

DOI: 10.5846/stxb202101220234

张欣, 邓巍, 朱娅佼, 李娜, 肖文, 杨晓燕. 澜沧江两条支流捕食线虫真菌水陆分布差异及关联性. 生态学报, 2022, 42(12): 5059-5066.

Zhang X, Deng W, Zhu Y J, Li N, Xiao W, Yang X Y. Differences and correlations of terrestrial and aquatic distribution of nematode-trapping fungi in two tributaries of the Lancang River. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(12): 5059-5066.

澜沧江两条支流捕食线虫真菌水陆分布差异及关联性

张 欣^{1,2}, 邓 巍^{1,2}, 朱娅佼^{1,2}, 李 娜^{1,2,*}, 肖 文^{1,2,3,4}, 杨晓燕^{1,2,3}

1 大理大学东喜马拉雅研究院, 大理 671003

2 云南省高校洱海流域保护与可持续发展研究重点实验室, 大理 671003

3 大理大学三江并流区域生物多样性保护与利用云南省创新团队, 大理 671003

4 中国三江并流区域生物多样性协同创新中心, 大理 671003

摘要:为探究微生物在流域中的水、陆分布差异和相互关系,对澜沧江两条支流捕食线虫真菌多样性水陆分布进行了调查研究。在枯水期,以澜沧江一级支流沘江和黑惠江为研究区域,系统布设 12 个采样点(水流交汇点),每个采样点采集水、陆对称样品各 5 份,共采集土样 120 份。结合传统分离纯化、形态学及分子生物学方法筛选和鉴定菌株,按照《Nematode-Trapping Fungi》进行分类,共获得 2 属 13 种 88 株捕食线虫真菌;其中,陆地样品中共分离到 2 属 11 种 45 株,水体底泥中分离出 1 属 10 种 43 株,检出率分别为 41.67% 和 53.33%。结果表明,澜沧江两条支流捕食线虫真菌在物种、属、群落结构 3 个层面上均存在水陆差异,也相互联系;陆地土壤可能是流域内捕食线虫真菌多样性的源,水流是其重要的传播因子。在流域生态系统内,水陆间的扩散限制和水流的连通性都是维持微生物物种多样性的重要机制。

关键词:捕食线虫真菌;流域;多样性分布;水陆关系

Differences and correlations of terrestrial and aquatic distribution of nematode-trapping fungi in two tributaries of the Lancang River

ZHANG Xin^{1,2}, DENG Wei^{1,2}, ZHU Yajiao^{1,2}, LI Na^{1,2,*}, XIAO Wen^{1,2,3,4}, YANG Xiaoyan^{1,2,3}

1 Institute of Eastern-Himalaya Biodiversity Research, Dali 671003, China

2 The Key Laboratory of Yunnan State Education Department on Er'hai Lake Basin Protection and the Sustainable Development Research, Dali 671003, China

3 The provincial innovation team of biodiversity conservation and utility of the three parallel rivers region from Dali University, Dali 671003, China

4 Collaborative Innovation Center for Biodiversity and Conservation in the Three Parallel Rivers Region of China, Dali 671003, China

Abstract: The distribution pattern and maintenance mechanism of biodiversity in ecosystem has always been a core topic in ecological research. Microorganism is the junction of material circulation in all ecosystems on earth, understanding the distribution pattern of microbial diversity has become the key to spatial distribution pattern of the whole biodiversity. However, little is known about the mechanism of the spatial pattern of microbial diversity. One reason is a long-term neglect of the interrelationships between microorganisms in terrestrial and aquatic ecosystems. And considering the strong diffusion capacity and great diversity of microorganisms, it is necessary to systematically set up symmetrical samples on terrestrial and in aquatic in areas with a strong environmental heterogeneity and carry out qualitative and quantitative measurements by combining pure culture and molecular methods. Nematode-trapping fungi (NTF) are eukaryotic microorganisms easy to isolate, purify and identify. Currently, only 106 species of NTF are known, which are widely distributed in various terrestrial and aquatic habitats around the world. It is efficient to use NTF to study the distribution patterns of microorganisms. We investigated the diversity of NTF on terrestrial and in aquatic in the two tributaries of Lancang River, where has high environmental heterogeneity, to explore the differences and interrelations of microorganism distributions

基金项目:国家自然科学基金资助项目(U1602262,31360013,31760126)

收稿日期:2021-01-22; 网络出版日期:2022-02-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lin@eastern-himalaya.cn

between terrestrial and aquatic in watershed. The primary tributaries of the Lancang River, including the Bijiang River and the Heihui River, were selected as the study areas in low-water seasons, and 12 sampling points were set up systematically in confluent areas of two rivers, 5 terrestrial samples and 5 aquatic symmetrical samples were collected at each sampling point, and a total of 120 samples were collected. Combined the traditional methods of isolation and purification with morphological and molecular biological technology, a total of 88 strains, 13 species and 2 genera were obtained according to the *Nematode-Trapping Fungi*. Among which 45 strains, 11 species and 2 genera were isolated from the terrestrial samples with detection rates of 41.67%, while 43 strains, 10 species and 1 genus were isolated from the aquatic samples with detection rates of 53.33%. The results showed that there were differences between terrestrial and aquatic in species composition, genera and community structure of NTF in the two tributaries of the Lancang River. The terrestrial soil may be the origin of NTF diversity in the watershed, and water flow is an important transmission factor. In watershed ecosystems, the dispersal restriction between terrestrial and aquatic and the connectivity of water flow are important mechanisms for maintaining microbial diversity.

Key Words: nematode-trapping fungi; watershed; diversity distribution; relationship between terrestrial and aquatic

阐释生态系统中生物多样性的分布格局和维持机制一直是生态学研究的核心问题,而微生物是地球上各生态系统物质循环的枢纽,是生物地球化学循环的关键类群^[1-3],对微生物多样性分布格局的认识成为了完善整个生物多样性空间分布格局研究的关键。近年来,越来越多的研究证明了微生物多样性存在明显的地理分布差异^[4-7],而造成这种差异的机制尚不清楚。为明晰微生物多样性地理分布差异的形成机制,有研究者提出,微生物多样性分布格局的研究可能应该基于流域开展^[8]。

流域由水生生态系统和陆地生态系统共同组成^[9],要阐释微生物在其中的空间分布格局就必须同时考虑水生生态系统和陆地生态系统的相互关系。然而,一直以来,陆地都被认为是微生物的大本营,许多研究仅基于陆地开展^[10-11]。另一些研究关注到了水生生态系统中的微生物^[12-14],但之前的研究也只对比过水生和陆生类群的差异^[15-16],水生和陆生物种多样性被严格区分,两者之间的相互关系被忽略。因此,对微生物在水陆生态系统中相互关系的长期忽视是造成微生物多样性空间分布格局产生机制尚不明晰的原因之一。要厘清造成微生物多样性分布差异的问题,就必须把水生和陆生生态系统联系起来,同时,考虑到微生物超强的扩散能力和巨大的多样性,相关研究还需要在环境异质性强的区域,进行系统的水陆对称样点布设,结合纯培养和分子手段,开展定性和定量的测定。

捕食线虫真菌是一类生态功能独特、营养类型多样、分离纯化鉴定较为容易的真核微生物,现已知的物种仅 106 种^[17-25],广泛分布于全球各种水陆生境中。按照捕食器官类型,捕食线虫真菌分为产黏性菌网的 *Arthrobotrys* 属,产黏球、黏性分枝和非收缩环的 *Dactylellina* 属,以及产收缩环的 *Drechslerella* 属^[17]。鉴于其分布广泛、水陆兼有、分离纯化和鉴定又较为容易的特性^[26-27],以捕食线虫真菌开展微生物水陆分布格局研究具有独特的优势,厘清其水陆关系对于明晰整个微生物类群的水陆分布模式有重要的借鉴意义。因此,本研究选择高环境异质性的澜沧江支流为研究区域,在泚江和黑惠江两支流范围内采集水流汇入点及其上下游水陆对称样点的土壤样品,结合传统形态学和分子生物学方法分离鉴定捕食线虫真菌,探究捕食线虫真菌物种多样性在澜沧江支流水、陆间的分布差异及相互关系,厘清流域生态系统中环境过滤作用对捕食线虫真菌扩散的影响,回答水陆间是否存在扩散限制及其在流域生态系统中的物种多样性格局形成作用问题。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

澜沧江流域地势由北向南呈阶梯状下降,主体地貌特征表现为高山峡谷相间,随山脉南延,山川间距由上游向下逐渐展宽^[28]。流域内支流众多,河流流量大,地势起伏,河流落差大^[29],生物资源十分丰富^[30]。本研究基于澜沧江的两条支流泚江和黑惠江开展,根据实际地形情况,在研究区域内每间隔 50 km 设置一个样点,

规避城市等强人为干扰区、高山深谷等不可到达的区域,最终于泚江和黑惠江两条支流上设置 12 个采样点,具体样点布置如图 1。

1.2 样品采集

为了保证采样点的物候一致和水陆界限分明,于 2014 年 3—4 月份进行了样品采集。采样点尽量选择在水流交汇处,以水流汇入点为原点,采集原点上下游各 10 m、20 m 处对称水(底泥)、陆(土壤)样品共 10 份(图 2),每份样品按五点采样法采集 0—10 cm 深度的混合土样(或底泥)约 50 g 置于一次性自封袋中常温保存,并用油性记号笔标记样点编号、采样时间、海拔、经纬度、水或陆等样品信息,采集好的样品于一周内带回实验室并立即开展捕食线虫真菌的分离、纯化工作。所有样品采集由中科院昆明动物所专职采样人员协助完成。

1.3 菌株的分离纯化

1.3.1 培养基的制备

玉米培养基(Cornmeal Agar Medium, CMA)、土豆培养基(Potato Dextrose Agar Medium, PDA)以及燕麦培养基均参考文献^[31]配制。

1.3.2 诱饵线虫的培养及线虫悬浮液的制备

将全齿复活线虫(*Panagrellus redivivus*)接入燕麦培养基,放恒温培养箱(26.5 ± 1)℃培养一周,直到观察到线虫爬壁即可取出备用或放 4℃ 冰箱保存。采用贝尔曼氏漏斗法^[17]制备线虫悬浮液。

1.3.3 捕食线虫真菌的分离纯化

将土壤样本 0.5—1 g 均匀地撒在 90 mm 的 CMA 上(在样品之间留有空隙),加入线虫悬液 2 mL(约 5000 条)线虫以诱导捕食线虫真菌生长,每份土样设 3 个重复。室温下培养 4 周,体视显微镜下进行镜检。

观察到捕食线虫真菌孢子后,用无菌牙签挑取单个真菌孢子到直径为 60 mm 的 CMA 培养基上,用保鲜膜封口,置于(26.5 ± 1)℃恒温培养箱中培养 1 周。

1.4 捕食线虫真菌的鉴定

1.4.1 形态学鉴定

采用插片法制作捕食线虫真菌临时装片,用奥林巴斯 BX53 微分干涉显微镜拍取分生孢子、孢子梗、厚垣孢子和捕食器官等形态特征。参照《Nematode-trapping fungi》和《中国真菌志-三十三卷》进行形态学鉴定。

1.4.2 分子生物学鉴定

将分生孢子转接至 60 mm 的 PDA 上进行菌丝富集培养,待菌丝富集后,刮取菌丝,用 CTAB 法提取菌株的 DNA,外送生物测序公司进行 DNA 测序。通过 ITS(internal transcribed spacer region of the ribosomal RNA gene,核糖体 RNA 上的非转录间隔区)及 RPB2(RNA polymerase II core subunit, RNA 聚合酶 II 核心亚基编码基因)序列同源性比对进行分子生物学鉴定。

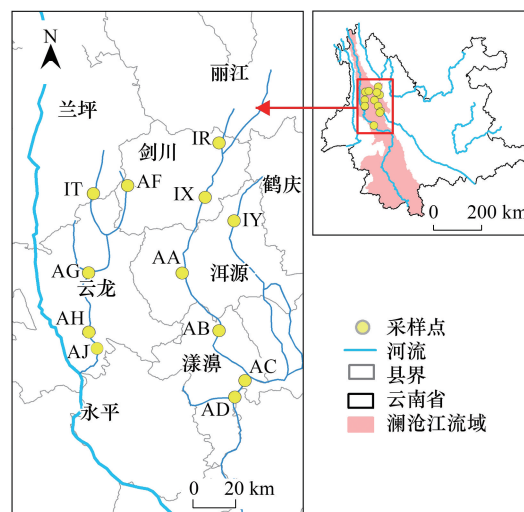


图 1 研究区域和采样点布设

Fig.1 The study area and sample points distribution

图中 IT、IR、IX、IY、AA、AB、AC、AD、AF、AH、AJ 为采样点编号,采样点编号根据空间位置和采样顺序设置

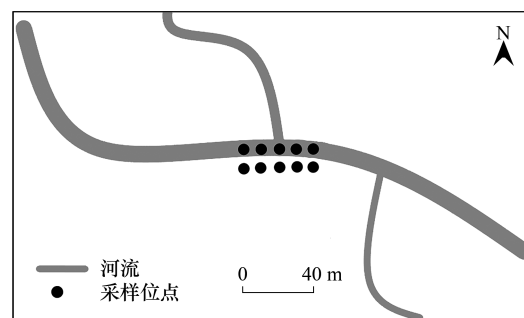


图 2 每个采样点的采样示意图

Fig.2 Sampling design of each sample point

1.5 数据分析与处理

(1) 计算水、陆及全部样品中的物种检出率,计算公式为:

总检出率(OF)= (检出捕食线虫真菌的样品数/总样品数) $\times 100\%$
水检出率(A_{OF})= (检出捕食线虫真菌的水体底泥数/总水体底泥数) $\times 100\%$
陆检出率(T_{OF})= (检出捕食线虫真菌的陆地土壤数/总陆地土壤数) $\times 100\%$
物种检出率(S_{OF})= (检出某物种的样品数/总样品数) $\times 100\%$

(2) 对水、陆及总体捕食线虫真菌物种多样性指数进行计算,比较水、陆间物种多样性差异,物种多样性指数(Shannon-Wiener index, H') 计算公式为:

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i, P_i = \frac{N_i}{N}$$

式中, H' 为物种多样性指数; P_i 为第 i 个种所占百分数; S 为采样点的物种数

(3) 应用 Adobe Photoshop 2019 绘制沱江和黑惠江研究区域内捕食线虫真菌的物种分布图。

(4) 应用 RStudio1.3.1093 中的“VennDiagram”包绘制水陆间物种组成韦恩图,比较各对称水、陆采样位点间的物种组成差异。

(5) 应用 Excel 和 SPASS 对数据进行整理及分析。

2 结果与分析

2.1 捕食线虫真菌总检出情况

本研究共分离到捕食线虫真菌 2 属 13 种 88 株,总检出率为 47.5%,多样性指数为 2.07,其中:陆地土壤中共分离到 2 属 11 种 45 株,检出率为 41.67%,多样性指数为 1.99;水体底泥分离出 1 属 10 种 43 株,检出率为 53.33%,多样性指数为 1.93。各物种在水、陆的检出情况详见图 3。

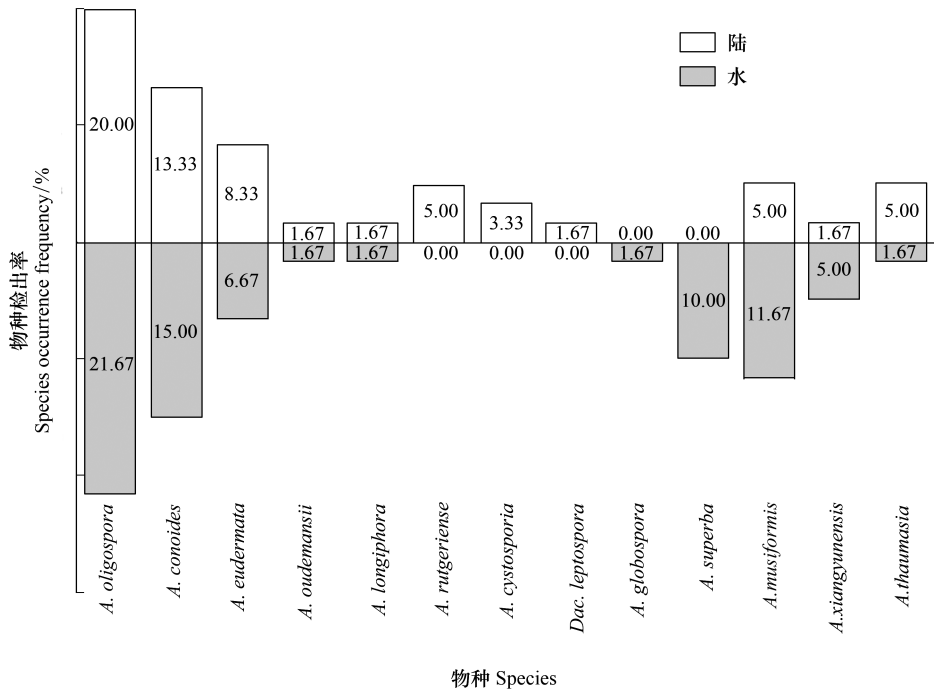


图3 捕食线虫真菌水、陆物种检出率比较

Fig.3 Comparision of species' occurrence frequency of nematode-trapping fungi between terrestrial and aquatic

A. 为 *Arthrobotrys* 属的缩写, Dac. 为 *Dactylellina* 属的缩写; *A. oligospora*: 少孢节丛孢; *A. conoides*: 圆锥节丛孢; *A. eudemata*: 厚皮单顶孢; *A. oudemansii*: 秀丽单顶孢; *A. longiphora*: 长梗单顶孢; *A. rutgeriense*: 狂带单顶孢; *A. cystosporia*: 囊孢单顶孢; *Dac. Leptospora*: 长孢隔指孢; *A. globospora*: 球状单顶孢; *A. superba*: 强力节丛孢; *A. musiformis*: 弯孢节丛孢; *A. xiangyunensis*: 祥云单顶孢; *A. thaumasia*: 奇妙单顶孢

2.2 各物种水陆采样点检出情况

研究区域内分离到的捕食线虫真菌中,有 3 个物种在水、陆检出的样点数相同,分别为 *Arthrobotrys oligospora*、*Arthrobotrys oudemansii* 和 *Arthrobotrys longiphora*。*Arthrobotrys globospora* 和 *Arthrobotrys superba* 只在水体底泥中检出,为研究区域内水体底泥中特有物种;*Arthrobotrys rutgeriense*、*Arthrobotrys cystosporia* 和 *Dactylellina leptospora* 只在陆地土壤中检出,为研究区域内陆地土壤中特有物种。*Arthrobotrys xiangyunensis* 和 *Arthrobotrys musiformis* 的水体底泥中样点检出数较陆地土壤多,*Arthrobotrys conoides*、*Arthrobotrys thaumasia* 和 *Arthrobotrys eudermata* 的陆地土壤样点检出数较水体底泥中多。各个物种在水、陆 12 个样点中检出的样点数见表 1。

表 1 捕食线虫真菌检出样点数
Table 1 The number of detected sample points of nematode-trapping fungi

检出样点数			检出样点数		
物种名	The number of detected samples		物种名	The number of detected samples	
Species name	水体底泥	陆地土壤	Species name	水体底泥	陆地土壤
	Aquatic sediment	Terrestrial soil		Aquatic sediment	Terrestrial soil
少孢节丛孢 <i>A. oligospora</i>	8	8	厚皮单顶孢 <i>A.eudermata</i>	3	5
秀丽单顶孢 <i>A.oudemansii</i>	1	1	球状单顶孢 <i>A.globospora</i>	1	0
长梗单顶孢 <i>A.longiphora</i>	1	1	强力节丛孢 <i>A.superba</i>	2	0
祥云单顶孢 <i>A.xiangyunensis</i>	3	1	狂带单顶孢 <i>A.rutgeriense</i>	0	2
弯孢节丛孢 <i>A.musiformis</i>	5	3	囊孢单顶孢 <i>A.cystosporia</i>	0	2
圆锥节丛孢 <i>A.conoides</i>	6	7	长孢隔指孢 <i>Dac. Leptospora</i>	0	1
奇妙单顶孢 <i>A.thaumasia</i>	1	3			

2.3 两支流各采样点对称水陆位点间物种组成差异

研究区域内,黑惠江比泚江拥有更高的物种多样性(图 4),且两支流捕食线虫真菌在对称水、陆位点间的物种组成均存在较大的差异:

泚江共分离出 1 属 9 种捕食线虫真菌,其中陆地土壤中分离出 1 属 8 种,水体底泥中分离出 1 属 6 种,水陆间物种组成相似性指数为 0.57。而对泚江各样点对称水、陆间物种组成分析发现:AJ 样点水、陆间物种组成完全不同,且陆地土壤中物种多样性高于水体底泥;AG 样点水体底泥中物种是陆地土壤中物种的子集;AH 和 AF 两样点的对称水陆间物种组成存在差异的同时也存在一定的相似性;IT 样点陆地土壤中物种是水体底泥中物种的子集(图 5)。

黑惠江共分离出捕食线虫真菌 2 属 13 种,其中陆地土壤中分离出 2 属 10 种,水体底泥中分离到 1 属 9 种,水陆间物种组成相似性指数为 0.63。其中 AA 点和 IR 点分别只在陆地土壤和水体底泥中有物种检出;AC 和 AD 两样点的对称水陆间物种组成完全不同,且物种丰富度前者陆地土壤大于水体底泥,后者水体底泥大于陆地土壤;IY、IX 和 AB 三个样点的对称水陆间物种组成存在差异的同时也存在一定的相似性(图 5)。

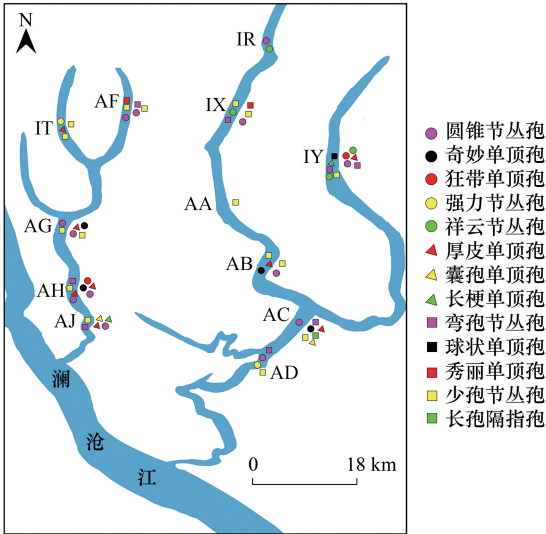


图 4 澜沧江两条支流捕食线虫真菌物种分布
Fig.4 Species distribution of nematode-trapping fungi in two tributaries of the Lancang River

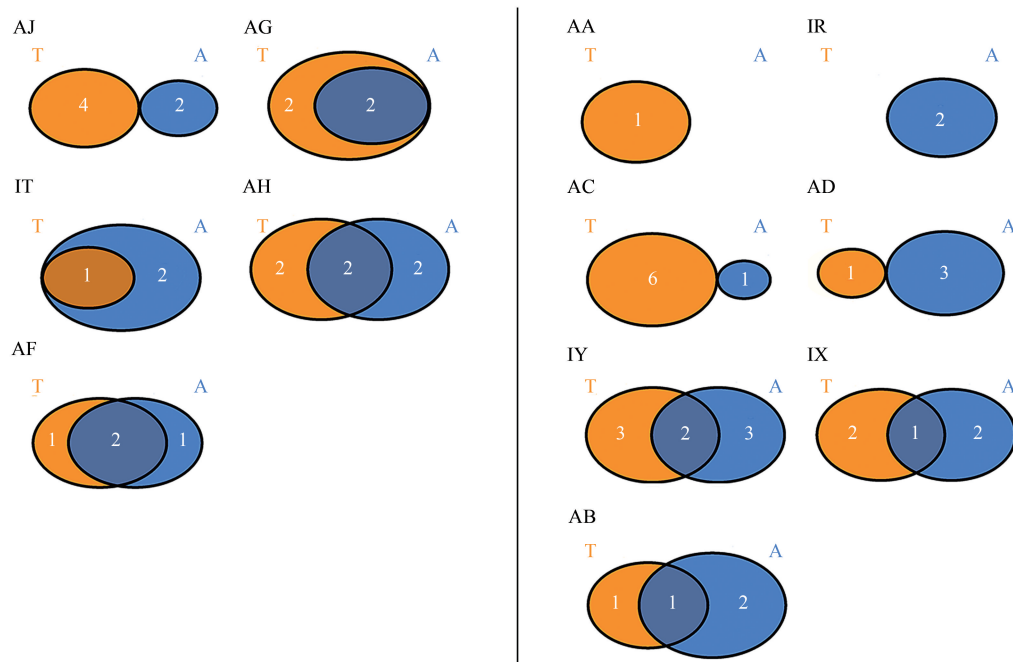


图5 每个采样点水陆间捕食线虫真菌物种组成

Fig.5 Species composition of nematode-trapping fungi between terrestrial and aquatic of each sample point

T: 陆地土壤 Terrestrial soil; A: 水体底泥 Aquatic sediment; 黄色部分为陆地中检出的物种数, 蓝色部分为水中检出的物种数, 灰色部分为水陆共有的物种数

3 讨论

3.1 澜沧江支流捕食线虫真菌分布存在水陆差异

研究结果显示, 捕食线虫真菌在澜沧江支流的物种多样性分布存在水陆差异: 首先, 研究区域内水体底泥中捕食线虫真菌物种检出率高于陆地土壤, 而陆地土壤中物种多样性则略高于水体底泥; 其次, 在澜沧江支流分离出的捕食线虫真菌绝大多数为产黏性菌网的 *Arthrobotrys* 属真菌, 占总物种数的 92.31%, 但这类捕食线虫真菌在水、陆环境间的物种分布存在一定的差异; 第三, 捕食线虫真菌群落结构在澜沧江两条支流的水、陆间均存在不同程度的差异。此前有研究者提出, 水生生态系统较陆生生态系统有持续的环境梯度和水流均一性^[32], 水流的均一性使得捕食线虫真菌在水中更容易被检出可能是其在水体底泥中检出率较高的原因, 而水陆生境异质性则决定了物种在水、陆间的多样性分布差异。产黏性菌网的 *Arthrobotrys* 属真菌以营养要求简单、腐生能力强、生长迅速等特点广泛分布于各种生态环境中^[33-35], 但这类捕食线虫真菌在水、陆环境间的物种分布存在一定的差异, 表明捕食线虫真菌的环境适应能力也存在属内差异, 这与范喜杰等^[36]对大理温泉中捕食线虫真菌的研究结论一致。此外, 在分析沱江和黑惠江各自的物种组成时发现, 捕食线虫真菌在澜沧江两条支流间呈现不同的分布模式: 两支流的整体群落结构存在差异; 两支流的水、陆间捕食线虫真菌群落相似性不同, 拥有较高物种多样性的黑惠江水、陆间物种相似性更高; 同一个物种在不同的样点甚至不同的流域会有不同的水、陆分布特点。这表明流域间及流域内的水生和陆生环境间均存在明显的环境过滤, 物种在流域内也同样存在生境选择和生境适应性, 而捕食线虫真菌是一个小类群, 两生境中物种多样性越高, 物种重叠的概率可能就越大。

3.2 捕食线虫真菌水陆分布联系紧密

微生物在流域内分布存在水陆差异的同时其在水陆间也应该是相互联系的, 而之前的研究把水生和陆生物种相互割裂开分析, 仅有少量的研究做了水生和陆生物种多样性的比较^[15-16], 但仍缺少水陆关系研究。在

对澜沧江支流各采样点的对称水陆样点间捕食线虫真菌物种组成差异分析中发现,捕食线虫真菌在对称水陆样点间物种组成存在明显差异的同时还存在相互联系。尽管捕食线虫真菌是一类水、陆广泛分布的真菌类群,本研究分离得到的物种全部为已知种,且除 *A. xiangyunensis* 只在温泉底泥中报道过以外^[18],其余物种均在水、陆生境中报道过^[17, 26, 37],但本研究区域内不仅有在水体底泥、陆地土壤中均有检出的物种,还有只在水体底泥或陆地土壤中检出的物种;既有对称水、陆间群落组成存在较大差异的样点,也有水、陆间群落组成相似性较高的样点,表明在流域生态系统内,水、陆生境间存在一定的扩散限制,水流既积极作用于捕食线虫真菌的扩散,同时也形成地理屏障限制了物种的分布。此前有研究指出,水生微生物可能是由于陆生环境中的微生物因河流涨水后长时间的浸泡与冲刷作用而扩散到水中,然后随水流扩散至水生或陆生环境^[38-39];长期适应水环境而存在于水生境中的微生物也可能会随水流扩散至陆生环境,最后因水流减少或者水流渗透作用而停留在河岸带^[40]。在本研究中,这两种可能性或许都存在,而捕食线虫真菌各物种的扩散能力、环境适应能力和定植能力的差异导致其在水陆环境的分布呈现一定的差异性,表明流域内水生生态系统可通过水文循环驱动流域内环境及生物相互联系,并通过径流和地下水运动与陆地生态系统紧密相连,使得微生物能够在流域内水、陆间横向扩散,从而形成在水陆间的空间分布格局。

3.3 陆地可能是流域内捕食线虫真菌多样性的源

从整体来看,即便有水流的均一性作用,陆地土壤的检出样点数和捕食线虫真菌物种多样性仍高于水体底泥,且有 *Dactylellina* 属的检出。这说明和其他微生物一样,陆地土壤也是捕食线虫真菌繁衍的大本营,是其主要演化场所,因此,陆地土壤可能是捕食线虫真菌在流域内多样性的源。在流域生态系统中,微生物物种多样性分布在水陆间既存在差异又相互联系,水陆间的扩散限制和水流的连通性均对微生物在流域内的扩散和分布极其重要,是流域内微生物物种多样性分布格局产生和维持的重要机制。

4 结论

本研究明晰了捕食线虫真菌在支流流域内水、陆分布差异及其相互关系,发现水、陆不同生境对捕食线虫真菌空间分布格局塑造的作用是不一致的:陆地是捕食线虫真菌的主要演化场所,水流是流域内捕食线虫真菌的重要传播因子。此前大多数流域生态学的研究没有充分考虑流域的水陆耦合作用,建议未来在开展微生物的流域分布格局研究时应考虑各级支流微生物的分布差异,同时兼顾水、陆环境异质性及河流对微生物的扩散和阻隔作用。

致谢:中国科学院昆明动物所陈锦辉老师在样品采集中给予帮助,大理大学创新团队(ZKLX2019103)给予支持,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] Falkowski P G, Fenchel T, Delong E F. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. *Science*, 2008, 320(5879): 1034-1039.
- [2] Balser T C. Linking Soil Microbial Communities and Ecosystem Functioning[D]. Berkeley: University of California, 2000.
- [3] Colloff M. Communities and ecosystems: linking the above-ground and below-ground components. *Austral Ecology*, 2004, 29(3): 358-359.
- [4] Martiny J B H, Bohannan B J M, Brown J H, Colwell B K, Fuhrman J A, Green J L, Horner-Devine M C, Kane M, Krumins J A, Kuske C R, Morin P J, Naeem S, Øvreås L, Reysenbach A L, Smith V H, Staley J T. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(2): 102-112.
- [5] Liu J, Tu T, Gao G H, Bartlam M, Wang Y Y. Biogeography and diversity of freshwater bacteria on a river catchment scale. *Microbial Ecology*, 2019, 78(2): 324-335.
- [6] Kraemer S, Ramachandran A, Colatriano D, Lovejoy C, Walsh D A. Diversity and biogeography of SAR11 bacteria from the Arctic Ocean. *The ISME Journal*, 2020, 14(1): 79-90.
- [7] Whitaker R J, Grogan D W, Taylor J W. Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic archaea. *Science*, 2003, 301(5635): 976-978.
- [8] 赵斌. 流域是生态学研究的最佳自然分割单元. *科技导报*, 2014, 32(1): 12-12.

- [9] 吴刚, 蔡庆华. 流域生态学研究内容的整体表述. 生态学报, 1998, 18(6): 575-581.
- [10] Fierer N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. Nature Reviews Microbiology, 2017, 15(10): 579-590.
- [11] Tedersoo L, Bahram M, Pölme S, Kõljalg U, Yorou N S, Wijesundera R, Ruiz L V, Vasco-Palacios A M, Thu P Q, Suija A, Smith M E, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Põldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Pärtel K, Otsing E, Nouhra E, Njouonkou A L, Nilsson R H, Morgado L N, Mayor J, May T W, Majuakim L, Lodge D J, Lee S S, Larsson K H, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel T W, Harend H, Guo L D, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, Kesel A D, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley F Q, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K. Global diversity and geography of soil fungi. Science, 2014, 346(6213): 1256688.
- [12] Grossart H P, Van den Wyngaert S, Kagami M, Wurzbacher C, Cunliffe M, Rojas-Jimenez K. Fungi in aquatic ecosystems. Nature Reviews Microbiology, 2019, 17(6): 339-354.
- [13] Liu J, Wang J N, Gao G H, Bartlam M G, Wang Y Y. Distribution and diversity of fungi in freshwater sediments on a river catchment scale. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 329.
- [14] Pascoal C, Marvanová L, Cássio F. Aquatic hyphomycete diversity in streams of Northwest Portugal. Fungal Diversity, 2005, 19: 109-128.
- [15] Redondo M A, Boberg J, Stenlid J, Oliva J. Contrasting distribution patterns between aquatic and terrestrial *Phytophthora* species along a climatic gradient are linked to functional traits. The ISME Journal, 2018, 12(12): 2967-2980.
- [16] Sette C M, Vredenburg V T, Zink A G. Differences in fungal disease dynamics in Co-occurring terrestrial and aquatic amphibians. EcoHealth, 2020, 17(3): 302-314.
- [17] Zhang K Q, Hyde K D. Nematode-Trapping Fungi. Dordrecht: Springer, 2014.
- [18] Liu S R, Su H Y, Su X J, Zhang F, Liao G H, Yang X Y. *Arthrobotrys xiangyunensis*, a novel nematode-trapping taxon from a hot-spring in Yunnan Province, China. Phytotaxa, 2014, 174(2): 89-96.
- [19] Zhang F, Zhou X J, Monkai J, Li F T, Liu S R, Yang X Y, Wen X, Hyde K D. Two new species of nematode-trapping fungi (*Dactylellina*, Orbiliaceae) from burned forest in Yunnan, China. Phytotaxa, 2020, 452(1): 65-74.
- [20] Zhang Y, Qiao M, Baral H O, Xu J P, Zhang K Q, Yu Z F. Morphological and molecular characterization of *Orbilia pseudopolybrocha* and *O. tonghaiensis*, two new species of Orbiliaceae from China. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2020, 70(4): 2664-2676.
- [21] Zhang F, Liu S R, Zhou X J, Monkai J, Hongsanan S, Shang Q J, Hyde K D, Yang X Y. *Fusarium xiangyunensis* (Nectriaceae), a remarkable new species of nematophagous fungi from Yunnan, China. Phytotaxa, 2020, 450(3): 273-284.
- [22] Quijada L, Baral H O, Beltrán-Tejera E, Pfister D H. *Orbilia jesu-laurae* (Ascomycota, Orbiliomycetes), a new species of neotropical nematode-trapping fungus from Puerto Rico, supported by morphology and molecular phylogenetics. Willdenowia, 2020, 50(2): 241-251.
- [23] Swe A, Jeewon R, Hyde K D. Nematode-Trapping fungi from mangrove habitats. Cryptogamie Mycologie, 2008, 29(4): 333-354.
- [24] Swe A, Jeewon R, Pointing S B, Hyde K D. Diversity and abundance of nematode-trapping fungi from decaying litter in terrestrial, freshwater and mangrove habitats. Biodiversity and Conservation, 2009, 18(6): 1695-1714.
- [25] Swe A, Jeewon R, Pointing S B, Hyde K D. Taxonomy and molecular phylogeny of *Arthrobotrys mangrovispora*, a new marine nematode-trapping fungal species. Botanica Marina, 2008, 51(4): 331-338.
- [26] 郝玉娥, 张铭洋, 谭胜全, 周艺, 薛金花, 向艳, 全淑芬. 水生捕食线虫真菌季节性分布及多样性研究. 南华大学学报: 自然科学版, 2012, 26(1): 87-92.
- [27] 范先芹, 毛旭丹, 黄元通, 张发, 张杰, 杨晓燕. 高黎贡山捕食线虫真菌资源调查. 生态科学, 2016, 35(3): 99-103.
- [28] 胡波, 崔保山, 杨志峰, 王娟, 翟红娟, 姚敏. 澜沧江(云南段)河道生态需水量计算. 生态学报, 2006, 26(1): 163-173.
- [29] 伍立群. 云南省河流与水资源. 人民长江, 2004, 35(5): 48-50.
- [30] 王川, 李斌, 谢嗣光, 金丽, 张耀光. 澜沧江大型底栖动物群落结构及分布格局. 淡水渔业, 2013, 43(1): 37-43.
- [31] 张克勤, 刘杏忠, 李天飞. 食线虫菌物生物学. 北京: 中国科学技术出版社, 2001.
- [32] De Moor F C. Shortcomings and advantages of using rapid biological assessment techniques for the purpose of characterizing rivers in South Africa. SIL Proceedings, 1922—2010, 2002, 28(2): 651-662.
- [33] Hu W F, Li Y, Mo M H, Zhang K Q. A new nematode-trapping hyphomycete of *Arthrobotrys*. Mycotaxon, 2006, 95: 181-184.
- [34] Mo M H, Chen W M, Yang H R, Zhang K Q. Diversity and metal tolerance of nematode-trapping fungi in Pb-polluted soils. The Journal of Microbiology, 2008, 46(1): 16-22.
- [35] 黎静, 李婷, 苏锡钧, 苏鸿雁. 金沙江水生捕食线虫真菌资源调查. 楚雄师范学院学报, 2016, 31(9): 23-26, 48-48.
- [36] 范喜杰, 张欣, 张发, 杨晓燕. 大理州温泉捕食线虫真菌资源调查研究. 楚雄师范学院学报, 2018, 33(3): 50-55.
- [37] 张仕颖, 郝玉娥, 张克勤. 云南及贵州部分地区淡水水生捕食线虫真菌多样性研究. 云南大学学报: 自然科学版, 2007, 29(2): 199-207.
- [38] Ingold C T. More spores from rivers and streams. Transactions of the British Mycological Society, 1968, 51(1): 137-143, IN12.
- [39] Crump B C, Amaral-Zettler L A, Kling G W. Microbial diversity in arctic freshwaters is structured by inoculation of microbes from soils. The ISME Journal, 2012, 6(9): 1629-1639.
- [40] Amorós C, Bornette G. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. Freshwater Biology, 2002, 47(4): 761-776.