



## 郭良栋

中国科学院微生物研究所研究员。现任中国菌物学会理事长、真菌学国家重点实验室副主任等职。从事菌根与内生真菌多样性与生态学研究。

# 真菌群落构建机制研究进展

李洁<sup>1#</sup>, 李杏春<sup>1,2#</sup>, 郭良栋<sup>1,2\*</sup>

1 中国科学院微生物研究所 真菌学国家重点实验室, 北京 100101

2 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049

**摘要:** 真菌是真核生物中生物多样性最丰富的类群之一, 广泛分布于自然界, 在生物多样性的分布与维持、群落构建以及物质与能量循环过程中发挥着重要的生态功能。近年来随着 DNA 高通量测序技术和生物信息学的发展, 极大推动了真菌多样性分布格局与群落构建机制的研究进展。本文概述了基于生态位理论(niche theory)和中性理论(neutral theory)的选择(selection)、扩散(dispersal)、成种(speciation)和漂变(drift)等过程与生态模型的定量分析确定性过程和随机性过程对群落构建贡献的机制, 及其在真菌群落构建中应用的最新研究进展。

**关键词:** 真菌; 群落构建; 确定性过程; 随机性过程; 生态模型

### [引用本文]

李洁, 李杏春, 郭良栋, 2023. 真菌群落构建机制研究进展. 菌物学报, 42(1): 13-25

Li J, Li XC, Guo LD, 2023. Research progress on community assembly mechanisms of fungi. Mycosystema, 42(1): 13-25

资助项目: 国家自然科学基金(31971496, 32170120); 国家科技基础资源调查专项资助(2019FY100700)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31971496, 32170120) and the Science & Technology Fundamental Resources Investigation Program (2019FY100700).

\*Corresponding author. E-mail: guold@im.ac.cn

#Co-first author

ORCID: GUO Liangdong (0000-0002-5203-3192)

Received: 2022-10-24; Accepted: 2022-10-28

# Research progress on community assembly mechanisms of fungi

LI Jie<sup>1#</sup>, LI Xingchun<sup>1,2#</sup>, GUO Liangdong<sup>1,2\*</sup>

1 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Fungi, as an important component of the most abundant eukaryotes, widely distribute in nature and play important functions in biodiversity distribution pattern and maintenance, community assembly, and material circulation and energy flow in ecosystems. With recent development of the DNA high through-put sequencing techniques and bioinformatics, researches on diversity distribution patterns and community assembly of fungi have been greatly advanced. This paper reviews community assembly mechanisms of the selection, dispersal, speciation and drift processes based on niche theory and neutral theory and quantitative contribution of determinism and stochasticity of ecological models, and their use in recent studies on fungal community assembly.

**Keywords:** fungi; community assembly; deterministic process; stochastic process; ecological model

真菌是真核生物中生物多样性最丰富的类群之一,广泛分布于自然界,在生物多样性的分布与维持、群落构建以及物质与能量循环过程中发挥重要的生态功能(郭良栋 2012; 郭良栋和田春杰 2013)。Hawksworth (1991)根据英国已知的真菌与高等植物物种数的比例(6:1)推算全球有 150 万种真菌,大家普遍认为这个数据低估了真菌的多样性,目前学界较普遍接受的保守估计全球约有 220 万–380 万种真菌(Hawksworth & Lücking 2017)。由于只有少数真菌在野外形成子实体和在人工培养基上生长,因此传统方法难以全面真实反映自然界中真菌的多样性。目前,我国报道的种类仅为 1.25 万–2.79 万种(戴玉成和庄剑云 2010; Fang *et al.* 2018),而全世界只报道了约 14.7 万种真菌(<https://www.catalogueoflife.org>)。中国估计至少有 30 万种菌物(魏江春 2010),而世界范围预测有 620 多万种真菌(Baldrian *et al.* 2022)。因此,我们对菌物多样性的认识仅为冰山一角,随着分子生物学技术的发展,特别是第

二代 DNA 高通量测序技术和生物信息学的发展,极大推动了微生物多样性研究的进展,为揭示微生物多样性分布格局与群落构建机制奠定了基础(高程和郭良栋 2013, 2022)。本文总结分析了生物群落的构建过程、定量分析的生态模型,及其在真菌群落构建过程中的最新研究进展。

## 1 真菌群落构建机制

生物群落多样性的维持和构建机制一直是生态学中关注的焦点问题。其中,生态位理论(niche theory)认为环境过滤或选择(environmental filtering or selection)和生物相互作用等确定性过程(deterministic process)主导了群落构建;然而,中性理论(neutral theory)认为所有物种在生态功能上是等价的,群落结构主要受出生/死亡、成种/灭绝和迁移的随机过程(random process)控制。Vellend (2010)将影响群落构建的因素归纳为 4 个主要过程:选择(selection)、扩散(dispersal)、

成种(speciation)和漂变(drift)。

### 1.1 选择过程

选择过程是指环境对物种的过滤筛选作用,环境是指生物生活中的无机因素(土壤、气候等)和有机因素(生命系统),即某一特定生物体或生物群体以外的空间,以及直接或间接影响该生物体或生物群体生存的一切事物的总称。由于不同物种存在确定性的环境因子适合度(fitness)的差异,因此生物群落结构是由物种对环境的适合度决定。环境选择又可分为同质选择(homogenous selection)和异质选择(heterogenous selection)。同质选择是指时空中相似的非生物环境和生物间互动形成的选择作用,而异质选择是指时空中相异的非生物环境和生物间互动形成的选择作用;异质性反映生态学过程和格局在空间分布上的不均匀性及其复杂性,包括非生物环境的空间异质性和生物(动植物)空间异质性,空间异质性的程度越高共存的物种数就越多。其中,异质选择过程会导致微生物群落间组成差异变大,而同质选择过程则会导致微生物群落间组成趋同(Stegen *et al.* 2015; Huang *et al.* 2020; Jiao *et al.* 2020; Fodelianakis *et al.* 2022)。异质选择和同质选择过程对生物群落的影响均属于生态位理论中的确定性过程(Zhou & Ning 2017)。

### 1.2 扩散过程

扩散是指生物个体在不同空间的迁移和成功定殖。不同物种扩散能力的差异影响群落结构,物种的低扩散能力限制了本地群落(local community)之间的交换,导致了不同地理空间的群落周转(turnover),即扩散限制(dispersal limitation)。相比于动植物,微生物个体微小,扩散能力强,因此微生物的群落结构受扩散限制的影响较小,如 Baas-Becking (1934)提出了“everything is everywhere, but the environment selects”的假说。扩散过程对群落的影响与其强度有关。扩散限制通常会导致群落相异性升高,

而同质扩散(homogenizing dispersal)是指群落中物种具有高的扩散能力,使得群落间更加均质化,造成群落间具有低周转,即群落相异性低(Stegen *et al.* 2013, 2015)。扩散限制对微生物群落的影响通常与研究的尺度密切相关:在区域和全球尺度上扩散限制作用较大,而在局域和微小尺度上较小。由于扩散会同时受到确定性和随机性的因子影响,因此理论上扩散限制可以是确定性过程、随机性过程或者包括二者,而实际上绝大多数研究认为扩散是中性的随机性过程(Zhou & Ning 2017)。微生物主要通过风、水、动物和人类活动等实现较长距离的被动扩散,而只有少量的微生物可以通过游动实现较短距离的主动传播(Jones & Lennon 2010)。目前,对微生物扩散的直接检测还非常少(Peay *et al.* 2012; Adams *et al.* 2013; Cline & Zak 2014; Chaudhary *et al.* 2020; Paz *et al.* 2021),大多数研究利用微生物的分布来推测扩散过程(Nemergut *et al.* 2013)。

### 1.3 成种过程

成种是指新物种的形成或多样化(diversification)过程,是影响群落的重要过程。微生物遗传多样性产生机制包括点突变、基因家族扩张与收缩、转座、水平基因转移等(Taylor *et al.* 2017),因此即使在较小的时间尺度上,成种或多样化过程亦可对群落产生影响。由于基因突变等遗传变异在进化生物学上认为是随机的过程,而且有时候成种也会受到物种属性和选择作用的影响;因此,成种或多样化对群落结构的影响主要是随机性过程的作用,但是有时候也受到确定性过程的影响(Zhou & Ning 2017)。然而,相比于大型生物,微生物种群具有数量大、世代周期短以及遗传变异方式多样等特点,造成了在自然环境中无法直接检测微生物成种速率,因此,关于微生物成种过程对群落构建的贡献还缺乏认识。

## 1.4 漂变过程

漂变是指物种相对多度(relative abundance)的时间动态的随机波动(Gilbert & Levine 2017),反映随机过程对群落构建的作用(Zhou & Ning 2017)。生态漂变作用具有种群大小依赖性,种群越大,确定性力量越大,则随机性力量越小;而当群落较小的时候,生态漂变对群落的影响较大,导致随机性升高(Vellend *et al.* 2014)。另外,在大型生物群落中,多样化越高,随机漂变作用越强;而微生物是高度多样化的群落,推测随机漂变对其影响大。例如,在高粱生长发育过程中,真菌群落的构建由随机性向确定性过程转变,而且随机性强度与真菌群落大小负相关,表明生态漂变在植物生长发育早期导致真菌群落相异性升高(Gao *et al.* 2020)。由于在自然环境中难以准确检测微生物物种纯的生态漂变,因此生态漂变对微生物群落构建的贡献还缺乏系统深入的研究。

## 2 真菌群落构建的生态模型

生物群落的构建可能会同时受到多个生态过程的作用,而且不同的生态过程在不同的群落构建中的相对贡献存在差异。为了揭示不同生态过程对群落构建的贡献量,前人通过主成分分析(principal component analysis, PCA)、主坐标分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)、方差分解分析(variance partitioning analysis, VPA)和置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PerMANOVA)等传统方法,将群落组成的变化划分为由环境变量解释的部分和由空间变量解释的部分来表征不同生态过程对群落的多重影响(Tuomisto *et al.* 2003; Cottenie 2005; Legendre *et al.* 2009; Zhou & Ning 2017)。然而,这些方法不能用来推断群落构建中的选择、扩散和漂变的影响。因为这些方法的应用是存在先决条件的,即人为区分并筛选出哪

些变量可能与选择相关,哪些变量可能导致扩散限制。由于特定条件下某些因子可能对群落的组成具有非常显著的影响,但未被测定或者筛选出来,从而造成变量的解释量存在偏倚。然而,利用生态模型分析可以阐明不同生态过程对群落构建的相对贡献量。下面介绍4种主要的群落构建的定量分析生态模型(图1)。

### 2.1 中性群落模型(NCM)

Finlay & Clarke (1999)提出了微生物群落构建的概念模型,但是很少有人提出群落构建的定量分析模型。Caswell (1976)、Bell (2000, 2001)和 Hubbell (2001)对此进行了尝试,他们认为群落动态演替过程就是“迁移、出生、死亡”的无限循环,中性过程主导的群落构建中所有物种的生长率是相等的,且整个群落是物种饱和的,群落发生改变,必须有一个物种死亡或迁出,之后由群落内部物种出生或者外部物种迁入以填补空出的生态位。在此基础上,他们提出了最初的中性群落模型(neutral community model, NCM),并且成功预测了大型生物的群落多度分布,该模型的前提假设条件是随机过程,出生/死亡和迁移在群落构建中发挥重要作用。然而,对于微生物来说这些假设条件是否成立仍然未知,而且最初的模型忽略了物种间及其对环境因子响应的先天的差异。后来 Sloan *et al.* (2006)在保留了中性模型的所有运算符和核心概念的基础上,优化了中性模型,允许物种存在竞争优势或劣势,而且将模型转化为连续的形式,以适应高通量测序技术获得的大量微生物群落数据。同时,认为当中性过程起作用时,物种的相对多度与发生频率呈现单调递增关系。因此,物种*i*的多度增加1个、不变和减少1个3种情况发生时的概率(*Pr*)计算公式分别为(1)、(2)和(3):

$$\Pr(N_i + 1 / N_i) = \left( \frac{N_T - N_i}{N_T} \right) \left[ mp_i + (1 + \alpha_i)(1 - m) \left( \frac{N_i}{N_T - 1} \right) \right] \quad (1)$$

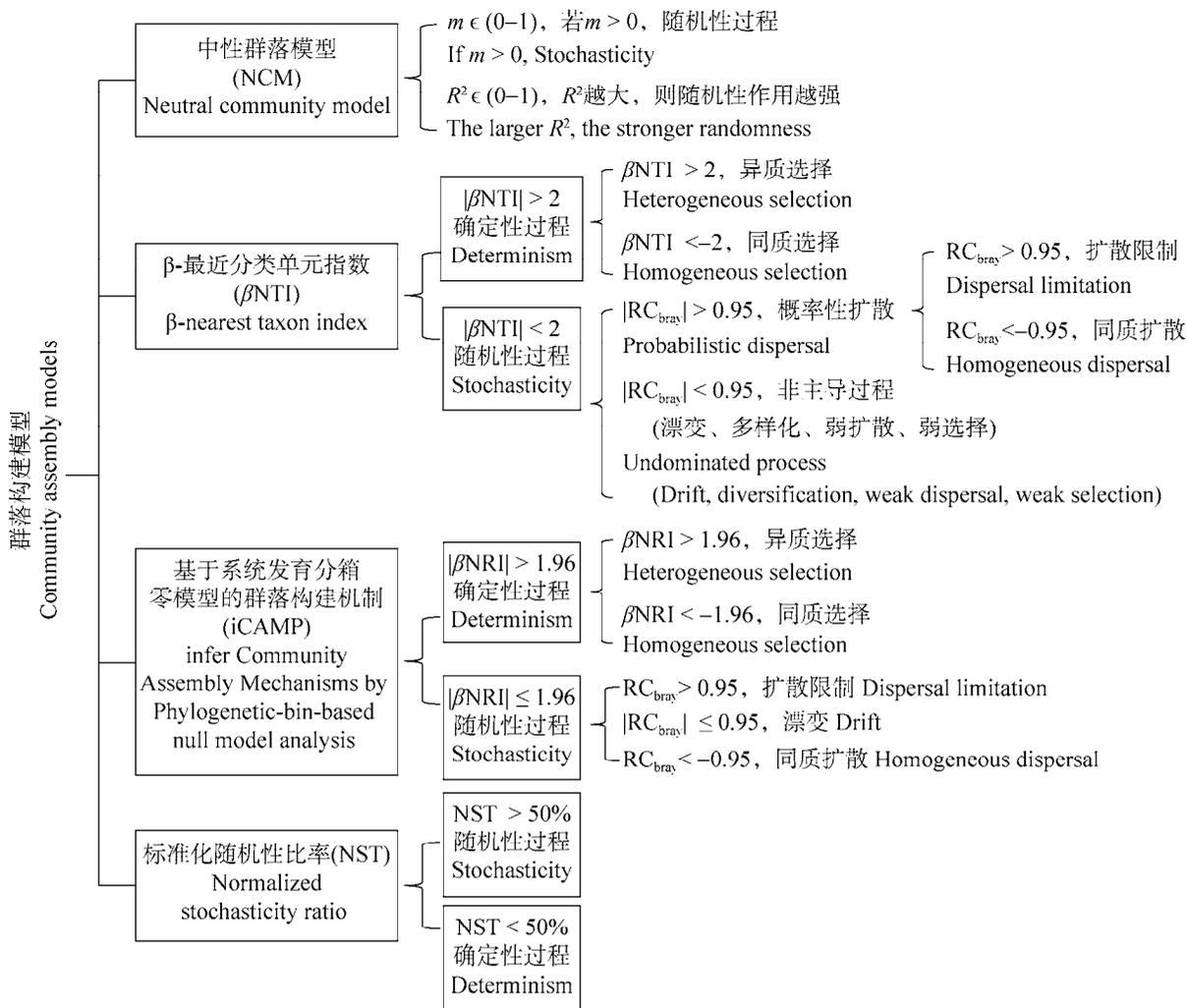


图 1 群落构建的生态模型框架 参考 Sloan *et al.* 2006; Stegen *et al.* 2013; Zhou & Ning 2017; Ning *et al.* 2019, 2020

Fig. 1 The framework of ecological models for assessing community assembly (modified from Sloan *et al.* 2006; Stegen *et al.* 2013; Zhou & Ning 2017; Ning *et al.* 2019, 2020).

$$\Pr(N_i / N_i) = \frac{N_i}{N_T} \left[ mp_i + (1-m) \left( \frac{N_i - 1}{N_T - 1} \right) \right] + \left( \frac{N_T - N_i}{N_T} \right) \left[ m(1-p_i) + (1-m) \left( \frac{N_T - N_i - 1}{N_T - 1} \right) \right] \quad (2)$$

$$\Pr(N_i - 1 / N_i) = \frac{N_i}{N_T} \left[ m(1-p_i) + (1-\alpha_i)(1-m) \left( \frac{N_T - N_i}{N_T - 1} \right) \right] \quad (3)$$

其中,  $N_i$ 是本地群落(local community)内物种  $i$  的个体数,  $p_i$ 是源群落(source community)中物种  $i$  的相对多度,  $N_T$ 是本地群落的总个体数,  $m$ 是物种  $i$  死亡后被源群落中的物种通过迁

移的方式替换的概率,  $\alpha_i$ 是物种  $i$  竞争优势的参数, 如果  $\alpha_i$ 是正值, 它比纯中性模型增大了物种  $i$  的多度增加 1 个的概率; 如果是负的, 则概率减少。

应用以上公式构建的中性模型计算过程相对复杂, 为了简化该模型且易于应用在微生物生态学研究, Sloan *et al.* (2006)将该模型修订为公式(4), 其中, 物种  $i$  的相对多度为  $x_i = N_i / N_T$ ,  $x_i$ 的概率密度函数为  $\phi_i(x_i, t)$ ,  $\phi_i$ 是一个 beta ( $\beta$ ) 分布的概率密度函数。物种  $i$  的频率为其概率密

度函数的积分,  $d$  为物种  $i$  相对多度的最低阈值。

Pr(species  $i$  is present with a relative

$$\text{abundance} > d) = \int_d^1 \phi_i(x; N_T, p_i, m) dx.$$

$$\phi_i(x; N_T, p_i, m) = c(1-x_i)^{N_T m(1-p_i)-1} x_i^{N_T m p_i - 1} \quad (4)$$

使用  $m$  值和  $R^2$  判断实际群落中物种相对多度和频率的分布模式与中性模型的拟合程度,  $R^2$  值越高表示拟合程度越好,  $m$  值大于 0 时, 表示随机过程在群落构建中发挥作用(图 1)。

NCM 模型可应用于类似微生物群落的连续变量上, 适用于大规模群落, 且提供了校准程序, 但该模型会过高估计随机过程在群落构建中的相对作用。

## 2.2 $\beta$ MNTD、 $\beta$ NTI 和 $RC_{\text{bray}}$ 模型

为了更加科学地定量评价不同生态过程对群落构建的贡献, Stegen *et al.* (2013) 开发了一个基于整体群落零模型分析的定量构建过程的方法——QPEN (quantifying assembly processes based on entire-community null model analysis)。首先, 该方法不做环境因素的先验决策, 而是使用生态模型来确定研究系统中哪些环境和空间因子影响了“选择”和“扩散限制”, 并定量估计“选择”的作用、“扩散限制”与“漂变”的同时作用, 以及“同质扩散”和“漂变”的单独作用。该框架描述了对“选择”施加影响的所有已测量和未被测量的环境变量的空间结构特征。反过来, 施加给“选择”的非生物特征因子也可以严格地与施加给“扩散限制”的因子区分开来。

**$\beta$ MNTD:** 采用多度加权的  $\beta$  平均最近分类单元距离(the abundance weighted  $\beta$  mean nearest taxon distance,  $\beta$ MNTD)参数量化群落间近亲之间的系统发育周转(Fine & Kembel 2011; Webb *et al.* 2011), 即量化一个群落内部的物种(或 OTU)个体之间的遗传发育距离( $k$ )和物种(或 OTU)个体与其在第二个群落中的近亲之间的遗传发育距离( $m$ )。计算公式如下:

$$\beta\text{MNTD} = 0.5 \left[ \sum_{i_k=1}^{n_k} f_{i_k} \min(\Delta_{i_k, j_m}) + \sum_{i_m=1}^{n_m} f_{i_m} \min(\Delta_{i_m, j_k}) \right]$$

$f_{i_k}$  是第  $k$  个群落中第  $i$  个物种(或 OTU)的相对多度;  $n_k$  是第  $k$  个群落中物种(或 OTU)的个数;  $\min(\Delta_{i_k, j_m})$  是  $k$  群落中  $i$  物种(或 OTU)和  $m$  群落中所有物种(或 OTU)  $j$  之间的最小发育距离。

当“选择”不影响群落组成的周转时,  $\beta$ MNTD 可以是小于、大于或等于预期的群落周转程度。然而, 当  $\beta$ MNTD 观察值低于预期值(零模型值)时, 应该是由通过强行的“选择”作用于物种(或 OTUs)而引起的环境条件对群落组成施加的限制作用; 而  $\beta$ MNTD 观察值大于预期值时, 应该是由不同的环境条件导致由生态上不同的物种(或 OTUs)组成每个群落。因此,  $\beta$ MNTD 观察值偏离零模型期望值的程度可以衡量由“选择”作用于物种(或 OTUs)生态位而限制群落周转的程度。

**$\beta$ NTI:**  $\beta$ MNTD 零模型的计算过程是对系统发育树末端的物种和多度进行随机化处理 999 次, 并计算每一次零模型的  $\beta$ MNTD<sub>null</sub> 值。 $\beta$  最近分类单元指数( $\beta$  nearest taxon index,  $\beta$ NTI)是实际观测到的  $\beta$ MNTD<sub>obs</sub> 值与零模型的  $\beta$ MNTD<sub>null</sub> 平均值之间的差除以零模型的标准差(standard deviation,  $sd$ )。计算公式如下(Stegen *et al.* 2013):

$$\beta\text{NTI} = (\beta\text{MNTD}_{\text{obs}} - \overline{\beta\text{MNTD}_{\text{null}}}) / sd(\beta\text{MNTD}_{\text{null}})$$

当  $\beta$ NTI > 2 时, 表明实际观测的系统发育周转显著大于预期的系统发育周转, 当  $\beta$ NTI < -2 时, 表明实际观测的系统发育周转显著小于预期的系统发育周转。

**$RC_{\text{bray}}$ :**  $\beta$ NTI 主要量化选择过程在群落构建中的作用, 但是当群落构建主要由“漂变”控制的特殊情况下, 大多数群落周转参数都无法提供观察值是否偏离预期值的信息。然而, 作为例外, Raup-Crick 指数虽然不能解释物种(或 OTU)的相对多度(Chase *et al.* 2011), 但是含有解释生态过程的有用信息(Anderson *et al.* 2011)。因此, Stegen *et al.* (2013) 基于 Bray-Curtis 相异性指数

计算扩展了群落之间的物种(或 OTU)相对多度加权的“Raup-Crick”相异性指数(Chase *et al.* 2011), 可以提供群落周转程度是否偏离预期。零模型分析是对于给定的一对群落中的每个群落都随机地进行了 999 次迭代组装, 并计算每一次迭代的 Bray-Curtis 相异性(Bray-Curtis dissimilarity)的零模型值。 $RC_{bray}$  是观察的 Bray-Curtis 相异性值与零模型值之间偏差的标准化, 其变化范围限定在-1-1。在漂变单独作用时,  $|RC_{bray}| > 0.95$  说明群落显著偏离预期的周转程度, 反之就是群落的周转主要由选择、扩散限制与漂变同时或者均质扩散等共同作用; 而当  $|RC_{bray}| < 0.95$  时, 解释为群落的周转是由漂变的单独作用(Chase *et al.* 2011)。

基于此, 将  $\beta NTI$  和  $RC_{bray}$  相结合来综合估算生态过程。当  $|\beta NTI| > 2$  时, 表明观察到的 2 个群落之间的周转主要是由“选择”控制的确定性过程, 其中  $\beta NTI > 2$  时为异质选择过程, 而  $\beta NTI < -2$  时为同质选择。当  $|\beta NTI| < 2$  时, 表明群落构建是随机性过程, 同时在  $|RC_{bray}| > 0.95$  时为概率性扩散, 其中  $RC_{bray} > 0.95$  时为扩散限制, 而  $RC_{bray} < -0.95$  时为同质扩散; 而在  $|RC_{bray}| < 0.95$  时为非主导的过程, 包括漂变、多样化、弱扩散和弱选择, 可简单地归为生态漂变过程(图 1) (Stegen *et al.* 2013, 2015)。

$\beta NTI$  在估算“选择”作用方面具有优势, 考虑了不可/未测量的环境变量对结果造成未知影响,  $\beta NTI$  可以通过模型运算从整体上量化所有生态变量对“选择”施加的影响, 避免了传统方法(如 VPA、PCA、PCoA 和 PermANOVA 等)对已测定或者人为关注的因子作用解释量的偏倚。但是, 目前的框架没有分析出“选择”的子类, 如竞争和营养的相互作用; 该框架对系统发育的不确定性和  $\alpha$  多样性低估等因素敏感; 利用该方法评估各种生态过程的相对贡献是根据整个群落配对的周转来估计。然而, 不同生

态过程(如自然选择)的作用通常是在较细微的层面进行, 所以, 在整个群落层面上进行群落构建机制定量评估是不准确的, 我们需要在单个分类群/谱系中考虑选择和其他生态过程的重要性。

### 2.3 iCAMP 模型

由于使用  $\beta MNTD$  量化群落间近亲之间的系统发育更替是在整个群落层面上进行的, 然而, 不同生态过程(如自然选择)的作用通常是在较细微的层面进行, 如基因类型和种群, 而不是发生在整个群落中。不同微生物种群所具有的扩散能力、多样化比率和漂变能力, 以及面对环境选择压力的响应不同, 且该差异无法从整个群落数据中识别出来, 导致了在整个群落层面上进行群落构建机制定量评估存在缺陷。因此, Ning *et al.* (2020) 开发了一个基于系统发育分箱(bin)的零模型推断群落构建机制(infer community assembly mechanisms by phylogenetic-bin-based null model analysis, iCAMP)模型, 用于分析群落中各个分箱类群的周转, 从而定量地分析群落构建机制。模型构建流程如下。

第一步, 系统发育分箱: 首先建立一个可靠的系统发育树, 例如利用核糖体 RNA (rRNA) 的小亚基或大亚基基因建立的微生物分子系统发育树, 根据系统发育树, 可选择下面 3 种中任何一种方法进行系统发育分箱: (1) 依据物种的相对多度进行分箱; (2) 依据物种的配对系统发育距离进行分箱; (3) 依据距离树根的系统发育距离进行分箱。分箱的目的是使同一分箱内具有充足的系统发育信号, 并使用 Mantel 检验配对系统发育距离和生境偏好差异的相关性, 当皮尔森相关系数  $R > 0.1$  且  $P < 0.05$  时分箱内具有足够的系统发育信号时, 方可以用于模型分析。

第二步, 零模型分析: 零模型算法的核心是将物种随机打乱, 即在每个分箱的系统发育树上随机化物种亲缘关系, 计算每一个分箱的零模型

值。根据  $\beta$ NRI (beta net relatedness index) 和  $RC_{\text{bray}}$  来识别每个分箱的构建过程, 计算每一个分箱中不同过程的比例。两个指数的计算是根据系统发育多样性零模型分析和分类  $\beta$  多样性分析, 具体计算公式如下:

$$\beta\text{NRI}_{uvk} = \frac{\beta\text{MPD}_{uvk} - \overline{\beta\text{MPD}_{\text{null}uvk}}}{sd(\beta\text{MPD}_{\text{null}uvk})},$$

$$RC_{uvk} = 2 \frac{\sum_{n_r=1}^{N_r} \delta \left( \frac{n_r}{uvk} \right)}{N_r} - 1,$$

$$\delta_{uvk}^{(n_r)} = \begin{cases} 1 & \text{BC}_{\text{null}uvk}^{(n_r)} < \text{BC}_{uvk} \\ 0.5 & \text{BC}_{\text{null}uvk}^{(n_r)} = \text{BC}_{uvk} \\ 0 & \text{BC}_{\text{null}uvk}^{(n_r)} > \text{BC}_{uvk} \end{cases},$$

$$\beta\text{MPD}_{uvk} = \frac{\sum_i^{S_k} \sum_j^{S_k} f_{iu} f_{jv} d_{ij}}{\sum_i^{S_k} \sum_j^{S_k} f_{iu} f_{jv}},$$

$$\text{BC}_{uvk} = \frac{\sum_i^{S_k} |x_{iu} - x_{iv}|}{\sum_i^{S_k} (x_{iu} + x_{iv})}$$

其中,  $\beta\text{NRI}_{uvk}$  表示群落  $u$  和群落  $v$  中分箱  $k$  的  $\beta\text{NRI}$ ,  $\beta\text{MPD}_{uvk}$  表示群落  $u$  和群落  $v$  中分箱  $k$  中的物种平均配对系统发育距离,  $\beta\text{MPD}_{\text{null}uvk}$  表示零模型的随机群落的  $\beta\text{MPD}$ ,  $sd$  表示标准差,  $RC_{uvk}$  表示修正的  $RC$  距离,  $N_r$  表示随机次数, 一般为 1 000 次,  $\delta_{uvk}^{(n_r)}$  表示计算  $RC$  值的运算符,  $\text{BC}_{uvk}$  表示 Bray-Curtis 相异指数,  $\text{BC}_{\text{null}uvk}^{(n_r)}$  表示零模型群落  $u$  和  $v$  中分箱  $k$  随机第  $n$  次的 Bray-Curtis 相异性指数,  $f_{iu}$  和  $f_{iv}$  表示物种  $i$  在群落  $u$  和物种  $j$  在群落  $v$  中的相对多度,  $S_k$  表示分箱  $k$  中物种数量,  $x_{iu}$  和  $x_{iv}$  表示物种  $i$  在群落  $u$  和  $v$  中的多度。如果降低零模型分析随机次数或者减少物种数, 造成模型不稳定, 零模型分析结果的再现性会降低。

第三步, 整合所有分箱的评估结果: 通过每个分箱的相对多度来加权所有分箱中各个生态过程, 将汇总的结果用来评估每个生态过程在群落水平上的相对重要性。具体公式如下:

$$P_{\tau k} = \frac{\sum_{uv}^m \frac{f_{uk} + f_{vk}}{2} W_{\tau uvk}}{\sum_{uv}^m \frac{f_{uk} + f_{vk}}{2}},$$

$$P_{\tau uv} = \sum_{k=1}^K \frac{f_{uk} + f_{vk}}{2} W_{\tau uvk},$$

$$P_{\tau} = \frac{\sum_{uv}^m P_{\tau uv}}{m} = \sum_{k=1}^K f_k P_{\tau k}$$

其中,  $P_{\tau k}$  表示第  $\tau$  个生态过程在控制分箱  $k$  在一组群落内周转的相对重要性,  $P_{\tau uv}$  表示第  $\tau$  个生态过程在控制群落  $u$  和群落  $v$  之间周转的相对重要性,  $P_{\tau}$  表示第  $\tau$  个生态过程在控制一组群落内周转的相对重要性,  $f_{uk}$  和  $f_{vk}$  表示分箱  $k$  在群落  $u$  和  $v$  中总的相对多度,  $W_{\tau uvk}$  表示分箱  $k$  被第  $\tau$  个生态过程控制, 包括  $W_{\text{HeSuvk}}$ 、 $W_{\text{HoSuvk}}$ 、 $W_{\text{Dl}uvk}$ 、 $W_{\text{Hd}uvk}$  和  $W_{\text{DR}uvk}$ ,  $K$  表示分箱的数量,  $m$  表示一组群落内配对比较的数量,  $f_k$  表示分箱  $k$  在一组群落内的平均相对多度。

结合  $\beta\text{NRI}$  和  $RC_{\text{bray}}$  估算具体的生态过程。当  $|\beta\text{NRI}| > 1.96$  时, 表明群落构建是确定性过程, 其中  $\beta\text{NRI} > 1.96$  时为异质选择过程, 而  $\beta\text{NRI} < -1.96$  时为同质选择过程 (Fine & Kembel 2011; Stegen *et al.* 2015)。当  $|\beta\text{NRI}| \leq 1.96$  时, 表明群落构建是随机性过程, 而且  $RC_{\text{bray}} > 0.95$  时为扩散限制过程,  $|RC_{\text{bray}}| \leq 0.95$  时为“漂变”过程, 此时, “漂变”包括漂变、多样化、弱扩散和弱选择作用,  $RC_{\text{bray}} < -0.95$  时为同质扩散过程 (Stegen *et al.* 2013, 2015) (图 1)。

除  $\beta\text{NRI}$  和  $RC_{\text{bray}}$  之外,  $i\text{CAMP}$  还可检验零模型拟合值的分布, 当零模型拟合值不符合正态分布时, 使用“confidence”进行显著性检验, 零模型拟合值符合正态分布时, 选“ $\beta\text{NRI} + RC$ ”进行显著性评估。

$i\text{CAMP}$  模型在分箱范围内定量比较不同生态过程的相对贡献, 避免了从群落整体层面计算系统发育距离引起的偏差。在高系统发育信号和中系统发育信号下,  $i\text{CAMP}$  具有高的定量准确性和精确度。然而,  $i\text{CAMP}$  方法无法将成种作用从漂变过程中分离出来, 当生物间竞争作用主导群落构建过程时,  $i\text{CAMP}$  方法评估效果一般, 该方法无法实现将非生物因子过滤和生物间相

互作用分离。当不同分箱间发生选择作用时,可能导致分箱内的区别无法检测,此时 iCAMP 会低估选择作用。

## 2.4 标准化随机性比率(NST)模型

由于系统发育关系密切的物种在生态学上更相似,它们在非生物环境选择下共存的概率可能比预期的更高,因此,这种类型的确定性过程(例如环境过滤)有望在同质环境条件下推动群落的相似性,或在异质环境条件下推动群落的相异性。相比之下,其他一些选择因素(如竞争和营养互作)通常会使群落更加相异,因为系统发育更相似的物种由于竞争排斥作用,其共存概率可能低于预测。但是,如果竞争排斥掉的是那些遗传距离更远且不具备特定竞争能力的个体时,竞争也有可能使得群落更为相似。基于此, Ning *et al.* (2019)提出了标准化随机性比率(normalized stochasticity ratio, NST)模型,采用零模型构建方法,考虑非生物过滤、竞争、环境噪声和空间尺度,来定量确定性过程和随机过程在群落构建中的作用。模型的假设分为以下 2 种情景:

第一种情况,如果群落是由可以使群落变得更为相似的选择因子所主导,那么  $i$  和  $j$  群落之间相似性的观测值( $C_{ij}$ )应该大于零模型的平均值( $\bar{E}_{ij}$ ),而相异性观测值( $D_{ij}$ )则小于零模型平均值( $\bar{G}_{ij}$ )。

$$SS_{ij}^A = \frac{C_{ij} - \bar{E}_{ij}}{C_{ij}}, \text{ if } C_{ij} \geq \bar{E}_{ij},$$

$$ST_{ij}^A = 1 - SS_{ij}^A = \frac{\bar{E}_{ij}}{C_{ij}}, \text{ if } C_{ij} \geq \bar{E}_{ij}$$

$C_{ij}$  表示第  $i$  个群落和第  $j$  个群落之间相似性(0-1)的观测值,  $D_{ij}$  表示其相异性,即  $D_{ij} = 1 - C_{ij}$ ; ( $\bar{E}_{ij}$ ) 表示零模型群落之间的相似性的平均值,  $\bar{G}_{ij}$  表示零模型群落之间的相异性的平均值,即  $\bar{G}_{ij} = 1 - \bar{E}_{ij}$ ;  $SS_{ij}^A$  表示  $i$  群落和  $j$  群落之间选择的强度(0-1),称作 A 型选择。  $ST_{ij}^A$  代表相对应的

随机性比率。

第二种情况,如果群落是由可以使群落变得更为相异的选择因子所主导,那么  $i$  和  $j$  群落之间相似性的观测值( $C_{ij}$ )应该小于零模型的平均值( $\bar{E}_{ij}$ ),而相异性观测值( $D_{ij}$ )则大于零模型平均值( $\bar{G}_{ij}$ )。因此,实际观测相异性系数与零模型预测相异性系数之间的差值越大,确定性因子的作用效果就越明显( $SS_{ij}^B$ )。所以在这种情况下,相异性系数就可以来量化这种选择的强度( $ST_{ij}^B$ ),称作 B 型选择:

$$SS_{ij}^B = \frac{D_{ij} - \bar{G}_{ij}}{D_{ij}} = \frac{\bar{E}_{ij} - C_{ij}}{1 - C_{ij}}, \text{ if } C_{ij} < \bar{E}_{ij},$$

$$ST_{ij}^B = 1 - SS_{ij}^B = \frac{\bar{G}_{ij}}{D_{ij}} = \frac{1 - \bar{E}_{ij}}{1 - C_{ij}}, \text{ if } C_{ij} < \bar{E}_{ij}$$

设定  $n^A$  和  $n^B$  分别为群落间配对相似性系数大于和小于零模型的值,那么群落间配对比较的总量  $n = n^A + n^B$ 。A 类型选择、B 类型选择和总选择的平均强度为:

$$SS^A = \frac{\sum_{ij} SS_{ij}^A}{n^A},$$

$$SS^B = \frac{\sum_{ij} SS_{ij}^B}{n^B},$$

$$SS = \frac{\sum_{i=1}^{m-1} \sum_{j=i+1}^m SS_{ij}}{n} = \frac{\sum_{ij} SS_{ij}^A + \sum_{ij} SS_{ij}^B}{n^A + n^B}$$

随机性过程的平均强度为:

$$ST^A = \frac{\sum_{ij} ST_{ij}^A}{n^A},$$

$$ST^B = \frac{\sum_{ij} ST_{ij}^B}{n^B},$$

$$ST = 1 - SS = \frac{\sum_{ij} ST_{ij}^A + \sum_{ij} ST_{ij}^B}{n^A + n^B}$$

理想的状态是,如果群落构建不受任何随机过程影响且完全由极端的确定性过程占主导,那么选择的强度系数应该是 100%、而随机性系数则为 0%,反之亦然。但是,往往实际计算的  $SS$  和  $ST$  值并不限定在 0-1 之间,这是因为零模型观测值的平均值  $\bar{E}_{ij}$  并不在 0-1 的区间内。因此,通过标准化的选择强度( $NSS$ )和标准化的随机比

率(NST)将系数范围限定在 0–100%，公式如下：

$$NSS^A = \frac{SS^A - {}^TSS^A}{DSS^A - {}^TSS^A} = \frac{\sum_{ij}^{n^A} SS_{ij}^A - \min_k \left\{ \sum_{ij}^{n^A} \xi(E_{ij}^{(k)}, \bar{E}_{ij}) \right\}}{\sum_{ij}^{n^A} (1 - \bar{E}_{ij}) - \min_k \left\{ \sum_{ij}^{n^A} \xi(E_{ij}^{(k)}, \bar{E}_{ij}) \right\}},$$

$$NSS^B = \frac{SS^B - {}^TSS^B}{DSS^B - {}^TSS^B} = \frac{\sum_{ij}^{n^B} SS_{ij}^B - \min_k \left\{ \sum_{ij}^{n^B} \xi(E_{ij}^{(k)}, \bar{E}_{ij}) \right\}}{\sum_{ij}^{n^B} (\bar{E}_{ij}) - \min_k \left\{ \sum_{ij}^{n^B} \xi(E_{ij}^{(k)}, \bar{E}_{ij}) \right\}},$$

$$NSS = \frac{SS - {}^TSS}{DSS - {}^TSS} = \frac{\sum_{ij} \xi(C_{ij}, \bar{E}_{ij}) - \min_k \left\{ \sum_{ij} \xi(E_{ij}^{(k)}, \bar{E}_{ij}) \right\}}{\sum_{ij} \xi({}^DC_{ij}, \bar{E}_{ij}) - \min_k \left\{ \sum_{ij} \xi(E_{ij}^{(k)}, \bar{E}_{ij}) \right\}},$$

$${}^DC_{ij} = \begin{cases} 1 & C_{ij} \geq \bar{E}_{ij} \\ 0 & C_{ij} < \bar{E}_{ij} \end{cases},$$

$$\xi(x, y) = \frac{x - y}{x - \delta} \delta = \begin{cases} 0 & x \geq y \\ 1 & x < y \end{cases},$$

$$NST = 1 - NSS$$

其中  ${}^DSS$  和  ${}^TSS$  分别为完全确定性组装下的极值和随机性组装的极值。 $NSS^A$  为 A 类型下标准化选择强度； $NSS^B$  为 B 类型下标准化选择强度； $NSS$  为两种类型下总标准化选择强度。 $\xi$  是观测值  $SS_{ij}$  在极端确定性过程或极端随机性过程主导下的广义函数。

当  $NST > 50\%$  时，表明观察到的两个群落之间的更替主要是由“随机过程”控制。当  $NST < 50\%$  时，群落更替主要是由“选择”主导的确定性过程(图 1) (Ning *et al.* 2019)。

NST 模型与其他零模型相比(例如  $RC_{bray}$ 、 $\beta NTI$  和  $\beta NRI$ )，尤其是在低系统发育信号下表现出较高的准确度和精确度。模型择优发现，物种频度信息结合 Jaccard 和 Ruzicka 相似性系数的配置下模型拟合效果比较好。如果选择变量的作用效果比较平均，那么 NST 模型可能会高估随机过程的比重。在大空间尺度下或在非常高的环境噪声下，NST 的预测能力有限，因此，该模型比较适合分析较小尺度(如样方)水平的微生物群落结构。

### 3 生态模型在真菌群落构建中的应用

以上 4 种生态模型在评估真菌群落构建机制中得到了应用(Chen *et al.* 2019; Gao *et al.* 2020; Jiao & Lu 2020; Huang *et al.* 2021; Stopnisek & Shade 2021; Xiong *et al.* 2021; Aslani *et al.* 2022; Lan *et al.* 2022; Ma *et al.* 2022; Prieto-Rubio *et al.* 2022; Wang *et al.* 2022; Zhang *et al.* 2022)。例如，利用 NCM 模型，Chen *et al.* (2019)通过 18S rRNA 基因的高通量测序技术研究了福建汀江亚热带河流旱季和雨季真核微生物群落的时空格局，结果表明随机性过程在亚热带河流真核微生物群落构建中发挥重要作用。同样 Zhang *et al.* (2022)对人类呼气中真菌群落组成进行了研究，发现随机性过程在真菌群落构建中发挥重要作用。

利用  $\beta NTI$  模型，Jiao & Lu (2020)通过 ITS2 rDNA 片段的高通量测序技术分析了中国河西走廊农田、森林、湿地、草地和沙漠生态系统的土壤真菌群落，发现优势真菌类群的群落构建主要受到扩散限制的随机过程调控，而稀有类群的群落主要受到同质选择的确定性过程调控。同样 Xiong *et al.* (2021)利用 ITS2 的高通量测序技术研究了不同地方玉米-小麦轮作和玉米-大麦轮作农田系统中不同施肥措施下土壤、根表、根内、叶表和叶内真菌的群落结构，发现真菌群落构建主要受到确定性过程的作用。

利用 iCAMP 模型，Aslani *et al.* (2022)探究了全球 193 份土壤样品中真菌的群落结构，发现漂变是驱动全球尺度下土壤真菌群落构建的最重要生态过程，而扩散是第二重要的生态过程。Ma *et al.* (2022)利用 ITS2 的高通量测序技术分析了高海拔湿地 2 种植物根际真菌在覆冰期和消冰期群落结构，发现在覆冰期中扩散限制是影响真菌群落构建的主要因素，但在消冰期中漂变

和同质选择是主要过程;而且优势和稀有种的群落构建机制有差异,即同质选择是影响优势真菌群落构建的主要过程,而漂变、扩散限制和异质选择是影响稀有真菌的群落构建过程。Wang *et al.* (2022)利用 ITS1 的高通量测序技术分析了亚热带季风常绿阔叶林微地形(陡坡、缓陡坡、山谷、山脊和高原)土壤真菌群落,发现随机过程和确定性过程共同驱动真菌群落构建,但是随机过程(扩散限制和漂变)占主导作用。

利用 NST 模型,Huang *et al.* (2021)通过 18S 基因的高通量测序技术研究了我国 4 个气候带 114 个农田土壤真菌群落构建的空间演替,发现随机过程主导了真菌群落的构建,但群落中确定性过程占比在高纬度气候带(温带气候和大陆性气候带)高于低纬度气候带(热带和亚热带)。Prieto-Rubio *et al.* (2022)利用 ITS1 片段的高通量测序技术研究了地中海西班牙南部混交林中茜草 *Cistus albidus* 和栎属 *Quercus* 植物根系外生菌根真菌群落结构,发现随机过程对外生菌根真菌群落组成的贡献显著高于确定性过程。

本文总结分析了群落构建的选择、扩散、成种和漂变 4 个过程和定量分析生态模型的原理,及其在真菌群落构建中应用的最新研究进展。传统的基于测定的环境和空间因子分析的方法(如 PCA、PCoA 和 VAP 等)难以客观、全面地推断群落构建中的确定性和随机性过程,而 NCM、 $\beta$ NTI、iCAMP 和 NST 等生态模型可以定量分析确定性和随机性过程对群落构建的相对贡献。然而,目前的微生物群落构建的生态模型研究还处于初级阶段,由于不同生态模型的前提假设条件和运算方法存在差异,可能会导致对同一群落构建过程的分析存在不一致的结果。另外,虽然生态漂变过程和成种或多样化过程对微生物群落构建发挥了重要作用,但是目前还无法直接检测环境中微生物物种的纯漂变过程和成种或多样化过程。因此,未来的研究重点要建立监测环境

中微生物物种的纯漂变过程和成种或多样化过程,并将其整合到生态模型中。此外,要继续修订与完善已有的生态模型与创建新的生态模型,以增强其对不同微生物群落结构分析的适应性和可靠性。

## [REFERENCES]

- Adams RI, Miletto M, Taylor JW, Bruns TD, 2013. Dispersal in microbes: fungi in indoor air are dominated by outdoor air and show dispersal limitation at short distances. *The ISME Journal*, 7: 1262-1273
- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Kraft NJ, Stegen JC, Swenson NG, 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14: 19-28
- Aslani F, Geisen S, Ning D, Tedersoo L, Bahram M, 2022. Towards revealing the global diversity and community assembly of soil eukaryotes. *Ecology Letters*, 25(1): 65-76
- Baas-Becking LGM, 1934. *Geobiologie of Inleiding tot de Milieukunde*. van Stockum & Zoon, The Hague.
- Baldrian P, Větrovský T, Lepinay C, Kohout P, 2022. High-throughput sequencing view on the magnitude of global fungal diversity. *Fungal Diversity*, 114: 539-547
- Bell G, 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist*, 155: 606-617
- Bell G, 2001. Ecology-neutral macroecology. *Science*, 293: 2413-2418
- Caswell H, 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs*, 46(3): 327-354
- Chase JM, Kraft NJB, Smith KG, Vellend M, Inouye BD, 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in  $\alpha$ -diversity. *Ecosphere*, 2(2): 1-11
- Chaudhary VB, Nolimal S, Sosa-Hernandez MA, Egan C, Kastens J, 2020. Trait-based aerial dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 228: 238-252
- Chen W, Ren K, Isabwe A, Chen H, Liu M, Yang J, 2019. Stochastic processes shape microeukaryotic community assembly in a subtropical river across wet and dry seasons. *Microbiome*, 7(1): 1-16
- Cline LC, Zak DR, 2014. Dispersal limitation structures fungal community assembly in a long-term glacial chronosequence. *Environmental Microbiology*, 16: 1538-1548

- Cottenie K, 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8: 1175-1182
- Dai YC, Zhuang JY, 2010. Numbers of fungal species hitherto known in China. *Mycosystema*, 29(5): 625-628 (in Chinese)
- Fang R, Kirk PM, Wei JC, Li Y, Cai L, Fan L, Wei TZ, Zhao RL, Wang K, Yang ZL, Li TH, Li Y, Phurbu-Dorji, Yao YJ, 2018. Country focus: China. In: Willis KJ (ed.) *State of the world's fungi*. Royal Botanic Gardens, Kew. 48-55
- Fine PVA, Kembel SW, 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34: 552-565
- Finlay BJ, Clarke KJ, 1999. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature*, 400: 828
- Fodelianakis S, Washburne AD, Bourquin M, Pramateftaki P, Kohler TJ, Styllas M, Tolosano M, de Staercke V, Schön M, Busi SB, Brandani J, Wilmes P, Peter H, Battin TJ, 2022. Microdiversity characterizes prevalent phylogenetic clades in the glacier-fed stream microbiome. *The ISME Journal*, 16: 666-675
- Gao C, Guo LD, 2013. Distribution pattern and maintenance of ectomycorrhizal fungus diversity. *Biodiversity Science*, 21(4): 488-498 (in Chinese)
- Gao C, Guo LD, 2022. Progress on microbial species diversity, community assembly and functional traits. *Biodiversity Science*, 30(10): 22429 (in Chinese)
- Gao C, Montoya L, Xu L, Madera M, Hollingsworth J, Purdom E, Singan V, Vogel J, Huttmacher RB, Dahlberg JA, Coleman-Derr D, Lemaux PG, Taylor JW, 2020. Fungal community assembly in drought-stressed sorghum shows stochasticity, selection, and universal ecological dynamics. *Nature Communications*, 11(1): 34
- Gilbert B, Levine JM, 2017. Ecological drift and the distribution of species diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1855): 20170507
- Guo LD, 2012. Progress of microbial species diversity research in China. *Biodiversity Science*, 20(5): 572-580 (in Chinese)
- Guo LD, Tian CJ, 2013. Progress of the function of mycorrhizal fungi in the cycle of carbon and nitrogen. *Microbiology China*, 40(1): 158-171 (in Chinese)
- Hawksworth DL, 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research*, 95: 641-655
- Hawksworth DL, Lücking R, 2017. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiology Spectrum*, 5(4): FUNK-0052-2016
- Huang X, Wang J, Dumack K, Liu WP, Zhang QC, He Y, Di HJ, Bonkowski M, Xu JM, Li Y, 2021. Protists modulate fungal community assembly in paddy soils across climatic zones at the continental scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 160: 108358
- Huang ZJ, Zeng SZ, Xiong JB, Hou DW, Zhou RJ, Xing CG, Wei DD, Deng XS, Yu LF, Wang H, 2020. Microecological Koch's postulates reveal that intestinal microbiota dysbiosis contributes to shrimp white feces syndrome. *Microbiome*, 8: 1-13
- Hubbell SP, 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 1-448
- Jiao S, Lu YH, 2020. Abundant fungi adapt to broader environmental gradients than rare fungi in agricultural fields. *Global Change Biology*, 26(8): 4506-4520
- Jiao S, Yang YF, Xu YQ, Zhang J, Lu YH, 2020. Balance between community assembly processes mediates species coexistence in agricultural soil microbiomes across eastern China. *The ISME Journal*, 14(1): 202-216
- Jones SE, Lennon JT, 2010. Dormancy contributes to the maintenance of microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107: 5881-5886
- Lan GY, Quan F, Yang C, Sun R, Chen BQ, Zhang XC, Wu ZX, 2022. Driving factors for soil fungal and bacterial community assembly in tropical forest of China. *Applied Soil Ecology*, 177: 104520
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun IF, He FL, 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90: 663-674
- Ma JM, Ma K, Liu JL, Chen NN, 2022. Rhizosphere soil microbial community under ice in a high-latitude wetland: different community assembly processes shape patterns of rare and abundant microbes. *Frontiers in Microbiology*, 13: 783371
- Nemergut DR, Schmidt SK, Fukami T, O'Neill SP, Bilinski TM, Stanish LF, Knelman JE, Darcy JL, Lynch RC, Wickey P, Ferrenberg S, 2013. Patterns and processes of microbial community assembly. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 77: 342-356
- Ning DL, Deng Y, Tiedje JM, Zhou JZ, 2019. A general framework for quantitatively assessing ecological stochasticity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(34): 16892-16898
- Ning DL, Yuan MT, Wu LW, Zhang Y, Guo X, Zhou XS, Yang YF, Arkin AP, Firestone MK, Zhou JZ, 2020. A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming. *Nature Communications*, 11(1): 1-12

- Paz C, Öpik M, Bulascoschi L, Bueno CG, Galetti M, 2021. Dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi: evidence and insights for ecological studies. *Microbial Ecology*, 81: 283-292
- Peay KG, Schubert MG, Nguyen NH, Bruns TD, 2012. Measuring ectomycorrhizal fungal dispersal: macroecological patterns driven by microscopic propagules. *Molecular Ecology*, 21: 4122-4136
- Prieto-Rubio J, Garrido JL, Pérez-Izquierdo L, Alcántara JM, Azcón-Aguilar C, López-García A, Rincón A, 2022. Scale dependency of ectomycorrhizal fungal community assembly processes in Mediterranean mixed forests. *Mycorrhiza*, 32(3-4): 315-325
- Sloan WT, Lunn M, Woodcock S, Head IM, Nee S, Curtis TP, 2006. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. *Environmental Microbiology*, 8(4): 732-740
- Stegen JC, Lin X, Fredrickson JK, Chen X, Kennedy DW, Murray CJ, Rockhold ML, Konopka A, 2013. Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them. *The ISME Journal*, 7(11): 2069-2079
- Stegen JC, Lin XJ, Fredrickson JK, Konopka AE, 2015. Estimating and mapping ecological processes influencing microbial community assembly. *Frontiers in Microbiology*, 6: 370
- Stopnisek N, Shade A, 2021. Persistent microbiome members in the common bean rhizosphere: an integrated analysis of space, time, and plant genotype. *The ISME Journal*, 15(9): 2708-2722
- Taylor JW, Branco S, Gao C, Hann-Soden C, Montoya L, Sylvain I, Gladieux P, 2017. Sources of fungal genetic variation and associating it with phenotypic diversity. *The Fungal Kingdom*, 5(5): 635-655
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M, 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299: 241-244
- Vellend M, 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85: 183-206
- Vellend M, Srivastava DS, Anderson KM, Brown CD, Jankowski JE, Kleynhans EJ, Kraft NJB, Letaw AD, Macdonald AAM, Maclean JE, Myers-Smith IH, Norris AR, Xue XX, 2014. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123: 1420-1430
- Wang YH, Li SF, Lang XD, Huang XB, Su JR, 2022. Effects of microtopography on soil fungal community diversity, composition, and assembly in a subtropical monsoon evergreen broadleaf forest of Southwest China. *CATENA*, 211: 106025
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW, 2011. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution (with phylomatic and ecoevolve). User's Manual version 4.2. <http://www.phylodiversity.net/phylocom/>
- Wei JC, 2010. The biodiversity of pan-fungi and the sustainable development of human beings. *Biodiversity Conservation*, 25: 645-650 (in Chinese)
- Xiong C, He JZ, Singh BK, Zhu YG, Wang JT, Li PP, Zhang QB, Han LL, Shen JP, Ge AH, Wu CF, Zhang LM, 2021. Rare taxa maintain the stability of crop mycobiomes and ecosystem functions. *Environmental Microbiology*, 23(4): 1907-1924
- Zhang Y, Shen F, Yang Y, Niu M, Chen D, Chen L, Wang S, Zheng Y, Sun Y, Zhou F, Qian H, Wu Y, Zhu T, 2022. Insights into the profile of the human expiratory microbiota and its associations with indoor microbiotas. *Environmental Science & Technology*, 56(10): 6282-6293
- Zhou JZ, Ning DL, 2017. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology? *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 81(4): e00002-17

#### [附中文参考文献]

- 戴玉成, 庄剑云, 2010. 中国菌物已知种数. *菌物学报*, 29(5): 625-628
- 高程, 郭良栋, 2013. 外生菌根真菌多样性的分布格局与维持机制研究进展. *生物多样性*, 21(4): 488-498
- 高程, 郭良栋, 2022. 微生物物种多样性、群落构建与功能性状研究进展. *生物多样性*, 30(10): 22429
- 郭良栋, 2012. 中国微生物物种多样性研究进展. *生物多样性*, 20(5): 572-580
- 郭良栋, 田春杰, 2013. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展. *微生物学通报*, 40(1): 158-171
- 魏江春, 2010. 菌物生物多样性与人类可持续发展. *生物多样性保护*, 25: 645-650