

龚永琪, 樊聪聪, 殷畅, 朱国繁, 赵丽霞, 沈仁芳, 王晓玥, 蒋瑀霁. 生物培肥对玉米光合碳分配特征及其生产力的影响[J]. 土壤学报, 2025,

GONG Yongqi, FAN Congcong, YIN Chang, ZHU Guofan, ZHAO Lixia, SHEN Renfang, WANG Xiaoyue, JIANG Yuji. Distribution of Photosynthetic Carbon in Corn-soil System and Its Effect on Maize Biomass Under Biological Fertilization[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025,

生物培肥对玉米光合碳分配特征及其生产力的影响 *

龚永琪^{1,2}, 樊聪聪², 殷畅², 朱国繁², 赵丽霞², 沈仁芳², 王晓玥^{2†}, 蒋瑀霁^{2,3†}

(1. 江西农业大学国土资源与环境学院, 南昌 330045; 2. 中国科学院南京土壤研究所, 南京 211135; 3. 福建农林大学资源与环境学院, 福州 350002)

摘要: 为探讨不同生物培肥对玉米光合碳分配及玉米生物量的影响, 基于中国科学院红壤生态实验站生物培肥田间定位试验, 选择其中 4 个处理: ① 施加化肥+有机肥处理(FO)、② 施加化肥+有机肥+菌剂处理(FOP)、③ 施加化肥+有机肥+线虫处理(FON)、④ 施加化肥+有机肥+菌剂+线虫处理(FOPN), 采集土壤样品并开展 ¹³C 脉冲标记盆栽试验, 研究不同处理下玉米-土壤系统中光合碳的分配。¹³C 脉冲标记结果表明, FOPN 处理较 FO 显著提升了地上和地下部光合碳的总量, 并且地上部光合碳的提升更为显著, 降低了光合碳地下-地上部分分配比。同时, 不同处理中玉米地上、地下部生物量的趋势与光合碳分配的趋势相似。各生物培肥处理也显著增加了土壤全量和速效养分、线虫总量并改变线虫群落组成, 其中 FOPN 处理最为显著。随机森林分析和结构方程模型共同揭示: 生物培肥通过提高线虫总量并改变线虫群落组成, 提高养分有效性, 增加地上部光合碳含量分配, 从而提高玉米地上部生物量。研究明确了线虫群落对玉米生产力的影响机制, 对红壤生物培肥技术具有重要的理论指导意义。

关键词: 生物培肥; 线虫; 光合碳; 稳定同位素标记; 红壤

中图分类号: S154.4

文献标志码: A

Distribution of Photosynthetic Carbon in Corn-soil System and Its Effect on Maize Biomass Under Biological Fertilization

GONG Yongqi^{1,2}, FAN Congcong², YIN Chang², ZHU Guofan², ZHAO Lixia², SHEN Renfang², WANG Xiaoyue^{2†}, JIANG Yuji^{2,3†}

(1. School of Land Resources and Environment, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, China; 3. School of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forestry

* 国家重点研发专项 (2023YFD1900300-3)、国家自然科学基金项目 (42425704, 42477315, 42177298) 和江苏省农业科技自主创新资金 (CX(24)3117) 资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2023YFD1900300-3), the National Natural Science Foundation of China (Nos. 42425704, 42477315, 42177298), and the Agricultural Science and Technology Independent Innovation Foundation of Jiangsu Province (No. CX(24)3117)

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

作者简介: 龚永琪 (1999—), 男, 江西抚州人, 硕士研究生, 主要研究领域为农业资源利用。E-mail: 2300400874@qq.com
收稿日期: 2025-03-06; 收到修改稿日期: 2025-09-13; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2025- - -

Abstract: 【Objective】To investigate the effects of different biological fertilization practices on photosynthetic carbon (C) allocation and maize biomass, a field experiment was conducted at the Red Soil Ecological Experimental Station of the Chinese Academy of Sciences. 【Method】Four treatments were selected from a long-term biological fertilization trial: ① Chemical fertilizer + Organic manure (FO), ② Chemical fertilizer + Organic manure + Microbial inoculant (FOP), ③ Chemical fertilizer + Organic manure + Nematode inoculation (FON), and ④ Chemical fertilizer + Organic manure + Microbial inoculant + Nematode inoculation (FOPN). After soil samples were collected from the four treatments, a pot experiment using $^{13}\text{CO}_2$ pulse labeling was performed to study the allocation of photosynthetically fixed carbon within the maize-soil system. 【Result】The ^{13}C pulse labeling results showed that, compared with the FO treatment, the FOPN treatment significantly increased the total amount of photosynthetic carbon in both aboveground and belowground parts, with a more pronounced increase in the aboveground portion. This led to a reduced belowground-to-aboveground allocation ratio of photosynthetic carbon. Moreover, the trends of maize biomass in aboveground and belowground parts under different treatments were consistent with the trends in carbon allocation. All biofertilization treatments significantly increased total and available soil nutrients, the total abundance of nematodes, and altered nematode community composition, with the most pronounced effects observed under the FOPN treatment. Random forest analysis and structural equation modeling jointly revealed that biofertilization enhances nutrient availability and increases aboveground photosynthetic carbon allocation by elevating nematode abundance and shifting community composition, ultimately promoting maize aboveground biomass. 【Conclusion】 This study clarifies the mechanism by which nematode predation influences maize productivity and provides important theoretical guidance for biological fertilization technologies in red soil ecosystems.

Key words: Biological fertilization; Nematodes; Photosynthetic carbon; Stable isotope labeling; Red soil

红壤是我国南方地区的典型耕地土壤,红壤区耕地面积占全国耕地面积的 28%,水热资源丰富、生产潜力巨大^[1]。长期不合理的土地利用方式导致红壤酸化、板结,土壤肥力和生态功能退化严重,破坏了土壤物理结构和养分平衡,严重制约了作物生长和产量提升^[2]。有机培肥是提高红壤肥力和提升作物产量的重要手段之一,然而常规有机培肥难以在短期内实现土壤养分扩容和产能提升。当前研究表明,常规有机培肥模式实现红壤有机质提升 25%需 7 年以上,实现玉米产量显著提升需要 4 年以上^[3]。其主要原因是瘠薄红壤限制了土壤有益生物类群的生长繁殖和功能活性,导致有机养分的转化和利用效率低,因此亟需在有机培肥的基础上强化土壤生物的营养转化功能,提高土壤培肥效率。

近年来,生物培肥是当前增强生物活性、提升培肥效率的重要手段,主要通过接种有益微生物以及线虫、蚯蚓等关键物种重组构建生物群落,提高土壤生物活性和功能、促进土壤养分转化、增加土壤肥力、提高作物产量,有助于红壤农业生态的可持续发展^[4-5]。微生物菌剂通过增加功能微生物丰度,促进养分转化。然而,关于接种线虫等土壤动物的生物培肥方式对土壤养分转化效率及作物产量影响的研究仍较为匮乏。线虫是土壤生物多样性的的重要组成部分,是影响土壤中养分库容及其生物有效性的重要生物因子^[6]。线虫一方面通过捕食促进微生物体内的养分元素释放;另一方面通过提供生存压力刺激微生物生长和活性,从而提高土壤养分的转化^[7]。前期研究表明,食细菌线虫的捕食作用,可以提高具有氮、磷转化功能的微生物的活性,从而提高氮磷养分有效性和作物产量^[5, 8]。

光合碳是连接“土壤-植物-大气”系统碳循环的纽带,是作物产量形成的根本物质基础。作物的产量不仅取决于固定的光合碳的总量,也取决于光合碳在地上部和地下部间的分配比例。研究光合碳的分配对深入理解作物产量形成机制具有重要意义^[9]。前期研究表明,不同有机物料还田通过影响土壤养分和土壤生物功能,进而调节作物光合作用效率及光合碳在作物

地上部、地下部和土壤中的分配,从而促进土壤固碳和作物增产^[10]。然而,生物培肥,尤其是线虫添加,如何影响光合碳的分布规律目前少见相关报道。碳的示踪技术是研究植物光合产物的分配策略及转化的有效手段,¹³C 脉冲标记技术因具有无放射性、标记均匀性等优点被广泛用于研究植物的光合作用及其分配规律^[11]。基于以上研究背景与现状,本研究以典型旱地红壤为研究对象,基于生物培肥长期定位试验平台,通过 ¹³C 脉冲标记技术,围绕有机培肥配合生物接种条件下,线虫介导光合碳分配调控玉米生物量的机制,重点研究不同生物培肥下线虫群落结构特征及线虫影响玉米光合碳分配和玉米生物量的机制,以期揭示红壤生物培肥技术原理和红壤区农业可持续发展提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 供试土壤与材料

供试土壤采自江西省鹰潭市中国科学院红壤生态实验站(28°13'N, 116°55'E)的旱地红壤生物培肥长期定位试验。试验区属于中亚热带季风气候,年均温为 17.8 °C,年降雨量为 1 785 mm。供试土壤为第四纪红黏土发育的红壤,试验前土壤基本性质为: pH 4.73,有机质 4.34 g·kg⁻¹,全氮 0.40 g·kg⁻¹,全磷 0.23 g·kg⁻¹,全钾 11.95 g·kg⁻¹,碱解氮 38.30 mg·kg⁻¹,有效磷 0.76 mg·kg⁻¹,速效钾 47.58 mg·kg⁻¹,缓效钾 135.38 mg·kg⁻¹,阳离子交换量 12.12 cmol·kg⁻¹。

田间长期定位试验 2011 年开始,设置 4 个处理:① 施加化肥+有机肥处理(FO)、② 施加化肥+有机肥+菌剂处理(FOP)、③ 施加化肥+有机肥+线虫处理(FON)、④ 施加化肥+有机肥+菌剂+线虫处理(FOPN)。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。化肥每年施用量:氮肥(N) 152.8 kg·hm⁻²、磷肥(以 P₂O₅ 计) 116.2 kg·hm⁻²、钾肥(以 K₂O 计) 166.3 kg·hm⁻²;有机肥(腐熟猪粪)每年施用量 11 250 kg·hm⁻²。试验中所添加菌剂为中慢生根瘤菌(*Mesorhizobium* sp.),每年接种密度为 5 × 10¹² CFU·m⁻²,通过菌液喷洒的方式接种。接种的线虫为前期研究中发现的对氮、磷转化均起关键作用的原杆属线虫(*Protorhabditis*)^[12-13],采用原位富集法添加,即将 30 kg 的土壤与相当于 3 kg 干重的腐熟猪粪混合,并在田间原位富集 14 d 后添加到土壤中,每克土壤每年接种量约为 20 条线虫,其中腐熟猪粪取自将还田的腐熟猪粪,以保证各处理中腐熟猪粪添加量一致。试验供试作物为玉米,品种为“苏玉 24”,每年 4 月份种植,7 月份收获。在玉米种植前,将化肥及有机肥一次性施入土壤并翻耕混匀,3 d 后分别接种菌剂及线虫。

1.2 ¹³C-CO₂ 标记试验

采集上述 4 个处理的土壤样品开展盆栽试验,盆钵规格 16 cm × 20 cm × 21.3 cm,每盆装 4.5 kg 土壤,并种植 3 株玉米。玉米出苗两周后间苗,每盆留下长势一致的 1 株玉米苗。每个处理 6 盆,共计 24 盆。各处理随机取 3 盆玉米转移至密闭透明标记箱进行 20 d 连续稳定同位素 ¹³C 标记。参照 Li 等^[14]方法标记玉米植株:标记箱顶部配有日照灯以弥补阴雨天日照不足,标记箱与底座之间注水水封以保证气体不会逃逸,箱体连接自动循环制冷系统和二氧化碳分析仪(Li-Cor 850, Li-Cor Incorporated, Lincoln, 美国)实时监测 CO₂ 浓度。¹³CO₂ 气体通过 2 mol·L⁻¹ HCl 与 100 mL 1 mol·L⁻¹ Na₂¹³CO₃ 进行酸碱反应制得,其中 Na₂¹³CO₃ 的 ¹³C 丰度为 99 atom%,相当于每次标记向标记箱引入 10.7 g Na₂¹³CO₃。箱体(100 cm × 70 cm × 100 cm)内 CO₂ 的浓度维持在 450 μmol·mol⁻¹,每天上午 10 点开始标记,持续 6 h。

1.3 样品采集与分析

标记结束后将玉米植株与塑料盆分离,用剪刀沿根部剪断。采用“抖根法”将附着于玉米根表面的土壤,即距离根 4 mm 以内的根际土壤分离。将采集的根际土分成三份,一份置于阴凉处阴干用于测定土壤化学性质;一份土壤储存在 4 °C 冰箱用于测有效磷和碱解氮;一份土壤

采用浅盘法筛分线虫,并在显微镜下计数及线虫形态学鉴定。将分离的玉米根茎冲洗干净并置于 60 °C烘箱烘干至恒重,玉米地上部置于 105 °C烘箱中杀青 0.5 h,再转移至 60 °C烘箱烘干至恒重,测定植物地上部和地下部的干重、全碳含量及 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

玉米地上部、地下部和土壤的 $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ 值用同位素质谱仪(Flash-2000 Delta V ADVANTAGE)测定^[10]。玉米地上部、地下部和土壤全碳采用重铬酸钾氧化法测定;土壤全氮和全磷分别采用凯氏消煮法和高氯酸-硫酸酸溶-钼锑抗比色法测定;使用碱解扩散法测定碱解氮;采用 NaHCO_3 浸提-钼锑抗比色法测定有效磷^[15]。

1.4 数据处理

自然土壤或植物的自然丰度用 $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ 表示,参照刘萍等^[16]方法测定植物和土壤 ^{13}C 含量 ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$),计算公式如下:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = (R_{\text{样品}}/R_{\text{PDB}} - 1) \times 1000$$

$$^{13}\text{C}_{\text{样品}} = \text{全碳} \times R_{\text{样品}} / (1 + R_{\text{样品}})$$

$$^{13}\text{C}_{\text{含量}} = ^{13}\text{C}_{\text{标记}} - ^{13}\text{C}_{\text{样品未标记}}$$

式中, $R_{\text{样品}} = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{样品}}$, $R_{\text{PDB}} = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}}$ 为 0.0112372。

线虫 Shannon-Wiener 指数 (H')、结构指数 (SI)、富集指数 (EI)、通道指数 (CI) 和自由生活线虫成熟指数 (MI) 计算公式如下:

$$H' = -\sum p_i(\ln p_i)$$

$$\text{MI} = \sum (c - p_i)p_i$$

$$\text{CI} = 100(0.8 \times \text{Fu2} / (3.2 \times \text{Ba1} + 0.8 \times \text{Fu}))$$

$$\text{EI} = 100 \times (e / (e + b))$$

$$\text{SI} = 100 \times (s / (s + b))$$

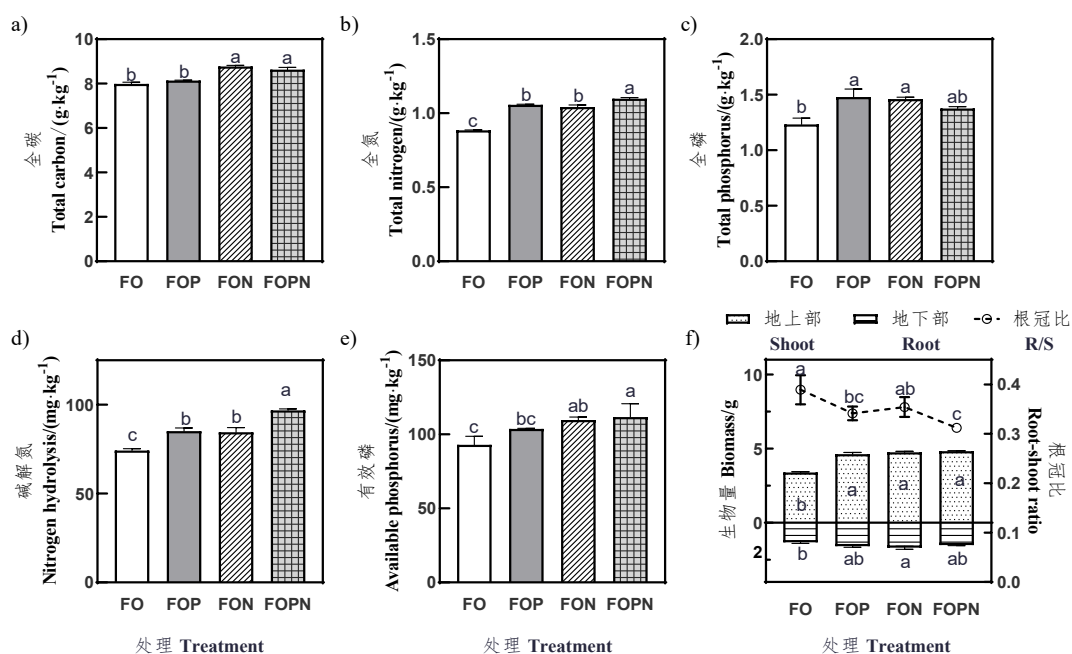
式中, p_i 是第 i 个分类单元的个体占线虫总数的比例; Ba、Fu 和 PP 分别代表食细菌、食真菌和植食性线虫的数量; e、b 和 s 分别是富集成分 (Ba1 和 Fu2)、基本成分 (Ba2 和 Fu2)、结构成分 (Ba3-Ba5、Fu3-Fu5、Om3-Om5 和 Ca2-Ca5)。Ba1 指 cp 值为 1 的食细菌线虫丰度。MI 反映土壤环境的受干扰程度,低 MI (1~2) 表示线虫群落以快速生长型线虫为主;高 MI (3~5) 线虫群落以慢速生长型为主,系统稳定、成熟。 H' 用来衡量群落中物种多样性,CI 在 0 到 100 之间,大于 50 表示真菌降解途径占优势,小于 50 表示细菌降解途径占优势。EI 和 SI 从 0 到 100 不等,较高的 EI 和 SI 分别表示较好的营养状态和较好的食物网连接性^[17]。

采用 GraphPad Prism 8.0 和 SPSS 26.0 进行数据处理和统计分析,采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行差异显著性检验,采用邓肯 (Duncan) 法进行多重比较 ($P < 0.05$)。随机森林分析采用 R 语言的 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 Smartpls 软件的偏最小二乘法 (PLS) 方法,构建结构方程模型,分析生物培肥、线虫群落结构、土壤养分有效性对光合碳在地上、地下部分配以及玉米生物量的直接和间接影响。其中线虫群落、线虫生态指数,以及速效养分均为潜在变量,每个潜在变量包括 2~3 个观测变量;而地上部光合碳含量、地下部光合碳含量和地上部生物量均是观测变量。

2 结果

2.1 生物培肥下土壤养分含量、玉米生物量和根冠比

图 1 可见, 生物培肥显著影响了土壤养分含量 ($P < 0.05$)。与 FO 处理相比, 添加线虫 (FON 和 FOPN 处理) 显著提高了土壤全碳的含量 ($P < 0.05$), 单独添加菌剂 (FOP 处理) 对土壤全碳没有显著影响 (图 1a)。与 FO 处理相比, FOP、FON、FOPN 处理均显著提高了土壤全氮含量 ($P < 0.05$), 其中 FOPN 处理最高 (图 1b)。土壤全磷含量介于 $1.11 \sim 1.65 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 其中 FOP 处理显著高于 FO 处理 (图 1c, $P < 0.05$)。土壤碱解氮与土壤有效磷具有相同的变化趋势, 表现为 $\text{FOPN} > \text{FON} > \text{FOP} > \text{FO}$ (图 1d, 图 1e)。生物培肥也显著影响了玉米地上部和地下部生物量 (图 1f)。FOP、FON 和 FOPN 处理中玉米地上部生物量较 FO 处理显著提高 ($P < 0.05$), 增幅分别为 36.8%、38.7%和 42.6%。与 FO 处理相比, FOP、FON 和 FOPN 处理的玉米地下部生物量分别提高 20.1%、31.5%和 14.4%, 其中 FON 处理差异达到显著水平 ($P < 0.05$)。与 FO 处理相比, 各生物培肥处理均降低玉米生物量的根冠比 (图 1f)。



注: FO: 施加化肥+有机肥; FOP: 施加化肥+有机肥+中慢生根瘤菌; FON: 施加化肥+有机肥+线虫; FOPN: 施加化肥+有机肥+中慢生根瘤菌+线虫。不同小字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。图中误差线为标准误。下同。Note: FO, application of chemical fertilizer + organic manure; FOP, application of chemical fertilizer + organic manure + Mesorhizobium; FON, application of chemical fertilizer + organic manure + nematodes; FOPN, application of chemical fertilizer + organic manure + Mesorhizobium + nematodes. Different lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level. The error bars shown are the standard error. The same below

图 1 生物培肥对土壤化学性质和玉米生物量的影响

Fig. 1 Effects of biological fertilization on soil chemical properties and corn biomass

2.2 不同生物培肥下 ^{13}C -光合碳的分配

生物培肥显著改变了玉米地上部、地下部及土壤中 ^{13}C -光合碳的分配比例 ($P < 0.05$)。具体而言, 生物培肥显著促进了 ^{13}C -光合碳在玉米地上部的累积 ($P < 0.05$), 其中 FOPN 处理提高幅度最大, 较 FO 处理增加了 24%, 其次为 FON 和 FOP 处理, 分别较 FO 处理提高了 23% 和 21% (图 2a)。 ^{13}C -光合碳在玉米地下部的分布趋势与地上部基本一致, 与 FO 处理相比, FOPN、FON 和 FOP 处理分别使 ^{13}C -光合碳在玉米地下部分布提高了 35.6%、28.1%和 7.1%。

与 FO 处理相比,各生物培肥处理下地下-地上部 ^{13}C -光合碳分配比均呈下降趋势(图 2a)。在土壤中的分配方面,与 FO 处理相比,FON 和 FOPN 处理显著提高了 ^{13}C -光合碳在土壤中的累积($P<0.05$),而 FOP 处理降低了其在土壤中的累积(图 2b)。在植物-土壤光合碳系统中,FOP 处理提高了光合碳在玉米下部的分配比例,FOPN 处理提高了光合碳在玉米地上部的分配比例(图 2c)。

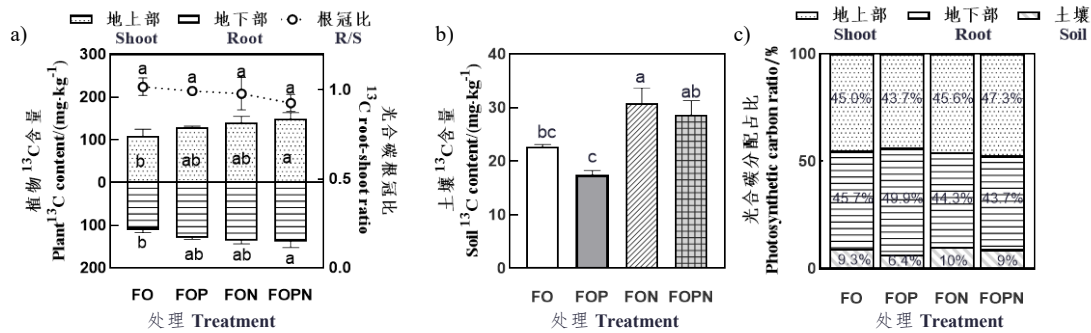


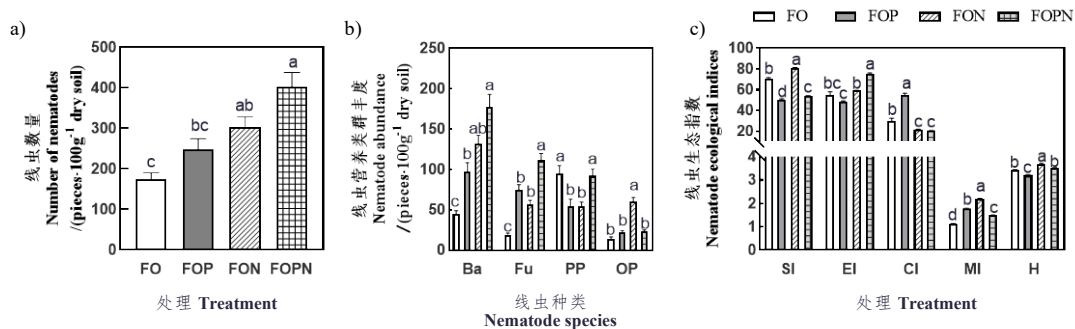
图 2 不同生物培肥处理对 ^{13}C -光合碳在植物地上部、地下部以及土壤中分配的影响

Fig. 2 Effects of different biological fertilization treatments on the distribution of ^{13}C photosynthetic carbon in the aboveground and underground parts of plants and in the soil

2.3 不同生物培肥下线虫数量及生态指数

生物培肥显著提高了线虫数量 ($P<0.05$),与 FO 处理相比,FOP、FON 和 FOPN 处理分别提高了 42.7%、74.4%和 135.5% (图 3a)。不同生物培肥下线虫营养类群丰度差异显著(图 3b, $P<0.05$)。食细菌线虫数量占总线虫数量的 25.1%~44.7%,其在各处理中的趋势与总线虫数量相似,即 FOPN>FON>FOP>FO。FOPN 处理下食真菌线虫丰度最高,是 FO、FOP 和 FON 处理的 5.9 倍、1.5 倍和 2.0 倍。植食性线虫在 FO 和 FOPN 处理的丰度显著高于 FOP 和 FON 处理 ($P<0.05$),其中 FO 处理中的植食性线虫为有害的肾状属线虫,FOPN 处理中的线虫以非病害线虫为主。杂食性/捕食性线虫丰度在 FON 处理中最高,而在其他处理中无显著差异。

选取 Shannon 指数、结构指数、富集指数、通道指数和自由生活线虫成熟指数表征生物培肥对土壤线虫生态指数的影响(图 3c)。FON 处理下 Shannon 指数显著高于 FO、FOP 和 FOPN 处理 ($P<0.05$),而 FOPN 与 FO 处理差异不明显。结构指数在各处理中表现为 FON>FO>FOPN>FOP。FOPN 处理下富集指数显著高于 FO、FOP 和 FON 处理 ($P<0.05$),增幅分别为 38.0%、55.8%和 27.7%。通道指数在各处理中表现为 FOP>FO>FON>FOPN,自由生活线虫成熟指数在 FON 处理中最高,分别是 FO、FOP 和 FOPN 处理的 1.9 倍、1.2 倍和 1.3 倍。



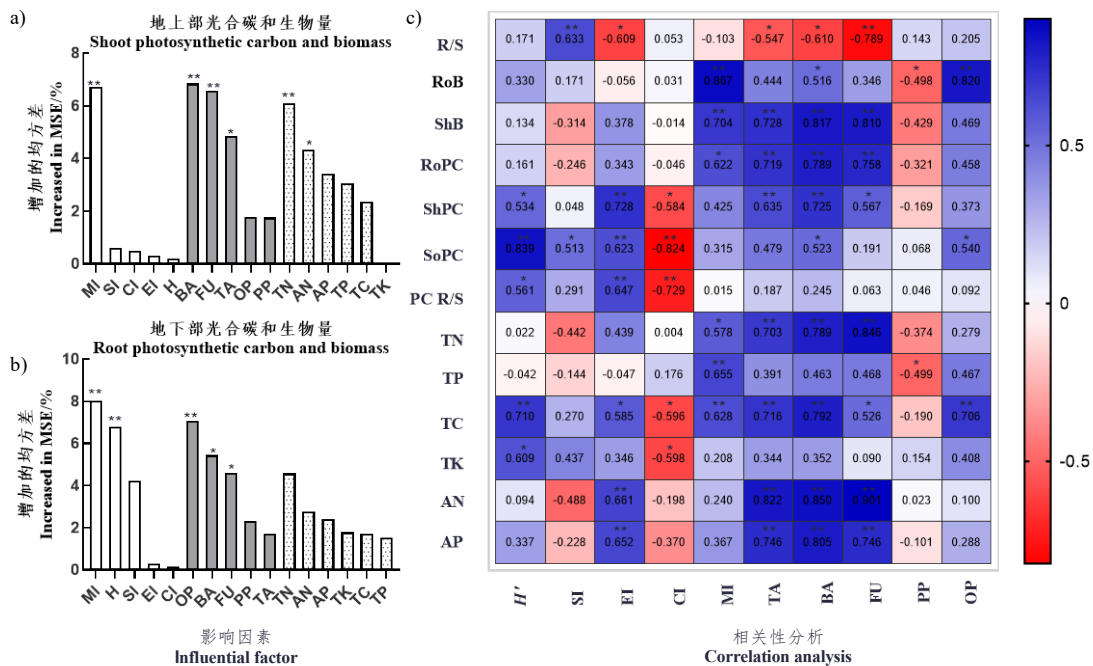
注: Ba、Fu、PP 和 OP 分别代表食细菌、食真菌、植食性和杂食性/捕食性线虫, H、SI、EI、CI 和 MI 分别代表 Shannon 指数、结构指数、富集指数、通道指数和自由生活线虫成熟指数。下同。Note: Ba, Fu, PP and OP respectively represent bacterivorous, fungivorous, herbivorous and omnivorous/predatory nematodes. SI, EI, CI and MI respectively represent structural index, enrichment index, channel index and free-living nematode maturity index. The same below.

图3 不同生物培肥对线虫的数量和生态指标影响

Fig. 3 Effects of different biological fertilization on the number and ecological indexes of nematodes

2.4 土壤养分、线虫群落结构、光合碳分配与玉米生物量的关系

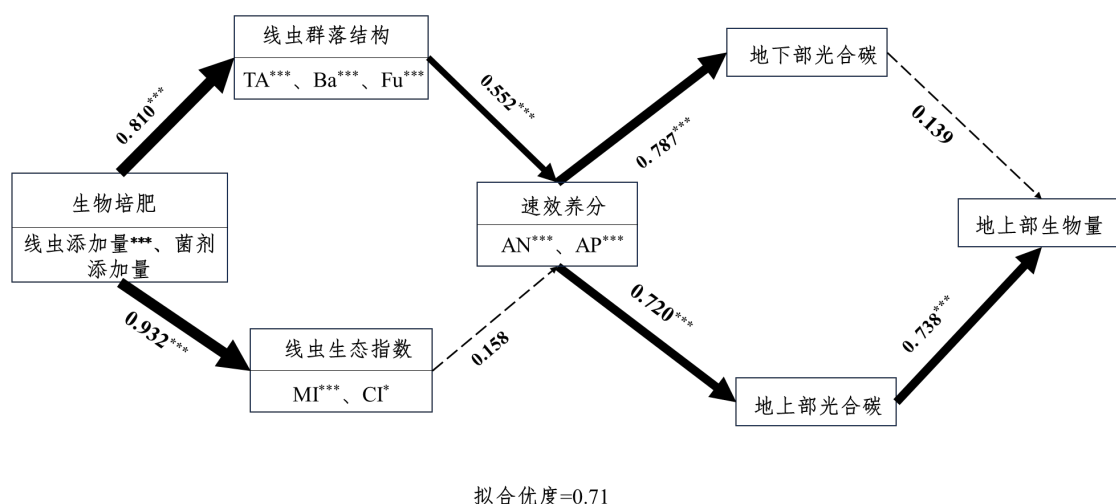
通过随机森林分析评估影响光合碳在玉米地上、地下部分分配的主要影响因子(图4a,图4b),结果表明,食细菌线虫丰度(6.9%)、自由生活线虫成熟指数(7.0%)、食真菌线虫丰度(6.6%)、土壤全氮(6.1%)、总线虫数量(4.9%)和碱解氮(4.4%)显著影响光合碳在玉米地上部的分配及其生物量($P<0.05$)。自由生活线虫成熟指数(8.0%)、杂食性/捕食性线虫(7.1%)、Shannon指数(6.8%)、食细菌线虫(5.5%)、食真菌线虫(4.6%)、和全氮(4.6%)显著影响了光合碳在玉米地下部的分配及其生物量($P<0.05$)。相关性分析表明(图4c),线虫群落组成(总线虫数量、食细菌线虫和食真菌线虫数量)和线虫生态指数(成熟度指数等)与土壤速效养分以及地上部光合碳含量均呈显著正相关($P<0.05$)。综合Pearson相关性分析与随机森林分析,筛选出土壤碱解氮、有效磷、土壤线虫总数量、食细菌线虫丰度、食真菌线虫丰度、结构指数、成熟指数构建结构方程模型,解析光合碳分配及地上部生物量的直接和间接影响因子(图5)。结果表明,生物培肥,尤其是添加线虫,通过改变线虫群落结构(路径指数0.810, $P<0.001$),提高土壤速效养分(路径系数0.552, $P<0.001$),同时提高了玉米地上部(路径系数0.720, $P<0.001$)和地下部光合碳(路径系数0.787, $P<0.001$)的含量,最终对玉米地上部生物量产生正效应。



注: RoB、ShB 和 R/S 分别表示地下部生物量、地上部生物量和玉米根冠比; RoPC、ShPC、SoPC 和 PC R/S 分别表示地下部光合碳、地上部光合碳、土壤光合碳和光合碳根冠比; TN、TP、TC、TK、AN 和 AP 分别表示全氮、全磷、全碳、全钾、碱解氮和有效磷。*表示 $P<0.05$, **表示 $P<0.01$, ***表示 $P<0.001$ 。下同。Note: RoB, ShB and R/S respectively represent underground biomass, aboveground biomass and root-shoot ratio of maize; RoPC, ShPC, SoPC and PC R/S respectively represent the photosynthetic carbon in underground, aboveground, soil and the root-shoot ratio of photosynthetic carbon; TN, TP, TC, TK, AN and AP respectively represent total nitrogen, total phosphorus, total carbon, total potassium, alkali-hydrolyzable nitrogen and available phosphorus. * means $P<0.05$, ** means $P<0.01$, *** means $P<0.001$. The same below.

图4 光合碳在玉米地上、地下部分分配的主要影响因子

Fig. 4 Main influencing factors of photosynthetic carbon allocation in aboveground and underground parts of maize



注：箭头旁边的数字表示路径系数，线条粗细表示相关性大小，实线表示显著相关，虚线表示不显著；测量变量的星号表示该测量变量对潜在变量的影响显著，箭头上数字的星号表示该路径的显著性；*表示 $P < 0.05$ ，**表示 $P < 0.01$ ，***表示 $P < 0.001$ ；
Note: The numbers adjacent to arrows denote path coefficients; line thickness indicates the magnitude of correlations; solid lines represent significant correlations, while dashed lines indicate non-significant relationships. Asterisks (*) on measured variables signify significant influence of that measured variable on the latent variable; asterisks on arrowhead numbers indicate the significance level of that path. Significance codes: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

图 5 土壤化学性质、线虫生态指数、光合碳与玉米地上地下部生物量结构方程模型

Fig. 5 Structural equation model of soil chemical properties, nematode ecological index, photosynthetic carbon and aboveground and underground biomass of maize

3 讨论

3.1 生物培肥对土壤养分的影响

生物培肥处理提高了土壤全量和速效养分含量（图 1），与前人研究结果一致^[18]。其中，FOP 和 FONP 处理中添加的中慢生根瘤菌能将大气中的氮气转化成铵态氮，增加了土壤全氮和碱解氮含量（图 1d）^[19]。FOP 处理的中慢生根瘤菌能够增加土壤中碱性磷酸酶（ALP）的活性，将土壤中的有机磷转化为无机磷^[20]。然而添加菌剂对土壤全量和速效养分的影响低于添加线虫，这是由于线虫-微生物的级联效应对养分转化的影响强于菌剂的直接作用。虽然添加菌剂可以直接增加功能微生物的丰度，提高微生物代谢活性，但菌剂添加后需要时间定殖并与土著微生物互作形成稳定微生物网络，需要更长的作用时间；并且单纯添加菌剂时，细菌缺乏死亡压力，可能进入稳态而降低活性^[12]。而线虫的捕食压力会迫使细菌高速且持续地繁殖并分泌更多胞外酶，通过线虫-微生物的级联效应可以更高效地促进土壤中氮磷等养分转化^[21]；并且线虫在土壤中移动时会扰动微环境，促进氧气扩散和养分混合，这种物理效应可能较菌剂的生物化学效应更快速直接地影响土壤养分转化^[22]。在添加菌剂的同时添加线虫，可通过线虫捕食作用激发微生物代谢活性，以生态级联效应放大菌剂对土壤养分的转化效能，从而实现最佳改良效果。

3.2 生物培肥对线虫群落结构的影响

与前期研究一致，生物培肥可以显著提高食细菌和食真菌线虫的数量从而改良线虫群落组成^[12]。生物培肥可以通过接种食细菌线虫可以直接提高食细菌线虫的丰度；也可以通过接种细菌菌剂，为食细菌线虫提供了丰富的食物资源，从而促进其数量的增加（图 3b）^[5]。食真菌

线虫丰度的增加可能是由于接种的菌剂或食细菌线虫通过促进土壤养分转化,提升土壤养分可利用性和养分库容,从而改善食真菌线虫的生存环境,间接促进了食真菌线虫总数量增加^[23-24]。此外,研究发现植食性线虫的丰度显著降低,尤其是肾状属等有害线虫的丰度降低,这可能是由于食细菌和食真菌线虫丰度增加,占据了根际生态位,减少了植食性线虫的寄生微生境有关^[7]。线虫生态指数既可表征群落结构特征,又能反映土壤养分动态,二者相互印证,共同指示生物培肥对土壤改良的协同效应^[21]。EI 指数表征快速生长型线虫(c-p 1-2 类)对速效养分增加的相应,FOPN 处理中 EI 指数最高,该结果与 FOPN 处理对土壤全量和速效养分状况的提升最为显著的结果一致(图 1a、图 1b 和图 3c)。结构指数和自由生活线虫成熟指数用于表征生物培肥后土壤食物网的复杂性和稳定性^[25],FOPN 处理(线虫+菌剂)的 MI 值显著低于 FON 处理(单加线虫),可能由于菌剂输入为线虫提供了富营养基底,促使快速生长型线虫(c-p 1-2 类)丰度激增,进而降低 MI 指数^[17]。上述线虫生态指数的结果均表明 FOPN 处理中快速生长型线虫的丰度增加,该类线虫丰度增加可促进养分快速转化,从而提高养分有效性^[26]。

3.3 生物培肥介导光合碳分配提升玉米生物量机制

前期研究表明,食细菌线虫和食真菌线虫可以提高作物产量^[17],但对于光合碳在地上部、地下部的分配特征及其机制缺少相关研究。本研究表明,生物培肥处理下,添加线虫,尤其是 FOPN 处理提高了土壤全量和速效养分,当土壤养分有效性增高时,植物根系无需通过增殖扩大土壤接触面积即可获取充足养分,因此驱动植物碳分配策略转变,减少向根系的碳分配,促使光合碳优先供给并累积于玉米地上部,最终增加其生物量^[27]。这一结果与前期研究发现的养分有效性调控碳分配的机制一致,即化肥及绿肥等有机物还田通过提高土壤速效氮磷含量,使水稻光合产物更多分配至地上部,从而降低地下部生物量占比^[28-30]。值得注意的是,生物培肥虽减少光合碳地下分配比例,却通过养分介导的生长促进效应提升玉米整体碳同化能力,尤其是 FOPN 处理中,地上部、地下部光合碳,以及通过根系分泌物进入土壤中的光合碳含量的绝对值,均显著提高,这与前期化肥及绿肥还田下光合碳总量增加的结果一致^[31]。上述结果证实,生物培肥可协同提升土壤光合碳累积与作物产量,形成“丰产增碳”的碳分配优化范式,为协同提升土壤有机碳库与粮食产能提供了可操作的农艺途径^[32-33]。综上所述,生物培肥通过接种线虫促进养分转化,提高土壤全量和速效养分,提高植物光合同化效率,促进光合碳向地上部累积,从而提升了玉米地上部生物量及其生产力。

4 结 论

生物培肥显著影响了线虫群落结构,调控了玉米光合碳分配及其生产力,其中以 FOPN 处理影响最为显著。不同生物培肥处理显著增加了土壤养分含量,提高了食细菌和食真菌线虫的丰度,改变了线虫群落组成,线虫群落结构通过增加玉米地上部光合碳含量,从而提升玉米生产力。本研究强调了线虫对光合碳在作物-土壤系统中分配和累积的重要作用,为深入理解生物培肥在优化线虫群落结构和提高作物地上部产量提供了新的线索,有助于揭示生物培肥下红壤区地力与产能协同提升的机制。

参考文献 (References)

- [1] 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.]
- [2] Li T Q, Hao D. Current situation of “non-grain production” of cultivated land in China and the research progress of re-tillage and fertilization technology[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(6): 1703-1712. [李廷强, 郝点. 我国耕地“非粮化”现状及其复耕培肥技术研究进展[J]. 应用生态学报, 2023, 34(6): 1703-1712.]

- [3] 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.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] Huang J H, Chen J, Huang T Y, et al. Soil nematode biodiversity mediates the impact of altered precipitation on dryland agroecosystem multifunctionality in the loess tableland area of China[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2024, 376: 109221.
- [7] Shen F, Guo R, Zhu T B, et al. Effect of combined application of vermicompost and probiotics on soil nematode communities in greenhouse tomato field[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2016, 53(4): 1015-1026. [申飞, 郭瑞, 朱同彬, 等. 蚓粪和益生菌配施对设施番茄地土壤线虫群落的影响[J]. *土壤学报*, 2016, 53(4): 1015-1026.]
- [8] Zhu T B, Yang C, Wang J, et al. Bacterivore nematodes stimulate soil gross N transformation rates depending on their species[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(1): 107-118.
- [9] Li P F, Jiang C Y, Li Z P. Effect of different fertilization methods on distribution of photosynthetic carbon in peanut-soil system using ^{13}C pulse labeling technique[J]. *Soils*, 2019, 51(5): 923-928. [李鹏发, 江春玉, 李忠佩. 不同施肥处理对光合碳在花生-土壤系统中分配的影响[J]. *土壤*, 2019, 51(5): 923-928.]
- [10] Wang C, Sun H F, Zhang X X, et al. Contributions of photosynthate carbon to methane emissions from rice paddies cultivated using different organic amendment methods: Results from an in situ ^{13}C -labelling study[J]. *Geoderma*, 2021, 402: 115190.
- [11] Shen Q R, Yin S X, Yang C G, et al. Application of ^{13}C labelling technique to soil science and plant nutrition[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2000, 6(1): 98-105. [沈其荣, 殷士学, 杨超光, 等. ^{13}C 标记技术在土壤和植物营养研究中的应用[J]. *植物营养与肥料学报*, 2000, 6(1): 98-105.]
- [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] Jiang Y J, Sun B, Jin C, et al. Soil aggregate stratification of nematodes and microbial communities affects the metabolic quotient in an acid soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, 60: 1-9.
- [14] Li P F, Liu J, Saleem M, et al. Reduced chemodiversity suppresses rhizosphere microbiome functioning in the mono-cropped agroecosystems[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 108.
- [15] Gong H Q, Yin Y L, Chen Z, et al. A dynamic optimization of soil phosphorus status approach could reduce phosphorus fertilizer use by half in China[J]. *Nature Communications*, 2025, 16: 976.
- [16] Liu P, Jiang C Y, Li Z P. Quantitative research on effects of nitrogen application rate on distribution of photosynthetic carbon in rice-soil system using ^{13}C pulse labeling technique[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2015, 52(3): 567-575. [刘萍, 江春玉, 李忠佩. ^{13}C 脉冲标记定量研究施氮量对光合碳在水稻-土壤系统中分布的影响[J]. *土壤学报*, 2015, 52(3): 567-575.]
- [17] Shi G P, Luan L, Zhu G F, et al. Interaction between nematodes and bacteria enhances soil carbon sequestration under organic material amendments[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1155088.
- [18] Zhang Q, Hu C S, Liu B B, et al. Influence of combined application of bioorganic fertilizer and chemical fertilizer on lettuce growth and soil environment[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2023, 31(5): 725-741. [张庆, 胡春胜, 刘彬彬, 等. 生物有机肥配施化肥对生菜生长和土壤环境的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2023, 31(5): 725-741.]
- [19] Pu Q, Tan Z Y, Peng G X, et al. Advances in rhizobia taxonomy[J]. *Microbiology China*, 2016, 43(3): 619-633. [蒲强, 谭志远, 彭桂香, 等. 根瘤菌分类的新进展[J]. *微生物学通报*, 2016, 43(3): 619-633.]
- [20] Wei W L, Ma M C, Jiang X, et al. Soil P-stimulating bacterial communities: Response and effect assessment of long-term fertilizer and rhizobium inoculant application[J]. *Environmental Microbiome*, 2024, 19(1): 86.
- [21] 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.
- [22] Angst G, Potapov A, Joly F X, et al. Conceptualizing soil fauna effects on labile and stabilized soil organic matter[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 5005.

- [23] Wu J H. Effect of microbivorous nematodes on plant growth and soil nutrient cycling: A review[J]. Biodiversity Science, 2007, 15(2): 124.
- [24] Du Y J, Gao G L, Chen L H, et al. Effects of soil microbial films on sand fixation and water retention characteristics of aeolian soils[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2020, 36(17): 98-105. [杜宇佳, 高广磊, 陈丽华, 等. 土壤微生物膜对风沙土固沙保水特性的影响[J]. 农业工程学报, 2020, 36(17): 98-105.]
- [25] Chen Y F, Han X M, Li Y F, et al. Approach of nematode fauna analysis indicate the structure and function of soil food web[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(5): 1072-1084. [陈云峰, 韩雪梅, 李钰飞, 等. 线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能研究进展[J]. 生态学报, 2014, 34(5): 1072-1084.]
- [26] 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.
- [27] Wang L Y, Liao D, Rengel Z, et al. Soil-plant-microbe interactions in the rhizosphere: incremental amplification induced by localized fertilization[J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2025, 12(1): 57-68.
- [28] Liu W M, Shu Y Q, Xia Y H, et al. Distribution and stabilization of photosynthetic carbon in rice-soil system under long-term multiple cropping of green manure[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(4): 1067-1076. [刘伟民, 舒业勤, 夏银行, 等. 长期复种绿肥下光合碳在水稻-土壤系统中的分配与稳定[J]. 土壤学报, 2023, 60(4): 1067-1076.]
- [29] Liu K L, Zhang H M, Han T F, et al. Effects of long-term application of chemical and organic fertilizers on root biomass and nutrient in double cropping rice system[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(18): 3540-3548. [柳开楼, 张会民, 韩天富, 等. 长期化肥和有机肥施用对双季稻根茬生物量及养分积累特征的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(18): 3540-3548.]
- [30] Wang Y Y, Xiao M L, Zhang Y, et al. Allocation and stabilization responses of rice photosynthetic carbon in the plant-soil system to phosphorus application[J]. Environmental Science, 2019, 40(4): 1957-1964. [王莹莹, 肖谋良, 张昀, 等. 水稻光合碳在植株-土壤系统中分配与稳定对施磷的响应[J]. 环境科学, 2019, 40(4): 1957-1964.]
- [31] Zhou G P, Li G L, Liang H, et al. Green manure coupled with straw returning increases soil organic carbon via decreased priming effect and enhanced microbial carbon pump[J]. Global Change Biology, 2025, 31(5): e70232.
- [32] Qiao Y F, Han X Z, Zhao L P. The respond of photosynthetic carbon allocation of maize to long-term fertilization[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2010, 24(4): 208-212. [乔云发, 韩晓增, 赵兰坡. 长期定量施肥对玉米光合碳分配的影响[J]. 水土保持学报, 2010, 24(4): 208-212.]
- [33] Mathew I, Shimelis H, Mutema M, et al. Selection of wheat genotypes for biomass allocation to improve drought tolerance and carbon sequestration into soils[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2019, 205(4): 385-400.

(责任编辑: 卢萍)