

内蒙古地区两种落叶松根系可培养内生真菌群落组成与多样性

李聪, 乌有汗, 姚庆智*

内蒙古农业大学生命科学学院, 内蒙古 呼和浩特 010018

摘要: 以内蒙古地区兴安落叶松分布的 3 个林区及华北落叶松分布的 4 个林区为采样点。以兴安落叶松和华北落叶松的根系为研究对象, 采用组织分离法从根段分离培养得到根系内生真菌, 结合形态特征和 rDNA ITS 区序列分析进行综合鉴定。然后对不同树种及同一树种不同样地的根系内生真菌群落组成和多样性进行差异分析。结果显示, 共分离得到 225 株可培养内生真菌, 分别隶属于 3 纲 4 目 9 科 17 属 31 种, 其中, 深色有隔内生真菌(dark septate endophytes, DSE)类群的分离占比最大, 是主要的内生真菌类群。两种落叶松根系共有的内生真菌类群有 4 种, 分别为 *Cadophora echinata*、*Phialocephala fortinii*、*Phi. helvetica* 和 *Pleotrichocladium opacum*。其中 *Phi. fortinii* 和 *Phi. helvetica* 分别为兴安落叶松和华北落叶松根系内生真菌的优势种。同时, 两种落叶松的根系特有内生真菌物种各不相同, 群落结构相似程度较低。华北落叶松根系内生真菌多样性指数和均匀度指数均大于兴安落叶松。兴安落叶松分布的 3 个样地真菌群落均匀度较低。同一树种不同样地间的相似性系数表明样地地理位置及林分条件相近时群落组成相似程度高。综上所述, 两种落叶松根系内生真菌组成存在一定的差异, 同一树种不同样地的真菌群落结构也具有明显的不同, 但整体内生真菌资源都非常丰富。

关键词: 兴安落叶松; 华北落叶松; 可培养内生真菌; 多样性指数; 相似性系数

[引用本文]

李聪, 乌有汗, 姚庆智, 2023. 内蒙古地区两种落叶松根系可培养内生真菌群落组成与多样性. 菌物学报, 42(5): 1045-1062
Li C, Wu YH, Yao QZ, 2023. Composition and diversity of culturable endophytic fungal community in roots of two larch species in Inner Mongolia. Mycosystema, 42(5): 1045-1062

资助项目: 内蒙古自治区科技计划(2019GG002); 内蒙古农业大学生命科学学院创新团队项目(TD202103)

This work was supported by the Science & Technology Plan of Inner Mongolia Autonomous Region (2019GG002) and the Innovation Team Plan of College of Life Sciences, Inner Mongolia Agricultural University (TD202103).

*Corresponding author. E-mail: yaoqingzhi@163.com

ORCID: LI Cong (0000-0002-3740-3650)

Received: 2022-07-19; Accepted: 2022-10-18

Composition and diversity of culturable endophytic fungal community in roots of two larch species in Inner Mongolia

LI Cong, WU Youhan, YAO Qingzhi*

College of Life Sciences, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, Inner Mongolia, China

Abstract: Three forest regions of *Larix gmelinii* and four forest regions of *L. gmelinii* var. *principis-rupprechtii* in Inner Mongolia were selected as sampling points. Endophytic fungi in root segments of the two larch species were isolated and cultured by tissue isolation methods, and identification of the fungi was based on morphological characteristics and rDNA ITS region sequence analysis. The community composition and diversity of root endophytic fungi in different tree species and different plots of the same tree species were analyzed. The results were that 225 isolates of culturable endophytic fungi were obtained, belonging to 31 species of 17 genera in 9 families of 4 orders and 3 classes. Among them, dark septate endophytes (DSE) accounted for the largest proportion and were the main endophytic fungal group. *Cadophora echinata*, *Phialocephala fortinii*, *Phi. helvetica* and *Pleotrichocladium opacum* were in common in the roots of the two larch species. Among them, *Phi. fortinii* and *Phi. helvetica* were dominant in the roots of *L. gmelinii* and *L. gmelinii* var. *principis-rupprechtii* respectively. The root-specific endophytic fungal species in the two larch species were different, and the similarity of community structure was low. The diversity index and evenness index of endophytic fungi in *L. gmelinii* var. *principis-rupprechtii* were higher than those in *L. gmelinii*. The evenness of fungal community in the three sample plots of *L. gmelinii* forest region was low. The similarity coefficient between different sites of the same tree species indicated that the community composition was comparatively similar when the geographical location and stand conditions were similar. In conclusion, there were some differences in the composition of endophytic fungi in the roots of the two larch species, and the fungal community structure of the same tree species in different plots were obviously different, but overall, endophytic fungal resources in roots of larches in Inner Mongolia were very rich.

Keywords: *Larix gmelinii*; *Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*; culturable endophytic fungi; diversity index; similarity coefficient

落叶松是北方常见的季节性落叶乔木，自然分布于温带、寒温带和北极圈等地区(何清伟 2020)，是内蒙古地区森林系统组成中的重要树种，东起水土肥沃的大兴安岭森林，西至地处干旱区的贺兰山林区均有其分布，对于当地水土保持和生物多样性维持起着不可或缺的作用。落叶松耐干旱瘠薄、生长迅速、抗病和抗逆能力强，在苛刻的生境条件下具有很高的生物群落稳定能力。在营林造林工程中种植落叶

松，对于加强内蒙古地区生态建设、提高生态服务具有很重要的意义(梁艳 2010)。就实地调查及参考相关研究发现，内蒙古各地的落叶松生长状况参差不齐，抚育期间幼苗自然发生率低，更新苗难以成树，林地自我更新速度缓慢(冯健等 2019)，易发生立枯病(王园园 2020)、芽枯病、杨锈病(刘秀徽 2009)等病害，导致树木成林率低。

落叶松侧根发达是一种典型的浅根性树

种, 有利于吸收土壤表层的水分和养分(梁艳 2010), 其独特的根系结构为植物内生真菌的侵染提供了条件。内生真菌是植物内部微环境的重要组成部分之一, 研究历史最早可以追溯到 1898 年从黑麦草种子中分离出的第一株内生真菌(梁艳 2010)。

在几乎所有被研究过的自然界植物中, 内生真菌都广泛存在(王立祥 2019), 具有生境分布多样(Khan *et al.* 2013; 陈严严 2015; 宁祎等 2017; 顾美英等 2022)、物种组成多样及次生代谢产物丰富(罗鑫和于存 2021; 陈艳露等 2022)、生态功能和促生功能独特(刘永金等 2015; 王朝霞 2015; 苏芳 2019)等特点。研究发现采样季节、地点和植物组织类型能共同决定内生真菌群落的组成, 而外部环境则能决定某些特有真菌类群的定殖情况(宁祎等 2017), 从不同发育阶段植物中获得的内生真菌, 其多度和丰度也有明显的不同(Sadeghi *et al.* 2019; 肉斯塔木·艾买提等 2022)。其中有益的内生真菌能够促进植物的生长发育, 通过提高植物对营养元素的可利用率、改变植物体内的激素代谢、提高植物的光合速率等方式(Khan *et al.* 2013; 隋丽等 2021), 增强植物抵抗非生物胁迫的能力。通过与病原菌竞争营养物质和空间、诱导植物产生特定次级代谢产物或分泌出与植物相似的次级代谢产物(Khan *et al.* 2013; 陈言柳等 2018; 顾美英等 2022), 如产生抗菌活性物质, 抑制病原菌的生长(爱华 2019; Adeleke & Babalola 2021); 分泌有毒物质(梁艳 2010), 防止有害昆虫的侵害等方法提高宿主植物对生物胁迫的耐受性。近年来, 基于植物内生真菌有益作用的大量发现, 使得其在生产实践中的广阔应用前景受到了广泛关注。邓勋等(2013, 2017)发现接种深色有隔内生真菌(dark septate endophytes, DSE)和木霉菌可以防治松科树种的立枯病。王立祥(2019)通过接种从樟子松

中分离出的优势内生真菌黑曲霉的挥发物质, 发现其对樟子松害虫松树蜂的雌成虫具有明显的驱避作用, 提升了树木抵抗病虫害的能力。

目前, 对于两种落叶松根系真菌的研究主要集中于对其木材腐朽菌、外生菌根菌的多样性、群落结构组成及抗逆、促生功能等方面的研究(戴玉成等 2000, 2021; Dai 2010; 李玉等 2016; 王园园 2020; 赛牙热木·哈力甫等 2021)。而对于内生真菌的研究大多集中于灌木和草本植物上(王立祥 2019; 刘蔚廷等 2021; 王淑惠等 2021), 针对华北和兴安落叶松这 2 种针叶树的研究较少, 所报道的研究大多以单一样地或单一树种的内生真菌为研究对象, 开展了菌种分离鉴定、生物学特性、抗病原菌能力、促生能力和多样性的相关研究(梁艳 2010; 杨秀丽 2010; 王立祥 2019), 但缺乏对于这 2 种落叶松根系内生真菌群落结构之间的比较, 及同一树种在不同环境中的内生真菌组成差异研究, 对 2 种不同落叶松及多地区同种落叶松根系内生真菌差异性的认识不足。因此大尺度、大范围地探究 2 种落叶松根系内生真菌的群落组成及其多样性是有重要研究意义的, 不仅可以挖掘得到更多的内生真菌资源, 也可以深入了解 2 种不同落叶松及不同地区的同种落叶松根系内生真菌群落结构组成间的差异, 有利于后续对特定菌株的功能进行深入研究 and 利用。

以内蒙古地区兴安盟、赤峰、乌兰察布、呼和浩特和阿拉善盟 5 个盟市的 7 个林区为采样点, 其中包括兴安落叶松分布的 3 个林区及华北落叶松分布的 4 个林区。采集兴安落叶松和华北落叶松的根系为研究对象。分析 2 种落叶松之间、不同样地同种落叶松之间根系内生真菌群落组成的多样性及差异性。以期后续探究其功能及林业实际生产应用奠定一定的实验基础, 从微生物的研究角度为落叶松的育苗及林间抚育工作提供科学的方法。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

内蒙古自治区东西横跨经度 28°52′,是我国经度跨越范围最广的行政区,其地形多样,地貌复杂。由于降水量至东向西递减,气候带呈带状分布,导致植被水平地带性的差异明显(牛艳芳 2017),区内分布有大兴安岭原始森林、湿地、草原和荒漠等生态系统。区内森林覆盖率达 22.10% (杨海峰等 2022),其中落叶松是主要的森林组成树种之一,全区分布有兴安落叶松和华北落叶松两个种,且两种落叶松的分布随地域呈现一定的规律,兴安落叶松主要分布于呼伦贝尔、兴安盟和赤峰北部等东部地区,华北落叶松

则主要分布于乌兰察布、呼和浩特及阿拉善等西部地区。

1.2 样品采集及处理

于 2021 年 7、8 月份从内蒙古自治区两种落叶松主要分布的 7 个林区采集新鲜的样本根系作为研究材料,在每个样地中选取地势、坡度相差较小的 3 块大样方(20 m×20 m),每块大样方面隔 50–100 m,每块大样方随机选择 3–5 棵生长良好,长势相近(胸径粗细相近)的落叶松进行采样,每棵树之间至少间隔 10 m 以上。挖出侧根,并找到其细根去除其他杂质后,取细根和根际土装入自封袋中,于 4 ℃低温保存备用。采样地及样本基本信息见表 1 (下文中的样地编号均以此表为准)。

表 1 采样地基本信息

Table 1 Basic information of sampling site

采样点 Sample site	采集的植物种类 Plant species collected	日期 Date	地理位置 Location	海拔 Altitude (m)
兴安盟阿尔山国家森林公园(LA) Hinggan Meng Arxan National Forest Park (LA)	兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	2021 年 7 月 23 日 July 23, 2021	120°16'13"E 47°16'59"N	1 107
赤峰市克什克腾旗白音敖包国家级 自然保护区(LB) Baiyin Aobao National Nature Reserve, Hexigten Qi, Chifeng City (LB)		2021 年 7 月 17 日 July 17, 2021	117°13'6"E 43°32'1"N	1 364
赤峰市克什克腾旗桦木沟 国家森林公园(LH) Huamugou National Forest Park, Hexigten Qi, Chifeng City (LH)		2021 年 7 月 15 日 July 15, 2021	117°34'5"E 42°43'18"N	1 631
乌兰察布市兴和县苏木山 国家森林公园(LSM) Sumushan National Forest Park, Xinghe County, Ulanqab City (LSM)	华北落叶松 <i>L. gmelinii</i> var. <i>principis-rupprechtii</i>	2021 年 7 月 21 日 July 21, 2021	113°47'1"E 40°34'34"N	1 747
呼和浩特市武川县哈达门 国家森林公园(LHD) Hadamen National Forest Park, Wuchuan County, Hohhot (LHD)		2021 年 7 月 21 日 July 21, 2021	111°35'14"E 41°0'56"N	1 846
呼和浩特市土默特左旗毕克齐 金銮殿山脉(LJ) Bikeqi Jinluandian Mountain Range, Tumd Zuoqi, Hohhot City (LJ)		2021 年 7 月 21 日 July 21, 2021	111°14'26"E 40°50'11"N	1 789
阿拉善盟贺兰山哈拉乌沟(LAH) Halau Gully in Helan Mountain, Alxa Meng (LAH)		2021 年 8 月 4 日 August 4, 2021	105°33'41"E 38°30'53"N	2 480

1.3 方法

1.3.1 根系内生真菌的分离培养

将采集得到的样品轻轻抖去表面悬挂的土粒,然后在无菌蒸馏水中浸泡 10–15 min,用小镊子清除固着在样本根系的土块、杂草根系等杂质,然后利用流动的无菌蒸馏水冲洗干净,备用。

采用组织分离法对根段内的内生真菌进行分离,利用加有抗生素(青霉素 80 mg/L) (石鑫 2017)的 PDA 全营养型培养基进行菌种的分离纯化培养。

在超净台中对根系表面进行消毒,在盛有 75%乙醇的培养皿中浸泡处理好的根系 1 min,用已灭菌的蒸馏水漂洗 2–3 次;用 0.1%的升汞液处理 1–3 min,再用已灭菌的蒸馏水漂洗 3–5 次,置于无菌滤纸上吸干表面残留的水分。吸取最后一次漂洗液 1 mL,涂布于制好的培养基上,设置 3 个重复,在培养箱中恒温 28 °C 培养 3–4 d,观察是否有菌落生成,若无,则证明该材料表面消毒彻底,可用于后续实验,无需重新进行根段消毒(梁艳 2010; 石鑫 2017)。

将处理好的根系在超净台中切成 0.5–1.0 cm 的根段,接种在培养基上,每个样地样品随机接种 50 皿,每皿接种 5 个根段,共 1 750 个根段。置于培养箱中 25 °C 暗培养 5–10 d,定期对其进行观察,若发现有污染应及时处理。待培养基中有菌落形成时,挑取边缘生长力强的菌丝,接种于 PDA 培养基中进行进一步纯化,直至菌丝性状无变异即得到纯菌落后将其接入 PDA 斜面培养基中保藏菌种。

1.3.2 根系内生真菌的鉴定

结合形态学观察及分子生物学鉴定对分离得到的菌株进行综合鉴定。

形态学观察鉴定:通过观察菌落形态、颜色、质地、分泌物等菌落特征,制片观察菌丝、孢子梗及孢子等微观特征,依据《真菌鉴定

手册》《中国真菌志》以及其他真菌分类相关文献进行初步属水平分类记录。

分子生物学鉴定:在超净工作台内收集已纯化的菌丝约 2.0 g 于已灭菌的 2.0 mL EP 离心管中,将无菌石英砂和菌丝混合,用无菌研磨棒研磨成粉末。采用 CTAB 法(陈宗游等 2013)提取菌株基因组 DNA 作为模板,ITS1F 和 ITS4 为引物进行 PCR 扩增 ITS 区段,扩增片段为 ITS1、5.8S rDNA 及 ITS2 全部片段。采用 1%琼脂糖凝胶电泳来检测扩增结果是否合格,所扩增片段大小在 750 bp 左右,将合格的 PCR 扩增产物送华大基因科技有限公司进行测序。

1.3.3 ITS 序列数据分析

利用 Chromas 软件查看序列峰图,进行人工质控,最后将合格的结果提交至 NCBI 中,进行序列 BLAST 比对,人工进行比对结果的整理。结合形态学特征,综合进行菌种的鉴定(沈湛云等 2019)。最终测序结果上传至国家微生物科学数据中心(<https://nmdc.cn/>)。

1.4 根系内生真菌数量统计分析

为了更具体准确地了解内蒙古 7 个林区 2 种落叶松内生真菌群落的分布特点,采用生物统计学的方法进行分离率、多样性等数据的统计分析。

分离率(IR)是分离出的内生真菌数量占总根段数的百分比,可以衡量比较可培养内生真菌菌群的丰富程度,了解每个根段受到多重感染的概率。相对分离频率(IF)是某种特定内生真菌分离出的数量占总数的百分比,用来判断不同种类的内生真菌在整体群落中所占据的优势程度。Shannon-Wiener 和 Simpson 多样性指数可对内生真菌群落的多样性进行分析。采用 Pielou 均匀度指数衡量某个样地中菌群分布的均匀程度。运用索雷申群落相似性系数 Cs (Sorenson's similarity coefficient)来比较样地间内生真菌组成的相似程度(王朝霞 2015; 石鑫

2017; 侯力峰 2020), Cs 的范围在 0–1, 值越接近于 0, 表示两样地内生真菌群落相似性越小。当 Cs 等于 0 时, 表示 2 个样地内生真菌群落组成完全不同。各运算公式如下:

$$IR = (\text{分离特定内生真菌株数} / \text{分离总根段数}) \times 100\%$$

$$IF = (\text{特定真菌菌株数} / \text{总菌株数}) \times 100\%$$

$$\text{Shannon-Wiener 指数: } H = -\sum_{i=1}^s (P_i)(\ln P_i),$$

$P_i = \frac{n_i}{N}$, N 为某样地所得菌株总数; n_i 为该样地第 i 种真菌的个体数量。

$$\text{Simpson 指数: } D = 1 - \sum_{i=1}^s (P_i)^2,$$

$P_i^2 = \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$, N 为某样地所得菌株总数; n_i 为该样地第 i 种真菌的个体数量。

Pielou 指数: $J = H / \ln S$, S 表示为样地物种总数。

相似性系数: $C_s = 2j / a + b$, j 是不同样地间共有真菌的种类数, a 、 b 分别为 2 个样地各自的真菌种类数。

2 结果与分析

2.1 两种落叶松根系内生真菌的群落结构组成

从内蒙古 7 个林区 2 种落叶松的 1 750 个根段样品中, 共分离纯化得到 225 株内生真菌, 总分离率(IR)为 12.85%。经比对鉴定 225 株内生真菌均属于 Ascomycota, 隶属于 3 纲 4 目 9 科 17 属 31 种(图 1, 表 2)。Helotiales 为优势目, 共分离到 194 株, 占总菌数的 86.22%。Mollisiaceae 为优势科, 共分离到 168 株, 占总菌数的 74.67%。*Phialocephala* 为优势属, 分离得到 164 株, 占总菌数的 72.89%。不同种内生真菌分离频率有一定差异, 其中 *Phi. fortinii* 和 *Phi. helvetica* 的相对分离频率最高, 分别为 42.67%和 29.78%, 两者均为优势种。

两种落叶松根系可培养内生真菌的分离多度、丰度及群落结构组成均有一定差异(图 2), 从兴安落叶松根系中共分离得到 102 株 9 种内生真菌, 从华北落叶松根系中共分离得到 123 株 26 种内生真菌。其中 *Cadophora echinata*、*Phialocephala fortinii* 和 *Phi. helvetica*、*Pleotrichocladium opacum* 在 2 种松树根系中均有分布, 为兴安落叶松和华北落叶松的共有种。*Phi. fortinii* 和 *Phi. helvetica* 分别为兴安落叶松和华北落叶松根系内生真菌的优势种, 在其对应宿主根段中的相对分离频率分别为 59.80%和 29.27%。同时, 2 个树种根系内生真菌特有类群的组成有显著的差异, 其中有 22 个种为华北落叶松的特有种, 分别为 *Acephala applanata*、*Alternaria destruens*、*Aquasubmersa japonica*、*Cadophora constrictospora*、*Ca. dextrinospora*、*Ca. ferruginea*、*Ca. obovata*、*Cladosporium crousii*、*Cryptocoryneum brevicondensatum*、*Dactylonectria alcacerensis*、*D. estremocensis*、*Fusarium citricola*、*Graphium rubrum*、*Ilyonectria leucospermi*、*Neocosmospora rubicola*、*Paraphoma chrysanthemicola*、*Pa. pye*、*Pa. radicina*、*Pa. raphiolepidis*、*Pezicula radicola*、*Phialocephala* sp. 和 *Trichoderma oblongisporum*。兴安落叶松特有种为 *Cadophora gamsii*、*Cladosporium pini-ponderosae*、*Fusarium luffae*、*F. walteergamsii* 和 *Xenopolyscytalum pinea* 共 5 个, 2 种落叶松根系可培养内生真菌的群落组成相似程度低, 说明内生真菌群落结构的组成具有一定的宿主特异性。

2.2 不同样地两种落叶松根系内生真菌群落结构组成

结合不同样地 2 种落叶松根系可培养内生真菌群落韦恩图(图 3)和物种分布柱形图(图 4)分析可知, 从 LA、LB 和 LH 3 个样地分布的兴安落叶松根系中各分离出内生真菌 4 种、3 种、

6 种, LH 样地的根系内生真菌丰富度最高。其中 *Cadophora echinata*、*Ca. gamsii*、*Fusarium waltergamsii* 和 *Xenopolyscytalum pinea* 4 种只在 LH 样地分离得到, *Cladosporium pini-ponderosae* 仅在 LA 样地分离得到, *Fusarium luffae* 仅在 LB

样地分离得到。3 个样地的兴安落叶松根系中都分离到了 *Phialocephala fortinii* 和 *Phi. helvetica*, 故其为 3 个样地兴安落叶松根系共有内生真菌。其中, LA 和 LB 样地的相似程度最高, 为 0.57 (表 3)。

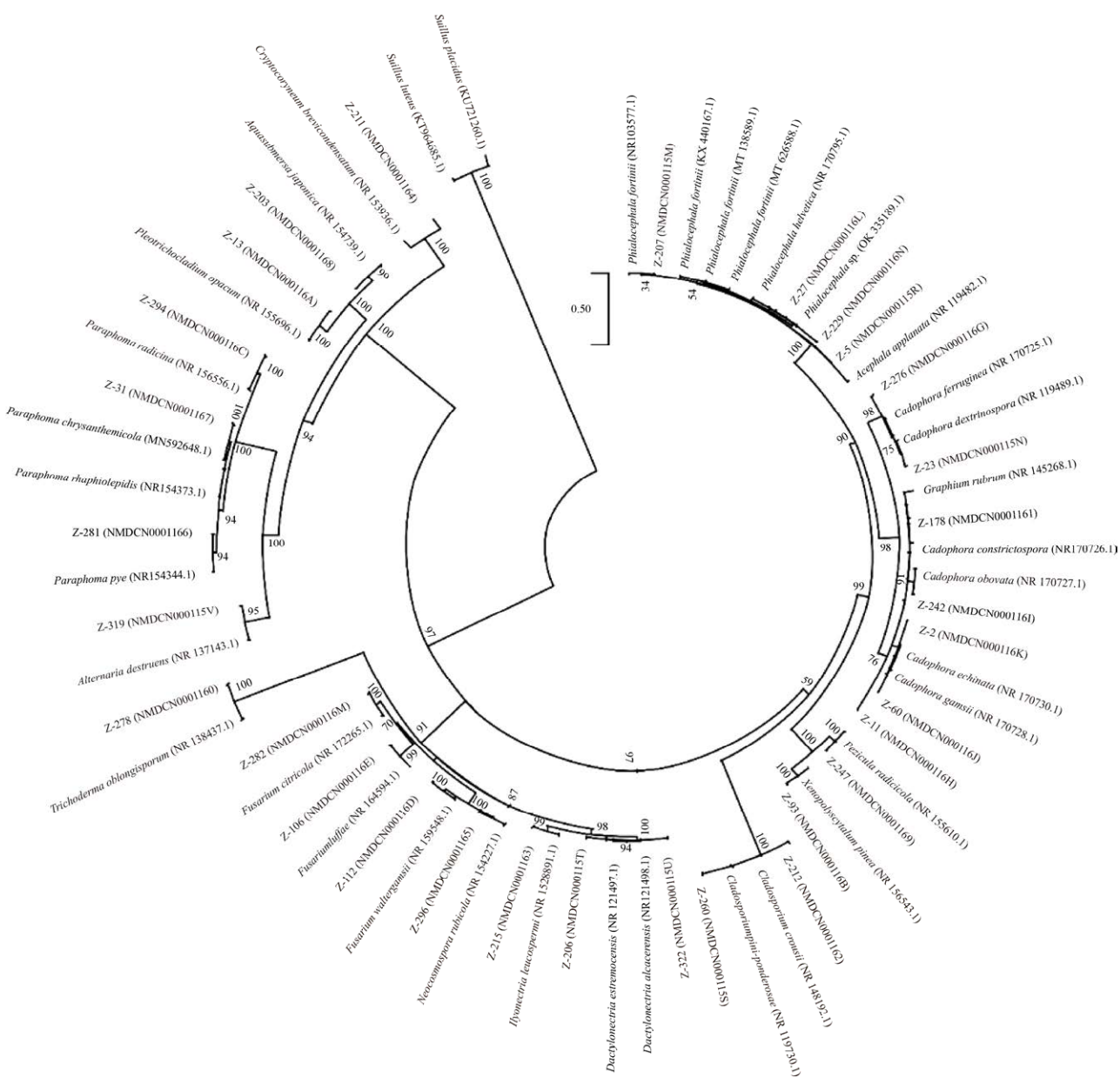


图 1 基于根系内生真菌及其近似种 rDNA ITS 序列采用 ML 法构建的系统发育树 Z 编号类型代表本次实验分离得到菌株序列; *Suillus placidus* (KU721260.1)和 *S. luteus* (KT964685.1)是外类群
Fig. 1 Phylogenetic tree constructed by ML method based on rDNA ITS sequences of endophytic fungi and their affinities. Z number type represents the strain sequence obtained in this experiment; *Suillus placidus* (KU721260.1) and *S. luteus* (KT964685.1) as outgroups.

表 2 两种落叶松根系可培养内生真菌的菌群组成及相对分离频率

纲 Class	目 Order	科 Family	属 Genus	种 Species	菌株数 Number of isolates	相对分 离频率 IF (%)	参考文献或参考菌株编号 Reference or reference strain No.
锤舌菌纲 Leotiomycetes	柔膜菌目 Helotiales	软盘菌科 Mollisiaceae	<i>Acephala</i>	<i>Ac. applanata</i> (2005)	4	1.78	Grünig <i>et al.</i> 2008
			瓶头霉属	福廷瓶头霉	96	42.67	赵燕珍等 2020
			<i>Phialocephala</i>	<i>Phi. fortinii</i> (1986)			Zhao <i>et al.</i> 2020
				<i>Phi. helvetica</i> (2008)	67	29.78	邓勋等 2015
				<i>Phi. sp.</i>	1	0.44	Deng <i>et al.</i> 2015
		Hamatocanthoscyphaceae	异多棒菌属	<i>X. pinea</i> (2010)	3	1.33	OK335189.1 Sierota <i>et al.</i> 2016
		皮盘菌科	<i>Xenopolyscytalum</i>				
		Dermateaceae	无柄盘菌属	<i>Pe. radicola</i> (2014)	3	1.33	Kwaśna <i>et al.</i> 2016
		Ploetnerulaceae	<i>Pezicula</i>				
			背芽突霉属	<i>Ca. constrictospora</i> (2020)	7	3.11	Maciá-Vicente <i>et al.</i> 2020
			<i>Cadophora</i>				
				<i>Ca. dextrinospora</i> (2020) = <i>Mollisia dextrinospora</i> (1980)	1	0.44	
				<i>Ca. echinata</i> (2020)	2	0.89	
				<i>Ca. ferruginea</i> (2020)	1	0.44	
				<i>Ca. gamsii</i> (2020)	1	0.44	
				<i>Ca. obovata</i> (2020)	1	0.44	
			链格孢属	损毁链格孢	2	0.89	赵倩 2014
座囊菌纲 Dothideomycetes	格孢腔菌目 Pleosporales	格孢菌科 Pleosporineae	<i>Alternaria</i>	<i>Al. destruens</i> (1998)			Zhao 2014
		Aquasubmersaceae	<i>Aquasubmersa</i>	<i>Aq. japonica</i> (2015)	1	0.44	NR_154739.1 - Holotype
		Cryptocoryneaceae	<i>Cryptocoryneum</i>	<i>Cr. brevicondensatum</i> (2016)	1	0.44	Hashimoto <i>et al.</i> 2016
		暗壳腔菌科	异茎点霉属	菊异茎点霉菌	1	0.44	侯力峰 2020
		Phaeosphaeriaceae	<i>Paraphoma</i>	<i>Pa. chrysanthemicola</i> (2010) = <i>Phoma chrysanthemicola</i> (1907)			Hou 2020
				<i>Pa. pye</i> (2017)	1	0.44	
			根异茎点霉		2	0.89	
				<i>Pa. radicina</i> (1983) = <i>Pyrenochaeta radicina</i> (1902) = <i>Pho. radicina</i> (1979)			

(待续)

(续表 2)

纲 Class	目 Order	科 Family	属 Genus	种 Species	菌株数 Number of isolates	相对分 离频率 IF (%)	参考文献或参考菌株编号 Reference or reference strain No.
粪壳菌纲 Sordariomycetes	枝孢菌目 Cladosporiales	黑球腔菌科 Melanommataceae	<i>Pleotrichocladium</i>	<i>Pa. raphirolepidis</i> (2017)	5	2.22	Crous <i>et al.</i> 2017
				短梗蠕孢菌	4	1.78	肉斯塔木·艾买提等 2022
				<i>Pl. opacum</i> (2017) = <i>Sporidesmium opacum</i> (1837) = <i>S. fasciculare</i> (1837) = <i>Xenodochus opacus</i> (1851) =			Rousitamu <i>et al.</i> 2022
				<i>Clasterosporium opacum</i> (1886) =			徐玲洁等 2022
				<i>Clas. fasciculare</i> (1886) =			Xu <i>et al.</i> 2022
				<i>Trichocladium opacum</i> (1952) =			
				<i>Dicoccum fasciculare</i> (1851) =			
				<i>Bactrodesmium fasciculare</i> (1953)			
				<i>Clad. crousii</i> (2016)	1	0.44	NR_148192.1 - Holotype
粪壳菌纲 Sordariomycetes	肉座菌目 Hypocreales	赤壳菌科 Nectriaceae	枝孢菌属 <i>Cladosporium</i>	<i>Clad. pini-ponderosae</i> (2009)	1	0.44	Schubert <i>et al.</i> 2009
				<i>D. alcacerensis</i> (2014)=	1	0.44	NR_121498.1
				<i>I. alcacerensis</i> (2012)			
				<i>D. estremocensis</i> (2014)=	1	0.44	王玉君等 2015
				<i>I. estremocensis</i> (2012)			Wang <i>et al.</i> 2015
				<i>F. citricola</i> (2017) =	2	0.89	Sandoval-Denis <i>et al.</i> 2018
				<i>N. citricola</i> (2021)			
				<i>F. luffiae</i> (2019)	1	0.44	Wang <i>et al.</i> 2019
				<i>F. waltergamsii</i> (2020) =	1	0.44	NR_159548.1 - Holotype
				<i>N. gamsii</i> (2017)			
粪壳菌纲 Sordariomycetes	肉座菌科 Hypocreaceae	小囊菌科 Microascales	土赤壳属 <i>Ilyonectria</i>	<i>I. leucospermi</i> (2013)	2	0.89	刘亚等 2019
							Liu <i>et al.</i> 2019
				<i>N. rubicola</i> (2015)	1	0.44	Riaz <i>et al.</i> 2020
							Kim <i>et al.</i> 2017
				矩孢木霉	3	1.33	NR_138437.1
				<i>Trichod. oblongisporum</i> (1992)			
				<i>G. rubrum</i> (1934)	7	3.11	Harrington <i>et al.</i> 2001

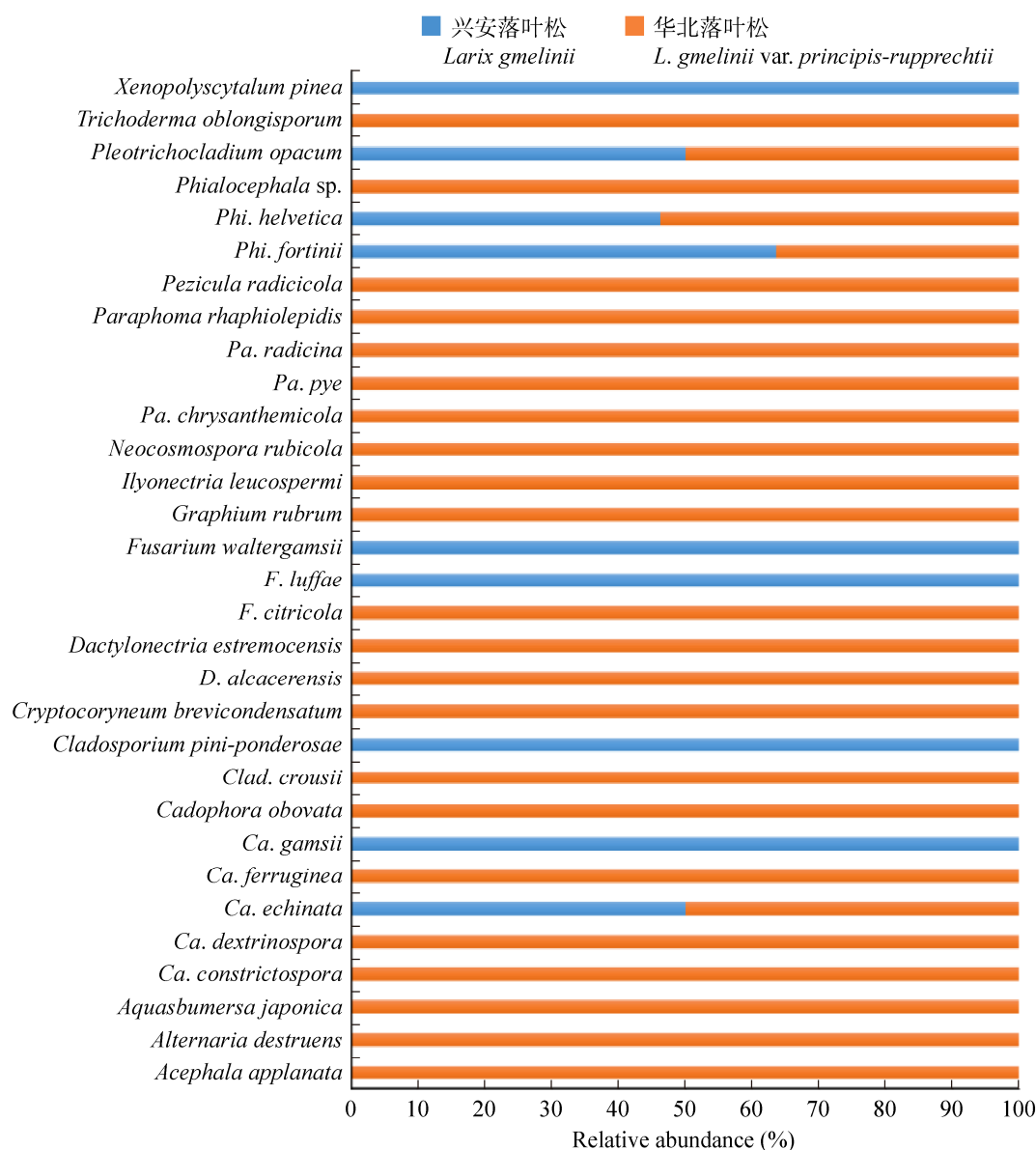


图2 两种落叶松根系可培养内生真菌物种组成条形图

Fig. 2 Bar chart of culturable endophytic fungal species composition from two larch species roots.

从 LSM、LHD、LJ 和 LAH 4 个样地分布的华北落叶松根系中各分离得到 6、14、9 和 11 种根系内生真菌，LHD 样地的根系内生真菌丰富度最高，4 个样地的华北落叶松根系内生真菌共有种为 *Phi. fortinii* 和 *Phi. helvetica*。LSM、LHD 和 LJ 3 个样地同位于大青山山脉区域，其共有物种为 *Cadophora constrictosporea*、*Phialocephala fortinii* 和 *Phi. helvetica*。*C. constrictosporea*、*Graphium rubrum*、*Ilyonectria*

leucospermi、*Pleotrichocladium opacum*、*Phi. fortinii* 和 *Phi. helvetica* 为呼和浩特地区 LHD 和 LJ 样地的共有物种，由于 LHD 和 LJ 样地的根系内生真菌共有物种较多，故两样地的相似程度要略高于 LJ 样地与其他样地的相似程度。其中每个样地都有其各自特有的根系内生真菌物种，*Aquasubmersa japonica*、*Cadophora obovata*、*Cladosporium crousii*、*Cryptocoryneum brevicondensatum*、*Dactylonectria alcacerensis*、

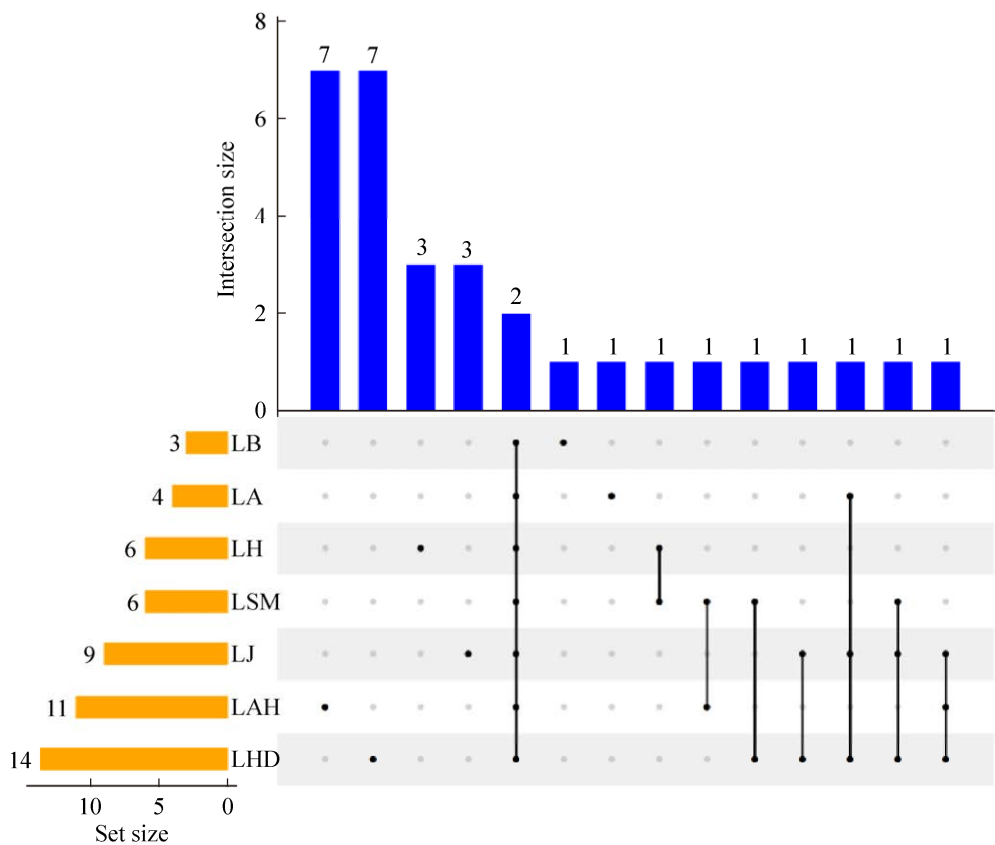


图 3 不同样地两种落叶松根系可培养内生真菌群落韦恩图

Fig. 3 Venn diagram of culturable endophytic fungal community from two larch species roots in different sample.

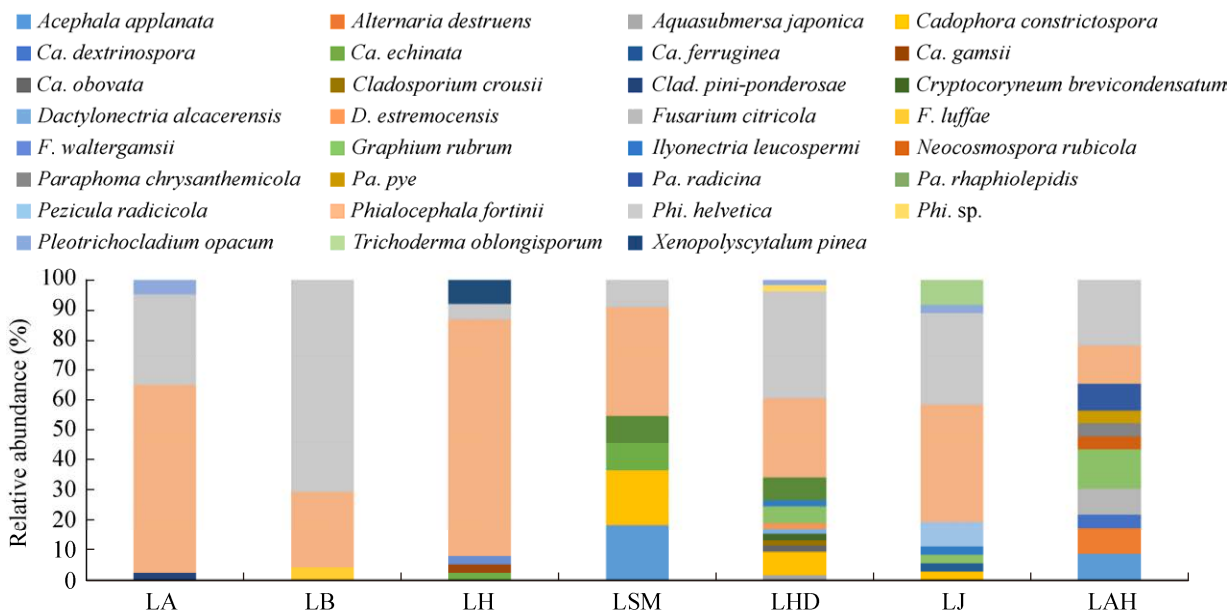


图 4 不同样地两种落叶松根系可培养内生真菌物种组成柱形图

Fig. 4 Column charts of culturable endophytic fungal species composition from two larch species roots in different sites.

表 3 不同林地两种落叶松根系可培养内生真菌菌群的多样性及相似性

Table 3 Diversity and similarity of culturable endophytic fungal community in two larch species roots of different forest lands

样点 Sample sites	LA	LB	LH	LSM	LHD	LJ	LAH	Shannon-Wiener	Simpson	Pielou
LA	1							0.93	0.53	0.25
LB	0.57	1						0.76	0.45	0.24
LH	0.40	0.44	1					0.90	0.38	0.25
LSM	0.40	0.44	0.50	1				1.87	0.85	0.78
LHD	0.33	0.24	0.20	0.40	1			2.07	0.80	0.52
LJ	0.46	0.33	0.27	0.40	0.52	1		1.75	0.76	0.49
LAH	0.27	0.29	0.24	0.35	0.24	0.30	1	2.48	0.92	0.79

Phialocephala sp.和 *Dactylonectria estremocensis* 7 个种仅在 LHD 样地的华北落叶松根系中分离得到。*Alternaria destruens*、*Cadophora dextrinospora*、*Fusarium citricola*、*Neocosmospora rubicola*、*Paraphoma chrysanthemicola*、*Pa. pye* 和 *Pa. radicina* 7 个种仅在 LAH 样地分离得到。*Ca. ferruginea*、*Pezicula radicola* 和 *Trichoderma oblongisporum* 3 个种仅在 LJ 样地分离得到。*Ca. echinata* 为 LSM 样地的特有种。这 4 个样地间的共有物种存在一定的差异,综上所述,2 种落叶松的根系内生真菌群落组成在各自的分布样地之间均存在较明显差异。

2.3 不同样地两种落叶松根系内生真菌物种多样性分析

对 7 个样地中所分离出的内生真菌丰度及多度进行统计分析(表 3),发现华北落叶松分布的 LSM 等西部样地的 Shannon-Wiener 和 Simpson 多样性指数及 Pielou 均匀度指数均大于兴安落叶松分布的 LA 等东部样地,2 个树种各自的分布样地之间均匀度指数大小有所不同,但均高于 0.22。在同一树种不同样地的多样性和均匀度指数比较分析中发现,华北落叶松分布的 4 个样地的均匀度指数均高于 0.45,同时 LAH 样地的多样性指数和均匀度指数均高于其他 3 个样地,同处大青山山脉地区的 3 个样地 LJ、LHD 和 LSM 的多样性指数最为相

近。兴安落叶松分布的 3 个样地的均匀程度大小一致,均呈现出较低的均匀度。其中 LA 样地的物种多样性要高于另外 2 个样地,同位于赤峰地区的 LB 和 LH 两样地的多样性指数较为相似。综合以上结果,表明不同样地 2 种落叶松根系内生真菌的组成结构不尽相同,分布于不同样地的 2 种落叶松根系中均具有丰富的内生真菌物种资源。

3 讨论

本研究从 7 个样地中共分离得到 225 株内生真菌,综合形态学初步分析和分子学鉴定,确定为 17 个属、31 个种。其中 DSE 的占比最大,是主要的内生真菌类群,该结果与肉斯塔木·艾买提等(2022)对于乔木云杉的研究结果相一致。DSE 分布范围极广,遍布全球各种生境,从菌根植物到非菌根植物都发现有定殖和侵染(李雪梦 2019)。在生长于胁迫生境的植物根系中,这类真菌的定殖率更高,如干旱寒冷等环境(杨秀丽 2010; 代梦雪等 2020)。从整体结果来看,此次分离得到的 DSE 类群在属水平上主要包括 *Phialocephala*、*Cadophora*、*Paraphoma* 和 *Acephala* 等,在种水平上主要包括 *Phi. helvetica*、*Phi. fortinii*、*Ca. constrictospora*、*Pa. chrysanthemicola*、*Ca. obovata*、*Ca. ferruginea*、*Pa. pye*、*Pa. radicina*、*Ca. echinata*、*Ac.*

applanata 和 *Ca. gamsii*。其中 *Phialocephala* 为优势属, *Phi. fortinii* 和 *Phi. helvetica* 是 7 个样地的共有种, 两者相对分离频率较高, 分别为 42.67% 和 29.78%, 说明其优势度高, 稳定性和适应性较强。Johnson & Whitney (1989) 认为内生真菌对于某些宿主具有特异性, 但这可能是就某些关键性的内生真菌而言 (Dobranic *et al.* 1995), 综合来看, 植物内生真菌的特异性是内生真菌同宿主植物长期协同进化的结果 (梁艳 2010)。同时, 因其在气候干旱、重金属污染等逆境生态系统中分布广泛, 其作用可能与菌根真菌相似 (Mandyam & Jumpponen 2005)。*Phialocephala*、*Cadophora* 和 *Paraphoma* 3 个属的真菌能够侵染多种类型的植物, 可与不同生态系统中的多种植物建立共生互惠的关系, 在低等的孢子植物地衣 (徐珂 2020)、高等的种子植物桃儿七的茎叶组织 (宁祎等 2017)、樟子松 (邓勋等 2017)、马尾松 (赵燕珍等 2020)、青海云杉和落叶松的根系组织 (杨秀丽 2010; 肉斯塔木·艾买提等 2022) 中均有分布。同时对于它们的功能也进行了研究, 其中 *Phi. fortinii* 的促生能力和抗逆境胁迫能力很强, 赵燕珍等 (2020) 给马尾松接种 *Phi. fortinii* 后发现马尾松累积的生物量得到了显著增加, 同时研究发现其对于根系发育也产生了一定的影响, 促进了侧根的生长, 而主根的生长能力则被减弱, 针叶的发生速度也得到了提高。邓勋等 (2017) 通过给樟子松接种 *Phi. fortinii*, 发现 *Phi. fortinii* 能缠绕丝核菌这种病原菌的菌丝并对其进行覆盖, 一定程度上抑制了其生长, 提高了植物抗生物胁迫的能力。*Cadophora* 和 *Phialocephala* 等属的 DSE 类群可参与宿主植物对高寒、强辐射环境的生态适应过程 (陈娟等 2018), 针叶树中主要的深色有隔内生真菌并不是单一种, 主要为子囊菌中的 *Phi. fortinii* s.l.-*Acephala applanata* species complex (PAC) 类群集合 (Grünig *et al.*

2008)。综合前期研究, 更说明了 DSE 类群的内生真菌在各类植物中不仅具有广泛的分布, 对于植物生长发育方面的研究前景更是广阔。本研究在内蒙古林区 2 种落叶松根系中分离出了较为丰富的 DSE 菌株, 猜测 2 种落叶松属树种之所以能够在降水少而不均、冬季长而严寒的内蒙古地区广泛分布, 除了其自身的植物学特性和生境中的土壤气候因素外, 其根系内的各种 DSE 真菌也发挥着独特的作用。

分离得到的其他属内生真菌, 如 *Fusarium* 和 *Cladosporium* 等, 常作为植物病原真菌存在 (郭志青等 2022), 但也有研究表明当其作为植物内生菌存在时, 正常情况下不会使其宿主致病, 有时还对于宿主的生长具有促进、抗病虫害等积极的作用 (Waweru *et al.* 2014), 但如果生态环境或宿主植物生理状况发生改变, 例如当宿主植物处于衰退阶段时, 这些内生的潜在病原菌, 可能会产生致病性, 对植物造成危害 (柴新义和钟媛媛 2017; 陈艳露等 2022)。同时有学者表明在适宜的生态和气候条件下, 当植物组织开始老化时, 一些叶围真菌能进入寄主的组织中。由于植物组织老化, 内生真菌原来的微生态环境发生改变, 更利于腐生真菌的生长, 这就表明为什么有时分离内生真菌时可以大量得到一些表生真菌。结合以上观点可见, 植物内生真菌与宿主植物之间的关系是多样的, 随着外部或自身条件的改变, 二者之间的关系处于一定的动态稳定中, 与常规的寄生、腐生关系不同, 是一种人们广泛接受的互惠共生关系 (Saikkonen *et al.* 2004; 柴新义和钟媛媛 2017)。由于宿主植物自身生理特性的不同, 此类真菌的生物学功能也有所不同, 所分离出的内生真菌对于宿主 2 种落叶松的作用还有待于进一步的研究。

同时, 本研究发现 2 种落叶松根系内生真菌群落组成和数量都存在一定的差异, 且华北

落叶松根系内生真菌的多样性指数和均匀度指数均大于兴安落叶松。华北落叶松与兴安落叶松 2 个树种之间, 根系内生真菌的群落组成相似程度低, 这说明树木种类及所处环境会影响其内生真菌的群落结构组成。这与前期大量研究结果所展示的影响内生真菌丰度和多样性的因素有多种, 如生境地的气温、光照、土壤等环境因素, 植物的种类及其根系分泌物、所处发育阶段、分离部位等宿主因素(梁艳 2010; 柴新义和钟媛媛 2017; 宁祎等 2017; 苏芳 2019; 袁仁文等 2020; Jahromi *et al.* 2021; 陈艳露等 2022; 肉斯塔木·艾买提等 2022)的结论相一致。同时同样地的同一树种根系内生真菌组成也有所不同, 其中华北落叶松分布的 4 个样地中, LHD 样地分离出的内生真菌种类数及菌株数量最多, 这可能与 LHD 样地的生态环境有关, 该样地华北落叶松的分布较为集中、郁闭度较高。样地 LJ、LHD 和 LSM 的多样性指数最为相近, 可能是因为这 3 个样地同处于内蒙古大青山山脉地区, 样地植被组成较为相近。

通过对样地间内生真菌群落组成的相似度进行统计分析, 发现样地 LJ 与样地 LHD 的相似性要略高于样地 LJ 与其他样地的相似性, 这可能与两样地的采集时间一致且样地间的距离较近(均位于呼和浩特市区域内)、其温度和降水等气候条件较为相近等因素有关, 同时两样地分布的落叶松种类一致, 均为华北落叶松。样地 LA、LB 和 LH 同为兴安落叶松分布地, 且 LB 和 LH 虽然距离较近, 但两者间的相似程度却低于样地 LA 和 LB 间的相似程度, 可能是由于 LB 和 LH 样地的海拔高度更为相近, 同时在进行菌种分离的过程中, LB 和 LH 2 个样地的材料处理分离时间较近, LH 样地的分离时间稍晚。因此, 在以后的实验中对样本进行处理的时间要尽量保持一致。

综合而言, 采样点之间不同的地理位置和自然气候环境等条件, 使得同样地的 2 种落叶松生境各不相同, 是影响其根系内生真菌群落结构组成的主要外在因素。同时, 2 种宿主植物对于不同自然环境的适应性也同样显示了其内生真菌对于该环境的适应, 而宿主本身的植物特性也在吸引着特定微生物的侵染。本研究采用根段组织分离法对内蒙古 2 种落叶松根系可培养内生真菌进行了分离鉴定, 研究结果填补了前期相关基础研究的空白, 挖掘并认识到了内蒙古各地 2 种落叶松根系丰富的可培养内生真菌资源, 为后期落叶松菌根化育苗、造林和树势恢复等实践应用奠定了基础。

[REFERENCES]

- Adeleke BS, Babalola OO, 2021. Biotechnological overview of agriculturally important endophytic fungi. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 62(4): 507-520
- Ai H, 2019. Study on antibacterial activity strains of endophytic fungi from sandy Spruce. Master Thesis, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. 1-55 (in Chinese)
- Chai XY, Zhong YY, 2017. Community composition and diversity of endophytic fungi from the fruits of *Pteroceltis tataric-novii*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28(2): 636-642 (in Chinese)
- Chen J, Zhu J, Yan B, Li JM, Guo SX, 2018. Preliminary identification of endophytic fungi colonized in the root of *Saussurea involucreata* and *Rhodiola rosea* from Xinjiang region. *Mycosystema*, 37(1): 110-119 (in Chinese)
- Chen YL, Pei NC, Wu F, Zhang Y, Guo CL, Zhang LP, Li ZL, 2018. Diversity and antibacterial activity of endophytic fungi from *Camellia oleifera* in different regions. *Biological Disaster Science*, 41(4): 261-267 (in Chinese)
- Chen YL, Xie L, Liu B, Zeng FH, Liao ST, Zhang Y, 2022. Community composition and diversity of endophytic fungi in banana root in Guangxi. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 43(2): 385-398 (in Chinese)
- Chen YY, 2015. The colonization and species diversity of dark septate endophytes of *Ammopiptanthus mongolicus*. Master Thesis, Hebei University, Baoding. 1-47 (in Chinese)
- Chen ZY, Kong DX, Jiang YS, Wei JQ, Zou R, Shi YC, 2013. Study on DNA extraction method in *Mahonia breviflora* Y.S. Wang et Hsiao. *Genomics and Applied*

- Biology, 32(5): 633-638 (in Chinese)
- Crous PW, Wingfield MJ, Burgess TI *et al.* (more than 20 authors), 2017. Fungal planet description sheets: 558-624. *Persoonia Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 38(1): 240-384
- Dai MX, Zhang GQ, Fan XM, Li B, Zhan FD, He YM, 2020. Research progress regarding the ecological distribution and function of dark septate endophytes in stressful environments. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 26(3): 722-729 (in Chinese)
- Dai YC, 2010. Species diversity of wood-decaying fungi in northeast China. *Mycosystema*, 29(6): 801-818
- Dai YC, Qin GF, Xu MQ, 2000. The Forest pathogens of root and butt rot on northeast China. *Forest Research*, 13(1): 15-22 (in Chinese)
- Dai YC, Yang ZL, Cui BK, Wu G, Yuan HS, Zhou LW, He SH, Ge ZW, Wu F, Wei YL, Yuan Y, Si J, 2021. Diversity and systematics of the important macrofungi in Chinese forests. *Mycosystema*, 40(4): 770-805 (in Chinese)
- Deng X, Song XS, Yin DC, Song RQ, 2015. Effects of salt stress on growth and nutritional metabolism of two dark septate endophyte (DSE). *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 35(5): 1-8 (in Chinese)
- Deng X, Song XS, Yin DC, Song RQ, 2017. Effect of inoculating *Phialocephala fortinii* D575 and *Suillus luteus* N94 on the growth of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and its resistant to damping-off. *Forest Pest and Disease*, 36(1): 21-25 (in Chinese)
- Deng X, Song XS, Yin DC, Song RQ, Ma XQ, Zhang X, 2013. Study on screening of high efficient *Trichoderma* strains and its biocontrol of seedling blight. *Journal of Jilin Agricultural University*, 35(3): 282-287 (in Chinese)
- Dobranic JK, Johnson JA, Alikhan QR, 1995. Isolation of endophytic fungi from eastern larch (*Larix lancina*) leaves from New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Microbiology*, 41(2): 194-198
- Feng J, Hao I, Pang JJ, Zhang Y, Yang CH, 2019. Research progress on natural regeneration mechanism of larch forest. *Journal of Liaoning Forestry Science & Technology*, 46(5): 46-49 (in Chinese)
- Grünig CR, Queloz V, Sieber TN, Holdenrieder O, 2008. Dark septate endophytes (DSE) of the *Phialocephala fortinii* s.l. - *Acephala applanata* species complex in tree roots: classification, population biology, and ecology. *Botany*, 86(86): 1355-1369
- Gu MY, Zhang ZD, Tang GM, Gulinisha SYM, Zhang LJ, Zhu J, Tang QY, Chu M, Ghenijan O, Outikuer M, Xu WL, 2022. Community composition and ecological function of endophytic fungi in different tissues of *Lycium ruthenicum* Murr. *Mycosystema*, 41(8): 1254-1267 (in Chinese)
- Guo ZQ, Zhang X, Diao LG, Xu ML, Yu J, Li Y, He K, Song XY, Wang WT, Chi YC, 2022. Hazards and control of *Fusarium* spp. and its metabolites fumonisins. *Shandong Agricultural Sciences*, 54(1): 157-164 (in Chinese)
- Harrington TC, McNew D, Steimel J, Hofstra D, Farrell R, 2001. Phylogeny and taxonomy of the *Ophiostoma piceae* complex and the dutch elm disease fungi. *Mycologia*, 93(1): 111-136
- Hashimoto A, Matsumura M, Hirayama K, Yonezawa H, Tanaka K, 2016. Taxonomy and phylogeny of *Cryptocoryneum* (Pleosporales, Dothideomycetes). *Mycological Progress*, 15(5): 45-56
- He QW, 2020. Selection and molecular genetic analysis of excellent germplasm of two larch species. Master Thesis, Beijing Forestry University, Beijing. 1-68 (in Chinese)
- Hou LF, 2020. Species diversity and salt tolerance of dark septate endophytes in three desert plants. PhD Dissertation, Hebei University, Baoding. 1-123 (in Chinese)
- Jahromi MS, Azizi A, Soltani J, 2021. Diversity and spatiotemporal distribution of fungal endophytes associated with *Salvia multicaulis*. *Current Microbiology*, 78(4): 1432-1447
- Johnson JA, Whitney NJ, 1989. A study of fungal endophytes of needles of balsam fir (*Abies balsamea*) and red spruce (*Picea rubens*) in New Brunswick, Canada, using culture and electron-microscope techniques. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 67(12): 3513-3516
- Khan AL, Hussain J, Al-Harrasi A, Al-Rawahi A, Lee IJ, 2013. Endophytic fungi: resource for gibberellins and crop abiotic stress resistance. *Critical Reviews in Biotechnology*, 35(1): 62-74
- Kim JH, Kim DY, Park H, Cho JH, Eom AH, 2017. *Neocosmospora rubicola*, an unrecorded endophytic fungus isolated from roots of *Glycyrrhiza uralensis* in Korea. *The Korean Journal of Mycology*, 45(1): 63-67
- Kwaśna H, Szewczyk W, Behnke-Borowczyk J, 2016. Fungal root endophytes of *Quercus robur* subjected to flooding. *Forest Pathology*, 46(1): 35-46
- Li XM, 2019. Study on dark septate endophytes of different plants in the desert steppe of Siziwang banner. Master Thesis, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. 1-71 (in Chinese)
- Li Y, Li TH, Yang ZL, Bau T, Dai YC, 2016. Atlas of Chinese macrofungal resources. Central China Farmers Publishing House, Zhengzhou. 1-1351 (in Chinese)

- Liang Y, 2010. Study on endophyte in conifer in the midwest Inner Mongolia. Master Thesis, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. 1-49 (in Chinese)
- Liu WT, Chen JJ, Feng JW, Xia CY, Shao YX, Zhu YX, Liu F, Cai HM, Yang KB, Zhang CL, 2021. Diversity of endophytic fungi associated with plants of Poaceae from Yunnan, Zhejiang and Inner Mongolia. *Mycosystema*, 40(3): 502-513 (in Chinese)
- Liu XW, 2009. Biocontrol and molecular diagnosis of the larch shoot blight. Master Thesis, Northeast Forestry University, Harbin. 1-52 (in Chinese)
- Liu Y, Wang P, Zhou YH, Chen JF, Chen ZL, 2019. Mycorrhizal fungi isolation and identification of *Rhododendron simsii* in Dapanshan, Zhejiang. *Northern Horticulture*, 43(9): 77-82 (in Chinese)
- Liu YJ, Xu T, Yuan Y, Liu Y, Hong WJ, Zhuang XY, 2015. Symbiotic effect and responses to adding phosphorus to *Rhododendron moultmainense* seedling after inoculated with *Phialocephala fortinii*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 43(34): 225-228 (in Chinese)
- Luo X, Yu C, 2021. Diversity of endophytic fungi from *Pinus massoniana* in Guizhou Province, southwestern China. *Mycosystema*, 40(3): 531-546 (in Chinese)
- Maciá-Vicente JG, Piepenbring M, Koukol O, 2020. Brassicaceous roots as an unexpected diversity hot-spot of helotialean endophytes. *IMA Fungus*, 11(1): 1-23
- Mandym K, Jumpponen A, 2005. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology*, 53(1): 173-189
- Ning Y, Li YL, Li Y, Zhou GY, Yang LC, Xu WH, 2017. Diversity of endophytic fungi from the stem and leaf of *Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying. *Acta Ecologica Sinica*, 37(15): 5157-5166 (in Chinese)
- Niu YF, 2017. Diversity and biological characteristics of nitrogen fixing bacteria in rhizosphere of constructive species of forest vegetation in Inner Mongolia. PhD Dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. 1-153 (in Chinese)
- Riaz M, Akhtar N, Khan SN, Shakeel M, Tahir A, 2020. *Neocosmospora rubicola*: an unrecorded pathogen from Pakistan causing potato stem rot. *Sarhad Journal of Agriculture*, 36(3): 906-912
- Rousitamu A, Qin HY, Yan XF, Wang JF, Liu JL, Deng XJ, Li JY, 2022. Isolation and identification of symbiotic fungi in roots of *Picea crassifolia* on Helan Mountain in Ningxia. *Microbiology China*, 49(2): 449-462 (in Chinese)
- Sadeghi F, Samsampour D, Seyahoei MA, Bagheri A, Soltani J, 2019. Diversity and spatiotemporal distribution of fungal endophytes associated with *Citrus reticulata* cv. siyahoo. *Current Microbiology*, 76(3): 279-289
- Saikkonen K, Wäli P, Helander M, Faeth SH, 2004. Evolution of endophyte-plant symbioses. *Trends in Plant Science*, 9(6): 275-280
- Saiyaremu H, Deng X, Song XS, Song RQ, 2021. Research progress in the working mechanism of ectomycorrhizal fungi for plant growth promotion and stress resistance. *World Forestry Research*, 34(1): 19-24 (in Chinese)
- Sandoval-Denis M, Guarnaccia V, Polizzi G, Crous PW, 2018. Symptomatic *Citrus* trees reveal a new pathogenic lineage in *Fusarium* and two new *Neocosmospora* species. *Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 40(1): 1-25
- Schubert K, Greslebin A, Groenewald JZ, Crous PW, 2009. New foliicolous species of *Cladosporium* from South America. *Persoonia*, 22(100): 111-122
- Shen ZY, Zhu B, Zhang QL, Zhang QY, Qin LP, 2019. Comparative study on distribution of endophytic fungi in *Scrophularia ningpoensis* from different habitats. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 50(4): 957-962 (in Chinese)
- Shi X, 2017. The diversity of endophytic fungi and its dominant strain characteristics of *Picea mongolica* in Baiyin Obao. Master Thesis, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. 1-59 (in Chinese)
- Sierota Z, Wrzosek M, Sikora K, Biedunkiewicz A, Pawlowska J, Tarwacki G, Malecka M, Żółciak A, 2016. The impact of *Phlebiopsis gigantea* treatment on bacterial and fungal communities inhabiting Norway spruce stumps. *Austrian Journal of Forest Science*, 133(3): 203-222
- Su F, 2019. The spatiotemporal distribution and inoculation effect of dark septate endophytes of *Hedysarum scoparium*. Master Thesis, Hebei University, Baoding. 1-51 (in Chinese)
- Sui L, Wan TY, Lu Y, Xu WJ, Zhang ZK, Li QY, 2021. Review of fungal endophytes on plant growth promotion and stress resistance. *Chinese Journal of Biological Control*, 37(6): 1325-1331 (in Chinese)
- Wang LX, 2019. The Influence of host tree endophytic fungi on the invasive species *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae). PhD Dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. 1-144 (in Chinese)
- Wang MM, Chen Q, Diao YZ, Duan WJ, Cai L, 2019. *Fusarium incarnatum-equiseti* complex from China. *Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 43(3): 70-89
- Wang SH, Bi YL, Li MQ, 2021. Effects of dark septate endophyte *Alternaria* sp. with different culture periods on growth of *Medicago sativa*. *Mycosystema*, 40(10): 2863-2873 (in Chinese)

- Wang YJ, Zhang LC, Guo SX, 2015. Three records of *Ilyonectria* new to China. *Mycosystema*, 34(6): 1209-1214 (in Chinese)
- Wang YY, 2020. Research on growth promotion and disease resistance of exogenous mycorrhizal fungi in larch seedlings of *Larix gmelinii*. Master Thesis, Northeast Forestry University, Harbin. 1-70 (in Chinese)
- Wang ZX, 2015. Diversity and promoting effect of endophytic fungi in roots of grapes growing in Yantai. Master Thesis, Ludong University, Yantai. 1-56 (in Chinese)
- Waweru B, Turoop L, Kahangi E, Coyne D, Dubois T, 2014. Non-pathogenic *Fusarium oxysporum* endophytes provide field control of nematodes, improving yield of banana (*Musa* sp.). *Biological Control: Theory and Application in Pest Management*, 74: 82-88
- Xu K, 2020. Chemical constituents of five endolichenic fungi and their biological activities. PhD Dissertation, Shandong University, Jinan. 1-324 (in Chinese)
- Xu LJ, Zheng YY, Feng HL, Zhou Y, 2022. Effects of inoculation with five root fungi on growth of *Pinus tabulaeformis* seedlings. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 35(4): 840-847 (in Chinese)
- Yang HF, Qiao H, Lin HQ, 2022. Inner Mongolia forest resources protection problems and countermeasures. *Inner Mongolia Forestry*, 67(2): 36-38 (in Chinese)
- Yang XL, 2010. Mycorrhizal diversity in the *Larix gmelinii* forest ecosystems of Daxinganling Mountains. PhD Dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. 1-128 (in Chinese)
- Yuan RW, Liu L, Zhang R, Fan SY, 2020. The interaction mechanism between plant rhizosphere secretion and soil microbe: a review. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 36(2): 26-35 (in Chinese).
- Zhao Q, 2014. Identification of endophytic *Alternaria* from apple bark and their potential of biocontrol of apple tree *Valsa* canker. Master Thesis, Hebei Agricultural University, Baoding. 1-52 (in Chinese)
- Zhao YZ, Feng WY, Feng JW, Shun XG, 2020. Characteristics of *Phialocephala fortinii* and *Pinus massoniana* symbiosis. *Mycosystema*, 39(5): 806-816 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 爱华, 2019. 沙地云杉内生真菌抑菌活性菌株研究. 内蒙古农业大学硕士论文, 呼和浩特. 1-55
- 柴新义, 钟媛媛, 2017. 青檀果内生真菌菌群的组成及多样性. *应用生态学报*, 28(2): 636-642
- 陈娟, 朱军, 阎波, 李佳梅, 郭顺星, 2018. 新疆药用植物天山雪莲及红景天内生真菌的分离与初步鉴定. *菌物学报*, 37(1): 110-119
- 陈言柳, 裴男才, 吴斐, 张杨, 郭春兰, 张林平, 李子林, 2018. 不同地区油茶内生真菌多样性及其抑菌活性. *生物灾害科学*, 41(4): 261-267
- 陈艳露, 谢玲, 刘斌, 曾凤花, 廖仕同, 张艳, 2022. 广西香蕉根系内生真菌的群落组成与多样性. *热带作物学报*, 43(2): 385-398
- 陈严严, 2015. 蒙古沙冬青深色有隔内生真菌定殖和物种多样性研究. 河北大学硕士论文, 保定. 1-47
- 陈宗游, 孔德鑫, 蒋运生, 韦记青, 邹蓉, 史艳财, 2013. 短序十大功劳基因组总 DNA 提取方法研究. *基因组学与应用生物学*, 32(5): 633-638
- 代梦雪, 张光群, 范旭杪, 李博, 湛方栋, 何永美, 2020. 胁迫生境深色有隔内生真菌生态分布与功能研究进展. *应用与环境生物学报*, 26(3): 722-729
- 戴玉成, 秦国夫, 徐梅卿, 2000. 中国东北地区的立木腐朽菌. *林业科学研究*, 13(1): 15-22
- 戴玉成, 杨祝良, 崔宝凯, 吴刚, 袁海生, 周丽伟, 何双辉, 葛再伟, 吴芳, 魏玉莲, 员瑗, 司静, 2021. 中国森林大型真菌重要类群多样性和系统学研究. *菌物学报*, 40(4): 770-805
- 邓勋, 宋小双, 尹大川, 宋瑞清, 2015. 盐胁迫对 2 株深色有隔内生真菌(DSE)生长及营养代谢的影响. *中南林业科技大学学报*, 35(5): 1-8
- 邓勋, 宋小双, 尹大川, 宋瑞清, 2017. 深色有隔内生真菌与褐环乳牛肝菌双接种对樟子松生长及抗立枯病的影响. *中国森林病虫*, 36(1): 21-25
- 邓勋, 宋小双, 尹大川, 宋瑞清, 马晓乾, 张霞, 2013. 高效木霉菌株筛选及对针叶苗木立枯病的生防作用. *吉林农业大学学报*, 35(3): 282-287
- 冯健, 赫亮, 庞家举, 张杨, 杨春花, 2019. 落叶松林天然更新机制研究进展. *辽宁林业科技*, 46(5): 46-49
- 顾美英, 张志东, 唐光木, 古丽尼沙·沙依木, 张丽娟, 朱静, 唐琦勇, 楚敏, 艾尼江·尔斯满, 欧提库·玛合木提, 徐万里, 2022. 黑果枸杞不同组织内生真菌群落组成及生态功能分析. *菌物学报*, 41(8): 1254-1267
- 郭志青, 张霞, 刁立功, 许曼琳, 于静, 李莹, 何康, 宋新颖, 王维婷, 迟玉成, 2022. 镰刀菌及其伏马毒素的危害和防控. *山东农业科学*, 54(1): 157-164
- 何清伟, 2020. 两种落叶松优良种质选择及其分子遗传分析. 北京林业大学硕士论文, 北京. 1-68
- 侯力峰, 2020. 三种荒漠植物深色有隔内生真菌物种多样性和耐盐性研究. 河北大学博士论文, 保定. 1-123
- 李雪梦, 2019. 四子王旗荒漠草原植物深色有隔内生真菌(DSE)研究. 内蒙古农业大学硕士论文, 呼和浩特. 1-71
- 李玉, 李泰辉, 杨祝良, 图力古尔, 戴玉成, 2016. 中国大型菌物资源图鉴. 郑州: 中原农民出版社. 1-1351
- 梁艳, 2010. 内蒙古中西部针叶树内生真菌的研究. 内蒙古农业大学硕士论文, 呼和浩特. 1-49
- 刘蔚廷, 陈家杰, 冯佳威, 夏晨阳, 邵寅霄, 朱逸骁, 刘

- 峰,蔡焕满,杨锴斌,章初龙,2021. 云南、浙江、内蒙古禾本科植物内生真菌多样性研究. 菌物学报, 40(3): 502-513
- 刘秀徽,2009. 落叶松枯梢病的生物防治与分子检测初步研究. 东北林业大学硕士论文, 哈尔滨. 1-52
- 刘亚,王盼,周钰鸿,陈江芳,陈子林,2019. 浙江大盘山映山红菌根真菌的分离和鉴定. 北方园艺, 43(9): 77-82
- 刘永金,徐滔,袁银,刘亚,洪文君,庄雪影,2015. 接种福廷瓶头霉对毛棉杜鹃幼苗共生效应及其对加磷的响应. 安徽农业科学, 43(34): 225-228
- 罗鑫,于存,2021. 贵州马尾松内生真菌多样性. 菌物学报, 40(3): 531-546
- 宁祎,李艳玲,李媛,周国英,杨路存,徐文华,2017. 桃儿七茎叶组织内生真菌多样性. 生态学报, 37(15): 5157-5166
- 牛艳芳,2017. 内蒙古森林植被主要建群树种根际固氮菌多样性及生物特性. 内蒙古农业大学博士论文, 呼和浩特. 1-153
- 肉斯塔木·艾买提,秦红亚,闫兴富,王继飞,刘建利,邓晓娟,李靖宇,2022. 宁夏贺兰山青海云杉根系共生真菌的分离与鉴定. 微生物学通报, 49(2): 449-462
- 赛牙热木·哈力甫,邓勋,宋小双,宋瑞清,2021. 外生菌根真菌对植物促生抗逆作用机制研究进展. 世界林业研究, 34(1): 19-24
- 沈湛云,朱波,张泉龙,张巧艳,秦路平,2019. 不同产地玄参内生真菌种群结构的比较分析. 中草药, 50(4): 957-962
- 石鑫,2017. 白音敖包沙地云杉内生真菌多样性及优势菌特性研究. 内蒙古农业大学硕士论文, 呼和浩特. 1-59
- 苏芳,2019. 花棒深色有隔内生真菌时空分布与接种效应研究. 河北大学硕士论文, 保定. 1-51
- 隋丽,万婷玉,路杨,徐文静,张正坤,李启云,2021. 内生真菌对植物促生、抗逆作用研究进展. 中国生物防治学报, 37(6): 1325-1331
- 王立祥,2019. 寄主树种内生真菌对入侵种松树蜂的影响. 北京林业大学博士论文, 北京. 1-144
- 王淑惠,毕银丽,李梦琪,2021. 不同培养期深色有隔内生真菌链格孢菌对紫花苜蓿生长的影响. 菌物学报, 40(10): 2863-2873
- 王玉君,张丽春,郭顺星,2015. 土赤壳属三个中国新记录种. 菌物学报, 34(6): 1209-1214
- 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. 1-70
- 王朝霞,2015. 烟台地区葡萄根部内生真菌的多样性及促生效应的研究. 鲁东大学硕士论文, 烟台. 1-56
- 徐珂,2020. 五株地衣内生真菌的化学成分及其生物活性研究. 山东大学博士论文, 济南. 1-324
- 徐玲洁,郑妍妍,冯花蕾,周勇,2022. 接种五种根系真菌对油松幼苗促生效应的研究. 西南农业学报, 35(4): 840-847
- 杨海峰,乔宏,林会全,2022. 内蒙古森林资源保护问题与对策. 内蒙古林业, 67(2): 36-38
- 杨秀丽,2010. 大兴安岭兴安落叶松森林生态系统菌根及其真菌多样性研究. 内蒙古农业大学博士论文, 呼和浩特. 1-128
- 袁仁文,刘琳,张蕊,范淑英,2020. 植物根际分泌物与土壤微生物互作关系的机制研究进展. 中国农学通报, 36(2): 26-35
- 赵倩,2014. 苹果树皮内生链格孢的种类鉴定及其对苹果树腐烂病的生防潜力. 河北农业大学硕士论文, 保定. 1-52
- 赵燕珍,冯万艳,冯婧玮,孙学广,2020. 福廷瓶头霉与马尾松的共生特征. 菌物学报, 39(5): 806-816