

DOI: 10.5846/stxb202111193253

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. 生态学报, 2023, 43(11): 4390-4399.

Tao D X, Gao Y Z. Advances on the strategies of soil phosphate solubilizing microorganisms to promote plant phosphorus uptake. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(11): 4390-4399.

# 土壤解磷微生物促进植物磷素吸收策略研究进展

陶冬雪<sup>1</sup>, 高英志<sup>1,2,\*</sup>

1 东北师范大学草地科学研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 吉林松嫩草地生态系统国家野外科学观测研究站, 国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 长春 130024

2 新疆农业大学草业学院, 西部干旱荒漠区草地资源与生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830052

**摘要:** 随着全球磷肥需求增加和磷矿资源储量短缺矛盾逐渐加重, 土壤解磷微生物在促进磷循环方面的重要性日益突显, 因此有必要对其种类和促进植物磷素吸收策略进行全面梳理总结。荟萃分析了土壤解磷微生物种类并构建了系统进化树, 重点论述了土壤解磷微生物促进植物磷素吸收主要策略。土壤解磷微生物主要通过矿化和溶解作用直接活化难溶性磷, 但其也能与植物根系互作间接活化磷素。其间接途径主要包括解磷微生物与根系分泌物和丛枝菌根真菌互作, 它们通过碳磷交换间接活化磷素; 其次包括一些解磷微生物可以通过固氮作用使植物生长受到磷的限制, 从而调节植物磷酸盐转运系统间接活化土壤磷; 解磷微生物也能通过分泌植物激素和生物防治剂促进植物根系生长间接促进植物磷素吸收。解磷微生物还能通过磷素固定减少磷流失, 也可以通过加速自身磷素周转促进植物磷素吸收。对完善和发展解磷微生物主导的土壤磷循环和植物磷素吸收利用理论体系具有重要意义。

**关键词:** 土壤微生物; 磷素活化; 磷素固定; 丛枝菌根真菌; 根系分泌物

## Advances on the strategies of soil phosphate solubilizing microorganisms to promote plant phosphorus uptake

TAO Dongxue<sup>1</sup>, GAO Yingzhi<sup>1,2,\*</sup>

1 Key Laboratory of Vegetation Ecology of the Ministry of Education, Jilin Songnen Grassland Ecosystem National Observation and Research Station, State Environmental Protection Key Laboratory of Wetland Ecology and Vegetation Restoration, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

2 Xinjiang Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology of Western Arid Desert Area of the Ministry of Education, College of Grassland Science, Urumqi 830052, China

**Abstract:** With the increasing demand for phosphorus (P) fertilizer and the shortage of P reserves in the world, soil phosphate solubilizing microorganisms (PSMs) play an important role in promoting the P cycle between plant and soil. Therefore, it is necessary to comprehensively understand their species and strategies for how PSMs promote plant P uptake. This review meta-analyzes the species of soil PSMs, constructs a phylogenetic tree, and synthetically illustrates the promoting strategies of soil PSMs for plant phosphorus absorption. Soil PSMs directly mobilize insoluble P mainly through solubilization and mineralization, but they can also indirectly mobilize P by interacting with plant roots. PSMs promote plant P uptake by carbon and P exchange with the help of plant root exudates and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). PSMs also can enhance plant nitrogen fixation with more P demand, leading to plant P limitation, hence PSMs indirectly mobilize soil P via regulating the plant phosphate transport system. Furthermore, they promote the growth of plant roots by secreting

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31870436, 32160312)

收稿日期: 2021-11-19; 网络出版日期: 2023-01-11

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaoyz108@nenu.edu.cn

plant hormones and biological control agents, and then indirectly promoting plant P uptake. In addition, PSMs can reduce P loss through P fixation and promote plant P absorption by accelerating their P turnover. This review emphasizes the importance of PSMs for improving and developing the theoretical system of soil P cycle and plant P absorption.

**Key Words:** soil microorganisms; phosphorus mobilization; phosphorus immobilization; arbuscular mycorrhizal fungi; root exudates

磷是作物生长所需的第二大营养元素,但土壤中磷素有效性差,这制约了我国乃至世界农业生产的发展。为了保证粮食安全和土地可持续生产,土壤中过量施用磷肥的情况在全世界范围内普遍存在,中国更是处于磷肥使用严重过量状态<sup>[1]</sup>。过量施用磷肥不仅影响土壤健康和地下生态系统稳定性,并且导致严重的环境问题<sup>[2]</sup>。此外,磷矿资源是重要的战略资源,总量十分有限,如果按照现有的磷肥使用量和开采速度,全球磷矿资源将很快消耗殆尽<sup>[3]</sup>。因此通过植物根系和土壤微生物利用土壤磷库、提高作物磷素利用效率成为当前农业生产实践中亟待解决的问题,也是国内外学者共同关注的课题之一<sup>[4-6]</sup>。目前关于植物高效吸收磷素策略的研究主要集中在根系形态、构型、根系分泌物和菌根真菌等方面<sup>[3,7-8]</sup>,而对在促进植物磷素吸收利用方面具有重要作用的土壤解磷微生物的种类和功能研究相对薄弱。随着分子技术手段方法的发展和对微观世界认知水平的提高,土壤生态学家对解磷微生物促进植物磷素吸收策略的研究正不断加强<sup>[9-10]</sup>。

土壤解磷微生物是土壤中能将植物难以吸收利用的磷转化为可吸收利用形态磷的微生物。土壤解磷微生物的磷活化能力是与植物磷营养相关的最重要特征之一,在磷的生物地球化学循环中起着重要作用<sup>[11]</sup>。解磷微生物通过磷素活化和固定作用促进植物磷素吸收。解磷微生物的活化作用主要是通过分泌有机酸和磷酸酶直接矿化和溶解难溶性磷<sup>[12-13]</sup>,同时通过与丛枝菌根真菌交换碳磷来间接活化磷素,还可以通过氮固定、分泌植物激素和生物防治剂间接活化一定比例的磷素<sup>[13-14]</sup>;解磷微生物的固定作用主要是在土壤中有效磷含量较高条件下,固定土壤中的有效磷生成生物量磷,在周转过程中释放出有效磷供给植物吸收<sup>[15]</sup>。本文系统梳理了解磷微生物最新的种类信息和技术发展,全面总结了解磷微生物促进植物磷素吸收的策略,为阐明土壤磷循环的微生物策略和解磷微生物的应用提供理论基础。

## 1 解磷微生物概况

1903 年首次发现自然界中存在能够矿化磷酸盐的解磷微生物<sup>[16]</sup>,但直到 1948 年 Pikovskaya<sup>[17]</sup>才报道了微生物对难溶性磷的溶解作用,并研发了无机磷培养基(PVK)培养解磷微生物和分析其溶解磷酸盐的能力。由此科学家开始了对自然界中解磷微生物的广泛研究。研究发现包括细菌、真菌在内的大量微生物都具有溶解和矿化磷的能力。最初发现的解磷细菌呈球状、杆状和螺旋状,以假单胞菌属和芽孢杆菌属为主,真菌以曲霉属和青霉属为主。解磷微生物在含有不溶性磷酸盐的固体平板上培养后,菌落周围可形成透明圈,证明其具有溶磷能力<sup>[18-19]</sup>。随着解磷微生物解磷能力不断的发掘,为了将其更好的应用到生产实践中,解磷微生物种类得到广泛关注。

在 Scopus 数据库中以“phosphate solubilizing microorganisms”为关键词检索,在农业和生物学科中共检索出相关中文和英文文献 596 篇,从中筛选种属信息,去除出现重复种属的文献,最终选取了 80 篇参考文献,按照样点数量国家排序包括中国、印度、伊朗、西班牙、乌拉圭、委内瑞拉、土耳其、坦桑尼亚、日本、摩纳哥、美国、加拿大、哥伦比亚、俄罗斯、丹麦、伯利兹、波兰、巴西、澳大利亚、阿根廷、阿布扎比,共 21 个国家和 126 个样点(图 1)。

其涵盖了目前已知所有的解磷微生物的属和种的分类信息,将这些文献进行归纳整理,发现解磷微生物共 240 种,分别隶属于 99 个属,其中细菌 162 种,隶属于 71 个属,真菌 78 种,隶属于 28 个属。本文在美国国家生物技术信息中心(NCBI)数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)中搜索以上解磷微生物的核酸序列数

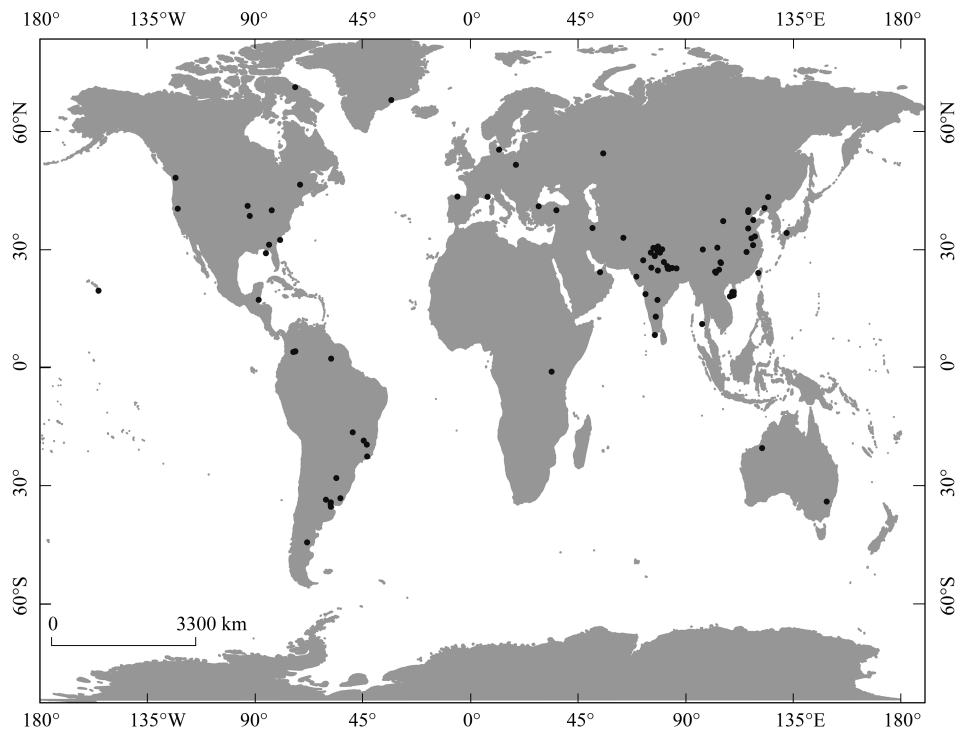


图1 解磷微生物属和种全球样点分布图

**Fig.1 Global distribution map of genera and species of phosphate solubilizing microorganisms. The data are from 80 references, the sites are mainly distributed in 21 countries, involving 126 sample points. The ggmap, maps and mapdata packages are used for drawing plot global samples distribution in R**

数据来自于 80 篇文献, 主要分布在 21 个国家, 共涉及 126 个样点。采用 R 语言中 ggmap, maps 和 mapdata 包绘制分布图

据, 下载细菌 16S 序列和真菌内源转录间隔区 (ITS) 序列, 并利用 Mega X 软件进行对齐, 选择邻接法对所有有序列信息的种进行系统发育分析, 保存原始树 (Original tree) 文件, 然后使用 iTOL (<https://itol.embl.de/>) 绘制系统进化树。其中土壤解磷细菌主要包括变形菌门 (Proteobacteria)、放线菌门 (Actinobacteria)、厚壁菌门 (Firmicutes)、拟杆菌门 (Bacteroidetes)、蓝藻门 (Cyanobacteria) 和酸杆菌门 (Acidobacteria)<sup>[20–21]</sup>, 解磷真菌主要包括子囊菌门 (Ascomycota)、担子菌门 (Basidiomycota) 和毛霉菌门 (Mucoromycota)<sup>[22]</sup> (图 2, 3)。

通过以上文献分析可以看出, 目前已鉴定的解磷微生物种类较少, 主要原因是受到鉴定方法的限制。最初的解磷微生物鉴定是使用不同培养基培养后分离筛选, 可鉴定到种水平, 但是只能筛选鉴定特定培养基培养的解磷微生物, 鉴定的种类较少<sup>[23]</sup>。2000 年以后开始使用气相色谱法鉴定解磷微生物种类, 脂肪酸甲酯气相色谱 (FAMEs) 分析和磷脂脂肪酸 (PLFAs) 气相色谱分析可鉴定解磷微生物到门、属和种水平<sup>[24]</sup>, 但这两种气相色谱分析方法只能鉴定含有特定细胞成分的微生物而且细胞膜组分受环境影响较大, 这会影响鉴定结果。随后有研究使用变性梯度凝胶电泳 (DGGE) 法鉴定解磷细菌, 可鉴定物种到门水平<sup>[25]</sup>。近年来随着分子生物学技术手段方法的发展, 使用高通量测序技术测定解磷细菌和真菌的属和种的研究逐渐增多, 该技术能更全面和准确的反映土壤微生物群落结构, 但是由于解磷微生物数据库不够完善, 能够鉴定的物种仍然有限<sup>[20]</sup>。新近通过宏基因组测序技术鉴定后发现了新的土壤解磷微生物属和种<sup>[9]</sup>, 而且利用高通量磷循环功能基因芯片和单细胞拉曼 D<sub>2</sub>O 技术测定解磷微生物相应功能基因、功能群和活性等信息, 进一步增强了对解磷微生物种类和功能的认识<sup>[26–27]</sup>, 但是由于微生物分离和纯培养很难, 所以通过新技术鉴定种类还很少。未来仍需要在不同的土壤中分离培养特定的解磷微生物, 来鉴定更多适应不同土壤环境的属和种。

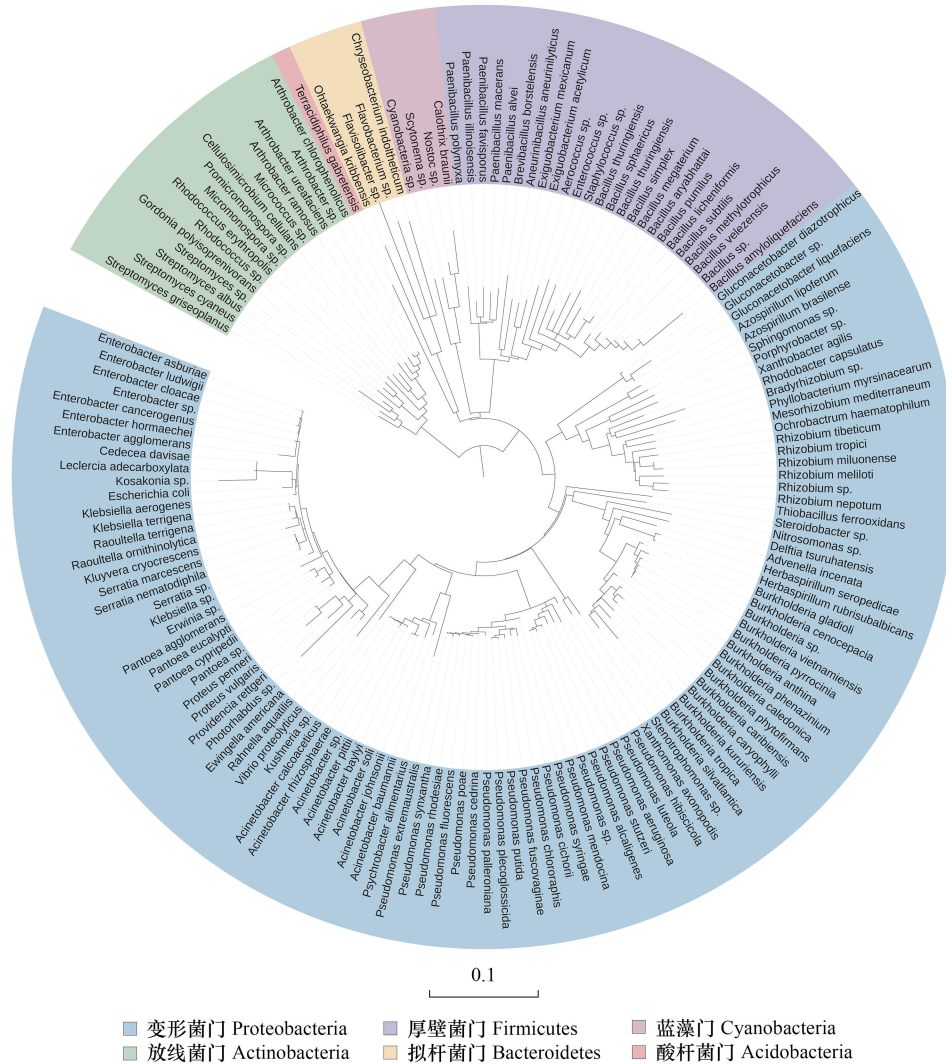


图2 基于16S rRNA基因序列的邻接系统发育树(展示了解磷细菌物种的系统发育位置)

Fig.2 Neighbor-joining phylogenetic tree based on the 16S rRNA gene sequences to show the position of phosphate solubilizing bacterial species. Different colors represent different phylum

不同的颜色代表不同的门, *Aerobacter* sp., *Anabena* sp., *Bacillus megaterium* subsp., *B. polymyxa*, *Escherichia hermannii*, *Pseudomonas jessensi*, *Ralstonia pickettii* 没有在美国国家生物技术信息中心 (NCBI) 中搜索到 16S 序列, 所以图中没有以上物种的系统发育关系

## 2 解磷微生物促进植物磷素吸收利用的策略

为了挖掘解磷微生物解磷潜力并更好的应用于生产实践, 需要全面了解解磷微生物促进植物磷素吸收的策略。解磷微生物主要通过活化和固定作用促进植物磷素吸收。在土壤磷素匮乏的条件下, 解磷微生物通过直接和间接途径活化磷素<sup>[28-31]</sup>。在土壤磷含量较高的条件下, 解磷微生物还能通过固定和周转作用促进植物磷素吸收<sup>[18, 32]</sup>。

### 2.1 解磷微生物的磷素活化作用

在土壤磷素匮乏的条件下, 解磷微生物分泌有机酸、磷酸酶等物质直接活化难溶性无机磷和有机磷<sup>[18, 33]</sup>, 并且其通过与根系分泌物和丛枝菌根真菌互作、固氮作用、分泌植物激素和生物防治剂间接活化磷素<sup>[30, 34-35]</sup>, 从而促进植物磷素吸收利用(图4)。

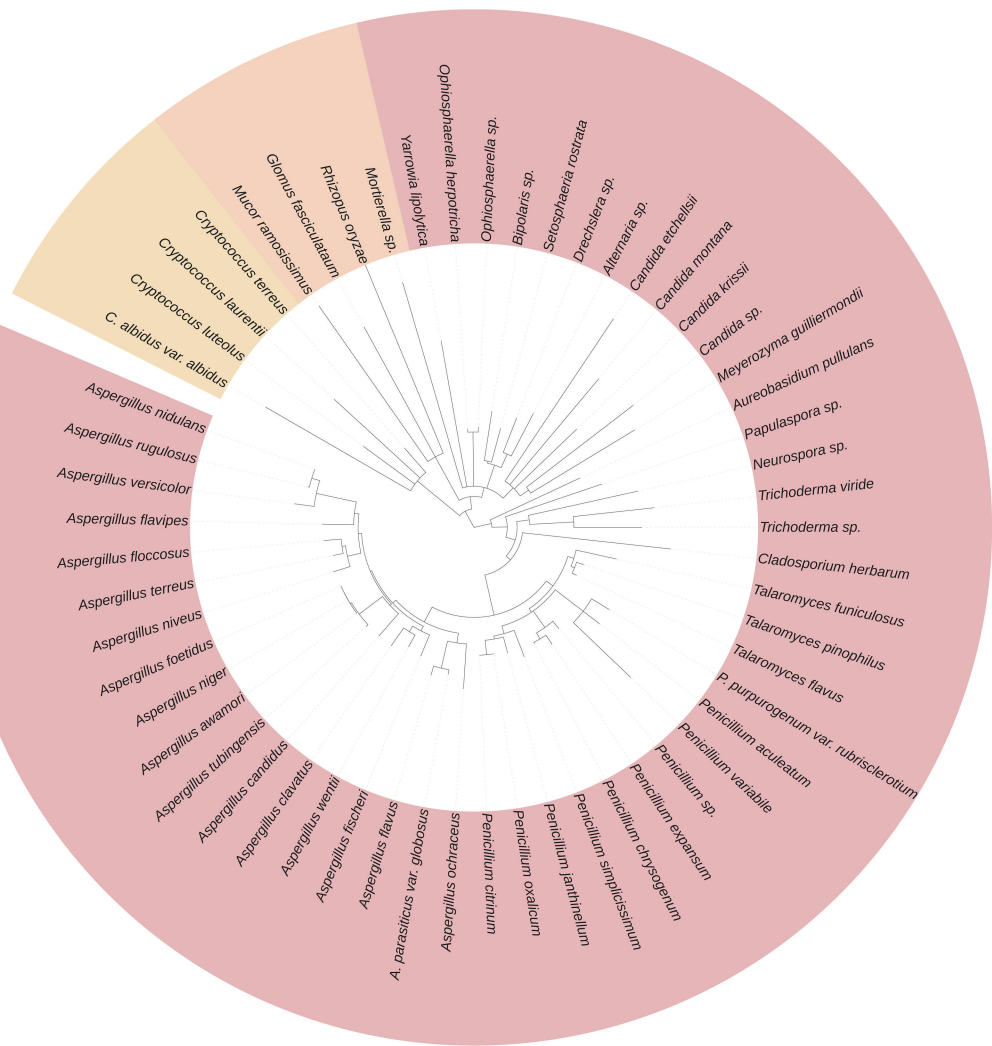


图3 基于内源转录间隔区(ITS)基因序列的邻接系统发育树(显示了解磷真菌物种的系统发育位置)

**Fig.3 Neighbor-joining phylogenetic tree based on the ITS gene sequences to show the position of phosphate solubilizing fungal species. Different colors represent different phylum**

不同的颜色代表不同的门, *Arthrotrichy oligospora*, *Aspergillus fumigatus*, *A. sydawi*, *Cryptococcus albidus* var. *aerius*, *C. albidus* var. *diffluens*, *Fusarium oxysporum*, *F. sp.*, *Metaphire posthuman*, *Neosartorya fisheri* var. *fischeri*, *Penicillium bilaii*, *P. funiculosum*, *P. lilacinium*, *P. purpurogenum*, *P. rubrum*, *Phichia norvegensis*, *Rhodotrula aurantiaca*, *Talaromyces helices*, *Trichoderma harzianum*, *T. isridae* 没有在 NCBI 中搜索到 ITS 序列, 所以图中没有以上物种系统发育关系

### 2.1.1 直接活化磷素

土壤中无机磷通常与钙、镁、铁、铝和锰等金属阳离子络合成正磷酸盐离子<sup>[13]</sup>,大部分植物不能直接吸收利用,而解磷微生物可以通过降低土壤 pH 值和增加螯合作用将难溶性正磷酸盐离子转化为植物可利用的有效磷<sup>[11,36]</sup>。在中性和碱性土壤中磷酸盐主要以磷酸钙等形式存在,它们的溶解度会随着土壤 pH 的降低而增加<sup>[18]</sup>。解磷微生物可释放有机酸(如葡萄糖酸、2-酮葡萄糖酸、柠檬酸和乳酸等)和质子导致土壤酸化,降低土壤 pH 值<sup>[36]</sup>;此外,化能自养类解磷微生物也能产生无机酸(如盐酸、硝酸和硫酸)降低土壤 pH 值<sup>[18,37]</sup>,并且释放二氧化碳酸化土壤,增加土壤中生物可利用的有效磷<sup>[13]</sup>。在酸性土壤中磷酸盐主要以磷酸铁和磷酸

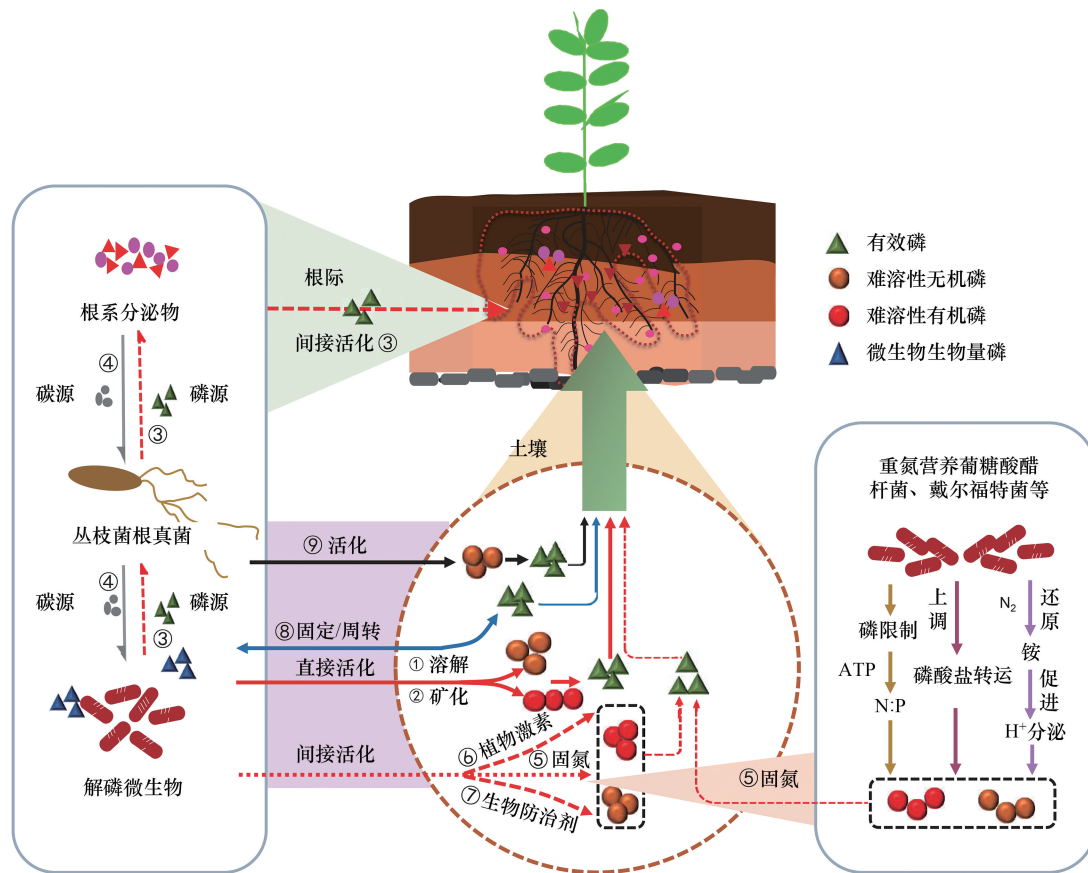


图4 解磷微生物促进植物磷素吸收的策略

Fig.4 The mechanism of phosphate solubilizing microorganisms (PSM) to promote plant P absorption and utilization

①② 解磷微生物通过溶解和矿化难溶性无机磷和有机磷的直接活化作用,③⑤⑥⑦ 解磷微生物活化难溶性有机磷供给丛枝菌根真菌,丛枝菌根真菌将有效磷传递给宿主植物,解磷微生物还通过固氮、分泌植物激素和生物防治剂间接活化作用,④ 根系分泌物为丛枝菌根真菌提供碳源,丛枝菌根真菌将部分碳源传递给菌丝表面解磷微生物,⑧ 解磷微生物通过固定作用生成微生物生物量磷并在周转过程中释放有效磷,⑨ 丛枝菌根真菌通过分泌物活化难溶性无机磷;ATP: 三磷酸腺苷;N:P: 土壤氮磷比

铝等形式存在<sup>[15]</sup>,解磷微生物会产生螯合剂并通过羟基和羧基螯合难溶性无机磷中络合的金属阳离子,与不溶性铁、铝磷酸盐发生反应使其稳定在可溶性磷酸盐的状态以供给植物吸收利用<sup>[18,33]</sup>。

解磷微生物矿化有机磷对农业系统磷循环起着重要作用,其主要机制是产生酶催化磷酸酯和酸酐的水解<sup>[34]</sup>。不同种类的酶矿化不同的有机磷,起主要作用的酶包括植酸酶和磷酸酶。植酸是土壤有机磷的重要组分且占其很大比例,但是植物直接利用它们的能力有限,而解磷微生物可以通过释放植酸酶将植酸水解为磷酸化程度较低的肌醇衍生物,从而释放出植物可利用的有效磷,因此解磷微生物是调节植酸盐在土壤中矿化的关键驱动者<sup>[34,38]</sup>。研究发现芽孢杆菌属(*Bacillus*)的菌株能产生耐盐、耐酸和耐高温的植酸酶,从而促进植物在环境压力下吸收有效磷<sup>[39]</sup>。解磷微生物还可以产生磷酸酶来矿化有机磷,其中研究最多的是酸性磷酸酶和碱性磷酸酶<sup>[40]</sup>。虽然植物根系可以分泌大量的酸性磷酸酶,但大部分植物只能分泌较少的碱性磷酸酶<sup>[19]</sup>,而碱性磷酸酶可以水解多种有机磷如核糖核苷酸、脱氧核糖核苷酸、生物碱、磷酸酯和磷酸酐等<sup>[13]</sup>,所以解磷微生物分泌碱性磷酸酶活化有机磷对植物矿化有机磷具有重要作用,如解磷微生物中土壤芽孢杆菌属(*Bacillus*)和链霉菌属(*Streptomyces*)通过产生磷酸酯酶、磷酸二酯酶和磷脂酶矿化复杂的有机磷酸盐<sup>[41]</sup>。

### 2.1.2 间接活化磷素

解磷微生物能通过与植物根系分泌物和丛枝菌根真菌的碳磷交换合作方式促进植物磷素吸收利用<sup>[30,42—43]</sup>。在低磷条件下植物会权衡不同策略来提高磷的吸收利用,其中植物通过分泌根系分泌物活化难

溶性磷是重要途径之一。由于碳成本的限制,植物分泌到土壤中活化磷的有机阴离子量很少<sup>[30,44]</sup>,而只有当根际有效有机阴离子的量很高时,才能对土壤磷活化和植物磷获取具有显著的贡献,所以植物和微生物一般采取互惠的合作策略增加有机阴离子含量<sup>[42]</sup>。土壤中直接参与磷活化的两个关键功能群是解磷微生物和丛枝菌根真菌,它们会以部分根系分泌物为碳源用于自身增殖,同时又能分泌有机阴离子和质子等物质到土壤中补充土壤中有有机阴离子的有效含量<sup>[30,43]</sup>,从而活化土壤中难溶性无机磷<sup>[43-44]</sup>。但是丛枝菌根真菌缺乏分泌磷酸酶的能力,使其不能直接利用有机磷,这限制了它们对植物磷吸收的贡献<sup>[42]</sup>;而解磷微生物能够释放大量的磷酸酶矿化有机磷,所以丛枝菌根真菌必须和依附于其表面的解磷微生物互作<sup>[31]</sup>,通过碳磷交换的方式,将部分碳源供给定殖在菌丝表面的解磷微生物,由其矿化有机磷生成有效磷,然后再由菌丝将有效磷传递给寄主植物<sup>[42]</sup>,由此可见,碳和磷的交换在解磷微生物和丛枝菌根真菌的协同作用中发挥了至关重要的作用。此外,丛枝菌根真菌也可以向环境中释放糖作为信号物质,而解磷微生物以不同的优先顺序吸收糖(首先是果糖,然后是葡萄糖)来促进解磷微生物中磷酸酶基因的表达;丛枝菌根真菌还可以通过调节解磷微生物体内的蛋白质分泌系统,以增加磷酸酶的分泌,促进有机磷转化为无机磷,同时这些行为也能促进丛枝菌根真菌本身对磷的吸收<sup>[30,45]</sup>。新近研究表明,丛枝菌根真菌的菌丝可以延伸至有机磷区域,同时将解磷细菌运输至该区域,进一步促进有机磷的矿化<sup>[46]</sup>,从而实现解磷微生物和丛枝菌根真菌之间的互惠合作,进而促进植物对磷素的吸收(图4)。

解磷微生物还可以通过固氮、分泌植物激素和分泌生物防治剂间接活化磷素(图4),是植物磷素吸收利用的重要补充途径。有些解磷微生物不仅能活化磷素还能进行氮固定,例如重氮营养葡萄糖醋杆菌(*Gluconacetobacter diazotrophicus*)、芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)和根瘤菌(*Rhizobium*)都在固氮过程中发挥着重要作用<sup>[41,47,48]</sup>。解磷微生物的固氮是高耗能过程,其所需能量由三磷酸腺苷(ATP)提供,固氮过程中植物生长受到磷的限制,植物为了维持体内稳定的氮磷化学计量关系会提高磷素的吸收利用<sup>[49,23]</sup>;同时植物对氮吸收的增加也促使其上调磷吸收转运系统,促进磷酸盐的转运<sup>[48]</sup>。Sharma等<sup>[18]</sup>发现一些解磷微生物不是依靠有机酸活化难溶性磷,而是依靠 $\text{NH}_4^+$ 的同化作用分泌 $\text{H}^+$ 活化磷;而戴尔福特菌(*Delftia acidovorans*)和栖木槿假单胞菌(*Pseudomonas hibiscicola*)则可以将 $\text{N}_2$ 还原为铵<sup>[47,50]</sup>,以促进 $\text{H}^+$ 分泌来活化磷素。解磷微生物也能分泌吡啶乙酸、赤霉素和细胞分裂素等生物活性物质促进植物根系生长,进而增加养分吸收,最终提高无机磷酸盐溶解率<sup>[13,35,37]</sup>。解磷微生物还可以分泌铁载体、裂解酶、抗生素和氰化物等生物防治剂抑制植物病原体,促进整体植株生长,增加根系表面积以促进植物磷素吸收利用<sup>[14,34]</sup>。

## 2.2 解磷微生物的磷素固定和周转作用

土壤解磷微生物的磷素固定和周转作用是促进土壤磷循环和植物磷素吸收的重要策略(图4)。本文对全球农田、草原和森林生态系统数据分析发现<sup>[51-64]</sup>,微生物生物量磷(MBP)含量和固定率与土壤碳(C)和有效磷(AP)的比率呈显著的正相关关系(图5),随着土壤C/AP的增加,微生物固定的生物量磷显著增加,有效磷显著降低(图5)。解磷微生物通过同化作用将有效磷固定后形成微生物生物量磷用于自身物质更新<sup>[18,51]</sup>;但在高C/AP下,由于有效磷相对受限,使MBP变得稳定(图5)且周转加快<sup>[12,52]</sup>,引起解磷微生物释放有效磷到土壤中导致土壤有效磷增加(图5)<sup>[12]</sup>。所以微生物生物量磷既是土壤磷的“库”,也是土壤磷的“源”<sup>[11]</sup>。进一步分析发现MBP含量与总磷含量之间也具有显著的正相关关系<sup>[53-64]</sup>(图5),这说明当土壤中总磷含量高时,微生物固定磷的能力也会增强,所以微生物的固定作用能减少土壤磷损失。有研究表明,微生物生物量磷占土壤中总磷比例最高达到40%<sup>[63]</sup>,其年通量可达91—146 kg/hm<sup>2</sup>,是每年收获作物磷的3—5倍<sup>[60]</sup>,在调节植物和土壤之间磷循环过程中起到重要的作用。但是由于磷放射性同位素的危险性和长期高频率取样的工作量大,所以关于MBP固定和周转率的研究较少,未来需加强MBP固定和周转的研究,来更好地了解MBP对植物磷吸收的贡献。

## 3 总结和展望

解磷微生物能促进植物磷素吸收、减少植物对磷肥依赖,因此为了满足国家日益增长的粮食和肥料需求,

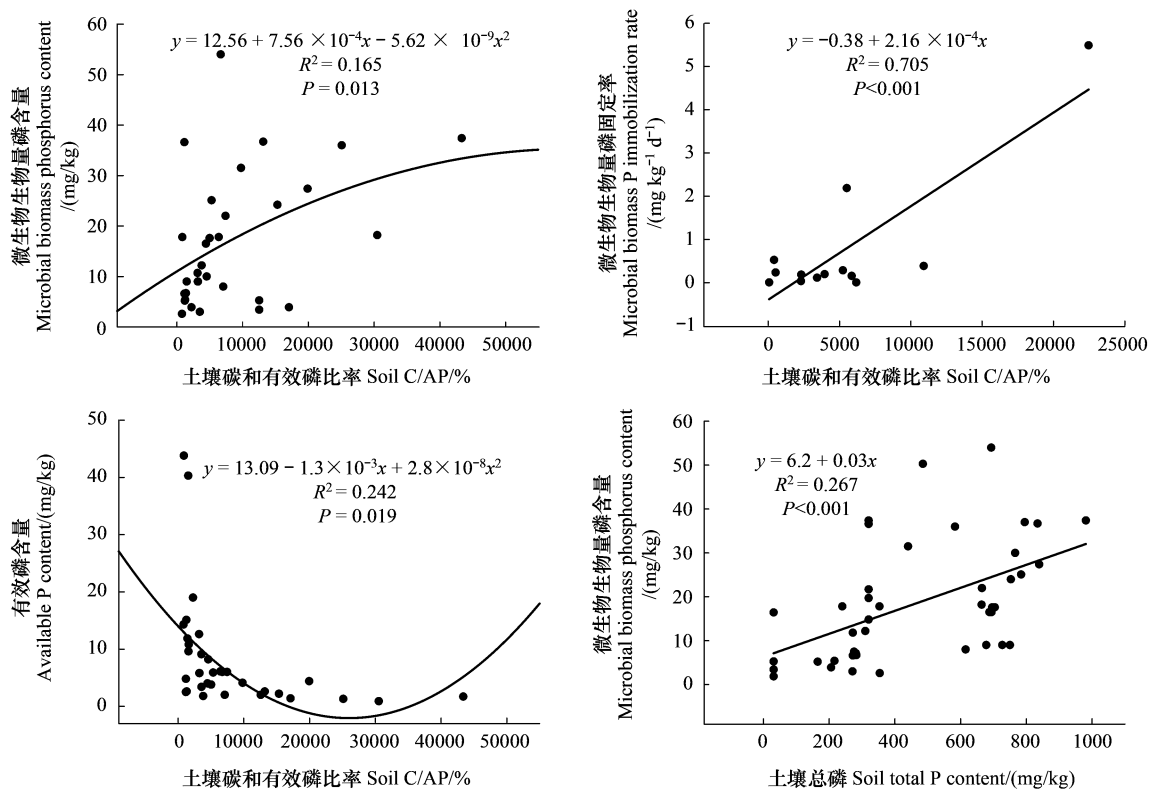


图5 土壤碳和有效磷含量比率与微生物生物量磷含量、固定率、有效磷含量之间的相关性,土壤中总磷含量和微生物生物量磷含量之间的相关性

**Fig.5 Correlations between soil carbon to available phosphorus ratio (C/AP) and microbial biomass phosphorus content, microbial biomass phosphorus immobilization rate, available phosphorus content, correlation between total phosphorus content and microbial biomass phosphorus content**

有效磷和微生物生物量磷数据来自世界各地 48 个不同样点<sup>[38,51—64]</sup>,总磷数据来自 44 个不同样点<sup>[38,52—64]</sup>,土壤碳含量数据来自 40 个不同样点<sup>[38,51—64]</sup>,微生物生物量磷固定率数据来自 18 个不同样点<sup>[52—57,60,62]</sup>

缓解环境污染的压力,通过解磷微生物活化和固定作用,而非大量施用磷肥方式向植物提供有效磷,是可持续绿色农业发展的重要选择。本文整合分析全球研究数据,梳理总结了解磷微生物种类并构建系统进化树,且从植物-土壤-微生物多营养级互作的视角系统综述了土壤解磷微生物提高植物磷素吸收的策略。虽然已有研究证明土壤解磷微生物在促进植物磷素吸收方面效果显著,但是由于技术手段的限制,解磷微生物生物肥料尚未在农业上广泛应用。所以未来需要结合土壤微生物单细胞和单分子标记、土壤微生物功能组学等新技术、新方法,研究不同土壤环境(尤其是逆境条件,如极度缺磷、盐碱等土壤环境)中解磷微生物的组成和多样性,以及植物根际和非根际解磷微生物调控土壤磷素转化的功能机制,最终筛选出能够高效解磷的土壤微生物类群来提高植物磷素利用效率。此外,还需要关注全球气候变化下土壤磷循环过程中解磷微生物对植物磷素利用策略的影响,并结合解磷微生物多样性数据,研究土壤不同磷素富集水平下土壤解磷微生物多样性和多功能性的关系。这些工作将对挖掘适应全球变化背景下的土壤解磷微生物资源具有显著的生态学和农学意义。

#### 参考文献 (References):

- [1] Hou E Q, Luo Y Q, Kuang Y W, Chen C R, Lu X K, Jiang L F, Luo X Z, Wen D Z. Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 637.
- [2] Tilman D, Fargione J, Wolff B, D'antonio C, Dobson A, Howarth R, Schindler D, Schlesinger W H, Simberloff D, Swackhamer D. Forecasting

- agriculturally driven global environmental change. *Science*, 2001, 292(5515): 281-284.
- [ 3 ] 贺纪正, 陆雅海, 傅伯杰. 土壤生物学前沿. 北京: 科学出版社, 2015.
- [ 4 ] Lynch J P, Wojciechowski T. Opportunities and challenges in the subsoil: pathways to deeper rooted crops. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(8): 2199-2210.
- [ 5 ] 朱永官, 沈仁芳, 贺纪正, 王艳芬, 韩兴国, 贾仲君. 中国土壤微生物组: 进展与展望. *中国科学院院刊*, 2017, 32(6): 554-565.
- [ 6 ] 张福锁, 申建波, 冯固. 根际生态学—过程与调控. 北京: 中国农业大学出版社, 2009.
- [ 7 ] Sun B R, Gao Y Z, Lynch J P. Large crown root number improves topsoil foraging and phosphorus acquisition. *Plant Physiology*, 2018, 177(1): 90-104.
- [ 8 ] Lambers H, Shane M W, Cramer M D, Pearse S J, Veneklaas E J. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. *Annals of Botany*, 2006, 98(4): 693-713.
- [ 9 ] Liang J L, Liu J, Jia P, Yang T T, Zeng Q W, Zhang S C, Liao B, Shu W S, Li J T. Novel phosphate-solubilizing bacteria enhance soil phosphorus cycling following ecological restoration of land degraded by mining. *The ISME Journal*, 2020, 14(6): 1600-1613.
- [ 10 ] Sharma S B, Thivakaran G A. Microbial dynamics in traditional eco-knowledge vis-à-vis chemical-intensive agri-amendment systems of stress prone semi-arid tropics. *Applied Soil Ecology*, 2020, 155: 103668.
- [ 11 ] Zhu J, Li M, Whelan M. Phosphorus activators contribute to legacy phosphorus availability in agricultural soils: A review. *Science of the Total Environment*, 2018, 612: 522-537.
- [ 12 ] Zhang L, Ding X D, Peng Y, George T S, Feng G. Closing the loop on phosphorus loss from intensive agricultural soil: a microbial immobilization solution? *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 104.
- [ 13 ] Dipta B, Bhardwaj S, Kaushal M, Kirti S, Sharma R. Obliteration of phosphorus deficiency in plants by microbial interceded approach. *Symbiosis*, 2019, 78(2): 163-176.
- [ 14 ] Kalayu G. Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. *International Journal of Agronomy*, 2019, 2019: 4917256.
- [ 15 ] Billah M, Khan M, Bano A, Ul Hassan T, Munir A, Gurmani A R. Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: Keys for sustainable agriculture. *Geomicrobiology Journal*, 2019, 36(10): 904-916.
- [ 16 ] Khan M S, Zaidi A, Wani P A. Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture-A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2007, 27(1): 29-43.
- [ 17 ] Pikovskaya R I. Mobilization of phosphorus in soil in connection with vital activity of some microbial species. *Mikrobiologiya*, 1948, 17: 362-370.
- [ 18 ] Sharma S B, Sayyed R Z, Trivedi M H, Gobi T A. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *SpringerPlus*, 2013, 2(1): 587.
- [ 19 ] Khan A A, Jilani G, Akhtar M S, Naqvi S M S, Naqvi S, Rasheed M. Phosphorus solubilizing bacteria: occurrence, mechanisms and their role in crop production. *Journal of Agriculture and Biological Sciences (Pakistan)*, 2009, 1(1): 48-58.
- [ 20 ] Anzuay M S, Frola O, Angelini J G, Ludueña L M, Fabra A, Taurian T. Genetic diversity of phosphate-solubilizing peanut (*Arachis hypogaea* L.) associated bacteria and mechanisms involved in this ability. *Symbiosis*, 2013, 60(3): 143-154.
- [ 21 ] Ogut M, Er F, Kandemir N. Phosphate solubilization potentials of soil *Acinetobacter* strains. *Biology and Fertility of Soils*, 2010, 46(7): 707-715.
- [ 22 ] Efthymiou A, Grønlund M, Müller-Stöver D S, Jakobsen I. Augmentation of the phosphorus fertilizer value of biochar by inoculation of wheat with selected *Penicillium* strains. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 139-147.
- [ 23 ] Han J G, Sun L, Dong X Z, Cai Z Q, Sun X L, Yang H L, Wang Y S, Song W. Characterization of a novel plant growth-promoting bacteria strain *Delftia tsuruhatensis* HR4 both as a diazotroph and a potential biocontrol agent against various plant pathogens. *Systematic and Applied Microbiology*, 2005, 28(1): 66-76.
- [ 24 ] Spohn M, Treichel N S, Cormann M, Schloter M, Fischer D. Distribution of phosphatase activity and various bacterial phyla in the rhizosphere of *Hordeum vulgare* L. depending on P availability. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89: 44-51.
- [ 25 ] Chhabra S, Brazil D, Morrissey J, Burke J, O'Gara F, Dowling D N. Fertilization management affects the alkaline phosphatase bacterial community in barley rhizosphere soil. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(1): 31-39.
- [ 26 ] Zheng B X, Zhu Y G, Sardans J, Peñuelas J, Su J Q. QMEC: a tool for high-throughput quantitative assessment of microbial functional potential in C, N, P, and S biogeochemical cycling. *Science China Life Sciences*, 2018, 61(12): 1451-1462.
- [ 27 ] Li H Z, Bi Q F, Yang K, Zheng B X, Pu Q, Cui L. D<sub>2</sub>O-isotope-labeling approach to probing phosphate-solubilizing bacteria in complex soil communities by single-cell Raman spectroscopy. *Analytical Chemistry*, 2019, 91(3): 2239-2246.
- [ 28 ] Son H J, Park G T, Cha M S, Heo M S. Solubilization of insoluble inorganic phosphates by a novel salt- and pH-tolerant *Pantoea agglomerans* R-42 isolated from soybean rhizosphere. *Bioresource Technology*, 2006, 97(2): 204-210.
- [ 29 ] Naz I, Bano A. Biochemical, molecular characterization and growth promoting effects of phosphate solubilizing *Pseudomonas* sp. isolated from weeds grown in salt range of Pakistan. *Plant and Soil*, 2010, 334(1/2): 199-207.
- [ 30 ] Zhang L, Feng G, Declerck S. Signal beyond nutrient, fructose, exuded by an arbuscular mycorrhizal fungus triggers phytate mineralization by a phosphate solubilizing bacterium. *The ISME Journal*, 2018, 12(10): 2339-2351.
- [ 31 ] Adamczyk M, Rütli J, Frey B. Root exudates increase soil respiration and alter microbial community structure in alpine permafrost and active layer soils. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(4): 2152-2168.
- [ 32 ] Wang Y L, Lambers H. Root-released organic anions in response to low phosphorus availability: recent progress, challenges and future perspectives. *Plant and Soil*, 2020, 447(1/2): 135-156.
- [ 33 ] Whitelaw M A. Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi. *Advances in Agronomy*, 1999, 69: 99-151.
- [ 34 ] Alori E T, Glick B R, Babalola O O. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 971.
- [ 35 ] 林启美, 王华, 赵小蓉, 赵紫鹃. 一些细菌和真菌的解磷能力及其机理初探. *微生物学报*, 2001, 28(2): 26-29.

- [36] Khan M S, Zaidi A, Ahmad E. Mechanism of phosphate solubilization and physiological functions of phosphate-solubilizing microorganisms//Khan M S, Zaidi A, Musarrat J, eds. Phosphate Solubilizing Microorganisms. Cham: Springer, 2014: 31-62.
- [37] Richardson A E, Simpson R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. Plant Physiology, 2011, 156(3): 989-996.
- [38] Wu J S, Huang M, Xiao H A, Su Y R, Tong C L, Huang D Y, Syers J K. Dynamics in microbial immobilization and transformations of phosphorus in highly weathered subtropical soil following organic amendments. Plant and Soil, 2007, 290(1/2): 333-342.
- [39] Jorquera M A, Crowley D E, Marschner P, Greiner R, Fernandez M T, Romero D, Menezes-Blackburn D, Mora D L L M. Identification of  $\beta$ -propeller phytase-encoding genes in culturable *Paenibacillus* and *Bacillus* spp. from the rhizosphere of pasture plants on volcanic soils. FEMS Microbiology Ecology, 2011, 75(1): 163-172.
- [40] Criquet S, Ferre E, Farnet A M, Le Petit J. Annual dynamics of phosphatase activities in an evergreen oak litter: influence of biotic and abiotic factors. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(7): 1111-1118.
- [41] Yu X, Liu X, Zhu T H, Liu G H, Mao C. Co-inoculation with phosphate-solubilizing and nitrogen-fixing bacteria on solubilization of rock phosphate and their effect on growth promotion and nutrient uptake by walnut. European Journal of Soil Biology, 2012, 50: 112-117.
- [42] Efthymiou A, Jensen B, Jakobsen I. The roles of mycorrhiza and *Penicillium* inoculants in phosphorus uptake by biochar-amended wheat. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 127: 168-177.
- [43] Zhang L, Fan J Q, Ding X D, He X H, Zhang F S, Feng G. Hyphosphere interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a phosphate solubilizing bacterium promote phytate mineralization in soil. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 74: 177-183.
- [44] Zhang L, Xu M G, Liu Y, Zhang F S, Hodge A, Feng G. Carbon and phosphorus exchange may enable cooperation between an arbuscular mycorrhizal fungus and a phosphate-solubilizing bacterium. New Phytologist, 2016, 210(3): 1022-1032.
- [45] Zhang L, Zhou J C, George T S, Limpens E, Feng G. Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra. Trends in Plant Science, 2022, 27(4): 402-411.
- [46] Jiang F Y, Zhang L, Zhou J C, George T S, Feng G. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying bacteria along their extraradical hyphae. New Phytologist, 2021, 230(1): 304-315.
- [47] Delaporte-Quintana P, Grillo-Puertas M, Lovaisa N C, Teixeira K R, Rapisarda V A, Pedraza R O. Contribution of *Gluconacetobacter diazotrophicus* to phosphorus nutrition in strawberry plants. Plant and Soil, 2017, 419(1/2): 335-347.
- [48] Schleuss P M, Widdig M, Heintz-Buschart A, Kirkman K, Spohn M. Interactions of nitrogen and phosphorus cycling promote P acquisition and explain synergistic plant-growth responses. Ecology, 2020, 101(5): e03003.
- [49] 王新宇, 高英志. 禾本科/豆科间作促进豆科共生固氮机理研究进展. 科学通报, 2020, 65(2/3): 142-149.
- [50] Illmer P, Schinner F. Solubilization of inorganic phosphates by microorganisms isolated from forest soils. Soil Biology and Biochemistry, 1992, 24(4): 389-395.
- [51] Butterly C R, Bünemann E K, McNeill A M, Baldock J A, Marschner P. Carbon pulses but not phosphorus pulses are related to decreases in microbial biomass during repeated drying and rewetting of soils. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(7): 1406-1416.
- [52] Oberson A, Friesen D K, Rao I M, Bühler S, Frossard E. Phosphorus transformations in an oxisol under contrasting land-use systems: The role of the soil microbial biomass. Plant and Soil, 2001, 237(2): 197-210.
- [53] Oehl F, Oberson A, Probst M, Fliessbach A, Roth H R, Frossard E. Kinetics of microbial phosphorus uptake in cultivated soils. Biology and Fertility of Soils, 2001, 34(1): 31-41.
- [54] Oehl F, Frossard E, Fliessbach A, Dubois D, Oberson A. Basal organic phosphorus mineralization in soils under different farming systems. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(4): 667-675.
- [55] Bünemann E K, Oberson A, Liebisch F, Keller F, Annaheim K E, Huguenin-Elie O, Frossard E. Rapid microbial phosphorus immobilization dominates gross phosphorus fluxes in a grassland soil with low inorganic phosphorus availability. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 51: 84-95.
- [56] Achat D L, Bakker M R, Morel C. Process-based assessment of phosphorus availability in a low phosphorus sorbing forest soil using isotopic dilution methods. Soil Science Society of America Journal, 2009, 73(6): 2131-2142.
- [57] Bünemann E K, Marschner P, McNeill A M, McLaughlin M J. Measuring rates of gross and net mineralisation of organic phosphorus in soils. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(4): 900-913.
- [58] Peng Y, Duan Y S, Huo W G, Xu M G, Yang X Y, Wang X H, Wang B R, Blackwell M S A, Feng G. Soil microbial biomass phosphorus can serve as an index to reflect soil phosphorus fertility. Biology and Fertility of Soils, 2021, 57(5): 657-669.
- [59] Chen C R, Condon L M, Davis M R, Sherlock R R. Seasonal changes in soil phosphorus and associated microbial properties under adjacent grassland and forest in New Zealand. Forest Ecology and Management, 2003, 177(1/3): 539-557.
- [60] Chen G C, He Z L. Microbial biomass phosphorus turnover in variable-charge soils in China. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2002, 33(13/14): 2101-2117.
- [61] Spohn M, Widdig M. Turnover of carbon and phosphorus in the microbial biomass depending on phosphorus availability. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 113: 53-59.
- [62] Picone L I, Zamuner E C, Berardo A, Marino M A. Phosphorus transformations as affected by sampling date, fertilizer rate and phosphorus uptake in a soil under pasture. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2003, 67(3): 225-232.
- [63] Achat D L, Morel C, Bakker M R, Augusto L, Pellerin S, Gallet-Budynek A, Gonzalez M. Assessing turnover of microbial biomass phosphorus: Combination of an isotopic dilution method with a mass balance model. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(12): 2231-2240.
- [64] Liebisch F, Keller F, Huguenin-Elie O, Frossard E, Oberson A, Bünemann E K. Seasonal dynamics and turnover of microbial phosphorus in a permanent grassland. Biology and Fertility of Soils, 2014, 50(3): 465-475.