·大家专版·

秦盛,博士,江苏师范大学生命科学学院教授,博士生导师。2009 年毕业于云南大学获得微生物学专业博士学位,2013 年英国爱丁堡大学植物分子研究所访问学者,入选 2019 年江苏省高校青蓝工程中青年学术带头人。主要从事植物内生与根际放线菌资源、微生物与植物相互作用及其功能利用的研究工作,尤其在放线菌介导的植物生长与抗逆研究方面形成了“资源挖掘-分类鉴定-功能解析-机制阐明”的系统性研究体系。先后主持国家自然科学基金、江苏省高等学校自然科学研究重大与面上项目、苏北科技专项、企业横向等基金项目 10 余项。在 *Appl Environ Microbiol*、*Appl Microbiol Biotechnol*、*Environ Microbiol Rep*、*Mol Plant Microbe In*、*Microbiol Res* 等主流期刊以第一和通讯作者发表论文 70 余篇,被引5 700 余次,H 指数 39,授权发明专利 10 件,参与编写专著两部,并入选 2023 ~ 2025 年斯坦福大学/爱思唯尔联合发布的微生物学科“全球前 2% 顶尖科学家榜单(年度科学影响力)”。获得 2016 年教育部科技进步二等奖和江苏省高校科学研究科技进步三等奖,并多次获得江苏省优秀硕士学位论文指导教师荣誉。

盐生植物生境耐盐促生菌挖掘及其调控植物耐盐性的作用机制

秦 盛*,卢奕霏

(江苏师范大学 生命科学与食品工程学院,江苏省药用植物生物技术重点实验室,江苏 徐州 221116)

摘 要 土壤盐渍化严重抑制农作物生长、破坏土壤结构,是影响全球农业可持续发展和土壤生态健康的主要非生物胁迫。作为植物的“第二基因组”,植物根际与内生微生物与植物形成互惠共生关系,可促进植物生长、增强其抗逆能力,具有重要开发潜力。盐生植物长期适应高盐环境,其根际及内生菌群已形成较强耐盐特性,是挖掘耐盐促生菌的天然宝库。本文结合近年来国内外研究状况,系统综述了盐生植物生境中耐盐促生菌(含细菌、古菌、真菌)的物种多样性,并从促生菌功能特征(产植物生长激素、1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶、胞外多糖等)和植物响应(渗透调节、抗氧化、离子平衡等)两方面,解析其促进植物耐盐性的作用机理。本文还探讨了合成菌群在提升植物耐盐性中的应用潜力及初步成效,分析其相较于单一菌株的优势。最后,针对当前研究中的问题展望未来方向,旨在为耐盐促生菌资源的发掘与利用、耐盐作物改良及盐碱地治理提供理论参考与实践思路。

关键词 盐生植物;耐盐促生菌;耐盐机理;合成菌群;微生物菌剂

中图分类号 Q939.96 **文献标识码** A **文章编号** 1005 - 7021(2026)04 - 0001 - 15

doi:10.3969/j.issn.1005 - 7021.2026.04.001

Mining Salt-Tolerant Plant Growth-Promoting Microorganisms from Halophyte Habitats and Elucidating Their Mechanisms Regulating Plant Salt Tolerance

QIN Sheng*, LU Yi-fei

(*The Key Laboratory of Biotechnology for Medicinal Plants of Jiangsu Province*, *College of Life Science and Food Engineering*, *Jiangsu Normal University*, *Xuzhou* 221116)

基金项目:国家自然科学基金项目(32270004)

作者简介:秦盛 男,教授,博士,博士生导师。研究方向为放线菌资源与生态、植物-微生物互作。E-mail:shengqin@jsnu.edu.cn

* 通讯作者。

收稿日期:2026-07-20

Abstract Soil salinization seriously inhibits crop growth and damages soil structure, which is the main abiotic stress affecting global agricultural sustainable development and soil ecological health. As the "second genome" of plants, the rhizosphere and endophytic microorganisms form a mutually beneficial symbiotic relationship with plants, which can promote plant growth and enhance their stress resistance, and has important development potential. Halophytes have long adapted to high salt environments, and their rhizosphere and endophytic microbiota have formed strong salt tolerance characteristics, making them a natural treasure trove for exploring salt tolerant and plant growth-promoting microbes. The mechanism by which these microorganisms enhance plant salt tolerance is analyzed from two aspects: their functional characteristics (e.g., production of plant growth hormones, ACC deaminase, and extracellular polysaccharides) and plant responses (e.g., osmotic regulation, antioxidant defense, and ion homeostasis). This article also explores the potential and preliminary effects of synthetic microbial communities in improving plant salt tolerance, and analyzes their advantages compared with single strains. Finally, focusing on current research issues and future directions, this review aims to provide theoretical references and practical ideas for the exploration and utilization of salt-tolerant plant growth-promoting microbes, the improvement of salt-tolerant crops, and the management of saline-alkali lands.

Keywords halophytes; salt-tolerant plant growth-promoting bacteria; salt tolerance mechanism; synthetic microbial communities; microbial fertilizers

土壤盐渍化是全球范围内的土壤健康和生态环境问题,盐渍化的形成是自然因素与人为活动共同影响的结果。其中,自然因素引发的原生盐渍化,主要源于气候干旱导致水分蒸发旺盛、海水入侵等,使得盐分在土壤中不断积聚,最终形成盐碱土;而人为活动引起的次生盐渍化,多与农业生产中的不合理灌溉、过度开垦以及过量施肥等不合理操作有关,这些不当行为都会破坏土壤水盐平衡,加速盐渍化的进程。相关统计数据显示,目前全球已有超过 20% 的耕地和近一半的灌溉土地受到不同程度盐渍化的影响,且这一比例还在不断增加[1]。预计到 2050 年,全球约 50% 的土地将遭受不同程度的盐渍化危害[2]。盐胁迫会对植物生长造成多方面的不利影响,通过引发渗透胁迫、离子毒害和氧化损伤等,严重抑制植物种子萌发、光合作用、养分吸收以及植株生长发育,最终导致农作物大幅减产,严重时甚至会出现绝收现象。此外,盐渍化还会加剧土壤板结,导致土壤肥力退化,进一步恶化土壤微生态环境。盐胁迫已成为威胁全球粮食安全、农业可持续发展以及土壤生态健康的主要非生物限制因素[3-4]。我国盐渍化土壤总面积达 3.69×10^7 hm^2,分布范围十分广泛,且呈现明显的区域集聚特征。不同区域的盐碱地,在类型、形成原因上存在显著差异,这也决定了其治理难度以及治理技术的针对性需求[5]。盐碱地是重要的后备耕地资源和“潜在粮仓”,改良盐碱地对于增加耕地数量、提升耕地质量具有重要意义,因此,盐渍化土壤的治理工作刻不容缓。为应对盐胁迫对土壤环境和植物生长造成的威胁,目前已经有多种针对性的策略,包括物理、化学和生物改良方法。物理措施包括工程化排盐、深耕改土等,通过优化土壤结构,调控水分运移以促进盐分淋洗排出,但成本高、周期长。化学措施主要包括施用石膏和石灰、腐殖酸、钙盐等改良剂,通过离子置换降低土壤盐分与碱度,但长期施用成本过高,容易造成二次污染,破坏土壤土著微生物群落,难以规模化应用。生物措施包括耐盐植物筛选、转基因育种与耐盐促生微生物菌剂应用,具有绿色高效、可持续、环境友好等优势,成为盐碱地改良的核心方向[6-8]。其中,具有耐盐特性的植物根际促生菌(Plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)适应性强、功能多样,能与植物形成稳定共生关系,以环境友好的方式系统性地提高植物的耐盐能力,是生物改良策略的研究热点[9-11]。

在盐碱地上生长的盐生植物(Halophytes)是自然界经过长期选择和进化,能够在高盐环境中完成生活史的植物类群,如滨藜属(*Atriplex*)、碱蓬属(*Suaeda*)、盐爪爪属(*Kalidium*)、补血草属(*Limonium*)等,它们拥有独特的形态、生理和分子水平复杂而高效的盐环境适应机制,例如依靠盐腺泌盐、盐分稀释与区隔化减少胞内盐分,以及激活渗透调节与抗氧化系统等途径[12]。种植盐生植

物可以增加盐碱土壤有机质、土壤微生物生物量，改善盐渍化土壤微生态环境。值得注意的是，盐生植物的根际和内部组织栖息着大量与之协同进化的微生物，这些微生物也可喻为盐生植物的“第二基因组”。盐生植物能够通过分泌关键代谢物招募有益微生物类群以抵抗盐胁迫，其中的 PGPR 很可能在盐生植物的耐盐性中扮演了不可或缺的“助手”角色[13-14]。它们不仅能耐受高盐环境，还能通过多种直接或间接机制帮助宿主植物抵御盐胁迫[15]。因此，从盐生植物这一独特生境中挖掘耐盐促生菌资源，是开发盐碱地治理专用高效抗逆微生物菌剂的理想途径。过去的十年中，已经发表了一些植物根际 PGPR 调控植物盐胁迫耐受机制的综述[16-19]，但是鲜有专门聚焦盐生植物生境促生菌资源及其介导植物耐盐性的分析和总结。为此，本文梳理了近期国内外该领域的研究成果，总结盐生植物内生与根际耐盐 PGPR 的群落组成、解盐促生机制、植物响应机制及合成菌群的应用进展，分析当前研究存在的问题，并对未来研究进行展望，以期为盐生植物生境耐盐促生菌资源的深度挖掘、作用机理解析、盐碱地生态修复提供系统的理论依据，并为该领域的科研人员提供重要的资料参考。

1 盐生植物内生和根际促生菌类群

盐生植物生存的高盐特殊环境塑造了独特而多样的微生物群落。这些微生物包括细菌、古菌和真菌，它们主要通过根际、叶际或组织内部等不同生态位与植物建立关联。其中的耐盐促生菌以细菌占主导，真菌次之，古菌相对较少，而不同类群微生物在耐盐特性、促生功能与生态位分布上存在显著差异。

1.1 细菌类群

细菌是盐生植物生境中 PGPR 研究最为广泛和深入的类群。大量纯培养和免培养技术的研究表明，变形菌门（Proteobacteria）、厚壁菌门（Firmicutes）、放线菌门（Actinobacteria）和拟杆菌门（Bacteroidetes）等细菌是该生境的优势类群。从属水平来看，盐单胞菌属（*Halomonas*）、喜盐芽孢杆菌属（*Halobacillus*）、海洋芽孢杆菌属（*Oceanobacillus*）、假单胞菌属（*Pseudomonas*）、芽孢杆菌属（*Bacillus*）、葡萄球菌属（*Staphylococcus*）、泛菌属（*Pantoea*）、弧菌属（*Vibrio*）、沙雷氏菌属（*Serratia*）、链霉菌属（*Streptomyces*）、节杆菌属（*Arthrobacter*）和小单胞菌属（*Micromonospora*）等为优势细菌属[20-22]。研究发现，盐浓度是影响盐生植物根际微生物组组装的关键因素。扩增子测序对来自 10 个国家的 11 种盐生植物的根际微生物群落分析表明，盐生植物与非盐生植物根际细菌组成有较大的差别，而海旋菌属（*Thalassospira*）、赤杆菌属（*Erythrobacter*）和海杆菌属（*Marinobacter*）是盐生植物显著富集的核心菌属[23]。对巴基斯坦盐矿采集的 4 种盐生植物根际土壤微生物组进行焦磷酸测序，发现放线菌门在盐生植物土样本中占主导地位，而变形菌门在非盐渍土样本中占主导地位[24]。对来自印度泰米尔纳德邦红树林以及盐沼盐生植物根际土壤微生物组的分析表明，葡萄球菌、弧菌、克雷伯氏菌、沙门氏菌、链霉菌是最丰富的细菌属，且该生态系统中细菌群落结构的变化受到红树林栖息地不同环境条件的影响[25]。从南通沿海滩涂田菁（*Sesbania*）、互花米草（*Spartina alterniflora*）、芦苇（*Phragmites australis*）、柽柳（*Tamarix chinensis*）等 4 种盐生植物分离获得的 45 株内生细菌分属于芽孢杆菌属、喜盐芽孢杆菌属、海洋芽孢杆菌属（*Oceanobacillus*）等 8 个细菌属，且 26.1% 的细菌具有固氮能力，60.9% 的细菌能够产生吲哚乙酸（IAA），39.1% 的细菌含有 1-氨基环丙烷-1-羧酸（ACC）脱氨酶活性，具有较好的促生长潜力[26]。从盐角草（*Salicornia europaea*）根际分离的假单胞菌属菌株，具备固氮、解磷及产 IAA 能力，在一定程度上能显著促进盐胁迫下棉花的生长[27]。针对江苏沿海滩涂典型盐生植物生境放线菌资源的调查发现，盐生植物根内放线菌门丰度为 0.04% ~28.66%，而根际土壤放线菌丰度更高，约占细菌群落组成的2.8% ~43.0%，说明不同类群细菌的分布具有植物宿主特异性。纯培养分别获得 23 个属内生放线菌和 20 个属的根际放线菌，以及大量潜在新分类单元，并发表新属 1 个和新物种近 20 个。该地区纯培养放线菌优势属为链霉菌、糖多孢菌（*Saccharopolyspora*）、假诺卡氏菌属（*Pseudonocardia*）和诺卡氏菌属（*Nocardia*）等。盆栽研究发现链霉菌 KLBMP S0051 和小单孢菌 KLBMP S0019 可以显著促进盐胁迫下小麦种子萌发和幼苗的生长，具

有应用潜力[28-30]。该类研究表明,盐生植物生境不仅是细菌多样性的“富矿”,更是微生物暗物质的“宝库”,其蕴藏着丰富的待挖掘的 PGPR 资源。

1.2 古菌类群

古菌曾被认为是极端环境(如热泉、高温)的特有物种。然而,近年来随着高通量测序和纯培养技术的发展,发现古菌也广泛存在于盐生植物根际及内生环境中,主要为广古菌门(Euryarchaeota)的嗜盐古菌,如盐碱球菌(*Halalkalicoccus*)、盐杆菌(*Halobacterium*)、盐球菌(*Halococcus*)等菌属[31]。例如,研究发现广古菌门和奇古菌门(Thaumarchaeota)是印度孙德尔本斯红树林盐生植物根际最丰富的古菌类群[32]。古菌中的 PGPR 类群研究报道较为有限,正逐渐受到研究人员的关注。有研究发现,接种嗜盐古菌 *Halolamina pelagica* CDK2 的小麦植株在干旱胁迫下生长更好,其叶绿素和相对含水量显著提高[33]。接种菌株 *Haloferax* sp. NRS_31 显著降低了玉米植株中重金属钴的含量,改善了钴污染土壤中植株的生长[34]。近期,Ventura 等[35]从盐生植物滨藜(*Atriplex nummularia*)根际分离得到 *Haladaptatus* 的嗜盐古菌新种,这类菌株能在 6% ~30% NaCl 浓度和 30 ~50 ℃温度范围内生长,并首次发现接种到玉米后能显著提高植物在高盐环境中的存活率和生物量。目前盐生植物生境的古菌作为 PGPR 应用的研究鲜有报道,是未来极端耐盐微生物资源挖掘的潜在方向。

1.3 真菌类群

真菌同样是盐生植物微生物组不可或缺的组成部分。尤其是丛枝菌根真菌,如根内根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*)和摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*),已被广泛证明能与盐生植物形成共生体。丛枝菌根真菌通过其庞大的菌丝网络帮助植物吸收水分和矿质营养,并诱导宿主产生系统抗性,从而减轻盐胁迫损伤[36]。例如在 100 mmol/L NaCl 胁迫下,摩西管柄囊霉回接可以显著促进玉米生长,并降低植物体内钠离子含量[37]。此外,一些如木霉属(*Trichoderma*)内生真菌,也能在盐生植物体内定殖,通过多种机制来增强宿主耐盐性。从韩国海岸带盐沼碱蓬、芦苇、补血草等 5 种盐生植物分离获得内生真菌 128 株,分布于 31 个属,优势属为镰刀菌属(*Fusarium*)、拟隐盘孢属(*Paraconiothyrium*)和链格孢菌属(*Alternaria*),其中菌株 Lt-1-3-3 能够产生赤霉素,并且其发酵滤液表现出优异的植物生长促进作用[38]。从海滨锦葵(*Kosteletzkya virginica*)中分离的 59 株内生真菌分属于青霉属(*Penicillium*)、曲霉属(*Aspergillus*)、镰刀菌属和木霉菌属等 12 个属,其中两株木霉属的内生真菌产 ACC 脱氨酶活性最高,在盐胁迫下接种木霉的小麦和大豆的植株生长、抗氧化酶活性和叶绿素含量均高于未接种的对照植株[39]。从滩涂盐碱地分离获得的一种新的深色有隔内生真菌——金链根际盐生霉(*Laburnicola rhizohalophila*),能显著促进苗木根系发育和耐盐性[40]。此外,盐生植物根际真菌也是发掘耐盐促生菌的来源。从海滨獐毛(*Aeluropus littoralis*)根际土壤中获得的 6 株真菌可产生 IAA,能够显著提升烟草幼苗生长与活力,并诱导了 6 个涉及氮代谢、生长素生物合成和油菜素内酯生物合成基因的表达,具有生物刺激剂开发的良好潜力[41]。扩增子测序发现,莱州湾南岸三种盐生植物碱蓬、芦苇和狗尾草(*Setaria viridis*)根际真菌以子囊菌门(Ascomycota)为主,并富集裸真菌门(Gymnomycota)、篮状菌属(*Talaromyces*)和佐普菲菌属(*Zopfiella*)等潜在根际促生菌[42]。该类研究说明,盐生植物富集的耐盐真菌是一类适应高盐环境、可与植物共生并显著提升宿主耐盐性与生长的重要微生物资源,是开发抗逆微生物菌剂的良好来源。

2 耐盐促生菌的功能特征及其调节植物生长与耐盐性

盐生植物生境促生菌往往具备 PGPR 共有的一些特征,包括固氮、溶磷、解钾,从而提升植物养分吸收和利用率,合成铁载体从而螯合铁离子,供植物吸收,以缓解盐胁迫下植物的缺铁黄化,以及产生抗生素、水解酶,抑制土传病原菌,减少盐胁迫下植物病害的发生[43]。除了这些直接和间接的促生长机制,耐盐促生菌之所以能够帮助植物抵御盐胁迫,主要在于其自身具备一系列生理生化功能。耐盐促生菌通过产生特定的代谢物或酶,直接或间接地作用于植物或根际环境,为植物提供生长保障并缓解盐胁迫(图 1)。

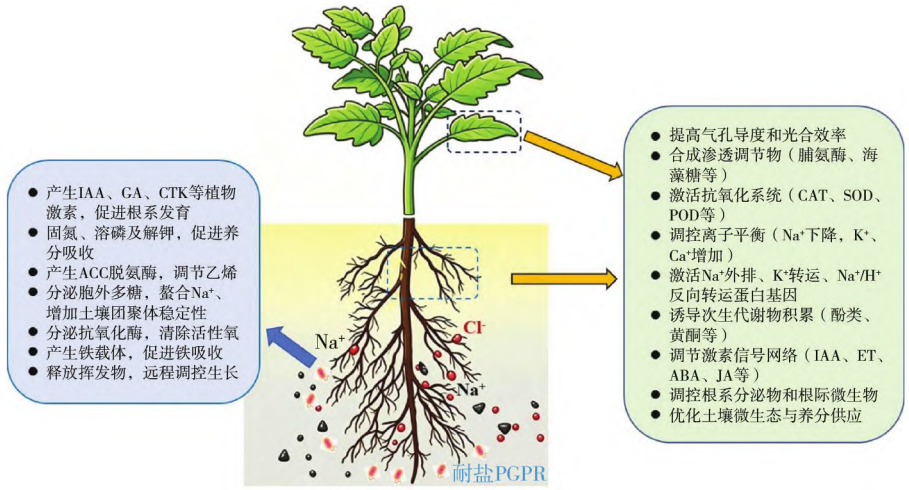


图 1　耐盐促生菌介导的植物生长与耐盐性作用机制模式图

Fig. 1　Mechanism diagram of plant growth and salt tolerance mediated by salt tolerant PGPR

2.1　产生植物生长激素

盐生植物源 PGPR 可通过合成植物生长激素来调节植物生长发育和对盐胁迫的适应性。IAA 是最主要的促生长激素，大多数盐生植物源PGPR 具备 IAA 的合成能力。它们通过色氨酸依赖与非依赖途径合成 IAA，分泌至植物体内后，促进细胞伸长与分裂、诱导侧根与根毛发育，扩大根系吸收面积，增强水分与养分获取能力，同时缓解盐胁迫对根系的抑制[44]。如嗜盐古菌 *Haladaptatus* sp. CMAA 1911 含有 59 个与 IAA 合成相关的基因，通过色氨酸合成途径产生 IAA，接种后能显著促进玉米在胁迫下的生长表现[35]。从盐碱地植物根际分离的油菜假单胞菌 YZX4 在盐浓度为 10 g/L 时 IAA 合成量达 36.42 mg/L，高盐胁迫下该菌株显著促进白菜种子萌发[45]。从黄河三角洲盐碱土中分离筛选的 5 株芽孢杆菌具有产生 IAA、溶解无机磷和解钾等多种促生特性，接种后能促进 NaCl 浓度为 100 mmol/L 的盐胁迫下田菁幼苗的生长，缓解盐分对幼苗的抑制作用[46]。从印度泰米尔纳德邦盐渍土中分离的弯曲芽孢杆菌（*Bacillus flexus*）PAS1，在 200 mmol/L NaCl 胁迫下仍能高产 IAA、分泌铁载体并高效解磷，对芝麻的生长和耐盐性提升效果显著[47]。一株新的植物根际促生菌——拉沙里菌素链霉菌（*Streptomyces lasalocidi*）JCM 3373，能够通过分泌吲哚-3-甲醛来调控植物根系构型，进而提高大豆的耐盐性[48]。此外，研究发现一些耐盐 PGPR 可合成赤霉素（GA）与细胞分裂素（CTK），GA 可促进植物根系伸长与种子萌发，促进在含盐环境中对水和养分的吸收，CTK 可延缓叶片衰老、提升叶绿素含量与光合效率，协同 IAA 提高耐盐性，促进植物生长。例如，从海岸带盐渍土分离的阿耶波多氏普里斯特氏菌（*Priestia aryabhattai*）和弗雷德里克斯堡假单胞菌（*Pseudomonas frederiksbergensis*）除产生吲哚-3-乙酸、铁载体、胞外多糖以及溶解磷酸盐外，还具有产生赤霉素的能力，包括 GA1、GA3、GA4 和 GA7，接种后可显著促进盐胁迫下锦葵和西兰花的生长[49]。

2.2　产生 ACC 脱氨酶

乙烯（ET）是一种植物逆境胁迫激素，盐胁迫下植物体内会大量合成 ET，而过量 ET 积累会抑制根系伸长、加速叶片衰老，从而加重胁迫损伤。植物体内 ET 由前体物 1-氨基环丙烷-1-羧酸（ACC）经过 ACC 合成酶（ACS）与 ACC 氧化酶（ACO）催化调控合成。研究发现，耐盐 PGPR 可分泌 ACC 脱氨酶，将前体物质 ACC 分解为 α-丁酮酸与氨，降低植物体内 ET 前体含量，缓解 ET 积累造成的胁迫损伤，同时氨还可以作为氮源被植物所利用[50-51]。

已有研究表明，从盐生植物生境中分离的多数 PGPR（如假单胞菌、芽孢杆菌、节杆菌、沙雷氏菌属等）均具有产生高活性 ACC 脱氨酶的能力。从江苏沿海滩涂采集的中华补血草（*Limonium sinense*）体内及根际获得 18 株产 ACC 脱氨酶活

菌株,分属于厚壁菌门、变形菌门和放线菌门的三大系统发育类群,包括芽孢杆菌属、节杆菌属、假单胞菌属、库克菌属(*Kocuria*)、微杆菌属(*Microbacterium*)和原小单孢菌属(*Promicromonospora*)等 7 个属[52],其中的 *Bacillus flexus* KLBMP 4941、*Streptomyces* KLBMP 5084 等 4 株菌在高盐胁迫下(250 mmol/L NaCl)显著促进宿主种子萌发和幼苗生长,并促进番茄苗的耐盐性[53-55]。Sarkar 等[56]研究发现,耐盐的肠杆菌(*Enterobacter* sp.)P23 合成 ACC 脱氨酶,并能溶磷、产生 IAA 和铁载体,在盐胁迫下促进水稻幼苗生长,通过构建该基因(*acdS*)突变株再回接证明了其盐胁迫下的促生效应与植物体内乙烯含量改变密切相关。从海滨耐盐植物锦葵中获得的内生真菌进行产 ACC 脱氨酶筛选,发现木霉(*Trichoderma asperelum*)的 ACC 脱氨酶活性最高(4 557.92 nmol/L α-KB mg^{-15}/h),在盐胁迫下,接种 *T. asperellum* 的小麦和大豆的植株干重和鲜重、株高、根长、超氧化物歧化酶(SOD)活性和叶绿素含量均高于未接种的对照植株,且 ET 合成显著下调[39]。Siddikee 等[57]的研究也证明,具有 ACC 脱氨酶活性的耐盐地衣芽孢杆菌(*Bacillus licheniformis*)RS6569、碘短杆菌(*Brevibacterium iodinum*)RS16 和白色刘志恒菌(*Zhihengliuela alba*)RS111 三种细菌能够通过将 ET 水平降低 50% 来提高辣椒植物的耐盐性。值得注意的是,也有研究表明,同时产生 IAA 和 ACC 脱氨酶的微生物可以降低植物体内的 ET 水平,进而在不同的胁迫下刺激植物生长,包括盐胁迫[58]。因此,未来可以从盐生植物生境筛选同时高产 IAA 和 ACC 脱氨酶的耐盐促生菌,如木霉和芽孢杆菌等[59]。

2.3 分泌胞外多糖(EPS)

微生物胞外多糖(Exopolysaccharide,EPS)是由微生物在代谢过程中分泌到细胞外的高分子碳水聚合物,具有复杂的化学结构和多样的生物学功能,在工业、农业和环境保护等领域具有多种用途。微生物胞外多糖在根际微生态中扮演着多重角色[60]。首先,EPS 富含羟基、巯基、羧基等阴离子基团,可以高效螯合和吸附土壤中游离的 Na^+ 和重金属,形成一道“离子屏障”,减少植物根系 Na^+ 的吸收。其次,EPS 能够将微生物细胞与土壤颗粒或植物根表牢固地黏合在一起,促进生物膜的形成,锁住水分、缓解渗透胁迫,改善根际微团聚体结构并提升土壤的保水能力。微生物产生的 EPS 具有抗氧化、清除活性氧(ROS)的能力,可以降低细胞氧化损伤,保护植物和微生物细胞免受氧化胁迫。另外,EPS 可以刺激植物生长发育,调节植物的抗性生理与代谢途径,提升植物耐受盐、高温、重金属、干旱等非生物胁迫的能力[61-63]。

盐生植物生境 PGPR 源 EPS 已被发现在促进植物盐胁迫下生长、增加土壤团聚体稳定性方面具有显著作用。例如,假单孢菌(*Pseudomonas simiae*)MHR6 分泌的 EPS 可以有效吸附 Na^+,添加 EPS 改善了盐胁迫下玉米的 Na^+/K^+ 稳态,进而促进植株的生长[64]。盐碱地分离的贫瘠水芽孢杆菌(*Bacillus inaquosorum*) GBW HF-9 具有高产 EPS 的能力,不仅促进盐碱土中番茄苗的生长,还能显著改善盐渍土壤中不同粒径团聚体的比例,有效降低土壤 pH 值和全盐含量[65]。从海水稻分离的耐盐内生泛菌(*Pantoea alhagi*)NX-11 分泌 EPS,并在盐胁迫下接种能显著促进水稻幼苗的生长[66],该菌株 EPS 的合成受到糖基转移酶基因 *alhH* 和 *alhK* 的调控[67]。研究发现盐生植物中华补血草内生放线菌 *Glutamicibacter halophytocota* KLBMP 5180 产生的 EPS 组分 EPS-1 和 EPS-2 具有较强的抗氧化能力[68],在 0 和 200 mmol/L NaCl 胁迫条件下,2.0 g/L 的 EPS 处理分别使番茄种子发芽率提高了 23.5% 和 11.0%。EPS 主要激活番茄苗中的酶清除系统和非酶抗氧化剂的合成,促进光合作用,介导离子平衡,并诱导生长素、脱落酸、水杨酸(SA)等激素的生物合成和响应途径基因的表达来调控植物耐盐[69]。该类研究表明,耐盐微生物的 EPS 具有作为盐碱地植物生长专用生物刺激剂开发利用的良好潜力,但其介导的微生物细胞胁迫耐受以及调控植物耐盐的分子机理仍需深入探究。

2.4 释放挥发性有机化合物(VOCs)

PGPR 还可以通过产生的挥发性有机化合物(volatile organic compounds, VOCs)介导植物生长与胁迫耐受。微生物 VOCs 是一类以低分子量和高挥发性为特征的有机化合物,主要包括醇、酮、萜烯、烷烃等,具有高度可变的结构。VOCs 很容易在空气、水和土壤中扩散,在没有物理接触的情

况下长距离发挥抑菌和植物生长促进的作用。近年来,微生物的挥发物作为植物-微生物跨界交流的新型信号分子受到高度关注[70]。例如,挥发物乙偶姻、2,3-丁二醇、3-甲基-1-丁醇、苯乙醇、雪松烯等已被发现能增强生长素运输和信号响应,诱导侧根形成并促进植物根系发育[71-72]。少量的研究表明,PGPR 释放的 VOCs 可以诱导拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)根系发育,在不直接接触的情况下系统性地增强植物的耐盐性。菌株吡咯伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia pyrrocinia*)CNUC9 释放的挥发物在 100 mmol/L NaCl 胁迫下促进了拟南芥的根系发育和总叶面积,并提升了发芽率和存活率[73]。哈茨木霉 ST02 的 VOCs 通过调节激素信号传导、离子转运和细胞壁重塑来增强薄荷的耐盐性,从而促进不定根发育[74]。近期发现,盐生植物补血草内生放线菌 *G. halophytocota* KLBMP 5180 释放的 VOCs 在盐胁迫条件下可显著促进番茄幼苗的生长,具体表现为鲜重增加、侧根数量增多以及叶绿素含量提升,VOCs 处理上调了与苯丙烷生物合成、谷胱甘肽代谢、丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)信号通路、植物激素信号转导以及植物-病原体互作相关通路的基因表达,并提高了内源生长素、茉莉酸(JA)以及 ACC 的含量;进一步的挥发物成分分析鉴定出多种关键生物活性化合物,包括 3-甲基-1-丁醇、苯乙醇、2-氨基丙二酰胺和 2-十一烷酮等[75]。目前,耐盐微生物挥发物介导的植物耐盐机制的研究尚处于起步阶段,信息较为有限,但研究空间和潜力巨大。

3 耐盐促生菌调控植物耐盐性的作用机制

耐盐促生菌能够产生 IAA、ACC 脱氨酶、挥发性有机化合物等多种功能活性物质和信号分子,这些物质在盐胁迫下通过一系列复杂的生理生化反应及分子过程,诱导植物产生系统性的抗逆响应,最终提升植物的耐盐能力。这种响应涵盖了从生理、代谢、基因表达乃至全株等多个层面(图 1)。

3.1 诱导渗透调节物积累

盐胁迫通常会导致植物体内渗透失衡,这也是造成植物细胞脱水的主要诱因。植物为了在高盐环境胁迫下能维持细胞正常的生理功能,会主动合成并积累渗透调节物。耐盐 PGPR 能够促进植物体内渗透调节物质的合成与积累,帮助植物维持细胞渗透压稳定,减少细胞水分流失,进而提升植物的耐盐性能。已有研究证实,耐盐促生菌可对植物体内脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖、可溶性蛋白等相容性物质的合成起到调控作用,这些物质不仅能够参与维持植物细胞的渗透平衡,也能保护酶的活性和细胞膜的稳定性,也能协助清除植物体内的活性氧[76-77]。脯氨酸作为其中重要的渗透调节物质,功能十分全面,而 PGPR 能够通过激活植物体内脯氨酸合成途径关键基因(如 *P5CS*、*ProDH*)的表达,促进脯氨酸积累,以维持细胞渗透平衡[78]。例如,盐胁迫下接种耐盐的 *Haladaptatus* spp. 菌株后,玉米植株的脯氨酸含量显著提高,其中 CMAA 1909 菌株处理组的脯氨酸积累量较对照组增加 138.12%,有效缓解了盐胁迫带来的渗透损伤[35]。有研究发现,促生菌可通过调控植物甜菜碱合成,赋予植物耐盐性。从盐生植物根际分离的耐盐 PGPR 菌株荧光假单胞菌(*Pseudomonas fuorescence*)、短小芽孢杆菌(*Bacillus pumilus*)和金橙黄微小杆菌(*Exiguobacterium aurantiacum*)接种小麦后,不仅脯氨酸含量增加了 138.12% ~317.20%,植株叶片的甜菜碱含量还提高了 10.78% ~270.31%,显著增强了植株的渗透调节和耐盐能力[79]。PGPR 还能促进植物体内可溶性糖和海藻糖的积累,从而调节细胞渗透压。用耐盐的谷氨酸杆菌(*Glutamicibacter halophytocola*)KLBMP 5180 的 EPS 处理番茄后,在 200 mmol/L NaCl 胁迫下,植株可溶性糖含量较对照组增加了 15.9% ~27.3%,有效缓解了盐胁迫造成的损伤[69]。当前该研究多聚焦这些渗透调节物含量的变化、深层次调节机理,特别是耐盐促生菌的 VOCs、EPS 等非激素信号和长距离调控植株渗透代谢的信号传导通路还需要深入研究。

3.2 激活抗氧化系统

盐胁迫下植物体内超氧阴离子(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)等会大量积累,从而造成植物组织内活性氧(ROS)爆发,ROS 过量积累会引发细胞膜脂质过氧化、蛋白质变性及 DNA 损伤,进而造成细胞结构损伤,导致植物受到氧化胁迫减产甚至死亡[80]。研究发现,耐盐促生菌自身能够合成 SOD、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)等抗

氧化酶,以及谷胱甘肽、抗坏血酸等非酶抗氧化物质,直接参与植物体内 ROS 清除,也会通过多种信号转导途径激活植物自身的抗氧化防御系统。从盐生植物补血草分离的 *Bacillus flexus* KLBMP 4941 菌株基因组中含有一系列编码冷休克和热的基因休克蛋白、POD、SOD、谷胱甘肽过氧化物酶,以及 CAT 相关基因。将该菌接种到宿主植物后,盐胁迫下能显著提高植株体内 SOD、CAT 及 POD 活性,同时降低丙二醛(MDA)含量,从而有效减轻细胞膜损伤[54,81]。耐盐的芽孢杆菌(*Bacillus safensis*)NBRI 12M 在盐胁迫下回接水稻显著降低了植物体内的过氧化氢含量,促进了植物生长[82]。盐生植物根际芽孢杆菌(*Bacillus flexus*)PAS1 菌株接种显著改善了盐胁迫下芝麻植株的生长,植物抗氧化酶活性增强,包括 SOD、POD 和 CAT[47]。研究发现,谷氨酸杆菌(*G. halophytocola*)KLBMP 5180 菌株产生的 EPS,除了具备清除超氧阴离子和 DPPH 自由基的活性,接种到番茄上后,也能显著提高植株 SOD、POD、CAT 活性,并上调抗氧化酶合成基因的表达,减少 MDA 积累,促进番茄盐胁迫下生长[69]。以上研究表明,耐盐促生菌能够显著激活并强化植物抗氧化防御体系,进而缓解盐碱毒害损伤,增强植物整体耐盐碱适应能力。

3.3 调控离子平衡

盐胁迫的核心毒害是过量的 Na^+ 和 Cl^- 积累并进入植物细胞,破坏胞内离子稳态,抑制 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 等元素的吸收与功能,导致离子失衡、代谢紊乱、膜系统损伤及线粒体功能障碍等。PGPR 可以调控植物离子吸收、转运、区隔化,维持 Na^+/K^+ 平衡,盐胁迫下帮助植物重建离子稳态[83]。Hidri 等[84]发现,产生 EPS 的耐盐菌 *Glutamicibacter* sp. 在 300 mmol/L NaCl 胁迫下接种芦苇显著影响了植物的生长,除增加了茎多酚含量,降低了 MDA 含量,还增加了植物组织中 Ca^{2+} 和 K^+ 的吸收,并降低了茎中 Na^+ 和根中 Cl^- 的含量。研究还发现,PGPR 分泌的 EPS 和细胞壁的吸附作用可以减少根系对 Na^+ 的直接吸收。例如,谷氨酸杆菌 KLBMP 5180 的 EPS 处理番茄后,在 200 mmol/L NaCl 胁迫条件下,番茄根内 Na^+ 浓度降低 32.3%,茎和叶片的 Na^+ 浓度则分别降低 28.6% 和 40.0%,同时 K^+ 浓度显著提高,进而成功维持了植株的 Na^+/K^+ 平衡,促进盐胁迫下生长[69]。

其次,PGPR 处理可以诱导植物上调质膜上高亲和 K^+ 转运蛋白基因(如 *HKT1*)和 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因(如 *SOS1*、*NHX1*)的表达,从而将细胞质中的 Na^+ 区隔化至液泡,或通过根系排出体外,同时,上调 K^+ 通道(如 *AKT1*)基因的表达以促进 K^+ 的吸收。例如,在 200 mmol/L NaCl 胁迫下,假单胞菌(*Pseudomonas oryzihabitans*)AXSa06 接种处理显著促进了番茄幼苗的生长,并上调表达了 Na^+ 转运蛋白基因 *HKT1* 以及 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因 *NHX1* 和 *NHX2*[85]。还有研究表明,玉米接种丛植菌根真菌后显著增加了 K^+ 含量并减少了 Na^+ 积累,同时其组织中的 K^+/Na^+ 比值也更高。这些效应与玉米根中 *ZmAKT2*、*ZmSOS1* 和 *ZmSKOR* 基因表达的调节相关,有助于调节植物的离子稳态[86]。近期研究发现,耐盐的谷氨酸杆菌 KLBMP 5180 的挥发物在盐胁迫下熏蒸处理的番茄 Na^+ 积累量降低、Na^+/K^+ 比值下降,根中 K^+ 转运蛋白编码基因(*g10792*、*g28480*)以及 K^+ 通道基因(*g28592*)的表达上调,同时,叶片中 Na^+ 转运蛋白基因 *HKT1* 和阳离子/H^+ 逆向转运蛋白基因分别显著升高了 1.93 倍和 1.44 倍[75]。综上可见,耐盐 PGPR 可调控植物盐离子转运基因表达、维持离子平衡,减少植株体内 Na^+ 过量积累,进而缓解盐逆境伤害;而不同菌株对靶基因的调控模式,存在明显物种与宿主特异性差异。

3.4 诱导次生代谢物积累

耐盐促生菌能调控植物的次生代谢过程,促使植物合成积累具有抗盐功能的次生代谢产物,如酚类化合物、黄酮类、萜类等,进而增强植物耐盐性。这些次生代谢产物主要通过清除活性氧、稳定细胞膜结构、调节信号传导等方式,帮助植物抵御盐胁迫损伤[83]。例如,基于耐盐促生假单胞菌(*Pseudomonas atacamensis*)KSS-6 开发的有机肥的施用促进了盐胁迫下水稻的生长,脯氨酸、黄酮类化合物、碳水化合物等的含量提升了 32% 以上[87]。谷氨酸杆菌(*G. halophytocola*)KLBMP 5180 在 250 mmol/L NaCl 盐胁迫下回接促进了宿主补血草生长,转录组测序发现,黄酮生物合成与苯丙烷类代谢途径显著富集,总黄酮含量显著增

加[88]。近期研究发现,从耐盐野生大豆中获得的内生假单胞菌 77S3,具有多重植物促生特性,盐胁迫下显著促进大豆生长。针对机理的研究发现,接种内生假单胞菌 77S3 后大豆黄酮类化合物等抗氧化物质与渗透保护剂含量显著提升,并发现该菌可通过硝酸盐转运体 NRT1.5 依赖的氮代谢重编程增强大豆盐耐受性[89]。研究发现,链霉菌 WY228 产生的挥发物显著促进植物根系发育,盐胁迫下处理激活了拟南芥花青素生物合成的关键转录因子 *MYB75* 基因,并促进了黄酮和花青素积累,赋予植物更好的耐盐性[90]。总之,通过调控植物次生代谢途径,耐盐促生菌从多个维度构建起植物的耐盐防御体系。

3.5 调节激素信号网络

植物激素信号网络是调控植物耐盐应答的核心通路。耐盐 PGPR 除了自身合成激素,还可通过上调植物激素合成相关基因表达、促进内源激素积累,也可调控激素信号转导通路、激素间交叉互作及整体信号网络稳态,进而维系盐胁迫下植物根系正常生长发育,协同调控植物应对盐逆境的生理与分子响应[91],涉及植物生长素与细胞分裂素、ET、JA、SA 等通路。研究表明,海滨锦葵来源的内生真菌 *Trichoderma asperelum* 和 *Trichoderma viride* 菌株诱导小麦乙烯合成相关基因如 ACC 氧化酶(*ACO*)和 ACC 合酶(*ACS*)的表达下调,从而减少乙烯合成和盐胁迫下对植物的损伤[39]。近期研究发现,链霉菌 WY228 的挥发物通过激活拟南芥生长素信号和极性运输促进根系生长,并通过乙烯信号激活促进根毛发育。此外,还证实挥发物可以刺激植物脱落酸信号传导,促进花青素合成,增强植物耐盐性[90]。盐胁迫下,用耐盐谷氨酸杆菌 KLBMP 5180 的 EPS 处理盆栽番茄,发现叶片和根部 IAA 分别增加了 33.53% 和 49.56%,ACC 含量均显著降低,根中脱落酸(ABA)含量增加 38.17%,JA、MEJA 和 SA 水平也显著升高,这表明番茄幼苗中内源性激素受外源添加的 EPS 的调节[69]。研究还发现,菌株 KLBMP 5180 的挥发物在盐胁迫下促进番茄苗生长并调控激素信号网络,结果显示挥发物熏蒸组 IAA 含量显著增加,叶片和根部分别上升了 52.61% 和 63.52%。与对照组相比,熏蒸组的 ABA 含量略有下降;ET 合成前体 ACC 的含量升高,根中检测到 47.78% 的增加。根中的 JA 含量增加了 2.58%,但叶中的含量显著降低。相比之下,熏蒸组幼苗的叶片和根部的 SA 含量均降低。油菜素内酯在根和叶中的水平呈现出相反的模式:根中含量显著降低,但叶中含量增加 4.79%。转录组分析发现挥发物处理上调了与苯丙烷生物合成、谷胱甘肽代谢、植物激素信号转导通路的基因,进一步结合 ET 和 JA 合成抑制剂实验证明了 KLBMP 5180 的挥发物通过刺激脱落酸、ET 合成和信号转导来提高番茄的耐盐能力[75]。可见,耐盐促生菌能通过调控植物内源激素合成与信号转导增强植物的耐盐能力。

3.6 优化土壤微生态与养分供应

耐盐促生菌的施用还可以改善土壤团粒结构和化学性质,增强土壤的物理性质,活化土壤难溶性养分、促进根系吸收利用,全方位提升土壤养分供给效能与植物 N、P、K 等养分吸收,并调控土壤微生物群落组成,优化根际土壤微生态结构,从而增强植物耐盐性[92]。有研究通过盆栽试验探究了 AM 真菌在 0、100 和 400 mmol/L NaCl 下对盐生植物碱蓬根际细菌群落结构和土壤理化特性的影响。结果表明,三个 NaCl 水平下均增加了干重并促进了盐生植物的生长,在 100 和 400 mmol/L NaCl 浓度下增加了土壤碱性磷酸酶活性,在 100 mmol/L NaCl 下显著降低了酸杆菌门的丰度,但增加了一种可以清除活性氧阴离子的沙壤土杆菌属(*Ramlibacter*)的丰度,AM 真菌分别在 0 和 100 mmol/L NaCl 下分别招募了马赛菌属(*Massilia*)和节杆菌属(*Arthrobacte*),这两个属的菌株已经被证明对植物有益[93]。耐盐促生假单胞菌(*Pseudomonas atacamensis*)KSS-6 开发的有机肥处理使盐胁迫下稻米的营养成分(P、K、Zn、Fe、Mg 和 Mn)提高了 35% 以上,处理后的土壤参数,包括 pH 值和电导率(EC)、含水量、总有机碳、有机质、Na^+ 和 Cl^- 也得到了改善,其中 EC 从 7.43 dS/m 显著降低至 4.3 dS/m[87]。耐盐的吉林泛菌(*Pantoea jilinensis*)D25 在盐胁迫下通过灌根处理显著提高了番茄的鲜重、茎长、根长和叶绿素含量,增加了植株各种常量营养素和微量营养素的吸收,并减少了 Na^+ 的积累。同时根际与土壤肥力相关酶(脱氢酶、脲酶、转化酶和 CAT)的活性增强。16S rRNA 扩增子测序表明,土壤微生物多

样性和益生菌(如 *Acidibacter*、*Limnobacter* 和 *Romboutsia*)的丰度也显著增加[94]。还有研究发现,接种耐盐的 *Bacillus licheniformis* O1 和 *Brevibacterium* sp. O5 菌株在 200 mmol/L NaCl 胁迫下促进了茄子的生长,并使土壤中脱氢酶、脲酶、淀粉酶和磷酸酶活性提高了 0.74 ~ 12.7 倍,从而增强了盐胁迫下的土壤恢复力;联合接种还增加了茄子根际有益细菌的物种丰富度和相对丰度,从而优化土壤微生态提升植物在盐胁迫下的恢复力[95]。以上结果表明,耐盐 PGPR 可以通过改良根际微生态环境、协同强化土壤养分供给,并重塑根际微生物群落来促进植物健康生长和应对盐胁迫。

4 合成微生物菌群在提高植物耐盐性方面的应用

在自然环境中,植物并非只和单一微生物相互作用,而是长期与多样化、结构复杂的根际微生物群落协同共存。不同种类 PGPR 菌株在土壤中常会表现出协同促生、功能互补,或是相互拮抗竞争等多样关系。以往单一菌株菌剂施入土壤后,往往难以稳定定殖,受田间环境影响较大,促生效果也不稳定。在此背景下,基于微生态学原理构建的合成微生物群落(Synthetic Microbial Communities, SynComs)研究逐渐受到重视,已成为微生物肥料与菌剂未来发展的重要方向[96-97]。

SynComs 构建的核心思想是“整体大于部分之和”。通过有目的地选择具有不同促生机制且生态位兼容的菌株进行组合,从而构建功能更为强大、对逆境胁迫更有韧性的微生物群落。在提升植物耐盐性方面,SynComs 已展现出优于单一菌株的潜力[98]。例如,Yang 等[99]从红树林盐生植物叶际分离到耐盐细菌 *Pantoea stewartia* A 和 *Bacillus marrisflavi* Y25,将这两株菌组合应用后发现,它们能够促进水稻体内渗透物质的含量提升并激活耐盐基因的上调表达,还能显著提高水稻根际绿弯菌门(Chloroflexi)菌群的丰度,有效增强水稻的耐盐能力。此外,合成菌群相比单一菌株,还具备更强的根际定殖能力和生态稳定性。菌群中不同菌株之间可通过代谢互养、信号交流以及生物膜共构建等方式,形成结构更稳固的微生态系统,从而更好地发挥盐胁迫下的促生作用。从盐生植物碱蓬中分离得到的两株高耐盐性 *Kushneria* 细菌 Kk 和 Km,均能耐受 25% 的 NaCl 浓度,且可分泌 IAA、脯氨酸和胞外多糖,不仅能够促进盐胁迫下拟南芥的生长,复合接种应用于白菜的试验还呈现出明显的协同增效效果。与单菌处理相比,复合接种使白菜植株干重提高了 1.19 倍,还能显著富集根际芽孢杆菌,且形成的生物膜比单菌处理更为明显[100],这也充分体现了盐生植物源 SynComs 在提升农作物耐盐性方面的巨大应用潜力。此外,从沙漠植物 *Indigofera argentea* 获得的 5 株菌构建的菌群能够在高盐胁迫下显著促进番茄植株生长,并调控番茄中耐盐基因的表达及离子平衡[101]。北京林业大学团队从胡杨(*Populus euphratica*)根际高盐土壤中分离出 512 株细菌,筛选出 9 株菌构建合成菌群,该菌群可显著改善杂交 84K 杨树的生长。该合成菌群不仅能通过减少植株氧化应激、调节渗透物质和离子平衡来增强杨树的耐盐能力,还能招募根际特定细菌属,进一步提升杨树对高盐环境的适应性[102]。近期,有学者从盐生植物盐节木(*Halocnemum strobilaceum*)内生细菌中筛选出 11 株关键菌株,构建 SynComs 并优化,在水培和盆栽实验中均增强了盐胁迫下小麦的生长[103]。以上研究表明,来自极端环境的耐盐微生物群落作为环境友好型生物肥料,在改善盐渍土中作物表现方面具有良好应用潜力。

5 展 望

当前,国内外学者从盐生植物生境挖掘耐盐促生菌并揭示其作用机制已取得了可喜的进展,但从资源挖掘到实际田间应用之间,仍存在诸多关键问题亟待解决。关于今后该领域的研究,以下四个方面需要重点关注。①纯培养技术的局限性限制了新菌株的挖掘。当前主要依靠传统平板培养法来分离微生物,但能够成功分离培养的菌种仅占环境中微生物总数量的 1% ~ 5%。绝大多数的“微生物暗物质”,尤其是众多古菌以及大量未被培养的功能细菌,始终难以被纯培养和开发利用。因此,未来研究重点应放在新型培养技术的研究上,围绕培养基设计和样品预处理,模拟原位环境,利用液滴微流控、培养组学、微生物互作网络分析-靶向分离等技术,更高效地获取更多

具有独特耐盐促生功能的新菌株,为该环境功能菌株的开发提供资源基础。②耐盐促生菌调控植物耐盐性的机理仍有待深入,尤其是小分子信号代谢物的作用。目前,该领域对菌株的耐盐促生效应、ACC 脱氨酶等研究较多,但对于微生物代谢过程中产生的挥发物、新型植物激素类似物、脂肽类信号分子等物质,在复杂的植物根际微环境中其真实的作用浓度、调控的途径以及下游的信号转导通路等关键信息,目前了解还十分有限。特别是 VOCs 类物质,它们具有作用距离远、无需与植物直接接触的独特优势,极有可能是调控植物系统性耐盐性的重要途径。未来应整合代谢组学、转录组学和蛋白组学等多组学技术,系统解析这些微生物与植物之间跨界交流的“化学语言”,深入揭示耐盐 PGPR 的促生耐盐分子机制。③盐胁迫下合成菌群比单一菌株的促生效果更具优势,但 SynComs 构建与基于微生物组的植物育种目前仍面临诸多挑战。SynComs 提高植物的耐盐性已有少量研究,今后需要通过理性设计构建出功能稳定、能够与植物及盐环境生态兼容,且易于规模化生产的合成菌群。此外,合成菌群成员之间、合成菌群与环境土著微生物之间存在着复杂的相互作用,如竞争、寄生、互养等,如何精准预测并有效调控这些相互作用,确保合成菌群能够稳定发挥耐盐促生功能,还需要进一步深入研究。同时,将“微生物组”视为植物的一种可遗传性状,开展基于微生物组的植物育种工作,筛选出能够更好地招募和维持有益微生物菌群的植物基因型,将成为未来培育耐盐作物新品种的方向,可为盐碱地作物高效栽培提供新的思路。④新型耐盐促生菌生物菌剂的开发,需要突破传统思路,进行技术和策略上的创新,才能实现更好地产业化应用。当前,植物益生元(如特定的根分泌物成分、海藻寡糖等)与高效耐盐 PGPR 的联合应用策略,逐渐受到科研人员的关注,这种策略通过“先养菌后促生”的模式,能够为 PGPR 在植物根际的定殖和生长提供良好的营养条件,从而实现更持久、更稳定的田间应用效果。此外,开发复合型微生物耐盐肥料,将高效耐盐促生菌与腐植酸、生物炭等载体相结合,同时优化肥料的剂型,比如可湿性粉剂、颗粒剂、液体菌剂等,以及配套的施用技术,如种子包衣、蘸根、滴灌等,是推动耐盐促生菌从实验室走向田间、实现产业化应用的必经之路,也是未来耐盐促生菌制剂开发的重要方向。

参考文献:

[1] Wicke B, Smeets E, Dornburg V, et al. The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils[J]. Energy and Environmental Science, 2011, 4: 2669-2681.

[2] Jamil A, Riaz S, Ashraf M, et al. Gene expression proffling of plants under salt stress[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2011, 30(5): 435-458.

[3] Abdulraheem MI, Xiong Y, Moshood AY, et al. Mechanisms of plant epigenetic regulation in response to plant stress: Recent discoveries and implications[J]. Plants, 2024, 13(2): 163.

[4] Qiu S, Zhang Y, Dai J, et al. Ecological divergence governs plant resilience to compound salinity-waterlogging stress under global change[J]. Global Change Biology, 2026, 32(4): e70875.

[5] 杨劲松,姚荣江,王相平, 等. 中国盐渍土研究:历程、现状与展望[J]. 土壤学报, 2022, 59(1): 10-27.

[6] 赵维彬,王松,刘玲玲, 等. 生物炭改良盐碱地效果及其对植物生长的影响研究进展[J]. 土壤通报,2024, 55(2): 551-561.

[7] Ren Y, Yan H, Ma A. Plant genomic and microbial interplay in the rhizosphere under salt stress: A review[J]. Frontiers in Plant Science, 2026, 16:1667328.

[8] 王家辉,时连辉,孙存,等. 钙基土壤改良剂对酸化盐碱土改良效果与黄瓜生长发育的影响[J]. 农业环境科学学报, 2025(8): 1-16.

[9] Nguyen TTM, Ha-Tran DM, Huang CC. Plant-growth-promoting rhizobacteria for mitigating salinity stress in rice farming: A review of the Vietnamese Mekong Delta[J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1635193.

[10] 杨晏哲,梁静,隋晓娜,等. 滨海盐渍土野大豆根瘤菌分离筛选及其在大豆中的应用[J]. 微生物学报,2023, 63(11): 4154-4166.

[11] Taj Z, Chithradevi B, Bakka K, et al. Modulation in key physiological traits improved ROS scavenging and salinity tolerance amelioration in rice and tomato inoculated with halotolerant rhizobacteria *Providencia rettgeri* ST202[J]. Planta, 2025, 262(4): 78.

[12] Van Zelm E, Zhang Y, Testerink C. Salt tolerance mechanisms of plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2020, 71: 403-433.

[13] Fan X, Ge AH, Qi S, et al. Root exudates and microbial metabolites: Signals and nutrients in plant-microbe interactions[J]. Science China Life Sciences, 2025, 68(8): 2290-2302.

[14] Zheng Y, Xu Z, Liu H, et al. Patterns in the microbial community of salt-tolerant plants and the functional genes associated with salt stress alleviation[J]. Microbiology Spectrum, 2021,

9(2): e0076721.

[15] Wang Y, Yang Y, Zhao D, et al. *Ensifer* sp. GMS14 enhances soybean salt tolerance for potential application in saline soil reclamation[J]. Journal of Environmental Management, 2024, 349: 119488.

[16] Al-Turki A, Murali M, Omar AF, et al. Recent advances in PGPR-mediated resilience toward interactive effects of drought and salt stress in plants[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1214845.

[17] 王博瑞,罗汶婧,马红彬, 等. 根际促生细菌调控植物响应盐胁迫的作用机制[J]. 微生物学通报, 2025,52(11): 4959-4978.

[18] 李嘉图,徐建明,胡凌飞. 微生物调控植物应对盐胁迫的作用机制[J]. 中国生态农业学报,2026, 34(2): 227-240.

[19] Jadhav LR, Jyoti A, Singh V, et al. Halophilic bacteria and archaea in salinity-resilient agriculture: Mechanisms and multi-omics perspectives[J]. Archives of Microbiology, 2026, 208(7): 325.

[20] Radhakrishnan N, Krishnasamy C. Isolation and characterization of salt-stress-tolerant rhizosphere soil bacteria and their effects on plant growth-promoting properties[J]. Scientific Reports, 2024, 4(1): 24909.

[21] Yuan Z, Druzhinina IS, Labbé J, et al. Specialized microbiome of a halophyte and its role in helping non-host plants to withstand salinity[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 32467.

[22] Behairi S, Baha N, Barakat M, et al. Bacterial diversity and community structure in the rhizosphere of the halophyte *Halocnemum strobilaceum* in an Algerian arid saline soil[J]. Extremophiles, 2022, 26(2): 18.

[23] Abdelfadil MR, Patz S, Kolb S, et al. Unveiling the influence of salinity on bacterial microbiome assembly of halophytes and crops[J]. Environmental Microbiome, 2024, 19(1): 49.

[24] Mukhtar S, Mirza BS, Mehnaz S, et al. Impact of soil salinity on the microbial structure of halophyte rhizosphere microbiome [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2018, 34(9): 136.

[25] Sujeeth NK, Dharani Bommi KB, Manojkumar S, et al. Microbiome signatures of mangroves and salt marsh halophyte rhizosphere soil sediments: A metagenomic approach[J]. Scientific Reports, 2026, 16(1): 8895.

[26] 卞光凯,张越己,秦盛,等. 南通沿海滩涂耐盐植物重金属抗性内生细菌的筛选及生物多样性[J]. 微生物学报, 2011, 51(11): 538-1547.

[27] Jha B, Gontia I, Hartmann A. The roots of the halophyte *Salicornia brachiata* are a source of new halotolerant diazotrophic bacteria with plant growth-promoting potential[J]. Plant Soil, 2012, 356: 265-277.

[28] Qin S, Bai JL, Wang Y, et al. *Tamaricihabitans halophyticus* gen. nov., sp. nov., an endophytic actinomycete of the family Pseudonocardiaceae[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2015, 65(12): 4662-4668.

[29] Chen P, Zhang C, Ju X, et al. Community composition and metabolic potential of endophytic actinobacteria from coastal salt marsh plants in Jiangsu, China[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 1063.

[30] Gong Y, Bai J, Yang H, et al. Phylogenetic diversity and investigation of plant growth-promoting traits of actinobacteria in coastal salt marsh plant rhizospheres from Jiangsu, China[J]. Systematic and Applied Microbiology, 2018, 41(5): 516-527.

[31] Mukhtar S, Mirza BS, Mehnaz S, et al. Impact of soil salinity on the microbial structure of halophyte rhizosphere microbiome [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2018, 34(9): 136.

[32] Bhattacharyya A, Majumder SN, Basak P, et al. Diversity and distribution of Archaea in the mangrove sediment of sundarbans [J]. Archaea, 2015, 2015: 968582.

[33] Singh D, Kaushik R, Chakdar H, et al. Unveiling novel insights into haloarchaea (*Halolamina pelagica* CDK2) for alleviation of drought stress in wheat[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2023, 39(12): 328.

[34] Selim S, Akhtar N, Hagagy N, et al. Selection of newly identified growth-promoting archaea *Haloferax* species with a potential action on cobalt resistance in maize plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 872654.

[35] Ventura PJ, Júnior LVG, Rados T, et al. Harnessing haloarchaea from halophyte *Atriplex nummularia* rhizosphere to enhance salt stress tolerance in maize seedlings[J]. Environmental microbiome, 2025, 21(1): 12.

[36] Kumar A, Dames JF, Gupta A, et al. Current developments in arbuscular mycorrhizal fungi research and its role in salinity stress alleviation: A biotechnological perspective[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2015, 35(4): 461-474.

[37] Wang H, An T, Huang D, et al. Arbuscular mycorrhizal symbioses alleviating salt stress in maize is associated with a decline in root-to-leaf gradient of Na^+/K^+ ratio[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 457.

[38] Khalmuratova I, Choi DH, Kim JG, et al. Endophytic fungi of salt-tolerant plants: Diversity and ability to promote plant growth[J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2021, 31(11): 1526-1532.

[39] Wang X, Tian Z, Xi Y, et al. Identification of endophytic fungi with ACC deaminase-producing isolated from halophyte *Kosteletzkya virginica*[J]. Plant Signaling and Behavior, 2022, 17(1): 2152224.

[40] Li Z, Zhu Z, Qian K, et al. Intraspecific diploidization of a halophyte root fungus drives heterosis[J]. Nature Communications, 2024, 15(1): 5872.

[41] Mohamed T, Walid RB, Mohamed AAA, et al. Harnessing the rhizosphere of the halophyte grass *Aeluropus littoralis* for halo-

philic plant-growth-promoting fungi and evaluation of their biostimulant activities[J]. Plants, 2021, 10(4): 784.

[42] Kan Y, Yang J, Wang G, et al. Analysis of fungal diversity and community structure in rhizosphere soil of three coastal halophytes at Laizhou bay, China[J]. Rhizosphere, 2025, 34: 101091.

[43] Li HP, Ma HB, Zhang JL. Halo-tolerant plant growth-promoting bacteria-mediated plant salt resistance and microbiome-based solutions for sustainable agriculture in saline soils[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2025, 101(5): fiaf037.

[44] Ha-Tran DM, Nguyen TTM, Hung SH, et al. Roles of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in stimulating salinity stress defense in plants: A review[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(6): 3154.

[45] 孙晓莹,陈意超,曹沁,等. 耐盐菌 *Pseudomonas brassicacearum* YZX4 的筛选、鉴定及其植物促生特性[J]. 应用与环境生物学报,2019, 25 (5): 1133-1138.

[46] 李思铭,于潇,彭志伟,等. 黄河三角洲芽孢杆菌的分离鉴定及其盐胁迫下对田菁的促生作用[J]. 微生物学报, 2025, 65(7): 2920-2937.

[47] Sridhar D, Alheswairini SS, Barasarathi J, et al. Halophilic rhizobacteria promote growth, physiology and salinity tolerance in *Sesamum indicum* L. grown under salt stress[J]. Frontiers in Microbiology, 2025, 16: 1590854.

[48] Lu L, Liu N, Fan Z, et al. A novel PGPR strain, *Streptomyces lasalocidi* JCM 3373T, alleviates salt stress and shapes root architecture in soybean by secreting indole-3-carboxaldehyde[J]. Plant, Cell and Environment, 2024, 47(6): 1941-1956.

[49] Woo JI, Injamum-Ul-Hoque M, Zainurin N, et al. Gibberellin-producing bacteria isolated from coastal soil enhance seed germination of mallow and broccoli plants under saline conditions[J]. BioTech (Basel), 2023, 12(4): 66.

[50] Shahid M, Singh UB, Khan MS, et al. Bacterial ACC deaminase: Insights into enzymology, biochemistry, genetics, and potential role in amelioration of environmental stress in crop plants[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1132770.

[51] Moon YS, Ali S. Possible mechanisms for the equilibrium of ACC and role of ACC deaminase-producing bacteria[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2022, 106(3): 877-887.

[52] 冯维维,武美贤,司雨婷,等. 中华补血草内生与根际具 ACC 脱氨酶活性细菌的筛选及其生物多样性[J]. 微生物学报,2016, 56(4): 719-728.

[53] Qin S, Zhang YJ, Yuan B, et al. Isolation of ACC deaminase-producing habitat-adapted symbiotic bacteria associated with halophyte *Limonium sinense* (Girard) Kuntze and evaluating their plant growth promoting activity under salt stress[J]. Plant Soil, 2014, 374: 753-766.

[54] Xiong YW, Li XW, Wang TT, et al. Root exudates-driven rhizosphere recruitment of the plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus flexus* KLBMP 4941 and its growth-promoting effect on the coastal halophyte *Limonium sinense* under salt stress[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 194: 110374.

[55] Qin S, Feng WW, Wang TT, et al. Plant growth promoting effect and genomic analysis of the beneficial endophyte *Streptomyces* sp. KLBMP 5084 isolated from halophyte *Limonium sinense*[J]. Plant Soil, 2017, 416: 117-132.

[56] Sarkar A, Ghosh PK, Pramanik K, et al. A halotolerant *Enterobacter* sp. displaying ACC deaminase activity promotes rice seedling growth under salt stress[J]. Research in Microbiology, 2018, 169(1): 20-32.

[57] Siddikee MA, Glick BR, Chauhan PS, et al. Enhancement of growth and salt tolerance of red pepper seedlings (*Capsicum annuum* L.) by regulating stress ethylene synthesis with halotolerant bacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase activity[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2011, 49: 427-434.

[58] Bal HB, Das S, Dangar TK, et al. ACC deaminase and IAA producing growth promoting bacteria from the rhizosphere soil of tropical rice plants[J]. Journal of Basic Microbiology, 2013, 53: 972-984.

[59] Santoyo G, Orozco-Mosqueda MDC, Afridi MS, et al. *Trichoderma* and *Bacillus* multifunctional allies for plant growth and health in saline soils: Recent advances and future challenges[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15:1423980.

[60] Navneet K, Priyankar D. Bacterial exopolysaccharides as emerging bioactive macromolecules: From fundamentals to applications[J]. Research in Microbiology, 2022, 174(4): 104024.

[61] Zhang M, Wu Y, Qu C, et al. Microbial extracellular polymeric substances (EPS) in soil: From interfacial behaviour to ecological multifunctionality[J]. Geo-Bio Interfaces,2024,1:e4.

[62] 魏宏宇,李怡,彭帅英,等. 胞外多糖促进胁迫条件下农作物生长的研究与展望[J]. 江苏农业学报,2022, 38(4): 1123-1134.

[63] Gantait A, Masih SA, Maxton A, et al. Rhizobacteria exopolysaccharide: A boon in reclaiming soil fertility, augmenting plant growth and plant stress resilience[J]. Environmental Microbiology Reports, 2026, 18(2): e70296.

[64] Liu X, Yao T, Chai J, et al. Adsorption of sodium ions by exopolysaccharides from *Pseudomonas simiae* MHR6 and its improvement of Na^+/K^+ homeostasis in maize under salt stress [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71 (50): 19949-19957.

[65] 李慧芬,方安然,冯海霞,等. 胞外多糖产生菌的筛选鉴定及其促生改土作用[J]. 微生物学通报,2023, 50(5): 1941-1957.

[66] Sun L, Lei P, Wang Q, et al. The endophyte *Pantoea alhagi* NX-11 alleviates salt stress damage to rice seedlings by secreting exopolysaccharides[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 10: 3112.

[67] He K, Shi X, Tao Z, et al. Genomic and transcriptomic analyses identify two key glycosyltransferase genes *alhH* and *alhK* of exopolysaccharide biosynthesis in *Pantoea alhagi* NX-11[J]. Microorganisms, 2024, 12(10):2016.

[68] Xiong YW, Ju XY, Li XW, et al. Fermentation conditions optimization, purification, and antioxidant activity of exopolysaccharides obtained from the plant growth-promoting endophytic actinobacterium *Glutamicibacter halophytocola* KLBMP 5180 [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2020, 153: 1176-1185.

[69] Chen SM, Zhang CM, Peng H, et al. Exopolysaccharides from endophytic *Glutamicibacter halophytocola* KLBMP 5180 functions as bio-stimulants to improve tomato plants growth and salt stress tolerance[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2023, 253(Pt 1):126717.

[70] Cellini A, Spinelli F, Donati I, et al. Bacterial volatile compound-based tools for crop management and quality[J]. Trends in Plant Science, 2021, 26 (9): 968-983.

[71] Li Y, Shao J, Xie Y, et al. Volatile compounds from beneficial rhizobacteria *Bacillus* spp. promote periodic lateral root development in *Arabidopsis*[J]. Plant, Cell and Environment, 2021, 44 (5), 1663-1678.

[72] Camarena-Pozos DA, Flores-Núñez VM, López MG, et al. Fungal volatiles emitted by members of the microbiome of desert plants are diverse and capable of promoting plant growth[J]. Environmental Microbiology, 2021, 23 (4): 2215-2229.

[73] Luo H, Riu M, Ryu CM, et al. Volatile organic compounds emittedby *Burkholderia pyrrocinia* CNUC9 trigger induced systemic salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 1050901.

[74] Zhao Z, Kan Q, Yang K, et al. Transcriptomic insights into peppermint adventitious root development induced by *Trichoderma* volatile organic compounds under salt stress[J]. Physiologia Plantarum, 2026, 178(2): e70837.

[75] Tao J, Huang HX, Qin YY, et al. Volatile organic compounds from the salt-tolerant *Glutamicibacter halophytocola* KLBMP 5180 enhance salt stress tolerance in tomato seedlings by regulating antioxidant defense, ion homeostasis, and auxin, jasmonic acid/ethylene signaling pathways[J]. Microbiological Research, 2026, 308: 128501.

[76] El-Esawi M, Glascoe A, Engle D, et al. Cellular metabolites modulate *in vivo* signaling of *Arabidopsis cryptochrome*-1[J]. Plant Signaling and Behavior, 2015, 10 (9): e1063758.

[77] Gong Y, Chen LJ, Pan SY, et al. Antifungal potential evaluation and alleviation of salt stress in tomato seedlings by a halotolerant plant growth-promoting actinomycete *Streptomyces* sp. KLBMP5084[J]. Rhizosphere, 2020, 16: 100262

[78] Kangmin K, Jang YJ, Lee SM, et al. Alleviation of salt stress by *Enterobacter* sp. EJ01 in tomato and Arabidopsis is accompanied by up-regulation of conserved salinity responsive factors in plants[J]. Molecules and Cells, 2014, 37(2): 109-117.

[79] Aniqa N, Muhammad S, Asadullah, et al. Potential of salt tolerant PGPR in growth and yield augmentation of wheat (*Triticum aestivum* L.) under saline conditions[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11:2019.

[80] Smirnoff N, Arnaud D. Hydrogen peroxide metabolism and functions in plants[J]. The New Phytologist, 2019, 221: 1197-1214.

[81] Wang TT, Ding P, Chen P, et al. Complete genome sequence of endophyte *Bacillus flexus* KLBMP 4941 reveals its plant growth promotion mechanism and genetic basis for salt tolerance [J]. Journal of Biotechnology, 2017, 260: 38-41.

[82] Misra S, Prasad P, Semwal P, et al. Genomic characterization of the salt-tolerant *Bacillus* and *Jeotgalicoccus* strains reveals a diverse metabolism relevant to plant growth promotion and salt stress tolerance[J]. 3 Biotech, 2024, 14: 316.

[83] Egamberdieva D, Wirth S, Bellingrath-Kimura SD, et al. Salt-tolerant plant growth promoting rhizobacteria for enhancing crop productivity of saline soils[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 2791.

[84] Hidri R, Metoui-Ben MO, Zorrig W, et al. The halotolerant rhizobacterium *Glutamicibacter* sp. alleviates salt impact on *phragmites australis* by producing exopolysaccharides and limiting plant sodium uptake[J]. Plant Direct, 2023, 7 (10): e535.

[85] Ifigeneia M, Aggeliki A, Anastasia P, et al. Comparative transcriptomics and metabolomics reveal an intricate priming mechanism involved in PGPR-mediated salt tolerance in tomato[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:713984.

[86] Estrada B, Aroca R, Maathuis FJ, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi native from a Mediterranean saline area enhance maize tolerance to salinity through improved ion homeostasis[J]. Plant, Cell and Environment, 2013, 36(10): 1771-1782.

[87] Arora NK, Mishra J, Singh P, et al. Salt-tolerant plant growth-promoting *Pseudomonas atacamensis* KSS-6 in combination with organic manure enhances rice yield, improves nutrient content and soil properties under salinity stress[J]. Journal of Basic Microbiology, 2024, 64(6): e2300767.

[88] Qin S, Feng WW, Zhang YJ, et al. Diversity of bacterial microbiota of coastal halophyte *Limonium sinense* and amelioration of salinity stress damage by symbiotic plant growth-promoting actinobacterium *Glutamicibacter halophytocola* KLBMP 5180 [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2018, 84 (19): e01533-18.

[89] Zhang W, Song C, Wang T, et al. Reprogramming of gene transcripts and metabolites by the wild soybean endophyte *Pseudomonas* sp. 77S3 improves soybean salt tolerance[J]. Plant Biotechnology Journal, 2026, 24(4): 2704-2721.

[90] Qin YY, Gong Y, Kong SY, et al. Aerial signaling by plant-associated *Streptomyces setonii* WY228 regulates plant growth

and enhances salt stress tolerance[J]. Microbiological Research, 2024, 286: 127823.

[91] Ramasamy KP, Mahawar L. Coping with salt stress-interaction of halotolerant bacteria in crop plants: A mini review[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1077561.

[92] Jiang P, Wang YZ, Zhang YP, et al. Intercropping enhances maize growth and nutrient uptake by driving the link between rhizosphere metabolites and microbiomes[J]. New Phytologist, 2024, 243(4): 1506-1521.

[93] Diao F, Jia B, Luo J, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi drive bacterial community assembly in halophyte *Suaeda salsa*[J]. Microbiological Research, 2024, 282: 127657.

[94] Zheng L, Wang S, Gu X, et al. *Pantoea jilinensis* D25 enhances tomato salt tolerance via altering antioxidant responses and soil microbial community structure[J]. Environmental Research, 2024, 243: 117846.

[95] Gupta S, Chauhan R, Pandey S. Biopriming with halotolerant microbes enhances growth performance, resilience and rhizospheric microbial diversity of *Solanum melongena* under saline conditions[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 229(Pt A): 110400.

[96] Cambon MC, Xu X, Kovács ÁT, et al. Synthetic microbial communities for studying and engineering the tree microbiome: Challenges and opportunities[J]. Current Opinion in Microbiology, 2025, 87: 102636.

[97] Xu X, Dinesen C, Pioppi A, et al. Composing a microbial symphony: Synthetic communities for promoting plant growth[J]. Trends in Microbiology, 2025, 33(7): 738-751.

[98] Dubey S, Bhattacharjee A, Oza Y, et al. Harnessing SynComs for rhizosphere engineering to alleviate salt stress in *Vigna radiata*: From lab experiments to the field[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 229(Pt A): 110304.

[99] Yang X, Yuan R, Yang S, et al. A salt-tolerant growth-promoting phyllosphere microbial combination from mangrove plants and its mechanism for promoting salt tolerance in rice[J]. Microbiome, 2024, 12(1): 270.

[100] Peng Y, Lee JH, Kim CY, et al. Halophyte-derived *Kushneria* strains enhance salt tolerance and rhizosphere dynamics in cabbage[J]. Plant, Cell and Environment, 2026, 49(1): 531-549.

[101] Schmitz L, Yan Z, Schneijderberg M, et al. Synthetic bacterial community derived from a desert rhizosphere confers salt stress resilience to tomato in the presence of a soil microbiome[J]. International Society for Microbial Ecology Journal, 2022, 16(8): 1907-1920.

[102] Li L, Cheng K, Du Y, et al. Rhizosphere microbes from *Populus euphratica* conferred salt sress resistance to *Populus alba* × *Populus glandulosa*[J]. Plant, Cell and Environment, 2025, 48(12): 8743-8755.

[103] Zhu J, Jia Q, Tang QY, et al. Application of synthetic microbial communities of *Kalidium schrenkianum* in enhancing wheat salt stress tolerance[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2025, 26(2): 860.