

有益微生物菌肥对农作物的作用机制研究进展

武杞蔓 张金梅 李玥莹 张颖

(沈阳师范大学生命科学学院, 沈阳 110034)

摘要: 微生物肥料是一种对环境友好的新型生物肥料, 可以促进植物生长, 提高果实品质, 改善土壤质量, 通过在植物和微生物之间构建良好的联系, 实现环境的可持续发展, 形成“可循环经济”, 从而有效促进有机农业的整体发展。就有益微生物菌肥改善土壤理化性质、促进植物生长和改善果实品质、提高植物抗逆性和抗病性等方面进行了综述, 并简要介绍了微生物与植物相互作用的分子机制, 对微生物菌肥在有机农业上的应用前景进行了展望。

关键词: 微生物菌肥; 农作物; 土壤微生物; 有机农业; 分子机制

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2020-0846

Recent Advances on the Mechanism of Beneficial Microbial Fertilizers in Crops

WU Qi-man ZHANG Jin-mei LI Yue-ying ZHANG Ying

(School of Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034)

Abstract: Microbial fertilizer is a new type of environmentally friendly biological fertilizer, and it may promote plant growth, increase fruit quality, and improve soil quality. By building a fine connection between plants and microorganisms, the environment can be developed sustainably and “Circular economy” may be formed, which thereby effectively promotes the overall development of organic agriculture. This article reviews the roles of beneficial microbial fertilizers in improving soil physical and chemical properties, promoting plant growth and improving fruit quality, as well as increasing plant stress resistance and disease resistance. It also briefly introduces the molecular mechanisms of the interactions between microorganisms and plants. Meanwhile it prospects the application prospects in organic agriculture.

Key words: microbial fertilizer; crops; soil microorganisms; organic agriculture; molecular mechanism

随着人们生活品质的不断提高, 特别是人们对优质食品需求的不断提高, 对人体安全、没有危害、品质上乘的有机农产品及绿色食品日益受到青睐。绿色食品生产中使用的肥料首先要能够促进植物生长和提高果实品质; 其次肥料中的有害成分在植物中没有残留, 最重要的肥料施用不能对生态环境造成不良影响, 微生物菌肥满足以上 3 个条件。近年来, 我国已经利用微生物制成了多种功能的生物肥, 不仅能够改善果实品质、增加农产品的产量, 还能

减少环境污染, 为有机农业的发展提供更多可能。

微生物肥料作为一种新型生物肥料, 是通过具有活性的微生物生命活动来使作物获得生长发育所需要的营养^[1], 通过在植物根际产生生长素、嗜铁素等生物物质, 进而影响植物某方面的信号通路, 达到促进生长、提高抗性的目的。微生物菌肥和普通生物肥相比, 可以作用于多种作物, 不必局限于一种作物。除此之外, 微生物菌肥对土壤的要求并不高, 一般来讲, 作物能够生长的土地都可以施用

收稿日期: 2020-07-10

基金项目: 辽宁省科学技术基金博士启动项目(20170520357), 沈阳市科技局中青年科技创新人才项目(RC170190), 辽宁省科学计划项目(2017208001), 沈阳师范大学优秀人才计划

作者简介: 武杞蔓, 女, 硕士研究生, 研究方向: 分子生物学; E-mail: 1730056486@qq.com

通讯作者: 张颖, 女, 博士, 副教授, 研究方向: 设施逆境栽培; E-mail: f5944@163.com

微生物菌肥,平衡土壤的酸碱度,改善土壤的理化性质,进而促进作物生长;增加土壤中有益微生物的数量及活性,增加土壤中的有机质,阻止病原菌入侵,从而增强作物本身的抵抗病害的能力。

本文就微生物菌肥促进作物生长、提高果实品质、增强抗性以及改善土壤理化性质及微生物与植物相互作用的分子机制等方面进行了综述;应用微生物菌肥可以解决农药与化学肥料施用带来的一系列土壤有机质含量下降和生态环境污染问题,促进有机农业的发展,进而提高农民收入,发展农村经济,有极大的发展潜力。

1 微生物菌肥改善土壤理化性质的作用机制

微生物菌肥能活化有机质。土壤中含有丰富的有机质、腐殖质等营养物质,这些物质只有通过微生物的代谢作用或分解作用才能够被植物所利用,才能给植物提供生长所需的营养。菌肥中的微生物可以与植物形成共生体系,通过代谢活动直接提供给植物可以利用的营养物质,还可以帮助改善土壤某些物理特性、加强土壤还原力,提供给植物有益的生存环境,刺激土壤中有机质释放营养,改善植物根际土壤的理化性质,达到促进植物生长发育、提高产量的作用。

微生物菌肥能提高土壤酶活力。在农田人工生态系统中,微生物家族在其中占有重要地位,微生物通过自身的生命活动影响植物的代谢过程,在分子水平上微生物与植物之间如何相互作用一直以来都是科学家们研究的重点,土壤中的酶活性与植物的生命活动息息相关。邱吟霜等^[2]的研究表明施用有机肥可以增加土壤蓄水能力,改善土壤通透性,降低土壤密度,增加土壤所含养分,提高土壤生产力。而施用微生物菌肥,显著增加了土壤中微生物的数量,提高了土壤中脲酶和糖酶的活性,保证了微生物群落及农田生态系统的平衡,有利于形成稳定的菌群结构^[3]。

微生物菌肥能提高土壤肥力。微生物菌肥中的功能微生物会产生一些糖类等次生代谢产物,然后与植物分泌的某些粘性物质有机结合在一起形成团聚体,这样可以增加土壤黏性、减少土壤有机质的损失,增加土壤保水保肥的能力,有利于提升土壤

肥力。

微生物菌肥能够改善土壤质量问题。现代农业中一些农田大量使用化学肥料,致使土壤条件变得恶劣、土壤有机质含量下降、土壤中某些元素含量严重超标,进而导致土壤中的微生物数量急剧下降,分解有机物的能力下降,土壤肥力不足,最终不能为作物提供需要的养分,影响植物的生长发育。施用微生物菌肥可以有效改善以上情况,微生物菌肥中含有丰富的有益微生物,这些小生物活动能力和适应环境的能力都很强,浇灌到土壤中,还会产生能够使土壤松散的代谢产物,提高土壤透气度,解决土壤板结的问题,提高土壤的肥沃程度。不仅如此,这些微生物聚集在植物根系,还能提高植物对病害的抵抗能力,减少患病率。有研究表明微生物代谢产生的有机酸能够使土壤脱盐脱碱,降低盐碱地中的有害离子,提高土壤养分的有效性^[4]。黏性比较强的土地,虽然有机质含量丰富,但是植物利用起来却很困难,施用微生物菌肥可以通过增加黏土之间的空间间隙,提高土壤通透性,有效改善这一问题^[5]。

从分子的角度来分析,一些固氮菌、溶磷菌及解钾菌中的相关基因在改善植物营养方面发挥着直接作用。研究发现在高磷条件下,从具有溶磷效果的假单胞菌 *wj1* 中克隆得到的 *gdh* 基因表达量最高^[6]; *pqq* 基因密切调控与溶磷作用有关的葡萄糖酸的产生^[7]; *fdxN* 基因编码高效共生固氮所需的铁氧还蛋白,在固氮过程中发挥重要作用, *nifQ* 基因与 *nifB*、*nifE*、*nifN* 在合成固氮酶的铁钼辅因子中起关键作用^[8]。总之,这些微生物之所以能够发挥溶磷和固氮的作用,是因为溶磷和固氮作用的相关基因通过调控生成了蛋白及其他物质,进而达到溶磷和固氮的作用,这些生成的蛋白及其他物质对植物的生长发育至关重要。

2 微生物菌肥促进作物生长的作用机制

微生物菌肥中富含各种微生物,这些微生物可以改善植物根际土壤性质,增加土壤有机质含量,增加根际有益微生物数量,从而达到促进植物生长、增加植物对不良环境的抗性、提高植物对病害的抗性、改善果实品质的功效。

2.1 微生物菌肥的促生作用

研究发现,微生物菌肥对黄瓜、大豆、番茄、辣椒等植物的产量、结果率、根系状态等各个方面都有较明显的促进作用。Selvakumar 等^[9]研究发现用毛状野豌豆和堆肥处理红辣椒,比用化学肥料处理更能促进红辣椒植物的生长;刘燕等^[10]研究发现施用带有枯草芽孢杆菌的肥料能够促进黄瓜生长,增加黄瓜单株结果数和单果重,大幅度提升黄瓜产量;王书娟等^[11]研究发现施用微生物菌肥处理的番茄果实较大,皮色深红,果皮较薄,汁液较多,生长势强、抗病性好;黄玉波等^[12]采用复合微生物菌肥对大豆进行处理,结果表明根系的根条数以及根瘤数明显提高。由此可见,施用微生物菌肥能够促进农作物的生长,增加果实的产量,改善果实的风味,这对有机农业的发展有很大的促进作用。

近年来,随着农业的发展和饮食水平的提升,人们对水果蔬菜的质量提出了更高的要求,更加注重食品的安全和风味,尤其喜欢无污染、口感佳、品质上乘的有机食品。微生物菌肥可以从维生素含量、可溶性糖、可溶性蛋白、有机酸、硝酸盐等方面来改善果实品质,提升水果的口感,使果实达到绿色食品的标准。维生素含量、可溶性糖含量、有机酸和可溶性蛋白质含量都是评测果实品质的指标,其含量越高,说明果实品质越好;硝酸盐特别是亚硝酸盐对人体健康有极大危害,其含量越高,说明果实品质越差。

研究表明,随着微生物菌肥施用量逐步的增加,维生素含量、可溶性糖含量和可溶性蛋白质含量3种指标总体呈上升趋势,硝酸盐含量呈逐渐下降趋势^[13]。这说明施用微生物菌肥对提高黄瓜品质具有重要作用。余小兰等^[14]的研究表明施用巨大芽孢杆菌,可提高小白菜产量,降低硝酸盐含量,改善小白菜品质。此外,微生物菌肥还可以显著促进白菜的生长发育,提高白菜的单株鲜重和叶绿素含量,降低白菜的硝酸盐含量,提高可溶性糖含量和维生素含量,同时增强土壤中酶的活性^[15]。因此,施用微生物菌肥可以降低农作物中硝酸盐含量,提高可溶性糖和可溶性蛋白含量,改善农作物品质,这可能是通过提高土壤中酶的活性来实现的,需要更进

一步的研究探索。

2.2 微生物菌肥促进植物生长的机制

植物生长发育所需要的水分和营养物质从植物根际吸收,然后运输到植物的各个组织。植物根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR),是生活在植物根际能够刺激植物生长同时还能抑制病原菌生存的细菌,在植物的生长过程中发挥重要作用^[16]。微生物菌肥中起主要作用的就是这些根际促生菌 PGPR,它们生存在植物根系或根际土壤,具有固定氮元素、溶解磷元素、分泌抗生素与植物激素等物质的作用。

PGPR 参与促进植物生长发育的各种机制。科学家们筛选了对拟南芥早期生长有效的 PGPR 得到了一种枯草芽孢杆菌 L1 (BsL1),发现 BsL1 通过促进硝酸盐的同化和利用,促进植物生长和各种代谢物质的产生,从而使植物在正常条件下生长的更好,在拟南芥、小麦和生菜上有明显的促生效果^[17]。除了对这些植物具有促生效果,PGPR 菌肥对猫尾草和小黑麦也具有明显的促生长的作用^[18]。对 PGPR 菌株枯草芽孢杆菌 EA-CB0575 中植物生长促进机制相关的基因进行注释和分析后发现这些基因与乙酰乙酸、2,3-丁二醇和 LPs 的产生,固氮,磷酸盐增溶及对植物病原体的拮抗活性有关^[19]。因此,PGPR 能够通过调控基因,产生乙酰乙酸、2,3-丁二醇等物质,实现对拟南芥、小麦和生菜等农作物的促生作用。

在 PGPR 促进植物生长的诸多机制中,生长素的产生是一个重要的机制^[20]。研究表明,PGPR 能够通过色氨酸代谢产生内源性生长素 IAA,产生的 IAA 被植物吸收,诱导细胞分裂和细胞伸长,进而影响根的形态和发育,增加根的表面积、体积和长度,让植物更容易获得土壤中的养分^[21]。因此,PGPR 通过养分吸收间接促进植物生长,同时改变根系功能,改善植物营养,从而影响整株植物的生理功能^[22-23]。另一方面,ACC 脱氢酶的活性可以通过 IAA 进行调节,IAA 刺激植物体内 ACC 合成酶的生物合成,从而导致 ACC 表达增加^[24-25],ACC 脱氢酶通过降低植物内乙烯水平,来促进植物生长^[26]。PGPR 对农作物促生长的作用具体详见表 1。

表 1 PGPR 对农作物促生长的作用

Table 1 Effect of PGPR on the growth of crops

物种 Species	菌株名称 Strain name	植物变量形态 Plant variable morphology	生理生化 Physiology and biochemistry	引用文献 Citation
藜麦 Quinoa	<i>B.amyloliquefaciens</i>	茎长↑, 根长↑, 干鲜质量↑		[27]
黄瓜 cucumber	<i>P.polymyxa</i>	株高↑, 茎粗↑, 叶片数↑	根系活力↑, 叶绿素↑, 可溶性糖↑, 可溶性蛋白↑, 维生素 C ↑	[28]
黄瓜 cucumber	Mix	株高↑, 茎粗↑, 产量↑	叶绿素↑, 维生素 C ↑, 可溶性糖↑, 可溶性蛋白↑	[29]
鹰嘴豆 Chickpeas	<i>B.subtilis</i> , <i>B.pumilis</i>	株高↑, 茎粗↑, 叶面积↑	叶绿素↑, ACC 脱氨酶↑, IAA ↑	[30]
番茄 tomato	<i>T.viride</i>	根鲜重↑	叶绿素↑, VOCs 生物量↑	[31]
大蒜 garlic	Mix	发芽率↑, 株高↑	叶绿素↑, N ↑, P ↑, K ↑	[32]
黄瓜 cucumber	<i>C.subaffine</i>	萌发率↑, 根长↑, 株高↑, 茎长↑, 叶面积↑, 干鲜重↑	IAA ↑	[33]

3 微生物菌肥提高植物抗性

南京农业大学生物农药及绿色植保实验室研发出新型微生物复合肥料“宁盾”中富含多种芽孢杆菌, 主要起作用的是枯草芽孢杆菌, 这些细菌在植物根际土壤或植物体内大量繁殖, 通过和病原菌竞争营养、诱导植物防御机制、分泌抗菌物质 3 种方式来抵御病原菌入侵, 进而保护植物免受病害侵袭并促进植物生长^[16]。

3.1 微生物菌肥提高植物抗逆性与抗病性的作用机制

微生物菌肥除了能够促进植物生长发育、增加作物产量, 还能提高植物对不良环境的适应能力, 对番茄青枯病、草莓枯萎病、大豆根腐病也具有防治效果。植物在生长发育过程中常常因为生长环境恶劣, 而导致植株生长缓慢、植株矮小、营养不良等问题, 在这种环境下生长的作物容易出现减产的现象。

连作土地由于连续种植, 容易积累大量的有毒有害物质。作物在连作土壤的环境下生长, 容易导致抗病能力下降、生长迟缓、产量低等问题, 作物为了能在这种环境下很好的生存, 逐渐形成了多种次生代谢途径, 并产生相应的次生代谢产物来抵御逆境^[34]。过氧化物酶 (peroxidase, POD)、儿茶酚氧化酶 (polyphenol oxidase, PPO) 和苯丙氨酸解氨酶 (phenylalanineammonialyase, PAL) 都能够在植

物抗逆反应中发挥作用, PPO 能够减缓两种植物间相互排斥或抑制的作用^[35], PAL 是苯丙烷类次生代谢途径的限速酶和关键酶^[36]。谢东锋等^[37]的研究表明, 微生物菌肥能促进连作土地黄瓜植株的生长, 激活黄瓜相关抗性反应, 提升黄瓜体内 POD、PAL 等防御性酶活性, 从而增强黄瓜自身抗性。周游等^[38]的研究也发现了枯草芽孢杆菌能提高芹菜中过氧化氢酶 (cata-lase, CAT) 和过氧化物酶等防御酶活性。说明微生物菌肥可以通过激活植物体内的防御酶活性来提高植物的抗逆性。

根腐病是一种由腐霉、疫霉等多种真菌侵染植物而引起的病害, 这种病会导致植物根部腐烂, 进而导致作物死亡。在大豆的种植过程中, 很容易发生根腐病等病害, 这些病害严重影响着大豆产量。有研究表明木霉菌、芽孢杆菌、假单胞杆菌等微生物对大豆根腐病具有明显的防治效果^[39]。施加相应的微生物菌肥, 可以有利于增强大豆对病害的抗性。生物防治是最有效, 最持久的防治大豆根腐病的方法^[40]。有研究发现枯草芽孢杆菌 8-32 对大豆根腐病具有良好的防治效果^[41]。以枯草芽孢杆菌为主要成分的生物拌种剂, 能够大大提升对大豆根腐病的防治率^[42]。也就是说, 微生物菌肥中的有效菌对大豆根腐病具有良好的防治效果, 因此, 微生物菌肥在有机农业上具有很广阔的应用前景。

草莓是世界上最受喜爱、最经济美味的水果之一。然而, 在同一块地上连续种植多年, 草莓的产

量会受到严重影响，由脆弱型镰刀菌引起的镰刀菌枯萎病严重威胁着世界各地的草莓生产。Chen 等^[43]的实验研究表明富含多种芽孢杆菌的生物有机肥显著提高了 SOD、PPO、POD 和 CAT 等根际酶的活性，显著增加了根际有益微生物含量，对草莓枯萎病的防治效果显著，通过盆栽试验，可以使草莓无病害产量达到 80%。

灰霉病和青枯病是影响番茄产量的两大病害。灰霉病是一种真菌性疾病，发病时果实表面先生有灰霉，后导致果实腐烂。青枯病是田间常见的细菌性病害之一，发病时会导致植物茎叶青枯，影响作物产量。芽孢杆菌菌株 SG08-09 和 SG09-12 属于根际促生细菌群 PGPR，在温室条件下对番茄灰霉病菌表现出拮抗作用，有可能成为抵抗灰霉病的有价值的生物防治剂^[44]。研究发现芽孢杆菌菌株 SG08-09 能够防治灰霉病是因为菌株激活了植物发病机理相关基因 PR 蛋白基因 *Chi3*（酸性的几丁质酶 3）和 *PR2a*（酸性 β -1,3-葡聚糖酶）的表达，这些基因参与生产几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶，而这两种酶通常应用于抑制真菌的生长。此外，研究表明接种了解淀粉芽孢杆菌 IUMC7 的蘑菇堆肥显著降低了番茄植株的青枯病严重程度，这是因为蘑菇堆肥中含有的淀粉样蛋白具有抑制病害的作用^[45]。因此，微生物菌肥通过芽孢杆菌等有效菌种的生物活动对番茄灰霉病和青枯病达到良好的防治效果。

综上所述，微生物菌肥可以有效的防治番茄灰霉病和番茄青枯病，主要是通过微生物菌肥中 PGPR 细菌处理植株，产生了能够抑制真菌的蛋白或者激活了植株中与抑制真菌有关基因的表达，从而达到抑制病害的作用。

3.2 微生物菌肥增强作物抗性的机制

有的 PGPR 可以产生增加植物抗性的物质，如生长素、铁载体和嗜铁素等。生长素、嗜铁素的产生对抑制有害病原微生物的滋长、防治植物疾病等方面都发挥着重要的作用，而铁载体可通过与植物根际病原菌竞争铁营养，从而达到抑制病原微生物生长繁殖的目的^[46]。

在防御机制中，IAA 几乎参与了植物生长发育的所有阶段，细菌 IAA 使植物细胞壁松弛，导致根

渗出量增加，从而提供额外的营养来支持根际细菌的生长^[47-48]。有研究表明，PGPR 产生生长素能够激活生物合成信号通路^[20]。植物激素作为信号分子，主要参与细菌-植物信号传导和生长素信号传导^[49]。通过诱导分泌相关蛋白或诱导相关基因的表达，从而影响酶的活性，进而达到促进植物生长和防治病害的目的。有研究表明，植物根际有益微生物假单胞杆菌通过产生一种嗜铁素（假单胞菌素 358），在根际掠夺其他有害或病原根际微生物生长所必需的铁元素，从而使病原菌活性降低，生长减慢来达到抑制病原菌的作用^[50]。

研究发现通过质粒拯救技术筛选出 7 株对 3 种病原细菌抑制效果明显下降的绿针假单胞菌 YL-1 突变体，经过对突变体插入位点基因序列的测序和生物信息学分析发现，其中 6 个突变位点是嗜铁素合成基因簇，说明嗜铁素对病原菌的抑制有显著作用^[51]。从解淀粉芽孢杆菌 B1619 菌株的基因组 DNA 中克隆的脂肽类抗生素合成基因 *sfp*、*ituA* 和 *fenB*，能够抑制番茄枯萎病菌的生长^[52]。除此之外，在铁载体产生菌 E1 中克隆的 *cysI* 基因可能与铁载体合成途径中关键蛋白酰基硫载体蛋白 *acyl-S-PCPs* 的形成有关^[53]。短小芽孢杆菌抑菌相关基因 *Tasa* 具有广谱抑菌活性，能够竞争性抑制许多植物病原细菌的生长，表面活性素合成酶基因 *Surf2* 的合成产物是一种重要的非核糖体途径合成的脂肽类抗生素，在芽孢杆菌的生防机制中占有重要地位。从枯草芽孢杆菌中克隆得到的 *ituD* 基因与杀菌剂伊枯草菌素 IturinA 的合成密切相关。因此，微生物菌肥之所以能够达到抑制病原菌生长的效果，是因为其中的芽孢杆菌、假单胞菌等 PGPR 菌株能够产生嗜铁素、抗生素等具有抑菌作用的物质，而这些物质都是受抑菌相关基因进行调控的。也就是说，这些菌株通过调控酶合成基因、抗生素合成基因，进而调控下游的抑菌关键酶与关键蛋白，刺激生成相关的酶、蛋白及抗生素等其他物质，最终达到抑菌的作用。PGPR 提高农作物抗性的具体表现详见表 2。

4 结语

微生物菌肥对植物的生长发育、抗逆性、抗病性和土壤理化性质等方面都具有积极的影响。目前

表 2 PGPR 提高农作物的抗性

Table 2 PGPR can improve the resistance of crops

胁迫 Stress	植株表现 Plant performance	菌种 Bacterium	物种 Species	植物变量形态 Plant Variable morphology	生理生化 Physiology and biochemistry	基因 Gene	文献 Literature
生物 Biological	枯萎病 (Fusarium Wilt)	<i>B. cereus</i>	黄瓜 Cucumber	生物量 ↑ (Biomass ↑)	抑菌率 ↑		[54]
	枯萎病 (Fusarium Wilt)	<i>B. amyloliquefaciens</i>	番茄 Tomato		抗生素 (Antibiotics) bacillomycinL, fengycins, surfactins	<i>Sfp</i> , <i>ituA</i> , <i>fenb</i>	[52]
	青枯病 (Bacterial wilt)	<i>B. amyloliquefaciens</i>	番茄 Tomato	AUDPC ↓, 死亡率 ↓ (AUDPC ↑, Mortality ↓)	诱导 SAR, ISR 产生抗生素、铁离子 POD ↑, PPO ↑, SOD ↑	<i>PAL</i> ↑, <i>PRLA</i> ↑, <i>LOX</i> ↑	[55]
	纹枯病 (Rhizoctonia)	<i>B. subtilis</i>	水稻 Rice		产生抑菌物质 (Produce antibacterial substances)		[56]
	白粉病 (powdery mildew)	<i>C.subaffine</i>	黄瓜 Cucumber	病情指数 ↓, 控制效果 ↑ (Disease index ↓, control effect ↑)			[33]
非生物 Non-biological	干旱胁迫 (Drought stress)	YX2	苹果 Apple		MDA ↑, 光合能力 ↑, 叶绿素降解 ↓, 抗氧化酶 ↑, 相对含水量 ↑, 相对电导率 ↓		[57]
	水分胁迫 (Water stress)	<i>P.putida</i>	拟南芥 Arabidopsis		ABA ↑, IAA ↑, tZ ↑, 茎 GA ↑, 根 GA ↓		[58]
	铬胁迫 (Chromium stress)	<i>P.aeruginosa</i>	水稻 Rice		SOD ↑, POD ↑, CAT ↑, MDA ↓, O ₂ ⁻ ↓, 类黄酮 ↑, 总酚 ↑, 根系活力 ↑, 净光合速率 ↑		[59]
	盐胁迫 (Salt stress)	<i>B. pumilus</i>	甘草 Licorice	胚乳粗度 ↑, 干重 ↑, 胚乳长度 ↓ (Endosperm thickness ↑, dry weight ↑, endosperm length ↓)	MDA ↓, SOD ↑, POD ↑, CAT ↑, H ₂ O ₂ 含量 ↓, O ₂ ⁻ 产生速率 ↓		[60]

来看, 全球范围内大部分国家已经开始生产和推广使用微生物菌肥, 我国也已经有很多企业看中了有益微生物菌肥的商业价值, 陆续开始投入生产。这说明微生物菌肥已经开始在农业生产中发挥作用, 并且为企业发展带来了一定的经济效益。

微生物菌肥中的有效微生物多为根际促生菌 (PGPR)。PGPR 通过色氨酸代谢产生内源性生长素、对硝酸盐的同化与利用、调节 ACC 脱氨酶活性来促进植物生长; 另一方面, PGPR 通过激活植物发病机理相关基因表达、产生嗜铁素等增加植物抗性的

物质、产生生长素激活生物合成信号通路来提高植物抗性。研究微生物与植物互作机制可以根据需求, 定向的改变植物的信号通路, 提高作物产量, 改善果实品质, 提高作物抗性, 发展农业经济, 推动农业发展。因此微生物菌肥在未来的可持续农业生产中将占有重要地位。

微生物菌肥的使用, 有效推动了有机农业的发展。有机农业是一种健康可持续的农业发展方式, 在自然条件下, 生产安全可靠、健康美味的产品, 为人们提供放心满意的食物^[61]。微生物菌肥是一类

对环境友好的新型肥料,不仅不会对环境造成污染,而且还能够提高果实品质,增强土壤理化性质,减缓轮作对土壤的影响,应用到有机农业中可有效促进我国有机农业的整体发展。

参考文献

- [1] 王涛, 乔卫花, 李玉奇, 等. 轮作和微生物菌肥对黄瓜连作土壤理化性状及生物活性的影响 [J]. 土壤通报, 2011, 42 (3): 578-583.
Wang T, Qiao WH, Li YQ, et al. Effects of crop rotation and microbial fertilizer on soil physical and chemical properties and biological activity of cucumber continuous cropping [J]. Soil Bulletin, 2011, 42 (3): 578-583.
- [2] 邱吟霜, 王西娜, 李培富, 等. 不同种类有机肥及用量对当季旱地土壤肥力和玉米产量的影响 [J]. 中国土壤与肥料, 2019 (6): 182-189.
Qiu YS, Wang XN, Li PF, et al. Effects of different types of organic fertilizers and their amounts on dryland soil fertility and corn yield in current season [J]. Soils and Fertilizers in China, 2019 (6): 182-189.
- [3] 王梦雅, 符云鹏, 贾辉, 等. 不同菌肥对土壤养分、酶活性和微生物功能多样性的影响 [J]. 中国烟草科学, 2018, 39 (1): 57-63.
Wang MY, Fu YP, Jia H, et al. Effects of different bacterial fertilizers on soil nutrients, enzyme activities and microbial functional diversity [J]. China Tobacco Science, 2018, 39 (1): 57-63.
- [4] 卢培娜, 刘景辉, 赵宝平, 等. 菌肥对盐碱地土壤特性及燕麦根系分泌物的影响 [J]. 作物杂志, 2017 (5): 85-92.
Lu PN, Liu JH, Zhao BP, et al. Effects of bacterial manure on saline-alkaline soil characteristics and oat root exudates [J]. Crop Journal, 2017 (5): 85-92.
- [5] 关菁, 史利平. 复合微生物肥和生物有机肥对不同土壤改良作用的机理探究 [J]. 现代农业, 2016 (1): 28.
Guan J, Shi LP. Research on the mechanism of compound microbial fertilizer and bio-organic fertilizer on different soil improvement [J]. Modern Agriculture, 2016 (1): 28.
- [6] 杨美英, 王春红, 武志海, 等. 不同条件下两株溶磷菌溶磷量及葡萄糖脱氢酶基因表达与酶活分析 [J]. 微生物学报, 2016, 56 (4): 651-663.
Yang MY, Wang CH, Wu ZH, et al. Phosphate solubilization and glucose dehydrogenase gene expression and enzyme activity analysis of two phosphate solubilizing bacteria under different conditions [J]. Acta Microbiology, 2016, 56 (4): 651-663.
- [7] Sashidhar B, Podile AR. Mineral phosphate solubilization by rhizosphere bacteria and scope for manipulation of the direct oxidation pathway involving glucose dehydrogenase [J]. J Appl Microbiol, 2010, 109 (1): 1-12.
- [8] Hauser F, Pessi G, Friberg M, et al. Dissection of the *Bradyrhizobium japonicum* NifA+sigma54 regulon, and identification of a ferredoxin gene (Fdxn) for symbiotic nitrogen fixation [J]. Mol Genet Genomics, 2007, 278 (3): 255-271.
- [9] Selvakumar G, Yi PH, Lee SH, et al. Hairy vetch, compost and chemical fertilizer management effects on red pepper yield, quality, and soil microbial population [J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2018, 59 (5): 607-614.
- [10] 刘燕, 潘婷, 孙萍, 等. 农用微生物菌肥在黄瓜上的应用效果研究 [J]. 现代农业科技, 2020 (6): 60-61.
Liu Y, Pan T, Sun P, et al. Study on the application effect of agricultural microbial fertilizer on cucumber [J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2020 (6): 60-61.
- [11] 王书娟, 齐合玉, 孙超, 等. 微生物菌肥对大棚番茄的影响 [J]. 蔬菜, 2020 (1): 34-37.
Wang SJ, Qi HY, Sun C, et al. The effect of microbial fertilizer on tomato in greenhouse [J]. Vegetables, 2020 (1): 34-37.
- [12] 黄玉波, 庄秋丽, 李习军. 复合生物菌肥在大豆种植上的应用效果初报 [J]. 农业科技通讯, 2014 (10): 114-115.
Huang YB, Zhuang QL, Li XJ. Preliminary report on the application effect of compound biological bacterial fertilizer on soybean planting [J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2014 (10): 114-115.
- [13] 李小炜, 田丽. 菌肥对西北半干旱区大棚黄瓜生长及产质量的影响 [J]. 贵州农业科学, 2019 (8): 93-96.
Li XW, Tian L. Effects of bacterial manure on the growth, yield and quality of cucumber in greenhouse in semi-arid area of northwest China [J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2019 (8): 93-96.
- [14] 余小兰, 李光义, 邹雨坤, 等. 蚯蚓粪和巨大芽孢杆菌互作对小白菜产量与品质的影响 [J]. 中国土壤与肥料, 2020 (2): 206-212.
Yu XL, Li GY, Zou YK, et al. The interaction of vermicompost and *Bacillus megaterium* on the yield and quality of Chinese

- cabbage [J]. *Soils and Fertilizers in China*, 2020 (2): 206-212.
- [15] 庞强强, 蔡兴来, 周曼, 等. 微生物菌肥对设施白菜生长、品质和土壤酶活性的影响 [J]. *热带农业科学*, 2018, 38 (4): 20-23.
- Pang Q, Cai XL, Zhou M, et al. Effects of microbial fertilizer on the growth, quality and soil enzyme activity of cabbage in greenhouse [J]. *Tropical Agricultural Sciences*, 2018, 38 (4): 20-23.
- [16] 赵达, 傅俊范, 裘季燕, 等. 枯草芽孢杆菌在植病生防中的作用机制与应用 [J]. *辽宁农业科学*, 2007 (1): 46-48.
- Zhao D, Fu JF, Qiu JY, et al. Mechanism and application of *Bacillus subtilis* in biocontrol of plant diseases [J]. *Liaoning Agricultural Sciences*, 2007 (1): 46-48.
- [17] Lee S, Trinh CS, LeeWJ, et al. *Bacillus Subtilis* strain L1 promotes nitrate reductase activity in *Arabidopsis* and elicits enhanced growth performance in *Arabidopsis*, lettuce, and wheat [J]. *J Plant Res*, 2020, 133 (2): 231-244.
- [18] 蒋永梅, 高亚敏, 姚拓, 等. 植物根际促生菌 (PGPR) 对非宿主植物猫尾草和小黑麦生长的促生作用 [J]. *草业科学*, 2018, 35 (8): 1910-1918.
- Jiang YM, Gao YM, Yao T, et al. Growth-promoting effects of plant rhizosphere growth promoting bacteria (PGPR) on the growth of non-host plants Timothy grass and triticale [J]. *Pratacultura Sci*, 2018, 35 (8): 1910-1918.
- [19] Franco-Sierra ND, Posada LF, Santa-Maria G, et al. *Bacillus Subtilis* Ea-Cb0575 genome reveals clues for plant growth promotion and potential for sustainable agriculture [J]. *Funct Integr Genomics*, 2020 (20): 575-589.
- [20] Cakmakei R, Mosber G, Milton AH, et al. The effect of auxin and auxin-producing bacteria on the growth, essential oil yield, and composition in medicinal and aromatic plants [J]. *Curr Microbiol*, 2020, 77 (4): 564-577.
- [21] Egorshina AA, Khairullin RM, Sakhabutdinova AR, et al. Involvement of phytohormones in the development of interaction between wheat seedlings and endophytic *Bacillus subtilis* strain 11bm [J]. *Russian J Plant Physiol*, 2011, 59 (1): 134-140.
- [22] Parray JA, Jan S, Kamili AN, et al. Current perspectives on plant growth-promoting rhizobacteria [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2016, 35 (3): 877-902.
- [23] Vacheron J, Desbrosses G, Bouffaud ML, et al. Plant growth-promoting *Rhizobacteria* and root system functioning [J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 356.
- [24] Argueso CT, Hansen M, Kieber JJ. Regulation of ethylene biosynthesis [J]. *J Plant Growth Regul*, 2007, 26 (2): 92-105.
- [25] Glick BR. Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme Acc deaminase [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2005, 251 (1): 1-7.
- [26] Glick BR. Bacteria with Acc deaminase can promote plant growth and help to feed the world [J]. *Microbiol Res*, 2014, 169 (1): 30-39.
- [27] 徐瑛, 郭晓农, 蔡德育. 解淀粉芽孢杆菌 11B91 对藜麦生长影响的初探 [J]. *大麦与谷类科学*, 2019, 36 (5): 10-14.
- Xu Y, Guo XN, Cai DY. The effect of *Bacillus amyloliquefaciens* 11B91 on the growth of quinoa [J]. *Barley and Cereal Sciences*, 2019, 36 (5): 10-14.
- [28] 李英楠, 曹正, 杜南山, 等. 三种 PGPR 菌株对黄瓜生长及根际土壤环境的影响 [J]. *北方园艺*, 2019 (24): 21-27.
- Li YN, Cao Z, Du NS, et al. Effects of three PGPR strains on cucumber growth and rhizosphere soil environment [J]. *Northern Horticulture*, 2019 (24): 21-27.
- [29] 吕鹏超, 王成慧, 林悦香, 等. 复合微生物菌剂对温室黄瓜生长和品质的影响 [J]. *安徽农学通报*, 2020, 26 (17): 47-49, 131.
- Lv PC, Wang CH, Lin YX, et al. Effect of compound microbial inoculants on the growth and quality of cucumber in greenhouse [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2020, 26 (17): 47-49, 131.
- [30] Pandey S, Gupta S, Ramawat N. Unravelling the potential of microbes isolated from rhizospheric soil of chickpea (*Cicer Arietinum*) as plant growth promoter [J]. *3 Biotech*, 2019, 9 (7): 277.
- [31] Lee S, Yap M, Behringer G, et al. Volatile organic compounds emitted by trichoderma species mediate plant growth [J]. *Fungal Biol Biotechnol*, 2016, 3: 7.
- [32] 吕俊, 付春, 肖析蒙, 等. 植物根际促生菌对大蒜的促生、抗病作用研究 [J]. *中国农学通报*, 2020, 36 (24): 146-153.
- Lv J, Fu C, Xiao XM, et al. Research on the growth-promoting and disease-resistant effects of plant rhizosphere growth-promoting bacteria on garlic [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36 (24): 146-153.

- [33] 刘彩云, 赵静. 生防菌株 LB-1 培养液对黄瓜的抑病促生作用 [J]. 植物病理学报, 2020, 50 (6): 731-738.
Liu CY, Zhao J. The anti-disease and growth-promoting effects of biocontrol strain LB-1 on cucumber [J]. Chinese Journal of Phytopathology, 2020, 50 (6): 731-738.
- [34] 董春娟, 李亮, 曹宁, 等. 苯丙氨酸解氨酶在诱导黄瓜幼苗抗寒性中的作用 [J]. 应用生态学报, 2015, 26 (7): 2041-2049.
Dong CJ, Li L, Cao N, et al. The role of phenylalanine ammonia lyase in inducing cold resistance of cucumber seedlings [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26 (7): 2041-2049.
- [35] Holzapfel C, Shahrokh P, Kafkewitz D. Polyphenol oxidase activity in the roots of seedlings of bromus (poaceae) and other grass genera [J]. Am J Bot, 2010, 97 (7): 1195-1199.
- [36] Vogt T. Phenylpropanoid biosynthesis [J]. Mol Plant, 2010, 3(1): 2-20.
- [37] 谢东锋, 王国强, 谢荣, 等. 不同微生物菌肥处理连作土壤对黄瓜生长及防御性酶的影响 [J]. 福建农业学报, 2018, 33(7): 696-701.
Xie DF, Wang GQ, Xie R, et al. Effects of continuous cropping soil treated with different microbial fertilizers on cucumber growth and defensive enzymes [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2018, 33 (7): 696-701.
- [38] 周游, 杨腊英, 汪军, 等. 枯草芽孢杆菌和绿色木霉协同促进芹菜生长的研究 [J]. 中国土壤与肥料, 2020 (2): 213-219.
Zhou Y, Yang LY, Wang J, et al. Synergistic promotion of celery growth by *Bacillus subtilis* and *Trichoderma viride* [J]. Soils and Fertilizers in China, 2020 (2): 213-219.
- [39] 台莲梅, 郭永霞, 张亚玲, 等. 木霉生防菌对大豆幼苗的促生作用及对根腐病的防治效果 [J]. 安徽农业科学, 2013, 41 (11): 4820-4821.
Tai LM, Guo YX, Zhang YL, et al. Growth-promoting effects of *Trichoderma* biocontrol bacteria on soybean seedlings and root rot control [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2013, 41(11): 4820-4821.
- [40] 成蓉, 董铮, 李魏, 等. 大豆根腐病研究进展 [J]. 中国农学通报, 2016, 32 (8): 58-62.
Cheng R, Dong Z, Li Wei, et al. Research progress on soybean root rot [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2016, 32 (8): 58-62.
- [41] 高同国, 李术娜, 张冬冬, 等. 大豆根腐病生防细菌优势菌株的筛选、鉴定及生防效果验证 [J]. 大豆科学, 2015, 34 (4): 661-665.
Gao TG, Li SN, Zhang D, et al. Screening, identification and verification of dominant bacterial strains for biocontrol of soybean root rot [J]. Soybean Science, 2015, 34 (4): 661-665.
- [42] 张淑梅, 王玉霞, 赵晓宇, 等. 生物拌种剂防治大豆根腐病效果和机制 [J]. 大豆科学, 2009, 28 (5): 863-868, 874.
Zhang SM, Wang YX, Zhao XY, et al. The effect and mechanism of biological seed dressing agent on preventing and controlling soybean root rot [J]. Soybean Science, 2009, 28 (5): 863-868, 874.
- [43] Chen Y, Xu Y, Zhou T, et al. Biocontrol of fusarium Wilt disease in strawberries using bioorganic fertilizer fortified with *Bacillus Licheniformis* X-1 and *Bacillus Methylophilus* Z-1 [J]. 3 Biotech, 2020, 10 (2): 80.
- [44] Xu SJ, Park DH, Kim JY, et al. Biological control of gray mold and growth promotion of tomato using *Bacillus* spp. isolated from soil [J]. Tropical Plant Pathology, 2016, 41 (3): 169-176.
- [45] Sotoyama K, Akutsu K, Nakajima M. Suppression of bacterial wilt of Tomato by soil amendment with mushroom compost containing *Bacillus Amyloliquefaciens* Iumc7 [J]. Journal of General Plant Pathology, 2016, 83 (1): 51-55.
- [46] 卢冬雪, 杨美英, 岳胜天, 等. 植物根际促生菌的促生作用及促生机制研究进展 [C]. 全国植物生物技术发展与植物逆境生理研究前沿动态研讨会. 海口, 2017.
Lu DX, Yang MH, Yue ST, et al. Research progress on growth-promoting effects and growth-promoting mechanisms of plant rhizosphere growth-promoting bacteria [C]. National Symposium on the Frontiers of Plant Biotechnology Development and Plant Stress Physiology. Haikou, 2017.
- [47] Chi F, Shen SH, Cheng HP, et al. Ascending migration of endophytic rhizobia, from roots to leaves, inside rice plants and assessment of benefits to rice growth physiology [J]. Appl Environ Microbiol, 2005, 71 (11): 7271-7278.
- [48] James EK, Gyaneshwar P, Reddy PM, et al. Infection and colonization of rice seedlings by the plant growth-promoting bacterium *Herbaspirillum seropedicae* Z67 [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2002, 15 (9): 894-906.
- [49] Spaepen S, Vanderleyden J, Remans R. Indole-3-Acetic acid

- in microbial and microorganism-plant signaling [J]. *FEMS Microbiol Rev*, 2007, 31 (4): 425-448.
- [50] 崔薇薇. 植物根际促生菌的研究进展 [J]. *辽宁农业科学*, 2010 (2): 35-39.
- Cui W. Research progress of plant rhizosphere growth-promoting bacteria [J]. *Liaoning Agricultural Sciences*, 2010 (2): 35-39.
- [51] 刘邮洲, Lu SE, Baird SM, 等. 绿针假单胞菌 Y1-1 抗菌活性相关基因的克隆和分析 [J]. *植物病理学报*, 2015, 45 (3): 307-316.
- Liu YZ, Lu SE, Baird SM, et al. Cloning and analysis of genes related to antibacterial activity of *Pseudomonas chlorophylla* Y1-1 [J]. *Acta Phytopathology*, 2015, 45 (3): 307-316.
- [52] 向亚萍, 周华飞, 刘永锋, 等. 解淀粉芽孢杆菌 B1619 脂肽类抗生素的分离鉴定及其对番茄枯萎病菌的抑制作用 [J]. *中国农业科学*, 2016, 49 (15): 2935-2944.
- Xiang YP, Zhou HF, Liu YF, et al. Isolation and identification of *Bacillus amyloliquefaciens* B1619 lipopeptide antibiotics and their inhibitory effects on tomato *Fusarium* wilt [J]. *China Agricultural Sciences*, 2016, 49 (15): 2935-2944.
- [53] 黄伟红, 丁延芹, 姚良同, 等. *Pseudomonas mosselii* E1 铁载体合成相关基因 *cysI* 的克隆与功能初步分析 [J]. *微生物学报*, 2007 (5): 910-913.
- Huang WH, Ding YQ, Yao LT, et al. Cloning and preliminary function analysis of *Pseudomonas mosselii* E1 siderophore synthesis-related gene *cysI* [J]. *Acta Microbiology*, 2007 (5): 910-913.
- [54] 陈香, 唐彤彤, 孙星, 等. 对黄瓜枯萎病具防效的海洋源芽孢杆菌 Y3F 的鉴定 [J]. *微生物学通报*, 2017, 44 (10): 2370-2379.
- Chen X, Tang T, Sun X, et al. Identification of marine-derived *Bacillus* Y3F that is effective against cucumber *Fusarium* wilt [J]. *Microbiology Bulletin*, 2017, 44 (10): 2370-2379.
- [55] Huang CN, Lin CP, Hsieh FC, et al. Characterization and evaluation of *Bacillus amyloliquefaciens* strain Wf02 regarding its biocontrol activities and genetic responses against bacterial wilt in two different resistant tomato cultivars [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2016, 32 (11): 183.
- [56] 李德全, 陈志谊, 聂亚锋. 生防菌 BS-916 及高效突变菌株抗菌物质及其对水稻抗性诱导作用的研究 [J]. *植物病理学报*, 2008, 38 (2): 192-198.
- Li DQ, Chen ZY, Nie YF. Biocontrol bacteria BS-916 and highly efficient mutant strain antibacterial substances and their resistance induction effects on rice [J]. *Acta Phytopathology*, 2008, 38 (2): 192-198.
- [57] 徐雪东, 张超, 秦成, 等. 干旱下接种根际促生细菌对苹果实生苗光合和生理生态特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30 (10): 3501-3508.
- Xu XD, Zhang C, Qin C, et al. Effects of rhizosphere growth-promoting bacteria inoculation on photosynthetic and physiological and ecological characteristics of apple seedlings under drought [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30 (10): 3501-3508.
- [58] Ghosh D, Gupta A, Mohapatra S. Dynamics of endogenous hormone regulation in plants by phytohormone secreting rhizobacteria under water-stress [J]. *Symbiosis*, 2019 (77): 265-278.
- [59] 汪敦飞, 郑新宇, 肖清铁, 等. 铜绿假单胞菌对镉胁迫苗期水稻根系活力及叶片生理特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30 (8): 2767-2774.
- Wang DF, Zheng XY, Xiao QT, et al. Effects of *Pseudomonas aeruginosa* on root vigor and leaf physiological characteristics of rice seedlings under cadmium stress [J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2019, 30 (8): 2767-2774.
- [60] 张晓佳, 解植彩, 张文晋, 等. 短小芽孢杆菌对盐胁迫下甘草生长及抗氧化系统的影响 [J]. *时珍国医国药*, 2019, 30 (3): 688-691.
- Zhang XJ, Xie ZC, Zhang WJ, et al. Effects of *Bacillus pumilus* on the growth and antioxidant system of licorice under salt stress [J]. *Lishizhen Medicine and Materia Medica Research*, 2019, 30 (3): 688-691.
- [61] 王世平. 试析有机农业种植土壤培肥技术 [J]. *农业与技术*, 2020, 40 (8): 95-96.
- Wang SP. Analysis on soil fertility improvement techniques for organic agriculture planting [J]. *Agriculture & Technology*, 2020, 40 (8): 95-96.

(责任编辑 张婷婷)