



DOI:10.13364/j.issn.1672-6510.20140162

## 解磷菌的筛选及培养基成分对解磷能力的影响

刘盼, 赵华, 林广修, 车利伟

(工业发酵微生物教育部重点实验室, 天津科技大学生物工程学院, 天津 300457)

**摘要:** 解磷菌能使土壤中难溶性或不溶性的磷转化为可被植物吸收利用的有效磷, 从而提高土壤中磷的利用率. 从山东夏玉米根际土壤中筛选出1株高效的解磷菌 TCCC150015, 经过形态学、生理生化实验、16S rDNA 序列同源性比对及系统发育树的分析, 确定为分散泛菌 (*Pantoea dispersa*). 以不同浓度的碳源、氮源、NaCl 及 pH 配制培养基, 研究其对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响. 结果表明: 以葡萄糖为唯一碳源时分散泛菌 TCCC150015 表现出最强的解磷效果, 可溶性磷含量达 254.10 mg/L, 是对照组的 24.42 倍. 同时研究发现, 当以  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 分别作为氮源时, 可溶性磷含量分别为 258.25、248.48 mg/L, 显著高于以  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 共同作为氮源的可溶性磷含量, 分别是其 3.56 倍、3.43 倍; 此外, 实验发现, 培养基初始 NaCl 质量分数和 pH 对分散泛菌 TCCC150015 的解磷能力影响比较显著 ( $P < 0.05$ ).

**关键词:** 解磷菌; 筛选; 解磷能力

中图分类号: Q93

文献标志码: A

文章编号: 1672-6510(2015)06-0017-06

## Screening of Phosphate-solubilizing Strain and Effects of Medium Components on its Phosphate-solubilizing Ability

LIU Pan, ZHAO Hua, LIN Guangxiu, CHE Liwei

(Key Laboratory of Industrial Fermentation Microbiology, Ministry of Education, College of Biotechnology, Tianjin University of Science & Technology, Tianjin 300457, China)

**Abstract:** Phosphate-solubilizing bacteria could transform insoluble phosphorus into soluble phosphorus which can be absorbed by plants and improve the utilization of phosphorus in soil. A strain of efficient phosphate-solubilizing bacterium (TCCC150015) was isolated from summer maize rhizosphere soil samples. Based on the morphology, physiological and biochemical properties and phylogenetic analysis of 16S rDNA sequence, strain TCCC150015 was identified as *Pantoea dispersa*. The effects of carbon sources, nitrogen sources, NaCl content and pH value on the phosphate-solubilizing ability of *Pantoea dispersa* TCCC150015 was investigated. The results showed that TCCC150015 would achieved the highest soluble phosphorus content of 254.10 mg/L when glucose was supplied as the only carbon source, which was 24.42 times that of the control group. The soluble phosphate content was 258.25 mg/L and 248.48 mg/L respectively when  $\text{NH}_4^+$ -N and  $\text{NO}_3^-$ -N were used as nitrogen sources individually, which was 3.56 times and 3.43 times the soluble phosphate when provided with  $\text{NH}_4^+$ -N and  $\text{NO}_3^-$ -N together as nitrogen sources. It revealed that the initial pH and initial concentration of NaCl in the medium has a significant effect ( $P < 0.05$ ) on the capacity of phosphate-solubilization.

**Key words:** phosphate-solubilizing strain; screening; phosphate-solubilizing

磷是植物生长发育的重要物质基础. 据统计, 我国有 74% 的耕地土壤缺磷<sup>[1]</sup>, 缺磷的主要原因是土壤中有效磷含量不足, 施入土壤的大部分磷与土壤中的  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Fe}^{2+}$ 、 $\text{Fe}^{3+}$  和  $\text{Al}^{3+}$  结合形成难溶性磷酸盐, 不能

有效地被植物利用, 从而造成磷肥利用率低. 为了使农作物正常生长, 要施用大量磷肥, 这对环境 and 经济造成不良的影响<sup>[2-3]</sup>. 因此, 开发土壤潜在磷库资源、降低化肥过量施用已经成为农业研究的一大热点<sup>[4]</sup>.

收稿日期: 2014-12-16; 修回日期: 2015-03-16

作者简介: 刘盼 (1989—), 女, 山东人, 硕士研究生; 通信作者: 赵华, 教授, zhaohua@tust.edu.cn.

研究表明<sup>[5-6]</sup>, 土壤中存在的一些微生物能将植物难以吸收利用的磷元素转化为可被吸收利用的形态, 称之为解磷菌. 目前已知的解磷菌主要有微杆菌属 (*Microbacterium*)、葡萄球菌属 (*Staphylococcus*)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、不动杆菌属 (*Acinetobacter*)、黄色假单胞菌属 (*Flavimonas*) 和纤维单胞菌属 (*Cellulomonas*) 等<sup>[7]</sup>.

解磷菌的解磷过程是一个非常复杂的过程, 解磷机理复杂, 解磷能力各异<sup>[8]</sup>. 解磷菌的解磷能力随外界环境或者营养物质的变化会导致解磷菌的生长代谢途径的改变. 研究表明<sup>[9-10]</sup>, 培养基的碳源、氮源、pH 等因素会对解磷菌的解磷能力产生影响. 本研究从夏玉米根际的土壤中, 分离筛选出 1 株解磷菌, 并对其进行了解磷特性的研究.

## 1 材料与方法

### 1.1 土样采集

实验所用土样采自山东省泰安市夏玉米地地表 5 cm 以下土壤.

### 1.2 培养基

无机磷培养基 (g/L): 葡萄糖 10, (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0.5, NaCl 3, MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O 0.5, KCl 0.5, FeSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O 0.03, MnSO<sub>4</sub> 0.03, Ca<sub>3</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> 5, 琼脂粉 20, pH 7.0 ~ 7.5, 115 °C 灭菌 20 min.

LB 培养基 (g/L): 蛋白胨 10, 酵母浸粉 5, NaCl 5, 琼脂粉 20, 蒸馏水 1 L, pH 7.0, 121 °C 灭菌 20 min.

### 1.3 实验方法

#### 1.3.1 菌株的分离与纯化

富集培养: 取 1 g 土壤加入到 100 mL LB 液体培养基中, 置于恒温摇床以 30 °C、160 r/min 培养 48 h.

菌株初筛: 吸取 1 mL 富集培养液, 用无菌水进行梯度稀释, 将 10<sup>-3</sup>、10<sup>-5</sup>、10<sup>-7</sup>、10<sup>-9</sup> 浓度的稀释液各取 100 μL, 涂布于无机磷培养基平板上, 置于 30 °C 恒温培养箱中培养 5 ~ 7 d. 挑选溶磷圈明显的单菌落进行进一步分离纯化, 选取菌落长势良好、形态稳定的菌株.

菌株复筛: 将初筛得到的出发菌接入无机磷液体培养基, 装液量为 100 mL/250 mL, 置于摇床并以 30 °C、160 r/min 培养, 测定可溶性磷含量<sup>[11]</sup>.

#### 1.3.2 菌株的鉴定

采用常规形态学观察方法对菌株菌落群体形态、个体形态特征进行描述; 同时结合对微生物生理生化

特征实验测定, 参照《伯杰氏细菌鉴定手册》<sup>[12]</sup>, 以 16S rRNA 的保守序列 (27 F: 5'-AGAGTTTGTATCC TGGCTCAG-3' 和 U1492R: 5'-GGTTACCTTGTTAC GACTT-3') 为引物进行 PCR 扩增, 扩增产物回收、克隆、测序后, 将所得序列与 BLAST 数据库进行同源性分析.

#### 1.3.3 培养基组成对解磷菌解磷能力影响的测定

采用单因素实验, 选不同碳源、氮源、初始 pH、初始 NaCl 质量分数对菌株解磷能力的影响进行测定, 将无机磷液体培养基 100 mL 分装在 250 mL 三角瓶中, 灭菌, 接种 1 mL 菌液, 30 °C、160 r/min 摇床培养, 测定可溶性磷含量. 同时作 3 个平行处理, 并设空白对照.

#### 1.3.4 可溶性磷含量测定

采用钼锑抗比色法、紫外分光光度计测定吸光度, 间接测定可溶性磷含量, 将培养液于 4 °C、4 000 r/min 离心 10 min, 取上清液加显示剂及钼锑抗试剂, 并以相应的去离子水为参比液作为对照组, 在 700 nm 处测样品吸光度. 同时制作相应的标准磷曲线, 从而计算出可溶性磷含量.

#### 1.3.5 数据处理

采用 SPSS19.0 统计软件 ANOVA 程序对数据进行方差分析, 用 Duncan 法进行多重比较, 结果均以“平均值 ± 标准差”表示. 以不同字母表示经 Duncan 检验存在差异显著 ( $P < 0.05$ ).

## 2 结果与讨论

### 2.1 菌株的筛选

经过稀释涂布平板法, 根据平板菌落周围产生的透明圈, 确定能够溶解 Ca<sub>3</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> 的溶磷菌株共 82 株. 根据解磷菌培养基平板上溶磷圈直径 ( $d_1$ ) 和菌落直径 ( $d_2$ ) 大小的比值, 从中筛选出了 4 株溶磷效果好的解磷菌, 这 4 株菌株即为初筛菌株 (表 1).

表 1 解磷菌初筛结果

Tab. 1 Results of phosphorus screening

菌株数/株	溶磷圈直径 $d_1$ /mm	菌落直径 $d_2$ /mm	$d_1/d_2$
78	<0.8	>0.7	<1.5
1	1.6	0.6	2.7
1	1.6	0.4	4.0
1	1.4	0.6	2.3
1	0.7	0.4	1.8

将初筛得到的 4 株解磷菌株接种到无机磷液体培养基中, 摇瓶培养 24 h 后, 测定培养液中可溶性磷含量. 而经 SPSS 单因素方差检验, 4 株菌的解磷效

果与对照组差异极显著( $P < 0.01$ ),说明4株菌均比对照组的解磷效果好,菌株2的解磷效果显著高于其他菌株,所以选择菌株2作为筛选的最终菌株,命名为TCCC150015(图1)。

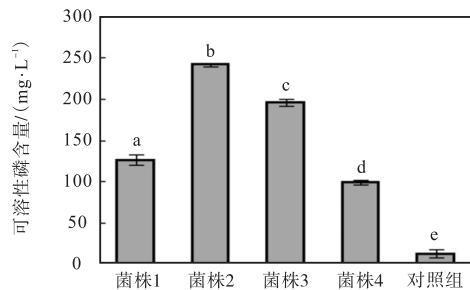
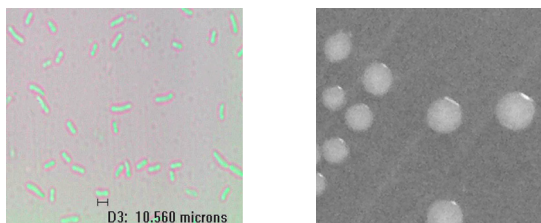


图1 初筛菌解磷能力测定

Fig. 1 Phosphate solubilizing capacity of primarily screened bacterium

## 2.2 菌株 TCCC150015 菌体、菌落形态特征

将筛选得到的解磷菌 TCCC150015 进行菌落形态观察,然后挑取单菌落进行菌体形态观察(图2)。菌株 TCCC150015 菌体呈杆状;菌落呈圆形,不透明,边缘整齐,表面光滑湿润,长时间培养可产生黄色素。



(a) 菌体形态

(b) 菌落形态

图2 菌株 TCCC150015 的菌体与菌落形态

Fig. 2 Thalli and colony morphology of TCCC150015

## 2.3 菌株 TCCC150015 的生理生化特征

菌株 TCCC150015 生理生化特征见表2。

表2 菌株 TCCC150015 生理生化特征

Tab. 2 Physiological and biochemical characteristics of TCCC150015

测定项目	结果	测定项目	结果
氧化酶	-	精氨酸双水解酶	-
V-P	+	赖氨酸脱羧酶	-
甲基红 MR	+	葡萄糖	+
吲哚	-	淀粉	+
H <sub>2</sub> S 产生	-	乳糖	-
丙二酸利用	-	蔗糖	+
运动	-	蜜二糖	-
柠檬酸利用	+	pH	5 ~ 10
苯丙氨酸脱氨	-	耐盐	1% ~ 6%

菌株 TCCC150015 不运动,氧化酶反应呈阴性,

能够利用柠檬酸盐,不能利用丙二酸,甲基红反应呈阳性,不能产生 H<sub>2</sub>S,赖氨酸脱羧酶呈阳性,能够利用葡萄糖、蔗糖、淀粉,不能利用乳糖及蜜二糖。这些主要特性与分散泛菌具有高度的一致性。

## 2.4 16S rDNA 的序列分析

以菌株 TCCC150015 提取的 DNA 为模板,扩增其 16S rDNA 基因序列,得到长约 1 500 bp 的 16S rDNA 片段,结果如图 3 所示。扩增片段经测序后,测定其长度为 1 564 bp,其 GenBank 序列号为 KJ91004.1。

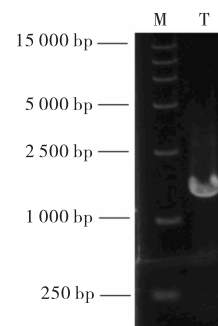


图3 16S rDNA 的 PCR 扩增图

Fig. 3 PCR analysis of 16S rDNA

用 DNASTar 分析软件将其序列与 GenBank 中近缘序列进行同源性比对,结果表明菌株 TCCC150015 基因序列与分散泛菌 (*Pantoea dispersa*) 同源性达 85%,结合生理生化实验,确定菌株 TCCC150015 是分散泛菌 (*Pantoea dispersa*) (图4)。

## 2.5 培养基组成成分对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响

### 2.5.1 碳源对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响

碳源是构成生物细胞的主要元素,也是产生各种代谢产物和细胞内储藏物资的主要原料。实验选用葡萄糖、蔗糖及淀粉进行测定分析。结果表明(图5),当以葡萄糖为唯一碳源时,分散泛菌 TCCC150015 表现出较强的能力,可溶性磷含量达 254.10 mg/L,是对照组的 24.42 倍。以蔗糖为碳源时,可溶性磷含量为 217.29 mg/L,为对照组的 20.85 倍。当以淀粉为碳源时,分散泛菌 TCCC150015 的解磷能力明显较低,培养液中可溶性磷含量仅为葡萄糖的 25.3%,其原因可能是淀粉的结构较为复杂,分散泛菌 TCCC150015 在利用淀粉时需要更多种类和数量的酶参与。经 SPSS 单因素方差检验,以葡萄糖为唯一碳源时,分散泛菌 TCCC150015 的解磷效果与其他组具有显著性差异( $P < 0.01$ ),说明当葡萄糖为碳源时分散泛菌 TCCC150015 解磷效果最佳。

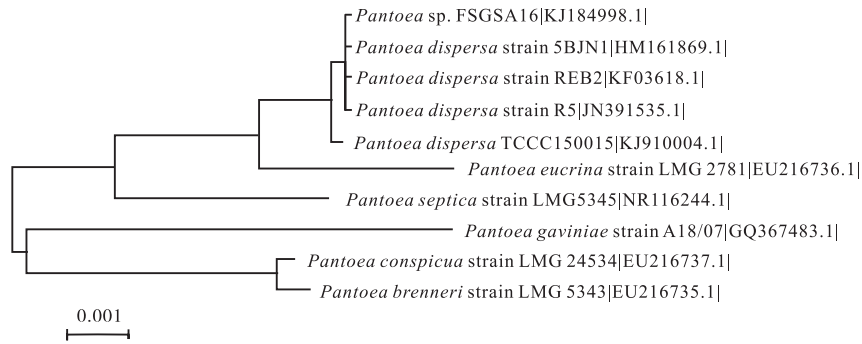


图4 菌株 TCCC150015 系统发育树

Fig. 4 Phylogenetic tree of TCCC150015

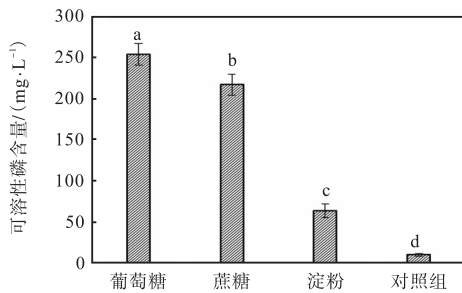


图5 碳源对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响

Fig. 5 The effect of carbon sources on the phosphate solubilizing capacity of *Pantoea dispersa* TCCC 150015

磷菌在溶磷过程中, 释放葡萄糖酸、柠檬酸、苹果酸及甲酸. 当以  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  为氮源处理时, 分散泛菌 TCCC150015 解磷效果较差, 这可能是由于当  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  共同存在时的结果, 其中具体机制有待考察.

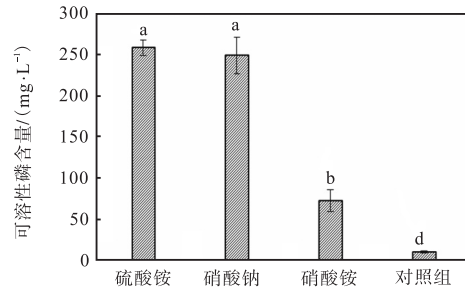


图6 氮源对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响

Fig. 6 The effect of nitrogen sources on the phosphate solubilizing capacity of *Pantoea dispersa* TCCC 150015

2.5.2 氮源对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响

氮是构成微生物细胞蛋白质和核酸的主要元素. 不同的氮源供给会对解磷微生物的解磷特性产生重要影响. 实验结果表明(图 6): 不同氮源对分散泛菌 TCCC150015 的解磷效果影响较大, 以  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  及  $\text{NaNO}_3$  为氮源时的解磷效果明显高于以  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  氮源处理. 当以  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  分别为氮源时, 可溶性磷含量分别为 258.25、248.48 mg/L, 显著高于以  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  共同作为氮源的实验组, 分别是其 3.56 倍、3.43 倍. 这与现阶段研究的结果不同, Scervino 等<sup>[13]</sup>研究发现, 在  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  培养液中, 解磷菌会分泌大量的乙酸, 溶磷量较高, 在  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  培养液中, 解磷菌只产生草酸, 溶磷含量较低. Reyes 等<sup>[10]</sup>发现, 有些青霉菌在以  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  为氮源时解磷效果明显低于  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , 硝态铵的供给能够增加解磷菌分泌柠檬酸, 提高菌株的解磷效果. 本实验筛选的分散泛菌 TCCC150015 分别以  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  和  $\text{NaNO}_3$  为氮源时, 其解磷效果差别不显著, 有可能是分散泛菌 TCCC150015 溶磷过程中, 其分泌的有机酸种类并不唯一. Yadav 等<sup>[14]</sup>发现, 解

2.5.3 初始 NaCl 质量分数对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响

以分散泛菌 TCCC150015 进行生理生化实验时发现, 分散泛菌 TCCC150015 在培养基初始 NaCl 质量分数为 7% 时依旧出现明显透明圈, 故对分散泛菌 TCCC150015 在不同的初始 NaCl 质量分数下的解磷能力进行了探讨. 灭菌前分别将无机磷液体培养基初始 NaCl 质量分数调至 1%、3%、5%、7%, 结果如图 7 所示.

NaCl 质量分数在 1% 和 3% 时, 分散泛菌 TCCC150015 的解磷能力没有显著性差异, 可溶性磷含量分别为 240.80 mg/L 和 241.40 mg/L, 说明其有较好的耐盐性. 当 NaCl 质量分数继续增加, 分散泛菌 TCCC150015 的解磷能力显著降低, NaCl 质量分数为 7% 时, 可溶性磷含量仅为 70.03 mg/L, 说明当初始 NaCl 质量分数过高时, 菌株的解磷能力会随着培养基初始 NaCl 质量分数升高而降低.

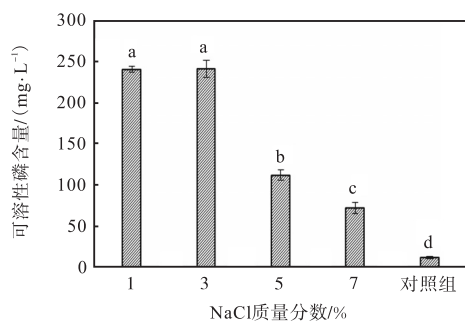


图7 初始 NaCl 质量分数对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响

Fig. 7 The effect of salt concentration on the phosphate solubilizing capacity of *Pantoea dispersa* TCCC150015

#### 2.5.4 初始 pH 对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响

分散泛菌 TCCC150015 在不同 pH 条件下的解磷能力存在显著性差异(图 8). 可溶性磷含量在 pH 为 7.0 和 8.0 的条件下,分别为 248.59、237.63 mg/L,相互之间没有显著性差异,但显著高于 pH 为 5.0、6.0、9.0 及 10.0 的 4 个处理组. Yadav 等<sup>[14]</sup>发现,在溶磷过程中,培养基的 pH 会先降低至 2.0 左右后升高至 7.0,但当培养基初始 pH 为 2.0 时,解磷菌的溶磷能力极低,这表明解磷菌是通过自身释放酸溶解难溶性的磷. 当培养基初始 pH 发生改变时,微生物对营养物质的吸收、利用及代谢产物的分泌产生变化,影响了解磷菌的溶磷能力. 本研究筛选的分散泛菌 TCCC150015 在所设定的 6 个 pH 条件下,均具有较好的解磷效果,表明该菌株具有较强的酸碱耐受性,便于实际推广应用.

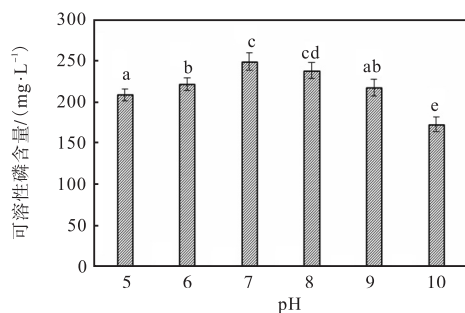


图8 初始 pH 对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响

Fig. 8 The effect of initial pH on the phosphate solubilizing capacity of *Pantoea dispersa* TCCC150015

### 3 结论

本研究从夏玉米根际土壤分离得到 1 株高效的

解磷菌 TCCC150015, 经过形态观察、生理生化特征及 16S rDNA 基因序列分析, 鉴定为分散泛菌 (*Pantoea dispersa*).

以不同的碳氮源、NaCl 质量分数及 pH 配制培养基, 研究它们对分散泛菌 TCCC150015 解磷能力的影响. 结果表明, 以葡萄糖为唯一碳源时分散泛菌 TCCC150015 表现出最强的解磷效果, 可溶性磷含量达 254.10 mg/L, 是对照组的 24.42 倍. 同时研究发现, 当以  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 分别为氮源处理时, 可溶性磷含量分别为 258.25、248.48 mg/L, 显著高于以  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 共同作为氮源的实验组. 分散泛菌 TCCC150015 的解磷能力随着培养基初始 NaCl 质量分数升高而降低, 随着培养基初始 pH 升高而先升高后降低.

#### 参考文献:

- [1] 方华舟, 左雪枝. 稻田固氮解磷解钾菌筛选及其复合菌剂对土壤培肥作用[J]. 中国土壤与肥料, 2014(2): 82-87.
- [2] Chang C H, Yang S S. Thermo-tolerant phosphate-solubilizing microbes for multi-functional biofertilizer preparation[J]. Bioresource Technology, 2009, 100(4): 1648-1658.
- [3] Park J H, Bolan N, Megharaj M, et al. Isolation of phosphate solubilizing bacteria and their potential for lead immobilization in soil[J]. Journal of Hazardous Materials, 2011, 185(2/3): 829-836.
- [4] 欧善生, 张慎举. 生物农药与肥料[M]. 北京: 化学工业出版社, 2011.
- [5] Khan M, Ahmad E, Zaidi A, et al. Bacteria in Agrobiolology: Crop Productivity[M]. Berlin Heidelberg: Springer, 2013.
- [6] Yadav B K, Tarafdar J C. *Penicillium purpurogenum*, unique P mobilizers in arid agro-ecosystems[J]. Arid Land Research and Management, 2011, 25(1): 87-99.
- [7] 贺梦醒, 高毅, 胡正雪, 等. 解磷菌株 B25 的筛选、鉴定及其解磷能力[J]. 应用生态学报, 2012, 23(1): 235-239.
- [8] 陈令, 蔡燕飞, 吴荣辉, 等. 枯草芽孢杆菌 HL-1 解磷发酵条件的优化[J]. 广东农业科学, 2014(13): 71-76.
- [9] Patel D K, Archana G, Kumar G N. Variation in the nature of organic acid secretion and mineral phosphate solubilization by *Citrobacter* sp. DHRSS in the presence of different sugars[J]. Current Microbiology, 2008,

- 56(2): 168-174.
- [ 10 ] Reyes I, Bernier L, Simard R R, et al. Effect of nitrogen source on the solubilization of different inorganic phosphates by an isolate of *Penicillium rugulosum* and two UV-induced mutants[J]. FEMS Microbiology Ecology, 1999, 28(3): 281-290.
- [ 11 ] 赵小蓉, 林启美, 孙焱鑫, 等. 细菌解磷能力测定方法的研究[J]. 微生物学通报, 2001, 28(1): 1-5.
- [ 12 ] Buchanan R E, Gibbens N E. 伯杰氏细菌鉴定手册[M]. 8版. 北京: 科学出版社, 1984.
- [ 13 ] Scervino J M, Papinutti V L, Godoy M S, et al. Medium pH, carbon and nitrogen concentrations modulate the phosphate solubilization efficiency of *Penicillium purpurogenum* through organic acid production[J]. Journal of Applied Microbiology, 2011, 110(5): 1215-1223.
- [ 14 ] Yadav H, Gothwal R K, Nigam A K, et al. Optimization of culture conditions for phosphate solubilization by a thermo-tolerant phosphate-solubilizing bacterium *Brevibacillus* sp. BISR-HY65 isolated from phosphate mines[J]. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2013, 2(3): 217-225.

责任编辑: 郎婧

---

(上接第 16 页)

- [ 14 ] Yang S, Kim H M. ROCK inhibition activates MCF-7 cells[J]. PloS One, 2014, 9(2): 8848-8857.
- [ 15 ] Lee J, Moon H J, Lee M, et al. Smad3 regulates Rho signaling via NET1 in the transforming growth factor-beta-induced epithelial-mesenchymal transition of human retinal pigment epithelial cells[J]. The Journal of Biological Chemistry, 2010, 285(34): 26618-26627.
- [ 16 ] Bhowmick N A, Ghiassi M, Bakin A, et al. Transforming growth factor-beta1 mediates epithelial to mesenchymal transdifferentiation through a RhoA-dependent mechanism[J]. Molecular Biology of the Cell, 2001, 12(1): 27-36.
- [ 17 ] Fleming Y M, Ferguson G J, Spender L C, et al. TGF-beta-mediated activation of RhoA signalling is required for efficient (V12) HaRas and (V600 E) BRAF transformation[J]. Oncogene, 2009, 28(7): 983-993.

责任编辑: 郎婧