

DOI:10.11686/cyxb2024483

http://cyxb.magtech.com.cn

唐伟, 李子光, 赵庆田, 等. 燕麦种植密度对马唐和稗草生长及根际真菌群落结构的影响. 草业学报, 2025, 34(8): 149—164.

TANG Wei, LI Zi-guang, ZHAO Qing-tian, et al. Effects of oat (*Avena sativa*) planting density on the growth and rhizosphere fungal community structure of *Digitaria sanguinalis* and *Echinochloa crusgalli*. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(8): 149—164.

# 燕麦种植密度对马唐和稗草生长及根际真菌群落结构的影响

唐伟, 李子光, 赵庆田, 孙娟\*

(黄河三角洲草地资源与生态国家林业和草原局重点实验室, 山东省耐盐碱草木种质创新重点实验室, 青岛农业大学草业学院, 山东, 青岛 266109)

**摘要:** 探讨不同燕麦种植密度对杂草马唐和稗草生长及其根际真菌群落结构和功能的影响, 可为杂草综合管理提供科学依据。基于田间研究结果, 室内盆栽试验设置3种燕麦种植密度[240, 360(推荐密度)和480株·m<sup>-2</sup>], 并对杂草马唐和稗草分别进行单种或混种处理。研究测定植物生长指标、光合特性和土壤理化性质, 并采用高通量测序技术分析根际真菌的群落结构、多样性和功能类群。研究结果表明, 随着燕麦种植密度的增加(240~480株·m<sup>-2</sup>), 对马唐和稗草株高、分蘖数、生物量、净光合速率及气孔导度的抑制作用显著增强, 其中480株·m<sup>-2</sup>处理的抑制效果最为显著( $P < 0.05$ )。根际真菌分析显示, 与稗草+马唐混种处理相比, 燕麦+稗草+马唐混作处理显著( $P < 0.05$ )降低了稗草根际真菌的Shannon指数和马唐根际真菌的Chao1指数。同时, 在360和480株·m<sup>-2</sup>燕麦种植密度下, 杂草根际显著( $P < 0.05$ )富集了被孢霉科、线黑粉菌科和小囊菌科等真菌菌群, 并显著( $P < 0.05$ )降低了曲霉科和丝膜菌科的相对丰度。冗余分析显示, 土壤硝态氮、速效磷、全碳和pH是影响杂草根际真菌群落结构和多样性的关键环境因子( $P < 0.05$ )。关于真菌的营养模式, FUNGuild分析表明, 与稗草+马唐处理相比, 提高燕麦种植密度(360和480株·m<sup>-2</sup>)显著( $P < 0.05$ )升高了稗草根际共生型真菌的相对丰度, 同时显著( $P < 0.05$ )降低了病理—腐生型真菌的相对丰度。而在马唐根际, 提高燕麦种植密度对大多数真菌营养类群的相对丰度影响不大, 但显著( $P < 0.05$ )降低了病理型真菌的丰度。综上所述, 提高燕麦种植密度(360和480株·m<sup>-2</sup>)不仅显著抑制了马唐和稗草的生长和光合作用, 还通过调控根际真菌群落结构与功能特性, 削弱了杂草的竞争力。本研究为实现杂草综合管理和推动可持续农业发展提供了重要的科学依据。

**关键词:** 种间竞争; 真菌群落; 多样性; 杂草防控

## Effects of oat (*Avena sativa*) planting density on the growth and rhizosphere fungal community structure of *Digitaria sanguinalis* and *Echinochloa crusgalli*

TANG Wei, LI Zi-guang, ZHAO Qing-tian, SUN Juan\*

Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Grassland Resources and Ecology in the Yellow River Delta, Shandong Key Laboratory for Germplasm Innovation of Saline-alkaline Tolerant Grasses and Trees, College of Grassland Science of Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

**Abstract:** In this study, we investigated the effects of different planting densities of oat (*Avena sativa*) on the growth of weeds, namely *Digitaria sanguinalis* and *Echinochloa crusgalli*, as well as on the structure and functions of their rhizosphere fungal communities. The overall aim of this research was to provide a scientific basis for integrated weed

收稿日期: 2024-12-04; 改回日期: 2025-01-09

基金项目: 国家牧草产业技术体系(CARS-34), 山东省一流学科——草学(1619002)和山东省自然科学基金面上项目(ZR2022MC070)资助。

作者简介: 唐伟(1986—), 男, 江西南昌人, 博士。E-mail: tangwei@qau.edu.cn

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: sunjuan@qau.edu.cn

management. Based on the results of previous field studies, a controlled pot experiment was conducted to test different oat planting densities [240, 360 (recommended planting density in the field), and 480 plants·m<sup>-2</sup>] in combination with one or two weed grasses (*D. sanguinalis* and/or *E. crusgalli*). Plant growth traits and photosynthetic characteristics were determined, and soil physicochemical properties were measured. High-throughput sequencing was used to analyze the community structure, diversity, and functional groups of fungi in the rhizosphere. The results demonstrated that increasing the oat planting density from 240 to 480 plants·m<sup>-2</sup> significantly enhanced the suppression of *D. sanguinalis* and *E. crusgalli* growth in terms of plant height, tiller number, biomass, net photosynthetic rate, and stomatal conductance, with the strongest suppression effect observed with a planting density of 480 plants·m<sup>-2</sup> ( $P < 0.05$ ). Analyses of rhizosphere fungi revealed that, compared with *D. sanguinalis*+*E. crusgalli*, mixed cropping of *A. sativa*+*D. sanguinalis*+*E. crusgalli* significantly reduced Shannon's index of fungal diversity in the *E. crusgalli* rhizosphere and the Chao1 index in the *D. sanguinalis* rhizosphere ( $P < 0.05$ ). Meanwhile, with oat planting densities of 360 and 480 plants·m<sup>-2</sup>, the rhizospheres of the weeds showed significant enrichment of fungal taxa such as Mortierellaceae, Filobasidiaceae, and Microascaceae, alongside significant decreases in the relative abundance of Aspergillaceae and Chaetosphaeriaceae ( $P < 0.05$ ). A redundancy analysis revealed that soil nitrate-nitrogen, available phosphorus, total carbon, and pH were the primary environmental factors influencing the diversity and structural variations in fungal communities in the rhizospheres of weeds ( $P < 0.05$ ). With respect to fungal nutritional mode, FUNGuild analysis revealed that in rhizosphere soil of *E. crusgalli*+*D. sanguinalis*, the presence of *A. sativa*, especially at higher planting densities (360 and 480 plants·m<sup>-2</sup>) significantly ( $P < 0.05$ ) increased the relative abundance of symbiotroph fungi and significantly ( $P < 0.05$ ) reduced the relative abundance of pathotroph-saprotroph fungi. In the *D. sanguinalis* rhizosphere, the presence of *A. sativa* had little impact on the relative abundance of the majority of fungal trophic classes but did significantly ( $P < 0.05$ ) reduce abundance of pathotroph fungi. In summary, higher planting densities (360 and 480 plants·m<sup>-2</sup>) of oat not only significantly suppressed the growth and photosynthesis of *D. sanguinalis* and *E. crusgalli*, but also weakened their competitiveness by affecting the structure and functional characteristics of their rhizosphere fungal communities. The results of this study provide scientific data of interest for integrated weed management and sustainable agriculture applications.

**Key words:** interspecific competition; fungal community; diversity; weed control

全球每年因杂草竞争导致的农作物减产达到数十亿 t,对粮食安全构成了严重威胁<sup>[1]</sup>。在作物生长过程中,杂草与作物争夺阳光、养分、水分和空间等资源,从而显著降低作物的产量和品质<sup>[1]</sup>。传统种植方式过度依赖除草剂,不仅加速了抗除草剂杂草的进化,还对环境造成了诸多负面影响<sup>[2]</sup>。然而,针对作物与杂草竞争策略的研究仍显不足,尤其是在不同土壤类型、农业管理措施及植物种类等异质环境条件下,尚缺乏对二者竞争关系的深入探讨<sup>[3]</sup>。研究表明,种植措施通过调控作物与杂草的相互作用,影响土壤微生物群落及其与植物的关系,进而改变植物的资源获取能力与健康状况,最终影响其适应性和竞争力<sup>[4]</sup>。

增加种植密度作为一种替代除草剂的控制策略,显著增强了作物在与杂草竞争中的相对优势<sup>[5]</sup>。研究表明,提高种植密度对燕麦(*Avena sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)、荞麦(*Fagopyrum esculentum*)等作物的杂草防控效果具有积极作用<sup>[6-8]</sup>。在生长初期,较高的种植密度有助于作物通过获得更多资源,形成不对称竞争优势,从而抑制杂草的生长<sup>[9]</sup>。此外,这一竞争过程可能导致土壤养分动态发生变化,并显著影响土壤微生物群落的结构和功能<sup>[10]</sup>。作为土壤生态系统的重要组成部分,土壤真菌在有机物分解、养分循环以及植物土传病害的控制中发挥关键作用,对植物的生长和健康至关重要<sup>[11]</sup>。植物之间的相互作用通过改变根际土壤微生物群落的结构与功能,直接或间接影响植物生长<sup>[12]</sup>。不同植物与其特定根际微生物群落之间的相互作用,会导致微生物组成、丰富度和结构上呈显著差异<sup>[11-12]</sup>。研究表明,杂草与土壤微生物之间的相互作用在杂草的生长和适应性中起关键作用<sup>[13]</sup>。

例如,杂草依赖特定的根系微生物群落(如菌根真菌和溶磷真菌),这些微生物显著影响杂草在养分获取、抗病性、抗逆性及生长能力等关键性状上的表现<sup>[13-14]</sup>。因此,深入探讨土壤微生物类群与杂草的关系,以及它们在植物适应性和竞争力中的作用,对于优化种植密度和提高杂草防控效果具有重要意义。

在农作物选育过程中,通常优先培育适应高肥料投入和高密度种植环境的品种。这类品种的培育虽然显著提高了作物产量,却减少了作物对土壤生态过程及微生物相互作用的依赖<sup>[15-16]</sup>。然而,目前关于种植密度调控对作物竞争力差异及其与植物根际真菌微生物群落关系的研究仍较为有限,尤其是对于种植密度调控如何影响作物与杂草根际土壤真菌群落的相互作用及其具体机制尚不明确<sup>[17]</sup>。因此,深入探讨这些相互关系,对于优化种植密度和提升杂草防控效果具有重要意义。燕麦是一种全球广泛种植的一年生冷季饲草作物,是家畜重要的营养来源<sup>[18]</sup>。在燕麦田中,禾本科类杂草如马唐(*Digitaria sanguinalis*)和稗草(*Echinochloa crusgalli*)较为常见,且具有很强的侵占性<sup>[6]</sup>。马唐通过匍匐茎进行无性繁殖,并依赖高籽粒产量和长时间种子休眠实现迅速扩散<sup>[19]</sup>。其入侵会改变土壤养分可利用性和微生物组成,从而显著抑制作物生长<sup>[20]</sup>。稗草则通过大量繁殖种子并高效利用水分和养分,极大增强了其竞争力。此外,稗草与土壤微生物的相互作用进一步促进了其扩散,增加了控制难度<sup>[21]</sup>。作为一种竞争力较强的作物,燕麦通过优化种植密度能够有效抑制杂草生长,同时对根际微生物群落多样性产生积极影响。然而,作物与杂草通过根际微生物相互作用的具体机制仍需进一步研究。

基于前期田间试验关于不同燕麦种植密度对杂草防控和土壤养分影响的研究结果<sup>[6]</sup>,本研究通过盆栽试验进一步探讨燕麦种植密度对竞争性杂草稗草和马唐生长的抑制效应,以及对根际真菌群落结构、多样性和功能类群的影响。本研究旨在揭示不同燕麦种植密度对杂草生长、光合作用及根际微生物的调控机制,分析种植密度变化对杂草根际真菌群落结构及功能特征的驱动作用,并探讨微生物类群与土壤理化因子间的关联,以期为实现杂草综合管理和促进可持续农业发展提供理论依据和实践指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试燕麦品种为“莫妮卡”,种子购自北京百斯特草业有限公司。供试杂草种子采集自青岛农业大学现代科技农业示范园的燕麦田。

### 1.2 试验设计

采用室内模拟盆栽试验,于2022年9至12月在青岛农业大学温室内进行。温室内温度设定为25℃/20℃(白天/夜晚),相对湿度维持在60%~70%。试验土壤取自青岛农业大学现代农业科技示范园表层0~20 cm的壤土,去除植物根系、石块等杂质后风干并通过2 mm筛网。取10 kg土壤置于口径35 cm、底径28 cm和高32 cm的培养盆中。该土壤类型为壤土,全氮、全磷、铵态氮、硝态氮和速效磷含量分别为0.58 g·kg<sup>-1</sup>、1.41 g·kg<sup>-1</sup>、34.34 mg·kg<sup>-1</sup>、19.13 mg·kg<sup>-1</sup>和6.63 mg·kg<sup>-1</sup>,pH值为5.80。

根据田间试验杂草的调查分析<sup>[6]</sup>和花盆大小,设置试验处理:燕麦单种密度1(As<sub>1</sub>,240株·m<sup>-2</sup>即4株·盆<sup>-1</sup>)、燕麦单种密度2(As<sub>2</sub>,360株·m<sup>-2</sup>即6株·盆<sup>-1</sup>)、燕麦单种密度3(As<sub>3</sub>,480株·m<sup>-2</sup>即8株·盆<sup>-1</sup>);稗草单种(Ec,20株·m<sup>-2</sup>即1株·盆<sup>-1</sup>);马唐单种(Ds,41株·m<sup>-2</sup>即2株·盆<sup>-1</sup>);稗草+马唐(Ec\_Ds,稗草:马唐=1:2);燕麦密度1+稗草+马唐(As<sub>1</sub>\_Ec\_Ds,燕麦:稗草:马唐=4:1:2)、燕麦密度2+稗草+马唐(As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds,燕麦:稗草:马唐=6:1:2)、燕麦密度3+稗草+马唐(As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds,燕麦:稗草:马唐=8:1:2)。每个处理重复5次,采用随机区组设计。

选取饱满且大小均一的燕麦、稗草和马唐种子,依次用1.5% NaClO溶液浸泡20 min和用95%乙醇浸泡5 min,再用无菌水冲洗干净后栽种于土壤中。为了避免土壤养分、光照和水分对试验结果造成的影响,每个花盆添加氮肥(尿素,含N 46%)150 mg·kg<sup>-1</sup>、磷肥(过磷酸钙,含P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 18%)20 mg·kg<sup>-1</sup>和钾肥(硫酸钾,含K<sub>2</sub>O 52%)100 mg·kg<sup>-1</sup>作为基肥。试验期间,每天观察植物生长,定期随机调换花盆的位置,保持土壤水分在田间持水量的65%左右。在燕麦灌浆期对各项指标进行测定。

### 1.3 测定项目与方法

**1.3.1 植物生长指标测定** 在各处理中随机选取10株燕麦和5株杂草,测定其株高、茎粗和分蘖数。随后,将燕麦、马唐和稗草的地上部和地下部分别于105℃下杀青30 min,再于80℃下烘干至恒重。样品冷却至室温后称量其干重。

**1.3.2 光合特性测定** 使用LI-6800光合仪(LI-COR, 美国)在9:00—11:30测量,选用2 cm×3 cm的红蓝光源叶室,CO<sub>2</sub>浓度设置为400 μmol·mol<sup>-1</sup>,光照强度设为1200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。每个处理取4株植株,在每株相同部位选择功能叶片,测定净光合速率(net photosynthetic rate,  $P_n$ )和气孔导度(stomatal conductance,  $G_s$ )<sup>[22]</sup>。

**1.3.3 土壤样品采集** 将每株植株的完整根系挖出后,收集其根际土壤。根际土壤采用抖落法采集,即抖落后仍附着在根系上的土壤(根际土壤颗粒<2 mm)<sup>[20]</sup>。收集的土壤去除松散的砾石和植物碎屑,过筛后充分混匀,并分为两部分保存:一部分存放于室内条件下,风干后用于测定土壤理化性质;另一部分装入50 mL灭菌离心管,并在-80℃下冷冻保存,用于土壤微生物群落分析。

**1.3.4 土壤理化性质测定** 土壤各项指标的测定依据《土壤农化分析》进行<sup>[23]</sup>。使用LE438酸度计(Mettler-Toledo, 上海, 中国)测定土壤pH值(水土比5:1);采用H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>消煮法提取后,通过全自动间断化学分析仪(AA3, Bran-Luebbe, Hamburg, 德国)测定土壤全磷(total phosphorus, TP)含量;使用1 mol·L<sup>-1</sup> KCl溶液按土壤与溶液1:5(*m:v*)浸提后,使用全自动流动分析仪(AA3, Bran-Luebbe, Hamburg, 德国)测定硝态氮(nitrate nitrogen, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)和铵态氮(ammonium nitrogen, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N)含量;采用0.5 mol·L<sup>-1</sup> NaHCO<sub>3</sub>浸提后,通过分光光度计(UV2700, Shimadzu, 日本)测定速效磷(available phosphorus, AP)含量。采用元素分析仪(Elementar, Vario El Cube, 德国)测定<sup>[20]</sup>土壤全碳(total carbon, TC)和全氮(total nitrogen, TN)含量。

**1.3.5 土壤真菌的测定** 取0.5 g在-80℃条件下保存的土壤样本,使用FastDNA® SPIN Kit(MP Biomedicals, 美国)进行土壤DNA的提取。提取的DNA样本通过DS-11分光光度计(Denovix INC, DE, 美国)测定其浓度和纯度,检测后存于-20℃冰箱备用。利用QuanStudio 3实时荧光定量PCR仪(Applied Biosystems, 美国)测定土壤中的真菌数量。真菌ITS区域的扩增采用引物ITS1F(5'-GTGARTCATCGAATCTTTG-3')和ITS2R(5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'),完成扩增条件及标准曲线的构建<sup>[20]</sup>。

PCR产物使用AMPure XT磁珠(Beckman Coulter, 美国)纯化,并通过Qubit(Invitrogen, 美国)定量。随后按每个样本所需的测序量进行混合。PCR扩增产物通过2%琼脂糖凝胶电泳检测,并使用AMPure XT磁珠回收。纯化后的产物通过Agilent 2100生物分析仪(Agilent, 美国)及Illumina文库定量试剂盒(Kapa Biosciences, 美国)进行评估。测序由上海美吉生物医药科技有限公司完成。

### 1.4 数据处理

利用Microsoft Excel 2020整理数据,使用SPSS 25.0(SPSS Inc., 美国)和R语言(version 4.2.3)进行统计分析。采用独立样本 $T$ 检验、单因素方差分析和Duncan法进行多重比较,显著性水平为 $P<0.05$ 。分析不同燕麦种植密度下植物生长、根际土壤理化特性及真菌群落结构的差异。通过FUNGuild数据库对OTU物种注释表进行功能预测,结果按营养模式分为病理营养型、共生营养型和腐生营养型3类,仅保留置信度为“很可能”和“极有可能”的扩增子序列变异(ASVs)及其分类。此外,采用Spearman相关性分析和冗余分析(RDA)检验不同真菌群落相对丰度与土壤因子之间的关联性。采用上海美吉生物医药科技有限公司云平台及Origin 2024软件制作图表。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同种植处理对燕麦、稗草和马唐生长性状的影响

在燕麦单种和燕麦+马唐+稗草混种处理中,随着燕麦种植密度的增加,燕麦的株高显著增加(表1),但茎粗、分蘖数以及单株地上和地下生物量显著下降( $P<0.05$ )。然而,在相同密度下,燕麦单种与混种处理中,燕麦的株高和分蘖数并无显著差异( $P>0.05$ )。在As<sub>3</sub>处理下,燕麦茎粗显著高于As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds处理( $P<0.05$ ),增加了6.0%;在As<sub>1</sub>和As<sub>2</sub>处理下,燕麦地上和地下生物量分别显著高于As<sub>1</sub>\_Ec\_Ds和As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds处理( $P<0.05$ ),其中

地上生物量分别提高了18.8%和9.6%，地下生物量分别增加了38.3%和21.9% ( $P < 0.05$ )。

在不同稗草种植处理中，稗草与马唐混种(Ec\_Ds)处理的株高、地上和地下生物量显著低于稗草(Ec)单种，分别降低了7.6%、44.9%和40.2% ( $P < 0.05$ )。在燕麦+马唐+稗草混种处理中，随燕麦种植密度的增加，稗草的株高、茎粗、分蘖数以及地上和地下生物量显著下降 ( $P < 0.05$ )。其中，As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds处理下的稗草各生长指标均为最低值 ( $P < 0.05$ )，相比Ec\_Ds处理，分别降低了65.2%、68.6%、86.4%、98.1%和99.0% (表1)。

表1 不同种植处理对燕麦、稗草和马唐生长性状的影响

Table 1 Effect of different planting treatments on growth traits of *A. sativa*, *E. crusgalli* and *D. sanguinalis*

物种 Species	处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	茎粗 Stem diameter (mm)	分蘖数 Tiller	生物量 Biomass (g·plant <sup>-1</sup> )	
					地上 Aboveground	地下 Belowground
燕麦 <i>A. sativa</i>	As <sub>1</sub>	93.6±1.2bc	5.75±0.10a	5.6±0.2a	11.52±0.30a	0.819±0.011a
	As <sub>1</sub> _Ec_Ds	91.8±0.8c	5.58±0.04a	5.3±0.2a	9.70±0.24b	0.592±0.005b
	As <sub>2</sub>	95.6±1.5ab	5.07±0.03b	4.5±0.2b	9.36±0.08b	0.540±0.016c
	As <sub>2</sub> _Ec_Ds	94.4±1.2bc	4.98±0.09bc	4.2±0.2bc	8.54±0.11c	0.443±0.026d
	As <sub>3</sub>	98.2±1.2a	4.79±0.09c	3.8±0.1c	7.94±0.11d	0.357±0.005e
	As <sub>3</sub> _Ec_Ds	96.2±0.3ab	4.52±0.14d	3.7±0.1c	7.63±0.24d	0.336±0.011e
稗草 <i>E. crusgalli</i>	Ec	114.5±1.7a	5.41±0.20a	23.0±1.2a	40.37±1.99a	3.298±0.308a
	Ec_Ds	105.8±3.3b	5.25±0.18a	14.0±0.7b	22.26±0.99b	1.973±0.098b
	As <sub>1</sub> _Ec_Ds	52.8±2.8c	3.29±0.17b	5.8±0.3c	4.98±0.25c	0.252±0.005c
	As <sub>2</sub> _Ec_Ds	41.8±0.6d	1.86±0.04c	2.5±0.3d	1.06±0.07d	0.048±0.003d
	As <sub>3</sub> _Ec_Ds	36.8±2.7d	1.65±0.09c	1.9±0.1d	0.43±0.02d	0.020±0.002e
马唐 <i>D. sanguinalis</i>	Ds	115.3±2.1a	2.60±0.03a	18.6±1.3a	30.71±1.01a	1.493±0.077a
	Ec_Ds	102.1±2.4b	2.44±0.06a	13.3±0.7b	17.94±0.66b	0.854±0.026b
	As <sub>1</sub> _Ec_Ds	52.0±2.0c	1.81±0.09b	6.3±0.3c	3.99±0.02c	0.250±0.022c
	As <sub>2</sub> _Ec_Ds	38.2±1.0d	1.53±0.05c	2.9±0.1d	1.06±0.06d	0.086±0.003d
	As <sub>3</sub> _Ec_Ds	33.4±1.4d	1.22±0.01d	2.0±0.2d	0.31±0.02e	0.026±0.004e

注：As<sub>1</sub>、As<sub>2</sub>、As<sub>3</sub>、Ec和Ds分别表示燕麦单种密度1(4株·盆<sup>-1</sup>)、燕麦单种密度2(6株·盆<sup>-1</sup>)、燕麦单种密度3(8株·盆<sup>-1</sup>)、稗草单种(1株·盆<sup>-1</sup>)和马唐单种(2株·盆<sup>-1</sup>)。Ec\_Ds表示稗草马唐混种(稗草:马唐=1:2)。As<sub>1</sub>\_Ec\_Ds、As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds和As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds分别表示燕麦密度1、2、3与稗草和马唐混种(燕麦:稗草:马唐分别为4:1:2、6:1:2和8:1:2)。同列不同小写字母表示同一物种不同种植处理下在 $P < 0.05$ 水平差异显著。在各处理中加黑的字符表示目标植物，下同。

Note: As<sub>1</sub>, As<sub>2</sub>, As<sub>3</sub>, Ec, and Ds mean *A. sativa* with planting density 1 in monoculture treatment (4 plants·pot<sup>-1</sup>), *A. sativa* with planting density 2 in monoculture treatment (6 plants·pot<sup>-1</sup>), *A. sativa* with planting density 3 in monoculture treatment (8 plants·pot<sup>-1</sup>), *E. crusgalli* in monoculture treatment (1 plant·pot<sup>-1</sup>), and *D. sanguinalis* in monoculture treatment (2 plants·pot<sup>-1</sup>), respectively. Ec\_Ds indicates the mixed planting of *E. crusgalli* and *D. sanguinalis* (*E. crusgalli*:*D. sanguinalis*=1:2). As<sub>1</sub>\_Ec\_Ds, As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds, and As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds represent mixed planting of *A. sativa* densities 1, 2, and 3 with *E. crusgalli* and *D. sanguinalis* (*A. sativa*:*E. crusgalli*:*D. sanguinalis* is 4:1:2, 6:1:2, and 8:1:2, respectively). The different lowercase letters within the same column indicate significant differences at the  $P < 0.05$  level among different planting treatments for the same plant species. The characters in bold in the process represent the specific-species in each treatment, the same below.

在不同马唐种植处理中，马唐与稗草混种(Ec\_Ds)处理的株高、分蘖数、地上和地下生物量显著低于马唐(Ds)单种，分别降低了11.4%、28.5%、41.6%和42.8% ( $P < 0.05$ )。在燕麦+马唐+稗草混种处理中，随燕麦种植密度的增加，马唐的株高、茎粗、分蘖数以及地上和地下生物量显著下降 ( $P < 0.05$ )。其中，As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds处理下的马唐各生长性状均为最低值 ( $P < 0.05$ )，相比Ec\_Ds处理，分别降低了67.3%、50.0%、85.0%、98.3%和97.0% (表1)。

## 2.2 不同种植处理对燕麦、稗草和马唐光合特性的影响

在燕麦单种和燕麦+稗草+马唐混种处理中，随着燕麦密度的增加，燕麦的净光合速率( $P_n$ )和气孔导度( $G_s$ )

显著下降(图1,  $P < 0.05$ )。然而,在相同种植密度下,燕麦单种与燕麦+稗草+马唐混种处理的  $P_n$  和  $G_s$  无显著性差异( $P > 0.05$ )。在稗草种植处理中,稗草与马唐混种(Ec\_Ds)处理的  $P_n$  显著低于稗草单种(Ec) ( $P < 0.05$ ),下降了14.2%。与Ec\_Ds处理相比,燕麦+稗草+马唐混种处理中稗草的  $P_n$  和  $G_s$  随燕麦种植密度的增加显著下降( $P < 0.05$ ),以  $As_3\_Ec\_Ds$  处理下最低( $P < 0.05$ ),分别下降了48.3%和30.0%。在马唐种植处理中,Ec\_Ds处理的  $P_n$  和  $G_s$  与马唐(Ds)单种处理无显著性差异。与Ec\_Ds处理相比,燕麦+稗草+马唐混种处理中马唐的  $P_n$  和  $G_s$  随燕麦种植密度的增加显著下降( $P < 0.05$ ),以  $As_3\_Ec\_Ds$  处理最低( $P < 0.05$ ),分别下降了50.6%和31.5%。

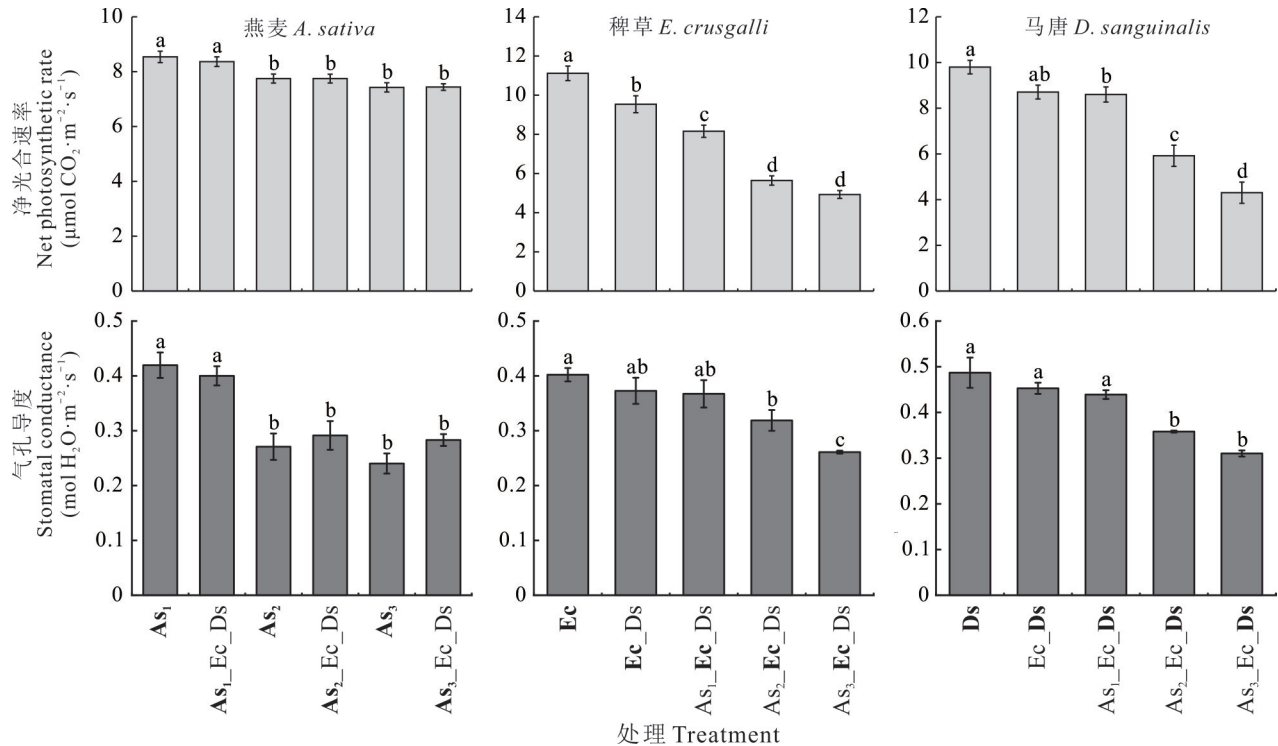


图1 不同种植处理下燕麦、稗草和马唐的净光合速率( $P_n$ )和气孔导度( $G_s$ )

Fig. 1 Net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) of *A. sativa*, *E. crusgalli* and *D. sanguinalis* leaves under different planting treatments

不同小写字母表示在  $P < 0.05$  水平差异显著,下同。Different lowercase letters mean significant differences at the  $P < 0.05$  level, the same below.

### 2.3 不同种植处理对杂草稗草和马唐根际土壤养分的影响

在不同稗草种植处理中,与Ec处理相比, $Ec\_Ds$ 处理显著降低了稗草根际土壤的氨态氮和全碳含量( $P < 0.05$ ),分别下降了10.1%和3.9%。与 $Ec\_Ds$ 处理相比,稗草根际土壤的速效磷、硝态氮和全磷含量随燕麦种植密度的增加显著下降( $P < 0.05$ ),其中 $As_3\_Ec\_Ds$ 处理下的稗草根际土壤速效磷和硝态氮含量最低( $P < 0.05$ ),分别下降了15.5%和41.6%; $As_2\_Ec\_Ds$ 处理下的稗草根际土壤全磷含量最低( $P < 0.05$ ),下降了7.6%。然而,稗草根际土壤的氨态氮、全碳、全氮含量及pH值则呈显著增加趋势(表2)。

在不同马唐种植处理中,与Ds处理相比, $Ec\_Ds$ 处理显著降低了马唐根际土壤的硝态氮和全碳含量( $P < 0.05$ ),分别下降了31.7%和6.3%。与 $Ec\_Ds$ 处理相比,马唐根际土壤的速效磷和硝态氮含量随燕麦种植密度的增加而显著下降( $P < 0.05$ ),其中 $As_3\_Ec\_Ds$ 处理下这些养分含量最低( $P < 0.05$ ),分别下降了11.0%和33.1%。与 $Ec\_Ds$ 处理相比, $As_1\_Ec\_Ds$ 处理下土壤全磷含量显著( $P < 0.05$ )降低,下降4.1%。pH值在 $As_1\_Ec\_Ds$ 处理下呈先下降后上升的趋势。同时,马唐根际土壤的氨态氮含量则在 $As_2\_Ec\_Ds$ 处理下先上升后下降;全碳含量在 $As_1\_Ec\_Ds$ 处理下先上升后下降(表2)。

表 2 不同种植处理对杂草稗草和马唐根际土壤速效磷、硝态氮、氨态氮、全磷、全碳、全氮含量及 pH 值的影响

Table 2 Effect of different planting treatments on contents of soil available phosphorus, nitrate nitrogen, ammonium nitrogen, total phosphorus, total carbon, total nitrogen, and pH of *E. crusgalli* and *D. sanguinalis*

杂草 Weed	处理 Treatment	速效磷 AP (mg·kg <sup>-1</sup> )	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N (mg·kg <sup>-1</sup> )	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N (mg·kg <sup>-1</sup> )	全磷 TP (g·kg <sup>-1</sup> )	全碳 TC (g·kg <sup>-1</sup> )	全氮 TN (g·kg <sup>-1</sup> )	pH
<i>E. crusgalli</i>	Ec	7.09±0.10a	7.93±0.24a	10.97±0.21b	0.617±0.007a	13.97±0.11a	1.28±0.01ab	6.52±0.06ab
	Ec_Ds	6.97±0.06a	7.62±0.15a	9.86±0.27c	0.606±0.003a	13.43±0.02b	1.25±0.01b	6.62±0.03a
	As <sub>1</sub> _Ec_Ds	6.40±0.08b	6.32±0.21b	9.77±0.17c	0.583±0.002b	14.05±0.17a	1.28±0.03ab	6.33±0.03b
	As <sub>2</sub> _Ec_Ds	6.03±0.05c	5.49±0.04c	10.32±0.17bc	0.556±0.004c	14.08±0.10a	1.32±0.01a	6.46±0.10ab
	As <sub>3</sub> _Ec_Ds	5.89±0.08c	4.45±0.09d	12.05±0.43a	0.560±0.003c	13.88±0.09a	1.32±0.01a	6.66±0.05a
<i>D. sanguinalis</i>	Ds	6.95±0.12a	9.74±0.35a	9.06±0.16c	0.598±0.003a	14.56±0.15a	1.32±0.01a	6.59±0.07b
	Ec_Ds	6.73±0.06a	6.65±0.21b	9.94±0.28b	0.589±0.002a	13.65±0.12b	1.31±0.02a	6.54±0.05bc
	As <sub>1</sub> _Ec_Ds	6.49±0.04b	6.05±0.09b	10.04±0.11b	0.565±0.002b	14.42±0.09a	1.31±0.01a	6.37±0.03c
	As <sub>2</sub> _Ec_Ds	6.18±0.05c	5.30±0.16c	11.36±0.25a	0.568±0.004b	13.94±0.09b	1.27±0.02a	6.53±0.03bc
	As <sub>3</sub> _Ec_Ds	5.99±0.04c	4.45±0.13d	10.40±0.13b	0.569±0.002b	13.91±0.02b	1.27±0.01a	6.80±0.08a

#### 2.4 不同种植处理对燕麦、稗草和马唐根际真菌多样性和群落组成的影响

土壤微生物的 Shannon 指数和 Chao1 指数分别用于评估多样性和丰富度。多样性分析结果(图 2)显示,在燕麦单种和燕麦杂草混种处理中,As<sub>2</sub>处理的燕麦根际真菌 Shannon 指数和 Chao1 指数显著高于 As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds 处理 ( $P<0.05$ ),分别提高了 1.5% 和 14.1%。对于稗草,单作处理的根际真菌 Shannon 指数和 Chao1 指数显著高于 As<sub>1</sub>\_Ec\_Ds 和 As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds 混作处理 ( $P<0.05$ ),且在 As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds 处理下,稗草根际真菌的 Shannon 指数有所上升,但 Chao1 指数无显著变化。对于马唐,混作处理中 As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds 处理下的 Shannon 指数和 Chao1 指数最高,表明该处理显著增加了马唐根际真菌的多样性和丰富度 ( $P<0.05$ )。

主成分分析(principal component analysis, PCA)和相似性分析(analysis of similarity, ANOSIM)检验结果表明,不同种植处理下 3 种植物根际土壤真菌群落的  $\beta$ 多样性存在显著差异 ( $P<0.05$ ,图 3)。基于 Bray-Curtis 距离的 PCA 分析显示,主要坐标分别解释了燕麦、稗草和马唐真菌群落总变异的 39.82%、48.82% 和 48.83%。燕麦单种处理(As<sub>1</sub>和 As<sub>2</sub>)与其混种处理在 PCA 中表现出明显的分离。对于稗草和马唐,Ec 和 Ds 单种处理与混种处理也表现出明显分离。

在科水平上,以 OTUs 丰度大于 1% 为标准,不同处理的真菌 OTUs 丰度表现出显著差异(图 4A~C)。真菌群落结构分析表明,真菌丰度受种间相互作用的显著影响,主要类群包括 Piskurozymaceae、毛壳科(Chaetomiaceae)、被孢霉科(Mortierellaceae)、赤壳科(Nectriaceae)、粪壳菌目未定科(Sordariales\_fam\_Incertae\_sedis)、Herpotrichiellaceae、木拉克酵母科(Mrakiaceae)、曲霉科(Aspergillaceae)和肉座菌科(Hypocreaceae)。对于燕麦的根际真菌群落,与 As<sub>1</sub>、As<sub>2</sub>和 As<sub>3</sub>处理相比,As<sub>1</sub>\_Ec\_Ds 和 As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds 处理显著降低了 Piskurozymaceae 和 Herpotrichiellaceae 的丰度 ( $P<0.05$ ),而 As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds 处理则显著增加了这两类真菌的丰度 ( $P<0.05$ ,图 4D)。在稗草根际真菌群落中,相较于 Ec 和 Ec\_Ds 处理,As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds 和 As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds 处理显著增加了被孢霉科和线黑粉菌科(Filobasidiaceae)的相对丰度,而曲霉科、丝膜菌科(Chaetosphaeriaceae)和毛孢壳科(Coniochaetaceae)则呈相反的趋势 ( $P<0.05$ ,图 4E)。对于马唐的根际真菌群落,相较于 Ds 和 Ec\_Ds 处理,As<sub>1</sub>\_Ec\_Ds、As<sub>2</sub>\_Ec\_Ds 和 As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds 处理显著 ( $P<0.05$ )提高了优势菌科被孢霉科、小囊菌科(Microascaceae)、黏毛菌科(Myxotrichaceae)和黄丝菌科(Cephalothecaceae)的相对丰度,而核盘菌目未定科(Hypocreales\_fam\_Incertae\_sedis)的相对丰度则显著 ( $P<0.05$ )降低(图 4F)。

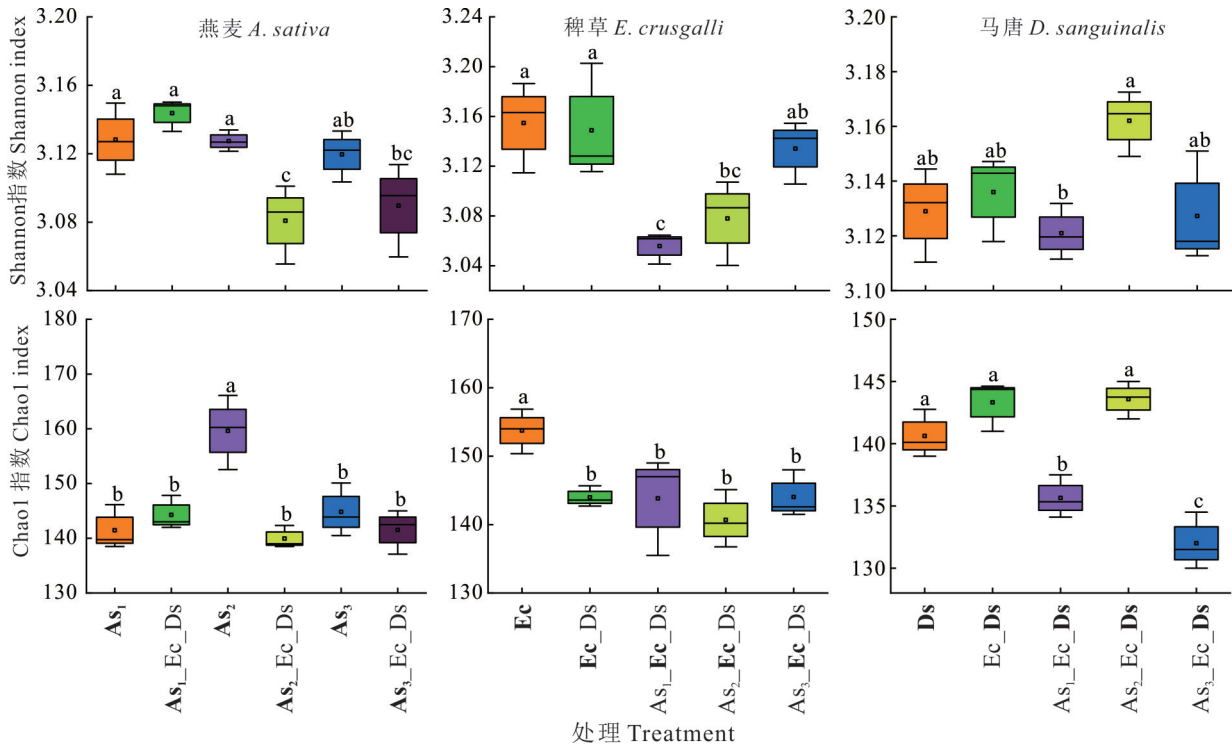


图2 不同种植处理下燕麦、稗草和马唐根际真菌多样性指数

Fig. 2 Diversity indices of soil fungal communities under various planting treatments for *A. sativa*, *E. crusgalli* and *D. sanguinalis*

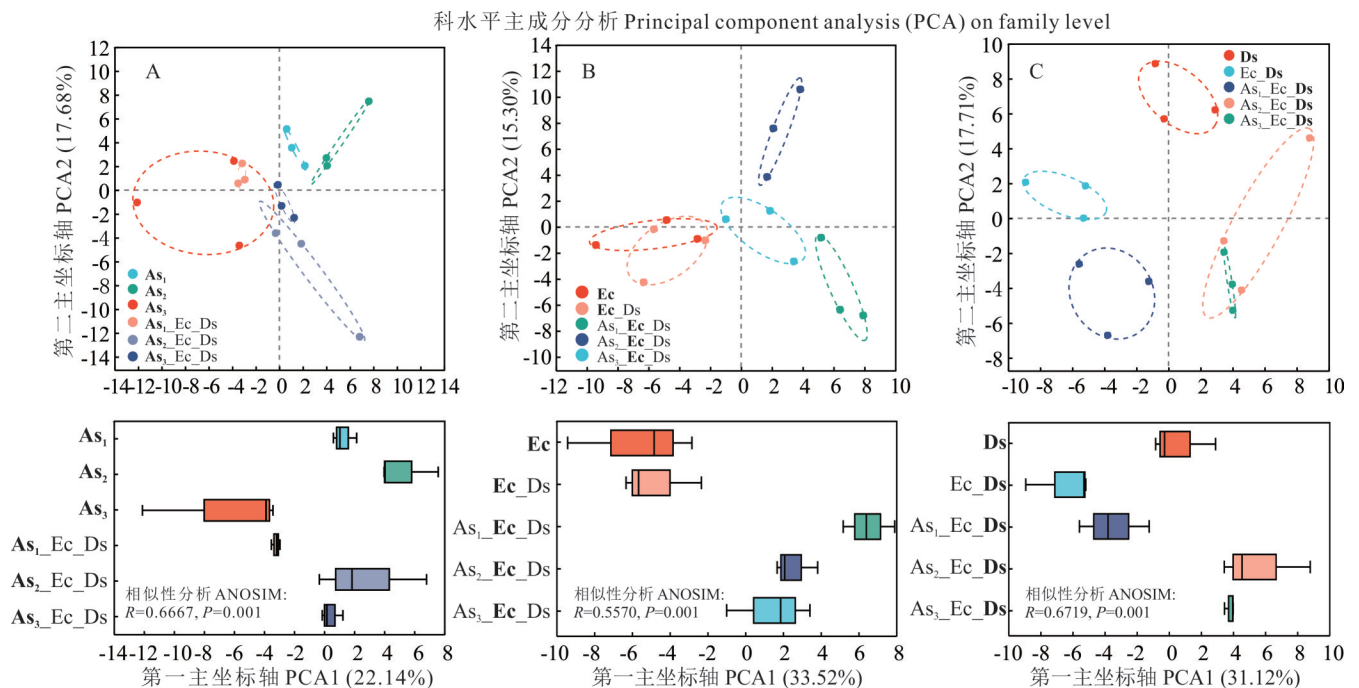


图3 不同种植处理下燕麦、稗草和马唐真菌群落的β多样性

Fig. 3 β-diversities of fungal family communities of the *A. sativa*, *E. crusgalli* and *D. sanguinalis* under various planting treatments

A: 燕麦 *A. sativa*; B: 稗草 *E. crusgalli*; C: 马唐 *D. sanguinalis*.

2.5 不同种植处理下稗草和马唐根际真菌群落与土壤理化因子的相关性

冗余分析(RDA)结果表明,土壤理化因子分别解释了稗草和马唐根际真菌群落方差变异的35.8%和52.9%(图5A,B)。Mantel检验显示,土壤pH和NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N含量对稗草根际真菌群落具有显著影响(P<0.05)。

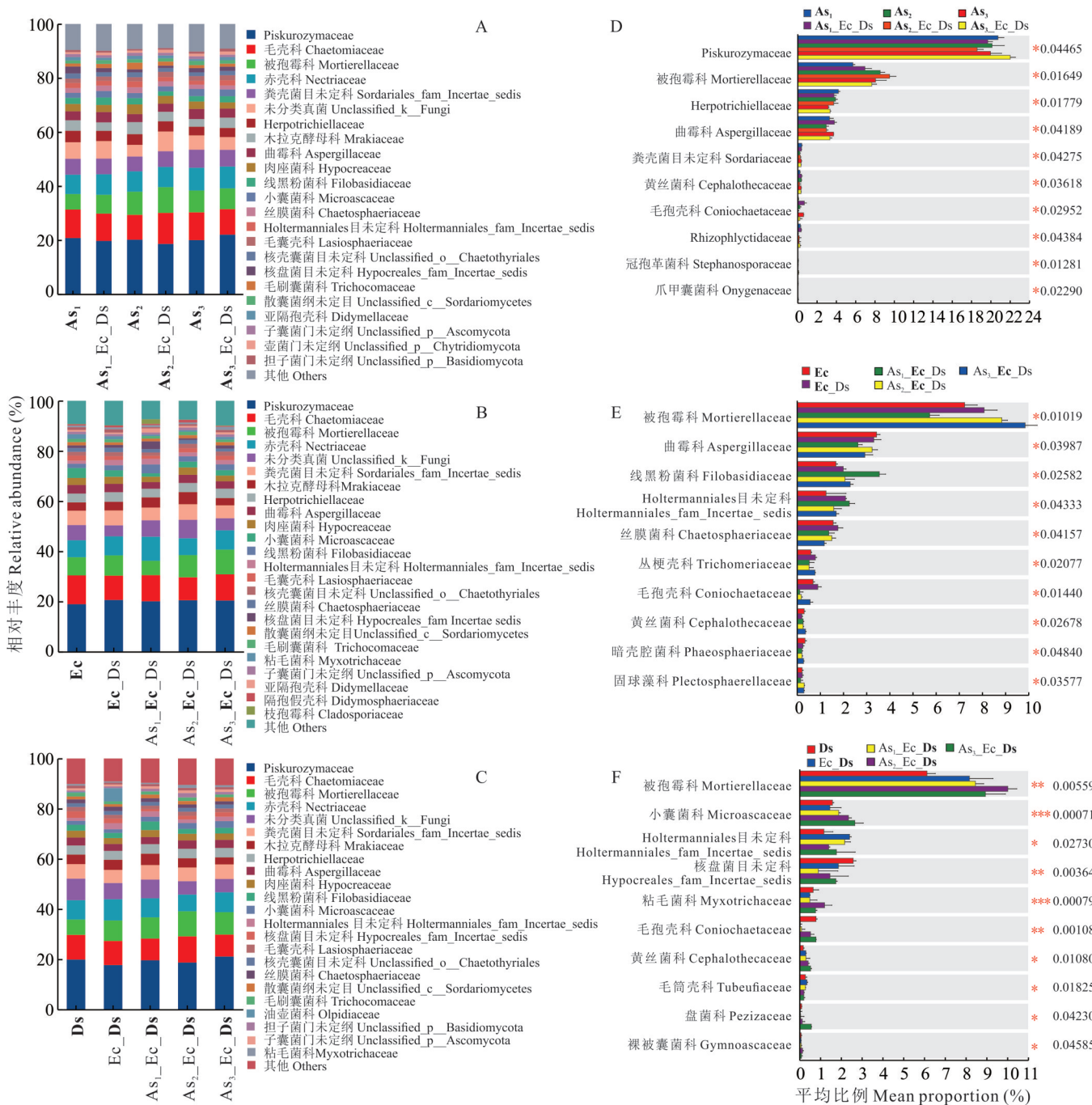


图 4 不同种植处理下燕麦、稗草和馬唐根际土壤真菌群落在科水平上的结构组成及优势科相对丰度差异

Fig. 4 Structural composition at the family level and the differences in the relative abundance of dominant families in the rhizosphere soil fungal communities of *A. sativa*, *E. crusgalli* and *D. sanguinalis* under different planting treatments

\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ; 下同 The same below; 基于 Tukey-Kramer 检验 Based on Tukey-Kramer test.

Spearman 相关性分析显示,土壤  $\text{NO}_3^-$ -N 含量与稗草根际被孢霉科和线黑粉菌科呈显著负相关( $P < 0.05$ ),而与丝膜菌科呈显著正相关( $P < 0.05$ ,图 5C)。此外,pH 与稗草根际被孢霉科和毛孢壳科均呈显著正相关( $P < 0.05$ )。

土壤  $\text{NO}_3^-$ -N、AP 和 TC 含量对馬唐根际真菌群落具有显著影响( $P < 0.05$ )。Spearman 相关分析显示,馬唐根际的被孢霉科、小囊菌科和黄丝菌科与土壤  $\text{NO}_3^-$ -N、AP、TN 和 TP 含量呈显著负相关( $P < 0.05$ ),但与  $\text{NH}_4^+$ -N 含量呈显著正相关( $P < 0.05$ )。核盘菌目未定科与土壤  $\text{NO}_3^-$ -N 和 TP 含量呈显著正相关( $P < 0.05$ ,图 5D)。

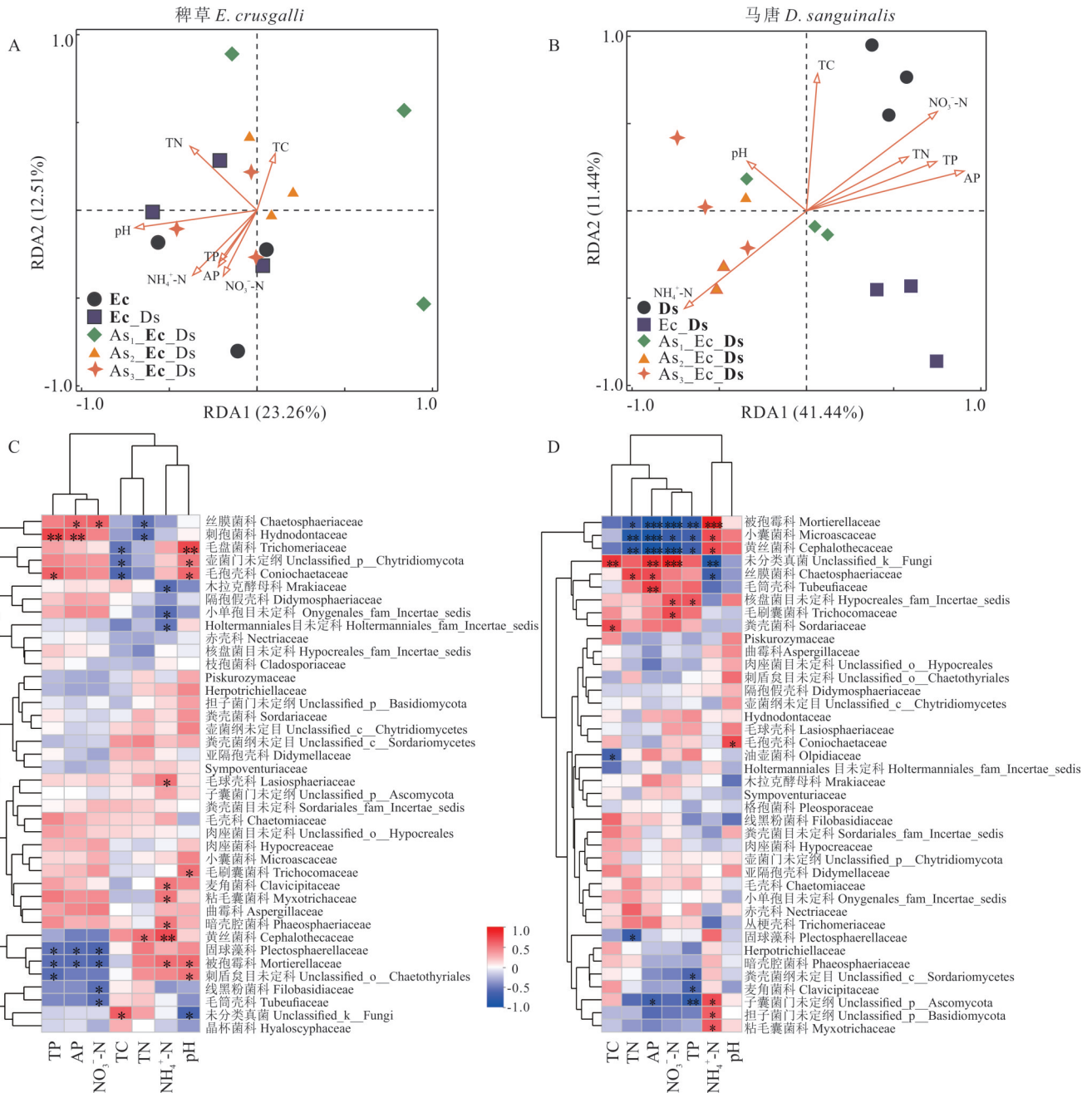


图5 不同种植处理下稗草和马唐根际土壤真菌在科水平上的群落结构与土壤理化因子的冗余分析(RDA)和Spearman相关性分析

Fig. 5 Redundancy analysis (RDA) and Spearman correlation analysis of fungal community structures at the family level in the rhizosphere soils of *E. crusgalli* and *D. sanguinalis* under different planting treatments

TP: 全磷 Total phosphorus; AP: 速效磷 Available phosphorus; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N: 硝态氮 Nitrate nitrogen; TC: 全碳 Total carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N: 氨态氮 Ammonium nitrogen.

2.6 不同种植处理对稗草和马唐根际土壤真菌功能类群的影响

通过 FUNGuild 对真菌功能进行预测分类(图6),样本的真菌群落主要分为3类基本营养型和4类交叉营养型。对于稗草根际真菌,不同种植处理中,燕麦+稗草+马唐混种处理的共生营养型真菌相对丰度显著高于 Ec\_Ds 处理,且在 As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds 处理中相对丰度达到最大值;相反,病理-腐生营养型真菌在混种处理中的相对丰度低于 Ec\_Ds 处理,As<sub>3</sub>\_Ec\_Ds 处理中相对丰度最低。病理-共生营养型和病理-腐生-共生营养型真菌均在 As<sub>1</sub>\_Ec\_Ds 处理中相对丰度最低,相比 Ec\_Ds 处理,分别显著降低了 13.0% 和 5.4% (P<0.05),但随着燕麦种植

密度的增加逐渐上升;相反,腐生营养型真菌在  $As_1\_Ec\_Ds$  混种处理中的相对丰度显著高于  $Ec\_Ds$ ,增加了3.3% ( $P < 0.05$ ,图6A)。对于马唐根际真菌,不同种植处理中,燕麦+稗草+马唐混种处理的病理营养型真菌相对丰度显著低于  $Ec\_Ds$  处理,其中  $As_2\_Ec\_Ds$  处理的相对丰度最低,相比  $Ec\_Ds$  显著降低了11.1% ( $P < 0.05$ )。共生营养型真菌在  $As_1\_Ec\_Ds$  处理中相对丰度最大,相比  $Ec\_Ds$  处理,显著增加了14.3% ( $P < 0.05$ ),但随着燕麦密度的增加而逐渐减少。与  $Ds$  处理相比,腐生营养型真菌的相对丰度随燕麦种植密度增加而降低,在  $As_3\_Ec\_Ds$  处理中,其相对丰度最小。病理-腐生-共生营养型真菌相对丰度随燕麦种植密度增加而增加(图6B)。

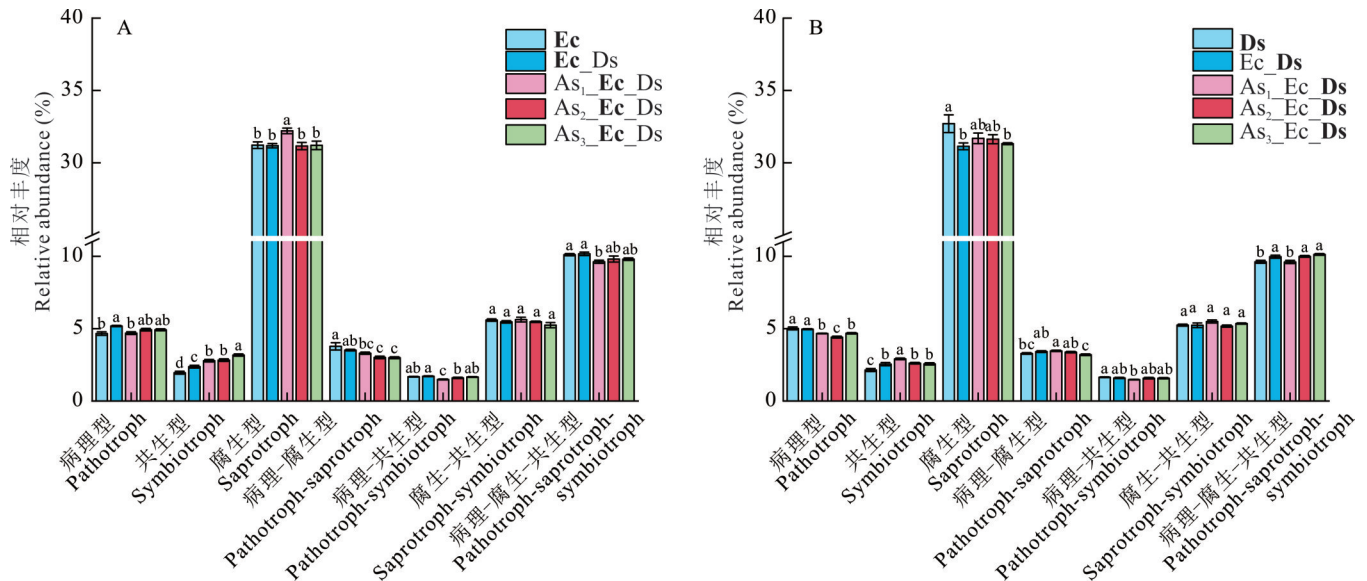


图6 不同种植处理下稗草(A)和马唐(B)土壤真菌功能类群不同营养模式真菌相对丰度差异

Fig. 6 Differences in the relative abundance of fungi from different nutritional modes within soil fungal functional groups of *E. crusgalli* (A) and *D. sanguinalis* (B) under different planting treatments

### 3 讨论

#### 3.1 不同燕麦种植密度对杂草生长的影响

目前,通过调控饲草作物种植密度以抑制杂草的发生与侵占,已成为杂草综合管理的重要研究领域之一<sup>[24]</sup>。本研究表明,随着种植密度的增加,燕麦在与杂草的竞争中显著提升了竞争优势。高密度种植能够促进作物冠层的快速生长,例如显著增加株高和叶面积指数,从而提高对光合有效辐射的截获量。同时,作物冠层的生长还增强了远红光对邻近杂草的反射,进一步抑制了杂草的光合作用和生长<sup>[25-26]</sup>。此外,已有研究显示,增加种植密度可有效提升作物对杂草的竞争力,例如在大豆(*Glycine max*)<sup>[27]</sup>和荞麦<sup>[24]</sup>种植系统中,增加种植密度显著抑制了杂草的生长。在自然环境中,杂草依赖截获足够的光合有效辐射进行光合作用,以维持其快速生长和侵占能力<sup>[28]</sup>。然而,在荫蔽胁迫下,杂草会触发荫蔽回避综合征,通过消耗光合同化物诱导一系列形态和生理代谢的适应性调整。尽管这一过程提升了杂草的生存能力,但也降低了其生物量和竞争力<sup>[29]</sup>。

#### 3.2 不同燕麦种植密度对杂草根际真菌群落组成、多样性和相对丰度的影响

本研究通过高通量 Illumina MiSeq 测序分析,评估了在单种或混作条件下杂草根际真菌的多样性、相对丰度及功能预测。研究结果表明,相较于稗草或马唐单种处理,燕麦+稗草+马唐的混种处理显著降低了杂草根际真菌群落的丰富度(Chao1 指数),燕麦种植密度  $480 \text{株} \cdot \text{m}^{-2}$  表现出更强的抑制作用。已有研究指出,杂草的组成与其对根际土壤微生物群落的调控能力密切相关<sup>[30]</sup>。这种差异可能源于物种间相互作用引发的土壤微环境变化,从而影响土壤真菌群落的结构和功能<sup>[31]</sup>。燕麦与杂草的竞争导致植被覆盖和根际模式的异质性,进而影响土壤

特性及其相关的微生物群落。本研究的主成分分析结果显示,与杂草单种处理相比,混种处理下的杂草真菌群落结构表现出显著分离。这可能是由于植物间的特定相互作用改变了土壤真菌群落结构,例如玉米(*Zea mays*)与鬼针草(*Bidens pilosa*)的竞争研究揭示了这种变化机制<sup>[32]</sup>。在本研究中,与燕麦竞争的杂草根际真菌群落发生了显著变化,这可能是由于微生物从邻近的燕麦根际扩散至杂草,或竞争导致通常与杂草共生的菌群减少或被替代<sup>[33]</sup>。此外,特定邻近植物可能通过触发复杂的生化过程,改变根系分泌物的种类和数量,从而影响特定微生物群落的招募,最终改变根际微生物群落结构<sup>[34]</sup>。根系分泌物不仅为微生物提供生长所需的基质,还作为化学信号吸引或排斥特定微生物,在植物竞争环境下选择性地影响根际微生物群落<sup>[30]</sup>。燕麦冠层的荫蔽作用进一步抑制了杂草的光合作用,导致杂草根际分泌物中的碳源减少。这种碳源的减少削弱了根际土壤中依赖高碳源微生物的相互作用频率和强度<sup>[35]</sup>。

真菌群落结构分析表明,植物根际真菌群落的相对丰度受到特定植物及种间相互作用的显著影响。在提高燕麦种植密度的混播处理中,燕麦对马唐和稗草的抑制效果显著增强,这可能与根际真菌群落中有益真菌相对丰度的增加密切相关。研究显示,燕麦根际中木霉菌属(*Trichoderma*)的相对丰度增加,该菌属在生物防治中发挥着关键作用。例如,木霉菌属通过分泌水解酶类物质直接破坏病原菌细胞壁,减少病害的发生,从而改善作物的生长环境并增强其竞争优势<sup>[34]</sup>。在混播处理中,稗草和马唐根际被孢霉科真菌的相对丰度增加可能与菌种特性及宿主植物种植密度的差异有关,从而抑制杂草生长。被孢霉科真菌作为腐生菌,在土壤碳循环、磷溶解、脂质代谢及几丁质降解中发挥重要作用,能够促进植物养分的吸收和生长<sup>[36]</sup>。然而,在大豆系统中,被孢霉科真菌被视为一种优势病原菌<sup>[37]</sup>。Du等<sup>[38]</sup>的研究表明,从苜蓿(*Medicago sativa*)根际分离出的被孢霉菌(MXBP304菌株)对稗草和马唐的生长具有显著抑制作用,这可能与菌株和宿主植物间的种类差异有关。此外,线黑粉菌属(*Filobasidium*)真菌已被报道为某些植物的病原菌。在高密度燕麦种植中,稗草根际中该属病原真菌的相对丰度显著增加,可能威胁稗草的健康并进一步抑制其生长<sup>[39]</sup>。小囊菌科真菌包括腐生和植物病原真菌,燕麦高密度种植显著提高了马唐根际该类腐生真菌的相对丰度,同时也刺激了病原性真菌的生长,从而对马唐的生长形成抑制<sup>[40]</sup>。值得注意的是,高密度燕麦种植显著降低了稗草根际土壤中丝膜菌科和曲霉科腐生真菌的相对丰度,这可能限制了其降解纤维素、半纤维素、木质素和溶磷的能力,从而对土壤碳循环产生潜在的负面影响<sup>[41-42]</sup>。因此,增加燕麦种植密度可以减少稗草和马唐根际有益真菌的相对丰度,同时增加病原真菌的相对丰度,降低根际养分有效性,最终有效抑制杂草生长。

### 3.3 杂草根际真菌群落与环境因子的关系

土壤真菌群落的组成受到土壤理化性质、气候条件和植被类型的共同影响。本研究发现,与植物生长、抗病性及土壤健康相关的真菌类群与土壤化学性质之间存在显著的相关性。其中, $\text{NO}_3^-$ -N和 $\text{NH}_4^+$ -N是与真菌群落组成密切相关的主要环境因子。植物间的相互作用显著影响土壤中氮循环相关酶的活性及其基因表达<sup>[43]</sup>。研究结果表明, $\text{NO}_3^-$ -N和AP与马唐和稗草根际的被孢霉科真菌呈负相关。然而,在与燕麦竞争时,被孢霉科真菌的相对丰度显著增加,这可能是由于种间竞争促进了杂草根际被孢霉科真菌的富集,进而驱动土壤碳循环和有机质分解,释放更多养分以增强杂草的适应性<sup>[36]</sup>。相比之下,与燕麦竞争时,稗草根际的丝膜菌科和毛孢壳科腐生真菌的相对丰度有所下降。其中,丝膜菌科真菌与 $\text{NO}_3^-$ -N和AP呈正相关,该菌是参与凋落物和有机质分解的木质腐生真菌<sup>[41]</sup>。而TC与毛孢壳科真菌呈负相关,该菌是参与土壤碳循环的木质纤维素降解真菌<sup>[44]</sup>。此外,土壤pH是影响真菌群落组成的重要因素,不同微生物对酸碱环境的适应性存在显著差异。pH的变化不仅影响土壤养分的有效性,还直接作用于微生物的生理活动,进而改变真菌群落结构<sup>[45]</sup>。本研究发现,pH与稗草根际的被孢霉科和毛孢壳科真菌的相对丰度呈正相关,一些被孢霉科物种倾向于在酸性土壤中定殖,而另一些物种则更适应中性或钙质土壤的环境<sup>[46]</sup>。因此,燕麦竞争引起的杂草根际pH变化可能是导致被孢霉科真菌群落组成多样性变异的主要原因。

### 3.4 不同燕麦种植密度对杂草根际真菌群落营养型的影响

种植方式显著改变了土壤真菌群落的组成和结构,进而影响了其功能类群的分布。基于FUNGuild功能预测对杂草根际土壤真菌的功能注释结果显示,土壤真菌群落按营养方式可大致分为病理型、腐生型、共生型及4种复合营养型。病理型真菌主要通过依赖宿主获取营养,不仅抑制植物生长,还可能引发植物病害。植物间竞争可能通过促进病原菌的繁殖或抑制特定物种的营养循环,从而影响植物的生长<sup>[47]</sup>。本研究发现,增加燕麦种植密度降低了稗草和马唐根际土壤中腐生营养型真菌(如子囊菌门和担子菌门)的相对丰度。这种变化可能削弱土壤腐生真菌对植物残体和腐殖质的分解能力,从而限制杂草的养分吸收<sup>[48]</sup>。相反,随着燕麦种植密度的增加,稗草和马唐根际共生营养型真菌功能群的相对丰度有所提高。这可能是由于竞争限制了杂草根际养分的有效性,促进了部分共生型真菌(如丛枝菌根真菌)的繁殖,从而增强了植物对氮和磷的吸收能力<sup>[49]</sup>。在燕麦高密度种植条件下,马唐根际富集了更加稳定且难以杀灭的多级营养型(病理-腐生-共生)真菌,同时降低了单一病理营养型真菌的相对丰度。这表明,真菌通过多样化的营养策略来适应竞争环境中土壤的变化。当植物间竞争改变土壤环境时,根际真菌能够主动调整其营养策略,以适应环境条件的变化<sup>[50]</sup>。然而,基于FUNGuild的功能预测,部分OTU未能解析为定义的真菌功能群。这些未鉴定类群是否在种间竞争机制中发挥作用,仍需进一步研究。

## 4 结论

本研究通过盆栽试验探讨了不同燕麦种植密度对马唐和稗草生长及其根际真菌群落结构的影响。研究结果表明,随着燕麦种植密度的增加,杂草的生长和光合作用显著受到抑制。高密度燕麦种植显著降低了杂草根际有益真菌的相对丰度,同时增加了病原真菌的相对丰度,从而削弱了杂草的竞争能力。此外,土壤中的氮、磷含量以及pH值对真菌群落的组成和功能具有显著的调控作用。然而,盆栽试验的条件难以完全模拟田间复杂的生态系统。后续研究应在更复杂的田间环境中进行,特别是针对燕麦与多种杂草物种以及复杂杂草群落的竞争系统,以提高研究结果的广泛适用性。同时,还需进一步深入探讨根际真菌群落与杂草竞争力之间的关系,揭示真菌群落功能变化如何影响土壤生态系统及杂草生长的机制。总体而言,提高燕麦种植密度显著抑制了马唐和稗草的生长,并通过调控根际真菌群落实现了对杂草的有效防控。这不仅为杂草综合管理提供了重要的理论依据,也为促进可持续农业发展提供了科学依据。

## 参考文献 References:

- [1] Horvath D P, Clay S A, Swanton C J, *et al.* Weed-induced crop yield loss: a new paradigm and new challenges. *Trends in Plant Science*, 2023, 28(5): 567–582.
- [2] Zhang L L, Xu F, Li J W, *et al.* Advances on the mechanisms of weed resistance to herbicides. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2024, 26(4): 703–715.  
张玲玲, 徐凡, 李嘉文, 等. 杂草对除草剂抗性机理研究进展. *农药学学报*, 2024, 26(4): 703–715.
- [3] Li X J. Main problems and management strategies of weeds in agricultural fields in China in recent years. *Plant Protection*, 2018, 44(5): 77–84.  
李香菊. 近年我国农田杂草防控中的突出问题与治理对策. *植物保护*, 2018, 44(5): 77–84.
- [4] MacLaren C, Storkey J, Menegat A, *et al.* An ecological future for weed science to sustain crop production and the environment. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2020, 40(6): 24.
- [5] Xi N, Wu Y, Weiner J, *et al.* Does weed suppression by high crop density depend on crop spatial pattern and soil water availability? *Basic and Applied Ecology*, 2022, 61: 20–29.
- [6] Tang W, Li Z G, Guo H P, *et al.* Annual weeds suppression and oat forage yield responses to crop density management in an oat-cultivated grassland: a case study in Eastern China. *Agronomy*, 2024, 14(3): 583.
- [7] Olsen J M, Gripenrog H W, Nielsen J, *et al.* How important are crop spatial pattern and density for weed suppression by spring

- wheat? *Weed Science*, 2012, 60: 501–509.
- [8] Li C H, Sun D W, He C X, *et al.* Effects of planting density and row spacing on weed infestation and yield of buckwheat. *Journal of Weed Science*, 2018, 36(2): 19–24.  
李春花, 孙道旺, 何成兴, 等. 种植密度和行距对荞麦田杂草及荞麦产量的影响. *杂草学报*, 2018, 36(2): 19–24.
- [9] Colbach N, Munier-Jolay N, Dugou F, *et al.* The response of weed and crop species to shading. How to predict their morphology and plasticity from species traits and ecological indexes? *European Journal of Agronomy*, 2020, 121: 126158.
- [10] Trognitz F, Hackl E, Widhalm S, *et al.* The role of plant-microbiome interactions in weed establishment and control. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(10): 1–15.
- [11] Sun F, Zhao C C, He Q J, *et al.* Effects of fertilization and diversity of weed species on the soil microbial community. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(18): 6023–6031.  
孙锋, 赵灿灿, 何琼杰, 等. 施肥和杂草多样性对土壤微生物群落的影响. *生态学报*, 2015, 35(18): 6023–6031.
- [12] Li B C, Geng G, Li T, *et al.* Dynamics of soil properties and microbial communities by crop rotation length: unveiling the key factors for enhanced sugar yield. *Plant and Soil*, 2024, 501: 377–391.
- [13] Monteiro L C P, Diaz-Gallo C A, Matos C D C, *et al.* Rhizosphere microbial community changes due to weed-weed competition. *European Journal of Soil Biology*, 2024, 120: 103594.
- [14] Ghorbani R, Wilcoxon S, Koocheki A, *et al.* Soil management for sustainable crop disease control: a review. *Environmental Chemistry Letters*, 2008, 6: 149–162.
- [15] Jing J Y, Cong W F, Bezemer T M. Legacies at work: plant-soil-microbiome interactions underpinning agricultural sustainability. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(8): 781–792.
- [16] Zhao Y X, Yang H M. Effects of crop pattern, tillage practice and water and fertilizer management on weeds and their control mechanisms. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(8): 199–210.  
赵玉信, 杨惠敏. 作物格局、土壤耕作和水肥管理对农田杂草发生的影响及其调控机制. *草业学报*, 2015, 24(8): 199–210.
- [17] Menalled U D, Bybee-Finley K A, Smith R G, *et al.* Soil-mediated effects on weed-crop competition: elucidating the role of annual and perennial intercrop diversity legacies. *Agronomy*, 2020, 10(9): 1373.
- [18] Hou L Y, Zhu Z Y, Yang J, *et al.* Current status, problems and potentials of forage oat in China. *Journal of Southwest Minzu University (Natural Science Edition)*, 2019, 45(3): 248–253.  
侯龙鱼, 朱泽义, 杨杰, 等. 我国饲草用燕麦现状、问题和潜力. *西南民族大学学报(自然科学版)*, 2019, 45(3): 248–253.
- [19] Liu X M, Li J, Xu X, *et al.* Competitive effects of mung bean (*Vigna radiata* L.) on the growth of three dominant weeds in summer maize fields. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(5): 1324–1330.  
刘小民, 李杰, 许贤, 等. 绿豆与夏玉米田3种优势杂草的竞争效应. *生态学杂志*, 2021, 40(5): 1324–1330.
- [20] Yang C, Tang W, Sun J Q, *et al.* Weeds in the alfalfa field decrease rhizosphere microbial diversity and association networks in the North China Plain. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 840774.
- [21] Zhang L H, Song L P, Xu G, *et al.* Seasonal dynamics of rhizosphere soil microbial abundances and enzyme activities under different vegetation types in the coastal zone, Shandong, China. *Clean-Soil Air Water*, 2014, 42(8): 1115–1120.
- [22] Tang W, Guo H P, Baskin C C, *et al.* Effect of light intensity on morphology, photosynthesis and carbon metabolism of alfalfa (*Medicago sativa*) seedlings. *Plants*, 2022, 11(13): 3–18.
- [23] Bao S D. *Soil and agricultural chemistry analysis*. Beijing: China Agriculture Press, 2000.  
鲍士旦. *土壤农化分析*. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [24] Li C H, Zhang Y J, Huang J L, *et al.* Effects of different sowing methods and planting densities of buckwheat on weed occurrence and buckwheat yield. *Journal of Weed Science*, 2019, 37(3): 36–41.  
李春花, 张艳军, 黄金亮, 等. 荞麦不同播种方式和种植密度对田间杂草及荞麦产量的影响. *杂草学报*, 2019, 37(3): 36–41.

- [25] Weiner J. Weed suppression by cereals: Beyond ‘competitive ability’. *Weed Research*, 2023, 63(3): 133–138.
- [26] Roberts C D, Yost M A, Robins J G, *et al.* Oat companion seeding rate, herbicide, and irrigation effects on alfalfa stand establishment. *Agronomy Journal*, 2023, 115: 273–285.
- [27] Datta A, Ullah H, Tursun N, *et al.* Managing weeds using crop competition in soybean [*Glycine max* (L. )]. *Crop Protection*, 2017, 95: 60–68.
- [28] Fiorucci A S, Fankhauser C. Plant strategies for enhancing access to sunlight. *Current Biology*, 2017, 27(17): 931–940.
- [29] Sultan S E, Matesanz S. An ideal weed: plasticity and invasiveness in *Polygonum cespitosum*. *Annals of the New York Academy of Science*, 2015, 1360(1): 101–119.
- [30] Newberger D R, Minas I S, Manter D K, *et al.* Shifts of the soil microbiome composition induced by plant-plant interactions under increasing cover crop densities and diversities. *Scientific Reports*, 2023, 13: 17150.
- [31] Pérez-Jaramillo J E, Mendes R, Raijmakers J M. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. *Plant Molecular Biology*, 2016, 90: 635–644.
- [32] De Matos C D C, Pacheco M L C, Diaz G S A, *et al.* Changes in soil microbial communities modulate interactions between maize and weeds. *Plant and Soil*, 2019, 440: 249–264.
- [33] Sweeney C J, De Vries F T, Van Donnen B E, *et al.* Root traits explain rhizosphere fungal community composition among temperate grassland plant species. *New Phytologist*, 2021, 229: 1492–1507.
- [34] Zhao W, Yin Y L, Li S X, *et al.* Changes in soil fungal community composition and functional groups during the succession of alpine grassland. *Plant and Soil*, 2023, 484: 201–216.
- [35] Hugoni M, Luis P, Guyonnet J, *et al.* Plant host habitat and root exudates shape fungal diversity. *Mycorrhiza*, 2018, 28: 451–463.
- [36] Telagathoti A, Probst M, Peintner U. Habitat, snow-cover and soil pH, affect the distribution and diversity of Mortierellaceae species and their associations to bacteria. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 669784.
- [37] Guo N, Li L, Cui J Q, *et al.* Effects of *Funnelformis mosseae* on the fungal community in and soil properties of a continuously cropped soybean system. *Applied Soil Ecology*, 2021, 164: 103930.
- [38] Du T T, Qu X D, Wang Y B, *et al.* Rhizosphere *Mortierella* strain of alfalfa exerted weed growth inhibition by inducing expression of plant hormone-related genes. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1385992.
- [39] Hou S D, Zhang G P, Zhao W, *et al.* High oxygen shocking reduces postharvest disease and maintains satisfying quality in fresh goji berries during cold storage by affecting fungi community composition. *Foods*, 2023, 12(13): 2548.
- [40] Sandoval-Denis M, Gené J, Sutton D A, *et al.* Redefining *Microascus*, *Scopulariopsis* and allied genera. *Persoonia*, 2016, 36: 1–36.
- [41] Liu B, Dai Y, Cheng X, *et al.* Straw mulch improves soil carbon and nitrogen cycle by mediating microbial community structure and function in the maize field. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1217966.
- [42] Xiao C Q, Fang Y J, Chi R. Phosphate solubilization *in vitro* by isolated *Aspergillus niger* and *Aspergillus carbonarius*. *Research on Chemical Intermediates*, 2015, 41: 2867–2878.
- [43] Liao L R, Wang X T, Wang J, *et al.* Nitrogen fertilization increases fungal diversity and abundance of saprotrophs while reducing nitrogen fixation potential in a semiarid grassland. *Plant and Soil*, 2021, 465: 515–532.
- [44] Sun Q, Zhang P Y, Zhao Z X, *et al.* Continuous wheat/soybean cropping influences soybean yield and rhizosphere microbial community structure and function. *Agronomy*, 2023, 13: 28.
- [45] Tayyab M, Fallah N, Zhang C, *et al.* Sugarcane cultivar-dependent changes in assemblage of soil rhizosphere fungal communities in subtropical ecosystem. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, 29: 20795–20807.
- [46] Ning Q, Chen L, Jia Z, *et al.* Multiple long-term observations reveal a strategy for soil pH-dependent fertilization and fungal communities in support of agricultural production. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2020, 293: 106837.
- [47] Bezemer T M, Jing J, Bakx-Schotman J M T, *et al.* Plant competition alters the temporal dynamics of plant-soil feedbacks.

Journal of Ecology, 2018, 106(6): 2287–2300.

- [48] Wang Z Q, Zhang Z B, Li Q H, *et al.* Response characteristics of fungal communities in *Allium chinense* rhizosphere soil under different mulching treatments. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2024, 37(2): 258–267.  
王正强, 张政兵, 李清昊, 等. 不同覆膜处理下蒜头根际土壤真菌群落的响应特征. 西南农业学报, 2024, 37(2): 258–267.
- [49] Xie Y, Yan Y Y, Tian X W, *et al.* Effects of facility cultivation on soil fungal community structure and function in Ningxia. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(18): 8383–8396.  
谢祎, 闫元元, 田兴武, 等. 宁夏设施栽培对土壤真菌群落结构和功能的影响. 生态学报, 2024, 44(18): 8383–8396.
- [50] Rim S O, Roy M, Jeon J, *et al.* Diversity and communities of fungal endophytes from four *Pinus* species in Korea. Forests, 2021, 12(3): 302.