

# 湖南红壤区三个林龄板栗园外生菌根真菌多样性

田诗义, 董文统, 叶佳伟, 熊欢, 袁德义, 邹锋\*

中南林业科技大学经济林培育与保护教育部重点实验室, 湖南 长沙 410004

**摘要:** 板栗 *Castanea mollissima* 是我国重要的生态经济树种, 同时也是外生菌根(ectomycorrhizal, EcM)依赖型树种。为揭示湖南红壤区板栗 EcM 真菌多样性, 本研究以 9、17 和 35 年 3 个不同林龄的板栗园为研究对象, 利用 Illumina Miseq 测序平台对不同林分的板栗根部 EcM 样品 ITS 区进行高通量测序, 分析板栗 EcM 真菌的多样性及其在不同林龄中的分布情况; 同时测定板栗根际土壤理化性质, 运用线性回归、Spearman 相关性以及典型对应相关分析(canonical correspondence analysis, CCA)等, 研究土壤因子与板栗 EcM 真菌多样性之间的关系。结果表明: 3 个林龄中的菌根样品测序得到 EcM 真菌可操作分类单元(operational taxonomic units, OTUs) 46 个, 隶属于 2 门 3 纲 8 目 13 科 18 属。硬皮马勃属 *Scleroderma*、粉孢牛肝菌属 *Tylopilus* 和红菇属 *Russula* 是板栗园中主要的 EcM 菌属。9 年林分 EcM 真菌 Shannon 多样性指数最大(1.33), 与 35 年林分 Shannon 多样性指数(0.22)有显著差异, 各林龄物种丰富度指数无显著差异。线性回归分析发现土壤 pH、全钾、速效钾、有效铁、有效钙和有效镁与 EcM 真菌的多样性呈显著负相关。结合 CCA 分析和相关性分析, 发现土壤 pH、全磷、全钾、速效钾及有效钙是影响湖南省红壤区板栗园 EcM 真菌群落组成的主要土壤因子。湖南红壤地区板栗 EcM 真菌群落组成较为丰富, 为 EcM 真菌筛选及板栗园种植管理提供科学依据。

**关键词:** 板栗; 外生菌根真菌; 多样性; 林龄; 土壤 pH; 土壤有效钙

## [引用本文]

田诗义, 董文统, 叶佳伟, 熊欢, 袁德义, 邹锋, 2023. 湖南红壤区 3 个林龄板栗园外生菌根真菌多样性. 菌物学报, 42(3): 677-691

Tian SY, Dong WT, Ye JW, Xiong H, Yuan DY, Zou F, 2023. Diversity of ectomycorrhizal fungi in three *Castanea mollissima* plantations in krasnozem region of Hunan Province. Mycosystema, 42(3): 677-691

资助项目: 国家自然科学基金(32001309); 中央财政林业科技推广项目([2021]XT01)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32001309) and the Central Finance Forestry Science and Technology Promotion Demonstration Fund Project ([2021] XT01).

\*Corresponding author. E-mail: zoufeng06@126.com

ORCID: ZOU Feng (0000-0001-5179-2261)

Received: 2022-06-14; Accepted: 2022-08-01

## Diversity of ectomycorrhizal fungi in three *Castanea mollissima* plantations in krasnozem region of Hunan Province

TIAN Shiyi, DONG Wentong, YE Jiawei, XIONG Huan, YUAN Deyi, ZOU Feng\*

Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-Wood Forest Trees, Ministry of Education, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, Hunan, China

**Abstract:** *Castanea mollissima* is an important ecological and economical tree species, also ectomycorrhizal (EcM) dependent tree species in China, and EcM fungal diversity of *C. mollissima* orchards with different ages of 9 years, 17 years and 35 years in krasnozem region of Hunan Province was investigated. High-throughput sequencing of the ITS region of *C. mollissima* root EcM samples from different stands was carried out by Illumina MiSeq sequencing platform. The diversity and distribution of EcM fungi in different stands of *C. mollissima* were analyzed, and physical and chemical properties of *C. mollissima* rhizosphere soil were determined. Based on linear regression, Spearman correlation and canonical correlation analysis (CCA), the relationship between soil factors and the diversity of *C. mollissima* EcM fungi was studied. Forty six EcM fungal operational taxonomic units (OTUs) were detected, belonging to 2 phyla, 3 classes, 8 orders, 13 families, and 18 genera. *Scleroderma*, *Tylopilus* and *Russula* were the main EcM genera in *C. mollissima* orchards. The Shannon diversity index of EcM fungi in the 9-year stand was the largest (1.33), which was significantly different from that in the 35-year stand (0.22). However, there was no significant difference in species richness index among different forest ages. Linear regression analysis showed that soil pH, total potassium (TK), available potassium (AK), available iron (Fe), available calcium (Ca) and available magnesium (Mg) were significantly negatively correlated with the diversity of EcM fungi. The CCA analysis and Spearman analysis suggested that soil pH, total phosphorus (TP), TK, AK and available Ca were the main soil factors affecting the composition of EcM fungal communities in *C. mollissima* orchards in krasnozem of Hunan Province. The fungal community composition of EcM fungi of *C. mollissima* is relatively rich in the krasnozem region of Hunan Province, and this study provides a scientific information for the selection of EcM fungi and planting management of *C. mollissima* orchards.

**Keywords:** *Castanea mollissima*; ectomycorrhizal fungi; diversity; tree age; soil pH; soil available calcium

菌根作为真菌与植物根系形成的具有特定形态结构和功能的共生体,在生态系统中发挥着重要作用(Garcia *et al.* 2016)。很多研究已证实外生菌根(ectomycorrhizal, EcM)真菌能够与植物建立互惠共生关系,来增加宿主植物对氮、磷、钾等营养元素的吸收(Plassard *et al.* 2019; 涂晶

晶等 2021),并增强植物的抗病、抗旱、抗盐、及抗重金属等对极端环境的适应能力(何绍昌 1991; Liu *et al.* 2020; 王园园 2020; 何青等 2021; 张健等 2021)。

除此之外,土壤理化性质会影响菌根微生态的形成与动态变化(高婷婷 2020; 郝嘉鑫等

2021)。有研究表明,大多数 EcM 真菌菌丝生长一般喜好弱酸条件,根际土壤 pH 显著影响菌根的侵染率进而影响根系 EcM 真菌的群落结构 (Glassman *et al.* 2017),土壤有效氮含量的增加会显著增加根系 EcM 真菌的多样性,菌根侵染率与根际有效磷的含量呈极显著负相关(薛小平等 2008)。同时, EcM 还能够产生大量的胞外酶 (Courty *et al.* 2006, 2007),这些酶能够分解土壤有机质中包含的氮和磷化合物如氨基酸、蛋白质等 (Hodge *et al.* 1996; Tibbett *et al.* 1999; Leake *et al.* 2002)。宿主植物的种类、林龄及其他根部生物活动都会影响 EcM 真菌的多样性,与锐齿栎 *Quercus aliena* 形成 EcM 的真菌有毛革菌属 *Tomentella* (耿荣等 2016);与落叶松 *Larix gmelinii* (Ruprecht) Kuzeneva 共生的 ECM 丝盖伞属 *Inocybe* 种类最多(张彤彤 2018);与樟子松 *Pinus sylvestri* var. *mongolica* Litv.共生的 EcM 优势真菌是土生空团菌 *Cenococcum geophilum* 和红褐乳菇 *Lactarius rufus*,同时樟子松林内 EcM 真菌类群受林龄影响较大,小于 10 年的樟子松林内红褐乳菇相对多度最低,随着林龄增大红褐乳菇相对多度增高(Rudawska *et al.* 2018)。了解 EcM 真菌在不同林龄的分布,对保持树木 EcM 真菌多样性具有重要意义(Hagenbo *et al.* 2017, 2018; Kyaschenko *et al.* 2017)。

板栗 *Castanea mollissima* 是壳斗科 Fagaceae 栗属 *Castanea* 植物,属 EcM 树种,是我国食用较早的著名坚果之一(熊欢等 2014)。有研究表明,在属水平上有 50 个 EcM 真菌类群与板栗共生(徐碧琳等 2022),其中优势真菌有乳菇属 *Lactarius*、丝盖伞属 *Inocybe* 及红菇属 *Russula* 等;在对秦岭地区板栗 EcM 进行研究时发现 8 科 9 属 27 种 EcM 真菌能与板栗共生(宋彦君等 2016),其中红菇属和毛革菌属是优势菌属。红壤是湖南省面积最大的土类(Chen *et al.* 2019),也是板栗的适生区,然而,目前对湖南红壤区板

栗菌根真菌群落结构的了解较少。因此,为揭示湖南红壤区 EcM 真菌多样性规律,本研究以湖南省长沙县典型红壤区 3 个不同林龄(9、17、35 年)的板栗园为试材,分析板栗 EcM 真菌群落组成及其影响因素,探究林龄、土壤因子和 EcM 真菌之间的相互作用,以期板栗园种植经营管理以及菌根技术的应用提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

采样地位于长沙县,是湖南板栗的产地之一,全县种植面积约为 1 万余  $\text{hm}^2$ 。长沙县属亚热带季风湿润气候,四季分明,热量充足,雨水集中,年平均气温  $18.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,年平均降水量  $1\,721.0\text{ mm}$ ,全年无霜期 323 d。土壤类型主要为红壤。板栗园林下植物有牛筋草 *Eleusine indica*、酢浆草 *Oxalis corniculata*、酸模叶蓼 *Polygonum lapathifolium*、狗尾草 *Setaria viridis*、星宿菜 *Lysimachia fortunei*、土茯苓 *Smilax glabra*、菝葜 *Smilax china* 及商陆 *Phytolacca acinosa* 等草本植物。

### 1.2 样品采集

于 2021 年 7 月,选取 9、17 和 35 年 3 个不同林龄的板栗林为采样点,在每个采样点设置 3 个样方,样方间距 200 m 左右,样方大小为  $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 。在每个样方中按照五点取样法选取 5 棵板栗树(高婷婷 2020),在每棵树的东南西北 4 个方向距树干 50–80 cm 细根丰富处采集板栗树菌根样品装入自封袋中,在低温条件下(冰袋  $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ )运输到实验室,用无菌刷轻轻刷去表面杂质,在低温冰箱( $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ )保存备用。在每棵树根系样品取样完毕后将根际周围土壤装入自封袋中作为土壤样品。将每个样地的土壤样品混合均匀,剔除砾石杂物等,过 100 目筛网,一部分用于测定铵态氮、硝态氮;另一部分避光风干

后保存,测定土壤 pH、电导率、全态氮磷钾,有效磷、速效钾、有效钙、镁、铁、铜、锌、锰、β-葡萄糖苷酶、酸性磷酸酶及脲酶。采样点详细信息见表 1。

1.3 土壤理化性质测定

土壤理化性质测定参照鲍士旦(2000)的方法进行。土壤 pH 值用电位法测定;土壤电导率使用电导率仪(DDS-307A)测定;土壤样品风干后经高氯酸-硫酸消煮后,使用开式法测定土壤全氮;利用重铬酸钾氧化测定土壤有机碳;采用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定土壤全磷;采用氯化钾浸提土壤后用靛酚蓝比色法测定土壤铵态氮;采用硫酸钙浸提土壤后使用间断化学分析仪测定土壤硝态氮;利用 0.05 mol/L 盐酸-0.025 mol/L 硫酸法测定土壤有效磷;采用氢氧化钠熔融-火焰光度计法测定土壤全钾;利用乙酸铵浸提-火焰光度法测定土壤速效钾;采用 Mehlich-III 浸提-原子吸收与光谱(atomic absorption spectroscopy, AAS)法测定土壤有效铁、锰、铜、锌、钙、镁;采用 Solarbio 公司的土壤 β-葡萄糖苷酶活性检测盒-可见分光光度法测定土壤葡萄糖苷酶;利用 Solarbio 公司土壤酸性磷酸酶活性检测盒测定土壤酸性磷酸酶;采用比色法测定土壤脲酶的含量(李秀芝等 2016)。

1.4 菌根样品高通量测序

将板栗 EcM 部分放入无菌管中,加入 10 mL 磷酸钾缓冲液(0.1 mol/L, pH 8.0),振荡洗涤 2 次。将洗涤后的根部取出,超声洗涤 10 min 后,采用 70%乙醇洗 2 次,保存在-80 °C 冰箱备

用。本实验选用长度约为 300 bp 的真菌高度可变的 ITS1 区为目标片段(Fomina *et al.* 2020),选用 ITS1-F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTA A-3')和 ITS2-R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATG C-3')为引物。PCR 扩增产物的定量测定、均一化、文库制备、上机测序及数据质量控制等均由上海美吉生物医药科技有限公司完成。通过质量筛查获得有效序列,对优化后的序列进行 OTU 的划分。

1.5 统计分析

生物信息学分析通过 Majorbio 在线云平台进行分析(Ren *et al.* 2022)。土壤理化数据利用 Excel 进行计算,采用 SPSS25.0 软件进行统计分析。运用线性回归分析 EcM 真菌多样性与土壤因子关系;Spearman 相关性分析 EcM 真菌菌属与林龄及土壤因子之间的相关性;使用 R Studio 进行多样性及丰富度指数计算;利用 Canoco5 软件进行真菌群落与环境因子的冗余分析;采用 Origin2021 软件进行相关性分析绘图。

2 结果与分析

2.1 板栗林下土壤理化性质

这 3 个样地的土壤理化性质见表 2,不同林龄之间土壤 pH、全钾和有效钙的含量有显著差异( $P<0.05$ )。CSX-III (9 年)的土壤 pH、电导率、有机碳、碳氮比、速效钾、硝酸盐、有效钙、有效镁的含量和 β-葡萄糖苷酶活性最高;CSX- I (35 年)的土壤全氮、全磷、全钾、有效锰、有效铜、有效锌的含量和土壤脲酶活性最高;

表 1 湖南不同板栗林龄采样地点详细信息

Table 1 Details of sampling sites of different chestnut ages in Hunan Province

采样点 Site ID	林龄 Years	采样海拔 Altitude (m)	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	平均树高 Height (m)	平均胸径 DBH (cm)
CSX I	35	87.93	113°18'45.68"	28°33'26.42"	7.7	14.5
CSX II	17	86.79	113°19'2.17"	28°33'28.86"	4.5	6.4
CSXIII	9	83.25	113°18'9.36"	28°34'22.24"	5.1	9.4

表 2 不同林龄板栗土壤理化性质测定结果  
Table 2 Physical and chemical properties of soils in the *Castanea mollissima* orchards with different ages

编号 Sample	酸碱度 pH	电导率 Electrical conductivity	全氮 Total N (mg/kg)	全磷 Total P (mg/kg)	有机碳 SOC (g/kg)
CSX I	3.69±0.18b	42.96±10.54b	553.21±260.37a	1075.49±782.16a	5.54±1.13ab
CSX II	3.52±0.07c	34.94±3.63b	215.83±85.41b	418.35±21.33b	4.37±1.23b
CSXIII	4.14±0.18a	61.48±20.66a	146.20±52.85b	745.67±216.08ab	6.11±2.04a
编号 Sample	碳氮比 C:N	全钾 Total K (g/kg)	速效钾 Available K (mg/kg)	有效磷 Available P (mg/kg)	硝酸盐 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (mg/kg)
CSX I	13.21±9.12b	26.84±4.95a	151.33±30.51a	78.85±51.9a	6.18±0.76b
CSX II	23.21±8.76b	9.71±0.85c	74.62±13.25b	1.54±0.36b	7.86±1.76b
CSXIII	47.19±20.05a	21.56±1.48b	189.53±87.33a	21.34±6.13a	13.68±5.23a
编号 Sample	铵氮 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (mg/kg)	有效铁 Available Fe (mg/kg)	有效锰 Available Mn (mg/kg)	有效铜 Available Cu (mg/kg)	有效锌 Available Zn (mg/kg)
CSX I	0.33±0.11b	13.87±40.18a	20.37±17.97a	5.84±1.39a	5.35±3.81a
CSX II	0.4±0.19a	7.73±4.28b	3.17±1.60a	0.92±0.33b	2.16±0.96a
CSXIII	0.07a	86.04±48.68a	14.6±7.27a	1.62±0.57b	4.02±0.32a
编号 Sample	有效钙 Available Ca (mg/kg)	有效镁 Available Mg (mg/kg)	β-葡萄糖苷酶 β-glucosidase (μmol/g)	酸性磷酸酶 S-ACP (μmol/g)	脲酶 Urease (g/kg)
CSX I	222.02±13.03b	20.88±4.8b	5.46±0.31b	26.34±3.66a	25.06±0.20a
CSX II	36.18±14.24c	16.82±2.92b	9.46±0.50ab	32.00±2.17a	8.02±0.86c
CSXIII	382.27±18.48a	27.52±1.04a	11.84±5.47a	31.76±7.92a	23.84±0.20b

同一列不同字母表示差异显著( $P<0.05$ )。SOC: 土壤有机碳; S-ACP: 土壤酸性磷酸酶  
Different letters in the same column indicate significant differences ( $P<0.05$ ). SOC: Soil organic carbon; S-ACP: Soil acid phosphatase.

各林分除土壤全氮、碳氮比、铵氮含量和 β-葡萄糖苷酶、酸性磷酸酶活性外,其余土壤因子随林龄变化均表现出先减少后增加的趋势。但是,土壤有效锌、有效锰和酸性磷酸酶活性在不同林龄中没有显著性差异。

2.2 板栗 EcM 真菌测序结果统计

根据文献和 FUNGuild 功能预测对非 EcM 真菌排除后,按照所有样本中最低序列数(57 271)为基准进行抽平,使各样本序列数一致,所有序列被分为 46 个 OTUs,不同林龄共有和特有 OTU 数,不同林龄共有板栗 EcM 的 OTU 数为 7 个(图 1)。

2.3 不同林龄板栗 EcM 真菌多样性

随林龄的增长,Shannon 多样性指数和 Pielou 均匀度指数呈现出逐年减少的趋势(图 2),9 年林分的 Shannon 多样性指数最大为 1.33, Pielou 指数为 0.56。Simpson 多样性指数随年龄

增长呈现出逐年增加的趋势,35 年 Simpson 指数最大为 0.91。35 年与 17 年和 9 年林分多样性存在显著差异( $P<0.05$ )。丰富度指数呈现出随林龄变化先减后增趋势,其中 9 年林分 EcM 真菌丰富度指数最高为 10.6,在 17 年丰富度指数最小为 8.6,但 EcM 真菌丰富度在不同林分中没有显著差异。Shannon 指数越大,说明群落多样性越高, Simpson 指数则相反。

经聚类,所有 EcM 真菌 OTUs 隶属于 2 门 3 纲 8 目 13 科 18 属(图 3,图 4),其中绝大部分是担子菌门 Basidiomycota 真菌,其余为子囊菌门 Ascomycota 真菌,将相对多度 $\geq 1\%$ 的确定为优势菌属。35 年林分中的优势菌属是硬皮马勃属,其相对多度为 32.59%,粉孢牛肝菌属占 33.2%,红菇属占 31.8%。在 17 年林分中的优势菌属是硬皮马勃属,占 57.91%,粉孢牛肝菌属占 36.4%,蜡蘑属 *Laccaria* 占 5.05%。在 9 年林分

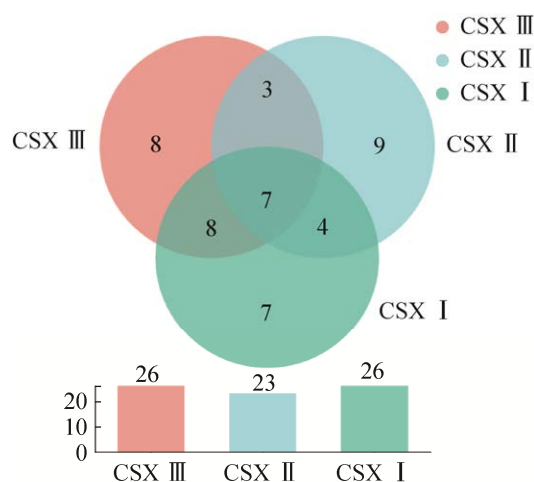


图1 不同林龄板栗 EcM 真菌 OTUs 韦恩图

Fig. 1 Venn diagram of ectomycorrhizal (EcM) fungal operational taxonomic units (OTUs) at *Castanea mollissima* orchards with different ages.

中的优势属只有硬皮马勃属真菌,其相对多度为 99.27%。所有样地中硬皮马勃属的相对多度最高,为 63.38%,但在不同林地中硬皮马勃属的分布存在差异。其次是粉孢牛肝菌属,相对多度为 23.19%,主要在 17 年和 35 年林分中发现。发现红菇属真菌只在 35 年林分中存在。

## 2.4 土壤理化性质对板栗 EcM 真菌多样性的影响

林龄、土壤 pH、电导率、全氮、全磷、有机碳、碳氮比与不同林龄板栗 EcM 真菌的 CCA 分析(图 5A), CCA1 轴解释量为 57.23%, CCA2 轴解释量为 34.53%,总解释量为 91.76%。林龄和红菇属正相关,土壤 pH、全磷和碳氮比与红菇属呈负相关。pH、电导率、全磷、碳氮比、有机碳

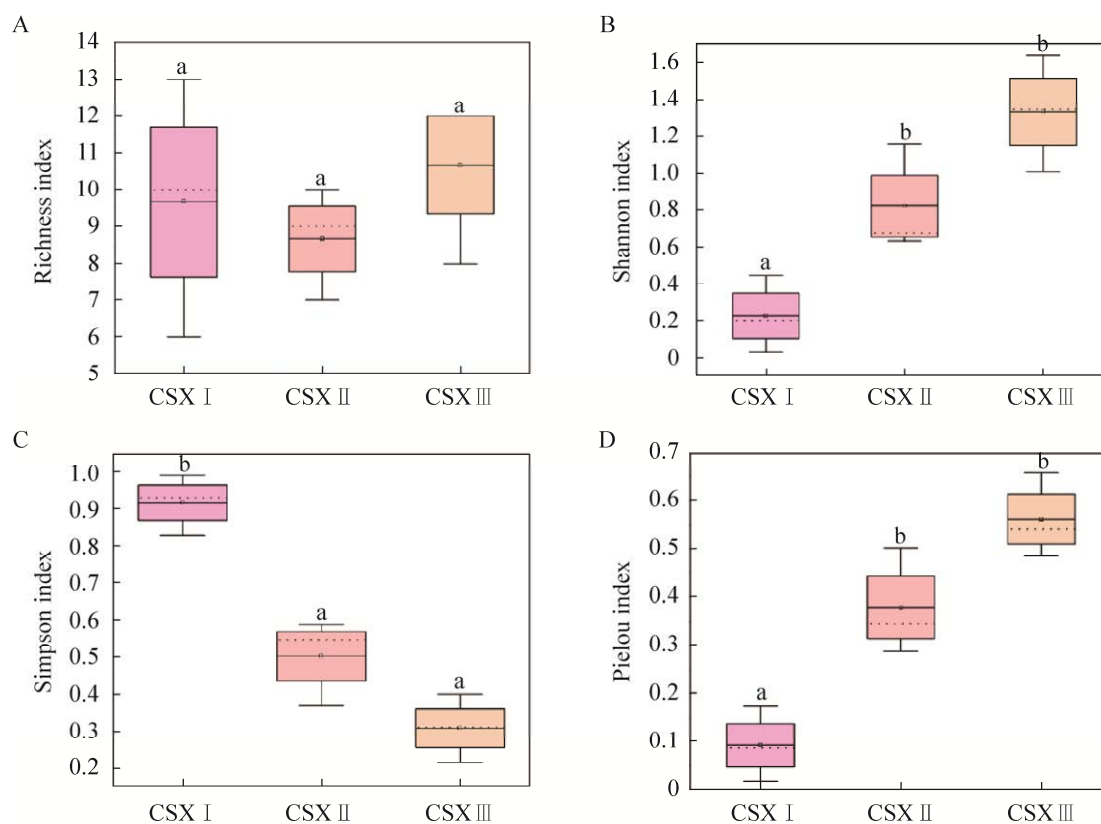


图2 不同林龄 EcM 真菌丰富度和多样性指数 不同字母表示指数的显著差异( $P < 0.05$ ). A: Richness 指数. B: Shannon 指数. C: Simpson 指数. D: Pielou 指数

Fig. 2 Diversity of the ectomycorrhizal fungi at different age groups of *Castanea mollissima* orchards. Letters indicate significant differences for each parameter ( $P < 0.05$ ). A: Richness index. B: Shannon index. C: Simpson index. D: Pielou index.

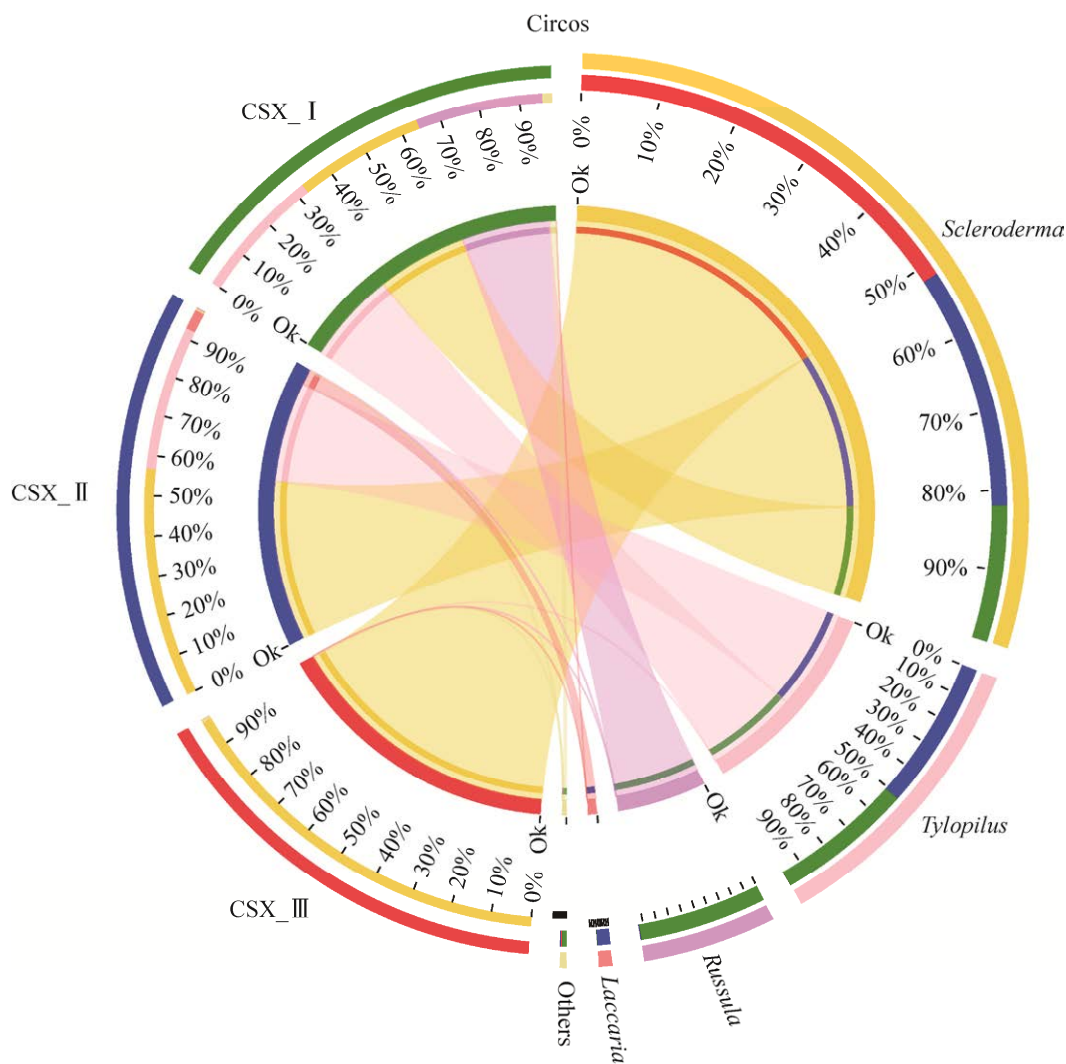


图 3 板栗 EcM 真菌优势菌属分布和相对多度

Fig. 3 Distribution and relative abundance of the ectomycorrhizal fungal community in *Castanea mollissima* orchards.

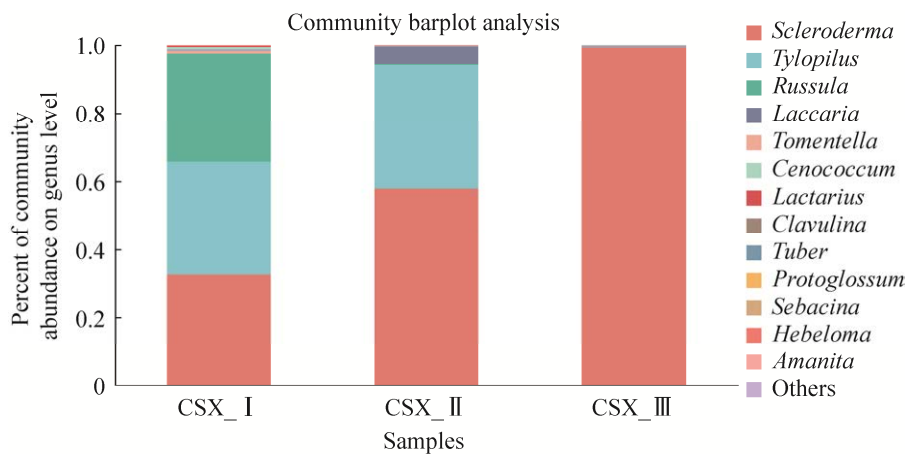
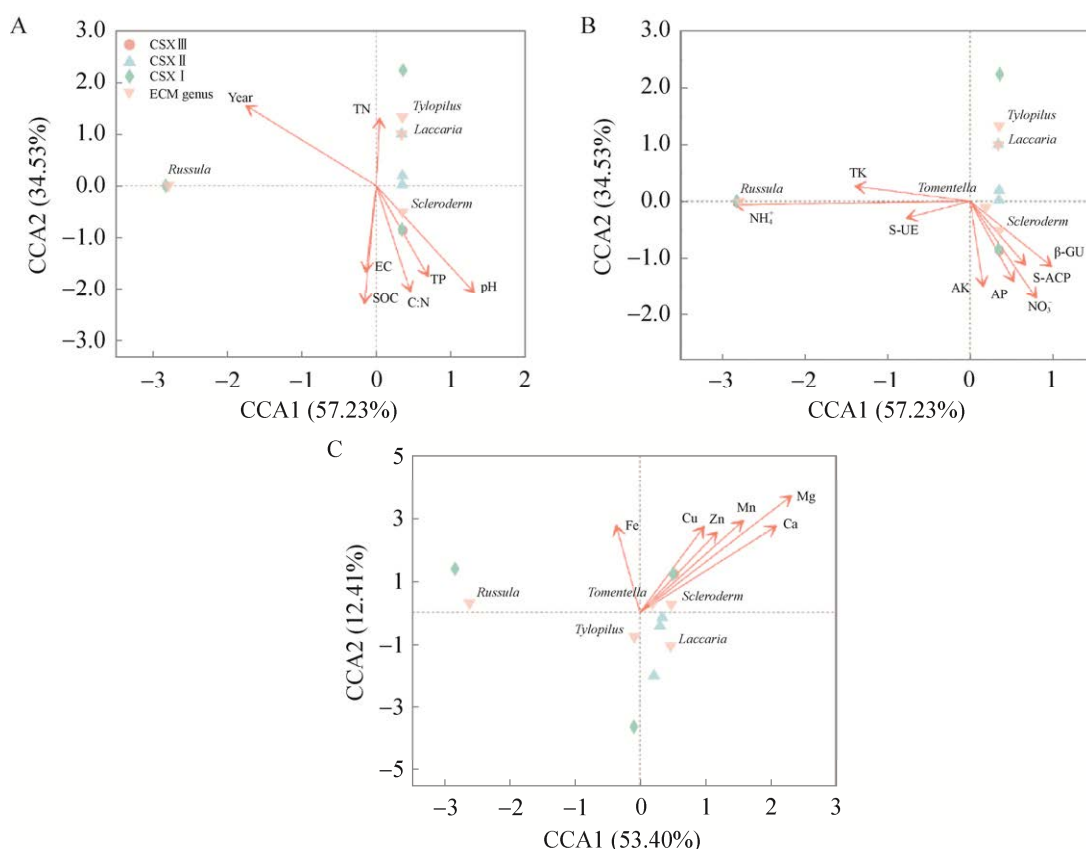


图 4 不同林龄板栗 EcM 组成

Fig. 4 The composition of ectomycorrhizal fungi in *Castanea mollissima* orchards with different ages.





**图 5 板栗 EcM 优势菌属与林龄和土壤因子的 CCA 分析** A: EcM 优势菌属与林龄、土壤 pH、电导率、全氮、全磷、有机碳、碳氮比的 CCA 分析. B: EcM 优势菌属与全钾、速效钾、铵态氮、硝态氮、有效磷、脲酶活性、酸性磷酸酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶活性的 CCA 分析. C: EcM 优势菌属与有效铁、有效铜、有效锌、有效锰、有效钙、有效镁的 CCA 分析. Year: 林龄; pH: 酸碱度; EC: 电导率; TN: 全氮; TP: 全磷; SOC: 有机碳; C:N: 碳氮比; TK: 全钾; AK: 速效钾;  $\text{NH}_4^+$ : 铵态氮;  $\text{NO}_3^-$ : 硝态氮; AP: 有效磷; S-UE: 脲酶活性; S-ACP: 酸性磷酸酶活性;  $\beta$ -GU:  $\beta$ -葡萄糖苷酶活性; Fe: 有效铁; Cu: 有效铜; Zn: 有效锌; Mn: 有效锰; Ca: 有效钙; Mg: 有效镁. 下同

Fig. 5 CCA analysis of dominant fungus genera in *Castanea mollissima* orchards with different ages and soil factors. A: CCA analysis of dominant fungus genera in the orchards with different tree age, soil pH, EC, TN, TP, SOC, C:N ratio. B: CCA analysis of dominant fungus genera in the orchards with different TK, AK,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ , AP, S-UE, S-ACP,  $\beta$ -GU. C: CCA analysis of dominant fungus genera in the orchards with different Fe, Cu, Zn, Mn, Ca, Mg. Year: Tree age; pH: pH value; EC: Electrical conductivity; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; SOC: Soil organic carbon; C:N: Carbon to nitrogen ratio; TK: Total potassium; AK: Available potassium;  $\text{NH}_4^+$ : Ammonium nitrogen;  $\text{NO}_3^-$ : Nitrate nitrogen; AP: Available phosphorus; S-UE: Soil urease activity; S-ACP: Soil acid phosphatase activity;  $\beta$ -GU: Soil  $\beta$ -glucosidase activity; Fe: Available iron; Cu: Available copper; Zn: Available zinc; Mn: Available manganese; Ca: Available calcium; Mg: Available magnesium. The same below.

与硬皮马勃属正相关, 但林龄与其呈负相关。林龄和土壤全氮与粉孢牛肝菌属正相关, 全磷、碳氮比、有机碳、电导率与粉孢牛肝菌属呈负相关。针对有效磷、全钾、速效钾、硝态氮、铵态氮、

$\beta$ -葡萄糖苷酶、酸性磷酸酶、脲酶与不同林龄板栗 EcM 真菌的 CCA 分析(图 5B), 发现红菇属与铵态氮、全钾、土壤脲酶活性呈正相关, 与硝态氮、速效钾、有效磷、 $\beta$ -葡萄糖苷酶、酸性



磷酸酶负相关。硬皮马勃属与硝态氮、速效钾、有效磷、 $\beta$ -葡萄糖苷酶、酸性磷酸酶正相关，与铵态氮和全钾负相关。粉孢牛肝菌属与有效磷、速效钾、硝态氮、 $\beta$ -葡萄糖苷酶和酸性磷酸酶活性负相关。针对土壤有效铁、有效铜、有效锌、有效锰、有效钙、有效镁与不同林龄板栗 EcM 真菌 CCA 分析中(图 5C),CCA1 轴解释量为 53.4%，CCA2 轴解释量为 12.41%，总解释量为 65.81%，

红菇属与除有效铁外的其他元素呈负相关。硬皮马勃属与除有效铁外的其他元素呈正相关。粉孢牛肝菌属与土壤有效铁、有效铜、有效锌、有效锰、有效钙、有效镁均呈负相关。

EcM 真菌多样性和土壤因子进行线性回归分析(图 6)，发现土壤 pH、全钾、速效钾、有效铁、有效钙和有效镁与 EcM 真菌 Shannon 多样性指数呈显著负相关( $P<0.05$ )，但其余土壤因子

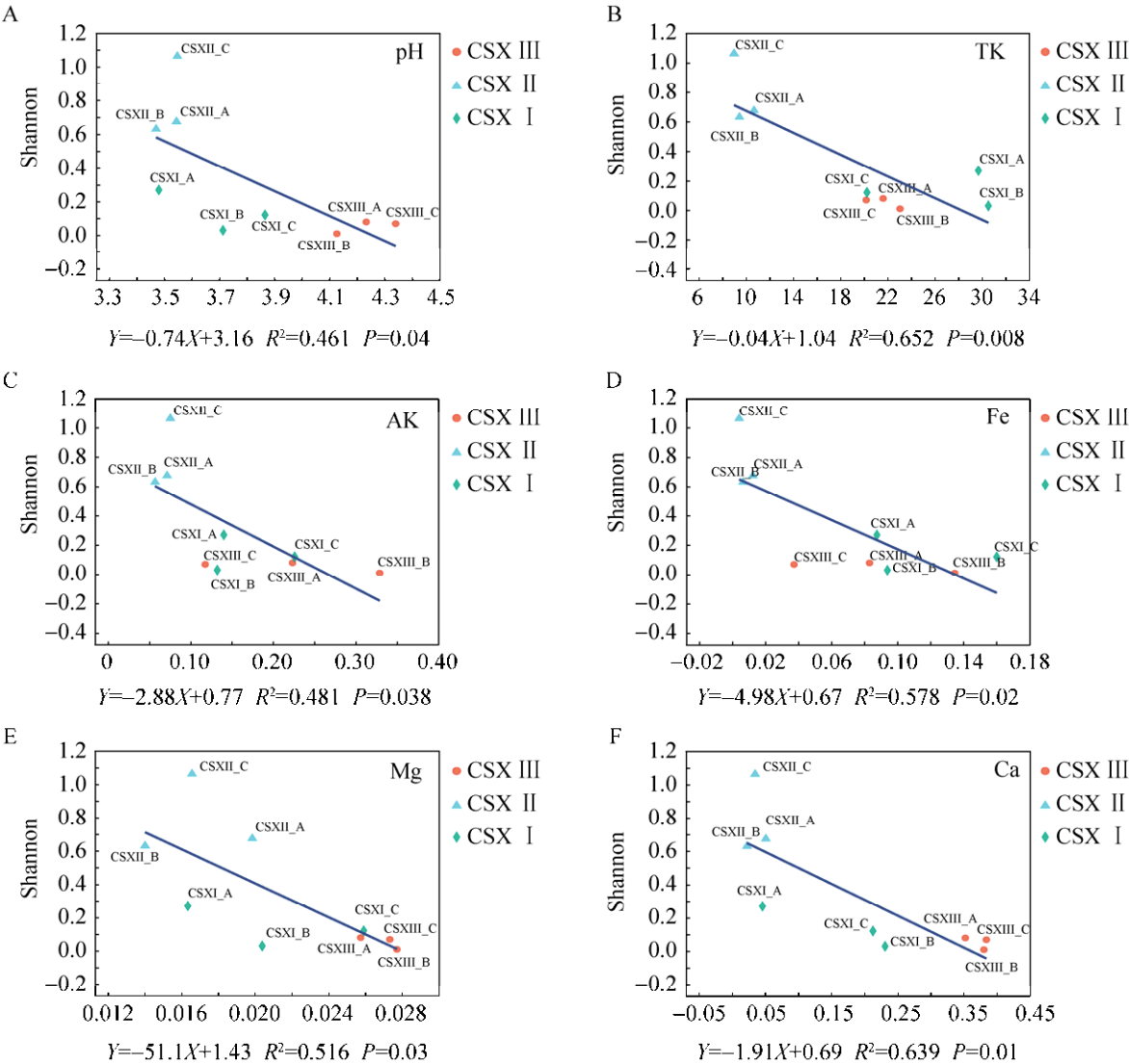


图 6 板栗 EcM 真菌 Shannon 多样性指数与土壤因子线性回归分析 A: 土壤 pH. B: 全钾. C: 速效钾. D: 有效铁. E: 有效镁. F: 有效钙.  $R^2$  为决定系数，显著性  $P<0.05$

Fig. 6 Linear regression analysis of ectomycorrhizal fungi in *Castanea mollissima* orchards based on Shannon diversity index and soil factor sorting. A: Soil pH. B: Total potassium. C: Available potassium. D: Available iron. E: Available magnesium. F: Available calcium.  $R^2$  is the coefficient of determination, significant  $P<0.05$ .

不具有显著性。

土壤理化性质对板栗 EcM 真菌优势属的 Spearman 相关性分析(图 7)表明,林龄与硬皮马勃属呈显著负相关,pH、硝态氮、碳氮比、有效镁、有效锌与硬皮马勃属呈显著正相关。林龄与红菇属呈显著正相关,电导率和有效钙与其呈显著负相关。粉孢牛肝菌属与土壤硝态氮、全磷和有效镁呈显著负相关。棉草菌属 *Tomentella* 与林龄呈显著负相关。但是其他土壤因子相关性不显著。

林龄、土壤因子间的 Pearson 相关性分析(图 8),发现土壤全氮、全磷、铵态氮、全钾、有效铁与林龄呈显著正相关;碳氮比、硝态氮、

$\beta$ -葡萄糖苷酶、酸性磷酸酶与林龄呈显著负相关;电导率、全磷、有机碳、碳氮比、硝态氮、有效磷、有效钾、有效钙、有效镁、有效锌与土壤 pH 呈显著正相关;硝态氮与有效磷及土壤微量元素呈显著正相关。

通过对硬皮马勃属、粉孢牛肝菌属和红菇属与林龄及土壤因子的逐步回归分析(表 3),发现硬皮马勃属与全钾、电导率呈负相关,与 pH、速效钾含量呈正相关;粉孢牛肝菌属与土壤硝态氮、铵态氮、全磷含量呈负相关,与土壤电导率、林龄呈正相关;红菇属与土壤铵态氮、速效钾含量呈正相关,与有机碳含量呈负相关。

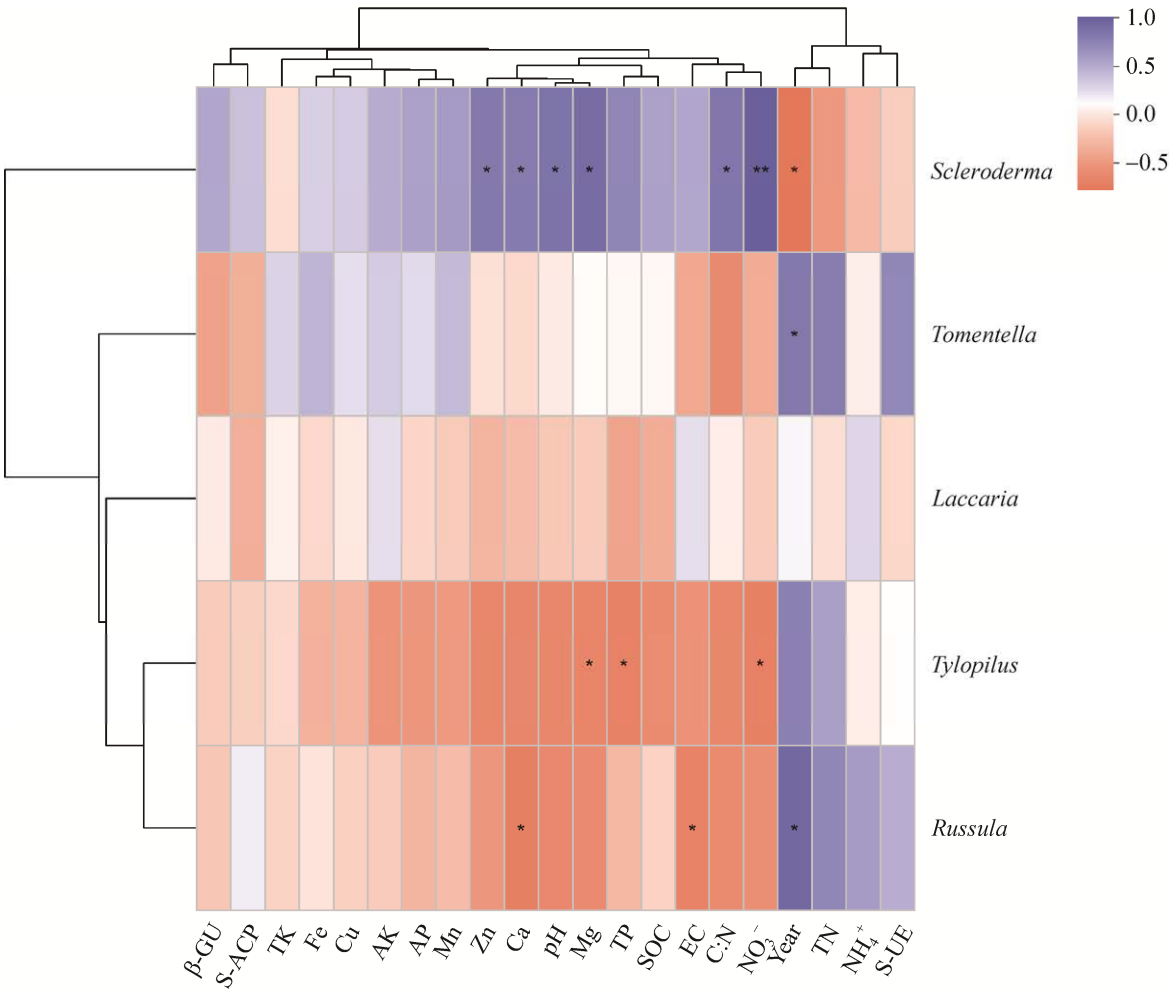


图 7 板栗 EcM 优势菌属与林龄及土壤理化性质相关性分析

Fig. 7 Correlation analysis results of ectomycorrhizal fungal dominant genera in *Castanea mollissima* with different age and soil physical and chemical properties. \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ .

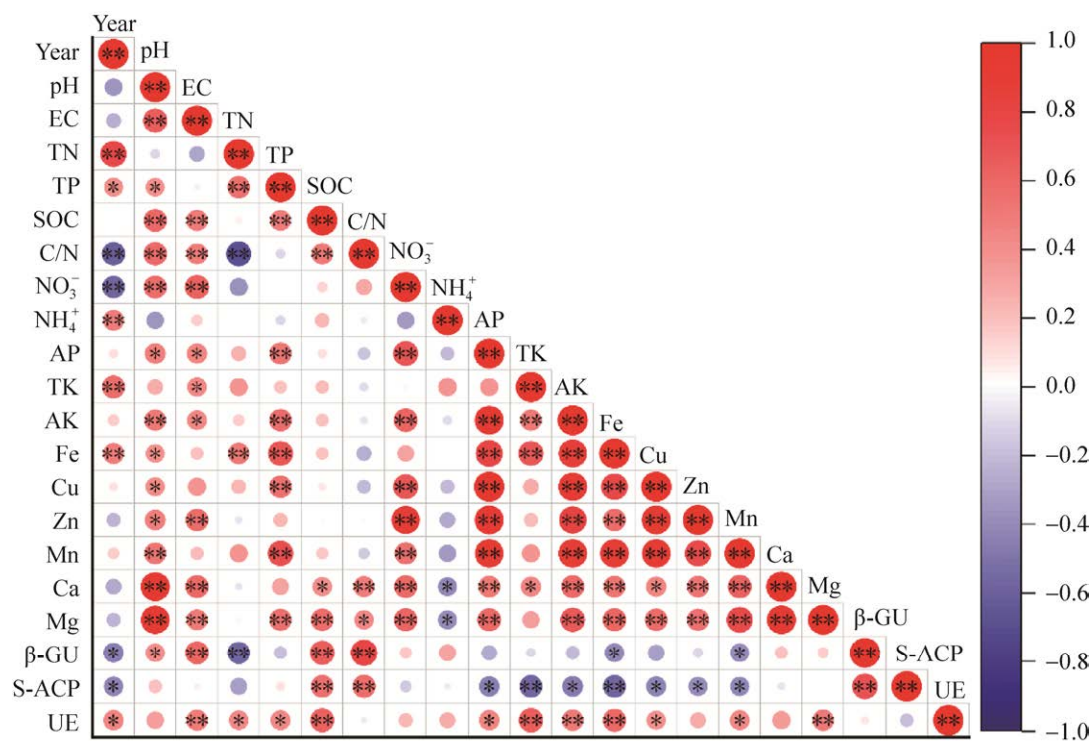


图 8 板栗林龄及土壤因子之间相关性热图  
Fig. 8 Heat map of correlation between *Castanea mollissima* orchards with different age and soil factors.  
\*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ .

表 3 板栗优势菌属逐步回归方程  
Table 3 Stepwise regression equation of dominant fungal genera in *Castanea mollissima* orchards

优势菌属	拟合方程	决定系数
Dominant genera	Fitting equation	Coefficient of determination
<i>Scleroderma</i>	$Y=-30.853+11.954X_{\text{Year}}-0.355X_{\text{TK}}+20.141X_{\text{AK}}-0.07X_{\text{EC}}$	0.904
<i>Tylopilus</i>	$Y=3.362-309.182X_{\text{N}}-4269.027X_{\text{A}}+0.059X_{\text{EC}}-5.711X_{\text{TP}}+0.314X_{\text{Year}}$	0.902
<i>Russula</i>	$Y=-0.454+4\ 103.976X_{\text{A}}-0.335X_{\text{SOC}}+6.01X_{\text{AK}}$	0.985

Y: Abundance of fungal genus;  $X_{\text{Year}}$ : Age;  $X_{\text{TK}}$ : Total potassium;  $X_{\text{EC}}$ : Electrical conductivity;  $X_{\text{N}}$ : Nitrate;  $X_{\text{A}}$ : Ammonium nitrogen;  $X_{\text{TP}}$ : Total phosphorus;  $X_{\text{SOC}}$ : Soil organic carbon;  $X_{\text{AK}}$ : Available potassium.

### 3 讨论

#### 3.1 不同林龄板栗 EcM 真菌群落结构

本研究共获得 46 个板栗 EcM 真菌 OTUs, 隶属于 2 门 18 属, 说明板栗 EcM 真菌资源较为丰富。绝大部分是担子菌门真菌, 其余为子囊菌门。担子菌门真菌营腐生或者寄生, 而子囊菌门真菌大多为腐生菌。鉴定出的 18 属 EcM 真菌中, 相对多度 $\geq 1\%$ 的属有 4 个, 分别是硬皮马勃属、粉孢牛肝菌属、红菇属和蜡蘑属。这 4 个属均是

EcM 真菌菌属, 硬皮马勃属可与栎属 *Quercus*、桉属 *Eucalyptus* 树种形成 EcM (江瑶等 2020); 粉孢牛肝菌属可与桦木属 *Betula* 树种形成 EcM (Jumpponen *et al.* 2010); 红菇属是一种广泛 EcM 真菌, 可与松属、云杉 *Picea asperata* 等多树种形成共生 EcM (Wang *et al.* 2012)。蜡蘑属可与红松 *Pinus koraiensis*、冷杉 *Abies fabri* 等树种形成 EcM (耿荣 2016; 张彤彤 2018)。基于以上结果, 可以推断该红壤地区硬皮马勃属、红菇属和粉孢牛肝菌属是与板栗共生的广谱真菌。

板栗 EcM 真菌多样性指数和群落结构随林分年龄的变化而变化。本研究发现, 9 年板栗林 EcM 真菌的 Shannon 指数最高为 1.33, 随着林龄的增长, EcM 的 Shannon 指数呈现出减小的趋势, 35 年的板栗林 EcM 真菌的 Shannon 指数仅为 0.23, 同时 35 年林分的板栗林与 9 年和 17 年的板栗林  $\alpha$  多样性差异显著, 这与 Gebhardt *et al.* (2007)、Kolaříková *et al.* (2017) 和赵敏等 (2019) 研究的不同林龄 EcM 多样性随着林龄增加而增加的结果相反。不同林龄 EcM 真菌的 Richness 丰富度指数显示, 9 年的物种丰富度高于 17 年林分, 在 9 年板栗林中硬皮马勃属真菌丰富度占据绝对优势, 说明硬皮马勃属在林木生长初期更容易与根部共生(朱天辉等 2001; 潘欣 2011), 是板栗根部的先锋 EcM 菌种, 这与前人研究结果一致, 与后出现定殖的 EcM 真菌相比, 硬皮马勃属真菌有着更强的适应环境的能力。随着林龄的增长, EcM 真菌在植物根部的定殖率会增加, 往往是成熟树木的根部 EcM 真菌定殖率大于幼树(Wang *et al.* 2012)。从 17 年过渡到 35 年林分中, 物种丰富度有所增加; 红菇属只在 35 年林分中被发现, 我们认为随着林龄增长, 部分早期定殖在板栗根部的优势 EcM 菌种会减少, 被其他菌种所替代。

### 3.2 板栗 EcM 真菌多样性与土壤因子的关系

土壤因子对板栗 EcM 真菌多样性影响显著。研究已经证实土壤 pH 是驱动 EcM 群落的关键因素(谢一青等 2002)。土壤 pH 影响 EcM 真菌的生长和菌丝的代谢, 而且土壤 pH 可以通过改变土壤养分的可用性来间接改变 EcM 真菌群落。随板栗林龄的增加, pH 呈降低趋势, 不同林分中的 pH 值均有显著差异, 但 17 年林分的 pH 和 35 年林分 pH 相差不大, 即使 pH 值变化很小, 环境中的 EcM 真菌群落也会发生明显变化。硝酸盐是硬皮马勃属真菌可直接利用的无机氮源(弓明钦等 1997)。随着板栗林龄增加, 土壤硝酸盐含量逐渐减少。9 年林分中高的硝酸

盐含量适合硬皮马勃属真菌的定殖, 致使在 9 年林分中硬皮马勃属真菌占据主导位置。袁玲 (2003) 研究发现无  $K^+$  和高  $K^+$  都会对 EcM 真菌生长产生抑制, 所以 17 年板栗林分中 EcM 真菌丰富度低的主要原因可能是红壤中可利用氮和钾含量较少的缘故。颜军等 (2010) 在对牛肝菌科 Boletaceae 真菌进行培养时发现铵氮是其主要氮源, 王岩 (2018) 发现 EcM 真菌的菌丝生长量会随着  $Ca^{2+}$  浓度的增加而增多, 但是硝酸盐浓度会抑制大部分 EcM 真菌的生长(周崇莲和齐玉臣 1993), 也一定程度解释了 35 年林分有更多 EcM 菌属定殖板栗根系的原因, 同时 35 年林分土壤中积累的养分更满足 EcM 真菌的需求(冀瑞卿等 2020)。本研究还发现 17 年板栗林分红壤中酸性磷酸酶的活性最高, 酸性磷酸酶能够促进土壤有机磷分解为植物可直接利用磷, 但是 17 年林分红壤中的全磷 (418.35 mg/kg) 和有效磷 (1.54 mg/kg) 极低, 说明在低磷环境下能够刺激 EcM 真菌分泌更多的有机酸和酶来促进板栗根系对磷的吸收(Van *et al.* 2000; 杨红军等 2015)。EcM 与根系共生, 分泌出大量的有机酸(彭丽媛等 2016), 能够促进根际土水溶性  $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  浓度的增加(张彤彤等 2018), 这与本研究在 35 年林分土壤发现低的 pH 值条件下, 土壤  $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  养分含量显著增加结果一致。综上所述, 土壤 pH、全磷、全钾、速效钾及有效钙是影响该地区板栗 EcM 真菌多样性的主要土壤因子。

### [REFERENCES]

- Bao SD, 2000. Soil agricultural chemistry analysis. 3rd ed. China Agricultural Publishing House, Beijing. 25-238 (in Chinese)
- Chen G, Shah KJ, Shi L, Chiang PC, You Z, 2019. Red soil amelioration and heavy metal immobilization by a multi-element mineral amendment: performance and mechanisms. *Environmental Pollution*, 254: 112964
- Courty PE, Bréda N, Garbaye J, 2007. Relation between oak tree phenology and the secretion of organic matter degrading enzymes by *Lactarius quietus* ectomycorrhizas before and during bud break. *Soil Biology and*

- Biochemistry, 39(7): 1655-1663
- Courty PE, Pouysegur R, Buée M, Garbaye J, 2006. Laccase and phosphatase activities of the dominant ectomycorrhizal types in a lowland oak forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(6): 1219-1222
- Fomina M, Hong JW, Gadd GM, 2020. Effect of depleted uranium on a soil microcosm fungal community and influence of a plant-ectomycorrhizal association. *Fungal Biology*, 124(5): 289-296
- Gao TT, 2020. Dynamic changes of ectomycorrhizal fungal community in *Pinus koraiensis* with time scale and the influencing factors. Master Thesis, Jilin Agricultural University, Changchun. 1-75 (in Chinese)
- Garcia K, Doidy J, Zimmermann SD, Wipf D, Courty PE, 2016. Take a trip through the plant and fungal transportome of mycorrhiza. *Trends in Plant Science*, 21(11): 937-950
- Gebhardt S, Neubert K, Wöllecke J, Münzenberger B, Hüttel RF, 2007. Ectomycorrhiza communities of red oak (*Quercus rubra* L.) of different age in the Lusatian lignite mining district, East Germany. *Mycorrhiza*, 17(4): 279-290
- Geng R, 2016. Studies on the diversity of ectomycorrhizal fungi associated with *Picea asperata* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* in the Qinlin Mountains. Master Thesis, Northwest A&F University, Yangling. 1-67 (in Chinese)
- Geng R, Geng ZC, Huang J, He WX, Hou L, She D, Han QS, Long DF, 2016. Diversity of ectomycorrhizal fungi associated with *Quercus aliena* in Xinjiashan forest region of Qinling Mountains. *Mycosystema*, 35(7): 833-847 (in Chinese)
- Glassman SI, Wang IJ, Bruns TD, 2017. Environmental filtering by pH and soil nutrients drives community assembly in fungi at fine spatial scales. *Molecular Ecology*, 26(24): 6960-6973
- Gong MQ, Chen Y, Wang FZ, 1997. Study of the culture conditions of three *Eucalyptus robusta* Smith mycorrhizal fungi. *Forest Research*, 10(1): 1-5 (in Chinese)
- Hagenbo A, Clemmensen KE, Finlay RD, Kyaschenko J, Lindahl BD, Fransson P, Ekblad A, 2017. Changes in turnover rather than production regulate biomass of ectomycorrhizal fungal mycelium across a *Pinus sylvestris* chronosequence. *New Phytologist*, 214(1): 424-431
- Hagenbo A, Kyaschenko J, Clemmensen KE, Lindahl BD, Fransson P, 2018. Fungal community shifts underpin declining mycelial production and turnover across a *Pinus sylvestris* chronosequence. *Journal of Ecology*, 106(2): 490-501
- Hao JX, Tong FP, Zhao M, Li G, Liu ZH, Bai SL, 2021. Ectomycorrhizal fungal community structure characteristics of *Pinus massoniana* seedlings bred by root production method and ordinary breeding method. *Mycosystema*, 40(7): 1617-1626 (in Chinese)
- He Q, Cui HJ, Ma SR, 2021. Mitigation effect and regulation mechanism of ectomycorrhizae on plant under abiotic stress. *Microbiology*, 48(5): 1755-1764 (in Chinese)
- He SC, 1991. A preliminary study on the species, ecology and distribution of exophytic mycorrhizal fungi in Guizhou forest. *Guizhou Science*, 1991(1): 51-58 (in Chinese)
- Hodge A, Alexander IJ, Gooday GW, Killham K, 1996. Carbon allocation patterns in fungi in the presence of chitin in the external medium. *Mycological Research*, 100(12): 1428-1430
- Ji RQ, Gao TT, Li GL, Xu Y, Xing PJ, Zhou JJ, Xie ML, Li JQ, Li Y, 2020. Correlation between ectomycorrhizal fungal community and environmental factors in *Pinus koraiensis* forest in Northeast China. *Mycosystema*, 39(4): 743-754 (in Chinese)
- Jiang Y, Mo XY, Deng HY, Liu LT, 2020. Composition and diversity of ectomycorrhizal fungal community associated with *Eucalyptus grandis* plantation. *Journal of Northwest Forestry University*, 35(6): 153-159 (in Chinese)
- Jumpponen ARI, Jones KL, David Mattox J, Yaeger C, 2010. Massively parallel 454-sequencing of fungal communities in *Quercus* spp. ectomycorrhizas indicates seasonal dynamics in urban and rural sites. *Molecular Ecology*, 19(Suppl.1): 41-53
- Kolaříková Z, Kohout P, Krüger C, Janoušková M, Mrnka L, Rydlová J, 2017. Root-associated fungal communities along a primary succession on a mine spoil: distinct ecological guilds assemble differently. *Soil Biology and Biochemistry*, 113: 143-152
- Kyaschenko J, Clemmensen KE, Hagenbo A, Karlton E, Lindahl BD, 2017. Shift in fungal communities and associated enzyme activities along an age gradient of managed *Pinus sylvestris* stands. *The ISME Journal*, 11(4): 863-874
- Leake JR, Donnelly DP, Boddy L, 2002. Interactions between ecto-mycorrhizal and saprotrophic fungi. *Mycorrhizal Ecology*, 345-372
- Li XZ, Huang B, Fan DW, Bian Y, Han JG, 2016. Effects of different extractants and control settings on soil urease activity determination. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 44(11): 427-430 (in Chinese)
- Liu B, Wang S, Wang J, Zhang X, Shen Z, Shi L, Chen Y, 2020. The great potential for phytoremediation of abandoned tailings pond using ectomycorrhizal *Pinus sylvestris*. *Science of the Total Environment*, 719: 137475

- Pan X, 2011. The biodiversity of macrofungi from *Eucalyptus grandis* and inoculated effectiveness of ectotrophic mycorrhiza. PhD Dissertation, Sichuan Agricultural University, Ya'an. 1-119 (in Chinese)
- Peng LY, Xiong XZ, Li Y, Huang JG, 2016. Influence of manganese on growth, nutrient uptake, and organic acid efflux by ectomycorrhizal fungi and manganese distribution in hyphae. *Acta Ecologica Sinica*, 36(10): 2819-2825 (in Chinese)
- Plassard C, Becquer A, Garcia K, 2019. Phosphorus transport in mycorrhiza: how far are we? *Trends in Plant Science*, 24(9): 794-801
- Ren Y, Yu G, Shi C, Liu L, Guo Q, Han C, Huang H, 2022. Majorbio Cloud: a one-stop, comprehensive bioinformatic platform for multiomics analyses. *iMeta*, e12
- Rudawska M, Wilgan R, Janowski D, Iwański M, Leski T, 2018. Shifts in taxonomical and functional structure of ectomycorrhizal fungal community of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) underpinned by partner tree ageing. *Pedobiologia*, 71: 20-30
- Song YJ, Ji ZP, Lü PH, Wang XB, Han QS, Long DF, 2016. Community structure of ectomycorrhizal fungi associated with *Castanea mollissima* in Zhen'an county. *Journal of Northwest Forestry University*, 31(4): 188-194 (in Chinese)
- Tibbett M, Sanders FE, Cairney JW, Leake JR, 1999. Temperature regulation of extracellular proteases in ectomycorrhizal fungi (*Hebeloma* spp.) grown in axenic culture. *Mycological Research*, 103(6): 707-714
- Tu JJ, Wu F, Sun XG, Wang HY, Shi CS, 2021. Community structure characteristics of ectomycorrhizal fungi in different leaf type seedlings of *Pinus massoniana*. *Mycosystema*, 40(1): 124-134 (in Chinese)
- Van BN, Finlay R, Lundström U, Jongmans AG, Giesler R, Olsson M, 2000. Mycorrhizal weathering: a true case of mineral plant nutrition? *Biogeochemistry*, 49(1): 53-67
- Wang Q, He XH, Guo LD, 2012. Ectomycorrhizal fungus communities of *Quercus liaotungensis* Koidz. of different ages in a northern China temperate forest. *Mycorrhiza*, 22(6): 461-470
- Wang Y, 2018. The physiological effects of environmental pH and  $\text{Ca}^{2+}$  on the *Suillus luteus*. Master Thesis, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. 1-46 (in Chinese)
- Wang YY, 2020. Research on growth promotion and disease resistance of exogenous mycorrhizal fungi in larch seedlings of *Larix gmelina*. Master Thesis, Northeast Forestry University, Harbin. 1-69 (in Chinese)
- Xie YQ, Li ZZ, Yang ZW, 2002. Effect of pH value, salt concentration and  $\text{Al}^{3+}$  on mycorrhizal fungus growth. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 24(2): 204-207 (in Chinese)
- Xiong H, Guo SJ, Peng JJ, Zou F, Li GH, Lü WJ, Xie P, 2014. Effect of tree structure on light distribution and yield and quality of *Castanea mollissima* Bl. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 38(2): 68-74 (in Chinese)
- Xu BL, Wang Z, Luo ZY, Wu H, Zheng HY, Zheng YL, 2022. Community structure of ectomycorrhizae fungi associated with *Castanea mollissima* in major producing area of Chinese chestnut (Luotian). *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 35(4): 896-905 (in Chinese)
- Xue XP, Zhang S, Li HT, Chen J, Huang JG, 2008. Effects of phosphorus on the excretion of oxalate, hydron and phosphatase by ectomycorrhizal fungi *Lactarius deliciosus* and *Laccaria bicolor*. *Mycosystema*, 27(2): 193-200 (in Chinese)
- Yan J, Li T, Ma SB, Zhao ZW, 2010. Identification and culture of two porcini isolates. *Acta Edulis Fungi*, 17(2): 26-31 (in Chinese)
- Yang HJ, Li Y, Huang JG, 2015. Effect of phosphorus supply and signal inhibitors on oxalate efflux in ectomycorrhizal fungi. *Acta Microbiologica Sinica*, 55(6): 788-795 (in Chinese)
- Yuan L, 2003. Potassium absorption and biological mobilization from soil minerals by ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas. PhD Dissertation, China Agricultural University, Beijing. 1-93 (in Chinese)
- Zhang J, Taniguchi T, Xu M, Zou X, Yamanaka N, 2021. Effects of saline-alkali culture conditions on the growth of several ectomycorrhizal fungi. *Acta Edulis Fungi*, 28(1): 61-65 (in Chinese)
- Zhang TT, 2018. The diversity of ectomycorrhizal fungal communitites associated with *Betula albosinensis* Burkill and *Larix gmelini* in the Qinling Mountains. Master Thesis, Northwest A&F University, Yangling. 1-62 (in Chinese)
- Zhang TT, Geng ZC, Xu CY, Zhang XP, Du C, Wang ZK, Wang Q, Han H, Lin Y, 2018. *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen fungal diversity in the Xinjiashan forest area of Qinling Mountains. *Acta Microbiologica Sinica*, 58(3): 443-454 (in Chinese)
- Zhao M, Hao LF, Zhang M, Teng H, Yan HT, Bai SL, 2019. Ectomycorrhizal fungal community structure characteristics of natural *Pinus sylvestris* var. *mongolica* with different age classes in Honghuaerji, Greater Khingan Mountains. *Mycosystema*, 38(9): 1420-1429 (in Chinese)
- Zhou CL, Qi YC, 1993. Ectomycorrhizae and plant nutrition. *Chinese Journal of Ecology*, 1993(1): 37-44 (in Chinese)
- Zhu TH, Zhang J, Hu TX, Li XW, Liu YG, 2001. Research on



ectomycorrhizal fungi of *Eucalyptus robusta* Smith in Sichuan. Journal of Sichuan Agricultural University, 2001(2): 137-140 (in Chinese)

### [附中文参考文献]

- 鲍士旦, 2000. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社. 25-238
- 高婷婷, 2020. 红松外生菌根真菌群落随时间尺度的动态变化及影响因素. 吉林农业大学硕士论文, 长春. 1-75
- 耿荣, 2016. 秦岭云杉及锐齿栎外生菌根真菌多样性研究. 西北农林科技大学硕士论文, 杨凌. 1-67
- 耿荣, 耿增超, 黄建, 和文祥, 侯琳, 余雕, 韩其晟, 龙东风, 2016. 秦岭辛家山林区锐齿栎外生菌根真菌多样性. 菌物学报, 35(7): 833-847
- 弓明钦, 陈羽, 王凤珍, 1997. 三种桉树菌根菌培养条件的研究. 林业科学研究, 10(1): 1-5
- 郝嘉鑫, 童方平, 赵敏, 李贵, 刘振华, 白淑兰, 2021. 马尾松根生产苗与常规苗外生菌根真菌多样性特征. 菌物学报, 40(7): 1617-1626
- 何青, 崔皓钧, 马书荣, 2021. 外生菌根对植物非生物胁迫的缓解作用及作用机理研究进展. 微生物学通报, 48(5): 1755-1764
- 何绍昌, 1991. 贵州林木外生菌根菌种类及生态、分布的初步研究. 贵州科学, 1991(1): 51-58
- 冀瑞卿, 高婷婷, 李冠霖, 徐洋, 邢鹏杰, 周吉江, 谢孟乐, 李佳奇, 李玉, 2020. 东北红松纯林菌根外生菌根真菌群落与环境因子的相关性. 菌物学报, 39(4): 743-754
- 江瑶, 莫晓勇, 邓海燕, 刘丽婷, 2020. 巨桉人工林外生菌根真菌群落组成及多样性. 西北林学院学报, 35(6): 153-159
- 李秀芝, 黄斌, 范弟武, 卞玥, 韩建刚, 2016. 不同浸提剂及对照设置对土壤脲酶活性测定的影响. 江苏农业科学, 44(11): 427-430
- 潘欣, 2011. 巨桉林下大型真菌多样性及外生菌根真菌的接种效应. 四川农业大学博士论文, 雅安. 1-119
- 彭丽媛, 熊兴政, 李艳, 黄建国, 2016. 锰对外生菌根真菌生长、养分吸收、有机酸分泌和菌丝体中锰分布的影响. 生态学报, 36(10): 2819-2825
- 宋彦君, 季志平, 吕平会, 王晓冰, 韩其晟, 龙东风, 2016. 镇安板栗外生菌根真菌多样性研究. 西北林学院学报, 31(4): 188-194
- 涂晶晶, 吴峰, 孙学广, 王好运, 石长双, 2021. 马尾松不同叶型幼苗外生菌根真菌群落特征. 菌物学报, 40(1): 124-134
- 王岩, 2018. 不同 pH 值及  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对褐环粘盖牛肝菌生长影响的相关研究. 内蒙古农业大学硕士论文, 呼和浩特. 1-46
- 王园园, 2020. 兴安落叶松幼苗外生菌根真菌促生与提高抗病性研究. 东北林业大学硕士论文, 哈尔滨. 1-69
- 谢一青, 李志真, 杨宗武, 2002. pH 值、盐浓度及铝离子对菌根菌生长的影响. 江西农业大学学报(自然科学), 24(2): 204-207
- 熊欢, 郭素娟, 彭晶晶, 邹锋, 李广会, 吕文君, 谢鹏, 2014. 树体结构对板栗冠层光照分布和果实产量及品质的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 38(2): 68-74
- 徐碧林, 王政, 罗周瑜, 武卉, 郑贺元, 郑永良, 2022. 罗田板栗外生菌根真菌多样性研究. 西南农业学报, 35(4): 896-905
- 薛小平, 张深, 李海涛, 陈吉, 黄建国, 2008. 磷对外生菌根真菌松乳菇和双色蜡蘑草酸, 氢离子和磷酸酶分泌的影响. 菌物学报, 27(2): 193-200
- 颜军, 李涛, 马绍宾, 赵之伟, 2010. 两个牛肝菌分离株的鉴定与培养. 食用菌学报, 17(2): 26-31
- 杨红军, 李勇, 黄建国, 2015. 磷与信号抑制剂对外生菌根真菌分泌草酸的调控作用. 微生物学报, 55(6): 788-795
- 袁玲, 2003. 外生菌根吸收和活化利用土壤矿物钾的研究. 中国农业大学博士论文, 北京. 1-93
- 张健, 谷口武士, 徐明, 邹晓, 山中典和, 2021. 盐碱培养条件对几种外生菌根真菌生长的影响. 食用菌学报, 28(1): 61-65
- 张彤彤, 2018. 秦岭辛家山林区红桦和落叶松外生菌根真菌多样性研究. 西北农林科技大学硕士论文, 杨凌. 1-62
- 张彤彤, 耿增超, 许晨阳, 张晓鹏, 杜璨, 王志康, 王强, 韩欢, 林云, 2018. 秦岭辛家山林区落叶松外生菌根真菌多样性. 微生物学报, 58(3): 443-454
- 赵敏, 郝龙飞, 张敏, 滕鹤, 闫海霞, 白淑兰, 2019. 红花尔基不同龄级天然樟子松外生菌根真菌群落结构特征. 菌物学报, 38(9): 1420-1429
- 周崇莲, 齐玉臣, 1993. 外生菌根与植物营养. 生态学杂志, 1993(1): 37-44
- 朱天辉, 张健, 胡庭兴, 李贤伟, 刘应高, 2001. 四川桉树外生菌根真菌的研究. 四川农业大学学报, 2001(2): 137-140