2026, 66(10): 5075-5092
CSTR: 32112.14.j.AMS.20260216
DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20260216

微生物学报
Acta Microbiologica Sinica
http://journals.im.ac.cn/actamicrocn

Research Article 研究报告

生物有机肥部分替代化肥重塑小麦土壤微生物群落结构与功能

张美怡[1]，张玉娇[2]，侯瑞楠[1]，王雨[2]，黄亚丽[2*]，陈晓波[1*]

1 河北科技大学 食品与生物学院，河北 石家庄
2 河北科技大学 环境科学与工程学院，河北 石家庄

张美怡, 张玉娇, 侯瑞楠, 王雨, 黄亚丽, 陈晓波. 生物有机肥部分替代化肥重塑小麦土壤微生物群落结构与功能[J]. 微生物学报, 2026, 66(10): 5075-5092.
ZHANG Meiyi, ZHANG Yujiao, HOU Ruinan, WANG Yu, HUANG Yali, CHEN Xiaobo. Partial substitution of chemical fertilizer with bio-organic fertilizer reshapes soil microbial community structure and function in wheat fields[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(10): 5075-5092.

摘　要：【目的】探究生物有机肥部分替代化肥对小麦种植土壤微生物群落结构与功能的影响，为小麦减肥增效提供理论依据与技术支撑。【方法】对比分析了单施化肥(CF)、有机肥部分替代化肥(OF)及生物有机肥部分替代化肥(BOF) 3 个处理下小麦拔节期土壤理化性质、微生物群落结构与功能、群落组装机制以及收获期植株生长指标差异。【结果】与单施化肥相比，BOF 处理生物量增加 33.33% (P<0.05)，土壤有机质、有效磷、速效钾、蔗糖酶和脲酶活性较 CF 分别增加 29.82%、35.13%、5.32%、14.93%、36.18%，较 OF 增加 3.29%、133.73%、47.21%、19.58%、14.78%，土壤质量指数由高到低为 BOF>OF>CF。微生物群落分析显示，生物有机肥部分替代化肥处理显著增加了土壤 *RB41* 属、马赛菌属(*Massilia*)、被孢霉属(*Mortierella*)、囊担菌属(*Cystofilobasidium*)等有益菌群的丰度，降低了镰孢菌属(*Fusarium*)、曲霉属(*Aspergillus*)等潜在病原真菌的丰度，并增强了微生物分子生态网络的复杂性和连通性。功能预测表明，与 CF 处理相比，OF 和 BOF 处理的好氧化能异养(aerobic chemoheterotrophy)和芳香族化合物降解(aromatic compound degradation)等潜在碳代谢功能增强，BOF 还强化了尿素分解(ureolysis)潜在功能并抑制了硝酸盐还原(nitrate reduction)潜在功能。【结论】通过比较不同施肥组合下的综合效应，生物有机肥部分替代化肥能够显著改善小麦拔节期土壤养分含量与酶活性，优化微生物群落结构及其生态网络，为促进植株生长提供了良好的土壤肥力条件。本研究为优化施肥结构、实现化肥减量增效提供了理论基础。

关键词：小麦；生物有机肥；土壤肥力；微生物群落结构；共现网络

资助项目：国家重点研发计划(2021YFD1901004-5).
This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2021YFD1901004-5).
*Corresponding authors. E-mail: HUANG Yali, huangyali2291@163.com; CHEN Xiaobo, zzschenxiaobo@163.com
Received: 2026-03-13; Accepted: 2026-05-25; Published online: 2026-06-29

Partial substitution of chemical fertilizer with bio-organic fertilizer reshapes soil microbial community structure and function in wheat fields

ZHANG Meiyi[1], ZHANG Yujiao[2], HOU Ruinan[1], WANG Yu[2], HUANG Yali[2*], CHEN Xiaobo[1*]

1 College of Food Science and Biology, Hebei University of Science and Technology, Shijiazhuang, Hebei, China

2 College of Environmental Sciences and Engineering, Hebei University of Science and Technology, Shijiazhuang, Hebei, China

Abstract: [Objective] To investigate the effects of partially substituting chemical fertilizer with bio-organic fertilizer on the structure and function of soil microbial communities in wheat fields, thus providing a theoretical basis and technical support for fertilizer reduction and efficiency improvement in wheat production. **[Methods]** This study compared three treatments—conventional chemical fertilizer (CF), partial substitution of chemical fertilizer with organic fertilizer (OF), and partial substitution of chemical fertilizer with bio-organic fertilizer (BOF)—with respect to soil physicochemical properties, microbial community structure and function, community assembly mechanisms at the wheat jointing stage, and plant growth traits at the harvest stage. **[Results]** Compared with CF, BOF increased the biomass by 33.33% (P<0.05). Compared with CF, BOF increased soil organic matter, available phosphorus, available potassium, sucrase activity, and urease activity by 29.82%, 35.13%, 5.32%, 14.93%, and 36.18%, respectively. Compared with OF, BOF showed the corresponding increases of 3.29%, 133.73%, 47.21%, 19.58%, and 14.78%, respectively. The soil quality index ranked as BOF>OF>CF. Microbial community analysis showed that BOF significantly increased the abundance of beneficial taxa such as *RB41*, *Massilia*, *Mortierella*, and *Cystofilobasidium*, while reducing the abundance of potentially pathogenic fungi such as *Fusarium* and *Aspergillus* and enhancing the complexity and connectivity of the molecular ecological network. Functional prediction indicated that compared with CF, OF and BOF increased potential carbon metabolic functions such as aerobic chemoheterotrophy and aromatic compound degradation. In addition, BOF enhanced the potential function of ureolysis while suppressing the potential function of nitrate reduction. **[Conclusion]** By comparing the comprehensive effects of different fertilization combinations, we found that BOF significantly improves soil nutrient status and enzyme activities at the wheat jointing stage and optimizes the microbial community structure and ecological network, thereby providing favorable soil fertility conditions for plant growth. This study lays a theoretical foundation for optimizing fertilization structure and reducing chemical fertilizer use while improving efficiency.

Keywords: wheat; bio-organic fertilizer; soil fertility; microbial community structure; co-occurrence network

小麦(*Triticum aestivum*)是我国重要的粮食作物，年产量约为 1.38 亿 t[1]，实现小麦产业可持续发展、进一步提高小麦产量对保障粮食安全起着重要作用[2]。化肥作为农业生产中广泛使用

✉ actamicro@im.ac.cn, ☏ 010-64807516

的重要投入品，为我国粮食增产作出了重要贡献[3]。然而，长期过量或不合理施用化肥会引发土壤酸化、盐碱化、土壤板结以及微生物群落结构改变等一系列生态问题，阻碍农业的可持续发展[4-5]。因此，优化施肥结构、实现化肥减量增效、积极探索环保型施肥方式对保障粮食安全和土壤健康具有重要意义[6]。

有机肥和化肥配施在稳定产量的前提下，通过速效养分和长效养分相结合可弥补单施有机肥的不足[7-8]，提高土壤有机碳含量以及蔗糖酶、脲酶活性[9-10]，增加土壤有益微生物丰度[11]，提高玉米、小麦等作物的产量[12-13]。然而，其仍存在养分释放相对缓慢、肥效持续性不足，以及可能引入潜在病原微生物、破坏微生物群落稳定性等局限[14-15]。相比之下，生物有机肥将有机物料与特定功能性微生物复合，兼具有机培肥与微生物调控双重效应[16]。生物有机肥配施化肥具有调控养分转化[17]、生物防控[18]、重构土壤微生态环境[19]以及降低温室气体排放等多重功效[20]。Wang 等[21]研究发现，生物有机肥施用增加了土壤有机碳含量，调控了土壤微生物群落，并增强土壤的碳、磷循环功能。王俊红等[22]发现生物有机肥合理替代化肥提高了土壤酶活性和土壤养分含量，从而有效提升作物产量。

研究表明，生物有机肥施用在改善土壤肥力和调节微生物群落结构方面发挥积极作用[23]，但关于小麦不同生育时期土壤微生物群落动态、组装过程及生态网络互作机制的认识仍较为有限，尤其对关键生育时期的深入解析仍显不足[24]。小麦拔节期是小麦生长的关键阶段，该时期小麦根系活力最强、养分吸收能力最高[25]。同时，拔节期土壤微生物群落构建、功能表达及其对环境的响应均更为敏感[26-27]。基于此，本研究聚焦小麦拔节期，对比分析了单施化肥(CF)、有机肥部分替代化肥(OF)和生物有机肥部分替代化肥(BOF) 3 种施肥处理对小麦种植土壤理化性质、酶活性和微生物群落结构与功能、分子生态网络及群落组装机制的影响，并明确土壤环境因素与微生物群落和功能的相关性，旨在阐明不同施肥组合对小麦拔节期土壤肥力、微生物群落结构与潜在功能的影响及其微生态机制，为化肥减量增效提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

田间试验布设于 2023 年 10 月，位于河北科技大学校内试验地(36°58′N，114°31′E)，属于暖温带大陆性半湿润季风气候区，年均气温 14.2 ℃，年均降水量为 487 mm，土壤类型为潮土，初始土壤理化性质如下：土壤有机质(soil organic matter, SOM) 含量 7.67 g/kg，碱解氮(hydrolyzable nitrogen, AN)含量 93.45 mg/kg，有效磷(available phosphorus, AP)含量 2.66 mg/kg，速效钾(available potassium, AK)含量 92.5 mg/kg，电导率(electrical conductivity, EC)值 82.83 μS/cm，pH 值 7.24。

1.2 试验设计

试验共设 3 个处理，化肥对照[CF，N-P_2O_5-K_2O (28-8-8) 600 kg/hm^2]、有机肥部分替代化肥处理(OF，75% 化肥+有机肥 3 000 kg/hm^2)、生物有机肥部分替代化肥处理(BOF，75% 化肥+生物有机肥 3 000 kg/hm^2)。实验采用等氮替代原则[28]，其中 OF 和 BOF 处理基于有机肥中氮素含量进行替代，即替代单施化肥氮投入量的 25%，具体施肥用量如表 1 所示。每个处理 3 次重复，随机排列，小区之间间隔 0.5 m。化学复合肥购自河南心连心肥业有限公司，有机肥购自根力多生物科技有限公司[有机质含量≥60%，N-P_2O_5-K_2O (1.4-1.3-1.3)]；生物有机肥由有机肥中添加荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) DJ55 以及贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*) GW22 和贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*) B02 制备，3 株功能菌按 1:1:1 的比例添加，最终产品中有效活菌数≥0.2×10^8 CFU/g[29-30]。所有

表1 不同施肥措施下施肥用量

Table 1 Fertilizer rates under different fertilization treatments (kg/hm^2)

Treatment	Organic fertilizer input	N	P_2O_5	K_2O	Total nutrient input		
					N	P_2O_5	K_2O
CF	0	168	48	48	168	48	48
OF	3 000	126	36	36	168	75	75
BOF	3 000	126	36	36	168	75	75

肥料均作为底肥一次性施用。供试小麦品种为‘马兰 1 号’。其他田间管理与当地常规管理方式保持一致。

1.3 样品采集与测定

于小麦拔节期采用五点取样法，使用灭菌土钻采集植株周围 5−20 cm 深度的土壤，装入密封无菌袋，于 4 ℃低温运送至实验室，去除杂质后采用四分法在无菌条件下分为 2 份：一份自然风干，过 2 mm 网筛，测定土壤理化指标和酶活性；另一份于−80 ℃保存，用于土壤总 DNA 提取和高通量测序。

于小麦成熟期每个处理连续选取 20 株小麦植株，测量其株高。收集 1 m 双行内的小麦穗，每个处理设 3 个重复，统计穗数和穗粒数；小麦穗带回实验室后晾干脱粒，称取千粒重，计算单位面积理论产量，如公式(1)所示[31]。

$$理论产量=穗数\times平均穗粒数\times千粒重\times85\% \quad (1)$$

根据鲁如坤[32]的方法测定土壤理化性质：pH 采用水土比为 2.5:1 的电位法测定；电导率(EC)采用水土比为 5:1 的电极法测定；有机质(SOM)采用重铬酸钾容量法-外加热法测定；碱解氮(AN)采用碱解扩散法测定；有效磷(AP)采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定；速效钾(AK)采用乙酸铵浸提-火焰光度法测定。土壤酶活性参考郑立伟等[33]，使用南京建成生物工程研究所土壤碱性磷酸酶检测试剂盒、土壤蔗糖酶检测试剂盒、土壤脲酶检测试剂盒、土壤过氧化氢酶检测试剂盒进行测定：碱性磷酸酶(alkaline phosphatase, ALP)活性采用苯基磷酸二钠比色法测定；蔗糖酶(sucrase, SC)活性采用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定；脲酶(urease, UE)活性采用靛酚蓝比色法测定；过氧化氢酶(catalase, CAT)活性采用高锰酸钾滴定法测定。

低温保存的土壤样品委托北京百迈客生物科技有限公司进行 DNA 提取和高通量测序，土壤基因组 DNA 提取采用北京天根生化科技(北京)有限公司的磁珠法，细菌 16S rRNA 基因的 V3−V4 区和真菌 ITS1 区分别采用 338F (5′-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3′) 和 806R (5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′)、ITS1F (5′-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3′) 和 ITS2 (5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′)引物进行扩增[34]。PCR 产物使用 VAHTS^{TM} DNA Clean Beads 磁珠进行纯化，采用 TruSeq DNA Kit (Illumina 公司)构建文库，随后利用 Illumina NovaSeq 6000 测序平台对构建的文库进行高通量测序。

1.4 数据处理

采用 QIIME 2 平台对原始测序数据进行质量控制，并基于 DADA2 进行去噪、去嵌合体处理，获得扩增子序列变体(amplicon sequence variant, ASV)。基于 ASV 表，对土壤微生物群落的 α 多样性指数进行分析。使用 R 软件对土壤微生物群落进行 β 多样性分析，并通过零模型分析其群落组装过程。利用 FAPROTAX[35]和 FUNGuild[36]数据库分别对细菌和真菌群落进行功能预测。利用百迈客云生物平台进行物种柱状分布图和相关性热图的可视化；使用 R 软件分析微生物群落及功能与土壤环境因子的相关性，并使用 Gephi 软件构建网络图。

使用 Excel 2021 软件对土壤理化因子和土壤酶活性等数据进行整理。随后使用 IBM SPSS Statistics 27.0 统计软件对整理后的实验数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA)，采用邓肯多重比较法(Duncan's multiple range test)检验处理间差异，显著性水平设为 $P<0.05$ 和 $P<0.01$。其余图表使用 Origin 2024 软件制作。采用最小数据集法(minimum data set, MDS)，基于 10 个土壤指标(pH、EC、SOM、AN、AP、AK、CAT、UE、SC 和 ALP)计算土壤质量指数(soil quality index, SQI)[37]，如公式(2)所示。

$$SQI = W_i \times S_i \quad (2)$$

式中：SQI 为土壤质量指数，W_i 为第 i 个指标的权重，S_i 为第 i 个指标的得分值，i 为指标序号。

2 结果与分析

2.1 不同施肥处理对小麦生长性状和产量的影响

分析了不同施肥处理对小麦生长及理论产量的影响。结果表明，3 个处理中以 BOF 处理的小麦株高最高，但处理间无显著差异(图 1A)。小麦生物量和理论产量均呈现 BOF>OF>CF，BOF 处理显著高于 CF 和 OF 处理($P<0.05$，图 1B、1C)，其中与 CF 处理相比，生物量增幅达 33.33%，理论产量提高 4.98%。这表明不同施肥组合对小麦生长及理论产量的影响存在差异，其中 BOF 处理在促进小麦生长、提高理论产量方面综合效果较好。

2.2 不同施肥处理下土壤理化性质和酶活性分析

表 2 为不同处理小麦拔节期土壤的理化性质和酶活性指标。由表 2 可知，3 个处理间土壤 pH 差异不显著。与 CF 处理相比，OF 和 BOF 处理对部分土壤理化性质和酶活性产生了不同影响。OF 处理的土壤电导率(EC)和碱性磷酸酶(ALP)水平显著高于 CF 和 BOF 处理($P<0.05$)，但其有效磷(AP)和速效钾(AK)含量显著低于 CF 和 BOF 处理($P<0.05$)。BOF 处理则显著提高了土壤碱解氮(AN)、有效磷(AP)、速效钾(AK)、蔗糖酶(SC)及脲酶(UE)水平($P<0.05$)。与 CF 处理相比，BOF 处理的 AN、AP、AK 和 SC 分别显著增加 7.01%、35.13%、5.32% 和 14.93%；与 OF 处理相比，则分别提高了 6.49%、133.73%、47.21% 和 19.58%。土壤质量指数由高到低为 BOF>OF>CF，表明不同施肥组合对小麦拔节期土壤肥力的影响存在差异，其中 BOF

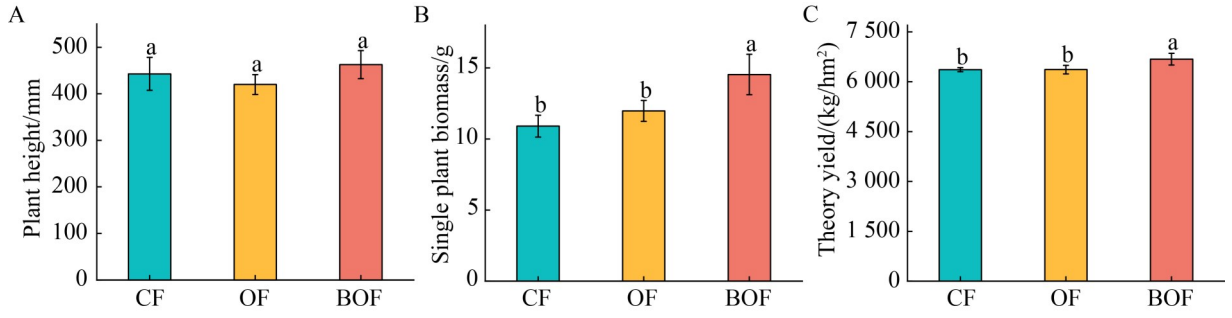


图1 不同施肥措施对小麦生长性状和产量的影响

Figure 1 Effects of different fertilization measures on wheat growth traits and yield. A: Plant height; B: Biomass per plant of wheat; C: Theoretical yield. CF: Chemical fertilizer treatment (control group); OF: Partial substitution of chemical fertilizer with organic fertilizer; BOF: Partial substitution of chemical fertilizer with bio-organic fertilizer. Different lowercase letters in the figure indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same below.

处理综合效应较优。

2.3 不同施肥处理下土壤微生物群落特征分析

进一步分析 3 个处理土壤细菌和真菌群落多样性发现，CF、OF 和 BOF 处理特有的细菌 ASV 数分别为 2 573、2 046、1 777，呈现 CF>OF>BOF (图 2A)；特有的真菌 ASV 数分别为 844、985、726，由高到低依次为 OF>CF>BOF (图 2E)。分析不同施肥处理土壤微生物 α 多样性发现，3 个处理的细菌和真菌的丰富度和多样性均呈现 OF 处理升高、BOF 处理降低的趋势，但不同处理间差异均不显著(图 2B、2C、2F、

表2 不同施肥措施对土壤理化性质和酶活性的影响

Table 2 Effects of different fertilization measures on soil physicochemical properties and enzymatic activities

Treatment	CF	OF	BOF
pH	7.32±0.03a	7.33±0.03a	7.28±0.02a
EC/(μS/cm)	82.23±0.60b	83.63±0.21a	81.53±0.25b
Soil organic matter/(g/kg)	7.61±0.23b	9.56±0.28a	9.88±0.12a
Hydrolyzable nitrogen/(mg/kg)	94.85±0.70b	95.32±1.07b	101.50±0.93a
Available-P/(mg/kg)	14.66±0.71b	8.48±0.22c	19.81±0.50a
Available-K/(mg/kg)	162.83±0.58a	116.50±4.00b	171.50±6.56a
Alkaline phosphatase/[nmol/(h·g)]	330.75±27.52c	612.80±14.41a	532.70±15.20b
Sucrase/[mg/(d·g)]	17.60±0.98ab	16.91±0.78b	20.22±1.91a
Catalase/[μmol/(h·g)]	300.59±7.06a	145.46±18.95b	135.96±25.32b
Urease/[μg/(d·g)]	985.16±4.39c	1 168.83±27.31b	1 341.64±26.74a

Different lowercase letters in the same row indicate significant differences (P<0.05).

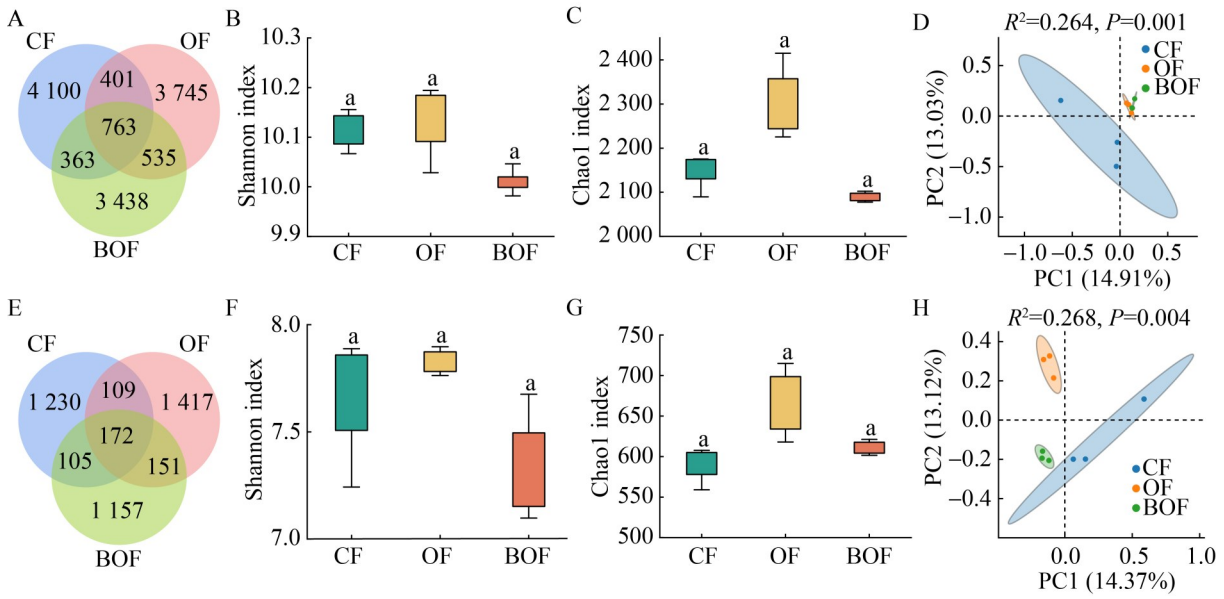


图2 不同施肥措施对土壤微生物群落特征的影响

Figure 2 Effects of different fertilization measures on soil microbial community characteristics. A: Bacterial venn diagram; B, C: Bacterial community diversity indices (Shannon, Chao1); D: Bacterial PCoA plot; E: Fungal venn diagram; F, G: Fungal community diversity indices (Shannon, Chao1); H: Fungal PCoA plot.

2G)。不同处理间细菌和真菌的β多样性结果显示，前2个主坐标轴对样品差异的累计解释率分别为27.94% (细菌，图2D)和27.49% (真菌，图2H)，不同处理间的*P*值分别为0.001和0.004，表明不同施肥处理下微生物群落组成存在显著差异。群落分布结果表明，CF处理组的细菌和真菌样本在PC1与PC2轴上分布均较为分散，相比之下，OF和BOF处理组的样本在各主成分轴上分布更为集中，表明OF和BOF处理下微生物群落结构更趋同，异质性降低。

2.4 不同施肥处理下土壤微生物群落组成分析

在属水平上对比分析了3种施肥处理下相对丰度大于1.00%的细菌和真菌类群，结果表明不同施肥处理对土壤细菌群落组成产生了显著影响(图3A)。与CF处理相比，OF处理显著提高了unclassified_*Gemmatimonadaceae*、*MND1*和unclassified_*Micrococcaceae*等类群的相对丰度(*P*<0.05)；BOF处理显著提高了unclassified_*Gemmatimonadaceae*、*RB41*、*Massilia*和unclassified_*Micrococcaceae*等类群的相对丰度(*P*<0.05)。与OF相比，BOF处理中*Massilia*、unclassified_*Micrococcaceae*和unclassified_*Sphingomonadaceae*的丰度显著增加(*P*<0.05)。对真菌群落结构的分析发现(图3B)，与CF处理相比，OF和BOF处理显著降低了*Fusarium*、*Aspergillus*等潜在植物病原真菌的相对丰度，显著提高了*Cystofilobasidium*的相对丰度(*P*<0.05)。BOF中有益真菌*Mortierella*的相对丰度较CF和OF均显著增加(*P*<0.05)。

以LDA>3为阈值进行了细菌和真菌的LEfSe分析(图3C、3D)，CF、OF和BOF处理分别鉴定出3、5、4个细菌差异标志类群和4、11、2个真菌差异标志类群。其中，BOF处理显著富集了unclassified_*Micrococcaceae*、*Blyi10*、碘光盘菌属(*Iodophanus*)、粪盘菌科(*Ascobolaceae*)等类群，OF处理显著富集了毛葡孢属(*Botryotrichum*)、*Cystofilobasidium*、葡萄孢属(*Botryotinia*)等类群。上述结果表明，不同施肥处理下土壤微生物优势类群及差异标志类群的分布存在明显差异，其中BOF处理对有益菌群的富集和病原菌群的抑制更加明显。

2.5 不同施肥处理下土壤微生物分子生态网络分析

对3个处理的土壤微生物分子生态网络进行比较分析发现(图4)，不同施肥处理的土壤微生物网络的复杂度有明显差异。CF、OF和BOF处理微生物分子网络的边数、平均度和网络密度均依次升高，表明BOF处理下微生物网络连通性增强；而模块度则呈相反的趋势，表明BOF处理模块间耦合增强，整体结构更趋复杂。另外，BOF处理负相关比例的增加，可能是由于添加的抑病促生微生物增强了群落中的潜在拮抗或竞争关系。进一步分析网络中的潜在关键微生物发现，BOF处理的枢纽微生物为*Massilia*、*RB41*和*Mortierella*，OF处理的枢纽微生物为*MND1*和*Mortierella*，与CF处理以*Lysobacte*r、*Fusarium*为枢纽微生物不同，表明不同施肥处理下微生物间的关联模式及生态位分配发生了调整，改变了土壤微生物网络中潜在关键类群的构成。总体而言，不同施肥处理下土壤微生物网络结构表现出明显差别，其中BOF处理表现出更强的网络连通性和更复杂的微生物互作特征。

2.6 不同施肥处理下土壤微生物群落组装机制

采用零模型分析了土壤微生物群落的内在组装机制。β-NTI结果表明，3个施肥处理下细菌和真菌群落的β-NTI值均明显偏离零模型预期(图5A、5C)，说明群落构建主要受确定性过程驱动。结合RC_bray的进一步划分(图5B、5D)，BOF处理的细菌群落以确定性过程中的同质性选择为主，说明BOF处理营造了较为一致且筛选压力突出的土壤环境，从而稳定优势细

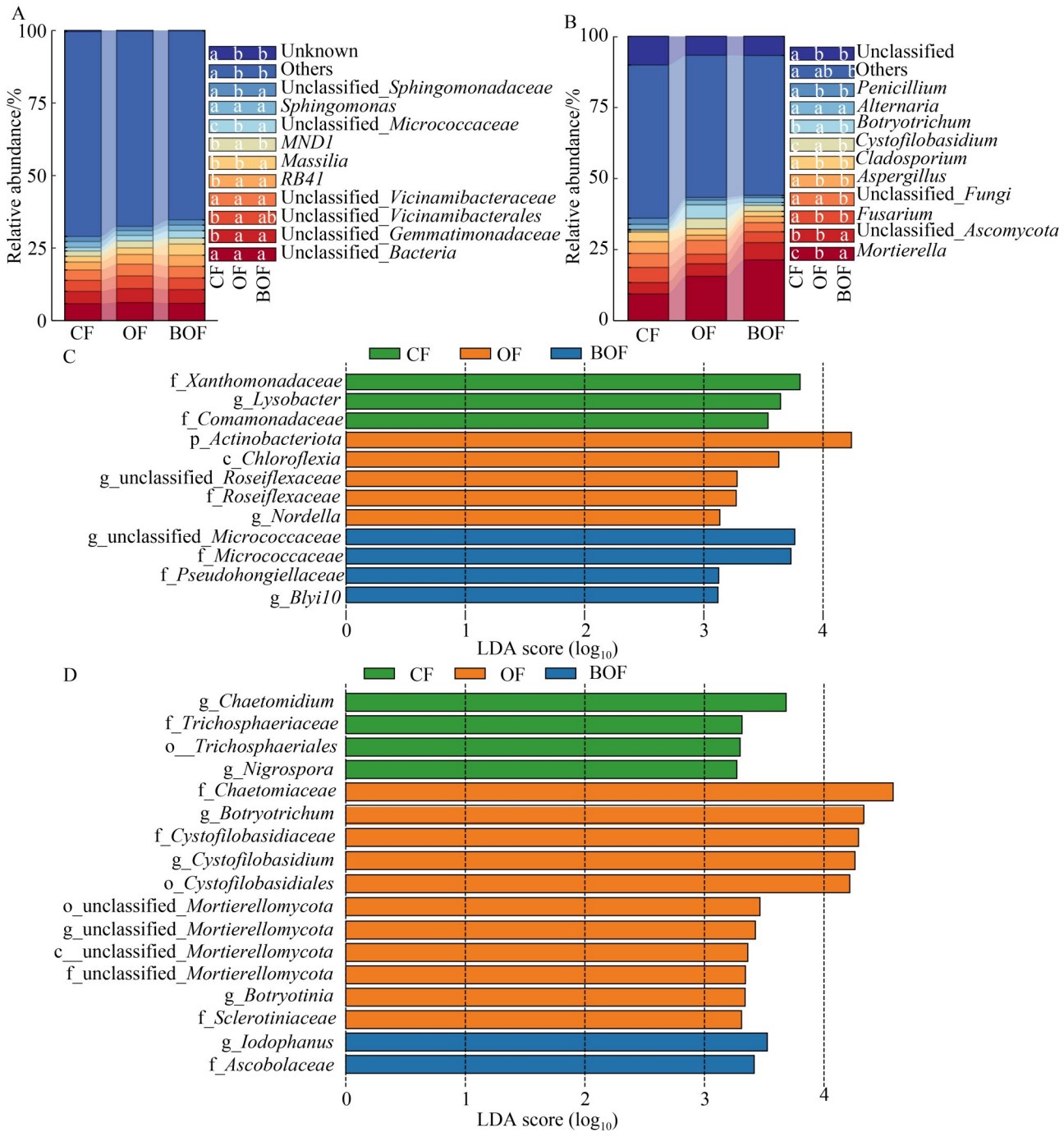


图3 不同施肥措施对土壤微生物群落组成的影响

Figure 3 Effects of different fertilization practices on soil microbial community composition. A: Species distribution bar plot of bacteria at the genus level; B: Species distribution bar plot of fungi at the genus level; C: LEfSe analysis results of bacteria (LDA>3.0); D: LEfSe analysis results of fungi (LDA>3.0).

菌类群；而真菌群落则表现为异质性选择占主导，表明 BOF 处理中添加的拮抗细菌可能对不同真菌类群产生差异化选择作用，促进真菌群落结构分化。综上所述，不同施肥处理显著影

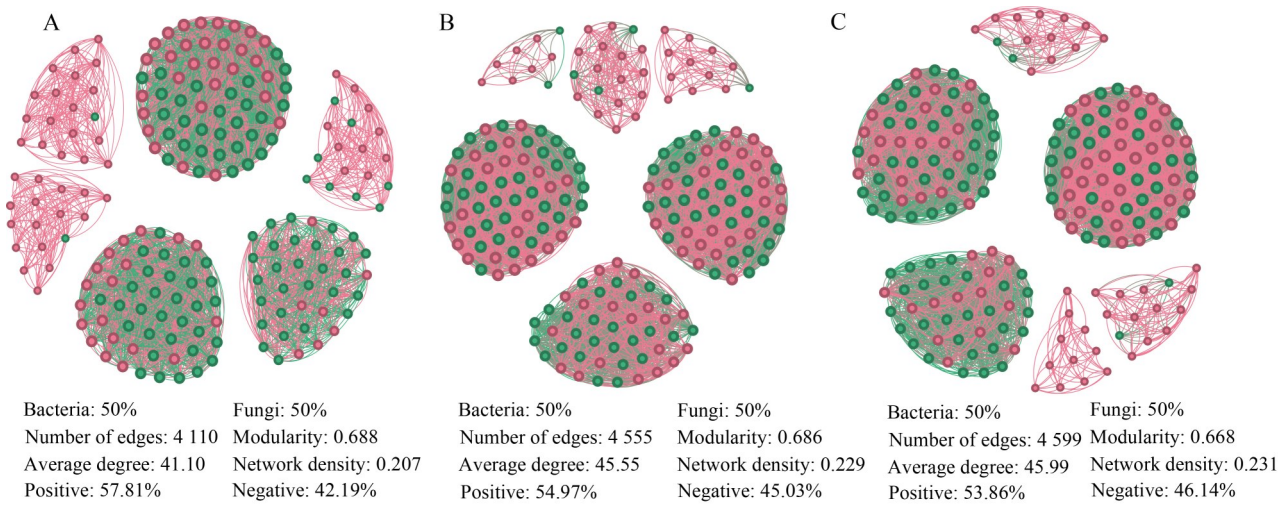


图4 不同施肥措施对土壤微生物生态网络的影响

Figure 4 Effects of different fertilization practices on the soil microbial ecological network. A: CF; B: OF; C: BOF. Red nodes represent bacteria, green nodes represent fungi. The edges between nodes indicate positive (red lines) and negative (green lines) correlations.

响了土壤微生物群落的组装过程，其中 BOF 处理对细菌和真菌群落表现出差异化的筛选效应。

2.7 不同施肥处理下土壤微生物功能预测

细菌 FAPROTAX 功能预测结果显示(图 6A)，与 CF 处理相比，OF 与 BOF 处理好氧化能异养(aerobic chemoheterotrophy)、芳香族化合物降解(aromatic compound degradation)等与有机质转化相关预测功能的相对丰度显著高于 CF 处理(P<0.05)，表明有机物质的输入可能促进了土壤微生物对有机底物的利用和分解，并增强了与碳代谢相关的潜在功能。同时，在与氮转化相关的预测功能中，尿素分解(ureolysis)功能的相对丰度在 BOF 处理中显著高于 CF 和 OF 处理(P<0.05)，这与土壤中脲酶活性的提高相一致。与此相反，BOF 处理显著降低了硝酸盐还原(nitrate reduction)预测功能的相对丰度(P<0.05)。

真菌 FUNGuild 功能预测结果表明(图 6B)，与 CF 处理相比，OF 和 BOF 处理的腐生营养型真菌(saprotroph)的相对丰度显著增加(P<0.05)，表明有机物料投入可能改变真菌群落的资源利用方式，并增强与有机质分解相关的潜在生态功能。OF 处理的病理营养型真菌(pathotroph)相对丰度显著降低(P<0.05)，BOF 处理也呈下降趋势，提示 OF 处理可能对病原真菌具有抑制作用，BOF 处理也呈类似趋势。

2.8 土壤环境因子、微生物群落与功能及产量的相关性分析

土壤理化因子、差异菌属和差异功能之间的关系的相关性分析结果表明(图 7A−7C)，差异微生物与土壤理化因子及酶活性之间存在显著相关关系。在“物种-环境”矩阵中，SOM、UE、CAT、ALP 与多种差异菌属存在显著相关关系，且相关方向因类群而异。同时，AN 与部分差异菌属也存在显著相关关系。在“功能-环境”矩阵中，SOM、UE、CAT、ALP 与多种预测功能存在显著相关关系，且相关方向因功能而异。AN 也与部分氮转化预测功能显著相关。“物种-功能”矩阵进一步显示，差异菌属与上述预测功能之

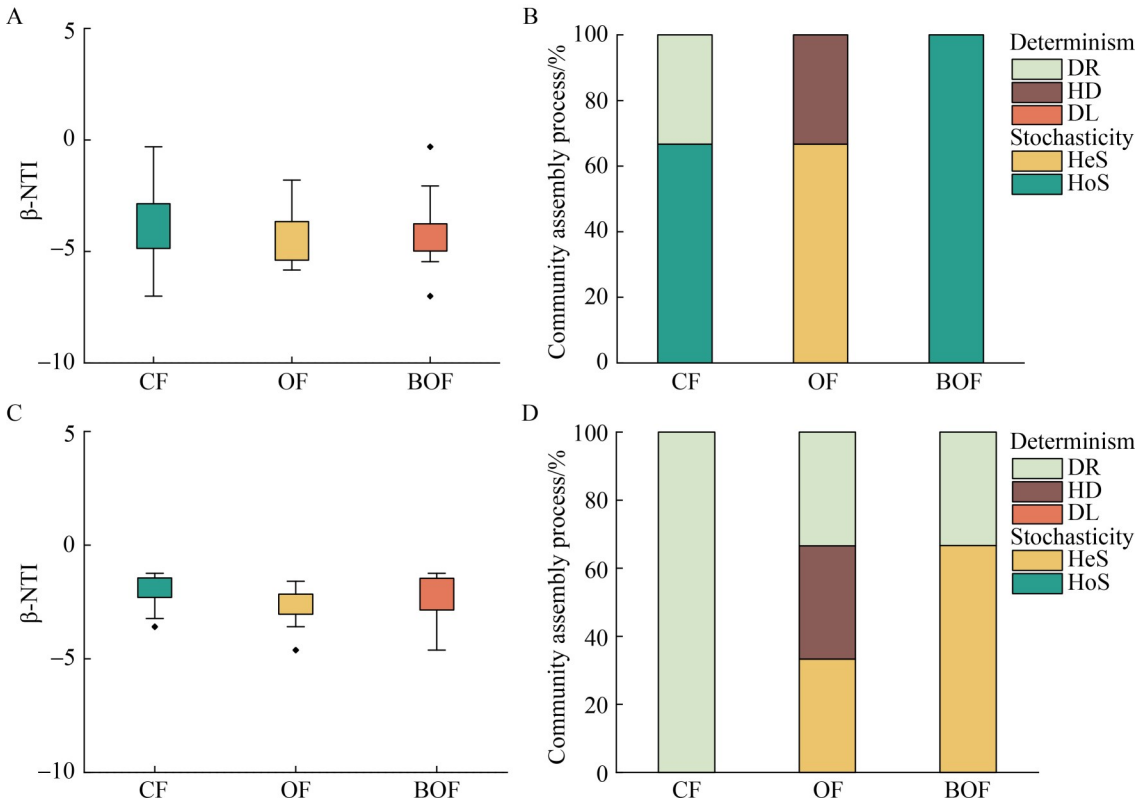


图5　不同施肥措施对土壤微生物群落组装过程的影响

Figure 5　Effects of different fertilization practices on the soil microbial community assembly processes. A, B: Bacteria; C, D: Fungi. Stochasticity refers to stochastic processes. DL: Dispersal limitation; HD: Homogenizing dispersal; DR: Ecological drift. Determinism refers to deterministic processes; HoS: homogeneous selection; HeS: heterogeneous selection.

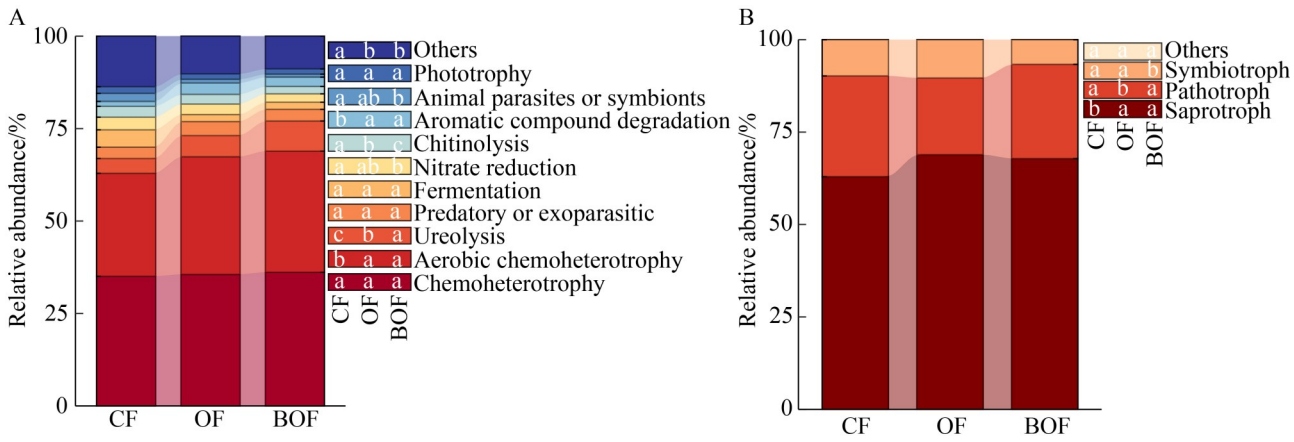


图6　不同施肥措施对土壤微生物功能相对丰度的影响

Figure 6　Effects of different fertilization practices on the relative abundance of predicted functions in soil microbial communities. A: Bacterial functional bar chart; B: Fungal functional bar chart.

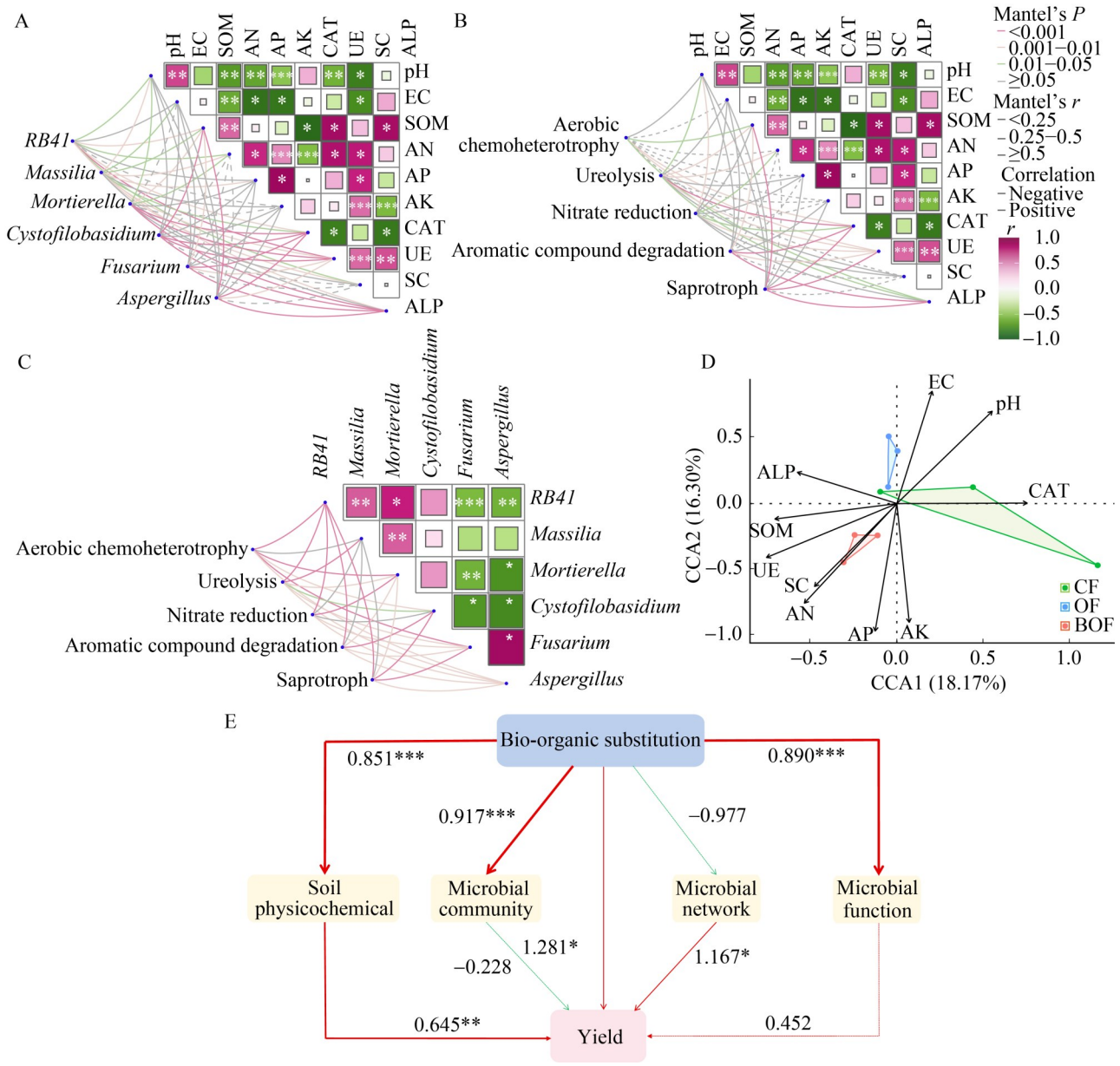


图7 土壤环境因子、微生物群落与功能及产量的相关性分析

Figure 7 Correlation analysis of soil environmental factors, microbial communities and functions, and yield. A: Mantel analysis of differential microbial genera and environmental factors; B: Mantel analysis of differential functions and environmental factors; C: Mantel analysis of differential microbial genera and differential functions; D: CCA analysis; E: PLS-PM analysis. Values along the arrows are standardized path coefficients. The width of the arrows is proportional to the coefficients. The red line indicates positive correlation, the green line indicates negative correlation, the solid line indicates significance, and the dashed line indicates a nonsignificant relationship (*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001).

间存在显著正、负相关关系，其中 *Massilia* 与 Ureolysis 的相关性最强，说明这些类群与碳分解和氮转化等功能过程密切相关。

CCA 分析表明(图 7D)，CCA1 与 CCA2 共

解释了约 34.47% 的群落变异。CF、OF 与 BOF 处理在排序图上呈明显分离，其中 BOF 样点主要与 SOM、AN、AP、AK 以及 UE、SC 呈正相关，表明 BOF 处理下土壤环境因子与细菌群落结构变化的关系较为密切。相比之下，CF 样点多与这些因子呈负相关趋势，而 OF 样点则与 ALP 的相关性较高。总体而言，不同施肥组合下土壤环境因子与微生物群落结构及预测功能之间存在协同变化关系。PLS-PM 模型进一步量化了上述多层关系(图 7E)，BOF 处理与理论产量呈较强直接关联，可能是影响理论产量的因素之一，且土壤理化性质和网络特征也与理论产量存在较强关联。模型整体拟合优度为 GoF=0.780，表明模型具有较好的整体拟合程度。综合分析表明，BOF 处理与土壤理化性质改善、微生物群落结构及潜在功能变化密切相关，并可能通过优化土壤生态环境为小麦生长提供较有利的条件。

3 讨论

3.1 生物有机肥部分替代化肥有效提升了土壤肥力、促进小麦生长

土壤理化性质和酶活性是衡量土壤肥力的重要指标[38-39]，两者在维持土壤健康和肥力方面发挥着重要作用。本研究表明，生物有机肥配施化肥能够显著提升土壤有机质、碱解氮及部分速效养分含量，增强土壤养分供应能力和缓冲能力，为作物生长发育提供持续、平衡的养分供给环境[40-41]。同时，本研究在生物有机肥中添加了 DJ55、GW22 和 B02 功能菌株。根据牛宏进[29]、宋瑶[30]的前期研究结果，3 个菌株均具有一定的促生抑病能力，其中 B02 具有固氮、解钾和解磷能力；GW22 具有解钾能力；DJ55 的解钾和解磷能力也较为显著。已有研究表明，生物有机肥中添加的功能菌株可通过土著微生物协同作用，促进土壤养分的转化，增加土壤中速效养分，并进一步提升土壤综合肥力，为小麦生长提供更有利的土壤环境[42-43]，与本研究结果一致。

在土壤酶活性方面，生物有机肥配施化肥显著提高了土壤蔗糖酶和脲酶活性，增强了土壤可降解有机碳转化、尿素水解和氮素矿化能力[44]；相关研究表明，生物有机肥的施用通常伴随着碳氮转化相关酶活的显著增强，并与作物养分吸收和产量提高密切相关[45]。因此，BOF 处理在拔节期形成的“高 SOM-高速效养分-高酶活”特征，说明该处理中的生物有机肥在拔节期不仅作为养分载体直接供肥，更通过强化土壤养分转化过程间接为小麦后续生育阶段的养分供给提供了潜在保障[46]。

尽管 BOF 处理在本试验中对当季理论产量的增幅相对有限，但对土壤有机质和速效养分的累积效应通常具有一定的“滞后收益”[45]。从长期应用潜力看，以生物有机肥部分替代化肥可在保持小麦理论产量稳定的同时，提升小麦关键生育时期土壤有机质和速效养分水平，并通过增强关键酶活促进土壤养分转化过程，从而为小麦生产中化肥减量增效和施肥模式优化提供理论基础[47]。

3.2 生物有机肥部分替代化肥驱动了土壤微生物群落结构与功能重构

土壤微生物是有机物分解与养分循环的重要驱动力[48]。本研究表明，生物有机肥部分替代化肥处理显著改变了细菌和真菌群落结构，说明其对土壤微生物群落具有明显调控作用[49]。在细菌群落中，*RB41* 作为酸杆菌门中重要的功能类群，已有研究表明酸杆菌类群成员具有丰富的碳水化合物活性酶，能够参与复杂碳水化合物和植物来源聚合物的降解。与此同时，*RB41* 已被证明与土壤碳通量密切相关，并可同时利用原位土壤碳和外源碳输入[50-51]。因此，BOF 处理通过增加复杂碳底物和微环境异质性，可能为擅长参与复杂有机质转化的 *RB41* 提供了更有利的生态位，使其在群落中的地位得到强

化，从而加速有机物的周转和养分再生。*Massilia* 则被广泛归类为植物促生根际细菌，可通过溶磷、固氮及抗氧化等多种功能，提高根际养分有效性，并通过缓解逆境促进作物生长[52]。本研究中 *Massilia* 丰度显著升高，并与土壤 SOM、AN、AP 及 UE 等指标呈正相关，表明 BOF 处理可能有利于该类促生细菌的富集，提高养分利用效率。真菌群落中，*Mortierella* 作为腐生及促生真菌类群，参与有机残体分解和碳循环，并具有促进植物生长的潜力[53]；*Cystofilobasidium* 可通过产生分解酶加速含碳有机物向小分子糖类转化[54]。相关性分析显示 *Mortierella*、*Cystofilobasidium* 丰度均与土壤 SOM 呈正相关，表明生物有机肥部分替代化肥的施用方式通过富集分解促生型真菌，强化有机物分解与养分转化，为小麦拔节期之后的持续养分供应创造有利条件。相反，*Fusarium* 和 *Aspergillus* 等潜在病原真菌在 BOF 处理中显著下降。尽管相关性分析表明两者与 SOM、AN 呈正相关，但其丰度在有机质和养分充足的 BOF 处理中却呈下降的趋势，说明 BOF 处理一方面通过外源抑菌菌株直接抑制病原菌[55]，另一方面通过激发有益微生物的竞争与拮抗作用，间接抑制土传病原的定殖与侵染[18]。这一群落模式的重构改善了根际微生态，为促进小麦生长和提高理论产量提供了适宜的微生态环境。

功能预测结果进一步显示，BOF 处理在拔节期显著提高了好氧化能异养、芳香族化合物降解和尿素分解等预测功能的相对丰度，并降低了硝酸盐还原相关预测功能的相对丰度。这表明 BOF 处理可能重塑土壤微生物群落与碳、氮循环相关的潜在功能组成，从而影响复杂有机物降解和氮素转化过程[56]。然而该结果仅反映预测功能变化趋势，其生态学意义仍需结合功能基因和过程测定进一步验证。

已有研究表明，土壤养分状况和酶活性的改变可影响微生物群落组成及其参与的养分循环过程[46]。本研究相关分析结果显示，BOF 处理与 SOM、AN、AP、UE 等指标显著正相关，且这些土壤因子与 *RB41*、*Massilia*、*Mortierella*、*Cystofilobasidium* 等关键功能类群以及好氧化能异养、尿素分解等潜在功能高度耦合，说明 BOF 处理通过改善土壤养分状况并提高酶活性，选择性地驱动有利于碳氮循环和养分释放的微生物类群及潜在功能过程，从而构建更有利于小麦生长的土壤微生态环境。

3.3 生物有机肥部分替代化肥对土壤微生物网络与群落组装的影响

土壤微生物并非孤立存在，不同物种之间通过复杂的相互作用形成共现网络，网络特征可反映微生物群落内部关系及其对环境变化的响应[57]。本研究的网络分析表明，BOF 处理微生物网络连接更紧密、模块间耦合增强，整体结构较 CF 和 OF 处理趋于复杂。这与有机碳和养分水平升高可促进微生物网络复杂化和紧密化的认识一致[58-59]。已有研究指出，网络复杂度升高常伴随负相关边和关键类群增加，并与生态多功能性及群落对外界扰动的缓冲能力相关[60]，而较高的连通度与适度比例的负相关边有助于塑造更具稳健性的土壤微生物网络[61]。因此，本研究中 BOF 处理在提高网络复杂度和连通性的同时，伴随适度负相关比例的增加，可能促进微生物群落间的生态位分化与潜在拮抗互作，从而在一定程度上增强土壤微生态系统对外界扰动的缓冲能力。在网络结构中，连接度较高的微生物通常被认为是潜在关键类群，在维持网络稳定性、协调种间互作和支撑生态功能方面发挥重要作用[62]。本研究网络分析显示，*Lysobacter* 是 CF 处理微生物网络中的潜在关键类群，相关研究表明 *Lysobacter* 属具有一定的病原菌拮抗潜力[63]，而 *Fusarium* 为典型植物病原真菌，表明单施化肥条件下网络中的潜在关键类群兼具促生与致病属性。在 OF 和 BOF 处理中潜在关键微生物类群逐渐转向与养分转化和植物促生密切相关的微生物，*MND1* 与碳

氮转化密切相关，*Mortierella* 则在有机质分解、磷活化和植物促生中发挥积极作用；而 BOF 处理中的 *Massilia* 与根际促生和有机磷矿化相关，*RB41* 与碳氮循环和磷吸收增强相关。这说明 BOF 处理不仅改变了微生物组成，更重塑了网络中的潜在关键微生物类群，使网络朝着更有利于养分周转、根际健康维持和土壤功能提升的方向演替。因此，BOF 处理中网络复杂度、连通性和潜在关键微生物组成的同步变化，共同表明该处理可能通过强化促生和养分循环相关关键类群之间的协同互作，增强网络稳健性并优化群落功能。

群落组装过程分析进一步揭示了不同施肥方式下微生物群落结构差异的生态来源。β-NTI 结果显示，3 种施肥处理下土壤细菌群落均以确定性过程为主，表明细菌群落对土壤理化性质和养分状况高度敏感，环境过滤与种间互作在群落构建中占据主导地位[64-65]。RC_bray 结果表明，与 OF 处理更易增加土壤空间异质性不同，BOF 处理使局地环境条件相对一致，不同样点的细菌群落被类似的环境过滤驱动而趋向相似[66]。与细菌相比，真菌群落对施肥处理的响应表现出更明显的差异性。BOF 处理中真菌群落由确定性过程中的异质性选择主导，表明该处理中高丰度的拮抗细菌类群对不同真菌的拮抗作用存在差异，促使不同功能群在空间上的生态位分化，使群落结构由随机漂变或扩散主导转向环境过滤驱动。已有研究表明，随着土壤肥力的提高和管理措施优化，真菌群落复杂度与确定性组装程度同步增强[67]。

BOF 处理下网络复杂度和负相关比例的增加，表明其对根际微生物组装过程产生了更深层次影响。然而，负相关增加并不直接等同于异质选择增强，但二者均可反映资源结构变化所导致的生态位分化和环境过滤增强。因此，BOF 处理可能一方面通过提高肥力和资源可利用性，对细菌群落施加更强的同质选择；另一方面，其复杂有机碳输入和外源功能微生物引入又增加了微环境异质性，从而对真菌产生更强的异质选择压力。二者共同塑造了更复杂且潜在更稳定的共现网络。该结果与关于土壤有机碳介导根际微生物组装和互作的结论相一致[68]，但本研究进一步强调了 BOF 处理对细菌和真菌组装机制分化及网络重构的影响。

4 结论

通过比较不同施肥组合的综合效应，生物有机肥配施化肥在提升小麦拔节期土壤肥力、调节土壤微生物群落结构方面总体表现较好。BOF 处理显著提升了土壤有机质、有效磷、速效钾等养分含量，并提高了土壤蔗糖酶和脲酶活性，从而改善了土壤肥力水平。同时，BOF 处理伴随着 *RB*41、*Massilia*、*Mortierella*、*Cystofilobasidium* 等类群相对丰度的升高，以及 *Fusarium*、*Aspergillus* 等潜在病原真菌相对丰度的降低，改善了微生物群落组成，表现出微生物网络连通性增强、结构更趋复杂及潜在功能组成改变等特征。相关性分析表明，土壤肥力因子与微生物群落结构及潜在功能密切相关，说明 BOF 处理可通过改善土壤理化性质和微生物生态特征，为小麦生长及理论产量提高提供更有利的土壤环境。综上所述，在等氮投入条件下生物有机肥部分替代化肥有助于提高小麦拔节期土壤肥力，优化土壤微生物群落结构及潜在功能组成，并改变微生物网络特征，为小麦绿色高效施肥模式的构建提供理论依据。

作者贡献声明

张美怡：论文撰写；张玉娇：数据收集与处理；侯瑞楠：论文修改；王雨：参与论文讨论；黄亚丽：项目监管、论文修改；陈晓波：实验设计。

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] 国家统计局社会科技和文化产业统计司. 中国第三产业统计年鉴[M]. 北京: 中国统计出版社, 2023.
National Bureau of Statistics. China Statistical Yearbook of the Tertiary Industry[M]. Beijing: China Statistics Press, 2023 (in Chinese).

[2] 张珂珂, 宋晓, 郭斗斗, 黄晨晨, 岳克, 张水清, 黄绍敏. 长期施肥措施下潮土土壤碳氮及小麦产量稳定性的变化特征[J]. 华北农学报, 2021, 36(3): 142-149.
Zhang KK, Song X, Guo DD, Huang CC, Yue K, Zhang SQ, Huang SM. Variation characteristics of soil organic carbon, nitrogen and the stability of wheat yield in fluvo-aquic soil under long-term fertilization[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2021, 36(3): 142-149 (in Chinese).

[3] 杨培琦, 王宏戈, 郑春燕, 朱峰. 有机肥替代对玉米和燕麦饲草生产的影响及其环境效应[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2026, 34(2): 325-335.
Yang PQ, Wang HG, Zheng CY, Zhu F. Impacts of organic fertilizer substitution on maize and oat forage production and its environmental effect[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2026, 34(2): 325-335 (in Chinese).

[4] 戴晋, 郑飞娜, 张仙美, 郑磊, 杨森要, 高桐梅. 生物有机肥与化肥配施对芝麻冠层特性及产量的影响[J]. 华北农学报, 2025, 40(6): 152-159.
Dai J, Zheng FN, Zhang XM, Zheng L, Yang SY, Gao TM. Effects of combined application of bio-organic and chemical fertilizers on canopy characteristics and yield of sesame[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2025, 40(6): 152-159 (in Chinese).

[5] Lu WD, Hao ZQ, Ma XL, Gao JL, Fan XQ, Guo JF, Li JQ, Lin M, Zhou YH. Effects of different proportions of organic fertilizer replacing chemical fertilizer on soil nutrients and fertilizer utilization in gray desert soil[J]. Agronomy, 2024, 14(1): 228.

[6] 李传哲, 董青君, 纪力, 汪吉东, 陈川, 章安康, 张永春, 邵文奇. 新型肥料对典型黄河故道区土壤养分、微生物群落及稻麦产量的影响[J]. 浙江农业学报, 2026, 38(1): 136-147.
Li CZ, Dong QJ, Ji L, Wang JD, Chen C, Zhang AK, Zhang YC, Shao WQ. Effects of new-type fertilizers on soil nutrients, microbial community, and yield of rice and wheat in the typical ancient course area of Yellow River, China[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2026, 38(1): 136-147 (in Chinese).

[7] 王周, 李强, 彭畅, 姚颜莹, 朱天润, 焦云飞, 张秀芝, 高纪超, 高洪军. 有机肥氮替代50%化肥氮有效改善吉林省中部地区黑土团聚体性状[J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(12): 2247-2257.
Wang Z, Li Q, Peng C, Yao YY, Zhu TR, Jiao YF, Zhang XZ, Gao JC, Gao HJ. Substitution of chemical nitrogen with 50% organic fertilizer nitrogen improves the aggregate status of the black soil in central Jilin Province[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2024, 30(12): 2247-2257 (in Chinese).

[8] 李圆宾, 李鹏, 王舒华, 徐璐瑶, 邓建军, 焦加国. 稻麦轮作体系下有机肥施用对作物产量和土壤性质影响的整合分析[J]. 应用生态学报, 2021, 32(9): 3231-3239.
Li YB, Li P, Wang SH, Xu LY, Deng JJ, Jiao JG. Effects of organic fertilizer application on crop yield and soil properties in rice-wheat rotation system: a meta-analysis[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(9): 3231-3239 (in Chinese).

[9] Ren FF, Zhang JX, Ding L, Zhang R, Li FQ, Li X, Zhong T, Yin M, Yang RH, Tian PL, Du LL, Gan KY, Yong T, Li QR, Liu XR. Organic fertilizer increases pumpkin production by improving soil fertility[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1467931.

[10] Zhou ZK, Zhang SY, Jiang N, Xiu WM, Zhao JN, Yang DL. Effects of organic fertilizer incorporation practices on crops yield, soil quality, and soil fauna feeding activity in the wheat-maize rotation system[J]. Frontiers in Environmental Science, 2022, 10: 1058071.

[11] Xiao XM, Li J, Lyu J, Feng Z, Zhang GB, Yang HX, Gao CF, Jin L, Yu JH. Chemical fertilizer reduction combined with bio-organic fertilizers increases cauliflower yield *via* regulation of soil biochemical properties and bacterial communities in Northwest China[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 922149.

[12] 邱纹, 姚霄宇, 陆虎华, 郭剑, 陆大雷. 不同施肥处理对春播鲜食糯玉米产量、品质和氮素吸收利用的影响[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2023, 44(6): 26-35.
Qiu W, Yao XY, Lu HH, Guo J, Lu DL. Effects of different fertilization treatments on yield, quality, and nitrogen absorption and utilization of spring-sown fresh waxy maize[J]. Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition), 2023, 44(6): 26-35 (in Chinese).

[13] 夏阳洋, 陈成, 何玲玲, 荀贤玉, 孟爱红, 马洪波. 腐熟鸡粪有机肥替代氮磷肥对小麦产量、品质和土壤质量的影响[J]. 上海农业科技, 2026(1): 146-149.

[14] Liu YR, Lan XJ, Hou HQ, Ji JH, Liu XM, Lv ZZ. Multifaceted ability of organic fertilizers to improve crop productivity and abiotic stress tolerance: review and perspectives[J]. Agronomy, 2024, 14(6): 1141.

[15] 黄源鸿, 张春龙, 黄容, 唐晓燕, 王昌全, 李冰. 猪粪投入量对土壤有机磷组分及微生物系统稳定性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2025, 31(1): 100-111.
Huang YH, Zhang CL, Huang R, Tang XY, Wang CQ, Li B. Impact of long-term application of swine manure on soil organic phosphorus fractions and the stability of microbial communities[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2025, 31(1): 100-111 (in Chinese).

[16] 仝倩倩, 祝英, 崔得领, 赵毅, 陈玉坤, 王治业, 熊友才. 我国微生物肥料发展现状及在蔬菜生产中的应用[J]. 中国土壤与肥料, 2022(4): 259-266.
Tong QQ, Zhu Y, Cui DL, Zhao Y, Chen YK, Wang ZY, Xiong YC. The development status of microbial fertilizer in China and its application in vegetable planting[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2022(4): 259-266 (in Chinese).

[17] Hu W, Zhang YP, Rong XM, Zhou X, Fei JC, Peng JW, Luo GW. Biochar and organic fertilizer applications enhance soil functional microbial abundance and agroecosystem multifunctionality[J]. Biochar, 2024, 6: 3.

[18] Tao CY, Li R, Xiong W, Shen ZZ, Liu SS, Wang BB,

Ruan YZ, Geisen S, Shen QR, Kowalchuk GA. Bio-organic fertilizers stimulate indigenous soil *Pseudomonas* populations to enhance plant disease suppression[J]. Microbiome, 2020, 8: 137.

[19] Wu LK, Yang B, Li ML, Chen J, Xiao ZG, Wu HM, Tong QY, Luo XM, Lin WX. Modification of rhizosphere bacterial community structure and functional potentials to control *Pseudostellaria heterophylla* replant disease[J]. Plant Disease, 2020, 104(1): 25-34.

[20] Han ZD, Hou HJ, Yao XZ, Qian X, Zhou MY. Substituting partial chemical fertilizers with bio-organic fertilizers to reduce greenhouse gas emissions in water-saving irrigated rice fields[J]. Agronomy, 2024, 14(3): 544.

[21] Wang L, Zhang H, Xu C, Yuan J, Xu X, Wang JD, Zhang YC. Long-term nitrogen fertilization and sweetpotato cultivation in the wheat-sweetpotato rotation system decrease alkaline phosphomonoesterase activity by regulating soil phoD-harboring bacteria communities[J]. Science of the Total Environment, 2023, 900: 165916.

[22] 王俊红, 王星琳, 王康, 任振兴, 王梦亮. 生物有机肥替代化肥对小麦根际土壤环境的影响[J]. 华北农学报, 2021, 36(4): 155-162.
Wang JH, Wang XL, Wang K, Ren ZX, Wang ML. Effects of replacing chemical fertilizers with bio-organic fertilizers on microenvironment of wheat rhizosphere soil[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2021, 36(4): 155-162 (in Chinese).

[23] 黄媛媛, 马慧媛, 黄亚丽, 邢慧珍, 徐炳雪, 贾振华, 郑立伟. 生物有机肥和化肥配施对冬小麦产量及土壤生物指标的影响[J]. 华北农学报, 2019, 34(6): 160-169.
Huang YY, Ma HY, Huang YL, Xing HZ, Xu BX, Jia ZH, Zheng LW. Effects of applying bio-organic fertilizer and reducing chemical fertilizer on production and soil biological indexes of winter wheat[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2019, 34(6): 160-169 (in Chinese).

[24] Xu MW, Liu X, Chen TY, Zhao YG, Ma LY, Shi XY, Chen X, Shi Y, Adams JM. Dynamics of wheat rhizosphere microbiome and its impact on grain production across growth stages[J]. Science of the Total Environment, 2025, 964: 178524.

[25] 门中华, 李生秀. 硝态氮浓度对冬小麦幼苗根系活力及根际pH值的影响[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(1): 92-93.
Men ZH, Li SX. Effect of concentration of NO_3^--N on root vigor and rhizosphere pH value of winter wheat seedlings[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2009, 37(1): 92-93 (in Chinese).

[26] Yu NN, Liu JA, Ren BZ, Zhao B, Liu P, Gao Z, Zhang JW. Long-term integrated soil-crop management improves soil microbial community structure to reduce GHG emission and increase yield[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 1024686.

[27] Kpalari DF, Fu YY, Li S, Cao H, Kama R, Hamani AKM, Liu JM, Ma ST, Lv DX, Gao Y. Soil bacterial responses to experimental warming and drought across winter wheat growth stages in the North China Plain[J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1637476.

[28] 张鸿蓉, 王菲儿, 李盼, 仇海龙, 朱静, 赵连豪, 南运有, 何蔚, 樊志龙, 胡发龙, 柴强, 殷文. 减量20%灌水与25%有机肥替代化肥提高青贮玉米产量的光合特性[J]. 作物学报, 2026, 52(5): 1487-1500.
Zhang HR, Wang FE, Li P, Qiu HL, Zhu J, Zhao LH, Nan YY, He W, Fan ZL, Hu FL, Chai Q, Yin W. Photosynthetic characteristics of 20% reduced irrigation combined with 25% organic substitution for chemical fertilizer in increasing silage maize yield[J]. Acta Agronomica Sinica, 2026, 52(5): 1487-1500 (in Chinese).

[29] 牛宏进. 抑病促生菌株的筛选及生物炭基菌剂对中低产粮田土壤的改良[D]. 石家庄: 河北科技大学, 2024.
Niu HJ. Screening of disease-suppressing and growth-promoting strains and soil amendment of medium and low-yielding grain fields with biochar-based inoculants[D]. Shijiazhuang: Hebei University of Science and Technology, 2024 (in Chinese).

[30] 宋瑶. 中低产田土壤微生物障碍因子分析及防病促生菌群的构建[D]. 石家庄: 河北科技大学, 2024.
Song Y. Analysis of soil microbial obstacle factors in low- and medium-yield fields and construction of disease-resistant and growth-promoting bacterial communities[D]. Shijiazhuang: Hebei University of Science and Technology, 2024 (in Chinese).

[31] 王祥会, 国栋, 焦玉霞, 马梦晴, 胡英华, 闫硕. 鲁西南地区小麦茎基腐病的田间综合防效评价[J]. 植物保护, 2026, 52(1): 341-346.
Wang XH, Guo D, Jiao YX, Ma MQ, Hu YH, Yan S. Field control efficacy evaluation of wheat *Fusarium* crown rot in southwest of Shandong Province[J]. Plant Protection, 2026, 52(1): 341-346 (in Chinese).

[32] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2000.

[33] 郑立伟, 赵阳阳, 王一冰, 黄亚丽, 范凤翠, 刘胜尧. 不同连作年限甜瓜种植土壤性质和微生物多样性[J]. 微生物学通报, 2022, 49(1): 101-114.
Zheng LW, Zhao YY, Wang YB, Huang YL, Fan FC, Liu SY. Soil properties and microbial diversity in the muskmelon fields after continuous cropping for different years[J]. Microbiology China, 2022, 49(1): 101-114 (in Chinese).

[34] 崔钰爽, 牛宏进, 王美琦, 陈晓波, 李梦璐, 孙世友, 黄亚丽. 秸秆长期还田对不同土层土壤微生物群落多样性及结构的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2024(8): 79-91.
Cui YS, Niu HJ, Wang MQ, Chen XB, Li ML, Sun SY, Huang YL. Effects of long-term straw return on soil microbial community diversity and structure in different soil layers[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2024(8): 79-91 (in Chinese).

[35] Sun WL, Li ZY, Lei JS, Liu XH. Bacterial communities of forest soils along different elevations: diversity, structure, and functional composition with potential impacts on CO_2 emission[J]. Microorganisms, 2022, 10(4): 766.

[36] Tanunchai B, Ji L, Schroeter SA, Wahdan SFM, Hossen S, Delelegn Y, Buscot F, Lehnert AS, Alves EG, Hilke I, Gleixner G, Schulze ED, Noll M, Purahong W. FungalTraits *vs*. FUNGuild: comparison of ecological functional assignments of leaf- and needle-associated fungi across 12 temperate tree species[J]. Microbial Ecology, 2023, 85(2): 411-428.

[37] Liu HW, Du XF, Li YB, Han X, Li B, Zhang XK, Li Q,

Liang WJ. Organic substitutions improve soil quality and maize yield through increasing soil microbial diversity[J]. Journal of Cleaner Production, 2022, 347: 131323.

[38] 孙家骏, 付青霞, 谷洁, 王小娟, 高华. 生物有机肥对猕猴桃土壤酶活性和微生物群落的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(3): 829-837.
Sun JJ, Fu QX, Gu J, Wang XJ, Gao H. Effects of bio-organic fertilizer on soil enzyme activities and microbial community in kiwifruit orchard[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(3): 829-837 (in Chinese).

[39] 柳晓东, 余天飞, 邓振山, 范晓虹, 张薇, 杨昱, 何颖, 艾加敏, 姜影影. *Neorhizobium petrolearium* OS53联合紫花苜蓿协同修复石油污染土壤研究[J]. 微生物学报, 2024, 64(3): 854-868.
Liu XD, Yu TF, Deng ZS, Fan XH, Zhang W, Yang Y, He Y, Ai JM, Jiang YY. *Neorhizobium petrolearium* OS53 combined with alfalfa (*Medicago sativa* L.) for remediation of petroleum-contaminated soil[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(3): 854-868 (in Chinese).

[40] Zheng XQ, Wei L, Lv WG, Zhang HQ, Zhang Y, Zhang HY, Zhang HL, Zhu ZK, Ge TD, Zhang WJ. Long-term bioorganic and organic fertilization improved soil quality and multifunctionality under continuous cropping in watermelon[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2024, 359: 108721.

[41] Li K, Xing XY, Wang SB, Liao RJ, Hassan MU, Aamer M, Barbanti L, Wen TW, Xu HF. Organic fertilisation enhances network complexity among bacteria, fungi, and protists by improving organic matter and phosphorus in acidic agricultural soils[J]. European Journal of Soil Biology, 2024, 122: 103649.

[42] 杨涛, 姚阳阳, 王治业, 党昇荣, 毛婷, 牛永艳, 彭桐, 王引权. 复合菌剂调控连作当归根围土壤养分及对产量的影响[J]. 微生物学通报, 2022, 49(7): 2648-2660.
Yang T, Yao YY, Wang ZY, Dang SR, Mao T, Niu YY, Peng T, Wang YQ. Effects of complex bacterium inoculants on rhizosphere soil nutrients and yield of *Angelica sinensis* in continuous cropping[J]. Microbiology China, 2022, 49(7): 2648-2660 (in Chinese).

[43] 李青, 李其胜, 谢昶琰, 张苗, 陈川, 章安康, 孙春梅. 生物有机肥与生物质灰渣配施对连作甜瓜生长及土壤性质的影响[J]. 土壤通报, 2024, 55(5): 1386-1394.
Li Q, Li QS, Xie CY, Zhang M, Chen C, Zhang AK, Sun CM. Effects of combined application of bio-organic fertilizer and biomass ash on the growth of continuous cropping muskmelon and soil properties[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2024, 55(5): 1386-1394 (in Chinese).

[44] 张翔, 耿孝宇, 汪璐璐, 马唯一, 左博源, 朱济邹, 刘洋, 盛小洲, 高平磊, 陈英龙, 韦还和, 戴其根. 有机肥施用对盐碱地土壤理化特性和水稻生长发育的影响[J]. 中国稻米, 2026, 32(1): 39-46.
Zhang X, Geng XY, Wang LL, Ma WY, Zuo BY, Zhu JZ, Liu Y, Sheng XZ, Gao PL, Chen YL, Wei HH, Dai QG. Effects of organic fertilizer application on soil physicochemical properties and rice growth and development in saline-alkali land[J]. China Rice, 2026, 32(1): 39-46 (in Chinese).

[45] Ali A, Liu XL, Yang WP, Li WG, Chen J, Qiao YJ, Gao ZQ, Yang ZP. Impact of bio-organic fertilizer incorporation on soil nutrients, enzymatic activity, and microbial community in wheat-maize rotation system[J]. Agronomy, 2024, 14(9): 1942.

[46] Tang Y, Nian LL, Zhao X, Li J, Wang ZN, Dong LW. Bio-organic fertilizer application enhances silage maize yield by regulating soil physicochemical and microbial properties[J]. Microorganisms, 2025, 13(5): 959.

[47] 胡月华, 朱慧, 贾雪岚. 生物有机肥等氮替代化肥对连作马铃薯土壤理化性质、养分利用及产质量的影响[J]. 江苏农业科学, 2025, 53(23): 269-275.
Hu YH, Zhu H, Jia XL. Effects of equal nitrogen replacement of chemical fertilizer with bio-organic fertilizer on soil physicochemical properties, nutrient utilization, yield and quality of potato under continuous cropping[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2025, 53(23): 269-275 (in Chinese).

[48] 王仁卓, 李玥颖, 黄绍敏, 姜桂英, 张琦, 刘超麟, 杨锦, 王梦茹, 王贝贝, 刘芳, 郭斗斗, 介晓磊, 宋练, 刘世亮. 长期有机无机肥配施对潮土细菌群落结构、生态网络及关键物种的影响[J]. 中国农业科学, 2026, 59(2): 354-367.
Wang RZ, Li YY, Huang SM, Jiang GY, Zhang Q, Liu CL, Yang J, Wang MR, Wang BB, Liu F, Guo DD, Jie XL, Song L, Liu SL. Effects of long-term combination of organic and inorganic fertilizers on bacterial community structure, ecological network, and key species in fluvo-aquic soil[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2026, 59(2): 354-367 (in Chinese).

[49] 杨姝钰, 赵艳, 张晓波, 唐浩真, 任泽广. 生物有机肥对菠萝心腐病及根际土壤细菌群落的影响[J]. 微生物学报, 2023, 63(7): 2699-2712.
Yang SY, Zhao Y, Zhang XB, Tang HZ, Ren ZG. Effect of bio-organic fertilizer on heart rot and bacterial community in rhizosphere of pineapple[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(7): 2699-2712 (in Chinese).

[50] Stone BW, Li JH, Koch BJ, Blazewicz SJ, Dijkstra P, Hayer M, Hofmockel KS, Liu XA, Mau RL, Morrissey EM, Pett-Ridge J, Schwartz E, Hungate BA. Nutrients cause consolidation of soil carbon flux to small proportion of bacterial community[J]. Nature Communications, 2021, 12: 3381.

[51] Coluccia M, Besaury L. Acidobacteria members harbour an abundant and diverse carbohydrate-active enzymes (cazyme) and secreted proteasome repertoire, key factors for potential efficient biomass degradation[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2023, 298(5): 1135-1154.

[52] Wang LT, Zhang L, George TS, Feng G. Hyphosphere core taxa link plant-arbuscular mycorrhizal fungi combinations to soil organic phosphorus mineralization[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2025, 201: 109647.

[53] Ozimek E, Hanaka A. *Mortierella* species as the plant growth-promoting fungi present in the agricultural soils[J]. Agriculture, 2021, 11(1): 7.

[54] Kuzyakov Y, Jones DL. Glucose uptake by maize roots and its transformation in the rhizosphere[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(5): 851-860.

[55] 张亮, 盛浩, 袁红, 周清, 张杨珠, 李华兴. 根际促生菌防控土传病害的机理与应用进展[J]. 土壤通报, 2018, 49(1): 220-225.
Zhang L, Sheng H, Yuan H, Zhou Q, Zhang YZ, Li HX. Applications and mechanisms of plant-growth-promoting rhizobacteria used for controlling soil-borne diseases: a review[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2018, 49(1): 220-225 (in Chinese).

[56] Xu WY, Zhao DF, Ma Y, Yang GT, Ambus PL, Liu XH, Luo J. Effects of long-term organic fertilizer substitutions on soil nitrous oxide emissions and nitrogen cycling gene abundance in a greenhouse vegetable field[J]. Applied Soil Ecology, 2023, 188: 104877.

[57] 徐琦, 殷跃, 郭晓霞, 段桂兰. 甜菜连作对土壤理化性质和微生物群落的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2025, 31(7): 1327-1339.
Xu Q, Yin Y, Guo XX, Duan GL. Impact of continuous sugar beet cropping on soil physicochemical properties and microbial communities[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2025, 31(7): 1327-1339 (in Chinese).

[58] Li X, Fang J, Shagahaleh H, Wang J, Hamad AAA, Alhaj Hamoud Y. Impacts of partial substitution of chemical fertilizer with organic fertilizer on soil organic carbon composition, enzyme activity, and grain yield in wheat-maize rotation[J]. Life, 2023, 13(9): 1929.

[59] Banerjee S, Kirkby CA, Schmutter D, Bissett A, Kirkegaard JA, Richardson AE. Network analysis reveals functional redundancy and keystone taxa amongst bacterial and fungal communities during organic matter decomposition in an arable soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 97: 188-198.

[60] Luo JP, Banerjee S, Ma QX, Liao GC, Hu BF, Zhao HP, Li TQ. Organic fertilization drives shifts in microbiome complexity and keystone taxa increase the resistance of microbial mediated functions to biodiversity loss[J]. Biology and Fertility of Soils, 2023, 59(4): 441-458.

[61] Guseva K, Darcy S, Simon E, Alteio LV, Montesinos-Navarro A, Kaiser C. From diversity to complexity: microbial networks in soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 169: 108604.

[62] Liu XN, Wang MX, Liu BW, Chen XL, An LY, Nie Y, Wu XL. Keystone taxa mediate the trade-off between microbial community stability and performance in activated sludges[J]. Nature Water, 2025, 3(6): 723-733.

[63] Lin L, Shao XL, Yang YC, Murero AK, Wang LM, Xu GG, Zhao YY, Han S, Su ZH, Xu KW, Yang MM, Liao JX, Li KH, Liu FQ, Qian GL. *Lysobacter enzymogenes*: a fully armed biocontrol warrior[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2025, 24(1): 23-35.

[64] Dini-Andreote F, Stegen JC, van Elsas JD, Salles JF. Disentangling mechanisms that mediate the balance between stochastic and deterministic processes in microbial succession[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(11): E1326-E1332.

[65] Stegen JC, Lin XJ, Fredrickson JK, Chen XY, Kennedy DW, Murray CJ, Rockhold ML, Konopka A. Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them[J]. The ISME Journal, 2013, 7(11): 2069-2079.

[66] Yu YJ, Wu M, Petropoulos E, Zhang JW, Nie J, Liao YL, Li ZP, Lin XG, Feng YZ. Responses of paddy soil bacterial community assembly to different long-term fertilizations in southeast China[J]. Science of the Total Environment, 2019, 656: 625-633.

[67] Guo JJ, Ling N, Chen ZJ, Xue C, Li L, Liu LS, Gao LM, Wang M, Ruan JY, Guo SW, Vandenkoornhuyse P, Shen QR. Soil fungal assemblage complexity is dependent on soil fertility and dominated by deterministic processes[J]. New Phytologist, 2020, 226(1): 232-243.

[68] Huang YX, Tang SY, Liu RM, Yu PG, Liu J, Xiao T, Zhang Y, Fan MS, Zhang FS, Ni B. Soil organic carbon mediates plant immunity-rhizosphere microbiome interactions and controls colonization resistance to microbial inoculants[J]. Cell Host & Microbe, 2025, 33(11): 1929-1944.e7.