

DOI: 10.20103/j.stxb.202302190274

李传恩, 张颖, 王芸, 林忠鑫, 朱启聪, 李敏, 李单凤. 六种海桑属红树植物根际真菌特征及其影响因子. 生态学报, 2024, 44(6): 2517-2530.

Li C E, Zhang Y, Wang Y, Lin Z X, Zhu Q C, Li M, Li D F. Characteristics and influencing factors of rhizosphere fungi of six mangrove plants of the genus *Sonneratia*. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(6): 2517-2530.

六种海桑属红树植物根际真菌特征及其影响因子

李传恩^{1,3}, 张颖^{1,2}, 王芸^{1,4,5,*}, 林忠鑫¹, 朱启聪¹, 李敏¹, 李单凤^{1,2}

1 岭南师范学院生命科学与技术学院, 湛江 524048

2 湛江市红树林生态系统保护与修复重点实验室, 湛江 524048

3 新疆师范大学生命科学学院, 乌鲁木齐 830000

4 粤西特色生物医药工程技术研究中心, 湛江 524048

5 广东省粤西蓝碳资源开发与利用工程技术研究中心, 湛江 524048

摘要: 真菌多样性是植物根际生态系统的重要构成与植物健康稳定的重要指标。海桑属是红树林的先锋物种, 采用真菌 ITS1 区高通量测序方法, 分析了六种海桑属红树根际真菌的组成和多样性, 结合土壤理化性质探讨影响不同植物根际真菌群落组成差异的因素。结果显示, 根际真菌隶属于 7 门、96 科、155 属, 子囊菌门作为优势菌门在海桑属不同红树中相对丰度无显著差异, 都超过 27%, 但次优势的担子菌门丰度含量有差异; 属水平上, 优势菌属的丰度含量不同, 曲霉属在卵叶海桑的丰度最高 (29.57%), 在海南海桑最低 (3.47%)。六种红树植物根际存在特有的代表类群, 如无瓣海桑的马拉色菌 (9.31%) 和毛腐菌属 (10.05%), 海南海桑中的 *Talaromyces* (19.61%) 和 *Acremonium* (13.58%)。比较多样性指数 Simpson 和 Shannon, 发现拟海桑是六种植物中丰度最高的, 卵叶海桑最低。RDA 分析发现子囊菌门与全磷含量呈显著负相关, 担子菌门与速效钾呈明显正相关。六种海桑属红树植物根际核心物种分析表明, 优势真菌类群曲霉属和一些低丰度的真菌类群, 通过降解有机质参与碳循环, 对根际土壤生态系统的稳定起重要作用。六种海桑属红树林植物根际真菌组成丰富, 各有特征性类群。本研究探明海桑属红树植物根际真菌的群落多样性规律, 为该物种资源保护与合理利用、种群恢复工作提供理论基础和依据。

关键词: 红树林; 海桑属; 真菌; 根际微生物; 高通量测序

Characteristics and influencing factors of rhizosphere fungi of six mangrove plants of the genus *Sonneratia*

LI Chuanen^{1,3}, ZHANG Ying^{1,2}, WANG Yun^{1,4,5,*}, LIN Zhongxin¹, ZHU Qicong¹, LI Min¹, LI Danfeng^{1,2}

1 School of Science and Technology, Lingnan Normal University, Zhanjiang 524048, China

2 Zhanjiang Key Laboratory of Mangrove Ecosystem Conservation and Restoration, Zhanjiang 524048, China

3 School of Life Science, Xinjiang Normal University, Urumqi 830000, China

4 Western Guangdong Characteristic Biology and Medicine Engineering and Research Center, Zhanjiang 524048, China

5 Engineering and Technology Research Center for Development and Utilization of Blue Carbon Resources in Western Guangdong Province, Zhanjiang 524048, China

Abstract: Soil fungi play a pivotal role in health and stability of rhizosphere ecosystem. The genus *Sonneratia* were a pioneer group of dominant mangrove plant species. In this study, the rhizosphere fungal diversity and composition of six species of *Sonneratia* mangrove were investigated by Illumina high-throughput sequencing method with the internal transcribed spacer-1 region, the influencing factors were also discussed combining the physical and chemical properties of

基金项目: 粤西特色生物医药工程技术研究中心开放课题 (2022-k11); 湛江市科技攻关项目 (2021B01374); 2022 年省科技创新战略专项红树林生态保护和修复攻关专题项目 (2022A05013); 国家自然科学基金 (21968001)

收稿日期: 2023-02-19; **网络出版日期:** 2023-12-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wang_xju@163.com

soil. The results showed that the rhizosphere fungi communities distributed into 7 phyla, 96 families, and 155 genera were dominated by Ascomycota members with relative abundances more than 27%. No significant differences were observed among the six mangroves species at phylum level, except for the relative abundances of Basidiomycota. Significant differences were observed at the genus level, such as a higher relative abundance of *Aspergillus* was 29% in *S. ovata*, but the abundance was only 3% in the *S. × hainanensis*. Some special members of fungi were enriched to representative populations in different mangrove species, such as the relative abundance of *Malassezia* and *Trichorotium* was 9.31% and 10.05%, respectively, in *S. apetala*, while in the mangrove *S. × hainanensis*, the representative members were *Talaromyces* (19.61%) and *Acremonium* (13.58%). Comparing the Simpson and Shannon index of the six mangrove plants, the index was the highest in *S. × gulngai*, the lowest was in *S. ovata*. These results indicated that plant genotype could affect the composition of rhizosphere fungi. Analysis of soil physical and chemical properties found that the soil available potassium content was significantly positively correlated with the relative abundances of Basidiomycota, total phosphorus content was negatively correlated with the abundance of Ascomycota. The rhizosphere core fungal diversity and analysis of six *Sonneratia* species of the genus mangrove showed that the dominant fungal group *Aspergillus* and some low abundance fungal groups, which participated in the carbon cycle by degrading organic matter, played an important role in the stabilization of the rhizosphere soil ecosystem. In short, the rhizosphere fungal communities of the *Sonneratia* mangroves were highly diverse and rich, and some representative fungal species colonized in the rhizosphere of different mangrove plants. These fungi can form a good symbiotic relationship with the *Sonneratia* mangroves, providing nutrients for the mangrove ecosystem and increasing the growth rate of the mangrove forest. In this study, the community diversity of rhizosphere fungi was investigated in the *Sonneratia* mangrove, which provided some essential data on effective protection, reasonable utilization of *Sonneratia* mangrove resource, and population restoration.

Key Words: mangrove; *Sonneratia*; fungal communities; rhizosphere microorganisms; high-throughput ITS sequencing

全球自然生态系统通过光合作用所固定的碳中约 55% 为“蓝碳”^[1], 蓝碳对缓解气候变暖、减少温室气体排放具有重要作用, 是实现碳减排的重要路径。红树林是三大蓝碳生态系统之一, 同盐沼地、海草床等在海洋固碳方面起到的作用占到整个海洋生态系统贡献总量的 70% 以上^[2]。红树林生态系统拥有巨大的固碳增汇潜力, 积极开展红树林生态系统研究对于红树林固碳增汇功能的发挥, 对我国实现碳达峰、碳中和具有重要的意义。

过去 20 年里, 随着人类活动的影响, 导致世界上大约 35% 的红树林消失^[3], 我国由于养殖业、旅游业或房地产业的不当开发和利用, 红树林水域转化成养殖水面, 大量的红树林湿地遭到破坏, 红树林正面临显著而持续的退化。红树林资源的衰减会导致沿岸生物多样性丧失, 同时弱化红树林地球化学过程, 严重危及沿海城市经济可持续发展^[4]。目前, 研究者围绕红树林生态系统退化、生物多样性下降、生态功能弱化等问题积极开展相应研究^[5-7], 其中如何保护和修复红树林湿地生态系统是一项重要内容, 也是增强“蓝碳”功能的关键。对于红树林的退化, 人工造林是恢复红树林一种较为有效的方法, 选择合适的红树树种, 尤其选择适合的乡土树种可提高红树林生态系统的稳定性, 成为生态修复成功的关键因素之一。

世界范围内有 70 种真红树植物^[4], 我国有 37 种, 其中近一半的种类处于不同程度的濒危状态^[8], 其中海桑属 (*Sonneratia*) 红树植物的濒危种数量最多。海桑属是红树林中重要的乔木型树种, 树形高大, 几乎遍布红树林各种类型的潮间带^[9], 在红树林生态系统中占有重要地位。海桑属红树目前全世界有七个种, 我国分布有六个种, 主要分布在广东和海南, 包括海桑 (*S. caseolaris*)、海南海桑 (*S. × hainanensis*)、杯萼海桑 (*S. alba*)、拟海桑 (*S. × gulngai*)、卵叶海桑 (*S. ovata*) 和无瓣海桑 (*S. apetala*)。海南海桑、拟海桑、卵叶海桑目前群体生存状态严峻, 处于不同程度的濒危状态, 其中海南海桑和卵叶海桑为极危种, 拟海桑为濒危种, 且都被列入《海南省省级重点保护野生植物名录》^[10]。无瓣海桑作为外来物种, 具备喜阳、生长速度快、适应能力强、结

实率高、定殖能力强等生物学特性,是中国主要的红树造林物种,对其生物入侵及对红树林恢复的价值成为目前研究的热点^[11-12]。六种海桑的种间关系中,拟海桑为海桑与杯萼海桑所的子代,海南海桑为卵叶海桑与杯萼海桑的子代。目前关于海桑属植物,我国学者主要从木材结构比较解剖、木材结构及其系统演化意义、叶片的结构及其生态适应性、孢粉学、形态解剖学、分子标记、遗传多样性等方面做了一系列研究^[13],对影响海桑属红树植物生长发育的根际微生物知之甚少。

微生物与植物形成了复杂的共生关系,对于促进自然环境中植物的健康和生产力具有重要的生物学意义,微生物组赋予植物寄主健康优势,包括促进植物生长、提高养分吸收和对胁迫的耐受性及对病原体的抗性等^[14]。真菌作为红树土壤微生物中的重要组分,可有效降解土壤中凋落物,驱动养分循环和能量流动,反映土壤病理过程,与植物和细菌之间维持着重要的共生关系^[15]。目前报道在红树林中生存有 625 种真菌,其中大部分属于子囊菌门、担子菌门和无性菌类(anamorphic taxa)^[16]。子囊菌门和担子菌门被认为是红树林真菌微生物组的核心成员,处于分解者的地位,在一些受多环芳烃和重金属污染的红树林区域,它们也是优势类群。其它一些丝状真菌,如 *Xylaria*、*Colletotrichum* 和 *Phyllosticta* 也存在于大多数红树林中,它们主要通过增强对非生物和生物胁迫的耐受性而具有许多生理功能^[17]。红树林真菌的种类和分布受多种因素影响。Sarma 和 Hyde 提出了六个因素,包括宿主特异性、演替阶段、时空变异、垂直分布、水平分布和组织特异性。其中,宿主特异性是控制宿主特异性真菌丰度的重要因素^[18]。此外,一些元素如氮、磷、钾等也是真菌生长所必需的元素,它们的含量和比例也会影响真菌的分布。本研究采用高通量测序技术,以海南省东寨港的 6 种红树植物的根际土壤真菌为研究对象,研究植物根际土壤真菌多样性及群落结构组成,对其微生物构成、土壤理化性质和菌群功能等信息进行分析,探究海桑属红树植物根际真菌的群落多样性规律,分析红树植物根际真菌类群的生化功能,为红树林湿地生态系统真菌的深入研究以及红树林造林选种提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况及样品采集

根际土壤样本采集自东寨港国家级自然保护区,是我国面积最大的一片沿海滩涂红树林。保护区内生长有六种海桑属红树,包括海桑(*Sonneratia caseolaris*, Sc)、杯萼海桑(*Sonneratia alba*, Sal)、拟海桑(*Sonneratia × gulngai*, Sg)、卵叶海桑(*Sonneratia ovata*, So)、海南海桑(*Sonneratia × hainanensis*, Sh)和无瓣海桑(*Sonneratia apetala*, Sa)。

在采样区 100 m×200 m 的区域内,利用土壤取样器采集植物根区深度 0—20 cm 的土壤,每种红树采集三棵树且每棵树至少采集 5 个部位的根际土壤混成一份土样,采集土壤混合均匀后装入无菌样品袋中,共获得根际土样 18 份。样品当天运回实验室分成两份,一份储存于 4℃ 冰箱,用于土壤理化性质分析,另一份储存在 -80℃ 冰箱备用,用于根际土壤总 DNA 提取。

1.2 土壤理化性质

测试样本的全氮(total nitrogen, TN)、全磷(total phosphorus, TP)、全钾(total potassium, TK)、速效钾(available potassium, AK)、碳氮比(C/N)、氮磷比(N/P)共 6 个指标。全碳和全氮由碳氮元素分析仪测定,全磷采用钼锑抗显比色法测出,速效钾采用醋酸铵浸提—火焰光度计法测出^[19],每个样本重复 3 次。

1.3 土壤基因组 DNA 的提取

采用 MO BIO 试剂盒并结合液氮冷冻研磨的方法提取土壤样品中微生物基因组 DNA,送至广州赛哲生物科技股份有限公司采用 ITS1- 5F 引物(ITS5: 5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG- 3', ITS2: 5'-GCTGCGTTCCTTCATCGATGC-3')进行扩增^[20],利用 Illumina 高通量测序平台测序。对原始数据进行 Tags 拼接、均一化处理、宿主序列过滤和去嵌合体等处理,PCR 反应体系和反应参数设置具体参照文献^[20]。物种分类的操作分类单元(OTU)根据 barcodes 将不同处理组的序列信息进行聚类。每个 OTU 对应的分类信息由 UNITE 数据库的比对得到,其中 OTU 相似度为 97%。

1.4 物种多样性及组成分析

1.4.1 Alpha 多样性分析

样本内微生物群落的丰富度和多样性常用 Alpha 多样性来反映,分析样品内微生物群落的多样性,主要关注于局域均匀生境下的物种数目,使用 QIIME (Version1.9.1) 计算 Observed-OTUs、Shannon、Simpson 和 Chao1 等指数,可评估各样本中微生物群落的物种丰富度和多样性等差异。Shannon 和 Simpson 指数受样品群落中物种丰度和物种均匀度的影响。Chao1 指数简单指群落中物种的数量,而不考虑群落中每个物种的丰度情况。

1.4.2 Beta 多样性分析

利用 QIIME(Version1.9.1) 软件计算 Unweighted Unifrac, Weighted Unifrac, Bray Curtis, Euclidean 距离矩阵,对所测所有样本的真菌群落构成进行 PCoA 分析,通过 PERMANOVA 检验对样本间种群结构差异进行分析。

1.4.3 根际真菌群落关键物种组成分析

为更好地寻找影响微生物群落的关键种,确定不同微生物类群的作用和贡献,根据 Dai 等^[21]提出的物种丰度划分,把稀有类群的阈值设置为 0.1%,丰富类群的阈值设置为 1%,并根据它们的丰度将所有可操作的分类单元分为六个专属类别:稀有物种(Rare Taxa, RT);丰富物种(Abundant Taxa, AT);中等物种(Moderate Taxa, MT);条件稀有物种(Conditionally Rare Taxa, CRT);条件丰富物种(Conditionally Abundant Taxa, CAT);条件稀有或丰富物种(Conditionally Rare or Abundant Taxa, CRAT)。使用 R 语言(Version3.5.0)按照拆分标准把所有的 OTUs 进行拆分。

1.4.4 FAPROTAX 功能预测

FAPROTAX 功能预测是基于已发表验证的可培养菌文献及扩增子测序数据开展微生物群落功能研究^[22],不受数据库局限(Greengene、silva 和 RDP 都可),较适用于对环境样本(如海洋、湖泊等)的生物地球化学循环过程(尤其是碳、氢、氮、磷等元素循环)进行功能注释预测的一种方法。通过输入 OTU 丰度表, FAPROTAX 对真菌的属和种的名称进行识别,注释的真菌若已被报道有某方面的功能,即可对该真菌进行相应功能的反馈。

1.5 数据统计

使用 QIIME(Version1.9.1) 软件评估样品的根际土壤真菌菌群多样性,计算多样性指数后使用 SPSS (Version13.0) 进行 ANOVA+Turkey HSD 检验。使用 R 语言(Version3.5.0) 进行物种丰度拆分,热图的绘制。使用 GraphPad Prism(Version8.0) 绘制物种相对丰度累加图,使用 SPSS(Version13.0) 对土壤理化性质环境因子进行 ANOVA+Duncan 检验、冗余分析(Redundancy analysis, RDA)、特卡洛置换检验(Monte Carlo)以及其和菌群的相关性分析(Spearman),检验显著性水平为 $P < 0.05$ 。使用 Cytoscape(Version3.9.1) 对物种丰度数据进行网络图绘制。

2 结果与分析

2.1 测序质量

对 6 种海桑根际土壤样品,每样品 3 个重复,共 18 个样品进行测序,测序结果表明,每个样本的测序数量均超过 3 万条,稀释性曲线趋于平台期(数据未显示),可满足后续数据分析。聚类后获得 9072 个有效 OTU (97%的相似度)。

2.2 真菌群落结构组成

根据物种注释结果,真菌分布在 7 门 96 科 155 属,其中门、科、属的注释水平分别是 44.44%, 23.78%, 16.59%,说明未知类群比较多。门水平上,由图 1 可知,6 种红树的根际土壤真菌主要类群包括子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、虫菌门(Entomophthoromycota)及被孢霉门(Mortierellomycota) 4 个类群。结合图1可知子囊菌门是所有样本中共同的优势门,在各个样本中占比均达27%以上,尤其在卵叶海桑

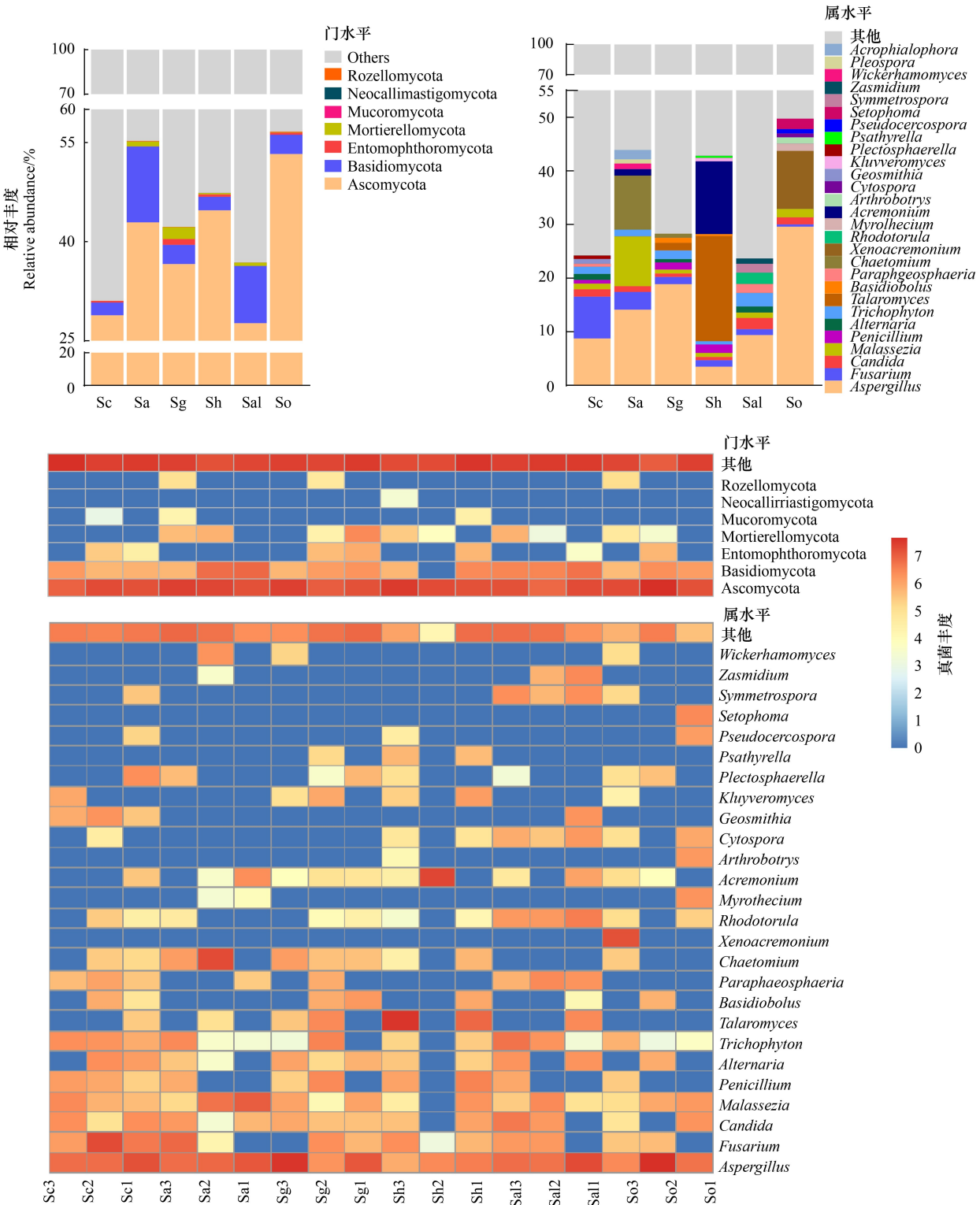


图1 红树植物海桑属根际真菌物种组成分析

Fig.1 Species composition analysis of rhizosphere fungi of the mangrove plant genus *Sonneratia*

Sc: 海桑 *Sonneratia caseolaris*; Sa: 无瓣海桑 *Sonneratia apetala*; Sg: 拟海桑 *Sonneratia × gulngai*; Sal: 杯萼海桑 *Sonneratia alba*; Sh: 海南海桑 *Sonneratia × hainanensis*; So: 卵叶海桑 *Sonneratia ovata*; Ascomycota: 子囊菌门; Basidiomycota: 担子菌门; Entomophthoromycota: 虫菌门; Mortierellomycota: 被孢霉门; Rozellomycota: 罗兹菌门; Aspergillus: 曲霉属; Fusarium: 镰刀菌属; Candida: 念珠菌属; Malassezia: 马拉色菌属; Penicillium: 青霉菌属; Alternaria: 链格孢属; Trichophyton: 毛癣菌属; Talaromyces: 蓝状菌属; Basidiobolus: 蛙粪霉属; Chaetomium: 毛壳属; Rhodotorula: 红酵母属; Myrothecium: 漆斑菌属; Acremonium: 顶孢霉属; Arthrobotrys: 节丛孢属; Cytospora: 壳囊孢属; Kluyveromyces: 克鲁维酵母属; Psathyrella: 小脆柄菇属; Pseudocercospora: 假尾孢属; Wickerhamomyces: 威克汉姆酵母属

So 中的丰度超过 53%。其次为担子菌门,其在各样本之间占比分别为 1.93%(Sc)、11.47%(Sa)、2.87%(Sg)、2.04%(Sh)、8.65%(Sal)、2.90%(So)。此外,Neocallimastigomycota 为海南海桑所特有。总之,不同红树海桑根际真菌类群组成和相对丰度存在差异,丰度最高的子囊菌门丰度差异性不显著,担子菌门丰度存在显著差异。

在属水平对物种丰富度前十的属进行分析,结果如图 1 所示,所有优势属均属于囊菌门和担子菌门,其中曲霉菌属(*Aspergillus*)为六种红树根际微生物的共有属和优势属,在海桑、无瓣海桑、拟海桑、海南海桑、杯萼海桑、卵叶海桑中占比分别是 8.71%、14.09%、18.86%、3.46%、9.36%、29.56%。不同树种根际存在特定的优势属,如镰刀菌属(*Fusarium*)在海桑中相对丰度比其他海桑占比更高;马拉色菌属(*Malassezia*)和毛腐菌属(*Chaetomium*)是无瓣海桑的优势菌属;*Talaromyces* 和 *Acremonium* 两个属为海南海桑的优势菌属;而异头孢霉(*Xenoacremonium*)为卵叶海桑的优势菌属。

从物种结构组成方面分析(图 1),六种海桑根际真菌物种组成既有相似又有差异,如海南海桑(Sh)与卵叶海桑(So)在门水平上组成相似度高于海南海桑与杯萼海桑,在属水平上,两者优势菌属组成差异较大,且两者优势菌属主要为曲霉属,但在各样品中出现丰度较低的毛霉属,在各样品间无显著差异。海南海桑子囊菌门的曲霉菌属相对丰度低于其他样品,其优势菌属为 *Talaromyces*。担子菌门的马拉色菌属(*Malassezia*)只出现在无瓣海桑、海桑和卵叶海桑中,这可能与三种海桑根际土壤有机质降解水平有关。总之,不同海桑属红树植物根际真菌微生物的组成及结构存在不同,不同样品中高丰度真菌类群差异不大,而一些罕见的低丰度真菌类群差异显著。推测这些低丰度类群可能在不同的海桑红树植物根际生态系统中起决定性作用。

2.3 Alpha 多样性分析

由表 1 可知,真菌多样性 Shannon 指数从高到低依次为拟海桑>无瓣海桑>杯萼海桑>海桑>海南海桑>卵叶海桑,其中拟海桑最高,卵叶海桑最低;Chao1 指数越大,群落丰富度越高,真菌群落丰富度由高到低依次是拟海桑>无瓣海桑>海南海桑>杯萼海桑>海桑>卵叶海桑,拟海桑最高,卵叶海桑最低。6 种海桑样本中,拟海桑丰富度和多样性最高,卵叶海桑则最低。

表 1 6 种海桑的根际微生物群落 α 多样性指数

Table 1 The alpha diversity index of rhizospheric microorganism in six species samples of *Sonneratia*

样本 Sample	Chao1 指数 Chao1 index	Observed OTUs 指数 Observed OTUs index	香农指数 Shannon index	辛普森指数 Simpson index
Sc	827.21±150.67de	441.00±99.76b	4.68±0.34b	0.88±0.03a
Sa	1403.52±524.51b	489.00±66.05b	4.73±0.86b	0.90±0.04a
Sg	1802.65±1055.94a	628.00±234.41a	5.26±1.81a	0.88±0.13a
Sh	1141.06±524.59c	476.67±205.32a	4.09±1.68c	0.78±0.14b
Sal	1014.90±74.21d	432.33±5.09c	4.69±0.25b	0.90±0.04a
So	775.86±125.99e	301.33±64.45d	3.93±0.37d	0.84±0.07b

表中同行不同小写字母表示不同指数间差异显著($P<0.05$); Sc: 海桑 *Sonneratia caseolaris*; Sa: 无瓣海桑 *Sonneratia apetala*; Sg: 拟海桑 *Sonneratia × gulngai*; Sal: 杯萼海桑 *Sonneratia alba*; Sh: 海南海桑 *Sonneratia × hainanensis*; So: 卵叶海桑 *Sonneratia ovata*

2.4 Beta 多样性分析

PCoA 分析结果(图 2)显示六个树种样本间有区别,说明六个样本的根际真菌组成有差异,与 Venn 图结果相符。其中杯萼海桑与海桑的距离值更小,表明它们根际真菌菌群的物种种类以及数量的组成更为相似,与物种组成相对丰度(图 1)中结果相符。进一步利用 PERMANOVA 检验发现六组样品根际土壤细菌群落组成差异并不显著,但是图中仍有分离的趋势,可能是样本数量太少的因素而导致。在 Unweighted Unifrac 的 PCoA 图中可以看出,六种海桑的根际真菌物种差异明显,其中卵叶海桑与杯萼海桑物种组成相似,说明卵叶海桑作为杯萼海桑与海桑的子代,杯萼海桑的影响较为明显。

2.5 Venn 图分析

花瓣图能直观地展示各样本间特有的和共有的 OTU 数目,并反映出样本在 OTU 水平上的真菌物种组成差异。在图 2 中,6 种海桑样本中共有的 OTU 数量为 46,分属于 3 门 7 科 8 属,占总 OTU (4389 个) 水平的 1%,可知 6 种海桑中共有种占比较少,而每种海桑植物特有的 OTU 数目较多,多属于一些低丰度物种。总之,6 种海桑的共有种与特有种之间,占优势的菌群主要为子囊菌门发菌科曲霉属。对各样本前十优势 OTU 进行分析(这里和图 1 是一致的数据),各样品的特点分别是:拟海桑特有的 OTU 数目最多,分属于 7 门 53 科 71 个属,占总 OTU 数量的 26.7%,主要为子囊菌门发菌科曲霉属;卵叶海桑特有的 OTU 数目最少,分属于 7 门 37 科 43 属,占样本总 OTU 数量的 11.62%,主要为子囊菌门发菌科曲霉属;无瓣海桑特有的 OTU 数量占样本总 OTU 数量的 19.2%,分属于 6 门 54 科 71 属,主要为子囊菌门马拉色菌科马拉色菌属;海南海桑特有的 OTU 数量占样本总 OTU 数量的 17.5%,分属于 8 门 49 科 62 属,主要为子囊菌门发菌科 *Acremonium*;海桑特有的 OTU 数量占样本总 OTU 数量的 11.5%,分属于 4 门 43 科 47 属,主要为子囊菌门发菌科曲霉属;杯萼海桑特有的 OTU 数量占样本总 OTU 数量的 12.8%,分属于 5 门 32 科 40 属,主要为子囊菌门发菌科曲霉属。拟海桑和无瓣海桑在属水平是最丰富的,卵叶海桑最少。

其中海南海桑特有 OTU 数目为 775 个,拟海桑为 1172 个,海南海桑与拟海桑共有 OTU 数目为 78 个,占比为 4%,差异程度小,相似度高。卵叶海桑特有 510 个,无瓣海桑特有 851 个,卵叶海桑与无瓣海桑共有 OTU 数目为 18 个,占比 1.3%,差异程度大,相似性低,进一步说明卵叶海桑对海桑的真菌群落继承度不高。

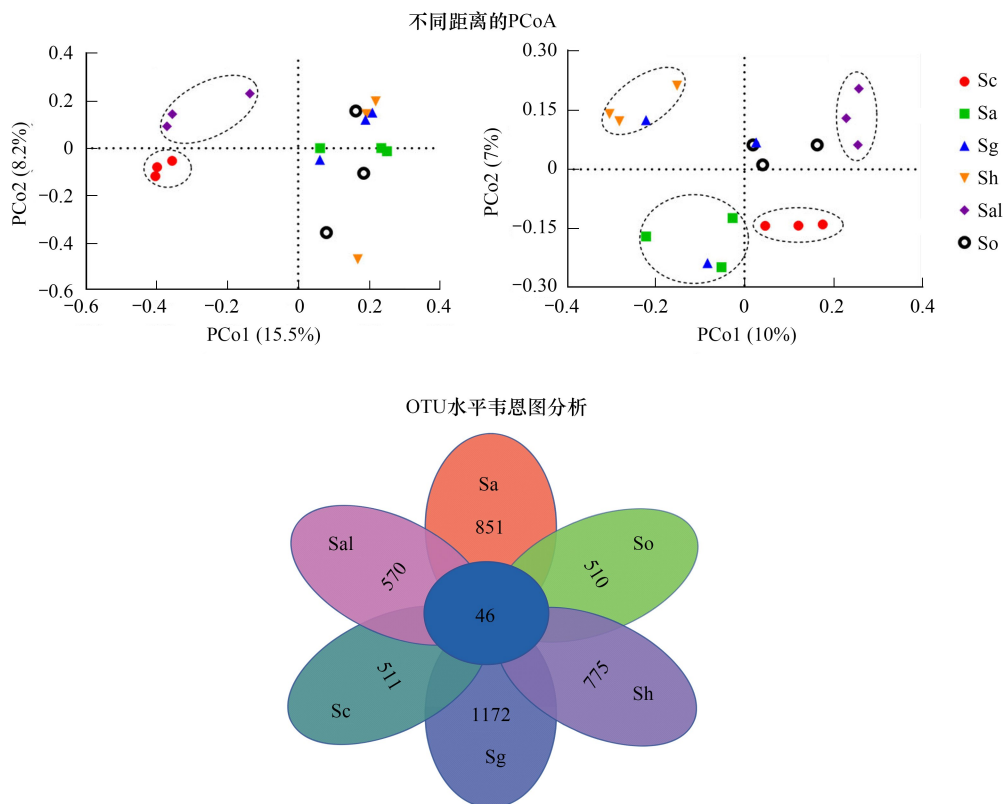


图 2 六种海桑真菌的主坐标分析(PCoA)和 OTU 水平韦恩图分析

Fig.2 The principal co-ordinate analysis (PCoA) based on Bray-Curtis distances and Unweighted Unifrac distances and Veen diagram analysis based on OTUs of rhizosphere microorganism in six species samples of *Sonneratia*

2.6 六种海桑属红树植物根际土壤理化性质

由表 2 可知,海桑的全碳(TC)含量 24.33 mg/g 显著高于其它树种,其余树种海南海桑(Sh)、杯萼海桑

(Sal)、卵叶海桑(So)、拟海桑(Sg)、无瓣海桑(Sa)的全碳含量并无显著差异。在全氮(TN)含量上,杯萼海桑和海桑的全氮含量显著高于其余五个样点。在全磷(TP)含量上,无瓣海桑,拟海桑和杯萼海桑显著高于其他三种。在速效钾(AK)含量上,Sa和Sal的含量显著高于其它树种,总体趋势与全磷相同。在碳氮比(C/N)方面,各样点比值由高到低依次为无瓣海桑、拟海桑、海南海桑、卵叶海桑、海桑、杯萼海桑,其中拟海桑、海南海桑和卵叶海桑差异不显著。在氮磷比(N/P)方面,各样点比值由高到低为卵叶海桑、海桑、海南海桑、杯萼海桑、无瓣海桑、拟海桑,海桑和卵叶海桑差异不显著,海南海桑和杯萼海桑差异不显著,无瓣海桑和拟海桑差异不显著。

综上,海桑(Sc)样点在全碳含量上显著高于其余五种红树;无瓣海桑(Sa)样点在全磷、速效钾和碳氮比含量上显著高于其余五种红树;杯萼海桑(Sal)在全氮含量上显著高于其余五种红树;卵叶海桑(So)在氮磷比含量上显著高于其余五种红树。

表2 六种海桑属植物根基土壤样品的理化性质(平均值±标准误差)

Table 2 Physicochemical properties of soil samples from the roots of six species samples of *Sonneratia* (mean ± SEM)

理化因子 Physical and chemical factors	Sc	Sa	Sg	Sh	Sal	So
TC/(mg/g)	24.33±2.07a	12.9±2.20b	13.17±0.60b	17.03±3.70b	15.6±2.30b	14.8±3.48b
TN/(mg/g)	4.33±0.06b	1.74±0.01d	1.21±0.05e	1.69±0.05d	4.64±0.04a	1.90±0.04c
TP/(mg/g)	0.34±0.02c	0.75±0.04a	0.72±0.04ab	0.23±0.01d	0.67±0.03b	0.14±0.01e
AK/(mg/g)	0.51±0.01c	0.727±0.01a	0.34±0.02d	0.20±0.01f	0.67±0.01b	0.30±0.01e
C/N	5.62±0.52c	17.05±2.06a	10.82±0.13b	10.02±2.00b	3.36±0.52c	7.82±2.00bc
N/P	12.45±0.67a	2.32±0.13c	1.68±0.03c	7.36±0.55b	6.93±0.24b	18.86±0.94a

同行不同字母代表在各样本间差异显著($P<0.05$);TC:总碳含量 Total carbon;TN:总氮含量 Total nitrogen;TP:总磷含量 Total phosphorus;AK:速效钾 Available potassium

2.7 土壤环境因子与红树植物根际土壤真菌群落的关系

由表3可知,土壤全磷含量和速效钾与Chao1、Observed OTUs、Shannon和Simpson指数呈正相关,但相关性不大;土壤全碳含量和氮磷比与Shannon和Simpson指数呈负相关,并与Chao1和Observed OTUs指数呈极显著负相关。综上,全氮含量越高、全磷含量越低和氮磷比越高,会抑制红树植物根际真菌的丰富度和多样性。此结论与卵叶海桑群落丰富度最低,而氮磷比最高相对应,也与拟海桑群落的丰富度和多样性最高且氮磷比最低相对应。

表3 红树植物根际土壤真菌群落多样性与土壤环境因子的相关性

Table 3 Correlation between fungal community diversity and soil environmental factors in the rhizosphere of mangrove plants

理化因子 Physicochemical factors	Chao1 指数 Chao1	Observed OTUs 指数 Observed OTUs	香农指数 Shannon	辛普森指数 Simpson
TC/(mg/g)	-0.286	-0.213	-0.253	-0.248
TN/(mg/g)	-0.317	-0.185	0.023	0.174
TP/(mg/g)	0.440	0.402	0.315	0.330
AK/(mg/g)	0.011	0.008	0.157	0.367
C/N	0.317	0.153	-0.081	-0.129
N/P	-0.504 **	-0.480 **	-0.242	-0.115

** 在 0.01 水平(双侧)上极显著相关; * 在 0.05 水平(双侧)上显著相关

从图3可知,RDA1轴占40.04%的解释量,RDA2轴占7.09%的解释量,共同解释了47.13%。海桑群落、海南海桑群落和卵叶海桑群落及无瓣海桑群落和杯萼海桑群落之间距离较近,说明其真菌群落相似,这与OTU的花瓣图和Beta多样性的结果相对应。拟海桑群落与其余群落之间距离较远,说明与其余群落之间差异较大。环境因子对真菌门的影响程度为:TP>AK>TN>TC。环境因子全碳含量和全氮含量之间的关系,说

明它们之间相关性较强。

根据蒙特卡洛置换检验 (Monte Carlo) 表明,植物群落并不是与所有的物种、环境因子都具有相关关系 ($P=0.096>0.05$)。结合图 1 和表 4 可知,除虫霉菌门 (Entomophthoromycota)、被孢菌门 (Mortierellomycota)、毛霉门 (Mucoromycota)、新美鞭毛菌门 (Neocallimastigomycota) 和罗兹菌门 (Rozellomycota) 与所有理化因子相关性均不显著外,子囊菌门 (Ascomycota) 和担子菌门 (Basidiomycota) 都与理化因子存在显著相关性。子囊菌门 (Ascomycota) 与全磷呈极显著负相关 ($P<0.01$), 与速效钾呈显著负相关 ($P<0.05$); 担子菌门 (Basidiomycota) 与全磷呈显著负相关 ($P<0.05$), 与速效钾呈极显著正相关 ($P<0.01$)。在对 6 个环境因子进行的特卡洛置换检验 (Monte Carlo) 分析表明,环境变量中的速效钾对植物群落的影响最大 (解释度均为 27.1%), 说明土壤真菌群落结构受到速效钾的驱动。

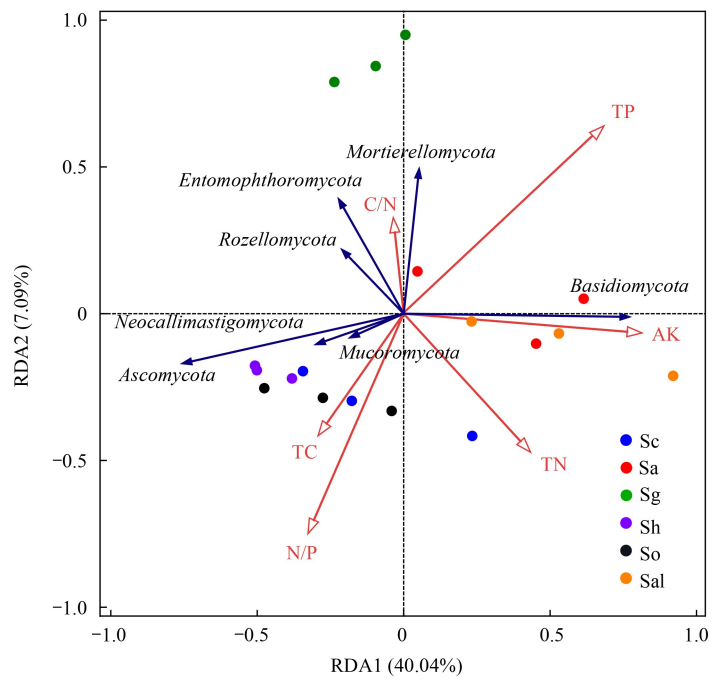


图 3 红树植物根际土壤真菌群落结构与环境因子的冗余分析 (RDA)

Fig.3 Redundancy analysis (RDA) of fungal community structure and environmental factors in mangrove rhizosphere soil

表 4 六种红树植物根际土壤真菌菌门与环境因子的相关性

Table 4 Correlation between fungal phyla and environmental factors in rhizosphere soils of six mangrove species

门水平 Phylum level fungi	TC	TN	TP	AK	C/N	N/P
Ascomycota	0.261	-0.206	-0.629 **	-0.572 **	-0.099	0.414
Basidiomycota	-0.224	0.348	-0.514 *	0.624 **	-0.052	-0.229
Entomophthoromycota	-0.051	-0.231	-0.018	-0.378	-0.060	-0.071
Mortierellomycota	-0.241	-0.224	0.403	0.087	0.232	-0.449
Mucoromycota	-0.250	-0.177	-0.081	-0.048	0.107	-0.099
Neocallimastigomycota	0.044	-0.167	-0.228	-0.320	0.067	-0.035
Rozellomycota	-0.225	-0.315	0.047	-0.026	0.245	-0.124

* * 在 0.01 水平 (双侧) 上极显著相关; * 在 0.05 水平 (双侧) 上显著相关

2.8 海桑属红树植物根际真菌的核心菌群

研究认为微生物群落的特征是少数优势高丰度分类群和低丰度稀有分类群影响的结果,参考 Dai 等^[22]的研究方法,对本研究的每组划分结果进行综合分析后,发现没有 OTU 被归类为 AT 和 CAT 组,其中条件稀

有或丰富物种 CRAT 组包含了 177 个 OTU, 占总测序量 4.03%, 除一个 OTU 属担子菌门, 为拟海桑中的马拉色菌属外, 其余均属于囊菌门。

对该组的物种绘制网络图可直观地呈现多样本中多个 OTU 的全局丰度变化和多个 OTU 丰度分布的聚类关系。R 语言进行网络图分析时由软件包预设对 CRAT 组丰度大于 0.005 阈值的真菌属水平进一步筛选。由表 5 和图 4 可知, CRAT 组 OTU 网络的拓扑特性中, 模块化和平均聚类系数均大于其对应的随机网络, 表明网络图具有模块化结构和“小世界”特性。多个网络拓扑指标表明, 大部分 OTU 之间存在正相关, 尤其在子囊菌门曲霉属中相关性较强, 但在子囊菌门青霉属与 *Acrophialophora* 属之间存在负相关。在网络图中, 点的大小以度表示, 度即表示该 OTU 与其他 OTU 之间的相关性强烈程度。相关性较强的前两个优势菌属分别为曲霉属和马拉色菌属, 即在 CRAT 组的 177 个 OTU 中, 对海桑根际土壤微生物菌群起重要影响的是曲霉属和马拉色菌属。这与前面真菌群落结构组成及花瓣图分析中 46 个共有菌群分析相一致。此外, 我们注意到在相关性相对较弱中出现了一些划分为稀有物种的毛癣菌属及未命名的菌属。

表 5 CRAT 组真菌网络图特性
Table 5 Characteristics of CRAT group fungal network map

网络参数 Network Parameters	真菌 Fungal	网络参数 Network Parameters	真菌 Fungal
Nodes	163	Average clustering coefficient	0.648
Edges	673	Average path length	5.039
Positive links	672	Average degree	8.296
Negative links	1	Graph density	0.052
Network diameter	11		

Nodes: 节点; Edges: 边; Positive links: 正相关关系; Negative links: 负相关关系; Network diameter: 网络直径; Average clustering coefficient: 平均聚类系数; Average path length: 平均路径长度; Average degree: 平均度; Graph density: 图密度

2.9 FAPROTAX 功能预测

对 OTU 数据进行功能预测分析, 发现能够匹配的数据量很少, 推测是由于红树林中的真菌群落存在许多未知分类单元, 影响了功能预测的准确性。本次预测结果主要为三大功能: 纤维素分解 (Cellulolysis)、化能异养 (Chemoheterotrophy) 及木聚糖分解 (Xylanolysis)。三大功能在真菌分类水平上均为子囊菌门 (Ascomycota) 发菌科 (Trichocomaceae) 曲霉属 (*Aspergillus*)。结合图 4 可知, 在真菌分类的门和属水平上, 三者三种海桑种具为优势种。其中子囊菌门在三种海桑中占比达 27% 以上, 其中海桑占比最大; 发菌科在三种海桑中均占比 9% 以上, 其中卵叶海桑海桑中最多, 占比高达 29%。

3 讨论

3.1 六种海桑植物根际土壤真菌群落多样性和丰富度特征

本研究通过 Illumina HiSeq 测序平台对海南省东寨港海桑、杯萼海桑、拟海桑、卵叶海桑、海南海桑和无瓣海桑的根际土壤真菌 ITS1 区进行了测序。结果发现, 作为红树林的重要物种, 海桑属红树植物根际真菌组成有其特殊性。子囊菌门和担子菌门是两大优势门类。不同生态系统中土壤真菌门类群含量一致丰富的是子囊菌门^[23-24]。子囊菌门的多样性随水中氨和磷酸盐浓度变化^[25], 与本研究理化因子结果响应。担子菌门是森林生态系统是重要优势门类, 但在许多水生生态系统中, 担子菌门丰度较低^[26]。值得注意的是, 与陆地森林生态系统, 温带荒漠生态系统及南大洋深海生态系统相比, Neocallimastigomycota 门为红树林生态系统所特有。Rozellomycota 门常见于缺氧的海洋环境中, 可为海洋菌群提供重要能源, 影响浮游植物繁殖期间的生物相互作用和碳循环, 改变食物网动态和下沉通量来影响水生系统, 进而影响红树植物根际土壤菌群多样性^[27]。在 Wang 等^[28]的研究表明, 在淡水水生系统中, Rozellomycota 门真菌生长与贝类养殖或栖息有关, 而本研究中仅在拟海桑、无瓣海桑和卵叶海桑中微量存在。这与无瓣海桑具有较强的适应性与其根际真菌多样

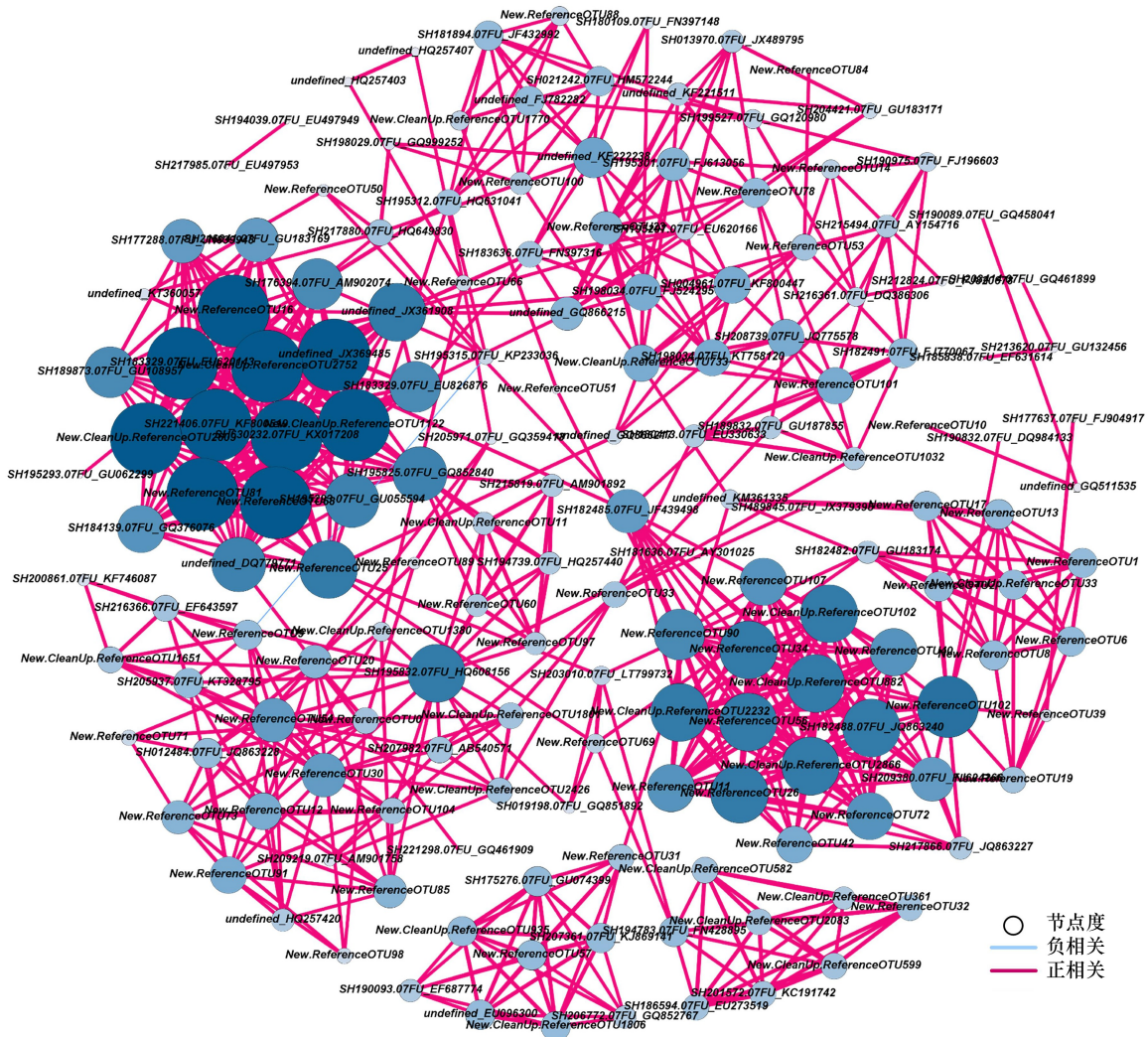


图 4 真菌共生网络分析

Fig.4 Analysis of fungal symbiotic networks

图中每个点代表一个物种,点的大小表示与其他物种相关关系的数量

性和独特性密不可分。因此我们推断,在红树林生态系统中,真菌在调控土壤有机碳库和影响海桑生长发育方面发挥着重要作用。

根际 α 多样性结果表明,即使生长在同一片水域,有着规律的潮汐,不同的树种根际真菌多样性依然差异显著,说明树种基因型对塑造根际微生物群落结构有着重要影响。与其他海桑相比,拟海桑根际土壤真菌多样性指数最高,较高的真菌多样性通常与其行使的功能相关。野外调查发现,拟海桑相比它的亲代(无瓣海桑,杯萼海桑)生长更为强壮^[29—30],根际细菌群落分析显示拟海桑的多样性较高,本研究结果中,真菌也有这个规律,推测拟海桑较高的根际微生物多样性通过协同作用使拟海桑具有生长优势成为可能^[13]。无瓣海桑多样性仅次于拟海桑,无瓣海桑属于世界广布种,是目前红树林修复常选用的优良树种,生长速度较快、抗应力能力强^[31],较高的根际真菌多样性可能与其强大的环境适应性相关。研究表明,海桑植物的土壤微生物群落与林龄相关,无瓣海桑林内微生物种群数量仅需 2 年就达到稳定状态,其他海桑则需 4 年甚至更久才能达到稳定状态^[32]。这表明无瓣海桑根际微生物多样性与其生长速度密切相关。

植物基因型对其根际真菌的组成的影响也体现在不同树种有着各自特有的优势类群。所有海桑红树中均有曲霉属作为优势菌属,在各红树的丰度有差异。曲霉属占优势的海桑中,主要生活于潮中带和潮下带,盐

度更高^[33-34],且研究表明,曲霉属类在其与胁迫响应相关基因的帮助下能耐受一系列环境胁迫^[35],说明真菌比细菌对盐度更敏感,表明土壤水分可缓解土壤盐度胁迫,影响微生物群落的结构^[33,36]。在无瓣海桑中,优势菌类群毛腐菌属和马拉色菌属对无瓣海桑的生长发育起重要作用,毛腐菌属是一种重要的纤维素降解真菌,在自然生态系统的碳循环和土壤改良中起重要的作用^[37]。马拉色菌属是一类亲脂性和脂质依赖性真菌,其主要作用是分解脂质,提供有机质^[38]。有报道称,马拉色菌属在葡萄开花前为优势类群^[39],这说明马拉色菌属在植物生长前期可能具有重要作用。*Wickerhamomyces* 仅在杯萼海桑中微量存在,能对螃蟹体内的致病性酵母菌产生一种杀伤毒素,对防治螃蟹乳糜病的暴发流行有重要作用^[40]。另外,在巴西东南部红树林生态系统中广泛分布的念珠菌属(*Candida*)在本研究 6 种海桑中均有分布,意味着它们通过利用和转化环境中的不同化合物而在该红树林生态系统中同样发挥着重要作用^[41]。值得注意的是,镰刀属和青霉属虽在各生态系统中较为常见,但在本研究中不同样品间的两种真菌的丰度和组成各不相同,并存在大量类群未被归类,目前仍缺乏对其功能的研究,这表明在海桑属红树植物根际土壤真菌类群中存在着大量的新类群值得深入研究。

3.2 真菌对土壤理化性质的响应

真菌对季节变化、土壤理化性质和植被类型等的响应各有不同,而土壤环境因子是影响土壤真菌多样性的主要因素^[42],分析真菌多样性与土壤环境因子的关系,可间接反映土壤是否健康。在各样品中,土壤理化性质在一定程度上影响担子菌门真菌丰度,随担子菌门比例升高,全氮量增加而全碳量下降,而碳氮比下降。这表明担子菌门对环境因子的变化响应敏感^[31]。土壤真菌大部分是好氧型真菌,含水量过高或过低均影响土壤真菌的生长,但土壤含水量又能有效缓解土壤盐度胁迫^[34,43]。研究表明,在淡水中真菌群落主要受限于全磷,而在淡水沉积物中,碳含量是影响真菌群落多样性和分布的重要因素^[44]。本研究中,真菌群落主要受全磷与速效钾的影响,这与刘等人^[37]研究结果相符。土壤有机质含量与真菌多样性相关^[45]。本研究中,海南海桑和杯萼海桑的根际土壤真菌群落的 Shannon 指数较低,而 Chao1 指数较高,且两种植物根际土壤的有机质含量都较高,这表明在局域小尺度上土壤真菌的多样性随着土壤有机质含量的增加而降低,与 De Vries 等^[46]研究结果相似。除以上因素外,土壤二氧化碳含量、温度、海平面及盐度等也是影响红树林根际土壤微生物结构的重要因素。对红树林进行生态恢复时应综合考虑各项影响因素。

3.3 海桑属红树植物根际真菌的核心菌群

优势菌群是决定微生物群落平衡的重要因素,其通过较高的丰度和具有重要能量转变的优势物种来影响生态系统功能,能影响微生物群落的组成和结构^[47]。在门水平上,6 种植物根际土壤真菌均以子囊菌门为主,其次是担子菌门。子囊菌门大多为腐生菌,在湿地的环境极宜生长并产生各种细胞外降解酶,如纤维素酶和木质素酶,能够分解木质素和角质素等难以降解的物质^[48],促进土壤养分循环和提高土壤质量。在属水平上,曲霉属为广布种,是 6 种海桑根际真菌共有的优势菌,其具有纤维素分解、化能异养及木聚糖分解三大功能,在一定程度上能促进海桑根际废物的分解,为海桑和其他微生物提供营养。此外,一些丰度较低的物种在海桑根际微生物生态系统的稳定维持上可能存在潜在重要作用,是研究海桑根际土壤微生态稳定的潜在因素。如被孢菌属真菌在大花杓兰根际为优势菌属,具有一定促进植物根系吸收矿质元素、抑制病原菌等生态功能^[49]。但其在海桑根际土壤真菌群落组成中以稀有物种的形式存在,是否对海桑根际土壤微生物系统有潜在影响有待研究。就预测结果而言,真菌功能较少,可能受以下原因影响:(1)FAPROTAX 是基于目前可培养菌的文献资料手动整理的功能注释数据库,其建库难免存在缺失的错误,如已知能进行硫酸盐呼吸和发酵的物种可能仅被注释为硫酸盐呼吸而没有发酵作用^[50];(2)目前真菌相关的深入研究相较于细菌还较少,数据库存在较多不足;(3)FAPROTAX 有个隐含的假设原理,若一个分类单元的所有培养菌都可执行某一特定功能,则该分类单元的所有菌都会识别为可执行该功能,当更多真菌可培养时,这些菌功能可能会出现错误^[50]。

本研究中,真菌结构组成和网络图相关性分析结果表明,曲霉属真菌是各样本中的优势菌群,推测该菌承

担着重要功能。对子囊菌门真菌功能预测,发现其主要通过执行降解有机质参与碳循环^[51],能增加土壤有机物的量,对海桑土壤微生物环境有一定影响;在曲霉属存在的海桑样品真菌群落的组成中,多数为同科或相同功能的真菌且多数为子囊菌门的菌群,这意味着随降解水平的增加,真菌群落出现由担子菌门转为子囊菌门作为优势菌群的现象,与 Zhang 等^[52]的研究结果符合。研究表明,稀有物种是陆地和水生生态系统的关键功能驱动因素^[53]。在拟海桑与海南特有种海南海桑中,稀有物种节皮科毛癣菌属间存在明显差异,两者均生活于潮中带,说明两种海桑根际土壤微生物组成不受地理位置影响,但海南海桑种间的遗传距离与地理距离间存在显著正相关,并且其遗传多样性水平与土壤总氮量、有机质含量呈负相关^[54]。

总之,通过对海南东寨港海桑属六种海桑属红树根际土壤真菌群落的研究,我们发现,植物分类水平上同属的植物,其根际真菌群落主要在主要类群上较为相似,但不同种植物之间存在特有物种,一些丰度较低的类群如毛癣菌属可能是红树植物海桑属根际土壤真菌群落构建的关键类群。无瓣海桑是海桑属中生长范围较广的类型,其根际真菌多样性高与之密切相关,推测与其较强的环境适应性相关,但关键类群功能还需进一步研究。本研究表明,海桑属红树植物根际真菌丰富度和多样性较高,多数为腐生菌,具有很强的有机质分解能力和固碳能力,能为红树林湿地退化恢复工作和红树林湿地生态系统真菌碳汇作用的深入研究提供理论基础。

参考文献 (References):

- [1] 潘德炉,李腾,白雁. 海洋:地球最巨大的碳库. 海洋学研究, 2012, 30(3): 1-4.
- [2] Ullman R, Bilbao-Bastida V, Grimsditch G. Including blue carbon in climate market mechanisms. *Ocean & Coastal Management*, 2013, 83: 15-18.
- [3] Walker J E, Ankersen T, Barchiesi S, Meyer C K, Altieri A H, Osborne T Z, Angelini C. Governance and the mangrove commons: Advancing the cross-scale, nested framework for the global conservation and wise use of mangroves. *Journal of Environmental Management*, 2022, 312: 114823.
- [4] Polidoro B A, Elfes C T, Sanciangco J C, Pippard H, Carpenter K E. Conservation status of marine biodiversity in *Oceania*: An analysis of marine species on the IUCN red list of threatened species. *Journal of Marine Biology*, 2011, (2011): 1-14.
- [5] 黄初龙,郑伟民. 我国红树林湿地研究进展. 湿地科学, 2004, 2(4): 303-308.
- [6] Nimnoi P, Pongsilp N. Insights into bacterial communities and diversity of mangrove forest soils along the upper gulf of Thailand in response to environmental factors. *Biology*, 2022, 11(12): 1787.
- [7] Jia H, Ye J H, Wu Y F, Zhang M Q, Peng W H, Wang H, Tang D H. Evaluation and characterization of biochar on the biogeochemical behavior of polycyclic aromatic hydrocarbons in mangrove wetlands. *Science of the Total Environment*, 2023, 864: 161039.
- [8] 张孟文,钟才荣,吕晓波,方赞山,程成. 三种海桑属濒危红树植物的资源分布与濒危现状. 植物科学学报, 2022, 40(4): 484-491.
- [9] 陈鹭真,钟才荣,陈松,黄黎晗. 海口湿地(红树林篇). 厦门:厦门大学出版社, 2019, 1-303.
- [10] 张颖,陈光程,钟才荣. 中国濒危红树植物研究与恢复现状. 应用海洋学学报, 2021, 40(1): 142-153.
- [11] 李海生,陈桂珠. 中国特有植物海南海桑的生物学特性及其保护. 广东教育学院学报, 2003, 23(2): 48-51.
- [12] 廖宝文,郑松发,陈玉军,李玫,李意德. 外来红树植物无瓣海桑生物学特性与生态环境适应性分析. 生态学杂志, 2004, 23(1): 10-15.
- [13] 孙稚颖,李强,田晓萌,郭庆梅,邵长伦. 中国红树类海桑属植物 DNA 条形码研究. 世界科学技术-中医药现代化, 2021, 23(6): 2036-2042.
- [14] Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, Sa T M, Singh B K. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607-621.
- [15] 陈晓,刘勇,李国雷,孙巧玉,张硕,许飞. 土壤真菌研究方法及其人为干扰对森林土壤真菌群落影响研究进展. 世界林业研究, 2011, 24(5): 7-12.
- [16] Palit K, Rath S, Chatterjee S, Das S. Microbial diversity and ecological interactions of microorganisms in the mangrove ecosystem: Threats, vulnerability, and adaptations. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, 29(22): 32467-32512.
- [17] Rajamani T, Suryanarayanan T S, Murali T S, Thirunavukkarasu N. Distribution and diversity of foliar endophytic fungi in the mangroves of Andaman Islands, India. *Fungal Ecology*, 2018, 36: 109-116.
- [18] Sarma V V, Hyde K. A review on frequently occurring fungi in mangroves. *Fungal Divers.* 2001, 8:1-34.
- [19] 鲍士旦. 土壤生化分析. 3 版. 北京:中国农业出版社, 2000: 102-130.
- [20] White T J, Bruns T, Lee S, Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *PCR Protocols*. Amsterdam: Elsevier, 1990: 315-322.
- [21] Dai T J, Zhang Y, Tang Y S, Bai Y H, Tao Y L, Huang B, Wen D H. Identifying the key taxonomic categories that characterize microbial community diversity using full-scale classification: a case study of microbial communities in the sediments of Hangzhou Bay. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(1): fiw203.
- [22] Louca S, Parfrey L W, Doebeli M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome. *Science*, 2016, 353(6305): 1272-1277.
- [23] 叶文雨,谢序泽,许钰滢,倪明月,胡红莉,余文英,Justice N, 鲁国东. 基于高通量测序技术分析 2 种菌草根际土壤真菌群落多样性. 热带作物学报, 2020, 41(3): 556-563.

- [24] 邓娇娇, 朱文旭, 张岩, 殷有, 周永斌. 辽西北风沙区不同人工林土壤真菌群落结构及功能特征. 林业科学研究, 2020, 33(1): 44-54.
- [25] Taylor J D, Cunliffe M. Multi-year assessment of coastal planktonic fungi reveals environmental drivers of diversity and abundance. The ISME Journal, 2016, 10(9): 2118-2128.
- [26] Bärlocher F, Boddy L. Aquatic fungal ecology- How does it differ from terrestrial? Fungal Ecology, 2016, 19: 5-13.
- [27] Grossart H P, Rojas-Jimenez K. Aquatic fungi: targeting the forgotten in microbial ecology. Current Opinion in Microbiology, 2016, 31: 140-145.
- [28] Wang H J, Ju C X, Zhou M, Chen J A, Kan X Q, Dong Y Q, Hou H B. Acid rain-dependent detailed leaching characteristics and simultaneous immobilization of Pb, Zn, Cr, and Cd from hazardous lead-zinc tailing. Environmental Pollution, 2022, 307: 119529.
- [29] 李诗川, 李妮亚, 刘强, 陈坚, 向敏, 王永丹. 海桑属红树植物离子积累、光合和抗氧化能力及相关性分析. 植物资源与环境学报, 2014, 23(3): 15-23.
- [30] 袁健, 黎新年, 谢卫, 施苏华. 海桑属植物基因表达差异模式初步研究. 中国植物学会八十五周年学术年会论文摘要汇编(1993-2018), 中国云南昆明. 2018: 556.
- [31] 叶锦成, 陈毅青, 高琳, 周鲜娇, 钟才荣, 张颖, 王芸. 红树植物拟海桑及其亲本的根际细菌群落特征分析. 热带海洋学报, 2022, 41(6): 75-89.
- [32] Hong P B, Wen Y Y, Xiong Y Y, Diao L F, Gu X X, Feng H Y, Yang C, Chen L Z. Latitudinal gradients and climatic controls on reproduction and dispersal of the non-native mangrove *Sonneratia apetala* in China. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2020, 248: 106749.
- [33] Kandeler E, Tschermo D, Bruce KD, Stemmer M, Hobbs PJ, Bardgett RD, Amelung W. Structure and function of the soil microbial community in microhabitats of a heavy metal polluted soil. Biology And Fertility of Soils, 2000, 32(5): 390-400.
- [34] Wu X F, Yang J J, Ruan H, Wang S N, Yang Y R, Naeem I, Wang L, Liu L E, Wang D L. The diversity and co-occurrence network of soil bacterial and fungal communities and their implications for a new indicator of grassland degradation. Ecological Indicators, 2021, 129: 107989.
- [35] Songserm P, Srimongkol P, Thitprasert S, Tanasupawat S, Cheirsilp B, Assabumrungrat S, Karnchanat A, Thongchul N. Differential gene expression analysis of *Aspergillus terreus* reveals metabolic response and transcription suppression under dissolved oxygen and pH stress. Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology, 2020, 56(6): 577-586.
- [36] Wichern J, Wichern F, Joergensen R G. Impact of salinity on soil microbial communities and the decomposition of maize in acidic soils. Geoderma, 2006, 137(1/2): 100-108.
- [37] Liu Q W, Wang S X, Li K, Qiao J, Guo Y S, Liu Z D, Guo X W. Responses of soil bacterial and fungal communities to the long-term monoculture of grapevine. Applied Microbiology and Biotechnology, 2021, 105(18): 7035-7050.
- [38] Ehemann K, Mantilla M J, Mora-Restrepo F, Rios-Navarro A, Torres M, Ramfrez A M C. Many ways, one microorganism: Several approaches to study *Malassezia* in interactions with model hosts. PLoS Pathogens, 2022, 18(9): e1010784.
- [39] Xu X Y, Miao Y, Wang H, Ye P P, Li T, Li C Y, Zhao R R, Wang B, Shi X W. A snapshot of microbial succession and volatile compound dynamics in flat peach wine during spontaneous fermentation. Frontiers In Microbiology, 2022, 13: 919047.
- [40] Sun H Y, Wang K, Chi Z, Xu H M, Chi Z M. Simultaneous production of single cell protein and killer toxin by *Wickerhamomyces anomalus* HN1-2 isolated from mangrove ecosystem. Process Biochemistry, 2012, 47(2): 251-256.
- [41] Kurtzman C P, Fell J W, Boekhout T. The yeasts, a taxonomic study, 5th ed. Amsterdam: Elsevier B.V., 2011: 165-173.
- [42] Yang T, Adams J M, Shi Y L, He J S, Jing X, Chen L T, Tedersoo L, Chu H. Soil fungal diversity in natural grasslands of the Tibetan Plateau: associations with plant diversity and productivity. The New Phytologist, 2017, 215(2): 756-765.
- [43] 尹晓雷, 陈桂香, 王纯, 王晓彤, 阳祥, 王维奇. 互花米草入侵对河口湿地土壤真菌群落结构及多样性影响. 环境科学学报, 2020, 40(6): 2186-2194.
- [44] Zhang Z M, Deng Q H, Cao X Y, Zhou Y Y, Song C L. Patterns of sediment fungal community dependent on farming practices in aquaculture ponds. Frontiers In Microbiology, 2021, 12: 542064.
- [45] 刘润进, 焦惠, 李岩, 李敏, 朱新产. 丛枝菌根真菌物种多样性研究进展. 应用生态学报, 2009, 20(9): 2301-2307.
- [46] De Vries F T, Hoffland E, Van Eekeren N, Brussaard L, Bloem J. Fungal/bacterial ratios in grasslands with contrasting nitrogen management. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(8): 2092-2103.
- [47] 罗鑫, 张海燕, 刘明元, 邵彪. 稻田土壤微生物群落多样性研究进展. 安徽农业科学, 2018, 46(21): 42-43.
- [48] 邓娇娇, 周永斌, 殷有, 白雪娇, 高慧琳, 朱文旭. 辽东山区两种针叶人工林土壤真菌群落结构特征. 北京林业大学学报, 2019, 41(9): 130-138.
- [49] Miao C P, Mi Q L, Qiao X G, Zheng Y K, Chen Y W, Xu L H, Guan H L, Zhao L X. Rhizospheric fungi of *Panax notoginseng*: diversity and antagonism to host phytopathogens. Journal of Ginseng Research, 2016, 40(2): 127-134.
- [50] 黄明荣. 厦门近岸细菌群落的物种多样性研究及其功能预测[D]. 厦门: 厦门大学, 2018.
- [51] Unterseher M, Peršoh D, Schnittler M. Leaf-inhabiting endophytic fungi of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) co-occur in leaf litter but are rare on decaying wood of the same host. Fungal Diversity, 2013, 60(1): 43-54.
- [52] Zhang W J, Xue X, Peng F, You Q, Pan J, Li C Y, Lai C M. Response of soil microbial communities to alpine meadow degradation severity levels in the Qinghai-Tibet Plateau. Cold Spring Harbor Laboratory, 2018.
- [53] Jousset A, Bienhold C, Chatzinotas A, Gallien L, Gobet A, Kurm V, Küsel K, Rivett D W, Salles J F, Van der Heijden M G A, Youssef N H, Zhang X W, Wei Z, Gera Hol W H. Where less may be more: how the rare biosphere pulls ecosystems strings. The ISME Journal, 2017, 11(4): 853-862.
- [54] 李海生, 陈桂珠, 施苏华. 海南海桑遗传多样性的 ISSR 研究. 中山大学学报: 自然科学版, 2004, 43(2): 67-71.