

长琴岛团粒喷播修复区植物群落与土壤微生物群落的相互作用

李春林[#], 许剑平[#], 王志康, 孙琳婷, 张良振, 张式雷^{*}, 曹志泉, 徐春莹, 孙佳丽, 姜硕

青岛冠中生态股份有限公司, 山东 青岛

李春林, 许剑平, 王志康, 孙琳婷, 张良振, 张式雷, 曹志泉, 徐春莹, 孙佳丽, 姜硕. 长琴岛团粒喷播修复区植物群落与土壤微生物群落的相互作用[J]. 微生物学报, 2025, 65(6): 2606-2624.

LI Chunlin, XU Jianping, WANG Zhikang, SUN Linting, ZHANG Liangzhen, ZHANG Shilei, CAO Zhiquan, XU Chunying, SUN Jiali, JIANG Shuo. Interactions between plant communities and soil microbial communities in the aggregate spray-seeding restoration area of Changqin Island[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(6): 2606-2624.

摘要: 随着全球生态环境问题的日益凸显, 生态修复已成为重要的研究课题。团粒喷播技术作为一种新兴的生态修复手段, 在植被恢复方面具有显著优势。**【目的】** 探究团粒喷播修复过程中植物群落组装与土壤微生物群落的关系。**【方法】** 通过对珠海长琴岛边坡不同喷播批次样地的深入调查, 剖析先锋植物群落结构、土壤养分含量与土壤真菌、细菌群落特征之间的内在联系。**【结果】** 长琴岛喷播修复土壤真菌群落主要由 9 个门组成, 其中子囊菌门(*Ascomycota*)和担子菌门(*Basidiomycota*)为优势菌门, 细菌群落则以假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)为优势菌门。在功能方面, 与植物致病性(plant pathogen)、木材腐解(wood saprotroph)和内生共生(endophyte)功能相关的真菌相对丰度较高, 与氮循环功能相关的细菌相对丰度较高。采用支持向量机法确定了与喷播批次间差异紧密相关的 24 个土壤微生物及养分指标; 通过聚类分析将主要修复植物分为 2 组, 将 24 个相关土壤微生物和养分指标分为 4 类; 通过组间相关分析得出植物组合与土壤微生物和养分指标之间存在对应相关性。**【结论】** 不同喷播批次间的群落结构和多样性存在差异, 植物群落组装对土壤微生物群落结构和功能具有重要影响。本研究成果为生态修复实践提供了关键的理论支撑, 有助于进一步优化生态修复策略, 提升生态系统的稳定性和可持续性。

关键词: 生态修复; 真菌; 细菌; 恢复生态学

资助项目: 住房和城乡建设部研究开发项目(K20220610); 青岛市博士后资助项目(QDBSH20230101020)

This work was supported by the Science and Technology Planning Project of the Ministry of Housing and Urban-rural Development of China (K20220610) and the Qingdao Postdoctoral Fellowship Funding (QDBSH20230101020).

[#]These authors contributed equally to this work.

^{*}Corresponding author. E-mail: zhangshileiqdqb@163.com

Received: 2025-02-12; Accepted: 2025-03-12; Published online: 2025-05-07

Interactions between plant communities and soil microbial communities in the aggregate spray-seeding restoration area of Changqin Island

LI Chunlin[#], XU Jianping[#], WANG Zhikang, SUN Linting, ZHANG Liangzhen, ZHANG Shilei^{*}, CAO Zhiquan, XU Chunying, SUN Jiali, JIANG Shuo

Qingdao Greensum Ecology Co., Ltd., Qingdao, Shandong, China

Abstract: As global eco-environmental issues have aroused increasing concern, ecological restoration has become a key research topic. As an emerging technology for ecological restoration, aggregate spray-seeding offers significant advantages in vegetation restoration. **[Objective]** To reveal the relationship between plant community assembly and soil microbial communities during the aggregate spray-seeding restoration process. **[Methods]** A comprehensive investigation was conducted at plots of various seeding batches on the slopes of Changqin Island in Zhuhai City, focusing on the internal relationships of the structures of pioneer plant communities with soil nutrient content and characteristics of soil fungal and bacterial communities. **[Results]** The soil fungal community in the aggregate spray-seeding restoration area of Changqin Island was mainly composed of 9 phyla, among which *Ascomycota* and *Basidiomycota* were dominant. The soil bacterial community was dominated by *Pseudomonadota*, *Acidobacteriota*, and *Bacteroidota*. The soil fungi of plant pathogens, wood saprotrophs, and endophytes exhibited high abundance, while a large proportion of bacteria were involved in nitrogen cycling. Using the support vector machine method, we identified 24 soil microbial and nutrient indicators related to differences across aggregate spray-seeding batches. The cluster analysis classified the main restoration plants into two groups and the 24 soil-microbial and nutrient indicators into four categories. The inter-group correlation analysis showed significant associations of plant combinations with soil microbial and nutrient indicators. **[Conclusion]** Substantial differences in community structure and diversity are observed among different aggregate spray-seeding batches. Plant community assembly significantly influences the structures and functions of soil microbial communities. The findings of this study provide essential theoretical support for ecological restoration practices, contributing to the optimization of restoration strategies and enhancing ecosystem stability and sustainability.

Keywords: ecological restoration; fungi; bacteria; restoration ecology

自然生态系统破坏是当前亟需全球合力解决的重大问题, 联合国和我国均提出了远大的生态治理方案和计划, 将生态修复作为解决该问题的主要应对手段^[1-2]。随着生态修复实践的

增多, 一些新的生态修复理论和技术逐渐被提出和应用^[3]。有观点认为, 生态修复的实质是通过人为干预恢复生态系统的结构、功能和稳定性, 而植物群落的恢复和建立是边坡生态修复

的核心任务^[3]。植物群落的恢复和建立过程包括环境对物种的筛选、物种之间的竞争以及生态位的形成等，这一过程被称为植物群落组装或群落构建^[4-5]。然而，以往生态修复采用的传统种植方法，已经人为地决定了群落的基本组成模式，因此鲜有针对生态修复植物群落组装的研究。

团粒喷播技术通过将大量植物种子混入人工土壤中，以喷射的方式建立种子库和表层土壤，其较高的机械化水平使其修复效率远高于传统技术^[6]，并且在我国各气候类型区均已得到广泛应用^[3]。团粒喷播通过混合多种植物种子构建群落，密集的种间互作导致群落组装结果具有不确定性^[3,7-9]，因此有必要对团粒喷播修复(spray-seeding restoration, SR)的植物群落组装过程进行深入研究。此外，微生物与生态系统的修复阶段或演替程度密切相关^[10-11]。土壤微生物能够调控土壤养分循环、有机碳转化、土壤结构形成，并在协助植物养分获取、病害防控、提高种子活力等方面发挥重要作用^[12-16]。反之，植物群落的组成能够通过调控凋落物的数量和成分、改变微生物共生寄主类型等方式影响土壤微生物的群落组成^[17]。前人研究指出，尽管植物与微生物之间的关系密切，但植物组成和多样性影响土壤微生物群落的机制仍未得到充分探索^[18-19]。虽然已有研究报道了团粒喷播技术对土壤微生物群落的结构、多样性、功能以及生活策略的影响^[6-7,18]，但关于生态修复中植物群落组装与土壤微生物群落之间关系的研究仍较少涉及。这些知识的欠缺限制了对修复植物群落结构和功能的预测、修复效果增强技术以及辅助菌剂的开发，因此有必要对此开展深入研究。

长琴岛，原名三角岛，是中国(可能也是世界上)首个采用团粒喷播技术进行生态修复的无居民海岛^[6]。长琴岛上存在着多个团粒喷播修复区域，已有研究报道了这些区域的植物生物量、碳汇、土壤细菌群落等特征^[3,7,19]，这为探究喷

播修复植物群落构建与土壤微生物群落之间的关系提供了充分的研究基础。本研究拟通过分析不同团粒喷播样地之间的先锋植物群落结构、土壤养分含量和土壤真菌、细菌的群落特征，探讨三者之间的关系，以期揭示生态修复中植物群落构建与土壤微生物群落之间的互动机理，为生态修复的理论创新和工程技术实践提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

长琴岛(22.14–22.15°N, 113.70–113.72°E)位于中国澳门东侧 13 km 的海域，隶属中国珠海市。该岛气候类型为热带海洋性季风气候，2022 年平均气温为 22.7 °C，年最高气温为 37.4 °C，最低气温为 6.0 °C，年降雨量 2 030.8 mm。长琴岛的自然土壤类型在系统分类中为铁质湿润锥形土对应发生分类的砖红壤，表土层有机碳含量为(16.6±3.8) g/kg，全氮含量为(0.80±0.10) g/kg，C:N 比为 29.1–14.2。

长琴岛的自然植被中，乔木主要有大叶相思(*Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth.)、木麻黄(*Casuarina equisetifolia* L.)、台湾相思(*Acacia confusa* Merr.)、笔管榕(*Ficus subpisocarpa* Gagnep.)、野漆树 [*Toxicodendron succedaneum* (L.) Kuntze]等，灌木主要有了哥王 [*Wikstroemia indica* (Linn.) C. A. Mey]、鞍叶羊蹄甲(*Bauhinia brachycarpa* Wall. ex Benth.)、假杜鹃(*Barleria cristata* L.)、兰香草 [*Caryopteris incana* (Thunb.) Miq.]、石斑木 [*Rhaphiolepis indica* (L.) Lindl.]、黄杨 [*Buxus sinica* (Rehder & E. H. Wilson) M. Cheng]、夹竹桃 (*Nerium oleander* L.) 等，草本主要有马唐 [*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.]、鬼针草(*Bidens pilosa* L.)、假臭草 [*Praxelis clematidea* (Hieron. ex Kuntze) R. M. King & H. Rob.]、白羊草 [*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng]、毛马齿苋 (*Portulaca*

pilosa L.)、蒲苇 [*Cortaderia selloana* (Schult. & Schult. f.) Asch. & Graebn.]、龙葵 (*Solanum nigrum* L.)、类芦 [*Neyraudia reynaudiana* (Kunth) Keng ex Hitchc.]、五节芒 [*Miscanthus floridulus* (Labill.) Warburg ex K. Schumann] 等。此外, 岛上有成片的蜈蚣凤尾蕨 (*Pteris vittata* L.)。岛上原有的人工林为桉树 (*Eucalyptus robusta* Sm.)-木麻黄混交林, 桉树的株行距为 3 m×3 m, 木麻黄栽植于桉树行间, 株距为 1 m。长琴岛历史上曾被用作采石场, 其表面植被因采石活动受到严重破坏。在本次修复之前, 部分受损区域被种植了桉树和木麻黄混交林。2020 年, 采用团粒喷播技术对海岛受损边坡进行了修复, 并对一些生长不良的传统造林地进行了林相改造^[6-7]。

1.2 不同样地的位置及采样方法

本研究采用的喷播土壤为人工制造的土壤基质, 各批次土壤的制备均遵循同一配方。该人工土壤的理化指标为: 容重 0.6–1.2 g/cm³, 有效持水量体积比≥40%, 总孔隙度≥40%, 有机质≥50 g/kg, 全氮≥1.5 g/kg, 全磷≥1.5 g/kg, 全钾≥10.0 g/kg, pH 值为 5.8–7.3, 电导率为 0.4–3.0 ms/cm, 阳离子交换量≥15 me/100 g。配制团粒土壤的不同物料的体积比约为: 黏土 30%–32%、植物纤维 19%–25%, 稳定剂 3%–6%, 团粒剂 0.035%–0.085%, 肥料 2%, 水 36%–45%, 种子 0.9%–3.3%。其中, 团粒剂为聚丙烯酰胺、阿拉伯树胶、石蜡胶、硬脂酸钙、水玻璃中的一种或几种物质混合, 稳定剂为变性淀粉、黄腐酸、壳聚糖、腐植酸中的一种或者几种物质混合, 具体成分比例处于技术保密状态。

采样时间为 2022 年 12 月。喷播修复样地根据喷播批次分为 4 个区域, 分别为 SRI、SRII、SRIII 和 SRIV。其中 SRI 和 SRII 位于南坡, 而 SRIII 和 SRIV 位于北坡。每个区域选择 3 个 10 m×10 m 的样地, 不同区域的植物群落之间存在明显差异(图 1)。喷播区域的先锋植物有

银合欢 [*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit]、车桑子 (*Dodonaea viscosa* Jacquem)、金合欢 [*Vachellia farnesiana* (L.) Wight & Arn]、台湾相思 (*Acacia confusa* Merr.) 和望江南 [*Senna occidentalis* (L.) Link] 5 种。SRI 区域植物群落中, 车桑子为最大优势种, 此外还有望江南和银合欢; SRII 区域和 SRIII 区域的最大优势种为银合欢, 但 SRII 区域植物群落中还有台湾相思和金合欢, 而 SRIII 区域的植物群落中有望江南; SRIV 群落中无明显的最大优势种, 银合欢、望江南和车桑子的数量较为接近。

在每个样地中, 采用多点混合方法采集土壤样品, 取样深度为 0–10 cm。所有采样工具在采样前均经过灭菌消毒处理。用于微生物测序的样品, 每份约 10 g, 在–80 °C 下冷藏和运输。同时采集用于测定土壤养分指标的样品。本研究采样区的喷播植被配备有喷灌系统, 采样时间为喷灌后 1 h, 土壤含水量约为 25%–30%, 相对均匀。

1.3 土壤理化性质测定

土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)的测定采用重铬酸钾-浓硫酸外加热法^[20], 全氮(total nitrogen, TN)的测定采用凯氏法^[21], 全磷(total phosphorus, TP)和全钾(total potassium, TK)采用碳酸钠熔融法提取^[22], TP 测定采用比色法, TK 测定采用火焰光度计。土壤 pH 采用电极法测定, 土水比为 1 g:5 mL。

1.4 土壤微生物测序

PCR 由苏州金唯智生物科技有限公司完成。双端测序得到的正反向 reads 首先进行两两组装连接, 过滤拼接结果中含有 N 的序列, 保留序列长度大于 200 bp 的序列。经过质量过滤, 去除嵌合体序列, 最终得到的序列用于操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)分析, 使用 VSEARCH (v1.9.6)进行序列聚类(序列相似性设为 97%), 比对 ITS rDNA 的参考数据库为

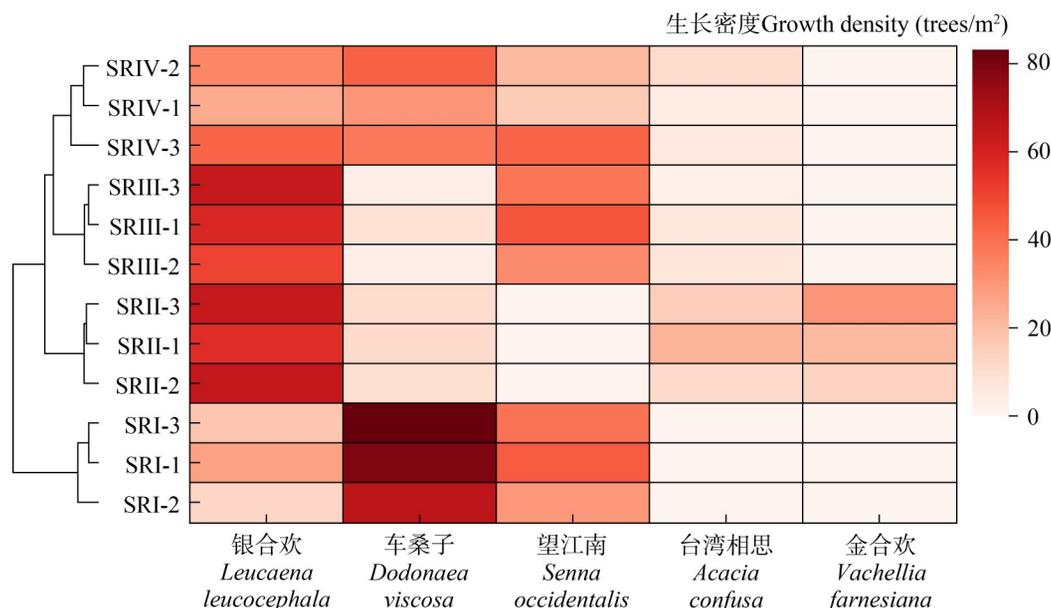


图1 不同喷播样地的植物群落组成。SRI、SRII、SRIII和SRIV分别为4个喷播批次区域，每个区域调查了3个样地；聚类分析依据堪培拉距离，下同。

Figure 1 Plant community composition of different spray seeding plots. SRI, SRII, SRIII, and SRIV are areas of the four spray-seeding batches respectively, and three plots were investigated in each area. The cluster analysis was based on Canberra distance. The same as below.

UNITE ITS (v9.0)数据库 (<https://unite.ut.ee/>), 比对 16S rRNA 基因参考 Silva (v138)数据库(<https://www.arb-silva.de/documentation/release-138>)。然后用核糖体数据库项目 (ribosomal database program, RDP)贝叶斯算法对 OTU 的代表性序列进行物种分类学分析, 并在不同物种分类水平下统计每个样本的群落组成。

基于 OTU 的分析结果, 采用对样本序列进行随机抽平的方法, 分别计算 Shannon、Chao1 多样性指数以反映群落的物种丰度和多样性。真菌功能采用 FUNGuild 数据库(<https://github.com/UMNFuN/FUNGuild>)注释^[23], 细菌功能采用 FAPROTAX 数据库(v1.2.7)注释^[24]。

1.5 数据分析方法

采用方差分析(analysis of variance, ANOVA)比较不同修复批次之间土壤微生物和养分指标的差异显著性, 如果在 $P < 0.05$ 水平显著, 则采用 Duncan 法进行两两比较, 并使用不同的小写

字母标注组间存在的显著($P < 0.05$)差异。植物群落和真菌群落不同修复区域之间的差异采用聚类分析, 聚类分析依据堪培拉距离。通过聚类分析和支持向量机筛选最能区分不同聚类的微生物属和土壤指标。具体方法为: 将真菌和细菌各属的相对丰度和土壤指标合并成一个指标库, 根据聚类分析结果, 通过支持向量机筛选与前 3 级分类有关的指标, 如果筛选后的指标数大于 20, 则只保留重要性排在前 20 的指标。由于支持向量机的分析结果虽然重复性较高但并非完全一致, 因此每次支持向量机筛选的各指标重要性数值均为执行 10 次结果的均值。最后, 采用组间 Pearson 相关分析法结合聚类分析, 分别探究主要修复植物与土壤微生物的群落组成和功能之间的关系。所有误差项均以标准差表示。

ANOVA 和 Duncan 两两比较通过 SPSS 22.0 软件实现; 细菌和真菌的功能注释及支持向量

机分析通过 BioinCloud 网站 (<https://www.bioincloud.tech/>)实现; 聚类分析和组间相关性分析通过 Chip Graphing 网站 (<https://www.chiplot.online/>)实现。

2 结果与分析

2.1 土壤真菌群落的结构、多样性及功能分析

长琴岛喷播修复区土壤真菌群落主要由

9 个门组成 (图 2)。其中, 子囊菌门 (*Ascomycota*)和担子菌门(*Basidiomycota*)为优势菌门, 分别检测到 11 个和 7 个菌纲。其中, 属于 *Ascomycota* 的座囊菌纲(*Dothideomycetes*)、粪壳菌纲 (*Sordariomycetes*) 和属于 *Basidiomycota* 的伞菌纲(*Agaricomycetes*)的相对丰度均值分别为 11.89%、49.35% 和 18.53%, 是优势菌纲。聚类分析结果表明, 各个喷播批次的土壤真菌群落之间具有明显区别: SRI 与 SRII 之间的土壤真菌群落较为相似,

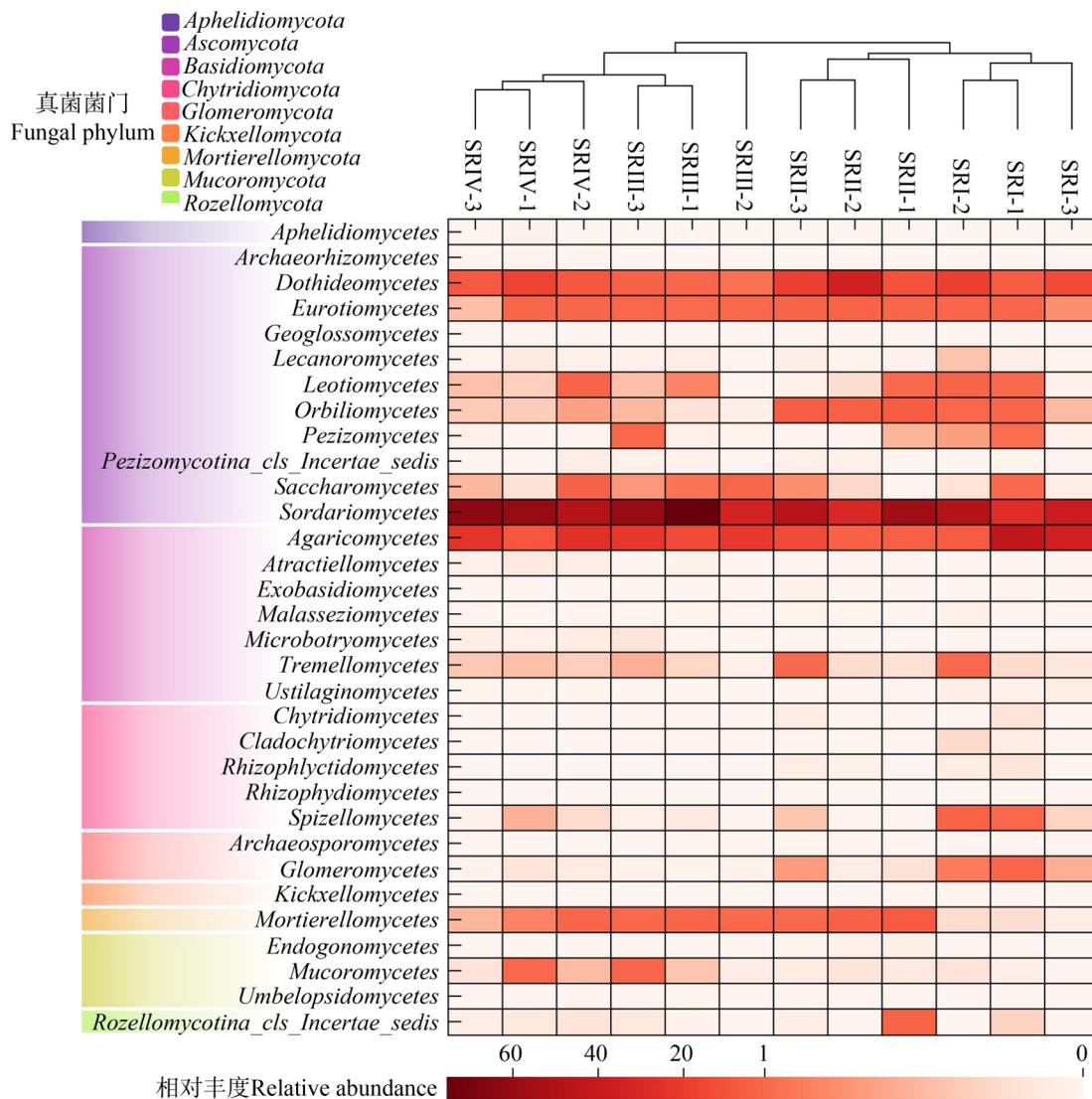


图2 土壤真菌各菌纲的相对丰度热图及聚类分析

Figure 2 Heatmap and cluster analysis of relative abundances of soil fungal classes.

而 SRIII 与 SRIV 之间的土壤真菌群落较为相似，该聚类结果与坡向一致(图 2)。盘菌纲 (*Orbiliomycetes*) 的相对丰度在南坡土壤中明显高于北坡。

修复区土壤真菌群落的 Chao1 和 Shannon 指数分别在 333.9–449.2 和 4.46–5.60 之间(图 3A、3B)。SRI 和 SRIII 的 Chao1 和 Shannon 指数均显著低于 SRII 和 SRIV ($P<0.05$)，表明 SRI 和 SRIII 批次修复样地的土壤真菌群落物

种数和多样性均低于 SRII 和 SRIV。喷播修复区域与植物致病性(plant pathogen)、木材腐解(wood saprotroph)和内生共生(endophyte)这 3 项功能相关的土壤真菌相对丰度较高，平均值为 11.40%、13.93% 和 13.91%(图 3C)。此外，SRIII 的土壤真菌具有较高的粪便腐解(dung saprotroph)及凋落物腐解功能(litter saprotroph)，而 SRII 的土壤真菌具有较高的土壤腐解功能(soil saprotroph)。

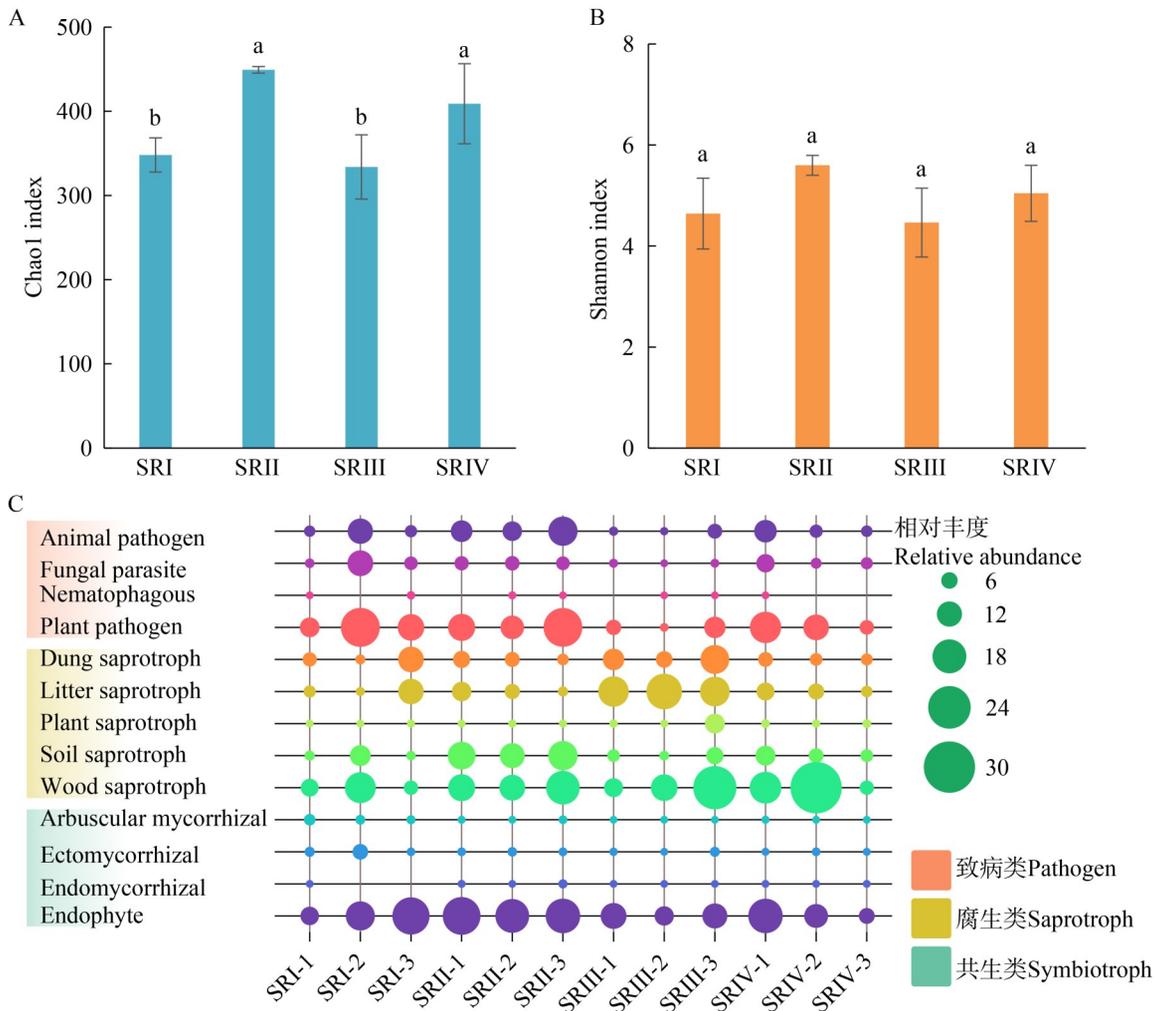


图3 土壤真菌群落的多样性指数和功能。A: Chao1指数; B: Shannon指数; C: 主要功能。不同小写字母表示不同喷播批次区域之间存在显著($P<0.05$)差异，下同。

Figure 3 Diversity index and function of soil fungal community. A: Chao1 index; B: Shannon index; C: Main functions. Different lowercase letters indicate significant ($P<0.05$) differences between different spray batch areas. The same as below.

2.2 土壤细菌群落的结构、多样性及功能分析

长琴岛喷播修复区域土壤细菌群落由 19 个菌门组成, 其中变形菌门(*Proteobacteria*, 现归为假单胞菌门 *Pseudomonadota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)是优势菌门, 相对丰度的均值分别为 45.14%、28.81% 和 10.96% (图 4)。聚类分析结果表明, SRI 和 SRII 批次的土壤细菌群落比较相似, 而 SRIII 与 SRIV 批次的土壤细菌群落比较相似, 该结果与土壤真菌的聚类分析结果一致, 也与坡向一致。黏球菌门(*Myxococcota*, 现归为假单胞菌门 *Pseudomonadota*)的相对丰度, 在北坡明显高于南坡, 而芽孢杆菌门(*Bacillota*)的相对丰度, 在南坡高于北坡。

修复区土壤细菌群落的 Chao1 和 Shannon

指数分别在 248.4–431.9 和 6.88–7.40 之间(图 5A、5B)。喷播修复区域不同喷播批次的 Chao1 指数(指示物种数)从大到小依次为: SRIV>SRII>SRIII>SRI, 各处理之间均差异显著($P<0.05$, 图 5A)。SRIII 和 SRIV 的土壤的 Shannon 指数(指示多样性)显著高于 SRI 和 SRII ($P<0.05$, 图 5B)。土壤细菌群落功能分析结果表明, 喷播修复土壤与氮循环功能的细菌具有较高的相对丰度, 这些功能包括硝酸还原(nitrate reduction)、固氮(nitrogen fixation)和脲水解(ureolysis)(图 5C)。

2.3 不同喷播批次之间的土壤养分、微生物的差异及其与修复植物之间的相关性分析

SRIII 和 SRIV 的土壤 SOC 含量显著高于 SRI 和 SRII ($P<0.05$, 图 6A), TN 含量在不同喷

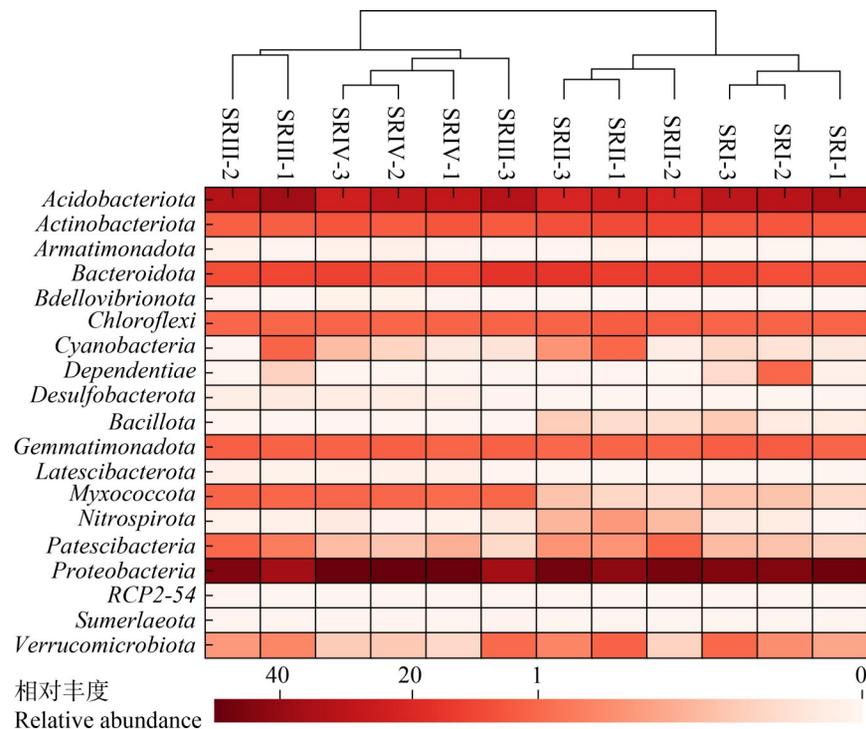


图4 土壤细菌群落各菌门的相对丰度热图及聚类分析。变形菌门(*Proteobacteria*)与黏球菌门(*Myxococcota*)现归为假单胞菌门(*Pseudomonadota*)。

Figure 4 Heatmap and cluster analysis of relative abundances of soil bacterial phyla. The bacterial phylum *Proteobacteria* and *Myxococcota* are reclassified under the phylum *Pseudomonadota* now.

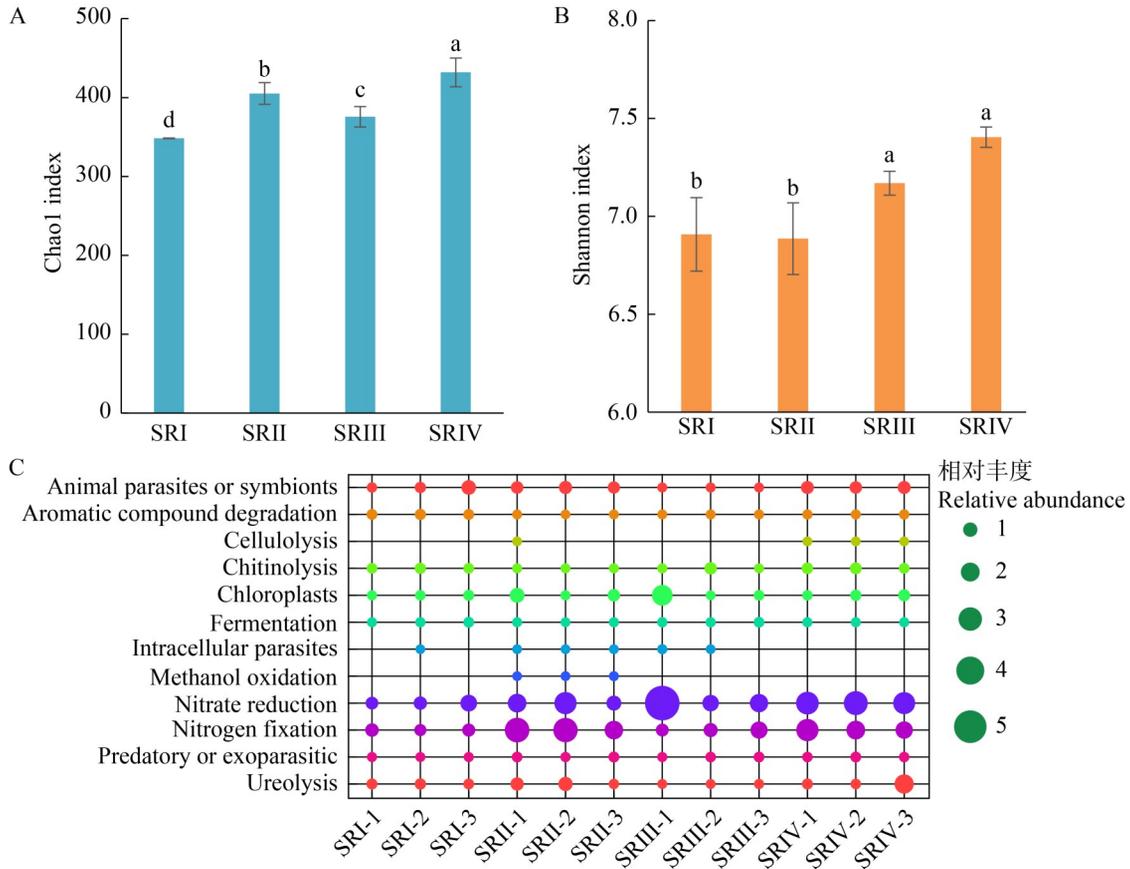


图5 土壤细菌群落的多样性指数和功能。A: Chao1指数; B: Shannon指数; C: 主要功能。

Figure 5 Diversity index and function of soil bacterial community. A: Chao1 index; B: Shannon index; C: Main functions.

播批次之间无显著差异(图 6B), SRIII 的土壤 TP 含量显著高于其余 3 个批次($P < 0.05$, 图 6C), 4 个喷播批次的土壤 TK 含量从大到小依次为: SRII > SRI ≈ SRIV > SRIII (图 6D)。

反映 SRI 与其余批次之间差异的土壤微生物和养分指标有 20 个, 包含 13 个真菌属的相对丰度、5 个细菌属的相对丰度以及 SOC 和 TK 的含量(图 7A)。真菌属枝梗瓶霉属(*Ramophialophora*)、木霉属(*Trichoderma*)、锥盖伞属(*Conocybe*)的相对丰度及 SOC 和 TK 含量是平均重要性最高的 5 个指标。所有土壤微生物和养分指标中仅有 13 个指标能够反映 SRII 与 SRIII+SRIV 之间的差异, 其中包含 7 个真菌属的相对丰度、3 个细菌属的相对丰

度以及 SOC 和 TK 的含量(图 7B)。SOC 和 TK 的含量是平均重要性最高的 2 个指标。能反映 SRIII 与 SRIV 之间差异的土壤微生物和养分指标有 18 个, 包含 12 个真菌属的相对丰度、4 个细菌属的相对丰度以及 SOC 和 TK 的含量(图 7C)。细菌属鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)及真菌属光柄菇属(*Pluteus*)、裸脚伞属(*Gymnopus*)、*Ramophialophora*、*Conocybe* 的相对丰度是平均重要性最高的 5 个指标。综合所有支持向量机的分析结果, 共得到 24 个能够指示喷播批次之间差异的土壤微生物及养分指标。

聚类分析结果表明, 修复植物根据与土壤微生物和养分指标之间的相关性可以分为 2 组,

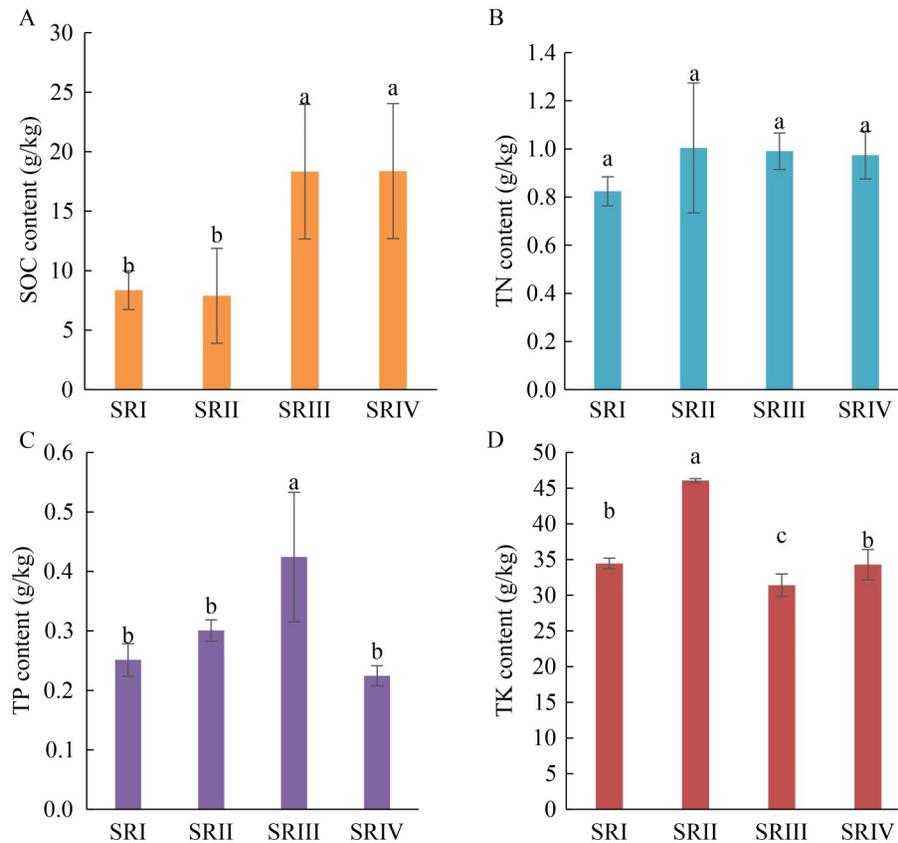


图6 不同喷播批次土壤的有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)及全钾(TK)含量

Figure 6 Soil organic carbon and nutrient content in different spray seeding batches. A: Soil organic carbon (SOC); B: Total nitrogen (TN); C: Total phosphorus (TP); D: Total potassium (TK).

分别是：(1) 望江南+车桑子；(2) 银合欢+金合欢+台湾相思。土壤微生物和养分指标则可以根据与植物之间的相关性，通过聚类分析分为4类(图8)。第1类指标与第(1)组植物正相关而与第(2)组植物负相关，包括3个真菌属(*Podospora*、*Conocybe* 和 *Trichoderma*)及3个细菌属(*Vicinamibacteraceae*、*S0134_terrestrial_group* 和 *Dongia*)。这些土壤微生物可能是第(1)组植物的共生微生物，能够提高望江南或车桑子的竞争优势。第2类指标与第(2)组植物正相关而与第(1)组植物负相关，这类指标中出现TK含量说明第(1)组植物的生长可能对钾元素的消耗较大；此外，这类指标中包含6个真菌属(*Preussia*、*Lecythophora*、*Fusarium*、*Acrocalymma*、

Neopyrenochaeta 和 *Ramophialophora*)及1个细菌属(*RB41*)，说明这些土壤微生物可能是第(2)组植物的共生微生物。第3类指标与望江南和银合欢的生长密度正相关，包括SOC含量、5个真菌属(*Subulicystidium*、*Rhexodenticula*、*Pluteus*、*Coprinopsis* 和 *Paramyrothecium*)和1个细菌属(*Ensifer*)。第4类指标与望江南和银合欢的生长密度负相关，包括2个真菌属(*Gymnopus* 和 *Entoloma*)及1个细菌属(*Sphingomonas*)。第3类指标和第4类指标说明，本研究的喷播植物群落中可能还有一个潜在的植物组合，即望江南+银合欢(图8)。

聚类分析结果表明，根据与土壤微生物功能之间的相关性，修复植物可以分为2组，分

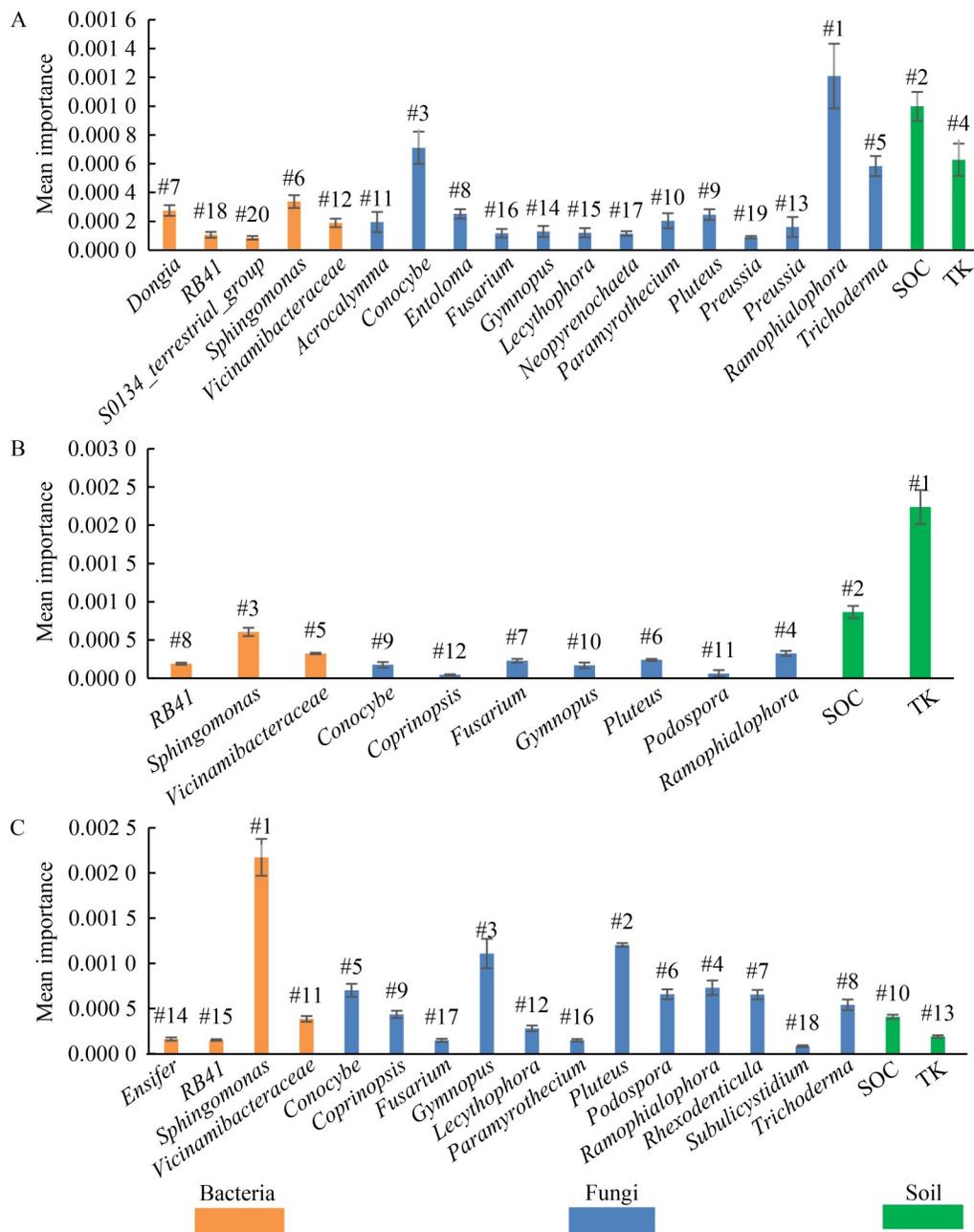


图7 各喷播批次之间土壤微生物和养分差异特征的支持向量机分析。A：反映SRI与其余批次之间差异的指标；B：反映SRII与SRIII+SRIV之间差异的指标；C：反映SRIII与SRIV之间差异的指标。3次分析的分组依据为图1的植物群落组成聚类分析。

Figure 7 Support vector machine analysis of differences in soil microorganisms and nutrients among different spray seeding batches. A: The indicators reflecting the differences between SRI and other batches; B: The indicators reflecting the differences between SRII and SRIII+SRIV; C: The indicators reflecting the differences between SRIII and SRIV. The grouping of the three analyses was based on the cluster analysis of plant community composition in Figure 1.

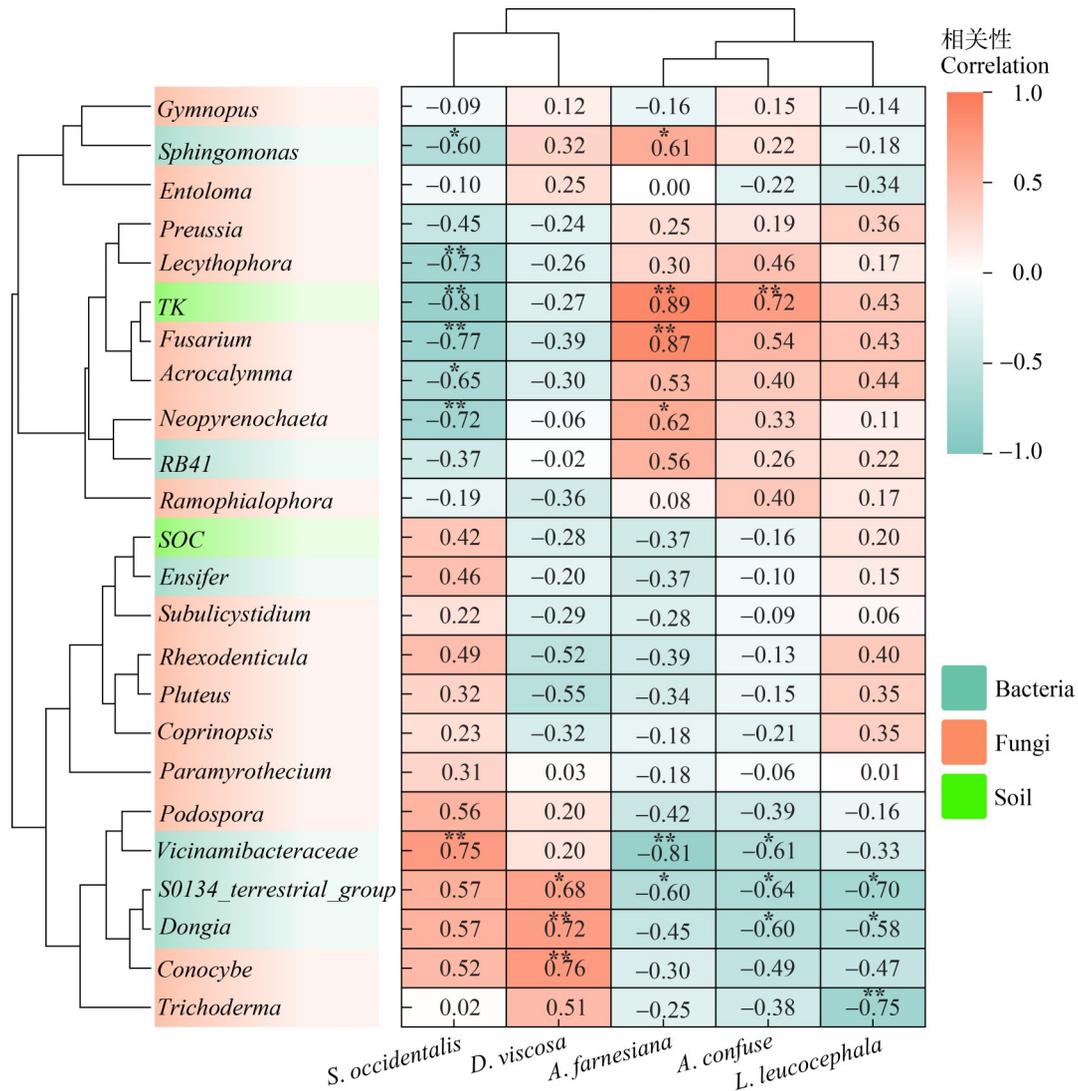


图8 主要修复植物生长密度与土壤微生物和养分指标之间的相关性分析。**和*分别表示在P<0.01和P<0.05水平显著，下同。

Figure 8 Correlation analysis between growth density of main restoration plants and soil microbial and nutrient indicators. ** and * indicate significant levels at P<0.01 and P<0.05, respectively. The same as below.

别是：(1) 望江南+车桑子；(2) 银合欢+金合欢+台湾相思。该结果与图 8 一致(图 9)。土壤微生物功能指标根据与植物之间的相关性可以分为 4 类。第 1 类功能与第(1)组植物正相关而与第(2)组植物负相关，包括 4 个真菌功能 (soil saprotroph、endomycorrhizal、endophyte 和 animal pathogen)及 3 个细菌功能 (nitrogen fixation、predatory or exoparasitic 和

methanol oxidation)，表明第(1)组植物的共生真菌主要以内生菌或内生菌根的形式存在，能够促进土壤中有机的腐化和分解并对动物具有致病性，而该组植物的共生细菌则具有固氮、捕食性或体外寄生以及甲醇氧化的功能。第 2 类功能与第(2)组植物正相关而与第(1)组植物负相关，包含 3 个真菌功能 (ectomycorrhizal、arbuscular mycorrhizal 和

nematophagous) 及 3 个细菌功能 (fermentation、chitinolysis 和 aromatic compound degradation), 表明第(2)组植物的共生真菌主要以外生菌根和丛枝菌根的形式存在, 并具有捕食线虫的作用; 而该组植物的共生细菌则具有发酵、几丁质分解和芳香化合物降解的功能。第 3 类功能与望江南和银合欢的生长密度正相关, 包括 3 个真菌功能 (plant saprotroph、dung saprotroph 和 litter saprotroph) 和 3 个细菌功能 (nitrate reduction、chloroplasts 和 intracellular parasites), 表明望江南+银合欢组合的共生真

菌擅长分解植物体、粪便及凋落物中的有机物, 而该植物组合的共生细菌可能具有硝酸还原、含有叶绿素以及胞内寄生的功能。第 4 类功能与望江南和银合欢的生长密度负相关, 包括 3 个真菌功能 (plant pathogen、fungal parasite 和 wood saprotroph) 及 3 个细菌功能 (animal parasites or symbionts、cellulolysis 和 ureolysis)。这些功能(植物病害、真菌寄生、木材腐解、动物共生、纤维素水解和脲水解)显然与植物的病原体和捕食者的活动密切相关, 是不利于植物生长的因素。

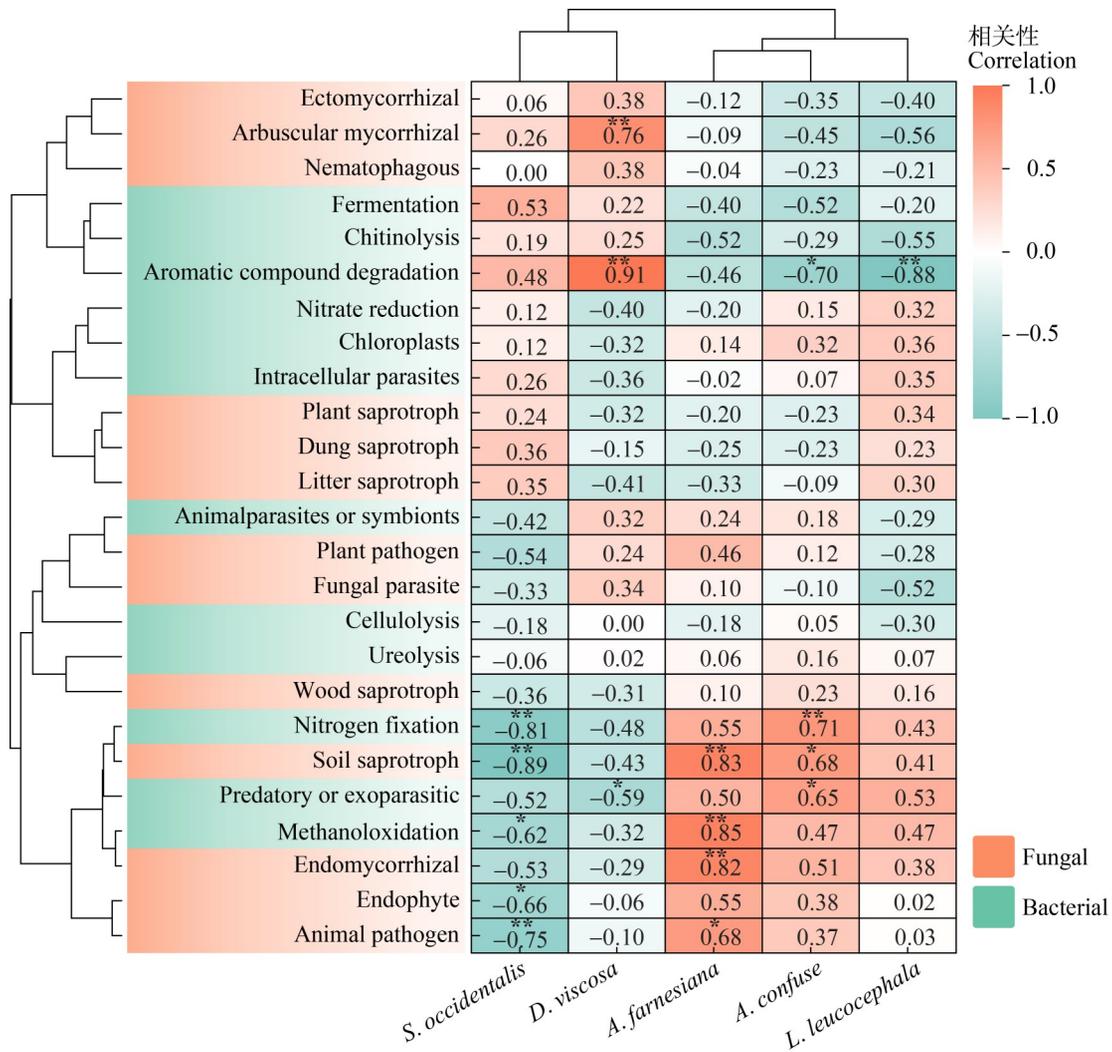


图9 主要修复植物生长密度与土壤微生物功能之间的相关性分析

Figure 9 Correlation analysis between growth density of main restoration plants and soil microbial functions.

3 讨论

3.1 通过团粒喷播形成的植物群落对土壤微生物群落的影响

本研究发现长琴岛喷播修复土壤真菌群落的优势菌门为 *Ascomycota* 和 *Basidiomycota*, 其中 *Dothideomycetes*、*Sordariomycetes* 和 *Agaricomycetes* 是优势菌纲。前人对热带林地土壤真菌的研究也发现 *Ascomycota* 和 *Basidiomycota* 是该区域的真菌优势门^[25-27]。然而, 本研究发现的修复土壤真菌群落优势菌纲与前人对自然林地的研究结果略有不同。例如, 前人多数研究发现热带雨林土壤真菌群落的优势菌纲包含银耳纲(*Tremellomycetes*)而不包含 *Dothideomycetes*^[25,27], 而本研究生态修复林地土壤中 *Dothideomycetes* 是真菌群落的优势菌纲, 而 *Tremellomycetes* 的相对丰度较小。这可能是因为生态修复区域的植物群落尚处于新建阶段, 尚未形成一定数量的枯死木或老树, 而 *Tremellomycetes* 真菌倾向于在枯木和老树的枯枝上附生^[28]。相比之下, *Dothideomycetes* 多为植物的病原微生物, 在人工新建植被环境中较为多见^[29]。

在细菌方面, 本研究发现生态修复土壤的细菌群落以 *Proteobacteria* (现归为 *Pseudomonadota*)、*Acidobacteriota* 和 *Bacteroidota* 为优势菌门。前人研究发现, 国内热带地区林地土壤细菌群落的优势菌门为 *Proteobacteria* (现归为 *Pseudomonadota*)、*Acidobacteriota* 和 *Actinobacteria*^[25,30-31]。本研究生态修复土壤中的 *Actinobacteria* 相对丰度仅次于 *Bacteroidota*, 处于第 4 位。因此, 前人研究与本研究结果最明显的区别在于 *Bacteroidota* 的相对丰度。出现这一区别可能是因为属于 *Bacteroidota* 的细菌在肠道和粪便中有较高的相对丰度^[32], 而本研究采用的团粒喷播技术使用的人工土的原料配方中包含大量的粪便堆肥。

本研究还发现在长琴岛喷播修复区的植物

群落组装过程中形成了典型的植物组合, 例如组合 1 (望江南+车桑子)、组合 2 (银合欢+金合欢+台湾相思)以及潜在组合(银合欢+望江南), 这些植物组合与土壤微生物群落结构和功能密切相关。以往研究表明, 植物组合能够通过根系分泌物和凋落物的成分影响微生物的生长和群落结构^[14,33-34], 这与本研究的结果一致。本研究表明, 与植物组合 1 正相关的微生物功能包括内生菌或内生菌根、固氮、动物致病性、捕食性或体外寄生、土壤有机物腐解和甲醇氧化, 这些功能有利于植物获取氮素等养分, 并能够帮助植物抵抗动物侵害。以往研究表明, *Trichoderma* 和 *Dongia* 能够拮抗植物病原真菌并刺激植物生长和防御^[35-36]。这 2 个微生物属与植物组合 1 正相关, 因此本研究与以往研究结果一致。此外, 结果还表明真菌属 *Podospora* 也与植物组合 1 正相关。*Podospora* 在植物对磷的获取上具有重要作用^[37]。因此, 选择植物组合 1 作为修复植物可通过微生物途径获得营养元素氮和磷, 并在共生微生物的协助下抵御动物和病原微生物的侵袭, 适合用于养分贫瘠的修复区。植物组合 2 与外生菌根、丛枝菌根、捕食线虫等真菌功能以及发酵、几丁质分解和芳香化合物降解等细菌功能正相关。前人研究表明, 外生菌根和丛枝菌根分别能以不同的形式帮助植物获取养分, 并且通过菌根系统扩充植物根系在土壤中的接触范围^[38-39]。因此, 选择植物组合 2 作为修复植物, 可以通过共生微生物的作用降解土壤中的糖类、酰胺类和芳香类有机物, 非常适合有机污染物场地的修复。此外, 一些退化植被中存在严重的线虫病, 如松材线虫病, 一些研究也提出通过真菌来进行线虫防治^[40]。植物组合 2 的共生真菌具有捕食线虫的功能, 因此可以考虑引入该类型植物组合, 通过其共生真菌解决线虫病的危害。需要注意的是, 本研究采用的植物种类中以豆科植物偏多, 而其他植物较少。未来研究应探索当采用更加多样化的植物种子进行生态修复时, 能够形成

的植物组合及其对土壤微生物的影响。

3.2 环境因子与植物和微生物群落之间的关系

坡度、坡位、坡向等立地条件因子能够影响光照、温度、水分等环境因子，从而影响植物和微生物的生长^[41-42]。本研究结果表明，微生物群落及其功能在不同坡向之间存在显著的聚类差异，即4个喷播批次分为I、II(南坡组)和III、IV(北坡组)2组；然而，不同坡向的植物群落组成不具备一致的聚类差异。这表明部分微生物对环境因子的敏感性可能高于植物群落结构，例如本研究发现的真菌 *Orbiliomyces* 纲和细菌 *Myxococcota* (现归为 *Pseudomonadota*)、*Bacillota*，具有明显的坡向分布差异。在大理苍山地区开展的一项研究表明，属于 *Orbiliomyces* 的几个真菌属的检出率和多样性指数在次级南坡大于次级北坡^[42]，这与本研究结果一致。细菌 *Myxococcota* (现归为 *Pseudomonadota*)与 *Bacillota* 的分布规律明显与微生物本身的生理特性有关：*Myxococcota*(现归为 *Pseudomonadota*)是具有兼性捕食特性的细菌，能够通过胞外分泌物实现群体合作，通过集体分泌胞外酶和抑菌素来捕食其他细菌或真菌，这种生理特征使其依赖湿润环境，而在干旱环境中会被迫形成子实体，造成90%的个体丧失^[43]，因此在背阴的北坡土壤中相对丰度较高；而 *Bacillota* 通常具有较厚的细胞壁，其中陆地环境中分布较多的芽孢杆菌纲(*Bacilli*)能够形成芽孢，这使该门细菌能够适应干旱、光照的环境条件^[44-45]，因此在向阳的南坡土壤中相对丰度较高。

此外，支持向量机分析结果表明，土壤SOC和TK含量是表征不同喷播批次之间差异的关键指标。其中，北坡2个喷播批次土壤的SOC含量显著高于南坡，这可能是由2个因素导致的。(1)南坡是台风迎风坡，每年受到多次台风影响，土壤侵蚀相对严重^[46]。(2)南坡为向

阳坡，光照充足，能够增加有机质的光分解反应效率^[47]。本研究中，土壤TK含量与望江南显著负相关，而与金合欢和台湾相思显著正相关。望江南是一种一年或二年生草本或亚灌木，其根系较浅、发育快^[48]，而金合欢和台湾相思是木本植物，根系深、发育慢。因此在修复初期，望江南根系对土壤中的钾吸收更快。此外，望江南接种丛枝菌根真菌后其根系的长度、根表面积、根体积、根尖数、根系分叉数均显著增加，也会提高根系对钾的吸收能力^[48]。本研究结果也表明丛枝菌根真菌与望江南之间存在正相关，但不显著。因此，SOC的差异更多反映了坡向不同导致的环境差异，而TK的变化能够反映植物群落及其共生微生物的生理特征差异。

3.3 支持向量机法在筛选组间土壤微生物群落差异主要指标的应用

支持向量机法在处理本研究中的微生物数据时展现出优势，它能够从众多复杂的微生物指标中精准筛选出最能体现处理间差异的关键指标，并对这些指标的重要性进行有效排序。在面对大量的微生物数据时，传统的组间相关分析和冗余分析方法往往只能展示有限数量的指标，难以全面揭示微生物群落的复杂特征^[49]；而曼特尔(Mantel)分析虽然能在一定程度上反映2组指标之间的相关性，但结果较为笼统，缺乏对具体指标重要性的细致区分^[50]。加入支持向量机的筛选后，本研究有效地解决了这些问题，为深入剖析土壤微生物群落与植物群落之间的关系提供了更精确的视角。

目前数据分析中常用的机器学习方法有随机森林法和支持向量机法2种，随机森林方法多次重复运行结果的可重复性极低，这使得研究结果的可靠性和稳定性难以保证^[51]。相比之下，支持向量机法的结果重复性较高，能够为研究提供更具说服力的证据。然而，支持向量机法只能处理二元分类的结果，对于多元分类问题的处理能力有限^[52]。这在一定程度上限制

了该方法在某些复杂分类场景中的应用。尽管存在局限,但支持向量机法搭配二元聚类分析的方法依然为处理复杂的微生物群落数据提供了一种创新思路。未来研究应进一步探索如何结合其他方法来弥补支持向量机法在多元分类方面的不足,例如与深度学习算法相结合^[53],或者进行其他改进和优化,以更好地适应微生物研究中日益复杂的数据分析需求。

4 结论

(1) 长琴岛喷播修复样地的土壤真菌以 *Dothideomycetes*、*Sordariomycetes* 和 *Agaricomycetes* 为优势菌纲,细菌以 *Pseudomonadota*、*Acidobacteriota* 和 *Bacteroidota* 为优势菌门,且不同喷播批次间土壤真菌和细菌群落结构及功能均存在差异。

(2) 生态修复的植物群落组装过程中形成了不同的植物组合,这些植物组合对应的土壤微生物群落结构和功能有明显区别。未来生态修复面对不同生态问题时,可以更有目的地选择不同的植物组合,通过其共生土壤微生物获得相应的生态功能。

(3) 不同喷播批次间土壤 SOC 的差异主要是坡向不同导致的,而土壤 TK 的差异主要与植物群落及其共生微生物有关。

(4) 本研究采用的团粒喷播技术所用的植物种子以豆科植物为主,而其他科的种子较少。未来生态修复工程可采用更加多样化的种子库,以实现更多的功能。此外,未来研究还需要探索支持向量机等机器学习工具在生态环境领域更广泛的应用场景与途径。

作者贡献声明

李春林: 提出概念、数据分析、获取基金、方法论、项目管理、撰写文章;许剑平: 提出概念、数据分析、执行调研、方法论、提供资源、撰写文章;王志康: 数据收集与监管、数据分析、获取基金、执行调研、软件程序、完

成呈现、撰写文章;孙琳婷: 数据收集与监管、数据分析、执行调研、验证;张良振: 数据收集与监管、执行调研、验证;张式雷: 数据收集与监管、监督管理;曹志泉: 数据收集与监管、执行调研;徐春莹: 执行调研;孙佳丽: 执行调研;姜硕: 执行调研。

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] 王浩, 欧阳德龙, 徐飞. 联合国生态系统恢复十年指导原则与实践标准研究进展[J]. 环境科学与管理, 2024, 49(8): 10-15.
WANG H, OUYANG DL, XU F. Research progress on the guiding principles and standards of practice for the united nations decade on ecosystem restoration[J]. Environmental Science and Management, 2024, 49(8): 10-15 (in Chinese).
- [2] 王夏晖, 何军, 牟雪洁, 朱振肖, 柴慧霞, 刘桂环, 饶胜, 张箫. 中国生态保护修复 20 年: 回顾与展望[J]. 中国环境管理, 2021, 13(5): 85-92.
WANG XH, HE J, MOU XJ, ZHU ZX, CHAI HX, LIU GH, RAO S, ZHANG X. 20 years of ecological protection and restoration in China: review and prospect[J]. Chinese Journal of Environmental Management, 2021, 13(5): 85-92 (in Chinese).
- [3] 李春林, 王志康, 许剑平. 生态修复工程学[M]. 北京: 中国建筑工业出版社, 2024.
LI CL, WANG ZK, XU JP. Ecological restoration engineering[M]. Beijing: China Architecture & Building Press, 2024 (in Chinese).
- [4] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展[J]. 生态学报, 2016, 36(15): 4557-4572.
CHAI YF, YUE M. Research advances in plant community assembly mechanisms[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(15): 4557-4572 (in Chinese).
- [5] 牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云. 群落构建的中性理论和生态位理论[J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.
NIU KC, LIU YN, SHEN ZH, HE FL, FANG JY. Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory[J]. Biodiversity Science, 2009, 17(6): 579-593 (in Chinese).
- [6] WANG ZK, ZHANG SL, GENG ZC, LI CL, SUN LT, ZHANG LZ, CAO ZQ. Soil bacterial community diversity and life strategy during slope restoration on an uninhabited island: changes under the aggregate spray-

- seeding technique[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2024, 135(6): 1xae132.
- [7] WANG ZK, ZHANG SL, LI CL, GENG ZC, SUN LT, ZHANG LZ, CAO ZQ. Restoration *via* the aggregate spray-seeding technique affected the soil proteobacteria on an Uninhabited Island: Community structure, metabolic function, nutritional type, and life strategy[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2024, 53: e03009.
- [8] SUDING KN. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2011, 42: 465-487.
- [9] ZIRBEL CR, BASSETT T, GRMAN E, BRUDVIG LA. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(4): 1070-1079.
- [10] FERNANDEZ NUÑEZ N, MAGGIA L, STENGER PL, LELIEVRE M, LETELLIER K, GIGANTE S, MANEZ A, MOURNET P, RIPOLL J, CARRICONDE F. Potential of high-throughput eDNA sequencing of soil fungi and bacteria for monitoring ecological restoration in ultramafic substrates: The case study of the New Caledonian biodiversity hotspot[J]. *Ecological Engineering*, 2021, 173: 106416.
- [11] 张国, 郑春燕, 李钰飞, 韩雪梅, 杨广斌, 逯非, 王效科. 喀斯特地区石漠化生态修复对土壤生物多样性的影响[J]. *生态学报*, 2023, 43(1): 432-440.
- ZHANG G, ZHENG CY, LI YF, HAN XM, YANG GB, LU F, WANG XK. Impact of ecological restoration of rocky desertification on soil biodiversity in karst area: a review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(1): 432-440 (in Chinese).
- [12] 李怡佳, 马俊伟, 李玉倩, 沈心怡, 夏星辉. 土壤微生物群落对全球气候变化响应的研究进展[J]. *微生物学通报*, 2023, 50(4): 1700-1719.
- LI YJ, MA JW, LI YQ, SHEN XY, XIA XH. Responses of soil microbial community to global climate change: a review[J]. *Microbiology China*, 2023, 50(4): 1700-1719 (in Chinese).
- [13] De VRIES FT, GRIFFITHS RI, KNIGHT CG, NICOLITCH O, WILLIAMS A. Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production[J]. *Science*, 2020, 368(6488): 270-274.
- [14] PHILIPPOT L, RAAIJMAKERS JM, LEMANCEAU P, van der PUTTEN WH. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(11): 789-799.
- [15] JIA M, CHEN L, XIN HL, ZHENG CJ, RAHMAN K, HAN T, QIN LP. A friendly relationship between endophytic fungi and medicinal plants: a systematic review[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 906.
- [16] 王星, 何山文, 侯嘉玮, 魏海雷, 张晓霞. 植物种子内生细菌组的研究进展[J]. *微生物学报*, 2023, 63(4): 1365-1378.
- WANG X, HE SW, HOU JW, WEI HL, ZHANG XX. Advances in seed endophytic bacteriome[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(4): 1365-1378 (in Chinese).
- [17] SONG YY, WANG LL, MA XY, SHI FX, WANG XW, REN JS, JIANG L, HOU AX, SONG CC. Effects of plant community diversity on soil microbial functional groups in permafrost peatlands of Greater Khingan mountains, northeast China[J]. *Wetlands Ecology and Management*, 2022, 30(3): 595-606.
- [18] CHEN TY, QU N, WANG JX, LIU YC, FENG J, ZHANG SL, XU CY, CAO ZQ, PAN J, LI CL. Effects of different ecological restoration methods on the soil bacterial community structure of a light rare earth tailings pond[J]. *Plant and Soil*, 2024, 497(1): 43-59.
- [19] 曲宁, 李春林, 王志康, 孙琳婷, 张良振, 张式雷. 无居民海岛生态修复边坡的植物群落与碳储量研究: 以珠海三角岛生态修复项目为例[J]. *海洋科学*, 2024, 48(7): 78-89.
- QU N, LI CL, WANG ZK, SUN LT, ZHANG LZ, ZHANG SL. Changes in plant communities and carbon storage during the ecological restoration of slopes on the uninhabited island: The ecological restoration project of Sanjiao Island in Zhuhai city is taken as an example[J]. *Marine Sciences*, 2024, 48(7): 78-89 (in Chinese).
- [20] WALKLEY A, BLACK IA. An examination of the degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method[J]. *Soil Science*, 1934, 37(1): 29-38.
- [21] BREMER J, MULVANEY C. Methods of soil analysis: Part 2 Chemical and microbiological properties[M]// *Chemical and Microbiological Properties*. Wisconsin: American Society of Agronomy, 1982: 595-624.
- [22] CARTER MR, GREGORICH EG. *Soil Sampling and Methods of Analysis*[M]. 2nd Edition. Boca Raton: CRC Press, 2007. <https://doi.org/10.1201/9781420005271>.
- [23] NGUYEN NH, SONG ZW, BATES ST, BRANCO S, TEDERSOO L, MENKE J, SCHILLING JS, KENNEDY PG. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild[J]. *Fungal Ecology*, 2016, 20: 241-248.
- [24] LOUCA S, PARFREY LW, DOEBELI M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome[J]. *Science*, 2016, 353(6305): 1272-1277.
- [25] 吴红萍. 海南鹦哥岭热带山地雨林土壤微生物多样性的海拔分布格局及其驱动因子研究[D]. 海口: 海南师范大学, 2022.
- WU HP. Study on altitude distribution patterns and driving factors of soil microbial diversity in the tropical montane rainforest of Yinggeling national nature reserve in Hainan island[D]. Haikou: Hainan Normal University, 2022 (in Chinese).
- [26] 林思诺, 苏延桂, 吕坤, 吴国朋, 黄正谊, 王晶晶, 黄刚.

- 尖峰岭热带森林土壤真菌群落的海拔变化格局及驱动因素[J]. 应用生态学报, 2023, 34(2): 349-358.
- LIN SN, SU YG, LYU K, WU GP, HUANG ZY, WANG JJ, HUANG G. Altitudinal pattern and driving factors of soil fungal community in the tropical forest of Jianfengling, Hai-Nan, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(2): 349-358 (in Chinese).
- [27] 王欣, 兰国玉, 舒常庆, 魏亚情, 许心诺. 热带雨林树种陆均松和青梅根际真菌群落多样性分析[J]. 西南农业学报, 2024, 37(7): 1563-1571.
- WANG X, LAN GY, SHU CQ, WEI YQ, XU XN. Diversity analysis of rhizosphere fungal community of *Dacrydium pectinatum* and *Vatica mangachapoi* in tropical rain forest[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2024, 37(7): 1563-1571 (in Chinese).
- [28] WEISS M, BAUER R, SAMPAIO JP, OBERWINKLER F. 12 tremellomycetes and related groups[M]// Systematics and Evolution. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2014: 331-355.
- [29] STOTZ HU, MITROUSIA GK, de WIT PJGM, FITT BDL. Effector-triggered defence against apoplastic fungal pathogens[J]. Trends in Plant Science, 2014, 19(8): 491-500.
- [30] 杨美雪, 罗婷, 钟艺倩, 吴森锐, 陶旺兰, 陆芳, 王斌, 向悟生, 唐年武, 李先琨. 北热带喀斯特季节性雨林土壤细菌多样性分布格局及其影响因子[J]. 微生物学报, 2025, 65(4): 1358-1376.
- YANG MX, LUO T, ZHONG YQ, WU MR, TAO WL, LU F, WANG B, XIANG WS, TANG NW, LI XK. Distribution pattern and influencing factors of soil bacterial diversity in the karst seasonal rainforest of northern tropics[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(4): 1358-1376 (in Chinese).
- [31] 杨家顶, 刘丰瑜, 韩雪梅, 林肖月, 张苗苗, 聂鑫. 吊罗山热带雨林不同海拔土壤细菌群落多样性及功能预测[J]. 西南农业学报, 2024, 37(10): 2270-2279.
- YANG JD, LIU FY, HAN XM, LIN XY, ZHANG MM, NIE X. Diversity and functional prediction of soil bacterial communities across different elevations in tropical rainforest of Diaoluo Mountain[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2024, 37(10): 2270-2279 (in Chinese).
- [32] WEXLER HM. The genus *Bacteroides*[M]//The Prokaryotes. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2014: 459-484.
- [33] 王浩, 孙丽英. 植物激素调控丛枝菌根发育的作用机制研究进展[J]. 微生物学通报, 2022, 49(10): 4448-4466.
- WANG H, SUN LY. Mechanisms of phytohormones in regulating arbuscular mycorrhiza development[J]. Microbiology China, 2022, 49(10): 4448-4466 (in Chinese).
- [34] 姜雪薇, 马大龙, 臧淑英, 张冬有, 孙弘哲. 高通量测序分析大兴安岭典型森林土壤细菌和真菌群落特征[J]. 微生物学通报, 2021, 48(4): 1093-1105.
- JIANG XW, MA DL, ZANG SY, ZHANG DY, SUN HZ. Characteristics of soil bacterial and fungal community of typical forest in the Greater Khingan Mountains based on high-throughput sequencing[J]. Microbiology China, 2021, 48(4): 1093-1105 (in Chinese).
- [35] DRUZHININA IS, SEIDL-SEIBOTH V, HERRERA-ESTRELLA A, HORWITZ BA, KENERLEY CM, MONTE E, MUKHERJEE PK, ZEILINGER S, GRIGORIEV IV, KUBICEK CP. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success[J]. Nature Reviews Microbiology, 2011, 9(10): 749-759.
- [36] LI J, CHENG XY, CHU GX, HU BW, TAO R. Continuous cropping of cut *Chrysanthemum* reduces rhizospheric soil bacterial community diversity and co-occurrence network complexity[J]. Applied Soil Ecology, 2023, 185: 104801.
- [37] 陈绮艺, 李晓, 杜文珍, 申令, 刘刚, 谢宁. 转录因子 PaPho 与丝状真菌 *Podospira anserina* 中磷元素的吸收和利用研究[J]. 微生物学报, 2023, 63(3): 1072-1087.
- CHEN QY, LI X, DU WZ, SHEN L, LIU G, XIE N. Phosphorus absorption and utilization in the transcription factor PaPho and the filamentous fungus *Podospira anserina*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(3): 1072-1087 (in Chinese).
- [38] van der HEIJDEN MGA, BARDGETT RD, van STRAALEN NM. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. Ecology Letters, 2008, 11(3): 296-310.
- [39] SMITH SE, READ D. Mycorrhizal Symbiosis[M]. 3rd edition. Amsterdam: Elsevier, 2008.
- [40] WARDLE DA, BARDGETT RD, KLIRONOMOS JN, SETÄLÄ H, van der PUTTEN WH, WALL DH. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. Science, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [41] 王文虎, 王世林, 梁国玲, 李文, 曹文侠. 坡向和坡位对祁连山高寒灌丛植物群落多样性的影响[J]. 草业学报, 2025, 34(1): 17-28.
- WANG WH, WANG SL, LIANG GL, LI W, CAO WX. Effects of slope categories of differing aspect and position on plant community diversity in alpine shrubland in the Qilian Mountains[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(1): 17-28 (in Chinese).
- [42] 邓巍, 王家亮, 刘李蕾, 房以好, 刘硕然, 杨晓燕, 肖文. 坡向尺度差异对大理苍山捕食线虫真菌分布格局的影响[J]. 生态学报, 2019, 39(17): 6452-6459.
- DENG W, WANG JL, LIU LL, FANG YH, LIU SR, YANG XY, XIAO W. Slope's scale effect on the distribution patterns of nematode trapping fungi from Cangshan Mountain, Dali[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(17): 6452-6459 (in Chinese).
- [43] MUÑOZ-DORADO J, MARCOS-TORRES FJ, GARCÍA-BRAVO E, MORALEDA-MUÑOZ A, PÉREZ

- J. Myxobacteria: moving, killing, feeding, and surviving together[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 781.
- [44] BORRISS R. *Bacillus*[M]//Beneficial Microbes in Agro-Ecology. Amsterdam: Elsevier, 2020: 107-132.
- [45] ZENG WZ, HOU YL, AO C, HUANG JS. Effects of PGPR and γ -PGA on maize growth and rhizosphere microbial community in saline soil[J]. *Agricultural Water Management*, 2024, 295: 108736.
- [46] CHAN AHY, JACKSON TD, LAW YK, RAU EP, COOMES DA. Forest dynamics where typhoon winds blow[J]. *New Phytologist*, 2025, 245(6): 2496-2511.
- [47] MAYER LM, THORNTON KR, SCHICK LL, JASTROW JD, HARDEN JW. Photodissolution of soil organic matter[J]. *Geoderma*, 2012, 170: 314-321.
- [48] 郭雄飞. 生物炭和AM真菌对重金属污染下土壤养分及望江南生长的影响[J]. *草业学报*, 2018, 27(11): 150-161.
- GUO XF. Effects of biochar and arbuscular mycorrhizal fungi on soil nutrients and growth of *Cassia occidentalis* under heavy metal contamination[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, 27(11): 150-161 (in Chinese).
- [49] PERES-NETO PR, LEGENDRE P, DRAY S, BORCARD D. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions[J]. *Ecology*, 2006, 87(10): 2614-2625.
- [50] MANTEL N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach[J]. *Cancer Research*, 1967, 27(2): 209-220.
- [51] BREIMAN L. Random forests[J]. *Machine Learning*, 2001, 45(1): 5-32.
- [52] CORTES C, VAPNIK V. Support-vector networks[J]. *Machine Learning*, 1995, 20(3): 273-297.
- [53] GOODFELLOW I, BENGIO Y, COURVILLE A. Deep learning: adaptive computation and machine learning series[M]//Adaptive Computation and Machine Learning. Cambridge: The MIT Press, 2016.