

李玉霞,宋柳霆,张雅琴,等.铁载体在环境污染与资源利用中的应用研究进展[J].地球科学与环境学报,2023,45(6):1330-1340.
LI Yu-xia, SONG Liu-ting, ZHANG Ya-qin, et al. Review on the Application of Siderophores in Environmental Pollution and Resource Utilization[J]. Journal of Earth Sciences and Environment, 2023, 45(6): 1330-1340.

DOI:10.19814/j.jese.2023.04037

铁载体在环境污染与资源利用中的应用研究进展

李玉霞^{1,2}, 宋柳霆^{1,2*}, 张雅琴^{1,2}, 刘骐源^{1,2}, 陈海洋^{1,2}, 杨洁^{1,2}, 左锐^{1,2}

(1. 北京师范大学水科学研究院, 北京 100875; 2. 教育部地下水污染控制与修复工程研究中心, 北京 100875)

摘要: Fe 在地表环境中的生物利用率极低, 为了适应低铁环境, 微生物和植物会分泌一种低分子量有机化合物——铁载体来整合环境中的 Fe(III), 以满足自身生命活动需求。铁载体在地表环境中普遍存在, 并广泛参与微生物、植物和环境中 Fe 的迁移和转化。系统总结了铁载体的类型、检测方法以及其在矿物溶解、污染修复、植物促生和生物防治等领域的作用研究进展。结果表明: 细菌、真菌、蓝细菌和植物均能产生不同类型铁载体, 通过整合作用从环境中摄取和竞争 Fe; 依据铁载体中特定的官能团, 可采用生物方法和化学方法对其进行定性和定量检测; 铁载体可以加速铁硅酸盐矿物和铁氧化物/氢氧化物矿物溶解, 推动地表环境中不同相态 Fe 的生物地球化学循环; 铁载体能够整合多种重金属离子并促进有机污染物降解, 修复重金属和有机物污染的土壤, 维持土壤良好的生态功能和农业生产能力; 铁载体还可以捕获植物所需的营养元素并抑制植物病原菌的繁殖, 促进植物生长与产量提高, 有效进行生物防治。最后, 在综述研究的基础上展望了铁载体的未来研究方向, 以期为推动铁载体在环境地学领域的研究发挥积极作用。

关键词: 生物可利用铁; 铁载体; 污染修复; 生物防治; 矿物溶解; 植物促生; 重金属; 有机污染物

中图分类号: X50

文献标志码: A

文章编号: 1672-6561(2023)06-1330-11

Review on the Application of Siderophores in Environmental Pollution and Resource Utilization

LI Yu-xia^{1,2}, SONG Liu-ting^{1,2*}, ZHANG Ya-qin^{1,2}, LIU Qi-yuan^{1,2},
CHEN Hai-yang^{1,2}, YANG Jie^{1,2}, ZUO Rui^{1,2}

(1. College of Water Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; 2. Engineering Research Center of Groundwater Pollution Control and Remediation, Ministry of Education, Beijing 100875, China)

Abstract: Although it is the fourth most abundant element in the Earth's crust, the bioavailability of iron is limited due to the formation of insoluble Fe(III) (hydro) oxides under aerobic conditions. Microorganisms like bacteria, fungi and some plants have evolved mechanisms for iron acquisition, one of which is to secrete low molecular weight organic compound called siderophores. Recently, the application of siderophores in iron migration and transformation has aroused tremendous interest due to their ubiquitous presence in the surface environment. The types of siderophores and their detection methods, as well as their applications in the fields of mineral dissolution, pollution remediation, plant growth-promotion and biological control were

收稿日期: 2023-04-24; 修回日期: 2023-09-19 投稿网址: <http://jese.chd.edu.cn/>

基金项目: 国家自然科学基金项目(42173006, 42377264)

作者简介: 李玉霞(1999-), 女, 山东济宁人, 北京师范大学工学硕士研究生, E-mail: hhuliyuxia@163.com.

* 通讯作者: 宋柳霆(1982-), 女, 山东淄博人, 北京师范大学副教授, 理学博士, E-mail: ltsong@bnu.edu.cn.

systematically summarized. The results show that bacteria, fungi, cyanobacteria and plants can produce different types of siderophores, which take up and compete for iron from the environment through chelation. On the basis of the specific functional groups, siderophores can be qualitatively and quantitatively detected by biological and chemical methods. Siderophores can accelerate the dissolution of clay minerals and iron oxide/hydroxide minerals, and promote the biogeochemical cycle of different phases of iron in the surface environment. Siderophores can chelate a variety of heavy metal ions and promote the degradation of organic pollutants, which has great significance in the remediation of soil contaminated by heavy metal and organic matter, maintaining the good ecological function and agricultural production capacity of soil. Siderophores can also capture the nutrients required by plants and inhibit the growth of plant pathogens, play beneficial role in plant protection and growth, and effectively carry out biological control. In addition, prospects for future research trends on siderophores were included, with the aim to promote their developments in the fields of geology and environment.

Key words: bioavailable iron; siderophore; pollution remediation; biological control; mineral dissolution; plant growth-promotion; heavy metal; organic pollutant

0 引言

Fe是生物生命活动所必需的微量营养元素,在电子传递、新陈代谢、氨基酸和核苷合成、酶促反应、光合作用中均发挥着催化剂的作用,能够促进生物生长、发育和生殖等^[1]。尽管Fe是地壳中第四丰富的元素,但在地表环境中大多以Fe(Ⅲ)氧化物/氢氧化物的形式存在,Fe(Ⅲ)在环境中的溶解度仅约为 $1.0 \times 10^{-11} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ^[2]。因此,地表环境中Fe的生物利用率极低,是制约初级生产力的主要限制性因子之一。为了适应低铁环境,微生物和植物通过合成和分泌一种低分子量有机化合物——铁载体,来获取环境中的Fe以满足自身正常生命活动需求,因此,铁载体是微生物和植物争夺Fe的有力媒介。铁载体除了能高效螯合Fe(Ⅲ)外,也能与其他重金属离子形成稳定螯合物,提高重金属元素在环境中的活化度,促进微生物和植物的吸收,减少环境中重金属的含量^[3]。因此,研究铁载体对深入理解地表环境中Fe的生物地球化学循环以及土壤重金属污染修复具有重要意义。基于此,本文系统综述了铁载体基于化学性质和产生生物体的两种不同分类方式、不同类型铁载体的检测方法,总结了铁载体在矿物溶解、污染修复、植物促生和生物防治等领域的作用与研究进展,并在此基础上展望了铁载体未来的研究方向。

1 铁载体的类型

铁载体是一种能高效螯合Fe(Ⅲ)的低分子量

(200~2 000 Da)有机化合物。绝大多数微生物和禾本科植物都能通过分泌铁载体螯合环境中的Fe^[4]。目前,人类已经发现500多种不同类型的铁载体,其中270多种已经在结构上进行了表征^[5]。铁载体可依据化学性质或产生生物体进行分类^[6]。根据铁载体与铁配位点的化学性质可将其分为羟肟酸型(Hydroxamates)、儿茶酚型(Catecholates)、羧酸型(Carboxylates)以及混合型(表1)。其中,儿茶酚型铁载体活性以及对Fe(Ⅲ)的螯合能力最强,羧酸型铁载体最弱^[7]。而根据产生生物体可将其分为细菌铁载体、真菌铁载体、蓝细菌铁载体以及植物铁载体。

1.1 细菌铁载体

细菌作为原核单细胞生物,结构简单,除核糖体外没有其他细胞器,不需要在细胞内分泌铁载体运输Fe,仅产生细胞外形式的铁载体。在铁限制条件下,几乎所有的细菌都能合成铁载体^[8]。产铁载体的革兰氏阴性菌中,研究最为广泛的是大肠杆菌,其产生的儿茶酚型铁载体肠杆菌素是环状三色氨酸内脂的三邻苯二酚衍生物。与其他已知的铁载体相比,肠杆菌素对Fe(Ⅲ)的亲合力最高,其结合常数可达 10^{49} 级^[9]。革兰氏阳性菌中也已经报道发现了多种类型的铁载体,如链霉菌产生的去铁胺G、B和E,引起结核病的放线菌分枝杆菌产生的羟基霉菌素和外螯素等^[10]。

1.2 真菌铁载体

通常情况下,绝大多数真菌在细胞内和细胞外均可产生羟肟酸型铁载体。细胞外铁载体负责

表 1 铁载体分类基本情况

Table 1 Basic Informations on Siderophores Classification

铁载体类型	特征官能团	生产生物	特点	检测方法	举例
异羟肟酸型		真菌、细菌、 蓝细菌、植物	自然界中最常见,结构更复杂, 亲水性更强,易发生光氧化	Csaky 实验 ^[11] 、 Fe(ClO ₄) ₃ 实验 ^[12] 、 FeCl ₃ 实验 ^[13]	Desferrioxamine B/E、 Ferribactin、 Fusarinine A、 Ornibactin
儿茶酚型		细菌、蓝细菌	亲脂性强,与 Fe 亲和力极高, 对环境 pH 值变化抵抗力强	Arnow 实验 ^[14] 、 FeCl ₃ 实验 ^[13]	Bacillibactin、 Enterobactin、 Photobactin
羧酸型		少数真菌、 少数细菌	海洋铁循环的潜在配体, 部分具有光活性 ^[15]	Shenker 实验 ^[16]	Staphyloferrin A/B、 Rhizobactin、 Rhizoferrin
混合型	混合官能团	真菌、细菌、 植物	依据官能团类型呈现 相应的特点	Csaky 实验 ^[11] 、 Arnow 实验 ^[14] 、 Shenker 实验 ^[16]	Aerobactin、 Heterobactin、 Pyoverdine

Fe 的摄取,而细胞内铁载体负责 Fe 的运输或储存,仅有很少一部分真菌生产羧酸型铁载体,如各种毛霉分泌的羧酸型铁载体 Rhizoferrin^[17]。其中,烟曲霉是铁载体生产最具代表性的真菌,它主要分泌 4 种异羟肟酸型铁载体:Fusarinine C 和 Triacetyl Fusarinine C 两种细胞外铁载体在细胞外捕获 Fe; Ferricrocin 和 Hydroxyferricrocin 两种细胞内铁载体分别作用于菌丝细胞中 Fe 的分布、储存以及分生孢子中 Fe 的储存、发芽和抗氧化应激^[18-19]。

1.3 蓝细菌铁载体

蓝细菌进行有氧光合作用必须依赖于 Fe,因此比非光合生物的 Fe 需求更高^[20]。在铁限制情况下,许多蓝细菌能够分泌异羟肟酸型或儿茶酚型铁载体来螯合 Fe,同时蓝细菌也能将铁载体作为抗菌剂来抵御重金属的毒性^[21]。淡水鱼腥草是一种常见的稻田蓝细菌,其分泌的异羟肟酸型铁载体 Schizokinen 可作为生物螯合剂降低环境中游离态 Cu(Ⅱ)和 Cd(Ⅱ)含量,进而提高作物生产力^[22];此外,其分泌的儿茶酚型铁载体 Anachelin 虽然不直接参与铁螯合,但是能通过抑制竞争性绿藻的生长来间接促进自身的 Fe 吸收^[23]。

1.4 植物铁载体

Fe 是植物生长必需的微量营养元素。在缺铁条件下,禾本科植物(例如大麦和小麦)会分泌一种六齿配体麦根酸(Mugineic Acid,MA),它能够有效地溶解 Fe(Ⅲ),通过氨基和羟基与 Fe(Ⅲ)配位产生 Fe(Ⅲ)-MA 复合物,随后被特定转运蛋白吸收运输至植物体内^[24-25]。植物铁载体的分泌量随着缺铁的胁迫性增强而增加,并且与植物体对低铁环境

的耐受性成正相关关系,如燕麦中的燕麦酸 A 和啤酒大麦中的二水胆酸等^[26]。

植物铁载体可以提高土壤中生物可利用铁的含量。例如,分离自禾本科植物的天然植物铁载体 2'-deoxymugineic acid(2'-DMA)可以明显改善碱性土壤或钙质土壤中水稻的铁缺乏症状^[27]。但是,由于其成本高且稳定性差,无法大幅推广至农业生产之中。与 2'-DMA 相比,Proline-2'-deoxymugineic acid(PDMA)化学性质更稳定且成本更低,可以作为 2'-DMA 的替代物有效提高水稻对 Fe 的螯合,并实现 Fe-PDMA 螯合物跨质膜的转运运输,作为碱性土壤中的铁肥料促进水稻在钙质土壤中的生长^[27]。

2 铁载体的检测方法

目前,铁载体的检测方法主要分为化学方法和生物方法。其中,生物方法属于定性检测方法,可根据微生物在低铁介质中的生长状况判断其是否合成铁载体,或用已知的指示菌株检测未知的待测菌株,但受限于指示菌株的专一性以及接种密度等因素,生物方法适用范围小且无法进行定量检测^[12]。而基于螯合基团的化学方法因适用范围广、灵敏度高并且操作简单得到广泛应用。铬天青(Chrome Azurol S,CAS)通用测定法是目前检测铁载体最普遍的化学方法。铬天青结合 Fe(Ⅲ)会形成一种蓝色复合物,但是由于铁载体与 Fe(Ⅲ)的亲和力更高,可夺取复合物中的 Fe(Ⅲ),释放出游离的铬天青,其颜色也会从蓝色变成橘黄色^[4]。近 20 年来,铬天青通用测定法得到了不断改进,不仅能直接定

量检测铁载体的活性,而且检测限低至 $\text{nmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 范围,大大减少了样品的使用量。在铬天青通用测定法的基础上,结合改良 96 孔微孔板法能够一次性定性和定量地检测多种菌株产生的铁载体,其分析速度快,准确性高,并且能节省铬天青染料,使用微孔板铬天青穿梭法还能检测稀释生长培养基中的铁载体,降低铁载体测试的检出限^[28]。将铬天青检测与多通道移液器工作站相结合,可以实现高通量快速检测根际细菌铁载体的产生^[29]。

确定铁载体存在后,针对不同类型的铁载体有不同的检测方法(表 1)。针对异羟肟酸型铁载体,1948 年 Csaky 最早提出将样品在硫酸中加热释放游离态羟胺,样品会由红色变为紫色,可在波长 520 nm 下进行比色法定量测定,该实验灵敏度高且专一性最强^[11]。此外,酸性条件下异羟肟酸型铁载体可与高氯酸盐发生反应,溶液立即由橙色变为紫色,在波长 495 nm 处比色也可以定量检测异羟肟酸型铁载体的浓度,且比 Csaky 实验更为简便^[12]。1937 年 Arnow 实验^[14]表明儿茶酚型铁载体与 Fe(III) 结合后会出现显色反应,在波长 510 nm 处可进行比色法定量检测。此外,采用 FeCl_3 实验^[13]可简单定性区别铁载体的类型,溶液立即变红为异羟肟酸型铁载体,先变红再变紫则为儿茶酚型铁载体。羧酸型铁载体主要用 Shenker 实验^[16]来检测。而混合型铁载体则根据不同的官能团选择不同的检测方法。

3 铁载体在环境污染与资源利用中的研究与应用

铁载体的分泌使微生物和植物能够捕获到满足生命活动所需的 Fe。此外,铁载体在环境污染与资源利用领域也有诸多应用,如可以加速矿物溶解,促进土壤重金属和有机污染物修复,并作用于植物生长和生物防治等(图 1)。

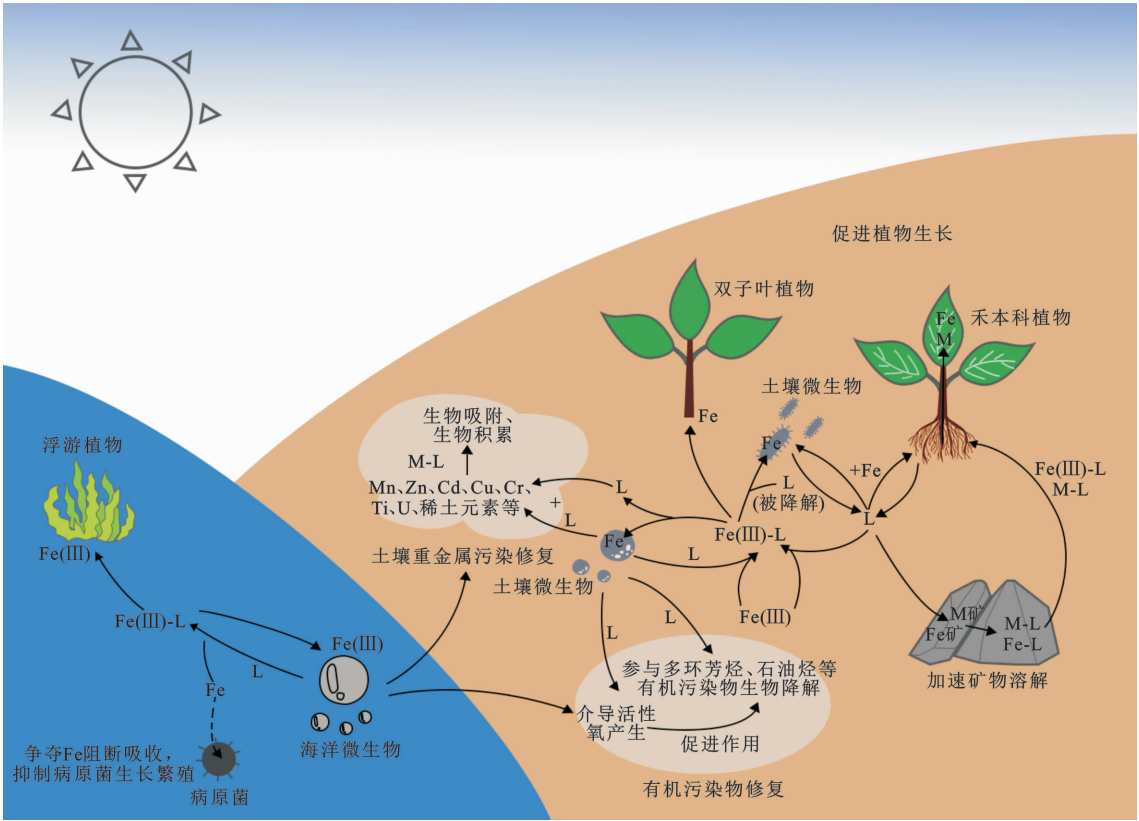
3.1 铁载体在矿物溶解中的作用

铁载体可以加速铁硅酸盐矿物和铁氧化物/氢氧化物矿物溶解(表 2)。无论是异羟肟酸型还是儿茶酚型铁载体,其结构中的两个氧原子都能在矿物表面与 Fe(III) 形成六齿八面体配合物,并转移至周围的土壤溶液中供微生物或植物吸收利用(图 1)^[30]。细菌铁载体能够溶解铁硅酸盐黏土矿物。Kimura 等研究发现假单胞菌产生的铁载体从破碎边缘开始溶解黑云母,吸附在黏土矿物上的 Cs 会伴随黑云母的溶解而溶出^[31],这与铁载体介导的绿

脱石从断裂边缘发生溶解的现象^[32]相一致。伯克霍尔德氏菌株产铁载体加速了钾长石和黑云母中 Si、K、Ca 等的释放,钾长石中 Si、K、Ca 含量(质量分数,下同)相比对照分别增加了 23.7%~119.0%、12.6%~40.3%和 18.7%~57.9%,黑云母中 Si、K、Ca 含量相比对照分别提高了 86.4%~876.0%、5.6%~14.6%和 70%~147%^[33]。在异羟肟酸型铁载体 Desferrioxamine B(DFOB)作用下,角闪石和橄榄石溶解速率随 DFOB 浓度的增加而增加^[34-35]。Buss 等证明铁载体在溶解过程中能够改变矿物形貌,可在矿物表面形成蚀刻坑,增加表面粗糙度,以加速矿物溶解^[36]。此外,铁载体能够加速某些铁氧化物/氢氧化物矿物的溶解,在恒定 pH 条件下植物铁载体可加快针铁矿和水合铁矿的溶解速率^[37]。在古生物学领域,可使用化学法将脊椎动物化石与包裹着 Fe 的水泥分离,但该技术受到赤铁矿和针铁矿等常见铁矿物低溶解度的限制,而铁载体已经被证明能够在 pH 值为 9~11 的水溶液中选择性地加速溶解化石表面的铁氧化物/氢氧化物,且不会损坏骨骼材料,推动了古生物学的进一步发展^[38]。与低分子量有机酸相比,铁载体对矿物溶解速率的促进作用更强,因为铁载体与 Fe(III) 形成的络合物更稳定,其稳定常数(K)为 10^{30} 级至 10^{50} 级,而低分子量有机酸与 Fe(III) 所形成络合物的稳定常数仅为 10^8 级至 10^{12} 级^[39]。二者同时存在时可协同发挥作用,溶解速率明显高于单一物质^[40]。铁矿物溶解速率通常随 Fe(III) 配合物稳定常数的增加而增加,因此研究铁载体对矿物溶解的作用需对不同种类的铁载体进行分离表征,结合金属配合物的稳定常数定量分析其对矿物溶解的促进作用^[41]。

3.2 铁载体在土壤重金属污染修复中的作用

作为一种螯合剂,铁载体除了能螯合 Fe 之外,还可以螯合 Mn、Zn、Cd 和 Cu 等重金属元素^[42-44]。由于结构中含有大量的羟基和羧基等活性官能团,铁载体具有极强的重金属螯合能力,能以八面体几何形状向中心提供 6 个配位原子,通过环化或杂环化与重金属形成稳定的复合物,进而提高重金属在根际土壤中的活化度,降低土壤中重金属元素的空间变异性和未知性,提高植物根际细胞对土壤重金属的吸收量,减少周围土壤环境中重金属含量,达到去除土壤重金属的目的。Tang 等发现接种分泌铁载体的菌株 WSE01 可显著增强植物对 Mn 的吸收,其中植株茎中 Mn 含量增加 36.4%,叶片中 Mn 含量增加 54.7%^[45];根际细菌分泌的铁载体与 ACC



L 为铁载体;M 为 Mn、Zn、Cd、Cu、Cr、Ti、U、稀土元素等能被铁载体整合的元素;Fe(Ⅲ)-L 为铁载体与 Fe 的螯合物;
Fe 矿为含 Fe 矿物,如水合铁矿、针铁矿、赤铁矿等;M 矿为能被铁载体整合元素形成的矿物

图 1 铁载体在表生环境过程中的作用

Fig. 1 Roles of Siderophores in Supergene Environment

表 2 铁载体加速铁硅酸盐矿物和铁氧化物/氢氧化物矿物溶解

Table 2 Siderophores Accelerating the Dissolution of Iron Silicate Minerals and Iron Oxide/Hydroxide Minerals

矿物类型	矿物名称	铁载体类型	溶解元素	矿物溶解	文献来源
铁硅酸盐矿物	黑云母	假单胞菌产铁载体	Fe、Cs	Cs 随黑云母的溶解而溶出	[31]
		伯克霍尔德氏菌株产铁载体	Si、K、Ca	Si、K、Ca 相比对照分别增加了 23.7%~119.0%、12.6%~40.3%、18.7%~57.9%	[33]
	钾长石	伯克霍尔德氏菌株产铁载体	Fe、Si、K、Ca	Si、K、Ca 相比对照分别增加了 86.4%~876.0%、5.6%~14.6%、70%~147%	[33]
	角闪石	微生物铁载体	Fe、Mn	溶解速率加快	[35]
	橄榄石	异羟肟酸型铁载体 DFOB	Fe、Si	溶解速率随 DFOB 浓度的增加而增加	[34]
铁氧化物/氢氧化物矿物	针铁矿	2'-DMA	Fe	遵循配体促进的增溶机制	[37]
		微生物铁载体	Fe	增强针铁矿的溶解度	[38]
	赤铁矿	微生物铁载体	Fe	增强赤铁矿的溶解度	[38]
	水合铁矿	2'-DMA	Fe	遵循配体促进的增溶机制	[37]

脱氨酶协同作用,可显著增强向日葵对 Cu 的积累,进而修复自然生态环境的铜污染^[46]。同样,从镉污染土壤中分离出的雷帕霉素菌和蓝链霉菌均能产生铁载体,促进吊兰对 Cd 的吸收^[47]。尽管铁载体能螯合多种重金属元素,但是根际细胞表面的载体蛋白对金属铁载体复合物具有高选择性,能有效缓解

重金属污染物对植物的胁迫作用^[48]。而不能进入细胞的复合物则被细胞外的细菌聚合物(例如蛋白质)通过沉淀和生物吸附从环境中去除^[49]。例如,假单胞菌 MF957286 中分离出的铁载体与 Cr(VI)螯合形成的复合物在污染土壤中去除的关键机制即为生物吸附和生物积累^[50]。

另外,异羟肟酸型铁载体 DFOB 对 Cr、U 和稀土元素也有很强的亲和力。当 DFOB 存在时,玄武岩和磁铁矿浸出实验中 Cr 的迁移率显著增加,表明 DFOB 对铬污染场地的生物修复具有很重要的潜在应用价值^[51]。此外,异羟肟酸型或儿茶酚型铁载体能强烈结合路易斯酸,形成稳定性较高的复合物,因此可用于核燃料溶解过程中锕系元素的去除^[52]。大量研究表明,不仅微生物铁载体可以用于重金属生物修复,植物铁载体也能有效地活化土壤中的重金属。例如,大麦根部分泌的植物铁载体 MA 能够促进超积累植物富集或固定土壤中的 Zn(II),从而提高植物修复效率^[53]。Xu 等基于密度泛函理论发现,由于官能团不同,铁载体对不同重金属离子表现出截然不同的特异性,并且铁载体与 Fe 形成的环状螯合物比线状螯合物更为稳定,所以根据铁载体对重金属离子的特异性选择最佳的铁载体,将是土壤重金属污染修复任务的关键^[54]。目前,生物修复的应用主要集中在种植植物和使用微生物菌剂,而对其分泌物铁载体的应用仍处于试验阶段^[55]。因而,开发以铁载体为基础的环保、高效生物修复新体系有望成为修复土壤重金属新的增长点。

3.3 铁载体在有机污染物降解中的作用

现有研究表明,铁载体也能够促进有机污染物的降解。多环芳烃(PAHs)是一类广泛存在于陆地和水体环境中的持久性有毒有机污染物,主要来源于石油、煤、木材和其他有机物的不完全燃烧^[56-57]。近年来,生物修复已被证实是最经济、安全和环保的多环芳烃降解方式,而通过铁载体降解多环芳烃就是生物修复的一种高效方法(图1),因为铁载体能够增加多环芳烃的生物利用率,间接抵消多环芳烃的毒性^[58-59]。例如,Zhao 等在白三叶根部定植 *Dia-phorobacter* sp. Phe15 菌株,使其产生的铁载体有效降低了土壤中多环芳烃含量^[60]。另外,高通量测序和功能基因组学研究发现,铜绿假单胞菌产生的铁载体也能够高效降解多环芳烃^[61]。异羟肟酸型铁载体表面的官能团螯合作用和阳离子- π 相互作用,能够协同浸出污染土壤中的重金属和多环芳烃^[62]。除多环芳烃外,铁载体也有助于降解其他有机污染物,直接介导活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)的产生^[63],推动无机或有机物质的转化,如假单胞菌对四溴双酚 A 的生物降解^[64]。Fernandez 等基于蛋白质组学的研究结果发现,在苯酚和 Cr 的胁迫下,微生物合成铁载体转运蛋白显著增加,所合成的铁载体不仅可以螯合 Cr,而且可促进

介导产生活性氧,进而推动苯酚作为碳源而分解,从而降低 Cr 和苯酚的毒性^[65]。铁载体还间接参与石油烃的生物降解,如在海洋石油降解菌中鉴定出的铁载体 Petrobactin 和 Petrobactin Sulfonate 能够增强石油降解菌吸收 Fe 的能力,有利于清除溢油污染^[66]。铁载体驱动的生物降解也是 2,6-二硝基甲苯、萘等碳氢化合物降解的关键机制^[67-68]。此外,在纸浆漂白中,采用铁载体去除纸浆中重金属 Mn 与传统工艺中乙二胺四乙酸(EDTA)的处理效果相似但更为环保,主要是通过介导氧化-还原过程中还原铁与 H_2O_2 反应生成氧自由基,增强纤维素、半纤维素和木质纤维素的分解,进而在纸浆生产中起到生物漂白作用^[69-70]。采用铁载体可以减少 EDTA 的使用,从源头上控制有机污染物的排放。尽管大量研究已经证实铁载体能够促进有机污染物的降解,但铁载体对有机污染物代谢酶活性的影响以及参与有机污染物降解的分子机制仍不清楚;需要全面深入地探索有机物降解中铁载体发挥的作用,才能在实际环境中得到更广泛的应用。

3.4 铁载体在植物促生与生物防治中的作用

Fe 是植物叶绿素生物合成、氧化-还原反应以及其他重要生理活动所必需的微量营养元素。尽管 Fe 是地壳中最为丰富的主量元素,但在土壤中 Fe 主要以氧化态 Fe(III) 存在,而能被植物吸收的 Fe(II) 含量极低,因此多数植物处于缺铁状态。为了适应这种低铁的环境,植物根际细菌会分泌铁载体来争夺环境中 Fe 以满足自身营养需求,同时减少病原微生物对 Fe 的利用,进而促进植物生长与产量提高^[71-73]。例如,假单胞菌 SP3 菌株通过分泌铁载体提高 Fe 的利用率,从而有效促进苹果砧木的生长并改善植物铁营养^[74];另外,从玉米茎叶中提取的内生细菌也有 24.5% 的菌株产生铁载体,以提高玉米对 Fe 和 Zn 的吸收,促进玉米的生长^[75]。因此,在农业生产中,可以通过向植物根际接种产铁载体菌株来促进植物生长,相较于杀虫剂,产铁载体菌株对环境更为安全^[76]。此外,联合应用 *Nocardio-psis* 菌株产铁载体和柠檬酸,能显著提高植株中叶绿素含量和抗氧化酶活性,并降低 Pb 和 Cu 胁迫条件下的氧化应激,进而促进植物生长^[77]。Jin 等研究认为,植物甚至可以在铁载体的刺激下改变根际土壤微生物的群落结构,分泌酚类物质作为信号促进更多产铁载体微生物生长^[78]。除了依赖微生物铁载体之外,植物也可以通过自身合成的植物铁载体来促进其本身对 Fe 的吸收^[79]。

病原体和宿主都需要 Fe,但是宿主细胞中的 Fe 通常被蛋白质相结合,因此病原体在感染期间通常会受到 Fe 限制,对 Fe 的竞争是决定宿主-病原体关系的关键因素^[80]。植物分泌铁载体与 Fe 紧密结合,可以限制病原体对 Fe 的获取,从而抑制植物病原体的生长和增殖。因此,铁载体可以作为植物生长过程中的生物防治剂(图 1)^[81]。Kloepper 等首次阐明了铁载体在生物防治中的作用,从马铃薯表皮或根部分离的荧光假单胞菌产铁载体对造成种子腐烂的胡萝卜软腐欧文氏菌(*Erwinia Carotovora*)产生抑制作用^[82]。此后,荧光假单胞菌产铁载体又先后被证实可以抑制柑橘绿霉病、立枯丝核菌和番茄枯萎病等,在病原菌抑菌方面发挥重要作用^[83-85]。目前,荧光假单胞菌产铁载体在生物防治中的抑菌作用已经得到了充分证明,但在实际应用中还存在一些问题,如与其他植物根系分泌物混合后的效果不可控以及大面积应用效果不稳定等^[86]。为了提高铁载体对致病菌的抑制作用,未来应持续筛选高效产铁载体菌株,提高对致病菌的拮抗能力以及对植物的促生作用;筛选与其他植物根系分泌物协同作用的产铁载体菌株,或利用生物技术批量生产类铁载体有机物,从而提高铁载体在环境中的应用效率。

4 结 语

(1)铁载体在环境污染及资源利用领域具有极大的应用潜力。由于其具有极强的金属螯合能力,铁载体不仅能够加快矿物溶解,还可用于土壤重金属和有机污染物的生物修复,避免二次污染;同时,植物在限铁条件下分泌铁载体争夺环境中的 Fe,可以促进植物生长。铁载体能够改善生态系统中 Fe 的溶解度,进而影响生物初级生产力,因而在生态地学领域中 Fe 的物质循环及对应的碳循环等方面亦有重要的应用前景。

(2)铁载体的实际生产应用仍处于初级阶段,未知结构表征和大规模生产面临困难。当前许多铁载体的化学结构仍然未知,开发低成本铁载体分离新方式并从微生物和植物中快速分离和表征相关铁载体的结构值得进一步关注。与化学合成相比,生物合成铁载体可以降低侵蚀性废水的产生,减少生态破坏。然而,铁载体的生物合成流程复杂,涉及多种生物酶,导致某些生物合成途径仍不清楚。随着合成生物学以及生物信息学技术的发展,预期生物合成铁载体将会有崭新的发展前景。

(3)现有的铁载体对土壤重金属污染修复和有机污染物降解作用的研究取得了长足进展,尤其对重金属和污染物的种类以及含量方面获得了重要认识,但对影响生物修复效率最关键的铁载体类型关注度不够,对铁载体如何影响植物吸收重金属离子的分子水平机制尚未完全明确。因此,通过结合转录组学、蛋白质组学与质谱中的离子迁移率等手段,系统开展可视化植物与微生物铁载体之间的化学交叉效应,有助于揭示植物、微生物产铁载体与环境中重金属和有机污染物之间的相互作用机制。

参 考 文 献 :

References :

- [1] LIU L L, WANG W, WU S H, et al. Recent Advances in the Siderophore Biology of *Shewanella*[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 823758.
- [2] LONGHINI C M, SÁ F, NETO R R. Review and Synthesis: Iron Input, Biogeochemistry, and Ecological Approaches in Seawater[J]. Environmental Reviews, 2019, 27(2): 125-137.
- [3] 吴 内, 严 康, 汪海珍. 基于 Web of Science 对铁载体研究现状和趋势的计量分析[J]. 环境科学学报, 2023, 43(5): 471-485.
WU Nei, YAN Kang, WANG Hai-zhen. Bibliometric Analysis of Status and Trend of the Research on Siderophores Based on the Web of Science Database[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2023, 43(5): 471-485.
- [4] SCHWYN B, NEILANDS J B. Universal Chemical Assay for the Detection and Determination of Siderophores[J]. Analytical Biochemistry, 1987, 160(1): 47-56.
- [5] HIDER R C, KONG X L. Chemistry and Biology of Siderophores[J]. Natural Product Reports, 2010, 27(5): 637-657.
- [6] GHOSH S K, BERA T, CHAKRABARTY A M. Microbial Siderophore: A Boon to Agricultural Sciences [J]. Biological Control, 2020, 144: 104214.
- [7] BOUKHALFA H, CRUMBLISS A L. Chemical Aspects of Siderophore Mediated Iron Transport [J]. Biometals, 2002, 15(4): 325-339.
- [8] 张 莹, 张文莉, 陈小贝, 等. 细菌产铁载体的结构、功能及其研究进展[J]. 中国卫生检验杂志, 2012, 22(9): 2249-2251.
ZHANG Ying, ZHANG Wen-li, CHEN Xiao-bei, et al. Structure, Function and Research Progress of Bacterial Siderophore[J]. Chinese Journal of Health Laboratory Technology, 2012, 22(9): 2249-2251.

- [9] RAYMOND K N, DERTZ E A, KIM S S. Enterobactin: An Archetype for Microbial Iron Transport[J]. PNAS, 2003, 100(7): 3584-3588.
- [10] WINKELMANN G. Microbial Siderophore-mediated Transport [J]. Biochemical Society Transactions, 2002, 30(4): 691-696.
- [11] CSAKY T Z. On the Estimation of Bound Hydroxylamine in Biological Materials[J]. Acta Chemica Scandinavica, 1948, 2: 450-454.
- [12] FINNIN M S, DONIGIAN J R, COHEN A, et al. Structures of a Histone Deacetylase Homologue Bound to the TSA and SAHA Inhibitors[J]. Nature, 1999, 401: 188-193.
- [13] RASHMI V, SHYLAJANACIYAR M, RAJALAKSHMI R, et al. Siderophore Mediated Uranium Sequestration by Marine Cyanobacterium *Synechococcus Elongatus* BDU 130911[J]. Bioresource Technology, 2013, 130: 204-210.
- [14] ARNOW L E. Colorimetric Determination of the Components of 3,4-Dihydroxyphenylalanine-tyrosine Mixtures[J]. Journal of Biological Chemistry, 1937, 118(2): 531-537.
- [15] BUTLER A, HARDER T, OSTROWSKI A D, et al. Photoactive Siderophores: Structure, Function and Biology[J]. Journal of Inorganic Biochemistry, 2021, 221: 111457.
- [16] SHENKER M, OLIVER I, HELMANN M, et al. Utilization by Tomatoes of Iron Mediated by a Siderophore Produced by *Rhizopus Arrhizus*[J]. Journal of Plant Nutrition, 1992, 15(10): 2173-2182.
- [17] FORESTER N T, LANE G A, STERINGA M, et al. Contrasting Roles of Fungal Siderophores in Maintaining Iron Homeostasis in *Epichloë Festucae*[J]. Fungal Genetics and Biology, 2018, 111: 60-72.
- [18] KHAN A, SINGH P, SRIVASTAVA A. Synthesis, Nature and Utility of Universal Iron Chelator-siderophore: A Review[J]. Microbiological Research, 2018, 212/213: 103-111.
- [19] HAAS H. Fungal Siderophore Metabolism with a Focus on *Aspergillus Fumigatus* [J]. Natural Product Reports, 2014, 31(10): 1266-1276.
- [20] SHCOLNICK S, KEREN N. Metal Homeostasis in Cyanobacteria and Chloroplasts. Balancing Benefits and Risks to the Photosynthetic Apparatus[J]. Plant Physiology, 2006, 141(3): 805-810.
- [21] KUNDU K, TETA R, ESPOSITO G, et al. A Four-step Platform to Optimize Growth Conditions for High-yield Production of Siderophores in Cyanobacteria [J]. Metabolites, 2023, 13(2): 154.
- [22] SINGH A, KAUSHIK M S, SRIVASTAVA M, et al. Siderophore Mediated Attenuation of Cadmium Toxicity by Paddy Field Cyanobacterium *Anabaena Oryzae*[J]. Algal Research, 2016, 16: 63-68.
- [23] DE SARKAR S, BLOM J F, BETHUEL Y, et al. Allelopathic Activity of the Iron Chelator Anachelin: A Molecular Hybrid with a Dual Mode of Action[J]. Helvetica Chimica Acta, 2016, 99(10): 760-773.
- [24] MOLNÁR Z, SOLOMON W, MUTUM L, et al. Understanding the Mechanisms of Fe Deficiency in the Rhizosphere to Promote Plant Resilience[J]. Plants, 2023, 12(10): 1945.
- [25] SINGH J S, PANDEY V C, SINGH D P. Efficient Soil Microorganisms: A New Dimension for Sustainable Agriculture and Environmental Development[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2011, 140(3/4): 339-353.
- [26] KRATENA N, GÖKLER T, MALTROVSKY L, et al. A Unified Approach to Phytosiderophore Natural Products[J]. Chemistry: A European Journal, 2021, 27(2): 577-580.
- [27] SUZUKI M, URABE A, SASAKI S, et al. Development of a Mugineic Acid Family Phytosiderophore Analog as an Iron Fertilizer[J]. Nature Communications, 2021, 12: 1558.
- [28] MURAKAMI C, TANAKA A R, SATO Y, et al. Easy Detection of Siderophore Production in Diluted Growth Media Using an Improved CAS Reagent[J]. Journal of Microbiological Methods, 2021, 189: 106310.
- [29] GU S H, WAN W, SHAO Z Y, et al. High-throughput Method for Detecting Siderophore Production by Rhizosphere Bacteria[J]. Bio-protocol, 2021, 11(9): e4001.
- [30] SHIRVANI M, NOURBAKHSH F. Desferrioxamine-B Adsorption to and Iron Dissolution from Palygorskite and Sepiolite[J]. Applied Clay Science, 2010, 48(3): 393-397.
- [31] KIMURA T, FUKUTANI S, IKEGAMI M, et al. Effect of Bacterial Siderophore on Cesium Dissolution from Biotite[J]. Chemosphere, 2021, 276: 130121.
- [32] PARRELLO D, ZEGEYE A, MUSTIN C, et al. Siderophore-mediated Iron Dissolution from Nontronites Is Controlled by Mineral Crystallochemistry[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 423.
- [33] 毛欣欣,何琳燕,王琪,等.具矿物风化效应伯克霍尔德氏菌的筛选与生物学特性研究[J].土壤,2017,

49(1):77-82.

MAO Xin-xin, HE Lin-yan, WANG Qi, et al. Isolation of Mineral-weathering *Burkholderia* Strains and Their Biological Characteristics[J]. *Soils*, 2017, 49(1): 77-82.

[34] TORRES M A, DONG S J, NEALSON K H, et al. The Kinetics of Siderophore-mediated Olivine Dissolution[J]. *Geobiology*, 2019, 17(4): 401-416.

[35] DUCKWORTH O W, BARGAR J R, SPOSITO G. Coupled Biogeochemical Cycling of Iron and Manganese as Mediated by Microbial Siderophores[J]. *Bio-Metals*, 2009, 22(4): 605-613.

[36] BUSS H L, LÜTTGE A, BRANTLEY S L. Etch Pit Formation on Iron Silicate Surfaces During Siderophore-promoted Dissolution[J]. *Chemical Geology*, 2007, 240(3/4): 326-342.

[37] REICHARD P U, KRAEMER S M, FRAZIER S W, et al. Goethite Dissolution in the Presence of Phyto-siderophores: Rates, Mechanisms, and the Synergistic Effect of Oxalate[J]. *Plant and Soil*, 2005, 276(1): 115-132.

[38] DA COSTA J, COHEN D R, MAGALHÃES M C F, et al. Siderophore-assisted Dissolution of Iron (III) Hydroxide Oxides from Iron-rich Fossil Matrices[J]. *ChemPlusChem*, 2020, 85(8): 1747-1753.

[39] AHMED E, HOLMSTRÖM S J M. Siderophores in Environmental Research: Roles and Applications[J]. *Microbial Biotechnology*, 2014, 7(3): 196-208.

[40] SAAD E M, SUN J Y, CHEN S, et al. Siderophore and Organic Acid Promoted Dissolution and Transformation of Cr(III)-Fe(III)-(Oxy) Hydroxides[J]. *Environmental Science and Technology*, 2017, 51(6): 3223-3232.

[41] SAAD E M, WANG X L, PLANAVSKY N J, et al. Redox-independent Chromium Isotope Fractionation Induced by Ligand-promoted Dissolution[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 1590.

[42] JOHNSTONE T C, NOLAN E M. Beyond Iron: Non-classical Biological Functions of Bacterial Siderophores[J]. *Dalton Transactions*, 2015, 44(14): 6320-6339.

[43] 王东升. 产铁载体菌的筛选及其对龙葵吸收土壤 Cd 促进效应的研究[D]. 广州: 暨南大学, 2019.

WANG Dong-sheng. The Screening of Siderophore-producing Bacteria and Its Enhancing Effect on Remediation of Cadmium-contaminated Soil by *Solanum Nigrum* L[D]. Guangzhou: Jinan University, 2019.

[44] 王亚军, 冯炬威, 李雅倩, 等. 高产铁载体菌 *Burkholderia Vietnamensis* YQ9 促生特性研究及其对重金属胁迫条件下种子萌发的影响[J]. *环境科学学报*, 2022, 42(2): 430-437.

WANG Ya-jun, FENG Ju-wei, LI Ya-qian, et al. Studies on Growth-promoting Properties of an Efficient Siderophore Producing Bacterium, *Burkholderia Vietnamensis* YQ9, and Its Effects on Seed Germination Under Heavy Metal Stress[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2022, 42(2): 430-437.

[45] TANG Y K, KANG H Y, QIN Z Y, et al. Significance of Manganese Resistant *Bacillus Cereus* Strain WSE-01 as a Bioinoculant for Promotion of Plant Growth and Manganese Accumulation in *Myriophyllum Verticillatum* [J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 707: 135867.

[46] KUMAR A, TRIPTI, MALEVA M, et al. Synergistic Effect of ACC Deaminase Producing *Pseudomonas* sp. TR15a and Siderophore Producing *Bacillus Aerophilus* TR15c for Enhanced Growth and Copper Accumulation in *Helianthus Annuus* L [J]. *Chemosphere*, 2021, 276: 130038.

[47] JUNPRADIT C, THOOPPENG P, DUANGMAL K, et al. Influence of Cadmium-resistant Streptomyces on Plant Growth and Cadmium Uptake by *Chlorophytum Comosum* (Thunb.) Jacques [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28(29): 39398-39408.

[48] BRAUD A, HOEGY F, JEZEQUEL K, et al. New Insights into the Metal Specificity of the *Pseudomonas Aeruginosa* Pyoverdine-iron Uptake Pathway[J]. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(5): 1079-1091.

[49] HARRINGTON J M, DUCKWORTH O W, HASELWANDTER K. The Fate of Siderophores: Antagonistic Environmental Interactions in Exudate-mediated Micronutrient Uptake[J]. *BioMetals*, 2015, 28(3): 461-472.

[50] BANERJEE S, KAMILA B, BARMAN S, et al. Interlining Cr(VI) Remediation Mechanism by a Novel Bacterium *Pseudomonas Brenneri* Isolated from Coalmine Wastewater[J]. *Journal of Environmental Management*, 2019, 233(1): 271-282.

[51] KRAEMER D, FREI R, VIEHMANN S, et al. Mobilization and Isotope Fractionation of Chromium During Water-rock Interaction in Presence of Siderophores[J]. *Applied Geochemistry*, 2019, 102(1): 44-54.

[52] EDWARDS S, ANDRIEUX F, BOXALL C, et al. Neptunium(IV)-hydroxamate Complexes: Their Speciation, and Kinetics and Mechanism of Hydrolysis[J].

- Dalton Transactions, 2019, 48(2): 673-687.
- [53] SUZUKI M, TAKAHASHI M, TSUKAMOTO T, et al. Biosynthesis and Secretion of Mugineic Acid Family Phytosiderophores in Zinc-deficient Barley [J]. The Plant Journal, 2006, 48(1): 85-97.
- [54] XU Y C, LI N, YAN X F, et al. DFT-based Analysis of Siderophore-metal Ion Interaction for Efficient Heavy Metal Remediation[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2023, 30(40): 91780-91793.
- [55] 王赛怡, 王逸君, 赵亚洲, 等. 土壤重金属污染及其植物修复研究进展[J]. 农学报, 2023, 13(2): 20-23, 32.
WANG Sai-yi, WANG Yi-jun, ZHAO Ya-zhou, et al. Research Advances in Soil Heavy Metal Pollution and Its Phytoremediation [J]. Journal of Agriculture, 2023, 13(2): 20-23, 32.
- [56] 张馥颖, 许明, 周增幸, 等. 长三角工业园区土壤中多环芳烃和邻苯二甲酸酯的污染现状及来源解析[J]. 生态与农村环境学报, 2023, 39(8): 1077-1085.
ZHANG Fu-ying, XU Ming, ZHOU Zeng-xing, et al. Pollution Status and Sources of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons and Phthalates in Soil of Industrial Parks in Yangtze River Delta[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2023, 39(8): 1077-1085.
- [57] 林超霸, 张馥颖, 朱雪竹, 等. 我国农业土壤及农作物中多环芳烃污染特征与来源[J]. 生物加工过程, 2021, 19(4): 440-447.
LIN Chao-ba, ZHANG Fu-ying, ZHU Xue-zhu, et al. Characteristics and Sources of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons Contaminations in Agricultural Soils and Crops in China[J]. Chinese Journal of Bioprocess Engineering, 2021, 19(4): 440-447.
- [58] MARTINEZ J S, BUTLER A. Marine Amphiphilic Siderophores: Marinobactin Structure, Uptake, and Microbial Partitioning[J]. Journal of Inorganic Biochemistry, 2007, 101(11/12): 1692-1698.
- [59] 白净, 徐晓芳, 黄文慧, 等. 细菌在多环芳烃降解中的应用及修复增效策略[J]. 环境科学与技术, 2023, 46(2): 202-214.
BAI Jing, XU Xiao-fang, HUANG Wen-hui, et al. Application of Bacteria in the Degradation of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons and Strategies for Remediation and Efficiency Enhancement[J]. Environmental Science & Technology, 2023, 46(2): 202-214.
- [60] ZHAO H, GU Y J, LIU X Y, et al. Reducing Phenanthrene Contamination in *Trifolium Repens* L. with Root-associated Phenanthrene-degrading Bacterium *Diaphorobacter* sp. Phe15[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 792698.
- [61] WU T, XU J, XIE W J, et al. *Pseudomonas Aeruginosa* L10: A Hydrocarbon-degrading, Biosurfactant-producing, and Plant-growth-promoting Endophytic Bacterium Isolated from a Reed (*Phragmites Australis*) [J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 1087.
- [62] YI S W, LI F, WU C, et al. Synergistic Leaching of Heavy Metal-polycyclic Aromatic Hydrocarbon in Co-contaminated Soil by Hydroxamate Siderophore: Role of Cation- π and Chelation[J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 424: 127514.
- [63] NING X, LIANG J S, MEN Y J, et al. Siderophores Provoke Extracellular Superoxide Production by *Arthrobacter* Strains During Carbon Sources-level Fluctuation[J]. Environmental Microbiology, 2022, 24(2): 894-904.
- [64] GU C, WANG J, GUO M F, et al. Extracellular Degradation of Tetrabromobisphenol A via Biogenic Reactive Oxygen Species by a Marine *Pseudoalteromonas* sp[J]. Water Research, 2018, 142: 354-362.
- [65] FERNANDEZ M, CALLEGARI E A, PAEZ M D, et al. Proteomic Analysis to Unravel the Biochemical Mechanisms Triggered by *Bacillus Toyonensis* SFC 500-1E Under Chromium(VI) and Phenol Stress[J]. BioMetals, 2023, 36(5): 1081-1108.
- [66] HICKFORD S J H, KÜPPER F C, ZHANG G P, et al. Petrobactin Sulfonate, a New Siderophore Produced by the Marine Bacterium *Marinobacter Hydrocarbonoclasticus* [J]. Journal of Natural Products, 2004, 67(11): 1897-1899.
- [67] KUNDU D, HAZRA C, CHAUDHARI A. Biodegradation of 2,6-dinitrotoluene and Plant Growth Promoting Traits by *Rhodococcus Pyridinivorans* NT2: Identification and Toxicological Analysis of Metabolites and Proteomic Insights[J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2016, 8: 55-65.
- [68] SINGHA L P, SINHA N, PANDEY P. Rhizoremediation Prospects of Polyaromatic Hydrocarbon Degrading Rhizobacteria, That Facilitate Glutathione and Glutathione-S-transferase Mediated Stress Response, and Enhance Growth of Rice Plants in Pyrene Contaminated Soil[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2018, 164: 579-588.
- [69] ARANTES V, MILAGRES A M F. The Effect of a Catecholate Chelator as a Redox Agent in Fenton-based Reactions on Degradation of Lignin-model Substrates and on COD Removal from Effluent of an ECF Kraft Pulp Mill[J]. Journal of Hazardous Materials,

2007,141(1):273-279.

[70] KUNZ P M,MÖRTTER K,MÜLLER R,et al. Improving Manganese Circular Economy from Cellulose by Chelation with Siderophores Immobilized to Magnetic Microbeads[J]. Environment,Development and Sustainability,2021,23(6):8252-8271.

[71] KUMAR P,THAKUR S,DHINGRA G K,et al. Inoculation of Siderophore Producing Rhizobacteria and Their Consortium for Growth Enhancement of Wheat Plant[J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology,2018,15(2):264-269.

[72] 李韵雅. 高产铁载体根际促生菌的筛选及其在土壤修复方面的潜在应用[D]. 无锡:江南大学,2018.

LI Yun-ya. Screening of Siderophore-high-yield Plant Growth Promoting Rhizobacteria and Its Potential Application in Soil Remediation[D]. Wuxi: Jiangnan University,2018.

[73] 邓声坤,雷锋杰,龙漪萍,等. 细菌铁载体拮抗植物病原真菌及促生作用研究进展[J]. 微生物学通报,2023,50(7):3198-3210.

DENG Sheng-kun, LEI Feng-jie, LONG Yi-ping, et al. Bacterial Siderophores Antagonize Phytopathogenic Fungi and Promote Plant Growth: A Review [J]. Microbiology China,2023,50(7):3198-3210.

[74] GAO B B, CHAI X F, HUANG Y M, et al. Siderophore Production in *Pseudomonas* sp. Strain SP3 Enhances Iron Acquisition in Apple Rootstock[J]. Journal of Applied Microbiology,2022,133(2):720-732.

[75] VERMA S,KUMAR M,KUMAR A,et al. Diversity of Bacterial Endophytes of Maize (*Zea Mays*) and Their Functional Potential for Micronutrient Biofortification[J]. Current Microbiology,2022,79:6.

[76] SCHENK P M,CARVALHAIS L C,KAZAN K. Unraveling Plant-microbe Interactions;Can Multi-species Transcriptomics Help? [J]. Trends in Biotechnology,2012,30(3):177-184.

[77] SILAMBARASAN S,LOGESWARI P,VANGNAI A S,et al. Co-application of Citric Acid and *Nocardio-psis* sp. Strain RA07 Enhances Phytoremediation Potentiality of *Sorghum Bicolor* L[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2023, 30: 86244-86254.

[78] JIN C W,LI G X,YU X H,et al. Plant Fe Status Affects the Composition of Siderophore-secreting Microbes in the Rhizosphere [J]. Annals of Botany, 2010,105(5):835-841.

[79] AHMADZADEH F,KHOSHGOFTARMANESH A H. Release of Phytosiderophores from Roots of Wheat and Triticale Under Nickel-deficient Conditions[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science,2019,182(5):708-714.

[80] LIU Y,KONG D Y,WU H L,et al. Iron in Plant-pathogen Interactions [J]. Journal of Experimental Botany,2021,72(6):2114-2124.

[81] BENEDUZI A,AMBROSINI A,PASSAGLIA L M P. Plant Growth-promoting Rhizobacteria(PGPR): Their Potential as Antagonists and Biocontrol Agents[J]. Genetics and Molecular Biology, 2012, 35(4): 1044-1051.

[82] KLOEPPER J W,LEONG J,TEINTZE M,et al. Enhanced Plant Growth by Siderophores Produced by Plant Growth-promoting Rhizobacteria [J]. Nature, 1980,286:885-886.

[83] 王智荣,梅小飞,杜木英,等. 荧光假单胞菌 ZX 对采后锦橙绿霉病的防治及其抑菌机制[J]. 微生物学报, 2019,59(5):950-964.

WANG Zhi-rong, MEI Xiao-fei, DU Mu-ying, et al. Biocontrol of Green Mold Decay in Jincheng Citrus Fruits by *Pseudomonas Fluorescens* ZX[J]. Acta Microbiologica Sinica,2019,59(5):950-964.

[84] VALLABHANENI S D. Biocontrol of *Rhizoctonia Solani* in Tobacco(*Nicotiana Tabacum*) Seed Beds Using *Pseudomonas Fluorescens* [J]. Agricultural Research,2016,5(2):137-144.

[85] 张 亮,盛 浩,袁 红,等. 荧光假单胞菌 PEF-5 # 18 防控番茄枯萎病的定殖机理[J]. 中国生物防治学报,2017,33(5):658-666.

ZHANG Liang, SHENG Hao, YUAN Hong, et al. Colonization of *Pseudomonas Fluorescens* PEF-5 # 18 to Control *Fusarium* Wilt Disease on Tomato [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2017, 33(5): 658-666.

[86] 李潇潇,师桂英,张立彭,等. 荧光假单胞菌(*Pseudomonas Fluorescens*)在植物病害生物防治中的研究及展望[J]. 草原与草坪,2021,41(5):148-156.

LI Xiao-xiao, SHI Gui-ying, ZHANG Li-peng, et al. Application of *Pseudomonas Fluorescens* in Biological Control of Plant Disease and Its Prospects[J]. Grassland and Turf,2021,41(5):148-156.