

DOI: 10.20103/j.stxb.202402200360

谢祎, 闫元元, 田兴武, 曲继松, 张丽娟, 朱倩楠, 赵军, 张金波, 蔡祖聪, 黄新琦. 宁夏设施栽培对土壤真菌群落结构和功能的影响. 生态学报, 2024, 44(18): 8383-8396.

Xie Y, Yan Y Y, Tian X W, Qu J S, Zhang L J, Zhu Q N, Zhao J, Zhang J B, Cai Z C, Huang X Q. Effects of facility cultivation on soil fungal community structure and function in Ningxia. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(18): 8383-8396.

宁夏设施栽培对土壤真菌群落结构和功能的影响

谢 祎¹, 闫元元¹, 田兴武³, 曲继松², 张丽娟², 朱倩楠², 赵 军^{1,4,5}, 张金波^{1,4,5},
蔡祖聪^{1,4,5}, 黄新琦^{1,4,5}, *

1 南京师范大学地理科学学院, 南京 210023

2 宁夏农林科学院园艺研究所, 银川 750002

3 宁夏吴忠国家农业科技园区管理委员会, 吴忠 751199

4 江苏省土壤利用与农业可持续发展工程研究中心, 南京 210023

5 江苏省地理信息资源开发与利用协同创新中心, 南京 210023

摘要:为研究集约化设施栽培对土壤真菌群落结构和功能的影响,本研究选取宁夏设施蔬菜集约种植区采集设施栽培土壤和临近的露天大田土壤,以露天大田土壤为对照。采用 Illumina 高通量测序结合 FUNGuild 工具,分析设施土壤与大田土壤真菌群落结构、多样性、功能类群及其主要影响因素的差异。结果表明:(1)设施栽培导致了土壤真菌群落 α 多样性的降低,与大田土壤相比,设施土壤 Pielou 均匀度指数、Shannon 多样性指数、平均最近分类单元距离和平均成对距离分别显著降低了 20.54%、21.92%、29.82% 和 16.35%;(2)设施栽培显著改变了土壤真菌群落组成与结构,且该变化具有地区化差异,设施土壤中赤霉菌属(*Gibberella*)、鬼伞属(*Coprinellus*)等真菌属相对丰度显著降低,闭小囊菌属(*Kernia*)、腐质霉属(*Humicola*)、小囊菌属(*Microascus*)、镰刀菌属(*Fusarium*)和新赤壳属(*Neocosmospora*)等真菌属相对丰度显著增加;(3)设施栽培降低了土壤真菌网络的复杂性和稳定性。与大田土壤相比,设施土壤真菌共现网络节点数、边数、直径、平均度、平均路径长度、聚类系数和模块化程度分别降低了 30.20%、79.68%、45.57%、70.89%、37.26%、47.43% 和 10.00%,鲁棒性降低 43.75%,最大易损度增加 72.51%;(4)设施栽培显著改变了土壤真菌功能类群的组成与结构,病理营养型、共生营养型、病理-腐生营养型真菌和丛枝菌根真菌相关功能类群在设施土壤中相对丰度显著降低,病理-腐生-共生营养型真菌和植物病原真菌相关功能类群在设施土壤中显著富集;(5)设施栽培改变了影响土壤真菌群落多样性的关键环境因子,年均温是设施土壤真菌群落多样性最重要的影响因素,硝态氮是大田土壤真菌群落多样性最重要的影响因素。本研究结果有助于深入了解高强度人为干扰下的设施栽培对土壤真菌群落结构和功能的影响,为设施土壤可持续利用提供理论参考。

关键词:设施栽培;真菌群落结构;多样性;功能预测

Effects of facility cultivation on soil fungal community structure and function in Ningxia

XIE Yi¹, YAN Yuanyuan¹, TIAN Xingwu³, QU Jisong², ZHANG Lijuan², ZHU Qiannan², ZHAO Jun^{1,4,5},
ZHANG Jinbo^{1,4,5}, CAI Zucong^{1,4,5}, HUANG Xinqi^{1,4,5}, *

1 School of Geography, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China

2 Institute of Horticulture, Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Yinchuan 750002, China

3 Ningxia Wuzhong National Agricultural Science and Technology Park Management Committee, Wuzhong 751199, China

4 Jiangsu Engineering Research Center for Soil Utilization & Sustainable Agriculture, Nanjing 210023, China

基金项目:国家自然科学基金联合基金重点支持项目(U21A20226)

收稿日期:2024-02-22; **网络出版日期:**2024-07-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xqhuang@njnu.edu.cn

5 Jiangsu Center for Collaborative Innovation in Geographical Information Resource Development and Application, Nanjing 210023, China

Abstract: This study investigated the impact of intensive facility cultivation on the structure and function of the soil fungal community. Soil samples were collected from areas cultivated within facilities and from neighboring open field soils in intensive vegetable planting regions in Ningxia, with the latter serving as the control group. Illumina high-throughput sequencing, in combination with the FUNGuild tool, was utilized to examine the variations in fungal community structure, diversity, functional groups, and the primary influencing factors between open field and facility soil. Results highlighted that: (1) Facility cultivation has resulted in a decrease of alpha diversity in soil fungal communities. In comparison with the open field soil, the Pielou evenness index, Shannon diversity index, mean nearest taxon distance, and mean pairings distance of the fungal communities in facility soil exhibited significant decrease of 20.54%, 21.92%, 29.82%, and 16.35%, respectively. (2) The soil fungal community composition and structure were notably influenced by facility cultivation, displaying distinct regional variations. The relative abundances of fungal genera such as *Gibberella* and *Coprinellus* decreased significantly in the facility soil, while *Kernia*, *Humicola*, *Microascus*, *Fusarium*, and *Neocosmospora* exhibited a notable increase. (3) Facilities cultivation diminishes the complexity and stability of soil fungal networks. In comparison with the field soil, the facility soil exhibited a decrease in the node number, edge number, diameter, average degree, average path length, clustering coefficient, and modularity of the fungal network by 30.20%, 79.68%, 45.57%, 70.89%, 37.26%, 47.43%, and 10.00%, respectively. Additionally, the Robustness decreased by 43.75%, and the maximum vulnerability increased by 72.51%. (4) Facility cultivation brought about significant changes in the composition and structure of soil fungal functional groups. The relative abundance of functional groups linked to pathotroph, symbiotroph, and pathotroph-saprotroph fungi, as well as arbuscular mycorrhizal fungi, experienced a marked decrease in facility soil. In contrast, the relative abundance of functional groups associated with pathotroph-saprotroph-symbiotroph fungi and plant-pathogen fungi underwent significant enrichment in facility soil. (5) The practice of facility cultivation has altered the critical environmental factors that affected the diversity of soil fungal communities. In facility soil, the annual average temperature exerted the most significant influence on the diversity of soil fungal communities, whereas nitrate nitrogen played the most dominant role in open field soil. The findings enhance our understanding of how intensive human interference affects the structure and function of soil fungal communities in facility cultivation, and offer the theoretical references for the sustainable utilization of facility soil.

Key Words: facility cultivation; fungal community structure; diversity; function prediction

设施栽培是一种人为创造适宜的作物生长环境,以减小气候条件限制,从而实现稳定高产的现代农业生产方式。我国自 20 世纪 50 年代开始探索设施栽培技术,90 年代后快速发展,到 2020 年为止我国设施栽培总面积已突破 400 万 hm^2 ^[1]。我国宁夏地区全年日照充足,昼夜温差大,夏季气候凉爽,具有发展设施蔬菜的天然优势。截至 2019 年底,宁夏全区蔬菜生产总面积 19.79 万 hm^2 ,设施蔬菜生产总面积达 1.9 万 hm^2 ,建成规模化基地 779 个,是农业农村部规划确定的黄土高原夏秋蔬菜和设施农业优势生产区^[2]。然而,高强度集约化的生产模式和不合理的养分管理导致设施栽培土壤普遍快速退化,土壤次生盐渍化、酸化、养分失衡、土传病害高发等一系列问题接踵而至,成为了限制设施农业可持续生产的重大问题^[3]。

土壤真菌是全球生物多样性的重要组成部分,在农业生态系统中发挥着至关重要的作用,例如驱动土壤养分循环、介导植物矿质养分吸收、加强土壤团聚体稳定、缓解其他生物的营养限制和促进植物生长等^[4-7]。研究表明,土壤真菌在稳定生态系统多界互作网络方面扮演着“桥梁”的作用^[8],土壤真菌多样性对植物生态系统稳定性起到重要的贡献^[9]。土壤真菌群落结构和功能作为土壤生态健康的重要指标,往往受到土壤环境的深刻影响,以往研究发现土地利用方式和强度的变化会引起土壤真菌群落的多样性、组成结构和功能多样性的变化^[10]。Romdhane 等^[11]通过不同土地利用强度的长期田间试验发现,土壤真菌群落的组成和结构

因土地利用方式不同而存在显著差异,耕地和多年生草地间的土壤真菌显著聚类成不同的组,一些特定分类群区分了两种土地利用类型。裴广廷等^[12]利用高通量测序技术发现,人为干扰显著改变了喀斯特草地土壤真菌群落结构,且人为干扰强度与土壤真菌 α 多样性呈负相关关系。孙文庆等^[13]利用 PCR-DGGE 技术发现,番茄连作土壤中一些真菌类群随种植时间逐渐富集,导致土壤微生物群落结构失衡,有益微生物数量下降,病原菌大量滋生,极大削弱了番茄抗病相关功能。

尽管真菌在土壤生态系统中发挥着重要的作用,当前对于设施栽培这一现代农业生产方式对土壤真菌群落结构及其功能的影响仍不明确。近年来有关设施栽培对土壤性质的影响相关研究多聚焦于土壤理化性质和细菌群落的变化中,对设施栽培土壤中真菌群落结构特别是真菌群落功能的变化关注相对较低,如 Dang 等^[14]应用 16SrRNA 测序技术和土壤养分测定对连作设施番茄土壤研究发现,长期的设施番茄连作显著改变了根际细菌群落结构,细菌群落随土壤理化性质的变化发生协同变化,其中氮和磷是驱动细菌群落变异的主要因素;Li 等^[15]应用 Illumina 高通量测序技术对多年黄瓜连作设施土壤研究发现,土壤细菌优势属相对丰度大多呈现先增加后下降的趋势,细菌群落多样性随种植年限逐渐降低同时伴随细菌群落功能多样性减少;孔晨晨等^[16]研究发现设施土壤有机碳含量随连作种植年限先增后减,同时连作降低了设施土壤细菌的多样性,增加了细菌群落种群间差异。厘清设施栽培对土壤真菌群落结构和相关功能的影响以及引起土壤真菌群落转变的驱动因素,对于明确快速发展的设施栽培模式如何影响土壤生态系统功能、揭示设施土壤退化机制等具有重大意义。本研究以宁夏回族自治区设施土壤为研究对象,采样地临近的露天大田土壤作为对照,采用高通量测序技术结合 FUNGuild 工具,探讨高强度人为干扰下的集约化设施栽培对土壤真菌群落结构和功能的影响,揭示设施土壤退化在真菌群落层面的原因,以期为设施土壤可持续利用提供理论支撑,促进设施农业可持续发展。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏回族自治区吴忠市、银川市、中卫市(37°53′—38°45′N,105°21′—107°32′E),地处我国西北内陆干旱半干旱地区,属典型的大陆性气候,干旱少雨,蒸发强烈,年均蒸发量 1100—1600mm,降水量 180—200mm。区内日照充足,温差较大,无霜期长达 164d,年均温 8—9℃。主要土壤类型有灰钙土、新积土、灌淤土和风沙土。

1.2 实验设计与土壤样品采集

以研究区 6 个设施蔬菜集约种植区为调查对象,分别分布在吴忠市红寺堡区(HSP)、利通区(LT)、盐池县(YC)、中卫市沙坡头区(SPT)、青铜峡市(QTX)和银川市兴庆区(XQ)。每个采样点以种植年限 3 年以上主栽作物为番茄或黄瓜(一年两熟至三熟)的设施蔬菜大棚(Greenhouse, GH)为研究对象,以临近种植小麦或玉米(一年一熟或两熟)的传统露天大田(Open field, OF)为对照,使用直径 2.5cm 的不锈钢土钻采集作物根周(0—5cm)土壤,采样深度 0—20cm,每个田块中按照 S 形布点法采集 6 个土芯混合为 1 个土壤样品。土壤样品装在全密封塑料袋中密封,使用冰袋冷藏并尽快带回实验室。在 6 个研究区内,大致按照设施土壤比大田土壤 3:1 的原则采集土壤样品,共采集了 52 个设施大棚样品,15 个露天大田样品,具体采样分布见表 1。采集好的土壤样品去除动植物残体和石块等杂质后,研磨过 2mm 筛。过筛后的样品充分混匀,一部分保存于 4℃ 用于土壤理化性质测定,一部分保存于 -80℃ 用于土壤 DNA 提取。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 土壤理化性质的测定及气候数据获取

土壤 pH 值按照土水比 1:2.5(m/v)浸提后采用 S220K pH 仪(Metter, Switzerland)测定。土壤电导率(Electrical conductivity, EC)按照土水比 1:5(m/v)浸提后采用 DDS-320 电导率仪(Dapu, China)测定。土壤有机质(Soil organic matter, SOM)、速效磷(Available phosphorus, AP)、速效钾(Available potassium, AK)分别参照

《土壤农业化学分析方法》^[17]中的 H₂SO₄-K₂Cr₂O₇湿烧法、0.5mol/L NaHCO₃ 浸提-钼锑抗比色法、1mol/L 乙酰胺浸提-火焰光度法进行测定。土壤铵态氮 (Ammonium nitrogen, NH₄⁺-N) 和硝态氮 (Nitrate nitrogen, NO₃⁻-N) 使用 1mol/L KCl 溶液按照土比溶液 1:5 (m:v) 进行浸提后使用流动分析仪 (Skalar San++, Breda, The Netherlands) 测定其含量。采样点气候数据来源于 WorldClim 平台 (<https://www.WorldClim>)。

表 1 样本分布及其土壤类型
Table 1 Distribution of samples and their soil types

编号 Sampling point number	采样点 Sampling point	经度 Longitude	纬度 Latitude	土壤类型 Soil type	样本数量 Sample size	
					设施 Greenhouse	大田 Open field
HSP	吴忠市红寺堡区	106°14'E	37°32'N	浅灰钙土	13	2
LT	吴忠市利通区	106°07'E	37°53'N	浅灰钙土	6	3
YC	吴忠市盐池县	107°19'E	37°48'N	新积土	9	2
SPT	中卫市沙坡头区	105°12'E	37°32'N	灌淤土	15	5
QTX	青铜峡市	106°05'E	38°08'N	灌淤土	3	1
XQ	银川市兴庆区	106°24'E	38°27'N	灌淤土	6	2

大田:露天大田土壤;设施:设施大棚土壤

1.3.2 土壤 DNA 提取及土壤真菌数量测定

称取 0.5g 土壤样品 (-80℃ 保存), 采用 FastDNA® SPIN Kit (MP Biomedicals, USA) 试剂盒提取土壤 DNA。提取的 DNA 样品通过 DS-11 Spectrophotometer (Denovix INC, DE, USA) 测定浓度和纯度, 检测完成后置于 -20℃ 冰箱保存待用。采用 QuanStudio3 实时荧光定量 PCR 仪 (Applied Biosystems, USA) 测定土壤中真菌数量, 扩增反应体系为: 2μL 土壤 DNA、10μL SYBR Green premix Taq (2×, Takara, 中国大连)、6μL 无菌水、正向和反向引物各 1μL。扩增所用双向引物为: ITS1F (CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA) 和 ITS2R (GCTGCGTTCTTCATCGATGC)^[18]; 扩增条件及标准曲线构建参考 Liu 等^[19]方法。

1.3.3 真菌扩增子测序

采用通用引物 ITS1F/ITS2R 对真菌 ITS1 区域进行 PCR 扩增, 扩增条件参考 Huang^[20]等方法。扩增结束后使用 AMPure XP Beads (Beckman Coulter, Brea, USA) 回收试剂盒进行纯化, 并将等摩尔浓度的扩增子送至上海美吉生物医药科技有限公司的 Illumina Miseq 平台进行高通量测序。使用 QIIME^[21] 软件对高通量测序数据进行处理与分析, 包括序列拼接、质控聚类 and 注释等。聚类采用 pick_open_reference_otus.py 命令在 97% 相似度水平上划分操作单元 (Operational taxonomic unit, OTU), 注释使用 UNITE 数据库对真菌 OTU 进行物种注释。所有样本抽平至 50329 条序列, 共获得 4852 个真菌 OTU。真菌群落 α 多样性通过 alpha_diversity.py 命令进行计算。

1.4 数据处理

使用 SPSS 25.0 (SPSS Inc, Chicago, USA) 和 R (version 4.2.3) 对数据进行统计分析和可视化。采用独立样本 T 检验配合单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和 LSD 进行显著性差异分析和多重比较, 显著性水平设定为 P<0.05。基于 OTU 分布的 Bary-Curtis 距离矩阵使用 “phyloseq” 包进行主坐标分析 (Principal coordinates analyses, PCoA)。使用 “vegan” 包对真菌群落与不同影响因子进行方差分解分析 (Variation partitioning analysis, VPA), 并对真菌群落结构的差异进行置换多元方差分析 (Permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)。真菌组间 OTU 的 Spearman 相关性使用 “psych” 包计算, 并采用 FDR (BH 法) 对 P 值进行矫正, 仅保留了相对丰度大于 0.01% 的 OTU 进行计算。真菌共现网络使用相关系数 r>0.5 且 P<0.05 的相关矩阵进行分析, 所得结果使用 Gephi (0.9.2) 软件进行可视化。设施大棚土壤和露天大田土壤网络结构稳定性通过鲁棒性 (Robustness) 和最大易损性 (Max vulnerability) 表征^[22]。使用 FunGuild 工具对真菌营养类型及其功能类群进行分类注释^[23], 通过与数据库比对, 可获得 “极可能”、“很可能”、“可能” 3 个置信等级分

类注释,为避免过度解读真菌功能类群,后续分析仅保留置信度为“极可能”和“很可能”的 2 个等级。采用 R 包“pheatmap”展示组间真菌功能类群组成差异。采用随机森林和线性回归分析各理化因子对真菌群落的贡献度。

2 结果与分析

2.1 设施栽培对土壤真菌丰度、Alpha 多样性和 Beta 多样性的影响

由图 1 可以看出,设施土壤与露天大田土壤相比,真菌数量和丰富度指数差异不显著($P>0.05$),Pielou 均匀度指数、Shannon 多样性指数、平均最近分类单元距离和平均成对距离则分别显著降低了 20.54%、21.92%、29.82%和 16.35%($P<0.01$)。此外,进一步分析发现不同地理位置和土壤类型中设施栽培引起的真菌群落 α 多样性下降趋势较为一致。

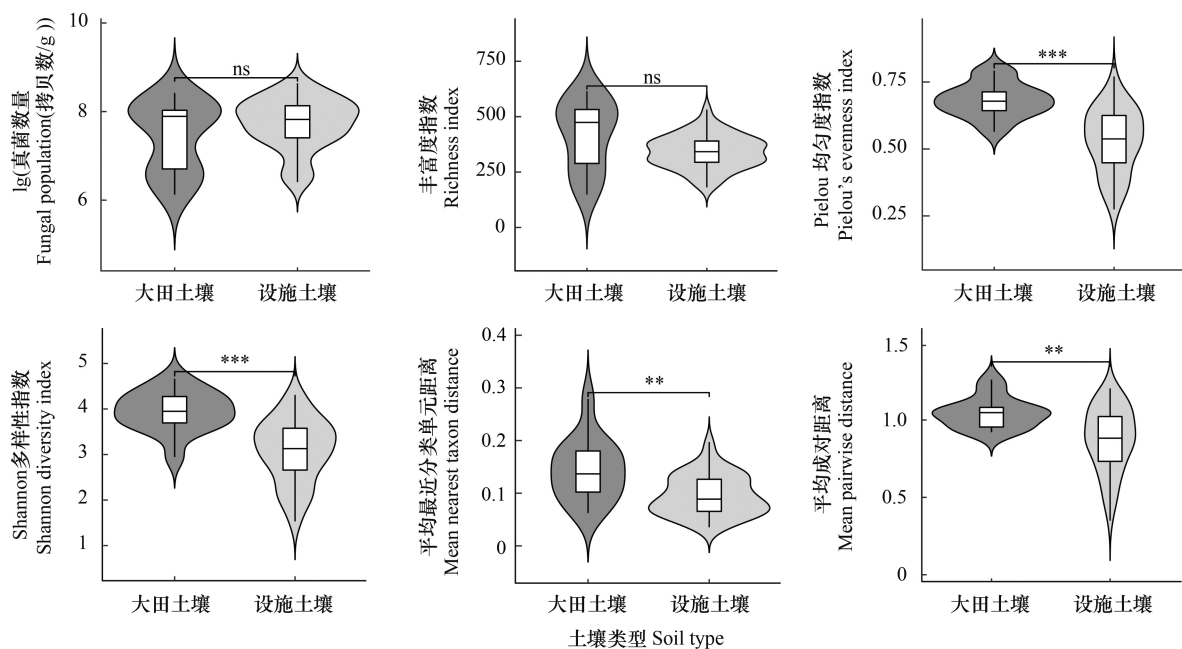


图 1 设施与露天大田土壤真菌数量和 alpha 多样性

Fig.1 Fungal population and alpha diversity in the greenhouse and open field soils

采用 T-test 检验设施土壤与露天大田土壤间各指标的差异显著性,ns 表示无显著性差异,“*”和“***”分别表示 $P<0.01$ 和 0.001

主坐标分析(Principal Coordinates Analysis, PCoA)结合置换多元方差分析(PERMANOVA)发现,设施栽培模式和地理位置均对土壤真菌群落具有极显著($P<0.001$)影响,同时两者之间还有极显著($P<0.001$)的交互作用,表明不同地区设施栽培引起的土壤真菌群落结构变化具有差异(图 2)。由图 2 方差分解分析(Variance Partitioning Analysis, VPA)结果可知,不同利用模式、地理位置和土壤理化性质对土壤真菌群落结构总的解释度分别为 6.80%、13.37%和 11.70%,利用模式与理化性质共有解释度为 4.10%,地理位置差异对土壤真菌群落结构具有最高的解释度。

2.2 设施栽培对土壤真菌群落组成的影响

所有土壤样本共获得了 4852 个真菌 OTU,属于 15 个门,278 个科,521 个属。根据图 3 和图 4 可知,设施栽培显著改变了土壤真菌群落从门至 OTU 水平的组成。在门水平上,所有土壤样本中子囊菌门(Ascomycota)、被孢霉门(Mortierellomycota)、担子菌门(Basidiomycota)是最主要的真菌门,占真菌总数的 88.89%,且子囊菌门平均相对丰度最高,占真菌总数 74.43%。设施栽培显著改变了土壤真菌门的组成,其中球囊菌门(Glomeromycota)和其他低丰度门(Others)相对丰度在设施土壤中显著降低($P<0.05$);且不同地理

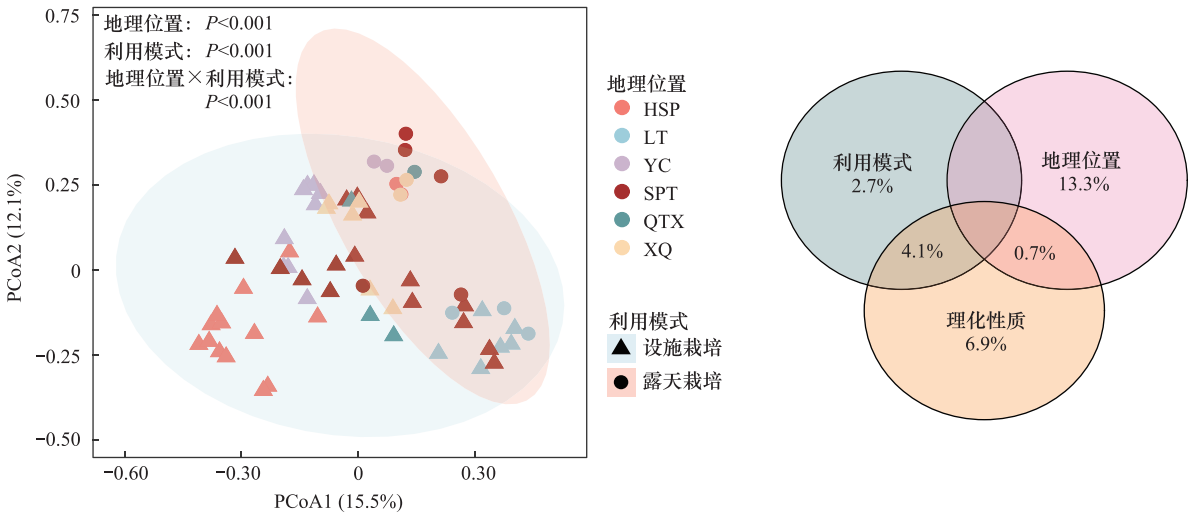


图2 土壤真菌群落结构主坐标分析(PCoA)和方差分解分析(VPA)

Fig.2 Principal coordinates analysis(PCoA) and variance partitioning analysis(VPA) of soil fungal community structure

HSP:吴忠市红寺堡区;LT:吴忠市利通区;YC:吴忠市盐池县;SPT:中卫市沙坡头区;QTX:青铜峡市;XQ:银川市兴庆区

位置设施栽培对土壤真菌门组成的影响表现出差异,如壶菌门(*Chytridiomycota*)相对丰度在吴忠市红寺堡区设施土壤中较大田土壤显著增加,而在盐池县设施土壤中较大田土壤显著降低(图3)。

在属水平上,所有土壤样本中闭小囊菌属(*Kernia*)、腐质霉属(*Humicola*)、小囊菌属(*Microascus*)、镰刀菌属(*Fusarium*)、新赤壳属(*Neocosmospora*)等优势属相对丰度在设施土壤中显著高于大田土壤($P < 0.05$),赤霉菌属(*Gibberella*)、鬼伞属(*Coprinellus*)等相对丰度在设施土壤中显著低于大田土壤($P < 0.05$)。设施栽培对土壤真菌优势属组成的影响也表现出地区化差异,如镰刀菌属在吴忠市红寺堡区设施土壤中较大田土壤相对丰度显著增加,而在中卫市沙坡头区设施土壤中则表现相反(图3)。

在 OTU 水平上,所有土壤样本中设施和大田土壤独特真菌 OTU 占比分别为 62.17% 和 44.29%,其中有 220 个 OTU 相对丰度在设施土壤和大田土壤间表现出显著性差异($P < 0.05$),且差异 OTU 多在设施土壤中富集(63.64%)(图4)。

2.3 设施栽培对土壤真菌互作网络及其稳定性的影响

为解析设施栽培对土壤真菌群落间互作关系的影响,分别构建了设施土壤和露天大田土壤真菌共现网络,并通过计算鲁棒性和最大易损性评估网络稳定性。根据表2和图5结果可知,设施栽培降低了土壤真菌网络的复杂性,与大田土壤真菌网络相比,设施土壤真菌网络的节点数、边数、直径、平均度、平均路径长度、聚类系数和模块化程度分别降低了30.20%、79.68%、45.57%、70.89%、37.26%、47.43%和10.00%;在随机移除50%节点时设施土壤真菌网络鲁棒性较大田土壤极显著降低了43.75%($P < 0.001$),设施土壤真菌网络的最大易损性较大田土壤真菌网络高72.51%。以上结果表明设施栽培降低了土壤真菌群落网络的复杂性,削弱了网络稳定性。

表2 设施与露天大田土壤真菌共现网络的拓扑性质

Table 2 Topological properties of soil fungal co-occurrence network in soils from greenhouse and open field cultivation systems

土壤类型 Soil type	节点数 Nodes	边数 Edges	直径 Diameter	平均度 Average degree	平均路径长度 Average path length	聚类系数 Clustering coefficient	模块化程度 Modularity
大田土壤 Open field soil	1063	16963	11.184	31.915	3.772	0.813	0.680
设施土壤 Greenhouse soil	742	3447	6.088	9.291	2.367	0.428	0.612

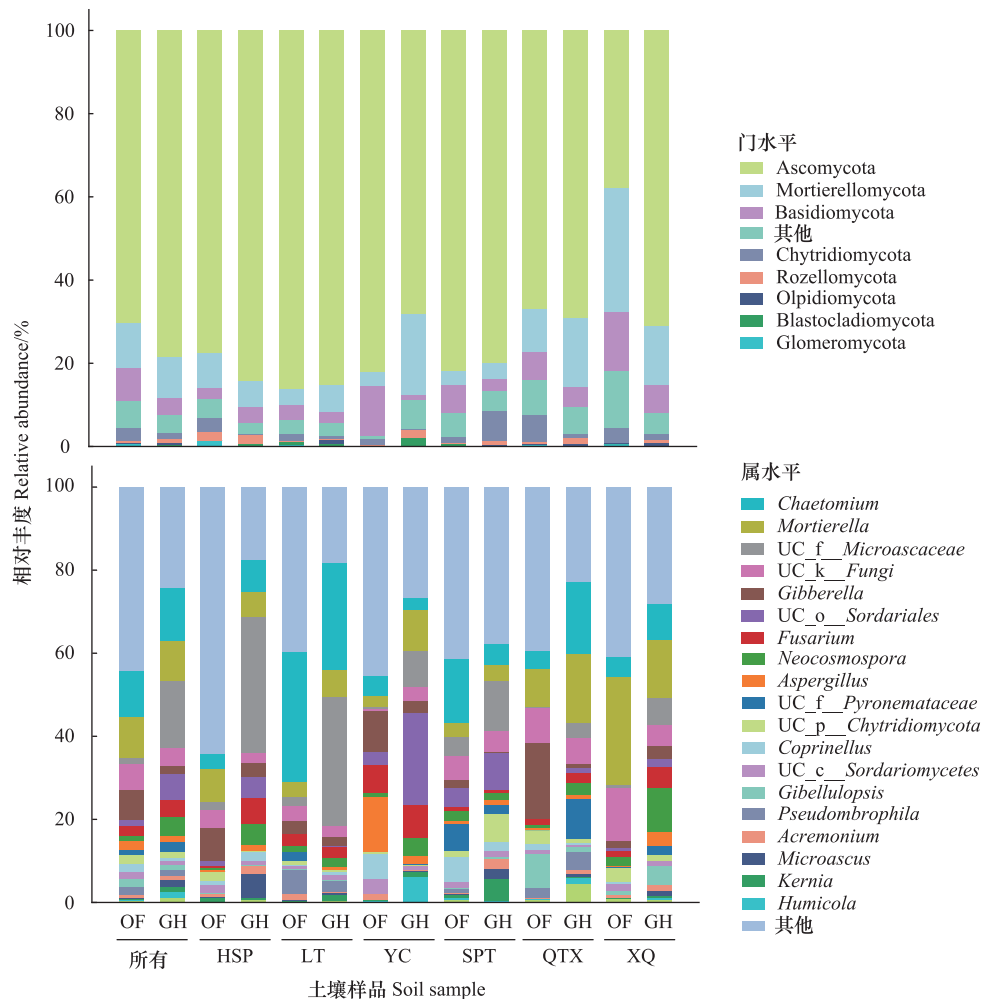


图3 设施与露天大田土壤真菌优势门和优势属相对丰度

Fig.3 Relative abundance of dominant fungal phylum and genus between greenhouse and open fields

所有:所有土壤样本;OF:露天大田土壤;GH:设施大棚土壤;其他:其他门或属;Ascomycota:子囊菌门;Mortierellomycota:被孢霉门;Basidiomycota:担子菌门;Chytridiomycota:壶菌门;Rozellomycota:罗兹菌门;Olpidiomycota:油壶菌门;Blastocladiomycota:芽枝霉门;Glomeromycota:球囊菌门;Chaetomium:毛壳菌属;Mortierella:被孢霉属;UC_f_Microascaceae:未鉴定小囊菌科;UC_k_Fungi:未鉴定真菌;Gibberella:赤霉菌属;UC_o_Sordariales:未鉴定粪壳菌目;Fusarium:镰刀菌属;Neocosmospora:新赤壳属;Aspergillus:曲霉属;UC_f_Pyrrenomataceae:未鉴定火丝菌科;UC_p_Chytridiomycota:未鉴定亚壶门;Coprinellus:鬼伞属;UC_c_Sordariomycetes:未鉴定粪壳菌纲;Gibellulopsis:Gibellulopsis属;Pseudobrophila:假雨盘菌属;Acremonium:枝顶孢霉属;Microascus:小囊菌属;Kernia:闭小囊菌属;Humicola:腐质霉属;门水平保留了相对丰度大于2.00%的优势门,相对丰度小于2.00%的门归为其他;属水平保留了相对丰度前20的优势属,其余的属归为其他

2.4 设施栽培对土壤真菌功能类群的影响

根据图6可知,设施栽培显著改变了土壤真菌功能类群的组成与结构。利用 FUNGuild 工具共检测到 97 种真菌功能类群和 7 种营养模式,通过主坐标分析和置换多元方差分析发现,种植模式和地理位置极显著 ($P<0.001$) 影响土壤真菌功能类群结构(图6)。

对比设施土壤和露天大田土壤不同营养模式真菌相对丰度,发现设施土壤中病理营养型、共生营养型和病理-腐生营养型真菌较大田土壤相对丰度分别显著降低了 55.02%、60.82%和 72.28% ($P<0.05$),病理-腐生-共生营养型真菌则显著增加了 169.54% ($P<0.05$) (图6)。

对所有设施土壤和露天大田土壤真菌功能类群相对丰度进行显著性检验发现,21 种功能类群存在显著差异 ($P<0.05$),植物病原菌-木质腐生真菌、植物腐生菌-木质腐生真菌、土壤腐生真菌等 8 种类群在设施土壤

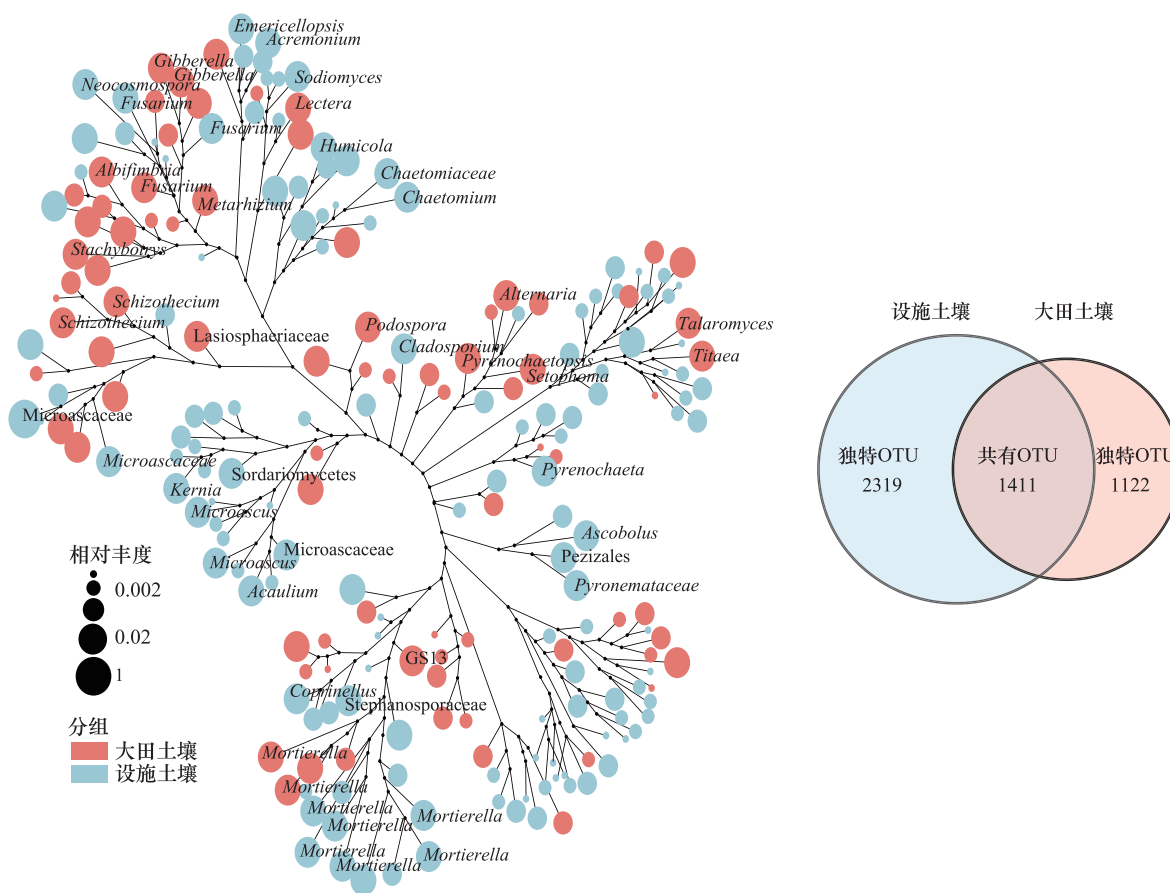


图4 设施与露天大田土壤真菌 OTU 差异

Fig.4 Differences in soil fungal OTU between the greenhouse and open field soils

Microasaceae: 小囊菌科; *Emericellopsis*: 翅孢壳属; *Acremonium*: 枝顶孢属; *Sodiomyces*: 钠霉菌属; *Chaetomiaceae*: 毛壳科; *Metarhizium*: 绿僵菌属; *Albifimbria*: 漆斑菌属; *Stachybotrys*: 葡萄穗霉属; *Schizothecium*: 裂壳菌属; *Lasioisphaeriaceae*: 毛球菌科; *Podospira*: 柄孢壳属; *Alternaria*: 链格孢属; *Talaromyces*: 篮状菌属; *Titaeta*: *Titaeta* 属; *Pyrenochaetopsis*: 拟棘壳孢属; *Setophoma*: 棘壳孢菌属; *Pyrenochaeta*: 须壳孢属; *Sordariomycetes*: 未鉴定粪壳菌纲; *Acaulium*: 无茎真菌属; GS13: 未鉴定 GS13 纲; *Ascobolus*: 粪盘菌属; *Pezizales*: 未鉴定盘菌目; *Stephanosporaceae*: 冠孢伞科; OTU 差异系统发育进化树为设施与露天大田土壤间具有显著差异 ($P < 0.05$) 的真菌 OTU, 叶片不同颜色表示显著富集的分组, 叶片大小与平均相对丰度成正比, 展示标签为相对丰度前 50 的 OTU 所在科或属

中显著富集; 动物病原菌-真菌寄生菌-未定义腐生真菌-真菌寄生菌-土壤腐生菌-未定义腐生菌-木质腐生真菌、丛枝菌根真菌等 13 种功能类群显著在大田土壤中富集; 不同地理位置设施栽培对土壤真菌功能类群组成的影响具有差异, 如内生菌-真菌寄生菌-植物病原菌在吴忠市利通区和青铜峡市大田土壤中较设施土壤显著富集, 而在银川市兴庆区则表现相反 (图 6)。

2.5 环境因子对土壤真菌群落多样性的影响

通过随机森林分析环境因子对所有土壤、设施土壤和大田土壤真菌群落 α 和 β 多样性的平均预测重要性。所有土壤样本中, AP、 NO_3^- -N、EC、MAT、pH、MAP 和 AK 对真菌 NMDS1 值具有显著影响, NO_3^- -N、AP 和 MAT 对真菌 Shannon 多样性指数具有显著影响; 大田土壤中, NO_3^- -N、EC 以及 EC、 NO_3^- -N、pH 分别对土壤真菌 NMDS1 值和 Shannon 多样性指数具有显著影响; 设施土壤中, MAT、AK、MAP 和 AP 对真菌群落 NMDS1 值具有显著影响, MAT、MAP 对真菌 Shannon 多样性指数具有显著影响 (图 7)。

根据随机森林预测结果选择关键因子 AP、 NO_3^- -N、MAT 分别与设施土壤和露天大田土壤真菌 NMDS1 值、Shannon 多样性指数进行相关性分析, 结果发现, AP 与设施土壤真菌 NMDS1 值呈显著负相关关系 ($P < 0.01$),

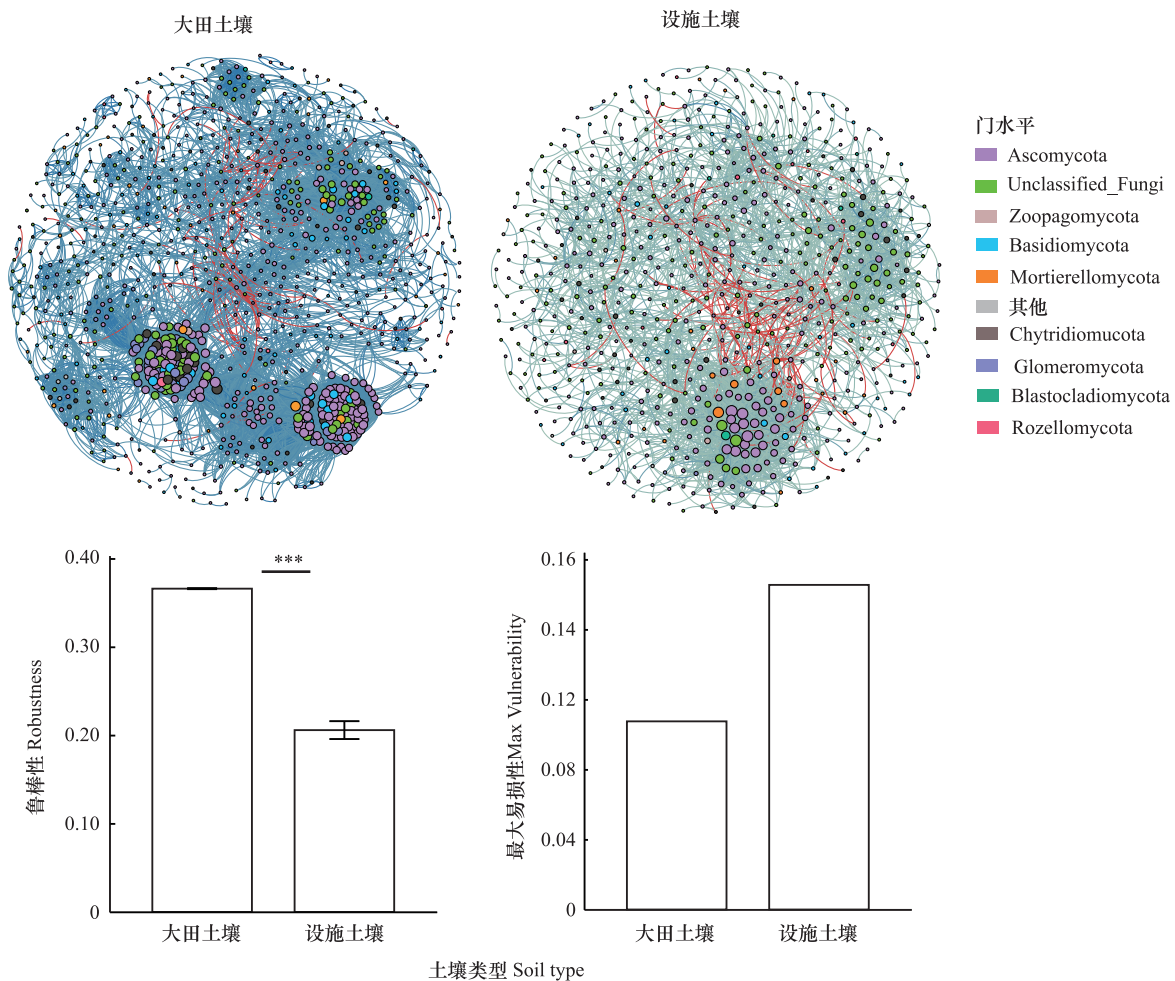


图5 设施与露天大田土壤真菌群落共现网络分析及网络结构稳定性评估

Fig.5 Co-occurrence network analysis and network structure stability assessment of fungal communities in the greenhouse and open field soils

Ascomycota; 子囊菌门; Basidiomycota; 担子菌门; Chytridiomycota; 壶菌门; Blastocladiomycota; 芽枝霉门; Unclassified__Fungi; 未鉴定真菌; Mortierellomycota; 被孢霉门; Glomeromycota; 球囊菌门; Rozellomycota; 罗兹菌门; Zoopagomycota; 捕虫霉门; 其他; 其他门; 误差线表示标准误, “***”表示经 *T*-test 检验显著性 $P < 0.001$

$\text{NO}_3\text{-N}$ 与露天大田土壤真菌 NMDS1 值和 Shannon 多样性指数呈显著 ($P < 0.05$) 负相关关系, MAT 与设施土壤真菌 NMDS1 值呈显著 ($P < 0.05$) 负相关关系 (图 8)。

3 讨论

3.1 设施栽培降低了土壤真菌群落多样性及网络复杂性和稳定性

土壤微生物群落多样性被认为是衡量土壤多功能性和稳定性的重要指标, 较高的微生物多样性通常表现出更加稳定的土壤生态网络和更加多样化的功能^[24–25]。同时, 微生物多样性对多功能性的影响是通过网络复杂性间接驱动的, 更高的微生物多样性可以通过确保微生物之间更大的关联复杂性来支持生态多功能性^[26]。诸多研究表明, 土壤微生物丰度、多样性、组成结构和网络复杂性受到土地利用方式、利用强度、地理位置等条件的影响^[27–30]。

在本研究中, 观察到设施土壤中真菌 Pielou 均匀度指数、Shannon 多样性指数、平均最近分类单元距离和平均成对距离均显著低于大田土壤, 真菌数量在设施栽培土壤较露天大田土壤虽然无显著差异, 但总体表现

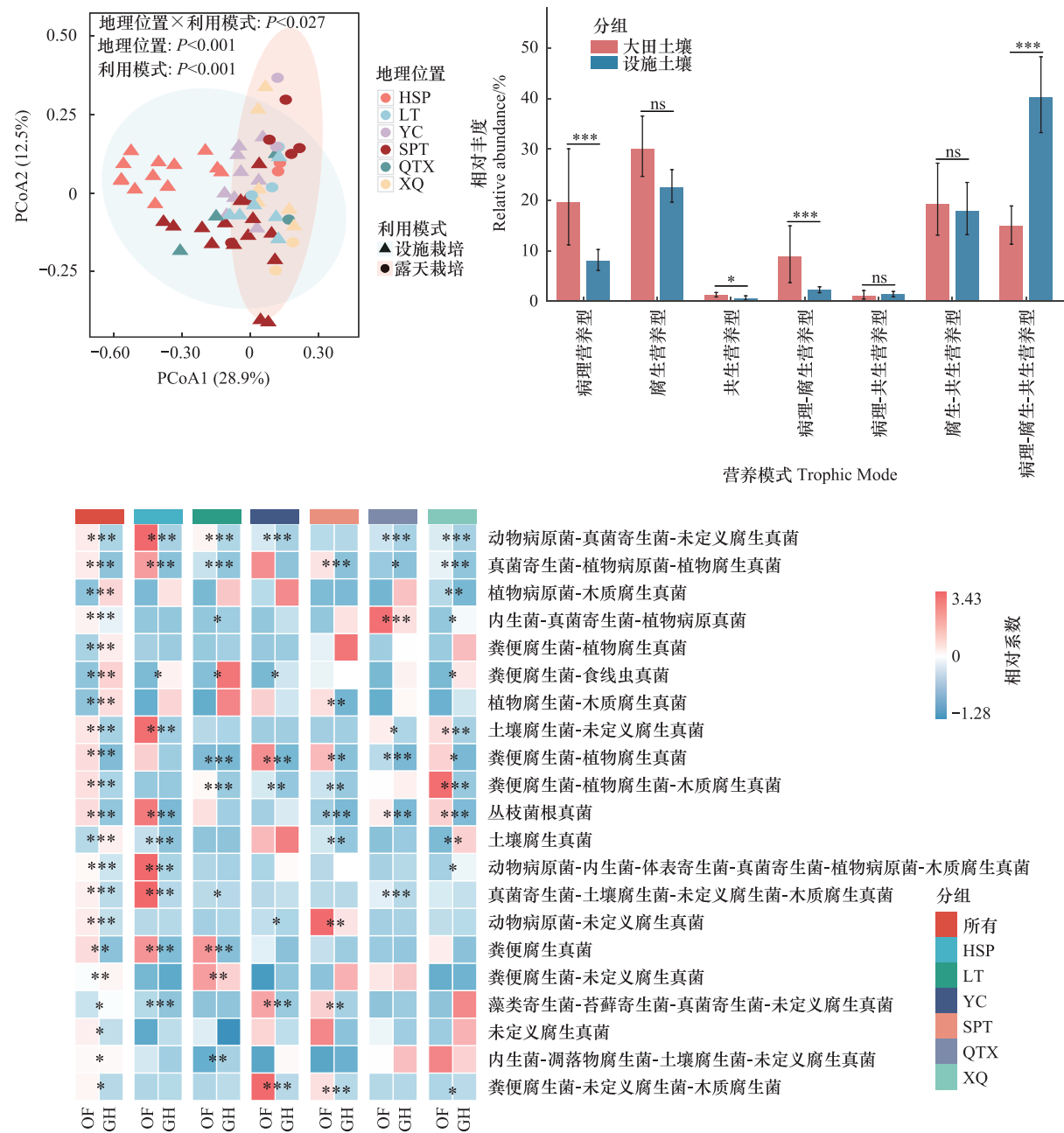


图6 设施与露天大田土壤真菌功能类群的主坐标分析(PCoA) 及不同营养模式真菌相对丰度差异

Fig.6 Principal coordinates analysis (PCoA) of soil fungal functional guild composition and their differences in relative abundance between the greenhouse and open field soils

热图展示 21 种在设施和露天大田土壤间存在显著差异 ($P < 0.05$) 的功能类群;采用 T -test 检验设施土壤与露天大田土壤间真菌不同营养模式和功能类群相对丰度的差异显著性,空白和“ns”表示无显著性差异,“*”、“**”和“***”分别表示 $P < 0.05$ 、0.01 和 0.001,误差线表示标准误

为设施土壤真菌丰度高于露天大田土壤,该结果与王凯莉等^[31]的研究结果一致,在达到一定种植年限后,土壤真菌数量随种植年限逐渐增加而多样性逐渐降低。本研究中土壤真菌数量在设施和大田土壤中差异不显著可能是由于采集的设施栽培土壤样本种植年限差异导致的,如刘莹莹等^[32]发现,设施栽培对土壤真菌数量的影响与种植年限有关,设施栽培土壤真菌数量在种植 10 年时达到最低水平,在种植 12 年后土壤真菌数量显著增加。进一步的,通过共现网络分析发现,尽管设施土壤拥有更多的真菌数量,但设施土壤真菌网络复杂

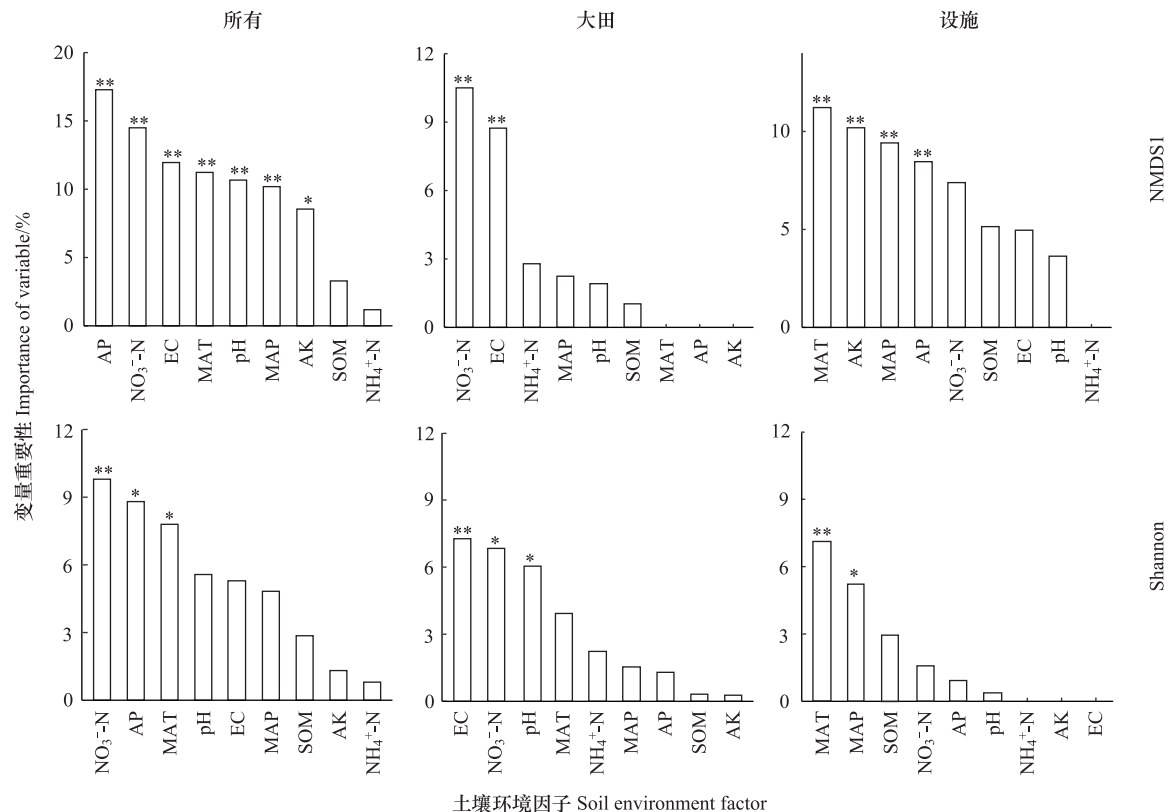


图7 环境因子对设施与露天大田土壤真菌 α 和 β 多样性平均重要性随机森林预测

Fig.7 Random forest prediction of the average importance of environmental factors on the soil fungal alpha and beta diversity in the greenhouse and open field soils

EC:土壤电导率 Electrical conductivity; SOM:土壤有机质 Soil organic matter; AP:速效磷 Available phosphorus; AK:速效钾 Available potassium; NH₄⁺-N:土壤铵态氮 Ammonium nitrogen; NO₃⁻-N:硝态氮 Nitrate nitrogen; MAT:年均温 Average annual temperature; MAP:年均降水量 Average annual precipitation; NMDS1:非度量多维排列 Non-metric multidimensional scaling 分析 1 轴结果; Shannon:Shannon 多样性指数; 随机森林环境因子变量重要程度显著性由“rFPermute”包计算得出, “*”、“**”分别表示 $P < 0.05$ 、 0.01

性和稳定性均低于大田土壤,与真菌群落多样性的变化趋势一致,该结果与 Shi 等^[33]在细菌群落中的研究结果类似。

以上结果表明,土壤真菌网络的复杂性和稳定性受到群落多样性的影响,更高的群落多样性具有更加复杂且稳定的微生物网络,该结果与张君红等^[26]研究结果一致。因此设施栽培通过影响土壤真菌群落的多样性降低土壤真菌网络的复杂性和稳定性,进而削弱了土壤生态系统的稳定性和多功能性。

3.2 设施栽培改变了土壤真菌群落及其功能类群的组成和结构

众所周知,土壤微生物群落组成及其多功能性对于维持土壤健康和生态功能至关重要^[34—35]。土地利用方式将引起土壤微生物群落组成的变化,进一步的也将影响土壤微生物功能类群的组成和结构变化。王喜英等^[36]发现,种植 3 年以上的设施菜地土壤 nosZ 型反硝化细菌丰度较露天菜地土壤显著降低;宋达成等^[37]发现,与耕地相比,退耕显著改变了土壤中碳固定、氮代谢相关土壤微生物和功能基因丰度。本研究发现,设施栽培显著改变了土壤真菌群落的组成和结构,土壤真菌功能类群的组成和结构与真菌群落的变化类似。设施栽培显著增加了土壤中多级营养型(病理-腐生-共生)真菌和植物病原真菌相关功能类群相对丰度,降低了土壤中单一病理营养型真菌和丛枝菌根真菌等共生营养型有益真菌的相对丰度;相对的,土壤真菌群落组成的变化与之表现一致,设施土壤中腐质霉属、镰刀菌属、新赤壳属等多级营养型植物病原菌相对丰度显著提高,而球囊菌门这一有益共生营养型真菌相对丰度显著降低。球囊菌门中的真菌多被报道为有益的共生营养型

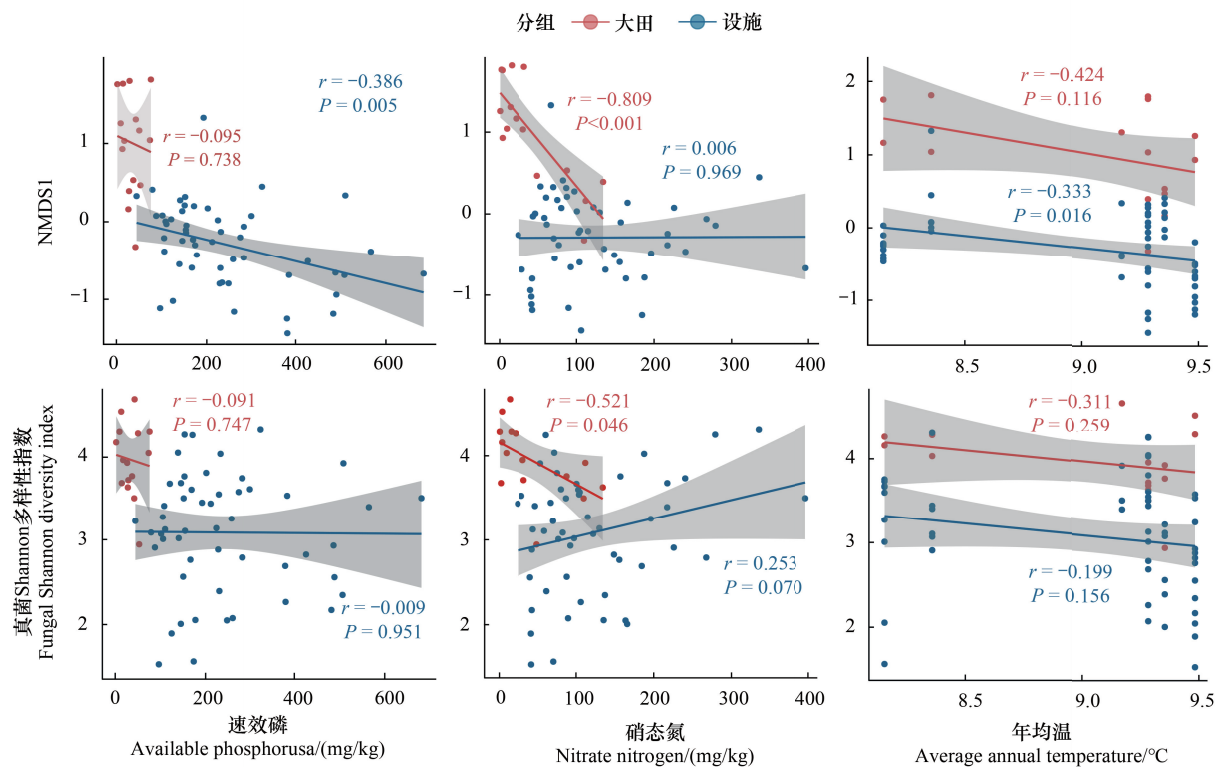


图8 关键环境因子与设施和露天大田土壤真菌 α 和 β 多样性线性回归分析

Fig.8 Linear regression analysis between key environmental factors and soil fungal α and β diversity in the greenhouse and open field soils

r 表示 Pearson 相关系数;灰色条带表示 95%置信区间

真菌,其中不乏大量的丛枝菌根真菌^[38],具有促进植物吸收氮、磷等营养元素,增强植物对土传病害和干旱的抗逆性等功能^[39]。设施土壤病原菌的富集和有益菌的减少与前人研究结果一致,如蔡祖聪等^[40]指出高强度的集约化设施栽培模式下,土壤中病原微生物的逐渐积累,有益微生物的减少,将引致土传病害的爆发,成为了制约设施农业可持续发展的重大难题。本研究中,设施土壤单一病理营养型真菌的减少,而更加稳定且难以杀灭的多级营养型病原菌的增加,可能也是设施栽培土壤质量衰退的重要表现。

3.3 设施栽培改变了影响土壤真菌群落多样性的关键环境因子

本研究发现,土壤养分因子(速效磷、硝态氮)和气候因子(年均温)是所有土壤样本预测真菌群落 α 和 β 多样性变化的关键因子,该结果与以往研究一致。Thormann^[41]的研究表明,养分和管理措施等对土壤真菌群落具有显著的影响;董炜灵^[42]等发现,土壤温度对土壤真菌群落结构具有显著影响。

同时,本研究发现,气候因子(年均温)是设施土壤真菌群落变化最重要的影响因素,养分因子(硝态氮)则是大田土壤真菌群落变化最重要的影响因素。年均温的变化与设施土壤真菌 β 多样性呈显著相关关系,土壤环境温度的变化对于土壤真菌群落的结构往往具有重要影响,如 Xiao 等^[43]通过大尺度下稻田土壤微生物 β 多样性的纬度分布格局研究,发现微生物 β 多样性随着纬度的增加显著降低。然而,设施栽培人为调控了土壤环境温度,小区域范围内大气温度变化对设施土壤温度影响很小,这一结果可能更多表明的是地理位置差异带来的土壤异质性和栽培管理方式差异对土壤真菌群落结构的影响,该结果也与本研究中 VPA 分析发现地理位置差异对土壤真菌群落结构具有最高解释度的结果表现一致。土壤硝态氮含量与大田土壤真菌 β 多样性和 Shannon 多样性呈显著负相关关系。何睿橦等^[44]的研究发现,铵硝无机态氮的施用显著改变了真菌群落结构,降低了真菌群落多样性,该结果与其表现一致。同时,本研究发现当土壤硝态氮含量增加到一定程度时,土壤真菌群落多样性不再受其影响。设施土壤具有较高的硝态氮含量,这也应是设施土壤真菌群落

不受硝态氮影响的主要原因。

4 结论

宁夏地区设施栽培显著降低了土壤真菌群落多样性和真菌网络的复杂性与稳定性,改变了土壤真菌群落结构,进一步的也改变了土壤真菌功能类群的组成和结构。主要表现为球囊菌门等有益菌和共生营养型真菌相对丰度降低,镰刀菌属、腐质霉属、新赤壳属等多级营养型植物病原真菌相对丰度的增加。尽管设施栽培引起真菌群落 α 多样性下降的趋势在不同地区或土壤类型中较为一致,但设施栽培所引起的土壤真菌群落组成、结构和功能变化具有地区化差异。设施栽培改变了影响土壤真菌群落多样性的关键环境因子,年均温代表的土壤异质性和栽培管理方式差异是设施土壤真菌群落多样性最重要的影响因素,而硝态氮代表的养分差异是大田土壤真群落多样性最重要的影响因素。在未来研究和设施生产实践中,一方面应关注设施土壤病原菌富集和有益微生物减少的问题,制定合理的生物调控措施以提升土壤生物肥力和健康;另一方面应明确具体种植管理措施对土壤生物健康的影响及其在不同土壤地区或土壤类型中的差异,为完善区域化设施农业管理标准、保障当地设施农业可持续发展提供理论和技术支撑。

参考文献 (References):

- [1] 李天来. 设施蔬菜产业发展(一) 我国设施蔬菜产业发展现状及展望. 中国蔬菜, 2023(9): 1-6.
- [2] 郭文忠, 李思, 弓瑶, 赵倩, 温淑萍, 李瑾, 冯献. 乡村振兴背景下宁夏蔬菜产业发展的科技需求与建议. 宁夏农林科技, 2022, 63(1): 60-63.
- [3] 蔡祖聪. 我国设施栽培养分管理中待解的科学和技术问题. 土壤学报, 2019, 56(1): 36-43.
- [4] Peay K G, Kennedy P G, Talbot J M. Dimensions of biodiversity in the earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14: 434-447.
- [5] Crowther T W, van den Hoogen J, Wan J, Mayes M A, Keiser A D, Mo L, Averill C, Maynard D S. The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 2019, 365(6455): eaav0550.
- [6] Hug L A, Thomas B C, Sharon I, Brown C T, Sharma R, Hettich R L, Wilkins M J, Williams K H, Singh A, Banfield J F. Critical biogeochemical functions in the subsurface are associated with bacteria from new phyla and little studied lineages. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(1): 159-173.
- [7] Schadt C W, Rosling A. Comment on "Global diversity and geography of soil fungi". *Science*, 2015, 348(6242): 1438.
- [8] Yang T, Tedersoo L, Liu X, Gao G F, Dong K, Adams J M, Chu H Y. Fungi stabilize multi-Kingdom community in a high elevation timberline ecosystem. *iMeta*, 2022, 1(4): e49.
- [9] Liu S G, García-Palacios P, Tedersoo L, Guirado E, van der Heijden M G A, Wagg C, Chen D M, Wang Q K, Wang J T, Singh B K, Delgado-Baquerizo M. Phylotype diversity within soil fungal functional groups drives ecosystem stability. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6: 900-909.
- [10] Thomson B C, Tisserant E, Plassart P, Uroz S, Griffiths R I, Hannula S E, Buée M, Mougél C, Ranjard L, Van Veen J A, Martin F, Bailey M J, Lemanceau P. Soil conditions and land use intensification effects on soil microbial communities across a range of European field sites. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 403-413.
- [11] Romdhane S, Spor A, Banerjee S, Breuil M C, Bru D, Chabbi A, Hallin S, van der Heijden M G A, Saghai A, Philippot L. Land-use intensification differentially affects bacterial, fungal and protist communities and decreases microbiome network complexity. *Environmental Microbiome*, 2022, 17(1): 1.
- [12] 裴广廷, 孙建飞, 贺同鑫, 胡宝清. 长期人为干扰对桂西北喀斯特草地土壤微生物多样性及群落结构的影响. 植物生态学报, 2021, 45(1): 74-84.
- [13] 孙文庆, 康亚龙, 刘建国, 蒋桂英. 加工番茄连作对土壤微生物群落多样性的影响. 西北农业学报, 2017, 26(7): 1099-1110.
- [14] Dang K K, Ji L D, Slaughter L C, Hou J F, Shen M C, Li J A, Dong Y H. Synergistic changes of rhizosphere bacterial community and soil properties in greenhouse soils under long-term tomato monoculture. *Applied Soil Ecology*, 2023, 183: 104738.
- [15] Li Y, Chi J L, Ao J, Gao X M, Liu X H, Sun Y L, Zhu W W. Effects of different continuous cropping years on bacterial community and diversity of cucumber rhizosphere soil in solar-greenhouse. *Current Microbiology*, 2021, 78(6): 2380-2390.
- [16] 孔晨晨, 张世文, 王维瑞, 颜芳, 宋孝心, 郭丹丹. 不同连作年限设施农用地土壤有机碳与细菌群落功能特征. 农业机械学报, 2024, 55(2): 326-337.
- [17] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 146-195.
- [18] Durán P, Thiergart T, Garrido-Oter R, Agler M, Kemen E, Schulze-Lefert P, Hacquard S. Microbial interkingdom interactions in roots promote *Arabidopsis* survival. *Cell*, 2018, 175(4): 973-983.e14.
- [19] Liu L L, Chen S H, Zhao J, Zhou X, Wang B Y, Li Y L, Zheng G Q, Zhang J B, Cai Z C, Huang X Q. Watermelon planting is capable to restructure the soil microbiome that regulated by reductive soil disinfection. *Applied Soil Ecology*, 2018, 129: 52-60.
- [20] Huang X Q, Zhao J, Zhou X, Zhang J B, Cai Z C. Differential responses of soil bacterial community and functional diversity to reductive soil

- disinfestation and chemical soil disinfestation. *Geoderma*, 2019, 348: 124-134.
- [21] 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 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: 335-336.
- [22] 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(4): 343-348.
- [23] Nguyen N H, Song Z, 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.
- [24] Shu X Y, He J, Zhou Z H, Xia L L, Hu Y F, Zhang Y L, Zhang Y Y, Luo Y Q, Chu H Y, Liu W J, Yuan S, Gao X S, Wang C Q. Organic amendments enhance soil microbial diversity, microbial functionality and crop yields: a ta-analysis. *The Science of the Total Environment*, 2022, 829: 154627.
- [25] Torsvik V, Øvreås L. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, 2002, 5(3): 240-245.
- [26] 张君红, 王健宇, 孟泽昕, 何佳, 董政宏, 刘凯茜, 陈文青. 土壤微生物多样性通过共现网络复杂性表征高寒草甸生态系统多功能性. *生态学报*, 2022, 42(7): 2542-2558.
- [27] 钟文辉, 蔡祖聪. 土壤管理措施及环境因素对土壤微生物多样性影响研究进展. *生物多样性*, 2004, 12(4): 456-465.
- [28] Lynn T M, Zhuran M, Wang L F, Ge T D, Yu S S, Kyaw E P, Latt Z K, Htwe T M. Effect of land use on soil properties, microbial abundance and diversity of four different crop lands in central Myanmar. *3 Biotech*, 2021, 11(4): 154.
- [29] Kamgan Nkuekam G, Cowan D A, Valverde A. Arable agriculture changes soil microbial communities in the South African Grassland Biome. *South African Journal of Science*, 2018, 114(5/6): 77-83.
- [30] 蔡芸霜, 张建军, 钟丽雯, 陆双龙, 黄丽排, 闫妍, 罗为群, 朱同彬, 胡宝清. 桂西北峰丛洼地农作区土壤真菌多样性对不同耕作模式的响应. *生态学报*, 2021, 41(12): 4886-4899.
- [31] 王凯莉. 设施长期连作对土壤微生物生态特征和农业有益微生物菌群的影响[D]. 镇江: 江苏大学, 2021.
- [32] 刘莹莹, 王丽丽, 杨殿林, 赖欣. 不同连作年限对设施农田土壤微生物群落的影响. *天津农林科技*, 2020(3): 8-12, 16.
- [33] Shi S J, Nuccio E, Herman D J, Rijkers R, Estera K, Li J B, da Rocha U N, He Z L, Pett-Ridge J, Brodie E L, Zhou J Z, Firestone M. Successional trajectories of rhizosphere bacterial communities over consecutive seasons. *mBio*, 2015, 6(4): e00746.
- [34] Liu L L, Huang X Q, Zhang J B, Cai Z C, Jiang K, Chang Y Y. Deciphering the relative importance of soil and plant traits on the development of rhizosphere microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 148: 107909.
- [35] Goldford J E, Lu N X, Bajić D, Estrela S, Tikhonov M, Sanchez-Gorostiaga A, Segrè D, Mehta P, Sanchez A. Emergent simplicity in microbial community assembly. *Science*, 2018, 361(6401): 469-474.
- [36] 王喜英, 赵辉, 谭智勇, 余高. 设施菜地种植年限对土壤 *nosZ* 型反硝化微生物群落结构和丰度的影响. *江苏农业科学*, 2022, 50(9): 240-247.
- [37] 宋达成, 赵文智, 李广宇, 王理德, 马瑞, 任珩, 吴昊. 退耕对民勤绿洲土壤碳氮循环关键微生物及功能基因的影响. *生态学报*, 2024, 44(2): 805-818.
- [38] Koide R T, Mosse B. A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza*, 2004, 14(3): 145-163.
- [39] 郭艳娥, 李芳, 李应德, 段廷玉. AM 真菌促进植物吸收利用磷元素的机制. *草业科学*, 2016, 33(12): 2379-2390.
- [40] 蔡祖聪, 黄新琦. 土壤学不应忽视对作物土传病原微生物的研究. *土壤学报*, 2016, 53(2): 305-310.
- [41] Thormann M N. Diversity and function of fungi in peatlands: a carbon cycling perspective. *Canadian Journal of Soil Science*, 2006, 86: 281-293.
- [42] 董炜灵, 尹华群, 刘学端, 宋阿琳, 范分良. 土壤性质对真菌温度敏感性的影响. *中国土壤与肥料*, 2018(2): 127-134.
- [43] Xiao X, Zhang N, Ni H W, Yang Y F, Zhou J Z, Sun B, Liang Y T. A latitudinal gradient of microbial β -diversity in continental paddy soils. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(4): 909-919.
- [44] 何睿樟. 铵硝无机氮配施对刨花楠细根性状及土壤微生物的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2022.