

DOI: 10.20103/j.stxb.202403230595

王韵, 自海云, 李孝刚. 中国东西部杨树人工林外生菌根形态及其分布特征. 生态学报, 2024, 44(21): 9874-9883.

Wang Y, Zi H Y, Li X G. Ectomycorrhizal morphologies and their distribution characteristics in artificial *Populus* forests of eastern and western China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(21): 9874-9883.

## 中国东西部杨树人工林外生菌根形态及其分布特征

王 韵, 自海云, 李孝刚\*

南京林业大学生态与环境学院, 南京 210037

**摘要:** 外生菌根由真菌与植物根系建立共生关系而形成, 其形态是表征植物环境适应性的重要性状。为揭示杨树外生菌根分布特征及其探索类型调控杨树环境适应能力, 从中国东西部 9 个主要的杨树栽培区共采集 77 份杨树根系样品, 分析了外生菌根形态特征及不同探索类型的地理分布。所采集样品中共观察到 35 种杨树外生菌根形态, 归属于紧密接触型、短距离养分获取型和中距离养分获取型等三种探索类型。中国东部和西部地区的杨树外生菌根形态有显著差异, 西部地区杨树外生菌根形态数量和多样性均显著高于东部。东部地区杨树外生菌根主要为紧密接触型, 西部地区杨树外生菌根主要为短距离养分获取型, 中距离养分获取型菌根仅在西部地区观察到。年平均降水量是影响杨树外生菌根探索类型分布的主要环境因子, 紧密接触型菌根的定殖与年平均降水量显著呈正相关, 而短、中距离养分获取型菌根的定殖与年平均降水量条件呈显著负相关。其次, 土壤理化性质也影响着杨树的外生菌根分布, 紧密接触型菌根与土壤 pH 显著负相关, 与铵态氮和全钾显著正相关, 而短、中距离养分获取型菌根与土壤 pH 显著正相关, 与铵态氮和全钾显著负相关。在气候变暖和土壤质量退化的全球背景下, 研究结果为研究杨树外生菌根生态功能及其对环境变化的响应机制提供科学依据。

**关键词:** 外生菌根真菌; 菌根形态; 探索类型; 环境因素

## Ectomycorrhizal morphologies and their distribution characteristics in artificial *Populus* forests of eastern and western China

WANG Yun, ZI Haiyun, LI Xiaogang\*

College of Ecology and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

**Abstract:** Ectomycorrhizal are formed through a symbiotic relationship between fungi and plant roots, and their morphology is an important trait that characterizes the plant's adaptability to the environment. To reveal the distributional characteristics of *Populus* ectomycorrhizas and their different exploration types of ectomycorrhizas regulating the environmental adaptability of *Populus* trees, this study collected 77 root samples from nine major *Populus* cultivation areas in eastern and western China. The morphological features of ectomycorrhizas and the distribution of different exploration types were then analyzed. A total of 35 morphological types of *Populus* ectomycorrhizas were observed in the collected samples, which were classified into three exploration types: contact exploration type, short-distance exploration type, and medium-distance exploration type. There were significant differences in the ectomycorrhizal morphologies between eastern and western China, with the western region having a higher number and morphological diversity of ectomycorrhizal types compared to that in the eastern region. In the eastern region, *Populus* ectomycorrhizas were predominantly contact exploration type, while in the western region, they were mainly short-distance exploration type, with medium-distance exploration type observed only in the western region. Annual average precipitation was identified as the primary environmental factor affecting the distribution of *Populus* ectomycorrhizal morphologies, with the colonization of contact exploration type mycorrhizas showing a significant

**基金项目:** 国家重点研发计划项目 (2022YFD2201900); 江苏省碳达峰碳中和科技创新专项资金项目 (BE2022420); 国家自然科学基金项目 (32122056)

收稿日期: 2024-03-23; 网络出版日期: 2024-08-16

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xgli@njfu.edu.cn

positive correlation with annual average precipitation, whereas the colonization of short-distance exploration type and medium-distance exploration type showed a significant negative correlation with precipitation conditions. Secondly, the physical and chemical properties of the soil also affect the distribution of ectomycorrhizas on poplar trees. The contact exploration type of mycorrhizae exhibited a significant negative correlation with soil pH and a significant positive correlation with ammonium nitrogen and total potassium. In contrast, short-distance exploration type and medium-distance exploration type of mycorrhizae showed a significant positive correlation with soil pH and a significant negative correlation with ammonium nitrogen and total potassium. Against the global background of climate warming and soil quality degradation, the findings have offered a scientific foundation for future research into the ecological functions of poplar ectomycorrhizal and their adaptive mechanisms to environmental changes.

**Key Words:** ectomycorrhizal fungi; mycorrhizal morphology; exploration type; environmental factor

外生菌根真菌(Ectomycorrhizal fungi, ECMF)与多数林木根系形成的互惠共生体,称为外生菌根<sup>[1]</sup>。林木为外生菌根提供生长所需的碳源,而外生菌根则通过外延菌丝或菌索来扩展林木对土壤水分和养分的有效吸收面积,从而促进林木生长并增强其抗逆性<sup>[2-5]</sup>。菌根外延菌丝的长度和分化特征代表了不同养分获取策略,如紧密接触养分获取类型无或只有极少菌丝,在与根尖紧密接触的基质中吸收养分;而中距离养分获取类型具有根状菌索,能够吸收远端养分<sup>[6]</sup>。研究表明,超过 20000 种外生菌根真菌与林木形成外生菌根,并呈现出多样化的形态<sup>[7-8]</sup>。菌根形态的分化是外生菌根真菌和宿主植物协同应对环境变化的方式之一,反应了寄主植物的菌根养分获取方式<sup>[9]</sup>。因此,探究菌根形态特征对于全面理解外生菌根在森林生态系统中的生态功能有重要意义。

气候和土壤环境是影响外生菌根真菌定殖和菌根形态分化的重要因素<sup>[10]</sup>。一项全球的 Meta 分析显示,在酸性土壤和降水水平相对稳定的地点,外生菌根真菌定殖率最高<sup>[11]</sup>。此外,在低温环境下,树种生长受限,影响树种对菌根的碳源分配,不利于外生菌根形态分化;在湿润条件下,林木依赖紧密接触型菌根获取根系附近水分和养分,而在贫瘠土壤中,林木支持了长距离探索型外生菌根(如彩色豆马勃, *Pisolithus tinctorius*)的生长,以扩大养分获取范围<sup>[12-13]</sup>。不同环境中外生菌根真菌定殖和菌根形态的差异反映了其对环境变化的适应和宿主植物在环境变化下的养分获取策略<sup>[9]</sup>。因此,明确外生菌根定殖和形态分化的环境驱动因素对于理解环境变化下的林木适应策略具有重要意义。

杨树(*Populus*)是我国重要的造林和用材树种<sup>[14]</sup>。据统计,我国杨树人工林面积已超过  $7 \times 10^6$   $\text{hm}^2$ ,位居世界第一<sup>[15-16]</sup>。外生菌根真菌能够与杨树形成菌根,在提高杨树造林成活率及林木生产力水平中具有重要作用<sup>[17-21]</sup>。唐明等通过调查陕西省 35 种杨树外生菌根真菌的子实体形态,鉴定出 9 种为伞菌目(Agaricales)的外生菌根真菌<sup>[22]</sup>。Szuba 综述了杨树的外生菌根真菌的多样性和特异性<sup>[23]</sup>。这些研究揭示了局域尺度上杨树外生菌根真菌的丰富度和组成,但仍缺乏对杨树外生菌根形态特征及其功能特性的研究。本研究采集了 9 个杨树栽培区的杨树根系,根据栽培区地理位置分为西部样点和东部样点,西部样点位于干旱、半干旱区,降水稀少,年温差大,土壤腐殖质低,肥力低,东部样点位于半湿润区,降水丰富,年温差小,土壤矿物质、有机质积累量多,肥力高<sup>[24]</sup>。根据杨树根系菌根分支方式、颜色和外延菌丝结构等形态特征,按照 Agerer<sup>[6]</sup>提出的菌丝探索类型对外生菌根进行分类。分析不同地区杨树外生菌根真菌定殖率和菌根形态特征,并探究其环境驱动因素,为利用外生菌根真菌进行杨树的幼苗培育和造林提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样点概况和样品收集

本研究的取样点位于中国东西部 9 个常种植杨树的地区,包括位于西部的古浪县、定西市、银川市、灵武市和白芨滩国家级自然保护区,位于东部的石家庄市、曲阳市、保定市和宿迁市。根据地理坐标信息从

WorldClim2 全球气候数据库中获得了各样点相应的年平均气温 (MAT) 和年平均降水量 (MAP)。

在各个地区,随机选择 5—12 个杨树人工林作为取样点,杨树人工林之间间隔至少 50 m。对于每个取样点,采集 2—3 株杨树根系混合为一个样品。采样时,先除去杨树林地面表层的枯枝落叶,在距树干约 1 m 的范围内用铁锹挖取根系,取长度约 20—30 cm 的完整且新鲜根系作为根系样品。根系样品放入便携式冷藏箱,低温保存运回实验室。同时,在取样点采取 10—30 cm 杨树人工林土壤,以用于土壤理化性质分析。每个地区的样品点分布如图 1 所示。

### 1.2 外生菌根形态和定殖率观察

将采集的杨树根系样品用无菌水洗净表面附着的土壤,随机选取直径 < 2 mm 的细根根段,剪成 1—2 cm 的小段,每个样点 25 个根段,共计 1925 个根段 (77 × 25),观察菌根形态并计算其定殖率 (Nikon SMZ18, Kanagawa, Japan)。根据分支方式、颜色、外延菌丝的结构等形态特征划分菌根形态,根据菌根外延菌丝的长短和丰富度划分菌根探索类型。无外延菌丝或极少菌丝的为紧密接触类型,具少量、频繁或丰富菌丝 (菌丝长度 0—1 mm),但无根状菌索的为短距离养分获取类型,菌丝丰富,长度较长 (0—1 cm),或形成根状菌索的为中距离养分获取类型,在植物根部附近几乎不产生外生菌丝体,而是形成较长的绳状菌丝的为长距离获取类型<sup>[6,9]</sup>。利用电脑显微照像系统进行拍照并记录不同菌根形态的外部特征。通过统计每个根段中出现相同形态特征的菌根数和菌根根尖总数,计算各类型菌根在所有菌根中所占百分比。

### 1.3 土壤指标测定

土壤含水量 (Soil moisture)、pH、铵态氮 (Ammonium nitrogen)、硝态氮 (Nitrate nitrogen)、总磷 (Total phosphorus)、有效磷 (Available phosphorous)、全钾 (Total potassium)、速效钾 (Available potassium) 采用《土壤农化分析》中的方法进行测定<sup>[25]</sup>。其中,土壤含水量采用恒温烘干法,pH 采用玻璃电极法 (土水比 1:2.5),铵态氮采用 2 mol/L KCL 浸提-靛酚蓝比色法,硝态氮采用酚二磺酸比色法,全磷采用 NaOH 熔融-钼锑抗比色法,有效磷采用 0.5 mol/L NaHCO<sub>3</sub> 提取-钼锑抗比色法,全钾采用 NaOH 熔融-火焰光度法,速效钾采用 NH<sub>4</sub>OAc 浸提-火焰光度法。全氮 (Total nitrogen) 和全碳 (Total carbon) 采用全自动元素分析仪 (Vario MACRO Cube) 测定。

### 1.4 数据分析

采用单因素方差分析进行组间差异检验,采用 Tukey 检验 (Fisher LSD) 进行多重比较;采用斯皮尔曼相关性计算环境因子与菌根类型间的相关性,所有统计差异显著性和相关性检验水平为  $P < 0.05$ 。在分析环境因子与菌根形态的相关性时,将菌根形态的定殖数据进行 hellinger 转化,并将环境因子进行归一化,以减少同一种环境因子之间本身数值大小造成的影响。利用方差膨胀因子分析,去除共线性的环境因子,直到所有的环境变量都小于的 10。根据决策曲线分析 (Decision Curve Analysis, DCA) 结果中第一轴长度大于 4.0,选择典型相关分析方法 (Canonical Correspondence Analysis, CCA) 进行分析。

## 2 结果

### 2.1 不同地区杨树外生菌根形态数量和多样性

在东西部地区采集 9 个样点 77 份样品中,根据菌根的形态、分支、颜色、菌丝等外部特征,共观察到 35 种

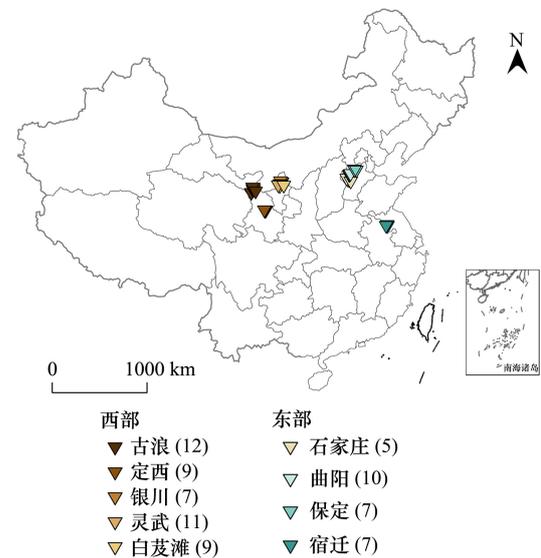


图 1 样点分布图

Fig.1 Distribution map of sampling sites

菌根形态(图 2,表 1)。观察到的外生菌根形态多样,根尖形态主要为指状、其次是棒状、节段状、念珠状和珊瑚状;颜色主要为褐色、其次是灰绿色、淡黄色、乳白色、黑色、橘色、肉色等;分支类型主要为不分支、单轴分支、二叉分枝和不规则分支,单轴分支包括单轴塔状分枝和单轴羽状分枝;观察外延菌丝区分菌根探索类型,主要为紧密接触类型、短距离养分获取类型和中距离养分获取类型。



图 2 体式镜下 35 种杨树菌根形态

Fig.2 35 mycorrhizal characteristics of *Populus* under microscope

图中字母 E 表示外生菌根 Ectomycorrhizal, E1—E35 表示观察到的 35 种不同形态外生菌根

在东部和西部地区分别观察到 26 种和 30 种菌根形态,其中 5 种菌根形态只在东部出现,9 种只出现在西部地区(图 3)。每个样点平均观察到 4.94 种菌根形态,东部和西部地区的每个样点分别平均观察到 3.79 和 5.62 种菌根形态。西部地区的菌根平均形态数量和多样性指数均显著高于东部地区。西部地区平均杨树外生菌根形态最多的样点是白芨滩地区(8 种),最少是古浪(4 种),东部地区各样点中曲阳地区平均菌根形态数量最多(5.10 种),最低是保定(1.71 种)。

表 1 不同类型杨树外生菌根特征

Table 1 Characteristics of *Populus* ectomycorrhizal morphology types in different types

探索类型 Exploration type	菌根类型 Ectomycorrhizal types	形态 Shape	颜色 Color
紧密接触类型 Contact exploration type	E1、E4、E5、E7、E8、E9、E10、E11、E12、E13、E18、E19、E20、E21、E22、E23、E27、E28、E29、E31、E35	E1 指状不分支或二叉分支, E4、E11、E19 指状不分支, E5 棒状不规则分支, E7 棒状二叉分支或单轴塔状分支, E8、E10 节段状不分支, E9 棒状不分支或二叉分支, E12、E13、E18 棒状单轴塔状分支, E20、E21、E23 棒状不分支, E22 珊瑚状分支, E27 不规则分支, E28 杵状不分枝, E29、E30 念珠状不分支, E35 指状单轴分支	E1、E10、棕褐色, E4、E27 肉色, E5、E29 土黄色, E7 浅褐色, E8、E12 灰绿色, E9、E11、E23、E31 褐色, E13 淡黄色, E18 橘色, E19、E20、E35 黄褐色, E21、E22 黑色, E28 红褐色
短距离养分获取类型 Short-distance exploration type	E3、E6、E15、E16、E26、E32、E33、E34	E6、E15、E16、E26、E34 棒状不分支, E3 节段状不分支, E32 指状不分支, E33 珊瑚状分支	E26、E32 肉色, E33、E34 淡黄色, E3 棕褐色, E6 褐色, E15 土黄色, E16 乳白色
中距离养分获取类型 Medium-distance exploration type	E2、E14、E17、E24、E25、E30	E2、E17、E25 棒状不分支, E14、E24 指状不分枝或单轴分支, E30 指状不分支	E2 白色, E14 红褐色, E17 黑色, E24 黄褐色, E25 肉色, E30 土黄色

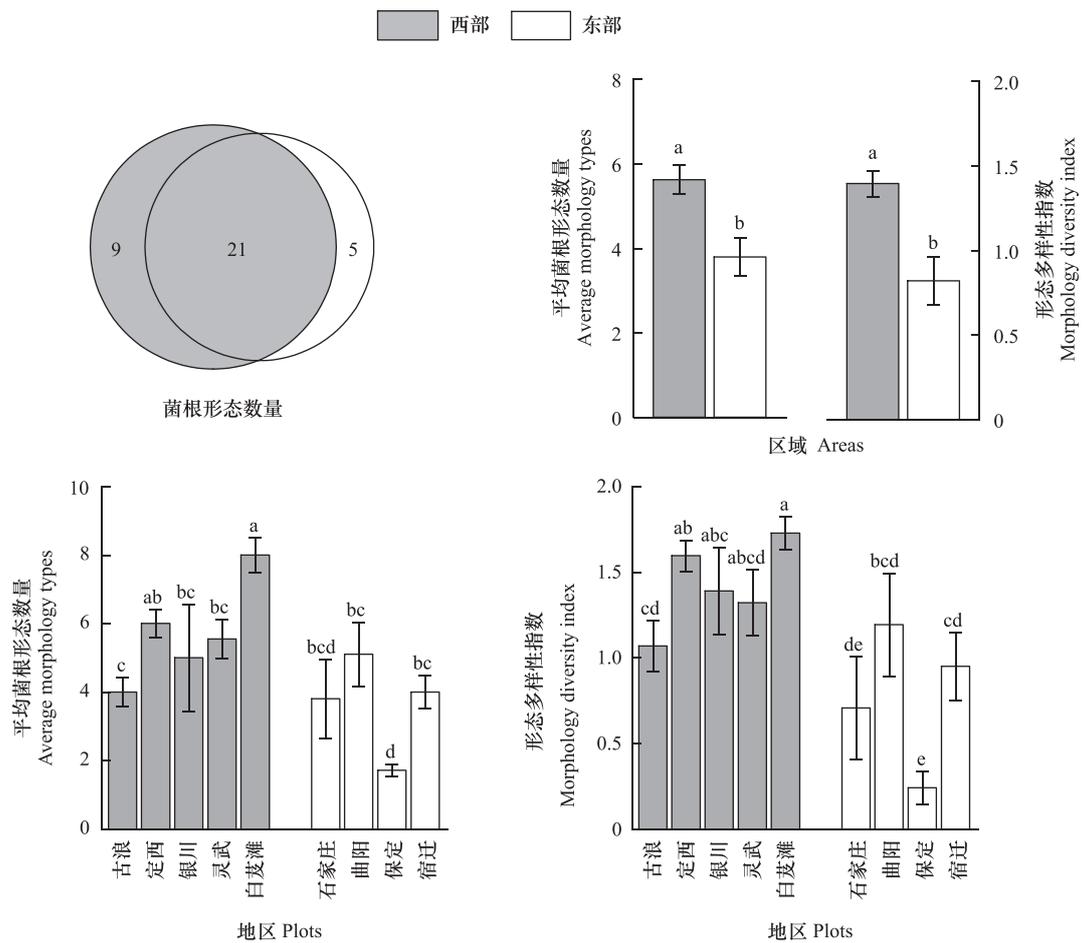


图 3 不同地区杨树外生菌根形态数量

Fig.3 Number of *Populus* ectomycorrhizal morphology types in different plots

不同字母表示不同区域的差异显著,  $P < 0.05$ ; 图中数据为平均值  $\pm$  标准差

### 2.2 杨树外生菌根形态的分布特征和探索类型

杨树 35 种外生菌根形态在东西部各地区分布情况见图 4,9 个地区均有分布的菌根形态是 E6 和 E21。尤其 E6 分布广且定殖占比高,各地区 E6 平均定殖占比分别为古浪 29.75%、定西 34.59%、银川 55.17%、灵武 45.98%、白芨滩 35.32%、石家庄 12.40%、曲阳 2.84%、保定 13.68%、宿迁 17.84%;E21 在各地区的平均定殖占比为古浪 0.16%、定西 33.46%、银川 5.65%、灵武 15.65%、白芨滩 11.57%、石家庄 0.87%、曲阳 4.06%、保定 0.13%、宿迁 0.03%。此外,E8 和 E10 在东部地区各点均有分布,其中 E10 在东部各地区定殖占比高,占东部总定殖的 21.16%,E10 在曲阳定殖情况尤其突出,为曲阳平均定殖占比的 48.63%。E4、E5、E14、E15、E17 和 E22 在西部地区各点均有分布,其中 E14 和 E17 只在西部有所分布。只在一个地区分布的稀有菌根形态有 5 种,分布情况为:E7 分布于石家庄(2.55%),E12 分布于曲阳(0.52%),E24 分布于古浪(0.03%),E32 分布于曲阳(1.02%),E35 分布于白芨滩(2.74%)。

三种菌根探索类型在所有样点平均定殖占比分别是紧密接触类型 59.43%,短距离养分获取类型 34.85%,中距离养分获取类型 5.71%(图 4)。西部地区的探索类型主要是短距离养分获取类型,其次是紧密接触类型,平均定殖占比分别为 51.97%和 38.29%;东部地区菌根多以紧密接触类型为主,其平均定殖占比 85.85%,其中曲阳地区的定殖占比最高(90.95%);西部地区中距离养分获取类型菌根分布明显高于东部地区,占比较高的地区为古浪(15.80%)、银川(12.57%)和白芨滩(13.97%)。

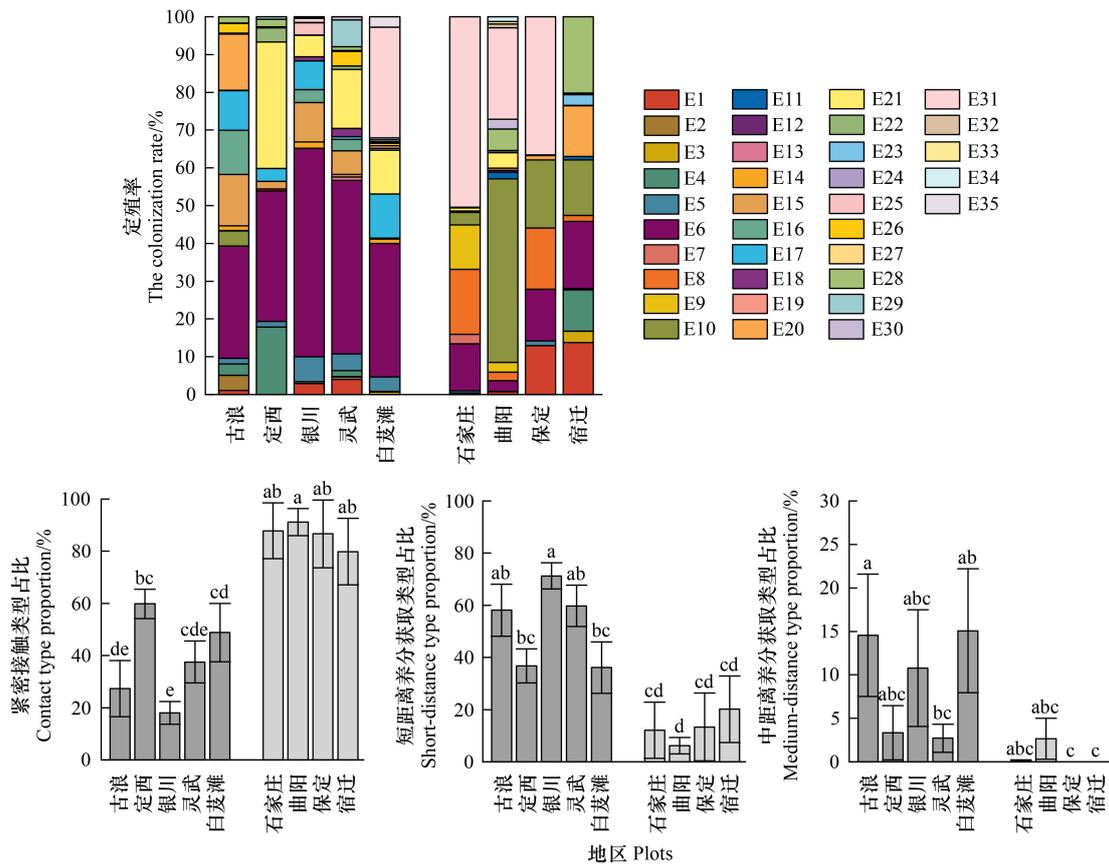


图 4 杨树外生菌根定殖分布

Fig.4 Colonization and distribution of *Populus* ectomycorrhizal morphology

不同字母表示不同区域的差异显著,  $P < 0.05$ ; 图中数据为平均值  $\pm$  标准差

### 2.3 杨树菌根与环境的关系

CCA 分析结果显示,CCA1 和 CCA2 分别解释了外生菌根形态变化的 46.00%和 16.47%,菌根形态分布主

要受气候因子年平均降水量影响,其次受土壤含水量、有效磷和土壤 pH 的影响(图 5)。紧密接触类型菌根主要与年降水量正相关,其次与年均温、土壤含水量、铵态氮和全钾正相关,与土壤 pH 和速效钾负相关。短距离养分获取类型菌根则相反,主要与年降水量呈负相关,与年均温、土壤含水量、铵态氮、有效磷和全钾负相关,与土壤 pH 和速效钾正相关(图 6)。中距离养分获取类型菌根主要与年均温负相关,其次与年降水量、土壤含水量、铵态氮和全钾负相关,与土壤 pH 正相关。东部优势菌根形态 E10 主要与铵态氮呈正相关,其次与年降水量、年均温、土壤含水量、硝态氮、总磷、有效磷和全钾正相关,与土壤 pH 和速效钾负相关;西部优势菌根形态 E6 主要与年降水量负相关,其次与年均温、土壤含水量、铵态氮、有效磷和全钾负相关,与土壤 pH 和速效钾正相关(图 6)。

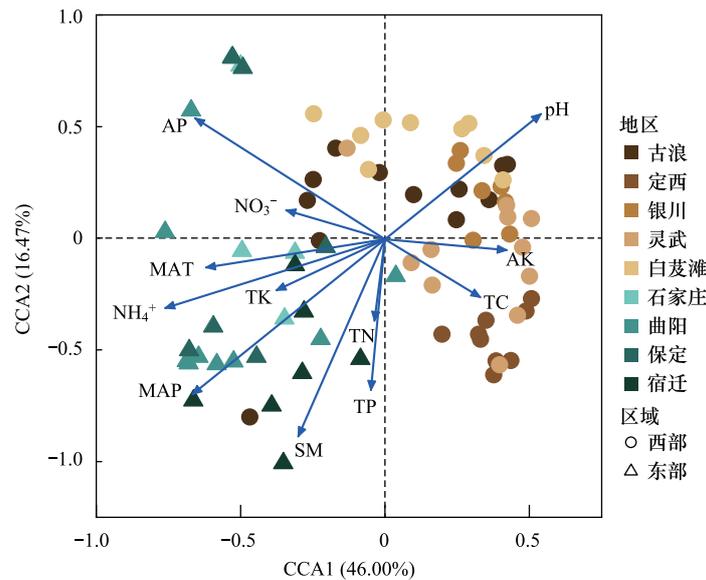


图 5 杨树外生菌根形态变化与土壤环境因子间的典型相关分析

Fig.5 Canonical correspondence analysis between *Populus* ectomycorrhizal morphological changes and soil environmental factors

MAP: 年降水量 Annual precipitation/mm; MAT: 年均温 Annual temperature/°C; SM: 土壤含水量 Soil moisture/%; pH: 土壤酸碱度;  $\text{NH}_4^+$ : 铵态氮 Ammonium nitrogen/(mg/kg);  $\text{NO}_3^-$ : 硝态氮 Nitrate nitrogen/(mg/kg); TP: 总磷 Total phosphorus/(g/kg); AP: 有效磷 Available phosphorous/(mg/kg); TK: 全钾 Total potassium/(g/kg); AK: 速效钾 Available potassium/(mg/kg); TN: 全氮 Total nitrogen/%; TC: 全碳 Total carbon/%

### 3 讨论

#### 3.1 不同地区外生菌根形态特征的差异

外生菌根形态特征的变化是外生菌根真菌和宿主林木对环境适应的表现<sup>[9,26]</sup>。根据菌根外部形态特征,所采集样品共观察到 35 种菌根形态。本研究中杨树外生菌根形态多样,一定程度上反映了杨树及其外生菌根真菌对环境变化的积极响应。之前关于垂直梯度上外生菌根形态分化的研究,结果表明外生菌根在空间分布上具有差异性<sup>[27-29]</sup>。我国东西部分界为“黑河-腾冲”线,是气象上的 400 mm 降雨线、地貌区域西部草原、高原和沙漠与东部平原分割线。根据各样点的东西部地区分布情况,结果显示西部地区杨树外生菌根形态平均数量和菌根形态多样性指数均显著高于东部地区。一方面,季节性寒冷和气候干燥的环境系统是外生菌根植物的主要分布区域,外生菌根类群具有更高的多样性<sup>[29-31]</sup>。在本研究中,相较于位于华北平原的东部各样点,西部各样点均位于内蒙古高原区,海拔高,季节性寒冷、干旱等气候因素突出,丰富的外生菌根真菌类群与杨树根系共生,形成了多样的菌根形态。另一方面,西部地区气候和土壤环境多变,季节性干旱、土壤侵蚀和水土流失导致的养分流失常发生,使外生菌根形态分化增加以适应各种环境压力<sup>[32]</sup>。

### 3.2 驱动外生菌根形态分布的生态因素

气候变化和土壤环境差异是影响菌根生长发育的重要因素<sup>[33-34]</sup>。本研究中,对外生菌根形态影响最大的环境因子是年平均降水量,其次为土壤含水量,表明水分是影响菌根形态的关键环境因素。环境中的水分变化会影响外生菌根真菌群落组成及其在根系上的定殖,最终形成不同的外生菌根形态<sup>[35]</sup>。相关性分析显示紧密接触类型菌根与年平均降水量显著正相关,而短距离和中距离养分获取类型菌根与年平均降水量显著负相关,表明较低年平均降水量更有利于杨树短距离和中距离养分获取类型菌根的形成。研究发现,中距离养分获取类型菌根易形成疏水性菌丝,干旱环境下的相对丰度显著高于正常水分条件<sup>[33]</sup>。这可能是宿主树木“Cry for help”的结果,在气候干旱和土壤水分含量低的情况下,水分是限制树木生长发育的主要限制因子,树木会选择能为自身吸收和运输更多水分的外生菌根真菌建立共生关系<sup>[36]</sup>。

E6(短距离养分获取类型)和E10(紧密接触型)分别是西部和东部地区的优势菌根形态。相关性分析显示,E6主要与年降水量呈显著负相关,E10与年降水量呈显著正相关,说明杨树根据环境水分供应差异选择不同形态外生菌根参与共生。在降雨量减少的情况下,外生菌根群落的优势菌发生转移,可能是由于部分紧密接触型外生菌根具有更强的亲水性<sup>[33]</sup>。在干旱胁迫下,紧密接触型外生菌根更易被环境淘汰<sup>[37]</sup>。

CCA分析和相关分析表明,除气候因素外,土壤理化性质也是影响外生菌根形态分布的重要因素<sup>[38]</sup>。在杨树与外生菌根真菌共生环境中,土壤pH、铵态氮和全钾是影响菌根探索类型及东西部优势菌根形成的重要土壤因子。紧密接触型菌根适应于东部地区更低的土壤pH和更高的铵态氮、全钾环境。土壤pH对外生菌根群落结构变化具有极显著影响<sup>[39]</sup>。在酸性土壤中,硝化作用受到抑制<sup>[40]</sup>,钾溶解度提高<sup>[41]</sup>,铵态氮和全钾的可用性提高,促进土壤有机碳的分解<sup>[42-43]</sup>,进而增加林木通过光合作用提供给外生菌根真菌的碳源<sup>[44]</sup>。在土壤pH升高,铵态氮和全钾降低的西部地区,外生菌根发生适应性转移,形成吸收范围更广的中距离养分获取类型,帮助林木高效获取土壤养分<sup>[45]</sup>。

### 3.3 不同探索类型外生菌根生态功能分析

根据根尖形态与菌丝性状,一般将外生菌根真菌划分为不同的土壤探索类型,本研究中涵盖的探索类型包括紧密接触类型、短距离养分获取类型和中距离养分获取类型,已有研究表明,不同菌根探索类型的生态幅宽度不同。中距离养分获取类型菌根易受温度、水分和碳源的限制,生态幅较窄<sup>[46-48]</sup>,而紧密接触类型和短距离养分获取类型有更宽的生态幅,在环境条件恶劣的状况下仍有较高的出现频率<sup>[9]</sup>。本研究中,中距离养分获取类型菌根占比最低,且主要分布在西部地区。而紧密接触类型和短距离养分获取类型在东西部各样点均有分布。总体上,东西部地区外生菌根真菌与杨树形成了具有不同功能的菌根探索类型<sup>[49]</sup>。东部地区以紧密接触类型菌根为主(85.85%),西部地区以短距离养分获取类型菌根为主(51.97%)。紧密接触类型菌根获取水分和养分大多来源于植物根系附近<sup>[45]</sup>,东部地区年降水量较为充足,适宜紧密接触类型菌根生长。西部地区年降水量少,土壤含水量较低,短距离养分获取类型菌根通过菌丝获取距离植物根尖稍远的水分<sup>[45]</sup>。中距离养分获取类型菌根具有长度较长且丰富的菌丝,在西部地区季节性干旱时期更能扩大宿主根系有效吸

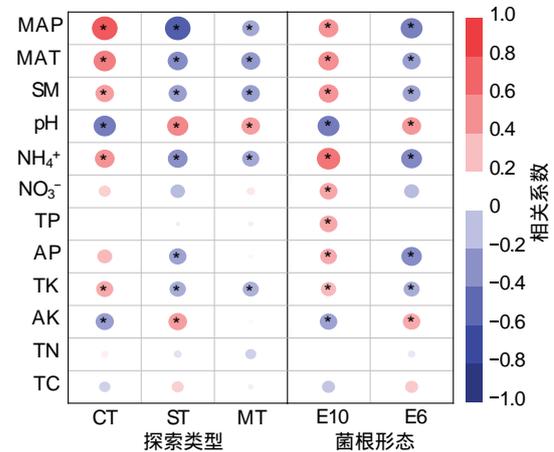


图6 菌根探索类型及东西部优势菌根与土壤环境因子间的相关性分析

Fig.6 Canonical correlation analysis of the morphological variation of *Populus* ectomycorrhizas with soil environmental factors

CT:紧密接触类型 Contact exploration type;ST:短距离养分获取类型 Short-distance exploration type; MT:中距离养分获取类型 Medium-distance exploration type;“\*”表示差异显著, $P < 0.05$

收面积,但中距离养分获取类型菌根形成和生长对碳源需求较高<sup>[49]</sup>,因此受碳源限制西部地区中距离养分获取类型菌根分布少于紧密接触类型和短距离养分获取类型菌根。

#### 4 结论

杨树外生菌根形态多样,且东西部地区具有明显差异。西部地区的外生菌根形态数量和多样性均高于东部。东部地区杨树外生菌根主要为紧密接触类型,中距离养分获取类型菌根主要出现在西部,在东部地区鲜有发现。年平均降水量是调控杨树外生菌根形态多样性及分布模式的主要生态因子,而土壤养分梯度则构成影响杨树外生菌根的次级环境因素。因此,在极端干旱气候频发土壤质量退化等背景下,杨树会通过招募不同形态和功能的外生菌根真菌以适应干旱胁迫和养分贫瘠。研究结果拓宽了外生菌根类型对杨树干旱适应性影响的认识,为进一步利用菌根菌剂改善杨树人工林质量提供了科学依据。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 刘润进. 菌根真菌是唱响生物共生交响曲的主角——菌根真菌专辑序言. 菌物学报, 2017, 36(7): 791-799.
- [ 2 ] Luo Z B, Janz D, Jiang X N, Göbel C, Wildhagen H, Tan Y P, Rennenberg H, Feussner I, Polle A. Upgrading root physiology for stress tolerance by ectomycorrhizas: insights from metabolite and transcriptional profiling into reprogramming for stress anticipation. *Plant Physiology*, 2009, 151(4): 1902-1917.
- [ 3 ] Moreau D, Bardgett R D, Finlay R D, Jones D L, Philippot L. A plant perspective on nitrogen cycling in the rhizosphere. *Functional Ecology*, 2019, 33(4): 540-552.
- [ 4 ] Zeng W J, Zhang J Y, Wang W. Strong root respiration response to nitrogen and phosphorus addition in nitrogen-limited temperate forests. *The Science of the Total Environment*, 2018, 642: 646-655.
- [ 5 ] Oldroyd G E D, Leyser O. A plant's diet, surviving in a variable nutrient environment. *Science*, 2020, 368(6486): eaba0196.
- [ 6 ] Agerer R. Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza*, 2001, 11(2): 107-114.
- [ 7 ] Lilleskov E A, Hobbie E A, Horton T R. Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecology*, 2011, 4(2): 174-183.
- [ 8 ] Martin F, Kohler A, Murat C, Veneault-Fourrey C, Hibbett D S. Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14: 760-773.
- [ 9 ] Ostonen I, Truu M, Helmisaari H S, Lukac M, Borken W, Vanguelova E, Godbold D L, Lõhmus K, Zang U, Tedersoo L, Preem J K, Rosenvald K, Aosaar J, Armolaitis K, Frey J, Kabral N, Kukumägi M, Leppälammil-Kujansuu J, Lindroos A J, Merilä P, Napa Ü, Nöjd P, Parts K, Uri V, Varik M, Truu J. Adaptive root foraging strategies along a boreal-temperate forest gradient. *The New Phytologist*, 2017, 215(3): 977-991.
- [ 10 ] van der Linde S, Suz L M, Orme C D L, Cox F, Andreae H, Asi E, Atkinson B, Benham S, Carroll C, Cools N, De Vos B, Dietrich H P, Eichhorn J, Gehrman J, Grebenc T, Gweon H S, Hansen K, Jacob F, Kristöfel F, Lech P, Manninger M, Martin J, Meesenburg H, Merilä P, Nicolas M, Pavlenda P, Rautio P, Schaub M, Schröck H W, Seidling W, Šrámek V, Thimonier A, Thomsen I M, Titeux H, Vanguelova E, Verstraeten A, Vesterdal L, Waldner P, Wijk S, Zhang Y X, Žlindra D, Bidartondo M I. Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature*, 2018, 558: 243-248.
- [ 11 ] Soudzilovskaia N A, Douma J C, Akhmetzhanova A A, van Bodegom P M, Cornwell W K, Moens E J, Treseder K K, Tibbett M, Wang Y P, Cornelissen J H C. Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(3): 371-382.
- [ 12 ] 陈璐璐, 冯秋红, 孙建新. 川西亚高山岷江冷杉外生菌根形态随海拔梯度的分化. *应用生态学报*, 2020, 31(9): 2911-2922.
- [ 13 ] Burgess T I, Malajczuk N, Grove T S. The ability of 16 ectomycorrhizal fungi to increase growth and phosphorus uptake of *Eucalyptus globulus* Labill. and *E. diversicolor* F. Muell. *Plant and Soil*, 1993, 153(2): 155-164.
- [ 14 ] 方升佐. 中国杨树人工林培育技术研究进展. *应用生态学报*, 2008, 19(10): 2308-2316.
- [ 15 ] 杜志, 胡觉, 肖前辉, 冯强, 贺鹏, 李锐. 中国人工林特点及发展对策探析. *中南林业调查规划*, 2020, 39(1): 5-10.
- [ 16 ] 陈幸良, 巨茜, 林昆仑. 中国人工林发展现状、问题与对策. *世界林业研究*, 2014, 27(6): 54-59.
- [ 17 ] van der Heijden M G A, Martin F M, Selosse M A, Sanders I R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *The New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406-1423.
- [ 18 ] Labbé J L, Weston D J, Dunkirk N, Pelletier D A, Tuskan G A. Newly identified helper bacteria stimulate ectomycorrhizal formation in *Populus*. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 579.
- [ 19 ] 宋微, 吴小芹, 叶建仁. 6种外生菌根真菌对895杨矿质营养吸收的影响. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2011, 35(2): 35-38.
- [ 20 ] 袁志林, 潘雪玉, 靳微. 林木共生菌系统及其作用机制——以杨树为例. *生态学报*, 2019, 39(01): 381-397.
- [ 21 ] Peay K G, Bruns T D, Garbelotto M. Testing the ecological stability of ectomycorrhizal symbiosis: effects of heat, ash and mycorrhizal colonization on *Pinus muricata* seedling performance. *Plant and Soil*, 2010, 330(1): 291-302.
- [ 22 ] 唐明, 陈辉, 郭建林, 侯登武. 陕西省杨树外生菌根种类的调查研究. *林业科学*, 1994, 30(5): 437-442.
- [ 23 ] Szuba A. Ectomycorrhiza of *Populus*. *Forest Ecology and Management*, 2015, 347: 156-169.

- [24] 盛明, 韩晓增, 龙静泓, 李娜. 中国不同地区土壤有机质特征比较研究. 土壤与作物, 2019, 8(3): 320-330.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [26] Comas L H, Eissenstat D M. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. The New Phytologist, 2009, 182(4): 919-928.
- [27] Tang H, Zhu X H, Zhong Y L, Li Y Z, Luo W Q, Liu H L, Descombes P, Gange A C, Chu C J. Global latitudinal patterns in leaf herbivory are related to variation in climate, rather than phytochemicals or mycorrhizal types. National Science Review, 2023, 10(12): nwad236.
- [28] Varga T, Krizsán K, Földi C, Dima B, Sánchez-García M, Sánchez-Ramírez S, Szöllösi G J, Szarkúndi J G, Papp V, Albert L, Andreopoulos W, Angelini C, Antonín V, Barry K W, Bougher N L, Buchanan P, Buyck B, Bense V, Catcheside P, Chovatia M, Cooper J, Dámon W, Desjardin D, Finy P, Geml J, Haridas S, Hughes K, Justo A, Karasiński D, Kautmanova I, Kiss B, Kocsubé S, Kotiranta H, LaButti K M, Lechner B E, Liimatainen K, Lipzen A, Lukács Z, Mihaltcheva S, Morgado L N, Niskanen T, Noordeloos M E, Ohm R A, Ortiz-Santana B, Ovrebo C, Rácz N, Riley R, Savchenko A, Shiryaev A, Soop K, Spirin V, Szebenyi C, Tomšovský M, Tulloss R E, Uehling J, Grigoriev I V, Vágvölgyi C, Papp T, Martin F M, Miettinen O, Hibbett D S, Nagy L G. Megaphylogeny resolves global patterns of mushroom evolution. Nature Ecology & Evolution, 2019, 3: 668-678.
- [29] Gong S, Feng B, Jian S P, Wang G S, Ge Z W, Yang Z L. Elevation matters more than season in shaping the heterogeneity of soil and root associated ectomycorrhizal fungal community. Microbiology Spectrum, 2022, 10(1): e0195021.
- [30] 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, Hérault B, Zhao X, Zhang C, Routh D, Peay K G, Consortium G F B I. Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. Nature, 2019, 569(7756): 404-408.
- [31] Bennett A E, Classen A T. Climate change influences mycorrhizal fungal-plant interactions, but conclusions are limited by geographical study bias. Ecology, 2020, 101(4): e02978.
- [32] 柯奇画, 张科利. 基于文献计量的中国水土流失尺度效应研究进展. 生态环境学报, 2022, 31(7): 1489-1498.
- [33] Fernandez C W, Mielke L, Stefanski A, Bermudez R, Hobbie S E, Montgomery R A, Reich P B, Kennedy P G. Climate change-induced stress disrupts ectomycorrhizal interaction networks at the boreal-temperate ecotone. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2023, 120(34): e2221619120.
- [34] Read D J. Mycorrhizas in ecosystems. Experientia, 1991, 47(4): 376-391.
- [35] 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.
- [36] Becquer A, Garcia K, Amenc L, Rivard C, Doré J, Trives-Segura C, Szponarski W, Russet S, Baeza Y, Lassalle-Kaiser B, Gay G, Zimmermann S D, Plassard C. The *Hebeloma cylindrosporum* HcPT2 Pi transporter plays a key role in ectomycorrhizal symbiosis. The New Phytologist, 2018, 220(4): 1185-1199.
- [37] Unestam T, Sun Y P. Extramatrical structures of hydrophobic and hydrophilic ectomycorrhizal fungi. Mycorrhiza, 1995, 5(5): 301-311.
- [38] 孟兆云, 李敏, 杨勋爵, 吕桂芬, 牛艳芳, 张亚萍. 寒温带地区典型森林类型中外生菌根真菌多样性和群落组成及其影响因素. 生态学报, 2023, 43(01): 38-47.
- [39] 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.
- [40] Tan C, Yin C, Zhang L, Zeng Y, Gubry-Rangin C, Chen H, Gao Z X, Peng H Y, Li T Q, Liang Y C. Deciphering the functional importance of comammox vs. canonical ammonia oxidisers in nitrification and N<sub>2</sub>O emissions in acidic agricultural soils. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 193: 109415.
- [41] Liu K L, Han T F, Huang J, Asad S, Li D M, Yu X C, Huang Q H, Ye H C, Hu H W, Hu Z H, Zhang H M. Links between potassium of soil aggregates and pH levels in acidic soils under long-term fertilization regimes. Soil and Tillage Research, 2020, 197: 104480.
- [42] Tang B, Rocci K S, Lehmann A, Rillig M C. Nitrogen increases soil organic carbon accrual and alters its functionality. Global Change Biology, 2023, 29(7): 1971-1983.
- [43] Liu Y H, Li C, Cai G, Sauheitl L, Xiao M L, Shibistova O, Ge T D, Guggenberger G. Meta-analysis on the effects of types and levels of N, P, and K fertilization on organic carbon in cropland soils. Geoderma, 2023, 437: 116580.
- [44] Ma Y Q, Woolf D, Fan M S, Qiao L, Li R, Lehmann J. Global crop production increase by soil organic carbon. Nature Geoscience, 2023, 16: 1159-1165.
- [45] Pritsch K, Garbaye J. Enzyme secretion by ECM fungi and exploitation of mineral nutrients from soil organic matter. Annals of Forest Science, 2011, 68(1): 25-32.
- [46] Morgado L N, Semenova T A, Welker J M, Walker M D, Smets E, Geml J. Summer temperature increase has distinct effects on the ectomycorrhizal fungal communities of moist tussock and dry tundra in Arctic Alaska. Global Change Biology, 2015, 21(2): 959-972.
- [47] Tedersoo L, Naadel T, Bahram M, Pritsch K, Buegger F, Leal M, Kõljalg U, Põldmaa K. Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afro-tropical rain forest. The New Phytologist, 2012, 195(4): 832-843.
- [48] Clemmensen K E, Michelsen A, Jonasson S, Shaver G R. Increased ectomycorrhizal fungal abundance after long-term fertilization and warming of two Arctic tundra ecosystems. The New Phytologist, 2006, 171(2): 391-404.
- [49] Alberton O, Kuyper T W. Ectomycorrhizal fungi associated with *Pinus sylvestris* seedlings respond differently to increased carbon and nitrogen availability; implications for ecosystem responses to global change. Global Change Biology, 2009, 15(1): 166-175.