

溶磷微生物及其对植物促生作用的研究进展

吕俊¹, 王晓娅^{2*}

(1. 贵州省国有扎佐林场, 贵州 贵阳 550200; 2. 贵州大学昆虫研究所, 贵州 贵阳 550025)

摘要: 磷是植物生长发育的必需营养元素之一, 主要以难溶性磷化物形式存在于土壤中, 难以被植物直接吸收利用。溶磷微生物作为土壤磷循环中的重要组成一员, 能通过酸化、酶解等作用将难溶性磷转化分解为可供植物吸收利用的可溶性磷素, 进而提高植物对土壤磷素的利用率, 被普遍认为是能促进植物生长的一类重要有益微生物。对溶磷微生物的种类、生态分布特征、溶磷能力检测、溶磷影响因素、溶磷机制以及促生应用现状进行了系统综述, 并结合目前溶磷微生物在实际应用中存在的问题, 对今后的研究方向进行了展望。

关键词: 溶磷微生物; 生态分布; 溶磷影响因子; 溶磷机制; 促生

磷是植物生长发育必需的营养元素之一, 是植物体内核酸、磷酸、ATP、核蛋白、辅酶等重要化合物的组成元素, 参与了植物多种关键生理代谢过程, 包括光合作用、呼吸作用、信号转导、细胞分裂、能量转移及大分子生物合成等^[1]。研究表明, 磷能有效促进植物生长, 增加作物产量, 提高植物对不良环境的适应能力以及增强植物的抗性, 尤其在幼苗期间对植物影响最为明显^[2-3]。

植物体所需的磷主要从土壤磷库中获取, 土壤中的磷按其类型可分为有机磷和无机磷。其中, 土壤中的有机磷含量约占总磷量的 10% ~ 50%, 主要为肌醇磷酸盐类、磷脂类、核酸类以及其他有机磷化合物, 这些有机磷需转化为无机磷后才可能被植物吸收利用; 土壤中无机磷约占总磷量的 60% ~ 80%, 除少量能被植物直接吸收利用的水溶态磷(有效态磷)外, 绝大部分以吸附态或矿物态存在^[4-6]。据统计, 我国土壤总磷含量蕴藏丰富, 但能被植物直接吸收利用的有效态磷含量仅占总磷量的 2% ~ 3%, 缺磷土壤面积已占总耕地面积的 2/3 以上, 主要原因是土壤中大量磷素被钙离子、铁离子、镁离子、铝离子、锌离子等金属阳离子所束缚以无效态储存^[7-8]。在农业生产上, 土壤有效态磷的短缺已成为影响作物产量

的重要限制因子。为改善土壤磷素肥力, 促进植物生长发育, 提高作物产量和品质, 常会施用化学磷肥。化学磷肥的短期施用虽能迅速增强土壤肥力、促进植物生长, 而长期、大量磷肥的施用, 不但会加剧磷的固定、造成磷素资源浪费, 还会对生态环境造成严重影响, 如导致土壤板结、保水能力下降、土地退化和土壤微生态环境遭受破坏等^[9]。加之磷素在土壤中主要通过扩散作用到达植物根表, 而磷的扩散系数又很小, 仅为 $10^{-12} \sim 10^{-15} \text{ m}^2/\text{s}$, 故植物对外源磷肥的有效利用率一般不超过 10%^[10]。因此, 如何利用土壤中固有磷化物来提高土壤有效磷含量, 从而促进植物生长发育, 已成为当前绿色可持续农业发展的一个热点。

溶磷微生物作为土壤磷循环中的重要成员, 不仅能依靠自身代谢产物或与其他生物协同作用将土壤中固有的难溶性磷化物转化分解为可供植物直接吸收利用的可溶性磷素, 改善土壤磷供给水平、提高作物产量, 还大大提高了磷肥的利用率, 减少农业面源污染^[8]。本文通过对溶磷微生物的种类、生态分布特征、溶磷能力的检测、溶磷影响因素、溶磷机制及其在植物促生方面的研究进行综述, 望能为今后的溶磷微生物相关研究和应用提供一定参考。

1 溶磷微生物的种类及其生态分布特征

1.1 溶磷微生物种类

溶磷微生物是指环境中能够将难溶性磷化物

收稿日期: 2021-12-08; 录用日期: 2022-01-09

作者简介: 吕俊(1996-), 助理工程师, 硕士, 研究方向为森林资源开发与利用。E-mail: 981380184@qq.com。

通讯作者: 王晓娅, E-mail: wangxy541@163.com。

转化分解为可被植物直接吸收利用的可溶性磷素的一类功能微生物群体,按其类群可分为溶磷细菌、溶磷真菌和溶磷放线菌^[2]。其中,以溶磷细菌数量最多,约占溶磷微生物总量的1%~50%,其种类主要有伯克霍尔德菌属(*Burkholderia* spp.)、假单胞菌属(*Pseudomonas* spp.)、苍白杆菌属(*Ochrobactrum* spp.)、芽胞杆菌属(*Bacillus* spp.)、沙门氏菌属(*Salmonella* spp.)、克雷伯氏菌属(*Klebsiella* spp.)、泛菌属(*Pantoea* spp.)、固氮菌属(*Azotobacter* spp.)、产碱菌属(*Alcaligenes* spp.)、肠杆菌属(*Enterobacter* spp.)、类芽孢杆菌属(*Paenibacillus* spp.)、欧文氏菌属(*Erwinia* spp.)、微球菌属(*Micrococcus* spp.)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas* spp.)、节杆菌属(*Arthrobacter* spp.)、埃希氏菌属(*Escherichia* spp.)等^[3, 9, 11]。与溶磷细菌相比,溶磷真菌的数量相对较少,仅占溶磷微生物总量的0.1%~0.5%,主要有青霉菌属(*Penicillium* spp.)、曲霉菌属(*Aspergillus* spp.)、木霉菌属(*Trichoderma* spp.)、小菌核菌属(*Sclerotium* spp.)、链格孢菌属(*Alternaria* spp.)、踝节菌属(*Talaromyces* spp.)和短梗霉属(*Aureobasidium* spp.)等^[12-13]。其中,国际公认、研究报道最多、溶磷能力最强的为青霉菌和曲霉菌。具有溶磷能力的青霉菌主要有草酸青霉(*Penicillium oxalicum*)、拜莱青霉(*Penicillium bilaii*)、镰刀青霉(*Penicillium fuscum*)、柠檬青霉(*Penicillium citrinum*)、岛青霉(*Penicillium islandicum*)、产黄青霉(*Penicillium chrysogenum*)、赭绿青霉(*Penicillium janthinellum*)、微紫青霉(*Penicillium ochrochloron*)、绳状青霉(*Penicillium funiculosum*)、棘孢青霉(*Penicillium aculeatum*)、圆弧青霉菌(*Penicillium cyclopium*)等^[14-17];溶磷曲霉菌主要是黑曲霉(*Aspergillus niger*)、塔宾曲霉(*Aspergillus tubingensis*)、日本曲霉(*Aspergillus japonicus*)、泡盛曲霉(*Aspergillus awamori*)、构巢曲霉(*Aspergillus nidulans*)、棒曲霉(*Aspergillus clavatus*)、焦曲霉(*Aspergillus ustus*)、海枣曲霉(*Aspergillus phoenicis*)、棘孢曲霉(*Aspergillus aculeatus*)等^[18-20]。而具有溶磷能力的放线菌主要是链霉菌属(*Streptomyces* spp.)和小单胞菌属(*Micromonospora* spp.)^[5],其中,溶磷链霉菌主要有韦腊链霉菌(*Streptomyces werraensis*)、白网链霉菌(*Streptomyces albireticuli*)和极暗黄链霉菌(*Streptomyces fulvissimus*)^[21-22];溶磷小单胞菌

主要是黑色小单胞菌(*Micromonospora nigra*)、绛红小单胞菌(*Micromonospora purpurea*)^[23-24]。

1.2 溶磷微生物的生态分布特征

溶磷微生物广泛分布于各种类型的自然环境中,包括植物根际、非根际土壤、植物体内、动物体内、磷矿地、堆肥、稻田、海洋、湖泊等,尤其以植物根际分布的溶磷微生物数量最多、种类最广^[8, 25-27]。植物根际是指植物根系和土壤界面数毫米范围内,根系、微生物、动物与土壤相互作用,形成具有独特的不同于本体土壤的、动态变化的微生态环境^[28]。在此微环境下,植物根系会分泌大量微生物所需的生长代谢物质,如碳水化合物、氨基酸、维生素等,这些物质保障了溶磷微生物得以大量繁殖,故溶磷微生物的分布常受植物强烈的根际效应影响^[29]。冯瑞章等^[30]对春小麦(*Triticum aestivum*)和苜蓿(*Medicago sativa*)根系不同部位溶磷菌进行分离时,发现小麦和苜蓿根际溶磷菌数量分布均为:根际土>远根土>根系表面>根内。李玉娥等^[31]对苜蓿和红豆草(*Onobrychis viciifolia*)根系不同部位溶磷细菌进行分离时,发现苜蓿和红豆草根际不同部位溶磷菌数量分布差异明显,其数量为:根际土>根系表面>远根土>根内。白文娟等^[32]对玉米(*Zea mays*)根际与非根际土壤中溶磷细菌数量关系进行研究,也发现根际有机磷细菌和无机磷细菌的数量均为非根际土壤的数倍。

2 溶磷微生物溶磷能力的研究

2.1 溶磷能力定性研究

微生物溶磷能力的定性研究主要是利用平板透明圈法,是将待测微生物接种至含难溶性磷源的固体培养基上进行一段时间培养后,通过观察菌落周围是否能产生溶磷透明圈来判断菌株是否具有溶磷能力以及根据溶磷透明圈与菌落间直径比值的大小来定性评估菌株的溶磷能力强弱^[33]。张海燕等^[34]将小麦根际分离到的10株细菌分别接种至含磷酸三钙的固体平板上进行培养后,发现各菌株菌落周围均能产生明显溶磷透明圈,且各菌株产生的透明圈直径与菌落直径间的比值范围在1.0~4.6之间,并以菌株Z1的比值最大,经鉴定该菌株为枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)。赖鉴添等^[26]将从甘蔗(*Saccharum officinarum*)叶堆肥中分离出的泡盛曲霉分别接种至磷酸三钙和磷酸锌固体培养基中进行培养后,发现菌株在磷酸三钙和磷酸锌培养基中菌

落的生长直径分别为 5.53、4.50 cm, 产生的透明圈直径分别为 6.53、6.77 cm, 透明圈与菌落直径间的比值分别为 1.16 和 1.50, 表明该菌株对磷酸锌和磷酸三钙均具有一定的溶解能力, 且对磷酸锌的溶解能力更强。在实际应用中, 平板透明圈法具有直观、操作简单、省时省力等优点, 对前期大量待测分离物的溶磷能力进行评估时较为有效。但该方法也存在一定缺陷, 由于某些微生物本身虽具有较高的溶磷能力, 但在难溶性磷源固体培养基上却无法产生溶磷透明圈, 导致检测结果不准确^[35]。此外, 也有研究发现, 菌株产生的溶磷透明圈与菌落间直径的比值大小与其溶磷能力之间没有显著相关性, 故菌株的溶磷能力还需进一步采用定量检测的方法来研究^[9, 35-36]。

2.2 溶磷能力定量研究

微生物溶磷能力的定量检测法主要包括液体培养法、土培或砂培法。其中, 液体培养法应用最为普遍, 该方法是将待测微生物接种至含有一定量的难溶性磷源培养液中进行一段时间培养后, 通过利用钼锑抗比色法定量检测培养液中增加的可溶性磷含量来表示菌株的溶磷能力^[37]。吕俊等^[9]利用液体培养法对 16 株马尾松 (*Pinus massoniana*) 根际溶磷细菌的溶磷能力进行定量检测后, 发现各菌株对磷酸三钙的溶解能力差异明显, 各菌株的溶磷量范围在 47.68 ~ 411.98 mg/L 之间, 并以菌株 WJ27 的溶磷量最高, 经鉴定该菌株为伯克霍尔德菌。杨刚等^[38]将 5 株糜子 (*Panicum miliaceum*) 内生溶磷真菌分别接种至含磷酸三钙的培养液中进行培养后, 发现各菌株的溶磷量范围在 164.88 ~ 323.48 mg/L 之间, 5 株内生真菌均表现出了较强的溶磷能力。土培或砂培法是将溶磷微生物接种至灭菌土壤或砂子中培养一段时间后, 通过测定土壤中增加的有效磷含量来表示菌株的溶磷能力, 其原理与液体培养法相似^[39]。但与液体培养法相比, 由于土培或砂培产生的基质需先经过强酸高温消煮后, 才能利用钼锑抗比色法对其消煮液中有效磷含量进行检测, 这导致该方法存在步骤繁琐、操作难度大、设备要求高等缺点, 因此, 在实际研究中的应用相对较少。

3 溶磷微生物溶磷能力的影响因素

3.1 营养因子

溶磷微生物的溶磷能力主要受其自身遗传特性

的影响, 溶磷微生物的种类不同, 其溶磷能力差异明显, 但即使对于同一种溶磷微生物而言, 营养因子如碳源、氮源等也会通过影响微生物的生长繁殖和生理生化代谢, 进而影响其溶磷能力。大多数研究表明, 溶磷微生物在溶磷活动中对碳源的利用偏好会更倾向于单糖或双糖类物质, 而对于大分子多糖类物质, 如可溶性淀粉、纤维素等, 其复杂的结构会限制菌株的利用, 进而影响其溶磷能力。薛冬等^[21]在研究不同碳源对溶磷白网链霉菌溶解磷酸三钙能力的影响时, 发现菌株在不同碳源条件下的最大溶磷量依次为: 乳糖 > 葡萄糖 > 麦芽糖 > 果糖 > 蔗糖 > 可溶性淀粉 > 纤维素。吕俊等^[40]研究也表明, 溶磷伯克霍尔德菌在分别以乳糖、葡萄糖为唯一碳源时对磷酸三钙的溶解能力最强, 以蔗糖、半乳糖为唯一碳源时的溶磷能力次之, 而当以可溶性淀粉为碳源时的溶磷能力最差。氮是微生物生长代谢必需的营养元素, 大部分研究认为铵态氮是微生物溶磷活动中的最优氮源^[23]; 但也有研究认为溶磷微生物对硝态氮的利用效果好于铵态氮^[41]。如韩丽珍等^[42]研究表明, 贝莱斯芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*) 在溶解磷酸三钙时的最优氮源为硝酸钾, 其次是硫酸铵和硝酸铵, 尿素次之, 而坚强芽孢杆菌 (*Bacillus firmus*) 则是以硫酸铵为氮源时溶磷能力最强, 其次为硝酸铵和尿素, 以硝酸钾为氮源时丧失溶磷能力。这可能与不同类型氮源在不同微生物体内的代谢途径不同有关, 导致溶磷微生物在溶磷活动中所需的氮源类型各不相同。

3.2 环境因子

影响溶磷微生物溶磷能力的环境因子有很多, 主要包括磷源、环境 pH、温度、湿度、盐碱度等^[9, 13, 43]。研究表明, 相较于磷酸氢钙、磷酸铁、磷酸铝和磷酸锌等多种难溶性磷化物而言, 大部分溶磷微生物对磷酸三钙的溶解能力更强, 这可能与 Ca-P 化学结构更容易被分解有关^[33]。Li 等^[35]研究结果表明, 从玉米根际筛选出的类芽孢杆菌对多种难溶性磷化物均具有一定的溶解能力, 按其溶磷量由大到小排序依次为磷酸三钙、磷酸铝、磷酸铁和卵磷脂。韦宜慧等^[25]从杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 根际筛选获得的溶磷伯克氏细菌 (*Burkholderia ubonensis*)、弗雷德里克斯堡假单胞菌 (*Pseudomonas frederiksbergensis*) 和格氏假单胞菌 (*Pseudomonas grimontii*) 对不同难溶性

磷酸盐的最大溶解量也均表现为: 磷酸三钙 > 磷酸铝 > 磷酸铁。环境 pH 能通过引起溶磷微生物细胞膜电荷发生变化, 进而导致各溶磷微生物在溶磷活动中所需的最适 pH 有所不同, pH 过高或过低都会影响溶磷微生物的溶磷能力。Zeng 等^[43]发现, 当培养液初始 pH 为中性时, 弗雷德里克斯堡假单胞菌对磷酸三钙的溶解能力最强; 而丛新华等^[23]研究则表明, 碱性环境更有利于黑色小单孢菌溶解磷酸三钙。另外, 盐碱度会改变环境渗透压, 一般认为, 溶磷微生物能在等渗环境中正常生长代谢, 在高渗环境中, 微生物细胞则会失水收缩, 从而导致其生长代谢及溶磷能力受限^[40, 43]。温度则是会影响微生物体内的许多生化反应, 尤其对溶磷微生物体内酶反应的影响最为明显。通常来看, 溶磷微生物的溶磷活动最适温区与其生长代谢最适温区基本重叠, 细菌的溶磷活动最适温度范围一般在 25 ~ 35℃之间^[43-44]; 真菌的溶磷活动最适温度则是在 20 ~ 27℃之间^[45]。

4 溶磷微生物的溶磷机制

近年来, 有关溶磷微生物溶磷机制的研究报道有很多, 但由于溶磷微生物的溶磷机制非常复杂, 且溶磷微生物在溶解难溶性无机磷化物和有机磷化物时的机理又各不相同, 因此, 目前对溶磷微生物的溶磷机制尚未阐明, 但可将现有的溶磷机制分为两类:

4.1 无机磷酸盐的酸解机制

溶磷微生物在溶解难溶性无机磷酸盐时, 其机制主要有 3 种: 一是胞外有机酸的分泌。大量研究证明, 溶磷微生物在溶解难溶性无机磷酸盐时能够向体外分泌低分子量的有机酸, 这些有机酸一方面能够与难溶性无机磷酸盐中的 Ca^{2+} 、 Fe^{3+} 、 Mg^{2+} 、 Al^{3+} 、 Zn^{2+} 等金属阳离子结合, 或发生络合反应, 或发生沉淀反应, 或发生螯合反应, 使磷酸盐中的磷酸根离子释放出来, 另一方面, 这些有机酸又可降低土壤局部环境 pH, 直接使难溶性磷酸盐在酸性条件被溶解^[33, 37]。李凌凌等^[46]研究表明, 台湾假单胞菌 (*Pseudomonas taiwanensis*) 对磷酸氢钙、羟基磷灰石、磷酸钙和磷矿粉均有不同程度的溶解能力, 且高效液相色谱分析显示, 菌株对各磷酸盐的溶解量与培养液中总有机酸浓度之间存在正相关性。刘辉等^[47]发现, 荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*) 在磷酸三钙培养液中的溶磷量与发酵液 pH 变化之间呈极显著负相关,

与可滴定酸含量变化间呈极显著正相关, 经检测该菌株可分泌草酸、酒石酸、柠檬酸、顺丁烯二酸和反丁烯二酸等有机酸。研究表明, 溶磷微生物分泌的有机酸种类非常复杂, 一种菌可分泌多种有机酸, 不同菌株之间分泌的有机酸种类差异较大, 且分泌量也存在一定差异。如溶磷真菌分泌的有机酸主要包括草酸、甲酸、乳酸、丙二酸等, 而溶磷细菌分泌的有机酸则主要是琥珀酸、丁酸、丙酸、延胡索酸、柠檬酸、酒石酸、苹果酸、酮基葡萄糖酸等^[48]。二是质子 (H^+) 的交换作用。研究发现, 溶磷微生物在代谢过程中可通过 NH_4^+ 同化作用来分泌质子以降低环境 pH 值, 从而使难溶性磷酸盐中的磷酸根离子被释放出来^[49]。Asea 等^[50]研究证明, 镰刀青霉、拜莱青霉只有在 NH_4^+ 存在的情况下才能溶解无机磷酸盐, 且其溶磷量与发酵液 pH 变化间呈显著负相关, 而当菌株以 NO_3^- 为唯一氮源时则几乎丧失溶磷能力。Illmer 等^[51]研究也表明, 桔灰青霉菌在溶磷过程中可通过 NH_4^+ 同化作用释放出大量质子, 进而降低发酵液 pH, 使磷酸根离子从磷酸铝中游离出来。分析可能是溶磷微生物在摄取阳离子 (NH_4^+) 的过程中, 能利用 ATP 转换时所产生的能量, 通过质子泵将 H^+ 释放到细胞膜外导致介质 pH 下降而产生溶磷作用^[52]。三是溶磷微生物还能够产生无机酸来活化土壤中无机磷化物, 例如在溶磷微生物呼吸过程中产生的 HCO_3^- , 化能自养类溶磷菌产生的 H_2SO_4 、 H_2S 、 HNO_3 等^[49]。

4.2 有机磷化物的酶解作用

研究证明, 溶磷微生物在代谢过程中会产生多种水解酶类, 包括植酸酶、核酸酶、磷酸脂酶等, 这些酶能通过降解含磷的有机化合物, 从而释放出有机磷化物中的磷素以供植物吸收利用^[53-54]。如磷酸酶可通过磷脂的去磷酸化或有机物中的磷脂键水解释放出磷素, 植酸酶能对植酸的水解释放磷素, C-P 裂解酶则是通过对有机磷酸盐中的 C-P 键进行裂解释放磷素^[55]。Ponmurugan 等^[56]研究表明, 从土壤中分离获得的 10 株溶磷细菌在对有机磷化合物进行溶解时, 各菌株均能分泌磷酸酯酶, 且各菌株的溶磷量与其磷酸酯酶活性大小呈显著相关关系。陈丹阳等^[57]发现, 鞘氨醇单胞菌、克雷白氏杆菌在溶解植酸钙时, 其溶磷量与磷酸酶活性密切相关。吕俊等^[9]也发现, 将溶磷伯克霍尔德菌接种至马尾松幼苗后, 可显著促进马尾松根际土

壤磷酸酶的活性, 提高土壤有效磷含量和植株全磷含量。

5 溶磷微生物对植物的促生作用

5.1 改善土壤磷供应能力

大量研究证明, 溶磷微生物能够将土壤中难溶性磷化物转化分解为可供植物直接吸收利用的可溶性磷素, 提高土壤磷供给水平, 进而促进植物生长发育, 这是溶磷微生物促进植物生长发育最直接的作用方式^[19, 37, 43]。Pradhan 等^[58]研究表明, 将酸性土壤中筛选出的溶磷伯克霍尔德菌接种至花生 (*Arachis hypogaea*) 幼苗后, 可显著提高花生产量和根际土壤有效磷含量。宫安东等^[59]研究证明, 接种溶磷枯草芽孢杆菌可显著提高土壤中的有效磷含量, 并促进苗期玉米的生长, 与对照组相比, 叶长、叶宽、单叶叶面积、株高和鲜重等指标均有显著增长。李宁等^[60]发现, 将溶磷伯克霍尔德菌、拉乌尔菌 (*Raoultella* sp.) 分别接种至玉米幼苗后, 与未接种对照相比, 其植株地径、株高、全磷含量、干物质积累量以及土壤有效磷含量均显著增加。赖鉴添等^[26]也发现, 将蔗叶堆肥筛选出的溶磷泡盛曲霉接种至辣椒 (*Capsicum annuum*) 后, 可显著提高植株苗高、鲜重、干重、总叶绿素、全磷含量以及根际土壤速效磷含量。相同的报道结果还包括马尾松^[9]、杨树 (*Populus simonii*)^[43]、高粱 (*Sorghum bicolor*)^[61]、油菜 (*Brassica napus*)^[62]、咖啡树 (*Coffea arabica*)^[63]、象草 (*Pennisetum purpureum*)^[64]、水稻 (*Oryza sativa*)^[65]、小麦^[66]等。

5.2 提高土壤其他营养元素水平

溶磷微生物不仅能通过提高土壤磷素供给能力, 还可通过吸附植物根际周围钙、锌、铜、铁等微量元素, 或其本身还具有解钾、固氮、产植物生长激素等生化促生功能, 进而提高植物对其他营养元素的吸收利用能力, 促进植物生长发育。杨婉秋等^[67]对 5 种高寒草甸植物根际土壤中分离出的 44 株菌株进行溶磷、固氮和解钾特性检测时, 发现有 12 株菌株兼具溶磷、固氮和解钾能力, 经鉴定为不动杆菌 (*Acinetobacter* sp.)、沙雷氏菌 (*Serratia* sp.)、假单胞菌、芽孢杆菌、戴尔福特菌 (*Delftia* sp.) 和寡养单胞菌 (*Stenotrophomonas* sp.)。姜焕焕等^[68]发现, 从花生根际分离出的 22 株细菌同时具有溶磷、固氮和产 ACC 脱氨酶活性, 各菌株溶解磷酸三钙的能力范围在 1.45 ~ 53.58 mg/L 之间,

固氮酶活性为 125.82 ~ 346.32 nmol C₂H₄/ (h · mL) 以及产 ACC 脱氨酶活性为 0.12 ~ 1.26 U/mg。吕俊等^[9]也发现, 接种溶磷伯克霍尔德菌不仅可显著提高马尾松根际土壤速效磷含量, 还可促进根际土壤速效钾、速效氮含量。

5.3 抑制植物病原微生物生长

溶磷微生物可通过抑制植物根围病原微生物生长, 提高植物抗病性, 进而间接促进植物生长。研究表明, 溶磷微生物可通过多种方式抑制植物病原微生物生长, 包括产抗生素、营养竞争 (尤其对 Fe³⁺ 的竞争)、诱导植物系统性抗性和分泌降解植物病原微生物的酶类等^[69-70]。如溶磷放线菌黑色小单孢菌不仅能有效提高玉米幼苗对土壤磷素的利用率, 还可产生噬铁素抑制串珠镰孢病菌 (*Fusarium moniliforme*)、返魂草黑斑病菌 (*Scenedesmosphilius* sp.) 和禾谷镰孢病菌 (*Fusarium graminearum*) 3 种植物病原真菌^[23]。溶磷细菌普城沙雷氏菌 (*Serratia plymuthica*) 在与辣椒立枯丝核病菌 (*Rhizoctonia solani*)、黄瓜枯萎病菌 (*Fusarium oxysporum*)、油菜菌核病菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) 及番茄灰霉病菌 (*Botrytis cinerea*) 4 种植物病原菌对峙培养时, 均能导致各病原真菌菌丝出现不同程度断裂、畸形和原生质溢出, 从而达到抑制病原菌生长的功效^[71]。铜绿假单胞杆菌 (*Pseudomonas Aeruginosa*) 和格拉纳达假单胞杆菌 (*Pseudomonas granadensis*) 除具有溶磷特性外, 还可通过产生蛋白酶、纤维素酶和 β-1, 3- 葡聚糖酶等胞外水解酶以及合成抑菌活性物质氢氰酸来抑制疫霉菌 (*Phytophthora nicotianae*)、禾谷丝核菌 (*Rhizoctonia cerealis*)、立枯丝核菌、草茎点霉 (*Phoma herbarum*) 等多种作物常见病害病原真菌^[70]。

5.4 改善植物根际土壤微生物群落结构

土壤微生物是土壤生态系统的重要组成部分, 直接参与土壤中矿质营养元素循环和能量流动, 其数量和活性关系到土壤肥力的高低及土壤生态系统的维持和改善。有研究表明, 溶磷微生物菌剂接种至植物根际后, 可快速大量生长繁殖, 在某一时间段内成为植物根际优势菌群, 并可激活其他根际土壤土著有益微生物菌群来改善植物根际土壤微生物群落结构。武志海等^[72]将溶磷细菌接种至大豆 (*Glycine max*) 根际土壤后, 发现土壤中细菌、溶磷细菌、固氮细菌和氨化细菌的数量均显著增加, 土壤营养水平得到有效改善。张云霞等^[73]研究表

明,接种溶磷枯草芽孢杆菌可显著提高土壤中有效磷含量、可培养微生物数量以及微生物群落多样性。陈莎莎等^[74]也发现,接种溶磷草酸青霉和黑曲霉可通过提高玉米根际土壤中鞘氨醇单胞菌、小囊菌(*Plesiocystis* spp.)、嗜盐杆菌(*Halotalea* spp.)等多种功能微生物菌群的相对丰度来改善土壤营养水平,增强植株的多项生长指标。

6 展望

溶磷微生物能够将土壤中难溶性磷化物转化分解为可供植物直接吸收利用的可溶性磷素,改善土壤肥力,进而促进植物生长,目前已成为绿色可持续农业发展的研究热点。但溶磷微生物的研究及应用仍然存在许多问题:(1)筛选培养溶磷微生物的工艺尚不成熟,存在保存时间长、传代次数多后,其生长能力和溶磷效果就会变弱的现象;(2)室内培养的高效溶磷促生菌株在大田环境中无法有效定殖于植物根际土壤,导致其生存能力差,难以形成优势菌群,溶磷促生效果受到严重影响;(3)溶磷微生物施入土壤后的活动规律、消长动态及溶磷作用发挥条件尚不清楚等。基于此,今后对溶磷微生物的研究工作可从以下几个方面深入开展:①继续开展不同土壤、不同植物、不同生态环境下的溶磷微生物筛选工作,把筛选重点放在特定植物的根表和根际土壤中,以便获得生长特性好、与植物亲和力强且易定殖于植物根际的高效溶磷促生菌株;②针对溶磷促生效果好的微生物菌株,进一步深入开展高效溶磷微生物菌肥的制作研究,以增加单位有效菌体数量,延长菌株使用期限,使溶磷微生物在实际生产中得到更广泛的应用;③加强溶磷微生物与其他功能微生物的复合研究,通过筛选能与溶磷微生物形成协同互作的功能微生物菌株以构建复合微生物体系,为解决单一微生物菌株定殖能力差、环境依赖性强、菌量需求大及促生效果不稳定等问题提供可行方法;④充分利用分子遗传学手段分离克隆溶磷微生物的溶磷相关功能基因,了解其溶磷表达调控机理,从分子层面揭示溶磷微生物的溶磷机理,并利用基因工程手段改良溶磷菌株,获得更加高效的溶磷工程菌;⑤引入外源基因标记检测技术、核酸探针技术以及免疫学方法等分子标记技术,以研究外源溶磷微生物施入土壤后的活动和生长繁殖动态变化,为溶磷微生物在土壤中的定殖情况和溶磷能力发挥特性提供参考依据;⑥从代谢

组学、宏基因组学的角度出发,深入揭示施入的外源溶磷微生物与植物根系以及根际土壤土著微生物菌群三者之间的互作关系。

参考文献:

- [1] Kshetri L, Pandey P, Sharma G D. Rhizosphere mediated nutrient management in *Allium hookeri* Thwaites by using phosphate solubilizing rhizobacteria and tricalcium phosphate amended soil [J]. *Journal of Plant Interactions*, 2018, 13 (1): 256-269.
- [2] 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*, 2020, 21 (1): 49-68.
- [3] Chen J Q, Zhao G Y, Wei Y H, et al. Isolation and screening of multifunctional phosphate solubilizing bacteria and its growth-promoting effect on Chinese fir seedlings [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11 (1): 9081.
- [4] Meena V S, Meena S K, Verma J P, et al. Plant beneficial rhizospheric microorganism (PBRM) strategies to improve nutrients use efficiency: a review [J]. *Ecological Engineering*, 2017, 107: 8-32.
- [5] 张艺灿, 刘凤之, 王海波. 根际溶磷微生物促生机制研究进展 [J]. *中国土壤与肥料*, 2020 (2): 1-9.
- [6] 汪洪, 宋书会, 张金尧, 等. 土壤磷形态组分分级及³¹P-NMR技术应用研究进展 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23 (2): 512-523.
- [7] Yang P X, Ma L, Chen M H, et al. Phosphate solubilizing ability and phylogenetic diversity of bacteria from P-rich soils around Dianchi Lake drainage area of China [J]. *Pedosphere (Beijing)*, 2012, 22 (5): 707-716.
- [8] Zhang Y, Chen F S, Wu X Q, et al. Isolation and characterization of two phosphate-solubilizing fungi from rhizosphere soil of moso bamboo and their functional capacities when exposed to different phosphorus sources and pH environments [J]. *Plos One*, 2018, 13 (7): e199625.
- [9] 吕俊, 于存. 一株高效溶磷伯克霍尔德菌的筛选鉴定及对马尾松幼苗的促生作用 [J]. *应用生态学报*, 2020, 31 (9): 2923-2934.
- [10] 时新玲, 李志军, 王锐. 土壤磷扩散的影响因素研究 [J]. *水土保持通报*, 2003, 23 (5): 15-18.
- [11] 李敏, 滕泽栋, 朱静, 等. 解磷微生物修复土壤重金属污染研究进展 [J]. *生态学报*, 2018, 38 (10): 3393-3402.
- [12] Mercé F, García-Sánchez M, Kulhánek M, et al. Improved phosphorus fertilisation efficiency of wood ash by fungal strains *Penicillium* sp. PK112 and *Trichoderma harzianum* OMG08 on acidic soil [J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 147: 103360.
- [13] 李豆豆, 尚双华, 韩巍, 等. 一株高效解磷真菌新菌株的筛选鉴定及解磷特性 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30 (7): 2384-2392.

- [14] Gong M B, Du P, Liu X, et al. Transformation of inorganic P fractions of soil and plant growth promotion by phosphate-solubilizing ability of *Penicillium oxalicum* I1 [J]. Journal of Microbiology, 2014, 52 (12): 1012-1021.
- [15] Sharma K, Pandey K, Dubey S. Exploitation of phosphate solubilization potential of certain species of *Penicillium* for agriculture [J]. Bioscience Biotechnology Research Communication, 2010, 2 (2): 209-210.
- [16] 彭艳, 孙鑫, 周培富, 等. 贵州两处茶园溶磷青霉菌的筛选、鉴定及溶磷能力分析 [J]. 生态科学, 2020, 39 (3): 113-121.
- [17] 郑肖兰, 贺春萍, 李锐, 等. 胡椒根际溶磷真菌的分离、鉴定和生物学测定 [J]. 热带作物学报, 2012, 33 (10): 1861-1868.
- [18] 杨顺, 杨婷, 林斌, 等. 两株溶磷真菌的筛选、鉴定及溶磷效果的评价 [J]. 微生物学报, 2018, 58 (2): 264-273.
- [19] 江红梅, 殷中伟, 史发超, 等. 一株耐盐日本曲霉的筛选及其溶磷促生作用 [J]. 微生物学报, 2018, 58 (5): 862-881.
- [20] Singh R A. Screening of phosphorus solubilizing *Aspergilli* from unusual habitats of Agra region [J]. Indian Journal of Life Sciences, 2020, 2 (2): 165-168.
- [21] 薛冬, 黄向东, 杨瑞先, 等. 牡丹根际溶磷放线菌的筛选及其溶磷特性 [J]. 应用生态学报, 2018, 29 (5): 1645-1652.
- [22] Hamim A, Boukeskase A, Ouhdouch Y, et al. Phosphate solubilizing and PGR activities of ericaceous shrubs microorganisms isolated from mediterranean forest soil [J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2019, 19: 101128.
- [23] 丛新华, 赵江华, 温芳悦, 等. 溶磷放线菌 *Micromonospora nigra* SY7 的溶磷特性与抗病促生活性测定 [J]. 吉林农业大学学报, 2021, 43 (1): 95-101.
- [24] Zhang B H, Salam N, Cheng J, et al. *Microbacterium lacusdiani* sp. nov., a phosphate-solubilizing novel actinobacterium isolated from mucilaginous sheath of *Microcystis* [J]. The Journal of Antibiotics, 2017, 70 (2): 147-151.
- [25] 韦宜慧, 陈嘉琪, 赵光宇, 等. 杉木林土壤和苗木内生溶磷细菌的筛选及其溶磷特性 [J]. 林业科学, 2020, 56 (12): 1-9.
- [26] 赖鉴添, 杨婷, 史发超, 等. 蔗叶堆肥中一株泡盛曲霉溶磷能力的鉴定及其对辣椒的促生效果 [J]. 微生物学报, 2021, 61 (1): 77-91.
- [27] Haiyambo D H, Chimwamurombe P M, Reinhold-Hurek B. Isolation and screening of rhizosphere bacteria from grasses in east Kavango region of Namibia for plant growth promoting characteristics [J]. Current Microbiology, 2015, 71 (5): 566-571.
- [28] 刘丹丹, 李敏, 刘润进. 我国植物根围促生细菌研究进展 [J]. 生态学杂志, 2016, 35 (3): 815-824.
- [29] 漫静, 唐波, 邓波, 等. 羊草根际促生菌的分离筛选及促生作用研究 [J]. 草业学报, 2021, 30 (1): 59-71.
- [30] 冯瑞章, 冯月红, 姚拓, 等. 春小麦和苜蓿根际溶磷菌筛选及其溶磷能力测定 [J]. 甘肃农业大学学报, 2005, 40 (5): 28-32.
- [31] 李玉娥, 姚拓, 朱颖, 等. 兰州地区苜蓿和红豆草根际溶磷菌筛选及菌株部分特性研究 [J]. 中国草地学报, 2009, 31 (1): 45-51.
- [32] 白文娟, 胡蓉蓉, 章家恩, 等. 玉米根际溶磷细菌的分离、筛选及溶磷能力研究 [J]. 华南农业大学学报, 2013, 34 (2): 167-176.
- [33] Wang Y Y, Li P S, Zhang B X, et al. Identification of phosphate-solubilizing microorganisms and determination of their phosphate-solubilizing activity and growth-promoting capability [J]. Bioresources, 2020, 15 (2): 2560-2578.
- [34] 张海燕, 唐梦园, 白美玉, 等. 小麦根际解磷细菌的筛选鉴定及培养条件的研究 [J]. 河南大学学报 (自然科学版), 2020, 50 (4): 425-432.
- [35] Li Y B, Liu X M, Hao T Y, et al. Colonization and maize growth promotion induced by phosphate solubilizing bacterial isolates [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18 (7): 1253-1269.
- [36] Fajar I A, Baskara G, Wandri R, et al. Isolation and solubilisation of inorganic phosphate by *Burkholderia* spp. from the rhizosphere of oil palm [J]. Pakistan Journal of Biological Sciences, 2020, 23 (5): 667-673.
- [37] Liu F P, Liu H Q, Zhou H L, et al. Isolation and characterization of phosphate-solubilizing bacteria from betel nut (*Areca catechu*) and their effects on plant growth and phosphorus mobilization in tropical soils [J]. Biology and Fertility of Soils, 2014, 50 (6): 927-937.
- [38] 杨刚, 余仲东, 赵世伟, 等. 糜子溶磷内生真菌的筛选及其鉴定 [J]. 水土保持通报, 2020, 40 (4): 124-132.
- [39] 李豆豆. 解磷真菌 (PSF1) 的筛选鉴定及其对土壤解磷效果研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- [40] 吕俊, 潘洪祥, 于存. 马尾松根际溶磷细菌 *Paraburkholderia* sp. 的筛选、鉴定及溶磷特性研究 [J]. 生物技术通报, 2020, 36 (9): 147-156.
- [41] 魏畅, 戚秀秀, 吴越, 等. 砂质潮土高效溶磷菌的筛选鉴定、条件优化及应用 [J]. 生物技术通报, 2021, 37 (4): 85-95.
- [42] 韩丽珍, 周静, 王欢. 两株对花生促生的芽孢杆菌的鉴定及溶磷特性研究 [J]. 基因组学与应用生物学, 2019, 38 (9): 4066-4076.
- [43] Zeng Q W, Wu X Q, Wen X Y. Identification and characterization of the rhizosphere phosphate-solubilizing bacterium *Pseudomonas frederiksbergensis* JW-SD2 and its plant growth-promoting effects on poplar seedlings [J]. Annals of Microbiology, 2017, 67 (3): 219-230.
- [44] 初旭, 胡霞, 刘静, 等. 杉木根际溶磷菌的筛选鉴定及溶磷能力分析 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学版), 2021,

- 41 (2): 85-92.
- [45] 张建峰, 王冠雄, 黄佳, 等. 温度和干旱胁迫下绳状青霉菌 P1 的溶磷能力研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2021, 49 (3): 86-92.
- [46] 李凌凌, 杨进, 孙好婕, 等. 台湾假单胞菌的分离、鉴定及其对难溶性磷酸盐的溶解特性 [J]. 武汉科技大学学报, 2019, 42 (5): 354-364.
- [47] 刘辉, 吴小芹, 叶建仁, 等. 荧光假单胞菌的溶磷机制及其在杨树菌根际的定殖动态 [J]. 林业科学, 2021, 57 (3): 90-97.
- [48] Gyaneshwar P, Gattupalli N K, Parekh L J, et al. Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants [J]. Plant and Soil, 2002, 245 (1): 83-93.
- [49] 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.
- [50] Asea P E A, Kucey R M N, Stewart J W B. Inorganic phosphate solubilisation by two *Penicillium* species in solution culture and soil [J]. Soil Biology and Biochemistry, 1988, 20 (4): 459-464.
- [51] Illmer P, Barbato A, Schinner F. Solubilization of hardly soluble AlPO_4 with P-solubilizing microorganisms [J]. Soil Biology and Biochemistry, 1995, 27 (3): 257-263.
- [52] 陈哲, 吴敏娜, 秦红灵, 等. 土壤微生物溶磷分子机理研究进展 [J]. 土壤学报, 2009, 46 (5): 925-931.
- [53] Hussain M I, Asghar H N, Akhtar M J, et al. Impact of phosphate solubilizing bacteria on growth and yield of maize [J]. Soil and Environment, 2013, 32 (1): 71-78.
- [54] Khiangte L, Lalfakzuala R. Effects of heavy metals on phosphatase enzyme activity and indole-3-acetic acid (IAA) production of phosphate solubilizing bacteria [J]. Geomicrobiology Journal, 2021, 38 (6): 494-503.
- [55] 滕泽栋, 李敏, 朱静, 等. 解磷微生物对土壤磷资源利用影响的研究进展 [J]. 土壤通报, 2017, 48 (1): 229-235.
- [56] Ponmurugan P, Gopi C. In vitro production of growth regulators and phosphatase activity by phosphate solubilizing bacteria [J]. African Journal of Biotechnology, 2006, 5 (4): 348-350.
- [57] 陈丹阳, 李汉全, 张炳火, 等. 两株解磷细菌的解磷活性及作用机制研究 [J]. 中国生态农业学报, 2017, 25 (3): 410-418.
- [58] Pradhan M, Sahoo R K, Pradhan C, et al. Contribution of native phosphorous-solubilizing bacteria of acid soils on phosphorous acquisition in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Protoplasma, 2017, 254 (6): 2225-2236.
- [59] 宫安东, 孔宪巍, 翟新可, 等. 枯草芽孢杆菌 WY8-7 的溶磷、抑菌及促生长作用 [J]. 南京农业大学学报, 2019, 42 (4): 697-705.
- [60] 李宁, 王珊珊, 马丽丽, 等. 两株高效溶磷菌的溶磷能力及其对玉米生长和红壤磷素形态的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27 (2): 275-283.
- [61] Shete M H, Murumkar D R, Indi D V, et al. Effect of drought tolerant strains of phosphate solubilizing bacteria on growth and yield of Rabi sorghum [J]. Indian Journal of Dryland Agricultural Research and Development, 2018, 33 (1): 59-63.
- [62] Lucio V, Liliana I, Adriana F. Growth promotion of rapeseed (*Brassica napus*) associated with the inoculation of phosphate solubilizing bacteria [J]. Applied Soil Ecology, 2018, 132: 1-10.
- [63] Kunwar V S, Chimouriya S, Lamichhane J, et al. Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacteria from rhizosphere of coffee plant and evaluating their effects on growth and development of coffee seedlings [J]. BioTechnology: An Indian Journal, 2018, 14 (5): 1-10.
- [64] Imaningsih W, Kadarsah A, Rusmannurrachmad R D T. The capability of consortium phosphate solubilizing bacteria and IAA producing fungi on promoting elephant grass growth [J]. Jurnal Biodjati, 2019, 4 (1): 138-148.
- [65] 渠露露, 彭长连, 李淑彬. 一株溶植酸磷类芽孢杆菌的分离筛选及对水稻幼苗的促生作用 [J]. 应用生态学报, 2020, 31 (1): 326-332.
- [66] Liu X X, Jiang X X, He X Y, et al. Phosphate-solubilizing *Pseudomonas* sp. strain P34-L promotes wheat growth by colonizing the wheat rhizosphere and improving the wheat root system and soil phosphorus nutritional status [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2019, 38 (4): 1314-1324.
- [67] 杨婉秋, 敬洁, 朱灵, 等. 川西北高寒草甸植物根际促生菌筛选及其特性研究 [J]. 草地学报, 2021, 29 (6): 1174-1182.
- [68] 姜焕焕, 祁佩时, 王通, 等. 花生根际多功能固氮菌的分离及其耐盐碱特性研究 [J]. 生物技术通报, 2019, 35 (3): 24-30.
- [69] 李海云, 蒋永梅, 姚拓, 等. 蔬菜作物根际促生菌分离筛选、鉴定及促生特性测定 [J]. 植物保护学报, 2018, 45 (4): 836-845.
- [70] 千慧敏, 赵辉, 刘新涛, 等. 生防细菌 PA2101 和 PG3402 抑菌和促生特性的研究 [J]. 中国生物防治学报, 2020, 36 (1): 135-144.
- [71] 高晓星, 满百膺, 陈秀蓉, 等. 东祁连山线叶嵩草内生细菌 X4 的产吡啶乙酸、解磷、抗菌和耐盐特性研究及分子鉴定 [J]. 草业学报, 2013, 22 (4): 137-146.
- [72] 武志海, 刘晶晶, 付丽, 等. 溶磷菌对大豆根际土壤酶活性及微生物群落的影响 [J]. 中国农业大学学报, 2017, 22 (11): 58-67.
- [73] 张云霞, 雷鹏, 许宗奇, 等. 一株高效解磷菌 *Bacillus subtilis* JT-1 的筛选及其对土壤微生态和小麦生长的影响 [J]. 江苏农业学报, 2016, 32 (5): 1073-1080.
- [74] 陈莎莎, 孙敏, 王文超, 等. 溶磷真菌固体发酵菌肥对玉米生长及根际细菌群落结构的影响 [J]. 农业环境科学学报, 2018, 37 (9): 1910-1917.

Research progress on phosphorus-solubilizing microorganisms and their effects on plant growth

LÜ Jun¹, WANG Xiao-ya^{2*} (1. Zhazuo State-owned Forest Farm of Guizhou Province, Guiyang Guizhou 550200; 2. The Institute of Entomology, Guizhou University, Guiyang Guizhou 550025)

Abstract: Phosphorus, one of the essential nutrients for plant growth, mainly exists in soil in the form of insoluble phosphide, which is difficult to be directly absorbed by plants. Phosphate-solubilizing microorganisms, as an important part of soil phosphorus cycle, can transform insoluble phosphorus into soluble phosphorus which can be absorbed by plants through acidification and enzymatic hydrolysis, thus increasing the utilization rate of soil phosphorus by plants. Therefore, they are generally considered as important beneficial microorganisms that can promote plant growth. In this review, the species, ecological distribution characteristics, detection of phosphorus solubilizing ability, influencing factors of phosphorus solubilization, phosphorus solubilizing mechanism and application status of phosphate-solubilizing microorganisms were summarized, and the research prospects based on the problems existing in the current application of phosphate-solubilizing microorganisms was discussed.

Key words: phosphorus-solubilizing microorganisms; ecological distribution; influencing factors of phosphorus solubilization; phosphorus solubilization mechanism; plant promote growth