DOI: 10.20103/j.stxb.202504250996

王博瑞,罗汶婧,马红彬,李慧萍.溶磷菌及其溶磷关键基因对紫花苜蓿耐盐性和盐渍土微生态的调控作用.生态学报,2026,46(2):959-972.

Wang B R,Luo W J,Ma H B,Li H P.Regulatory effects of phosphate-solubilizing bacteria AWH-NS6 and key gene *pqq*E on salt tolerance of *Medicago sativa* and the microecology of saline soil.Acta Ecologica Sinica,2026,46(2):959-972.

溶磷菌及其溶磷关键基因对紫花苜蓿耐盐性和盐渍土微生态的调控作用

王博瑞[1,2,3],罗汶婧[1,2,3],马红彬[1,2,3,4],李慧萍[1,2,3,4,*]

1 宁夏大学农业农村部饲草高效生产模式创新重点实验室,银川 750021

2 宁夏大学宁夏草牧业工程技术研究中心,银川 750021

3 宁夏大学林业与草业学院,银川 750021

4 宁夏大学西北土地退化与生态恢复省部共建国家重点实验室培育基地,银川 750021

摘要:盐渍土中大量富集的盐离子可加剧磷酸盐离子的吸附和沉淀,导致植物遭受盐离子毒害和磷匮乏的双重胁迫。从盐渍生境中发掘利用具有耐盐碱特性的高效溶磷细菌(Phosphate-solubilizing bacteria,PSB),是解决盐碱地植物有效磷缺乏、盐胁迫损伤的有效措施。以前期从盐渍荒漠生境优势植物梭梭根际分离获得的具有耐盐碱特性的高效溶磷菌 *Serratia* sp. AWH-NS6,及构建的其有机酸分泌相关基因 *pqq*E 缺失突变体和回补菌株为材料,采用盆栽试验探究 *pqq*E 基因介导菌株 AWH-NS6 对宁夏引黄灌区盐碱土中紫花苜蓿生长及耐盐性的调控效应。结果表明:与对照相比,接种野生型及 *pqq*E 基因回补菌株显著促进了紫花苜蓿植株生长(株高、根长及生物量),同时也提高了植株对养分(氮、磷和钾)的吸收;同时,接种野生型、突变体和回补菌株均显著增强植株抗氧化酶活性活性,降低丙二醛含量,提高了脯氨酸和可溶性糖积累,缓解了氧化胁迫。此外,菌株 AWH-NS6 的接种显著降低了土壤 pH 值和盐分含量,提高了有机质及速效磷含量,并增强了土壤酶活性。这三株菌株的接种均改变了土壤微生物群落组成和结构,但野生型和回补菌株的接种促进了土壤氮磷循环,使芽单胞菌和浮霉菌等解磷功能菌群明显富集。综上,溶磷关键基因 *pqq*E 介导溶磷细菌 AWH-NS6 缓解了盐胁迫对紫花苜蓿的毒害作用、提高了土壤养分状况及关键酶活性,并通过富集根际有益微生物,改善土壤微环境,从而促进了紫花苜蓿生长和耐盐性。

关键词:溶磷关键基因;溶磷菌;紫花苜蓿;盐胁迫;土壤微生物群落

Regulatory effects of phosphate-solubilizing bacteria AWH-NS6 and key gene *pqq*E on salt tolerance of *Medicago sativa* and the microecology of saline soil

WANG Borui[1,2,3],LUO Wenjing[1,2,3],MA Hongbin[1,2,3,4],LI Huiping[1,2,3,4,*]

1 *Key Laboratory for Model Innovation in Forage Production Efficiency, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*

2 *Ningxia Grassland and Animal Husbandry Engineering Technology Research Center, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*

3 *School of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*

4 *Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration of Northwest China, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*

Abstract: The enrichment of salt ions in saline soil can intensify the adsorption and precipitation of phosphate ions, resulting in the dual stress of ion toxicity and phosphorus deficiency on plants. Exploring and utilizing excellent phosphate-solubilizing bacteria (PSB) with salt tolerant characteristics from saline habitats is an effective approach to address plant phosphorus deficiency and salt stress damage in saline-alkali soils. This study utilized the highly efficient phosphate-

基金项目:宁夏自然科学基金项目(2024AAC03141);国家自然科学基金项目(32402670)

收稿日期:2025-04-25; **网络出版日期**:2025-10-22

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lihp@nxu.edu.cn

solubilizing bacterium *Serratia* sp. AWH-NS6, isolated from the rhizosphere of *Haloxylon ammodendron* in saline desert habitats, as well as the constructed *pqq*E gene knockout mutant (related to organic acid secretion) and complementary strain to investigate the regulatory effects of *pqq*E gene mediated strain AWH-NS6 on the growth and salt tolerance of alfalfa (*Medicago sativa*) in saline-alkali soils from the Yellow River irrigation area of Ningxia via pot experiment. The results showed that the application of wild-type and complementation strain significantly improved the growth of alfalfa (plant height, root length and biomass) and enhanced nutrient uptake (nitrogen, phosphorus and potassium) compared to control treatment. Meanwhile, inoculation with wild-type, mutant and complementation strains significantly enhanced plant antioxidant enzyme activity (SOD, POD, CAT), reduced malondialdehyde content, increased proline and soluble sugar accumulation to alleviate oxidative stress. Furthermore, the application of strain AWH-NS6 significantly decreased soil pH and salt content, increased organic matter and available phosphorus content and enhanced soil enzyme activity. The structure and composition of soil microbial communities were changed by these three strains, with wild-type and complementary strains promoting soil nitrogen and phosphorus cycling, resulting in a significant enrichment of phosphate-solubilizing functional bacterial groups such as Gemmatimonadetes and Planctomycetes. The above indicated that the key phosphate-solubilizing gene *pqq*E mediates the ability of *Serratia* sp. AWH-NS6 to alleviate the toxic effects of salt stress on alfalfa, improved soil nutrient status and key enzyme activity, and enhanced the soil microenvironment by enriching beneficial microorganisms in the rhizosphere, thereby promoting the growth and salt tolerance of alfalfa.

Key Words: key phosphate-solubilizing gene; phosphate-solubilizing bacteria; alfalfa; salt stress; soil microbial community

盐胁迫是制约植物生长发育、产量和品质的主要非生物胁迫因子之一。高浓度的盐分首先会降低土壤水势,削弱植物根系对水分的吸收,造成渗透压失衡[1]。Na^+和 Cl^-的持续大量积累导致植物细胞中离子浓度升高,产生离子毒害现象,从而干扰植物体内的酶促反应和蛋白质合成过程,破坏细胞结构和功能。盐离子的过量聚积,会进一步引起氧化胁迫等次级反应,导致植物氧化还原稳态被破坏和细胞程序性死亡[2]。高盐浓度还抑制了植物对 P、K 等必需营养元素的吸收和利用,从而加剧养分之间的拮抗作用[3]。诸多研究表明,盐渍土中大量积累的盐分离子,易与磷酸根离子发生反应形成不溶性的磷酸盐沉淀固定在土壤中,导致植物遭受盐胁迫和磷匮缺的双重胁迫[4]。因此,生产实践中常通过大量施用磷肥来提高盐渍土的生产潜力,但因盐渍土的强固磷特性,导致磷肥当季利用率显著降低。同时,过度施肥还会引发土壤次生盐碱化、不可再生资源磷矿石的浪费和枯竭等问题,对生态环境安全构成巨大威胁[5]。目前,物理、化学和生物方法,仍是提升盐碱地磷资源高效高值利用的主要措施[6—8],但这些方法因成本高昂、持续性差、二次污染等问题,导致盐胁迫和磷匮缺,仍以交互作用的方式影响植物磷养分获取和耐盐性[9—10]。而功能微生物资源因其环境友好、成本低、高效等特性,在减轻盐渍土非生物胁迫、磷营养的优化管理中具有独特优势。

溶磷细菌(Phosphate-solubilizing bacteria,PSB)作为一类天然存在于植物-土壤-微生物系统中对环境无害,且能将植物难以直接吸收利用的磷转化为有效态,从而达到促进植物生长和提高土壤肥力效果的有益微生物,是植物根际促生细菌(Plant growth-promoting rhizobacteria,PGPR)的重要组成部分[11]。自发现 PSB 与生态系统健康的密切关系以来,国内外学者从问题的不同角度对 PSB 进行了广泛的研究,在植物养分吸收与抗逆性、土壤改良等方面取得了长足进展[12—13]。在可溶性磷酸盐匮缺的生境中,PSB 首先分泌有机酸,然后通过其羟基和羧基螯合与磷酸盐结合的 Ca^{2+}和 Fe^{2+}等阳离子,或释放 H^+降低周围环境的 pH 值,从而将吸附态磷转化为植物可获取的形式[14]。在各种有机酸中,葡萄糖酸在磷溶解过程中起主导作用,PSB 主要以吡咯喹啉醌(Pyrroloquinoline quinone,PQQ)为辅助因子,利用葡萄糖脱氢酶(Glucose dehydrogenase,GDH)通过直接氧化途径分泌葡萄糖酸和 2-酮葡萄糖酸,从而实现难溶性磷的增溶过程。PQQ 作为阴离子水溶性醌类化合物中的一类,由 *pqq*ABCDEF 操纵子编码合成,该操纵子是由包含 6 个基因(*pqq*A、*pqq*B、*pqq*C、*pqq*D、*pqq*E 和

*pqq*F)在内的基因簇组成。其中,*pqq*E 对 PQQ 的生物合成至关重要[15],已有学者对 *pqq*E 基因在菌株增溶难溶性无机磷方面进行了广泛研究[15—16]。但关于 *pqq*E 基因调控 PSB 在盐碱地牧草增产和缓解盐胁损伤中的应用和作用机制尚不明晰。

豆科牧草紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)因其粗蛋白和维生素等营养物质含量高、栽培范围广、适应性强和产量高等优点被誉为“牧草之王”,是奶牛等草食家畜的重要饲草,在乳业及畜牧业发展中发挥关键作用[17]。黄河流域河套灌区作为我国西北干旱与半干旱地区重要的农业生产基地,长期的黄河水灌溉和特殊的地貌条件,导致灌区土壤盐渍化及次生盐渍化现象严重,苜蓿等饲草植物的规模化种植面临严峻挑战。因此,提高黄河流域河套灌区耐盐苜蓿培育和生产对我国西北地区草牧业发展尤为重要。鉴于此,本研究以前期从极端荒漠生境优势植物,梭梭根际分离获得的一株具有较强耐盐碱特性的优良溶磷细菌 AWH-NS6,及构建的其有机酸分泌相关基因 *pqq*E 缺失突变体和回补菌株为材料。采用盆栽试验探究 *pqq*E 基因介导菌株 AWH-NS6,对宁夏引黄灌区盐碱土中,紫花苜蓿生长及耐盐性的调控效应,为研发适用于宁夏引黄灌区盐碱地的高效微生物菌肥提供科学依据和工程菌株。

1　材料与方法

1.1　试验材料

野生型溶磷细菌沙雷氏菌属菌株 *Serratia* sp. AWH-NS6、有机酸分泌相关基因 *pqq*E 缺失突变体(*Serratia* sp. AWH-NS6-Δ*pqq*E)和回补菌株(*Serratia* sp. AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E))由兰州大学赵祺副教授提供,‘中苜一号’紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.cv. Zhongmu No.1)种子由宁夏大学李淑霞副教授提供。

1.2　紫花苜蓿种子处理及菌液制备

精选一批籽粒饱满、色泽形态一致的紫花苜蓿种子于 100 mL 锥形瓶。先用 70%的乙醇表面消毒 1 min,然后用 4%次氯酸钠处理 10 min,再用无菌水冲洗 6—8 次,每次 3 min。洗涤过程中不断搅动,以彻底冲洗干净种子表面的乙醇和次氯酸钠。将表面消毒完全的种子浸泡在无菌水中,置于 4℃冰箱春化 24 h 后,均匀地平铺于有双层湿润滤纸的玻璃培养皿,置于(22±2)℃黑暗条件下萌发。

按照胰蛋白胨 10 g/L、酵母粉 5 g/L 和氯化钠 10 g/L 的比例配制 LB 液体培养基,用标准型 pH 计(PHSJ-4F,雷磁)将液体培养基 pH 值调至 7.2,使用立式压力蒸汽灭菌锅(LDZF-75KB,上海申安)进行灭菌,待冷却后在超净工作台中按 0.1%的比例将保存于-80℃冰箱中的菌液 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E、AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)加入 LB 液体培养基中。突变体和回补菌株的抗性分别为 25 μg/mL 氯霉素和 50 μg/mL 卡那霉素。在转速为 180 r/min、温度为 28℃的恒温培养摇床(THZ-300,上海一恒科技)中过夜培养。用无菌水洗涤对数生长期的菌体 3 次后,重悬菌体,并使用紫外可见分光光度计(T2600,佑科)将菌悬液浓度调至 OD_{600} = 0.8,备用。

1.3　盆栽试验处理

盆栽试验所用土壤采自宁夏回族自治区银川市平罗县西大滩苜蓿盐碱地(38°57′3″ N,106°35′10″ E)。去除土壤表层的碎石块、杂草、腐根等杂质后采集土壤,将其置于室外风干后过 2 mm 筛,备用。盆栽土壤理化性质见表 1。种子种植和生长均在宁夏大学林业与草业学院 1 号温室(宁夏大学农科实训基地)进行,培养条件如下:温度为 (26±2)℃/(23±2)℃(白天/黑夜),光照周期为 14 h/10 h(光照/黑暗)。待种子长出子叶后,挑取萌发整齐的种子移入装有 2 kg 土壤的花盆(直径 16 cm×高度 17 cm),并在幼苗生长 10 d 后进行间苗,每盆留 5 株长势一致的紫花苜蓿幼苗,并在每株幼苗茎基部接种 2 mL OD_{600} = 0.8 的菌悬液,同时接种等量的无菌水作为对照,以未种植植物的处理组为空白对照。实验期间定期浇灌自来水,培养期间浇水量和灌溉频率保持一致,使土壤含水量约为田间持水量的 80%。待幼苗生长至 30 d 时进行补菌,接种方法与第一次一致。

表 1 土壤基本理化性质

Table 1 Basic physical and chemical properties of soil

酸碱度 pH	含盐量 Saltness/(g/kg)	土壤全氮 TN/(g/kg)	土壤全磷 TP/(g/kg)	土壤全钾 TK/(g/kg)	速效氮 AN/(mg/kg)	有效磷 AP/(mg/kg)	有效钾 AK/(mg/kg)
9.05	1.90	0.038	0.36	5.44	35.88	20.96	28.40

TN:土壤全氮 Soil total nitrogen;TP:土壤全磷 Soil total phosphorus;TK:土壤全钾 Soil total potassium;AN:有效氮 Alkali-hydrolyzed nitrogen;AP:有效磷 Available phosphorus;AK:有效钾 Available potassium

1.4 紫花苜蓿生理生化指标测定

幼苗生长 50 d 后进行取样。用刻度尺准确度量株高与根长,用称重法称量地上部与根鲜干重。采用脯氨酸(Pro)含量检测试剂盒(索莱宝科技有限公司)测定叶片脯氨酸含量;使用植物可溶性糖试剂盒(索莱宝科技有限公司)对紫花苜蓿叶片可溶性糖含量进行测定;使用丙二醛(MDA)含量检测试剂盒(索莱宝科技有限公司)测定叶片丙二醛含量。采用超氧化物歧化酶(SOD)活性测定试剂盒(索莱宝科技有限公司)测定叶片超氧化物歧化酶活性;使用过氧化氢酶(CAT)活性测定试剂盒(索莱宝科技有限公司)测定叶片过氧化氢酶活性;采用过氧化物酶(POD)试剂盒(索莱宝科技有限公司)对紫花苜蓿叶片过氧化物酶活性;植物全氮(TN)使用凯氏定氮仪(KjelFlex-K-360)进行测定,植物全磷(TP)采用钼锑钪比色法测定(T2600,佑科),植物全钾(TK)使用火焰原子吸收光谱仪(PinAAciie 900F,美国 PE)进行测定。

1.5 土壤理化性质和酶活性

将植物收获后的土壤进行自然风干,并通过 100 目筛子。土壤 pH 值使用标准型 pH 计(PHSJ-4F,雷磁)测定。土壤含盐量(Saltness)采用电导法测定(DDS-307A,雷磁)。土壤有机质(SOM)含量测定采用 K_2CrO_7-H_2SO_4外加热法(HH-S,国华)。土壤全氮(TN)使用凯氏定氮仪(KjelFlex-K-360)测定,速效氮(AN)含量采用扩散法测定(SPX-400B,博新泰)。土壤全磷(TP)含量采用 $HClO_4$-H_2SO_4法高温消化,钼锑钪比色法测定(T2600,佑科),土壤有效磷(AP)含量采用碳酸氢钠浸提-钼锑钪比色法(T2600,佑科)。土壤全钾(TP)含量采用氢氧化钠熔融法,火焰原子吸收光谱仪(PinAAciie 900F,美国 PE)测定,土壤速钾(AK)采用醋酸铵浸提,原子吸收测定(PinAAcle 900F,美国 PE)。采用土壤脲酶(S-UE)活性试剂盒(索莱宝科技有限公司)测定土壤脲酶含量。采用土壤中性磷酸酶(S-NP)和碱性磷酸酶(S-ALP)试剂盒(索莱宝科技有限公司)对土壤中性磷酸酶和碱性磷酸酶进行测定。使用土壤蔗糖酶(S-SC)活性试剂盒(索莱宝科技有限公司)对土壤蔗糖酶含量进行测定。

1.6 土壤微生物多样性分析

紫花苜蓿收获后采集根际土壤,使用无菌刷子,轻柔地刷取附着在植株根系的土壤,装入 5 mL 无菌冻存管经液氮速冻后,保存于-80℃冰箱。每个处理 6 个重复。使用土壤 FastDNA® SPIN 试剂盒(MP Biomedicals,Santa Ana,CA)提取土壤总基因组 DNA。采用 Agencourt AMPureXPPCR 纯化珠(Beckman Coulter,USA)纯化 DNA。采用琼脂糖凝胶电泳检测基因组 DNA 的完整性,采用 Invitrogen Qubit3.0 Spectrophotometer(Thermo Fisher Scientific,USA)检测基因组 DNA 的浓度和纯度。使用引物 515F(5′-GTGCCAGCMGCCGG-3′)和 907R(5′-CCGTCAATTCMTTTRAGTTT-3′)扩增土壤细菌 16S rRNA 基因的 V4-V5 区,产生细菌扩增子文库。PCR 扩增体系:1 μL TopTaq 缓冲液(10 pmol/μL)、0.2 μL TopTaq DNA 聚合酶、0.2 μL 515F(10 pmol/μL),0.2 μL 907R(10 pmol/μL),3 μL 模板(土壤基因组 DNA),5.4 μL 无菌水。根据 spike-in standards 的 16S 扩增子 reads 数目,及其绝对拷贝数绘制标准曲线,计算样品中 OTUs 代表序列对应物种 16S rRNA 基因绝对拷贝数。随后,用 Illumina 2×250 bp 对样品文库进行测序(中国,上海天昊生物科技有限公司)。

1.7 统计分析

采用 Excel 2017 进行数据整理,采用 GraphPad Prism10.0 对植物生理生化指标、土壤理化性质和酶活性进行单因素方差分析(ANOVA)。利用天昊云平台(http://cloud.g-cbiotech.com/#/tools/all)对植物根际土壤

微生物细菌群落组成及多样性进行分析。

2　结果与分析

2.1　*pqq*E 基因介导菌株 AWH-NS6 对紫花苜蓿生长和养分吸收的影响

盆栽实验结果表明接种菌株 AWH-NS6 促进了紫花苜蓿地上部和根系生长(图 1)。与对照相比,接种野生型、突变体和回补菌株后,株高分别增加了 75.24%(P<0.05)、5.71%、59.05%(P<0.05)(图 1),根长分别增加了 59.58%(P<0.05)、6.38%、27.66%(P<0.05)(图 1)。与对照相比,接种这三株菌株均能提高植株生物量

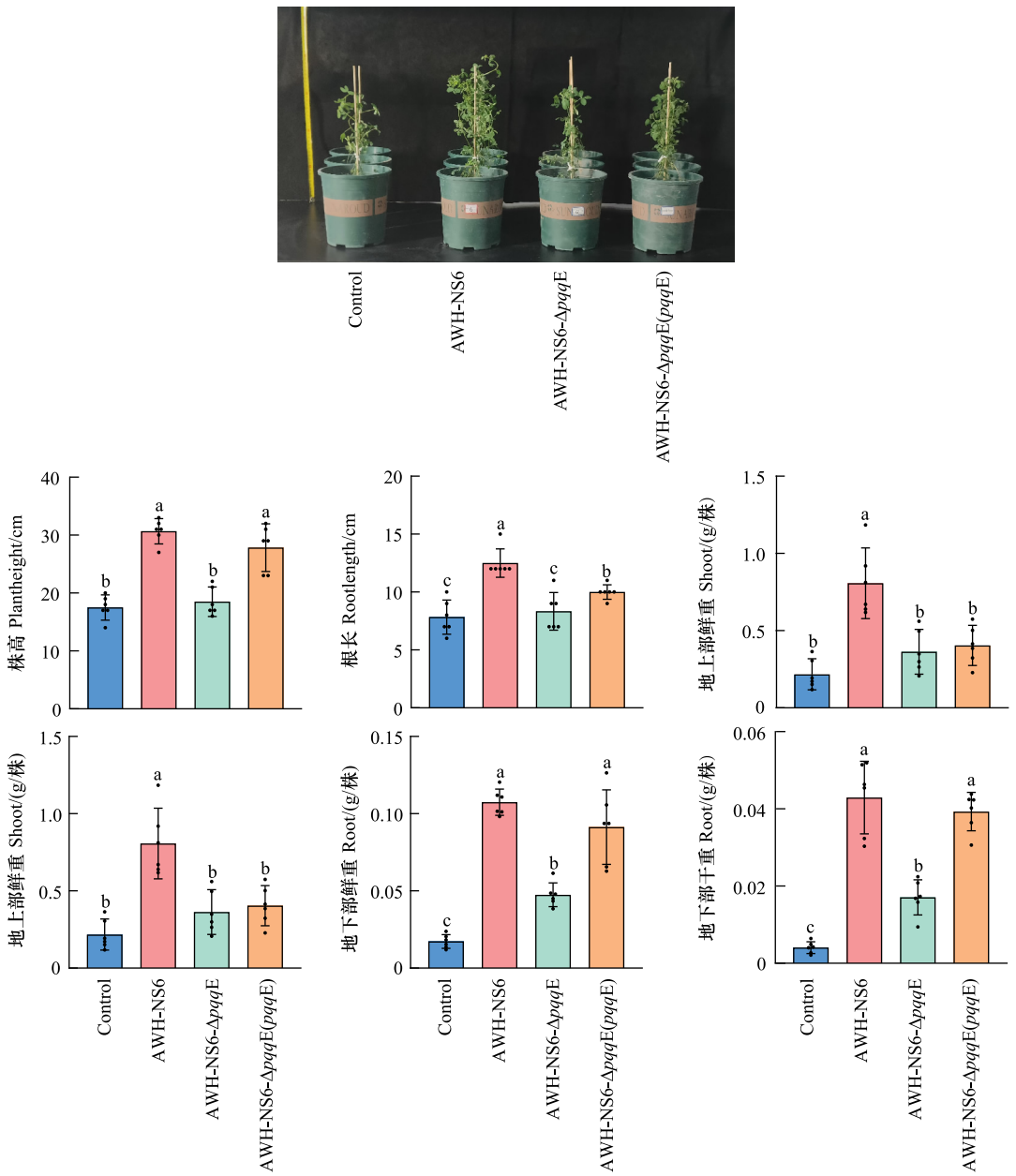

图 1　*pqq*E 基因介导菌株 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E 和 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)对紫花苜蓿生长的影响。

Fig.1　The effects of *pqq*E gene mediated strains AWH-NS6, AWH-NS6-Δ*pqq*E and AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E) on the growth of alfalfa

Control:未接菌处理;AWH-NS6:野生型菌株 AWH-NS6;AWH-NS6-Δ*pqq*E:有机酸分泌相关基因 *pqq*E 缺失突变体菌株 AWH-NS6-Δ*pqq*E;AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E):有机酸分泌相关基因 *pqq*E 回补菌株 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E);不同字母表示不同处理之间具有显著性差异(P<0.05)

积累,接种野生型和回补菌株的紫花苜蓿地上部鲜重分别提高了 271.3%($P<0.05$)和 86.11%(图 1);地上部干重分别显著提高了 193.59%和 160.33%(图 1)。接种野生型、缺失突变体和回补菌株的紫花苜蓿地下部鲜重分别是对照的 6.21 倍($P<0.05$)、2.75 倍($P<0.05$)和 5.28 倍($P<0.05$)(图 1);地下部干重分别是对照的 10.46 倍($P<0.01$)、4.17 倍($P<0.05$)和 9.58 倍($P<0.01$)(图 1)。

接种这三株菌株对紫花苜蓿植株 N、P、K 含量的影响如图 2 所示。与未接种植物相比,接种野生型、突变体和回补菌株后,紫花苜蓿植株的全氮含量分别提高了 44.04%($P<0.05$)、4.46%、17.91%($P<0.05$),植株的全磷含量分别显著提高了 16.10%、5.73%、13.93%,植物的全钾含量分别显著提高了 55.92%、19.95%、47.15%。其中,野生型菌株对紫花苜蓿植株全 N、P、K 含量的增加效果最为显著。

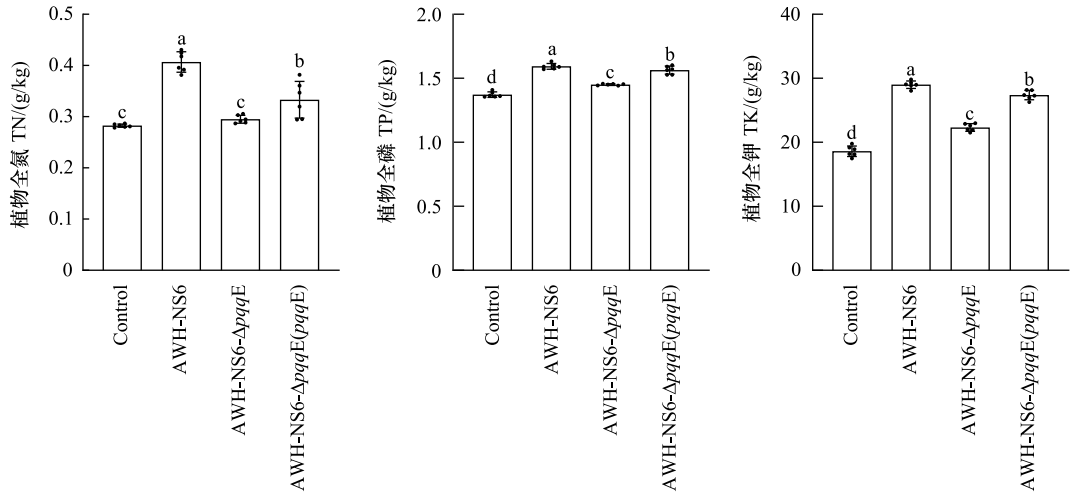

图 2 *pqq*E 基因介导菌株 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E 和 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)对紫花苜蓿养分吸收的影响

Fig.2 The effects of *pqq*E gene mediated strains AWH-NS6, AWH-NS6-Δ*pqq*E and AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E) on the nutrient absorption of alfalfa

TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;TK:全钾 Total potassium;不同字母表示不同处理之间具有显著性差异($P<0.05$)

2.2 野生型、突变体和回补菌株对紫花苜蓿渗透调节能力和抗氧化酶活性的影响

接种 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E、AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)提高了盐渍土中紫花苜蓿植株脯氨酸含量和可溶性糖含量(图 3),并降低了 MDA 含量(图 3)。与未接种植物相比,植株脯氨酸含量分别显著增加了 111.24%、23.53%和 103.09%,可溶性糖含量分别增加了 58.77%($P<0.05$)、10.69%和 26.48%($P<0.05$),与对照相比,接种野生型、缺失突变体和回补菌株的紫花苜蓿 MDA 含量,分别显著降低了 41.58%、8.09%和 35.28%,表明接种处理有效缓解了植株细胞膜质过氧化程度,对植物细胞有一定保护作用(图 3)。接种野生型、突变体和回补菌株处理的紫花苜蓿植株 POD 和 CAT 含量均显著升高(图 3),POD 含量分别是对照的 1.45 倍($P<0.01$)、1.28 倍和 1.43($P<0.05$)倍,SOD 含量分别是对照的 4.41 倍($P<0.05$)、1.68 倍和 3.21($P<0.05$)倍。接种 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E 和 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)处理的植株 CAT 含量与对照相比提高了 109.6%($P<0.05$)、29.34%和 78.71%($P<0.05$)(图 3)。

2.3 野生型、突变体和回补菌株盐碱土壤理化性质和酶活性的影响

由图 4 可知,与未接种植物相比,接种 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E、AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)均能降低土壤 pH 值及土壤含盐量(图 4)。其中,菌株 AWH-NS6 和 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)处理组的土壤 pH 值及含盐量分别为 8.64、1.91g/kg,8.79、2.25g/kg。与对照相比,接种三株菌株对土壤有机质含量影响有较大差异,接种菌株 AWH-NS6 处理组的土壤有机质含量比 AWH-NS6-Δ*pqq*E 处理组高 35.15%($P<0.05$),比 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)处理组高 23.53%(图 4)。接种不同菌株对土壤全氮、全磷和全钾含量的影响均存在显著性差异(图 4)。其中,野生型和回补菌株处理组的土壤全氮、全磷和全钾含量最高,与对照相比分别显著提高了

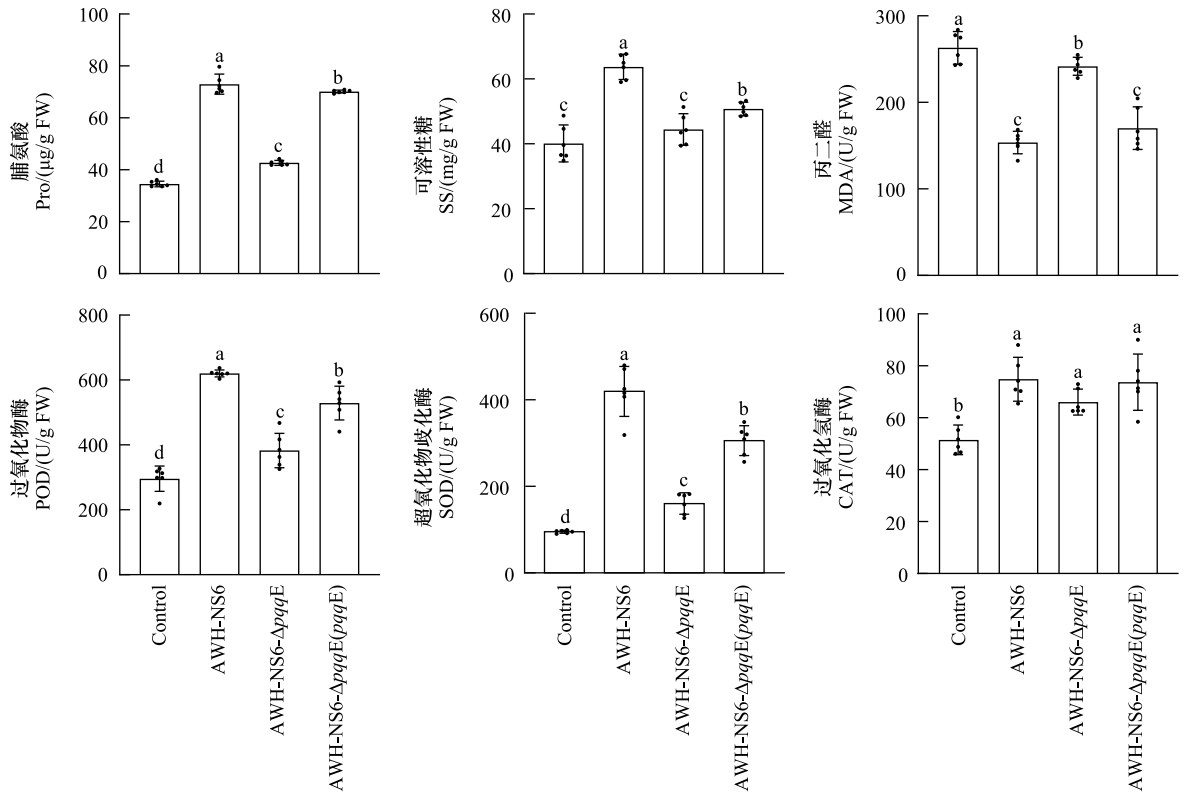

图 3　*pqq*E 基因介导菌株 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E 和 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)对紫花苜蓿渗透调节能力和抗氧化酶活性的影响

Fig.3　The effects of *pqq*E gene mediated strains AWH-NS6, AWH-NS6-Δ*pqq*E and AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E) on osmotic regulation and antioxidant enzyme activity of alfalfa.

Pro:脯氨酸 Proline;SS:可溶性糖 Soluble sugar;MDA:丙二醛 Malondialdehyde;POD:过氧化物酶 Peroxidase;SOD:超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase;CAT:过氧化氢酶 Catalase;FW: 鲜重; 不同字母表示不同处理之间具有显著性差异(P<0.05)

10.29%、7.05%、112.4%和 4.81%、2.56%、64.24%。野生型和回补菌株处理组的土壤碱解氮含量显著高于突变体,分别提高了 20.42%和 9.62%(图 4)。与对照相比,接种野生型和回补菌株菌株均分别显著提高了土壤速效磷和速效钾含量 4.84%、1.79%和 82.28%、19.31%(图 4)。与空白土壤相比,这三株菌株对土壤理化性质的影响均存在显著差异(P<0.05)。

接种野生型、突变体和回补菌株后对土壤酶活性的影响也存在差异(图 5)。与对照相比,接种野生型菌株的土壤脲酶活性显著增加了 10.77%,而接种突变体和回补菌株的土壤脲酶活性均显著降低(图 5)。与对照相比,接种这三株菌株处理的土壤蔗糖酶具有较大差异,显著增加了 137.9%、17.32%、67.67%(图 5)。接种 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E、AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)对土壤中性和碱性磷酸酶活性均有显著影响。与对照处理相比,接种这三株菌株后的土壤中性磷酸酶活性含量显著降低了 50.54%、92.77%和 20.78%(图 5),碱性磷酸酶活性分别是对照组的 1.73 倍、1.04 倍和 1.67 倍(P<0.05)(图 5)。

2.4　植物根际土壤微生物群落多样性和组成变化

为获得高质量的数据,对原始数据进行质量过滤、降噪、拼接及去嵌合体,共保留了 7331724 条 reads。共构建了 30 个文库并获得约 2.01 Gb 的数据,每个文库平均输出数据约为 0.067 Gb。群落的 Alpha 多样性指数见表 2。对紫花苜蓿根际土壤微生物群落在门和属水平的组成进行分析,结果如图 6 所示。相对丰度较高的前三个细菌门分别为酸杆菌门(Acidobacteriota)、绿弯菌门(Chloroflexota)和假单胞菌门(Pseudomonadota)。在不同菌株处理下,酸杆菌门和绿湾菌门丰度最高(图 6)。在属水平上,植物根际土壤中 *Ardenticatenales*(8.88%)、WD2101(4.69%)和 Subgroup 7(4.31%)的丰度较高(图 6)。与空白土壤相比,接种 AWH-NS6、

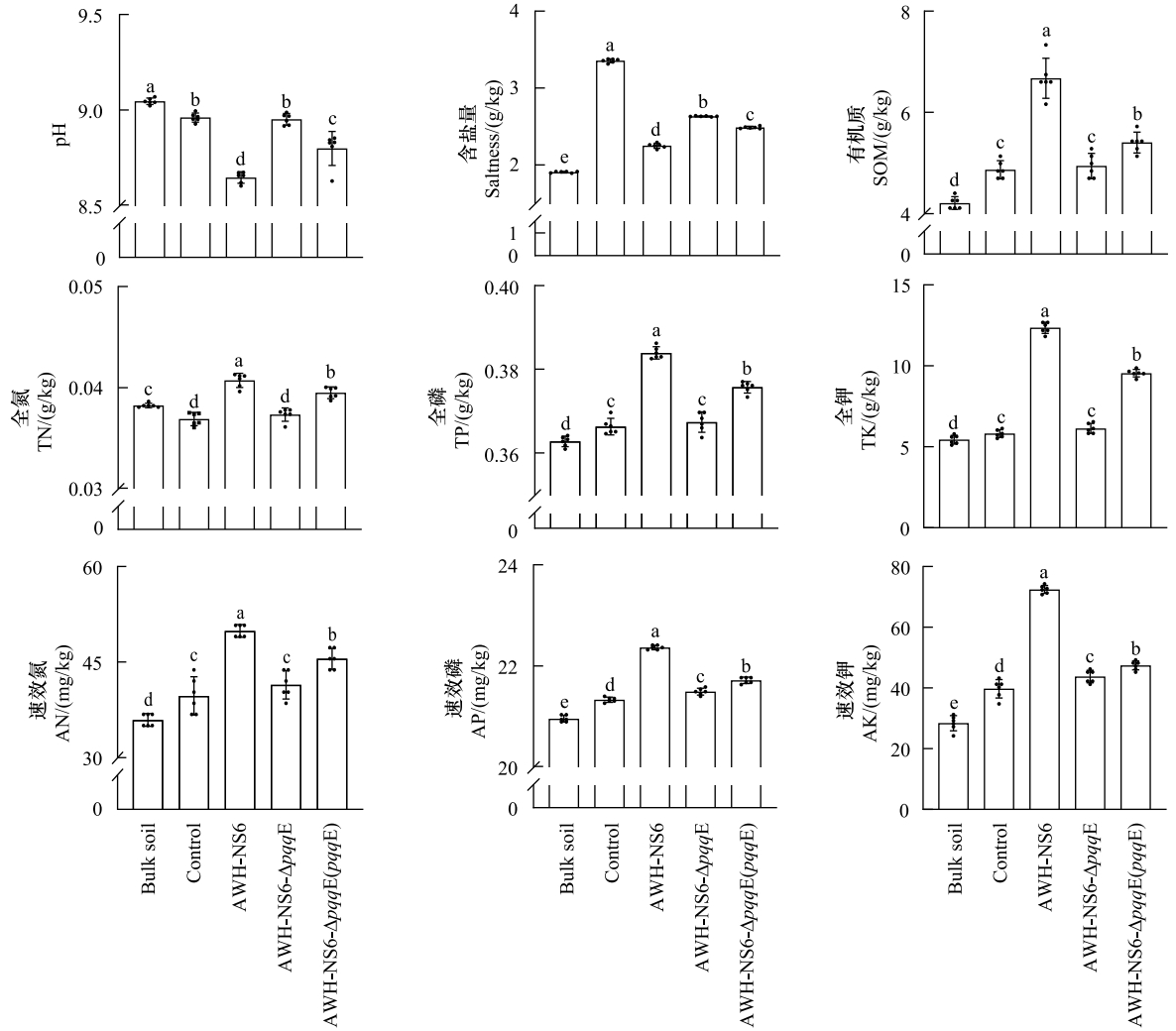

图 4 *pqq*E 基因介导菌株 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E 和 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)对盐碱土壤理化性质的影响

Fig.4 The effects of *pqq*E gene mediated strains AWH-NS6, AWH-NS6-Δ*pqq*E and AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E) on the physicochemical properties of saline-alkali soil

Saltness:土壤含盐量 Soil saltness;SOM:有机质 Soil organic matter;AN:有效氮 Alkali-hydrolyzed nitrogen;AP:有效磷 Available phosphorus;AK:有效钾 Available potassium;不同字母表示不同处理之间具有显著性差异($P<0.05$)

AWH-NS6-Δ*pqq*E 和 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)后显著降低了 *Limonbacter* 相对丰度,而 WD2101 和 *Vicinamibacterales* 相对丰度则增加。

采用 Mantel 检验评估土壤环境因子对细菌群落组成在门水平上的影响,并对土壤环境因子进行 Pearson 相关性分析(图 7)。结果表明,在门水平上,pH 值与 EC 呈正相关,与其余指标呈负相关;而电导率与 SNP 呈显著正相关,与 TN 呈显著负相关;Ure 与 EC 及 pH 值呈显著负相关与其余指标呈显著正相关。紫花苜蓿根际土壤理化性质及酶活性与细菌群落的冗余分析结果如图 8 所示。结果表明,pH、Ure 与疣微菌门(Verrucomicrobia)及浮霉菌门(Planctomyceto)呈负相关,TP、SOM、AN、AP、AK、SALP 和 EC 与疣微菌门(Verrucomicrobia)及浮霉菌门(Planctomyceto)呈正相关。SNP、TN、TK 和 SC 与酸性菌门(Acidobacteriota)、黏球菌门(Myxococcota)和芽单胞菌门(Gemmatimonadota)呈正相关,而 pH 与酸性菌门(Acidobacteriota)、黏球菌门(Myxococcota)和芽单胞菌门(Gemmatimonadota)呈负相关。

3 讨论

盐渍土中大量富集的盐分离子加剧了磷沉降过程,使植物遭受盐胁迫和有效磷匮缺的交互作用。PSB 作

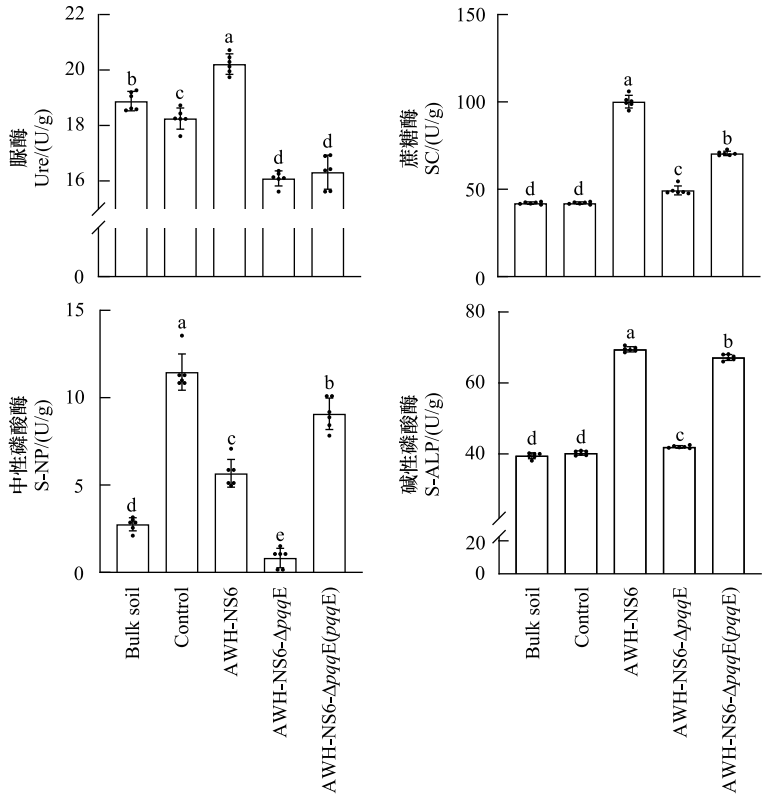

图 5　*pqq*E 基因介导菌株 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E 和 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)对盐碱土酶活性的影响

Fig.5　The effects of *pqq*E gene mediated strains AWH-NS6, AWH-NS6-Δ*pqq*E and AWH-NS6-Δ*pqq*E (*pqq*E) on enzyme activities of saline-alkali soil

Ure:脲酶 Urease;SC:蔗糖酶 Sucrase;S-NP:中性磷酸酶 Neutral phosphatase;S-ALP:碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase; 不同字母表示不同处理之间具有显著性差异(P<0.05)

为根际微生态调控网络中的重要功能单元,其不仅通过分泌低分子量有机酸,来有效降低根际土壤 pH 值,还可以螯合与盐分离子紧密结合的金属阳离子(如 Ca^{2+}、Al^{3+}等),从而增溶磷酸盐沉淀,提高盐渍土中磷的生物有效性[7]。Jiang 等[11,18—19]对黄河三角洲和新疆内陆盐碱地中的 PSB 进行了挖掘,获得土著高效 PSB 菌株 *Providencia rettgeri* TPM-23,该菌株能够降低土壤 pH 值和盐离子含量,增加土壤速效氮、速效磷和速效钾含量,并提高土壤磷酸酶、脲酶和脱氢酶活性,从而改善盐碱土理化性质,进而促进花生植株生长。本研究结果表明接种 PSB 菌株 AWH-NS6 能够显著提高紫花苜蓿生长性能与盐胁迫耐受性(图 1,2,3),这与众多研究报道相一致[9,20]。

目前,关于 PSB 的分子生物学研究,主要集中在无机磷酸盐增溶相关基因的克隆(例如 *pqq*E、*gcd*、*gdh*A、*gdh*B),及这些基因对磷酸盐增溶的调控作用,而这些基因异源表达后,在农业生产中应用的相关报道较少[21—22]。Ludueña 等研究发现,将 *Serratia* sp. S119 *pqq*E 突变体菌株接种花生和玉米后,植株生长参数无明显差异[23]。而本研究结果表明,与未接种植物相比,在盐渍土条件下生长的紫花苜蓿植物,根际接种野生型菌株 AWH-NS6、*pqq*E 基因突变体菌株和回补菌株后,均增加了植株生长性能和生物量积累(图 1),但与野生型菌株相比,突变体对植物生长的促进作用明显减弱(图 1),回补菌株可部分恢复促生作用(图 1),这表明溶磷基因 *pqq*E 基因的缺失与回补均会影响盐渍土中菌株对植物的促生作用。

植物遭受盐胁迫时,体内会产生大量渗透调节物质从而缓解盐胁迫损伤,脯氨酸和可溶性糖,作为核心渗透保护剂,其含量在一定程度上,能反映植株的耐盐胁迫能力。Dong 等研究发现,在盐胁迫下,接种铜绿假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* HG28-5 植物,脯氨酸和可溶性糖含量均有所提高,并降低了植物 MDA 含量[24]。

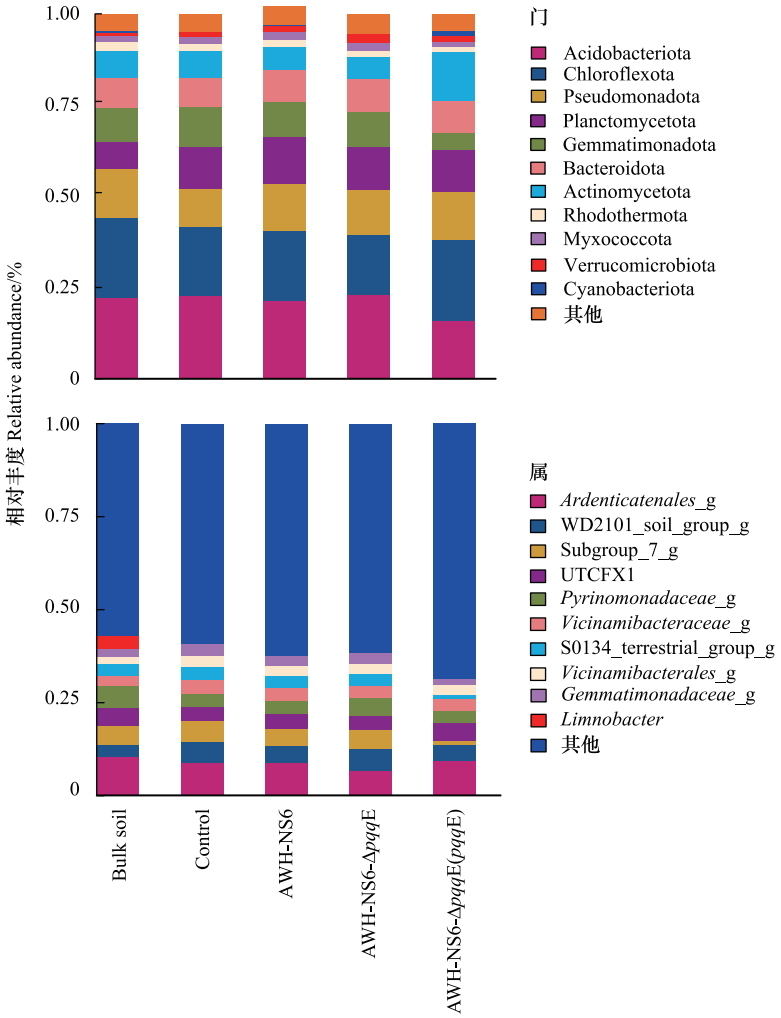

图 6 接种菌株 AWH-NS6、AWH-NS6-Δ*pqq*E 和 AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)对土壤微生物在门(a)、属(b)水平上群落组成的影响

Fig.6 Microbial community composition at the phylum (a) and genus (b) levels effected by strains AWH-NS6, AWH-NS6-Δ*pqq*E and AWH-NS6-Δ*pqq*E(*pqq*E)

Acidobacteriota: 酸杆菌门; Chloroflexota:绿湾菌门; Pseudomonadota:假单胞菌门; Planctomycetota: 浮霉菌门; Gemmatimonadota: 芽单胞菌门; Bacteroidota: 拟杆菌门; Actinomycetota: 放线菌门; Rhodothermota:红热菌门; Myxococcota:黏球菌门; Verrucomicrobiota: 疣微菌门; Cyanobacteriota: 蓝细菌门;*Limnobacter*: 湖杆菌属

本研究结果表明,与对照相比,接种野生型菌株 AWH-NS6 和回补菌株,均会显著增加紫花苜蓿植株体内脯氨酸和可溶性糖含量积累,但 *pqq*E 基因缺失突变体,对植株体内脯氨酸和可溶性糖含量的增加程度降低,这表明菌株 AWH-NS6 的 *pqq*E 基因可能参与了渗透物质的合成积累过程。盐胁迫下,植物细胞内的活性氧(ROS)大量积累,导致膜脂过氧化程度加剧,进而产生丙二醛(MDA)[25]。与此同时,植物体内的抗氧化酶系统(SOD、POD、CAT)被激活,其通过协同作用清除过量活性氧(ROS),从而维持细胞氧化还原稳态[26]。Yuan 等研究发现,与未接种幼苗相比,在盐胁迫下,接种野生型 *Pseudomonas chlororaphis* 30—84 触发植物的抗氧化防御系统,增强过氧化氢酶活性,减少活性氧积累[27]。本研究结果表明,与对照植株相比,接种菌株 AWH-NS6 和 *pqq*E 基因回补菌株显著抑制了植株 MDA 含量的增加(图 3),但显著增加了植株 SOD、POD 和 CAT 酶活性,从而清除过量的 ROS(图 3),这表明菌株 AWH-NS6 能够有效缓解盐胁迫诱导的植物膜脂过氧化损伤,且 *pqq*E 基因可能参与了渗透胁迫引起的膜损伤与膜脂过氧化调控过程。

诸多研究表明,PSB 分泌的有机酸和磷酸酶能够降低土壤 pH 值和盐离子含量,增加土壤速效氮、磷、钾

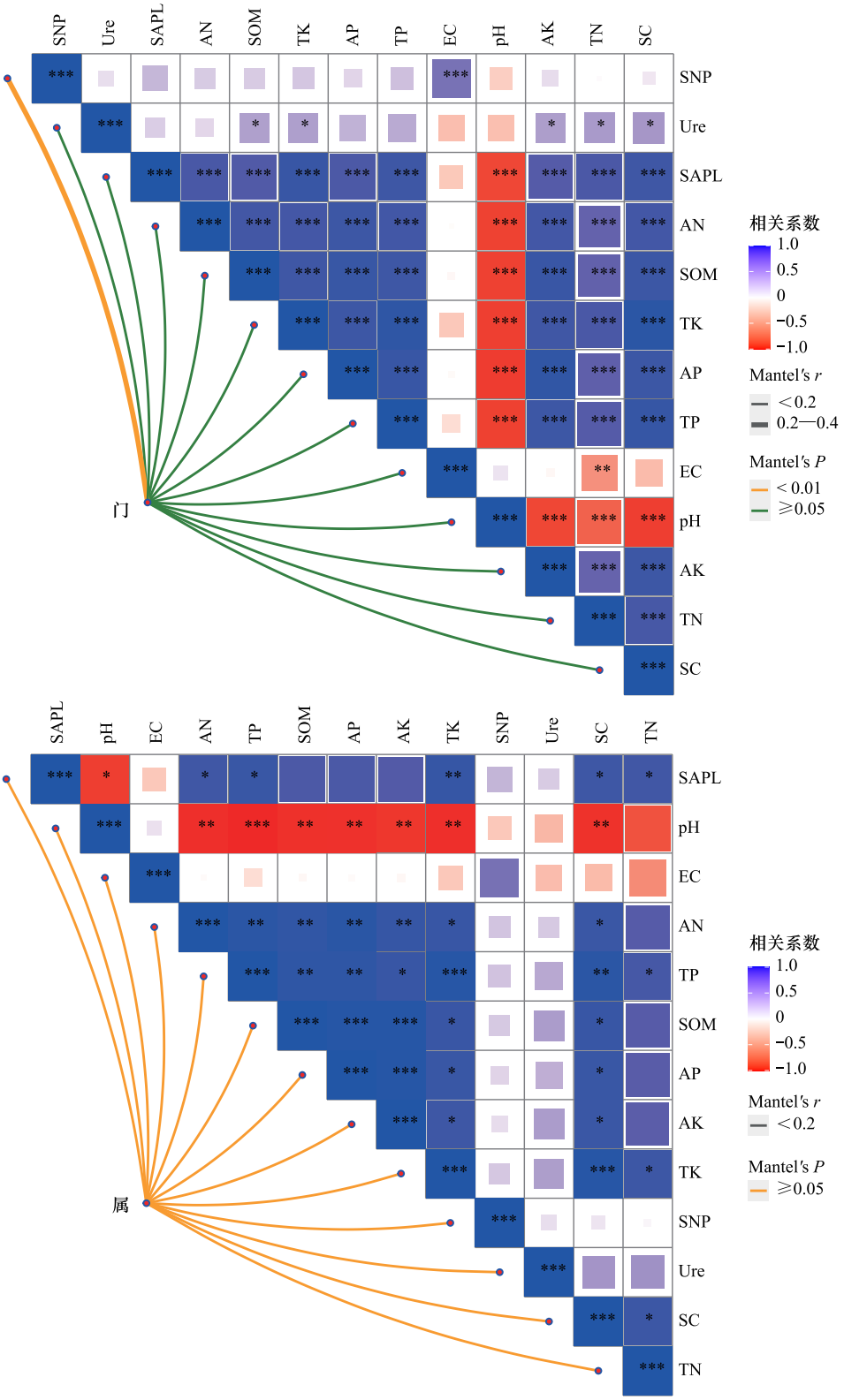

图 7　环境因子与土壤细菌群落组成在门、属水平的曼特尔检验

Fig.7　Mantel test between environmental factors and soil bacterial community composition at the phylum and genus levels

Mental's:曼特尔检验 Mental test; * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$

含量,并提高土壤磷酸酶、脲酶和脱氢酶活性,从而改善盐碱土性质,进而促进植株的生长[28—29]。Peng 等研究发现,与野生性菌株相比,接种 *Rahnella aquatilis* HX2 突变体降低了土壤 pH 值[30]。而本研究发现,*pqq*E 基

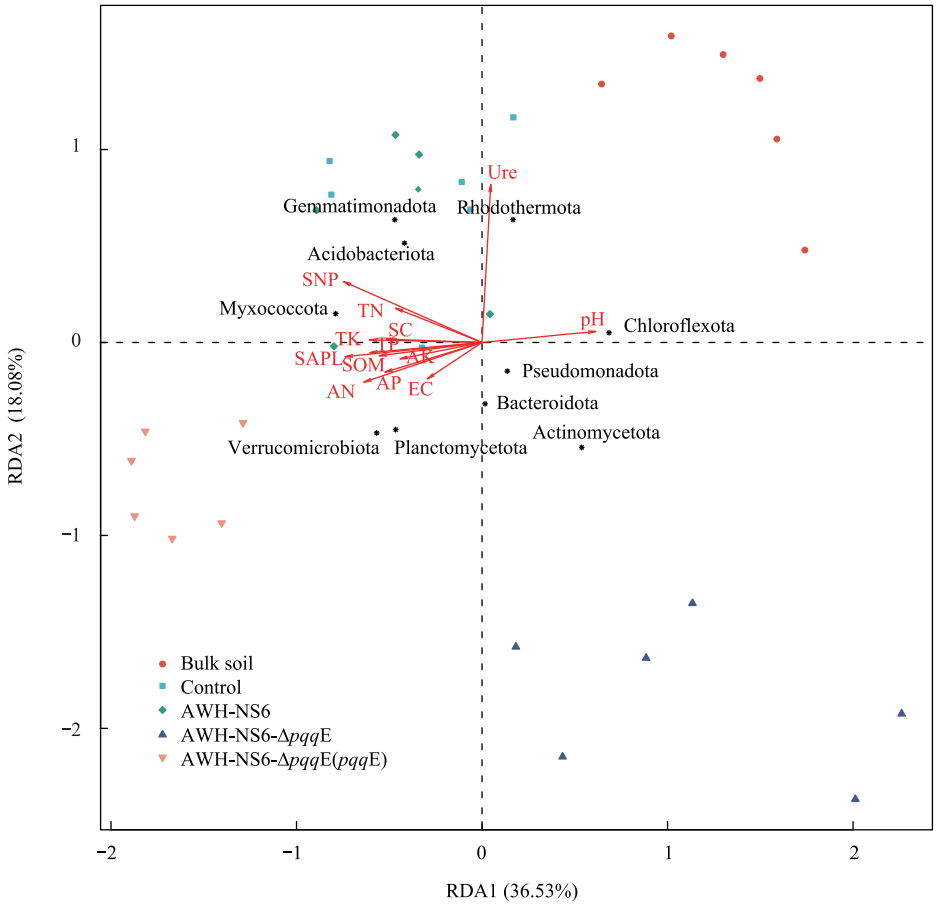

图 8 微生物群落(门水平)与土壤环境因子的冗余分析(RDA)

Fig.8 Redundancy analysis (RDA) of microbial community composition at the phylum level with soil environmental factors

EC:电导率 Electrical conductivity

因的缺失和回补均削弱了菌株 AWH-NS6 对盐渍土 pH 和含盐量的降低程度(图 4),同时接种 *Serratia* sp. AWH-NS6 有机酸分泌相关基因 *pqq*E 缺失突变体,对土壤有机质、全 N、全 P、全 K 和碱解氮含量无显著增加效果(图 4)。而回补菌株可显著增加土壤有机质、全 N、全 P、全 K、碱解氮和速效磷含量,但其效果未恢复到野型菌株水平(图 4)。同时,突变体菌株和回补菌株,也削弱了菌株 AWH-NS6 对土壤脲酶、蔗糖酶和碱性磷酸酶活性的增加效果(图 5),这表明 *pqq*E 基因可能参与调控菌株 AWH-NS6 降低盐渍土的盐分含量、提高土壤养分含量和土壤酶活性过程。

微生物群落是土壤生态系统中最活跃的组分,在土壤肥力状况、植物生长和胁迫耐受性方面发挥重要作用[31]。目前,有关各种农业生态系统中的微生物多样性和功能,已有广泛研究[32—33]。而盐渍土壤因长期受渗透胁迫、离子毒害、氧化损伤等影响,形成了独特的微生物资源,其中对植物生长具有促进作用、提高植物耐盐碱能力或拮抗有害微生物功能的类群(如固氮菌、解磷菌、解钾菌、嗜盐菌、嗜碱菌等),对盐碱地农业开发具有重要价值[24]。本研究采用 16S 扩增子绝对定量分析方法,解析了 *pqq*E 基因介导 PSB 菌株 AWH-NS6,对盐渍土中紫花苜蓿根际微生物菌群结构特征的影响。本研究发现,无论是否接种菌株 AWH-NS6、*pqq*E 基因突变体和回补菌株,均未改变土壤细菌群落在门水平上的组成,但改变了特定细菌群落在门水平上(如 Acidobacteriota、Chloroflexota 和 Gemmatimonadota)的丰度。而 Song 等也发现与对照相比,接种菌株 *Ulmus chenmoui* (UC_1、UC_3、UC_J 和 UC_M)处理,增加了门水平上有益微生物的相对丰度,减少有害微生物的相对丰度[34]。此外,本研究还发现,在属水平上丰度排名前 11 的菌属中约 1/3 是未知细菌(图 6),这表明盐渍土中蕴

含丰富的潜在微生物资源,这些菌群可能蕴含独特的耐盐碱基因或代谢途径,具有巨大的开发和利用价值。

土壤环境因子是影响土壤细菌群落组成和结构的关键因素[35—36]。Bahram 等研究发现,环境因子和土壤微生物间的相互作用,影响全球土壤菌群的丰度、结构和功能[37]。而本研究结果表明,酸杆菌门的丰度与土壤有机质、全氮和碱解氮等养分指标呈正相关,与土壤 pH 呈显著的负相关,这与谭海霞等研究结果相类似[38],推测可能是由于酸杆菌门包含的大量嗜酸菌,其在增溶盐渍土中的难溶性磷方面发挥重要作用。此外,本研究发现,菌株 AWH-NS6 和回补菌株处理组中,一些功能菌种的丰度增加,如:芽单胞菌门、浮霉菌门等,并与土壤全磷、速效磷等养分指标呈正相关,推测可能是由于芽单胞菌门的部分种属,具有解磷作用[39],而浮霉菌门含有磷代谢相关的细菌,其在增强土壤氮磷钾元素循环中发挥重要作用[40]。

4　结论

耐盐碱溶磷菌能够提高盐渍生境中植物的生长与耐盐性。本研究表明,接种耐盐碱溶磷细菌 AWH-NS6 和其有机酸分泌相关基因 *pqq*E 回补菌株,均能促进紫花苜蓿株高、根长和生物量的积累。同时,也增强了植株的渗透调节能力(脯氨酸、可溶性糖)和抗氧化酶活性(SOD、POD 和 CAT),并改善了植株对氮、磷、钾等关键养分的吸收。此外,菌株 AWH-NS6 和回补菌株的接种均能通过改善土壤理化性质和提高土壤酶活性,从而改变土壤微生物群落结构和组成,富集了芽单胞菌和浮霉菌等解磷功能的菌群,进而促进土壤氮磷循环。

参考文献(References):

[1] 齐琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展. 分子植物育种, 2020, 18(8): 2741-2746.

[2] Laksana C, Sophiphun O, Chanprame S. *In vitro* and *in vivo* screening for the identification of salt-tolerant sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) clones: molecular, biochemical, and physiological responses to salt stress. Saudi Journal of Biological Sciences, 2023, 30(6): 103655.

[3] Kumar Arora N, Fatima T, Mishra J, Mishra I, Verma S, Verma R, Verma M, Bhattacharya A, Verma P, Mishra P, Bharti C. Halo-tolerant plant growth promoting rhizobacteria for improving productivity and remediation of saline soils. Journal of Advanced Research, 2020, 26: 69-82.

[4] Zou T, Zhang X, Davidson E A. Global trends of cropland phosphorus use and sustainability challenges. Nature, 2022, 611(7934): 81-87.

[5] Hou E Q, Luo Y Q, Kuang Y W, Chen C R, Lu X K, Jiang L F, Luo X Z, Wen D Z. Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. Nature Communications, 2020, 11: 637.

[6] Cong W F, Suriyagoda L D B, Lambers H. Tightening the phosphorus cycle through phosphorus-efficient crop genotypes. Trends in Plant Science, 2020, 25(10): 967-975.

[7] 咸敬甜, 陈小兵, 王上, 张晓龙, 徐刚. 盐渍土磷有效性研究进展与展望. 土壤, 2023, 55(3): 474-486.

[8] Liu X Y, Yang J S, Tao J Y, Yao R J. Integrated application of inorganic fertilizer with fulvic acid for improving soil nutrient supply and nutrient use efficiency of winter wheat in a salt-affected soil. Applied Soil Ecology, 2022, 170: 104255.

[9] 韩凯鑫. 耐盐解磷菌筛选及对土壤细菌群落结构的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2023.

[10] Li Y F, Li G H. Mechanisms of straw biochar's improvement of phosphorus bioavailability in soda saline-alkali soil. Environmental Science and Pollution Research, 2022, 29(32): 47867-47872.

[11] Jiang H H, Li S N, Wang T, Chi X Y, Qi P S, Chen G. Interaction between halotolerant phosphate-solubilizing bacteria (*Providencia rettgeri* strain TPM23) and rock phosphate improves soil biochemical properties and peanut growth in saline soil. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 777351.

[12] Wang W, Sun X D, Huang W H, Men X T, Yi S J, Zheng F R, Zhang Z H, Wang Z L. Soil P solubilization and plant growth promotion by a saline-alkali-tolerant P-solubilizing bacterium, *Bacillus* sp. DYS211. Journal of Plant Ecology, 2023, 16(6): rtad028.

[13] 宋兆斌, 岳平, 李香云, 胡亚, 乔静娟, 左小安. 草原生态系统土壤多功能性及影响机制研究进展. 中国沙漠, 2023, 43 (6): 151-165.

[14] Vanissa T T G, Berger B, Patz S, Becker M, Turečková V, Novák O, Tarkowská D, Henri F, Ruppel S. The response of maize to inoculation with *Arthrobacter* sp. and *Bacillus* sp. in phosphorus-deficient, salinity-affected soil. Microorganisms, 2020, 8(7): 1005.

[15] Ludueña L M, Anzuay M S, Magallanes-Noguera C, Tonelli M L, Ibañez F J, Angelini J G, Fabra A, McIntosh M, Taurian T. Effects of P limitation and molecules from peanut root exudates on *pqq*E gene expression and *pqq* promoter activity in the phosphate-solubilizing strain *Serratia* sp. S119. Research in Microbiology, 2017, 168(8): 710-721.

[16] Hanif M K, Hameed S, Imran A, Naqqash T, Shahid M, Van Elsas J D. Isolation and characterization of a β-propeller gene containing phosphobacterium *Bacillus subtilis* strain KPS-11 for growth promotion of potato (*Solanum tuberosum* L.). Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 583.

[17] Zhang M X, Qin S Q, Yan J P, Li L, Xu M Z, Liu Y R, Zhang W J. Genome-wide identification and analysis of *TCP* family genes in *Medicago* sativa reveal their critical roles in Na^+/K^+ homeostasis. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 301.

[18] Jiang H H, Qi P S, Wang T, Wang M, Chen M N, Chen N, Pan L J, Chi X Y. Isolation and characterization of halotolerant phosphate-solubilizing

microorganisms from saline soils. 3 Biotech, 2018, 8(11): 461.

[19] Jiang H H, Qi P S, Wang T, Chi X Y, Wang M, Chen M N, Chen N, Pan L J. Role of halotolerant phosphate-solubilising bacteria on growth promotion of peanut (*Arachis hypogaea*) under saline soil. Annals of Applied Biology, 2019, 174(1): 20-30.

[20] Khan H, Ali Akbar W, Shah Z, Rahim H U, Taj A, Alatalo J M. Coupling phosphate-solubilizing bacteria (PSB) with inorganic phosphorus fertilizer improves mungbean (*Vigna radiata*) phosphorus acquisition, nitrogen fixation, and yield in alkaline-calcareous soil. Heliyon, 2022, 8(3): e09081.

[21] Bharwad K, Rajkumar S. Modulation of PQQ-dependent glucose dehydrogenase (mGDH and sGDH) activity by succinate in phosphate solubilizing plant growth promoting *Acinetobacter* sp. SK2. 3 Biotech, 2019, 10(1): 5.

[22] Zeng Q W, Wu X Q, Wen X Y. Effects of soluble phosphate on phosphate-solubilizing characteristics and expression of *gcd* gene in *Pseudomonas frederiksbergensis* JW-SD2. Current Microbiology, 2016, 72(2): 198-206.

[23] Ludueña L M, Anzuay M S, Angelini J G, Barros G, Luna M F, del Pilar Monge M, Fabra A, Taurian T. Role of bacterial pyrroloquinoline quinone in phosphate solubilizing ability and in plant growth promotion on strain *Serratia* sp. S119. Symbiosis, 2017, 72(1): 31-43.

[24] Dong H, Wang Y Y, Di Y C, Qiu Y Y, Ji Z L, Zhou T F, Shen S S, Du N S, Zhang T, Dong X X, Guo Z X, Piao F Z, Li Y H. Plant growth-promoting rhizobacteria *Pseudomonas aeruginosa* HG28-5 improves salt tolerance by regulating Na^+/K^+ homeostasis and ABA signaling pathway in tomato. Microbiological Research, 2024, 283: 127707.

[25] Wang Y X, Huang L Y, Du F P, Wang J, Zhao X Q, Li Z K, Wang W S, Xu J L, Fu B Y. Comparative transcriptome and metabolome profiling reveal molecular mechanisms underlying *OsDRAP*1-mediated salt tolerance in rice. Scientific Reports, 2021, 11: 5166.

[26] Zhou H P, Shi H F, Yang Y Q, Feng X X, Chen X, Xiao F, Lin H H, Guo Y. Insights into plant salt stress signaling and tolerance. Journal of Genetics and Genomics, 2024, 51(1): 16-34.

[27] Yuan P G, Pan H Q, Boak E N, Pierson L S 3rd, Pierson E A. Phenazine-producing rhizobacteria promote plant growth and reduce redox and osmotic stress in wheat seedlings under saline conditions. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 575314.

[28] Vinci G, Cozzolino V, Mazzei P, Monda H, Savy D, Drosos M, Piccolo A. Effects of *Bacillus amyloliquefaciens* and different phosphorus sources on Maize plants as revealed by NMR and GC-MS based metabolomics. Plant and Soil, 2018, 429(1): 437-450.

[29] He D L, Wan W J. Phosphate-Solubilizing bacterium *Acinetobacter pittii* gp-1 affects rhizosphere bacterial community to alleviate soil phosphorus limitation for growth of soybean (*Glycine max*). Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 737116.

[30] Peng J, Xu Z N, Li L, Zhao B J, Guo Y B. Disruption of the sensor kinase *phoQ* gene decreases acid resistance in plant growth-promoting rhizobacterium *Rahnella aquatilis* HX2. Journal of Applied Microbiology, 2023, 134(2): lxad009.

[31] Yin Y L, Wang Y Q, Li S X, Liu Y, Zhao W, Ma Y S, Bao G S. Soil microbial character response to plant community variation after grazing prohibition for 10years in a Qinghai-Tibetan alpine meadow. Plant and Soil, 2021, 458(1): 175-189.

[32] Zhao C Z, Zhang H, Song C P, Zhu J K, Shabala S. Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity. Innovation, 2020, 1(1): 100017.

[33] Zhang G L, Bai J H, Zhai Y J, Jia J, Zhao Q Q, Wang W, Hu X Y. Microbial diversity and functions in saline soils: a review from a biogeochemical perspective. Journal of Advanced Research, 2024, 59: 129-140.

[34] Song J, Min L J, Wu J R, He Q F, Chen F M, Wang Y. Response of the microbial community to phosphate-solubilizing bacterial inoculants on *Ulmus chenmoui* Cheng in Eastern China. Public Library of Science One, 2021, 16(2): e0247309.

[35] Zhou Z H, Wang C K, Luo Y Q. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. Nature Communications, 2020, 11: 3072.

[36] Philippot L, Chenu C, Kappler A, Rillig M C, Fierer N. The interplay between microbial communities and soil properties. Nature Reviews Microbiology, 2023, 22(4): 226-239.

[37] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, Anderson J L, Soudzilovskaia N A, Bodegom P M, Bengtsson-Palme J, Anslan S, Coelho L P, Harend H, Huerta-Cepas J, Medema M H, Maltz M R, Mundra S, Olsson P A, Pent M, Põlme S, Sunagawa S, Ryberg M, Tedersoo L, Bork P. Structure and function of the global topsoil microbiome. Nature, 2018, 560(7717): 233-237.

[38] 谭海霞,彭红丽,葛振宇,王连龙,徐延平,李丽艳. 盐碱土壤修复菌剂对耐盐蒲公英根际土壤微生物群落多样性的影响. 农业生物技术学报,2023,31(01):156-164.

[39] 杨晓燕, 叶伟伟, 魏善强, 张龙, 黄俊. 一株巨大芽孢杆菌发酵培养基的优化及解磷效果研究. 中国农学通报, 2022, 38(15): 105-112.

[40] Ren H L, Zhang F Y, Zhu X, Lamlom S F, Zhao K Z, Zhang B X, Wang J J. Manipulating rhizosphere microorganisms to improve crop yield in saline-alkali soil: a study on soybean growth and development. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1233351.