

DOI: 10.11686/cyxb2020268

http://cyxb.magtech.com.cn

李聪聪, 周亚星, 谷强, 等. 三江源区典型高寒草地丛枝菌根真菌多样性及构建机制. 草业学报, 2021, 30(1): 46-58.

LI Cong-cong, ZHOU Ya-xing, GU Qiang, et al. The species diversity and community assembly of arbuscular mycorrhizal fungi in typical alpine grassland in Sanjiangyuan region. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30(1): 46-58.

## 三江源区典型高寒草地丛枝菌根真菌多样性及构建机制

李聪聪<sup>1</sup>, 周亚星<sup>1</sup>, 谷强<sup>2</sup>, 杨明新<sup>2</sup>, 朱传鲁<sup>3</sup>, 彭子原<sup>3</sup>, 薛凯<sup>4</sup>, 赵新全<sup>5</sup>, 王艳芬<sup>3</sup>, 纪宝明<sup>1</sup>, 张静<sup>1\*</sup>

(1. 北京林业大学草业与草原学院, 北京 100083; 2. 中国地质调查局西宁自然资源综合调查中心(原武警黄金第六支队), 青海 西宁 810021; 3. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049; 4. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049; 5. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008)

**摘要:**为探究三江源地区典型高寒草地生态系统中丛枝菌根(AM)真菌群落变化的关键驱动过程,以三江源国家公园高寒荒漠、高寒草原、高寒草甸和高寒湿地4种典型草地生态系统为研究对象,基于Illumina-Miseq高通量测序手段,通过分析不同生态系统中AM真菌群落的物种及谱系组成,并结合群落谱系分析方法,探明影响AM真菌群落组成的各种因素,推断出AM真菌群落的构建机制及关键生态过程。结果表明:1)4种草地类型AM真菌多样性和群落结构存在明显差异,高寒荒漠、高寒草甸、高寒湿地的优势属均为球囊霉属(*Glomus*),高寒草原的优势属则为多样孢囊霉属(*Diversispora*)。2)高寒湿地AM真菌的OTU丰富度和谱系多样性指数均显著低于其他3种草地类型。3)植物群落组成、土壤含水量和有效N:P是影响AM真菌群落组成的主要因子,其中土壤含水量是AM真菌群落物种组成的首要决定因素,而植物群落组成是决定AM真菌群落谱系组成的关键因子。4)4种草地类型的AM真菌群落谱系结构均为聚集模式,在高寒荒漠,AM真菌群落构建由随机过程决定,而在高寒草原、高寒草甸和高寒湿地,AM真菌群落受随机过程以及微弱的环境选择作用主导。

**关键词:**高寒草地生态系统;丛枝菌根真菌;谱系结构;群落构建

## The species diversity and community assembly of arbuscular mycorrhizal fungi in typical alpine grassland in Sanjiangyuan region

LI Cong-cong<sup>1</sup>, ZHOU Ya-xing<sup>1</sup>, GU Qiang<sup>2</sup>, YANG Ming-xin<sup>2</sup>, ZHU Chuan-lu<sup>3</sup>, PENG Zi-yuan<sup>3</sup>, XUE Kai<sup>4</sup>, ZHAO Xin-quan<sup>5</sup>, WANG Yan-fen<sup>3</sup>, JI Bao-ming<sup>1</sup>, ZHANG Jing<sup>1\*</sup>

1. School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Xining Natural Resources Comprehensive Survey Center (The Former No. 6 Gold Geological Party of PAP), China Geological Survey, Xining 810021, China; 3. College of Life Science, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 5. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

**Abstract:** This study investigated the key processes driving arbuscular mycorrhizal (AM) fungal community changes in typical alpine grassland ecosystems, by systematically measuring AM fungal diversity and community composition in four typical grassland ecosystems of Sanjiangyuan National Park, based on the Illumina-Miseq high-throughput

收稿日期:2020-06-15;改回日期:2020-07-21

基金项目:科技部重点研发项目(2016YFC0501802),国家自然科学基金青年基金项目(31800380)和第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0304)资助。

作者简介:李聪聪(1995-),女,山西临汾人,在读硕士。E-mail: congcong11995@163.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhangjing\_2019@bjfu.edu.cn

sequencing method. The ecosystems evaluated were: Alpine desert, alpine steppe, alpine meadow and alpine wetland. Ecological processes structuring the fungal communities were inferred according to phylogenetic patterns and species abundance distributions in different ecosystems. It was found that: 1) The dominant genus in alpine desert, alpine meadow and alpine wetland was *Glomus*, while the dominant genus in alpine steppe was *Diversispora*. 2) The OTU richness and phylogenetic diversity index of AM fungi in alpine wetland were significantly lower than those of the other three grassland ecosystem types. 3) There were significant differences in species composition and phylogenetic composition of AM fungal communities among different grassland types. Plant community composition, soil water content, and available N:P were the main factors affecting the composition of the AM fungal community. Soil water content was the primary determinant of the species composition of the AM fungal community, and plant community composition was a key factor in determining the phylogenetic composition of the AM fungal community. 4) AM fungal communities were all phylogenetically clustered in the four grassland types. The phylogenetic structure of AM fungal communities in the different grassland types are clustered. In alpine deserts, AM fungal community assembly is determined by stochastic processes, while in alpine grasslands, alpine meadows and alpine wetlands, AM fungal community assemblage are determined by stochastic processes and weak responses to environmental filtering.

**Key words:** alpine grassland ecosystem; arbuscular mycorrhizal (AM) fungi; phylogenetic structure; community assembly

揭示驱动群落构建的生态过程一直是生态学研究的核心问题之一<sup>[1]</sup>。生态位理论强调确定性过程的重要性,包括环境过滤和生物过滤,而中性理论则认为群落的构建主要是由随机过程或扩散限制决定的<sup>[2-3]</sup>。尽管这两种理论存在明显不同,但已被广泛用于解释生物群落多样性及其维持机制<sup>[4]</sup>。近年来,有关驱动微生物群落构建生态过程的研究备受关注,许多研究注重于解析不同生态过程对微生物群落空间格局的重要性,有的研究认为环境因素对微生物群落分布的影响大于随机过程<sup>[5-6]</sup>,也有研究认为扩散作用等随机过程对微生物群落构建起决定性作用<sup>[7]</sup>,越来越多的生态学家则认为自然条件下的微生物群落组成是扩散限制、环境过滤和物种相互作用的结果<sup>[4,8-9]</sup>,即由确定性过程和随机过程共同决定。目前有关生物群落构建机制缺乏一致性结论<sup>[10]</sup>,这将影响人们对生态系统稳定性与动态变化的认知。

土壤生物类群复杂多样,包括细菌、真菌、古菌及线虫等,它们作为生态系统的重要组分,在生物地球化学循环中发挥着非常重要的作用<sup>[11]</sup>。在所有的微生物中,丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌是一类重要的内生菌根类真菌,能与大约80%以上的陆生维管植物形成共生关系,是自然界中分布最广、功能最重要的一类菌根真菌<sup>[12-14]</sup>。AM真菌是植物专性营养共生菌,宿主植物为其提供生存所需的碳水化合物,作为回报,它们则帮助宿主从土壤中获取N、P等矿物质营养和水分,提高植物抗逆性<sup>[15-16]</sup>。此外,AM真菌还能调节植物种内之间的竞争关系<sup>[17]</sup>、促进生态系统演替<sup>[18]</sup>、稳定土壤结构<sup>[19]</sup>、提高植物生产力以及增加土壤碳固持<sup>[20]</sup>等。因此,AM真菌物种多样性及功能多样性已成为衡量生态系统可持续性的一项重要指标<sup>[16,21-22]</sup>,成为当今菌根学研究关注的一个重点。AM真菌的生态功能很大程度上依赖于其物种组成,因此,理解AM真菌群落的构建机制对于预测AM真菌在自然界中的生态功能十分重要。已有研究表明,确定性因素在AM真菌群落构建中起关键作用,如土壤养分可利用性<sup>[23]</sup>、光照强度<sup>[24]</sup>、降水<sup>[25]</sup>、pH<sup>[26]</sup>以及宿主植物<sup>[27]</sup>。然而,也有研究表明随机过程,如扩散限制<sup>[26,28]</sup>对AM真菌群落组成具有重要的影响。但是以上这些研究忽略了物种间亲缘关系对AM真菌群落构建的影响。广泛应用于植物群落研究的谱系分析技术,不仅为研究AM真菌群落构建提供了新思路,也强调了亲缘关系在群落构建中的重要性,为推断不同生态过程在驱动AM真菌群落构建中的重要性提供了新方法。

青藏高原是我国重要的生态安全屏障和重要的草地畜牧业生产基地,其主要的高寒草地生态系统约占整个青藏高原总面积的66%<sup>[29-31]</sup>,主要包括高寒草甸、草原、荒漠和湿地。该地区最典型的生境特征为高海拔、日照多、气温低、日较差大、强辐射、生长季节短等,是陆地生态系统中典型的极端胁迫生境之一<sup>[32-36]</sup>。虽然生境条件恶劣,但是该地区生物资源丰富,这些生物的生存策略和维持机制已经成为生态学界最热门的问题之一<sup>[36-37]</sup>。作

为对植物生长发育和土壤环境保护具有重要作用的一类有益微生物,AM真菌在青藏高原地区的分布格局及驱动机制已得到广泛研究<sup>[25, 38-39]</sup>,然而这些研究仍停留在描述性阶段,很少涉及机理探求。

本研究以三江源国家公园高寒荒漠、高寒草原、高寒草甸和高寒湿地4种典型草地生态系统为研究对象,通过分析不同生态系统中AM真菌群落的物种及谱系组成,并结合群落谱系分析方法,探究高寒草地生态系统中AM真菌群落变化的关键驱动过程,以探明影响AM真菌群落组成的各种因素以及预测生态系统的可持续性。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

本研究区域位于三江源国家公园,地处青藏高原腹地,是长江、黄河、澜沧江的发源地,素有“中华水塔”、“亚洲水塔”之称。该区域属于典型的高原大陆性气候,表现为冷热两季交替,干湿两季分明,年温差小,日温差大,日照时间长,辐射强烈,无四季区分的气候特征。牧草生长期不足3个月,无绝对无霜期。三江源国家公园地处青藏高原高寒草甸区向高寒荒漠区的过渡区,从东南向西北分布着高山灌丛、高寒草甸、高寒草原、高寒荒漠以及沼泽湿地组成的高寒生态系统。土壤质地粗,以高山草甸土为主。

### 1.2 采样地点及方法

2017年8月,本研究选择高寒荒漠、草原、草甸和湿地4种典型草地生态系统分别进行取样,其中高寒草甸(34°59'45" N, 94°29'42" E, 4370 m)和高寒湿地(34°59'36" N, 94°29'20" E, 4370 m)位于曲麻河乡附近,优势植物分别为小嵩草(*Kobresia humilis*)和藏嵩草(*Kobresia tibetica*)。高寒草原(35°01'14" N, 97°18'57" E, 4309 m)采样点位于玛多县,优势植物为紫花针茅(*Stipa purpurea*)。高寒荒漠(35°27'36" N, 93°28'36" E, 4460 m)采样点位于治多县可可西里自然保护区。在高寒荒漠、草原和草甸3个采样点,分别采用“十”字样线法,每隔10 m设点,间隔采集13个点。基于草地群落空间异质性特征分析,在高寒湿地每隔10 m设点,间隔采集了10个点。在每个点设置1 m×1 m的样方,对植被组成、盖度和高度等进行调查统计,同时采集0~10 cm表层土壤,过2 mm筛后分别风干和冷冻保存。

### 1.3 土壤理化指标测定

土壤pH值用1:2.5(w/v)的土水比,复合玻璃电极检测<sup>[40]</sup>。采用烘干法测定土壤含水量(soil water content, SWC)<sup>[40]</sup>。采用外加热重铬酸钾容量法<sup>[41]</sup>测定土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)含量,采用凯氏定氮法<sup>[42]</sup>测定土壤全氮(soil total nitrogen, TN)。土壤可溶性有机碳(soil dissolved organic carbon, DOC)的测定则采用冷水浸提法(土水比为1:5,震荡过夜),用TOC分析仪(Liqui TOC II; Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, 德国)进行测定<sup>[40]</sup>。NaHCO<sub>3</sub>浸提-钼锑抗比色法测土壤有效磷(soil available phosphorus, AP)<sup>[43]</sup>含量。NO<sub>3</sub>-N和NH<sub>4</sub>-N的测定采用2 mol·L<sup>-1</sup> KCl浸提后经流动分析仪(TRAACS 2000)进行测定<sup>[40]</sup>,其中土壤有效氮(soil available nitrogen, AN)为NO<sub>3</sub>-N和NH<sub>4</sub>-N之和。

### 1.4 AM真菌群落的分子分析

每个样品称取0.5 g冻存的鲜土,采用MoBio Power Soil®DNA Isolation试剂盒提取土壤总DNA。初提DNA用ddH<sub>2</sub>O稀释10倍后用作巢式PCR扩增的模板。第一轮PCR的引物为GeoA2-AML2,采用25 μL反应体系,其中包括模板2 μL,引物各1 μL(10 μmol·L<sup>-1</sup>),按照Taq PCR Kit(Tiagen Biotech)说明书进行PCR反应。扩增程序为:94 °C 3 min, 30×(94 °C 30 s, 48 °C 1 min, 72 °C 3 min), 72 °C 10 min。第一次PCR产物稀释100倍之后作为第二次PCR的模板,引物采用AMV4.5NF-AMDGR,采用50 μL反应体系。扩增程序为:94 °C 3 min, 35×(94 °C 45 s, 53 °C 45 s, 72 °C 45 s), 72 °C 10 min。两次产物均采用1.0%琼脂糖凝胶电泳检测。PCR产物经纯化后进行Illumina-Miseq高通量测序。

对于得到的双端序列数据,首先利用FastQC软件对序列的数量和质量进行评价,然后利用Perl脚本进行前期质量控制,去掉3'端低质量碱基以及含N的reads,滑窗50平均质量低于20且长度小于200 bp的reads。利用Flash将两端reads进行拼接,overlap最小长度设为20 bp,最大为250 bp,overlap区允许最大错配率为0.1。随后对raw tags进行过滤,条件为去掉平均质量小于25的序列,barcode允许错配最大为0,最大引物错配数为0,片段

大小过滤在200和300 bp之间。按照97%相似性对拼接过滤后的 clean tags 进行聚类,同时去除 singleton OTU (operational taxonomic unit) 和嵌合体。将挑选出的代表序列参考 NCBI 和 MaarjAM 在线数据库进行比对,条件设置为 >97% similarity, >90% coverage 和 >200 BLAST score value,对每个 OTU 进行物种注释。为进一步确定序列的分类,本试验基于 N-J (neighbor joining) 系统发育树的拓扑学结构,确保每条代表序列都能够被划分至相应的科和属。本研究所获得的代表序列提交至 GenBank 中保存 BioProject (ID: PRJNA630556)。

### 1.5 数据统计与分析

AM 真菌  $\alpha$  多样性通过计算 97% 序列相似性水平的 OTU 数 (丰富度)、Shannon-Wiener 指数和 Faith 谱系多样性指数 (phylogenetic diversity, PD) 来表征。利用单因素方差分析和 Tukey's honestly 显著差异检验 ( $P < 0.05$ ) 分析不同草地类型间 AM 真菌  $\alpha$  多样性的差异。AM 真菌  $\alpha$  多样性指数与环境因子的相关性利用 Pearson 相关进行检验。利用非度量多维尺度分析 (non-metric multidimensional scaling analysis, NMDS) 对植物群落和 AM 真菌群落进行排序分析,计算两两草地类型间群落组成的 Bray-Curtis 相异性指数,组间群落组成的差异性用非参数的多元方差分析 (permutational multivariate analysis of variance, PerMANOVA) 来进行比较。

AM 真菌的谱系结构利用 R 语言 picante 包完成。评估一个群落的谱系结构与零假设的群落 (及理论上完全由随机过程构建的群落) 是否显著不同,本研究基于最近种间平均进化距离 (mean nearest taxon distance, MNTD),利用 "ses. mntd" 函数计算了净最近种间亲缘关系指数 (nearest taxon index, NTI)<sup>[44]</sup>。通过 NTI 值可以推断随机过程和基于生态位机制的生态过程在驱动群落装配中的相对重要性。一般而言,当基于所有群落样本 NTI 值的平均值显著 >0,表明群落在谱系结构上为聚集,<0 为谱系发散,而与 0 无显著差异则表明群落谱系结构是随机的。NTI 值和 0 期望值之间的显著差异是由双尾单样本  $t$  检验 (one-sample  $t$  test) 在 95% 的置信水平上确定的。为表征 AM 真菌群落的演替,本研究基于  $\beta$ MNTD 计算了  $\beta$ NTI,当  $\beta$ NTI < -2 或 > +2 时,表示试验群落与零模型间存在显著差异,确定性过程 (同质性选择及异质性选择) 是推动群落演替的主导因素;反之,  $|\beta$ NTI| < 2 时,试验群落与零模型间无显著差异,随机扩散 (同质性扩散及扩散限制) 以及漂移、多样化是推动群落演替的主导因素<sup>[44-45]</sup>。

AM 真菌群落与植物和土壤环境因子之间的相关性通过 Mantel test 确定。本研究利用方差分解分析 (variation partition analysis, VPA) 来评估不同草地类型间植物和土壤环境变量对 AM 真菌群落构成影响的相对贡献,其中,用于方差分解分析只能是通过因子预选 (冗余分析 redundancy analysis) 被证明与 AM 真菌群落相关的因子。最后,本研究通过 Amos 5.0 构建结构方程模型用以分析草地类型如何直接或间接地影响 AM 真菌群落组成,其中植物群落和 AM 真菌群落组成采用相应的 PCA 一轴上的得分值来表征。该模型拟合度的参考标准是:  $\chi^2/df < 2, P > 0.05$ ; 近似误差均方根 (root mean square error of approximation, RMSEA) < 0.05; 拟合优度指数 (goodness of fit index, GFI) > 0.99<sup>[46]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 植物和土壤环境因子的变异性

在4种草地类型之间,除土壤 pH 之外,其他环境因子均表现出较强的变异性,其中土壤有机碳含量 (SOC)、土壤含水量 (SWC)、土壤全氮 (TN)、有效氮 (AN) 含量和土壤有效氮磷比 (N:P) 变异性均在 60% 以上,其次是有效磷 (AP)、可溶性有机碳 (DOC)、全磷 (TP) 含量以及植物丰富度的变异性也都在 20% 以上 (表 1)。NMDS 排序分析表明,不同草地类型间植物群落组成均存在显著差异 ( $F=31.74, P=0.001$ ;图 1)。

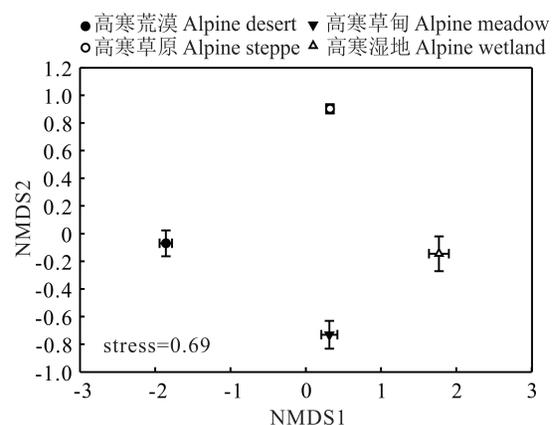


图 1 不同草地类型间植物群落组成的 NMDS 排序

Fig. 1 NMDS ordination of plant community composition (Bray-Curtis distance) among different grassland types

表1 植物和土壤环境因子的变异性

Table 1 Variability of plant and soil environmental factors

变量 Variables	高寒荒漠 Alpine desert	高寒草原 Alpine steppe	高寒草甸 Alpine meadow	高寒湿地 Alpine wetland	变异系数 Coefficient of variation (CV, %)
植物丰富度 Plant richness	8.54±0.45ab	7.92±0.21bc	9.54±0.65a	6.78±0.78c	24
香农-威纳指数 Shannon-Wiener index	1.93±0.05a	1.89±0.03a	2.06±0.09a	1.65±0.11b	14
土壤含水量 SWC (%)	4.39±0.44d	14.06±0.38c	22.60±1.03b	37.30±2.82a	68
土壤 pH Soil pH	8.88±0.02a	8.18±0.02b	8.07±0.05b	8.19±0.09b	4
土壤有机碳 SOC (g·kg <sup>-1</sup> )	5.83±0.85c	27.68±5.10b	58.75±3.55a	53.19±5.51a	73
可溶性有机碳 DOC (mg·kg <sup>-1</sup> )	68.04±1.63c	119.51±6.46b	160.34±5.16a	156.45±4.17a	33
土壤全氮 TN (g·kg <sup>-1</sup> )	0.75±0.07c	2.84±0.46b	5.00±0.35a	5.28±0.43a	66
土壤全磷 TP (g·kg <sup>-1</sup> )	0.25±0.01b	0.51±0.02a	0.51±0.02a	0.49±0.03a	29
土壤有效氮 AN (mg·kg <sup>-1</sup> )	11.48±0.50c	58.84±2.12b	78.15±5.22a	73.57±11.68a	60
土壤有效磷 AP (mg·kg <sup>-1</sup> )	2.62±0.46c	6.39±0.44b	8.80±0.42a	5.80±0.90b	49
有效氮磷比 N:P	5.34±0.57b	9.63±0.59b	9.04±0.66b	14.99±3.65a	63

注: 同行不同小写字母表示不同草地类型间差异显著 ( $P<0.05$ )。下同。

Note: Different lowercase letters in same row show the significant differences among different alpine grassland ecosystems ( $P<0.05$ ). The same below.

## 2.2 AM真菌多样性及群落组成

本研究共检测到379个AM真菌OTU,分别归属于10个属,其中优势属为球囊霉属(*Glomus*)<sup>[47]</sup>,占所有序列数的44.08%,其次是多样孢囊霉属(*Diversispora*) (26.37%)和近明球囊霉属(*Claroideoglomus*) (25.12%)。AM真菌各属的相对丰度在4种草地类型间存在明显差异(图2A),其中球囊霉属在高寒荒漠、高寒草甸和高寒湿地的相对丰度均显著高于高寒草原,而多样孢囊霉属在高寒草原的相对丰度则显著高于另外3种草地类型,高寒荒漠近明球囊霉属的相对丰度则显著低于另外3种草地类型(图2B)。

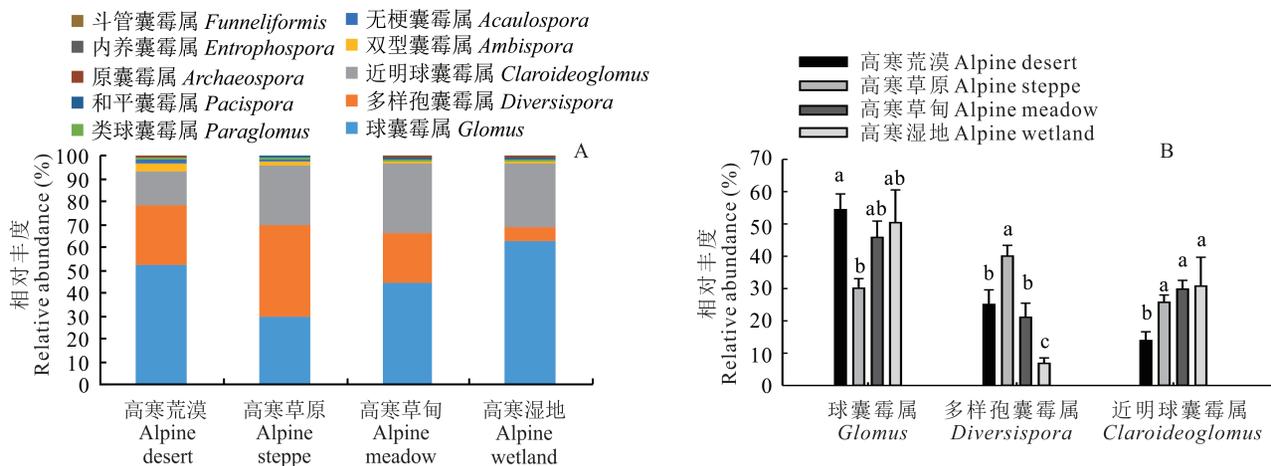
图2 AM真菌属水平上在各草地类型的相对丰度<sup>[48]</sup>

Fig. 2 Relative abundance of AM fungi in various grassland types at the level of genus

不同小写字母表示不同草地类型间差异显著 ( $P<0.05$ )。Different lowercase letters show the significant differences among different alpine grassland ecosystems ( $P<0.05$ ).

高寒湿地AM真菌的OTU丰富度和谱系多样性指数均显著低于其他3种草地类型, Shannon-Wiener指数在4种草地类型间则无显著差异(表2)。与NMDS排序分析结果一致(图3),非参数的多元方差分析(PerMANOVA)表明AM真菌群落物种组成( $F=5.61, P=0.001$ )和谱系组成( $F=4.69, P=0.001$ )在不同草地类型间均存在显著差异(表3)。

表 2 不同草地类型间 AM 真菌  $\alpha$  多样性指数的差异

Table 2 Differences in  $\alpha$  diversity index of AM fungi among different grassland types

变量 Variables	高寒荒漠 Alpine desert	高寒草原 Alpine steppe	高寒草甸 Alpine meadow	高寒湿地 Alpine wetland
OTU 丰富度 OTU richness	322.54 ± 8.87b	333.85 ± 9.88b	343.00 ± 4.84b	188.78 ± 29.57a
香农-威纳指数 Shannon-Wiener index	3.23 ± 0.09a	3.29 ± 0.06a	3.37 ± 0.10a	3.09 ± 0.30a
PD 指数 Phylogenetic diversity index	6.38 ± 0.14a	6.47 ± 0.15a	6.66 ± 0.06a	4.26 ± 0.47b

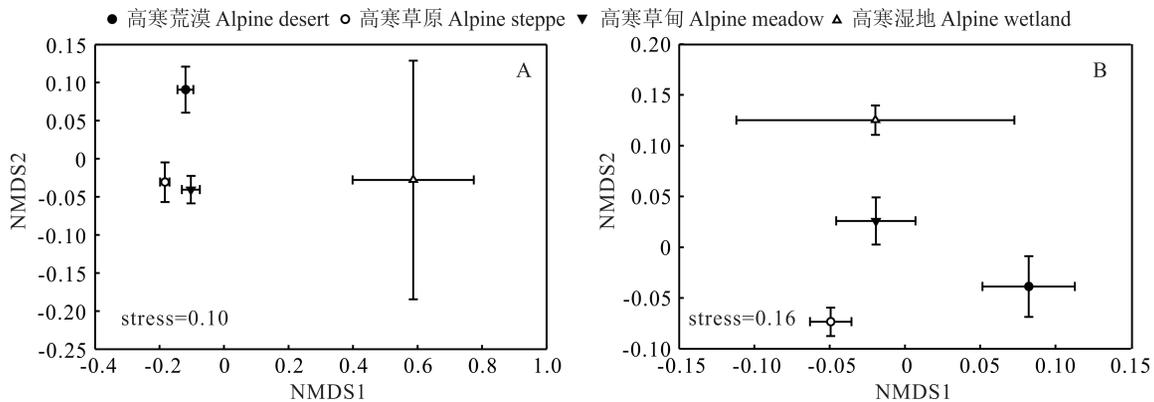


图 3 AM 真菌群落 (A) 物种组成 (Bray-Curtis distance) 和 (B) 谱系组成 (Weighted-UniFrac) 的 NMDS 排序

Fig. 3 NMDS ordination of AM fungal community (A) species composition (Bray-Curtis distance) and (B) phylogenetic composition (Weighted-UniFrac)

谱系分析结果显示 (图 4),  $NTI^{[48]}$  (最近亲缘指数) 在 4 种草地类型内均显著为正, 表明在三江源地区典型高寒草地生态系统中, AM 真菌群落高度聚集。高寒荒漠的  $\beta NTI$  均在 -2 和 +2 之间, 而在高寒草原、高寒草甸和高寒湿地生态系统中, 尽管大部分  $\beta NTI$  仍在 -2 和 +2 之间, 但是在高寒草原 (8.97%),  $\beta NTI > 2$  的比例增加, 而在高寒草甸 (29.49%) 和高寒湿地 (22.22%),  $\beta NTI < -2$  的比例增加。

### 2.3 AM 真菌群落构成的影响因素

相关分析显示 (表 4), AM 真菌 OTU 丰富度、香农-威纳指数以及谱系多样性指数均与土壤有效 N:P

表 3 不同草地类型间 AM 真菌群落组成的 PerMANOVA 分析<sup>[48]</sup>

Table 3 PerMANOVA analysis of AM fungal community composition among different grassland types

类型 Type	F	P
高寒荒漠/高寒草原 Alpine desert/alpine steppe	4.89	0.001
高寒荒漠/高寒草甸 Alpine desert/alpine meadow	3.87	0.001
高寒荒漠/高寒湿地 Alpine desert/alpine wetland	7.03	0.001
高寒草原/高寒草甸 Alpine steppe/alpine meadow	3.00	0.002
高寒草原/高寒湿地 Alpine steppe/alpine wetland	8.11	0.001
高寒草甸/高寒湿地 Alpine meadow/alpine wetland	5.67	0.001

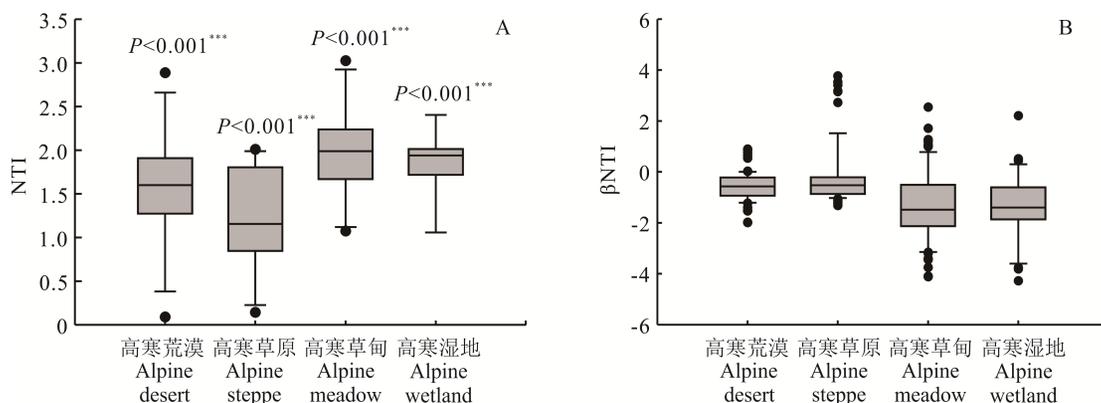


图 4 不同草地类型 AM 真菌群落的 NTI 和  $\beta NTI$

Fig. 4 NTI and  $\beta NTI$  of AM fungal communities in different grassland types

存在显著的负相关关系,OTU丰富度和谱系多样性指数均与植物多样性(丰富度、香农-威纳指数)呈显著正相关,而与土壤含水量呈显著负相关。Mantel test分析结果显示(表5),AM真菌群落物种和谱系组成与土壤含水量的相关性最高,其次是土壤有效N:P。植物多样性与AM真菌物种组成显著相关,与AM真菌群落谱系组成无显著相关关系。方差分解结果显示,地上植物群落组成、土壤含水量以及土壤有效N:P能够解释14%的AM真菌群落物种组成(图5A)和31%的谱系组成(图5B)。其中,植物群落组成所解释的方差比例最大,其次是土壤含水量。

表4 AM真菌 $\alpha$ 多样性指数与环境因子的相关性

Table 4 Correlation between  $\alpha$  diversity index of AM fungi and environmental factors

项目 Item	OTU丰富度		香农-威纳指数		谱系多样性指数	
	OTU richness		Shannon-Wiener index		Faith's phylogenetic diversity index	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
植物丰富度 Plant richness	0.48	0.001	-0.03	0.828	0.49	0.000
香农-威纳指数 Shannon-Wiener index	0.47	0.001	-0.15	0.309	0.47	0.001
土壤含水量 SWC	-0.59	0.000	-0.07	0.657	-0.60	0.000
pH	0.05	0.715	-0.04	0.788	0.07	0.654
土壤有机碳 SOC	-0.17	0.248	-0.12	0.403	-0.17	0.243
土壤全氮 TN	-0.23	0.109	-0.13	0.385	-0.24	0.104
土壤全磷 TP	-0.06	0.697	0.04	0.777	-0.08	0.594
土壤有效磷 AP	0.21	0.160	0.24	0.101	0.19	0.197
可溶性有机碳 DOC	-0.23	0.124	-0.04	0.809	-0.23	0.112
土壤有效氮 AN	-0.05	0.727	0.02	0.912	-0.06	0.676
有效氮磷比 N:P	-0.33	0.024	-0.40	0.005	-0.32	0.027

表5 AM真菌群落组成与环境因子的 Mantel test 分析

Table 5 Mantel test analysis of AM fungal community composition and environmental factors

项目 Item	群落物种组成 Virtual taxon composition		谱系组成 Phylogenetic composition	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
植物丰富度 Plant richness	0.24	0.007	0.11	0.099
香农-威纳指数 Shannon-Wiener index	0.26	0.009	0.12	0.107
土壤含水量 SWC	0.58	0.001	0.49	0.001
pH	0.08	0.113	0.19	0.001
土壤有机碳 SOC	0.14	0.018	0.23	0.001
土壤全氮 TN	0.17	0.009	0.28	0.002
土壤全磷 TP	0.07	0.166	0.09	0.110
土壤有效磷 AP	0.02	0.347	0.15	0.013
可溶性有机碳 DOC	0.09	0.040	0.19	0.001
土壤有效氮 AN	0.18	0.011	0.23	0.004
有效氮磷比 N:P	0.30	0.029	0.45	0.001

结构方程模型(structural equation model, SEM)揭示了不同草地类型下AM真菌群落构成的直接和间接影响途径(图6)。模型可解释54%的AM真菌群落物种组成和33%的谱系组成的变化。整体来看,土壤含水量是AM真菌群落物种组成的首要决定因素,其次是草地类型和植物群落组成的差异;而植物群落组成是决定AM真菌群落谱系组成的关键因子,土壤含水量和土壤有效N:P则次之。

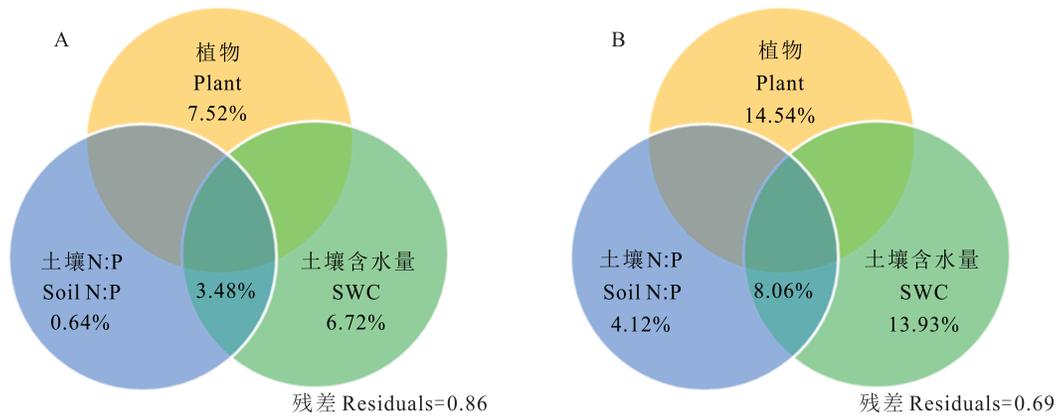


图 5 植物群落组成、土壤含水量和土壤有效 N:P 对 (A) AM 真菌群落物种组成及 (B) 谱系组成的贡献率

Fig. 5 Contribution rate of plant community composition, soil water content and soil available N:P to (A) AM fungal virtual taxon composition and (B) phylogenetic composition

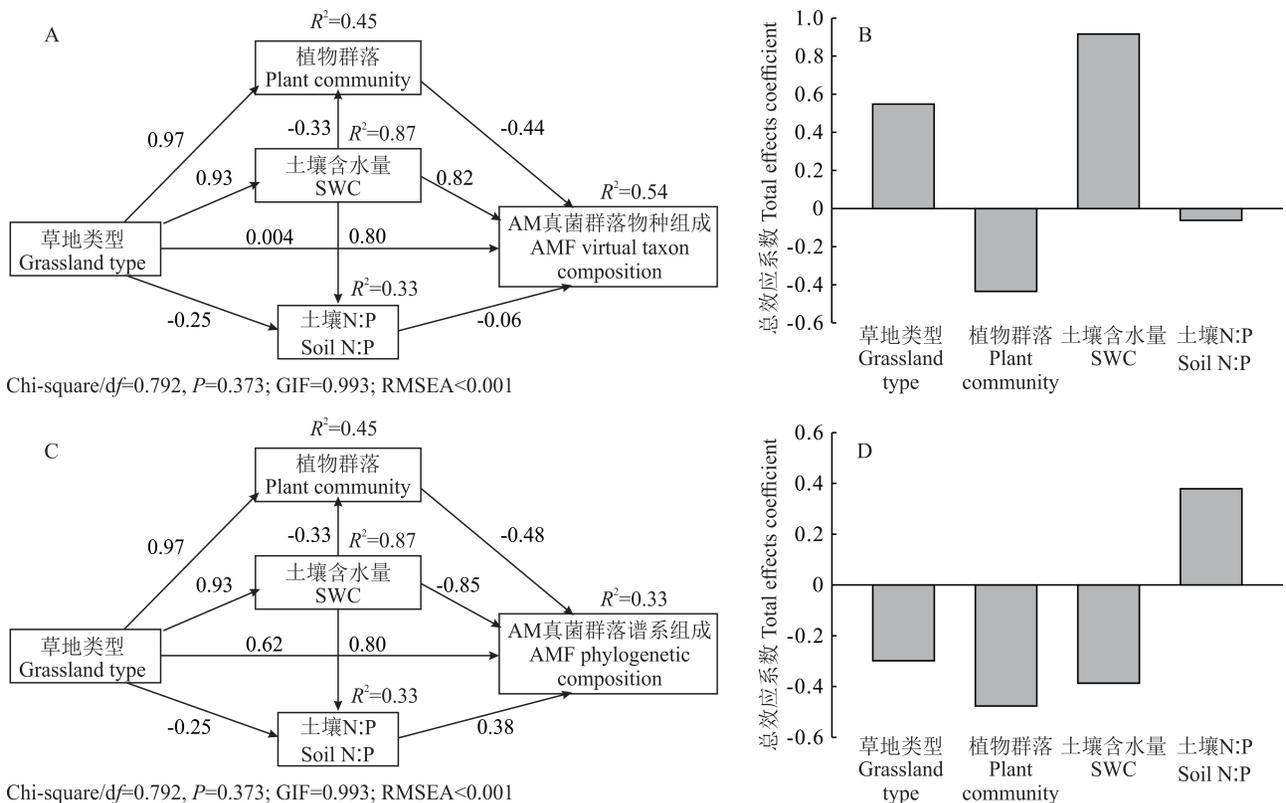


图 6 草地类型、植物群落组成、土壤含水量和土壤有效 N:P 对 AM 真菌群落物种组成和谱系组成影响的因果关系路径, 以及每个因子对 AM 真菌群落影响的标准化总效应系数 (直接路径+间接路径)

Fig. 6 The structural equation model shows the causal path of the effects of grassland type, plant community composition, soil water content and soil available N:P on AM fungal virtual taxon composition and phylogenetic composition, and the standardized total effect coefficient (direct path+indirect path) of each factor on AM fungal community

### 3 讨论

#### 3.1 不同高寒草地生态系统中 AM 真菌多样性的比较

本研究基于土壤 DNA 分析, 比较了三江源地区 4 种典型高寒草地生态系统的 AM 真菌多样性。研究发现, AM 真菌群落的物种组成和谱系组成在不同草地类型间均存在显著差异, 其中, 高寒荒漠、高寒草原和高寒草甸的 AM 真菌多样性均高于高寒湿地。这说明相比于陆地生态系统, 接近厌氧环境的湿地生态系统在很大程度上限制了 AM 真菌的发育以及与湿地植物的共生<sup>[49]</sup>。与以往研究结果类似, 适应性强、分布广泛的球囊霉属是本研

究中高寒湿地的优势属,同时也是高寒荒漠和高寒草甸的优势属<sup>[50]</sup>。球囊霉科的AM真菌能够通过它们的菌丝或者侵染的根段侵染新的宿主植物,比其他种类的AM真菌有更高的繁殖速率和强度,因此,球囊霉属在很大程度上影响并决定了不同草地类型的AM真菌的物种多样性。在4种草地类型中,随着土壤含水量的增加,土壤碳、氮、磷等养分含量均呈现增加的趋势,土壤pH值则呈现下降的趋势,与之对应的近明球囊霉属的相对丰度也呈现增加的趋势,并且与土壤养分指标均呈显著正相关,而与土壤pH值则呈显著负相关。这说明水肥条件的改善更利于近明球囊霉属的生长发育。而在高寒草原生态系统中,多样孢囊霉属的相对丰度增加并成为该草地类型的优势属,这意味着以产大孢子、多菌丝为主的多孢囊霉属在高寒草原的竞争能力更强,还是受到宿主特异性调控? 这些问题需要进一步研究。

### 3.2 AM真菌群落组成的驱动因素及相关生态过程

许多研究认为,植物多样性对AM真菌群落的构建具有重要作用<sup>[27,51-52]</sup>。虽然本研究的对象是土壤内的AM真菌,而非植物根系,仍然检测到宿主植物能够显著影响AM真菌的分布。本研究发现,AM真菌物种丰富度和系统发育多样性均与植物多样性呈显著正相关,说明在自然生态系统中,多样性高的植物群落具有为AM真菌提供更多样的生态位和栖息地的条件,从而增加了AM真菌找到更合适的宿主植物的机会<sup>[53-55]</sup>。同时,本研究基于植物群落高度变异的分析,证实了在区域尺度上植物群落组成是AM真菌群落空间分布最为重要的影响因素,说明植物更倾向将光合产物提供给能够为其生长提供更多帮助的AM真菌类群<sup>[56]</sup>。然而,AM真菌与植物之间的决定关系也并非一成不变,在共生体系的建立过程中,特定条件下AM真菌及其宿主的功能特性在一定程度上决定了AM真菌与宿主植物之间的相互选择,找到最适合的宿主植物可能是AM真菌-植物协同进化的重要原因<sup>[57-58]</sup>。并且,AM真菌物种之间存在明显的功能互补效应,丰富的AM真菌种类可帮助植物更能充分地获取有限的养分资源,从而缓解植物之间的竞争,促进植物之间的共存<sup>[59-60]</sup>。此外,非菌根植物的存在(尤其是在湿地生态系统)也会在一定程度上抑制AM真菌侵染植物根系,从而降低AM真菌丰富度<sup>[61]</sup>。

本研究中,土壤水分和有效N:P是影响AM真菌群落组成的另外两个关键因素,表明地下资源有效性对AM真菌具有重要的调控作用。土壤水分可直接影响AM真菌侵染率<sup>[62]</sup>、根外菌丝的生长和分布<sup>[63]</sup>以及特定种的AM真菌构建进而影响AM真菌群落的构建<sup>[64]</sup>,同时,AM真菌对氧气有相对较高的需求<sup>[65]</sup>,土壤的通气状况在很大程度上会影响AM真菌的生长发育及其多样性,这也就解释了本研究在高含水量和可能缺氧的湿地生态系统中发现了较低的AM真菌多样性。此外,如前所述,植物群落组成是影响AM真菌的重要因素,而土壤水分变化可间接通过改变地上植物群落构成、多样性以及生产力等来影响AM真菌<sup>[25,66-67]</sup>。地面植物群落从改变组成、多样性、生产力等方面影响AM真菌。除水分外,土壤氮磷资源均是植物及其共生AM真菌的必须矿质元素,土壤氮磷养分水平和氮磷的化学计量比决定了AM真菌与植物的共生关系<sup>[68-69]</sup>。低水平的氮磷有效性是AM真菌-植物互惠共生关系的重要前提,但是过低/高的氮磷水平又会直接限制AM真菌的生长,当氮和磷均不是限制因子时,AM真菌与植物竞争光合产物,又会抑制植物生长<sup>[70]</sup>。本研究中,土壤有效氮磷化学计量比与AM真菌多样性呈显著负相关,尤其对AM真菌群落的谱系组成影响更大,暗示了土壤氮磷的平衡性可能对AM真菌群落构建有着重要作用。而且土壤N、P资源的可利用性对植物的生长发育、物种多样性和群落结构等均具有显著的调控作用<sup>[23,68,70-71]</sup>,这些变化也会引起AM真菌群落结构和功能变化。

本研究中AM真菌群落在4种高寒草地生态系统中均为谱系聚集模式,表明在自然生态系统中AM真菌物种间的亲缘关系均较近<sup>[24,72]</sup>。基于 $\beta$ NTI结果则发现,随机过程(同质性扩散)是决定高寒荒漠生态系统AM真菌群落构建的主要过程,而在另外3种草地类型中,AM真菌群落构建均以随机过程为主导、伴随确定性过程微弱的影响。并且高寒草原的植物群落和土壤环境条件异质性比较大(斑块化),AM真菌群落间的差异逐渐增大,受环境异质性选择的主导。而对于高寒草甸和高寒湿地,植物和土壤环境条件相对均匀,AM真菌群落间的差异逐渐缩小,受环境同质性选择主导。

## 4 结论

综上所述,基于Illumina-Miseq高通量测序手段,本研究揭示了青藏高原高寒草地生态系统AM真菌多样性

和群落组成及其相关生态过程。AM真菌多样性和群落结构在4种草地类型间存在明显差异,其中植物群落组成、土壤含水量和有效N:P是关键的影响因子。AM真菌群落的谱系结构均为聚集模式,在高寒荒漠,AM真菌群落构建由随机过程决定,而在高寒草原、高寒草甸和高寒湿地,AM真菌群落受随机过程以及微弱的环境选择作用主导。

#### 参考文献 References:

- [1] Webb C O, Ackerly D D, Mcpeck M A, *et al.* Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 475—505.
- [2] Leibold M A, Mcpeck M A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 2006, 87(6): 1399—1410.
- [3] McGill B J, Maurer B A, Weiser M D. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, 2006, 87(6): 1411—1423.
- [4] Chai Y X. The species diversity and community assembly of arbuscular mycorrhizal fungi in Qilianshan Mountains on a northwest-facing slope and a southeast-facing slope. Lanzhou: Lanzhou University, 2018.  
柴宇星. 祁连山阴阳坡丛枝菌根真菌多样性及群落构建机制研究. 兰州: 兰州大学, 2018.
- [5] Griffiths R I, Thomson B C, James P, *et al.* The bacterial biogeography of British soils. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(6): 1642—1654.
- [6] Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(3): 626—631.
- [7] Shi Y, Grogan P, Sun H, *et al.* Multi-scale variability analysis reveals the importance of spatial distance in shaping Arctic soil microbial functional communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 86: 126—134.
- [8] Valyi K, Mardhiah U, Rillig M C, *et al.* Community assembly and coexistence in communities of arbuscular mycorrhizal fungi. *The ISME Journal*, 2016, 10(10): 2341—2351.
- [9] Niu K C, Liu Y N, Shen Z H, *et al.* Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 2009, 17(6): 579—593.  
牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 2009, 17(6): 579—593.
- [10] Chu H Y, Feng M M, Liu X, *et al.* Soil microbial biogeography: Recent advances in China and research frontiers in the world. *Acta Pedologica Sinica*, 2020(3): 515—529.  
褚海燕, 冯毛毛, 柳旭, 等. 土壤微生物生物地理学: 国内进展与国际前沿. *土壤学报*, 2020(3): 515—529.
- [11] Wagg C, Bender S F, Widmer F, *et al.* Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(14): 5266—5270.
- [12] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal symbiosis*. Cambridge: Academic Press, 2008.
- [13] Tedersoo L, Bahram M, Zobel M. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 2020, 367(6480): 867—878.
- [14] Vázquez E, Benito M, Espejo R, *et al.* No-tillage and liming increase the root mycorrhizal colonization, plant biomass and N content of a mixed oat and vetch crop. *Soil and Tillage Research*, 2020, DOI: 10.1016/j.still.2020.104623.
- [15] Wu Q, Srivastava A K, Zou Y. AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: A review. *Scientia Horticulturae*, 2013, 164: 77—87.
- [16] Liu Y J. The mechanisms of anthropogenic disturbances on arbuscular mycorrhizal fungal communities. Lanzhou: Lanzhou University, 2012.  
刘永俊. 扰动对AM真菌群落影响及机制研究. 兰州: 兰州大学, 2012.
- [17] Hodge A, Fitter A H. Microbial mediation of plant competition and community structure. *Functional Ecology*, 2013, 27(4): 865—875.
- [18] Koziol L, Bever J D. The missing link in grassland restoration: Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation increases plant diversity and accelerates succession. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(5): 1301—1309.
- [19] Leifheit E F, Veresoglou S D, Lehmann A, *et al.* Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation—A meta-analysis. *Plant and Soil*, 2014, 374(1/2): 523—537.
- [20] Cheng L, Booker F L, Tu C, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO<sub>2</sub>. *Science*, 2012, 337(6098): 1084—1087.

- [21] Powell J R, Rillig M C. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1059–1075.
- [22] van der Heijden M G A, Martin F M, Selosse M, *et al.* Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406–1423.
- [23] Jiang S, Liu Y, Luo J, *et al.* Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal community structure and functioning along a nitrogen enrichment gradient in an alpine meadow ecosystem. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1222–1235.
- [24] Shi G, Liu Y, Johnson N C, *et al.* Interactive influence of light intensity and soil fertility on root-associated arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 2014, 378(1/2): 173–188.
- [25] Zhang J, Wang F, Che R, *et al.* Corrigendum: Precipitation shapes communities of arbuscular mycorrhizal fungi in Tibetan Alpine Steppe. *Scientific Reports*, 2016, 6: 23488.
- [26] Dumbrell A J, Nelson M, Helgason T, *et al.* Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *The ISME Journal*, 2010, 4(3): 337–345.
- [27] Neuenkamp L, Moora M, öpik M, *et al.* The role of plant mycorrhizal type and status in modulating the relationship between plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1236–1247.
- [28] Lekberg Y, Koide R T, Rohr J R, *et al.* Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, 2007, 95(1): 95–105.
- [29] Hao A H, Xue X, Peng F, *et al.* Different vegetation and soil degradation characteristics of a typical grassland in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(3): 964–975.  
郝爱华, 薛娴, 彭飞, 等. 青藏高原典型草地植被退化与土壤退化研究. *生态学报*, 2020, 40(3): 964–975.
- [30] Zhang L, Zhou G S, Ji Y H, *et al.* Spatiotemporal dynamic simulation of grassland carbon storage in China. *Scientia Sinica (Terrae)*, 2016, 46(10): 1392–1405.  
张利, 周广胜, 汲玉河, 等. 中国草地碳储量时空动态模拟研究. *中国科学: 地球科学*, 2016, 46(10): 1392–1405.
- [31] Chen J J. Research on change of fractional vegetation cover of alpine grassland and its environmental impact factors on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Geodaetica et Cartographica Sinica*, 2020, 49(4): 533.  
陈建军. 青藏高原高寒草地植被覆盖度变化及其环境影响因子研究. *测绘学报*, 2020, 49(4): 533.
- [32] Xue K, Zhang B, Zhou S T, *et al.* Soil microbial communities in alpine grasslands on the Tibetan Plateau and their influencing factors. *Chinese Science Bulletin*. 2019, 64(27): 2915–2927.  
薛凯, 张彪, 周姝彤, 等. 青藏高原高寒草地土壤微生物群落及影响因子. *科学通报*, 2019, 64(27): 2915–2927.
- [33] Qiu Y, Wu P F, Wei X. Differences among three artificial grasslands in dynamics and community diversity of soil microarthropods. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(5): 21–32.  
邱月, 吴鹏飞, 魏雪. 三种人工草地小型土壤节肢动物群落多样性动态及其差异. *草业学报*, 2020, 29(5): 21–32.
- [34] Yao T D, Zhu L P. The response of environmental changes on Tibetan Plateau to global changes and adaptation strategy. *Advances in Earth Science*, 2006(5): 459–464.  
姚檀栋, 朱立平. 青藏高原环境变化对全球变化的响应及其适应对策. *地球科学进展*, 2006, 25(5): 459–464.
- [35] Yao T D, Thompson L G, Mosbrugger V, *et al.* Third pole environment (TPE). *Environmental Development*, 2012, 3: 52–64.
- [36] Zhang L, Wang X J, Wang Q, *et al.* Advances in the study of arbuscular mycorrhizal fungi in high altitude and cold habitats on Tibetan Plateau. *Journal of Fungal Research*, 2017, 15(1): 58–69.  
张亮, 王晓娟, 王强, 等. 青藏高原高寒生境中丛枝菌根真菌研究进展. *菌物研究*, 2017, 15(1): 58–69.
- [37] Liu A R, Yang T, Xu W, *et al.* Status, issues and prospects of belowground biodiversity on the Tibetan alpine grassland. *Biodiversity Science*, 2018, 26(9): 972–987.  
刘安榕, 杨腾, 徐炜, 等. 青藏高原高寒草地地下生物多样性: 进展、问题与展望. *生物多样性*, 2018, 26(9): 972–987.
- [38] Li X, Gai J, Cai X, *et al.* Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with two co-occurring perennial plant species on a Tibetan altitudinal gradient. *Mycorrhiza*, 2014, 24(2): 95–107.
- [39] Peng Y L, Cai X B. Changes of arbuscular mycorrhizal fungal community in an alpine grassland altitudinal gradient. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(22): 7475–7484.  
彭岳林, 蔡晓布. 丛枝菌根真菌群落沿高寒草原海拔梯度的变化特征. *生态学报*, 2015, 35(22): 7475–7484.
- [40] Lu R K. Analytical methods of soil agricultural chemistry. Beijing: China Agricultural Science Press, 2000.  
鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 12–193.

- [41] Nelson D W, Sommers L E. Total carbon, organic carbon, and organic matter//In: Sparks D L, Page A L, Helmke P A, *et al.* Methods of soil analysis. Part 3: Chemical methods. Madison, Wisconsin, USA: Soil Science Society of America, 1996: 961–1010.
- [42] Bremner J M, Mulvaney C S. Nitrogen-total//In: Page A L, Miller R H, Keeney D R, *et al.* Methods of soil analysis. Part 2: Chemical and microbiological properties (2nd Edition). Madison: American Society of Agronomy, 1982: 595–624.
- [43] Olsen S R. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. United States Department of Agriculture, 1954, 939: 1–19.
- [44] Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, *et al.* Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463–1464.
- [45] Jia X, Dini-Andreote F, Salles J F. Community assembly processes of the microbial rare biosphere. *Trends in Microbiology*, 2018, 26(9): 738–747.
- [46] Hooper D, Coughlan J, Mullen M R. Structural equation modeling: Guidelines for determining model fit. *The Electronic Journal of Business Research Methods*, 2008, 6: 53–60.
- [47] Wang Y S, Liu R J. A checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in the recent taxonomic system of *Glomeromycota*. *Mycosystema*, 2017, 36(7): 820–850.  
王幼珊, 刘润进. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录. *菌物学报*, 2017, 36(7): 820–850.
- [48] The second Qinghai-Tibet Plateau comprehensive scientific expedition team. The second Qinghai-Tibet Plateau comprehensive scientific expedition and research series: The status, changes and management of the ecosystem of Sanjiangyuan National Park. Beijing: Science Press, 2020.  
第二次青藏高原综合科学考察研究队. 第二次青藏高原综合科学考察研究丛书: 三江源国家公园生态系统现状、变化及管理(印刷中). 北京: 科学出版社, 2020.
- [49] Bauer C R, Kellogg C H, Bridgman S D, *et al.* Mycorrhizal colonization across hydrologic gradients in restored and reference freshwater wetlands. *Wetlands*, 2003, 23(4): 961–968.
- [50] Cai X B, Peng Y L. Change of arbuscular mycorrhizal fungi community in response to elevational gradients on the Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(9): 2803–2810.  
蔡晓布, 彭岳林. 青藏高原不同海拔区域丛枝菌根真菌群落的变化. *应用生态学报*, 2015, 26(9): 2803–2810.
- [51] Garcia L B M, Richardson S J, Tylianakis J M, *et al.* Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1565–1576.
- [52] Verbruggen E, Van der Heijden M G A, Weedon J T, *et al.* Community assembly, species richness and nestedness of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Molecular Ecology*, 2012, 21(10): 2341–2353.
- [53] Börstler B, Renker C, Kahmen A, *et al.* Species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in two mountain meadows with differing management types and levels of plant biodiversity. *Biology and Fertility of Soils*, 2006, 42(4): 286–298.
- [54] Hiiesalu I, Paertel M, Davison J, *et al.* Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi: Associations with grassland plant richness and biomass. *New Phytologist*, 2014, 203(1): 233–244.
- [55] Johnson D, Ijdo M, Genney D R, *et al.* How do plants regulate the function, community structure, and diversity of mycorrhizal fungi? *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(417): 1751–1760.
- [56] Bever J D, Richardson S C, Lawrence B M, *et al.* Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. *Ecology Letters*, 2009, 12(1): 13–21.
- [57] öpik M, Metsis M, Daniell T J, *et al.* Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist*, 2009, 184(2): 424–437.
- [58] Vályi K, Rillig M C, Hempel S. Land-use intensity and host plant identity interactively shape communities of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of grassland plants. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1577–1586.
- [59] Wagg C, Jansa J, Stadler M, *et al.* Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant–plant competition. *Ecology*, 2011, 92(6): 1303–1313.
- [60] Werner G D A, Kiers E T. Partner selection in the mycorrhizal mutualism. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1437–1442.
- [61] Lekberg Y, Schnoor T, Kjoller R, *et al.* 454-sequencing reveals stochastic local reassembly and high disturbance tolerance within arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, 2012, 100(1): 151–160.
- [62] de Vries F T, van Groenigen J W, Hoffland E, *et al.* Nitrogen losses from two grassland soils with different fungal biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(5): 997–1005.

- [63] Clark N M, Rillig M C, Nowak R S. Arbuscular mycorrhizal fungal abundance in the Mojave Desert: Seasonal dynamics and impacts of elevated CO<sub>2</sub>. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(9): 834–843.
- [64] Staddon P L, Gregersen R, Jakobsen I. The response of two *Glomus* mycorrhizal fungi and a fine endophyte to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>, soil warming and drought. *Global Change Biology*, 2004, 10(11): 1909–1921.
- [65] Miller S P, Sharitz R R. Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semiaquatic grass species. *Functional Ecology*, 2000, 14(6): 738–748.
- [66] Johnson D, Vandenkoornhuyse P J, Leake J R, *et al.* Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist*, 2004, 161(2): 503–515.
- [67] Yang H, Yuan Y, Zhang Q, *et al.* Changes in soil organic carbon, total nitrogen, and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi along a large-scale aridity gradient. *Catena*, 2011, 87(1): 70–77.
- [68] Johnson N C. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 2010, 185(3): 631–647.
- [69] Werner G D, Strassmann J E, Ivens A B, *et al.* Evolution of microbial markets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(4): 1237–1244.
- [70] Treseder K K, Allen M F. Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: A model and field test. *New Phytologist*, 2002, 155(3): 507–515.
- [71] Liu Y, Mao L, Li J, *et al.* Resource availability differentially drives community assemblages of plants and their root-associated arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 2015, 386(1): 341–355.
- [72] Horn S, Caruso T, Verbruggen E, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungal communities are phylogenetically clustered at small scales. *The ISME Journal*, 2014, 8(11): 2231–2242.