

芽孢杆菌对桉树幼苗的促生效果及其 ACC 脱氨酶活性的研究

侯俊杰 康丽华* 陆俊锟 朱亚杰 王胜坤

(中国林业科学研究院热带林业研究所 广东 广州 510520)

摘要:【目的】筛选出能显著促进桉树幼苗生长的芽孢杆菌菌株,探究酶活性与桉树幼苗生长的相关性,初步揭示芽孢杆菌对桉树幼苗的促生机制。【方法】以分离自广东广州、阳江桉树林地土壤的 32 个芽孢杆菌菌株为研究对象,测定桉树幼苗接种盆栽试验以及菌株 ACC 脱氨酶活性与幼苗 N、P 养分。【结果】接种菌株 2306、2403、2301 能够显著促进桉树幼苗高生长和生物量积累,尤以菌株 2306 的促生效果最佳,其苗高、生物量分别比对照增加 53.1%和 190.2%。【结论】芽孢杆菌的 ACC 脱氨酶活性与桉树幼苗高生长相关极显著,与生物量相关显著;而且上述 3 个菌株均能提高桉树幼苗的 N、P 含量。研究结果将进一步丰富桉树促生菌资源,促进桉树微生物肥料的开发。

关键词: 桉树, 芽孢杆菌, 促生, ACC 脱氨酶

Growth-promoting effect of *Bacillus* strains on *Eucalyptus* seedling and their ACC deaminase activity

HOU Jun-Jie KANG Li-Hua* LU Jun-Kun ZHU Ya-Jie WANG Sheng-Kun

(Chinese Academy of Forestry Tropical, Forestry Research Institute, Guangzhou, Guangdong 510520, China)

Abstract: [Objective] Aiming to screen out *Bacillus* strains which promoted growth of *Eucalyptus* seedlings, estimate relationship between ACC deaminase activity and seedling growth performances, and reveal preliminarily mechanism of growth promotion by *Bacillus* strains. [Methods] Pot experiment was conducted for *Eucalyptus* seedlings inoculated by 32 strains of *Bacillus* which were isolated from the soil under *Eucalyptus* plantation in Yangjiang and Guangzhou City, Guangdong Province, and ACC deaminase activity of the strains as well as nitrogen and phosphorus contents of the seedlings were measured. [Results] The results showed that inoculations of strains 2306, 2301 and 2403 could increase significantly height and biomass growth of *Eucalyptus* seedlings, and strain 2306 was the best, relevant seedling height and biomass were 53.1% and 190.2% higher than control. [Conclusion] ACC deaminase activity of *Bacillus* strains was remarkably correlated with seedling height and biomass, and these three strains could also increase nitrogen and phosphorus contents of *Eucalyptus* seedlings. The findings will increase growth-promoting microorganism germplasm resources of *Eucalyptus* plantation and facilitate development of microbiological fertilizers for *Eucalyptus*.

Keywords: *Eucalyptus*, *Bacillus*, Plant growth promotion, ACC deaminase

基金项目: 林业公益性行业科研专项经费项目(No. 201004075)

*通讯作者: Tel: 86-20-87029270; 信箱: klh587@126.com

收稿日期: 2013-12-13; 接受日期: 2014-02-13; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2014-04-10

桉树为桃金娘科(Myrtaceae)桉属(*Eucalyptus*)树种的统称,原产于澳大利亚、巴布亚新几内亚等国,其木材广泛应用于纸浆、纤维以及胶合板生产,桉树在我国热带及亚热带地区广为栽培。随着社会经济的发展,人们对木材资源的需求日益增多,桉树人工林的发展规模不断扩大。众所周知,施肥对于桉树人工林速生丰产至关重要,然而大量施用化学肥料,不仅会产生环境污染,破坏土壤结构,而且肥料生产的能耗大,不利于环境保护。另一方面,土壤中存在丰富的微生物种类(细菌、真菌和放线菌),其中细菌为优势种群,有益、有害、中性类的细菌分别占2%–5%、8%–15%、80%–90%^[1]。因此,研究微生物肥料在林业中的应用是既保障桉树人工林产量,又减少施肥对环境产生负面影响的一条切实可行的途径。

目前关于植物促生菌的研究非常活跃,我国在植物促生菌方面的研究主要集中于小麦、棉花等作物^[2],已从20多个种属的根际细菌中鉴定出了具有防病促生潜能的植物促生菌,其中研究较多的促生菌有假单胞杆菌属(*Pseudomonas*)和芽孢杆菌属(*Bacillus*)^[3–5]。芽孢杆菌属具有抗逆性强、菌体繁殖系数高、作用效果快速、明显、高效等特点,以该菌制成的制剂货架期长,易同其他增产防病措施亲和,生产、存放、运输等安全性高、成本低,是很好生物肥料菌种之一^[6]。

近年来,含1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)脱氨酶的微生物备受关注。ACC脱氨酶广泛存在于多种细菌和真菌中^[7]。植物在逆境条件下(如高盐、重污染、贫营养、干旱、洪涝等)会产生大量乙烯,

抑制植物生长和促进植物衰老。有研究表明^[8],具有ACC脱氨酶的细菌能吸收植物细胞分泌出来的ACC,并利用ACC脱氨酶催化ACC脱氨基反应生成 α -酮丁酸和 NH_3 ,将两种分解产物分别作为细菌生长所需的碳源和氮源;与此同时,植物细胞内的ACC浓度下降,相应地降低植物在逆境下产生胁迫乙烯的水平,从而缓解植物在逆境下遭受的生长抑制,ACC脱氨酶活性细菌对植物的促生作用机理也得到了证实^[9–10]。

本研究以分离自桉树林地土壤的芽孢杆菌为对象,通过桉树幼苗接种盆栽试验,分析其对桉树幼苗的促生作用,筛选出能促进桉树幼苗生长的芽孢杆菌菌株,进而测定其ACC脱氨酶活性,探究酶活性与桉树幼苗生长表现间的相关性,并分析具显著促生作用菌株对桉树幼苗N、P含量的影响,从而揭示芽孢杆菌对桉树幼苗的促生机制。研究结果将丰富桉树林微生物种质资源,促进桉树微生物肥料的开发。

1 材料与方法

1.1 试验材料

32个芽孢杆菌株分离自中国林业科学研究院热带林业研究所后山和阳江市双捷镇的桉树人工林(林龄均为4年生)下土壤,其土壤养分状况见表1。每个地点设置3个1 m×1 m的样方,收集表层土壤(5–15 cm),混合后装入事先准备好的干净保鲜袋中,将土样带回实验室,经碾碎、混匀、风干后过筛,采用参考文献^[11]的方法分离菌株,分离出的菌株于4℃保存备用。

表1 用于芽孢杆菌菌株分离的桉树林地土壤养分状况 Table 1 Nutrient contents of soils sampled for isolation of <i>Bacillus</i> strains under <i>Eucalyptus</i> plantations								
采样地点 Sampling sites	pH 值 pH value	有机质 Organic matter (g/kg)	全 N Total N (g/kg)	全 P Total P (g/kg)	全 K Total K (g/kg)	有效 N Effic. N (g/kg)	有效 P Effic. P (g/kg)	有效 K Effic. P (g/kg)
阳江 Yangjiang	5.03	41.670	1.123	0.683	7.243	105.24	9.90	37.84
广州 Guangzhou	5.03	24.731	0.857	0.298	44.226	47.94	2.07	36.61

参试桉树苗为 3229 无性系(尾巨桉 *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis*)组培苗, 由本单位良种繁育中心提供。盆栽试验的育苗基质为黄心土(不灭菌处理), 取自本所后山表土层下约 40–45 cm 处, 过筛(筛网孔径为 5 mm)后备用。

1.2 试验方法

1.2.1 接菌试验: 将筛选出的 32 株芽孢杆菌接种于装有 100 mL 牛肉膏蛋白胨液体培养基的 250 mL 三角瓶中, 28 °C 振荡培养 24 h, 转速 200 r/min, 制成菌悬液备用。选用直径为 12 cm 的塑料盆, 盆底部放双层滤纸, 加入黄心土至盆面 1.5 cm 处。取长势接近的桉树组培瓶苗 330 株, 用蒸馏水将根部琼脂清洗干净后栽种于盛有黄心土的塑料盆中, 每盆移栽 1 株苗, 育苗期间按照常规育苗方法管理。移栽 1 个月后进行接种, 每个盆内注入上述菌液(菌体浓度为 10^8 CFU/mL) 10 mL。试验采用单因素随机区组设计, 包括 CK (不接种)在内共 33 个处理, 每个处理 10 次重复。

1.2.2 桉树幼苗养分测定: 桉树幼苗接种 3 个月, 用自来水冲洗干净根部, 自然晾干后分别测定苗高, 将苗木分为地上、地下两部分, 置于 70–80 °C 烘干至恒量, 测定其地上和地下部分干重, 计算每株总生物量; 取样测定地上、地下部分的全 N、全 P 含量, 全 N 含量采用扩散法测定, 全 P 含量采用钼锑抗比色法测定^[12]。

1.2.3 菌株 ACC 脱氨酶活力检测: 采用茆三酮比色法测定 ACC 脱氨酶活性^[13], 将待测菌株接种至 4 mL 牛肉膏蛋白胨液体培养液中, 28 °C、200 r/min 振荡培养 8–12 h 至对数中后期或稳定期; 用 M_9 无氮培养液洗菌 2 次后于 M_9 -ACC 培养液中培养 40 h; 用 pH 7.6 的 0.1 mol/L Tris-HCl 缓冲液洗菌 2 次, 除去上清液后用 600 μ L 的 0.1 mol/L Tris-HCl 缓冲液(pH 8.5)重新悬浮后, 加入 30 μ L 甲苯, 剧烈振荡 30 s 后, 取 1 mL 上清液, 加入 800 μ L 0.56 mol/L HCl 和 300 μ L 2,4-二硝基苯肼, 30 °C 保温 30 min, 加入 2 mL 2 mol/L NaOH, 用 SP-721E 型分光光度计检测反应液在 540 nm 处的光密度值

(OD_{540})。根据标准样 α -酮丁酸浓度与对应的 OD_{540} 制作标准曲线。将甲苯化菌悬液加入 ACC 组的 OD_{540} 减去只有甲苯化菌悬液组的 OD_{540} , 代入标准曲线, 计算出单位时间 ACC 脱氨酶催化 ACC 生成 α -酮丁酸的量, 即单位酶活力, 用 μ mol/min 表示^[14]。用单位酶活除以总蛋白浓度即比活力 (U/mg), 为每毫克蛋白所含的酶活力单位数, 表示 ACC 脱氨酶活性^[15–16]。

1.3 数据分析

运用 SPSS 17.0 软件对试验数据进行单因素方差分析和多重比较, 对桉树促生菌的 ACC 脱氨酶活性与桉树幼苗生长表现之间做相关性分析(t 检验)。

2 结果与分析

2.1 接种芽孢杆菌对桉树幼苗高和生物量的影响

桉树幼苗接种芽孢杆菌 3 个月后的苗高及生物量见表 2。由表 2 可以看出, 有 21 个菌株能够促进幼苗高生长和生物量积累, 其苗高、生物量与对照相比分别增加了 3.0%–53.1% 和 3.5%–190.2%, 然而仅菌株 2306 对苗高以及 2306、2301、2403 对生物量的促进作用达到显著水平 ($P < 0.05$)。有 11 个菌株对桉树幼苗的生长无促进作用, 不符合筛选桉树促生菌的要求。总而言之, 可以确定菌株 2306、2403、2301 具有显著的促生潜能, 以菌株 2306 的促生效果最佳, 其苗高、生物量分别比对照增加 53.1% 和 190.2%。

2.2 菌株 ACC 脱氨酶活性及其与桉树幼苗生长的相关性

对具促生作用的 21 株芽孢杆菌进行 ACC 脱氨酶活性测定, 结果见表 3。由表 3 可知, 这些芽孢杆菌的 ACC 脱氨酶比活力为 0.012 7–0.019 8 U/mg, 最高者为分离自阳江桉树人工林土壤中的菌株 2306, 最低者为分离自广州桉树人工林土壤中的菌株 1404。

21 株芽孢杆菌中, 有 13 株分离自阳江桉树人工林, 有 8 株分离自广州桉树人工林, 其中具显著促生效果的菌株 2306、2403、2301 均分离自阳江,

且 2306、2403 两个菌株的 ACC 脱氨酶比活力较高，2301 在通过调节乙烯进而促进植物生长方面作用而菌株 2301 的 ACC 脱氨酶比活力较低,说明菌株 2301 不明显，可能通过其它作用机理来促进植物生长。

表 2 接种芽孢杆菌 3 个月后桉树幼苗的生长表现				
Table 2 Growth performance of <i>Eucalyptus</i> seedlings in three month after inoculation by 32 <i>Bacillus</i> strains				
编号 Strain number	苗高 Seedling height		生物量 Biomass	
	平均苗高 Seedling height (cm)	苗高增加量 Height increase (%)	平均生物量 Biomass (g)	生物量增加量 Biomass increase (%)
2306	30.93±6.29a	53.1	1.81±0.85 a	190.2
2307	29.86±7.18ab	47.8	1.09±0.52 bc	75.1
2403	28.60±4.72ab	41.6	1.25±0.56 b	100.5
1304	28.09±5.92ab	39.1	0.71±0.41 cd	13.5
2204	27.78±5.09ab	37.5	0.87±0.42 bc	40.5
2309	27.69±6.15ab	37.1	1.12±0.72 bc	80.4
2402	27.36±7.12ab	35.4	0.94±0.46 bc	51.4
2203	26.80±6.26ab	32.7	1.08±0.48 bc	73.2
2303	26.18±3.42ab	29.6	0.72±0.27 cd	16.2
1201	25.80±6.60ab	27.7	0.95±0.64 bc	53.1
2301	25.78±3.83ab	27.6	1.39±0.62 ab	123.8
2304	24.87±6.81b	23.1	0.78±0.60 c	25.9
1308	24.85±6.38b	23.0	0.69±0.39 cd	10.1
1306	24.71±5.28b	22.3	0.80±0.42 c	27.8
1202	23.93±7.74bc	18.5	0.86±0.64 bc	37.8
2201	23.75±3.04bc	17.6	0.96±0.54 bc	53.7
1301	22.79±7.25bc	12.8	0.69±0.49 cd	11.3
2202	22.31±9.58bc	10.5	0.76±0.78 cd	22.3
1404	22.28±6.94bc	10.3	0.69±0.49 cd	11.3
1307	22.02±3.11bc	9.0	0.68±0.30 cd	9.6
2302	20.77±5.39bc	2.8	0.54±0.29 cd	3.5
CK	20.20±0.42bc	—	0.62±0.62 cd	—
2305	20.09±6.07bc	−0.5	0.56±0.47 cd	−10.3
1305	19.66±7.93bc	−2.7	0.71±0.59 cd	−2.1
2205	19.04±4.33c	−5.7	0.46±0.21 cd	−26.7
2208	18.35±4.83cd	−9.2	0.39±0.20 cd	−37.5
1303	18.31±7.52cd	−9.4	0.48±0.49 cd	−23.2
2308	18.03±4.32cd	−10.7	0.67±0.33 cd	−0.6
1403	17.92±7.41cd	−11.3	0.57±0.50 cd	−8.5
1402	16.99±6.04cd	−15.9	0.47±0.46 cd	−24.1
2207	16.17±3.69cd	−20.0	0.37±0.17 cd	−41.2
1309	13.27±5.22d	−34.3	0.32±0.30 d	−48.7
2206	11.83±11.83d	−41.4	0.23±0.15 d	−63.0

注：表中数据为平均值±标准方差，同列具不同小写字母表示 5%水平差异显著。
Notes: Values are means±standard errors. Different small letters represents significant differences at 0.05 level.

芽孢杆菌 ACC 脱氨酶活性与桉树幼苗生长表现的相关性分析结果表明, ACC 脱氨酶活性与苗高相关极显著($R^2=0.944$), 与桉树幼苗生物量也显著相关($R^2=0.592$), 表明接种菌株的 ACC 脱氨酶活力越高, 越能促进桉树幼苗生长和生物量积累。

2.3 3 株芽孢杆菌对桉树幼苗的 N、P 含量的影响

对于初步筛选出的具显著促生作用的 3 个菌株 2306、2403、2301, 进一步测定了其接种桉树幼苗的 N、P 含量(表 4), 结果表明: 这些菌株接种的桉树幼苗的地上部分和地下部分 N、P 含量均不同程度地高于对照, 以地上部分 N 含量、地下部分 N 和 P 含量的增幅较大, 其平均增幅分别为 45.47%、38.18%和 60.95%, 而地下部分 P 含量则

增幅较小。其中地上部分 N 以及地上、地下部分 P 含量均以接种菌株 2306 的桉树幼苗为最高, 地下部分 N 则以接种菌株 2403 的桉树幼苗为最高。接种 2306 菌株能够明显促进地上部分 N 含量和地下部分 P 含量; 接种 2403 菌株能明显提高桉树幼苗的 N 含量, 而对其 P 含量的影响相对要小得多; 而接种 2301 菌株能明显提高地下部分的 P 含量。

由表 4 还可以看出, 桉树幼苗地上部分氮含量明显高于地下部分氮含量, 说明接种这些菌株对桉树幼苗的促生作用主要表现在促进根系对氮素养分的吸收, 大部分养分在根部转化为有机化合物^[17], 这些有机物再运往地上部分, 在叶片部位积累使得地上部分氮含量高于地下部分。

表 3 对桉树具促生作用的 21 个芽孢杆菌菌株的 ACC 脱氨酶比活力								
Table 3 ACC deaminase activity of 21 <i>Bacillus</i> strains with growth-promoting effect on <i>Eucalyptus</i> seedlings								
菌株编号 Strain number	菌株来源 Strain origin	ACC 脱氨酶比活力 ACC deaminase activity (U/mg)	菌株编号 Strain number	菌株来源 Strain origin	ACC 脱氨酶比活力 ACC deaminase activity (U/mg)	菌株编号 Strain number	菌株来源 Strain origin	ACC 脱氨酶比活力 ACC deaminase activity (U/mg)
2306	阳江	0.0198	2309	阳江	0.0166	1202	广州	0.0142
2307	阳江	0.0184	2402	阳江	0.0165	2202	阳江	0.0139
1304	广州	0.0180	1308	广州 s	0.0163	2201	阳江	0.0139
2204	阳江	0.0179	1306	广州	0.0161	1301	广州	0.0138
2403	阳江	0.0176	2304	阳江	0.0159	1307	广州	0.0136
1201	广州	0.0171	2203	阳江	0.0159	2302	阳江	0.0133
2303	阳江	0.0167	2301	阳江	0.0143	1404	广州	0.0127

表 4 接种具显著促生作用的 3 个菌株的桉树幼苗氮磷含量								
Table 4 N and P contents of <i>Eucalyptus</i> seedlings after inoculation three <i>Bacillus</i> with good growth-promoting effect								
菌株编号 Strain number	地上部分氮 Aboveground N		地下部分氮 Underground N		地上部分磷 Aboveground P		地下部分磷 Underground P	
	含量 Content (g/kg)	增量 Increase (%)	含量 Content (g/kg)	增量 Increase (%)	含量 Content (g/kg)	增量 Increase (%)	含量 Content (g/kg)	增量 Increase (%)
2306	13.32	54.53	6.07	36.98	0.48	14.80	0.59	95.71
2403	13.33	54.58	6.44	45.37	0.43	2.86	0.36	19.14
2301	10.98	27.30	5.86	32.18	0.42	0.24	0.51	67.99
CK	8.62	—	4.43	—	0.41	—	0.30	—

3 讨论

本研究从 32 株芽孢杆菌中筛选出 3 个菌株 2306、2301、2403, 能够显著促进桉树幼苗高生长和生物量积累, 尤其以 2306 菌株的促生效果最佳。ACC 脱氨酶活性也以 2306 菌株为最高, 其 ACC 脱氨酶比活力为 0.0198 U/mg, 稍高于魏素娜等^[8]报道的霍氏肠杆菌 AS (0.018 6 U/mg) 和变形斑沙雷氏菌 CS (0.016 7 U/mg)。芽孢杆菌 ACC 脱氨酶活性与桉树幼苗高或生物量呈极显著或显著相关, 而且具显著促生效果的菌株均分离自阳江, 说明芽孢杆菌的 ACC 脱氨酶活性可能与分离地点及其土壤的养分状况有关系, 阳江的土壤有机质、全 N 和 P、有效 N 和 P 含量远高于广州(表 1)。

国内外大量研究表明, 具有促进植物生长作用的微生物, 其作用机理为通过固氮、溶磷、分泌生长素等途径促进植物生长^[18]。本研究中筛选出 2306、2403 和 2301 菌株对桉树幼苗具有显著的促生作用。菌株 2306 能够明显增加桉树幼苗地上部分 N 含量和地下部分 P 含量, 菌株 2403 能明显提高桉树幼苗的 N 含量, 说明这两个菌株能够促进桉树幼苗对 N 或 P 的吸收; 而且其 ACC 脱氨酶活性也较高, 说明其还可通过调节乙烯进而促进桉树幼苗生长。而接种 2301 菌株的 ACC 脱氨酶活性较低, 但能明显提高地下部分的 P 含量。本研究丰富了桉树促生菌资源, 也为促生机制研究提供了更多的实验材料, 筛选出的菌株有望应用于桉树多功能微生物肥料的开发。当然, 这些菌株的促生机理尚待进一步研究。

参考文献

- [1] 陈晓斌, 张炳欣, 楼兵干, 等. 根际促生菌对黄瓜幼苗的促生效应与防病作用[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 1999, 25(6): 578-582.
- [2] Tang WH, Yang HT. Research and application of biocontrol of plant disease and PGPR in China[A]//Ogoshi A. Plant growth-promoting rhizobacteria: Present Status

and Future Prospects[C]. Sapporo: Nakanishi Printing, 1997, 2-9.

- [3] 胡江春, 薛德林, 马成新, 等. 植物根促生菌(PGPR)的研究与应用前景[J]. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1963-1966.
- [4] 赵爽, 刘伟成, 裘季燕, 等. 多粘类芽孢杆菌抗菌物质和防病机制之研究进展[J]. 中国农学通报, 2008, 24(7): 347-350.
- [5] 张伟琼, 聂明, 肖明. 荧光假单胞杆菌生防机理的研究进展[J]. 生物学杂志, 2007, 24(3): 9-11.
- [6] 戴梅, 宫象辉, 丛蕾, 等. PGPR 制剂研发现状与发展趋势[J]. 山东科学, 2006, 19(6): 45-47.
- [7] Glick BR, Cheng Z, Czarny J, et al. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria[J]. European Journal of Plant Pathology, 2007, 119: 329-339.
- [8] 魏素娜, 蒋帅, 黄锡云, 等. 旱地小麦根际细菌中产生 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)脱氨酶菌株的分离和鉴定[J]. 微生物学通报, 2011, 38(5): 722-728.
- [9] Li J, Ovabin DH, Charles TC, et al. An ACC deaminase minus mutant of *Enterobacter cloacae* UW4 no longer promotes root elongation[J]. Current Microbiology, 2000, 41: 101-105.
- [10] Shah S, Li J, Moffatt BA, et al. Isolation and characterization of ACC deaminase genes from two different plant growth-promoting rhizobacteria[J]. Canadian Journal of Microbiology, 1998, 44(9): 833-843.
- [11] 中国科学院微生物研究所. 菌种保藏手册[M]. 北京: 科学出版社, 1980, 762-763.
- [12] 国家林业局. GB7888-87. 森林植物森林枯枝落叶层全氮、全磷、全钾、全钠、全钙、全镁的测定(硫酸-高氯酸消煮法)[S]. 1988.
- [13] 窦雅静. 黑木相思根瘤菌的遗传多样性分析及其 ACC 脱氨酶活性研究[D]. 广州: 中国林业科学研究院硕士学位论文, 2013.
- [14] Glick BR. Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase[J]. FEMS Microbiology Letters, 2005, 251(1): 1-7.
- [15] Honma M, Shimomura T. Metabolism of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid[J]. Agriculture and Biological Chemistry, 1978, 42: 1825-1831.
- [16] Saleh SS, Glick BR. Involvement of *gacS* and *rpoS* in enhancement of the plant growth-promoting capabilities *Enterobacter cloacae* CAL2 and UW4[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2001, 47(8): 698-705.
- [17] 王忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999: 105.
- [18] 郭飞, 蒋雪刚, 黄宝灵, 等. 促生菌接种马尾松育苗试验[J]. 广西林业科学, 2013, 42(1): 71-76.