土 壤 学 报
Acta Pedologica Sinica

DOI: 10.11766/trxb202404100150

施启欢，张艳杰，周桂香，张佳宝，张丛志，鲁顺保，贾春花，刘明凤. 长期秸秆还田对土壤丛枝菌根真菌及其生态网络的影响[J]. 土壤学报，2024，

SHI Qihuan, ZHANG Yanjie, ZHOU Guixiang, ZHANG Jiabao, ZHANG Congzhi, LU Shunbao, JIA Chunhua, LIU Mingfeng. Effects of Long-term Straw Return on Soil Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Their Ecological Network[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024,

长期秸秆还田对土壤丛枝菌根真菌及其生态网络的影响 *

施启欢 [1,2]，张艳杰 [1†]，周桂香 [2]，张佳宝 [2]，张丛志 [2]，鲁顺保 [1]，贾春花 [2]，刘明凤 [2]

（1. 江西师范大学生命科学学院，南昌 330022；2. 中国科学院封丘农业生态试验站（中国科学院南京土壤研究所），南京 211135）

摘　要：丛枝菌根真菌在土壤微生物生态网络中发挥着至关重要的作用，与 80%左右的植物可形成共生结构，是可持续土壤管理的关键组成部分。为揭示华北平原潮土区丛枝菌根真菌群落及其生态网络对秸秆还田的响应机制，选择长期小麦-玉米轮作下不同秸秆还田处理的试验地，应用高通量测序和生态网络等方法，阐明不同秸秆还田方式及施肥处理下土壤丛枝菌根真菌群落组成、网络互作关系及其与土壤养分的关系。试验共设置 5 个处理，具体为：T1，秸秆移除+PK 肥；T2，秸秆覆盖+PK 肥；T3，秸秆移除+NPK 肥；T4，秸秆覆盖+NPK 肥；T5，秸秆掩埋+NPK 肥。结果表明：（1）秸秆还田配施 NPK 肥处理降低土壤 pH，显著提高了土壤有机质、全氮、铵态氮、速效钾和有效磷的含量 ($P < 0.05$)。秸秆掩埋配施氮肥有利于增加土壤养分含量。（2）不同秸秆还田方式和氮肥施用量处理显著影响了丛枝菌根真菌群落组成，而群落 alpha 多样性无显著差异，球囊霉属和类球囊霉属是潮土丛枝菌根真菌群落的主要优势属。（3）共现网络分析得到 7 个生态网络模块，其中模块 VI 中物种丰度与土壤养分指标（包括有机质、硝态氮、有效磷、速效钾和全氮）和乙酰氨基葡萄糖苷酶呈显著正相关 ($P < 0.05$)，与 pH 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。因此不同秸秆还田方式可以通过改善土壤理化性质、调节土壤微生物群落结构和多样性及调节丛枝菌根真菌网络互作关联等方式调控土壤肥力。研究结果对加强土壤健康管理和可持续农业发展具有重要意义。

关键词：秸秆还田；丛枝菌根真菌；土壤肥力；网络分析

中图分类号：S154.1　　**文献标志码：**A

Effects of Long-term Straw Return on Soil Arbuscular Mycorrhizal Fungi and

---

* 国家重点研发计划项目（2022YFD1500401, 2022YFD1500203）和现代农业产业技术体系专项资金（CARS-03-15，CARS-52）资助 Supported by the National Key R&D Program of China (Nos. 2022YFD1500401, 2022YFD1500203) and the China Agriculture Research System (Nos. CARS-03-15, CARS-52)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yanjiezhang0710@126.com

作者简介：施启欢（2000—），女，江西赣州人，硕士研究生，主要从事微生物及土壤生态学研究。E-mail: sqh18870778947@163.com

收稿日期：2024-04-10；收到修改稿日期：2024-07-23；网络首发日期（www.cnki.net）：http://pedologica.issas.ac.cn

Their Ecological Network

SHI Qihuan[1,2], ZHANG Yanjie[1†], ZHOU Guixiang[2], ZHANG Jiabao[2], ZHANG Congzhi[2], LU Shunbao[1], JIA Chunhua[2], LIU Mingfeng[2]

(1. *School of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang* 330022, *China*; 2. *Fengqiu Argo-Ecological National Experimental Station, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing* 211135*, China*)

Abstract:【Objective】Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) play a crucial role in soil microbial ecological networks and can form symbiotic structures with about 80% of plants, making them a key component of sustainable soil management. 【Methods】In order to reveal the response mechanism of soil AMF and their ecological network to straw return in the fluvo-aquic soil area of North China Plain, experimental plots with different straw return treatments were chosen under long-term wheat-maize rotation, and high-throughput sequencing and ecological network analyses were applied to elucidate the composition of soil mycorrhizal practices and fertilization treatments. The experiment was set up with five treatments and three replications, including T1: straw removal + PK fertilizer; T2: straw mulching + PK fertilizer; T3: straw removal + NPK fertilizer; T4: straw mulching + NPK fertilizer; and T5: straw burying + NPK fertilizer.【Results】The results showed that: (1) Straw incorporation with NPK fertilizer significantly decreased soil pH and increased the content of soil organic matter, total nitrogen, ammonium nitrogen, available potassium, and available phosphorus ($P < 0.05$). This suggests that the combination of straw and NPK fertilizer is effective in enhancing soil fertility. (2) Different treatments of straw burial and nitrogen fertilizer application significantly affected the community composition of AMF, however, there was no significant difference in the alpha diversity of the communities. Nevertheless, *Glomus* and *Paraglomus* were the main dominant genera of the AMF community in the fluvo-aquic soil, highlighting their important role in these ecosystems. (3) Co-occurrence network analysis revealed seven distinct ecological network modules. Notably, the species abundance in module VI showed a significant positive correlation with several soil nutrient indices, including organic matter, nitrate nitrogen, available phosphorus, available potassium, and total nitrogen ($P < 0.05$). This module also exhibited a significant positive correlation with N-acetylglucosaminidase activity, an enzyme involved in nitrogen cycling ($P < 0.05$). Conversely, the species abundance in module VI was significantly negatively correlated with soil pH ($P < 0.05$).【Conclusion】Different straw returning methods can effectively regulate soil fertility by improving soil physicochemical properties, modulating the structure and diversity of soil microbial communities, and adjusting AMF network interactions. By understanding the complex interactions between AMF communities and soil management practices, we can develop more effective strategies for maintaining soil health and productivity. This research provides valuable insights into the mechanisms by which straw returning and fertilization treatments influence AMF communities and their ecological networks, offering a foundation for future studies and practical applications in sustainable agriculture.

Key words: Straw return; Arbuscular mycorrhizal fungi; Soil fertility; Network analysis

秸秆作为一种农业废弃物，对减少化肥使用、促进土壤固碳、保持土壤肥力、减少环境污染发挥着关键作用，秸秆还田因其多方面效益而受到广泛的应用[1]。秸秆还田通过改善土壤结构和肥力来增强土壤健康，有助于提高土壤有机质含量，从而改善土壤结构、持水能力和养分利用率[2]。秸秆还田还会影响土壤中微生物群落，对土壤养分循环和土壤健康起着至关重要的作用[3-4]。然而，秸秆还田率和氮肥的使用需要平衡，以维持土壤生态系统的平衡，并且秸秆还田效益受还田方式、作物类型、环境、还田方式等多种因素影响[4]。因此，研究秸秆还田对土壤养分和微生物群落的影响在农业生产中至关重要。

丛枝菌根真菌(AMF)是一种普遍存在的土壤真菌，可与 80%以上的陆生植物形成共生

关系，可协助宿主植物获取养分（如大量营养元素磷（P）和氮（N）），并从植物中获取碳水化合物和脂类作为回报[5]。AMF 菌丝分泌的蛋白质和糖类物质能够凝聚土壤颗粒，增加土壤通气性和透水性，同时其分泌的有机酸能够溶解难溶性矿物质，提高土壤养分有效性[6]。并且 AMF 作为养分交换的通道，能够促进地上和地下部分进行养分交流，在土壤生态系统养分循环中起重要调节作用[7]。AMF 对土壤肥力、植物生产力和生态系统稳定性的贡献，以及与其他土壤微生物的相互作用，使其成为可持续土壤管理的关键组成部分[8]。因此，深入研究 AMF 群落结构变化及其影响因素，对于指导农业生产实践具有重要参考价值。

秸秆还田对 AMF 有重要的影响，而 AMF 在秸秆还田过程中亦扮演着关键角色。有研究表明，秸秆还田增加了土壤有机质的含量，为 AMF 提供了更多的营养来源[9]，同时改善了土壤的物理结构[10]，促进其生长和繁殖。AMF 对于秸秆还田的响应还体现在群落组成和丰度的变化上，不同的秸秆还田方式显著影响 AMF 的多样性和群落结构，尤其是球囊霉属（*Glomus*）和类球囊霉属（*Paraglomus*）[11]。丛枝菌根真菌在秸秆还田过程中发挥着多方面的重要作用，AMF 通过其菌丝网络扩展根系的吸收范围，尤其是对磷的吸收有显著的促进作用，这对于秸秆还田后土壤中磷的有效利用尤为重要[12]。AMF 在土壤生态网络中的作用复杂，涉及与其他微生物和植物的多重相互作用，需要进一步研究这些相互作用如何影响 AMF 的生态功能和土壤健康[13]。尽管已有研究表明秸秆还田对 AMF 群落有显著影响，但长期秸秆还田对 AMF 群落结构和功能的持续影响仍需进一步研究。

基于以上研究背景与现状，本研究针对华北平原潮土，依托中国科学院封丘农业生态试验平台，采用 18S rRNA 高通量测序技术分析不同秸秆还田方式及施肥处理对土壤养分、AMF 群落结构和组成特征、AMF 群落互作关系的影响，应用网络分析构建土壤丛枝菌根真菌群落间的分子生态网络和生态模块，建立养分与网络模块之间的关联，探索华北地区土壤生态系统中 AMF 群落结构与土壤养分之间的关联机制，以期为优化农业生产实践、提高土壤肥力、促进秸秆资源化利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2011 年中国科学院封丘农业生态试验站内开展（35º 01′N，114º 32′E）。试验地气候类型为半干旱半湿润的暖温带季风气候，年平均气温 13.9 ℃，年平均降水量 615 mm，土壤类型为黄河冲积物潮土，种植模式为夏玉米-冬小麦轮作。试验共设置 5 个处理，3 次重复，具体为 T1: 秸秆移除+PK 肥；T2: 秸秆覆盖+PK 肥；T3: 秸秆移除+NPK 肥；T4: 秸秆覆盖+NPK 肥；T5: 秸秆掩埋+NPK 肥；试验中施用的肥料包括氮肥（210 kg·hm^{-2}），磷肥（P_2O_5 157 kg·hm^{-2}）、钾肥（K_2O 105 kg·hm^{-2}）。试验初耕层土壤的基本肥力指标、秸秆还田的具体方法及各小区具体布置情况详见文献[14]。

1.2 样品采集与分析

2022 年 6 月小麦成熟收获后，各小区使用直径 5 cm 的土钻按五点法采集 0～20 cm 耕层土壤，装入自封袋，冰袋保鲜运回实验室。室内去除其中的植物残体、石头等杂质后，过 2 mm 筛，一份-80 ℃保存用于 DNA 提取，另一份风干测定养分指标。土壤养分指标按照《土壤农业化学分析》进行测定[15]。土壤 pH 使用 pH 计测定；土壤有机碳（SOC）采用重铬酸钾氧化—外加热法测定；全氮（TN）、全磷（TP）和全钾（TK）分别采用凯氏定氮法、硫酸-高氯酸消煮—钼锑抗比色法和氢氧化钠熔融—火焰光度法测定；有效磷（AP）采用碳酸氢钠浸提—钼锑抗比色法；速效钾（AK）采用乙酸铵提取—火焰光度计法；乙酰氨基葡萄糖苷酶活性（NAG）采用多孔板荧光分析法。

1.3 序列分析

使用 Fast DNA Spin Kit for Soil 试剂盒（MP Bio, USA）提取土壤 DNA；提取的 DNA 样品利用 1%琼脂糖凝胶电泳进行检测抽提的基因组 DNA；PCR 采用 Trans GenAP221-02（Trans Start Fast Pfu DNA Polymerase)；扩增片段为功能基因 AMF 区，片段大小 300bp(带有 barcode)；选用 AMV4.5NF（5’-AAGCTCGTAGTTGAATTTCG-3’）和 AMDGR（5’-CCCAACTATCCCTATTAATCAT-3’）为 AMF 18S 特异性引物；于 Illumina MiSeq 平台进行文库制备和高通量测序；将同一样品的 PCR 产物合后用 2%琼脂糖凝胶电泳检测，使用 Axy Prep DNA 凝胶回收试剂盒切胶回收 PCR 产物；运用 QIIME2（Quantitative Insights into Microbial Ecology）软件包，以 NCBI nt 数据库为参考，使用 RDP classifier 方法对 ASVs 进行物种注释，分别在门（Phylum）、纲（Class）、目（Order）、科（Family）、属（Genus）和种（Species）分类水平上统计不同处理下 AMF 的群落组成及其物种丰度等。

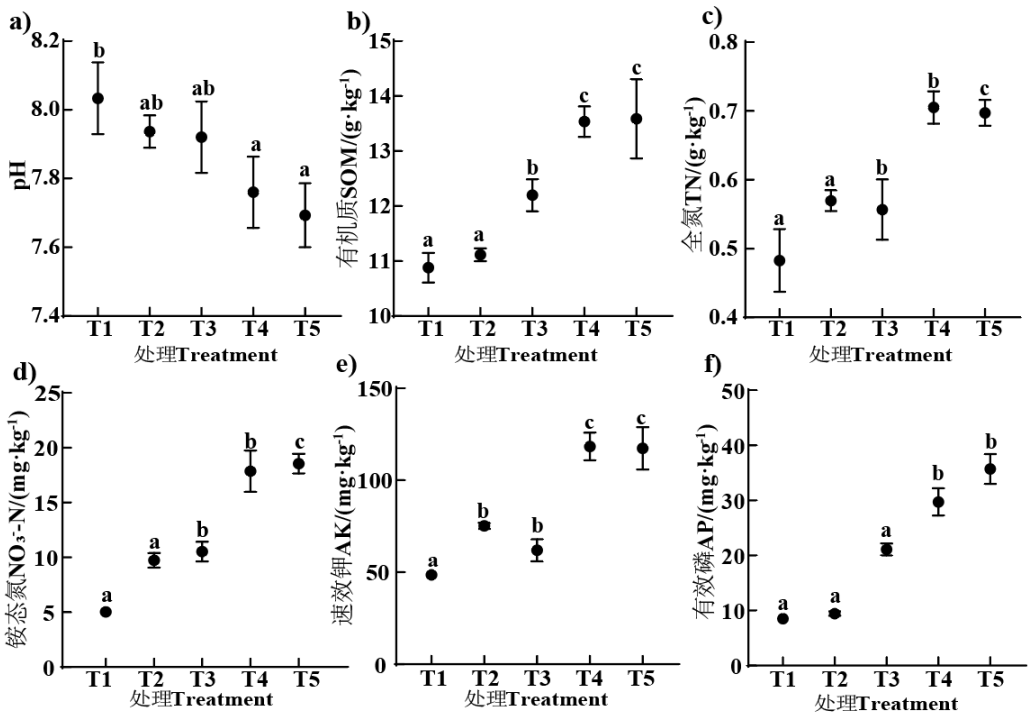
1.4 数据处理

实验数据用 Excel 2019 整理，SPSS 26.0 对处理进行单因素方差分析，并采用单因素(one-way ANOVA) 与邓肯检验(Duncan test)进行处理间显著性检验（$P< 0.05$）；Chao1 指数、ACE 指数、Simpson 指数和 Shannon 指数采用 R4.2.2 的‘microeco’包计算，用于表征土壤丛枝菌根真菌群落 Alpha 多样性；使用 R 4.2.2 绘制土壤丛枝菌根真菌扩增子序列变体(Amplicon Sequence Variants, ASVs 韦恩图；通过 PCoA 分析可视化 Beta 多样性。随机森林模型分析在“randomForest”包中进行；AMF 群落与土壤理化性状间的相关关系采用 Mantel 检验，在“linkET”包中进行；使用“psych”包进行相关性矩阵分析，选择 Spearman 相关性系数 $r>|0.6|$ 且显著性 $P<0.01$ 的数据构建网络，导入 Gephi 使用 Fruchterman Reingold 算法布局，得到网络模块 ASVs 数据；使用“ggClusterNet”包进行网络模块可视化；用 GraphPad Prism 9.5 软件绘制模块与土壤养分关系相关性热图。

2 结 果

2.1 长期不同秸秆还田方式对土壤理化性质的影响

不同秸秆还田方式下的土壤理化性质存在显著差异（$P < 0.05$，图 1）。T5 处理(13.58 $g·kg^{-1}$）和 T4 处理（13.53 $g·kg^{-1}$）的 SOM 含量显著高于 T3 处理（12.20 $g·kg^{-1}$）（$P<0.05$)。不同秸秆还田方式下土壤全氮、硝态氮和速效钾含量有显著差异（$P<0.05$，图 1），且变化趋势相同（T5≈T4＞T3≈T2＞T1）。相较于 T1 处理（8.54 $mg·kg^{-1}$）和 T2 处理（9.46 $mg·kg^{-1}$），T4 处理（29.76 $mg·kg^{-1}$）和 T5 处理（35.72 $mg·kg^{-1}$）的 AP 有显著提升（$P < 0.05$)。不同秸秆还田处理下土壤呈微碱性（pH = 7.73～8.03）。



注：图中不同小写字母表示不同处理的差异显著（P< 0.05）。Note：Different letters in the figure indicate significant differences in different treatments（P < 0.05）.

图 1 秸秆还田方式对土壤理化性质的影响

Fig. 1 Effects of straw returning treatments on soil properties

2.2 长期不同秸秆还田方式对土壤丛枝菌根真菌多样性的影响

所有土壤样品中，土壤 AMF 的 Alpha 多样性在不同处理间有波动，但在不同秸秆还田方式和不同施肥处理之间，土壤 AMF 的群落丰富度和物种丰富度无显著差异（表 1）（P > 0.05），即不同秸秆还田方式和施肥处理对土壤 AMF 群落多样性无明显影响。不同处理共得到 2 053 个 ASVs(图 2b)。不同处理间共有 ASVs 数目为 64 个，不同处理间独有 ASVs 数目分别为 245、119、149、204、131 个。整体上看， T3 处理与 T1 处理的共有 ASVs 数目最高；而 T4 处理与 T1 处理的共有 ASVs 数目最低，这意味着与 T1 处理相比， T4 处理使得土壤中特有的微生物种类增加。将所有 ASVs 从门到种依次进行分类，总共获得 AMF 群落 1 门、3 纲、4 目、7 科、8 属、62 种。Bray-Curtis 距离矩阵的主坐标分析（PCoA）结果表明，PCoA1 轴和 PCoA2 轴分别解释了土壤 AMF 群落结构差异的 14.39%和 13.36%（图 2a）。不施氮肥处理（T1 和 T2 处理）在 PC1 上与施加氮肥处理(T3、T4 和 T5 处理）的 AMF 结构分异较为明显；其中施加氮肥处理(T3、T4 和 T5 处理）的群落相似度较高。

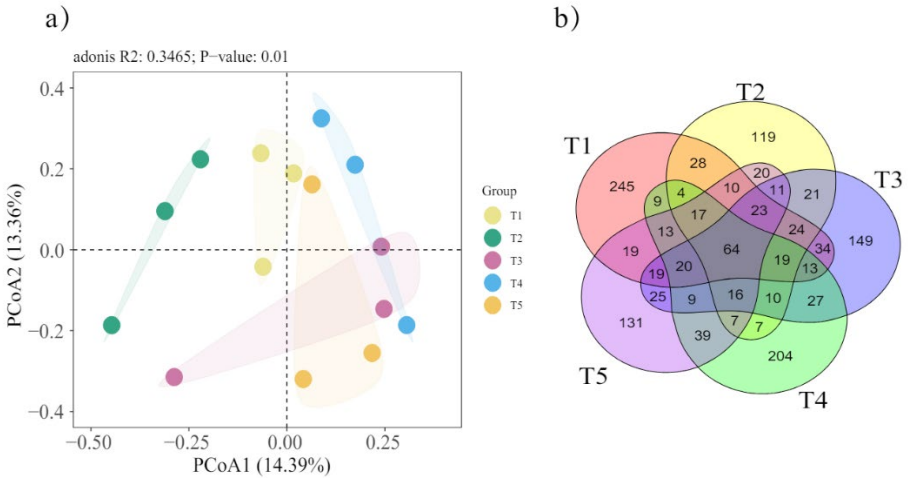
表 1 不同处理下土壤丛枝菌根真菌群落 Alpha 多样性

Table 1 Soil alpha-diversity of arbuscular mycorrhizal fungi community under different treatments

处理 Treatment	Chao1 指数 Chao1 index	ACE 指数 ACE index	Simpson 指数 Simpson index	Shannon 指数 Shannon index
T1	235.98±34.55a	234.40±32.15a	0.94±0.03a	3.69±0.34a
T2	170.67±17.04b	170.79±17.15b	0.88±0.05a	3.27±0.27a
T3	209.68±24.29ab	209.93±24.82ab	0.91±0.06a	3.42±0.49a
T4	202.48±6.92ab	202.52±6.54ab	0.95±0.01a	3.79±0.06a
T5	185.49±30.94b	185.34±31.66b	0.90±0.08a	3.35±0.57a

注：表中数据为均值（n=3），同一列数据后不同小写字母表示差异达 5%显著水平。Note: Data shown

as the mean of three samples (n=3), different lowercase letters after the same column of data indicated significant differences at the 5% level among different treatments.



注：图中数字表示不同处理之间共有或独有的 ASVs 数目。Note: The different digits showed the number of shared or unique ASVs among different treatments.

图 2 不同处理下土壤丛枝菌根真菌群落 Beta 多样性（a）和不同处理下土壤丛枝菌根真菌 ASVs 分布维恩图（b）

Fig. 2 Soil beta-diversity of arbuscular mycorrhizal community under different treatments（a）and Venn diagrams representing the number of unique and shared AMF ASVs in soil under different straw-returning treatments（b）

2.3 长期不同秸秆还田方式对土壤丛枝菌根真菌群落组成的影响

在目和属水平上对土壤 AMF 群落组成进行分析。结果表明，目水平上球囊霉目（Glomerales，22.03%）和类球囊霉目（Paraglomerales，15.12%）为优势目，其次是多孢囊霉目（Diversisporales，2.55%）和原囊霉目（Archaeosporales，0.29%）。不同秸秆还田量下，AMF 群落各属 ASVs 数目占总 ASVs 数目的比例由高到低依次为类球囊霉属(*Paraglomus*，15.12%)、球囊霉属(*Glomus*，11.57%)、幼套近明囊霉属(*Claroideoglomus*，9.41%)、多孢囊霉属(*Diversispora*，1.19%)、无梗囊霉属(*Acaulospora*，0.80%)、盾孢囊霉属(*Scutellospora*，0.49%)、原囊霉属(*Archaeospora*，0.30%)、内养囊霉属(*Entrophospora*，0.05%)，类球囊霉属和球囊霉属为 AM 真菌优势属(图 3)。并且不同秸秆还田处理下，AMF 的优势类群丰度存在差异。相较于其他处理，T4 处理增加了 *Diversisporales* 属的相对丰度，同时 *Scutellospora* 属显著高于其他处理。

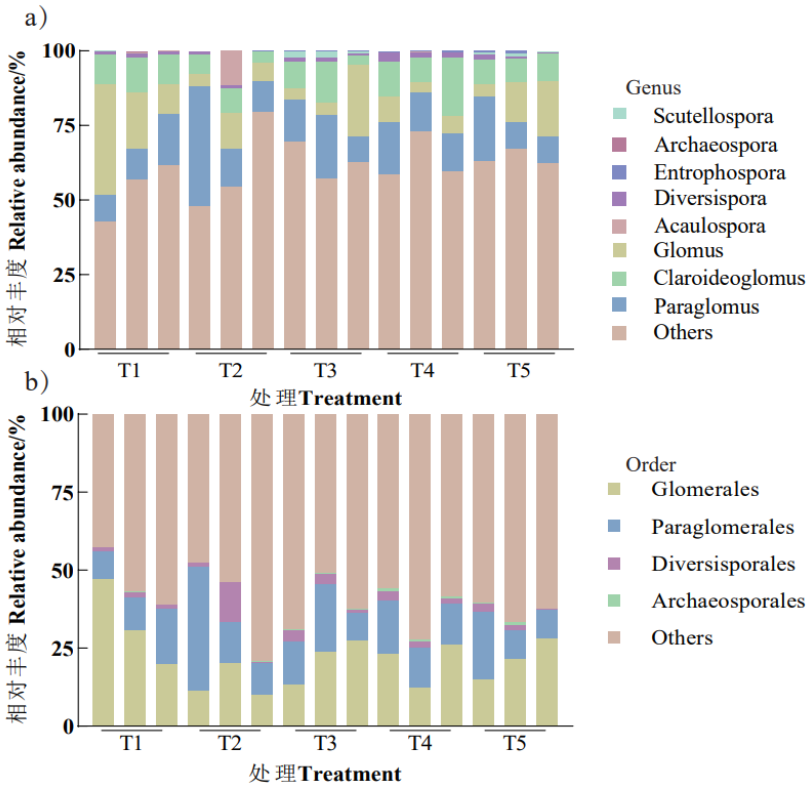
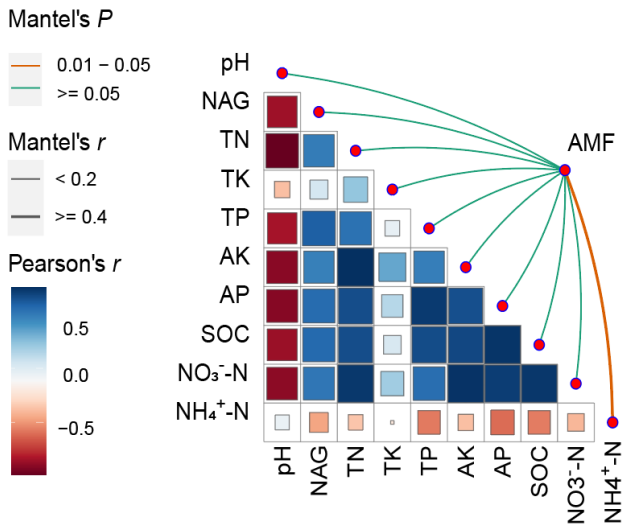


图 3 秸秆还田方式对土壤 AMF 群落组成属水平（a）和目水平（b）的影响

Fig. 3 Effects of straw returning treatments on the AMF community composition at the genus（a）and order（b）levels

2.4 土壤丛枝菌根真菌多样性与土壤理化性状间的相互关系

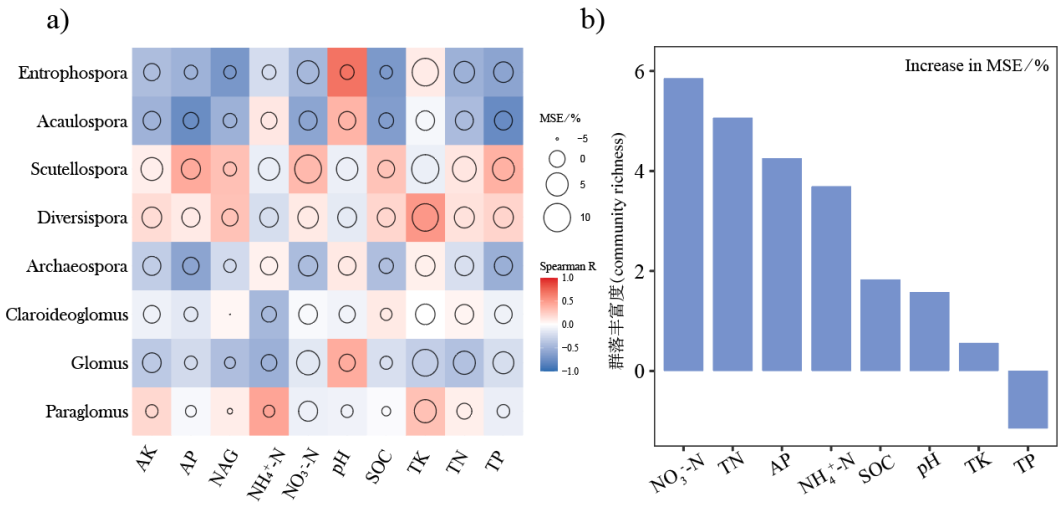
通过 Mantel 检验的相关性分析表明，土壤铵态氮与土壤 AMF 群落呈现显著相关性（Manel's $P<0.05$）；其他土壤养分含量在 Mantel 检验下关系不显著（图 4）。根据皮尔森相关性分析表明，pH 与其他理化性质（硝态氮、有机质、有效磷、速效钾、全磷、全氮及 NAG）呈显著负相关。通过构建随机森林模型（图 5）发现，对于 AMF 目水平上的优势目球囊霉目（Glomerales）和类球囊霉目（Paraglomerales），AK、TK 和 NO_3^--N 为较为重要的影响因素；对土壤 AMF 群落丰富度（Chao1）与土壤理化性状构建随机森林模型发现，NO_3^--N 对群落丰富度的解释度最大，其次是 TN，随后依次是 AP、NH_4^+-N、SOC、pH、TK 和 TP。



注：图中方块大小及颜色深浅代表不同理化性质间相关性大小，不同曲线的粗细代表 mantel 检验的相关性，不同颜色代表显著性差异；Note: The size of the squares and the color shades in Figure represent the magnitude of the correlation between different physicochemical properties, the thickness of different curves represent the correlation of mantel test, and the different colors represent the significant differences.

图 4 Mantel 检验下土壤丛枝菌根真菌群落与土壤理化性状间的相关关系

Fig. 4 Correlations between AM fungal communities and soil physicochemical traits under Mantel's test



注：图中圆圈大小代表变量的重要性（即通过多元回归模型和方差分解分析计算出的解释变异比例）；颜色代表斯皮尔曼相关性； Note: The size of the circles in Figure represent the significance of the variables (i.e., the proportion of the explained variance computed by the multiple regression model and the analysis of variance decomposition); the colors represent the Spearman's correlation.

图 5 土壤丛枝菌根真菌属水平相对丰度与土壤理化性状间的相关关系（a）和土壤理化性质对 AMF 的群落丰富度的随机森林模型分析（b）

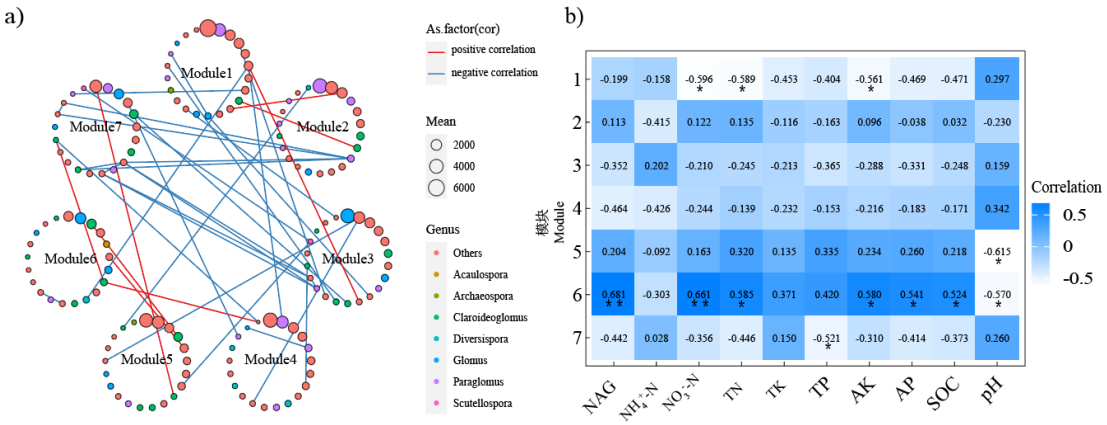
Fig. 5 Correlations between the relative abundance of soil AMF genus levels and soil physicochemical traits (a) and soil physicochemical properties on the community richness of AMF under Random Forest Model (RFM) analysis (b)

2.5 土壤丛枝菌根真菌群落的共现网络分析

基于测序得到的土壤丛枝菌根真菌 ASVs，保留相对丰度总和高于 0.5%的 1 968 个

ASVs 构建共现网络。网络的平均度为 71.94，平均聚类系数 0.793，平均路径长度 3.011，模块化系数 0.831。高丰度 ASVs 大部分属于球囊霉属、类球囊霉属和近明球囊霉属。

在共现网络中，AMF 群落被聚集成 7 个不同的模块(图 6a)，其中模块 I、II、III、IV、V、VI 和 VII 分别由 104、187、44、62、23、86 和 43 个节点组成。模块 I 与模块 III 多呈负相关，而模块 III 与模块 VII 呈完全负相关。对共现网络中的 7 个不同模块与土壤养分采用 Spearman 相关性分析(图 6b)发现，模块 VI 与土壤养分指标（包括 NAG、NO_3^--N、SOC、AP、AK 和 TN）呈正相关（P<0.05），与 pH 呈负相关（P<0.05），该模块主要由球囊霉属、幼套近明囊霉构成；模块 I 与土壤养分呈负相关（包括 AK、NO_3^--N 和 TN，P<0.05），该模块主要由类球囊霉属构成；模块 V 与 pH 呈负相关（P<0.05），该模块主要由多孢囊霉属构成；模块 VII 与 TP 呈负相关（P<0.05）该模块，该模块主要由球囊霉属和类球囊霉属构成。以上结果说明，不同网络模块可以影响土壤中养分的含量，改变 AMF 群落间的相互作用，进而影响土壤中养分的循环过程。



注：(a) 图中线条颜色表示相关性，蓝色表示负相关，红色表示正相关，圈大小表示节点大小。(b)图中色柱表示相关性，白色表示负相关，蓝表示正相关，＊表示 $P < 0.05$，＊＊表示 $P < 0.01$。Note: Line colors in Figure (a) indicates correlation, blue indicates a negative correlation, red indicates a positive correlation and circle size indicates node size. The color column indicates correlation, green indicates negative correlation, and purple indicates positive correlation, ＊indicates $P < 0.05$, ＊＊indicates $P < 0.01$.

图 6 ASVs 水平网络分析图(a)和模块与土壤养分指标相关性分析热图(b)

Fig. 6 The network analysis diagram at ASVs level(a) and correlation analysis between module species and soil nutrient concentrations(b)

3 讨 论

秸秆还田对改善土壤质量、保持土壤肥力方面发挥着重要的作用[16]。本研究结果表明，相比 T1、T2 和 T3 处理，T4 和 T5 处理 SOM、TN、NO_3^--N 、AK 显著增加（图 1），因为秸秆中含有大量的碳、氮、磷、钾等元素，秸秆还田通过调节土壤碳氮比，并通过增加土壤有机质和养分含量、改善土壤结构和微生物活性、促进作物生长等方式，促进了土壤养分的积累和土壤肥力的提升[17]。此外，秸秆覆盖和秸秆掩埋配施氮肥的还田方式更能促进土壤养分的积累，因为土壤微生物在分解秸秆的过程中，可以促进土壤中的有机质的转化，促进养分的循环，形成腐殖质，提高土壤的肥力[18]。本研究表明秸秆覆盖和掩埋及与氮肥配施的还田方式显著提高了土壤 SOM、TN、NO_3^--N 、AK 和 AP 含量，对于轮作下潮土肥

力提升具有关键作用。

丛枝菌根真菌本身不能直接分解秸秆，但通过与植物形成共生体、影响根际微生物群落和改善土壤理化性质等途径，间接参与和促进了秸秆的分解过程[19]。AMF在秸秆还田过程中具有多方面的生态作用，有助于养分循环、增加土壤养分利用能力、改善土壤结构、提升土壤生态系统稳定[20]。在研究不同秸秆还田处理下，AMF的优势类群丰度存在差异方式下土壤AMF多样性和群落结构的影响时，有研究表明秸秆还田方式显著影响土壤理化性质，进而影响AMF群落[21]。本研究表明不同秸秆还田方式及施肥处理下，土壤AMF多样性差异并不显著，这可能是因为秸秆还田和施肥主要影响土壤理化性质，如有机质、氮素等养分含量，而这些因素对AMF多样性的影响可能不显著。AMF多样性可能更多受宿主植物种类和根际环境的影响[22]。PCoA分析显示，T1、T2两种不施加氮肥的处理与T3、T4和T5三种施加氮肥的处理会形成分异的AMF群落结构 (图 2a)。这可能与施加氮肥有关，有研究表明施用氮肥会减少真菌生物量、改变组成并降低真菌多样性，从而证实施加氮肥会对土壤AMF群落产生不同的效果[23]。基于属水平的土壤AMF群落组成分析表明，球囊霉目和类球囊霉目为优势目，这与前人对不同生态系统中AMF的研究结果一致[24]。不同秸秆还田方式及施肥处理下，AMF的优势类群丰度存在差异，相较于其他处理，T4处理增加了*Diversisporales*属的相对丰度，同时该处理的*Scutellospora*属显著高于其他处理。有研究表明盾孢霉囊属真菌偏好于酸性土壤[25]，这间接说明秸秆覆盖配施氮肥降低了土壤pH值使得土壤生境朝着有利于盾孢囊霉属生存的方向发展。不同AMF属在不同的秸秆还田方式下相对丰度有所变化但变化趋势各不相同，这可能是因为秸秆还田配施氮肥可能会对AMF群落产生积极的影响。越来越多的证据表明，微生物组成在很大程度上是由环境因素的确定性选择驱动的[26]，但具体的效果可能会受到许多因素的影响，包括土壤类型、气候条件、作物种类、施肥量和方式等[27]。

土壤AMF参与植物-土壤系统的养分交流及调控，如碳、氮、磷等营养物质的交流以及AMF与土壤微生物的互作关系[28]。本研究通过Mantel分析表明，随着秸秆还田方式的变化和氮肥的施加，土壤AMF对不同的养分因子的响应存在差异。土壤NH_4^+-N是影响土壤AMF的关键土壤养分因子，而土壤NO_3^--N、SOC、pH、NAG、TN、TK、TP、AK和AP与AMF群落无显著相关性。以往研究表明，土壤养分中高磷含量对AMF的生长、发育、功能表达和群落多样性等均有抑制作用[29]，但本研究中AMF群落对于磷素的响应并不显著，这可能是因为本研究施加的磷素处于相对适中的水平。秸秆还田过程中，秸秆分解会影响土壤中的氮素形态，尤其是铵态氮的含量，微生物在分解秸秆的过程中，会将有机氮转化为无机氮，也主要以铵态氮的形式存在[30]，这增加了土壤中可利用的氮素，为植物和AMF提供了重要的氮源。秸秆还田通过增加土壤有机质，改善土壤结构，为AMF提供了良好的生长环境，有助于AMF菌丝的扩展和养分的传递，从而提高作物对铵态氮的吸收效率[31]。AMF则通过其广泛的菌丝网络，帮助作物更有效地吸收这些由秸秆还田释放的养分，尤其是铵态氮[32]。这种协同作用形成了一个良性循环，有利于提高土壤肥力和作生长。总之，秸秆还田、AMF和铵态氮三者之间存在密切的相互作用关系。秸秆还田通过增加土壤有机质和铵态氮含量，为AMF提供了良好的生存环境。AMF则通过其特有的结构和功能，帮助植物更有效地吸收铵态氮等养分。这种协同作用不仅提高了土壤肥力和植物生长，也为农业可持续发展提供了重要支持。而作为土壤中的另一重要氮源，硝态氮可能会影响AMF与其他土壤微生物之间的互作关系，但AMF缺乏将硝态氮转移至植物的能力，AMF吸收NH_4^+-N的速度要快于NO_3^--N，因为AMF根外菌丝吸收同化NH_4^+-N的代价要小于NO_3^--N (NO_3^--N由硝酸盐还原酶转化为NH_4^+-N这一步骤需要能量)[33]。与硝态氮相比，铵态氮更易于NH_3和N_2O的排放，这可能会影响AMF的生存和活动，进而影响其与植物的共生关系[34]。秸秆还田下土壤中的铵态氮对AMF的影响是多方面的，包括影响其获取氮素

的能力，参与土壤中的氮素循环，影响氮素的排放，以及影响其与植物的共生关系[35]。然而，具体的影响方式和程度可能会受到土壤类型、植物种类、AMF 种类等多种因素的影响，这需要进一步的研究来明确。

多数研究发现，土壤pH是决定细菌群落变化的主要因素，真菌群落结构通常与土壤养分指标密切相关[36]。而土壤AMF群落分布情况无法表征它们内部之间的相互关系，比如本研究中盾孢囊霉属(*Scutellospora*)的相对丰度在 T1、T2 和 T4 处理中所占比例极小，而该菌比例在 T3 和 T5 处理占比较高，说明该菌与其他物种几乎没有显著连接关系，而球囊霉属（*Glomerales*）和类球囊霉属(*Paraglomus*)的相对丰度在所有处理中均较高，说明它们与其他物种的连接关系较强。本文从分子生态网络模块化的角度拟合土壤理化因子的相关性，将 AMF 群落聚集成 7 个不同的模块，其中模块 VI 与较多的土壤养分指标（包括 SOC、AP、AK 和 TN）呈正相关（$P<0.05$），与 pH 呈负相关（$P<0.05$），这可以说明模块 VI 群落对土壤养分水平的变化最为敏感，并且该模块优势物种为球囊霉属（*Glomerales*），间接说明在该模块中球囊霉属对土壤养分变化的平衡能力较强。有研究表明，球囊霉属具有较高的产孢率，对施肥具有较高的耐受性[37]，这使得它们在受干扰的环境中仍旧可以定殖并占据主导地位[38]。该模块中幼套近明囊霉属、多孢囊霉属和无梗囊霉属的丰度值均较低，很可能是由AMF的宿主特异性决定的[39]；此外土壤养分变化导致生长速度慢也限制其在作物根系和土壤中大量定殖[5]。硝态氮显著影响模块 I 和模块 VI，说明硝态氮对秸秆还田下土壤 AMF 物种间互作是较为重要的生态因子。并且，土壤 pH 能同时显著影响其中 2 个分子生态网络模块模块（V 和 VI），且均为负相关关系，说明 pH 也是促进土壤 AMF 物种间相互作用较为关键的因子。模块中微生物之间的相互作用可反映AMF群落结构的复杂性[40]。以往有研究发现土壤微生物网络在秸秆掩埋配施氮肥处理下具有更复杂的网络特征，如具有更高的网络平均度、负相关连接线比例，更能增加群落之间的合作与联系，使网络的复杂度增强[41]，这与本研究的结果一致。在本研究中的 7 个生态网络模块中，AMF 在不同处理下的负连接线始终占有较高的比例，这可能是因为长期秸秆还田配施氮肥提升了土壤养分含量，并通过刺激特定种群和抑制其他种群对土壤 AMF 群落产生扰动[42]。

4 结 论

不同秸秆还田方式及施肥处理显著影响土壤养分含量，长期秸秆掩埋配施氮肥能显著提升土壤养分，增强土壤肥力。土壤 NH_4^+-N 是影响土壤丛枝菌根真菌群落结构和组成的关键因素。本研究网络分析得到 7 个网络互作模块，模块 VI 对土壤养分水平的变化最为敏感，其中球囊霉属(*Glomerales*)对土壤养分变化的平衡能力强，参与养分转化过程，未来可以进一步研究如何通过管理措施（如秸秆还田和氮肥施用）优化 AMF 的网络互作关系，从而提升土壤养分利用效率和土壤健康。通过以上研究，长期秸秆掩埋配施氮肥有利于华北地区农田土壤肥力的提升，增强丛枝菌根真菌网络互作关系，促进土壤养分循环并维持土壤健康。

参考文献（References）

[1] Wang X G, Wang Q S, Zhang Y C, et al. Influence of decomposition agent application and schedule in wheat straw return practice on soil quality and crop yield[J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2023, 10(1): 8.

[2] Cosmin S, Lunguleasa A. The importance of the physical and energetic properties of straw briquettes[J]. Journal of Coastal Zone Management, 2020, 23(5): 11.

[3] Hou Y P, Xu X P, Kong L L, et al. The combination of straw return and appropriate K fertilizer amounts enhances both soil health and rice yield in Northeast China[J]. Agronomy Journal, 2021, 113(6): 5424-5435.

[4] Jiao F, Zhang D D, Chen Y, et al. Effects of long-term straw returning and nitrogen fertilizer reduction on soil microbial diversity in black soil in Northeast China[J]. Agronomy, 2023, 13(8): 2036.

[5] Wu S L, Fu W, Rillig M C, et al. Soil organic matter dynamics mediated by arbuscular mycorrhizal fungi–an updated conceptual framework[J]. New Phytologist, 2024, 242(4): 1417-1425.

[6] Zhang C N, Zhang R F, Wang H, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on abiotic stress tolerance in crops: A review[J]. Microbiology China, 2020, 47(11): 3880-3891. [张春楠, 张瑞芳, 王红, 等. 丛枝菌根真菌影响作物非生物胁迫耐受性的研究进展[J]. 微生物学通报, 2020, 47(11): 3880-3891.]

[7] Wang L T, George T S, Feng G. Concepts and consequences of the hyphosphere core microbiome for arbuscular mycorrhizal fungal fitness and function[J]. New Phytologist, 2024, 242(4): 1529-1533.

[8] Zhang H J, Dong L Z, Yao X D, et al. Soil fertility shifts the relative importance of saprotrophic and mycorrhizal fungi for maintaining ecosystem stability[J]. Global Change Biology, 2023, 29(4): 1206-1216.

[9] Begum N, Qin C, Ahanger M A, et al. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: Implications in abiotic stress tolerance[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1068.

[10] Jajoo A, Mathur S. Role of arbuscular mycorrhizal fungi as an underground saviuor for protecting plants from abiotic stresses[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2021, 27(11): 2589-2603.

[11] Wahab A, Muhammad M, Munir A, et al. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in regulating growth, enhancing productivity, and potentially influencing ecosystems under abiotic and biotic stresses[J]. Plants, 2023, 12(17): 3102.

[12] Wang Y T, Bao X Z, Li S S. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on rice growth under different flooding and shading regimes[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 756752.

[13] Hu K J, Luan L, Zheng J, et al. Effects of different treatments with straw returning on arbuscular mycorrhizal fungal community and corn phosphorus utilization efficiency[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(1): 269-279. [胡凯婕, 栾璐, 郑洁, 等. 秸秆还田方式对丛枝菌根真菌群落和玉米磷素利用的影响[J]. 土壤学报, 2023, 60(1): 269-279.]

[14] Zhao J H, Zhang C Z, Zhang J B. Effect of straw returning via deep burial coupled with application of fertilizer as primer on soil nutrients and winter wheat yield[J]. Acta Pedologica Sinica, 2016, 53(2): 438-449. [赵金花, 张丛志, 张佳宝. 激发式秸秆深还对土壤养分和冬小麦产量的影响[J]. 土壤学报, 2016, 53(2): 438-449.]

[15] Lu R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000. [鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.]

[16] Fall A F, Nakabonge G, Ssekandi J, et al. Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on soil fertility: Contribution in the improvement of physical, chemical, and biological properties of the soil[J]. Frontiers in Fungal Biology, 2022, 3:723892.

[17] Wang W, Lai D Y F, Wang C, et al. Effects of rice straw incorporation on active soil organic carbon pools in a subtropical paddy field[J]. Soil & Tillage Research, 2015, 152: 8-16.

[18] He T T, Wang J, Fu Y P, et al. Effects of adding straw and biochar with equal carbon content on soil respiration and microbial biomass carbon and nitrogen[J]. Environmental Science, 2021, 42(1): 450-458. [何甜甜, 王静, 符云鹏, 等. 等碳量添加秸秆和生物炭对土壤呼吸及微生物生物量碳氮的影响[J]. 环境科学, 2021, 42(1): 450-458.]

[19] Guo L L, Deng M F, Li X F, et al. Evolutionary and ecological forces shape nutrient strategies of mycorrhizal woody plants[J]. Ecology Letters, 2024, 27(1): e14330.

[20] Wang M R, Qi X H, Shi Y J, et al. Sugarcane straw returning is an approaching technique for the improvement of rhizosphere soil functionality, microbial community, and yield of different sugarcane cultivars[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1133973.

[21] Sarula, Yang H S, Tai J C, et al. Effect of straw maturing agents on fungal diversity in soil with different textures

under returned straw conditions[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(7): 1061-1071. [萨如拉, 杨恒山, 邰继承, 等. 秸秆还田条件下腐熟剂对不同质地土壤真菌多样性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2020, 28(7): 1061-1071.]

[22] Zhang H L, Bai N L, Zheng X Q, et al. Effects of straw returning and fertilization on soil bacterial and fungal community structures and diversities in rice-wheat rotation soil[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2021, 29(3): 531-539. [张翰林, 白娜玲, 郑宪清, 等. 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[J]. 中国生态农业学报, 2021, 29(3): 531-539.]

[23] Ma K, Song L L, Wang M G, et al. Effects of maize straw returning on arbuscular mycorrhizal fungal community structure in soil[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(8): 2746-2756. [马琨, 宋丽丽, 王明国, 等. 玉米秸秆还田对土壤丛枝菌根真菌群落的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(8): 2746-2756.]

[24] Peng Z L, Xi H, Mao L, et al. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to straw return and nitrogen fertilizer reduction in a rainfed maize field[J]. Pedosphere, 2024, 34(2): 351-360.

[25] Yu H, Liu X Y, Yang C, et al. Co-symbiosis of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and diazotrophs promote biological nitrogen fixation in mangrove ecosystems[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2021, 161: 108382.

[26] He R J, Ming Y, Yao L M, et al. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in mossy dwarf forest of Fanjing Mountain, Guizhou Province, Southwest China[J]. Mycosystema, 2021, 40(10): 2843-2853. [何荣健, 明燕, 姚莉梅, 等. 梵净山山顶苔藓矮林 AM 真菌多样性[J]. 菌物学报，2021, 40(10): 2843-2853.]

[27] He X L, Gao L, Zhao L L. Effects of AM fungi on the growth and drought resistance of *Seriphidium minchünense* under water stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011,31(4): 1029-1037. [贺学礼, 高露, 赵丽莉. 水分胁迫下丛枝菌根 AM 真菌对民勤绢蒿生长与抗旱性的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(4): 1029-1037.]

[28] Lin X G, Feng Y Z, Zhang H Y, et al. Long-term balanced fertilization decreases arbuscular mycorrhizal fungal diversity in an arable soil in North China revealed by 454 pyrosequencing[J]. Environmental Science & Technology, 2012, 46(11): 5764-5771.

[29] Xiao Q Y, Huang Y S, Hu T X, et al. Effects of fertilization regimes on N_2O and NO emissions from agro-ecosystem of purplish soil[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018, 26(2): 203-213. [肖乾颖, 黄有胜, 胡廷旭, 等. 施肥方式对紫色土农田生态系统 N_2O 和 NO 排放的影响[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(2): 203-213.]

[30] Cheng Y, Zhang J B, Cai Z C. Key role of matching of crop-specific N preference, soil N transformation and climate conditions in soil N nutrient management[J]. Acta Pedologica Sinica, 2019, 56(3): 507-515. [程谊, 张金波, 蔡祖聪. 气候-土壤-作物之间氮形态契合在氮肥管理中的关键作用[J]. 土壤学报, 2019, 56(3): 507-515.]

[31] Tang H Q, Zhang N, Sun B, et al. Effect of interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosphere bacteria in farmland soils on nutrients utilization[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2020, 60(6): 1117-1129. [唐浩琪, 张娜, 孙波, 等. 典型农田土壤中丛枝菌根真菌-根际细菌互作及与氮磷利用的关系[J]. 微生物学报, 2020, 60(6): 1117-1129.]

[32] Gao R, Luo Z Z, He R Y, et al. Soil AMF community structure and assembly mechanism of *Medicago sativa* field in Loess Plateau[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2023,31(6): 835-844. [高瑞, 罗珠珠, 何仁元, 等. 黄土高原紫花苜蓿地土壤 AMF 群落结构及其组装机制[J]. 中国生态农业学报, 2023,31(6): 835-844.]

[33] Wei L L, Lu C Y, Ding J, et al. Functional relationships between arbuscular mycorrhizal symbionts and nutrient dynamics in plant-soil-microbe system[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(14): 4233-4243. [韦莉莉, 卢昌熠, 丁晶, 等. 丛枝菌根真菌参与下植物-土壤系统的养分交流及调控[J]. 生态学报, 2016, 36(14): 4233-4243.]

[34] Li M Y, Jiang X Y, Jin H R. Modes of uptake and translocation of NO_3^- affecting growth of host plants in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57(6):1483-1491. [李梦瑶，蒋湘艳，金海如. AM 真菌共生系统中硝态氮吸收转运途径及对寄主生长的作用[J]. 土壤学报, 2020, 57(6): 1483-1491.]

[35] Chu W, Guo X L, Zhang C, et al. Research progress and future directions of arbuscular mycorrhizal fungi-plant-rhizosphere microbial interaction[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(11): 1709-1721. [储薇, 郭信来,

张晨, 等. 丛枝菌根真菌-植物-根际微生物互作研究进展与展望[J]. 中国生态农业学报, 2022, 30(11): 1709-1721.]

[36] Feng Y Z, Grogan P, Caporaso J G, et al. pH is a good predictor of the distribution of anoxygenic purple phototrophic bacteria in Arctic soils[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2014, 74: 193-200.

[37] Faggioli V S, Cabello M N, Grilli G, et al. Root colonizing and soil borne communities of arbuscular mycorrhizal fungi differ among soybean fields with contrasting historical land use[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2019, 269: 174-182.

[38] Hontoria C, García- González I, Quemada M, et al. The cover crop determines the AMF community composition in soil and in roots of maize after a ten-year continuous crop rotation[J]. Science of the Total Environment, 2019, 660: 913-922.

[39] Zhou X, Cui M, Qin Y S, et al. The effects of the propagation condition on the three kinds of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(12): 83-87. [周霞, 崔明, 秦永胜, 等. 扩繁条件对 3 种丛枝菌根真菌(AMF)的影响[J]. 中国农学通报, 2012, 28(12): 83-87.]

[40] Barberán A, Bates S T, Casamayor E O, et al. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities[J]. The ISME Journal, 2012, 6(2): 343-351.

[41] Jiang Y L, Zhang J, Manuel D B, et al. Rotation cropping and organic fertilizer jointly promote soil health and crop production[J]. Journal of Environmental Management, 2022, 315: 115190.

[42] Suleiman A K A, Gonzatto R, Aita C, et al. Temporal variability of soil microbial communities after application of dicyandiamide-treated swine slurry and mineral fertilizers[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2016, 97: 71-82.

(责任编辑: 卢 萍)