 处理下,接种 SBP-8 菌株的小麦植株中 Na ⁺ 含量降低,K ⁺ 和 Ca ²⁺ 含量增加;叶绿素 a 和叶绿素 b 含量增幅超过 18%。	[15]
肺炎克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella pneumoniae</i>) SBP-8	小麦	盆栽	0 mmol/L、150 mmol/L、 175 mmol/L 和 200 mmol/L	在 150~200 mmol/L NaCl 胁迫下,接种 SBP-8 菌株后小麦植株中渗透调节物质(脯氨酸、总可溶性糖)含量、生长素与总蛋白含量随 NaCl 浓度升高呈显著增加趋势,并在 200 mmol/L NaCl 处理下达到峰值;同时在 150~200 mmol/L NaCl 胁迫下小麦植株中抗氧化酶(SOD、CAT、POD)活性提高,可有效清除活性氧(H ₂ O ₂ 、O ₂ ⁻),并降低 MDA 的积累,从而缓解氧化损伤。	[37]
肺炎克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella pneumoniae</i>) S5	水稻	温室水培 和盆栽	ECe=6.64 dS/m	(1)NaCl 胁迫相关的水培试验中,接种 S5 菌株的水稻较未接种的对照表现出显著的生长优势,根长、株高和干重均显著增加;与空白对照相比,肺炎克雷伯氏菌 S5 与施氏假单胞菌 S3 复合菌剂拌种(用量 20 g/kg)结合土壤基施(用量 1 500 g/hm ²)处理可显著提升水稻产量,籽粒产量达 7.0 t/hm ² ,增幅达 189.4%。(2)接种复合菌剂后,盐渍土壤中的有益菌数量大幅增加。(3)接种复合菌剂能显著提升 NaCl 胁迫下水稻抗氧化系统关键组分 SOD、CAT 活性、GSH 含量,有效增强其氧化胁迫的耐受能力。	[45]
肺炎克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella pneumoniae</i>) 1#	小麦和 玉米	培养皿	0 mmol/L、50 mmol/L、100 mmol/L、150 mmol/L、200 mmol/L、300 mmol/L、350 mmol/L	(1)肺炎克雷伯氏菌 1#菌株在低浓度至中浓度 NaCl(0~50 mmol/L)胁迫下能显著提高小麦和玉米的发芽率,并促进下胚轴伸长和根系分枝,而不影响生物量积累(鲜重与干重);但在高浓度 NaCl(大于 200 mmol/L)胁迫下,其对小麦和玉米的促生作用明显受限。(2)0~350 mmol/L NaCl 处理下,接种肺炎克雷伯氏菌 1#菌株能降解乙烯前体 ACC、降低植株乙烯含量,从而增强小麦和玉米的耐盐性。	[30]
肺炎克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella pneumoniae</i>) L15 和 L17	大豆	盆栽	0.8%(质量体积比)	(1)在 NaCl 胁迫下,与未接种的对照相比,L15 菌株和 L17 菌株均能够极显著促进大豆植株生长及养分积累。(2)在 NaCl 胁迫下,菌株 L15 和 L17 均改善了盐渍土的理化性质。(3)菌株 L15 和 L17 通过提高大豆植株 SOD、CAT、POD 活性,降低 MDA 含量,最终增强耐 NaCl 胁迫能力。	[38]
肺炎克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella pneumoniae</i>) MEBAphS1	豇豆	盆栽	混合基质(灭菌土:有机肥=1:1,体积比),没有 特定的 NaCl 浓度处理	(1)与未接种的对照相比,接种 MEBAphS1 菌株可显著提高豇豆植株的生物量、株高、根长及叶片数等。(2)解磷、解钾,释放土壤固定的养分。(3)接种菌株可通过降解 ACC 以降低植株乙烯水平,从而减轻胁迫伤害;同时,该菌株还能分泌 IAA 促进根系发育,并通过提升叶绿素 b 含量增强植株的光合作用。	[39]
肺炎克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella pneumoniae</i>) YNA12	月见草	培养皿	未涉及	(1)与对照相比,YNA12 菌株培养液可显著抑制月见草种子的萌发率,同时幼苗株高与生物量均显著下降。(2)YNA12 菌株通过多途径协同抑制月见草的生长发育:其一,菌株分泌高浓度 IAA,直接抑制根系及幼苗的正常伸长;其二,菌株代谢产生的氨会干扰植株体内养分平衡,破坏物质合成与转运过程;其三,该菌株可导致植株体内 Ca ²⁺ 含量降低,进而加剧 ABA 的积累,最终抑制种子萌发;此外,菌株分泌的过氧化氢酶还可通过调控植株氧化应激水平,进一步增强其抑制效应。	[46]
产气克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella aerogenes</i>) S2	番茄	盆栽	混合基质(营养土:蛭石:珍珠岩=3:1:1,体 积比),没有特定的 NaCl 浓度处理	(1)与未接种的对照相比,接种 S2 菌株可显著促进番茄种子萌发进程,并显著提升幼苗生长势。(2)该菌株具备潜在的土壤养分活化能力(溶解难溶性无机磷)。	[36]

续表2 Continued2

菌株	作物	试验方法	NaCl 胁迫浓度范围	应用效果与作用机制	参考文献
产酸克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella oxytoca</i>) 5#	小麦和玉米	培养皿	0 mmol/L、50 mmol/L、100 mmol/L、150 mmol/L、200 mmol/L、300 mmol/L、350 mmol/L	(1) 0 mmol/L NaCl 处理下,与未接种的对照相比,接种 5#菌株对小麦和玉米的根长、下胚轴长、根分枝数均有显著促进作用;50~150 mmol/L NaCl 胁迫处理下,与未接种的对照相比,接种 5#菌株能显著促进小麦和玉米下胚轴长和根分枝数;200~350 mmol/L NaCl 胁迫处理下,与未接种的对照相比,接种 5#菌株虽能提高玉米发芽率,但对小麦和玉米幼苗生长的促进作用减弱。(2) 通过多样化的养分溶解功能,活化土壤肥力,改善植物营养供应,进而在盐胁迫条件下也能促进根系发育与幼苗生长。(3) 产酸克雷伯氏菌 5#菌株分泌的 ACC 脱氨酶可降解乙烯前体 ACC,降低植株体内乙烯水平,从而缓解 NaCl 胁迫下的乙烯伤害。	[30]
产酸克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella oxytoca</i>) Rs-5	棉花	盆栽	天然盐渍土,全盐量 3.58%(质量体积比),pH 为 8.85	(1) 相较于未接种的对照,接种 Rs-5 菌株可显著促进盐碱土中棉花幼苗的株高增长与生物量积累。(2) 接种 Rs-5 菌株可有效调节棉花植株离子平衡,显著降低 Na ⁺ 含量,提高 K ⁺ 与 Ca ²⁺ 含量,进而提升 K ⁺ /Na ⁺ 与 Ca ²⁺ /Na ⁺ 比值。	[18]
产酸克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella oxytoca</i>) Rs-5	棉花	盆栽	天然盐渍土,土壤总盐含量为 0.3%(质量体积比),pH 为 8.85	(1) 在总盐含量为 0.3%(质量体积比)的盐渍土中,接种 Rs-5 菌株棉花种子发芽率显著高于未接种的对照。(2) 土壤有效磷含量提升,改善了植株营养供应。(3) Rs-5 菌株通过分泌 IAA 进行外源补充,并协同植物内源合成,促进植株生长。	[19]
产酸克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella oxytoca</i>) Rs-5	棉花	田间	天然次生盐渍化土壤,总盐含量 3.50 g/kg	(1) 与化学种衣剂相比,产酸克雷伯氏菌 Rs-5 菌株+芽孢杆菌属 BCL-8 菌株复配生物种衣剂可显著提升棉花种子发芽率及棉花幼苗生长势、生物量、叶面积,单位面积产量增加 10.5%,并改善单铃重与单株铃数。(2) 产酸克雷伯氏菌 Rs-5 菌株+芽孢杆菌属 BCL-8 菌株复配生物种衣剂可使棉花叶片抗氧化酶活性上升,MDA 含量下降;幼苗中 K ⁺ 、Ca ²⁺ 、Mg ²⁺ 含量上升,Na ⁺ 含量下降,维持细胞内离子平衡,减轻 Na ⁺ 的毒害作用,提高棉花植株耐盐性。此外,幼苗叶绿素和类胡萝卜素含量增加,直接促进光合作用,为棉花生长提供物质基础,有效促进其生长。	[41]
产酸克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella oxytoca</i>) Y01	棉花	田间	重壤土,pH 为 6.82,非盐渍化土壤	(1) 与未接种的对照相比,接种 Y01 菌株可显著提升棉花种子活力指数发芽率以及幼苗根长、茎长。	[49]
产酸克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella oxytoca</i>) Rs-5	棉花	盆栽	0.8%(质量体积比)	(1) 在 NaCl 胁迫下,与未接种的对照相比,接种 Rs-5 菌株可显著提高棉花种子发芽率及植株生长量(株高、根长和干物质)。(2) 接种 Rs-5 菌株可降低棉花植株 MDA 含量,减少膜脂过氧化,保护细胞膜结构完整性,从而维持细胞正常生理功能;诱导根系积累脯氨酸、可溶性糖及可溶性蛋白等渗透调节物质,提升细胞渗透势,增强植株水分保持能力,缓解盐胁迫造成的渗透损伤,进而促进植株生长。	[42]
产酸克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella oxytoca</i>) PSB-23	绿豆	盆栽	没有特定的盐浓度处理	(1) 与未接种的对照相比,接种 PSB-23 菌株的绿豆幼苗株高、根长增加均超过 30%。	[40]
产酸克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella oxytoca</i>) L09	甘蔗	盆栽	非盐渍化土壤,沙壤土,pH 为 6.98	(1) 与未接种的对照相比,接种 L09 菌株可显著促进甘蔗幼苗分蘖数、株高及生物量积累。(2) 接种 L09 菌株显著增加甘蔗幼苗可溶性蛋白和可溶性糖含量,从而促进其生长。	[50]
变栖克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella variicola</i>) CGMCC1.15640	玉米	盆栽	天然盐碱土,pH 为 9.2	(1) 在盐碱土中,与未接种的对照相比,接种高含量(1×10 ⁸ CFU/mL) CGMCC1.15640 菌株可显著提高玉米幼苗株高、根长、生物量。(2) 接种 CGMCC1.15640 菌株后,盐碱土根际微环境得到显著改善,具体表现为土壤有机质含量、酶活性及有效氮、有效磷含量均显著提升。(3) 接种后,菌株分泌的 IAA 可直接调控植株生长发育,同时产生的氨与有机酸可优化根际微域的营养环境。	[44]
变栖克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella variicola</i>) CGMCC1.15640	玉米	盆栽	天然盐碱土,pH 为 9.2	盐胁迫下,CGMCC1.15640 菌株通过强化宿主植物的抗氧化防御系统和调控非酶抗氧化物质,有效降低活性氧(ROS)积累,缓解氧化损伤,从而增强植物抗盐性并促进生长。	[51]
变栖克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella variicola</i>) SURYA6	小麦和玉米	盆栽	100 mmol/L	(1) NaCl 胁迫下,与未接种的对照相比,接种 SURYA6 菌株可显著促进小麦和玉米种子萌发与幼苗生长。(2) 接种菌株后土壤理化性质与养分含量显著改善。(3) 接种 SURYA6 菌株可通过提高 NaCl 胁迫下小麦和玉米的渗透调节物质含量,优化离子吸收与分配,提升叶绿素含量,协同增强作物抗盐性并保障光合效率。	[43]

续表2 Continued2

菌株	作物	试验方法	NaCl 胁迫浓度范围	应用效果与作用机制	参考文献
变栖克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella variicola</i>) DX120E	甘蔗	盆栽	中性自然土壤(pH 6.15)且没有特定的 NaCl 浓度处理。	与未接种对照相比,接种 DX120E 菌株可显著促进甘蔗植株生长,具体表现为株高增加、根系发达及生物量提升。	[52]
变栖克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella variicola</i>) RS-1	晚香玉	盆栽	海水与自来水混配不同盐度的生理盐水(电导率为 1.2~7.5 dS/m)	(1)盐胁迫(7.5 dS/m)下,根部接种与叶面喷施 RS-1 菌剂分别使晚香玉叶片长度显著增加 46%和 37%。(2)在电导率 7.5 dS/m 的高盐胁迫下,接种 RS-1 菌株可通过显著增强晚香玉的抗氧化能力,提升叶片叶绿素含量,进而增强植株抗盐性,同时保障光合效率以促进生长。	[48]
植生克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella plantica</i>) L03	甘蔗	盆栽	非盐渍化土壤,沙壤土, pH 为 6.98	(1)接种植生克雷伯氏菌 L03 菌株显著促进了甘蔗生长,具体表现为分蘖率提高、株高增加,且该菌株在适宜条件下固氮效率可达 29.3%,其中甘蔗品种 B8 对 L03 菌株的响应最显著,其株高在供试品种中最高。(2)接种 L03 菌株可通过高效生物固氮保障氮素供应,调控植株内源激素平衡并优化激素比率,协同改善氮代谢,从而促进甘蔗生长。	[50]
密歇根克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella michiganensis</i>) LDS17	党参	盆栽	常规土壤,没有设定 NaCl 浓度	(1)接种 LDS17 菌株显著促进了党参幼苗的生长,具体表现为株高和地径增加,生物量显著提高。(2)接种 LDS17 菌株显著提高了党参根际土壤中酶的活性和微生物功能多样性。(3)接种后,菌株表达的 ACC 脱氢酶可降解乙烯前体 ACC,生成 α -酮丁酸和氨,以此降低党参体内乙烯浓度,缓解环境胁迫对植株生长的抑制。	[34]
变栖克雷伯氏菌 (<i>Klebsiella variicola</i>) IG3	燕麦	水培	100 mmol/L	(1)100 mmol/L NaCl 胁迫下,与未接种的对照相比,接种 IG3 菌株可显著增加燕麦根长、茎长、干重、含水量和生物量。(2)IG3 菌株可通过多途径提升燕麦耐盐性并促进生长:降解乙烯前体以降低胁迫诱导的乙烯积累;调节抗氧化酶活性,清除 ROS;调控离子平衡以减轻离子毒害;提升叶绿素和蛋白质含量,上调 <i>rbcL</i> 基因表达增强光合作用;在盐胁迫下激活 <i>WRKY1</i> 转录因子基因,强化植物抗逆反应。	[16]

ECe:土壤饱和浸提液的电导率;*SOD*:超氧化物歧化酶;*CAT*:过氧化氢酶;*POD*:过氧化物酶 GSH;谷胱甘肽;MDA:丙二醛;ACC:1-氨基环丙烷-1-羧酸;IAA:吲哚-3-乙酸;ABA:脱落酸。

2.2 对作物产量的影响

克雷伯氏菌在盐碱地应用能有效促进作物生长,从而提高作物产量^[53]。Wu 等^[41]研究发现,使用含产酸克雷伯氏菌 Rs-5 菌株的生物种子包衣剂处理的棉花平均产量为 5 535 kg/hm²,比使用化学种衣剂包衣处理的棉花平均单产显著提高 10.5%。符慧娟等^[54]针对生物包衣剂提高作物产量的研究表明,应用含芽孢杆菌的生物种衣剂处理小麦种子,小麦籽粒产量达到 6.25 t/hm²,比未用种衣剂的对照增产 36.17%,也比化学种衣剂处理增产 21.12%。Khumairah 等^[45]进一步研究发现,施用 500~1 500 g/hm²的肺炎克雷伯氏菌 S5 菌株与施氏假单胞菌 S3 复合菌剂可使水稻产量比对照增加 41.8%~161.1%;其中,施用量为 1 500 g/hm²时,水稻单产水平达到峰值(6.4 t/hm²)。Mowafy 等^[55]的研究结果表明,接种克雷伯氏菌 MK2R2 菌株和芽孢杆菌 B2L2 菌株的玉米植株长势及产量显著优于其他处理。

2.3 对土壤改良的影响

克雷伯氏菌可通过改善土壤理化性质与营养成

分来提升土壤肥力,并能有效降低土壤 pH 值与盐分含量,从而实现对盐渍土的改良效果。如表 2 所示,施用变栖克雷伯氏菌 CGMCC1.15640 菌株后,玉米幼苗根际土壤的养分状况与肥力得到显著改善,该效果在中性和盐碱土壤中均有体现,且对盐碱土壤的改良作用尤为突出;土壤有机质和有效钾含量分别提升 64.22% 和 28.63%;碱解氮和有效磷含量大幅增加,增幅分别达 117.39% 和 175.64%;土壤酶活性也显著增强,其中碱性磷酸酶、蔗糖酶、脲酶和过氧化氢酶的活性分别提高 146.08%、76.77%、86.60% 和 45.29%^[44]。另有研究结果证实,变栖克雷伯氏菌 SURYA6 菌株应用于种植小麦和玉米的盐碱土后,其土壤理化性质显著改善,pH 值由 9.2 降至 6.8,电导率从 5.7 dS/m 降至 4.0 dS/m;土壤有机碳含量及有效氮、磷、钾、钙、镁、硫等含量全面提升,从而增强土壤肥力^[43]。此外,接种肺炎克雷伯氏菌 L15 菌株和 L17 菌株后土壤有机质含量、碱解氮含量、速效磷含量显著高于对照;同时,菌株 L15 与 L17 均能显著降低土壤 pH 值和电导率^[38]。

目前关于密歇根克雷伯氏菌直接改良盐渍土的

研究较少,但该菌种仍可通过增强土壤酶活性和优化微生物群落来改善土壤性质、提高土壤肥力。具体而言,接种密歇根克雷伯氏菌 LDS17 菌株后土壤蔗糖酶活性和脲酶活性分别是对照的 1.97 倍和 1.43 倍,还能显著提高土壤中微生物数量与功能多样性^[34]。

3 提高作物耐盐性和促生机制

3.1 提高作物耐盐性的机制

克雷伯氏菌主要通过抗氧化系统调控、渗透调节物质积累、信号转导途径介导 3 个方面,帮助作物应对盐胁迫。在抗氧化系统调控方面,盐胁迫会导致作物体内 ROS 过量积累,如超氧自由基($O_2^{\cdot-}$)、羟自由基($\cdot OH$)、过氧化氢(H_2O_2),造成丙二醛(MDA)含量增加。克雷伯氏菌可通过激活作物体内超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)等抗氧化酶的活性启动防御机制,有效清除过量 ROS,缓解氧化损伤,最终提升作物的耐盐性^[38,45]。同时,抗氧化酶活性的提升可减轻作物氧化损伤,通过降低细胞膜脂质过氧化(LPO)水平,保护细胞结构与功能免受盐胁迫诱导的氧化伤害^[42]。研究结果证实,肺炎克雷伯氏菌 SBP-8 菌株可在一定程度上抑制细胞膜脂质过氧化的发生,从而增强作物对一定浓度 NaCl 的耐受性^[37]。此外,在电导率为 7.5 dS/m 的盐胁迫条件下,晚香玉经接种或叶面喷施变栖克雷伯氏菌 RS-1 菌株处理后,体内抗氧化酶活性显著提升,其中根部接种可使 CAT 活性较未处理植株提高 3 倍,茎叶喷施可使 POD 活性较未处理植株提升 1.5 倍,进而有效缓解盐胁迫对晚香玉的伤害^[48]。另有研究者发现,在天然盐渍土环境中,变栖克雷伯氏菌 CGMCC1.15640 菌株可通过降低活性氧积累,进而缓解盐碱胁迫对玉米幼苗的氧化损伤,使植株体内 H_2O_2 含量降低 26.07%~46.97%、 $O_2^{\cdot-}$ 含量降低 20.18%~37.01%^[51]。

在渗透调节物质积累层面,盐胁迫诱导的植物适应性机制涉及相容性溶质的主动积累与膜水力电位的下调,以此缓解渗透胁迫伤害。盐胁迫条件下,植物可通过积累脯氨酸、可溶性糖及无机离子维持细胞渗透平衡^[56]。研究结果表明,克雷伯氏菌能诱导植物细胞大量合成脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质,使其在胞内形成高浓度溶质环境,通过降低细胞水势维持渗透压稳态,既能防

止盐胁迫引发的细胞失水,又能保护细胞膜结构免受盐害损伤^[37]。例如,向盐渍土中接种变栖克雷伯氏菌 SURYA6 菌株后,小麦与玉米体内的渗透调节物质(包括脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白及氨基酸)含量均显著提升,助力植株在 100 mmol/L NaCl 的高盐环境中锁水保形、保护胞内结构,进而有效缓解盐胁迫造成的损伤^[43]。此外,变栖克雷伯氏菌 SURYA6 菌株作为嗜盐微生物,可在高盐环境中正常生长繁殖^[43],这主要得益于其分泌胞外聚合物(EPS)的能力,EPS 可帮助菌株维持盐胁迫下的细胞存活,同时菌株能根据环境盐度动态调节细胞质渗透压,从而保护自身酶系与蛋白质的结构和功能的完整性^[57-58]。

除了积累渗透调节物质外,维持离子稳态也是植物耐受盐胁迫不可或缺的核心机制。Yue 等^[18]将筛选获得的产酸克雷伯氏菌 Rs-5 菌株接种至盐碱地棉花,与未接种的对照相比,接种 Rs-5 菌株的棉花幼苗 Na^+ 含量下降 29.5%, K^+ 含量和 Ca^{2+} 含量分别增加 30.5% 和 9.5%, K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 比值分别是对照的 1.55 倍和 1.85 倍。该菌株通过降钠、增钾、保钙的调控策略,可显著改善盐胁迫下棉花植株体内的离子稳态,进而增强其盐胁迫耐受性。另外,在 NaCl 胁迫下,接种变栖克雷伯氏菌 IG3 菌株的燕麦苗及其根部通过减少 Na^+ 和 Cl^- 离子的积累,同时维持较高 K^+ 离子含量,实现离子平衡,增强耐盐能力^[16]。综上,这一策略的核心在于通过协同降低植物细胞内 Na^+ 、 Cl^- 等有毒离子的积累,促进 K^+ 、 Ca^{2+} 吸收,优化 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 比值,在维持细胞质离子稳态的基础上,有效激活以 Ca^{2+} 信号为核心的植物耐盐响应通路。此外,克雷伯氏菌可深度参与作物耐盐响应的信号转导途径调控,通过介导相关功能基因的差异表达调控逆境响应。如在 100 mmol/L NaCl 盐胁迫条件下,接种变栖克雷伯氏菌 IG3 菌株可显著调控燕麦幼苗的基因表达模式以适应逆境胁迫。一方面,IG3 菌株能显著上调 *rbcl* 基因的表达,该基因编码光合作用中 CO_2 固定的关键酶 Rubisco;盐胁迫下叶绿体膜通透性易受破坏,且 *rbcl* 基因的表达会被显著抑制,而 IG3 菌株的介入可恢复植株的碳同化能力,进而维持正常光合效率^[16]。另一方面,与未接种的胁迫处理相比,接种 IG3 菌株还能显著下调转录因子基因 *WRKY1* 的表达水平^[16]。*WRKY1* 作为盐胁迫响应相关基因,其

表达水平下调可降低植物的过度应激反应强度,使植株无需启动过量的防御机制,从而将更多代谢能量分配至生长过程,实现耐盐性与生长的协同提升。

综上,克雷伯氏菌主要通过以下4个途径增强作物耐盐性:(1)诱导作物增强SOD、POD、CAT等抗氧化酶活性,清除盐胁迫产生的ROS,降低MDA含量,从而减轻氧化损伤;(2)促进作物合成脯氨酸、可溶性糖等物质,维持细胞渗透平衡;(3)降低作物体内 Na^+ 、 Cl^- 等有毒离子的积累,同时促进 K^+ 、 Ca^{2+} 等营养离子的吸收,维持细胞离子平衡;(4)激活基因,从分子层面调控作物的盐胁迫响应。

3.2 促进植物生长的机制

相关研究结果表明,克雷伯氏菌核心促生作用体现在植物激素的合成与调控、营养元素转化及其他协同机制。从表1可知,4种克雷伯氏菌均有合成IAA的能力。IAA能直接刺激植物根细胞的分裂和伸长,从而显著促进主根伸长和侧根形成,扩大根系吸收面积,从而大幅提升植株对水分和矿质养分的吸收效率^[59]。此外,Singh等^[15]研究发现,肺炎克雷伯氏菌SBP-8菌株能够调控作物中多种植物激素水平:比如通过降解1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)进而降低乙烯(ET)浓度,解除乙烯对根系的生长抑制,促进根系发育;分泌赤霉素(GA_3)促进茎的伸长,且 GA_3 可与生长素(IAA)协同促进细胞的分裂和伸长,显著增加植株生物量。罗霆^[50]研究发现,接种植生克雷伯氏菌L03菌株可显著改变甘蔗ROC22的内源激素代谢特征,具体表现为植株体内生长素含量、玉米素含量及乙烯释放量显著提升,而赤霉素与脱落酸含量显著降低,其中高浓度玉米素与低浓度脱落酸的协同作用可有效促进细胞的分裂、分化与伸长,最终实现对甘蔗生长的显著促进效应。相反,肺炎克雷伯氏菌YNA12菌株可增加月见草幼苗脱落酸含量,进而抑制其生长与种子萌发^[46]。

在营养元素转化层面,生物固氮作用主要分为自生固氮和联合固氮两种形式,可将空气中的氮气(N_2)转化为铵(NH_4^+),为植物供给可直接利用的氮源,进而推动植物合成氨基酸、蛋白质等有机氮化合物。相关研究发现,克雷伯氏菌与肠杆菌的协同作用可显著提高大豆根际土壤中黄酮类化合物、生长素、水杨酸(SA)和牛磺酸的含量,而这些物质正是调控大豆生物固氮作用的关键因子^[60]。针对甘蔗

固氮的相关研究结果则证实,植生克雷伯氏菌L03菌株和产酸克雷伯氏菌L09菌株均能通过联合固氮方式将氮气转化为铵,为甘蔗补充氮源并促进植株蛋白质合成,其中植生克雷伯氏菌L03菌株的固氮贡献更显著,产酸克雷伯氏菌L09菌株则在促进甘蔗株高增长方面表现出更优效果^[50]。

克雷伯氏菌还能通过溶磷机制,提高植物对营养元素的吸收。如Chen等^[61]研究发现,溶磷菌通过分泌柠檬酸、草酸、琥珀酸及苹果酸等低相对分子量有机酸,有效溶解土壤中难溶性磷化合物,将其转化为植物可吸收的可溶性磷。例如,产酸克雷伯氏菌Rs-5菌株主要依赖分泌柠檬酸和苹果酸实现高效溶磷,且二者含量与溶磷效率呈显著正相关^[42]。该菌株通过促进棉花对磷素养分的有效吸收,进一步促进棉花株高增加与根系生长,并显著提高植株干物质积累。值得注意的是,表2所示克雷伯氏菌菌株中,仅有少部分菌株具备解钾能力。变栖克雷伯氏菌CGMCC1.15640菌株的解钾效果显著,相较于对照组可使土壤有效钾含量提升28.63%,同时还能间接改善土壤微环境,进而提高玉米的抗逆性与体内酶活性^[44]。

其他促生机制在植物生长过程中也发挥重要作用,比如在缺铁环境中,克雷伯氏菌通过合成并分泌铁载体(如肠杆菌素),螯合土壤铁离子形成植物可吸收的复合物,既满足自身的铁素需求以保障其与植物的互作代谢,又能间接缓解植物的缺铁胁迫,进而促进植株生长。Kumar等^[62]的研究结果证实,共生细菌与致病细菌均可产生一类名为铁载体的小分子有机螯合剂,这类物质能与铁离子紧密结合并提升其生物利用度。肺炎克雷伯氏菌可合成4种铁载体以拮抗宿主的铁螯合作用,分别为肠杆菌素、葡萄糖基化肠杆菌素、好氧菌素和耶尔森菌素,该特性可助力菌株在宿主不同组织中成功定殖^[63]。此外,克雷伯氏菌还能通过合成ACC脱氨酶降解乙烯前体ACC,使植物体内的乙烯积累水平下降,从而减轻逆境胁迫对植物生长的抑制作用。例如,将产酸克雷伯氏菌Rs-5菌株应用于棉花后,该菌株可在盐碱土条件下通过抑制ACC的生成减少乙烯合成,进而缓解乙烯过量对棉花生长造成的不利影响^[18]。上述促生机制可有效提升克雷伯氏菌对作物的促生效果,使其成为推动农业可持续发展的重要微生物资源。

综上所述,克雷伯氏菌通过独特的代谢调控网络实现多重促生效应,具体机制如下:(1)调控生长素、脱落酸、赤霉素等植物激素的合成与代谢过程,协同促进植物细胞分裂、茎叶伸长及生物量的积累;(2)推动营养元素转化利用,一方面通过生物固氮直接为植物补充氮素,另一方面分泌有机酸溶解土壤中难溶性磷、钾矿物以释放有效养分,且有机酸分泌量与溶磷效率呈显著正相关,由此突破植物生长的养分限制,为植株提供稳定、高效的营养供给,进而提升其在非生物胁迫下的生长能力;(3)通过代谢协同形成综合促生体系,即合成铁载体螯合土壤铁离子以提升其生物有效性,同时降解乙烯前体进而降低植物体内乙烯积累水平,多途径协同实现促生效果。

4 克雷伯氏菌的应用前景与挑战

克雷伯氏菌作为一类具有多重代谢功能的土壤微生物,在农业领域展现出广阔的应用潜力,其核心应用前景之一是开发新型生物肥料,通过强化菌株的固氮、溶磷或植物促生能力等,减少对化学肥料的依赖,助力农业可持续发展^[30,64]。二是优化生产工艺,如高效发酵技术、微胶囊包埋工艺,以提升菌剂稳定性和田间应用效果,同时降低生产成本。例如,通过试验确定了产酸克雷伯氏菌最佳培养基配方,并在30 L发酵罐中进行了发酵验证,结果显示活菌量显著提升并稳定在 2.0×10^{10} CFU/mL以上,具备工艺稳定、发酵水平高的特点,为其作为微生物菌肥的产业化应用提供了技术支撑^[65]。此外,克雷伯氏菌在废弃物资源化利用方面也具有应用潜力,可在循环经济中发挥重要作用,如秸秆降解、沼气生产等。研究发现,以固体废弃物为原料制备的蛋白胨可作为克雷伯氏菌的潜在生长基质,且该菌株在碱性蛋白胨中的生长状况显著优于酸水解蛋白胨^[66]。

虽然目前关于克雷伯氏菌耐盐促生效果及作用机制的研究已取得一定进展,但在实际生产应用中仍面临诸多挑战。具体可归纳为六点:一是工程菌株存在性能退化的风险,这类菌株在长期传代培养过程中易发生基因突变或质粒丢失,进而导致目标产物的合成量下降。例如肺炎克雷伯氏菌在连续传代后,其2,3-丁二醇产量较初始水平下降25.3%,同时葡萄糖利用率也显著降低,表现出明显的性能

退化现象。为解决这一问题,已有研究者通过基因工程手段构建出肺炎克雷伯氏菌 HD79-A 工程菌株,以此弥补 *ptsG* 基因缺失造成的葡萄糖利用缺陷,并提升菌株对混合碳源的利用能力^[67]。二是菌株环境适应性有限且遗传稳定性较差。目前针对克雷伯氏菌的研究多以盆栽试验为主,而田间环境复杂且存在微生物间的竞争作用,其菌剂应用于田间时,还需结合环境适应性改良开展多区域田间验证,进一步优化应用方案。此外,菌株的耐盐、耐旱等抗逆特性在传代过程中易发生衰减,这不仅会直接降低其田间应用效果,还会使菌株在工业化放大生产中,遗传稳定性受环境胁迫的影响。三是耐盐促生菌与盐渍化土壤土著微生物的互作相关研究仍存在空白,如菌株与植物的互作信号通路、对土壤微生物群落的调控机制等尚未完全明确,这限制了相关精准调控技术的开发^[20]。四是目前对已鉴定的耐盐促生菌种类及其促生机制的认识仍较为有限,亟需进一步完善菌株筛选体系,扩充菌种资源库,并深入解析菌株的功能基因与代谢网络,为高效菌剂开发提供支撑。五是菌株多重功能基因的协调表达难度大。克雷伯氏菌的功能实现往往依赖多基因协同作用,调控网络复杂,单一基因表达难以达到预期效果。如克雷伯氏菌 ES15 菌株需通过 *GST* 基因降解乙草胺,且该基因表达需与抗氧化基因(*sodB*、*kata*)和生物膜形成基因(*waaE*、*luxS*)协同作用^[68]。六是菌株存在生态与公共安全防范风险。部分克雷伯氏菌可能造成跨物种传播,易破坏生态平衡,同时增加安全防范难度。例如野生鸟类携带的多重耐药肺炎克雷伯氏菌可通过粪便污染农田水源,形成“人类-动物-环境-作物”的传播链,提升人畜共患病风险,构成潜在的公共安全隐患^[69]。综上,未来需通过 CRISPR 等精准基因编辑技术增强菌株的稳定性与环境适应性,结合多组学技术、合成生物学手段优化菌株性能,同时完善相关风险评估框架,以此推动克雷伯氏菌从实验室研究走向规模化田间应用的转化。

参考文献:

- [1] 杨劲松,姚荣江,王相平,等. 中国盐渍土研究:历程、现状与展望[J]. 土壤学报,2022,59(1):10-27.
- [2] 李 昂. 生物措施防治土壤盐渍化的机理及研究进展[J]. 甘肃高师学报,2013,18(2):56-59.
- [3] TAROLLI P, LUO J, PARK E, et al. Soil salinization in agricul-

- ture; mitigation and adaptation strategies combining nature-based solutions and bioengineering[J]. *iScience*, 2024, 27(2):108830.
- [4] LI J G, PU L J, HAN M F, et al. Soil salinization research in China: advances and prospects[J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2014, 24(5):943-960.
- [5] 洪茵恬,王晨光,张永香,等. 盐胁迫对线辣椒根系生长及基因表达的影响[J]. *西北农业学报*, 2019, 28(7):1129-1137.
- [6] NUMAN M, BASHIR S, KHAN Y, et al. Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: a review[J]. *Microbiological Research*, 2018, 209:21-32.
- [7] 孙雪,董永华,王娜,等. 耐盐碱促生菌的筛选及性能[J]. *生物工程学报*, 2020, 36(7):1356-1364.
- [8] 石伟. 极端盐碱土壤细菌的分离筛选及抗盐特性研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2011.
- [9] GLICK B R. The enhancement of plant growth by free-living bacteria[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 1995, 41(2):109-117.
- [10] WOITKE M, JUNGE H, SCHNITZLER W H. *Bacillus subtilis* as growth promoter in hydroponically grown tomatoes under saline conditions[J]. *Acta Horticulturae*, 2004(659):363-369.
- [11] GAO Y R, ZOU H, WANG B S, et al. Progress and applications of plant growth-promoting bacteria in salt tolerance of crops[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(13):7036.
- [12] SHARMA S, KULKARNI J, JHA B. Halotolerant rhizobacteria promote growth and enhance salinity tolerance in peanut[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7:1600.
- [13] SINGH R P, JHA P N. The multifarious PGPR *Serratia marcescens* CDP-13 augments induced systemic resistance and enhanced salinity tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *PLoS One*, 2016, 11(6):155026.
- [14] SARKAR A, GHOSH P K, PRAMANIK K, et al. A halotolerant *Enterobacter* sp. displaying ACC deaminase activity promotes rice seedling growth under salt stress[J]. *Research in Microbiology*, 2018, 169(1):20-32.
- [15] SINGH R P, JHA P, JHA P N. The plant-growth-promoting bacterium *Klebsiella* sp. SBP-8 confers induced systemic tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) under salt stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 184:57-67.
- [16] SAPRE S, GONTIA-MISHRA I, TIWARI S. *Klebsiella* sp. confers enhanced tolerance to salinity and plant growth promotion in oat seedlings (*Avena sativa*) [J]. *Microbiological Research*, 2018, 206:25-32.
- [17] LIU W X, WANG Q L, HOU J Y, et al. Whole genome analysis of halotolerant and alkalotolerant plant growth-promoting rhizobacterium *Klebsiella* sp. D5A[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6:26710.
- [18] YUE H T, MO W P, LI C, et al. The salt stress relief and growth promotion effect of Rs-5 on cotton[J]. *Plant and Soil*, 2007, 297(1):139-145.
- [19] 郑元元,岳海涛,石在强,等. 盐胁迫下解盐促生细菌 Rs-5 和 Rs-198 促进棉花种子发芽的机理探讨[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(5):1326-1332.
- [20] 潘宇,刘围,孟俊,等. 耐盐促生菌提高盐胁迫下植物生长的研究进展[J]. *生物加工过程*, 2024, 22(2):182-188.
- [21] PATEL S, JINAL H N, AMARESAN N. Isolation and characterization of drought resistance bacteria for plant growth promoting properties and their effect on chilli (*Capsicum annuum*) seedling under salt stress[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2017, 12:85-89.
- [22] 杨丽娟,王玉凤,张翼飞,等. 产酸克雷伯氏菌提高玉米幼苗耐盐碱胁迫的机理[J]. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27(6):1044-1054.
- [23] MA X J, OUYANG Z P, LUO H B, et al. *Bacillus velezensis* HR6-1 enhances salt tolerance in tomato by increasing endogenous cytokinin content and improving ROS scavenging[J]. *Microbiological Research*, 2025, 296:128143.
- [24] FAN M, TAN S Y, WANG W, et al. Improvement in salt tolerance ability of *Pseudomonas putida* KT2440[J]. *Biology*, 2024, 13(6):404.
- [25] JIANG Y F, FU C Q, XU B W, et al. Insights into atrazine degradation by a halotolerant bacterium *Arthrobacter* sp. PSC in high-salt aquatic environments: degradation pathway and halotolerance mechanism elucidation[J]. *Journal of Water Process Engineering*, 2025, 73:107702.
- [26] 陈妍,王富强,龙永,等. 一株田菁根瘤菌新种的分离与鉴定[J]. *微生物学报*, 2025, 65(8):3301-3316.
- [27] TOMULESCU C, MOSCOVICI M, LUPESCU I, et al. A review: *Klebsiella pneumoniae*, *klebsiellaoxytoca* and biotechnology [J]. *Romanian Biotechnological Letters*, 2021, 26(3):2567-2586.
- [28] CRAVEN D E. What is healthcare-associated pneumonia, and how should it be treated[J]. *Current Opinion in Infectious Diseases*, 2006, 19(2):153-160.
- [29] BAKELLI A, AMRANI S, NACER A, et al. *Klebsiella* sp. S6, a halotolerant rhizosphere bacterium of *Phragmites communis* L. with potential plant-growth promotion of pepper[J]. *Annals of Oradea University, Biology Fascicle*, 2022, 29(1):92-100.
- [30] 张盼. 盐穗木根际产 ACC 脱氨酶细菌的筛选及促生作用的初步研究[D]. 乌鲁木齐:新疆大学, 2019.
- [31] CHELIUS M K, TRIPLETT E W. Immunolocalization of dinitrogenase reductase produced by *Klebsiella pneumoniae* in association with *Zea mays* L. [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(2):783-787.
- [32] 蔡杨,张风华,孙鲁鹏. 3株促生菌的耐盐碱能力及其浸种对棉花抗盐碱能力的增强作用[J]. *江苏农业科学*, 2025, 53(10):260-267.
- [33] DURAN-BEDOLLA J, GARZA-RAMOS U, RODRÍGUEZ-MEDINA N, et al. Exploring the environmental traits and applications of *Klebsiella variicola* [J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2021, 52(4):2233-2245.
- [34] JIN T T, REN J H, BAI B X, et al. Effects of *Klebsiella michiganensis* LDS17 on *Codonopsis pilosula* growth, rhizosphere soil enzyme activities, and microflora, and genome-wide analysis of plant

- growth-promoting genes[J]. *Microbiology Spectrum*, 2024, 12(5): 405623.
- [35] 金佳悦,范忠玲,郭利利,等.一株耐盐碱细菌肺炎克雷伯氏菌 (*Klebsiella pneumoniae*) NP36 的分离鉴定及全基因组分析[J]. *微生物学通报*, 2025, 52(4): 1447-1461.
- [36] 杨森冷,王威,申乃坤,等.产气克雷伯氏杆菌 *Klebsiella aerogenes* S2 对植物病原真菌的抑菌活性及番茄促生效果[J]. *植物保护*, 2022, 48(5): 91-98.
- [37] SINGH R P, JHA P N. Analysis of fatty acid composition of PGPR *Klebsiella* sp. SBP-8 and its role in ameliorating salt stress in wheat[J]. *Symbiosis*, 2017, 73(3): 213-222.
- [38] 张悦.植物促生菌对盐胁迫下大豆生长的调控作用研究[D].哈尔滨:东北农业大学,2023.
- [39] BISWAS S, PHILIP I, JAYARAM S, et al. Endophytic bacteria *Klebsiella* spp. and *Bacillus* spp. from *Alternanthera philoxeroides* in Madiwala Lake exhibit additive plant growth-promoting and biocontrol activities[J]. *Journal, Genetic Engineering & Biotechnology*, 2023, 21(1): 153.
- [40] BUDDHI C W, KKIU A, MIN-HO Y. Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacteria (*Klebsiella oxytoca*) with enhanced tolerant to environmental stress[J]. *African Journal of Microbiology Research*, 2014, 8(31): 2970-2978.
- [41] WU Z S, YAO L X, KALEEM I, et al. Application efficacy of biological seed coating agent from combination of PGPR on cotton in the field[M]//Information Technology and Agricultural Engineering. Berlin, Heidelberg: Springer, 2012: 903-910.
- [42] 石在强. *Klebsiella oxytoca* rs-5 培养特性及其解盐促生效应研究[D].石河子:石河子大学,2008.
- [43] KUSALE S P, ATTAR Y C, SAYYED R Z, et al. Inoculation of *Klebsiella variicola* alleviated salt stress and improved growth and nutrients in wheat and maize[J]. *Agronomy*, 2021, 11(5): 927.
- [44] YANG L J, YANG K J. Biological function of *Klebsiella variicola* and its effect on the rhizosphere soil of maize seedlings[J]. *Peer J*, 2020, 8: 9894.
- [45] KHUMAIRAH F H, SETIAWATI M R, FITRIATIN B N, et al. Halotolerant plant growth-promoting rhizobacteria isolated from saline soil improve nitrogen fixation and alleviate salt stress in rice plants[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 905210.
- [46] KANG S M, BILAL S, SHAHZAD R, et al. Effect of ammonia and indole-3-acetic acid producing endophytic *Klebsiella pneumoniae* YNA12 as a bio-herbicide for weed inhibition; special reference with evening primroses[J]. *Plants*, 2020, 9(6): 761.
- [47] 李立新,赵雨晗,唐晨晓,等.一株产气克雷伯氏菌及其在提高植物抗逆性中的应用;CN115992078B[P]. 2024-05-28.
- [48] GHAZI A, ATIA E, ELSAKHAWY T. Evaluation of an endophytic plant growth-promoting bacterium, *Klebsiella variicola*, in mitigation of salt stress in tuberose (*Polianthes tuberosa* L.) [J]. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2021, 96(6): 770-782.
- [49] LI C H, ZHAO M W, TANG C M, et al. Population dynamics and identification of endophytic bacteria antagonistic toward plant-pathogenic fungi in cotton root [J]. *Microbial Ecology*, 2010, 59(2): 344-356.
- [50] 罗霆.甘蔗内生固氮菌与甘蔗互作研究[D].南宁:广西大学,2010.
- [51] YANG L J, WANG Y F, YANG K J. *Klebsiella variicola* improves the antioxidant ability of maize seedlings under saline-alkali stress [J]. *Peer J*, 2021, 9: 11963.
- [52] 魏春燕.内生固氮菌 DX120E 与甘蔗互作的生理和分子生物学基础研究[D].南宁:广西大学,2016.
- [53] 梁洪榜,赵丽,周云鹏,等.盐碱地应用根际促生菌对土壤改良、作物产量与品质的影响;基于 Meta 分析[J]. *土壤*, 2022, 54(6): 1257-1264.
- [54] 符慧娟,李星月,杨武云,等.不同种子包衣剂对小麦产量及根际土壤的影响[J]. *中国农学通报*, 2021, 37(3): 31-35.
- [55] MOWAFY A M, FAWZY M M, GEBREIL A, et al. Endophytic *Bacillus*, *Enterobacter*, and *Klebsiella* enhance the growth and yield of maize[J]. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil and Plant Science*, 2021, 71(4): 237-246.
- [56] YANG J, KLOEPPER J W, RYU C M. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(1): 1-4.
- [57] SAYYED R Z, ARORA N K, REDDY M S. Plant growth promoting rhizobacteria for sustainable stress management; volume 1: rhizobacteria in abiotic stress management[M]. Singapore: Springer Singapore, 2019: 327-342.
- [58] OREN A. Microbial life at high salt concentrations: phylogenetic and metabolic diversity[J]. *Saline Systems*, 2008, 4: 2.
- [59] 辛承松,唐薇,王洪征,等.鲁棉 14 幼苗生长对氯化钠胁迫的反应及微量元素、激素处理的效应[J]. *棉花学报*, 2002(2): 108-112.
- [60] ZHANG Y X, XU Q, WANG G J, et al. Mixed *Enterobacter* and *Klebsiella* bacteria enhance soybean biological nitrogen fixation ability when combined with rhizobia inoculation[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 184: 109100.
- [61] CHEN Y P, REKHA P D, ARUN A B, et al. Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities[J]. *Applied Soil Ecology*, 2006, 34(1): 33-41.
- [62] KUMAR A, CHAKRAVORTY S, YANG T H, et al. Siderophore-mediated iron acquisition by *Klebsiella pneumoniae* [J]. *Journal of Bacteriology*, 2024, 206(5): 2424.
- [63] RUSSO T A, OLSON R, FANG C T, et al. Identification of biomarkers for differentiation of hypervirulent *Klebsiella pneumoniae* from classical *K. pneumoniae* [J]. *Journal of Clinical Microbiology*, 2018, 56(9): 776.
- [64] 张小霞,王一,苏萍,等.一株嗜盐嗜碱菌属促生菌的分离及功能鉴定[J]. *微生物学通报*, 2024, 51(11): 4617-4632.
- [65] 杨丹丹,张心青,杨传伦,等.一株产酸克雷伯氏菌发酵培养基优化[J]. *微生物学杂志*, 2020, 40(6): 75-83.

- [66] DESHPANDE M, BHAILUME M, LATAKAR A, et al. Utilization of trash fish solid waste as peptone for potential bacterial growth [J]. International Journal of Research and Analytical Reviews (JRAR), 2022, 9(3):637-643.
- [67] 唐璇,毛亮阳,李娜,等. 基于 *galP* 过表达解除底盘微生物碳抑制效应以提升 2,3-BD 发酵产率[J]. 黑龙江大学学报(中英俄文), 2024, 15(4):96-105.
- [68] ZHAO M H, XIAO Y F, YANG B B, et al. Enhanced biodegradation potential of *Klebsiella michiganensis* ES15 for acetochlor: gene knockout, heterologous expression, molecular docking, and bioremediation [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2025, 214: 106530.
- [69] WANG X, ZHAO J N, JI F, et al. Genomic characteristics and molecular epidemiology of multidrug-resistant *Klebsiella pneumoniae* strains carried by wild birds [J]. Microbiology Spectrum, 2023, 11(2):269122.

(责任编辑:黄克玲)