DOI:10.11686/cyxb2025392 http://cyxb.magtech.com.cn
娄凯欣, 种培芳, 包新光, 等. 桑树肠杆菌对盐胁迫下红砂幼苗的促生效应及根际机理. 草业学报, 2026, 35(9): 87－99.
LOU Kai-xin, CHONG Pei-fang, BAO Xin-guang, *et al*. Growth-promoting effect of *Enterobacter mori* on *Reaumuria songarica* seedlings under salt stress and its rhizosphere mechanism. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(9): 87－99.

桑树肠杆菌对盐胁迫下红砂幼苗的促生效应及根际机理

娄凯欣,种培芳*,包新光,肖金亭,杨佳丽
(甘肃农业大学林学院,甘肃 兰州 730070)

摘要:为探究盐胁迫下植物根际促生菌(PGPR)对荒漠植物红砂幼苗的促生效应和根际机理,本研究以PGPR桑树肠杆菌菌株P4为对象,采用盆栽试验研究了接种P4对红砂幼苗生长、生理指标、磷元素功能基因丰度和土壤特性的影响。结果显示:1)在400 mmol·L^{-1} NaCl胁迫下,接种桑树肠杆菌P4后,红砂幼苗总根长和生物量均显著增加($P<0.05$)。与盐处理组相比,接种P4后总根长显著增加了16.5%。同时,红砂幼苗的根干重、茎干重、叶干重分别较盐处理组显著提升了74.19%、160.71%、92.54%。2)接种桑树肠杆菌P4后红砂幼苗的可溶性糖和可溶性蛋白的含量较盐处理组分别显著增加64.30%、18.63%,丙二醛含量较盐处理组显著降低25.41%,脯氨酸含量下降了3.72%。3)接种桑树肠杆菌P4后蔗糖酶和磷酸酶活性较盐处理组分别显著增加了89.64%、51.06%,淀粉酶、脲酶、过氧化氢酶活性则分别显著降低27.90%、43.87%、3.03%。4)盐处理组显著抑制了红砂根际土壤磷循环功能基因(*gcd*、*pqqC*、*ppx*、*phoD*和*phoX*)的表达,而接种肠杆菌P4则能显著提高其功能基因丰度。总之,P4能够刺激土壤微生物的酶合成能力、维持酶活性、提升磷循环功能基因的表达水平,使红砂幼苗通过积累渗透调节物质维持细胞膨压,从而增强耐盐性。

关键词:红砂;盐胁迫;桑树肠杆菌;磷元素功能基因;根际土壤

Growth-promoting effect of *Enterobacter mori* on *Reaumuria songarica* seedlings under salt stress and its rhizosphere mechanism

LOU Kai-xin, CHONG Pei-fang*, BAO Xin-guang, XIAO Jin-ting, YANG Jia-li
College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, *China*

Abstract: In this study, we investigated the effects of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on the growth and rhizosphere soil of the desert plant *Reaumuria songarica* under salt stress. Seedlings of *R. songarica* were inoculated with the PGPR *Enterobacter mori* P4 and subjected to 400 mmol·L^{-1} NaCl stress, and seedling growth and physiological indicators, as well as soil characteristics and phosphorus functional gene abundance, were determined. The main results were as follows: 1) Under salt stress, the *R. songarica* seedlings inoculated with P4 showed significantly increased total root length and seedling biomass, compared with those in the control ($P<0.05$). Specifically, the group inoculated with P4 showed a significant increase in total root length by 16.5%, as well as increased root dry weight, stem dry weight, and leaf dry weight (by 74.19%, 160.71%, and 92.54%,

收稿日期:2025-09-24;改回日期:2025-11-03
基金项目:甘肃省科技重大专项(25ZDWA007),国家自然科学基金(32160407),甘肃省重点研究开发项目(23YFFA0065),甘肃省科技计划资助优秀博士项目(25JRRA389)和甘肃省研究生创新之星项目(2025CXZX-831)资助。
作者简介:娄凯欣(2003－),女,山东泰安人,在读硕士。E-mail: 792923115@qq.com
*通信作者 Corresponding author. E-mail: zhongpf@gsau.edu.cn

respectively). 2) Under salt stress, the seedlings inoculated with P4 showed significantly increased soluble sugar and soluble protein contents (by 64.30% and 18.63%, respectively), significantly lower malondialdehyde content (by 25.41%), and decreased proline content (by 3.72%), compared with the control group. 3) Under salt stress, the activities of sucrase and phosphatase were significantly higher (by 89.64% and 51.06%, respectively), and the activities of amylase, urease and catalase were significantly lower (by 27.90%, 43.87%, and 3.03% respectively), in the P4-inoculated seedlings than in the control group. 4) The transcript levels of phosphorus cycle functional genes (*gcd*, *pqqC*, *ppx*, *phoD*, and *phoX*) were significantly lower in the rhizosphere soil of the control group than in that of the P4-inoculated seedlings, indicating that P4 can significantly increase the transcript abundance of these functional genes. In summary, P4 stimulates soil microorganisms to synthesize enzymes and increase the expression of genes in the phosphorus cycle, and promotes the accumulation of osmotic adjustment substances in *R. songarica*, allowing it to maintain cell turgor and enhance its salt tolerance.

Key words: *Reaumuria songarica*; salt stress; *Enterobacter mori*; phosphorus functional gene; rhizosphere soil

全球盐碱化问题严重威胁陆地生态系统,尤其在干旱半干旱区,盐渍化已成为制约林业可持续发展的关键因素。据联合国粮农组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO)统计,全球盐渍土壤面积超过8.33亿hm^2,占地球陆地总面积的8.7%[1];其中中国盐渍土壤总面积达0.369亿hm^2,占全球盐渍土壤面积的4.4%[2]。中国西北地区(如甘肃、宁夏、新疆等地)因蒸发量高、降水稀少、成土母质含盐量高,成为盐渍化最严重的区域之一[3]。盐胁迫通过渗透胁迫和离子毒害双重机制抑制植物生长,导致林木幼苗成活率低、造林失败率升高[4]。在中国西北干旱区,盐碱地改良的主要措施包括工程排水、化学改良和生物修复,而耐盐植物筛选与培育是生物修复的核心手段之一[5]。然而,以往针对盐碱地的治理方法,诸如培育耐盐品种和土壤改良,成本都十分昂贵[6]。在这种背景下,寻找和利用能够有效提高植物耐盐性和促进植物生长的技术和策略显得尤为重要。

近年来,植物促生根际菌(plant growth-promoting rhizobacteria,PGPR)被广泛用于植物抗逆研究中,尤其在盐胁迫、干旱胁迫及重金属胁迫条件下表现出良好的应用前景[7]。PGPR可通过产生植物激素[如吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、赤霉素(gibberellin, GA)等[8]]、分解有机酸、合成1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid,ACC)脱氨酶、固定氮素、溶解磷钾等方式,直接促进植物生长[9-10];还可通过给土壤中提供氮等植物营养素[11-12]、调节植物渗透物质合成、提高抗氧化酶活性[13-14]、降低Na^+/K^+等方式,增强植物的抗盐胁迫能力[15]。研究表明,芽孢杆菌属(*Bacillus*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)等属的菌株可在盐胁迫下促进作物根系发育、叶绿素合成、丙二醛(malondialdehyde,MDA)含量下降和脯氨酸含量积累等,从而显著改善植物的生长状态[16-17]。尽管如此,针对荒漠建群植物红砂(*Reaumuria songarica*)的PGPR筛选与验证尚处于起步阶段,缺乏对其根际微生态响应、土壤酶活性变化与生理调节机制的系统研究。

红砂是柽柳科(Tamarieaceae)红砂属(*Reaumuria*)小灌木,广泛分布于中国西北荒漠、半荒漠和盐碱地带。其深根系结构、抗旱能力强、适应范围广,是干旱区生态系统的重要组成部分[18],尤其是在甘肃、宁夏、内蒙古等地区的生态恢复工程中得到了大规模栽培。作为一种深根系的抗旱植物,红砂在固沙保土、涵养水源、防风抑尘等方面发挥着重要作用,常被选为生态恢复先锋植物[19]。例如,甘肃省的部分荒漠化地区通过栽植红砂,有效地控制了沙丘流动,提高了水土保持能力。然而,尽管红砂具备一定的耐盐性,在盐渍化土壤中仍面临一定的生长限制。特别是在苗期,红砂对盐胁迫的敏感性较高,导致其光合作用、根系功能等受到抑制,影响其生长和定植效率[20]。目前,红砂的育苗主要通过播种和扦插进行,但在高盐环境下,苗期的生长仍是制约其大规模栽培的关键问题。因此,如何提升红砂在盐胁迫环境中的定植效率与适应能力,是实现区域可持续植被恢复的核心问题。

目前关于红砂耐盐机制的研究主要集中于其自身生理响应,如谭会娟等[21]发现红砂通过积累脯氨酸和可溶性糖来应对盐胁迫,而Li等[22]报道了红砂叶片中Na^+/K^+平衡调控的关键作用。在根际微生物方面,王雪莹等[23]对河西走廊盐渍土中红砂根际微生物群落进行分析,发现变形菌门(Proteobacteria)和放线菌门(Actinobacteria)

为优势菌群。张峰等[24]进一步研究表明，红砂根际的某些PGPR菌株具有产IAA和溶磷能力。现有研究已证实，PGPR可通过分泌植物激素、增强养分活化等多种机制，有效缓解盐胁迫对植物的抑制作用。其中，肠杆菌属（*Enterobacter*）细菌因其广泛的环境适应性、强大的溶磷能力及激素合成能力，在增强植物耐盐性方面展现出显著潜力。然而，关于该类菌株，特别是源自盐渍荒漠生态系统的PGPR，仍有以下两个关键问题亟待解决：1）接种桑树肠杆菌（*Enterobacter mori*，编号：P4）能否有效促进盐胁迫下红砂幼苗的生长？2）该菌株如何通过调控根际土壤环境（如改善养分有效性、调节酶活性等）来增强红砂的耐盐性？因此，本研究以桑树肠杆菌P4为对象，采用盆栽试验，分析P4的接种对盐胁迫下红砂幼苗生长指标和渗透调节物质的影响，并结合土壤特性探究各指标之间的相关性。通过综合分析“微生物－植物－土壤”的互作效应，揭示桑树肠杆菌P4缓解盐害的生态机制，为盐碱地植物建植与微生物修复技术提供理论基础与数据支持。

1　材料与方法

1.1　试验材料

供试桑树肠杆菌菌株来源于课题组前期分离自甘肃省石羊河流域青土湖的红砂根际土壤，通过16S rDNA生理生化特性和序列分析鉴定P4为变形菌门G-肠杆菌属桑树肠杆菌。菌株现以甘油管形式保存于本实验室－80 ℃超低温冰箱。供试植物：课题组于2021年采自甘肃省民勤县青土湖。盆栽基质：盆栽基质由土壤、砂质土和腐殖质按1∶2∶1的体积比混合而成，所有材料均过2 mm筛并充分搅拌均匀。

1.2　试验方法

1.2.1　菌剂制备　取甘油保存的P4试管种，将菌株划线接种于LB固体培养基平板上，28 ℃培养24～48 h，待单菌落形成后，挑取单菌落接种于LB液体培养基中，28 ℃、180 r·min^{-1}振荡培养48 h。培养结束后，离心（8000 r·min^{-1}，10 min，4 ℃）收集菌体，用无菌生理盐水（0.9% NaCl）重悬并洗涤两次。最后，用无菌生理盐水将菌悬液稀释至OD_{600}为1.0，此时菌液浓度约为10^9 cfu·mL^{-1}，作为细菌接种物备用。

LB固体培养基组成：酵母粉5 g，胰蛋白胨10 g，NaCl 10 g，琼脂15 g。LB液体培养基组成：酵母粉5 g，胰蛋白胨10 g，NaCl 10 g。

1.2.2　试验设计　试验设置对照（CK，不添加NaCl和促生菌）、盐处理（S，只添加400 mmol·L^{-1} NaCl）、桑树肠杆菌P4单独处理（P4）以及盐与菌株共同处理（P4＋S），每个处理3个重复。

NaCl是盐渍土壤中的主要盐类之一[25]，且根据课题组前期的研究结果[26]显示，红砂幼苗在400 mmol·L^{-1} NaCl胁迫下可以存活，但生长受到严重抑制。因此，本研究选取400 mmol·L^{-1} NaCl进行盐胁迫处理。

1.2.3　盆栽试验　盆栽试验于2024年4月在甘肃省兰州市安宁区甘肃农业大学试验地（36°05′ N，103°42′ E，海拔约1520 m）进行。该地区属于温带半干旱气候，试验期间（2024年4－10月）平均气温为16.5 ℃，降水量为245 mm（数据来源于甘肃农业大学气象观测站）。挑选籽粒饱满、无病虫害的红砂种子[27]，用1% 次氯酸钠溶液消毒30 min，再用无菌水漂洗5次，于2024年4月播种于穴盘中，待幼苗株高达到5 cm时，将其移植至口径为24.8 cm、高为28 cm的塑料花盆中，每盆装填5 kg基质，栽种红砂幼苗1株。缓苗后，2024年7月，选择长势一致的幼苗（株高18～20 cm）进行处理。试验初期对各处理进行水分和盐分调控。CK与P4处理组每日每盆浇灌500 mL去离子水；S与P4＋S处理组每日每盆浇灌500 mL NaCl溶液，以模拟盐胁迫环境。各处理在第1～3天的总浇灌量均为1500 mL。盐分处理结束次日进行菌液接种。P4与P4＋S处理组在植株根际接种100 mL肠杆菌P4菌悬液，CK与S处理组则接种等量无菌生理盐水作为对照。处理结束后，每月测定幼苗株高。

1.3　红砂幼苗生长指标测定

株高：用卷尺进行测量（从基质表面到植株最高生长点的垂直距离），取3次株高的平均值作为最终株高值。生物量：分别采集植株的地上和地下部分，用低温取样箱（4 ℃）保存并带回实验室。用纯净水清洗植株，去除表面附着物，再用滤纸吸干表面水分，分别称量地上和地下部分的鲜重。将根、茎、叶分开，置于烘箱中105 ℃杀青30 min，80 ℃烘干至恒重。使用精度0.0001 g的数字天平（FA2204B，中国）分别称量根、茎、叶的干重。使用LA-S根分析系统（WSEEN，中国）测定总根长。

1.4 红砂幼苗生理指标测定

丙二醛含量采用硫代巴比妥酸比色法测定；脯氨酸(proline, Pro)含量采用酸性茚三酮法测定；可溶性糖(soluble sugar, SS)含量采用蒽酮比色法测定；可溶性蛋白(soluble protein, SP)含量采用考马斯亮蓝G-250法测定[28]。

1.5 红砂幼苗土壤理化性质和土壤酶活性测定

土壤pH采用pH计(Sartorius PB10, 德国)测定，土水质量比为1∶1.5；土壤电导率(electrical conductivity, EC)采用电导率仪(雷磁DDSJ308F，中国)测定；采用重铬酸钾滴定法测定土壤有机质(soil organic matter, SOM)含量，采用NaOH熔融-钼锑抗比色法测定全磷(total phosphorus, TP)含量；采用NaOH熔融-火焰光度法测定全钾(total potassium, TK)含量；采用碳酸氢钠法测定速效磷(available phosphorus, AP)含量；采用醋酸铵浸提-火焰光度计法测定速效钾(available potassium, AK)含量[28-29]。

土壤蔗糖酶和淀粉酶活性采用3,5-二硝基水杨酸比色法测定；土壤脲酶活性采用苯酚钠－次氯酸钠比色法测定；土壤碱性磷酸酶活性采用磷酸苯二钠比色法测定；土壤过氧化氢酶活性采用高锰酸钾滴定法测定[30]。

1.6 土壤元素循环功能基因定量

微生物元素循环定量(quantitative microbial element cycling, QMEC)技术能够定量测定和评估微生物在生态系统元素(如碳、氮、磷、硫等)生物地球化学循环中的驱动作用及其贡献率[31]。本研究采用高通量qPCR的功能基因芯片技术分析肠杆菌P4接种对红砂根际土壤磷循环功能基因的影响。基于前期发现的P4菌株溶磷特性，选择9个与有机磷矿化(*phoD*、*phoX*)、无机磷溶解(*gcd*、*pqqC*)及磷转运(*ppx*)相关的功能基因进行定量，以揭示P4调控根际磷循环的分子机制。使用土壤DNA提取试剂盒(MP Biomedicals, 美国)，提取完成后用Qubit 4.0仪器(Thermo Fisher Scientific, Waltham, 美国)检测DNA总量及纯度，将浓度稀释为20 ng·μL^{-1}。随后用SmartChip Real-Time PCR System(Wafer Gen Biosystems, 美国)进行qPCR反应及荧光信号检测。以16S rRNA基因作为内参进行数据标准化处理，通过相对定量($2^{-\Delta\Delta Ct}$法)和绝对定量(基于Roche仪器的标准曲线)[32]相结合的方式分析样本中各功能基因的表达水平。试验严格设置3次技术重复及非模板阴性对照，扩增程序包括95 ℃ 5 min的初始酶激活、9个循环的预扩增(95 ℃ 15 s，60 ℃ 60 s，72 ℃ 20 s)以及熔解曲线分析。

1.7 数据处理与分析

试验数据采用IBM SPSS Statistics 27.0软件进行单因素方差分析(one-way ANOVA)，采用邓肯最小显著差异法评估处理间差异的显著性，显著性水平设定为0.05。采用Origin 2024软件制图。

2 结果与分析

2.1 接种桑树肠杆菌P4对盐胁迫下红砂幼苗生长的影响

在盐胁迫条件下，P4接种对红砂幼苗的生长发育及耐盐性表现出显著的调控作用(表1)。具体而言：正常生长条件下，即无胁迫条件下，与对照(CK)相比，P4单菌处理组(P4)的叶、茎、根鲜重分别显著提升92.0%、29.4%和65.7%($P<0.05$)；干物质积累方面，叶、茎、根干重分别显著增加78.9%、29.2%和136.0%，总根长显著增加40.1%(图1)，说明P4在无胁迫环境下可通过协同促进地上部生长与根系发育增强幼苗生长效应。在盐胁迫中，幼苗株高、生物量等指标均产生明显抑制作用：与对照(CK)相比，盐处理组(S)的株高降低13.9%；地上部生物量受损更为严重，叶鲜重、茎鲜重分别显著下降55.8%和64.4%；干物质积累也受到显著抑制，叶干重与茎干重分别减少38.5%和61.1%，总根长缩短30%。然而，根干重表现出24.0%的增加，这可能反映了盐胁迫下植株通过调整生物量分配策略，将更多资源投向根系以维持水分和养分吸收的适应性响应。接种P4能够有效地逆转盐害效应：P4＋S处理组较单盐胁迫组(S)株高提升22.4%；叶、茎、根鲜重分别显著增加180.6%、173.7%和146.1%；干重分别显著增加92.5%、160.7%和74.2%。该结果表明肠杆菌P4能够全面缓解盐胁迫对红砂幼苗生长的负面影响，尤其对地上部生物量的恢复效应更为突出。

表 1　接种桑树肠杆菌 P4 对红砂幼苗生物量的影响

Table 1　Effect of inoculation of *E. mori* P4 on the biomass of *R. songarica* seedlings (g·plant^{-1})

处理 Treatment	叶鲜重 Leaf fresh weight	茎鲜重 Stem fresh weight	根鲜重 Root fresh weight	叶干重 Leaf dry weight	茎干重 Stem dry weight	根干重 Root dry weight
CK	3.26±0.25c	1.60±0.13b	1.34±0.06bc	1.09±0.24b	0.72±0.06b	0.25±0.02b
P4	6.26±0.11a	2.07±0.07a	2.22±0.28a	1.95±0.08a	0.93±0.03a	0.59±0.03a
S	1.44±0.19d	0.57±0.13c	0.76±0.19c	0.67±0.08c	0.28±0.06c	0.31±0.05b
P4+S	4.04±0.19b	1.56±0.07b	1.87±0.13ab	1.29±0.13b	0.73±0.02b	0.54±0.04a

不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$) Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P<0.05$). CK：对照 Control；P4：接种桑树肠杆菌 P4 Inoculated with *Enterobacter mori* P4；S：盐胁迫 Salt stress；P4+S：盐胁迫下接种桑树肠杆菌 P4 Salt stress and inoculated with *E. mori* P4.

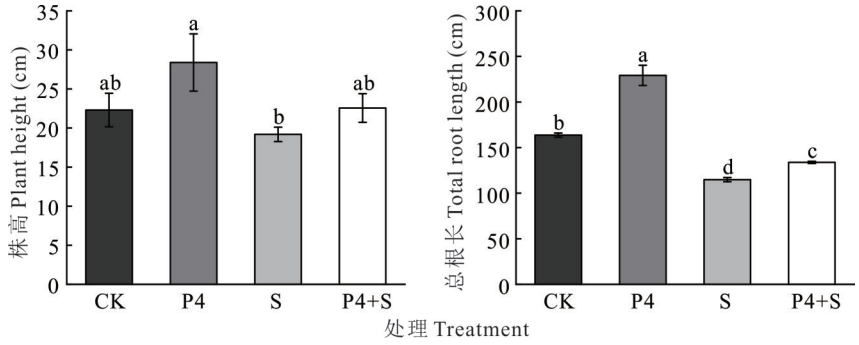


图 1　接种桑树肠杆菌 P4 对红砂幼苗株高和总根长的影响

Fig. 1　Effect of inoculation of *E. mori* P4 on the plant height and total root length of *R. songarica* seedlings

不同小写字母代表不同处理间差异显著($P<0.05$)，下同。Different lowercase letters represent significant differences among different treatments ($P<0.05$), the same below.

2.2　接种桑树肠杆菌 P4 对盐胁迫下红砂根际土壤理化性质的影响

盐胁迫(S)及 P4 接种对红砂生长的土壤理化性质影响显著(图 2)。pH 变化显示，盐处理(S)较对照(CK)升高 9.5%，P4 处理与 CK 无显著差异($P>0.05$)；P4+S 处理较盐处理降低 5.5%，较 P4 处理升高 4.0%，且 4 个处理组间均无显著差异，表明盐胁迫可能引发轻微碱化，而接种 P4 可微弱缓解这一趋势。土壤电导率作为盐分积累的关键指标，盐处理较 CK 显著升高 77.5%($P<0.05$)，P4 处理较 CK 略升 4.2%；P4+S 处理较 CK 显著升高 73.7%，较盐处理略降 2.1%，说明盐胁迫是导致土壤电导率上升的主要因素，P4 接种对其影响有限。土壤有机质含量呈现显著的调控差异：P4 与盐处理分别较 CK 显著降低 32.0% 与 39.9%；而 P4+S 处理较盐处理显著升高 57.9%，较 P4 处理显著升高 39.2%，且与 CK 无显著差异，显示接种 P4 能有效逆转盐胁迫导致的有机质流失。在养分有效性方面，速效磷含量对处理响应明显：P4 处理较 CK 显著升高 12.2%，而盐处理则显著降低 30.0%；P4+S 处理较盐处理显著升高 16.6%，但较 P4 处理显著降低 27.2%，表明 P4 接种本身可促进速效磷释放，盐胁迫强烈抑制该过程，二者共存时 P4 部分缓解了盐胁迫的抑制效应。与之相反，速效钾含量在 P4 处理与盐处理下分别较 CK 显著降低 12.5% 与 20.2%；P4+S 处理与盐处理无显著差异，较 P4 处理降低 8.1%，且 P4、S、P4+S 3 组间无显著差异，说明盐胁迫与接种 P4 均会降低速效钾含量，且二者未表现出协同逆转作用。全钾含量在各处理间波动较小：P4 与盐处理分别较 CK 略降 5.5% 与 4.3%；P4+S 处理较 CK 略升 2.5%，较盐处理略升 7.1%，且组间差异不显著。全磷含量亦表现稳定：P4 与盐处理分别较 CK 略升 2.7% 与 7.8%；P4+S 处理较盐处理略降 6.2%，较 P4 处理略降 1.5%，各处理间均无显著差异，表明盐胁迫与 P4 接种对土壤全量养分含量影响甚微。

2.3　接种桑树肠杆菌 P4 对盐胁迫下红砂根际土壤酶活性的影响

P4 接种与盐胁迫对红砂土壤淀粉酶、蔗糖酶、脲酶、磷酸酶及过氧化氢酶活性的影响存在显著差异(图 3)。

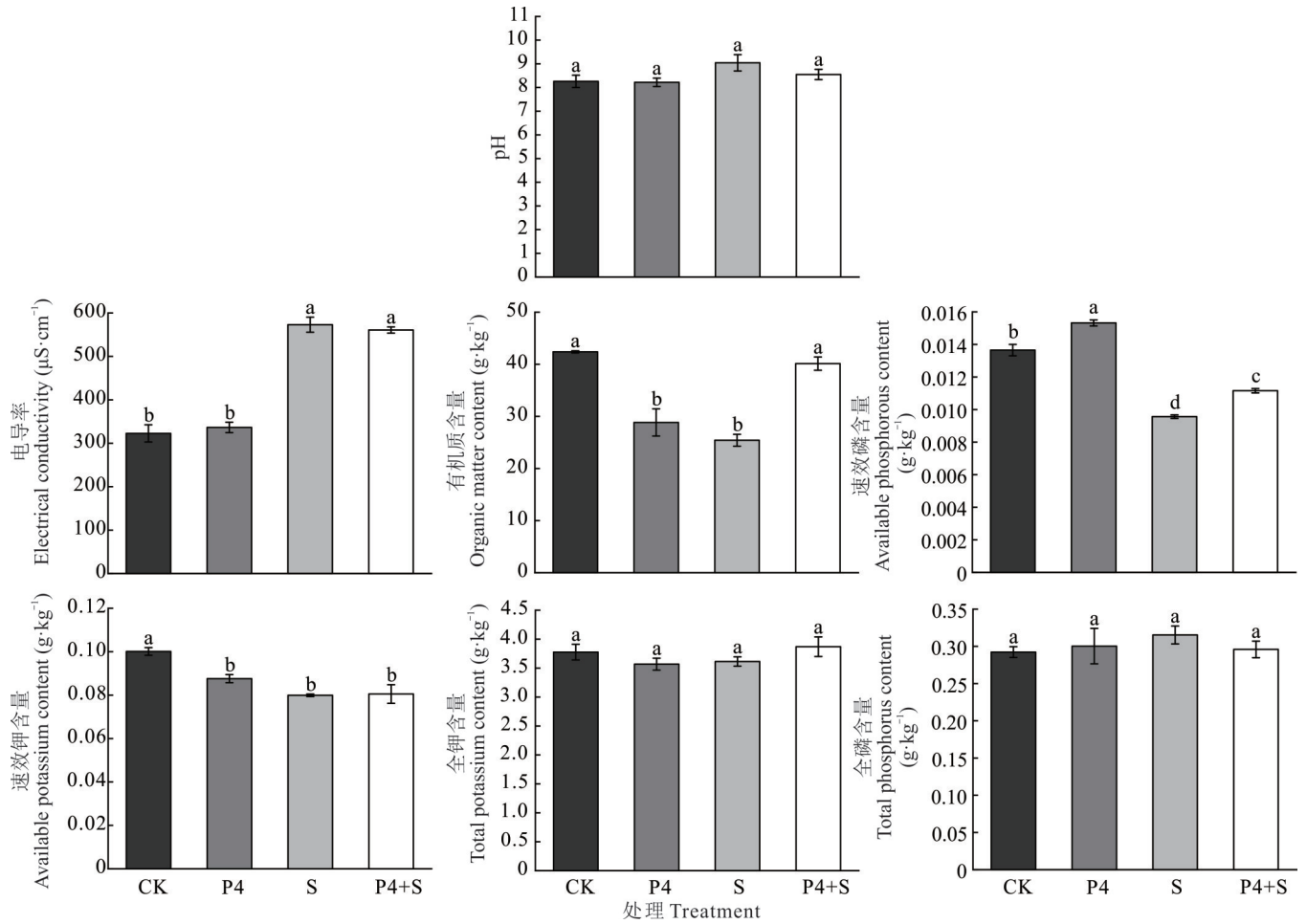


图2 接种桑树肠杆菌P4对红砂幼苗根际土壤理化性质的影响

Fig. 2 Effect of inoculation of *E. mori* P4 on the physical and chemical properties of rhizosphere soil of *R. songarica* seedlings

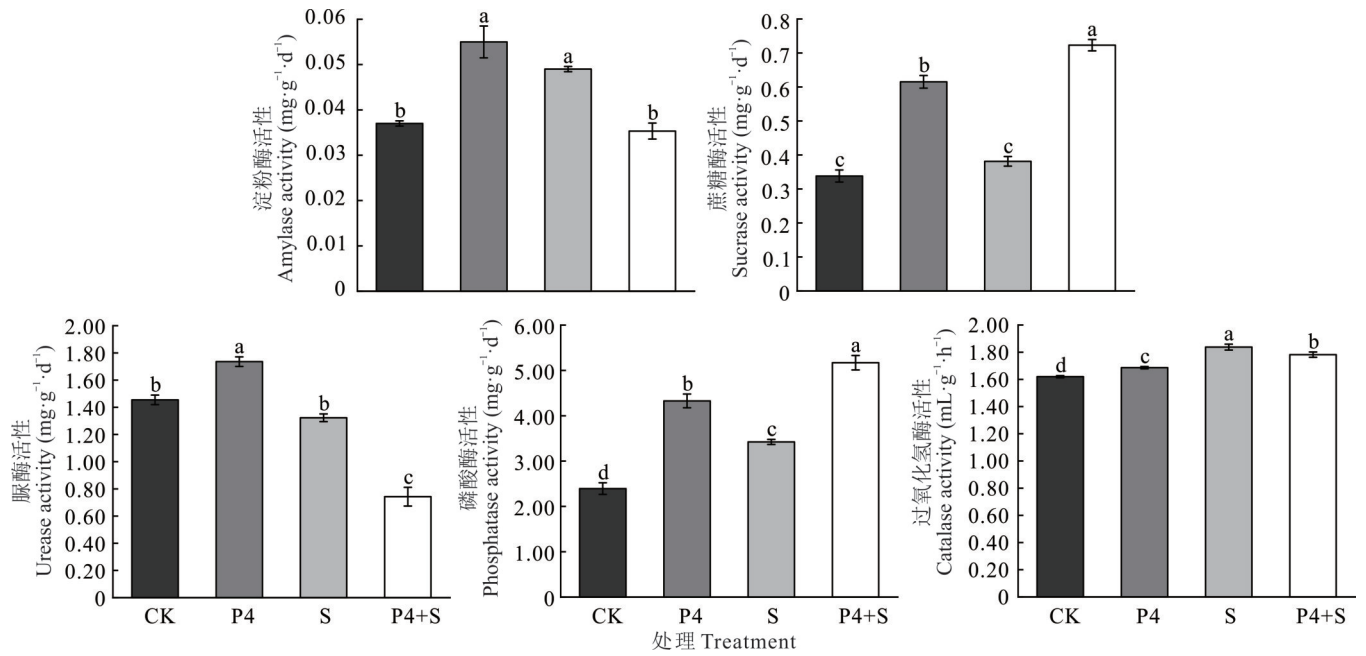


图3 接种桑树肠杆菌P4对红砂幼苗根际土壤酶活性的影响

Fig. 3 Effect of inoculation of *E. mori* P4 on the enzyme activity of rhizosphere soil of *R. songarica* seedlings

淀粉酶活性方面，P4 处理较对照（CK）显著提升 48.6%（$P<0.05$），盐处理较 CK 显著提升 32.4%，而 P4＋S 处理较 CK 降低 4.5%，较 P4 处理显著降低 35.8%，较盐处理显著降低 28.0%，表明盐胁迫与 P4 单独作用均能促进淀粉酶活性，二者协同则呈现抑制效应。蔗糖酶活性呈现明显的协同促进特征：P4 处理较 CK 显著提升 81.9%，盐处理较 CK 提升 12.8%，P4＋S 处理分别较 CK、P4 和盐处理显著提升 113.8%、17.5% 和 89.6%，显示盐胁迫下 P4 对蔗糖酶的诱导效应进一步增强。脲酶活性表现为反向调控：P4 处理较 CK 显著提升 19.3%，盐处理较 CK 显著降低 9.1%，P4＋S 处理较 CK 显著降低 48.9%，较 P4 处理显著降低 57.2%，较盐处理显著降低 44.0%，表明二者协同作用对脲酶的抑制效应远强于单一盐胁迫。磷酸酶活性在各处理中均呈提升趋势，其中 P4、盐和 P4＋S 处理分别较 CK 显著提升 80.8%、42.9% 和 116.0%，P4＋S 较 P4 处理显著提升 19.5%，较盐处理显著提升 51.0%，体现 P4 与盐胁迫的协同促进效应最为突出。过氧化氢酶活性方面，盐和 P4 处理分别较 CK 显著提升 13.5% 和 4.1%，P4＋S 处理较 CK 显著提升 9.9%，较盐处理显著降低 3.0%，较 P4 处理显著提升 5.7%，表明盐胁迫对该酶的促进效应强于 P4，协同作用时活性介于两者之间。

2.4　*接种桑树肠杆菌 P4 对盐胁迫下红砂幼苗叶片渗透调节物质和丙二醛含量的影响*

盐胁迫（S）及 P4 接种对红砂幼苗叶片渗透调节物质（可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸）及膜脂过氧化指标（丙二醛）的影响显著（图 4）：盐胁迫显著抑制了可溶性糖的积累（较 CK 降低 10.3%），而 P4 接种不仅逆转了盐胁迫的抑制效应，更与盐胁迫表现出显著的协同作用，P4＋S 处理下的可溶性糖含量较盐处理和单一 P4 处理分别显著提升了 64.3% 和 21.0%，表明协同增效是促进糖积累的关键。可溶性蛋白代谢显示：P4 处理较 CK 显著提升 23.8%，较盐处理显著提升 57.0%；P4＋S 处理较盐处理显著提升 18.6%，但较 P4 处理显著降低 24.5%，表明盐胁迫虽部分抑制 P4 对蛋白合成的促进作用，但仍能显著改善盐胁迫导致的蛋白积累不足。脯氨酸积累呈现差异化调控：P4 处理较 CK 显著降低 27.3%，盐处理较 CK 提升 6.9%；P4＋S 处理较 CK 提升 3.1%，较盐处理降低 3.7%，较 P4 处理显著提升 41.7%，提示盐胁迫与 P4 接种对脯氨酸的调控存在拮抗效应，二者协同作用时通过代谢平衡维持适度积累。MDA 作为膜脂过氧化损伤的特征指标，其含量变化反映处理对膜系统的影响：盐处理较 CK 显著升高 76.4%，表明盐胁迫显著加剧膜损伤；P4＋S 处理较盐处理显著降低 25.4%，较 P4 处理显著升高 36.2%，显示 P4 接种可有效缓解盐胁迫诱导的膜脂过氧化，但调控效应未完全达到无胁迫水平。

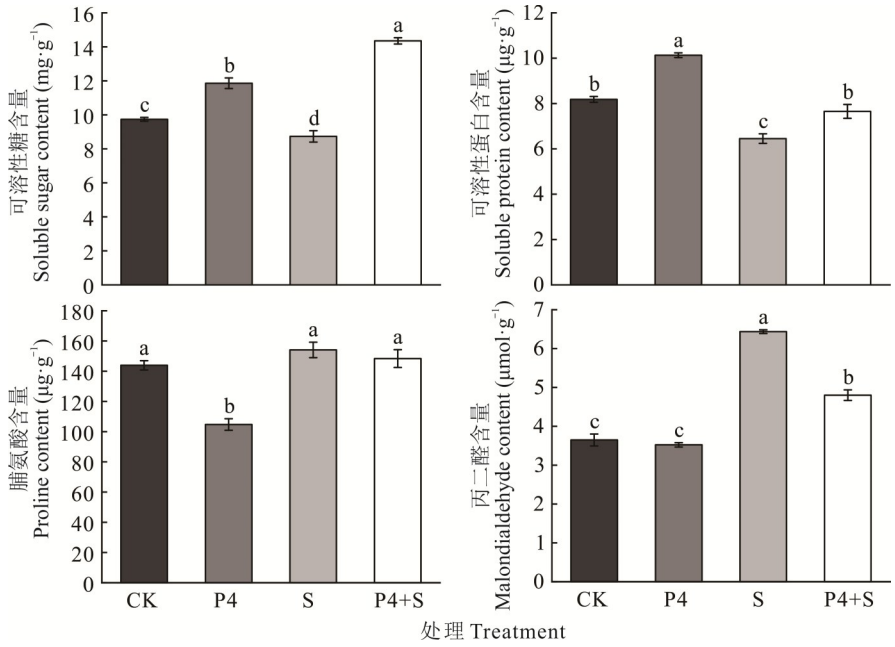


图 4　接种桑树肠杆菌 P4 对红砂幼苗叶片渗透调节物质和丙二醛含量的影响

Fig. 4　Effect of inoculation of *E. mori* P4 on the osmotic regulatory substances and malondialdehyde content in leaves of *R. songarica* seedlings

2.5 接种桑树肠杆菌P4对盐胁迫下红砂根际土壤磷元素功能基因丰度的影响

本研究通过qPCR技术定量分析了盐胁迫及桑树肠杆菌P4接种处理下红砂根际土壤中9个关键磷循环功能基因的表达特征。其中6个绝对丰度较高的基因是葡萄糖脱氢酶基因(*gcd*)、磷酸盐转运系统ATP结合蛋白基因(*phnK*)、阿莫吡喹啉一醌合酶基因(*pqqC*)、外多磷酸酶基因(*ppx*)、碱性磷酸酶基因(*phoD*)、碱性磷酸酶基因(*phoX*)。结果表明,不同处理对磷循环功能基因的表达具有显著调控作用($P<0.05$,图5)。具体表现为:盐胁迫处理显著抑制了大部分磷循环功能基因的表达。与对照(CK)相比,参与无机磷增溶的*gcd*和*pqqC*、参与有机磷矿化的*phoD*和*phoX*以及参与聚合磷降解的*ppx*的绝对丰度均显著降低,仅*phnK*的表达未降低。接种桑树肠杆菌P4显著提升了磷循环功能基因的表达水平,证实P4通过激活土著微生物磷循环功能驱动磷有效性提升,最终促进植物磷吸收。在盐胁迫条件下接种P4后,上述受抑制的磷循环功能基因(*gcd*、*phnK*、*pqqC*、*ppx*、*phoD*和*phoX*)的表达均得到显著恢复,其中*phnK*基因的表达量提升最为显著。

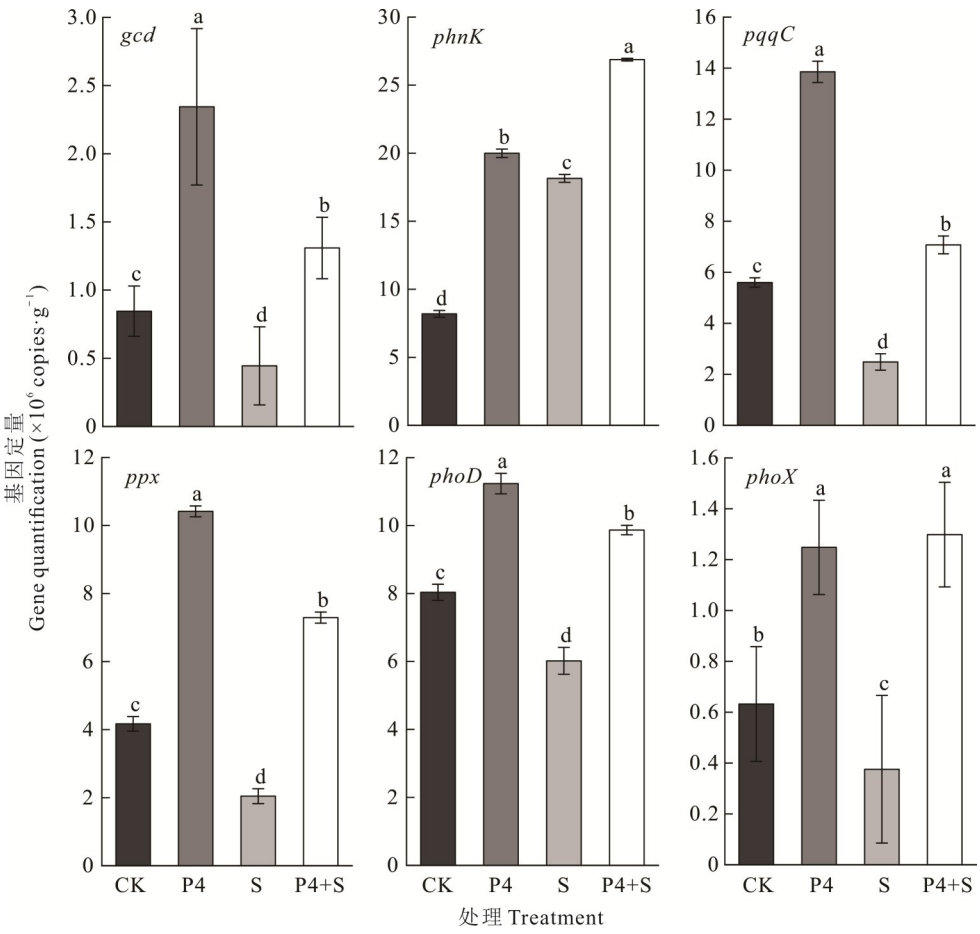


图5 接种桑树肠杆菌P4对磷循环相关功能基因丰度的影响

Fig. 5 Effect of inoculation of *E. mori* P4 on the abundance of phosphorus cycling related functional genes

2.6 接种桑树肠杆菌P4对盐胁迫下红砂幼苗系统各指标相关性的影响

红砂幼苗生长、生理、土壤指标之间存在相关性(图6)。红砂株高与总根长和可溶性蛋白含量均呈显著正相关($r=0.96$, $r=0.98$),与pH、脯氨酸含量、丙二醛含量呈负相关($r=-0.78$, $r=-0.96$, $r=-0.78$)。叶干重与株高、总根长、茎干重、根干重、速效磷含量、可溶性蛋白含量均呈正相关($r=0.99$, $r=0.91$, $r=0.91$, $r=0.79$, $r=0.84$, $r=0.95$),与pH、脯氨酸含量、丙二醛含量均呈负相关($r=-0.77$, $r=-0.92$, $r=-0.76$)。全磷含量与pH、过氧化氢酶活性、丙二醛含量呈正相关($r=0.85$, $r=0.76$, $r=0.83$),与茎干重、全钾、速效磷含量、速效钾含量、土壤有机质含量均呈负相关($r=-0.78$, $r=-0.62$, $r=-0.60$, $r=-0.64$, $r=-0.88$)。全钾

含量与土壤有机质含量呈正相关(r=0.88),与全磷含量、淀粉酶、脲酶活性均呈负相关(r=−0.62, r=−0.97, r=−0.80)。速效磷含量与pH、总根长、叶干重、茎干重、可溶性蛋白含量均呈正相关(r=0.88, r=0.95, r=0.84, r=0.83, r=0.95),与pH、电导率、过氧化氢酶活性、脯氨酸含量、丙二醛含量均呈负相关(r=−0.93, r=−0.92, r=−0.85, r=−0.86, r=−0.94)。淀粉酶活性与脲酶活性呈正相关(r=0.72),与速效钾含量、土壤有机质含量均呈负相关(r=−0.97, r=−0.89)。蔗糖酶活性与叶干重、根干重、磷酸酶活性、可溶性糖含量均呈正相关(r=0.61, r=0.93, r=0.96, r=0.94)。

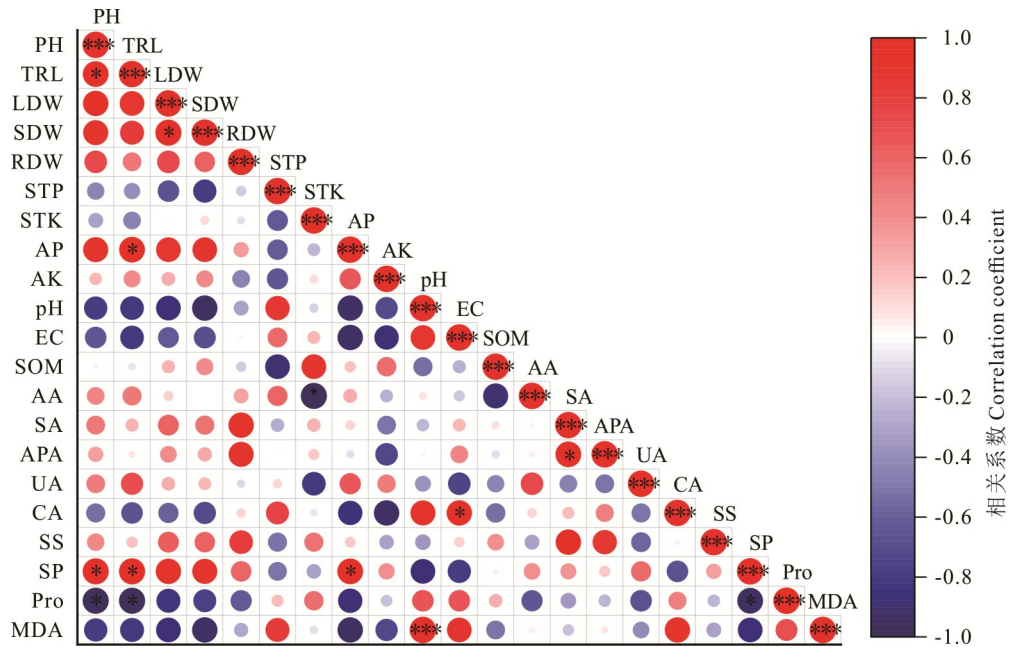


图 6　盐胁迫下接种桑树肠杆菌 P4 对红砂幼苗系统多指标关联性的影响

Fig. 6　Effect of inoculation of *E. mori* P4 under salt stress on the correlation of multiple indicators of *R. songarica* seedlings system

PH：株高 Plant height；TRL：总根长 Total root length；LDW：叶干重 Leaf dry weight；SDW：茎干重 Stem dry weight；RDW：根干重 Root dry weight；STP：土壤全磷 Soil total phosphorous；STK：土壤全钾 Soil total potassium；AP：速效磷 Available phosphorous；AK：速效钾 Available potassium；EC：电导率 Electrical conductivity；SOM：土壤有机质 Soil organic matter；AA：淀粉酶活性 Amylase activity；SA：蔗糖酶活性 Sucrase activity；UA：脲酶活性 Urease activity；APA：磷酸酶活性 Phosphatase activity；CA：过氧化氢酶活性 Catalase activity；SS：可溶性糖 Soluble sugar；SP：可溶性蛋白 Soluble protein；Pro：脯氨酸 Proline；MDA：丙二醛 Molondialdehyde. *：P≤0.05；***：P≤0.001.

3　讨论

本研究结果表明,接种桑树肠杆菌 P4 对盐胁迫下红砂幼苗的促生效应并非单一生理或微生物过程作用的结果,而是一个由根际微生态驱动、植物−土壤协同响应的系统性过程。P4 菌株定殖于红砂根际,其直接或间接的代谢活动率先激活了根际土壤微环境,表现为关键土壤酶活性的恢复与提升,以及磷循环功能基因丰度的显著增加,进而改善了土壤的养分有效性(特别是磷的活化),为植物营养吸收创造了有利条件。具体体现在红砂幼苗生物量的积累以及抗氧化酶系统等抗逆指标的增强。因此,P4 菌株的接种通过“微生物−土壤−植物”协同互作,从而综合缓解了盐胁迫。

3.1　接种桑树肠杆菌 P4 显著缓解盐胁迫对红砂幼苗生长的抑制作用

本研究发现,盐胁迫条件下接种肠杆菌 P4 能显著提高红砂幼苗的株高、生物量及根系发育指标,这与李静[33]在 3 种荒漠盐生植物中观察到的促生菌缓解效应一致。桑树肠杆菌 P4 能够分泌 ACC 脱氨酶,该酶通过催化乙烯前体 ACC 的分解,将其转化为 α-酮丁酸和氨[34],降低乙烯前体含量,减轻高盐诱导的生长抑制[35],从而降低植物内源乙烯水平。盐胁迫通常诱导植物乙烯合成量激增,而过量乙烯会触发生长抑制信号[36]。已有研究表明,具有

ACC脱氨酶活性的根际细菌可通过干扰乙烯合成途径,减轻盐胁迫导致的根系发育受阻[37]。本研究中接种P4菌株后红砂幼苗根系形态的改善与这一机制相符。

盐胁迫常导致细胞水势下降与活性氧积累,引发细胞膜损伤[38]。植物根际促生菌可通过调控宿主体内渗透调节物质的积累来增强其抗逆性[39]。桑树肠杆菌P4能够诱导植物体内脯氨酸合成关键酶基因的表达上调[40]。脯氨酸作为重要的渗透调节物质,可通过维持细胞渗透平衡来缓解盐胁迫造成的生理干旱[41]。PGPR能够通过诱导超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)基因的表达,增强活性氧清除能力[42],促进抗坏血酸-谷胱甘肽循环系统的运转,维持细胞氧化还原平衡[43]。本研究中,P4+S组红砂叶片中可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量显著高于S组,如可溶性糖提升64.4%,脯氨酸略高于S组,表明P4参与渗透调节和水分保持功能。与此同时,MDA含量显著下降(较S组下降25.4%),说明P4可缓解氧化应激,稳定细胞膜结构。这些生理指标的优化,表明桑树肠杆菌P4能通过调控红砂内源抗逆机制,增强其生理适应性。

3.2 接种桑树肠杆菌P4有效改善土壤功能性微生态,构建有利的根际环境

土壤理化性质直接影响植物根系功能与微生物活动,是决定植物耐盐能力的关键外部因素[44]。PGPR可通过分泌胞外多糖[45]增强自身耐盐性,并通过根系分泌物介导的趋化定殖改善根际微环境。陈燕鸿等[46]进一步证实,此类菌株能显著缓解盐胁迫对植物的生长抑制。桑树肠杆菌P4可通过多种途径改善盐渍化土壤环境,从而为红砂幼苗生长创造更有利的根际微生态。研究表明,某些植物根际促生菌能够分泌有机酸(如草酸、柠檬酸等)来螯合Na^{+}[47]。本研究中观察到P4处理组的土壤电导率显著降低($P<0.05$),这与上述研究结果相吻合。此外,肠杆菌P4能够通过其代谢活动调节根际pH。研究表明,肠杆菌属菌株[如阴沟肠杆菌(*E. cloacae*)]可通过分泌乙酸调节根际pH[48],而Li等[49]进一步证实,此类pH调控是PGPR增强植物耐盐性的关键机制之一。这种调节作用在盐碱土改良中尤为重要。本研究对红砂土壤pH的测定结果与上述研究结果吻合。

土壤酶是土壤微生物代谢活性的"指纹"[50],是衡量土壤健康与功能状态的关键指标[51]。研究表明,根际促生菌可通过多种途径提高土壤酶活性。桑树肠杆菌P4可能通过以下机制促进土壤酶系统的活化:首先,微生物分泌的胞外酶可直接参与土壤生化过程。例如,某些肠杆菌属菌株能够分泌磷酸酶、脲酶和蔗糖酶等,这些酶类在土壤养分循环中发挥关键作用[52]。其次,微生物代谢活动产生的有机物质可为土壤酶提供保护性微环境,延缓其失活[53]。这种微生态功能的增强不仅改善了营养供给,还促进了根际抗逆性环境的形成。

3.3 桑树肠杆菌P4通过调控根际微生物功能群协同增强系统耐盐性

研究表明,根际促生菌可通过调控微生物磷循环功能基因的表达来改善土壤磷有效性[54]。本研究中,接种桑树肠杆菌P4显著提高了红砂根际磷循环相关功能基因的表达水平,包括*gcd*、*qppC*、*ppx*、*phoD*基因。这些基因的上调表达可能通过以下途径促进磷素的有效化:首先,*phoD*基因编码的碱性磷酸酶能够催化有机磷化合物的水解[55],而*gcd*基因产物葡萄糖酸脱氢酶可通过分泌葡萄糖酸来溶解难溶性无机磷[56]。其次,*qppC*和*ppx*基因分别参与聚磷酸盐的合成与分解过程,这种动态平衡对微生物的磷储存与释放具有重要调控作用[57]。

在盐胁迫条件下,微生物的磷代谢功能可能受到抑制[58],但接种桑树肠杆菌P4处理仍维持了较高的磷循环功能基因表达水平,表明耐盐肠杆菌P4可能通过分泌有机酸(如草酸)直接溶解磷化合物,并通过维持根际微生物的磷代谢功能(如*phoD*基因表达)缓解盐胁迫下的磷限制[59]。

4 结论

本研究通过盆栽试验结合多指标分析,揭示了桑树肠杆菌P4在盐胁迫下对红砂幼苗的促生作用及其根际调控机制。结果表明,接种P4提高了红砂幼苗的株高、生物量和叶片可溶性糖、可溶性蛋白的含量,同时降低脯氨酸和丙二醛含量,有效缓解了盐胁迫损伤。根际微环境分析显示,P4通过激活碱性磷酸酶基因(*phoD*)表达和提升土壤有效磷含量,改善了红砂的磷营养状况。此外,P4接种显著增强了淀粉酶、蔗糖酶、磷酸酶和脲酶活性,进一步优化了根际微生态功能。这些研究结果证实,桑树肠杆菌P4通过"微生物-土壤-植物"协同互作,既能直

接促进红砂生长，又能间接调控根际养分循环，从而增强其耐盐性。本研究结果为西北盐碱地植被恢复提供了可靠的微生物接种剂及理论依据，未来可进一步开展田间试验验证其生态应用潜力。

参考文献 References：

[1] Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Global map of salt-affected soils. (2021-10-21)[2025-09-20]. https://openknowledge.fao.org/handle/20.500.14283/cb7247en.

[2] Yang J S, Yao R J, Wang X P, *et al*. Research on salt-affected soils in China: History, status quo and prospect. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(1): 10－27.
杨劲松, 姚荣江, 王相平, 等. 中国盐渍土研究: 历程、现状与展望. 土壤学报, 2022, 59(1): 10－27.

[3] Wang Z Q, Liu F T. Saline soil in China. Beijing: Science Press, 1993.
王遵亲, 刘福涛. 中国盐渍土. 北京: 科学出版社, 1993.

[4] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 651－681.

[5] Yu Z R, Wang J W. Land salinization in China and the prevention countermeasures. Journal of Ecology and Rural Environment, 1997, 13(3): 1－5.
宇振荣, 王建武. 中国土地盐碱化及其防治对策研究. 生态与农村环境学报, 1997, 13(3): 1－5.

[6] Qadir M, Quillérou E, Nangia V, *et al*. Economics of salt-induced land degradation and restoration. Natural Resources Forum, 2014, 38(4): 282－295.

[7] Glick B R. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. Scientifica, 2012(1): 963401.

[8] Bianco C, Defez R. *Medicago truncatula* improves salt tolerance when nodulated by an indole-3-acetic acid-overproducing *Sinorhizobium meliloti* strain. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(11): 3097－3107.

[9] Vessey J K. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. Plant and Soil, 2003, 255: 571－586.

[10] Egamberdieva D, Kucharova Z. Selection for root colonising bacteria stimulating wheat growth in saline soils. Biology and Fertility of Soils, 2009, 45(6): 563－571.

[11] Mukherjee S, Sen S K. Exploration of novel rhizospheric yeast isolate as fertilizing soil inoculant for improvement of maize cultivation. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2015, 95(7): 1491－1499.

[12] Amri M, Rjeibi M R, Gatrouni M, *et al*. Isolation, identification, and characterization of phosphate-solubilizing bacteria from Tunisian soils. Microorganisms, 2023, 11(3): 783.

[13] Afzal A, Khan M Y, Zahir Z A, *et al*. Plant growth-promoting bacterial consortia improved the physiology and growth of maize by regulating osmolytes and antioxidants balance under salt-affected field conditions. Heliyon, 2023, 9(7): e17816.

[14] Batool T, Ali S, Seleiman M F, *et al*. Plant growth promoting rhizobacteria alleviates drought stress in potato in response to suppressive oxidative stress and antioxidant enzymes activities. Scientific Reports, 2020, 10(1): 16975.

[15] Neshat M, Abbasi A, Hosseinzadeh A, *et al*. Plant growth promoting bacteria (PGPR) induce antioxidant tolerance against salinity stress through biochemical and physiological mechanisms. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2022, 28(2): 347－361.

[16] Hidri R, Mahmoud O M B, 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. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 821475.

[17] Ning Z, Lin K, Gao M, *et al*. Mitigation of salt stress in rice by the halotolerant plant growth-promoting bacterium *Enterobacter asburiae* D2. Journal of Xenobiotics, 2024, 14(1): 333－349.

[18] Ma J Y, Chen T, Qiang W Y, *et al*. Correlations between foliar stable carbon isotope composition and environmental factors in desert plant *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. Journal of Integrative Plant Biology, 2005, 47(9): 1065－1073.

[19] Yan Y, Guo Q, Dang X H, *et al*. Comparative study on sand-blocking ability of *Tetraena mongolica* and *Reaumuria soongorica* shrubs in the West Ordos area. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2024, 44(2): 137－145, 154.
闫宇, 郭强, 党晓宏, 等. 西鄂尔多斯地区四合木与红砂灌丛的阻沙能力对比研究. 水土保持通报, 2024, 44(2): 137－145, 154.

[20] Zhao X, Yang X J, Shi Y, *et al*. Ion absorption and distribution of symbiotic *Reaumuria soongorica* and *Salsola passerina* seedlings under NaCl stress. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(4): 963－972.
赵昕, 杨小菊, 石勇, 等. 盐胁迫下荒漠共生植物红砂与珍珠的根茎叶中离子吸收与分配特征. 生态学报, 2014, 34(4): 963－972.

[21] Tan H J, Li X R, Zhao X, *et al*. Study on mechanisms of osmo regulation of *Reaumuria soongorica* callus in adapting to salt stress. Journal of Desert Research, 2011, 31(5): 1119-1123.
谭会娟, 李新荣, 赵昕, 等. 红砂愈伤组织适应盐胁迫的渗透调节机制研究. 中国沙漠, 2011, 31(5): 1119-1123.

[22] Li N N, Du C, Ma B J, *et al*. Functional analysis of ion transport properties and salt tolerance mechanisms of *RtHKT1* from the recretohalophyte *Reaumuria trigyna*. Plant and Cell Physiology, 2019, 60(1): 85-106.

[23] Wang X Y, Bao X G, Zhang F, *et al*. Characteristics of bacterial community and soil enzyme activity in rhizosphere. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(12): 3764-3773.
王雪莹, 包新光, 张峰, 等. 荒漠植物红砂根际土壤细菌群落特征及土壤酶活性研究. 草地学报, 2024, 32(12): 3764-3773.

[24] Zhang F, Chong P F, Bao X G, *et al*. Isolation and identification of four strains of *Reaumuria soongorica* root zone nitrogen fixing bacteria and their role in seedling growth promotion. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(3): 144-153.
张峰, 种培芳, 包新光, 等. 4株红砂根际固氮菌分离鉴定及对幼苗促生作用的研究. 草业学报, 2025, 34(3): 144-153.

[25] Chen J T, Aroca R, Romano D. Molecular aspects of plant salinity stress and tolerance. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(9): 4918.

[26] Yan S, Chong P F, Zhao M. Effect of salt stress on the photosynthetic characteristics and endogenous hormones, and: A comprehensive evaluation of salt tolerance in *Reaumuria soongorica* seedlings. Plant Signaling & Behavior, 2022, 17(1): 2031782.

[27] Ma Q, Su S P, Li Y, *et al*. Effects of abscisic acid on *Reaumuria soongorica* seed germination under NaCl stress. Pratacultural Science, 2023, 40(4): 925-934.
马强, 苏世平, 李毅, 等. 脱落酸对NaCl胁迫下红砂种子萌发的影响. 草业科学, 2023, 40(4): 925-934.

[28] Li H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment. Beijing: Higher Education Press, 2000.
李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000.

[29] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 30-76.
鲍士旦. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2000: 30-76.

[30] Guan S Y. Soil enzymes and their research methods. Beijing: China Agriculture Press, 1986.
关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 中国农业出版社, 1986.

[31] Zheng B X, Zhu Y G, Sardans J, *et al*. QMEC: A tool for high-throughput quantitative assessment of microbial functional potential in C, N, P, and S biogeochemical cycling. Science China Life Sciences, 2018, 61(12): 1451-1462.

[32] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method. Methods, 2001, 25(4): 402-408.

[33] Li J. Screening of plant growth promoting and salt tolerant bacteria from three desert halophytes. Kashi: Kashi University, 2023.
李静. 三种荒漠盐生植物促生菌筛选及耐盐促生效果评价. 喀什: 喀什大学, 2023.

[34] Glick B R. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. Microbiological Research, 2014, 169(1): 30-39.

[35] Peng M. Isolation of *Enterobacter cancerogenus* JY65 and its molecular mechanism of alleviating NaCl stress in rice. Harbin: Northeast Forestry University, 2021.
彭木. 生癌肠杆菌JY65的分离及其缓解水稻NaCl胁迫的分子机制解析. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.

[36] Nascimento F X, Rossi M J, Glick B R. Ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) in plant-bacterial interactions. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 114.

[37] Ali S, Charles T C, Glick B R, *et al*. ACC deaminase activity in *Pseudomonas* spp. improves tomato growth under salinity. Plant and Soil, 2014, 374(1/2): 45-56.

[38] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53: 247-273.

[39] Chieb M, Gachomo E W. The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 407.

[40] Szabados L, Savouré A. Proline: A multifunctional amino acid. Trends in Plant Science, 2010, 15(2): 89-97.

[41] Liu Y F, Peng H, Wang W W, *et al*. Research progress on physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(12): 30-36.
刘云芬, 彭华, 王薇薇, 等. 植物耐盐性生理与分子机制研究进展. 江苏农业科学, 2019, 47(12): 30-36.

[42] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(12): 909－930.

[43] Foyer C H, Noctor G. Ascorbate and glutathione: The heart of the redox hub. Plant Physiology, 2011, 155(1): 2－18.

[44] Zhao J, Xie H J, Zhang J. Microbial diversity and physicochemical properties of rhizosphere microenvironment in saline-alkali soils of the yellow river delta. Environmental Science, 2020, 41(3): 1449－1455.
赵娇, 谢慧君, 张建. 黄河三角洲盐碱土根际微环境的微生物多样性及理化性质分析. 环境科学, 2020, 41(3): 1449－1455.

[45] Singh R P, Jha P N. The multifarious PGPR *Serratia marcescens* CDP-13 augments induced systemic resistance and enhanced salinity tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). PLoS One, 2016, 11(6): e0155026.

[46] Chen Y H, Lin H P, Xu S Q, *et al*. Screening of plant growth-promoting rhizobacterium with salt tolerance from rhizosphere. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(1): 150－168.
陈燕鸿, 蔺红苹, 徐苏琪, 等. 植物根际促生菌的筛选及其耐盐促生效果. 微生物学报, 2025, 65(1): 150－168.

[47] Qin J Z, Qin Z F, Ni G, *et al*. Advances in the separate functions or cross-kingdom interactions of AMF and PGPR in enhancing plant salt tolerance. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2024, 30(7): 1354－1366.
秦敬泽, 秦泽峰, 倪刚, 等. AMF 和 PGPR 单独或“跨界”互作促进植物耐盐性的研究进展. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(7): 1354－1366.

[48] Sharma S, Kaur J, Bhardwaj R, *et al*. *Enterobacter*－mediated pH modulation enhances phosphorus availability in saline soils. Plant and Soil, 2020, 447: 89－103.

[49] Li H, Qiu Y Z, Zhang X, *et al*. pH regulation in the rhizosphere by beneficial bacteria. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 893837.

[50] Burns R G, De Forest J L, Marxsen J, *et al*. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 58: 216－234.

[51] Dick R P. Soil enzyme activities as indicators of soil quality. SSSA Special Publication, 1994, 35: 107－124.

[52] Nannipieri P, Trasar-Cepeda C, Dick R P. Soil enzyme activity: A brief history and biochemistry as a basis for appropriate interpretations. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 118: 1－4.

[53] Allison S D, Vitousek P M. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(5): 937－944.

[54] Richardson A E, Hocking P J, Simpson R J, *et al*. Plant mechanisms to optimise access to soil phosphorus. Crop and Pasture Science, 2009, 60(2): 124－143.

[55] Ragot S A, Kertesz M A, Bünemann E K. phoD alkaline phosphatase gene diversity in soil. Applied and Environmental Microbiology, 2015, 81(20): 7281－7289.

[56] Sharma S B, Sayyed R Z, Trivedi M H, *et al*. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. SpringerPlus, 2013, 2: 587.

[57] Ogawa N, Tzeng Y L, Zhou W, *et al*. Polyphosphate metabolism in environmental bacteria: Roles in stress survival and phosphorus cycling. Microbial Biotechnology, 2021, 14(3): 756－769.

[58] Yuan H M, Zhang X X, Chen X Y, *et al*. Salt stress reduces microbial phosphorus availability in coastal soils. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 142: 107721.

[59] Etesami H, Jeong B R, Glick B R. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi, phosphate-solubilizing bacteria, and silicon to P uptake by plant. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 699618.