

睡莲和苦草叶表附生真菌群落多样性分布格局及其维持机制

李倩茹^{1,2}, 刘晋仙^{1,2*}, 苏嘉贺^{1,2}, 柴宝峰^{1,2}

(1. 山西大学 黄土高原研究所, 山西 太原 030006;
2. 黄土高原生态恢复山西省重点实验室, 山西 太原 030006)

摘要:为了探究湿地不同水生植物叶表附生真菌群落的多样性分布格局和维持机制,本文运用高通量测序对榆古桥人工湿地优势水生植物睡莲(*Nymphaea tetragona*)和苦草(*Vallisneria natans*)叶表附生真菌群落和水体浮游真菌群落进行研究,比较分析了不同环境梯度下真菌群落的组成、多样性及其维持机制。结果表明附生和浮游真菌群落在门和属水平上的物种组成有较大差异,大多是腐生和病原真菌。浮游真菌的Sobs指数和Chao指数显著低于睡莲和苦草附生真菌群落,而三者的Shannon指数和Simpson指数无显著差异。PCoA分析表明睡莲叶表附生真菌群落与苦草叶表附生真菌群落和浮游真菌群落存在明显的空间异质性。RDA分析发现水体溶解氧(DO)、盐度(SAL)和铵根离子(NH₄⁺)与真菌群落空间分布存在显著的关联。零模型分析结果表明确定性过程在不同生境真菌群落构建过程中占主导地位。共现性网络分析表明浮游真菌群落中存在更多的竞争,网络更为复杂且稳定。FUNGuild功能预测结果表明水生植物叶表附生真菌群落中含有大量的病原菌和腐生菌。总之,本研究结果揭示了不同水生植物附生真菌群落多样性的分布格局及其维持机制。

关键词:湿地; 附生真菌; 浮游真菌; 构建机制

中图分类号:X172 文献标志码:A 文章编号:0253-2395(2024)04-0885-10

Diversity Distribution Pattern and Maintenance Mechanism of Epiphytic Fungi Communities on Leaves of *Nymphaea tetragona* and *Vallisneria natans*

LI Qianru^{1,2}, LIU Jinxian^{1,2*}, SU Jiahe^{1,2}, CHAI Baofeng^{1,2}

(1. Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan 030006, China;
2. Shanxi Key Laboratory for Ecological Restoration of Loess Plateau, Taiyuan 030006, China)

Abstract: In order to explore the diversity distribution pattern and maintenance mechanism of epiphytic fungi communities on leaf surfaces of different aquatic plants in wetland, this paper took epiphytic fungi communities on leaf surfaces of the dominant aquatic plants *Nymphaea tetragona* and *Vallisneria natans*, and planktonic fungi communities in Yuguqiao constructed wetland as the research objects. High-throughput sequencing was used to study the leaf surface epiphytic fungal communities of *N. tetragona* and *V. natans* in Yuguqiao constructed wetland, and the composition, diversity and maintenance mechanism of fungal communities under different environmental gradients were comparatively analyzed. The results show that epiphytic and planktonic fungi communities are different in species composition at the phylum and genus levels, and most of them are saprophytic and pathogenic fungi. The Sobs index and Chao index of planktonic fungi are significantly lower than epiphytic fungi communities of *N. tetragona* and *V. natans*, while there is no significant difference in Shannon index and Simpson index among them. PCoA analysis shows that there is significant spatial heterogeneity between the epiphytic fungi communities on leaves of *N. tetragona* and *V. natans* and the planktonic

收稿日期:2023-03-15;接受日期:2023-06-21

基金项目:国家自然科学基金(31801962);山西省基础研究项目(201901D211129;201901D211457)

作者简介:李倩茹(1999-),女,山西太原人,硕士研究生,研究方向为微生物生态学。E-mail:1044987254@qq.com

* 通信作者:刘晋仙(LIU Jinxian),E-mail:liujinxian@sxu.edu.cn

引文格式:李倩茹,刘晋仙,苏嘉贺,等.睡莲和苦草叶表附生真菌群落多样性分布格局及其维持机制[J].山西大学学报(自然科学版),2024,47(4):885-894. DOI:10.13451/j.sxu.ns.2023119

fungi communities. RDA analysis shows that dissolved oxygen (DO), salinity (SAL) and ammonium ion (NH_4^+) are significantly correlated with the spatial distribution of fungi communities. Null model analysis shows that deterministic processes are dominant in the construction of fungi communities in different habitats. Co-occurrence network analysis shows that there is more competition in the planktonic communities, and the network is more complex and stable. The results of FUNGuild function prediction shows that there are a large number of pathogens and saprophytes in the epiphytic fungi communities of aquatic plants. In conclusion, the results of this study reveal the distribution pattern and maintenance mechanism of epiphytic fungi communities diversity in different aquatic plants.

Key words: wetland; epiphytic fungi; planktonic fungi; build mechanism

0 引言

湿地作为生产力最高的生态系统,不但水资源丰富,而且能够为动植物提供栖息地^[1]。近年来,各种人为原因加剧了湿地环境的破坏,水体富营养化严重,动植物栖息地环境恶化,湿地生态系统的平衡受到威胁。湿地中的水生植物和表面附生菌作为湿地生态系统中的重要组成部分,对生物多样性和湿地生态系统的改善和维护发挥重要作用。

微生物群落的分布格局和维持机制对微生物群落的多样性,演替过程以及功能的发挥都有影响,长期以来一直是微生物生态学中的关键问题。生态位理论认为,包括非生物因素(如pH、温度、湿度和盐度等)和生物因素(如物种间的相互作用等)在内的确定性过程影响着物种的组成和分布^[2-3]。与之相反,中性理论认为随机过程通常包括扩散限制、同质扩散以及生态漂变等在微生物群落的构建过程中占主导作用^[4-8]。然而,人们普遍认为随机性过程和确定性过程并不冲突,而是互补的,二者共同影响着微生物群落的构建。目前,关于微生物群落构建机制的研究主要针对土壤、海洋和湖泊等生态系统中的细菌群落,对于湿地生态系统中附生真菌群落却鲜有报道^[9-11]。因此,了解湿地浮游和附生真菌群落构建过程将有利于更好地了解湿地生态系统的功能发挥及其演替过程。

目前关于湿地真菌群落的研究主要集中在湿地土壤真菌群落的组成、结构、分布特征及其与环境的关系等方面,而针对湿地水生植物附生真菌群落的研究相对不足^[12-14]。植物微生物群落的构建机制以及结构与功能之间的耦合关系是近年来微生物生态学研究的核心问题。

探究植物微生物群落的空间分布格局以及植物与微生物之间的互作机制,将便于我们更好地理解植物微生物群落的进化过程与功能发挥。因此,以汾河流域榆古桥人工湿地为研究区,选择不同生活型优势水生植物睡莲(*Nymphaea tetragona*)和苦草(*Vallisneria spiralis*)叶表附生和浮游真菌群落为研究对象,分析附生和浮游真菌群落组成、多样性及其维持机制,旨在揭示以下问题:1)不同水生植物附生真菌群落组成和多样性分布模式有何异同?2)浮游与附生真菌群落的多样性分布模式如何维持?本文通过对湿地浮游与附生真菌群落组成、分布格局及其影响因素的研究,以期了解湿地生态系统微生物群落多样性维持机制提供数据支持,为促进湿地功能发挥和利用植物病原真菌开展植物生物防治具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与样品采集

本文选取了山西省太原市清徐县境内的榆古桥湿地(112°23'3"E,37°36'28"N)为研究样地。该区域属于暖温带大陆季风性气候,年平均降水量390 mm~423 mm,年平均气温8.10℃~11℃。湿地面积约13.34公顷(约200亩),总长度约2 km。

本研究于2020年9月在该湿地进行取样。设置了入水口(Inlet)、中段(Middle)和出水口(Outlet)3个采样点,且每个样点均有3个重复。在每个采样点采集睡莲和苦草植株用于睡莲叶表附生真菌(NTEF)和苦草叶表附生真菌(VNEF)群落的收集,并采集水体3 L用于收集浮游真菌(WPF)群落。采集的植株样品置于无菌自封袋中,水体样品装入无菌塑料桶中。所有样品运回实验室后置于4℃冰箱中储存,一个月内完成所有的测试。

采集的水样通过 0.22 μm 的微孔滤膜 (Millipore, 津腾, 天津) 过滤 2.5 L 后, 将滤膜置于灭菌离心管中放于 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱用于浮游真菌群落的 DNA 提取, 剩余的 0.5 L 用于水体理化性质分析。将采集的植物叶片进行称重, 用无菌水洗净后放入 50 mL 无菌 EP 管中, 每克样本加入 10 mL 0.1 mol/L 磷酸钾缓冲液 ($\text{pH}=8.0$)。将样本超声洗涤 1 min, 涡旋 10 s, 此步骤重复两次。之后, 前两个步骤再重复一次。最后, 将两次洗涤液混合后过 0.22 μm 滤膜, 过滤后的滤膜置于灭菌的离心管中用液氮速冻, 转移至 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存, 用于真菌 DNA 提取。

1.2 样品理化性质分析

使用便携式多参数水质监测仪 (Aquaread AP-5000, UK) 原位测量水体理化参数, 包括 pH、溶解氧 (DO)、电导率 (EC)、铵态氮 (NH_4^+)、硝态氮 (NO_3^-) 和化学需氧量 (COD); 总磷 (TP) 含量用全自动间断化学分析仪 (Cleverchem Anna, DeChem-Tech, Germany) 测定; 总碳 (TC)、总有机碳 (TOC) 和无机碳 (IC) 含量使用 TOC 分析仪 (Shimadzu, TOC-VCPH, Japan) 测定。

1.3 样品 DNA 提取及高通量测序

根据 Fast DNA SPIN (MP Biomedicals, Solon, OH, USA) 试剂盒说明书将滤膜上微生物的 DNA 进行提取。提取后的 DNA 样品将 ITS1F (5' -CTTGGTCATAGGAGAAGAAGTAA-3') 和 ITS2R (5' -GCTGCGTTCTTCATCGC-3') 作为引物对 ITS1 基因可变区进行 PCR 扩增^[15], 并在 Illumina MiSeq PE3000 平台上进行高通量测序 (上海美吉生物医药科技有限公司)。使用 UPARSE 软件, 根据 97% 的相似度作为阈值, 从而得到 OTUs。使用 unite8.0/its_fungi 数据库比对真菌序列, 比对阈值为 70%。

1.4 数据分析

通过分子生态学统计方法分析微生物群落的多样性与结构。通过 SPSS26.0 软件中的单因素方差分析 (one-way ANOVA) 评估水体理化参数以及水生植物叶表附生和水体浮游真菌群落 α -多样性指数的组间差异, 并通过 Waller-Duncan 检验对真菌群落的相对丰度进行多重比

较; 使用主坐标分析 (Principal co-ordinates analysis, PCoA) 对不同植物叶表附生和浮游真菌群落结构进行比较; 使用冗余分析 (RDA) 探究不同环境因子对真菌群落的影响; 基于 β 最近分类群指数 (βNTI) 和基于 Bray-Curtis 的 Raup-Crick 指数 (RC_{Bray}) 值来评估确定性过程和随机过程在真菌群落构建过程中的相对贡献。 $|\beta\text{NTI}| > 2$ 时为确定性过程, 包括异质选择 ($\beta\text{NTI} > +2$) 和同质选择 ($\beta\text{NTI} < -2$)。 $|\beta\text{NTI}| < 2$ 时为随机过程, 包括扩散限制 ($|\beta\text{NTI}| < 2$ 和 $\text{RC}_{\text{Bray}} > 0.95$)、同质扩散 ($|\beta\text{NTI}| < 2$ 和 $\text{RC}_{\text{Bray}} < -0.95$) 和漂变 ($|\beta\text{NTI}| < 2$ 和 $|\text{RC}_{\text{Bray}}| \leq 0.95$)^[16]。利用共现性网络分析所有真菌群落物种间的相互关系, 为了在同一条件下比较网络, 在 MENA 平台上以 0.930 为阈值构建网络^[17]。之后, 利用 Gephi0.9.3 和 SigmaPlot14.0 对网络图和网络中节点的拓扑学参数^[18]实现可视化。最后, 通过 FUNGuild 进行所有真菌群落的功能预测。

2 结果与分析

2.1 水体理化因子

本文研究的三个样点的水体理化参数有显著差异。从入水口到出水口, pH 值不断升高, 而 EC、 NH_4^+ 、 NO_3^- 、TP、TC、TOC、IC 以及 COD 的浓度却显著下降, DO 浓度在中段达到最大 (表 1)。

2.2 真菌群落组成

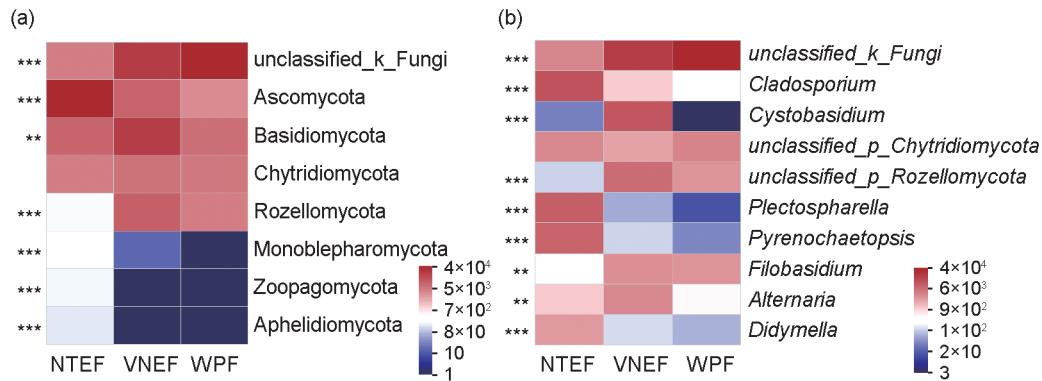
所有真菌群落隶属于 12 个门, 40 个纲, 101 个目, 226 个科, 432 个属, 705 个种, 3 006 个 OTU。本研究将相对丰度大于 1% 的分类群定义为优势类群。浮游和附生真菌群落的优势门共有 8 个, 分别是 unclassified_k_Fungi、子囊菌门 (Ascomycota)、担子菌门 (Basidiomycota)、壶菌门 (Chytridiomycota)、罗兹菌门 (Rozellomycota)、单毛壶菌门 (Monoblepharomycota)、捕虫霉门 (Zoopagomycota) 和 Aphelidiomycota 门 (图 1 (a))。优势属共有 43 个, 其中相对丰度最高的前十个优势属分别是 unclassified_k_Fungi、芽枝霉属 (Cladosporium)、囊担菌属 (Cystobasidium)、unclassified_p_Chytridiomycota、unclassified_p_Rozellomycota、小不整球壳属 (Plectosphaerella)、拟棘

表1 水体理化参数

Table1 Physicochemical parameters of water

SITE	Inlet	Middle	Outlet
pH	7.44±0.20c	7.85±0.03a	8.03±0.08a
DO/(mg·L ⁻¹)	3.45±0.14c	9.44±0.10a	7.68±0.65b
EC/(μS·cm ⁻¹)	1 352.67±1.53a	1 089.67±1.53b	969.00±3.61c
NH ₄ ⁺ /(mg·L ⁻¹)	4.73±1.70a	2.66±0.53ab	1.60±0.51b
NO ₃ ⁻ /(mg·L ⁻¹)	14.80±1.45a	10.91±1.18b	8.07±1.44c
TP/(mg·L ⁻¹)	1.76±0.09a	1.26±0.06b	0.53±0.11c
TC/(mg·L ⁻¹)	53.96±6.29a	36.39±8.74b	23.66±3.51b
TOC/(mg·L ⁻¹)	24.87±1.53a	14.95±2.27b	11.89±7.66b
IC/(mg·L ⁻¹)	29.09±7.82a	21.44±7.77ab	11.78±4.52b
COD/(mg·L ⁻¹)	98.33±8.74a	73.33±8.39b	60.67±5.51b

注:表中数值为平均值±标准差,不同小写字母代表在3个采样点差异显著($P < 0.05$)。下同。pH:酸碱度;DO:溶解氧;EC:电导率;NH₄⁺:铵态氮;NO₃⁻:硝态氮;TP:总磷;TC:总碳;TOC:总有机碳;IC:无机碳;COD:化学需氧量。



注:左侧的*表示组间差异,*表示 $0.01 < P \leq 0.05$;**表示 $0.001 < P \leq 0.01$;***表示 $P \leq 0.001$ 。

图1 真菌群落优势类群物种组成门(a)和前十个优势真菌属(b)组成

Fig. 1 Composition of dominant fungi phyla (a) and top ten dominant fungi genera (b)

壳孢属(*Pyrenochaetopsis*)、线黑粉酵母属(*Filobasidium*)、交链孢霉属(*Alternaria*)和亚隔孢壳属(*Didymella*)(图1(b))。

所有真菌群落中优势类群的相对丰度在门和属水平上均存在差异。在门水平,子囊菌门、单毛壶菌门、捕虫霉门和隐真菌门的相对丰度在睡莲附生真菌群落中最高。担子菌门和罗兹菌门在苦草附生真菌群落中最高。而分类未鉴定真菌则是在浮游真菌群落中最高。在属水平,前10个优势属中有9个优势属的相对丰度在所有真菌群落中具有显著差异。其中,芽枝霉属、小不整球壳属、拟棘壳孢属和亚隔孢壳属的相对丰度在睡莲附生真菌群落中最高。囊担菌属、*unclassified_p_Rozellomycota*、线黑粉酵母属和交链孢霉属在苦草附生真菌群落中最高。而分类未鉴定真菌在浮游真菌群落中

最高。

2.3 真菌群落的 α -多样性

浮游真菌群落的Sobs指数和Chao指数显著低于两种水生植物的附生真菌群落($P < 0.05$),而Shannon指数和Simpson指数,在所有真菌群落中并无显著差异($P > 0.05$)。其中,苦草附生真菌群落的Shannon指数略高于睡莲附生与浮游真菌群落(图2)。

2.4 真菌群落的空间分布格局及其影响因素

基于Bray-Curtis距离的PCoA分析结果可以看出,睡莲的附生真菌群落与其他二者之间具有明显的空间异质性,而苦草的附生真菌群落与浮游真菌群落在空间上部分分离(ANOSIM, $R=0.89, P < 0.01$)(图3(a))。基于RDA分析探讨不同环境因子对睡莲和苦草叶表附生真菌群落以及水体浮游真菌群落空间结构变化的影响,确

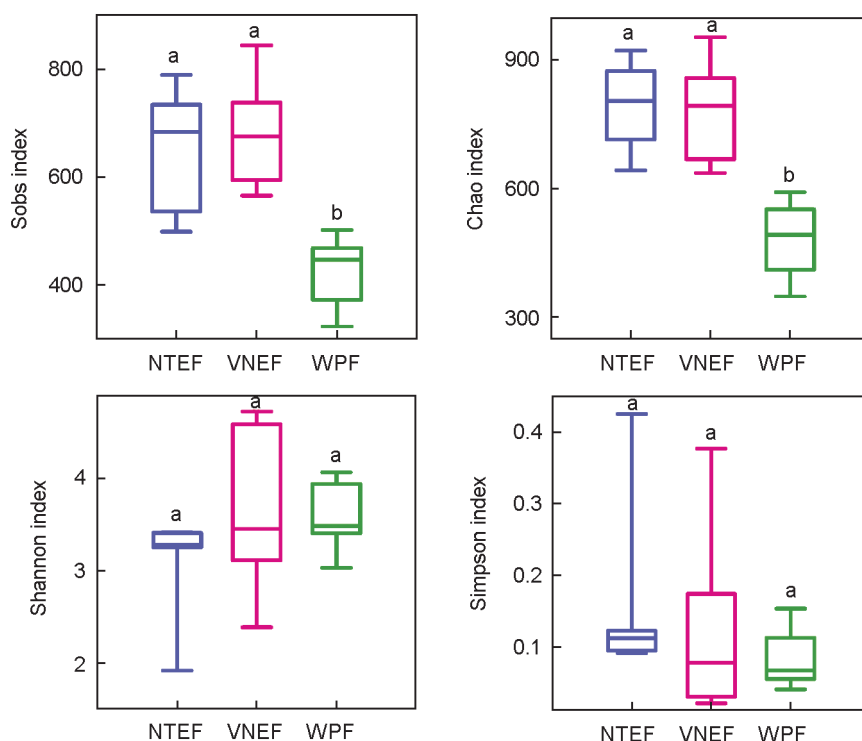
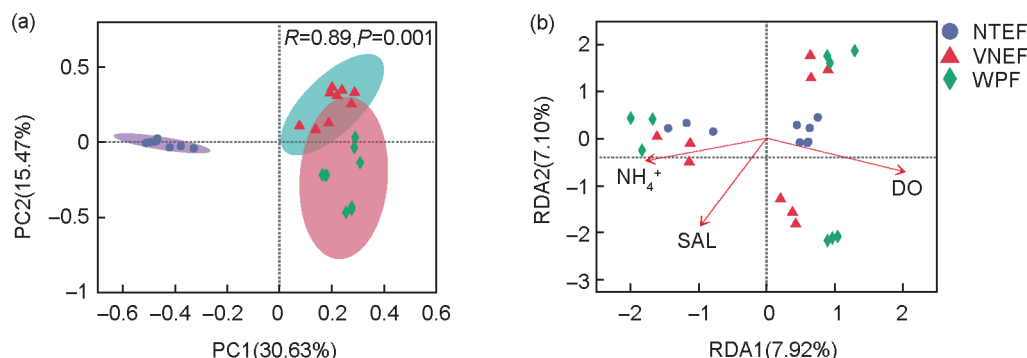
图2 睡莲、苦草附生和浮游真菌群落的 α -多样性Fig. 2 α -diversity of epiphytic on *Nymphaea tetragona* and *Vallisneria natans* and planktonic fungi communities

图3 睡莲、苦草附生和浮游真菌群落的PCoA(a)和RDA(b)分析

Fig. 3 PCoA (a) and RDA (b) analysis of epiphytic on *Nymphaea tetragona* and *Vallisneria natans* and planktonic fungi communities

定了水体 DO、SAL 和 NH_4^+ 与真菌群落空间分布存在显著的关联 ($P < 0.05$) (图 3(b))。

2.5 浮游与附生真菌群落的构建机制

为了探讨确定性过程和随机性过程在真菌群落构建过程中的相对重要性,本研究利用系统多样性零模型分析,结果发现确定性过程主导了浮游与附生真菌群落的构建过程 ($|\beta\text{NTI}| \geq 2$) (图 4(a))。其中,两种水生植物的附生真菌群落构建主要受确定性过程中的异质选择 (Variable selection) 影响,而浮游真菌群落同时受确定性过程和随机过程的影响,确定性过程中的同质选择 (Homogeneous selection)

占主导地位,另外扩散限制 (Dispersal limitation) 是随机性过程的主要形式 (图 4(b))。

2.6 浮游与附生真菌群落的共现性网络

为了研究真菌群落的共生关系,基于真菌 OTU 水平构建了真菌群落的共现性网络图 (图 5)。睡莲叶表附生真菌共现性网络包含 236 个节点及 313 条边,苦草叶表附生真菌共现性网络包含 310 个节点及 543 条边,正相关边数分别为 57.2% 和 56.4%。而在浮游真菌而共现性网络中,共有 169 个节点和 503 条边,正相关边数为 47.1%。对于附生真菌群落而言,苦草和睡莲的网络密度相同,但苦草的网络平均度和平

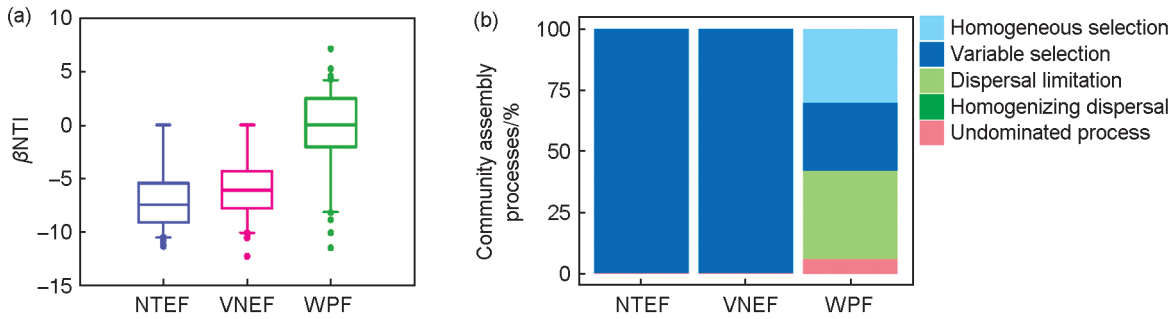
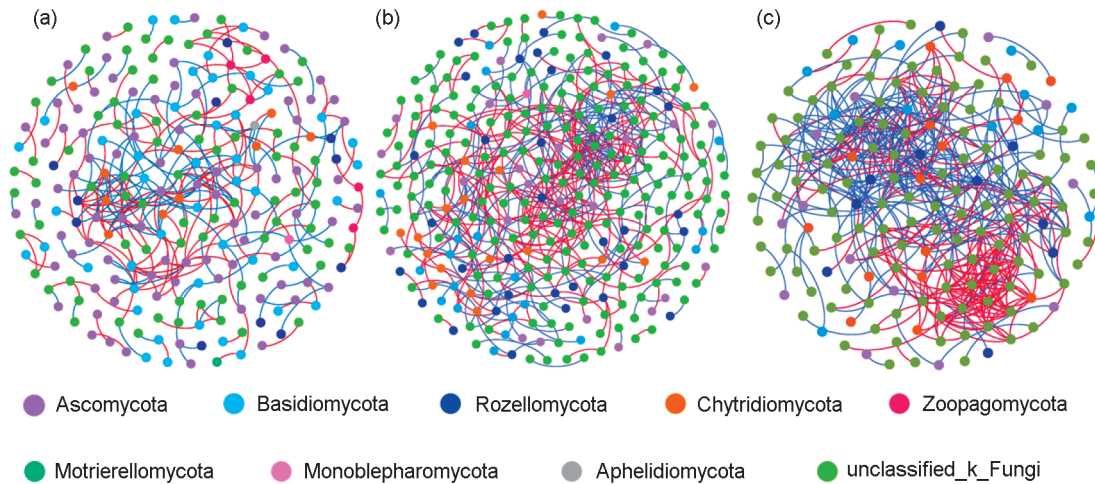


图4 睡莲、苦草附生和浮游真菌群落的构建过程

Fig. 4 Construction of epiphytic on *Nymphaea tetragona* and *Vallisneria natans* and planktonic fungi communities



注:基于OTU水平构建真菌群落的共现性网络,每个节点代表一个OTU,不同的颜色表示不同的门,节点之间的边代表两个OTU之间存在显著相关性,红色的边表示正相关,蓝色的边表示负相关。

图5 睡莲(a)、苦草(b)附生和浮游(c)真菌群落的共现性网络

Fig. 5 Co-occurrence networks of epiphytic fungi on *Nymphaea tetragona* (a) and *Vallisneria natans* (b) and planktonic fungi communities (c)

均聚类系数大于睡莲。另外,浮游真菌群落的网络平均路径长度最小,而模块化程度最大。通过进一步网络拓扑参数的分析,结果表明真菌群落中有24个OTU可以称之为关键物种,其中有10个OTU属于模块枢纽,14个OTU属于模块内关键节点。在睡莲附生真菌群落中有2个模块枢纽,分别是OTU763和OTU546。在苦草附生真菌群落中共有7个模块枢纽,包括OTU1834、OTU162、OTU445、OTU2643、OTU960、OTU870和OTU2977。而浮游真菌群落中只有1个模块枢纽是OTU2831。在苦草附生和浮游真菌群落中各有7个模块内关键节点,而睡莲附生真菌群落中没有模块内关键节点(图6)。这些模块间枢纽和模块内关键节点主要隶属于担子菌门、壶菌门和分类地位未鉴定真菌,为浮游和附生真菌群落中的关键物种。

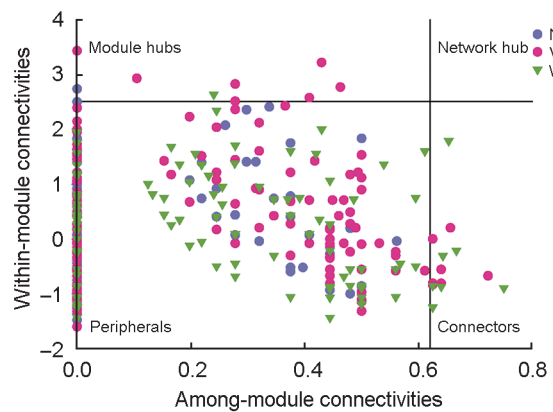


图6 睡莲、苦草附生和浮游真菌群落的拓扑学作用

Fig. 6 Topological role of epiphytic on *Nymphaea tetragona* and *Vallisneria natans* and planktonic fungi communities

2.7 功能预测

利用 FUNGuild 数据库进行 OTU 生态功能注释对两种水生植物附生真菌群落和浮游真

菌群落的功能进行预测。结果显示,真菌营养方式有3种:病理营养型(Pathotroph) OTU 占比13.2%,腐生营养型(Saprotroph) OTU 占比21.4%,共生营养型(Symbiotroph) OTU 占比7%,未分类的营养型真菌 OTU 占73.8%。在附生和浮游真菌群落中共注释到73个生态功能类群(Guild),相对丰度大于1%的功能类群有13个(图7),病理营养型主要有植物病原菌(Plant Pathogen)、动物病原菌(Animal Pathogen)、地衣寄生菌(Lichen Parasite)和真菌寄生菌(Fungi Parasite);腐生营养型主要有木质腐生菌(Wood Saprotroph)、碎屑腐生菌(Litter Saprotroph)、植物腐生菌(Plant Saprotroph)和未定义的腐生菌(Undefined Saprotroph);共生营养型主要是动物共生菌(Animal Endosymbiont)。研究发现,除未知功能的真菌外,浮游和两种植物的附生真菌群落内动物病原菌-地衣寄生菌-植物病原菌-木质腐生菌、动物病原菌-植物病原菌-未定义的腐生菌、地衣寄生菌-未定义的腐生菌以及真菌寄生菌-植物病原菌-植物腐生菌的功能类群丰度有显著差异($P<0.05$),这四种功能类群的真菌均是在睡莲叶表最多,而在苦草叶表和水体中呈下降趋势。

3 讨论

3.1 浮游和附生真菌群落的物种组成

真菌群落不仅是植物附生生物膜重要组成

部分,也是水体微生物组的重要成分之一^[19]。为了探究不同水生植物附生真菌群落物种特异性,本文研究了两种水生植物(睡莲和苦草)叶表附生与水体浮游真菌群落物种组成以及多样性的差异。研究发现两种植物叶表附生真菌群落和浮游真菌群落之间的物种组成有显著差异。真菌群落的优势门主要包括子囊菌门、担子菌门、壶菌门和罗兹菌门等,这些也是水体和水生植物中比较常见的真菌门^[20]。先前的研究表明,子囊菌和担子菌在湿地植物水葱和芦苇叶表附生真菌群落中占比最大,与本研究结果一致^[21]。其中,子囊菌门在睡莲叶表附生真菌群落中的相对丰度最高,苦草叶表附生真菌群落中担子菌门和罗兹菌门的相对丰度最大,而水体中丰度最高的却是分类地位未定义真菌。优势属(分类未鉴定真菌、芽枝霉属、囊担菌属、*unclassified_p_Chytridiomycota* 和 *unclassified_p_Rozellomycota* 等)在三个真菌群落中的变化趋势和它们隶属的门相同。有研究发现,交链格孢霉属在水葱叶表真菌群落中占绝对优势,而本研究中交链格孢霉属在苦草叶表附生真菌群落中的相对丰度比睡莲高,在浮游真菌群落中最低。这是因为交链格孢霉属绝大多数种类寄生在植物上,它与植物生长后期叶片的枯萎与死亡有密切关系^[22]。由于子囊菌门和担子菌门也是陆生真菌常见的门,因此可以推断本文研究的湿地受人为因素干扰严重,陆生

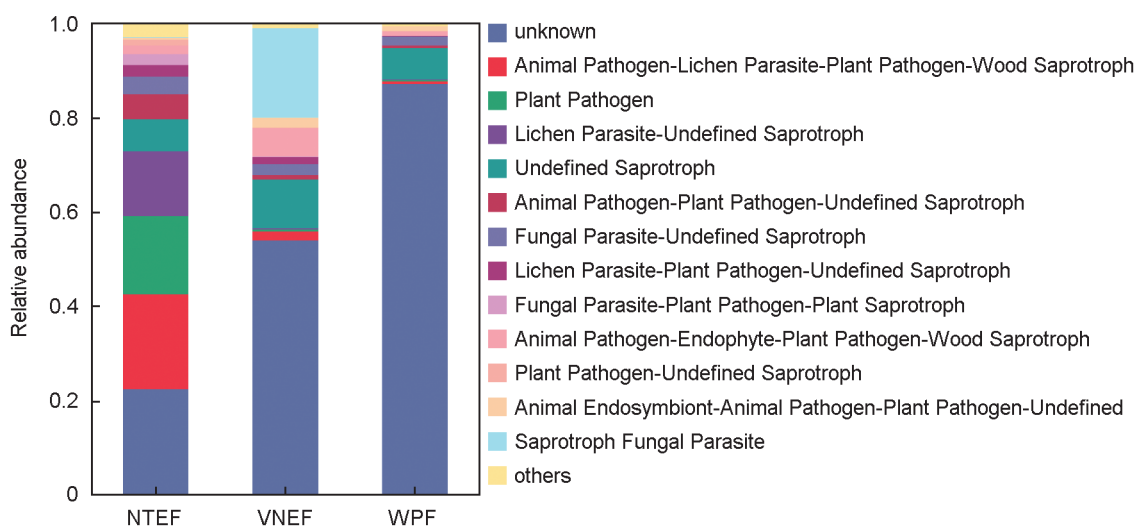


图7 睡莲、苦草附生和浮游真菌群落的功能预测分析

Fig. 7 Functional prediction of epiphytic on *Nymphaea tetragona* and *Vallisneria natans* and planktonic fungi communities

真菌被带到了水中并附着在水生植物的叶表^[23]。大多数子囊菌是腐生真菌,分解木质素和角蛋白等难降解有机物,并在营养循环中发挥关键作用^[24]。担子菌可以降解植物凋落物,并在维持生态系统平衡和促进物质循环方面发挥决定性作用^[25-26]。而壶菌门是水体中的主要真菌类群,主要参与难降解有机碳的分解^[25]。对真菌群落 α -多样性的研究结果显示,浮游真菌群落的 Sobs 和 Chao 指数显著低于睡莲和苦草附生真菌群落,而 Shannon 和 Simpson 指数在所有真菌群落之间却没有显著差异。这是由于附着在水生植物叶表的真菌群落可能大多来自水体浮游真菌群落,而在一定的条件下附生真菌也会重新进入水体成为浮游真菌,二者之间存在频繁的交流。

3.2 浮游和附生真菌群落的分布格局和影响因素

研究微生物群落的构建过程,有助于建立微生物群落的组成和生态功能之间的联系^[27-28]。本研究中,零模型很好地解释了不同生境中(睡莲、苦草叶表和水体)真菌群落的变化,结果表明确定性过程在真菌群落的构建过程中起着重要作用^[29]。在睡莲和苦草的附生真菌群落中,确定性过程中的异质选择决定了群落的构建过程。而对于浮游真菌群落,同时受到了确定性过程和随机性过程的双重影响,其贡献率分别为 57.3% 和 42.7%,确定性过程中的同质选择占主导地位,而随机性过程以扩散限制为主要形式。这与本课题组对土壤真菌群落的研究结果一致,证实了确定性过程是影响真菌群落构建过程的决定性因素。另外,异质选择在附生真菌群落中起重要作用,可能是两种植物附生真菌群落明显的空间异质性以及物种之间的互作关系决定的。而水体中不同微生物群落在代谢活性、体型和扩散能力上存在的差异和天气情况都会影响确定性过程和随机性过程在群落演替过程中的相对优势。同时,RDA 分析结果表明水体 DO、SAL 和 NH_4^+ 含量是最重要的影响因子,且对苦草真菌群落的影响最大。这可能是由于睡莲是浮水植物而苦草是沉水植物,苦草植株与水体的接触面更大,因此受水体理化因子的影响更大。

3.3 浮游和附生真菌群落的共现性网络

研究微生物共生网络可以更好地探究不同物种之间的相互作用关系,如竞争、捕食和共生等^[30]。真菌群落物种间的相互作用会影响群落的组成^[29],同时在维持生态系统功能和结构稳定方面有着至关重要的作用。本研究中,睡莲和苦草附生真菌群落的网络均是正相关大于负相关,而在浮游真菌网络中,负相关系数所占比例更大。表明协同作用在附生真菌群落中的重要性,大多数真菌通过合作来抵抗外部环境变化的干扰。另外,浮游真菌群落网络中负相关系数比例较高说明浮游真菌群落之间可能存在更多的竞争关系。苦草附生真菌群落的网络拓扑参数高于浮水植物睡莲,表明苦草叶表附生真菌群落之间的相互作用关系密切且连通性最高。这可能与苦草的生活型有密切的关系,苦草完全浸没在水体中,在水流动缓慢的湿地中与浮叶植物相比苦草叶表能富集更多的微生物。浮游真菌群落的平均路径长度最小,模块化程度最大,表明浮游真菌网络更为复杂。先前的研究表明,同一模块内的微生物可能具有相似的功能。从网络拓扑结构的角度来看,如果能够同时工作,更多的“小模块”可以使网络更加稳定^[31-32],进而证明了不同物种间的相互作用关系会对微生物群落的稳定性和构建过程产生影响。共现性网络分析中,本文通过 Z-P 图识别了睡莲、苦草叶表附生真菌群落和水体浮游真菌群落的关键类群,这些关键类群在微生物群落的组成、演替过程以及功能的发挥方面具有重要作用。其中,担子菌门、壶菌门和分类地位未鉴定真菌是关键类群。壶菌门在分解难降解的有机碳(纤维素和几丁质)方面发挥着重要作用,担子菌可以降解植物凋落物,并在维持生态系统平衡和促进物质循环方面发挥决定性作用^[24]。

3.4 浮游和附生真菌群落的功能

微生物群落的组成和结构与其功能密切相关。我们研究发现水生植物附生真菌群落和浮游真菌群落中主要是腐生菌、病原菌和未知功能类群。据报道,陆生植物的功能类群中,未知类群占比最高^[33],这与本研究结果基本一致。从营养类型来看,腐生营养型和病理营养

型是睡莲和苦草附生真菌主要的功能类群,可能与子囊菌和担子菌占主导地位有关,大多数腐生真菌可以分解木质素和角蛋白等难降解有机物,并在营养循环中发挥关键作用。同时,还可以降解植物凋落物,并在维持生态系统平衡和促进物质循环方面发挥决定性作用。植物病原真菌对植物生长发育有很大的影响,它们通过产生毒素作用于植物,导致植物发育受损和缺陷^[34]。以上结果表明在本研究区植物病原菌的大量存在可能会导致植物功能发挥受限,降低对水体污染物的净化能力。共生营养型真菌则对植株生长以及品质方面有益,睡莲叶表共生型真菌的相对丰度比苦草叶表高,说明本研究区更有益于睡莲的生长。此外,大多数真菌的功能类群属于未知类群,表明真菌未知的功能还需要不断探索。

4 结论

(1)对睡莲、苦草叶表附生真菌群落和浮游真菌群落的研究表明,浮游真菌群落的Sobs指数和Chao指数显著低于两种水生植物的附生真菌群落,而Shannon指数和Simpson指数在三者之间并无显著差异;附生真菌群落中腐生真菌和病原真菌占大多数,这些真菌是难降解有机物的主要分解者,可以降解植物凋落物,并在维持生态系统平衡、营养循环以及植物的生物防治中发挥重要作用。

(2)确定性过程中的异质选择影响了睡莲和苦草叶表附生真菌群落的分布格局,而浮游真菌群落的分布格局同时受确定性过程和随机性过程的影响,但确定性过程是主导因素。DO、SAL和NH₄⁺是影响不同植物附生和浮游真菌群落空间分布格局的主要环境因子。

参考文献:

- [1] 吕宪国. 湿地生态系统保护与管理[M]. 北京: 化学工业出版社, 2004.
LÜ X G. Protection and Management of Wetland ecosystem[M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2004.
- [2] CHASE J M. Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in more Productive Environments [J]. *Science*, 2010, **328**(5984): 1388–1391. DOI: 10.1126/science.1187820.
- [3] STEGEN J C, LIN X J, KONOPKA A E, *et al.* Stochastic and Deterministic Assembly Processes in Subsurface Microbial Communities[J]. *ISME J*, 2012, **6**(9): 1653–1664. DOI: 10.1038/ismej.2012.22.
- [4] ROSINDELL J, HUBBELL S P, ETIENNE R S. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten[J]. *Trends Ecol Evol*, 2011, **26**(7): 340–348. DOI: 10.1016/j.tree.2011.03.024.
- [5] ETIENNE R S, OLFF H. A Novel Genealogical Approach to Neutral Biodiversity Theory[J]. *Ecol Lett*, 2004, **7**(3): 170–175. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00572.x.
- [6] CHAVE J. Neutral Theory and Community Ecology[J]. *Ecol Lett*, 2004, **7**(3): 241–253. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x.
- [7] CHASE J M, MYERS J A. Disentangling the Importance of Ecological Niches from Stochastic Processes Across Scales[J]. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2011, **366** (1576): 2351–2363. DOI: 10.1098/rstb.2011.0063.
- [8] ZHOU J, DENG Y, ZHANG P, *et al.* Stochasticity, Succession, and Environmental Perturbations in a Fluidic Ecosystem[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, **111**(9): E836–E845. DOI: 10.1073/pnas.1324044111.
- [9] SHI S J, NUCCIO E, HERMAN D J, *et al.* Successional Trajectories of Rhizosphere Bacterial Communities over Consecutive Seasons[J]. *mBio*, 2015, **6**(4): e00746. DOI: 10.1128/mBio.00746-15.
- [10] LANGE M, EISENHAUER N, SIERRA C A, *et al.* Plant Diversity Increases Soil Microbial Activity and Soil Carbon Storage[J]. *Nat Commun*, 2015, **6**: 6707. DOI: 10.1038/ncomms7707.
- [11] STRECKER T, BARNARD R L, NIKLAUS P A, *et al.* Effects of Plant Diversity, Functional Group Composition, and Fertilization on Soil Microbial Properties in Experimental Grassland[J]. *PLoS One*, 2015, **10**(5): e0125678. DOI: 10.1371/journal.pone.0125678.
- [12] WURZBACHER C M, BÄRLOCHER F, GROSSART H P. Fungi in Lake Ecosystems[J]. *Aquat Microb Ecol*, 2010, **59**: 125–149. DOI: 10.3354/ame01385.
- [13] TAYLOR J D, CUNLIFFE M. Multi-year Assessment of Coastal Planktonic Fungi Reveals Environmental Drivers of Diversity and Abundance[J]. *ISME J*, 2016, **10**(9): 2118–2128. DOI: 10.1038/ismej.2016.24.
- [14] CHEN Z J, YUAN J, SUN F, *et al.* Planktonic Fungal Community Structures and Their Relationship to Water Quality in the Danjiangkou Reservoir, China[J]. *Sci Rep*, 2018, **8**: 10596. DOI: 10.1038/s41598-018-28903-y.
- [15] LIU J X, LI C, JING J H, *et al.* Ecological Patterns and Adaptability of Bacterial Communities in Alkaline Cop-

- per Mine Drainage[J]. *Water Res*, 2018, **133**: 99–109. DOI: 10.1016/j.watres.2018.01.014.
- [16] BULGARELLI D, ROTT M, SCHLAEPPI K, *et al.* Revealing Structure and Assembly Cues for *Arabidopsis* Root-inhabiting Bacterial Microbiota[J]. *Nature*, 2012, **488**(7409): 91–95. DOI: 10.1038/nature11336.
- [17] ZHOU H, GAO Y, JIA X H, *et al.* Network Analysis Reveals the Strengthening of Microbial Interaction in Biological Soil Crust Development in the Mu Us Sandy Land, Northwestern China[J]. *Soil Biol Biochem*, 2020, **144**: 107782. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107782.
- [18] SHI S J, NUCCIO E E, SHI Z J, *et al.* The Interconnected Rhizosphere: High Network Complexity Dominates Rhizosphere Assemblages[J]. *Ecol Lett*, 2016, **19**(8): 926–936. DOI: 10.1111/ele.12630.
- [19] 张松贺, 王佳阳, 牟小颖, 等. 不同水体沉水植物叶面微生物群落特征[J]. 河海大学学报(自然科学版), 2022, **50**(6): 66–74. DOI: 10.3876/j.issn.1000-1980.2022.06.009. ZHANG S H, WANG J Y, MU X Y, *et al.* Characteristics of Microbial Community on Leaf Surface of Submerged Plants in Different Water Bodies [J]. *J Hohai Univ Nat Sci*, 2022, **50**(6): 66–74. DOI: 10.3876/j.issn.1000-1980.2022.06.009.
- [20] 商潘路, 陈胜男, 黄廷林, 等. 深水型水库热分层诱导水质及真菌种群结构垂向演替[J]. 环境科学, 2018, **39**(3): 1141–1150. DOI: 10.13227/j.hjxk.201706291. SHANG P L, CHEN S N, HUANG T L, *et al.* Vertical Distribution of Fungal Community Composition and Water Quality During the Deep Reservoir Thermal Stratification[J]. *Environ Sci*, 2018, **39**(3): 1141–1150. DOI: 10.13227/j.hjxk.201706291.
- [21] 展鹏飞, 李晖, 刘耘硕, 等. 湿地植物水葱叶围真菌群落动态特征[J]. 生态学杂志, 2019, **38**(6): 1800–1809. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201906.006. ZHAN P F, LI H, LIU Y S, *et al.* Dynamics of Phyllospheric Fungal Community in a Wetland Plant, *Schoenoplectus tabernaemontani*[J]. *Chin J Ecol*, 2019, **38**(6): 1800–1809. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201906.006.
- [22] ALY A H, DEBBAB A, PROKSCH P. Fungal Endophytes: Unique Plant Inhabitants with Great Promises[J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2011, **90**(6): 1829–1845. DOI: 10.1007/s00253-011-3270-y.
- [23] KHOMICH M, DAVEY M L, KAUSERUD H, *et al.* Fungal Communities in Scandinavian Lakes Along a Longitudinal Gradient[J]. *Fungal Ecol*, 2017, **27**: 36–46. DOI: 10.1016/j.funeco.2017.01.008.
- [24] BEIMFORDE C, FELDBERG K, NYLINDER S, *et al.* Lineages: Combining Fossil and Molecular Data[J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2014, **78**: 386–398. DOI: 10.1016/j.ympev.2014.04.024.
- [25] XU J, ZHANG Y Z, ZHANG P F, *et al.* The Structure and Function of the Global Citrus Rhizosphere Microbiome[J]. *Nat Commun*, 2018, **9**: 4894. DOI: 10.1038/s41467-018-07343-2.
- [26] BERGELSON J, MITTELSTRASS J, HORTON M W. Characterizing both Bacteria and Fungi Improves Understanding of the *Arabidopsis* Root Microbiome[J]. *Sci Rep*, 2019, **9**(1): 24. DOI: 10.1038/s41598-018-37208-z.
- [27] GRAHAM E B, CRUMP A R, RESCH C T, *et al.* Coupling Spatiotemporal Community Assembly Processes to Changes in Microbial Metabolism[J]. *Front Microbiol*, 2016, **7**: 1949. DOI: 10.3389/fmicb.2016.01949.
- [28] 杨梓琪, 程晓钰, 王红梅, 等. 桂林罗汉肚洞细菌群落的环境驱动机制及群落构建过程[J]. 微生物学报, 2021, **61**(12): 4118–4136. DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20210328. YANG Z Q, CHENG X Y, WANG H M, *et al.* Environmental Driving Mechanisms and Community Assembly Process of Bacterial Communities in the Luohandu Cave, Guilin, Guangxi Province, China[J]. *Acta Microbiol Sin*, 2021, **61**(12): 4118–4136. DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20210328.
- [29] CHEN W D, REN K X, ISABWE A, *et al.* Stochastic Processes Shape Microeukaryotic Community Assembly in a Subtropical River Across Wet and Dry Seasons [J]. *Microbiome*, 2019, **7**(1): 138. DOI: 10.1186/s40168-019-0749-8.
- [30] ZOU K S, WANG R L, XU S N, *et al.* Changes in Protist Communities in Drainages Across the Pearl River Delta Under Anthropogenic Influence[J]. *Water Res*, 2021, **200**: 117294. DOI: 10.1016/j.watres.2021.117294.
- [31] DENG Y, JIANG Y H, YANG Y F, *et al.* Molecular Ecological Network Analyses[J]. *BMC Bioinformatics*, 2012, **13**: 113. DOI: 10.1186/1471-2105-13-113.
- [32] ZHANG B, NING D, YANG Y, *et al.* Biodegradability of Wastewater Determines Microbial Assembly Mechanisms in Full-scale Wastewater Treatment Plants[J]. *Water Res*, 2020, **169**: 115276. DOI: 10.1016/j.watres.2019.115276.
- [33] NGUYEN N H, SONG Z W, BATES S T, *et al.* FUNGuild: An Open Annotation Tool for Parsing Fungal Community Datasets by Ecological Guild[J]. *Fungal Ecol*, 2016, **20**: 241–248. DOI: 10.1016/j.funeco.2015.06.006.
- [34] DE SOUZA A R C, BALDONI D B, LIMA J, *et al.* Selection, Isolation, and Identification of Fungi for Bioherbicide Production[J]. *Braz J Microbiol*, 2017, **48**(1): 101–108. DOI: 10.1016/j.bjm.2016.09.004.