DOI：10.11766/trxb202412310518 CSTR：32215.14. trxb202412310518
彭紫怡，郑洁，朱国繁，石广萍，王晓玥，丁杨惠勤，周顺桂，蒋瑀霁. 生物培肥对根际解磷细菌群落及玉米产量的影响[J]. 土壤学报，2026，63（5）：1695–1705.
PENG Ziyi，ZHENG Jie，ZHU Guofan，SHI Guangping，WANG Xiaoyue，DING Yanghuiqin，ZHOU Shungui，JIANG Yuji. Effects of Biological Fertilization on the Phosphorus Solubilizing Bacterial Community and Maize Productivity in Upland Red Soil[J]. Acta Pedologica Sinica，2026，63（5）：1695–1705.

生物培肥对根际解磷细菌群落及玉米产量的影响*

彭紫怡[1, 2, 3]，郑 洁[1]，朱国繁[1, 3]，石广萍[1, 3]，王晓玥[1]，丁杨惠勤[4]，周顺桂[2]，蒋瑀霁[1, 2†]

（1. 中国科学院南京土壤研究所，南京 211135；2. 福建农林大学资源与环境学院，福州 350002；3. 中国科学院大学，北京 100049；4. 江苏苏美达新材料科技有限公司，江苏扬州 225186）

摘 要：根际解磷细菌群落作为土壤磷素循环的重要功能类群，其丰度、群落组成和多样性的变化决定了土壤碱性磷酸酶（Alkaline phosphomonoesterase，ALP）活性和磷素有效性。为探讨不同生物培肥对旱地红壤解磷细菌群落和玉米产量的影响，基于中国科学院鹰潭红壤生态实验站设置的旱地红壤生物培肥长期定位试验（11 年），选取化肥+有机肥（FO）、化肥+有机肥+解磷细菌（FOP）、化肥+有机肥+线虫（FON）、化肥+有机肥+解磷细菌+线虫（FOPN）4 个处理，采用荧光定量 PCR 和高通量测序技术揭示生物培肥对根际解磷细菌群落、ALP 活性和玉米产量的作用机制。结果表明：（1）与 FO 处理相比，生物培肥（FOP、FON、FONP）均显著改善了土壤肥力以及提升玉米产量，其中复合接种处理（FOPN）的效果最佳，土壤有机碳（SOC）、全氮（TN）、碱解氮（AN）、有效磷（AP）和玉米产量分别提高了 8.1%、24.2%、30.5%、20.2%及 39.7%。（2）生物培肥下，根际解磷细菌群落丰度显著增加，且存在显著的交互效应，而 Shannon 指数均低于 FO 处理；解磷细菌群落丰度与 TN 和 AN 呈显著正相关。（3）碱解氮、解磷细菌丰度及 ALP 活性是玉米产量的最重要驱动因子。结构方程模型表明，碱解氮不仅直接提升玉米产量，还通过增加解磷细菌丰度和提高 ALP 活性间接增加玉米产量。综上，生物培肥处理显著增加了解磷细菌丰度，解磷细菌丰度的变化可能是调控玉米磷吸收的潜在机制。生物培肥通过提升旱地红壤肥力，间接增加解磷细菌丰度和 ALP 活性，从而促进有机磷矿化及玉米生长。

关键词：解磷细菌；线虫；碱性磷酸酶活性；玉米产量；旱地红壤
中图分类号：S154.3 **文献标志码：**A

Effects of Biological Fertilization on the Phosphorus Solubilizing Bacterial Community and Maize Productivity in Upland Red Soil

PENG Ziyi[1, 2, 3], ZHENG Jie[1], ZHU Guofan[1, 3], SHI Guangping[1, 3], WANG Xiaoyue[1], DING Yanghuiqin[4], ZHOU

* 国家自然科学基金项目（42425704，42177298）、国家重点研发计划（2023YFD1900300-3）和江苏省卓越博士后基金（2023ZB565）资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China（Nos. 42425704，42177298），the National Key Research and Development Program of China（No. 2023YFD1900300-3），and the Jiangsu Funding Program for Excellent Postdoctoral Talent（No. 2023ZB565）

† 通讯作者 Corresponding author，E-mail：yjjiang@fafu.edu.cn
作者简介：彭紫怡（1999— ），女，陕西宝鸡人，硕士研究生，主要从事土壤微生物多样性研究。E-mail：pengziyi@issas.ac.cn

收稿日期：2025–12–31；收到修改稿日期：2025–04–08；网络首发日期（www.cnki.net）：2025–07–10

Shungui[2], JIANG Yuji[1, 2†]

(1. I*nstitute of Soil Science*, *Chinese Academy of Sciences*, *Nanjing* 211135, *China*; 2. *College of Resources and Environment*, *Fujian Agriculture and Forestry University*, *Fuzhou* 350002, *China*; 3. *University of Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100049, *China*; 4. *Sumec New Material Technology Development Co*., *Ltd*., *Yangzhou, Jiangsu* 225186, *China*)

Abstract: 【Objective】Phosphorus solubilizing bacterial communities in the rhizosphere are critical functional components in soil phosphorus cycling. Their abundance, community composition, and diversity determine the activity of soil alkaline phosphomonoesterase (ALP) and phosphorus availability. Thus, this study aimed to explore the impact of different bio-fertilization regimes on phosphorus solubilizing bacterial communities in red soil and maize productivity.【Method】Based on a long-term (11-year) bio-fertilization experiment at the Yingtan Red Soil Ecological Experiment Station of the Chinese Academy of Sciences, four treatments were selected: chemical fertilizer + organic fertilizer (FO), FO + phosphorus solubilizing bacteria (FOP), FO + nematodes (FON), and FO + phosphorus solubilizing bacteria + nematodes (FOPN). Quantitative real-time PCR (qPCR) and high-throughput sequencing technologies were employed to elucidate the mechanisms through which biological amendments affect rhizosphere phosphorus solubilizing bacterial communities, ALP activity, and maize productivity. 【Results】(1)Compared with the FO treatment, bio-fertilization treatments (FOP, FON, FOPN) significantly improved soil fertility and maize yield, with the combined inoculation treatment (FOPN) showing the most pronounced effects. Soil organic carbon (SOC), total nitrogen(TN), available nitrogen (AN), available phosphorus (AP), and maize yield increased by 8.1%, 24.2%, 30.5%, 20.2%, and 39.7%, respectively. (2) Bio-fertilization significantly increased the abundance of rhizosphere phosphorus solubilizing bacteria, showing notable interactive effects, while the Shannon index remained consistently lower than that in the FO treatment. The abundance of phosphorus solubilizing bacteria exhibited significant positive correlations with TN and AN. (3) AN, phosphorus solubilizing bacterial abundance and ALP activity were identified as the key drivers of maize yield. Structural equation modeling revealed that AN not only directly promoted maize yield but also indirectly enhanced yield by increasing phosphorus solubilizing bacterial abundance and ALP activity. 【Conclusion】Bio-fertilization significantly increased phosphorus solubilizing bacterial abundance, suggesting that microbial population dynamics may regulate phosphorus uptake in maize. These amendments enhanced upland red soil fertility by indirectly promoting phosphorus solubilizing bacterial abundance and ALP activity, thereby facilitating organic phosphorus mineralization and maize growth.

Key words: Phosphorus solubilizing bacteria; Nematodes; Alkaline phosphomonoesterase activity; Maize productivity; Upland red soil

磷（P）素是作物生长与发育中不可或缺的营养元素，在全球范围内，磷素的短缺已成为限制陆地生态系统生产力发挥的重要因素之一，尤其是在热带和亚热带地区，由于长期的风化作用和强烈的磷固定，导致土壤有效磷含量极低[1-2]。在土壤生态系统中，磷素主要以无机磷和有机磷等形式存在，其中有机磷的含量占全磷的 30%～65%，主要以肌醇磷酸酯和磷酸酯等难溶态的形式存在，难以直接被植物吸收利用[3]。根际作为植物根系与土壤相互作用的微域环境，其微生物群落结构和功能活性对磷素的转化与有效性具有重要影响。土壤微生物通过分泌有机酸、磷酸酶等促进难溶态磷的溶解和有机磷的矿化，决定了土壤磷素的总体有效性[4-5]。酸性磷酸酶（Acid phosphatase，ACP）和碱性磷酸酶（Alkaline phosphomonoesterase，ALP）是土壤中重要的有机磷水解酶，在有机磷矿化过程中发挥着关键作用，能够催化多种有机磷化合物（如磷酸酯类和磷酸脂类）的水解，释放其中的磷酸根分子，生成可被植物直接吸收利用的正磷酸盐[6]。ACP 主要由植物根系、真菌和携带 *phoC* 基因的细菌分泌，而土壤中含 *phoD* 基因的解磷细菌是 ALP 的主要生产者，其高效的有机磷水解能力在土壤有机磷矿化中具有核心地位[7]。研究土壤中含 *phoD* 基因的解磷细菌多样性、群落结构和磷活化功能，是揭示磷素有效性调控机制的重要途径。研究发现，含 *phoD* 基因的解磷细菌群落多样性和丰度与ALP活性呈正相关，其能够促进有机磷矿化，提高作物产量[8]。

生物培肥是农业实践的重要组成部分，其不仅

能够提供植物生长所需的养分元素，还能促进土壤微生物活性，提升土壤肥力水平[5]。生物培肥在有机培肥的基础上，通过利用特定微生物类群（例如解磷细菌和食细菌线虫）改善土壤环境，将土壤中难溶性养分元素转化为植物可直接吸收的形式，从而促进作物生长。解磷细菌是一类具有代表性的植物促生菌，能促进土壤-植物体系中的磷循环过程。接种解磷细菌可以提高土壤有效磷含量并显著提高玉米产量。引入解磷细菌能够促进土壤中磷元素的有效利用，这对于提高玉米产量至关重要。此外，土壤线虫作为数量和功能类群最为丰富的一类土壤动物，在促进土壤磷素循环、提高土壤肥力方面发挥着重要作用[9]。土壤线虫通过加速解磷细菌的周转，调控土壤有机态磷转化为可利用的有效磷，使其更易被植物吸收，从而影响作物生产力[10]。Wei 等[11]发现秸秆还田下异头拟杆属线虫（*Heterocephalobus*）可能通过影响芽孢杆菌来增加碱性磷酸酶活性，从而促进有机磷矿化，并间接提高土壤磷的有效性。Jiang 等[12]研究发现，线虫可以促进土壤中无机磷溶解，从而增加有效磷含量及小麦产量。这些研究强调了生物培肥在提高土壤磷素有效性及促进作物生长方面的潜力，对农业生产的可持续发展具有重要意义。

红壤是中国南方地区的主要土壤类型，约占全国总耕地面积的 1/5，红壤地区水热条件优越，自然资源丰富，生产潜力巨大[13]。受成土母质和高温高湿等因素的影响，红壤中铁铝氧化物等可变电荷矿物对土壤中磷元素具有强烈的固定作用[14]，导致磷的生物有效性低，不利于作物生长。当前红壤区的磷素有效性的下降趋势日趋明显，科学提升土壤有效磷的供应已成为解决红壤区耕地地力提升限制性瓶颈的关键途径。生物培肥在传统有机培肥的基础上，更加关注微生物对调控土壤养分状况的作用。基于此背景，我们提出通过生物培肥方式来提高红壤中磷素的有效性，并提升耕地生产力和作物产量。拟解决科学问题包括：（1）生物培肥如何改变红壤根际解磷细菌群落？（2）生物培肥如何通过影响解磷细菌群落来提高磷素有效性及玉米产量？本研究以南方中低产田旱地红壤为研究对象，依托生物引种培肥增效平台，通过高通量测序技术研究不同生物培肥处理下解磷细菌群落丰度、组成和多样性特征，明确解磷细菌群落对有机磷矿化的高效激发影响程度，揭示生物培肥对玉米产量的提升机制，为旱地红壤培肥促磷及耕地地力提升提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

2011 年起于江西省鹰潭市中国科学院红壤生态试验站（28°15’N，116°55’E）进行旱地红壤生物培肥长期定位试验。研究区为中亚热带季风气候，年平均气温 17.8℃，年降水量约 1 785 mm。供试土壤类型为第四纪红黏土发育的红壤（黏化湿润富铁土），试验前耕层土壤（0 ～ 20 cm）基本性状为：pH 5.83、有机碳 3.32 g·kg^{-1}、全氮 0.41 g·kg^{-1}、全磷 0.31 g·kg^{-1}、碱解氮 18.64 mg·kg^{-1}、有效磷 2.4 mg·kg^{-1}。

1.2　试验设计

试验设置 4 个处理：① 化肥加有机肥（FO）：氮磷钾肥+猪粪；② FO 加解磷细菌（FOP）：氮磷钾肥+猪粪+解磷细菌；③ FO 加线虫（FON）：氮磷钾肥+猪粪+线虫；④ FO 加解磷细菌和线虫（FOPN）：氮磷钾肥+猪粪+解磷细菌+线虫。小区规格为 5 m × 4 m，每个处理 3 个重复小区，随机区组排列。化肥添加量为氮肥（N）152.75 kg·hm^{-2}·a^{-1}、磷肥（以 P_2O_5 计）116.20 kg·hm^{-2}·a^{-1}、钾肥（以 K_2O 计）166.32 kg·hm^{-2}·a^{-1}，有机肥（堆肥化的猪粪）施用量为 11 250 kg·hm^{-2}·a^{-1}。将从红壤中筛选分离的土著解磷细菌（中慢生根瘤菌，*Mesorhizobium*）富集培养后，以水溶液形式 0.5 L·m^{-2} 接种到小区土壤中，接种密度 5 × 10^{12} CFU·m^{-2}；通过将 30 kg 的土壤与 3 kg 的干猪粪混合，并在 20 ℃下孵化 28 d 得到原位富集的线虫。经室内浅盘法计数后，原位富集培养的线虫中原杆属线虫（*Protorhabditis*）为优势种群，占食细菌线虫群落总数的 92%。将包含有线虫超过 50 条·g^{-1} 干土的培养土施入小区中，施用量为每个小区均匀撒施 20 kg 培养土，即原杆属线虫（*Protorhabditis*）接种量超过 5 × 10^4 条·m^{-2}。试验供试作物为玉米（苏玉 24），每年 4 月份种植，7 月份收获。玉米种植前，将氮磷钾肥及猪粪一次性施入土壤并翻耕混匀，3 d 后分别接种解磷细菌及食细菌线虫。

1.3　样品采集与分析

于 2022 年 7 月玉米成熟期采集玉米根际土壤及

植株样品。在小区中心区域采用 S 型取样法，选取株高茎粗果穗一致的 5 株成熟玉米植株，轻轻抖落根部土壤，将附着在根表面的土壤（2～4 mm）分离并混合均匀。用四分法从中取出 100 g 土样，立即放入干冰盒内，迅速运回实验室进行分析。所有土壤样品被分为三部分，分别用于土壤理化性质、解磷细菌群落特征以及碱性磷酸酶活性分析。玉米籽粒于玉米收获时采集，对各小区全部测产，称取鲜重后，于 105 ℃杀青 30 min，65 ℃下烘干至恒重，称取各处理玉米籽粒的干物质量。

土壤性质具体的测定方法如下：使用电位计法测定土壤 pH（土水比 2.5∶1）；采用重铬酸钾外加热法测定土壤有机碳（SOC）；使用凯氏消煮法测定全氮（TN）；采用高氯酸-硫酸酸溶—钼锑抗比色法测定全磷（TP）；使用碱解扩散法测定碱解氮（AN）；采用 $NaHCO_3$ 浸提—钼锑抗比色法测定有效磷（AP）；碱性磷酸酶（ALP）活性采用磷酸苯二钠比色法测定。

1.4 DNA 提取及高通量测序

使用土壤 DNA 提取试剂盒（MoBio Laboratories，Inc.，美国）按照说明书操作提取土壤 DNA。提取的 DNA 样品用 1%琼脂糖凝胶电泳进行检测，分别测定 230、260 和 280 nm 的 OD 值，分析 DNA 质量和纯度。采用 ALPS-F730（5’-CAGTGGGACGACCACGAGGT-3’）和 ALPS-R1101（5’-GAGGCCGATCGGCATG TCG-3’）作为 *phoD* 基因片段的扩增引物[15]。PCR 反应体系（20 μL）如下：2 × SYBR Premix 10 μL，0.8 μL 引物，1 μL DNA 模板，加 ddH_2O 补足。PCR 扩增条件为：94 ℃预变性 2 min，94 ℃变性 30 s，55 ℃退火 30 s，72 ℃延伸 30 s，循环 30 次；72 ℃终末延伸 10 min。PCR 产物纯化回收后制备测序文库，通过 Illumina Miseq 平台进行高通量测序。对原始序列进行质量筛选，使用 QIIME 软件（v1.9.1）进行流程分析。在 97%的相似度水平上对高质量序列聚类，形成基于相似性的操作分类单位（Operational taxonomic units，OTUs）。

解磷细菌的 *phoD* 基因丰度用荧光定量法测定，在 ABI StepOne TM 实时荧光定量 PCR 仪上进行。所用引物及反应体系与上述高通量测序相同。qPCR 反应程序为：95 ℃预变性 1 min，94 ℃变性 45 s，57 ℃退火 45 s，72 ℃延伸 45 s，重复循环 40 次；72 ℃终末延伸 10 min。每个样品 3 个重复，并设 3 个无菌水空白对照。本研究获得的 *phoD* 基因序列已上传 NCBI 数据库，登录号 PRJNA1223140。

1.5 数据处理

单因素方差分析（One-way ANOVA）、多重比较（LSD 法）以及 Pearson 相关性分析通过 SPSS24.0 进行。采用主坐标分析（Principal co-ordinates analysis，PCoA）计算两两样本间 Bray-Curtis 距离，研究不同样本群落结构的差异性。Shannon 指数和丰富度通过 R Studio（version 3.6.2）中的 vegan 包的 diversity 函数计算得出，使用 randomForest、rfUtilities 和 rfPermute 软件包进行随机森林分析。结构方程模型（SEM）通过 AMOS23.0 进行分析。

2 结 果

2.1 不同生物培肥处理下土壤理化性质、ALP 活性和玉米产量

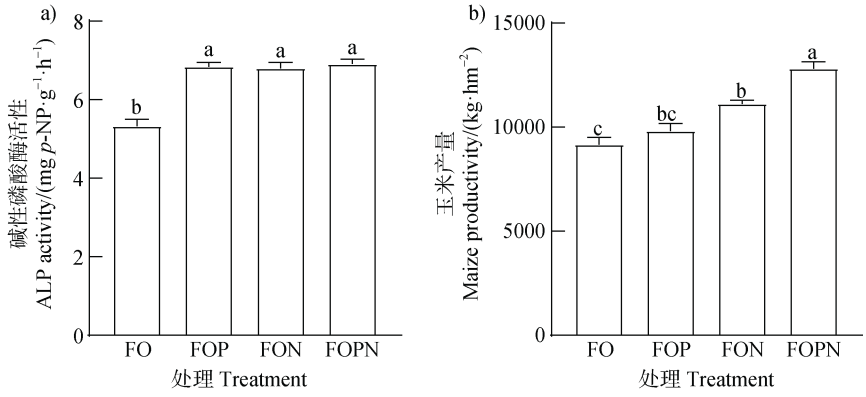
不同生物培肥处理下根际土壤理化性质差异显著（表 1）。相较于 FO 处理，FON 和 FOPN 处理显著提高了土壤 SOC 含量（$P < 0.05$），土壤 TP 含量在 FOP、FON、FOPN 处理均显著增加。不同生物培肥处理下，土壤 TN、AN 和 AP 含量显著提高（$P < 0.05$），且均在 FOPN 处理下最高，相较于 FO 处理分别提高 23.86%、30.47%和 20.10%。不同生物培肥处理下根际土壤 ALP 活性及玉米产量显著差异（图 1）。与 FO 处理相比，土壤 ALP 活性在 FOP、FON 和 FOPN 处理均显著增加，分别提高了 28.53%、27.71%和 29.85%（$P < 0.05$）；FON 和 FOPN 处理玉米产量分别提高 21.26%和 39.69%（$P < 0.05$）。采用方差分析研究解磷细菌和线虫双因素对土壤理化性质、ALP 活性和玉米产量的交互作用，结果表明（表 2），解磷细菌对 TN（$F = 101.14$，$P < 0.001$）、AN（$F = 23.21$，$P = 0.0013$）、ALP（$F = 31.86$，$P < 0.001$）及玉米产量（$F = 14.36$，$P = 0.0051$）有极显著促进作用；线虫对 SOC（$F = 43.71$，$P < 0.001$）、TN（$F = 76.31$，$P < 0.001$）、AN（$F = 20.57$，$P = 0.0019$）、ALP 活性（$F = 28.51$，$P < 0.001$）和玉米产量（$F = 64.38$，$P < 0.001$）的效应显著；解磷细菌和线虫互作显著影响 TN（$F = 25.56$，$P < 0.001$）、

表 1　不同处理下红壤理化性质

Table 1　Physicochemical properties of red soil under different treatments

处理 Treatment	pH	SOC/（g·kg^{-1}）	TN/（g·kg^{-1}）	TP/（g·kg^{-1}）	AN/（mg·kg^{-1}）	AP/（mg·kg^{-1}）
FO	6.31±0.17a	7.98±0.11b	0.88±0.01c	1.23±0.08b	74.18 ± 1.57c	92.98±3.47c
FOP	6.24±0.04a	8.13±0.02b	1.05±0.01b	1.47±0.10a	85.21 ± 2.42b	103.72±0.43b
FON	6.38±0.26a	8.76±0.07a	1.04±0.02b	1.46±0.02a	84.52 ± 3.68b	109.71±2.72ab
FOPN	6.43±0.22a	8.62±0.14a	1.09±0.01a	1.37±0.02a	96.78 ± 2.62a	111.67±2.68a

注：FO，氮磷钾肥+有机肥；FOP，氮磷钾肥+有机肥+解磷细菌；FON，氮磷钾肥+有机肥+线虫；FOPN，氮磷钾肥+有机肥+解磷细菌+线虫。SOC：土壤有机碳；TN：全氮；TP：全磷；AN：碱解氮；AP：有效磷。表中数据为平均值 ± 标准误，同一列无相同字母表示处理间差异显著（$P < 0.05$）。下同。Note：FO，chemical fertilizer with organic manure；FOP，FO plus phosphorus solubilizing bacteria；FON，FO plus nematodes；FOPN，FO plus phosphorus solubilizing bacteria and nematodes. SOC：Organic carbon；TN：Total nitrogen；TP：Total phosphorus；AN：Alkali-hydrolyzable nitrogen；AP：Available phosphorus. The data in the table are average ± standard error，different letters in the same column indicate significant differences（$P < 0.05$）. The same below.



注：图中误差线为标准误。下同。Note：Error bar in the figure represent the standard error. The same below.

图 1　不同处理下碱性磷酸酶活性及玉米产量

Fig. 1　ALP activity and maize productivity under different treatments

表 2　解磷细菌和线虫及其交互作用对土壤理化性质、ALP 活性及玉米产量影响的方差分析

Table 2　Variance analysis of the effects of phosphorus solubilizing bacteria，nematodes，and their interactive actions on soil physicochemical properties，ALP activity，and maize productivity

因子 Factor	pH	SOC	TN	TP	AN	AP	ALP 活性 ALP activity	玉米产量 Maize productivity
解磷细菌 Phosphorus solubilizing bacteria	<0.01	<0.01	101.14***	1.43	23.21**	0.69	31.86***	14.36**
线虫 Nematode	0.45	43.71***	76.31***	0.84	20.57**	2.60	28.51***	64.38***
解磷细菌×线虫 Phosphorus solubilizing bacteria × Nematode	0.11	2.25	25.56***	6.17*	0.06	0.33	23.57**	2.88

注：ALP 活性：碱性磷酸酶活性；表中数字表示方差结果的 F 值，*号表示不同的显著性水平（***表示 $P < 0.001$，**表示 $P < 0.01$，*表示 $P < 0.05$）。下同。Note：ALP activity：Alkaline phosphomonoesterase activity. The numbers in the table represent the F-values of the variance results，the * indicate different levels of significance（*** indicate $P < 0.001$，** indicate $P < 0.01$，* indicate $P < 0.05$）. The same below.

TP（$F = 6.17$，$P = 0.038$）和 ALP 活性（$F = 23.57$，$P = 0.0013$）。

2.2 不同生物培肥处理根际解磷细菌群落特征

不同生物培肥处理根际解磷细菌群落丰度显著改变（图 2a）。与 FO 处理相比，FOP、FON、FOPN 处理解磷细菌的拷贝数分别增加了 56.9%、102.8% 及 224.6%（$P < 0.05$）。高通量测序结果表明，Shannon 指数在生物培肥处理下显著低于 FO 处理（$P < 0.05$，图 2b），丰富度在四个处理之间没有显著差异（图 2c）。基于 Bray-Curtis 距离的无约束主坐标分析（PCoA）表明，解磷细菌群落结构在不同培肥处理下具有显著差异（图 2d，$R^2 = 0.601$，$P < 0.001$），PCoA1 和 PCoA2 分别解释了 70.96%和 13.1%的变异。通过双因素方差分析研究解磷细菌和线虫对解磷细菌群落特征的交互作用，结果表明（表 3），线虫对解磷细菌丰度的主效应极显著（$F = 185.90$，$P < 0.001$），仅线虫单独作用对多样性有显著影响（$F = 5.30$，$P < 0.05$）；二者交互作用显著影响解磷细菌丰度（$F = 10.83$，$P < 0.05$）和群落结构（$F = 16.74$，$P < 0.01$）。

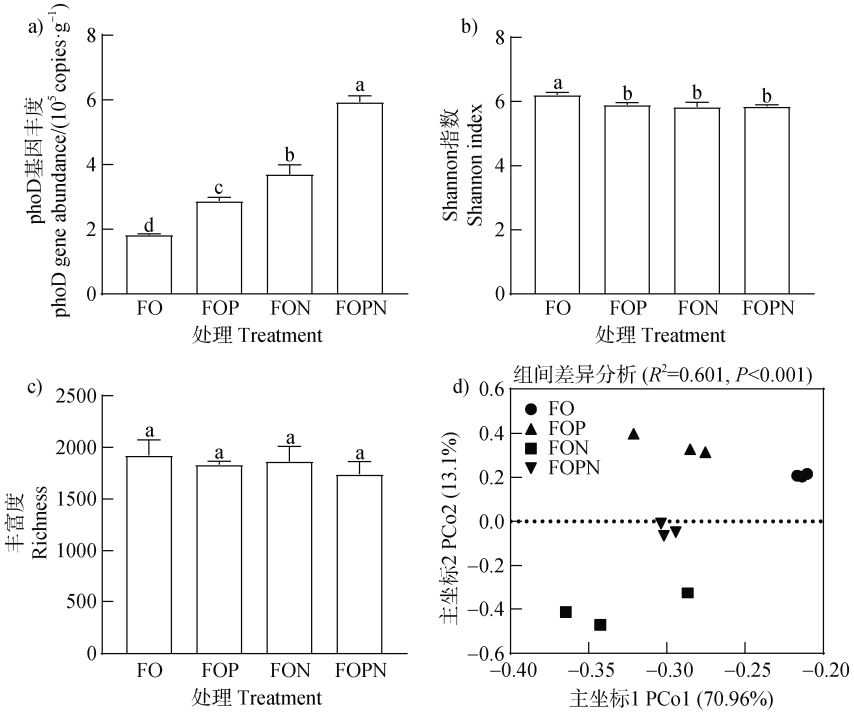


图 2 不同处理下解磷细菌丰度（a）、Shannon 指数（b）、丰富度（c）及主坐标分析（PCoA）（d）

Fig. 2 Abundance（a）, Shannon index（b）, Richness（c）and principal coordinates analysis（PCoA）（d）of phosphorus solubilizing bacterial community under different treatments

表 3 解磷细菌和线虫及其交互作用对解磷细菌群落的方差分析

Table 3 Variance analysis of the effects of phosphate-solubilizing bacteria，nematodes，and their interactive actions on the phosphorus solubilizing bacterial community

因子 Factor	丰度 Abundance	Shannon 指数 Shannon index	丰富度 Richness	群落结构 Structure
解磷细菌 Phosphorus solubilizing bacteria	82.12***	2.52	0.78	3.24
线虫 Nematode	185.90***	5.30*	0.40	20.60**
解磷细菌×线虫 Phosphorus solubilizing bacteria × Nematode	10.83*	3.32	0.02	16.74**

高通量测序结果表明，在门水平上，四种处理下根际解磷细菌群落主要由 α-变形菌门（Alphaproteobacteria，34.68%）、β-变形菌门（Betaproteobacteria，28.55%）、γ-变形菌门（Gammaproteobacteria，8.63%）和放线菌门（Actinomycetes，3.71%）组成，约占所有已鉴定门的相对丰度的 75%（图 3a）。FOPN 处理放线菌门及 α 变形菌门丰度最高，分别增加了 97.58%、5.50%，显著高于 FO 处理（$P < 0.05$），β 变形菌门及 γ 变形菌门丰度在 FON 处理显著高于 FO 处理（$P < 0.05$）。在属水平上，土壤解磷细菌群落以湖水杆状菌属（*Aquabacterium*，18.81%）和慢生根瘤菌属（*Bradyrhizobium*，14.2%）为优势类群（图 3b）。与 FO 处理相比，FOP、FON 及 FOPN 处理湖水杆状菌属的相对丰度分别增加了 20.11%、23.43%和 30.79%（$P < 0.05$），较 FO 处理，FOP 和 FONP 处理中慢生根瘤菌属（*Mesorhizobium*）相对丰度显著增加（$P < 0.05$）。

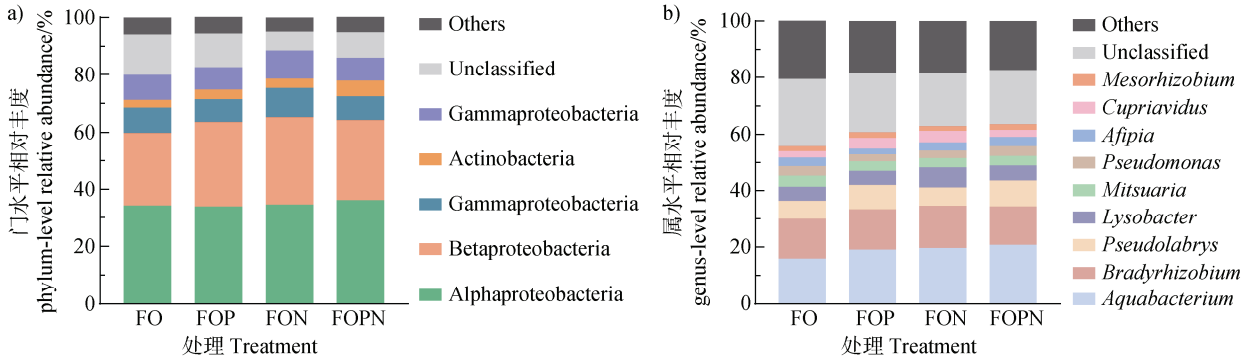


图 3　不同处理下解磷细菌门水平（a）和属水平（b）群落组成

Fig. 3　Composition of phosphorus solubilizing bacterial community at the phylum（a）and genus（b）levels under different treatments

2.3　土壤解磷细菌群落丰度和多样性的影响因子

随机森林模型（图 4）表明，土壤 TN（15.27%）、AN（14.08%）、SOC（11.57%）和 AP（7.57%）是根际解磷细菌丰度的主控因子（$P < 0.05$）；土壤 TN（14.09%）、SOC（8.77%）、TP（8.13%）和 AN（8.12%）是解磷细菌 Shannon 指数的主要变量（$P < 0.05$）；土壤 pH（10.34%）、TN（8.41%）及 AN（4.80%）是解磷细菌丰富度的主要影响因素；根际解磷细菌结构组成主要由 TN（12.12%）、SOC（10.01%）、AN（9.31%）和 TP（7.17%）影响（$P < 0.05$）。

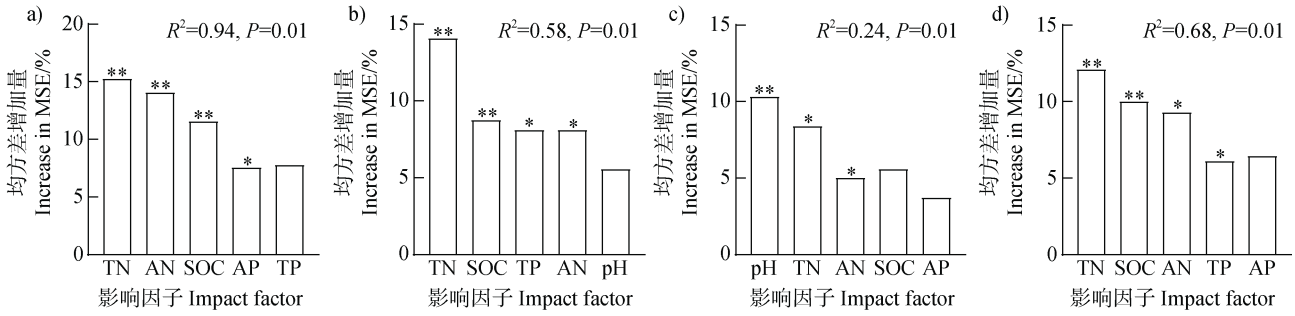


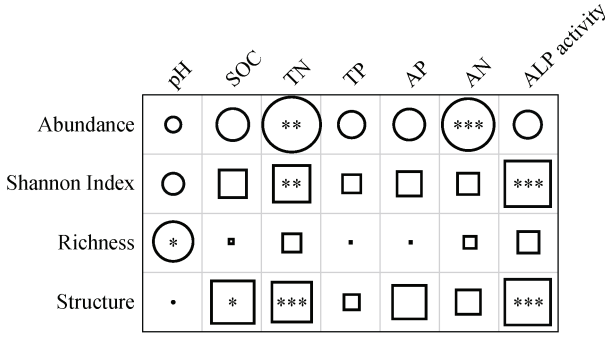
图 4　土壤理化性质对解磷细菌的丰度（a）、Shannon 指数（b）、丰富度（c）和群落结构（d）的随机森林模型分析

Fig. 4　Random forest model analysis of the effects of soil physicochemical properties on phosphorus solubilizing bacterial abundance（a），Shannon index（b），richness（c），and community structure（d）

2.4　土壤理化性质、ALP 活性、解磷细菌群落与玉米产量的关系

土壤理化性质与解磷细菌丰度、多样性（Shannon 指数、丰富度）和群落结构的 Pearson 相关性分析表明（图 5），解磷细菌丰度与 TN（$r = 0.88$，$P < 0.01$）和 AN（$r = 0.83$，$P < 0.001$）呈显著正相关；Shannon 指数与 TN（$r = -0.60$，$P < 0.01$）和 ALP 活性（$r = -0.74$，$P < 0.001$）呈显著负相关；Richness 与 pH 呈显著正相关（$r = 0.68$，$P < 0.05$）；此外，解磷细菌群落结构与 SOC（$r = -0.67$，$P <$

0.05）、TN（$r = -0.64$，$P < 0.001$）和 ALP 活性（$r = -0.77$，$P < 0.001$）呈显著负相关。



注：Abundance：解磷细菌丰度；Shannon index：Shannon 指数；Richness：丰富度指数；Structure：群落结构，由第一主坐标值（PCoA1）代表。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：Abundance：Abundance of phosphorus solubilizing bacteria；Shannon index：Shannon diversity index；Richness：Richness index；Structure：Community structure，represented by the first principal coordinate value（PCoA1）. The circle represents the positive correlation，and the square represents the negative correlation. The area size represents the correlation size.

图 5 土壤理化性质与解磷细菌群落特征的 Pearson 相关性热图

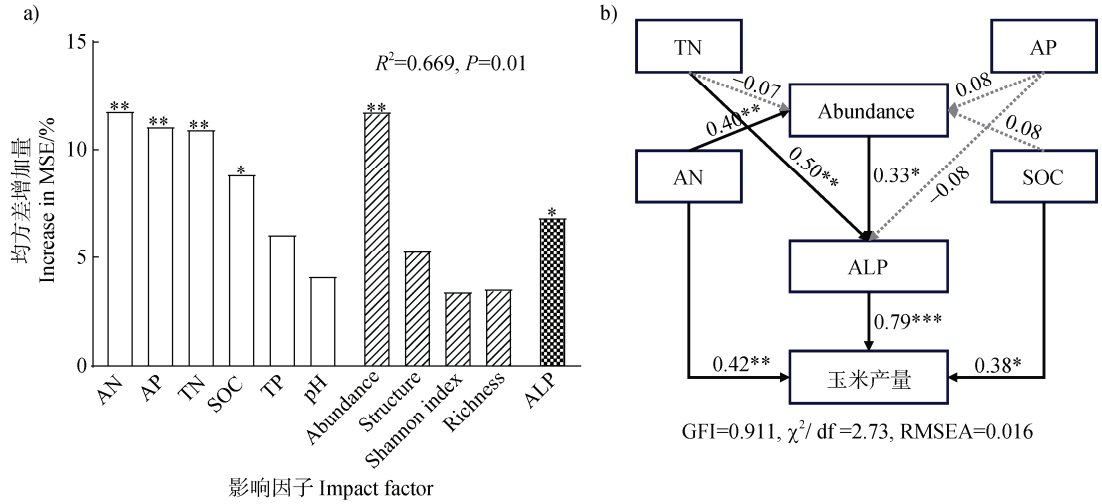
Fig. 5 Pearson correlation heatmap of soil physicochemical properties and phosphorus solubilizing bacterial community characteristics

通过随机森林分析，筛选出土壤理化性质（AN、AP、TN、SOC）、解磷细菌丰度、ALP 活性作为影响玉米产量的重要因子（图 6a）。结构方程模型（SEM，图 6b）分析发现，土壤 AN、SOC 和 ALP 活性直接影响玉米产量（路径系数分别为 0.42、0.38 和 0.79，$P < 0.05$），均呈正相关。土壤 TN 通过影响 ALP 活性间接对玉米产量产生正向影响（路径系数为 0.50，$P < 0.01$）。土壤 AN 不仅直接影响产量，还可以通过影响解磷细菌丰度（路径系数为 0.40，$P < 0.01$）调控 ALP 活性（路径系数为 0.33，$P < 0.05$），间接影响玉米产量。

3 讨 论

3.1 生物培肥对土壤理化以及 ALP 活性的影响

生物培肥能够发挥土壤生物（解磷细菌和线虫）调控土壤养分循环的功能，从而改善土壤肥力[16]。接种解磷细菌能够显著提高土壤 TN、AN、TP、AP、ALP 活性和作物产量[17-18]。解磷细菌会分泌高活性的磷酸酶，提高土壤 ALP 活性，促进土壤有机磷矿化，从而能够增加土壤 AP 含量[19]。Javeed 等[20]报道接种假单胞菌属（*Pseudomonas*）和肠杆菌属（*Enterobacter*）显著提高了小麦植株对磷的利用效



注：结构方程模型中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。Note：In the structural equation model，single arrows represent causal relationships between data，and the numbers on the arrows indicate standardized path coefficients.

图 6 土壤理化性质、解磷细菌群落和 ALP 活性对玉米产量影响的随机森林模型（a）以及结构方程模型（b）

Fig. 6 Random forest model analysis（a）and structural equation model（b）of the effects of soil physicochemical properties，phosphorus solubilizing bacterial community，and ALP activity on maize productivity

率。Li 等[21]研究表明接种解磷细菌能够激活土壤磷循环基因，加速磷的形态转化，最终提高土壤有效磷含量。此外，解磷细菌通过增加土壤中可利用磷含量及优化根际微生物群落结构，为根际其他有益微生物生长提供更多养分和适宜生长的土壤环境，驱动碳氮养分循环的关键过程[22]。线虫对微生物的捕食作用可以影响微生物所驱动的土壤养分循环功能。本研究发现，接种线虫显著提高了土壤 SOC、TN、AN、ALP 活性以及玉米产量。碳和氮可用性的增加可能表明线虫捕食“释放”了微生物体内的养分，食细菌线虫以衰老或死亡的细菌细胞为食，从而刺激养分循环[23]。王中华[24]发现原杆属线虫（*Protorhabditis*）和秀丽隐杆线虫（*Caenorhabditis elegans*）分泌物能够显著提高绿针假单胞菌（*Pseudomonas chlororaphis*）的溶磷能力，这一结果解释了线虫促进磷循环的作用机制。食细菌线虫对土壤微生物的捕食作用，可以促进土壤微生物对有机磷矿化过程，提高土壤中有效磷的含量。

3.2　生物培肥对土壤解磷细菌群落的影响

已有研究表明外源性微生物与土壤环境及其他微生物之间的互作能够重塑土壤微生物群落结构[25]。与 FO 处理相比，在 FOP、FON 及 FOPN 处理下，解磷细菌群落丰度显著增加，Shannon 指数显著降低，群落组成发生显著改变。接种线虫和解磷细菌显著增加了根际 TN 及 AN 含量，对解磷细菌丰度具有显著的积极影响。Wu 和 Wan[26]研究表明接种假单胞菌属显著增加了利用卵磷脂和植酸盐的细菌丰度。生物培肥处理下解磷细菌群落的 Shannon 指数显著下降，可能是由于生物培肥增加了特定优势菌的丰度[27]。本研究中，线虫捕食提高了放线菌门和变形菌门丰度，由于放线菌属于革兰氏阳性细菌，而食细菌线虫通常偏向捕食细胞壁更薄、更易消化的革兰氏阴性细菌[28]。同时，变形菌门丰度增加可能由于其部分属可以产生毒素或酶抵御线虫捕食，因此更利于擅长逃避或抵御线虫捕食的解磷细菌生存和繁殖[29]。值得注意的是，pH 和 SOC 在不同处理间差异不显著（表 1），但在随机森林分析中是驱动解磷细菌群落变化的主要因子（图 4），可能是由于较小的 pH 变化仍会改变解磷细菌的生存环境，而 SOC 作为微生物生长的重要碳源，其含量可能通过非线性关系影响解磷细菌群落结构。与 Chen 等[30]研究相似，本研究发现土壤 SOC、TN 和 AN 是解磷细菌的丰度、多样性和群落结构的主要影响因子，这一结果强调了土壤养分在调控解磷细菌群落中的重要性。生物培肥处理为土壤微生物提供了生长所必须的碳源，刺激了解磷细菌群落的增殖，同时 SOC 增加可能促进了某些特定细菌类群的生长，例如生物培肥处理下 β-变形菌门及湖水杆状菌属丰度显著增加，说明其倾向于生活在较高营养的土壤环境中，可能是由于两者均能参与有机质的分解过程[31]。此外，微生物对氮源的选择也会驱动解磷细菌群落结构的变化。相关性分析表明，生物培肥处理下土壤 TN、AN 与解磷细菌丰度呈显著正相关。生物培肥处理提高了土壤氮素含量，为解磷细菌生长提供丰富的氮资源，提高解磷细菌丰度。通常土壤较高的 TN 含量有助于细菌群落的多样性增加[32]，而本研究中 TN 与 Shannon 指数和群落结构呈负相关。研究结果的不一致可能与接种解磷细菌和线虫有关，接种解磷细菌可能通过高效利用养分或改变微生物竞争关系，减少了其他细菌的多样性，而线虫可能会选择性捕食某些细菌类群，从而降低了解磷细菌群落多样性[16]。

3.3　生物培肥下土壤解磷细菌群落对玉米产量的影响

生物培肥能够改善土壤养分状况和微生物群落结构，进而提升作物产量[5]。本研究发现，生物培肥处理下根际土壤 AN、AP、TN、SOC、解磷细菌丰度及 ALP 活性是玉米产量的主要影响因子。SOC 作为土壤有机质的核心组成部分，有助于维持土壤结构和增强土壤的保水保肥能力[33]；同时，AN 在土壤肥力形成和植物氮素营养供应中发挥关键作用。生物培肥处理显著提高 AN 含量和解磷细菌丰度，根际养分增加满足了细菌生长的能量和养分需求，有利于解磷细菌的生长定殖，促进有机磷矿化成玉米可直接利用的磷酸盐形式，最终提高玉米产量。玉米产量在同时接种解磷细菌和线虫的处理下最高，可能是由于两者对土壤养分提升的叠加效果共同调控了解磷细菌群落，从而提升了玉米产量。Zheng 等[16]研究表明食细菌线虫对特定细菌的捕食能够增加解磷细菌群落丰度，从而提高根际 ALP 活性。根际 ALP 可以矿化有机磷增加土壤有效磷含量，提高作物的磷利用效率和产量。本研究中，解磷细菌丰度是显著影响玉米产量的重要因子，有研究发现功能微生物丰度的增加可以显著加速土壤养分转

化，提高养分循环效率以及作物产量[34]。生物培肥作为现代农业生物技术手段，具有部分替代化肥实现农业增产增效的潜力，为构建旱地红壤肥沃耕层和绿色可持续发展提供了科学依据。

4 结 论

引入解磷细菌和线虫显著提高了红壤肥力、解磷细菌丰度、ALP 活性及玉米产量，其中复合接种解磷细菌和线虫提升效果最佳。土壤解磷细菌群落以湖水杆状菌属（*Aquabacterium*）和慢生根瘤菌属（*Bradyrhizobium*）为优势类群。AN、AP、TP、SOC、解磷细菌丰度及ALP活性是玉米产量的关键驱动因子，其中解磷细菌丰度的变化可能是调控玉米磷吸收的潜在机制。生物培肥通过改善土壤养分状况，间接增加解磷细菌丰度和 ALP 活性，从而促进有机磷矿化及玉米生长。

参考文献（References）

[1] Roy E D, Richards P D, Martinelli L A, et al. The phosphorus cost of agricultural intensification in the tropics[J]. Nature Plants, 2016, 2(5): 16043.

[2] Chowdhury R B, Moore G A, Weatherley A J, et al. Key sustainability challenges for the global phosphorus resource, their implications for global food security, and options for mitigation[J]. Journal of Cleaner Production, 2017, 140: 945—963.

[3] Ye G K, E S Z, Chen Z Y, et al. The forms and classification methods of phosphorus in soil: Research progress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2023, 39(1): 96—102. [冶赓康, 俄胜哲, 陈政宇, 等. 土壤中磷的存在形态及分级方法研究进展[J]. 中国农学通报, 2023, 39(1): 96–102.]

[4] Liu J, Zhou J, Li X L, et al. Advance in approaches of determining form and mineralization rate of soil organic phosphoru [J]. Chinese Journal of Soil Science, 2023, 54(5): 1215—1225. [刘静, 周俊, 李孝龙, 等. 土壤有机磷形态与矿化速率分析方法研究进展[J]. 土壤通报, 2023, 54(5): 1215—1225.]

[5] Zhang Q, Zhang Z H, Chen Y L, et al. Research progress on effects of application of bio-organic fertilizer Research progress on effects of application of bio-organic fertilizer[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2020, 48(15): 71—76. [张奇, 张振华, 陈雅玲, 等. 施用生物有机肥对土壤特性、作物品质及产量影响的研究进展[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(15): 71–76.]

[6] Wei X M, Hu Y J, Razavi B S, et al. Rare taxa of alkaline phosphomonoesterase-harboring microorganisms mediate soil phosphorus mineralization[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2019, 131: 62—70.

[7] Wang H, Tang S, Han S, et al. Long-term application of Chinese milk vetch return to soil alters phosphorus forms associated with aggregates[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2024, 24(1): 831—842.

[8] Liu Y J, Zhang L H, Zhang H, et al. Role of phosphate solubilizing microorganisms in soil phosphorus cycle: A review[J]. Microbiology China, 2023, 50(8): 3671—3687. [刘英杰, 张丽红, 张宏, 等. 溶磷微生物在土壤磷循环中的作用研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(8): 3671—3687.]

[9] Jiang Y J, Li S Z, Barnes A D, et al. Unraveling the importance of top-down predation on bacterial diversity at the soil aggregate level[J]. Geoderma, 2023, 439: 116658.

[10] Liu H W, Zhang S X, Liu P, et al. Efects of nematode addition on soil labile carbon and nitrogen under different straw returningpractices[J]. Soils and Crops, 2023, 12(3): 293—305. [刘红文, 张士秀, 刘萍, 等. 秸秆不同还田方式下线虫添加对土壤活性碳氮的影响[J]. 土壤与作物, 2023, 12(3): 293–305.]

[11] Wei K, Wang J G, Yuan C Y, et al. Relationships of bacterial-feeding nematodes, phosphatase-producing bacteria, phosphatase activity and their effects on soil organic phosphorus mineralization under straw return[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 196: 105280.

[12] Jiang Y, Wang Z H, Liu Y, et al. Nematodes and their bacterial prey improve phosphorus acquisition by wheat[J]. New Phytologist, 2023, 237(3): 974—986.

[13] Zhao K L, Xu M G, Zhou X Y, et al. Changes in pH at different depths of red soils under paddy field and dry land[J]. Soils, 2022, 54(5): 1010—1015. [赵凯丽, 徐明岗, 周晓阳, 等. 南方典型红壤区旱地与水田土壤酸度的剖面差异性[J]. 土壤, 2022, 54(5): 1010—1015.]

[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] 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.

[16] Zheng J, Dini-Andreote F, Luan L, et al. Nematode predation and competitive interactions affect microbe-mediated phosphorus dynamics[J]. mBio, 2022,

13（3）：e0329321.

[17] Wu H Y，Sun C H，Guo L L，et al. Effects of phosphorus solubilizing bio-fertilizer on soil nutrients and bacterial community structure[J]. Journal of Microbiology，2024，44（4）：57—65. [吴红艳，孙翠焕，郭玲玲，等. 解磷生物肥对设施土壤养分及细菌群落结构的影响[J]. 微生物学杂志，2024，44（4）：57—65.]

[18] Han K X. Screening of salinity-tolerant phosphorus bacteria and their effects on soil bacterial community structure[D]. Harbin：Northeast Agricultural University，2024. [韩凯鑫. 耐盐解磷菌筛选及对土壤细菌群落结构的影响[D]. 哈尔滨：东北农业大学，2024.]

[19] Li L，Li T L，Meng H S，et al. Effects of a phosphorus-dissolving agent on the phosphorus absorption of rape and inorganic phosphorus fractions in reclaimed soil supplemented with phosphorus fertilizers[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology，2020，26（3）：612—618. [栗丽，李廷亮，孟会生，等. 溶磷菌剂对施磷复垦土壤无机磷形态及油菜磷吸收的影响[J]. 应用与环境生物学报，2020，26（3）：612—618.]

[20] Javeed H M R，Qamar R，Rehman A U，et al. Improvement in soil characteristics of sandy loam soil and grain quality of spring maize by using phosphorus solublizing bacteria[J]. Sustainability，2019，11（24）：7049.

[21] Li N，Sheng K Y，Zheng Q Y，et al. Inoculation with phosphate-solubilizing bacteria alters microbial community and activates soil phosphorus supply to promote maize growth[J]. Land Degradation & Development，2023，34（3）：777—788.

[22] Yin D，Zhu Y W，Hu M，et al. Rice rhizosphere microbiomes and their driving cycling of soil carbon，nitrogen，and phosphorus[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers，2024，30（11）：2207—2220. [尹丹，朱忆雯，胡敏，等. 水稻根际微生物及其驱动的土壤碳氮磷循环[J]. 植物营养与肥料学报，2024，30（11）：2207–2220.]

[23] Ingham R E，Trofymow J A，Ingham E R，et al. Interactions of bacteria，fungi，and their nematode grazers：Effects on nutrient cycling and plant growth[J]. Ecological Monographs，1985，55（1）：119—140.

[24] Wang Z H. Study on the effect and mechanism of soil bacterial-feeding nematodes and their secretions on improving the solubilization of inorganic phosphorus byphosphate-solubilizing bacteria[D]. Zhengzhou：Henan Agricultural University，2024. [王中华. 土壤食细菌线虫及其分泌物提高溶磷菌溶无机磷效果及机制研究[D]. 郑州：河南农业大学，2024.]

[25] Nguyen T B，Bonkowski M，Dumack K，et al. Protistan predation selects for antibiotic resistance in soil bacterial communities[J]. The ISME Journal，2023，17（12）：2182—2189.

[26] Wu Q S，Wan W J. Insight into application of phosphate-solubilizing bacteria promoting phosphorus availability during chicken manure composting[J]. Bioresource Technology，2023，373：128707.

[27] Zhu G F，Luan L，Zhou S G，et al. Body size mediates the functional potential of soil organisms by diversity and community assembly across soil aggregates[J]. Microbiological Research，2024，282：127669.

[28] Salinas K A，Edenborn S L，Sexstone A J，et al. Bacterial preferences of the bacterivorous soil nematode *Cephalobus brevicauda*（Cephalobidae）：Effect of bacterial type and size[J]. Pedobiologia，2007，51（1）：55—64.

[29] Liu T，Chen X Y，Gong X，et al. Earthworms coordinate soil biota to improve multiple ecosystem functions[J]. Current Biology，2019，29（20）：3420—3429.

[30] Chen L J，Zhu G F，Pascual-Garcia A，et al. Unraveling the diversity dynamics and network stability of alkaline phosphomonoesterase-producing bacteria in modulating maize yield[J]. iMeta，2024，3（6）：e260.

[31] Del Mazo-Monsalvo I，Santiago-Martínez M G. Microbes produce biofilms to support their communities in nutrient-limited environments[J]. Nature Microbiology，2024，9（7）：1636—1637.

[32] Luan L，Dini-Andreote F，Sun B，et al. Modeling soil bacterial diversity：Challenges and opportunities[J]. Trends in Microbiology，2023，31（9）：885—888.

[33] Wang X Y，Liang C，Dini-Andreote F，et al. Impacts of trophic interactions on carbon accrual in soils[J]. Trends in Microbiology，2025，33（3）：277—284.

[34] Zhu L Y，Luan L，Chen Y，et al. Community assembly of organisms regulates soil microbial functional potential through dual mechanisms[J]. Global Change Biology，2024，30（2）：e17160.

（责任编辑：卢　萍）