

## 研究报告

## 随机过程主导吕梁不同生态系统土壤真菌群落构建

李玉靖<sup>1</sup>, 李瑞云<sup>2</sup>, 李乔<sup>2</sup>, 赵鹏宇<sup>\*1,3</sup>, 王月<sup>1</sup>, 田娜<sup>1</sup>, 和雪婷<sup>1</sup>

1 太原师范学院 生物科学与技术学院, 山西 晋中 030619

2 山西丽浦创新科技有限公司, 山西 晋中 030619

3 太原师范学院 汾河流域地表过程与资源生态安全山西省重点实验室, 山西 晋中 030619

李玉靖, 李瑞云, 李乔, 赵鹏宇, 王月, 田娜, 和雪婷. 随机过程主导吕梁不同生态系统土壤真菌群落构建[J]. 微生物学通报, 2024, 51(10): 3987-4003.

LI Yujing, LI Ruiyun, LI Qiao, ZHAO Pengyu, WANG Yue, TIAN Na, HE Xueting. Stochastic processes dominate the assembly of soil fungal communities in different ecosystems of Lüliang[J]. Microbiology China, 2024, 51(10): 3987-4003.

**摘要:**【背景】群落构建机制是微生物生态学关注的热点问题, 得出的结论在局域尺度下是否完全适用仍不确定。【目的】在较小的局域尺度下对群落构建机制进行验证, 补充相关理论的适用性。【方法】以山西吕梁地区分布的森林、灌丛和草地生态系统中土壤真菌群落作为研究对象, 探究不同生态系统真菌群落组成结构和构建机制的变化。【结果】通过高通量测序和统计分析, 表明土壤真菌群落在不同生态系统间表现出独特的生物地理分布格局, 森林生态系统的 Sobs、ACE 和 Chao1 指数分别为 699.50、835.22 和 838.36, 显著高于其余 2 个生态系统( $P < 0.05$ ); 通过网络分析及  $Z_i-P_i$  值的计算, 表明网络模块具有地区差异性, 不同生态系统间关键物种数量和种类均出现显著变化。通过回归分析、中性群落模型构建, 以及  $\beta NTI$ 、RCbray 值的计算,  $|\beta NTI| < 2$ , 森林、灌丛和草地生态系统的群落层面迁移率为 0.003、0.001 和 0.001, 出现显著的距离-多样性衰减分布格局 ( $R = -0.059, P = 0.018$ ), 由此推断随机过程是本研究区真菌群落构建的主要驱动因子。【结论】相较于优势物种[绿僵菌属(*Metarhizium*)、赤霉属(*Gibberella*)等], 关键物种[地孔菌属(*Geopora*)、木霉属(*Trichoderma*)等]参与了共生网络形成和群落构建过程, 拥有更广泛的功能, 对不同生态系统的适应性更强; 在该局域尺度下, 确定过程和随机过程均参与了群落构建, 但随机过程占主导。本研究旨在为黄河流域吕梁地区不同生态系统间的保护措施提供一定的科学依据, 为宏观生态学中理论应用的普适性提供更多的线索。

**关键词:** 扩散限制; 确定过程; 真菌群落; 群落构建; 生态系统类型

资助项目: 太原市重大人才工作站项目(TYSGJ202201)

This work was supported by the Taiyuan Key Talent Workstation Project (TYSGJ202201).

\*Corresponding author. E-mail: zhaopy@tynu.edu.cn

Received: 2024-01-28; Accepted: 2024-03-23; Published online: 2024-04-25

# Stochastic processes dominate the assembly of soil fungal communities in different ecosystems of Lüliang

LI Yujing<sup>1</sup>, LI Ruiyun<sup>2</sup>, LI Qiao<sup>2</sup>, ZHAO Pengyu<sup>\*1,3</sup>, WANG Yue<sup>1</sup>, TIAN Na<sup>1</sup>, HE Xueting<sup>1</sup>

1 College of Biological Sciences and Technology, Taiyuan Normal University, Jinzhong 030619, Shanxi, China

2 Shanxi Lipu Innovation Technology Limited Company, Jinzhong 030619, Shanxi, China

3 Shanxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology Security in Fenhe River Valley, Taiyuan Normal University, Jinzhong 030619, Shanxi, China

**Abstract:** [Background] The mechanism of community assembly is a hot topic in microbial ecology, and it remains uncertain whether the conclusions are completely applicable on a local scale. [Objective] To verify the community assembly mechanism on a small local scale and evaluate the applicability of relevant theories. [Methods] We compared the composition and assembly mechanisms of soil fungal communities in the forest, shrub, and grassland ecosystems in Lüliang, Shanxi. [Results] The results of high-throughput sequencing and statistical analysis indicated that the soil fungal communities presented different biogeographic distribution patterns in different ecosystems. The Sobs, ACE, and Chao1 indices of soil fungi in the forest ecosystem were 699.50, 835.22, and 838.36, respectively, which were higher than those of the other two ecosystems ( $P < 0.05$ ). The network analysis and  $Zi-Pi$  values showed that the network modules had regional differences, and the number and composition of keystone species were different among different ecosystems. According to the regression results, neutral community model analysis results,  $|\beta_{NTI}| < 2$ , RCbray values, the community migration rates are 0.003, 0.001 and 0.001, and a significant distance-delay distribution pattern ( $R = -0.059$ ,  $P = 0.018$ ), we hypothesized that stochastic processes dominated the assembly of fungal communities in this study area. [Conclusion] The keystone species (*Geopora*, *Trichoderma*, etc.) are involved in the symbiotic network formation and community assembly and demonstrate broader functions and stronger adaptability to different ecosystems than the dominant species (*Metarhizium*, *Gibberella*, etc.). On this local scale, both deterministic and stochastic processes drive community assembly, with the former being dominant. This study aims to provide a scientific basis for the protection of different ecosystems in Lüliang of the Yellow River basin and enrich the clues for the universal application of theories in macroecology.

**Keywords:** diffusion limitation; deterministic process; fungal community; community assembly; ecosystem types

土壤微生物群落参与森林、灌丛和草地生态系统中的能量流和物质流,在生物多样性的维持方面起着重要作用<sup>[1-2]</sup>。一方面,真菌群落作为土壤生态系统中重要的组成部分<sup>[3]</sup>,是多界生物群连接的“桥梁”<sup>[4]</sup>,在驱动养分循环、有

机质分解及其他众多生态系统功能方面发挥着关键作用<sup>[5-7]</sup>。另一方面,真菌群落对于不同生态系统类型的生境变化极其敏感<sup>[8-10]</sup>,其组成结构变化直接关系到作物生长和生态环境安全<sup>[11-13]</sup>。因此,探明不同生态系统土壤真菌群

落组成结构特征,能够为不同生态系统间的治理与保护提出行之有效的建议,更好地应对生态威胁。

不同生态系统中微生物群落的组成结构存在显著差异。Wang 等<sup>[9]</sup>对比高寒草原与高寒草甸生态系统,发现在高寒草原生态系统中,放线菌门(*Actinobacteria*)和厚壁菌门(*Firmicutes*)的相对丰度显著增加,而疣微菌门(*Verrucomicrobia*)和酸杆菌门(*Acidobacteria*)的相对丰度显著下降。自然环境中的微生物群落通过直接或间接的相互作用,彼此连接形成了复杂的共生网络,一些关键物种在维持网络稳定方面发挥着关键作用<sup>[14-17]</sup>。例如,林地生态系统中识别到的关键物种 *Chryseobacterium* 和 *Fusarium* 通过系列途径影响整个群落<sup>[18]</sup>,改变微生物间的合作关系<sup>[19-20]</sup>。然而,目前针对林、灌、草这3种生态系统的研究相对较少,阻碍了我们对不同生态系统响应环境变化能力的理解。

对微生物群落结构的研究揭示了其在不同生境中的多样性特征。然而,全面理解群落的多样性特征需要进一步研究构建机制。大尺度下的研究发现,确定过程和随机过程均参与了群落构建过程<sup>[21]</sup>。部分研究表明随机过程占据主导地位<sup>[21-22]</sup>,但也有研究表明,确定过程占主导地位<sup>[23]</sup>。由此可见,关于群落构建机制的讨论仍然存在分歧,微生物群落构建过程在不同生态系统<sup>[24]</sup>、不同研究尺度<sup>[25]</sup>、不同生境条件<sup>[26]</sup>以及不同生物属性<sup>[27]</sup>下,确定过程和随机过程的相对重要性有所不同。因此,需要开展进一步的研究工作,在局域尺度下验证宏观生态系统中得出的结论,为理论应用的普适性提供更多的线索。

吕梁地区位于黄河中游,是山西省重要的生态涵养区,占据着十分重要的生态区位。自有序实施退耕还林还草工程后,生态环境得到

逐步改善,形成了不同的生态系统类型,是进行研究的理想实验样地。在本项研究中,以森林、灌丛和草地生态系统中的土壤真菌群落为研究对象,通过高通量测序和相关数据分析,旨在解决以下科学问题:(1) 土壤真菌群落组成结构在不同生态系统类型中的生物地理分布格局;(2) 土壤真菌群落在该局域尺度下多样性产生和维持的机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究站点均选自山西省吕梁地区(110°22′-112°19′E, 36°43′-38°43′N, 海拔1 000-2 000 m),地势中间高两翼低,境内沟壑纵横、山峦起伏;属暖温带大陆性季风气候,四季分明、雨热同步、光照充足;年均降水量仅472 mm,降水主要集中在7-9月,年际变化较大。

利用遥感卫星影像系统确定山西省吕梁地区不同生态系统的分布,获取数据后进行几何校正、特征提取。根据最终结果,按照随机性原则布设研究站点,各样方之间的距离大于50 m。最终确定的研究站点包括森林生态系统(20个样方)、草地生态系统(23个样方)和灌丛生态系统(14个样方)。

### 1.2 样品采集

于2023年6月外出采集土壤样本。按照五点取样法进行采样,首先去除地表大约3 cm的覆盖物,将大的植物根系和杂物等除尽,用土钻钻取10 cm深度的土壤样品,混合均匀后放入无菌自封袋中密封,低温条件下立即运往实验室。土壤样品使用研钵研磨后,用2 mm筛子过滤。一部分样品置于-80 °C冰箱中保存,用于后续高通量测序;另一部分在阴凉通风处风干,用于土壤理化性质的测定。

### 1.3 主要试剂和仪器

E.Z.N.A.<sup>®</sup> Soil DNA Kit, Omega 公司; 10×Buffer 和 dNTPs, 北京全式金生物技术有限公司。高速台式冷冻离心机, Eppendorf 公司; 电泳仪, 北京君意东方电泳设备有限公司; 酶标仪, BioTek 公司; PCR 仪, Bio-Rad 公司; 电子天平和 pH 计, 梅特勒托利多仪器有限公司; 可见分光光度计, 上海美谱达仪器有限公司。

### 1.4 土壤理化性质的测定

以水为浸提剂, 水土比为 2.5:1, 电位法测定土壤 pH<sup>[5]</sup>; 土壤有机质(organic matter, OM)、全磷(total phosphorus, TP)、有效硫(effective sulfur, ES)和全钾(total kalium, TK)分别通过重铬酸钾容量法、HClO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>法、磷酸盐浸提-硫酸钡比浊法和碱熔法进行测定<sup>[28]</sup>。通过三氯化六氨合钴浸提-分光光度法测定土壤阳离子交换量<sup>[29]</sup> (cation exchange capacity, CEC)。

### 1.5 土壤真菌 DNA 的提取、PCR 扩增和高通量测序

采用 E.Z.N.A.<sup>®</sup> Soil DNA Kit 提取土壤基因组 DNA。利用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的质量, 使用酶标仪检测提取 DNA 的纯度与浓度, 当 OD<sub>260/280</sub> 值为 1.8–2.0 时, 表明 DNA 的纯度较高, 对提取的基因组 DNA 进行 PCR 扩增, 以 ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAA GTAA-3')和 ITS2R (5'-GCTGCGTTCTTCATCG ATGC-3')为引物, PCR 反应体系(20 μL): 10×Buffer 2 μL, dNTPs (2.5 mmol/L) 2 μL, 模板 DNA 10 ng, 上、下游引物(5 μmol/L)各 0.8 μL、DNA Polymerase (5 U/μL) 0.2 μL, BSA (20 mg/mL) 0.2 μL, ddH<sub>2</sub>O 补足 20 μL。PCR 反应条件: 95 °C 3 min; 95 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 45 s, 35 个循环; 72 °C 5 min。将样品混合均匀后送至上海美吉生物技术工程有限公司进行上机测序。

通过 Illumina MiSeq 测序平台将原始数据经

过拼接、质控、优化后聚类为 OTU, 进一步进行相关数据的统计分析。本研究所测的原始序列信息已上传至 NCBI, 登录号为 PRJNA1097050。

### 1.6 生物信息学与统计分析

利用软件 R v4.3.2、Excel 2019 和 Gephi 等进行数据处理分析。通过 R 中的 vif.cca 函数将方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)>10 的值剔除, 以减小多重共线性的影响。不同生态系统土壤理化性质、真菌群落多样性之间的差异通过单因素方差分析(analysis of variance, ANOVA)进行比较, ggplot2 包实现可视化; 利用 ggtern 包通过三元相图反映不同生态系统土壤富集菌种。计算 Bray-Curtis 距离, 通过非度量多维尺度(non metric multidimensional scaling, NMDS)分析对真菌群落进行排序分析; 通过 ggClusterNet 包构建共现网络, 导入到 Gephi 中进行可视化。计算 Zi-Pi 值, 确定共现网络中的关键物种。

群落构建分析参考 Stegen 等<sup>[30-32]</sup>提出的基于系统发育多样性的方法, 计算不同生态系统类型下群落构建的 βNTI 值, 当|βNTI|<2 时, 表明随机过程主导微生物群落构建; 当|βNTI|>2 时, 表明确定过程主导微生物群落构建。进一步计算 RCbray, 以区分选择、扩散限制、均匀扩散和漂变对群落变化的影响。通过 R 中的 vegan、maps 等程序包对真菌群落的相似性与地理距离之间的关系进行探究。采用 R 中 Hmisc、stats4 等程序包构建中性群落模型(neutral community model, NCM)<sup>[33]</sup>, 使用非线性最小二乘法(nonlinear least squares, NLS)拟合模型参数。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤理化性质分析

土壤理化性质测定与分析结果(图 1)表明, 土壤 pH 值、OM、ES、TK 和 CEC 在不同生态

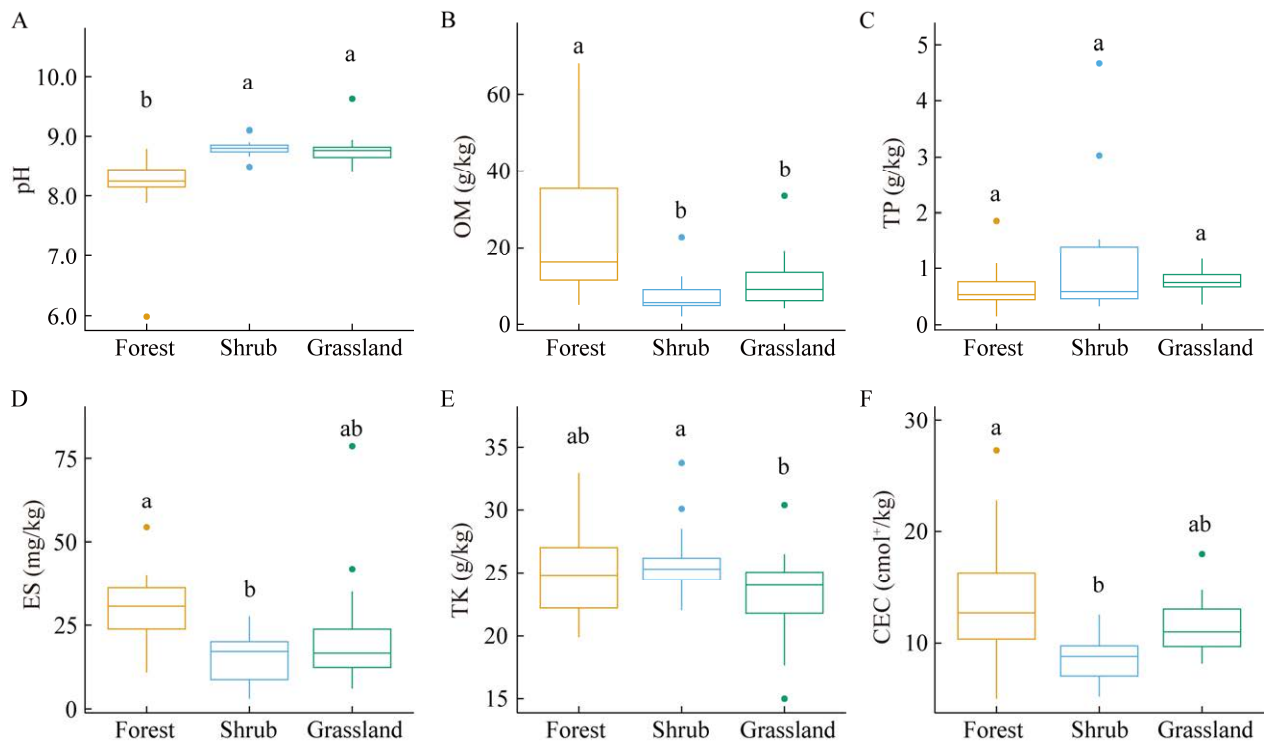


图 1 不同生态系统的土壤理化因子分析 A: 土壤 pH 值. B: 土壤有机质含量. C: 土壤全磷含量. D: 土壤有效硫含量. E: 土壤全钾含量. F: 土壤阳离子交换量. 不同小写字母代表存在显著差异 ( $P < 0.05$ )  
 Figure 1 Analysis of soil physicochemical factors under different ecosystems. A: Soil pH. B: Soil organic matter. C: Soil total phosphorus. D: Soil effective sulfur. E: Soil total potassium. F: Soil cation exchange capacity. Different lowercase letters represent significant difference ( $P < 0.05$ ).

系统中变化显著 ( $P < 0.05$ ), 而 TP 变化不显著. 不同生态系统中土壤 pH 值均大于 7.00, 为弱碱性土壤; OM 和 CEC 在森林生态系统中最高, 分别为 16.15 g/kg 和 12.65 cmol<sup>+</sup>/kg, 而在灌丛生态系统中最低, 分别为 5.61 g/kg 和 8.80 cmol<sup>+</sup>/kg; TK 在灌丛生态系统中最高, 为 25.30 g/kg; ES 在草地生态系统中最低, 为 16.70 mg/kg. 上述结果表明, 不同生态系统间所测的土壤理化性质存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), 形成一定的生境梯度.

## 2.2 不同生态系统土壤真菌群落组成特点

通过高通量测序一共获得 2 311 122 条有效序列, 采用 RDP classifier 贝叶斯算法对 97% 相似水平的 OTU 代表序列进行分类学分析, 对比共得到 8 630 个 OTU. 通过观察稀疏曲线,

曲线走势趋于平缓, 表明测序量达到了分析要求, 能够进行进一步的分析.

对比不同生态系统中存在的 OTU, 发现 1 283 个 OTU 共同存在于 3 个不同的生态系统中 (占有 OTU 的 14.87%), 为该研究区内的共有种. 另外, 3 453 个 OTU (40.01%)、1 428 个 OTU (16.55%)、794 个 OTU (9.20%) 仅存在于森林、草地和灌丛生态系统中, 为本研究区的特有种. 不同的生态系统中, 真菌群落组成既有共有种, 也有特有种.

真菌群落组成在门水平上的物种分布格局表现出一定的规律性 (图 2A): 按照不同生态系统相对丰度由高到低进行排序, 相对丰度排名前 5 的真菌门依次为子囊菌门 (*Ascomycota*)、

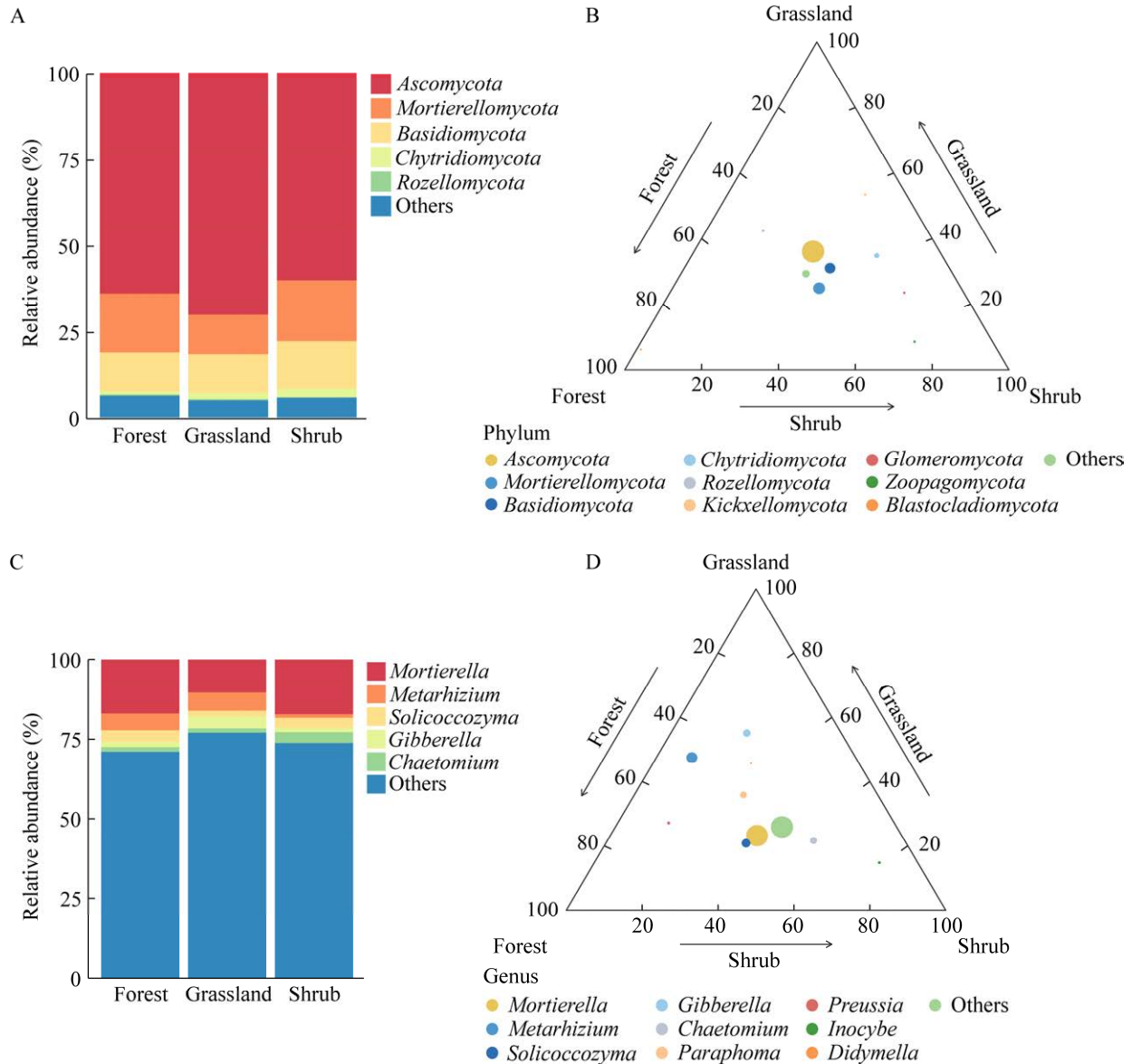


图2 不同生态系统下真菌群落组成结构和三元相图 A: 门水平组成结构. B: 门水平三元相图. C: 属水平组成结构. D: 属水平三元相图

Figure 2 The composition structure and ternary phase diagram of fungal communities in different ecosystems. A: Composition structure at phylum level. B: Ternary phase diagram at phylum level. C: Composition structure at genus level. D: Ternary phase diagram at genus level.

被孢霉门 (*Mortierellomycota*)、担子菌门 (*Basidiomycota*)、壶菌门 (*Chytridiomycota*) 和罗兹菌门 (*Rozellomycota*), 为本研究区的优势菌门。三元相图进一步展示了真菌门水平在不同生态系统类型中分布情况。结果表明(图 2B),

捕虫霉门 (*Zoopagomycota*) 在灌丛生态系统中富集, 芽枝霉门 (*Blastocladiomycota*) 在森林生态系统中富集, 梳霉门 (*Kickxellomycota*) 在草地生态系统中富集。

在属水平上(图 2C), 真菌群落组成总平均

相对丰度排名前 5 的依次为被孢霉属 (*Mortierella*)、绿僵菌属 (*Metarhizium*)、产油菌属 (*Solicoccozyma*)、赤霉菌属 (*Gibberella*) 和毛壳菌属 (*Chaetomium*), 为本研究区内的优势菌属。三元相图结果表明(图 2D), 丝盖伞属 (*Inocybe*)、毛壳菌属等在灌丛生态系统中富集, 光黑壳属 (*Preussia*)等在森林生态系统中富集。这表明在不同的生态系统类型中, 真菌群落表现出特殊的生物地理分布格局。

### 2.3 不同生态系统土壤真菌群落多样性

通过 Shannon 指数、Simpson 指数、Sobs 指数、ACE 指数和 Chao1 指数反映真菌群落  $\alpha$  多样性的变化。结果表明(图 3), 不同生态系统间 Shannon 和 Simpson 指数未表现出显著变化 ( $P>0.05$ ), 而森林生态系统中 Sobs、ACE 和 Chao1 指数分别为 699.50、835.22、838.36, 显著高于灌丛生态系统(413.50、479.28、483.75)

和草地生态系统(419.00、434.51、459.68)。这表明在不同生态系统中, 真菌群落  $\alpha$  多样性发生显著变化 ( $P<0.05$ )。

通过 NMDS 探究不同生态系统真菌群落的时空分布格局, 提取第一轴的数据, 将其作为 y 轴绘制箱线图展示组间差异性。结果表明(图 4A), 在二维空间内, 土壤真菌群落(stress=0.2,  $P=0.001$ )在相同生态系统内聚集, 在不同生态系统间分布较为分散。箱线图(图 4B)进一步表明, 森林生态系统与灌丛、草地生态系统之间存在显著差异 ( $P<0.05$ )。综上, 在不同生态系统类型中, 土壤真菌群落聚集具有生境特异性。

### 2.4 真菌群落与环境因子的关联关系

首先, 为了减弱土壤环境因子之间的强共线性带来的影响, 计算各环境因子的 VIF, 通常认为 VIF 值越大, 环境因子之间的多重共线性关系越严重。结果显示, pH、OM、TP、ES、

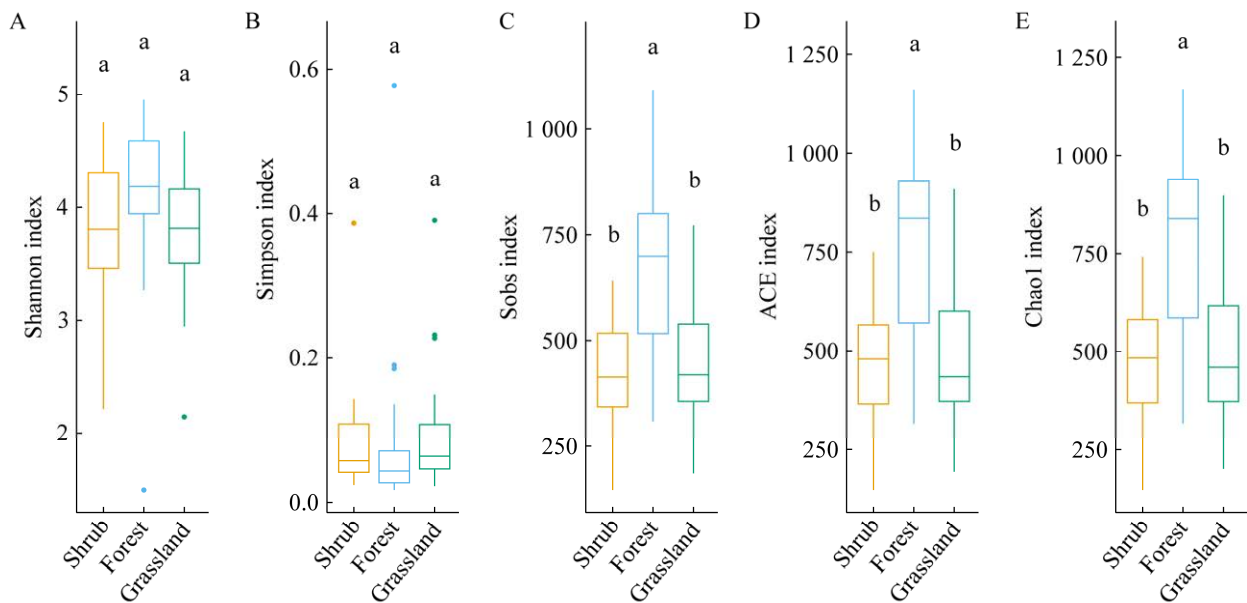


图 3 不同生态系统真菌群落  $\alpha$  多样性变化 A: Shannon 指数. B: Simpson 指数. C: Sobs 指数. D: ACE 指数. E: Chao1 指数. 不同小写字母代表存在显著差异 ( $P<0.05$ )

Figure 3 Changes in the alpha diversity of the fungal community under different ecosystems. A: Shannon index. B: Simpson index. C: Sobs index. D: ACE index. E: Chao1 index. Different lowercase letters represent significant difference ( $P<0.05$ ).

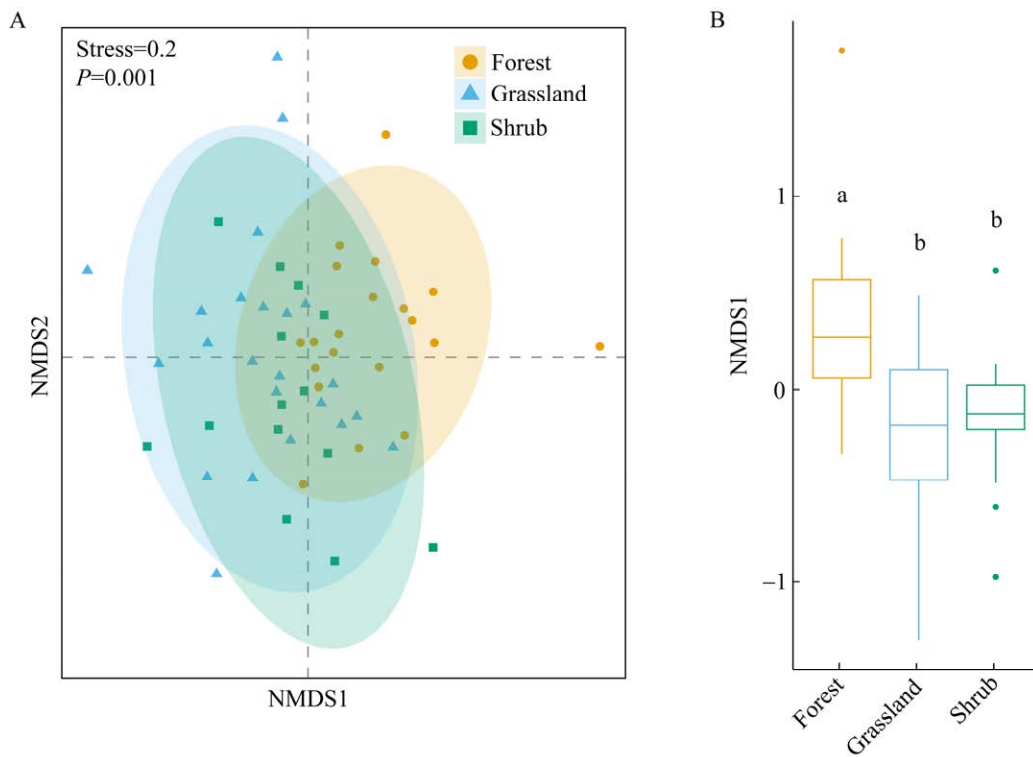


图4 不同生态系统下真菌群落非度量多维尺度分析 A: 真菌群落非度量多维尺度分析. B: 真菌群落NMDS第一轴组间比较. 不同小写字母代表存在显著差异( $P<0.05$ )

Figure 4 Non metric multidimensional scaling analysis of fungal community under different ecosystems. A: Non metric multidimensional scaling analysis of fungal community. B: Inter group comparison of the first axis of fungal community NMDS. Different lowercase letters represent significant difference ( $P<0.05$ ).

TK 和 CEC 的 VIF 值分别为 2.08、2.79、1.05、1.14、1.17 和 2.47, 数值均小于 10, 能够用于进一步研究分析。

基于门水平对丰度排名前 5 的真菌群落与环境因子的相关性(Pearson 相关)进行探究。结果表明(图 5A), 仅罗兹菌门与 ES 呈显著正相关, 子囊菌门、被孢霉门、担子菌门和壶菌门与环境因子均未表现出显著的相关性; 依据 OTU 数据, 运用 Bray-Curtis 距离计算物种之间的距离, 借助 Euclidean 距离计算环境因子的距离矩阵, 检测群落距离矩阵与环境变量矩阵间的相关性, 研究结果见图 5B。在森林生态系统中, 与真菌群落相关性排名前 3 的分别为 TK、ES 和 pH, 所测的土壤理化因子中仅 TK 与真菌群落显著正

相关( $P<0.05$ ); 草地生态系统中排名前 3 的环境因子分别为 pH、OM 和 CEC; 灌丛生态系统中排名前 3 的环境因子为 ES、TP 和 pH, ES 与真菌群落呈极显著相关( $P<0.01$ )。这表明本研究中所测的环境因子与真菌群落整体相关性较弱。

## 2.5 地理距离对真菌群落的影响

基于 Bray-Curtis 算法对不同生态系统真菌群落的相似性进行计算, 根据得到的地理距离和群落相似度绘制散点图, 添加拟合曲线和回归方程。结果表明, 真菌群落的相似性随着地理距离的增加而显著下降( $R=-0.059$ ,  $P=0.018$ ), 表现出显著的距离衰减分布格局。由此推断, 随机过程(扩散限制)在真菌群落构建中发挥着重要作用。



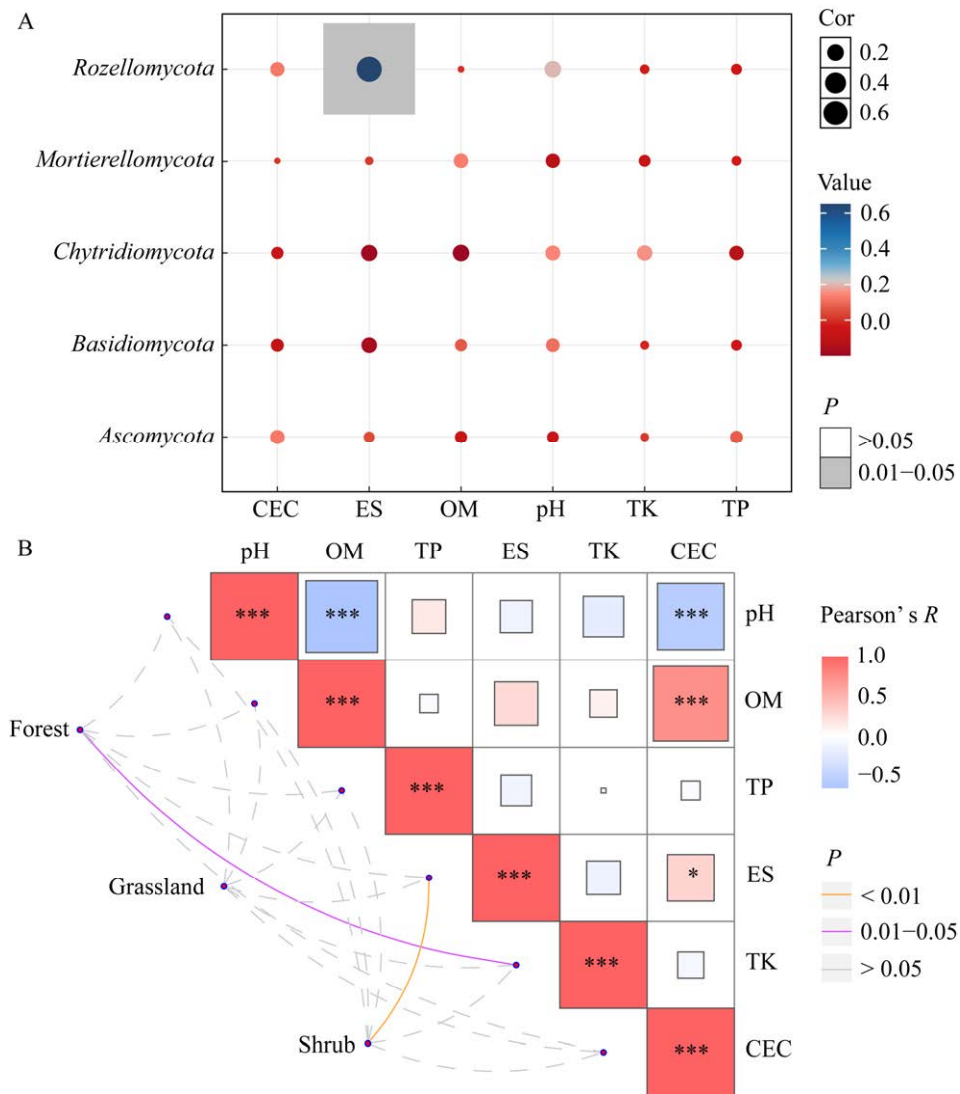


图 5 真菌群落与环境因子的相关性分析 A: 门水平下真菌群落与环境因子的相关性. B: 不同生态系统土壤真菌群落距离与环境因子的相关性. \*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$ , \*\*\*:  $P < 0.001$

Figure 5 Correlation analysis between fungal community and environmental factors. A: Correlation between fungal community and environmental factors at phylum level. B: Correlation between soil fungal community distance and environmental factors in different ecosystems. \*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$ , \*\*\*:  $P < 0.001$ .

## 2.6 真菌群落共生网络

通过共生网络分析确定不同生态系统真菌群落共生网络及关键物种的变化。计算不同生态系统类型下真菌群落之间的相关性，筛选  $R > 0.6$  且  $P < 0.05$  的值，基于以上筛选的结果绘制真菌群落共生网络图(图 6A–6C)。对比不同生态系统共生网络的拓扑参数，如表 1 所示，

灌丛生态系统中真菌网络的节点数(44)、边数量(62)、平均度(2.818)、平均路径长度(3.933)和网络直径(10)均为最高,表明其拥有更大的网络规模和更高的网络连通度。

同时,计算  $Z_i-P_i$  值确定不同生态系统类型下的关键物种。依据模块内连通性( $Z_i$ )和模块间连通性( $P_i$ ),将网络节点分为模块中心点( $Z_i > 2.5$

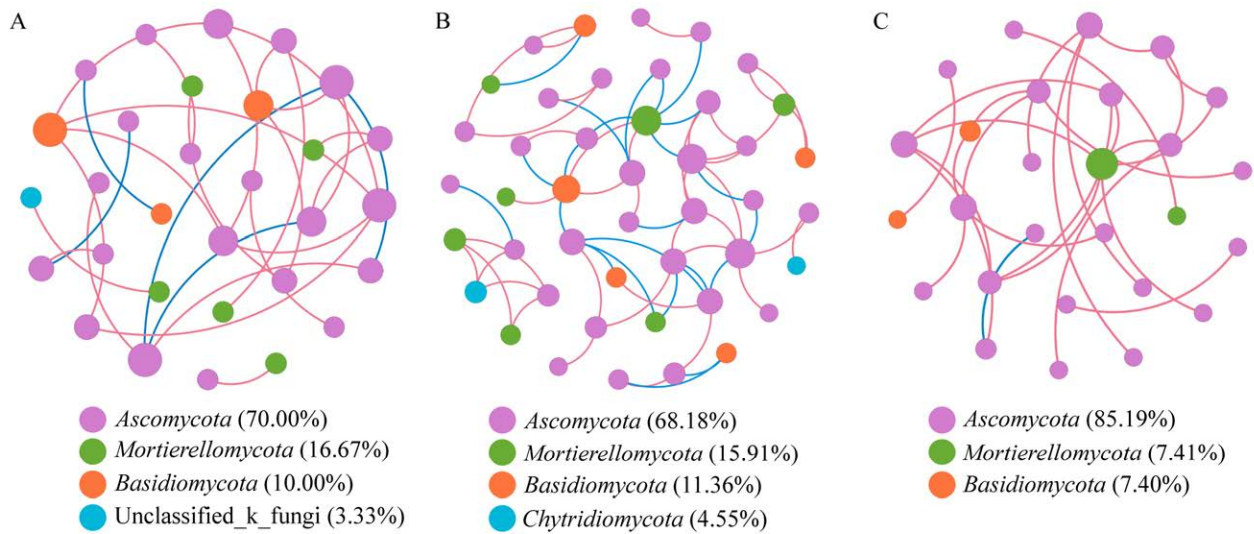


图 6 土壤真菌群落共生网络分析 A: 森林生态系统. B: 灌丛生态系统. C: 草地生态系统

Figure 6 Soil fungal co-occurrence network analysis. A: Forest ecosystem. B: Shrub ecosystem. C: Grassland ecosystem.

表 1 不同生态系统类型下真菌群落的网络拓扑参数值

Table 1 Network topology parameters of fungal community under different ecosystems

Network parameter	Forest	Shrub	Grassland
Number of edges	28	62	27
Number of nodes	30	44	27
Average degree	1.876	2.818	2.000
Network diameter	6	10	7
Average path length	2.500	3.933	2.846
Modularity	0.753	0.648	0.654

且  $P_i < 0.62$ )、连接节点 ( $Z_i < 2.5$  且  $P_i > 0.62$ )、网络中心 ( $Z_i > 2.5$  且  $P_i > 0.62$ ) 和外围节点 ( $Z_i < 2.5$  且  $P_i < 0.62$ )。如图 7 所示, 所有生态系统中大多数节点属于外围节点, 不同生态系统类型下真菌群落中的关键物种数量和组成出现明显变化。灌丛生态系统中关键物种数量最多, 属于子囊菌门和担子菌门, 包括光黑壳属、地孔菌属 (*Geopora*)、棉革菌属 (*Tomentella*)、异茎点霉属 (*Paraphoma*) 等; 其次是森林生态系统, 属于子囊菌门和担子菌门, 包括粗糙孔菌属 (*Trechispora*)、

曲霉属 (*Aspergillus*)、木霉属 (*Trichoderma*)、绿僵菌属、赤霉属 (*Gibberella*) 等; 草地生态系统中关键物种均属于连接节点, 共检测到 3 个, 包括青霉菌属 (*Penicillium*)、长西氏酵母属 (*Naganishia*) 和被孢霉属。将关键物种剔除后, 灌丛生态系统的共生网络中由原来的 22 个模块变为 28 个模块, 森林生态系统中的模块数量由 28 个增加到 32 个, 模块数量均有所增加。这表明在不同的生态系统中, 关键物种数量和种类均出现显著变化, 其可能在不同生态系统中发挥着重要作用。

## 2.7 不同生态系统类型下真菌群落构建过程

根据上述分析结果, 表明确定过程和随机过程均参与了真菌群落的构建过程。计算不同生态系统中真菌群落构建的  $\beta$ NTI 值, 结果显示 (图 8),  $|\beta$ NTI| 值均小于 2, 表明在该局域尺度下, 不同生态系统真菌群落构建中随机过程占据主导地位。

进一步计算 RCbray 以区分扩散限制、漂变、均匀扩散和选择对群落变化的影响。结果表明 (图 9), 不同生态系统中确定过程和随机过程的相对作用大小发生了变化。真菌群落构建

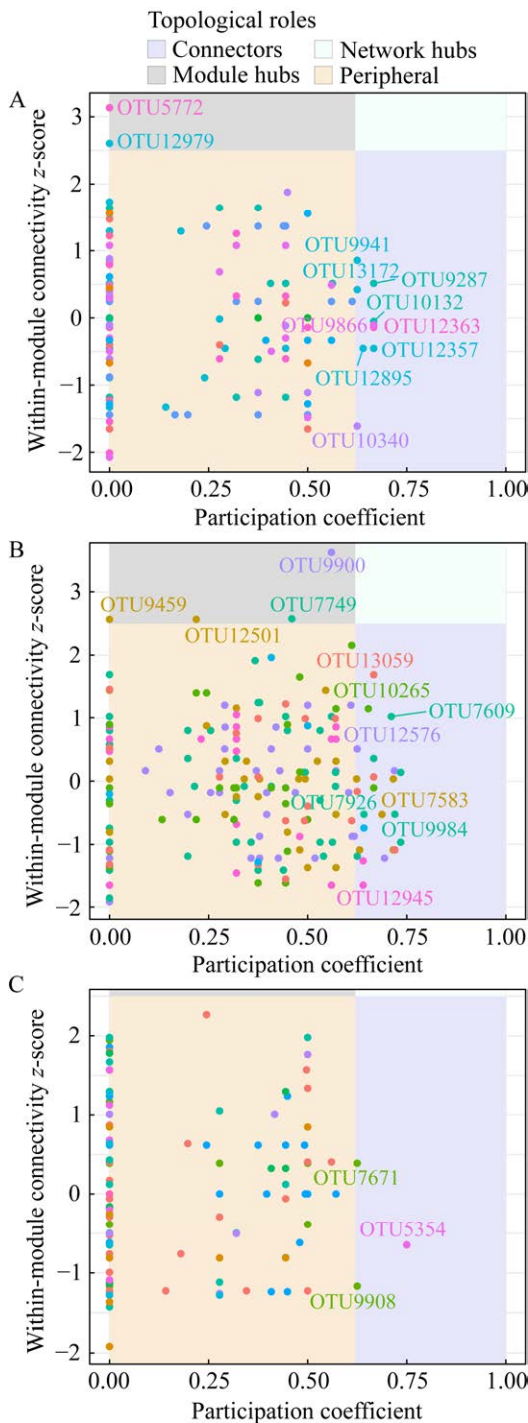


图 7 土壤真菌共发生网络核心物种分析 A: 森林生态系统. B: 灌丛生态系统. C: 草地生态系统  
Figure 7 Analysis of the core species in the co-occurrence network of soil fungi. A: Forest ecosystem. B: Shrub ecosystem. C: Grassland ecosystem.

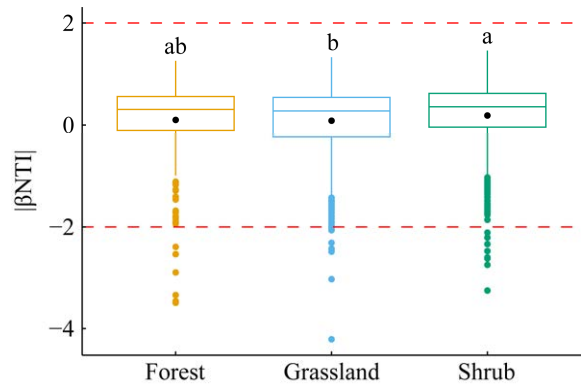


图 8 不同生态系统土壤真菌群落的 $|\beta NTI|$ 值不同小写字母代表存在显著差异( $P < 0.05$ )  
Figure 8  $|\beta NTI|$  values of the soil fungal community under different ecosystems. Different lowercase letters represent significant difference ( $P < 0.05$ ).

过程中, 选择作用在灌丛、草地和森林生态系统中分别占到了 0%、0.79%和 2.63%; 随机过程中重要性求均值后进行排序, 依次为扩散限制 (71.20%)、漂变 (27.29%) 和均匀扩散 (0.37%)。此外, 扩散限制的作用在灌丛生态系统中最弱, 占比为 58.24%, 而漂变作用在灌丛生态系统中最强, 为 40.66%。

### 2.8 真菌群落构建的中性群落模型分析

图 8 显示不同生态系统类型下真菌群落  $|\beta NTI| < 2$ , 说明真菌群落构建过程由随机过程主导。因此通过构建中性群落模型量化分析随机过程。 $m$  量化了群落层面的迁移率, 结果表明(图 10), 森林、灌丛和草地生态系统中  $m$  值分别为 0.003、0.001 和 0.001, 再次印证了随机过程在不同生态系统真菌群落构建过程中发挥着重要作用。

## 3 讨论与结论

本研究选取山西省吕梁地区不同生态系统土壤真菌群落进行研究, 对土壤的理化性质进行测定。结果表明, 所测的理化性质中, 土壤

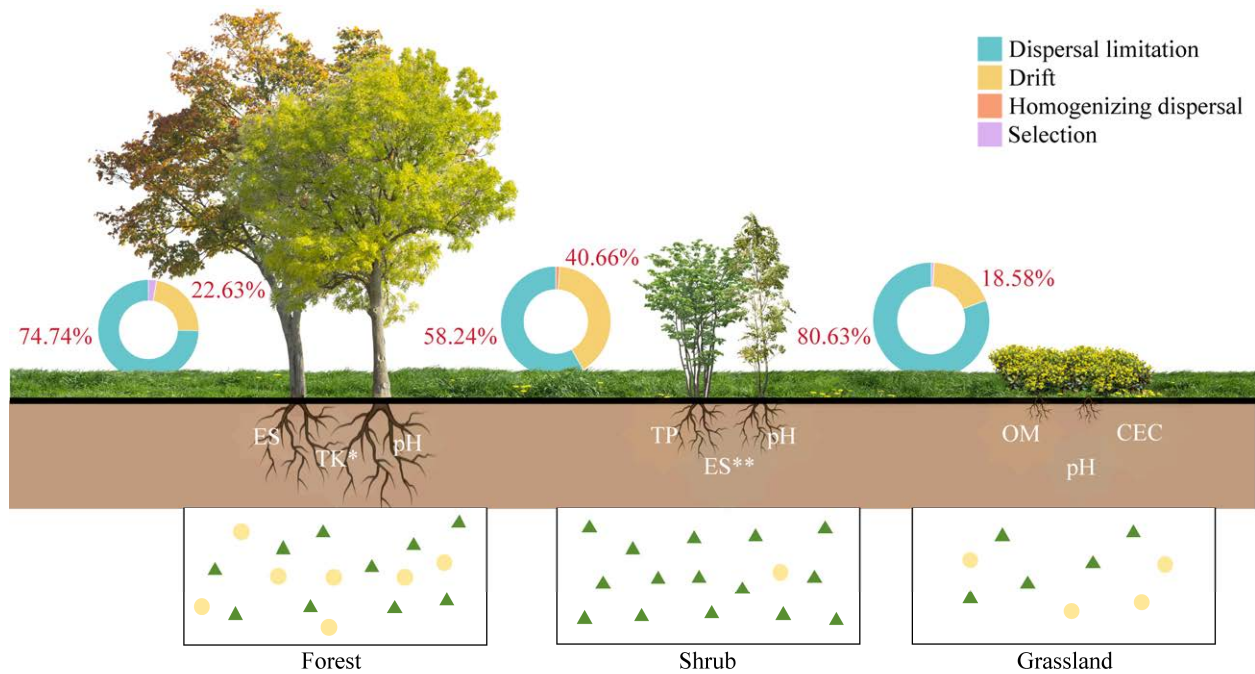


图9 不同生态系统类型下土壤真菌群落构建的概念图 \*： $P < 0.05$ ，\*\*： $P < 0.01$ ，\*\*\*： $P < 0.001$

Figure 9 Concept figure of the assembly of soil fungal community under different ecosystem types. \*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$ , \*\*\*:  $P < 0.001$ .

pH、OM、ES、TK 和 CEC 在不同生态系统中变化显著( $P < 0.05$ )，形成一定的生境梯度。本研究基于这一生境梯度，探究不同生态系统真菌群落组成结构和构建机制的变化。

### 3.1 关键物种对于不同生态系统环境适应能力更强

本研究结果显示，相较于优势物种(绿僵菌属、赤霉属等)，关键物种(地孔菌属、木霉属等)对于不同生态系统环境的适应性更强。关键物种可能拥有更加广泛的功能，参与复杂的共生网络形成过程，因而表现出了更强的环境适应性。

首先，关键物种(地孔菌属、木霉属等)参与了多种生物化学循环过程，拥有更广泛的功能，对于环境的适应性更强。已有研究证明，关键物种与凋落物分解之间存在强烈的相关性<sup>[19,34]</sup>，而不同生态系统中植物凋落物从单一的草本凋落物变为多种混合凋落物，使得充当分解者角色的真菌群落结构和多样性也会随着发生变化<sup>[35]</sup>。

森林生态系统中  $\alpha$  多样性显著高于其他生态系统，造成该现象的原因可能如下：(1) 森林生态系统中含有多钟不同的凋落物以及死亡的植物根系等，形成了更加复杂化的腐生微环境<sup>[34]</sup>，而森林生态系统中的关键物种粗糙孔菌属属于土壤腐生真菌，能够对腐生环境进行高效利用<sup>[36]</sup>。(2) 关键物种曲霉属能够产生过氧化物酶分解木质素<sup>[19]</sup>，木霉属能够产生蛋白酶、纤维素酶等，将大分子物质分解为小分子物质<sup>[37-38]</sup>，使得森林生态系统中凋落物分解程度更高<sup>[19]</sup>。(3) 绿僵菌属与土壤碳含量密切相关<sup>[39]</sup>，可能是其参与了土壤碳的分解过程，使得森林生态系统中土壤有机质含量显著高于其余 2 个生态系统，对碳的利用效率更高。(4) 森林生态系统中的根系较为发达，这样形成的微环境中土壤非毛管孔隙度较大，更适宜土壤中担子菌门的生长<sup>[36]</sup>，能够高效分解土壤的有机质。多种因素共同作用，为该环境中关键物种的生存提供了

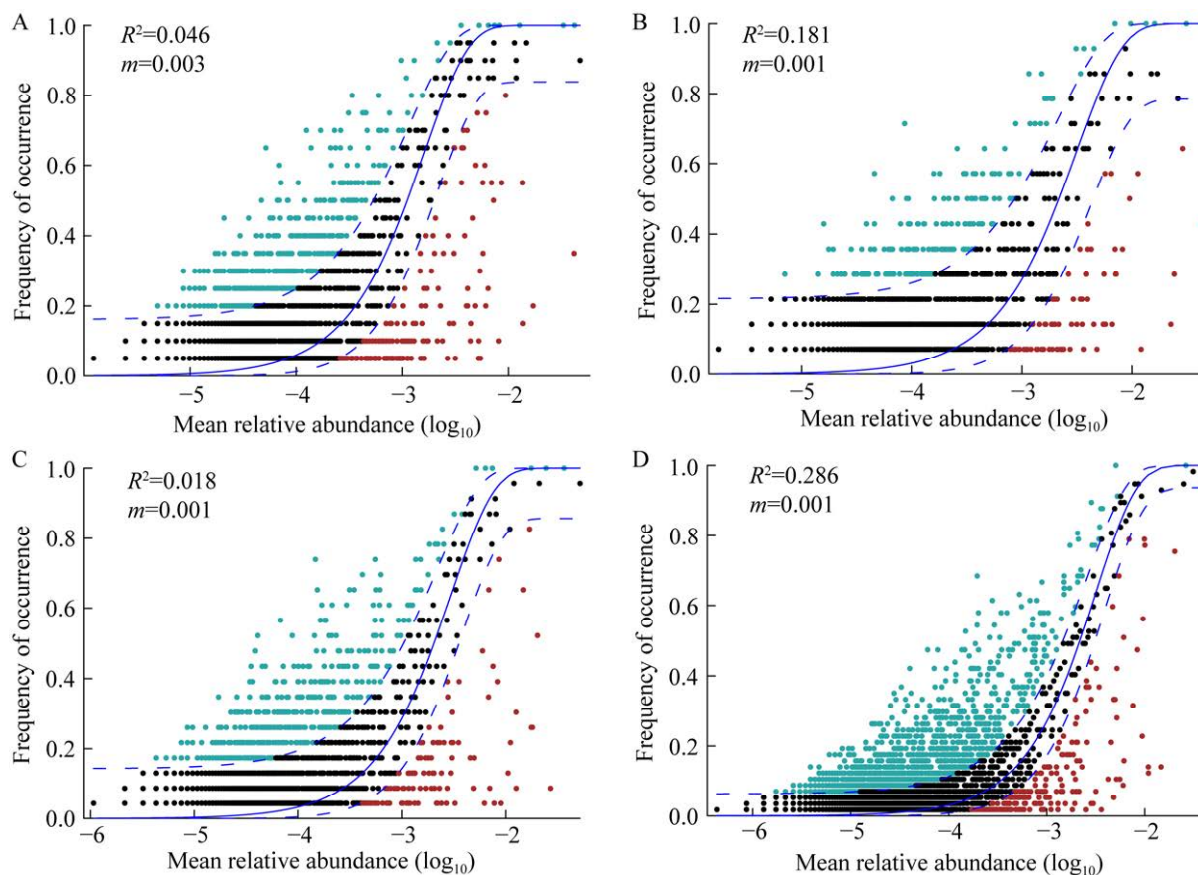


图 10 不同生态系统类型下的中性群落模型 A: 森林生态系统. B: 灌丛生态系统. C: 草地生态系统. D: 整体水平. 实线代表中性群落模型的拟合, 上下虚线代表模型预测的 95%置信度. 绿色代表高于置信区间的 OTU, 黑色代表在置信区间内的 OTU, 红色代表低于置信区间的 OTU

Figure 10 Neutral community models under different ecosystems. A: Forest ecosystem. B: Shrub ecosystem. C: Grassland ecosystem. D: Overall level. The solid line indicates the fitting of the neutral model, while the upper and lower dotted lines represent the 95% confidence level of the model prediction. The color of green represents OTUs above the confidence interval, black represents OTUs within the confidence interval, and red represents OTUs below the confidence interval.

良好的环境, 使得森林生态系统真菌群落整体表现出较高的  $\alpha$  多样性。

其次, 关键物种参与了复杂的共生网络形成过程。本研究发现, 灌丛生态系统中的关键物种数量最多, 形成共生网络的节点数、边数量、平均度及平均路径长度均为最大, 网络稳定性最高, 群落抵抗力最强, 这可能与以下几个方面有关: 一方面, 灌丛生长形成沃岛效应<sup>[40]</sup>, 使得该区域土壤养分含量较高, 其中富集的丝

盖伞属及关键物种光黑壳属、地孔菌属和棉革菌属, 均属于外生菌根真菌<sup>[41-42]</sup>; 外生菌根真菌作为灌丛和土壤真菌之间的互利共生体, 在调节有机质转化及大分子物质降解过程中发挥着重要作用, 维持网络稳定<sup>[43]</sup>; 异茎点霉属在其他研究中已被证实能够侵入多种类型植物, 与植物建立互利共生的关系<sup>[44]</sup>, 进一步提高网络的稳定性。另一方面, 该现象符合中度干扰假说<sup>[45]</sup>, 灌丛生态系统常处于林草交错带, 受

到中度干扰,而适度的干扰能够打破现有的生态平衡,创造新的生态位,提供更多的资源利用机会<sup>[46]</sup>,使得网络连接更加稳定。

此外,本研究表明,去除关键物种后森林和灌丛生态系统中模块数量均有所增加,这可能是因为关键物种在微生物网络中连接着不同的模块,去除后使得网络结构发生变化。原本连接的模块被拆分<sup>[47]</sup>,形成了更多的模块,进一步表明了关键物种在真菌共生网络中发挥着至关重要的作用。确定不同生态系统中的关键物种,保护这些关键物种的生存环境,基于此有针对性制定保护策略,对于维持生态系统的稳定性具有重要意义。

### 3.2 不同生态系统土壤真菌群落的构建机制

研究表明,土壤微生物群落的构建由随机过程和确定过程共同驱动<sup>[24]</sup>,探究各部分在群落构建中的相对作用大小一直是微生物生态学的热点和难点之一<sup>[48]</sup>。对该局域尺度下不同生态系统类型中土壤真菌群落构建机制进行了探究,发现确定过程和随机过程共同驱动真菌群落的构建,但随机过程主导。

一方面,确定过程(环境过滤)参与真菌的群落构建。土壤理化性质与真菌群落相关性的结果显示,部分环境因子与真菌群落表现出显著的相关性,表明环境过滤参与了本研究区内真菌群落的构建过程。在本研究区内,  $|\beta\text{NTI}| < 2$ ,环境过滤(确定过程)的作用相对较小。研究发现森林生态系统中环境选择的作用最强,这可能是由于森林生态系统形成了较复杂但专一化共生网络,受到异质残留物的高度选择作用<sup>[19]</sup>。Jiao等<sup>[49]</sup>、Chen等<sup>[50]</sup>在不同介质中都得出相同的结论,即确定过程参与微生物群落的构建。

另一方面,随机过程在真菌群落构建中发挥着重要作用。不同生态系统中的 $|\beta\text{NTI}|$ 值均小于2,表明在该研究区内真菌群落构建过程中随

机过程占主导地位。这可能与以下几点有关:

(1) 该研究尺度下,真菌群落相似性随着地理距离的增加而显著下降,表现出显著的距离-衰减分布格局( $P=0.018$ )。(2) 中性群落模型中,森林、灌丛和草地生态系统类型中  $m$  值分别为 0.003、0.001 和 0.001,表明扩散限制(随机过程)在真菌群落构建过程中发挥着关键作用。(3) 所测得的少数几个环境因子与真菌群落表现出显著的相关性,表明该研究区内选择作用可能较弱。

此外,研究发现,扩散限制作用在灌丛生态系统中最弱,而漂变作用在灌丛生态系统中最强。这可能与以下几点相关:(1) 生物相互作用的强度。已有研究证明,相较于非生物因素,生物相互作用在群落构建过程中发挥着更重要的作用<sup>[51]</sup>。灌丛生态系统处于中度干扰水平,为微生物类群之间的相互作用提供了更多的机会<sup>[45]</sup>;共现网络表明其共现频率(平均度)更高,相互作用更强;不同微生物类群之间代谢相互依赖,诱导物种相互作用<sup>[52]</sup>;不同生态系统间共生网络模块性不同,存在不同的生态位分化,使得物种间相互作用随之变化<sup>[53]</sup>。相较于其余 2 个生态系统,灌丛生态系统中相互作用强度较大,负连接比例最高,竞争作用较为强烈,可能导致群落内漂变作用较强。(2) 关键物种的作用。灌丛生态系统中含有的关键物种最多,其中绝大多数为外生菌根真菌,同时异茎点霉属与植物之间存在复杂的联系<sup>[43]</sup>,减小了扩散限制作用。

综上所述,本研究通过高通量测序技术,强调了吕梁地区不同生态系统土壤真菌群落组成结构和构建机制的变化。研究发现,不同生态系统土壤真菌群落关键物种出现显著变化。相较于优势物种(绿僵菌属、赤霉属等),关键物种(地孔菌属、木霉属等)对于环境的适应性更强。在该局域尺度下,真菌群落构建过程在不同生态系统中均由确定过程和随机过程共同驱

动, 但随机过程主导。随机过程中, 扩散限制的作用在灌丛生态系统最弱, 漂变的作用在灌丛生态系统最强。

## REFERENCES

- [1] XIA ZW, BAI E, WANG QK, GAO DC, ZHOU JD, JIANG P, WU JB. Biogeographic distribution patterns of bacteria in typical Chinese forest soils[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1106.
- [2] JIAO S, WANG JM, WEI GH, CHEN WM, LU YH. Dominant role of abundant rather than rare bacterial taxa in maintaining agro-soil microbiomes under environmental disturbances[J]. *Chemosphere*, 2019, 235: 248-259.
- [3] TEDERSOO L, BAHRAM M, CAJTHAML T, POLME S, HIIESALU I, ANSLAN S, HAREND H, BUEGGER F, PRITSCH K, KORICHEVA J, ABARENKOV K. Tree diversity and species identity effects on soil fungi, protists and animals are context dependent[J]. *The ISME Journal*, 2016, 10(2): 346-362.
- [4] YANG T, TEDERSOO L, LIU X, GAO GF, DONG K, ADAMS JM, CHU HY. Fungi stabilize multi-kingdom community in a high elevation timberline ecosystem[J]. *iMeta*, 2022, 1(4): 49.
- [5] LIU D, WANG HL, An SS, BHOPLA P, DAVLATBEKOV F. Geographic distance and soil microbial biomass carbon drive biogeographical distribution of fungal communities in Chinese Loess Plateau soils[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 660: 1058-1069.
- [6] XU TL, SHEN YW, DING ZJ, ZHU B. Seasonal dynamics of microbial communities in rhizosphere and bulk soils of two temperate forests[J]. *Rhizosphere*, 2023, 25: 100673.
- [7] HANNULA SE, KIELAK AM, STEINAUER K, HUBERTY M, JONGEN R, DELONG JR, HEINEN R, BEZEMER TM. Time after time: temporal variation in the effects of grass and forb species on soil bacterial and fungal communities[J]. *mBio*, 2019, 10(6): 1110-1128.
- [8] SHEN CC, NI YY, LIANG WJ, WANG JJ, CHU HY. Distinct soil bacterial communities along a small-scale elevational gradient in alpine tundra[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 582.
- [9] WANG Q, LIU K, TAO K, HOU TP. Biogeographical patterns and drivers of bacterial community in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Applied Soil Ecology*, 2023, 183: 104757.
- [10] CHEN WQ, WANG JY, CHEN X, MENG ZX, XU R, DUOJI DZ, ZHANG JH, HE J, WANG ZG, CHEN J, LIU KX, HU TM. Soil microbial network complexity predicts ecosystem function along elevation gradients on the Tibetan Plateau[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 172: 108766.
- [11] XIONG C, LU YH. Microbiomes in agroecosystem: diversity, function and assembly mechanisms[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2022, 14(6): 833-849.
- [12] JIANG MT, DELGADO-BAQUERIZO M, YUAN MM, DING JX, YERGEAU E, ZHOU JZ, CROWTHER TW, LIANG YT. Home-based microbial solution to boost crop growth in low-fertility soil[J]. *New Phytologist*, 2023, 239(2): 752-765.
- [13] JANSSON JK, MCCLURE R, EGBERT RG. Soil microbiome engineering for sustainability in a changing environment[J]. *Nature Biotechnology*, 2023, 41: 1716-1728.
- [14] DUAN YL, WANG XY, WANG LL, LIAN J, WANG WF, WU FS, LI YL, LI YQ. Biogeographic patterns of soil microbe communities in the deserts of the Hexi Corridor, Northern China[J]. *Catena*, 2022, 211: 106026.
- [15] ZHANG TT, GRUBE M, WEI XL. Host selection tendency of key microbiota in arid desert lichen crusts[J]. *iMeta*, 2023, 2(4): e138.
- [16] XU TL, CHEN X, HOU YH, ZHU B. Changes in microbial biomass, community composition and diversity, and functioning with soil depth in two alpine ecosystems on the Tibetan Plateau[J]. *Plant and Soil*, 2020, 459(1/2): 137-153.
- [17] GUI H, BREED M, LI Y, XU Q, YANG JB, WANASINGHE DN, LI YJ, XU JC, MORTIMER P. Continental-scale insights into the soil microbial co-occurrence networks of Australia and their environmental drivers[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 186: 109177.
- [18] ZHENG HP, YANG TJ, Bao YZ, HE PP, YANG KM, MEI XL, WEI Z, XU YC, SHEN QR, BANERJEE S. Network analysis and subsequent culturing reveal keystone taxa involved in microbial litter decomposition dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 157: 108230.
- [19] CASAMAYOR EO, FIERER N. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(2): 343-351.
- [20] QIAO YZ, WANG TT, HUANG QW, GUO HY, ZHANG H, XU QC, SHEN QR, LING N. Core species

- impact plant health by enhancing soil microbial cooperation and network complexity during community coalescence[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 188: 109231.
- [21] HUO XY, REN CJ, WANG DX, WU RQ, WANG YS, LI ZF, HUANG DC, QI HY. Microbial community assembly and its influencing factors of secondary forests in Qinling Mountains[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 184: 109075.
- [22] LIAO WF, TONG D, NIE XD, LIU YJ, RAN FW, LIAO SS, CHEN J, ZENG AQ, LI ZW. Assembly process and source tracking of microbial communities in sediments of Dongting Lake[J]. *Soil Ecology Letters*, 2023, 5(4): 230173.
- [23] ZHOU SYD, LIE ZY, LIU XJ, PENUELAS J, SU XX, LIU ZF, LIU JX. Distinct patterns of soil bacterial and fungal community assemblages in subtropical forest ecosystems under warming[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(6): 1501-1513.
- [24] CAO Y, CHAI YF, JIAO S, LI XY, WANG XB, ZHANG YN, YUE M. Bacterial and fungal community assembly in relation to soil nutrients and plant growth across different ecoregions of shrubland in Shaanxi, Northwestern China[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 173: 104385.
- [25] WANG PD, LI SP, YANG X, ZHOU JZ, SHU WS, JIANG L. Mechanisms of soil bacterial and fungal community assembly differ among and within islands[J]. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(4): 1559-1571.
- [26] ZHAO PY, LIU JX, JIA T, WANG YG, CHAI BF. Environmental filtering drives bacterial community structure and function in a subalpine area of Northern China[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2019, 59(3): 337-347.
- [27] ZHAO PY, LIU JX, JIA T, LUO ZM, LI C, CHAI BF. Assembly mechanisms of soil bacterial communities in subalpine coniferous forests on the Loess Plateau, China[J]. *Journal of Microbiology*, 2019, 57(6): 461-469.
- [28] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- BAO SD. *Soil and Agricultural Chemistry Analysis*[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese).
- [29] 黄磊, 张然, 陈雅丽, 牛翠云, 翁莉萍, 马杰, 李永涛, 张哲. 氮肥施用和秸秆还田对东北地区褐土稳定性有机碳的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2024, 43(3): 581-589.
- HUANG L, ZHANG R, CHEN YL, NIU CY, WENG LP, MA J, LI YT, ZHANG Z. Effects of nitrogen fertilizer application and straw returning on stable organic carbon of cinnamon soil[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2024, 43(3): 581-589 (in Chinese).
- [30] STEGEN JC, LIN XJ, KONOPKA AE, FREDRICKSON JK. Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(9): 1653-1664.
- [31] STEGEN JC, LIN XJ, FREDRICKSON JK, CHEN XY, KENNEDY DW, MURRAY CJ, ROCKHOLD ML, KONOPKA A. Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(11): 2069-2079.
- [32] STEGEN JC, LIN XJ, FREDRICKSON JK, KONOPKA AE. Estimating and mapping ecological processes influencing microbial community assembly[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 370.
- [33] SLOAN WT, LUNN M, WOODCOCK S, HEAD IM, NEE S, CURTIS TP. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(4): 732-740.
- [34] BANERJEE S, SCHLAEPPI K, van der HEIJDEN MGA. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(9): 567-576.
- [35] HU WG, RAN JZ, DONG LW, DU QJ, JI MF, YAO SR, SUN Y, GONG CM, HOU QQ, GONG HY, CHEN RF, LU JL, XIE SB, WANG ZQ, HUANG H, LI XW, XIONG JL, XIA R, WEI MH, ZHAO DM, et al. Aridity-driven shift in biodiversity: soil multifunctionality relationships[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 5350-5364.
- [36] 江思源, 程雪飞, 张金池, 唐瀛洲, 聂晖, 王宇浩, 刘京. 毛竹入侵对杉木人工林表层土壤真菌多样性及群落结构的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2023, 51(2): 91-96.
- JIANG SY, CHENG XF, ZHANG JC, TANG YZ, NIE H, WANG YH, LIU J. Effects of *Phyllostachys edulis* invasion on surface soil fungal diversity and community structure in *Cunninghamia lanceolata* plantation[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2023, 51(2): 91-96 (in Chinese).
- [37] 江北, 吕梦霞, 蒋冬花. 曲霉属真菌活性代谢产物及在农业生产中的应用研究进展[J]. *微生物学杂志*, 2019, 39(2): 103-110.
- JIANG B, LÜ MX, JIANG DH. Advances in *Aspergillus* active metabolites and application in



- agricultural production[J]. *Journal of Microbiology*, 2019, 39(2): 103-110 (in Chinese).
- [38] 颜培, 杜远达, 姜爱霞, 郭笃发. 黄河三角洲土壤真菌群落结构及互作网络对盐度的响应[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(11): 3818-3828.  
YAN P, DU YD, JIANG AX, GUO DF. Response of soil fungal community structures and interaction networks to salinity in the Yellow River Delta[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(11): 3818-3828 (in Chinese).
- [39] 卢雨萌. 长期生草对梨园土壤微生态环境和果实品质的影响[D]. 烟台: 鲁东大学硕士论文, 2022.  
LU YM. Effects of long-term grassing on soil micro-ecological environment and fruit quality in pear orchard[D]. Yantai: Master's Thesis of Ludong University, 2022 (in Chinese).
- [40] 张璐, 吕楠, 程临海. 干旱区生态系统稳态转换及其预警信号: 基于景观格局特征的识别方法[J]. *生态学报*, 2023, 43(15): 6486-6498.  
ZHANG L, LÜ N, CHENG LH. Regime shifts and early warning signals in dryland ecosystems: an identification method based on landscape pattern characteristics[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(15): 6486-6498 (in Chinese).
- [41] 宗文贞. 单宁对高寒草甸土壤氮分解过程的影响机制研究[D]. 兰州: 兰州大学硕士论文, 2023.  
ZONG WZ. Study on the mechanism of influence of Tannins on soil nitrogen decomposition process in alpine meadow[D]. Lanzhou: Master's Thesis of Lanzhou University, 2023 (in Chinese).
- [42] 王永龙, 张旋, 徐颖, 赵艳玲, 王嘉琦, 张煜佳, 杨颜慈. 包头市公园林下土壤 EM 真菌的多样性与群落构建机制[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(5): 1225-1234.  
WANG YL, ZHANG X, XU Y, ZHAO YL, WANG JQ, ZHANG YJ, YANG YC. Diversity and community assembly mechanism of soil EM fungi in urban parks of Baotou City, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(5): 1225-1234 (in Chinese).
- [43] 周启星, 侯泽林, 莫凡. 灌木林下土壤有机质积累及影响因素研究进展[J]. *环境科学研究*, 2023, 36(11): 2169-2178.  
ZHOU QX, HOU ZL, MO F. Research progress on accumulation of soil organic matter in shrubs and its influence factors[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2023, 36(11): 2169-2178 (in Chinese).
- [44] 李聪, 乌有汗, 姚庆智. 内蒙古地区两种落叶松根系可培养内生真菌群落组成与多样性[J]. *菌物学报*, 2023, 42(5): 1045-1062.  
LI C, WU YH, YAO QZ. Composition and diversity of culturable endophytic fungal community in roots of two larch species in Inner Mongolic[J]. *Mycosystema*, 2023, 42(5): 1045-1062 (in Chinese).
- [45] RAYBURG S, NEAVE M, THOMPSON-LAING J. The impact of flood frequency on the heterogeneity of floodplain surface soil properties[J]. *Soil Systems*, 2023, 7(3): 63.
- [46] 刘敏, 张涛, 李龙, 峥嵘, 杨传东, 王祖华. 旅游踩踏对梵净山植物根系真菌群落的影响[J]. *中国环境科学*, 2023, 43(4): 2017-2027.  
LIU M, ZHANG T, LI L, ZHENG R, YANG CD, WANG ZH. The effects of tourism-related trampling on the root-associated fungal community of Fanjing Mountain[J]. *China Environmental Science*, 2023, 43(4): 2017-2027 (in Chinese).
- [47] OLESEN JM, BASCOMPTE J, DUPONT YL, JORDANO P. The modularity of pollination networks[J]. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America*, 2007, 104(50): 19891-19896.
- [48] 杨文焕, 甄玉, 姚植, 尹强, 黄晓慧, 李卫平. 高原盐化湖泊沉积物氮代谢特征解析[J]. *中国环境科学*, 2023, 43(3): 1328-1339.  
YANG WH, ZHEN Y, YAO Z, YIN Q, HUANG XH, LI WP. Characterization for nitrogen metabolism of sediments in highland saline lake[J]. *China Environmental Science*, 2023, 43(3): 1328-1339 (in Chinese).
- [49] JIAO S, LU YH. Soil pH and temperature regulate assembly processes of abundant and rare bacterial communities in agricultural ecosystems[J]. *Environmental Microbiology*, 2019, 22(3): 1052-1065.
- [50] CHEN WD, REN KX, ISABWE A, CHEN HH, LIU M, YANG J. Stochastic processes shape microeukaryotic community assembly in a subtropical river across wet and dry seasons[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 138.
- [51] JIAO S, CHU HY, ZHANG BG, WEI XR, CHEN WM, WEI GH. Linking soil fungi to bacterial community assembly in arid ecosystems[J]. *iMeta*, 2022, 1(1): e2.
- [52] ZELENIAK A, ANDREJEV S, PONOMAROVA O, MENDE DR, BORK P, PATILL KR. Metabolic dependencies drive species co-occurrence in diverse microbial communities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(20): 6449-6454.
- [53] KRAFT NJB, VALENCIA R, ACKERLY DD. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest[J]. *Science*, 2008, 322: 580-582.