

绿肥替代不同比例化肥对红壤稻田土壤真菌群落的影响

路静¹, 项兴佳^{1,2*}, 康耘滔³, 尹静¹, 袁丹丹¹, 刘佳^{4*}

1 安徽大学 资源与环境工程学院, 安徽 合肥 230601

2 湿地生态系统保护与修复安徽省重点实验室, 安徽 合肥 230601

3 南京农业大学 农学院, 江苏 南京 210095

4 江西省农业科学院土壤肥料与资源环境研究所, 江西 南昌 330200

路静, 项兴佳, 康耘滔, 尹静, 袁丹丹, 刘佳. 绿肥替代不同比例化肥对红壤稻田土壤真菌群落的影响[J]. 微生物学报, 2025, 65(1): 323-336.

LU Jing, XIANG Xingjia, KANG Yuntao, YIN Jing, YUAN Dandan, LIU Jia. Replacement of chemical fertilizer with green manure at different proportions affects fungal community in the paddy field of Ultisol[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(1): 323-336.

摘要: 【目的】探究绿肥替代化肥的最佳比例及对红壤稻田土壤真菌群落的影响, 以期实现我国南方红壤科学培肥和可持续利用。【方法】研究设置 7 个处理: 不施肥(Control)、早稻不施化肥仅翻压紫云英(G)、早稻常规施用化肥(NPK100)、早稻翻压紫云英且常规施用化肥(NPK100+G)、早稻翻压紫云英且化肥减量 20% (NPK80+G)、早稻翻压紫云英且化肥减量 40% (NPK60+G)、早稻翻压紫云英且化肥减量 60% (NPK40+G)。除 Control 外, 所有处理晚稻均常规施用化肥。在晚稻成熟期采集不同处理水稻根表土样品测定土壤理化性质, 同时基于 Illumina MiSeq 高通量测序平台对土壤样品在 DNA 水平上进行测序, 分析土壤真菌群落特征。【结果】与常规施用化肥相比, 绿肥替代部分化肥处理提高水稻稻谷和秸秆产量。不同农业措施显著改变土壤真菌群落组成 ($P=0.001$)。绿肥替代中低量化肥处理提高土壤腐生真菌的相对丰度, 增加土壤有机质的转化效率和养分周转速率。相比于常规施用化肥, 绿肥替代 0、20%和 40%化肥处理土壤腐生真菌相对丰度分别提高 33.55%、167.27%和 55.28%。此外, 绿肥替代中低量化肥处理降低土壤中潜在植物病原菌的相对丰度和多样性。【结论】绿肥替代 20%-40%化肥既能提高水稻产量, 又能减少农业面源污染、提高土壤养分含量及优化土壤真菌群落。本研究系统评估绿肥部分替代化肥对红壤稻田

资助项目: 国家重点研发计划(2021YFD1700203); 国家自然科学基金(42267046, 32160766); 安徽省优秀青年科研项目(2022AH030015)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2021YFD1700203), the National Natural Science Foundation of China (42267046, 32160766), and the Outstanding Youth Research Project of Anhui Province (2022AH030015).

*Corresponding authors. E-mail: XIANG Xingjia, xjxiang@ahu.edu.cn; LIU Jia, liujia422@126.com

Received: 2024-08-22; Accepted: 2024-10-28; Published online: 2024-10-29

生态系统的影响，研究结果为我国南方红壤区农业可持续发展提供了理论基础。

关键词：化肥减量；紫云英；真菌群落；植物病原菌

Replacement of chemical fertilizer with green manure at different proportions affects fungal community in the paddy field of Ultisol

LU Jing¹, XIANG Xingjia^{1,2*}, KANG Yuntao³, YIN Jing¹, YUAN Dandan¹, LIU Jia^{4*}

1 School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, Anhui, China

2 Anhui Province Key Laboratory of Wetland Ecosystem Protection and Restoration, Hefei 230601, Anhui, China

3 College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu, China

4 Soil and Fertilizer & Resources and Environment Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang 330200, Jiangxi, China

Abstract: [Objective] This study investigated the optimal proportion of green manure replacing chemical fertilizer and its effect on soil fungal community in the paddy field of Ultisol, aiming to achieve soil fertilization and sustainable utilization of Ultisol in southern China. [Methods] This study set seven treatments: no fertilizer (Control), application of Chinese milk vetch without chemical fertilizer in early season rice (G), conventional application of chemical fertilizer in early season rice (NPK100), application of Chinese milk vetch and conventional chemical fertilizer in early season rice (NPK100+G), application of Chinese milk vetch and 80% conventional chemical fertilizer in early season rice (NPK80+G), application of Chinese milk vetch and 60% conventional chemical fertilizer in early season rice (NPK60+G), and application of Chinese milk vetch and 40% conventional chemical fertilizer in early season rice (NPK40+G). The conventional chemical fertilizer was applied in late season rice for other treatments except the Control. The root surface soil samples of different treatments were collected at the maturity stage of late rice for the measurement of soil properties. At the same time, high-throughput sequencing (Illumina MiSeq) was employed to analyze the features of soil fungal community. [Results] Compared with NPK100, the treatments of green manure replacing chemical fertilizer increased the yields of rice and straw. Different treatments significantly altered the soil fungal community composition ($P=0.001$). Replacing medium and low amounts of chemical fertilizer with green manure increased the relative abundance of saprophytic fungi in soil, which increased the conversion rate of soil organic matter and nutrient turnover rate. Compared with NPK100, replacing 0, 20%, and 40% chemical fertilizer with green manure increased the relative abundance of saprophytic fungi in soil by 33.55%, 167.27%, and 55.28%, respectively. In addition, replacing medium and low amounts of chemical fertilizer with green manure decreased the relative abundance and diversity of potential plant pathogens in soil. [Conclusion] Replacing medium and low

amounts (20%–40%) of chemical fertilizer with green manure not only increased rice yield but also reduced environmental pollution, improved soil nutrients, and optimized the fungal community in soil. This study systematically evaluated the effect of replacing different proportions of chemical fertilizer with green manure on the Ultisol paddy ecosystems. The results provided a theoretical basis for the sustainable development of agriculture in the Ultisol region of southern China.

Keywords: chemical fertilizer reduction; Chinese milk vetch; fungal community; plant pathogen

中国水稻种植面积常年保持在3 000万 hm^2 ,是全球水稻产量最高的国家之一^[1]。施肥是提高土壤肥力和作物产量必不可少的措施^[2],然而在农业实践中,过量施用化肥这一现象日益严重^[3]。化肥的大量施用导致资源浪费,并对环境造成诸多负面影响,如土壤酸化、水体富营养化等^[4]。冬季种植绿肥作物并将其整合到稻田轮作系统中,可以减轻长期单施化肥的不利影响。紫云英(*Astragalus sinicus* L.)是我国南方稻田最常用的豆科绿肥。在休耕期种植紫云英,可以充分利用水、光、热等资源,减少土壤养分损失;紫云英生长过程中通过生物固氮的方式提高土壤氮含量,其翻压还田后还可以降低土壤容重^[5]、提高土壤养分含量、增强土壤酸碱缓冲能力。与肥田萝卜、黑麦草等非豆科绿肥相比,紫云英较低的碳氮比能最大限度减少甲烷排放^[6]。因此,通过紫云英种植替代部分化肥,不仅可以降低化肥用量,还可以保护农田生态环境。

红壤是我国南方地区最典型的土壤类型,由脱硅富铝化过程和生物富集过程相互作用而形成^[7],具有pH低、土壤养分失衡等特点^[8],红壤在我国南方已成为低产土壤^[9]。水稻是我国南方红壤区最主要的农作物。稻田常年投入大量化学养分,一方面增加农民的生产负担、降低经济效益;另一方面也造成土壤肥力衰退、温室气体排放量大,并且极易引起氮磷养分流

失,加剧农业面源污染。在冬季休闲期种植绿肥,能够截获环境养分,为后续水稻节肥增效、控制养分流失奠定物质基础。绿肥翻压时处于盛花期,养分含量高,能够替代化肥用量、提高养分利用效率、培肥稻田土壤、促进水稻增产^[10]。

土壤微生物在陆地生态系统中发挥重要作用,如促进养分循环等^[11],而土壤理化性质的改变影响土壤微生物的群落结构^[12]。Gao等^[13]在湖南、江西、安徽等地研究发现,施加紫云英能改变土壤细菌群落,提高放线菌门和厚壁菌门的相对丰度,这2种菌门有助于促进植物残体的降解,为土壤增加氮源,从而提升土壤肥力。Ablimit等^[14]研究发现,绿肥与玉米间作显著提高土壤pH和养分含量,提高细菌和古菌的丰富度,降低潜在植物病原菌的相对丰度。刘春增等^[15]研究表明,紫云英还田降低了子囊菌门(*Ascomycota*)的相对丰度,增加担子菌门(*Basidiomycota*)和被孢霉属(*Mortierella*)的相对丰度,担子菌门和被孢霉属能够降解土壤中的有机物质,提高土壤养分含量。种植翻压绿肥改变土壤微生物的群落结构,但目前对土壤真菌群落结构的研究相对较少,此外关于种植翻压绿肥的研究大多是在常规施用化肥的基础上额外引入绿肥,未考虑绿肥部分替代化肥对农业生态系统的影响。

真菌作为分解者在土壤养分循环中发挥重要作用。腐生真菌参与土壤中有机物质的分解

和养分的循环利用^[16]。土壤真菌通过改变土壤微环境,影响土壤中有机物质的稳定和分解过程,并通过非营养途径提高植物耐受性,有利于植物生长^[17]。然而,植物病原真菌与生态系统稳定性之间存在负相关关系:植物病原真菌丰富度越高,植物生产力和恢复力越低^[18]。因此,绿肥替代不同比例化肥对土壤真菌群落的影响值得深入探讨。本研究以紫云英为供试绿肥,以第四纪红黏土母质发育的红黄泥为供试土壤,利用高通量测序技术,探索紫云英替代不同比例化肥对土壤理化性质、水稻产量和真菌群落的影响,以期为红壤稻田减肥增效和科学利用绿肥资源提供理论依据,最终促进我国南方红壤区农业可持续发展。

1 材料与amp;方法

1.1 试验区概况

试验在江西省国家红壤改良工程技术研究中心高安科研基地进行。试验基地位于江西省高安市(28°25'N, 115°22'E),该地属于典型的亚热带季风气候,年均气温 17.7 °C,年均降水量 1 560 mm,光照充足,全年平均无霜期 276 d。初始土壤理化性质:pH 5.82、有机质 23.49 g/kg、总氮(total nitrogen, TN) 0.99 g/kg、总磷(total phosphorus, TP) 0.43 g/kg、碱解氮 71.88 mg/kg、有效磷(available phosphorus, AP) 12.51 mg/kg、速效钾 49.78 mg/kg。

1.2 试验设计

试验开始于 2015 年,以随机区组的方式进行设计,共设置 7 个处理,分别为冬闲-双季稻,早稻不施肥(Control);紫云英-双季稻,早稻不施化肥,早稻翻压紫云英(G);冬闲-双季稻,早稻常规施用化肥(NPK100);紫云英-双季稻,早稻翻压紫云英和常规施用化肥(NPK100+G);紫云英-双季稻,早稻翻压紫云英和化肥减量

20% (NPK80+G);紫云英-双季稻,早稻翻压紫云英和化肥减量 40% (NPK60+G);紫云英-双季稻,早稻翻压紫云英和化肥减量 60% (NPK40+G)。除 Control 处理外,所有处理晚稻均常规施用化肥,每个处理设 4 次重复。早稻常规化肥施肥量为 N 150 kg/hm²、P₂O₅ 75 kg/hm²、K₂O 120 kg/hm², NPK80+G、NPK60+G 和 NPK40+G 处理的早稻施肥量在早稻常规化肥施用量的基础上分别减少 20%、40%和 60%。晚稻常规化肥施肥量为 N 180 kg/hm²、P₂O₅ 75 kg/hm²、K₂O 150 kg/hm²。紫云英在晚稻收割后播种,早稻种植前翻压,除 Control 和 NPK100 处理外,其他处理年均鲜草翻压量均约为 22 500 kg/hm²。供试土壤为第四纪红黏土母质发育的红黄泥。

1.3 样品采集

于 2023 年晚稻成熟期采集水稻根表土样品^[19],土壤采集后过 2 mm 筛、去除草根、石块等杂质并混匀后分成两份。一份用于土壤理化性质的测定;一份提取土壤微生物 DNA 用于土壤真菌群落测定。

1.4 水稻产量和土壤理化性质的测定

水稻成熟后各小区全部收割并测量各小区稻谷和秸秆质量。土壤 pH 值采用 pH 计(上海仪电科学仪器股份有限公司)测定;土壤含水量采用烘干法测定;土壤总氮含量采用凯氏定氮法测定;土壤总磷用碱熔-钼锑抗比色法,使用紫外分光光度计(Shimadzu 公司)测定;土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)用重铬酸钾容量法-外加热法测定;土壤有效磷用 0.5 mol/L NaHCO₃ 浸提法,使用紫外分光光度计测定;土壤可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)使用碳氮分析仪(Shimadzu 公司)测定;可溶性有机氮(dissolved organic nitrogen, DON)采用差减法测定,即可溶性有机氮=溶解性总氮-溶解性无机氮;土壤铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮

(NO₃⁻-N)的含量用连续流动分析仪(Skalar 公司)测定。

1.5 土壤样品的高通量测序

使用 FastDNA[®] SPIN 试剂盒 (MP Biomedicals 公司)按照说明提取土壤微生物 DNA, 将提取的 DNA 溶解在 60 μL 的 TE 缓冲液中, 并于 -20 °C 保存。采用引物 ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和 ITS2R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')扩增真菌 ITS 区域。土壤真菌 PCR 反应体系(50 μL): 25 μL Premix Taq DNA 聚合酶(TaKaRa 公司), DNA 模板 1 μL, 正、反向引物(20 μmol/L)各 1 μL, ddH₂O 22 μL。土壤真菌 PCR 反应条件: 95 °C 5 min; 94 °C 45 s, 56 °C 45 s, 72 °C 45 s, 共 35 个循环; 72 °C 10 min。纯化的 PCR 产物由上海凌恩生物科技有限公司进行高通量测序。测序所得的原始数据通过 QIIME 2 软件进行质控, 经过过滤和去除嵌合体等处理后获得扩增子序列变异(amplicon sequence variant, ASV)丰度表。

1.6 数据分析

利用 SPSS 20.0 对土壤理化性质、水稻产量、真菌 α 多样性和相对丰度进行单因素方差分析, 使用皮尔森(Pearson)相关分析检验理化性质与产量、真菌 α 多样性及真菌相对丰度与产量、土壤养分含量的相关性。利用方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)对环境因子进行共线性分析。利用 R 软件(v4.3.2)的 vegan 和 Hmisc 等进行非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)、相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM; permutations=999)、冗余分析(redundancy analysis, RDA)、方差分解分析(variance partitioning analysis, VPA)和基于丰度的 β 零模型分析(abundance-based beta-null deviation,

NDV)。利用 FUNGuild 方法(v1.1)对真菌进行功能预测分析。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质和水稻产量

通过单因素方差分析对比不同处理间土壤理化性质和水稻产量的差异。与对照相比, 不同施肥措施增加土壤 pH 值、总氮、总磷、有机碳、有效磷、可溶性有机氮和硝态氮含量(表 1)。与常规施用化肥相比, 紫云英部分替代化肥增加或者维持土壤养分含量水平, 未导致土壤肥力下降, 特别是绿肥替代中低量化肥处理土壤氮磷养分含量维持在较高水平。与对照相比, 施肥处理显著增加稻谷产量和秸秆产量(图 1)。与常规施用化肥相比, 紫云英替代中低量化肥处理显著增加作物产量, 紫云英替代 20%和 40%化肥分别增加作物产量为 13.58%和 16.44%。皮尔森相关性分析结果表明稻谷产量与 pH ($P=0.001$)、总氮($P<0.001$)、总磷($P<0.05$)、土壤有机碳($P<0.001$)、有效磷($P<0.01$)和硝态氮($P<0.01$)含量呈正相关, 与可溶性有机碳($P<0.05$)含量呈负相关(表 2)。

2.2 土壤真菌 α 多样性

利用 ASV richness index 和 Shannon index 表征土壤真菌的多样性。与对照(Control)相比, 全量化肥处理(NPK100)或绿肥替代中低量化肥(NPK100+G、NPK80+G 和 NPK60+G)处理降低土壤真菌多样性(图 2)。与常规施用化肥(NPK100)相比, 绿肥替代中低量化肥(NPK100+G、NPK80+G 和 NPK60+G)对真菌 ASV richness index 显著不影响, 但单施绿肥(G)和绿肥替代高量化肥(NPK40+G)处理显著增加真菌 ASV richness index。与常规施用化肥(NPK100)相比, 绿肥替代低量化肥(NPK80+G)显著降低真菌 Shannon index, 而其他处理对真

表 1 不同处理土壤理化性质

Table 1 Soil chemical properties of different treatments

Soil properties	Control	G	NPK100	NPK100+G	NPK80+G	NPK60+G	NPK40+G
pH	6.17±0.13b	6.32±0.16ab	6.61±0.20a	6.60±0.24a	6.46±0.02ab	6.58±0.17a	6.49±0.38ab
Moisture (%)	27.05±1.16b	27.51±0.51b	27.51±1.19b	29.33±0.59a	30.30±0.88a	28.55±2.06ab	27.21±0.87b
TN (g/kg)	1.15±0.07d	1.45±0.05bc	1.34±0.08c	1.50±0.09ab	1.60±0.12a	1.36±0.10c	1.39±0.04bc
TP (g/kg)	0.50±0.03b	0.63±0.16a	0.66±0.03a	0.65±0.05a	0.66±0.03a	0.61±0.05a	0.60±0.04ab
SOC (g/kg)	11.45±0.54c	14.48±1.12b	13.75±0.72b	16.35±2.04a	16.45±0.69a	15.25±0.76ab	14.23±1.36b
AP (mg/kg)	3.01±1.11d	5.06±2.10cd	12.01±3.74ab	15.04±6.63a	6.31±2.77bcd	11.14±3.33abc	9.52±4.76abc
DOC (mg/kg)	87.98±9.14ab	79.40±5.15b	69.25±2.64c	69.50±5.51c	66.85±6.15c	84.38±4.01ab	89.55±8.72a
DON (mg/kg)	2.59±1.44b	3.72±0.99ab	5.48±2.37a	3.65±1.22ab	4.30±0.74ab	4.51±2.25ab	3.33±0.90ab
NH ₄ ⁺ -N (mg/kg)	2.00±0.37ab	2.85±1.63a	2.46±0.76ab	1.74±0.05ab	1.37±0.37b	2.23±0.83ab	1.27±0.29b
NO ₃ ⁻ -N (mg/kg)	0.81±0.03b	0.86±0.09ab	0.95±0.10ab	0.98±0.14ab	0.98±0.02ab	1.03±0.08a	1.02±0.25a

Results are presented as the mean±SD ($n=4$). Different small letters indicate significant differences at 0.05 level.

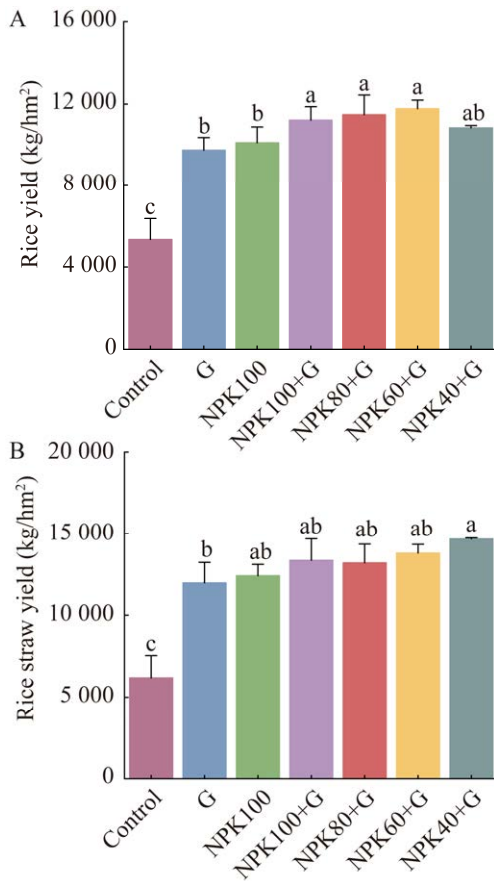


图 1 不同处理稻谷和秸秆产量。A: 稻谷产量; B: 秸秆产量。产量为早稻产量与晚稻产量之和。不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Figure 1 Rice and straw yields of different treatments. A: Rice yield; B: Rice straw yield. The yield was based on the sum of early and late season rice yield. Different small letters indicate significant differences at 0.05 level.

菌 Shannon index 影响不显著。真菌 ASV richness 具体表现为 Control>G>NPK40+G>NPK100+G>NPK100>NPK60+G>NPK80+G。真菌 Shannon 具体表现为 Control>G>NPK40+G>NPK100>NPK100+G>NPK60+G>NPK80+G。根据皮尔森相关性的分析结果得知, 土壤 ASV richness 与总氮($P<0.05$)、土壤有机碳($P<0.05$)含量呈负相关关系, 与可溶性有机碳($P=0.001$)含量呈显著正相关关系; 土壤 Shannon 与可溶性有机碳($P=0.010$)含量呈正相关关系(表 3)。

表 2 产量与土壤理化性质之间的皮尔森相关性分析

Table 2 Pearson correlations between yields and soil chemical properties

Soil properties	Rice yield		Rice straw yield	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
pH	0.595	0.001	0.587	0.001
TN	0.712	0.000	0.643	0.000
TP	0.454	0.015	0.394	0.038
SOC	0.774	0.000	0.689	0.000
AP	0.534	0.003	0.526	0.004
DOC	-0.376	0.048	-0.267	0.170
DON	0.354	0.064	0.320	0.097
NH ₄ ⁺ -N	-0.174	0.376	-0.195	0.319
NO ₃ ⁻ -N	0.486	0.009	0.491	0.008

r: Pearson correlation coefficients; *P*: Significance.

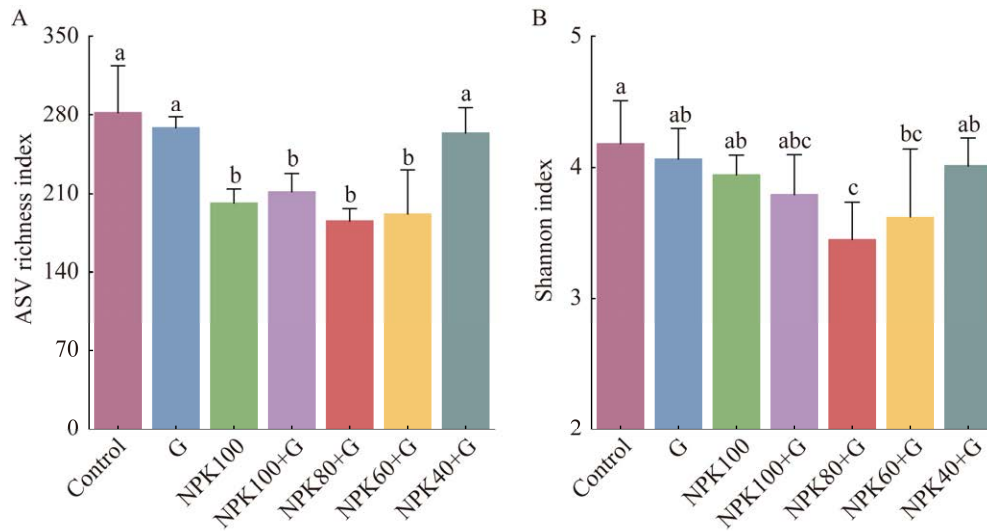


图 2 不同处理土壤真菌 α 多样性。A: ASV 丰富度指数; B: Shannon 指数。不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Figure 2 Soil fungal alpha diversity of different treatments. A: ASV richness index; B: Shannon index. Different small letters indicate significant differences at 0.05 level.

表 3 土壤真菌多样性与土壤理化性质之间的皮尔森相关性分析

Table 3 Pearson correlations between soil fungal alpha diversity and soil chemical properties

Soil properties	ASV richness index		Shannon index	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
pH	-0.330	0.087	-0.179	0.363
TN	-0.383	0.044	-0.348	0.070
TP	-0.359	0.061	-0.183	0.350
SOC	-0.447	0.017	-0.339	0.078
AP	-0.249	0.201	-0.053	0.787
DOC	0.588	0.001	0.477	0.010
DON	-0.355	0.064	-0.188	0.338
NH ₄ ⁺ -N	0.117	0.555	0.180	0.360
NO ₃ ⁻ -N	-0.127	0.519	-0.063	0.751

r: Pearson correlation coefficients; *P*: Significance.

2.3 土壤真菌群落结构

通过非度量多维尺度分析研究不同处理对土壤真菌群落组成的影响(图 3A)。不同施肥措施显著改变土壤真菌群落组成($P=0.001$)。RDA 和 VPA 的分析结果表明, pH (6.08%)、总磷(4.97%)、土壤有机碳(5.61%)和可溶性有机氮(4.48%)是影响真菌群落组成的主要因素(图 3B)。

随机性过程和确定性过程与微生物群落构建密切相关^[20], 并对群落多样性、功能等产生影响。本研究通过基于丰度的 β 零模型评估真菌群落构建模式, 判断随机性过程和确定性过程对真菌群落构建的相对重要性。基于丰度的 β 零偏差值越接近 0 表示随机性过程越强, 越接近 1 表示确定性过程越强。与对照相比, 单施化肥或绿肥与全量化肥配施处理土壤真菌群落表现出更强的随机性过程(图 3C)。单施绿肥或绿肥替代部分化肥处理土壤真菌群落较单施化肥表现出更强的确定性过程。

由图 4A 可知, 在真菌门分类水平上, 土壤真菌的主要类群为子囊菌门、毛霉菌门 (*Mucoromycota*)、担子菌门和壶菌门 (*Chytridiomycota*)。与其他处理相比, 绿肥替代中量化肥处理具有最低的子囊菌门相对丰度和最高的担子菌门相对丰度。不同施肥措施对土壤真菌毛霉菌门的相对丰度影响较小。壶菌门相对丰度在对照处理中最高, 在绿肥替代中低量化肥处理中最低。

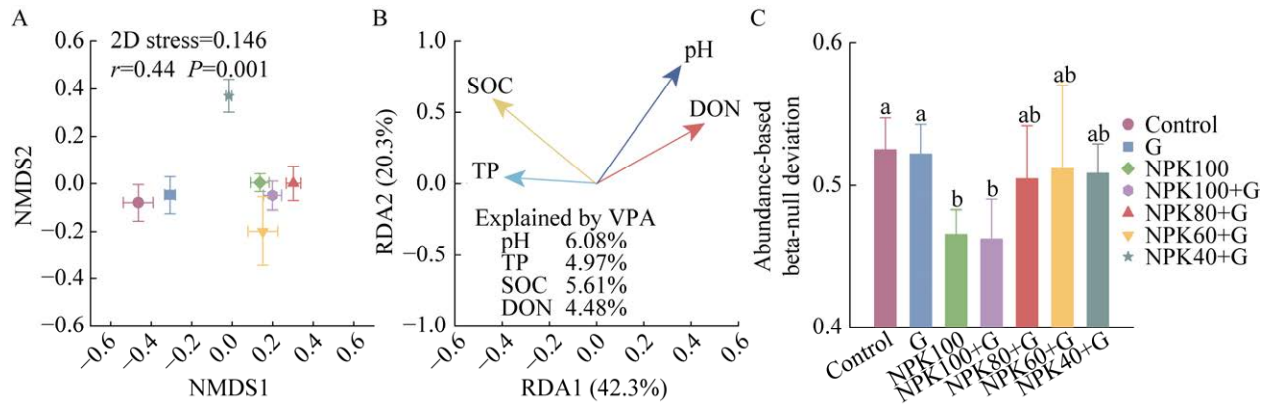


图 3 土壤真菌群落组成(A)、冗余分析(B)和群落构建过程分析(C)。不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Figure 3 The analysis of soil fungal community composition (A), redundancy analysis (B), and community assembly process (C). Different small letters indicate significant differences at 0.05 level.

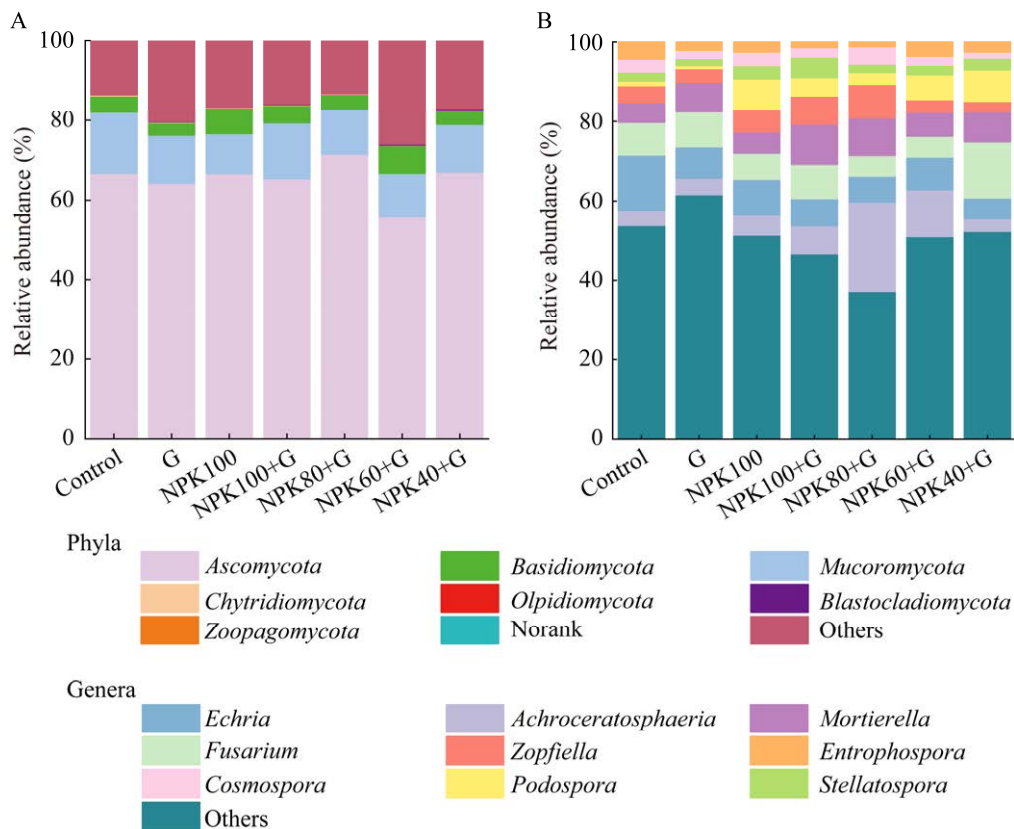


图 4 不同处理土壤真菌优势门(A)和优势属(B)相对丰度

Figure 4 Relative abundance of dominant fungal phyla (A) and dominant fungal genera (B) in soil under different treatments.

在土壤真菌优势属的分析中,列出了相对丰度最高的9个属,其余真菌属合并为“Others”(图4B)。真菌优势属主要为 *Achroceratosphaeria*、*Echria*、镰刀菌属(*Fusarium*)和被孢霉属。与其他处理相比,绿肥替代中低量化肥具有最高的 *Achroceratosphaeria* 相对丰度和最低的镰刀菌属相对丰度,绿肥替代高量化肥具有最高的镰刀菌属相对丰度。*Echria* 相对丰度在对照处理中最高,在绿肥替代低量和高量化肥处理中最

低。被孢霉属相对丰度在绿肥替代低量化肥处理中最高,在对照和单独施用化肥处理中最低。

2.4 土壤真菌功能预测

通过功能预测分析土壤潜在植物病原菌和腐生菌(图5)。图5A、5B的结果表明,单施化肥或绿肥替代化肥处理土壤中潜在植物病原菌的相对丰度和ASV richness index 较低,特别是绿肥替代中低量化肥植物潜在病原菌的相对丰度和ASV richness index 为最低,但是单施绿肥植

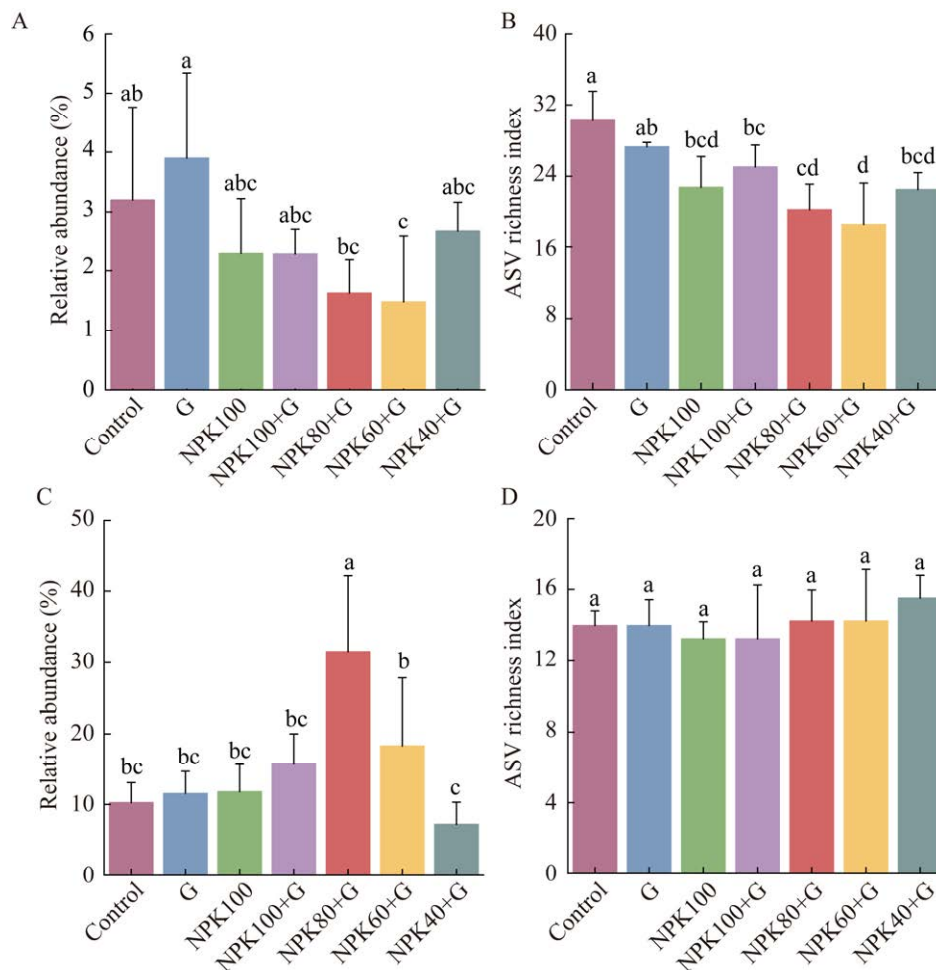


图5 土壤潜在植物病原菌和腐生菌分析。A: 潜在植物病原菌的相对丰度; B: 潜在植物病原菌的ASV丰富度指数; C: 腐生菌的相对丰度; D: 腐生菌的ASV丰富度指数。不同小写字母表示在0.05水平上差异显著。

Figure 5 The analysis of soil potential plant fungal pathogen and saprophyte. A: Relative abundance of potential plant pathogen; B: Potential plant pathogenic ASV richness index; C: Relative abundance of saprophyte; D: Saprophytic ASV richness index. Different small letters indicate significant differences at 0.05 level.

物潜在病原菌的相对丰度表现为最高。如图 5C 所示,绿肥替代中低量化肥处理提高土壤腐生真菌的相对丰度,与常规施肥(NPK100)相比,NPK100+G、NPK80+G 和 NPK60+G 处理土壤腐生真菌的相对丰度分别提高 33.55%、167.27% 和 55.28%,而绿肥替代高量化肥却降低腐生真菌的相对丰度。图 5D 表明不同施肥处理对土壤腐生菌 ASV richness index 的影响不显著。皮尔森相关性的分析结果表明腐生菌的相对丰度与总氮($P<0.05$)、土壤有机碳($P<0.05$)含量呈正相关关系,与可溶性有机碳($P<0.01$)含量呈负相关关系。土壤潜在植物病原菌的相对丰度与可溶性有机碳($P<0.05$)含量呈正相关关系,与稻谷产量($P<0.05$)、秸秆产量($P<0.05$)呈负相关关系(表 4)。

由图 6 可知,土壤优势潜在植物病原菌有盘长孢状炭疽菌(*Colletotrichum gloeosporioides*)、新月弯孢菌(*Curvularia lunata*)、稻黑孢霉(*Nigrospora oryzae*)和 *Alternaria padwickii*。与常规施肥(NPK100)相比,绿肥替代化肥处理降低盘长孢状炭疽菌的相对丰度,其中 NPK60+G 处理盘长孢状炭疽菌的相对丰度最低;绿肥替

代化肥对新月弯孢菌的相对丰度影响不显著,但 G 处理新月弯孢菌的相对丰度显著增加;绿肥替代化肥处理降低稻黑孢霉的相对丰度,其下降程度在 NPK80+G 和 NPK60+G 处理中最显著;绿肥替代化肥处理中 *Alternaria padwickii* 的相对丰度表现较低。

表 4 土壤腐生菌和潜在植物病原菌的相对丰度与土壤养分含量、产量之间的皮尔森相关性分析
Table 4 Pearson correlations between the relative abundance of soil saprophyte and potential plant pathogen and soil nutrient contents, yields

Variables	Saprophyte		Potential plant pathogen	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
TN	0.426	0.024	-0.107	0.587
TP	0.190	0.332	0.116	0.558
SOC	0.435	0.021	-0.262	0.179
AP	-0.076	0.702	-0.243	0.212
DOC	-0.490	0.008	0.380	0.046
DON	-0.009	0.965	-0.312	0.106
NH ₄ ⁺ -N	-0.216	0.270	0.106	0.592
NO ₃ ⁻ -N	0.108	0.583	-0.306	0.113
Rice yield	0.320	0.097	-0.453	0.016
Rice straw yield	0.145	0.462	-0.388	0.042

r: Pearson correlation coefficients; *P*: Significance.

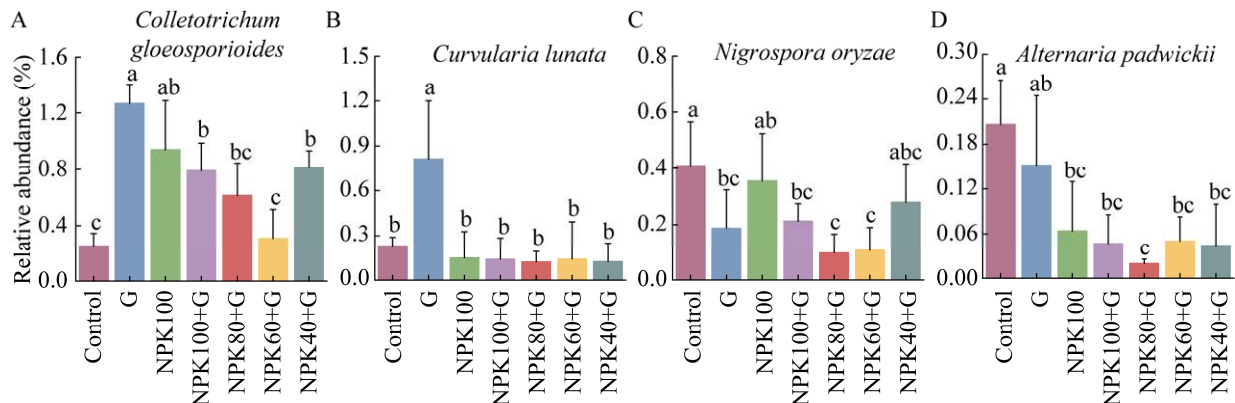


图 6 土壤优势潜在植物病原菌相对丰度。A: 盘长孢状炭疽菌的相对丰度; B: 新月弯孢菌的相对丰度; C: 稻黑孢霉的相对丰度; D: *Alternaria padwickii* 的相对丰度。不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Figure 6 Relative abundance of dominant potential plant pathogenic fungi in soil. A: Relative abundance of *Colletotrichum gloeosporioides*; B: Relative abundance of *Curvularia lunata*; C: Relative abundance of *Nigrospora oryzae*; D: Relative abundance of *Alternaria padwickii*. Different small letters indicate significant differences at 0.05 level.

3 讨论

3.1 绿肥替代不同比例化肥对土壤理化性质和水稻产量的影响

土壤有机质、氮、磷是土壤肥力指标^[21], 能够影响作物生长和养分循环。与常规施肥相比, 单施绿肥处理水稻产量和秸秆产量略有降低(图 1), 之前研究结果证明单施绿肥由于养分释放缓慢^[22], 无法满足作物快速生长需要, 因此可能导致产量下降。相比于单施化肥, 绿肥部分替代化肥增加土壤总氮、有机碳等土壤养分含量(表 1), 这与张济世等^[5]的研究结果一致。施用化肥虽然能快速补充速效养分, 但由于养分易于淋失^[23], 其供应的持续性无法得到保障。绿肥与化肥配施后, 化肥作为速效养分可以立刻被植物吸收, 促进植物生长, 克服单施绿肥养分供应不及时的缺点。此外, 绿肥需要通过微生物转化, 将有机物质中的营养元素释放供给植物生长, 因此绿肥的肥力具有缓慢性 and 持久性, 克服单施化肥养分供应不能持续的缺点。在本研究中, 水稻产量与总氮、总磷、土壤有机碳、有效磷和硝态氮含量呈正相关关系(表 2), 绿肥与化肥配施可提高土壤总氮、有机碳等养分含量(表 1), 从而提高水稻产量。因此, 绿肥替代部分化肥可以培肥土壤并减少农业面源污染, 说明这种农业模式具有广阔的应用前景。

3.2 绿肥替代不同比例化肥对土壤真菌多样性和群落结构的影响

施用化肥可降低农田土壤微生物多样性已经被广泛证明^[24], 本研究与前人结果一致。长期施用化肥减少水稻土通气孔隙^[25], 导致土壤板结等问题, 不利于微生物生长。植物可以直接利用化肥, 降低植物对土壤微生物的依赖^[26], 导致土壤微生物多样性下降。单施绿肥或绿肥替代高量化肥处理, 土壤真菌多样性维持较高水平(图 2)。刘春增等^[15]的研究证明, 在稻田中

施用绿肥能够增加微生物的多样性。施用绿肥后增加土壤养分含量, 为土壤微生物提供大量的碳源^[27]和底物, 降低土壤微生物养分限制, 减弱微生物间的竞争, 导致微生物多样性维持较高水平。

土壤真菌在养分循环、有机物降解方面发挥重要作用^[4], 绿肥替代部分化肥处理显著改变土壤真菌群落组成(图 3A)。绿肥作为外源有机质翻压还田后增强土壤真菌群落构建的确定性过程(图 3C), 即那些容易降解绿肥的真菌类群得到大量富集, 它们占据更高的生态位, 生长表现出明显优势。Tang 等^[28]研究发现, 真菌群落组成主要受土壤有机碳的影响。本研究也发现土壤有机碳是影响真菌群落组成的主要因素(图 3B)。绿肥替代部分化肥处理显著改变土壤有机碳含量, 是导致土壤真菌群落组成改变的重要原因。

3.3 绿肥替代不同比例化肥对土壤有益真菌类群的影响

与常规施用化肥相比, 绿肥替代中量化肥能够提高担子菌门的相对丰度(图 4A), 担子菌门具有降解有机物质的能力, 从而有助于提升土壤肥力^[9]。绿肥替代中低量化肥能够提高土壤腐生菌的相对丰度(图 5C)。土壤腐生菌是土壤碳循环的重要媒介^[29], 通过参与木质素、纤维素等土壤中有机物质的分解在物质循环中发挥作用^[16]。绿肥作为有机肥, 需要在土壤中进行转化变为速效肥供植物吸收, 而土壤腐生菌起到重要作用。较高的土壤腐生菌相对丰度说明土壤养分周转速率快, 可以为植物提供充分的养分^[30]。绿肥替代中低量化肥处理土壤有机碳含量高于其他处理(表 1), 说明土壤具有较高的养分潜力, 该处理能够有效培肥土壤。然而, 当绿肥替代高量化肥时, 土壤中腐生菌的相对丰度较低(图 5C), 同时土壤有机碳含量也表现

较低(表 1),说明过低的化肥施用迫使前期绿肥快速腐解和养分释放。在后期(采样期)绿肥养分供应不足,导致较低土壤有机质和较低的腐生菌相对丰度。因此,绿肥替代高量化肥可能导致土壤养分潜力不足,不利于农业生态系统的可持续发展。土壤腐生菌的相对丰度与总氮、土壤有机碳含量呈正相关关系(表 4),总氮和土壤有机碳含量又与作物产量呈正相关关系(表 2),表明土壤腐生菌可能通过分解土壤中的有机物质提高土壤养分含量,间接影响水稻对养分的吸收利用,进而提高水稻产量。

3.4 绿肥替代不同比例化肥对土壤潜在植物病原菌的影响

土壤潜在植物病原菌的相对丰度与稻谷产量呈显著负相关关系(表 4),植物病原菌的占比上升,可能加剧植物生长的波动性,导致植物生产力不稳定^[31]。本研究中紫云英部分替代化肥处理土壤潜在植物病原菌的多样性和相对丰度表现为较低水平,其中绿肥替代中低量化肥处理潜在植物病原菌的多样性和相对丰度最低(图 5A、5B)。赵竟茹等^[9]研究发现绿肥与化肥配施降低植物病原菌的相对丰度,有益于植物生长。然而,本研究还发现单施绿肥处理潜在植物病原菌的相对丰度较其他处理表现为最高。单施绿肥由于养分释放缓慢等不利因素导致植物生长受到一定限制。研究表明植物可以通过吸收更多养分促进生长来抵抗病原菌^[32]。因此,单施绿肥导致作物生长限制,对植物病原菌抵抗能力下降,可能是导致植物病原菌增加的一个重要原因。绿肥与化肥配施能够显著改善作物生长,提高作物抵抗植物病原菌能力,进而抑制植物病原菌对植物的侵入。绿肥与化肥配施后作物生长量增加,可能向地下输入更多光合作用产物,提高根际微生物的活性。一般而言,较高的根际微生物活性显著抑制病害

程度^[33]。

对测定的植物病原菌进一步分析发现,对水稻有致病性的植物病原菌包括稻黑孢霉和 *Alternaria padwickii* (图 6C、6D)。稻黑孢霉是水稻穗腐病的病原菌,造成水稻产量和稻米品质下降^[34]; *Alternaria padwickii* 是水稻链格孢叶斑病的病原体,能够抑制种子萌发,引起幼苗死亡^[35]。本研究发现,绿肥替代化肥处理,特别是绿肥替代中低量化肥处理,这 2 类水稻病原菌相对丰度维持在较低水平,进一步说明合适的绿肥替代化肥比例具有较好的应用前景,既能减少作物病害风险,又能降低农业面源污染。

4 结论

绿肥替代化肥显著改变红壤稻田土壤真菌群落组成和多样性特征。绿肥替代部分化肥,特别是替代 20%–40%化肥能够提高土壤养分含量、抑制植物病原菌和增加植物益生菌,进而提高作物产量。单施绿肥导致养分供应不足及增加潜在植物病原菌多样性和相对丰度,不利于作物生长。因此,合适的绿肥替代化肥比例这一农业措施可以减少农业面源污染,改善稻田土壤质量,优化土壤真菌类群,具有重要的应用前景。本研究详细探讨绿肥部分替代化肥对土壤养分、作物产量和真菌群落的影响,研究结果为南方红壤区农业的可持续发展提供重要的理论依据。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] 徐春春, 纪龙, 陈中督, 方福平. 中国水稻生产、市场与进出口贸易的回顾与展望[J]. 中国稻米, 2021,

- 27(4): 17-21.
XU CC, JI L, CHEN ZD, FANG FP. Historical review and prospect of China's rice production, market and import and export trade[J]. *China Rice*, 2021, 27(4): 17-21 (in Chinese).
- [2] XIANG XJ, LIU J, ZHANG J, LI DM, XU CX, KUZUYAKOV Y. Divergence in fungal abundance and community structure between soils under long-term mineral and organic fertilization[J]. *Soil & Tillage Research*, 2020, 196: 104491.
- [3] 宁川川, 王建武, 蔡昆争. 有机肥对土壤肥力和土壤环境质量的影响研究进展[J]. *生态环境学报*, 2016, 25(1): 175-181.
NING CC, WANG JW, CAI KZ. The effects of organic fertilizers on soil fertility and soil environmental quality: a review[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2016, 25(1): 175-181 (in Chinese).
- [4] 沈仁芳, 赵学强. 土壤微生物在植物获得养分中的作用[J]. *生态学报*, 2015, 35(20): 6584-6591.
SHEN RF, ZHAO XQ. Role of soil microbes in the acquisition of nutrients by plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(20): 6584-6591 (in Chinese).
- [5] 张济世, 刘春增, 郑春风, 张琳, 张香凝, 吕玉虎, 曹卫东, 张玉亭. 紫云英还田与化肥减量配施对稻田土壤细菌群落组成和功能的影响[J]. *环境科学*, 2023, 44(5): 2936-2944.
ZHANG JS, LIU CZ, ZHENG CF, ZHANG L, ZHANG XN, LÜ YH, CAO WD, ZHANG YT. Effects of Chinese milk vetch returning incorporated with chemical fertilizer reduction on the composition and function of soil bacterial communities in paddy fields[J]. *Environmental Science*, 2023, 44(5): 2936-2944 (in Chinese).
- [6] KIM SY, GUTIERREZ J, KIM PJ. Considering winter cover crop selection as green manure to control methane emission during rice cultivation in paddy soil[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2012, 161: 130-136.
- [7] 赵其国, 黄国勤, 马艳芹. 中国南方红壤生态系统面临的问题及对策[J]. *生态学报*, 2013, 33(24): 7615-7622.
ZHAO QG, HUANG GQ, MA YQ. The problems in red soil ecosystem in southern of China and its countermeasures[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(24): 7615-7622 (in Chinese).
- [8] ZHANG HM, WANG BR, XU MG, FAN TL. Crop yield and soil responses to long-term fertilization on a red soil in southern China[J]. *Pedosphere*, 2009, 19(2): 199-207.
- [9] 赵竟茹, 晏蒙, 吴远诺, 刘天赐, 李绍兵, 冷珂, 项兴佳, 刘佳. 添加毛叶苕子对红壤旱地土壤真菌群落的影响[J]. *微生物学报*, 2024, 64(2): 581-596.
ZHAO JR, YAN M, WU YN, LIU TC, LI SB, LENG K, XIANG XJ, LIU J. Application of hairy vetch (*Vicia villosa* Roth L.) affects fungal community in upland red soil [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(2): 581-596 (in Chinese).
- [10] 王强盛, 薄雨心, 余坤龙, 刘晓雪. 绿肥还田在稻作生态系统的效应分析及研究展望[J]. *土壤*, 2021, 53(2): 243-249.
WANG QS, BO YX, YU KL, LIU XX. Analysis and research prospect of effect of green manure returning on rice cropping ecosystem[J]. *Soils*, 2021, 53(2): 243-249 (in Chinese).
- [11] 蒋婧, 宋明华. 植物与土壤微生物在调控生态系统养分循环中的作用[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(8): 979-988.
JIANG J, SONG MH. Review of the roles of plants and soil microorganisms in regulating ecosystem nutrient cycling[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(8): 979-988 (in Chinese).
- [12] 谢姆西努尔·图尔贡, 张经博, 董正武, 马晓东, 刘隋赞. 干旱区高寒湿地逆行演替下土壤微生物群落结构的研究[J]. *微生物学报*, 2023, 63(4): 1603-1617.
TUERGONG XMXNR, ZHANG JB, DONG ZW, MA XD, LIU SYH. The soil microbial community structure under retrogressive succession of an alpine wetland in the arid area[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(4): 1603-1617 (in Chinese).
- [13] GAO SJ, CAO WD, ZHOU GP, REES RM. Bacterial communities in paddy soils changed by milk vetch as green manure: a study conducted across six provinces in south China[J]. *Pedosphere*, 2021, 31(4): 521-530.
- [14] ABLIMIT R, LI WK, ZHANG JD, GAO HN, ZHAO YM, CHENG MM, MENG XQ, AN LZ, CHEN Y. Altering microbial community for improving soil properties and agricultural sustainability during a 10-year maize-green manure intercropping in Northwest China[J]. *Journal of Environmental Management*, 2022, 321: 115859.
- [15] 刘春增, 张琳, 丁丽, 张香凝, 郑春风, 张成兰, 吕玉虎, 曹卫东, 张济世, 张玉亭. 稻田土壤真菌群落结构与功能对化肥减量配施紫云英还田的响应[J]. *中国土壤与肥料*, 2023(9): 68-76.
LIU CZ, ZHANG L, DING L, ZHANG XN, ZHENG CF, ZHANG CL, LÜ YH, CAO WD, ZHANG JS, ZHANG YT. Response of fungal community structure and function to chemical fertilizer reduction incorporated with Chinese milk vetch returning in paddy soil[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2023(9): 68-76 (in Chinese).
- [16] 宁琪, 陈林, 李芳, 张丛志, 马东豪, 蔡泽江, 张佳宝. 被孢霉对土壤养分有效性和秸秆降解的影响[J]. *土壤学报*, 2022, 59(1): 206-217.
NING Q, CHEN L, LI F, ZHANG CZ, MA DH, CAI ZJ, ZHANG JB. Effects of *Mortierella* on nutrient availability and straw decomposition in soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(1): 206-217 (in Chinese).
- [17] 陈保冬, 付伟, 伍松林, 朱永官. 菌根真菌在陆地生态系统碳循环中的作用[J]. *植物生态学报*, 2024, 48(1): 1-20.
CHEN BD, FU W, WU SL, ZHU YG. Involvements of mycorrhizal fungi in terrestrial ecosystem carbon cycling[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, 48(1): 1-20 (in Chinese).
- [18] LIU SG, GARCÍA-PALACIOS P, TEDERSOO L, GUIRADO E, van der HEIJDEN MGA, WAGG C, CHEN DM, WANG QK, WANG JT, SINGH BK, DELGADO-BAQUERIZO M. Phylotype diversity within soil fungal functional groups drives ecosystem stability[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6: 900-909.
- [19] 段佳丽. 丹参根部病害发生微生态机制与放线菌促生作用研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学博士学位论文, 2013.
DUAN JL. Studies on microecological mechanism of

- Salvia miltiorrhiza* Bge. root diseases and growth-promoting effect of antimicrobial actinomycetes[D]. Yangling: Doctoral Dissertation of Northwest A&F University, 2013 (in Chinese).
- [20] LI SX, LI YJ, HU C, ZHENG XQ, ZHANG JQ, ZHANG HL, BAI NL, ZHANG HY, TIAN ML, BAN ST, WU GG, PAN AH, LI P, LV WG. Stochastic processes drive bacterial and fungal community assembly in sustainable intensive agricultural soils of Shanghai, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 778: 146021.
- [21] CASTRO LL, WHALEN JK. Ion exchange membranes are sensitive indicators of ammonium and nitrate released from green manures with low C/N ratios[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2016, 77: 4-8.
- [22] 郝小雨, 高伟, 王玉军, 黄绍文, 唐继伟, 金继运. 有机无机肥料配合施用对设施番茄产量、品质及土壤硝态氮淋失的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2012, 31(3): 538-547.
HAO XY, GAO W, WANG YJ, HUANG SW, TANG JW, JIN JY. Effects of combined application of organic manure and chemical fertilizers on yield and quality of tomato and soil nitrate leaching loss under greenhouse condition[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(3): 538-547 (in Chinese).
- [23] 刁斌, 翟丽梅, 刘申, 刘宏斌, 杨波, 任天志. 有机无机肥配施对玉米产量及土壤氮磷淋溶的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21(2): 326-335.
XI B, ZHAI LM, LIU S, LIU HB, YANG B, REN TZ. Effects of combination of organic and inorganic fertilization on maize yield and soil nitrogen and phosphorus leaching[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2015, 21(2): 326-335 (in Chinese).
- [24] NIE SA, LEI XM, ZHAO LX, BROOKES PC, WANG F, CHEN CR, YANG WH, XING SH. Fungal communities and functions response to long-term fertilization in paddy soils[J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, 130: 251-258.
- [25] 邓超, 毕利东, 秦江涛, 张桃林, 余喜初. 长期施肥下土壤性质变化及其对微生物生物量的影响[J]. *土壤*, 2013, 45(5): 888-893.
DENG C, BI LD, QIN JT, ZHANG TL, YU XC. Effects of long-term fertilization on soil property changes and soil microbial biomass[J]. *Soils*, 2013, 45(5): 888-893 (in Chinese).
- [26] 方畅宇, 屠乃美, 张清壮, 易镇邪. 不同施肥模式对稻田土壤速效养分含量及水稻产量的影响[J]. *土壤*, 2018, 50(3): 462-468.
FANG CY, TU NM, ZHANG QZ, YI ZX. Effects of fertilization modes on available nutrient contents of reddish paddy soils and rice yields[J]. *Soils*, 2018, 50(3): 462-468 (in Chinese).
- [27] 李正, 刘国顺, 敬海霞, 解昌盛, 向永光, 杨超, 郑文冉, 叶协锋. 翻压绿肥对植烟土壤微生物量及酶活性的影响[J]. *草业学报*, 2011, 20(3): 225-232.
LI Z, LIU GS, JING HX, XIE CS, XIANG YG, YANG C, ZHENG WR, YE XF. Effects of green manure application on the microbial biomass C and N contents and of the enzyme activity of tobacco-planting soil[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(3): 225-232 (in Chinese).
- [28] TANG S, MA QX, MARSDEN KA, CHADWICK DR, LUO Y, KUZYAKOV Y, WU LH, JONES DL. Microbial community succession in soil is mainly driven by carbon and nitrogen contents rather than phosphorus and sulphur contents[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 180: 109019.
- [29] KANG P, PAN YQ, RAN YC, LI WN, SHAO MX, ZHANG YQ, JI QB, DING XD. Soil saprophytic fungi could be used as an important ecological indicator for land management in desert steppe[J]. *Ecological Indicators*, 2023, 150: 110224.
- [30] CAMENZIND T, AGUILAR-TRIGUEROS CA, HEMPEL S, LEHMANN A, BIELCIK M, ANDRADE-LINARES DR, BERGMANN J, dela CRUZ J, GAWRONSKI J, GOLUBEVA P, HASLWIMMER H, LARTEY L, LEIFHEIT E, MAAß S, MARHAN S, PINEK L, POWELL JR, ROY J, VERESOGLOU SD, WANG DW, et al. Towards establishing a fungal economics spectrum in soil saprobic fungi[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 3321.
- [31] DELGADO-BAQUERIZO M, GUERRA CA, CANO-DÍAZ C, EGIDI E, WANG JT, EISENHAUER N, SINGH BK, MAESTRE FT. The proportion of soil-borne pathogens increases with warming at the global scale[J]. *Nature Climate Change*, 2020, 10: 550-554.
- [32] 李芳, 张峰, 高萍, 段廷玉. 农业生态系统中 AM 真菌、禾草内生真菌及病原菌互作[J]. *草业科学*, 2016, 33(2): 219-229.
LI F, ZHANG F, GAO P, DUAN TY. Progress of research on the interactions of arbuscular mycorrhizal fungi, grass endophyte and plant pathogens in agro-ecosystem[J]. *Pratacultural Science*, 2016, 33(2): 219-229 (in Chinese).
- [33] ZHOU YY, YANG Z, LIU JG, LI XD, WANG XX, DAI CC, ZHANG TL, CARRIÓN VJ, WEI Z, CAO FL, DELGADO-BAQUERIZO M, LI XG. Crop rotation and native microbiome inoculation restore soil capacity to suppress a root disease[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 8126.
- [34] 台莲梅, 姜小玉, 靳学慧, 张亚玲. 黑龙江省水稻穗褐变病原菌的分离与鉴定[J]. *微生物学通报*, 2020, 47(6): 1776-1786.
TAI LM, JIANG XY, JIN XH, ZHANG YL. Isolation and identification of pathogen causing rice panicle browning in Heilongjiang Province[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(6): 1776-1786 (in Chinese).
- [35] GUTIÉRREZ SA, CARMONA MA, REIS EM. Methods for detection of *Alternaria padwickii* in rice seeds[J]. *Journal of Phytopathology*, 2010, 158(7/8): 523-526.