李 翯,王鹏宇,陈子轩,等. 黏质沙雷氏菌 H04 的有机磷降解活性及促生能力[J]. 江苏农业科学,2023,51(6):194-199. doi:10.15889/j. issn. 1002-1302. 2023. 06.027

黏质沙雷氏菌 H04 的有机磷降解活性 及促生能力

李 翯, 王鹏宇, 陈子轩, 王柳楠, 徐晨琪, 任 虹

(北京工商大学轻工科学技术学院/北京工商大学中国轻工业清洁生产和资源综合利用重点实验室,北京100048)

摘要:通过解磷圈法(定性)和钼锑抗比色法(定量)评价黏质沙雷氏菌 H04 对有机磷源的解磷能力,并初步研究 其对绿豆、小麦早期生长的影响。结果表明,H04 对有机磷源(卵磷脂和植酸钙)均具有良好的解磷能力,溶磷量分别 为(2.89±0.12)和(22.99±0.45) mg/L。黏质沙雷氏菌 H04 能产生酸性磷酸酶、碱性磷酸酶和植酸酶,活性分别为(17.07±0.14)、(35.20±0.46)、(1417.01±48.38) U/L,并且通过分泌碱性磷酸酶降解卵磷脂、分泌植酸酶利用植酸钙。对轮作作物种子促生试验结果表明,接种黏质沙雷氏菌 H04 的绿豆和小麦种子显著提高了发芽率和幼苗早期发育,尤其对绿豆的促进作用更显著,根长提高了162%,根系活力提高212%,为高效微生物菌剂开发提供了优良候选菌株。

关键词:解磷菌;黏质沙雷氏菌;卵磷脂;植酸钙;磷酸酶;植酸酶;绿豆和小麦

中图分类号:S154.39;S182 文献标志码:A 文章编号:1002-1302(2023)06-0194-06

磷是植物代谢、生长发育所需的第二大营养元素^[1]。植物只能吸收可溶性形式的磷,即正磷酸盐 $(HPO_4^{2-}, H_2PO_4^{-})$,而这些可溶性磷仅占土壤总磷的 $0.1\% \sim 0.5\%$ [2]。因此,缺磷是世界各国农业土壤中普遍存在的现象,全世界约 43% 的耕地土壤严重缺

收稿日期:2022-05-06

基金项目:国家自然科学基金(编号:31771960)。

作者简介:李 翯(1997—),女,北京人,硕士研究生,研究方向为微生物应用技术。E-mail:lihe.0225@163.com。

通信作者:任 虹,博士,副教授,研究方向为微生物应用技术。 E-mail:renhong@th.btbu.edu.cn。

表 5 不同模型的水稻病害检测结果

模型	FLOPs (G)	网络权重 (M)	mAP (%)	FPS (帧/s)	时间 (s)
YOLOv5	8.53	27	84.19	65.28	0.015 3
RetinaNet	85.00	139	44.99	27.18	0.036 8
CenterNet	35.04	124	80.53	46.03	0.0217
本研究模型	13.01	156	85.34	53.43	0.018 7

- [11] 亢 洁, 刘 港, 郭国法. 基于多尺度融合模块和特征增强的杂草检测方法[J]. 农业机械学报, 2022, 53(4): 254-260.
- [12]刘莫尘,高甜甜,马宗旭,等. 基于 MSRCR YOLOv4 tiny 的田 间玉米杂草检测模型[J]. 农业机械学报,2022,53(2):246 255,335.
- [13] 李就好, 林乐坚, 田 凯, 等. 改进 Faster R CNN 的田间苦瓜叶部病害检测[J]. 农业工程学报, 2020, 36(12):179-185.

乏可被植物吸收利用的有效磷^[3]。化学磷肥不断满足植物对磷的需求,但长期使用化学磷肥会破坏土壤结构,导致环境污染,甚至使水体富营养化^[4]。此外,大部分化学磷肥会与土壤中的 Fe³⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、Al³⁺等阳离子结合形成难溶性磷酸盐,不能被植物吸收利用,使磷成为植物生长发育的限制因子^[5]。

利用解磷菌作为微生物菌剂是一种低成本、生态安全、可持续的具有环境效益和经济效益的替代策略^[6]。解磷菌可通过产酸或酶解将难溶性有机磷和无机磷转化成有效磷,从而直接或间接促进植物生长^[7-9]。解磷菌多来自植物的根际处,主要属

- [14]徐信罗,陶 欢,李存军,等. 基于 Faster R CNN 的松材线虫病 受害木识别与定位[J]. 农业机械学报,2020,51(7):228 236.
- [15] 王云露, 吴杰芳, 兰 鹏, 等. 基于改进 Faster R CNN 的苹果叶部病害识别方法[J]. 林业工程学报, 2022, 7(1):153-159.
- [16]李善军,胡定一,高淑敏,等. 基于改进 SSD 的柑橘实时分类检测[J]. 农业工程学报,2019,35(24):307-313.
- [17] 佘 颢,吴 伶,单鲁泉. 基于 SSD 网络模型改进的水稻害虫识别方法[J]. 郑州大学学报(理学版),2020,52(3);49-54.
- [18] 闫建伟,张乐伟,赵 源,等. 改进 RetinaNet 的刺梨果实图像识别[J]. 中国农机化学报,2021,42(3):78-83.
- [19]郭 阳,许贝贝,陈桂鹏,等. 基于卷积神经网络的水稻虫害识别方法[J]. 中国农业科技导报,2021,23(11):99-109.
- [20]孙 俊,朱伟栋,罗元秋,等. 基于改进 MobileNet V2 的田间 农作物叶片病害识别[J]. 农业工程学报,2021,37(22):161-169.

于 芽 孢 杆 菌 属(Bacillus)、假 单 胞 菌 属 (Pseudomonas)、肠杆菌属(Enterobacter)、沙雷氏菌属(Serratia)和不动杆菌属(Acinetobacter)^[10-11]。其中,黏质沙雷氏菌(Serratia marcescens)是一类革兰氏阴性菌株,许多研究表明黏质沙雷氏菌可通过诱导磷酸盐的溶解、几丁质酶和蛋白酶的分泌以及铁载体的产生来促进植物生长^[12-14]。Farhat 等报道,黏质沙雷氏菌能溶解难溶性无机磷,包括磷矿、磷酸三钙和羟基磷灰石^[15]。George等从椰子树根际分离得到的黏质沙雷氏菌 KiS II 具有良好的解磷能力,其分解磷酸三钙最高可释放 216 μg/mL 的有效磷,并显著促进水稻生长^[16]。然而,目前关于黏质沙雷氏菌对有机磷源的利用和相应解磷机制的研究较少。

本研究以来自北京工商大学的槐树根际土壤的黏质沙雷氏菌 H04 为研究对象,定性、定量评价其对有机磷源(卵磷脂、植酸)的利用能力,探讨其解磷机制,并初步探究 H04 对轮作农作物绿豆和小麦种子早期生长的影响,以期为农作物微生物菌剂的开发提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌株 试验于2021年6—10月在中国轻工业清洁生产和资源综合利用重点实验室完成。黏质沙雷氏菌 H04,笔者所在课题组从北京工商大学(116°19′26″E,39°55′24″N)槐树根际处筛选得到。磷酸酶、植酸酶活性和绿豆小麦发芽试验中阳性对照菌株:绿针假单胞菌产金色亚种。

1.1.2 培养基 有机磷固体培养基:葡萄糖 10.0 g,(NH₄)₂SO₄ 0.5 g,NaCl 0.3 g,KCl 0.3 g,MgSO₄·7H₂O 0.3 g,FeSO₄·7H₂O 0.03 g,MnSO₄·H₂O 0.03 g,卵磷脂 0.2 g(或植酸钙 2.0 g),酵母浸粉 0.5 g,琼脂 18.0 g,去离子水 1 000 mL。

有机磷液体培养基:葡萄糖 10.0 g,(NH₄)₂SO₄ 0.5 g,NaCl 0.3 g,KCl 0.3 g,MgSO₄·7H₂O 0.3 g,FeSO₄·7H₂O 0.03 g,MnSO₄·H₂O 0.03 g,卵磷脂 0.2 g(或植酸钙 2.0 g),酵母浸粉 0.5 g,去离子水 1 000 mL₀

NB 培养基:牛肉膏 5.0 g,蛋白胨 10.0 g,氯化钠 5 g,去离子水 1 000 mL。

1.2 解磷能力的评价

1.2.1 定性评价 解磷能力的定性评价应用点培养法^[17]。使用灭菌的牙签,将菌株 H04 分别点接

种于以卵磷脂或植酸钙为唯一磷源的有机磷固体培养基平板上,每个平板接种 3 个点,3 组平行试验,置于 30 ℃恒温培养 10 d,观察有无透明圈的产生,并每天测量透明圈直径(含菌落)与菌落直径,计算解磷指数,解磷指数 = A/B,其中 A 是包括菌落在内的透明圈直径,B 是菌落直径。解磷指数大于1表明菌株在平板上有解磷活性。

1.2.2 定量评价 解磷能力的定量评价应用钼锑 抗比色法 [18]。 菌株 H04 在 NB 培养基中以 180 r/min、30 $^{\circ}$ 培养过夜,调整 $D_{600\, \mathrm{nm}}$ 为 0.6。 NB 培养液接种到以卵磷脂或植酸钙为唯一磷源的有机磷液体培养基中,180 r/min、30 $^{\circ}$ 培养。定期取 10 mL 培养液用钼锑抗比色法测定其可溶磷的含量。用 pH 计测定培养基的 pH 值。

1.3 解磷机制的初步研究

- 1.3.1 种子液的配制 菌株 H04 在 NB 培养基中 180 r/min、30 ℃培养过夜,调整 *D*600 mm 为 0.6。
- 1.3.2 磷酸酶活性测定 将菌株 H04 以 2% 的接种量接种于以卵磷脂为唯一磷源的有机磷液体培养基中,180 r/min、30 ℃培养 4 d。用酸性磷酸酶和碱性磷酸酶试剂盒检测酶活性。以 37 ℃中1 mL液体 1 min 水解 1 μmol 对硝基苯磷酸二钠产生对硝基苯酚定义为一个酶活单位。所有测量进行 3 组重复,以未接种的培养基作为阴性对照,以已被报道具有植物生长促进活性和抗菌活性的微生物绿针假单胞菌产金色亚种作为阳性对照(CK+)^[19]。1.3.3 植酸酶活性测定 将菌株 H04 以 2% 的接

1.3.3 植酸酶活性测定 将菌株 H04 以 2% 的接种量接种于以植酸钙为唯一磷源的有机磷液体培养基中,180 r/min、30 ℃ 培养 4 d。以 GB/T 18634—2009《饲用植酸酶活性的测定 分光光度法》为标准,采用分光光度法测定菌株 H04 的植酸酶活性^[20]。在 37 ℃、pH 值 5.5 条件下,每分钟从5.0 mmol/L 植酸钠溶液中释放 1 μmol 无机磷,即为一个植酸酶活性单位。用下列公式计算植酸酶活性:

植酸酶活性(U/mL) = $(y \times n)/(m \times t)$ 。 式中:y 代表无机磷含量, μ mol;m 代表样品体积,mL;t 代表酶解反应时间,min;n 代表样品稀释倍数;所有测量均重复3次,以未接种的培养基作为阴性对照。绿针假单胞菌产金色亚种作为阳性对照(CK+)。

1.4 H04 对绿豆和小麦早期生长的影响

为制备接种物,将菌株置于 NB 培养基中30 ℃、180 r/min 下培养8 h。接种前,绿豆和小麦

种子表面用 0.1% NaClO 灭菌 5 min,无菌去离子水洗涤 3 次。以每 30 粒种子 15 mL 的比例,将细菌悬浮液作为种子浸液施用 3 h 后风干。然后将每 30 粒风干种子转移到放有无菌滤纸的培养皿中,设置 3 组平行。培养皿中,种子在黑暗下培养 48 h,然后在室温下以昼夜为周期进行培养。按照要求用无菌去离子水浇水。以无菌去离子水浸种的种子为阴性对照(CK -),绿针假单胞菌产金色亚种为阳性对照(CK +)。

培养3 d,统计绿豆和小麦种子发芽数。7 d时,测定绿豆幼苗的根长、根粗、鲜质量、干质量和根系活力,同时测定小麦幼苗的出苗率、根长、芽长、鲜质量、干质量和总叶绿素含量。

应用 TTC 法计算根系活力^[21],并用 TTC 还原强度来表示:

TTC 还原强度 [$\mu g/(g \cdot h)$] = TTC 还原质量 (μg)/根鲜质量(g)×时间(h)。

应用研磨提取法,并用 80% 丙酮提取总叶绿素^[22],按公式计算叶绿素含量:

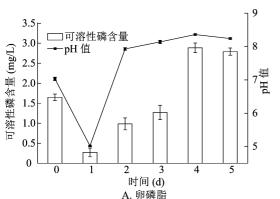
叶绿素 a 含量 (mg/g) = (12.7 $D_{663 \text{ nm}}$ - 2.59 $D_{645 \text{ nm}}$)×提取液体积(mL)/1 000×样品质量(g);

叶绿素 b 含量 (mg/g) = (22. $9D_{645 \text{ nm}}$ - 4. $67D_{663 \text{ nm}}$) ×提取液体积(mL)/1000 ×样品质量(g)。

总叶绿素含量(mg/g) = 叶绿素 a 含量(mg/g) + 叶绿素 b 含量(mg/g)。

1.5 统计分析

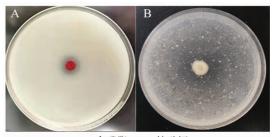
所有统计分析均采用 SPSS 25.0 进行。通过方差分析和皮尔逊相关性分析对数据进行分析。为了检测均值之间差异的统计学意义($\alpha=0.05$),进行了邓肯多重范围检验。



2 结果与分析

2.1 解磷能力评价

定性试验发现,菌株 H04 在分别含有卵磷脂、植酸钙为唯一磷源的有机磷固体培养基中均能产生明显的透明圈(图 1),解磷指数分别为 1.94 和 5.89。



A—卵磷脂; B—植酸钙 图1 H04 在有机磷固体培养基上的解磷效果

定量试验发现,当磷源为卵磷脂时,可溶性磷含量在1d时显著下降,之后逐渐上升,发酵4d后达到最大值(2.89±0.12)mg/L,如图2-A所示。与初始pH值相比,pH值在1d时降至最低5.02,2d时升至7.93,随后一直稳定在碱性(pH值7.93~8.36),随着pH值的增加,可溶性磷含量逐渐增多,但两者相关性不显著。

如图 2 - B 所示, 当磷源为植酸钙时, 可溶性磷含量逐渐升高, 在 2 d 达到(20.26 ± 1.04) mg/L, 并维持至 7 d 达到峰值(22.99 ± 0.45) mg/L。pH 值由 0 d 时的 5.75 降至 1 d 时的 2.75, 2 d 至 7 d 时维持在 2.45 ~ 2.90 之间。可溶性磷含量与 pH 值呈负相关关系(P<0.05)。

2.2 解磷机制的研究

2.2.1 磷酸酶活性 为了进一步探讨可溶性磷含量的增加与相关酶活性的关系,对菌株 H04 的酸性

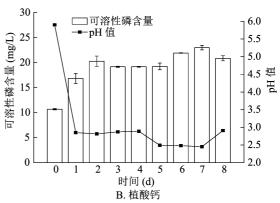
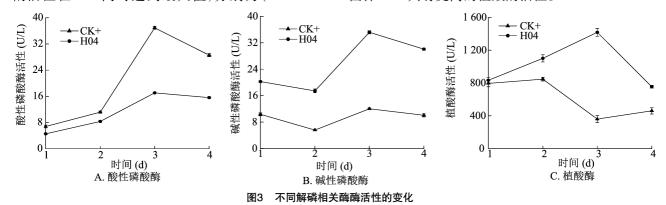


图2 解磷液体培养基上 H04 可溶性磷含量和 pH 值的变化

磷酸酶和碱性磷酸酶活性进行检测。结果如图 3-A 和图 3-B 所示,与 CK+相比,菌株 H04 的酸性磷酸酶活性较低,而碱性磷酸酶活性明显高于阳性对照 CK+。菌株 H04 的酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性在 3 d 同时达到最大值,分别为(17.07 ±

0.14)~U/L 和 $(35.20\pm0.46)~U/L_{\circ}$

2.2.2 植酸酶活性 H04 的植酸酶活性结果如图 3-C 所示。菌株 H04 的植酸酶活性在 3 d 时达到最大值,为(1 417.01 ± 48.38) U/L,与 CK + 相比,菌株 H04 具有更高的植酸酶活性。



2.3 H04 对绿豆和小麦种子早期生长的影响 2.3.1 对绿豆生长的影响 菌株 H04 对绿豆发芽率和幼苗生长的影响如表 1 和图 4 所示。与阴性对照(CK-)相比,菌株 H04 处理增加了绿豆的萌发,

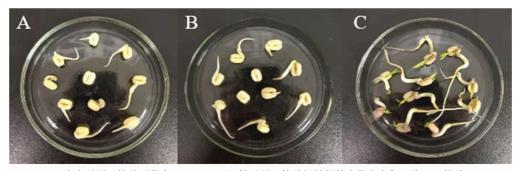
发芽率显著增加了11%,而绿豆幼苗的鲜质量、根

长、根粗和根系活力也显著提高,分别增加了25%、162%、35%和212%。菌株H04对绿豆生长的影响效果大于阳性对照(CK+),尤其,根长和根系活力效果显著,分别提高了135%和132%。

处理方式	发芽率 (%)	鲜质量 (g)	干质量 (g)	根长 (cm)	根粗 (cm)	根系活力 [μg/(g・h)]
CK –	90 ± 1.63b	3.44 ±0.09b	0.57 ± 0.33a	2.26 ±0.63b	$0.20 \pm 0.02b$	173.95 ± 6.49c
CK +	$100 \pm 0.00a$	$4.07 \pm 0.17a$	$0.59 \pm 0.25 a$	$2.51 \pm 0.82b$	$0.20 \pm 0.02\mathrm{b}$	$234.15 \pm 4.72b$
H04	$100 \pm 0.00a$	$4.29 \pm 0.28a$	$0.65 \pm 0.32a$	$5.91 \pm 1.49a$	$0.27 \pm 0.02a$	$542.32 \pm 18.26a$

表 1 H04 对绿豆发芽率和早期生长的影响

注:CK – 为空白对照,接种无菌水;CK + 为阳性对照,接种绿针假单胞菌产金色亚种;数值为平均数 ± 标准偏差,不同字母表示不同处理间差异显著(P < 0.05)。表 2 同。



A. CK-—空白对照,接种无菌水;B. CK+— 阳性对照,接种绿针假单胞菌产金色亚种;C. 接种 H04 图4 不同处理方式对绿豆种子萌发和早期生长的影响

2.3.2 对小麦生长的影响 菌株 H04 对小麦发芽率和幼苗生长的影响如表 2 所示。与 CK - 相比,接种 H04 可显著促进小麦种子的萌发,分别显著提高发芽率 12% 和出苗率 17%,而生物量和总叶绿素含量方面无显著差异。菌株 H04 对小麦早期生长的

促进作用明显优于 CK+。

3 讨论

本研究对黏质沙雷氏菌 H04 的解有机磷(卵磷脂和植酸钙)能力进行定性和定量测定,初步探究

处理方式	发芽率 (%)	出苗率 (%)	鲜质量 (g)	干质量 (g)	根长 (cm)	苗长 (cm)	总叶绿素含量 (mg/g)
CK -	84 ± 2.87b	72 ± 0. 10b	2.29 ±0.56a	0.35 ±0.08a	10.82 ± 2.41a	9.23 ±0.95a	0.71 ±0.06a
CK +	$88\pm2.05\mathrm{b}$	$24\pm0.05\mathrm{c}$	$1.10\pm0.34\mathrm{b}$	$0.44 \pm 0.15a$	$1.09\pm0.26\mathrm{b}$	$0.56\pm0.16\mathrm{b}$	$0.34 \pm 0.05 \mathrm{b}$
H04	$94 \pm 0.82a$	$84 \pm 0.05a$	$1.94 \pm 0.25a$	$0.44 \pm 0.22a$	$8.11 \pm 1.64a$	$9.91 \pm 0.85a$	$0.70 \pm 0.08a$

表 2 H04 对小麦发芽率、出苗率和早期生长的影响

其解磷机制,并初步研究其对轮作作物绿豆和小麦的早期生长的影响,为后续研究和促生应用提供理论基础和技术支持。

通过有机磷固体培养基上形成解磷透明圈,作为定性评价细菌解磷能力的依据,是一种有用但非决定性的方法。因此,有必要结合解磷菌在液体培养中的定量试验来评价其解磷能力^[23]。解磷能力的定性和定量试验的结果表明,H04表现出了降解卵磷脂和植酸钙的能力,解磷指数分别为 1.94 和 5.89,可溶性磷含量最高分别为(2.89±0.12) mg/L和(22.99±0.45) mg/L。

解磷菌对有机磷的矿化作用主要与酶解作用有关^[24]。在以植酸钙为唯一磷源的发酵试验中,H04 通过分泌植酸酶降解植酸钙,并且当培养至3 d时,酶活最高可达(1 417.01 ± 48.38) U/L (图 3 - C)。Tang 等曾报道黏质沙雷氏菌 SM01 能分泌植酸酶(500 U/L)^[25],与笔者所在课题组的结果相符。另外,试验中还发现,H04 通过分泌植酸酶来增溶植酸钙时,培养液的 pH 值始终维持在 2.81 ~ 2.88,表明酸性条件有利于黏质沙雷氏菌 H04 分泌植酸酶,提高植酸酶活性,促进植酸钙降解。

到目前为止,黏质沙雷氏菌对卵磷脂解磷机制的研究尚未见报道。在以卵磷脂为唯一磷源的发酵试验中,可溶性磷含量在前3d呈较低的水平,而酸性磷酸酶和碱性磷酸酶在这期间逐渐升至最高,分别为(17.07±0.14) U/L和(35.20±0.46) U/L,其中,酸性磷酸酶活性低于CK+,而碱性磷酸酶活性明显高于CK+(图3-A、图3-B)。这可能是由于低磷水平下,促使H04分泌磷酸酶,磷酸酶的活性升高,促进难溶卵磷脂的分解。此外,H04溶解卵磷脂时,酸性磷酸酶活性较低,在4.57~17.07 U/L之间,而碱性磷酸酶活始终高于酸性磷酸酶,碱性磷酸酶活性在17.47~35.20 U/L之间。这可能是由于培养液的pH值呈碱性(7.93~8.36)更利于碱性磷酸酶发挥作用。首次发现黏质沙雷氏菌H04对卵磷脂的利用与酸性磷酸酶和碱性磷酸酶有关,

并主要分泌碱性磷酸酶来降解卵磷脂。

以黏质沙雷氏菌作为微生物菌剂对于单一作 物的促生能力已经有所报道。例如 Breitkreuz 等^[26] 研究发现黏质沙雷氏菌(UFV-E13)对番茄的影 响,并能提高番茄株高,控制黑斑病。Hameeda 等报 道,从堆肥中分离出的黏质沙雷氏菌 EB67,可提高 玉米的生物量(干质量)和玉米籽粒产量[27]。但是 目前已报道的黏质沙雷氏菌促生能力研究多集中 于种植单一作物,然而农业生产往往以轮作的形式 进行,在农业生产中,经常选择豆科植物和禾本科 作物轮作增产,这对于减少农业生产对化学磷肥和 农药的依赖、保护农田生物多样性以及提高资源利 用效率具有重要意义[28-29]。此外,豆科植物还可以 通过改变根际土壤磷的含量,促进相邻禾本科作物 对磷的吸收,从而提高磷的利用率[30]。因此,笔者 所在课题组进行了 H04 对豆科作物(绿豆)和禾本 科作物(小麦)的种子萌发和早期生长的影响试验, 将 H04 分别接种于绿豆和小麦种子,结果表明,H04 对绿豆和小麦的生长有积极的影响,如表1、表2、图 4 所示。接种 H04 可提高绿豆幼苗的发芽率、鲜质 量、根长、根粗和根系活力,还可增强小麦的发芽率 和出苗率,特别对绿豆的根长和根系活力,可分别 显著增长 135% 和 132%。H04 能更好地促进这 2 种作物的种子萌发和生长发育。因此,黏质沙雷氏 菌 H04 对于 2 种轮作农作物(豆科作物绿豆与禾本 科作物小麦)种子发育生长起到有益影响,有望成 为改善农作物生长的生物可持续替代品。

4 结论

黏质沙雷氏菌 H04 在有机磷固体和液体培养基中均表现出良好的利用卵磷脂和植酸钙的能力。黏质沙雷氏菌 H04 通过分泌碱性磷酸酶来分解卵磷脂、分泌植酸酶来分解植酸钙。对绿豆和小麦的早期生长试验表明,黏质沙雷氏菌 H04 能提高二者的发芽率和根系生长,特别是对绿豆的促进作用十分显著。本研究首次报道了黏质沙雷氏菌对于卵

磷脂的利用与酸性磷酸酶和碱性磷酸酶有关,并且主要分泌碱性磷酸酶来降解。总体结果表明,H04可以作为植物促生菌剂的潜在候选,在农业生态系统中,特别是豆科作物和禾本科作物轮作系统中表现出巨大的潜力,进一步的开发利用将证实这种潜力及其未来的商业应用。

参考文献:

- [1]赵小蓉,林启美. 微生物解磷的研究进展[J]. 土壤肥料,2001 (3):7-11.
- [2]彭静静,高辉远. 解磷菌的研究进展及展望[J]. 泰山学院学报, 2016,38(6):95-99.
- [3] Wang H, Appan A, Gulliver J S. Modeling of phosphorus dynamics in aquatic sediments: I - model development [J]. Water Research, 2003,37(16):3928-3938.
- [4]林 英,司春灿,韩文华,等. 解磷微生物研究进展[J]. 江西农业学报,2017,29(2):99-103.
- [5] Rawat P, Das S, Shankhdhar D, et al. Phosphate solubilizing microorganisms; mechanism and their role in phosphate solubilization and uptake[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2021,21 (1):49-68.
- [6] Kour D, Rana K L, Kaur T, et al. Biodiversity, current developments and potential biotechnological applications of phosphorus – solubilizing and – mobilizing microbes; a review [J]. Pedosphere, 2021,31(1):43-75.
- [7] Kishore N, Pindi P K, Ram Reddy S. Phosphate solubilizing microorganisms: a critical review [M]//Plant Biology and Biotechnology. New Delhi: Springer India, 2015:307 – 333.
- [8]李 文,莫港澳,孙 欣,等. 不动杆菌 JL-1 降解磷的性能研究 [J]. 江苏农业科学,2019,47(12):311-315.
- [9]任友花,王羿超,李 娜,等. 微生物肥料高效解磷菌筛选及解磷 机理探究[J]. 江苏农业科学,2016,44(12):537-540.
- [10] Sharma S B, Sayyed R Z, Trivedi M H, et al. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils[J]. SpringerPlus, 2013, 2:587.
- [11]池景良,郝 敏,王志学,等. 解磷微生物研究及应用进展[J]. 微生物学杂志,2021,41(1):1-7.
- [12] Ludueña L, Anzuay S, Angelini J, et al. Strain Serratia sp. S119:a potential biofertilizer for peanut and maize and a model bacterium to study phosphate solubilization mechanisms [J]. Applied Soil Ecology, 2018, 126:107-112.
- [13] Khatoon Z, Huang S L, Rafique M, et al. Unlocking the potential of plant growth – promoting rhizobacteria on soil health and the sustainability of agricultural systems [J]. Journal of Environmental Management, 2020, 273:111118.
- [14] 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.) [J]. PLoS One, 2016,11(6):e0155026.
- [15] Farhat M B, Farhat A, Bejar W, et al. Characterization of the

- mineral phosphate solubilizing activity of Serratia marcescens CTM 50650 isolated from the phosphate mine of Gafsa[J]. Archives of Microbiology, 2009, 191(11):815 –824.
- [16] George P, Gupta A, Gopal M, et al. Multifarious beneficial traits and plant growth promoting potential of *Serratia marcescens* KiSII and *Enterobacter* sp. [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2013, 29(1):109 117.
- [17] Sarikhani M R, Khoshru B, Greiner R. Isolation and identification of temperature tolerant phosphate solubilizing bacteria as a potential microbial fertilizer [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2019, 35(8):126.
- [18] 张祥胜. 钼锑抗比色法测定磷细菌发酵液中有效磷含量测定值的影响因素分析[J]. 安徽农业科学,2008,36(12):4822-4823.
- [19] Rovera M, Pastor N, Niederhauser M, et al. Evaluation of *Pseudomonas chlororaphis* subsp. *aurantiaca* SR1 for growth promotion of soybean and for control of *Macrophomina phaseolina* [J]. Biocontrol Science and Technology, 2014, 24(9):1012-1025.
- [20] 国家质量监督检验检疫总局,中国国家标准化管理委员会. 饲用植酸酶活性的测定 分光光度法: GB/T 18634—2009 [S]. 北京:中国标准出版社,2009.
- [21] Khan A R, Cheng Z H, Ghazanfar B, et al. Acetyl salicylic acid and 24 - epibrassinolide enhance root activity and improve root morphological features in tomato plants under heat stress[J]. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Soil & Plant Science, 2014, 64(4):304-311.
- [22] 周武先,段媛媛,卢超,等. 高效提取3种不同类型植物叶片色素的方法[J]. 西北农业学报,2019,28(1):97-104.
- [23]杨 莹,刘冬雪,郭 英,等. 2 株芽孢杆菌抗旱及解磷能力 [J]. 江苏农业科学,2019,47(4):260-263.
- [24]秦利均,杨永柱,杨星勇. 土壤溶磷微生物溶磷、解磷机制研究进展[J]. 生命科学研究,2019,23(1):59-64,86.
- [25] Tang H C, Zhang D J, Wang C Y, et al. Optimization of Myoinositol hexakisphosphate phos - phohydrolase (MIPH) production and enhancement of hydrocarbons degradation by purified MIPH [J]. Romanian Biotechnological Letters, 2021, 26 (1): 2236 -2243.
- [26] Breitkreuz C, Buscot F, Tarkka M, et al. Shifts between and among populations of wheat rhizosphere *Pseudomonas*, *Streptomyces* and *Phyllobacterium* suggest consistent phosphate mobilization at different wheat growth stages under abiotic stress [J]. Frontiers in microbiology, 2019, 10:3109 3124.
- [27] Hameeda B, Harini G, Rupela O P, et al. Growth promotion of maize by phosphate – solubilizing bacteria isolated from composts and macrofauna [J]. Microbiological Research, 2008, 163(2):234 – 242.
- [28] 张亚平. 绿豆高产栽培技术[J]. 农村科技,2004(10):4.
- [29]曾昭海. 豆科作物与禾本科作物轮作研究进展及前景[J]. 中国生态农业学报,2018,26(1):57-61.
- [30] Song C, Wang W J, Gan Y F, et al. Growth promotion ability of phosphate solubilizing bacteria from the soybean rhizosphere under maize soybean intercropping systems [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2022, 102(4):1430 1442.