

引文格式: 常换换, 苏友波, 范茂攀, 等. 玉米间作大豆对根际微生物群落功能和结构的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2022, 37(2): 336–343. DOI: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).202103088

# 玉米间作大豆对根际微生物群落 功能和结构的影响\*

常换换<sup>1</sup>, 苏友波<sup>2</sup>, 范茂攀<sup>2</sup>, 赵吉霞<sup>2</sup>, 王自林<sup>2</sup>, 李永梅<sup>1\*\*</sup>

(1. 云南农业大学 植物保护学院, 云南 昆明 650201; 2. 云南农业大学 资源与环境学院, 云南 昆明 650201)

**摘要:**【目的】揭示玉米大豆间作体系种间互作下根际微生物群落功能和结构的变化。【方法】通过玉米间作大豆田间小区试验, 采用 BIOLOG 和高通量测序技术对玉米抽雄期(大豆花荚期)的根际微生物群落进行功能和结构解析。【结果】(1) 大豆根际微生物群落碳源代谢功能多样性高于玉米。与各自单作相比, 间作玉米 Shannon 指数显著提高 3.5% ( $P<0.05$ ), Simpson 指数显著降低 13.1% ( $P<0.05$ ); 间作大豆 Simpson 指数显著提高 7.8% ( $P<0.05$ ), 具有趋同性。(2) 与单作相比, 玉米大豆间作体系中玉米根际可检测细菌总量显著增加 ( $P<0.05$ ), 大豆根际可检测细菌总量呈降低趋势 ( $P>0.05$ ); 物种多样性和遗传多样性变化不显著 ( $P>0.05$ ); 玉米和大豆的根际细菌群落均出现新种属, 菌种组成趋同与变异共存。(3) 与单作相比, 玉米大豆间作体系中根际装甲菌门(Armatimonadetes)的相对丰度显著增加 ( $P<0.05$ ), 其余优势类群无显著差异 ( $P>0.05$ )。受玉米大豆互作影响, 酸杆菌门(Acidobacteria)的相对丰度由差异不显著 ( $P>0.05$ ) 变为显著 ( $P<0.05$ ), 芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)、芽单胞菌属(Gemmatimonas)、Gaiella、纤线杆菌属(Ktedonobacter)和罗河杆菌属(Rhodanobacter)的相对丰度则由差异显著 ( $P<0.05$ ) 变为不显著 ( $P>0.05$ )。【结论】玉米间作大豆改变玉米和大豆的根际微生物群落功能和结构, 趋同与趋异共存, 以趋同性为主。

**关键词:** 玉米间作大豆; 根际微生物; 高通量测序; BIOLOG

中图分类号: S344.2

文献标志码: A

文章编号: 1004-390X (2022) 02-0336-08

## Effects of Maize and Soybean Intercropping on the Function and Structure of Rhizosphere Microbial Community

CHANG Huanhuan<sup>1</sup>, SU Youbo<sup>2</sup>, FAN Maopan<sup>2</sup>, ZHAO Jixia<sup>2</sup>, WANG Zilin<sup>2</sup>, LI Yongmei<sup>1</sup>

(1. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;

2. College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

**Abstract:** [Purpose] To reveal the change rules of rhizosphere microbial community function and structure under the interaction of two crops in the intercropping system of maize (*Zea mays* L.) and soybean (*Glycine max*). [Method] Function and structure of rhizosphere microbial communities in maize tasseling stage/soybean flowering pod stage were analyzed synchronously by BIOLOG and high throughput sequencing technology under maize and soybean intercropping field plot experiment. [Results] 1) Microbial community carbon source metabolic function diversity of soybean rhizo-

收稿日期: 2021-03-26

修回日期: 2021-12-31

网络首发日期: 2022-03-25

\*基金项目: 国家自然科学基金项目(41661063, 41461059)。

作者简介: 常换换(1986—), 女, 山西运城人, 在读博士研究生, 主要从事间作水土保持与根际微生态研究。E-mail: 1574272655@qq.com

\*\*通信作者 Corresponding author: 李永梅(1966—), 女, 河南新乡人, 博士, 教授, 主要从事坡耕地水土保持与持续利用研究。E-mail: youngmaylee@126.com

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/53.1044.S.20220325.0903.001.html>



sphere was higher than that of maize. Compared with monoculture of each other, Shannon index of intercropped maize was significantly increased by 3.5% ( $P<0.05$ ), Simpson index significantly decreased by 13.1% ( $P<0.05$ ), while Simpson index of intercropped soybean was significantly increased by 7.8% ( $P<0.05$ ), which made the each other became similar. 2) Compared with monoculture, the total amount of detectable bacteria in maize rhizosphere increased significantly after intercropping ( $P<0.05$ ), while the total amount of detectable bacteria in soybean showed a decreasing trend ( $P>0.05$ ). However, there was no significant change in species diversity and genetic diversity ( $P>0.05$ ). Under the influence of interspecific interaction, there were new species in the rhizosphere bacterial community of both species. As for species composition convergence and variation coexist. 3) Compared with monoculture, the relative abundance of Armatimonadetes in rhizosphere increased significantly in maize and soybean intercropping system ( $P<0.05$ ), but there was no significant difference in other dominant groups ( $P>0.05$ ). The relative abundance of Acidobacteria changed from insignificant ( $P>0.05$ ) to significant ( $P<0.05$ ) under the interaction of maize and soybean, while the relative abundance of Gemmatimonadetes, *Gemmatimonas*, *Gaiella*, *Ktedonobacter* and *Rhodanobacter* changed from significant ( $P<0.05$ ) to insignificant ( $P>0.05$ ) under the interaction of maize and soybean. [Conclusion] The function and structure of rhizosphere microbial community were changed by maize and soybean intercropping. Convergence coexists with divergence, mainly with convergence.

**Keywords:** maize and soybean intercropping; rhizosphere microorganisms; high throughput sequencing; BIOLOG

作为快速获取样品内全部微生物群落特征信息的可靠手段, 宏基因组测序可以实现对基因功能以及代谢通路的分析。尽管这一方法为代谢功能的分析提供了可能, 却不能决定特定代谢过程发生的实际状况。因此, 寻找微生物群落系统潜能与直接测定代谢过程的关联证据非常重要<sup>[1]</sup>。BIOLOG 平板法早在 20 世纪 90 年代初就应用于微生物代谢功能研究, 由最初的种属鉴定逐步扩展到环境样品中微生物群落功能考察。尽管该方法本身存在一定的局限性, 但可以简单而快速地获取环境样品中微生物群落的代谢功能信息, 通过与高通量测序技术的联合, 建立功能和结构之间的关系, 故仍被应用于不同研究领域<sup>[1-3]</sup>。

现代农业化学品的过量使用以及单作等均一化种植方式导致生物多样性下降以及生态服务功能削弱<sup>[4]</sup>。国内外一系列的实例研究<sup>[5-10]</sup>证明: 间作不仅具有产量优势, 还可以降低病虫害发生率, 减少农业化学品的投入, 提高土壤肥力, 增强水土保持功能, 在增产和其他生态系统服务功能之间实现共赢。间作效应产生的基础在于种间互作, 种间互作可以改变根际微生物的结构和功

能, 这也是间作效应产生的重要微生物机制。对根际微生物结构和功能的同步解析有助于理解间作系统中种间互作的根际微生物机制。董宇飞等<sup>[11]</sup>基于 3 年田间小区试验结果发现: 与连作相比, 轮、间作处理可明显改变辣椒根际土壤的微生物群落结构; 董艳等<sup>[12]</sup>发现: 有抗病效果的小麦蚕豆间作体系中, 蚕豆根际微生物群落的碳源利用能力显著高于单作, 而无抗病效果的小麦蚕豆间作体系则与蚕豆单作无显著差异。这些研究都只从根际微生物结构或功能等单一层面进行考察, 限制了对根际微生物机制的进一步认识。马琨等<sup>[13]</sup>结合磷脂脂肪酸和 BIOLOG 研究发现: 间作玉米显著影响马铃薯根际土壤微生物群落功能多样性, 而间作蚕豆显著改变微生物群落结构多样性, 即根际土壤微生物群落功能与结构的变化存在不同步的现象。然而, 在间作效应的根际微生物机制研究方面, 鲜有结合 BIOLOG 和高通量测序技术的尝试。

玉米间作大豆是禾本科与豆科间作的典范, 尽管研究非常广泛, 但对该间作体系中根际微生物群落功能与结构的信息仍知之甚少。本研究以

玉米大豆间作体系为研究对象,联合 BIOLOG 和高通量测序技术对根际效应最为明显的玉米抽雄期(大豆花荚期)<sup>[14]</sup>的根际微生物群落功能和结构进行解析,以期深入认识间作体系中种间互作的根际微生物机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验地位于云南省昆明市盘龙区松华坝水源保护区大摆社区附近农田(N25°15'58", E102°46'39"),该区海拔 2 210 m,年均降雨量 950 mm,年均气温 16 ℃。土壤为第四纪黏土母质发育红壤山原红壤亚类。

### 1.2 供试材料

供试土壤质地为粘土, pH 5.28, 有机质含量 42.03 g/kg, 碱解氮含量 95.20 mg/kg, 速效磷含量 32.77 mg/kg, 速效钾含量 192.85 mg/kg。供试玉米品种为云瑞 88, 大豆品种为滇豆 7 号。

### 1.3 试验设计

设置单作玉米、单作大豆和玉米间作大豆 3 个处理,每个处理 3 次重复,随机区组排列。小区规格为 4 m×9.6 m=38.4 m<sup>2</sup>。

玉米单作采用宽窄行种植,宽行行距 80 cm,窄行行距 40 cm,株距 25 cm;大豆单作采用等行距,行株距为 60 cm×25 cm;玉米大豆间作带型配置为 2:2,玉米间行距为 40 cm,大豆间行距为 40 cm,玉米与大豆间行距为 50 cm,株距均为 30 cm。地块机械翻耕后人工打塘播种。玉米和大豆于 2018 年 4 月 29 日播种,玉米覆膜,大豆不覆膜。播种当天玉米施纯氮 72.5 kg/hm<sup>2</sup>(以 N 计)、磷 19.2 kg/hm<sup>2</sup>(以 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 计)、钾 61.2 kg/hm<sup>2</sup>(以 K<sub>2</sub>O 计),大豆施纯氮 55.2 kg/hm<sup>2</sup>(以 N 计)、磷 38.4 kg/hm<sup>2</sup>(以 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 计)、钾 91.8 kg/hm<sup>2</sup>(以 K<sub>2</sub>O 计),玉米喇叭口期追施纯氮 72.5 kg/hm<sup>2</sup>(以 N 计)。单、间作施肥相同,各小区农田管理方式相同。

### 1.4 根际土壤样品采集

于玉米抽雄期(大豆花荚期)采集根际土壤样品。每小区除边 3 行外随机选择长势均匀的植株,单作小区选取 3 株,间作小区玉米和大豆也各选取 3 株。取土时,先用铁锹和长柄刀在距根部 13 cm 处挖深 20 cm,将根连土拔起后,用力抖动除去松散的土,将仍附着在根上的土刷下作

为根际土。小区内土样混合作为 1 个待检测样品,装入洁净自封袋。土壤样品当天运回实验室,分成 2 份。1 份 4 ℃ 保存用于微生物群落功能多样性分析,1 份-80 ℃ 保存用于 DNA 提取和高通量测序分析。

### 1.5 根际微生物群落碳源代谢功能分析

称取 10.0 g 土壤放入盛有 90 mL 0.85% NaCl 无菌溶液的三角瓶中,180 r/min 振荡 30 min,于超净工作台静置 30 min 后将悬浮液稀释 100 倍,然后将其接种于 BIOLOG ECO 板中,每孔接种量为 150 μL。接种完毕后,将 BIOLOG ECO 板置于 25 ℃ 恒温避光培养,从放入培养箱开始计时,分别于 24、48、72、96、120 和 144 h 在 BIOLOG Reader 分析仪上读取 590 nm 下的光密度值。

### 1.6 根际细菌群落结构分析

提取土壤总 DNA,针对细菌 16S rDNA 扩增子序列 V3~V4 区域,基于 Illumina MiSeq PE300 测序平台,构建小片段文库进行双末端测序(2×300 bp)。通过对 reads 拼接过滤、操作分类单元(operational taxonomic units, OTUs)聚类、物种注释及丰度分析,对 OTUs 进行 Alpha 多样性指数等分析,对不同样品在 97% 一致性阈值水平下的 α 多样性指数进行统计,比较样品间的差异。样品测序与分析委托上海微分基因科技有限公司完成。

### 1.7 数据处理

数据处理使用 Excel 2007 和 PASW Statistics 18,作图使用 Origin Pro 9.1。采用 144 h 读板数据进行微生物群落碳源代谢功能比较;碳源整体代谢活性(average well color development, AW-CD)、Shannon 指数(*S*)、McIntosh 指数(*M*)和 Simpson 指数(*D*)的计算参照杨永华等<sup>[15]</sup>的方法,Gini 系数(*G*)的计算参照 HARCH 等<sup>[16]</sup>的方法;利用 QIIME 软件计算根际细菌群落的 α 多样性指数;利用 R 语言 stats 包的 `kruskal.test` 函数找到组间有显著差异的物种,基于总 OTU 和差异 OTU 分别进行主成分分析;利用 R 语言“`Perl SVG`”包绘制 Venn 图,分析处理间 OTU 的共有和特有关系;对前 20 优势门和属进行单因素方差分析。所有指标在单间作之间的差异采用 one-way ANOVA 和 Duncan 最小显著性差异法比较。各指标的计算公式为:

$$\begin{aligned} \text{AWCD} &= \sum (C_i - R)/n; \\ S &= - \sum (P_i \times \ln P_i); \\ M &= \sqrt{\sum (C_i - R)^2}; \\ D &= \sum \frac{(C_i - R)^2 - C_i + R}{N(N - 1)}; \\ G &= \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |C_i - C_j|}{2n^2\bar{C}}. \end{aligned}$$

式中:  $C_i$  和  $C_j$  分别为 ECO 板第  $i$  种和第  $j$  种碳源对应微孔的吸光值;  $R$  为空白微孔的吸光值;  $n=31$ ;  $P_i$  为第  $i$  种碳源对应微孔的相对吸光值  $(C_i-R)$  与所有碳源相对吸光值总和的比值;  $N$  为相对吸光值总和;  $\bar{C}$  为所有种类碳源对应微孔的吸光值的平均值。

2 结果与分析

2.1 玉米间作大豆对根际微生物群落碳源代谢功能的影响

由表 1 可知: 玉米大豆不同单、间作处理之

间的根际微生物群落 AWCD 值无显著差异, 但大豆无论单作还是间作均高于玉米; 与各自单作相比, 间作体系中大豆根际微生物群落 AWCD 值减小, 而玉米根际微生物群落 AWCD 值增大。单作下, 大豆根际微生物群落 Shannon 指数和 McIntosh 指数分别显著高于玉米 5.2% 和 89.8%, Simpson 指数显著低于玉米 16.4%, Gini 系数无显著差异。与各自单作相比, 间作玉米 Shannon 指数显著提高 3.5%, Simpson 指数显著降低 13.1%, McIntosh 指数和 Gini 系数无显著差异; 间作大豆 Simpson 指数显著提高 7.8%, Shannon 指数和 McIntosh 指数均表现为降低趋势, Gini 系数无显著差异。

2.2 玉米间作大豆对根际细菌种群多样性的影响  
由表 2 可知: 样品测序得到有效序列 45 386~50 509 条, 玉米单作显著低于玉米间作和大豆单、间作。将序列抽平至 35 754 条后计算菌群多样性。各处理 Simpson 指数保持一致, 说明不同处理间根际细菌群落种群优势度处于相同水平。大豆单作的 Chao 指数、实际观测物种数、PD 全树和 Shannon 指数均大于玉米单作, 但这 4 项指

表 1 玉米间作大豆对根际土壤微生物群落碳源代谢功能的影响

| Tab. 1 Effects of maize and soybean intercropping on carbon source metabolism of rhizosphere soil microbial community |                  |                       |                   |                        |                    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|-----------------------|-------------------|------------------------|--------------------|
| 处理<br>treatment                                                                                                       | 整体碳源代谢活性<br>AWCD | 香农指数<br>Shannon index | 均匀度指数<br>McIntosh | 辛普森指数<br>Simpson index | 基尼系数<br>Gini index |
| MM                                                                                                                    | 0.336±0.036 a    | 2.977±0.053 b         | 2.574±0.172 b     | 0.061±0.001 a          | 0.251±0.048 a      |
| SS                                                                                                                    | 0.704±0.292 a    | 3.132±0.038 a         | 4.885±1.336 a     | 0.051±0.002 c          | 0.216±0.022 a      |
| M-MS                                                                                                                  | 0.501±0.011 a    | 3.081±0.010 a         | 3.562±0.038 ab    | 0.053±0.000 b          | 0.205±0.014 a      |
| S-MS                                                                                                                  | 0.629±0.095 a    | 3.128±0.003 a         | 4.541±0.367 a     | 0.055±0.003 ab         | 0.260±0.037 a      |
| <i>F</i>                                                                                                              | 2.183            | 14.721                | 6.663             | 15.493                 | 0.519              |
| <i>P</i>                                                                                                              | 0.233            | 0.001                 | 0.014             | 0.001                  | 0.681              |

注: MM. 单作玉米, SS. 单作大豆, M-MS. 间作玉米, S-MS. 间作大豆; 不同小写字母表示差异显著 ( $P<0.05$ ); 下同。  
Note: MM. monoculture maize, SS. monoculture soybean, M-MS. intercropped maize, S-MS. intercropped soybean; different lowercase letters indicate significant differences ( $P<0.05$ ); the same as below.

表 2 玉米间作大豆根际细菌群落的 α 多样性指数

| Tab. 2 Alpha diversity index of rhizosphere bacterial community of maize and soybean intercropping |                     |                       |                             |                        |                       |                        |                       |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------------|------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|
| 处理<br>treatment                                                                                    | 有效序列<br>clean reads | Chao 指数<br>Chao index | 实际观测物种数<br>observed species | PD 全树<br>PD whole tree | 香农指数<br>Shannon index | 辛普森指数<br>Simpson index | 覆盖度<br>goods coverage |
| MM                                                                                                 | 45 386 b            | 1 708 a               | 1 449 a                     | 84.519 a               | 8.261 ab              | 0.99 a                 | 0.99 a                |
| SS                                                                                                 | 50 509 a            | 1 931 a               | 1 695 a                     | 92.330 a               | 8.542 ab              | 0.99 a                 | 0.99 a                |
| M-MS                                                                                               | 48 617 a            | 1 691 a               | 1 424 a                     | 83.469 a               | 8.187 b               | 0.99 a                 | 0.99 a                |
| S-MS                                                                                               | 48 090 a            | 1 940 a               | 1 686 a                     | 93.382 a               | 8.722 a               | 0.99 a                 | 0.99 a                |
| <i>F</i>                                                                                           | 7.369               | 2.229                 | 3.334                       | 2.547                  | 2.629                 | 1                      | 1                     |
| <i>P</i>                                                                                           | 0.011               | 0.162                 | 0.077                       | 0.129                  | 0.122                 | 0.441                  | 0.441                 |

标在大豆单作、玉米单作和玉米间作大豆之间均无显著差异。Shannon 指数在玉米、大豆单作之间无显著差异,但间作玉米显著低于间作大豆。可见,大豆根际的可检测细菌总量显著高于玉米,种群多样性无显著差异。与单作相比,间作玉米根际可检测细菌总量明显增加,大豆则出现降低趋势;而根际细菌群落物种多样性和遗传多样性无显著变化。受种间互作的影响,玉米大豆间作下两者根际细菌总量趋同,而种群丰富度趋异。

### 2.3 玉米间作大豆对根际细菌物种组成的影响

由图 1 可知:12 个根际土壤样品共产生 2436 种 OTU。所有处理共有 OTU 1 613 种,这可能代表了山原红壤坡耕地玉米和大豆根际土壤中稳定存在的菌种。玉米根际独有 OTU 133 种,大豆根际独有 OTU 211 种。玉米间作大豆根际土壤独有 OTU 101 种,其中间作玉米与间作大豆根际所共有 32 种,间作玉米根际独有 34 种,间作大豆根际独有 35 种。间作玉米根际有 146 种 OTU 存在于大豆单作根际,而并未存在于玉米单作根际;间作大豆根际有 97 种 OTU 存在于单作玉米根际,而并未存在于单作大豆根际。因此,受种间互作的影响,玉米大豆间作下两者的根际细菌群落均出现新种属,单从菌种种类来看,趋同与变异共存,群落结构发生复杂而微妙的变化。基于总 OTU 的主成分分析结果显示:玉米大豆单、间作种植模式之间的根际微生物群落差异在玉米大

豆之间较为明显,而在单间作之间差异不明显(图 2a),只有从差异 OTU 的主成分分析结果才能看出单间作之间明显的差异(图 2b)。

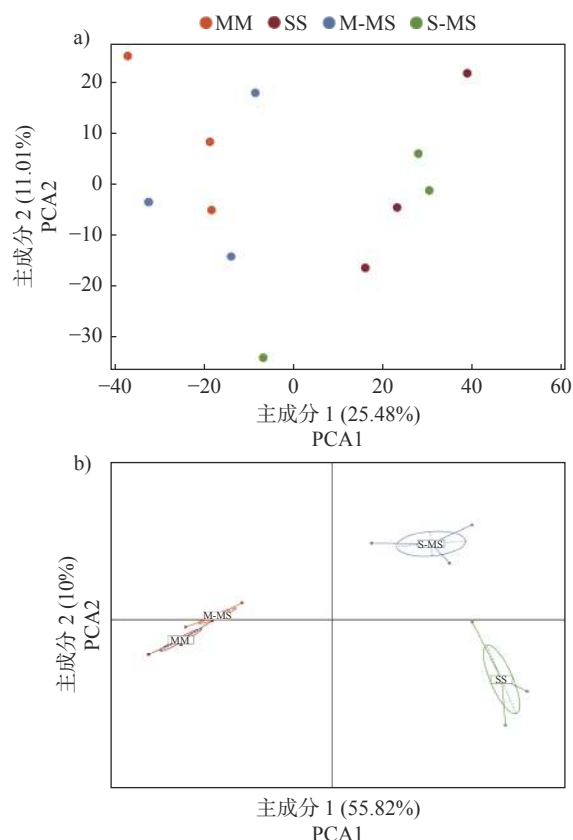


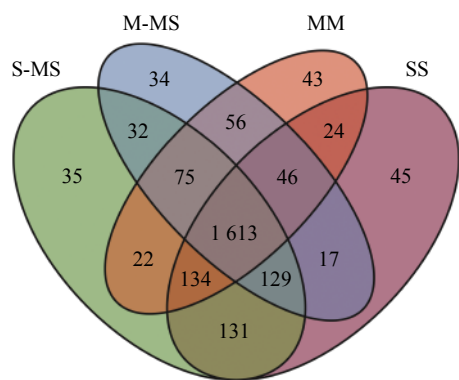
图 2 基于总 OTU (a) 和差异 OTU (b) 的主成分分析

Fig. 2 PCA analysis based on all OTU (a) and different OTU (b)

### 2.4 玉米间作大豆对不同生物分类水平下根际差异细菌相对丰度的影响

所有 OTU 注释到古菌 5 种,涉及 2 门 1 纲 2 科 2 目 2 属;细菌 2 431 种,涉及 21 门 47 纲 46 科 118 目 234 属。未注释到门、属的 OTU 分别占总 OTU 的 20.2% 和 54.4%。

从门水平来看,放线菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门、拟杆菌门、硝化螺旋菌门和装甲菌门的相对丰度在玉米大豆单、间作种植模式之间有显著差异(表 3)。与单作相比,间作玉米和间作大豆根际装甲菌门的相对丰度分别显著升高 7% 和 5%。装甲菌门、放线菌门和硝化螺旋菌门的相对丰度在大豆根际显著高于玉米根际,是大豆根际的绝对优势菌门。拟杆菌门的相对丰度在玉米根际显著高于大豆根际,是玉米根际的绝对优势菌门。单作下,酸杆菌门的相对丰度在玉米根际和



注: MM. 单作玉米, SS. 单作大豆, M-MS. 间作玉米, S-MS. 间作大豆;下同。

Note: MM. monoculture maize, SS. monoculture soybean, M-MS. intercropped maize, S-MS. intercropped soybean; the same as below.

图 1 玉米大豆单间作根际土壤 OTU Venn 图

Fig. 1 OTU's Venn diagrams of rhizosphere bacterial community between maize and soybean intercropping and monoculture

表 3 玉米、大豆种植模式响应明显的根际微生物门类 (前 20 优势门)

Tab. 3 Rhizosphere microorganism at phylum level with obvious response to monoculture and intercropping of maize and soybean (top 20)

| 处理<br>treatments | 酸杆菌门<br>Acidobacteria | 放线菌门<br>Actinobacteria | 芽单胞菌门<br>Gemmatimonadetes | 拟杆菌门<br>Bacteroidetes | 硝化螺旋菌门<br>Nitrospirae | 装甲菌门<br>Armatimonadetes |
|------------------|-----------------------|------------------------|---------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------|
| MM               | 23.24±1.12 ab         | 9.84±1.76 b            | 3.28±0.60 b               | 3.71±0.35 a           | 0.10±0.02 b           | 0.09±0.02 c             |
| SS               | 16.93±3.71 b          | 21.69±3.49 a           | 5.93±1.15 a               | 1.67±0.18 b           | 0.34±0.11 a           | 0.19±0.02 b             |
| M-MS             | 25.67±5.14 a          | 14.34±3.98 b           | 4.94±1.42 ab              | 3.01±1.11 a           | 0.13±0.07 b           | 0.16±0.04 b             |
| S-MS             | 18.17±0.97 b          | 21.63±1.55 a           | 5.70±0.59 a               | 1.45±0.44 b           | 0.34±0.13 a           | 0.24±0.01 a             |
| <i>F</i>         | 4.853                 | 12.146                 | 4.272                     | 8.904                 | 5.923                 | 20.628                  |
| <i>P</i>         | 0.033                 | 0.002                  | 0.045                     | 0.006                 | 0.02                  | 0                       |

大豆根际无显著差异,但在间作玉米根际出现升高趋势,且显著高于大豆单作,出现趋异性;芽单胞菌门则相反,出现趋同性。

从属水平来看, *Gp1*、芽单胞菌属、*Gaiella*、*Gp6*、纤线杆菌属、*Gp16*、罗河杆菌属和 other 的相对丰度在玉米大豆单、间作种植模式之间有显著差异 (表 4)。*Gp1* 的相对丰度无论单、间作均表现为玉米显著高于大豆,是玉米根际的绝对优势菌属;而 *Gp6* 和 *Gp16* 是大豆根际的绝对优势菌属。芽单胞菌属的相对丰度在玉米单作和大豆单作之间差异显著,在间作玉米根际出现升高趋势,在大豆根际出现降低趋势,驱使两者之间

无显著差异。*Gaiella* 的相对丰度在单作下玉米根际显著低于大豆根际,间作下大豆根际显著降低,与玉米无显著差异。纤线杆菌属和罗河杆菌属的相对丰度在单作下玉米根际显著高于大豆,间作中玉米根际显著降低,与大豆无显著差异。可见,芽单胞菌属、*Gaiella*、纤线杆菌属和罗河杆菌属是种间互作下玉米和大豆根际细菌群落趋同变化的代表。前 20 优势属外的微生物属相对丰度在单作间无显著差异,而在间作下玉米根际显著低于大豆根际。说明非优势种属中存在种间互作下玉米和大豆根际细菌群落趋异变化的类群。

表 4 玉米、大豆种植模式响应明显的根际微生物种属 (前 20 优势属)

Tab. 4 Rhizosphere microorganism at genus level with obvious response to monoculture and intercropping of maize and soybean (top 20)

| 处理<br>treatments | <i>Gp1</i>   | 芽单胞菌属<br><i>Gemmatimonas</i> | <i>Gaiella</i> | <i>Gp6</i>  | 纤线杆菌属<br><i>Ktedonobacter</i> | <i>Gp16</i> | 罗河杆菌属<br><i>Rhodanobacter</i> | 其他<br>other   |
|------------------|--------------|------------------------------|----------------|-------------|-------------------------------|-------------|-------------------------------|---------------|
| MM               | 18.12±1.90 a | 5.93±0.64 b                  | 2.84±0.57 b    | 1.92±0.32 b | 5.51±1.90 a                   | 1.52±0.40 b | 4.38±1.81 a                   | 21.59±2.81 ab |
| SS               | 7.41±3.24 b  | 9.78±1.89 a                  | 6.62±0.62 a    | 4.69±0.82 a | 1.55±0.47 b                   | 4.07±0.72 a | 0.42±0.27 b                   | 27.74±4.43 a  |
| M-MS             | 19.00±5.87 a | 8.06±2.01 ab                 | 3.92±1.55 b    | 2.19±0.98 b | 2.51±1.55 b                   | 1.38±0.57 b | 1.12±0.27 b                   | 18.99±4.08 b  |
| S-MS             | 9.24±2.22 b  | 9.59±0.97 a                  | 3.92±1.55 b    | 5.23±1.61 a | 2.42±0.17 b                   | 3.83±1.53 a | 0.44±0.29 b                   | 26.98±1.42 a  |
| <i>F</i>         | 7.996        | 4.249                        | 5.622          | 7.964       | 5.716                         | 7.557       | 12.28                         | 4.648         |
| <i>P</i>         | 0.009        | 0.045                        | 0.023          | 0.009       | 0.022                         | 0.01        | 0.002                         | 0.037         |

3 讨论

土壤微生物直接参与土壤养分的活化、转化、吸收和运输等过程,是地上植物生产力的重要驱动者。间作下根际土壤微生物群落碳源代谢功能增强的研究很多,如覃潇敏等<sup>[17]</sup>发现:间作同时增强玉米和马铃薯根际微生物的碳源利用强度,功能多样性有提高的趋势但差异不显著;董艳等<sup>[18]</sup>发现:小麦蚕豆间作可增加蚕豆根际微生物群落整体碳源利用强度,以提高微生物群落功

能多样性;甘蔗玉米间作种植可提高甘蔗根际土壤微生物的多样性及对碳源的利用率<sup>[19]</sup>。但也有研究显示:间作下根际微生物群落碳源利用功能变化的复杂性,如间作紫云英会降低油菜根际土壤微生物群落的功能代谢活性以及功能多样性<sup>[20]</sup>;桑树苜蓿间作系统中,苜蓿根际微生物群落 AWCD 值和功能多样性较单作显著降低,而桑树则显著升高<sup>[21]</sup>。本研究显示:大豆根际微生物群落碳源整体代谢活性有高于玉米的趋势,而多样性显著高于玉米;与各自单作相比,间作玉

米根际微生物群落碳源整体代谢活性有提高趋势,多样性显著提高,而大豆则相反。说明受种间互作影响,玉米大豆间作下两者出现趋同性。玉米大豆间作系统中一般玉米处于优势地位,而大豆处于劣势地位,根际微生物群落碳源代谢功能变化与两者间作表现的整体效应相一致。

本研究显示:玉米间作大豆显著增加玉米根际可检测细菌总量,这与 DOHRMANN 等<sup>[22]</sup>的研究结果一致,分析其原因是间作玉米会从大豆根际获取更多的有效养分,促进根际微生物增殖。尽管许多学者列出间作提高根际微生物多样性的证据<sup>[23-25]</sup>,但本研究并未观察到种群多样性和遗传多样性的变化,而 ZHANG 等<sup>[26]</sup>和 ZHOU 等<sup>[27]</sup>在玉米/蚕豆和玉米/百合中也有相似的发现。本研究基于总 OTU 的主成分分析结果显示:根际细菌群落在作物间的差异大于单、间作种植模式。玉米大豆间作系统与玄参烟草间作系统具有相似的作物二元结构<sup>[28]</sup>,而本研究从差异细菌类群可以发现玉米间作大豆对根际土壤微生物群落结构的改变。此外,维恩图分析结果显示:玉米大豆间作下两者的根际细菌群落均出现新种属,菌种种类趋同与变异共存。这进一步反映了根际微生物—土壤—作物互作的复杂性。

作物种类是决定土壤微生物群落特性的关键因素之一<sup>[29]</sup>。本研究显示:放线菌门和硝化螺旋菌门是大豆根际的绝对优势菌门,拟杆菌门是玉米根际的绝对优势菌门,几乎不受间作的影响。JONES 等<sup>[30]</sup>基于覆盖北美和南美区域的 87 个土壤样品分析发现:酸杆菌亚群 *Gp1* 相对丰度与 pH 值显著负相关,而 *Gp6* 和 *Gp16* 相对丰度与 pH 值显著正相关。本研究中,*Gp1* 是 pH 较低的玉米根际的绝对优势菌属,而 *Gp6* 和 *Gp16* 是 pH 较高的大豆根际的绝对优势菌属,符合上述规律。本研究发现:罗河杆菌属的相对丰度在玉米根际显著高于大豆根际,或许可以印证罗河杆菌属作为玉米而非大豆专属内生菌<sup>[31]</sup>的结果。本研究还显示:装甲菌门也是大豆根际的绝对优势菌门,不过受间作影响,其在玉米大豆间作根际的相对丰度均显著提高。赵卫松等<sup>[32]</sup>发现:棉花黄萎病抗病品种耕层土壤中装甲菌门的相对丰度高于感病品种。装甲菌门是否与玉米间作大豆的抗病机制有关还需要进一步研究。抑病土壤中酸杆菌门增多的现象被不同学者所报道<sup>[33-34]</sup>。本研究显示:酸杆菌门相对丰度在单作玉米和单作大

豆根际无显著差异,而在间作玉米根际显著高于间作大豆根际,表现为趋异性,与玉米间作大豆表现的整体效应相一致。芽单胞菌门、芽单胞菌属、*Gaiella*、纤线杆菌属和罗河杆菌属是玉米大豆间作影响下趋同变化的菌群代表。因此,受种间互作影响,玉米和大豆的根际细菌群落结构趋同与趋异共存,趋同性大于趋异性,趋异性与两者间作表现的整体效应相一致。

#### 4 结论

玉米间作大豆模式下,受种间互作影响,玉米和大豆根际微生物群落碳源整体代谢功能和功能多样性出现趋同性变化;根际细菌总量出现趋同性变化,菌种组成趋同与趋异共存,并以趋同性为主。

#### [参考文献]

- [1] KIERSZTYN B, CHRÓST R, KALIŃSKI T, et al. Structural and functional microbial diversity along a eutrophication gradient of interconnected lakes undergoing anthropopressure[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 11144. DOI: [10.1038/s41598-019-47577-8](https://doi.org/10.1038/s41598-019-47577-8).
- [2] SHRESTHA P, GAUTAM R, ASHWATH N. Effects of agronomic treatments on functional diversity of soil microbial community and microbial activity in a revegetated coal mine spoil[J]. Geoderma, 2019, 338: 40. DOI: [10.1016/j.geoderma.2018.11.038](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.11.038).
- [3] TENG Z H, FAN W, WANG H L, et al. Monitoring soil microorganisms with community-level physiological profiles using Biolog EcoPlates™ in Chaohu Lakeside Wetland, East China[J]. Eurasian Soil Science, 2020, 53(8): 1142. DOI: [10.1134/S1064229320080141](https://doi.org/10.1134/S1064229320080141).
- [4] FOLEY J A, DEFRIES R, ASNER G P, et al. Global consequences of land use[J]. Science, 2005, 309(5734): 570. DOI: [10.1126/science.1111772](https://doi.org/10.1126/science.1111772).
- [5] YU Y, STOMPH T, MAKOWSKI D, et al. A meta-analysis of relative crop yields in cereal/legume mixtures suggests options for management[J]. Field Crops Research, 2016, 198: 269. DOI: [10.1016/j.fcr.2016.08.001](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.08.001).
- [6] ZHU Y Y, CHEN H R, FAN J H, et al. Genetic diversity and disease control in rice[J]. Nature, 2000, 406(6797): 718. DOI: [10.1038/35021046](https://doi.org/10.1038/35021046).
- [7] JENSEN E S, CARLSSON G, NIELSEN H H. Inter-cropping of grain legumes and cereals improves the use of soil N resources and reduces the requirement for synthetic fertilizer N: a global-scale analysis[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2020, 40: 5. DOI: [10.1007/s13593-020-0607-x](https://doi.org/10.1007/s13593-020-0607-x).
- [8] DU J B, HAN T F, GAI J Y, et al. Corn-soybean strip intercropping: achieved a balance between high productivity and sustainability[J]. Journal of Integrative Agricul-

- ture, 2017, 16: 60345. DOI: [10.1016/S2095-3119\(17\)61789-1](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61789-1).
- [9] SHARMA N K, RAMAN J S, MANDAL D, et al. Increasing farmer's income and reducing soil erosion using intercropping in rainfed corn-wheat rotation of Himalaya, India[J]. Agriculture, Ecosystem and Environment, 2017, 247: 43. DOI: [10.1016/j.agee.2017.06.026](https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.026).
- [10] AARON L I, LINDA E M, KATHERINE K E, et al. Do polycultures promote win-wins or trade-offs in agricultural ecosystem services? A meta-analysis[J]. Journal of Applied Ecology, 2014, 51: 1593. DOI: [10.1111/1365-2664.12334](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12334).
- [11] 董宇飞, 吕相漳, 张自坤, 等. 不同栽培模式对辣椒根际连作土壤微生物区系和酶活性的影响[J]. 浙江农业学报, 2019, 31(9): 1485. DOI: [10.3969/j.issn.1004-1524.2019.09.12](https://doi.org/10.3969/j.issn.1004-1524.2019.09.12).
- [12] 董艳, 董坤, 郑毅, 等. 不同品种小麦与蚕豆间作对蚕豆枯萎病的防治及其机理[J]. 应用生态学报, 2014, 25(7): 1979.
- [13] 马琨, 杨桂丽, 马玲, 等. 间作栽培对连作马铃薯根际土壤微生物群落的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(10): 2987. DOI: [10.5846/stxb201412072425](https://doi.org/10.5846/stxb201412072425).
- [14] 刘丽, 杨静, 李成云. 玉米—大豆间作对玉米根际氨氧化微生物的影响[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(6): 1278. DOI: [10.3969/j.issn.1000-4440.2017.06.012](https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-4440.2017.06.012).
- [15] 杨永华, 姚健, 华晓梅. 农药污染对土壤微生物群落功能多样性的影响[J]. 微生物学杂志, 2000, 20(2): 23.
- [16] HARCH B D, CORRELL R L, MEECH W, et al. Using the Gini coefficient with BIOLOG substrate utilization data to provide an alternative quantitative measure for comparing bacterial soil communities[J]. Journal of Microbiological Methods, 1997, 30: 91. DOI: [10.1016/S0167-7012\(97\)00048-1](https://doi.org/10.1016/S0167-7012(97)00048-1).
- [17] 覃潇敏, 郑毅, 汤利, 等. 玉米与马铃薯间作对根际微生物群落结构和多样性的影响[J]. 作物学报, 2015, 41(6): 919. DOI: [10.3724/SP.J.1006.2015.00919](https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2015.00919).
- [18] 董艳, 董坤, 汤利, 等. 小麦蚕豆间作对蚕豆根际微生物群落功能多样性的影响及其与蚕豆枯萎病发生的关系[J]. 生态学报, 2013, 33(23): 7445. DOI: [10.5846/stxb201208281214](https://doi.org/10.5846/stxb201208281214).
- [19] 郑亚强, 张立敏, 杨进成, 等. 甘蔗间作玉米对甘蔗根际微生物代谢功能多样性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(5): 618. DOI: [10.13930/j.cnki.cjea.151149](https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.151149).
- [20] 周泉, 王龙昌, 邢毅, 等. 间作紫云英下油菜根际土壤微生物群落功能特征[J]. 应用生态学报, 2018, 29(3): 909. DOI: [10.13287/j.1001-9332.201803.031](https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.201803.031).
- [21] 张萌萌, 敖红, 李鑫, 等. 桑树/苜蓿间作对根际土壤酶活性和微生物群落多样性的影响[J]. 草地学报, 2015, 23(2): 302. DOI: [10.1173/j.issn.1007-0435.2015.02.013](https://doi.org/10.1173/j.issn.1007-0435.2015.02.013).
- [22] DOHRMANN A B, KÜTING M, JÜNEMANN S, et al. Importance of rare taxa for bacterial diversity in the rhizosphere of Bt- and conventional corn varieties[J]. The ISME Journal, 2013, 7: 37. DOI: [10.1038/ismej.2012.77](https://doi.org/10.1038/ismej.2012.77).
- [23] 代真林, 汪娅婷, 姚秀英, 等. 玉米/大豆间作模式对玉米根际土壤微生物群落特征、玉米产量及病害的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2020, 35(5): 756. DOI: [10.12101/j.issn.1004-390X\(n\).201910045](https://doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X(n).201910045).
- [24] WU K X, FULLEN M A, AN T X, et al. Above- and below-ground interspecific interaction in intercropped corn and potato: a field study using the 'target' technique[J]. Field Crops Research, 2012, 139: 63. DOI: [10.1016/j.fcr.2012.10.002](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.10.002).
- [25] LI Q S, WU L K, CHEN J, et al. Biochemical and microbial properties of rhizospheres under corn/peanut intercropping[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2016, 15(1): 101. DOI: [10.1016/S2095-3119\(15\)61089-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(15)61089-9).
- [26] ZHANG N N, SUN Y M, LI L, et al. Effects of intercropping and Rhizobium inoculation on yield and rhizosphere bacterial community of faba bean (*Vicia faba* L.)[J]. Biology and Fertility of Soils, 2010, 46(6): 625. DOI: [10.1007/s00374-010-0469-5](https://doi.org/10.1007/s00374-010-0469-5).
- [27] ZHOU L J, WANG Y J, XIE Z K, et al. Effects of lily/corn intercropping on rhizosphere microbial community and yield of *Lilium davidii* var. *unicolor*[J]. Journal of Basic Microbiology, 2018, 58(10): 892. DOI: [10.1002/jobm.201800163](https://doi.org/10.1002/jobm.201800163).
- [28] 张东艳, 王军, 杨水平, 等. 玄参与烟草间作对土壤细菌群落结构的影响[J]. 草业学报, 2017, 26(6): 120. DOI: [10.11686/cyxb2016507](https://doi.org/10.11686/cyxb2016507).
- [29] FIERER N, JACKSON R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(3): 626. DOI: [10.1073/pnas.0507535103](https://doi.org/10.1073/pnas.0507535103).
- [30] JONES R T, ROBESON M S, LAUBER C L, et al. A comprehensive survey of soil acidobacterial diversity using pyrosequencing and clone library analyses[J]. The ISME Journal, 2009, 3(4): 442. DOI: [10.1038/ismej.2008.127](https://doi.org/10.1038/ismej.2008.127).
- [31] YU Z H, YU J, IKENAGA M, et al. Characterization of root-associated bacterial community structures in soybean and corn using locked nucleic acid (LNA) oligonucleotide-PCR clamping and 454 pyrosequencing[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2016, 15(8): 1883. DOI: [10.1016/S2095-3119\(15\)61195-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(15)61195-9).
- [32] 赵卫松, 郭庆港, 李社增, 等. 花铃期棉花黄萎病抗病与感病品种对土壤细菌群落结构的影响[J]. 中国农业科学, 2020, 53(5): 942. DOI: [10.3864/j.issn.0578-1752.2020.05.007](https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2020.05.007).
- [33] ROSENZWEIG N, TIEDJE J M, QUENSEN J F, et al. Microbial communities associated with potato common scab-suppressive soil determined by pyrosequencing analyses[J]. Plant Disease, 2012, 96(5): 718. DOI: [10.1094/PDIS-07-11-0571](https://doi.org/10.1094/PDIS-07-11-0571).
- [34] SANGUIN H, SARNIGUET A, GAZENGEL K, et al. Rhizosphere bacterial communities associated with disease suppressiveness stages of take-all decline in wheat monoculture[J]. New Phytologist, 2009, 184(3): 694. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2009.03010.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03010.x).

责任编辑: 何承刚