



***Enterobacter hormaechei* WD01溶磷培养条件优化及对土壤无机磷转化的影响**

季欣悦, 张凤麟, 王聆卉, 孙云云, 陈伟东, 王海坤, 黄宁

引用本文:

季欣悦, 张凤麟, 王聆卉, 等. *Enterobacter hormaechei* WD01溶磷培养条件优化及对土壤无机磷转化的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2026, 43(1): 237–245.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.13254/j.jare.2025.0071>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

三种纳米材料对水稻幼苗生长及根际土壤肥力的影响

尹勇, 刘灵

农业资源与环境学报. 2020, 37(5): 736–743 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2019.0259>

减肥条件下生物炭施用方式对土壤肥力及酶活性的影响

刘遵奇, 兰宇, 杨铁鑫, 张艺潇, 孟军

农业资源与环境学报. 2020, 37(4): 544–551 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2019.0143>

模拟淋溶条件下沼液对菜田土壤磷素淋洗及其形态的影响

王敏锋, 陈硕, 朱睿, 刘石磊, 陈清, 李吉进, 许俊香

农业资源与环境学报. 2017, 34(4): 368–375 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2016.0289>

不同形态氮素对玉米秸秆腐解与养分释放的影响

石琳, 金梦灿, 单旭东, 高敏, 陈曦, 郜红建

农业资源与环境学报. 2021, 38(2): 277–285 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2020.0086>

磷高效转基因水稻OsPT4对红壤无机磷组成的影响

魏琳琳, 倪土, 臧怀敏, 李刚, 修伟明, 杨殿林, 赵建宁

农业资源与环境学报. 2017, 34(5): 414–421 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2017.0077>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

季欣悦, 张凤麟, 王聆卉, 等. *Enterobacter hormaechei* WD01 溶磷培养条件优化及对土壤无机磷转化的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2026, 43(1): 237–245.

JI X Y, ZHANG F L, WANG L H, et al. Condition optimization for phosphorus solubilization by *Enterobacter Hormaechei* WD01 and its influence on soil inorganic phosphorus conversion[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2026, 43(1): 237–245.



开放科学 OSID

Enterobacter hormaechei WD01 溶磷培养条件优化及对土壤无机磷转化的影响

季欣悦^{1,2}, 张凤麟^{1,2}, 王聆卉^{1,2}, 孙云云³, 陈伟东^{1,2}, 王海坤^{1,2}, 黄宁^{1,2*}

(1. 吉林农业大学资源与环境学院, 长春 130118; 2. 农业农村部盐碱土改良与利用(东北内陆盐碱地)重点试验室, 长春 130118; 3. 吉林省农业科学院(中国农业科技东北创新中心), 长春 130033)

摘要:本研究以根际溶磷菌 *Enterobacter hormaechei* WD01 为对象, 旨在优化其溶磷培养条件, 并探究其对土壤中无机磷形态的转化能力, 以为开发高效溶磷菌剂及促进土壤磷素调控提供数据支撑。试验以培养基中可溶磷含量为评价指标, 将单因素试验法与正交试验相结合, 探寻该菌株的最优发酵条件; 分析添加不同外源磷的土壤接种 WD01 菌液对无机磷形态的转化, 以及其对土壤微生物量和磷酸酶活性的影响。经优化后, 确定最优培养条件为: 初始 pH 6, 培养温度 28 °C, 碳源为 15 g·L⁻¹ 葡萄糖, 氮源为 0.50 g·L⁻¹ 硫酸铵, 磷源为 5 g·L⁻¹ 磷酸三钙。在最优条件下, WD01 的最大溶磷量可达 323.53 mg·L⁻¹, 较优化前提高了 63.07%; 培养 28 d 后, 土壤中 Ca₂-P 和 Ca₈-P 的含量在磷酸三钙和磷酸二氢钾处理下, 分别提高了 30.56%、24.83% 和 36.87%、4.84%, 说明 WD01 促进了 Ca₁₀-P 向可利用态的转化; WD01 在培养前期定殖良好, 菌落数最高达到 8.4×10⁷ CFU·g⁻¹, 降低了土壤 pH, 并显著提高了土壤磷酸酶的活性 ($P < 0.05$)。研究表明, WD01 既能分解矿物磷(如磷酸三钙), 又可降解传统菌株无法处理的植酸钙类磷源, 在碱性环境下仍保持溶磷能力。经优化培养后 WD01 的溶磷量显著提升 ($P < 0.05$); 土培试验中, WD01 定殖良好并改善了土壤 pH, 促进了土壤无机磷形态的有效性转化, 同时增强了土壤磷酸酶活性。未来研究可对 WD01 在全磷含量高、速效磷含量低的土壤做进一步有效性验证, 并开发配套菌剂工艺, 为绿色农业中磷资源的高效利用提供新策略。

关键词: 溶磷菌; 培养条件; 正交优化; 无机磷分级; 磷酸酶; 土培试验

doi: 10.13254/j.jare.2025.0071

Condition optimization for phosphorus solubilization by *Enterobacter Hormaechei* WD01 and its influence on soil inorganic phosphorus conversion

JI Xinyue^{1,2}, ZHANG Fenglin^{1,2}, WANG Linghui^{1,2}, SUN Yunyun³, CHEN Weidong^{1,2}, WANG Haikun^{1,2}, HUANG Ning^{1,2*}

(1. College of Resources and Environment, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China; 2. Key Laboratory of Saline Soil Improvement and Utilisation (Northeast Inland Saline Land), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Changchun 130118, China; 3. Jilin Academy of Agricultural Sciences (China Northeast Innovation Centre for Agricultural Science and Technology), Changchun 130033, China)

Abstract: This study investigated the rhizospheric phosphate-solubilizing bacterium *Enterobacter hormaechei* WD01 to optimize its phosphate-solubilizing culture conditions and evaluated its ability to transform soil inorganic phosphorus (P) fractions, aiming to provide a theoretical foundation for developing efficient microbial inoculants and soil phosphorus management strategies. Using soluble phosphorus content in the medium as the evaluation criterion, single-factor experiments and orthogonal array design were combined to optimize fermentation conditions. Effects of WD01 inoculation on the transformation of inorganic P fractions, soil microbial biomass, and phosphatase activity were analyzed in soil amended with different exogenous phosphorus sources. Optimal culture conditions were determined to be initial pH 6, temperature 28 °C, 5 g·L⁻¹ tricalcium phosphate, 15 g·L⁻¹ glucose, and 0.50 g·L⁻¹ ammonium sulphate.

收稿日期: 2025-02-07 录用日期: 2025-05-15

作者简介: 季欣悦(2000—), 女, 吉林白城人, 硕士研究生, 研究方向为环境微生物。E-mail: 2385300883@qq.com

*通信作者: 黄宁 E-mail: 176877376@qq.com

基金项目: 吉林省科技发展计划项目(20230203158SF); 吉林省自然科学基金项目(20220101181JC); 吉林省教育厅科学技术研究项目(JJKH20220344KJ)

Under these conditions, WD01 achieved a maximum phosphate solubilisation of $323.53 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, an increase of 63.07%. After 28 days of soil incubation, $\text{Ca}_2\text{-P}$ and $\text{Ca}_8\text{-P}$ contents increased by 30.56%, 24.83% and 36.87%, 4.84% respectively, indicating an enhanced conversion of $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ into plant-available forms. WD01 successfully colonised the soil ($8.4 \times 10^7 \text{ CFU} \cdot \text{g}^{-1}$), reduced soil pH and significantly increased phosphatase activity ($P < 0.05$). WD01 demonstrated dual phosphorus-solubilizing capabilities, effectively degrading both mineral phosphorus (tricalcium phosphate) and organic phosphorus (calcium phytate) while maintaining activity under alkaline conditions (pH 9). Optimised cultivation significantly increased its solubilization efficiency ($P < 0.05$). Soil experiments confirmed its ability to colonize, modulate pH and promote phosphorus bioavailability. Future studies should validate the field performance of WD01 under complex conditions and develop compatible inoculant formulations to promote sustainable phosphorus use in agriculture.

Keywords: phosphorus-solubilizing bacteria; culture condition; orthogonal optimisation; inorganic phosphorus fractionation; phosphatase; soil culture experiment

磷元素是植物生长发育不可或缺的三大核心营养元素之一。尽管我国土壤总磷含量丰富,但仅有5%左右的磷能被植物直接吸收利用,这是因为其余的磷大多与离子结合或沉淀,形成了不易溶解的磷酸盐,如酸性土壤中的磷酸铝和磷酸铁,以及碱性土壤中的磷酸钙^[1],这些形态的磷无法被植物直接有效吸收。因此,农业生产中高度依赖于化学磷肥的施用。然而,磷肥在当季的利用率并不高,仅为10%~25%。大量施用磷肥不仅会提高生产成本,还可能引发一系列环境问题^[2]。为了提高磷肥施用的经济性和环保性,研究人员对磷在土壤中的多种形态进行了更为深入的剖析。当前,我国土壤无机磷的分级体系已经相对系统化,这一体系是由学者顾益初等^[3]提出的,其将无机磷细致地划分为以下六种: $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 、 Fe-P 、 O-P 和 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 。Han等^[4]研究认为, $\text{Ca}_2\text{-P}$ 在土壤中容易被植物吸收利用,属于活性磷; $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Fe-P 和 Al-P 的有效性低于 $\text{Ca}_2\text{-P}$,是慢效磷; $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 和 O-P 难以被作物吸收,是稳定性磷。研究发现,当磷肥被施加到土壤中时,它会迅速转变为不易溶解的无机磷形态^[5],使其能被植物直接吸收利用,鉴于此,如何更加高效地利用磷肥已成为备受关注的议题。近年来,科研人员正积极探索利用土壤中的微生物来调节磷的形态,释放出土壤中的有效磷,以期提高磷肥的利用效率。

磷溶解细菌(P SB)作为自然界中一种固有且高效的生物资源,能够活化土壤中的难溶性磷,提高磷素利用率并促进作物增产,在土壤磷素的循环转化过程中扮演着重要角色。溶磷菌通过释放有机离子或质子,与土壤中的Ca、Mg、Fe、Al等元素进行螯合作用,增加土壤磷酸根离子的活性,将不溶性磷转化为可溶性形式,提高土壤供磷能力^[6]。在速效磷含量较低的土壤中,PSB还能通过分泌大量的磷酸酶,如酸性磷酸酶(ACP)、碱性磷酸酶(AKP)

等,以加速含磷有机化合物的分解,促进磷素释放^[7]。其中,肠杆菌作为一类广为人知的微生物,在微生物菌剂领域的应用引起了广泛关注。侯莹莹等^[8]的研究揭示了3株肠杆菌均具备有效溶解无机磷及活化有机磷的能力。同样,杨立凡等^[9]的研究也证实了分离得到的肠杆菌对植物生长具有明显的促进作用。以上研究共同证实了肠杆菌在农业生产中的广泛应用潜力。

在已有的文献中,关于溶磷霍氏肠杆菌的研究多集中于分离筛选及溶磷特性的测定,而其在土壤中对磷形态转化方面的研究仍然有待补充^[10]。因此,本研究选用课题组前期成功分离并鉴定的一株霍氏肠杆菌WD01^[11],旨在系统性地评估其溶磷潜能及在农业实践中的应用潜力;通过探索WD01的最适溶磷条件,结合土培试验,在2种外源磷输入条件下,深入剖析WD01对土壤无机磷组分变化影响及磷酸酶活性的调节作用,为促进霍氏肠杆菌在微生物菌肥中的开发及对土壤磷元素有效性转化提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 供试菌株

本试验采用课题组前期于吉林省松原市(124°15' E, 45°02' N)水稻根际土壤中分离纯化的*Enterobacter hormaechei* WD01(γ -变形菌纲、肠杆菌属、肠杆菌科),NCBI登录号OQ 946962。

1.2 主要培养基

LB培养基:NaCl 10 g,酵母浸粉5 g,蛋白胨10 g,蒸馏水1 L;NBRIIP培养基:葡萄糖10 g, $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ 5 g, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 0.5 g, $\text{MgCl}_2 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 5 g, KCl 0.2 g, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.25 g,蒸馏水1 L, pH为7.8。

1.3 供试土壤

本试验土壤取自吉林农业大学试验田,表层0~

20 cm 土层,自然风干后过 2 mm 和 0.25 mm 筛。土壤类型为黑土,有机质含量 $15.32 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全氮 $0.87 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全磷 $0.73 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,碱解氮 $105.48 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,有效磷 $28.24 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾 $115.06 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,pH 为 6.75;土壤中无机磷形态分别为 $\text{Ca}_2\text{-P}$ $12.81 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, $\text{Ca}_8\text{-P}$ $15.31 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ $387.61 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, Al-P $34.70 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, Fe-P $44.37 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, O-P $320.42 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

1.4 培养条件优化

将 WD01 接入 LB 液体培养基培养至对数生长期,按 1% 接种量接种至 NBRIIP 培养基,在恒温培养摇床中以 $28 \text{ }^\circ\text{C}$ 、 $150 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 培养 168 h,每隔 24 h 取样, $4 \text{ }^\circ\text{C}$ 、 $2\ 500 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 10 min,取上清液,用钼锑抗比色法^[12]测定有效磷含量和 pH。菌株溶磷量为接菌培养液有效磷含量减去空白对照有效磷含量,单位为 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

1.4.1 单因素试验

(1)培养条件优化:在培养基组分不变的情况下,分别改变培养基的初始 pH(4、5、6、7、8、9)以及培养温度(20、24、28、32、36、40 $^\circ\text{C}$)。

(2)基于最适培养环境,对配方中的唯一磷源(磷酸三钙 $5.00 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、磷酸铁 $6.02 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、磷酸铝 $3.95 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 和植酸钙 $4.99 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$),唯一碳源(葡萄糖 $10.00 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、蔗糖 $9.50 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、乳糖 $9.50 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、可溶性淀粉 $9.00 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$),唯一氮源(硫酸铵 $0.5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、草酸铵 $0.47 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、乙酸铵 $0.5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、氯化铵 $0.41 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$)进行等摩尔质量替换,以上清液中可溶性磷含量最高的条件为最适。

1.4.2 正交试验

基于以上单因素试验结果,确定正交试验的葡萄糖浓度(A)、硫酸铵浓度(B)、磷酸三钙浓度(C)3个因素,每个因素均设定3个水平,采用 $L_9(3^3)$ 的正交表(表1),随机安排因素和设定水平,按正交试验的方式来配制培养基成分,其他发酵条件与单因素试验得到的条件相同。

表1 $L_9(3^3)$ 的正交试验因素水平表

Table 1 Table of orthogonal test factor levels for $L_9(3^3)$

水平 Level	因素 Factor		
	A(葡萄糖浓度 Glucose concentration)/ ($\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	B(硫酸铵浓度 Ammonium sulphate concentration)/ ($\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	C(磷酸三钙浓度 Tricalcium phosphate concentration)/ ($\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)
1	10	0.25	5
2	15	0.50	7
3	20	0.75	9

1.5 土壤培养试验

本试验采用土培试验,取田间土壤,除去砾石及杂草枯枝后自然风干,混匀过 2 mm 筛,灭菌后每盆栽土 200 g(花盆直径 20.0 cm,高 18.5 cm)待用。试验共设置4个处理,每个处理重复3次,完全随机排列。试验设置磷浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ^[13],磷源为磷酸三钙和磷酸二氢钾,分接种和不接种2种方式,每个处理重复3次,完全随机排列,如表2所示。根据盆栽土壤水分状况,不定期浇水,按田间持水量的70%确定灌水量。用保鲜膜封口,扎孔透气,放置于智能生化培养箱中,设置 $28 \text{ }^\circ\text{C}$ 进行培养。每隔3 d,根据称质量法计算失水量,并滴加去离子水至原始质量,以保持恒定的含水量。试验共培养 28 d,其中分别在第7、14、28天测定土壤生物量和 pH;培养结束后,取出土壤并混匀,自然风干后过 2 mm 筛,测定无机磷形态及磷酸酶活性。

表2 土培试验设计

Table 2 Experimental design for the cultivation of soil

分组 Group	处理 Treatment
ICK	去离子水+磷酸三钙
IPSB	WD01 菌液+磷酸三钙
SCK	去离子水+磷酸二氢钾
SPSB	WD01 菌液+磷酸二氢钾

1.6 土壤指标测定

(1)无机磷形态测定:不同形态的磷含量按照顾益初等^[3]的方法分别测定,将土壤中磷分为 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 、 Fe-P 、 O-P 、 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 六级。

(2)生物量测定:在无菌操作下,取 1 g 待测土壤梯度稀释后,吸取 1 mL 稀释液,采用平板计数法测定微生物生长量。

(3)土壤磷酸酶活性测定:酸性、碱性磷酸酶的活性测定参考磷酸苯二钠比色法^[13]。

1.7 数据处理

采用 Excel 2019 进行数据整理;采用 SPSS 27 进行统计分析;采用正交试验助手设计正交试验;不同处理间的差异显著性校验采用最小显著差异法($\alpha=0.05$);使用 Origin 2024 制图,图表中的数据均为平均值 \pm 标准差。

2 结果与分析

2.1 培养条件对 WD01 溶磷效果的影响

2.1.1 环境因子

如图 1a 所示,WD01 菌株表现出较广泛的 pH 适应

范围。在pH为6时达到最大溶磷量 $223.45\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 且pH在5~7区间溶磷量差异不显著($P>0.05$),能保持稳定溶磷能力。在pH为9时仍能达到 $145.32\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的溶磷活性,表明其具备碱性适应机制。基于最大溶磷效率考量,本研究选择pH为6作为最佳初始条件。

不同温度对WD01溶磷量也存在影响(图1b)。菌株WD01在 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时溶磷量达峰值($188.01\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$),且在 $20\sim 36\text{ }^{\circ}\text{C}$ 范围内溶磷能力保持稳定($>120\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$),降幅不足36.3%,证实其对温度波动具有广泛适应性。基于此选取 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 为最佳溶磷培养温度。

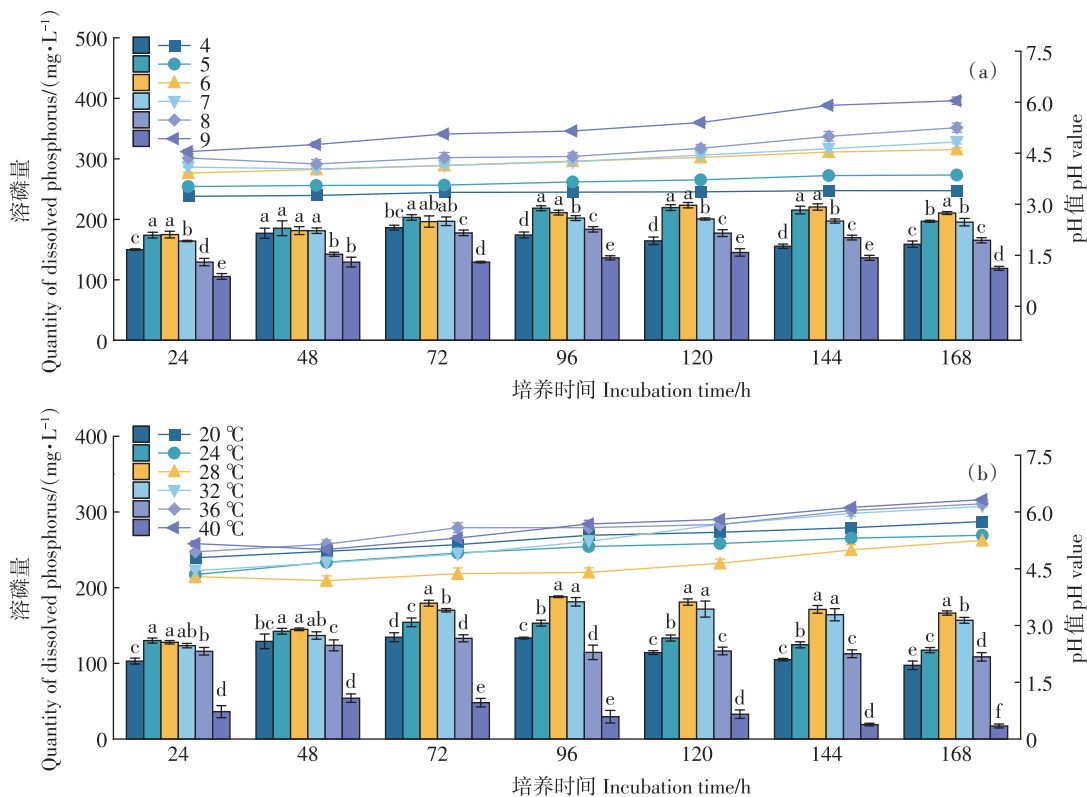
2.1.2 营养因子

试验结果(图2a)表明,WD01对磷酸三钙的溶磷效能显著优于其他磷源($P<0.05$),其最大溶磷量达 $198.41\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,较植酸钙、磷酸铝及磷酸铁分别提高24.00%、171.75%和189.18%,表明磷酸三钙为菌株的最佳磷源选择。Pearson相关性分析进一步揭示,所有处理组中溶磷量与培养液pH值均呈显著负相关($r=-0.869$;植酸钙: $r=-0.879$;磷酸铁: $r=-0.912$;磷酸铝: $r=-0.858$; $P<0.05$)。值得注意的是,尽管磷酸铁组表现出更高的负相关性,但实际溶磷量仍显著低于磷酸三

钙组($P<0.05$),这可能源于WD01分泌的有机酸对 Ca^{2+} 整合能力显著高于对 Al^{3+} 、 Fe^{3+} 的络合效率,进而促使磷酸三钙中的磷素能被更高效地溶解^[14]。

不同碳源类型对菌株WD01溶磷效能影响显著(图2b)。当以葡萄糖作为单一碳源时,WD01溶磷过程中表现出产酸特性,培养基中pH值显著降低至4.18($P<0.01$),同时可溶性磷浓度达到峰值,为 $208.41\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 。Pearson相关性分析揭示培养液pH值与溶磷量呈显著负相关($r=-0.877$, $P<0.01$)。相比之下,当以乳糖或蔗糖为碳源时,菌株的磷素活化效率显著降低($P<0.05$),有效磷含量较葡萄糖组分别下降40.54%~42.41%,且产酸能力明显减弱,体系pH最低值仅维持在5.0~5.2区间。上述结果表明,WD01对单糖类碳源——葡萄糖,优先于其他碳源被快速同化利用,故将其作为优选碳源。

氮源对WD01溶磷能力的影响如图2c所示。在以硫酸铵为氮源时,溶磷量最高为 $187.27\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,与其他氮源物质有显著差异($P<0.05$);4种氮源的溶磷体系pH变化与对氮源的利用顺序一致,pH由低到高依次为硫酸铵<乙酸铵<草酸铵<氯化铵。进一步说明溶



左侧纵坐标对应柱状图,表示溶磷量;右侧纵坐标对应线段图,表示pH值。不同小写字母表示同一时间不同处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

图1 不同初始培养pH(a)和温度(b)处理下WD01溶磷特性及pH的动态变化

Figure 1 Dynamics of pH and dissolved phosphorus characteristics of WD01 under different initial incubation temperature(a) and pH(b) treatments

磷量与pH呈负相关。故选择硫酸铵为最佳氮源。

2.2 正交优化试验结果

依据正交试验的直观分析结果,极差值 $R:A$ (葡萄糖浓度) $>B$ (硫酸铵浓度) $>C$ (磷酸三钙浓度)(表3)。最优水平为A2、B2、C1,即葡萄糖浓度 $15\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 、硫酸铵浓度 $0.50\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 、磷酸三钙浓度 $5\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 。由于9组正交试验中未涉及此组合,为验证正交试验理论所得最优组合的实际性,进行补充试验。经测定,WD01在改良NBRIP培养基中最大溶磷量达 $323.53\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,较优化前($198.40\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)提高了63.07%。且溶磷量在所有试验组中最高,与理论一致。

2.3 WD01对土壤无机磷组分的影响

$\text{Ca}_2\text{-P}$ 是土壤中可以直接被植物所吸收利用的磷源^[15]。在培养结束后,IPSB和SPSB处理的土壤中 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 含量均有不同程度地增加,分别为 $15.85\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $37.75\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,比未接菌对照组(ICK、SCK)分别提高了30.56%和24.83%(表4)。这说明WD01能够将其他形态的难溶性磷转化为可利用的 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 形态磷。并且,相较于SPSB,IPSB中的 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 含量变化幅度更大。这说明在外界环境中存在无机难溶磷时,WD01能更好地促进土壤磷组分向 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 的转化。

$\text{Ca}_8\text{-P}$ 、A1-P和Fe-P在土壤中作为缓效磷源存

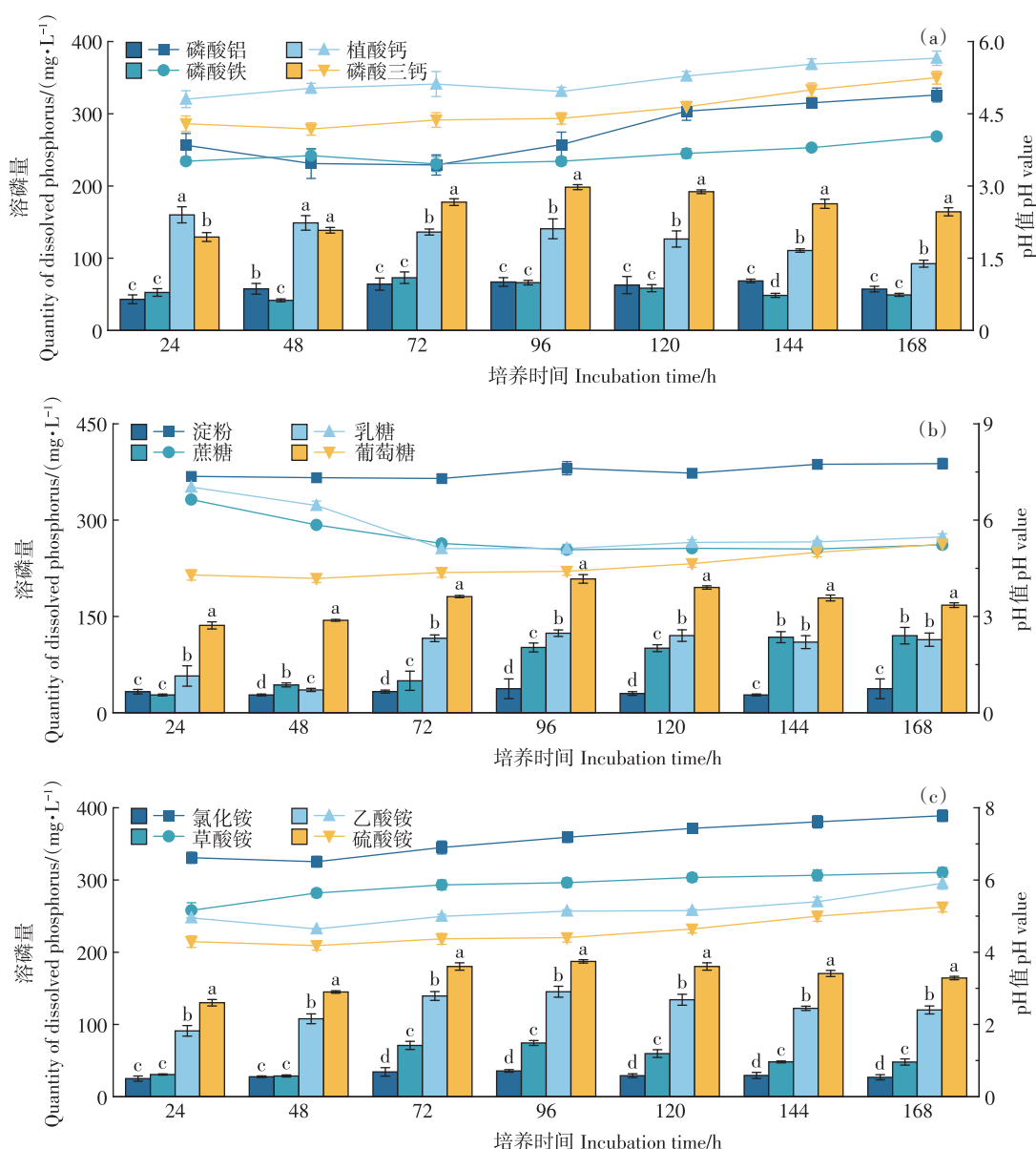


图2 不同磷源(a)、碳源(b)、氮源(c)处理下WD01溶磷特性及pH的动态变化

Figure 2 Dynamics of pH and dissolved phosphorus characteristics of WD01 under different treatments of phosphorus(a), carbon(b), and nitrogen(c) sources

表3 L₉(3³)正交试验设计及结果(g·L⁻¹)
Table 3 Design and results of L₉(3³) orthogonal experiment(g·L⁻¹)

试验组 Group	A (葡萄糖浓度 Glucose concentration)	B (硫酸铵浓度 Ammonium sulphate concentration)	C (磷酸三钙浓度 Tricalcium phosphate concentration)	溶磷量 Quantity of dissolved phosphorus
1	1	1	1	158.03
2	1	2	2	205.84
3	1	3	3	169.32
4	2	1	2	283.44
5	2	2	3	316.74
6	2	3	1	275.88
7	3	1	3	157.17
8	3	2	1	246.61
9	3	3	2	168.96
K1	533.19	598.64	680.52	
K2	876.06	769.19	658.24	
K3	572.74	614.16	643.23	
T1	177.73	199.55	226.84*	
T2	292.02*	256.40*	219.41	
T3	190.91	204.72	214.41	
极差 R	114.29	56.85	12.43	
最优组合	A2 B2 C1			

注:K值为每个因素同水平之和,T为K的均值,R表示极差,*表示处理中所得的最大平均值。

在,对有效磷起到补充作用^[6]。由表4可以看出,添加了磷酸三钙大幅提高了土壤中Ca₈-P的形态含量。但从有效性转化率的角度来看,相比于未接种处理,SPSB和IPSB中Ca₈-P的含量分别增加了36.87%和4.84%。说明含磷酸二氢钾的土壤接菌后,对促进无机磷组分向Ca₈-P转化的能力更强。同样地,SPSB中Al-P的含量与对照组相比下降了18.00%,而IPSB中Al-P的含量与对照组相比略有上升,但差异不显著(P>0.05),说明外源可溶磷的加入也促进了WD01对Al-P的转化作用。SPSB和IPSB两组中Fe-P含量与对照组相比分别下降了1.44%~1.57%,差异不显著(P>0.05)。

表4 接种WD01对土壤无机磷形态的影响(mg·kg⁻¹)

Table 4 Effects of WD01 inoculation on inorganic phosphorus forms in soil(mg·kg⁻¹)

分组 Group	Ca ₂ -P	Ca ₈ -P	Al-P	Fe-P	O-P	Ca ₁₀ -P
ICK	12.14±1.57d	53.61±3.40a	35.93±0.37a	59.10±1.15a	35.51±0.87a	391.32±27.78a
IPSB	15.85±1.15c	56.21±2.80a	36.80±0.56a	58.17±0.85a	33.04±1.51a	346.77±13.89a
SCK	30.24±0.39b	16.11±1.28b	24.05±0.98b	51.49±1.40b	34.28±1.75a	387.61±24.06a
SPSB	37.75±0.55a	22.05±1.11b	19.72±0.93c	50.75±1.15b	33.66±0.87a	331.92±15.75a

注:不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。

Ca₁₀-P和O-P难以被植物吸收利用,并且在土壤中存在形态稳定。本试验的土壤中,无机磷均以Ca₁₀-P为主要形态。在2种磷源处理下,接种WD01的土壤中Ca₁₀-P和O-P含量下降范围在11.38%~14.37%之间,表明WD01的添加有利于稳定态磷向可利用态磷的转化。

2.4 土壤中生物量及磷酸酶活性的变化

为了明晰WD01在土壤无机磷形态转化过程中的影响,本试验对土壤微生物量及磷酸酶活性进行了测定,如表5所示。接种到不同磷源土壤后,WD01均在培养第7天时菌落数达到最高,IPSB组达到8.4×10⁷ CFU·g⁻¹,在SPSB组达到7.9×10⁷ CFU·g⁻¹。随着培养时间的延长,WD01的菌落数逐渐减少至4.9×10²~9.2×10² CFU·g⁻¹。整个培养周期中,SPSB菌落数始终小于IPSB组。这说明WD01菌株在含有难溶性磷的土壤中能表现出更高的生物活性,从而分泌代谢产物促进土壤无机磷形态的有效性转化。

土壤pH在整个培养周期中也发生了显著变化(表5)。培养至第7天时,IPSB和SPSB两组处理中的土壤pH值分别降低至6.50和6.36;相较于对照组,pH值下降了0.25~0.39个单位。在第14天和第28天观测中,土壤pH值进一步下降,随后维持在6.3~6.4的范围内。说明WD01可能通过酸化作用促进土壤中难溶磷向有效态磷转化。分析结果显示,WD01的接种显著降低了土壤pH值,但添加的2种磷源并未使pH值呈现出显著差异(P>0.05),这说明WD01对土壤的酸化能力可能不受不同磷源处理的影响。

土壤磷酸酶分为酸性磷酸酶(ACP)和碱性磷酸酶(AKP),其活性是评价溶磷速率和土壤磷素有效性的重要标志^[7]。如图3所示,SPSB处理中ACP活性最高,为2.53 mg·g⁻¹·d⁻¹,相较于未接菌对照和IPSB分别增加了51.87%和14.08%。说明土壤中的外源磷为磷酸二氢钾时,其提高土壤ACP活性的能力更强。此外,接种WD01对土壤AKP活性变化也有明显影响,其中IPSB的AKP活性为1.99 mg·g⁻¹·d⁻¹,高于

SPSB组 12.15%。这表明WD01在添加磷酸三钙的土壤中,对AKP活性的增幅大于可溶磷源。

整体来看,土培试验中ACP的活性始终大于AKP的活性,这可能是因为试验所用的黑土pH值为6.75,属于偏酸性土壤,这有利于ACP的活性发挥。经过28 d的培养周期,ACP和AKP的总活性呈现上升趋势。这可能是由于土壤中定殖的微生物随时间推移数量增加,提升了土壤中磷的有效性。这表明磷酸酶作为一种诱导酶,其活性不仅紧密关联于溶磷微生物的数量及其活性状态,还与土壤中有效磷含量存在密切关联。

3 讨论

3.1 培养条件优化对WD01溶磷能力的影响

溶磷菌对难溶磷的分解是一个很复杂的过程,会受到诸多因素影响。环境pH值和温度的变动可导致微生物代谢速率的改变,从而影响其溶磷能力^[18]。溶磷菌通常在中性至微酸性(pH 5.5~7.0)环境中生长最佳^[19-20]。本研究表明,菌株WD01适宜的温度在28℃左右。在初始pH为6时溶磷能力最强,且在pH为9时仍具有较好的溶磷能力。

研究表明,溶磷菌对难溶性磷的溶解能力与其作用底物的化学特性密切相关。如图2所示,WD01菌株展现出较传统溶磷菌更广泛的磷源适应性。WD01不仅对无机磷源如磷酸三钙有高效的溶解能力,还能实现对有机磷源——植酸钙的有效矿化(160.02 mg·L⁻¹),这一特性在已报道菌株中较为少见^[21-22]。相较于仅能高效溶解无机磷的传统菌株,WD01具备的多磷源溶解特性,能为开发广谱型溶磷菌剂提供新的微生物资源。

研究表明,碳源和氮源通过影响溶磷菌代谢产物的分泌(如有机酸等),进而影响微生物的溶磷效果^[18]。例如芽孢杆菌FG 5以甘露醇为碳源时解磷能力最强^[23]。而贝莱斯芽孢杆菌Lb-1则以葡萄糖为碳源时溶磷量最高^[24],本试验研究也证实了葡萄糖为WD01的最适碳源。这说明单糖能直接通过糖酵解

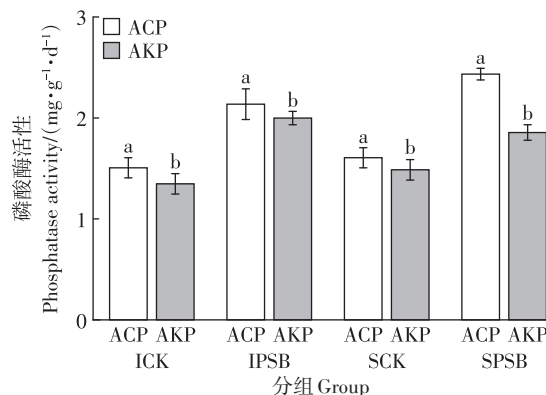


图3 不同磷源处理下土壤磷酸酶活性

Figure 3 Soil phosphatase activity with the application of different P source

途径为WD01的溶磷过程实现了快速供能^[25]。一些研究在对比不同氮源对菌株溶磷能力的影响时,认为溶磷菌对铵态氮的利用较硝态氮好。这是因为铵离子可以直接作为溶磷菌生长发育及溶磷过程的营养源^[26]。龙锡恩等^[27]对*Ps.chlororaphis*的研究也发现,以硫酸铵为氮源的溶磷效果要优于硝酸钾、尿素和硝酸铵。经过试验测定,WD01菌株对氮源的利用也偏好于铵态氮,尤其以硫酸铵中的铵离子为主。

外部环境及营养组分因素是制约溶磷菌效能的关键因素,考虑因素间的协同作用也很重要。本研究通过正交试验证实了WD01在葡萄糖浓度15 g·L⁻¹、硫酸铵浓度0.50 g·L⁻¹、磷酸三钙浓度5 g·L⁻¹条件下,溶磷量可以达到最大值,为323.53 mg·L⁻¹。已有研究显示,通过优化溶磷条件可使培养基中的有效磷含量提高45.16%^[28]。这表明经优化培养后,溶磷菌可以最大限度地发挥其溶磷作用。

3.2 接种WD01对土壤生物化学性质的影响

溶磷菌能够加速土壤中稳定态磷向活性磷和缓效磷的转化^[29]。本试验结果表明,接种外源溶磷菌后,土壤中Ca₂-P、Ca₈-P的含量提高了24.83%~30.56%,而稳定态磷Ca₁₀-P和O-P的含量有所降低。已有研究证实,向小麦土壤中施加溶磷菌液可使土壤中Ca₂-P、Ca₈-P的含量提高13.4%~83.3%^[30]。

表5 WD01在土壤中定殖情况及其对土壤pH影响

Table 5 WD01 colonization in soil and its effects on soil pH

分组 Group	第7天 Day 7		第14天 Day 14		第28天 Day 28	
	生物量 Biomass/(CFU·g ⁻¹)	pH	生物量 Biomass/(CFU·g ⁻¹)	pH	生物量 Biomass/(CFU·g ⁻¹)	pH
CK	22.7±5.44	6.75±0.03b	1.8×10 ³ ±57.3	6.73±0.04b	1.15×10 ² ±31.0	6.72±0.07b
IPSB	8.4×10 ⁷ ±8.3×10 ⁶	6.50±0.05a	6.1×10 ⁵ ±1.1×10 ⁵	6.33±0.04a	9.2×10 ² ±1.1×10 ²	6.37±0.06a
SPSB	7.9×10 ⁷ ±1.3×10 ⁷	6.36±0.04a	4.3×10 ⁵ ±1.3×10 ⁵	6.26±0.08a	4.9×10 ² ±67.0	6.30±0.04a

此外,溶磷菌还可以促进土壤中不可溶性 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 向可溶性 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 和 Al-P 的转化^[31-32]。

菌株的溶磷效果与其土壤定殖能力密切相关^[33]。一般来说,溶磷菌在土壤中的定殖能力越强,其代谢分泌物就越多,对土壤无机磷的转化作用也越明显。研究发现,溶磷菌可以通过分泌有机酸和磷酸酶等特定物质,促进磷素的转化与释放,从而维持土壤的生产力^[34]。接种溶磷菌不仅能改善植物根际环境,还能显著提高根际土壤酶活性^[35]。Khalid等^[36]发现,通过接种 PSB 使酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性分别提高了46%和48%。这可能是因为溶磷菌活化了土壤中的生物酶类,提高了土壤酶含量。本研究处理组中 WD01 对酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性提高的更多,分别为51.87%和48.50%。这说明溶磷菌在土壤中定殖后,可以通过释放磷酸酶等物质促进磷素释放,从而加快土壤无机磷形态的转化。

值得注意的是,WD01 的代谢活动受外源添加磷的影响。当添加磷酸三钙时,该菌株更有利于土壤磷组分向 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 转化;而在添加磷酸二氢钾的土壤中,其对 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 的转化效果更突出,同时能更显著地提高酸性磷酸酶活性。这一差异反映了溶磷菌在复杂土壤环境中的代谢灵活性,对农业磷管理具有指导意义。

本研究揭示菌株 *Enterobacter hormaechei* WD01 兼具高效溶解无机磷与有机磷的双重功能,其溶磷特性表现为宽泛的温度适应性(20~36℃)及良好的耐碱性(pH 8.0~9.0)。土培试验表明,WD01 接种至土壤后有良好生物活性,可以调控无机磷形态转化,并显著提升土壤磷酸酶活性,实现难溶性无机磷库的生物活化。本研究成果为溶磷微生物的工业化开发提供优质菌种资源,并为该菌株发展成为新型绿色微生物菌肥提供理论基础。

4 结论

(1)WD01 的最适环境因子和最优营养因子分别为:培养温度 28℃,初始 pH 6;磷源:磷酸三钙,碳源:葡萄糖,氮源:硫酸铵。经正交优化后,培养基最优营养条件为:葡萄糖浓度 $15\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 、硫酸铵浓度 $0.50\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 、磷酸三钙浓度 $5\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$,WD01 最大溶磷量达 $323.53\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,较优化前提高了63.07%。

(2)土壤溶磷试验证明,WD01 能够促进 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 向 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 和 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 的有效性转化,菌悬液施入土壤后生物活性较强,降低了土壤的 pH,并提高了土壤磷酸酶的活性。

参考文献:

- [1] BALEMI T, NEGISHO K. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2012, 12(3):547-562.
- [2] CHIEN S H, PROCHNOW L I, TU S, et al. Agronomic and environmental aspects of phosphate fertilizers varying in source and solubility: an update review[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2011, 89(2):229-255.
- [3] 顾益初,蒋柏藩.石灰性土壤无机磷分级的测定方法[J].土壤,1990(2):101-102. GU Y C, JIANG B F. Determination method of inorganic phosphorus classification in calcareous soil[J]. *Soils*, 1990(2):101-102.
- [4] HAN W Y, LI Y, YIN H. The influence of mechanical composition and mineral composition of calcareous soil on slope farmland on phosphorus fixation[J]. *Applied Sciences*, 2021, 11(9):3731.
- [5] 邱旭.聚磷菌对矿物和黑土中不同形态磷素转化的作用研究[D].长春:吉林农业大学,2016. QIU X. Study PAOs of different forms of phosphorus transformation in the role of minerals and black soil[D]. Changchun:Jilin Agricultural University, 2016.
- [6] PAN L, CAI B Y. Phosphate-solubilizing bacteria: advances in their physiology, molecular mechanisms and microbial community effects[J]. *Microorganisms*, 2023, 11(12):2904.
- [7] TIMOFEEVA A, GALYAMOVA M, SEDYKH S. Prospects for using phosphate-solubilizing microorganisms as natural fertilizers in agriculture[J]. *Plants*, 2022, 11(16):2119.
- [8] 侯莹莹,胡小梅.3株玉米根际解磷菌筛选鉴定及促生作用研究[J].东北农业大学学报,2024,55(5):46-55. HOU Y Y, HU X M. Screening and identification of three strains of phosphate-solubilizing bacteria from maize rhizosphere and their roles in plant growth promoting effect[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2024, 55(5):46-55.
- [9] 杨立凡,田青霖,龚禹瑞,等.小粒野生稻内生细菌的分离鉴定和促生功能分析[J].中国稻米,2023,29(4):78-83. YANG L F, TIAN Q L, GONG Y R, et al. Screening and identification of endophytic bacteria from *Oryza minuta* and their plant growth-promoting activities [J]. *China Rice*, 2023, 29(4):78-83.
- [10] SALUNKE M, SONDGE D B, YADAV S, et al. Alkaline phosphatase production by *Enterobacter hormaechei* isolated from bird's fecal waste and its optimization[J]. *International Journal of Advanced Science and Technology*, 2020, 29(8):3606-3613.
- [11] 陈伟东.多功能根际促生菌 WD01 促生功能基因分析及对水稻幼苗生长的影响研究[D].长春:吉林农业大学,2024. CHEN W D. Analysis of growth-promoting functional genes in multifunctional rhizosphere bacteria WD01 and its impact on the growth of rice seedlings[D]. Changchun:Jilin Agricultural University, 2024.
- [12] 张凤麟,黄宁,李雷,等.耐乙草胺促生菌筛选及其对玉米幼苗的促生效应[J].农业资源与环境学报,2024,41(1):212-221. ZHANG F L, HUANG N, LI L, et al. Screening of acetochlor-resistance-promoting bacteria and their growth-promoting effects on maize seedlings[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2024, 41(1):212-221.

- [13] YU X, LIU X, ZHU T H, et al. Isolation and characterization of phosphate-solubilizing bacteria from walnut and their effect on growth and phosphorus mobilization[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2011, 47(4):437-446.
- [14] 赵小蓉, 林启美, 李保国. 溶磷菌对4种难溶性磷酸盐溶解能力的初步研究[J]. *微生物学报*, 2002, 42(2):236-241. ZHAO X R, LIN Q M, LI B G. The solubilization of four insoluble phosphates by some microorganisms[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2002, 42(2):236-241.
- [15] 廖远行. 喀斯特地区不同植被对土壤磷组分及有效性的影响[D]. 贵阳: 贵州大学, 2023. LIAO Y X. Effects of different vegetation restoration on soil phosphorus composition and availability in karst area[D]. Guiyang: Guizhou University, 2023.
- [16] 马长林, 高博涵, 王艳玲. 稻秆生物炭添加对红壤性水稻土磷素生物有效性的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2024, 43(7):1533-1541. MA C L, GAO B H, WANG Y L. Effects of rice straw biochar addition on the phosphorus bioavailability in reddish paddy soil[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2024, 43(7):1533-1541.
- [17] PANG F, LI Q, SOLANKI M K, et al. Soil phosphorus transformation and plant uptake driven by phosphate-solubilizing microorganisms[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15:1383813.
- [18] SUN X D, MEN X T, HUANG W H, et al. Effects of *Exiguobacterium* sp. DYS212, a saline-alkaline-tolerant P-solubilizing bacterium, on *Suaeda salsa* germination and growth[J]. *Sustainability*, 2023, 15(7):6259.
- [19] 邓峻仁. 岩石类材料微生物修复力学行为与微观特征研究[D]. 长沙: 中南大学, 2023. DENG J R. Mechanical behavior and microscopic characterization of rock materials after microbial remediation[D]. Changsha: Central South University, 2023.
- [20] 李思思, 张博源, 符运会, 等. 一株高效溶磷细菌的条件优化及其溶磷特性研究[J]. *生物技术通报*, 2022, 38(12):274-286. LI S S, ZHANG B Y, FU Y H, et al. Condition optimization of an efficient phosphate-dissolving bacterial strain and its phosphate-dissolving characteristics[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2022, 38(12):274-286.
- [21] BAI K H, WANG W Y, ZHANG J N, et al. Effects of phosphorus-solubilizing bacteria and biochar application on phosphorus availability and tomato growth under phosphorus stress[J]. *BMC Biology*, 2024, 22(1):211.
- [22] SEN A, SAHA N, SARKAR A, et al. Assessing the effectiveness of indigenous phosphate-solubilizing bacteria in mitigating phosphorus fixation in acid soils[J]. *3 Biotech*, 2024, 14(9):197.
- [23] 瞿云杰, 唐易, 李花, 等. 小白菜根际高效解磷菌的分离鉴定与培养条件优化[J]. *福建农业科技*, 2024, 55(1):1-7. QU Y J, TANG Y, LI H, et al. Isolation and identification of the high efficient phosphate-solubilizing bacteria from the rhizosphere of *Brassica chinensis* L. and the optimization of culture conditions[J]. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 2024, 55(1):1-7.
- [24] 马蕊, 覃爱颖, 刘迪. 1株六堡茶根际溶磷菌的鉴定、培养优化及促生与磷活化能力分析[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(8):226-232. MA R, QIN A Y, LIU D. Identification, culture optimization, growth promotion and phosphorus activation ability analysis of a phosphate-solubilizing bacterium from rhizosphere of Liubao tea tree[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(8):226-232.
- [25] BIST V, NIRANJAN A, RANJAN M, et al. Silicon-solubilizing media and its implication for characterization of bacteria to mitigate biotic stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:28.
- [26] ANJU V, AMIA E. Effect of nutritional parameters and NaCl concentration on phosphate solubilization potential of *Penicillium purpurogenum* Stoll isolated from paddy field[J]. *African Journal of Microbiology Research*, 2017, 11(8):356-365.
- [27] 龙锡恩, 张欣, 万少昱, 等. 滩涂围垦区农田土壤中无机磷解磷菌的分离鉴定及解磷特性[J]. *南通大学学报(自然科学版)*, 2023, 22(1):67-76. LONG X E, ZHANG X, WAN S Y, et al. Isolation, identification and characteristics of phosphorus solubilizing bacteria in agricultural soil of the coastal reclamation mudflat[J]. *Journal of Nantong University(Natural Science Edition)*, 2023, 22(1):67-76.
- [28] 陈言柳, 郭春兰, 吴斐, 等. 油茶根际高效解磷细菌 NC285 液体发酵培养条件的优化[J]. *江西农业大学学报*, 2019, 41(3):521-528. CHEN Y L, GUO C L, WU F, et al. Optimization of liquid fermentation conditions for efficient phosphate solubilizing bacteria NC285 in *Camellia oleifera* rhizosphere[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2019, 41(3):521-528.
- [29] YANG S H, NING Y R, LI H, et al. Effects of *Priestia aryabhatai* on phosphorus fraction and implications for ecoremediating Cd-contaminated farmland with plant-microbe technology[J]. *Plants*, 2024, 13(2):268.
- [30] 覃善梅. 重金属固定解磷细菌的筛选及阻控小麦富集 Cd 和 Pb 的机制[D]. 南阳: 南阳师范学院, 2023. QIN S M. Screening of heavy metal immobilized phosphorus degrading bacteria and its application in controlling Cd and Pb uptake by wheat[D]. Nanyang: Nanyang Normal University, 2023.
- [31] 李林轩. 溶磷真菌对矿区复垦土壤磷形态、酶活性及油菜产量的影响[D]. 太谷: 山西农业大学, 2014. LI L X. Effect of dissolving phosphorus fungi on soil phosphorus forms and enzyme activity and rape production in reclaimed soil of mining area[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2014.
- [32] SHI X K, MA J J, LIU L J. Effects of phosphate-solubilizing bacteria application on soil phosphorus availability in coal mining subsidence area in Shanxi[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2017, 12(1):137-142.
- [33] 何迪, 耿丽平, 郭佳, 等. 草酸青霉菌 HB1 溶磷能力及作用机制[J]. *农业工程学报*, 2020, 36(2):255-265. HE D, GENG L P, GUO J, et al. Ability and mechanism of *Penicillium oxalicum* HB1 solubilizing phosphates[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2020, 36(2):255-265.
- [34] ZHU J, LI M, WHELAN M. Phosphorus activators contribute to legacy phosphorus availability in agricultural soils: a review[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 612:522-537.
- [35] ZHOU N, MU M J, YANG M, et al. The effect of microbial fertilizer on the growth, rhizospheric environment and medicinal quality of *Fritillaria taipaiensis*[J]. *Horticulturae*, 2021, 7(11):500.
- [36] KHALID R, KHALID A, SHABAAN M, et al. Phosphorous (P)-solubilizing rhizobacteria improve P availability to mung bean via enhanced soil phosphatase activity and improve its growth[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2023, 23(4):6155-6166.