

DOI: 10.11766/trxb202311170480

CSTR: 32215.14.trxb202311170480

杨叶钰萍, 郑洁, 靳乐乐, 彭紫怡, 王晓玥, 徐勤松, 蒋瑀霖. 有机培肥对根际解磷细菌群落及玉米生产力的影响[J]. 土壤学报, 2025, 62 (3): 847–856.

YANG Yeyuping, ZHENG Jie, JIN Lele, PENG Ziyi, WANG Xiaoyue, XU Qinsong, JIANG Yuji. Effects of Organic Fertilization on the Phosphorus Solubilizing Bacteria Community and Maize Productivity in Dryland Red Soil[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62 (3): 847–856.

有机培肥对根际解磷细菌群落及玉米生产力的影响^{*}

杨叶钰萍^{1, 2}, 郑洁², 靳乐乐², 彭紫怡², 王晓玥², 徐勤松¹, 蒋瑀霖^{2†}

(1. 南京师范大学生命科学学院, 南京 210023; 2. 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 211135)

摘要: 根际解磷细菌作为土壤中重要的功能微生物群, 其丰度、群落组成和多样性变化能够影响土壤碱性磷酸酶(Alkaline phosphomonoesterase, ALP)活性与磷循环。探究有机培肥处理下根际解磷细菌丰度、群落组成和多样性的影响机制具有重要意义。基于中国科学院鹰潭红壤生态实验站的有机培肥长期定位试验, 设置了4个处理: 不施肥对照(M0)、低量有机肥(M1)、高量有机肥(M2)和高量有机肥加石灰(M3), 通过高通量测序技术, 分析有机肥处理下根际解磷细菌丰度、群落组成和多样性的变化特征。结果发现, 相比于M0处理, 有机肥处理(M1、M2和M3)均显著提高了土壤pH、有机质(SOM)、全氮(TN)、全磷(TP)、有效磷(AP)、解磷细菌丰度、ALP活性以及玉米生产力, 其中以M3处理提升效果最佳。施用有机肥影响了解磷细菌群落组成和多样性指数, 高肥处理下(M2和M3)慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)、中慢生根瘤菌属(*Mesorhizobium*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)是解磷细菌群落的优势菌属, 相比于M0处理, M1处理下解磷细菌多样性显著增加。土壤AP是影响解磷细菌多样性和群落结构的关键因子。相关性和结构方程模型分析表明AP和TP通过提高解磷细菌丰度和改变优势类群的相对丰度, 提高了ALP活性, 进而间接影响了玉米生产力。研究明确了根际解磷细菌对土壤有机磷矿化和玉米生产力的调控机制, 为建立合理的有机培肥措施及提升红壤健康提供科学依据。

关键词: 解磷细菌; 碱性磷酸酶活性; 猪粪; 红壤; 玉米生产力

中图分类号: S154.4 文献标志码: A

Effects of Organic Fertilization on the Phosphorus Solubilizing Bacteria Community and Maize Productivity in Dryland Red Soil

YANG Yeyuping^{1, 2}, ZHENG Jie², JIN Lele², PENG Ziyi², WANG Xiaoyue², XU Qinsong¹, JIANG Yuji^{2†}

(1. College of Life Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China; 2. State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, China)

Abstract: 【Objective】Phosphorus solubilizing bacteria (PSB) is an important functional group of the soil microbial community.

* 中国科学院前瞻战略科技先导专项(A类)(XDA0440203)、国家自然科学基金项目(42177298, 42307396)和江苏省卓越博士后基金(2023ZB565)资助 Supported by the Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (No. XDA0440203), the National Natural Science Foundation of China (Nos. 42177298, 42307396), and the Jiangsu Funding Program for Excellent Postdoctoral Talent (No. 2023ZB565)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yjjiang@issas.ac.cn

作者简介: 杨叶钰萍(1999—), 女, 安徽六安人, 硕士研究生, 主要从事土壤微生物多样性研究。E-mail: yypy17356138387@163.com

收稿日期: 2023-06-13; 收到修改稿日期: 2023-10-23; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2024-06-05

The changes in the abundance, composition, and diversity of the PSB community in the rhizosphere can affect soil alkaline phosphomonoesterase (ALP) activity and phosphorus (P) cycle dynamics. Here, we explored the mechanism of the abundance, composition, and diversity of the PSB community in regulating maize productivity under different organic fertilization treatments.

【Method】 In this study, we conducted a long-term field experiment with different organic fertilization treatments at the Yingtan National Agroecosystem Field Experiment Station of the Chinese Academy of Sciences in Jiangxi. The field experiment included four treatments: no manure (M0), low manure (M1), high manure (M2), and high manure with lime addition (M3). Illumina sequencing was used to investigate the abundance, composition, and diversity of the PSB community in the rhizosphere. **【Result】** Different organic fertilization treatments (M1, M2, and M3) significantly increased pH, soil organic matter (SOM), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), available phosphorus (AP), abundance of PSB, ALP activity, and maize productivity compared to M0 treatment, with the highest values observed under M3 treatment. Organic fertilizer treatments affected the PSB community composition and diversity in the rhizosphere. *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, and *Pseudomonas* were the dominant genera in the PSB community under M2 and M3 treatments. Compared with the M0 treatment, the PSB community diversity was significantly increased under the M1 treatment. The abundance and dominant genera of the rhizosphere PSB community were mainly affected by AP. Correlation analysis and structural equation modeling revealed that AP and TP indirectly affected maize productivity by increasing the abundance and changing the relative abundance of dominant genera of PSB. **【Conclusion】** Taken together, this study elucidates the promotion mechanisms of the rhizosphere PSB community on the mineralization of soil organic phosphorus and maize productivity. Our findings provide a scientific basis for establishing better organic fertilization practices and enhancing the fertility and health of red soils.

Key words: Phosphorus solubilizing bacteria; Alkaline phosphomonoesterase activity; Pig manure; Red soil; Maize productivity

磷(P)素是作物生长所必需的大量营养元素之一，磷素短缺已经成为限制陆地生态系统生产力发挥的重要因素之一^[1]。为提高和维持作物生产力，农田生态系统需以化学肥料的形式持续输入磷，然而化学磷肥在土壤中扩散速率低、移动性差且易被固定，导致施用的磷肥大部分在土壤中被吸附、沉淀，无法被作物直接吸收利用^[2]。有机磷一般占土壤全磷的30%~65%，主要以肌醇磷酸盐、磷酸酯等稳定形式和正磷酸盐二酯、正磷酸盐单酯、有机多磷酸盐等活性不稳定形式存在。有机磷矿化过程决定了土壤磷素的总体有效性，主要通过土壤细菌分泌的碱性磷酸酶（Alkaline phosphomonoesterase, ALP）以及植物根系、真菌分泌的酸性磷酸酶矿化为作物直接吸收利用的正磷酸盐，其中土壤细菌释放的ALP具有更高的矿化速率^[3]。ALP是土壤中最重要的有机磷水解酶，能够去除磷酸酯等有机化合物中的磷酸盐分子，生成供作物吸收利用的正磷酸盐^[4]。已鉴定出三个同源基因(*phoA*、*phoX*和*phoD*)编码碱性磷酸单酯酶，土壤中*phoD*基因分布最广泛且最具代表性^[5]，其表达受到磷素有效性的影响，在缺磷土壤的有机磷矿化中发挥重要作用。*phoD*基因常被广泛用于研究土壤解磷细菌丰度、群落结构

和多样性^[6]，以评估土壤解磷细菌如何响应不同农业生态系统施肥策略。研究发现，在农田生态系统中含*phoD*基因的解磷细菌群落与土壤ALP活性和磷转化过程密切相关，施用有机肥可通过刺激解磷细菌生长和ALP分泌，促进有机磷矿化，提高作物生产力^[7]。

有机肥作为化肥的有效替代品，通过提高对植物的养分供应和补充有机磷培育土壤肥力，从而优化磷肥资源的利用^[8]。研究发现，长期施用粪肥改变了土壤解磷细菌丰度、群落组成和多样性，丰富了与有机磷矿化相关的活性细菌群^[9]，解磷细菌群落以链霉菌属（*Streptomyces*）和戈登氏菌属（*Gordonia*）为主，刺激富营养型细菌链霉菌繁殖并分泌ALP，有助于矿化有机磷^[10-11]。Jiang等^[12]研究表明，长期有机培肥能够促进关键解磷细菌中慢生根瘤菌（*Mesorhizobium*）生长，提高ALP活性和红壤有机磷矿化，进而提升磷的生物有效性。Huang等^[13]研究发现，施用有机肥可以改变土壤解磷细菌群落组成，通过刺激特定解磷细菌类群慢生根瘤菌（*Bradyrhizobium*）的生长促进磷矿化。可见，研究解磷细菌群落对有机肥的响应机制一直是农田生态系统研究的热点问题，为充分利用土壤丰富的磷素

资源、挖掘土壤供磷潜力提供理论依据。

红壤广泛分布于热带、亚热带地区，雨量充沛、气温温暖、生物循环快，红壤区现有耕地面积约占全国耕地面积的 28%，生产潜力巨大^[14]。由于红壤酸性强，土质黏重，保肥供肥能力差，加上长期过量施肥和养分利用率低等问题严重，导致土壤培肥与作物增产困难^[15]。尽管红壤全磷含量高，但由于活性磷的强烈淋溶和固定化，导致有效磷含量极低。当前，红壤有效磷含量仍呈下降趋势，有效磷含量低已成为红壤区植物生长和产量的限制性因素，有机培肥是红壤改良和肥力提升的有效途径之一。

因此，本研究针对南方中低产田旱地红壤，通过高通量测序技术，研究有机培肥对根际解磷细菌丰富度、群落组成和多样性的影响，解析解磷细菌群落对玉米生产力的作用机制和影响程度，揭示有机培肥对有机磷活化的高效激发机制，以期为构建红壤科学高效的有机培肥调控技术提供理论指导意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

自 2002 年，于江西省鹰潭市中国科学院红壤生态实验站内设置有机肥长期定位试验小区 ($28^{\circ}15'20''\text{N}$, $116^{\circ}55'30''\text{E}$)。研究区属于中亚热带气候，年平均气温 $17.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，降水量 1795 mm 。根据联合国粮食及农业组织 (FAO) 的分类系统，该土壤被分类为铁强溶淋土 (Ferric Acrisol)，试验前耕层土壤 ($0\sim20\text{ cm}$) 基本性状为：pH 4.9、有机质 $6.0\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全氮 $0.29\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全磷 $0.23\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、有效磷 $20.01\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效钾 $48.45\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

1.2 试验处理

设置 4 个不同有机肥用量处理：① M0，不施肥；② M1，低量有机肥 ($\text{N } 150\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)；③ M2，高量有机肥 ($\text{N } 600\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)；④ M3，高量有机肥加石灰处理 ($\text{N } 600\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ；石灰 $3000\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。有机肥为猪粪干物质，全碳 $306.6\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全氮 $32.7\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全磷 $20.2\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全钾 $14.7\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。试验小区采用完全随机设计，每个处理 3 个重复，共 12 个小区，小区尺寸 $2\text{ m}\times 2\text{ m}$ 。试验小区每年 4—7 月种植玉米单作（品种为苏玉 24 号），种植密度为 $50000\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。

1.3 样品采集与分析

于 2021 年 7 月玉米成熟期采集玉米植株样品和根际土壤。每个小区随机选取 5 株玉米，轻轻抖掉植株根表土壤，将剩余附着于根表面的土壤 ($2\sim4\text{ mm}$) 分离下来，混合均匀后用四分法取 100 g 土样，置于干冰盒内立刻运回室内。所有土壤样品分为三份，分别用于土壤化学性质、解磷细菌群落以及碱性磷酸酶活性的分析测定。

土壤 pH 采用电位计法测定 (水 : 土 = $2.5:1$)^[16]，土壤有机质 (SOM) 采用重铬酸钾氧化法测定，全氮 (TN) 采用凯氏消煮法测定，全磷 (TP) 采用高氯酸-硫酸酸溶—钼锑抗比色法测定，有效磷 (AP) 采用碳酸氢钠提取—钼锑抗比色法测定。碱性磷酸酶 (ALP) 活性采用磷酸苯二钠比色法测定^[17]，以对硝基苯基磷酸 (*p*-NP) 为底物，酶活性表示为 $\text{mg}\cdot p\text{-NP}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

1.4 高通量测序与荧光定量 PCR 分析

按照土壤基因组 DNA 提取试剂盒 (MoBio Laboratories, Inc., 美国) 的标准步骤从 0.5 g 样品中提取 DNA。提取的 DNA 用 Nano Drop 分光光度计定量。*phoD* 基因的扩增引物为 ALPS-F730 ($5'\text{-CAGTGGGACGACCACGAGGT-3'}$) 和 ALPS-R1101 ($5'\text{-GAGGCCGATCGGCATGTCG-3'}$)^[18]。每个样品在 $20\text{ }\mu\text{L}$ 的反应混合物中扩增，其中每种引物 $0.5\text{ }\mu\text{L}$ ， $2\times$ SYBR Premix Ex Taq $10\text{ }\mu\text{L}$ ，DNA 模板 $1\text{ }\mu\text{L}$ ，双蒸馏水 (ddH₂O) $8\text{ }\mu\text{L}$ 。PCR 扩增条件为：95 °C 预变性 5 min, 95 °C 变性 30 s, 60 °C 退火 10 s, 72 °C 延伸 30 s, 40 次循环，72 °C 延长 10 min。PCR 重复 3 次，扩增效率 (*E*) $>97\%$, $R^2 > 0.99$ 。通过 Illumina MiSeq 平台进行高通量测序。使用 Quantitative Insights into Microbial Ecology (QIIME) 流程 (version 2) 对原始序列质控和过滤，使用 UPARSE 以 97% 的核苷酸同一性对序列进行聚类以提供基于相似性的操作分类单位 (OTUs)，去除嵌合体。将所有样品的序列统一抽平到相同条数，利用 QIIME 软件的命令 “alpha_diversity.py” 计算细菌 Alpha 多样性 (Shannon 指数、Chao1 指数和 Richness 指数)。

解磷细菌 *phoD* 基因的拷贝数在 ABI StepOne TM 实时荧光定量 PCR 仪上进行测定。所用引物与上述相同，每个反应体系为 $20\text{ }\mu\text{L}$ ，包含 $1\text{ }\mu\text{L}$ 的

DNA 模板, 上下引物各 $0.5 \mu\text{L}$, $10 \mu\text{L} 2 \times \text{SYBR}^{\circledR}\text{Premix Ex Taq}$ 酶, 最后用 ddH₂O 补齐。使用以下 qPCR 程序: 预变性 $95^{\circ}\text{C} 1\text{ min}$, 变性 $94^{\circ}\text{C} 45\text{ s}$, 退火 $57^{\circ}\text{C} 45\text{ s}$, 延伸 $72^{\circ}\text{C} 45\text{ s}$, 终末延伸 $72^{\circ}\text{C} 10\text{ min}$, 重复循环 40 次。每个样品 3 个重复, 空白对照为无菌水。扩增效率达到 97% 以上, R^2 值 > 0.99 。

1.5 数据分析

数据差异显著性分析采用方差分析法 (ANOVA) 和差异性检验 (Tukey 法)。采用主坐标分析 (principal co-ordinates analysis, PCoA) 计算两两样本间 Bray-Curtis 距离, 研究样本群落组成的差异性; 置换多元方差分析 (PERMANOVA) 用以检验群落结构差异的显著性; 皮尔森相关性分析用以表征解磷细菌群落与环境因子的相关性, 以上分析均使用 R 语言 vegan 包。随机森林分析通过 randomForest 计算, 并通过 rfUtilities 和 rfPermute 程序包分别检验模型和每个变量的 P 值。使用 AMOS 23.0 的最大似然评估方法进行结构方程模型 (SEM) 分析。SEM 用于估算非生物和生物变量对玉米产量直接和间接的贡献程度。SEM 需要根据与玉米产量相关的因素构建先验模型, 排除导致模型拟合性变差的预测因素。根据非显著性卡方检验 ($P > 0.05$), 拟合优度

指数 (GFI) 和近似均方根误差 (RMSEA) 等指标检查模型是否构建成功。

2 结 果

2.1 有机肥处理下根际土壤理化性质、ALP 活性和玉米生产力

不同有机肥处理下根际土壤化学性质差异显著如下所示(表 1)。与不施肥 (M0) 和低量有机肥 (M1) 处理相比, 高量有机肥 (M2 和 M3) 处理显著提高了根际土壤 pH ($P < 0.05$), M3 处理下土壤 pH 是 M2 处理的 1.16 倍。不同有机肥处理下, 土壤 SOM、TP 和 TN 含量显著提高 ($P < 0.05$), 且均遵循 $M3 \approx M2 > M1 > M0$ 的变化趋势。相比于 M0 和 M1 处理, M3 处理 SOM 分别提高 1.47 倍和 0.57 倍, 全磷含量分别提高 6.70 倍和 0.72 倍, 全氮含量分别提高 1.17 倍和 0.49 倍。有效磷含量在 M2 处理下最高, 并显著高于 M0 和 M1 处理 ($P < 0.05$)。ALP 活性介于 $0.80 \sim 3.22 \text{ mg}\cdot p\text{-NP}\cdot \text{g}^{-1}\cdot \text{h}^{-1}$ 之间, 其中 M3 处理最高, M2 和 M3 处理显著 ($P < 0.05$) 高于 M0 和 M1 处理。M1、M2 和 M3 处理的玉米生产力较 M0 处理分别提高 4.05 倍、9.75 倍和 10.52 倍。

表 1 不同处理条件下的红壤化学性质、碱性磷酸酶活性和玉米生产力

Table 1 Soil chemical properties, ALP activity, and maize productivity under different organic fertilization treatments

处理 Treatment	pH	SOM/ (g·kg ⁻¹)	TN/ (g·kg ⁻¹)	TP/ (g·kg ⁻¹)	AP/ (mg·kg ⁻¹)	ALP/ (mg·p-NP·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	玉米生产力 Maize productivity/ (kg·hm ⁻²)
M0	$4.81 \pm 0.03\text{c}$	$8.09 \pm 0.71\text{c}$	$0.63 \pm 0.03\text{c}$	$0.33 \pm 0.01\text{c}$	$2.82 \pm 0.50\text{c}$	$0.80 \pm 0.08\text{c}$	$2467 \pm 201\text{c}$
M1	$4.97 \pm 0.04\text{c}$	$12.75 \pm 0.97\text{b}$	$0.92 \pm 0.08\text{b}$	$1.48 \pm 0.29\text{b}$	$195.16 \pm 5.15\text{b}$	$1.16 \pm 0.06\text{b}$	$12447 \pm 1297\text{b}$
M2	$5.83 \pm 0.09\text{b}$	$17.98 \pm 1.00\text{a}$	$1.25 \pm 0.03\text{a}$	$2.51 \pm 0.12\text{a}$	$509.20 \pm 23.90\text{a}$	$3.16 \pm 0.31\text{a}$	$26508 \pm 1533\text{a}$
M3	$6.78 \pm 0.34\text{a}$	$19.98 \pm 0.87\text{a}$	$1.37 \pm 0.02\text{a}$	$2.54 \pm 0.15\text{a}$	$467.64 \pm 46.05\text{a}$	$3.22 \pm 0.26\text{a}$	$28419 \pm 1186\text{a}$

注: M0: 不施肥; M1: 低量有机肥; M2: 高量有机肥; M3: 高量有机肥加石灰;; SOM: 土壤有机质; TN: 全氮; TP: 全磷; AP: 有效磷; ALP: 碱性磷酸酶; Maize productivity: 玉米生产力。表中数据为平均值±标准误, 同一组中数据后跟不同小字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。Note: M0: No manure; M1: Low manure; M2: High manure; M3: High manure and lime; SOM: Soil organic carbon matter; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; AP: Available phosphorus; ALP: Alkaline phosphomonoesterase. The data in the table are average ± standard errors, and the data followed by different small letters in the same group indicates a significant difference ($P < 0.05$)。The same below.

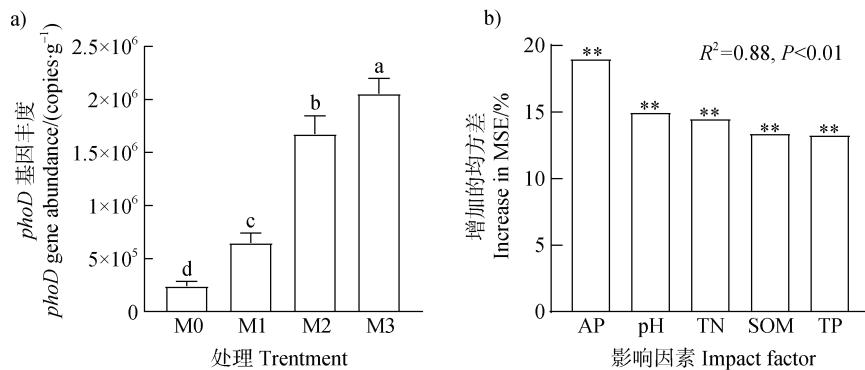
2.2 有机肥处理下根际解磷细菌 *phoD* 基因丰度

通过荧光定量 PCR 对有机肥处理下根际解磷细

菌的 *phoD* 基因拷贝数进行分析, 结果表明(图 1a), *phoD* 基因拷贝数介于 $2.42 \times 10^5 \sim 2.05 \times 10^6 \text{ copies}\cdot \text{g}^{-1}$,

有机肥处理均显著 ($P < 0.05$) 提高了 *phoD* 基因拷贝数。与 M0 处理相比, M1、M2 和 M3 处理下 *phoD* 基因拷贝数分别提高了 1.68 倍、5.90 倍和 7.48 倍。随机森林分析评估 *phoD* 基因拷贝数影响因子的重

要性 (图 1b), 结果显示土壤 AP (18.99%)、pH (14.97%)、TN (14.50%)、SOM (13.38%) 和 TP (13.27%) 是解磷细菌 *phoD* 基因拷贝数的主要因素 ($P < 0.05$)。



注: *表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$, ***表示 $P < 0.001$ 。下同。Note: * indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$, and *** indicates $P < 0.001$. The same below.

图 1 有机培肥下根际解磷细菌的 *phoD* 基因丰度 (a) 和随机森林分析 (b)

Fig. 1 The *phoD* gene abundance (a) and random forest modeling analysis (b) of phosphorus solubilizing bacteria in the rhizosphere under organic fertilization treatments

2.3 有机肥处理下根际解磷细菌群落特征

高通量测序结果表明, 在门水平上, 低量有机肥处理 (M0 和 M1) 中根际解磷细菌群落以 α -变形菌门 (α -Proteobacteria, 47.75%) 和 β -变形菌门 (β -Proteobacteria, 16.40%) 为优势类群 (图 2a), 高量有机肥处理 (M2 和 M3) 中根际解磷细菌群落以 α -变形菌门 (α -Proteobacteria, 54.52%) 和 γ -变形菌门 (γ -Proteobacteria, 17.03%) 为优势类群。有机肥处理显著 ($P < 0.05$) 增加了土壤中放线菌门丰度 (Actinobacteria, 8.74%)。在属水平上, 土壤

解磷细菌群落以慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*, 33.10%) 和中慢生根瘤菌属 (*Mesorhizobium*, 10.21%) 为优势类群 (图 2b), 与低量有机肥处理相比, 高量有机肥处理下慢生根瘤菌属的相对丰度显著降低, 而中慢生根瘤菌属和假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 的相对丰度显著增加 ($P < 0.05$), 分别提高了 4.83 倍和 0.73 倍。

基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析 PCoA 发现 (图 3a), 4 种有机肥处理下根际解磷群落组成存在明显差异 ($R^2 = 0.80, P < 0.001$), PCoA1 轴和 PCoA2

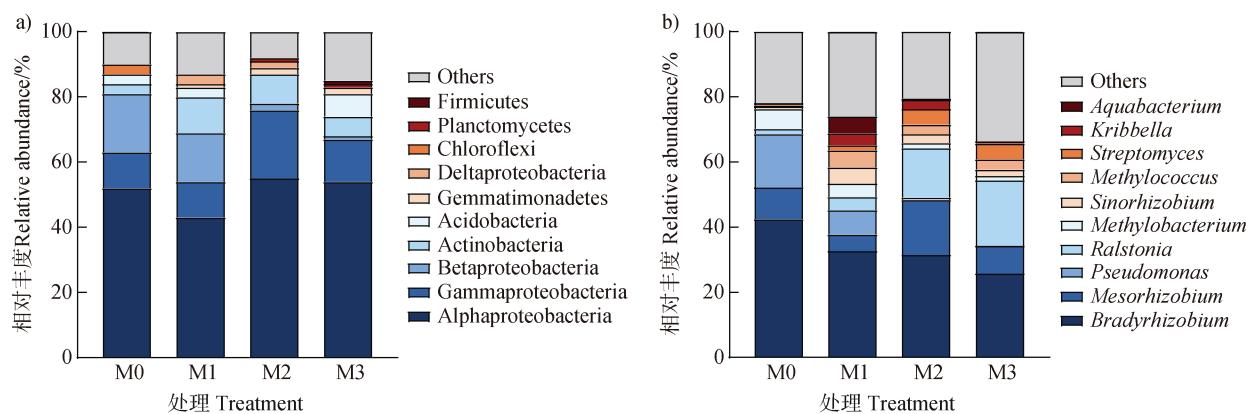


图 2 有机培肥对根际解磷细菌群落结构门水平 (a) 和属水平 (b) 的影响

Fig. 2 Effects of organic fertilization treatments on the structure of phosphorus solubilizing bacterial community in the rhizosphere at the phylum (a) and genus (b) levels

轴分别解释了解磷细菌群落差异的 44.34% 和 24.33%。随机森林分析评估解磷细菌群落组成影响因子的重要性(图 3b),结果显示土壤 TN(17.50%)、AP(16.50%)、TP(16.37%)、SOM(15.20%) 和 pH(10.87%)是解磷细菌群落组成的主要因素($P < 0.05$)。有机肥处理改变了根际解磷细菌群落 alpha 多样性(图 4)。有机肥处理下根际解磷细菌的 Shannon 指数、Chao1 指数和 Richness 指数均在 M1 处理下最高,相比 M0 处理,M1 处理下 Chao1 指数和 Richness 指数分别提高了 66.29% 和 62.84%。随机森林分析评估解磷细菌多样性影响因子的重要性(图 4),土壤 AP(15.14%)、TP(14.82%) 和 TN(10.37%)是决定解磷细菌 Shannon 指数的主要因素($P < 0.05$)。土壤 AP(15.54%)、SOM(12.90%)、TN(12.26%)、pH(12.01%) 和 TP(11.85%) 是决定解磷细菌 Chao1 指数的主要因素($P < 0.01$)。

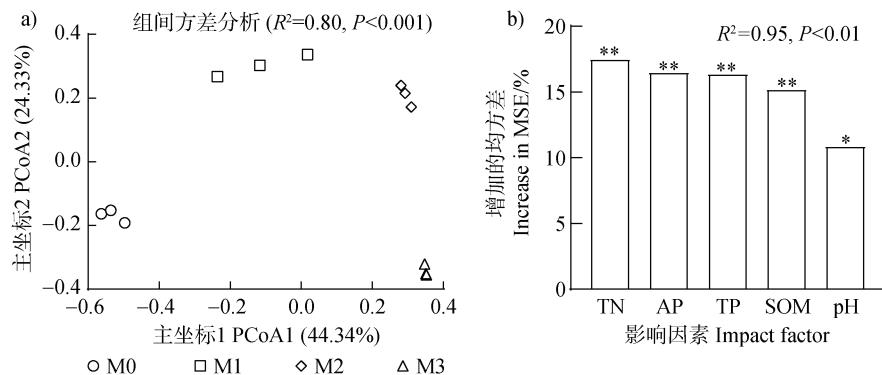


图 3 有机培肥下根际解磷细菌群落结构的主坐标分析 (PCoA) (a) 和随机森林分析 (b)

Fig. 3 Principal co-ordinate analysis (PCoA) (a) and random forest modeling analysis (b) of phosphorus solubilizing bacterial community structure in the rhizosphere under organic fertilization treatments

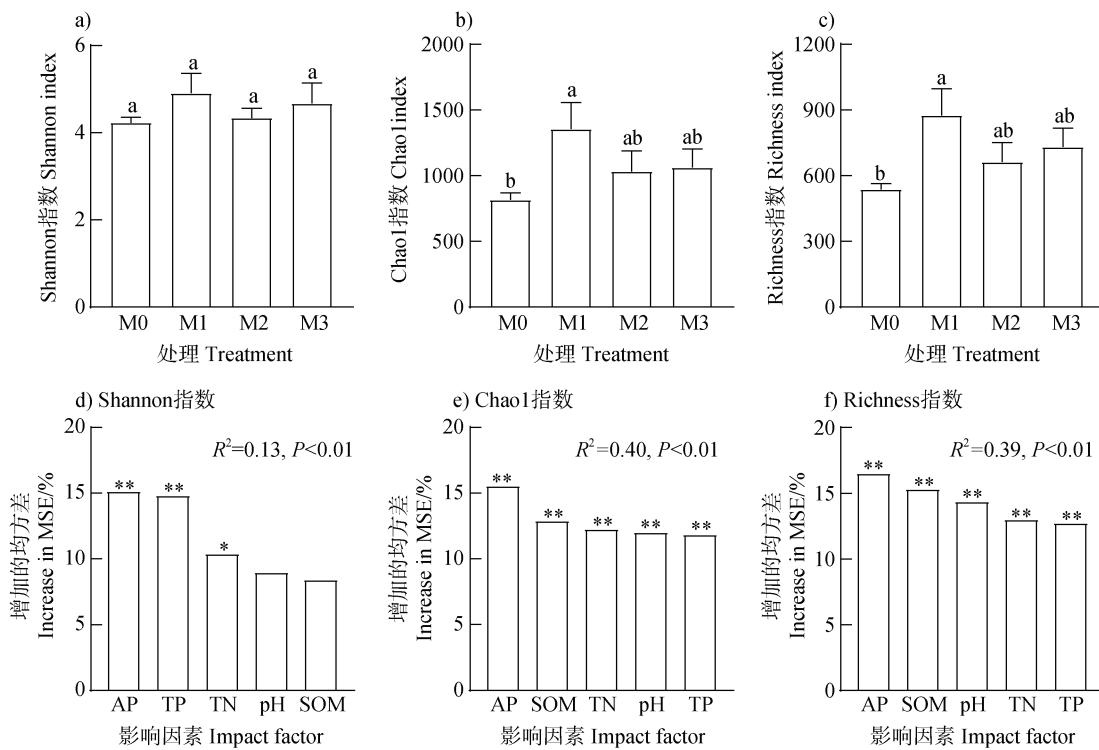


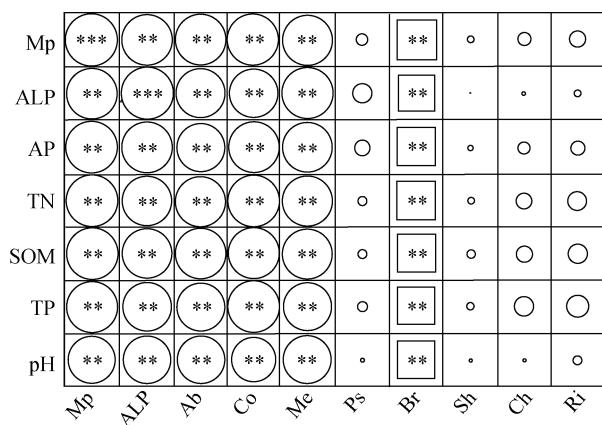
图 4 有机培肥下根际解磷细菌多样性 Shannon 指数 (a)、Chao1 指数 (b)、Richness 指数 (c) 和随机森林分析 (d-f)

Fig. 4 Shannon index (a), Chao1 index (b), Richness index (c), and random forest modeling analysis (d-f) of the phosphorus solubilizing bacterial community in the rhizosphere under organic fertilization treatments

土壤 AP (16.51%)、SOM (15.31%)、pH (14.36%)、TN (13.00%) 和 TP (12.74%) 是决定解磷细菌 Richness 指数的主要因素 ($P < 0.01$)。

2.4 土壤化学性质、解磷细菌群落、ALP 活性与玉米生产力的关系

相关性分析表明, 土壤 pH、AP、TP、SOM 和 TN 与解磷细菌丰度、群落组成、中慢生根瘤菌、ALP 和玉米生产力均呈极显著正相关 ($r = 0.85 \sim 0.99$, $P < 0.01$), 与慢生根瘤菌呈显著负相关 ($r = -0.74 \sim -0.71$, $P < 0.01$) 而与解磷细菌多样性指数和假单胞菌无显著相关 (图 5)。解磷细菌丰度、群落组成和中慢生根瘤菌与 ALP 活性和玉米生产力显著正相关 ($r = 0.93 \sim 0.98$, $P < 0.01$)。随机森林



注: Mp: 玉米生产力; ALP: 碱性磷酸酶; Me: 中慢生根瘤菌; Ps: 假单胞菌; Br: 慢生根瘤菌; Sh: Shannon 指数; Ri: Richness 指数; Ch: Chao1 指数。*phoD* 基因拷贝数代表解磷细菌群落丰度 (Ab), 第一主坐标值 (PCoA1) 代表解磷细菌群落组成 (Co)。圆形表示正相关, 方形表示负相关, 面积大小表示相关性大小。Note: Mp: Maize productivity; ALP: Alkaline phosphomonoesterase; Me: *Mesorhizobium*; Ps: *Pseudomonas*; Br: *Bradyrhizobium*; Sh: Shannon index; Ch: Chao1 index; Ri: Richness index. The *phoD* gene copy number represents the PSB community abundance (Ab), and the first principal coordinate value (PCoA1) represents the PSB community composition (Co). The circle represents the positive correlation, and the square represents the negative correlation. The area size represents the correlation size.

图 5 土壤理化性质与根际解磷细菌丰度、群落组成、多样性指数、优势类群的相对丰度、ALP 酶活性和玉米生产力的 Pearson 相关系数

Fig. 5 Pearson correlation coefficients between soil properties, the abundance, composition, and diversity of the phosphorus solubilizing bacterial community in the rhizosphere, relative abundance of dominant taxa, ALP activity, and maize productivity

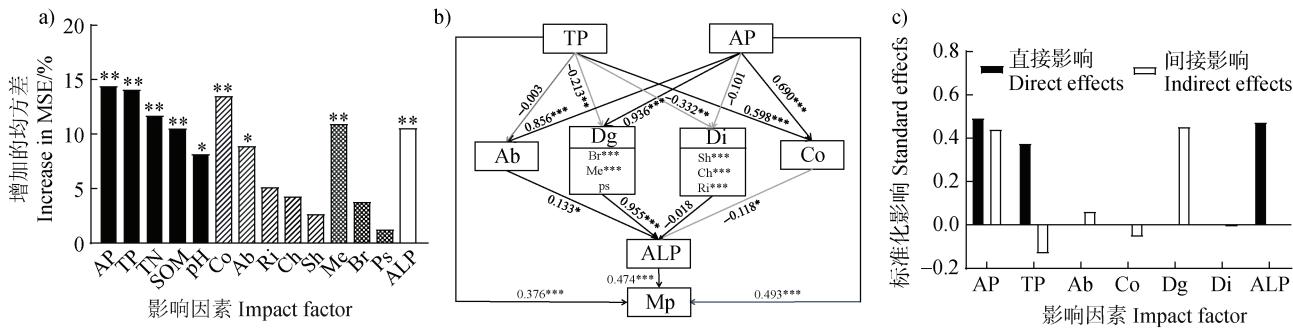
分析评估玉米生产力影响因子的重要性 (图 6a), 结果表明土壤 AP (14.49%)、TP (14.16%)、TN (11.79%)、SOM (10.54%)、pH (8.26)、解磷细菌群落组成 (13.52%)、解磷细菌丰度 (8.93%)、中慢生根瘤菌属 (10.96%) 和 ALP 活性 (10.57%) 显著 ($P < 0.05$) 影响玉米生产力。

通过 Pearson 相关性与随机森林分析, 筛选出土壤理化性质 (TP 和 AP)、解磷细菌丰度、群落组成、优势类群、多样性指数、ALP 活性以及玉米生产力构建结构方程模型 (图 6)。结果表明, 土壤 AP (路径系数 0.493, $P < 0.001$) 和 TP (路径系数 0.376, $P < 0.001$) 不仅对玉米生产力表现出直接正效应, 还可以通过影响解磷细菌丰度和优势类群间接对玉米生产力表现出显著正效应。解磷细菌丰度 (路径系数 0.133, $P < 0.001$) 和优势类群 (路径系数 0.955, $P < 0.001$) 通过影响 ALP 活性 (路径系数 0.474, $P < 0.001$) 间接对玉米生产力表现出显著正效应。因此土壤 TP 和 AP 不仅直接影响玉米生产力, 还可以通过影响解磷细菌丰度和优势类群调控 ALP 酶活性, 间接影响玉米生产力。

3 讨论

3.1 有机肥处理对根际土壤养分库容、ALP 活性以及植物生产力的影响

长期有机培肥 (如畜禽粪便等) 能够改善土壤质量和提高酶活性, 已成为保持作物高产的有效施肥措施^[19]。本研究结果表明, 有机肥处理显著提高根际土壤 SOM、TN、TP 和 AP 等养分含量, 猪粪含有大量作物所需的氮、磷、钾等营养元素, 施入土壤后导致土壤养分大量释放, 进而有效增加土壤肥力^[20]。此外, 猪粪中富含酸性含氧官能团的有机质, 这些有机质在土壤中解离, 通过有机阴离子的缔合作用消耗大量的 H⁺, 降低土壤酸度的同时提升土壤 pH, 促进作物增产^[21]。长期施用猪粪在改善土壤理化性质的同时, 显著提高了土壤碱性磷酸酶活性, 猪粪一方面可为微生物提供大量碳源, 诱导解磷细菌产生更多的 ALP^[22], 另一方面为土壤提供更丰富的底物^[23], 发挥底物诱导效应, 诱导土壤酶产生。猪粪施用量在 0~45 t·hm⁻² 范围内, 土壤有机质、全氮、有效磷, 碱性磷酸酶活性及玉米产量与猪粪施用量正相关^[24]。本研究结果表明, 施用高量有机



注: Di: 多样性指数; Dg: 优势类群, 单项箭头表示数据之间的因果关系, 箭头上的数字表示标准化的路径系数, 连线的粗细和路径系数呈比例缩放。黑线表示正相关, 灰线表示负相关。Note: Di: Diversity; Dg: Dominant genera. The single arrow represents the relationships between the data, and the numbers on the arrow represent the standardized path coefficients. The thickness of the line and the path coefficient are scaled. The black lines show positive correlations and the gray lines show negative correlations.

图 6 根际土壤性质、根际解磷细菌群落和 ALP 酶活性对玉米生产力影响的随机森林模型分析 (a), 结构方程模型分析 (b) 及其标准化影响 (c)

Fig. 6 Soil properties, the phosphorus solubilizing bacterial community in the rhizosphere, and ALP activity on maize productivity based on random forest modeling (a), structural equation modeling (b), and standardization effects (c)

肥对作物产量提升效果显著, 尤其是高量有机肥配施石灰处理提升效果最佳。这可能是因为石灰本身为强碱性, 施入石灰可以阻控红壤酸化, 提高土壤 pH 和养分有效性, 从而提高作物产量^[25]。

3.2 有机肥处理对根际解磷细菌丰度、群落组成和多样性的影响

有机肥处理能够改变土壤养分库容, 进而驱动根际解磷细菌群落结构、丰度和多样性的变化。本研究表明, pH 是调控土壤解磷细菌丰度的主要因素, *phoD* 是微生物编码碱性磷酸酶的关键基因, 碱性磷酸酶的最适 pH 区间在 8~10, 土壤 pH 的增加使得碱性磷酸酶活性增强, 同时也增加 *phoD* 基因的拷贝数。Liang 等^[26]研究发现, 土壤有效磷含量显著增加, 解磷细菌丰度也随之增加。这与本研究结果一致, 随机森林分析表明 AP 是解磷细菌丰度最重要的预测因子。与 M0 相比, M1 处理显著提高解磷细菌群落的多样性指数, 但高量有机肥 (M2 和 M3) 处理下解磷细菌的多样性低于低量有机肥 (M1) 处理。这可能是因为高量有机肥激发了土壤细菌竞争, 促进 α -变形菌门和 γ -变形菌门两类富营养型细菌的生长^[27], 而整体解磷细菌丰富度没有随着有机肥的施入而显著增加, 导致解磷细菌多样性降低。与 Zhang 等^[28]研究一致, 有机培肥重塑了根际解磷细菌群落结构, 显著降低慢生根瘤菌属的相对丰度, 这可能是因为慢生根瘤菌属的相对丰度与 pH

呈负相关, 慢生根瘤菌具备分泌碱性物质以耐受低 pH 胁迫的生理机制^[29]。然而, 中慢生根瘤菌属相对丰度的变化趋势与慢生根瘤菌属相反, 中慢生根瘤菌偏好碱性环境, 在酸性土壤中对养分的竞争力可能会降低^[30], 因此其相对丰度在 M0 和 M1 处理下较低。与聂扬眉等^[31]的报道相同, AP 对假单胞菌有正相关作用, 猪粪施用显著增加土壤 AP 含量, 从而提高了假单胞菌的丰度, 假单胞菌是参与磷循环的主要细菌, 可能在粪肥处理下有机磷矿化中发挥重要作用。本研究中发现土壤 TP 和 AP 是影响解磷细菌群落组成和多样性变化的关键因子, 这可能与旱地红壤中磷素有效性低有关^[32]。鉴于磷素对红壤区土壤肥力以及解磷细菌群落结构的重要作用, 提高有效磷供应是培育红壤生物肥力的关键步骤之一。

3.3 有机肥处理下根际解磷细菌群落对玉米生产力的影响

有机肥处理能够改善土壤肥力和微生物群落结构, 进而提高作物生产力^[33]。本研究表明, 有机肥处理下根际土壤 AP、TP、解磷细菌丰度、优势类群和 ALP 活性均是影响玉米生产力的主要因素。施用有机肥通过提供基质、养分和适宜的生存环境刺激有益细菌生长, 磷素增加可以满足共营养型群落的能量和养分需求, 提高参与磷循环的中慢生根瘤菌属和假单胞菌属的相对丰度, 促进土壤磷素转化

和植物的吸收利用, 进而提高玉米生产力^[12,34]。研究表明, 施用猪粪可显著增加 ALP 活性, 可能是因为粪肥含有较多易分解的有机组分, 促进了解磷细菌分泌 ALP 矿化有机磷; 同时, 长期添加粪肥改变了根际解磷细菌群落组成, 促进 ALP 分泌, 保证了土壤有效磷的持续供应能力^[12]。然而, 解磷细菌多样性未显著影响 ALP 活性, 这可能因为多样性增加并不总是对生物功能产生正向效应^[35]。Hu 等^[36]研究发现, 施用有机肥导致植物对磷的吸收增加, 玉米产量与土壤磷酸酶活性和磷获取基因 *phoD* 丰度显著正相关。低磷条件下, 解磷细菌可通过提高 ALP 活性促进作物磷素吸收增效, 提高作物生产力^[37]。由此可见, 有机肥处理可能通过增加土壤 AP 和 TP, 提高了解磷细菌丰度并改变优势类群的相对丰度, 显著提高了 ALP 活性和玉米生产力。农田生态系统中, 根际解磷细菌丰度和不同的优势类群调控了土壤磷素的平衡供应以及玉米生产力, 对红壤健康与产能协同提升具有重要意义。

4 结 论

有机肥猪粪培肥显著影响了土壤肥力和玉米生产力, 其中以高量有机肥加石灰处理 (M3) 的提升效果最佳。不同有机肥处理显著提高了解磷细菌丰度并改变解磷细菌群落结构, 慢生根瘤菌属、中慢生根瘤菌属和假单胞菌属为优势属, 其相对丰度的变化可能是调控玉米磷吸收的潜在机制。土壤 TP 和 AP 可以直接或间接通过提高解磷细菌丰度、改变解磷细菌优势属的相对丰度, 促进 ALP 活性, 并对玉米生产力表现为正反馈效应。本研究为南方红壤区构建有机培肥的长效管理措施以及实现耕地产能提升提供了科学依据。

参考文献 (References)

- [1] Zou T, Zhang X, Davidson E A. Global trends of cropland phosphorus use and sustainability challenges[J]. *Nature*, 2022, 611 (7934): 81—87.
- [2] Shen J B, Wang L Y, Jiao X Q, et al. Innovations of phosphorus sustainability: Implications for the whole chain[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2019, 6 (4): 321—331.
- [3] Santos-Benito F. The Pho regulon: A huge regulatory network in bacteria[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 30 (6): 402.
- [4] Richardson A E, Simpson R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156 (3): 989—996.
- [5] Kathuria S, Martiny A C. Prevalence of a calcium-based alkaline phosphatase associated with the marine cyanobacterium *Prochlorococcus* and other ocean bacteria[J]. *Environmental Microbiology*, 2011, 13 (1): 74—83.
- [6] Raguet P, Cade-Menun B, Mollier A, et al. Mineralization and speciation of organic phosphorus in a sandy soil continuously cropped and phosphorus-fertilized for 28 years[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2023, 178: 108938.
- [7] Liu J A, Shu A P, Song W F, et al. Long-term organic fertilizer substitution increases rice yield by improving soil properties and regulating soil bacteria[J]. *Geoderma*, 2021, 404: 115287.
- [8] Bi Q F, Li K J, Zheng B X, et al. Partial replacement of inorganic phosphorus (P) by organic manure reshapes phosphate mobilizing bacterial community and promotes P bioavailability in a paddy soil[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 703: 134977.
- [9] Liu W B, Ling N, Luo G W, et al. Active *phoD*-harboring bacteria are enriched by long-term organic fertilization[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2021, 152: 108071.
- [10] Hodgson D A. Primary metabolism and its control in streptomycetes: A most unusual group of bacteria[J]. *Advances in Microbial Physiology*, 2000, 42: 47—238.
- [11] Li H P, Han Q Q, Liu Q M, et al. Roles of phosphate-solubilizing bacteria in mediating soil legacy phosphorus availability[J]. *Microbiological Research*, 2023, 272: 127375.
- [12] Jiang Y J, Liu M Q, Zhang J B, et al. Nematode grazing promotes bacterial community dynamics in soil at the aggregate level[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11 (12): 2705—2717.
- [13] Huang Y L, Dai Z M, Lin J H, et al. Labile carbon facilitated phosphorus solubilization as regulated by bacterial and fungal communities in *Zea mays*[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2021, 163: 108465.
- [14] Sun B, Liang Y, Xu R K, et al. Long-term research on red soil degradation and remediation promotes development of ecological recycling agriculture in hilly region of Southeast China[J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2018, 33 (7): 746—757. [孙波, 梁音, 徐仁扣, 等. 红壤退化与修复长期研究促进东南丘陵区生态循环农业发展[J]. 中国科学院院刊, 2018, 33 (7): 746—757.]
- [15] Xiao Z Y, Ma F, Liu K L, et al. Current phosphorus status of red soil in drylands and paddy fields and its loss risks[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2021 (1): 282—288. [肖作义, 马飞, 柳开楼, 等. 红壤区旱地和水田土壤磷素状况及其流失风险[J]. 中国土壤与肥料,

- 2021 (1): 282—288.]
- [16] Lu R K. Analytical methods for soil and agrochemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000. [鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.]
- [17] Guan S Y. Soil enzymes and its research methods[M]. Beijing: Agriculture Press, 1986. [关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986.]
- [18] Sakurai M, Wasaki J, Tomizawa Y, et al. Analysis of bacterial communities on alkaline phosphatase genes in soil supplied with organic matter[J]. *Soil Science & Plant Nutrition*, 2008, 54 (1): 62—71.
- [19] Jiang Y J, Luan L, Hu K J, et al. Trophic interactions as determinants of the arbuscular mycorrhizal fungal community with cascading plant-promoting consequences[J]. *Microbiome*, 2020, 8 (1): 142.
- [20] Guo Q K, Liang G Q, Zhou W, et al. Microbiological mechanism of long-term organic fertilization on improving soil biological properties and double rice yields in red paddy soil[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26 (3): 492—501. [郭乾坤, 梁国庆, 周卫, 等. 长期有机肥提高红壤性水稻土生物学特性及水稻产量的微生物学机制[J]. 植物营养与肥料学报, 2020, 26 (3): 492—501.]
- [21] Shi R Y, Liu Z D, Li Y, et al. Mechanisms for increasing soil resistance to acidification by long-term manure application[J]. *Soil & Tillage Research*, 2019, 185: 77—84.
- [22] Schimel J P, Weintraub M N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: A theoretical model[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2003, 35 (4): 549—563.
- [23] Wang Y D, Hu N, Ge T D, et al. Soil aggregation regulates distributions of carbon, microbial community and enzyme activities after 23-year manure amendment[J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 111: 65—72.
- [24] Yang X D, Zeng X B, Wen J, et al. Effects of application of pig manure on physicochemical properties and enzyme activities of red soil upland[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, 57 (3): 739—749. [杨小东, 曾希柏, 文炯, 等. 猪粪施用量对红壤旱地理化性质及酶活性的影响[J]. 土壤学报, 2020, 57 (3): 739—749.]
- [25] Zheng J, Luan L, Luo Y, et al. Biochar and lime amendments promote soil nitrification and nitrogen use efficiency by differentially mediating ammonia-oxidizer community in an acidic soil[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 180: 104619.
- [26] Liang J L, Liu J, Jia P, et al. Novel phosphate-solubilizing bacteria enhance soil phosphorus cycling following ecological restoration of land degraded by mining[J]. *The ISME Journal*, 2020, 14(6): 1600—1613.
- [27] Li B B, Roley S S, Duncan D S, et al. Long-term excess nitrogen fertilizer increases sensitivity of soil microbial community to seasonal change revealed by ecological network and metagenome analyses[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2021, 160: 108349.
- [28] Zhang J Y, Ai Z M, Liu H F, et al. Short-term N addition in a *Pinus tabuliformis* plantation: Microbial community composition and interactions show different linkages with ecological stoichiometry[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 174: 104422.
- [29] Lin Y X, Ye G P, Liu D Y, et al. Long-term application of lime or pig manure rather than plant residues suppressed diazotroph abundance and diversity and altered community structure in an acidic Ultisol[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 123: 218—228.
- [30] Meng X T, Jiang Y J, Wang X Y, et al. Effects of long-term application of biochar and straws on red soil aggregate compostion and organic carbon distribution[J]. *Soils*, 2018, 50 (2): 326—332. [孟祥天, 蒋祥天, 王晓明, 等. 生物质炭和秸秆长期还田对红壤团聚体和有机碳的影响[J]. 土壤, 2018, 50 (2): 326—332.]
- [31] Nie Y M, Bu L Y, Chen W F, et al. Effect of high-volume straw returning and applying *Bacillus* on bacterial community and fertility of desertification soil[J]. *Environmental Science*, 2023, 44 (9): 5176—5185. [聂扬眉, 步连燕, 陈文峰, 等. 高量秸秆还田配施芽孢杆菌对沙化土壤细菌群落及肥力的影响[J]. 环境科学, 2023, 44 (9): 5176—5185.]
- [32] Wang Y K, Cai Z J, Feng G. Effects of different phosphorus application techniques on phosphorus availability in a rape system in a red soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2023, 60 (1): 235—246. [王一锟, 蔡泽江, 冯固. 不同磷肥调控措施下红壤磷素有效性和利用率的变化[J]. 土壤学报, 2023, 60 (1): 235—246.]
- [33] Tian S Y, Zhu B J, Yin R, et al. Organic fertilization promotes crop productivity through changes in soil aggregation[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2022, 165: 108533.
- [34] Zheng J, Dini-Andreote F, Luan L, et al. Nematode predation and competitive interactions affect microbe-mediated phosphorus dynamics[J]. *mBio*, 2022, 13 (3): e03293—21.
- [35] Pennekamp F, Pontarp M, Tabi A, et al. Biodiversity increases and decreases ecosystem stability[J]. *Nature*, 2018, 563 (7729): 109—112.
- [36] Hu W, Zhang Y P, Rong X M, et al. Coupling amendment of biochar and organic fertilizers increases maize yield and phosphorus uptake by regulating soil phosphatase activity and phosphorus-acquiring microbiota[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2023, 355: 108582.
- [37] Tian J H, Kuang X Z, Tang M T, et al. Biochar application under low phosphorus input promotes soil organic phosphorus mineralization by shifting bacterial *phoD* gene community composition[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 779: 146556.

(责任编辑: 卢萍)