

DOI: 10.20103/j.stxb.202401010001

王守乐, 王中堂, 李盼, 张琼. 生草模式对枣园土壤真菌群落结构组成与共线性网络的影响. 生态学报, 2024, 44(18): 8423-8433.

Wang S L, Wang Z T, Li P, Zhang Q. Effects of grass mode in jujube orchard on the structural composition and co-occurrence network of soil fungal community. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(18): 8423-8433.

生草模式对枣园土壤真菌群落结构组成与共线性网络的影响

王守乐^{1,2}, 王中堂¹, 李盼¹, 张琼^{1,*}

1 养分资源高效利用全国重点实验室, 山东省农业科学院/山东省果树研究所, 泰安 271000

2 麦盖提县红枣产业研究院, 喀什 844000

摘要: 果园生草能改变土壤微环境物理化学性状, 增强植物间根系-土壤-根系相互作用, 这可能会影响土壤真菌群落结构组成和功能稳定。本研究以 5 a 枣品种‘金丝 4 号’为研究对象, 在枣园行间设置清耕、种植自然生草、种植长柔毛野豌豆 3 种耕作模式, 通过土壤高通量 ITS 测序, 旨在分析生草对枣园土壤真菌群落结构组成与共线性网络的影响。结果表明, 长柔毛野豌豆组和自然生草组增加枣树根际土壤真菌群落 Shannon 指数和 Simpson 指数, 但是降低了行间土壤真菌多样性。三种耕作模式下枣园真菌群落组成均以子囊菌门、担子菌门和被孢霉菌门为主, 高达 79.53%—93.24%。相对清耕组, 长柔毛野豌豆组促进枣树根际土壤被孢霉菌门的相对丰度, 抑制子囊菌门的相对丰度, 而自然生草组增加子囊菌门的相对丰度, 降低稀有菌门的相对丰度。冗余分析表明长柔毛野豌豆组土壤真菌群落多样性与土壤养分呈现正相关关系。Funguild 分析表明种植长柔毛野豌豆明显有利于根际土壤腐生营养型真菌的繁殖, 但抑制共生营养型真菌的相对丰度。共线性网络分析发现长柔毛野豌豆明显增加枣园土壤真菌网络节点与连接线数量, 增强土壤真菌群落间互作关系及功能稳定性。本研究主要分析枣园生草对土壤真菌群落结构组成与功能网络的影响, 为枣园生草的推广和应用提供科学依据。

关键词: 长柔毛野豌豆; 真菌; 共线性网络; 枣

Effects of grass mode in jujube orchard on the structural composition and co-occurrence network of soil fungal community

Wang Shoule^{1,2}, WANG Zhongtang¹, Li Pan¹, ZHANG Qiong^{1,*}

1 National Key Laboratory of Efficient Utilization of Nutrient Resources, Shandong Academy of Agricultural Sciences/Shandong Institute of Pomology, Taian 271000, China

2 Maigati Jujube Industry Research Institute, Kashi 844000, China

Abstract: Sown grass in orchard can change the physical and chemical properties of soil microenvironment and enhance the root-soil-root interaction between fruit tree and herb species, which may affect its structural composition and functional stability of soil fungal community. In this study, the five-year jujube variety ‘Jinsi4’ (*Zizyphus jujuba* Mill.) was selected as the research object, and three tillage treatments were set in jujube: clear tillage (CK), cropping with *Vicia villosa* (VV), and cropping with natural grass (ZR) in the interrow to further detect the effects of grass mode in jujube orchard on soil fungal community composition and ecological function by soil high-throughput sequencing. The results showed that the Shannon index and Simpson index of soil fungi community in the rhizosphere of jujube increased in VV and ZR groups, while the diversity of soil fungi in the interrow displayed a decreasing trend. The dominated phylum of the fungal community

基金项目: 泰山学者工程 (tsqn202211276); 山东省自然科学基金 (ZR2023QC287); 国家产业技术体系项目 (CARS-30-ZZ-23)

收稿日期: 2024-01-01; **网络出版日期:** 2024-07-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qiong1982@163.com

was occupied by Ascomycetes, Basidiomycetes and Mortieromycetes under the three cultivation modes, which reached 79.53%—93.24%. Compared to CK group, cropping with *Vicia villosa* promoted the relative abundance of Mortierellomycota, and inhibited the relative abundance of Ascomycetes, while cropping with native grass increased the relative abundance of Ascomycetes and reduced the relative abundance of rare phylum in the fungal community. Redundancy analysis showed that there was a positive correlation between the diversity of soil fungi community and soil nutrients in VV group. Funguild analysis showed that cropping with *Vicia villosa* was obviously beneficial to the propagation of saprotrophic fungi in rhizosphere soil, but inhibited the relative abundance of symbiotic trophic fungi. Co-occurrence network analysis showed that cropping with *Vicia villosa* in jujube orchard significantly increased the nodes and edges of soil fungal network, and promoted the correlation among fungal species and soil functional stability compared to the CK and ZR group. The study mainly analyzed the effects of grass on soil fungal community structure and functional network in jujube orchard, which provided scientific basis for the popularization and application of grass mode in orchard.

Key Words: *Vicia villosa*; fungi; co-occurrence network; jujube

果园生草是指在果树行间带状种植草本植物的一种果园耕作模式。它能够改变土壤水、肥、热等条件,有利于增强果树根系-土壤生物互作能力,提高果树根际土壤环境的养分有效性,促进根系养分吸收与林果品质改善^[1-2]。果园生草已成为我国林果业提质增效的主要栽培模式之一。近年来随着研究不断深入,对生草模式下果园土壤微生物群落结构功能变化特征有一定的了解。Yang 等^[3]发现生草覆盖促进土壤有机质组分转化,改变富营养细菌和寡营养细菌的相对丰度。姜莉莉等^[4]发现生草模式丰富果树根际土壤养分,增加物种之间土壤养分竞争作用,可能会对根际细菌类群施加选择压力,导致根际微生物群落结构和生态功能发生变化。此外,微生物共现性功能网络能够表征微生物群落之间相互作用关系,并提供与土壤物质组成等相关类群的关键信息^[5]。分析微生物群落多样性以及共现性特征,将加强对果园生草-土壤功能关系的系统性理解,对果园生草模式推行具有重要的理论意义。

枣树是我国的一种特色优势果树,是林果业的重要组成部分,我国枣栽培面积在全世界占比高达 98%^[6]。由于枣园立地条件差,易造成水肥流失严重,并且过量施肥导致土壤环境污染^[7]。再者,枣园种植单一化容易导致土壤板结、肥力降低以及抗病害能力差等一系列问题。针对这一现状,枣园生草是一种有效的管理措施,能够改善土壤结构、保水保肥能力与养分有效性,并且生草覆盖管理省工省力,节约成本,生态效益显著提高。

枣园生草方式主要包括自然生草和人工种草,其中长柔毛野豌豆(*Vicia villosa* Roth.)是一种在枣园行间人工种植的草本植物,在其对林果品质与土壤质量的影响上开展了大量的研究^[8-10],并且在土壤微生物群落多样性的影响上也有一定了解,集中在土壤细菌群落方面^[8]。关于土壤真菌群落结构组成与功能变化的研究相对较少,大大限制我们对枣园生草与土壤质量关系的整体认知,这主要由于土壤真菌群落是土壤生物系统的重要组成部分,参与土壤养分循环、有机质形成与凋落物分解等生物学过程^[11]。因此,本研究科学问题为行间种植长柔毛野豌豆及自然生草下枣园土壤真菌群落结构组成及共现性网络特征有何变化。基于此,本研究在山东泰安泰东试验基地进行了为期 2 a 的试验,以 5 a 枣品种“金丝 4 号”为研究对象,采用枣园行间清耕、自然生草、混种长柔毛野豌豆三种耕作模式探讨枣园生草对土壤真菌结构组成与功能效应的影响。

1 材料与方法

1.1 研究基地概况

本研究地点选择于山东省果树研究所泰东基地,位于山东省泰安市泰山区(36°12'34.15" N, 117°09'35.25" E)。该地属北温带大陆性半湿润季风气候,年降水量约 697 mm,主要集中在 5 月—9 月,无霜期 195 d。土壤类型为黏质土壤,其理化性质如下:有机质含量为 9.18 g/kg,硝态氮含量为 32.56 mg/kg,铵态氮含量为

20.42 mg/kg,速效磷含量为 15.12 mg/kg,速效钾含量为 124.32 mg/kg,pH 为 7.7。枣树为自主选育的‘金丝 4 号’,该品种适应性强,在砂壤、粘壤等多种土壤上能够正常生长结果,果实抗病能力强,裂果程度轻,适宜于我国南北枣区栽种。长柔毛野豌豆种子来自于山东天地园艺科技有限公司。

1.2 试验布置

本试验研究中,枣树为 5 a 生,生长良好且长势均匀,株行距为 1.5 m×4 m。枣园共设置三种耕作模式:①清耕组(CK):各个生长时期在清耕区无杂草;②自然生草组(NG):果园行间伴有杂草,通过刈割方式保持其高度 15—20 cm,杂草组成包括马唐(*Digitaria sanguinalis* L. Scop.)、霍草(*Humulus scandens* Lour.)、丝茅(*Imperata hoenigii* Retz.)、中华小苦英(*Ixeridium chinense* Thunb.)等;③长柔毛野豌豆组(VV):距枣树 30 cm 行间进行开沟播撒长柔毛野豌豆种子,第一年 9 月每亩地播种种子约为 1.35 kg,第二年 7 月份倒伏枯萎。每个耕作模式枣园面积共计 667 m²,分为 3 个小区,每个小区长度与宽度为 6 m×35 m。除耕作模式不同外,其他施肥、浇水、修剪以及整枝等管理措施均保持一致。

1.3 土壤处理与分析

2020 年 9 月,分别收集三种耕作模式下枣树根际土壤和行间土壤。根际土壤收集采用原位抖土法,首先在距离枣树主干 30 cm 处,小心挖出土层 0—30 cm 枣树细根系(样方大小为 30 cm×30 cm),抖动收集附着在根上的土(0—3 mm),并剔除掉土壤中细根、较大颗粒等,即为根际土壤。行间土壤采集利用土钻取 0—30 cm 土层,取土位置为两行枣树的中间点。每个小区采集的 3 个样点土壤混合在一起,每种耕作模式 3 次重复。将采集的土壤样品一部分土壤置于-80℃冰箱,用于土壤真菌 DNA 提取,一部分土壤经过风干、过筛用于室内土壤性质分析,测定方法如下:采用烘干称重法测定土壤含水量,利用烘干法测定土壤总盐含量,用 pH 计测定土壤 pH 值(10 g 土壤,50 mL 蒸馏水),利用火焰光度法测定土壤速效钾含量,采用凯氏定氮法测定土壤全氮含量,采用重铬酸钾法测定土壤有机质含量,采用钼锑抗比色法(2.5 g 土壤,50 mL NaHCO₃溶液)测定土壤有效磷含量^[12]。

土壤真菌群落测序工作主要由北京诺禾致源科技股份有限公司完成。土壤真菌 DNA 提取与测序步骤如下:称取 0.5 g 冷冻土壤样品,然后使用土壤 DNA 提取试剂(Fast DNA[®] Spin Kit for Soil,USA)进行提取真菌 DNA。提取的 DNA 用 1%琼脂糖凝胶电泳检测样品质量,用 NanoDrop 2000 超微量分光光度计检验 DNA 浓度和纯度,稀释合格后的样品保存于-80℃冰箱用于 PCR 扩增。土壤真菌选用 ITS1F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和 ITS2R(5'-GCTGCGTTCCTTCATCGATGC-3')进行扩增,扩增体系为 20 μL 反应体系:2 μL 10×Buffer,2 μL dNTPs(2.5 mmol/L),0.8 μL Forward Primer(5 μmol/L),0.8 μL Reverse Primer(5 μmol/L),0.2 μL rTaq Polymerase,0.2 μL 牛血清白蛋白和 10 ng 模板 DNA,补 dd H₂O 至 20 μL。扩增条件为:95℃预变性 3 min,然后进入循环扩增阶段 95℃ 30 s,55℃ 30 s,72℃ 45 s,35 个循环;72℃延伸 10 min,10℃直到反应完成。采用 Illumina Miseq 高通量测序平台测定真菌 ITS 序列。

1.4 数据分析

首先,利用诺禾云平台(<https://magic.novogene.com/>)对土壤真菌群落进行 OTU 聚类 and 物种注释,得到真菌群落 α 多样性指数与门(Phylum)和科(Family)分类水平的菌群相对丰度,以及 FunGuild 预测的土壤真菌功能群相对丰度。然后,利用 Excel 2019 软件对枣园土壤样本理化性质、α 多样性指数等数据进行整合,使用 IBM SPSS Statistics 19.0 软件对土壤性质、真菌群落 α 多样性等指标数据进行方差齐性检验,采用单因素方差分析(LSD 多重比较,置信水平为 0.05)与邓肯检验(Duncan's test)方法分析处理之间的差异性,并进行主成分分析(Principal component analysis,PCA)和冗余分析(Redundancy analysis,RDA)。借助 R 语言(Version 4.0.3)软件绘制土壤理化性质、真菌群落多样性指数图以及相关分析图,并且将 OTU 表数据转化为相关系数矩阵,借助 Gephi 17.0 计算网络拓扑属性及生成真菌群落共现性网络图。

2 结果

2.1 土壤理化性质

不同耕作模式下枣园土壤理化性质变化如图 1 所示。相对于清耕组,自然生草组与长柔毛野豌豆组枣树根际土壤 pH 分别降低 0.11、0.17。长柔毛野豌豆组枣园土壤水分、总氮、速效磷含量均表现最高,其枣树根际土壤比清耕组分别高出 2.66%、0.87 g/kg 和 5.55 mg/kg。三种耕作模式下枣树根际土壤水分、总氮、速效磷含量均高于行间土壤,高出 0.11%—0.96%、0.07—0.30 g/kg、5.43—5.57 mg/kg,而枣树根际土壤 pH 比行间土壤低 0.11—0.15。

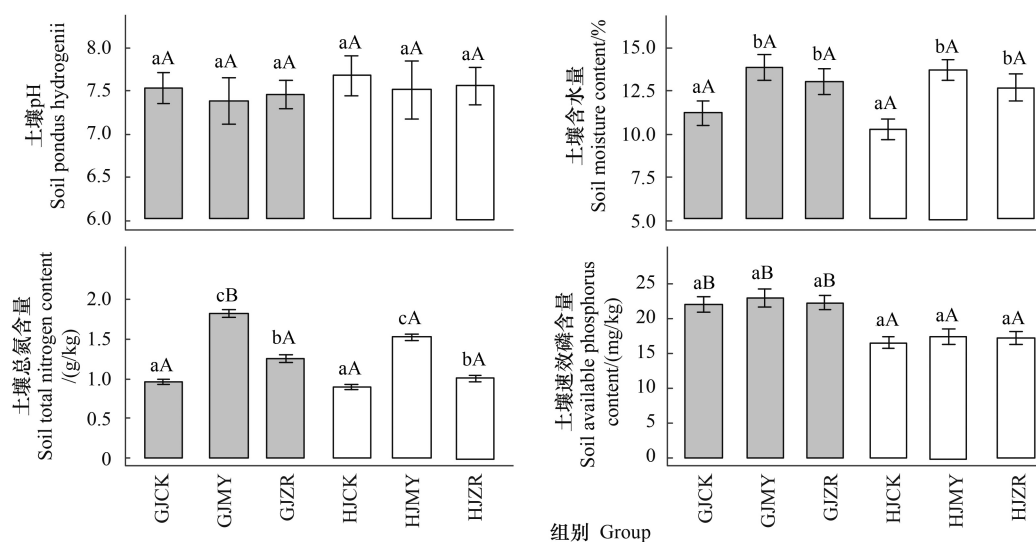


图 1 不同耕作模式下枣园土壤理化性质

Fig.1 Soil physical and chemical properties under the different cultivation patterns in jujube orchard

GJCK, HJCK: 清耕组枣树根际土壤与行间土壤; GJMY, HJMY: 长柔毛野豌豆组枣树根际土壤与行间土壤; GJZR, HJZR: 自然生草组枣树根际土壤与行间土壤; 误差线小写字母代表不同耕作模式间差异性, 大写字母代表根际土壤与行间土壤间差异性

2.2 序列信息统计

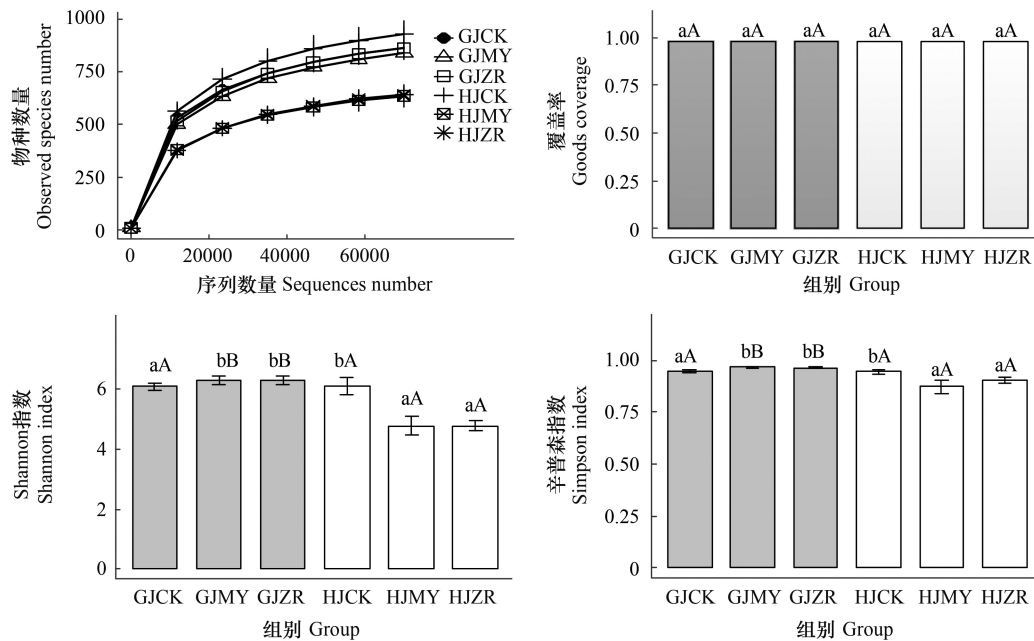
通过对 18 个土壤样本真菌 ITS 基因进行高通量测序, 共得到 1631430 条高质量的有效序列, 有效碱基数目为 3.91×10^8 , 平均序列长度为 237.41 bp。根据基因组 DNA 的分类学分析结果, 所有的供试土壤中共检测到在 97% 的相似度下进行 OTU 聚类, 共得到 2319 个 OTUs (图 2), 主要分为 15 个门、56 个纲、147 个目、328 个科、640 个属、925 个种。

2.3 真菌群落 α 多样性

三种耕作模式下枣园土壤真菌文库覆盖率均超过 98%, 说明本研究的测序结果能够代表不同耕作模式下枣园土壤真菌群落的真实情况 (图 2)。不同耕作模式枣园土壤真菌群落 α 多样性存在差异: 对于根际土壤, 长柔毛野豌豆组和自然生草组真菌群落 Shannon 指数与 Simpson 指数高于清耕组, 高出 0.193—0.214、0.017—0.020; 对于行间土壤, 清耕组真菌群落 Shannon 指数高于两种生草组。从根际土壤与行间土壤间差异来看, 长柔毛野豌豆组和自然生草组根际土壤真菌群落 Shannon 指数与 Simpson 指数高于行间土壤, 而在清耕组两者之间差异性不明显。

2.4 真菌群落结构

从门 (Phylum) 分类水平上可以看出, 18 个土壤样品丰度大于 0.01% 的真菌共有 8 门 (87.49%), 其中以子囊菌门最高 (Ascomycota, 74.72%), 然后依次分别为担子菌门 (Basidiomycota, 10.18%)、被孢霉菌门

图2 不同耕作模式下枣园土壤真菌群落 α 多样性Fig.2 α diversity of soil fungal community under the different cultivation patterns in jujube orchard

(Mortierellomycota, 2.15%)、罗兹菌门 (Rozellomycota, 0.20%)、壶菌门 (Chytridiomycota, 0.12%)、球囊菌门 (Glomeromycota, 0.08%)、毛霉菌门 (Mucoromycota, 0.02%) 与 (Zoopagomycota, 0.02%), 其他真菌 (丰度低于 0.01% 的真菌) 归为 others (12.51%)。虽然不同耕作模式下土壤真菌群落均以子囊菌门、担子菌门、被孢霉菌门 (丰度均大于 1.00%) 为主, 但是三者之间在真菌群落结构组成上仍存在明显差异 (图 3)。相对于清耕组, 长柔毛野豌豆组与自然生草组明显增加根际土壤被孢霉菌门与罗兹氏菌门的相对丰度, 而在行间土壤中表现出相反的结果。清耕组与自然生草组枣树根际土壤子囊菌门相对丰度高于长柔毛野豌豆组。长柔毛野豌豆组行间土壤明显增加了担子菌门的相对丰度, 比根际土壤高出 14.68%。

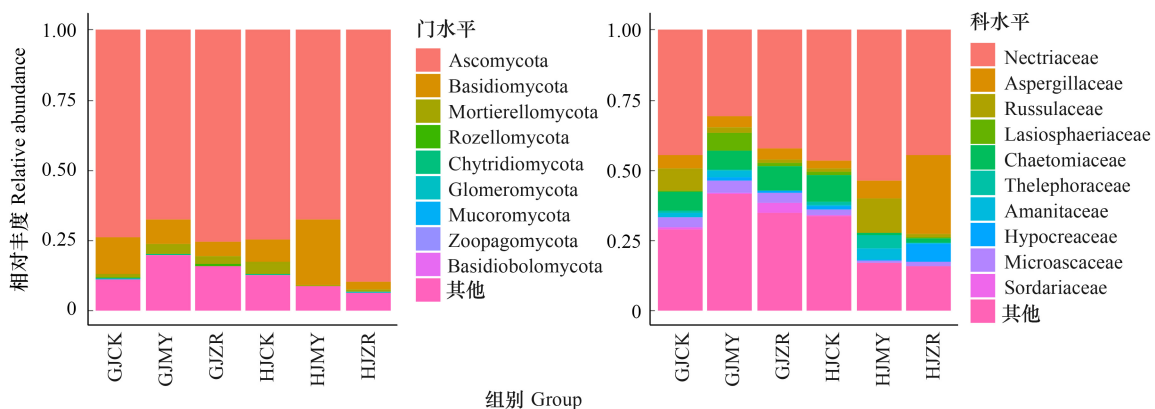


图3 不同耕作模式枣园土壤真菌群落优势物种门与科分类水平上的相对丰度

Fig.3 Relative abundance of dominant species of soil fungi community under the different cultivation patterns in jujube orchard at the taxonomic level of phylum and family

从科 (Family) 的分类水平看出, 土壤中丰度超过 0.10% 的真菌共有 29 科 (85.55%), 前 10 科分别为丛赤壳科 (Nectriaceae, 43.73%)、曲霉菌科 (Aspergillaceae, 8.17%)、红菇科 (Russulaceae, 4.29%)、毛球壳科

(Lasiosphaeriaceae, 1.62%)、毛壳科 (Chaetomiaceae, 5.69%)、革菌科 (Thelephoraceae, 1.20%)、鹅膏菌科 (Amanitaceae, 1.33%)、肉座菌科 (Hypocreaceae, 1.79%)、小囊菌科 (Microascaceae, 2.61%)、粪壳菌科 (Sordariaceae, 0.91%)。三种耕作模式下枣树根际土壤以赤壳科为主, 占比为 30.64%—53.76%, 其次自然生草组与长柔毛野豌豆组为毛壳科, 而清耕组为红菇科。长柔毛野豌豆组枣树根际土壤赤壳科比自然生草组与清耕组分别低于 11.67%、14.03%。相较于行间土壤, 三种耕作模式枣树根际土壤赤壳科相对丰度均降低, 并且自然生草组与长柔毛野豌豆组根际土壤曲霉科与红菇科有所降低, 而毛球壳科与毛壳科相对丰度有所增加。

2.5 真菌群落 β 多样性

基于欧式距离 (Euclidean distances) 的 PCA 分析主要用来研究样本群落组成的相似性或差异性。结果如图 4 所示, 三种耕作模式下枣园根际与非根际行间土壤真菌群落结构组成明显不同, 第一主成分 (PCA1) 方差解释量高达 73.51% ($R = 0.4660$, $P = 0.002$)。通过分别对三种耕作模式枣园根际土壤与行间土壤进行针对主成分分析, 结果显示自然生草组与长柔毛野豌豆组距离更近, 明显不同于清耕组, 两组第一方差解释量在 74.31% 以上 ($P < 0.05$)。通过冗余分析 (Redundancy analysis) 表征真菌群落组成与环境因子的关系。从图 5 可以看出, RDA1 解释了根际土壤与行间土壤真菌群落差异的 39.39%、40.24%, 并且长柔毛野豌豆组根际土壤、行间土壤真菌群落组成与土壤全氮、速效钾、水分、有机质呈正相关关系, 而与 pH、总盐呈负相关关系。

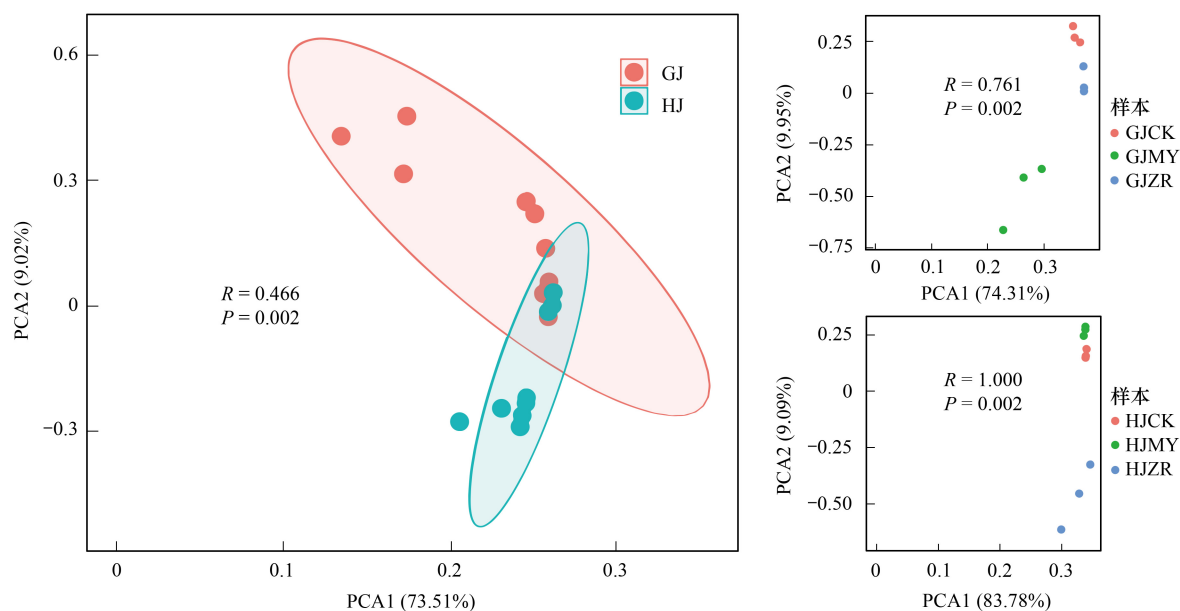


图 4 不同耕作模式下枣园土壤环境真菌群落 PCA 分析

Fig.4 PCA analysis of soil fungi in jujube orchard under the different cultivation patterns

2.6 FUNGuild 预测分析

利用 FUNGuild 数据库对不同耕作模式下枣园土壤真菌群落功能预测结果显示, 土壤真菌主要可分为 6 种 (相对丰度 $> 0.01\%$), 即病理营养型 (Pathotroph)、腐生营养型 (Saprotroph)、共生营养型 (Symbiotroph)、病理—腐生过渡型 (Pathotroph-Saprotroph)、病理—腐生—共生过渡型 (Pathotroph-Saprotroph-Symbiotroph)、病理—腐生过渡型过渡型 (Pathotroph-Symbiotroph)。其中, 腐生营养型、共生营养型、病理—腐生过渡型真菌群落丰度组成高达 68.44%, 但是在不同耕作模式下存有差异: (1) 腐生营养型。长柔毛野豌豆组和自然生草组枣树根际土壤腐生营养型真菌群落相对丰度高于清耕组, 分别高出 3.33% 与 3.32%, 但是长柔毛野豌豆组行间土壤其相对丰度明显低于自然生草组与清耕组; (2) 共生营养型。长柔毛野豌豆组和自然生草组枣树根际土壤共生营养型真菌群落相对丰度低于清耕组, 而长柔毛野豌豆组行间土壤其相对丰度明显高于自然生草组

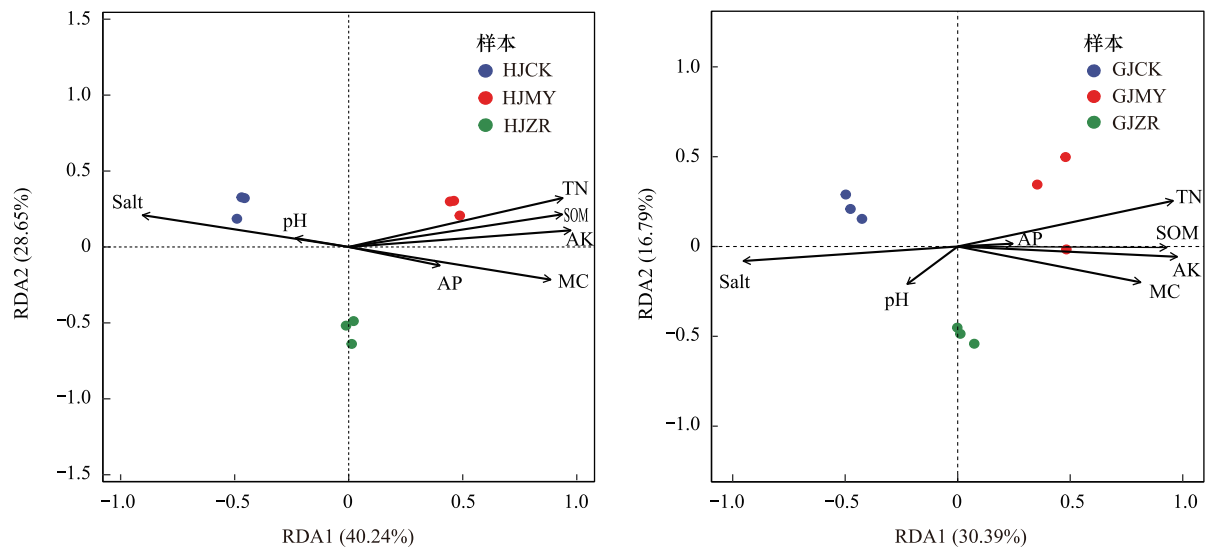


图5 生草模式下枣园土壤环境真菌群落 RDA 分析

Fig.5 RDA analysis of soil fungi in jujube orchard under the different cultivation patterns

各处理与土壤环境因子向量同向(呈锐角)代表二者有较强的正相关性,反向(呈钝角)代表具有较强的负相关性,向量越长代表环境因子作用越强;Salt:土壤含盐量;TN:全氮;AP:速效磷;AK:速效钾;MC:水分含量;SOM:有机质

与清耕组;(3)病理—腐生过渡型。三种耕作模式枣树根际土壤病理—腐生过渡型真菌群落相对丰度明显低于行间土壤,长柔毛野豌豆组根际土壤其相对丰度表现最低。此外,长柔毛野豌豆组病理—共生过渡型真菌群落相对丰度高于自然生草组(图6)。

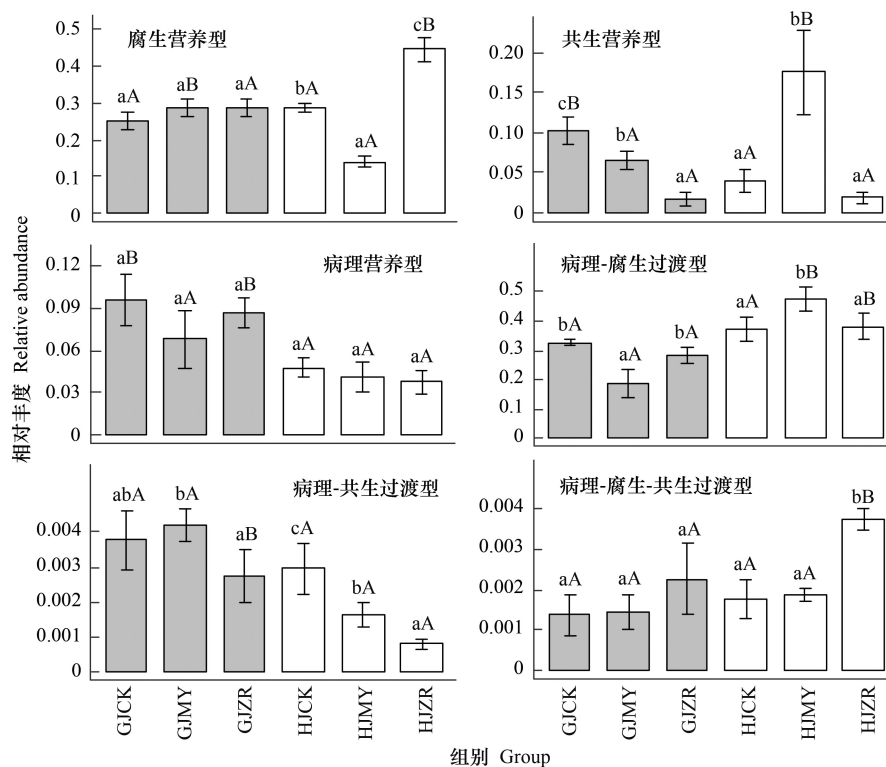


图6 生草模式下枣园土壤主要真菌营养型

Fig.6 Soil fungi trophic mode under the different cultivation patterns in jujube orchard

2.7 真菌群落共现网络分析

共现性网络主要分析对枣园土壤真菌群落相互关系在不同耕作模式之间的差异,其网络拓扑特性参数是微生物间相互关系的重要指征之一。如图 7 所示,共现性网络每一个节点代表每一个 OTU,连接曲线代表着代表物种间的紧密联系,共现网络中节点与连接线数量则能直观地表达出代表网络复杂程度^[13]。结果表明,相对于自然生草组与清耕组,长柔毛野豌豆组土壤真菌网络节点数、边数、平均度、平均路径长度均表现最高,说明种植长柔毛野豌豆增强了真菌网络中各物种的相互作用,平均度高说明该处理真菌群落中某些物种在土壤功能中的重要性增强。三种耕作模式下真菌群落网络正相关边数占比高达 95% 以上,说明枣园土壤真菌群落间相互作用以正相关为主。相对于其他两组,自然生草组枣园土壤真菌群落负反馈关系最大为 4.37% (表 1)。共现性网络节点对应的菌门以子囊菌门(高于 65%)为主,其次为担子菌门(高于 16%),其中自然生草组子囊菌门所占比例最大。长柔毛野豌豆组节点对应的菌门种类最多,高达 11 种,自然生草组与清耕组均为 9 种。

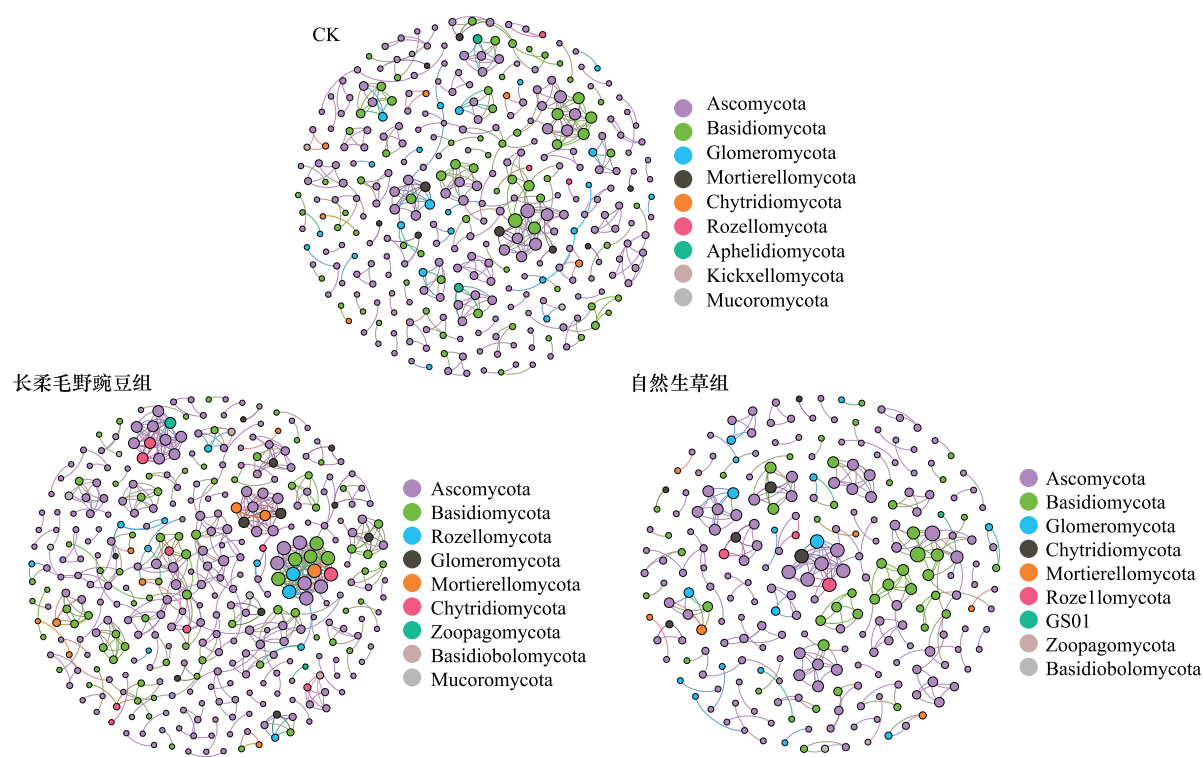


图 7 不同耕作模式下枣园土壤真菌群落共生网络

Fig.7 Soil fungi network under the different cultivation patterns in jujube orchard

表 1 不同耕作模式下枣园土壤真菌网络拓扑性质

Table 1 Topological properties of soil fungi network under the different cultivation patterns in jujube orchard			
拓扑特征 Topological properties	清耕组 Clear tillage group	长柔毛野豌豆组 <i>Vicia villosa</i> group	自然生草组 Natural grass group
节点 Node	338	370	252
连接线 Edge	443	657	308
正相关 Positive correlation	325 (96.15%)	365 (98.65%)	241 (95.63%)
负相关 Negative correlation	13 (3.85%)	5 (1.35%)	11 (4.37%)
平均度 Average degree	2.615	3.551	2.437
平均聚类系数 Average clustering coefficient	0.823	0.817	0.873
平均路径长度 Average path length	2.42	2.47	1.723

3 讨论

真菌参与自然界动植物残体分解、物质转化循环过程,具有保持土壤肥力及抵抗外界病害的生物学作用,其多样性是衡量土壤生态系统功能和生产力的重要指征之一^[14]。果园土壤真菌群落受多种因素影响,包括果树种类、耕作模式、土壤条件、水肥管理等。本研究结果表明,行间生草模式对枣园土壤真菌群落结构组成产生显著影响(图 2)。自然生草组与长柔毛野豌豆组枣树根际土壤真菌 Shannon 指数与 Simpson 指数明显高于清耕组,可能主要由于:(1)生草根发育能够增加土壤孔隙度及植被覆盖率,提高了枣园土壤含水量从而改善土壤物理性状^[15];(2)草本植物根系通过分泌 H^+ 与质子交换作用降低土壤 pH,加快根际土壤养分释放^[16-17];(3)草本植物凋落物增加土壤腐殖质含量,促进物质循环与养分流动,为真菌群落扩大创造了良好的条件。自然生草组与长柔毛野豌豆组根际土壤真菌多样性指数明显高于行间土壤,主要由于根际是植物与土壤相互作用的特殊微域,也是微生物最为活跃的区域^[18],其丰富的营养有利于真菌群落快速繁殖,本研究结果与王中堂等^[8]研究枣园根际土壤和非根际土壤之间细菌多样性差异的结果相一致。然而,清耕组枣园行间土壤真菌群落 Shannon 指数与枣树根际土壤的差异并不显著,一定程度上可能与枣园清耕导致的土壤结构变化以及土壤样品采集时期有关,果实成熟期因果树种类不同存有差异,其土壤性质受气候因子等多种环境因素所影响^[19]。

从结构组成来看,子囊菌门和担子菌门作为三种耕作模式土壤真菌群落的主要部分,它们均是以腐生营养型为主,在纤维素降解、有机物转化及养分循环等方面发挥着重要的驱动作用^[20-22]。赵竞如等^[23]研究表明添加毛叶芍子能够显著提高旱地肥力,促进土壤腐生营养型真菌相对丰度。这与 FUNGuild 功能预测得出的生草组枣树根际土壤腐生营养型真菌相对丰度高于清耕组结果相一致。不同耕作模式枣园土壤真菌群落中优势菌群相对丰度存有差异。三种耕作模式下行间土壤子囊菌门相对丰度表现出:自然生草组>清耕组>长柔毛野豌豆组,而担子菌门相对丰度呈现出:长柔毛野豌豆组>清耕组>自然生草组,本结果与胡颖槟等^[24]研究结果相一致。自然生草组枣园土壤子囊菌门相对丰度明显高于其他两组,主要由于 9 月份是杂草凋落的主要时期,枯落物增加促进土壤中腐殖质含量升高,为子囊菌门的快速繁殖创造了良好的生活条件。种植长柔毛野豌豆增加行间土壤担子菌门的数量,这可能由于长柔毛野豌豆是一种高固氮植物,而担子菌门属于寡养微生物,长柔毛野豌豆降解后土壤 C/N 降低,从而促进担子菌门的繁殖^[25]。此外,种植长柔毛野豌豆明显促进枣树根际土壤被孢霉菌门相对丰度增加。被孢霉菌是土壤碳及养分转化的关键微生物成员,在枯根和凋落物的分解过程中发挥重要作用^[26]。同时,被孢霉菌存在于具有病原生物的环境中,可作为土壤健康状况的评价性指标^[27-28],土壤中病原菌微弱变化都会改变根际土壤真菌群落组成以增强植物的抵抗性^[29]。Wang 等^[30]发现人参根际土壤被孢霉属富集分泌的抗生素对植物与土壤病原体存在拮抗作用。谢尔瓦尼木·阿不都艾尼等^[31]发现枯草芽孢杆菌施加明显促进被孢霉菌门的相对丰度,主要可能由于被孢霉菌分泌脂肪酸抑制病原菌的繁殖。此外,基于 FUNGuild 功能预测结果,清耕组共生营养型真菌相对丰度高于生草组,可能由于清耕组根际环境受养分有效性的限制加剧共生型真菌的繁殖,从而满足果树生长的养分需求。

共现性生态网络能够直观地呈现出微生物之间交互关系,其微弱的变化反映出土壤生物功能对外界环境的动态响应^[32],因此,网络共现性能够阐明生草模式下土壤微生物结构复杂度和功能稳定性^[33]。相对于其他两组,长柔毛野豌豆组枣园土壤中真菌生态网络节点与连接线数量最多,说明行间种植长柔毛野豌豆促使土壤微生物群落之间正向的关联性更加紧密。同时,正关联性比例高表明群落间紧密的合作关系,如交互共生、互惠互作和共生等^[34],增加了菌群间抵抗病原菌的协作能力^[35-36]。长柔毛野豌豆组土壤真菌群落共现性网络中的关键菌群数量多(11 种),但是有些菌群在结构组成中相对丰度较低,说明某些稀有类群在土壤生物化学循环过程也发挥着重要作用。长柔毛野豌豆组真菌群落共现性网络平均路径长度大于自然生草组,进一步说明枣园种植长柔毛野豌豆促进土壤真菌群落功能稳定性。刘明慧等^[37]发现网络平均路径长度越长导致真菌间对外界刺激反应速度越慢,人工林越不易受环境变化的干扰。从共现性网络节点对应的菌门组成来

看,子囊菌门相对丰度最大,其中在自然生草组中更是高达 68.25%,但是自然生草组共现性网络稳定性低(节点与连接线数量少),可能是由于自然生草增加枣园土壤子囊菌门相对丰度,却降低某些关键的稀有菌群的相对丰度,导致真菌群落共现性网络节点数量减少以及其结构关联性降低。

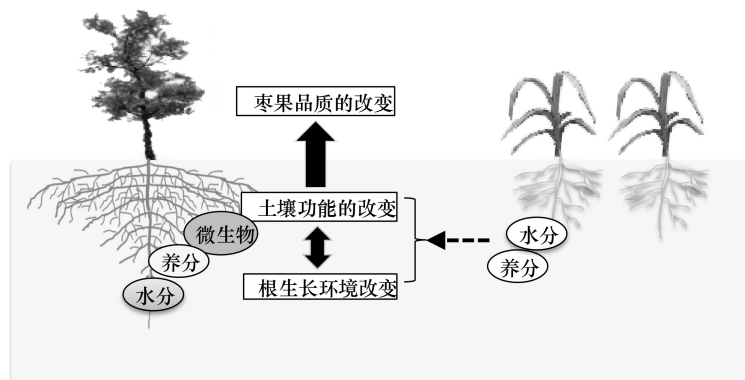


图 8 枣园种植长柔毛野豌豆对林果品质与土壤质量的影响

Fig.8 Effects of cropping with *Vicia villosa* on fruit quality and soil quality in jujube orchard

综合以往研究结果,枣园行间种植长柔毛野豌豆能够明显改善土壤物理性状,提高果树根系周围土壤速效氮磷钾等养分含量,增加土壤微生物群落多样性,促进土壤物质生物化学循环过程(图 8),对林果品质有较大的改善^[8,35,38—40]。因此,行间种植长柔毛野豌豆是一种有效的果园管理措施。虽然目前我们在长柔毛野豌豆对果园土壤特征的作用研究上取得一定的结果,但是生草覆盖下枣树根际过程(根系分泌物组成)变化特征以及其与土壤病原菌的关系是怎样的,这些问题仍需后续的研究与探讨。

4 结论

与清耕组相比,枣园行间种植长柔毛野豌豆提高枣树根际土壤养分含量,增加枣树根际土壤真菌群落 α 多样性,降低子囊菌门的相对丰度。长柔毛野豌豆组根际土壤真菌群落组成与土壤全氮、速效钾、有机质等呈正相关关系,菌群共现性网络结构节点与连接线呈现最高。由此表明,枣园行间种植长柔毛野豌豆能够改善土壤环境,增加枣园土壤真菌网络关键菌群的相对丰度,促进枣园土壤真菌群落间保持较高的关联性及其功能稳定性。本研究从结构组成与共现性网络方面分析枣园种植长柔毛野豌豆对土壤真菌群落的影响,在枣园管理中推行生草模式提供一定的科学依据。

参考文献(References):

- [1] 王娜,李乐,勾蒙蒙,简尊吉,胡建文,陈会玲,肖文发,刘常富. 长期生草对柑橘园土壤化学及生物学性质的影响. 生态学报, 2023, 43 (14): 5890-5901.
- [2] Said-Pullicino D, Lizcano Toledo R, Lerda C, Martin M, Fornasier F, Fernandez-Ondoño E, Celi L. Can organic P inputs alleviate P limitation effects on nutrient uptake and biological N₂-fixing capacity of hairy vetch (*Vicia villosa*)? Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2022, 22 (4): 4127-4137.
- [3] Yang J F, Duan Y M, Zhang R Q, Liu C, Wang Y J, Li M, Ding Y Y, Awasthi M K, Li H K. Connecting soil dissolved organic matter to soil bacterial community structure in a long-term grass-mulching apple orchard. Industrial Crops and Products, 2020, 149: 112344.
- [4] 姜莉莉,孙瑞红,张甘雨,张文升,宫庆涛,武海斌. 连续 3 a 生草对苹果园土壤理化性质及微生物群落的影响. 西北农业学报, 2023, 32 (9): 1456-1465.
- [5] Banerjee S, Schlaeppi K, van der Heijden M G A. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. Nature Reviews Microbiology, 2018, 16: 567-576.
- [6] 刘孟军,汪民. 中国枣种质资源. 北京: 中国林业出版社, 2009.
- [7] 朱慧森,杨富裕,刘忠宽,庞帝琼,孟林,杨凯,高文俊,许庆方. 不同密度枣园植草草地生产性能对刈牧的响应. 草地学报, 2016, 24 (5): 1050-1054.
- [8] 王中堂,沙建川,解小锋,孟晓桦,赵登超,彭玲,张琼. 枣园生草处理对土壤养分和细菌群落的影响. 核农学报, 2022, 36(2): 456-465.

- [9] 马晓燕, 席琳乔, 韩路, 王海珍. 生草栽培对南疆枣园土壤盐运移的影响. 中国果树, 2021(3): 71-76.
- [10] 李晓光, 龙兴洲, 高颖, 冯辉, 郭建洲, 贾新敏. 行间种植长柔毛野豌豆对苹果园生态环境的影响. 中国果树, 2018(6): 24-26.
- [11] Jia J Y, Hu G Z, Ni G, Xie M X, Li R P, Wang G Z, Zhang J L. Bacteria drive soil multifunctionality while fungi are effective only at low pathogen abundance. The Science of the Total Environment, 2024, 906: 167596.
- [12] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [13] 顾静馨. 土壤微生物生态网络的构建方法及其比较[D]. 扬州: 扬州大学, 2015.
- [14] Guo Y X, Liao H L, Boughton E H, Martens-Habbena W, Qiu J X. Effects of land-use intensity, grazing and fire disturbances on soil bacterial and fungal communities in subtropical wetlands. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2023, 345: 108314.
- [15] 艾鹏睿, 马英杰, 马亮. 干旱区滴灌枣棉间作模式下枣树棵间蒸发的变化规律. 生态学报, 2018, 38(13): 4761-4769.
- [16] Mardani-Korani H, Nakayasu M, Yamazaki S, Aoki Y, Kaida R M, Motobayashi T, Kobayashi M, Ohkama-Ohtsu N, Oikawa Y, Sugiyama A, Fujii Y. L-canavanine, a root exudate from hairy vetch (*Vicia villosa*) drastically affecting the soil microbial community and metabolite pathways. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 701796.
- [17] 梁博文, 刘成连, 王永章, 李文燕, 原永兵. 黄河三角洲梨园自然生草对土壤 pH 的影响. 中国农学通报, 2014, 30(1): 143-148.
- [18] Wang S L, Zhao Z Y, Ge S Q, Peng B, Zhang K, Hu M F, Mai W X, Tian C Y. Root morphology and rhizosphere characteristics are related to salt tolerance of *Suaeda salsa* and *Beta vulgaris* L. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 677767.
- [19] 程齐, 宁鑫, 乔旻航, 杜秉海, 马海林, 孙姗姗, 刘凯, 丁延芹. 不同生长期核桃根际微生物群落特征. 生态学杂志, 2023, 42(9): 2061-2071.
- [20] 南镇武, 刘柱, 孟维伟, 代红翠, 徐杰, 王娜, 刘灵艳, 王旭清, 刘开昌. 黄河下游冲积平原轮作休耕农田土壤真菌群落结构与功能. 环境科学, 2023, 44(1): 482-493.
- [21] Beimforde C, Feldberg K, Nylander S, Rikkinen J, Tuovila H, Dörfelt H, Gube M, Jackson D J, Reitner J, Seyfullah L J, Schmidt A R. Estimating the Phanerozoic history of the Ascomycota lineages: combining fossil and molecular data. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 78: 386-398.
- [22] 阳祥, 李先德, 刘吉龙, 林少颖, 尹晓雷, 王维奇, 张永勋. 不同轮作模式的土壤真菌群落结构及功能特征分析. 环境科学学报, 2022, 42(4): 432-442.
- [23] 赵竟茹, 晏蒙, 吴远诺, 刘天赐, 李绍兵, 冷珂, 项兴佳, 刘佳. 添加毛叶苕子对红壤旱地土壤真菌群落的影响. 微生物学报, 2024, 64(2): 581-596.
- [24] 胡颖槟, 梁辰飞, 金锦, 王潇璇, 叶子豪, 吴家森. 长期生草栽培对山核桃人工林土壤真菌群落和酶活性的影响. 环境科学, 2023, 44(5): 2945-2954.
- [25] 张翰林, 白娜玲, 郑宪清, 李双喜, 张娟琴, 张海韵, 周胜, 孙会峰, 吕卫光. 秸秆还田与施肥方式对稻麦轮作土壤细菌和真菌群落结构与多样性的影响. 中国生态农业学报: 中英文, 2021, 29(3): 531-539.
- [26] 宁琪, 陈林, 李芳, 张丛志, 马东豪, 蔡泽江, 张佳宝. 被孢霉对土壤养分有效性和秸秆降解的影响. 土壤学报, 2022, 59(1): 206-217.
- [27] Yang C, Tang W, Sun J Q, Guo H P, Sun S S, Miao F H, Yang G F, Zhao Y R, Wang Z Y, Sun J. Weeds in the alfalfa field decrease rhizosphere microbial diversity and association networks in the North China Plain. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 840774.
- [28] Vadivelan G, Venkateswaran G. Production and enhancement of omega-3 fatty acid from *Mortierella alpina* CFR-GV15: its food and therapeutic application. BioMed Research International, 2014, 2014: 657414.
- [29] 杨光柱, 黄文静, 李云国, 赵升文, 孔宝华, 马静, 李帆, 李坤明, 马钧. 苹果根腐病根际土壤真菌组成及多样性研究. 果树学报, 2020, 37(6): 875-881.
- [30] Wang H Y, Fang X X, Wu H, Cai X Y, Xiao H X. Effects of plant cultivars on the structure of bacterial and fungal communities associated with ginseng. Plant and Soil, 2021, 465(1): 143-156.
- [31] 谢尔瓦尼木·阿不都艾尼, 海孜尼姑力·努尔, 赵歆歆, 李淑婷, 刘佳奇, 赵和平, 赵惠新. 枯草芽孢杆菌 J-15 抗大丽轮枝菌次生代谢产物对棉田土壤真菌多样性的影响. 微生物学通报, 2021, 48(6): 1997-2007.
- [32] de Vries F T, Griffiths R I, Bailey M, Craig H, Girlanda M, Gweon H S, Hallin S, Kaisermann A, Keith A M, Kretschmar M, Lemanceau P, Lumini E, Mason K E, Oliver A, Ostle N, Prosser J I, Thion C, Thomson B, Bardgett R D. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. Nature Communications, 2018, 9: 3033.
- [33] Ceja-Navarro J A, Wang Y, Ning D L, Arellano A, Ramanculova L, Yuan M M, Byer A, Craven K D, Saha M C, Brodie E L, Pett-Ridge J, Firestone M K. Protist diversity and community complexity in the rhizosphere of switchgrass are dynamic as plants develop. Microbiome, 2021, 9(1): 96.
- [34] Yuan M M, Guo X, Wu L W, Zhang Y, Xiao N J, Ning D L, Shi Z, Zhou X S, Wu L Y, Yang Y F, Tiedje J M, Zhou J Z. Climate warming enhances microbial network complexity and stability. Nature Climate Change, 2021, 11: 343-348.
- [35] 陈学森, 张瑞洁, 王艳廷, 王楠, 姜生辉, 许海峰, 刘静轩, 王得云, 曲常志, 张艳敏, 姜远茂, 毛志泉. 苹果园种植长柔毛野豌豆结合自然生草对土壤综合肥力的影响. 园艺学报, 2016, 43(12): 2325-2334.
- [36] 程跃扬, 靳振江, 王晓彤, 贾远航, 袁武, 周军波. 土地利用方式对会仙岩溶湿地土壤真菌群落和功能类群的影响. 环境科学, 2020, 41(9): 4294-4304.
- [37] 刘明慧, 柳叶, 任悦, 高广磊, 丁国栋, 张英, 赵珮杉, 刘轩. 科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌共现网络及其与土壤因子的关系. 生态学报, 2023, 43(23): 9912-9924.
- [38] 姜莉莉, 宫庆涛, 武海斌, 盛福敬, 孙瑞红. 不同生草处理对苹果园土壤微生物群落的影响. 应用生态学报, 2019, 30(10): 3482-3490.
- [39] Wang C X, Liang Q, Liu J N, Zhou R, Lang X Y, Xu S Y, Li X C, Gong A D, Mu Y T, Fang H C, Yang K Q. Impact of intercropping grass on the soil rhizosphere microbial community and soil ecosystem function in a walnut orchard. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1137590.
- [40] 梁琴, 蒋进, 周泽弘, 漆燕, 韩文斌, 任胜茂, 曾召琼, 杨贵川. 四川丘陵柑橘园种植豆科绿肥的环境和增产提质效应. 中国土壤与肥料, 2021(6): 143-148.