



马洁,林微渊,向智文,等.植物促生菌提高植物耐盐性的研究进展[J].黑龙江农业科学,2024(1):108-115.

植物促生菌提高植物耐盐性的研究进展

马洁¹,林微渊¹,向智文¹,张丹丹¹,廖翔²,王超³,彭木¹

(1.湖北民族大学生物与食品工程学院,湖北恩施445000;2.航天凯天环保科技股份有限公司,湖南长沙410000;3.淄博市农业科学研究院,山东淄博255000)

摘要:土壤盐碱化会导致农作物产量急剧下降,已成为全球农业生态系统的一大威胁。目前生产中已采用多种修复盐碱地和恢复其生产力的方法。其中,植物促生菌(Plant Growth Promoting Bacteria, PGPB)的利用被认为是一种很有前景的盐渍土壤修复生物肥料,适用于盐渍土壤复垦和提高作物生产力。耐盐 PGPB 利用多种机制影响植物的生理、生化和分子生物学响应以应对盐胁迫。这些机制包括通过离子稳态和渗透液积累的渗透调节,通过形成自由基清除酶保护植物免受自由基的侵害,产生氧化应激反应,通过合成植物激素及其他代谢物维持植物正常生长。本文综述了盐胁迫下 PGPB 促进植物生长的各种机制,并着重介绍了 PGPB 在改善植物盐胁迫方面的最新进展,并对其后续研究热点进行展望。

关键词:植物促生菌;盐胁迫;促生机制

在全球范围内,土壤盐碱化被认为是环境资源的主要威胁之一,影响着近 10 亿 hm^2 的土地面积,而大部分土地的盐碱化均是人为因素引起的^[1],其中,中国盐碱地面积高达 9 000 万 hm^2 ^[2]。土壤中可溶性盐含量的持续增长引起次生盐渍化,影响植物的生长,最终会导致耕地退化。气候变化会导致更多非灌溉地区土壤的盐渍化,同时农业地区降雨量减少和气温升高也会引起土壤盐渍化,导致该地区气候变得干燥,进一步加深土壤盐分的积累。在盐渍土壤中,过量的水溶性盐会对植物的生理过程产生负面影响,包括种子萌发、光合作用、膜运输、抗氧化剂和乙烯的产生^[3]。在粮食需求不断增长的大背景下,盐分和干旱引起的农作物损失是目前备受关注的重要研究领域。许多科学家尝试通过育种的方法培育耐盐作物,但是由于耐盐性状的遗传和生理学复杂性,这些尝试仅获得较为有限的成果。

几种物理化学方法,如灌水洗盐和排水(添加石膏等土壤改良剂),以及一些基于植物修复和传统栽培的方法,已被用于盐碱土的复垦^[4]。然而,这些物理化学方法会造成环境污染不利于可持续发展,因此,必须开发更安全和可持续的农业生产手段。植物-细菌相互作用提供了一种经济上有利和生态上健康可持续的方法,用以保护植物免受非生物胁迫条件的影响。

近年来,在提高盐渍土壤的农业生产力方面,植物促生菌(Plant Growth-Promoting Bacteria, PGPB)的应用取得了一定成果^[5-7]。PGPB 作为一种有效的生物接种剂,能够促进盐渍土壤中非盐生植物的生长,是提高作物生长的一种可行性且可持续性发展策略。

但是,目前对于 PGPB 缓解植物盐胁迫的分子互作机制的了解还不全面。植物根际 PGPB 通过各种机制促进植物生长^[8-10],包括植物激素、铁载体、抗氧化剂、胞外多糖、渗透保护剂、酶[如,1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)脱氨酶]的产生和改善营养吸收等。因此,引入耐盐 PGPB 有望助力盐碱地修复和提高植物对盐胁迫的抗性。本文综述了 PGPB 在克服盐分对植物的负面影响和提高盐渍土壤生产力方面的各种机制,以期利用植物促生菌在盐碱地修复和生产力恢复中的应用提供理论指导。

1 盐胁迫对植物生长的影响

土壤盐分是限制植物生长和产量的主要非生物胁迫之一。在盐胁迫下,植物的生产力会明显下降,而这种影响程度受土壤盐含量、植物类型以及植物的生长发育阶段等因素影响。许多研究报道了盐分抑制作物的种子萌发,导致根和芽的生长显著降低,同时还减少了植物光合作用、气孔导

收稿日期:2023-05-28

基金项目:国家自然科学基金项目(32200094);湖北民族大学大学生创新创业训练计划项目(X202210517206)。

第一作者:马洁(2000—),女,本科生,专业方向为环境微生物。E-mail:1342835690@qq.com。

通信作者:彭木(1988—),男,博士,讲师,从事环境微生物研究。E-mail:pengmu1025@hotmail.com。

度、叶绿素含量和矿物质吸收^[11-12]。目前,对于盐胁迫影响植物生长的机制主要包括干扰植物激素平衡、蛋白代谢的改变、抑制参与核酸代谢的酶活性、养分吸收失调,而这些改变主要是由渗透效应和盐离子毒性引起的^[13-14]。此外,研究还发现盐分会抑制细胞膜和细胞壁成熟^[15]。

1.1 渗透效应

植物根系周围的高盐浓度增加了渗透胁迫,进而产生离子毒性。渗透胁迫主要影响水分吸收、种子萌发、细胞伸长、叶片发育、侧芽发育、光合速率、营养吸收和从根到茎的转运、碳水化合物向分生组织区域的供应,并对植物的整体生长产生负面影响^[16]。 Na^+ 和 Cl^- 的离子毒性会影响植物对 Ca^{2+} 和 K^+ 等营养物质的吸收,导致植物营养失衡^[17]。土壤中盐分抑制了植物对 Ca^{2+} 的吸收,进而影响根、根尖和根毛生长,从而使根瘤菌可侵染的部位减少和结节的发育迟缓^[18]。

此外, Na^+ 和 Cl^- 含量升高会降低植物对部分元素(N、P、K、Mg)的吸收和利用。矿物质的失衡通常会改变膜的脂质双分子层的结构和化学成分,而且会控制膜对溶质的选择性运输和离子向内运输的能力,引起溶质的泄露,形成超级反渗透现象^[19]。

1.2 离子毒性

离子毒性还通过阻断植物的光系统 II 反应中心、氧化复合体和电子传递链来破坏光合装置,从而抑制光合作用^[20]。高盐胁迫降低了甜菜植株的气孔导度和净光合作用^[21]。而盐度导致的光合作用速率下降也会对植物的营养和生殖生长产生负面影响,这是由于盐分延迟开花过程,并降低产量^[22]。植物组织中 Na^+ 的大量积累,进而抑制光合作用,导致活性氧积累,而活性氧对植物有许多不利影响,如加速毒性反应、DNA 突变、蛋白降解和膜损伤等^[23]。盐分也对株高和根长产生不利影响,引起气孔关闭,导致叶片温度升高^[10]。随着盐分的增加,水稻株高和根长呈下降趋势,这些负面结果与渗透势的变化以及植物吸收水分和养分的能力降低有关^[24]。

此外,气孔关闭会增加植物的 CO_2 缺乏,导致卡尔文循环中酶活性降低^[25]。除了上述对植物器官和结构的影响外,根区盐渍化还阻碍了植物个体发育阶段。总的来说,从种子萌发到种子形成阶段,盐度对植物的生理生化都有严重影响。

2 植物促生菌提高植物耐盐性研究

植物促生菌(PGPB)不仅能长期定殖于植物根围,还能保持土壤湿度,改善土壤结构,促进植物生长并提高植物抗病性,最重要的是对环境和人畜无害。PGPB 的使用可以增强植物对各种胁迫的抵抗力,例如干旱、盐碱、营养缺乏、重金属污染等^[8-9, 26-27]。此外,某些 PGPB 也是生物防治剂,通过抑制植物病原体促进植物生长。由于在增强抗逆性和改善植物生长方面的重要性,许多与植物相关的 PGPB,如农杆菌(*Agrobacterium*)、芽孢杆菌(*Bacillus*)、慢生根瘤菌(*Bradyrhizobium*)、伯克霍尔德菌(*Burkholderia*)、柄杆菌(*Caulobacter*)、欧文氏菌(*Erwinia*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)和根瘤菌(*Rhizobium*)等,已被充分研究和应用^[28]。

许多研究证实了微生物接种对促进盐胁迫下植物生长发育的有效性^[6, 9, 29]。PGPB 因可以在恶劣条件下促进多种植物(包括蔬菜、谷物和豆类等)的生长而被广泛关注^[30]。PGPB 对于增强盐胁迫下的植物发育有显著的促进作用,因为根际细菌可以产生纤维素和海藻酸盐等胞外多糖,这些胞外多糖有助于增强植物耐盐性^[31]。因此,胞外多糖可能在缓解微生物和植物盐胁迫中发挥关键作用。此外,PGPB 还通过产生细胞分裂素、赤霉素和生长素等植物生长激素来促进植物生长,这些激素可以增加固氮并促进养分吸收^[6]。另一方面,PGPB 能积累渗透保护剂和抗氧化剂,这可能有助于根系在应激下发育^[32]。相关研究表明在盐胁迫条件下,寡养单胞菌通过增加酶和非酶抗氧化剂的活性,缓解盐胁迫对菠菜和大豆的生长及产量的影响^[33]。因此,以上研究强调了这些 PGPB 菌株可作为一种有前景的生物接种剂缓解植株盐胁迫。

然而,许多研究都只关注一种 PGPB 在非生物胁迫条件下的作用,而这种作用效果有一定的局限性,因此,越来越多的研究者开始关注不同 PGPB 的联合作用。根瘤菌和 PGPB 之间存在协同作用,通过共同接种能增强茄属植物的病原性病害抗性,同时也增强了茄属植物的系统抗性^[34]。在蚕豆种子中接种芽孢杆菌(*Bacillus subtilis* AR5 和 *Bacillus thuringiensis* BR1),结果发现联合处理可减轻盐胁迫对植物的影响^[35]。固氮杆菌(*Azotobacter chroococcum* SARS 10)和假单胞菌(*Pseudomonas koreensis* MG209738)的应用能够缓解盐分对玉米生长、生理和生产力以

及土壤性质和养分吸收的不利影响^[36]。PGPB+生物炭比生物炭或 PGPB 单独施用更能减轻盐分对盐碱地玉米植株的危害^[37-38]。PGPB 联合生物炭显著改善了土壤的物理、化学和生物特性,这是微生物产生的胞外多糖增强土壤团聚体的结果。此外,生物炭具有较高的持水能力,可以稀释土壤溶液,降低渗透胁迫,从而提高养分和水分的吸收。

3 植物促生菌提高植物耐盐性的机制研究

植物促生菌不仅能够有效促进作物生长,提高作物产量,而且还具有绿色环保的优点,故而受

到学术界和农业工作者的广泛重视,而其作用机理一直是学术界研究的热点。近年来,耐盐 PGPB 促进植物生长的机制已被预测或证明,主要包括以下几个方面:通过固氮、溶解磷或钾,产生 ACC 脱氨酶、挥发性化合物,积累渗透物质,产生植物激素促进植物生长;提高植株对离子的选择性吸收效率,保持较高的 Na^+/K^+ 比值;通过分泌胞外多糖(EPS)结合根中 Na^+ ,防止其向叶片转运,从而减少 Na^+ 的积累;通过上调抗氧化酶活性激活植物的抗氧化防御机制;保持植物较高的气孔导度和光合活性,诱导应激反应基因的表达等(图 1)。

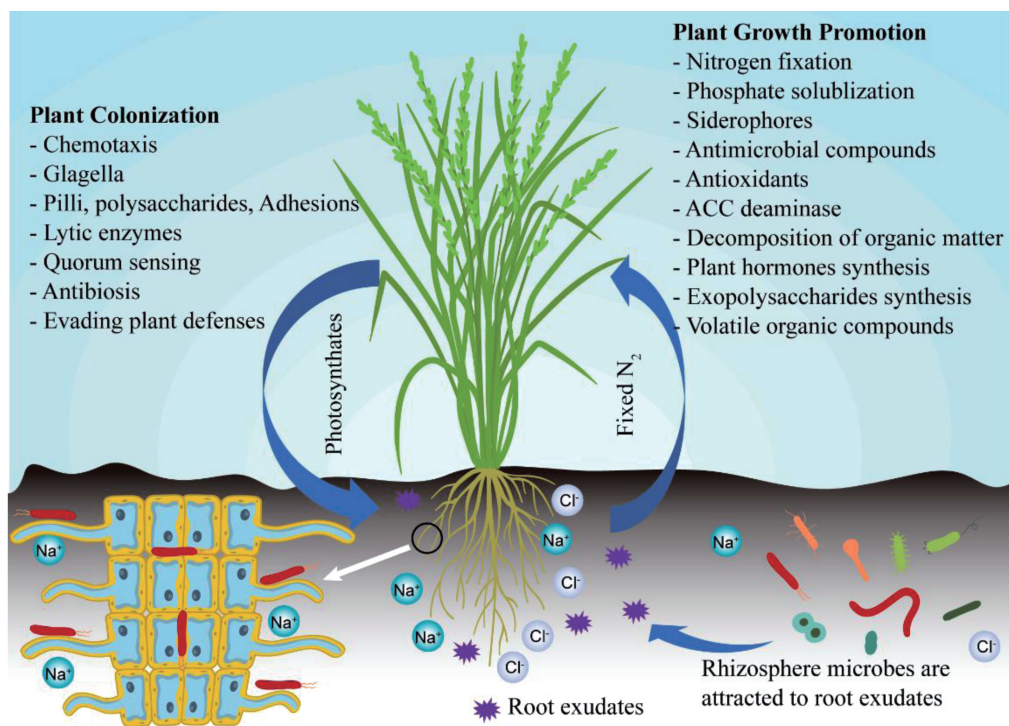


图 1 植物促生菌提高植物耐盐性和促进生长的机制^[39]

3.1 植物激素的产生和调节

植物激素作为一类调节植物生理状态和生长的物质,具有高效性,较小浓度便可以发挥明显的效果。研究发现某些植物促生菌能够分泌植物激素,对植物的生长具有调控和促进作用^[40]。盐胁迫会抑制植物根部和叶中生长素、赤霉素等植物激素的产生。盐胁迫降低了从根到芽的细胞分裂素的供应,也降低了玉米胚芽鞘中生长素的产生。但是盐分不会抑制耐盐性 PGPB 产生生长素,因此在盐胁迫条件下,能分泌生长素的 PGPB 可为植物根系提供额外的生长素,这有助于保持植物根和叶的正常生长。

植物根际促生菌中的 *Rhizobium leguminosarum*、*Bacillus*、*Pseudomonas* 等属的部分菌株能产生细胞分裂素,促进植物细胞的分裂和生长,增强植物对养分的吸收效率,从而提高植物产量。一些 PGPB 通过产生 IAA 等植物激素促进根系发育,改变根系结构,导致根系表面积和根尖数量增加,这种对根的刺激可以帮助植物抵御病原体,也与诱导性系统耐受性有关^[41]。一些不含 ACC 脱氨酶的 PGPB 仍然能够保护植物免受非生物胁迫的影响,PGPB 可能通过向植物提供直接刺激植物生长的 IAA 来帮助植物克服非生物胁迫^[42]。研究表明,能够有效地保护植物免受不同

胁迫的 PGPB 会同时产生 IAA 和 ACC 脱氨酶^[43]。

PGPB 合成的 IAA 可能在不同水平上参与植物的生理过程,特别是植物生长和根瘤形成都受到 IAA 的影响。野生型 *P. putida* GR12-2 接种的油菜根系比 IAA 缺失突变体处理和未接种的根系长 35%~50%^[44]。除此之外,细胞分裂素也是植物促生菌分泌的常见植物激素。产生的细胞分裂素在非生物胁迫期间,可以使植物免受非生物胁迫的影响^[45]。

3.2 渗透物调节

由于环境条件的不利影响,植物的渗透压浓度发生变化,阻碍了植物的生长。在盐胁迫条件下,植物细胞通过积累相容性溶质(如糖类、多元醇、甜菜碱、氨基酸等)以维持细胞内渗透压,完成细胞正常的代谢活动^[46-47]。在许多植物中,脯氨酸在氧化应激过程中的积累与耐盐性有关。一些 PGPB,例如 *Burkholderia*、*Arthrobacter* 和 *Bacillus*,能提高逆境条件下植物脯氨酸合成,有助于维持细胞渗透压,提高植物的耐盐性^[8]。脯氨酸可以提高各种酶的活性,稳定细胞内的 pH 和通过清除活性氧以维持抗氧化活性,此外,脯氨酸可作为分子伴侣,降低脂质过氧化反应,改变细胞质 pH,并保护亚细胞结构^[48]。

海藻糖是一种重要的渗透保护剂,当细胞脱水时,海藻糖可以形成凝胶相,取代水,从而减少盐胁迫的损伤^[49]。海藻糖还可以防止高温和低温胁迫下一些蛋白质的降解和聚集,有助于保持细胞信号和亚细胞结构^[50]。甘蓝型油菜在接种 *Azospirillum brasilense*、*Arthrobacter globiformis*、*Burkholderia ambifaria*、*Herbaspirillum seropedicae*、*Pseudomonas* 后,其膜损伤程度降低,脯氨酸的合成增强^[51]。尽管在转基因植物中也可以过度表达海藻糖基因,但通过与 PGPB 的联合接种,实现相同目标要简单得多。此外,由于大多数菌株没有特定的寄主,因此同一工程菌株可以有效地保护许多不同的植物种类。

此外,转录组学和蛋白质组学分析可以揭示 PGPB 在盐胁迫下参与渗透保护调节的过程。在 Priya 等^[52]的研究中,*Pantoea dispersa* PSB1 在盐胁迫下表现出更好的防御机制,如产生渗透耐受性、氧化还原酶和群体猝灭剂。*Bacillus fortis* SSB21 可以增加脯氨酸的生物合成,并上调辣椒植物中与胁迫相关基因的表达,包括 *CAP1P2*、

CaKR1、*CaOSM1* 和 *CAC12*;此外,该 PGPB 还增强了辣椒的生长属性,提高了叶绿素、蛋白质含量和水分利用效率^[53]。除了转录控制和细胞分化外,必需的代谢产物包括多胺(腐胺、尸胺和亚精胺)和氨基酸的合成增强了植物对盐胁迫的耐受性。

3.3 ACC 脱氨酶

乙烯广泛存在于植物体中,对植物的生长发育,特别是成熟和衰老起着重要的调节作用。然而,乙烯在植物根伸长过程中起抑制作用。植物体中乙烯的合成取决于 ACC(1-氨基环丙烷-1-羧化物)含量。ACC 脱氨酶存在于许多根际细菌中,这些细菌能够从植物根中吸收 ACC 并转换成 α -酮丁酸和氨,使得植物中 ACC 含量减少,从而减少乙烯的合成和乙烯对植物的胁迫。

Saravanakumar 等^[54]发现分泌 ACC 脱氨酶根际细菌增加了植物侧根的数量和长度以及根干重,并发现 ACC 脱氨酶和根系生长存在直接关系。相比于不产生 ACC 脱氨酶的假单胞菌属,产生 ACC 脱氨酶的 *P. fluorescens* strain TDK1 能促进植物生长并提高其对盐胁迫的抗性。产 ACC 脱氨酶的细菌利用 III 型分泌系统吸收含 ACC 的分泌液并将其转移到细菌 ACC 脱氨酶所在的细胞质进行水解反应,被水解的 ACC 产物能为根定殖细菌所利用^[55]。

植物对植物病原体的典型反应是合成过量的乙烯,进一步加重了应激响应对植物的影响。因此,降低植物病原体对植物伤害的方法之一是降低植物乙烯的合成量。目前,最简单的方法是使用含有 ACC 脱氨酶的 PGPB 处理植物。到目前为止,在温室和室内实验中,这种策略已经被证明可以降低病原菌对黄瓜、土豆、蓖麻、西红柿、胡萝卜和大豆等植物的伤害^[56-57]。此外,表达细菌 ACC 脱氨酶的转基因植物能免受各种植物病原的损害^[57]。但产 ACC 脱氨酶的 PGPB 在田间减轻病原菌对植物伤害的能力尚未得到验证。

3.4 PGPB 在植物根表面定殖

PGPB 在植物根表面的有效定殖是其在土壤中共生存并与土著微生物群落更好地竞争的必要条件。有益细菌在根际周围成功地定殖是需要这些细菌首先能适应根际环境,并且比潜在定殖于根际中的土著微生物更有选择优势。细菌成功定殖于植物根系是 PGPB 与寄主植物相互作用的基

础。然而,细菌定殖是一种复杂的现象,这与细菌运动性、趋化性、鞭毛或菌毛的产生、特定细胞表面成分的代谢、蛋白分泌系统、生物膜形成和群体感应等有关。Thai 等^[58]发现 *Paraburkholderia unamae* 不同鞭毛调控基因 *flhDC* 的缺失导致细菌运动性和生物膜形成受到严重抑制。Sun 等^[59]证明固氮根瘤菌 (*Azorhizobium caulinodans*) 的 *chp1* 突变体使菌株的趋化性减弱,且在竞争根定殖和结瘤方面的竞争力低于野生型。Zhang 等^[60]观察到玉米根系分泌物中有机酸增强了菌株 *Hansschlegelia zhihuaiae* 生物膜的形成,这是编码细菌运动性/趋化性的基因上调的结果,从而提高微生物的生存能力和保护根系的能力。

生防菌 *P. alcaligenes* PsA15、*P. chlororaphis* TSAU13、*P. extremorientalis* TSAU20 和 *B. amyloliquefaciens* BcA12 的利福平抗性突变体,能定殖在作物的根系中,并提高作物在盐碱土中的抗性^[61]。细菌运动性可能有助于其在土壤中生存并在最初的根定殖阶段发挥作用,对其在根表面的附着和运动是非常重要的。Reinhold-Hurek 等^[62]发现定殖于植物侧根和根尖的固氮内生菌 *Azocarus* sp. BH72 能产生内切葡聚糖酶。而转座子突变体菌株由于缺乏内切葡聚糖酶,因此在植株中定殖程度较低。同时, *Azocarus* sp. 由于 *pilT* 和 *pilA* 基因的缺失,导致其运动性以及植物根部的定殖能力降低。参与胞外多糖生物合成的固氮内生葡萄球菌重氮营养菌 (*Gluconacetobacter Diazotrophicus*) 的 *gumD* 基因对于生物膜的形成和植物定殖是必需的^[63]。同时固氮菌株 *G. diazotrophicus* 的胞外多糖在植物中定殖的重要性也被证实^[64]。一些菌株主要定殖于植物的根部,而另一些菌株则在根、茎或叶上定殖。利用内生菌可以在植物的多种不同组织中定殖,有研究者将一种特定定殖于植物花朵的内生菌通过喷洒的方式接种于花朵,使其最终可能存在于种子中^[65]。

3.5 六型分泌系统

细菌六型分泌系统 (Type VI Secretion System, T6SS) 是一种分子纳米武器,能向真核细胞和原核细胞注射毒性效应因子,存在于近 25% 的革兰氏阴性菌中,其中包括大量的植物共生菌^[66]。然而,当前对 T6SS 的一般机理和生理作用的了解非常有限。关于 T6SS 与植物促生特性相关的研

究不多,主要包括生物防治剂、拮抗作用、生物膜形成和环境适应性等^[67]。生物膜是一种结构复杂的微生物群落,附着在生物或非生物表面,被复杂的胞外聚合物包围。Gallique 等^[68]发现 *Pseudomonas fluorescens* MFE01 的 Hcp 蛋白对于成熟生物膜结构的形成是必不可少的。Salinero-Lanzarote 等^[66]发现接种 *Rhizobium etli* Mim1 T6SS 缺失突变体的植株比接种野生型的植株干重更低、结瘤更小,表明 T6SS 在根瘤菌-豆科植物共生中发挥了积极作用。Mosquito 等^[69]发现水稻内生菌 *Kosakonia* 的 T6SS 基因敲除突变体在根表面和内层定殖能力显著下降,推测 T6SS 参与植物-细菌互作的定殖过程。

4 展望

预计未来几年土壤盐碱化程度将显著增加,这将严重阻碍农业生产。人们发现,各种常规的盐碱地复垦方法是不可持续的,在经济上也难以实现。PGPB 具有多种提高植物在盐渍条件下存活的机制。PGPB 因促进植物生长和可用于植物病原体的生物防治而闻名。使用 PGPB 接种植物已成为缓解土壤盐胁迫和提高作物产量的重要方法^[70]。然而,耐盐 PGPB 在不同农业生态系统中的广泛应用仍存在许多限制因素。一些研究表明,只有在实验室或温室条件下使用 PGPB,才能获得理想效果。因此,如何在盐碱化农业生态系统中有效利用 PGPB 是未来的研究重点。需要不断筛选优质 PGPB 菌株,提高其耐盐能力,并进行合理设计,以确保其在田间环境下的效果,从而提高植物的耐盐性。此外,当发生盐胁迫时,PGPB 不仅影响植物,还会影响土壤质量。因此,未来需要加大对植物-微生物互作的分子生物学研究力度,以深入了解盐胁迫下根际微生物在诱导植物系统耐受和根际工程中的作用途径。通过研究耐盐和嗜盐 PGPB 的代谢和遗传行为,了解它们在高盐环境下的工作和适应机制具有重要意义,这将为开发可靠的盐渍土壤生物接种剂提供参考。

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 & Environmental Science*, 2011, 4(8): 2669-2681.
- [2] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 651-681.
- [3] CHANG P, GERHARDT K E, HUANG X-D, et al. Plant growth-promoting bacteria facilitate the growth of barley and

- oats in salt-impacted soil: implications for phytoremediation of saline soils[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2014, 16(7/8/9/10/11/12): 1133-1147.
- [4] IMADI S R, SHAH S W, KAZI A G, et al. Phytoremediation of saline soils for sustainable agricultural productivity[M]// *Plant Metal Interaction*. Amsterdam; Elsevier, 2016: 455-468.
- [5] LI Q, HUANG Z H, DENG C S, et al. Endophytic *Klebsiella* sp. San01 promotes growth performance and induces salinity and drought tolerance in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) [J]. *Journal of Plant Interactions*, 2022, 17(1): 608-619.
- [6] SAPRE S, GONTIA-MISHRA I, TIWARI S. Plant growth-promoting rhizobacteria ameliorates salinity stress in pea (*Pisum sativum*) [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022, 41(2): 647-656.
- [7] SHARMA K, SHARMA S, VAISHNAV A, et al. Salt-tolerant PGPR strain *Priestia endophytica* SK1 promotes fenugreek growth under salt stress by inducing nitrogen assimilation and secondary metabolites[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2022, 133(5): 2802-2813.
- [8] MISHRA P, MISHRA J, ARORA N K. Plant growth promoting bacteria for combating salinity stress in plants-recent developments and prospects: a review[J]. *Microbiological Research*, 2021, 252: 126861.
- [9] ZILAIE M N, ARANI A M, ETESAMI H, et al. Halotolerant plant growth-promoting rhizobacteria-mediated alleviation of salinity and dust stress and improvement of forage yield in the desert halophyte *Seidlitzia rosmarinus* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 201: 104952.
- [10] YAVA Ş İ, HUSSAIN S. Recent progress on melatonin-induced salinity tolerance in plants: an overview[J]. *Turkish Journal of Agriculture-Food Science and Technology*, 2022, 10(8): 1447-1454.
- [11] SÁNCHEZ-GARCÍA E A, RODRÍGUEZ-MEDINA K, MORENO-CASASOLA P. Effects of soil saturation and salinity on seed germination in seven freshwater marsh species from the tropical coast of the Gulf of Mexico[J]. *Aquatic Botany*, 2017, 140: 4-12.
- [12] LAGHMOUCHI Y, BELMEHDI O, BOUYAHYA A, et al. Effect of temperature, salt stress and pH on seed germination of medicinal plant *Origanum compactum* [J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2017, 10: 156-160.
- [13] ZHU J K. Plant salt tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(2): 66-71.
- [14] AMIRJANI M R. Effect of salinity stress on growth, sugar content, pigments and enzyme activity of rice[J]. *International Journal of Botany*, 2010, 7(1): 73-81.
- [15] ISMAIL A M, HORIE T. Genomics, physiology, and molecular breeding approaches for improving salt tolerance[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2017, 68(1): 405-434.
- [16] van ZELM E, ZHANG Y X, TESTERINK C. Salt tolerance mechanisms of plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, 71: 403-433.
- [17] ACOSTA-MOTOS J R, ORTUÑO M F, BERNAL-VICENTE A, et al. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms [J]. *Agronomy*, 2017, 7(1): 18.
- [18] BOUHMOUCH I, SOUAD-MOUHSINE B, BRHADA F, et al. Influence of host cultivars and Rhizobium species on the growth and symbiotic performance of *Phaseolus vulgaris* under salt stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(10): 1103-1113.
- [19] LODHI A, SAJJAD M H, MAHMOOD A, Et al. Photosynthate partitioning in wheat (*Triticum aestivum* L.) as affected by root zone salinity and form of N [J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2009, 41(3): 1363-1372.
- [20] KAN X, REN J J, CHEN T T, et al. Effects of salinity on photosynthesis in maize probed by prompt fluorescence, delayed fluorescence and P700 signals[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 140: 56-64.
- [21] DADKHAH A, RASSAM G. Effect of short-term salinity on photosynthesis and ion relations in two sugar beet cultivars [J]. *Iranian Journal of Plant Physiology*, 2018, 7(2): 1983-1989.
- [22] EGAMBERDIEVA D, WIRTH S, BELLINGRATH-KIMURA S D, et al. Salt-tolerant plant growth promoting rhizobacteria for enhancing crop productivity of saline soils[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 2791.
- [23] ISLAM F, YASMEEN T, ALI S, et al. Priming-induced antioxidative responses in two wheat cultivars under saline stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(8): 153.
- [24] GAIN P, MANNAN M A, PAL P S, et al. Effect of salinity on some yield attributes of rice [J]. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 2004, 7(5): 760-762.
- [25] ASHRAF M Y, TARIQ S, SALEEM M, et al. Calcium and zinc mediated growth and physio-biochemical changes in mungbean grown under saline conditions[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2020, 43(4): 512-525.
- [26] KHATOON Z, HUANG S L, FAROOQ M A, et al. Role of plant growth-promoting bacteria (PGPB) in abiotic stress management [M]// *Mitigation of Plant Abiotic Stress by Microorganisms*. Amsterdam; Elsevier, 2022: 257-272.
- [27] HOQUE M N, HANNAN A, IMRAN S, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria-mediated adaptive responses of plants under salinity stress[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(3): 1307-1326.
- [28] de SOUZA VANDENBERGHE L P, GARCIA L M B, RODRIGUES C, et al. Potential applications of plant probiotic microorganisms in agriculture and forestry [J]. *AIMS microbiology*, 2017, 3(3): 629-648.
- [29] NAJAFI ZILAIE M, MOSLEH ARANI A, ETESAMI H, et al. Halotolerant rhizobacteria enhance the tolerance of the desert halophyte *Nitraria schoberi* to salinity and dust pollution by improving its physiological and nutritional status[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 179: 104578.

- [30] FADIJI A E, BABALOLA O O, SANTOYO G, et al. The potential role of microbial biostimulants in the amelioration of climate change-associated abiotic stresses on crops [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 12: 829099.
- [31] del CARMEN OROZCO-MOSQUEDA M, KUMAR A, GLICK B R, et al. The role of bacterial ACC deaminase and trehalose in increasing salt and drought tolerance in plants [M]// *Mitigation of Plant Abiotic Stress by Microorganisms*. Amsterdam: Elsevier, 2022: 41-52.
- [32] SHARMA A, SHAHZAD B, KUMAR V, et al. Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress [J]. *Biomolecules*, 2019, 9(7): 285.
- [33] NIGAM B, DUBEY R S, RATHORE D. Protective role of exogenously supplied salicylic acid and PGPB (*Stenotrophomonas* sp.) on spinach and soybean cultivars grown under salt stress [J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 293: 110654.
- [34] RANGSEEKAEW P, BARROS-RODRÍGUEZ A, PATHOM-AREE W, et al. Plant beneficial deep-sea *Actinobacterium*, *Dermacoccus abyssi* MT1, 1^T promote growth of tomato (*Solanum lycopersicum*) under salinity stress [J]. *Biology*, 2022, 11(2): 191.
- [35] MAHGOUB H A M, FOUDA A, EID A M, et al. Biotechnological application of plant growth-promoting endophytic bacteria isolated from halophytic plants to ameliorate salinity tolerance of *Vicia faba* L. [J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2021, 15(6): 819-843.
- [36] NEHELA Y, MAZROU Y S A, ALSHAAL T, et al. The integrated amendment of sodic-saline soils using biochar and plant growth-promoting rhizobacteria enhances maize (*Zea mays* L.) resilience to water salinity [J]. *Plants*, 2021, 10(9): 1960.
- [37] 潘晶, 黄翠华, 彭飞, 等. 植物根际促生菌诱导植物耐盐促生作用机制 [J]. *生物技术通报*, 2020, 36(9): 75-87.
- [38] 纪超, 王晓辉, 刘训理. 盐胁迫环境下植物促生菌的作用机制研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2020, 36(4): 131-143.
- [39] PENG M, JIANG Z H, ZHOU F Z, et al. From salty to thriving: plant growth promoting bacteria as nature's allies in overcoming salinity stress in plants [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1169809.
- [40] STEGELMEIER A A, ROSE D M, JORIS B R, et al. The use of PGPB to promote plant hydroponic growth [J]. *Plants*, 2022, 11(20): 2783.
- [41] MANTELIN S, TOURAINE B. Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(394): 27-34.
- [42] BIANCO C, DEFEZ R. Improvement of phosphate solubilization and Medicago plant yield by an indole-3-acetic acid-overproducing strain of *Sinorhizobium meliloti* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(14): 4626-4632.
- [43] GLICK B R, CHENG Z Y, CZARNY J, et al. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2007, 119(3): 329-339.
- [44] PATTEN C L, GLICK B R. Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(8): 3795-3801.
- [45] RIVERO R M, KOJIMA M, GEPSTEIN A, et al. Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(49): 19631-19636.
- [46] FADIJI A E, SANTOYO G, YADAV A N, et al. Efforts towards overcoming drought stress in crops: Revisiting the mechanisms employed by plant growth-promoting bacteria [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 962427.
- [47] RABIE G, ALMADINI A M. Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2005, 4: 210-222.
- [48] ZOUARI M, BEN HASSENA A, TRABELSI L, et al. Exogenous proline-mediated abiotic stress tolerance in plants: possible mechanisms [M]// HOSSAIN M, KUMAR V, BURRITT D, et al. *Osmoprotectant-Mediated Abiotic Stress Tolerance in Plants*. Cham: Springer, 2019: 99-121.
- [49] de BRITTO S, JOSHI S M, JOGAIAH S. Trehalose: a mycogenic cell wall elicitor elicit resistance against leaf spot disease of broccoli and acts as a plant growth regulator [J]. *Biotechnology Reports*, 2021, 32: e00690.
- [50] AHMAD BHAT B, TARIQ L, NISSAR S, Et al. The role of plant-associated rhizobacteria in plant growth, biocontrol and abiotic stress management [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2022, 133(5): 2717-2741.
- [51] ROSSI M, BORROMEO I, CAPO C, et al. PGPB improve photosynthetic activity and tolerance to oxidative stress in *Brassica napus* grown on salinized soils [J]. *Applied Sciences*, 2021, 11(23): 11442.
- [52] PRIYA P, ANEESH B, SIVAKUMAR K C, et al. Comparative proteomic analysis of saline tolerant, phosphate solubilizing endophytic *Pantoea* sp., and *Pseudomonas* sp. isolated from *Eichhornia* rhizosphere [J]. *Microbiological Research*, 2022, 265: 127217.
- [53] AHMAD YASIN N, AKRAM W, KHAN W U, et al. Halotolerant plant-growth promoting rhizobacteria modulate gene expression and osmolyte production to improve salinity tolerance and growth in *Capsicum annum* L. [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(23): 23236-23250.
- [54] SARAVANAKUMAR D, SAMIYAPPAN R. ACC deaminase from *Pseudomonas fluorescens* mediated saline resistance in groundnut (*Arachis hypogaea*) plants [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2007, 102(5): 1283-1292.
- [55] GONTIA-MISHRA I, SAPRE S, KACHARE S, et al. Molecular diversity of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase producing PGPR from wheat (*Triticum aestivum* L.) rhizosphere [J]. *Plant and Soil*, 2017, 414(1): 213-227.
- [56] HAO Y, CHARLES T, GLICK B. An ACC deaminase containing

- A. tumefaciens* strain D3 shows biocontrol activity to crown gall disease[J]. Canada Journal of Microbiology, 2011, 57: 278-286.
- [57] HUSEN. Growth enhancement and disease reduction of soybean by 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase-producing *Pseudomonas* [J]. American Journal of Applied Sciences, 2011, 8(11): 1073-1080.
- [58] THAI S N-M, LUM M R, NAEGLE J, et al. Multiple copies of *flhDC* in *Paraburkholderia unamae* regulate flagellar gene expression, motility, and biofilm formation[J]. Journal of Bacteriology, 2021, 203(23): e0029321.
- [59] SUN Y, XIE Z H, SUI F, et al. Identification of Cbp1, a c-di-GMP binding chemoreceptor in *Azorhizobium caulinodans* ORS571 Involved in chemotaxis and nodulation of the host plant [J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 638.
- [60] ZHANG H, QIAN Y Y, FAN D D, et al. Biofilm formed by *Hanschlegelia zhihuaiae* S113 on root surface mitigates the toxicity of bensulfuron-methyl residues to maize[J]. Environmental Pollution, 2022, 292: 118366.
- [61] PRASANNA KUMAR M K, AMRUTA N, MANJULA C P, et al. Characterisation, screening and selection of *Bacillus* subtilis isolates for its biocontrol efficiency against major rice diseases [J]. Biocontrol Science and Technology, 2017, 27(4): 581-599.
- [62] REINHOLD-HUREK B, MAES T, GEMMER S, et al. An endoglucanase is involved in infection of rice roots by the not-cellulose-metabolizing endophyte *Azoarcus* sp. strain BH72[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions; MPMI, 2006, 19(2): 181-188.
- [63] RANGEL de SOUZA A L S, de SOUZA S A, de OLIVEIRA M V V, et al. Endophytic colonization of *Arabidopsis thaliana* by *Gluconacetobacter diazotrophicus* and its effect on plant growth promotion, plant physiology, and activation of plant defense[J]. Plant and Soil, 2016, 399(1-2): 257-270.
- [64] MENESES C, GONÇALVES T, ALQUÉRES S, et al. *Gluconacetobacter diazotrophicus* exopolysaccharide protects bacterial cells against oxidative stress in vitro and during rice plant colonization[J]. Plant and Soil, 2017, 416(1-2): 133-147.
- [65] MITTER B, SESSITSCH A, NAVEED M. Method for producing plant seed containing endophytic micro-organisms: US11186527[P]. 2021-11-30.
- [66] SALINERO-LANZAROTE A, PACHECO-MORENO A, DOMINGO-SERRANO L, et al. The type VI secretion system of *Rhizobium etli* Mim1 has a positive effect in symbiosis [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2019, 95(5): fiz054.
- [67] BERNAL P, LLAMAS M A, FILLOUX A. Type VI secretion systems in plant-associated bacteria [J]. Environmental Microbiology, 2018, 20(1): 1-15.
- [68] GALLIQUE M, DECOIN V, BARBEY C, et al. Contribution of the *Pseudomonas fluorescens* MFE01 type VI secretion system to biofilm formation[J]. PLoS One, 2017, 12(1): e0170770.
- [69] MOSQUITO S, BERTANI I, LICASTRO D, et al. In planta colonization and role of T6SS in two rice *Kosakonia* endophytes [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions; MPMI, 2020, 33(2): 349-363.
- [70] ARORA N K, EGAMBERDIEVA D, MEHNAZ S, et al. Editorial: Salt tolerant Rhizobacteria: for better productivity and remediation of saline soils[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 660075.

Research Progress of Plant Growth-Promoting Bacteria in Salt Tolerance of Plants

MA Jie¹, LIN Weiyan¹, XIANG Zhiwen¹, ZHANG Dandan¹, LIAO Xu², WANG Chao³, PENG Mu¹

(1. College of Biological and Food Engineering, Hubei Minzu University, Enshi 445000, China; 2. Aerospace Kaitian Environmental Technology Company Limited, Changsha 410000, China; 3. Zibo Academy of Agricultural Sciences, Zibo 255000, China)

Abstract: Soil salinity leads to a sharp loss in crop yield has become a major threat to global agroecosystems. Many strategies have been implemented in current production to remediate saline-alkali land and restore its productivity. Among them, the utilization of Plant growth promoting bacteria (PGPB) is considered as a promising bio-fertilizing method for soil reclamation, suitable for reclaiming saline-alkali soil and enhancing crop productivity. Salt-tolerant PGPB utilizes a variety of mechanisms that affect physiological, biochemical and molecular responses in plants to cope with salt stress. These mechanisms include osmotic adjustment by ion homeostasis and osmolyte accumulation, protection plants from free radicals by the formation of free radicals scavenging enzymes, induction of oxidative stress and maintenance of plant growth by the synthesis of phytohormones and other metabolites. In this review, various mechanisms used by PGPB to promote plant growth under salt stress were discussed, and the recent progress and prospects of PGPB in improving plant salt stress were emphasized.

Keywords: plant growth promoting bacteria; salt stress; growth-promotion mechanisms