



# 土壤微生物介导植物抗盐性机理的研究进展

孔亚丽<sup>1</sup>, 朱春权<sup>1</sup>, 曹小闯<sup>1</sup>, 朱练峰<sup>1</sup>, 金千瑜<sup>1</sup>, 洪小智<sup>2</sup>, 张均华<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup>中国水稻研究所/水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310006; <sup>2</sup>蚌埠市亿丰生物有机肥有限公司, 安徽蚌埠 233000

**摘要:** 土壤盐渍化是农业可持续生产面临的严重威胁之一。利用高效、低成本和适应性强的方法对盐渍区进行修复是一个具有挑战性的目标。土壤微生物在调节植物根际环境、调控生长发育和提高系统生产力等方面具有重要作用。近年来, 由微生物驱动的植物胁迫耐受性受到了广泛关注。通过识别和利用能与植物相互作用的土壤微生物来减轻盐胁迫, 为盐渍区改良提供了一种新策略, 也为与胁迫耐受相关新机制的发现开辟了新途径。了解不同微生物介导的胁迫耐受性的潜在生理机制对有效利用这些微生物促进农业可持续生产至关重要, 本文从植物养分吸收、渗透平衡、激素水平、抗氧化功能等方面论述了国内外关于土壤微生物介导植物耐盐性的作用机理, 评估了目前关于土壤微生物参与调节植物耐盐性相关研究的有益作用和不足之处, 提出了未来研究的发展方向。目前通过提高养分及水分吸收效率维持盐胁迫下植物离子稳态, 提高生长素的合成、降低乙烯的释放调控植物激素水平是土壤微生物改良植物耐盐性的目标过程, 然而单个外源微生物接种时会与土著微生物组竞争, 导致许多微生物菌株不能在土壤或植物根系中定殖或存活, 致使微生物在大规模农业生产应用中仅取得了有限的成功。未来微生物介导植物抗盐性的研究应突破单一微生物接种的研究方式, 进一步在群落水平上阐明植物-微生物的相互作用介导植物抗盐性的机制, 解决农业微生物利用的关键问题。

**关键词:** 盐胁迫; 土壤微生物; 根际促生细菌; 丛枝菌根真菌; 内生菌; 合成群落; 植物耐盐性

## Research Progress of Soil Microbial Mechanisms in Mediating Plant Salt Resistance

KONG YaLi<sup>1</sup>, ZHU ChunQuan<sup>1</sup>, CAO XiaoChuang<sup>1</sup>, ZHU LianFeng<sup>1</sup>, JIN QianYu<sup>1</sup>, HONG XiaoZhi<sup>2</sup>, ZHANG JunHua<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup>China National Rice Research Institute/State Key Laboratory of Rice Biology, Hangzhou 310006; <sup>2</sup>Bengbu Yifeng Bio-Organic Fertilizer Co. Ltd., Bengbu 233000, Anhui

**Abstract:** Soil salinization has seriously hindered the sustainable agricultural production. Remediation of salt affected areas with efficient, low cost and adaptable method is a challenging goal for scientists. Soil microorganisms play important roles in regulating rhizosphere environment of plants, enhancing plant development and productivity. Adaptation of plants to stress driven by soil microbes has been attracted extensive attention. The identification and exploitation of soil microorganisms that interact with plants in alleviating salt stress provides a new strategy for the improvement of saline area, as well as new approaches to discover mechanisms involved in stress tolerance. Knowledge of the underlying physiological mechanisms by which diverse microbes mediate stress tolerance, is critical to the effective use of these microbes to assure sustained agricultural production. This paper reviewed the recent studies about the mechanisms of soil microorganisms mediated in plant salt stress tolerance from the aspects of plant nutrient absorption, osmosis balance, hormone levels and antioxidant function. The beneficial effects and lack of current researches related to soil microorganism in the regulation of plant salt tolerance were evaluated, and the directions of the future research were also

收稿日期: 2020-07-13; 接受日期: 2020-12-18

基金项目: 国家自然科学基金(31872857)、国家重点研发计划(2016YFD0200801)、水稻生物学国家重点实验室开放基金(2017ZZKT10404)

联系方式: 孔亚丽, E-mail: kongyali@caas.cn. 通信作者张均华, E-mail: zhangjunhua@caas.cn

proposed. At present, improving nutrient and water uptake efficiency to maintain plant ion homeostasis under salt stress, increasing auxin synthesis and reducing ethylene release to regulate plant hormone levels seem to be promising target processes for soil biota-improved plant salt tolerance. However, limited success has been obtained in application of microorganism to large-scale agricultural production, due to the competition of introduced single microbial strains with native soil microbial communities which resulted in many bacterial strains has little colonization efficiency. The researches related to microbial mediated plant salinity tolerance should break through the single microbial inoculation, further clarify the mechanism of plant-microbial interaction at the community level, and solve the key problems of microbial utilization in agricultural production.

**Key words:** salt stress; soil microorganisms; plant growth promoting rhizobacteria; arbuscular mycorrhizal fungi; endophytes; synthetic community; plant salt-tolerance

我国盐渍土总面积约 3 600 万  $\text{hm}^2$ , 占全国可利用土地面积的 4.88%<sup>[1]</sup>。由于灌溉不当、水质差以及化肥过量使用, 导致肥沃的土壤逐渐盐渍化<sup>[2]</sup>, 进而使每年可用于农业生产的耕地面积减少 1%—2%, 导致土地生产能力下降了 7%—8%<sup>[3]</sup>。长期以来, 如何提高农作物抗盐性, 增加盐渍区农作物产量一直是人们关注的焦点。通过对植物耐盐的生理和分子机制的研究, 培育抗盐作物品种已经成为保障盐渍区产量的基本手段<sup>[4]</sup>。此外, 在过去的几十年里, 人们从生态学的角度对植物的非生物胁迫耐受性进行了研究, 越来越多的人认识到植物的适应性不仅与植物的基因组有关, 而且可能与环境中的多种生物因素错综复杂地联系在一起。植物根系与土壤微生物之间相互作用所形成独特微域, 其中定殖的细菌、真菌等微生物通过协作和竞争形成稳定的群落结构, 对植物生长发育、抗病、抗逆至关重要<sup>[5]</sup>。例如根际促生菌、共生固氮菌和菌根真菌在根系的定殖能够直接增强植物从土壤中获得养分的能力<sup>[6]</sup>, 具有促进植物养分吸收以及调控其生长的功能; 同时, 微生物还可以分泌植物激素, 调节主根细胞分裂和分化, 影响根系发育, 进而调节植物生长<sup>[7]</sup>; 此外, 微生物释放促生物质或者刺激免疫系统, 诱导植株系统抗性<sup>[5]</sup>, 保障植物健康生长。近年来, 有关通过改善土壤微生物生态来促进植物生长、增加植物抗逆性等方面的研究正日益成为人们的研究热点。本文重点综述了微生物参与植物抗盐的机理, 以期对盐渍土的综合开发利用以及生物治理促进盐渍化农田的可持续利用提供理论支持。

## 1 参与植物养分吸收

盐渍化引起的土壤养分缺乏是导致盐渍区作物产量下降的一个主要原因。植株氮 (N)、磷 (P) 和钾 (K) 的积累总量随土壤盐度增加显著降低<sup>[8]</sup>, 而微生物诱导的营养矿化和根际 pH 变化 (如分泌有机酸)

可以增加植物的养分供应。研究表明, 一些植物根际促生细菌 (plant growth promoting rhizobacteria, PGPR) 以及丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 可以增强植物对营养元素的吸收, 例如 N、P、K、铁 (Fe) 等<sup>[9]</sup>。

### 1.1 促进土壤氮素转化和植物对氮素的吸收

土壤盐分过高引起的渗透胁迫对土壤微生物产生毒害效应, 间接影响土壤氮素转化及氮素向植物体内的迁移, 因此盐渍区作物生产力受到土壤氮素有效性的限制。例如, 盐分含量的上升会导致植物全氮、叶绿素含量明显下降, 显著抑制小麦的生长<sup>[10]</sup>。Meta 分析表明, 接种 PGPR 或 AMF 均可以促进植物对 N 的吸收<sup>[11-12]</sup>, 例如, 促生菌 *Bacillus aquimaris* 的接种提高了盐胁迫下小麦叶片 N 含量<sup>[13]</sup>, 而内生菌根真菌 *Glomus mosseae*-2 也显著提高了番茄地上部及根系 N 含量<sup>[14]</sup>。有研究表明, 菌根接种促进盐胁迫下植物根系对 N 的吸收可能是菌根真菌促进植物耐盐的主要机制<sup>[15]</sup>。此外, 向水稻根际接种 *Azospirillum brasilense* 与 *Pseudomonas fluorescens* 后, 促进了盐胁迫下土壤氮素的矿化及生物固氮酶活性的显著增加, 进而加速了氮素转化, 提高根际土壤的供氮能力, 增加了水稻生物量<sup>[16]</sup>。因此, 盐胁迫下, 微生物不仅可以加速氮素转化, 同时也可以促进植物根系对氮素的吸收。

### 1.2 促进土壤磷素的转化和植物对磷素的吸收

在盐碱土中大量磷元素被固定, 导致土壤成为巨大的潜在磷库, 但有效磷含量却很低, 致使作物磷利用率下降, 表现出“遗传学缺磷”症状<sup>[17]</sup>。有研究表明, 在盐碱条件下菌根接种植物生长的改善主要与菌根介导的宿主植物磷营养的增强有关<sup>[11]</sup>。在盐碱地中施入生物菌肥可以增加土壤中有效磷的含量<sup>[18]</sup>, 且盐胁迫的低磷 ( $25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) 环境中接种 AMF 对玉米生长和磷素吸收均有显著促进作用<sup>[19]</sup>。此外, 溶磷菌 (phosphate-solubilizing bacteria, PSB) 分泌的低分子

量有机酸, 通过螯合、离子交换和酸化等机制将植物难以吸收利用的磷转化为可吸收利用的形态, 进而提高植物组织中磷含量, 改善植物长势并减轻盐胁迫损伤。例如盐单胞菌 Y2R2 作为耐盐碱的溶磷菌, 可以在盐碱条件下将难溶性无机磷化物转变为植物可吸收利用的可溶性有效磷, 进而提高磷利用率<sup>[20]</sup>。因此, 在盐胁迫环境中, 一些细菌和真菌类群的应用可促进磷的可利用性, 增加植物对磷素吸收, 缓解“遗传学缺磷”症状。

### 1.3 产生铁载体促进植物对铁的吸收

铁元素是植物生长的必需元素, 但土壤中铁元素主要以氧化铁形式存在, 且这种形态在盐碱土壤条件下难溶于水, 使其可利用的  $\text{Fe}^{3+}$  浓度降低。盐胁迫下, 水培试验中高浓度铁 ( $80 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 处理表现出较高的根系活力和地上部生物量, 同时提高了叶片的叶绿素含量、光化学效率和光合能力, 促进了植株生长发育<sup>[21]</sup>, 表明植物的耐盐性可能与铁吸收相关。存在铁限制盐碱土壤中, 为同时满足微生物和植物生长所需铁元素, 一些微生物分泌对  $\text{Fe}^{3+}$  具有高度亲和能力的铁载体, 在满足自身铁需求的同时, 植物也可以利用微生物分泌的铁载体摄取  $\text{Fe}^{3+}$ , 例如, 番茄、黄瓜、大麦和燕麦可利用一种由根霉产生的真菌铁载体摄取  $\text{Fe}^{3+}$ , 拟南芥也可利用假单胞菌铁载体螯合  $\text{Fe}^{3+}$ , 进而促进其生长<sup>[22]</sup>。此外, 多数盐碱土壤植物促生菌, 如 *Nesterenkonia rhizosphaerae* WP-8<sup>[23]</sup>, *Enterobacter* FYP 1101<sup>[24]</sup>等均具有产铁载体的能力, 因此微生物分泌铁载体的特性可能是其促进盐胁迫下作物生长的重要因素。

## 2 参与调节植物体内渗透平衡

处于盐胁迫条件下的植物, 由于土壤环境的低渗透势容易造成植物细胞水分损失, 只有降低细胞内的水势才能不断地从环境中吸收水分, 进而维持细胞正常的生理代谢。植物细胞主要通过 2 种方式来调节细胞内的渗透平衡, 一是从外界吸收无机离子, 二是在细胞内合成有机溶质<sup>[25]</sup>, 通过积累溶质来提高细胞溶质浓度以降低渗透势。

### 2.1 无机离子调节

$\text{Na}^+$ 作为一种有毒的单价阳离子会引起植物细胞损伤,  $\text{K}^+$ 作为一种主要的无机营养物和渗透调节剂, 对植物细胞至关重要。 $\text{Na}^+$ 和  $\text{K}^+$ 具有相似的物理化学结构,  $\text{Na}^+$ 可以在共生体的转运位点和细胞质的  $\text{K}^+$ 结合位点与  $\text{K}^+$ 竞争<sup>[26]</sup>。盐胁迫常引起植物组织中  $\text{K}^+$

的减少,  $\text{Na}^+$ 的累积, 进而导致  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 失衡。因此, 在盐胁迫下控制  $\text{Na}^+$ 稳态对维持植物正常生长至关重要。研究表明盐胁迫下, 植物接种 AMF 后  $\text{K}^+$ 的吸收显著增加 (59.6%), 而对  $\text{Na}^+$ 的吸收显著减少 (-16.5%)<sup>[9]</sup>。许多 PGPR 也均被证明可以提高植物对  $\text{K}^+$ 的吸收以及对  $\text{Na}^+$ 的排斥, 从而提高  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 的比值<sup>[27]</sup>。高亲和钾转运体 (high-affinity K transporter, HKT) 具有  $\text{Na}^+$ 转运功能, 在调控盐胁迫下植物对  $\text{Na}^+$ 的吸收具有重要作用。例如, 反义 *HKT1* 转化的小麦根部 *HKT1* 表达量的减少使  $^{22}\text{Na}^+$ 内流至根系受到抑制<sup>[28]</sup>, 而拟南芥在木质部、薄壁组织中表达的 *HKT1* 基因则可以促进叶片中  $\text{Na}^+$ 的排除<sup>[29]</sup>。因此, HKT 在维持植物体内  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 比例的动态平衡、提高植物的耐盐性中具有重要作用。一些植物促生菌也可以通过调节 *HKT1* 的表达来限制植物对盐的吸收, 例如, *B. subtilis* GB03 能够调控拟南芥根中 *HKT1* 的表达下调, 同时诱导地上部 *HKT1* 的表达上调, 因此不仅限制了  $\text{Na}^+$ 从根部的流入, 同时还促进了  $\text{Na}^+$ 从地上部到根部的循环<sup>[30]</sup>。此外, 细菌还可以促进植株体内  $\text{Na}^+$ 从根系排出, 调节植物体内  $\text{Na}^+$ 平衡, 例如 *SQR9* 通过上调玉米 *NHX1* ( $\text{Na}^+/\text{H}^+$ 逆向转运) 和 *H<sup>+</sup>-PPase* ( $\text{H}^+$ 转运无机焦磷酸酶) 基因的表达, 将  $\text{Na}^+$ 在液泡内区隔化, 同时通过上调地上部 *HKT1* 的表达, 促进  $\text{Na}^+$ 从地上部循环到根部, 进而促进玉米从根系排出  $\text{Na}^+$ , 减轻毒害<sup>[31]</sup>。同时, 细菌分泌的胞外多糖 (Exopolysaccharide, EPS) 可以与阳离子结合, 促进根表面生物膜的形成, 从而限制  $\text{Na}^+$ 流入根部。用产胞外多糖的一些细菌, 如 *Aeromonas hydrophila/caviae* MAS-765、*Bacillus insolitus* MAS17、*Bacillus* sp. MAS620 和 MAS820 接种小麦幼苗后, 可以限制小麦对  $\text{Na}^+$ 的吸收, 并促进盐胁迫下植株生长<sup>[32]</sup>。这种微生物对植物不同部位产生的多重功能表明微生物在介导植物体内  $\text{Na}^+$ 稳态具有重要作用。

### 2.2 有机溶质调节

渗透物质是一种低分子量的有机化合物, 特别是在缺水的条件下用于维持细胞的膨压和体积。促进植物体内脯氨酸、甜菜碱、多胺、甘油醇、山梨醇和肌醇以及一些可溶性糖等渗透物质的累积是维持植物细胞膨压和稳定细胞质中酶分子的活性结构、增强植物耐盐性的途径之一。脯氨酸 (proline, Pro) 和甘氨酸甜菜碱 (glycine betaine, GB) 是植物中 2 种主要的抵抗盐胁迫的有机渗透物, 这 2 种化合物的积累对酶活性和膜完整性具有积极作用<sup>[33]</sup>。微生物自身

具有产生脯氨酸的能力,将来自 *Bacillus subtilis* 的 *proBA* 基因导入拟南芥植株后,不仅诱导了植株体内游离脯氨酸的累积,而且还增加了植株对渗透胁迫的耐受性<sup>[34]</sup>。此外,菌株本身渗透物质的积累促进了其对土壤盐碱环境的适应能力,进而在盐胁迫下发挥功能、改善根际环境,促进植物对养分的吸收,增强渗透物质的合成,促进植物生长。例如,将产 Pro 和 GB 的细菌 *Staphylococcus haemolyticus* ST-9 和 *Bacillus subtilis* RH-4 分别接种至鹰嘴豆后,鹰嘴豆内 GB 含量分别提高了 138%和 54%,Pro 含量分别提高了 135%和 112%,同时提高了叶绿素含量,促进了盐胁迫下鹰嘴豆的生长<sup>[35]</sup>。另外,一些微生物的接种则通过诱导植物系统抗性促进渗透物质积累,进而帮助植物克服盐碱化后的初始渗透胁迫。据报道,在渗透胁迫环境下, *Arthrobacter* sp.和 *Bacillus* sp.促进了辣椒 Pro 的积累<sup>[36]</sup>,接种 AMF 显著增高了小麦体内 Pro 含量<sup>[37]</sup>,而 *Pseudomonas pseudoalcaligenes* 的接种则诱导了水稻体内甜菜碱的积累<sup>[38]</sup>。此外,可溶性糖也是渗透调节物质的关键组分,增加可溶性糖含量可降低细胞的渗透势,维持植物的正常生理功能<sup>[39]</sup>,在盐碱胁迫条件下,AMF 可提高植物体内可溶性糖含量,进而使植株耐盐性提高<sup>[40]</sup>。因此,在盐胁迫环境下,微生物通过产生渗透物质或者调控植物体内渗透物质调节相关基因的表达<sup>[41]</sup>、诱导渗透物质的累积,进而缓解渗透胁迫,促进植物对高盐浓度的适应性反应。

### 2.3 水分吸收调节

为了适应盐度,植物必须降低其细胞水势以继续从盐化环境中吸收水分。植物根系吸收水分的能力取决于根系的水流导度,而水通道蛋白(aquaporin, AQP)在调节根、茎、叶的水流导度的动态变化中发挥重要作用,特别是在环境条件发生变化时,AQP 的表达可以调节植物水分利用效率。基因表达分析显示水通道蛋白基因家族,尤其是质膜膜内蛋白(PIP)基因受盐胁迫影响较大,例如盐胁迫处理显著降低了大麦 *PIP2;1* 转录本水平,进而导致生物量和株高降低<sup>[42]</sup>。根际促生菌 *Azospirillum brasilense*<sup>[42]</sup>、*Pantoea agglomerans*<sup>[43]</sup>以及 *Bacillus megaterium*<sup>[44]</sup>通过调控 *PIP2* 型质膜水通道蛋白的上调表达,增加根系水流导度,促进盐胁迫条件下植物的生长。另外,在盐胁迫下,丛枝菌根植物比非菌根植物能从土壤中吸收更多的水分,不仅与 AMF 的外菌丝将水分和矿物质从土壤转移到根中有关,还与根系的水流导度提高有关<sup>[45]</sup>。

例如 AMF 能调控盐胁迫下 *LeAQP2* 基因表达上调,促进番茄植株的生长和对水分的吸收,显著提高叶片相对含水量、叶片水势<sup>[46]</sup>。真菌共生关系调控根的水流特性还与 *PIP2* 基因的上调表达以及蛋白量和磷酸化状态的调控密切相关<sup>[47]</sup>。因此,微生物对水通道蛋白表达和丰度调控是提高盐胁迫下根系的水流导度,进而促进水分吸收、调节植株水势,降低胁迫损伤的主要原因之一。

## 3 调控抗氧化防御系统清除活性氧

植物在盐胁迫下体内会大量积累活性氧,若不能及时得到清除就会造成活性氧产生与清除之间的动态平衡失调,进而导致膜脂的过氧化和脱脂作用,使膜蛋白和膜脂损伤,最终使膜结构遭到破坏引起逆境损伤<sup>[25]</sup>。提高植物体内抗氧化酶类活性及增强抗氧化代谢水平是增强植物耐盐性的途径之一。根际微生物可以通过上调植物体内的一些抗氧化酶的活性来激活抗氧化防御机制,防止过量活性氧导致的膜质损伤。例如,在 150 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫下,小麦种子接种 *Nesterenkonia rhizosphaerae* wp-8 后幼苗根部超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性及叶片 Pro 含量显著增加,分别较对照增加 160.63%、30.41%、44.93%和 10.04%,而丙二醛的含量显著降低,表明菌株 wp-8 可通过调控抗氧化系统缓解小麦盐胁迫并促进幼苗生长和根系的发育<sup>[23]</sup>。此外,真菌 *Trichoderma* 定殖拟南芥后诱导植株体内单脱氢抗坏血酸还原酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)基因的上调表达激活植物抗氧化机制,增强植株耐盐胁迫能力<sup>[48]</sup>。根际促生菌的接种还可以增加细胞膜稳定指数、降低细胞半胱天冬酶类蛋白酶活性、程序性细胞死亡等途径缓解活性氧的毒性,从而提高植物细胞活力和耐盐能力<sup>[49-50]</sup>。此外,微生物也可以促进植物体内半胱氨酸、谷胱甘肽和抗坏血酸等非酶组分的累积以清除过量的活性氧。例如,内生真菌的定殖显著提高了大麦根内抗坏血酸的含量及盐胁迫条件下根系抗氧化酶的活性,进而提高耐盐性<sup>[51]</sup>。内生菌根的接种激活谷胱甘肽-抗坏血酸循环,提高植物的抗氧化能力,使植株处于系统“防御准备”状态,进而促进抗盐能力的提高<sup>[52]</sup>。但是目前研究还仅局限于这种微生物调节植物抗氧化酶系统的现象,还没有足够的确凿证据来证明某种特定的抗氧化酶和植物耐盐性之间的因果关系。

## 4 调控植物内源激素水平

植物激素在植物的生长发育过程中起着重要的调控作用, 参与了植物对盐渍生境的适应性调节过程。

### 4.1 生长素

生长素, 3-吲哚乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA), 是一种重要的植物生长激素, 可由多种微生物合成。色氨酸作为植物根系的一种分泌物, 是 IAA 合成的重要前体物质, 相关细菌利用植物根系分泌的色氨酸及其他小分子物质合成并分泌 IAA, 然后被植物吸收, 进而促进植物细胞的增殖和伸长。从滩涂植物根际土壤分离筛选出 2 株能够增强玉米和小麦耐盐胁迫能力的根际促生菌 *Bacillus* sp. T1-8 和 T4-9 也被证明具有产 IAA 的能力, 其中菌株 T4-9 发酵液中 IAA 含量可达到  $60.82 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ <sup>[53]</sup>。几种产 IAA 的耐盐菌株, 如 *Serratia plymuthica* RR-2-5-10, *Stenotrophomonas rhizophila* e-p10, *P. fluorescens* SPB2145, *P. extremorientalis* TSAU20 和 *P. fluorescens* PCL1751 可显著增加黄瓜的生物量 (高至 62%) 和产量 (9%—32%)<sup>[54]</sup>。微生物分泌 IAA 可以诱导根系大小、分枝数和表面积的改变, 并帮助植物从土壤中吸收更多的营养, 从而促进植物的生长和发育。*Pseudomonas* sp. 产生的 IAA 使根系增大, 促进了盐碱化土壤中山羊豆的根系的结瘤、生长以及对养分的吸收<sup>[55]</sup>。HASHEM 等<sup>[56]</sup>报道了盐胁迫下, 将产生 IAA 的 *Bacillus subtilis* 单独或与 AMF 结合接种, 可以促进 *Acacia gerrardii* 根和茎的生长以及对养分吸收。此外, 微生物 IAA 的分泌还可以诱导植株对渗透平衡调节及抗氧化功能调控, 共同影响植物的耐盐性。例如, IAA 过表达的菌株 *Sinorhizobium meliloti* 接种的苜蓿, 不仅提高了苜蓿根瘤和根系中 IAA 的含量, 还提高了盐碱土壤中苜蓿体内 Pro 的含量和抗氧化酶活性, 同时维持了过氧化氢水平, 促进了苜蓿的生长<sup>[57]</sup>。此外, *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 诱导拟南芥植物体内与 IAA 合成相关的基因表达量上调, 以降低对盐的敏感性, 并促进对盐渍环境的适应<sup>[58]</sup>。因此, 微生物既可以通过产生生长素促进植物生长, 也可以通过调控植物体内生长素水平, 并诱导植株体内一系列的胁迫响应提高耐盐性<sup>[59]</sup>。

### 4.2 脱落酸

脱落酸 (abscisic acid, ABA) 是一种逆境激素, 在植物对逆境条件的适应过程中起着重要的调控作用。在植物抗盐性的生理研究中发现盐胁迫处理后,

耐盐水稻品种幼苗根系和地上部植株中 ABA 含量高于胁迫前水平, 盐敏感型水稻品种则先升高后恢复至胁迫前水平, 因此 ABA 是刺激植物产生对盐胁迫适应性反应的重要信号介质<sup>[60]</sup>。参与 ABA 信号级联反应的一些基因, 如 *TaABARE* 和 *TaOPR1* 在接种 *Halotolerant Dietzia natronolimnaea* STR1 的植株中上调, 进而导致 *TaMYB* 和 *TaWRKY* 的诱导表达, 然后刺激大量应对胁迫基因的表达进而促进了小麦对盐胁迫的适应性<sup>[49]</sup>。但是, LIU 等<sup>[58]</sup>在研究 *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 诱导拟南芥耐盐性时发现, 接种 FZB42 的拟南芥植株体内与 ABA 合成相关的基因表达全部下调。由此可见, 微生物调控 ABA 参与植物盐胁迫耐受性与植株自身的抗盐生理或自身免疫调控中作用不同。研究表明, 接种 *Burkholderia cepacia* SE4, *Promicromonospora* sp. SE188 和 *Acinetobacter calcoaceticus* SE370 后显著提高了盐胁迫下植物的生物量, 但是 ABA 的含量则表现出降低趋势, 而水杨酸 (salicylic acid, SA) 和细胞分裂素 GA4 的含量增加<sup>[61]</sup>。此外, 产生 ABA 的内生菌 *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 也具有增强水稻植株耐盐性的潜力, 但是接种 RWL-1 后植株体内 ABA 的含量下降, 而水稻植株必需氨基酸水平则显著上调, 同时诱导了内源 SA 的产生<sup>[62]</sup>。同样, 接种 *Pseudomonas putida* Rs-198 后棉花种子内源 ABA 含量则降低, 其耐盐性显著提高主要归因于其对盐胁迫条件下棉花幼苗离子平衡的调节和内源 IAA 含量的提高<sup>[63]</sup>。因此, ABA 在微生物诱导植物耐盐性中可能更多地发挥介质作用, 用于诱导多种激素共同作用提高植物耐盐性。

### 4.3 乙烯

盐胁迫下乙烯的合成可以提高植物的耐受性或加速衰老, 乙烯调节植物对胁迫的适应性是以牺牲植物的生长发育为代价。在植物抗逆性研究中, 乙烯信号转导和启动是其核心<sup>[64-65]</sup>, 许多的细菌和真菌中都含有与乙烯产生或减少相关的基因<sup>[66]</sup>。向植物根系接种含有单个突变的乙烯合成能力不同的微生物会导致植物抗胁迫能力的差异, 且这种改变与植物基因组的遗传变异所导致的表型变化一致<sup>[67]</sup>。微生物能够通过 2 种机制调节植物乙烯水平: (1) 裂解乙烯合成前体 1-氨基环丙烷-1-羧化酶 (ACC)<sup>[68]</sup>; (2) 抑制乙烯生物合成途径中的酶 (ACC 合成酶和/或 b-半胱氨酸酶)<sup>[69]</sup>。一些细菌和真菌均可以分泌 ACC 脱氨酶, 将乙烯的合成前体 ACC 转化成氨和甲酮丁酸, 进而限制乙烯的生物合成, 降低植物体内有害乙烯的水

平来缓解植物的盐胁迫,因此这类微生物可以作为胁迫条件下植物生长的有效促进剂。植物内源激素 IAA 也可以诱导植物 ACC 合成酶的转录,催化 ACC 的形成,刺激乙烯的生物合成。植物合成的 ACC 及其他小分子的根系分泌物从种子、根或叶中分泌<sup>[70]</sup>,被根际和叶际的相关细菌吸收,随后被 ACC 脱氨酶裂解<sup>[71]</sup>。同时,具有 ACC 脱氨酶的微生物还可以充当 ACC 的汇,裂解分泌出 ACC,进而降低内源性或 IAA 诱导的 ACC 含量水平,使植物中形成的乙烯量减少,因此含有 ACC 脱氨酶微生物可以降低乙烯水平进而适应盐胁迫。大多数 ACC 脱氨酶细菌来自根际,能有效保护植物免受生物和非生物胁迫,且在多种分离细菌种群中均含有 ACC 脱氨酶活性或基因,如 *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Agrobacterium*, *Achromobacter*, *Burkholderia*, *Ralstonia*, *Pseudomonas* 和 *Enterobacter* 等<sup>[72]</sup>。此外,一些真菌,如 *Trichoderma* 也会产生 ACC 脱氨酶来降低植物体内的乙烯水平<sup>[48]</sup>。许多研究表明,产生 ACC 脱氨酶的土壤微生物赋予植物更强的胁迫耐受性和促进生长的能力<sup>[73]</sup>,例如,产 ACC 脱氨酶和 IAA 的内生菌 *Arthrobacter* sp. 和 *Bacillus* sp. 提高了甜椒 Pro 的含量,且在渗透胁迫下接种这 2 种内生菌的植株中表现出胁迫诱导基因 *CaACCO* (ACC 氧化酶) 和 *CaLTPI* (脂质转移蛋白) 的下调表达<sup>[36]</sup>。此外,这种特殊的植物—微生物结合反应的另外一个产物氨,也可以为植物提供氮源,进而促进生长<sup>[74]</sup>。

## 5 产生挥发性有机化合物诱导植物系统抗性

一些细菌释放挥发性有机化合物 (volatile organic compounds, VOCs) 也可以引发植物潜在的一系列生理变化增强植物的抗逆性<sup>[75]</sup>。研究表明,将拟南芥暴露于菌株 *Paraburkholderia phytofirmans* PsJN 释放的 VOCs 下能提高植株的生长速度和耐盐性,这与直接接种菌株的效果一致,该研究进一步通过分析 VOCs 的主要成分后,将拟南芥植株暴露于纯品有机化合物中,同样也可以模拟接种 PsJN 菌株时产生的抗盐效应<sup>[76]</sup>,表明微生物产生的 VOCs 可以介导植物抗盐性。VOCs 参与植物的耐盐性机制的研究表明,产 VOCs 的 *Pseudomonas simiae* 可使大豆幼苗营养贮藏蛋白 (vegetative storage protein, VSP)、 $\gamma$ -谷氨酰胺水解酶和 RuBisCo 大链蛋白显著上调表达,VSP 在氮素积累和转运、酸性磷酸酶活性和  $\text{Na}^+$  动态平衡等方面具

有优势作用,可在胁迫条件下维持植物生长,同时较高的脯氨酸和叶绿素的累积诱导盐胁迫下系统抗性,减轻了盐胁迫对大豆造成的胁迫损伤<sup>[77]</sup>。此外,*Alcaligenes faecalis* JBCS1294 菌株释放的己二酸和丁酸通过调控生长素和赤霉素的途径诱导植物耐盐<sup>[78]</sup>,而 *B. subtilis* GB03 释放的 VOCs 则通过调控茉莉酸和水杨酸信号通路、抗氧化蛋白累积<sup>[79]</sup>以及植物  $\text{Na}^+$  稳态<sup>[30]</sup>,调控植物抗盐性。因此,微生物释放的 VOCs 可以通过介导植物多个防御机制的调控,诱导植物系统抗性增强对盐的耐受性。

## 6 结论与展望

土壤中高盐分具有高渗透势和特异离子毒性的双重作用,间接导致植物离子失衡、渗透胁迫、氧化胁迫以及养分缺乏等问题。本文评估了土壤微生物对植物盐胁迫反应的有益影响,主要涉及植物激素信号及其与关键的生理过程相互作用机制,以促进植物对盐胁迫下渗透平衡和离子平衡的调节,缓解氧化损伤,进而改善植物营养状况,揭示了微生物的接种可以提高植物耐盐能力以及生长促进作用的机理。微生物介导的植物生长促进不仅依赖于单个因素,而且存在多个信号间串扰的可能性,因此在评价植物生长促进机制时,很难确定单一因素的作用。

土壤微生物数以亿计,且丰富多样,然而目前对于微生物促进植物耐盐性机理的认识仅局限于单个微生物的接种。有研究表明,盐渍土中栽培和野生盐生豆科植物的根瘤微生物组在群落结构上的差异可能与其对盐碱胁迫的适应性有关<sup>[80]</sup>。在植物抗病研究中,将来自抗性植物的根际微生物群落移植到感病植物的根际后,易感植物中的疾病症状得到了缓解,揭示了土壤微生物群在保护植物免受病原微生物的侵袭方面起重要作用<sup>[81]</sup>。但是,目前土壤微生物群落对植物耐盐性的贡献仍未得到充分研究,且本文所罗列的耐盐机理是否存在于盐土土著微生物群落也尚未得到证实,因此未来还需要进一步解答土壤微生物群落介导的植物耐盐机制。

根际多界相互作用的复杂性使阐明植物-微生物的相互作用机制和遗传学原理成为一项挑战。此外,微生物组中遗传变异的出现比植物中快几个数量级,同时微生物比植物具有更少的扩散限制和更大的进化不稳定性。因此,如何采取超越“单个微生物”的新策略,从群落的角度进行研究微生物组对植物生长和健康的反馈作用机理,是解决农业微生物利用的关键

问题。合成群落 (synthetic community, SynCom) 是由 2 种或多种微生物共同培养而形成的菌群, 是对自然生态系统微生物群落的一种简化表征或模拟, 具有较低的复杂性、较高的可控性、较高的再现性, 可通过协调微生物之间的相互作用实现特定的功能<sup>[82]</sup>。SynCom 方法是研究植物对其微生物群落形成的调控机制以及微生物组对植物生长和健康的反馈作用机理的有效手段, 能够在可控的实验室条件下重复研究植物与相关微生物之间的相互作用。NIU 等<sup>[83]</sup>通过人工合成的细菌群落, 系统探索了细菌种间相互作用如何影响玉米根系微生物组装配, 并且证明了根系相关微生物抑制宿主病原真菌的有益作用。此外, 研究表明水稻 *NRT1.1B* 基因具有调控根系微生物群落组成进而影响水稻田间氮肥利用效率的作用, 同时基于人工合成群落验证了根际特异富集的微生物群体在水稻生长及营养吸收中的作用<sup>[84]</sup>。以上研究利用合成群落解析了微生物组抑制病原菌以及调控植物营养的机制, 但是针对合成群落如何介导植物应对盐胁迫还鲜有报道。因此, 利用 SynCom 方法在群落水平上表征微生物介导的植物耐盐性及其在提高植物盐适应性方面的潜力还有待进一步研究。

## 参考文献 References

- [1] 李建国, 濮励杰, 朱明, 张润森. 土壤盐渍化研究现状及未来研究热点. 地理学报, 2012, 67(9): 1233-1245.  
LI J G, PU L J, ZHU M, ZHANG R S. The present situation and hot issues in the salt-affected soil research. Acta Geographica Sinica, 2012, 67(9): 1233-1245. (in Chinese)
- [2] CARILLO P, ANNUNZIATA M G, PONTECORVO G, FUGGI A, WOODROW P. Salinity stress and salt tolerance//SHANKER A, VENKATESWARLU B. Abiotic stress in plants—mechanisms and adaptations. Croatia: InTech, 2011: 21-38.
- [3] MEENA M D, YADAV R K, NARJARY B, YADAV G, JAT H, SHEORAN P, MEENA M K, ANTIL R, MEENA B, SINGH H. Municipal solid waste (MSW): Strategies to improve salt affected soil sustainability: A review. Waste Management, 2018, 84: 38-53.
- [4] 杨晓慧, 蒋卫杰, 魏珉, 余宏军. 提高植物抗盐能力的技术措施综述. 中国农学通报, 2006, 22(1): 88-91.  
YANG X H, JIANG W J, WEI M, YU H J. The technical approaches of improving the plant salt-resistant ability. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(1): 88-91. (in Chinese)
- [5] BERENDSEN R L, PIETERSE C M J, BAKKER P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health. Trends in Plant Science, 2012, 17(8): 478-486.
- [6] 陆雅海, 张福锁. 根际微生物研究进展. 土壤, 2006, 38(2): 113-121.  
LU Y H, ZHANG F S. The advances in rhizosphere microbiology. Soils, 2006, 38(2): 113-121. (in Chinese)
- [7] VERBON E H, LIBERMAN L M. Beneficial microbes affect endogenous mechanisms controlling root development. Trends in Plant Science, 2016, 21(3): 218-229.
- [8] 龚江, 吕宁, 茹思博, 侯振安. 滴灌条件下盐分对棉花养分及盐离子吸收的影响. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(3): 670-676.  
GONG J, LÜ N, RU S B, HOU Z A. Effects of soil salinity on nutrients and ions uptake in cotton with drip irrigation under film. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2009, 15(3): 670-676. (in Chinese)
- [9] CHANDRASEKARAN M, BOUGHATTAS S, HU S J, OH S H, SA T. A meta-analysis of arbuscular mycorrhizal effects on plants grown under salt stress. Mycorrhiza, 2014, 24(8): 611-625.
- [10] 文佩, 陈小兵, 张乐乐, 李依霖, 齐铭君, 姜姝璇, 张立宾. 盐旱交叉胁迫对各施氮水平下小麦苗期的影响. 土壤, 2019, 51(2): 324-329.  
WEN P, CHEN X B, ZHANG L L, LI Y L, QI M J, JIANG S X, ZHANG L B. Effects of salt and drought on winter wheat in seedling stage under different nitrogen rates. Soils, 2019, 51(2): 324-329. (in Chinese)
- [11] AUGER R M, TOLER H D, SAXTON A M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and osmotic adjustment in response to NaCl stress: A meta-analysis. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 562.
- [12] PAN J, PENG F, XUE X, YOU Q G, ZHANG W J, WANG T, HUANG C H. The growth promotion of two salt-tolerant plant groups with PGPR inoculation: A meta-analysis. Sustainability, 2019, 11(2): 378.
- [13] UPADHYAY S K, SINGH D P. Effect of salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria on wheat plants and soil health in a saline environment. Plant Biology, 2015, 17(1): 288-293.
- [14] 贺忠群, 贺超兴. 盐渍条件下丛枝菌根真菌对番茄营养吸收及离子毒害的影响. 华北农学报, 2013, 28(1): 181-186.  
HE Z Q, HE C X. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on nutrition absorbing and ion damage in tomato under salt stress. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2013, 28(1): 181-186. (in Chinese)
- [15] WANG Y H, WANG M Q, LI Y, WU A P, HUANG J Y. Effects of



- arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nitrogen uptake of *Chrysanthemum morifolium* under salt stress. PLoS ONE, 2018, 13(4): e0196408.
- [16] ZHANG J H, HUSSAIN S, ZHAO F T, ZHU L F, CAO X C. Effects of *Azospirillum brasilense* and *Pseudomonas fluorescens* on nitrogen transformation and enzyme activity in the rice rhizosphere. Journal of Soil & Sediments, 2018, 18(4): 1453-1465.
- [17] 王庆仁, 李继云, 李振声. 植物高效利用土壤难溶态磷研究动态及展望. 植物营养与肥料学报, 1998, 4(2): 107-116.
- WANG Q R, LI J Y, LI Z S. Advance and prospect of insoluble phosphorus utilization efficient of plant. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 1998, 4(2): 107-116. (in Chinese)
- [18] 黄铖程, 刘景辉, 杨彦明. 生物菌肥对盐碱地燕麦生理特性及土壤速效养分的影响. 北方农业学报, 2018, 46(5): 57-61.
- HUANG C C, LIU J H, YANG Y M. Effect of the compound microbial fertilizer on the physiological characteristics of oats and soil available nutrients in saline-alkali land. Journal of Northern Agriculture, 2018, 46(5): 57-61. (in Chinese)
- [19] 冯固, 李晓林, 张福锁, 李生秀. 施磷和接种 AM 真菌对玉米耐盐性的影响. 植物资源与环境学报, 2000, 9(2): 22-26.
- FENG G, LI X L, ZHANG F S, LI S X. Effect of phosphorus and arbuscular mycorrhizal fungus on response of maize plant to saline environment. Journal of Plant Resources and Environment, 2000, 9(2): 22-26. (in Chinese)
- [20] 杨海霞, 刘希旻, 潘奕臣, 赵香林, 黄海东. 耐盐碱溶磷菌 Y2R2 的分离鉴定及溶磷特性. 生物技术通报, 2020, 36(10): 127-134.
- YANG H X, LIU X M, PAN Y C, ZHAO X L, HUANG H D. Isolation, identification and characterization of salt-alkali-tolerant and phosphorus-dissolving Bacterium Y2R2. Biotechnology Bulletin, 2020, 36(10): 127-134. (in Chinese)
- [21] 谭枝群. 非生物胁迫下暖季型草坪草内参基因筛选及铁离子调控耐盐性的机制研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- TAN Z Q. Stress and the iron regulatory salt-tolerance mechanism of warm season turfgrass. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015. (in Chinese)
- [22] VERBON E H, TRAPET P L, STRINGLIS I A, KRUIJIS S, BAKKER P A, PIETERSE C M. Iron and immunity. Annual Review of Phytopathology, 2017, 55(1): 355-375.
- [23] 王丹, 赵亚光, 张凤华. 耐盐促生菌筛选、鉴定及对盐胁迫小麦的效应. 麦类作物学报, 2020, 40(1): 110-117.
- WANG D, ZHAO Y G, ZHANG F H. Screening and identification of salt-tolerant plant growth-promoting bacteria and its promotion effect on wheat seedling under salt stress. Journal of Triticeae Crops, 2020, 40(1): 110-117. (in Chinese)
- [24] 许芳芳, 袁立敏, 邵玉芳, 范国花, 周心爱, 郑文玲, 李冬梅, 冯福应. 肠杆菌 FYP1101 对盐胁迫下小麦幼苗的促生效应. 微生物学通报, 2018, 45(1): 102-110.
- XU F F, YUAN L M, SHAO Y F, FAN G H, ZHOU X A, ZHENG W L, LI D M, FENG F Y. Effect of *Enterobacter* sp. FYP1101 on wheat seedling growth under salt stress. Microbiology China, 2018, 45(1): 102-110. (in Chinese)
- [25] 李彦, 张英鹏, 孙明, 高弼模. 盐分胁迫对植物的影响及植物耐盐机理研究进展. 中国农学通报, 2008, 24(1): 258-265.
- LI Y, ZHANG Y P, SUN M, GAO B M. Research advance in the effects of salt stress on plant and the mechanism of plant resistance. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2008, 24(1): 258-265. (in Chinese)
- [26] SERRANO R, RODRIGUEZ-NAVARRO A. Ion homeostasis during salt stress in plants. Current Opinion in Cell Biology, 2001, 13(4): 399-404.
- [27] GIRI B, KAPOOR R, MUKERJI K G. Improved tolerance of *Acacia nilotica* to salt stress by arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* may be partly related to elevated K/Na ratios in root and shoot tissues. Microbial Ecology, 2007, 54(4): 753-760.
- [28] LAURIE S, FEENEY K A, MAATHUIS F J M, HEARD P J, BROWN S J, LEIGH R A. A role for *HKT1* in sodium uptake by wheat roots. The Plant Journal, 2002, 32: 139-149.
- [29] WANG Q, GUAN C, WANG P, LV M L, MA Q, WU G Q, BAO A K, ZHANG J L, WANG S M. *AtHKT1*; 1 and *AtHAK5* mediate low-affinity  $\text{Na}^+$  uptake in *Arabidopsis thaliana* under mild salt stress. Plant Growth Regulation, 2015, 75(3): 615-623.
- [30] ZHANG H M, KIM M S, SUN Y, DOWD S E, SHI H Z, PAR P W. Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter *HKT1*. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2008, 21(6): 737-744.
- [31] CHEN L, LIU Y P, WU G W, NJERI K V, SHEN Q R, ZHANG N, ZHANG R F. Induced maize salt tolerance by rhizosphere inoculation of *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. Physiologia Plantarum, 2016, 158(1): 34-44.
- [32] ASHRAF M, HASNAIN S, BERGE O, MAHMOOD T. Inoculating wheat seedlings with exopolysaccharide-producing bacteria restricts sodium uptake and stimulates plant growth under salt stress. Biology



- and Fertility of Soils, 2004, 40(3): 157-162.
- [33] ASHRAF M, FOOLAD M R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(2): 206-216.
- [34] CHEN M Q, WEI H B, CAO J W, LIU R J, WANG Y L, ZHENG C Y. Expression of *Bacillus subtilis proBA* genes and reduction of feedback inhibition of proline synthesis increases proline production and confers osmotolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2007, 40(3): 396-403.
- [35] QURASHI A W, SABRI A N. Osmolyte accumulation in moderately halophilic bacteria improves salt tolerance of chickpea. *Pakistan Journal of Botany*, 2013, 45(3): 1011-1016.
- [36] SZIDERICS A H, RASCHE F, TROGNITZ F, SESSITSCH A, WILHELM E. Bacterial endophytes contribute to abiotic stress adaptation in pepper plants (*Capsicum annuum* L.). *Canadian Journal of Microbiology*, 2007, 53(11): 1195-1202.
- [37] 徐亚军, 赵龙飞, 邢鸿福, 罗云霄, 魏正欣. 内生细菌对盐胁迫下小麦幼苗脯氨酸和丙二醛的影响. *生态学报*, 2020, 40(11): 3726-3737.
- XU Y J, ZHAO L F, XING H F, LUO Y X, WEI Z X. Effects of endophytic bacteria on proline and malondialdehyde of wheat seedlings under salt stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(11): 3726-3737. (in Chinese)
- [38] JHA Y, SUBRAMANIAN R B, PATEL S. Combination of endophytic and rhizospheric plant growth promoting rhizobacteria in *Oryza sativa* shows higher accumulation of osmoprotectant against saline stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(3): 797-802.
- [39] 路静, 马齐军, 康慧, 李文浩, 刘亚静, 郝玉金, 由春香. 苹果糖转运蛋白基因 *MdSWEET1* 在番茄中异源表达提高其耐盐性. *园艺学报*, 2019, 46(3): 433-443.
- LU J, MA Q J, KANG H, LI W H, LIU Y J, HAO Y J, YOU C X. Ectopic expressing *MdSWEET1* in tomato enhanced salt tolerance. *Acta Horticulturae Sinica*, 2019, 46(3): 433-443. (in Chinese)
- [40] 张永志, 高文俊, 郭艳妮, 郝鲜俊. 丛枝菌根真菌对 NaCl 胁迫下紫花苜蓿的生理指标及光合参数的影响. *草原与草坪*, 2018, 38(4): 26-34.
- ZHANG Y Z, GAO W J, GUO Y N, HAO X J. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on physiological responses of *Medicago sativa* under NaCl stress. *Grassland and Turf*, 2018, 38(4): 26-34. (in Chinese)
- [41] KIM K, JANG Y J, LEE S M, OH B T, CHAE J C, LEE K J. Alleviation of salt stress by *Enterobacter* sp. EJ01 in tomato and *Arabidopsis* is accompanied by up-regulation of conserved salinity responsive factors in plants. *Molecules and Cells*, 2014, 37(2): 109-117.
- [42] ZAWOZNIK M S, AMENEIROS M, BENAVIDES M P, V ZQUEZ S, GROPPA M D. Response to saline stress and aquaporin expression in *Azospirillum*-inoculated barley seedlings. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 90(4): 1389-1397.
- [43] GOND S K, TORRES M S, BERGEN M S, HELSEL Z, WHITE J F. Induction of salt tolerance and up-regulation of aquaporin genes in tropical corn by rhizobacterium *Pantoea agglomerans*. *Letters in Applied Microbiology*, 2015, 60(4): 392-399.
- [44] MARULANDA A, AZC N R, CHAUMONT F, RUIZ-LOZANO J M, AROCA R. Regulation of plasma membrane aquaporins by inoculation with a *Bacillus megaterium* strain in maize (*Zea mays* L.) plants under unstressed and salt-stressed conditions. *Planta*, 2010, 232(2): 533-543.
- [45] MUHSIN T M, ZWIAZEK J J. Ectomycorrhizas increase apoplastic water transport and root hydraulic conductivity in *Ulmus americana* seedlings. *New Phytologist*, 2002, 153: 153-158.
- [46] 贺忠群, 贺超兴, 闫妍, 张志斌, 王怀松, 李焕秀, 汤浩茹. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对番茄吸水及水孔蛋白基因表达的调控. *园艺学报*, 2011, 38(2): 273-280.
- HE Z Q, HE C X, YAN Y, ZHANG Z B, WANG H S, LI H X, TANG H R. Regulative effect of arbuscular mycorrhizal fungi on water absorption and expression of aquaporin genes in tomato under salt stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, 38(2): 273-280. (in Chinese)
- [47] AROCA R, PORCEL R, RUIZ-LOZANO J M. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New Phytologist*, 2007, 173(4): 808-816.
- [48] BROTMAN Y, LANDAU U, CUADROS-INOSTROZA Á, TAKAYUKI T, FERNIE A R, CHET L, VITERBO A, WILLMITZER L. *Trichoderma*-plant root colonization: Escaping early plant defense responses and activation of the antioxidant machinery for saline stress tolerance. *PLoS Pathogens*, 2013, 9(3): e1003221.
- [49] BHARTI N, PANDEY S S, BARNAWAL D, PATEL V K, KALRA A. Plant growth promoting rhizobacteria *Dietzia natronolimnaea* modulates the expression of stress responsive genes providing protection of wheat from salinity stress. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 34768.

- [50] JHA Y, SUBRAMANIAN R B. PGPR regulate caspase-like activity, programmed cell death, and antioxidant enzyme activity in paddy under salinity. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2014, 20(2): 201-207.
- [51] BALTRUSCHAT H, FODOR J, HARRACH B D, NIEMCZYK E, BARNA B, GULLNER G, JANECKO A, KOGEL K H, SCHFER P, SCHWARCZINGER I. Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants. *New Phytologist*, 2008, 180(2): 501-510.
- [52] WALLER F, ACHATZ B, BALTRUSCHAT H, FODOR J, BECKER K, FISCHER M, HEIER T, HUCKELHOVEN R, NEUMANN C, WETTSTEIN D V, FRANKEN P, KOGEL K H. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(38): 13386.
- [53] 陈小娟, 刘铠鸣, 宣明刚, 邵佳慧, 张瑞福. 增强作物耐盐胁迫能力的根际促生菌筛选、鉴定及田间应用效果. *南京农业大学学报*, 2020, 43(3): 452-459.
- CHEN X J, LIU K M, XUAN M G, SHAO J H, ZHANG R F. Screening and identification of plant growth-promoting rhizobacteria to enhance salt stress tolerance of crops and their effects in field experiment. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2020, 43(3): 452-459. (in Chinese)
- [54] EGAMBERDIEVA D, KUCHAROVA Z, DAVRANOV K, BERG G, MAKAROVA N, AZAROVA T, CHEBOTAR V, TIKHONOVICH I, KAMILOVA F, VALIDOV S Z, LUGTENBERG B. Bacteria able to control foot and root rot and to promote growth of cucumber in salinated soils. *Biology and Fertility of Soils*, 2011, 47(2): 197-205.
- [55] EGAMBERDIEVA D, BERG G, LINDSTR M K, RASANEN L A. Alleviation of salt stress of symbiotic *Galega officinalis* L. (goat's rue) by co-inoculation of Rhizobium with root-colonizing *Pseudomonas*. *Plant and Soil*, 2013, 369(1): 453-465.
- [56] HASHEM A, ABD ALLAH E F, ALQARAWI A A, AL-HUQAIL A A, WIRTH S, EGAMBERDIEVA D. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic bacteria enhances plant growth of *Acacia gerrardii* under salt stress. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1089.
- [57] BIANCO C, DEFEZ R. *Medicago truncatula* improves salt tolerance when nodulated by an indole-3-acetic acid-overproducing *Sinorhizobium meliloti* strain. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(11): 3097-3107.
- [58] LIU S F, HAO H T, LU X, ZHAO X, WANG Y, ZHANG Y B, XIE Z K, WANG R Y. Transcriptome profiling of genes involved in induced systemic salt tolerance conferred by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 10795.
- [59] EGAMBERDIEVA D, WIRTH S, ABD ALLAH E F. Plant hormones as key regulators in plant-microbe interactions under salt stress //ARORA N, EGAMBERDIEVA D, AHMAD P. *Plant Microbiome: Stress Response*. Singapore: Springer, 2018: 165-182.
- [60] 高永生, 王锁民, 张承烈. 植物盐适应性调节机制的研究进展. *草业学报*, 2003, 12(2): 1-6.
- GAO Y S, WANG S M, ZHANG C L. Plant adaptive and regulatory mechanism under salt stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2003, 12(2): 1-6. (in Chinese)
- [61] KANG S M, KHAN A L, WAQAS M, YOU Y H, KIM J H, KIM J G, HAMAYUN M, LEE I J. Plant growth-promoting rhizobacteria reduce adverse effects of salinity and osmotic stress by regulating phytohormones and antioxidants in *Cucumis sativus*. *Journal of Plant Interactions*, 2014, 9(1): 673-682.
- [62] SHAHZAD R, KHAN A L, BILAL S, WAQAS M, KANG S M, LEE I J. Inoculation of abscisic acid-producing endophytic bacteria enhances salinity stress tolerance in *Oryza sativa*. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 136: 68-77.
- [63] YAO L X, WU Z S, ZHENG Y Y, KALEEM I, LI C. Growth promotion and protection against salt stress by *Pseudomonas putida* Rs-198 on cotton. *European Journal of Soil Biology*, 2010, 46(1): 49-54.
- [64] KAZAN K. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(4): 219-229.
- [65] RAVANBAKHS M, SASIDHARAN R, VOESENEK L A, KOWALCHUK G A, JOUSSET A. Microbial modulation of plant ethylene signaling: Ecological and evolutionary consequences. *Microbiome*, 2018, 6(1): 52.
- [66] SMITH A, COOK R J. Implications of ethylene production by bacteria for biological balance of soil. *Nature*, 1974, 252(5485): 703-705.
- [67] RAVANBAKHS M, KOWALCHUK G A, JOUSSET A. Root-associated microorganisms reprogram plant life history along the growth-stress resistance tradeoff. *The ISME Journal*, 2019, 13(12): 3093-3101.
- [68] GLICK B R, CHENG Z, CZARNY J, DUAN J. Promotion of plant

- growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. *European Journal of Plant Pathology*, 2007, 119(3): 329-339.
- [69] SUGAWARA M, OKAZAKI S, NUKUI N, EZURA H, MITSUI H, MINAMISAWA K. Rhizobitoxine modulates plant-microbe interactions by ethylene inhibition. *Biotechnology Advances*, 2006, 24(4): 382-388.
- [70] PENROSE D M, MOFFATT B A, GLICK B R. Determination of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) to assess the effects of ACC deaminase-containing bacteria on roots of canola seedlings. *Canadian Journal of Microbiology*, 2001, 47(1): 77-80.
- [71] PENROSE D M, GLICK B R. Methods for isolating and characterizing ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria. *Physiologia Plantarum*, 2003, 118(1): 10-15.
- [72] BLAHA D, PRIGENT-COMBARET C, MIRZA M S, MOENNE-LOCCOZ Y. Phylogeny of the 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase-encoding gene *acdS* in phytobeneficial and pathogenic Proteobacteria and relation with strain biogeography. *FEMS Microbiology Ecology*, 2006, 56(3): 455-470.
- [73] GLICK B R, CHENG Z, CZARNY J, DUAN J. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. *European Journal of Plant Pathology*, 2007, 119(3): 329-339.
- [74] HARDOIM P R, VAN OVERBEEK L S, ELSAS J D V. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends in Microbiology*, 2008, 16(10): 463-471.
- [75] LIU X M, ZHANG H. The effects of bacterial volatile emissions on plant abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 774.
- [76] LEDGER T, ROJAS S, TIMMERMAN T, PINEDO I, POUPIN M J, GARRIDO T, RICHTER P, TAMAYO J, DONOSO R. Volatile-mediated effects predominate in *Paraburkholderia phytofirmans* growth promotion and salt stress tolerance of *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1838.
- [77] VAISHNAV A, KUMARI S, JAIN S, VARMA A, CHOUDHARY D K. Putative bacterial volatile-mediated growth in soybean (*Glycine max* L. Merrill) and expression of induced proteins under salt stress. *Journal of Applied Microbiology*, 2015, 119(2): 539-551.
- [78] BHATTACHARYA D, YU S M, LEE Y H. 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. *Plant Growth Regulation*, 2015, 75(1): 297-306.
- [79] KWON Y S, RYU C M, LEE S, PARK H B, HAN K S, LEE J H, LEE K, CHUNG W S, JEONG M J, KIM H K, BAE D W. Proteome analysis of *Arabidopsis* seedlings exposed to bacterial volatiles. *Planta*, 2010, 232(6): 1355-1370.
- [80] ZHENG Y, LIANG J, ZHAO D L, MENG C, ZHANG C S. The root nodule microbiome of cultivated and wild halophytic legumes showed similar diversity but distinct community structure in Yellow River Delta saline soils. *Microorganisms*, 2020, 8(2): 207.
- [81] KWAK M J, KONG H G, CHOI K, KWON S K, SONG J Y, LEE J, LEE P A, CHOI S Y, SEO M, LEE H J, JUNG E J, PARK H, ROY N, KIM H, LEE M M, RUBIN E M, LEE S W, KIM J F. Rhizosphere microbiome structure alters to enable wilt resistance in tomato. *Nature Biotechnology*, 2018, 36(11): 1100-1109.
- [82] ROY K D, MARZORATI M, ABBEELE P V D, WIELE T V D, BOON N. Synthetic microbial ecosystems: An exciting tool to understand and apply microbial communities. *Environmental Microbiology*, 2014, 16(6): 1472-1481.
- [83] NIU B, PAULSON J N, ZHENG X Q, KOLTER R. Simplified and representative bacterial community of maize roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(12): E2450-E2459.
- [84] ZHANG J Y, LIU Y X, ZHANG N, HU B, JIN T, XU H R, QIN Y, YAN P X, ZHANG X N, GUO X X, HUI J, CAO S Y, WANG X, WANG C, WANG H, QU B Y, FAN G, YUAN L X, GARRIDOTER R, CHU C C, BAI Y. *NRT1.1B* is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(6): 676-684.

(责任编辑 杨鑫浩)