



基于特征的真菌对木材分解的理解

尼基·卢斯滕胡维尔^{a,b,1}*, 丹尼尔·梅纳德^{a,c}, 马克·布拉德福德^d*, 丹尼尔·林德纳^e, 布拉德·奥伯勒^f*, 艾米·赞尼^g和托马斯·克劳瑟^a

^a瑞士苏黎世联邦理工学院整合生物学研究所, 瑞士苏黎世8092; ^b加利福尼亚大学圣克鲁斯分校生态与进化系, CA 95060; ^c芝加哥大学生态与进化系, 伊利诺伊州芝加哥60637; ^d耶鲁大学林业与环境研究院, 康涅狄格州纽黑文, 邮政编码06511; ^e美国林务局北方研究站, 威斯康星州53726; 麦迪逊; ^f佛罗里达州萨拉索塔佛罗里达新学院自然科学系, 佛罗里达州34243; 和 ^g乔治华盛顿大学生物科学系, 华盛顿特区20052

由德国耶拿马克斯·普朗克生物地球化学研究所的Susan E. Trumbore编辑, 并于2020年4月3日批准 (2019年5月31日接受审查)

作为陆地生态系统中有机物质的主要分解者, 真菌是全球碳循环的重要推动者。然而, 我们对真菌群落组成与生态系统功能之间联系的能力受到对导致真菌之间不同木材分解速率的因素的有限理解的限制。在这里, 我们通过结合来自北美的34种腐养真菌的详细基于性状的分析方法与包含从74份分解记录中分离出的1,582种真菌的5年实地研究相结合, 来研究哪些特征最能解释真菌的分解能力。在实验室条件下, 真菌生长速率 (菌丝扩展速率) 是真菌介导的木材分解速率的最强单一预测因子, 占现场分解原位变化的27%。在个体水平上, 分解速率与水分位宽度 (干旱胁迫耐性的指标) 以及矿物质营养化细胞外酶的产生呈负相关。总而言之, 这些结果表明, 分解速率与这些菌株中先前确定的优势-耐受寿命历史权衡密切相关, 从缓慢生长, 耐胁迫的真菌中形成了一个谱, 而这些真菌很难分解。快速生长, 竞争激烈且分解速度快的真菌。我们的研究表明, 对真菌性状变异的理解如何提高我们对木材腐烂的早期和中期的预测能力, 我们的发现最适用于此。通过将我们的结果映射到整个北美优势-容忍权衡取舍的生物地理分布, 我们可以得出内在真菌介导的木材分解速率的广泛模式。

真菌性状|木材分解|碳循环|功能生物地理学|衰减率

Fungi是陆地生态系统的功能至关重要的组成部分, 因为它们控制着有机物质的分解 (1)。真菌群落对木材腐烂率的贡献至少与当地气候条件 (2) 一样多, 因此代表了生态系统功能的关键驱动力 (3, 4)。因此, 越来越多的微生物过程被纳入全球碳循环的生物地球化学模型中, 从而为气候变化预测提供依据 (地球系统模型, 参考文献5)。传统上, 模型使用微生物生物量作为分解活动的代理 (3, 6), 将微生物群落视为单个同质群体或少量功能独特的池 (7)。但是, 人们越来越认识到, 真菌的分类单元在分解能力上有很大的不同 (3, 8), 从而导致真菌群落之间分解的巨大差异 (8-11)。了解腐烂速率随真菌群落组成的变化, 对于准确预测陆地碳动态至关重要, 这一点在当代凋落物分解的生物地球化学模型中得到了反映 (12, 13)。紧急地改善这些预测需要真菌特征及其贡献之间经过切实的, 经过实验检验的联系跨景观的生态系统功能 (7, 14, 15)。

直到最近, 真菌生态学家一直试图通过使用测序方法来识别整个群落的生物分类组成 (例如, 参考文献16和17), 或者通过对多达数十种真菌的深入操作研究, 来理解令人震惊的真菌功能多样性。种类 (例如, 参考文献9和18)。这些研究为真菌系统的动力学研究提供了宝贵的见解, 但两种方法都无法对广泛的分类单元中的真菌功能属性进行详细的研究 (19, 20)。但是, 近年来, 基于特征的方法的发展已开始转变我们对大规模功能模式的理解。通过将特征与生态系统功能联系起来, 这些方法已被用于植物和动物生态系统中, 以推断新型群落的功能, 而无需事先了解分类单元 (21, 22)。尽管基于特征的方法在真菌生态学中的应用仍然落后于植物和动物 (20), 但最近的研究已开始揭示局部 (23, 24) 和广泛 (25-28) 空间尺度上真菌表型的可预测模式。例如, Maynard等。 (25) 发现北美木材分解真菌从快速生长, 具有竞争优势的个体到缓慢生长的耐压力真菌, 这种折衷可能会支撑这些生物的空间分布。理解这些社区模式的功能相关性的下一个关键步骤是将这些关键的真菌性状与各种分类单元上的木材分解率联系起来 (3, 20, 29)。这样的洞察力将使

意义

作为凋落物和木材的主要分解者, 真菌在全球碳循环中起着关键作用。尽管当前的气候模型反映了微生物群中有限的功能变化, 但真菌的分解能力差异很大。在这里, 我们检查哪些特征可以解释真菌介导的木材分解。在对34种真菌分离株的实验室研究中, 我们发现分解能力沿着从胁迫耐受性, 分解性较差的真菌到快速分解木材的竞争性真菌的频谱变化。我们在5年野外实验中观察到了类似的模式, 其中快速生长的真菌群落更迅速地分解了森林中的原木。最后, 我们展示了将分解速率与真菌性状中已知的空间格局联系起来如何改善真菌对木材分解的广泛预测。

作者贡献: D.S.M., M.A.B., D.L.L., B.O., A.E.Z. 和 T.W.C. 设计研究; D.S.M., M.A.B., D.L.L., B.O., A.E.Z. 和 T.W.C. 进行研究; N.L., D.S.M., B.O., A.E.Z. 和 T.W.C. 分析数据; N.L. 写了这篇论文; 和 D.S.M., M.A.B., D.L.L., B.O., A.E.Z. 和 T.W.C. 对稿件做出了贡献。

作者宣称没有竞争利益。本文是PNAS直接提交的

内容。

根据发布PNAS许可证。

¹可以与之联系的人。电子邮件: nlustenh@ucsc.edu。

本文包含在线支持信息, 网址为: <https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DC补充>。

首次发布于2020年5月13日。

1. 翻
2. 译
3. 狗
4. 翻
5. 译
6. 狗
7. 翻
8. 译
9. 狗
10. 翻
11. 译
12. 狗
13. 翻
14. 译
15. 狗
16. 翻
17. 译
18. 狗
19. 翻
20. 译
21. 狗
22. 翻
23. 译
24. 狗
25. 翻
26. 译
27. 狗
28. 翻
29. 译
30. 狗
31. 翻
32. 译
33. 狗
34. 翻
35. 译
36. 狗
37. 翻
38. 译
39. 狗
40. 翻
41. 译
42. 狗
43. 翻
44. 译
45. 狗
46. 翻
47. 译
48. 狗
49. 翻
50. 译
51. 狗
52. 翻
53. 译
54. 狗
55. 翻
56. 译
57. 狗
58. 翻
59. 译
60. 狗
61. 翻
62. 译
63. 狗
64. 翻
65. 译
66. 狗
67. 翻
68. 译
69. 狗
70. 翻
71. 译
72. 狗
73. 翻
74. 译
75. 狗
76. 翻
77. 译
78. 狗
79. 翻
80. 译
81. 狗
82. 翻
83. 译
84. 狗
85. 翻
86. 译
87. 狗
88. 翻
89. 译
90. 狗
91. 翻
92. 译
93. 狗
94. 翻
95. 译
96. 狗
97. 翻
98. 译
99. 狗
100. 翻
101. 译
102. 狗
103. 翻
104. 译
105. 狗
106. 翻
107. 译
108. 狗
109. 翻
110. 译
111. 狗
112. 翻
113. 译
114. 狗
115. 翻
116. 译
117. 狗
118. 翻
119. 译
120. 狗
121. 翻
122. 译
123. 狗
124. 翻
125. 译
126. 狗
127. 翻
128. 译
129. 狗
130. 翻
131. 译
132. 狗
133. 翻
134. 译
135. 狗
136. 翻
137. 译
138. 狗
139. 翻
140. 译
141. 狗
142. 翻
143. 译
144. 狗
145. 翻
146. 译
147. 狗
148. 翻
149. 译
150. 狗
151. 翻
152. 译
153. 狗
154. 翻
155. 译
156. 狗
157. 翻
158. 译
159. 狗
160. 翻
161. 译
162. 狗
163. 翻
164. 译
165. 狗
166. 翻
167. 译
168. 狗
169. 翻
170. 译
171. 狗
172. 翻
173. 译
174. 狗
175. 翻
176. 译
177. 狗
178. 翻
179. 译
180. 狗
181. 翻
182. 译
183. 狗
184. 翻
185. 译
186. 狗
187. 翻
188. 译
189. 狗
190. 翻
191. 译
192. 狗
193. 翻
194. 译
195. 狗
196. 翻
197. 译
198. 狗
199. 翻
200. 译
201. 狗
202. 翻
203. 译
204. 狗
205. 翻
206. 译
207. 狗
208. 翻
209. 译
210. 狗
211. 翻
212. 译
213. 狗
214. 翻
215. 译
216. 狗
217. 翻
218. 译
219. 狗
220. 翻
221. 译
222. 狗
223. 翻
224. 译
225. 狗
226. 翻
227. 译
228. 狗
229. 翻
230. 译
231. 狗
232. 翻
233. 译
234. 狗
235. 翻
236. 译
237. 狗
238. 翻
239. 译
240. 狗
241. 翻
242. 译
243. 狗
244. 翻
245. 译
246. 狗
247. 翻
248. 译
249. 狗
250. 翻
251. 译
252. 狗
253. 翻
254. 译
255. 狗
256. 翻
257. 译
258. 狗
259. 翻
260. 译
261. 狗
262. 翻
263. 译
264. 狗
265. 翻
266. 译
267. 狗
268. 翻
269. 译
270. 狗
271. 翻
272. 译
273. 狗
274. 翻
275. 译
276. 狗
277. 翻
278. 译
279. 狗
280. 翻
281. 译
282. 狗
283. 翻
284. 译
285. 狗
286. 翻
287. 译
288. 狗
289. 翻
290. 译
291. 狗
292. 翻
293. 译
294. 狗
295. 翻
296. 译
297. 狗
298. 翻
299. 译
300. 狗
301. 翻
302. 译
303. 狗
304. 翻
305. 译
306. 狗
307. 翻
308. 译
309. 狗
310. 翻
311. 译
312. 狗
313. 翻
314. 译
315. 狗
316. 翻
317. 译
318. 狗
319. 翻
320. 译
321. 狗
322. 翻
323. 译
324. 狗
325. 翻
326. 译
327. 狗
328. 翻
329. 译
330. 狗
331. 翻
332. 译
333. 狗
334. 翻
335. 译
336. 狗
337. 翻
338. 译
339. 狗
340. 翻
341. 译
342. 狗
343. 翻
344. 译
345. 狗
346. 翻
347. 译
348. 狗
349. 翻
350. 译
351. 狗
352. 翻
353. 译
354. 狗
355. 翻
356. 译
357. 狗
358. 翻
359. 译
360. 狗
361. 翻
362. 译
363. 狗
364. 翻
365. 译
366. 狗
367. 翻
368. 译
369. 狗
370. 翻
371. 译
372. 狗
373. 翻
374. 译
375. 狗
376. 翻
377. 译
378. 狗
379. 翻
380. 译
381. 狗
382. 翻
383. 译
384. 狗
385. 翻
386. 译
387. 狗
388. 翻
389. 译
390. 狗
391. 翻
392. 译
393. 狗
394. 翻
395. 译
396. 狗
397. 翻
398. 译
399. 狗
400. 翻
401. 译
402. 狗
403. 翻
404. 译
405. 狗
406. 翻
407. 译
408. 狗
409. 翻
410. 译
411. 狗
412. 翻
413. 译
414. 狗
415. 翻
416. 译
417. 狗
418. 翻
419. 译
420. 狗
421. 翻
422. 译
423. 狗
424. 翻
425. 译
426. 狗
427. 翻
428. 译
429. 狗
430. 翻
431. 译
432. 狗
433. 翻
434. 译
435. 狗
436. 翻
437. 译
438. 狗
439. 翻
440. 译
441. 狗
442. 翻
443. 译
444. 狗
445. 翻
446. 译
447. 狗
448. 翻
449. 译
450. 狗
451. 翻
452. 译
453. 狗
454. 翻
455. 译
456. 狗
457. 翻
458. 译
459. 狗
460. 翻
461. 译
462. 狗
463. 翻
464. 译
465. 狗
466. 翻
467. 译
468. 狗
469. 翻
470. 译
471. 狗
472. 翻
473. 译
474. 狗
475. 翻
476. 译
477. 狗
478. 翻
479. 译
480. 狗
481. 翻
482. 译
483. 狗
484. 翻
485. 译
486. 狗
487. 翻
488. 译
489. 狗
490. 翻
491. 译
492. 狗
493. 翻
494. 译
495. 狗
496. 翻
497. 译
498. 狗
499. 翻
500. 译
501. 狗
502. 翻
503. 译
504. 狗
505. 翻
506. 译
507. 狗
508. 翻
509. 译
510. 狗
511. 翻
512. 译
513. 狗
514. 翻
515. 译
516. 狗
517. 翻
518. 译
519. 狗
520. 翻
521. 译
522. 狗
523. 翻
524. 译
525. 狗
526. 翻
527. 译
528. 狗
529. 翻
530. 译
531. 狗
532. 翻
533. 译
534. 狗
535. 翻
536. 译
537. 狗
538. 翻
539. 译
540. 狗
541. 翻
542. 译
543. 狗
544. 翻
545. 译
546. 狗
547. 翻
548. 译
549. 狗
550. 翻
551. 译
552. 狗
553. 翻
554. 译
555. 狗
556. 翻
557. 译
558. 狗
559. 翻
560. 译
561. 狗
562. 翻
563. 译
564. 狗
565. 翻
566. 译
567. 狗
568. 翻
569. 译
570. 狗
571. 翻
572. 译
573. 狗
574. 翻
575. 译
576. 狗
577. 翻
578. 译
579. 狗
580. 翻
581. 译
582. 狗
583. 翻
584. 译
585. 狗
586. 翻
587. 译
588. 狗
589. 翻
590. 译
591. 狗
592. 翻
593. 译
594. 狗
595. 翻
596. 译
597. 狗
598. 翻
599. 译
600. 狗
601. 翻
602. 译
603. 狗
604. 翻
605. 译
606. 狗
607. 翻
608. 译
609. 狗
610. 翻
611. 译
612. 狗
613. 翻
614. 译
615. 狗
616. 翻
617. 译
618. 狗
619. 翻
620. 译
621. 狗
622. 翻
623. 译
624. 狗
625. 翻
626. 译
627. 狗
628. 翻
629. 译
630. 狗
631. 翻
632. 译
633. 狗
634. 翻
635. 译
636. 狗
637. 翻
638. 译
639. 狗
640. 翻
641. 译
642. 狗
643. 翻
644. 译
645. 狗
646. 翻
647. 译
648. 狗
649. 翻
650. 译
651. 狗
652. 翻
653. 译
654. 狗
655. 翻
656. 译
657. 狗
658. 翻
659. 译
660. 狗
661. 翻
662. 译
663. 狗
664. 翻
665. 译
666. 狗
667. 翻
668. 译
669. 狗
670. 翻
671. 译
672. 狗
673. 翻
674. 译
675. 狗
676. 翻
677. 译
678. 狗
679. 翻
680. 译
681. 狗
682. 翻
683. 译
684. 狗
685. 翻
686. 译
687. 狗
688. 翻
689. 译
690. 狗
691. 翻
692. 译
693. 狗
694. 翻
695. 译
696. 狗
697. 翻
698. 译
699. 狗
700. 翻
701. 译
702. 狗
703. 翻
704. 译
705. 狗
706. 翻
707. 译
708. 狗
709. 翻
710. 译
711. 狗
712. 翻
713. 译
714. 狗
715. 翻
716. 译
717. 狗
718. 翻
719. 译
720. 狗
721. 翻
722. 译
723. 狗
724. 翻
725. 译
726. 狗
727. 翻
728. 译
729. 狗
730. 翻
731. 译
732. 狗
733. 翻
734. 译
735. 狗
736. 翻
737. 译
738. 狗
739. 翻
740. 译
741. 狗
742. 翻
743. 译
744. 狗
745. 翻
746. 译
747. 狗
748. 翻
749. 译
750. 狗
751. 翻
752. 译
753. 狗
754. 翻
755. 译
756. 狗
757. 翻
758. 译
759. 狗
760. 翻
761. 译
762. 狗
763. 翻
764. 译
765. 狗
766. 翻
767. 译
768. 狗
769. 翻
770. 译
771. 狗
772. 翻
773. 译
774. 狗
775. 翻
776. 译
777. 狗
778. 翻
779. 译
780. 狗
781. 翻
782. 译
783. 狗
784. 翻
785. 译
786. 狗
787. 翻
788. 译
789. 狗
790. 翻
791. 译
792. 狗
793. 翻
794. 译
795. 狗
796. 翻
797. 译
798. 狗
799. 翻
800. 译
801. 狗
802. 翻
803. 译
804. 狗
805. 翻
806. 译
807. 狗
808. 翻
809. 译
810. 狗
811. 翻
812. 译
813. 狗
814. 翻
815. 译
816. 狗
817. 翻
818. 译
819. 狗
820. 翻
821. 译
822. 狗
823. 翻
824. 译
825. 狗
826. 翻
827. 译
828. 狗
829. 翻
830. 译
831. 狗
832. 翻
833. 译
834. 狗
835. 翻
836. 译
837. 狗
838. 翻
839. 译
840. 狗
841. 翻
842. 译
843. 狗
844. 翻
845. 译
846. 狗
847. 翻
848. 译
849. 狗
850. 翻
851. 译
852. 狗
853. 翻
854. 译
855. 狗
856. 翻
857. 译
858. 狗
859. 翻
860. 译
861. 狗
862. 翻
863. 译
864. 狗
865. 翻
866. 译
867. 狗
868. 翻
869. 译
870. 狗
871. 翻
872. 译
873. 狗
874. 翻
875. 译
876. 狗
877. 翻
878. 译
879. 狗
880. 翻
881. 译
882. 狗
883. 翻
884. 译
885. 狗
886. 翻
887. 译
888. 狗
889. 翻
890. 译
891. 狗
892. 翻
893. 译
894. 狗
895. 翻
896. 译
897. 狗
898. 翻
899. 译
900. 狗
901. 翻
902. 译
903. 狗
904. 翻
905. 译
906. 狗
907. 翻
908. 译
909. 狗
910. 翻
911. 译
912. 狗
913. 翻
914. 译
915. 狗
916. 翻
917. 译
918. 狗
919. 翻
920. 译
921. 狗
922. 翻
923. 译
924. 狗
925. 翻
926. 译
927. 狗
928. 翻
929. 译
930. 狗
931. 翻
932. 译
933. 狗
934. 翻
935. 译
936. 狗
937. 翻
938. 译
939. 狗
940. 翻
941. 译
942. 狗
943. 翻
944. 译
945. 狗
946. 翻
947. 译
948. 狗
949. 翻
950. 译
951. 狗
952. 翻
953. 译
954. 狗
955. 翻
956. 译
957. 狗
958. 翻
959. 译
960. 狗
961. 翻
962. 译
963. 狗
964. 翻
965. 译
966. 狗
967. 翻
968. 译
969. 狗
970. 翻
971. 译
972. 狗
973. 翻
974. 译
975. 狗
976. 翻
977. 译
978. 狗
979. 翻
980. 译
981. 狗
982. 翻
983. 译
984. 狗
985. 翻
986. 译
987. 狗
988. 翻
989. 译
990. 狗
991. 翻
992. 译
993. 狗
994. 翻
995. 译
996. 狗
997. 翻
998. 译
999. 狗
1000. 翻

我们将生理生活史的权衡转换为生态系统功能的预测。

已经提出了几种假设来解释哪些真菌性状可以预测真菌介导的木材分解速率。在表型水平上，长期以来一直认为菌丝密度高的缓慢生长的真菌比具有快速向外扩展速率的稀薄真菌可更快地分解木材（30）。相反，将微生物群落纳入分解模型的第一批研究假设衰变速率随分解剂的生长速率而增加（3、31、32）。在遗传水平上，Treseder和Lennon（26）得出结论，几个调节分解的功能基因（特别是纤维素和木质素的分解）与促进胁迫耐受性的基因呈负相关。然而，目前尚不清楚这些遗传模式是否与表型性状表达有关（33）。为了检验这些真菌特征与分解之间的假设关系，需要对一系列真菌分类群进行实证研究，以弥合单一物种研究的生态焦点与社区一级测序工作的更大分类呼吸之间的历史差距。

在这里，我们探讨了哪些真菌特性可预测一系列常见的木材分解剂真菌的木材分解速率。首先，我们使用以前在北美（25、34-36）的广泛地理区域中收集的34种木腐真菌中的每一种中测得的22种真菌性状的数据库，以确定潜在的木材分解驱动力。具体来说，我们测量了每种真菌定居时木块的质量损失，以估计标准化的木材分解率，并检查了数据库中哪些真菌性状最能解释真菌分离株中木材分解的变化。其次，为了评估这些特征在复杂自然条件下的相关性，我们通过大场分解实验从原木中分离了1,582种真菌（37），并测试了这些最合适的特征是否同样有助于我们解释原木质量损失的变化原地。最后，我们将结果与现有真菌性状表达图结合起来（25），以近似整个北美地区真菌木材分解的功能生物地理分布。

为了评估真菌的哪些特征可以预测木材分解，我们考虑了影响真菌生态学和生理学各个方面的广泛特征。文献中存在各种各样的特征定义，范围从生物的生理特性到以性能为导向的特性（21、23、38、39）。一些可以与特定基因的表达直接相关，而另一些则是由于多种遗传机制而出现的新兴特性。为了本研究的目的，我们将真菌性状定义为可以在标准化生长条件下进行测量并在个体之间进行比较的个体真菌的任何特征。具体来说，我们专注于三类特征，先前的研究表明，在我们的真菌类群中，它们以一致的模式变化（25）。菌丝延伸率和菌丝密度反映菌丝形态和生长策略，生态性能特征（总共11个）与多种温度和湿度条件下的战斗能力和耐受性有关（25），最后涉及氧化酶和水解酶的产生（9个性状）促进了有机资源的营养获取（26）。在先前的工作中，在受控的实验室条件下，对孤立生长的真菌直接测量了所有性状（25、34-36），从而为我们提供了潜在性状表达的标准化估计。同样，此处给出的每种真菌的木材分解速率代表了它们在标准化实验室条件下的固有降解能力。

结果和讨论

真菌性状预测分解率。在我们的34个真菌分离株中测得的所有22个特征中，真菌介导的木材分解的最强个体预测因子是真菌菌落在2%麦芽琼脂上的菌丝延伸率（ $\rho =$

0.67； $P < 0.001$ ；图1A）。扩展率解释了在三个不同温度下真菌的分解速率的19%（ $F_{1, 49.2} = 18.9$ ； $P < 0.001$ ；半部分 $R^2 = 0.19$ ；图1C）（无明显相互作用）， $F_{1, 69.6} = 0.07$ ； $P = 0.79$ ）。对于增长最快的菌株，延伸速率与分解速率之间的正相关关系最终趋于平稳（对数对数比例，斜率= 0.39 ± 0.09 SEM）。与延伸率直接相反，菌丝密度与分解呈负相关（ $\rho = -0.61$ ； $P < 0.001$ ；图1A），这反映了菌落密度与菌落密度之间的良好平衡。

延伸率（18）。这些结果与以下假设相矛盾：密集的菌落应达到较高的固有木材分解率（30），而支持模型假设分解与生长或扩展率正相关（31）。确实，以前将异速缩放理论应用于真菌的努力表明，具有较高延伸率的菌落可以更快、更有效地捕获和消耗资源（40、41）。我们的结果为该假设提供了有力的经验支持，并表明菌丝扩展速率可以作为真菌的木材腐烂能力的易于测量的替代物，如在标准化实验室条件下4到5个月内测定的。为了评估森林生态系统复杂的自然条件下扩展速率与分解之间关系的强度，我们在群落水平上量化了在景观中分解了3或5年的20种木本植物物种的原木中菌丝的扩展速率，在温带橡木山核桃林中进行大规模实地实验（37）。具体而言，我们从实地现场从74个独特原木中收集的113个样品中的每一个中，共培养了14个真菌分离株（总共1,582个分离的真菌），并估计了每个分离株在琼脂上生长时的固有延伸率。与我们实验室文化中发现的扩展率和分解率之间呈正相关关系，社区加权菌丝扩展率也是该区域木材失重（代表累积衰减）的有力预测指标（图2）。也就是说，与具有缓慢生长的真菌组成的群落相比，由具有高固有菌丝延伸率的真菌组成的群落与分解原木的相关性更快。我们发现衰减3年后延伸率与木材质量损失之间的关系最强（对数-对数标度，斜率= 0.32 ± 0.04 SE； $F_{1, 30.3} = 50.7$ ； $P < 0.001$ ），斜率为关系在5-y点处衰减（ 0.09 ± 0.04 SE； $F_{1, 32.5} = 4.21$ ； $P = 0.048$ ）。正如预期的那样，基于木材物理和化学特性的物种差异（30、42），树木解释了木材质量损失差异的很大一部分（3年和5年后分别为57%和31%）。然而，社区固有的菌丝扩展率解释了质量损失差异的27%（3 y）或10%（5 y）。实验室中社区加权的内在增长率与腐烂3年后田间条件下的分解速率之间的这种独特关系提供了真菌群落组成与木材腐烂之间最早的有形联系之一，从而支持了越来越多的要求纳入真菌群落特征的呼声。

进入大规模碳循环模型（3、4、10、14）。

在我们的实验室分析中，这34个分离株的真菌生长特征不是预测内在真菌介导的木材分解的唯一特征。特别地，几种生理和生化特性与分解速率负相关。耐多种水分条件的真菌（即具有宽湿位宽度的真菌）的分解率较低（图1A），与先前工作中发现的耐压性和木材分解能力之间的遗传关联相符（26）。此外，水解细胞外酶的产生是从腐烂的有机物质（酸性磷酸酶，P；几丁质酶，N；β-葡萄糖苷酶，C；图1B）中释放大量的营养物质，但其分解速度更快。在所有酶中，酸性磷酸酶与分解率的负相关性最强（对数-对数标度，斜率= -0.30 ± 0.10 ； $F_{1, 30} = 9.66$ ； $P = 0.004$ ； $R^2 = 0.31$ ；图1D）。

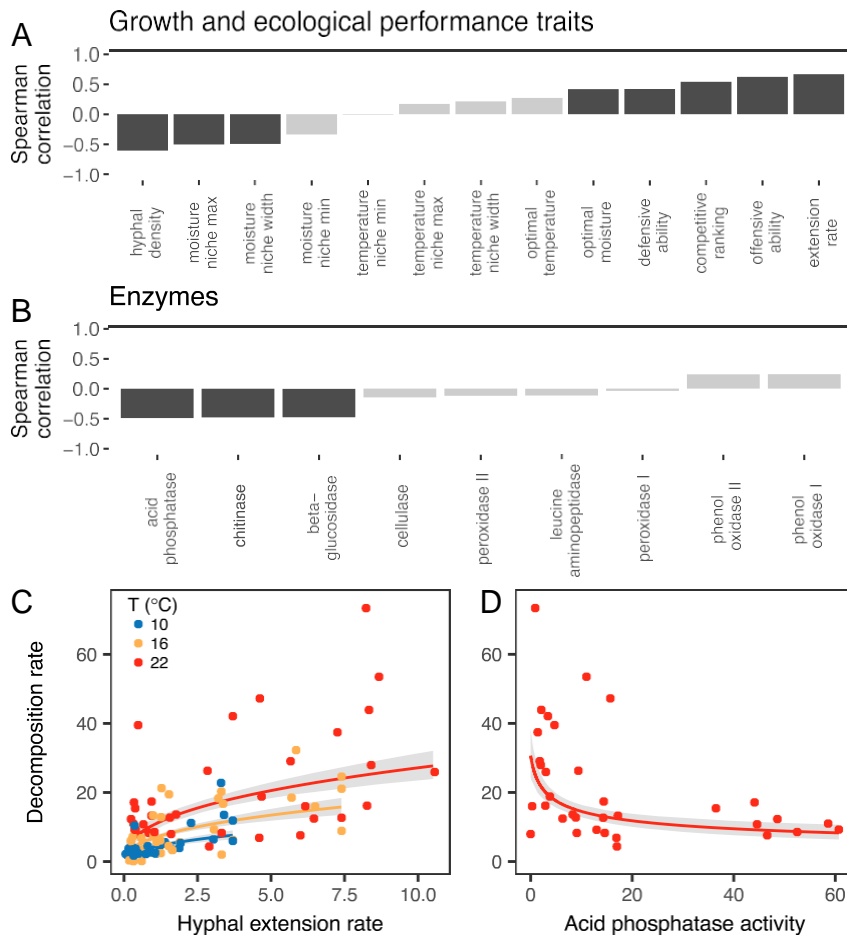


图1. 性状解释了实验室条件下34种真菌分离物中木材的分解。分解与延伸率和战斗力呈正相关，但与菌丝密度，水分生态位宽度以及各种酶（A和B）的产生呈负相关。条形代表Spearman等级相关系数（ ρ ）在分解的几何平均速率（122 d的质量损失百分比，在10°C、16°C和22°C下测量）与每个特征之间的关系，深色阴影表示统计上的显著相关在 $\alpha = 0.05$ 。延伸速率（ $\text{mm} \cdot \text{day}^{-1}$ ）是在所有三个温度（C）下分解的强预测指标，而酸性磷酸酶的产生（D）与所有酶的分解（在22°C下测量）的关系最大。C和D中的点代表单独的真菌分离物（每次在[C]中出现3次），线条和阴影表示模型预测值 \pm SEM（材料和方法中的完整模型详细信息）。

该酶的主要作用是将有机磷化合物转化为可溶性无机形式，从而增加土壤中微生物和植物的磷利用率（43）。

真菌分解中的大范围模式。到目前为止，我们已经单独考虑了实验室数据库中的每个特征，我们的主要目的是确定真菌类群中内在衰减率的简单预测因子。这些特性共同代表了真菌的竞争优势与水分胁迫耐受性之间的明显权衡，Maynard等人最近证明了这一点。（25）对于相同特征数据集（不包括分解率的数据集）。为了评估这种生理上的折衷对木材腐烂的功能后果，我们使用主成分分析将内在分解速率映射到特征空间（图3）。我们发现，在整个真菌中，分解速率与优势耐受力的权衡高度吻合，与延伸速率平行（沿轴PC1，解释了31%的变化；图3）。在这一范围的一端，具有高菌丝延伸率的高度竞争性真菌具有很高的木材固有分解率。在该光谱的另一端，能耐受多种水分条件并产生大量N和P矿化酶的致密真菌与木材分解速度较慢有关（图1和3）。

在整个真菌文献中，已经提出了一系列不同的理论来将真菌群落与生态系统功能联系起来（例如，参考文献27和44–46）。我们的基于特征的数据支持概念模型（14、29、47、48）和遗传研究（26），表明真菌介导的分解速率可能受压力承受力和竞争优势之间的基本权衡控制。Grime（49）在他的经典的CSR竞争性（C），耐压力（S）和ruderal（R）植物生态策略框架中，最初提出快速增长的竞争者和慢速增长的耐压力个体之间的区别可能也适用于真菌，并涉及在连续时间内分解剂能力的变化。最近，这一框架得到了扩展，其假设是产生特定的细胞外酶或细胞损伤修复化合物应有益于生活在营养有限或压力环境中的真菌（14、44、47）。确实，遗传学研究表明，调节酸性磷酸酶或几丁质酶产生的基因与促进胁迫耐受性的基因之间存在正相关（26）。我们的结果表明，分解与矿物质营养酶的产生和水分胁迫耐受性呈负相关（图1 A、B和D），而与战斗力（图1A）和伸展率呈正相关（图1和图2）。1C和2），在表型水平上支持此框架。

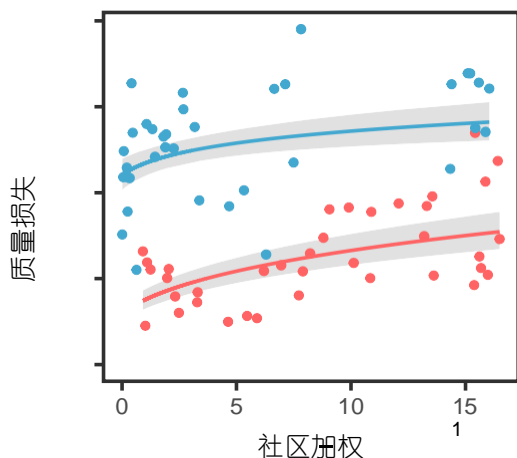


图2. 原木的分解也随定居在其上的真菌群落的菌丝延伸率而增加。木材腐烂3年(红色)或5年(蓝色)后,以社区加权平均延伸率(每根原木顶部和/或底部 $n = 14$ 个真菌分离株)与累积质量损失($n = 73$ 根原木)作图在森林生态系统中。线和阴影表示每个时间段的一般线性混合模型预测值 \pm SEM,其中扩展率是固定效应,而木本植物是随机效应。

由于我们数据库中的所有真菌都是木材腐烂早期至中期的主要物种,因此我们的实验室测量在分解过程的这一阶段对真菌的动态变化最为有益。其他研究表明,真菌的相互作用可能会在腐烂的后期发生变化,从而影响木材的分解速度(参见参考文献50)。例如,霍尔默和斯滕利德(Holmer and Stenlid, 51)在6个月的木材试验中发现,晚成功物种在木材腐烂的早期阶段胜过真菌。我们的快速生长的真菌具有高固有的衰变能力,这可能最好地代表了腐的,高产的生活史(sensu ref. 14),在衰老的早期是有利的,而后期的专家可以通过胜任这些而胜过它们。随着木材分解的进行,可以接触更复杂的基材。这个假设与我们的结果一致,即在我们的实验室实验中,分解木质素所必需的氧化酶[生物化学上是木材分解中最复杂的步骤(26)]与木材的腐烂率没有显著相关(图1B中性和阳性趋势)。未来的研究可能会在不利的营养条件下进行真菌对抗试验,以测试竞争性等级如何在木材腐烂过程中发生变化。真菌群落的连续变化也可能解释了为什么菌丝扩展率和分解率之间的关系在野外腐烂的3到5年之间趋于平稳(参考文献42和50和图2)。与我们的实验室研究相反,实地测井的确到达了衰减的后期。尽管分子数据对于从基因上确认真菌身份是必需的,但真菌群落在这段时间内可能会发生很大变化。随着真菌群落在演替过程中变得越来越复杂,增加对战斗的投入可以降低木材腐烂率(52)并减轻真菌性状(如延伸率)的影响。最后,随着时间的推移,延伸率与木材腐烂之间关系的变化也可能反映出木材腐烂过程本身随时间变化的性质(53)。考虑到我们研究系统的这些限制,我们得出的结论是,优势与公差的权衡(25)可能在塑造真菌群落的功能能力方面,尤其是在木材腐烂的早期至中期,起着关键作用。

我们的结果直接建立在使用这些真菌分离株获得的先前发现之上,这些结果表明优势-容忍权衡是如何预测其大规模生物地理分布的

(25)。在这里,我们证明了这种相同的折衷还决定了木材固有的腐烂能力(坡度 $= 0.82 \pm 0.28$; $F_{1, 30} = 8.37$; $P = 0.007$; $R^2 = 0.42$;图4A),以及从而在木材腐烂真菌中提供了社区生态与生态系统功能之间的联系。通过将这种关系投影到先前估计的优势-公差权衡的生物地理分布上(25),我们可以估算北美森林中真菌介导的木材分解速率的空间变化(图4B,地图改编自参考文献25)。)。从本质上讲,该图表明,生长缓慢,耐压力的真菌更可能存在于降水季节高的干燥森林中,其固有的木材腐烂能力很差。相反,在更有利的环境中受到青睐的快速生长,竞争激烈的真菌更可能更快地分解木材,而与当地的小气候无关。因此,大规模的环境过滤器可以选择具有某些特征的真菌群落,这些特征又与分解密切相关(54、55)。这些间接影响的方向与气候对分解率的直接影响相吻合,在温暖潮湿的环境中分解率更高

对于任何给定的真菌(参考图2和图1C)。因此,真菌性状的生物地理分布可能会加剧气候导致的木材腐烂率差异,因为快速分解的真菌存在于也有利于高分解活性的环境中(如参考文献56所示)。

尽管存在这些一般模式,但人们普遍认为,局部分解速率将取决于微气候条件,遗留效应和养分质量(2),正如我们从中培养真菌的枯木腐烂试验中观察到的那样(37)。尽管田间腐烂率很可能与纯分离株实验室估计的标准速率有很大出入,但社区分离菌丝扩展率的社区加权方法有助于解释田间观察到的木材分解。因此,我们的实验室和野外研究相结合的方法支持在受控实验室条件下隔离研究真菌活性的价值,以便量化和比较可处理数量众多的真菌的大量特征(57)。现场实验使我们能够证明将研究结果推论到现场条件的有效性,尽管我们的推论受到了有限的限制

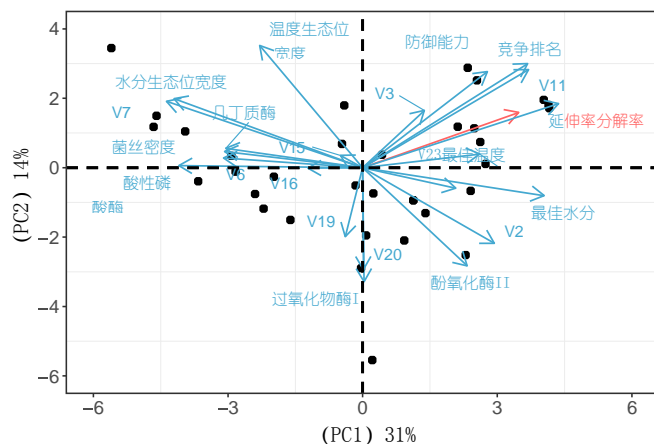


图3. 34种真菌分离株(V2, V3等的完整变量名,列于SI附录,表S1)的分解,生长和生态性能特征以及酶产生的主成分分析。PC1轴(解释变异的31%)代表了整个类群的耐性权衡取舍,范围从快速增长的,竞争激烈的菌株到具有宽湿度生态位和高酶产量的耐应力菌株。分解率(红色,PC1负载 $= 0.25$)与沿此折衷轴的扩展率和战斗能力高度一致。因此,结果仅与特征数据集的先前主成分分析非常匹配(25),由于分解速率的增加,差异很小。

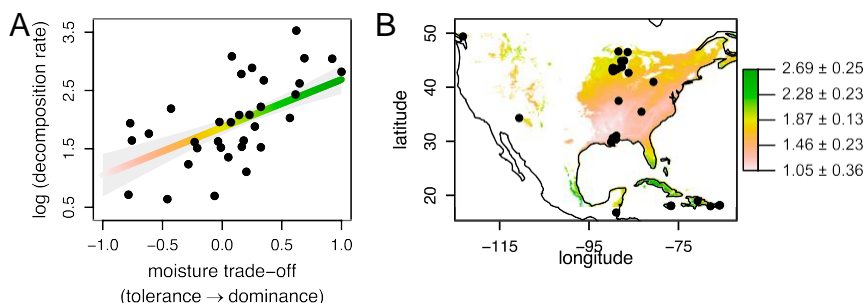


图4. 北美地区 (B) 的分解率 (122 d的质量损失百分比, 经对数转换) 与优势/耐湿性折衷 (A) 之间的关系。水分折衷 (A中的x轴) 是每个分离株竞争排名与其水分位宽度之间的差, 两者均按 [0, 1] 缩放, 如Maynard等人所计算。(25)。A中的点表示真菌分离株, 线和阴影表示来自一般线性模型的预测值 \pm SEM (总体斜率, 不包括阿米拉氏菌和沙门氏菌的物种指示剂效应)。A和B中的阴影都表示分解速率, 它沿着A中的拟合线增加。因此, B中的图表示预测的分解速率, 如投影到先前发布的水分折衷的空间分布上 (25)。B中的点表示真菌分离株的采样位置 (n = 34)。一种分离物 (-146.69, 60.73) 的采样位置不在地图的空间范围内。

我们深入探索的真菌数量及其未知物种的身份。

我们注意到, 我们的结果可以部分解释为分离株之间的系统发育相关性 (SI附录, 表S2), 如先前的工作所述 (25)。也就是说, 真菌功能性生物地理学似乎部分受到系统进化谱系的空间排序的支配, 反映出生理和功能性状的系统进化保守性, 最终决定了真菌可以在何处生存以及其分解木材的能力。确定了预测分解速率的关键特征后, 未来的研究应探索栖息地的偏好特征及其系统发育保守性。最重要的是, 应将系统发育范围扩大到包括子囊菌 (Ascomycota), 该子囊包含大量的木材分解物类群 (10、42)。尽管在我们的实验室特征数据库中未显示门类, 但在田间实验中分离出的真菌中很可能存在子囊菌。考虑到真菌群落组成与系统发育多样的真菌的木材腐烂率相关, 其酶产生和竞争能力差异很大, 因此包括更大范围的真菌分类可能进一步阐明木材快速腐烂与胁迫耐受性之间的权衡模式 (9, 42、48)。通过专注于特征表达而不是野外分离株的分类学身份, 我们的研究设计不允许我们确定群落结构, 组成或遗传多样性对木材分解率的影响。但是, 通过采用纯基于特征的方法, 我们的结果表明, 社区加权特征表达可以提供对木材腐烂真菌功能能力的有意义的洞察力。弄清楚性状表达, 遗传多样性和群落结构作为真菌介导的分解驱动因素的相对重要性是一个迫在眉睫的未来研究问题。

结论和未来方向。我们的研究揭示了预测真菌介导的木材分解的关键特征, 这是全球碳循环的关键驱动力 (3)。具体而言, 可以从关于菌丝延伸率的简单信息预测标准化实验室条件下的内在衰减能力, 因为生长较快, 竞争性更高的真菌比生长较慢的耐胁迫性真菌具有更高的分解率。分解速率与真菌生命史策略之间的这种紧密联系使我们能够将先前记录的生理折衷 (25) 转换为内在功能能力的空间模式。在野外环境的复杂性, 多样化的自然群落和可变的环境条件下, 可以看出这些明显的扩展速率和分解能力之间的折衷, 突出了该机制的预测强度。因为预测分解的特征与

木材分解真菌的广泛生物地理分布, 它们为它们的功能生物地理学提供了独特的见解。

我们希望我们的结果能激发人们进行广泛的努力, 以使用从全球各种环境中取样的真菌分离物验证这些模式。未来的研究应包括腐烂过程各个阶段的分类学多样的真菌, 以进一步阐明真菌性状与分解速率之间的关系如何随时间变化。如果我们在北美真菌中观察到的模式横跨整个分类单元和生态系统, 那么这项研究可能被证明是将真菌过程有意义地纳入全球生物地球化学模型的有用步骤。例如, 期望我们可以

通过考虑土壤有机质更新的外部驱动因素 (气候和植物性状), 目前约占木材分解率空间变化的50% (2、7)。我们的分析表明在野外考虑真菌在木材腐烂能力方面的内在变化 (10) 可能最终提高我们预测木材分解率大规模变化的能力 (在我们的实地研究中, 高达10% 27%)。在这方面的下一个关键步骤将是连续的真菌性状变异纳入木材腐烂的空间明确模型中, 类似于最近的凋落物分解模型 (13、58)。由于生物地球化学模型的每个附加生物层都可能带来新的模型不确定性 (59), 因此需要对模型输出 (14) 和模型敏感性分析 (7) 进行现场验证, 以确定功能性生物地理学的最佳生态细节水平。真菌应代表。

材料和方法

真菌分离物。我们的数据库包含来自20种独特物种 (SI附录, 图S1和表S3) 的34种腐生的担子菌真菌, 之前已在参考文献中进行了描述。25、34、35和36。所有真菌分离物均从森林真菌学研究中心 (威斯康星州麦迪逊) 的美国森林服务培养物保藏中心获得。它们是从北美混合硬木森林中死木上的子实体中收集的, 没有连续转移的情况下储存在液氮中。在木材腐烂的早期到中期, 从新砍伐的原木到纤维素和不稳定的碳水化合物被大量分解, 木材开始分解的过程, 所有物种都是主要的分解者 (60、61)。因此, 我们的真菌涵盖了广泛的分类学和地理范围, 但具有相似的生态作用 (34), 使我们能够研究真菌性状和分解率的一般模式。

实验室特征测量。

实验设计。我们数据库中的所有实验室特征数据在先前的工作中已有描述 (25、34-36)。我们使用这些数据找到木材分解的最佳预测因子, 并在此处总结了性状测量的一般方法 (性状列在SI附录的表S1中)。为了评估标准化环境中的真菌特征, 将所有性状

1. 翻
2. 译
3. 狗
4. 翻
5. 译
6. 狗
7. 翻
8. 译
9. 狗
10. 翻
11. 译
12. 狗
13. 翻
14. 译
15. 狗
16. 翻
17. 译
18. 狗
19. 翻
20. 译
21. 狗
22. 翻
23. 译
24. 狗
25. 翻
26. 译
27. 狗
28. 翻
29. 译
30. 狗
31. 翻
32. 译
33. 狗
34. 翻
35. 译
36. 狗
37. 翻
38. 译
39. 狗
40. 翻
41. 译
42. 狗
43. 翻
44. 译
45. 狗
46. 翻
47. 译
48. 狗
49. 翻
50. 译
51. 狗
52. 翻
53. 译
54. 狗
55. 翻
56. 译
57. 狗
58. 翻
59. 译
60. 狗
61. 翻
62. 译
63. 狗
64. 翻
65. 译
66. 狗
67. 翻
68. 译
69. 狗
70. 翻
71. 译
72. 狗
73. 翻
74. 译
75. 狗
76. 翻
77. 译
78. 狗
79. 翻
80. 译
81. 狗
82. 翻
83. 译
84. 狗
85. 翻
86. 译
87. 狗
88. 翻
89. 译
90. 狗
91. 翻
92. 译
93. 狗
94. 翻
95. 译
96. 狗
97. 翻
98. 译
99. 狗
100. 翻
101. 译
102. 狗
103. 翻
104. 译
105. 狗
106. 翻
107. 译
108. 狗
109. 翻
110. 译
111. 狗
112. 翻
113. 译
114. 狗
115. 翻
116. 译
117. 狗
118. 翻
119. 译
120. 狗
121. 翻
122. 译
123. 狗
124. 翻
125. 译
126. 狗
127. 翻
128. 译
129. 狗
130. 翻
131. 译
132. 狗
133. 翻
134. 译
135. 狗
136. 翻
137. 译
138. 狗
139. 翻
140. 译
141. 狗
142. 翻
143. 译
144. 狗
145. 翻
146. 译
147. 狗
148. 翻
149. 译
150. 狗
151. 翻
152. 译
153. 狗
154. 翻
155. 译
156. 狗
157. 翻
158. 译
159. 狗
160. 翻
161. 译
162. 狗
163. 翻
164. 译
165. 狗
166. 翻
167. 译
168. 狗
169. 翻
170. 译
171. 狗
172. 翻
173. 译
174. 狗
175. 翻
176. 译
177. 狗
178. 翻
179. 译
180. 狗
181. 翻
182. 译
183. 狗
184. 翻
185. 译
186. 狗
187. 翻
188. 译
189. 狗
190. 翻
191. 译
192. 狗
193. 翻
194. 译
195. 狗
196. 翻
197. 译
198. 狗
199. 翻
200. 译
201. 狗
202. 翻
203. 译
204. 狗
205. 翻
206. 译
207. 狗
208. 翻
209. 译
210. 狗
211. 翻
212. 译
213. 狗
214. 翻
215. 译
216. 狗
217. 翻
218. 译
219. 狗
220. 翻
221. 译
222. 狗
223. 翻
224. 译
225. 狗
226. 翻
227. 译
228. 狗
229. 翻
230. 译
231. 狗
232. 翻
233. 译
234. 狗
235. 翻
236. 译
237. 狗
238. 翻
239. 译
240. 狗
241. 翻
242. 译
243. 狗
244. 翻
245. 译
246. 狗
247. 翻
248. 译
249. 狗
250. 翻
251. 译
252. 狗
253. 翻
254. 译
255. 狗
256. 翻
257. 译
258. 狗
259. 翻
260. 译
261. 狗
262. 翻
263. 译
264. 狗
265. 翻
266. 译
267. 狗
268. 翻
269. 译
270. 狗
271. 翻
272. 译
273. 狗
274. 翻
275. 译
276. 狗
277. 翻
278. 译
279. 狗
280. 翻
281. 译
282. 狗
283. 翻
284. 译
285. 狗
286. 翻
287. 译
288. 狗
289. 翻
290. 译
291. 狗
292. 翻
293. 译
294. 狗
295. 翻
296. 译
297. 狗
298. 翻
299. 译
300. 狗
301. 翻
302. 译
303. 狗
304. 翻
305. 译
306. 狗
307. 翻
308. 译
309. 狗
310. 翻
311. 译
312. 狗
313. 翻
314. 译
315. 狗
316. 翻
317. 译
318. 狗
319. 翻
320. 译
321. 狗
322. 翻
323. 译
324. 狗
325. 翻
326. 译
327. 狗
328. 翻
329. 译
330. 狗
331. 翻
332. 译
333. 狗
334. 翻
335. 译
336. 狗
337. 翻
338. 译
339. 狗
340. 翻
341. 译
342. 狗
343. 翻
344. 译
345. 狗
346. 翻
347. 译
348. 狗
349. 翻
350. 译
351. 狗
352. 翻
353. 译
354. 狗
355. 翻
356. 译
357. 狗
358. 翻
359. 译
360. 狗
361. 翻
362. 译
363. 狗
364. 翻
365. 译
366. 狗
367. 翻
368. 译
369. 狗
370. 翻
371. 译
372. 狗
373. 翻
374. 译
375. 狗
376. 翻
377. 译
378. 狗
379. 翻
380. 译
381. 狗
382. 翻
383. 译
384. 狗
385. 翻
386. 译
387. 狗
388. 翻
389. 译
390. 狗
391. 翻
392. 译
393. 狗
394. 翻
395. 译
396. 狗
397. 翻
398. 译
399. 狗
400. 翻
401. 译
402. 狗
403. 翻
404. 译
405. 狗
406. 翻
407. 译
408. 狗
409. 翻
410. 译
411. 狗
412. 翻
413. 译
414. 狗
415. 翻
416. 译
417. 狗
418. 翻
419. 译
420. 狗
421. 翻
422. 译
423. 狗
424. 翻
425. 译
426. 狗
427. 翻
428. 译
429. 狗
430. 翻
431. 译
432. 狗
433. 翻
434. 译
435. 狗
436. 翻
437. 译
438. 狗
439. 翻
440. 译
441. 狗
442. 翻
443. 译
444. 狗
445. 翻
446. 译
447. 狗
448. 翻
449. 译
450. 狗
451. 翻
452. 译
453. 狗
454. 翻
455. 译
456. 狗
457. 翻
458. 译
459. 狗
460. 翻
461. 译
462. 狗
463. 翻
464. 译
465. 狗
466. 翻
467. 译
468. 狗
469. 翻
470. 译
471. 狗
472. 翻
473. 译
474. 狗
475. 翻
476. 译
477. 狗
478. 翻
479. 译
480. 狗
481. 翻
482. 译
483. 狗
484. 翻
485. 译
486. 狗
487. 翻
488. 译
489. 狗
490. 翻
491. 译
492. 狗
493. 翻
494. 译
495. 狗
496. 翻
497. 译
498. 狗
499. 翻
500. 译
501. 狗
502. 翻
503. 译
504. 狗
505. 翻
506. 译
507. 狗
508. 翻
509. 译
510. 狗
511. 翻
512. 译
513. 狗
514. 翻
515. 译
516. 狗
517. 翻
518. 译
519. 狗
520. 翻
521. 译
522. 狗
523. 翻
524. 译
525. 狗
526. 翻
527. 译
528. 狗
529. 翻
530. 译
531. 狗
532. 翻
533. 译
534. 狗
535. 翻
536. 译
537. 狗
538. 翻
539. 译
540. 狗
541. 翻
542. 译
543. 狗
544. 翻
545. 译
546. 狗
547. 翻
548. 译
549. 狗
550. 翻
551. 译
552. 狗
553. 翻
554. 译
555. 狗
556. 翻
557. 译
558. 狗
559. 翻
560. 译
561. 狗
562. 翻
563. 译
564. 狗
565. 翻
566. 译
567. 狗
568. 翻
569. 译
570. 狗
571. 翻
572. 译
573. 狗
574. 翻
575. 译
576. 狗
577. 翻
578. 译
579. 狗
580. 翻
581. 译
582. 狗
583. 翻
584. 译
585. 狗
586. 翻
587. 译
588. 狗
589. 翻
590. 译
591. 狗
592. 翻
593. 译
594. 狗
595. 翻
596. 译
597. 狗
598. 翻
599. 译
600. 狗
601. 翻
602. 译
603. 狗
604. 翻
605. 译
606. 狗
607. 翻
608. 译
609. 狗
610. 翻
611. 译
612. 狗
613. 翻
614. 译
615. 狗
616. 翻
617. 译
618. 狗
619. 翻
620. 译
621. 狗
622. 翻
623. 译
624. 狗
625. 翻
626. 译
627. 狗
628. 翻
629. 译
630. 狗
631. 翻
632. 译
633. 狗
634. 翻
635. 译
636. 狗
637. 翻
638. 译
639. 狗
640. 翻
641. 译
642. 狗
643. 翻
644. 译
645. 狗
646. 翻
647. 译
648. 狗
649. 翻
650. 译
651. 狗
652. 翻
653. 译
654. 狗
655. 翻
656. 译
657. 狗
658. 翻
659. 译
660. 狗
661. 翻
662. 译
663. 狗
664. 翻
665. 译
666. 狗
667. 翻
668. 译
669. 狗
670. 翻
671. 译
672. 狗
673. 翻
674. 译
675. 狗
676. 翻
677. 译
678. 狗
679. 翻
680. 译
681. 狗
682. 翻
683. 译
684. 狗
685. 翻
686. 译
687. 狗
688. 翻
689. 译
690. 狗
691. 翻
692. 译
693. 狗
694. 翻
695. 译
696. 狗
697. 翻
698. 译
699. 狗
700. 翻
701. 译
702. 狗
703. 翻
704. 译
705. 狗
706. 翻
707. 译
708. 狗
709. 翻
710. 译
711. 狗
712. 翻
713. 译
714. 狗
715. 翻
716. 译
717. 狗
718. 翻
719. 译
720. 狗
721. 翻
722. 译
723. 狗
724. 翻
725. 译
726. 狗
727. 翻
728. 译
729. 狗
730. 翻
731. 译
732. 狗
733. 翻
734. 译
735. 狗
736. 翻
737. 译
738. 狗
739. 翻
740. 译
741. 狗
742. 翻
743. 译
744. 狗
745. 翻
746. 译
747. 狗
748. 翻
749. 译
750. 狗
751. 翻
752. 译
753. 狗
754. 翻
755. 译
756. 狗
757. 翻
758. 译
759. 狗
760. 翻
761. 译
762. 狗
763. 翻
764. 译
765. 狗
766. 翻
767. 译
768. 狗
769. 翻
770. 译
771. 狗
772. 翻
773. 译
774. 狗
775. 翻
776. 译
777. 狗
778. 翻
779. 译
780. 狗
781. 翻
782. 译
783. 狗
784. 翻
785. 译
786. 狗
787. 翻
788. 译
789. 狗
790. 翻
791. 译
792. 狗
793. 翻
794. 译
795. 狗
796. 翻
797. 译
798. 狗
799. 翻
800. 译
801. 狗
802. 翻
803. 译
804. 狗
805. 翻
806. 译
807. 狗
808. 翻
809. 译
810. 狗
811. 翻
812. 译
813. 狗
814. 翻
815. 译
816. 狗
817. 翻
818. 译
819. 狗
820. 翻
821. 译
822. 狗
823. 翻
824. 译
825. 狗
826. 翻
827. 译
828. 狗
829. 翻
830. 译
831. 狗
832. 翻
833. 译
834. 狗
835. 翻
836. 译
837. 狗
838. 翻
839. 译
840. 狗
841. 翻
842. 译
843. 狗
844. 翻
845. 译
846. 狗
847. 翻
848. 译
849. 狗
850. 翻
851. 译
852. 狗
853. 翻
854. 译
855. 狗
856. 翻
857. 译
858. 狗
859. 翻
860. 译
861. 狗
862. 翻
863. 译
864. 狗
865. 翻
866. 译
867. 狗
868. 翻
869. 译
870. 狗
871. 翻
872. 译
873. 狗
874. 翻
875. 译
876. 狗
877. 翻
878. 译
879. 狗
880. 翻
881. 译
882. 狗
883. 翻
884. 译
885. 狗
886. 翻
887. 译
888. 狗
889. 翻
890. 译
891. 狗
892. 翻
893. 译
894. 狗
895. 翻
896. 译
897. 狗
898. 翻
899. 译
900. 狗
901. 翻
902. 译
903. 狗
904. 翻
905. 译
906. 狗
907. 翻
908. 译
909. 狗
910. 翻
911. 译
912. 狗
913. 翻
914. 译
915. 狗
916. 翻
917. 译
918. 狗
919. 翻
920. 译
921. 狗
922. 翻
923. 译
924. 狗
925. 翻
926. 译
927. 狗
928. 翻
929. 译
930. 狗
931. 翻
932. 译
933. 狗
934. 翻
935. 译
936. 狗
937. 翻
938. 译
939. 狗
940. 翻
941. 译
942. 狗
943. 翻
944. 译
945. 狗
946. 翻
947. 译
948. 狗
949. 翻
950. 译
951. 狗
952. 翻
953. 译
954. 狗
955. 翻
956. 译
957. 狗
958. 翻
959. 译
960. 狗
961. 翻
962. 译
963. 狗
964. 翻
965. 译
966. 狗
967. 翻
968. 译
969. 狗
970. 翻
971. 译
972. 狗
973. 翻
974. 译
975. 狗
976. 翻
977. 译
978. 狗
979. 翻
980. 译
981. 狗
982. 翻
983. 译
984. 狗
985. 翻
986. 译
987. 狗
988. 翻
989. 译
990. 狗
991. 翻
992. 译
993. 狗
994. 翻
995. 译
996. 狗
997. 翻
998. 译
999. 狗
1000. 翻

在人工培养基上生长的单个分离株上进行测定。由于这些系统在结构上与其他底物不同，因此它们提供了一个无偏竞技场来量化性状变异，以便在物种间进行比较（29、57）。真菌在直径10厘米的深孔培养皿中培养，培养皿中含2%的麦芽提取物琼脂，并用陪替氏密封剂密封。

参考34）。所有特性测试均在22°C和-0.5 MPa下进行

除非另有说明，否则可能产生潮气。该设计为我们研究中的所有真菌分离株提供了近乎最佳的生长条件，并且类似于腐烂木材的营养条件。

生理生长。为了表征每个分离株的生长，我们量化了其菌丝延伸率和菌丝密度（见参考文献34）。简而言之，我们将每个分离株的五个重复培养皿（板）的中心接种了5mm直径的样品培养塞。将板孵育2周或直到生长的分离物到达板的边缘。菌丝延伸率定量为线性延伸率，单位为毫米/天。菌丝密度的测定采用类似的设计，介质被一层玻璃纸覆盖，这使我们能够去除菌丝体并称重（如参考文献34和63之后的参考文献34所述）。我们将菌丝密度量化为距离生长前沿边缘1 cm处每立方厘米的微克干燥质量。

湿度和湿度利基。以前的生理反应曲线

参考文献中描述了我们的真菌。25. 偏态正态分布模型适合每个分离株在温度（10°C至40°C，每个分离株重复5次）和水分（水势-0.5至-4.5 MPa，三个重复）梯度，测得延伸速率为六个

沿每个梯度的值。为了根据这些响应曲线（参考文献25中的完整方法，参考文献23中的完整方法）对每个分离株的温度和水分生态位特征进行量化，我们得出了生态位宽度，最小和最大值（标明了至少支持条件的范围）真菌最大延伸率的一半），以及最佳温度和湿度条件（达到最大延伸率）。

战斗能力。为了量化我们的真菌分离物在直接战斗中取代其他分离物的能力，我们对所有20种物种进行了成对竞争试验，其中不包括种内相互作用（参见参考文献34，参考文献64之后的方法）。我们用两条直间接种板，每个直线由每个分离物的三个塞子组成，在距板中心2 cm处彼此相对。将接种时间调整为已知的延伸速率差异，以使两种物种在试验开始时在距板1厘米处的一半平板上形成菌丝前缘。将板孵育最多8周，直到一种真菌完全替代另一种（竞争性排斥），或者3周末观察到移位（死锁）。基于615个独特试验的结果，我们在物种水平上量化了三个性状。“竞争排名”是物种在我们真菌中总体竞争等级中的位置，使用Elo排名系统计算得出（34、65）。“进攻能力”是指真菌转移竞争对手时的平均延伸率除以单一培养中的延伸率。最后，“防御能力”是指真菌过度生长的平均速率，除以竞争对手在单一栽培中的扩展速率（25）。

酶的生产。对于每种真菌分离物，我们量化了五个水解酶和四个氧化酶的产生（参考文献66和67之后在参考文献34中进行了描述）。我们研究了酸性磷酸酶（底物：磷酸盐），N-乙酰基-β-氨基葡萄糖苷酶（几丁质酶，底物：N-乙酰基-β-葡萄糖苷），β-葡萄糖苷酶（底物：β-d-葡萄糖吡喃糖苷），纤维二糖水解酶（纤维素酶，底物：β-d-纤维二糖苷），亮氨酸氨基肽酶（底物：1-亮氨酸），两种过氧化物酶（0.3%过氧化氢底物和四甲基苯胺，分别称为过氧化物酶I和II）和两种酚氧化酶[底物L-3, 4-二羟基苯丙氨酸（1-DOPA）和2, 2'-叠氮基双（3-乙基苯并噻唑啉-6-磺酸）（ABTS），称为苯酚氧化酶I和II]。将真菌分离物培养7天，然后在每个分离物的生长前沿1厘米后取样的4个琼脂（直径7毫米）中测量每单位生物量的酶活性。水解酶活性用荧光法测定，氧化酶活性用吸光度法测定（参考文献68）。

实验室分解实验。本研究新介绍了实验室在10°C，16°C和22°C下的分解测量结果。为了获得每个真菌分离物的分解速率的标准化估计值，我们在实验室中量化了它们分解枫木块（*Acer* spp.）的能力。实验（参考文献34中提供了完整的方法学详细信息）在与性状测定相似的平板上进行。初步实验表明，枫木支持我们研究中所有真菌类群的生长。因此，真菌可以从木材和培养基中获得碳。我们在每块板的中心接种了5毫米的样品培养塞。将三个灭菌木块（10毫米×10毫米×5毫米）放置在距塞子15毫米处，彼此等距，

固定在不锈钢微网的两个正方形之间。用Parafilm密封板并孵育14至18周。为了测量每种真菌分离株在不同温度下的分解，我们在10°C，16°C和22°C下孵育板，每个分离株和温度用六个重复的木块（分布在两个板中）。孵育后，用剃须刀小心地从每个块的表面刮下任何真菌残留物。将木块在40°C干燥至恒重。我们将分解速率量化为六个重复块在122天内的平均质量损失（干重百分比）。为了检查延伸速率与分解之间的关系，如前所述，在10°C，16°C和22°C下测量每个分离株的延伸速率。在22°C时菌丝延伸率与我们在该温度下的较早测量高度一致（ $r = 0.95$ ； $P < 0.001$ ）（34）。

场分解实验。为了评估在实验室条件下测得的内在扩展速率是否可以预测野外真菌的自然群落分解木材，我们在泰森研究中心的温带落叶山核桃木森林中进行了7年分解研究，从原木中取样真菌群落在密苏里州（37）。我们建立了

常见的花园腐烂场所，有21种木本物种的原木（长22厘米，长5至9厘米），分布在种子植物科中，分布在两个

同类群组：一个始于2009年，另一个始于2011年（SI附录，表S5）。我们在此提供2014年的数据，当时我们收集了用于分析森林中一个高地和两个低地的真菌群落的子样本。从距离土壤最近和最远的原木表面上的八个位置，将木屑取样至2.5厘米深，并保留下来用于真菌的培养（参考文献37和53中样品制备的完整细节）。将原木两边的八个木屑子样品合并为顶部和底部样品，并运送到实验室。在到达时或在培养后似乎被污染的样品被丢弃。我们从113个剩余的顶部或底部样品（现在包括来自20个木本物种的74个独特的原木）中的每一个中培养了14种真菌分离物，并按照上述方法测量了每种分离物在琼脂上的延伸率（总计1,582）。尽管不可能在原木中捕获整个真菌群落（物种多样性高，并非可以种植所有物种），但每个原木顶部或底部的14种分离真菌可能是对真菌生物量贡献最大的最丰富的变异体。尽管我们从同一原木中检测到各种分离物的形态和生长速率存在很大差异，这表明存在多个不同物种，但我们无法通过遗传学证实这一点。我们通过计算样品中所有14种真菌分离株的平均延伸率并从同一记录中可获得的顶部和底部样品的平均值中计算出74个独特对数的社区加权菌丝延伸率（SI附录，表S5）。我们使用每个对数的质量损失（百分比）来衡量3或5年周期内的累积衰减，并注意到我们的样本代表了随时间变化的衰减过程的快照（53）。

统计分析。所有统计分析均在R v3.5.1（69）中进行。作为在标准条件下分解的一般方法，除非另有说明，否则我们使用每种真菌分离物在10°C，16°C和22°C下测得的分解速率的几何平均值（除非将每个温度下的分解速率平均每个分离株重复六次）。Spearman的 ρ 用于计算每个特征与分解率之间的成对等级相关性。我们使用标准的主成分分析来探索分解在整个特征空间中的位置。

为了进一步探讨分解速率和扩展速率之间的关系（无论是在实验室还是在现场），以及分解速率和酸性磷酸酶活性之间的关系，我们首先对所有这些速率进行了对数转换，并使用通用线性（混合）分析了它们之间的关系。楷模。对数对数比例关系的斜率与线性比例下的幂律关系的指数相对应，用于图形表示。由于数据值非常小，在必要时，对数转换使用了+1的偏移量来满足正态性的假设。为了在我们的实验室数据中考虑物种识别效应，我们为每个具有多个分离株的物种包括了一个物种指标变量。该模型中仅保留了重要的物种指示剂（ $\alpha = 0.05$ ，双向），但蜜环菌的指示剂除外，该指示剂一直被保留，因为该物种的分离株数量很高。绘制的回归线显示了预测的平均回归趋势，指标设置为零。

为了测试在三个温度下分解与扩展速率之间的关系是否一致，我们拟合了一个混合效应模型，其中扩展速率，温度及其相互作用为固定效应（除了物种指标），而真菌分离株为随机

2021年2月1日由作者发布

效果 (lme4封装, 参考70)。使用具有Kenward-Roger自由度 (df) 的II型Wald F检验 (汽车包装, 参考文献71) 评估了主要和相互作用的影响。我们使用类似的方法来分析田间分解数据, 其中扩展率, 衰变年数 (三到五年) 及其相互作用为固定效应, 而植物物种为随机效应。因为交互作用很重要, 所以我们为每个衰变期拟合了单独的模型。在Nakagawa和Schielzeth (72) 之后, 使用软件包r2glmm (73) 和MuMIn (74) 估计了混合模型的R²值。最后, 我们分析了酸性磷酸酶活性与在22°C分解酶的温度下分解速率之间的关系。我们拟合了线性模型, 并使用II型F检验评估了酸性磷酸酶活性和物种指标的影响 (71)。

参考文献中提供了生长, 生态性能特征和酶的数据。25. 实验室的分解率和扩展率数据可在SI附录的表S3和S4中获得, 而现场数据可在参考资料中获得。75和SI附录, 表S5。

绘制整个北美地区的分解图。为了绘制整个北美地区的预计分解率, 我们量化了真菌中分解率与优势-容忍权衡之间的关系, 并在以前发布的该权衡图上可视化了结果。简而言之, Maynard等。 (25) 定义了水分的优势-容忍权衡的度量, 计算为每个分离株之间的差异。竞争排名及其水分利基宽度, 均定为[0, 1]。因此, 权衡指标的范围是-1至1, 其中1表示

高竞争优势/低耐湿性, 反之则为-1。为了探索气候是否可以预测这种折衷的分布, 获得了每个真菌分离株采样位置的气候数据。来自WorldClim全球气候数据数据库 (76)。使用具有物种指示变量的通用线性模型分析了水分权衡与关键气候变量之间的关系, 得出了回归系数, 该系数用于估算整个北美栅格地图中的水分权衡值 (25)。在这里, 我们使用相似的线性模型量化了分解速率 (对数转换) 与水分平衡之间的关系。然后, 我们将此线性关系投影到先前发布的水分折衷图上, 从而使颜色缩放现在反映了整个北美地区预计的分解速率。

致谢。我们感谢S. Thomas, A. Neupane, E. Karlisen-Ayala和C. Delavaux的实验室协助, 以及M. Walton, D. Young, A. Milo和K. Dunham的帮助, 帮助部署, 收获和取样现场实验。泰森研究中心提供了后勤支持。最后, 我们感谢L. Boddy对此主题进行了重要的讨论。这项研究由DOB生态, 行星植物, 耶鲁大学气候与能源研究所, 英国生态学会以及MarieSkłodowska-Curie行动研究金 (向TWC), 耶鲁大学生物圈研究 (向DSM), 美国国家科学基金会 (授予MAB, TWC和DSM的DEB-1021098和DEB1457614; 授予AEZ的DEB-1302797) 国家科学基金会 (授予N.L. 的Grant P2EZP3_178481) 和美国森林服务。

1. P. Baldrian, 森林微生物组: 多样性, 复杂性和动态。FEMS微生物。修订版41, 109-130 (2017)。
2. M. A. Bradford等人, 《气候》无法预测区域尺度上的木材分解。纳特爬昌4, 625-630 (2014)。
3. K. L. McGuire, K. K. Treseder, 微生物群落及其与生态系统模型的相关性: 以分解为案例研究。土壤生物学生化。42, 529-535 (2010)。
4. R. Cavicchioli等, 科学家对人类的警告: 微生物与气候更改。纳特微生物师。17, 569-586 (2019)。
5. W. R. Wieder, G. B. Bonan, S. D. Allison, 通过对微生物过程进行建模来改善全球土壤碳预测。纳特爬昌3, 909-912 (2013)。
6. S. Manzoni, A. Porporato, 土壤碳和氮矿化: 理论和跨尺度的模型。土壤生物学生化。41, 1355-1379 (2009)。
7. T. W. Crowther等人, 全球土壤群落及其对生物地球化学的影响。科学365, EAAV0550 (2019)。
8. I. A. Dickie, T. Fukami, J. P. Wilkie, R. B. Allen, P. K. Buchanan, 组装历史的影响是否从物种减弱到生态系统特性? 对木屑真菌的现场测试。Ecol. 来吧15, 133-141 (2012)。
9. T. Fukami等人, “大会历史决定了生态系统的功能”: 证据来自木材分解器社区。Ecol. 来吧13, 675-684 (2010)。
10. A. Van der Wal, E. Ottosson, W. De Boer, 真菌群落组成在解释木材腐烂率变化中的作用被忽略。生态学96, 124-133 (2015)。
11. A. 范德瓦尔, P. J. 克莱因·冈纽克, J. H.C. 科内利森, T. W. 克劳瑟, W. de布尔, 针叶和阔叶树原木最初腐烂期间的天然真菌群落组装模式。Ecosphere 7, e01393 (2016)。
12. W. R. Wieder, A.S. Grandy, C.M. Kallenbach, P.G. Taylor, G.B. Bonan, 代表MIMICS模型中具有土壤微生物功能性状的地球系统中的生命Geosci. 模型开发8, 1789-1808 (2015)。
13. S. D. Allison, M. L. Goulden, 在DEMENT模型中, 耐旱性状对微生物分解的影响。土壤生物学生化。107, 104-113 (2017)。
14. A. A. Malik等人, 定义对土壤有影响的基于性状的微生物策略气候变化下的碳循环。ISME J.14, 1-9 (2020)。
15. E. K. Hall等人, 《了解微生物群落如何影响其栖息的系统》。纳特微生物。3, 977-982 (2018)。
16. T. K.A. Kumar等人, 真菌亚细胞性状的本体论。上午。J. Bot. 98, 1504-1510 (2011)。
17. L. Tedersoo等, 真菌生物地理学。土壤真菌的全球多样性和地理位置。科学346, 1256688 (2014)。
18. L. Boddy, 腐生线形成真菌: 战争策略和其他生态方面。Mycol. Res. 97, 641-655 (1993)。
19. J. L. Green, B. J. M. Bohannan, R. J. Whitaker, 微生物生物地理学: 摘自生物分类特质。科学320, 1039-1043 (2008)。
20. C. A. Aguilar-Trigueros等人, 《拓展: 对真菌生态学进行基于特征的理解》。真菌生物学Rev. 29, 34-41 (2015)。
21. B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher和M. Westoby, 从功能特征重建社区生态。趋势Ecol. 进化21, 178-185 (2006)。
22. C. Violle, P. B. Reich, S. W. Pacala, B. J. Enquist, J. Kattge, “出现与希望”功能生物地理学。进程Nat1. 学院科学美国111, 13690-13696 (2014)。
23. J. T. Lennon, Z. T. Aanderud, B. K. Lehmkuhl, D. R. Schoolmaster, Jr, 使用分类法和性状绘制土壤微生物的生态位空间。生态93, 1867年至1879年 (2012)。
24. P.-L. Chagnon, R. L. Bradley, H. Maherali, J. N. Klironomos, 基于特质的框架, 可了解菌根真菌的生活史。趋势植物科学。18, 484-491 (2013)。
25. D. S. Maynard等人, 在广泛的真菌性状表达中的一致权衡空间尺度。纳特微生物。4, 846-853 (2019)。
26. K. K. Treseder, J. T. Lennon, 推动陆地生态系统动态的真菌特征。微生物。大声笑生物学Rev. 79, 243-262 (2015)。
27. J. M. Talbot等人, 《北美土壤微生物组中的特有性和功能融合》。进程Nat1. 学院科学美国111, 6341-6346 (2014)。
28. J. Nordén, R. Penttilä, J. Siitonen, E. Tomppo, O. Ovaskainen, 居住木材的真菌种类繁多, 而通才主义者则在零散的北方森林中茁壮成长。J. Ecol. 101, 701-712 (2013)。
29. T. W. Crowther等人, 《解开真菌的生态位: 基于特征的方法》。面前。微生物。5, 579 (2014)。
30. L. Boddy, 被子植物中的真菌群落生态和木材分解过程: 从站立的树木到粗木屑的完全腐烂。Ecol. 公牛。49, 43-56 (2001)。
31. H. Parnas, 微生物分解有机物质的模型。土壤生物学生化。7, 161-169 (1975)。
32. C. Walse, B. Berg, H. Sverdrup, 关于温度, 湿度和酸度影响的有机物分解实验数据的综述和综合。环境。Rev. 6, 25-40 (1998)。
33. B. P. Louis等人, 结合微生物多样性的土壤C和N模型。环境。化学来吧14, 331-344 (2016)。
34. D. S. Maynard等人, “多样性在争夺太空中引起多样性”。纳特Ecol. 进化1, 0156 (2017)。
35. D. S. Maynard, T. W. Crowther, M. A. Bradford, 真菌相互作用降低了碳的利用效率。Ecol. 来吧20, 1034-1042 (2017)。
36. D. S. Maynard, T. W. Crowther, M. A. Bradford, 竞争网络决定了功能关系的方向。进程Nat1. 学院科学美国114, 11464-11469 (2017)。
37. A. E. Zanne等人, 情况不断恶化: 内源性和外源性因素如何决定植物的腐烂率。J. Ecol. 103, 1421-1431 (2015)。
38. C. Violle等, 让特征的概念发挥作用! Oikos 116, 882-892 (2007)。
39. S. K. Dawson等人, 《大型真菌功能性状的测量手册》: 从担子菌真菌开始。功能Ecol. 33, 372-387 (2019)。
40. C. A. Aguilar-Trigueros, M. C. Rillig, T. W. Crowther, 将变长理论应用于真菌。ISME J.11, 2175-2180 (2017)。
41. T. W. Crowther, M. A. Bradford, 广泛异养土壤中的热适应微生物。Ecol. 来吧16, 469-477 (2013)。
42. B. Hoppe等人, 《在中欧森林中将居住在分子上的枯木的真菌多样性和群落动态与生态系统功能和过程联系起来。真菌潜水员。77, 367-379 (2016)。
43. I. F. DellaMónica, M. S. Godoy, A. M. Godeas, J. M. Scervino, 真菌细胞外磷酸酶: 它们在不同pH和P来源下磷在磷循环中的作用。J. 应用微生物。124, 155-165 (2018)。
44. L. Boddy, J. Heilmann-Clausen, “脾气暴躁的担子菌群落发展吃了被子植物的木材”, 《英国Mycological Society Symposia Series》, L. Boddy, J. C. Frankland, P. van West, 编辑 (Elsevier, 2008), pp. 211-237。
45. L. Boddy, 木材腐烂的担子菌之间的种间战斗相互作用。FEMS微生物。Ecol. 31, 185-194 (2000)。
46. B. Henningsson, 桦木耳真菌多孢菌的生理和衰变活性betulinus (Bull.) Fr (Skogshögskolan, 1965年)。
47. S. Krause等人, 基于特质的方法, 用于了解微生物的生物多样性和生态系统功能。面前。微生物。5, 251 (2014)。
48. J. Heilmann-Clausen, 对腐烂的山毛榉原木上大型真菌和粘液霉菌群落的梯度分析。Mycol. Res. 105, 575-596 (2001)。
49. J. P. Grime, 植物中三种主要策略及其存在的证据与生态学和进化论有关。上午。纳特111, 1169-1194 (1977)。

1. 翻
2. 译
3. 狗
/
4. 翻
5. 译
6. 狗
/
7. 翻
8. 译
9. 狗
/
10. 翻
11. 译
12. 狗
/
13. 翻
14. 译
15. 狗
/
16. 翻
17. 译
18. 狗
/
19. 翻
20. 译
21. 狗
/
22. 翻
23. 译
24. 狗
/
25. 翻
26. 译
27. 狗
/
28. 翻
29. 译
30. 狗
/
31. 翻
32. 译
33. 狗
/
34. 翻
35. 译
36. 狗
/
37. 翻
38. 译
39. 狗
/
40. 翻
41. 译
42. 狗
/
43. 翻
44. 译
45. 狗
/
46. 翻
47. 译
48. 狗
/
49. 翻
50. 译
51. 狗
/

50. J. Hiscox, J. O'Leary, L. Boddy, 真菌大战：木材腐烂中的担子菌之战。
《Mycol. Res.》89, 117-124 (2018)。

51. L. Holmer, J. Stenlid, 基于可变接种量的人造系统中分解担子菌的木材的竞争层次。
《Mycol. Res.》79, 77-84 (1997)。

52. Y. K. Toljander, B. D. Lindahl, L. Holmer, N. O. S. Högborg, 环境波动有利于物种共存并增加木材腐烂真菌群落的分解。
《经济公报》148, 625-631 (2006)。

53. B. Oberle等人, 准确的森林投影需要长期的木材腐烂实验
因为植物性状效应会随时间而变化。《球更改生物学》26, 864-875 (2020)。

54. J. M. Jacobs, T. T. 工作, 在受管理的黑云杉林中, 将与枯木相关的甲虫和真菌与木材分解速率联系起来。能够。
《J. Res.》42, 1477-1490 (2012)。

55. M. A. Rubenstein, T. W. Crowther, D. S. Maynard, J. S. Schilling, M. A. Bradford, 解耦温度的直接和间接影响。土壤生物学生化。
112, 110-116 (2017)。

56. J. Heilmann-Clausen等人, 欧洲死山毛榉原木上的居住木材的苔藓植物和真菌群落-反映基质的质量或受气候和森林条件的影响吗？
《J. 生物地理学家》41, 2269-2282 (2014)。

57. T. W. Crowther, L. Boddy, D. S. Maynard, 《真菌生态学中人工介质的使用》。
《真菌Ecol.》32, 87-91 (2017)。

58. C. Kaiser, O. Franklin, A. Richter, U. Dieckmann, 分解者社区内的社会动态导致土壤中氮的保留和有机物的积累。纳特社区6, 8960 (2015)。

59. Z. Shi, S. Crowell, Y. Luo, B. Moore, 第三版, 模型结构放大了预测的土壤碳对气候变化的不确定性。纳特社区9, 2171 (2018)。

60. R. Laiho, C. E. Prescott, 北部针叶林粗木屑的腐烂和养分动态：合成。能够。
《J. Res.》34, 763-777 (2004)。

61. T. Rajala, M. Peltoniemi, T. Pennanen, R. Mäkipää, 与腐烂的挪威云杉 (云杉 [L.] Karst.) 的基质质量相关的真菌群落动态在北方森林中生长。
《FEMS微生物Ecol.》81, 494-505 (2012)。

62. A. Nesci, M. Etcheverry, N. Magan, 渗透和基质对阿根廷曲霉黄病毒菌株生长, 糖醇和糖积累的潜在影响。
《J. 应用微生物》96, 965-972 (2004)。

63. F. Ritchie, M.P. McQuilken, R.A. Bain, 水势对马铃薯马铃薯根瘤菌丝体生长, 菌核产生和萌发的影响。
《Mycol. Res.》110, 725-733 (2006)。

64. N. Magan, J. Lacey, 水分活度, 温度和底物对相互作用的影响
在田间真菌和贮藏真菌之间。反式Br. 《Mycol. Soc.》82, 83-93 (1984)。

65. A. E. Eilo, 《下棋者的评价, 过去和现在》 (Arco, 1978年)。

66. P. Baldrian等, 腐生性微真菌从森林土壤的上层产生胞外酶并降解生物聚合物。植物土壤338, 111-125 (2011)。

67. L. Žifčáková, P. Dobrášová, Z. Kolárová, O. Koukol, P. Baldrian, 与云杉云杉针相关的真菌。真菌Ecol. 4, 427-436 (2011)。

68. T. W. Crowther等人, 《生物相互作用》介导了土壤微生物对气候变化的反馈。进程Nat. 学院科学美国112, 7033-7038 (2015)。

69. R核心小组, R: 用于统计计算的语言和环境 (R Founda-统计计算), 2018年)。

70. D. Bates, M. Maechler, B. Bolker, S. Walker, 使用lme4拟合线性混合效果模型。J. 统计软. 67, 1-48 (2015)。

71. J. Fox, S. Weisberg, 《应用回归的R伴侣》 (贤者, 千橡, ed. 2011年3月3日)。

72. S. Nakagawa, H. Schielzeth, 一种从广义线性混合效应模型获得R² 的通用且简单的方法。方法Ecol. 进化4, 133 -142 (2013)。

73. B. Jaeger, R2glmm: 为混合 (多级) 模型 (版本0.1.2, 2017)。

74. K. Barto, MuMin: Multi-Model Inference (版本1.43.6, 2018)。

75. B. Oberle, “数据和代码, “准确的森林预测需要长期的木材腐烂试验, 因为植物性状效应会随时间变化。”可在<http://ncf.sobek.ufl.edu/AA00026436>. 于2019年3月10日寄存” (佛罗里达大学新学院机构数据仓库, 2019年)。

76. R. J. Hijmans, S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, A. Jarvis, 非常高分辨率全球陆地区域的内插气候面。诠释J. 克里米托尔25, 1965-1978 (2005)。

翻.1
译.2
狗.3
/ .4
翻.5
译.6
狗.7
/ .8
翻.9
译.10
狗.11
/ .12
翻.13
译.14
狗.15
/ .16
翻.17
译.18
狗.19
/ .20
翻.21
译.22
狗.23
/ .24
翻.25
译.26
狗.27
/ .28
翻.29
译.30
狗.31
/ .32
翻.33
译.34
狗.35
/ .36
翻.37
译.38
狗.39
/ .40
翻.41
译.42
狗.43
/ .44
翻.45
译.46