

生物炭调控土壤细菌群落结构影响磷有效性的作用机制

焦扬¹, 李颖¹, 朱剑琴¹, 李婧¹, 孙丽娜¹, 张娣^{1,2}, 李奕萌¹, 王继华^{1*}

1 哈尔滨师范大学 生命科学与技术学院, 黑龙江 哈尔滨

2 黑龙江农业经济职业学院, 黑龙江 牡丹江

焦扬, 李颖, 朱剑琴, 李婧, 孙丽娜, 张娣, 李奕萌, 王继华. 生物炭调控土壤细菌群落结构影响磷有效性的作用机制[J]. 微生物学报, 2025, 65(8): 3365-3382.

JIAO Yang, LI Ying, ZHU Jianqin, LI Jing, SUN Lina, ZHANG Di, LI Yimeng, WANG Jihua. Biochar regulates the soil bacterial community structure to affect phosphorus availability[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(8): 3365-3382.

摘要: 【目的】探究生物炭通过改变土壤细菌群落结构进而影响土壤磷有效性的作用机制。【方法】运用宏基因组学技术研究不同剂量生物炭(CK: 0 kg/hm²; T1: 300 kg/hm²; T2: 600 kg/hm²; T3: 900 kg/hm²)处理下土壤细菌群落及磷循环相关功能基因的变化。【结果】施加生物炭显著提高土壤无机磷(inorganic phosphorus, IP)、微生物量磷(microbial biomass phosphorus, MBP)含量和碱性磷酸酶(alkaline phosphatase, ALP)活性, 其中 T2 处理下的增幅分别为 21.75%、699.39%、34.00%。施用生物炭改变了土壤细菌的多样性与丰富度, 显著富集了放线菌门(*Actinobacteriota*)、酸杆菌门(*Acidobacteria*)、绿屈挠菌门(*Chloroflexota*)、热假单胞菌门(*Thermoproteota*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)、类诺卡氏属(*Nocardioides*)以及鞘脂菌属(*Sphingobium*)。土壤 pH、含水量、有机质(soil organic matter, SOM)、IP、MBP 和速效磷(available phosphorus, AP)是影响细菌群落的关键因子。在磷循环功能基因方面, 施用生物炭显著提高了有机磷矿化基因 *phoD* 的丰度, T2 处理较 CK 处理增加 9.28%, 且 *phoD* 的丰度与全磷(total phosphorus, TP)、AP 及 MBP 含量显著相关。【结论】生物炭通过调控土壤细菌群落结构提升磷有效性, 为生物炭在农田磷素管理中的应用提供了理论依据。

关键词: 生物炭施加; 土壤细菌群落结构; 磷有效性; 作用机制

资助项目: 黑龙江省高等学校基本科研业务费项目(2021-KYYWF-0172); 新一轮黑龙江省“双一流”学科协同创新成果项目(LJGXCG2024-P30)

This work was supported by the Project of Basic Scientific Research Business Expenses for Higher Education Institutions in Heilongjiang Province (2021-KYYWF-0172) and the A New Round of Heilongjiang Province “Double First-class” Discipline Collaborative Innovation Achievement Project (LJGXCG2024-P30).

*Corresponding author. E-mail: wangjihua333@hotmail.com

Received: 2025-02-28; Accepted: 2025-06-28; Published online: 2025-07-14

Biochar regulates the soil bacterial community structure to affect phosphorus availability

JIAO Yang¹, LI Ying¹, ZHU Jianqin¹, LI Jing¹, SUN Lina¹, ZHANG Di^{1,2}, LI Yimeng¹, WANG Jihua^{1*}

1 College of Life Science and Technology, Harbin Normal University, Harbin, Heilongjiang, China

2 Heilongjiang Agricultural Economy Vocational College, Mudanjiang, Heilongjiang, China

Abstract: [Objective] To explore the mechanism by which biochar alters the soil bacterial community structure and thereby affects the availability of soil phosphorus. [Methods] This study employed metagenomic techniques to investigate the soil bacterial communities and microbial functional genes involved in the phosphorus cycle after the application of biochar at different doses (CK: 0 kg/hm², T1: 300 kg/hm², T2: 600 kg/hm², and T3: 900 kg/hm²). [Results] The application of biochar significantly increased inorganic phosphorus, microbial biomass phosphorus, and alkaline phosphatase activity, which showed the increases of 21.75%, 699.39%, and 34.00%, respectively, under T2 treatment. Furthermore, the application of biochar changed the diversity and richness of soil microorganisms, especially bacteria, mainly enriching *Actinobacteriota*, *Acidobacteria*, *Chloroflexota*, *Thermoproteota*, *Gemmatimonadota*, *Nocardioides*, and *Sphingobium*. Soil pH, water content, organic matter, inorganic phosphorus, microbial biomass phosphorus, and available phosphorus were important factors influencing soil microbial communities. In addition, biochar significantly increased the abundance of the organic phosphorus mineralization-associated gene *phoD*, T2 increased by 9.28% compared with CK, and the abundance of *phoD* was significantly affected by total phosphorus, available phosphorus, and microbial biomass phosphorus content in the soil. [Conclusion] The application of biochar can enhance phosphorus availability by regulating soil bacterial community structure. The findings provide a theoretical basis for the application of biochar in improving phosphorus availability in farmland soil.

Keywords: application of biochar; soil bacterial community structure; phosphorus availability; mechanism

磷是植物生长发育过程中的重要元素^[1]。植物主要从土壤中吸收磷，但土壤中 95% 以上的磷以植物难以吸收利用的形态存在^[1-4]。施用磷肥虽能在短期内缓解土壤缺磷状况^[2]，但其利用率仅为 10%–25%，大部分磷被土壤吸附固定，植物无法利用^[3]。长期施用磷肥还会导致植物根际土壤微生态恶化^[4]以及水体富营养化等问题^[5]。土壤磷可分为有机磷(organophosphorous, OP)和无机磷(inorganic phosphorus, IP)两大类^[6]，

其中 IP 是植物可利用磷的主要来源^[7]。因此提高土壤磷有效性已成为土壤磷研究亟需解决的关键问题。

生物炭由农林废弃物或禽畜粪便经热解制得，具有比表面积大、孔隙发达等特点^[8]，能够改善土壤结构并影响养分转化^[9]。大量研究表明，生物炭可提高土壤磷有效性^[10]，原因在于：(1) 提高土壤 pH，降低磷的吸附固定；(2) 发达的孔隙结构可减少磷淋失^[11]。此外，生物炭富

含的有机质(soil organic matter, SOM)能为土壤微生物提供良好的栖息环境, 改变细菌群落结构^[4], 促进其定殖与生长^[11]。土壤微生物在磷循环中起着核心作用, 通过有机磷矿化作用为植物提供 IP, 这一过程主要依赖微生物分泌的磷酸酶^[12]。土壤微生物分泌的磷酸酶在这个过程中发挥了主要作用^[13]。碱性磷酸酶(alkaline phosphatase, ALP)是研究最为广泛的磷酸酶, 其活性可直接反映土壤有机磷矿化潜力^[14]。微生物的矿化能力源于磷酸酶编码基因, 包括 *phoA*、*phoD* 和 *phoX*, 其中 *phoD* 是 ALP 最具代表性的基因^[15]。施用生物炭可增强 *phoD* 基因表达和 ALP 活性^[16-19]。耕地土壤中含 *phoD* 基因的微生物可促进 ALP 分泌并矿化有机磷^[20], 其优势类群包括放线菌门(*Actinobacteriota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*)^[21-23]。

本研究通过不同剂量生物炭的大田试验, 定量分析土壤全磷(total phosphorus, TP)、速效磷(available phosphorus, AP)、无机磷(inorganic phosphorus, IP)和微生物量磷(microbial biomass phosphorus, MBP); 采用宏基因组技术测定磷循环功能基因及相关微生物类群丰度, 解析微生物类群、磷循环基因与土壤磷组分的关系。本研究旨在阐明不同剂量生物炭对土壤磷有效性的影响、微生物在土壤磷循环中的作用, 以及生物炭如何通过调控磷循环微生物与功能基因进而影响土壤磷有效性的机制。

1 材料与方法

1.1 试验区概况与试验设计

试验田位于黑龙江省哈尔滨市(45°52'10"N, 126°33'20"E), 年平均气温 5.5 °C 左右, 年平均降水量 569.1 mm。设置 4 个生物炭施用量: CK (0 kg/hm²)、T1 (300 kg/hm²)、T2 (600 kg/hm²)、T3 (900 kg/hm²)。每个小区长 3 m、宽 0.5 m, 设 3 次重复。2022 年 5 月播种大豆品种‘黑农

551’, 播种前一次性基施: 尿素(N 46.4%, 38 kg/hm²)、硫酸钾(K₂O 51%, 45 kg/hm²)、磷酸二铵(N 18%、P₂O₅ 46%, 150 kg/hm²), P₂O₅ 施用量为 69 kg/hm²。生物炭(河南立泽环保科技有限公司)的理化性质: 水分 10.26%, 全氮(total nitrogen, TN) 8.51 g/kg, 全磷(total phosphorus, TP) 2.34 g/kg, 全钾(total potassium, TK) 2.34 g/kg, P₂O₅ 5.53 g/kg, K₂O 19.15 g/kg, 有机碳 510.90 g/kg, pH 8.1 左右。

1.2 样品采集与测定

大豆结荚期采集 0–20 cm 表层土壤, 按“五点梅花法”在每个小区取 5 钻混匀, 均分为 3 份。风干后分别过 0.5 mm 及 0.15 mm 筛, 用于常规理化分析; -80 °C 保存用于宏基因组测序; 4 °C 保存用于碱性磷酸酶活性测定。

1.2.1 土壤特性的测定

土壤全磷、速效磷的测定采用钼锑抗比色法; 微生物量磷的测定采用氯仿熏蒸浸提-钼锑抗比色法; 无机磷的测定采用 SMT 分级法; 土壤 pH 使用 pH 仪测定; 土壤含水量采用点位法测定^[24]。土壤碱性磷酸酶活性采用磷酸苯二钠比色法测定^[25]。

1.2.2 大豆根际土壤细菌群落结构的测定

称取各组土壤 10 g, 去除杂质后置于无菌离心管, 用干冰保藏送样, 于上海派森诺生物科技股份有限公司进行土壤样本总 DNA 的提取与文库构建。使用土壤 DNA 试剂盒(Omega 公司)提取土壤中总微生物基因组的 DNA 样本。检测其浓度和纯度, DNA 浓度检测使用 Qubit 4 荧光计, 并用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 质量。将调整好浓度的 DNA 工作液于 4 °C 保存, 储存液于 -20 °C 保存。基于 Illumina NovaSeq 高通量测序平台, 采用全基因组鸟枪法策略, 用 Illumina NovaSeq Nano DNA LT 试剂盒处理菌群宏基因组的总 DNA, 将其随机打断形成短片段, 构建合适长度的插入文库, 利用 Illumina

NovaSeq 平台对上述文库进行双端测序。处理土壤宏基因组测序原始数据, 基于软件 Kaiju 以及 NCBI-nr (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)对 reads 序列进行物种注释, 并将物种注释的信息与注释到该物种上的 reads 序列数目进行统计分析, 得到本研究各处理组土壤中细菌群落在界、门、纲、目、科、属、种各分类水平上的物种相对丰度表。

1.2.3 土壤磷循环功能基因的测定

基于 NCBI-nr 数据库对各样本的 reads 序列进行物种与功能注释, 将各样本的高质量读取映射到预测的基因序列上, 并将非冗余基因集的氨基酸序列与 KEGG (Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG) (<https://www.kegg.jp/kegg/kegg1.html>)、PCyc (phosphorus-cycling-database, PCyc) (<https://github.com/ZengJiaxiong/Phosphorus-cycling-data-base>)数据库进行功能注释, 明确相关基因对应的功能。根据 KEGG、PCyc 数据库的注释结果获得各样本的功能注释与分类分配, 以便进一步分析。

1.3 数据分析

利用 SPSS 27 分析试验数据, 用 Duncan 法对不同剂量生物炭处理后的土壤磷组分含量、碱性磷酸酶活性及微生物磷循环基因丰度进行差异显著性分析, 并用 Origin 2021 软件绘制柱状图。通过 SPSS 27 对土壤性质与微生物磷循环基因丰度进行 Spearman 相关性分析, 计算其 R 值和 P 值。用 R 软件计算土壤细菌群落多样性指数, 并基于 Bray-Curtis 距离进行主成分分析(principal component analysis, PCoA)及 NMDS 分析。通过冗余分析(redundancy analysis, RDA)反映土壤性质与细菌群落组成之间的关系。相关结果分析在联川生物云平台(<https://www.omicstudio.cn/tool>)及派森诺基因云平台(<https://www.genescloud.cn/home>)完成。

2 结果与分析

2.1 生物炭施加量对土壤特性的影响

2.1.1 生物炭施加量对土壤理化性质的影响

施加不同剂量生物炭后, 土壤理化性质发生显著变化。土壤 pH、含水量、有机质(soil organic matter, SOM)含量随生物炭施加量的增加而改变(图 1A–1C)。其中, T3 土壤含水量较 CK 增加 10 倍左右; 与 CK 相比, T2、T3 土壤 TN 含量分别增加 7.04% 和 9.67% (图 1D); 土壤 TP 含量呈先降低后上升的趋势(图 1E), 其中 T2 土壤 TP 含量最低; 土壤 TK 含量无显著差异(图 1F)。

施加不同剂量生物炭后, 土壤磷组分含量也发生了显著变化(图 2)。随着生物炭施加量的增加, IP 与 MBP 的含量逐渐增加。相较于 CK, T1、T2、T3 的 IP 含量分别增加 18.04%、21.75%、4.57%, MBP 含量分别增加 374.90%、699.39%、199.96%。AP 与 TP 的变化趋势一致, 均呈先下降后上升。

2.1.2 生物炭施加量对土壤酶活性的影响

ALP 是有机磷矿化过程中的关键酶, 生物炭施加量对 ALP 活性的影响如图 3 所示。ALP 活性随生物炭的施加呈先上升后下降的趋势, 与土壤 IP 含量变化一致, 其中 T2 的 ALP 活性较 CK 提升 34.00%。

2.2 生物炭施加量对土壤细菌群落结构的影响

2.2.1 生物炭施加量对土壤物种多样性的影响

各处理的 α 多样性指数, 包括 Chao1 和群落丰富度(Observed species)、群落多样性(Simpson 与 Shannon)、群落均匀度(Pielou evenness)、群落物种覆盖度(Goods coverage)均存在显著差异(表 1)。T1、T2 的 Chao1 指数和 observed species 随生物炭的施加而升高, 显著高于 CK; T1 的 Simpson 指数和 Shannon 指数显著高于其他处理。

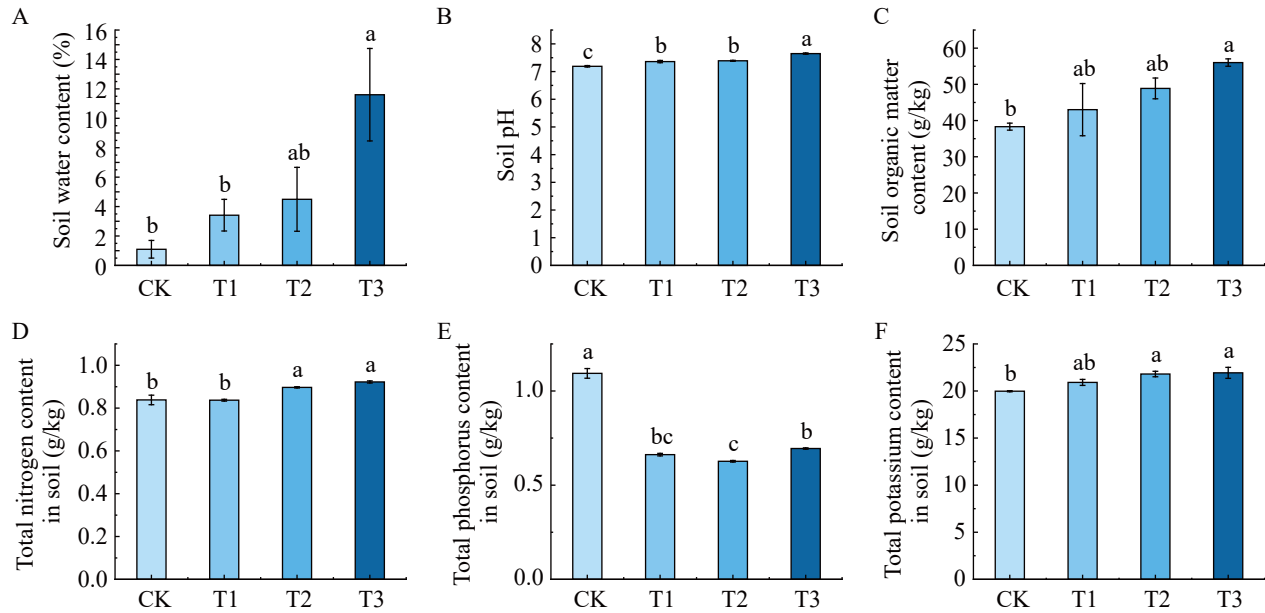


图1 施加不同剂量生物炭后土壤的含水量、pH、SOM、TN、TP、TK的含量

Figure 1 The contents of water content, pH, SOM, TN, TP, and TK in soil after applying different doses of biochar. A: Soil water content; B: Soil pH; C: Soil organic matter content; D: Total nitrogen content in soil; E: Total phosphorus content in soil; F: Total potassium content in soil. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

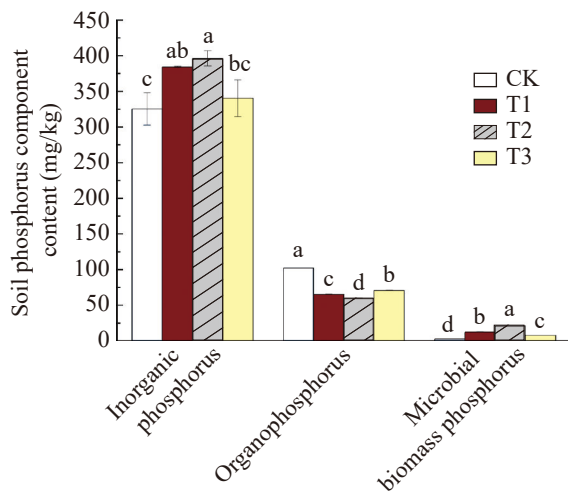


图2 施加不同剂量生物炭后土壤IP、MBP、AP的含量

Figure 2 The contents of IP, MBP, and AP in soil after applying different doses of biochar. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

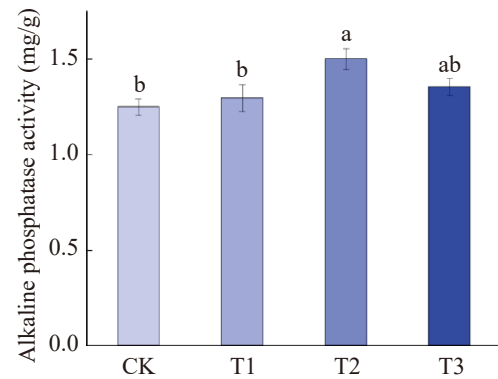


图3 施加不同剂量生物炭后土壤碱性磷酸酶活性

Figure 3 Soil alkaline phosphatase activity after application of different doses of biochar. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

如图4所示, 借助PCoA与NMDS分析土壤细菌群落 β 多样性的差异。为直观分析施加生物炭后的细菌群落结构, 基于Bray-Curtis距

表1 添加不同剂量生物炭后土壤细菌多样性指数

Table 1 The soil bacterial diversity index after adding different doses of biochar

Treatment	Chao1 index	Goods coverage	Simpson index	Pielou evenness index	Shannon index	Observed species
CK	16 336.13b	0.998 3a	0.987 4b	0.639 6b	6.13b	14 470.67b
T1	16 751.44a	0.998 2b	0.998 9a	0.647 0a	6.21a	14 764.67a
T2	16 764.63a	0.998 2b	0.984 0c	0.636 1c	6.11c	14 743.33a
T3	16 140.68b	0.998 3a	0.983 5c	0.635 0c	6.08d	14 390.00b

不同小写字母代表处理间差异显著性($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicate the significance of differences between treatments ($P<0.05$).

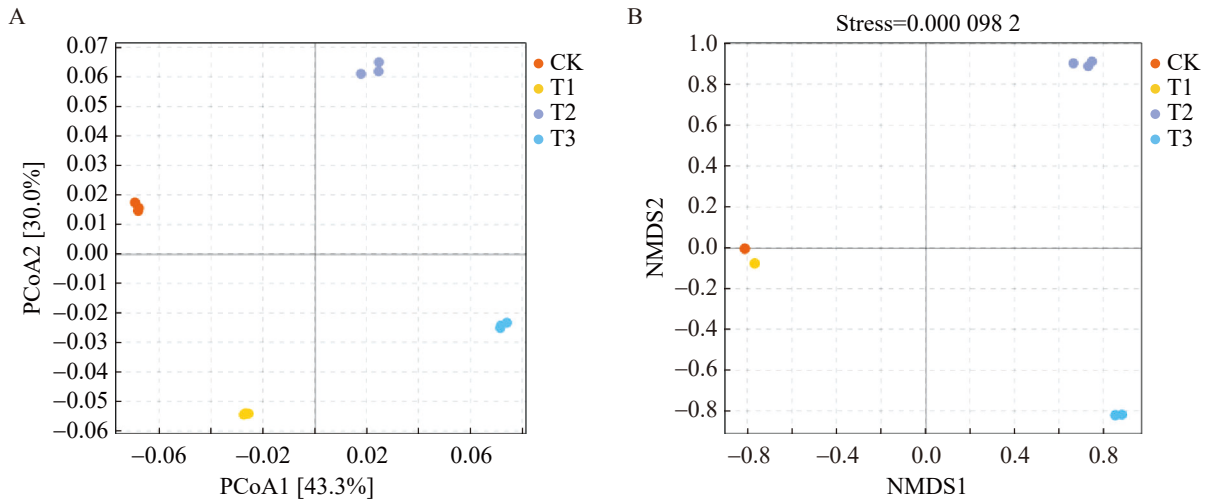


图4 添加不同剂量生物炭后微生物群落的PCoA分析和NMDS分析

Figure 4 PCoA analysis and NMDS analysis of microbial communities after adding different doses of biochar.

A: PCoA analysis of microbial communities; B: NMDS analysis of microbial communities.

离开展 PCoA 分析(图 4A)。PCoA1 解释了 43.3% 的群落差异, PCoA2 解释了 30.0% 的群落差异。NMDS 结果显示(图 4B), 土壤细菌群落的胁迫系数(stress)为 0.000 098 2, 小于 0.05, 表明分析结果具有较好的代表性。T2、T3 与 CK 处于不同象限, 说明土壤样本中细菌群落结构组成差异较大; 而 T1 与 CK 位于同一象限, 表明土壤样本中细菌群落结构组成具有较高相似度。

分析各处理土壤细菌群落的物种差异, 结果显示土壤样品共计含有 12 439 个物种(图 5A)。其中, CK 含 15 127 个、T1 含 15 452 个、T2 含 15 328 个、T3 含 14 890 个(图 5B)。施加不同剂

量生物炭后, 各处理的土壤物种数量呈现先升高后降低的趋势 ($T1>T2>CK>T3$), T1 的物种数量最多。序列分布也表明, 每个亚型均有其自身的微生物种群, 各处理中的特异性独立物种数量(图 5A)分别占各个处理中总物种的 1.98%、2.94%、3.14%、2.52%。

2.2.2 生物炭施加量对土壤物种组成的影响

对各处理的土壤细菌进行分类, 门水平如图 6 所示(图中仅显示前 20 的物种), 主要的门包括: 放线菌门(*Actinobacteriota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、绿屈挠菌门(*Chloroflexota*)、热假单胞菌门(*Thermoproteota*)、NC10 门(*Methyloirabilota*)、

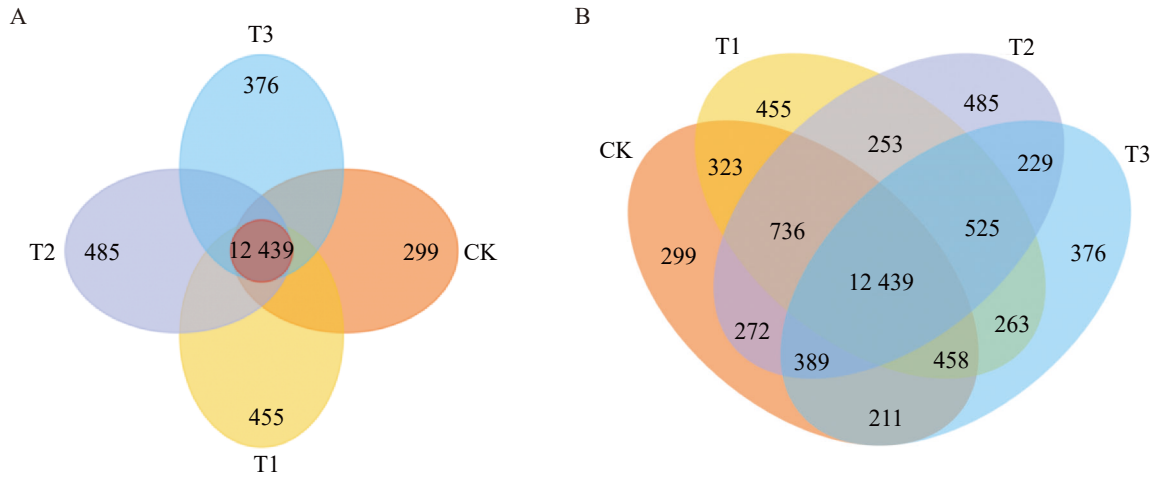


图5 添加不同剂量生物炭后微生物群落物种差异分析

Figure 5 Analysis of species difference of microbial community after adding different doses of biochar. A: The total number of species in the soil sample; B: The number of species in each treated soil sample.

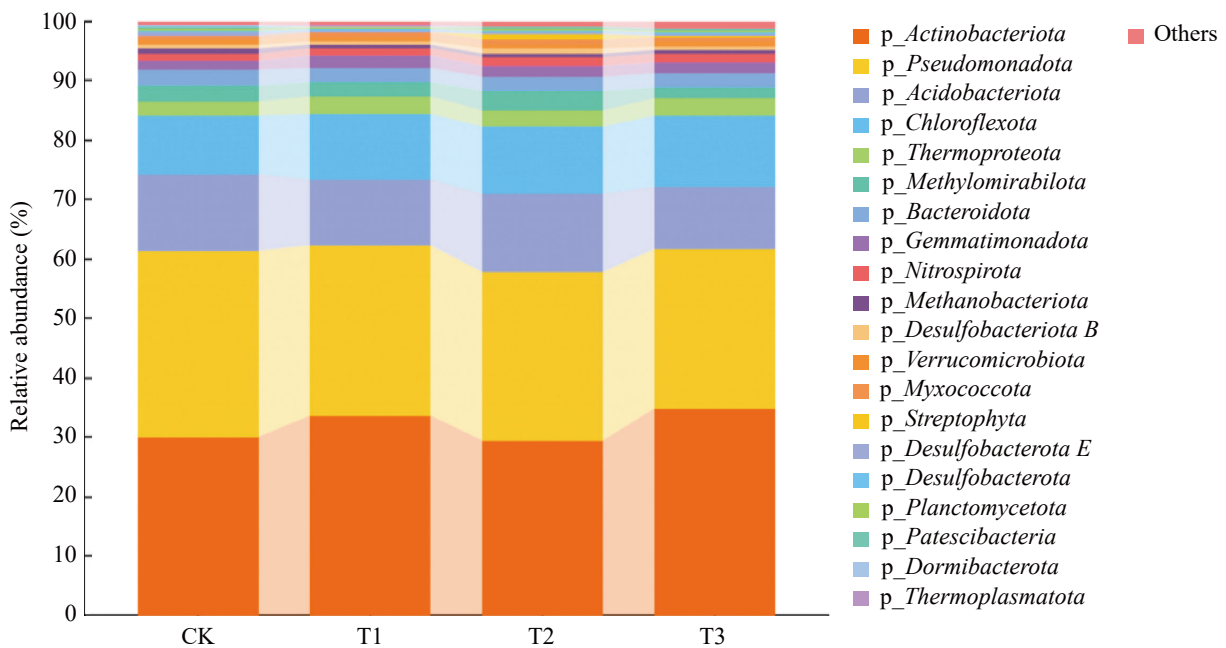


图6 施加不同剂量生物炭后土壤优势细菌门水平分类

Figure 6 Horizontal classification of dominant bacteria phylum in soil after application of different doses of biochar.

拟杆菌门 (*Bacteroidota*)、芽单胞菌门 (*Gemmatimonadota*)、硝化螺旋菌门 (*Nitrospirata*) 和水生古细菌门 (*Methanobacteriota*)，上述细菌门的平均相对丰度占总菌门的 95.38%。对各处

理占比超过 1.00% 的细菌门进行单因素方差分析，除拟杆菌门外，其他细菌门在各处理中均存在显著差异 ($P < 0.01$ 或 $P < 0.05$)。其中，放线菌门、芽单胞菌门、绿屈挠菌门、热假单胞菌

门、硝化螺旋菌门的丰度随生物炭施加量的增加而增加，酸杆菌门与假单胞菌门的丰度变化趋势与之相反。

如图 7 所示，在属分类水平上，主要优势细菌属为大豆根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*)、UBA5189、类诺卡氏属 (*Nocardioides*)、PSRF01、鞘脂菌属 (*Sphingobium*)、沙壤土杆菌属 (*Ramlibacter*)、新鞘氨醇菌属 (*Novosphingobium*)、3-I-20CM-4-69-9、SCGC-AG-212-J23 以及 *Azonexus*，它们的平均相对丰度占总细菌属的 27.51%。类诺卡氏属(放线菌门)、鞘脂菌属(α -变形菌纲)、沙壤土杆菌属、3-I-20CM-4-69-9、SCGC-AG-212-J23、UBA5189 的丰度随生物炭施加量的增加而增加，大豆根瘤菌属、PSRF01 和新鞘氨醇菌属的丰度呈下降趋势。

为明确各处理土壤微生物群落的关键种型，对门到属水平进行 LEfSe (linear discriminant analysis effect size, LEfSe) 分析(图 8A)。对 CK、T1、T2、T3 搜索标志物(LDA>3.37)，CK 有

26 个标记物(LDA>3.37, $P<0.05$)，主要微生物类群包括：假单胞菌门 (*Pseudomonadota*)、*Blastocatellia* 纲、根瘤菌目 (*Rhizobiales*)、黄色杆菌科 (*Xanthobacteraceae*)、大豆根瘤菌属；T1 有 47 个标记物 (LDA>3.37, $P<0.05$)，主要微生物类群包括：放线菌门、 γ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*)、放线菌纲 (*Actinomycetia*)、伯克氏菌目 (*Burkholderiales*)、丙酸杆菌目 (*Propionibacteriales*)；T2 有 23 个标记物(LDA>3.37, $P<0.05$)，主要微生物类群包括：*NC10* 门、*Methyloirabalia* 纲、柄杆菌目 (*Caulobacteriales*)、红色杆菌目 (*Rokubacteriales*)、*CSP16* 科；T3 处理中有 2 个标记物(LDA>3.37, $P<0.05$)，主要微生物类群是 *AC69* 属等。通过分类学分支图对微生物类群进行从门到属的分类鉴定(图 8B)，CK 中假单胞菌门、*Blastocatellia* 纲、根瘤菌目、黄色杆菌科等起重要作用；T1 中放线菌门、 γ -变形菌纲、*o_Limnocyndrales*、*Actinomycetia* 纲等起重要作用；T2 中 *NC10* 门、

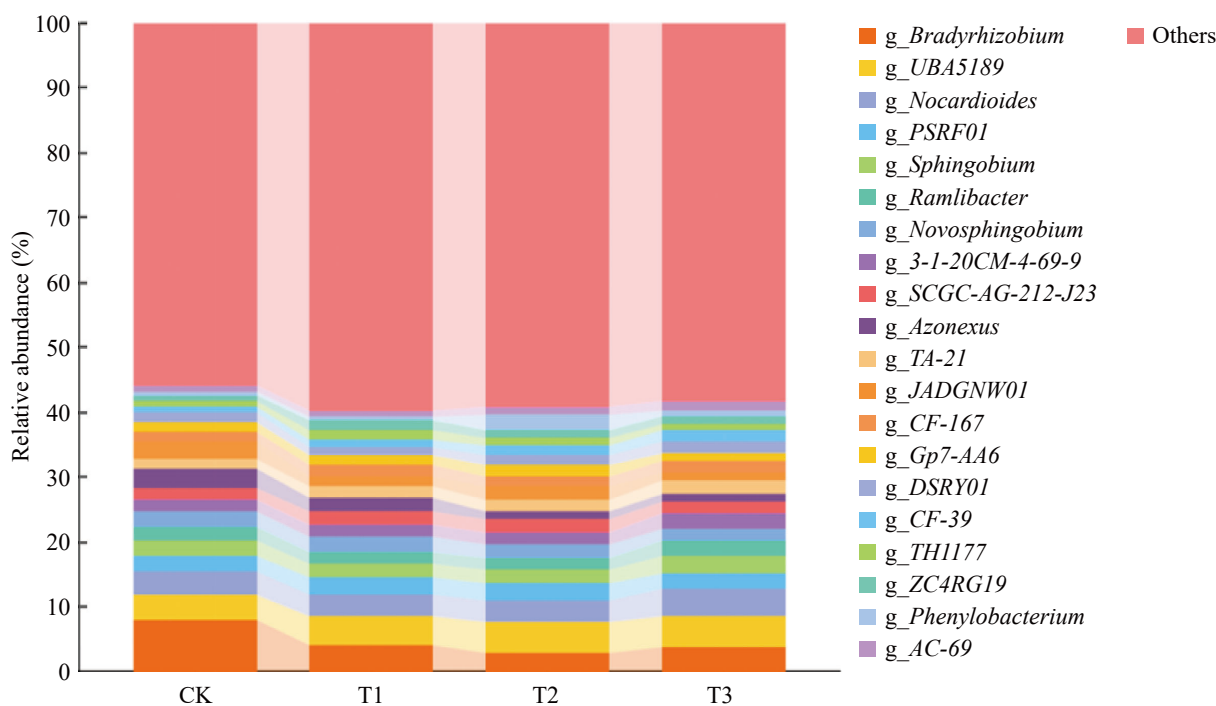


图7 添加不同剂量生物炭后土壤优势细菌属水平分类

Figure 7 Horizontal classification of dominant bacterial genus in soil after adding different doses of biochar.

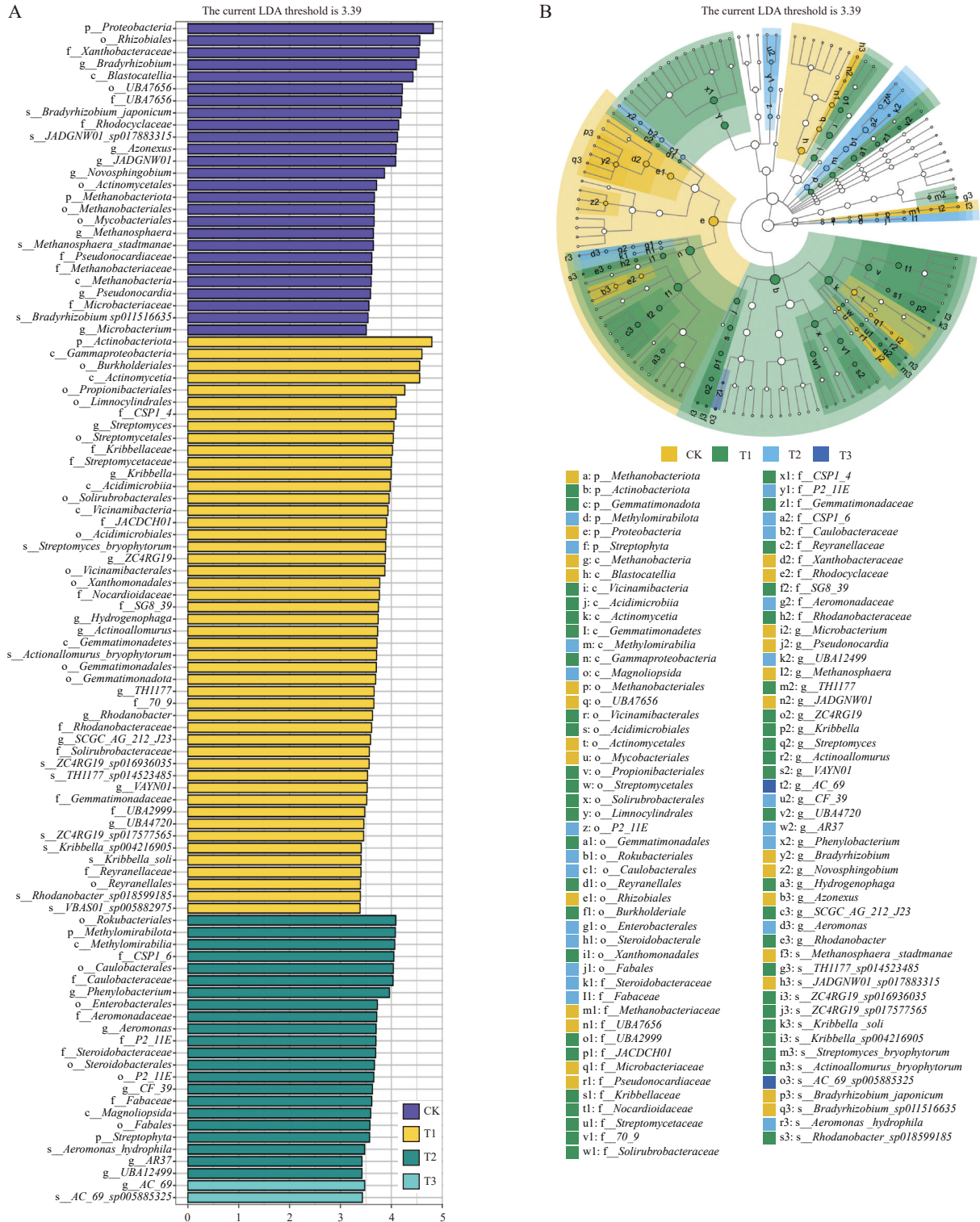


图8 添加不同剂量生物炭后土壤细菌群落的LEfSe分析

Figure 8 LEfSe analysis of soil bacterial communities after adding different doses of biochar. A: LEfSe analysis of soil bacterial communities; B: Taxonomic branch diagram.

Methylobacterium 纲、*P2-11E* 目等起重要作用；T3 中的 *AC69* 属起重要作用。

对土壤中丰度前 10 的细菌进行 Kruskal-Wallis 检验(包括门、属水平), 物种差异分析结果如图 9 所示。门分类水平中, 芽单胞菌门、假单胞菌门、水生古细菌门、*NC10* 门存在显著差异; 属分类水平中, *SCGC-AG-212-J23*、新鞘氨醇菌属、大豆根瘤菌属、*Azonexus* 属存在显著差异。

对土壤丰度前 10 的物种进行丰度聚类分析(包括门、属水平), 物种差异分析结果如图 10

所示。在门分类水平中, CK、T1、T2 的土壤细菌丰度相似, 无显著差异, 但 T3 的土壤细菌丰度存在差异。CK 中细菌丰度较高的门类包括: 假单胞菌门、拟杆菌门、*NC10* 门、水生古细菌门、酸杆菌门; 除 *NC10* 门、水生古细菌门、硝化螺旋菌门外, 其余细菌门在 T1 中的丰度较高; T2 中丰度较高的门类包括: *NC10* 门、酸杆菌门、芽单胞菌门、绿屈挠菌门; T3 中丰度较高的菌门为: 热假单胞菌门、硝化螺旋菌门。施加不同剂量生物炭后, 各处理组的细菌在门水平丰度上存在差异。在属分类水平上, 鞘脂

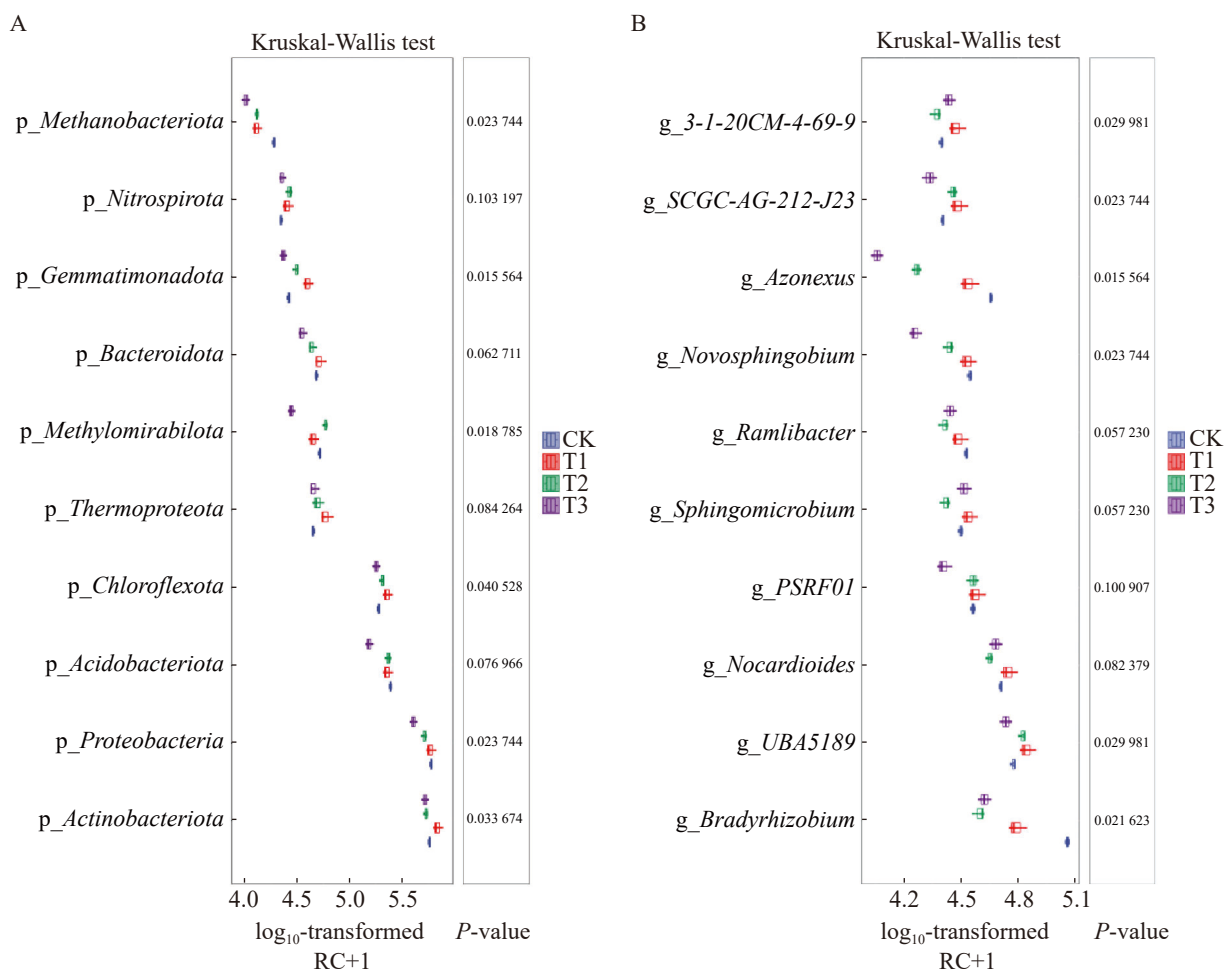


图9 添加不同剂量生物炭后土壤细菌门水平(A)和属水平(B)物种差异分析

Figure 9 Analysis of species differences at phylum level (A) and genus level (B) after adding different doses of biochar. A: Analysis of species differences at the phylum classification level; B: Analysis of species differences at the genus classification level.

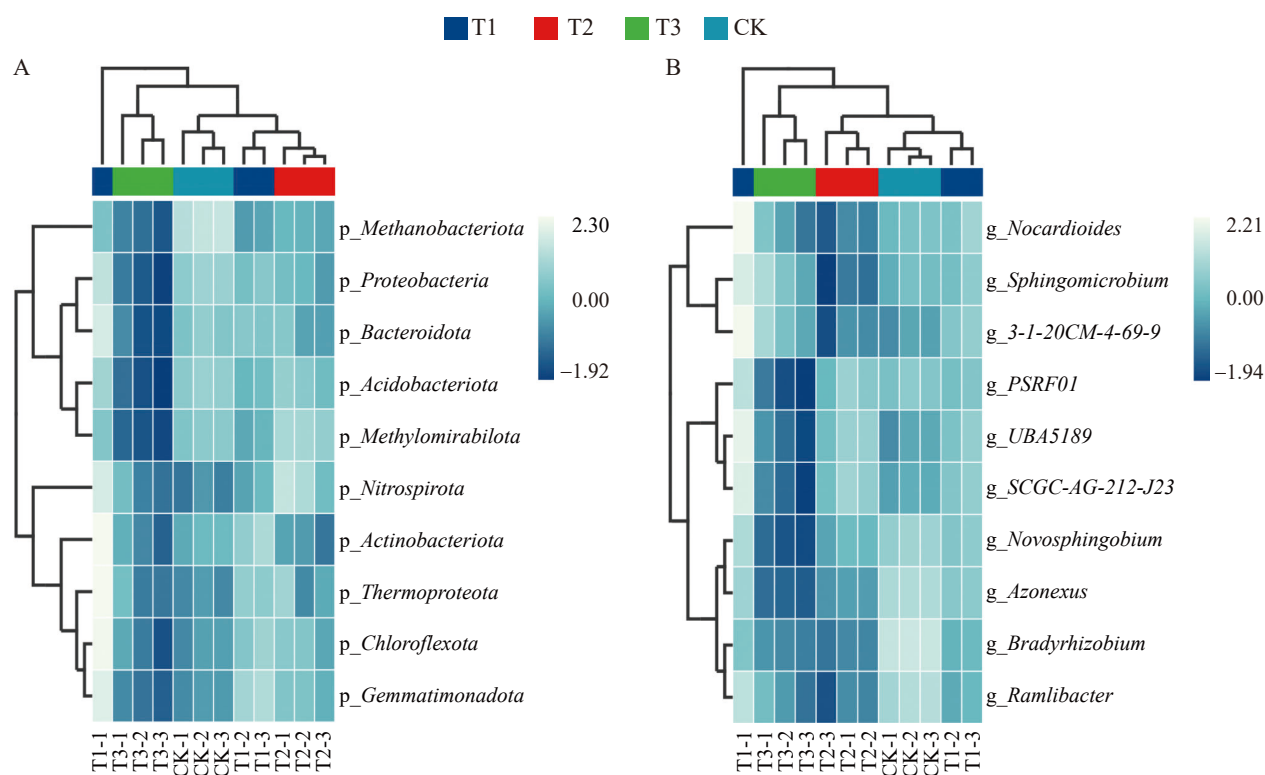


图10 添加不同剂量生物炭后土壤细菌门水平(A)和属水平(B)的物种丰度聚类

Figure 10 Species abundance clustering at phylum level (A) and genus level (B) after adding different doses of biochar. A: Phylum level species abundance cluster analysis; B: Genus level species abundance cluster analysis.

菌属、类诺卡氏属、SCGC-AG-212-J23、3-I-20CM-4-69-9、UBA5189、PSRF01 的分布情况与之相反。

2.2.3 生物炭施加处理下土壤特性对土壤微生物群落的影响

利用冗余分析(RDA)评估不同生物炭施加量处理下各环境因子与土壤细菌群落之间的关系(图 11)。在门分类水平上(图 11A), 土壤 pH 与含水量、SOM、TN、TK、IP、MBP 呈正相关, 与 AP、TP 含量呈负相关。土壤 pH、含水量、SOM、TN、TK 影响 T3 细菌门的组成, 其中 pH 的影响作用最大; IP 和 MBP 影响了 T2 细菌门的组成, 其中 MBP 的影响作用最大。在属分类水平上(图 11B), pH、含水量、SOM、TN、TK 影响了 T1 细菌属的组成, 其中 pH 的影响作用最大; CK、T3 细菌属组成的影响因素分别为

AP、TP 和 MBP, 其中 AP 与 MBP 对各处理的影响作用最大。

相关性分析(Spearman)表明, 在门水平上土壤 pH、含水量、SOM 与绿屈挠菌门、热假单胞菌门、硝化螺旋菌门的相对丰度呈正相关; TN、TK 与绿屈挠菌门、硝化螺旋菌门的相对丰度呈正相关, IP、MBP 与芽单胞菌门的相对丰度呈正相关, 但 AP 与芽单胞菌门的相对丰度呈负相关(图 12A)。在属水平上, 土壤 pH、含水量、SOM 与类诺卡氏属、鞘脂菌属呈正相关(图 12B)。

2.3 生物炭施加量对土壤磷循环功能基因的影响

2.3.1 生物炭施加量对土壤磷循环功能基因相对丰度的影响

生物炭施加显著影响土壤各类磷素转化功

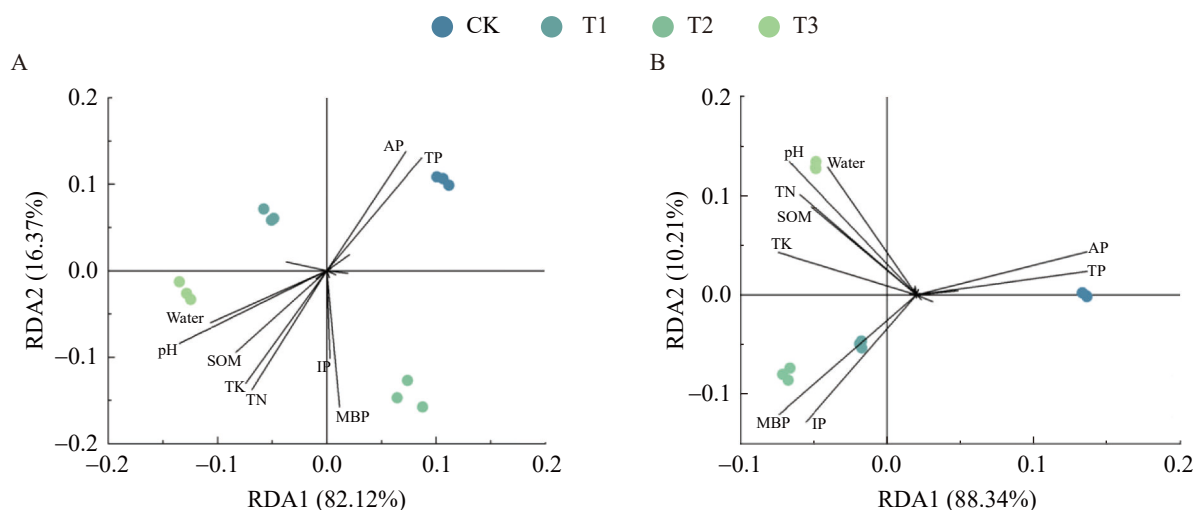


图11 施加不同剂量生物炭后土壤细菌门水平(A)与属水平(B)的冗余分析

Figure 11 Redundancy analysis of soil bacteria phylum level (A) and genus level (B) after application of different doses of biochar. A: Phylum level redundancy analysis; B: Genus level redundancy analysis.

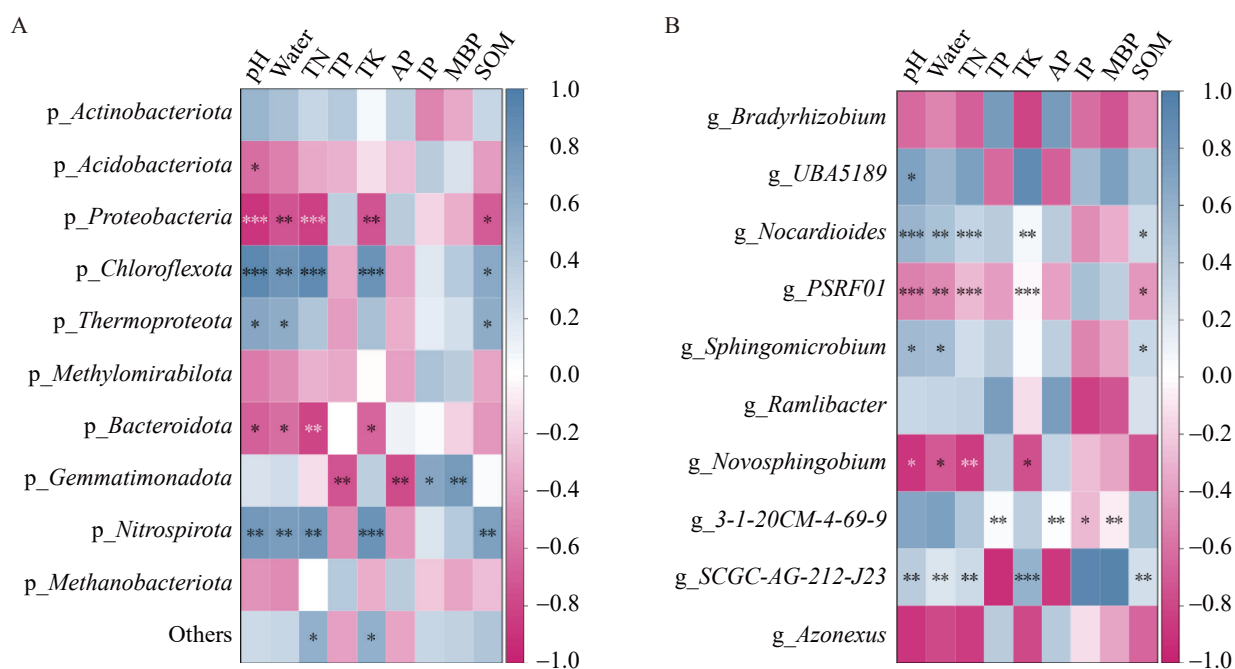


图12 施加不同剂量生物炭后土壤细菌门水平(A)与属水平(B)的相关性分析

Figure 12 Correlation analysis of soil bacteria phylum level (A) and genus level (B) after applying different doses of biochar. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

能基因的丰度，其中参与有机磷矿化的基因 *phoD* 丰度随生物炭施加呈现先上升后下降的趋势(图 13A)，T2 中 *phoD* 基因的相对丰度较

CK 增加 9.28%。无机磷溶解基因 *ppa* 和 *gcd* 的相对丰度随生物炭施加量的增加呈现上升再下降的趋势(图 13B、13C)，但 *ppx* 的相对

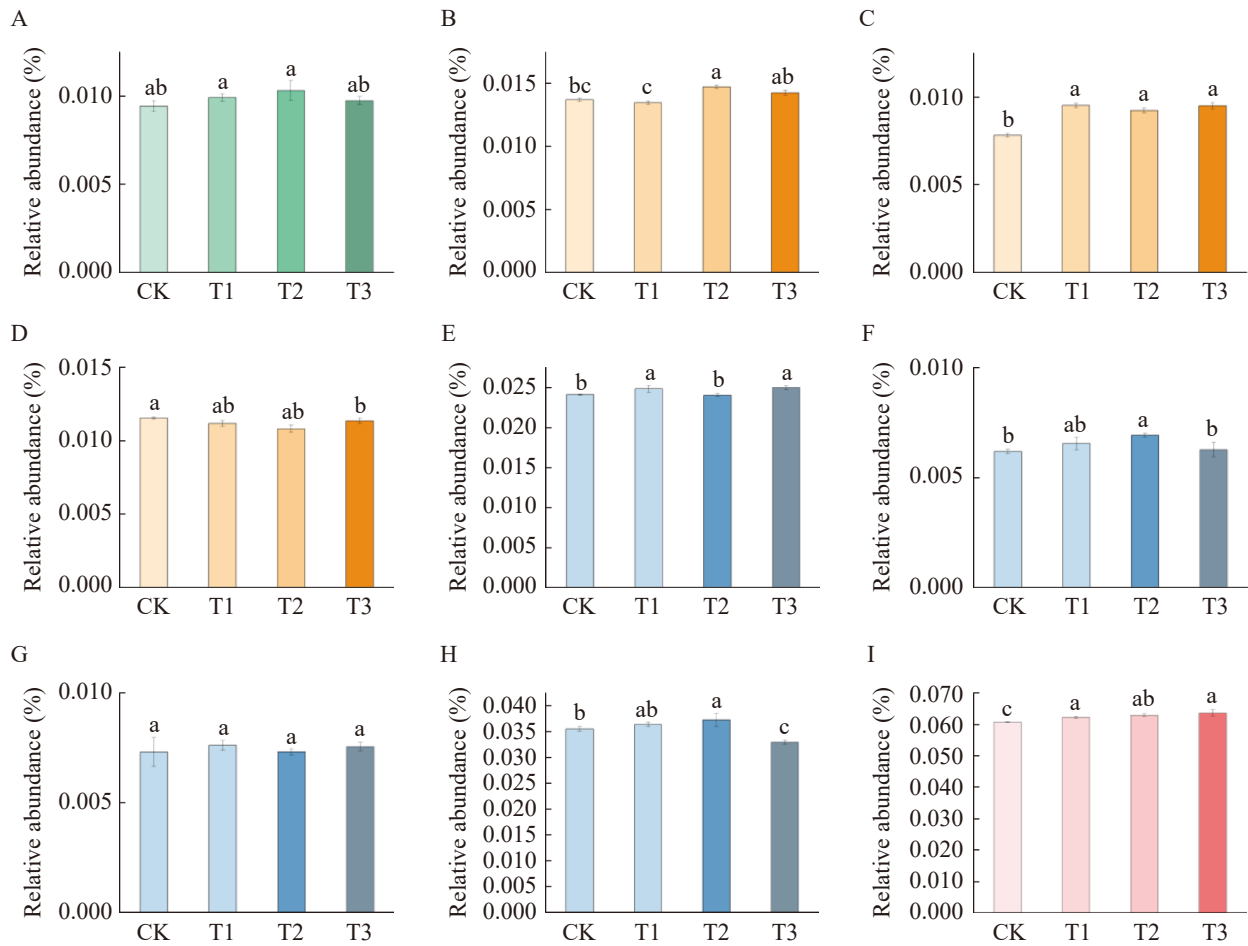


图13 施加不同剂量生物炭后磷循环功能基因相对丰度

Figure 13 Relative abundance of functional gene of phosphorus cycle after applying different doses of biochar. A: The relative abundance of the gene *phoD*; B: The relative abundance of gene *ppa*; C: The relative abundance of gene *gcd*; D: The relative abundance of gene *ppx*; E: The relative abundance of gene *pstA*; F: The relative abundance of gene *pstB*; G: The relative abundance of gene *pstC*; H: The relative abundance of gene *pstS*; I: The relative abundance of gene *phoR*.

丰度随着生物炭施加量的增加而减少(图 13D)。磷摄取转运基因 *pstA*、*pstB*、*pstS* 的相对丰度随生物炭施加量的增加呈现先上升后下降的趋势(图 13E–13H)，T2 中 *pstB*、*pstS* 基因的相对丰度显著高于其他 3 个处理，但 *pstC* 基因的相对丰度在各处理下无显著差异(图 13G)。施加生物炭显著改变了磷缺乏响应调控基因的相对丰度(图 13I)，其中 *phoR* 的丰度显著增加。

2.3.2 磷循环功能基因对土壤性质的响应

土壤理化性质显著影响土壤磷转化基因的相对丰度(图 14)。*phoR* 基因的相对丰度与土壤 pH、含水量、TN、TK、SOM 呈正相关；*pstS* 基因相对丰度与 IP、MBP 呈正相关；*pstB* 与 *ppx* 基因相对丰度与 TP、AP 呈正相关；*ppa* 基因相对丰度与 TN、TK 呈正相关；*gcd* 基因相对丰度与含水量、TK 呈正相关；但 *phoD* 基因相对丰度与 TP、AP 呈负相关。

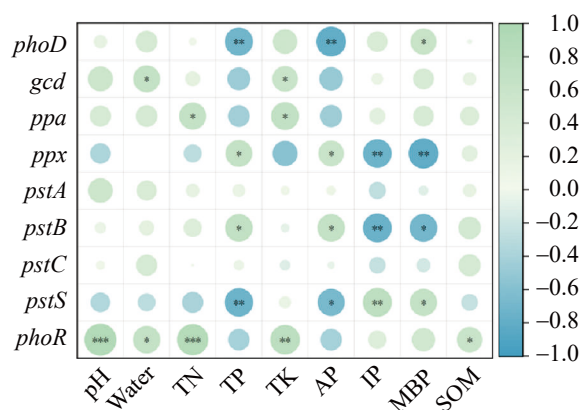


图14 施加不同剂量生物炭后磷循环功能基因相对丰度与土壤理化性质的相关性分析

Figure 14 Correlation analysis between the relative abundance of phosphorus cycle functional genes and soil physicochemical properties after applying different doses of biochar. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$.

3 讨论

3.1 不同剂量生物炭对土壤磷含量的影响

磷是土壤养分的限制性元素,植物的生长发育与土壤磷素密切相关^[26]。研究发现生物炭能够影响土壤磷含量的变化^[27-28]。Sachdeva等^[29]的研究结果显示,施加生物炭能够增加土壤IP的含量,这与本研究的结果一致。生物炭能够促使土壤中形成较大的团聚体,间接促进土壤磷的持留,进而增加IP的含量^[30]。土壤磷需借助微生物或其分泌的酶进行溶解或矿化,转化为植物能够吸收利用的可溶性磷^[31-32]。MBP在有机磷酸盐的矿化过程中发挥重要作用^[33],也是土壤磷素转化过程中的主要载体。MBP能够随着微生物自身的代谢过程不断周转释放,供其他微生物或植物吸收利用^[34-35]。在本研究中,各处理土壤MBP的含量存在显著差异,随着生物炭施加量的增加,土壤MBP含量呈现先升高后降低的趋势。廖远行等^[36]的研究

表明,土壤中SOM的含量与MBP的含量呈现极显著正相关,这与本研究的结果一致,生物炭提高了土壤SOM的含量,为微生物的代谢活动提供养分,从而使MBP的含量增加。石宁等^[37]发现,施加生物炭能够提高作物对土壤磷的吸收。在本研究中,生物炭施加后土壤AP的含量与IP、MBP含量的变化趋势相反,这可能是由于生物炭促进了作物对磷的吸收,进而使土壤AP的含量下降。Barrow等^[38]在研究中指出,土壤磷的有效性会随着pH的增加而增加,在接近中性时达到最大值,这解释了本研究中土壤AP含量的变化。然而土壤TP的含量随生物炭的施加呈现先降低后上升的趋势,这可能是由于施加生物炭增强了土壤ALP的活性,并提高了土壤磷素转化相关的微生物类群及其所携带的功能基因的丰度,从而促进了土壤磷素的转化,加快了土壤磷的利用^[39]。

3.2 不同剂量生物炭对土壤细菌群落结构的影响

土壤微生物与环境之间的影响是相互的,微生物通过各种代谢活动改变土壤环境,同时微生物群落的组成及其多样性能够反映土壤质量^[40-41]。本研究发现,生物炭能够增加微生物的多样性与丰富度,这是由于生物炭能够为微生物提供碳、氮、磷等营养物质,刺激土壤微生物的生长和繁殖,改变土壤理化性质,提升微生物活性并丰富其多样性^[41-43]。本研究中,生物炭施加显著影响了放线菌门、酸杆菌门、假单胞菌门、绿屈挠菌门、芽单胞菌门等磷循环功能类群的相对丰度,这与高文慧等^[44]、叶扬等^[45]的研究结果一致。这些微生物类群作为携带phoD基因的优势菌门^[46],它们的富集有效促进了土壤有机磷的矿化作用。

土壤pH与磷组分的含量是影响土壤细菌群落结构变化的关键因素。大量研究证明,生物炭对于土壤细菌群落分布的影响主要受到土壤pH、TP、TN的影响^[39-40,46],这与本研究的结果

一致。低磷含量的土壤中 *phoD* 基因的相对丰度显著高于磷含量高的土壤^[47], 土壤磷含量也是影响携带磷循环功能基因微生物类群的驱动因素。本研究中, 土壤磷含量低的处理中磷循环优势菌相对丰度高。因此生物炭施加对土壤细菌群落结构的影响主要是由于土壤环境的变化, 在这些土壤性质中 pH 与磷组分含量对细菌群落组成的影响较大。

3.3 不同剂量生物炭对土壤磷素循环功能基因的影响

土壤磷循环功能基因是反映土壤磷循环过程强度的最直接指标^[45]。宏基因组分析结果表明, 生物炭施加能够显著影响有机磷矿化基因 *phoD*、无机磷溶解基因 *ppa* 和 *gcd*、磷摄取转运基因 *pstA*、*pstB*、*pstS* 以及磷缺乏响应调控基因 *phoR* 的丰度。*phoD* 基因是土壤中重要的 ALP 表达基因, 土壤中众多微生物携带 *phoD*, 因此可作为有机磷矿化功能的关键分子标记^[48-50]。研究发现 *phoD* 基因的相对丰度在土壤缺磷的条件下显著提高^[51]。*phoD* 作为编码碱性磷酸酶的关键基因, 其表达程度会受到磷饥饿的调控, *phoD* 的表达与土壤磷的含量呈负相关^[52]。本研究中, *phoD* 基因的相对丰度受生物炭施加的影响显著, 其中 T2 的 *phoD* 基因相对丰度最高, 这组处理中的土壤磷含量最低, 这可能是由于磷缺乏增强了 *phoD* 基因的表达, 且 *phoD* 编码的 ALP 活性与基因相对丰度的变化一致。这表明在土壤缺磷情况下, 施加生物炭能够增强 *phoD* 基因的表达, 提高碱性磷酸酶的活性, 加快有机磷矿化为无机磷的过程, 增加无机磷的含量, 缓解土壤缺磷的状况。

4 结论

生物炭施加改变了土壤理化性质与土壤酶的活性, 为土壤微生物提供了适宜环境, 显著增加了土壤细菌群落的多样性, 并富集了土壤磷循环相关微生物类群(放线菌门、酸杆菌门、

绿屈挠菌门、假单胞菌门、类诺卡氏属、鞘脂菌属), 提高了土壤磷循环功能基因的丰度, 从而提高了土壤磷的有效性。

作者贡献声明

焦扬: 设计总体实验方案, 进行关键实验操作, 数据收集及分析, 撰写论文; 李颖: 承担核心数据采集工作, 负责样本的筛选与处理; 朱剑琴: 参与实验研究设计, 进行系统全面的参考文献整理; 李婧: 优化实验流程, 保障实验开展, 负责图表优化; 孙丽娜: 参与部分数据的采集工作, 审阅论文; 张娣: 对研究结果进行复核验证, 使结果更完整, 对论文格式进行规范整理; 李奕萌: 从不同角度提出建议, 参与论文修改与完善; 王继华: 提出核心研究思路, 把控研究方向与进度, 协调团队分工, 提供关键性指导建议。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] 武玉. 生物炭对土壤中磷的形态转化以及有效性的影响[D]. 烟台: 中国科学院烟台海岸带研究所, 2015.
WU Y. Influence of biochar addition on phosphorus transformation and bioavailability in soils[D]. Yantai: Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, 2015 (in Chinese).
- [2] 孙玉禄, 李杨, 刘晓辉, 高晓梅, 敖静, 宋立群, 马妍, 李鑫. 秸秆还田年限对设施土壤磷素分布及淋溶的影响[J]. 微生物学杂志, 2025, 45(1): 68-75.
SUN YL, LI Y, LIU XH, GAO XM, AO J, SONG LQ, MA Y, LI X. Effects of straw returning duration on distribution and leaching of phosphorus in greenhouse soil[J]. Journal of Microbiology, 2025, 45(1): 68-75 (in Chinese).
- [3] 鲁如坤, 时正元, 顾益初. 土壤积累态磷研究II. 磷肥的表观积累利用率[J]. 土壤, 1995, 27(6): 286-289.
- [4] 鲁丽佳, 计丕霞, 陈全, 易鹏, 吴敏. 生物炭提升土壤中解磷菌定殖及其解磷能力[J]. 材料导报, 2024, 38(21): 154-162.
LU LJ, JI PX, CHEN Q, YI P, WU M. Effects of biochar on improving the colonization and phosphate-solubilizing ability of phosphate-solubilizing microbes[J]. Materials Reports, 2024, 38(21): 154-162 (in Chinese).

- [5] 郑慧芬, 曾玉荣, 王成己, 李振武, 罗旭辉, 王义祥, 翁伯琦. 生物炭对红壤茶园溶磷细菌数量和土壤有效磷含量的影响[J]. 中国农学通报, 2018, 34(18): 114-118.
ZHENG HF, ZENG YR, WANG CJ, LI ZW, LUO XH, WANG YX, WENG BQ. Effects of biochar on phosphate solubilizing bacteria number and soil available P content in red soil tea plantation[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2018, 34(18): 114-118 (in Chinese).
- [6] 巩怡斐, 黎玉婷, 付越, 李思琪, 宁观惠, 皮康怡, 范佳怡, 孙婷婷. 甘蔗/花生间作对土壤无机磷组成及其活化机制的影响[J]. 南方农业, 2024, 18(23): 18-25.
GONG YF, LI YT, FU Y, LI SQ, NING GH, PI KY, FAN JY, SUN TT. Effects of sugarcane/peanut intercropping on soil inorganic phosphorus composition and its activation mechanism[J]. South China Agriculture, 2024, 18(23): 18-25 (in Chinese).
- [7] 谢学俭, 陈晶中, 宋玉芝, 汤莉莉. 磷肥施用量对稻麦轮作土壤中麦季磷素及氮素径流损失的影响[J]. 农业环境科学学报, 2007, 26(6): 2156-2161.
XIE XJ, CHEN JZ, SONG YZ, TANG LL. Effects of phosphorus application rates on surface runoff losses of soil nitrogen and phosphorus during wheat season in rice-wheat rotation field[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2007, 26(6): 2156-2161 (in Chinese).
- [8] 马珮瑶, 邓志华, 向萍, 李碧青. 2000-2021年废弃物生物炭应用领域研究进展与前沿分析[J]. 中国农学通报, 2023, 39(3): 61-70.
MA PY, DENG ZH, XIANG P, LI BQ. Research progress and frontier analyses of waste biochar application from 2000 to 2021[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2023, 39(3): 61-70 (in Chinese).
- [9] ROBERTS KG, GLOY BA, JOSEPH S, SCOTT NR, LEHMANN J. Life cycle assessment of biochar systems: estimating the energetic, economic, and climate change potential[J]. Environmental Science & Technology, 2010: 827-833.
- [10] 葛春辉, 张云舒, 唐光木, 徐万里, 姚红宇. 生物炭的施入对玉米生物量和磷养分吸收的影响[J]. 新疆农业科学, 2020, 57(3): 442-449.
GE CH, ZHANG YS, TANG GM, XU WL, YAO HY. Effects of application of biochar on biomass and phosphorus uptake in maize[J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2020, 57(3): 442-449 (in Chinese).
- [11] 陈敏, 杜相革. 生物炭对土壤特性及烟草产量和品质的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2015(1): 80-83.
CHEN M, DU XG. Effect of biochar on soil properties and yield and quality of tobacco[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2015(1): 80-83 (in Chinese).
- [12] 董志杰. 长期施用生物炭和氮肥对土壤磷组分及功能微生物的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2023.
DONG ZJ. Effects of long-term application of biochar and nitrogen fertilizer on soil phosphorus fractions and functional microorganisms[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2023 (in Chinese).
- [13] 万水霞, 李帆, 王静, 郭志彬, 喻颖, 蒋光月, 武际. 溶磷菌剂对玉米幼苗生长及根际土壤细菌群落结构和磷素形态的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2024(2): 80-88.
WAN SX, LI F, WANG J, GUO ZB, YU Y, JIANG GY, WU J. Effects of phosphate-solubilizing bacteria on the growth of maize seedling and bacterial community structure and phosphorus fractions in rhizosphere soil[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2024(2): 80-88 (in Chinese).
- [14] 秦利均, 杨永柱, 杨星勇. 土壤溶磷微生物溶磷、解磷机制研究进展[J]. 生命科学研究, 2019, 23(1): 59-64, 86.
QIN LJ, YANG YZ, YANG XY. Advances in mechanisms of soil phosphorus solubilization and dissolution by phosphate solubilizing microorganisms[J]. Life Science Research, 2019, 23(1): 59-64, 86 (in Chinese).
- [15] 赵小蓉, 林启美, 孙焱鑫, 张有山, 王幼嫻. 小麦根际与非根际解磷细菌的分布[J]. 华北农学报, 2001, 16(1): 111-115.
ZHAO XR, LIN QM, SUN YX, ZHANG YS, WANG YS. Phosphobacteria distribution in rhizosphere and nonrhizosphere soil of winter wheat[J]. Acta Agriculturae Boreall-Sinica, 2001, 16(1): 111-115 (in Chinese).
- [16] 杨彩迪, 宗玉统, 卢升高. 不同生物炭对酸性农田土壤性质和作物产量的动态影响[J]. 环境科学, 2020, 41(4): 1914-1920.
YANG CD, ZONG YT, LU SG. Dynamic effects of different biochars on soil properties and crop yield of acid farmland[J]. Environmental Science, 2020, 41(4): 1914-1920 (in Chinese).
- [17] 于姣姐, 殷丹阳, 李莹, 周垂帆. 生物炭对土壤磷素循环影响机制研究进展[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(18): 17-21.
- [18] 张杰. 生物炭固定化高效解磷菌对铅污染土壤的修复研究[D]. 西安: 西北大学, 2019.
ZHANG J. Study on the remediation of lead contaminated soil by immobilized microorganism[D]. Xi'an: Northwest University, 2019 (in Chinese).
- [19] 罗东海. 生物炭对紫色潮土磷形态及涉磷微生物群落结构的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2021.
LUO DH. Effect of biochar on phosphorus forms and phosphorus-related microbial community structure in purple fluvo-aquic soil[D]. Chongqing: Southwest University, 2021 (in Chinese).
- [20] FRASER TD, LYNCH DH, BENT E, ENTZ MH, DUNFIELD KE. Soil bacterial *phoD* gene abundance and expression in response to applied phosphorus and long-term management[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015: 137-147.
- [21] 徐作鹏, 郭劲松, 唐晋, 黎彦均, 方芳, 蒋艳雪. 三峡库区消落带土壤中携带 *phoD* 基因的细菌群落结构特征[J]. 武汉大学学报(理学版), 2024, 70(1): 39-48.
XU ZP, GUO JS, TANG J, LI YJ, FANG F, JIANG YX. Characteristics of soil *phoD*-harbouring bacteria community in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir area[J]. Journal of Wuhan University (Natural Science Edition), 2024, 70(1): 39-48 (in Chinese).
- [22] 李绍隆, 屠豪阳, 阮艳萍, 赵亮, 林敦梅. 马尾松林土壤磷赋存形态及其对含 *phoD* 基因解磷细菌群落的影响[J]. 中国环境科学, 2025, 45(6): 3190-3198.
LI SL, TU HY, RUAN YP, ZHAO L, LIN DM. The phosphorus forms in the soil of *Pinus massoniana* forest and their impact on the community of phosphorus-decomposing bacteria harboring *phoD* genes[J]. China

- Environmental Science, 2025, 45(6): 3190-3198 (in Chinese).
- [23] 杨贤房, 郑林, 陈朝, 万智巍, 陈永林, 王远东. 稀土矿区不同土地利用类型土壤碱性磷酸酶基因细菌多样性及其群落特征[J]. 生态与农村环境学报, 2023, 39(6): 810-818.
- YANG XF, ZHENG L, CHEN Z, WAN ZW, CHEN YL, WANG YD. Community characteristics of alkaline phosphatase gene bacteria in soil of different land use in rare earth mining area[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2023, 39(6): 810-818 (in Chinese).
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- BAO SD. Soil and Agricultural Chemistry Analysis[M]. 3rd edition. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese).
- [25] 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986.
- GUAN SY. Soil Enzymes and Their Research Methods [M]. Beijing: Agriculture Press, 1986 (in Chinese).
- [26] 夏桂敏, 王宇佳, 王淑君, 杨情峰, 迟道才. 灌溉方式与生物炭对花生根系、磷素利用及产量的影响[J]. 农业机械学报, 2022, 53(2): 316-326.
- XIA GM, WANG YJ, WANG SJ, YANG QF, CHI DC. Effects of irrigation methods and biochar on peanut root, phosphorus utilization and yield[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2022, 53(2): 316-326 (in Chinese).
- [27] 文中华, 陈义轩, 史永佳, 朱晓琳, 刘赛男, 孟军. 生物炭和丛枝菌根真菌协同促进稻田土壤有机磷向无机磷的转化和水稻磷素吸收[J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(6): 1064-1074.
- WEN ZH, CHEN YX, SHI YJ, ZHU XL, LIU SN, MENG J. Combined application of biochar and arbuscular mycorrhizal fungi promotes the transformation of organic to inorganic phosphorus in paddy soil and the absorption of phosphorous by rice[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2024, 30(6): 1064-1074 (in Chinese).
- [28] 刘赛男, 杜慧婷, 黄玉威, 兰宇, 卢敬坤, 王思宇, 孟军. 生物炭与解磷菌配合施用对磷胁迫水稻苗期生长及根际磷素有效性的影响[J]. 生态学杂志, 2022, 41(8): 1560-1569.
- LIU SN, DU HT, HUANG YW, LAN Y, LU JK, WANG SY, MENG J. Effects of biochar application and phosphorus-solubilizing bacteria on rice seedling growth and rhizosphere phosphorus availability under phosphorus stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(8): 1560-1569 (in Chinese).
- [29] SACHDEVA V, HUSSAIN N, HUSK BR, WHALEN JK. Biochar-induced soil stability influences phosphorus retention in a temperate agricultural soil[J]. Geoderma, 2019, 351: 71-75.
- [30] 栾江, 仇宏伟, 赵静. 中国农业生产中化肥过度使用状况及地域分布差异[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2018, 35(1): 40-48.
- LUAN J, QIU HW, ZHAO J. Excessive use of fertilizer and its difference of geographical distribution in China's agricultural production[J]. Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science), 2018, 35(1): 40-48 (in Chinese).
- [31] 薛巧云. 农艺措施和环境条件对土壤磷素转化和淋失的影响及其机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2013.
- XUE QY. Effects of agronomic practices and enviromental factors soil phosphours transformation and loss and corresponding mechanism[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2013 (in Chinese).
- [32] FRASER T, LYNCH DH, ENTZ MH, DUNFIELD KE. Linking alkaline phosphatase activity with bacterial *phoD* gene abundance in soil from a long-term management trial[J]. Geoderma, 2015, 257: 115-122.
- [33] 高照琴, 白军红, 温晓君, 卢琼琼, 叶晓飞. 珠江河口不同类型湿地土壤有机磷矿化过程及其影响因素研究[J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 2018, 54(1): 131-136.
- GAO ZQ, BAI JH, WEN XJ, LU QQ, YE XF. Processes and influencing factors of organic phosphorus mineralization in various wetland soils in the Pearl River Estuary, China[J]. Journal of Beijing Normal University (Natural Science), 2018, 54(1): 131-136 (in Chinese).
- [34] CHEN H, ZHAO XR, CHEN XJ, LIN QM, LI GT. Seasonal changes of soil microbial C, N, P and associated nutrient dynamics in a semiarid grassland of North China[J]. Applied Soil Ecology, 2018, 128: 89-97.
- [35] DINH MV, GUHR A, SPOHN M, MATZNER E. Release of phosphorus from soil bacterial and fungal biomass following drying/rewetting[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 110: 1-7.
- [36] 廖远行, 舒英格, 王昌敏, 蔡华, 李雪梅, 罗秀龙, 龙慧. 喀斯特地区不同植被类型土壤微生物量磷、碱性磷酸酶及植酸酶的变化特征[J]. 南方农业学报, 2023, 54(6): 1762-1770.
- LIAO YH, SHU YG, WANG CM, CAI H, LI XM, LUO XL, LONG H. Change characteristics of soil microbial phosphorus, alkaline phosphatase and phytase under different vegetation types in karst area[J]. Journal of Southern Agriculture, 2023, 54(6): 1762-1770 (in Chinese).
- [37] 石宁, 李彦, 宫志远, 孙泽强, 刘盛林. 高碳有机物料对设施菜田土壤速效磷累积的影响[J]. 山东农业科学, 2020, 52(11): 20-24.
- SHI N, LI Y, GONG ZY, SUN ZQ, LIU SL. Effects of high-carbon organic materials on available phosphorus accumulation in greenhouse vegetable field[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2020, 52(11): 20-24 (in Chinese).
- [38] BARROW NJ, DEBNATH A, SEN A. Measurement of the effects of pH on phosphate availability[J]. Plant and Soil, 2020, 454(1): 217-224.
- [39] 王莹, 王洁, 崔心红. 2种生物炭施用对滨海盐渍土土壤细菌群落结构的影响分析[J]. 环境工程学报, 2025, 19(2): 457-467.
- WANG Y, WANG J, CUI XH. Analysis of the impact of applying two types of biochar on the soil bacterial community in coastal saline soil[J]. Chinese Journal of Environmental Engineering, 2025, 19(2): 457-467 (in Chinese).
- [40] 王晟强, 张喆, 叶绍明. 桂南茶园土壤团聚体酶活性对植茶年限的响应[J]. 生态学报, 2020, 40(18): 6532-6541.

- WANG SQ, ZHANG Z, YE SM. Response of soil aggregate-associated enzyme activities to tea planting age in the hilly region of southern Guangxi, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(18): 6532-6541 (in Chinese).
- [41] 林佳敏, 郑甜甜, 袁慧兰, 鲍雪莲, 闵凯凯, 贾卫娜, 朱雪峰, 梁超. 生态系统生境改变对土壤微生物群落结构的影响[J]. *土壤通报*, 2024, 55(1): 149-160.
- LIN JM, ZHENG TT, YUAN HL, BAO XL, MIN KK, JIA WN, ZHU XF, LIANG C. Effects of ecosystem habitat changes on the response of microbial community structure[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2024, 55(1): 149-160 (in Chinese).
- [42] 郭晓雯, 向贵琴, 张发朝, 江山, 闵伟. 生物炭和秸秆还田对咸水滴灌棉田土壤微生物群落特征及功能差异的影响[J]. *环境科学*, 2024, 45(6): 3571-3583.
- GUO XW, XIANG GQ, ZHANG FC, JIANG S, MIN W. Effects of biochar and straw return on soil microbial community characteristics and functional differences in saline water drip irrigation cotton fields[J]. *Environmental Science*, 2024, 45(6): 3571-3583 (in Chinese).
- [43] LEI CT, LU T, QIAN HF, LIU YX. Machine learning models reveal how biochar amendment affects soil microbial communities[J]. *Biochar*, 2023, 5(1): 89.
- [44] 高文慧, 郭宗昊, 高科, 薛晨, 昌梦园, 刘远, 王光利. 生物炭与炭基肥对大豆根际土壤细菌和真菌群落的影响[J]. *生态环境学报*, 2021, 30(1): 205-212.
- GAO WH, GUO ZH, GAO K, XUE C, CHANG MY, LIU Y, WANG GL. Effects of biochar and biochar compound fertilizer on the soil bacterial and fungal community in the soybean rhizosphere[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2021, 30(1): 205-212 (in Chinese).
- [45] 叶扬, 郭晓雯, 杨茂琪, 闵伟, 郭慧娟. 长期咸水滴灌对棉田土壤磷循环微生物群落结构及功能基因的影响[J]. *环境科学*, 2025, 46(2): 1225-1235.
- YE Y, GUO XW, YANG MQ, MIN W, GUO HJ. Microbial community structure and functional genes of phosphorus cycling in cotton field soil under long-term saline drip irrigation[J]. *Environmental Science*, 2025, 46(2): 1225-1235 (in Chinese).
- [46] 李辉. 外源磷添加对农田土壤磷转化的影响研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2024.
- LI H. Effects of exogenous phosphorus addition on soil phosphorus transformation in agricultural soils[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2024 (in Chinese).
- [47] BERGKEMPER F, SCHÖLER A, ENGEL M, LANG F, KRÜGER J, SCHLOTTER M, SCHULZ S. Phosphorus depletion in forest soils shapes bacterial communities towards phosphorus recycling systems[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(6): 1988-2000.
- [48] 徐翀. 生物炭和堆肥对重金属污染土壤中碱性磷酸酶活性及 *phoD* 基因群落特征的影响[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2021.
- XU C. The characteristics of ALP activity and *phoD* gene community in heavy metal-contaminated soil remediated by biochar and compost[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2021 (in Chinese).
- [49] WIEGREBE L. An autocorrelation model of bat sonar[J]. *Biological Cybernetics*, 2008, 98(6): 587-595.
- [50] SAKURAI M, WASAKI J, TOMIZAWA Y, SHINANO T, OSAKI M. Analysis of bacterial communities on alkaline phosphatase genes in soil supplied with organic matter[J]. *Soil Science & Plant Nutrition*, 2008, 54(1): 62-71.
- [51] CHEN XD, JIANG N, CONDRON LM, DUNFIELD KE, CHEN ZH, WANG JK, CHEN LJ. Impact of long-term phosphorus fertilizer inputs on bacterial *phoD* gene community in a maize field, Northeast China[J]. *Science of The Total Environment*, 2019, 669: 1011-1018.
- [52] 许璐. 黑土区玉米和水稻不同种植年限土壤磷库变化及微生物响应研究[D]. 沈阳: 沈阳师范大学, 2021.
- XU L. Response of soil microorganisms to phosphorus change with tillage years for maize and rice growth in black soil[D]. Shenyang: Shenyang Normal University, 2021 (in Chinese).