

DOI: 10.5846/stxb202003230653

南丽丽, 谭杰辉, 郭全恩. 黄土高原半干旱区轮作休耕模式对土壤真菌的影响. 生态学报, 2020, 40(23): 8582-8592.

Nan L L, Tan J H, Guo Q E. Effects of fallow rotation modes on soil fungal communities in semi-arid area of the Loess Plateau, northwest China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(23): 8582-8592.

## 黄土高原半干旱区轮作休耕模式对土壤真菌的影响

南丽丽<sup>1,\*</sup>, 谭杰辉<sup>1</sup>, 郭全恩<sup>2</sup>

1 甘肃农业大学草业学院, 兰州 730070

2 甘肃省农业科学院土壤肥料与节水农业研究所, 兰州 730070

**摘要:**通过田间试验,研究休耕(CK)、残膜覆盖、伏天深耕、施有机肥、秸秆还田和绿肥还田对土壤微生物量碳氮、酶活性及真菌群落的影响。结果表明,除过氧化氢酶外,不同处理对土壤微生物量碳氮、脲酶、碱性磷酸酶、脱氢酶、pH 及有机质均有显著影响。从门水平上看,土壤真菌群落主要由子囊菌门、担子菌门和被孢霉门构成。其中伏天深耕、玉米秸秆粉碎还田+施牛羊粪+深翻耕后连续休耕 3 年处理的子囊菌相对丰度分别为 43.23% 和 69.38%, 显著高于 CK(33.71%); 从纲水平上看,座囊菌纲、粪壳菌纲、伞菌纲和被孢霉纲为优势菌纲,其中玉米秸秆粉碎还田+施牛羊粪+深翻耕后连续休耕 3 年处理以座囊菌纲为主(60.69%), 其余处理以粪壳菌纲为主(4.11%—24.79%); 真菌多样性指数施牛羊粪+深翻耕+连续 3 年种植豌豆(拌根瘤菌粉 8.5 g/kg 种子)并在盛花期翻压还田、玉米秸秆粉碎还田+施牛羊粪+深翻耕后连续休耕 3 年、玉米秸秆粉碎还田+施牛羊粪+深翻耕+连续 3 年种植箭筈豌豆并在盛花期翻压还田处理显著低于 CK 和其他处理,丰富度指数玉米秸秆粉碎还田+施牛羊粪+深翻耕+连续 3 年种植毛苕子在盛花期翻压还田处理显著高于 CK 和其他处理; 真菌营养类型玉米秸秆粉碎还田+施牛羊粪+深翻耕后连续休耕 3 年处理以腐生营养型为主(62.9%), 其他处理以病理营养型和腐生营养型为主。冗余分析和 Monte Carlo 置换检验结果显示,土壤微生物量碳、微生物量氮、pH 和有机质含量对土壤真菌群落结构影响显著( $P < 0.05$ )。与休耕(CK)、残膜覆盖、伏天深耕相比,施有机肥、秸秆还田、绿肥还田结合深耕均降低了土壤中病理营养型真菌的相对丰度,利于保持农田土壤生态系统健康。

**关键词:**轮作休耕; 土壤真菌; 高通量测序

## Effects of fallow rotation modes on soil fungal communities in semi-arid area of the Loess Plateau, northwest China

NAN Lili<sup>1,\*</sup>, TAN Jiehui<sup>1</sup>, GUO Quanen<sup>2</sup>

1 College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

2 Soil Fertilizer and Water-Saving Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China

**Abstract:** Fallow rotation has profound significance for sustainable agriculture in China. Currently, winter fallow system such as tillage and sunning, growing winter green manure crops, and intercropping with bean crops are practiced and advocated in mono-cropping obstacle area. Planting new varieties of crops, soil amelioration, scientific irrigation, and control of crop uptake of heavy metals are carried out in heavy metal pollution area. The seasonal fallow and annual fallow are enforced in groundwater funnel area. Significant economic, social and ecological benefits have been reached after adoption and implementation of the rotation/fallow modes in three typical regions. A field experiment was conducted to examine the effects of fallow (CK), residual plastic film mulching, deep tillage in hot summer, organic manure

**基金项目:**农业部种植业管理司耕地质量保护专项(10171352501917); 国家自然科学基金地区基金(31460630); 现代农业产业技术体系建设专项(CARS-34)项目资助

**收稿日期:**2020-03-23; **网络出版日期:**2020-10-29

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nanll@gsau.edu.cn

application, straw retention, and planting green manure on soil microbial biomass carbon and nitrogen, enzyme activity and fungal community in major ecological degradation area of Gansu Province. Soil microbial biomass and enzyme activity were analyzed while soil microbial DNA was extracted for PCR amplification and high throughput sequencing. The results showed that different treatments had significant effects on soil microbial biomass carbon and nitrogen, urease, alkaline phosphatase, dehydrogenase, organic matter and pH value except for catalase activity. The top three most abundant phyla were Ascomycota, Basidiomycota, and Mortierellomycota. The relative abundance of Ascomycota in three consecutive years deep tillage in hot summer treatment and three consecutive years fallow after corn straw retention 7500 kg/hm<sup>2</sup> and 30 cm deep tillage treatment were significantly higher (43.23% and 69.38%, respectively) than CK (33.71%). Dothideomycetes, Sordariomycetes, Agaricomycetes, and Mortierellomycetes were the dominant fungus, with the relative abundance of Dothideomycetes being the highest (60.69%) in three consecutive years fallow after corn straw retention 7500 kg/hm<sup>2</sup> and 30 cm deep tillage treatment while Sordariomycetes being the highest in other treatments (4.11%—24.79%), respectively. The diversity indexes of Simpson and Shannon-wiener in returning green manure of *Pisum sativum* (seed dressing with rhizobia 8.5 g/kg) for 3 consecutive years after corn straw retention 7500 kg/hm<sup>2</sup> and 30 cm deep tillage treatment, three consecutive years fallow after corn straw retention 7500 kg/hm<sup>2</sup> and deep tillage of 30 cm treatment, returning green manure of *Vicia sativa* for 3 consecutive years after corn straw retention 7500 kg/hm<sup>2</sup> and 30 cm deep tillage treatment were significantly lower than CK and other treatments. The abundance indexes of ACE and Chao1 in returning green manure of *Licia villosa* for 3 consecutive years after corn straw retention 7500 kg/hm<sup>2</sup> and 30 cm deep tillage treatment were significantly higher than CK and other treatments. Saprotroph was the main functional group of soil fungi in three consecutive years fallow after corn straw retention 7500 kg/hm<sup>2</sup> and 30 cm deep tillage treatment (62.9%), whereas pathotroph and saprotroph were the main functional group of soil fungi in other treatments. Redundancy analysis (RDA) and the Monte Carlo permutation test showed that the soil microbial biomass carbon, soil microbial biomass nitrogen, pH value, and organic matter content showed a significant impact on the composition of the fungal community. Compared to CK, residual plastic film mulching and deep tillage in hot summer treatments, combining organic manure application, straw retention and returning green manure with deep tillage could reduce pathotroph relative abundance, which was conducive to the maintainance of the soil ecosystem health.

**Key Words:** rotation fallow; soil fungal; high throughput sequencing

耕地质量下降是中国农业可持续发展的主要限制性因素<sup>[1]</sup>。在以小麦—玉米周年种植制度为主的黄土高原,长期的集约化种植使耕层浅薄化、土壤紧实化、养分利用率较低等一系列土壤健康问题尤为突出<sup>[2]</sup>。为了坚守耕地红线,保障国家粮食安全,更好地实施“藏粮于地、藏粮于技”战略,实现节约地下水、保护生态环境的目标,国家提出在河北省地下水漏斗区、湖南省长株潭重金属污染区、贵州省和云南省石漠化区和甘肃省生态严重退化区作为我国的休耕试点区<sup>[3]</sup>。这对提高我国土壤质量、促进农业提质增效<sup>[4]</sup>、维护食品安全和保障生态安全均具有重要意义。

微生物量碳氮和酶活性作为土壤微生物活性的重要指标,是土壤养分转化和有机质分解的关键因子,常被用于评价土壤质量的生物学特性<sup>[5]</sup>。土壤微生物是土壤的重要组成成分,释放土壤酶,参与有机质降解、腐殖质合成、养分循环等生物化学过程<sup>[6]</sup>,被认为是最敏感的土壤质量生物学指标。土壤真菌作为土壤微生物的重要组成部分,在土壤营养元素循环、有机质的形成和分解、土壤肥力的提高和保持、生态环境的改善等方面有非常重要的作用<sup>[7]</sup>。土壤真菌是生态系统健康的指示物,与细菌相比,真菌能更好地降解复杂化合物<sup>[8]</sup>。研究表明,种植方式<sup>[9-10]</sup>、耕作措施<sup>[11-12]</sup>、轮作<sup>[13]</sup>、秸秆还田<sup>[14]</sup>、绿肥还田<sup>[15]</sup>、施肥种类<sup>[16-17]</sup>等会影响土壤真菌群落多样性。因休耕、残膜覆盖、伏天深耕、施有机肥、秸秆还田和绿肥还田能够改善土壤水、肥、气、热等条件,其有机物输入的类型有差别,引起土壤微生物群落和功能的变化。为此,本研究选择黄土高原半干

旱休耕试点区,利用常规分析和高通量测序技术研究了不同轮作休耕模式对土壤生物特性和真菌群落的影响,并结合 FUNGuild 工具预测真菌功能营养型,探索不同轮作休耕模式影响黄土高原半干旱区土壤肥力的生物学机制,为保持地力、可持续利用土地资源提供理论依据。

## 1 材料与方

### 1.1 研究区概况

试验地位于甘肃省永靖县新寺乡大湾岷村(36°00' N, 103°12' E),地处陇西黄土高原丘陵沟壑区,境内山大沟深,土质疏松,水土流失严重,属温带半干旱偏旱气候类型,海拔 1957 m,年均温 8.7 °C, >10 °C 积温 2750 °C,年均降雨量 260 mm,且年际、季节性分布不均,降雨主要集中在 7—9 月,蒸发量高达 1500 mm。土壤类型为黑垆土,0—20 cm 土层的 pH 值为 8.24,全氮、全磷、全钾、有机质含量分别为 1.09、0.15、8.25、3.45 g/kg。

### 1.2 试验设计

于 2017 年 5 月设置 9 种轮作休耕模式(表 1),小区面积 56 m<sup>2</sup>(7 m×8 m),区间距 80 cm,完全随机设计,3 次重复。豆科绿肥作物豌豆(*Pisum sativum*)、毛苕子(*Licia villosa*)、箭筈豌豆(*Vicia sativa*)播量分别为 90、45、70 kg/hm<sup>2</sup>,播深 3 cm,行距 30 cm。第 3 年(2019 年 9 月 21 日)用土钻在各小区按“S”形路线 5 点取样法采取 0—20 cm 土层土样,每小区 3 次重复。土样混匀后分为两份装入已灭菌袋中用冰盒迅速带回,一份在 4°C 冰箱中保存用于土壤生物学指标测定,另一份在 -80°C 冰箱中保存用于土壤微生物总 DNA 提取。

表 1 不同轮作休耕模式

Table 1 Different fallow rotation modes

代码 Code	处理 Treatment
CK	连续休耕 3 年
T <sub>1</sub>	残膜覆盖,即前茬地膜玉米收获后,除去秸秆,未去除残膜,连续休耕 3 年
T <sub>2</sub>	伏天深耕,即每年三伏天深耕 1 次,连续休耕 3 年
T <sub>3</sub>	第一年施牛羊粪(7500 kg/hm <sup>2</sup> )、深翻耕(30 cm)后连续休耕 3 年
T <sub>4</sub>	第一年施牛羊粪(7500 kg/hm <sup>2</sup> )、深翻耕(30 cm)后连续 3 年种植豌豆并在盛花期翻压还田
T <sub>5</sub>	第一年施牛羊粪(7500 kg/hm <sup>2</sup> )、深翻耕(30 cm)后连续 3 年种植豌豆(每 kg 种子拌根瘤菌粉 8.5 g)并在盛花期翻压还田
T <sub>6</sub>	第一年将上茬玉米秸秆粉碎还田(还田量 7500 kg/hm <sup>2</sup> )、施牛羊粪(7500 kg/hm <sup>2</sup> )、深翻耕(30 cm)后连续休耕 3 年
T <sub>7</sub>	第一年将上茬玉米秸秆粉碎还田(还田量 7500 kg/hm <sup>2</sup> )、施牛羊粪(7500 kg/hm <sup>2</sup> )、深翻耕(30 cm)后连续 3 年种植毛苕子并在盛花期翻压还田
T <sub>8</sub>	第一年将上茬玉米秸秆粉碎还田(还田量 7500 kg/hm <sup>2</sup> )、施牛羊粪(7500 kg/hm <sup>2</sup> )、深翻耕(30 cm)后连续 3 年种植箭筈豌豆并在盛花期翻压还田

### 1.3 土壤生物学性质测定

土壤微生物量碳(soil microbial biomass carbon, SMBC)<sup>[18]</sup>、氮(soil microbial biomass nitrogen, SMBN)<sup>[19]</sup>采用氯仿熏蒸法测定,SMBC = E<sub>C</sub>/K<sub>EC</sub>, E<sub>C</sub> = 熏蒸土壤有机碳质量分数 - 未熏蒸土壤有机碳质量分数, K<sub>EC</sub>: 转换系数,取值 0.38; SMBN = E<sub>N</sub>/K<sub>EN</sub>, E<sub>N</sub> = 熏蒸土壤全氮质量分数 - 未熏蒸土壤全氮质量分数, K<sub>EN</sub>: 转换系数,取值 0.45。

土壤脲酶(Urease activity, UA)采用靛酚蓝比色法<sup>[20]</sup>,以 24 h 后 1 g 土壤中 NH<sub>3</sub>-N 质量(mg)表示;碱性磷酸酶(Alkaline phosphatase activity, APA)采用磷酸苯二钠(用硼酸缓冲液)比色法<sup>[20]</sup>,以 24 h 后 1 g 土壤中释放出的酚质量(mg)表示;脱氢酶(Dehydrogenase, DA)采用三苯基四氮唑氯化物(TTC)比色法测定,以 24 h 后 1 g 土壤生成 TTC 的质量分数表示(mg/g)<sup>[20]</sup>;过氧化氢酶(Catalase activity, CA)采用紫外分光光度法<sup>[20]</sup>,以 20 min 内 1 g 土壤中分解过氧化氢的质量(mg)表示;有机质(Organic matter, OM)采用重铬酸钾容量法(外加热法)测定<sup>[21]</sup>,pH 值采用土水比 1:5 悬液用 pHS-4 智能酸度计测定<sup>[21]</sup>。

### 1.4 土壤 DNA 提取与真菌 ITS 基因扩增

土壤真菌 DNA 基因组采用十六烷基三甲基溴化铵(cetyltrimethylammonium ammonium bromide)法提取。

利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测抽提基因组 DNA 的纯度和完整性,用超微量紫外分光光度计 ND-2000 (Nanodrop Technologies, 美国)测定所提 DNA 的浓度与纯度。选择 ITS1 可变区,以稀释的基因组 DNA 为模板,使用 ITS5-1737F 和 ITS2-2043R 引物和高效高保真酶进行 PCR,确保扩增效率和准确性。PCR 产物经 2% 琼脂糖凝胶电泳检测,对目的条带使用 qiagen 公司提供的胶回收试剂盒回收产物。使用 TruSeq<sup>®</sup> DNA PCR-Free Sample Preparation Kit 文库试剂盒进行文库构建,构建好的文库经过 Qubit 和 Q-PCR 定量,文库合格后,使用 NovaSeq6000 进行上机测序(北京诺禾致源生物信息科技有限公司),每个处理 3 次重复。

### 1.5 数据统计

经过 QIIME (v1.8.0) 软件过滤、拼接、去除嵌合体后<sup>[22-23]</sup>,聚类为用于物种分类的 OTU (Operational Taxonomic Units),并将所有样品进行抽平。采用 RDP classifier 贝叶斯算法对 97%相似水平的 OTU 代表序列进行分类学分析<sup>[24]</sup>,置信度阈值为 0.7,选用 Silva 数据库<sup>[25]</sup>,得到分类学信息。利用 Mothur 软件 (Version 1.31.2) 进行  $\alpha$  多样性分析<sup>[26]</sup>。使用 Python 3.7 进行真菌功能类群 FUNGuild 数据库<sup>[27]</sup>比对。不同处理方差分析 (ANOVA)、多重比较 (Duncan's test) 及相关分析用 SPSS 20.0 软件完成。采用 CANOCO 4.0 软件对丰度前十的真菌门优势群落与土壤环境指标间的相互关系进行冗余分析,并采用 Monte Carlo 置换检验计算因子的重要性,其中置换次数设为 999 次,显著性水平为  $P < 0.05$ <sup>[28]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤性质

由表 2 可知,除 CA 外,不同轮作休耕模式对 SMBC、SMBN、UA、APA、DA、OM 及 pH 值均有显著影响 ( $P < 0.05$ )。其中 SMBC 含量  $T_1$ 、 $T_3$ 、 $T_5$ 、 $T_7$  处理显著小于 CK,其他处理均显著大于 CK; SMBN 含量  $T_3$ 、 $T_6$ 、 $T_7$  处理显著低于 CK,其余处理均显著高于 CK; UA 活性  $T_4$  处理显著小于 CK,  $T_6$  处理显著大于 CK,其余处理与 CK 差异不显著; APA 活性  $T_1$ 、 $T_3$  处理与 CK 差异不显著,其余处理均显著高于 CK; DA 活性  $T_2$ 、 $T_4$ 、 $T_8$  处理显著高于 CK,其余处理与 CK 差异不显著; OM 含量各处理均显著大于 CK,且以  $T_6$  处理最大,为 14.35 g/kg; pH 值  $T_1$ 、 $T_6$ 、 $T_7$  处理与 CK 差异不显著,其余处理均显著低于 CK。

### 2.2 土壤真菌多样性

由表 3 可知,各处理文库的覆盖度均在 99% 以上,并结合样品稀释曲线均趋于平缓,说明本研究测序数据合理,能够准确反映出土壤真菌群落的真实信息 (图 1)。方差分析结果表明,  $T_2$ 、 $T_3$ 、 $T_4$ 、 $T_7$  处理的 OTUs 数与 CK 差异不显著,其余处理均显著小于 CK ( $P < 0.05$ ); Chao1 和 ACE 指数  $T_7$  处理显著高于 CK ( $P < 0.05$ ),  $T_5$ 、 $T_6$ 、 $T_8$  处理显著小于 CK ( $P < 0.05$ ),其余处理与 CK 差异不显著; Simpson 和 Shannon-wiener 指数  $T_5$ 、 $T_6$ 、 $T_8$  处理显著小于 CK ( $P < 0.05$ ),其余处理与 CK 差异不显著。如所有样品中共有 OTUs 数目为 458 个,并以丰富种为主,其中处理 CK、 $T_1$ 、 $T_2$ 、 $T_3$ 、 $T_4$ 、 $T_5$ 、 $T_6$ 、 $T_7$ 、 $T_8$  中所特有的 OTUs 数目分别为 149、155、155、169、110、70、93、118 和 64 个 (图 1)。

### 2.3 土壤真菌群落分布

#### 2.3.1 门水平上的群落组成

图 2 显示,各处理真菌群落相对丰度前 10 的真菌门分别为:子囊菌门 (Ascomycota) (8.15%—69.38%)、担子菌门 (Basidiomycota) (2.56%—15.63%)、被孢霉门 (Mortierellomycota) (2.01%—7.76%)、壶菌门 (Chytridiomycota) (0.18%—2.35%)、毛霉门 (Mucoromycota) (0.09%—1.21%)、球囊菌门 (Glomeromycota) (0.06%—0.36%)、隐真菌门 (Rozellomycota) (0.01%—0.06%)、隐孢子菌 (Aphelidiomycota) (0.00%—0.04%)、捕虫霉门 (Zoopagomycota) (0.00%—0.02%)、梳霉门 (Kickxellomycota) (0.00%—0.01%),共占真菌总数的 15.77%—76.67%。其中子囊菌门、担子菌门和被孢霉门占真菌总数的 15.21%—75.73%,说明这 3 个门的真菌为优势菌群。除隐真菌门、隐孢子菌、捕虫霉门、梳霉门外,不同处理真菌在门分类水平上,相对丰度有一定的差异。其中子囊菌门  $T_2$ 、 $T_6$  处理显著高于 CK ( $P < 0.05$ ) 且以  $T_6$  处理最大,  $T_5$ 、 $T_8$  处理显著低于 CK

表 2 不同轮作休耕模式下土壤生物学性质

Table 2 Soil biological properties under different fallow rotation modes

处理 Treatment	pH 值 pH value	微生物量碳 SMBC/(mg/kg)	微生物量氮 SMBN/(mg/kg)	脲酶 UA/(mg g <sup>-1</sup> 24h <sup>-1</sup> )	碱性磷酸酶 APA/(mg g <sup>-1</sup> 24h <sup>-1</sup> )	脱氢酶 DA/(mg g <sup>-1</sup> 24h <sup>-1</sup> )	过氧化氢酶 CA/(mg g <sup>-1</sup> 20min <sup>-1</sup> )	有机质 OM/g/kg
CK	7.37±0.08a	173.44±1.22e	55.43±0.02f	1.38±0.16b	1.66±0.07b	1.09±0.06c	3.45±0.02a	3.97±0.03f
T <sub>1</sub>	7.39±0.04a	68.65±1.70h	61.83±2.37e	1.39±0.18b	1.93±0.21b	1.22±0.10c	3.43±0.02a	5.55±0.03e
T <sub>2</sub>	7.28±0.04b	288.04±2.22b	67.12±3.14d	1.45±0.12ab	2.52±0.17a	2.08±0.09ab	3.45±0.01a	5.28±0.16e
T <sub>3</sub>	7.26±0.06b	63.98±2.89i	23.80±2.12h	1.30±0.13b	2.12±0.12ab	1.34±0.07c	3.44±0.01a	7.11±0.54d
T <sub>4</sub>	7.27±0.05b	359.31±3.94a	91.19±1.88a	1.12±0.12c	2.57±0.24a	2.85±0.19a	3.47±0.02a	8.45±0.10c
T <sub>5</sub>	7.26±0.05b	148.08±2.74f	83.52±2.55b	1.36±0.09b	2.59±0.34a	1.15±0.05c	3.46±0.01a	7.22±0.19d
T <sub>6</sub>	7.36±0.06a	221.92±1.81d	21.79±1.30h	1.53±0.10a	2.63±0.18a	1.61±0.07bc	3.54±0.00a	14.35±0.59a
T <sub>7</sub>	7.39±0.04a	86.50±0.79g	34.83±0.68g	1.36±0.14b	2.59±0.31a	1.12±0.05c	3.45±0.02a	12.67±0.72b
T <sub>8</sub>	7.29±0.08b	248.68±1.81c	72.55±2.15c	1.30±0.04b	2.69±0.12a	1.99±0.16b	3.46±0.01a	8.22±0.12c

数据为平均值±标准差(n=3),同列不同小写字母表示在0.05水平上差异显著(P<0.05)

表 3 不同轮作休耕模式下土壤真菌序列数、丰富度与多样性指数

Table 3 Soil fungi sequence numbers statistics, richness and diversity index under different fallow rotation modes

处理 Treatment	有效序列 Effective sequence	优质序列 High quality sequence	Observed OTUs	Shannon-wiener 指数 Shannon-wiener index	辛普森指数 Simpson index	Chao1 指数 Chao1 index	ACE 指数 ACE index	覆盖率 Coverage/%
CK	78,859±635	73,627±744	1,171±33a	6.75±0.36a	0.97±0.01a	1149.6±10.87bc	1168.1±13.27b	99.7±0.00a
T <sub>1</sub>	75,690±969	77,982±474	1,031±89bc	6.38±0.42a	0.97±0.01a	1026.9±88.53cd	1055.8±35.48bc	99.7±0.00a
T <sub>2</sub>	83,809±969	65,118±232	1,166±94a	6.11±0.67a	0.95±0.03a	1147.0±52.81bc	1191.9±19.46b	99.6±0.00a
T <sub>3</sub>	81,615±531	74,212±561	1,179±45a	6.32±0.60a	0.95±0.04a	1176.6±45.65b	1222.1±46.66b	99.6±0.00a
T <sub>4</sub>	82,051±617	72,437±806	1,237±25a	6.59±0.54a	0.97±0.01a	1191.2±71.52b	1241.4±41.56ab	99.6±0.00a
T <sub>5</sub>	89,630±1109	74,993±303	899±76d	3.16±0.60b	0.60±0.19b	878.6±73.36e	945.6±27.12d	99.6±0.00a
T <sub>6</sub>	83,474±919	87,899±781	942±96cd	3.52±0.62b	0.64±0.09b	933.5±88.47de	984.5±81.85cd	99.7±0.00a
T <sub>7</sub>	78,175±1019	70,553±604	1,124±42ab	5.88±0.38a	0.93±0.03a	1528.5±94.84a	1309.0±39.89a	99.6±0.00a
T <sub>8</sub>	82,988±943	77,815±819	870±53d	3.36±0.52b	0.66±0.08b	878.1±94.48e	917.7±77.39d	99.7±0.00a

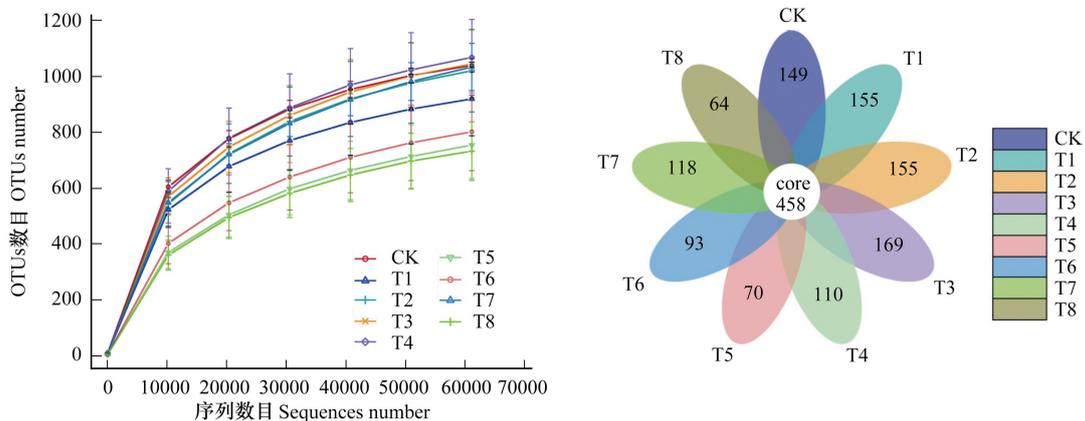


图1 不同轮作休耕模式下土壤真菌 DNA 稀释曲线和花瓣图

Fig.1 Soil fungi DNA rarefaction curves and flower diagrams under different fallow rotation modes

CK, 连续休耕 3 年; T<sub>1</sub>, 残膜覆盖, 即在茬地膜玉米收获后, 除去秸秆, 未去除残膜, 连续休耕 3 年; T<sub>2</sub>, 伏天深耕, 即每年三伏天深耕 1 次, 连续休耕 3 年; T<sub>3</sub>, 第一年施牛羊粪 (7500 kg/hm<sup>2</sup>)、深翻耕 (30 cm) 后连续休耕 3 年; T<sub>4</sub>, 第一年施牛羊粪 (7500 kg/hm<sup>2</sup>)、深翻耕 (30 cm) 后连续 3 年种植豌豆并在盛花期翻压还田; T<sub>5</sub>, 第一年施牛羊粪 (7500 kg/hm<sup>2</sup>)、深翻耕 (30 cm) 后连续 3 年种植豌豆 (每 kg 种子拌根瘤菌粉 8.5 g) 并在盛花期翻压还田; T<sub>6</sub>, 第一年上茬玉米秸秆粉碎还田 (还田量 7500 kg/hm<sup>2</sup>)、施牛羊粪 (7500 kg/hm<sup>2</sup>)、深翻耕 (30 cm) 后连续休耕 3 年; T<sub>7</sub>, 第一年上茬玉米秸秆粉碎还田 (还田量 7500 kg/hm<sup>2</sup>)、施牛羊粪 (7500 kg/hm<sup>2</sup>)、深翻耕 (30 cm) 后连续 3 年种植毛苕子并在盛花期翻压还田; T<sub>8</sub>, 第一年上茬玉米秸秆粉碎还田 (还田量 7500 kg/hm<sup>2</sup>)、施牛羊粪 (7500 kg/hm<sup>2</sup>)、深翻耕 (30 cm) 后连续 3 年种植箭筈豌豆并在盛花期翻压还田

( $P < 0.05$ ), 其他处理与 CK 无明显差异; 担子菌门 T<sub>1</sub> 处理显著大于 CK ( $P < 0.05$ ), 其他处理与 CK 差异不显著; 被孢霉门 T<sub>1</sub>、T<sub>3</sub>、T<sub>4</sub>、T<sub>7</sub> 处理与 CK 差异不显著, 其他处理均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ); 壶菌门和球囊菌门 T<sub>4</sub> 处理显著高于 CK ( $P < 0.05$ ), 其他处理与 CK 差异不显著; 毛霉门 T<sub>2</sub>、T<sub>3</sub>、T<sub>4</sub> 处理与 CK 差异不显著, 其他处理均显著低于 CK ( $P < 0.05$ )。

### 2.3.2 纲水平上的群落组成

图 2 所示, 各处理真菌群落相对丰度前 10 的真菌纲分别为: 座囊菌纲 (Dothideomycetes) (1.27%—60.69%)、粪壳菌纲 (Sordariomycetes) (4.11%—24.79%)、伞菌纲 (Agaricomycetes) (1.75%—9.34%)、被孢霉纲 (Mortierellomycetes) (2.00%—7.74%)、酵母菌纲 (Saccharomycetes) (0.00%—2.59%)、壶菌纲 (Chytridiomycetes) (0.03%—1.69%)、散囊菌纲 (Eurotiomycetes) (0.26%—2.94%)、锤舌菌纲 (Leotiomyces) (0.19%—1.22%)、盘菌纲 (Pezizomycetes) (0.23%—1.32%)、银耳纲 (Tremellomycetes) (0.21%—1.35%), 其他类群的相对丰度占 25.33%—87.92%。其中座囊菌纲、粪壳菌纲、伞菌纲和被孢霉纲占真菌总数的 10.53%—72.96%, 说明这 4 个纲为优势菌纲。除锤舌菌纲外, 真菌在纲分类水平上, 各处理相对丰度有一定的差异。其中伞菌纲、壶菌纲、座囊菌纲分别 T<sub>1</sub>、T<sub>4</sub>、T<sub>6</sub> 处理显著高于 CK ( $P < 0.05$ ), 其他处理与 CK 差异均不显著; 粪壳菌纲 T<sub>5</sub>、T<sub>6</sub>、T<sub>8</sub> 处理显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 其他处理与 CK 差异不显著; 被孢霉纲 T<sub>2</sub>、T<sub>5</sub>、T<sub>6</sub>、T<sub>8</sub> 处理显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 其他处理与 CK 差异不显著; 散囊菌纲 T<sub>2</sub> 处理显著大于 CK ( $P < 0.05$ ), T<sub>1</sub>、T<sub>5</sub>、T<sub>6</sub>、T<sub>7</sub>、T<sub>8</sub> 处理显著小于 CK ( $P < 0.05$ ), 其他处理与 CK 差异不显著; 盘菌纲各处理与 CK 差异均不显著, 但 T<sub>3</sub>、T<sub>7</sub> 处理显著大于 T<sub>6</sub>、T<sub>8</sub> 处理 ( $P < 0.05$ ); 银耳纲 T<sub>5</sub>、T<sub>6</sub>、T<sub>8</sub> 处理显著小于 CK ( $P < 0.05$ ), 其他处理与 CK 差异不显著。

### 2.3.3 不同物种组成

由表 4 可知, 20 种优势种绝大部分属于子囊菌门。不同轮作休耕模式在土壤真菌种水平下有差异: CK 和 T<sub>3</sub> 处理以 *Mortierella\_alpina* 和 *Gibberella\_intricans* 为主, 其相对丰度分别为 3.6% 和 4.9%, 5.3% 和 4.3%; T<sub>1</sub> 处理以 *Plectosphaerella\_cucumerina*、*Mortierella\_alpina* 和 *Fusarium\_oxysporum* 为主, 其相对丰度分别为 6.6%、

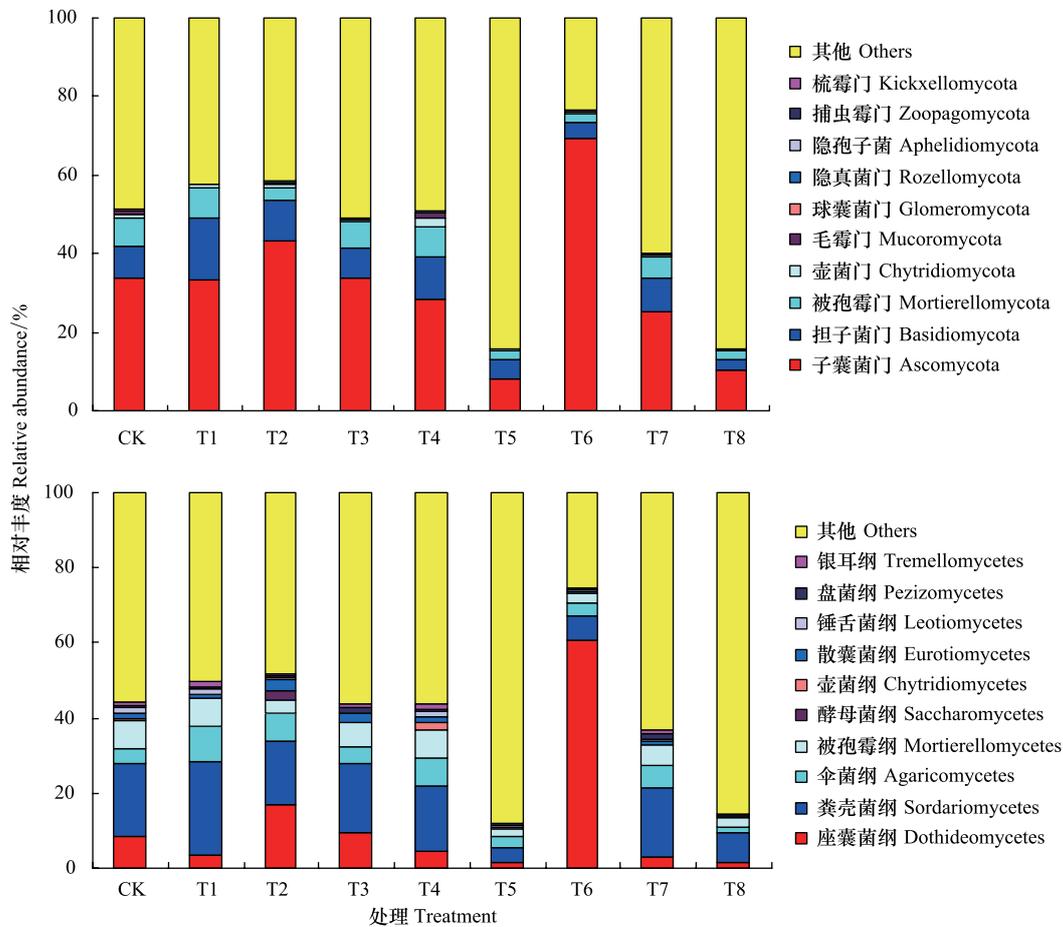


图2 不同轮作休耕模式下土壤真菌群落门分类水平下的相对丰度/纲分类水平下的相对丰度

Fig.2 Relative abundance of soil fungi community at phylum and class levels under different fallow rotation modes

5.3%和4.7%; $T_2$ 处理以 *Gibberella\_intricans*、*Gibberella\_baccata* 和 *Aspergillus\_niger* 为主要物种,相对丰度分别为3.2%、3.2%、2.7%; $T_4$ 、 $T_5$ 处理以 *Mortierella\_alpina* 为主,相对丰度分别为5.3%、1.3%; $T_6$ 处理以 *Polythrincium\_trifolii* 为主,相对丰度为59.3%; $T_7$ 处理以 *Mortierella\_alpina* 和 *Gibberella\_intricans* 为主,相对丰度分别为4.0%、5.7%; $T_8$ 处理以 *Gibberella\_intricans* 为主,相对丰度为3.2%。

#### 2.4 土壤真菌功能类群

采用 FUNGuild 预测不同处理土壤真菌群落的营养型,由图3可知,本研究以病理营养型(Pathotroph)、腐生营养型(Saprotroph)、共生营养型(Symbiotroph)及其他无法鉴定营养型的种群为主。其中 $T_6$ 处理以腐生营养型为主,相对丰度为62.9%,说明秸秆还田后深耕有利于腐生营养型真菌的生长;其余处理均以病理营养型和腐生营养型为主,除 $T_4$ 和 $T_5$ 处理外,CK、 $T_1$ 、 $T_2$ 、 $T_3$ 、 $T_7$ 、 $T_8$ 处理病理营养型的相对丰度均大于腐生营养型。

对土壤化学、生物指标与真菌功能类群进行相关分析表明,病理营养型与APA、CA、OM呈显著负相关( $P<0.05$ ),相关系数分别为-0.470、-0.445、-0.405。腐生营养型与CA、OM呈极显著正相关( $P<0.01$ ),相关系数分别为0.839、0.598;与UA呈显著正相关( $P<0.05$ ),相关系数为0.405。病理营养型与共生营养型显著正相关( $P<0.05$ ),相关系数为0.388。

#### 2.5 相关分析与冗余分析

土壤生物学指标相关分析表明,SMBC与SMBN、DA呈极显著正相关( $P<0.01$ ),相关系数分别为0.543、0.869;与APA呈显著正相关( $P<0.05$ ),相关系数为0.408;与pH呈显著负相关( $P<0.05$ ),相关系数为-0.452。SMBN与DA呈极显著正相关( $P<0.01$ ),相关系数为0.490。APA与DA、CA呈显著正相关( $P<$

0.05), 相关系数均为 0.428。DA 与 pH 呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 相关系数为 -0.475。CA 与 OM 呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ), 相关系数为 0.702。

表 4 不同轮作休耕模式下土壤真菌 20 种优势种的相对丰度/%

Table 4 The abundance of top 20 species of soil fungi (%) under different fallow rotation modes

物种 Species	CK	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8
<i>Polythrincium_trifolii</i>	0.01	0.00	1.18	0.00	0.67	0.48	59.27	0.13	0.03
<i>Plectosphaerella_cucumerina</i>	1.12	6.61	1.37	1.95	3.71	0.85	0.75	1.33	1.69
<i>Mortierella_alpina</i>	3.58	5.30	1.97	5.32	5.34	1.33	1.20	4.04	1.31
<i>Gibberella_intricans</i>	4.89	3.22	3.19	4.27	3.14	0.65	0.67	5.70	3.20
<i>Fusarium_oxysporum</i>	1.59	4.69	0.73	1.28	1.56	0.41	0.42	1.36	0.70
<i>Gibberella_baccata</i>	2.33	0.64	3.21	2.11	1.98	0.25	1.36	2.14	0.76
<i>Aspergillus_niger</i>	1.46	0.62	2.68	2.18	1.07	0.15	0.29	0.54	0.20
<i>Phlyctochytrium_africanum</i>	0.09	0.02	0.21	0.02	1.32	0.15	0.05	0.13	0.02
<i>Acremonium_persicinum</i>	0.84	0.87	0.27	1.20	0.91	0.16	0.13	0.57	0.07
<i>Thelebolus_microsporus</i>	0.91	1.00	0.08	0.07	0.91	0.21	0.04	0.06	0.09
<i>Conocybe_moseri</i>	0.05	0.17	0.00	0.08	1.46	0.02	0.02	0.03	0.01
<i>Lectera_colletotrichoides</i>	1.38	0.15	1.38	1.11	0.29	0.04	0.11	0.25	0.05
<i>Pseudombrophila_hepatica</i>	0.52	0.68	0.27	1.12	0.49	0.45	0.28	1.22	0.16
<i>Thanatephorus_cucumeris</i>	0.08	0.01	0.18	0.09	0.04	0.03	1.53	0.06	0.00
<i>Alternaria_alternata</i>	0.14	0.05	0.63	0.45	0.10	0.01	0.04	0.08	0.02
<i>Solicocozyma_aeria</i>	0.90	1.33	0.43	0.81	1.05	0.21	0.20	1.05	0.20
<i>Trapelia_obtegens</i>	0.04	1.01	0.01	0.35	0.08	0.18	0.03	0.15	0.02
<i>Fusarium_solani</i>	0.94	0.82	0.34	0.67	1.24	0.28	0.23	0.83	0.21
<i>Dactylonectria_alcacerensis</i>	0.73	1.03	0.67	0.54	1.01	0.30	0.56	0.51	0.26
<i>Boeremia_exigua</i>	0.29	0.05	0.18	0.51	0.20	0.07	0.04	0.11	0.01
总和 Sum	21.87	28.26	18.99	24.13	26.56	6.21	67.21	20.28	9.00

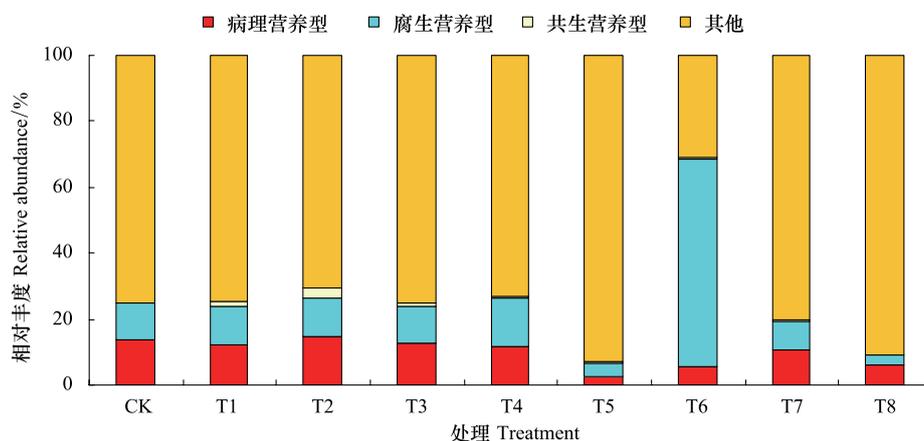


图 3 不同轮作休耕模式土壤真菌功能分类与相对丰度

Fig.3 Functional groups and relative abundance from soils with different fallow rotation modes

对土壤真菌群落结构与环境因子进行 RDA 分析(图 4), 真菌群落在两个排序轴上的解释率分别是 71.56%、4.67%。置换检验的结果显示(表 5), SMBC、SMBN、pH、OM 均为主导真菌群落变化的主要因子。

表 5 土壤真菌群落结构影响因子的 Monte Carlo 置换检验

Table 5 Monte Carlo permutation test of influencing factors of soil fungal community structure

因子 Factors	解释率 Explains/%	贡献率 Contribution/%	$R^2$	$P$
微生物氮 SMBC	27	35.3	9.3	0.01
微生物碳 SMBN	19.4	25.4	8.7	0.016
pH	12.5	16.3	7	0.012
有机质 OM	9.5	12.4	6.6	0.016
过氧化氢酶 CA	4.4	5.8	3.4	0.068
脱氢酶 DA	1.3	1.7	1	0.31
碱性磷酸酶 APA	2	2.6	1.6	0.228
脲酶 UA	0.4	0.5	0.3	0.638

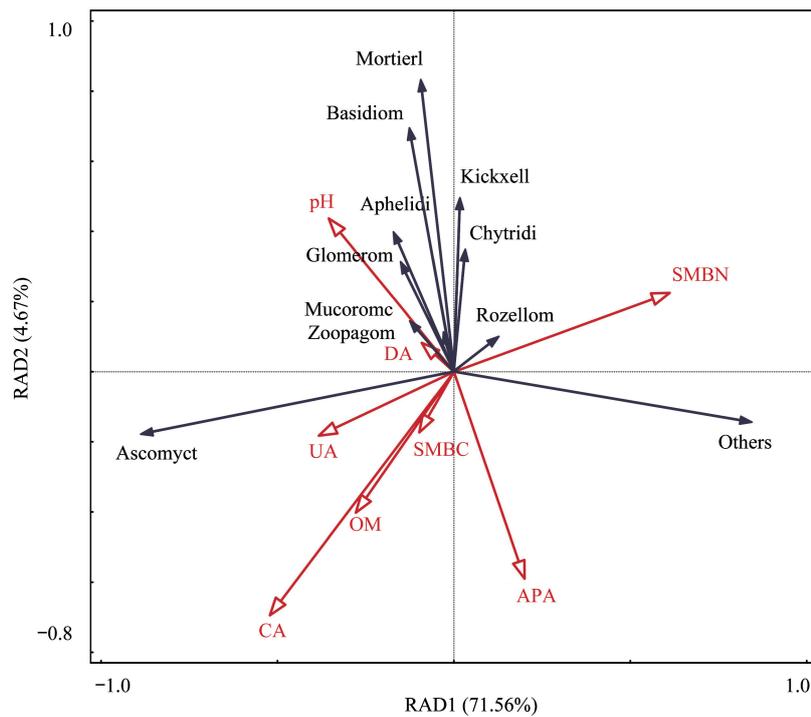


图 4 真菌群落与土壤环境因子冗余分析

Fig.4 The redundancy analysis (RDA) of soil biological properties and fungi phyla level

### 3 讨论

#### 3.1 不同轮作休耕模式对土壤真菌群落组成的影响

土壤真菌优势类群受作物类型、栽培模式、耕作措施、施肥种类等因素的影响<sup>[11]</sup>。本研究表明,不同处理下土壤真菌主要门类为子囊菌门、担子菌门、被孢霉门,主要纲类为座囊菌纲、粪壳菌纲、伞菌纲、被孢霉纲,其中子囊菌的相对丰度可以占到 8.15%—69.38%, $T_0$ 处理以座囊菌纲为主,其余处理以粪壳菌纲为主,说明子囊菌为不同处理土壤真菌的优势菌门。这与黄土高原梯田不同种植类型<sup>[10]</sup>、黔北不同种植模式<sup>[29]</sup>、黄土高原不同保护耕作措施<sup>[30]</sup>对土壤真菌群落结构的研究结论相似。子囊菌门是土壤腐生真菌,易受到植物种类和秸秆残茬的强烈影响,其功能是分解木质化植被碎屑<sup>[31]</sup>。本研究中,子囊菌门 $T_2$ 、 $T_6$ 处理显著高于 CK ( $P < 0.05$ ),因 $T_2$ 、 $T_6$ 处理每年进行深耕,扰动土壤,为子囊菌门真菌提供了适宜的土壤环境,使其更好地利用可降解的植被残茬,促进菌群的快速增长与繁殖<sup>[32]</sup>; $T_5$ 、 $T_8$ 处理显著低于 CK ( $P < 0.05$ ),这可能与种植作物类型有

关,其根系分泌物影响了土壤真菌群落的组成。

不同处理间土壤真菌门、纲、种的相对丰度不同,本研究中 SMBC、SMBN、pH、OM 是主导土壤真菌群落结构产生变化的主要因子,这与代红翠等<sup>[33]</sup>报道不同耕作和秸秆还田下褐土真菌群落的主要影响因子为土壤有机碳相一致。土壤有机质是微生物的碳源和氮源,休耕、深耕、秸秆还田、绿肥还田和有机肥施用影响了作物残茬的分解过程,促进了土壤有机碳的累积,引起土壤真菌群落结构组成发生改变<sup>[34]</sup>;pH 是影响真菌群落结构的主要理化性质,这与我国毛竹林<sup>[35]</sup>土壤中研究结果相同。此外,大多数真菌为植物病原菌,引起多种真菌病害。例如,子囊菌引起根腐、茎腐、果(穗)腐和枝枯等;座囊菌是我国主要的果树病菌,引起香蕉叶斑病,梨叶斑病,葡萄黑痘病等<sup>[36]</sup>。

### 3.2 不同轮作休耕模式对土壤真菌 Alpha 多样性的影响

在表征 Alpha 多样性时,常用 Chao1 和 Ace 指数来估算微生物物种总数<sup>[37]</sup>,Shannon 和 Simpson 指数通常用于估算物种的丰富度和均匀度<sup>[38]</sup>。本研究表明,Chao1 和 ACE 指数 T<sub>7</sub>处理显著高于 CK,说明 T<sub>7</sub>处理会使真菌丰富度和多样性上升,土壤活力增强,肥力更高,营养元素的循环代谢更为高效,而 T<sub>5</sub>、T<sub>6</sub>、T<sub>8</sub>处理的 Simpson 和 Shannon-wiener 指数均显著小于 CK,这可能受施肥种类、秸秆还田、种植作物类型的综合影响<sup>[39]</sup>。

### 3.3 真菌功能分类对不同轮作休耕模式的响应

根据营养方式可将真菌分为病理营养型、腐生营养型和共生营养型 3 种类型。病理营养型真菌从宿主细胞获取营养来源,土壤中的病理营养型真菌对植物生长具有一定负面影响<sup>[40-41]</sup>。本研究中,病理营养型真菌相对丰度为 2.3%—14.5%,T<sub>2</sub>处理显著高于 CK,其余处理均显著低于 CK,说明施肥、秸秆还田、绿肥还田结合深耕均降低了土壤中病理营养型真菌生长。本研究结果显示腐生营养型真菌丰度与土壤 OM 呈极显著正相关,这与李秀璋<sup>[42]</sup>研究结论一致,腐生真菌汲取生长所需营养及氨基酸类物质,但与代红翠等<sup>[33]</sup>研究结论不一致,这可能是因为 FUNGuild 功能比对是基于已有文献和数据,仅在一定程度上解析了真菌的功能<sup>[40]</sup>。本研究中 31.1%—93.0%的土壤真菌功能未被解析出来,复杂的土壤真菌群落功能仍有待深入研究。

## 4 结论

9 种轮作休耕模式对黄土高原半干旱区土壤生物学性质、真菌丰度、多样性以及菌群组成均具有显著影响。与休耕、残膜覆盖、伏天深耕相比,施肥、秸秆还田、绿肥还田结合深耕均降低了土壤中病理营养型真菌的相对丰度,降低作物生长存在潜在的负面影响,有利于保持农田土壤生态系统健康。土壤微生物量碳、微生物量氮、pH 和有机质含量是影响黄土高原半干旱区不同轮作休耕模式土壤真菌群落结构变化的重要因素。

### 参考文献 (References):

- [1] Fan M S, Shen J B, Yuan L X, Jiang R F, Chen X P, Davies W J, Zhang F S. Improving crop productivity and resource use efficiency to ensure food security and environmental quality in China. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(1): 13-24.
- [2] 田慎重,王瑜,张玉凤,边文范,董亮,罗加法,郭洪海. 旋耕深松和秸秆还田增加农田土壤团聚体碳库. *农业工程学报*, 2017, 33(24): 133-140.
- [3] 王盼,阎建忠,杨柳,王晶滢. 轮作休耕对劳动力转移的影响—以河北、甘肃、云南三省为例. *自然资源学报*, 2019, 34(11): 2348-2362.
- [4] 王亚静,王飞,石祖梁,高春雨,王红彦,毕于运. 基于农业供给侧结构性改革背景的秸秆资源与利用研究. *中国农业资源与区划*, 2017, 38(6): 13-20.
- [5] 李争艳,徐智明,师尚礼,贺春贵. 江淮地区不同轮茬作物对苜蓿产量及根际土壤质量的影响. *草业学报*, 2019, 28(8): 28-39.
- [6] Kennedy A C, Smith K L. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. *Plant and Soil*, 1995, 170(1): 75-86.
- [7] 张晶,张惠文,李新宇,张成刚. 土壤真菌多样性及分子生态学研究进展. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1958-1962.
- [8] Nair A, Ngouajio M. Soil microbial biomass, functional microbial diversity, and nematode community structure as affected by cover crops and compost in an organic vegetable production system. *Applied Soil Ecology*, 2012, 58: 45-55.
- [9] 李锐,刘瑜,褚贵新. 不同种植方式对绿洲农田土壤酶活性与微生物多样性的影响. *应用生态学报*, 2015, 26(2): 490-496.
- [10] 肖礼,黄懿梅,赵俊峰,周俊英,郭泽慧,刘洋. 土壤真菌组成对黄土高原梯田种植类型的响应. *中国环境科学*, 2017, 37(8): 3151-3158.
- [11] 王小玲,马琨,伏云珍,汪志琴,安嫒嫒. 免耕覆盖及有机肥施用对土壤真菌群落组成及多样性的影响. *应用生态学报*, 2020, 31(3):

- 890-898.
- [12] 何玉梅, 张仁陟, 张丽华, 解开治. 不同耕作措施对土壤真菌群落结构与生态特征的影响. *生态学报*, 2007, 27(1): 113-119.
- [13] 陈丹梅, 段玉琪, 杨宇虹, 晋艳, 袁玲. 轮作模式对植烟土壤酶活性及真菌群落的影响. *生态学报*, 2016, 36(8): 2373-2381.
- [14] 李彤, 王梓廷, 刘露, 廖允成, 刘杨, 韩娟. 保护性耕作对西北旱区土壤微生物空间分布及土壤理化性质的影响. *中国农业科学*, 2017, 50(5): 859-870.
- [15] 佘国涵, 赵书军, 王瑞, 徐大兵, 秦兴成, 谭军, 向必坤, 袁家富. 连年翻压绿肥对植烟土壤物理及生物性状的影响. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(4): 905-912.
- [16] Sun R B, Dsouza M, Gilbert J A, Guo X S, Wang D Z, Guo Z B, Ni Y Y, Chu H Y. Fungal community composition in soils subjected to long-term chemical fertilization is most influenced by the type of organic matter. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(12): 5137-5150.
- [17] 季凌飞, 倪康, 马立锋, 陈兆杰, 赵远艳, 阮建云, 郭世伟. 不同施肥方式对酸性茶园土壤真菌群落的影响. *生态学报*, 2018, 38(22): 8158-8166.
- [18] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(6): 703-707.
- [19] Brookes P C, Landman A, Pruden G, Jenkinson D S. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1985, 17(6): 837-842.
- [20] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986.
- [21] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000: 30-42.
- [22] Edgar R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [23] Caporaso J G, Kuczynski J, Stombaugh J, Bittinger K, Bushman F D, Costello E K, Fierer N, Peña A G, Goodrich J K, Gordon J I, Huttley G A, Kelley S T, Knights D, Koenig J E, Ley R E, Lozupone C A, McDonald D, Muegge B D, Pirrung M, Reeder J, Sevinsky J R, Turnbaugh P J, Walters W A, Widmann J, Yatsunenko T, Zaneveld J, Knight R. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Methods*, 2010, 7(5): 335-336.
- [24] Wang Q, Garrity G M, Tiedje J M, Cole J R. Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(16): 5261-5267.
- [25] Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, Gerken J, Schwer T, Yarza P, Peplies J, Glöckner F O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 2013, 41(D1): D590-D596.
- [26] Schloss P D, Gevers D, Westcott S L. Reducing the effects of PCR amplification and sequencing artifacts on 16S rRNA-based studies. *PLoS One*, 2011, 6(12): e27310.
- [27] Nguyen N H, Song Z W, Bates S T, Branco S, Tedersoo L, Menke J, Schilling J S, Kennedy P G. Funguild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology*, 2016, 20: 241-248.
- [28] Legendre P, Gallagher E D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 2001, 129(2): 271-280.
- [29] 陈丹梅, 陈晓明, 梁永江, 霍新建, 张长华, 段玉琪, 杨宇虹, 袁玲. 种植模式对土壤酶活性和真菌群落的影响. *草业学报*, 2015, 24(2): 77-84.
- [30] Wang Z T, Chen Q, Liu L, Wen X X, Liao Y C. Responses of soil fungi to 5-year conservation tillage treatments in the drylands of northern China. *Applied Soil Ecology*, 2016, 101: 132-140.
- [31] de Boer W, Folman L B, Summerbell R C, Boddy L. Living in a fungal world: Impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews*, 2005, 29(4): 795-811.
- [32] Ma A Z, Zhuang X L, Wu J M, Cui M M, Lv D, Liu C Z, Zhuang G Q. Ascomycota members dominate fungal communities during straw residue decomposition in arable soil. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66146.
- [33] 代红翠, 张慧, 薛艳芳, 高英波, 钱欣, 赵海军, 成浩, 李宗新, 刘开昌. 不同耕作和秸秆还田下褐土真菌群落变化特征. *中国农业科学*, 2019, 52(13): 2280-2294.
- [34] 王慧颖, 徐明岗, 周宝库, 马想, 段英华. 黑土细菌及真菌群落对长期施肥响应的差异及其驱动因素. *中国农业科学*, 2018, 51(5): 914-925.
- [35] 李永春, 梁雪, 李永夫, 王祈, 陈俊辉, 徐秋芳. 毛竹入侵阔叶林对土壤真菌群落的影响. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 585-592.
- [36] 康振生. 我国植物真菌病害的研究现状及发展策略. *植物保护*, 2010, 36(3): 9-12.
- [37] 白晓旭, 史荣久, 尤业明, 盛华芳, 韩斯琴, 张颖. 河南宝天曼不同林龄与林型森林土壤的细菌群落结构与多样性. *应用生态学报*, 2015, 26(8): 2273-2281.
- [38] 杨立宾, 隋心, 魏丹, 崔福星, 朱道光, 倪红伟. 大兴安岭棕色针叶林土壤的真菌多样性. *应用生态学报*, 2019, 30(10): 3411-3418.
- [39] 朱朵菊, 温仲明, 张静, 陶宇, 曾鸿文, 唐洋. 外来物种刺槐对黄土丘陵区植物群落功能结构的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 459-466.
- [40] Wang J C, Rhodes G, Huang Q W, Shen Q R. Plant growth stages and fertilization regimes drive soil fungal community compositions in a wheat-rice rotation system. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(6): 731-742.
- [41] Nthony M A, Frey S D, Stinson K A. Fungal community homogenization, shift in dominant trophic guild, and appearance of novel taxa with biotic invasion. *Ecosphere*, 2017, 8(9): e01951.
- [42] 李秀璋. 醉马草内生真菌与宿主种带真菌、根际微生物的互作及其进化研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.