

DOI: 10.11766/trxb202412300513

CSTR: 32215.14.trxb202412300513

谢婉玉, 刘帅, 郭自春, 高磊, 陈晏, 沈心涛, 张中彬, 彭新华. 覆盖作物对砂姜黑土生物孔隙鞘有机碳及微生物群落的影响[J]. 土壤学报, 2026, 63 (5): 1583–1595.

XIE Wanyu, LIU Shuai, GUO Zichun, GAO Lei, CHEN Yan, SHEN Xintao, ZHANG Zhongbin, PENG Xinhua. The Impact of Cover Crops on Organic Carbon and Microbial Community in Biopore Sheaths of Shajiang Black Soil[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026, 63 (5): 1583–1595.

覆盖作物对砂姜黑土生物孔隙鞘有机碳及微生物群落的影响^{*}

谢婉玉^{1, 2}, 刘 帅¹, 郭自春¹, 高 磊¹, 陈 晏¹, 沈心涛³, 张中彬^{3†}, 彭新华³

(1. 土壤与农业可持续发展全国重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 211135; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081)

摘 要: 种植覆盖作物是调控土壤结构、增加土壤有机碳的重要措施。覆盖作物能通过根系穿插腐解形成生物孔隙, 改善土壤孔隙结构, 但不同覆盖作物对生物孔隙鞘土壤有机碳累积和微生物群落的调控作用尚未明晰。在典型砂姜黑土上开展不同覆盖作物类型(休闲、苜蓿、油菜、萝卜+毛茛子混播)与夏玉米轮作的田间试验, 测定不同处理 20~40 cm 土层生物孔隙鞘中有机碳、全氮含量, 利用高通量测序技术探究不同处理生物孔隙鞘中细菌、真菌群落结构的差异。结果表明: 与非孔隙鞘相比, 苜蓿处理下生物孔隙鞘有机碳含量显著增加了 33.4%, 苜蓿和萝卜+毛茛子混播处理下生物孔隙鞘全氮含量分别显著提高了 24.6%和 18.5%, 不同覆盖作物生物孔隙鞘的有机碳和全氮含量无显著差异。覆盖作物种类与土壤生境的交互作用显著影响微生物群落结构。生物孔隙鞘的细菌群落 α 多样性指数和生态位宽度指数均显著高于非孔隙鞘, 尤其是在萝卜+毛茛子混播处理中; 但在真菌群落中则无显著差异。与非孔隙鞘相比, 生物孔隙鞘中的微生物群落向富营养菌群转变; 苜蓿处理生物孔隙鞘中假单胞菌属(*Pseudomonas*)和芽孢杆菌属(*Bacillus*)的相对丰度总和高于其他处理。相关性分析表明, 参与碳分解和转化过程的核心微生物类群的相对丰度与土壤有机碳含量呈显著正相关。综上, 苜蓿处理的生物孔隙鞘中有机碳和全氮含量显著增加, 土壤有机碳含量可能通过影响细菌 α 多样性指数、生态位宽度指数和核心微生物的相对丰度来调节生物孔隙鞘的微生物群落结构。

关键词: 覆盖作物; 生物孔隙鞘; 有机碳; 微生物群落; 砂姜黑土

中图分类号: S154.3 文献标志码: A

The Impact of Cover Crops on Organic Carbon and Microbial Community in Biopore Sheaths of Shajiang Black Soil

XIE Wanyu^{1, 2}, LIU Shuai¹, GUO Zichun¹, GAO Lei¹, CHEN Yan¹, SHEN Xintao³, ZHANG Zhongbin³XIE Wanyu^{1, 2},

^{*} 中国科学院战略性先导科技专项(XDA28010401)、国家重点研发计划项目(2023YFD1501800)和江苏省碳达峰碳中和科技创新专项资金项目(BE2023398)资助 Supported by the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (No. XDA28010401), the National Key Research and Development Program of China (No. 2023YFD1501800), and the Carbon Peak and Carbon Neutrality Technological Innovation Special Fund Project of Jiangsu Province (No. BE2023398)

[†] 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zbzhang@issas.ac.cn

作者简介: 谢婉玉(2000—), 女, 河南南阳人, 硕士研究生, 研究方向为覆盖作物与土壤固碳。E-mail: xiewanyu@issas.ac.cn

收稿日期: 2024-12-30; 收到修改稿日期: 2025-03-31; 网络首发日期(www.cnki.net): 2025-06-25

LIU Shuai¹, GUO Zichun¹, GAO Lei¹, CHEN Yan¹, SHEN Xintao³, ZHANG Zhongbin^{3†}, PENG Xinhua³, PENG Xinhua^{3†}

(1. State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: 【Objective】Cover crops are very important for regulating soil structure and enhancing soil organic carbon. Cover crops can improve soil pore structure by creating biopores through root penetration and subsequent decomposition. However, the effects of different cover crops on organic carbon accumulation and microbial communities in biopore sheaths remain unclear. 【Method】A field experiment was conducted in a typical Shajiang black soil, including four winter cover crop treatments (fallow, alfalfa, rapeseed, and a mixture of radish + hairy vetch) in rotation with summer maize. Soil organic carbon (SOC) and total nitrogen (TN) contents in the biopore sheaths of the 20–40 cm soil layer under different treatments were determined, while bacterial and fungal community structures were analyzed via high-throughput sequencing. 【Result】The results showed that, compared with bulk soil, SOC content in the biopore sheaths increased significantly by 33.4% under the alfalfa treatment, while TN content increased significantly by 24.6% and 18.5% under the alfalfa and radish + hairy vetch treatments, respectively. However, no significant differences in SOC and TN contents of the biopore sheath were observed among different cover crops. The microbial community structure varies significantly with the interaction between cover crop species and soil habitats. The bacterial α -diversity indices and niche breadth indices in biopore sheaths were significantly higher than those in bulk soil, particularly in the radish + hairy vetch treatment, whereas no significant differences were observed in fungal communities between the two soil compartments. Furthermore, microbial communities within biopore sheaths exhibited a shift toward copiotrophic taxa compared with bulk soil. The relative abundance of *Pseudomonas* and *Bacillus* was higher in alfalfa-derived biopore sheaths than in other treatments. Correlation analysis indicated that the relative abundance of core microbial taxa involved in carbon decomposition and transformation was significantly positively correlated with SOC content. 【Conclusion】In summary, SOC and TN contents in the biopore sheaths under the alfalfa treatment significantly increased. SOC content may regulate microbial community structures within biopore sheaths by influencing bacterial α -diversity indices, niche breadth indices, and the relative abundance of core microbial taxa.

Key words: Cover crop; Biopore sheath; Organic carbon; Microbial community; Shajiang black soil

高强度集约化利用会造成土壤压实板结、有机质下降等土壤退化问题,从而抑制作物根系生长,造成农作物减产,威胁粮食安全^[1]。土壤退化还会影响土壤微生物群落及功能,造成土壤生物多样性下降^[2]。因此,迫切需要采取可持续的土壤管理措施,在满足全球粮食需求的同时,保护生物多样性并维持生态系统功能。种植覆盖作物是调控土壤结构(例如增加生物孔隙、缓解压实)、增加土壤有机碳储量、促进农业生产可持续发展的有效农田管理手段^[3-5]。

覆盖作物发达的根系在土壤中生长穿插,腐解后形成生物孔隙^[6]。这些生物孔隙增强了底土的水分运输和气体扩散能力,也可作为粮食作物根系的生长提供优先通道^[5, 7]。此外,在覆盖作物根系生长过程中,根系通过挤压和分泌物的作用也会对根际土

壤产生显著影响^[8]。根系死亡后,其分解形成生物孔隙的过程会通过碎屑际(detritusphere)形式产生持续的遗留效应^[9],为生物孔隙周围土壤提供碳输入。Xiong等^[10]提出了“生物孔隙鞘”的概念,描述受根系的遗留效应及其产生的生物孔隙影响的土壤区域。随着根系死亡,分泌物供给终止,这可能导致生物孔隙鞘结构稳定性下降,持水能力减弱,更容易受到生物孔隙鞘产生的优先流的影响^[11]。可见生物孔隙鞘虽来源于根际,但其性质与根际不同,应独立于根际进行研究。

研究表明,10~40 cm土层生物孔隙鞘土壤碳氮含量较高,尤其是在距离生物孔隙鞘表面的0~2 mm处^[12]。随着土层深度的增加,非孔隙鞘的碳氮含量明显降低^[13],使得生物孔隙鞘成为底土碳氮养分的主要来源。覆盖作物根系分解后释放的养分

沉积在生物孔隙鞘中, 具有较高的底物可利用性, 被视为微生物活动的“热点”区域^[14]。覆盖作物根系的碳氮比、构型及其菌根共生关系显著影响了土壤有机碳稳定性。豆科等低碳氮比作物产生高质量凋落物, 有利于微生物衍生碳向矿物结合态有机质转化, 以增强有机碳长期稳定性^[15]。根系分枝密集的作物因根际碳输入丰富, 促进了土壤矿物结合态有机碳的形成^[16]。此外, 菌根真菌通过促进土壤团聚体形成提升对有机碳的保护能力^[17]。鉴于微生物对不同底物的利用具有特定偏好^[18], 覆盖作物根系提供的多样化底物可能导致根系附近土壤中的细菌和真菌群落结构存在差异。根际土壤微生物已被广泛研究, 相比之下, 生物孔隙鞘土壤的微环境发生了显著改变, 其微生物生物量、活性和多样性也可能发生变化^[19]。然而, 关于生物孔隙鞘微生物组成与功能的研究仍较为有限, 不同覆盖作物根系形成的生物孔隙鞘中细菌和真菌群落结构的差异及其原因亟待深入研究。

豆科与十字花科覆盖作物根系粗壮, 易穿透紧实土层, 可在 20 cm 以下底土中产生生物孔隙^[5]。已有研究表明种植此类作物可通过生物耕作显著缓解土壤压实, 并提升土壤有机碳储存能力^[5, 20]。基于此, 本研究设置四种处理, 包括冬季休闲、苜蓿、油菜、萝卜+毛苕子混播, 对生物孔隙鞘与非孔隙鞘中的有机碳、全氮含量及微生物群落结构进行分析, 旨在探讨不同覆盖作物根系形成的生物孔隙鞘中微生物群落结构的差异及其对土壤有机碳含量的响应特征。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地点位于安徽省怀远县蚌埠市龙亢农场 (33°32' N, 115°59' E), 地处暖温带半湿润季风气候区, 年均气温 14.8 °C, 年均降水量 912 mm。该区域土壤类型为河湖相石灰性沉积物发育的砂姜黑土, 其砂粒 (> 0.05 mm)、粉粒 (0.05~0.002 mm)、黏粒 (< 0.002 mm) 含量分别为 8.0%、54.1%、37.9%, 在美国土壤系统分类中属变性土 (Vertisols)。试验开始前耕层 (0~20 cm) 土壤容重 1.35 g·cm⁻³, 有机碳 19.8 g·kg⁻¹, 全氮 0.87 g·kg⁻¹, 全磷 0.45 g·kg⁻¹,

全钾 12.8 g·kg⁻¹, 碱解氮 156 mg·kg⁻¹, 有效磷 18.9 mg·kg⁻¹, 速效钾 162 mg·kg⁻¹^[21]。

1.2 试验设计

试验始于 2017 年秋季, 种植模式为夏季玉米-冬季覆盖作物轮作。设置四种冬季覆盖作物处理, 分别为冬季休闲 (不种植覆盖作物, Control, Con)、苜蓿 (Alfalfa, Alf)、油菜 (Rape, Rap)、萝卜+毛苕子混播 (Radish + hairy vetch, Rhv), 每个处理 3 个重复。每个小区 10 m×7 m, 共 12 个小区。每季作物种植前用小型旋耕机浅旋 5~10 cm, 然后采用人工撒种方式播种覆盖作物。6~9 月玉米季基肥 N、P₂O₅ 和 K₂O 用量分别为 100、60 和 90 kg·hm⁻², 拔节期追施 N 80 kg·hm⁻²。玉米种植前, 人工刈割覆盖作物地上部, 并移出田块, 地下部根系还田; 玉米收获后, 地上部秸秆移除, 根茬还田。各处理农药施用等其余田间管理一致。

1.3 样品采集与测定

2023 年 5 月, 覆盖作物收获后用直径 10 cm 的土钻采集土壤紧实且生物孔隙较多的 20~40 cm 土层样品。取样过程中, 将土块轻轻掰开, 找到根系形成的生物孔隙 (图 1), 使用微型刮刀沿生物孔隙壁刮取约 1 mm 厚的土壤作为生物孔隙鞘样品。其中, 休闲处理的生物孔隙鞘主要受玉米根系分解的影响, 而覆盖作物处理的生物孔隙鞘则受到覆盖作物和玉米根系分解的共同影响。在不存在生物孔隙和裂隙的区域采集土壤, 作为非孔隙鞘样品。

采集的样品分为两部分: 一部分样品风干后用玛瑙臼和杵磨碎过 100 目筛, 用碳氮元素分析仪 (Thermo Fisher Scientific, Flash Smart, 意大利) 测定碳氮含量; 另一部分储存于 -80 °C 冰箱中, 用于 DNA 提取和微生物高通量测序。本研究以碳氮元素分析仪测定的总碳含量表示土壤有机碳含量, 这是因为砂姜黑土 20~40 cm 土层 pH 呈中性, 无机碳贡献较小^[22]; 并且土壤无机碳通常被视为相对稳定的碳库, 生物孔隙鞘中土壤碳的变化主要由有机碳驱动。

使用 Fast DNA Spin Kit 提取试剂盒 (MP Biomedicals, 美国) 提取土样的 DNA 后, 利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的完整性和纯度, 同时利用 NanoDrop One (Thermo Fisher Scientific, 美国) 检测 DNA 的浓度和纯度。前端引物序列 (5'-ACT

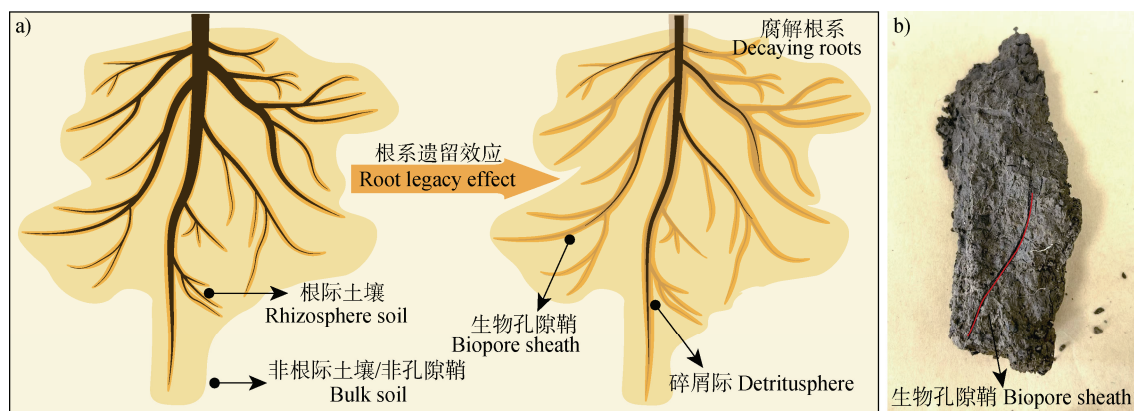


图 1 生物孔隙鞘概念图 (a) 与示意图 (b)

Fig. 1 Conceptual diagram of biopore sheaths (a) and schematic illustration (b)

CCTACGGGAGGCAGCA-3') 和后端引物序列 (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 用于扩增细菌 16S rRNA V3-V4 区。前端引物序列 (5'-GCATC GATGAAGAACGCAGC-3') 和后端引物序列 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') 用于扩增真菌 ITS2 区。采用 BioRad S1000 PCR 仪 (Bio-Rad Laboratory, 美国) 进行扩增, 扩增程序为: 94 °C 变性 5 min; 然后经历 30 个循环——94 °C 变性 30 s, 52 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 30 s; 最后 72 °C 处理 10 min 直到冷却。扩增产物使用琼脂糖凝胶纯化。按照 NEBNext® Ultra™ II DNA 文库制备试剂盒 (New England Biolabs, 美国) 标准流程进行文库操作。使用 Illumina NovaSeq 6000 平台对构建的扩增子文库进行 PE250 测序。

对获得的测序数据进行如下处理: 利用 fastp 软件 (版本 0.14.1) 对双端原始序列 (Raw Reads) 进行滑窗质量剪裁 (参数: -W4, -M20), 去除低质量碱基区域, 并结合 cutadapt 软件去除引物序列, 获得质控后的双端清洁序列 (Paired-end Clean Reads)。随后使用 usearch 工具 (版本 10) 进行双端序列拼接, 默认设置最小重叠长度为 16 bp, 重叠区最大允许错配数为 5 bp, 过滤不符合条件的序列, 获得原始拼接标签序列 (Raw Tags)。再次利用 fastp 软件对 Raw Tags 进行质控, 最终获得高质量的标签序列 (Clean Tags), 用于后续的聚类与注释分析。在注释阶段, 使用 UPARSE 方法对 Clean Tags 进行聚类, 生成操作分类单元 (Operational Taxonomic Unit, OTU)。将每个 OTU 的代表性序列与 SILVA (细菌 16S) 和 UNITE (真菌 ITS) 数据库进行比对, 设定

置信度阈值为 0.8, 获得其对应的分类注释信息 (门、纲、目、科、属、种等水平)。比对过程中, 去除注释为叶绿体或线粒体 (16S 扩增子污染) 以及无法注释到属级别的 OTU。基于去除在整个数据集中只出现一次的 OTU、嵌合体和污染 OTU 后的 OTU 表, 得到各样品最终用于分析的有效序列以及 OTU 信息。本研究中, 细菌和真菌的测序深度分别为每个样本平均 84 008 和 66 596 条 reads, 满足下游多样性分析需求。测序数据已提交至国家基因组科学数据中心 (Genome Sequence Archive, GSA), 项目编号 PRJCA039549。

1.4 数据处理

采用 SPSS 25.0 统计软件进行单因素方差分析 (one-way ANOVA), 利用最小显著差异法 (Least Significance Difference, LSD) 进行多重比较。以辛普森指数 (Simpson) 和均匀度指数 (Pielous) 表征细菌群落的 α 多样性, 利用 R 4.3.2 软件的 “vegan” 包对抽平后的测序数据进行 α 多样性指数计算和 β 多样性主坐标分析 (Principal coordinates analysis, PCoA), 用多元方差分析 (ADONIS) 检测群落 β 多样性的显著性差异; 利用 R 4.3.2 软件的 “spa” 包计算 levins 生态位宽度指数; 利用 R 4.3.2 软件的 “DESeq2” 包进行 OTU 丰度差异分析, 将 $|\log_2 \text{Fold Change}| > 2$ 且显著性 $P < 0.05$ 作为筛选阈值; 利用 R 4.3.2 软件的 “WGCNA” 包构建共现网络, 选择 Spearman 相关性系数 $|r| > 0.65$ 且显著性 $P < 0.01$ 的数据构建网络, 使用 “igraph” 包计算网络拓扑属性, 根据模块内连通性 (Z_i) 和模块间连通性 (P_i) 散点图确定各节点的拓扑作用, 利用 Gephi 软件进行

可视化。采用 Spearman 相关分析建立核心 OTU 与有机碳、全氮含量、碳氮比之间的关系,使用 R 4.3.2 软件和 Graphpad Prism 9.5 软件绘制图形。

2 结 果

2.1 不同覆盖作物生物孔隙鞘碳氮含量的差异

由表 1 可知,与非孔隙鞘相比,苜蓿处理的生物孔隙鞘有机碳含量显著提升 33.4% ($P < 0.05$);苜蓿、萝卜+毛苕子混播处理的生物孔隙鞘全氮含量分别显著提升 24.6%和 18.5%;油菜处理的生物孔隙鞘碳氮比显著提升 17.9% ($P < 0.05$)。总体而言,生物孔隙鞘较非孔隙鞘表现出更高的有机碳和全氮含量。四种处理生物孔隙鞘中的有机碳和全氮含量均无显著差异。

2.2 不同覆盖作物生物孔隙鞘微生物群落结构的差异

由图 2 可知,萝卜+毛苕子混播处理的生物孔隙鞘相比非孔隙鞘细菌辛普森指数显著增加 5.76%,

生态位宽度指数显著增加 372% ($P < 0.01$)。与非孔隙鞘相比,休闲和萝卜+毛苕子混播处理生物孔隙鞘的细菌均匀度指数分别显著增加 7.79%和 12.9% ($P < 0.05$)。真菌的辛普森指数和均匀度指数在各处理间均无显著差异,仅有休闲处理生物孔隙鞘的生态位宽度指数相比非孔隙鞘显著减少 68.6%。整体而言,与非孔隙鞘相比,生物孔隙鞘细菌的辛普森指数、均匀度指数和生态位宽度指数均显著增加,而真菌的均匀度指数和生态位宽度指数显著降低,辛普森指数差异不显著。此外,微生物群落各指数在四种处理之间均未表现出显著差异。

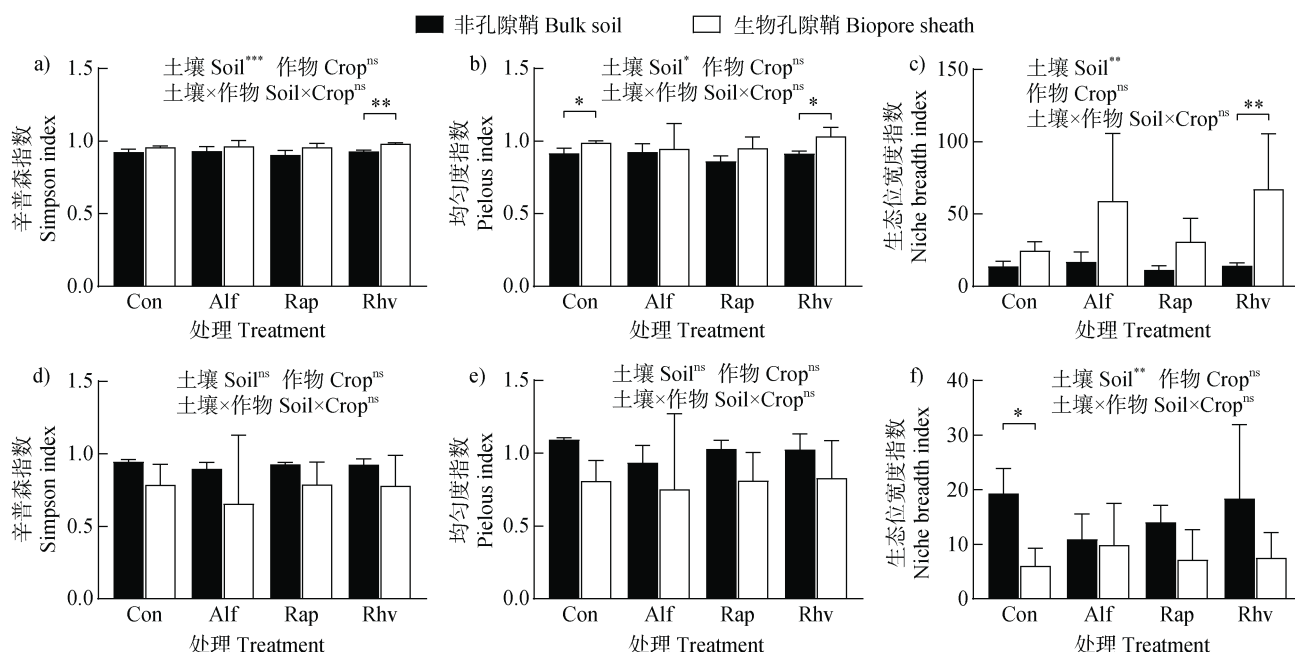
图 3 表明,覆盖作物种类 ($P < 0.001$)、土壤生境 ($P < 0.001$) 以及两者的交互作用 ($P < 0.01$) 均显著影响细菌群落结构。仅有覆盖作物种类 ($P < 0.05$) 及其与土壤生境的交互作用 ($P < 0.001$) 显著影响真菌群落结构,并且 PCoA1 分别解释了细菌和真菌群落中 36.4%和 15.6%的变异。

如图 4 所示,变形菌门 (Proteobacteria)、酸杆菌门 (Acidobacteria)、绿弯菌门 (Chloroflexi)、放

表 1 不同处理非孔隙鞘和生物孔隙鞘中碳氮含量
Table 1 SOC, TN, C/N in bulk soil and biopore sheath under different treatments

处理 Treatment	土壤有机碳 SOC/ (g·kg ⁻¹)		全氮 TN/ (g·kg ⁻¹)		C/N	
	非孔隙鞘	生物孔隙鞘	非孔隙鞘	生物孔隙鞘	非孔隙鞘	生物孔隙鞘
	Bulk soil	Biopore sheath	Bulk soil	Biopore sheath	Bulk soil	Biopore sheath
Con	6.17±1.64Aa	5.56±1.93Aa	0.78±0.15Aa	0.73±0.19Aa	7.80±0.61Aa	7.47±0.65Aa
Alf	4.64±0.50ABb	6.19±0.19Aa	0.65±0.05ABb	0.81±0.16Aa	7.10±0.34Aa	7.07±0.37Aa
Rap	4.26±0.42Ba	5.59±0.85Aa	0.61±0.06Ba	0.69±0.13Aa	6.93±0.40Ab	8.17±0.31Aa
Rhv	4.71±0.45ABa	6.48±1.19Aa	0.65±0.02ABb	0.77±0.04Aa	7.20±0.45Aa	8.39±1.25Aa
土壤 Soil	$P < 0.05$		$P < 0.05$		ns	
作物 Crop	ns		ns		ns	
土壤×作物	ns		ns		ns	
Soil×Crop	ns		ns		ns	

注: Con、Alf、Rap 和 Rhv 分别代表休闲、苜蓿、油菜和萝卜+毛苕子混播处理。同列不同大写字母表示在非孔隙鞘或生物孔隙鞘中不同覆盖作物处理间差异显著 ($P < 0.05$),不同小写字母表示同一覆盖作物处理在非孔隙鞘和生物孔隙鞘中差异显著 ($P < 0.05$)。土壤表示非孔隙鞘与生物孔隙鞘处理单独作用对因变量的影响;作物表示四种处理单独作用对因变量的影响;土壤×作物表示两者交互作用对因变量的影响。ns 代表差异不显著。下同。Note: Con, Alf, Rap, and Rhv refer to fallow, alfalfa, rapeseed, and radish + hairy vetch, respectively. Different capital letters indicate significant differences between the cover crop treatments under the same soil compartment ($P < 0.05$). Different lowercase letters indicate significant differences between the soil compartments with the same cover crop treatment ($P < 0.05$). Soil denotes the main effects of bulk soil and biopore sheath treatments on the dependent variable; Crop denotes the main effects of four treatments on the dependent variable; Soil×Crop denotes the interaction effect between these two factors on the dependent variable. ns indicates that the difference is not significant. The same below.



注: 用 Gini-Simpson 指数表示辛普森指数, 即由 1 减去经典 Simpson 指数数值后得到。*, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$, 下同。Note: The Gini-Simpson index is used to represent the Simpson index, which is obtained by subtracting the value of the classic Simpson index from 1. *, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$. The same below.

图 2 不同处理非孔隙鞘和生物孔隙鞘中细菌 (a-c) 和真菌 (d-f) 的 α 多样性和生态位宽度指数

Fig. 2 Alpha diversity and niche breadth index of bacteria (a-c) and fungi (d-f) in bulk soil and biopore sheath under different treatments

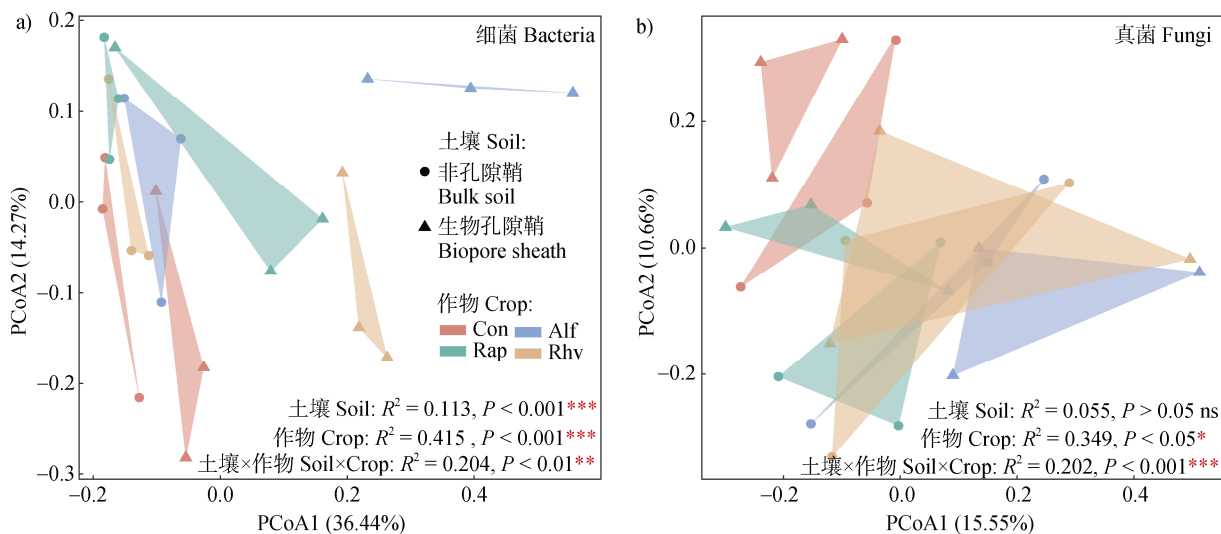


图 3 不同处理非孔隙鞘和生物孔隙鞘中细菌 (a) 和真菌 (b) 群落基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析 (PCoA)

Fig. 3 Principal coordinates analysis (PCoA) of bacterial (a) and fungal (b) communities based on Bray-Curtis distances in bulk soil and biopore sheath under different treatments

线菌门 (Actinobacteria) 和拟杆菌门 (Bacteroidetes) 为主要细菌门类, 其相对丰度占比分别为: 44.0%~52.9%、5.14%~18.9%、7.70%~11.6%、5.61%~

16.1%、2.06%~12.3%。与非孔隙鞘相比, 各处理生物孔隙鞘中酸杆菌门和绿弯菌门的相对丰度分别减少 6.17%~59.5%和 15.0%~31.4%, 拟杆菌门的

相对丰度增加 30.5%~450%。优势细菌属包括不动杆菌属 (*Acinetobacter*)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、wbl-A12 和芽孢杆菌属 (*Bacillus*)，其总相对丰度为 24.4%~43.6%。与非孔隙鞘相比，各处理生物孔隙鞘中不动杆菌属的相对丰度减少 15.2%~77.4%，减少程度由低到高依次为休闲、油菜、萝卜+毛茛子混播和苜蓿处理。与休闲相比，覆盖作物处理中放线菌门的相对丰度增加，在非孔隙鞘和生物孔隙鞘中分别增加 13.8%~49.7%和 33.7%~186%；厚壁菌门 (*Firmicutes*) 的相对丰度也有所提升，增幅 30.8%~53.7%，由高到

低依次为苜蓿、萝卜+毛茛子混播和油菜。真菌群落以子囊菌门 (*Ascomycota*) 和担子菌门 (*Basidiomycota*) 为主，相对丰度分别为 66.5%~90.8%和 4.05%~26.4%。与非孔隙鞘相比，除油菜外，其余处理生物孔隙鞘中子囊菌门的相对丰度增加 6.16%~15.3%，担子菌门的相对丰度减少 24.2%~29.1%。休闲与苜蓿处理中子囊菌门的相对丰度整体高于油菜和萝卜+毛茛子混播处理，而担子菌门呈相反趋势。四种处理的真菌属水平组成差异较大，但同一处理下非孔隙鞘与生物孔隙鞘的真菌属水平组成相似。

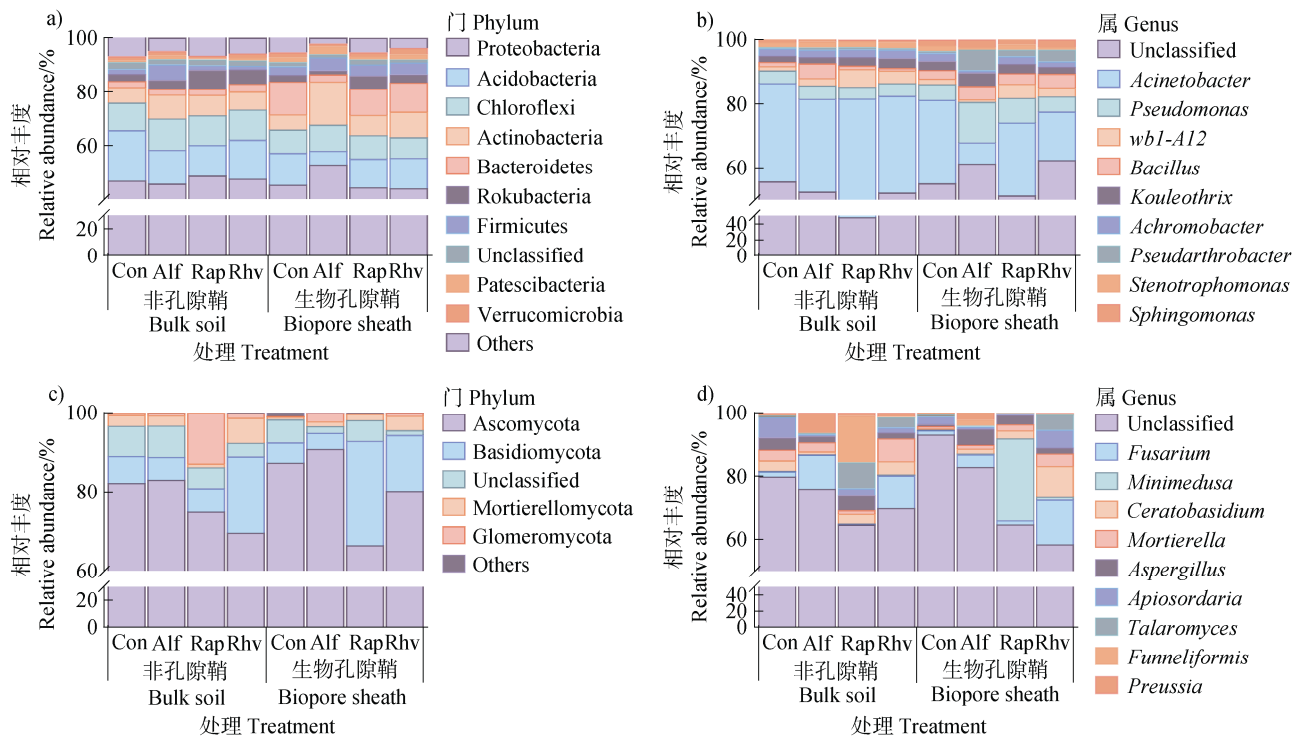


图 4 不同处理非孔隙鞘和生物孔隙鞘中细菌 (a-b) 和真菌 (c-d) 门与属水平的相对丰度

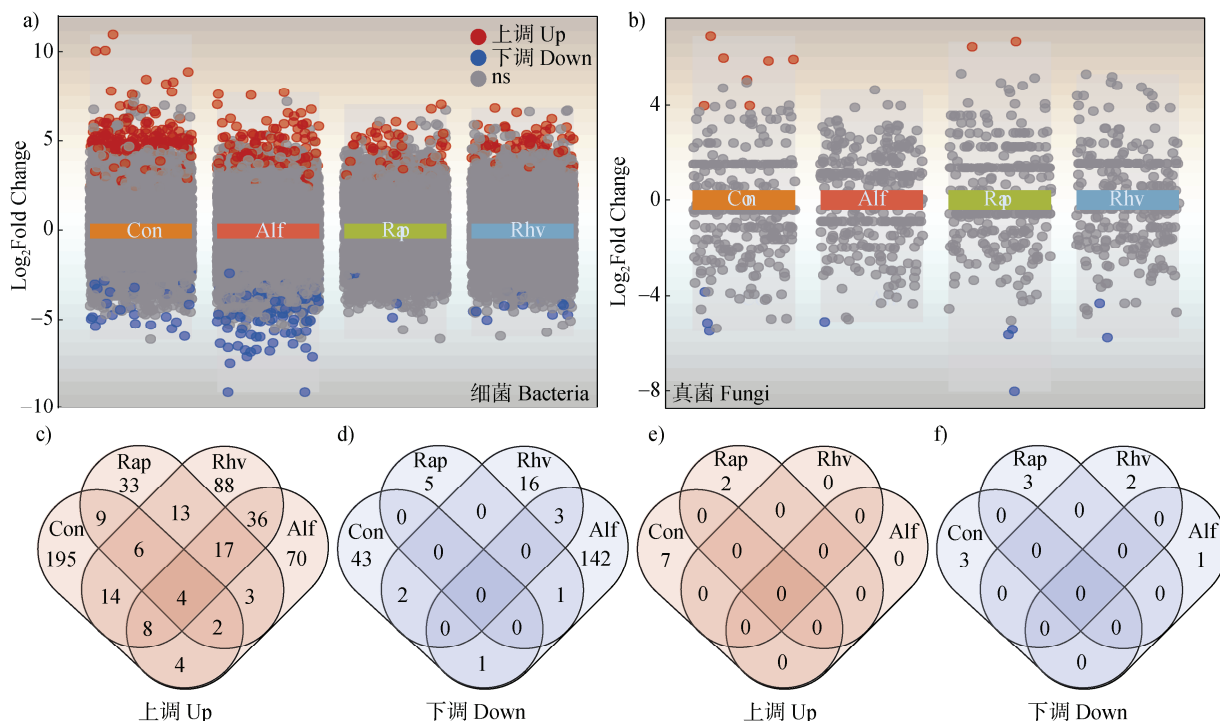
Fig. 4 Relative abundance of bacterial (a-b) and fungal (c-d) phyla and genera in bulk soil and biopore sheath under different treatments

2.3 生物孔隙鞘核心微生物筛选及其与有机碳含量的相关性

细菌群落中生物孔隙鞘与非孔隙鞘之间差异显著的 OTU 数量显著多于真菌，且各处理 OTU 的上调与下调数量差异明显 (图 5)。具体而言，休闲、苜蓿、油菜和萝卜+毛茛子混播处理中，生物孔隙鞘显著上调的细菌 OTU 分别为 195、70、33 和 88 个，下调 OTU 分别为 43、142、5 和 16 个；各处理共有的上调和下调 OTU 分别为 4 个和 1 个。相比之下，真菌群落差异较小，仅在休闲和油菜处理中分别上

调 7 个和 2 个 OTU，休闲、苜蓿、油菜及萝卜+毛茛子混播处理中独有的下调 OTU 数量分别为 3、1、3 和 2 个。

考虑到各处理样本重复数较少，为提高网络构建的稳健性，本研究选取样本量均为 12 的非孔隙鞘与生物孔隙鞘处理进行分子生态网络构建 (图 6a、图 6b)。基于 Zi-Pi 分析 (图 6c、图 6d)，模块中心 (模块中与其他成员高度连接的节点)、连接器 (连接不同模块的节点) 和网络枢纽 (同时具备模块中心与连接器特征) 被定义为网络中的关键节点。在



注：差异丰度分析确定了生物孔隙鞘 OTU 相比非孔隙鞘的上调 (a) 和下调 (b) 情况。每个点代表一个单独的 OTU，沿 y 轴的位置表示与非孔隙鞘相比的丰度变化。c、d 图在各处理生物孔隙鞘细菌中相比非孔隙鞘差异上调和下调的 OTU 数量。e、f 图在各处理生物孔隙鞘真菌中相比非孔隙鞘差异上调和下调的 OTU 数量。Note: a-b) Enrichment and depletion of OTU for biopore sheath compared with bulk soil as determined by differential abundance analysis. Each point represents an individual OTU and the position along the y-axis represents the abundance fold change compared with bulk soil. c-d) Numbers of differentially enriched and depleted OTU of bacteria in biopore sheath compared with bulk soil in each treatment. e-f) Numbers of differentially enriched and depleted OTU of fungi in biopore sheath compared with bulk soil in each treatment.

图 5 不同处理下生物孔隙鞘与非孔隙鞘的差异表达分析

Fig. 5 Differential expression analysis of biopore sheath and bulk soil under different treatments

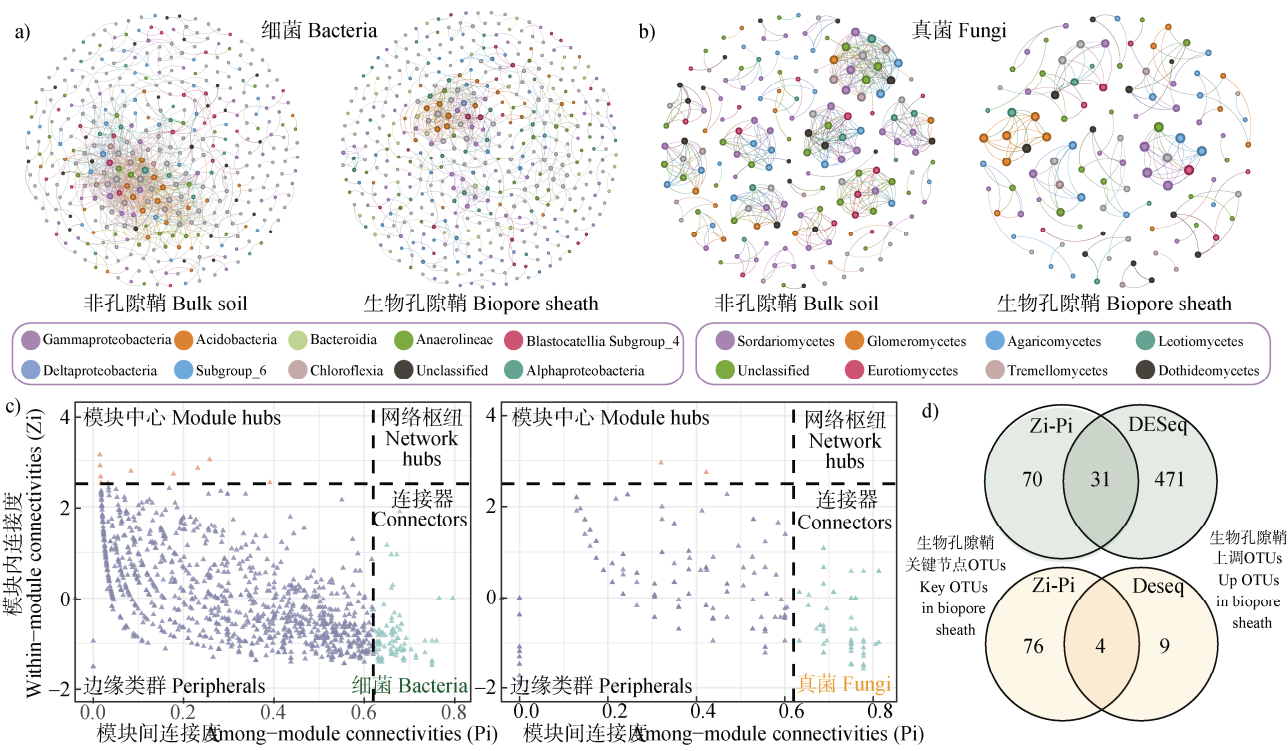
生物孔隙鞘的 Zi-Pi 图中，细菌和真菌分别有 10 个和 2 个 OTU 被归为模块中心，分别有 91 个和 78 个 OTU 被归为连接器。将这些关键节点 OTUs 与各处理生物孔隙鞘中显著上调的 OTUs 结合，界定为核心类群，最终在细菌和真菌中分别筛选出 31 个和 4 个核心 OTU。

图 7 显示，在细菌中，各处理土壤有机碳含量与辛普森指数、均匀度指数和生态位宽度指数均呈显著正相关。将筛选得到的核心微生物相对丰度与土壤有机碳、全氮和碳氮比进行相关性分析，得到 13 个与上述指标显著相关的 OTU (图 8)。这些关键 OTU 大多属于细菌，主要参与有机化合物的分解与转化。具体而言，休闲、苜蓿和萝卜+毛茛子生物孔隙鞘中共有的 *Massilia* 属是富含有机碳土壤的优势类群^[23]；苜蓿生物孔隙鞘中特有的 *Sphingomonadaceae* 科能够利用碳氢化合物^[24]；油菜生物孔隙鞘中富集

的 *Saccharimonadales* 目常见于多糖丰富的土壤环境^[25]；萝卜+毛茛子生物孔隙鞘中的 *Chitinophagaceae* 属参与几丁质降解^[26]，*Verrucomicrobium* 属参与多糖降解^[27]。

3 讨 论

与非孔隙鞘相比，覆盖作物处理的生物孔隙鞘有机碳和全氮含量分别提高 31.2%~37.6% 和 13.1%~24.6% (表 1)，表明覆盖作物根系形成的生物孔隙鞘是土壤有机物积累的重要区域。已有研究证实，覆盖作物生物量对土壤有机碳具有正向作用^[28]。本研究中，苜蓿处理的生物孔隙鞘有机碳含量显著高于非孔隙鞘，这可能与其较高的地下生物量有关^[29]。苜蓿和萝卜+毛茛子混播处理均包含固氮豆科作物，因此两者生物孔隙鞘的全氮含量亦显



注：a-b) 在科水平上构建非孔隙鞘和生物孔隙鞘中细菌和真菌网络的可视化。c) Zi-Pi 方法用于对节点进行分类以识别生物孔隙鞘网络内的关键节点。d) 基于生物孔隙鞘关键节点和生物孔隙鞘相比非孔隙鞘差异上调的 OTU 筛选核心微生物，绿色指代细菌的 OTUs，黄色指代真菌的 OTUs。Note: a-b) Visualization of constructed networks of bacteria and fungi in bulk soil and biopore sheath at family level. c) The Zi-Pi method for classification of nodes to identify keystone nodes within the biopore sheath networks. d) Screening for core species based on Keystone nodes in biopore sheath and differentially enriched OTU in biopore sheath compared with bulk soil, green for bacterial OTUs, yellow for fungal OTUs.

图 6 生物孔隙鞘核心微生物识别
Fig. 6 Identification of core microorganisms in biopore sheath

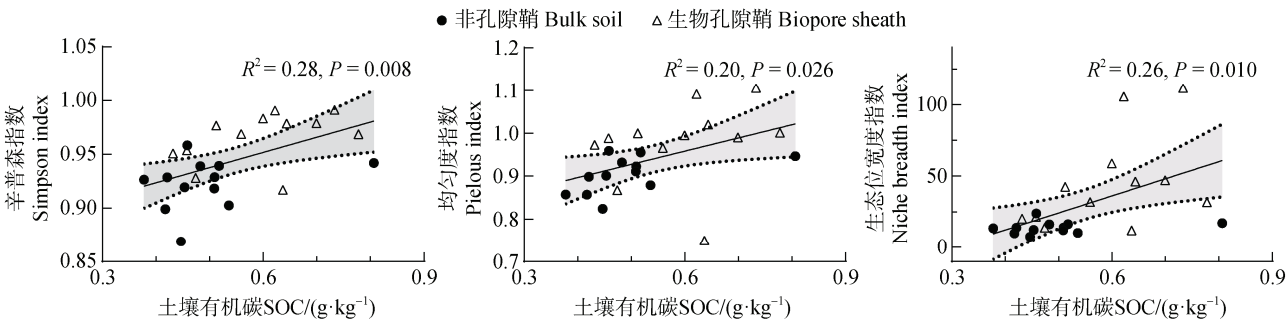
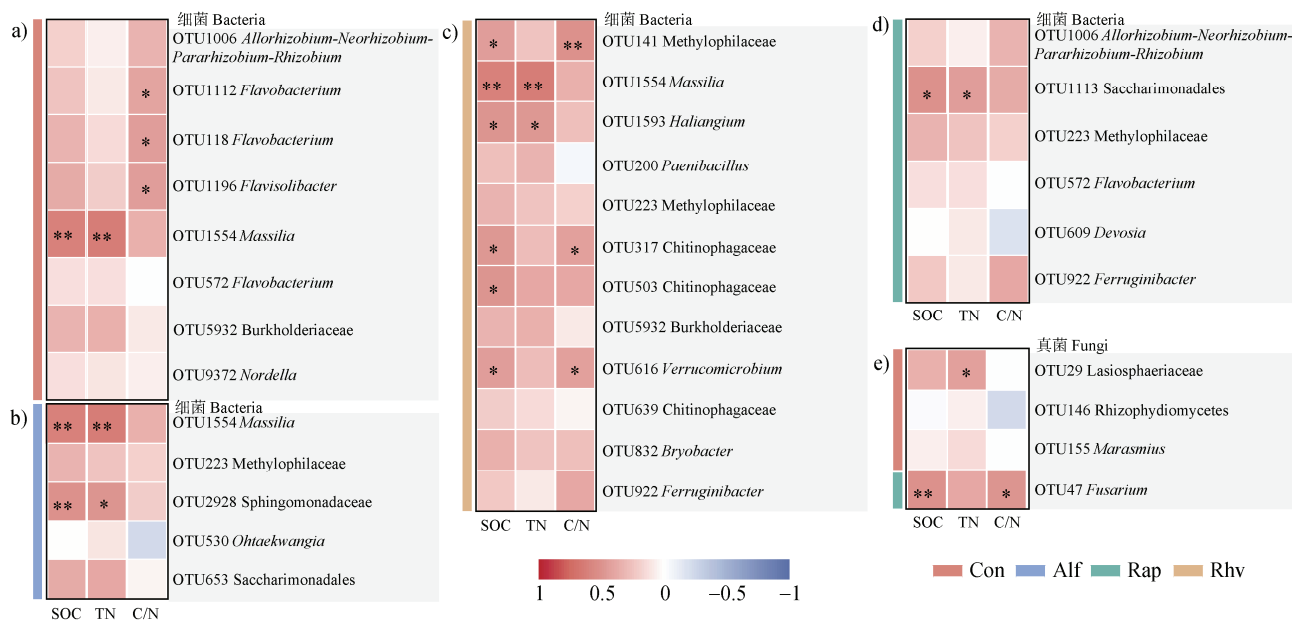


图 7 细菌 α 多样性、生态位宽度与土壤有机碳含量的关系
Fig. 7 Relationship between bacterial α diversity, niche breadth with soil organic carbon content

著提升。不同处理的生物孔隙鞘中，有机碳含量由高到低依次为萝卜+毛茛子混播、苜蓿、油菜和休闲；全氮含量由高到低依次为苜蓿、萝卜+毛茛子混播、休闲和油菜（表 1）。总体而言，苜蓿和萝卜+毛茛子处理对生物孔隙鞘有机碳和全氮的提升效果更佳，尽管各处理间差异未达统计学显著水平。

本研究发现，生物孔隙鞘与非孔隙鞘在细菌和真菌门水平的群落组成上呈现显著分异，反映了微生物生存策略对碳源可利用性的适应性调整（图 4a，图 4c）。例如，拟杆菌门（Bacteroidetes）作为快速



注: a-d) 细菌 OTUs 分别与休闲 (红色边框)、苜蓿 (蓝色边框)、油菜 (绿色边框)、萝卜+毛茛子 (黄色边框) 处理相对应, e) 真菌 OTUs 与休闲 (红色边框) 和油菜 (绿色边框) 相对应。* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著相关。Note: a-d) The bacterial OTUs correspond to the treatments of fallow (red border), alfalfa (blue border), rapeseed (green border), and mixture of radish and hairy vetch (yellow border), respectively. e) The fungal OTUs correspond to the treatments of fallow (red border) and rapeseed (green border). *, ** indicate significant levels at 0.05 and 0.01, respectively.

图 8 核心微生物相对丰度与生物孔隙鞘有机碳、全氮含量和碳氮比的 Spearman 相关性分析

Fig. 8 Spearman correlations between the relative abundance of core microorganisms with SOC, TN, C/N in biopore sheath

生长的富营养型细菌 (r-策略菌), 以不稳定有机碳为主要碳源, 能分泌多种酶分解新鲜有机物; 而酸杆菌门 (*Acidobacteria*) 和绿弯菌门 (*Chloroflexi*) 则为寡营养型细菌 (K-策略菌), 擅长矿化纤维素等复杂底物^[30]。本研究中, 生物孔隙鞘中拟杆菌门相对丰度显著高于非孔隙鞘, 酸杆菌门和绿弯菌门相对丰度总和有所降低, 与生物孔隙鞘富含易分解有机物的环境特征一致, 表明底物可利用性对细菌群落结构具有重要驱动作用。此外, 与休闲处理相比, 覆盖作物处理的生物孔隙鞘中放线菌门 (*Actinobacteria*) 和厚壁菌门 (*Firmicutes*) 相对丰度显著提升 (图 4a)。这两类革兰氏阳性菌以分解木质素和纤维素等复杂有机物为特征^[31]。在属水平上, 与非孔隙鞘相比, 生物孔隙鞘中致病菌不动杆菌属 (*Acinetobacter*) 相对丰度降低, 而有益菌芽孢杆菌属 (*Bacillus*) 和假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 相对丰度总和增加 (图 4b), 其中苜蓿处理表现尤为突出。这一变化可能与生物孔隙鞘中养分丰富、孔隙结构优化的微环境更有利于有益细菌定殖有

关。在真菌群落中, 除油菜处理外, 其余各处理的生物孔隙鞘均表现出子囊菌门 (*Ascomycota*) 相对丰度增加、担子菌门 (*Basidiomycota*) 相对丰度降低的趋势 (图 4c)。子囊菌门多为富营养型真菌, 担子菌门则以寡营养型真菌为主^[30]。其营养获取策略的变化模式与细菌群落在门水平的趋势一致, 进一步表明底物特性对微生物群落具有系统性调控作用。

与非孔隙鞘相比, 仅萝卜+毛茛子混播处理生物孔隙鞘中细菌群落的辛普森指数、均匀度指数和生态位宽度指数显著提高 (图 2), 表明混播模式有助于提升细菌群落的 α 多样性及其养分竞争能力。已有研究指出, 作物多样性有助于提升土壤微生物多样性, 主要机制在于多样化种植通过根系分泌物和凋落物提供多样的养分来源, 直接塑造微生物群落, 同时通过改善土壤孔隙结构、通气性和团聚体稳定性, 间接丰富微生物生态位^[32]。本研究还发现, 细菌群落的辛普森指数、均匀度指数和生态位宽度指数与土壤有机碳含量均呈显著正相关 (图 7), 与 Liu

等^[33]的结果一致。在富含有机碳的生物孔隙鞘中, 细菌群落快速扩增, 可能通过养分竞争抑制真菌生长^[34], 导致真菌群落辛普森指数、均匀度指数和生态位宽度指数均低于细菌群落(图2)。

与非孔隙鞘相比, 生物孔隙鞘中细菌群落的优势度、均匀分布程度和环境适应度显著提升(图2)。通常认为, 根际微生物群落作为土壤微生物群落的子集, 由选择性定殖形成, 其多样性通常低于非根际土壤微生物群落^[35]。受根际遗留效应影响, 生物孔隙鞘微生物群落的多样性理论上亦应低于非孔隙鞘。然而, 本研究发现, 生物孔隙鞘中细菌群落的多样性显著高于非孔隙鞘, 与推测相反。这一结果可归因于资源供给增加、生态位丰富度提升与植物选择压力减弱的协同作用: 根系残留物提供多样化底物支持细菌生长^[36], 孔隙结构与通气条件改善了生态位多样性^[37], 而植物选择压力减弱避免了细菌群落过度筛选^[38]。因此, 与传统的根际概念不同, 生物孔隙鞘可能代表了一种过渡区域, 其细菌群落更多反映根系分解过程中或分解后的土壤状态, 而非直接受到植物活体根系的调控。这一特征揭示了生物孔隙鞘在土壤微生物生态中的独特作用。与细菌不同, 生物孔隙鞘中真菌群落的 α 多样性指数和生态位宽度指数较非孔隙鞘下降, 与刘玲玲^[39]的研究结果一致。此差异可能源于真菌与细菌在响应外界环境变化机制上的本质区别。已有研究表明, 细菌对底物供给和环境波动反应迅速, 能在短期内迅速调整群落结构^[40]; 而真菌则具有较高的抗逆性和较慢的生长速率, 对环境变化反应迟缓, 更易受根系长期遗留效应的影响^[41]。因此, 生物孔隙鞘中真菌群落的多样性特征可能同时反映了底物供给和根系遗留效应的复合影响。

相关性分析进一步揭示, 生物孔隙鞘中部分核心微生物的相对丰度与土壤有机碳、全氮及碳氮比均呈显著正相关(图8), 表明土壤养分水平的提升显著促进了核心微生物的增殖。已有研究指出, 有机碳增加是驱动土壤微生物群落多样性及其代谢功能多样性的关键因素^[42]。在本研究中, 与有机化合物分解和转化相关的微生物活动, 例如几丁质和纤维素等多糖的分解过程, 可能在生物孔隙鞘中更为活跃^[23-27](图8)。未来可进一步探究不同覆盖作物生物孔隙鞘微生物群落功能的动态演替及其与土壤有机碳稳定性的耦合机制, 以期提升砂姜黑土固

碳能力提供理论支撑。

4 结 论

种植覆盖作物后, 砂姜黑土生物孔隙鞘中的有机碳和全氮含量显著增加, 其中苜蓿处理的提升效果最为突出。相较于非孔隙鞘, 生物孔隙鞘中的细菌 α 多样性指数和生态位宽度指数均显著提高; 生物孔隙鞘中的细菌和真菌群落在门水平上向富营养型微生物转变, 苜蓿处理生物孔隙鞘中的细菌群落在属水平上向有益菌演化。生物孔隙鞘有机碳含量的变化是驱动土壤微生物群落结构改变的关键因素, 各处理生物孔隙鞘中的核心微生物可能在碳分解与转化过程中发挥重要作用。

参考文献 (References)

- [1] Pennock D, McKenzie N, Montanarella L, et al. Status of the world's soil resources: Technical summary[M]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 2015.
- [2] Hartmann M, Six J. Soil structure and microbiome functions in agroecosystems[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2023, 4(1): 4—18.
- [3] Jian J S, Du X, Reiter M S, et al. A meta-analysis of global cropland soil carbon changes due to cover cropping[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2020, 143: 107735.
- [4] Blanco-Canqui H, Ruis S J. Cover crop impacts on soil physical properties: A review[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2020, 84(5): 1527—1576.
- [5] Zhang Z B, Yan L, Wang Y K, et al. Bio-tillage improves soil physical properties and maize growth in a compacted Vertisol by cover crops[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2022, 86(2): 324—337.
- [6] Chen G H, Weil R R. Penetration of cover crop roots through compacted soils[J]. *Plant and Soil*, 2010, 331(1): 31—43.
- [7] Zhang Z B, Liu K L, Zhou H, et al. Linking saturated hydraulic conductivity and air permeability to the characteristics of biopores derived from X-ray computed tomography[J]. *Journal of Hydrology*, 2019, 571: 1—10.
- [8] Hinsinger P, Bengough A G, Vetterlein D, et al. Rhizosphere: Biophysics, biogeochemistry and ecological relevance[J]. *Plant and Soil*, 2009, 321(1): 117—152.
- [9] Mueller C W, Baumert V, Carminati A, et al. From rhizosphere to detritusphere—Soil structure formation driven by plant roots and the interactions with soil biota[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2024, 193:

- 109396.
- [10] Xiong P, Zhang Z B, Peng X H. Root and root-derived biopore interactions in soils: A review[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2022, 185 (5): 643—655.
 - [11] Luo L F, Lin H, Halleck P. Quantifying soil structure and preferential flow in intact soil using X-ray computed tomography[J]. Soil Science Society of America Journal, 2008, 72 (4): 1058—1069.
 - [12] Petzoldt L, Kroschewski B, Kautz T. Metabolic activity of *Hordeum vulgare*, *Brassica napus* and *Vicia faba* in Worm and Root type Biopore Sheaths[J]. Plant and Soil, 2022, 472 (1): 565—575.
 - [13] Salomé C, Nunan N, Pouteau V, et al. Carbon dynamics in topsoil and in subsoil may be controlled by different regulatory mechanisms[J]. Global Change Biology, 2010, 16 (1): 416—426.
 - [14] Athmann M, Kautz T, Banfield C, et al. Six months of *L. terrestris* L. activity in root-formed biopores increases nutrient availability, microbial biomass and enzyme activity[J]. Applied Soil Ecology, 2017, 120: 135—142.
 - [15] Zhang Z L, Kaye J P, Bradley B A, et al. Cover crop functional types differentially alter the content and composition of soil organic carbon in particulate and mineral-associated fractions[J]. Global Change Biology, 2022, 28 (19): 5831—5848.
 - [16] Engedal T, Magid J, Hansen V, et al. Cover crop root morphology rather than quality controls the fate of root and rhizodeposition C into distinct soil C pools[J]. Global Change Biology, 2023, 29 (19): 5677—5690.
 - [17] Poirier V, Roumet C, Munson A D. The root of the matter: Linking root traits and soil organic matter stabilization processes[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2018, 120: 246—259.
 - [18] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage[J]. Nature Microbiology, 2017, 2: 17105.
 - [19] Kuzakov Y, Blagodatskaya E. Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 83: 184—199.
 - [20] Zhao X Y. Effect of cover cropping on aggregate stability and organic carbon pools of Shajiang black soil[D]. Haikou: Hainan University, 2023. [赵馨雅. 覆盖作物种植对砂姜黑土团聚体稳定性及其有机碳库的影响[D]. 海口: 海南大学, 2023.]
 - [21] Wang Y K, Guo Z C, Zhang Z B, et al. Effect of tillage practices on soil physical properties and maize growth in Shajiang black soil(Vertisol) [J]. Acta Pedologica Sinica, 2019, 56 (6): 1370—1380. [王玥凯, 郭自春, 张中彬, 等. 不同耕作方式对砂姜黑土物理性质和玉米生长的影响[J]. 土壤学报, 2019, 56 (6): 1370—1380.]
 - [22] Ma Y Q, Yu Y, Nan S Z, et al. Conversion of SIC to SOC enhances soil carbon sequestration and soil structural stability in alpine ecosystems of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2024, 195: 109452.
 - [23] Ofek M, Hadar Y, Minz D. Ecology of root colonizing *Massilia* (Oxalobacteraceae) [J]. PLoS One, 2012, 7 (7): e40117.
 - [24] Rodriguez-Campos J, Dendooven L, Alvarez-Bernal D, et al. Potential of earthworms to accelerate removal of organic contaminants from soil: A review[J]. Applied Soil Ecology, 2014, 79: 10—25.
 - [25] Wang G W, Jin Z X, Wang X X, et al. Simulated root exudates stimulate the abundance of Saccharimonadales to improve the alkaline phosphatase activity in maize rhizosphere[J]. Applied Soil Ecology, 2022, 170: 104274.
 - [26] De Corato U. Effect of value-added organic co-products from four industrial chains on functioning of plant disease suppressive soil and their potentiality to enhance soil quality: A review from the perspective of a circular economy[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 168: 104221.
 - [27] Nixon S L, Daly R A, Borton M A, et al. Genome-resolved metagenomics extends the environmental distribution of the *Verrucomicrobia* phylum to the deep terrestrial subsurface[J]. mSphere, 2019, 4 (6): e00613—19.
 - [28] Hu Q J, Thomas B W, Powlson D, et al. Soil organic carbon fractions in response to soil, environmental and agronomic factors under cover cropping systems: A global meta-analysis[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2023, 355: 108591.
 - [29] Yan L, Zhang Z B, Ding Y Z, et al. Response of cover crop roots to soil compaction in a Vertisol(Shajiang black soil) [J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58(1): 140—150. [严磊, 张中彬, 丁英志, 等. 覆盖作物根系对砂姜黑土压实的响应[J]. 土壤学报, 2021, 58(1): 140—150.]
 - [30] Yang Y, Dou Y X, Wang B R, et al. Deciphering factors driving soil microbial life-history strategies in restored grasslands[J]. iMeta, 2022, 2 (1): e66.
 - [31] Kramer C, Gleixner G. Soil organic matter in soil depth profiles: Distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2008, 40 (2): 425—433.
 - [32] Venter Z S, Jacobs K, Hawkins H J. The impact of crop rotation on soil microbial diversity: A meta-analysis[J]. Pedobiologia, 2016, 59 (4): 215—223.
 - [33] Liu R X, Yao Y, Li Q, et al. Rhizosphere soil microbes benefit carbon and nitrogen sinks under long-term afforestation on the Tibetan Plateau[J]. Catena, 2023, 220: 106705.
 - [34] Hernandez D J, David A S, Menges E S, et al. Environmental stress destabilizes microbial networks[J]. The ISME Journal, 2021, 15 (6): 1722—1734.
 - [35] Hamonts K, Trivedi P, Garg A, et al. Field study reveals

- core plant microbiota and relative importance of their drivers[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20 (1): 124—140.
- [36] Liu S G, Plaza C, Ochoa-Hueso R, et al. Litter and soil biodiversity jointly drive ecosystem functions[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29 (22): 6276—6285.
- [37] Haas C, Horn R. Impact of small-scaled differences in micro-aggregation on physico-chemical parameters of macroscopic biopore walls[J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2018, 6: 90.
- [38] Philippot L, Raaijmakers J M, Lemanceau P, et al. Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11 (11): 789—799.
- [39] Liu L L. Mechanism of root-pores on maize root growth under dense soil and their response to compression[D]. Beijing: China Agricultural University, 2024. [刘玲玲. 根孔对紧实土壤中玉米根系生长的作用机理及其对压实的响应[D]. 北京: 中国农业大学, 2024.]
- [40] Ma H Y, Surigaoge S, Xu Y, et al. Responses of soil microbial community diversity and co-occurrence networks to interspecific interactions in soybean/maize and peanut/maize intercropping systems[J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 203: 105613.
- [41] Hannula S E, Heinen R, Huberty M, et al. Persistence of plant-mediated microbial soil legacy effects in soil and inside roots[J]. *Nature Communications*, 2021, 12: 5686.
- [42] Herms C H, Hennessy R C, Bak F, et al. Back to our roots: Exploring the role of root morphology as a mediator of beneficial plant-microbe interactions[J]. *Environmental Microbiology*, 2022, 24(8): 3264—3272.

(责任编辑: 卢 萍)