



不同施肥制度对南方旱地红壤微生物组结构和功能影响研究进展

荀卫兵, 王伯仁, 冉炜, 沈其荣, 徐明岗, 张瑞福

引用本文:

荀卫兵, 王伯仁, 冉炜, 等. 不同施肥制度对南方旱地红壤微生物组结构和功能影响研究进展[J]. 农业资源与环境学报, 2021, 38(4): 537–544.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.13254/j.jare.2020.0448>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

施氮对间作条件下玉米、马铃薯根际微生物群落功能多样性的影响

覃潇敏, 郑毅, 汤利, 龙光强

农业资源与环境学报. 2015(4): 354–362 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2014.0353>

3种耐盐植物对滨海盐土化学性质及微生物群落结构的影响

刘雅辉, 孙建平, 马佳, 姚玉涛, 吕晶晶, 张宏伟

农业资源与环境学报. 2021, 38(1): 28–35 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2020.0049>

土壤微生物敏感菌及信号调节途径对邻苯二甲酸二甲酯的响应

王春龙, 王志刚, 由义敏, 吕智航, 刘泽平, 陈文晶, 史一然

农业资源与环境学报. 2018, 35(3): 215–221 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2017.0325>

生态与常规种植对土壤养分、微生物及重金属的影响

王玉梅, 张雪华, 盛虎, 陈能场

农业资源与环境学报. 2019, 36(3): 361–367 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2018.0202>

3种改良剂对连作川党参生长及土壤生化性质的影响

周武先, 刘翠君, 何银生, 吴海棠, 段媛媛, 魏海英, 艾伦强, 张美德

农业资源与环境学报. 2021, 38(1): 43–52 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2020.0201>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

荀卫兵, 王伯仁, 冉炜, 等. 不同施肥制度对南方旱地红壤微生物组结构和功能影响研究进展[J]. 农业资源与环境学报, 2021, 38(4): 537–544.

XUN Wei-bing, WANG Bo-ren, RAN Wei, et al. Research progress on the effect of different fertilizations on microbiome structure and function in upland red soil in southern China[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2021, 38(4): 537–544.



开放科学 OSID

不同施肥制度对南方旱地红壤微生物组结构和功能影响研究进展

荀卫兵¹, 王伯仁^{2,3}, 冉炜¹, 沈其荣¹, 徐明岗^{3,4}, 张瑞福^{1,5*}

(1. 南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏省固体有机废弃物资源化高技术重点实验室, 南京 210095; 2. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 祁阳农田生态系统国家野外科学观测研究站, 湖南 祁阳 426182; 3. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 耕地培育技术国家工程实验室, 北京 100081; 4. 中国热带农业科学院亚热带作物研究所, 广东 湛江 524091; 5. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 农业农村部农业微生物资源收集与保藏重点实验室, 北京 100081)

摘要:土壤微生物组在促进土壤养分循环、提高土壤固碳能力和维持土壤肥力等方面具有重要的作用。红壤是我国南方重要的耕地资源,但其有机质含量低、水土流失严重,且面临着土壤酸化导致的活性铁铝增加、作物生长受限和微生物活性下降等严峻问题。我国近年来基于红壤旱地长期定位试验和短期培育试验开展了很多工作,在通过调控红壤微生物组以缓解土壤酸化、增加有机质含量和提高氮磷养分有效性方面取得了突破性进展。本文综述了红壤区农田土壤微生物组结构的主要驱动因素,回顾和比较了长期施用化肥、有机肥和有机无机配施等不同施肥制度对我国南方旱地红壤微生物组结构和功能影响的研究工作,阐述了有机培肥制度对红壤微生物群落多样性的积极效应;总结了配施有机肥在提高红壤有机碳周转功能类群和氮磷代谢功能类群丰度,促进红壤有机碳分解、维持有机质稳定和提高土壤氮磷养分有效性等方面的重要作用;探讨了高多样性微生物群落中关键特殊性代谢功能对驱动微生物群落装配和维持土壤生态功能稳定的作用。最后,对我国旱地红壤微生物组未来的研究方向进行了展望,强调了可以通过改进微生物培养策略、明确微生物组不同类群的功能特征和驱动因素、充分挖掘农业微生物组资源、开发调控红壤微生物组的微生物肥料产品和高效农业管理措施来提高红壤养分循环效率、促进有机质稳定和降低铁铝活性,充分发挥微生物组在红壤耕地资源可持续利用与农业绿色发展中的作用。

关键词:红壤微生物组;驱动机制;有机碳周转;氮磷代谢;微生物群落调控

中图分类号:S154.37

文献标志码:A

文章编号:2095-6819(2021)04-0537-08

doi: 10.13254/j.jare.2020.0448

Research progress on the effect of different fertilizations on microbiome structure and function in upland red soil in southern China

XUN Wei-bing¹, WANG Bo-ren^{2,3}, RAN Wei¹, SHEN Qi-rong¹, XU Ming-gang^{3,4}, ZHANG Rui-fu^{1,5*}

(1. Jiangsu Key Laboratory for Organic Solid Waste Utilization, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. National Observation Station of Qiyang Agri-ecology System, Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qiyang 426182, China; 3. Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, National Engineering Laboratory for Improving Quality of Arable Land, Beijing 100081, China; 4. South Subtropical Crop Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences (CATAS), Zhanjiang

收稿日期:2020-08-21 录用日期:2020-11-04

作者简介:荀卫兵(1990—),男,江苏泰州人,博士,副教授,主要从事土壤微生物与生物有机肥研究。E-mail: xunwb@njau.edu.cn

*通信作者:张瑞福 E-mail: rfzhang@njau.edu.cn

基金项目:中国科协青年人才托举工程资助计划(2018QNRC001);中央高校基本科研业务费(KYXK202004, KJQN201748);中国农业科学院科技创新工程

Project supported: The Young Elite Scientists Sponsorship Program by CAST (2018QNRC001); The Fundamental Research Funds for the Central Universities (KYXK202004, KJQN201748); The Science and Technology Innovation Project of Chinese Academy of Agricultural Sciences

<http://www.aed.org.cn>

524091, China; 5.Key Laboratory of Microbial Resources Collection and Preservation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Soil microbiome is essential for promoting soil nutrient cycling, improving soil carbon sequestration, and maintaining soil fertility in agro-ecosystems. Red soil is an important cultivated land resource in southern China. However, it usually has the ecological problems of low soil organic matter content and severe soil erosion, including critical problems under soil acidification, such as increasing concentrations of active Fe and Al, which limit crop growth and decrease microbial activity. In recent years, many studies have been conducted based on long-term field experiments and short-term incubation experiments in red soil areas. Breakthroughs have been made in alleviating soil acidification, increasing soil organic matter content, and improving nitrogen and phosphorus availability by manipulating red soil microbiome. This brief review compared the effects of inorganic or/and organic fertilization on the structure and function of soil microbiome in upland red soil in southern China, and the main driving factors of soil microbiome structure in red soil were determined. Then, the positive effects of organic cultivations on the diversity of soil microbial communities were reviewed. The contributions of organic fertilizer-stimulated functional groups in promoting soil organic carbon decomposition and enhancing soil organic matter stability, including those of functional groups in triggering soil nitrogen and phosphorus metabolism, were summarized. The mechanism of the specialized metabolic functions embedded in high diversity microbial community driving soil microbiome assembly and stability was also discussed. Finally, this review proposed future developments in the study of agricultural red soil microbiome, emphasizing the importance of strategies for improving soil microbiome cultivation, clarifying the functional characteristics and driving factors of different soil microbial groups, exploring agro-microbiome resources, and consequently developing microbial fertilizer products and efficient agricultural managements for soil microbiome manipulation to improve the nutrient cycling efficiency, promote the stability of soil organic matter, and reduce the activity of iron and aluminum in red soil. These approaches will contribute to the sustainable utilization of red soil resources and the development of green agriculture.

Keywords: red soil microbiome; driving mechanisms; organic carbon turnover; nitrogen and phosphorus metabolism; microbial community manipulation

红壤是我国南方重要的耕地资源,约占全国总耕地面积的四分之一,其中第四纪红色黏土发育的红壤分布最广。红壤区处于亚热带,年平均气温 16~25 ℃,降雨量 1 000~2 000 mm,水热资源丰富,具有巨大的生产潜力^[1]。然而,红壤有机质含量低、酸性强、基础肥力低、黏重板结、保水保肥性能差,加上多年来不合理开发利用,导致红壤耕地微生物活性弱、多样性低,严重制约了红壤区的农业发展^[2]。因此,采用植树造林减少水土流失、施用石灰降低红壤酸性、增施有机肥提高有机质积累等多种土壤改良措施以增强红壤可耕性、提高红壤生产力是实现农业绿色发展的关键。其中,科学施肥是对土壤肥力和作物产量影响最大、最直接的改良措施,合理施肥能有效改善土壤条件,为作物高产稳产提供良好的基础,实现用地与养地相结合的可持续发展目标。

土壤生物是土壤生态系统的核心,土壤微生物组是土壤生物的重要组成部分,其结构和功能演替可以敏感地反映土壤质量变化、表征土壤有机碳周转强度和元素循环效率,是评价土壤质量的主要指标之一。土壤微生物组在土壤有机物质转化与分解、营养元素循环与利用、土传病害抑制或拮抗等方面起着重要的作用,是土壤肥力的关键驱动因子之一,也是土壤生

物肥力的主要贡献者^[3],因此其结构和功能多样性信息对于揭示科学施肥措施与土壤肥力和作物生产力提高的作用机制具有重要意义^[4]。多年来,我国红壤培肥措施与微生物组的研究大多以揭示有机培肥对红壤肥力和微生物活性具有积极作用的描述性结果为主^[5-8],缺乏对提高红壤肥力的微生物学机制的探究。近几年,组学分析技术的迅速发展,使我们能够比较全面地分析土壤微生物组的结构和功能特征,阐明提高红壤肥力的微生物学机制。本文综述了长期施用化肥、有机肥和有机无机配施等不同施肥制度对我国南方旱地红壤微生物组结构和功能的影响,总结了不同施肥制度驱动微生物群落结构和功能演替、影响红壤有机碳周转和氮磷养分有效性的研究进展,旨在为开展科学施肥提高红壤肥力的微生物学机制的深入研究提供参考,并提出了今后红壤微生物组研究的重点方向。

1 红壤微生物群落结构的驱动因素

土壤微生物组在维持土壤肥力、促进土壤养分循环和增强有机碳固定能力等方面具有重要的作用。影响土壤微生物群落结构的因素很多,如施肥制度变更、土壤类型(成土母质)不同、植被类型改变、外源微

生物接种或入侵都会对土壤微生物群落结构产生一定的影响^[8]。其中,土壤类型和施肥制度主要通过影响土壤物理化学性状驱动土壤微生物群落结构演替,而植被类型和外源微生物主要通过影响土壤生物间的相互作用关系改变土壤微生物群落结构^[9]。

1.1 施肥制度

自然条件下,土壤元素循环维持动态平衡,而在集约化耕作的农田生态系统中,施肥是快速补充土壤养分的重要途径。有机类肥料和化肥都能为作物提供养分,但不同肥料的形态不同,在土壤中转化的微生物过程也不同,因此长期施用不同肥料对土壤性质和微生物群落结构及功能的影响不同,对土壤肥力变化也起着不同的作用^[10]。中国农业科学院祁阳农业生态系统国家野外试验站不同施肥措施对旱地红壤肥力影响的长期定位试验,是针对中国南方分布最广的第四纪红色黏土发育的红壤开展的,具有很强的代表性。长期配施有机肥和撂荒的红壤有机质含量较高,土壤酶活性和细菌群落多样性均维持较高的水平,作物产量较高;而长期施用含氮化肥但不配施有机肥会导致红壤pH值降低、土壤有机质含量和酶活性下降,细菌群落多样性也显著降低^[11]。刘佳等^[5]研究也表明,长期施用含氮化肥但不配施有机肥导致红壤pH值降低是红壤细菌群落差异的主要驱动因素。另外,长期不施肥和仅施用磷钾化肥的红壤虽然没有发生严重的酸化现象,但是长期不均衡施肥导致土壤有效养分失衡,生产力下降。Chen等^[12]还发现长期施用有机肥能显著增加红壤噬菌体数量和多样性,而长期施用含氮化肥则会降低噬菌体数量和多样性,这与不同施肥制度对红壤细菌数量和群落多样性影响的趋势是一致的。

针对长期施用含氮化肥但不配施有机肥造成严重酸化的红壤,该试验点还开展了酸化红壤的改良试验,主要包括施用石灰改良和有机肥改良。研究发现短期石灰改良可以迅速提高酸化土壤pH值,使小麦增产193.7%;而短期有机肥改良可以增加土壤有机质含量和养分有效性,使小麦增产169.2%,该结果表明两种改良方式都能显著提高土壤生产力,但可能具有不同的作用机制^[13]。石灰改良在提高土壤细菌物种多样性方面具有明显的优势;而有机肥改良在增加快速生长的富营养细菌类群丰度、促进参与土壤养分周转的微生物生长方面具有显著优势。通过共存网络分析发现未酸化的红壤细菌网络模块化程度最高,且主要功能模块中的类群相互关系以正相关为主;而

在酸化红壤的细菌网络结构中,主要功能模块中的类群相互关系以负相关为主;改良措施能显著影响酸化红壤的细菌网络结构,提高主要功能模块中正相关关系数量和相关类群的丰度^[14]。以上结果表明,针对酸化红壤的改良可以将两种改良方式相结合,在初期加入石灰进行改良,迅速提高土壤pH值^[15],降低土壤酸化对作物和微生物生长的抑制作用,提高土壤微生物多样性;随后通过增施有机肥进行改良,使土壤pH值维持稳定^[7],提高土壤微生物活性,促进参与土壤养分循环的微生物生长。

1.2 成土母质

不同类型的土壤由不同母质发育而来,不同类型土壤的颗粒组成、元素组成及含量、pH值等理化性状均不同^[16],因此不同类型土壤中的微生物群落组成和多样性显著不同。Sun等^[17]基于中国农业科学院祁阳农业生态系统国家野外试验站长达30年的生土熟化试验,通过比较长期熟化红壤和未熟化红壤母质中的微生物群落,发现长期耕作熟化虽然能增加土壤微生物多样性,但不同类型母质经过相同耕作方式熟化后的土壤微生物多样性变化趋势与母质中的微生物多样性变化趋势相同;另外,尽管长期施用化肥和有机肥能通过改变土壤理化性质影响红壤微生物群落组成,但母质类型依然是红壤微生物群落组成和多样性的最主要驱动因素^[18]。成土母质中的微生物是土壤微生物组的最初来源,不同类型母质的物理化学性状差异较大,其中的微生物“种子库”(Seed bank)结构和功能也显著不同,因此成土母质成为土壤微生物组结构和功能的最主要影响因素。

1.3 植被类型

除了土壤类型和施肥措施外,地上植被的改变也会驱动土壤微生物群落演替。陆地生态系统中植物通过凋落物和根系分泌物为土壤微生物提供分解底物,不同生态系统中植物凋落物的组成不同,对土壤中不同微生物类群的生长具有不同的促进或抑制作用^[19];另外,不同植物的根系分泌物组成也有很大差异,因此不同植物对土壤微生物群落组成具有很强的选择性^[20]。在南方红壤中,长期撂荒与长期耕作的土壤植被类型不同,其土壤微生物群落组成也显著不同,其中长期耕作显著降低了土壤微生物群落的多样性和异质性^[21]。这种现象与亚马逊原始森林的土壤微生物群落在农业化利用过程中的多样性变化趋势一致^[22]。通常,地上植物多样性越低,对土壤微生物,特别是根际土壤微生物群落的选择性越强。撂荒红

壤地上植被群落较高的多样性和异质性选择形成了具有较高异质性的土壤微生物群落,导致撂荒红壤微生物群落 β 多样性高于农田红壤;而长期耕作会降低地上植被的多样性和异质性,导致农田红壤微生物群落 α 多样性降低。

1.4 外源微生物

外源微生物接种或入侵,如随有机肥料载体或单独施用的微生物肥料、随大气或雨水进入土壤的外界微生物,也会影响土壤微生物群落结构。Xun等^[23]通过对长期不同施肥制度发育形成的第四纪红壤进行交换接种培育,即将其中一种施肥制度下的土壤微生物群落提取后接种到另一种施肥制度的土壤中进行培育,发现同一施肥制度的土壤中培育出的群落多样性和组成相似度更高,其中土壤pH值是红壤微生物群落结构的最主要驱动因素,其次是长期不同施肥措施引起的其他土壤化学性质变化,而不同微生物接种来源影响较小。

以上研究表明,南方旱地红壤微生物组的结构受到多种因素的驱动作用,非人为因素中母质类型是红壤微生物群落结构的最主要驱动因子,人为因素中施肥制度是最主要的驱动因子,而植被(作物类型)和外源微生物的影响较小。因此,研究长期不同施肥制度驱动红壤微生物组结构和功能的演替、影响红壤肥力和作物产量的机制,对培育高肥力红壤微生物组具有重要意义。

2 不同施肥制度对红壤微生物有机碳周转功能的影响

微生物在土壤有机质周转过程中具有关键作用^[24],土壤有机质周转能释放如磷、硫、钾、钙、镁等矿质养分,而土壤固碳是减少温室气体排放的主要手段之一^[25]。因此,研究不同施肥制度下土壤有机碳分解和稳定的机制,不仅对提高土壤肥力和养分可利用性非常重要,对于应对全球气候变化也具有重要意义。在红壤中,土壤微生物可以通过自身的分解作用直接影响土壤有机碳周转;同时,由于红壤的脱硅富铝铁化作用,土壤铁氧化还原微生物也能通过影响红壤铁元素形态间接影响土壤有机碳稳定。

土壤中大部分微生物都是化能异养型微生物,需要氧化分解土壤有机碳获取碳源和能量。不同微生物类群对土壤有机碳存在一定的底物偏好性,因此长期不同施肥措施影响土壤微生物群落结构,必然会驱动土壤有机碳组分变化。长期施用有机肥能增加土

壤总有机碳含量,提高土壤中易分解有机碳和难分解有机碳的绝对含量,刺激土壤富营养细菌类群生长,这些微生物具有更多参与易分解有机碳周转的功能基因^[11],优先通过分解和消耗易分解有机碳获取生长所需的碳源和能量,并用于繁殖以外的多种生命活动,如生物固氮、解磷解钾等,促进土壤中物质循环,增加土壤养分可利用性,为作物提供充足的养分。同时,这些微生物生长繁殖速度较快,其残体及各种中间代谢产物在土壤中不断累积,在土壤稳定碳库的积累中发挥了更重要的作用。然而,长期施用含氮化肥但不配施有机肥对红壤有机碳含量,贫、富营养细菌类群和难、易分解有机碳周转相关基因丰度的影响与配施有机肥的影响相反,表明长期施用含氮化肥但不配施有机肥会导致土壤可利用有机碳缺乏、微生物活力下降,进而导致土壤养分周转能力下降,土壤肥力降低。同时,长期施用有机肥的红壤中,以原杆属(*Protorhabditis*)为优势属的食细菌线虫群落可以通过提高土壤团聚体内的细菌与真菌比值间接促进土壤有机碳周转能力^[26]。

铁作为土壤中含量高且氧化还原性质活跃的金属元素,在土壤有机碳稳定的过程中起到了非常重要的作用^[27]。红壤具有明显脱硅富铝铁化过程,其铁氧化物明显聚积,因此红壤铁氧化还原微生物是影响土壤铁元素形态转化和驱动红壤有机碳稳定的重要因子。与高结晶度的铁氧化物相比,低结晶度的铁氧化物对土壤有机碳的稳定作用更强,长期施用有机肥的红壤中低结晶度铁氧化物含量显著高于长期施用化肥的土壤,并且红壤中低结晶度铁氧化物含量与土壤有机碳含量之间存在显著正相关^[28],表明通过增施有机肥提高土壤有机碳含量可以有效降低红壤高结晶度的铁氧化物含量。同时,施用有机肥能增加红壤铁氧化还原细菌的丰度和多样性,增加红壤中假单胞菌属(*Pseudomonas*)和厌氧绳菌属(*Anaerolinea*)的丰度,这些类群是Fe(Ⅱ)氧化过程的关键微生物,其丰度增加会促进红壤中Fe(Ⅱ)氧化,并在有机质作用下形成更高水平的低结晶态铁氧化物;而施用化肥则具有相反的作用,长期施用含氮化肥但不配施有机肥会导致红壤中地杆菌属(*Geobacter*)丰度增加,而地杆菌属是红壤中最重要的Fe(Ⅲ)还原微生物,因此会导致红壤中铁氧化物溶解度提高^[29]。因此,不同施肥制度能通过影响红壤铁氧化还原细菌群落组成驱动土壤铁形态转化,从而影响土壤有机碳稳定。长期施用有机肥能显著降低红壤铁氧化物结晶度指数,减弱土

壤芬顿反应,增强土壤有机碳稳定性^[30],同时避免土壤中积累过量游离态铁氧化物,减弱其对作物生长^[31]和微生物活性^[32]的抑制作用。

3 不同施肥制度对红壤微生物氮磷代谢功能的影响

氮磷是植物必需的两大营养元素,土壤氮磷有效性显著影响作物生长和产量^[33]。红壤由于其特殊的性质,极易发生氮素淋溶作用和磷素固定作用,使氮和磷成为红壤农田生态系统生产力和稳定性的两大限制性因子^[34]。土壤微生物组影响土壤氮磷转化功能,长期不同施肥制度会显著影响红壤氮磷代谢相关的功能微生物,采用合理的施肥措施调控红壤微生物氮磷代谢功能对提高红壤氮磷生物有效性具有重要作用。

土壤中生物固氮和解磷作用通常是耦合的,在长期进化过程中,很多固氮微生物能兼具解磷功能,如伯克氏菌科(Burkholderiaceae)和假单胞菌科(Pseudomonadaceae)的一些固氮解磷微生物。Mills等^[35]的研究表明,土壤磷素有效性越高而有效氮含量越低时,生物固氮作用越强。土壤pH值是固氮微生物活动的重要调控因子^[36],长期施用化肥和有机肥对红壤固氮微生物群落组成的影响显著不同,长期施用含氮化肥导致红壤严重酸化,显著降低了土壤固氮微生物丰度,抑制了以慢生根瘤菌科(Bradyrhizobiaceae)为主的共生固氮类群生长^[37];长期施用有机肥促进了以伯克氏菌科为代表的大多数固氮类群丰度,这些固氮微生物大部分都兼具较强的溶磷能力^[38],能够提高红壤氮磷有效性;而在不施肥的红壤中,肠杆菌科(Enterobacteriaceae)和假单胞菌科等类群的相关菌株可以维持一定的丰度,表明这些类群可能是土壤维持最基本生产力的氮磷养分重要贡献者^[39]。酸化红壤经过石灰改良之后,固氮微生物群落组成虽然没有发生显著变化,但是其相对丰度显著提高^[40]。Jiang等^[41]还发现在长期施用有机肥的红壤中,原杆属食细菌线虫可以通过土壤生物食物网作用刺激产碱性磷酸酶的中慢生根瘤菌属(*Mesorhizobium*)的生长,从而增强红壤固氮解磷能力,提高土壤氮磷有效性。

长期施肥不仅可以改变红壤的固氮微生物群落,还能影响氮素循环中其他过程的微生物组成。氨氧化细菌(AOB)和氨氧化古菌(AOA)在土壤氨氧化过程中起着重要作用,研究表明,土壤总有机碳含量对AOB群落的丰富度和组成影响较大,而土壤pH值对

AOA群落的丰富度和组成影响较大^[42]。Wang等^[43]在酸性红壤中发现了一种源自于碱性环境的活性AOA菌株,表明AOA对土壤环境酸碱度变异的适应能力较强,可能在强酸性土壤中保持氨氧化活性。当土壤pH值较低(低于4.5)时,AOA的自养氨氧化作用比AOB对土壤氨氧化作用的贡献更重要^[44-45]。长期有机无机配施可以显著提高红壤中AOA和AOB的数量,施用化肥显著降低了红壤中AOA和AOB的数量^[46]。长期施用猪粪可以促进土壤食细菌线虫生长,食细菌线虫专一性捕食AOB还能刺激土壤硝化作用,间接促进土壤氮素循环^[42]。因此长期施用有机肥可以通过提高土壤有机质含量和稳定土壤pH值增加固氮解磷微生物和氨氧化微生物(AOA和AOB)的丰度和组成,从而驱动土壤生物固氮解磷和氨氧化过程,提高土壤氮循环效率^[47]和氮磷养分有效性^[41]。

4 红壤微生物代谢功能驱动群落装配和稳定

土壤微生物是土壤生物肥力的主要贡献者,维持红壤微生物组结构多样性和功能稳定性是保证红壤具备稳定基础肥力和促进红壤高产的生物学基础。在高度复杂的土壤微生物群落中,参与土壤元素转化等特定功能的微生物类群及功能基因也存在高度多样性,即土壤微生物群落具有较高的功能冗余性^[48]。功能冗余性会影响微生物互作关系,从而驱动群落装配过程,影响群落的生态功能^[49],然而微生物不同代谢功能对群落装配和稳定性的影响仍不清楚,因此需要建立土壤微生物多样性与群落结构和功能装配过程之间的关系,并揭示其内在机制。Xun等^[50]利用梯度稀释接种培育构建了不同多样性的红壤微生物群落,发现土壤微生物多样性下降会导致群落稳定性下降,广泛性和特殊性代谢功能基因的多样性均显著降低,其中特殊性代谢功能基因的相对丰度显著降低,而广泛性代谢功能基因的相对丰度则显著提高。因此,特殊性代谢功能可能是驱动土壤微生物群落装配和维持群落稳定的重要功能。所谓广泛性功能基因,就是群落中绝大多数微生物类群都“持有”的功能基因,如三羧酸(TCA)循环、糖酵解等功能相关的基因;所谓特殊性功能基因,就是仅由群落中的稀有微生物功能群“持有”的功能基因,如土壤氨氧化过程、有机污染物降解等功能相关的基因。有研究表明,物种丰富度并不是决定其对群落贡献的主要因素,土壤中的关键稀有类群对生物地球化学的许多过程起着至关重要的作用^[51]。土壤微生物多样性下降会优先导致

具有特殊性功能基因的稀有类群损失,从而导致土壤微生物群落适应环境能力降低、稳定性下降,使群落维持条件选择或均一化选择的确定性装配过程;仅有当土壤微生物群落的多样性较高时,能够“持有”和“表达”更多特殊性功能时,群落才能更好适应环境^[52],维持生长、繁殖、死亡的随机性装配过程。

土壤微生物的功能冗余性使群落在土壤环境发生剧烈变化时能够保持一定的结构和功能稳定性或恢复力。通常认为,土壤微生物多样性与群落结构和生态功能稳定性之间总体上存在正相关关系^[53]。目前大多数关于土壤微生物群落多样性与结构和功能稳定性之间关系的研究多以描述性为主,发现大多数功能(如生物固氮、甲烷氧化、复杂有机碳分解等)与群落多样性存在正相关关系^[54],也有部分功能(如土壤呼吸、简单有机碳分解等)与群落多样性无关^[55]。红壤微生物组的研究均表明土壤微生物多样性与土壤生态功能和生产力之间存在显著的正相关关系。因此,长期施用有机肥可以通过增加红壤微生物多样性提高土壤多功能性(Multi-functionality),进而提高土壤微生物群落稳定性和养分周转效率,这可能是高微生物多样性的农田红壤维持高产稳产的关键原因。

5 结论与展望

总的来讲,土壤类型是红壤微生物群落组成的最主要决定因素,不同施肥制度能够通过改变土壤性质影响红壤微生物组的结构和功能特征。配施有机肥能提高土壤微生物活力,加速土壤有机碳周转;同时还能增加土壤微生物多样性,提高土壤氮磷转化效率,增强群落的结构和功能稳定性。这些结论有助于明确如何通过农艺操作和管理土壤微生物组来提高土壤肥力以及增加农作物产量,为逐步实现种地与养地相结合的红壤资源可持续利用模式提供实践经验。

从长远来看,我国农业微生物组的研究仍需要遵循问题导向、需求牵引、顶层设计、学科交叉、创新理论、强调应用的发展思路,形成具有我国特色的红壤微生物组理论体系,力争在微生物组结构组成、装配理论、稳定机制、功能特点,以及农业微生物组资源挖掘、基于土壤微生物组的产品开发、土壤微生物组与土壤培肥相互作用等方面取得突破性进展,充分发挥微生物组在我国红壤资源可持续利用与农业绿色发展中的作用。未来可重点开展以下研究方向:

(1)改进土壤微生物培养策略。未来要针对纯培养微生物个体进行耐逆能力、种间或种内互作机制等

研究,因此需要改进对红壤微生物的培养策略,利用现有基因组数据确定高效分离关键功能微生物的培养策略,建立红壤微生物资源库。

(2)明确土壤微生物组不同类群的功能特征和驱动因素。未来的研究可以将土壤微生物的系统发育信息与特定的土壤生态功能联系起来,结合宏培养策略和共同生活史策略对微生物进行分类,将有利于理解和预测农田土壤中诸多生态系统水平上的生物学过程及其对生态系统的影响。

(3)开发合理调控和高效管理的土壤微生物组产品和农业措施。针对不同类型的红壤,将宏培养获得的功能微生物人工装配成具有特定生态功能的微生物群落,开发能够提高土壤养分循环效率、促进土壤有机质稳定的合成菌群微生物肥料;同时研究合成微生物群落的功能特征和驱动因素,优化农业管理措施促进有益微生物生长并提高其活力,为我国红壤地区中低产耕地提供有效的改良策略。

参考文献:

- [1] 胡月明, 欧阳村香, 戴军, 等. 我国红壤资源农业利用研究进展[J]. 土壤与环境, 1999, 8(1): 53-57. HU Yue-ming, OUYANG Cun-xiang, DAI Jun, et al. Research progress on utilization of red soil resources in China[J]. *Soil and Environmental Sciences*, 1999, 8(1): 53-57.
- [2] 孙波, 董元华, 徐明岗, 等. 加强红壤退化分区治理, 促进东南红壤丘陵区现代高效生态农业发展[J]. 土壤, 2015, 47(2): 204-209. SUN Bo, DONG Yuan-hua, XU Ming-gang, et al. Promote development of modern high-efficient ecological agriculture based on divisional remediation of red soil degradation in hilly region of southeastern China [J]. *Soils*, 2015, 47(2): 204-209.
- [3] Patricia B, Pfisterer A B, Nina B, et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services[J]. *Ecology Letters*, 2010, 9(10):1146-1156.
- [4] Fierer N. Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15(10): 579-590.
- [5] 刘佳, 陈晓芬, 刘明, 等. 长期施肥对旱地红壤细菌群落的影响[J]. 土壤学报, 2020, 57(2):468-478. LIU Jia, CHEN Xiao-fen, LIU Ming, et al. Effects of long-term fertilization on bacterial community in upland red soil [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, 57(2): 468-478.
- [6] 柳开楼, 叶会财, 李大明, 等. 长期施肥下红壤旱地的固碳效率[J]. 土壤, 2017, 49:1166-1171. LIU Kai-lou, YE Hui-cai, LI Da-ming, et al. Carbon sequestration efficiency under long-term fertilization in dryland of red soil [J]. *Soils*, 2017, 49: 1166-1171.
- [7] 龙光强, 蒋瑞霖, 孙波. 长期施用猪粪对红壤酸度的改良效应[J]. 土壤, 2012, 44(5): 727-734. LONG Guang-qiang, JIANG Yu-ji, SUN Bo. Effects of long-term application of pig manure on ameliorating

- acidity of red soil[J]. *Soils*, 2012, 44(5): 727–734.
- [8] 周赛, 梁玉婷, 孙波. 红壤微生物群落结构及其演变影响因素的研究进展[J]. *土壤*, 2015, 47(2): 272–277. ZHOU Sai, LIANG Yu-ting, SUN Bo. Research advances in environmental and human factors affecting microbial community structure and evolution in red soils[J]. *Soils*, 2015, 47(2): 272–277.
- [9] Noah F, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103: 626–631.
- [10] Hartmann M, Frey B, Mayer J, et al. Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming[J]. *The ISME Journal*, 2015, 9: 1177–1194.
- [11] Xun W B, Zhao J, Xue C, et al. Significant alteration of soil bacterial communities and organic carbon decomposition by different long-term fertilization management conditions of extremely low-productivity arable soil in south China[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(6): 1907–1917.
- [12] Chen L, Xun W B, Sun L, et al. Effect of different long-term fertilization regimes on the viral community in an agricultural soil of southern China[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2014, 62: 121–126.
- [13] Xun W B, Xiong W, Huang T, et al. Swine manure and quicklime have different impacts on chemical properties and composition of bacterial communities of an acidic soil[J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, 100: 38–44.
- [14] Xun W B, Huang T, Li W, et al. Alteration of soil bacterial interaction networks driven by different long-term fertilization management practices in the red soil of south China[J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 120: 128–134.
- [15] 梅旭阳, 高菊生, 杨学云, 等. 红壤酸化及石灰改良影响冬小麦根际土壤钾的有效性[J]. *植物营养与肥料学报*, 2016, 22(6): 1568–1577. MEI Xu-yang, GAO Ju-sheng, YANG Xue-yun, et al. The response of soil potassium availability in rhizospheric soil of winter wheat to acidified and limed red soil[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2016, 22(6): 1568–1577.
- [16] 赵凯丽, 蔡泽江, 王伯仁, 等. 不同母质和植被类型下红壤pH和交换性酸的剖面特征[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(23): 4818–4826. ZHAO Kai-li, CAI Ze-jiang, WANG Bo-ren, et al. Changes in pH and exchangeable acidity at depths of red soils derived from 4 parent materials under 3 vegetations[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(23): 4818–4826.
- [17] Sun L, Gao J S, Huang T, et al. Parental material and cultivation determine soil bacterial community structure and fertility[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(1): 1–10.
- [18] Sun L, Xun W B, Huang T, et al. Alteration of the soil bacterial community during parent material maturation driven by different fertilization treatments[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 96: 207–215.
- [19] Hui N, Jumpponen A, Francini G, et al. Soil microbial communities are shaped by vegetation type and park age in cities under cold climate[J]. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(3): 1281–1295.
- [20] Zhalnina K, Louie K B, Hao Z, et al. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(4): 470–480.
- [21] Xun W B, Xu Z H, Li W, et al. Long-term organic-inorganic fertilization ensures great soil productivity and bacterial diversity after natural-to-agricultural ecosystem conversion[J]. *Journal of Microbiology*, 2016, 54(9): 611–617.
- [22] Rodrigues J L M, Pellizari V H, Rebecca M, et al. Conversion of the Amazon rainforest to agriculture results in biotic homogenization of soil bacterial communities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110: 988–993.
- [23] Xun W B, Huang T, Zhao J, et al. Environmental conditions rather than microbial inoculum composition determine the bacterial composition, microbial biomass and enzymatic activity of reconstructed soil microbial communities[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 90: 10–18.
- [24] Sulman B N, Phillips R P, Oishi A C, et al. Microbe-driven turnover offsets mineral-mediated storage of soil carbon under elevated CO₂ [J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4: 1099–1102.
- [25] Luo Z, Feng W, Luo Y, et al. Soil organic carbon dynamics jointly controlled by climate, carbon inputs, soil properties and soil carbon fractions[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(10): 4430–4439.
- [26] Jiang Y J, Qian H Y, Wang X Y, et al. Nematodes and microbial community affect the sizes and turnover rates of organic carbon pools in soil aggregates[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 119: 22–31.
- [27] Lalonde K, Mucci A, Ouellet A, et al. Preservation of organic matter in sediments promoted by iron[J]. *Nature*, 2012, 483: 198–200.
- [28] Zhang J C, Zhang L, Wang P, et al. The role of non-crystalline Fe in the increase of SOC after long-term organic manure application to the red soil of southern China: Role of non-crystalline Fe in increasing SOC[J]. *European Journal of Soil Science*, 2013, 64: 797–804.
- [29] Wen Y L, Xiao J, Liu F F, et al. Contrasting effects of inorganic and organic fertilisation regimes on shifts in Fe redox bacterial communities in red soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 117: 56–67.
- [30] Hall S J, Silver W L. Iron oxidation stimulates organic matter decomposition in humid tropical forest soils[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19: 2804–2813.
- [31] Anjum N A, Singh H P, Khan M I R, et al. Too much is bad: An appraisal of phytotoxicity of elevated plant-beneficial heavy metal ions [J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2015, 22(5): 3361–3382.
- [32] Wang F, Yao J, Si Y, et al. Short-time effect of heavy metals upon microbial community activity[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 173: 510–516.
- [33] Ågren G I, Wetterstedt M, Billberger M. Nutrient limitation on terrestrial plant growth: Modeling the interaction between nitrogen and phosphorus[J]. *The New Phytologist*, 2012, 194: 953–960.
- [34] 孙波, 王兴祥, 张桃林. 红壤养分淋失的影响因子[J]. *农业环境科学学报*, 2003, 22(3): 257–262. SUN Bo, WANG Xing-xiang, ZHANG Tao-lin. Influencing factors of leaching nutrients in red soils [J]. *Journal of Agro-Environmental Science*, 2003, 22(3): 257–262.
- [35] Mills M M, Ridame C, Davey M, et al. Iron and phosphorus co-limit

- nitrogen fixation in the eastern tropical North Atlantic[J]. *Nature*, 2004, 429: 292–294.
- [36] MåRtensson A M, Witter E. Influence of various soil amendments on nitrogen-fixing soil microorganisms in a long-term field experiment, with special reference to sewage sludge[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1990, 22: 977–982.
- [37] Wang C, Zheng M M, Song W F, et al. Impact of 25 years of inorganic fertilization on diazotrophic abundance and community structure in an acidic soil in southern China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 113: 240–249.
- [38] Nosrati R, Owlia P, Sadari H, et al. Phosphate solubilization characteristics of efficient nitrogen fixing soil *Azotobacter* strains[J]. *Iranian Journal of Microbiology*, 2014, 6: 285–295.
- [39] Xun W B, Li W, Huang T, et al. Long-term agronomic practices alter the composition of asymbiotic diazotrophic bacterial community and their nitrogen fixation genes in an acidic red soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54: 329–339.
- [40] Basu M, Bhadoria P B S, Mahapatra S C. Growth, nitrogen fixation, yield and kernel quality of peanut in response to lime, organic and inorganic fertilizer levels[J]. *Bioresource Technology*, 2008, 99: 4675–4683.
- [41] 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: 2705–2717.
- [42] Jiang Y J, Jin C, Sun B. Soil aggregate stratification of nematodes and ammonia oxidizers affects nitrification in an acid soil[J]. *Environmental Microbiology*, 2014, 16(10): 3083–3094.
- [43] Wang B Z, Zheng Y, Huang R, et al. Active ammonia oxidizers in an acidic soil are phylogenetically closely related to neutrophilic archaea[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80: 1684–1691.
- [44] Zhang L M, Hu H W, Shen J P, et al. Ammonia-oxidizing archaea have more important role than ammonia-oxidizing bacteria in ammonia oxidation of strongly acidic soils[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6: 1032–1045.
- [45] Leininger S, Urlich T, Schlöter M, et al. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils[J]. *Nature*, 2006, 442: 806–809.
- [46] He J Z, Shen J P, Zhang L M, et al. Quantitative analyses of the abundance and composition of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing archaea of a Chinese upland red soil under long-term fertilization practices[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(9): 2364–2374.
- [47] 罗培宇, 樊耀, 杨劲峰, 等. 长期施肥对棕壤氨氧化细菌和古菌丰度的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(3): 678–685.
- LUO Pei-yu, FAN Yao, YANG Jin-feng, et al. Influence of long-term fertilization on abundance of ammonia oxidizing bacteria and archaea in brown soil[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2017, 23(3): 678–685.
- [48] Louca S, Polz M F, Mazel F, et al. Function and functional redundancy in microbial systems[J]. *Nature Ecology and Evolution*, 2018, 2: 936–943.
- [49] Rivett D W, Bell T. Abundance determines the functional role of bacterial phylotypes in complex communities[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3: 767–772.
- [50] Xun W B, Li W, Xiong W, et al. Diversity-triggered deterministic bacterial assembly constrains community functions[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 3833.
- [51] Banerjee S, Schlaeppi K, van der Heijden M G A. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16: 567–576.
- [52] Wittebolle L, Marzorati M, Clement L, et al. Initial community evenness favours functionality under selective stress[J]. *Nature*, 2009, 458: 623–626.
- [53] Loreau M, de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16: 106–115.
- [54] Philippot L, Spor A, Hénault C, et al. Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7: 1609–1619.
- [55] Griffiths B S, Ritz K, Wheatley R, et al. An examination of the biodiversity–ecosystem function relationship in arable soil microbial communities[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33: 1713–1722.