• 研究报告 •

干旱对不同花椒种植模式下土壤微生物和线虫群落的影响

宋成军¹, 孙锋^{2*}

1. 农业农村部农业生态与资源保护总站, 北京 100125; 2. 华南师范大学生命科学学院, 广州 510631

摘要: 随着全球气候变暖, 我国岷江上游干旱区面积呈现增加的趋势。花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)是岷江上游重要的经济树种之一, 对当地经济和社会发展起着重要作用, 提高花椒生态系统应对干旱干扰已成为迫切的问题。本研究设置了花椒单作、花椒-苜蓿(*Medicago sativa*)间作和花椒-大豆(*Glycine max*)间作3种植模式, 在2015年8月对每种种植模式模拟干旱30 d, 每种种植模式包括干旱和对照处理, 在模拟干旱结束后、恢复15 d、30 d和45 d后分别采集土壤样品, 分析土壤化学性质、土壤微生物和线虫群落, 以探究花椒林下豆科植物能否缓和干旱的遗留效应对土壤化学性质和土壤生物的影响。重复测量方差分析表明: 在花椒单作模式下, 干旱恢复45 d后土壤硝态氮含量显著高于对照, 微生物量和真菌/细菌比与对照无显著差异, 线虫密度与对照无显著差异, 但线虫功能团没有恢复到对照水平; 在花椒-苜蓿间作模式下, 干旱恢复45 d后土壤含水量、铵态氮、硝态氮、溶解性有机碳、溶解性有机氮、微生物量、真菌/细菌比、线虫密度和线虫功能团组成与对照无显著差异, 但植食性线虫属*Boleodorus*相对多度显著高于对照; 在花椒-大豆间作模式下, 干旱恢复45 d后土壤含水量、铵态氮、硝态氮、溶解性有机碳、溶解性有机氮、微生物量和真菌/细菌比与对照无显著差异, 但线虫密度和功能团组成与对照有显著差异。在3种花椒种植模式中, 花椒-苜蓿间作模式下干旱的遗留效应对土壤养分和生物的影响最小。因此, 在干旱背景下, 花椒林下间作豆科植物可以加快土壤养分、土壤微生物和线虫群落的恢复, 进而有利于目标作物生长。

关键词: 干旱; 农林复合系统; 豆科植物; 微生物; 线虫

宋成军, 孙锋 (2021) 干旱对不同花椒种植模式下土壤微生物和线虫群落的影响. 生物多样性, 29, 1348–1357. doi: 10.17520/biods.2021121.

Song CJ, Sun F (2021) Effects of *Zanthoxylum bungeanum* agroforestry systems on soil microbial and nematode communities under drought. Biodiversity Science, 29, 1348–1357. doi: 10.17520/biods.2021121.

Effects of *Zanthoxylum bungeanum* agroforestry systems on soil microbial and nematode communities under drought

Chengjun Song¹, Feng Sun^{2*}

1 Ecological Agriculture Department, Rural Energy and Environment Agency (REEA), Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, Beijing 100125

2 College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631

ABSTRACT

Aims: Climate change is poised to increase the frequency and severity of extreme climate events like drought. In China, drought in the upper reaches of the Minjiang River is increasing. *Zanthoxylum bungeanum* is an important tree species in the region because of its prominent role in local economic and social development. Therefore, it is urgent to investigate whether *Z. bungeanum* mixed with legume plants can mitigate the effects of drought in agroforestry systems.

Method: We conducted an agroforestry experiment under simulated drought conditions that involved three planting systems: monocultures of the focal species *Z. bungeanum*, mixed cultures of *Z. bungeanum* and *Medicago sativa*, and mixed cultures of *Z. bungeanum* and *Glycine max*. We collected soil samples after 30 days of simulated drought in August, and after 15, 30, and 45 days of restoration to assess whether *Z. bungeanum* agroforestry systems can alleviate

收稿日期: 2021-04-01; 接受日期: 2021-05-11

基金项目: 国家自然科学基金(41907023)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: sf0204@163.com

the residual effect of drought on soil chemical properties and soil biology.

Results: Repeated measure ANOVA showed that in the monoculture of *Z. bungeanum*, soil nitrate nitrogen content was significantly higher than that of the control after 45 days of drought recovery. Furthermore, microbial biomass and the fungal-to-bacteria ratio was not significantly different from the control. While nematode density was not significantly different from the control, nematode functional groups did not recover to the control level. In the mixed cultures of *Z. bungeanum* and *M. sativa*, there were no significant differences in soil water content, NO_3^- -N content, NH_4^+ -N content, dissolved organic carbon content and dissolved organic nitrogen content, microbial biomass, fungal-to-bacteria ratio, nematode density, or nematode functional groups, but the relative abundance of nematode genus *Boleodorus* was significantly higher than that of the control. In the mixed cultures of *Z. bungeanum* and *G. max*, there were no significant differences in soil water content, NO_3^- -N content, NH_4^+ -N content, dissolved organic carbon content and dissolved organic nitrogen content, microbial biomass, or fungal-to-bacteria ratio between the two groups after 45 days of drought recovery, but there were significant differences in nematode density, functional groups, and community structure. Among these three planting patterns of *Z. bungeanum*, the residual effect of drought had minimal effects on soil nutrients and organisms under the intercropping pattern of *Z. bungeanum* and *M. sativa*.

Conclusion: Our study revealed that the differing functional traits of potential neighbors in agroforestry systems can have additive effects and lead to a marked divergence of soil food-web resistance and resilience. The presence of certain neighbor species can indirectly alleviate the impacts of drought on focal species via increasing the stability of the soil food web under future climate change.

Key words: drought; agroforestry system; legume; microorganism; nematode

在当前气候变暖背景下, 中国北方平原、四川盆地和云贵高原干旱区面积呈现逐年增加趋势(Dai, 2013; Xu et al, 2015)。科学家正致力于生态系统属性研究来缓和干旱对生态系统生产力的影响(Rivest et al, 2015)。例如, 灌木和作物间作可以提高土壤水分储存能力和水分利用效率, 进而增加抗旱性(Anderson et al, 2009)。深根植物在夜间可以从深层土壤吸收水分并释放到土壤表层, 浅根系植物可以利用这些水分(Narain et al, 1998)。

基于Bertness和Callaway (1994)提出的压力-梯度假设, 当植物群落受到强的非生物压力时, 植物间促进作用更加常见。因此, 研究植物间交互作用对于理解植物群落动态和生态系统功能的稳定非常重要。地上植物群落的改变会影响土壤生物群落(Stevnbak et al, 2012)。土壤生物群落参与许多土壤生态过程, 如有机质分解、营养转化和碳固持(邵元虎和傅声雷, 2007; 时雷雷和傅声雷, 2014)。前人研究发现干旱显著降低了革兰氏阳性菌和总微生物量, 对革兰氏阴性菌和真菌生物量无显著影响, 但施入有机肥后, 干旱对微生物各个类群无显著影响, 仅降低了总微生物生物量, 因此土壤肥力可以缓和极端气候事件对土壤微生物生物量的影响(Hueso et al, 2012)。豆科植物通过固氮作用能增加净初级生产力和土壤碳氮含量, 进而影响土壤微生物和线虫群落(Sun et al, 2016)。

先前的研究表明豆科植物显著增加了土壤微生物量、线虫密度和食物网复杂性(Viketoft et al, 2009; Zhao et al, 2014)。在干旱条件下, 豆科植物的固氮能力和根活性不会降低, 因为豆科可以为根围微生物提供可利用氮(Sanaullah et al, 2011; Khan et al, 2014), 因此豆科植物可能影响干旱后土壤微生物和线虫群落的恢复力。也有研究表明, 在干旱条件下豆科植物与目标植物有竞争关系或对目标作物无作用(Khan et al, 2014; Grant et al, 2014)。因此, 在干旱背景下, 林下种植豆科植物对土壤生物群落和生态功能恢复的影响并不清楚。而且, 不同的豆科植物对干旱有不同的适应策略(Daryanto et al, 2017), 这些都会影响豆科植物对目标物种促进作用的潜力。

花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)是岷江上游重要的经济树种之一, 对当地经济和社会发展起着重要作用。花椒为浅根系和须根系树种, 抗旱和耐涝能力较差, 导致花椒产量和质量下降。而且, 为了提高花椒产量, 农民往往去除林下作物和杂草, 使得花椒林内物种单一, 导致土壤退化和流失严重。基于此, 本研究设置不同花椒种植模式, 探究干旱后土壤微生物和线虫群落的恢复情况。我们假设: (1) 花椒-豆科间作模式能增加干旱后土壤养分的恢复, (2) 花椒-豆科间作模式下土壤生物的恢复力更高。

1 材料与方法

1.1 样地概况

研究区域位于四川省茂县(103°53' E, 38°41' N), 海拔1,686 m, 年均气温11℃, 年均降水量920 mm, 年均蒸发量796 mm (中国科学院茂县山地生态系统定位研究站, 1983–2014年), 该地区大部分降水发生在7月和8月, 干旱发生在1月和2月。土壤为淋溶土(IUSS Working Group WRB, 2007)。

1.2 实验设计

花椒农林复合系统实验平台建立于2013年4月, 种植模式包括花椒单作、花椒-大豆(*Glycine max*)间作、花椒-苜蓿(*Medicago sativa*)间作3种模式, 每个样方为2.6 m × 2.6 m。选取具有相似基茎和高度的已生长2年的花椒幼苗种在样方中央, 每个样方种植1株花椒。在花椒单作模式下, 定期去除林下杂草, 保持裸地; 在间作模式下, 每年4月下旬在花椒周围种植大豆或苜蓿, 种植密度相同, 为0.27 m²/株; 每种种植模式有10个重复, 共30个样方, 样方间相距1 m, 并挖掘50 cm深排水沟, 采用完全随机设计, 实验开始后, 无化肥、农药和除草剂使用, 以免影响土壤生物。2015年8月, 在每种种植模式下模拟干旱, 各5个对照样方和5个干旱样方。所有样方上安装中心高2.2 m、四周高1.8 m的铁支撑架, 然后铺盖聚乙烯遮水布(透光率大于90%)进行遮雨(Borken et al, 2006), 保证全部降雨被遮挡排入样方四周排水沟中, 并能保证空气流通, 不产生温室效应。我们用8月自然降雨量作为对照降雨量(3 mm/d), 极端干旱定义为历年8月(采用1983–2014年数据, 中国科学院茂县山地生态系统定位研究站)连续日降雨量少于1 mm的天数(Kreyling et al, 2008; Wang et al, 2015), 所有样方处理时间从8月1日到8月30日。对照和干旱样方都遮雨控水, 对照是每天洒水, 模拟降水3 mm/d, 干旱不洒水。处理结束后, 对照样方继续按照3 mm/d进行洒水模拟降雨; 干旱样方先进行复水, 使土壤含水量达到对照水平, 然后也按照3 mm/d进行洒水模拟降雨, 和对照保持一致。恢复45 d后, 结束实验处理。

1.3 土壤样品的采集与分析

在2015年8月31号干旱处理结束、恢复15 d、30 d和45 d后, 在每个样方内, 用直径为5 cm的土钻取土壤表层0–10 cm的土壤样品, 采用五点法取

样, 把土样混合作为1个样品, 带回实验室, 一部分用于线虫的分离提取, 剩余部分过2 mm网筛, 分成2份, 1份储存在–20℃冰箱用作磷脂脂肪酸分析(PLFA), 1份自然风干, 用作土壤化学性质测定。

1.4 土壤化学性质指标测定

土壤含水量测定采用烘干法, 称取20 g鲜土壤, 在105℃烘干24 h后, 称取干重; 土壤溶解性有机碳和氮采用TOC/TN分析仪(Multi N/C® 2100(S), Analytik Jena AG, Germany); 采用2 mol/L的KCl浸提风干土壤硝态氮和铵态氮, 然后用连续流动分析仪测定(AA3, Bran+Luebbe, Germany)。

1.5 土壤微生物群落测定

采用磷脂脂肪酸生物标记法(Bossio & Scow, 1998)。称取相当于8 g干重的鲜土样, 用23 mL含有氯仿、甲醇、磷酸盐缓冲液(1:2:0.8 v/v/v)的混合提取液萃取脂质。提取的总脂肪酸作为总微生物生物量, 脂肪酸i15:0、a15:0、15:0、i16:0、16:1ω7、i17:0、a17:0、17:0、cy17:0、18:1ω7c和cy19:0作为细菌标记, 18:2ω6、9c为真菌标记(Frostegård et al, 1996), 用以上细菌和真菌生物量计算真菌/细菌比。

1.6 土壤线虫群落测定

采用浅盘法提取土壤线虫(Townshend, 1963), 称取鲜土50 g倒入1.5 L水杯中, 加水至1 L处, 搅匀静置1 min, 倒入1组上层为60目下层为400目的网筛中, 然后再加1 L水至水杯中, 重复上述过程3次, 然后用花洒把400目网筛中的线虫泥浆转移到浅盘中, 最后收集线虫并保存。摇匀线虫样品液, 吸取一定量线虫溶液放入载玻片上, 在显微镜(Nikon, E100)下进行线虫鉴定。根据线虫食性分为食细菌线虫、食真菌线虫、植食线虫和杂食捕食线虫4大类群, 线虫的鉴定参照Bongers (1988)。

1.7 统计分析

干旱结束时第一次采样采用单因素方差分析, 分析干旱对土壤化学性质、土壤微生物和线虫群落结构的效应; 干旱结束后第15 d、30 d和45 d三次采样为干旱后的恢复效应, 采用双因素重复测量的方差分析, 分析干旱的遗留效应对土壤理化、微生物量、线虫密度和相对多度的影响, 单因素方差分析和双因素重复测量方差分析在SPSS 17.0中完成。用CANOCO 4.5对土壤属性、微生物和线虫群落进行主成分分析, 研究土壤微生物和线虫群落与土壤属

性的关系; 用CANOCO 4.5进行主效应曲线模型分析(Lepš & Šmilauer, 2003), 研究干旱处理结束后, 每个种植处理内土壤线虫功能团的恢复情况, 对照为零基线(水平线), 实验处理曲线变化是与对照在不同取样时间点的差异。

2 结果

2.1 土壤化学性质恢复

在3种植植模式下, 干旱显著降低了土壤含水量(表1); 在花椒单作模式下, 干旱后恢复45 d, 土壤硝态氮含量显著高于对照处理, 而土壤铵态氮、

溶解性有机碳和溶解性有机氮含量与对照无显著差异; 在花椒-苜蓿间作模式和花椒-大豆间作模式下, 干旱后恢复45 d, 土壤含水量、铵态氮、硝态氮、溶解性有机碳和溶解性有机氮含量与对照均无显著差异(表1)。

2.2 土壤微生物量及群落结构的恢复

在3种植植模式下, 干旱对土壤细菌生物量、真菌生物量和真菌/细菌比无显著影响(图1); 干旱后恢复45 d, 土壤微生物生物量和真菌/细菌比与对照无显著差异(图1)。重复测量方差分析表明, 在花椒单作模式下, 脂肪酸i15:0和17:0相对多度显著

表1 花椒单作、花椒-苜蓿间作和花椒-大豆间作种植模式下各取样期土壤化学性质

Table 1 Soil chemical properties in monocultures of the focal species *Zanthoxylum bungeanum*, mixed cultures of *Z. bungeanum* and *Medicago sativa*, and mixed cultures of *Z. bungeanum* and *Glycine max* at each sampling time.

恢复时间 Recovery days	种植模式 Planting system	处理 Treatment	土壤含水量 SWC (%)	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N (mg/kg)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N (mg/kg)	溶解性有机碳 DOC (mg/kg)	溶解性有机氮 DON (mg/kg)
0天 0 day	Z	对照 Control	18.63 ± 0.80	4.16 ± 0.41	17.81 ± 0.45	212.88 ± 1.06	55.25 ± 0.49
		干旱 Drought	12.47 ± 0.48	3.53 ± 0.84	25.16 ± 1.24	213.38 ± 4.65	59.30 ± 3.84
	Z-M	对照 Control	19.42 ± 0.67	6.07 ± 0.86	24.94 ± 0.71	237.94 ± 7.07	64.89 ± 2.25
		干旱 Drought	13.33 ± 0.64	4.29 ± 0.99	27.40 ± 3.07	229.45 ± 4.16	65.06 ± 2.17
	Z-G	对照 Control	19.14 ± 0.54	4.31 ± 0.49	25.19 ± 1.12	229.37 ± 1.98	62.83 ± 0.89
		干旱 Drought	12.76 ± 0.55	3.98 ± 0.66	17.14 ± 1.82	198.59 ± 3.09	55.25 ± 1.68
15天 15 days	Z	对照 Control	18.10 ± 0.53	3.06 ± 0.15	21.22 ± 0.70	195.66 ± 9.98	49.88 ± 0.43
		干旱 Drought	18.40 ± 0.59	3.18 ± 0.08	30.92 ± 1.84	191.35 ± 4.19	50.34 ± 2.14
	Z-M	对照 Control	19.74 ± 1.21	4.16 ± 0.28	26.57 ± 2.40	263.98 ± 42.91	61.58 ± 4.50
		干旱 Drought	19.63 ± 0.64	3.33 ± 0.14	27.80 ± 2.05	237.18 ± 10.26	60.00 ± 2.31
	Z-G	对照 Control	18.93 ± 0.94	3.43 ± 0.19	28.56 ± 2.01	196.09 ± 13.38	55.99 ± 1.18
		干旱 Drought	19.00 ± 0.89	3.10 ± 0.12	22.61 ± 0.66	165.92 ± 3.99	57.34 ± 1.38
30天 30 days	Z	对照 Control	18.03 ± 0.57	3.65 ± 0.18	18.72 ± 1.15	174.54 ± 15.17	51.79 ± 1.04
		干旱 Drought	17.13 ± 0.52	3.15 ± 0.10	30.93 ± 1.52	170.91 ± 8.35	50.50 ± 1.89
	Z-M	对照 Control	19.34 ± 0.96	4.65 ± 0.22	27.97 ± 1.62	188.71 ± 11.75	58.00 ± 3.69
		干旱 Drought	18.13 ± 0.58	3.29 ± 0.15	27.45 ± 2.01	189.41 ± 8.67	55.87 ± 1.14
	Z-G	对照 Control	19.24 ± 0.76	3.99 ± 0.22	25.76 ± 1.19	173.52 ± 4.84	52.48 ± 4.58
		干旱 Drought	18.30 ± 0.95	3.09 ± 0.17	23.90 ± 1.31	171.47 ± 9.69	54.09 ± 3.18
45天 45 days	Z	对照 Control	17.91 ± 0.36	2.31 ± 0.62	18.57 ± 2.24	152.36 ± 2.17	48.04 ± 2.49
		干旱 Drought	17.27 ± 0.32	1.88 ± 0.39	26.03 ± 2.58	154.61 ± 3.95	48.42 ± 2.48
	Z-M	对照 Control	19.45 ± 0.80	1.98 ± 0.66	23.25 ± 1.27	179.35 ± 5.66	52.89 ± 3.81
		干旱 Drought	19.37 ± 1.06	1.94 ± 0.54	27.67 ± 2.46	181.62 ± 12.04	54.93 ± 3.07
	Z-G	对照 Control	19.52 ± 1.19	2.27 ± 0.64	21.98 ± 2.54	165.24 ± 7.26	53.20 ± 1.75
		干旱 Drought	18.30 ± 0.59	2.09 ± 0.44	23.25 ± 1.92	167.78 ± 9.66	53.12 ± 3.36
双因素重复测量方差分析 Two-way repeated ANOVA							
	Z	ns	ns	ns	<i>P</i> = 0.007	ns	ns
	Z-M	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Z-G	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Z: 花椒单作; Z-M: 花椒-苜蓿间作; Z-G: 花椒-大豆间作。对照和干旱处理之间黑体表示有显著差异, $P < 0.05$ 。
Z, The monoculture of *Zanthoxylum bungeanum*; Z-M, The mixed cultures of *Z. bungeanum* and *Medicago sativa*; Z-G, The mixed cultures of *Z. bungeanum* and *Glycine max*; SWC, Soil water content; DOC, Dissolved organic carbon; DON, Dissolved organic nitrogen. Bold numbers indicate significant differences between drought and control treatments.

图1 不同种植模式下干旱后土壤微生物量的恢复

Fig. 1 Effects of planting systems on the microbial biomass after 45 days recovery from the drought

高于对照处理($P < 0.05$), 而脂肪酸18:1 ω 7c相对多度显著低于对照处理($P < 0.05$) (图2); 在花椒-苜蓿间作模式下, 脂肪酸15:0, i15:0和16:1 ω 7c相对多度显著高于对照处理($P < 0.05$), 而脂肪酸18:1 ω 7c和cy19:0相对多度显著低于对照处理($P < 0.05$) (图2); 在花椒-大豆间作模式下, 脂肪酸15:0, i15:0, a15:0和i16:0相对多度显著高于对照($P < 0.05$), 而脂肪酸18:1 ω 7c和cy19:0相对多度显著低于对照($P < 0.01$) (图2)。土壤 NO_3^- -N对微生物脂肪酸cy19:0影响较大, 而其他土壤化学性质对微

生物脂肪酸影响较小(图2)。

2.3 土壤线虫密度及群落结构的恢复

重复测量方差分析表明: 干旱结束恢复45 d后, 花椒单作模式下*Psilenchus*和*Amphidelus*属相对多度显著低于对照($P < 0.01$) (图3); 在花椒-苜蓿间作模式下, *Boleodorus*属相对多度显著高于对照(图3); 花椒-大豆间作模式下*Filenchus*, *Lelenchus*和*Odontolaimus*属相对多度显著高于对照($P < 0.05$) (图3)。

干旱后恢复45 d, 在花椒单作模式下, 干旱对

总线虫和各个营养类群线虫密度无显著影响, 干旱处理中总线虫和各个营养类群线虫密度与对照无显著差异(图4); 在花椒-苜蓿间作模式下, 干旱处理增加了土壤总线虫密度、植食性线虫密度、食细菌线虫密度和食真菌线虫密度, 干旱处理中总线虫和各个营养类群线虫密度与对照无显著差异(图4); 在花椒-大豆间作模式下, 干旱处理显著降低了总线虫密度、食细菌线虫密度和食真菌线虫密度, 食细菌线虫密度显著低于对照水平(图4)。

主效应曲线分析表明, 干旱后恢复45 d, 在花椒单作模式下, 倾向于增加Op5和Ba1功能团相对多度, 而He2显著低于对照水平($P = 0.029$)(图5a); 在花椒-苜蓿间作模式下, 线虫功能团达到对照水平(图5 b); 在花椒-大豆间作模式下, Op5和Ba2功能团相对多度趋向于减少, 而He2显著高于对照水平($P = 0.017$)(图5c)。

图2 微生物群落的主成分分析。SWC: 土壤含水量; DOC: 溶解性有机碳; DON: 溶解性有机氮。圆形为花椒单作, 菱形为花椒-苜蓿间作, 三角形为花椒-大豆间作。黑色、绿色、紫色和蓝色图形符号分别表示干旱后恢复0、15、30和45天。空心表示对照, 实心表示干旱。

Fig. 2 Principal component analysis (PCA) of the microbial community. SWC is soil water content; DOC and DON are the dissolved organic carbon and nitrogen, respectively. Circle indicates the monoculture of *Zanthoxylum bungeanum*, diamond indicates the mixed cultures of *Z. bungeanum* and *Medicago sativa*, triangle indicates the mixed cultures of *Z. bungeanum* and *Glycine max*. Black, green, purple and blue symbols represent 0, 15, 30 and 45 days of recovery after drought, respectively. Hollow indicates control, solid indicates drought.

图3 线虫群落主成分分析。SWC: 土壤含水量; DOC: 溶解性有机碳; DON: 溶解性有机氮。图形符号含义见图2。黑色、绿色、紫色和蓝色图形符号分别表示干旱后恢复0、15、30和45天。空心表示对照, 实心表示干旱。Ty11: 垫刃属; Mal: 剑尾垫刃属; Psi: 平滑垫刃属; Agl: 野外垫刃属; Fil: 丝尾垫刃属; Cos: 具脊垫刃属; Lel: 细纹垫刃属; Bol: 叉针属; Par: 针属; Neo: 新萨达属; Pra: 短体属; Ty12: 矮化属; Cri: 中轮属; Mel: 根结属; Hel: 螺旋属; Lon: 长针属; Xip: 剑属; Rha: 小杆属; Mes2: 中杆属; Odo: 齿腔属; Gla: *Glauxinema*; Acr1: 丽突属; Acr2: 拟丽突属; Cep: 头叶属; Euc: 真头叶属; Ple: 绕线属; Ana: 拟绕线属; Chi: 板唇属; Cer: 鹿角唇属; Chr: 连胃属; Bas: 巴氏属; Pri: 棱咽属; Ala: 无咽属; Amp: 高杯侧属; Aph1: 滑刃属; Aph2: 真滑刃属; Dit: 茎属; Dip: 膜皮属; Ty13: 垫咽属; Tri: 三孔属; Myl: 锉齿属; Ach: 异色矛属; Tho: 索努斯属; Eud: 真矛属; Mic: 小矛线属; Pun: 螯属; Mes1: 中矛属; Lai: 咽针属; Apo: 孔咽属。

Fig. 3 Principal component analysis (PCA) of the nematode community. SWC, Soil water content; DOC, Dissolved organic carbon; DON, Dissolved organic nitrogen. The meaning of the symbol is shown in fig. 2. Black, green, purple and blue symbols represent 0, 15, 30 and 45 days of recovery after drought, respectively. Hollow indicates control, solid indicates drought. Abbreviations correspond to the nematode taxa were listed: Ty11, *Tylenchus*; Mal, *Malenchus*; Psi, *Psilenchus*; Agl, *Aglenchus*; Fil, *Filenchus*; Cos, *Coslenchus*; Lel, *Lelenchus*; Bol, *Boleodorus*; Par, *Paratylenchus*; Neo, *Neothada*; Pra, *Pratylenchus*; Ty12, *Tylenchorhynchus*; Cri, *Criconemoides*; Mel, *Meloidogyne*; Hel, *Helicotylenchus*; Lon, *Longidorus*; Xip, *Xiphinema*; Rha, *Rhabditis*; Mes2, *Mesorhabditis*; Odo, *Odonotolaimus*; Gla, *Glauxinema*; Acr1, *Acrobeles*; Acr2, *Acroboloides*; Cep, *Cephalobus*; Euc, *Eucephalobus*; Ple, *Plectus*; Ana, *Anaplectus*; Chi, *Chiloplacus*; Cer, *Cervidellus*; Chr, *Chronogaster*; Bas, *Bastiania*; Pri, *Prismatolaimus*; Ala, *Alaimus*; Amp, *Amphidelus*; Aph1, *Aphelenchoides*; Aph2, *Aphelenchus*; Dit, *Ditylenchus*; Dip, *Diphtherophora*; Ty13, *Tylencholaimus*; Tri, *Tripyla*; Myl, *Mylonchulus*; Ach, *Achromadora*; Tho, *Thonus*; Eud, *Eudorylaimus*; Mic, *Microdorylaimus*; Pun, *Pungentus*; Mes1, *Mesodorylaimus*; Lai, *Laimydorus*; Apo, *Aporcelaimellus*.

图4 不同种植模式下干旱后线虫营养类群。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。

Fig. 4 Effects of planting systems on the nematode community after 45 days recovery from the drought. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

3 讨论

3.1 花椒豆科间作模式对干旱后土壤养分的影响

干旱显著增加了花椒单作模式下土壤硝态氮含量, 重复测量方差分析表明, 在恢复45 d后, 土壤硝态氮仍然显著高于对照处理, 这主要归因于干

旱的遗留效应对花椒生长仍然有较大的影响, 进而降低了花椒对硝态氮的吸收。在花椒-苜蓿间作模式下, 虽然干旱显著降低了土壤含水量, 但对土壤养分并无显著作用, 这可能归因于干旱对花椒和苜蓿生长没有造成显著的影响。在花椒-大豆间作模式下, 干旱显著降低了土壤硝态氮、溶解性有机碳和溶解

图5 主效应曲线分析干旱后不同种植模式下线虫功能团。PRC1代表对照处理, Ba: 食细菌线虫; Fu: 食真菌线虫; Op: 杂食捕食线虫; He: 植食性线虫, 数字1, 2, 3, 4和5代表线虫属的cp值。

Fig. 5 Principal response curves with weights of density of each soil nematode functional guild under different planting systems in control and drought. The horizontal axis represents the control treatment, Ba, Bacterivores; Fu, Fungivores; Op, Omnivore-predators; He, Herbivores. The number of 1, 2, 3, 4 and 5 are cp value of nematode genera.

性有机氮含量, 在恢复45 d后, 土壤硝态氮、溶解性有机碳和溶解性有机氮含量与对照无显著差异, 因此, 种植豆科植物能增加干旱后土壤养分的恢复(Orwin & Wardle, 2005), 这和我们的第一个假设相符。豆科植物主要通过固氮作用和凋落物分解增加

了土壤养分。

3.2 花椒豆科间作模式对干旱后土壤微生物的影响

微生物具有半渗透膜, 土壤水分对维持微生物生存和活性起着重要作用。在贫瘠的环境中, 微生物群落转变较慢, 而在富营养环境中, 微生物群落响应非常迅速(Wallenstein & Hall, 2012)。植物通过根系分泌物为微生物提供碳源, 对微生物群落有较大的影响。因此, 微生物恢复力可能受土壤可利用养分、土壤水分和植物的影响(de Vries & Shade, 2013)。先前的研究也表明干旱后土壤微生物量和土壤动物密度的恢复与土壤养分有关(de Vries et al, 2012)。

本研究结果表明, 在干旱恢复45 d后, 3种植模式下土壤微生物生物量和真菌/细菌比与对照无显著差异, 但脂肪酸相对多度与对照有显著差异。因此, 干旱的遗留效应对土壤微生物群落影响较大, 间作豆科植物对土壤微生物的恢复力无显著影响, 而且, 土壤微生物群落的恢复滞后于土壤养分的恢复。这可能因为不同类群的微生物有不同的生活策略和养分利用效率, *r*-策略微生物有较高的生长率和低的养分利用率, 抗干扰能力弱, 但恢复能力强; 而*k*-策略微生物生长率较低, 养分利用率较高, 抵抗干扰能力较强, 但恢复力弱。因此, 微生物的生理特点影响土壤微生物的恢复力和群落的演替(de Vries & Shade, 2013)。在花椒-大豆间作模式下, 恢复45 d后, 干旱的遗留效应倾向于增加土壤总微生物生物量、细菌和真菌生物量(图1), 这可能因为干旱处理结束后大豆植物恢复生长, 增加了地下生物量, 为土壤微生物提供较多的碳源, 增加了微生物量。另一个原因可能是干旱改变了凋落物的化学成分, 进而在恢复阶段影响微生物量(Alster et al, 2013)。

3.3 花椒豆科间作模式对干旱后土壤线虫的影响

干旱条件下, 土壤线虫主要通过两个策略维持生存, 短期策略是迁移到湿润的栖息地, 而且新的栖息地要有足够的食物数量和质量, 能够维持线虫存活; 另一个策略是线虫生成卵增加抗性(Maraldo & Holmstrup, 2009)。由于线虫依赖水膜运动, 迁移速率很低, 因此干旱后土壤线虫的恢复可能较慢。目前, 很少有研究是关于干旱后土壤动物群落的恢复(Lindberg & Bengtsson, 2006)。

在花椒单作模式下, 尽管干旱处理和干旱的遗留效应对线虫密度无显著影响, 但干旱处理结束45 d后, 干旱遗留效应显著改变了土壤线虫群落和功能团组成。在花椒-苜蓿间作模式下, 干旱显著增加了土壤总线虫密度、植食性线虫密度、食细菌线虫密度、食真菌线虫密度。这可能归因于苜蓿植物根系较长, 通过根压把深层水运输到干旱的土壤表面(Burgess et al, 2001), 减少了土壤线虫的生理压力。因此, 除了*Boleodorus*属相对多度显著低于对照处理外, 其他线虫群落结构和功能团组成与对照无显著差异。在花椒-大豆间作模式下, 干旱和干旱的遗留效应显著降低了土壤食细菌线虫密度, 而且线虫群落结构和功能团组成也发生了变化。总之, 在花椒-苜蓿间作模式下, 干旱遗留效应对土壤线虫群落影响最小, 植物物种特性和群落构成影响干旱后土壤线虫的抗性和恢复力(Papatheodorou et al, 2012)。因此, 花椒豆科间作模式影响土壤线虫群落的恢复, 这我们的第二个假设部分一致, 花椒豆科间作模式虽然没有提高土壤微生物恢复力, 但花椒-苜蓿间作模式提高了土壤线虫恢复力。

越来越多的研究表明减少土壤生物数量可能降低土壤服务功能(Andrés et al, 2016)。“保险假说”认为减少土壤生物数量即使能暂时确保土壤重要的生态过程, 匮乏的土壤生物群落对于干扰和环境变化将会变得不稳定且恢复力较弱(Loreau et al, 2001)。先前的研究表明土壤食物网稳定性和恢复力对土地利用形式更加敏感(de Vries et al, 2012)。本研究结果显示, 花椒豆科间作模式显著影响土壤生物的恢复力。因此, 构建合理有效的农林复合系统可以增强土壤生态系统的稳定性。

本研究探讨了花椒农林复合系统在干旱后土壤食物网恢复中的作用, 证明了土壤生物群落恢复力与植物群落构成有关, 间作豆科植物提高了土壤线虫群落的恢复力, 有利于花椒作物的生长。

ORCID

孙锋 <https://orcid.org/0000-0003-0752-3966>

参考文献

Alster CJ, German DP, Lu Y, Allison SD (2013) Microbial enzymatic responses to drought and to nitrogen addition in a southern California grassland. *Soil Biology and*

- Biochemistry*, 64, 68–79.
- Anderson SH, Udawatta RP, Seobi T, Garrett HE (2009) Soil water content and infiltration in agroforestry buffer strips. *Agroforestry Systems*, 75, 5–16.
- Andrés P, Moore JC, Simpson RT, Selby G, Cotrufo F, Denef K, Haddix ML, Shaw EA, de Tomasel CM, Molowny-Horas R, Wall DH (2016) Soil food web stability in response to grazing in a semi-arid prairie: The importance of soil textural heterogeneity. *Soil Biology and Biochemistry*, 97, 131–143.
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 191–193.
- Bongers T (1988) *De Nematoden van Nederland*. Pirola, Schoorl, the Netherlands.
- Borken W, Savage K, Davidson EA, Trumbore SE (2006) Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 12, 177–193.
- Bossio DA, Scow KM (1998) Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: Phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns. *Microbial Ecology*, 35, 265–278.
- Burgess SSO, Adams MA, Turner NC, White DA, Ong CK (2001) Tree roots: Conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia*, 126, 158–165.
- Dai AG (2013) Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3, 52–58.
- Daryanto S, Wang LX, Jacinthe PA (2017) Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: A review. *Agricultural Water Management*, 179, 18–33.
- de Vries FT, Liiri ME, Bjørnlund L, Bowker MA, Christensen S, Setälä HM, Bardgett RD (2012) Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nature Climate Change*, 2, 276–280.
- de Vries FT, Shade A (2013) Controls on soil microbial community stability under climate change. *Frontiers in Microbiology*, 4, 1–16.
- Frostegård A, Tunlid A, Bååth E (1996) Changes in microbial community structure during long-term incubation in two soils experimentally contaminated with metals. *Soil Biology and Biochemistry*, 28, 55–63.
- Grant K, Kreyling J, Heilmeyer H, Beierkuhnlein C, Jentsch A (2014) Extreme weather events and plant–plant interactions: Shifts between competition and facilitation among grassland species in the face of drought and heavy rainfall. *Ecological Research*, 29, 991–1001.
- Hueso S, García C, Hernández T (2012) Severe drought conditions modify the microbial community structure, size and activity in amended and unamended soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 50, 167–173.
- IUSS Working Group WRB (2007) *World Soil Resources Reports no. 103*. FAO, Rome.

- Khan MASA, Grant K, Beierkuhnlein C, Kreyling J, Jentsch A (2014) Climatic extremes lead to species-specific legume facilitation in an experimental temperate grassland. *Plant and Soil*, 379, 161–175.
- Kreyling J, Beierkuhnlein C, Elmer M, Pritsch K, Radovski M, Schloter M, Wöllecke J, Jentsch A (2008) Soil biotic processes remain remarkably stable after 100-year extreme weather events in experimental grassland and heath. *Plant and Soil*, 308, 175–188.
- Lepš J, Šmilauer P (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press, New York.
- Lindberg N, Bengtsson J (2006) Recovery of forest soil fauna diversity and composition after repeated summer droughts. *Oikos*, 114, 494–506.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Maraldo K, Holmström M (2009) Recovery of enchytraeid populations after severe drought events. *Applied Soil Ecology*, 42, 227–235.
- Narain P, Singh RK, Sindhwal NS, Joshie P (1998) Water balance and water use efficiency of different land uses in western Himalayan valley region. *Agricultural Water Management*, 37, 225–240.
- Orwin KH, Wardle DA (2005) Plant species composition effects on belowground properties and the resistance and resilience of the soil microflora to a drying disturbance. *Plant and Soil*, 278, 205–221.
- Papathodorou EM, Kordatos H, Kouseris T, Monokrousos N, Menkissoglou-Spiroudi U, Diamantopoulos J, Stamou GP, Argyropoulou MD (2012) Differential responses of structural and functional aspects of soil microbes and nematodes to abiotic and biotic modifications of the soil environment. *Applied Soil Ecology*, 61, 26–33.
- Rivist D, Paquette A, Shipley B, Reich PB, Messier C (2015) Tree communities rapidly alter soil microbial resistance and resilience to drought. *Functional Ecology*, 29, 570–578.
- Sanaullah M, Blagodatskaya E, Chabbi A, Rumpel C, Kuzyakov Y (2011) Drought effects on microbial biomass and enzyme activities in the rhizosphere of grasses depend on plant community composition. *Applied Soil Ecology*, 48, 38–44.
- Shao YH, Fu SL (2007) The diversity and functions of soil nematodes. *Biodiversity Science*, 15, 116–123. (in Chinese with English abstract) [邵元虎, 傅声雷 (2007) 试论土壤线虫多样性在生态系统中的作用. *生物多样性*, 15, 116–123.]
- Shi LL, Fu SL (2014) Review of soil biodiversity research: History, current status and future challenges. *Chinese Science Bulletin*, 59, 493–509. (in Chinese with English abstract) [时雷雷, 傅声雷 (2014) 土壤生物多样性研究: 历史、现状与挑战. *科学通报*, 59, 493–509.]
- Stevnbak K, Scherber C, Gladbach DJ, Beier C, Mikkelsen TN, Christensen S (2012) Interactions between above- and belowground organisms modified in climate change experiments. *Nature Climate Change*, 2, 805–808.
- Sun F, Pan KW, Tariq A, Zhang L, Sun XM, Li ZL, Wang SZ, Xiong QL, Song DG, Olatunji OA (2016) The response of the soil microbial food web to extreme rainfall under different plant systems. *Scientific Reports*, 6, 37662.
- Townshend JL (1963) A modification and evaluation of the apparatus for the oostenbrink direct cottonwool filter extraction method. *Nematologica*, 9, 106–110.
- Viketoft M, Bengtsson J, Sohlenius B, Berg MP, Petchey O, Palmberg C, Huss-Danell K (2009) Long-term effects of plant diversity and composition on soil nematode communities in model grasslands. *Ecology*, 90, 90–99.
- Wallenstein MD, Hall EK (2012) A trait-based framework for predicting when and where microbial adaptation to climate change will affect ecosystem functioning. *Biogeochemistry*, 109, 35–47.
- Wang ZY, Silva LCR, Sun G, Luo P, Mou CX, Horwath WR (2015) Quantifying the impact of drought on soil–plant interactions: A seasonal analysis of biotic and abiotic controls of carbon and nutrient dynamics in high-altitudinal grasslands. *Plant and Soil*, 389, 59–71.
- Xu K, Yang DW, Yang HB, Li Z, Qin Y, Shen Y (2015) Spatio-temporal variation of drought in China during 1961–2012: A climatic perspective. *Journal of Hydrology*, 526, 253–264.
- Zhao J, Wang XL, Wang XL, Fu SL (2014) Legume–soil interactions: Legume addition enhances the complexity of the soil food web. *Plant and Soil*, 385, 273–286.

(责任编辑: 傅声雷 责任编辑: 闫文杰)