

doi:10.11937/bfyy.20171322

植物促生菌促进盐生环境植物生长的研究进展

邱 天^{1,2}, 张 丽 辉¹

(1. 长春师范大学 生命科学学院, 吉林 长春 130032; 2. 东北师范大学 植被生态科学教育部重点实验室, 吉林 长春 130024)

摘 要:土壤盐渍化是一个严重影响作物产量的全球环境问题。在中国,土壤盐渍化和次级盐化程度突出。应用植物根际促生菌(PGPR)是一种经济有效、提高植物生物量或产量和清除环境污染的方法。该研究综述了土壤盐分对植物的影响和土壤改良、促生菌的促生机制、盐胁迫下促生菌在不同植物物种中应用的研究进展,阐述应用植物促生菌的重要意义,对今后研究方向进行了展望,旨在为盐渍化土壤植物促生菌的开发提供科学参考。

关键词:盐胁迫; PGPR; 促生; 研究进展

中图分类号:Q 949.3 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)24-0198-07

土壤盐分严重地影响农业发展、生物多样性和环境^[1]。随着全球盐渍化耕地面积的日益扩大,土壤盐渍化问题已经成为世界公众关注的焦

点问题。植物和土壤中的微生物都受土壤盐分的影响。植物根际促生菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)是植物根际土壤中一类可以促进植物生长的微生物,能促进植物的生长、防治病害、增加作物产量^[2]。针对土壤环境对农作物或修复植物的胁迫作用,采取的措施常常包括培育抗盐性强的品种、改进栽培措施、土壤盐分淋溶等^[3],而应用 PGPR 有助于减轻盐分对植物的不良影响,已经成为一种环境友好、经济有效的促

第一作者简介:邱天(1980-),女,博士,讲师,现主要从事种群生态学等研究工作。E-mail:qiut601@sohu.com.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31472134);长春师范大学自然科学基金资助项目(长师院自科合字 2009011)。

收稿日期:2017-07-14

Advances in Chlorophyll Fluorescence Spectra of Plants

YU Haiye, ZHANG Yuqing, LIU Shuang, TIAN Dongxu, KONG Lijuan, SUI Yuanyuan

(School of Biological and Agricultural Engineering, Jilin University, Changchun, Jilin 130022)

Abstract: Chlorophyll fluorescence of chloroplasts in plant energy gain and loss in the process of producing, using chlorophyll fluorescence spectrum could be nondestructive, rapid and accurate access to plant physiological information, which had important guiding significance of physiological information and health status on the study of plants. This study introduced the principle of chlorophyll fluorescence, pest and disease warning, light use efficiency and chlorophyll content as the main clue, summarized the research progress of chlorophyll fluorescence spectrum in plant physiological information monitoring technology analysis. In order to provide theoretical basis for the rapid nondestructive testing of physiological information in plants.

Keywords: chlorophyll fluorescence; spectral analysis; pest and disease warning; light use efficiency; chlorophyll content

进植物在盐渍化土壤中生长的发展策略^[4]。以往的综述是对植物根际的有益微生物 PGPR 的研究进展展开介绍,而鲜见专门针对盐生环境中 PGPR 促进植物生长方面的综述。

1 土壤盐分对植物的影响和土壤改良

土壤盐渍化是一个严重的全球环境问题而且始终影响着作物产量。在全球人口持续增长的压力下,作物种植面积扩大到耕地周边的地区,因而会频繁地遇到高浓度盐分的土壤^[5]。大约 7% 的全球陆地面积被盐土覆盖^[6]。在中国,由于灌溉系统排水不当和不恰当的无机肥料管理,存在着大面积的次级盐渍化土壤,占全国耕地面积的 7% 左右^[7]。土壤盐分成为影响作物生产的一个严重问题。盐胁迫引起植物生理方面的变化导致养分摄入减少和生长受到抑制^[8]。关于盐生环境中植物生长的研究,主要集中在 2 个方面:一是如何促进盐渍土中作物的生长;二是如何改良土壤,实现土壤的修复重建。

海洋、盐湖、盐池是液态的盐生环境。陆地上在湿润和干旱气候条件下均存在盐土。自然因素,例如在干燥地区,蒸发量大而降水量小,在海滨地带,地下水位较高或海水倒灌都能导致盐生环境。人类干扰,例如污灌、过量施肥、荒漠化、石油和天然气开采等也会产生盐生环境^[4]。农业灌溉管理不当导致土壤盐渍化,影响着世界 20% 灌溉的土地^[9]。

盐分过多的土壤中主要含有几种钠盐,当土壤中 NaCl 和 Na_2SO_4 较多时,称为盐土; Na_2CO_3 和 NaHCO_3 较多时,称为碱土^[10]。自然界中这 2 种情况常常同时出现,这种土壤称为盐碱土。土壤盐分(soil salinity)指通过水从土壤中提取的可溶性盐的浓度。提取的盐主要由阳离子 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 K^+ ,以及阴离子 Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 CO_3^{2-} 、 HCO_3^- 和 NO_3^- 组成。根据饱和土壤粘土团的提取物的电导率(EC_e)、钠吸附比(SAR)和 pH,可以将土壤按盐分分类。土壤提取物的电导率(EC)是经常用作定量盐分的一个综合参数。 EC_e 经常用来度量 EC 值。SAR 表示钠促成总体盐分的程度。pH 用饱和土壤粘土团的提取物的 pH 表示^[11]。

土壤盐分对植物的作用包括:1)盐条件抑制很多植物的生长;2)盐分压力引起一些植物中乙烯量增加,增加的乙烯通常进一步恶化了环境压力的作用^[12]。当植物遇到不良环境因素、机械损伤或病虫害侵袭时,会产生大量乙烯或敏感性增加,应激乙烯的产生在某种意义上是一种自我保护反应,然而过量的乙烯将导致植物生长发育受阻或死亡^[13]。逆境乙烯是导致盐渍化土壤作物产量和品质下降的因素之一^[4]。

盐胁迫影响植物所有的过程,例如生长、光合作用、蛋白质合成、能量和脂质代谢^[14]。由于渗透压压力和贫乏的植物营养,盐分抑制很多植物的生长,致使产量降低。生长在盐土的植物由于 Na^+ 和 Cl^- 浓度增加承受渗透压压力,导致组织中离子失衡和养分摄入减少^[8]。此外,在中国很多盐渍土伴随着碱性的 pH 和大多数铁以不溶形式存在(Fe^{3+}),导致植物生长受到抑制、萎黄病和缺铁^[7]。盐胁迫可能的作用机制包括:1)生物膜破坏,改变其透性。膜结构破坏,影响外界离子转运进细胞,细胞内离子变化。2)吸水困难。土壤溶液渗透压升高,水势降低,水分外渗,造成生理干旱。3)生理紊乱。降低蛋白质合成,光合作用、呼吸作用受抑制,叶绿体趋于分解,缺乏营养, Na^+ 和 K^+ 竞争相同的吸收载体和结合位点,阻碍植物吸收 K^+ 、 HPO_4^{2-} 、 NO_3^- ,并导致细胞内 Na^+ 新陈代谢毒性,质壁分离,生长缓慢。

植物对盐胁迫的适应方式包括:排除盐分、稀释盐分、聚集盐分、拒绝吸收、结构脱落排盐,对甜土植物来说,体内合成大量有机物质,如脯氨酸、有机酸、清蛋白,增加耐盐性。植物细胞产生抗氧化酶和非酶的抗氧化物作为应对盐压力的保护机制^[8]。

植物能在几秒后对水的压力做出反应,而需要数天时间做出对盐胁迫的反应。但植物对于干旱和盐分的早期反应是很相似的,二者均归因于水的压力^[11]。试验表明,当植物暴露于高盐环境,生长速度降低到一个较低的、稳定的速度是对于土壤水势降低的第一反应,而不是对额外 NaCl 带来的毒害作用的反应。增加的盐浓度降低了可得到的水量,因此认为植物对盐压力的反应机制部分与对干旱反应的机制类似。

从植物角度,随着土地盐碱化的程度越来越

严重,受盐碱化影响的耕地面积也日益扩大和蔓延。而且,大多数通过灌溉方式的作物种植区,土壤经常发生次级盐化。如何提高农作物的耐盐碱性、抗盐碱性已成为科研工作者面临的重大课题。

从土壤角度,改良盐渍化土壤的方法通常有以下几种:1)通过额外的水将盐分向下滤去到更深的土层,从而降低根区域土壤含盐量。2)“植物清除污染技术”(phytoremediation),它利用植物清除土壤、水或空气中的污染成分,是一种非破坏性的原位补救技术^[15]。在被盐污染的土壤中,能耐受盐的植物产生地上生物量积累盐分然后通过收割的方式将盐分从地点除去。

试验表明,很多盐生植物需要特定的生长条件或生长缓慢,生物量小。而且一些盐生植物是盐排出者。所以,盐生植物的应用价值是有限的。产量高、耐盐的甜土植物中提取的盐总量可能超过产生小生物量的盐生植物吸收的盐量^[11]。应用甜土植物可以提高“植物清除盐污染技术”的效率。甜土植物包括耐盐作物,如燕麦、大麦、小麦、向日葵、黑麦,高抗盐性的禾本科植物有黑麦草、酥油草、加拿大野黑麦和冰草等。然而,土壤高盐分可能阻碍或完全阻止植物的萌发和生长,为了应用该技术,促进植物在盐生环境下的生长是至关重要的。

因此,无论从改良土壤的角度,还是提高作物耐盐碱性的角度,促进植物在盐生环境的生长都是解决问题的关键。利用植物促生菌接种是一种更加经济有效、提高植物生物量或产量和清除环境污染的方法。此外,长期使用农药和化肥不但使土壤板结,土壤肥力下降,而且会污染土壤、水源和农作物产品。土壤微生物能促进土壤有机质分解、养分循环和植物养分的利用^[2]。

2 植物根际促生菌的促生机制

植物根际促生菌(PGPR),是指对作物有益的自生型细菌,它们是营养要求简单、繁殖速度快、根际定殖能力强,能促进作物生长和具防病潜力的生防菌。研究报道的根际细菌,包括 *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Pantoea* 以及 *Serratia* 是多种不同作物品种的 PGPR^[16]。人们经常通过比较未用促生菌处理的和促生菌处理的植株

形态、生理指标,研究促生菌的功能。例如发芽率、根长、苗高、下胚轴长、不定根数、干质量、鲜质量、可溶性蛋白质含量、可溶性糖含量、脯氨酸含量、叶绿素含量、细胞膜透性等。研究发现,菌株处理的植株比对照的细胞膜透性减小,其它指标通常增加。

PGPR 促进植物生长通过直接改善生长状况或减轻环境的不利作用。

2.1 直接促进生长

较为直接的作用途径包括:改变土壤中某些元素的形态使其利于植物吸收,例如释放有机酸或分泌胞外磷酸酶,溶解土壤中的不溶性磷并使之有效化。土壤盐分明显降低了植物营养摄入,特别是磷的摄取,因为磷和钙离子在盐土中沉降^[17]。PGPR 通过分泌有机酸溶解磷,同时降低了植物根际 pH。这样 PGPR 增加了植物可获得的磷,从而改善了植物吸收的营养成分。PGPR 还能自生固氮,大部分 PGPR 可以产生固氮酶^[18-19]。一些 PGPR 通过产生和分泌多种对铁有高亲和力的铁载体,溶解结合土壤中的铁元素供植物细胞利用,增加植物铁营养。还能达到抑制病原微生物的目的^[20]。合成某些对植物生长有直接作用的物质,如生长素、赤霉素等。生长素(IAA)可使植物茎和根伸长而促进植物生长^[21]。

较为间接的作用途径包括:产生抗生素等以抑制植物病原微生物,清除植物根围可以供病原菌利用的铁,合成抗真菌代谢物,诱导植物自身抗病机制,与病原微生物争夺根围空间等^[18]。

2.2 减轻环境的不利作用,提高植物的抗性

现有相对少的机制清楚地解释用 PGPR 处理后的植物对于环境压力的抗性增强。其中一个主要机制是一些 PGPR 能分泌 ACC 脱氨酶。还有研究发现 PGPR 诱导对干旱压力响应的 ERD15 基因的表达的增加^[22]。

高等植物体内乙烯的合成途径:ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸),经 ACC 氧化酶氧化后产生乙烯和氢氰酸。高水平的应激乙烯阻碍植物生长。GLICK 等^[23]推测植物产生的一部分 ACC 从植物根或种子渗出,然后被 PGPR 产生的 ACC 脱氨酶水解。ACC 脱氨酶可将植物乙烯前体 ACC 分解为 α -丁酮酸和氨,降低了乙烯浓度,避免乙烯

对植物根伸长的抑制作用。由于植物遭遇不利环境时会产生大量乙烯,因此,产生 ACC 脱氨酶的 PGPR 能够在多种环境压力下促进植物生长,包括盐、干旱、水淹、重金属、病菌、石油和有机污染等^[24-25]。

另外,一些 PGPR 能合成植物生长素吲哚乙酸(IAA),其除了刺激植物生长外,还能刺激 ACC 合酶产生更多的 ACC,能通过 ACC 氧化酶转化为乙烯^[24]。乙烯产生或根生长的最终效果取决于同时产生的 IAA 和 ACC 脱氨酶的平衡。

鉴于 PGPR 能促进盐土中植物的生长,它的渗透压调节机制是很重要的。*Pseudomonas fluorescens* MSP-393 是一种 PGPR,最初从印度南海岸的农业耕作区盐土中分离出来。试验和蛋白质组分分析证实了 MSP-393 的渗透调节机制是通过重新合成渗透调节物质和盐胁迫下生产更多的蛋白^[1]。

3 盐胁迫下不同植物物种应用促生菌的研究进展

从加拿大东南部盐渍化土壤中分离具有 ACC 脱氨酶活性的 PGPR,发现 UW3+4 促进了大麦和燕麦苗的生长。CMH3 和丛枝菌根真菌(AMF)一起作用对 Topgun 黑麦草的生长是最有效的。而且 PGPR 处理提供肥料的植株生物量比只用肥料处理的植株高出约 20%。“植物清除污染技术”的效率主要取决于 2 个因素:生物量和盐浓度。只有当盐浓度保持恒定或增加时,生物量的增加才能更高效地清除污染。田间试验表明,2 个高盐地点种子萌发情况不佳、不均匀分布,一个中等盐分地点植株密集生长,生物量高。通过评估苗生物量和 NaCl 浓度,研究表明 PGPR 促进“植物清除污染技术”对中等盐分的土壤是一种可行的、有效的方法^[11]。初步鉴定分别为假单胞菌属(*Pseudomonas* sp.) S1、柠檬酸杆菌属(*Citrobacter* sp.) S2、肠杆菌属(*Enterobacter* sp.) S3、克雷伯氏菌属(*Klebsiella* sp.) S4 的 4 株含 ACC 脱氨酶活性的 PGPR 均能不同程度地减轻盐分对燕麦和黑麦草幼苗的影响,证实了含 ACC 脱氨酶的 PGPR 能通过降解逆境乙烯促进植物生长。而且 ACC 脱氨酶的活性与植株的生

长参数之间呈现显著的正相关关系^[4]。

盐分是减少小麦产量的一个主要因素,它引起中等盐渍化土壤上小麦产量减少 65%^[26]。温室试验中 9 株耐盐的 PGPR 均改善了小麦生长,其中 *Arthrobacter* sp. SU18 使生长参数和干质量达到最大值,而且所有菌株均改善了土壤。野外调查发现 SU44 *B. aquimaris* 和 SU8 *B. aquimaris* 分别导致小麦最大的根干质量和苗生物量^[26]。还有研究报道当小麦苗接种 PGPR *Azospirillum lipoferum* 时,PGPR 能缓解盐胁迫^[27]。PGPR 品系, *Bacillus subtilis* SU47 和 *Arthrobacter* sp. SU18 能够忍受浓度 8% 的 NaCl。当小麦接种这 2 株 PGPR 品系并生长在不同盐浓度(2~6 dS · m⁻¹)环境中时,小麦的干质量、总可溶性糖和脯氨酸含量增加,表明 PGPR 减轻了土壤盐分对小麦生长的有害作用^[8]。

以色列南部地区的天然土壤中分离鉴定的具 ACC 脱氨酶活性的 PGPR *Achromobacter piechaudii* 降低了番茄苗中的乙烯含量,显著地增加了番茄苗的鲜质量和干质量,甚至当 NaCl 盐浓度高达 172 mmol · L⁻¹ 时。促生菌处理后提高了水利用效率(WUE),推测是由于促生菌提高了光合作用,缓解了盐抑制的结果。当接种 *Achromobacter* 时,盐胁迫下番茄植株的光合作用的抑制被减轻。尽管精确的机制还是未知的,除了细菌 ACC 脱氨酶活性以外,磷和钾的摄入增多可能在这个过程中发挥作用^[28]。

NADEEM 等^[29]发现接种含有 ACC 脱氨酶的 *Pseudomonas syringae*, *Enterobacter aerogenes* 和 *P. fluorescens* 的盐胁迫玉米具有更高的 K⁺/Na⁺ 比值和高叶绿素含量、低脯氨酸含量。当接种 *Azospirillum* 时,在盐胁迫的玉米中发现高 K⁺/Na⁺ 比值^[30]。土壤中增加的盐分会引起植物根围水分亏缺,导致根发生生理和生化反应。aquaporins 是跨膜运输水和某些中性代谢物的通道蛋白家族成员。在玉米中报道过 4 个 aquaporin 家族。这些水搬运工的增加可能是植物促生菌提高对盐胁迫的耐受性的机制之一。通过实验室和温室试验,与未接种的植株比较, *Pantoea agglomerans* 提高了热带玉米的生长能力,总干质量明显增加。发现 *P. agglomerans* 处理的植株中 aquaporin 基因家族特别是 ZmPIP

基因表达上调^[16]。类似的,当胡椒接种 *Bacillus* sp. TW4 时,盐(和/或干旱)胁迫导致的渗透压压力被缓解。在这些植物中,与非生物压力下乙烯代谢有关的基因例如 *caACCO*(编码 ACC 氧化酶)和 *caLTPI*(非生物压力诱导的、编码一种脂质转移蛋白的基因)是下调的。由于 *Bacillus* sp. TW4 具有 ACC 脱氨酶活性,推测这种酶可能参与这些基因的降低表达^[31]。

与失去 ACC 脱氨酶活性的突变体比,具有 ACC 脱氨酶的促生菌品系 *Pseudomonas putida* UW4 的确通过降低盐诱导的乙烯合成给予油菜耐盐性,例如干质量变成原来的 5 倍,而且油菜苗中钠含量显著增加了 3~6 倍^[32]。表达一种细菌 ACC 脱氨酶基因的、经基因改造的加拿大油菜比对照对高浓度盐分有更高的耐受性^[33]。

Azospirillum 接种的莴苣 (*Lactuca sativa* L. cv. Mantecosa) 种子在 NaCl 胁迫下比没有接种的对照植株表现出更好的发芽率和生长状况^[34]。*Azospirillum* 接种的莴苣种子比未接种的对照产生更多、生物量更大的移栽植株,而且品质更优良。具体地说,在含 $0, 40 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-3}$ NaCl 的土壤中接种 *Azospirillum* 的莴苣种子的早期萌发情况改善。在 $0 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-3}$ NaCl 土壤环境中,接种的植株比未接种的对照在移栽前有明显更高的叶生物量和根生物量参数值,移栽后叶鲜质量和植株生存率也明显高于未接种的植株。在 $40 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-3}$ NaCl 环境中接种 *Azospirillum* 的植株叶干质量、叶面积和叶绿素含量增加^[5]。

一些研究中强调了细菌介导的对盐压力的忍耐力与自身乙烯水平降低的相关性^[31]。对于生长在盐分高的天然环境中的落花生,有 ACC 脱氨酶的 *Pseudomonas fluorescens* TDK1 和缺乏这种酶的品系比,促进植物生长的作用更加明显^[35]。

促进干旱条件下豌豆生长的有效途径是应用有 ACC 脱氨酶的 PGPR^[36]。

水稻秧苗对土壤含盐量非常敏感。植物促生菌菌株 CC9 和 CS2 均能促进盐碱土中水稻的生长,提高水稻产量^[37]。添加草炭土能显著改善秧苗的生长状况,特别是 10% 的草炭土用量有利于水稻秧苗的生长^[38]。接种 *Pseudomonas pseud-oalcaligenes* 和 *Bacillus pumilus* 均能给予水稻

植株对盐胁迫的明显抗性,并且诱导盐胁迫相关的 *RAB18* 基因在不同程度盐胁迫条件下的表达^[39]。

我国北方的油田土壤中含盐量普遍较高。在利用植物修复石油污染的土壤时,高羊茅等修复植物的生长常受到石油污染和盐分的双重抑制。从污染土壤中分离得到的具有 ACC 脱氨酶活性的菌株 D5A 能显著提高高羊茅种子的发芽率和芽长,有产生吡啶乙酸、耐盐、耐酸碱以及溶磷的性质^[3]。

接种 3 株天然 PGPR(*Pseudomonas putida*) 的薄荷 *Mentha piperita* 的苗鲜质量、根干质量和精华油产量明显增加。3 株 PGPR 品系均有溶磷和产生吡啶乙酸(IAA)的特征,说明这些天然 PGPR 品系有提高香料作物产量的潜力^[40]。

4 结语

有益的土壤微生物例如 PGPR 经常被称为“生物肥料”,它们有助于增加植物吸收的营养成分的总量^[41]。PGPR 在农业生产上的应用已经受到世界各国科学家的高度关注。接种有促生作用、能很好地适应根际环境、甚至具有 ACC 脱氨酶活性的 PGPR 成为一种有效的平衡植物营养、增加作物产量和降低化肥与农药使用的方法。PGPR 不仅能促进植物生长、提高产量,而且缓解生物的或非生物的压力。接种 PGPR 同样提供了一种全新的、经济的方法用以缓解土壤盐胁迫压力。

关于 PGPR 的研究和应用工作可以从以下 6 个方面开展:1) 筛选促进植物在盐胁迫条件下生长的 PGPR 菌株、并将菌株真正应用到大田中成为国内外研究的焦点。2) 加强 PGPR 对环境适应能力方面的研究,对于干旱、盐分胁迫下 PGPR 的研究较少^[2]。3) 存在田间接种后促生菌难以持久地保持有效群体数量的问题。而在温室即环境条件较易控制的条件下却已经解决了这个问题^[18]。这方面的原因还有待探索,促进 PGPR 推广到大田中去以降低成本、提高产量。4) 关于促生菌的安全性问题仍是公众比较关心的问题,应用促生菌是否会给环境带来新的病原、是否对人们的食品安全带来威胁仍没有明确的答案。5) 将分子生物学技术引入到 PGPR 研究中,通过研究

基因的结构和功能探究土壤微生物在逆境胁迫下转录组的变化,为揭示 PGPR 促生机理和遗传育种提供科学依据。6)在后基因组时代,蛋白质组学是展示细胞所有蛋白质的表达动态的最佳策略之一。尽管蛋白质组学在植物/微生物相互作用方面的研究很少,已有大量证据表明 PGPR 能减轻作物植物承受的盐胁迫压力。鉴别出表现差异的蛋白质可以用于证实相关生理反应的基因和阐明基因的功能^[1]。总之,随着我国耕地土壤盐渍化和次级盐化的情况日益发展,植物根际促生菌(PGPR)的开发与应用对提高作物产量、改善土壤理化性质和供肥能力、有效利用环境资源及减少农药污染等具有重要作用,对盐渍化土壤 PGPR 的研究与开发势在必行。

参考文献

- [1] PAUL D, NAIR S. Stress adaptations in a plant growth promoting rhizobacterium (PGPR) with increasing salinity in the coastal agricultural soils[J]. Journal of Basic Microbiology, 2008, 48: 378-384.
- [2] 李琬, 刘森, 张必弦, 等. 植物根际促生菌的研究进展及其应用现状[J]. 中国农学通报, 2014, 30(24): 1-5.
- [3] 丁琳琳, 刘五星, 孙剑英, 等. 产 ACC 脱氨酶植物根际促生菌的筛选及其对修复植物高羊茅生长的影响[J]. 土壤, 2013, 45(2): 271-276.
- [4] 吉云秀, 黄晓东. 不同盐分条件下植物促生菌对燕麦和黑麦草幼苗的促生效应[J]. 中国土壤与肥料, 2008(2): 65-68.
- [5] FASCIGLIONE G, CASANOVAS E M, YOMMI A, et al. *Azospirillum* improves lettuce growth and transplant under saline conditions[J]. J Sci Food Agric, 2012, 92: 2518-2523.
- [6] RUIZ-LOZANO J M, AZCON R, GOMEZ M. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants[J]. Physiol Plantarum, 1996, 98: 767-772.
- [7] QI W, ZHAO L. Study of the siderophore-producing *Trichoderma asperellum* Q1 on cucumber growth promotion under salt stress[J]. J Basic Microbiol, 2013, 53: 355-364.
- [8] UPADHYAY S K, SINGH J S, SAXENA A K, et al. Impact of PGPR inoculation on growth and antioxidant status of wheat under saline conditions[J]. Plant Biology, 2012, 14: 605-611.
- [9] FLOWERS T J, YEO A R. Breeding for salinity resistance in crop plants. Where next? [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1995, 22: 875-884.
- [10] 杨春武, 李长有, 张美丽, 等. 盐、碱胁迫下小冰麦体内的 pH 及离子平衡[J]. 应用生态学报, 2008, 19(5): 1000-1005.
- [11] CHANG P C. The use of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and an arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) to improve plant growth in saline soils for phytoremediation[D]. Waterloo: University of Waterloo, 2007.
- [12] SAIRAM R K, TYAGI A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants[J]. Current Science, 2004, 86: 407-421.
- [13] SHIBLI R A, KUSHAD M, YOUSEF G G, et al. Physiological and biochemical responses of tomato microshoots to induced salinity stress with associated ethylene accumulation[J]. Plant Growth Regulation, 2007, 51: 159-169.
- [14] PARIDA A K, DAS A B. Salt tolerance and salinity effects on plants[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2005, 60: 324-349.
- [15] WILLEY N. Phytoremediation: Methods and reviews[M]. Totowa, NJ: Humana Press, 2006.
- [16] GOND S K, TORRES M S, BERGEN M S, et al. Induction of salt tolerance and up-regulation of aquaporin genes in tropical corn by rhizobacterium *Pantoea agglomerans* [J]. Letters in Applied Microbiology, 2015, 60: 392-399.
- [17] GRATTAN S R, GRIEVE C M. Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops[J]. Scientia Horticulturae, 1999, 78: 127-157.
- [18] 黄晓东, 季尚宁, GLICK B, 等. 植物促生菌及其促生机理[J]. 现代化农业, 2002(9): 7.
- [19] 李海宗, 潘梅. 土壤中植物根际促生菌研究进展[J]. 广州化工, 2004, 42(10): 52-54.
- [20] AHMAD F, AHMAD I, KHAN M S. Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities[J]. Microbiological Research, 2008, 163(2): 173-181.
- [21] 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: 3795-3801.
- [22] KHURRAM Z. 番茄潘那利中两个 *ERD15* 基因的功能鉴定[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [23] GLICK B R, PENROSE D M, LI J. A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth-promoting bacteria[J]. Journal of Theoretical Biology, 1998, 190: 63-68.
- [24] GLICK B R, CHENG Z, CZARNY J C, et al. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria[J]. European Journal of Plant Pathology, 2007, 119: 329-339.
- [25] BELIMOV A A, SAFRONOVA V I, MIMURA T. Response of spring rape (*Brassica napus* var. *oleifera* L.) to inoculation with plant growth promoting rhizobacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase depends on nutrient status of the plant[J]. Can J Microbiol, 2002, 48: 189-199.
- [26] UPADHYAY S K, SINGH D P. Effect of salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria on wheat plants and soil health in a saline environment[J]. Plant Biology, 2015, 17: 288-293.
- [27] BACILIO M, RODRIGUEZ H, MORENO M, et al. Mitigation of salt stress in wheat seedlings by a *gfp*-tagged *Azospirillum*

- lum lipoferum*[J]. Biol Fert Soils, 2004, 40: 188-193.
- [28] MAYAK S, TIROSH T, GLICK B R. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2004, 42: 565-572.
- [29] NADEEM S M, ZAHIR Z A, NAVEED M. Preliminary investigations on inducing salt tolerance in maize through inoculation with rhizobacteria containing ACC deaminase activity[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2007, 53: 1141-1149.
- [30] HAMDIA A B E, SHADDAD M A K, DOAA M M. Mechanisms of salt tolerance and interactive effects of *Azospirillum brasilense* inoculation on maize cultivars grown under salt stress conditions[J]. Plant Growth Regulation, 2004, 44: 165-174.
- [31] DIMKPA C, WEINAND T, ASCH F. Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions[J]. Plant, Cell and Environment, 2009, 32: 1682-1694.
- [32] CHENG Z, PARK E, GLICK B R. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase from *Pseudomonas putida* UW4 facilitates the growth of canola in the presence of salt[J]. Can J Microbiol, 2007, 53: 912-918.
- [33] SERGEEVA E, SHAH S, GLICK B R. Growth of transgenic canola (*Brassica napus* cv. Westar) expressing a bacterial 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase gene on high concentrations of salt[J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2006, 22: 277-282.
- [34] BARASSI C A, AYRAULT G, CREUS C M, et al. Seed inoculation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce [J]. Scientia Horticulturae, 2006, 109: 8-14.
- [35] SARAVANAKUMAR D, SAMIYAPPAN R. ACC deaminase from *Pseudomonas fluorescens* mediated saline resistance in groundnut (*Arachis hypogaea*) plants[J]. Journal of Applied Microbiology, 2007, 102: 1283-1292.
- [36] ZAHIR Z A, MUNIR A, ASGHAR H N, et al. Effectiveness of rhizobacteria containing ACC deaminase for growth promotion of peas (*Pisum sativum*) under drought conditions[J]. J Microbiol Biotechnol, 2008, 18: 958-963.
- [37] 高扬, 辛树权, 王贵, 等. 植物促生菌 CS1, CS2 和 CC9 对盐碱地种植水稻的促生效果[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(4): 2141-2142, 2145.
- [38] 辛树权, 王贵, 高扬, 等. 植物促生菌 CS2, CC9 和草炭土添加量对盐碱土育秧的作用效果[J]. 广东农业科学, 2011(7): 82-84.
- [39] JHA Y, SABLOK G, SUBBARAO N, et al. Bacterial-induced expression of RAB18 protein in *Oryza sativa* salinity stress and insights into molecular interaction with GTP ligand[J]. J Mol Recognit, 2014, 27: 521-527.
- [40] SANTORO M V, CAPPELLARI L R, GIORDANO W, et al. Plant growth-promoting effects of native *Pseudomonas* strains on *Mentha piperita* (peppermint): An *in vitro* study[J]. Plant Biology, 2015, 17: 1218-1226.
- [41] VESSEY J K. Plant growth-promoting rhizobacteria as biofertilizers[J]. Plant and Soil, 2003, 255: 571-586.

Research Progress on Use of Plant Growth-promoting Rhizobacteria (PGPR) to Improve Plant Growth Under Saline Conditions

QIU Tian^{1,2}, ZHANG Lihui¹

(1. School of Life Sciences, Changchun Normal University, Changchun, Jilin 130032; 2. Key Laboratory of Vegetation Ecology of Ministry of Education, Northeast Normal University, Changchun, Jilin 130024)

Abstract: Soil salinization is a global environmental problem that influenced crop productivity seriously. The degrees of soil salinization and secondary soil salinization are remarkable in China. Application of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) is cost-effective method to enhance plant biomass or production and clean up contaminants from the environment by plants. This study summarized the salinity effects on plants and soil remediation, the growth promotion mechanism of PGPRs, the research progress of the effects of PGPR on different plant species exposed to salt stress, the significance of inoculation of plants with PGPR strains, as well as the research direction in the future, in order to provide reference information for the utilization of PGPRs in salinity-affected areas.

Keywords: salt stress; PGPR; growth promotion; research progress