草本植物-羊肚菌混播对土壤养分、酶活及微生物量的影响

高子韩[1,2]，尹　卫[1]，李一心[1]，宋　倩[1]，王　乐[1]，乔有明[1]，梁　健[1*]

（1. 青海大学 省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室，青海 西宁　810016；
2. 青海大学 畜牧兽医科学院，青海 西宁　810016）

摘　要　为实现多样化栽培羊肚菌（*Morchella*），提高土地利用效率，以羊肚菌原基形成期（Pp）和子实体形成期（Fp）的土壤为主要研究对象，采用国标方法对羊肚菌根周土壤理化性质、酶活、微生物生物量碳等指标进行测定，利用 SPSS 进行单因素方差分析，对 Pp 期和 Fp 期土壤指标的相关性开展 Pearson 分析。结果表明，在 Pp 期，中华羊茅（*Festuca sinensis*）与羊肚菌混播处理（F）显著增加了土壤碱解氮（AN）含量，增强了糖苷类水解酶活性；箭筈豌豆（*Vicia sativa*）与羊肚菌混播处理（V）显著增加了土壤可溶性有机碳（DOC）含量，增强了 β-1，4-葡萄糖苷酶（βG）活性；草地早熟禾（*Poa pratensis*）与羊肚菌混播处理（P）显著增强了 β-1，4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶（NAG）活性；所有菌草混播处理均显著降低了土壤微生物生物量碳（MBC）含量。在 Fp 期，F 处理显著增加了 MBC 含量，紫花苜蓿（*Medicago sativa*）与羊肚菌混播处理（M）、F 和 V 处理均显著降低了土壤微生物生物量磷（MBP）含量。相较于 Pp 期，Fp 期土壤有效锰（AMn）、有效铜（ACu）、有效锌（AZn）含量以及过氧化氢酶（CAT）、蛋白酶（PA）和糖苷类水解酶活性均显著降低，其中多数指标降至初始水平的 50% 以下。土壤碱性磷酸酶（AKP）、脲酶（UR）和 pH 与其他指标均呈负相关，其他土壤酶之间均呈正相关；微生物生物量元素（MBC、MBN 和 MBP）与有效微量元素（AMn、ACu 和 AZn）之间均为正相关。此外，羊肚菌产量与土壤有机质（SOM）、AN、AZn 和 UR 等呈正相关，与 DOC、ACu、pH 和 CAT 等呈负相关。通过 PCA 降维分析发现，Pp 期所有混播处理均提高了土壤养分（SN），增强了土壤酶（SE）活性，抑制了土壤微生物（SM）；而在 Fp 期混播处理使得 SN 加速下降，此外，SN、SM 和 SE 之间均呈显著正相关。羊肚菌与植物间作模式已逐渐成为栽培趋势，本研究为进一步探究羊肚菌和草本植物混播栽培提供参考。

关键词　羊肚菌（*Morchella*）；草本植物；混播；土壤养分；土壤酶

中图分类号　Q935　　**文献标识码**　A　　**文章编号**　1005－7021（2026）04－0123－13

doi：10.3969/j.issn.1005－7021.2026.04.011

Effects of Herb-*Morchella* Mixed Sowing on Soil Nutrients, Enzyme Activities and Microbial Biomass

GAO Zi-han[1,2], YIN Wei[1], LI Yi-xin[1], SONG Qian[1], WANG Le[1], QIAO You-ming[1], LIANG Jian[1*]

（1. *State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining* 810016；
2. *Academy of Animal Science and Veterinary, Qinghai University, Xining* 810016

Abstract　To diversify the cultivation of *Morchella* and improve land-use efficiency, this study focused on the soils collected during the primordium formation phase (Pp) and fruiting body formation development phase (Fp) of *Morchella* development. The physical and chemical properties, enzyme activities, microbial biomass carbon, and other indices of the soil surrounding the roots of *Morchella* were determined using national standard methods. One-way ANOVA was performed with SPSS, and Pearson correlation analysis was conducted to evaluate relationships between soil indi-

基金项目：青海省自然科学基金项目（2023-ZJ-904T）

作者简介：高子韩　男，博士研究生。主要从事青藏高原羊肚菌生长适应机制研究。E-mail：cngaozihan@163.com

* 通讯作者。男，教授，博士，博士生导师。主要从事羊肚菌生长适应研究。E-mail：liangjianws@126.com

收稿日期：2025-12-01

ces at the two stages. Results showed that: During the Pp phase, the mixed sowing of *Festuca sinensis* with *Morchella* (F) significantly elevated soil alkali-hydrolysable nitrogen (AN) and the activity of glycoside-hydrolases; the mixed sowing of *Vicia sativa* with *Morchella* (V) significantly increased soil dissolved organic carbon (DOC) and β-1,4-glucosidase (βG) activity; the mixed sowing of *Poa pratensis* with *Morchella* (P) significantly raised β-1,4-N-acetylglucosaminidase (NAG) activity; all herb-*Morchella* mixed sowing treatments significantly reduced soil microbial biomass carbon (MBC). During the Fp phase, the F group significantly increased MBC content, while the mixed sowing of *Medicago sativa* with *Morchella* (M), as well as the F and V groups, significantly decreased microbial biomass phosphorus (MBP) content. Compared with the Pp phase, soil available manganese (AMn), available copper (ACu), available zinc (AZn), and the activities of catalase (CAT), protease (PA), and glycoside-hydrolases all declined markedly in the Fp phase, with most indices falling to less than 50% of their initial levels. Soil alkaline phosphatase (AKP), urease (UR) and pH were negatively correlated with all other indices, whereas remaining soil enzymes showed positive correlations. Microbial biomass elements (MBC, MBN and MBP) were positively correlated with available trace elements (AMn, ACu and AZn). In addition, *Morchella* yield was positively correlated with soil organic matter (SOM), AN, AZn and UR, but negatively correlated with DOC, ACu, pH and CAT. PCA dimensionality reduction revealed that, during the Pp phase, all mixed sowing treatments elevated soil nutrients (SN) and soil enzyme (SE) activities while suppressing soil microorganisms (SM). In contrast, during the Fp phase, these mixed sowing accelerated the decline of SN. Moreover, SN, SM and SE were significantly positively inter-correlated. The mixed sowing of *Morchella* with plants is becoming increasingly popular; this study provides a reference for further research on mixed sowing of *Morchella* and herbaceous species.

Keywords *Morchella*; herbaceous plants; mixed sowing; soil nutrients; soil enzymes

羊肚菌(*Morchella* spp.)因其菌盖呈褶皱网状、形似羊肚而得名[1],是一种食药兼用菌[2],具有较高的经济效益,近年来已在我国大范围栽培[3-4],是食用菌栽培的主要种类之一。栽培技术的成熟推动了羊肚菌产业的快速发展,该产业不仅在促进乡村振兴和农民增收中发挥着关键作用,也是农村经济增长的重要引擎。创新并探究羊肚菌多样化栽培方式,可为提高羊肚菌品质及产量提供参考。土壤不仅是羊肚菌生长生存的基础,也是其物质交换的中介场所和物质能量的重要来源[5]。土壤系统对于羊肚菌菌丝生长和原基发育十分重要,可为羊肚菌提供承载体以及部分营养物质和生长发育环境[6]。人工栽培羊肚菌的营养主要来自栽培基质,也可从土壤有机质中获得部分营养[7]。土壤有机质含量、酸碱度及微生物活性等均直接影响羊肚菌的质量和产量[8]。研究表明,羊肚菌对植物根际土壤理化性质和酶活性均有明显的影响。Song 等[9]通过羊肚菌和桃的间作实验发现,羊肚菌与桃间作能够降低土壤容重,提高土壤养分含量,改善土壤结构和肥力,提高土壤酶活和矿质营养转化能力。Liu 等[10]通过不同羊肚菌年限的相关研究发现,相较于未栽培羊肚菌土壤,栽培羊肚菌的土壤速效钾、有效磷、总钾含量显著降低,羊肚菌连续栽培两年,土壤有效氮、总氮和有机质含量显著降低。羊肚菌人工栽培实验发现,土壤中的锌和铁是促进羊肚菌生长的重要微量元素[11]。烤烟-羊肚菌-烤烟种植模式,通过在烟田旋耕时施入羊肚菌菌渣有效地改善了土壤通透性及团聚体结构,提升了土壤肥力[12]。利用稻田和旱地休耕期土壤栽培羊肚菌不仅可以提高土壤利用效率,还可提高土壤养分水平[13]。李岩杰等[14]研究发现,利用草菇收获后的土壤栽培羊肚菌可丰富土壤微生物多样性,有效调节微生物菌群结构平衡,在改善土壤肥力的同时提高羊肚菌产量。羊肚菌发生的植被类型广泛,暖温带的大部分植被类型中均可能出现羊肚菌,其中常见的是以禾本科为主的草地[15]。目前,关于羊肚菌与草本植物混播是否会增加土壤肥力,以及对土壤理化性质及土壤酶活性等的影响研究鲜有报道。本研究以青海大学食用菌科研团队选育的六妹羊肚菌品种“羊肚菌 QJ-2”以及紫花苜蓿、草地早熟禾、箭筈豌豆和中华羊茅四种草本植物混播后的土壤为研究对象,旨在探究羊肚菌单播与羊肚菌-草本植物混播(菌草混播)对土壤养分、土壤酶活性以及微生物生物量等的影响,为羊肚菌的科学栽培提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 实验材料 羊肚菌菌种为青海大学食用菌科研团队选育的六妹羊肚菌(*Morchella sextelata*)QJ-2,保藏于省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室。选择菌丝生长旺盛的菌株QJ-2,按照《食用菌菌种生产技术规程》(NY/T 528)[16]的技术要求,进行母种活化和原种制作。草地早熟禾(*Poa pratensis*)购自北京克劳斯生态科技有限公司,箭筈豌豆(*Vicia sativa* L.)、中华羊茅(*Festuca sinensis* Keng)购自湟源正大草业有限公司,紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)由青海大学杨国柱老师科研团队提供。

1.1.2 试验地点 试验于青海省海东市平安区白家村(N 36°27.0718′,E 102°03.2781′)青海冠菌农业科技有限公司羊肚菌种植基地大棚内进行,前茬种植作物为西红柿。大棚内土壤温度为5~20 ℃,空气温度≤25 ℃,空气相对湿度60%~80%,土壤湿度30%~40%,光照600~1 000 lx散射光并适当通风。土壤类型主要为灰褐土,土壤基础养分见表1。

表1 土壤基础养分

Table 1 Basic nutrients of soil

土壤主要养分	含量
有机质	12.75±0.32(g/kg)
全氮	1.00±0.13(g/kg)
全磷	0.58±0.01(g/kg)
全钾	18.60±0.33(g/kg)
碱解氮	54.40±2.91 (mg/kg)
速效钾	254.71±31.82 (mg/kg)
土壤 pH	8.07±0.02

1.2 方法

1.2.1 草本植物与羊肚菌混播栽培 设置紫花苜蓿(M)、草地早熟禾(P)、中华羊茅(F)和箭筈豌豆(V)4种草本植物分别与羊肚菌进行混播和未混播任何草本植物的对照组(CK)5个处理,每个处理设置3个栽培样方(1 m×10 m)。①栽培样方设置:共设置1 m×10 m栽培样方15个,各样方间设置30 cm宽地垄进行间隔。于2024年12月25日进行4种草本植物种子播种,播种密度为2 000 粒/m^2,并按照牧草栽培要求进行管理[17]。2025年2月27日,各草本植物种子均开始萌发,按照《羊肚菌栽培技术规范》[18]要求进行羊肚菌栽培及后续管理。②羊肚菌栽培种生产(质量分数):羊肚菌栽培种配方为木屑72.80%、麸皮19.40%、腐殖质土4.80%、蔗糖1%、过磷酸钙1%、石膏1%,含水量60%~65%,将上述配料装袋(聚丙烯材质,12 cm×24 cm,厚5丝),每袋重约400 g,121 ℃灭菌30 min,冷却后接入羊肚菌原种,22 ℃培养约25 d,菌丝长满菌袋即可用于栽培,每亩摆放200袋左右。③外源营养袋制备(质量分数):配方为木屑46.40%、小麦粒37.12%、腐殖质土9.28%、石膏4.64%、生石灰2.32%、磷酸二氢钾0.24%,含水量60%~65%,将配料装袋,每袋重约400 g,营养袋采用常压灭菌(100 ℃,灭菌24 h)。待羊肚菌菌丝布满畦面后,间隔20~30 cm,交错摆放外源营养袋于畦面,每亩摆放1 100~1 200袋。

1.2.2 采样 ①羊肚菌播种后土壤取样:分别于2025年5月6日羊肚菌原基形成期(Pp)、2025年5月20日羊肚菌子实体形成期(Fp)进行土壤采样。每个样方随机选择3个羊肚菌生长点位,使用取样器取0~10 cm深的3个土壤样品共700 g,去除草本植物根系,并将3个土壤样品混合,完成标记,尽快送回实验室。将其中500 g土壤样品40 ℃干燥至恒重,过2 mm筛,保存备用。另将200 g新鲜土壤样品-80 ℃保藏备用。②羊肚菌采样及产量统计:羊肚菌收获期进行羊肚菌采收,沿地面水平方向,在菌柄近地面处呈45°斜向切割,并记录每一垄的鲜重产量。

1.2.3 土壤理化指标测定 将每个处理(CK、F、M、P、V)下的3个重复实验进行产量统计,得到3垄羊肚菌的总产量,在计算平均每垄产量后,计算每亩羊肚菌产量。采用电位法[19]测定土壤pH:取适量样品风干、过2 mm筛的土壤样品,按一定比例(1∶5)(w/v)加入去离子水或0.01 mol/L $CaCl_2$溶液,搅拌后静置;用标准缓冲溶液(pH值为4.01、7.00、10.01)校准pH计,之后进行pH测定,每个样品重复3次,取平均值。采用重铬酸钾氧化法[20]测定土壤有机质(Soil organic matter,SOM)含量:取过0.25 mm筛的土壤样品0.5 g置于500 mL三角瓶中。加5 mL 0.800 mol/L $K_2Cr_2O_7$,再缓慢加5 mL浓H_2SO_4,摇匀,170~180 ℃加热5 min;迅速冷却至室温,蒸馏水定容至约50 mL;加2~3滴邻菲啰啉指示剂,用0.2 mol/L

$FeSO_4$ 滴定至棕红色终点；最后计算 SOM 含量。采用锌-硫酸亚铁还原法[21]测定土壤碱解氮（Alkali-hydrolyzed nitrogen，AN）含量；采用火焰光度计法[22]测定土壤速效钾（Available potassium，AK）含量；采用原子吸收光谱仪法[23]测定土壤有效铜（Available Cu，ACu）含量、土壤有效锌（Available Zn，AZn）含量和土壤有效锰含量（Available Mn，AMn）含量；采用 TOC 法[24]测定可溶性有机碳（Dissolved organic carbon，DOC）；采用氯仿熏蒸-总有机碳分析仪法[25]测定土壤微生物生物量碳（Microbial biomass carbon，MBC）；采用流动分析仪法[26]测定土壤微生物生物量氮（Microbial biomass nitrogen，MBN）；采用氯仿熏蒸-$NaHCO_3$ 浸提法[27]测定土壤微生物生物量磷（Microbial biomass phosphorus，MBP）；采用对硝基本磷酸二钠比色法测定土壤碱性磷酸酶（Alkaline Phosphatase，AKP）活性[28]；采用比色法测定土壤蛋白酶（Protease，PA）活性；采用靛酚蓝比色法测定土壤脲酶（Urease，UR）活性；采用高锰酸钾滴定法测定土壤过氧化氢酶（Catalase，CAT）活性[29]；采用微孔板荧光法[30]测定 α-1，4-葡萄糖苷酶活性（αG）、β-1，4-葡萄糖苷酶活性（βG）、β-1，4-木糖苷酶活性（βX）、纤维二糖水解酶活性（CBH）和 β-1，4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶活性（NAG）。

1.2.4 *数据分析* 使用 SPSS 27 进行不同垂直梯度间单因素方差分析（one-way ANOVA），然后进行邓肯检验，以确定多组之间的差异显著性，$P<0.05$ 为显著性差异，结果表示为平均值 ± 标准偏差。利用 Pearson 进行相关性分析，探究 Pp 和 Fp 期土壤指标的差异变化以及与羊肚菌产量的相关性。使用 R Studio 进行降维分析，使用 Origin 2024 制图。

2 结果与分析

2.1 菌草混播对羊肚菌产量的影响

图 1 结果显示，相较于羊肚菌单播（CK），草本植物与羊肚菌混播处理普遍降低了羊肚菌产量。进一步分析发现，紫花苜蓿和羊肚菌混播组（M）与中华羊茅和羊肚菌混播组（F）的减产效应并不显著，草地早熟禾和羊肚菌混播组（P）与箭筈豌豆和羊肚菌混播组（V）羊肚菌产量显著降低（$P<0.05$）。

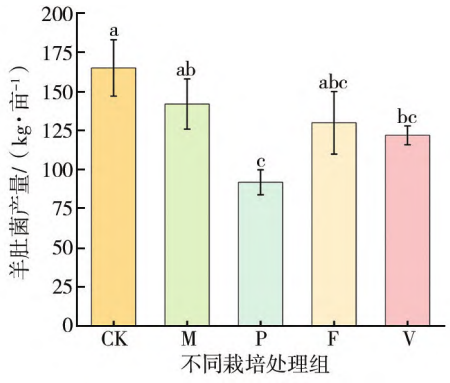


图 1 各处理组羊肚菌产量

Fig. 1 Yield of morel in each treatment group

CK 表示仅播种羊肚菌，M 代表紫花苜蓿和羊肚菌混播，P 代表草地早熟禾和羊肚菌混播，F 代表中华羊茅和羊肚菌混播，V 代表箭筈豌豆和羊肚菌混播。下图同。不同小写字母代表差异显著（$P<0.05$），相同小写字母代表差异不显著（$P>0.05$）

CK indicates monoculture of *Morchella*, M represents mixed sowing of *Medicago sativa* and *Morchella*, P represents mixed sowing of *Poa pratensis* and *Morchella*, F represents mixed sowing of *Festuca sinensis* and *Morchella*, and V represents mixed sowing of *Vicia sativa* and *Morchella*. The same applies below. Different lowercase letters in the figure indicate significant differences ($P<0.05$), whereas the same lowercase letters denote no significant difference ($P>0.05$)

2.2 菌草混播对土壤养分主要指标的影响

羊肚菌 Pp 期，相较于 CK 组，土壤有机质（SOM）含量在 M、P 和 F 组均升高（$P>0.05$）；在羊肚菌 Fp 期，相较于 CK 组，SOM 在 M、P、F 和 V 组均有不同程度地降低（$P>0.05$）。相较于 Pp 期，Fp 期 SOM 含量在 M、P、F 和 V 组均降低，其中 P 组 SOM 显著降低（$P<0.05$）（图 2A）。羊肚菌在 Pp 期，相较于 CK 组，土壤可溶性有机碳（DOC）含量在 M、P、F 和 V 组中均升高，其中在 V 组显著升高（$P<0.05$）；Fp 期土壤 DOC 含量，P 和 F 组相较于 CK 组均升高（$P>0.05$）。相较于 Pp 期，Fp 期 DOC 含量在 M 组和 V 组显著降低（$P<0.05$）（图 2B）。在 Pp 期，相较于 CK 组，土壤碱解氮（AN）含量在 F 组显著升高（$P<0.05$）；在 Fp 期，相较于 CK 组，土壤中 AN 含量降低（$P>0.05$）。相较于 Pp 期，Fp 期 AN 含量在 M、P、F 和 V 组均降低（图 2C）。在 Pp 期，相较于 CK 组，土壤速效钾（AK）含量在 M、P、F 和 V 组中均升高（$P>0.05$）；在 Fp 期，相较于 CK 组，土壤中 AK 含量无明显变化；相较于 Pp 期，Fp 期 AK 含量在 P 组显著降低（$P<0.05$）（图 2D）。

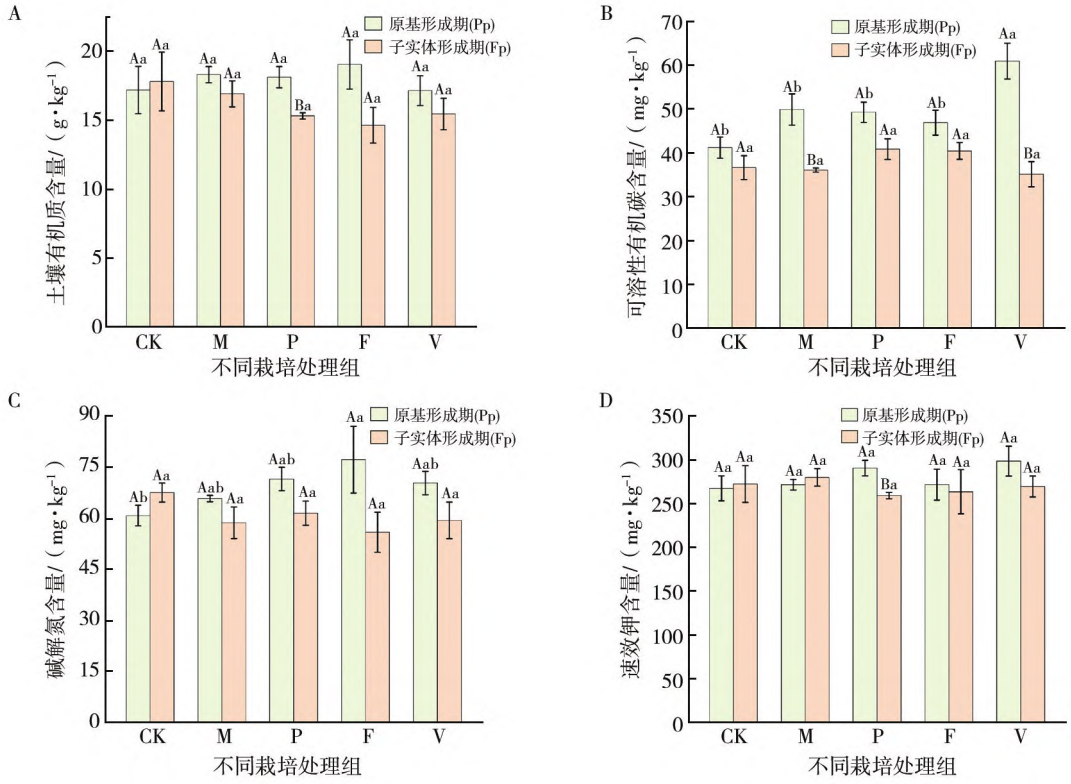


图 2 土壤养分主要指标的变化

Fig. 2 Changes in the main indices of soil nutrients

不同小写字母代表同一时期不同处理下差异显著($P<0.05$),相同小写字母代表同一时期不同处理下差异不显著($P>0.05$);图中大写字母代表同一处理下不同时期的变化显著($P<0.05$),相同大写字母代表同一处理下不同时期的变化不显著($P>0.05$),下图同

Different lowercase letters in the figure indicate significant differences ($P<0.05$) among different treatments at the same stage, while the same lowercase letters indicate no significant differences ($P>0.05$) among different treatments at the same stage; different uppercase letters in the figure indicate significant changes ($P<0.05$) among different stages under the same treatment, while the same uppercase letters indicate no significant changes ($P>0.05$) among different stages under the same treatment. The same applies below

图 3 结果显示,在 Pp 期,P 和 F 组土壤有效锰(AMn)含量明显高于 CK;在 Fp 期,相较于 CK 组,AMn 含量在所有组中均无明显变化。相较于 Pp 期,Fp 期 AMn 含量在所有处理组中均显著降低($P<0.05$),约为初始水平的 50%(图 3A)。如图 3B 所示,在 Pp 期,相较于 CK 组,土壤有效铜(ACu)含量在 M、P、F 和 V 组均上升;在 Fp 期,相较于 CK 组,土壤 ACu 含量在 M 和 P 组中显著升高($P<0.05$)。相较于 Pp 期,Fp 期 ACu 含量在所有处理组显著降低($P<0.05$),约为初始水平的 33%。如图 3C 所示,在 Pp 期,相较于 CK 组,土壤有效锌(AZn)含量在 M 和 F 组中升高,在 P 和 V 组中降低($P>0.05$);在 Fp 期,相较于 CK 组,土壤 AZn 含量在 M、P、F 和 P 组中均降低($P>0.05$)。相较于 Pp 期,Fp 期 AZn 含量在所有处理组中显著降低($P<0.05$),约为初始水平的 50%。如图 3D 所示,在 Pp 期,相较于 CK 组,土壤 pH 无明显变化趋势;在 Fp 期,相较于 CK 组,土壤 pH 在 M 组中降低,P 组中升高,其中 P 组 pH 显著高于 M 组($P<0.05$)。相较于 Pp 期,Fp 期土壤 pH 在 P 和 V 组中显著升高($P<0.05$)。

2.3 菌草混播对土壤酶活性的影响

如图 4A 所示,在 Pp 期,相较于 CK 组,土壤碱性磷酸酶(AKP)活性在 M、P、F 和 V 组中均上升($P>0.05$);在 Fp 期,相较于 CK 组,AKP 活性在 M、P、F 和 V 组中均降低($P>0.05$)。相较于 Pp 期,Fp 期 AKP 活性在所有处理组均上升,

其中在 CK 组显著升高($P<0.05$)。如图 4B 所示,在 Pp 期和 Fp 期,相较于 CK 组,土壤脲酶(UR)活性在所有处理组中均无明显变化。相较于 Pp 期,Fp 期 UR 活性在所有处理组中均显著上升($P<0.05$),约为初始水平的 2 倍。如图 4C 所示,在 Pp 期,相较于 CK 组,土壤过氧化氢酶(CAT)活性在 M 组显著降低($P<0.05$);在 Fp 期,相较于 CK 组,CAT 活性无明显变化。相较于 Pp 期,Fp 期 CAT 活性在所有处理组均显著降低($P<0.05$),约为初始水平的 50%。如图 4D 所示,在 Pp 期,相较于 CK 组,土壤蛋白酶(PA)活性在 M 和 P 组中降低($P>0.05$),在 F 组中显著升高($P<0.05$);在 Fp 期,相较于 CK 组,PA 活性无明显变化。相较于 Pp 期,Fp 期 PA 活性在所有处理组中均显著降低($P<0.05$),均较初始水平降低 50% 以上。

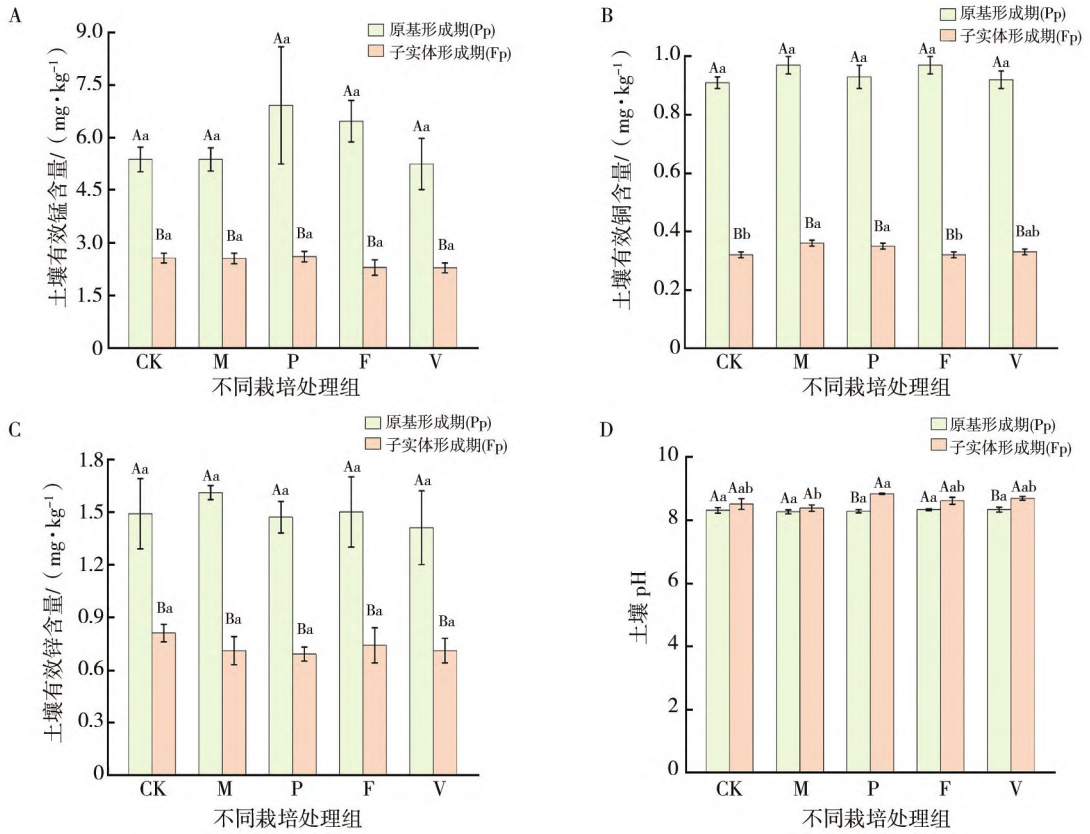
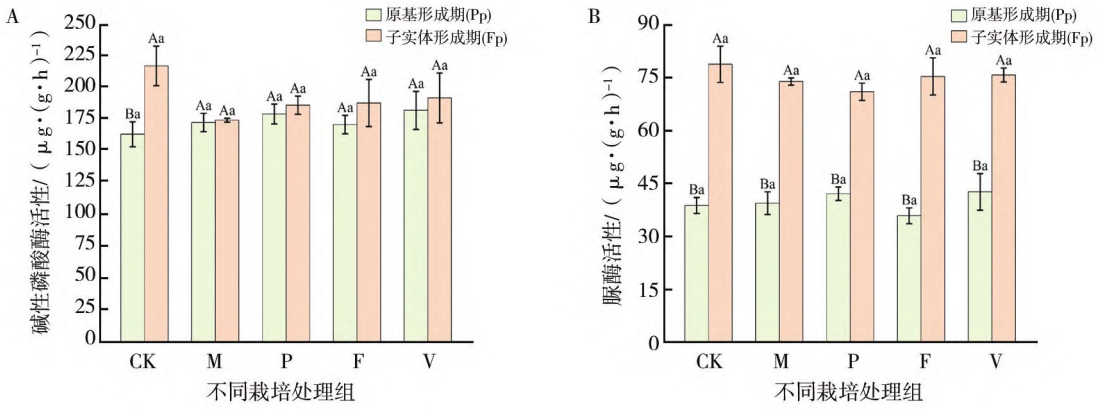


图 3　土壤有效微量元素和 pH 的变化

Fig. 3　Changes in soil available trace elements and pH



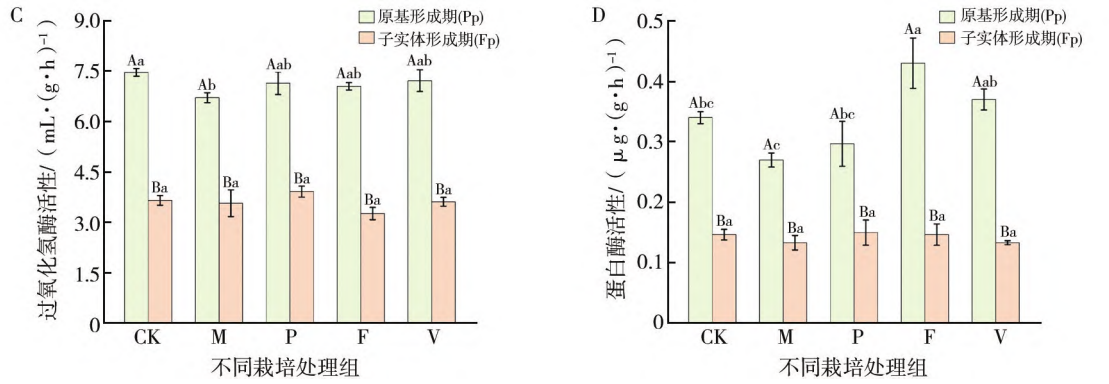


图 4　土壤相关水解酶的变化

Fig. 4　Changes in soil-related hydrolases

如图 5 所示，在 Pp 期，除 M 组土壤 α-1,4-葡萄糖苷酶（αG）活性外，相较于 CK 组，土壤 αG 活性、β-1,4-葡萄糖苷酶（βG）活性、β-1,4-木糖苷酶（βX）活性、纤维二糖水解酶（CBH）活性和 β-1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶（NAG）活性均呈升高趋势，其中 αG 活性在 F 组显著升高（$P<0.05$），βG 活性在 F 和 V 组显著升高（$P<0.05$），CBH 活性在 F 组显著升高（$P<0.05$），βX 活性在 F 组显著升高（$P<0.05$），NAG 活性在 P 和 F 组显著升高（$P<0.05$）。在 Fp 期，相较于 CK 组，αG 活性在 M、P、F 和 V 组中均降低；βG 活性在 M 和 P 组降低，在 F 和 V 组升高；CBH 活性在 M、F 和 V 组中均降低，在 P 组升高；βX 活性在 M、P、F 和 V 组中均降低；NAG 活性在 M 和 F 组中降低，在 P 和 V 组中升高。相较于 Pp 期，Fp 期土壤 αG、βG、βX、CBH 和 NAG 活性在所有组均降低，在 P、F 和 V 组均显著降低（$P<0.05$），其中 βG 和 CBH 活性均较初始水平降低 50% 以上。

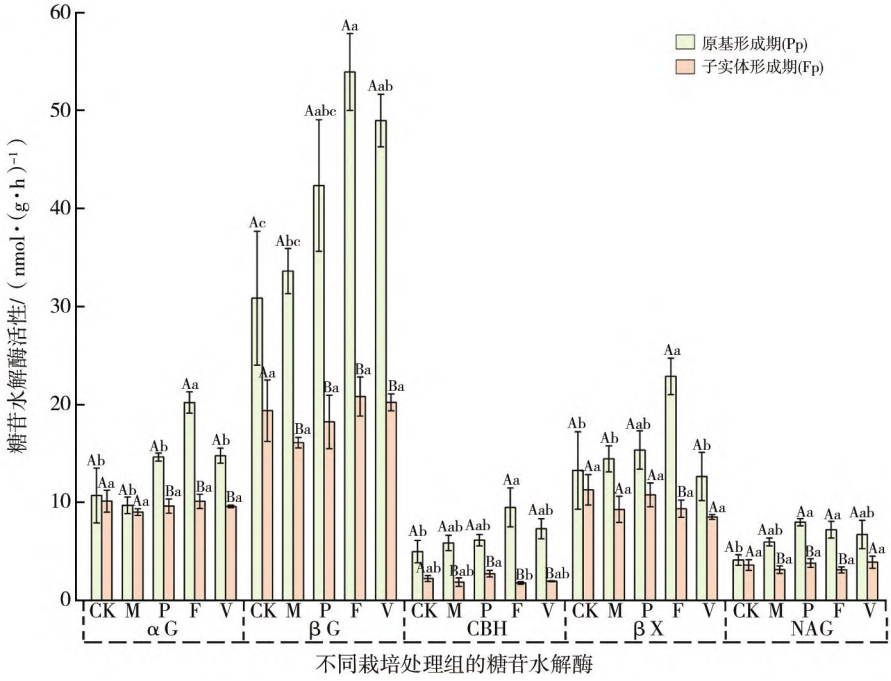


图 5　土壤糖苷酶的变化

Fig. 5　Changes in soil glycosidases

αG、βG、CBH、βX 和 NAG 分别表示 α-1,4-葡萄糖苷酶，β-1,4-葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、β-1,4-木糖苷酶和 β-1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶

αG, βG, CBH, βX, and NAG represent α-1,4-glucosidase, β-1,4-glucosidase, cellobiohydrolase, β-1,4-xylosidase, and β-1,4-N-acetylglucosaminidase, respectively

2.4 菌草混播下土壤微生物生物量元素的变化

如图 6A 所示，在 Pp 期，相较于 CK 组，土壤中微生物碳含量（MBC）在 M、P、F 和 V 组中均显著降低（$P<0.05$）；在 Fp 期，相较于 CK 组，MBC 含量在 M、P、F 和 V 组中均上升，其中在 F 组显著升高（$P<0.05$）。相较于 Pp 期，Fp 期 MBC 含量在所有处理组中显著降低（$P<0.05$），其中 CK 组下降最明显，约为初始水平的 35%。如图 6B 所示，在 Pp 期，相较于 CK 组，土壤微生物量氮（MBN）含量在 V 组中显著降低（$P<0.05$）；在 Fp 期，相较于 CK 组，MBN 含量在 F 组中明显升高（$P>0.05$）。相较于 Pp 期，Fp 期 MBN 含量在所有处理组均降低，而在 CK、M、P 和 F 组中显著降低（$P<0.05$），其中 CK 和 M 组均较初始水平降低 50% 以上。如图 6C 所示，在 Pp 期，相较于 CK 组，土壤微生物量磷（MBP）含量在 F 组显著降低（$P<0.05$）；在 Fp 期，相较于 CK 组，MBP 在 M、F 和 V 组中均显著降低（$P<0.05$）。相较于 Pp 期，Fp 期 MBP 含量在 CK、M、P 和 V 组中均显著降低（$P<0.05$），其中 V 组下降最多，约为初始水平的 50%。

2.5 不同羊肚菌栽培方式的土壤各指标相关性分析

图 7A 结果表明，虽然 5 种不同方式的羊肚菌栽培在羊肚菌 Pp 期至 Fp 期土壤指标的相关性不尽相同，但是总体上还存在一些较为一致的变化规律。土壤中大多数指标之间为正相关，其中土壤酶活性（除 AKP 和 UR）与土壤其他指标正相关关系较强（除 pH），各种土壤酶之间均呈显著正相关（$P<0.05$）；此外土壤中微生物生物量元素（MBC、MBN 和 MBP）与土壤有效微量金属元素（AMn、ACu 和 AZn）之间均表现为显著正相关（$P<0.05$）。而土壤 pH、AKP 和 UR 活性整体与土壤中其他指标呈负相关，土壤 pH、AKP 和 UR 三者之间呈正相关，其中土壤 pH 和 UR 以及 AKP 与 UR 之间为显著正相关（$P<0.05$）。对羊肚菌产量及子实体期各指标的相关性分析结果表明（图 7B），羊肚菌产量与 SOM、AN、AK、AZn、AKP 和 UR 等呈正相关，羊肚菌产量与 DOC、ACu、pH、MBC、CAT 和 CBH 等呈负相关。

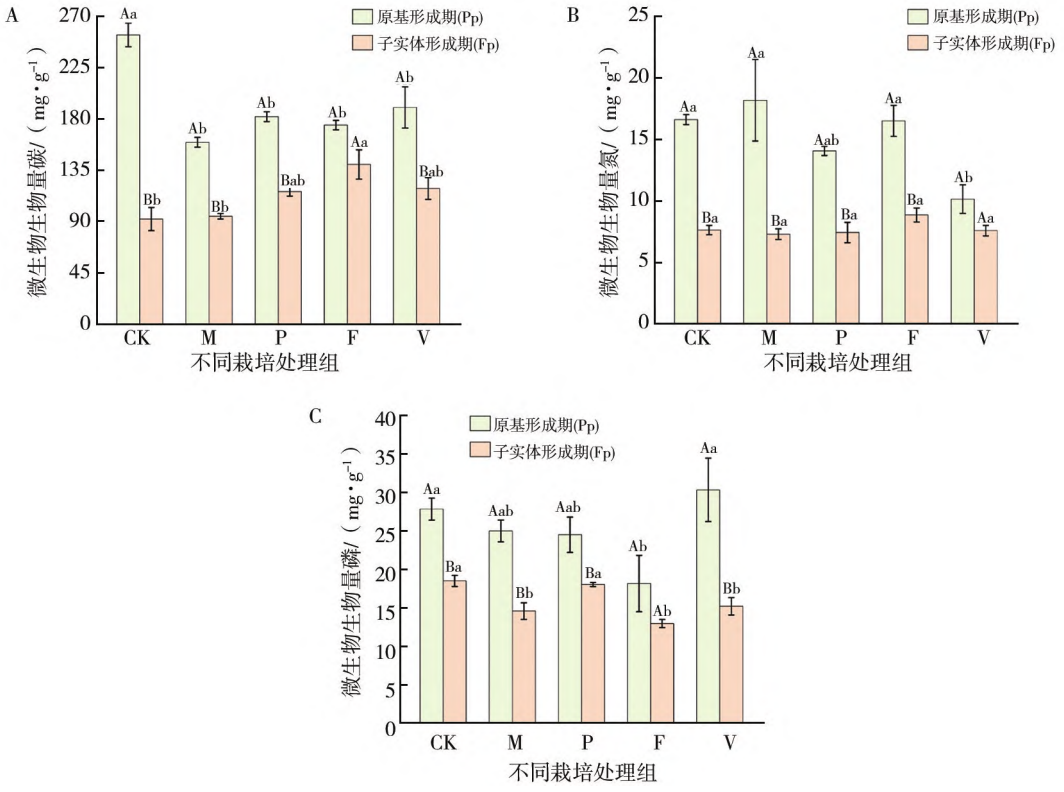


图 6 土壤微生物生物量元素的变化

Fig. 6 Changes in soil microbial biomass elements

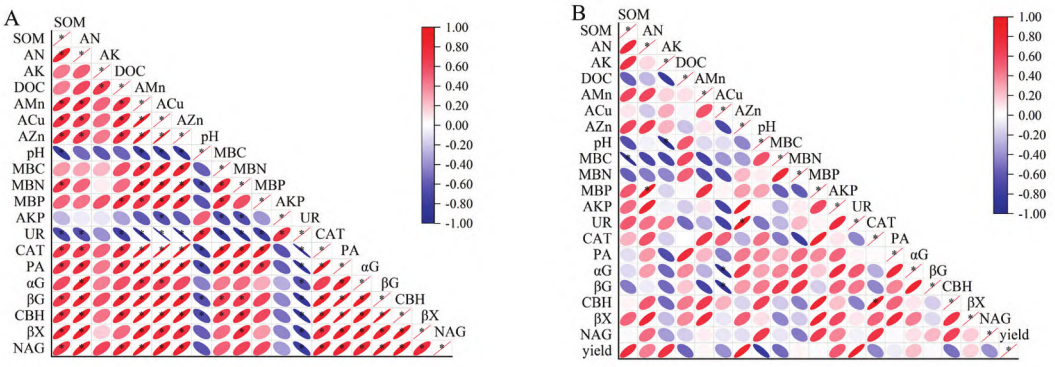


图 7　不同方式羊肚菌栽培下土壤各指标相关性分析

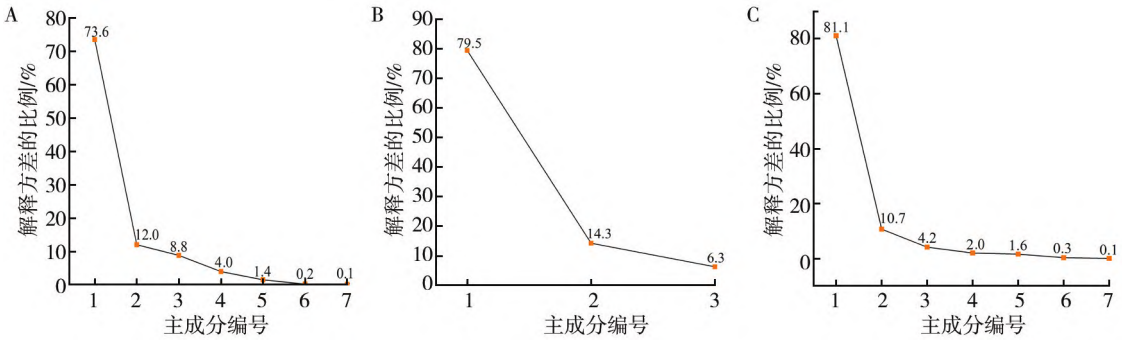
Fig. 7　Correlation analysis of soil parameters under different *Morchella* cultivation methods

SOM 代表土壤有机质，AN 代表碱解氮，AK 代表速效钾，DOC 代表可溶性有机碳，AMn 代表有效锰，ACu 代表有效铜，AZn 代表有效锌，pH 是酸碱度，MBC 代表微生物生物量碳，MBN 代表微生物生物量氮，MBP 代表微生物生物量磷，AKP 代表碱性磷酸酶，UR 代表脲酶，CAT 代表过氧化氢酶，PA 代表蛋白酶，αG 代表 α-1，4-葡萄糖苷酶，βG 代表 β-1，4-葡萄糖苷酶，CBH 代表纤维二糖水解酶，βX 代表 β-1，4-木糖苷酶，NAG 代表 β-1，4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶，yield 代表羊肚菌产量。红色表示正相关，蓝色表示负相关，$*P<0.05$

SOM represents soil organic matter, AN represents ammonium nitrogen, AK represents available potassium, DOC represents dissolved organic carbon, AMn represents available manganese, ACu represents available copper, AZn represents available zinc, pH is the acidity or alkalinity, MBC represents microbial biomass carbon, MBN represents microbial biomass nitrogen, MBP represents microbial biomass phosphorus, AKP represents alkaline phosphatase, UR represents urease, CAT represents catalase, PA represents protease, αG represents α-1,4-glucosidase, βG represents β-1,4-glucosidase, CBH represents cellobiohydrolase, βX represents β-1,4-xylosidase, NAG represents β-1,4-N-acetylglucosaminidase, yield represents the production of morels. Red indicates positive correlation, blue indicates negative correlation, and * indicates $P<0.05$

2.6　土壤成分的 PCA 降维分析

除土壤 pH 外，经 PCA 将图 7 的 19 个因子降维成土壤养分（soil nutrients，SN）、土壤微生物（soil microorganisms，SM）和土壤酶（soil enzymes，SE）三个因子。图 8A、8B、8C 为 PCA 降维后不同主成分的解释率。结果显示，降维后 SN、SE 和 SM 的第一主成分解释率分别为 73.6%、79.5% 和 81.1%，表示大部分的方差信息已被压缩到第一主成分中，可以反映并合理解释降维前的数据信息。图 8D 为降维后 SN、SM 和 SE 三组数值的分布情况，图中数值可以直接代表 SN、SM 和 SE 相对变化。结果显示，相较于 CK 组，4 种混播方式均提高了羊肚菌原基形成期的土壤养分含量，其中 P、F 和 V 组中土壤养分含量明显提高；但羊肚菌 Fp 期的土壤养分含量均明显下降，其中 4 种混播方式的土壤养分含量下降速度均超过 CK 组。相较于 CK 组，4 种混播方式羊肚菌 Pp 期的土壤微生物生物量均降低，在 Fp 期，土壤微生物生物量下降速度不显著。对于土壤酶而言，相较于 CK 组，P、F 和 V 组均增强了 Pp 期土壤酶活性，其中 F 组中土壤酶活性增强明显；而在 Fp 期，4 种混播处理均在一定程度上减缓了土壤酶活性的下降，其中 P 组土壤酶活性降低明显减缓。图 8E 结果显示，SN、SM 和 SE 之间均呈显著正相关。



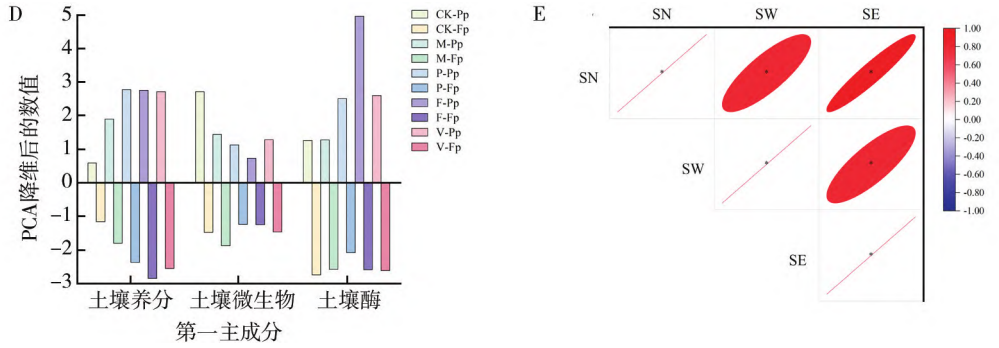


图 8　土壤各指标在羊肚菌原基期到子实体期的变化

Fig. 8　Changes in soil indices from the primordium phase to the fruiting body phase of *Morchella* spp.

A、B 和 C 分别表示 PCA 降维后不同主成分的解释率占比；D 是 PCA 降维后第一主成分数值的表示图；E 是 PCA 降维后 SN、SE 和 SM 的相关性分析。CK、M、P、F 和 V 分别代表羊肚菌单播、紫花苜蓿-羊肚菌混播、草地早熟禾-羊肚菌混播、中华羊茅-羊肚菌混播和箭筈豌豆-羊肚菌混播；Pp 和 Fp 分别代表羊肚菌原基形成期和子实体形成期；* $P<0.05$

A, B, and C represent the variance explained by different principal components after PCA dimensionality reduction, respectively; D shows the values of the first principal component after PCA dimensionality reduction; E shows the correlation analysis of SN, SE, and SM after PCA dimensionality reduction. where CK, M, P, F, and V represent monoculture of *Morchella*, intercropping of *Medicago sativa* and *Morchella*, intercropping of *Poa pratensis* and *Morchella*, intercropping of meadow *Festuca sinensis*and *Morchella*, and intercropping of *Vicia sativa* and *Morchella*, respectively; Pp and Fp represent the primordium formation stage and the fruiting body formation stage of *Morchella*, respectively; * indicactes $P<0.05$

3　讨　论

已有研究表明，植物与真菌的间作模式会显著影响土壤真菌的多样性，改变土壤健康状况，尤其在食用菌栽培应用中[31]。平菇与梨树间作可显著提高土壤肥力和果实品质[32]。薛蓉蓉等[33]通过芥菜与金针菇等 6 种食用菌的共培养试验发现，芥菜对金针菇等食用菌菌丝生长具有显著促进作用。本研究利用 4 种植物与羊肚菌进行混播，相较于 CK 组，M、P、F 和 V 组中 SOM、DOC、AN 和 AK 含量在羊肚菌原基形成期均有不同程度的增加。这与 Song 等[9]对于桃与羊肚菌间作显著提高了土壤有机质、有效钾和有效锌含量的研究结果类似。在子实体形成期，相较于 CK 组，M、P、F 和 V 四种混播方式的 SOM 和 AN 含量均降低，表明草本植物与羊肚菌的生长发育需消耗较多的 SOM 和 AN，从而导致 SOM 和 AN 含量的降低。此外，所有处理中羊肚菌原基形成期的 SOM、DOC、AN 和 AK 含量均较子实体形成期高，表明这些土壤养分在羊肚菌及草本植物的生长过程中起着重要作用。土壤微量元素（Mn、Cu、Zn）作为植物正常生长发育的必需元素，是土壤生产力、土壤稳定性和可持续性的重要保障，在植物生长发育过程中具有重要意义[34-35]。本研究中，原基形成期和子实体形成期的土壤 ACu、AZn 和 AMn 含量均无显著变化，但子实体形成期土壤 ACu、AZn 和 AMn 含量明显低于原基形成期。这表明在子实体形成期，随着羊肚菌和草本植物的生长，土壤 ACu、AZn 和 AMn 被大量吸收利用，同时土壤中 ACu、AZn 和 AMn 的动态生成速度较慢，表现为 ACu、AZn 和 AMn 含量明显下降。ACu、AZn、AMn 的显著下降既反映了羊肚菌高生物富集特性，也提示栽培土壤微量元素补充与轮作管理的重要性[36-38]。因此，在羊肚菌生长过程中及时补充有效微量元素（如 ACu、AZn 和 AMn 等），可能有益于提高羊肚菌产量。本研究表明，4 种处理土壤 pH 均在 8.0 以上，表明羊肚菌发生的土壤总体呈弱碱性[5]。

土壤酶是土壤的重要组分，土壤酶活性不仅是衡量土壤性质的重要指标，也是评价土壤肥力的一个重要指标[39-40]。土壤中的 AKP 是水解磷酸单酯的一类酶，其活性反映了土壤中有机磷的转化能力[41]。土壤 UR 能促进土壤中尿素水解成氨，其活性大小常用来表征土壤氮素转化的强度[42]；PA 能够促使蛋白质、肽类水解为氨基酸，与脲酶共同作用参与土壤氮素转化，是土壤氮素

供给能力的重要表征[43]。土壤 CAT 作为一种氧化还原酶,能催化过氧化氢的分解,将土壤内的有毒物质快速分解成无害的小分子物质,释放氧气,可以有效控制土壤氧化的强度和方向[44]。本研究设置的各处理组中,子实体形成期的 AKP 和 UR 活性较原基形成期明显增强,因为子实体形成期羊肚菌和草本植物均处于快速生长阶段,AKP 和 UR 活性增强可能是羊肚菌及草本植物对氮、磷元素的需求增大所致,这也与前述 AN 含量在子实体形成期降低的结果相符。在原基形成期,M 组 CAT 活性显著低于 CK 组,可能是紫花苜蓿产生抑制 CAT 活性的相关物质所致。相较于原基形成期,土壤 CAT 和 PA 活性在子实体形成期均明显降低,CAT 活性的降低很可能是土壤活力下降、土壤对过氧化氢的分解与转化能力减弱的表现[45-46];而 PA 活性降低与 UR 活性增强的机制还有待进一步探究。糖苷水解酶可通过水解糖苷键(即糖和非糖组分之间的化学键)分解糖苷类化合物,促进碳源释放和有机物降解。本研究结果显示,在原基形成期,除 M 组 αG 和 V 组的 βX 外,M、P、F 和 V 组 αG、βG、βX、CBH 和 NAG 活性整体均高于 CK 组。这表明在原基形成期,菌草混播较羊肚菌单播需更多的糖苷水解酶分解含碳化合物,进而为羊肚菌和草本植物的生长提供养分[47]。此外,子实体形成期各类糖苷水解酶活性均明显低于原基形成期,表明原基形成期是糖苷类物质转化的重要时期,这可能与外源营养袋营养物质释放有关,在羊肚菌原基形成期,外源营养袋释放大量营养物质,而在羊肚菌子实体形成期营养物质的释放急剧下降,因此导致糖苷类水解酶活性下降。

土壤微生物与土壤健康密切相关,其中土壤微生物生物量是评价土壤健康相关的重要指标[48-50]。在本研究中的原基形成期,CK 组 MBC 含量显著升高,可能是因为羊肚菌单播模式下无其他植被与其竞争,羊肚菌菌丝生长较快,其他土壤微生物也能利用外源营养袋释放的营养较好地生存,因此导致土壤中 MBC 含量较高;V 组中 MBN 含量显著降低,可能是与箭筈豌豆生长发育对 MBN 的吸收利用较多相关[51];F 组中 MBP 含量显著降低,可能是因为中华羊茅生长发育对土壤 MBP 的转化有抑制作用[52]。在子实体形成期,F 组 MBC 含量显著提高,推测中华羊茅-羊肚菌混播可使土壤维持较高的 MBC;M、F 和 V 组 MBP 含量显著降低也可能与紫花苜蓿、中华羊茅和箭筈豌豆对土壤中微生物的抑制相关,并且草本植物生长可能对羊肚菌菌丝的生长抑制作用较强。此外,原基形成期 MBC、MBN 和 MBP 含量均明显高于子实体形成期,表明在原基形成期土壤存储了较多的 MBC、MBN 和 MBP,土壤肥力较高[53],也说明原基形成期到子实体形成期羊肚菌和草本植物对 MBC、MBN 和 MBP 的利用较多。与此同时,两个时期 MBC/MBN 均较高,说明土壤微生物中真菌占比较高[54],这也与此时土壤微生物是羊肚菌菌丝占主导的情况相符。

相关性结果表明,土壤 pH 可能与 AKP 和 UR 活性密切相关,尤其与 UR 活性关系密切;土壤中糖苷酶类活性与 SOM、DOC、AN 和 AK 等呈正相关,这也说明了土壤中养分的利用和糖苷酶类密切相关。土壤微生物生物量元素(MBC、MBN 和 MBP)与土壤有效微量金属元素(AMn、ACu 和 AZn)相关性较高,表明土壤微生物生长发育离不开土壤有效微量金属元素,具体机制有待进一步探究。此外,羊肚菌产量与 SOM 呈正相关,推测土壤有机质含量的升高有利于羊肚菌菌丝生长和子实体形成[55]。羊肚菌产量与 AN 正相关,氮是蛋白质和酶合成的基础,推测其可能促进菌丝生长发育。产量与 AK 正相关,因为钾参与细胞渗透调节[56],推测其可能增强抗逆性和子实体发育。羊肚菌产量与 pH 负相关,研究表明羊肚菌偏好中性至微碱性土壤(pH 7.0 ~ 8.0)[55],本研究土壤 pH 值均已超过 8.0,因此可能不利于羊肚菌生长。羊肚菌产量与 MBC 及 CBH 呈负相关,说明在羊肚菌栽培土壤中,过高的 MBC 和过强的 CBH 活性,反而可能抑制羊肚菌的产量。推测微生物大量繁殖导致 MBC 过高,加剧竞争;而 CBH 是纤维素降解的关键酶[57],其活性增强表明土壤中被孢霉属(*Mortierella*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)等数量增多,土壤微生物群落发生改变,抑制羊肚菌生长[55]。PCA 降维分析表明,4 种混播方式均提高了羊肚菌原基形成期的土壤养分含量,增强了土壤酶活性,降低了土壤微生物生物量。原基形成期土壤养分的增加可能与草本植物种子释放营养元素相关,同时混播条件下草本植物的生长

发育抑制了羊肚菌菌丝的生长,从而为土壤中其他微生物创造了生存生长的环境,进而导致土壤酶活性增强[58]。在羊肚菌子实体形成期混播处理下土壤养分下降明显,表明混播处理下土壤中养分会加速流失,不利于羊肚菌生长发育,最终导致羊肚菌减产。子实体形成期混播处理均减缓了土壤酶活性的降低,表明草本植物的加入可在一定程度上维持土壤中酶活性,具体机制还需进一步探究。此外,后期还可以对混播过程中草本密度进行探究,探索菌草均适宜的栽培模式。

羊肚菌原基形成期,菌草混播明显提高了土壤养分含量,但草本植物的生长可能抑制了羊肚菌菌丝的生长。羊肚菌子实体形成期,混播处理下土壤养分流失加快,不利于羊肚菌生长发育,其中土壤有效微量元素含量急速下降。因此,应在羊肚菌原基形成期,将草本植物移除土壤,消除菌草间的养分竞争,同时添加微量元素,以更有利于羊肚菌的生长。

参考文献:

[1] 王震, 王春弘, 蔡英丽, 等. 羊肚菌人工栽培技术[J]. 中国食用菌, 2016, 35(4): 87-91.

[2] 宋金枝, 于剑瑞, 夏广清, 等. 长白山区野生羊肚菌与其土壤成分的相关性分析[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(12): 258-260.

[3] Du XH, Zhao Q, Yang ZL. A review on research advances, issues, and perspectives of morels[J]. Mycology, 2015, 6(2): 78-85.

[4] 唐杰, 王勇, 许瀛引, 等. 羊肚菌产业发展关键问题研究进展[J]. 菌物研究, 2021, 19(4): 217-231.

[5] 尹卫, 梁健, 董全民, 等. 高原羊肚菌营养成分与栽培土壤养分相关性探讨[J]. 食用菌学报, 2023, 30(3): 39-49.

[6] 边银丙. 浅析羊肚菌稳产高产相关的科学技术问题[J]. 食用菌学报, 2024, 31(1): 31-37.

[7] 魏珊, 徐明, 杨球普, 等. 六妹羊肚菌栽培外源营养袋代谢物变化特征[J]. 食用菌学报,2023,30(5):18-30.

[8] Zhuqing HE. Cultivation and management techniques of *Morchella esculenta* with high and stable yield[J]. Agricultural Engineering, 2024, 14(9): 82-85.

[9] Song HY, Dong C, Sun SX, et al. Peach-*Morchella* intercropping mode affects soil properties and fungal composition[J]. PeerJ, 2021, 9: e11705.

[10] Liu WY, Guo HB, Bi KX, et al. Determining why continuous cropping reduces the production of the morel *Morchella sextelata*[J]. Front Microbiol, 2022, 13: 903983.

[11] Liu QY, Liu HM, Chen CQ, et al. Effects of element complexes containing Fe, Zn and Mn on artificial morel's biological characteristics and soil bacterial community structures[J]. PLoS One, 2017, 12(3): e0174618.

[12] 周彪, 杨树明, 李顺, 等. 羊肚菌轮作及其菌渣还田对烤烟根际土壤环境及产量与品质的影响[J]. 西南农业学报, 2024, 37(5): 1010-1018.

[13] Duan MZ, Yang CC, Bao LY, et al. *Morchella esculenta* cultivation in fallow paddy fields and drylands affects the diversity of soil bacteria and soil chemical properties[J]. Frontiers in Genetics, 2023, 14: 1251695.

[14] 李岩杰, 李洪霄, 吕军. 日光温室羊肚菌:草菇轮作高效栽培技术[J]. 中国食用菌, 2024, 43(5): 125-129.

[15] 李莹霞. 云南产羊肚菌的分类学与生态学研究[D]. 昆明: 云南大学, 2015.

[16] 中华人民共和国农业部. 食用菌菌种生产技术规程: NY/T 528-2010[S]. 北京: 中国农业出版社, 2010.

[17] 肖宇, 刘青松, 刘艳昆, 等. 牧草栽培技术研究进展及发展趋势[J]. 草学, 2023(3): 6-11.

[18] 青海省市场监督管理局. 羊肚菌栽培技术规范:DB63/T 1829-2020[S]. 西宁: 青海省市场监督管理局: 2020.

[19] 中华人民共和国农业部. 土壤 pH 的测定 NY/T 1377-2007[S]. 北京: 中国标准出版社: 2007.

[20] 中华人民共和国农业部. 土壤检测 第 6 部分: 土壤有机质的测定 NY/T 1121.6-2006[S]. 北京: 中国标准出版社: 2006

[21] 四川省质量技术监督局. 土壤碱解氮的测定 DB51/T 1975-2014[S]. 成都: 四川省质量技术监督局: 2014.

[22] 中华人民共和国农业部. 土壤速效钾和缓效钾含量的测定 NY/T 889-2004[S]. 北京: 中国标准出版社: 2004.

[23] 南京农学院. 土壤农化分析[M]. 北京:农业出版社, 1980.

[24] Yu M, Wang Y, Jiang J, et al. Soil organic carbon stabilization in the three subtropical forests: Importance of clay and metal oxides[J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2019, 124(10):2976-2990.

[25] Jenkinson DS, Powlson DS. Effects of biocidal treatments on metabolism in soil-I. Fumigation with chloroform[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1976, 8: 167-177.

[26] 宋建国, 王晶, 林杉. 用连续流动分析仪测定土壤微生物态氮的方法研究[J]. 植物营养与肥料学报, 1999(3): 282-287.

[27] Brookes PC, Powlson DS, Jenkinson DS. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1982, 14(4): 319-329.

[28] 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.

[29] 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京:农业出版社, 1986.

[30] Qi R, Li J, Lin Z, et al. Temperature effects on soil organic carbon, soil labile organic carbon fractions, and soil enzyme activities under long-term fertilization regimes[J]. Applied Soil Ecology, 2016, 102: 36-45.

[31] 沈洪, 汪虹, 赵永昌, 等. 采用变性梯度凝胶电泳研究羊肚菌土壤真菌群落结构[J]. 食用菌学报, 2009, 16(2): 6-12.
[32] 陈世昌, 侯殿明, 吴文祥, 等. 梨园套种平菇对土壤生物活性及果实品质的影响[J]. 果树学报, 2012, 29(4): 583-588.
[33] 薛蓉蓉, 罗智捷, 黄宇晴, 等. 十字花科植物与食用菌共培养通过根系分泌物促进菌丝生长[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2019, 48(2): 231-237.
[34] 张晓霞, 李占斌, 李鹏. 黄土高原草地土壤微量元素分布特征研究[J]. 水土保持学报, 2010, 24(5): 45-48.
[35] Dhaliwal SS, Naresh RK, Mandal A, et al. Dynamics and transformations of micronutrients in agricultural soils as influenced by organic matter build-up: A review[J]. Environmental and Sustainability Indicators, 2019, 1: 100007.
[36] 游萍, 李永洪, 肖群英, 等. 水田和旱地栽培羊肚菌对土壤微生物及元素含量的影响[J]. 中国食用菌, 2024, 43(6): 78-84.
[37] 向戌莲, 周大寨, 冉青, 等. 羊肚菌液体发酵的集硒特性及生物活性物质研究[J]. 南方农业学报, 2020, 51(10): 2523-2531.
[38] 李梦桐, 王楠, 玛依拉·吐尔地别克, 等. 羊肚菌栽培及富硒控制技术研究进展[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(6): 20-27.
[39] Alkorta I, Aizpurua A, Riga P, et al. Soil enzyme activities as biological indicators of soil health[J]. Reviews on Environmental Health, 2003, 18(1): 65-73.
[40] Lin H, Liu C, Li B, et al. *Trifolium repens* L. regulated phytoremediation of heavy metal contaminated soil by promoting soil enzyme activities and beneficial rhizosphere associated microorganisms[J]. Journal of Hazardous Materials, 2021, 402: 123829.
[41] Huang B, Yan DD, Ouyang CB, et al. Chloropicrin fumigation alters the soil phosphorus and the composition of the encoding alkaline phosphatase *PhoD* gene microbial community[J]. Science of the Total Environment, 2020, 711: 135080.
[42] Su YZ, Li YL, Cui JY, et al. Influences of continuous grazing and livestock exclusion on soil properties in a degraded sandy grassland, Inner Mongolia, northern China[J]. Catena, 2005, 59(3): 267-278.
[43] Wallenstein MD, McMahon SK, Schimel JP. Seasonal variation in enzyme activities and temperature sensitivities in Arctic tundra soils[J]. Global Change Biology, 2009, 15(7): 1631-1639.
[44] 桓明辉, 李杨, 刘晓辉, 等. 秸秆生物菌肥对保护地土壤微生物和土壤酶活性的影响[J]. 山东农业科学, 2013, 45(1): 107-116.
[45] 马晓兰, 王文颖, 周华坤, 等. 外源 ABA 对干旱胁迫下红豆草种子萌发及幼苗生理生化特性的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2024, 32(11): 1882-1890.
[46] 郭姿儿, 冯伟林, 金群力, 等. 双孢蘑菇不同潮次采收期转录组差异表达分析[J]. 南方农业学报, 2024, 55(12): 3533-3543.
[47] 黄鹏, 丁明军, 张华, 等. 土壤微生物群落结构及碳循环功能对高寒草甸退化和人工建植的响应[J]. 生态学杂志, 2024, 43(6): 1691-1702.
[48] Yuan J, Wen T, Zhang H, et al. Predicting disease occurrence with high accuracy based on soil macroecological patterns of Fusarium wilt[J]. The ISME Journal, 2020, 14(12): 2936-2950.
[49] 王攀, 朱湾湾, 牛玉斌, 等. 氮添加对荒漠草原植物群落组成与微生物生物量生态化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2019, 43(5): 427-436.
[50] 张元野,张明,房郁妍,等. 高通量测序分析向日葵-工业大麻轮作土壤微生物群落结构变化[J]. 沈阳农业大学学报, 2025, 56(3): 61-75.
[51] 黄蝶, 鲁洪智, 丁瑞, 等. 青贮玉米与绿肥作物间作对土壤理化性状和微生物的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2025, 40(2): 131-137.
[52] 张杰雪, 王占青, 全小龙, 等. 高寒地区人工草地土壤微生物群落对不同种植方式和年限的响应[J]. 草地学报, 2021, 29(2): 270-280.
[53] 张洋, 倪九派, 周川, 等. 三峡库区紫色土旱坡地桑树配置模式对土壤微生物生物量碳氮的影响[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(7): 766-773.
[54] Campbell CA, Biederbeck VO, Zentner RP, et al. Effect of crop rotations and cultural practices on soil organic matter, microbial biomass and respiration in a thin black chernozem[J]. Canadian Journal of Soil Science, 1991, 71(3): 363-376.
[55] 崔荟萃, 刘洋, 左鑫, 等. 不同生境羊肚菌菌塘理化性质及微生物群落分析[J]. 微生物学通报, 2025, 52(4): 1655-1672.
[56] Zhu LX, Sun YM, Wang RF, et al. Applied potassium negates osmotic stress impacts on plant physiological processes: A meta-analysis[J]. Horticulture Research, 2025, 12(2): uhae318.
[57] 袁茂翼, 叶发银, 雷琳, 等. 纤维二糖水解酶的研究进展[J]. 食品与发酵工业, 2017, 43(10): 248-255.
[58] 万忠梅, 吴景贵. 土壤酶活性影响因子研究进展[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2005, (6): 87-92.