真菌对木材分解的基于特征的理解

尼基·卢斯滕豪尔[[1]](#footnote-1)a， b，[， 丹尼尔](https://orcid.org/0000-0002-5157-857X)·梅纳德a， c，马克·布拉德福德d[，](https://orcid.org/0000-0002-2022-8331)丹尼尔 L. 林德纳e，布拉德 ·[奥，](https://orcid.org/0000-0001-6089-186X)

艾米 E. 赞妮 g，和托马斯 W. 克劳瑟 a

a b

综合生物学研究所，苏黎世ETH，8092苏黎世，瑞士;加州大学圣克鲁斯分校生态与进化系

95060; c芝加哥大学生态学与进化系，IL 60637; d耶鲁大学森林与环境研究学院

避风港， CT 06511; e美国林业局北方研究站，麦迪逊，WI 53726; f佛罗里达新学院自然科学系，佛罗里达州萨拉索塔，FL 34243;G 生物科学系，乔治华盛顿大学，华盛顿特区，20052年

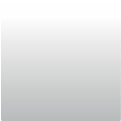
由德国耶拿的马克斯·普朗克生物地球化学研究所苏珊·特鲁姆博雷编辑，2020年4月3日获批（2019年5月31日获审查）

真菌作为陆地生态系统中有机物质的主要分解器，是全球碳循环的关键物质。然而，我们将真菌社区组成与生态系统功能联系起来的能力受到对真菌之间木材分解率不同因素了解有限的限制。在这里，我们通过结合来自北美各地的34种造营养真菌的详细基于特征的测定，与从74个分解日志中分离出的1，582个真菌组成的5-y实地研究，来检验哪些特征能最好地解释真菌分解能力。真菌生长速率（催眠延延率）是实验室条件下真菌介质木材分解率的最强单一预测，占田间地位分解变化的27%。在个人水平上，分解率与水分利基宽度（干旱耐应力指标）和产生营养矿化细胞外酶呈负相关。这些结果表明，分解率与以前在这些分离物中识别的支配性-耐受性寿命-历史权衡非常一致，形成了从生长缓慢、耐应力的真菌（分解不良）到快速生长、极具竞争力的真菌的光谱，其分解率也快。我们的研究说明了对真菌特性变异的理解如何能提高我们对木材衰变早期和中期的预测能力，我们的发现最适用于这些预测。通过将我们的结果映射到北美优势-公差权衡的生物地理分布，我们大致了解内在真菌中导木材分解率的广量模式。

真菌| 木材分解|碳循环|功能生物地理|衰减率

F

ungi 是陆地生态系统的功能关键组成部分，因为它们控制着有机物质的分解 （1）。真菌社区至少与当地气候条件（2）一样导致木材腐烂率，因此是生态系统功能的关键驱动因素（3，4）。因此，微生物过程正越来越多地被纳入全球碳循环的生物地球化学模型，为气候变化预测提供信息（地球系统模型，参考5）。传统上使用微生物生物量作为分解器活性的代理（3，6）的模型将微生物群落视为单一同质组或少数功能独特的池（7）。然而，人们越来越认识到真菌分类在分解能力上存在很大差异（3，8），导致真菌群落之间的分解发生巨大变化（8–11. 了解衰变率如何随真菌群组成而变化，对于准确预测陆地碳动力学至关重要，这反映在当代生物地球化学垃圾分解模型（12、13）中。改进这些预测迫切需要一个有形的、经过经验测试的链接真菌特征及其对整个景观生态系统功能的贡献（7、14、15）。



生态

直到最近，真菌生态学家一直试图通过使用测序方法确定整个社区的分类组成（例如，参考文献16和17），或对多达少数物种进行深入操纵性研究（例如，参考9和18），来理解真菌惊人的功能多样性。这些研究为真菌系统动力学提供了宝贵的见解，但这两种方法都不允许对各种分类（19，20）的真菌功能属性进行详细探索。然而，近年来，基于特性的方法的发展已经开始改变我们对广泛功能模式的理解。通过将特征与生态系统功能联系起来，这些方法在植物和动物生态学中被用来推断新社区的运作，而事先不知道存在这种分类（21，22）。虽然在真菌生态学中基于特征的方法的使用仍然落后于植物和动物（20），但最近的研究已经开始揭示局部（23，24）和宽（25~28）空间尺度的真菌表型的可预测模式。例如，Maynard等人（25）发现，北美木材分解剂真菌的范围从快速生长、竞争占优势的个体到生长缓慢的耐应力真菌，这种权衡可能支撑这些生物体的空间分布。理解这些社区级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特征与各种分类的木材分解率（3、20、29）联系起来。这种洞察力将允许

意义

真菌作为垃圾和木材的主要分解器，在全球碳循环中起着关键作用。虽然目前的气候模型反映了微生物群的功能变化有限，但真菌的分解能力差异很大。在这里，我们检查哪些特征解释真菌中质的木材分解。在一项对34种真菌分离物的实验室研究中，我们发现分解能力随谱而变化，从耐应力性、分解不良的真菌到快速分解木材的快速生长、有竞争力的真菌。我们在5-y的田间实验中观察到了类似的模式，在实验中，生长迅速的真菌群落在森林中分解原木的速度更快。最后，我们展示如何将分解率与真菌特征中的已知空间模式联系起来，可以改进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.写了这份文件;和D.S.M，M.A.B.，D.L.L.，B.O.，

A.E.Z.和T.W..C为手稿提供了编辑。

提交人声明没有相互竞争的利益。

本文是 PNAS 直接提交。

|  |
| --- |
| [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1909166117](https://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1909166117) PNAS |2020年5月26日 |第 117 卷|第 21 | 11551~11558 |

在 [PNAS 许可证下发布](https://www.pnas.org/site/aboutpnas/licenses.xhtml)。

将生理生命-历史权衡转化为生态系统功能的预测。

提出了几个假设来解释哪些真菌特征应该预测真菌中拉木材分解率。在表型水平上，人们一直认为，高催眠密度的缓慢生长真菌分解木材的速度可能快于薄真菌，其向外延伸速度（30）。相比之下，将微生物群落纳入分解模型的首批研究假定衰变率随着分解器的生长速度（3、31、32）的增加而增加。在基因层面，Treseder和Lened（26）得出结论，几种调节分解的功能基因（特别是纤维素和木质素的分解）与促进压力耐受性的基因呈负相关。然而，目前还不清楚这些遗传模式是否与表型特征表达有关（33）。为了测试真菌特征和分解之间的这些假设关系，需要对一系列真菌分类进行实证研究，以弥合单物种研究的生态重点与社区一级测序工作更大分类呼吸之间的历史差距。

在这里，我们探讨哪些真菌特征预测木材分解率在一系列常见的木材分解真菌。首先，我们使用一个数据库，以前在北美各地（25，34 – 36）收集的34个木材腐烂真菌中，每个真菌都测量过，以确定木材分解的潜在驱动因素。具体来说，我们测量了每个真菌殖民时木块的质量损失，以估计标准化的木材分解率，并检查了数据库中哪些真菌特征最能够解释真菌分离物在木材分解中的变化。其次，为了评估这些特性测量在复杂自然条件下的相关性，我们在一个大型田间分解实验（37）中从原木中分离出1，582个真菌，并测试这些最适合的特性是否同样有助于我们解释原木原位质量损失的变化。最后，我们将结果与现有的真菌特征表达图（25）相结合，以大致估计整个北美真菌木材分解的功能性生物地理图。

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不同方面的广泛特征。文献中存在着各种各样的特征定义，从生物体的生理特性到性能导向特性（21、23、38、39）。有些可以直接与特定基因的表达有关，而另一些则是多种遗传机制产生的应急特性。为了本研究的目的，我们将真菌特性定义为单个真菌的任何特征，可以在标准化的生长条件下测量，并跨个体进行比较。具体来说，我们重点介绍了三组特征，这些特征之前的工作已经证明，它们在我们的真菌分类法（25）中变化的一致模式。催眠延延率和催眠密度反映了海子形态和生长策略，生态性能特征（共11个）与战斗能力和耐受性范围的温度和水分条件（25），最后，氧化和水解酶（9个特性）的产生促进从有机资源获得营养（26）。在以前的工作中，所有特征都直接在受控实验室条件下单独生长的真菌上测量（25，34–36），这为我们提供了潜在特征表达的标准化估计。同样，这里提出的每种真菌的木材分解率代表了它们在标准化实验室条件下的内在衰变能力。

结果和讨论

预测分解率的真菌特征。在我们的34种真菌分离物中测量的所有22个特性中，真菌中膜木材分解的最强个体预测是2%麦芽糖的真菌群的催眠延延率（

0.67;P < 0.001;图 1A.扩展率解释了我们真菌分解率差异的19%（F1，49.2 = 18.9; P < 0.001; 半部分 R2  = 0.19;图 1C ）跨越三种不同的温度 （无显著相互作用效应， F1， 69.6  = 0.07;P = 0.79）。对于增长最快的隔离物（斜率= 0.39 ± 0.09 SEM，在日志刻度上），扩展速率和分解速率之间的正关系最终被平平。与延伸率的直接对比，催眠密度与分解呈负相关（±0.61; P < 0.001;图1A），它反映了殖民地密度和扩展率（18）之间得到良好支持的权衡。这些结果与致密菌落应达到更高的固有木材分解率（30）的假设相矛盾，相反，支持假设分解与生长或延伸率呈正相关（31）的模型。事实上，以前对真菌应用全测缩放理论的努力表明，扩展率较高的菌落捕获和消耗资源更快、更高效（40，41）。我们的研究结果为这一假设提供了强有力的经验支持，并表明，在标准化实验室条件下，在4至5个月周期内确定的真菌的木材衰变能力可作为易于测量的代理。

为了评估森林生态系统复杂自然条件下的延伸率和分解关系的强度，我们在温带橡树林（37）的景观尺度田间实验中，对20种木本植物物种的原木在社区一级的延河率进行了量化。具体来说，我们从从田间地道的74种独特原木（总共1，582个分离真菌）收集的113个样本中培育出14个真菌分离物，并估计了每个分离物在阿加上生长时的内在延伸率。与实验室培养物中的延伸率和分解率之间的正关系一致，社区加权催眠率也是该领域木材质量损失（表示累积衰减）的强烈预测（图2）。也就是说，由具有高内在海性延延率的真菌组成的社区与由生长缓慢的真菌组成的真菌的分解日志的分解速度更快。我们发现，在衰变3年之后，延伸率与木材质量损失之间关系最密切（原木刻度，坡度=0.32±0.04 SE;F1， 30.3  = 50.7;P < 0.001），关系斜率在 5y 点 （0.09 点± 0.04 SE;F1， 32.5  = 4.21;P = 0.048）。正如预期的那样，根据木材物理和化学性质的物种差异（30、42），树种解释了木材质量损失差异的很大一部分（3和5年后的57%和31%）。然而，社区的内在海毛延伸率解释了质量损失差异的另外27%（3年）或10%（5年）。。实验室中社区加权内在增长率与3年衰变后田间条件下的分解速率之间的这种明显关系，提供了真菌社区组成与木材衰变之间的第一个有形联系，支持将真菌社区特征纳入大规模碳循环模型（3、4、10、14）的不断增长的呼吁。

在我们的实验室测定中，34种分离物的真菌生长特性并不是预测内在真菌化木材分解的唯一特征。特别是，一些生理和生化特征与分解率呈负相关。耐受范围更广的水分条件的真菌（即具有宽水分利基宽度的真菌）的分解率较低（图1A），与以前工作中发现的应力耐受性与木材分解能力之间的遗传关联相匹配（26）。此外，生产水解细胞外酶，从腐烂的有机物质中释放宏量营养素（酸磷酸酶，P;奇丁酶，N;β-葡萄糖酶，C;图1B）以更快的分解成本而来.在所有酶中，酸磷酸酶与分解率的负性关系最强（原木刻度，斜率=0.30±0.10; F1， 30  = 9.66;P = 0.004;R2  = 0.31;图 1D）.

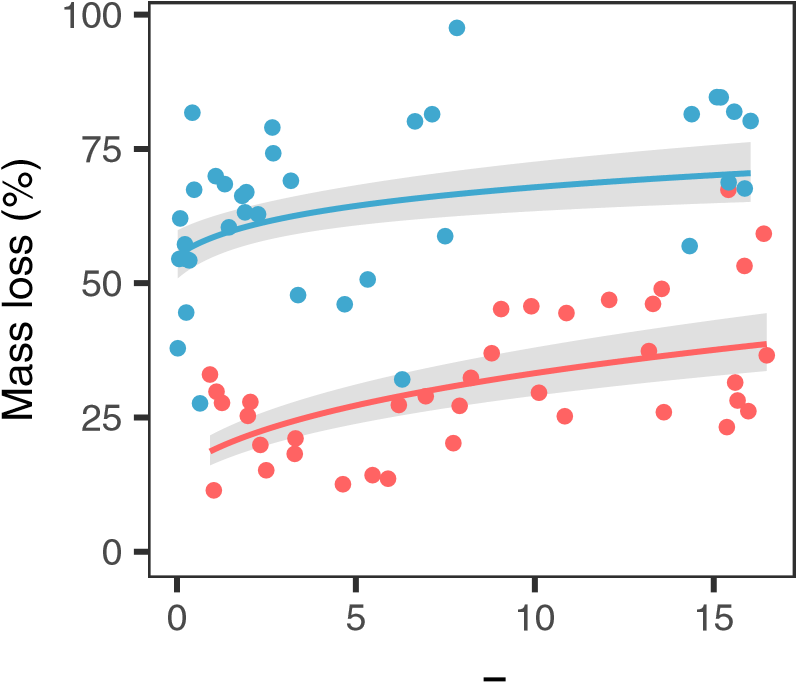
|  |
| --- |
| 生态  图1。在实验室条件下解释34个真菌分离物的木材分解的特性。分解与延延率和战斗力呈正相关，但与海性密度、水分利基宽度和各种酶（A和B）的产生呈负相关。条形代表斯皮尔曼的排名相关系数 （+）， 几何平均分解率 （百分比质量损失超过 122 d， 在 10 °C， 16 °C 和 22 °C） 和每个特征之间， 暗阴影表示统计显著相关性在 α = 0.05。延长率（mm=day+1）是所有三个温度（C）分解的强烈预测器，酸磷酸酶生产（D）与所有酶的分解（在22°C下测量）关系最密切。C 和 D 中的点表示单个真菌分离物（在 [C] 中各发生 3 次），线和阴影指示模型± |

SEM（材料和方法中的完整模型详细信息）。

这种酶的主要作用是将有机磷化合物转化为可溶性无机形式，增加土壤中微生物和植物的磷供应量（43）。

真菌分解中的广量模式。 到目前为止，我们已经孤立地考虑了实验室数据库中的每个特征，我们的主要目标是确定我们真菌分类内在衰变率的简单预测器。这些特性共同代表了真菌中竞争支配地位和水分耐受性之间的明显权衡，Maynard等人（25）最近为同一特征数据集（不包括分解率的数据集）证明了这一点。为了评估这种生理权衡在木材衰变方面的功能后果，我们使用主要成分分析将内在分解率映射到特征空间（图3）。我们发现，在我们的真菌中，分解率与优势容忍性权衡强烈一致，与延伸速率平行（沿轴PC1，解释了31%的变化;图3）。在光谱的一端，具有高度竞争力的真菌具有高 催眠率，具有很高的木材分解内在率。在这个光谱的另一端，能耐受各种水分条件并产生大量Nand 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，提出了一系列对比理论，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）。我们基于特征的数据支持概念模型（14、29、47、48）和基因研究（26），建议真菌中导分解率可能受压力耐受性与竞争支配性之间基本权衡的支配。格里姆（49岁）在他的经典CSR框架中提出了竞争（C）、耐压力（S）和鲁莽（R）植物生态战略，他最初提出，快速增长的竞争对手和生长缓慢的耐压力个体之间的区别也适用于真菌，并涉及通过连续时间分解能力的变化。最近，这个框架得到了扩展，假设产生特定的细胞外酶或细胞损伤修复化合物应该有利于生活在营养受限或紧张的环境中的真菌（14，44，47）。事实上，基因研究表明，调节酸磷酸酶或奇丁酶生产的基因与促进压力耐受性的基因之间有正的关联（26）。结果表明，分解与营养矿物质酶的产生和水分耐受性（图1A、B和D）呈负相关，同时显示出与战斗力（图1A）和延伸率（图1C和2）的正相关，支持此框架在表型水平上。

社区加权

扩展速率 （mm 第1天 1）

图2。原木的分解也随着真菌群落的海发延延率的增加而增加。社区加权平均延伸率（n = 14 真菌分离物从每个日志的顶部和/或底部）绘制对累积质量损失（n = 73 日志）后 3 y（红色）或 5 y （蓝色）的森林生态系统的木材衰变。线和阴影表示一般线性混合模型预测±每个时间段的 SEM，延伸速率为固定效果，木本植物物种为随机效果。

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结果对分解过程的这一阶段真菌动力学信息最丰富。其他研究表明，真菌相互作用可能在衰变的后期改变，影响木材分解率（见参考文献50）。例如，Holmer和Stenlid（51岁）在6mo木材实验室试验中发现，晚期继承物种比木材衰变早期阶段的真菌更上一体。具有高内在衰变能力的快速生长真菌可能最代表一种粗鲁的高产生命史（Sensu ref.14），在早期衰变阶段是有利的，而晚期专家可以通过随着木材分解的进展获得更复杂的基质来比得上它们。这一假设符合我们的结果，即分解木质素所必需的氧化酶[在木材分解中最复杂的步骤（26）]与实验室实验中的木材衰变率没有显著相关性（图1 B中的中性正趋势）。未来的研究可以在不太有利的营养条件下进行真菌战斗试验，以测试在木材腐烂过程中竞争等级制度如何变化。真菌社区的继承性变化也可以解释为什么在田地的衰变3至5y之间，催眠延延率和分解率之间的关系会平起（参考文献42和50以及图2）。与我们的实验室研究相比，现场日志确实达到衰变的后期阶段。真菌社区在这段时间里可能会发生重大变化，尽管分子数据对于基因确认真菌特性是必要的。随着真菌群落在继承过程中变得更加复杂，对战斗的更高投入可以降低木材腐烂率（52），并减轻真菌特征的影响，如延伸率。最后，随着时间的推移，延伸速率与木材衰变之间的关系的变化也可以反映木材衰变过程本身的时变性质（53）。考虑到我们研究系统的这些限制因素，我们得出结论，支配性-容忍性权衡（25）在塑造真菌群落的功能能力方面可能发挥关键作用，特别是在木材腐烂的早期到中期。

我们的研究结果直接基于以前使用这些真菌分离物获得的发现，该发现显示了支配性-容忍度权衡如何预测其大规模生物地理分布

（25）. 在这里，我们证明，同样的权衡也支配着固有的木材衰变能力（坡度=0.82±0.28）; F1， 30  = 8.37;P = 0.007;R2  = 0.42;图4A），从而在木腐真菌中提供社区生态学与生态系统功能的联系。通过将这种关系投影到先前估计的支配性-公差权衡的生物地理分布（25），我们可以大致了解北美森林真菌介质木材分解率的空间变化（图4B，图25改编自参考图）。从本质上讲，这张地图表明，生长缓慢、耐压力的真菌更有可能存在于降水量高的干燥森林中，其内在木材腐烂能力可能较差。相比之下，在更有利的环境中受到青睐的快速生长、高度竞争的真菌更有可能更快地分解木材，而不管当地的小气候如何。因此，广泛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）。这些间接效应的方向与气候对分解率的直接影响一致，在任何给定真菌的温暖潮湿的环境中，分解速率较高（参考文献2和图1C）。因此，真菌状物的生物地理分布可能加强气候导致的木材腐烂率差异，因为快速分解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）。

尽管有这些一般模式，但人们普遍认为，局部分解率将取决于微气候条件、遗留效应和营养质量（2），正如我们培养真菌的死木衰变场测定所观察到的。（37）。虽然该领域的衰变率可能与实验室中用纯分离物估计的标准化速率大相径庭，但现场分离物的社区加权延法有助于解释现场观察到的木材分解。因此，我们的结合实验室和现场方法支持在受控实验室条件下单独研究真菌活性的价值，以便量化和比较大量可处理数量的真菌（57）的特性。现场实验使我们能够证明将我们的发现推断到现场条件的有效性，尽管我们的推理受到有限的限制。

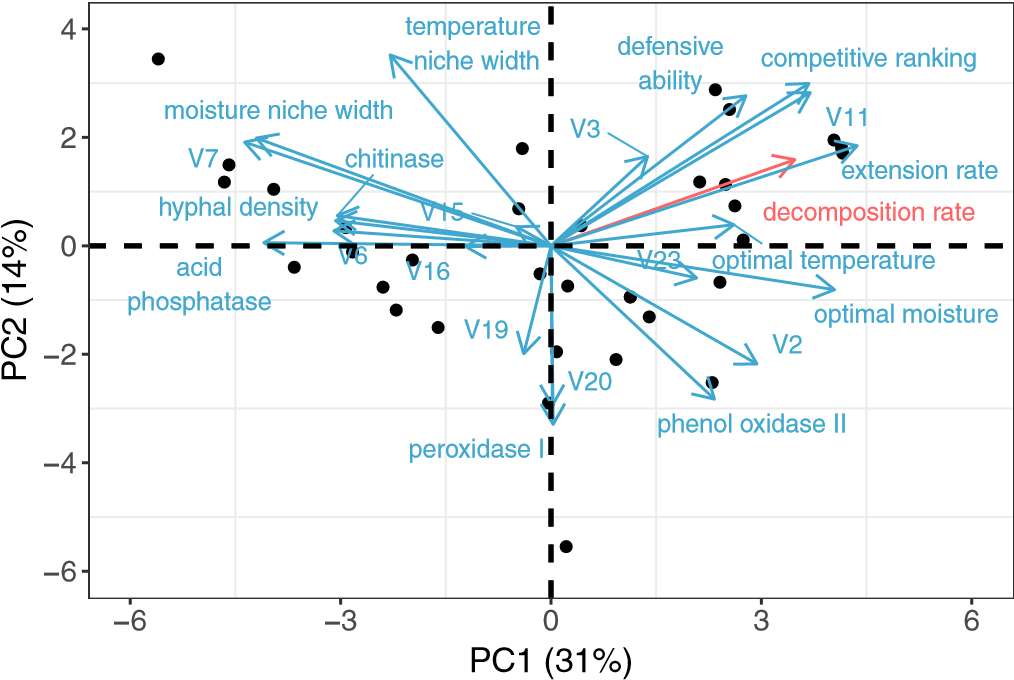


图3。分解、生长和生态性能特性以及34个真菌分离物（V2、V3等全变量名称）的主要成分分析，列于 [SI附录S1](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental)中。PC1 轴（解释 31% 的变异）代表了跨分类的支配性耐受性权衡，从快速增长、极具竞争力的分离物到具有宽水分利基和高酶生产的耐应力隔离物。分解速率（红色，PC1 负载 = 0.25）与沿此权衡轴的扩展速率和战斗力强对齐。因此，结果 仅与特征数据集以前的主分量分析（25）紧密匹配，由于增加了分解率变量，差异很小。

|  |
| --- |
| 图4.分解率（质量损失百分比超过 122 d，日志转换）与在北美（B）预测的支配/水分容差权衡（A）之间的关系。水分权衡（X 轴在 A）是每个隔离器的竞争排名与其水分利基宽度之间的差值，均按 Maynard 等人 （25） 计算，均缩放至 [0，1]。A 中的点表示真菌分离，线和阴影表示预测 ± SEM 从一般线性模型 （整体斜率不包括阿米拉里亚加利卡和梅鲁利乌斯三里梅洛苏斯的物种指标效应）。A 和 B 中的颜色着色表示分解速率，沿 A 中的拟合线增加。因此，B 中的地图表示预测的分解速率，如预测到先前发布的水分权衡空间分布 （25）。B 中的点表示真菌分离物的采样位置 （n = 34）。一个隔离的采样位置（±146.69，60.73）位于地图的空间范围之外。 |

我们深入探索的真菌数量及其未知的物种身份。

我们注意到，我们的结果可以部分地解释为分离物之间的植物遗传学相关性[（SI附录，表S2），](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental)如以前的工作（25）所示。也就是说，真菌功能生物地理学似乎部分受植物遗传谱系的空间分类控制，反映了生理和功能特征中的植物遗传学保守主义，最终决定了真菌的存活地及其分解木材的能力。在确定了预测分解率的关键特征后，未来的研究应探讨生境偏好特征及其植物遗传保守主义。最重要的是，植物遗传学范围应扩大，包括阿斯科塔，其中含有大量多样性的木材分解法（10，42）。虽然在我们的实验室特征数据库中没有显示这种植物，但很可能存在于田间实验中分离的真菌中。鉴于真菌群组成与植物的木质衰变率有关，在酶生产和竞争能力方面差异很大（9、42、48），包括更广泛的真菌分类范围，可以进一步阐明快速木材衰变和压力耐受性之间的权衡模式。通过关注特征表达，而不是基于现场的分离物的分类特性，我们的研究设计不允许我们确定社区结构、组成或遗传多样性对木材分解率的影响。然而，通过采用纯基于特性的方法，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的功能能力的有意义的洞察。将特征表达、遗传多样性和社区结构作为真菌介质分解驱动因素的相对重要性作为未来一个引人注目的研究问题。

结论与未来方向。我们的研究表明，预测真菌介质木材分解的关键特征，这是全球碳循环的关键驱动因素（3）。具体来说，标准化实验室条件下的内在衰变能力可以从有关催眠延延率的简单信息中预测，因为生长更快、竞争力更高的真菌比生长较慢、耐压力的真菌具有更高的分解速率。分解率和真菌生命史策略之间的这种密切关联使我们能够将以前记录的生理权衡（25）转化为内在功能能力的空间模式。在扩展速率和分解能力方面，这些明显的权衡可以在复杂的野外环境中被识别出来，具有超多样化的自然群落和多变的环境条件，突出了该机制的预测性强度。由于预测分解的特征与木材分解真菌的大规模生物地理分布有关，因此它们提供了对功能生物地理学的独特见解。

生态

我们希望，我们的结果能激发广泛的努力，利用从各种环境中采样的真菌分离物来验证这些模式。未来的研究应包括从衰变过程的所有阶段分类不同的真菌，以进一步阐明真菌特征和分解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在分类和生态系统中保持，那么这项研究可能证明是朝着将真菌过程有意义地纳入全球生物地球化学模型迈出的有益一步。例如，通过考虑土壤有机物周转的外在驱动因素（气候和植物特征）（2，7），预计我们目前可占木材分解率空间变化的∼ 50%。我们的分析表明，计算该田真菌木材腐烂能力的内在变异（10）可能最终能将木材分解率的广义变化预测到很大程度（在我们的实地研究中，高达10%至27%）。这方面的下一个关键步骤是将连续真菌特性变异纳入空间明确的木材衰变模型，类似于最近的垃圾分解模型（13，58）。由于生物地球化学模型的每个附加生物层都会引入新的模型不确定性（59），因此需要模型输出（14）和模型灵敏度分析（7）的场验证来确定真菌功能生物地理学应表示的最佳生态细节水平。

材料和方法

真菌隔离。我们的数据库包括来自20个独特物种的34种植物性基础真菌[（SI附录，图）。S1 和表 S3](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental)），前面在 refs 中描述过。25、34、35 和 36。所有真菌分离物均从美国森林服务研究所森林真菌学研究中心（威斯康星州麦迪逊市）获得。它们是从北美混合硬木森林的死木上采集的，储存在液氮中，无需连续转移。在木材腐烂的早期到中期，所有物种都是主要的分解剂，从新倒下的原木到纤维素和实验室碳化合物基本上被分解，木材开始分解（60，61）。因此，我们的真菌涵盖广泛的分类和地理范围，但有类似的生态作用（34），使我们能够检查真菌特征和分解率的一般模式。

实验室特性测量。

实验设计。我们数据库中的所有实验室特征数据都曾在以前的工作中描述过（25，34-36）。我们使用这些数据来寻找木材分解的最佳预测变量，并总结此处特征测量的一般方法[（SI](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental)附录中列出的特征[，表S1）。](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental)为了评估标准化环境中的真菌特性，所有特征都用人工介质上生长的单一分离物进行测量。由于这些系统在结构上与所有其他基质不同，因此它们提供了一个无偏见的竞技场来量化物种之间的特征变异（29，57）。真菌生长在深井，10厘米直径的培养皿与2%麦芽提取物阿加，密封与培养密封（完整的实验协议，在参考34）。除非另有说明，否则所有特征测量都在 22 °C 和 ±0.5 MPa 水分电位下进行。这种设计为研究中所有真菌分离物提供了近乎最佳的生长条件，类似于腐烂木材的养分条件。

生理生长。为了描述每个分离物的生长情况，我们量化了其海发延延率和催眠密度（见参考34）。简言之，我们用5毫米直径的样品培养塞为每个分离物的五个复制培养皿（板）的中心接种。板孵育2 wk或直到生长的隔离到达板的边缘。海法尔延伸速率被量化为线性延伸速率（以毫米为单位/天）。使用类似的设计测量，介质被一层玻璃纸覆盖，这使我们能够去除和称重菌丝（如参考文献34，见参考第62和63条之后）。我们量化了海子密度，因为微克干质量每立方百分量在1厘米从生长的正面的边缘。

温度和水分利基。生理反应曲线之前已经描述为我们的真菌在参考25。倾斜正态分布模型适合每个隔离物在温度（10 °C 至 40 °C，每个隔离物 5 个复制）和水分（水位 =0.5 至 +4.5 MPa，三个复制）梯度中的扩展速率，扩展速率沿每个梯度测量为 6 个值。为了根据这些响应曲线（参考 25 中的完整方法，基于参考 23）量化每个隔离物的温度和水分利基特征，我们推导出了利基宽度、最小值和最大值（标记至少支持真菌最大延伸速率一半的条件范围），以及最佳温度和水分条件（达到最大延伸速率）。

战斗力。为了量化真菌分离物在直接战斗中取代其他分离物的能力，我们进行了所有20种物种的配对竞争试验，不包括特异性相互作用（见参考34，参考文献64之后的方法）。我们接种两条直线的板，每个隔离器由三个插头组成，彼此朝向，从板的中心 2 厘米。接种时间根据已知延长率的差异进行调整，因此两个物种在试验开始时在一半相距1厘米的板块上形成了一个催眠前。板孵育高达8wk，直到一种真菌完全取代另一个（竞争排除），或当没有观察到位移为3wk（死锁）。根据615项独特试验的结果，我们在物种水平上量化了三个特征。"竞争排名"是一个物种在我们的真菌整体竞争等级中的地位，使用Elo排名系统（34，65）计算。"攻击性能力"是真菌在取代其竞争对手时的平均扩展率，除以其单一栽培中的延伸率。最后，"防御能力"是真菌过度生长的平均速率，除以竞争对手在单一栽培中的推广率（25）。酶生产。对于每个真菌分离物，我们量化了5种水解酶和4种氧化酶的产生（见参考34，见参考文献66和67）。我们研究了酶酸磷酸酶（基质：磷酸盐）、N-乙酰-β-葡萄糖氨酸酶（一种基酸酶，基质：N-乙酰-β-d糖酰胺），β-葡萄糖酶（基质：β-d-胶磷），大提琴水合酶（大提素酶， 基质：β-d-大提琴），左辛氨基肽酶（基质：l-leucine），两个过氧化物酶（基质0.3%过氧化氢和四甲基苯胺， 分别称为过氧化物酶一和II），以及两种酚氧化碱[基质L-3，4-二羟基苯丙氨酸（l-DOPA）和2，2'-azino-bis（3-乙基苯二恶醇-6-硫化酸）（ABTS），称为酚氧化酶II和II。真菌分离物培养期为7d，之后对每单位生物量进行酶活性测量，每个分离物生长前1厘米，4个插头的阿加（直径7毫米）。使用荧光方法测定水解酶活性，使用吸水法测定氧化酶活性（参考文献68）。

实验室分解实验。本研究新介绍了10°C、16°C和22°C的实验室分解测量结果。为了获得每个真菌分离物分解率的标准化估计，我们量化了它们在实验室中分解枫木块（Acer spp.）的能力。实验（参考文献34中提供的全部方法细节）是在与特征测定类似的板块上进行的。初步实验表明，枫木支持所有真菌的生长。因此，真菌可以从木材和介质获得碳。我们用 5 毫米的样品培养塞为每个板的中心接种。三个灭菌木块（10 毫米 × 10 毫米 × 5 毫米）被放置在 15 毫米的插头和等距之间，固定在两个方形的不锈钢微网之间。板用 Parafilm 密封，孵育 14 至 18 wk。为了测量每个真菌分离物在不同温度下的分解，我们在 10 °C、16 °C 和 22 °C 下孵育板，每个分离物和温度有六个复制木块（分布在两个板上）。孵育后，任何真菌残留物都用剃刀刀片小心地从每个方块的表面刮出。木块在40°C下干燥至恒定质量。我们量化分解速率，作为六个复制块在122d期间的平均质量损失（百分比干重百分比）。为了检查延伸速率和分解之间的关系，如前所述，每个分离物的延伸速率在10°C、16°C和22°C下测量。22 °C 时的海发延延率高度一致（r = 0.95;P < 0.001）与我们早期在此温度 （34） 的测量。

场分解实验。为了评估在实验室条件下测量的内在延伸率能否预测该领域真菌自然群落的木材分解，我们在密苏里州泰森研究中心的温带落叶橡树林（37）的一次7-y分解研究中，对真菌群落进行了7-y分解研究。我们建立了常见的花园衰变点与原木（22厘米长，5至9厘米∅）从21个木本物种广泛分布于种子植物家族，部署在两个队列：一个从2009年开始，另一个在2011年[（SI附录，表S5）。](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental)我们在这里提供2014年的数据，当时我们收获了用于分析森林中一个高地和两个低地地点的真菌群落的子样本。锯末从离土壤最近和最远的原木表面的8个地点取样到2.5厘米深，并保存下来以栽培真菌（参考文献37和53中样品制备的全部细节）。日志两侧的八个锯末子样本作为顶部和底部样本汇集在一起，并运到实验室。抵达时或种植后出现污染的样品被丢弃。我们从剩余的113个顶部或底部样品（现在包括20个木本物种的74个独特原木）中每个样本中培育出14个真菌分离物，并测量了每个分离物（共1，582个）的推广率，如前所述。虽然不可能捕捉到原木内的整个真菌社区（物种多样性很高，并非所有物种都可以培养），但每个原木顶部或底部的14个孤立的真菌可能是对真菌生物量贡献最大的最丰富的变种。虽然我们从同一原木中检测到同一个原木中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的物种，但我们无法从基因上证实这一点。我们计算了74个唯一日志的社区加权催眠延延率，计算了样本中所有14个真菌分离物的平均扩展率，并计算了同一日志中顶部和底部样本的平均值[（SI附录，表S5）。](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental)我们使用每个日志的质量损失（百分比）作为 3-y 期间累积衰减的度量，指出我们的样本表示衰变过程的快照，该过程可能会随时间而变化 （53）。

统计分析。所有统计分析都是在R v3.5.1（69）中进行的。作为标准化条件下分解的一般度量，我们使用每个真菌分离物在 10 °C、16 °C 和 22 °C 时测量的几何分解均值，除非另有说明（每个温度下的分解速率首先平均为每个分离体 6 个复制）。斯皮尔曼的α用于计算每个特征和分解速率之间的成对排名相关性。我们使用标准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率和扩展率（在实验室和领域）以及分解率和酸磷酸酶活性之间的关系，我们首先对所有这些速率进行对数转换，并使用一般线性（混合）模型分析它们之间的关系。日志刻度下关系的斜率对应于线性比例下电源定律关系的指数，用于图形表示。必要时，由于数据值非常小，我们对日志转换使用了 +1 的偏移量来满足对正态性假设的要求。为了在我们的实验室数据中考虑物种身份效应，我们为具有多个分离物的每个物种包括一个物种指标变量。模型中只保留了重要的物种指标（α = 0.05，双面），但阿米利亚加利卡的指标除外，该指标总是保留，因为该物种的分离物数量很多。绘制的回归线显示预测平均回归趋势，指标设置为零。

为了测试三个温度的分解率和延伸率之间的关系是否一致，我们安装了一个混合效应模型，其延伸速率、温度及其相互作用作为固定效应（除物种指标外）和真菌分离物作为随机效应（lme4包，参考70）。使用具有肯沃德-罗杰自由度（df）的II型沃尔德F型试验（df）（汽车包，参考文献71）评估了主要和相互作用效果。我们使用类似的方法来分析场分解数据，延长率，年衰减（三或五）及其相互作用作为固定效应和植物物种作为随机效应。由于相互作用很重要，因此我们为每个衰减期分别安装模型。混合模型的 R2- 值在中川和席尔泽斯 （72） 之后进行估计，使用封装 r2glmm （73） 和 MuMin （74）。最后，分析了22°C的酸磷酸酶活性与分解率的关系，即酶活性在22°C时测量的温度。我们安装了一个线性模型，并使用II型F型试验（71）评估了酸磷酸酶活性和物种指标的影响。

生长和生态性能特性和酶的数据可在参考文献25中提供。来自实验室的分解和扩展速率数据可进入[SI附录、表S3和S4，](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental)以及参考文献75和SI附录S5[中的字段数据](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental)。

映射整个北美的分解。为了绘制整个北美的预计分解速率，我们量化了分解率和真菌之间的支配性-容差权衡之间的关系，并在先前发布的这种权衡地图上可视化了结果。简言之，Maynard等人（25）定义了水分的支配性容差权衡的指标 ，计算结果为每个分离物的竞争排名与其水分利基宽度之间的差值，均缩放至[0，1]。因此，权衡指标范围从 +1 到 1，1 表示高竞争优势/低水分耐受性，+1 表示相反。为了探讨气候能否预测这种权衡的分布，从世界气候全球气候数据数据库（76）获取了每种真菌分离物取样位置的气候数据。使用带物种指标变量的一般线性模型分析水分权衡和关键气候变量之间的关系，得出回归系数，用于估计北美栅格图（25）上的水分权衡值。在这里，我们使用类似的线性模型量化了分解速率（日志转换）与这种水分权衡之间的关系。然后，我们将这种线性关系投影到以前发布的水分权衡地图上，这样颜色缩放现在反映了整个北美的预测分解率。

确认。我们感谢S.Thomas、A.Neupane、E.卡尔森-阿亚拉和C.Delavaux的实验室援助，以及M.沃尔顿、D.Young、A.米洛和K.Dunham在实地试验的部署、收获和取样方面提供的援助。泰森研究中心提供后勤支持。最后，我们感谢L.博迪就这一主题进行的重要讨论。这项研究由 DOB 生态学、地球植物、耶鲁气候和能源研究所、英国生态学会和玛丽·斯考多斯卡-库里行动研究金（T.W.C.）、耶鲁生物球研究所（至D.S.M.）、美国国家科学基金会（DEB-1021098和DEB1457614至M.A.B.、T.W.C.和D.S.M.;DEB-1302797 to A.E.Z.）、瑞士国家科学基金会（P2EZP3\_178481给N.L.）和美国林业局。

1. P. 巴尔德里安，森林微生物群：多样性、复杂性和动态性。FEMS 微生物。修订版 41， 109~130 （2017）.
2. M. A. 布拉德福德等人， 气候无法预测区域尺度的木材分解。纳特· 克利姆场。4, 625–630 (2014).
3. K. L. McGuire， K. K. 特雷塞德， 微生物群落及其与生态系统模型的相关性： 分解作为案例研究.土壤生物. 生物化学.42, 529–535 (2010).
4. R. 卡维奇奥利等人，科学家对人类的警告：微生物和气候变化。纳特· 德温 · 米比尔17, 569–586 (2019).
5. W. R. 威德， G.B博南， S. D. 艾莉森， 全球土壤碳预测通过模拟微生物过程而得到改善。纳特· 克利姆场。3, 909–912 (2013).
6. S. 曼佐尼， A. 波波拉托， 土壤碳和氮矿化： 跨尺度的理论和模型.土壤生物. 生物化学.41, 1355–1379 (2009).
7. 全球土壤界及其对生物地球化学的影响。科学 365， eaav0550 （2019）.
8. I. A. 迪克， T. 富卡米， J. P. 威尔基， R.B 艾伦， P. K. 布坎南， 组装历史的影响从物种到生态系统属性衰减吗？与木质真菌的实地测试。埃科尔· 莱特15, 133–141 (2012).
9. T. Fukami等人，大会历史决定了生态系统的功能：来自木材分解器社区的证据。埃科尔· 莱特13, 675–684 (2010).
10. A. 范德沃尔，E.奥托松，W.德波尔，真菌社区组成在解释木材腐烂率变化方面被忽视的作用。生态学 96， 124~133 （2015）.
11. A. 范德沃尔， P. J. 克莱因·冈纽克， J. H.C. 科内利森， T. W. 克劳瑟， W. 德波尔， 针叶树和宽叶树原木最初腐烂期间的自然真菌社区集会模式。生态圈 7， e01393 （2016）.
12. W. R. 威德， A. S. 格兰迪， C.M. 卡伦巴赫， P. G. 泰勒， G.B. 博南， 代表地球系统生命与土壤微生物功能特征在 MIMICS 模型中.地理西。型号开发 8，1789~1808 （2015）。

生态

1. S. D. 艾莉森， M. L. 古尔登， 干旱耐受性特性的后果微生物分解在 DEMENT 模型中.土壤生物. 生物化学.107, 104–113 (2017).
2. A. A. Malik等人，界定基于特征的微生物战略，对气候变化下土壤碳循环的影响。ISME J. 14， 1+9 （2020）。
3. E. K. Hall等人，了解微生物群系如何影响它们所居住的系统。纳特. 微生物.3, 977–982 (2018).
4. T. K. A. Kumar等人，真菌亚细胞状特征本体。阿姆. J. 机器人.98, 1504–1510 (2011).
5. L. Tedersoo等人， 真菌生物地理学.土壤真菌的全球多样性和地理。科学 346， 1256688 （2014）.
6. L. 博迪， 佐营养线形成真菌： 战争策略和其他生态光谱.Mycol. Res. 97， 641–655 （1993）.
7. J. L. 格林， B. J.M博汉南， R. J. 惠特克， 微生物生物地理学： 从分类学到特征.科学 320， 1039~1043 （2008）.
8. C. A. 阿吉拉尔-特里盖罗斯等人，分支：对真菌生态学的基于特质的理解。真菌生物修订版29，34~41（2015年）。
9. B. J. 麦吉尔， B. J. 恩奎斯特， E. 魏赫， M. 韦斯特比， 从功能特征重建社区生态.趋势 Ecol. Evol.21, 178–185 (2006).
10. C. 维奥勒， P.B. 赖克， S. W. 帕卡拉， B. J. 恩奎斯特， J. 卡特格， 功能生物地理学的出现和前景.美国科学学院 111， 13690~13696 （2014） 。
11. J. T. 列侬， Z. T. Aanderud， B. K. Lehmkuhl， D. R. 校长， 小， 使用分类学和特征绘制土壤微生物的空间。生态学 93， 1867–1879 （2012）.
12. P.-L.查格农，R.L.布拉德利，H.马希尔利，J.N.克利罗诺洛斯，一个基于特质的框架，以了解真菌的生活史。趋势植物科学 18， 484~491 （2013）.
13. D. S. Maynard等人， 在广泛的空间尺度上真菌特征表达的一致权衡。纳特. 微生物.4, 846–853 (2019).
14. K. K. 特雷塞德， J. T. 列侬， 推动陆地上生态系统动力学的真菌特征。微生物。摩尔.Biol. 修订版79，243-262（2015年）。
15. J.M塔尔博特等人，北美土壤中端膜和功能融合。美国科学学院 111， 6341-6346 （2014） 。
16. J. Nordén， R. Penttilé， J. Siitonen， E. Tomppo， O. Ovaskainen， 木材栖息真菌的专门物种斗争， 而普通主义者在支离破碎的北方森林中茁壮成长。J. Ecol. 101， 701~712 （2013）.
17. T. W. 克劳瑟等人， 解开真菌利基： 基于特质的方法。前面。微生物。5, 579 (2014).
18. L. Boddy， 真菌社区生态学和木材分解过程在血管瘤： 从站立的树到完全腐烂的粗木屑碎片.生态， 公牛。49, 43–56 (2001).
19. H. Parnas，微生物分解有机物质的模型。土壤生物. 生物化学.7, 161–169 (1975).
20. C. 沃尔斯，B.伯格，H.斯维尔德鲁普，回顾和综合关于有机物质分解的实验数据，有关温度，湿度和酸度的影响。环境。修订版6，25-40（1998年）。
21. B. P. Louis等人，土壤C和N模型，结合微生物多样性。环境。化学， 莱特。14, 331–344 (2016).
22. D. S. 梅纳德等人， 多样性在空间竞争中产生多样性.纳特· 埃沃尔· 埃沃尔1, 0156 (2017).
23. D. S. 梅纳德， T. W. 克劳瑟， M. A. 布拉德福德， 真菌相互作用降低碳使用效率。埃科尔· 莱特20, 1034–1042 (2017).
24. D. S. 梅纳德， T. W. 克劳瑟， M. A. 布拉德福德， 竞争网络决定多样性 - 功能关系方向.美国科学学院 114， 11464-11469 （2017） 。
25. A. E. Zanne等人，恶化的事态：内生和外源因素如何决定植物衰变率。J. Ecol. 103， 1421–1431 （2015）.
26. C. Violle等人，让特质的概念发挥作用吧！Oikos 116， 882+892 （2007）。
27. S. K. Dawson 等人， 宏真菌功能特征测量手册： 从基础细胞木真菌开始。乐趣。Ecol. 33， 372~387 （2019）.
28. C. A. 阿吉拉尔-特里盖罗斯， M.C. 里利格， T. W. 克劳瑟， 应用全测理论到芬吉.ISME J. 11， 2175~2180 （2017）.
29. T. W. 克劳瑟， M. A. 布拉德福德， 热适应在广泛的异质土壤微生物。埃科尔· 莱特16, 469–477 (2013).
30. B. Hoppe等人，将分子死木栖息真菌多样性和社区动态与中欧森林的生态系统功能和过程联系起来。真菌潜水员。77, 367–379 (2016).
31. I. F. Della Mánica， M. S. Godoy， A.M Godeas， J.M Scervino， 真菌细胞外磷酶： 它们在不同的 pH 和 P 来源可用性下在 P 循环中的作用。J. 应用. 微生物。124, 155–165 (2018).
32. L. Boddy， J. Heilmann-Clausen， "英国宗教学会专题讨论会系列中的温带血管膜社区发展"， L. Boddy， J.C. 弗兰克兰， P. van West， Eds. （Elsevier， 2008年）， 第211-237页。
33. L. 博迪， 木材腐烂的基底动物之间的特异性战斗相互作用。FEMS 微生物。Ecol. 31， 185-194 （2000）.
34. B. 海宁森，白木康克真菌多宝多宝的生理学和衰变活动（公牛）Fr（斯科格什克斯科兰，1965年）。
35. S. Krause等人，基于特质的方法，用于了解微生物生物多样性和生态系统功能。前面。微生物。5, 251 (2014).
36. J. Heilmann-Clausen， 对腐朽山毛虫原木的宏函数群落和苗条群落的梯度分析。Mycol. Res. 105， 575–596 （2001）.
37. J. P. Grime，植物存在三种主要策略及其与生态学和进化论的相关性的证据。111， 1169-1194 （1977）
38. J. 希斯科克斯， J. 奥莱利， L. 博迪， 真菌战争： 巴西迪奥米塞特战斗在木材腐烂。螺 柱。Mycol. 89， 117~124 （2018）.
39. L. Holmer， J. Stenlid， 基于可变幼花大小的人工系统中的木材分解基底物的竞争等级。Oikos 79， 77-84 （1997）.
40. Y. K. Toljander， B. D. Lindahl， L. Holmer， N. O. S. Hägberg， 环境波动促进物种共存，并增加木材腐烂真菌群落的分解.奥生态学 148， 625–631 （2006）.
41. B. Oberle等人，准确的森林投影需要长期的木材衰变实验，因为植物特性效应会随着时间而变化。格洛布改变生物 26， 864~875 （2020）.
42. J.M.雅各布斯，T.T.工作，将死木相关的甲虫和真菌与管理黑云杉森林中的木结构率联系起来。可以. J. 为.第42，1477~1490（2012年）。
43. M. A. 鲁宾斯坦， T. W. 克劳瑟， D. S. 梅纳德， J. S. 席林， M. A. 布拉德福德， 分离温度对分解的直接和间接影响.土壤生物. 生物化学.112, 110–116 (2017).
44. J. Heilmann-Clausen等人，欧洲死山毛虫原木上的木居生物和真菌群落——反映基质质量或受气候和森林条件的影响？J. 生物乔治。41, 2269–2282 (2014).
45. T. W. 克劳瑟， L. 博迪， D. S. 梅纳德， 在真菌生态学中使用人造媒体.真菌生态 32， 87–91 （2017）.
46. C. 凯撒，O.富兰克林，A.里希特，U.迪克曼，分解社区内的社会动态导致土壤中的氮保留和有机物积聚。纳特. 公社.6, 8960 (2015).
47. Z. Shi， S. 克罗威尔， Y. 罗， B. 摩尔， 第三， 模型结构放大不确定性， 预测土壤碳对气候变化的反应。纳特. 公社.9, 2171 (2018).
48. R. Laiho， C. E. 普雷斯科特， 北生针叶林中粗木本碎屑的衰变和营养动力学： 合成.可以. J. 为.第34，763~777（2004年）。
49. T. Rajala， M. Peltoniemi， T. 彭纳宁， R. Mükipé， 真菌社区动态与腐烂的挪威云杉的基底质量有关 （Picea abies [L.] 喀斯特） 在北方森林中砍伐。FEMS 微生物。Ecol. 81， 494~505 （2012）.
50. A. 内西， M. 埃切韦里， N. 马根， 奥斯莫蒂奇和马托姆潜在的影响增长， 糖酒精和糖积累由阿斯佩吉卢斯部分弗拉维菌株从阿根廷.J. 应用. 微生物。96, 965–972 (2004).
51. F. 里奇， M. P. 麦克奎肯， R. A. 贝恩， 水潜力对马铃薯生长的影响， 硬化生产， 以及马铃薯的 Rhizoctonia solani 的发芽。米科尔， 雷斯。

110, 725–733 (2006).

1. N. 马根， J. 莱西， 水活性的影响， 温度和基质对场和储存真菌之间的相互作用.跨 Br. Mycol. Soc. 82， 83 – 93 （1984）.
2. A. E. Elo， 国际象棋选手的评级， 过去和现在 （阿科， 1978）.
3. P. Baldrian等人，从森林土壤上层生产细胞外酶和生物聚合物降解。植物土壤 338，

111–125 (2011).

1. L. [伊夫卡奇科维奇Dobiáˇ·奥维夫，Z.科列罗韦，O.库科尔，P.巴尔德里安，与皮切亚阿比斯针有关的真菌酶活性。真菌生态 4， 427~436 （2011）.
2. T. W. 克劳瑟等人，生物相互作用调解土壤微生物对气候变化的反馈。美国科学学院 112， 7033–7038 （2015） 。
3. R 核心团队，R：统计计算的语言和环境（统计计算 R 基础，2018 年）。
4. D. 贝茨， M. 莫奇勒， B. 博尔克， S. 沃克， 拟合线性混合效果模型使用 lme4.J. 统计. 软。67, 1–48 (2015).
5. J. Fox， S. 魏斯伯格， 应用回归的 R 助手， （圣人， 千橡树， 2011 年 3 月 3 日）。
6. S. 中川， H. Schielzeth， 一种从通用线性混合效应模型获得R2 的通用简单方法。方法 Ecol. Evol.4， 133~142 （2013）.
7. B. Jaeger， R2glmm： 计算混合 （多级） 模型的 R 平方 （版本 0.1.2，

2017).

1. K. 巴顿， 穆明： 多模型推理 （版本 1.43.6， 2018）.
2. B. Oberle，"准确的森林预测需要长期的木材衰变实验，因为植物特性效应会随着时间而变化。可在http://ncf.sobek.ufl.edu/AA00026436.存款 10 三月 2019" （新学院

佛罗里达州机构数据存储库，2019年）。

1. R. J. Hijmans， S. E. Cameron， J. L. Parra， P. G. Jones， A. Jarvis， 全球陆地区域非常高分辨率的气候表面。国际公司Climatol.25, 1965–1978 (2005).

1. 可向谁通信。电子邮件： nlustenh@ucsc.edu。

   本文包含支持信息在线[https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi：10.1073/pnas.1909166117///DC补充](https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1909166117/-/DCSupplemental).

   首次发布于 2020 年 5 月 13 日。 [↑](#footnote-ref-1)