

水稻根际土壤携带 *pqqC* 基因解磷微生物响应缺磷胁迫的机制研究^①

颜玉莲¹, 虞轶俊², 徐青山¹, 孔亚丽¹, 王航风¹, 李尚攀¹, 迟春欣¹, 田文昊¹, 刘银秀², 刘晓霞², 朱春权¹, 张均华^{1*}

(1 中国水稻研究所, 浙江富阳 311400; 2 浙江省耕地质量与肥料管理总站, 杭州 310020)

摘要: 本研究采用盆栽试验, 连续 5 年进行缺磷(-P)和加磷(+P)处理, 在第 5 年对水稻根际土壤携带 *pqqC* 基因微生物群落结构和无机磷组分进行测定。结果表明, 与加磷处理相比, 缺磷处理显著提高了土壤中 Al-P 含量, 降低了 Fe-P 含量, 同时提高了土壤 *pqqC* 基因的拷贝数。缺磷和加磷处理显著影响携带 *pqqC* 基因的微生物群落组成与结构, 长期缺磷胁迫提升了水稻根际土壤携带 *pqqC* 基因微生物的 Shannon 指数和 Simpson 指数, 并显著提高了根瘤菌(*Rhizobium*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、假杆菌(*Piscinibacter*)、根瘤杆菌(*Rhizobacter*)和甲基养菌(*Methylibium*)的相对丰度。同时, 携带 *pqqC* 基因微生物与土壤中的不同形态无机磷含量之间存在显著相关性。本研究揭示了缺磷胁迫对水稻根际土壤携带 *pqqC* 基因微生物群落结构的显著影响, 为提升土壤磷素利用效率提供了新的微生物学视角。

关键词: 稻田; *pqqC* 基因; 无机磷组分; 解磷微生物

中图分类号: S144.9 文献标志码: A

Mechanism of Phosphorus-solubilizing Microorganisms Carrying *pqqC* gene in Rice Rhizosphere Soil Responding to Phosphorus Deficiency Stress

YAN Yulian¹, YU Yijun², XU Qingshan¹, KONG Yali¹, WANG Hangfeng¹, LI Shangpan¹, CHI Chunxin¹, TIAN Wenhao¹, LIU Yinxiu², LIU Xiaoxia², ZHU Chunquan¹, ZHANG Junhua^{1*}

(1 China National Rice Research Institute, Fuyang, Zhejiang 311400, China; 2 Zhejiang Cultivated Land Quality and Fertilizer Administration Station, Hangzhou 310020, China)

Abstract: This study employed pot experiments that conducted continuous phosphorus deficiency (-P) and phosphorus addition (+P) treatments over five years. In the fifth year, the microbial community structure carrying *pqqC* genes and inorganic P components in the rhizosphere soil of rice were measured. The results demonstrated that, compared to the +P treatment, the -P treatment significantly increased the Al-P content, reduced the Fe-P content, and simultaneously elevated the copy number of *pqqC* gene in the soil. The above treatments significantly influenced the composition and structure of *pqqC* gene-carrying microbial communities. Long-term -P stress increased the Shannon index and Simpson index of *pqqC* gene-carrying microorganisms in the rice rhizosphere soil, enhancing the relative abundance of *Rhizobium*, *Pseudomonas*, *Piscinibacter*, *Rhizobacter* and *Methylibium*. Additionally, *pqqC* gene-carrying microorganisms showed correlations with various forms of inorganic P in the soil. This study revealed the significant impact of -P stress on the microbial community structure carrying *pqqC* genes in the rice rhizosphere soil, providing a novel microbiological perspective for improving soil P utilization efficiency.

Key words: Paddy field; *pqqC* gene; Inorganic phosphorus components; Phosphate-solubilizing bacteria

磷参与调控植物体内物质能量代谢及生长发育等过程, 是植物的重要养分之一^[1]。然而, 全球约 43% 的耕地土壤面临有效磷匮乏问题^[2]。且磷易被铁铝氧化物固定或形成难溶性磷酸盐, 导致生物有效

①基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFD1500403, 2022YFD2301404)、国家自然科学基金项目(31901452)和中国农科院科技创新工程项目(CAAS-ASTIP-2021-CNRR112)资助。

* 通信作者(zhangjunhua@caas.cn)

作者简介: 颜玉莲(1997—), 女, 四川遂宁人, 硕士研究生, 主要研究方向为稻作生态。E-mail: yanyulian0091@163.com

性显著降低^[3-4]。土壤无机磷作为土壤磷库的关键组分之一, 约占全磷的 60%~80%, 因此提高土壤无机磷的活化与有效性是目前提高作物磷利用效率的主要研究热点^[5-7]。

土壤解磷微生物在土壤磷循环中发挥着关键作用^[8]。其中携带 *pqqC* 基因的解磷微生物是土壤磷活化的关键驱动者, 其可通过分泌有机酸(如草酸、柠檬酸)和质子, 溶解土壤难溶性磷化合物以提高土壤有效磷含量^[9]。如 *pqqC* 基因编码 PQQ 合成途径中的关键酶, 能够通过增强 PQQ 的合成, 提高葡萄糖脱氢酶(GDH)的活性, 进而催化葡萄糖氧化生成葡萄糖酸, 溶解矿物磷, 提高土壤磷的可用性^[10]。尽管前人已经证明了 *pqqC* 基因丰度在长期施肥条件下会显著增加^[11-12]。但在缺磷条件下, 水稻根际土壤携带 *pqqC* 解磷微生物的功能基因表达动态、群落结构演替规律和对根际土壤无机磷组分的影响仍不清楚。因此, 探究长期缺磷条件下, 水稻根际携带 *pqqC* 基因的解磷微生物响应缺磷胁迫的机制, 对挖掘高效溶磷微生物资源、开发微生物肥料和促进农业可持续发展具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于中国水稻研究所(浙江富阳)温室大棚进行, 供试水稻品种为日本晴。供试土壤基础理化性质为 pH 6.35, 有机质 11.77 g/kg, 全氮 0.75 g/kg, 有效磷 6.07 mg/kg。试验设置不加磷(-P)与加磷(+P)盆栽处理。盆栽每盆装土 4 kg, 种植一穴水稻, 每个处理 6 个生物学重复。试验氮肥折合大田施用量为 180 kg/hm²(以 N 计), 按 5 : 3 : 2 比例分别作为基肥、分蘖肥和穗肥施加; 加磷处理(+P)下磷肥折合大田施用量为 40 kg/hm²(以 P₂O₅ 计), 作为基肥一次性施加; 钾肥折合大田施用量为 160 kg/hm²(以 K₂O 计), 按 1 : 1 比例作为基肥和穗肥施加。试验连续处理 5 年, 在第 5 年水稻成熟期收集根际土壤用于土壤微生物特性与无机磷组分分析。

1.2 试验方法

1.2.1 根际土采集 水稻根际土按照 Xie 等^[13]的方法采集。将成熟期的水稻连根拔起, 抖去根系周围大块土壤后黏附在根系上的土壤即为根际土。收集后的根际土分为两份, 一份置于 -20 °C 用于 DNA 提取, 一份自然风干后用于土壤无机磷组分测定。

1.2.2 无机磷分级及提取 无机磷组分提取按照无机磷分级方法^[14]进行。其中, 铝结合态磷(Al-P)采

用 0.5 mol/L 的 NH₄F 浸提; 铁结合态磷(Fe-P)采用 0.1 mol/L NaOH 提取; 闭蓄态磷(O-P)采用 HCl-H₂SO₄ 高温消解提取; 钙结合态磷(Ca-P)采用 0.5 mol/L 的 H₂SO₄ 提取; 提取后的分级磷含量采用钼锑抗比色法测定。

1.2.3 DNA 提取 取 0.5 g 水稻根际土壤, 使用试剂盒 FastDNA™ SPIN(MP Biomedicals, Santa Ana, USA)提取土壤 DNA。随后用 NanoPhotometer® N50 超微量分光光度计(Implen, Munich, Germany)测定样品浓度与纯度, 随后置于 -20 °C 保存。

1.2.4 高通量测序与分析 使用上海昊天生物公司测序平台对根际土壤样品进行 *pqqC* 功能基因高通量测序。首先将提取出的土壤 DNA 样品进行琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的完整性; 再使用 Nanodrop 2000 检测基因组 DNA 质量; 选取 DNA 浓度大于 20 ng/μL 且总量大于 500 ng 的无杂质 DNA 样品, 进行目的片段检测扩增; 随后进行 DNA 文库构建; 准确定量测序文库浓度后进行 Illumina 上机测序。

1.2.5 *pqqC* 基因定量分析 运用 RT-PCR 技术进行基因丰度测定。*pqqC* 基因采用引物 pqqC-F(5'-GAY GARCAYGGHCAYATGTA-3')和 pqqC-R(5'-CCRTAN ACRTCNGCRTANAC-3')进行扩增。使用 10 倍连续稀释的质粒制作标准曲线, 并通过 2^{-ΔΔCt} 法计算基因相对丰度。

1.3 数据统计分析

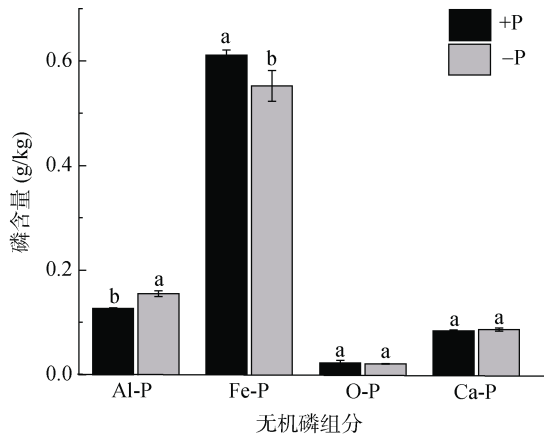
所有数据统计分析和可视化均使用 R(4.3.1)实现。群落 α 多样性指数(如香农指数、辛普森指数)采用 vegan 包的 diversity 函数计算; 采用非度量多维标度分析(NMDS)基于 Bray-Curtis 距离矩阵评估不同处理间的微生物群落 β 多样性, 并通过 vegan 包的 metaMDS 函数进行 NMDS 计算, 结果使用 ggplot2 进行可视化。此外, 采用 adonis 函数(PERMANOVA)检验不同处理间群落组成的显著性差异。通过 stats 包的 cor.test 函数计算优势菌群与环境因子之间的 Spearman 相关系数, 显著水平为 P<0.05, 并使用 pheatmap 包绘制相关性热图。采用 Wilcoxon 秩和检验分析不同处理间的群落丰度显著性差异, 并利用 ggpubr 包绘制柱状图。

2 结果与分析

2.1 缺磷与加磷处理对水稻根际无机磷组分的影响

连续 5 年进行加磷和缺磷处理后, 显著影响水稻根际土壤中的 Al-P 和 Fe-P 含量, 对 Ca-P 和 O-P 的

含量没有显著影响(图 1)。其中缺磷处理土壤 Al-P 含量显著增加, Fe-P 含量显著降低, 说明缺磷处理可能加快了土壤中 Fe-P 向 Al-P 的转化。



(图中小写字母不同表示处理间差异达 $P < 0.05$ 显著水平, 下同)

图 1 缺磷与加磷处理下土壤无机磷组分变化

Fig.1 Changes of soil inorganic phosphorus fractions under phosphorus deficiency and phosphorus addition treatments

2.2 缺磷与加磷处理对根际携带 *pqqC* 基因微生物群落多样性的影响

连续 5 年缺磷和加磷处理显著影响水稻根际携带 *pqqC* 基因微生物群落的多样性。相比加磷处理, 缺磷处理显著提高了携带 *pqqC* 基因微生物的香农指

数(Shannon)和辛普森指数(Simpson), 而丰富度指数(Richness)和 Chao1 指数无显著变化(表 1), 说明长期缺磷环境促进了携带 *pqqC* 基因微生物的 α 多样性。

2.3 缺磷与加磷处理对根际 *pqqC* 基因丰度的影响

对土壤微生物的 *pqqC* 基因丰度进行检测发现, 连续 5 年缺磷处理显著提高了土壤中 *pqqC* 基因拷贝数(图 2), 表明长期缺磷条件下会提高携带 *pqqC* 微生物的丰度来增加无机磷释放以适应外界缺磷胁迫。

2.4 缺磷与加磷处理对根际携带 *pqqC* 基因微生物群落结构的影响

非度量多维尺度分析(NMDS)结果表明(图 3), 在缺磷与加磷两种处理下, 携带 *pqqC* 基因的微生物群落组成存在显著差异($P=0.001$)。群落在 NMDS 二维排序图上明显分开, 且分析结果具有良好的拟合度(Stress=0)。

2.5 缺磷与加磷处理对根际携带 *pqqC* 基因微生物群落组成的影响

连续 5 年的缺磷和加磷处理显著影响携带 *pqqC* 基因微生物群落的菌属相对丰度(图 4)。在缺磷处理中, 根瘤菌(*Rhizobium*)相对丰度最高, 达到了 43.1%; 而在加磷处理中, 相对丰度最高的菌属为氢噬菌属(*Hydrogenophaga*), 相对丰度为 62.0%。

表 1 缺磷与加磷处理下土壤携带 *pqqC* 基因微生物群落 α 多样性

Table 1 α diversities of *pqqC*-harboring bacteria communities under phosphorus deficiency and phosphorus addition treatments

处理	Shannon 指数	Simpson 指数	Richness 指数	Chao1 指数
+P	2.12±0.07b	0.70±0.01b	610.62±38.38a	35.10±20.24a
-P	2.63±0.14a	0.81±0.03a	543.62±50.41a	51.68±29.72a

注: 表中同列数据小写字母不同表示处理间差异达 $P < 0.05$ 显著水平。

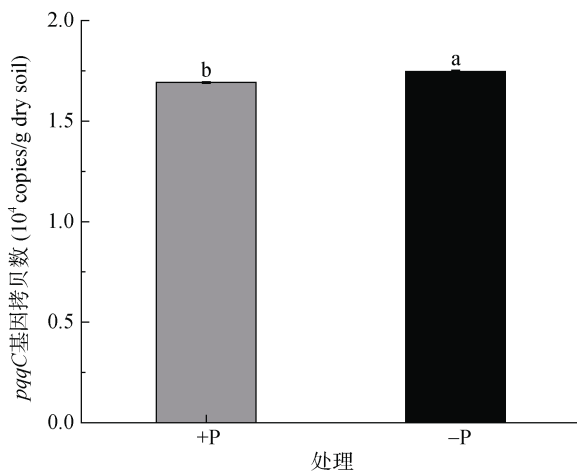


图 2 缺磷与加磷处理下土壤 *pqqC* 基因丰度

Fig. 2 Soil *pqqC* gene abundance under phosphorus deficiency and phosphorus addition treatments

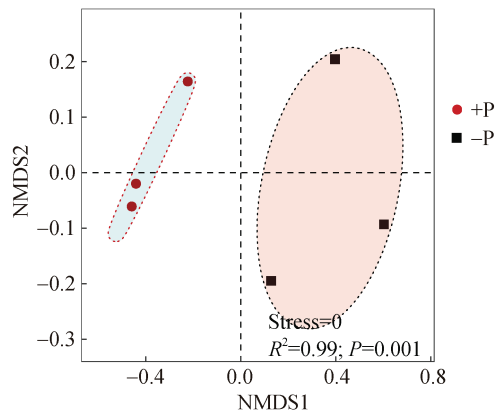


图 3 非度量多维尺度分析(NMDS)携带 *pqqC* 基因微生物群落分布特征

Fig. 3 Distribution characteristics of *pqqC*-harboring bacteria community by non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS)

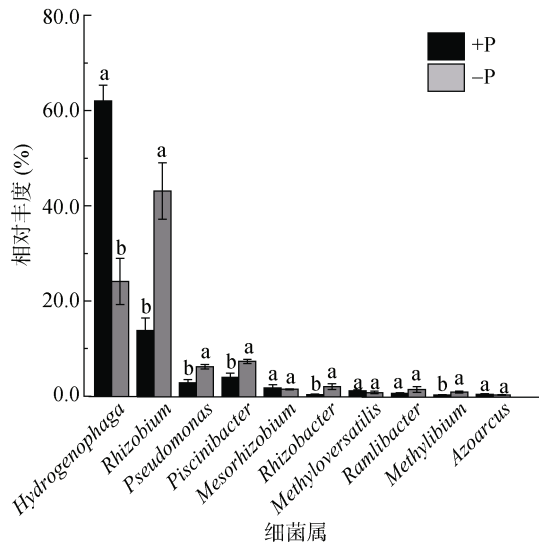


图 4 缺磷与加磷处理下携带 *pqqC* 基因细菌群落丰度前 10 位的优势菌属

Fig. 4 Top 10 dominant bacterial genera of *pqqC*-harboring bacteria communities under phosphorus deficiency and phosphorus addition treatments

进一步对两处理组中相对丰度排名前十位的微生物菌属进行差异分析后发现, 氢噬菌属(*Hydrogenophaga*) 在加磷处理中显著高于缺磷处理(图 4)。在缺磷条件下, 根瘤菌(*Rhizobium*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、假杆菌(*Piscinibacter*)、根瘤杆菌(*Rhizobacter*)、甲基养菌(*Methylibium*)相对丰度均显著高于加磷处理。结果表明, 在缺磷处理下可能通过塑造不同类别的微生物群落以适应外界不良环境。

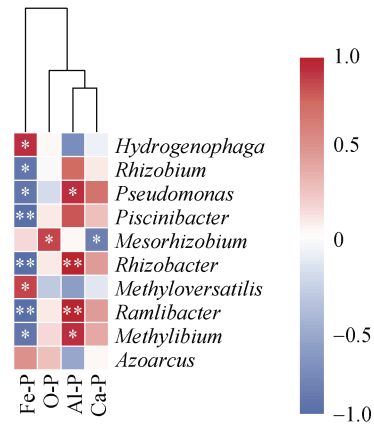
2.6 根际携带 *pqqC* 基因微生物与无机磷组分的相关性

由图 5 携带 *pqqC* 基因微生物优势菌与无机磷各分级的相关性热图可以看出, 假单胞菌属(*Pseudomonas*)、根瘤杆菌(*Rhizobacter*)、甲基养菌(*Methylibium*)和 *Ramlibacter* 菌属与土壤 Al-P 含量呈显著正相关; 慢生根瘤菌(*Mesorhizobium*)与土壤 O-P 含量呈显著正相关, 与土壤 Ca-P 含量呈显著负相关; 土壤 Fe-P 含量与氢噬菌属(*Hydrogenophaga*)和 *Methyloversatilis* 呈显著正相关, 与根瘤菌(*Rhizobium*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、根瘤杆菌(*Rhizobacter*)、甲基养菌(*Methylibium*)、假杆菌(*Piscinibacter*)、*Ramlibacter* 呈显著负相关。

3 讨论

3.1 *pqqC* 基因丰度及其携带微生物群落多样性和组成对缺磷的响应

缺磷条件下, 解磷微生物常通过感受环境变化并



(图中*、**分别表示相关性达 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 显著水平)

图 5 携带 *pqqC* 基因前十位的优势菌属与土壤无机磷形态的相关性

Fig. 5 Correlation between top ten dominant genera of *pqqC*-harboring bacteria and soil inorganic phosphorus forms

提高对解磷物质的合成能力以分解难溶磷并提高土壤无机磷供应能力^[15]。前人研究表明, 土壤磷循环基因丰度的增加可以提高土壤磷的有效性^[16-17], 且过表达 *pqqC* 基因菌株能显著提高土壤中有效磷含量^[18]。本研究结果表明, 缺磷处理下的 *pqqC* 基因丰度显著高于施磷处理, 这符合土壤微生物组应对外界胁迫时会开启自身防御反应以增加适应环境的现象^[19], 并与 Gao 等^[20]认为溶磷功能基因丰度随着磷水平降低而增加的结果一致。这进一步验证了溶磷微生物在缺磷环境下的重要作用。此外, *pqqC* 基因丰度表达与微生物群落丰富度与组成显著相关^[21-22]。如通过富集携带该基因的解磷菌改变群落组成, 不同种群之间的相互作用影响解磷菌种类多样性。本研究发现, 在缺磷处理下, 携带 *pqqC* 基因的微生物群落香农指数与辛普森指数均显著高于施磷处理, 这表明缺磷条件下可能通过提高土壤微生物群落整体的生物多样性水平以响应缺磷胁迫。

一些关键解磷微生物可能在土壤解磷过程中发挥着重要作用, 如根瘤菌(*Rhizobium*)与假单胞菌(*Pseudomonas*)被认为是土壤中具有较强溶磷能力的微生物^[12]。NMDS 分析显示, 缺磷处理与施磷处理间的微生物群落结构存在显著差异, 表明外界磷供应调控了携带 *pqqC* 基因微生物群落的组成。进一步对根际土壤携带 *pqqC* 基因微生物群落组成分析发现, 在缺磷条件下, 根瘤菌(*Rhizobium*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、假杆菌(*Piscinibacter*)、根瘤杆菌(*Rhizobacter*)、甲基养菌(*Methylibium*)的相对丰度显著提高, 表明以上微生物可能在土壤解磷过程中发挥着重要作用。

3.2 土壤中优势解磷微生物对无机磷组分的影响

研究表明, 酸性土壤中的磷素积累形态以 O-P 为主, 其次为 Al-P、Fe-P 和 Ca-P, 土壤无机磷形态受土壤物理与化学、环境等因素影响, 其中 Al-P 与 Fe-P 是潜在的有效性磷源^[23]。土壤解磷微生物参与土壤磷素循环并调控土壤磷供应能力。此前的研究指出, 根瘤菌(*Rhizobium*)在石灰性土壤中对 Ca-P 的溶解能力较为明显, 其解磷机制可能是通过酸化根际土壤的方式动员磷的再活化^[24]。此外, 假单胞菌(*Pseudomonas*)是常见的解磷微生物之一, 被认为是重要的土壤解磷微生物, 参与土壤中难溶性磷酸盐的分解, 在土壤磷循环中扮演着关键角色^[25-26]。研究表明, 解磷菌可促进作物生长并提高产量, 比如同时接种根瘤菌与假单胞菌可使小麦产量最高提升 40%^[27]。此外, 通过对不同处理条件下优势菌与无机磷分级之间的相关性分析显示, 假单胞菌(*Pseudomonas*)、*Ramlibacter*、甲基养菌(*Methylibium*)和根瘤杆菌(*Rhizobacter*)与 Al-P 呈显著正相关关系, 表明这些携带 *pqqC* 基因的菌属可能参与 Al-P 的转化与溶解。与此相对应的是, 在缺磷处理下, 根际土壤中 Al-P 含量较加磷处理变化显著, 而 Al-P 是土壤有效磷的主要来源^[2]。表明这些菌属可以通过提高种群丰度将土壤中难利用的磷组分向更有利于分解或利用的方向转化以适应缺磷环境。而氢噬菌属(*Hydrogenophaga*)是加磷条件下的优势菌属, 相对丰度达到了 62%, 它与无机磷中的 Fe-P 呈正相关关系, 表明其可能在富磷土壤的磷素转化与养分循环中起重要作用^[11, 28]。

4 结论

本研究表明, 缺磷处理显著提高了水稻根际土壤携带 *pqqC* 基因微生物的多样性, 改变了其群落结构, 同时影响了土壤无机磷形态的分布。缺磷条件下土壤中优势菌属, 如根瘤菌(*Rhizobium*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)的丰度显著提高, 且这些关键解磷菌属的丰度与无机磷形态呈显著相关性, 表明它们可能在土壤磷循环中发挥重要作用。研究结果揭示了缺磷条件下根际微生物的适应策略, 为理解微生物介导的磷循环机制提供了新视角。

参考文献:

[1] George T S, Hinsinger P, Turner B L. Phosphorus in soils and plants—facing phosphorus scarcity[J]. *Plant and Soil*, 2016, 401(1/2): 2846.

[2] 陈保冬, 付伟, 葛体达, 等. 面向健康土壤培育的农田磷养分资源管理[J]. *生态产业科学与磷氟工程*, 2024, 39(6): 71–76.

[3] Raghothama K G. Phosphate acquisition[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 665–693.

[4] Zou T, Zhang X, Davidson E A. Global trends of cropland phosphorus use and sustainability challenges[J]. *Nature*, 2022, 611(7934): 81–87.

[5] 王仕海, 尚军, 汤红印, 等. 不同绿肥腐解对烟田土壤有效磷含量影响的微生物机制[J]. *土壤*, 2024, 56(4): 769–775.

[6] 张伟, 陈轩敬, 马林, 等. 再论中国磷肥需求预测——基于农业绿色发展视角[J]. *土壤学报*, 2023, 60(5): 1389–1397.

[7] 李小林, 高乾程, 刘雨星, 等. 盐分梯度对土壤中不同磷素形态转化的影响[J]. *土壤*, 2024, 56(6): 1222–1230.

[8] Naveed M. The life history of pyrroloquinoline quinone (PQQ): A versatile molecule with novel impacts on living systems[J]. *International Journal of Molecular Biology*, 2016, 1(1): 29–46.

[9] Rawat P, Das S, Shankhdhar D, et al. Phosphate-solubilizing microorganisms: Mechanism and their role in phosphate solubilization and uptake[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2021, 21(1): 49–68.

[10] Shi Q W, Song Q B, Shan X, et al. Microorganisms regulate soil phosphorus fractions in response to low nocturnal temperature by altering the abundance and composition of the *pqqC* gene rather than that of the *phoD* gene[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2023, 59(8): 973–987.

[11] Wang L, Wang J, Yuan J, et al. Long-term organic fertilization strengthens the soil phosphorus cycle and phosphorus availability by regulating the *pqqC*- and *phoD*-harboring bacterial communities[J]. *Microbial Ecology*, 2023, 86(4): 2716–2732.

[12] Tian J, Ge F, Zhang D Y, et al. Roles of phosphate solubilizing microorganisms from managing soil phosphorus deficiency to mediating biogeochemical P cycle[J]. *Biology*, 2021, 10(2): 158.

[13] Xie G, Yin Z, Zhang Z, et al. Microbial diversity and potential functional dynamics within the rhizocompartments of *Dendrobium huoshanense*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1450716.

[14] 韩超群, 王娇, 赵春雷, 等. 毛乌素沙地典型人工植被根际土壤磷形态特征[J]. *土壤学报*, 2025, 62(1): 165–176.

[15] 陶冬雪, 高英志. 土壤解磷微生物促进植物磷素吸收策略研究进展[J]. *生态学报*, 2023, 43(11): 4390–4399.

[16] Wang H, Chen J P, Ruan Y H, et al. Metagenomes reveal the effect of crop rotation systems on phosphorus cycling functional genes and soil phosphorus availability[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2024, 364: 108886.

[17] Zhi R C, Deng J, Xu Y L, et al. Altered microbial P cycling genes drive P availability in soil after afforestation[J]. *Journal of Environmental Management*, 2023, 328: 116998.

- [18] Jiao Z W, Zhang X F, Nuer M, et al. Expression pqq gene cluster and its effects on mineral phosphate solubilization and plant promotion in *Escherichia coli* DH5 α [J]. *Journal of Agriculture Resources and Environment*, 2016, 33(1): 43.
- [19] Wang C, Tai H H, Chen Y L, et al. Soil microbiota modulates root transcriptome with divergent effect on maize growth under low and high phosphorus inputs[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2025, 48(3): 2132–2144.
- [20] Gao Y J, Tariq A, Zeng F J, et al. Soil microbial functional profiles of P-cycling reveal drought-induced constraints on P-transformation in a hyper-arid desert ecosystem[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 925: 171767.
- [21] 沈开勤, 刘倩, 杨国涛, 等. 减量施磷对土壤磷库组成及解磷微生物的影响[J]. *中国农业科学*, 2023, 56(15): 2941–2953.
- [22] Khan F, Siddique A B, Shabala S, et al. Phosphorus plays key roles in regulating plants' physiological responses to abiotic stresses[J]. *Plants*, 2023, 12(15): 2861.
- [23] 颜晓军, 苏达, 郑朝元, 等. 长期施肥对酸性土壤磷形态及有效性的影响[J]. *土壤*, 2020, 52(6): 1129–1134.
- [24] Wang J C, Zhu Y G, Ge Y. Global distribution pattern of soil phosphorus-cycling microbes under the influence of human activities[J]. *Global Change Biology*, 2024, 30(8): e17477.
- [25] 王向向, 陈静宇, 曹旭, 等. 土壤溶磷微生物的研究进展及应用[J]. *农业科学*, 2022, 12(6): 453–458.
- [26] Ding G C, Heuer H, Smalla K. Dynamics of bacterial communities in two unpolluted soils after spiking with phenanthrene: Soil type specific and common responders[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 290.
- [27] Qin L, Jiang H, Tian J, et al. Rhizobia enhance acquisition of phosphorus from different sources by soybean plants[J]. *Plant and Soil*, 2011, 349(1/2): 25–36.
- [28] Wang Y, Zhao X, Guo Z Y, et al. Response of soil microbes to a reduction in phosphorus fertilizer in rice-wheat rotation paddy soils with varying soil P levels[J]. *Soil and Tillage Research*, 2018, 181: 127–135.

(责任编辑: 毛小芳)