

植物根际促生细菌与根瘤菌互作的研究进展

姚 丹

贵州省毕节市防治石漠化管理中心, 贵州 毕节

收稿日期: 2022年5月20日; 录用日期: 2022年6月20日; 发布日期: 2022年6月30日

摘 要

生物固氮是自然界最为主要的氮素积累方式, 豆科植物与根瘤菌共生体固氮量占全球生物固氮总量的65%以上, 是目前重要的固氮系统之一。植物根际促生菌(Plant Growth Promoting Rhizobacteria, PGPR)能有效促进植物生长, 增强植物的系统抗性, 进而提高农作物的产量。然而, 单一根瘤菌在多种土壤环境下, 仍存在适应能力差、结瘤效率低和促生效果不理想等问题, 因此, 目前已将目光聚焦于植物根际促生菌与根瘤菌共接种, 从而促进植物生长, 提高植物抗逆性。本文就植物根际促生菌与根瘤菌共接种组合对植物生长、抗逆性的影响及相应的作用机制进行综述, 并对今后深入研究植物根际促生菌和根瘤菌相互作用, 以期生产高效复合菌肥, 从而提高可持续农业生态系统生产力进行了展望。

关键词

植物根际促生细菌, 根瘤菌, 共接种, 互作

Advances in Studies on the Interaction between PGPR and Rhizobium

Dan Yao

Bijie City Management Center of Stony Desertification Control, Bijie Guizhou

Received: May 20th, 2022; accepted: Jun. 20th, 2022; published: Jun. 30th, 2022

Abstract

Biological nitrogen fixation (BNF) is the most crucial way of nitrogen fixation. Legume-rhizobium symbiosis accounts for over 65% of the total nitrogen fixed by biological nitrogen fixation process, which is one of the BNF research focuses. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) can promote plant growth, enhance systemic resistance, and increase crop yield. However, there are still some problems such as poor adaptability, low nodulation efficiency and unsatisfactory growth

promoting effect of inoculating single rhizobium in a variety of soil environments. Therefore, research has been focused on co-inoculation of PGPR and rhizobium to promote plant growth and improve plant stress resistance. In this paper, the effects of PGPR and rhizobium on plant growth, stress resistance and the corresponding mechanism were reviewed, and the future research on the interaction between PGPR and rhizobium was also prospected for the production of high-efficiency compound fungal fertilizer and the improvement of sustainable agricultural ecosystem productivity.

Keywords

PGPR, Rhizobium, Co-Inoculation, Interaction

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

氮是构成蛋白质和核酸的主要物质，是一切生命的要素。大气中氮气的含量约为 79%，但是除极少数的固氮微生物以外，绝大部分生物均不能直接利用这种分子态氮。生物固氮(Biological Nitrogen Fixation, BNF)是指固氮微生物将大气中的氮气还原为氨的过程，是自然界中最为主要的氮素积累方式，其中根瘤菌-豆科植物共生固氮体系在降低生产成本、提高土壤肥力、增强生态系统的恢复力和稳定性、提高物种多样性、增强生态系统服务功能等方面发挥着极其重要的作用，其固氮量占全球生物固氮总量的 65% 以上[1]，也是目前生物固氮研究的焦点之一[2] [3]。1886 年，德国植物化学家 Hellriegel 和 Wilfarth 等人研究证明豆科植物根瘤是由细菌感染引起的，它能固定大气中的氮素，把大气中的分子态氮转变为氨态氮；1888 年，荷兰学者 Beijerinck 从豆科植物根瘤中分离出固氮细菌，命名为根瘤菌[4]。1895 年 Nobbe 和 Hiltner 将根瘤菌接种剂第一次用于接种试验，并在英美申请豆科植物接种剂专利。经过不断的探索与实践，豆科植物固氮已在生产实践中取得了很大的成功[5]。这些经根瘤菌和宿主植物共生固氮产生的氨除了满足根瘤菌本身的需要，还可为宿主植物直接吸收利用以供生长发育[6]。目前，美国有 80% 的紫花苜蓿在种植之前进行根瘤菌接种，加拿大和澳大利亚紫花苜蓿根瘤菌接种也已经被普遍接受[4]。

随着根瘤菌剂在全球的广泛应用，对接种植根瘤菌的豆科植物的生长、固氮效率和抗逆性的影响已有大量的研究。然而，在多种土壤环境下，传统的根瘤菌剂往往存在着环境适应性差、占瘤率低和接种效果不稳定等问题，制约了其应用和发展，且仅接种单一根瘤菌往往不能达到预期效果，所以探究多种微生物间的相互作用，确立其间的关系，通过共接种根瘤菌和其他促生细菌来提高植物抵抗逆境的能力，对提高作物的产量和复合菌剂的开发有重要的意义[7] [8]。20 世纪 70 年代末至 80 年代初，Kloepper 和 Schroth [9] [10]将定殖于植物根部促进植物生长、减少植物病害发生率以及提高植物抗胁迫能力的土壤细菌群落命名为根际细菌，Kloepper 和 Schroth [11]将这类有促生作用的根际细菌正式命名为植物根际促生细菌(Plant Growth Promoting Rhizobacteria, PGPR)。PGPR 可以通过多种机制来促进植物生长，如溶磷、生成铁载体、生物固氮、生成 1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氢酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, ACC)，干扰群体感应(Quorum Sensing, QS)信号和抑制生物膜的形成，产生植物激素，发挥抗真菌活性，产生挥发性有机化合物(Volatile Organic Compounds, VOCs)，诱导系统抗性，促进促生细菌-植物共生，产生干扰病原体毒素等，进而调控植物的生长发育[12] [13]。已有研究表明，PGPR 菌株与根瘤菌复合接

种, 会更有利于提高根瘤菌的固氮能力, 包括促进宿主植物的根系发育, 增加其结瘤数等。目前对 PGPR 与根瘤菌共接种的研究主要集中在生理方面以及共接种对提高宿主植物抵御胁迫能力的研究, 包括在胁迫条件下宿主植物的结瘤数量、固氮能力、根系发育以及根部对矿质元素吸收等方面的研究, 但是对于 PGPR 与根瘤菌之间互作的分子机制研究却鲜见报道, 现从以下几个方面对 PGPR 和根瘤菌的互作研究进展做一简要综述。

2. 共接种 PGPR 菌株和根瘤菌对植物生长的影响

从 1895 年 Nobbe 和 Hiltner 首次进行根瘤菌菌剂接种试验, 并申请豆科植物接种菌剂专利至今, 美国、加拿大及澳大利亚等国均普遍推广了种植前进行根瘤菌菌剂接种来促进紫花苜蓿的增产[4] [5]。传统的根瘤菌菌剂存在诸多不足, 严重制约了其在不同农业生产环境的应用和发展[7] [8]。研究发现, 将不同属的细菌与根瘤菌共接种可刺激豆科植物根系发育, 增加根瘤菌侵染位点, 提高氮素利用率, 从而提高豆科植物的产量[14]。近几年来, 一些学者对 PGPR 菌株和根瘤菌共接种处理植物的生长情况进行研究, 发现共接种 PGPR 菌株和根瘤菌能更有效地促进宿主植物结瘤固氮, 并且显著提高了植物养分利用率和土壤肥力[7]。PGPR 菌株通过多种途径在植物吸收营养和生长发育过程中发挥着关键作用, 共接种 PGPR 菌株与根瘤菌显著增加了宿主植物的结瘤数量, 提高了其固氮、根系发育以及根部对矿质元素吸收的能力[8]。

目前已发现有许多属的 PGPR 菌株对根瘤菌的共生效率具有加成效应, 将它们与根瘤菌共接种后, 与单接种根瘤菌相比, 均能不同程度地促进豆科植物的生长、结瘤和固氮。这些 PGPR 菌株分布在固氮螺菌(*Azospirillum*)、固氮菌(*Azotobacter*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、芽孢杆菌(*Bacillus*)、沙雷氏菌(*Serratia*)、链霉菌(*Streptomyces*)和节杆菌(*Arthrobacter*)等属[15] [16]。Camacho 等[17]研究表明, 共接种芽孢杆菌菌株 CECT 450 和根瘤菌能够促进豌豆和大豆的生长, 对根瘤菌的种群数量及豆科植物的结瘤效果均有显著提升; Elkoca 等[18]将一株具有溶磷能力的巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)菌株 M-3 与根瘤菌共接种于鹰嘴豆, 显著提高了鹰嘴豆的植株生物量和根瘤干重, 以及提高了固氮酶活性和作物产量; Atieno 等[19]将两株日本慢生根瘤菌菌株 532c 和 RCR3407 分别与枯草芽孢杆菌菌株 MIB600 混合接种于大豆, 显著提高了大豆生物量和根瘤鲜重; Younesi 等[20]报道, 共接种荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)和苜蓿根瘤菌(*Rhizobium meliloti*), 能显著促进紫花苜蓿结瘤; 类似地, Aung 等[21]将固氮螺菌和慢生大豆根瘤菌接种到大豆, 也显著增加了植株氮含量和结瘤数; Masciarelli 等[22]报道, 将解淀粉芽孢杆菌与慢生根瘤菌共接种于扁豆, 促进了根系生长, 根瘤数量也显著增加; 刘冠一[8]将荧光标记根瘤菌(*Rhizobium meliloti*)菌株 A10-1cfp 与五株促生效果较好的 PGPR(克雷伯氏菌 *Klebsiella oxytoca* sp.农-4、肠杆菌 *Enterobacter cloacae* sp. J-6、肠杆菌 *Enterobacter ludwigii* MN-5、假单胞菌 *Pseudomonas fluorescens* MY-5、肠杆菌 *Enterobacter aerogenes* CE-1)组合共接种于紫花苜蓿, 与各菌株单独接种相比, 共接种处理生产 ACC 脱氨酶、合成 IAA、溶解无机磷能力和固氮能力显著增强, 且更有效地促进了紫花苜蓿的生长, 再次验证了根瘤菌与适合的 PGPR 菌株共接种于植物后, 对其生长的促进作用具有加成效应。

根瘤菌除了能与豆科植物进行共生固氮, 增加生态系统有效氮含量以外, 其自身作为 PGPR 菌株还可以通过溶磷、解钾和分泌植物生长激素等间接机制促进植物生长。Mishra 等[23]研究发现扁豆共接种根瘤菌和假单胞菌后, 显著增加了植株的氮、磷、铁等营养元素含量, 叶绿素含量、豆血红蛋白含量以及结瘤固氮性能也得到显著提高, 从而增加了产量。Zahir 等[24]研究表明, 扁豆共接种根瘤菌菌株 Z22 和含 ACC 脱氨酶活性的假单胞菌菌株 P10 能调节乙烯水平, 显著提高扁豆生长, 促进结瘤。Yadav 等[25]报道, 鹰嘴豆共接种绿脓假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)和根瘤菌(*Rhizobium leguminosarum*)后, 显著

提高了鹰嘴豆对氮和磷的吸收能力，增加了其产量。

3. 共接种 PGPR 菌株和根瘤菌对植物抗逆性的影响

豆科植物-根瘤菌形成的共生固氮体用以固定大气中的氮气，在固氮酶的作用下将大气中的氮气转化为可供豆科植物提供生长所需的氨，植物为其提供碳源，这些碳源随之被分解以提供固氮所需的能量[26]。近年来，主要采用接种根瘤菌来缓解盐碱胁迫对植物的伤害，以及为宿主植物提供氮磷营养。基于这一共生固氮体系来应对各种环境胁迫，进而稳定生态的植物-微生物修复已被证明是一种经济可靠且可持续的方法，然而多种生物和非生物胁迫会阻碍根瘤菌的入侵、定殖以及结瘤的发生，减少了生物固氮和有机氮的矿化作用，降低土壤中的有效氮含量，从而使作物减产，进一步削弱了生态系统的初级生产力，这些胁迫包括病虫害的入侵、土壤营养不足、重金属毒性、土壤盐碱化和农药污染等，并且随着研究的深入，科研人员发现单一根瘤菌的促生特性和共生关系涉及土壤环境、原生菌群和宿主植物等多方面的干扰，接种后常常不能达到预期效果，通过共接种根瘤菌和其他有益微生物来提高植物响应逆境的能力，已经成为复合菌肥的主要研究方向[8] [26] [27]。土壤盐碱化是豆科植物和根瘤菌建立共生关系的一个重要的限制因素，对结瘤起负调控作用，进一步抑制作物生长和阻碍植物体内重要化合物的合成[8]。目前关于应用 PGPR 和根瘤菌复合菌剂，提高植物的耐盐碱能力的研究已有少量报道，现有的研究表明，选用合适的 PGPR 和根瘤菌共接种于豆科植物，不仅可以促进根瘤的形成和发育，也能有效缓解植物在盐碱等环境胁迫受到的伤害。

Egamberdieva 等[28]在含有 75 mM NaCl 处理的盆栽土中，与单接种根瘤菌相比，采用根瘤菌 *Rhizobium galegae* 菌株 HAMBII141 和假单胞菌 *Pseudomonas trivialis* 菌株 3Re27 共接种山羊豆的根部氮含量和根瘤数目显著增加，有效减缓了盐胁迫对植物生长的影响，此外，*P. trivialis* 3Re27 能够产生 IAA，这对植物扩大其根系，以及增加根瘤菌侵染位点具有积极作用；刘冠一[8]发现将紫花苜蓿种植在盐碱土中，与空白对照和单接种各菌株相比，五株不同的 PGPR 菌株 *K. oxytoca* sp.农-4、肠杆菌 *E. cloacae* sp. J-6、肠杆菌 *E. ludwigii* MN-5、假单胞菌 *P. fluorescens* MY-5、肠杆菌 *E. aerogenes* CE-1，分别和根瘤菌 *R. meliloti* A10-1 共接种处理下，植株产 ACC 脱氨酶、合成 IAA、溶解无机磷能力和固氮能力均有所增强，并且与单接种处理相比，双接种处理组均显著增加了紫花苜蓿的根瘤数根瘤重，提高了其占瘤率，此外，接种了菌株 A10-1cfp+J-6 和 A10-1cfp+农-4 的紫花苜蓿的 ACC 脱氨酶活性和其单接种处理相比差异显著，在盐碱胁迫下接种这两株 PGPR 菌株和根瘤菌组合的紫花苜蓿根长显著增加了 65.92% 和 65.71%。

4. 共接种 PGPR 菌株和根瘤菌影响植物生长的机制

土壤中的有益微生物，在生态系统的物质循环和转化等方面发挥着不可或缺的作用。研究最多的主要是 PGPR 和根瘤菌，根瘤菌不仅能与豆类植物形成共生关系，从而固定空气中的氮气，为植物提供可直接吸收利用的氨，并且还具具有溶磷和分泌植物生长激素等间接促进植物生长的特性。PGPR 的促生作用也体现在产生 ACC 脱氨酶、溶磷、解钾和分泌生长激素等方面[8]。目前，对于单一接种根瘤菌和 PGPR 对植物促生的报道不计其数，发现一些根瘤菌和 PGPR 兼具多种特性，但是将两者组合共接种于植物，在促生机制方面的报道却屈指可数。目前公认的 PGPR 与根瘤菌共接种促进植物生长的生理机制主要包括：PGPR 和根瘤菌间可能发挥互惠互利和协同作用；PGPR 和根瘤菌间的相互作用，可能会合成某种不同于单菌株的生理活性物质，从而放大促生效应，促进植物生长。

PGPR 与根瘤菌共接种可以提高豆科植物对土壤中营养物质的吸收能力，从而提高植物产量。Kaur 等[29]发现扁豆共接种根瘤菌和 PGPR 菌株后，其作物产量显著增加。Yadav 等[25]报道，鹰嘴豆共接种绿脓假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* 和根瘤菌 *Rhizobium leguminosarum* 后，其对氮和磷的吸收能力显

著增强,产量也进一步增加。Mishra 等[23]研究发现共接种根瘤菌和假单胞菌的扁豆对 Fe、P、N 等营养元素的吸收能力显著增强,豆血红蛋白含量和叶绿素含量显著增加,促进扁豆结瘤数显著增多,固氮能力也显著增强,从而显著提高了植物产量。PGPR 通过多种机制在植物的营养和健康等方面发挥作用,如 ACC 脱氨酶活性、解磷、固氮、生产植物激素以及抑制病原微生物等,共接种兼具这些特性的 PGPR 和根瘤菌,对植物的促生起到了增效作用。Glick [30]认为 PGPR 产生的生长调节物质能引起植物内源性变化,进而促进其生长。Zahir [24]证实,对扁豆同时接种 *R. leguminosarum* Z22 和含 ACC 脱氨酶活性的 *Pseudomonas fragi* P10 能调节乙烯水平,显著促进扁豆生长,增强其结瘤固氮能力。

5. 微生物间相互作用研究进展

根瘤菌种类的适应度受到氮素水平、植物种群及其交互作用的影响[31]。根瘤菌从定殖于植物根系开始,到发挥固氮性能的进程中,都需要考虑到根瘤菌与宿主植物之间,以及根瘤菌与竞争微生物之间的相互作用[32]。不同微生物物种之间的互作机制可能比群落内相互作用物种的数量更重要,这对于评估自然群落的协同进化和植物生长至关重要[33] [34]。不同的微生物之间存在着正向和负向的相互作用,处于同一营养水平的物种间的正向相互作用可能源于代谢交叉喂养,促使彼此受益[35] [36];负向的相互作用可能源于资源竞争,或者直接干扰竞争,即物种通过拮抗作用抑制其他物种生长,如产生有毒代谢物等[37] [38] [39] (Wei 等, 2015; Hu 等, 2016; Bais 等, 2003)。微生物间的相互作用对资源的可利用性产生的各种效应,进一步影响着资源生态位的有效性以及病原菌入侵的可能性[40] [41]。Mulder 等[36]研究表明,生态位互补减少了种间和种内竞争,增加了物种丰富度,从而提高生物量。Case [42]模拟了稳定的多物种竞争群落,结果发现,物种间的平均竞争强度越小的群落,外来种的侵染成功率也越小。Cronin [43]曾利用根际微生物间的拮抗作用,如微生物间对空间和营养的竞争性进行生物防治,控制软腐病菌(*Erwinia carotovora*)的入侵。Li 等[33]通过对相互作用的类型和强度有效预测了病原菌青枯菌(*Ralstonia solanacearum*)的入侵情况,结果发现原生细菌之间相互拮抗时,有利于抵抗青枯菌的入侵。

不同微生物群体间有多种多样的互作关系,无拮抗作用的菌株互作为两者共接种在植物上起到增效作用提供了可能。目前虽然已有部分关于具有正向效应的 PGPR 和根瘤菌组合对植物产生促生效应的报道,但是有关的作用机理仍需进一步深入研究。

6. 问题与展望

根瘤菌通常能够诱导豆科植物形成根瘤,以固定大气中的氮,为植物提供生长发育所需氮素,由此提高土壤肥力、促进植物生长,从而改善作物品质。近年来,主要采用接种根瘤菌来缓解盐碱等胁迫对植物的伤害和为宿主植物提供氮磷营养。但随着研究的深入,发现单一根瘤菌的促生特性和共生关系等受到土壤环境、原生菌群和宿主植物等多方面的干扰,接种后常常不能达到预期效果,研究进一步发现通过将根瘤菌和其他促生菌菌株共接种来提高植物抵抗逆境的能力,已经成为研究热点。目前关于复合菌剂提高植物的耐盐性已有少量报道,但是,应用 PGPR 菌株和根瘤菌组合提高植物抵抗盐碱胁迫的研究仍旧不多。研究 PGPR 菌株和根瘤菌共接种组合制备复合菌剂,对于提高宿主植物抗逆性和固氮性能、降低农业生产成本、发展可持续农业意义深远。

参考文献

- [1] 曾昭海, 胡跃高, 陈文新, 等. 共生固氮在农牧业上的作用及影响因素研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2006, 14(4): 21-24.
- [2] 刘永秀, 张福锁, 毛达如. 根际微生态系统中豆科植物-根瘤菌共生固氮及其在可持续农业发展中的作用[J]. 中国农业科技导报, 1999, 1(4): 28-33.

- [3] Sprent, J.I. and Parsons, R. (2000) Nitrogen Fixation in Legume and Non-Legume Trees. *Field Crops Research*, **65**, 183-196. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(99\)00086-6](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(99)00086-6)
- [4] 姚拓. 饲用燕麦和小麦根际促生菌特性研究及其生物菌肥的初步研制[D]: [博士学位论文]. 兰州: 甘肃农业大学, 2002.
- [5] 师尚礼. 紫花苜蓿根瘤菌研究进展[J]. 甘肃农业大学学报, 2005(2): 131-136.
- [6] 孟庆杰, 王光全. 生物固氮及其应用[J]. 生物学教学, 2004(5): 8-9.
- [7] 刘丽, 马鸣超, 姜昕, 等. 根瘤菌与促生菌双接种对大豆生长和土壤酶活的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(3): 644-654.
- [8] 刘冠一. 盐碱胁迫下接种 PGPR 和根瘤菌对紫花苜蓿生长的影响[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2017.
- [9] Kloepper, J.W. and Schroth, M.N. (1978) Plant Growth-Promoting Rhizobacteria on Radishes. In: *Proceedings of the 4th International Conference on Plant Pathogenic Bacteria*, Gilbert-Clarey Tours, Paris, 879-882.
- [10] Kloepper, J.W., Leong, J., Teintze, M., et al. (1980) Enhanced Plant Growth by Siderophores Produced by Plant Growth Promoting Rhizobacteria. *Nature*, **286**, 885-886. <https://doi.org/10.1038/286885a0>
- [11] Kloepper, J.W. and Schroth, M.N. (1981) Relationship of *in Vitro* Antibiosis of Plant Growth Promoting Rhizobacteria to Plant Growth and the Displacement of Root Microflora. *Phytopathology*, **71**, 1020-1024. <https://doi.org/10.1094/Phyto-71-1020>
- [12] Bhattacharyya, P.N. and Jha, D.K. (2012) Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR): Emergence in Agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **28**, 1327-1350. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0979-9>
- [13] Paré, P.W., Zhang, H.M., Aziz, M., et al. (2011) Beneficial Rhizobacteria Induce Plant Growth: Mapping Signaling Networks in *Arabidopsis*. In: Witzany, G., Ed., *Biocommunication in Soil Microorganisms*, Springer, Berlin, 403-412. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14512-4_15
- [14] de Carvalho, R.H., da Conceição, J.E., Favero, V.O., et al. (2020) The Co-Inoculation of *Rhizobium* and *Bradyrhizobium* Increases the Early Nodulation and Development of Common Beans. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, **20**, 860-864. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00171-8>
- [15] Khanna, V. and Sharma, P. (2011) Potential for Enhancing Lentil (*Lens culinaris*) Productivity by Co-Inoculation with PSB, Plant Growth-Promoting Rhizobacteria and *Rhizobium*. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, **81**, 932-934.
- [16] Prakamhang, J., Tittabutr, P., Boonkerd, N., et al. (2015) Proposed Some Interactions at Molecular Level of PGPR Coinoculated with *Bradyrhizobium diazoefficiens* USDA110 and *B. japonicum* THA6 on Soybean Symbiosis and Its Potential of Field Application. *Applied Soil Ecology*, **85**, 38-49. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.08.009>
- [17] Camacho, M., Santamaría, C., Temprano, F., et al. (2001) Co-Inoculation with *Bacillus* sp. CECT 450 Improves Nodulation in *Phaseolus vulgaris* L. *Canadian Journal of Microbiology*, **47**, 1058-1062. <https://doi.org/10.1139/w01-107>
- [18] Elkoca, E., Kantar, F. and Sahin, F. (2008) Influence of Nitrogen Fixing and Phosphorus Solubilizing Bacteria on the Nodulation, Plant Growth, and Yield of Chickpea. *Journal of Plant Nutrition*, **31**, 157-171. <https://doi.org/10.1080/01904160701742097>
- [19] Atieno, M., Herrmann, L., Okalebo, R., et al. (2012) Efficiency of Different Formulations of *Bradyrhizobium japonicum* and Effect of Co-Inoculation of *Bacillus subtilis* with Two Different Strains of *Bradyrhizobium japonicum*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **28**, 2541-2550. <https://doi.org/10.1007/s11274-012-1062-x>
- [20] Younesi, O., Baghbani, A. and Namdari, A. (2013) The Effects of *Pseudomonas fluorescence* and *Rhizobium meliloti* Co-Inoculation on Nodulation and Mineral Nutrient Contents in Alfalfa (*Medicago sativa*) under Salinity Stress. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, **5**, 1500.
- [21] Aung, T.T., Tittabutr, P., Boonkerd, N., et al. (2013) Co-Inoculation Effects of *Bradyrhizobium japonicum* and *Azospirillum* sp. on Competitive Nodulation and Rhizosphere Eubacterial Community Structures of Soybean under Rhizobia-Established Soil Conditions. *Academic Journals*, **12**, 2850-2862.
- [22] Masciarelli, O., et al. (2014) A New PGPR Co-Inoculated with *Bradyrhizobium japonicum* Enhances Soybean Nodulation. *Microbiological Research*, **169**, 609-615. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.10.001>
- [23] Mishra, P.K., Mishra, S., Selvakumar, G., et al. (2009) Coinoculation of *Bacillus thuringiensis*-KR1 with *Rhizobium leguminosarum* Enhances Plant Growth and Nodulation of Pea (*Pisum sativum* L.) and Lentil (*Lens culinaris* L.). *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **25**, 753-761. <https://doi.org/10.1007/s11274-009-9963-z>
- [24] Zahir, Z.A., Zafar-Ul-Hye, M., Sajjad, S., et al. (2011) Comparative Effectiveness of *Pseudomonas* and *Serratia* sp. Containing ACC-Deaminase for Coinoculation with *Rhizobium leguminosarum* to Improve Growth, Nodulation, and Yield of Lentil. *Biology and Fertility of Soils*, **47**, 457-465. <https://doi.org/10.1007/s00374-011-0551-7>
- [25] Yadav, J. and Verma, J.P. (2014) Effect of Seed Inoculation with Indigenous *Rhizobium* and Plant Growth Promoting

- Rhizobacteria on Nutrients Uptake and Yields of Chickpea (*Cicer arietinum* L.). *European Journal of Soil Biology*, **63**, 70-77. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2014.05.001>
- [26] 王艳霞, 解志红. 根瘤菌诱变育种在根瘤菌-豆科植物共生体系中的研究进展[J]. 生物技术进展, 2019, 9(2): 101-107.
- [27] Ventorino, V., Caputo, R., Pascale, S.D., *et al.* (2012) Response to Salinity Stress of *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* Strains in the Presence of Different Legume Host Plants. *Annals of Microbiology*, **62**, 811-823. <https://doi.org/10.1007/s13213-011-0322-6>
- [28] Egamberdieva, D., Berg, G., Lindström, M.K., *et al.* (2013) Alleviation of Salt Stress of Symbiotic *Galega officinalis* L. (Goat's Rue) by Co-Inoculation of *Rhizobium* with Root-Colonizing *Pseudomonas*. *Plant and Soil*, **369**, 453-465. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1586-3>
- [29] Kaur, J., Khanna, V., Kumari, P., *et al.* (2015) Influence of Psychrotolerant Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) as Coinoculants with Rhizobium on Growth Parameters and Yield of Lentil (*Lens culinaris* Medikus). *African Journal of Microbiology Research*, **9**, 258-264. <https://doi.org/10.5897/AJMR2014.7237>
- [30] Glick, B.R., Penrose, D.M. and Li, J. (1998) A Model for the Lowering of Plant Ethylene Concentrations by Plant Growth-Promoting Bacteria. *Journal of Theoretical Biology*, **190**, 63-68. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0532>
- [31] Bederska-Baszczyk, M., Sujkowska-Rybkowska, M. and Borucki, W. (2021) *Sinorhizobium medicae* 419 vs *S. meliloti* 1021: Differences in Root Nodules Induced by These Two Strains on the *Medicago truncatula* Host. *Acta Physiologiae Plantarum*, **43**, Article No. 7. <https://doi.org/10.1007/s11738-020-03166-1>
- [32] diCenzo, G.C., Zamani, M., Checucci, A., *et al.* (2018) Multi-Disciplinary Approaches for Studying Rhizobium-Legume Symbioses. *Canadian Journal of Microbiology*, **65**, 1-33. <https://doi.org/10.1139/cjm-2018-0377>
- [33] Li, M., Wei, Z., Wang, J., *et al.* (2019) Facilitation Promotes Invasions in Plant-Associated Microbial Communities. *Ecology Letters*, **22**, 149-158. <https://doi.org/10.1111/ele.13177>
- [34] Foster, K.R. and Bell, T. (2012) Competition, Not Cooperation, Dominates Interactions among Culturable Microbial Species. *Current Biology*, **22**, 1845-1850. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.005>
- [35] Kéfi, S., Berlow, E.L., Wieters, E., *et al.* (2012) Integrating Non-Feeding Interactions into Food Webs. *Ecology Letters*, **193**, 985-996.
- [36] Mulder, C.P.H., Uliassi, D.D. and Doak, D.F. (2001) Physical Stress and Diversity-Productivity Relationships: The Role of Positive Interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 6704-6708. <https://doi.org/10.1073/pnas.111055298>
- [37] Wei, Z., Yang, T., Friman, V.P., *et al.* (2015) Trophic Network Architecture of Root-Associated Bacterial Communities Determines Pathogen Invasion and Plant Health. *Nature Communications*, **6**, Article No. 8413. <https://doi.org/10.1038/ncomms9413>
- [38] Hu, J., Wei, Z., Friman, V.P., *et al.* (2016) Probiotic Diversity Enhances Rhizosphere Microbiome Function and Plant Disease Suppression. *mBio*, **7**, e01790-16. <https://doi.org/10.1128/mBio.01790-16>
- [39] Bais, H.P., Vepachedu, R., Gilroy, S., *et al.* (2003) Allelopathy and Exotic Plant Invasion: From Molecules and Genes to Species Interactions. *Science*, **301**, 1377-1380. <https://doi.org/10.1126/science.1083245>
- [40] Shea, K. and Chesson, P. (2002) Community Ecology Theory as a Framework for Biological Invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 170-176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- [41] Mallon, C.A., Elsas, J.D.V. and Salles, J.F. (2015) Microbial Invasions: The Process, Patterns, and Mechanisms. *Trends in Microbiology*, **23**, 719-729. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2015.07.013>
- [42] Case, T.J. (1991) Invasion Resistance Arises in Strongly Interacting Species-Rich Model Competition Communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **87**, 9610-9614. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.24.9610>
- [43] Cronin, D. (1997) Ecological Interaction of a Biocontrol *Pseudomonas fluorescens* Strain Producing 2,4-Diacetylphloroglucinol with the Soft Rot Potato Pathogen *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*. *FEMS Microbiology Ecology*, **23**, 95-106. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1997.tb00394.x>