

专论与综述

耐酸细菌在酸性土壤改良中的功能机制与应用前景

舒思祺, 罗欢, 石孝均, 李振轮, 马莹*

西南大学 资源环境学院 界面过程与土壤健康重庆市重点实验室, 重庆 400716

舒思祺, 罗欢, 石孝均, 李振轮, 马莹. 耐酸细菌在酸性土壤改良中的功能机制与应用前景[J]. 微生物学通报, 2025, 52(6): 2424-2440.

SHU Siqi, LUO Huan, SHI Xiaojun, LI Zhenlun, MA Ying. Functional mechanisms and application prospects of acid-tolerant bacteria in ameliorating acidic soils[J]. Microbiology China, 2025, 52(6): 2424-2440.

摘要: 我国土壤呈现出的酸化趋势, 对农作物生长、产量、品质及生态多样性产生了显著影响。相较于传统的理化改良方法, 微生物改良因其成本低廉、环境友好等优势, 成为近年来研究热点。耐酸细菌作为一种能够在酸性环境中生存的微生物, 能够通过多种机制改良土壤, 并展现出巨大的应用潜力。然而, 目前针对耐酸细菌改良酸性土壤功能机制的系统性综述仍较为匮乏。因此, 本文在分析土壤酸化成因及其危害的基础上, 系统阐述了细菌的耐酸机制及其改善酸性土壤的作用机理, 综述了耐酸细菌在农业生产中的应用方式, 为其在农业酸性土壤中的推广应用提供了理论依据和实践指导。

关键词: 耐酸细菌; 作用机制; 酸性土壤改良

资助项目: 国家人力资源和社会保障部高层次留学人才回国资助计划(渝人社办[2023]290号); 重庆市留学人员回国创业创新支持计划(cx2021001); 重庆市教委科学技术研究计划(KJZD-K202200204); 国家资助博士后研究人员计划(GZC20241401)

This work was supported by the China's National Ministry of Human Resources and Social Security's High-Level Overseas Talent Return Funding Program Project (Chongqing Municipal Human Resources and Social Security Bureau Office [2023] 290), the Chongqing Returned Overseas Students' Entrepreneurship and Innovation Support Program (cx2021001), the Science and Technology Research Program of Chongqing Municipal Education Commission (KJZD-K202200204), and the Postdoctoral Fellowship Program of Chinese Postdoctoral Science Foundation (GZC20241401).

*Corresponding author. E-mail: cathymaying@hotmail.com

Received: 2024-09-10; Accepted: 2024-12-18; Published online: 2025-01-09

Functional mechanisms and application prospects of acid-tolerant bacteria in ameliorating acidic soils

SHU Siqi, LUO Huan, SHI Xiaojun, LI Zhenlun, MA Ying*

Chongqing Key Laboratory of Interface Process and Soil Health, College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400716, China

Abstract: Soil acidification is prevalent in China, significantly affecting crop growth, yield, quality, and ecological diversity. Compared with traditional physical and chemical methods of soil amelioration, microbial approaches have gained prominence in recent years due to their cost-effectiveness and environmental friendliness. Acid-tolerant bacteria, as microorganisms capable of thriving in acidic environments, have shown immense potential in soil improvement through various mechanisms. However, systematic reviews on the functional mechanisms of acid-tolerant bacteria in ameliorating acidic soils are currently lacking. Thus, this paper, based on an analysis of the causes and consequences of soil acidification, elaborates on the acid tolerance and acidic soil improvement mechanisms of acid-tolerant bacteria, and summarizes the current applications of acid-tolerant bacteria in agricultural production, providing theoretical support and practical guidance for advancing the application of acid-tolerant bacteria in acidic soils.

Keywords: acid-tolerant bacteria; mechanisms; acidic soil amelioration

土壤酸化是指土壤交换性酸不断增加、pH 值降低的过程，这是土壤形成和演变中的一种自然现象，主要由碳酸和有机酸解离产生氢离子(H^+)驱动^[1]。这一现象在全国范围内普遍存在，我国耕地、草地和林地土壤均已发生不同程度的酸化^[2-4]，其中南方地区尤为严重^[2]。在测土配方施肥时期(2005–2014 年)与全国第二次土壤普查时期(1979–1985 年)相比，长江中下游地区 pH 值低于 5.5 的耕地面积比例上升了 14.93%；同时，东北地区、黄淮地区和华南地区的酸性和弱酸性土壤面积也在持续增加，加剧了耕层土壤的酸胁迫压力^[5]。一般而言，酸性土壤的 pH 值在 6.5 以下，其中 pH 5.5–6.5 为弱酸性，pH 4.5–5.5 为中酸性，pH<4.5 为强酸性^[6]。

在农业生产中，土壤酸化会影响土壤理化性质，降低土壤中有益微生物的丰度与多样性，削减土壤肥力与生产力，进而影响作物的产量

与品质^[7]。目前，土壤酸化已对我国农业生产、农产品品质和生态环境造成严重影响，改良酸性土壤迫在眉睫^[8]。传统改良酸性土壤的方法通常是施用碱性物质如石灰或工业废渣以中和土壤酸度^[9]。尽管这些方法能够迅速提高土壤 pH 值，却容易导致土壤板结和微生物多样性降低等问题^[10]。鉴于当今社会对农业绿色发展的重视，采用微生物改良方式成为提高农业生产率和改良土壤的有效措施。相较于传统方式，微生物改良措施对环境更加友好^[11-12]。

耐酸细菌是指能够在 pH 2.0–6.0 环境下生存的细菌，其通过酸性信号转导系统启动耐酸机制，以调控对酸胁迫的适应能力^[13]。尽管已有综述探讨耐酸细菌在改良酸性土壤中的作用，但多集中于单一耐酸细菌的耐酸机制及其应用^[13]，或关注其在农业酸性土壤中对作物促生作用的影响^[14-15]，尚未系统地揭示耐酸细菌在农业生产中的应用潜力。

本文系统综述了耐酸细菌在改良酸性土壤中的关键作用,结合最新研究成果,全面总结其耐酸机制及在提高酸性土壤 pH 值、改善土壤理化性质和增强土壤抗病性等方面的核心功能。同时,深入探讨耐酸细菌在农业生产中的作用机制,并结合具体应用案例展示其实际效果,弥补了现有综述文献在该领域的不足。

1 土壤酸化现状及其危害

1.1 土壤酸化的现状及成因

在 1979–1985 年的全国第二次土壤普查期间, pH<6.5 的耕层土壤占比为 35.79%, pH 6.5–7.5 的占比为 25.62%, pH 7.5–8.5 的占比为 36.22%, 而 pH 8.5–9.0 的占比为 2.22%^[5]。在 2005–2014 年测土配方施肥项目期间, 上述 4 个等级的土壤面积占比分别为 42.92%、18.49%、35.95%和 2.62%^[5]。相较于第二次全国土壤普查, 我国酸性土壤总面积增加 64.5 万 km², 其中

pH≤5.0、pH 5.0–5.5、pH 5.5–6.5 范围的土壤面积分别增加 3.1、11.6 和 49.9 万 km², 表明各个 pH 范围的酸性土壤面积均在增加^[5–7]。在江苏、上海、重庆、四川、湖北等 15 个南方地区耕地中, 土壤 pH 值呈现下降趋势^[5] (图 1)。目前, 我国 pH<5.5 的酸性土壤总面积约为 44.8 万 km², 占陆域国土面积的 4.7%, 其中, 75%分布在南方红黄壤地区, 17%分布在东北地区, 其他地区占 8%^[7]。

土壤酸化受自然因素与人为因素共同影响。自然因素主要有土壤自然风化、盐基离子淋失、植物凋落物在土壤中分解、植物根系分泌物以及雷电降雨等; 人为因素则包括土壤管理方式(如施肥)和人为活动排放的酸气体导致酸沉降^[7,15]。例如, 土壤中有机的分解和氧化会释放 H⁺, 从而增加土壤中的 H⁺ 浓度, 降低土壤 pH 值^[16]。化石燃料燃烧释放的硫和氮氧化物与雨水反应形成酸性物质并沉降到地表, 也会进一步加剧土壤酸化^[17]。

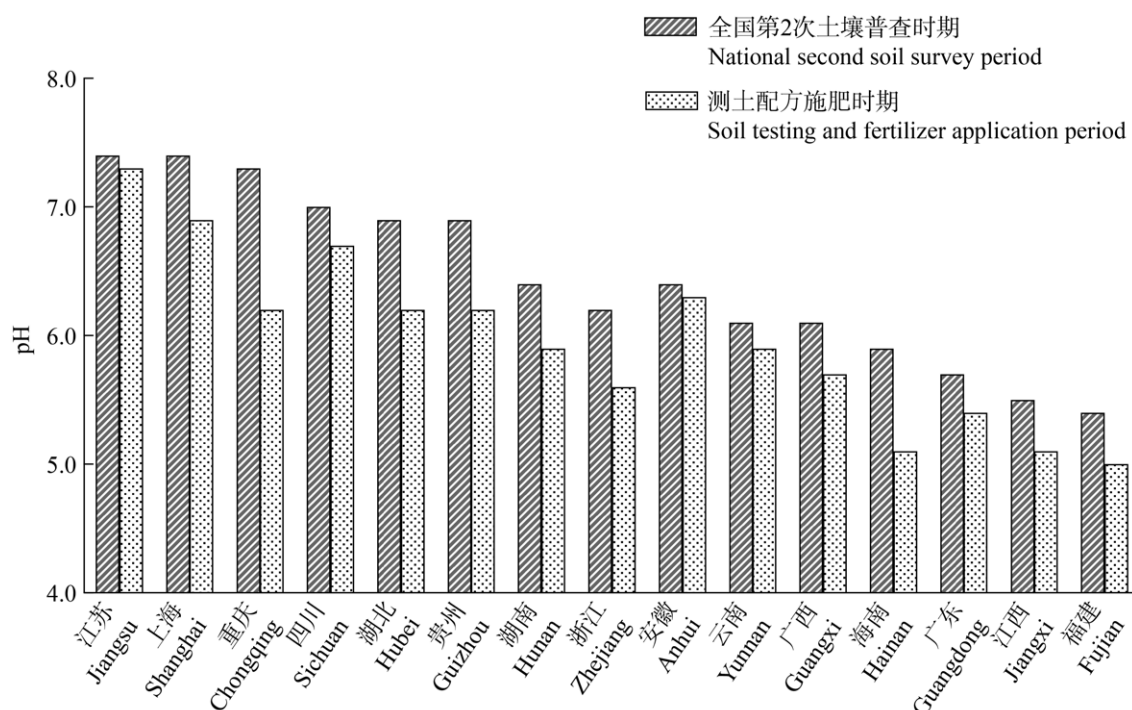


图 1 中国南方部分地区耕地 pH 下降趋势

Figure 1 Trends in the decline of soil pH in cultivated land in some regions of southern China.

在农业生产中, 过量施用铵态氮肥、尿素和硫磺是引发土壤酸化的主要原因之一^[7]。这些肥料中的 NH_4^+ 经历硝化和(或) NO_3^- 被浸出, 也会加剧土壤酸化^[7]。此外, 工业排放和化石燃料燃烧导致的酸雨也进一步加剧了这一问题^[7]。随着合成肥料的广泛使用和酸雨的出现, 土壤酸化问题引起了广泛关注。

1.2 土壤酸化造成土壤质量退化

1.2.1 土壤营养元素流失

土壤的酸化程度与土壤中盐基总量的流失水平密切相关。一般来说, 淋失量会随着土壤 pH 值的降低而增加^[18]。酸化过程增加了土壤中的正电荷, 从而减少了吸附在土壤胶体上的 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 及 NH_4^+ 等盐基离子数量, 使这些离子更容易随水淋失, 导致土壤贫瘠和肥力降低。在酸雨淋洗后, 这种现象尤为明显^[18-19]。刘春生等^[18]通过模拟酸雨淋溶褐土的试验结果表明, Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^+ 及 K^+ 这 4 种盐基离子在 pH 2.0–5.0 的酸雨淋溶 10 年后的总淋失量分别为 5 070.8、780.7、566.5 和 529.7 mg/kg, 并且随酸雨 H^+ 浓度的增加, 淋溶量呈增加趋势。土壤酸化对于氮、磷等矿质营养元素的有效性及其含量有显著影响^[20]。一般认为, 土壤中的速效氮, 包括硝态氮、铵态氮及碱解氮, 在中性、微酸和微碱的环境条件下, 其硝化速率更高。当土壤 pH<6.0 时, 硝化速率明显下降, pH<4.5 时, 硝化作用基本停止, 碱解氮也随土壤 pH 的下降呈直线下降^[20]。在土壤酸化过程中, 作为重要胶结物质的土壤有机质(soil organic matter, SOM)和氧化铁的含量会降低, 从而削弱土壤团聚体的结构稳定性^[21]。总之, 土壤酸化不仅导致盐基离子淋失加剧和土壤肥力降低, 还显著影响土壤结构和矿质营养元素的有效性, 从而限制植物的生长发育。

1.2.2 土壤重金属活性增强

土壤酸化过程中不仅会影响土壤本身的理化性质, 还会直接或间接地影响土壤重金属的形态与活性^[22-23]。一方面, 土壤酸化会提高土

壤中 H^+ 浓度, H^+ 可以与土壤胶体表面的重金属阳离子发生竞争, 从而增强重金属阳离子的活性^[24]; 另一方面, 土壤酸化引起的理化性质变化, 包括 SOM 含量的变化、黏土矿物的风化及土壤中氧化物含量变化, 都会影响土壤对重金属的吸附与固定^[25-26]。随着重金属活性的增加, 这些活性金属在土壤中的生物有效性也显著提高, 从而对植物生长和土壤生态系统产生多方面的毒害作用^[25]。研究表明, 当土壤 pH<5.8 时, 交换态镉(cadmium, Cd)和交换态铅(lead, Pb) 占其全量的比例随土壤 pH 的下降显著增加, 并通过干扰植物代谢、损伤细胞膜系统及抑制根系发育等途径, 显著抑制植物生长^[23,27]。相比之下, 酸性土壤中的铝(aluminum, Al)和锰(manganese, Mn)是最常见的重金属毒素, 它们对植物和微生物的毒害效应尤为显著^[28]。

在土壤中, Al 主要以离子的形式存在, 如 $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$ 、 $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ 和 $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})^{3+}$ ^[29]。当土壤 pH<5.0 时, Al 通过抑制植物细胞分裂和(或)细胞伸长限制了根部在酸性土壤中的生长, 导致根系发育不良^[29], 使植物更加敏感于各种非生物胁迫, 如水分和营养胁迫。此外, 铝离子与磷酸形成络合物, 导致磷无法被植物有效吸收利用, 影响植物生长发育^[30]。

酸性土壤中第二常见的有毒金属是 Mn, 在锰胁迫条件下, 植物的叶片输导组织被破坏, 蛋白质合成, 尤其是叶绿体蛋白的合成受到阻碍, 导致叶片中叶绿素含量显著下降, 光合速率和呼吸速率减缓^[31]。Mn 的毒性还会刺激植物中过氧化物酶(peroxidase, POD)的活性及其酶活性基因的表达^[32]。

1.2.3 土壤微生物群落结构被影响

土壤 pH 值对微生物群落产生显著影响。中性或近碱性土壤环境有利于细菌的生长^[33], 而酸性环境则促进真菌如腐霉菌(*Pythium*)^[34]、菌核菌(*Sclerotium*)^[35]和镰刀菌(*Fusarium*)^[36]的繁殖, 同时抑制拮抗性细菌的活性, 使得真菌病原体变得更具侵略性^[37]。Zhou 等^[38]研究表

明, 土壤 pH 是解释微生物群落 α 多样性变化的主要因素之一。土壤 pH 通过影响胞膜质子泵和蛋白质的稳定性, 对土壤微生物产生直接胁迫作用。当土壤 pH 超出一定范围时, 会改变微生物群落间的竞争力, 进而驱动群落结构的变化。Tripathi 等^[39]研究显示, 土壤 pH 是控制土壤细菌群落组成和演替的关键因素, 在极端酸性或碱性条件下, pH 值能主导细菌群落的构建, 而在中性条件下, 微生物群落的构建过程则以随机性为主。在酸性土壤中, 一些病原细菌会对植物造成严重影响。例如, 茄科罗尔斯通氏菌(*Ralstonia solanacearum*)引发的青枯病, 主要影响茄科作物如烟草、番茄和茄子, 在 pH 5.35 的土壤条件下发病率最高^[37]。

2 耐酸细菌耐酸机制

耐酸细菌在酸性土壤改良中起着至关重要的作用。它们通过多种机制, 如抑制土壤酸化、改善土壤团聚体结构、降低重金属活性以及抑制土传病害, 显著提升土壤的理化特性, 从而有效促进作物生长和产量的提高^[14-15]。常见的耐酸细菌包括链球菌属(*Streptococcus*)、醋酸杆菌属(*Acetobacter*)、酸杆菌属(*Acidobacterium*)和乳杆菌属(*Lactobacillus*)等^[40]。在酸性土壤中, 许多细菌展现出耐酸特性, 其中酸杆菌门(*Acidobacteriota*)在酸性土壤中占据优势地位, 其相对丰度随着 pH 值的降低而增加^[41]。农业生产用地中, 一些常见的菌属如假单胞菌属(*Pseudomonas*)^[42], 芽孢杆菌属(*Bacillus*)^[43]和根瘤菌属(*Rhizobium*)^[44]等也被报道具有耐酸特性。

细菌的耐酸机制主要包括以下 5 种方式: (1) 通过调节细胞膜的密度和流动性阻止 H^+ 进入胞内^[45], 或通过形成生物膜降低酸胁迫^[46]; (2) 合成尿素以中和细胞代谢过程中产生的酸^[47]; (3) 调节氨基酸代谢以生成碱性物质^[48]; (4) 通过调控 F_1 - F_0 -ATP 酶活性将 H^+ 排出胞外^[49]; (5) 调控特定蛋白质以应对酸胁迫^[50]。这些机制单独或协同发挥作用, 帮助细菌在不同 pH 条件

下适应酸性环境^[51]。

2.1 细胞膜与生物膜在酸胁迫中的调节

在酸性环境下, 细菌通过调节细胞膜密度, 如改变膜脂肪酸组成, 减少 H^+ 渗透以维持胞内 pH 稳态, 从而应对酸胁迫^[52-53]。例如, 变异链球菌(*Streptococcus mutans*)在 pH 值从 7.0 降至 5.0 时, 将不饱和脂肪酸和饱和脂肪酸的比例从 0.33 提升至 1.20^[54]。此外, 细菌还可以通过增加环丙烷脂肪酸(cyclopropane fatty acid, CFA)来增强耐酸性, 如大肠杆菌(*Escherichia coli*)^[55]; 而革兰氏阳性菌则通过缩短脂肪酰基链长度或形成支链脂肪酸(branched-chain fatty acid, BCFA)^[53]来增强耐酸性。Hu 等^[56]最新研究表明, 通过 CRISPR-Cas9 技术将 *Accfa2* 基因整合到大肠杆菌(*E. coli*) MG1655 的基因组中, 不仅显著提高了其耐酸性, 还在酸度胁迫下显著增加了突变体细胞膜中 CFA 的比例。此外, Huang 等^[57]研究发现, 在酸胁迫条件下, 植物乳杆菌(*Lactobacillus plantarum*)中编码脂肪酸延伸酶的基因 *fabF*、*fabZ* 和 *fabG* 被显著激活, 从而帮助细胞应对酸性压力(图 2A)。这些适应性变化降低了膜的流动性, 减少 H^+ 的内流, 从而增强细菌在酸性环境中的生存能力^[54-56]。

细菌通过生物膜的形成在应对酸胁迫中发挥关键作用。生物膜由细菌细胞和约占干重 80% 的胞外聚合物(extracellular polymeric substance, EPS)构成; EPS 富含带负电的蛋白质和多糖, 通过静电吸附 H^+ , 降低自由质子浓度, 减弱质子驱动力, 从而减少质子跨膜扩散^[52]。此外, EPS 的积累形成物理屏障, 进一步限制 H^+ 渗透, 维持细胞周围环境的稳定^[58-59]。在酸性条件下, 细菌产生更多 EPS, 突出其在应对质子胁迫下维持生存和促进生物膜形成的关键作用^[60]。近期研究表明, *rpoS* 基因参与阪崎克洛诺斯杆菌(*Cronobacter sakazakii*)生物膜的形成, 其缺失突变体耐酸性显著降低^[61]。此外, *S. mutans* 中的 *LuxS* 基因在酸胁迫下调控生物膜的形成, 从而增强其耐酸能力^[62]。耐酸细菌通

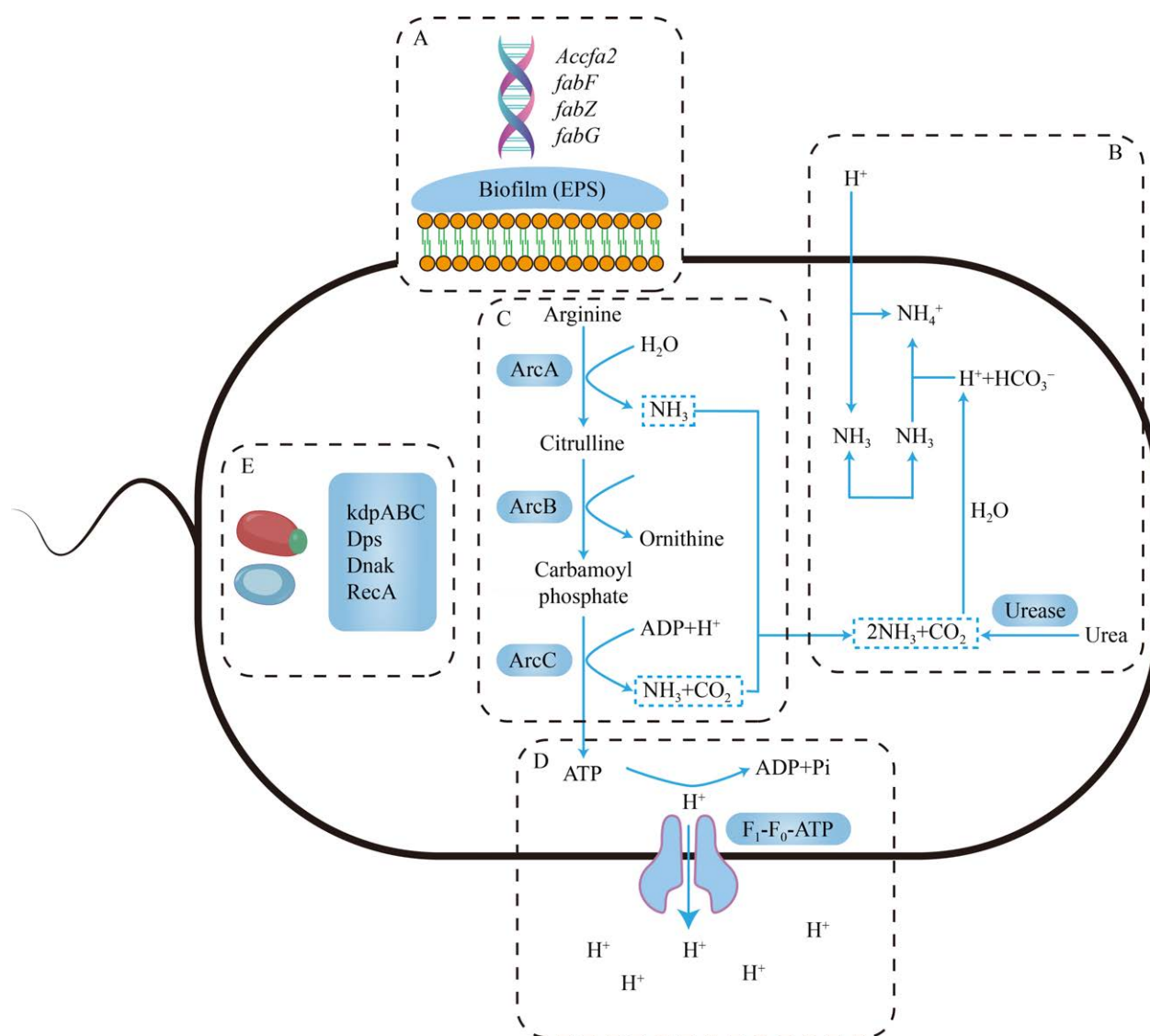


图 2 耐酸细菌的耐酸机制 A: 生物膜和细胞密度: *Accfa2* 和 *fabFZG* 基因对于生物膜的形成至关重要。B: 尿素酶系统: 尿素被尿素酶水解成 NH_3 和 CO_2 , 这些气体随后形成 NH_4^+ 和 HCO_3^- 。C: 精氨酸脱亚胺酶途径: 由基因 *ArcA*、*ArcB* 和 *ArcC* 编码的酶催化精氨酸的代谢, 产生 NH_3 和 ATP。D: $\text{F}_1\text{-F}_0\text{-ATP}$ 酶: 质子泵复合体, 能够将 H^+ 泵出以提高细胞内 pH 值。E: 蛋白质调控机制: kdpABC 通过形成跨膜电位差阻止质子进入胞内; Dps、DnaK 和 RecA 是关键蛋白, 负责保护 DNA 和蛋白质免受损伤。

Figure 2 Acid-tolerance mechanisms of acid-tolerant bacteria. A: Biofilm and cell density: The *Accfa2* and *fabFZG* genes are essential for biofilm formation; B: Urease system: urea is hydrolyzed by urease into NH_3 and CO_2 , which then form NH_4^+ and HCO_3^- ; C: Arginine deiminase pathway: enzymes encoded by the *ArcA*, *ArcB*, and *ArcC* genes catalyze the metabolism of arginine, producing NH_3 and ATP; D: $\text{F}_1\text{-F}_0\text{-ATPase}$: a proton pump complex that expels H^+ to increase the intracellular pH; E: Protein regulation mechanism: KdpABC prevents proton influx into the cytoplasm by establishing a transmembrane potential gradient; while Dps, RecA and DnaK are key proteins responsible for protecting DNA and proteins from damage.

过调节细胞膜脂肪酸组成和促进生物膜形成, 协同减少 H^+ 的进入, 并维持胞内 pH 稳态, 从而增强在酸性环境中的生存能力(图 2A)。

2.2 碱类物质的产生

耐酸细菌通过产生碱性物质中和酸性环境, 以应对外界压力。尿素和氨基酸是其中的主要底物。尿素在尿素酶作用下分解为氨气(NH_3)和二氧化碳(CO_2), NH_3 与质子结合, 降低胞内酸性水平, 从而提升 pH 值^[47] (图 2B)。例如, 幽门螺杆菌(*Helicobacter pylori*)和唾液链球菌(*Streptococcus salivarius*)通过尿素 I 基因编码的尿素转运体吸收尿素, 从而适应酸性环境^[63-64]。此外, 氨基酸的脱羧反应也能够生成碱性物质, 帮助维持胞内 pH 稳态^[52]。其中, 精氨酸脱亚氨酶(arginine deiminase, ADI)途径是细菌应对酸胁迫的关键机制之一, 通过精氨酸代谢生成鸟氨酸(ornithine)、 NH_3 和 CO_2 , 从而提升胞内的 pH 值^[48] (图 2C)。研究表明, 罗伊氏乳杆菌(*Lactobacillus reuteri*)的 ADI 途径显著增强其耐酸性^[48]。此外, 赖氨酸(lysine)和组氨酸(histidine)等碱性氨基酸也对维持细胞的 pH 平衡起到重要作用^[65]。

2.3 F_1 - F_0 -ATP 酶的生成

质子驱动力(proton motive force, PMF)是由细胞质与外部环境间的电荷分离形成的细胞内的质子梯度, 是细胞能量转换和物质运输的核心驱动力^[49]。在细菌中, 依赖于 PMF 的质子泵(F_1 - F_0 -ATP 酶)是维持 pH 平衡的关键机制之一^[49]。在酸性环境下, H^+ 的积累导致胞内 pH 的降低, F_1 - F_0 -ATP 酶通过消耗三磷酸腺苷(adenosine triphosphate, ATP)将过量的 H^+ 泵出细胞, 以恢复胞内酸碱平衡^[66] (图 2D)。例如, 嗜酸热硫化叶菌(*Sulfolobus acidocaldarius*)通过 F_1 - F_0 -ATP 酶的活性排出胞内质子, 使其能够在极端酸性环境中生存^[67]。在耐酸细菌如肺炎链球菌(*Streptococcus pneumoniae*)和嗜酸乳杆菌(*Lactobacillus acidophilus*)中, F_1 - F_0 -ATP 酶的转

录水平在低 pH 条件下显著上调, 以适应酸胁迫^[68]。近期的突变体实验表明, F_1 - F_0 -ATP 转录水平较低的 *S. mutans* 突变体在酸性条件下的生长速率显著减缓, 表明 F_1 - F_0 -ATP 酶在调节细菌应对酸性环境胁迫中发挥着重要作用^[69]。

2.4 蛋白质调控: 膜电位调节与 DNA 保护

耐酸细菌在酸性环境中通过生成特定蛋白调节膜电位, 合成保护性蛋白以维持细胞稳定性并应对酸性胁迫, 从而确保其生存与功能。首先, 耐酸细菌通过膜上的钾离子转运蛋白调节细胞膜两侧电荷分布的差异, 限制质子流入, 减少酸胁迫对细胞的影响^[70]。在酸性环境中, 细胞通过 ABC 转运蛋白(ATP-binding cassette, ABC)中的钾转运系统(kdpABC)主动摄取钾离子形成膜内外电位差, 从而抑制质子流入, 保护细胞免受酸性伤害^[70]。MacGilvary 等^[71]发现, 结核分枝杆菌(*Mycobacterium tuberculosis*)在酸性环境下通过 KdpABC 系统建立胞膜电位差, 间接调控细胞内外 pH 梯度, 从而维持细菌胞内 pH 的稳定性。Christel 等^[72]则发现, 嗜铁钩端螺菌(*Leptospirillum ferriphilum*)也采用类似机制维持胞内 pH 的稳定(图 2E)。其次, 耐酸细菌还通过合成特定的保护性蛋白来抵御酸性胁迫^[52]。例如, *E. coli* 中的饥饿细胞 DNA 结合蛋白(DNA-binding proteins from starved cell, Dps)能够螯合铁离子, 减少氧化应激和去除自由基, 保护 DNA 免受损伤^[73]。此外, *E. coli* 中的 DnaK 蛋白和耐辐射奇异球菌(*Deinococcus radiodurans*)中的 IrrE 蛋白保证 DNA 修复机制的正常运作, RecA 蛋白则在酸性胁迫下激活 DNA 修复反应, 这些蛋白的突变会显著降低细菌的耐酸能力^[74-76]。HdeA 和 HdeB 作为 *E. coli* 的分子伴侣蛋白, 能够在酸胁迫下帮助其他蛋白质正确折叠并维持其稳定性^[77] (图 2E)。通过多层次的保护机制, 耐酸细菌能够在酸胁迫条件下有效维持 DNA 和蛋白质的稳定性与功能。

3 耐酸细菌对酸性土壤的改良机制

3.1 提升土壤 pH 以抑制酸化进程

细菌抑制土壤酸化的主要机制之一是通过分泌碱性物质或其他物质来减少土壤中的 H^+ 浓度。Nkoh 等^[59]发现,附着在可变电荷土壤上的荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)通过其表面的有机阴离子与 H^+ 结合形成中性分子团,从而提高了土壤的 pH 值。此外,细菌改良土壤 pH 还与其分泌的 EPS 密切相关^[78]。这可能是由于 EPS 能够与土壤中 Al/Fe 氧化物结合,形成铁-氧-磷/铝-氧-磷(Fe-O-P/Al-O-P)键,特异性吸附在土壤表面。在这一过程中, EPS 的磷酸基与土壤 Fe/Al 氧化物表面的羟基发生配位交换,释放出 OH^- 中和 H^+ ,从而提高土壤悬浮液的 pH 值,改善土壤酸度^[78]。类似地, Deka 等^[60]发现一株耐酸的解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)在酸胁迫下比中性环境中产生更多的 EPS。此外,有研究表明,紫色非硫细菌(purple non-sulphur bacteria, PNSB)通过分泌 EPS 提升土壤 pH 的同时,也可能通过释放 NH_4^+ 来进一步提高土壤 pH^[43]。这些研究表明,微生物通过形成表面阴离子以及分泌 EPS,利用特定的化学反应过程,能够在一定程度上调节土壤的酸碱平衡。

3.2 改良酸性土壤团聚体结构

土壤酸化过程中,团聚体的关键胶结物质如 SOM 和氧化铁含量会减少,从而降低土壤团聚体的稳定性结构,这不仅减弱了土壤的保水性和肥力,还会加剧土壤侵蚀和退化,最终影响土壤生产力^[21,79]。酸性土壤中的耐酸细菌主要通过分泌生物膜和 EPS 来改善土壤团聚体^[60,80]。

生物膜的添加能增加土壤黏度,从而形成更大的土壤团聚体,即使在受压条件下也能保持这些土壤团聚体的稳定性^[81]。细菌 EPS 以外围粘液聚合物的形式释放到土壤中,带有负电荷,具有黏合特性,有助于黏合土壤颗粒^[82]。

EPS 中的阳离子桥(cation bridges)、氢键(hydrogen bonding)、范德华力(Van der Waals forces)和阴离子吸附(anion adsorption)机制促进了微聚集体的形成^[83]。这些微团聚体进一步黏附在一起形成大团聚体(直径 >0.25 mm),增加了土壤中颗粒间的凝聚力,从而有助于保留植物生长所需的水分和其他养分^[84]。Ren 等^[85]研究了在不同 pH (pH 3.0–8.0)和离子强度(NaCl 调节离子强度为 0–80 mmol/L)条件下 EPS 在土壤中对胶体的吸附能力,发现 EPS 中的蛋白质和磷酸基团有助于其在土壤胶体上的吸附。Deka 等^[60]筛选出了一株耐酸细菌 *B. amyloliquefaciens* p16,经突变体试验发现菌株分泌的 EPS 在提高其耐酸性的同时还能促进土壤团聚体的形成。

3.3 减少酸性土壤中重金属的活性

相较于中性或碱性土壤,酸性土壤中诸如 Al、Mn、Cd 和 Pb 等重金属更易迁移并被植物吸收,进而限制作物的生长^[28,86]。其中,Al 和 Mn 是酸性土壤中最常见的重金属毒害因素^[15,87]。研究表明,接种具有重金属抗性的耐酸细菌能够显著降低酸性土壤中重金属的生物有效性,从而缓解其毒害效应,促进植物生长^[88]。

3.3.1 铝毒

一些耐酸细菌能够通过分泌有机酸(如草酸、苹果酸和柠檬酸)在胞外螯合 Al^{3+} ,这些 Al^{3+} 与有机酸形成稳定的 Al^{3+} -有机酸复合物,从而显著降低 Al^{3+} 的活性,减弱铝的毒性^[89-90]。克雷伯氏菌(*Klebsiella* sp.)和沙雷氏菌(*Serratia* sp.)能够在酸性根际土壤中通过形成 Al^{3+} -铁载体的复合物有效固定 Al^{3+} ,降低其生物有效性,从而缓解植物的铝胁迫^[89]。此外,微生物具有多个编码铝抗性蛋白的基因,例如 *AANH_like*、*AAT_I* 和 *Alr1p_like*,这些基因编码与 Al^{3+} 跨膜转运相关的蛋白质和酶, *YnbB* 基因编码的胱硫醚 β -裂解酶家族蛋白通过调节无机离子的转运与代谢参与铝抗性机制^[91]。耐酸细菌分泌的 EPS 含有多个带负电荷的官能团,能够通过络合、离子交换和氧化还原反应与重金属离子相

互作用,降低重金属的生物有效性并缓解其毒性,如羧基(-COOH)、羟基(-OH)能有效吸附酸性土壤中的 Al^{3+} ^[92-93]。Nkoh 等^[42]通过在酸性土壤中添加 *P. fluorescens*,不仅有效抑制了土壤酸化过程,还显著降低了可交换铝含量和土壤中 Al^{3+} 的生物有效性。Mora 等^[89]进一步发现,从酸性土壤中的黑麦草根际分离的 *Klebsiella* sp. RC3 和 *Serratia* sp. RCJ6,通过形成 Al^{3+} -铁载体复合物,显著减轻 Al^{3+} 毒性,促进了植物的生长。

3.3.2 锰毒

耐酸细菌主要通过产生铁载体^[94]、EPS^[95]和生物量^[31]等机制来吸附和固定 Mn^{2+} ,从而减少酸性土壤中的锰毒害,促进植物生长^[88]。首先,细菌通过产生铁载体在酸性环境和高浓度 Mn^{2+} 胁迫下维持生长^[94]。铁载体能够与阳离子结合形成金属-铁载体复合物,固定金属离子。研究表明,细菌产生的铁载体可与 Mn^{2+} 结合,减少其活性并形成稳定的复合物^[96]。其次,耐酸细菌通过分泌 EPS 吸附 Mn^{2+} 。例如,具有锰抗性的 PNSB 通过其 EPS 能有效去除 Mn^{2+} ^[95]。此外,一些耐酸细菌还能通过其生物量吸附 Mn^{2+} ,并且在光照条件下的吸附能力强于黑暗条件,但总体吸附能力仍低于 EPS^[31]。多项研究表明,耐酸细菌通过固定 Mn^{2+} 间接促进了植物的生长^[31,97]。Lu 等^[91]研究发现,在酸性硫酸盐土壤(acid sulfate soil, ASS)中施用液体或固体形式的抗 Mn^{2+} 的 PNSB 生物肥料,不仅降低了锰毒性,还增加了土壤中 NH_4^+ 和有效磷的含量,进而提升了土壤的 pH 值与养分水平。

3.4 抑制酸性土壤病害

酸性土壤会导致部分有益微生物种类和数量减少,而促进真菌的生长,显著降低微生物的丰富度和多样性,因此更容易导致土传病害^[37,98]。一些耐酸细菌能够通过产抗生素、溶壁酶或氰化氢(hydrogen cyanide, HCN)等物质保护植物免受病原菌的侵害,从而间接促进植物生长^[99]。

抗生素是微生物产生的毒素,在低浓度下可毒死或杀死其他微生物^[100]。此外,细菌可以通过分泌细胞壁水解酶,例如几丁质酶(chitinase)、葡聚糖酶(glucanase)、纤维素酶(cellulase)和蛋白酶(protease)来攻击病原体^[101]。土壤中的细菌还会产生一种具有毒性的低分子量化合物 HCN,HCN 由甘氨酸(glycine)经 HCN 合成酶合成^[102]。Chowdhury 等^[98]研究发现耐酸细菌 *B. amyloliquefaciens* MBNC 能分泌一种脂肽类抗生素表面活性素(surfactin),在酸性条件下(pH 4.5)能有效抑制 6 种真菌病原体的生长。赵倩等^[103]筛选出了一株耐酸枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*) CLB-17,在酸性土壤中通过分泌多种胞外物质抑制了病原菌的生长,提高了烟草生物量的积累,对烟草青枯病有显著防治效果。Nookongbut 等^[104]从酸性沼泽土壤中筛选出 14 株能抑制水稻病原菌[(*Bipolaris oryzae* NPT0508 和 *Curvularia lunata* SPB0627)]的耐酸细菌,鉴定结果均为沼泽红假单胞菌(*Pseudomonas palustris*)。这些研究结果展示了耐酸细菌在防治酸性土壤病害中的应用潜力。

4 耐酸细菌在农业酸性土壤中的应用

近年来,耐酸细菌在改良酸性土壤和促进作物生长方面展现出显著潜力。这些细菌不仅通过提高土壤养分含量、抑制病原菌和减少重金属毒害间接促进作物生长,还通过分泌植物激素直接增强作物的生物量。首先,耐酸细菌通过改善土壤环境间接促进作物生长。Deka 等^[60]发现,耐酸的 *B. amyloliquefaciens* 在酸胁迫下产生更多的 EPS,不仅提高了其耐酸性,还促进了土壤团聚体的形成。Ren 等^[85]的研究表明,EPS 中的蛋白质和磷酸基团有助于其在土壤胶体上的吸附,改善了土壤结构。Khuong 等^[43,88]发现,PNSB 通过分泌 EPS 和释放 NH_4^+ ,提升了土壤 pH 值,降低了锰毒性,并增加了土壤养分含量。Nkoh 等^[42]通过在酸性土壤中添

加 *P. fluorescens*, 有效抑制了土壤酸化, 显著降低了 Al^{3+} 的生物有效性。Mora 等^[89]发现, 从酸性土壤中分离的 *Klebsiella* sp. RC3 和 *Serratia* sp. RCJ6 通过形成 Al^{3+} -铁载体复合物, 减轻了酸性土壤中的铝毒性, 促进了植物的生长。此外, 耐酸细菌还具有抑制病原菌的能力, 间接促进作物在酸性土壤中的生长。Chowdhury 等^[98]的研究表明, *B. amyloliquefaciens* MBNC 分泌的表面活性素在酸性条件下有效抑制了多种真菌病原体的生长。赵倩等^[103]筛选出的耐酸 *B. subtilis* CLB-17 通过分泌多种胞外物质抑制病原菌, 显著提高了烟草的生物量, 对青枯病表现出显著的防治效果。Nookongbut 等^[104]从酸性沼泽土壤中分离出的 *P. palustris* 则对水稻病原菌具有抑制作用。此外, 乳酸菌(lactic acid bacteria, LAB)作为一种常见于发酵食品中的益生菌, 已被证实能够通过增强植物根际土壤中的 SOM 含量, 显著提高作物产量^[105]。鉴于 LAB 对酸性环境的耐受性, 推测其在酸性土壤改良与作物生产中也具有重要的应用潜力。

耐酸细菌还能够直接促进酸性土壤中作物的生长。Liu 等^[106]从酸性土壤中分离的 3 株溶磷细菌, 显著提升了儿茶幼苗的株高、根干重和养分吸收, 显示了其作为酸性土壤改良剂的潜力。Tang 等^[107]从热带森林的酸性土壤中分离出 15 株耐酸促生细菌, 这些菌株能够大量合成吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA), 促进绿豆种子的萌发并增强幼苗活力, 表明其可作为生物肥料的成分来促进酸性土壤中作物的生长。综上所述, 耐酸细菌通过直接和间接双重机制促进作物生长, 在酸性土壤改良领域展现了广阔的应用前景, 并具备开发为高效菌剂的潜力。

在农业生产中, 传统的直接施用法(如拌种、浸种、灌根等)、叶面喷施法和土壤灌施法等^[108-109], 由于细菌暴露在生物与非生物胁迫下导致其存活率降低, 进而削弱其有效性^[110]。近年来, 微生物种衣技术逐渐受到广泛关注, 通过在种子表面黏附微生物菌剂及其他物质(如

杀虫剂、营养物质、生长激素等), 增强了菌剂的黏附性、稳定性并提高了种子品质^[110]。此技术在实现相同效果的情况下, 减少了所需微生物菌剂的用量^[111]。我们的研究团队开发了一种微生物包衣制剂, 用于促进玉米的发芽与生长, 该制剂含有嗜线虫沙雷氏菌(*Serratia nematodiphila*) ZH3-2、载体及黏合剂, 已证实能提高玉米的株高、干鲜重, 并增强光合作用及超氧化物歧化酶活性, 此成果已获得专利授权^[112]。此外, 我们也采用种衣技术将黎巴嫩假单胞菌(*Pseudomonas libanensis*) 接种于豇豆(*Vigna unguiculata* L. Walp), 结果显示, 接种后的豇豆地上及地下部分干重均显著高于对照组, 凸显了种衣技术在增强作物生长性能方面的巨大潜力^[113]。未来可以利用种子包衣技术将耐酸细菌包裹于种子表面, 以缓解作物在酸性土壤中的胁迫, 促进作物生长并提升其产量与质量。生物菌剂由于含有大量的有益微生物, 能够改善土壤理化性质与营养状况, 并对预防土传病害具有积极作用^[23]。菌剂载体直接影响接种细菌的存活率, 因此在菌剂研发中至关重要。生物炭(biochar)和海藻酸盐微珠(alginate beads)被认为是较为理想的菌剂载体^[114]。海藻酸盐微珠因其无毒性、成本低廉且能长时间缓慢释放细菌并不造成生态污染的特性, 广泛用作细菌的包封载体^[109,114]。近期, 我们团队在土壤盆栽试验中采用海藻酸盐微珠作为载体, 显著提升了植物有益菌(plant-beneficial bacteria, PBB)的定殖能力, 并有效缓解了苜蓿(*Medicago sativa*)在镉胁迫下的生长压力。此方法不仅增加了苜蓿的生物量, 还显著增强了其对镉的生物富集能力^[114]。

多项研究表明, 菌剂在酸性土壤中的应用显著改善了土壤性质并促进作物生长。Tennakoon 等^[115]开发的针对不同类型酸性土壤的专门菌剂显示, 菌剂处理的茶树(*Camellia sinensis* L. O. Kuntze)产量与传统化肥处理相当, 证明了菌剂在提升作物产量和减少化肥使用方面的潜力。此外, 菌剂与有机肥联合施用进一步增强了土

壤中相关酶的活性,优化了微生物群落结构,显著提高了作物产量和品质^[116]。相关研究也支持多种肥料协同施用的积极效果。施河丽等^[117]的田间试验表明,菌剂、有机肥和化肥的结合施用不仅显著改善了土壤酸化和养分状况,还促进了烟草(云烟 87)的生长与干物质积累,体现了多种施肥方式的协同增效。同样,Shen 等^[118]通过为期 4 年的温室试验发现,持续施用生物肥料不仅改善了酸性土壤的化学性质,还改变了微生物群落结构,尤其是厚壁菌门(*Firmicutes*)和芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)的丰度显著增加,有效抑制了镰刀菌枯萎病的发生,促进了香蕉(*Musa acuminata*)的生长。菌剂与其他肥料或土壤改良剂联合应用在其他作物上的效果也得到了验证。Kalidas-Singh 等^[119]发现,将菌剂与磷矿石共同施用于酸性土壤中的水稻(*Oryza sativa*),显著提高了土壤中有效磷的含量,增强了水稻对磷的吸收能力,进而提升了谷物产量。此外,Kari 等^[120]的田间试验表明,生物炭与菌剂的联合使用不仅改善了酸性沙质土壤中的细菌群落结构,还提升了土壤健康和植物生长。总体而言,菌剂与有机肥、生物炭等联合施用在改善土壤化学性质和微生物群落结构方面表现出显著效果,并且在提高作物产量与质量方面展现出广泛的应用前景,表明其在可持续农业中具有重要作用。

5 结论与展望

本文系统地阐述了耐酸细菌的耐酸机制及其对酸性土壤的改良机制,为耐酸细菌在酸性土壤中的应用提供了全面系统的理论基础,有利于助力绿色环保农业绿色发展。然而,目前对于耐酸细菌的研究更多停留在实验室的层面,难以深入挖掘其在农业生产中的实际功效。此外,目前研究多局限于探讨单个耐酸细菌的功能,忽略了不同菌种间可能存在的协同作用或复合应用的潜力。但耐酸细菌含有诸多功能菌种,其种类、组合及配比方式都会影响其功

效。基于对耐酸细菌在酸性土壤中的作用机制与应用现状的梳理,未来面临的挑战和待解决的科学问题包括:

(1) 深入研究酸性土壤中的微生物:需要进一步探索和分析微生物群体之间的相互作用,通过培养和筛选等策略,获取在酸性土壤中表现出耐酸、促生、抗病等多功能特性的功能细菌。

(2) 创新性方法和技术的探索:需进一步探索更多具有创新性的方法和技术,以提高耐酸细菌在实际应用中的效能。例如,研发更多绿色、高效、经济的新型复合固定化载体与菌剂结合,协同耐酸细菌实现更高效、更稳定的功能发挥。

(3) 拓展农业领域的研究:目前关于耐酸细菌的研究主要集中在工业领域,而在农业领域的相关研究相对较少。未来应结合工业和农业领域的研究成果,更全面地了解耐酸细菌的特性和潜力,为农业生产的可持续发展奠定基础。

作者贡献声明

舒思祺:查询文献,撰写文章并修改;罗欢、石孝均、李振轮:参与文章修改;马莹:文章选题与设计,撰写文章,指导并修改文章,课题支撑。

作者利益冲突公开声明

作者声明绝无任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

REFERENCES

- [1] 徐仁扣,李九玉,周世伟,徐明岗,沈仁芳.我国农田土壤酸化调控的科学问题与技术措施[J].中国科学院院刊,2018,33(2):160-167.
XU RK, LI JY, ZHOU SW, XU MG, SHEN RF. Scientific issues and controlling strategies of soil acidification of croplands in China[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2018, 33(2): 160-167 (in Chinese).
- [2] GUO JH, LIU XJ, ZHANG Y, SHEN JL, HAN WX, ZHANG WF, CHRISTIE P, GOULDING KT, VITOUSEK PM, ZHANG FS. Significant acidification in major Chinese croplands[J]. Science, 2010, 327(5968): 1008-1010.

- [3] YANG YH, JI CJ, MA WH, WANG SF, WANG SP, HAN WX, MOHAMMAT A, ROBINSON D, SMITH P. Significant soil acidification across Northern China's grasslands during 1980s–2000s[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(7): 2292-2300.
- [4] ZHU QC, de VRIES W, LIU XJ, ZENG MF, HAO TX, DU EZ, ZHANG FS, SHEN JB. The contribution of atmospheric deposition and forest harvesting to forest soil acidification in China since 1980[J]. *Atmospheric Environment*, 2016, 146: 215-222.
- [5] 杨帆, 贾伟, 杨宁, 李文西, 段英华, 胡炎, 崔勇. 近30年我国不同地区农田耕层土壤的pH变化特征[J]. *植物营养与肥料学报*, 2023, 29(7): 1213-1227.
- [6] YANG F, JIA W, YANG N, LI WX, DUAN YH, HU Y, CUI Y. Spatio-temporal variation of surface soil pH of farmland in different regions of China in the past 30 years[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2023, 29(7): 1213-1227 (in Chinese).
- [7] BRADY NC, WEIL RR. *Elements of the Nature and Properties of Soils*[M]. Pearson Prentice Hall, 2010.
- [8] 张福锁. 我国农田土壤酸化现状及影响[J]. *民主与科学*, 2016(6): 26-27.
- [9] ZHANG FS. Current situation and impact of soil acidification in farmland in China[J]. *Democracy & Science*, 2016(6): 26-27 (in Chinese).
- [10] 赵学强, 潘贤章, 马海艺, 董晓英, 车景, 王超, 时玉, 柳开楼, 沈仁芳. 中国酸性土壤利用的科学问题与策略[J]. *土壤学报*, 2023, 60(5): 1248-1263.
- [11] ZHAO XQ, PAN XZ, MA HY, DONG XY, CHE J, WANG C, SHI Y, LIU KL, SHEN RF. Scientific issues and strategies of acid soil use in China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2023, 60(5): 1248-1263 (in Chinese).
- [12] LIANG JW, YU XQ, CAO YF, ZHANG JG, YAN N, XUE L, CAI XJ, SHEN GM. Effect of quicklime on microbial community in strong acidic soil[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2021, 21(3): 1771-1781.
- [13] 沈建平, 张明宇, 刘高峰, 李小龙, 石德兴, 王岩. 施用石灰氮对烟株根际土壤微生物区系的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2021(1): 75-82.
- [14] SHEN JP, ZHANG MY, LIU GF, LI XL, SHI DX, WANG Y. Effect of lime nitrogen application on microbial flora of tobacco rhizosphere soil[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2021(1): 75-82 (in Chinese).
- [15] NOVAK JM, BUSSCHER WJ, LAIRD DL, AHMEDNA M, WATTS DW, NIANDOU MAS. Impact of biochar amendment on fertility of a southeastern coastal plain soil[J]. *Soil Science*, 2009, 174(2): 105-112.
- [16] KUMAR A, PATEL JS, MEENA VS, SRIVASTAVA R. Recent advances of PGPR based approaches for stress tolerance in plants for sustainable agriculture[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2019, 20: 101271.
- [17] 胡彤, 李爽, 钟卫鸿. 基于酸信号转导系统的细菌耐酸机制及其应用[J]. *生物工程学报*, 2024, 40(3): 644-664.
- [18] HU T, LI S, ZHONG WH. Bacterial acid tolerance mechanism based on acid signal transduction system and its applications[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2024, 40(3): 644-664 (in Chinese).
- [19] HARISH S, PARTHASARATHY S, DURGADEVI D, ANANDHI K, RAGUCHANDER T. Plant growth-promoting rhizobacteria: harnessing its potential for sustainable plant disease management[M]//*Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Agricultural Sustainability*. Singapore: Springer Singapore, 2019: 151-187.
- [20] MSIMBIRA LA, SMITH DL. The roles of plant growth promoting microbes in enhancing plant tolerance to acidity and alkalinity stresses[J]. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 2020, 4: 106.
- [21] BOLAN NS, HEDLEY MJ, WHITE RE. Processes of soil acidification during nitrogen cycling with emphasis on legume based pastures[J]. *Plant and Soil*, 1991, 134(1): 53-63.
- [22] CHANG CT, YANG CJ, HUANG KH, HUANG JC, LIN TC. Changes of precipitation acidity related to sulfur and nitrogen deposition in forests across three continents in north hemisphere over last two decades[J]. *Science of The Total Environment*, 2022, 806: 150552.
- [23] 刘春生, 宋国菡, 史衍玺, 杨守祥, 马玉增, 萧月芳. 棕壤和褐土的酸淋溶特征[J]. *水土保持学报*, 2002, 16(3): 5-8.
- [24] LIU CS, SONG GH, SHI YX, YANG SX, MA YZ, XIAO YF. Characteristics of acid leaching of brown soil and cinnamon soil[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2002, 16(3): 5-8 (in Chinese).
- [25] 余涛, 杨忠芳, 唐金荣, 宗思锋, 朱翠娟, 张娇, 张建新, 申志军. 湖南洞庭湖区土壤酸化及其对土壤质量的影响[J]. *地学前缘*, 2006, 13(1): 98-104.
- [26] YU T, YANG ZF, TANG JR, ZONG SF, ZHU CJ, ZHANG J, ZHANG JX, SHEN ZJ. Impact of acidification on soil quality in the Dongting Lake region in Hunan Province, South China[J]. *Earth Science Frontiers*, 2006, 13(1): 98-104 (in Chinese).
- [27] 于天一, 孙秀山, 石程仁, 王才斌. 土壤酸化危害及防治技术研究进展[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(11): 3137-3143.
- [28] YU TY, SUN XS, SHI CR, WANG CB. Advances in soil acidification hazards and control techniques[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(11): 3137-3143 (in Chinese).
- [29] DU YJ, WEI ML, REDDY KR, LIU ZP, JIN F. Effect of acid rain pH on leaching behavior of cement stabilized lead-contaminated soil[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2014, 271: 131-140.
- [30] 钟晓兰, 周生路, 李江涛, 黄明丽, 赵其国. 模拟酸雨对土壤重金属镉形态转化的影响[J]. *土壤*, 2009, 41(4): 566-571.
- [31] ZHONG XL, ZHOU SL, LI JT, HUANG ML, ZHAO QG. Effect of simulated acid rains on Cd form transformation in contaminated soil[J]. *Soils*, 2009, 41(4): 566-571 (in Chinese).
- [32] 倪中应, 谢国雄, 章明奎. 酸化对耕地土壤镉铅有效性及农产品中镉铅积累的影响[J]. *江西农业学报*, 2017, 29(8): 52-56.
- [33] NI ZY, XIE GX, ZHANG MK. Effects of acidification

- on bioavailability of cadmium and lead in cultivated land soil and their accumulation in agricultural products[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2017, 29(8): 52-56 (in Chinese).
- [24] 马宏宏, 彭敏, 郭飞, 刘飞, 唐世琪, 杨峥, 张富贵, 周亚龙, 杨柯, 李括, 刘秀金. 广西典型岩溶区农田土壤-作物系统 Cd 迁移富集影响因素[J]. *环境科学*, 2021, 42(3): 1514-1522.
MA HH, PENG M, GUO F, LIU F, TANG SQ, YANG Z, ZHANG FG, ZHOU YL, YANG K, LI K, LIU XJ. Factors affecting the translocation and accumulation of cadmium in a soil-crop system in a typical karst area of Guangxi Province, China[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(3): 1514-1522 (in Chinese).
- [25] ALAMGIR M. The effects of soil properties to the extent of soil contamination with metals[M]// *Environmental Remediation Technologies for Metal-Contaminated Soils*. Tokyo: Springer Japan, 2016: 1-19.
- [26] 徐莉, 骆永明, 滕应, 卜元卿, 张雪莲, 王家嘉, 李振高, 刘五星. 长江三角洲地区土壤环境质量与修复研究 IV. 废旧电子产品拆解场地周边农田土壤酸化和重金属污染特征[J]. *土壤学报*, 2009, 46(5): 833-839.
XU L, LUO YM, TENG Y, BU YQ, ZHANG XL, WANG JJ, LI ZG, LIU WX. Soil environment quality and remediation in Yangtze River Delta iv. soil acidification and heavy metal pollution in farmland soils around used electronic device disassembling sites[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2009, 46(5): 833-839 (in Chinese).
- [27] 郭晋君, 张沛, 杏艳, 刘建利, 田渭花. pH 对土壤吸附重金属镉的影响[J]. *广东化工*, 2013, 40(8): 116-117.
GUO JJ, ZHANG P, XING Y, LIU JL, TIAN WH. The effect of pH on adsorption of heavy metal cadmium in the soil[J]. *Guangdong Chemical Industry*, 2013, 40(8): 116-117 (in Chinese).
- [28] BOJÓRQUEZ-QUINTAL E, ESCALANTE-MAGAÑA C, ECHEVARRÍA-MACHADO I, MARTÍNEZ-ESTÉVEZ M. Aluminum, a friend or foe of higher plants in acid soils[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1767.
- [29] CHAKRABORTY S, MISHRA A, VERMA E, TIWARI B, MISHRA AK, SINGH SS. Physiological mechanisms of aluminum (Al) toxicity tolerance in nitrogen-fixing aquatic macrophyte *Azolla microphylla* Kaulf: phyto remediation, metabolic rearrangements, and antioxidative enzyme responses[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2019, 26(9): 9041-9054.
- [30] CHEN RF, ZHANG FL, ZHANG QM, SUN QB, DONG XY, SHEN RF. Aluminium: phosphorus interactions in plants growing on acid soils: does phosphorus always alleviate aluminium toxicity?[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2012, 92(5): 995-1000.
- [31] KHUONG NQ, KANTACHOTE D, THUC LV, NOOKONGBUT P, XUAN LNT, NHAN TC, XUAN NTT, TANTIRUNGKIJ M. Potential of Mn²⁺-resistant purple nonsulfur bacteria isolated from acid sulfate soils to act as bioremediators and plant growth promoters via mechanisms of resistance[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2020, 20(4): 2364-2378.
- [32] SHENG HJ, ZENG J, LIU Y, WANG XL, WANG Y, KANG HY, FAN X, SHA LN, ZHANG HQ, ZHOU YH. Sulfur mediated alleviation of Mn toxicity in Polish wheat relates to regulating Mn allocation and improving antioxidant system[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1382.
- [33] LI SL, LIU YQ, WANG J, YANG L, ZHANG ST, XU C, DING W. Soil acidification aggravates the occurrence of bacterial wilt in South China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 703.
- [34] BINAGWA P, BONSI C, MSOLLA S. Evaluation of common bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes for resistance to root rot disease caused by *Pythium aphanidermatum* and *Pythium splendens* under screen house[J]. *Journal of Natural Sciences Research*, 2016, 6: 36-43.
- [35] MAHADEVAKUMAR S, TEJASWINI GS, JANARDHANA GR, YADAV V. First report of *Sclerotium rolfsii* causing southern blight and leaf spot on common bean (*Phaseolus vulgaris*) in India[J]. *Plant Disease*, 2015, 99(9): 1280.
- [36] MARCENARO D, VALKONEN JPT. Seedborne pathogenic fungi in common bean (*Phaseolus vulgaris* cv. INTA Rojo) in Nicaragua[J]. *PLoS One*, 2016, 11(12): e0168662.
- [37] ROUSK J, BROOKES PC, BÅÅTH E. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(6): 1589-1596.
- [38] ZHOU ZH, WANG CK, LUO YQ. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 3072.
- [39] TRIPATHI BM, STEGEN JC, KIM M, DONG K, ADAMS JM, LEE YK. Soil pH mediates the balance between stochastic and deterministic assembly of bacteria[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(4): 1072-1083.
- [40] MALLICK S, DAS S. Acid-tolerant bacteria and prospects in industrial and environmental applications[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2023, 107(11): 3355-3374.
- [41] SHEN MC, LI JG, DONG YH, ZHANG ZK, ZHAO Y, LI QY, DANG KK, PENG JW, LIU H. The effects of microbial inoculants on bacterial communities of the rhizosphere soil of maize[J]. *Agriculture*, 2021, 11(5): 389.
- [42] NKOHN, YAN J, XU RK, SHI RY, HONG ZN. The mechanism for inhibiting acidification of variable charge soils by adhered *Pseudomonas fluorescens*[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 260: 114049.
- [43] KHUONG NQ, KANTACHOTE D, ONTHONG J, XUAN LNT, SUKHOM A. Enhancement of rice growth and yield in actual acid sulfate soils by potent acid-resistant *Rhodopseudomonas palustris* strains for

- producing safe rice[J]. *Plant and Soil*, 2018, 429(1): 483-501.
- [44] MARTINS Da COSTA E, de LIMA W, de ALMEIDA RIBEIRO PR, de SOUZA MOREIRA FM. Acid and high-temperature tolerant *Bradyrhizobium* spp. strains from Brazilian soils are able to promote *Acacia mangium* and *Stizolobium aterrimum* growth[J]. *Symbiosis*, 2021, 83(1): 65-78.
- [45] WEI H, SHAN XR, WU LZ, ZHANG JE, SALEEM M, YANG JY, LIU ZQ, CHEN X. Microbial cell membrane properties and intracellular metabolism regulate individual level microbial responses to acid stress[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 177: 108883.
- [46] WANG HH, WANG XJ, YU LL, GAO F, JIANG Y, XU XL. Resistance of biofilm formation and formed-biofilm of *Escherichia coli* O157:H7 exposed to acid stress[J]. *LWT*, 2020, 118: 108787.
- [47] LIN WF, HU RY, CHANG HY, LIN FY, KUO CH, SU LH, PENG HL. The role of urease in the acid stress response and fimbriae expression in *Klebsiella pneumoniae* CG43[J]. *Journal of Microbiology, Immunology and Infection*, 2022, 55(4): 620-633.
- [48] YANG H, WANG DK, JIN Y, ZHOU RQ, HUANG J, WU CD. Arginine deiminase pathway of *Tetragenococcus halophilus* contributes to improve the acid tolerance of lactic acid bacteria[J]. *Food Microbiology*, 2023, 113: 104281.
- [49] SEKIYA M, IZUMISAWA S, IWAMOTO-KIHARA A, FAN Y, SHIMOYAMA Y, SASAKI M, NAKANISHI-MATSUI M. Proton-pumping F-ATPase plays an important role in *Streptococcus mutans* under acidic conditions[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2019, 666: 46-51.
- [50] deLa GARZA-GARCÍA JA, OUAHRANI-BETTACHE S, LYONNAIS S, ORNELAS-EUSEBIO E, FREDDI L, AL DAHOUK S, OCCHIALINI A, KÖHLER S. Comparative Genome-wide transcriptome analysis of *Brucella suis* and *Brucella microti* under acid stress at pH 4.5: cold shock protein CspA and dps are associated with acid resistance of *B. microti*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 794535.
- [51] GUO J, MA ZP, GAO JS, ZHAO JH, WEI L, LIU J, XU N. Recent advances of pH homeostasis mechanisms in *Corynebacterium glutamicum*[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2019, 35(12): 192.
- [52] LIU YP, TANG HZ, LIN ZL, XU P. Mechanisms of acid tolerance in bacteria and prospects in biotechnology and bioremediation[J]. *Biotechnology Advances*, 2015, 33(7): 1484-1492.
- [53] YOON Y, LEE H, LEE S, KIM S, CHOI KH. Membrane fluidity-related adaptive response mechanisms of foodborne bacterial pathogens under environmental stresses[J]. *Food Research International*, 2015, 72: 25-36.
- [54] QUIVEY RG, FAUSTOFERRI R, MONAHAN K, MARQUIS R. Shifts in membrane fatty acid profiles associated with acid adaptation of *Streptococcus mutans*[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2000, 189(1): 89-92.
- [55] LI ZD, JIANG BY, ZHANG XY, YANG Y, HARDWIDGE PR, REN WK, ZHU GQ. The role of bacterial cell envelope structures in acid stress resistance in *E. coli*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2020, 104(7): 2911-2921.
- [56] HU WB, TONG YJ, LIU JJ, CHEN PY, YANG HL, FENG SS. Improving acid resistance of *Escherichia coli* base on the CfaS-mediated membrane engineering strategy derived from extreme acidophile[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2023, 11: 1158931.
- [57] HUANG RH, PAN MF, WAN CX, SHAH NP, TAO XY, WEI H. Physiological and transcriptional responses and cross protection of *Lactobacillus plantarum* ZDY2013 under acid stress[J]. *Journal of Dairy Science*, 2016, 99(2): 1002-1010.
- [58] FLEMMING HC, WINGENDER J, SZEWZYK U, STEINBERG P, RICE SA, KJELLEBERG S. Biofilms: an emergent form of bacterial life[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(9): 563-575.
- [59] NKOH NJ, LIU ZD, YAN J, CAI SJ, HONG ZN, XU RK. The role of extracellular polymeric substances in bacterial adhesion onto variable charge soils[J]. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2020, 66(13): 1780-1793.
- [60] DEKA P, GOSWAMI G, DAS P, GAUTOM T, CHOWDHURY N, BORO RC, BAROOAH M. Bacterial exopolysaccharide promotes acid tolerance in *Bacillus amyloliquefaciens* and improves soil aggregation[J]. *Molecular Biology Reports*, 2019, 46(1): 1079-1091.
- [61] ZHAN J, QIAO J, WANG XY. Role of sigma factor RpoS in *Cronobacter sakazakii* environmental stress tolerance[J]. *Bioengineered*, 2021, 12(1): 2791-2809.
- [62] SHANMUGAM K, SARVESWARI HB, UDAYASHANKAR A, SWAMY SS, PUDIPEDDI A, SHANMUGAM T, SOLOMON AP, NEELAKANTAN P. Guardian genes ensuring subsistence of oral *Streptococcus mutans*[J]. *Critical Reviews in Microbiology*, 2020, 46(4): 475-491.
- [63] CHEN YY, CLANCY KA, BURNE RA. *Streptococcus salivarius* urease: genetic and biochemical characterization and expression in a dental plaque *Streptococcus*[J]. *Infection and Immunity*, 1996, 64(2): 585-592.
- [64] CUI YX, ZHOU K, STRUGATSKY D, WEN Y, SACHS G, ZHONG Z, MUNSON K. pH-dependent gating mechanism of the *Helicobacter pylori* urea channel revealed by cryo-EM[J]. *Science Advances*, 2019, 5(3): eaav8423.
- [65] WU HH, ZOU YN, RAHMAN MM, NI QD, WU QS. Mycorrhizas alter sucrose and proline metabolism in trifoliate orange exposed to drought stress[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 42389.
- [66] XU JN, GUO L, ZHAO N, MENG XM, ZHANG J, WANG TR, WEI XY, FAN MT. Response mechanisms to acid stress of acid-resistant bacteria and biotechnological applications in the food industry[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2023, 43(2): 258-274.

- [67] HU YS, WU GX, LI RH, XIAO LW, ZHAN XM. Iron sulphides mediated autotrophic denitrification: an emerging bioprocess for nitrate pollution mitigation and sustainable wastewater treatment[J]. Water Research, 2020, 179: 115914.
- [68] MARTÍN-GALIANO AJ, FERRÁNDIZ MJ, deLa CAMPA AG. The promoter of the operon encoding the F0F1 ATPase of *Streptococcus pneumoniae* is inducible by pH[J]. Molecular Microbiology, 2001, 41(6): 1327-1338.
- [69] SEKIYA M, IKEDA K, YONAI A, ISHIKAWA T, SHIMOYAMA Y, KODAMA Y, SASAKI M, NAKANISHI-MATSUI M. F-type proton-pumping ATPase mediates acid tolerance in *Streptococcus mutans*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2023, 134(4): lxad073.
- [70] CHEN LX, HU M, HUANG LN, HUA ZS, KUANG JL, LI SJ, SHU WS. Comparative metagenomic and metatranscriptomic analyses of microbial communities in acid mine drainage[J]. The ISME Journal, 2015, 9(7): 1579-1592.
- [71] MacGILVARY NJ, KEVORKIAN YL, TAN SM. Potassium response and homeostasis in *Mycobacterium tuberculosis* modulates environmental adaptation and is important for host colonization[J]. PLoS Pathogens, 2019, 15(2): e1007591.
- [72] CHRISTEL S, HEROLD M, BELLENBERG S, EL HAJJAMI M, BUETTI-DINH A, PIVKIN IV, SAND W, WILMES P, POETSCH A, DOPSON M. Multi-omics reveals the lifestyle of the acidophilic, mineral-oxidizing model species *Leptospirillum ferriphilum*^T[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2018, 84(3): e02091-17.
- [73] ARCARI T, FEGER ML, GUERREIRO DN, WU JL, O'BYRNE CP. Comparative review of the responses of *Listeria monocytogenes* and *Escherichia coli* to low pH stress[J]. Genes, 2020, 11(11): 1330.
- [74] GAOUGAOU G, SHANKAR S, LIOT Q, CONSTANT P, DÉZIEL E, LACROIX M. Gamma irradiation triggers a global stress response in *Escherichia coli* O157:H7 including base and nucleotides excision repair pathways[J]. Microbial Pathogenesis, 2020, 149: 104342.
- [75] EARL AM, MOHUNDRO MM, MIAN IS, BATTISTA JR. The IrrE protein of *Deinococcus radiodurans* R1 is a novel regulator of recA expression[J]. Journal of Bacteriology, 2002, 184(22): 6216-6224.
- [76] KAUSHIK V, TIWARI M, TIWARI V. Interaction of RecA mediated SOS response with bacterial persistence, biofilm formation, and host response[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2022, 217: 931-943.
- [77] NAKATA Y, KITAZAKI Y, KANAOKA H, SHINGEN E, UEHARA R, HONGO K, KAWATA Y, MIZOBATA T. Formation of fibrils by the periplasmic molecular chaperone HdeB from *Escherichia coli*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(21): 13243.
- [78] NKOH JN, HONG ZN, XU RK. Laboratory studies on the effect of adsorbed microbial extracellular polymeric substances on the acidity of selected variable-charge soils[J]. Soil Science Society of America Journal, 2022, 86(2): 162-180.
- [79] LI Y, HE XJ, LIN DM, WEI P, ZHOU LH, ZENG L, QIAN SH, ZHAO L, YANG YC, ZHU GY. Effects of fractal dimension and soil erodibility on soil quality in an erodible region: a case study from karst mountainous areas[J]. Forests, 2023, 14(8): 1609.
- [80] CHENG C, SHANG-GUAN WL, HE LY, SHENG XF. Effect of exopolysaccharide-producing bacteria on water-stable macro-aggregate formation in soil[J]. Geomicrobiology Journal, 2020, 37(8): 738-745.
- [81] LI YJ, NARAYANAN M, SHI XJ, CHEN XP, LI ZL, MA Y. Biofilms formation in plant growth-promoting bacteria for alleviating agro-environmental stress[J]. Science of The Total Environment, 2024, 907: 167774.
- [82] BHARADWAJ A. Role of microbial extracellular polymeric substances in soil fertility[M]//Microbial Polymers. Singapore: Springer Singapore, 2021: 341-354.
- [83] DAR A, AHMAD ZAHIR Z, IQBAL M, MEHMOOD A, JAVED A, HUSSAIN A, BUSHRA, AHMAD M. Efficacy of rhizobacterial exopolysaccharides in improving plant growth, physiology, and soil properties[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2021, 193(8): 515.
- [84] DEGENS BP. Macro-aggregation of soils by biological bonding and binding mechanisms and the factors affecting these: a review[J]. Soil Research, 1997, 35(3): 431.
- [85] REN LY, HONG ZN, QIAN W, LI JY, XU RK. Adsorption mechanism of extracellular polymeric substances from two bacteria on Ultisol and Alfisol[J]. Environmental Pollution, 2018, 237: 39-49.
- [86] AGEAGNEHU G, AMEDE T, ERKOSSA T, YIRGA C, HENRY C, TYLER R, NOSWORTHY MG, BEYENE S, SILESHI GW. Extent and management of acid soils for sustainable crop production system in the tropical agroecosystems: a review[J]. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil & Plant Science, 2021, 71(9): 852-869.
- [87] KICIŃSKA A, POMYKAŁA R, IZQUIERDO-DIAZ M. Changes in soil pH and mobility of heavy metals in contaminated soils[J]. European Journal of Soil Science, 2022, 73(1): e13203.
- [88] KHUONG NQ, KANTACHOTE D, THUC LV, HUU TN, NHAN TC, NGUYEN PC, THU LTM, VAN TB, XUAN NT, XUAN LNT, XUAN DT. Use of potent acid resistant strains of *Rhodopseudomonas* spp. in Mn-contaminated acidic paddies to produce safer rice and improve soil fertility[J]. Soil and Tillage Research, 2022, 221: 105393.
- [89] deLa LUZ MORA M, DEMANET R, ACUÑA JJ, VISCARDI S, JORQUERA M, RENGEL Z, DURÁN P. Aluminum-tolerant bacteria improve the plant growth and phosphorus content in ryegrass grown in a volcanic soil amended with cattle dung manure[J]. Applied Soil Ecology, 2017, 115: 19-26.
- [90] ZHANG ST, JIANG QP, LIU XJ, LIU LH, DING W. Plant growth promoting rhizobacteria alleviate

- aluminum toxicity and ginger bacterial wilt in acidic continuous cropping soil[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 569512.
- [91] LU SN, WANG JY, CHITSAZ F, DERBYSHIRE MK, GEER RC, GONZALES NR, GWADZ M, HURWITZ DI, MARCHLER GH, SONG JS, THANKI N, YAMASHITA RA, YANG MZ, ZHANG DC, ZHENG CJ, LANCZYCKI CJ, MARCHLER-BAUER A. CDD/SPARCLE: the conserved domain database in 2020[J]. *Nucleic Acids Research*, 2020, 48(D1): D265-D268.
- [92] 马莹, 姜岸, 石孝均, 李振轮, 陈新平. 微生物胞外多糖的合成及其在重金属修复中的作用机制与应用[J]. *微生物学报*, 2024, 64(3): 701-719.
- MA Y, JIANG A, SHI XJ, LI ZL, CHEN XP. Synthesis of microbial exopolysaccharides and their mechanisms and applications in heavy metal remediation[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(3): 701-719 (in Chinese).
- [93] NGUYEN KQ, KANTACHOTE D, ONTHONG J, SUKHOM A. Al^{3+} and Fe^{2+} toxicity reduction potential by acid-resistant strains of *Rhodopseudomonas palustris* isolated from acid sulfate soils under acidic conditions[J]. *Annals of Microbiology*, 2018, 68(4): 217-228.
- [94] NOOKONGBUT P, KANTACHOTE D, MEGHARAJ M, NAIDU R. Reduction in arsenic toxicity and uptake in rice (*Oryza sativa* L.) by As-resistant purple nonsulfur bacteria[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(36): 36530-36544.
- [95] IMHOFF JF. Diversity of anaerobic anoxygenic phototrophic purple bacteria[M]//*Modern Topics in the Phototrophic Prokaryotes*. Cham: Springer International Publishing, 2017: 47-85.
- [96] KHOSHRU B, MITRA D, NOSRATABAD AF, REYHANITABAR A, MANDAL L, FARDA B, DJEBAILI R, PELLEGRINI M, GUERRA-SIERRA BE, SENAPATI A, PANNEERSELVAM P, DAS MOHAPATRA PK. Enhancing manganese availability for plants through microbial potential: a sustainable approach for improving soil health and food security[J]. *Bacteria*, 2023, 2(3): 129-141.
- [97] WU QT, LIN XJ, LI SQ, LIANG ZT, WANG HH, TANG T. Endophytic *Bacillus* sp. AP10 harboured in *Arabis paniculata* mediates plant growth promotion and manganese detoxification[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, 262: 115170.
- [98] CHOWDHURY N, HAZARIKA DJ, GOSWAMI G, SARMAH U, BORAH S, BORO RC, BAROOAH M. Acid tolerant bacterium *Bacillus amyloliquefaciens* MBNC retains biocontrol efficiency against fungal phytopathogens in low pH[J]. *Archives of Microbiology*, 2022, 204(2): 124.
- [99] WANG H, LIU RJ, YOU MP, BARBETTI MJ, CHEN YL. Pathogen biocontrol using plant growth-promoting bacteria (PGPR): role of bacterial diversity[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(9): 1988.
- [100] ELNAHAL ASM, EL-SAADONY MT, SAAD AM, DESOKY EM, EL-TAHAN AM, RADY MM, AbuQAMAR SF, EL-TARABILY KA. The use of microbial inoculants for biological control, plant growth promotion, and sustainable agriculture: a review[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2022, 162(4): 759-792.
- [101] SANTOYO G, URTIS-FLORES CA, LOEZA-LARA PD, del CARMEN OROZCO-MOSQUEDA M, GLICK BR. Rhizosphere colonization determinants by plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR)[J]. *Biology*, 2021, 10(6): 475.
- [102] SEHRAWAT A, SINDHU SS, GLICK BR. Hydrogen cyanide production by soil bacteria: Biological control of pests and promotion of plant growth in sustainable agriculture[J]. *Pedosphere*, 2022, 32(1): 15-38.
- [103] 赵倩, 李军民, 雷庭, 王静, 蔡宪杰. 嗜酸性 PGPR 菌株 CLB-17 的筛选、鉴定及其对烟草青枯病菌的拮抗性[J]. *植物保护学报*, 2022, 49(2): 528-538.
- ZHAO Q, LI JM, LEI T, WANG J, CAI XJ. Screening, identification and evaluation of acidophilic *Bacillus subtilis* CLB-17 for biocontrol of *Ralstonia solanacearum* causing tobacco wilt[J]. *Journal of Plant Protection*, 2022, 49(2): 528-538 (in Chinese).
- [104] NOOKONGBUT P, KANTACHOTE D, KHUONG NQ, SUKHOM A, TANTIRUNGKIJ M, LIMTONG S. Selection of acid-resistant purple nonsulfur bacteria from peat swamp forests to apply as biofertilizers and biocontrol agents[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2019, 19(3): 488-500.
- [105] RAMAN J, KIM JS, CHOI KR, EUN H, YANG D, KO YJ, KIM SJ. Application of lactic acid bacteria (LAB) in sustainable agriculture: advantages and limitations[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(14): 7784.
- [106] LIU FP, LIU HQ, ZHOU HL, DONG ZG, BAI XH, BAI P, QIAO JJ. 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.
- [107] TANG A, HARUNA AO, MAJID NMA, JALLOH MB. Potential PGPR properties of cellulolytic, nitrogen-fixing, phosphate-solubilizing bacteria in rehabilitated tropical forest soil[J]. *Microorganisms*, 2020, 8(3): 442.
- [108] SONG YQ, SHAHIR S, ABD MANAN F. Bacterial inoculant-assisted phytoremediation of heavy metal-contaminated soil: inoculant development and the inoculation effects[J]. *Biologia*, 2021, 76(9): 2675-2685.
- [109] 马莹, 曹梦圆, 石孝均, 李振轮, 骆永明. 植物促生菌的功能及在可持续农业中的应用[J]. *土壤学报*, 2023, 60(6): 1555-1568.
- MA Y, CAO MY, SHI XJ, LI ZL, LUO YM. Functions of plant growth-promoting bacteria and their application in sustainable agriculture[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2023, 60(6): 1555-1568 (in Chinese).
- [110] MA Y. Seed coating with beneficial microorganisms for precision agriculture[J]. *Biotechnology Advances*, 2019, 37(7): 107423.
- [111] ROCHA I, MA Y, CARVALHO MF, MAGALHÃES C, JANOUŠKOVÁ M, VOSÁTKA M, FREITAS H,

- OLIVEIRA RS. Seed coating with inocula of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth promoting rhizobacteria for nutritional enhancement of maize under different fertilisation regimes[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2019, 65(1): 31-43.
- [112] 马莹, 石孝均, 李振轮, 曹梦圆. 一种嗜线虫沙雷氏菌、微生物包衣制剂及其应用: CN116904366B[P]. 2024-06-25.
- MA Y, SHI XJ, LI ZL, CAO MY. *Serratia nematophila*, microbial coating preparation and application of *Serratia nematophila* and microbial coating preparation: CN116904366B[P]. 2024-06-25 (in Chinese).
- [113] MA Y, LÁTR A, ROCHA I, FREITAS H, VOSÁTKA M, OLIVEIRA RS. Delivery of inoculum of *Rhizophagus irregularis* via seed coating in combination with *Pseudomonas libanensis* for cowpea production[J]. Agronomy, 2019, 9(1): 33.
- [114] OUYANG P, WANG Y, PENG XY, SHI XJ, CHEN XP, LI ZL, MA Y. Harnessing plant-beneficial bacterial encapsulation: a sustainable strategy for facilitating cadmium bioaccumulation in *Medicago sativa*[J]. Journal of Hazardous Materials, 2024, 476: 135232.
- [115] TENNAKOON PLK, RAJAPAKSHA RMCP, HETTIARACHCHI LSK. Tea yield maintained in PGPR inoculated field plants despite significant reduction in fertilizer application[J]. Rhizosphere, 2019, 10: 100146.
- [116] XUN WB, HUANG T, ZHAO J, RAN W, WANG BR, SHEN QR, ZHANG RF. Environmental conditions rather than microbial inoculum composition determine the bacterial composition, microbial biomass and enzymatic activity of reconstructed soil microbial communities[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 90: 10-18.
- [117] 施河丽, 彭五星, 向修志, 舒照鹤, 向必坤, 王雪松, 上官力, 尹忠春, 祁高富, 谭军. γ -聚谷氨酸高产菌株的筛选及改良酸化植烟土壤效果研究[J]. 中国烟草科学, 2022, 43(4): 15-21.
- SHI HL, PENG WX, XIANG XZ, SHU ZH, XIANG BK, WANG XS, SHANGGUAN L, YIN ZC, QI GF, TAN J. Screening of poly- γ -glutamic acid producer and its effect on improving acidified tobacco planting soil[J]. Chinese Tobacco Science, 2022, 43(4): 15-21 (in Chinese).
- [118] SHEN ZZ, RUAN YZ, WANG BB, ZHONG ST, SU LX, LI R, SHEN QR. Effect of biofertilizer for suppressing *Fusarium* wilt disease of banana as well as enhancing microbial and chemical properties of soil under greenhouse trial[J]. Applied Soil Ecology, 2015, 93: 111-119.
- [119] KALIDAS-SINGH S, THAKURIA D. Seedling root-dip in phosphorus and biofertilizer added soil slurry method of nutrient management for transplanted rice in acid soil[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2018.
- [120] KARI A, NAGYMÁTÉ Z, ROMSICS C, VAJNA B, TÓTH E, LAZANYI-KOVÁCS R, RIZÓ B, KUTASI J, BERNHARDT B, FARKAS É, MÁRIALIGETI K. Evaluating the combined effect of biochar and PGPR inoculants on the bacterial community in acidic sandy soil[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 160: 103856.