

# 覆盖种植下土壤中代谢物-微生物及枸杞产量的响应\*

陈浩楠<sup>1</sup>, 马丫然<sup>1</sup>, 高亚苗<sup>1</sup>, 南雄雄<sup>2</sup>, 朱丽珍<sup>2</sup>, 杨柳<sup>2</sup>, 王芳

<sup>1, 2†</sup>

(1. 宁夏大学地理科学与规划学院, 教育部中阿旱区特色资源与环境治理国际合作联合实验室, 银川 750021; 2. 林木资源高效生产全国重点实验室, 银川 750004)

**摘要:** 探析覆盖作物种植模式对枸杞园土壤中代谢物组分、微生物多样性及枸杞产量的影响, 旨在为区域经济林可持续发展提供理论依据。通过田间裂区设计, 主处理设置传统枸杞单作 (M) 和覆盖种植 (I) 2 种模式, 副处理为施用有机肥 (3 个施肥水平), 分析不同种植模式下土壤理化性质、微生物群落结构、关键代谢物组分和作物产量变化, 以及差异代谢物与微生物指标的相关关系。结果表明, 与传统枸杞单作相比, 覆盖种植模式表层土壤电导率、有机碳含量、全氮含量、有效氮 (铵态氮和硝态氮) 含量、速效钾含量和微生物生物量氮分别显著增加 29.66%、47.80%、39.09%、46.23%、36.64% 和 22.56%, 同时, 覆盖种植提高了土壤微生物多样性, 其中细菌香农指数显著增加 4%, 辛普森指数显著降低 43.04%。通过代谢组分析共鉴定出 867 种代谢物, 差异代谢组分 84 种, 包括脂类、有机酸、苯丙烷类和碳水化合物等; 关键代谢物 6 种, 其中对枸杞产量具有促进作用的代谢物 2 种; 覆盖种植下枸杞产量显著提高 6.36%。因此, 覆盖作物能够改善土壤微生态环境, 引起土壤中特定代谢物变化, 有效提升枸杞产量, 适用于枸杞种植。

**关键词:** 枸杞; 肥田萝卜; 覆盖作物; 有机肥; 微生物多样性; 代谢组

中图分类号: S154

文献标志码: A

## Response of Soil Metabolites, Microorganisms, and *Lycium barbarum* Yield Under Cover Crop Cultivation

CHEN Haonan<sup>1</sup>, MA Yaran<sup>1</sup>, GAO Yamiao<sup>1</sup>, NAN Xiongxiang<sup>2</sup>, ZHU Lizhen<sup>2</sup>, YANG Liu<sup>2</sup>, WANG Fang<sup>1, 2†</sup>

(1. School of Geography and Planning, Ningxia University, China-Arab Joint International Research Laboratory for Featured Resources and Environmental Governance in Arid Regions, Yinchuan 750021, China; 2. National Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Yinchuan 750004, China)

**Abstract:** 【Objective】The global wolfberry (*Lycium barbarum* L.) industry is undergoing a paradigm shift from

\*宁夏自然科学基金项目 (2024AAC03129, 2024AAC03768) 和国家自然科学基金项目 (42067022) 资助 Supported by the Natural Science Foundation of Ningxia, China (Nos. 2024AAC03129 and 2024AAC03768), and the National Natural Science Foundation of China (No. 42067022)

†通讯作者 Corresponding author, E-mail: fangwang0820@nxu.edu.cn

作者简介: 陈浩楠 (1999—), 女, 宁夏中卫人, 硕士研究生, 主要研究方向为土壤地理与土壤环境调控。E-mail: chn1504924790@163.com

收稿日期: 2024-10-22; 收到修改稿日期: 2025-03-17; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2025-03-17

traditional Ningxia-dominated production to multipolar cultivation systems across Northwest China. In this transitional context, developing sustainable soil management strategies becomes imperative for maintaining agricultural productivity and ecosystem resilience. While cover crop intercropping has emerged as an advanced agroecological practice demonstrating dual benefits in fruit quality enhancement and environmental stewardship, conventional field management approaches; particularly long-term monoculture and chemical fertilizer overapplication, continue to compromise both yield and phytochemical quality of wolfberry. This study systematically investigates the rhizosphere engineering effects of wolfberry/forage radish (*Raphanus sativus* L.) intercropping coupled with organic fertilization, focusing on its mechanistic impacts on soil microbiome restructuring and metabolic reprogramming. **【Method】** This study investigated the effects of wolfberry (*Lycium barbarum* L.) /radish (*Raphanus sativus* L.) intercropping with manure on edaphic microbial communities and metabolite profiles through a split-plot field experiment(2019-2021)in arid northwestern China. It also considered the effects of cover crop planting patterns on soil microbial community structure, metabolite composition, and yield of wolfberry orchards. Three organic fertilization regimes (0, 6 660 kg·hm<sup>-2</sup>, and 13 320 kg·hm<sup>-2</sup>) were applied under two planting systems: monoculture (M) and intercropping (I). Using Illumina high-throughput sequencing technology, quantitative PCR methods, and liquid chromatography-tandem mass spectrometry (LC-MS), microbial information and metabolites were measured. The correlation between soil physicochemical properties, microbial diversity, key metabolite components, crop yield and its differential metabolites, microbial diversity index, and environmental factors under different planting modes was analyzed. **【Result】** Compared with the traditional wolfberry monoculture, intercropping significantly enhanced soil multifunctionality, increasing surface soil electrical conductivity (EC) by 29.66%, organic carbon (SOC) by 47.80%, total nitrogen (TN) by 39.09%, available nitrogen(AN)by 46.23%, available potassium (AK) by 36.64%, and microbial biomass nitrogen (MBN) by 22.56%compared with monoculture ( $P<0.05$ ). Additionally, intercropping enhanced soil microbial diversity, with the bacterial Shannon index increasing by 4%and the Simpson index decreasing by 43.04%. Metabolomic analysis identified 867 metabolites, including 84 differentially abundant compounds such as lipids, organic acids, phenylpropanoids, and carbohydrates. Among these, two key metabolites were positively correlated with yield enhancement. Consequently, wolfberry yield increased significantly by 6.36%. **【Conclusion】** These findings indicated that cover crop intercropping improved soil microecological conditions, induced specific metabolite shifts, and effectively enhanced wolfberry productivity, demonstrating its applicability in sustainable wolfberry cultivation systems.

**Key words:** *Lycium barbarum*; Forage radish; Cover crops; Organic fertilizer; Microbial diversity; Metabolome

土壤微生物是维持土壤健康的核心与关键,最新研究表明,土壤微生物群落结构和多样性被认为是评价土壤健康程度最具潜力的依据,它们在植物-土壤系统中起着至关重要的作用<sup>[1-2]</sup>。土壤微生物驱动农业生态系统中的关键功能,合理的农业管理实践能够通过影响土壤微生物群来改善作物生产系统的可持续性,如保护性耕作、作物多样化、覆盖种植和施入有机物料等<sup>[3]</sup>。因此,探究农业管理实践如何影响土壤微生物群落结构、代谢物组成,是了解其生态功能的关键,也是标记土壤质量变化、合理利用土地资源、促进区域土壤生态系统可持续发展的有效切入点。

枸杞 (*Lycium barbarum* L.) 系茄科 (Solanaceae) 多年生落叶灌木,兼具药用经济价值与生态景观功能,是我国西北盐碱和干旱地区生态造林的重要先锋树种。据农业农村部 2023 年统计数据显示,全国枸杞栽培面积已达  $1.22 \times 10^5$  hm<sup>2</sup>,鲜果年产量突破 140 万 t<sup>[4]</sup>。然而,传统单作模式、过量使用化肥、忽视有机肥及大水漫灌等粗放管理方式,导致土壤肥力下降、产量减少、品质降低<sup>[5-6]</sup>,严重制约着枸杞产业的可持续发展潜力。果园间作覆盖作物是一种先进的土壤管理方式,有助于提升果园质量和效益,促进可持续发展<sup>[7]</sup>。针对目前枸杞生

产中长期单作和对化肥过分依赖等突出问题,基于覆盖作物——肥田萝卜与枸杞水肥需求高峰存在时空互补效应,前期已构建了西北旱区特色经济作物枸杞/覆盖作物可持续种植体系,有效提高了土壤肥力<sup>[8]</sup>,然而,在枸杞/覆盖作物复合种植体系中关于土壤地力提升的生物学机制并不清晰。

土壤中代谢产物源于植物根系分泌物、微生物代谢和有机质分解<sup>[9]</sup>,作为碳源和信号分子,可调控根际微生物群落,进而影响土壤性质和作物生长<sup>[10]</sup>。植物根系分泌物如酚类化合物、类黄酮和生物碱等,能够抑制根际土壤中的微生物活动<sup>[11]</sup>,糖类代谢物可为微生物提供碳源,例如果糖、山梨糖和甘露糖,这几种糖类物质可诱导有益微生物(如植物根际促生菌)的趋化作用和生物膜形成,从而在植物根际定殖,促进植物生长并维持健康<sup>[12]</sup>。有研究表明土壤中代谢物是植物-微生物互作的重要介质<sup>[12]</sup>,目前关于覆盖作物种植模式下土壤中代谢物的响应研究也鲜有报道。

鉴于此,本研究通过长期田间定位试验,从枸杞/肥田萝卜复合种植体系入手,深入探究土壤微生物多样性、土壤中代谢物及枸杞产量对覆盖种植模式的响应特征,阐明新型种植模式与施用有机肥培肥土壤的微生物学机制,以期为区域经济林高效、可持续发展提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区概况

2019年,田间定位试验在宁夏银川国家林业局枸杞工程技术研究中心示范基地(38.41°N, 106.17°E)开展。该地区海拔约1110m,属中温带大陆性气候,具有昼夜温差大、降水少(年均200mm)、蒸发强(年均1883mm)、气温低(年均8.5℃)、无霜期短(160~170d)以及冬春干旱、四季多风的特点<sup>[8]</sup>。

### 1.2 试验设计

试验选用宁杞8号(*Lycium barbarum* L.)和白玉大根(*Raphanus sativus* L. var. *longipinnatus*)作为枸杞和肥田萝卜的供试品种。传统单作模式下,枸杞株行距为1m×3m,行间休闲,仅进行常规除草管理。套作模式下,肥田萝卜于枸杞夏季休眠期(8月上旬)沿枸杞行套种,株距20cm,距枸杞行20cm,播种深度1~2cm,密度为每公顷33300~37500株。肥田萝卜全量还田,12月下旬冻伤死亡后于次年春季原地腐解,其他管理与传统种植模式一致。

试验采用裂区设计,主处理为种植模式(A),包括传统枸杞单作(M)和枸杞-肥田萝卜套作(I)两种模式;副处理为有机肥施用量(B),施用有机肥(O),设不施肥(O<sub>0</sub>)、中量(每株2kg, O<sub>1</sub>)和高量(每株4kg, O<sub>2</sub>)三个水平。采用完全随机区组设计,3次重复,小区面积120m<sup>2</sup>(20m×6m)。化肥选用尿素、磷酸二铵和硫酸钾,枸杞于4月下旬至6月下旬和6月末至7月下旬分两次根部追肥,每次每株施N120g、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>60g、K<sub>2</sub>O75g。展叶期采用环状沟施施用腐熟羊粪,施肥沟距树干30cm,深宽各30cm,施用量分别为0、6660和13320kg·hm<sup>-2</sup>。

### 1.3 样品采集与分析

2022年8月上旬枸杞收获后采集土壤样品。每个小区选取5个样点,采集0~20cm土层土壤,混合均匀后去除石砾和植物残根,过2mm筛,风干后用于理化性质分析;另选取5株健康枸杞植株,以树干为中心,在距树干30cm的对角线4个顶点取样。清除地表杂物后,用土钻采集5~30cm深度的土壤和根系混合样,按照四分法取样,取一部分经过液氮速冻处理后,保存在-80℃冰箱,用于微生物群落多样性和代谢物分析,一部分新鲜土样用于

测定土壤相关理化指标。

土壤 pH 采用电位法（水土质量比 2.5:1）测定，电导率（EC）采用电导法测定。土壤有机碳（SOC）和全氮（TN）分别采用重铬酸钾外加热法和凯氏定氮法测定，微生物生物量碳（MBC）和微生物生物量氮（MBN）采用氯仿熏蒸法测定。有效氮（AN，铵态氮和硝态氮之和）采用  $1 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  KCl 浸提—流动分析仪（5000, SKALAR, 荷兰）法测定，有效磷（AP）采用  $0.5 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{NaHCO}_3$  浸提—钼锑抗比色法测定，速效钾（AK）采用  $1 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{NH}_4\text{OAc}$  浸提—火焰光度计法测定<sup>[13]</sup>，土壤容重采用环刀法测定。

#### 1.4 土壤微生物指标的测定与分析

DNA 提取方法：参照 E.Z.N.A@Soil DNA 试剂盒（OmegaBio-tek 美国）的标准，从土壤微生物中提取总 DNA，并采用 1% 的琼脂糖凝胶电泳技术结合 NanoDropND-2000（Thermo Scientific, 美国）测定 DNA 的品质、浓度和纯净度。PCR 扩增：细菌 16S rRN 的 V3~V4 区利用通用引物 338F（5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3'）和 806R（5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3'）进行 PCR 扩增<sup>[14]</sup>；对真菌的 ITS1 区利用通用引物 ITS1F（5'-CTTGGTCATTTAGGGAAGTAA-3'）和 ITS2R（5'-GCTGCGTCTTCATCGATGC-3'）进行 PCR 扩增<sup>[15]</sup>。测序在 Illumina Miseq PE300/NovaSeq PE250 平台进行，原始数据上传至国家生物技术信息中心序列读段存档数据库（NCBI SRA）。采用 fastp 软件（V. 0.20.0）对初始测序序列进行质量控制，并使用 FLASH 软件（V. 1.2.7）执行双端读段的拼接。根据条形码和引物来区分样本并调整序列的方向，条形码严格禁止错误匹配，而引物的最大错误匹配数量为 2，所有样本的测序量均统一到 35 000 条序列。借助 UPARSE 软件（V. 7.1），按照 97% 的相似度对数据序列进行了分类单元的聚类，并排除了其中的嵌合体。

#### 1.5 土壤代谢物提取分析

精确测量  $1\ 000\pm 5 \text{ mg}$  的样本至 2 mL 离心管，然后加入 6 mm 的研磨珠和 1 000  $\mu\text{L}$  的提取液（甲醇与水的体积比为 4:1，并包含四种内标）；使用冷冻组织研磨仪进行 6 min 研磨（-10  $^{\circ}\text{C}$ ，50 Hz），然后使用低温超声波提取 30 min（5  $^{\circ}\text{C}$ ，40 KHz）；在 -20  $^{\circ}\text{C}$  条件下静置 30 min，离心 15 min（13 000 g，4  $^{\circ}\text{C}$ ），并用氮气吹干上清液；将上清液用梯度洗脱的方法进行分离纯化。加入 120  $\mu\text{L}$  复溶液（乙腈与水的体积比为 1:1），涡旋混合 30 s，接着使用低温超声波提取 5 min（5  $^{\circ}\text{C}$ ，40 KHz），离心 15 min（13 000 g，4  $^{\circ}\text{C}$ ），最后取出上层清液并放入小瓶中，每一份样本均使用 20  $\mu\text{L}$  上清液进行混合，以制备质控样本（QC）。采用液相色谱-质谱联用技术（LC-MS），分析使用 AB SCIEX UHPLC-Triple TOF 系统。色谱测试条件：ACQUITY UPLC HSS T3 色谱柱（100 mm $\times$ 2.1 mm，1.8  $\mu\text{m}$ ；Waters, 美国），其中流动相 A 由 95%（v/v）的水和 5%（v/v）的乙腈（含有体积百分数为 0.1% 的甲酸）组成，流动相 B 则由 47.5%（v/v）的乙腈、47.5%（v/v）的异丙醇和 5%（v/v）的水（含有体积百分数为 0.1% 的甲酸）组成，流速为  $0.40 \text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}$ ，进样量为 10  $\mu\text{L}$ ，柱温为 45  $^{\circ}\text{C}$ ，本实验通过对不同浓度的样品进行测定得到最优分离效果。在质谱条件下，采用电喷雾电离的正负离子模式收集质谱信号，采用内标法计算各离子的相对丰度，并进行定性定量分析。质控样本是通过将所有样本的提取液等体积混合制备的，并与样本进行同步的处理和检测，为了确保检测过程的稳定性，每 5~15 个分析样本中均应加入一个质控样本。

#### 1.6 数据处理

针对土壤理化性质，采用双因素方差分析，并在 5% 显著性水平下，运用邓肯（Duncan）多重检验对平均值进行比较，利用 Origin 2022 软件进行绘图。在数据分析方面，借助 ropls（R 软件包）开展偏最小二乘判别分析；针对筛选出的差异代谢物，运用 scipy（Python 库）进行变量重要性投影分析（VIP）。此外，通过京都基因与基因组百科全书数据库（KEGG）以及人类代谢组数据库（HMDB）对差异代谢物进行注释。

## 2 结果

### 2.1 覆盖作物介导下枸杞土壤理化性质变化

由表 1 可知, 与 M 处理相比, I 处理显著提升了土壤 EC、SOC、TN、AN、AK 和 MBN 含量。其中 SOC、TN 和 AN 的增幅最为显著, 分别达到 47.80%、39.09% 和 46.23%, 且土壤容重 (BD) 显著降低 ( $P < 0.05$ )。与 MO<sub>0</sub> 处理相比, IO<sub>0</sub> 处理使得土壤 BD 显著下降, 而土壤 SOC 和 MBN 显著增加, 增幅分别为 49.87% 和 47.79%。与 MO<sub>1</sub> 处理相比, IO<sub>1</sub> 处理下土壤 BD 显著降低了 2.43%, 土壤 SOC 显著增加, 增幅为 46.20%; 与 MO<sub>2</sub> 处理相比, IO<sub>2</sub> 处理下显著提高了土壤 EC、SOC、AN 和 AK 含量 ( $P < 0.05$ )。

表 1 覆盖和有机肥处理下土壤理化性质特征

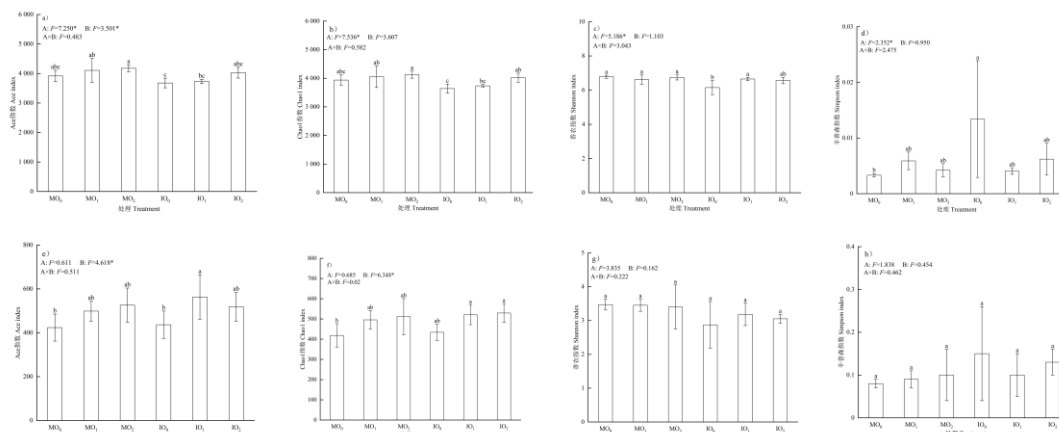
Table 1 Characteristics of Soil Physicochemical Properties under cover crops and organic fertilizer treatments

处理	pH	BD/ (g·cm <sup>-3</sup> )	EC/ (μS·cm <sup>-1</sup> )	SOC/ (g·kg <sup>-1</sup> )	TN/ (g·kg <sup>-1</sup> )	AN/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	AP/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	AK/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	MBC/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	MBN/ (mg·kg <sup>-1</sup> )
MO <sub>0</sub>	9.06±0.04a	1.46±0.01a	124.65±6.01b	9.37±1.94c	0.99±0.25a	31.90±2.17b	32.84±3.47a	49.64±4.22b	116.93±38.64a	32.18±2.56c
MO <sub>1</sub>	9.11±0.01a	1.45±0.01ab	143.27±6.01bb	9.33±0.95bc	0.94±0.22a	40.61±3.24ab	34.27±2.92a	71.89±14.45ab	142.15±12.24a	40.85±0.59ab
MO <sub>2</sub>	8.92±0.14a	1.48±0.02a	120.61±11.29b	8.84±0.99c	0.42±0.17a	29.00±5.05b	28.93±4.15a	56.77±5.36b	141.23±23.14a	39.46±0.47b
IO <sub>0</sub>	8.99±0.07a	1.42±0.01bc	151.23±27.92b	11.55±0.49ab	1.27±0.35a	48±11.74ab	30.18±4.84a	79.10±6.67ab	144.35±4.54a	48.10±3.91a
IO <sub>1</sub>	9.02±0.01a	1.42±0.00c	163.59±8.57ab	13.64±0.85a	1.54±0.16a	52.71±3.38ab	39.95±3.17a	83.69±13.47ab	156.66±9.18a	46.87±1.77a
IO <sub>2</sub>	8.90±0.05a	1.45±0.01ab	207.85±23.74a	13.06±0.89a	1.29±0.19a	60.49±12.07a	39.43±3.94a	94.40±12.44a	152.39±27.67a	42.91±1.94ab
A	ns	**	**	***	**	**	ns	*	ns	***
B	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
A×B	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*

注: BD: 土壤容重; EC: 电导率; SOC: 土壤有机碳; TN: 全氮; AN: 有效氮 (铵态氮加硝态氮); AP: 有效磷; AK: 速效钾; MBC: 微生物生物量碳; MBN: 微生物生物量氮。MO<sub>0</sub>: 单作不施肥; MO<sub>1</sub>: 单作施用中量有机肥; MO<sub>2</sub>: 单作施用高量有机肥; IO<sub>0</sub>: 覆盖种植不施肥; IO<sub>1</sub>: 覆盖种植施用中量有机肥; IO<sub>2</sub>: 覆盖种植施用高量有机肥; A: 种植模式; B: 有机肥的施用; A×B: 覆盖与施肥的交互作用, 同列不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ); \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , ns: 无显著意义。下同。Note: BD: Bulk density; EC: Electrical conductivity; SOC: Soil organic carbon; TN: Total nitrogen; AN: Available nitrogen (ammonium and nitrate); AP: Available phosphorus; AK: Available potassium; MBC: Microbial biomass carbon; MBN: Microbial biomass nitrogen. MO<sub>0</sub>, MO<sub>1</sub>, and MO<sub>2</sub> represent *L. barbarum* monocropping with zero, medium, and high levels of organic fertilizer, respectively; IO<sub>0</sub>, IO<sub>1</sub>, and IO<sub>2</sub> represent *L. barbarum/R. sativus* intercropping with zero, medium, and high levels of organic fertilizer, respectively. A: Cropping system; B: Organic manure application; A×B: Cropping system×Organic manure application. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between treatments ( $P < 0.05$ ). \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , ns: not significant. The same as below.

### 2.2 覆盖作物介导下微生物群落多样性变化

由图 1a~图 1d 可知, 与 M 处理相比, I 处理下细菌香农 (Shannon) 指数显著上升, 增幅为 4%, 辛普森 (Simpson) 指数显著下降, 降幅达 43.04% ( $P < 0.05$ ); 而 Ace 和 Chao1 指数的变化并不显著。在真菌多样性方面 (图 1e~图 1h), 与 M 处理相比, I 处理下 Ace 和 Chao1 指数呈现上升趋势, 但差异并不显著, Shannon 和 Simpson 指数则无显著变化。



注：图上不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )；\*  $P < 0.05$ ，\*\*  $P < 0.01$ ，\*\*\* $P < 0.001$ ，下同。Note: Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $P < 0.05$ ). \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ . The same as below.

图1 不同施肥处理下的土壤细菌(a~d)和真菌(e~h)  $\alpha$ 多样性(a, e. Ace指数; b, f. Chao1指数; c, g. 香农指数; d, f. 辛普森指数)

Fig. 1 Alpha diversity of soil bacteria (a~d) and fungi (e~h) under different treatments (a, e. Ace index; b, f. Chao1 index; c, g. Shannon index; d, f. Simpson index)

## 2.3 覆盖作物介导下枸杞土壤中代谢物组成变化

**2.3.1 土壤中代谢物样本表达量和建模分析** 本研究共检测出 14 类、共计 867 种代谢化合物(表 2)，基于偏最小二乘法判别分析(PLS-DA)模型进行分析，结果显示，不同分组间代谢物种类呈现出明显差异，同一处理组内稳定性较好，且样本点汇聚紧密。在置换检验中，模型可解释度( $R^2$ )和模型可预测度( $Q^2$ )的截距分别为 0.259 和 0.163，表明该模型不存在过拟合现象，具有较为理想的预测能力(图 2)。

表 2 样本中代谢物分类

Table 2 Classification of metabolites in samples

序号 Serial Number	类别 Category	数量 Quantity	占比 Proportion /%
1	脂质和类脂分子化合物 Lipids and lipid-like molecules	374	43.14
2	未分类化合物 Not available	134	15.46
3	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	92	10.61
4	有机的杂环类化合物 Organoheterocyclic compounds	69	7.96
5	有机氧化合物 Organic oxygen compounds	64	7.38
6	苯环结构的化合物 Benzenoids	49	5.65
7	苯丙烷类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	34	3.92
8	核苷、核苷酸类似物 Nucleosides, nucleotides, and analogues	18	2.08
9	生物碱及其衍生物 Alkaloids and derivatives	16	1.85
10	有机氮化合物 Organic nitrogen compounds	10	1.15
11	烃类化合物 Hydrocarbons	3	0.35
12	有机硫化合物 Organosulfur compounds	2	0.23
13	有机 1,3 偶合化合物 Organic 1, 3-dipolar compounds	1	0.12
14	有机卤素化合物 Organohalogen compounds	1	0.12

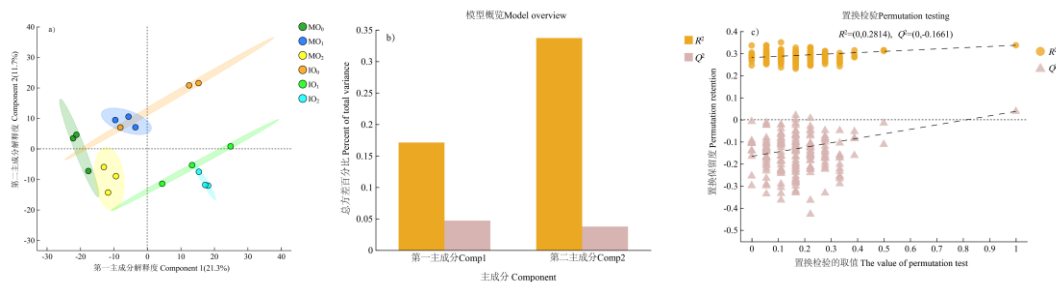


图 2 基于人类代谢组数据库 (HMDB) 样品代谢物的偏最小二乘法判别分析 (PLS-DA) 得分图 (a)、模型验证图 (b) 和置换检验图 (c)

Fig. 2 Partial least squares discriminant analysis (PLS-DA) of sample metabolites based on Human Metabolome Database (HMDB) (a), score diagram (b), model validation diagram (c) replacement test diagram

**2.3.2 土壤代谢组差异分析** 在对土壤中差异代谢物进行筛选时, 开展了 PLS-DA 分析, 结果表明, 不同种植模式下代谢物在各组间呈现出显著的分层趋势 (图 3)。样本间存在显著差异, 同时组内生物学重复重叠效果良好, 表明该数据质量可靠, 适用于后续的差异代谢物分析。

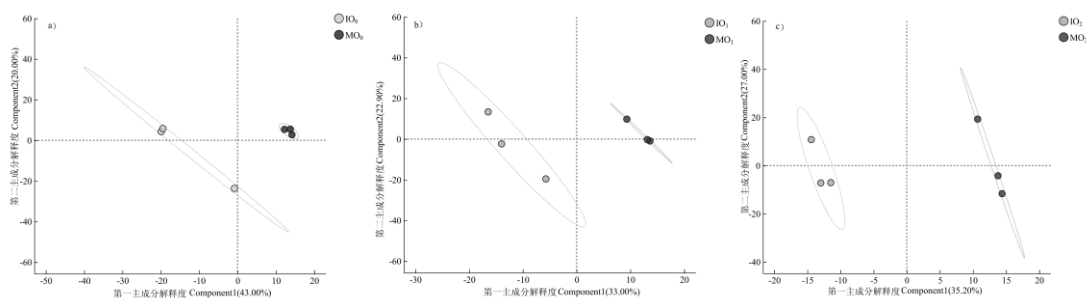
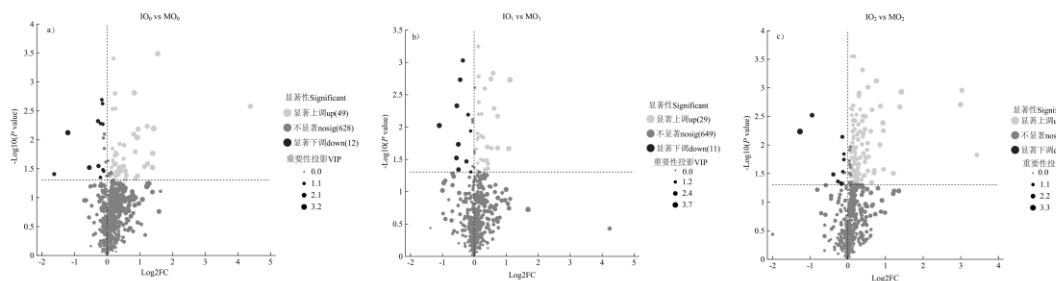


图 3 不同处理间的偏最小二乘法判别分析 (PLS-DA)

Fig. 3 Partial least squares discriminant analysis (PLS-DA) between different treatments

基于 PLS-DA 分析结果, 选择同时满足多元统计分析  $VIP > 1$  且  $P < 0.05$  条件的代谢物, 筛选出显著差异代谢物。对  $IO_0$  vs  $MO_0$ 、 $IO_1$  vs  $MO_1$  和  $IO_2$  vs  $MO_2$  三组样品进行差异代谢物分析,  $IO_2$  处理组筛选鉴定出的显著差异代谢物数量最多, 达 119 种, 其中 109 种显著上调, 10 种显著下调;  $IO_0$  处理组的显著差异代谢物有 61 种, 其中 49 种显著上调, 12 种显著下调;  $IO_1$  处理组的显著差异代谢物有 40 种, 其中 29 种显著上调, 11 种显著下调 (图 4)。



注:  $\log_2FC$ : 倍数变化值,  $-\log_{10}(P \text{ value})$ : 统计学检验值。Note:  $\log_2FC$ : Fold change value,  $-\log_{10}(P \text{ value})$ : Statistical test value.

图 4 不同比较组间的差异代谢物分析

Fig. 4 Differential metabolite analysis between different comparison groups

基于多变量统计分析  $VIP > 1.0$  和单变量假设检验  $P < 0.05$  的筛选标准, 进行差异代谢物筛选, 如表 3 所示, 不同处理组间代谢物组成呈现显著层级化分布特征:  $IO_0$  处理组脂类代谢物以 35.71% 的相对丰度居主导地位, 其次为有机酸类 (15.48%), 而芳香族化合物 (苯环型衍生物) 占比最低 (3.57%)。  $IO_1$  处理组脂质占比显著提升至 47.37%, 苯系物 (苯环型化合物)、有机氧化物及有机杂环化合物占比均为 7.02%, 而有机酸占比下降至 5.26%。  $IO_2$  处理组脂类 (42.31%) 仍保持优势地位, 有机酸 (14.74%) 与杂环化合物 (7.05%) 次之。苯环型化合物、苯丙烷类和聚酮类以及有机氧化物呈现等比例分布特征 (各 5.77%), 表明其生物合成途径可能存在协同调控机制。

表 3  $IO_0$  vs  $MO_0$ ,  $IO_1$  vs  $MO_1$ ,  $IO_2$  vs  $MO_2$  处理中的差异代谢物

Table 3 Differential metabolites in the treatments of  $IO_0$  vs  $MO_0$ ,  $IO_1$  vs  $MO_1$ , and  $IO_2$  vs  $MO_2$

处理组 Treatment group	序号 Serial Number	类别 Category	数量 Quantity	占比 Proportion/%
$IO_0$ vs $MO_0$	1	脂质和类脂分子化合物 Lipids and lipid-like molecules	30	35.71
	2	未分类化合物 Not available	21	25.00
	3	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	13	15.48
	4	苯丙烷类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	6	7.14
	5	有机的杂环类化合物 Organoheterocyclic compounds	5	5.95
	6	苯环结构的化合物 Benzenoids	3	3.57
	7	生物碱及其衍生物 Alkaloids and derivatives	2	2.38
	8	有机氧化物 Organic oxygen compounds	2	2.38
	9	烃类化合物 Hydrocarbons	1	1.19
	10	有机硫化物 Organosulfur compounds	1	1.19
$IO_1$ vs $MO_1$	1	脂质和类脂分子化合物 Lipids and lipid-like molecules	27	47.37
	2	未分类化合物 Not available	8	14.04
	3	有机杂环类化合物 Organoheterocyclic compounds	4	7.02
	4	苯环结构的化合物 Benzenoids	4	7.02
	5	有机氧化物 Organic oxygen compounds	4	7.02
	6	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	3	5.26
	7	苯丙烷类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	3	5.26
	8	生物碱及其衍生物 Alkaloids and derivatives	2	3.51
	9	核苷、核苷酸类似物 Nucleosides, nucleotides, and analogues	2	3.51
$IO_2$ vs $MO_2$	1	脂质和类脂分子化合物 Lipids and lipid-like molecules	66	42.31
	2	未分类化合物 Not available	23	14.74
	3	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	23	14.74
	4	有机的杂环类化合物 Organoheterocyclic compounds	11	7.05
	5	苯环型化合物 Benzenoids	9	5.77
	6	苯丙烷类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	9	5.77
	7	有机氧化物 Organic oxygen compounds	9	5.77
	8	生物碱及其衍生物 Alkaloids and derivatives	4	2.56
	9	核苷、核苷酸类似物 Nucleosides, nucleotides, and analogues	2	1.28

基于差异代谢物热图与变量重要性投影 VIP 联合分析 (图 5) 发现, 不同处理组代谢特



征呈现显著梯度分化： $IO_0$  处理组以脂质为核心代谢模块，辅以有机酸、生物碱、苯丙素类及聚酮类等代谢成分；相较单作对照  $MO_0$  处理， $IO_0$  处理组脂质合成相关代谢物丰度显著提升（27 种）。 $IO_1$  处理组形成以核苷类似物为主导的代谢格局，伴随苯系芳香族化合物和杂环化合物的协同积累，与  $MO_1$  相比， $IO_1$  处理呈现 19 种代谢物上调和 11 种下调。 $IO_2$  处理组建立了脂质-苯丙素-聚酮三位一体的代谢网络，与  $MO_2$  处理相比，其中 27 种脂质衍生化合物上调，而 3 种苯环型化合物显著下调。KEGG 富集通路分析（图 6）揭示了关键代谢通路，覆盖种植处理普遍激活了胆碱代谢通路，不同施肥梯度处理特异性诱导了甘油磷脂代谢通路的富集。

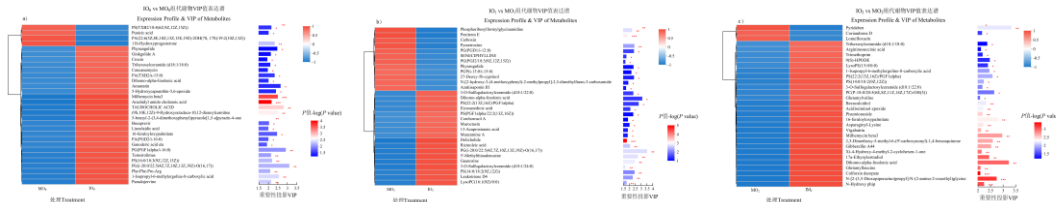


图 5 代谢物变量重要性投影分析 (VIP) 的表达热图代谢集分析

Fig. 5 Heatmap analysis of metabolite variable importance in projection (VIP) expression

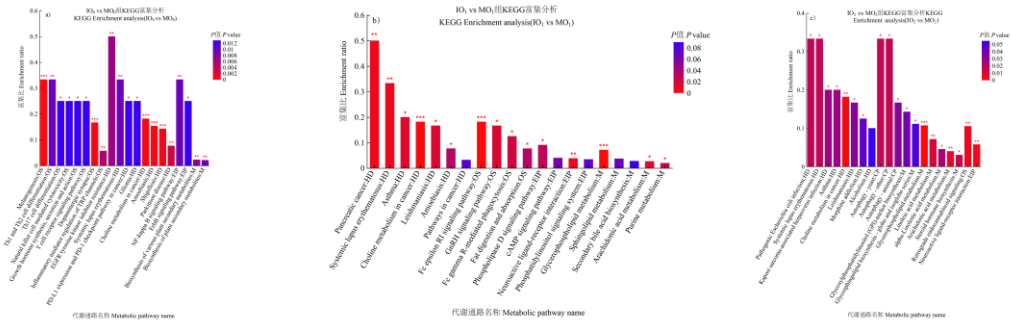


图 6 比较组间差异代谢物在基因组百科全书数据库 (KEGG) 中的通路富集

Fig. 6 Pathway enrichment of differential metabolites in the Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (KEGG) database

## 2.4 枸杞产量

由图 7 可知，与 M 处理组相比，I 处理组的枸杞产量显著提高，增幅达 6.36% ( $P < 0.05$ )。与  $MO_0$  处理相比， $IO_0$  处理组枸杞产量呈现出上升态势，但差异并不显著；与  $MO_1$  处理相比， $IO_1$  处理组枸杞产量显著提高，增幅为 11.39% ( $P < 0.05$ )；与  $MO_2$  处理相比， $IO_2$  处理组枸杞产量呈增加趋势，然而差异不显著。对各处理组的枸杞产量进行分析发现， $IO_1$  处理下，枸杞产量达到最优水平。

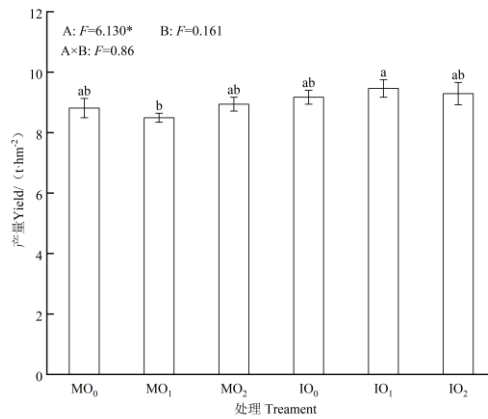
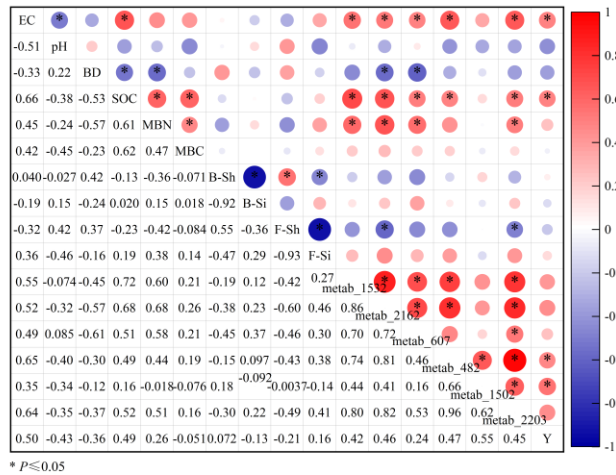


图 7 不同处理枸杞产量

Fig. 7 Yield of wolfberry under different treatments

## 2.5 差异代谢物与微生物指标的相关性

针对不同处理条件下土壤微生物生物量碳、微生物生物量氮、多样性指数，以及关键代谢物之间的相关性展开分析。由图 8 可知，土壤微生物生物量氮 (MBN) 与二高- $\alpha$ -亚麻酸、16-阿魏酰氧基棕榈酸酯、米尔倍霉素  $\beta$  3、N-羟脯氨酸之间存在显著正相关关系 ( $P < 0.05$ )；真菌香农 (Shannon) 指数与真菌辛普森 (Simpson) 指数、16-阿魏酰氧基棕榈酸酯、N-羟脯氨酸呈现显著负相关 ( $P < 0.05$ )；甲氧苄氨嘧啶与二十烷二酸、N-羟脯氨酸以及枸杞产量均呈显著正相关 ( $P < 0.05$ )；此外，二十烷二酸与 N-羟脯氨酸、枸杞产量同样表现出显著正相关 ( $P < 0.05$ )。



注：MBC：微生物生物量碳；MBN：微生物生物量氮；B-Sh：细菌香农指数；B-Si：细菌辛普森指数；F-Sh：真菌香农指数；F-Si：真菌辛普森指数；Y：产量；代谢物对应 ID：metab\_1532：二高- $\alpha$ -亚麻酸；metab\_2162：16-阿魏酰氧基棕榈酸酯；metab\_607：米尔倍霉素  $\beta$  3；metab\_482：甲氧苄氨嘧啶；metab\_1502：二十烷二酸；metab\_2203：N-羟脯氨酸。Note：MBC: Microbial biomass carbon; MBN: Microbial biomass nitrogen; B-Shannon: The Shannon index of bacteria; B-Simpson: The Simpson index of bacteria; F-Shannon: The Shannon index of fungal; F-Simpson: The Simpson index of fungal; Y: Yield; Metabolite ID: metab\_1532: Dihomo- $\alpha$ -linolenic acid; metab\_2162: 16-feruloyloxypalmitate; metab\_607: Milbemycin beta3; metab\_482: Trimetoprim; metab\_1502: Eicosanedioic acid; metab\_2203: N-Hydroxy phip.

图 8 土壤微生物指标与关键代谢物的相关性

Fig. 8 Correlation analysis of microbial indexes and key metabolites

### 3 讨论

覆盖作物可缓解土壤压实, 调节果园土壤温度, 增加土壤微生物的多样性和酶活性, 提高土壤养分有效性和氮素利用效率<sup>[16]</sup>。本研究证实了以上结论, 种植覆盖作物提高了土壤中氮、磷、钾等养分含量, 并降低了土壤容重(表 1), 其原因可能是肥田萝卜根系与土壤互作产生的根系分泌物促使土壤中难溶的磷、钾转化为作物可吸收利用的有效磷和速效钾<sup>[17]</sup>。Weil 等<sup>[18]</sup>研究发现, 肥田萝卜可减少氮素淋失, 这与本研究的结果一致, 与单作相比, 种植覆盖作物处理提高了土壤全氮和铵态氮、硝态氮含量(表 1), 这是由于肥田萝卜在立秋时分(8月上旬)种植, 该时期枸杞已逐渐停止吸收养分, 肥田萝卜通过发达的根系捕获土壤中的氮素, 并在冬季死亡腐解之后, 将体内累积的氮素在春季释放出来, 从而增加土壤氮素含量, 也为主栽作物提供丰富的氮源。有机肥缓释氮素, 提升土壤持久供氮能力, 保障作物生育后期氮素供应, 同时提高土壤微生物数量和活性, 促进无机氮快速固定, 提升氮素利用效率<sup>[19]</sup>。种植覆盖作物和施用有机肥对微生物生物量碳和微生物生物量氮具有显著的积极影响<sup>[20-21]</sup>, 肥田萝卜凋落物的输入以及根系分泌能够促进土壤微生物循环, 增加土壤微生物结构和功能多样性<sup>[22]</sup>, 其次, 种植覆盖作物有助于土壤保温和保湿, 避免由于土壤侵蚀造成的碳氮流失<sup>[23]</sup>, 有利于微生物的生长和繁殖, 从而提高了土壤微生物生物量氮含量。

种植覆盖作物提高了土壤细菌的多样性和丰富度(图 1), 这与 Muhammad 等<sup>[21]</sup>研究结果一致。细菌对培肥措施较敏感, 在覆盖条件下, 施用有机肥为土壤细菌提供了丰富的代谢底物, 进而促进了微生物活动, 增加土壤细菌数量<sup>[24]</sup>。土壤微生物与植物的生长及健康密切相关<sup>[25]</sup>。覆盖模式下根际互作可提高根际土壤分泌物含量及其多样性, 因此地下互作被认为是覆盖模式群体高产高效的原因之一<sup>[26]</sup>, 这与本研究结果一致, 通过代谢组分析, 发现不同处理之间土壤代谢物存在显著差异(图 2), 通过多维统计 VIP 分析, 确定关键差异代谢组分主要是脂质和类脂分子(表 3), 有研究表明脂类代谢物作为土壤中存在的主要化感物质, 会抑制作物生长及产量的形成<sup>[27]</sup>。在代谢通路分析(图 6)中, 覆盖处理下胆碱代谢通路是共同的差异代谢通路, 而不同施肥处理组中, 甘油磷脂代谢合成通路是共同的差异代谢通路。胆碱是微生物和植物生长所需的重要营养物质之一, 在生物体内具有多种重要的生理功能, 也可通过微生物的代谢转化为其他有机化合物, 对土壤生态系统营养循环有重要作用<sup>[28]</sup>。有研究表明胆碱在真核生物中含量丰富, 参与细菌的渗透保护、热保护和膜合成, 其有氧分解代谢在土壤变形菌中普遍存在, 可能在发病机制、共生和营养循环等过程中起重要作用<sup>[29]</sup>。土壤中的微生物和其他生物体通过甘油磷脂的合成和降解, 不仅影响自身的生存和繁殖, 还对土壤生态系统的稳定性产生重要影响。甘油磷脂的代谢过程可影响土壤有机质的分解和养分循环, 从而影响土壤的肥力和健康<sup>[30]</sup>。在相关性分析(图 8)中, 真菌 Shannon 指数与 16-阿魏酰氧基棕榈酸酯、N-羟脯氨酸呈现负相关关系, 原因可能是覆盖作物富集了有益微生物, 从而降解了土壤中的脂类化感物质; 而且这两种代谢物属于苯丙烷类和聚酮类, 对植物生长发育及植物环境互作有重要影响, 有利于促进植物抵抗生物和非生物胁迫<sup>[31]</sup>; 二高- $\alpha$ -亚麻酸、16-阿魏酰氧基棕榈酸酯、米尔倍霉素  $\beta$  3、N-羟脯氨酸与 MBN 呈显著正相关, 可能是由于土壤环境的变化引起微生物活性变化, 随着施肥用量的增加, 土壤微生物数量和活性增强所致, 这与 Chen 等<sup>[32]</sup>研究结果一致。

覆盖作物对作物产量的影响可能因地区、气候、土壤性质、作物种类和管理而异<sup>[33-34]</sup>。一些研究报告了覆盖作物对作物产量产生了中性或负面的影响<sup>[35-36]</sup>, Fan 等<sup>[33]</sup>基于中国 53

项已发表的研究表明, 种植覆盖作物显著提高了后续作物的产量。从土壤环境变化角度分析, 种植覆盖作物能够增加土壤有机质, 促进土壤团聚体的形成, 从而改善土壤结构, 为后续主要作物的生长提供了有利条件。不同类型的覆盖作物, 对土壤环境和产量的影响不同<sup>[37]</sup>。本研究中, 种植覆盖作物结合施用中量有机肥显著提高了枸杞产量(图7), 一方面是因为枸杞水肥需求高峰与肥田萝卜存在时空互补效应, 种间竞争小, 适宜套种; 另一方面肥田萝卜的根系具有很强的土壤穿透性, 即“生物钻孔”功能, 使枸杞根系更容易进入土壤深层, 形成稳定高效的水分养分系统。

## 4 结论

种植覆盖作物、施用有机肥二者之间的交互作用对宁夏旱区枸杞园的土壤理化性质有显著影响。枸杞/肥田萝卜间作模式提高了 0~20 cm 土层细菌多样性和丰富度, 优化了土壤代谢组分, 显著提升了枸杞产量, 中量有机肥处理增产 11.39% ( $P < 0.05$ )。枸杞/肥田萝卜间作结合中量有机肥(每株 2 kg)提高枸杞产量的效果最佳。

## 参考文献 (References)

- [1] Zhu Y G, Chen B D, Fu W. Research frontiers in soil ecology[J]. Science & Technology Review, 2022, 40(3): 25-31. [朱永官, 陈保冬, 付伟. 土壤生态学研究前沿[J]. 科技导报, 2022, 40(3): 25-31.]
- [2] Jiao S, Qi J J, Liu J A, et al. Soil microbiome and soil health assessment in arid regions[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(5): 1350-1362. [焦硕, 戚杰军, 刘纪爱, 等. 旱区土壤微生物组与土壤健康评价[J]. 土壤学报, 2023, 60(5): 1350-1362.]
- [3] Górska E B, Stępień W, Hewelke E, et al. Response of soil microbiota to various soil management practices in 100-year-old agriculture field and identification of potential bacterial ecological indicator[J]. Ecological Indicators, 2024, 158: 111545.
- [4] Wang Z X. Report on high-quality development of modern *Lycium barbarum* industry in China.2024 [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2024. [王自新. 中国现代枸杞产业高质量发展报告. 2024[M]. 北京: 中国林业出版社 2024.]
- [5] Li Y X, Wang S D, Ke Y, et al. Characteristics of soil nutrients and present situation of fertilization in the major wolfberry producing areas of Ningxia[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2016, 34(2): 113-118.[李云翔, 王少东, 柯英, 等. 宁夏主要枸杞产区施肥现状与土壤养分特征[J]. 干旱地区农业研究, 2016, 34(2): 113-118.]
- [6] Yin Z R, Lei J Y, Zhao Y, et al. Effects of drip irrigation amounts on characteristics of moisture and nutrient transfer in soil in the *Lycium barbarum* field[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2021, 28(4): 62-69. [尹志荣, 雷金银, 赵营, 等. 滴灌水量对枸杞土壤水分及养分迁移特征的影响[J]. 水土保持研究, 2021, 28(4): 62-69.]
- [7] Hu P, Gao X D, Zhao X N, et al. Effects of grassing on orchard ecosystem services: A global meta-analysis[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(8): 1238-1248. [呼盼, 高晓东, 赵西宁, 等. 生草对果园生态系统服务功能的影响: 全球数据整合分析研究[J]. 中国生态农业学报, 2022, 30(8): 1238-1248.]
- [8] Wang F, Li W H, Lin Y M, et al. Soil organic carbon pool and the production of Goji Berry (*Lycium barbarum* L.) as affected by different fertilizer combinations under drip fertigation[J]. Frontiers in Environmental Science, 2022, 10: 933124.
- [9] Zhang H L, Huang M, Zhang W H, et al. Silver nanoparticles alter soil microbial community compositions and metabolite profiles in unplanted and cucumber-planted soils[J]. Environmental Science and Technology, 2020, 54(6): 3334-3342.
- [10] Massalha H, Korenblum E, Tholl D, et al. Small molecules below-ground: The role of specialized metabolites in the rhizosphere[J]. The Plant Journal, 2017, 90(4): 788-807.
- [11] Arafat Y, Ud Din I, Tayyab M, et al. Soil sickness in aged tea plantation is associated with a shift in microbial communities as a result of plant polyphenol accumulation in the tea gardens[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 601-614.
- [12] Guo Q, Xiao L, Li J, et al. Green manuring-induced changes in soil metabolome and microbiome alleviate strawberry

- autotoxicity while improving fruit yield and quality[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024, 61(3): 836-847. [郭俏, 肖莉, 李进, 等. 绿肥介导的土壤代谢物-微生物变化缓解草莓自毒并增产提质[J]. *土壤学报*, 2024, 61(3): 836-847.]
- [13] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000. [鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.]
- [14] Xu N, Tan G C, Wang H Y, et al. Effect of biochar additions to soil on nitrogen leaching, microbial biomass and bacterial community structure[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2016, 74: 1-8.
- [15] Adams R I, Mileto M, Taylor J W, et al. Dispersal in microbes: Fungi in indoor air are dominated by outdoor air and show dispersal limitation at short distances[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(7): 1262-1273.
- [16] Zhang Z B, Peng X H. Bio-tillage: A new perspective for sustainable agriculture[J]. *Soil and Tillage Research*, 2021, 206: 104844.
- [17] Yang L, Bai J S, Liu J. Green manuring effect on changes of soil nitrogen fractions, maize growth and nutrient uptake[J]. *Agronomy*, 2018, 8(11): 261.
- [18] Weil R R, White C, Lawley Y. Forage radish: New multi-purpose cover crop for the Mid-Atlantic[J]. *Fact Sheet*, 2009, 824: 1-8.
- [19] Wei Y N, Bo Q F, Tang A, et al. Effects of long-term film mulching and application of organic fertilizer on yield and quality of spring maize on the Loess Plateau[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56(9): 1708-1717. [尉亚因, 薄其飞, 唐安, 等. 长期覆膜和施用有机肥对黄土高原春玉米产量和品质的效应[J]. *中国农业科学*, 2023, 56(9): 1708-1717.]
- [20] Ma Q X, Wen Y, Wang D Y, et al. Farmyard manure applications stimulate soil carbon and nitrogen cycling by boosting microbial biomass rather than changing its community composition[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2020, 144: 107760.
- [21] Muhammad I, Wang J, Sainju U M, et al. Cover cropping enhances soil microbial biomass and affects microbial community structure: A meta-analysis[J]. *Geoderma*, 2021, 381: 114696.
- [22] Zheng W, Gong Q L, Lv F L, et al. Tree-scale spatial responses of extracellular enzyme activities and stoichiometry to different types of fertilization and cover crop in an apple orchard[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2020, 99: 103207.
- [23] Zhang R Q, Huang Q Q, Yan T Y, et al. Effects of intercropping mulch on the content and composition of soil dissolved organic matter in apple orchard on the Loess Plateau[J]. *Journal of Environmental Management*, 2019, 250: 109531.
- [24] Xiong H, Liu Y L, Li Y, et al. Effects of long-term fertilization patterns on bacterial community structure and soil nutrients in dryland of yellow soil[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(7): 1949-1956. [熊涵, 刘彦伶, 李渝, 等. 长期不同施肥模式对黄壤旱地土壤细菌群落结构和土壤养分的影响[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(7): 1949-1956.]
- [25] Chen Q, Hui C M, Tao H, et al. Soil fungal community structures and functional diversities of different geographical provenances of *Dendrocalamus brandisii*[J]. *Soils*, 2024, 56(6): 1294-1303. [陈倩, 辉朝茂, 陶航, 等. 不同地理种源甜龙竹土壤真菌群落结构与功能多样性[J]. *土壤*, 2024, 56(6): 1294-1303.]
- [26] Zhang F S, Li L. Using competitive and facilitative interactions in intercropping systems enhances crop productivity and nutrient-use efficiency[J]. *Plant and Soil*, 2003, 248(1): 305-312.
- [27] Lü F J, Zhang Z H, Wang R Q, et al. Response of sesame root exudates at different growing stages to continuous cropping and its autotoxicity[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2021, 43(6): 1087-1098. [吕丰娟, 张志华, 汪瑞清, 等. 不同生育期芝麻根系分泌物对连作障碍的响应及其自毒作用[J]. *中国油料作物学报*, 2021, 43(6): 1087-1098.]
- [28] Romano K A, Campo A M, Kasahara K, et al. Metabolic, epigenetic, and transgenerational effects of gut bacterial choline consumption[J]. *Cell Host & Microbe*, 2017, 22(3): 279-290.e7.
- [29] Fitzsimmons L F, Flemer S, Wurthmann A S, et al. Small-molecule inhibition of choline catabolism in *Pseudomonas aeruginosa* and other aerobic choline-catabolizing bacteria[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(13): 4383-4389.
- [30] O'Donnell V B. New appreciation for an old pathway: The lands cycle moves into new Arenas in health and disease[J]. *Biochemical Society Transactions*, 2022, 50(1): 1-11.
- [31] Dong N Q, Lin H X. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment

- interactions[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1): 180-209.
- [32] Chen F, He H, Zhao S M, et al. Analysis of microbial community succession during methane production from *Baiyinhua lignite*[J]. *Energy Fuels*, 2018, 32(10): 10311-10320.
- [33] Fan F, van der Werf W, Makowski D, et al. Cover crops promote primary crop yield in China: A meta-regression of factors affecting yield gain[J]. *Field Crops Research*, 2021, 271: 108237.
- [34] Fang J, Zhao X Q, Shi G F, et al. Effects of drought stress on yields and soil characteristics in different spring wheat fields[J]. *Soils*, 2024, 56(6): 1231-1239.[方静, 赵小庆, 史功赋, 等. 干旱胁迫对不同春小麦田产量及土壤特性的影响[J]. *土壤*, 2024, 56(6): 1231-1239.]
- [35] Shackelford G E, Kelsey R, Dicks L V. Effects of cover crops on multiple ecosystem services: Ten meta-analyses of data from arable farmland in California and the Mediterranean[J]. *Land Use Policy*, 2019, 88: 104204.
- [36] Ma F L, Ma Y H. Effect of drought stress on plants and their response mechanism[J]. *Journal of Ningxia University(Natural Science Edition)*, 2022, 43(4): 391-399. [马福林, 马玉花. 干旱胁迫对植物的影响及植物的响应机制[J]. *宁夏大学学报(自然科学版)*, 2022, 43(4): 391-399.]
- [37] Connell R K, Zeglin L H, Blair J M. Plant legacies and soil microbial community dynamics control soil respiration[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2021, 160: 108350.

(责任编辑: 陈荣府)