

微生物肥料的作用、机理及发展方向

李 乐¹, 孙 海¹, 刘政波¹, 刘 宁¹, 梁 薇², 张亚玉^{1*}

(1. 中国农业科学院特产研究所, 长春 130112; 2. 吉林市环境卫生科学研究所, 吉林 吉林 132000)

摘 要:微生物肥料应用于农业生产, 能促进植物生长, 改良土壤且不污染环境。本文综述微生物肥料提高作物产量、改善产品品质、提高植物的抗性、提高土壤肥力的作用, 重点阐明微生物通过促进营养元素吸收、分泌植物激素、提高植物抗性的作用机理, 并提出今后微生物肥料的发展方向。

关键词:微生物肥料; 作用; 机理; 发展方向

中图分类号: S144

文献标识码: A

文章编号: 1003-8701(2016)04-0063-07

Research on Mechanism and Development Direction of Microbial Fertilizer

LI Le¹, SUN Hai¹, LIU Zhengbo¹, LIU Ning¹, LIANG Wei², Zhang Yayu^{1*}

(1. Institute of Special Animal and Plant of Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, changchun 130112;

2. Jilin Institute of Environmental Health Sciences, Jilin 132000, China)

Abstract: Microbial fertilizer plays an important role in promoting plant growth, improving soil and environment friendly. Here, we reviewed the function of microbial fertilizer on the crop yields, product quality, resistance of plants to abiotic stress and soil fertility. We also focused on the mechanism of microbial fertilizer on the resistance of plants by promoting nutrient absorption, secreting plant hormones and producing secondary metabolites. We also pointed out the key orientations for future studies of microbial fertilizer.

Key words: Microbial fertilizer; Function; Mechanism; Development direction

肥料是作物的“粮食”, 在作物生产中发挥着不可替代的支撑作用。联合国粮农组织(FAO)1880年在亚太地区31个国家通过大量田间试验得出结论: 施肥可以提高粮食单产55%, 总产31%^[1]。数据显示, 1979年至2013年35年间, 我国化肥用量由1 086万t增至5 912万t, 年均增长率5.2%^[2], 粮食作物单位面积施肥量在284~363 kg/hm²之间, 严重超出了世界平均水平。化肥的不合理使用, 已经造成了土壤污染、大气污染、水体污染^[3-5]。国家“十二五”规划指出, 要加快发展现代农业, 完善现代农业产业体系, 发展高产、优质、高效、生态、安全农业, 解决农业源污染。农业部提出将化肥施用增长率控制在1%以内, 到2020年能够实现零增长^[6]。数据显示: 1949年到2000年, 我国化肥施用量与粮食产量同步增长, 但2000年以后, 化

肥的持续增加并没有提高粮食产量^[7]。2030年, 我国粮食需求将达到7.5亿t, 2014年我国粮食产量达到了6亿t, 即存在1.5亿t的粮食缺口, 提高单产是保障粮食安全的主要途径^[7]。如何在减少化肥施用的同时能够保证作物的产量甚至提高作物的产量是现代农业首先要解决的问题。微生物肥料具有改良土壤, 提高作物产量和品质, 对环境友好等特点, 近年来被大面积推广。

1 微生物肥料的概念、种类

微生物肥料又称微生物接种剂、微生物菌肥等。是指含有特定微生物活体的肥料产品, 用于农业生产中, 通过所含微生物的生命活动及其代谢产物, 增加植物养分的供应量或促进植物生长, 继而使农作物得到特定的肥料效应, 提高产量, 达到促进农作物生长或增产增收的效果, 改善农产品品质及农业生态环境的一类生物活体制品^[8-9]。

世界上最早的微生物肥料是德国在1895年首次生产并在豆科植物上应用的根瘤菌接种剂

收稿日期: 2016-04-05

基金项目: 吉林省科技厅项目(20150204053NY)

作者简介: 李 乐(1991-), 女, 在读硕士, 研究方向: 药用植物营养生理。

通讯作者: 张亚玉, 女, 博士, 研究员, E-mail: zyy1966999@sina.com

“Nitragin”,到20世纪30、40年代,美国、英国、澳大利亚等国家都有了自己的根瘤菌接种剂产业。截止2013年,欧美发达国家农业生产中,微生物肥料的使用已达到肥料总量的20%以上^[10]。

我国微生物肥料的研究、生产和应用已有近50年的历史。20世纪50年代初期生产的产品以根瘤菌接种剂为主。张宪武教授在东北地区150万hm²土地上大面积推广大豆根瘤菌接种剂技术,平均增产大豆10%以上^[11];20世纪50年代末除根瘤菌接种剂以外,还有其他的细菌和放线菌制剂^[12]。20世纪60、70年代微生物肥料的研究与生产发展较快。60年代“5406”抗生素肥是具有抗病、促生、营养等复合功能的微生物肥料^[13]。70至80年代中期,学者研究发现VA菌根在提高水分利用率和改善植物磷素的营养条件方面有显著效果。

目前市场上出现的微生物肥料主要分为:微生物菌剂类和微生物菌肥类。菌剂类主要有有机物料腐熟剂、根瘤菌菌剂、固氮菌菌剂、溶磷菌剂、硅酸盐菌剂、光合细菌菌剂、菌根菌剂、复合菌剂和生物修复菌剂;菌肥类产品即生物有机肥和复合微生物肥料。适用范围包括土壤、作物、秸秆、农残种类^[14-15]。

2 微生物肥料在作物生产上的作用

2.1 提高作物产量

大多数微生物肥料作为种子或土壤接种剂提高作物产量已经在多种作物上得到证实^[16-17]。雷春意等^[18]在小麦、玉米、番茄、马铃薯4种作物上进行微生物肥料应用的田间试验,结果表明:微生物肥料可使番茄、马铃薯化学肥料基肥用量降低30%~45%,小麦、玉米化学肥料基肥用量降低25%~30%,并使番茄、马铃薯、小麦和玉米的产量比常规施肥量分别提高11.5%、36.2%、4.7%和18.1%。王艾平等^[19]研究发现施用生物有机肥不仅促进水稻分蘖,增加有效穗数,而且生物有机肥处理后期能长时间维持较大的光合面积,更有利于光合产物的积累和子粒的充实,从而提高了水稻的产量。范作伟等^[20]研究发现施用微生物肥料可以增加玉米植株氮磷钾的含量,提高玉米产量。

2.2 改善作物品质

作物品质主要受到根系营养组分的影响,微生物肥料可以增加根系养分的供应,增强根系活力,促进植株生长发育,提高光合作用,减少呼吸

作用,提高作物品质。施用微生物菌肥黄瓜幼苗叶片的气孔导度和胞间CO₂摩尔分数增大,显著提高了黄瓜的净光合强度、雌花节率和坐果率,根系的活力增强,提高干物质、可溶性糖和Vc含量^[21-22]。周路阔等^[23]研究发现微生物肥料肥万钾能促进烟草的营养生长,施用肥万钾的烟草与对照相比根系发达,叶色浓绿,成熟落黄时间更长,烟叶质量有显著提高。施用百欧盖恩TM微生物菌肥可以提高枸杞的百粒重、年干果产量及总糖含量、甜菜碱含量、还原性维生素C含量以及氨基酸总量,从而提高枸杞品质^[24-25]。许永胜等^[26]研究表明生物菌肥拌种增加了裸燕麦籽粒粗蛋白、粗脂肪的含量,降低了中性洗涤纤维和酸性洗涤纤维含量,从而提高裸燕麦的品质。

2.3 提高植物的抗性

微生物肥料中所含的多种微生物与病原菌通过拮抗作用、竞争作用、重寄生等方式抑制植物根部病原菌的生长,除此之外,微生物肥料还可通过刺激根部发育,诱导植物自身病程蛋白表达,提高核酸的合成效率等方式提高植物的抗性^[17,27]。施用木里美微生物菌肥可显著改善苹果树植株的根系生长状况,明显增强了树势,降低了腐烂病及花脸病发病率^[28]。施用BIO生物有机肥可有效拮抗土壤中病原菌,降低病原菌对植株根系的侵染,提高香蕉、马铃薯、西瓜对细菌性枯萎病的抗性^[29-31]。

2.4 提高土壤肥力

微生物肥料主要功能是培肥地力,从施用量和性能上弥补化肥的不足。土壤有机质是土壤肥力的重要指标。腐殖质是土壤有机质的主体,直接影响土壤理化性状,从而影响土壤肥力。长期肥料定位试验表明施用有机肥可以提高土壤有机质、腐殖酸、胡敏酸和富里酸的含量,连续10年隔年施用有机肥、有机肥和磷肥配施使土壤有机质增加了8.4%~17.3%^[32]。施用微生物肥料后盐碱地土壤理化性质明显改善、营养元素和肥力状况均得到了提高^[33]。土壤有机质是土壤微生物获取营养物质的主要来源,而微生物代谢的加快加速了土壤有机质矿化,提高土壤养分的有效性^[34]。褚长彬等^[35]对柑橘研究发现混施有机肥与微生物肥料可以不同程度地增加土壤微生物的数量,提高土壤有机质的含量,从而提高土壤肥力。张朝轩等^[36]研究表明葡萄施用微生物肥料可以提高细菌、真菌、放线菌等微生物量,改善土壤理化性质,从而提高土壤肥力。

3 微生物肥料的作用机理

3.1 提高营养元素的吸收

3.1.1 促进NPK的吸收

NPK是植物必需的三大矿质元素。生物固氮是农业生产最主要的N素来源,而共生固氮系统在提高低氮土壤肥力和产量方面有显著作用^[37]。固氮反应由固氮酶催化,固氮反应方程式为: $\text{N}_2 + 8\text{H} + 8\text{e}^- + 16\text{ATP} \rightarrow 2\text{NH}_3 + \text{H}_2 + 16\text{ADP} + 16\text{Pi}$ ^[38]。经典的固氮酶是钼铁固氮酶,除此之外还有钒铁固氮酶和铁铁固氮酶及在热自养链霉菌(*Streptomyces thermoautotrophicus*)中存在的对氧不敏感的固氮酶系统^[39-40]。在大部分共生固氮中,根瘤菌依赖于根毛侵染植物研究的较为清楚。根瘤菌与相应的豆科植物产生信号交联,诱发植物分泌类黄酮,根瘤菌在类黄酮刺激下与根毛结合并在植物凝集素作用下侵入植物根部。类黄酮结合到根瘤菌内膜中,激活细菌的Nod因子。Myc因子是70%~90%的陆生植物与丛植菌根真菌共生信号识别的一部分,不仅能刺激菌根形成,也可以作为植物生长调节剂^[41-42]。

磷是仅次于氮之后的第二大营养元素。土壤中的磷在酸性土壤与铁、铝、锰形成难溶化合物,而在碱性土壤与钙反应剧烈,这些难溶性无机磷均不利于植物的吸收。研究发现,土壤中的微生物如芽孢杆菌属(*Bacillus*)、青霉菌属(*Penicillium*)均可以溶解难溶磷。溶磷的机理包括:(1)分泌有机酸如:苹果酸、葡萄糖酸、酮戊二酸单酰胺、乳酸等螯合矿物离子或降低pH值从而释放难溶性磷源,促进植物生长^[43-45]。Ki-Hyun Park等^[46]首次从人参根际土壤分离越南伯克氏菌(*Burkholderia vietnamiensis*),该菌在高盐、极端pH、低温的环境下,均可以将土壤中的难溶磷溶解,为植物提供矿质营养。(2)除了有机酸理论,一些由化能自养菌和质子泵分泌的盐酸、硝酸和硫酸等无机酸也可以溶解难溶磷^[43],皱褶青霉菌(*penicillium rugulosum*)^[47]通过质子泵溶解难溶磷。

钾元素也是植物生长发育必需的三大元素之一,微生物对含钾硅酸盐矿物的作用机理包括4个方面:(1)分泌有机酸。可对矿物质产生酸解和络合作用,酸碱度越大,溶解速率增大;(2)微生物分泌胞外物质堆积成生物膜。生物膜为微生物提供生活的微环境,同时又能够获取矿物质中的营养元素而且微生物与生物膜增加了矿物表面的持水作用,从而影响水岩反应速率;(3)分泌胞

外聚合物(多糖和蛋白质)与细菌形成细菌-矿物复合体,逐步溶蚀释放离子;(4)氧化还原过程使金属元素的价态发生改变,与有机酸络合,被植物利用, K^+ 的释放可能是多个过程共同作用的结果^[48-49]。彭云湘等^[50]研究发现土生空团菌等外生菌根真菌具有促进白云母风化并释放钾素的能力,并推测这种能力可能与菌丝、有机酸、多糖的协同作用有关。

3.1.2 铁载体

某些微生物可以分泌铁载体,促进植物根系对铁的吸收。铁载体是一种低分子量配位体,由侧链和与 Fe^{3+} 有强亲和力配体的功能团两部分组成^[51]。单子叶禾本科植物在铁胁迫下,可以分泌麦根酸(DMA)类高铁载体经细胞质膜上的转运蛋白TOM1进入根际,螯合 Fe^{3+} 从而活化土壤中难溶铁,通过质膜上的特定的载体蛋白YS1和YSL进入根细胞^[52-53]。Radzki等^[54]研究发现,细菌分泌的铁载体输送到番茄的根部,可以提高叶片叶绿素和铁的含量,能缓解因缺铁而引起的叶片失绿症,提高番茄的产量,并且这种作用有无细菌存在的情况下均可发生,据此可以开发有机铁螯合剂。

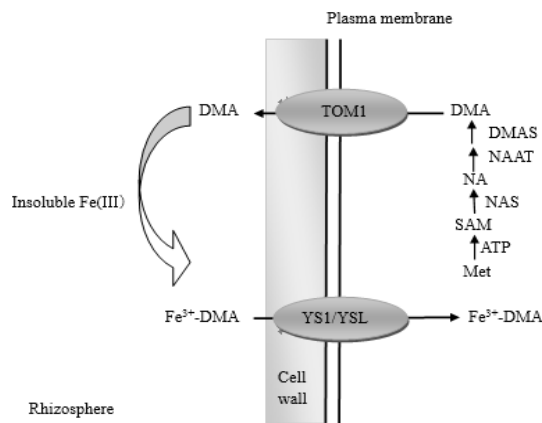


图1 单子叶禾本科植物吸收铁的机制

微生物在解析土壤中微量元素方面也有相关报道。目前超过40个元素受微生物活性影响,如微量元素:锰、钼、铜、镍、铈、锌,这些元素参与多个化学反应过程,在细胞行使其功能过程中均发挥重要的作用^[51]。千淋兆等^[56]通过对草酸青霉菌、黑曲霉和巨大芽孢杆菌三种解磷微生物菌剂的田间试验表明,微生物菌剂提高了土壤有效磷含量,降低了土壤pH值,增加土壤交换性Ca、Mg和有效性Fe、Cu、Zn含量。

3.2 分泌植物激素

通过与有益微生物的相互作用,植物可以分

泌一些激素类物质,如 IAA、赤霉素、细胞分裂素等。Hussain 等^[56]报道指出在大田试验中接种固氮菌(*Azotobacter*),玉米产量提高 19.6%,这可能与固氮菌产生植物激素类物质有关。固氮螺菌(*Azospirillum brasilense*)以 NO 作为信号分子,诱导产生 IAA 改变植物根系结构,从而诱导番茄幼苗不定根和根毛的发生,促进根生长,提高根干重^[58-59]。一般来说,大多数(>80%)的 PGPR(Plant growth-promoting rhizobacteria)能够经色氨酸代谢途径分泌生长素特别是 IAA、吲哚丁酸或类似化合物促进植物生长,PGPR 分泌细胞分裂素的报道较少,可能缺少用于检测细胞分裂素的方法^[38]。微生物分泌赤霉素的研究也有报道,豆科植物结瘤附近的赤霉素浓度高于根附近的其他组织,这说明根瘤菌可能产生赤霉素类物质^[43]。Solano^[60]从 *Alnus glutinosa* 根际分离得到两株芽孢杆菌可以产生高浓度的赤霉素。

3.3 次级代谢产物

一些微生物的代谢产物如多氧霉素、农霉素、链霉素、抗生素、氰化氢、卵磷脂酶 C 等,可对许多病原菌产生抑制作用,提高作物的防病、抗病能力,从而实现增产增收。徐同等^[61]研究发现木霉可以寄生在植物病原真菌的菌丝和菌核,分泌几丁质酶降解细胞壁,使之软腐并失去萌发能力,将几丁质基因导入水稻品种台北 309 和农虎 6 号中,发现其可以抗水稻纹枯病。占新华等^[62]报道栖居在土壤中的 FPs 和培养物中分离得到多种抗生素,如卵霉素、吩嗪-1-羧酸等,并在离体和活体条件下证实这些抗生素及其产生菌对许多病原真菌都有拮抗作用和抑制作用;有益微生物定殖在植物根部,与有害微生物竞争养分和生态位,从而对其产生竞争性排除作用。

3.3.1 产生 ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)脱氨酶

生物胁迫(病虫害侵染)和非生物胁迫(盐害、干旱、水涝、重污染)都会导致植物产生乙烯,乙烯过量产生导致植物生长发育受阻或死亡,特别是植物幼苗。ACC 生成乙烯的反应式为: $\text{ACC} + \text{O}_2 \rightarrow \text{C}_2\text{H}_4 + \text{CO}_2 + \text{HCN} + 2\text{H}_2\text{O}$ 。ACC 脱氨酶可以分解乙烯的合成前体,生成氨和 α -丁酮酸,抑制乙烯的三重反应,细菌也可以将氨和 α -丁酮酸作为氮源,所以植物接种含 ACC 脱氨酶的植物促生菌(PGPR)可以更好地抵御逆境,促进养分吸收,提高作物产量^[63]。Uchiumi 等^[64]研究表明根瘤菌分泌 ACC 脱氨酶分解 ACC 促进豆科植物的结瘤。Ch-

innadurai 等^[65]从水稻叶际中分离出产 ACC 脱氨酶的甲基营养菌,该菌株使乙烯降低到原有水平 60%~80%,从而增加水稻、番茄根和幼苗的长度。Mayak 等^[66]报道具 ACC 脱氨酶的非色菌(*Achromobacter piechaudii*)能降低高盐胁迫(172 mmol/L)下番茄幼苗乙烯含量,但不影响 Na 的吸收,同时可以促进少量 K 和 P 的吸收,显著增加番茄幼苗的鲜重和干重,增强番茄幼苗的光合作用。Kong 等^[67]发现在铜胁迫下,天蓝苜蓿接种经过 *acd* 基因改造的根瘤菌工程菌产生高浓度的 ACC 脱氨酶降低乙烯含量,植株的干重高于接种野生菌株,铜的吸收量高但是运输到地上部分的量低于接种野生菌株。Pragash 等^[68]发现含 ACC 脱氨酶的黄杆菌(*Chryseobacterium aquaticum*)PUPC1 及其蛋白酶对轮斑病菌(*pestalotiopsis thea*)和玉米弯孢叶斑病菌(*Curvu laria lunata*)等病原真菌具有一定的抗性。

3.3.2 丛枝菌根真菌提高植物的抗性

丛枝菌根是生态系统中广泛分布的一类与植物根系共生的有益微生物。自然条件下,80%以上的陆生植物种都可以形成囊泡-丛枝菌根(VAM)^[69]。AM 真菌提高植物抗性的机理包括:(1)促进植物养分的吸收;(2)直接与病原体竞争光合产物和入侵、定殖位点;(3)通过外延菌丝增加根吸收的表面积,形成丛枝维持根细胞活性,弥补病原物侵染导致根生物量及功能的损失;(4)改变植物根际微环境,调节植物与植物、植物与昆虫的关系;(5)改变植物根系形态或解剖结构,从而有效减缓病原体侵染根系的进程;(6)激活诱导植株体内抗病防御体系的启动^[70-72]。秦海滨等^[73-74]研究发现温室黄瓜接种菌根真菌后,黄瓜产量、黄瓜总糖、干物质质量和维生素、C、N、P、K、Zn、Cu 等营养物质含量也有增加,并且可以增强黄瓜幼苗对立枯病的抗性。接种摩西球囊霉显著降低草莓地上部分和根系中草莓枯萎病、胶孢炭疽菌病害发生率及病症严重程度,植株 SOD、DPPH 自由基清除活性、总多酚含量和抗坏血酸含量增加^[75]。刘世亮等^[76]发现丛枝菌根真菌提高土壤中的酶活性,从而促进了土壤中 B[a]P 的降解,强化植物修复作用。

4 展 望

微生物肥料在我国应用已有一段时间,对于微生物肥料提高植物对营养元素的吸收、分泌激素类物质促进植物生长、产生次级代谢产物,降

低逆境胁迫下植物乙烯水平,形成植物—菌根真菌等方式提高植物抗性等方面均有相应的研究,但研究深度参差不齐。例如根瘤菌及固氮菌的固氮机理及根际促生菌促进植物生长及防控土传病害方面研究的相对深入;微生物溶解土壤中难溶性磷钾虽有相关报道,但其作用机制及分子机理尚不清楚。

未来应进一步加强微生物肥料的基础研究。性能优异的菌种仍然是肥料微生物的核心,如具有肥效的内生菌株和抗病性高的菌株。应用高通量技术及常规筛选技术突破菌种筛选策略单一等问题。棉花根系分泌物凝集素在根际促生细菌与根吸附过程中的信号交换、相互识别过程中具有重要作用,因此采用选择性平板和凝集素作为双重筛选工具,可从棉花根际筛选出大量有益菌株^[77]。对已得到的优良菌株,加强菌株分子水平及代谢水平、与宿主互作的分子机制及其根系分泌物的信号的研究,为其根部定植提供理论依据。

根据不同地区生态环境条件下需肥植物类型的不同,确定更多肥料微生物与根系互作的信号物质并阐释其调控肥料微生物功能基因表达和根际行为的分子机制,克服肥料微生物在不同地区土壤适应性差、根际定殖能力弱等问题。

在非生物逆境胁迫下,采用高通量测序技术测定肥料微生物转录组数据结合基因芯片、定量PCR、宏基因组等其他研究手段,比较肥料微生物在不同环境条件下进行的转录调控及对微生物代谢活动产生的影响,为阐明肥料微生物提高植物抗逆的分子机制及参与的信号途径提供依据。枯草芽孢杆菌 GB03 接种拟南芥,转录分析发现,在高盐条件下,枯草芽孢杆菌 GB03 产生挥发性有机化合物提高根组织 K^+ 高亲和性运输蛋白 (*hkt1*) 基因转录表达下调,而使茎组织 (*hkt1*) 的转录表达上调,进而维持整个植株的 Na^+ 在较低水平从而促进植株的生长^[78]。由于气候变化与人口增长对农业产生的影响,未来会有更多的研究集中在肥料微生物提高植物对非生物逆境胁迫的抗性研究。

参考文献:

[1] 朱兆良,金继运.保障我国粮食安全的肥料问题[J].植物营养与肥料学报,2013,12(3):342-359.
[2] 沈静文.农业部正式启动2020年化肥、农药使用量零增长行动[J].农药市场信息,2015(7):11.
[3] 马文奇,张福锁,张卫锋.关乎我国资源、环境、粮食安全和可持续发展的化肥产业[J].资源科学,2005,27(3):33-40.

[4] 吕家珑,王旭东.长期单施化肥对土壤性状及作物产量的影响[J].应用生态学报,2001,12(4):569-572.
[5] 唐海龙.有机肥与化肥配施对土壤环境质量影响的研究[D].泰安:山东农业大学,2012.
[6] 中华人民共和国农业部.到2020年化肥使用量零增长行动方案[J].青海农技推广,2015(2):3-5.
[7] 丁晨方.组合模型分析方法在我国粮食产量预测中的应用[J].农业现代化研究,2007,28(1):101-103.
[8] 李俊,沈德龙,姜昕.我国微生物肥料行业的现状与发展对策[J].农业质量标准,2003(3):27-29.
[9] 谢明杰,程爱华,曹文伟.我国微生物肥料的研究进展及发展趋势[J].微生物学杂志,2000,20(4):42-45.
[10] 张瑞福,颜春荣,张楠,等.微生物肥料研究及其在耕地质量提升中的应用前景[J].中国农业科技导报,2013,15(5):8-16.
[11] 孟瑶,徐凤花,孟庆有,等.中国微生物肥料研究及应用进展[J].中国农学通报,2008,24(6):276-283.
[12] 吴建峰,林先贵.我国微生物肥料研究现状及发展趋势[J].土壤,2002,34(2):68-73.
[13] 周法永,卢布,顾金刚,等.我国微生物肥料的发展阶段及第三代产品特征探讨[J].中国土壤与肥料,2015(1):12-17.
[14] 李章良,孙珮石.土壤污染的生物修复技术研究进展[J].生态科学,2003,22(2):189-192.
[15] 徐晓磊.微生物肥料的种类、技术指标与生产—访农业部微生物肥料和食用菌菌种质量监督检验测试中心主任李俊[J].中国农资,2012(41):25.
[16] Singh J S, Pandey V C, Singh D P. Efficient soil microorganisms: a new dimension for sustainable agriculture and environmental development[J]. Agric Ecosyst Environ, 2011, 140(3-4): 339-353.
[17] 寇永磊.微生物肥料对玉米的促生作用及G1菌株抗逆性研究[D].郑州:郑州大学,2012.
[18] 雷春意.微生物肥料在不同作物上的应用效果[J].内蒙古农业科技,2008(4):66-67.
[19] 王艾平,邓接楼.生物有机肥对水稻产量和品质影响的研究[J].作物杂志,2006(5):28-30.
[20] 范作伟,孙甜田,吴海燕.磷微微生物肥料配方筛选及其效果验证[J].吉林农业科学,2015,40(4):34-38.
[21] 王明友,李光忠,杨秀凤,等.微生物菌肥对保护地黄瓜生育及产量、品质的影响研究初报[J].土壤肥料,2003(3):38-40.
[22] 孙玉良,曹齐卫,张卫华,等.微生物菌肥对黄瓜幼苗生长及生理特性的影响[J].西北农业学报,2012,21(2):132-136.
[23] 周路阔,欧阳政新,何志红,等.微生物肥料肥万钾在烟草上的应用效果[J].农业与技术,2015,35(1):47-49.
[24] 程乾斗.微生物肥料对枸杞生长发育影响的研究[D].兰州:甘肃农业大学,2014.
[25] 陈娜.微生物有机肥对枸杞荧光参数和生长结实及土壤养分的影响[D].兰州:甘肃农业大学,2013.
[26] 许永胜,曾昭海,张凯,等.生物菌肥替代氮肥对裸燕麦产量和品质的影响[J].吉林农业科学,2015,40(4):21-25.

- [27] 连玲丽,谢荔岩,陈锦明,等.生防菌EN5的定殖能力及其对根际土壤微生物类群的影响[J].植物保护,2011,37(2):31-35.
- [28] 王洋娟.微生物菌肥对苹果树体生长及病害防控的研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2014.
- [29] 何欣,郝文雅,杨兴明,等.生物有机肥对香蕉植株生长和香蕉枯萎病防治的研究[J].植物营养与肥料学报,2010,16(4):978-985.
- [30] 凌宁,王秋君,杨兴明,等.根际施用微生物有机肥防治连作西瓜枯萎病研究[J].植物营养与肥料学报,2009,15(5):1136-1141.
- [31] Chuanyu Ding, Qirong Shen, Wei Chen, et al. Evaluation of rhizosphere bacteria and derived bio-organic fertilizers as potential biocontrol agents against bacterial wilt (*Ralstonia solanacearum*) of potato[J]. Plant Soil, 2013, 366(1): 453-466.
- [32] 汪红霞,廖文华,孙伊辰,等.长期施用有机肥和磷肥对潮褐土壤有机质及腐殖质组成的影响[J].中国土壤与肥料,2014(6):39-43.
- [33] 宋玉珍.微生物肥料在松嫩平原盐碱地造林中的应用研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2009.
- [34] 蒋端生.南岳森林土壤有机质的研究[J].湖南农业科学,2001(2):26-29.
- [35] 褚长彬,吴淑杭,张学英,等.有机肥与微生物肥配施对柑橘土壤肥力及叶片养分的影响[J].中国农学通报,2012,28(22):201-205.
- [36] 张朝轩,杨天仪,吴淑杭,等.微生物肥料对土壤生态及葡萄叶片叶绿素荧光特性的影响[J].天津农业科学,2011,17(1):92-95.
- [37] Zahran H. Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 1999, 63(4): 968-989.
- [38] Dalton D A, Kramer S. Nitrogen-fixing bacteria in non-legumes [M]. Berlin: Springer, 2006: 105-130.
- [39] 马贵兴,井申荣.固氮分子机理及固氮基因转移研究进展[J].生命科学,2013,25(1):113-118.
- [40] Ribbe M, Gadkari D, Meyer O. N_2 fixation by streptomyces thermoautotrophicus involves a molybdenum-dinitrogenase and a manganese-superoxide oxidoreductase that couple N_2 reduction to the oxidation of superoxide produced from O_2 by a molybdenum-CO dehydrogenase[J]. Journal of Biological Chemistry, 1997, 272(42): 26627-26633.
- [41] Beatty P H, Good A G. Future prospects for cereals that fix nitrogen[J]. science, 2011, 333(6041): 416-417.
- [42] Maillat F, Poinot V, André O, et al. Fungal lipochitoooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza[J]. Nature, 2011, 469(7328): 58-63.
- [43] Khan M S, Zaidi A, Ahmad E. Mechanism of Phosphate Solubilization and Physiological Functions of Phosphate-Solubilizing Microorganisms[M]. Berlin: Springer, 2014: 31-62.
- [44] Shahid M, Hameed S, Imran A, et al. Root colonization and growth promotion of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by phosphate solubilizing *Enterobacter* sp. Fs-11[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2012, 28(8): 2749-2758.
- [45] Vyas P, Gulati A. Organic acid production in vitro and plant growth promotion in maize under controlled environment by phosphate-solubilizing fluorescent *Pseudomonas*[J]. BMC microbiology, 2009, 9(1): 174.
- [46] Park K H, Lee O M, Jung H I, et al. Rapid solubilization of insoluble phosphate by a novel environmental stress-tolerant *Burkholderia vietnamiensis* M6 isolated from ginseng rhizospheric soil[J]. Microbiol Biotechnol, 2010(86): 947-955.
- [47] Reyes I, Bernier L, Simard R R, et al. Effect of nitrogen source on the solubilization of different inorganic phosphates by an isolate of *Penicillium rugulosum* and two UV-induced mutants[J]. FEMS Microbiology Ecology, 1999, 28(3): 281-290.
- [48] 吴涛,陈骏,连宾.微生物对硅酸盐矿物风化作用研究进展[J].矿物岩石地球化学通报,2007,26(3):263-268.
- [49] 王雪,袁晓凡,赵兵,等.胶质芽孢杆菌培养条件及发酵工艺的研究进展[J].过程工程学报,2010,10(2):409-416.
- [50] 彭云湘,宋森, Pedrucci I, 等.土生空团菌对白云母的风化作用及解钾特性[J].微生物学报,2015,55(3):282-291.
- [51] Shilev S, Naydenov M, Prieto M S, et al. PGPR as inoculants in management of lands contaminated with trace elements[M]. Berlin: Springer, 2012: 259-277.
- [52] Nozoye T, Nagasaka S, Kobayashi T, et al. Phytosiderophore efflux transporters are crucial for iron acquisition in graminaceous plants[J]. Journal of Biological Chemistry, 2011, 286(7): 5446-5454.
- [53] Curie C, Panaviene Z, Loulergue C, et al. Maize yellow stripe1 encodes a membrane protein directly involved in Fe (III) uptake [J]. Nature, 2001, 409(6818): 346-349.
- [54] Lee S, Jeon J S, An G. Iron homeostasis and fortification in rice. J Plant Biol[J]. Journal of Plant Biology, 2012, 55(4):261-267.
- [55] Radzki W, Manero F J G, Algar E, et al. Bacterial siderophores efficiently provide iron to iron-starved tomato plants in hydroponics culture[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2013, 104(3): 321-330.
- [56] 千淋兆,龚明波,顾金刚,等.溶磷微生物菌剂对土壤营养元素及玉米生长的影响[J].农业资源与环境学报,2014,31(5):425-431.
- [57] Hussain A, Arshad M, Hussain E. Response of maize (*Zea mays*) to *Azotobacter* inoculation under fertilized and unfertilized conditions[J]. Biology and fertility of soils, 1987, 4(1-2): 73-77.
- [58] Hadas R, Okon Y. Effect of *Azospirillum brasilense* inoculation on root morphology and respiration in tomato seedlings[J]. Biology and fertility of soils, 1987, 5(3): 241-247.
- [59] Creus C M, Graziano M, Casanovas E M, et al. Nitric oxide is involved in the *Azospirillum brasilense*-induced lateral root formation in tomato[J]. Planta, 2005, 221(2): 297-303.
- [60] Ramos-Solano B, García J A L, García-Villaraco A, et al. Siderophore and chitinase producing isolates from the rhizosphere of *Nicotiana glauca* Graham enhance growth and induce systemic resistance in *Solanum lycopersicum* L.[J]. Plant Soil, 2010, 334(1-2): 189-197.
- [61] 徐同,柳良好.木霉几丁质酶及其对植物病原真菌的拮

- 抗作用[J]. 植物病理学报, 2002, 32(2): 97-102.
- [62] 占新华, 蒋延惠, 徐阳春, 等. 微生物制剂促进植物生长机理的研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 1999, 5(2): 97-105.
- [63] Glick B R, Todorovic B, Czarny J, et al. Promotion of Plant Growth by Bacterial ACC Deaminase[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2007(26): 227-242.
- [64] Uchiumi T, Ohwada T, Itakura M, et al. Expression islands clustered on the symbiosis island of the *Mesorhizobium loti* genome [J]. Bacteriol, 2004, 186(8): 2439-2448.
- [65] Chinnadurai C, Balachandar D, Sundaram S P. Characterization of ACC deaminase producing methylobacteria from phyllosphere of rice and their role in ethylene regulation[J]. World Microbiol Biotechnol, 2009, 25(8): 1403-1411.
- [66] 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(6): 565-572.
- [67] Kong Z, Glick B R, Duan J, et al. Effects of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase-overproducing *Sinorhizobium meliloti* plant growth and copper tolerance of *Medicago lupulina*[J]. Plant and Soil, 2015, 391(1-2): 383-398.
- [68] Pragash M G, Naik P R. Characterization of *Chryseobacterium aquaticum* strain PUPC1 producing a novel antifungal protease from rice rhizosphere soil[J]. Journal of microbiology and biotechnology, 2009, 19(1): 99-107.
- [69] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. New York: Academic Press, 1997: 11-12.
- [70] 孙吉庆, 刘润进, 李 敏. 丛枝菌根真菌提高植物抗逆性的效应及其机制研究进展[J]. 植物生理学报, 2012, 48(9): 845-852.
- [71] Azcón-Aguilar C, Barea J M. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens—an overview of the mechanisms involved[J]. Mycorrhiza, 1997, 6(6): 457-464.
- [72] 罗巧玉, 王晓娟, 李媛媛, 等. AM真菌在植物病虫害生物防治中的作用机制[J]. 生态学报, 2013, 33(19): 5997-6005.
- [73] 秦海滨, 贺超兴, 张志斌, 等. 丛枝菌根真菌对温室黄瓜生长及产量品质的影响[J]. 中国瓜菜, 2008(6): 10-13.
- [74] 秦海滨, 张志斌, 贺超兴. 丛枝菌根真菌提高黄瓜幼苗抗立枯病作用研究[J]. 华北农学报, 2014, 29(S1): 98-102.
- [75] Li Y, Yanagi A, Miyawaki Y, et al. Disease Tolerance and Changes in Antioxidative Abilities in Mycorrhizal Strawberry Plants[J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 2010, 79(2): 174-178.
- [76] 刘世亮, 骆永明, 丁克强, 等. 苯并[a]芘污染土壤的丛枝菌根真菌强化植物修复作用研究[J]. 土壤学报, 2004, 41(3): 336-342.
- [77] 姚丽娟, 唐欣昀, 常慧萍. 棉花根际促生细菌的研究进展[J]. 中国土壤与肥料, 2010(6): 8-12.
- [78] Zhang H, Kim M S, Sun Y, et al. Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter HKT1[J]. Molecular plant-microbe interactions: MPMI, 2008, 21(6): 737-744.

(责任编辑: 王 昱)