

DOI: 10.5846/stxb202106151584

李敏, 吕桂芬, 牛艳芳, 孟兆云, 杨勋爵. 内蒙古不同气候带白桦外生菌根真菌群落结构及影响因素. 生态学报, 2022, 42(12): 4847-4860.

Li M, Lü G F, Niu Y F, Meng Z Y, Yang X J. Ectomycorrhizal community structure and driving factors of *Betula platyphylla* in different climate zones in Inner Mongolia. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(12): 4847-4860.

内蒙古不同气候带白桦外生菌根真菌群落结构及影响因素

李 敏^{1,2,*}, 吕桂芬^{1,2}, 牛艳芳^{1,2}, 孟兆云^{1,2}, 杨勋爵^{1,2}

1 内蒙古师范大学生命科学与技术学院, 呼和浩特 010022

2 内蒙古自治区高等学校生物多样性保护与可持续利用重点实验室, 呼和浩特 010022

摘要: 白桦是天然次生林生态系统演替过程中的先锋树种, 是典型的外生菌根树种。基于 Illumina Miseq 高通量测序技术及生物信息学方法, 分析了白桦外生菌根真菌多样性和群落结构及其驱动因素。结果表明, 白桦根围土壤中共获得 261 个外生菌根真菌 OTUs, 隶属于 2 门、4 纲、11 目、29 科、50 属。在门水平上, 担子菌门(Basidiomycota)真菌相对丰度占 93.5%; 其余为子囊菌门(Ascomycota)真菌, 相对丰度占 6.5%。在属水平上, 相对丰度 $\geq 1\%$ 的优势属共有 16 个, 其中红菇属(*Russula*, 32.1%)、蜡壳耳属(*Sebacina*, 19.9%)和丝膜菌属(*Cortinarius*, 11.8%)的相对丰度最高, 分布广泛, 在所有样点均有出现。采用 RDA 和 SPSS 分析了外生菌根真菌群落组成差异的驱动因素, pH 值、总氮、土壤含水量和速效钾对外生菌根真菌的分布均有极显著影响, 其中, pH 值对外生菌根真菌多样性及群落结构变化的解释度最高, 为 34.3%, 其次为总氮、土壤含水量和速效钾, 解释度分别为 25.1%、16.8% 和 5.4%。研究结果阐明了跨气候带白桦外生菌根真菌的群落结构和影响因素, 可为深入理解及预测全球气候变化对森林生态系统的影响提供理论依据。

关键词: 白桦(*Betula platyphylla*); 外生菌根真菌; 多样性; 群落结构; 驱动因素

Ectomycorrhizal community structure and driving factors of *Betula platyphylla* in different climate zones in Inner Mongolia

LI Min^{1,2,*}, LÜ Guifen^{1,2}, NIU Yanfang^{1,2}, MENG Zhaoyun^{1,2}, YANG Xunjue^{1,2}

1 College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Huhhot 010022, China

2 Key Laboratory of Biodiversity conservation and Sustainable utilization for College and University of Inner Mongolia Autonomous Region, Hohhot 010022, China

Abstract: *Betula platyphylla* is a pioneer species in the succession of natural secondary forest ecosystem and a typical ectomycorrhizal tree species. The ectomycorrhizal fungal diversity and community structure and their driving factors were studied using high-throughput sequencing technology. The results showed that a total of 261 operational taxonomic units (OTUs) were detected in the rhizosphere soil of *Betula platyphylla*, belonging to 2 phyla, 4 classes, 11 orders, 29 families, and 50 genera. At the phylum level, the relative abundance of Basidiomycota fungi accounted for 93.5%; the rest were Ascomycota fungi, with the relative abundance of 6.5%. At the genus level, there were 16 dominant genera with relative abundance $\geq 1\%$. Among them, *Russula* (32.1%), *Sebacina* (19.9%) and *Cortinarius* (11.8%) had the highest relative abundance and were widely distributed, appearing in all samples. Redundancy analysis and SPSS were employed to analyze the driving factors of ectomycorrhizal fungal community composition. The pH, total nitrogen (TN), soil water

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760169); 内蒙古自治区自然科学基金面上项目(2017MS0310); 内蒙古自治区高等学校科学研究项目(NJZY16043)

收稿日期: 2021-06-15; 网络出版日期: 2022-02-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: limin_8123@126.com

content (SWC) and available potassium (AK) had very significant effect on the community composition. Among them, the pH has the highest variance explained of 34.3%, followed by TN, SWC and AK, with the variance explained of 25.1%, 16.8% and 5.4%, respectively. The results clarified the ectomycorrhizal fungal community structure and influencing factors of *Betula platyphylla* across climatic zones, and provided a theoretical basis for in-depth understanding and prediction of the impact of global climate change on forest ecosystems.

Key Words: *Betula platyphylla*; ectomycorrhiza; diversity; community structure; driving factor

土壤微生物是土壤生态系统的重要组成部分,它们驱使和影响有机质分解、营养循环、生态系统生产力等许多生态系统过程,对于维持全球生态系统功能至关重要^[1-5]。菌根真菌约占土壤生态系统微生物总量的70%,构成了生态系统中最重要功能群之一^[5]。外生菌根真菌与植物的关系主要表现为互惠共生关系,可增加宿主植物对氮、磷、钾等营养元素的吸收,并增强植物的抗病、抗寒、抗盐及抗重金属等对极端环境的适应能力^[6-8];外生菌根共生体还可以通过加速宿主光合作用和对微生物的生物分解而抑制土壤呼吸^[9-10],从而降低大气中的二氧化碳浓度。同时宿主植物提供给外生菌根真菌光合产物等物质以供其生长。外生菌根真菌与宿主植物的相互作用在整个陆生植物进化过程中扮演了重要角色^[11],强烈影响着森林生态系统的功能^[6]。外生菌根真菌的物种及功能多样性是维持生态系统稳定性的重要因素^[1,12]。因此,菌根真菌群落变异影响着植物群落和陆地生态系统碳循环以及整个陆地生态系统格局的变化^[1,13]。

在全球尺度上对土壤真菌的地理分布研究表明,气候因素、土壤特征和空间格局是全球范围内土壤真菌丰富度和群落组成的最佳预测因子,但不同真菌类群随着气候、土壤、植物参数变化的模式表现出了很大的差异^[1,3]。大量研究表明,土壤 pH 是微生物多样性响应全球变化因子的一个重要预测因子^[14-15]。也有研究表明,大空间尺度上温度是森林土壤中微生物多样性最重要的调控因素^[16]。另有报道纬度也是影响土壤真菌多样性的重要因子^[17]。上述研究表明,在不同的地理尺度上,土壤微生物多样性变化的关键驱动因子会有所不同,即表现出一定的尺度依赖性^[1]。

白桦作为天然次生林生态系统演替过程的先锋树种,是温带落叶阔叶林的优势树种,对于维持区域生态平衡具有重要的意义。白桦是典型的外生菌根植物,据报道,与白桦共生的外生菌根真菌主要有红菇科(Russulaceae)、鹅膏菌科(Amanitaceae)、牛肝菌科(Boletaceae)、丝膜菌科(Cortinariaceae)和口蘑科(Tricholomataceae)等科及铆钉菇属(*Gomphidius*)、乳牛肝菌属(*Suillus*)、豆马勃属(*Pisolithus*)、牛肝菌属(*Boletus*)、丝膜菌属(*Cortinarius*)、丝盖伞属(*Inocybe*)、蜡壳耳属(*Sebacina*)、*Piloderma*、滑菇属(*Hebeloma*)、空团菌属(*Cenococcum*)、块菌属(*Tuber*)、地怀菌属(*Geopyxis*)和鹅膏菌属(*Amanita*)等属的真菌^[18-19]。上述报道主要是基于外生菌根形态学进行的鉴定,不仅工作量大,效率低,更重要的是仅通过对外生菌根的形态鉴定很难准确地反映出白桦外生菌根真菌多样性。为更全面的了解白桦外生菌根真菌群落结构,杨岳等采用高通量测序技术对内蒙古东部的赤峰市黑里河、赛罕乌拉以及内蒙古西部的贺兰山3个国家自然保护区的白桦根围外生菌根真菌群落组成进行了研究,结果表明,白桦具有较高的外生菌根真菌多样性^[20]。但其采样点较少,采样点的气候、植被梯度跨越较小。因此本研究在更大尺度范围内(东西跨越约2400km,南北跨越约1700km)开展了白桦外生菌根真菌的调查研究工作。样地内从东到西水、热和植被有显著的地带性分布,从气候温度带上来说,依次跨越了寒温带-中温带-暖温带;从湿润度来看,依次呈现出湿润-半湿润-半干旱的气候变化特征;植被也有相应的演替过程,跨越了森林-森林草原-草原的植被地带;这种地带性分布在群落演替和生物多样性保护研究中具有重要作用。研究表明,微生物群落结构比微生物多样性对环境因子的响应更敏感,且微生物稀有种相对于常见种对环境变化的响应更敏感^[14]。那么,外生菌根真菌在这种地带性分布的环境中是否有相应的变化?因此,本文拟解决以下两个主要科学问题:(1)跨气候带条件下白桦根围外生菌根真菌多样性及群落结构的特点是什么?(2)内蒙古白桦根围外生菌根真菌群落结构的主要影响因素是什么?

虽然不同气候带水热条件和植被存在显著差异,但是,外生菌根真菌主要是通过与宿主植物共生而存在,基于此,提出如下假设:相比较气候因素,土壤环境对白桦外生菌根真菌群落结构的影响更显著。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地跨越整个内蒙古自治区,从西到东分别选择内蒙古西部的贺兰山国家级自然保护区(HLS, 105°25′—105°28′E, 38°36′—38°40′N, 海拔 1965—2040 m)、乌拉山国家森林公园(WLS, 109°21′—109°24′E, 40°43′—40°48′N, 海拔 1739—1928 m)、内蒙古中部的呼和浩特大青山小井沟(XJG, 110°47′—110°49′E, 41°2′—41°8′N, 海拔 1715—1854 m)、内蒙古东部的赤峰市黄岗梁国家森林公园(HGL, 117°36′—117°38′E, 43°32′—43°35′N, 海拔 1501—1756 m)和呼伦贝尔市根河市大兴安岭森林监测站(GH, 121°29′—121°33′E, 50°54′—50°58′N, 海拔 848—853 m)作为采样点(图 1)。

1.2 样品采集

内蒙古从东到西共设 5 个采样点,各采样点随机设置 5 个 100 m×100 m 的重复样方,样方间隔 200 m,各样方内按 S 型随机布点,采集 10 棵健康白桦的根围土壤,共收集土样样品 250 份。采样时,先用铁锹除去表层枯枝落叶,沿着树的根部轻轻拽到根的末端,深度在 20—50 cm,收集根围土壤。将各采样点的同处理土样混合均匀,使用低温冰盒保存并迅速带回实验室。将土样过 2 mm 土壤筛,各处理的土样分成两份;一份用于高通量测序(置于-80℃保存),另一份用于土壤理化性质的检测(土样部分风干,部分冷冻)。

1.3 土壤理化性质测定

土壤理化性质的测定方法参照鲍士旦的方法进行^[21]。土壤全氮(total nitrogen, TN)测定采用半微量凯氏定氮法;土壤有机质(soil organic matter, SOM)含量测定采用重铬酸钾外加热法;土壤含水量(soil water content, SWC)测定采用烘干法;速效钾(Available potassium, AK)测定采用乙酸铵浸提-火焰光度法;有效磷(Available phosphorus, AP)测定采用分光光度计法;土壤 pH 值测定采用酸度计法(土水比 1:2.5)。

1.4 土壤真菌总 DNA 提取、PCR 扩增及测序

本实验选用长度约为 250bp 的真菌 ITS 基因的高度可变的 ITS1 区为目标片段,并选用真菌 ITS5F(5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3')和 ITS1R(5'-GCTGCGTTCTTC-ATCGATGC-3')为特异性引物。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派森诺生物科技股份有限公司完成。上机测序采用 Illumina Miseq 平台。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。对 OTU 进行分类单元名称指定时,参考 UNITE 数据库(Release 5.0, <https://unite.ut.ee/>)^[22]。对各样品的全部数据均一化处理后进行后续分析。

1.5 生物信息学分析

采用 QIIME 软件分析样品的 β 多样性。用 SPSS 22.0 软件进行外生菌根真菌丰度及土壤理化性质的 Pearson 相关性分析及显著性检验。利用 Canoco(version 4.5)软件完成土壤理化性质对外生菌根真菌群落组成差异的冗余分析(db-RDA)。运用 R 软件进行各种分析图的绘制与结果输出。

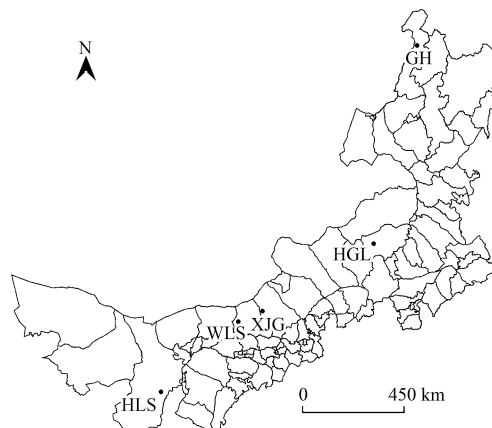


图 1 内蒙古自治区白桦根围土壤采样点分布图

Fig.1 Distribution of sampled *Betula platyphylla* in Inner Mongolia Autonomous Region

HLS: 贺兰山; WLS: 乌拉山; XJG: 小井沟; HGL: 黄岗梁; GH: 根河

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质分析

内蒙古 5 个样地的生态环境因子如表 1 所示。各样地的土壤有机质含量、pH 值、年平均温度和年平均降水量均有显著差异 ($P < 0.05$)。在内蒙古从西到东,土壤 pH 值有明显的变化趋势,由 HLS 的碱性 (pH 7.93) 逐渐过渡为根河的酸性 (pH 4.13)。土壤含水量、有机质含量和有效磷含量均为 GH 最高,分别为 32.08%、113.03g/kg 和 15.00mg/kg;HGL 最低,分别为 7.36%、46.03g/kg 和 3.87mg/kg。另外,总氮的变化范围为 1.93—3.87 g/kg,速效钾的变化范围为 0.19—0.39 g/kg,HLS、WLS、XJG 和 HGL 的土壤总氮和速效钾均有显著差异,而 GH 和 HLS 间无显著性差异。内蒙古从西到东,年平均降水量逐渐增加,由 HLS 的 267mm 逐渐增加到 GH 的 484mm;XJG 的年平均温度最高,为 2.70℃,越往东年平均温度越低,GH 最低,为 -4.18℃。

表 1 内蒙古 5 个样地生态环境因子分析 (平均值±标准误)

Table 1 Analysis of eco-environmental factors from five sites in Inner Mongolia (Mean±SE)

样地 Site	总氮 TN/ (g/kg)	速效钾 AK/ (g/kg)	有效磷 AP/ (mg/kg)	土壤含水量 SWC/%	pH	土壤有机质 SOM/ (g/kg)	年平均温度 MAT/℃	年平均降水量 MAP/mm
贺兰山	2.58±0.04c	0.28±0.01b	6.77±0.61bd	21.52±0.55b	7.93±0.01a	67.98±2.16d	1.04±0.06b	267±15.18d
乌拉山	3.05±0.10b	0.24±0.02c	9.33±2.45b	16.26±1.60c	7.37±0.03b	80.66±4.40c	2.62±0.08a	304±12.22c
小井沟	3.87±0.05a	0.39±0.02a	8.51±0.34b	15.50±1.49c	6.34±0.09c	93.61±1.30b	2.70±0.09a	312±10.82c
黄岗梁	1.93±0.03d	0.19±0.02d	3.87±0.85cd	7.36±1.18d	5.92±0.14d	46.03±4.72e	-0.47±0.11c	418±8.14b
根河	2.64±0.04c	0.27±0.00b	15.00±3.27a	32.08±0.50a	4.13±0.02e	113.03±0.97a	-4.18±0.10d	484±10.02a

TN:总氮 Total nitrogen;AK:速效钾 Available potassium;AP:有效磷 Available phosphorus;SWC:土壤含水量 Soil water content;SOM:土壤有机质 Soil organic matter;MAT:年平均温度 Mean average temperature;MAP:年平均降水量 Mean average precipitation;同一列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 白桦外生菌根真菌群落组成

内蒙古白桦根围土壤中共获得 261 个外生菌根真菌 OTUs,隶属于 2 门、4 纲、11 目、29 科、50 属 (表 2)。其中绝大部分为担子菌门 (Basidiomycota) 真菌,相对丰度占 93.5%;其余为子囊菌门 (Ascomycota) 真菌,相对丰度占 6.5%。在纲水平上,所有外生菌根真菌隶属于 4 个纲,其中伞菌纲 (Agaricomycetes) 真菌为绝对优势真菌,相对丰度为 93.5%,其次分别为盘菌纲 (Pezizomycetes, 3.7%)、座囊菌纲 (Dothideomycetes, 2.0%) 和 锤舌菌纲 (Leotiomycetes, 0.8%)。相对丰度较高的目为红菇目 (Russulales, 32.9%),其次为蜡壳耳目 (Sebacinales, 21.8%) 和伞菌目 (Agaricales, 21.1%)。科水平上,相对丰度较高的科为红菇科 (32.9%)、蜡壳耳科 (Sebacinaceae, 20.8%) 和丝膜菌科 (11.8%)。属水平上,红菇属 (*Russula*) 真菌相对丰度最高,为 32.1%;其次为蜡壳耳属 (*Sebacina*, 19.9%) 和丝膜菌属 (11.8%),另外,锁瑚菌属 (*Clavulina*, 3.91%)、棉革菌属 (*Tomentella*, 3.27%)、蜡伞属 (*Hygrophorus*, 2.73%)、丝盖伞属 (2.61%)、辐片包属 (*Hysterangium*, 2.57%)、*Piloderma* (2.55%)、空团菌属 (2.01%)、粉褶蕈属 (*Entoloma*, 1.91%)、粉孢牛肝菌属 (*Tylopilus*, 1.22%)、鹅膏菌属 (1.14%) 和革菌属 (*Thelephora*, 1.00%) 的相对丰度也都超过了 1.0%,为白桦根围土壤的优势外生菌根真菌。

2.3 白桦外生菌根真菌群落结构差异

内蒙古 5 个样地共检测到外生菌根真菌 OTUs 261 个 (图 2)。从西到东的样地 HLS、WLS、XJG、HGL 和 GH 的 OTUs 数量分别为 77、60、49、51、54 个,各地的特有 OTUs 数量分别为 65、44、34、44 和 47 个,各地的特有 OTUs 数量占各地所有 OTUs 数量的比例分别为 84.42%、73.33%、69.39%、86.27% 和 87.04%,表明内蒙古东部的 GH、HGL 和西部的 HLS 的特有 OTUs 比例高于中部的 XJG 和 WLS。5 个样地中没有检测到共有 OTUs。

图 3 表示属水平上的外生菌根真菌的相对丰度 (仅列出相对丰度前 20 个属)。5 个样地白桦外生菌根真菌群落结构差异的比较见表 2 和图 3。50 个外生菌根真菌属中,5 个样地的共有属仅有 3 个,分别为红菇属、

表 2 内蒙古白桦根围土壤优势外生菌根真菌分类

Table 2 The dominant ectomycorrhizal fungal classification of <i>Betula platyphylla</i> rhizosphere soils in Inner Mongolia									
优势门	优势纲	优势目	优势科	优势属	HLS	WLS	XJG	HGL	GH
Dominant phylum/(%)	Dominant class/(%)	Dominant order/(%)	Dominant family/(%)	Dominant genera/(%)					
担子菌门 Basidiomycota (89.14)	伞菌纲 Agaricomycetes (89.14)	红菇目	红菇科	红菇属	1.67c	7.90bc	12.77b	71.57 a	66.37a
		Russulales (32.05)	Russulaceae (32.05)	<i>Russula</i> (32.05a)					
		蜡壳耳目	蜡壳耳科	蜡壳耳属	38.73b	52.77a	5.47c	1.10c	1.53c
		Sebacinales (19.92)	Sebacinaceae (19.92)	<i>Sebacina</i> (19.92b)					
		伞菌目	丝膜菌科	丝膜菌属	0.50b	12.60 b	32.10a	3.47b	10.07b
		Agaricales (20.14)	Cortinariaceae (11.75)	<i>Cortinarius</i> (11.75c)					
			蜡伞科	蜡伞属	0.23bc	0.00bc	10.10a	0.00bc	3.33ac
			Hygrophoraceae (2.73)	<i>Hygrophorus</i> (2.73d)					
			丝盖伞科	丝盖伞属	1.80bcd	2.50ad	5.37a	3.37ac	0.00bd
			Inocybaceae (2.61)	<i>Inocybe</i> (2.61d)					
			粉褶菌科	粉褶菌属	9.53a	0.00a	0.00a	0.00a	0.00a
			Entolomataceae	<i>Entoloma</i> (1.91d)					
			鹅膏菌科	鹅膏菌属	0.00b	0.50b	1.13b	4.07a	0.00b
			Ananitaceae (1.14)	<i>Ananitia</i> (1.14d)					
		革菌目	革菌科	棉草菌属	10.27a	2.90ac	0.00bcd	2.57ad	0.63bcd
子囊菌门 Ascomycota (4.27)	盘菌纲 Pezizomycetes (2.26)	Thelephorales (6.78)	Thelephoraceae (6.78)	<i>Tomentella</i> (3.27d)					
				unidentified (2.51d)					
				革菌属					
				<i>Thelephora</i> (1.00d)					
		鸡油菌目	锁瑚菌科	锁瑚菌属	4.87a	0.00b	0.00c	0.13c	0.00c
		Cantharellales (3.91)	Clavulinaceae (3.91)	<i>Clavulina</i> (3.91d)					
		辐片包目	辐片包科	辐片包属	0.23b	0.73b	16.03a	0.00b	2.57b
		Hysterangiales (2.57)	Hysterangiaceae (2.57)	<i>Hysterangium</i> (2.57d)					
		阿太菌目	阿太菌科	Piloderma (2.55d)					
		Atheliales (2.55)	Atheliaceae (2.55)		0.60bd	0.00cd	0.00cd	2.60b	9.53a
		牛肝菌目	牛肝菌科	粉孢牛肝菌属					
		Boletales (1.22)	Boletaceae (1.22)	<i>Tylopilus</i> (1.22d)	4.43a	1.67a	0.00a	0.00a	0.00a
		盘菌目	unidentified (2.26)	unidentified (2.26d)					
		Pezizales (2.26)			11.30a	0.00a	0.00a	0.00a	0.00a
		散囊菌目	大团囊菌科	空团菌属					
所有属 All genera/%	座囊菌纲 Dothideomycetes (2.01)	Eurotiales (2.01)	Elaphomycetaceae (2.01)	<i>Genococcum</i> (2.01d)	0.00b	1.07b	0.33b	8.67a	0.00b
					92.17b	87.20c	96.13ab	97.53a	94.03ab

扩号中的数字表示其占所有外生菌根真菌的百分比。优势属后所标字母代表对样地内所有优势属的相对丰度的差异显著性检验,而各样地优势属后所标字母代表对该属在不同样地间的相对丰度的差异显著性检验

蜡壳耳属和丝膜菌属,这3个属也是白桦根围土壤相对丰度最高的3个属。HLS 相对丰度最高的3个属分别为蜡壳耳属(38.73%)、棉革菌属(10.27%)和粉褶菌属(9.53%),这3个属的相对丰度占该样地所有外生菌根真菌的58.53%。WLS 蜡壳耳属(52.77%)的相对丰度最高,其次分别为丝膜菌属(12.60%)和红菇属(7.90%),这3个属的相对丰度占该样地所有外生菌根真菌的73.27%。XJG 相对丰度最高的3个属分别为丝膜菌属(32.10%)、锁瑚菌属(16.03%)和辐片包属(12.83%),这3个属的相对丰度占该样地所有外生菌根真菌的60.96%。HGL 相对丰度最高的3个属分别为红菇属(71.57%)、空团菌属(8.67%)和鹅膏菌属(4.07%),这3个属的相对丰度占该样地所有外生菌根真菌的84.31%。GH 相对丰度最高的3个属分别为红菇属(66.37%)、丝膜菌属(10.07%)和 *Piloderma* (9.53%),这3个属的相对丰度占该样地所有外生菌根真菌的76.97%。某些属的相对丰度在该样地超过了50%,构成了该样地的绝对优势属,如 WLS 的蜡壳耳属(52.77%),HGL (71.57%) 和 GH(66.37%) 的红菇属。另外,红菇属、*Piloderma* 和空团菌属在东部地区(HGL 和/或 GH)的相对丰度更高;丝膜菌属、蜡伞属、锁瑚菌属和辐片包属在中部地区(XJG)的相对丰度更高;蜡壳耳属和革菌属在西部地区(HLS 和/或 WLS)的相对丰度更高。上述结果表明,5个样地在外生菌根真菌优势属的组成上存在显著差异,而且部分优势属在不同样地的相对丰度存在显著差异。

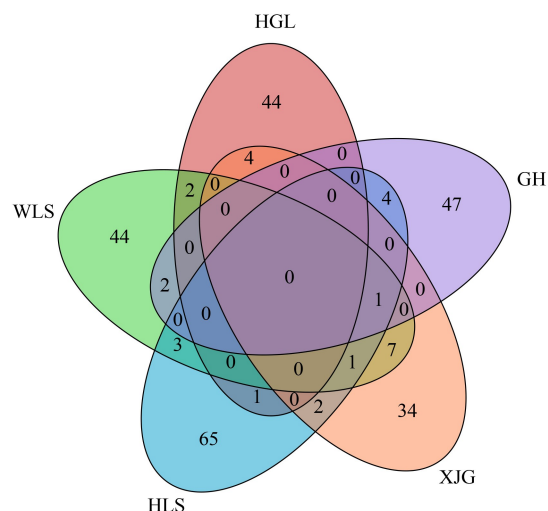


图2 内蒙古5个样地白桦根围外生菌根真菌 OTUs 数量

Fig.2 The OTUs number of *Betula platyphylla* rhizosphere soils from five sites in Inner Mongolia

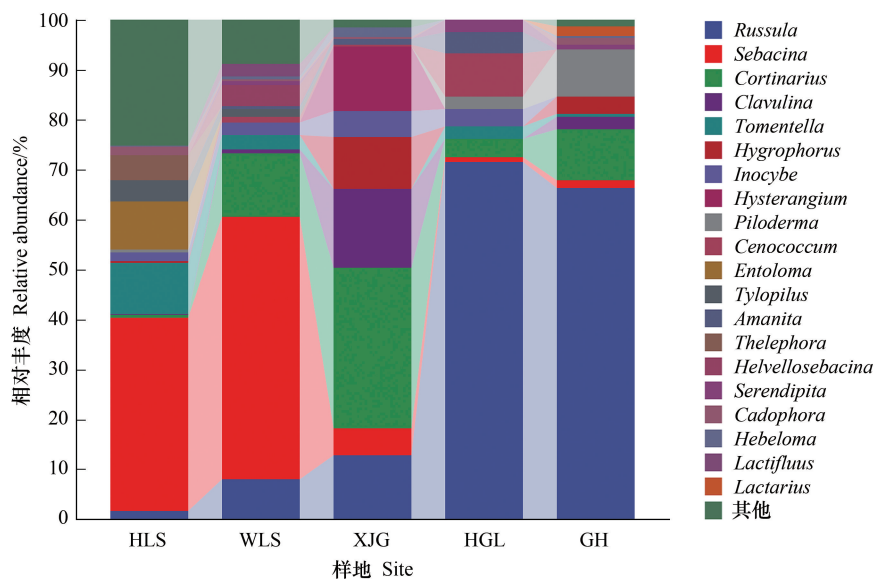


图3 内蒙古白桦根围土壤外生菌根真菌属水平的群落结构

Fig.3 The ectomycorrhizal fungal community structure of *Betula platyphylla* rhizosphere soils on generic level from five sites in Inner Mongolia

所有样地中,红菇属的相对丰度最高(32.05%),但在不同样地的相对丰度差异显著,在内蒙古东部的HGL 和 GH,其分布显著高于中部的XJG 和西部HLS、WLS;蜡壳耳属在内蒙古中部(WLS)和西部(HLS)的

相对丰度显著高于东部地区(HGL 和 GH);丝膜菌属在内蒙古中部(XJG)的相对丰度显著高于东、西部地区。

对 5 个样地的优势属的进一步分析发现,5 个样地的共有优势属的相对丰度占有优势属的 68.22%,表明 5 个样地的真菌群落结构有所差异。HLS、WLS、XJG、HGL 和 GH 各样地的优势属的相对丰度分别占有外生菌根真菌优势属的 19.73%、18.67%、20.58%、20.88%和 20.13%,说明虽然各样地白桦根围外生菌根真菌的组成有所差异,但各样地的优势外生菌根真菌的相对丰度差异较小。

为了进一步探究不同样地白桦根围外生菌根真菌群落标记物,找出组间具有显著差异的物种,以及显著影响组间差异性的物种或群落,基于 LEfSe(LDA Effect Size)分析方法,对样品组间菌群丰度差异特征进行了分析(图 4)。结果表明,5 个样地共有 15 个不同分类水平的外生菌根真菌存在显著性差异。其中,HGL 有 3 个差异指示种,分别为红菇属、红菇科和红菇目;HLS 有 4 个差异指示种,分别为革菌目(Thelephorales)、革菌科(Thelephoraceae)、盘菌目(Pezizales)和盘菌纲;WLS 有 3 个差异指示种,分别为蜡壳耳目、蜡壳耳科和蜡壳耳属;XJG 有 5 个差异指示种,分别为丝膜菌科、丝膜菌属、鸡油菌目(Cantharellales)、锁瑚菌科(Clavulinaceae)和锁瑚菌属。

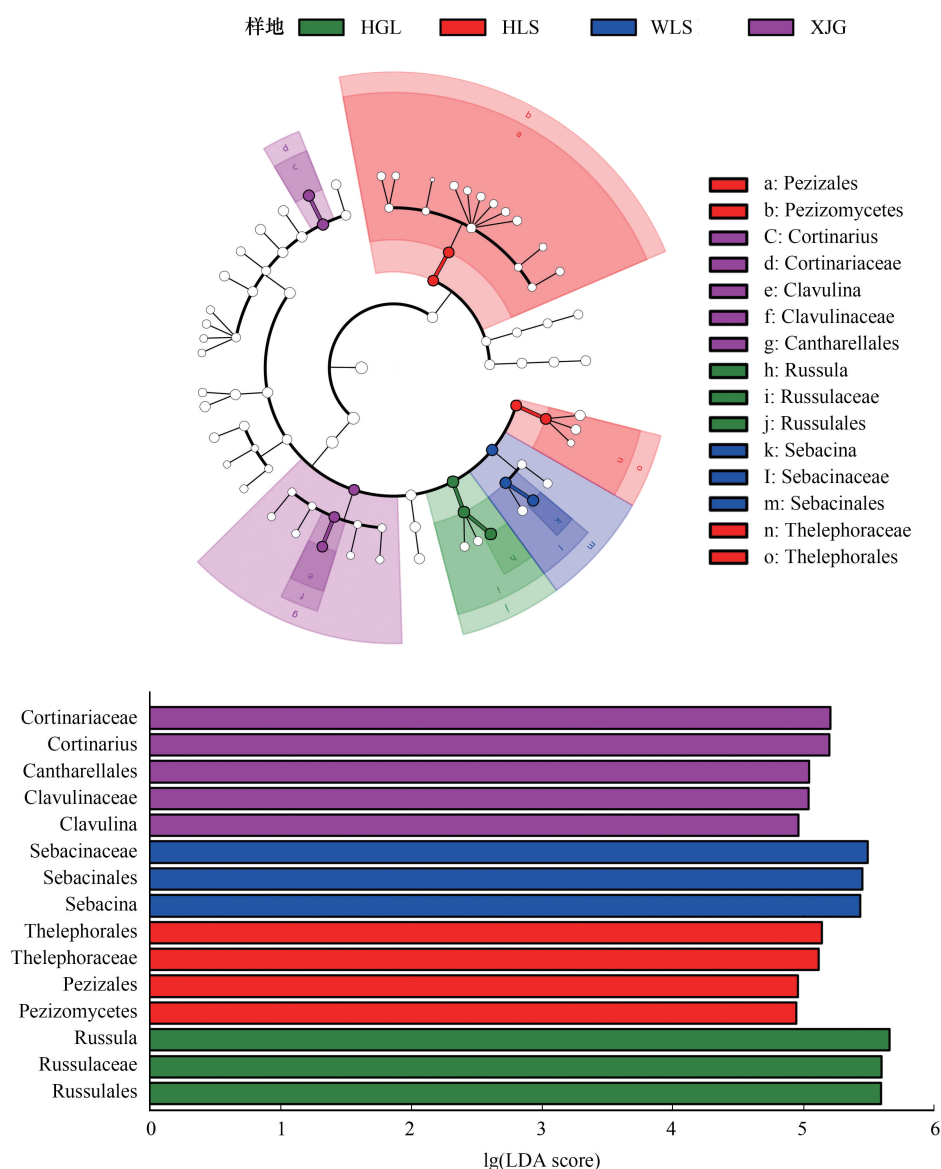


图 4 不同样地白桦根围外生菌根真菌 LEfSe 物种差异分析

Fig.4 LEfSe species difference analysis of *Betula platyphylla* ectomycorrhizal fungi from five sites

2.4 β 多样性分析

为了阐明 5 个样地白桦外生菌根真菌群落结构差异,进行了主成分分析(PCA),如图 5 所示。结果表明,除 WLS 样地外,其余 4 个样地的样品均聚类在同一象限,表明样品的重复性较好。同时,HGL 和 GH 样品存在交错,HLS 和 WLS 样品也存在交错,表明它们的外生菌根真菌群落组成差异较小。HLS、XJG 和 GH 的样品聚类距离较远,说明这 3 个样地的外生菌根真菌群落结构差异显著。在 PC1 维度上,属于内蒙古东部的 GH 和 HGL 的外生菌根真菌群落组成更接近,而属于内蒙古中西部的 XJG、WLS 和 HLS 的外生菌根真菌群落组成更接近,由于内蒙古东部和中西部在气候、地理和土壤等的组成上均有显著差异,说明外生菌根真菌群落受生态环境条件的显著影响。

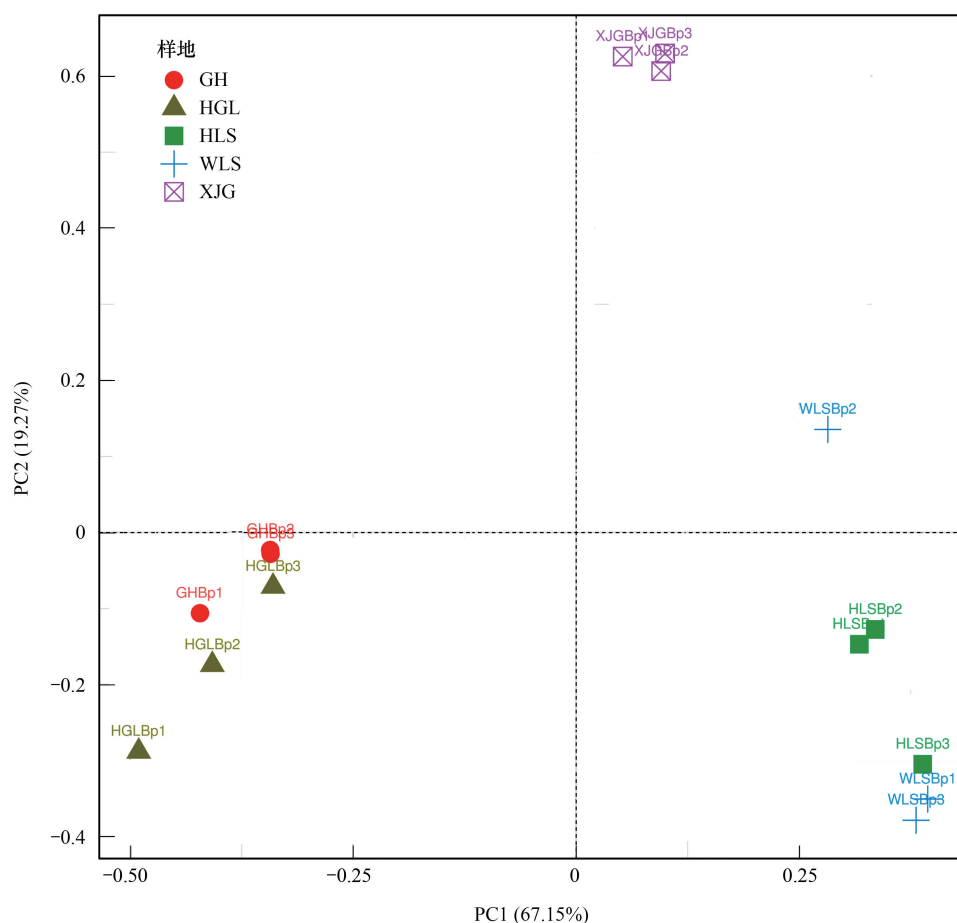


图 5 内蒙古白桦根围土壤外生菌根真菌群落主成分分析(PCA)

Fig.5 PCA analysis of *Betula platyphylla* root-associated ECM fungal OTUs in Inner Mongolia

2.5 土壤理化性质对白桦外生菌根真菌群落结构的影响

采用 RDA 法和 Pearson 相关性分析法分析了土壤理化性质对白桦外生菌根真菌多样性及群落结构的影响(表 3,表 4,表 5,图 6)。结果表明,所有因子共解释了外生菌根真菌群落变异的 88.9%(表 3),其中 pH 值、总氮、土壤含水量和速效钾对外生菌根真菌的分布均有极显著影响,pH 值对外生菌根真菌多样性及群落结构变化的解释度最高,为 34.3%,其次为总氮、土壤含水量和速效钾,解释度分别为 25.1%、16.8%和 5.4%。

土壤理化性质对白桦外生菌根真菌优势属的影响的分析表明(表 4),土壤 pH 值与年平均温度呈极显著正相关,与年平均降水量呈极显著负相关,与有效磷和有机质含量呈显著负相关(表 5);与相对丰度最高的红菇属和 *Piloderma* 呈极显著负相关,与蜡壳耳属和一个未识别属的相对丰度呈极显著正相关;与粉孢牛肝菌属和革菌属呈显著正相关。总氮和速效钾呈极显著正相关(表 5),且二者均与丝膜菌属、锁瑚菌属、辐片包属、

蜡伞属呈极显著或显著正相关,与空团菌属呈显著负相关。土壤含水量与土壤有机质和有效磷呈极显著正相关,与年平均温度呈显著负相关;与 *Piloderma* 呈极显著正相关,与丝盖伞属、空团菌属和鹅膏菌属呈极显著或显著负相关。

表 3 生态环境因子对内蒙古白桦外生菌根真菌群落组成的 db-RDA 分析

Table 3 Results for db-RDA testing effects of eco-environmental factors on the composition of ectomycorrhizal fungal communities

土壤理化性质 Soil physical and chemical properties	差异解释度/% Variance explained/%	<i>P</i>	土壤理化性质 Soil physical and chemical properties	差异解释度/% Variance explained/%	<i>P</i>
pH	34.3	0.002	MAT	2.5	0.184
TN	25.1	0.002	SOM	2.2	0.29
SWC	16.8	0.004	MAP	1.7	0.44
AK	5.4	0.004	AP	0.9	0.774

表 4 内蒙古白桦外生菌根真菌属水平群落结构与生态环境因子的相关性分析

Table 4 Correlation analysis between eco-environmental factors and ectomycorrhizal fungal community on generic level of *Betula platyphylla* in Inner Mongolia

优势属 Dominant genus	TN	AK	AP	SWC	pH	SOM	MAT	MAP
红菇属 <i>Russula</i>	-0.610 *	-0.495	0.094	0.048	-0.812 **	-0.045	-0.787 **	0.927 **
蜡壳耳属 <i>Sebacina</i>	0.105	-0.142	-0.099	0.008	0.768 **	-0.147	0.540 *	-0.701 **
丝膜菌属 <i>Cortinarius</i>	0.790 **	0.668 **	0.178	-0.096	-0.116	0.447	0.340	0.132
锁瑚菌属 <i>Clavulina</i>	0.718 **	0.784 **	0.111	-0.061	-0.108	0.367	0.312	-0.125
棉革菌属 <i>Tomentella</i>	-0.246	-0.086	-0.317	0.042	0.465	-0.307	0.132	-0.429
蜡伞属 <i>Hygrophorus</i>	0.579 *	0.613 *	0.189	0.006	-0.186	0.367	0.116	-0.042
丝盖伞属 <i>Inocybe</i>	0.362	0.304	-0.315	-0.572 *	0.248	-0.242	0.571 *	-0.323
辐片包属 <i>Hysterangium</i>	0.819 **	0.841 **	-0.023	-0.214	0.002	0.288	0.458	-0.281
<i>Piloderma</i>	-0.339	-0.168	0.675 **	0.652 **	-0.849 **	0.506	-0.925 **	0.851 **
unidentified1	-0.081	-0.127	-0.103	0.112	0.747 **	-0.257	0.354	-0.637 *
unidentified2	-0.103	-0.001	-0.099	0.117	0.337	-0.161	0.071	-0.263
空团菌属 <i>Cenococcum</i>	-0.643 **	-0.619 *	-0.545 *	-0.681 **	-0.118	-0.725 **	-0.087	0.332
粉褶蕈属 <i>Entoloma</i>	-0.089	0.061	-0.135	0.089	0.349	-0.128	0.078	-0.316
粉孢牛肝菌属 <i>Tylopilus</i>	-0.062	0.001	-0.182	0.062	0.530 *	-0.185	0.216	-0.510
鹅膏菌属 <i>Amanita</i>	-0.412	-0.336	-0.573 *	-0.688 **	-0.116	-0.576 *	0.018	0.236
革菌属 <i>Thelephora</i>	-0.200	0.055	-0.265	0.168	0.601 *	-0.290	0.134	-0.548 *

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

表 5 生态环境因子间的 Pearson 相关性分析

Table 5 Pearson correlation coefficients between eco-environmental factors

生态环境因子 Eco-environmental factors	TN	AK	AP	SWC	pH	SOM	MAT	MAP
TN	1.00							
AK	0.863 **	1.00						
AP	0.277	0.218	1.00					
SWC	0.090	0.217	0.808 **	1.00				
pH	0.153	0.030	-0.548 *	-0.421	1.00			
SOM	0.572 *	0.566 *	0.853 **	0.788 **	-0.514 *	1.00		
MAT	0.538 *	0.314	-0.493	-0.607 *	0.824 **	-0.332	1.00	
MAP	-0.445	-0.350	0.431	0.312	-0.940 **	0.269	-0.881 **	1.00

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

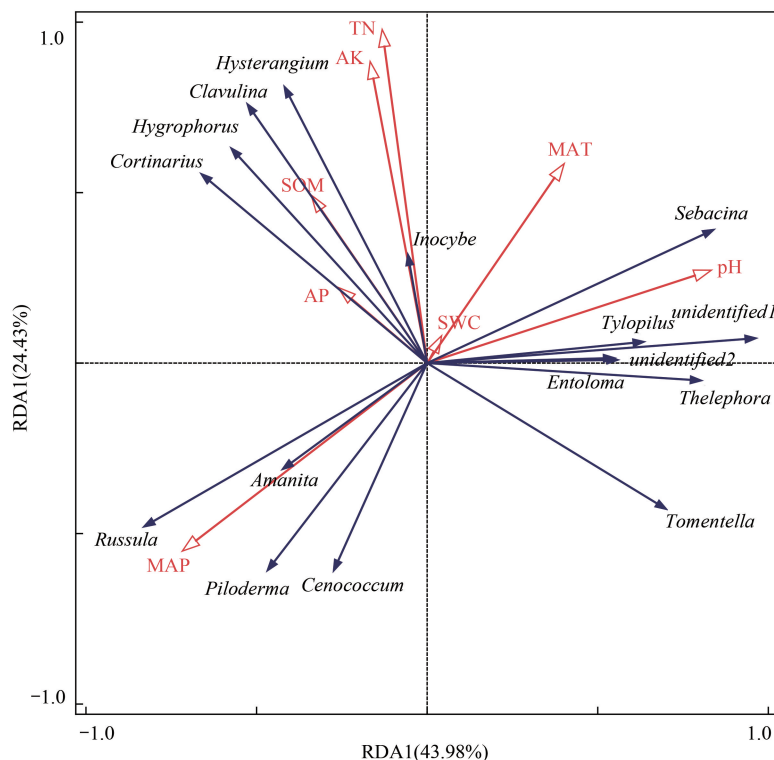


图6 白桦外生菌根真菌群落结构(属水平)与生态环境因子的冗余分析(RDA)

Fig.6 RDA analysis between eo - environmental factors and ectomycorrhizal fungal community structure on generic level of *Betula platyphylla*

3 讨论

3.1 内蒙古白桦根围土壤外生菌根真菌群落结构

内蒙古白桦根围土壤中共获得 261 个外生菌根真菌 OTUs, 隶属于 2 门、4 纲、11 目、29 科、50 属, 表明白桦根围有相当丰富的外生菌根真菌群落, 这与我们提出的假设相符。外生菌根真菌中, 绝大部分为担子菌门 (Basidiomycota) 真菌, 相对丰度占 93.5%; 其余为子囊菌门 (Ascomycota) 真菌, 相对丰度占 6.5%。子囊菌门和担子菌门真菌是土壤中的主要分解群落^[23-24], 担子菌门真菌营腐生或寄生, 分解木质纤维素的能力较强^[24-25]。研究表明, 一些担子菌门外生菌根真菌可利用氧化酶将叶片凋落物中的有机养分无机化, 进而将养分转化为植物可利用的形式^[6, 26-27]; 还有些外生菌根真菌可以产生胞外酶, 例如纤维素酶、半纤维素酶和多酚氧化酶, 促进植物凋落物成分的降解^[28-29]。子囊菌门真菌大多为腐生菌, 可以分解难降解性有机质, 如木质素和角质素, 在森林生态系统养分循环中起着重要作用^[30]。土壤中的腐生微生物分解林下植被凋落物为土壤提供了养分, 这些养分又为真菌的生长繁殖提供了营养, 营养元素在真菌与林下植被之间形成循环。研究表明土壤生物多样性与多种生态系统功能(养分循环、分解、植物生产, 以及降低潜在致病性等)表现出显著的正相关关系^[31]。因此, 白桦根围丰富的外生菌根真菌群落在维持森林生态系统稳定和养分循环中发挥着重要作用。

白桦为典型的外生菌根真菌依赖型树种, 其外生菌根真菌类群丰富多样。从白桦根围土壤中共鉴定到 50 个外生菌根真菌属, 相对丰度 $\geq 1\%$ 的属有 16 个, 其中 15 个属的真菌均有报道可与白桦形成外生菌根^[18-19], 而对于 *Hysterangium*, 其他学者也在白桦林下土壤中检测到了该属真菌的 OTU^[20], 但其是否可与白桦形成外生菌根或在白桦林下形成子实体还需要进一步的调查。杨岳对内蒙古白桦根围外生菌根真菌的研

究表明,白桦根围优势外生菌根真菌有 11 个属,其中红菇属是白桦的绝对优势真菌^[20],与本研究结果一致;其报道的优势属蜡壳耳属、丝膜菌属、锁瑚菌属、革菌属、蜡伞属、丝盖伞属和 *Piloderma* 也是本研究中的优势属。而对于其报道的另外 2 个优势属乳菇属 (*Lactarius*) 和阿太菌属 (*Amphinema*),本研究中也检测到了这 2 个属的 OTU,但并不是优势属。而本研究中的优势属粉褶蕈属、鹅膏菌属、革菌属、辐片包属、粉孢牛肝菌属和空团菌属并不是杨岳等报道的优势属。同样是对内蒙古白桦根围土壤外生菌根真菌群落结构的分析,结果并不完全相同,出现这种情况的原因可能是由于两项研究的采样地并不完全一致,本研究样地除了包括与杨岳等采样地相同的中温带和暖温带地区(半湿润和半干旱气候区),还包括寒温带地区(湿润气候区);另外即使是在相同的气候区所采的土壤样品,由于具体的采样点不同、所选的宿主个体不同、采样时间不同、降水量不同、伴生灌木不同,这些因素均会影响土壤微生物的群落结构。因此,尽管大部分的优势属一致,但也有部分属不同,这也符合微生物群落通过遗传来维持其组成的稳定性、通过演替而适应外界环境的自然规律。值得注意的是,本研究与杨岳等通过对白桦根围土壤的高通量测序的研究均表明,红菇属是白桦的绝对优势真菌,白淑兰等对白桦林下子实体的调查也认为,红菇科和丝膜菌科真菌是白桦的主要共生真菌^[18];而樊永军和闫伟在对内蒙古白桦外生菌根的形态鉴定中并未发现红菇属真菌^[19]。这与 Gardes 等的研究结果相似,他们认为一些常见的子实体有时形成菌根较少,而一些常形成菌根的物种有时又很少形成子实体^[32]。原因可能是某些外生菌根真菌从植物宿主中获取碳水化合物特别有效,仅需定殖少量根即可形成大量子实体;也有可能是从植物到真菌菌丝体的碳转移效率较低,它们可能会优先将资源分配给营养生长而不是有性繁殖,因此无法产生大量的子实体^[32]。

本研究中 5 个样地的共有属仅有 3 个,分别为红菇属、蜡壳耳属和丝膜菌属,这 3 个属也是内蒙古地区白桦根围土壤中相对丰度最高的 3 个属,3 个属的丰度之和占有优势外生菌根真菌的 63.72%。5 个样地东西相距约 2000km,在气候、地理、土壤等方面均有显著差异,说明这 3 个属的真菌生境适应性广。这与其他研究者的结论一致,他们认为红菇属和丝膜菌属真菌广泛分布在温带地区,能和多种乔木或灌木共生^[33—34],是白桦的优势外生菌根真菌^[20],甚至有报道说这 2 个属的相对丰度呈线性相关^[35]。研究表明,丝膜菌属真菌可分泌大量的过氧化物酶^[36],在降解白桦林下枯枝落叶时可能发挥了重要作用。据报道,蜡壳耳属也广泛分布在各种森林生态系统中,几乎没有宿主特异性^[37]。研究表明,空团菌属真菌生境范围非常广泛,没有明显的宿主特异性,被认为是全球森林生态系统中的优势菌,而且在恶劣条件下常为优势菌根真菌^[38]。本研究中空团菌属也是白桦的优势外生菌根真菌,在 HGL 样地的相对丰度显著高于其它 4 个样地,而 HGL 样地的土壤含水量显著低于其它 4 个样地,分析结果也表明空团菌属的相对丰度与土壤含水量呈极显著负相关(表 4)。空团菌属在干旱条件下能成为优势菌的原因可能是由于该属真菌与宿主植物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,同时可以减少干旱对宿主植物的影响^[39]。

本研究中,白桦根围外生菌根真菌群落结构随采样地的不同而出现动态变化,5 个采样点在外生菌根真菌优势属的组成上存在显著差异,表明 5 个样地的真菌群落结构有所差异,而且部分优势属的相对丰度在不同样地间存在显著差异(表 2),白桦的 3 个绝对优势外生菌根真菌属中,蜡壳耳属真菌是内蒙古西部(HLS 和 WLS)的优势菌,丝膜菌属真菌是内蒙古中部(XJG)的优势菌,而内蒙古东部(HGL 和 GH)的优势菌则为红菇属。另外有些属仅出现在某一样地,如粉褶蕈属仅出现在 HLS,辐片包属仅出现在 XJG,而粉孢牛肝菌属仅在 HLS 和 WLS 出现。上述研究结果与我们提出的假设一致,不同采样点的优势外生菌根真菌有所不同,其他学者也认为特定环境中有一群相对丰度较高的真菌^[11]。这是由于本研究中的 5 个样点在地理距离上有较大跨越,各地的生态环境因子差异显著,而大量研究均表明外生菌根真菌群落结构受多种环境因素的共同影响^[1—3]。另外,也和不同样地外生菌根真菌所处的微环境不同有关,本研究中采样地的建群种虽然都是白桦,但由于林下伴生灌木及草本不同,外生菌根真菌可利用的凋落物资源的复杂程度不同^[40],导致其群落结构有一定差异。

3.2 白桦根围外生菌根真菌群落结构的驱动因素

土壤微生物群落是一个动态变化的自组织系统,其群落结构和多样性受多种环境因素的共同影响,如植被因素、气候因素、环境因素和土壤因素等。本研究中,所有因子共解释了外生菌根真菌群落变异的 88.9%,其中 pH 值、总氮、土壤含水量和速效钾对外生菌根真菌的分布均有极显著影响,pH 值对外生菌根真菌多样性及群落结构变化的解释度最高,其次为总氮、土壤含水量和速效钾,表明土壤因子在形成外生菌根真菌群落结构中发挥了重要作用,也印证了我们提出的假设。

研究表明,在全球范围内 pH 值是影响土壤微生物多样性的重要因素^[14-15,17,26,31]。本研究在较大尺度范围内对白桦根围外生菌根真菌群落结构的分析也支持了上述结论。内蒙古东西跨越约 2400km,样地内土壤 pH 值有明显的变化趋势,由最西部的 HLS 的碱性土壤(pH = 7.93)逐渐过渡为根河的酸性土壤(pH = 4.13)。外生菌根真菌群落对 pH 的变化也表现出了相应的响应,相对丰度最高的红菇属和优势真菌 *Piloderma* 均与 pH 呈极显著负相关,相对丰度其次的蜡壳耳属和优势真菌粉孢牛肝菌属、革菌属与 pH 呈极显著或显著正相关。另外,土壤 pH 值与年平均温度呈极显著正相关,与年平均降水量、有效磷、土壤有机质含量呈极显著或显著负相关。研究表明,这些因子均对外生菌根真菌群落结构有影响^[41]。本研究中,pH 对外生菌根真菌的物种多样性及丰富度有显著影响,这可能是由于外生菌根真菌在与宿主共生过程中产生了大量的有机酸,降低了土壤 pH 值,改变了环境因素(如养分有效性、有机碳)和林下植被结构,进而影响了外生菌根真菌群落结构^[42]。

大量研究表明,土壤氮含量对外生菌根真菌群落结构产生显著影响^[43],本研究结果也支持了上述结论,土壤氮含量是影响白桦外生菌根真菌群落结构的重要因子,与相对丰度最高的红菇属的相对丰度呈显著负相关。研究表明,红菇属对土壤氮水平高度敏感^[44],与本研究结果一致。土壤氮含量可能是通过影响地上植被的多样性和优势度进而对土壤微生物群落结构产生影响^[43]。在全球范围内土壤含水量是影响土壤微生物丰度的另一个重要因素^[17,26,31]。空团菌属被认为是干旱条件下森林生态系统的主要外生菌根真菌^[45],本研究结果也充分证明了这一观点,5 个样地中 HGL 的土壤含水量最低,而该样地内空团菌属的相对丰度显著高于其它 4 个样地。本研究样地在经度上有较大跨越,各采样点的土壤水分条件差异显著,因此各采样点的外生菌根真菌的群落组成有显著差异。土壤含水量可能通过影响土壤中的各类化学过程和生物过程,进而影响土壤水中的化学离子含量,从而对土壤的 pH 值产生影响。

在大空间尺度上温度是森林土壤中微生物多样性最重要的调控因素^[16]。研究表明,年均温和年降水量是外生菌根真菌群落的重要驱动因子^[41]。而本研究中,虽然年均温和年降水量在 5 个样地间均有显著差异,但对外生菌根真菌群落结构并没有显著影响。可能的原因是,采样时间均为夏季,是一年中温度最高的季节,而几个采样点的年降水量也主要集中在这个季节,因此适宜的温度和充足的降水量并没有形成微生物生长繁殖的制约因素。这也与其他研究者的结论相符,即在不同的地理尺度上,土壤微生物多样性变化的关键驱动因子有所不同,即表现出一定的尺度依赖性^[1-3]。

本研究中,基于 RDA 和 SPSS 相关性分析,土壤因子对外生菌根真菌群落结构有显著影响。近年来,环境因子对外生菌根真菌群落结构的影响有大量的报道^[31,34,44]。众所周知,常见的真菌类群在适宜的土壤养分、含水量条件下生长良好^[46],如某些真菌的相对丰度随 pH 值的增加而降低,而有些则呈现相反的趋势^[15];相似地,某些真菌类群随营养物质的增加而增加,而有些则受到了抑制^[30,44]。这些结果表明,不同的真菌类群常有不同的生态位。总之,本研究结果表明生态环境因子对外生菌根真菌群落结构有显著影响。大部分的外生菌根真菌与生态环境因子有显著相关性,体现了真菌可以作为森林状态和环境条件的地下指示物种的价值^[47],同时也说明了外生菌根真菌的生态特异性。因此,确定菌根真菌的全球分布特征并确定控制这种分布的因素是了解森林生态系统目前和未来功能的必要条件^[26]。

4 结论

内蒙古白桦根围土壤外生菌根真菌隶属于 2 门、4 纲、11 目、29 科、50 属,绝大部分为担子菌门真菌(相对

丰度 93.5%), 子囊菌门占 6.5%。红菇属、蜡壳耳属和丝膜菌属是白桦的优势外生菌根真菌,也是 5 个样地仅有的 3 个共有属。外生菌根真菌群落结构受土壤理化性质的显著影响,其中 pH 值、总氮、土壤含水量和速效钾对外生菌根真菌的分布均有极显著影响。大部分的外生菌根真菌属与土壤理化性质有显著相关性,体现了外生菌根真菌可以作为生态环境条件的地下指示物种的潜在价值。研究结果有助于揭示跨气候带土壤微生物群落演替对环境条件变化的响应机制,为了解森林生态系统中土壤微生物群落构建特征及预测未来环境变化的影响提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Tedersoo L, Bahram M, Põlme 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, De Kesel A, 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.
- [2] Crowther T W, Van Den Hoogen J, Wan J, Mayes M A, Keiser A D, Mo L, Averill C, Maynard D S. The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 2019, 365(6455): eaav0550.
- [3] Jansson J K, Hofmockel K S. Soil microbiomes and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(1): 35-46.
- [4] Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, Sa T, Singh B K. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607-621.
- [5] Garcia K, Doidy J, Zimmermann S D, Wipf D, Courty P E. Take a trip through the plant and fungal transportome of mycorrhiza. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(11): 937-950.
- [6] Shah F, Nicolás C, Bentzer J, Ellström M, Smits M, Rineau F, Canbäck B, Floudas D, Carleer R, Lackner G, Braesel J, Hoffmeister D, Henrissat B, Ahrén D, Johansson T, Hibbett D S, Martin F, Persson P, Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi decompose soil organic matter using oxidative mechanisms adapted from saprotrophic ancestors. *New Phytologist*, 2016, 209(4): 1705-1719.
- [7] Phillips R P, Brzostek E, Midgley M G. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 41-51.
- [8] Sa G, Yao J, Deng C, Liu J, Zhang Y A, Zhu Z M, Zhang Y H, Ma X J, Zhao R, Lin S Z, Lu C F, Polle A, Chen S L. Amelioration of nitrate uptake under salt stress by ectomycorrhiza with and without a Hartig net. *New Phytologist*, 2019, 222(4): 1951-1964.
- [9] Terrer C, Vicca S, Hungate B A, Phillips R P, Prentice I C. Mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect. *Science*, 2016, 353(6294): 72-74.
- [10] Averill C, Turner B L, Finzi A C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, 2014, 505(7484): 543-545.
- [11] Fitzpatrick C R, Salas-González I, Conway J M, Finkel O M, Gilbert S, Russ D, Teixeira P J P L, Dangel J L. The plant microbiome: from ecology to reductionism and beyond. *Annual Review of Microbiology*, 2020, 74: 81-100.
- [12] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, Jeffries T C, Gaitan J J, Encinar D, Berdugo M, Campbell C D, Singh B K. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 2016, 7: 10541.
- [13] Bardgett R D, Van Der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 2014, 515(7528): 505-511.
- [14] Zhou Z H, Wang C K, Luo Y Q. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 3072.
- [15] Wang J T, Zheng Y M, Hu H W, Zhang L M, Li J, He J Z. Soil pH determines the alpha diversity but not beta diversity of soil fungal community along altitude in a typical Tibetan forest ecosystem. *Journal of Soils and Sediments*, 2015, 15(5): 1224-1232.
- [16] Zhou J Z, Deng Y, Shen L N, Wen C Q, Yan Q Y, Ning D L, Qin Y J, Xue K, Wu L Y, He Z L, Voordeckers J W, Van Nostrand J D, Buzzard V, Michaelis S T, Enquist B J, Weiser M D, Kaspari M, Waide R, Yang Y F, Brown J H. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nature Communications*, 2016, 7: 12083.
- [17] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, Anderson J L, Soudzilovskaia N A, Bodegom P M, Bengtsson-Palme J, Anslan S, Coelho L P, Harend H, Huerta-Cepas J, Medema M H, Maltz M R, Munda S, Olsson P A, Pent M, Põlme S, Sunagawa S, Ryberg M, Tedersoo L, Bork P. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, 2018, 560(7717): 233-237.
- [18] 白淑兰, 刘勇, 周晶, 董智, 樊荣. 大青山外生菌根真菌资源与生态研究. *生态学报*, 2006, 26(3): 837-841.
- [19] 樊永军, 闫伟. 内蒙古地区白桦外生菌根形态类型及分子鉴定. *西北植物学报*, 2013, 33(11): 2209-2215.
- [20] 杨岳, 闫伟, 魏杰. 内蒙古地区白桦根围土壤外生菌根真菌群落结构. *菌物学报*, 2018, 37(3): 294-304.
- [21] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000: 30-109.
- [22] Kõljalg U, Larsson K H, Abarenkov K, Nilsson R H, Alexander I J, Eberhardt U, Erland S, Høiland K, Kjoller R, Larsson E, Pennanen T, Sen R, Taylor A F S, Tedersoo L, Vrålstad T. UNITE: a database providing web-based methods for the molecular identification of ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 2005, 166(3): 1063-1068.

- [23] Ma A Z, Zhuang X L, Wu J M, Cui M M, Lv D, Liu C Z, Zhuang G Q. Ascomycota members dominate fungal communities during straw residue decomposition in arable soil. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66146.
- [24] Yelle D J, Ralph J, Lu F C, Hammel K E. Evidence for cleavage of lignin by a brown rot basidiomycete. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(7): 1844-1849.
- [25] Tang Y S, Wang L, Jia J W, Fu X H, Le Y Q, Chen X Z, Sun Y. Response of soil microbial community in Jiuduansha Wetland to different successional stages and its implications for soil microbial respiration and carbon turnover. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(3): 638-646.
- [26] Steidinger B S, Crowther T W, Liang J, Van Nuland M E, Werner G D A, Reich P B, Nabuurs G J, De-Miguel S, Zhou M, Picard N, Herault B, Zhao X, Zhang C, Routh D, Peay K G, GFBI consortium. Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. *Nature*, 2019, 569(7756): 404-408.
- [27] Cheeke T E, Phillips R P, Brzostek E R, Rosling A, Bever J D, Fransson P. Dominant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function. *New Phytologist*, 2017, 214(1): 432-442.
- [28] Read D J, Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytologist*, 2003, 157(3): 475-492.
- [29] Shah F, Rineau F, Canbäck B, Johansson T, Tunlid A. The molecular components of the extracellular protein-degradation pathways of the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *New Phytologist*, 2013, 200(3): 875-887.
- [30] Paungfoo-Lonhienne C, Yeoh Y K, Kasinadhuni N R P, Lonhienne T G A, Robinson N, Hugenholtz P, Ragan M A, Schmidt S. Nitrogen fertilizer dose alters fungal communities in sugarcane soil and rhizosphere. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8678.
- [31] Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Trivedi C, Eldridge D J, Abades S, Alfaro F D, Bastida F, Berhe A A, Cutler N A, Gallardo A, García-Velázquez L, Hart S C, Hayes P E, He J Z, Hseu Z Y, Hu H W, Kirchmair M, Neuhauser S, Pérez C A, Reed S C, Santos F, Sullivan B W, Trivedi P, Wang J T, Weber-Grullon L, Williams M A, Singh B K. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(2): 210-220.
- [32] Gardes M, Bruns T D. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. *Canadian Journal of Botany*, 1996, 74(10): 1572-1583.
- [33] Jang S K, Kim S W. Relationship between higher fungi distribution and climatic factors in Naejangsan National Park. *The Korean Journal of Mycology*, 2012, 40(1): 19-38.
- [34] LeDuc S D, Lilleskov E A, Horton T R, Rothstein D E. Ectomycorrhizal fungal succession coincides with shifts in organic nitrogen availability and canopy closure in post-wildfire jack pine forests. *Oecologia*, 2013, 172(1): 257-269.
- [35] Xing P J, Xu Y, Gao T T, Li G L, Zhou J J, Xie M L, Ji R Q. The community composition variation of Russulaceae associated with the *Quercus mongolica* forest during the growing season at Wudalianchi City, China. *PeerJ*, 2020, 8: e8527.
- [36] Bödeker I T M, Clemmensen K E, De Boer W, Martin F, Olson Å, Lindahl B D. Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist*, 2014, 203(1): 245-256.
- [37] Oberwinkler F, Riess K, Bauer R, Selosse M A, Weiß M, Garnica S, Zuccaro A. Enigmatic sebacinales. *Mycological Progress*, 2013, 12(1): 1-27.
- [38] Obase K, Douhan G W, Matsuda Y, Smith M E. Revisiting phylogenetic diversity and cryptic species of *Cenococcum geophilum* sensu lato. *Mycorrhiza*, 2016, 26(6): 529-540.
- [39] Jany J L, Martin F, Garbaye J. Respiration activity of ectomycorrhizas from *Cenococcum geophilum* and *Lactarius* sp. In relation to soil water potential in five beech forests. *Plant and Soil*, 2003, 255(2): 487-494.
- [40] Urbanová M, Šnajdr J, Baldrian P. Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 84: 53-64.
- [41] Miyamoto Y, Sakai A, Hattori M, Nara K. Strong effect of climate on ectomycorrhizal fungal composition: evidence from range overlap between two mountains. *The ISME Journal*, 2015, 9(8): 1870-1879.
- [42] Van Breemen N, Finlay R, Lundström U, Jongmans A G, Giesler R, Olsson M. Mycorrhizal weathering: a true case of mineral plant nutrition? *Biogeochemistry*, 2000, 49(1): 53-67.
- [43] Hedwall P O, Gruffman L, Ishida T, From F, Lundmark T, Näsholm T, Nordin A. Interplay between N-form and N-dose influences ecosystem effects of n addition to boreal forest. *Plant and Soil*, 2018, 423(1/2): 385-395.
- [44] Avis P G, McLaughlin D J, Dentinger B C, Reich P B. Long-term increase in nitrogen supply alters above-and below-ground ectomycorrhizal communities and increases the dominance of *Russula* spp. in a temperate oak savanna. *New Phytologist*, 2003, 160(1): 239-253.
- [45] Azul A M, Sousa J P, Agerer R, Martín M P, Freitas H. Land use practices and ectomycorrhizal fungal communities from oak woodlands dominated by *Quercus suber* L. considering drought scenarios. *Mycorrhiza*, 2010, 20(2): 73-88.
- [46] Guo J J, Ling N, Chen Z J, Xue C, Li L, Liu L S, Gao L M, Wang M, Ruan J Y, Guo S W, Vandenkoornhuyse P, Shen Q R. Soil fungal assemblage complexity is dependent on soil fertility and dominated by deterministic processes. *New Phytologist*, 2020, 226(1): 232-243.
- [47] Suz L M, Barsoum N, Benham S, Dietrich H P, Fetzer K D, Fischer R, García P, Gehrman J, Kristöfel F, Manninger M, Neagu S, Nicolas M, Oldenburger J, Raspe S, Sánchez G, Schröck H W, Schubert A, Verheyen K, Verstraeten A, Bidartondo M I. Environmental drivers of ectomycorrhizal communities in Europe's temperate oak forests. *Molecular Ecology*, 2014, 23(22): 5628-5644.