

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.54086

连作对马铃薯根际土壤线虫群落结构与功能的影响

徐 强¹ 谢奎忠^{1,2,*} 胡新元² 岳 云³ 董 博⁴ 罗爱花²

¹ 甘肃农业大学资源与环境学院, 甘肃兰州 730070; ² 甘肃省农业科学院马铃薯研究所, 甘肃兰州 730070; ³ 甘肃省农业工程技术研究院, 甘肃兰州 730030; ⁴ 甘肃省农业科学院旱地农业研究所, 甘肃兰州 730070

摘 要: 马铃薯是保障粮食安全的重要作物, 但长期连作会导致土壤退化与土传病害加剧, 威胁其可持续发展。土壤线虫是土壤健康与食物网动态的关键指标。本研究依托甘肃定西 15 年马铃薯定位试验, 设置 1、5、10、15 年连作处理(编号分别为 T1、T5、T10、T15), 通过高通量测序与土壤理化性质分析, 探讨线虫群落结构演替及驱动机制。结果表明, 长期连作显著降低土壤 pH (从 T1 的 8.28 降至 T15 的 8.14, $P < 0.05$) 和有机质含量(T5 至 T15 降幅显著), 而速效氮、磷、钾累积(T15 达峰值, $P < 0.05$) 导致 C : N : P 化学计量失衡。β 多样性分析(PCoA) 显示, 5~10 年为群落结构转折期, 解释 57.06% 的变异。食细菌线虫相对丰度由 15% 增至 24%, Monhysterida 由 9% 增至 15% ($P < 0.05$), 标志着食物网从“真菌通道”向“细菌通道”转变; 植物寄生线虫呈“先增后降”趋势(T5 峰值, T10 和 T15 显著下降, $P < 0.05$)。马铃薯经济产量在 15 年连作后下降 39.55%, 同时腐烂薯率按重量计激增至 T1 的 15.8 倍, 商品薯率大幅下降。经 RDA 和 Mantel 检验确认, 土壤有机质和 pH 是群落演替的关键驱动因子。本研究提出了“连作两阶段演替模型”, 并指出通过施用高碳有机物料以重建真菌主导的能量通道, 是破解连作障碍、实现退化农田生态修复的关键策略。

关键词: 马铃薯; 连作; 土壤线虫群落结构; 群落演替; 食物网

Effects of continuous cropping on the structure and function of soil nematode communities in potato

Xu Qiang¹, Xie Kui-Zhong^{1,2,*}, Hu Xin-Yuan², Yue Yun³, Dong Bo⁴, and Luo Ai-Hua²

¹ College of Resources and Environment, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China; ² Potato Research Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, Gansu, China; ³ Gansu Academy of Agricultural Engineering Technology, Lanzhou 730030, Gansu, China; ⁴ Institute of Dryland Agriculture, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, Gansu, China

Abstract: Potato is a vital crop for global food security. However, long-term continuous cropping leads to soil degradation and intensifies soil-borne diseases, posing a significant threat to sustainable production. Soil nematodes are important bioindicators of soil health and food web dynamics. In this study, we investigated nematode community succession and its underlying drivers in a 15-year potato monoculture experiment in Dingxi, Gansu, China. Four continuous cropping durations—1, 5, 10, and 15 years (T1, T5, T10, T15)—were evaluated using high-throughput sequencing and soil physicochemical analysis. Results showed that prolonged continuous cropping significantly reduced soil pH from 8.28 (T1) to 8.14 (T15) ($P < 0.05$) and decreased soil organic matter content, particularly between T5 and T15. In contrast, available nitrogen, phosphorus, and potassium increased and peaked at T15 ($P < 0.05$), resulting in a disrupted C:N:P stoichiometric balance. Beta-diversity analysis (PCoA) indicated that years 5–10 represent a critical transition period in nematode community structure, explaining 57.06% of the variation. The relative abundance of bacterivorous nematodes increased from 15% (T1) to 24% (T15), with Monhysterida rising from 9% to 15% ($P < 0.05$),

本研究由甘肃省科技计划项目(25CXNA016), 国家自然科学基金项目(31860354), 甘肃省青年科技攻关“揭榜挂帅”项目(GQK2024034), 甘肃省农业科学院重点研发计划项目(2022GAAS36)和甘肃省农业科学院立项项目(2024MLS06)资助。

This study was supported by the Gansu Provincial Science and Technology Plan Project (25CXNA016), the National Natural Science Foundation of China (31860354), the Gansu Youth S&T Tackling Key Problems Project (Project-Unveiling and Leader-Appointing Mechanism) (GQK2024034), the Gansu Academy of Agricultural Sciences Key R&D Plan Project (2022GAAS36), and the Gansu Academy of Agricultural Sciences Project (2024MLS06).

* 通信作者(Corresponding author): 谢奎忠, E-mail: xiekz79@163.com

第一作者联系方式: E-mail: 2715978717@qq.com

Received (收稿日期): 2025-07-11; Accepted (接受日期): 2025-11-18; Published online (网络出版日期): 2025-11-24.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.s.20251124.1239.008>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

suggesting a shift in the soil food web from a fungal- to a bacterial-dominated energy pathway. Plant-parasitic nematodes followed a nonlinear “rise-then-fall” pattern, peaking at T5 and declining significantly at T10 and T15 ($P < 0.05$). After fifteen years of continuous cropping, potato economic yield declined by 39.55%, the rot rate by weight increased 15.8-fold, and the proportion of marketable potatoes declined sharply. Redundancy analysis (RDA) and Mantel tests identified soil organic matter and pH as key drivers of nematode community succession. Based on these findings, we propose a two-stage succession model for nematode communities under continuous cropping. We further suggest that applying high-carbon organic amendments to restore fungal-dominated energy channels is a promising strategy to alleviate continuous cropping obstacles and support the ecological restoration of degraded farmland.

Keywords: potato; continuous cropping; soil nematode community structure; community succession; food web

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)作为全球第四大粮食作物,在保障世界粮食安全、促进农业经济发展中扮演着举足轻重的角色^[1-2]。特别是在中国,甘肃省作为马铃薯的主产区之一,其产业发展对区域经济具有重要影响。然而,随着种植规模的集约化和土地资源的日益紧缺,马铃薯连作现象愈发普遍^[3]。长期单一的种植模式打破了农田生态系统的平衡,引发了“连作障碍”^[4],主要表现为土壤理化性质恶化、土传病害加剧、作物产量与品质双双下降等,严重制约了马铃薯产业的可持续发展。

土壤是农业生产最根本的载体,其健康状况直接决定了作物生长的优劣^[5]。在构成土壤生态系统的众多生物中,土壤线虫因其分布广泛、种类繁多、生命周期短且对环境变化高度敏感,被公认为是评价土壤健康与生态系统扰动的关键“指示生物”^[6]。线虫群落横跨多个营养级^[7],包括食细菌者(bacterivores)、食真菌者(fungivores)、植物寄生者(plant parasites)和杂食/捕食者(omnivores-predators),其群落结构和功能类群的相对丰度,能够精准地反映土壤食物网的能量流动路径、养分循环速率以及生态系统的稳定与健康状况^[8]。因此,深入解析连作条件下土壤线虫群落的演替规律对于揭示连作障碍的微生物机制至关重要。

以往的研究已证实,不同作物的连作均会对土壤线虫群落产生显著影响。例如,在大豆^[9-10]、棉花^[11-12]、灵芝^[13]、黄瓜^[14]等连作体系中,研究者们观察到线虫多样性、群落结构及优势营养类群均发生了不同程度的改变。然而,研究多集中于短期效应或特定作物类型^[15-19],对于地处生态脆弱区、历时长达十年以上的马铃薯连作系统,其土壤食物网的长期演替动态,特别是能量流动路径的根本性转变,以及关键致病类群—植物寄生线虫的非线性响应模式,仍缺乏系统性的定位研究。

本研究依托位于甘肃省定西市安定区宁远镇红土村甘肃省农业科学院马铃薯研究所试验基地、海

拔约 1977 m 的中温带半干旱区的 15 年马铃薯长期定位试验,设置 1、5、10 和 15 年 4 个连作梯度。通过高通量测序技术与土壤理化性质分析相结合的方法^[20],探讨不同连作年限下马铃薯根际土壤理化性质的变化、线虫营养级群落的演替规律以及驱动线虫群落结构变异的关键环境因子,旨在为马铃薯产业的可持续发展和土壤健康保育提供科学依据和理论支持。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于甘肃省定西市安定区宁远镇红土村甘肃省农业科学院马铃薯研究所试验基地,该试验区位于海拔约 1977 m 的中温带半干旱区,北纬 35°26.703'、东经 104°50.791',年均太阳辐射量为 141.6 kcal cm⁻²,年日照时数约 2476.6 h;年均气温 6.4℃,≥0℃积温 2933.5℃ d,≥10℃积温 2239.1℃ d,全年无霜期约 140 d。多年平均降水量 390.9 mm,变异系数 24.3%;年蒸发量 1531 mm,干燥度(蒸发/降水)约 2.53,属于典型雨养农业区。试验区土壤基本理化特性如下:全氮 1.00 g kg⁻¹、全磷 0.71 g kg⁻¹、全钾 18.15 g kg⁻¹、碱解氮 119.40 mg kg⁻¹、速效磷 31.41 mg kg⁻¹、速效钾 438.00 mg kg⁻¹、有机质 16.70 g kg⁻¹、pH 8.95。

试验于每年 4 月下旬播种马铃薯,品种为陇薯 7 号一级种,种薯由甘肃一航薯业科技发展有限责任公司提供。小麦品种为定西 38 号,播种量为 187.5 kg hm⁻²,施用纯氮与 P₂O₅ 各 105 kg hm⁻²,农家肥 30,000 kg hm⁻²;马铃薯行距 60 cm,株距 37 cm,播种密度为 45,045 株 hm⁻²,施肥参照当地标准,施 P₂O₅ 108 kg hm⁻²、纯氮 135 kg hm⁻²、农家肥 30,000 kg hm⁻²。氮肥按 4 等份施用,其中 3 份做基肥,1 份于现蕾期结合培土追施。

1.2 试验设计

2010 年开始进行定位试验,试验采用单因素设

计,共设4个连作年限处理:(1)第1年马铃薯(T1, 2024年种植);(2)5年连作(T5, 2020—2024年连续种植);(3)10年连作(T10, 2015—2024年连续种植);(4)15年连作(T15, 2010—2024年连续种植)。各处理前茬均为小麦,采用随机排列,3次重复,小区规格4.20 m(宽)×17.02 m(长),面积71.48 m²。种植时,垄间距设定为60 cm,株距为37 cm,每行46株;耕作层深度0~20 cm,田间管理措施同当地常规生产标准。

1.3 考种项目

在收获前,每小区随机选择正常植株20株,挖掘并称重,计算单株块茎重量。同时,记录腐烂薯块的数量和重量,以及≥75 g和<75 g薯块的数量与重量^[21]。依据公式(1)~公式(4)计算病薯率和商品薯率。

$$\text{个数病薯率} = \text{病薯个数} \div \text{总个数} \times 100\% \quad (1)$$

$$\text{重量病薯率} = \text{病薯重量} \div \text{总重量} \times 100\% \quad (2)$$

$$\text{个数商品薯率} = \text{大于和等于75 g薯块个数} \div \text{总个数} \times 100\% \quad (3)$$

$$\text{重量商品薯率} = \text{大于和等于75 g薯块重量} \div \text{总重量} \times 100\% \quad (4)$$

产量测定依据各小区实收薯块总重量,折算为公顷产量(kg hm⁻²)。

1.4 土壤样品采集

2024年试验周期中,于马铃薯现蕾期进行土壤取样。采用五点“梅花”法(five-point plum-blossom sampling)采集非根际土,使用直径5 cm不锈钢土钻采集0~20 cm耕层土样,土样风干后,用于理化指标测定。每个小区各随机选择5株植株,使用抖根法采集根际土壤。首先,轻轻抖落大块不含根系的非根际土壤,再轻轻剥离根系表面附着的土壤,即获得根际土壤,将其存放于干冰泡沫盒内,并立即送至实验室。在-80℃冷冻储存,用于土壤总DNA提取及线虫群落结构与多样性分析。

1.5 土壤理化性质测定

土壤理化性质测定依据《土壤农化分析》^[22]外加热重铬酸钾容量法;采用半微量凯氏法测定全氮含量;采用碱解扩散法测定碱解氮含量。全磷采用HClO₄-H₂SO₄法消煮后,使用分光光度计测定其吸光度;采用钼锑抗比色法测定速效磷含量;采用火焰光度法测定速效钾含量。

1.6 土壤线虫高通量测序技术

由上海凌恩生物科技有限公司完成高通量测序。提取的基因组DNA先在1%琼脂糖凝胶上电泳

检测完整性,随后使用NanoDrop 2000 (Thermo Fisher Scientific, 美国)测定浓度与纯度。以此DNA为模板,采用引物NemF (5'-GGGGAAGTATGGTTGCAAA-3')和18Sr2b (5'-TACAAAGGGCAGGGA CGTAAT-3')进行PCR扩增(ABI GeneAmp 9700, Thermo Fisher Scientific, 美国),反应程序为:98℃ 30 s; 98℃ 10 s, 55℃ 30 s, 72℃ 30 s, 共25个循环; 72℃延伸10 min。为增强扩增特异性,采用嵌套PCR方法,使用NF1 (5'-GGTGGTGCATGGCCGTTCTTAGTT-3')进行第2轮PCR扩增,每样本设置3次重复,反应条件同初次PCR。将同一样本的PCR产物混合后,在2%琼脂糖凝胶上纯化回收(AxyPrep DNA Gel Extraction Kit, Axygen Biosciences, 美国),并通过2%琼脂糖凝胶电泳和Quantus荧光计(Promega, 美国)定量。最后,依据各样本测序量需求按比例混样,使用NEXTFLEX Rapid DNA-Seq Kit (Bioo Scientific, 美国)构建文库,并在Illumina NovaSeq PE250平台(上海凌恩生物科技有限公司)完成测序。

1.7 数据处理

采用SPSS 27.0 (IBM, 美国)、R语言(v4.4.3)和Excel 2021 (Microsoft, 美国)整理数据,以平均值±标准差表示。不同处理间的显著性检验先行单因素方差分析(one-way ANOVA)^[23],再以Duncan多重极差法进行事后比较,显著性水平设定为 $P < 0.05$ 。土壤线虫群落组成及其多样性分析通过上海凌恩生物科技有限公司开发的云平台(<https://www.biozeron.com>)完成数据解析和可视化,使用Origin 2021 (OriginLab, 美国)作图,并利用Adobe Illustrator 2022 (Adobe, 美国)对图形进行修整。基于Spearman相关系数($|r| > 0.6$, $P < 0.05$)筛选环境变量后,分别构建土壤理化指标与线虫群落结构的冗余分析(RDA)模型,用以探讨关键因子对群落构建的影响机制。

2 结果与分析

2.1 测序数据分析

对12份不同连作年限的马铃薯土壤样本进行Illumina NovaSeq PE250测序分析并进行优化后,共获得426,590条高质量线虫reads,长度分布于301~400 bp区间(平均约320 bp)。以97%相似度为阈值进行聚类分析,划分出1094个操作分类单元(OTUs)。基于图1稀释曲线结果可见,各样本的曲

线在测序深度达到约 20,000 条 reads 时逐渐趋于平坦,说明测序深度已基本覆盖样品中线虫的多样性,数据量充足,可较为真实地反映土壤线虫群落的结构特征。

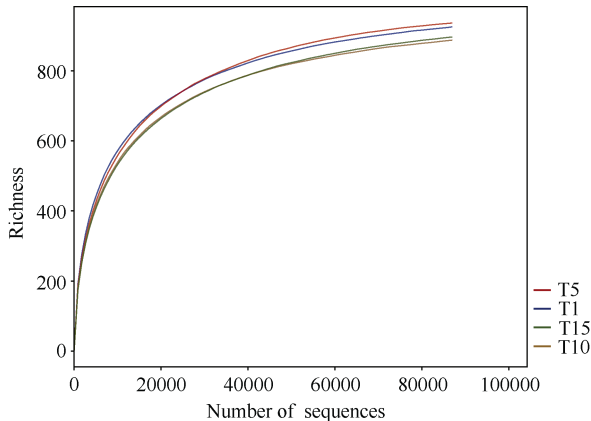


图 1 马铃薯连作土壤样本在 OTU 水平稀释曲线

Fig. 1 Dilution curve of soil samples under continuous potato cropping at the OTU level

T1、T5、T10 和 T15 分别指 1 年种植处理和 5 年、10 年、15 年连续种植处理。

T1, T5, T10, and T15 represent 1-year planting and 5-, 10-, and 15-year continuous cropping treatments, respectively.

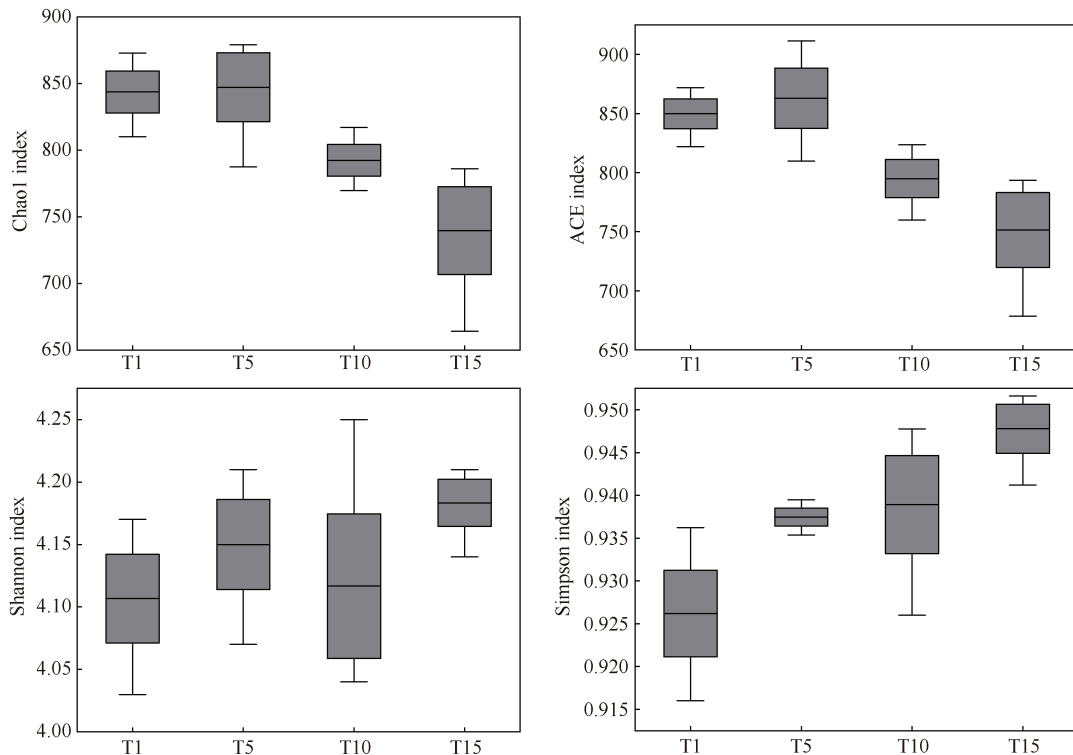


图 2 α 多样性指数箱线图

Fig. 2 Box plot of α diversity index

箱的上下端线: 上下四分位数; 均值线: 平均数; 上下边缘: 最大最小内围值。处理同图 1。

Upper and lower lines of the box represent the first and third quartiles; the horizontal line within the box indicates the mean; whiskers show the inner maximum and minimum values. Treatments are the same as those given in Fig. 1.

2.2 不同种植年限马铃薯土壤线虫群落的多样性分析

2.2.1 对 Alpha 多样性的影响 Alpha 多样性是衡量群落内部物种特征的重要指标。由图 2 可知, Chao1 指数和 ACE 指数(物种丰富度)均随连作年限延长呈下降趋势, 但经单因素方差分析(one-way ANOVA)均未达显著水平($P > 0.05$)。Shannon 指数和 Simpson 指数(物种多样性)在不同连作年限处理间无显著差异($P > 0.05$)。这表明尽管长期连作可能对物种丰富度或优势度产生轻微影响, 但线虫群落的整体多样性变化有限。

2.2.2 对 Beta 多样性的影响 基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析(PCoA)显示(图 3), 前 2 轴(PCo1 和 PCo2)累计解释了群落结构总变异的 57.06%。在 PCoA 二维空间中, 短期连作处理(T1 和 T5)的样本点紧密聚集, 表明其群落结构相似。然而, 中长期连作处理(T10 和 T15)的样本点显著偏离短期处理样点, 形成了明显分离的聚类, 这揭示了在连作超过 5 年后, 土壤线虫的群落结构发生了根本性的、不可逆的转变。

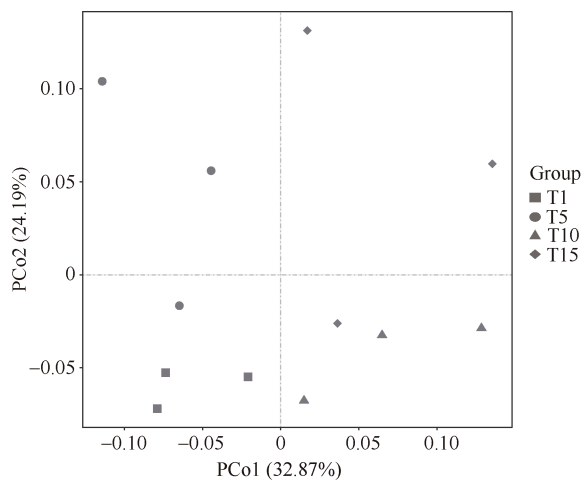


图 3 不同连作年限土壤线虫群落组成主坐标分析 PCoA
Fig. 3 Principal coordinate analysis (PCoA) of soil nematode community composition under different continuous cropping durations
处理同图 1。Treatments are the same as those given in Fig. 1.

2.3 马铃薯连作对土壤理化性质的影响

由表 1 可知, 随着连作年限的延长, 土壤理化性质发生了显著变化。土壤 pH 呈显著下降趋势($P < 0.05$), 从 T1 的 8.28 降至 T15 的 8.14。土壤有机质

表 1 马铃薯连作对土壤理化性质的影响
Table 1 Effects of continuous potato cropping on soil physicochemical properties

处理 Treatment	全氮 Total nitrogen (g kg ⁻¹)	全磷 Total phosphorus (g kg ⁻¹)	全钾 Total potassium (g kg ⁻¹)	速效磷 Available phosphorus (mg kg ⁻¹)	速效钾 Available potassium (mg kg ⁻¹)	有机质 Soil organic matter (g kg ⁻¹)	碱解氮 Alkali-hydrolyzable nitrogen (mg kg ⁻¹)	pH
T1	30.48±0.49 a	0.85±0.03 ab	24.03±0.06 a	27.06±0.49 c	376.00±3.46 cd	17.43±0.12 a	70.00±2.65 bc	8.28±0.01 a
T5	30.61±0.77 a	0.86±0.03 ab	24.25±0.18 a	27.46±0.63 c	380.33±4.16 c	17.17±0.21 ab	73.00±2.65 bc	8.24±0.02 b
T10	30.82±0.08 a	0.85±0.01 ab	24.28±0.11 a	28.57±0.53 b	388.00±2.65 b	16.70±0.46 bc	75.33±2.52 ab	8.19±0.03 c
T15	31.09±0.52 a	0.87±0.03 a	24.34±0.06 a	29.77±0.52 a	394.00±1.73 a	16.20±0.60 c	80.33±4.04 a	8.14±0.01 d

处理同图 1。不同小写字母表示不同处理之间存在显著差异($P < 0.05$)。
Treatments are the same as those given in Fig. 1. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$).

图 4-B 展示了不同连作年限下土壤线虫群落的种水平相对丰度变化。结果显示, 以单孔目(Monhysterida_uncultured eukaryote)、Acrobeloides sp. KJA、Paracyatholaimus intermedius 和 Alaimus parvus 为代表的食细菌线虫, 从 T1 时总计约 12%增至 T15 时约 26%。以 Phaseoleae environmental sample 为代表的植物寄生线虫, 从 T1 的 30%下降到 T15 的 18%。捕食性线虫 Aporcelaimellus sp. JH-2004 占优势, 其相对丰度在 43%~48%之间轻微波动, 未见明

(soil organic matter, SOM)含量则持续下降, 在 T5 到 T15 期间降幅尤为明显。与此相反, 速效磷、速效钾及碱解氮等速效养分含量因化肥施用而显著累积($P < 0.05$), 在 T15 处理达到最高水平。

2.4 不同连作年限马铃薯土壤线虫群落组成的影响

图 4-A 显示了不同连作年限下土壤线虫群落的目水平相对丰度变化。结果表明, 未明确分类线虫(Enoplea_norank)在所有连作年限中均占据主导地位, 其相对丰度均随连作年限延长呈逐步下降趋势, 从 T1 的约 77%降至 T15 的约 67%。单宫目(Monhysterida)的相对丰度在长期连作下表现出显著增加($P < 0.05$), 从 T1 的约 9%上升至 T15 的约 15%。小杆目(Rhabditida)与垫刃目(Tylenchida)的相对丰度在 T5 时最高。刺嘴目(Enoplida)和色矛目(Chromadorida)等游离生活线虫的相对丰度分别在 T10 和 T15 出现小幅回升, 但其在各连作年限间的整体丰度变化不明显, 始终维持在较低水平。其余少量分类单元(Desmodorida、Araeolaimida、Triplochida、Chromadorea_norank 及其他)的相对丰度在所有连作年限中均低于 5%。

显的升降趋势, 表明高营养级的捕食者群落具有较强的稳定性。其他类群(动物寄生性、环境样本等)如 Trichinella pseudospiralis (动物寄生性)、Nematoda environmental sample (环境样本)和归入其他的若干小类群, 占比始终较低(总和 $< 15\%$), 波动不大。说明长期连作会推动土壤食物网由以植物寄生和真菌通道为主, 向以细菌通道为主的方向转变, 表现为食细菌线虫比例上升、植物寄生线虫下降, 而捕食性线虫相对稳定。

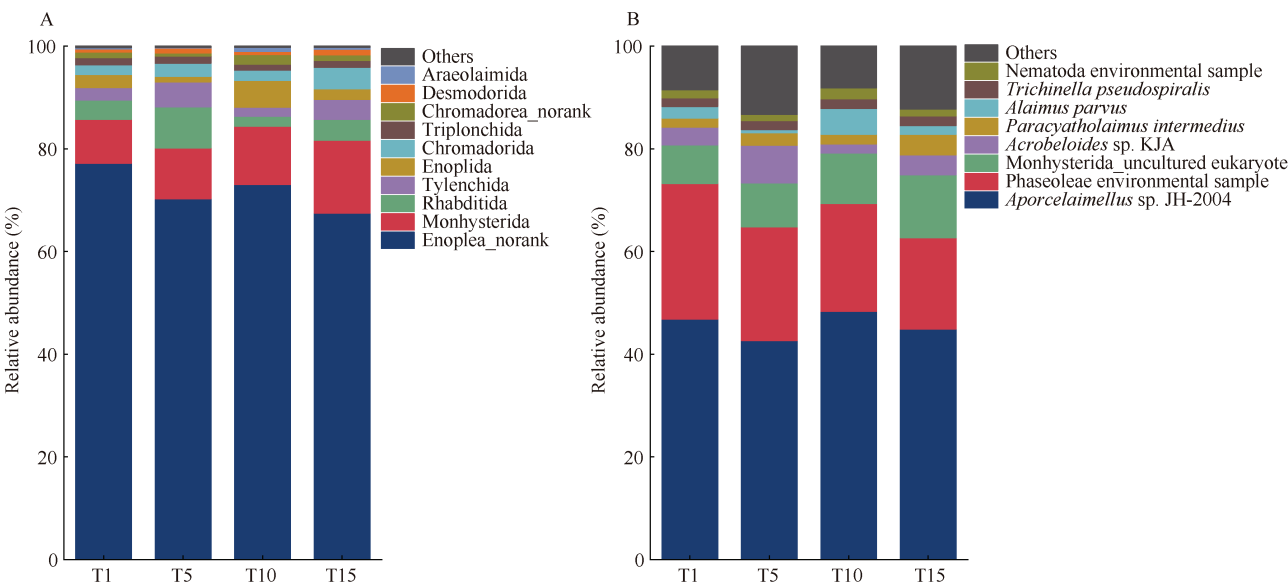


图 4 不同连作年限下土壤线虫目(A)和种(B)的相对丰度
Fig. 4 Relative abundance of nematode orders (A) and species (B) under different continuous cropping durations
处理同图 1。Treatments are the same as those given in Fig. 1.

2.5 不同连作年限对土壤线虫群落结构的影响

随着连作持续时间的递增,土壤线虫营养类群的相对丰度呈现显著分异(图 5)。食细菌线虫(bacterivores, BF)相对丰度成为已分类线虫中的优势类群, T1 时 BF 约 15%, T5 时升至约 22%, T10 时短暂下降至约 17%, T15 时又跃升至约 24%, 随着耕作年限的增加,土壤中食细菌线虫总体比例在波动中趋于增多,尤其到 15 年时最高。杂食/捕食线虫在中期(10 年)达到峰值,其余年份占比较低。植物寄生线虫的相对丰度在 T5 时达到最高点,随后在 T10 时急剧下降,并在 T15 维持在较高水平,呈现出清晰的非线性动态。

食细菌线虫作为评估土壤健康与微生物活性的关键生物指示群,其相对丰度随马铃薯连作年限发生动态变化(表 2)。总体来看, BF 总丰度在 T15 达到最高,依次为 T15 > T5 > T10 > T1。其中,单宫目(Monhysterida)占食细菌线虫总数的比例较大,且随连作年限显著增加($P < 0.05$);小杆目(Rhabditida)在 T5 时显著增加至峰值,但之后大幅下降;色矛目(Chromadorida)在研究的前 10 年间表现出相对稳定但较低的丰度,在种植

15 年后,其相对丰度增加;薄咽目(Araeolaimida)、链环目(Desmodorida)和双胃目(Diplogasterida)在所有连作年限中始终保持极低水平。

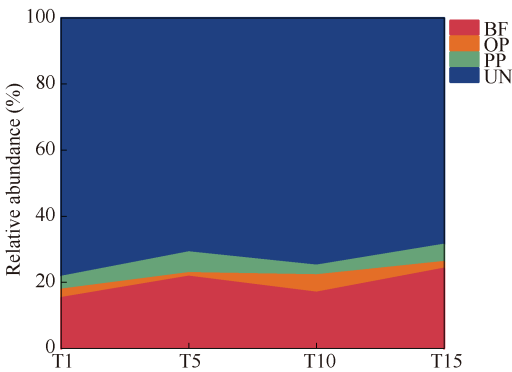


图 5 不同连作年限土壤线虫各营养类群的相对丰度
Fig. 5 Relative abundance of soil nematode trophic groups under different continuous cropping durations

处理同图 1。BF: 食细菌; OP: 杂食/捕食; PP: 植物寄生; UN: 未明确分类线虫。在已归类的功能组中,相对丰度最高者定义为优势类群;未明确分类线虫(UN)不纳入该判断。
Treatments are the same as those given in Fig. 1. BF: bacterivores; OP: omnivores-predators; PP: plant parasites; UN: unclassified nematodes. The dominant group is defined as the classified functional group with the highest relative abundance; unclassified nematodes (UN) are excluded from this classification.

表 2 不同连作年限马铃薯土壤食细菌线虫的相对丰度
Table 2 Relative abundance of bacterivorous nematodes in potato soil under different continuous cropping durations (%)

类群(目) Group (Order)	连作年限 Continuous cropping years			
	T1	T5	T10	T15
色矛目 Chromadorida	1.88	2.55	1.98	4.20
薄咽目 Araeolaimida	0.30	0.36	0.79	0.36

(续表 2)

类群(目) Group (Order)	连作年限 Continuous cropping years			
	T1	T5	T10	T15
链环目 Desmodorida	0.59	1.13	0.65	1.13
小杆目 Rhabditida	3.75	7.99	1.94	4.10
双胃目 Diplogasterida	0.19	0.16	0.18	0.16
单宫目 Monhysterida	8.54	9.90	11.33	14.15
总计 Total	15.25	22.09	16.87	24.10

处理同图 1。Treatments are the same as those given in Fig. 1.

2.6 土壤线虫群落与土壤理化性质的关系

冗余分析(RDA, 图 6)显示, RDA1 轴和 RDA2 轴分别解释了群落总变异的 52.17%和 34.22%, 累计达 86.39%, 表明所构建模型对土壤线虫群落结构具有良好的解释力。具体来看, 土壤 pH 和有机质(SOM)箭头指向右上象限且箭长较大, 与该象限中的小杆目(Rhabditida)和三矛目(Triplonchida)样本呈显著正相关, 说明连作初期(1~5 年)线虫群落结构主要受土壤有机质含量及 pH 驱动; 而单宫目(Monhysterida)则分布于左下象限, 其样本点与速效氮(available nitrogen, AN)、速效磷(available phosphorus, AP)和速效钾(available potassium, AK)箭头方向一致, 表明连作后期(10~15 年)线虫群落更易对速效养分浓度产生响应。

Mantel test 相关性热图能够综合反映土壤理化性质及多样性指数与线虫营养类群的关系。由图 7 可知, 土壤有机质与 pH ($P < 0.01$)、Chao 1 ($P < 0.01$)和 ACE ($P < 0.01$)均呈正相关。营养类群中, 食细菌线虫(bacterivores, BF)与全钾(total potassium, TK)、全氮(total nitrogen, TN)、土壤有机质(SOM)和 pH 均呈显著相关($P < 0.05$), 同时与速效磷(AP)呈极显著正相关($P < 0.01$)。植物寄生线虫(plant parasites, PP)所有检测因子均无显著相关性($P \geq 0.05$)。杂食/捕食线虫(omnivores-predators, OP)与速效钾(AK)呈显著相关。未明确分类线虫(unclassified nematodes, UN)与多个土壤因子(如 AP、TK、pH)和多样性指数(Chao1、Simpson)存在广泛的正相关关系。以上结果表明, 土壤的有机质和 pH 是影响线虫群落结构和多样性最关键的理化因子。

2.7 连作年限对马铃薯产量及其构成因素的影响

研究结果(表 3)清晰地显示, 随着连作年限的延长, 马铃薯经济产量呈显著下降趋势。具体而言, T1 (1 年连作)的平均产量为 16,892 kg hm⁻², 而 T15 (15

年连作)的产量急剧下降至 10,210 kg hm⁻², 下降幅度达 39.55%, 且处理间差异显著($P < 0.05$)。生物产量也随连作年限显著下降, 从 T1 的 28,979 kg hm⁻²降至 T15 的 18,769 kg hm⁻², 同样表现出显著的负面效应。

马铃薯品质指标同样显著恶化。腐烂薯率按个数计由 1.66%增至 17.48% (约 10.5 倍增加); 按重量

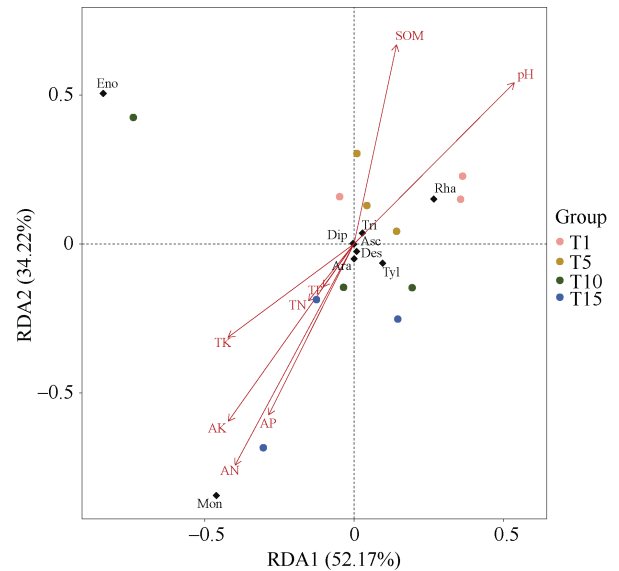


图 6 土壤线虫群落与土壤理化性质的冗余分析 RDA
Fig. 6 Redundancy analysis (RDA) of soil nematode communities and soil physicochemical properties

处理同图 1。Asc: 蛔形目; Des: 链环目; Dip: 双胃目; Eno: 刺嘴目; Mon: 单宫目; Rha: 小杆目; Tri: 三矛目; Tyl: 垫刃目; Ara: 薄咽目。图中各色点对应不同连作年限的样本。红色箭头表示数量型环境因子, 其箭头长度反映该因子对群落变异的解释度。样本点在箭头上的投影距离原点的远近则表明该环境因子对该样本群落分布的相对影响大小。
Treatments are the same as those given in Fig. 1. Asc: Ascaridida; Des: Desmodorida; Dip: Diplogasterida; Eno: Enoplida; Mon: Monhysterida; Rha: Rhabditida; Tri: Triplonchida; Tyl: Tylenchida; Ara: Araeolaimida. Colored points represent samples from different continuous cropping durations. Red arrows indicate quantitative environmental factors, with arrow length reflecting the degree of influence on community variation. The projection distance of each sample point onto the arrow from the origin indicates the relative impact of that environmental factor on community distribution.

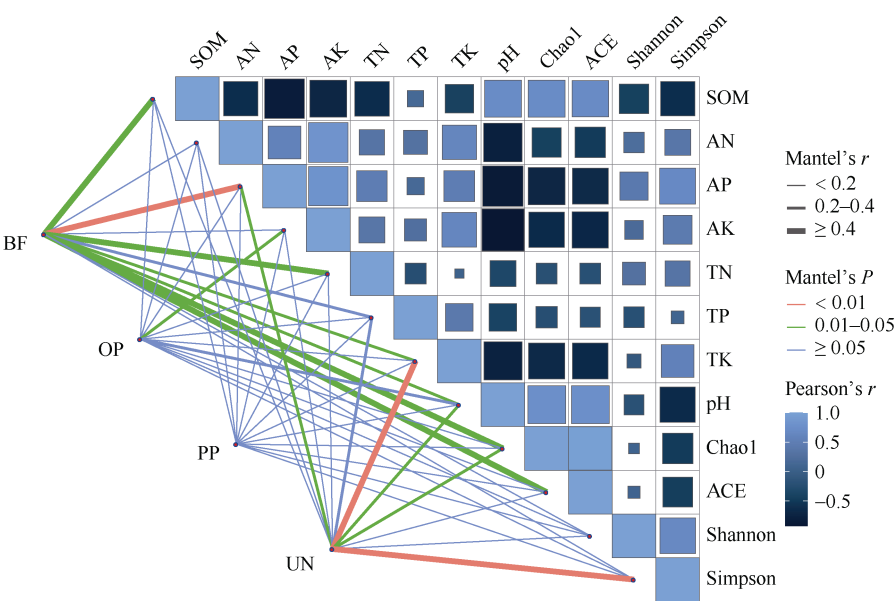


图 7 土壤理化性质、线虫多样性指数与线虫营养类群的交互式 Mantel test 相关性热图
Fig. 7 Interactive Mantel test correlation heatmap of soil physicochemical properties, nematode diversity indices, and trophic groups

红色连接线表示 P 值显著 ($P < 0.01$), 绿色连接线表示边缘显著 ($0.01 < P < 0.05$), 蓝色连接线表示不显著 ($P \geq 0.05$)。线条粗细则反映 Mantel's r 的强度, 代表相关性大小。右上方方格为各环境因子间的 Pearson 相关系数, 颜色深浅表示相关强度。SOM: 土壤有机质; AN: 碱解氮; AP: 速效磷; AK: 速效钾; TN: 全氮; TP: 全磷; TK: 全钾; pH: 酸碱度; Chao1: Chao1 丰富度指数; ACE: ACE 丰富度指数; Shannon: 香农多样性指数; Simpson: 辛普森多样性指数; BF: 食细菌; PP: 植物寄生; OP: 杂食/捕食; UN: 未明确分类线虫。

Red lines indicate significant correlations ($P < 0.01$), green lines indicate marginal significance ($0.01 < P < 0.05$), and blue lines indicate non-significant results ($P \geq 0.05$). Line thickness reflects the strength of Mantel's r , representing the correlation magnitude. Squares in the upper right show Pearson's correlation coefficients among environmental variables, with color intensity indicating correlation strength. SOM: soil organic matter; AN: alkali-hydrolyzable nitrogen; AP: available phosphorus; AK: available potassium; TN: total nitrogen; TP: total phosphorus; TK: total potassium; pH: pH value; Chao1: Chao1 richness index; ACE: abundance-based coverage estimator; Shannon: Shannon diversity index; Simpson: Simpson diversity index; BF: bacterivores; PP: plant parasites; OP: omnivores-predators; UN: unclassified nematodes.

表 3 马铃薯不同连作年限处理下的平均产量及构成因素
Table 3 Average yield and yield components of potatoes under different continuous cropping durations

处理 Treatment	经济产量	腐烂薯率				商品薯率				生物产量
	Yield	Rotten potato rate (%)				Marketable tuber rate (%)				Biological yield
	(kg hm ⁻²)	个数	Number	重量	Weight	个数	Number	重量	Weight	(kg hm ⁻²)
T1	16,891.88±1254.00 a	1.66±1.48	b	0.90±0.79	b	36.95±5.11	a	68.91±0.59	a	28,978.95±1690.44 a
T5	15,465.45±688.07 ab	3.54±0.47	b	2.46±1.22	b	36.59±5.08	a	66.04±0.71	a	26,876.85±1111.01 ab
T10	14,039.03±344.03 b	4.66±1.30	b	4.04±2.18	b	38.29±6.52	a	66.83±1.13	a	24,849.83±566.81 b
T15	10,210.20±688.07 c	17.48±11.66	a	14.24±6.23	a	23.70±16.78	a	44.60±13.69	b	18,768.75±790.97 c

处理同图 1。不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。数据为平均值±标准差。
Treatments are the same as those given in Fig. 1. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$). Data are expressed as mean ± SD.

计从 T1 的 0.90% 显著上升至 T15 的 14.24%, 增加至 T1 的 15.8 倍, 表明连作导致薯块腐烂率大幅增加。按个数计算的商品薯率在各处理间差异不显著; 但按重量计算的商品薯率由 T1 的 68.91% 显著下降至 T15 的 44.60%, 这意味着可销售的马铃薯比例大幅减少, 严重影响了农业生产经济效益。

3 讨论

3.1 连作对土壤理化性质的影响

本研究发现, 土壤 pH 随着连作年限延长显著下降 ($P < 0.05$), 从 T1 的 8.28 降至 T15 的 8.14, 但依旧维持碱性范畴。这一趋势与要凯等^[24]在沟垄覆

膜栽培对马铃薯连作土壤理化性状的影响中观察到的 pH 下降相符。推测 pH 下降归因于根系对碱性离子的长期吸收、有机酸分泌及残体酸化作用。与此同时,速效磷、速效钾和碱解氮含量均随连作年限的延长显著积累,与投入施肥及微生物矿化作用有关,这与袁艳娜等^[25]在不同生物有机肥对温室黄瓜连作土壤改良效果研究结论一致。然而,土壤有机质(SOM)含量呈持续下降趋势,尤其在 T5 至 T10 间降幅明显,这支持了 Pang 等^[26]关于土壤有机质随着种植期的增加而下降的观点。SOM 的减少意味着土壤碳源的匮乏,但化肥的持续投入(尤其是磷肥)打破了土壤的 C:N:P 化学计量平衡,为微生物生长提供了大量的无机养分。这种高养分、相对低碳的环境特别有利于细菌的快速繁殖。

3.2 连作驱动的土壤食物网生态演替

3.2.1 早期群落响应与 Beta 多样性转变 本研究显示,尽管连续种植显著改变了土壤的理化性质,但不同连作年限下线虫 α 多样性指数(Chao1、ACE、Shannon、Simpson)均无显著差异($P > 0.05$),这与陈虹等^[12]在棉田连作中的结论一致。表明半干旱区马铃薯连作系统下,线虫群落可通过重构与替代机制来维持物种丰富度与均匀度的相对稳定。基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析(PCoA)显示,连作约 5 年后群落结构发生显著分离。前 2 轴(PCo1、PCo2)共解释 57.06% 的变异,短期连作(T1、T5)样本聚集,而中长期连作(T10、T15)样本显著分离,反映了物种组成和相对丰度的重组。

α 多样性稳定与 β 多样性显著变化的对比,揭示了功能冗余或物种替代机制。在连作胁迫下,部分线虫被淘汰,功能相似的物种增殖以填补生态位,从而维持总体多样性;但这种替代可能削弱土壤生态系统的功能和韧性。连作初期(T1、T5),小杆目(Rhabditida)和垫刃目(Tylenchida)在 T5 时相对丰度达到峰值,表明群落早期即已动态响应,为后续生态演替奠定基础。

3.2.2 长期食物网重塑:细菌通道的主导 研究表明,长期连作促使土壤食物网能量流从“真菌通道”向“细菌通道”转变,食细菌线虫(BF)相对丰度显著上升($P < 0.05$)^[27-28]。BF 比例由 T1 的 15% 增至 T15 的 24%,并于 T15 达到峰值。单宫目(Monhysterida)的相对丰度从 9% 升至 15% ($P < 0.05$),反映其对富营养及扰动环境的快速适应。在种水平上,未培养单孔目真核生物、KJA 株拟丽突线虫、中间拟杯咽

线虫和小无咽线虫等 BF 总丰度由 12% 增至 26%。该转变与土壤有机质下降及速效氮、磷、钾积累密切相关,后者为细菌繁殖提供了有利条件;同时,年度翻耕破坏真菌菌丝网络,削弱了真菌通道。

“细菌通道”主导标志着土壤功能的深刻改变。“真菌通道”依赖复杂有机质分解以维持土壤结构和长期碳固存;而“细菌通道”虽加速养分循环,却缩短有机质周转周期,降低碳固存和团聚体稳定性,增加侵蚀风险,威胁农业可持续性。该食物网转型不仅是连作障碍的核心体现,还与产量下降和腐烂薯比例激增密切相关,凸显土壤生态功能退化对马铃薯生产的负面影响。

此外,67%~77% 的线虫序列归为“Enoplea_norank”,表明其可能包含多种功能各异的潜在物种。Yeates 等^[29]对线虫科级喂食习性和功能角色的系统总结,为推断 Enoplea_norank 的生态功能提供了参考。未来研究应利用更精细的线虫专用数据库(如 18S-NemaBase)对该组序列重新注释,以明确其分类地位及生态作用,从而深化对连作驱动下土壤生态机制的理解。

3.3 根际分泌物与土壤病原体的动态互作

根际分泌物作为植物与土壤间的重要媒介,直接调控根际微生物群落的结构与多样性。这一互作呈现显著的双重效应,既驱动土壤病原体积累,亦诱导其自我抑制机制。一方面,在连作体系中,根际分泌物表现出自毒作用:随连作年限延长,酚酸类化感物质(如对羟基苯甲酸和香草酸)持续积累,不仅抑制植物根系生长与养分吸收,降低系统抗性,还干扰根际土著微生物群落,特别是减少芽孢杆菌属等有益细菌的数量,导致群落失衡并促进有害微生物增殖,从而为病原体积累提供有利条件。研究表明,马铃薯连作障碍的主要成因之一为土壤有害微生物的增加^[30]。另一方面,根际分泌物与病原体的持久存在共同形成生态选择压力,诱导“自然抑病土壤”形成^[31]。在诸多连作系统中,病原体种群初期暴发后往往经历自然衰退,其机制系植物根系受侵染及分泌物刺激,筛选并富集拮抗微生物群落。这些拮抗微生物通过多途径抑制病原体:(1) 直接抑制:化感物质直接杀灭或抑制病原菌生长;(2) 生物防治:富集线虫捕食真菌(如 *Arthrobotrys* 属和 *Pochonia* 属),通过黏着网捕获消化或毒素分泌消灭线虫;(3) 竞争与诱导:有益细菌(如 *Bacillus* sp. 和 *Pseudomonas* sp.)竞争养分与生态位,并分泌抗生

素、溶菌酶,或诱导植物系统性抗性间接抑制病原体繁殖^[32]。因此,马铃薯连作中土壤病原体(真菌、细菌、线虫)的动态变化是根际分泌物利弊并存的体现。早期分泌物积累与土壤退化协同促使有害微生物增殖;中期生态胁迫则通过分泌物介导,激活土壤自我调节与抑病机制,导致植物寄生线虫等病原体种群非线性下降。

3.4 植物寄生线虫悖论与诱导性抑病土壤的形成

本研究中最引人注目的发现之一是植物寄生线虫(PP)的非线性动态,其丰度在 T5 达到峰值后显著下降,这与王进闯等^[33]所观察到的现象类似。这一现象与传统认知中病原体随连作持续累积的观点相悖^[34],但它强烈暗示了“自然诱导的抑病土壤”(natural induced suppressive soil)的形成过程^[35]。在许多连作体系中,病原体(如线虫)的种群在初期暴发后会经历自然衰退,这种现象被称为“衰退病”^[36]。其背后的机制是,病原体的持续存在和作物根系分泌物的长期累积,共同筛选和富集了特定的拮抗微生物群落,从而有效抑制病原体。例如,在大豆连作系统中已观察到类似的对胞囊线虫的抑制现象^[37]。因此,本研究中植物寄生线虫的衰退很可能是双重机制作用的结果。首先是马铃薯根系分泌的化感物质(如咖啡酸、绿原酸等酚酸类物质)的直接抑制作用,即化感自毒^[38];其次是这些化学物质与线虫本身共同作为一种强大的选择压力,在根际微环境中富集了线虫的天敌,如捕食性真菌(*Pochonia* 属、*Arthrobotrys* 属)和拮抗细菌。本研究的试验田可能正在经历向线虫压制性土壤的自然演替,这一发现为理解农业生态系统自我调节机制提供了宝贵案例。

3.5 驱动因子与潜在机制

本研究通过冗余分析(RDA)与 Mantel 检验揭示,在中长期连作驱动的生态演替过程中土壤有机质(SOM)和 pH 是驱动马铃薯连作土壤线虫群落格局的两大核心因子。本研究中,植物寄生线虫(PP)的丰度与大尺度土壤理化因子(pH、SOM、速效养分等)均未呈显著相关($P \geq 0.05$),这与梁文举等^[39]研究中植物寄生线虫数量与土壤理化因子之间不存在显著的相关性的结论相同。表明在马铃薯连作体系中,PP 线虫更可能受根系健康、抗性基因表达、根系分泌物类型及根际微域微生物互作的主导影响。也就是说,PP 线虫的生存与繁殖关键在于根际这一高度动态的微环境,因此,其在 T5 达到峰值后下降并在 T15 仅小幅回升,可能与马铃薯品种的抗性演变、特

异性拮抗微生物的累积或根系次生代谢产物的诱导表达密切相关。针对 PP 线虫的管理,应更关注植物-病原互作与根际微生态,而非仅仅改善宏观土壤理化指标。

3.6 土壤生态退化与马铃薯产量品质下降的关联

长期连作引发的土壤退化与马铃薯产量和品质显著下降密切相关,是典型的“连作障碍”表现。本研究发现,随着连作年限延长,马铃薯经济产量和生物产量分别较 T1 下降 39.55%和 35.23%。土壤有机质(SOM)显著减少,削弱了土壤肥力、蓄水和养分缓冲能力,致使生长环境恶化。尽管速效氮、磷、钾因施肥而累积,但 C : N : P 失衡及食物网向“细菌通道”转变表明养分循环效率下降,植物难以高效吸收。同时,SOM 减少和微生物结构改变导致土壤通气性差、板结加剧,进一步限制根系发育^[40]。

马铃薯品质同样受损:腐烂薯率(按重量计)由 T1 的 0.90%增至 T15 的 14.24%,商品薯率(按重量计)由 68.91%降至 44.60%。养分失衡和通气不良会削弱块茎抗贮藏病害和物理损伤的能力;腐烂薯率的激增反映了以链霉菌为代表的土传病原体活性增强。尽管植物寄生线虫减少,真菌和细菌等其他病原体在退化土壤中更为活跃,病害复合体由根部线虫病向块茎腐烂病转变。土壤理化恶化、食物网简化及土传病害加剧共同构成“连作障碍”的核心机制,严重制约马铃薯产业的可持续发展。

4 结论

本项长达 15 年的定位试验系统揭示了马铃薯连作驱动下旱地农田土壤生态系统呈现出的一种清晰的两阶段演替模型。首先,长期连作通过耗竭土壤有机质和累积无机养分,从根本上改变了土壤的理化环境,导致土壤食物网的能量流动路径从稳定、复杂的“真菌通道”转向了快速、简化的“细菌通道”,食细菌线虫相对丰度的显著增加是这一转变的核心生物学标志。其次,植物寄生线虫种群呈“先增后降”的非线性动态,这一现象强烈表明,在连作胁迫下,土壤内部可诱导出由植物化感作用与拮抗微生物共同介导的自然抑病机制,而 5 年至 10 年是系统发生状态转变的关键窗口期。研究表明,土壤有机质和 pH 是驱动群落演替的关键因子。因此,打破连作障碍、实现退化农田生态修复的核心策略,应是通过施用高碳有机物料来重建真菌主导的分解途径,进而构建一个更为平衡和有弹性的土壤生态系统。

References

- [1] Bajaj Y P S. Potato. New York: Springer Science & Business Media, 2013. pp 1–509.
- [2] Dolničar P. Importance of potato as a crop and practical approaches to potato breeding. *Methods Mol Biol*, 2021, 2354: 3–20.
- [3] 侯乾, 王万兴, 李广存, 等. 马铃薯连作障碍研究进展. *作物杂志*, 2019(6): 1–7.
Hou Q, Wang W X, Li G C, et al. Advances in the research on potato continuous cropping obstacles. *Crops*, 2019(6): 1–7 (in Chinese with English abstract).
- [4] Ma Z M, Guan Z J, Liu Q C, et al. Obstacles in continuous cropping: mechanisms and control measures//advances in Agronomy. Amsterdam: Elsevier, 2023. pp 205–256.
- [5] Neher D A. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *J Nematol*, 2001, 33: 161–168.
- [6] Bongers T, Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends Ecol Evol*, 1999, 14: 224–228.
- [7] Yeates G W. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biol Fert Soils*, 2003, 37: 199–210.
- [8] 张晓珂, 梁文举, 李琪. 我国土壤线虫生态学研究进展和展望. *生物多样性*, 2018, 26: 1060–1073.
Zhang X K, Liang W J, Li Q. Recent progress and future directions of soil nematode ecology in China. *Biodivers Sci*, 2018, 26: 1060–1073 (in Chinese with English abstract).
- [9] 王笃超, 吴景贵, 李建明. 不同有机物料对连作大豆根际土壤线虫的影响. *土壤学报*, 2018, 55: 490–502.
Wang D C, Wu J G, Li J M. Effect of organic manure on nematodes in rhizosphere soil of soybean under continuous cropping. *Acta Pedol Sin*, 2018, 55: 490–502 (in Chinese with English abstract).
- [10] 潘凤娟, 韩晓增, 邹文秀, 等. 春大豆长期连作对土壤线虫群落结构和食物网的影响. *大豆科学*, 2017, 36: 606–613.
Pan F J, Han X Z, Zou W X. Effect of spring soybean long-term monoculture on soil nematode community structure and food web. *Soybean Sci*, 2017, 36: 606–613 (in Chinese with English abstract).
- [11] 朱新萍, 贾远彬, 陈康怡, 等. 覆膜连作年限对棉田土壤线虫群落结构的影响. *农业环境科学学报*, 2025, 44: 2313–2322.
Zhu X P, Jia Y B, Chen K Y, et al. Effects of continuous film mulching years on soil nematode community structure in cotton fields. *J Agro Environ Sci*, 2025, 44: 2313–2322 (in Chinese with English abstract).
- [12] 陈虹, 杨磊, 张凤华. 新疆长期棉花连作对土壤理化性状与线虫群落的影响. *应用生态学报*, 2021, 32: 4263–4271.
Chen H, Yang L, Zhang F H. Effects of continuous cotton monocropping on soil physicochemical properties and nematode community in Xinjiang, China. *Chin J Appl Ecol*, 2021, 32: 4263–4271 (in Chinese with English abstract).
- [13] 卢孟召, 刘梅, 陈光, 等. 灵芝连作对土壤理化性质及线虫群落的影响. *吉林农业大学学报*, 2022, 44: 586–594.
Lu M Z, Liu M, Chen G, et al. Effects of *Ganoderma lingzhi* continuous cropping on soil physicochemical properties and nematode community. *J Jilin Agric Univ*, 2022, 44: 586–594 (in Chinese with English abstract).
- [14] 张雪艳, 张亚萍, 许帆, 等. 不同种植年限黄瓜温室土壤线虫群落结构及多样性的比较. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23: 696–703.
Zhang X Y, Zhang Y P, Xu F, et al. Comparison of soil nematodes community structure and diversity in cucumber greenhouses in different cultivation years. *J Plant Nutr Fert*, 2017, 23: 696–703 (in Chinese with English abstract).
- [15] 钟爽, 何应对, 韩丽娜, 等. 连作年限对香蕉园土壤线虫群落结构及多样性的影响. *中国生态农业学报*, 2012, 20: 604–611.
Zhong S, He Y D, Han L N, et al. Effect of continuous cropping of banana on soil nematode community structure and diversity. *Chin J Eco Agric*, 2012, 20: 604–611 (in Chinese with English abstract).
- [16] 王明伟, 刘雨迪, 陈小云, 等. 旱地红壤线虫群落对不同耕作年限的响应及指示意义. *土壤学报*, 2016, 53: 510–522.
Wang M W, Liu Y D, Chen X Y, et al. Response of soil nematode community to cultivation in upland red soil relative to cultivation history and its significance as indicator. *Acta Pedol Sin*, 2016, 53: 510–522 (in Chinese with English abstract).
- [17] 田建霞, 罗珠珠, 李玲玲, 等. 陇中黄土高原半干旱区不同种植年限紫花苜蓿土壤线虫群落分布特征. *应用生态学报*, 2022, 33: 2829–2835.
Tian J X, Luo Z Z, Li L L, et al. Soil nematode community characteristics of alfalfa field with different growing ages in the semi-arid Loess Plateau of Central Gansu, Northwest China. *Chin J Appl Ecol*, 2022, 33: 2829–2835 (in Chinese with English abstract).
- [18] Ambel B N K, Matandog N D A, Sumaya N P D N, et al. Nematode community structure in *Musa acuminata* Colla (Iakatan) farms with continuous cropping system. *Pak J Nematol*, 2024, 42: 66–80.
- [19] Dietrich P, Roeder A, Cesarz S, et al. Nematode communities, plant nutrient economy and life-cycle characteristics jointly determine plant monoculture performance over 12 years. *Oikos*, 2020, 129: 466–479.
- [20] 孙翌昕, 李英滨, 李玉辉, 等. 高通量测序技术在线虫多样性研究中的应用. *生物多样性*, 2022, 30(12): 196–206.
Sun Y X, Li Y B, Li Y H, et al. Application of high-throughput sequencing technique in the study of nematode diversity. *Biodivers Sci*, 2022, 30(12): 196–206 (in Chinese with English abstract).
- [21] 谢奎忠, 胡新元, 张彤彤, 等. 不同杀菌剂对旱地连作马铃薯土壤水分效应、微生物和产量的影响. *草业学报*, 2019, 28(7): 103–111.
Xie K Z, Hu X Y, Zhang T T, et al. Effects of different soil amendment measures on soil water relations, microbial community structure and yield in potato continuous cropping in dry land. *Acta Pratac Sin*, 2019, 28(7): 103–111 (in Chinese with English abstract).
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析(第3版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
Bao S D. Soil and Agricultural Chemistry Analysis, 3rd edn. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese).
- [23] Ross A, Willson V L. One-way Anova//Basic and Advanced Statistical Tests. Rotterdam: SensePublishers, 2017. pp 21–24.
- [24] 要凯, 赵章平, 康益晨, 等. 沟垄覆膜对连作马铃薯土壤酶活性、理化性状及产量的影响. *作物学报*, 2019, 45: 1286–1292.

- Yao K, Zhao Z P, Kang Y C, et al. Effects of ridge-furrow mulching on soil enzyme activity, physicochemical properties and yield in continuous cropping potato field. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 1286–1292 (in Chinese with English abstract).
- [25] 袁艳娜, 杨雪, 谷世闯, 等. 不同生物有机肥对温室黄瓜连作土壤改良效果研究. *现代园艺*, 2024(15): 1–3.
- Yuan Y N, Yang X, Gu S C, et al. Effects of different bio-organic fertilizers on soil improvement of cucumber continuous cropping in greenhouse. *Contemp Hortic*, 2024(15): 1–3 (in Chinese with English abstract).
- [26] Pang Z Q, Tayyab M, Kong C B, et al. Continuous sugarcane planting negatively impacts soil microbial community structure, soil fertility, and sugarcane agronomic parameters. *Microorganisms*, 2021, 9: 2008.
- [27] Moore J C, McCann K, de Ruiter P C. Modeling trophic pathways, nutrient cycling, and dynamic stability in soils. *Pedobiologia*, 2005, 49: 499–510.
- [28] Moore J C, De Ruiter P C. Soil food webs in agricultural ecosystems. In: Benckiser G, eds. *Microbial Ecology of Sustainable Agroecosystems*. Boca Raton: CRC Press, 2012. pp 63–88.
- [29] Yeates G W, Bongers T, De Goede R G, et al. Feeding habits in soil nematode families and Genera—an outline for soil ecologists. *J Nematol*, 1993, 25: 315–331.
- [30] Xing Y H, Zhang P L, Zhang W M, et al. Continuous cropping of potato changed the metabolic pathway of root exudates to drive rhizosphere microflora. *Front Microbiol*, 2023, 14: 1318586.
- [31] Yuan Q S, Wang L, Wang H, et al. Pathogen-mediated assembly of plant-beneficial bacteria to alleviate *Fusarium* wilt in *Pseudostellaria heterophylla*. *Front Microbiol*, 2022, 13: 842372.
- [32] Ghahremani Z, Escudero N, Saus E, et al. *Pochonia chlamydosporia* induces plant-dependent systemic resistance to *Meloidogyne incognita*. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 945.
- [33] 王进闯, 王敬国. 大豆连作土壤线虫群落结构的影响. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21: 1022–1031.
- Wang J C, Wang J G. Effects of continuous soybean monoculture on soil nematode community. *J Plant Nutr Fert*, 2015, 21: 1022–1031 (in Chinese with English abstract).
- [34] 高飞, 赵贺, 周峰, 等. 江苏省不同种植年限的西/甜瓜农田土壤线虫群落特征. *生态学杂志*, 2020, 39: 155–163.
- Gao F, Zhao H, Zhou F, et al. Community characteristics of nematodes in agricultural soil of watermelon and melon with different cultivation years in Jiangsu province. *Chin J Ecol*, 2020, 39: 155–163 (in Chinese with English abstract).
- [35] Chandrashekara C, Bhatt J C, Kumar R, et al. Suppressive soils in plant disease management. In: Singh A, Singh I, Singh A, eds. *Eco-friendly Innovative Approaches in Plant Disease Management*. New Delhi: International Book Distributing Company, 2012. pp 241–256.
- [36] Li X Y, Lewis E E, Liu Q Z, et al. Effects of long-term continuous cropping on soil nematode community and soil condition associated with replant problem in strawberry habitat. *Sci Rep*, 2016, 6: 30466.
- [37] Hamid M I, Hussain M, Wu Y P, et al. Successive soybean-monoculture cropping assembles rhizosphere microbial communities for the soil suppression of soybean cyst nematode. *FEMS Microbiol Ecol*, 2017, 93: fiw222.
- [38] Xin A Y, Jin H, Yang X Y, et al. Allelochemicals from the rhizosphere soil of potato (*Solanum tuberosum* L.) and their interactions with the soilborne pathogens. *Plants*, 2022, 11: 1934.
- [39] 梁文举, 姜勇, 李琪, 等. 定位试验地耕层土壤植物寄生线虫空间分布特征. *生态学报*, 2006, 26: 33–39.
- Liang W J, Jiang Y, Li Q. Spatial distribution characteristics of plant-parasitic nematodes in cultivated horizon of a site-specific experimental field. *Acta Ecol Sin*, 2006, 26: 33–39 (in Chinese with English abstract).
- [40] Zeeshan Ul Haq M, Yu J, Yao G L, et al. A systematic review on the continuous cropping obstacles and control strategies in medicinal plants. *Int J Mol Sci*, 2023, 24: 12470.