

植物响应盐碱胁迫的生理分子和微生物学机制

王丽^{1,2}, 王剑峰^{3*}, 马兰民², 李含笑², 蒋中玉², 梁佳², 徐雯敏², 马乐乐², 李萍^{2*}

(1. 青海大学 畜牧兽医科学院, 西宁 810016; 2. 青海大学 生态环境工程学院, 西宁 810016;
3. 兰州大学 草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州 730030)

摘要: 土壤盐碱化是影响土壤环境和农业生产的重要限制因素, 会对植物的生长代谢活动产生不利影响。植物在长期进化中发展出复杂的机制以应对盐碱胁迫, 例如: 改变形态结构、激活抗氧化防御系统、调节渗透平衡、维持细胞离子稳态、调控植物激素水平、稳定细胞内 pH 值以确保正常生化反应。此外, 植物还可通过调控基因、转录因子的表达, 并激活信号转导通路以响应盐碱胁迫。同时, 植物根系分泌物作为化学信号, 在根际环境中选择性招募特定有益微生物, 重塑了根际微生物群落的多样性、组成、结构及功能特性, 构建出适应盐碱胁迫的根际环境。植物生长促进微生物(PGPM)因与植物的共生关系被认为是植物的第二基因组, 可通过多种协同机制增强植物耐盐碱性。主要包括产生植物激素(如 ABA、IAA)调控生长发育, 促进渗透调节, 分泌抗氧化酶强化抗氧化防御系统, 调控根系离子转运体维持细胞离子稳态, 并优化养分获取(如溶解难溶性养分、固氮)。PGPM 也可调节相关的代谢途径, 从而提高植物的耐盐碱性。此外, PGPM 还可影响根际微生物群落组装, 通过富集有益微生物来维持促进生长和缓解胁迫的效果。本文系统综述了植物应对盐碱胁迫的形态学、生理学、分子学及根际微生物学机制。重点阐明了根际微生物群在维持盐碱环境下植物生命活动中的关键作用, 旨在为盐碱地区可持续农业发展与生态修复提供坚实的科学基础。

关键词: 盐碱胁迫, 生物调节, PGPM, 促生作用, 根际微生物

Physiological, molecular, and microbiological mechanisms of plant response to saline-alkaline stress

WANG Li^{1,2}, WANG Jianfeng^{3*}, MA Lanmin², LI Hanxiao², JIANG Zhongyu², LIANG Jia², XU Wenmin², MA Lele², LI Ping^{2*}

(1. *Academy of Animal Science and Veterinary, Qinghai University, Xining 810016, Qinghai, China;* 2. *School of Ecological and Environmental Engineering, Qinghai University, Xining*

基金项目: 青海省“昆仑英才·高端创新创业人才”项目; 国家自然科学基金面上项目(32371772); 中央财政林草科技推广示范项目(青(2023)TG03); 青海大学省部共建三江源生态与农牧业国家重点实验室开放基金项目(2024-KF-04); 青海大学国家林业草原高寒草地适应性管理工程技术研究中心自主基金项目(2025GJLCGCZX002)。

第一作者: 王丽(1998—), 硕士, 在读博士, 主要从事植物与微生物互作等工作, (E-mail)1109627209@qq.com。

***通信作者:** 李萍, 博士, 副教授, 主要从事植物逆境生理与分子生物学相关工作, (E-mail)

2015990017@qhu.edu.cn; 王剑峰, 博士, 教授, 主要从事植物与微生物互作等相关工作,

(E-mail) wangjfl2@lzu.edu.cn。

Abstract : Soil salinization is a significant limiting factor affecting soil environment and agricultural production, adversely impacting plant growth and metabolic activities. Through long-term evolutionary adaptation, plants have developed complex mechanisms to counteract saline-alkali stress via intrinsic metabolic regulation. For instance, they alter the morphological structure of roots and leaves increases plant water uptake and transpiration, activate antioxidant defense systems (enzymes and compounds) to scavenge stress-induced reactive oxygen species (ROS), accumulate various osmotic substances (proline, soluble sugars, soluble proteins, and polyols) to regulate osmotic balance, maintain cellular ion homeostasis, modulate endogenous plant hormone levels (abscisic acid, gibberellin acid, auxin, and cytokinin) to coordinate growth and stress responses, and stabilize intracellular pH ($\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ stress) to ensure normal biochemical reactions. Moreover, plants respond to saline-alkali stress by regulating the transcription of stress-responsive genes and transcription factors, coupled with triggering signal transduction pathways. Meanwhile, plant root exudates function as chemical signals to selectively recruit specific beneficial microorganisms in the rhizosphere. This recruitment process reshapes the diversity, composition, structure, and functional characteristics of the rhizosphere environment, constructing a rhizosphere microhabitat adaptive to saline-alkali stress. Plant growth-promoting microorganisms (PGPM), recognized as the "second genome" of plants owing to their close symbiotic relationship with plants, enhance plant saline-alkali tolerance through various synergistic mechanisms. Key functions include producing plant hormones (such as ABA and IAA) to regulate growth and development, secreting protective osmolytes to promote osmotic regulation, activating antioxidant enzyme activity or secreting antioxidant substances to enhance antioxidant defense systems, regulating root ion transporters to maintain cellular ion homeostasis, and optimizing nutrient acquisition (e.g., dissolving insoluble nutrients and fixing nitrogen). In addition, PGPM modulate key metabolic pathways in plants to optimize physiological processes and boost saline-alkali tolerance. Furthermore, they also influence the assembly of rhizosphere microbial communities, enriching beneficial microorganisms to fully leverage the ecological functions of these communities. This maintains their ability to promote plant growth and mitigate stress effects. This review systematically summarizes the morphological, physiological, molecular, and rhizosphere microbiological mechanisms by which plants respond to saline-alkali stress. It highlights the pivotal role of PGPM in sustaining plant life under saline-alkali conditions, aiming to provide a robust scientific foundation for sustainable agricultural development and ecological restoration in saline-alkali regions.

Key words: saline-alkaline stress, biological regulation, PGPM, growth promotion, rhizosphere microbial community

土壤盐碱化是影响土壤环境和农业生产的主要因素之一(Singh, 2021)。据估计, 世界至

少有 1/3 的耕地面积受到盐胁迫的影响(Shi & Gu, 2020)。由于气候变化和不合理的土地利用, 预计到 2050 年, 全球大约 50% 的农业土壤将被盐碱化(Wang et al., 2023)。根据第三次全国土壤普查, 我国盐碱地面积已经达到 1 亿 hm^2 , 占世界盐碱化土地面积的 18% (凌磊, 2021; Wang et al., 2024)。盐碱胁迫下, 钠离子(Na^+)和氯离子(Cl^-)引起植物渗透胁迫, 导致离子失衡, 继而造成植物氧化损伤, 营养失衡和器官衰老, 甚至死亡(Yang & Guo, 2018)。因此, 盐碱地修复对改善我国生态环境和提高粮食产量具有深远意义。目前, 诸多研究提出了地下排水、化学改良剂和选育耐盐植物品种等一系列土壤盐碱化修复策略, 其中植物促生微生物(PGPM)使用是一项重要措施, 可减轻植物的盐毒害, 并改善土壤健康(Ilangumaran et al., 2017; Sarkar et al., 2018)。已有研究表明, 特定的微生物可通过介导离子稳态、产生植物激素、促进渗透液积累、提高抗氧化活性和增强养分吸收来提高植物耐盐性(Li et al., 2021)。例如, 在盐碱胁迫下, 植物体内乙烯的合成增加, 过量的乙烯会抑制植物生长, 而 PGPM 会产生 1-氨基环丙烷-1-羧酸盐(ACC)脱氨酶, 催化乙烯生物合成的前体物质(ACC)转化为氨和 α -酮丁酸酯, 从而降低乙烯含量(Riyazuddi et al., 2020)。此外, 土壤中的植物生长促进微生物(Plant growth-promoting microorganisms, PGPM) 群落多样性受植物根系分泌物的调控, 植物在盐碱胁迫下可分泌特定的代谢物以招募根际促生微生物, 改善土壤环境和植物代谢, 减缓盐碱环境对植物的损伤(Sasse et al., 2018; Qu et al., 2024)。因此, 通过耐盐植物和有益微生物相互作用改善盐碱土壤环境, 治理修复盐碱地具有重要的科学意义和广阔的应用前景。目前, 已有大量研究证明使用植物-微生物互作系统是改善盐碱地环境的重要方法, 故本文将综述植物响应盐碱胁迫的分子和微生物机制以及 PGPM 促进植物抵抗盐碱胁迫的主要机制, 以期治理及修复盐碱化土壤提供科学依据。

1 植物响应盐碱胁迫的形态生理分子机制

盐碱土壤中的盐分物质主要由 NaCl 、 Na_2SO_4 、 Na_2CO_3 和 NaHCO_3 组成, 对植物的危害主要分为短期胁迫和长期胁迫两个阶段(鲍海娟等, 2024)。第一阶段(短期胁迫): 当植物第一次暴露在高盐环境中时, 细胞外大量 Na^+ 被根部吸收导致植物内部水势降低, 对植物造成生理干旱, 导致生长速率降低, 引发渗透胁迫(Munns et al., 2008)。第二阶段(长期胁迫): 随着植物对 Na^+ 的持续吸收, Na^+ 通过木质部转运到植物叶片和芽中, 导致 Na^+ 在植物中的过量积累。过量的 Na^+ 与 K^+ 竞争细胞代谢的结合位点, 造成代谢紊乱, 形成离子毒害(Liu et al., 2015; Siddiqui et al., 2017)。此外, Na_2CO_3 和 NaHCO_3 通过渗透胁迫, 在盐胁迫的基础上进一步提高 pH 值, 破坏植物细胞 pH 的稳定性, 造成细胞膜破损, 降低植物光合作用和根系活力(Kaiwen et al., 2020)。在长期的盐碱胁迫下, 植物已经进化出多种机制以增强它们的环境适应能力(Gong et al., 2016)(表 1)。植物主要通过形态变化、代谢调节和调控基因等多方位反应以适应盐碱胁迫(图 1)。

1.1 植物响应盐碱胁迫的形态学机制

根部作为最先感应盐碱胁迫的器官, 是植物发生逆境响应的初始部位, 决定了盐碱胁迫的地上部分的危害程度(An et al., 2021)。根系在盐碱胁迫下主要表现为平均直径、总吸收面积和活力下降, 甚至导致根部死亡(王学琴, 2022)。研究发现, 盐生植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)可通过增加轴根和主根长度增加吸水面积, 并通过增加根系活力增加植物吸水量以适应盐碱胁迫(Yi et al., 2007)。此外, 植物根部在受到盐碱胁迫后将信号迅速传递给

地上部分,叶片随后关闭气孔、降低蒸腾作用,甚至减缓新叶发育以适应盐碱胁迫(Munns et al., 2008)。例如, Liu 等(2021)发现水稻(*Oryza sativa*)在盐碱胁迫下会降低叶片的蒸腾作用,减弱了盐离子从根部向叶片转运,并降低植物内部水分散失,从而应对高盐胁迫(Liu et al., 2021)。对盐生植物红树林(*Mangrove Forest*)叶片形态和解剖结构分析时发现,盐碱胁迫下,盐生植物主要表现出叶片肉质增加,气孔数量和直径减少,表皮层增加,角质层增厚,以抵御盐碱胁迫对植物造成的生理性干旱(Waisel et al., 2012)。综上所述,植物可通过改变地上部和地下部的结构和形态以适应盐碱胁迫。

1.2 植物响应盐碱胁迫的生理生化机制

1.2.1 激活抗氧化系统

NaCl 可诱导植物 *ABI4* 基因的表达,从而增强 *RbohD* 的表达,并抑制 *VTC2* 的表达。活化的 *RbohD* 会促进活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)的产生且 *VTC2* 的抑制则会影响 ROS 的清除。因此, *ABI4-RbohD/VTC2* 这一调控模块会积极促进植物中 ROS 的积累(Luo et al., 2021)。积累的 ROS 会导致 DNA 损伤、脂质过氧化、蛋白质氧化、酶失活和叶绿素降解,导致植物不能正常生长(Islam et al., 2016; Liu et al., 2019a)。植物为抵御盐碱胁迫会启动抗氧化防御系统,主要包括酶类抗氧化系统与非酶类抗氧化系统两种。前者主要包括超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)等(Madhu et al., 2022)。SOD 是第一道防线,首先清除超氧离子,将其转化成 H_2O_2 ,此后 POD 和 CAT 负责将 H_2O_2 转化为无害的 O_2 和 H_2O (Santos et al., 2018; Lu et al., 2020)。Afzal 等(2024)对不同耐盐性高粱品种进行盐胁迫实验发现,耐盐性品种叶片中 SOD 在高盐胁迫下增强了稳定性和活性,而 CAT 对盐胁迫浓度的敏感性更高,且活性持续增加。盐生植物海马齿(*Sesuvium portulacastrum*)在盐碱胁迫下可增强 CAT、SOD、抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)等抗氧化酶的活性以清除叶片中过量的 ROS,在盐碱土壤修复中发挥重要作用(Muchate et al., 2016)。后者主要包括谷胱甘肽(Glutathione, GSH)、抗坏血酸(Ascorbic acid, ASA)、类胡萝卜素等抗氧化剂(Yin et al., 2019; Kamal et al., 2024)。这些化合物存在于植物的不同部位,与抗氧化酶共同作用,清除过量的 ROS,缓解盐碱胁迫引起的氧化损伤(许芳芳, 2023)。对两个敏感性不同的玉米品种(JY417, 高耐盐性栽培品种)和(XY335, 盐敏感栽培品种)的研究表明,盐碱胁迫可增加 ASA 和 GSH 的含量,在维持蛋白质稳定性和生物膜系统结构完整性以及防止膜脂过氧化方面发挥着重要作用。并且,通过与 SOD、APX、GPX 和 GR 的合作,ASA 和 GSH 构成了一个循环系统,能有效清除自由基,维持细胞内活性氧代谢的平衡(Fu et al., 2017)。Hamdani 等(2017)发现盐生植物滨藜(*Atriplex halimus*)的叶片同样可通过增加 AsA 含量和 CAT 活性以清除 ROS,有效缓解了盐胁迫造成的损伤。

1.2.2 调节渗透系统

盐碱胁迫下,植物细胞外大量的离子积累导致渗透势升高,细胞吸水困难,代谢失衡,最终对植物造成生理性干旱,生长速率降低。植物通过合成积累各种渗透物质(小分子有机化合物,包括脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白质和多元醇),提高细胞吸水或保水能力,从而维持细胞渗透压及正常生理代谢活动(魏天娇, 2021)。研究发现,盐生植物海马齿可增加叶片中脯氨酸、甘氨酸甜菜碱和总可溶性糖浓度增加,维持叶片渗透平衡以响应盐碱胁迫

(Muchate et al., 2016)。其中,脯氨酸是植物中重要的渗透剂,其含量升高已被用作评判植物响应盐碱胁迫的生理标志。Ahanger 等(2019)的研究发现,施用外源物质水杨酸和一氧化氮可增加黄花木槿(*Vigna angularis*)的脯氨酸含量,并增强糖的合成途径,以清除盐碱胁迫的不利影响。此外,Khedr 等(2003)对盐生植物海水仙(*Pancratium maritimum*)的耐盐碱机制进行研究发现,脯氨酸除了具有渗透保护作用外,还可上调应激保护蛋白的合成,从而提高植物的耐盐碱性。可溶性糖同样是调节植物渗透压的重要物质,例如盐生植物梭梭根部中葡萄糖、蔗糖和甘油等糖和糖醇水平升高,有利于渗透调节(Panda et al., 2020)。脯氨酸和可溶性糖类物质通常共同作用,以调节植物的渗透平衡。例如,耐盐碱高粱(*Sorghum bicolor*)和小麦(*Triticum Aestivum*)可通过增加脯氨酸、可溶性糖和山梨醇含量,以此改善植物在盐碱胁迫下的生长(Guo et al., 2015; Sun et al., 2019)。

1.2.3 调节离子平衡

研究发现,随着土壤盐碱程度增加,大量 Na^+ 流入细胞质会导致膜电位降至静息电位以下,进而激活 K^+ 流出通道,并破坏 K^+/Na^+ 比的稳态平衡(Li et al., 2010; Falhof et al., 2016)。 K^+ 与卡尔文循环、糖酵解、细胞初级代谢等多条途径相关的酶活性密切相关,盐碱胁迫下, Na^+ 在细胞内大量积累,与 K^+ 离子竞争酶活性位点,严重影响了细胞的正常代谢活动(Zhao et al., 2020)。植物主要通过 Na^+ 排出胞外和固存在液泡中以适应盐碱胁迫(魏天娇, 2021)。植物细胞中, Na^+ 的转运主要由 H^+ -ATP 酶和 H^+ -VPPase 产生的质子驱动。在盐生植物中,盐碱胁迫可显著提高 H^+ -ATP 酶和 H^+ -VPP 酶的活性,增强了 Na^+ 从细胞质流入胞外质体和液泡的能力(Ye et al., 2019)。此外,盐碱胁迫显著增加 Ca^{2+} 含量,进而触发 SOS 信号通路,实现对钠排除,减少 Na^+ 在细胞质中的积累(Yang et al., 2019)。钙依赖性 SOS2/SOS3 激酶复合物还可以调控液泡膜上的 *NHX1* 离子反转运体,将 Na^+ 隔离在液泡内(Bahmani et al., 2015)。

1.2.4 调节激素水平

植物激素在抵御盐碱胁迫过程中发挥着重要作用,其中脱落酸(Abscissic acid, ABA)是调节植物抗氧化防御系统最重要的激素之一(Sahay et al., 2019)。Chen 等(2022)的研究发现,ABA 显著降低了盐胁迫下水稻细胞中的 Na^+ 含量,提高水稻抗氧化酶活性,维持内源性激素平衡,缓解逆境对植物的损伤。赤霉素(Gibberellic acid, GA)也是重要的植物抗逆激素。研究发现,耐盐碱水稻品种的内源性 GA 含量受盐碱胁迫的抑制作用显著抵御敏感性品种(Li et al., 2019)。因此,植物对盐碱胁迫的耐受机制与 GA 含量密切相关。此外,生长素(Auxin, IAA)和细胞分裂素(Cytokinin, CK)在根尖大量积累以应对高 pH 环境(Xu et al., 2012)。Liu 等(2019b)发现,在碱性胁迫下,苹果(*Malus domestica*)砧木根系中 IAA 相关基因 *ARF5*、*GH3.6*、*SAUR36* 和 *SAUR32* 以及 CK 相关基因 *IPT5* 的表达显著上调,提高了 IAA 和 CK 含量,从而提高了苹果砧木的耐碱性。乙烯(Ethylene, ET)作为 IAA 生物合成相关基因的重要调节因子,增加 ET 含量促进了 IAA 在根部的大量积累,缓解了盐碱胁迫对根部伸长的抑制作用(Li et al., 2015)。通常,各种植物激素可共同作用协助植物抵御盐碱胁迫。Guo 等(2020)研究发现,盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)在盐碱胁迫下有关 ABA、GA、IAA 生物合成和植物激素信号传导相关的基因显著上调,有助于植物生长。

1.2.5 $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ 应激

盐碱土壤中的 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 是提高土壤 pH 值的主要成分。分泌有机酸(抗坏血酸、

柠檬酸、乙酸和苹果酸等)维持细胞的 pH 和离子平衡是植物响应盐碱胁迫的主要策略之一 (Fang et al., 2021)。然而，大量证据表明，植物对 $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ 胁迫的反应与对高 pH 胁迫并不完全相同。截至目前，已经发现了一些转运体参与了 $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ 应激。例如，在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中过表达 *GsBOR2* 和 *GsSLAH3* 可增强其对 NaHCO_3 和 KHCO_3 的抗性，而过表达 *GsBOR2* 或 *GsSLAH3* 基因的转基因拟南芥对高 pH 胁迫没有抗性。此外，还发现一些转录因子(如 *GsERF6*、*GsERF71*、*GsbZIP67* 和 *HD-Zip Gshdz4*)可提高植物在盐碱胁迫下对 HCO_3^- 的耐受性(Cao et al., 2022)。例如，在紫花苜蓿中过表达 *GsbZIP67* 可提高植物对 HCO_3^- 的耐受性来正向调节植物对盐碱的耐受性(Wu et al., 2018)。 Ca^{2+} 信号通路也参与了植物对 HCO_3^- 胁迫的响应，但与盐胁迫和渗透胁迫无关。例如，在大豆中，*GsCML27* 编码一种钙调蛋白样家族蛋白，其表达可被 HCO_3^- 、盐胁迫和渗透胁迫诱导，而在拟南芥中异位表达 *GsCML27* 可提高植物对 HCO_3^- 的耐受性，但却降低了对盐和渗透胁迫的耐受性(Chen et al., 2015)。总之，植物对 $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ 胁迫的适应与高 pH 胁迫并不完全相同。与高 pH 值相比，植物似乎采用了更复杂的机制来应对 $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ 胁迫。然而，目前对植物应对盐胁迫或高 pH 胁迫的相对深入了解相比，而对植物如何应对 $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ 胁迫的研究却知之甚少。因此，利用耐 pH 或耐盐或敏感的植物物种或品种，探索不同植物对盐碱联合胁迫的响应机制，将有助于植物在盐碱土壤中的生长发育。

表 1 盐生植物种类及其耐盐机制

Table 1 Halophytes with their salt tolerance mechanisms

序号	盐生植物名称	耐盐机制
No.	Halophyte name	Salt tolerance mechanism
1	红树林 <i>Mangrove</i>	叶片肉质增加，气孔数量和直径减少，表皮层增加，角质层增厚(Waisel et al., 2012) The leaves increased in fleshy tissue, with a reduction in both the number and diameter of stomata, an increase in the epidermal layer, and thickening of the cuticle (Waisel et al., 2012)
2	梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>	轴根长度、根系总长度以及根系活力增加(Yi et al., 2007) 根部中葡萄糖、蔗糖和甘油等糖和糖醇水平升高，有利于渗透调节(Panda et al., 2020) 通过根分泌物调节根际土壤微生物群落网络结构，促进土壤养分循环(Ding et al., 2024) The length of the root crown, total root length, and root vitality increased (Yi et al., 2007) Levels of sugars and sugar alcohols such as glucose, sucrose, and glycerol in the roots rose, facilitating osmotic regulation (Panda et al., 2020) Root exudates regulate the network structure of rhizosphere microbial communities and promote soil nutrient cycling(Ding et al., 2024)

		叶片中 CAT、SOD、APX 等抗氧化酶的活性增强，清除过量的 ROS 脯氨酸、甘氨酸甜菜碱和总可溶性糖浓度增加以维持叶片的渗透平衡(Muchate et al., 2016)
3	海马齿 <i>Sesuvium portulacastrum</i>	The activity of antioxidant enzymes such as CAT, SOD, and APX in the leaves increases, scavenging excess ROS. The concentrations of proline, glycine betaine, and total soluble sugars rise to maintain osmotic balance in the leaves (Muchate et al., 2016)
4	滨藜 <i>Atriplex halimus</i>	增加 AsA 浓度和 CAT 活性以清除 ROS(Hamdani et al., 2017) Increasing AsA concentration and CAT activity to clear ROS (Hamdani et al., 2017)
5	海水仙 <i>Pancratium maritime</i>	增加叶片中脯氨酸含量，可维持渗透平衡和提高抗氧化酶活性(Khedr et al., 2003) Increasing proline content in the leaves maintains osmotic balance and enhances antioxidant enzyme activity (Khedr et al., 2003)
6	星星草 <i>Puccinellia tenuiflora</i>	提高 H⁺-ATP 酶和 H⁺-VPP 酶的活性，增强 Na⁺从叶片细胞质流入胞外质体和液泡(Ardie et al., 2010) Enhance the activity of H⁺-ATPase and H⁺-VPPase to increase the influx of Na⁺ from leaf cytoplasm into extracellular compartments and vacuoles (Ardie et al., 2010)
7	盐地碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>	上调植物激素合成和信号传导基因，提高 ABA、GA 和 IAA 等植物激素含量(Guo et al., 2020) 调节根际微生物群落功能，增强植物的养分吸收与盐适应性(Li et al., 2025) Upregulates plant hormone synthesis and signaling genes, increasing the content of plant hormones such as ABA, GA, and IAA (Guo et al., 2020)
8	西洋梨 <i>Pyrus communis</i>	在根际中富集耐盐或嗜盐细菌，促进土壤氮循环(Li et al., 2021) Enriching halotolerant or halophilic bacteria in the rhizosphere to enhance soil N cycling (Li et al., 2021)
9	花花柴 <i>Karelinia caspia</i>	提高根际土壤细菌和真菌的网络复杂度，有效促进根际土壤养分循环(Ding et al., 2024) Enhancing the network complexity of rhizosphere soil bacteria and fungi effectively promotes nutrient cycling in rhizosphere soil (Ding et al., 2024)
10	芦苇 <i>Phragmites australis</i>	调节根际土壤微生物群落功能，使有关糖酵解、ABC 转运蛋白、磷酸盐溶解、盐适应的代谢途径显著上调(Li et al., 2025)

1.3 植物响应盐碱胁迫的分子机制

1.3.1 调控抗盐碱基因的表达

植物响应盐碱胁迫需要多基因协同表达, 这些基因可通过参与渗透调节、离子稳态、抗氧化系统等多种途径, 调控植物生理活动以抵御盐碱胁迫。盐碱胁迫诱导上调与植物抗盐碱相关基因的表达。例如, Du 等(2019)在烟草(*Nicotiana tabacum*)中过表达 *MsGSTU8*、*NtP5Cs*、*NtLEA5* 和 *NtLEA14* 基因可增加可溶性糖和脯氨酸含量, 过表达 *NtSOD*、*NtPOD* 和 *NtCAT* 基因可增强 SOD、POD 和 CAT 活性, 分别从渗透调节和抗氧化系统上共同促进植物耐盐碱性。Sun 等(2021)发现耐盐棉花(*Gossypium hirsutum*)品种中基因 *GhSOS1*、*GhNHX1* 和 *GhAKT1* 的相对表达量显著高于盐敏感品种, 这些基因可通过激活 Na^+ 反转运蛋白, 促进 Na^+ 的外排和区隔化, 维持植物 Na^+/K^+ 的动态平衡。此外, 编码反向转运蛋白/通道离子的盐碱抵抗基因还包括 *PutAKT1*、*PutCAX1*、*PutNHA1*、*AtHKT1* 和 *NHX*, 这些基因在调控离子稳态中均具有重要作用(Ardie et al., 2010; Zhang et al., 2016; An et al., 2017)。

1.3.2 诱导转录因子表达

作为刺激信号和相关基因的桥梁, 诱导因子在接收上游信号后通过结合相应的顺式调控序列, 调控与抗盐碱相关基因的表达。把转录因子根据 DNA 结构域的独特结构进行分类, 与盐碱适应相关的转录因子有 MYB、NAC、bZIP、WRKY 等, 这些转录因子在水稻、小麦、玉米(*Zea mays*)、苜蓿(*Medicago sativa*)等植物中均被证明在植物耐盐碱机制中发挥重要作用。MYB 转录因子家族成员的变化最为显著, 大部分 MYB 转录因子的表达均有所增加, 参与植物次生代谢、激素信号传导、防御和应激反应等多种生理过程(Shah et al., 2021)。*GmMYB68* 基因的过表达增强了大豆(*Glycine max*)的抗盐碱能力, 其渗透调节能力和光合速率均强于野生型大豆(He et al., 2020)。此外, 其他转录因子在植物响应盐碱胁迫中也具有重要作用。研究发现, 与普通小麦相比, 过表达 *SNAC3* 基因的小麦在盐胁迫下表现出较低的 H_2O_2 和 MDA 含量(Zhou et al., 2018a)。研究发现, *GsbZIP67* 基因过表达, 降低了苜蓿 MDA 含量, 提高了苜蓿 POD 活性和叶绿素含量, 并且, 盐碱胁迫上调了 *MsWRKY11* 基因的表达, 增加苜蓿可溶性蛋白和脯氨酸的含量, 从而增强了苜蓿的耐盐碱能力(Wu et al., 2018; Wang et al., 2018)。因此, 筛选盐生植物耐受性的基因仍是未来研究的重点, 例如, 盐碱胁迫下, *GmMYB68* 基因的过表达可增加大豆的籽粒数和百粒重, 在提高作物产量方面具有实际应用价值(Shah et al., 2021)。

1.3.3 激活信号转导通路

植物盐碱胁迫的信号通路主要包括盐过度敏感(Salt overly sensitive, SOS)通路、蛋白激酶通路和 ABA 通路(Zhu et al., 2016)。SOS 通路作为植物的首条盐碱胁迫离子信号转导通路, 负责细胞的 Na^+ 外排。植物在盐碱胁迫下产生 Ca^{2+} 信号, Ca^{2+} 信号可激活 SOS 通路以调控 Na^+/H^+ 反向转运蛋白, 将细胞质过量积累的 Na^+ 排出, 从而维持内部离子稳态以适应盐碱胁迫(Zhu et al., 2016; Zhou et al., 2018b)。蛋白激酶主要包括丝裂原活化蛋白激酶

(Mitogen-Activated Protein Kinase, MAPK)和 Ca^{2+} 依赖性蛋白激酶(Calcium-dependent protein kinase, CDPK) (Shah et al., 2021)。盐碱胁迫可激活植物 MAPK，活化后的 MAPK 可以磷酸化转录因子和其他信号因子，从而将细胞外的胁迫信息传递到细胞中，激活植物的防御系统 (Lee et al., 2015)。与 MAPK 作用类似，CDPK 可以直接将上游 Ca^{2+} 信号转化为下游磷酸化信号，启动下游信号转导，调节植物代谢以响应盐碱胁迫(Kudla et al., 2018)。ABA 通路主要通过调节几个耐盐性基因的表达参与植物抗盐碱反应(Yu et al., 2020)。当植物受到盐碱胁迫时，ABA 在细胞内合成并积累，受体 RCAR 与 ABA 结合以释放 SnRK2，SnRK2 可激活并磷酸化下游转录因子 AREB/ABF 并启动 ABA 反应，以调节植物在盐碱环境下的生长和发育(Fujita et al., 2013)。

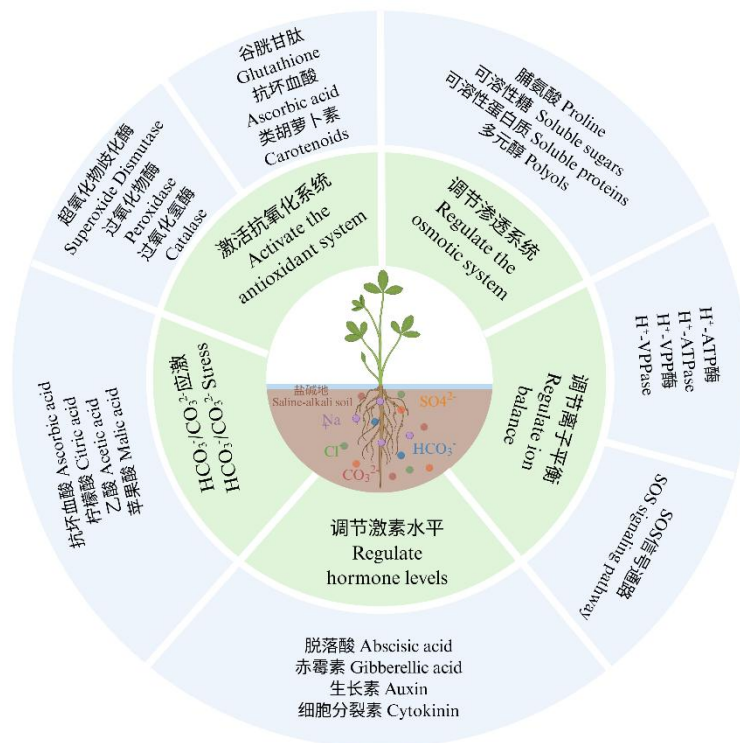


图 1 植物响应盐碱胁迫的生理生化机制

Fig. 1 Physiological and biochemical mechanisms of plant response to saline and alkaline stresses

2 植物响应盐碱胁迫的根际微生态机制

2.1 根际微生物群落介导的植物响应盐碱胁迫的机制

2.1.1 根际微生物群落多样性及组成介导的植物响应盐碱胁迫的机制

植物在盐碱胁迫下通过分泌化合物以招募特定的微生物或产生触发微生物变化的信号分子，最终影响了微生物群落多样性和组成(Li et al., 2021; Xiong et al., 2021)。例如，盐生植物西洋梨(*Pyrus communis*)可使根际土壤中积累更多盐离子，导致耐盐或嗜盐细菌在根际中显著富集。其中，节杆菌属(*Arthrobacter*)的显著富集可为植物提供更多的氮素，促进植物在盐碱胁迫下的生长(Li et al., 2021)。雷进田(2024)发现，耐盐碱水稻长白 9 号在盐碱胁迫下增加了变形菌门中的假单胞菌和盐单胞菌(*Halomonas*)、拟杆菌门中的肠杆菌(*Enterobacter*)和伯克霍尔德菌(*Burkholderia*)相对丰度，这些细菌可产生胞外多糖以协助植物抵御盐碱胁迫。

此外, 抗盐碱水稻品种根际细菌网络节点数量和边数量显著低于敏感水稻, 但网络稳定性更高, 细菌间的联系也更加紧密, 暗示了抗盐碱品种不仅能募集到对生长和抗逆相关的有益菌, 还可影响细菌之间的相互关系, 充分发挥微生物群落的相互作用以帮助植物抵御盐碱胁迫, 同时在盐生植物花花柴(*Karelinia caspia*)和梭梭树根际土壤中也存在类似现象(Ding et al., 2024)。

2.1.2 根际微生物群落功能介导的植物响应盐碱胁迫的机制

虽然不同耐盐碱植物的根际具有不同的微生物群落, 但它们都富集了 Na^+ 运输、固氮和磷酸盐溶解等基因, 因此微生物的生态功能对植物响应盐碱胁迫具有重要作用(Qiu et al., 2022)。例如, 对盐生植物碱蓬(*Suaeda salsa*)和芦苇(*Phragmites australis*)的根际土壤进行宏基因组分析发现, 根际土壤中与糖酵解、ABC 转运蛋白、磷酸盐溶解、盐适应途径有关的代谢途径显著富集, 可减轻盐碱胁迫对植物的危害(Li et al., 2025)。Zheng 等(2021)发现在耐盐植物根际微生物中 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因的丰度较低, 将使它们在细胞中保留 Na^+ 。由于微生物的耐盐性明显高于植物细胞, 积累的 Na^+ 不会影响其生长。因此, 根际微生物可以通过这种方式保护其宿主免受高钠浓度的影响。随着对微生物功能的深入研究, 在微生物群落研究的基础上筛选关键的抗逆单菌微生物, 并对其进行相应的功能研究, 对进一步阐明微生物增强植物抗逆具有重要作用。例如, 范文强(2024)从抗盐紫花苜蓿品种根际土中筛选出 18 种关键耐盐碱细菌, 发现它们均具有分泌 IAA、胞外多糖和嗜铁素的作用, 还有 13 种菌可溶解有机磷, 14 种菌可溶解无机磷, 16 种菌具有解钾能力。Wu 等(2022)在耐盐甜高粱品种的根际中发现鞘氨醇单胞菌可参与植物 CO_2 固定, 促进植物光合作用, 同时 β -变形菌、假单胞菌和黄杆菌能够分泌 IAA 和 ACC 脱氢酶, 放线菌可分泌多种代谢物共同促进植物耐盐碱性。综上, 微生物群落是植物抗盐碱胁迫的关键因素, 现已有研究证明植物相关微生物的组成具有植物物种和环境特异性(Li et al., 2021), 所以挖掘强耐盐碱植物的微生物群落或关键微生物, 并探索其相关的功能仍是现在的研究热点。

3 PGPM 增强植物耐盐碱胁迫的机制

PGPM 通常在植物耐受盐碱胁迫和促进生长方面起到关键作用, 故其已被证明是一项可持续利用的技术(Choudhary et al., 2022)。PGPM 可以通过(1)调节植物激素和 ACC 脱氢酶控制植物防御系统; (2)产生抗氧化剂并诱导植物产生渗透物质抵御氧化损伤; (3)促进营养物质吸收利用进而改善植物生长; (4)调节植物代谢途径促进植物抵御盐碱胁迫。此外, PGPM 还能够重塑根际微生物群落组成和生态功能, 增强植物的耐盐碱能力(邵美琪, 2021)(图 2)。

3.1 调节植物激素水平

植物适应盐碱胁迫的能力与微生物能否产生植物激素密切相关(Bhise & Dandge, 2019; Kumawat et al., 2022)。此外, PGPM 还可提高 ACC 脱氢酶活性, 调节乙烯水平, 减缓胁迫引起的乙烯含量过高对植物造成抑制作用。

3.1.1 ABA

调节 ABA 水平对植物应对盐碱胁迫具有积极作用, 研究发现枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)可分泌 ABA, 增加质膜 H^+ -ATP 酶的活性使根际酸化, 以降低土壤高 pH 值。并且枯草芽孢杆菌还可诱导 NO 合成, NO 介导的信号通路进一步增强了植物抗氧化酶活性、Fe 积累, 并降低 Na^+ 积累, 有利于植物抵御盐碱胁迫(Zhou et al., 2017; Zou et al., 2024)。此外,

枯草芽孢杆菌 IB22(*Bacillus subtilis* IB22)还可通过影响小麦中与 ABA 分解代谢相关的基因(上调 *HvNCED2* 基因和下调 *HvCYP707A1* 基因), 曼氏假单胞菌(*P. mandelii* IB-Ki14)通过影响 ABA 从芽到根的运输, 均增加了 ABA 在植物根中的积累, 从而激活根系生长, 促进植物对水分的吸收, 降低盐碱胁迫对植物的损伤(Arkipova et al., 2020; Krishnamoorthy et al., 2022)。综上, PGPM 可通过影响植物 ABA 的合成和代谢增强植物对盐碱胁迫的耐受性。

3.1.2 IAA

IAA 作为植物生长素, 目前已发现许多共生细菌, 如根瘤菌(*Rhizobium*)、慢生根瘤菌(*Bradyrhizobium*)、念珠藻(*Nostoc*)、固氮菌(*Azotobacter*)、假单胞菌和节杆菌(*Arthrobacter*)等在盐胁迫条件下均可分泌 IAA(Abd_Allah et al., 2017; Egamberdieva et al., 2018; Kumar et al., 2020)。其中, 大部分细菌可利用植物根部代谢释放的色氨酸合成 IAA, 改善根系结构, 增加水分吸收, 并通过合成渗透物质调节植物代谢稳态、ROS 解毒、诱导大量胁迫相关基因的表达及特异性蛋白质合成(Etesami et al., 2018; Duca et al., 2020)。例如, Gang 等(2018)利用 LC-MS 技术鉴定了克雷伯氏菌 SGM 81(*Klebsiella* SGM 81)中的 *ipdC* 基因, 证明可产生和分泌 IAA, 并在田间条件下显著增加了石竹(*Dianthus caryophyllus*)的根毛, 增加了根部表面积, 加大了植物对水分的吸收。Kang 等(2019)的研究也发现脱羧勒克菌 MO1(*Leclercia adecarboxylata* MO1)产生的 IAA 参与番茄碳水化合物、有机酸和叶绿素的合成, 并上调了植物 *ipdc* 基因的表达, 增强了植物对盐胁迫的耐受性。

3.1.3 ACC 脱氨酶

在盐碱等非生物胁迫中, PGPM 产生的 ACC 脱氨酶可以将 ACC 转化为氨和 α -酮丁酸酯来降低植物中的 ACC 和乙烯水平, 使植物内源乙烯含量不能达到抑制浓度(Glick et al. 2014)。此外, 产 ACC 脱氨酶的 PGPM 在盐碱胁迫条件下还积极参与植物细胞质中渗透物质的形成和细胞膜的稳定性。例如, Shahid 等(2021)报道耐盐细菌蔗糖小迫氏菌(*Kosakonia sacchari*)显著增加了绿豆(*Vigna radiata*)ACC 脱氨酶活性, 并降低了细胞膜损伤和 Na^+/K^+ 离子比。研究还发现, 克雷伯氏菌 IG3(*Klebsiella* IG3)在 $100 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 胁迫下可显著提高编码 ACC 脱氨酶的 *acds* 和编码 IAA 的 *ipdc* 基因的表达, 并增加了燕麦(*Avena sativa*)的茎长和根长(Sapre et al., 2018)。因此, PGPM 对植物的作用是多方面的, 通过影响各种代谢途径共同提高植物耐盐碱性。

3.2 控制渗透平衡

PGPM 能够通过多种方式帮助植物调节细胞内的渗透压和离子平衡。例如, 一些耐盐微生物能够合成并分泌渗透保护物(如脯氨酸、海藻糖、谷氨酸等类似物), 这些物质可被植物吸收利用, 从而降低植物细胞内的渗透势, 增强其对盐碱胁迫的耐受性(Madhu et al., 2022)。其中脯氨酸是一种水溶性氨基酸, 是重要的渗透调节物质, 在最佳生长条件和盐碱条件下, 其在植物中的含量从游离氨基酸总数的 20% 增加到 80%(Kumar et al., 2021)。Niu 等(2022)接种黄白色链霉菌 OsiLf-2(*Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2)在水稻根际中能提高水稻脯氨酸含量, 增强了水稻的耐盐碱性。海藻糖和甜菜碱等物质也是植物响应逆境胁迫中重要的渗透物质。例如, 蜡芽孢杆菌 G2(*Bacillus cereus* G2)增加了甘氨酸、甜菜碱和脯氨酸的生物合成底物, 加快了这些渗透物质的生物合成速度, 从而减少了电解质的泄漏, 增加了相对含水量, 最终保护了甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)细胞膜系统免受盐胁迫的伤害(Peng et al., 2023)。

除积累渗透物质外,水通道蛋白作为质膜内在蛋白(PIP)和细胞质内在蛋白(TIP)家族的成员,在维持植物渗透压中也发挥重要作用(Grondin et al, 2020)。研究发现,PGPM 可通过上调水通道蛋白基因的表达,增强植物对盐胁迫的耐受性。例如,巨大芽孢杆菌(*B. megaterium*)可上调玉米水通道蛋白基因 *ZmPIP* 和 *PIP2-1* 的表达,提高玉米根系的导水性和耐盐性;氮螺旋菌 AZ39(*Azospirillum brasilense* AZ39)可上调大麦(*Hordeum vulgare*)水通道蛋白基因 *HvPIP2;1* 的表达,增加了大麦幼苗根毛的长度和密度,促进水分吸收,从而减轻盐胁迫对大麦的损伤(Gond et al, 2015; Zawoznik et al., 2011)。

3.3 增强抗氧化防御系统

盐碱胁迫诱导植物产生大量的 ROS,从而引发氧化胁迫。PGPM 通过抗氧化防御系统清除过量的 ROS,该系统包括 APX、CAT、SOD 等酶的分泌,以及非酶的低分子量抗氧化化合物,包括类胡萝卜素、抗坏血酸、谷胱甘肽和类胡萝卜素等。例如, Ali 等(2022)的研究发现,阴沟肠杆菌 PM23(*Enterobacter cloacae* PM23)显著上调了玉米编码抗氧化酶基因的表达,增强了植物 SOD、APX 和 POD 的活性,提高了玉米对盐碱胁迫耐受性。Waller 等(2005)研究发现,定植于大麦根部的印度拟枝孢菌(*Piriformospora indica*)可通过谷胱甘肽-抗坏血酸循环激活抗氧化能力,增强了大麦对盐胁迫的耐受性。Andres-Barrao 等(2021)的研究也发现肠杆菌 SA187(*Enterobacter* SA187)可促进拟南芥硫代谢,从而提高谷胱甘肽水平以减轻 ROS 诱导的损伤。Gul 等(2023)将枯草芽孢杆菌 NA2(*Bacillus subtilis* NA2)接种到小麦后,叶片中类胡萝卜素和花青素含量均有所增加,改善了小麦对盐碱胁迫的耐受性。综上,逆境环境条件下,PGPM 通过调节植物多种抗氧化途径提高植物对盐碱胁迫的耐受性。

3.4 维持离子平衡

植物在盐胁迫下积累大量 Na^+ ,使细胞内 K^+/Na^+ 比例失衡,影响多种蛋白质的生理过程和功能,对植物造成毒害(Assaha et al., 2017)。Abdel Latef 等(2020)发现,接种生脂固氮螺菌(*Azospirillum lipoferum*)或褐球固氮菌(*Azotobacter chroococcum*)减少了玉米 Na^+ 的含量,增加了 K^+ 的含量,所以 PGPM 有助于植物在盐碱胁迫下的离子稳态。植物中的高亲和力和 K^+ 转运蛋白 1(*HKT1*)通过从木质部去除 Na^+ 并将 Na^+ 送回根,从而有助于维持细胞内 K^+/Na^+ 比例平衡(Kaundal et al., 2019)。 Na^+/H^+ 反转运蛋白(*NHX1*)和质子泵(*AVPI*)也被证明在不同植物的耐盐性中发挥重要作用(Bassil et al., 2011; Lian et al., 2024)。研究发现,盐胁迫下,由粪产碱菌 JBCS129(*Alcaligenes faecalis* JBCS129)产生的挥发性化合物上调了拟南芥 *HKT1*、*NHX1* 和 *AVPI* 基因的表达,帮助植物在盐胁迫下维持了离子稳态(Bhattacharyya et al, 2015)。谷氨酸棒状杆菌 YD01(*Glutamicibacter* YD01)通过诱导水稻 *OsHKT1* 基因的表达,帮助水稻幼苗在盐胁迫下维持离子稳态(Ji et al ., 2020),该菌株还产生 ACC 脱氨酶和 IAA,进一步改善了植物在逆境下的生长。

3.5 促进营养吸收

植物中 Na^+ 和 Cl^- 水平的升高限制了植物对其他营养物质的吸收,PGPM 可通过增加土壤中养分含量以增强植物耐盐碱性(Guo et al., 2020)。其中,固氮细菌利用一种高度保守的酶——由两种金属蛋白(FeMo-蛋白和 Fe-蛋白)组成的固氮酶将大气中的氮转化为可利用的氮,合成铵或硝酸盐的形式供植物吸收利用(Patel et al., 2022)。溶磷菌分泌的高分子量有机酸将不能被植物吸收利用的磷转化为能被植物吸收利用的磷形式。此外,这些分泌的酸有助

于降低周围土壤的 pH 值,从而有助于维持有效磷含量(Cherchali et al., 2019)。溶钾菌对提高盐碱胁迫下植物养分吸收发挥重要作用,如假单胞菌、芽孢杆菌可通过溶解各种硅酸盐矿物,促进植物对钾的吸收利用(Jaiswal et al., 2016; Vasanthi et al., 2018)。PGPM 还会产生铁载体,将 Fe^{3+} 还原为 Fe^{2+} , 在 Fe^{3+} 有限的条件下供自身和植物利用(Sultana et al., 2021; Timofeeva et al., 2022)。例如, Sultana 等(2021)发现阿耶波多氏芽孢杆菌(*Bacillus aryabhattai* MS3)可分泌一种铁载体(即 2,3-二羟基苯甲酰甘氨酸)增加盐碱土壤中水稻的叶绿素含量,提高了植物的耐盐碱性。此外, PGPM 分泌的有机酸、酶等活性物质,还可改善土壤结构,提高土壤的保水能力和透气性(Xie et al., 2024),有益微生物通过改良土壤的物理化学性质促进了植物在盐碱胁迫下的生长和发育。

3.6 调节代谢途径

随着高通量技术和生物信息学的快速发展,微生物对植物盐碱胁迫耐受性的研究取得了显著的进展。例如,通过转录组分析发现,在盐胁迫下接种枯草芽孢杆菌,导致棉花 481 个基因上调,75 个基因下调,这些基因显著富集在戊糖和葡萄糖相互转化途径,植物病原体相互作用和植物激素信号转导等多条代谢途径中,有助于植物响应盐胁迫(Akbar et al., 2022)。Prabhukarthikeyan 等(2022)通过蛋白质组学分析证实,接种巨大芽孢杆菌 BS11(*B. megaterium* BS11)上调了水稻与植物代谢、转录、转运体、信号传导、防御和胁迫反应相关基因的表达。Zhao 等(2022)通过蛋白质组和代谢组学分析发现,芽孢杆菌 wp-6(*Bacillus* wp-6)显著影响了小麦幼苗中 88 个差异蛋白的表达,并对植物的缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸降解、核糖体、过氧化物酶体、乙醛酸盐和二羧酸盐代谢、半乳糖代谢、脂肪酸代谢、脂肪酸降解以及 α -亚麻酸代谢造成影响,有效调控了小麦对盐胁迫的适应性(Kailash et al., 2023)。

3.7 调节根际微生物群落结构和功能

PGPM 通过调节植物代谢活动增强其适应盐碱胁迫的耐受性,同时也影响根系释放各种分泌物,进而重塑根际微生物群落的组成和功能,招募有益微生物在根际定殖,进而对植物产生可持续的有益作用(Roesti et al., 2006; 徐扬等, 2020)。例如,解淀粉芽孢杆菌 NBRISN13(*Bacillus amyloliquefaciens* NBRISN13)通过调节水稻渗透物质的分泌,招募更多有益微生物,并分泌更多渗透保护剂,从而产生可持续的保护作用(Nautiyal et al., 2013)。PGPM 通过合成和感知信号分子,从而调节自身代谢活动,与群体进行相互调控,维持整个根际生态系统的动态平衡和各元素(碳、氮、铁等)生物地球化学循环(宋凯等, 2021)。例如,枯草芽孢杆菌 NCD-2(*Bacillus subtilis* NCD-2)增加了番茄根际节杆菌、芽孢杆菌、鞘氨醇单胞菌和微枝形杆菌属等有益菌的相对丰度,显著提高了根际微生物对羧酸类碳源和碳水化合物碳源的利用率,促进了土壤碳循环,加强了枯草芽孢杆菌 NCD-2 对番茄的持续促生作用(邵美琪等, 2021)。宋凯等(2021)通过根际共现网络分析发现,嗜根寡养单胞菌 DSM14405T (*Stenotrophomonas rhizophila* DSM14405T)可重塑根际微生物群落,提高了与氮素利用相关的微生物(如 Cyanobacteria 和 Actinobacteria),提高植物总氮和可溶性蛋白含量。此外,嗜根寡养单胞菌 DSM14405T 还阻碍了根际微生物群落多样性的降低,并通过氨化作用,提高了土壤养分,对增强油菜适应盐碱胁迫具有改善作用。因此,PGPM 不仅通过自身代谢特性促进植物适应盐碱胁迫,还通过影响其他有益微生物的共线性网络关系,对宿主植物产生有益作用。此外,根际微生物群落功能也会随着其结构的变化而发生改变。Xiao 等(2024)的研究

发现, 接种枯草芽孢杆菌增强了甘草根际细菌群落的共线性网络, 通过 PICRUST2 预测细菌群落功能发现, 与新陈代谢途径(主要包括碳水化合物代谢、氨基酸代谢、脂质代谢和能量代谢等)相关的微生物类群丰度显著增加, 对土壤中碳水化合物和铵态氮的转化至关重要, 促进了植物在盐碱环境中的生长。Hou 等(2024)的研究也发现, 接种萎缩芽孢杆菌 WZYH01(*Bacillus atrophaeus* WZYH01)改变了玉米根际细菌群落的碳循环功能, 主要包括化学异养、发酵和光养, 从而促进玉米光合作用并改善根际土的生态系统功能。因此, PGPM 在一定程度上影响土壤微生物群落结构, 形成一个复杂的生态关系网络, 并发挥微生物群落的生态功能, 增强了植物适应盐碱胁迫的耐受性。

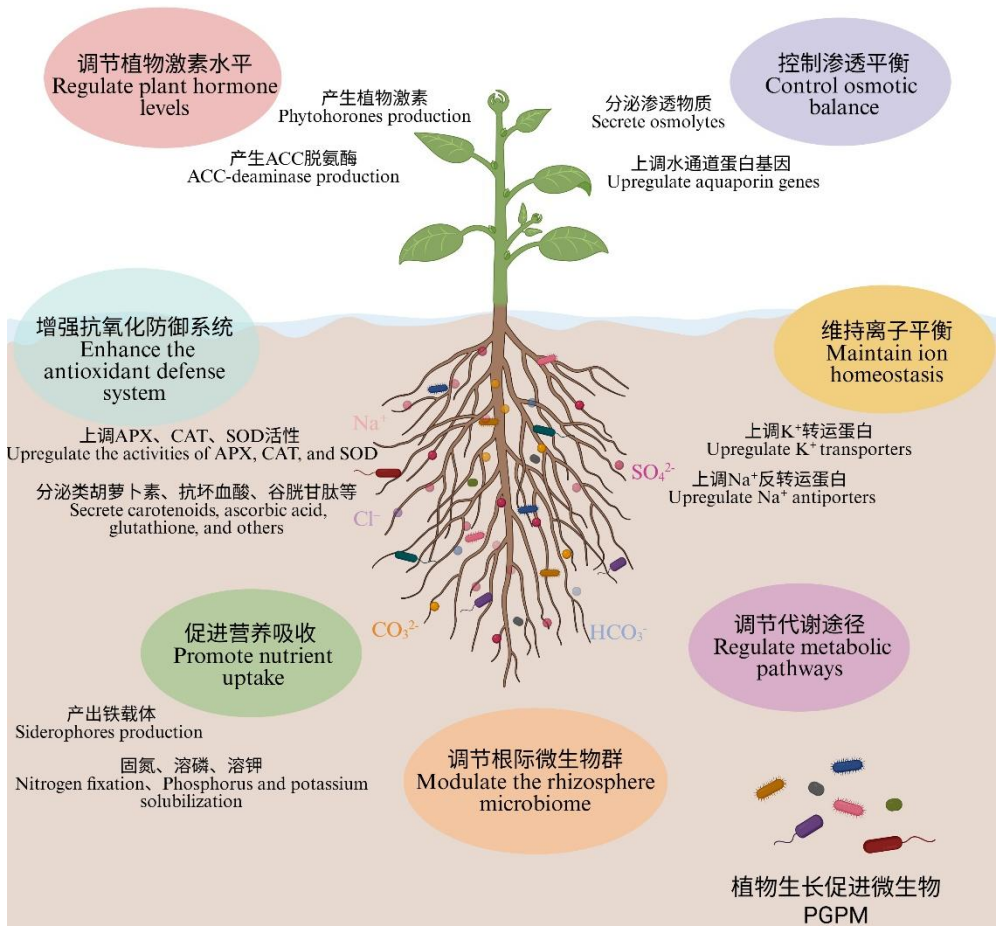


图 2 PGPM 增强植物耐盐碱胁迫的机制

Fig. 2 Mechanism of PGPM to enhance plant tolerance to salinity stress

4 总结与展望

土壤盐碱化威胁着全球粮食安全和生态系统安全, 在世界范围内造成严重的作物损失和草牧业损失, 植物在盐碱胁迫下可通过自身的多种代谢活动(抗氧化系统、渗透系统、离子平衡、激素分泌和 $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$ 应激)以响应盐碱胁迫, 目前已挖掘到多种抗盐碱基因、转录

因子和信号转导通路参与这些代谢途径，为耐盐碱性作物或牧草育种工作提供了科学依据。随着生物分子技术的快速发展，植物育种仍是应对土壤盐碱化的主要研究内容，且将育种研究与 PGPM 研究相融合可更有利于植物抵御逆境胁迫，是目前的研究热点。PGPM 不仅可以调节植物代谢活动帮助植物响应盐碱胁迫，还可调节土壤养分和微生物结构促进植物抵御盐碱胁迫。这些行动可以减轻植物盐碱损伤，促进植物的生长和生产力，并且长期存在土壤中对植物和生态产生可持续作用。目前，科学研究主要集中在植物响应盐碱胁迫的生理分子机制和根际微生物机制，但更进一步的机制研究仍有欠缺，未来多可从植物响应盐碱胁迫的基因、养分循环以及人工混合菌群等方向做更深入的研究。

在基因方面，植物中的抗逆基因可调控根系分泌物的组成，吸引 PGPM 定殖。与离子平衡、抗氧化和渗透调节相关的基因可增强 PGPM 的促生效应。信号传导基因还可调控 PGPM 诱导的信号网络，提升植物耐盐性。但现有研究多集中于单一功能基因或单一菌株的互作机制，未能全面解析多基因、多菌种协同作用的复杂网络。其次，对于功能基因如何精确调控 PGPM 的定殖和促生效应的分子机制了解不足，尤其是在不同植物种类或生长阶段中的动态变化尚未明确。此外，环境因素(如盐浓度、pH 值的变化)对功能基因与 PGPM 互作的影响研究较少，限制了 PGPM 在实际盐碱土壤中的应用潜力。未来研究应致力于利用多组学技术(如转录组、代谢组、宏基因组)解析功能基因与 PGPM 互作的全局机制，聚焦植物-促生菌互作的基因网络，探究植物基因如何调节生理代谢活动，改变根系分泌物组分，从而招募有益微生物促进植物抵御盐碱胁迫，并挖掘关键调控基因，利用基因编辑技术优化植物与促生菌的协同效应，为提升植物耐盐碱能力提供新策略。还需探索不同环境条件下功能基因与 PGPM 的互作动态，并开发多菌种协作的生物制剂。

在养分循环方面，PGPM 在盐碱胁迫下可通过固氮、氨化、硝化和反硝化作用，优化土壤中氮的转化和利用效率。此外，PGPM 还可分泌有机酸和铁载体，改善盐碱土壤结构，提升氮的可利用性。但是，现研究多数集中在碳循环中，而对氮循环机制甚少。例如，关于 PGPM 在盐碱环境中氮代谢功能的适应机制尚不明确，尤其是其在高盐、高碱条件下的活性和氮素转化效率的变化规律研究较少。另一方面，PGPM 与植物氮代谢基因互作的分子机制缺乏系统性解析，具体如何调控植物根际氮吸收与代谢仍需深入探讨。因此，未来研究应结合多组学技术(如宏基因组、转录组和代谢组)，解析 PGPM 促进氮循环的分子网络和环境适应机制。同时，需重点研究菌株对植物氮代谢基因的调控路径，并筛选高效、耐盐促生菌群体。开发适用于不同盐碱土壤环境的多功能微生物制剂，以及构建高效稳定的人工菌群体系，将为盐碱地农业提供理论支持和技术解决方案，推动其可持续发展。

在人工混合菌群方面，人工混合菌群能够多途径改善盐碱环境中的土壤养分利用效率和植物抗逆性。目前人工混合菌群研究仍有较多问题。例如，菌群的稳定性和功能协同效应难以长期维持。在复杂盐碱土壤环境中，不同菌株之间可能存在竞争，导致某些功能菌失活或效能下降。其次，缺乏对菌群与植物互作的动态机制研究，目前多聚焦于单一菌株功能，而忽视菌群内部相互作用及其与植物信号网络的综合调控。因此，未来研究可通过组学技术解析菌群与植物互作的动态分子机制，构建功能稳定的高效菌群，还可利用合成生物学优化菌株特性，提升其耐盐碱能力和生态适应性。此外，我们还可探索菌群与植物信号通路的协同调控，制定精准化、区域化的菌群应用策略，为盐碱地农业可持续发展提供新思路。

参考文献

- ABD_ALLAH E F, ALQARAWI A A, HASHEM A, et al., 2017. Endophytic bacterium *Bacillus subtilis* (BERA 71) improves salt tolerance in chickpea plants by regulating the plant defense mechanisms [J]. *Journal of Plant Interactions*, 13(1): 37-44.
- ABDEL LATEF A A H, ABU ALHMAD M F, KORDROSTAMI M, et al., 2020. Inoculation with *Azospirillum lipoferum* or *Azotobacter chroococcum* reinforces maize growth by improving physiological activities under saline conditions [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(3): 1293-1306.
- AFZAL M, HINDAWL S E S, ALGHAMDI S S, et al., 2023. Potential breeding strategies for improving salt tolerance in crop plants[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(6): 3365-3387.
- AHANGER M A, AZIZ U, ALSAHLI A A, et al., 2019. Influence of exogenous salicylic acid and nitric oxide on growth, photosynthesis, and ascorbate-glutathione cycle in salt stressed *Vigna angularis* [J]. *Biomolecules*, 10(1): 42.
- AKBAR A, HAN B, KHAN A H, et al., 2022. A transcriptomic study reveals salt stress alleviation in cotton plants upon salt tolerant PGPR inoculation [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 200: 104928.
- ALI B, WANG X, SALEEM M H, et al., 2022. PGPR-mediated salt tolerance in maize by modulating plant physiology, antioxidant defense, compatible solutes accumulation and bio-surfactant producing genes [J]. *Plants*, 11(3): 345.
- AN D, CHEN J G, GAO Y Q, et al., 2017. AtHKT1 drives adaptation of *Arabidopsis thaliana* to salinity by reducing floral sodium content [J]. *PLoS Genetics*, 13(10): e1007086.
- AN Y, GAO Y, TONG S Z, et al., 2021. Morphological and physiological traits related to the response and adaption of *Bolboschoenus planiculmis* seedlings grown under salt-alkaline stress conditions [J]. *Frontiers in Plant Science*, 12: 567782.
- ANDRÉS-BARRAO C, ALZUBAIDY H, JALAL R, et al., 2021. Coordinated bacterial and plant sulfur metabolism in *Enterobacter* sp. SA187-induced plant salt stress tolerance [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(46): e2107417118.
- ARDIE S W, LIU S, TAKANO T, et al., 2010. Expression of the AKT1-type K⁺ channel gene from *Puccinellia tenuiflora*, PutAKT1, enhances salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Reports*, 29: 865-874.
- ARKHIPOVA T, MARTYNENKO E, SHARIPOVA G, et al., 2020. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on the content of abscisic acid and salt resistance of wheat plants [J]. *Plants*, 9(11): 1429.
- ASSAHA D V M, UEDA A, SANEOKA H, et al., 2017. The role of Na⁺ and K⁺ transporters in salt stress adaptation in glycophytes [J]. *Frontiers in Physiology*, 8: 509.
- BAHMANI K, NOORI S A S, DARBANDI A I, et al., 2015. Molecular mechanisms of plant

- salinity tolerance: A review [J]. Australian Journal of Crop Science, 9(4): 321-336.
- BAO H J, ZHANG H P, WANG W, et al., 2024. Response of 14 triticale germplasms to saline-alkali stress at germination stage [J]. Seed, 43(10): 34-42. [鲍海娟, 张海萍, 王伟, 等, 2024. 14 份小黑麦种质萌发期对盐碱胁迫的响应[J]. 种子, 43(10): 34-42.]
- BASSIL E, TAJIMA H, LIANG Y C, et al., 2011. The Arabidopsis Na^+/H^+ antiporters *NHX1* and *NHX2* control vacuolar pH and K^+ homeostasis to regulate growth, flower development, and reproduction [J]. The Plant Cell, 23(9): 3482-3497.
- BHATTACHARYYA D, YU S M, LEE YH, 2015. Volatile compounds from *Alcaligenes faecalis* JBCS1294 confer salt tolerance in Arabidopsis thaliana through the auxin and gibberellin pathways and differential modulation of gene expression in root and shoot tissues [J]. Plant Growth Regulation, 75: 297-306.
- BHISE K K, DANDGE P B, 2019. Alleviation of salinity stress in rice plant by encapsulated salt tolerant plant growth promoting bacteria *Pantoea agglomerans* strain KL and its root colonization ability [J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 65: 1955-1968.
- CAO Y B, SONG H F, ZHANG L Y, 2022. New insight into plant saline-alkali tolerance mechanisms and application to breeding [J]. International Journal of Molecular Sciences, 23(24): 16048.
- CHEN C, SUN X L, DUANMU H Z, et al., 2015. *GsCML27*, a gene encoding a calcium-binding EF-hand protein from Glycine soja, plays differential roles in plant responses to bicarbonate, salt and osmotic stresses [J]. PLoS One, 10(11): e0141888.
- CHEN G J, ZHENG D F, FENG N J, et al., 2022. Physiological mechanisms of ABA-induced salinity tolerance in leaves and roots of rice [J]. Scientific Reports, 12(1): 8228.
- CHERCHALI A, BOUKHELATA N, KACI Y, et al., 2019. Isolation and identification of a phosphate-solubilizing *Paenibacillus polymyxa* strain GOL 0202 from durum wheat (*Triticum durum* Desf.) rhizosphere and its effect on some seedlings morphophysiological parameters [J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 19: 101087.
- CHOUDHARY M, CHANDRA P, DIXIT B, et al., 2022. Plant growth-promoting microbes: role and prospective in amelioration of salt stress [J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 53(13): 1692-1711.
- DING C, QI X, HOU S, et al., 2024. Microbial community structure and environmental adaptation in rhizosphere and non-rhizosphere soils of halophytic plants in the Ebinur Lake wetland [J]. Plant and Soil, 1-22.
- DU B H, ZHAO W D, AN Y M, et al., 2019. Overexpression of an alfalfa glutathione S-transferase gene improved the saline-alkali tolerance of transgenic tobacco [J]. Biology Open, 8(9): bio043505.
- DUCA D R, GLICK B R, 2020. Indole-3-acetic acid biosynthesis and its regulation in plant-associated bacteria [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 104: 8607-8619.
- EGAMBERDIEVA D, JABBOROVA D, WIRTH SJ, et al., 2018. Interactive effects of nutrients

- and *Bradyrhizobium japonicum* on the growth and root architecture of soybean (*Glycine max* L.) [J]. *Frontiers in Microbiology*, 9: 1000.
- ETESAMI H, MAHESHWARI D K, 2018. Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: Action mechanisms and future prospects [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 156: 225-246.
- FALHOF J, PEDERSEN J T, FUGLSANG A T, et al., 2016. Plasma membrane H⁺-ATPase regulation in the center of plant physiology [J]. *Molecular Plant*, 9: 323-337.
- FAN W Q, 2024. Study on the mechanism of alfalfa recruited rhizosphere microbiome in response to drought and salt stress [D]. Inner Mongolia: Inner Mongolia Agricultural University. [范文强, 2024. 苜蓿招募根际微生物响应干旱和盐胁迫的机制研究 [D]. 内蒙古: 内蒙古农业大学.]
- FANG S M, HOU X, LIANG X L, et al., 2021. Response mechanisms of plants under saline-alkali stress [J]. *Frontiers in Plant Science*, 12: 667458.
- FU J, LIU ZH, LI ZT, et al., 2017. Alleviation of the effects of saline-alkaline stress on maize seedlings by regulation of active oxygen metabolism by *Trichoderma asperellum* [J]. *PLoS One*, 12: e0179617.
- FUJITA Y, YOSHIDA T, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, et al., 2013. Pivotal role of the *AREB/ABF-SnRK2* pathway in ABRE-mediated transcription in response to osmotic stress in plants [J]. *Physiologia Plantarum*, 147: 15-27.
- GANG S, SARAF M, WAITE C J, et al., 2018. Mutualism between *Klebsiella* SGM 81 and *Dianthus caryophyllus* in modulating root plasticity and rhizospheric bacterial density [J]. *Plant and Soil*, 424: 273-288.
- GLICK B R, 2014. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world [J]. *Microbiological Research*, 169(1): 30-39.
- GOND S K, TORRES M S, BERGEN M S, et al., 2015. Induction of salt tolerance and up-regulation of aquaporin genes in tropical corn by rhizobacterium *Pantoea agglomerans* [J]. *Letters in Applied Microbiology*, 60(4): 392-399.
- GONG B, WANG X F, WEI M, et al., 2016. Overexpression of S-adenosylmethionine synthetase 1 enhances tomato callus tolerance to alkali stress through polyamine and hydrogen peroxide cross-linked networks [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 124: 377-391.
- GRONDIN A, AFFORTIT P, TRANCHANT-DUBREUIL C, et al., 2020. Aquaporins are main contributors to root hydraulic conductivity in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L) R. Br.] [J]. *PLoS One*, 15(10): e0233481.
- GUL S, JAVED S, AZEEM M, et al., 2023. Application of *Bacillus subtilis* for the alleviation of salinity stress in different cultivars of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Agronomy*, 13(2): 437.
- GUO J R, LU C X, ZHAO F C, et al., 2020. Improved reproductive growth of euhalophyte *Suaeda salsa* under salinity is correlated with altered phytohormone biosynthesis and signal transduction[J]. *Functional Plant Biology*, 47(2): 170-183.

- GUO R, YANG Z Z, LI F, et al., 2015. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum Aestivum*) to salt and alkali stress [J]. BMC Plant Biology, 15(1): 1-13.
- HAMDANI F, DERRIDJ A, ROGERS H J, 2017. Multiple mechanisms mediate growth and survival in young seedlings of two populations of the halophyte *Atriplex halimus* (L.) subjected to long single-step salinity treatments[J]. Functional Plant Biology, 44(8): 761-773.
- HE Y X, DONG Y S, YANG X D, et al., 2020. Functional activation of a novel R2R3-MYB protein gene, *GmMYB68*, confers salt-alkali resistance in soybean (*Glycine max* L.) [J]. Genome Biology, 63: 13-26.
- HOU Y L, WEI C C, ZENG W Z, et al., 2024. Application of rhizobacteria to improve microbial community structure and maize (*Zea mays* L.) growth in saline soil [J]. Environmental Science and Pollution Research, 31(2): 2481-2494.
- ILANGUMARAN G, SMITH D L, 2017. Plant growth promoting rhizobacteria in amelioration of salinity stress: a systems biology perspective [J]. Frontiers in Plant Science, 8: 1768.
- ISLAM F, YASMEEN T, ARIF M S, et al., 2016. Plant growth promoting bacteria confer salt tolerance in *Vigna radiata* by up-regulating antioxidant defense and biological soil fertility [J]. Plant Growth Regulation, 80: 23-36.
- JAISWAL D K, VERMA J P, PRAKASH S, et al., 2016. Potassium as an important plant nutrient in sustainable agriculture: a state of the art [J]. Potassium Solubilizing Microorganisms for Sustainable Agriculture: 21-29.
- JI J, YUAN D, JIN C, et al., 2020. Enhancement of growth and salt tolerance of rice seedlings (*Oryza sativa* L.) by regulating ethylene production with a novel halotolerant PGPR strain *Glutamicibacter* sp. YD01 containing ACC deaminase activity [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 42: 1-17.
- KAMAL M Z U, SARKER U, ROY S K, et al., 2024. Manure-biochar compost mitigates the soil salinity stress in tomato plants by modulating the osmoregulatory mechanism, photosynthetic pigments, and ionic homeostasis [J]. Scientific Reports, 14(1): 21929.
- KANG S M, SHAHZAD R, BILAL S, et al., 2019. Indole-3-acetic-acid and ACC deaminase producing *Leclercia adecarboxylata* MO1 improves *Solanum lycopersicum* L. growth and salinity stress tolerance by endogenous secondary metabolites regulation [J]. BMC Microbiology, 19: 1-14.
- KAUNDAL A, SANDHU D, DUENAS M, et al., 2019. Expression of the high-affinity K⁺ transporter 1 (*PpHKT1*) gene from almond rootstock ‘Nemaguard’ improved salt tolerance of transgenic Arabidopsis [J]. PLoS One, 14(3): e0214473.
- KHEDR A HA, ABBAS M A, WAHID A A A, et al., 2003. Proline induces the expression of salt-stress-responsive proteins and may improve the adaptation of *Pancreaticum maritimum* L. to salt-stress[J]. Journal of Experimental Botany, 54(392): 2553-2562.
- KRISHNAMOORTHY R, ROY CHOUDHURY A, WALITANG D I, et al., 2022. Salt stress tolerance-promoting proteins and metabolites under plant-bacteria-salt stress tripartite

- interactions [J]. *Applied Sciences*, 12(6): 3126.
- KUDLA J, BECKER D, GRILL E, et al., 2018. Advances and current challenges in calcium signaling [J]. *New Phytologist*, 218: 414-431.
- KUMAR A, SINGH S, GAURAV A K, et al., 2020. Plant growth-promoting bacteria: biological tools for the mitigation of salinity stress in plants [J]. *Frontiers in Microbiology*, 11: 1216.
- KUMAR M, KUMAR PATEL M, KUMAR N, et al., 2021. Metabolomics and molecular approaches reveal drought stress tolerance in plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(17): 9108.
- KUMAWAT K C, NAGPAL S, SHARMA P, 2022. Potential of plant growth-promoting rhizobacteria-plant interactions in mitigating salt stress for sustainable agriculture: A review [J]. *Pedosphere*, 32(2): 223-245.
- LEE J, ESCHEN-LIPPOLD L, LASSOWSKAT I, et al., 2015. Cellular reprogramming through mitogen-activated protein kinases [J]. *Frontiers in Plant Science*, 6: 940.
- LEI J T, 2024. Structure and function characteristics of microbial community in rhizosphere soil of saline-alkali resistant rice [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [雷进田, 2024. 抗盐碱水稻根际土壤微生物群落结构与功能特征研究 [D]. 北京: 中国科学院大学.]
- LI H, LA S K, ZHANG X, et al., 2021. Salt-induced recruitment of specific root-associated bacterial consortium capable of enhancing plant adaptability to salt stress [J]. *The ISME Journal*, 15(10): 2865-2882.
- LI J, XU H H, LIU W C, et al., 2015. Ethylene inhibits root elongation during alkaline stress through *AUXIN1* and associated changes in auxin accumulation [J]. *Plant Physiology*, 168: 1777-1791.
- LI M Y, WANG J L, YAO T, et al., 2021. Bacterial diversity and community structure in the rhizosphere of four halophytes [J]. *Curr Microbiology*, 78: 2720-2732.
- LI Q, YANG A, ZHANG W H, et al., 2019. Higher endogenous bioactive gibberellins and α -amylase activity confer greater tolerance of rice seed germination to saline-alkaline stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 162: 357-363.
- LI R, SHI F, FUKUDA K, et al., 2010. Interactive effects of various salt and alkali stresses on growth, organic solutes, and cation accumulation in a halophyte *Spartina alterniflora* (Poaceae) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 68(1): 66-74.
- LI X X, GAO X J, YU S Y, et al., 2025. Rhizosphere microbiota diversity and salt stress-alleviating functional genes in coastal wild salt-tolerant plants [J]. *Microbiological Research*, 128397.
- LIAN B Y, WU A M, WU H M, et al., 2024. GhVOZ1-AVP1 module positively regulates salt tolerance in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 258: 129116.
- LING L, 2021. High throughput mining saline-alkaline tolerance-related genes by integrating

multi-omic data of alfalfa [D]. Heilongjiang: Harbin Normal University. [凌磊, 2021. 碱关键基因高通量筛选的多组学整合研究[D]. 黑龙江: 哈尔滨师范大学.]

- LIU B S, KANG C L, WANG X, et al., 2015. Physiological and morphological responses of *Leymus chinensis* to saline-alkali stress [J]. Grassland Science, 61(4): 217-226.
- LIU C T, MAO B G, YUAN D Y, et al., 2021. Salt tolerance in rice: physiological responses and molecular mechanisms [J]. The Crop Journal, 10(1): 13-25.
- LIU X L, ZHANG H, JIN Y Y, et al., 2019a. Absciscic acid primes rice seedlings for enhanced tolerance to alkaline stress by upregulating antioxidant defense and stress tolerance-related genes [J]. Plant and Soil, 438: 39-55.
- LIU X, LIANG W, LI Y X, et al., 2019b. Transcriptome analysis reveals the effects of alkali stress on root system architecture and endogenous hormones in apple rootstocks [J]. Journal of Integrative Agriculture, 18: 2264-2271.
- LUO X F, DAI Y J, ZHENG C, et al., 2021. The ABI4-RbohD/VTC2 regulatory module promotes reactive oxygen species (ROS) accumulation to decrease seed germination under salinity stress [J]. New Phytologist, 229: 950-962.
- LU W X, DUANMU H, QIAO Y H, et al., 2020. Genome-wide identification and characterization of the soybean SOD family during alkaline stress [J]. PeerJ, 8: e8457.
- MUCHATE N S, NIKALJE G C, RAJURKAR N S, et al., 2016. Physiological responses of the halophyte *Sesuvium portulacastrum* to salt stress and their relevance for saline soil bio-reclamation[J]. Flora, 224: 96-105.
- MUNNS R, TESTER M, 2008. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Annual Review of Plant Biology, 59: 651-681.
- NAUTIYAL C S, SRIVASTAVA S, CHAUHAN P S, et al., 2013. Plant growth-promoting bacteria *Bacillus amyloliquefaciens* NBRISN13 modulates gene expression profile of leaf and rhizosphere community in rice during salt stress [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 66: 1-9.
- NIU S Q, GAO Y, ZI H X, et al., 2022. The osmolyte-producing endophyte *Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2 induces drought and salt tolerance in rice via a multi-level mechanism [J]. The Crop Journal, 10(2): 375-386.
- PATEL P, GAJJAR H, JOSHI B, et al., 2022. Inoculation of salt-tolerant *Acinetobacter* sp. (RSC9) improves the sugarcane (*Saccharum* sp. hybrids) growth under salinity stress condition [J]. Sugar Tech, 24(2): 494-501.
- PANDA A, RANGANI J, PARIDA A K, 2021. Unraveling salt responsive metabolites and metabolic pathways using non-targeted metabolomics approach and elucidation of salt tolerance mechanisms in the xero-halophyte *Haloxylon salicornicum*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 158: 284-296.
- PENG X Y, WANG Q L, LANG D Y, et al., 2023. *Bacillus cereus* G2 facilitates N cycle in soil, further improves N uptake and assimilation, and accelerates proline and glycine betaine

- metabolisms of *Glycyrrhiza uralensis* subjected to salt stress [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 71(42): 15485-15496.
- PRABHUKARTHIKEYAN S R, PARAMESWARAN C, SAWANT S B, et al., 2023. Unraveling the molecular basis of *Bacillus megaterium* interactions in rice for plant growth promotion through proteomics and gene expression [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 42(5): 2827-2839.
- QIU L P, KONG W B, ZHU H S, et al., 2022. Halophytes increase rhizosphere microbial diversity, network complexity and function in inland saline ecosystem [J]. Science of the Total Environment, 831: 154944.
- QU X, PAN Y Q, WANG P Q, et al., 2024. Response of phyllosphere and rhizosphere microbial communities to salt stress of *Tamarix chinensis* [J]. Plants, 13(8): 1091.
- ROESTI D, GAUR R, JOHRI BN, et al., 2006. Plant growth stage, fertilizer management, and bio-inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria affect the rhizobacterial community structure in rain-fed wheat fields [J]. Soil Biology and Biochemistry, 38(5): 1111-1120.
- SAHAY S, KHAN E, GUPTA M, et al., 2019. Nitric oxide and abscisic acid protects against PEG-induced drought stress differentially in *Brassica* genotypes by combining the role of stress modulators, markers, and antioxidants [J]. Nitric Oxide, 89: 81-92.
- SANTOS A A, SILVEIRA J A G, BONIFACIO A, et al., 2018. Antioxidant response of cowpea co-inoculated with plant growth-promoting bacteria under salt stress [J]. Brazilian Journal of Microbiology, 49: 513-521.
- SAPRE S, GONTIA-MISHRA I, TIWARI S, 2018. *Klebsiella* sp. confers enhanced tolerance to salinity and plant growth promotion in oat seedlings (*Avena sativa*) [J]. Microbiological Research, 206: 25-32.
- SARKAR A, GHOSH PK, PRAMANIK K, et al., 2018. A halotolerant *Enterobacter* sp. displaying ACC deaminase activity promotes rice seedling growth under salt stress [J]. Research in Microbiology, 169(1): 20-32.
- SASSE J, MARTINOIA E, NORTHEN T, et al., 2018. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome [J]. Trends in Plant Science, 23: 25-41.
- SHAH W H, RASOOL A, SALEEM S, et al., 2021. Understanding the integrated pathways and mechanisms of transporters, protein kinases, and transcription factors in plants under salt stress [J]. International Journal of Genomics, 2021(1): 5578727.
- SHAHID M, AMEEN F, MAHESHWARI H S, et al., 2021. Colonization of *Vigna radiata* by a halotolerant bacterium *Kosakonia sacchari* improves the ionic balance, stressor metabolites, antioxidant status and yield under NaCl stress [J]. Applied Soil Ecology, 158: 103809.
- SHAO M Q, 2021. Effect of *Bacillus subtilis* NCD-2 on the growth of tomato and microbial community diversity of rhizosphere soil under salt stress [D]. Hebei: Hebei Agricultural University. [邵美琪, 2021. 盐胁迫下枯草芽胞杆菌 NCD-2 菌株对番茄促生作用及对根际

微生物群落多样性的影响 [D]. 河北: 河北农业大学.]

- SHI P B, GU M F, 2020. Transcriptome analysis and differential gene expression profiling of two contrasting quinoa genotypes in response to salt stress [J]. BMC Plant Biology, 20: 568.
- SINGH A, 2021. Soil salinity: a global threat to sustainable development [J]. Soil Use and Management, 38: 39-67.
- SONG K, GUO X C, CHEN B, et al., 2021. Molecular mechanisms and biological significance of the naturally occurring turnover of DSF-family quorum sensing signal in the phytopathogen *Xanthomonas* [J]. Microbiology Letters, 61(1): 68-76. [宋凯, 郭晓春, 陈博, 等, 2021. 植物病原黄单胞菌退出群体感应生理状态的分子机制和生物学意义 [J]. 微生物报, 61(1): 68-76.]
- SULTANA S, ALAM S, KARIM M M, 2021. Screening of siderophore-producing salt-tolerant rhizobacteria suitable for supporting plant growth in saline soils with iron limitation [J]. Journal of Agriculture and Food Research, 4: 100150.
- SUN J L, LI S N, GUO H J, et al., 2021. Ion homeostasis and Na⁺ transport-related gene expression in two cotton (*Gossypium hirsutum* L.) varieties under saline, alkaline, and saline-alkaline stresses [J]. PLoS One, 16(8): e0256000.
- SUN J K, HE L, LI T, 2019. Response of seedling growth and physiology of *Sorghum bicolor* (L.) Moench to saline-alkali stress [J]. PLoS One, 14(7): e0220340.
- TIMOFEEVA A M, GALYAMOVA M R, SEDYKH S E, 2022. Bacterial siderophores: Classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture [J]. Plants, 11(22): 3065.
- VASANTHI N, SALEENA L M, RAJ S A, 2018. Silica solubilization potential of certain bacterial species in the presence of different silicate minerals [J]. Silicon, 10: 267-275.
- WASEL Y, 2012. Biology of halophytes [M]. Elsevier.
- WALLER F, ACHATZ B, BALTRUSCHAT H, et al., 2005. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 102(38): 13386-13391.
- WANG M, CHENG J, WU JH, et al., 2024. Variation in TaSPL6-D confers salinity tolerance in bread wheat by activating *TaHKT1;5-D* while preserving yield-related traits [J]. Nature Genetics, 1-13.
- WANG X Q, 2022. Root response mechanism of *Echinochloa frumentacen* under saline-alkali stress and its improvement effect of saline-alkali soil [D]. Yinchuan: Ningxia University. [王学琴, 2022. 湖南稷子根系对盐碱胁迫的响应机理及其改良盐碱地效果研究 [D]. 银川: 宁夏大学.]
- WANG Y J, JIANG L, CHEN J Q, et al., 2018. Overexpression of the alfalfa *WRKYII* gene enhances salt tolerance in soybean [J]. PLoS One, 13(2): e0192382.
- WEI T J, 2021. Field identification of saline-alkaline tolerance of alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars and its physiological mechanisms of stress tolerance [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [魏天娇, 2021. 紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)品种耐盐碱性

- 田间鉴定与抗逆生理机制的研究 [D]. 北京: 中国科学院大学.]
- WU F H, YANG J, ZHENG H X, et al., 2022. Interactions between the soil bacterial community assembly and gene regulation in salt-sensitive and salt-tolerant sweet sorghum cultivars [J]. *Land Degradation & Development*, 33(16): 2985-2997.
- WU S Y, ZHU P H, JIA B W, et al., 2018. A Glycine soja group S2 *bZIP* transcription factor GsbZIP67 conferred bicarbonate alkaline tolerance in *Medicago sativa* [J]. *BMC Plant Biology*, 18: 234.
- XIAO J C, XIAO J, GAO P C, et al., 2024. Enhanced salt tolerance in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. via *Bacillus subtilis* inoculation alters microbial community [J]. *Microbiology Spectrum*, 12(10): e03812-23.
- XIE X, GAN L Z, WANG C Y, 2024. Salt-tolerant plant growth-promoting bacteria as a versatile tool for combating salt stress in crop plants [J]. *Archives of Microbiology*, 206(8): 341.
- XIONG C, ZHU Y G, WANG J T, et al., 2021. Host selection shapes crop microbiome assembly and network complexity [J]. *New Phytologist*, 229(2): 1091-1104.
- XU F F, 2023. Promoting wheat growth under saline-alkaline rhizosphere bacterial and construction of synthetic communities stress and their mechanisms [D]. Inner Mongolia: Inner Mongolia Agricultural University. [许芳芳, 2023. 促进盐碱胁迫下小麦生长根际细菌与合成群落的构建及机理研究 [D]. 内蒙古: 内蒙古农业大学.]
- XU W F, JIA L G, BALVAKA F, et al., 2012. PIN2 is required for the adaptation of *Arabidopsis* roots to alkaline stress by modulating proton secretion [J]. *Journal of Experimental Botany*, 63: 6105-6114.
- XU Y, ZHANG G C, DING H, et al., 2020. Response of rhizosphere bacterial community structure associated with peanut (*Arachis hypogaea* L.) to high salinity and drought stress [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 42(6): 985-993. [徐扬, 张冠初, 丁红, 等, 2020. 花生根际土壤细菌群落对干旱和盐胁迫的响应 [J]. *中国油料作物学报*, 42(6): 985-993.]
- YANG Y Q, WU Y J, MA L, et al., 2019. The Ca^{2+} sensor SCABP3/CBL7 modulates plasma membrane H^{+} -ATPase activity and promotes alkali tolerance in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 31(6): 1367-1384.
- YANG Y Q, GUO Y, 2018. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses [J]. *New Phytologist*, 217: 523-539.
- YE X X, WANG H, CAO X L, et al., 2019. Transcriptome profiling of *Puccinellia tenuiflora* during seed germination under a long-term saline-alkali stress [J]. *BMC Genomics*, 20: 589.
- YI L P, MA J, LI Y., 2007. Impact of salt stress on the features and activities of root system for three desert halophyte species in their seedling stage[J]. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 50(Suppl 1): 97-106.
- YIN Z P, ZHANG H, ZHAO Q, et al., 2019. Physiological and comparative proteomic analyses of saline-alkali NaHCO_3 -responses in leaves of halophyte *Puccinellia tenuiflora* [J]. *Plant and Soil*, 437(1): 137-158.

- YU Z P, DUAN X B, LUO L, et al., 2020. How plant hormones mediate salt stress responses [J]. *Trends in Plant Science*, 25: 1117-1130.
- ZAWOZNIK M S, AMENEIROS M, BENAVIDES M P, et al., 2011. Response to saline stress and aquaporin expression in *Azospirillum*-inoculated barley seedlings [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 90: 1389-1397.
- ZHANG J, YU H Y, ZHANG Y S, et al., 2016. Increased abscisic acid levels in transgenic maize overexpressing *AtLOS5* mediated root ion fluxes and leaf water status under salt stress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 67: 1339-1355.
- ZHAO C Z, ZHANG H, SONG C P, et al., 2020. Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity [J]. *The Innovation*, 1(1): 100017.
- ZHAO Y G, ZHANG F H, MICKAN B, et al., 2022. Physiological, proteomic and metabolomic analysis provide insights into *Bacillus* sp.-mediated salt tolerance in wheat [J]. *Plant Cell Reports*, 41(1): 95-118.
- ZHENG Y F, XU Z C, LIU H D, et al., 2021. Patterns in the microbial community of salt-tolerant plants and the functional genes associated with salt stress alleviation [J]. *Microbiology Spectrum*, 9(2): e00767-21.
- ZHOU C, ZHU L, XIE Y, et al., 2017. *Bacillus licheniformis* SA03 confers increased saline-alkaline tolerance in chrysanthemum plants by induction of abscisic acid accumulation [J]. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1143.
- ZHOU W H, QIAN C, LI R C, et al., 2018a. *TaNAC6s* are involved in the basal and broad-spectrum resistance to powdery mildew in wheat [J]. *Plant Science*, 277: 218-228.
- ZHOU Y, YIN X C, WAN S M, et al., 2018b. The *Sesuvium portulacastrum* plasma membrane Na^+/H^+ antiporter SpSOS1 complemented the salt sensitivity of transgenic *Arabidopsis sos1* mutant plants [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 36: 553-563.
- ZHU J K, 2016. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. *Cell*, 167: 313-324.
- ZOU M, YU K, LIU H, et al., 2024. Effects of *Bacillus subtilis* on rose growth promotion and rhizosphere microbial community changes under saline-alkaline stress [J]. *Agronomy*, 14(4): 730.