

土生空团菌的遗传多样性分析

陈立红^{1*} 乌仁陶格斯² 王亭¹ 邓云成¹ 阎伟¹

¹内蒙古农业大学农学院 内蒙古 呼和浩特 010019

²呼和浩特民族学院环境工程系 内蒙古 呼和浩特 010051

摘要: 为了研究土生空团菌的遗传多样性,对来自中国、美国、瑞士和法国等菌株的 rDNA ITS 区进行序列分析,利用 Popgene32 和 phylip 软件进行数据计算和聚类分析。序列分析表明土生空团菌 rDNA ITS 区的序列长度为 422–447bp,遗传距离在 0.000–0.051 之间。居群结构和聚类分析结果表明:(1)土生空团菌有一定的遗传多样性,且遗传差异主要来自于居群内;(2)基因流 $N_m > 1$,遗传漂变不是导致土生空团菌居群遗传分化的主要因素;(3)土生空团菌的遗传分化受到地理环境的影响,而与宿主来源没有明显相关性。

关键词: 土生空团菌, rDNA 转录间隔区, 遗传多样性, 遗传分化

Genetic diversity analysis of *Cenococcum geophilum*

CHEN Li-Hong^{1*} Uren Tao Gus² WANG Ting¹ DENG Yun-Cheng¹ YAN Wei¹

¹College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot, Inner Mongolia 010019, China

²Department of Environment Engineering, Huhhot Nationality College, Huhhot, Inner Mongolia 010051, China

Abstract: To analysis the genetic diversity of *Cenococcum geophilum*, the sequences of rDNA ITS region were aligned among *C. geophilum* strains from China, USA, Switzerland and France, the data calculation and phylogenetic analyses were performed by Popgene32 and PHYLIP softwares. Sequence analyses showed that the rDNA ITS of *C. geophilum* ranged from 422 to 447 nucleotides in length, and their genetics distance were from 0.000 to 0.051. Population structure and phylogenetic analysis showed that: (1) *C. geophilum* has certain degree of genetic diversity, and the genetic variation is mainly within populations; (2) $N_m > 1$, and the genetic drift is not the principal factor that results in genetic variation of *C. geophilum*; (3) The effects of host origin on *C. geophilum* genetic diversity are not obvious, however, geographic environment influences genetic differentiation of *C. geophilum*.

Key words: *Cenococcum geophilum*, rDNA ITS sequence, genetic diversity, genetic differentiation

基金项目: 国家自然科学基金 (No.31060112, No. 31260173)

*Corresponding author. E-mail: chenlihong@imau.edu.cn; Tel: +86-471-4308469

收稿日期: 2013-03-12, 接受日期: 2013-10-28

土生空团菌 *Cenococcum geophilum* Fr. 属于囊菌门空团菌属 (Spatofora *et al.* 2012)。该菌可与松属 *Pinus*、云杉属 *Picea*、铁杉属 *Tsuga*、冷杉属 *Abies*、黄杉属 *Pseudotsuga*、桦木属 *Betula*、虎榛子属 *Ostryopsis*、山毛榉 *Fagus*、杨属 *Populus*、柳属 *Salix*、栎属 *Quercus* 和椴树属 *Tilia* 等植物形成黑色的外生菌根, 生境范围非常广泛, 在恶劣条件下常为优势菌根真菌 (Pigott 1982a; Shinohara *et al.* 1999; Tedersoo *et al.* 2010; 王亭和陈立红 2012; 乌仁陶格斯等 2012)。国外报道表明土生空团菌种群内存在遗传分化 (Coleman *et al.* 1989; LoBuglio *et al.* 1991; Panccione *et al.* 2001)。如 Shinohara *et al.* (1999)、Douhan & Rizzo (2005) 和 Douhan *et al.* (2007a, 2007b) 利用 rDNA ITS 区 PCR-RFLP、甘油醛-3-磷酸脱氢酶 (*gpd*) 基因和核糖体 DNA 序列分析等方法研究北美和欧洲土生空团菌的遗传多样性; Goncalves *et al.* (2007) 采用 AFLP 方法比较葡萄牙蛇纹岩土和非蛇纹岩土上冬青栎根际土生空团菌的多样性分布; Jany *et al.* (2002) 用 RAPD、rDNA ITS 区的 PCR-RFLP 及 SCAR 分子标记证明法国东北部山毛榉林中土生空团菌种群具有丰富的遗传多样性; Wu *et al.* (2005) 利用 SSR 分子标记方法研究了日本次生裸地柳树林中土生空团菌的遗传结构等。中国有丰富土生空团菌的资源, 我们以前的工作对国内菌株的多样性进行了初步分析 (Chen *et al.* 2007; 王亭和陈立红 2012)。本研究采用 rDNA ITS 序列来分析土生空团菌的多样性以及遗传分化与地理和宿主因素的关系, 为筛选菌种和发挥其共生体最大的生态效益奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试菌株

大青山采样地点位于内蒙古呼和浩特北侧

(东经 111°65', 北纬 40°35'), 贺兰山采样地点位于内蒙古贺兰山自然保护区 (东经 105°40', 北纬 38°10'), 乌拉山采样地点位于内蒙古巴盟东南部 (东经 108°2', 北纬 40°9'), 菌株信息详见表 1。本研究 39 个土生空团菌 rDNA ITS 序列 GenBank 登录号为 KC967372-KC967410, 已发表序列 GenBank 登录号见文献 (Shinohara *et al.* 1996; Shinohara *et al.* 1999; Douhan & Rizzo 2005; Spatafora *et al.* 2012; 王亭和陈立红 2012)。

1.2 基因组 DNA 的提取

将冰箱保存的菌株转接, 用 Pach 培养基在 26℃ 下暗培养 2 个月后, 采用 CTAB 法提取基因组 DNA。

1.3 rDNA ITS 区域的 PCR 扩增

用真菌 rDNA 转录间隔区 (ITS) 的通用引物 ITS1 (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3') 和 ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') 对供试菌株的基因组 DNA 进行了 PCR 扩增。扩增反应体系 (25μL) 如下: 2μL 2.5mmol/L dNTP, 1μL 25mmol/L MgCl₂, 1μL 10μmol/L 引物 ITS1 和 ITS4, 0.5μL 25U/L *Taq*TM 酶, 2.5μL 10×buffer, 1μL 5ng/μL 模板 DNA, 17μL ddH₂O。扩增条件: 94℃ 预变性 1min; 94℃ 变性 0.5min, 50℃ 退火 0.5min, 72℃ 延伸 2min, 共 30 个循环; 最后 72℃ 延伸 10min。

1.4 聚类分析

由生工生物工程(上海)有限公司进行 PCR 产物测序, 在 DNAMAN 软件中进行序列比对并由人工校对。利用 PHYLIP 软件计算 Kimura's two-parameter 遗传距离并构建 UPGMA 聚类树 (Felsenstein 1993), 由 TREEVIEW 出聚类树 (Page 1996)。用 Popgen32 软件计算 Nei's 遗传多样性指数 (*h*)、Shannon 信息指数 (*I*)、总群体的基因多样性 (*Ht*)、群体内基因多样性

(Hs)、群体间基因多样性 (Dst)、基因分化系数 (Gst) 和基因流 (Nm)。

2 结果与分析

2.1 rDNA ITS 区序列聚类分析

对供试菌株 rDNA ITS 区序列比对的结果显示土生空团菌 rDNA ITS 区长度有差异, 变化在 422–447bp 之间。其中 ITS1 长度变化在 86–95bp 之间, 5.8S rDNA 长度变化在 193–204bp 之间, ITS2 长度变化在 139–150bp 之间。所有供试菌株 rDNA ITS 区的遗传距离在 0.000–0.051 之间, 其中 88 个菌株的遗传距离在 0.000–0.040 之间。总体而言, 土生空团菌 rDNA ITS 区序列是保守的。

聚类分析由图 1 可知, 94 个菌株分为 15 个聚类组, 其中每个地区的菌株都有一定的多样性, 而且聚在一起的菌株基本上都是来源于相同的地区。所有美国菌株的遗传距离在 0.000–0.040 之间, 其中加利福尼亚的 27 个菌株主要在聚类组 5 和 15 中, 只有菌株 2-2-1 在组 1 中; 俄勒冈的 5 个菌株在组 4、组 6 和组 15 中; 纽约州的 5 个菌株都在组 2 中。中国菌株的遗传距离在 0.000–0.051 之间, 其中大青山的 20 个菌株主要在组 1 和组 14, 只有菌株 YANG1 在组 5 中; 贺兰山的 14 个菌株在主要组 11 和组 12, 只有菌株 3-4 在组 14 中。法国的 5 个菌株在组 1、组 8 和组 13 中, 遗传距离在 0.000–0.024 之间; 瑞士的 5 个菌株在组 2、组 3、组 9 和组 10 中, 遗传距离在 0.003–0.037 之间。本研究发现也有少数不同地区的菌株聚在一起的现象, 如法国菌株 CG417、美国菌株 2-2-1 和 MC149 与中国菌株聚在一起 (组 1), 瑞士菌株 CGTAR 与美国菌株聚在一起 (组 2), 加拿大菌株 R-26 与美国菌株聚在一起 (组 4), 中国菌株 YANG1 与美国菌株聚在一起 (组 5), 葡萄牙菌株 619M 与中国菌株聚在一起 (组 12), 还有在组 8 中法国、

荷兰和美国菌株聚在一起。

聚类分析结果还表明土生空团菌的亲缘关系与宿主来源没有明显相关性, 来源于不同宿主的菌株可以聚在一起。如在聚类组 1 中菌株 Spop1、Spop2、Spop3、Spop4、Spop5、Spop6、MY、SB2、SB5、SO5、2-2-1 和 MC149 的宿主分别是山杨、油松、白桦、虎榛子、蓝橡树和花旗松; 在组 2 中的美国菌株 ALB-2、S8-1、HUNT8、HUNT9、HUNT-B2、155 和 A177 的宿主分别是毛果冷杉、白云杉、红云杉、圆叶柳、北美大果铁杉、美洲白橡和矮小桦树; 在组 11 中菌株 Spicea、1-1、1-2、1-3、2-9、2-10、2-13、WL、3-2 和 SB1 的宿主分别是云杉、山杨、油松和白桦; 在组 12 中菌株 YUN、2-1、2-2、2-3、2-5、3-3 和 619M 的宿主分别是云杉、山杨、油松和冬青栎; 在组 14 中菌株 Dabai、O1、O2、O4、O5、SO1、SO4 和 3-4 的宿主分别是白桦、虎榛和油松。同一地区相同宿主的 *C. geophilum* 菌株也有遗传分化, 相同宿主的菌株可在不同的聚类组中。如美国加利福尼亚的 27 个菌株的宿主都是蓝橡树, 聚在 3 个组中。中国贺兰山宿主为油松的菌株 3-2、3-3 和 3-4 分别在组 11、组 12 和组 14 中, 宿主为云杉的菌株 1-1、1-2、1-3 和 YUN 分别在组 11 和组 12 中, 宿主为山杨的菌株 2-1、2-2、2-3、2-5、2-9、2-10 和 2-13 也分别在组 11 和组 12 中, 没有与大青山菌株 Spop1、Spop2、Spop3、Spop4、Spop5、Spop6、YANG1 和乌拉山菌株 WL 聚在一起。中国大青山宿主为白桦的 4 个菌株 SB1、SB2、SB5 和 Dabai 分别在组 1、组 11 和组 14 中。

2.2 居群结构及其遗传分化

供试菌株绝大部分来自中国、美国、法国和瑞士, 应用 Popgen32 软件对 rDNA ITS 区的分析结果表明土生空团菌的 Nei 遗传多样性指数和 Shannon 信息指数分别为 0.1572 和 0.2755。

表 1 用于本研究的土生空团菌菌株

Table 1 Strains of *Cenococcum geophilum* examined in this study

菌株编号 Strain No.	寄主 Host	来源 Origin
YANG1, SPOP1, SPOP2, SPOP3, SPOP4, SPOP5, SPOP6	山杨 <i>Populus davidiana</i>	中国, 大青山 Daqing Mountain, China
O1, O2, O4, O5, SO1, SO4, SO5	虎榛子 <i>Ostryopsis daidiana</i>	中国, 大青山 Daqing Mountain, China
MY	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	中国, 大青山 Daqing Mountain, China
SB1, SB2, SB5, Dabai	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	中国, 大青山 Daqing Mountain, China
SPICEA	云杉 <i>Picea asperata</i>	中国, 大青山 Daqing Mountain, China
WL	山杨 <i>Populus davidiana</i>	中国, 乌拉山 Wula Mountain, China
1-1, 1-2, 1-3, YUN	云杉 <i>Picea asperata</i>	中国, 贺兰山 Helan Mountain, China
2-1, 2-2, 2-3, 2-5, 2-9, 2-10, 2-13	山杨 <i>Populus davidiana</i>	中国, 贺兰山 Helan Mountain, China
3-2, 3-3, 3-4	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	中国, 贺兰山 Helan Mountain, China
CG, CG5, CG54, CG417	Unknown	法国 France
AM1-1	欧洲山毛榉 <i>Fagus sylvatica</i>	法国 France
CGTAR	Unknown	瑞士 Tarasp, Switzerland
CGPIL	Unknown	瑞士 Pilatus, Switzerland
CGLESPAC	Unknown	瑞士 Les Pacots, Switzerland
CGWEG	Unknown	瑞士 Weglosen, Switzerland
CGMONT	Unknown	瑞士 Montricher, Switzerland
010, 011	脂松 <i>Pinus resinosa</i>	美国, 马萨诸塞州 Massachusetts, USA
028	圆叶柳 <i>Salix rotundifolia</i>	美国, 阿拉斯加州 Alaska, USA
A177	矮小桦树 <i>Betula nana</i>	美国, 阿拉斯加州 Alaska, USA
155	美洲白橡 <i>Quercus alba</i>	美国, 佐治亚州 Georgon, USA
ALB-2	毛果冷杉 <i>Abies lasiocarpa</i>	美国, 纽约州 New York, USA
S8-1	白云杉 <i>Picea glauca</i>	美国, 纽约州 New York, USA
HUNT-8	红云杉 <i>Picea rubens</i>	美国, 纽约州 New York, USA
HUNT-9	圆叶柳 <i>Salix rotundifolia</i>	美国, 纽约州 New York, USA
HUNT-B2	北美大果铁杉 <i>Tsuga mertensiana</i>	美国, 纽约州 New York, USA
1-1-4, 1-1-5, 1-7-7, 1-7-8, 1-7-11, 1-16-2, 1-17-2, 1-19-1, 2-2-1, 2-3-1, 2-6-1, 2-9-1, 2-10-3, 2-11-1, 2-11-2, 2-13-2, 2-14-4, 3-2-5, 3-7-3, 3-8-2, 3-9-2, 3-10-2, 3-10-3, 3-11-1, 3-18-1, 3-19-2, 1-5-4	蓝橡树 <i>Quercus douglasii</i>	美国, 加利福尼亚州 California, USA
3-4-II	蓝橡树 <i>Quercus douglasii</i>	美国, 马里兰州 Maryland, USA
I-2, I-3, BTREE1	白栎 <i>Quercus garryana</i>	美国, 俄勒冈州 Oregon, USA
349	美国白皮松 <i>Pinus albicaulis</i>	美国, 俄勒冈州 Oregon, USA
A145	花旗松 <i>Pseudotsuga menziesii</i>	美国, 俄勒冈州 Oregon, USA
MC149	花旗松 <i>Pseudotsuga menziesii</i>	美国, 华盛顿 Washington, USA
R-26	北美短叶松 <i>Pinus banksiana</i>	加拿大, 阿尔伯塔省 Alberta, Canada
619M	冬青栎 <i>Quercus ilex</i>	葡萄牙 Portugal
54CG	Unknown	荷兰 Holland
Ve-95-12	Unknown	Unknown
28	Unknown	Unknown

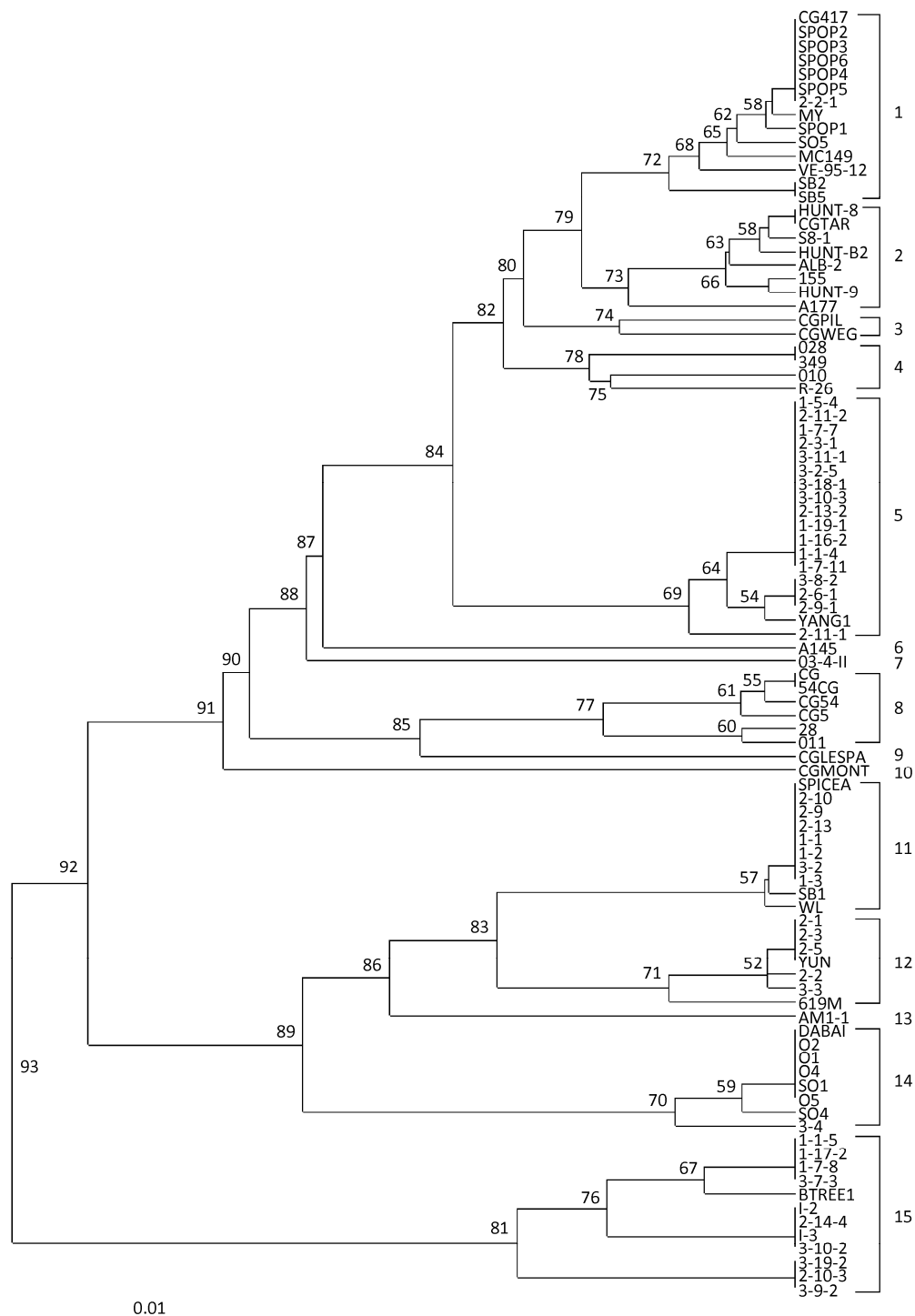


图 1 土生空团菌 rDNA ITS 序列 UPGMA 聚类树的自展支持率, 节点的数字是重复总数为 1 000 的自展支持率, 只标出大于 50%

Fig. 1 UPGMA Phylogenetic tree based on rDNA ITS sequences from *Cenococcum geophilum* strains. The numbers at branch points represent bootstrap values with 1 000 replicates. Only bootstrap values greater than 50% are shown.

不同地区土生空团菌居群总的基因多样性 $H_t=0.1592$ ，其中存在于居群内的基因多样性 $H_s=0.1281$ ，居群间的基因多样性 $D_{st}(H_t-H_s)=0.0311$ 。不同地区居群间的基因分化系数 $G_{st}=0.1957$ ，即有 80.43% 的遗传变异存在于居群内，19.57% 的遗传变异存在于居群间。以上结果说明土生空团菌有一定的遗传多样性，并且遗传差异主要来自于居群内，同时，居群间存在一定程度的分化。基因流 (N_m) 是影响群体间和群体内遗传变异程度的一个重要因素，当 $N_m>1$ 时，基因流就能够抵制居群内遗传漂变的作用，防止种群分化的发生；当 $N_m<1$ 时，遗传漂变就成为居群遗传分化的主导因素 (Slatkin *et al.* 1985a, 1985b)。本文根据 rDNA ITS 区序列估算的基因流为 2.0552，说明遗传漂变不是导致土生空团菌居群遗传分化的主要因素。

3 讨论

我们前面已经采用 RAPD 和 PCR-RFLP 方法对中国大青山分离的菌株进行鉴定，对鉴定出的 20 个土生空团菌菌株进行多样性分析，由于受菌株数量和采集地点的限制，未发现土生空团菌的遗传分化与地理因素和寄主来源之间的关联。Shinohara *et al.* (1999) 用 rDNA ITS 区的 PCR-RFLP 方法分析美国和欧洲菌株，只是发现菌株的聚类 and 地理来源有一些相关性。所以本文对中国大青山和贺兰山菌株 rDNA ITS 区序列进行分析，结合已发表的数据深入研究土生空团菌的遗传分化与地理区域和宿主来源的关系，分析结果显示地理环境可能是影响土生空团菌遗传分化的重要因素。基于 rDNA ITS 区的聚类分析表明亲缘关系近的菌株多数来源于相同或相邻地区。如图 1 中组 1 和组 14 中的菌株

几乎都来源于中国大青山，组 11 和组 12 中的菌株几乎都来源于中国贺兰山。组 2 的 8 个菌株中 7 个来源于美国，其中有 5 个纽约菌株 (ALB-2、S8-1、HUNT8、HUNT9 和 HUNT-B2)、1 个佐治亚菌株 (155)、1 个阿拉斯加菌株 (A177)。组 5 中除 YANG1 外的其他菌株都来源于美国加利福尼亚；组 15 中的菌株都来源于美国西部加利福尼亚和俄勒冈，加利福尼亚和俄勒冈相邻，地理环境和气象因素比较接近。Douhan *et al.* (2007a) 用甘油醛-3-磷酸脱氢酶 (*gpd*) 基因序列分析来自北美和欧洲土生空团菌的遗传多样性，结论是在同一聚类组中的菌株大多数来源于相同区域，这与本研究的分析结果相符。基于 rDNA ITS 区的分析结果还表明来源于同一地区的菌株也有遗传多样性。如美国加利福尼亚菌株 1-7-7 和 1-7-8 来自同一采样地点，在不同的聚类组中，它们之间的遗传距离为 0.037；中国大青山菌株 SPOP1 和 YNAG1 也在不同的聚类组中。对土生空团菌居群结构的分析结果与此相符，即土生空团菌有一定的遗传多样性，并且遗传差异主要来自于居群内。结果还显示有些来自不同地区的菌株亲缘关系较近，这可能是由于苗木的调运将菌株携带到不同的地方，目前对土生空团菌长距离传播的途径还不清楚。

本研究选用来源于 20 种宿主植物的土生空团菌菌株，分别属于桦木科 Betulaceae 的桦木属和虎榛子属、杨柳科 Salicaceae 的杨属和柳属、壳斗科 Fagaceae 的栎属和山毛榉以及松科 Pinaceae 的松属、云杉属、铁杉属、冷杉属和黄杉属。这些植物根系分泌物和凋落物对根际土壤的影响有差别，然而分析结果没有显示出土生空团菌的亲缘关系与宿主来源有相关性，来源于不同宿主菌株的亲缘关系可以比较

近, 而有些相同宿主菌株的亲缘关系却比较远 (如 1-7-7 和 1-7-8), 说明土生空团菌没有明显的宿主特异性, 显示宿主植物对土生空团菌遗传分化的影响作用很小。土生空团菌比其他外生菌根真菌对于干旱有更强的适应能力 (Coleman *et al.* 1989; Jany *et al.* 2003), Pigott (1982a, 1982b) 报道土生空团菌与心叶槲 *Tilia cordata* 形成外生菌根的菌套和哈蒂氏网结构致密, 菌丝套外层细胞的细胞壁较厚, 这种结构可使菌丝体和菌根在干旱情况下存活, 从而减少干旱对宿主植物的影响。另外, 由于土生空团菌可促进宿主植物对多种必要物质的利用 (Rodriguez *et al.* 1984; Bae & Barton 1989; Haselwandter & Winkelmann 2002), 在长期的自然选择过程中更多的植物会倾向与土生空团菌建立共生关系, 这可能是该菌宿主范围非常广泛的原因。

[REFERENCES]

- Bae KS, Barton LL, 1989. Alkaline phosphatase and other hydrolyases produced by *Cenococcum graniforme*, an ectomycorrhizal fungus. *Applied and Environmental Microbiology*, 55(10): 2511-2516
- Chen LH, Yan W, Xu Y, 2007. Identification and preliminary analysis of genetic diversity of *Cenococcum geophilum* Fr. *Scientia Agriculturae Sinica*, 40(10): 2214-2220 (in Chinese)
- Coleman MD, Bledsoe CS, Lopushinsky W, 1989. Pure culture response of ectomycorrhizal fungi to imposed water stress. *Canadian Journal of Botany*, 67: 29-39
- Douhan GW, Rizzo DM, 2005. Phylogenetic divergence in a local population of the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum*. *New Phytologist*, 166(1): 263-271
- Douhan GW, Huryk KL, Douhan LI, 2007a. Significant diversity and potential problems associated with inferring population structure within the *Cenococcum geophilum* species complex. *Mycologia*, 99(6): 812-819
- Douhan GW, Martin DP, Rizzo DM, 2007b. Using the putative asexual fungus *Cenococcum geophilum* as a model to test how species concepts influence recombination analyses using sequence data from multiple loci. *Current Genetics*, 52: 191-201
- Felsenstein J, 1993. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.5c. Distributed by the author. Department of Genetics, University of Washington, Seattle.
- Goncalves SC, Portugal A, Goncalves MT, Vieira R, Martins-Loucao MA, Freitas H, 2007. Genetic diversity and differential *in vitro* responses to Ni in *Cenococcum geophilum* isolates from serpentine soils in Portugal. *Mycorrhiza*, 17: 677-686
- Haselwandter K, Winkelmann G, 2002. Ferricrocin—an ectomycorrhizal siderophore of *Cenococcum geophilum*. *BioMetals*, 15: 73-77
- Jany JL, Garbaye J, Martin F, 2002. *Cenococcum geophilum* populations show a high degree of genetic diversity in beech forests. *New Phytologist*, 154: 651-659
- Jany JL, Martin F, Garbaye J, 2003. Respiration activity of ectomycorrhizas from *Cenococcum geophilum* and *Lactarius* sp. in relation to soil water potential in five beech forests. *Plant and Soil*, 255: 487-494
- LoBuglio KF, Rogers SO, Wang CJK, 1991. Variation in ribosomal DNA among isolates of the mycorrhizal fungus *Cenococcum graniforme* Fr. *Canadian Journal of Botany*, 69: 2331-2343
- Page RDM, 1996. TREEVIEW: an application to display phylogenetic trees on personal computers.

- Computational Applied Bioscience*, 12: 357-358
- Panaccione DG, Sheets NL, Miller SP, Cumming JR, 2001. Diversity of *Cenococcum geophilum* isolates from serpentine and non-serpentine soil. *Mycologia*, 93: 645-652
- Pigott CD, 1982a. Fine structure of mycorrhiza formed by *Cenococcum graniforme* Fr. on *Tilia cordata* Mill. *New Phytologist*, 92: 501-512
- Pigott CD, 1982b. Survival mycorrhiza formed by *Cenococcum graniforme* Fr. in dry soils. *New Phytologist*, 92: 513-517
- Rodriguez RK, Klemm DJ, Barton LL, 1984. Iron metabolism by an ectomycorrhizal fungus, *Cenococcum graniforme*. *Journal of Plant Nutrition*, 7: 459-468
- Shinohara ML, LoBuglio KF, Rogers SO, 1996. Group-I intron family in the nuclear ribosomal RNA small subunit genes of *Cenococcum geophilum* isolates. *Current Genetics*, 29: 377-387
- Shinohara ML, LoBuglio KF, Rogers SO, 1999. Comparison of ribosomal DNA ITS regions among geographic isolates of *Cenococcum geophilum*. *Current Genetics*, 35: 527-535
- Slatkin M, 1985a. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*, 39: 53-65
- Slatkin M, 1985b. Gene flow in natural populations. *Annual Reviews Ecological System*, 16: 393-430
- Spatafora JW, Owensby CA, Douhan GW, Boehm EWA, Schoch CL, 2012. Phylogenetic placement of the ectomycorrhizal genus *Cenococcum* in Gloniaceae (Dothideomycetes). *Mycologia*, 104(3): 758-765
- Tedersoo L, May TW, Smith ME, 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, 20: 217-263
- Wang T, Chen LH, 2012. Group-I introns in 18S rDNA of *Cenococcum geophilum* Fr. *Acta Microbiologica Sinica*, 52(9): 1059-1067 (in Chinese)
- Wu BY, Nara K, Hogetsu T, 2005. Genetic structure of *Cenococcum geophilum* populations in primary successional volcanic deserts on Mount Fuji as revealed by microsatellite markers. *New Phytologist*, 165: 285-293
- Uren TG, Han SHL, Yan W, 2012. The relationship between natural infection rate of *Cenococcum geophilum* and vegetation, rhizosphere soil factors. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 28(25): 47-51 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 陈立红, 闫伟, 徐燕, 2007. 土生空团菌 (*Cenococcum geophilum* Fr.) 菌种鉴定及其遗传多样性的初步分析. *中国农业科学*, 40(10): 2214-2220
- 王亭, 陈立红, 2012. 土生空团菌 (*Cenococcum geophilum* Fr.) 18S rDNA 中的 I 型内含子. *微生物学报*, 52(9): 1059-1067
- 乌仁陶格斯, 韩胜利, 闫伟, 2012. 浅析土生空团菌自然侵染率与植被、根际土壤因子的关系. *中国农学通报*, 28(25): 47-51