根际微生物促进植物耐盐性的作用机制研究进展

刘　强，李宪臻，杨　帆，俞志敏*

（大连工业大学 生物工程学院，辽宁 大连　116034）

摘　要　全球约 20% 的耕地面临土壤盐碱化威胁，传统的物理、化学处理方法不仅耗水量大、成本高，且存在一定环境风险。根际微生物能显著增强植物耐盐能力，为土壤盐碱化治理提供了绿色高效策略。本文从植物耐盐机制出发，系统阐述了根际微生物促进植物耐盐性的作用机制，包括离子稳态调节、渗透平衡维持、氧化应激防御、激素水平调节、根际环境改良以及营养元素获取改善。进一步讨论了根际微生物在水稻、小麦、玉米、大豆及蔬菜等主要作物中的应用现状。最后，针对当前微生物治理盐碱化土壤面临的微生物定殖稳定性差、植物与微生物互作特异性强以及技术推广受限等问题，提出未来研究可侧重以下方向，包括深入解析植物、根系分泌物以及微生物之间的互作调控网络与分子机制；借助合成生物学构建功能互补的稳定菌群；通过材料科学手段改善菌剂耐受性和稳定性；并配套开发智能农业应用技术。这些策略将有助于根际微生物调控技术在盐碱地处理与农业可持续发展中的规模化应用。

关键词　土壤盐碱化；盐胁迫；根际微生物；农作物；耐盐性

中图分类号　Q939.96　　**文献标识码**　A　　**文章编号**　1005－7021(2026)04－0076－15

doi：10.3969/j.issn.1005－7021.2026.04.007

Research Progress on the Promoting Effect of Rhizosphere Microorganisms on Plant Growth Under Salt Stress

LIU Qiang, LI Xian-zhen, YANG Fan, YU Zhi-min*

(*Schl. of Bio-Engin., Dalian Polytech. Uni., Dalian* 116034)

Abstract　Soil salinization threatens approximately 20% of irrigated cropland globally. Conventional physical and chemical remediation methods are limited by high water consumption, significant costs, and environmental risks. Rhizosphere microorganisms, often termed as the plant's "second genome," enhance plant salinity tolerance through multidimensional synergistic mechanisms, which offering a sustainable and efficient strategy for saline soil amelioration. This review delineates plant salt tolerance mechanisms and systematically elucidates the role of rhizosphere microorganisms in regulating this tolerance, including regulating ion stabilization, maintaining osmotic balance, defensing oxidative stress, modulating phytohormone network, improving rhizosphere microhabitat and activating nutrient element. Additionally, the review further discusses the current applications in main crops, such as rice, wheat, maize, soybean, and vegetables. Meanwhile, to address persistent challenges such as inadequate microbial field stability, pronounced host－microbe interaction specificity, and constraints in technology dissemination, future research should prioritize: deepening the interaction of the "plant genotype-root exudate-microbial function" interaction mechanism; utilizing synthetic biology to design functionally complementary Synthetic Microbial Communities (SynComs); enhancing inoculant stability by integrating materials science; and developing smart agricultural technologies for precise applica-

基金项目：国家自然科学基金项目(32072160)；辽宁省教育厅高校基本科研项目(JYTZD2023029)；辽宁省教育厅高校基本科研项目(LJ212410152061)

作者简介：刘强　男，博士研究生。主要研究方向为应用微生物与发酵工程技术。E-mail：liuqiang@dlpu.edu.cn

* 通讯作者。男，副教授，博士，硕士生导师。主要研究方向为啤酒酿造微生物、微生物代谢工程、糖生物学。

Tel：0411-86322525，E-mail：yuzhimin2005@163.com

收稿日期：2025-12-02

tion. These integrated strategies are anticipated to facilitate rhizosphere microbe-mediated technologies for saline-alkali land reclamation and large-scale deployment in sustainable agriculture.

Keywords soil salinization; salt stress; rhizosphere microorganisms; crops; salt tolerance

土壤盐碱化一直是全球耕地面积增长缓慢的主要因素之一,全球约 20% 的耕种土地受到土壤盐碱化影响,每年约 1% ~2% 的土壤因此而退化[1]。盐碱土会增加土壤溶液的渗透压,阻碍植物根系水分吸收,进而影响植物的生理生化过程[2]。植物在面临高渗透压环境时,会产生大量活性氧(Reactive Oxygen Species,ROS)引发氧化胁迫,从而抑制种子萌发、光合作用以及水分和养分的吸收与运输等生理过程[3]。土壤中的盐分积累还会破坏植物体内离子平衡,具体表现为钠离子(Na^+)和氯离子(Cl^-)过度积累,抑制钙离子(Ca^{2+})和钾离子(K^+)等正常吸收,这种离子稳态的破坏会干扰植物正常的代谢过程[2]。高盐碱环境可刺激植物体内抗逆基因的表达和抗逆信号通路的启动,如盐敏感(Salt Overly Sensitive,SOS)、渗透调节、抗氧化调节通路以及调控离子转运基因的表达[4]。治理盐碱土壤的物理和化学方法主要包括土壤淋洗、石膏改良、翻耕和覆盖、化学阻隔等[5]。土壤淋洗需要大量水淋失土壤盐分,该方法不仅耗水量大,还容易导致土壤养分流失。石膏改良是利用石膏改善土壤结构,降低土壤 pH,由于石膏的不可再生性,以及其对磷、铜、铁和锌的低溶解性,限制了该方法应用。翻耕覆盖的优点是该方法能够改善土壤结构,保水防蚀,减少盐的累加。化学阻隔法是借助化学物质形成物理屏障,阻止盐分从土壤向根系迁移,但该方法成本高,化学物质还有可能造成土壤二次污染[6]。研究发现,根际微生物能够改善植物的耐盐能力,具有修复盐碱土的作用[5]。根际微生物种类多样,主要包括细菌、真菌、放线菌等,其中变形菌门(Proteobacteria)和放线菌门(Actinobacteria)细菌,部分共生细菌如根瘤菌属(*Rhizobium*),菌根真菌如丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi,AMF)以及放线菌中的链霉菌属(*Streptomyces*)、诺卡氏菌属(*Nocardia*)等都是比较常见的根际微生物[7]。这些根际微生物以各种方式有效地降低根际盐渍化,促进土壤中有益微生物繁殖,改善土壤环境,提高植物对盐碱逆境的耐受性[8]。根际微生物本身处于动态变化,它既受土壤理化性质的影响,也受植物基因型的影响。特别是在高盐碱等胁迫条件下,植物能通过改变自身的根际分泌物的成分和数量主动招募特定功能微生物,这对植物在胁迫条件下的存活和生长尤为重要[9]。本文对根际微生物对植物促进耐盐机理和相关微生物在不同农作物上的应用效果,以及目前存在的问题和瓶颈进行了综述,并提出了通过合成生物学、材料科学以及智能农业相结合的解决方法,为根际微生物促进植物耐盐性技术的大规模应用,以及农业可持续发展提供理论依据和具体实施措施。

1 植物耐盐机制

植物耐盐性指植物对高盐环境的适应和抵御能力,包括植物在细胞和生理整体水平上所进行的渗透调节、离子稳态调控、去除活性氧、内源激素调节网络的重构以及胁迫反应基因适时表达等一系列相关联的过程[10]。

植物面对盐碱胁迫时,首先遭遇的是渗透胁迫,植物细胞会合成并积累脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖等渗透调节物质[11],这些物质能够降低细胞质内的渗透压,防止水分流失,保护细胞结构的完整性[12]。在应对离子胁迫方面,维持细胞内部,特别是细胞质中 K^+/Na^+ 比例,对于抵抗 Na^+ 的毒害作用至关重要[13]。离子平衡主要依赖 SOS 信号途径,当 SOS3(钙传感器)感知胁迫信号时,能够与 SOS2(蛋白激酶)结合并激活 SOS1(质膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白),将 Na^+ 泵出细胞;维持离子平衡还依赖于其他关键转运蛋白作用,高亲和性 K^+ 转运蛋白(High-affinity K^+ Transporter,HKT)转导 Na^+ 从木质部回流至韧皮部,减少 Na^+ 在地上部的积累;液泡膜 Na^+/H^+ 交换蛋白(Na^+/H^+ Antiporter,NHX)则负责将 Na^+ 隔离至液泡内。上述的转运过程协同工作,共同维系植物细胞内 K^+/Na^+ 的动态平衡[14-15]。植物通过激活抗氧化防御系统应对盐胁迫诱导产生的过量 ROS(如超氧阴离子、过氧化氢)造成的氧化损伤。

该系统包括超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase,SOD)、过氧化氢酶(Catalase,CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate Peroxidase,APX)等酶促组分,以及抗坏血酸(Ascorbic Acid,AsA)、谷胱甘肽(Glutathione,GSH)等非酶促抗氧化剂,它们协同作用清除 ROS 重建氧化还原平衡[16]。盐胁迫条件下,植物激素如脱落酸(Abscisic Acid,ABA)、生长素(Indole-3-Acetic Acid,IAA)、细胞分裂素(Cytokinin,CTK)、乙烯(Ethylene,ET)、赤霉素(Gibberellin,GA)、茉莉酸(Jasmonic Acid,JA)的信号网络被激活[17-18],通过调控复杂网络协调生理状态以适应逆境。上述生理生化响应均受特定耐盐相关基因表达的驱动,这些基因编码的蛋白质直接参与渗透调节(如 Δ^1-吡咯啉-5-羧酸合成酶 P5CS 和还原酶 P5CR)、离子转运、抗氧化防御等过程。随着分子生物学技术的发展,众多关键耐盐基因(如小麦中的 *Ta-UnP*、*TaZNF*、*TaSST*、*TaDUF1*、*TaSP* 等)已被克隆和功能验证,其在转基因植物中的表达能显著提升耐盐性[19]。根际微生物通过渗透调节、离子稳态维持、ROS 清除、激素信号整合及基因表达调控等多层次机制协同作用,共同构成了植物应对高盐逆境的综合防御体系。

2 根际微生物调控植物耐盐性的多维度作用机制

在盐碱化生态系统中,植物与根际微生物通过代谢互作和信号协同构建多层级盐胁迫响应网络。植物根系分泌有机酸、氨基酸、酚酸及黄酮类化合物,选择性富集耐盐微生物群落[20]。微生物则通过离子稳态调控、渗透平衡维持、氧化应激防御、激素网络调节、根际微环境改良及营养元素活化六个维度的协同机制(图 1),重建植物离子与渗透稳态,防止细胞损伤并恢复盐胁迫下的生长[7]。这些机制形成离子和渗透稳态奠定代谢基础,抗氧化系统与激素信号维护膜结构完整性,土壤改良与营养优化拓展生态位的级联调控网络,驱动植物实现从生存防御到再生生长的适应性转换[5]。

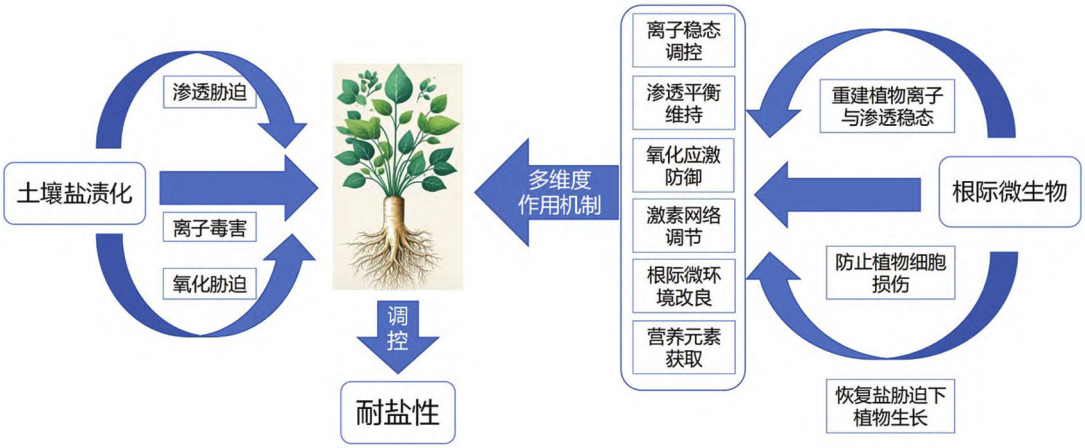


图 1 根际微生物调控植物耐盐性的多维度作用机制

Fig. 1 The multidimensional mechanisms of rhizosphere microbiome in regulating plant salt tolerance

2.1 根际微生物调控离子稳态的分子机制

盐胁迫的核心危害是 Na^+ 毒害与 K^+ 流失,根际微生物则通过靶向调控关键离子转运基因重塑细胞稳态。在 SOS 信号通路层面,碱湖迪茨氏菌(*Dietzia natronolimnaea*)显著上调小麦 *TaNHX1*、*TaHAK* 和 *TaHKT1* 基因表达,驱动 Na^+ 外排与 K^+ 吸收协同增效[21];克氏假单胞菌(*Pseudomonas knackmussii*)MLR6 使拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)SOS1 表达显著上调[22];此外,隐类球囊霉(*Paraglomus occultum*)则通过激活番茄 *SlSOS1* 和 *SlSOS2* 基因表达,维持 K^+/Na^+ 动态平衡[23]。

在 HKT 和 NHX 液泡区隔化层面,萎缩芽孢杆菌(*Bacillus atrophaeus*)WZYH01 和土壤游动球

菌(*Planococcus soli*) WZYH02 诱导玉米*ZmNHX*/*ZmHKT* 基因表达,显著降低 Na^+ 含量并提升 K^+/Na^+ 比例[24];木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)接种 AMF 后,*CgNHX1*、*CgNHX2-1*、*CgCLCD*、*CgCLCF* 和 *CgCLCG* 等液泡膜氯通道基因表达增强,促进 Na^+ 和 Cl^- 向液泡高效区隔化存储,增加了木麻黄生物量产出[25]。

以上研究结果表明,微生物可作为"分子开关",通过精准调控离子转运网络实现"排钠保钾",其基因靶向性为设计工程化菌剂提供了新路径,未来需加强菌株-作物特异性匹配研究,以突破盐胁迫下离子失衡的共性难题。

2.2 根际微生物介导渗透平衡的调控途径

根际微生物通过不同方式增强植物渗透适应能力,一方面能够调控渗透保护物质合成,如阴沟肠杆菌(*Enterobacter cloacae*) PM23 可以诱导玉米积累脯氨酸、甘氨酸、甜菜碱、游离氨基酸及可溶性糖等渗透调节物质[26];白黄链霉菌(*Streptomyces albidoflavus*) OsiLf-2 能够分泌外托碱(Ectoine)、脯氨酸及多糖,将其接种到水稻后显著提升了其耐盐胁迫能力[27];根际微生物对渗透物质的调节还具有特异性,如接种巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*) ZS3 的拟南芥,可溶性糖含量升高而脯氨酸降低[28]。另一方面,根际微生物可以通过靶向调控水通道蛋白(Aquaporins)调节植物水分平衡,这类镶嵌于细胞膜的关键通道蛋白通过调节水分及小分子的跨膜运输,维持细胞的水势平衡[29]。盐胁迫条件下,植物通过下调特定水通道蛋白表达减少水分流失,而根际微生物可干预此过程,如固氮螺菌属(*Azospirillum*)能够特异性影响水通道蛋白 PIP2;1 的表达[30]。AMF 则通过激活 H^+-ATPase 泵,增强叶质水通道蛋白的透水活性,从而帮助植物在不同水条件下维持水分平衡[31]。未来可将渗透物质合成菌与水通道调控的功能结合设计成组合菌剂,在干旱盐碱区实现保水与抗逆的双重突破,对玉米等水分敏感作物具有极高的增产潜力。

2.3 根际微生物抵御氧化损伤的作用体系

根际微生物可以通过"预防-修复-清除"的三级协同机制缓解盐胁迫条件下的氧化损伤。在源头抑制层面,微生物能够干预 ROS 生成途径。如肠杆菌属(*Enterobacter* sp.) SA187 通过调控硫代谢抑制拟南芥的 ROS 积累[32];在系统激活层面,经 *Enterobacter cloacae* PM23 处理的玉米植株 APX、SOD、过氧化物酶(Peroxidase,POD)和 AsA 等物质的活性显著增加[26],而假格里朗苍白杆菌(*Ochrobactrum pseudogrignonense*)通过双向基因调控,上调 POD、苯丙氨酸解氨酶、几丁质酶、葡聚糖酶以及类萌发素蛋白、组蛋白 H2B、富硫类硫堇蛋白等防御基因,下调 APX、脂转移蛋白等胁迫敏感基因,最终增强小麦抗氧化性[33]。在直接清除层面,亚麻短杆菌(*Brevibacterium linens*) RS16 可以利用 ETH 信号通路直接清除 ROS,提高水稻的耐盐能力[34]。解脂耶氏酵母(*Yarrowia lipolytica*)内生菌则凭借自身高抗氧化活性,降低了盐胁迫条件下玉米的 CAT 和 POD 活性水平[35]。这种三维防御体系为开发低成本的生物抗氧化剂提供了新思路,因此应将根际微生物抗氧化功能纳入耐盐菌种的核心选育指标。

2.4 根际微生物协调激素网络的调控机制

根际微生物可通过激活植物激素系统实现植物的盐胁迫适应能力。ABA 在植物响应盐胁迫时起到了核心作用,根际微生物一方面能激活 ABA 核心信号,如凉粉草芽孢杆菌(*Bacillus mesonae*) H20-5 特异性上调了番茄 *AREB1* 基因,而 *AREB1* 基因能参与 ABA 信号传导,并通过调节 ABA 胁迫反应基因从而获得耐盐性[36];另一方面微生物直接促进 ABA 生物合成,接种地衣芽孢杆菌(*Bacillus licheniformis*) SA03 使菊花 ABA 含量提升,生物量损失减少,成活率提高[37]。IAA 主要参与调节植物根系的生长和发育,许多根际微生物都具有产生 IAA 的能力,是提高共生植物 IAA 水平的理想生物接种剂,如木霉属(*Trichoderma* spp.)激活拟南芥 IAA 信号通路,增加内源 IAA 含量,诱导拟南芥侧根和根毛的生长[38]。CTK 通过促进细胞分裂和扩张,维持植物的生长活力,还与 IAA 协同作用,调节根的向水性。部分假单胞菌属如孟氏假单胞菌(*Pseudomonas mandelii*) IB-Ki14 和荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) G20-18 能够产生 CTK,从而促进植物根系的生长[39]。而枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)则通过调控基因表达,使硬粒小麦 CTK 水平提升,同步减少 K^+ 流失程度[40]。植物体内 1-氨

基环丙烷-1-羧酸(ACC)的积累会导致 ET 水平升高,进而抑制植物生长,ET 毒性解除是微生物特有的解毒机制[41]。各种研究表明,根瘤菌普遍具有产 ACC 脱氨酶功能,对多种作物产生促生耐盐作用,如 *Pseudomonas fluorescens* NBRC 14160 和 *Bacillus megaterium* NBRC 15308 能够降解 ACC,使小麦盐胁迫下的存活率提高[42];芽孢杆菌属(*Bacillus* sp.) PM31 能够降低 ET 毒性,显著缓解盐胁迫导致的生长抑制[43]。GA 通过调节植物的生长速度和光合作用帮助植物在盐胁迫下维持生长。许多根际微生物展现出了合成植物生长促进型 GA 的能力。例如,伯克霍尔德菌(*Burkholdera cepacia*) SE4、原小单孢菌属(*Promicromonospora* sp.) SE188 和乙酸钙不动杆菌(*Acinetobacter calcoaceticus*) SE370 均具备 GA 合成能力,其产生的 GA 显著提升了黄瓜植株的耐盐性[44]。

根际微生物在植物激素调控中发挥着核心作用,未来可构建包含 ABA 增强型、ACC 脱氨酶型、GA 分泌型等多种激素调节功能的合成微生物菌群,实现盐胁迫条件下"保水-解毒-促生"的精准调控,这种合成菌群大规模开发使用后,有望大幅度降低化学激素用量。

2.5 根际微生物改良土壤环境的作用机制

土壤盐碱化后理化性质会发生一系列变化,如土壤团聚体结构破坏、渗透性降低以及表层结壳等,这些变化严重影响土壤中水分和空气的正常流通[45-46]。尤其当土壤 pH 值超过 8.5 时,锌、锰、铁等微量元素的有效含量大幅降低,引起植物代谢紊乱及生长受阻[47]。而根际微生物能够通过多种协同机制改良土壤环境。研究表明,微生物分泌的胞外多糖(Exopolysaccharides,EPS)能够直接与土壤中的 Na^+ 结合,降低 Na^+ 在植物根际的浓度,从而降低盐分对植物的直接毒害作用[48]。例如,解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*) FZB42 产生的 EPS 可减少接种植物体内的 Na^+ 积累量[48]。EPS 还可以改善土壤结构,为植物根系提供更适宜的生长环境[49]。从恶臭假单孢菌(*Pseudomonas putida*) GAP-P45 中提取的 EPS 被证实可增强土壤保水能力和团聚体稳定性[50]。广泛产碱菌(*Alcaligenes latus*)产生的 EPS 因其超强的吸水性(吸水率可达自身干重的 1 000 倍),能够显著缓解土壤干旱,从而提高土壤保水能力[51]。EPS 还能促进有益微生物的定殖和活性,如产 EPS 的 *Enterobacter cloacae* 和德伦特芽孢杆菌(*Bacillus drentensis*)处理绿豆后,显著提高了处理组对养分和水分的吸收效率[52]。同样产 EPS 的骆驼刺泛菌(*Pantoea alhagi*) NX-11 也表现出促生作用,接种该菌剂的植株比接种突变体的 NX-11eps 植株发育更快[53]。

根际微生物还能够分泌 IAA 和铁载体,间接影响土壤 pH 值和电导率,从而改善土壤肥力[54-55]。如 *Pseudomonas fluorescens* 和紫红红球菌属(*Rhodococcus*)在碱性条件下可产生铁载体,有效维持可溶性铁含量,满足植物的营养需求[54]。根际微生物还可以分解有机质和无机盐,直接为植物提供养分。例如,部分植物根际促生菌(Plant Growth-Promoting Rhizobacteria, PGPR)能够提高土壤中有机碳、全氮、有效磷和速效钾的比例,提高土壤固氮酶活性,促进植物对重金属的富集能力[56]。综合现有研究表明,根际微生物可以在物理、化学和生物三个层面改良盐碱土壤。在物理层面,其分泌的 EPS 能够促进土壤团聚、改善结构;在化学层面则可以调节离子平衡;在生物层面,能够活化养分、促进循环,增强植物代谢活性。这种复合修复模式为盐碱化土壤治理提供了新思路。

2.6 根际微生物强化营养元素的获取机制

在盐胁迫环境下,土壤中的 Na^+ 和 Cl^- 会与植物必需的营养离子产生拮抗作用,抑制植物根系对养分的吸收,进而影响植物的生长发育[2]。因此,盐胁迫条件下的营养获取抑制是制约盐碱土壤农业生产力的主要因素之一[57]。根际微生物可以通过生物固氮、溶磷释钾、微量元素活化等多种方式,有效缓解盐碱土壤中的营养限制,重塑植物养分平衡,从而提高植物生产力。

氮是植物生长过程中必需的元素,参与细胞内多种重要生物分子的合成[58-60]。盐胁迫条件下,微生物驱动的氮循环对维持植物氮供应至关重要。例如,拟酵母(*Pseudozyma rugulosa*)、金黄隐球酵母(*Cryptococcus flavus*)和南极拟酵母(*Pseudozyma antarctica*)可以通过生物固氮作用将大气中的氮转化为植物可利用的硝酸盐(NO^{3-})或铵(NH^{4+}),从而直接补充土壤中的有效氮[61]。研究还证实,慢生根瘤菌属(*Bradyrhi-*

zobium sp.)和马杜拉放线菌属(*Actinomadura* sp.)能够提高谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶(GS/GOGAT)循环酶活性,加速无机氮向有机氮的转化,提升盐胁迫下植物的氮同化效率[62]。磷在植物生长和发育过程中主要参与核酸、核苷酸辅酶和代谢中间体的组成。溶磷菌(Phosphate Solubilizing Bacteria,PSB)通过释放有机酸、铁载体和胞外酶等物质,将土壤中难溶性磷酸盐转化为植物可吸收利用的可溶性磷,帮助植物更好地吸收磷[63]。如从摩洛哥磷酸盐矿土壤中分离出的 *Pseudomonas* sp. Bg32c 表现出良好的磷溶解能力,使番茄有效磷吸收量显著增加[64]。值得关注的是,分离自我国铅锌矿表层土壤中的嗜麦芽窄食单胞菌(*Stenotrophomonas maltophilia*)和唐菖蒲伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia gladioli*)均具有显著的溶磷和抗重金属污染的能力,实现了"解毒-释磷"的双效功能[65]。钾在植物体内酶的激活、渗透调节、细胞信号传导、细胞膜电位维持以及细胞质 pH 稳定中发挥着关键作用。根际微生物通过双重途径优化 K^+/Na^+ 平衡。一方面,微生物可以直接释钾,如 *Burkholdera cepacia* SE4 已被证明可以释放钾到土壤中,供黄瓜吸收利用[44]。另一方面,微生物通过 K^+ 转运调控实现平衡。有研究表明,根际微生物可以通过表达高亲和力 K^+ 转运蛋白(如 HKT)调控植物的 K^+ 吸收,从而在盐胁迫条件下维持细胞质中 K^+/Na^+ 的最佳比例[66]。锌是许多酶的辅助因子和金属激活剂,参与碳水化合物、生长素和核苷酸的合成,影响植物细胞膜的完整性[67]。具备增锌活性的根际细菌,能够借助合成螯合配体、分泌有机酸、维生素及植物激素等途径,或者经由氧化还原体系与质子挤压机制,将土壤中不可利用形态的锌转化为可被植物吸收利用的形式,进而增强植物对锌的利用效率。大量研究表明,包括 *Trichoderma* sp.、普罗威登斯菌(*Providencia* sp.)、鱼腥蓝细菌(*Anabaena* sp.)和 *Bacillus* sp. 等种属在内的根际微生物能够溶解土壤中的锌,从而达到促生作用[68]。例如,Goswami 等[69]研究发现河岸短芽孢杆菌(*Brevibacillus fluminis*)、土壤短芽孢杆菌(*Brevibacillus agri*)和类地衣芽孢杆菌(*Bacillus paralicheniformis*)组合可以促进马铃薯、番茄、茄子和辣椒的生长。铁在植物光合作用、呼吸作用以及多种酶的辅因子功能等生理过程中扮演着关键角色[70]。根际微生物能够合成铁载体,铁载体具有高亲和力和可逆结合机制,能够有效地将不溶性的 Fe^{3+} 转化为植物可吸收的形式。产铁的耐盐细菌如阿氏芽孢杆菌(*Bacillus aryabhattai*) MS3 已被证明能够促进植物在铁含量有限的盐碱地中生长[71]。此外,AMF 与溶铁细菌协同作用可以显著改善碱性土壤中植物的铁营养状况,提高植物生长效率[72]。这种合作机制展现了微生物互作可以有效克服养分限制。

综上所述,根际微生物群落通过调节固氮、溶磷释钾、活化微量元素、合成铁载体和调控离子转运等生理功能,在盐碱土壤中形成了一个有效的生物调控网络。它们不仅直接为植物提供或转化必需养分,还能缓解盐胁迫造成的生长限制,为提升盐碱土壤的农业生产力提供了重要的解决方案。

3 根际微生物在不同作物中的应用

在盐胁迫环境下,根际微生物在不同作物中均具有促进植物耐盐性的潜力。已有研究证实,特定根际微生物能够有效提升小麦、玉米和水稻等粮食作物的耐盐性,改善其生长质量与产量(表 1)。以水稻为例,分离出的特基拉芽孢杆菌(*Bacillus tequilensis*)和 *Bacillus aryabhattai* 菌株可显著改善水稻的光合作用、蒸腾效率及气孔导度,提升水稻的耐盐能力[73]。AMF 也被证实可通过调节氧化应激响应和光合作用缓解盐胁迫,促进玉米生长[74]。在蔬菜作物(如番茄、黄瓜)中,根际微生物同样能够发挥促生抗逆作用。例如,*Bacillus subtilis* NCD-2 菌株在盐胁迫条件下能显著提高番茄的株高和生物量,并优化根际土壤微生物群落结构[75]。根际真菌如印度梨形孢(*Piriformospora indica*)可通过调控离子吸收和抗氧化酶活性,增强番茄对盐胁迫的耐受性[76]。

3.1 根际微生物在水稻种植中的应用

水稻是主要的粮食作物之一,其种植面积和产量均位居世界各国粮食作物前列,目前全球水稻种植面积为 1.6 亿 hm^2,年总产量近 6.787 亿 t[95]。水稻对于盐分变化中等敏感,盐胁迫会导致水稻种子萌芽期延后,萌芽率降低[96-97],在营

表 1 根际微生物在不同作物中的应用机制

Table 1 Mechanisms of rhizosphere microorganisms´application in different crops

作物	菌株	作用机制	参考文献
小麦	*Pseudomonas fluorescens*、*Serratia liquefaciens*、*Bacillus subtilis*、*Bacillus megaterium*	调节 IAA 含量,增加叶绿素含量	[42]
	AMF	增加叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量,调节钠钾吸收,增加微量元素吸收	[77]
	Azospirillum brasilense 、*Bacillus subtilis*	促进光合作用,提高叶绿素含量和作物生长率	[78]
	Halomonas BSSM328、Kushneria BSSM27	提高脯氨酸水平、降低相对电解质渗漏、脱落酸和茉莉酸含量均降低,总叶绿素含量增加,类胡萝卜素含量降低	[79]
玉米	*Azotobacter*、*Azospirillum*	提高抗氧化剂水平、抗氧化酶活性以及一些渗透调节物含量	[80]
	Streptomyces spp.	增加抗氧化酶活性和脯氨酸含量	[81]
	Pseudarthrobacter、*Acinetobacter*、*Pseudomonas*	产生 EPS	[82]
	Bacillus Aryabhattai strain PM34	改善氧化防御以及渗透平衡情况	[83]
	Bacillus anthracis PM21	调节乙烯的产生并改善植物生长调节剂 GA、IAA、激动素、铁载体和 EPS 的合成	[84]
水稻	*Methylobacterium oryzae* strain CBMB20	通过促进 ACC 脱氨酶活性减少乙烯产生	[85]
	Bacillus haynesii 2P2、*Bacillus safensis* BTL5、*Brevibacterium frigoritolerans* W19、*Pseudomonas fluorescens* 1001	增加抗氧化酶活性,脯氨酸含量,叶绿素和光合作用	[86]
	Gammaproteobacteria、*Bacillota*、*Actinomycetia*	产生渗透物质和调节氧化应激反应	[87]
大豆	*Ensifer* sp. GMS14	增加抗氧化酶活性	[88]
	Bradyrhizobium、*Enterobacter*	促进抗氧化剂上调,降低质膜透性和 ROS 含量	[89]
番茄	*Azorhizobium caulinodans*、*Piriformospora indica*	改善抗氧化剂水平	[90]
	Bacillus subtilis CNBG-PGPR-1	调节乙烯途径和 ROS 清除基因	[91]
	Pseudomonas aeruginosa HG28-5	减少氧化应激、调节 Na^+/K^+ 稳态和 ABA 信号通路	[92]
黄瓜	*Bacillus cereus* BC56	诱导光合作用、代谢物合成及细胞成分相关的基因表达的变化	[93]
	Serratia fonticola (S1T1)	降低电解质渗漏,调节抗氧化剂	[94]

养生长期,盐胁迫会降低叶片生长速度、延缓叶片发育,减少植株生物量的积累,影响有效分蘖形成,抑制水稻生长[98]。最新研究表明,利用根际微生物所形成的盐胁迫防御网络可以为改良水稻耐盐性提供新思路。例如,*Pseudomonas* 和 *Klebsiella* 等根际促生菌通过影响植物内源激素水平、产生 ACC 脱氨酶和抗氧化酶等多种机制,促进宿主植物在盐胁迫下生长[99]。此外,还可以利用其群体感应(Quorum Sensing,QS)系统提高促生菌的对外环境适应性。在盐胁迫下,嗜根寡养单胞菌(*Stenotrophomonas rhizophila*) DSM14405T 的 QS 系统被诱导活化,增强了其在水稻根际中的定殖能力,间接促进水稻生长[100]。不同的根际微生物会对不同水稻品种产生同样的效果。例如,内生菌尼氏芽孢杆菌(*Bacillus haynesii*) 2P2(T4)能降低水稻品种 CO51 叶片中的 Na^+ 含量,提高根茎干重;*Pseudomonas fluorescens* 1001(T7)可增强水稻品种 PB1 的抗氧化酶活性,减少盐胁迫造成的氧化压力对水稻的损害[87]。在真菌方面,接种内生真菌 AwOcstreb1 的水稻植株,无论在正常或盐胁迫的条件下,植株根系形态和植株穗粒发育表型均较对照(未感染)植株强健[101]。因此,合理联合施用具有不同功能特点的微生物仍是需要探索的方向,菌群之间的适配性和复合效果的稳定效应也需要进一步探讨。

3.2 根际微生物在小麦种植中的应用

小麦作为全球最重要的粮食作物之一,其种植面积与产量在全球谷物中均居领先地位。2016 年,全球小麦种植面积约 2.2 亿 hm^2,占谷物总面积的 30.7%,年产量约 7 亿 t,占谷物总产量的 26.3%[102]。高盐条件会严重抑制小麦的生长和产量,使植株矮化、叶片黄化以及根系生长受

阻[103]。在盐胁迫条件下,春小麦的叶面积指数、干物质积累量、茎蘖数、穗数、每穗粒数及千粒重均显著下降(穗数降幅可达 60.7%),最终产量仅为非逆境条件下的 26.2%[104]。

根际微生物还可通过多维度协同机制有效缓解小麦盐胁迫,关键功能微生物类群包括假单胞菌属(*Pseudomonas* spp.)、节杆菌属(*Arthrobacter* spp.)及 AMF 等。研究表明,假单胞菌能够在盐碱条件下产生 IAA,部分菌株还具有产脂肪酶、蛋白酶、纤维素酶及拮抗植物病原真菌的能力,可作为环境友好型微生物接种剂应用于小麦种植中[105]。原玻璃节杆菌(*Arthrobacter protophormiae*) SA3 通过提高 IAA 含量、降低 ABA/ACC 含量,以及调节 ETH 信号通路组 CTR1 和 DREB2 转录因子的表达,增强小麦耐盐性[106]。AMF 与小麦根系共生,增加水分和矿质营养吸收,提高盐胁迫下的光合作用能力和渗透调节物质积累。Huang 等[77]研究表明,接种 AMF 能够显著改善盐胁迫下小麦植株的根梢长度、鲜重及干重等生长指标,提高叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素及类胡萝卜素含量,同时调节离子吸收(减少 Na^+、增加 K^+ 及 Zn、Fe、Cu、Mn 等微量元素)。

然而,单一菌属通常仅具备单一代谢调控机制。功能菌群的创新复配不仅实现了离子稳态-激素网络-氧化防御的多通路协同调控,更为盐碱土微生物组工程提供了可推广的技术范式。例如 Zhu 等[107]从新疆盐碱地盐生植物中分离 177 株内生细菌,并从中筛选出 11 株关键菌株构建合成微生物群落。该合成微生物群落可显著提高春小麦和冬小麦的发芽率、根长和幼苗活力,并能够诱导 IAA 合成,增强抗氧化酶活性,降低氧化应激,提高叶绿素含量。

3.3 根际微生物在玉米种植中的应用

玉米不仅是人类直接的食物来源,还是畜牧业饲料和各种工业原料的来源[108]。目前,由全球气候变暖、水资源短缺引起的干旱和土壤盐渍化是威胁玉米生产的关键因素[109-110],而玉米又是对盐分敏感的作物,当盐浓度为 100 mmol/L 时,便会严重影响玉米幼苗的生长。

在盐胁迫条件下,PGPR 对玉米生长具有积极的促进作用,其中芽孢杆菌、黏液杆菌和 AMF 等是关键的微生物类群。接种 PGPR 菌株 SUA-14 可以有效提高玉米植株的鲜重、株高以及茎粗等生长指标,还能增强根际土壤中碱性磷酸酶与尿素酶的活性[111]。苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*) PM25 能够合成较多的 IAA、ACC 脱氨酶、铁载体和 EPS,诱导宿主增强抗氧化酶系统的活性,提升玉米植株在盐碱环境中的耐受能力[112]。部分 PGPR 如黏液杆菌属(*Mucilaginibacter* sp.)还能改善根系结构,提高玉米在盐胁迫下的相对水分含量(Relative Water Content, RWC)[113]。AMF 在盐胁迫下可以通过提高矿质吸收效率、维持离子平衡和增强保护酶活性来提升植物耐盐能力[97]。当 AMF 和 PGPR 联合接种时,二者都可以通过调节激素水平、增强养分吸收和改善离子平衡等途径缓解盐胁迫,表现出优于单一接种缓解盐胁迫的潜力[97],这一发现表明,未来的合成菌群设计不应是功能的简单叠加,而应根据不同根际微生物核心功能进行优化设计,使其在玉米生产中的促生作用达到最大化。

3.4 根际微生物在大豆种植中的应用

大豆作为全球最重要的粮食和油料作物,能够提供丰富的植物蛋白和油脂来源[114]。然而,在过去 20 年里,尽管大豆单产提升约 40%,但日益增长的消费需求导致我国大豆供需矛盾突出,进口依赖度逐年增加[115]。一个重要的制约因素是大豆对盐中度敏感,盐胁迫条件下,其百粒重、单株粒重、生育期、收获指数及单株干物质量等指标均受影响,最终导致减产[116]。

在盐胁迫条件下,根际微生物扮演着关键的生物缓解角色,其中关键功能微生物类群以假单胞菌属、芽孢杆菌属和根瘤菌属(*Rhizobium* spp.)等为核心[117]。研究发现荧光假单胞菌、恶臭假单胞菌和枯草芽孢杆菌可通过分泌植物激素(如 IAA)、限制有害离子(如 Na^+ 和 Cl^-)运输以及增强抗氧化酶活性,协同提升大豆的耐盐能力,该研究还利用分子标记技术筛选耐盐品种,为育种提供了新工具[118]。根瘤菌(*Rhizobium* sp.) SL42 和噬氢菌(*Hydrogenophaga* sp.) SL48 能够改善氮素吸收和地上部 K^+/Na^+ 比,接种后能显著提高大豆地上生物量和种子重量[119]。根际微生物与生物炭复配也可以促进土壤微生物生长和代谢活性,改善土壤养分(如全氮、全钾)含量,有效促进

大豆生长[120]。

3.5 根际微生物在蔬菜种植中的应用

蔬菜作为人体必需的维生素和矿物质来源，对维持人体健康，降低多种慢性疾病风险具有重要作用[121-122]，然而，全球仍有超过 7.7 亿人面临营养不良问题[123]。大多数常见蔬菜（如豆类、胡萝卜、芹菜、茄子、生菜、土豆、菠菜、番茄）均对盐分高度敏感，高盐浓度下，蔬菜根系生长受阻（根长和根毛密度减少），直接影响养分吸收[124-125]。例如，生菜在盐胁迫下表现为植株矮化、叶面积减少和鲜重下降[126]。盐胁迫还会影响蔬菜营养品质，如降低菠菜和生菜的硝酸盐还原酶活性，减少硝酸盐积累[127]。

研究发现，接种鞘鞍醇杆菌（*Sphingobacterium* sp.）BHU-AV3 的番茄，根叶中 Na^+ 含量显著降低，抗氧化酶活性提高，ROS 水平降低，根部脯氨酸含量增加，利用 qRT-PCR 证实相关蛋白基因表达上调[128]，从分子机制揭示了耐盐细菌与植物的互作关系。假单胞菌属在番茄中应用广泛，如铜绿假单胞菌（*Pseudomonas aeruginosa*）HG28-5 通过刺激 ABA 生物合成与信号传导、维持 Na^+/K^+ 稳态、增强抗氧化酶活性，提升了番茄耐盐能力[92]。更为有效的促生方式的是微生物间的协同作用以及与改良剂的复配。AMF 与 PGPR 协同作用可进一步提高黄瓜叶面积和光合效率，提高耐盐性[129]；Luan 等[130]发现将功能微生物与生物炭结合可改良土壤理化性质（如增加土壤有机质、有效磷和钾含量），该成果为盐碱地白菜生产的微生物调控提供了全新的解决方案。

4 展 望

盐胁迫会导致植物遭受离子失衡、渗透压紊乱及氧化损伤等多重生理胁迫，而根际微生物通过协同调控渗透调节（如脯氨酸、甜菜碱等相容性溶质积累）、离子稳态（如 Na^+ 外排/K^+ 保留机制）、氧化防御（如 SOD、POD、CAT 抗氧化酶系统激活）、激素信号（如 ABA 介导的气孔关闭与 JA 途径的胁迫响应）、土壤结构改良（如分泌胞外多糖促进团聚体形成）及营养元素获取（如磷酸酶活化与铁载体介导的微量元素螯合）等六重机制，显著提升植物耐盐能力，为盐碱化农田提供可持续的生物解决方案。

尽管根际微生物应用前景广阔，但仍面临三大核心挑战。首先，PGPR 和 AMF 等微生物在田间环境中的存活率与功能稳定性不足，受土壤盐分空间异质性、pH 波动及水分动态变化等因素制约，导致实验室研发菌剂在实际农业生态系统中的效能显著衰减[131-132]；其次，宿主-微生物互作的特异性构成应用瓶颈，例如 AMF 对宿主的侵染效率与促生效应具有严格的谱系保守性，同种 AMF 菌株在小麦与大豆中的菌丝定殖率差异巨大，且植物的免疫系统通过特定识别微生物的分子模式（如 flg22）来区分“敌人”和“朋友”，直接影响有益微生物的根际定殖能力[133-134]；第三，微生物菌剂的市场化推广受阻，种植者对产品认知不足、对成本效益疑虑，且缺乏长期效果验证数据，共同导致应用率低下。

为系统解决上述瓶颈，未来研究需沿以下三个维度突破。在机制解析层面，应深化“植物基因型-根系分泌物-微生物功能”三重机制研究，重点阐明黄酮类（如槲皮素）、酚酸类（如富马酸）及独脚金内酯等根系分泌物介导的微生物趋化性招募网络[135]，结合时空组学技术绘制盐胁迫下根际分区的植物-微生物共适应图谱，为深入解析 SOS 途径在植物发育、激素信号传递及其与其他细胞信号通路和代谢途径的串扰，一方面可以运用适当的基因组编辑系统编辑 SOS 途径核心蛋白中的特定氨基酸，以深入探究各种植物中相关的翻译后调节机制；另一方面可结合单细胞蛋白分析技术解析 SOS 途径相关细胞信号网络[136]。在技术创新层面，需推进合成微生物群落的设计，基于宏基因组功能注释与代谢组关联网络完成功能模块互补的菌群组合，更好地模拟自然环境中的微生物互作，从而促进植物生长，增强抗逆性[137]。还可以探索设计工程型菌株，通过基因编辑技术（如 CRISPR-Cas9）对微生物进行修饰，降低植物对工程菌株的特异性防卫反应，增强菌剂在根际的定殖能力；利用大数据技术如土壤传感器、无人机监测等监测土壤和植物的实时数据，动态调整微生物组的应用策略[138]。在应用实践层面，应建立一套综合考虑菌株定殖能力、作物生长响应及土壤改良效果的评价体系。以此为导向，已有学者在黄河三角洲沿海盐碱地开展了为期两年的微生物菌肥田间试验，结果表明小麦增

产幅度可达 75.79%[139]。通过整合合成生物学、材料科学与数据科学等多学科前沿技术，构建“机制解析-智能设计-精准应用”的创新思路，最终实现根际微生物调控技术从基础研究成果转化为保障粮食安全的盐碱地农业生产力。

参考文献：

[1] Yang C, Chen YT, Sun WY, et al. Extreme soil salinity reduces N and P metabolism and related microbial network complexity and community immigration rate[J]. Environmental Research, 2025, 264:120361.

[2] Zhang MH, Ma CM, Qiao SQ, et al. Compensatory growth and ion balance adaptation mechanisms of salix matsudana koidz under heterogeneous salinity stress[J]. Biomed Central Plant Biology, 2025, 25(1):231.

[3] Van ZE, Zhang Y, Tseterink C. Salt tolerance mechanisms of plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2020, 71(1): 403-433.

[4] Hu YF, Wang D, Zhang XH, et al. Current progress in deciphering the molecular mechanisms underlying plant salt tolerance[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2025, 83: 102671.

[5] Kumar AN, Fatima T, Mishra J, et al. Halo-tolerant plant growth promoting rhizobacteria for improving productivity and remediation of saline soils[J]. Journal of Advanced Research, 2020, 26:69-82.

[6] Mishra P, Mishra J, Arora NK. Plant growth promoting bacteria for combating salinity stress in plants recent developments and prospects: A review[J]. Microbiological Research, 2021, 252:126752.

[7] Liu Y, Xun W, Chen L, et al. Rhizosphere microbes enhance plant salt tolerance: Toward crop production in saline soil[J]. Computational and Structural Biotechnology Journal, 2022, 20: 6543-6551.

[8] Kumar A, Singh S, Mukherjee A, et al. Salt-tolerant plant growth-promoting *Bacillus pumilus* strain JPVS11 to enhance plant growth attributes of rice and improve soil health under salinity stress[J]. Microbiological Research, 2021, 242: 126668.

[9] Buqori DM, Sugiharto B, Suherman, et al. Mitigating drought stress by application of drought-tolerant *Bacillus* spp. enhanced root architecture, growth, antioxidant and photosynthetic genes expression in sugarcane[J]. Scientific Reports, 2025, 15(1):5259.

[10] Wang LD, Nan HY, Zhang MH, et al. GhADT5 enhances alkali stress tolerance in cotton by regulating phenylalanine-derived flavonoid biosynthesis and antioxidant defense[J]. BMC Plant Biology, 2025, 25(1):225.

[11] Zou Y, Xu XW. Multi-omics analysis reveals key regulatory defense pathways in *Ruppia sinensis* in response to water salinity fluctuations[J]. Biomed Central Plant Biology, 2025, 25(1): 174.

[12] Kumawat KC, Sharma B, Nanpal S, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria: Salt stress alleviators to improve crop productivity for sustainable agriculture development[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 13:1101862.

[13] Li X, Sun P, Zhang Y, et al. A novel PGPR strain *Kocuria rhizophila* Y1 enhances salt stress tolerance in maize by regulating phytohormone levels, nutrient acquisition, redox potential, ion homeostasis, photosynthetic capacity and stress-responsive genes expression[J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 174:103-115.

[14] Zhao Q, Yang XY, Li Y, et al. N-3-oxo-hexanoyl-homoserine lactone, a bacterial quorum sensing signal, enhances salt tolerance in *Arabidopsis* and wheat[J]. Botanical Studies, 2020, 61(1):1-12.

[15] 朱业胜,伍国强,魏明. 质膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 SOS1 在植物离子稳态平衡中的作用[J]. 生物技术通报, 2023, 39(12):16-32.

[16] Sun Y, Xie XZ, Jiang CJ. Antioxidant agriculture for stress-resilient crop production: Field practice[J]. Antioxidants, 2024, 13(2): 164-180.

[17] 张旭萍,刘强,王锦,等. 盐碱胁迫下盐生植物与根际土壤微生物交互作用机制研究进展[J]. 土壤通报, 2024, 55(4):1191-1200.

[18] Acharya BR, Gill SP, Kaundal A, et al. Strategies for combating plant salinity stress: The potential of plant growth-promoting microorganisms[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1406913.

[19] Liang W, Ma X, Wan P, et al. Plant salt-tolerance mechanism: A review[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2018, 495(1):286-291.

[20] 王雨晴, 马子奇, 侯嘉欣,等. 盐胁迫下植物根系分泌物的成分分析与生态功能研究进展[J]. 生物技术通报, 2024, 40(1):12-23.

[21] BhartiI N, Pandey SS, Barnawal D, et al. Plant growth promoting rhizobacteria *Dietzia natronolimnaea* modulates the expression of stress responsive genes providing protection of wheat from salinity stress[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 34768.

[22] Rabhi NH, Silini A, Cherif-silini H, et al. *Pseudomonas knackmussii* MLR6, a rhizospheric strain isolated from halophyte, enhances salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2018, 125(6):1836-1851.

[23] Liu MY, Li QS, Ding WY, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation impacts expression of aquaporins and salt overly sensitive genes and enhances tolerance of salt stress in tomato[J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2023, 10(1):5.

[24] Hou Y, Zeng W, Ao C, et al. *Bacillus atrophaeus* WZYH01 and *Planococcus soli* WZYH02 improve salt tolerance of maize (*Zea mays* L.) in saline soil[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:891372.

[25] Wang Y, Dong F, Chen H, et al. Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungus on sodium and chloride ion channels of casuarina glauca under salt stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(4):3321-3335.

[26] Ali B, Wang X, Saleem MH, et al. PGPR-mediated salt tolerance in maize by modulating plant physiology, Antioxidant defense, compatible solutes accumulation and bio-surfactant producing genes[J]. Plants, 2022, 11(3):375-390.

[27] Niu S, Gao Y, Zi H, et al. The osmolyte-producing endophyte *Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2 induces drought and salt tolerance in rice via a multi-level mechanism[J]. The Crop Journal, 2022, 10(2):375-386.

[28] Shi LN, Lu LX, Ye JR, et al. The *Endophytic* strain ZS-3 enhances salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* by regulating photosynthesis, osmotic stress, and ion homeostasis and inducing systemic tolerance[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 820837.

[29] Alesander A, Singh VK, Mishra A. Halotolerant PGPR *Stenotrophomonas maltophilia* BJ01 induces salt tolerance by modulating physiology and biochemical activities of *Arachis hypogaea*[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11:568289.

[30] Zawoznik MS, Ameneiros M, Benavides MP, et al. Response to saline stress and aquaporin expression in azospirillum-inoculated barley seedlings[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2011, 90(4):1389-1397.

[31] Cheng HQ, Zou YN, Wu QS, et al. Arbuscular Mycorrhizal Fungi alleviate drought stress in trifoliate orange by regulating H^+-ATPase activity and gene expression[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:1-15.

[32] Andrés-Barrao C, Alzubaidy H, Jalal R, et al. Coordinated bacterial and plant sulfur metabolism in *Enterobacter* sp. SA187-induced plant salt stress tolerance[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2021, 118(46):e2107417118.

[33] Chakraborty U, Chakraaborty BN, Dey PL, et al. Biochemical responses of wheat plants primed with *Ochrobactrum pseudogrignonense* and subjected to salinity stress[J]. Agricultural Research, 2019, 8(4):427-440.

[34] Chatterjee P, Samaddar S, Niinemets Ü, et al. *Brevibacterium linens* RS16 confers salt tolerance to *Oryza sativa* genotypes by regulating antioxidant defense and H^+ ATPase activity[J]. Microbiological Research, 2018, 215:89-101.

[35] Gui JF, Hamayun M, Hussain A, et al. An endophytic isolate of the fungus *Yarrowia lipolytica* produces metabolites that ameliorate the negative impact of salt stress on the physiology of maize[J]. Biomed Central Microbiology, 2019, 19(1):3.

[36] Yoo SJ, Weon HY, Song J, et al. Induced tolerance to salinity stress by halotolerant bacteria *Bacillus aryabhattai* H19-1 and *B. mesonae* H20-5 in tomato plants[J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2019, 29(7):1124-1136.

[37] Zhou C, Zhu L, Xie Y, et al. *Bacillus licheniformis* SA03 confers increased saline-alkaline tolerance in chrysanthemum plants by induction of abscisic acid accumulation[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8:1143.

[38] Contreras-Cornejo HA, Macías-Rodriguez L, Alfaro-Cuevas R, et al. *Trichoderma* spp. improve growth of arabidopsis seedlings under salt stress through enhanced root development, osmolite production, and Na^+ elimination through root exudates[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2014, 27(6):503-514.

[39] Lucke M, Correa MG, Levy A. The role of secretion systems, effectors, and secondary metabolites of beneficial rhizobacteria in interactions with plants and microbes[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11:589416.

[40] Martynenko E, Arkhipova T, Safronova V, et al. Effects of phytohormone-producing rhizobacteria on casparian band formation, ion homeostasis and salt tolerance of durum wheat[J]. Biomolecules, 2022, 12(2):230.

[41] 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.

[42] Fathalla A, Abd El-Mageed A. Salt tolerance enhancement of wheat (*Triticum Asativium* L.) genotypes by selected plant growth promoting bacteria[J]. American Institute of Mathematical Sciences microbiology, 2020, 6(3):250-271.

[43] Ali B, Hafeez A, Afridi MS, et al. Bacterial-mediated salinity stress tolerance in maize (*Zea mays* L.): A fortunate way toward sustainable agriculture[J]. American Chemical Society Omega, 2023, 8(23):20471-20487.

[44] Kang SM, Khan AL, Waqas M, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria reduce adverse effects of salinity and osmotic stress by regulating phytohormones and antioxidants in *Cucumis sativus*[J]. Journal of Plant Interactions, 2014, 9(1):673-682.

[45] 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.

[46] 郭家鑫,鲁晓宇,陶一凡,等. 盐碱胁迫对棉花生长和养分吸收的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(4):23-32, 59.

[47] 夏晓阳,王响玲,夏浩,等. 改性生物炭特征及其对盐碱化土壤改良的研究进展[J]. 华中农业大学学报, 2023, 42(5):12-19.

[48] Bhagat N, Raghav M, Dubey S, et al. Bacterial exopolysaccharides: Insight into their role in plant abiotic stress tolerance[J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2021, 31(8): 1045-1059.

[49] Rojas-Solis D, Vences-Guzmán MÁ, Sohlenkamp C, et al.

Antifungal and plant growth-promoting *Bacillus* under saline stress modify their membrane composition[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2020, 20(3):1549-1559.

[50] Sandhya V, Ali SZ. The production of exopolysaccharide by *Pseudomonas putida* GAP-P45 under various abiotic stress conditions and its role in soil aggregation[J]. Microbiology, 2015, 84(4):512-519.

[51] Liu S, Hao H, Lu X, et al. Transcriptome profiling of genes involved in induced systemic salt tolerance conferred by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 in *Arabidopsis thaliana*[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1):10795-10795.

[52] Mahmood S, Daur I, Al-Solaomani SG, et al. Plant growth promoting rhizobacteria and silicon synergistically enhance salinity tolerance of mung bean[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7:876.

[53] 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.

[54] Ahmed T, Noman M, Qi Y, et al. Fertilization of microbial composts: A technology for improving stress resilience in plants[J]. Plants, 2023, 12(20):3550.

[55] Hidri R, Mahmoud MB, Zorrig W, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria alleviate high salinity impact on the halophyte suaeda fruticosa by modulating antioxidant defense and soil biological activity[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:821475.

[56] 勾宇春,王宗抗,张志鹏,等. 植物根际促生菌作用机制研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29(2):495-506.

[57] Teo HM, Aziz A, Wahizatul AA, et al. Setting a plausible route for saline soil-based crop cultivations by application of beneficial halophyte-associated bacteria: A review[J]. Microorganisms, 2022, 10(3):657.

[58] Ding XY, Liu JJ, Wang Y, et al. Effects of nitrogen addition on leaf functional traits of dominant species in Bayanbulak Grassland, Xinjiang, China[J]. Plants, 2025, 14(4):597.

[59] 张国显,王子宁,杨丽娟,等. 设施番茄栽培中氨基酸肥替代氮肥效应评估与施用策略优化[J]. 沈阳农业大学学报, 2025, 56(2):42-52.

[60] 付一辰,郭子铭,张忠成,等. 炭氮运筹模式对水稻氮素积累、转运与利用及产量的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2025, 56(6):92-102.

[61] Kumar V, Raghuvanshi N, Pandey AK, et al. Role of halotolerant plant growth-promoting rhizobacteria in mitigating salinity stress: Recent advances and possibilities[J]. Agriculture, 2023, 13(1):168.

[62] Santos DA, Silveira JA, Guilherme ED, et al. Changes induced by co-inoculation in nitrogen-carbon metabolism in cowpea under salinity stress[J]. Brazilian Journal of Microbiology, 2018, 49(4):685-694.

[63] Mekonnen H, Kibret M. The roles of plant growth promoting rhizobacteria in sustainable vegetable production in Ethiopia[J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2021, 8(1):1-11.

[64] Bouizgarne B, Bakki M, Boutasknit A, et al. Phosphate and potash solubilizing bacteria from Moroccan phosphate mine showing antagonism to bacterial canker agent and inducing effective tomato growth promotion[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:970382.

[65] 田江,彭霞薇,李霞,等. 重金属抗性解磷细菌的磷溶解特性研究[J]. 环境科学, 2014, 35(6):2334-2340.

[66] Arora M, Saxena P, Abdin MZ, et al. Interaction between *Piriformospora indica* and *Azotobacter chroococcum* diminish the effect of salt stress in *Artemisia annua* L. by enhancing enzymatic and non-enzymatic antioxidants[J]. Symbiosis, 2019, 80(1):61-73.

[67] Hamzah Saleem M, Usman K, Rizwan M, et al. Functions and strategies for enhancing zinc availability in plants for sustainable agriculture[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:1033092.

[68] Upadhayay VK, Singh AV, Khan A. Cross talk between zinc-solubilizing bacteria and plants: A short tale of bacterial-assisted zinc biofortification[J]. Frontiers in Soil Science, 2022, 1:788170.

[69] Goswami SK, Kashyap PL, Awasthi S. Deciphering rhizosphere microbiome for the development of novel bacterial consortium and its evaluation for salt stress management in solanaceous crops in India[J]. Indian Phytopathology, 2019, 72(3):479-488.

[70] Timofeeva AM, Galyamova MR, Sedykh SE. Bacterial siderophores: Classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture[J]. Plants, 2022, 11(22):3065.

[71] Sultana S, Paul S C, Parveen S, et al. Isolation and identification of salt-tolerant plant-growth-promoting rhizobacteria and their application for rice cultivation under salt stress[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2020, 66(2):144-160.

[72] 彭海英,邵雅东,栗晗,等. 根际溶铁细菌与 AM 真菌协同提高石灰性土壤铁有效性的机制研究[J]. 土壤学报, 2024, 61(4):1111-1122.

[73] Lopes AR, Shultana R, Kee Zuan AT, et al. Characterization of salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria and the effect on growth and yield of saline-affected rice[J]. Plos One, 2020, 15(9):e0238537.

[74] Estrada B, Aroca R, Barea JM, et al. Native arbuscular mycorrhizal fungi isolated from a saline habitat improved maize antioxidant systems and plant tolerance to salinity[J]. Plant Science, 2013, 201-202:42-51.

[75] 邵美琪,赵卫松,苏振贺,等. 盐胁迫下枯草芽孢杆菌 NCD-2 对番茄促生作用及对土壤微生物群落结构的影响[J]. 中国农业科学, 2021, 54(21):4573-4584.

[76] Ghorbani A, Omran VO, Razavi SM, et al. Piriformospora indica confers salinity tolerance on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) through amelioration of nutrient accumulation, K^+/Na^+ homeostasis and water status[J]. Plant Cell Reports, 2019, 38:1151-1163.

[77] Huang S, Gill S, Ramzan M, et al. Uncovering the impact of AM fungi on wheat nutrient uptake, ion homeostasis, oxidative stress, and antioxidant defense under salinity stress[J]. Scientific Reports, 2023, 13(1):8249.

[78] Auazi N, Zaheer MS, Hameed A, et al. Improving salinity tolerance in wheat plants via inoculation with *Azospirillum brasilense* and *Bacillus subtilis* for enhanced biomass, growth and physiological process[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2024, 46(11):1-12.

[79] Bekkaye M, Baha N, Behairi S, et al. Impact of bio-inoculation with halotolerant rhizobacteria on growth, physiological, and hormonal responses of durum wheat under salt stress[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2023, 42(10):6549-6564.

[80] Chahal GK, Kaur A, Ghai N. Mitigation of salt stress with *Azospirillium* and *Azotobacter* inoculation in maize (*Zea mays* L.)[J]. Cereal Research Communications, 2022, 50(4):915-927.

[81] Nozari RM, Ramos LM, Luz LAD, et al. Halotolerant *Streptomyces* spp. induce salt tolerance in maize through systemic induction of the antioxidant system and accumulation of proline[J]. Rhizosphere, 2022, 24:100623.

[82] Liu X, Chai J, Zhang Y, et al. Halotolerant rhizobacteria mitigate the effects of salinity stress on maize growth by secreting exopolysaccharides[J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 204:105098

[83] Azeem MA, Khan S, Ali F, et al. Halotolerant *Bacillus Aryabhattai* strain PM34 mitigates salinity stress and enhances the physiology and growth of maize[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2024,44(12):7000-7018.

[84] A zeem MA, Ali F, Ullah A, et al. Exploration of plant growth promoting traits and regulatory mechanisms of *Bacillus anthracis* PM21 in enhancing salt stress tolerance in maize[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2023, 30(31):77499-77516.

[85] Roy Choudhury A, Trivedi P, Madhaiyan M, et al. ACC deaminase producing endophytic bacteria enhances cell viability of rice (*Oryza sativa* L.) under salt stress by regulating ethylene emission pathway[J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 213:105411.

[86] Gupta A, Singh AN, Tiwari RK, et al. Salinity alleviation and reduction in oxidative stress by endophytic and rhizospheric microbes in two rice cultivars[J]. Plants, 2023, 12(5):976.

[87] Gupta A, Tiwari RK, Shukla R, et al. Salinity alleviator bacteria in rice (*Oryza sativa* L.), their colonization efficacy, and synergism with melatonin[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 13:1060287-1060287.

[88] 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.

[89] Agha MS, Abbas MA, Sofy MR, et al. Dual inoculation of *Bradyrhizobium* and *Enterobacter* alleviates the adverse effect of salinity on *Glycine max* seedling[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2021, 49(3):12461.

[90] Xu Z, Pehlivan N, Ghorbani A, et al. Effects of *Azorhizobium caulinodans* and *Piriformospora indica* co-inoculation on growth and fruit quality of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under salt stress[J]. Horticulturae, 2022, 8(4):302.

[91] Feng L, Li Q, Zhou D, et al. *B. subtilis* CNBG-PGPR-1 induces methionine to regulate ethylene pathway and ROS scavenging for improving salt tolerance of tomato[J]. The Plant Journal, 2024, 117(1):193-211.

[92] Dong H, Wang Y, Di Y, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria *Pseudomonas aeruginosa* HG28-5 improves salt tolerance by regulating Na^+/K^+ homeostasis and ABA signaling pathway in tomato[J]. Microbiological Research, 2024, 283:127707.

[93] Song H, Wu G, Wang H, et al. Rhizosphere inoculation of PGPR strain *Bacillus cereus* BC56 enhances salt tolerance of cucumber[J]. Plant Growth Regulation, 2024, 103(3):509-523.

[94] Moon YS, Khan M, Khan MA, et al. Ameliorative symbiosis of *Serratia fonticola* (S1T1) under salt stress condition enhance growth-promoting attributes of *Cucumis sativus* L.[J]. Symbiosis, 2023, 89(3):283-297.

[95] 汤宏波,余海峰,赵素婷,等. 全球五大洲稻田生产效率及甲烷排放趋势研究[J]. 江西农业大学学报, 2024, 46(3):597-608.

[96] Qian XY, He YQ, Zhang L, et al. Physiological and proteome analysis of the effects of chitosan oligosaccharides on salt tolerance of rice seedlings[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(11):5953.

[97] 韦还和,马唯一,左博源,等. 盐、干旱及其复合胁迫对水稻产量和品质形成影响的研究进展[J]. 中国水稻科学, 2024, 38(4):350-363.

[98] 马国辉,郑殿峰,母德伟,等. 耐盐碱水稻研究进展与展望[J]. 杂交水稻, 2024, 39(1): 1-10.

[99] Khumairah FH, Setiawati MR, Fitriatin BN, et al. Halotolerant plant growth-promoting rhizobacteria isolated from saline soil improve nitrogen fixation and alleviate salt stress in rice plants[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13:905210

[100] Zhuang X, Liu Y, Fang N, et al. Quorum sensing improves the plant growth-promoting ability of *Stenotrophomonas* rhizophila under saline-alkaline stress by enhancing its environmental

adaptability [J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1155081.
[101] Airin AA, Arafat MI, Begum RA, et al. Plant growth-promoting endophytic fungi of the wild halophytic rice *Oryza coarctata* [J]. Annals of Microbiology, 2023, 73(1):36
[102]赵广才,常旭虹,王德梅,等. 小麦生产概况及其发展[J]. 作物杂志, 2018(4): 1-7.
[103]豆昕桐,王英杰,王华忠,等. 耐盐和盐敏感型小麦品种对NaCl胁迫的生理响应及耐盐性差异[J]. 生态学报, 2021, 41(12): 4976-4992.
[104]陶荣荣,陆钰,于琪,等. 盐逆境对不同耐盐性小麦花后生理特性及产量的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2023, 31(3):428-437.
[105] Egamberdieva D, Kucharova Z. Selection for root colonising bacteria stimulating wheat growth in saline soils[J]. Biology and Fertility of Soils, 2009, 45(6):563-571.
[106] Barnawal D, Bharti N, Pandey SS, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance wheat salt and drought stress tolerance by altering endogenous phytohormone levels and TaCTR1/TaDREB2 expression[J]. Physiologia Plantarum, 2017, 161(4):502-514.
[107] 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.
[108]闫恒宇,李朝霞,李玉斌. 高温对玉米生长的影响及中国耐高温玉米筛选研究进展[J]. 植物学报, 2024, 59(6): 1007-1023.
[109]姜佩弦,张凯,王艺桥,等. 玉米耐盐分子机制研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(1):49-60.
[110]周东英,孙悦馨,苏慧杰,等. 玉米/花生间作下根系互作强度对土壤钾素活化吸收的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2025, 56(2):12-21.
[111] Shabaan M, Asghar HN, Zahir ZA, et al. Salt-tolerant PGPR confer salt tolerance to maize through enhanced soil biological health, enzymatic activities, nutrient uptake and antioxidant defense[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13:901865.
[112] Ali B, Hafeez A, Ahmad S, et al. *Bacillus thuringiensis* PM25 ameliorates oxidative damage of salinity stress in maize via regulating growth, leaf pigments, antioxidant defense system, and stress responsive gene expression[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:921668.
[113] Fan D, Smith DL. *Mucilaginibacter* sp. K improves growth and induces salt tolerance in nonhost plants via multilevel mechanisms[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:938697.
[114]王春雨,朱冠雄,田艺心,等. 大豆耐盐碱生理机制及种质筛选研究进展[J]. 大豆科学, 2024, 43(1):107-113.
[115] Cai X, Jia B, Sun M, et al. Insights into the regulation of wild soybean tolerance to salt-alkaline stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:1002302.
[116]肖鑫辉,李向华,刘洋,等. 高盐碱环境下野生大豆主要性状与单株产量的相关分析[J]. 大豆科学, 2009, 28(4): 616-622,627.
[117]张金波,王永斌,谭巍巍,等. 大豆根际微生物的研究进展[J]. 大豆科学, 2024, 43(4): 471-480.
[118] Abulfaraj AA, Jalal RS. Use of plant growth-promoting bacteria to enhance salinity stress in soybean (*Glycine max* L.) plants [J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2021, 28(7): 3823-3834.
[119] Ilangumaran G, Schwinghamer TD, Smith DL. Rhizobacteria from root nodules of an indigenous legume enhance salinity stress tolerance in soybean[J]. Frontiers in Sustainable Food Systems, 2021, 4:617978.
[120]张鹤馨,周海龙,刘玉坤,等. 生物炭和胶质芽孢杆菌配施对大豆氮钾流动性的影响[J]. 大连工业大学学报, 2020, 39(2):98-102.
[121]伍袁泉,赵闯,王若诗,等. 中国蔬菜生长模型研究进展[J]. 应用生态学报:2024,35(12): 3507-3517.
[122] Kumar M, Giri VP, Pandey S, et al. Plant-growth-promoting rhizobacteria emerging as an effective bioinoculant to improve the growth, production, and stress tolerance of vegetable crops [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(22):12245.
[123] Khalid MF, Huda S, Yong M, et al. Alleviation of drought and salt stress in vegetables: Crop responses and mitigation strategies[J]. Plant Growth Regulation, 2022, 99(2):177-194.
[124] Behera TK, Krishna R, Ansari WA, et al. Approaches involved in the vegetable crops salt stress tolerance improvement: Present status and way ahead[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 12:787292.
[125] Atta K, Mondal S, Gorai S, et al. Impacts of salinity stress on crop plants: Improving salt tolerance through genetic and molecular dissection[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1241736.
[126] Srdar H, Khalid Z, Ahsan M, et al. Enhancement of salinity stress tolerance in lettuce (*Lactuca sativa* L.) via foliar application of nitric oxide[J]. Plants, 2023, 12(5):1115.
[127] Conversa G, Bonasia A, Lazzizera C, et al. Reduction of nitrate content in baby-leaf lettuce and *Cichorium endivia* through the soilless cultivation system, electrical conductivity and management of nutrient solution[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:645671.
[128] Vaishnav A, Singh J, Singh P, et al. *Sphingobacterium* sp. BHU-AV3 induces salt tolerance in tomato by enhancing antioxidant activities and energy metabolism[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11:443.
[129] Gamalero E, Berta G, Massa N, et al. Interactions between *Pseudomonas putida* UW4 and *Gigaspora rosea* BEG9 and their consequences for the growth of cucumber under salt-stress con-

ditions[J]. Journal of Applied Microbiology, 2010, 108(1): 236-245.

[130]Luan J, Fu Y, Tang WZ, et al. Impact of interaction between biochar and soil microorganisms on growth of chinese cabbage by increasing soil fertility[J]. Applied Sciences, 2023, 13(23):12545.

[131]Xie X, Gan L, Wang C, et al. Salt-tolerant plant growth-promoting bacteria as a versatile? tool for combating salt stress in crop plants[J]. Archives of Microbiology, 2024, 206(8): 341.

[132]Tariq A, Guo S, Farhat F, et al. Engineering synthetic microbial communities: Diversity and applications in soil for plant resilience[J]. Agronomy, 2025, 15(3):513.

[133]Bai B, Liu W, Qiu X, et al. The root microbiome: Community assembly and its contributions to plant fitness[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2022, 64(2):230-243.

[134]李侠,叶诚诚,张俊伶,等. 丛枝菌根真菌侵染指标与植物促生效应相关性分析[J]. 中国农业大学学报, 2021, 26(10):41-53.

[135]陈兰兰,邱慧珍,董爱菊,等. 马铃薯根系分泌物及酚酸类物质对萎缩芽孢杆菌促生菌株 QHZ3 趋化成膜的介导作用[J]. 微生物学通报, 2021, 48(10):3642-3654.

[136]Ali A, Petrov V, Yun DJ, et al. Revisiting plant salt tolerance: novel components of the SOS pathway[J]. Trends in Plant Science, 2023, 28(9):1060-1069.

[137]Xun W, Liu Y, Ma A, et al. Dissection of rhizosphere microbiome and exploiting strategies for sustainable agriculture[J]. New Phytologist, 2024, 242(6):2401-2410.

[138]Bano S, Wu X, Zhang X. Towards sustainable agriculture: Rhizosphere microbiome engineering[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2021, 105(19):7141-7160.

[139]Ma L, Li YD, Zhang YF, et al. Synergistic application of humic acid and microbial fertilizers improve soil quality, reshape microbial network, and enhance wheat yield in coastal saline-alkali soils[J]. Microorganisms, 2025, 13(12): 2716.