

研究报告

半夏间作生姜对产量、土壤酶活性和根际微生物群落结构的影响

刘晖^{1,2,3}, 郭清毅^{*1,2,3}, 寇明红^{1,2,3}, 武宝琴^{1,2,3}, 何春雨^{1,2,3}

1 甘肃中医药大学 药学院, 甘肃 兰州 730000

2 天然药用种质资源挖掘与新品种选育协同创新中心, 甘肃 兰州 730000

3 甘肃中医药大学 杏林百草园, 甘肃 兰州 730000

刘晖, 郭清毅, 寇明红, 武宝琴, 何春雨. 半夏间作生姜对产量、土壤酶活性和根际微生物群落结构的影响[J]. 微生物学通报, 2025, 52(4): 1600-1616.

LIU Hui, GUO Qingyi, KOU Minghong, WU Baoqin, HE Chunyu. *Pinellia ternata-Zingiber officinale* intercropping affects crop yields, soil enzyme activities, and rhizosphere microbial community structure[J]. Microbiology China, 2025, 52(4): 1600-1616.

摘要: 【背景】半夏的连作障碍已成为制约半夏产量与品质的重要影响因素。轮、间作耕作体系可有效地消减作物的连作障碍。【目的】探究利用半夏间作生姜的种植模式来缓解半夏连作障碍, 为消除半夏土壤连作障碍提供参考。【方法】以半夏间作生姜种植模式中的半夏和生姜根际土壤, 以及单作半夏和生姜的根际土壤为研究对象, 对不同种植方式下产量、土壤酶活性、土壤微生物群落特征及其之间的相互关系进行研究。【结果】当土地当量比(land equivalent ratio, LER)>1 时, 表明间作体系较 2 种作物单作有优势, 半夏间作生姜 LER 为 1.85, 说明半夏和生姜间作优势明显。间作半夏(BSB)较单作半夏(BX)处理的土壤过氧化氢酶、脲酶、蔗糖酶活性分别显著增加了 11.01%、25.05%、4.96%。间作生姜(BSS)较单作生姜(SJ)处理则增加了 5.02%、72.68%、19.75%。半夏间作生姜种植模式提高了半夏的根际微生物种类、物种丰富度和物种多样性。在真菌门水平, 相较于单作, 间作下子囊菌门(*Ascomycota*)的相对丰度降低, 被孢霉门(*Mortierellomycota*)的相对丰度升高; 在细菌门水平, 相较于单作, 间作下放线菌门(*Actinomycetota*)、变形菌门(*Proteobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)的相对丰度升高, 绿弯菌门(*Chloroflexota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)的相对丰度降低; 在真菌属水平, 间作处理减少了镰刀菌属(*Fusarium*)的相对丰度; 在细菌属水平, 节杆菌属(*Arthrobacter*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)的相对丰度均增加。Spearman 相关性分析表明: 被孢霉门的相对丰度与产量、土壤蔗糖酶呈显著正相关, 子囊菌门的相对丰度与产量呈显著负相关; 放线菌门、厚壁菌门(*Firmicutes*)

资助项目: 2020 科技厅中央引导项目(YDZX20206200002673); 甘肃省科技计划项目重点研发计划(23YFFAO027)

This work was supported by the 2020 Central Guidance Project of Science and Technology Department (YDZX20206200002673) and the Gansu Provincial Science and Technology Project Key Research and Development Plan (23YFFAO027).

*Corresponding author. E-mail: gqingyi242047@163.com

Received: 2024-07-12; Accepted: 2024-09-14; Published online: 2024-10-08

的相对丰度与土壤过氧化氢酶、脲酶呈正相关；绿弯菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门、浮霉菌门(*Planctomycetota*)、蓝藻(*Cyanobacteria*)的相对丰度与脲酶、蔗糖酶呈负相关。【结论】半夏间作生姜改变了土壤细菌群落结构，提高土壤酶活性和有益菌物种丰度，实现了半夏增产，可作为改善半夏连作障碍、提高产量的有效措施。

关键词：半夏；细菌和真菌群落；高通量测序；酶活性

***Pinellia ternata-Zingiber officinale* intercropping affects crop yields, soil enzyme activities, and rhizosphere microbial community structure**

LIU Hui^{1,2,3}, GUO Qingyi^{*1,2,3}, KOU Minghong^{1,2,3}, WU Baoqin^{1,2,3}, HE Chunyu^{1,2,3}

1 Pharmacy College of Gansu University of Chinese Medicine, Lanzhou 730000, Gansu, China

2 Collaborative Innovation Center of Natural Medicine Germplasm Resources Discovering and New Cultivars Breeding, Lanzhou 730000, Gansu, China

3 Xinglin Baicao Garden of Gansu University of Chinese Medicine, Lanzhou 730000, Gansu, China

Abstract: [Background] The continuous cropping obstacle has become a major factor limiting the yield and quality of *Pinellia ternata*. Rotation and intercropping can alleviate the continuous cropping obstacle. [Objective] To explore the *P. ternata-Zingiber officinale* intercropping pattern on continuous cropping obstacle and provide reference for eliminating the obstacle in the production of *P. ternata*. [Methods] The rhizosphere soil samples of *P. ternata* and *Z. officinale* in the intercropping pattern and those of the two crops in monoculture were collected. The crop yields, soil enzyme activities, soil microbial community characteristics, and their relationships under different planting patterns were explored. [Results] The land equivalent ratio (LER)>1 indicates that intercropping outperforms monoculture. In this study, the LER of intercropping was 1.85, indicating that intercropping had obvious advantages. The activities of catalase, urease, and sucrase in the soil of *P. ternata* in intercropping increased by 11.01%, 25.05% and 4.96%, respectively, compared with those in the soil planted with *P. ternata* alone and by 5.02%, 72.68% and 19.75%, respectively, compared with those in the soil planted with *Z. officinale* alone. Intercropping increased the microbial species, richness, and diversity in the rhizosphere soil of *P. ternata*. In terms of soil fungal phyla, intercropping decreased the relative abundance of *Ascomycota* and increased the relative abundance of *Mortierellomycota* compared with monoculture. In terms of soil bacterial phyla, intercropping increased the relative abundance of *Actinomycetota*, *Proteobacteria* and *Bacteroidetes*, and decreased the relative abundance of *Chloroflexota*, *Acidobacteriota* and *Gemmatimonadota*, compared with monoculture. At the fungal genus level, intercropping reduced the relative abundance of *Fusarium*. At the bacterial genus level, intercropping increased the relative abundance of *Arthrobacter*, *Sphingomonas* and *Bacillus*. Spearman correlation analysis showed that the relative abundance of *Mortierellomycota* was positively correlated with the yield and soil sucrase activity, while the relative abundance of *Ascomycota* was negatively correlated with the

yield. The relative abundance of *Actinomycetota* and *Firmicutes* was positively correlated with soil catalase and urease activities. The relative abundance of *Chloroflexota*, *Acidobacteriota*, *Gemmamimonadota*, *Planctomycetota* and *Cyanobacteria* was negatively correlated with soil urease and sucrase activities. **[Conclusion]** *P. ternata-Z. officinale* intercropping can change the soil bacterial community structure and improve soil enzyme activities and beneficial microorganism abundance, serving as an effective measure to alleviate the continuous cropping obstacle and increase the yield of *P. ternata*.

Keywords: *Pinellia ternata*; bacterial and fungal communities; high-throughput sequencing; enzyme activity

半夏(*Pinellia ternata*)是天南星科(Araceae)半夏属(*Pinellia*)的一种多年生草本植物，其块茎可作为药用，有润湿化痰、降逆止呕、消痞散结的作用^[1]。然而，由于国内外对半夏需求量的快速增加，加剧了对其野生资源的无序和掠夺式的采挖，野生资源受到严重破坏。不仅如此，在传统栽培中，因半夏具有自毒作用，半夏的连作障碍也成为了制约半夏产量与品质的影响因素。针对连作障碍问题，轮、间作耕作体系是我国现代生态种植中最常见的解决方法，可有效地消减作物的连作障碍^[2]。在现有的研究中常用玉米^[3]、小麦^[4]、蔬菜^[5]等作为半夏的间作作物，通过间作作物高大的株型来满足半夏对温暖、湿润和荫蔽生长环境的需求，提高了半夏的产量和品质。同时，间作可以通过不同作物根系间的相互接触，对根系分泌特性、土壤理化性质及土壤生物群落结构产生影响，缓解连作障碍的发生^[6]。还能改良微生物群落结构，增加土壤微生物多样性和活性，促进有益酶活性的增加和积累有效养分^[7]。

中药材与其他植物的合理间作通过发挥种间互补作用、种间促进作用及改善土壤微环境，可实现增加中药材产量和药效成分含量、提高土壤质量和改善生态环境等效益^[8]。由于不同中药材间作不同作物对根际土壤微生物的影响具有不可复制性^[9]，而有关半夏间作生姜如何

影响土壤酶活性和根际微生物群落的研究相对较少，因此本试验以半夏间作生姜的根际土壤为研究对象，针对其根际土壤酶活性及土壤微生物的变化规律开展研究，并探究二者之间的相关性，旨在为进一步缓解半夏连作障碍提供理论基础与科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃中医药大学杏林百草园试验基地(35°97'N, 103°95'E)，平均海拔1 844 m，属于温带半干旱气候，平均相对湿度62%，年平均气温为4~16℃，年平均降雨量为376.8 mm，无霜期120 d，地势狭长平缓，前茬作物为党参。供试植物半夏种茎来源于湖北省荆门市；供试生姜来源于山东，品种为‘山科2号’。

1.2 试验设计

本试验种植处理分为3种：单作半夏、单作生姜、半夏间作生姜，每种处理重复3次，共9个小区，小区面积为2 m×5 m。单作小区播种量为2 500 kg/hm²，间作小区播种量为1 250 kg/hm²。半夏与生姜4:3间作：半夏行距1.20 m、株距0.05 m、覆土5 cm；生姜株距0.40 m、覆土20 cm，半夏、生姜间隔60 cm，带状种植。样品种植时间为2023年5月，施肥采用田间常规处理，保持各个小区土壤肥力一致。

1.3 土壤样本采集

2023 年 10 月, 半夏全部倒苗后, 分别对间作半夏(BSB)、单作半夏(BX)、间作生姜(BSS)及单作生姜(SJ)的 4 种根际土壤进行采集。在每块小区中, 采用 5 点法采集 5 株半夏和生姜, 将根部的土壤抖落后, 使用无菌毛刷将附着在根部的土壤轻轻刷下, 接着把根际土壤混合起来并分为 2 份。一份用于微生物多样性分析; 一份用于根际土壤酶活性的测定。以 1 块小区的混合土壤作为 1 次重复, 采集的混合测定样品进行 3 次重复(来自 3 个小区)。收集根际土壤过程中, 所用工具均已进行灭菌处理, 收集人员均已佩戴手套。

1.4 产量、土地当量比(**land equivalent ratio, LER**)及偏土地当量比(**partial land equivalent ratio, PLER**)的测定

在半夏倒苗后, 对半夏进行采挖测产, 包括块茎和珠芽, 同时期采收各小区整株生姜, 采用 5 点取样法对每小区进行测产。

LER 是指同一农田中 2 种或 2 种以上作物间混作时的收益与各个作物单作时的收益的比率, 当 $LER>1$ 时, 表明间作体系相对于 2 种作物单作有优势, 提高了土地利用效率。PLER 是指间作中每种作物对于单作的生物学产量优势, 当 $PLER>F$ (F 为间作体系中所占面积比例, 本试验半夏的 F 值为 0.57, 生姜的 F 值为 0.43) 时为间作产量优势; 当 $PLER<F$ 时为间作产量劣势。LER 和 PLER 可以用来衡量间作优势。

$$LER=Y_{bi}/Y_{bs}+Y_{si}/Y_{ss} \quad (1)$$

$$PLER(b)=Y_{bi}/Y_{bs} \quad (2)$$

$$PLER(s)=Y_{si}/Y_{ss} \quad (3)$$

式中: Y_{bi} 和 Y_{si} 分别表示间作半夏和生姜的产量, Y_{bs} 和 Y_{ss} 分别表示单作半夏和生姜的产量, $PLER(b)$ 和 $PLER(s)$ 分别表示半夏和生姜的 PLER。

1.5 土壤酶活性的测定

土壤过氧化氢酶、脲酶、蔗糖酶活性的测定采用北京盒子生工科技有限公司酶活检测试剂盒完成。

1.6 土壤微生物多样性的测定

按照 E.Z.N.A.[®] Soil DNA Kit 的操作步骤提取土壤 DNA, 通过 NanoDrop2000 检测所提取 DNA 的浓度与纯度, 并运用 1% 琼脂糖凝胶电泳对 DNA 质量进行检测。使用带 barcode 的引物扩增细菌 16S rRNA 基因的 V3–V4 区, 引物为 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')^[10], 对真菌 ITS 的 ITS1 区进行扩增, 引物为 ITS1F (5'-CTTG GTCATTAGAGGAAGTAA-3') 和 ITS2R (5'-GCT GCGTTCTTCA-TCGATGC-3')^[11], 反应体系: 4 μL 5×FastPfu 缓冲液、2 μL 2.5 mmol dNTPs、0.4 μL FastPfu 聚合酶、10 ng 模板 DNA 0.8 μL 每个引物 (5 μmol) 的 3 份 20 μL 混合物。PCR 反应条件: 95 °C 3 min; 95 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 30 s, 35 个循环; 72 °C 10 min; 10 °C 保存。将 PCR 扩增片段纯化和定量分析后送至上海美吉生物医药科技有限公司采用 PE300 方法进行 Illumina 高通量测序。

1.7 数据分析

所有试验结果均进行 3 次生物学重复, 酶活性数据处理运用 SPSS 20.0 进行单因素方差分析, 数据分析在美吉生物云平台(<https://cloud.majorbio.com>)上进行, 借助 mothur 软件(<http://www.mothur.org/wiki/Calculators>)来计算 α 多样性指数; 通过采用基于 Bray-Curtis 距离算法的非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS), 对样本间微生物群落结构的相似性进行检验; 使用 Spearman 相关系数分析土壤酶活性和真菌、细菌门水平群落结构的相关性。

2 结果与分析

2.1 不同种植模式对半夏和生姜产量的影响

据表 1 所示, 半夏间作较半夏单作增产了 22%, 生姜间作较生姜单作减产了 37%。在半夏生姜间作体系中, 半夏和生姜的 PLER 分别为 1.22 和 0.63, 均大于 F。这表明在该间作模式中, 半夏、生姜均具有间作优势。此外, 半夏间作生姜体系的 LER 为 1.85, 因其大于 1, 说明半夏生姜间作模式的土地利用率高于 2 种作物单作。

2.2 半夏间作生姜种植模式下根际土壤酶活性特征

如表 2 所示, 相较于 BX, BSB 根际土壤的过氧化氢酶、脲酶、蔗糖酶的酶活性分别增加了 11.01%、25.05%、4.96%, BSB 的过氧化氢酶和脲酶活性显著高于单作($P<0.05$)。相较于 SJ, BSS 根际土壤的过氧化氢酶、脲酶、蔗糖酶的酶活性分别增加了 5.02%、72.68% 和 19.75%, BSS 的脲酶和蔗糖酶的酶活性显著高于 SJ ($P<0.05$)。

2.3 半夏间作生姜种植模式下根际土壤测序结果分析

对 4 个根际土壤样本进行测序, 共得到 904 657 条有效序列, 平均序列数在 67 449–81 297,

平均碱基数为 16 208 880–19 843 229, 样本平均长度为 234–252 bp。通过对不同处理的根际土壤中细菌 16S rRNA 基因的测序, 得到 732 892 条有效序列, 平均序列数在 55 585–65 965, 平均碱基数在 23 130 977–27 370 875, 样本平均长度在 414–416 bp。对于 4 种处理的真菌(图 1A)和细菌(图 1B), 其对应的稀疏曲线趋势逐渐平缓, 说明取样比较合理, 并且当前的测序深度足以反映出这 4 个样本所涵盖的微生物多样性。

2.4 半夏间作生姜种植模式下根际土壤 OTU 数

四种处理的 OTU 统计维恩图如图 2 所示, 单作半夏(BX)的真菌 OTU 总数为 852, 单作生姜(SJ)的真菌 OTU 总数为 871, 间作半夏(BSB)的真菌 OTU 总数为 821, 间作生姜(BSS)的真菌 OTU 总数为 857。其中, SJ、BSB、BX、BSS 各自特有的 OTU 数目分别为 214、211、187 和 241。其中 BSB 特有的 OTU 数比 BX 多 24, BSS 特有的 OTU 数比 SJ 多 27。半夏生姜间作增加了单作半夏(BX)、单作生姜(SJ)根际真菌的 OTU 数目; 对于单作半夏(BX)、单作生姜(SJ)、间作半夏(BSB)及间作生姜(BSS)而言, 其细菌 OTU 总数分别为 6 182、6 317、6 752 和 6 714。在这 4 个处理中, 共有的 OTU 数量为 2 807 个。其中, SJ、BSB、BX、BSS 各自特有的 OTU 数

表 1 不同种植模式下产量与土地当量比

Table 1 Yield to land equivalent ratio under different planting patterns

处理 Treatment	产量 Yield (kg/hm ²)		偏土地当量比 Partial land equivalent ratio		土地当量比 Land equivalent ratio
	半夏 <i>Pinellia ternata</i>	生姜 <i>Zingiber officinale</i>	半夏 <i>Pinellia ternata</i>	生姜 <i>Zingiber officinale</i>	
	单作 Sole cropping	2 741.87±203.82c	20 459.63±2 960.77a	/	/
间作 Intercropping	3 338.00±224.48c	12 900.00±2 685.14b	1.22	0.63	1.85

同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$). The same below.

表 2 半夏间作生姜种植模式下根际土壤酶活性特征(平均值±标准差)

Table 2 Characteristics of enzyme activity in rhizosphere soil under *Pinellia ternata-Zingiber officinale* intercropping (mean±SD)

处理	过氧化氢酶 Catalase (U/g)	脲酶 Urease (U/g)	蔗糖酶 Invertase (U/g)
BX	5.35±0.42b	207.05±8.93c	32.69±2.51b
BSB	5.94±0.04a	258.91±16.52b	34.31±1.55b
SJ	4.38±0.12c	180.23±8.93c	35.09±2.32b
BSS	4.60±0.06c	311.22±24.97a	42.02±1.15a

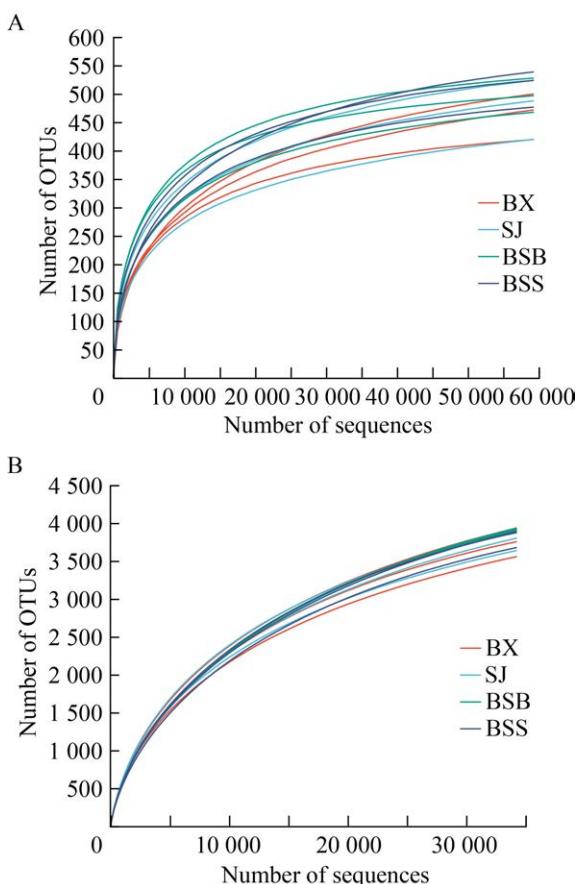


图 1 各处理中真菌(A)和细菌(B)的稀释曲线
BX: 单作半夏; SJ: 单作生姜; BSB: 间作半夏;
BSS: 间作生姜。下同。

Figure 1 Dilution curves of fungi (A) and bacteria (B) in each treatment. BX: Sole cropping *Pinellia ternata*; SJ: Sole cropping *Zingiber officinale*; BSB: Intercropping *Pinellia ternata*; BSS: Intercropping *Zingiber officinale*. The same below.

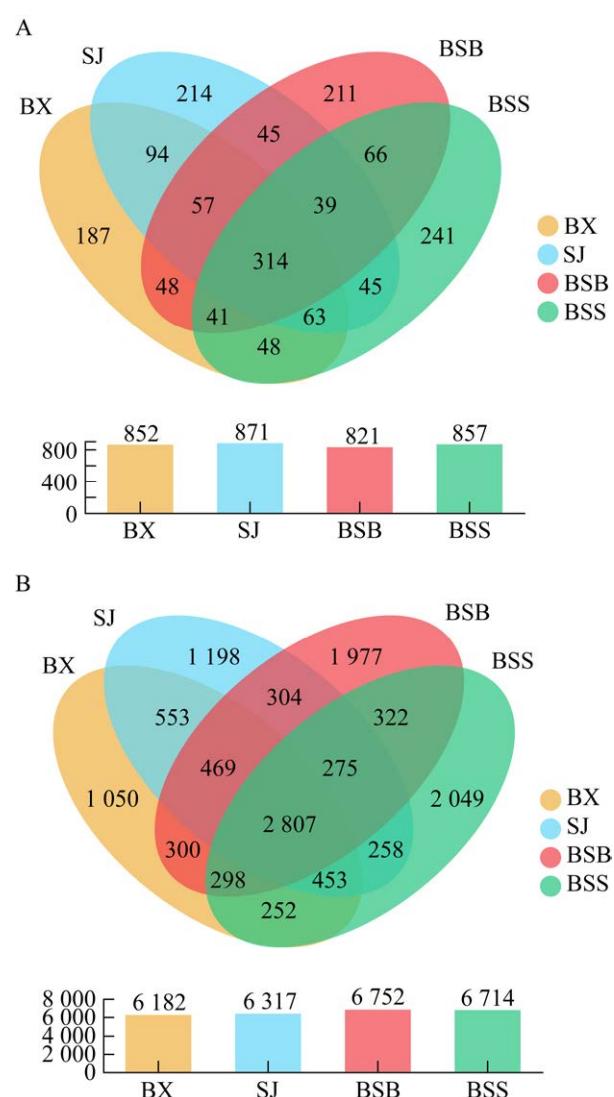


图 2 半夏间作生姜种植模式下根际真菌(A)和根际细菌(B)共有 OTU 的 Venn 图

Figure 2 Venn diagram of OTUs shared by rhizosphere fungi (A) and rhizosphere bacteria (B) under *Pinellia ternata-Zingiber officinale* intercropping.

目分别为 1 198、1 977、1 050、2 049。其中 BSB 特有的 OTU 数比 BX 多 927, BSS 特有的 OTU 数比 SJ 多 851。半夏生姜间作增加了单作半夏 (BX)、单作生姜 (SJ) 根际细菌的 OTU 数目。

2.5 半夏间作生姜种植模式下根际微生物多样性分析

各个处理的测序覆盖率为 99.86%–99.90%

之间, 这表明几乎所有的真菌序列都已被检测出来, 由此可见, 此次测序能够有效地反映出样本中真菌的真实状况。相较于 BX, BSB 的 ACE 指数提高了 0.96%, Chao1 指数和 Shannon 指数则提高了 0.21% 和 27.46% (表 3)。Simpson 指数降低了 68.77%, 说明 BSB 比 BX 的物种丰富度和物种多样性高。相较于 SJ, BSS 的 ACE 指数、Chao1 指数、Simpson 指数分别提高了 4.02%、1.79%、58.46% (表 3), Shannon 指数则降低了 5.82%, 说明 BSS 虽然降低了物种多样性, 但提高了物种丰富度。

不同处理根际土壤细菌多样性指数分析结果显示(表 4), 各处理的测序覆盖率达到 96.36%–96.57%, 说明绝大多数的细菌序列都已被测出, 测序可以有效反映样本中细菌的真实情况。从表 4 中可以看出, 相较于 BX, BSB 的 ACE 指数、Chao1 指数、Simpson 指数都有提高, 分别高了 3.91%、0.59%、114.35%。而 Shannon 指数则降低了 2.38%, 由此可知 BSB 降低了物种多样性, 提高了物种丰富度。BSS 与 SJ 相比, ACE 指数、Chao1 指数、Shannon

指数分别降低了 0.61%、4.49%、4.37%, Simpson 指数升高了 171.53%。因此, BSS 虽降低了物种的丰富度和多样性, 但群落中优势物种的集中度显著提升。

2.6 半夏间作生姜种植模式下根际土壤微生物细菌和真菌群落结构差异分析

NMDS 分析结果的优劣通常用 stress 表示, 具体表现为当 stress<0.2 时, 其图形有一定的解释意义; 当 stress<0.1 时, 则认为是一个好的排序; 当 stress<0.05 时, 则表示代表性很好。从图 3 可知, BX 和 BSB、SJ 和 BSS 中的真菌群落存在明显分离并且有显著差异(stress=0.068, P=0.007), 说明间作和单作的根际土壤的真菌群落之间差异较大; 而细菌群落的 NMDS 排序表明, 间作与单作之间也存在显著差异(stress=0.081, P=0.003)。说明间作处理均对生姜和半夏根际土壤微生物群落组成有显著影响。

2.7 半夏间作生姜种植模式下根际微生物门水平群落结构组成分析

基于门水平分析 4 种处理的根际真菌群落组成发现(图 4A), 3 大优势菌门为子囊菌门

表 3 半夏间作生姜种植模式下根际土壤真菌多样性指数

Table 3 Rhizosphere soil fungal diversity index under *Pinellia ternata-Zingiber officinale* intercropping

Item	BX	BSB	SJ	BSS
覆盖率 Coverage (%)	99.86	99.90	99.86	99.88
ACE 指数 ACE index	523.81±63.43a	528.83±23.22a	535.85±53.31a	557.42±40.71a
Chao1 指数 Chao1 index	527.47±64.73a	528.57±20.08a	542.09±56.14a	551.81±42.95a
香农指数 Shannon index	3.08±0.72b	3.92±0.26a	3.75±0.26ab	3.53±0.17ab
辛普森指数 Simpson index	0.20±0.18a	0.06±0.02a	0.06±0.03a	0.09±0.02a

表 4 半夏间作生姜种植模式下根际土壤细菌多样性指数

Table 4 Rhizosphere soil bacterial diversity index under *Pinellia ternata-Zingiber officinale* intercropping

Item	BX	BSB	SJ	BSS
覆盖率 Coverage (%)	96.50	96.36	96.49	96.57
ACE 指数 ACE index	4 928.220±288.87a	5 120.97±101.40a	4 962.78±182.34a	4 932.37±208.87a
Chao1 指数 Chao1 index	4 742.520±282.32a	4 770.37±85.87a	4 787.98±125.25a	4 572.97±168.92b
香农指数 Shannon index	6.880±0.10a	6.72±0.04ab	6.92±0.11a	6.61±0.13b
辛普森指数 Simpson index	0.004 3±0.000 1b	0.009 3±0.002 2ab	0.004 8±0.002 3b	0.013 1±0.004 2a

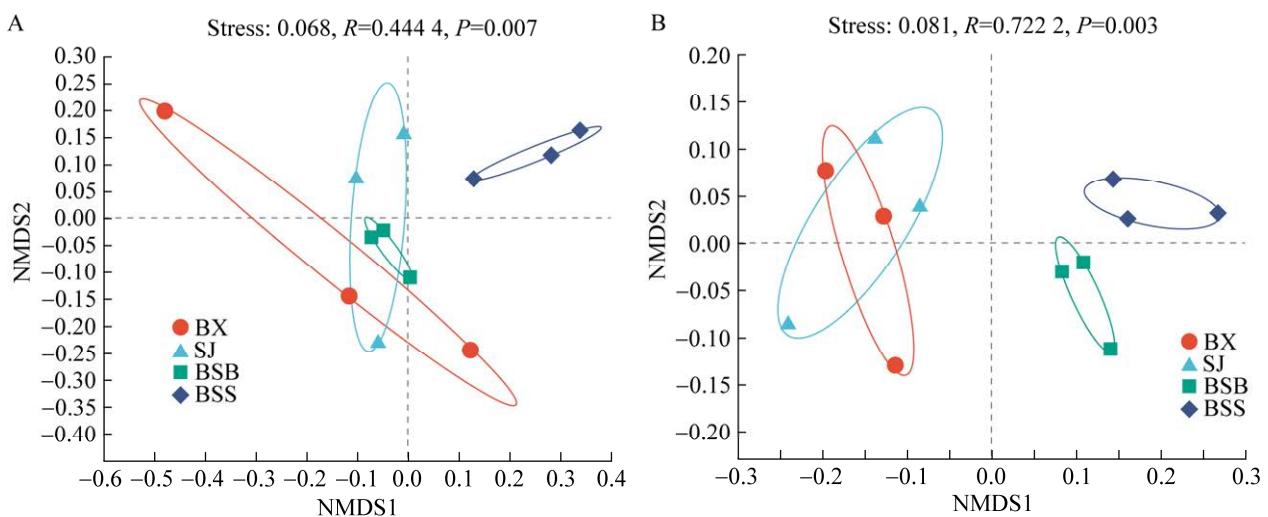


图 3 半夏间作生姜种植模式下根际土壤微生物群落在 OTU 水平的非度量多维尺度分析排序 A: 真菌; B: 细菌。

Figure 3 Non-metric multidimensional scaling ranking of rhizosphere soil microbial communities at OTU level under *Pinellia ternata*-*Zingiber officinale* intercropping. A: Fungus; B: Bacteria.

(Ascomycota)、被孢霉门(*Mortierellomycota*)、担子菌门(*Basidiomycota*)。其中, 子囊菌门占比分别为 BX 89.76%、BSB 88.67%、SJ 81.47%、BSS 78.63%; 被孢霉门占比分别为 BX 4.87%、BSB 7.22%、SJ 12.06%, BSS 16.21%; 担子菌门占比分别为 2.93%、1.83%、3.12%、2.31%。从子囊菌门的相对丰度来看, BSB 和 BSS 都比 BX 和 SJ 低了 1.21% 和 3.49%, 说明生姜间作半夏降低了子囊菌门和担子菌门的相对丰度。被孢霉门的相对丰度则显示 BSB 和 BSS 比 BX 和 SJ 高了 48.25% 和 34.41%, 说明生姜间作半夏提高了被孢霉门的相对丰度。

基于门水平分析 4 种处理的根际细菌群落组成发现(图 4B), 不同处理根际细菌的前两位为放线菌门(*Actinomycetota*)和变形菌门(*Proteobacteria*), 共占比为 26.73% 和 22.43%; 相对丰度排在第 3–6 位的依次为绿弯菌门(*Chloroflexota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)。

其中放线菌门均为 BX、BSB 的优势菌。相较于 BX, BSB 的放线菌门、变形菌门、拟杆菌门相对丰度都有不同程度的提高, 分别提高了 15.49%、26.17%、35.96%; 绿弯菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门的相对丰度则分别降低了 37.02%、31.93%、35.78%。变形菌门为 BSS 根际微生物的优势菌, 放线菌门为 SJ 根际微生物的优势菌。相较于 SJ, BSS 提高了放线菌门、变形菌门、拟杆菌门的相对丰度, 分别提高了 16.72%、45.35%、43.87%; 而降低了绿弯菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门的相对丰度, 分别降低了 44.53%、34.10%、46.57%。

2.8 半夏间作生姜种植模式下根际微生物在属水平群落结构组成分析

从表 5、图 5A 可看出, 相较于 BSB, BX 处理的优势真菌属有 16 个, 主要为 unclassified_f_Sporormiaceae (21.26%)、热带头梗霉属(*Cephaliophora*, 15.95%)、癣囊腔菌属(*Plectosphaerella*, 6.87%)、镰刀菌属(*Fusarium*,

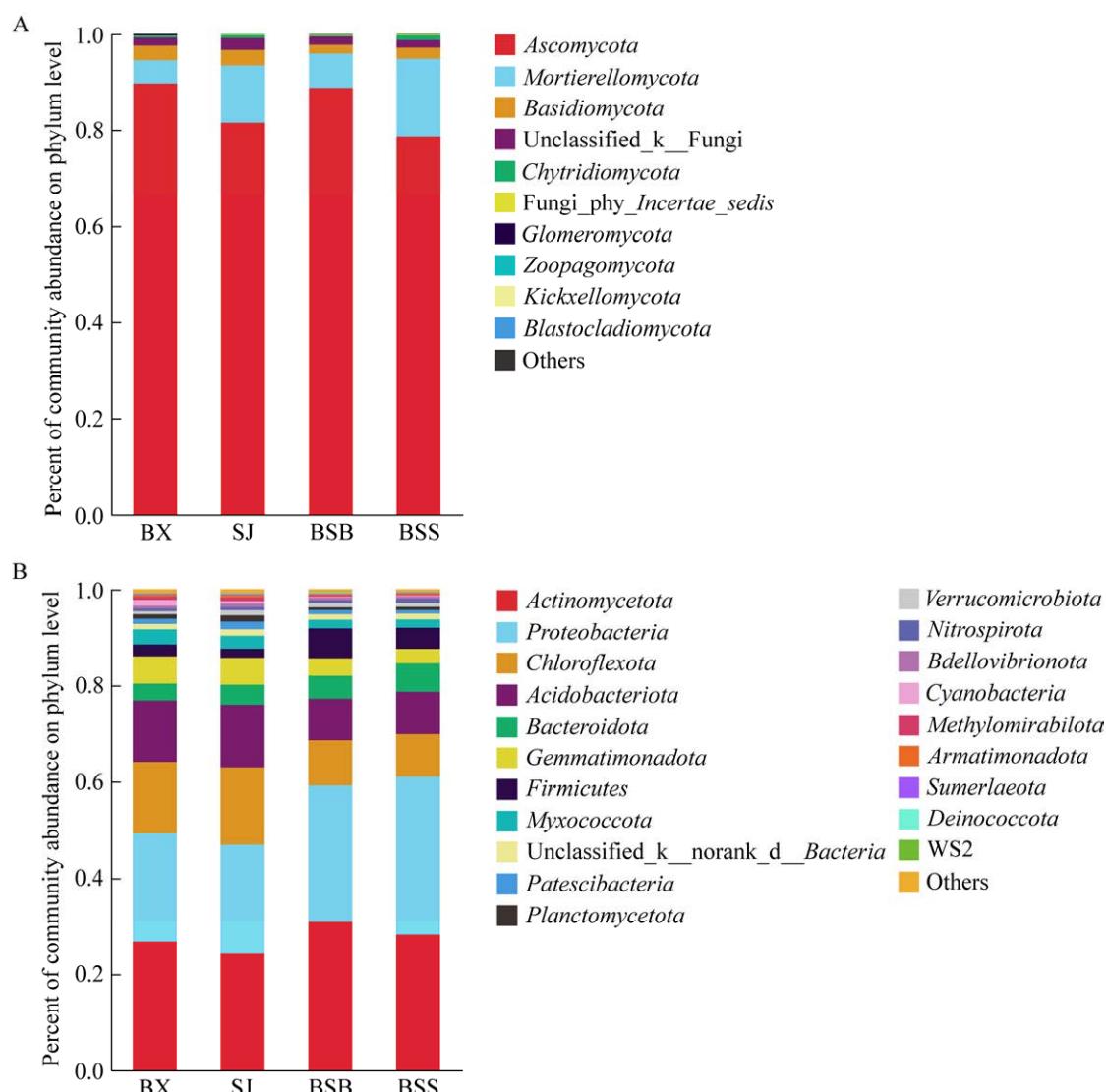


图 4 半夏间作生姜种植模式下根际真菌(A)和根际细菌(B)在门水平上的区别

Figure 4 The difference of rhizosphere fungi (A) and rhizosphere bacteria (B) at the phylum level in *Pinellia ternata-Zingiber officinale* intercropping.

5.22%)、被孢霉属(*Mortierella*, 3.60%)等, 而 BSB 处理的优势真菌属有 14 个, 主要为癣囊腔菌属(*Plectosphaerella*, 16.97%)、热带头梗霉属(*Cephaliophora*, 13.02%)、被孢霉属(*Mortierella*, 5.62%)、镰刀菌属(*Fusarium*, 5.10%)等, BSB 与 BX 相比, 癜囊腔菌属(*Plectosphaerella*)显著增高,BX 的 *Acaulium* 极少, BSB 有 4.19%, 热带头梗霉属(*Cephaliophora*)有所降低。

相较于 BSS, SJ 处理优势真菌属有 16 个, 为热带头梗霉属(*Cephaliophora*, 11.04%)、被孢霉属(*Mortierella*, 9.46%)、镰刀菌属(*Fusarium*, 8.81%)、癣囊腔菌属(*Plectosphaerella*, 8.37%)等; BSS 处理下具有 12 个优势真菌属, 为 *Musidium* (24.97%)、被孢霉属(*Mortierella*, 9.90%)、热带头梗霉属(*Cephaliophora*, 3.71%)、镰刀菌属(*Fusarium*, 3.68%)等。

表 5 半夏间作生姜种植模式下真菌优势属相对丰度

Table 5 Relative abundance of dominant fungi genera under *Pinellia ternata-Zingiber officinale* intercropping

Genus	BX (%)	SJ (%)	BSB (%)	BSS (%)
被孢霉属 <i>Mortierella</i>	3.60	9.46	5.62	9.90
热带头梗霉属 <i>Cephaliophora</i>	15.95	11.04	13.02	3.71
瓣囊腔菌属 <i>Plectosphaerella</i>	6.87	8.37	16.97	7.19
Unclassified_f_Chaetomiaceae	3.34	3.93	3.08	2.01
镰刀菌属 <i>Fusarium</i>	5.22	8.81	5.10	3.68
链格孢属 <i>Alternaria</i>	1.00	1.97	0.69	1.05
<i>Solicoccozyma</i>	0.99	0.80	1.16	1.04
Unclassified_k_Fungi	1.68	2.48	1.70	1.56
<i>Acaulium</i>	0.87	4.84	4.19	1.04
<i>Titaea</i>	1.22	3.89	1.41	0.50
<i>Bisifusarium</i>	2.22	3.55	3.88	0.85
<i>Musidium</i>	0.00	0.17	0.01	24.97
Unclassified_f_Mortierellaceae	0.71	1.76	0.98	2.03
Unclassified_f_Sporormiaceae	21.26	0.04	0.11	0.04
Unclassified_p_Aскомикота	1.26	0.49	2.25	0.58
Unclassified_f_Didymellaceae	1.91	1.66	0.73	0.75
毛壳属 <i>Chaetomium</i>	1.22	1.19	0.94	0.12
丛赤壳属 <i>Neonectria</i>	1.82	3.00	0.55	0.45
<i>Pseudombrophila</i>	0.08	0.22	1.09	0.00
<i>Cheilymenia</i>	1.67	1.08	3.02	2.07
异茎点霉属 <i>Paraphoma</i>	1.34	1.10	0.80	1.15
Unclassified_c_Sordariomycetes	0.27	0.75	1.75	2.95

不同处理的优势细菌属(除去物种丰度占比小于 0.01 的属后)在属水平上的差异如(图 5B、表 6)所示。在 BX 处理中, 存在优势细菌菌属 15 个, 包括节杆菌属(*Arthrobacter*, 5.03%)、norank_f_JG30-KF-CM45 (4.03%)、norank_f_Vicinamibacteriales (3.70%)、norank_f_norank_o_Vicinamibacteriales (3.62%)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*, 2.83%)等, BSB 处理优势细菌菌属有 14 个, 包括节杆菌属(*Arthrobacter*, 9.11%)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*, 4.85%)、norank_f_JG30-KF-CM45 (2.66%)、norank_f_norank_o_Vicinamibacteriales (2.31%)、norank_f_Vicinamibacteraceae (1.95%)等, 间作半夏 BSB 的优势菌属相较于单作半夏 BX 减少了 1 个属;

SJ 处理有 15 个优势细菌菌属, 包括节杆菌属(*Arthrobacter*, 5.57%)、norank_f_JG30-KF-CM45 (4.08%)、norank_f_norank_o_Vicinamibacteriales (3.56%)、norank_f_Vicinamibacteraceae (3.38%)、norank_f_Gemmimonadaceae (3.30%)等。BSS 处理优势细菌菌属有 13 个, 包括节杆菌属(*Arthrobacter*, 10.73%)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*, 5.06%)、norank_f_JG30-KF-CM45 (1.99%)、norank_f_norank_o_Vicinamibacteriales (2.46%)等。间作生姜 BSS 的优势菌属相较于单作生姜 SJ 减少了 2 个属。其中, 节杆菌属(*Arthrobacter*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、norank_f_JG30-KF-CM45、norank_f_Vicinamibacteraceae 为 4 种处理共有的细菌菌属。在不同处理中, 节

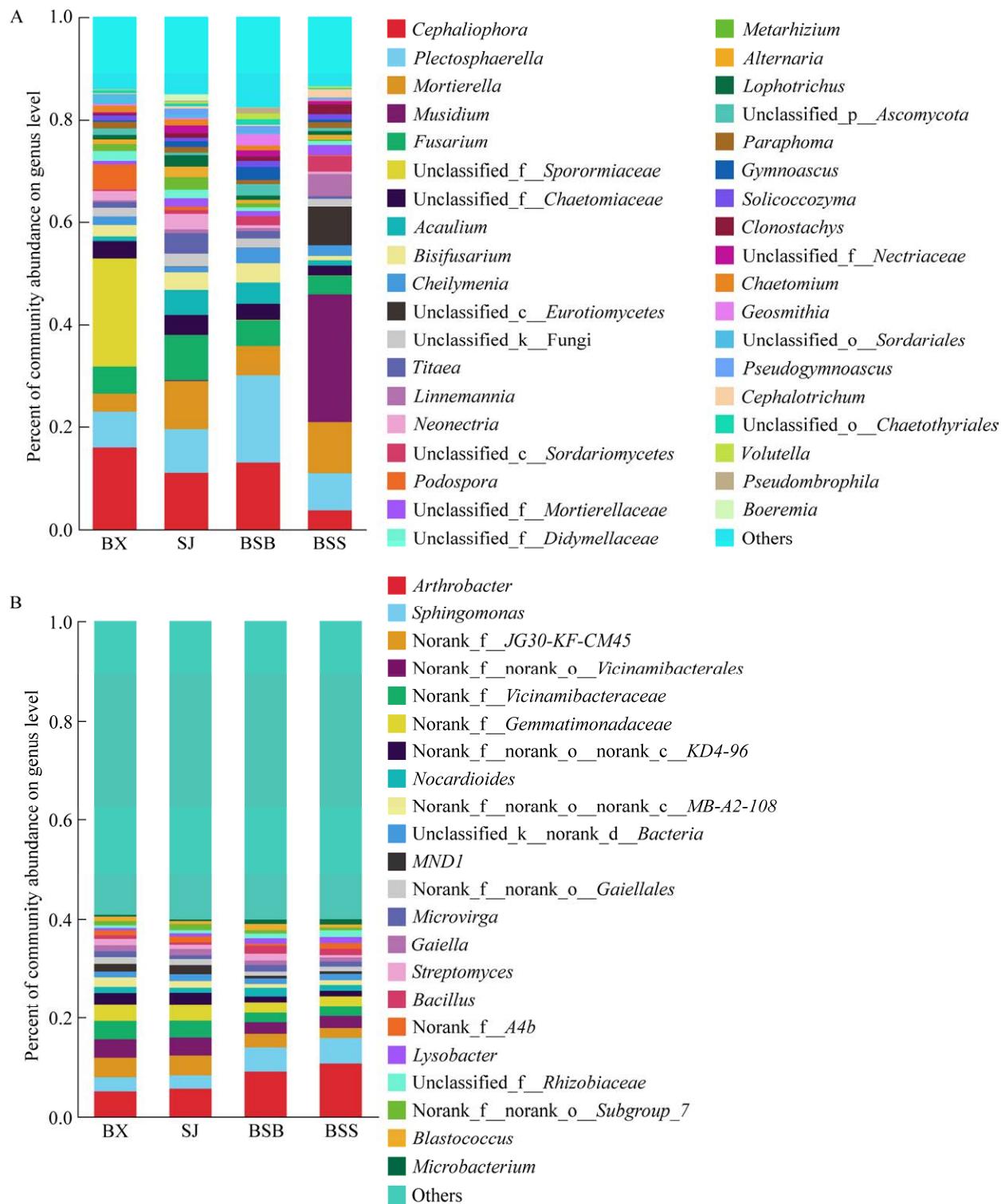


图 5 半夏间作生姜种植模式下根际真菌(A)和根际细菌(B)在属水平上的区别

Figure 5 The difference of rhizosphere fungi (A) and rhizosphere bacteria (B) at genus level under *Pinellia ternata*-*Zingiber officinale* intercropping.

表 6 半夏间作生姜种植模式下细菌优势属相对丰度Table 6 Relative abundance of dominant bacterial genera in *Pinellia ternata-Zingiber officinale* intercropping

Genus	BX (%)	BSB (%)	SJ (%)	BSS (%)
节杆菌属 <i>Arthrobacter</i>	5.03	9.11	5.57	10.73
Norank_f_norank_o_Vicinamibacteriales	3.62	2.31	3.56	2.46
鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i>	2.83	4.85	2.69	5.06
Norank_f_Vicinamibacteraceae	3.70	1.95	3.38	2.00
Norank_f_JG30-KF-CM45	4.03	2.66	4.08	1.99
Norank_f_Gemmamimonadaceae	3.37	2.14	3.30	2.04
Norank_f_norank_o_norank_c_KD4-96	2.34	1.22	2.42	1.12
<i>Gaiella</i>	1.24	0.93	1.29	0.81
类诺卡氏菌属 <i>Nocardioides</i>	1.28	1.76	1.04	1.20
Norank_f_norank_o_norank_c_MB-A2-108	1.93	0.78	1.35	0.98
<i>MND1</i>	1.58	0.54	1.85	0.52
Unclassified_k_norank_d_Bacteria	1.10	1.13	1.32	1.20
Norank_f_norank_o_Gaiellales	1.34	0.79	1.23	0.95
微枝形杆菌属 <i>Microvirga</i>	1.18	1.32	0.78	1.03
Norank_f_A4b	0.98	0.41	1.33	1.17
芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	0.71	1.62	0.45	1.30
Norank_f_norank_o_Subgroup_7	0.88	0.69	1.23	0.56
链霉菌属 <i>Streptomyces</i>	1.39	1.36	0.85	0.49
芽殖球菌属 <i>Blastococcus</i>	0.86	1.25	0.58	0.63
溶杆菌属 <i>Lysobacter</i>	0.51	1.20	0.64	1.33

杆菌属的相对丰度在 BSS 处理时处于最高水平，而在 BX 处理时为最低；鞘氨醇单胞菌属的相对丰度在 BSS 处理时处于最高水平，SJ 处理时为最低；norank_f_JG30-KF-CM45 的相对丰度在 SJ 处理时处于最高水平，BSS 处理时最低；norank_f_Vicinamibacteraceae 的相对丰度在 BX 处理时处于最高水平，BSB 处理最低。鉴于鞘氨醇单胞菌属和芽孢杆菌属属于常见的植物促生菌，它们相对丰度的增加表明间作改变了土壤中的优势菌属种类，并且对生长是有利的。

2.9 半夏间作生姜种植模式下产量、土壤酶活性与微生物门水平群落结构的相关性

不同处理产量、土壤酶活性、真菌门水平群落结构 Spearman 相关分析结果如图 6A 所示，被孢霉门的相对丰度与产量、土壤蔗糖酶呈显著正相关；子囊菌门与产量则呈显著负相

关。图 6B 为不同处理下土壤细菌门水平群落结构与土壤酶活性的 Spearman 相关分析结果，放线菌门相对丰度与土壤过氧化氢酶呈显著正相关。放线菌门、变形菌门、厚壁菌门的相对丰度与土壤脲酶呈显著正相关；绿弯菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门、黏菌门(*Myxococcota*)、髌骨菌门(*Patescibacteria*)、浮霉菌门(*Planctomycetota*)、蓝藻(*Cyanobacteria*)的相对丰度与土壤脲酶呈显著负相关。变形菌门、拟杆菌门与土壤蔗糖酶呈显著正相关，而芽单胞菌门与蔗糖酶呈负相关。

3 讨论

3.1 半夏间作生姜种植模式下根际土壤酶活性特征

土壤酶是生态系统物质循环和能量流动等生态过程中最活跃的生物活性物质，是土壤新陈代谢的重要促进因子，其与微生物共同推动

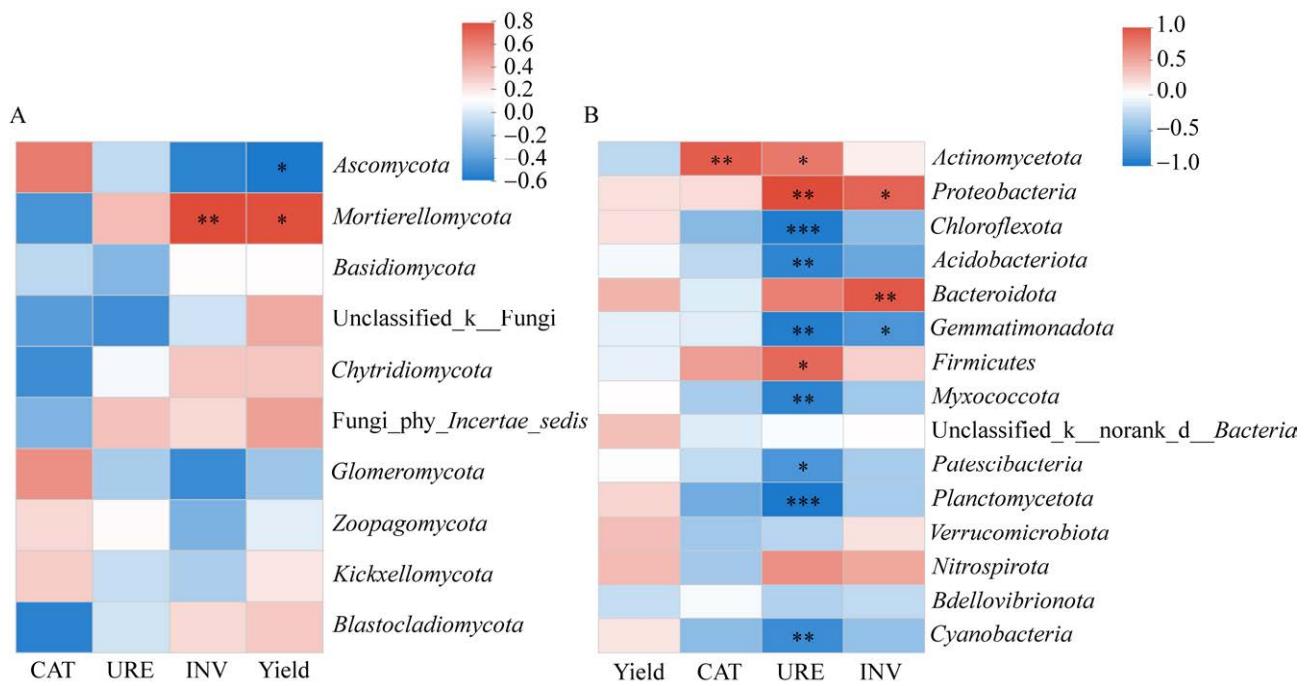


图 6 根际土壤真菌(A)和细菌(B)的功能组成与产量、土壤酶活性之间的关联分析 CAT: 过氧化氢酶; URE: 脲酶; INV: 蔗糖酶。

Figure 6 Correlation analysis between functional composition of inter-root soil fungi (A) and bacteria (B) and yield and soil enzyme activities. CAT: Catalase; URE: Urease; INV: Invertase. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$.

土壤的代谢过程^[12]。其中,过氧化氢酶可分解有害物质^[13],蔗糖酶参与土壤有机质降解^[14],脲酶参与氮元素转化过程^[15]。本试验表明,相较于单作,生姜间作显著提高了土壤过氧化氢酶、脲酶、蔗糖酶活性,这与半夏间作不同组合^[16]、甘蔗间作花生^[17]、玉米间作姜^[18]研究结果一致。其原因推测是由于半夏间作生姜时根系互作,促进了根际养分与微生物的形成^[19],生姜后期根须的腐化又可增加土壤中有机质含量,提高土壤肥力水平、熟化程度和蔗糖酶活性。王华等^[20]研究证实土壤有效氮含量与土壤微生物总量呈显著正相关。半夏间作生姜土壤微生物总量显著高于半夏单作,这也解释了为什么半夏间作生姜土壤脲酶含量显著高于半

夏单作。相较于半夏单作,半夏间作生姜提高了土壤过氧化氢酶活性,这是因为间作使作物代谢加强^[21],从而增强土壤过氧化氢酶活性。

3.2 半夏间作生姜种植模式对根际微生物多样性及群落特征的影响

土壤微生物是养分有效化的“转化器”、环境污染物的“净化器”及生态平衡的“稳定器”,是土壤功能的主要驱动者^[22]。许代香等^[23]发现与玉米、高粱和大豆间作能够提高微生物量碳氮含量,增强根际土壤微生物的活性,使微生物群落组成更加丰富。石悦等^[24]研究发现高丹草与黄芪间作模式提高了高丹草根际土壤细菌和真菌微生物丰度和多样性。本研究表明,间作处理提高了半夏根际微生物种类、物种丰富

度、物种多样性，与上述结果相同。这或许是由于微生物彼此之间以及微生物与土壤环境之间存在着复杂的作用关系而引起。本研究基于门、属水平的细菌和真菌分类，大体趋势来看，生姜间作后半夏根际土壤细菌数量上升的同时真菌数量下降，土壤微生物群落构成逐渐由真菌型转变为细菌型，与枣树与绿豆间作的结果一致^[25]。从真菌门水平上看，间作处理降低了子囊菌门和担子菌门的相对丰度。被孢霉门作为根际有益微生物，其相对丰度在生姜间作体系中也明显高于单作体系。董宇飞等^[26]研究表明辣椒轮间作处理后子囊菌门和担子菌门的相对丰度降低。在真菌群落结构方面，子囊菌门为土传枯萎病病原菌，对土壤的危害较大^[27]；间作处理缓解连作障碍的原因可能与抑制此类病原菌的发生有关。

从细菌门水平上看，不同处理根际细菌均以放线菌门、变形菌门、绿弯菌门、酸杆菌门、拟杆菌门、芽单胞菌门为优势菌门。间作处理后放线菌门、变形菌门、拟杆菌门的相对丰度增加，绿弯菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门的相对丰度减少，拟杆菌门细菌是土壤养分转化的重要贡献者^[28]。因此，相较于单作半夏根际土壤，间作生姜根际土壤也能获得更多的养分，这也可作为今后调控半夏土壤养分的一种方法。

从真菌属水平上看，半夏与生姜间作使得根际土壤中优势真菌属的种类及相对丰度有所减少。相较于单作，间作处理镰刀菌属的相对丰度均减少，镰刀菌属是半夏块茎腐烂病的真菌病原^[29]。因此，半夏和生姜间作，理论上能一定程度上减少半夏块茎软腐病的发病率。从细菌属水平上看，节杆菌属、鞘氨醇单胞菌属、norank_f_JG30-KF-CM45、

norank_f_Vicinamibacteraceae 是 4 种处理共有的优势细菌属。其中，节杆菌属和鞘氨醇单胞菌属的相对丰度显著增加，相较于单作，间作处理鞘氨醇单胞菌属、芽孢杆菌属的相对丰度均增加，鞘氨醇单胞菌属和芽孢杆菌属是常见的植物促生菌，该现象说明间作不仅改变了土壤中优势菌属的种类而且有利于单作作物的生长。

3.3 半夏间作生姜种植模式下产量、土壤酶活性与微生物门水平群落结构的相关性

土壤酶主要来自微生物、植物根际和部分动物，其中微生物是土壤酶产生的主要来源，其次是由植物根际活化土壤所分泌的酶^[30]，二者以不同的方式相互影响土壤微生态环境。本研究表明，间作显著提高了土壤过氧化氢酶、脲酶、蔗糖酶活性，被孢霉门的相对丰度与产量、土壤蔗糖酶呈显著正相关。被孢霉属作为对土壤生态和作物健康有益的腐生真菌，不但能很好地降解植物残枝败叶和芳香烃，而且可以促进作物对磷的吸收，对某些植物病原体和虫害具有防治作用^[31]。土壤蔗糖酶能够反映土壤中有机碳的转化及土壤呼吸强度^[32]。生姜间作使半夏败叶更好降解从而增加了土壤的呼吸强度，这是生姜间作半夏增产的部分原因。子囊菌门与病害有着密切关系^[33]，间作通过降低子囊菌门的相对丰度，从而减少半夏病害产生，使半夏产量增加。

放线菌门、厚壁菌门的相对丰度与脲酶呈正相关，厚壁菌门和放线菌门在抑制土壤病害中有着非常重要的作用，而从细菌门水平的相对丰度来看，半夏间作生姜显著提高了这 2 个菌门的相对丰度，这也是生姜间作后过氧化氢酶、脲酶活性显著提高的原因。绿弯菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门、黏菌门、浮霉菌门、

蓝藻的相对丰度与脲酶呈负相关。研究已证实绿弯菌门、酸杆菌门细菌属于寡营养性细菌，具有缓慢生长特性，一般生存于营养贫瘠的低肥力土壤^[34]。本研究表明间作有助于提升半夏根际微环境土壤肥力，从而使绿弯菌门、酸杆菌门、浮霉菌门减少，提高了过氧化氢酶和脲酶的酶活力。

4 结论

半夏间作生姜提高了土壤过氧化氢酶、脲酶和蔗糖酶活性，增加了半夏根际微生物土壤细菌 OTU、群落多样性和丰富度，通过土壤酶与微生物群落的相互作用增加了放线菌门、被孢霉门、厚壁菌门等有益菌的相对丰度，减少了绿弯菌门、酸杆菌门、浮霉菌门等相对丰度。这表明半夏间作生姜可以达到良好的生物改良半夏连作障碍的效果。

REFERENCES

- [1] 王光明, 周蓉. 半夏的中药药理研究进展[J]. 中医药导报, 2007, 13(2): 97-99.
WANG GM, ZHOU R. Progress in pharmacological studies of pinelliae Tuber[J]. Guiding Journal of TCM, 2007, 13(2): 97-99 (in Chinese).
- [2] 张国泰, 郭巧生, 王康才. 半夏生态研究[J]. 中国中药杂志, 1995, 20(7): 395-397, 446.
ZHANG GT, GUO QS, WANG KC. Ecological studies on growth of *Pinellia ternate* (Thunb.) Breit[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 1995, 20(7): 395-397, 446 (in Chinese).
- [3] 朱振兴, 包婉玉, 江林波, 钟淑梅, 马毅平, 舒少华. 半夏间作玉米对半夏生长及药材质量的影响[J]. 华中农业大学学报, 2020, 39(5): 85-92.
ZHU ZX, BAO WY, JIANG LB, ZHONG SM, MA YP, SHU SH. Effects of *Pinellia ternate*-corn intercropping on growth and medicinal quality of *Pinellia ternata*[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2020, 39(5): 85-92 (in Chinese).
- [4] 曲运琴, 姚勇, 任东植, 张福红. 晋南半夏与小麦玉米间套作模式研究[J]. 山西农业科学, 2012, 40(4): 357-360, 374.
QU YQ, YAO Y, REN DZ, ZHANG FH. Intercropping patterns of wheat/*Pinellia ternate*/corn in southern Shanxi[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2012, 40(4): 357-360, 374 (in Chinese).
- [5] 杭烨, 罗夫来, 赵致, 唐成林, 陈松树, 林洁. 不同间作模式下半夏产量及品质的综合评价[J]. 北方园艺, 2018(13): 132-140.
HANG Y, LUO FL, ZHAO Z, TANG CL, CHEN SS, LIN J. Comprehensive assessment of *Pinellia ternata* with different intercropping patterns on yield and quality[J]. Northern Horticulture, 2018(13): 132-140 (in Chinese).
- [6] 高圣华, 吕春晶. 间作缓解植株连作障碍机制的研究进展[J]. 园艺与种苗, 2023, 43(10): 98-100.
GAO SH, LÜ CJ. Advances in the mechanism of intercropping to alleviate continuous cropping obstacles in plants[J]. Horticulture & Seed, 2023, 43(10): 98-100 (in Chinese).
- [7] 何雅祺, 王鑫鑫, 张弛, 张瑞芳, 林智慧, 王红. 间作、套种模式在中药材栽培中的效应研究进展[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(4): 1077-1083.
HE YQ, WANG XX, ZHANG C, ZHANG RF, LIN ZH, WANG H. Research progress on the effects of intercropping and interplanting modes in the cultivation of Chinese medicinal materials[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2021, 37(4): 1077-1083 (in Chinese).
- [8] 唐艺玲, 雷晓青, 李雪芹, 周敏. 中药材与其他植物间作的效益及机理研究进展[J]. 中药材, 2019, 42(3): 693-697.
TANG YL, LEI XQ, LI XQ, ZHOU M. Journal of Chinese Medicinal Materials, 2019, 42(3): 693-697 (in Chinese).
- [9] 陈智裕, 马静, 赖华燕, 马祥庆, 吴鹏飞. 植物根系对根际微环境扰动机制研究进展[J]. 生态学杂志, 2017, 36(2): 524-529.
CHEN ZY, MA J, LAI HY, MA XQ, WU PF. Research advances in the mechanisms of plant root systems disturbance in rhizosphere micro-environment[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(2): 524-529 (in Chinese).
- [10] ZHANG SB, JIN YX, ZENG ZY, LIU ZZ, FU ZW. Subchronic exposure of mice to cadmium perturbs their hepatic energy metabolism and gut microbiome[J]. Chemical Research in Toxicology, 2015, 28(10): 2000-2009.
- [11] PIVATO B, SEMBLAT A, GUÉGAN T, JACQUIOD S, MARTIN J, DEAU F, MOUTIER N, LECOMTE C, BURSTIN J, LEMANCEAU P. Rhizosphere bacterial networks, but not diversity, are impacted by pea-wheat intercropping[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 674556.
- [12] FU ZD, ZHOU L, CHEN P, DU Q, PANG T, SONG C, WANG XC, LIU WG, YANG WY, YONG TW. Effects of maize-soybean relay intercropping on crop nutrient uptake and soil bacterial community[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2019, 18(9): 2006-2018.
- [13] 姜莉, 陈源泉, 隋鹏, 栾琛, 张敏, 汪洪焦, 李媛媛, 高旺盛. 不同间作形式对玉米根际土壤酶活性的影响[J]. 中国农学通报, 2010, 26(9): 326-330.
JIANG L, CHEN YQ, SUI P, LUAN C, ZHANG M, WANG HJ, LI YY, GAO WS. The rhizosphere soil enzyme activities of different corn intercropping

- system[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(9): 326-330 (in Chinese).
- [14] 陈浩, 魏立本, 王亚麒, 黄建国, 赵建, 张长华. 烤烟不同种植施肥模式对土壤养分、酶活性及细菌多样性的影响[J]. 南方农业学报, 2019, 50(5): 982-989.
- CHEN H, WEI LB, WANG YQ, HUANG JG, ZHAO J, ZHANG CH. Effects of different planting and fertilizing modes on soil nutrient, enzyme activity and bacterial diversity of tobacco[J]. Journal of Southern Agriculture, 2019, 50(5): 982-989 (in Chinese).
- [15] 王家豪, 王普昶, 赵丽丽, 陈超, 黄佳熊. 玉米行距对草田间作作物根围土壤酶活性的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2019(19): 103-110.
- [16] 杭烨, 罗夫来, 赵致, 唐成林, 林洁, 李前卫, 邓超. 半夏间作不同作物对土壤微生物、养分及酶活性的影响研究[J]. 中药材, 2018, 41(7): 1522-1528.
- HANG Y, LUO FL, ZHAO Z, TANG CL, LIN J, LI QW, DENG C. Effect of *Pinellia ternata* with different intercropping crops on soil microorganism, nutrient and enzyme activity[J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 2018, 41(7): 1522-1528 (in Chinese).
- [17] 陈海生, 秦昌鲜, 彭崇, 郭强, 唐利球, 陈远权, 韦持章, 覃潇敏. 甘蔗间作花生对根际土壤微生物种群及酶活性的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(3): 223-226.
- CHEN HS, QIN CX, PENG C, GUO Q, TANG LQ, CHEN YQ, WEI CZ, QIN XM. Effects of sugarcane intercropping with peanut on rhizosphere soil microbial community and enzyme activity[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(3): 223-226 (in Chinese).
- [18] 耿广东, 王忠平, 冯道友, 徐发友, 韦美才. 玉米与姜间作对土壤微生物和酶活性的影响[J]. 土壤通报, 2009, 40(5): 1104-1106.
- GENG GD, WANG ZP, FENG DY, XU FY, WEI MC. Effects of maize and ginger intercropping on the soil microorganisms and enzyme activities[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2009, 40(5): 1104-1106 (in Chinese).
- [19] LI QS, WU LK, CHEN J, KHAN MA, LUO XM, LIN WX. Biochemical and microbial properties of rhizospheres under maize/peanut intercropping[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2016, 15(1): 101-110.
- [20] 王华, 王辉, 赵青云, 庄辉发, 宋应辉, 朱自慧. 槟榔不同株行距间作香草兰对土壤养分和微生物的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(4): 988-994.
- WANG H, WANG H, ZHAO QY, ZHUANG HF, SONG YH, ZHU ZH. Influence of different planting spacing of Areca nut intercropping with *Vanilla* on soil microbes and nutrients[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2013, 19(4): 988-994 (in Chinese).
- [21] 荆孟贵, 赵俊英, 罗泽娇. 采用土壤水利用技术的冬小麦田土壤过氧化氢酶活性分析[J]. 水文地质工程地质, 2003, 30(2): 11-14.
- JIN MG, ZHAO JY, LUO ZJ. Analysis of soil catalase activity in winter wheat fields used different techniques of soil water utilization[J]. Hydrogeology & Engineering Geology, 2003, 30(2): 11-14 (in Chinese).
- [22] 孔亚丽, 秦华, 朱春权, 田文昊, 朱晓芳, 虞轶俊, 张均华. 土壤微生物影响土壤健康的作用机制研究进展[J]. 土壤学报, 2024, 61(2): 331-347.
- KONG YL, QIN H, ZHU CQ, TIAN WH, ZHU XF, YU YJ, ZHANG JH. Research progress on the mechanism by which soil microorganisms affect soil health[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61(2): 331-347 (in Chinese).
- [23] 许代香, 杨建峰, 苏杭, 翟建荣, 熹才, 赵龙刚, 郭彦军. 间作模式下作物根际土壤代谢物对微生物群落的影响[J]. 草业学报, 2023, 32(11): 65-80.
- XU DX, YANG JF, SU H, ZHAI JR, QI C, ZHAO LG, GUO YJ. Effect of the metabolites in rhizosphere soil on microbial communities of crop intercropping system[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(11): 65-80 (in Chinese).
- [24] 石悦, 房永雨, 刘拴成, 穆俊祥, 于新超, 卜令超, 田牧野. 高丹草/黄芪间作对高丹草根际土壤微生物多样性的影响[J]. 中国草地学报, 2023, 45(12): 130-137.
- SHI Y, FANG YY, LIU SC, MU JX, YU XC, BU LC, TIAN MY. Effects of Sorghum-sudangrass hybrid and *Astragalus membranaceus* intercropping on rhizosphere soil microbial community diversity[J]. Chinese Journal of Grassland, 2023, 45(12): 130-137 (in Chinese).
- [25] 白鹏华, 刘奇志, 张林林, 刘艳斌. 南疆土壤线虫及微生物对枣树与绿豆间作种植方式的响应[J]. 西北农业学报, 2015, 24(2): 104-110.
- BAI PH, LIU QZ, ZHANG LL, LIU YB. Response of soil nematode and microbes on jujube intercropping with mungbean in southern Xinjiang[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2015, 24(2): 104-110 (in Chinese).
- [26] 董宇飞, 吕相漳, 张自坤, 贺洪军, 喻景权, 周艳虹. 不同栽培模式对辣椒根际连作土壤微生物区系和酶活性的影响[J]. 浙江农业学报, 2019, 31(9): 1485-1492.
- DONG YF, LÜ XZ, ZHANG ZK, HE HJ, YU JQ, ZHOU YH. Effects of different cultivation patterns on soil microbial community and enzyme activity in continuous cropped pepper field[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2019, 31(9): 1485-1492 (in Chinese).
- [27] 郑立伟, 赵阳阳, 王一冰, 黄亚丽, 范凤翠, 刘胜尧. 不同连作年限甜瓜种植土壤性质和微生物多样性[J]. 微生物学通报, 2022, 49(1): 101-114.
- ZHENG LW, ZHAO YY, WANG YB, HUANG YL, FAN FC, LIU SY. Soil properties and microbial diversity in the muskmelon fields after continuous cropping for different years[J]. Microbiology China, 2022, 49(1): 101-114 (in Chinese).
- [28] 郑娇, 刘娟娟, 张东华, 伍建榕, 刘丽. 间作柿子树对苹果根际土壤微生物群落结构和功能的影响[J]. 西南农业学报, 2023, 36(12): 2651-2661.
- ZHENG J, LIU JJ, ZHANG DH, WU JR, LIU L. Effect of intercropping persimmon trees on microbial community structure and physicochemical properties of apple rhizosphere soil[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2023, 36(12): 2651-2661 (in Chinese).

- Chinese).
- [29] 曾令祥, 李德友. 贵州地道中药材半夏病虫害种类调查及综合防治[J]. 贵州农业科学, 2009, 37(1): 92-95.
- ZENG LX, LI DY. Investigation and integrated management for diseases and pests on *Pinellia ternate* in Guizhou[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2009, 37(1): 92-95 (in Chinese).
- [30] CALDWELL BA. Enzyme activities as a component of soil biodiversity: a review[J]. Pedobiologia, 2005, 49(6): 637-644.
- [31] 范龙龙, 叶科媛, 何华, 刘路路, 廖德聪, 刘雷, 吴英杰. 咖啡豆残渣有机肥对德阳雪茄根际土壤肥力及真菌群落的影响[J]. 中国烟草学报, 2023, 29(2): 122-132.
- FAN LL, YE KY, HE H, LIU LL, LIAO DC, LIU L, WU YJ. Effect of coffee bean residue organic fertilizers on rhizosphere soil fertility and fungal community of cigar tobacco grown in Deyang[J]. Acta Tabacaria Sinica, 2023, 29(2): 122-132 (in Chinese).
- [32] 李茜, 何俊, 刘松涛, 孙兆军, 吕雯. 宁夏葡萄园土壤微生物量及土壤酶活性动态变化[J]. 灌溉排水学报, 2019, 38(s2): 67-72.
- LI Q, HE J, LIU ST, SUN ZJ, LV W. Dynamic changes of soil microbial biomass and soil enzyme activities in Ningxia vineyard[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2019, 38 (s2): 67-72 (in Chinese).
- [33] 谢玉清, 范军, 王玮, 张志东, 朱静, 顾美英, 唐琦勇, 宋素琴, 黄伟, 王博, 张丽娟. 大蒜根腐病根际土壤真菌群落结构及多样性分析[J]. 中国农学通报, 2020, 36(13): 145-153.
- XIE YQ, MAO J, WANG W, ZHANG ZD, ZHU J, GU MY, TANG QY, SONG SQ, HUANG W, WANG B, ZHANG LJ. Structures and biodiversity of fungal communities in rhizosphere soil of root rot diseased garlic[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(13): 145-153 (in Chinese).
- [34] 肖健, 韦星璇, 杨尚东, 卢文, 谭宏伟. 间作西瓜对甘蔗产量效益和根际土壤理化性质及微生态的影响[J]. 作物学报, 2023, 49(2): 526-538.
- XIAO J, WEI XX, YANG SD, LU W, TAN HW. Effects of intercropping with watermelons on cane yields, soil physicochemical properties and micro-ecology in rhizospheres of sugarcanes[J]. Acta Agronomica Sinica, 2023, 49(2): 526-538 (in Chinese).