

褐环乳牛肝菌对樟子松生长的调控——影响激素和代谢产物含量

尹大川[✉] 祁金玉

沈阳农业大学 辽宁 沈阳 110866

摘要: 为了进一步探究褐环乳牛肝菌对樟子松苗木生长的促进机制, 利用生物化学和植物生理学等研究方法, 在前期研究基础上对 2 年生沙地樟子松苗木施加褐环乳牛肝菌液体菌剂, 并在 2 个月后将苗木各部分生长状态、生长相关激素、抗逆性代谢产物进行检测。结果表明: 褐环乳牛肝菌可以通过升高樟子松 IAA 和 GA 含量促进樟子松苗木的生长。其中, 对樟子松根系中 IAA 含量影响最为显著, 接菌苗木根中 IAA 含量比未接菌苗木根中 IAA 含量高 85% 以上; 与此结果相反, 褐环乳牛肝菌可以降低樟子松苗木 ABA 含量, 通过 ABA 含量变化调控 IAA 含量, 进而调控根系的生长; 除此之外, 褐环乳牛肝菌可以调控樟子松苗木甜菜碱和黄酮化合物的含量。未接菌苗木的甜菜碱在根、茎、叶中的含量分别比接菌苗木高 46%、26% 和 23%, 说明接菌苗木在受环境的影响方面相较于未接菌苗木低。接菌处理可以显著提高樟子松苗木根部黄酮化合物含量。本研究结果可以为今后进一步研究提供数据借鉴, 同时也可以为辽西半干旱地区森林健康调控与褐环乳牛肝菌科学应用于当地造林提供科学依据。

关键词: 褐环乳牛肝菌, 樟子松, 植物激素, 促生机制, 生长调控

[引用本文] 尹大川, 祁金玉, 2021. 褐环乳牛肝菌对樟子松生长的调控——影响激素和代谢产物含量. 菌物学报, 40(10): 2811-2820

Yin DC, Qi JY, 2021. Regulation of *Suillus luteus* on the growth of *Pinus sylvestris* var. *mongolica*: influencing the hormone and metabolite content of the seedlings. Mycosystema, 40(10): 2811-2820

Regulation of *Suillus luteus* on the growth of *Pinus sylvestris* var. *mongolica*: influencing the hormone and metabolite content of the seedlings

YIN Da-Chuan[✉] QI Jin-Yu

Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866, China

Abstract: On the basis of previous studies, the growth status, growth-related hormones and stress-resistant metabolites of various parts of 2-year-old sandy *P. sylvestris* var. *mongolica*

基金项目: 辽宁省博士科研启动基金计划 (2019-BS-208); 国家自然科学基金 (31800542)

Supported by the Doctoral Research Initiation Fund of Liaoning Province (2019-BS-208), and the National Natural Science Foundation of China (31800542).

✉ Corresponding author. E-mail: yindachuan@syau.edu.cn

Received: 2021-06-07, accepted: 2021-07-06

seedlings were detected in two months after applying liquid inoculant of *S. luteus* for further exploring the promotion mechanism of *Suillus luteus* on the growth of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings. Results showed that *S. luteus* could promote the growth of *P. sylvestris* var. *mongolica* by increasing the content of IAA and GA. IAA content in the roots was most significantly affected, and the content in inoculated seedlings was 85% higher than that in uninoculated ones. On the contrary, *S. luteus* could reduce the ABA content, and the content of IAA was regulated by variation of ABA content, resulting in regulation of root growth. In addition, *S. luteus* could regulate the content of betaine and flavonoids. The content of betaine in roots, stems and leaves of uninoculated seedlings was 46%, 26% and 23% higher than that of inoculated ones, indicating that inoculated seedlings were less affected by the environment as compared with uninoculated ones. The content of flavonoids in roots was significantly increased after inoculation with *S. luteus* inoculant. Results of this study provide reference for forest health regulation and scientific application of *S. luteus* in local afforestation in the semi-arid area of western Liaoning Province.

Key words: *Suillus luteus*, *Pinus sylvestris* var. *mongolica*, plant hormone, growth-promoting mechanism, growth control

樟子松 *Pinus sylvestris* var. *mongolica* 是我国北方主要的造林树种,具有良好的耐旱、耐瘠薄等特点。基于此,樟子松被引种至辽宁西部半干旱地区用于防风固沙和生态环境改善 (Zheng *et al.* 2012; 尹大川等 2015)。由于辽西地区生态环境相对脆弱,土壤为风沙土,养分含量较低,给当地樟子松人工林的自然生长造成很大的影响。因此,利用人工“正向干预”促进樟子松养分吸收进而促进其生长显得尤为重要 (Yin *et al.* 2014, 2016)。其中,引入植物根际有益微生物无疑是一种有效措施 (尹大川等 2015)。

外生菌根菌 (ECMF) 是森林生态系统中最重要的一类菌 (戴玉成等 2021),它与林木根系共生形成外生菌根进而促进林木的生长 (Tang 2014; Guo *et al.* 2014; Li *et al.* 2014; Yuan *et al.* 2018)。研究表明,对马尾松苗接种菌根真菌后,菌根苗和非菌根苗相比,干重、苗高和地径均有明显的提高 (Wu *et al.* 2008)。外生菌根菌除促进树木生长外,

还可以通过提高植物的叶绿素及营养水平,来提高植物的抗逆能力 (Xie *et al.* 2016)。有研究表明,在干旱胁迫环境下,外生菌根菌可通过促进植物对水分和矿物质的吸收,改善光合作用,调节渗透物质和信号分子等方式直接或间接地提高植物的耐旱性 (Sebastiana *et al.* 2018)。如接种外生菌根菌,构树的生长和光合作用均得到相应提高 (彭思利等 2021)。除此之外,接种外生菌根真菌,可以有效改善马尾松根际土壤微生物群落,改善根际土壤微生物多样性 (郝嘉鑫等 2021)。

笔者前期研究结果表明,作为樟子松的高效外生菌根菌——褐环乳牛肝菌 *Suillus luteus* (L.) Roussel 可以显著促进樟子松苗木的生长 (尹大川等 2014, 2017)。除此之外,利用褐环乳牛肝菌液体菌剂接菌樟子松苗木,可以有效提高樟子松耐旱性 (Yin *et al.* 2018)、耐盐性 (Yin *et al.* 2020) 和养分吸收能力,且这种能力存在“年际间的连续

性”（尹大川等 2018）。但随之而来的是，褐环乳牛肝菌如何促进樟子松的生长？本研究拟通过接菌褐环乳牛肝菌对樟子松生长相关激素和代谢产物的影响入手，初步揭示其对樟子松生长的促进机制，为外生菌根科学应用于辽西半干旱地区、促进该地区樟子松更好生长提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 菌株来源

褐环乳牛肝菌 *Suillus luteus*，分离自辽宁省阜新市章古台（122°22'E、42°43'N）林场樟子松林下，该地区属于半干旱区，年平均降水量 300–400mm。

1.2 菌剂制备

用直径 5mm 的无菌打孔器，切取 PDA 平板培养基上培养好的褐环乳牛肝菌菌饼，分别接菌于盛有 250mL PD 液体培养基的三角瓶（500mL）中，每瓶接菌 3 片菌饼，置于摇床上，25℃ 150r/min 振荡培养 20d，制成液体菌剂，使用前用搅碎机将菌剂做匀浆处理。

1.3 无菌土制备与接菌

将蛭石、草炭土和河沙按体积比 1:2:1 的比例混合，置于高温高压灭菌器中 121℃ 下灭菌 2h，采用 2 年实生苗进行栽培。在 2019 年 5 月初，将苗木截去须根，移栽到均匀混合好菌剂的土壤中。每盆土壤混合 100mL 菌剂，以混合无菌 PD 培养基为对照（CK）。将栽植好的苗木移入温室培养。

1.4 试验设计

设置 2 种处理方式：处理 1：接菌（+S），将 100mL 的褐环乳牛肝菌悬浮培养液与花盆中无菌土混匀，栽植苗木；处理 2：不接菌（-S），施用等量的灭菌培养基。每个处理 5 次重复。

1.5 相关指标测定

待樟子松苗木接菌并生长 2 个月后，挖出苗木，仔细清洗植物根部并除去根际土壤。将苗木根系用纯净水洗净，在体式显微镜下观察菌根形态。在每株幼苗上随机抽取 15 个针叶，85℃ 条件下烘 5h，然后 45℃ 烘干至恒重，用分析天平测定每针叶片干重并记录。

1.5.1 植物激素含量测定：将样本粉碎后，准确称取樟子松根、茎、针叶各 2g，冰浴研磨，加入 10mL 预冷的 80% 甲醇水溶液，4℃ 浸提过夜。8 000×g 离心 10min，取上清液，残渣用 5mL 80% 甲醇水溶液浸提 2h，离心后取出上清液，合并两次上清，40℃ 减压蒸发至不含有机相（大约 3mL 水溶液），加入 5mL 石油醚萃取脱色 3 次，加入适量 1mol/L 柠檬酸水溶液调节 pH 至 3，加入 3mL 乙酸乙酯萃取两次，转移上层有机相至新的 EP 管，氮气吹干，加入 0.5mL 流动相溶解，混匀，用 0.22μm 针头式过滤器过滤后待测，每个处理 3 次重复。利用高效液相色谱法测定其生长素（IAA）、玉米素（ZT）、赤霉素（GA）和脱落酸（ABA）的含量。每个处理 3 次重复，实验重复 3 次。

1.5.2 苗木甜菜碱含量测定：将样本粉碎后，准确称取樟子松根、茎、针叶各 1g，冰浴研磨，加入 5mL 预冷的甲醇，4℃ 浸提过夜。8 000×g 离心 10min，取上清液，残渣用 5mL 甲醇浸提 2h，离心后取出上清液，合并两次上清，40℃ 减压蒸发至近干，加入 2mL 超纯水，加入 2mL 石油醚萃取脱色 3 次，加入 2mL 乙酸乙酯萃取 2 次，弃去乙酸乙酯层，保留水相，用超纯水定容至 2.5mL，加入 0.5g 左右聚乙烯吡咯烷酮（PVPP），混匀静置 5min，8 000×g 离心 10min，取上清液，0.2μm 针头式过滤器过滤后待测，每个处理 3 次重复。利用高效液相色谱法测定其含量。每个处理

3 次重复, 实验重复 3 次。

1.5.3 黄酮化合物含量测定: 取鲜根、茎、叶各 0.1g, 用 10mL 乙酸乙酯研磨, 浸泡 24h, 过滤, 收集上清液, 利用旋转蒸发仪浓缩至 10mL, 用分光光度计在 51nm 处记录吸光度。每个处理 3 次重复, 实验重复 3 次。

1.6 数据处理

利用 Graphpad Prism 7.0 进行单因素方差分析 (ANOVA), 对数据进行不同处理之间的多重比较 (显著性水平 $\alpha=0.05$ 、0.01、0.001 和 0.0001), 并绘图。

2 结果与分析

2.1 菌根形态

本研究中, 褐环乳牛肝菌能够很好的与樟子松形成外生菌根, 形成的菌根呈现标准的二叉分支状 (图 1A 箭头)。形成菌根根尖膨大且短、钝。整个根系较为粗壮、茂盛。菌根周围可见外延菌丝, 从而使根系吸收面积明显增大, 更利于吸收根际矿质营养和水分。未接菌的幼苗没有形成菌根 (图 1B)。

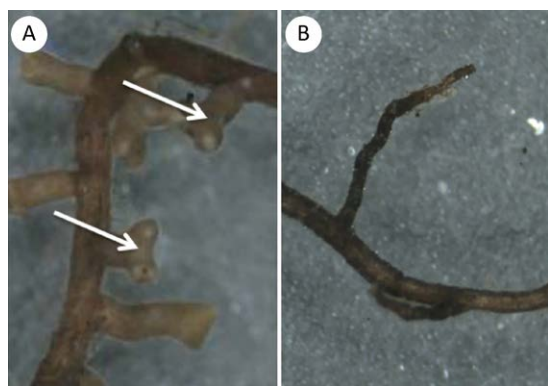


图 1 菌根形态 A: 接菌 (10 $\times$); B: 未接菌 (10 $\times$)
Fig. 1 Mycorrhizal morphology of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings. A: Inoculated with *Suillus luteus* inoculant (10 $\times$); B: Uninoculated with *Suillus luteus* inoculant (10 $\times$).

2.2 针叶干重

针叶的干物质含量直接反映了苗木的生

长质量, 是一种最为直观的生长指标。本研究表明, 接菌组最大叶干重为 0.06g, 而未接菌组的最大值仅为 0.04g。接菌组的最大值、最小值和中值均高于未接菌处理组, 且接菌组和未接菌组的平均值达到显著差异水平 ($P<0.05$) (图 2)。该结果表明, 在外生菌根的影响下, 樟子松苗木生长状态比未接菌樟子松苗木生长质量更加良好。

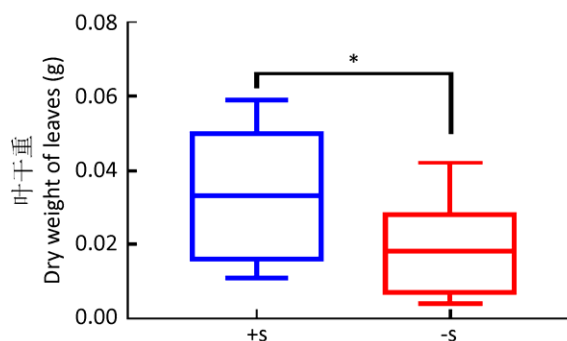


图 2 针叶干重 +S: 接菌; -S: 未接菌. *表示经单因素方差分析检验有显著性差异 ($P<0.05$); ** $P<0.01$; *** $P<0.001$; **** $P<0.0001$. 下同

Fig. 2 The dry weight of the leaf of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* after inoculation with *Suillus luteus*. +S: Inoculated; -S: Uninoculated. * Indicates significant difference by one-way ANOVA test ($P<0.05$); ** $P<0.01$; *** $P<0.001$; **** $P<0.0001$. The same below.

2.3 苗木植物激素含量

接菌处理苗木的根、茎、叶中 IAA 含量显著升高, 分别比未接菌苗木高 85%、83%和 80%。其中接菌苗木根、茎中 IAA 含量与未接菌苗木之间存在显著差异 ($P<0.01$) (图 3A, 3B, 表 1), 但叶中 IAA 含量无显著差异 ($P>0.05$) (图 3C)。

本研究中, 接菌处理的根、茎、叶中 ZT 含量分别比未接菌处理高 106%、59%和 78%。3 部分数据均达到显著性差异水平 ($P<0.05$), 其中茎部 ZT 含量差异最显著 ($P<0.01$) (图 4B, 表 1)。

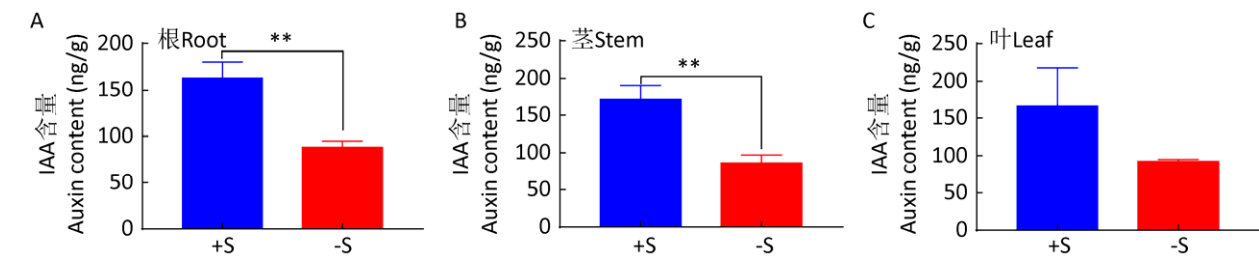


图 3 苗木 IAA 含量

Fig. 3 IAA content of seedlings of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* after inoculation with *Suillus luteus*.

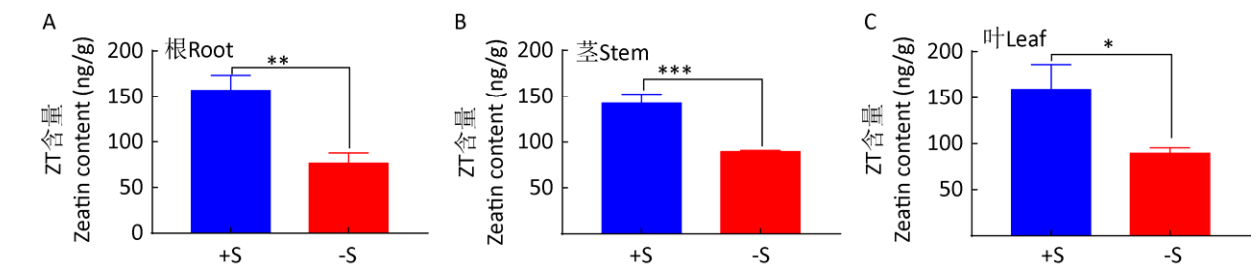


图 4 苗木 ZT 含量

Fig. 4 ZT content of seedlings of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* after inoculation with *Suillus luteus*.

与 IAA 结果相似，苗木根中 GA 含量最高（图 5、表 1），接菌处理的根、茎、叶中 GA 含量分别比未接菌处理高 172%、96%和 42%，3 部分数据均达到显著性差异水平 ($P<0.05$)。其中根部中 GA 含量差异最显著 ($P<0.01$) (图 5A)。结果表明，外生菌根可以提高樟子松根部和茎中 GA 的含量，从而促进樟子松苗木的生长。

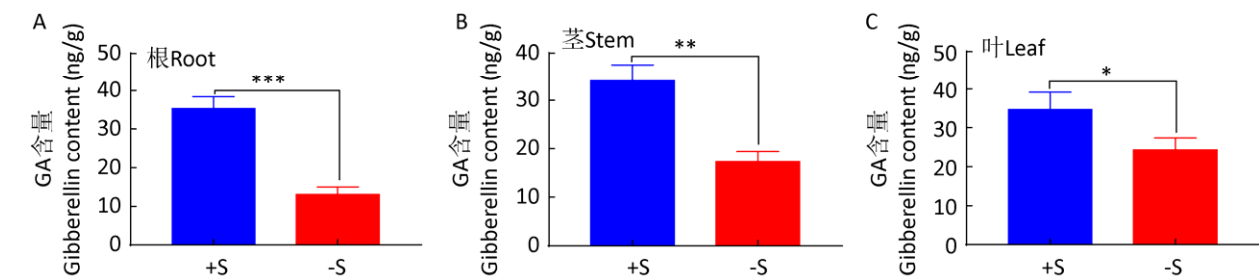


图 5 苗木 GA 含量

Fig. 5 GA content of seedlings of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* after inoculation with *Suillus luteus*.

表 1 各植物激素方差分析

Table 1 Variance analysis of plant hormones

	根 Root			茎 Stem			叶 Leaf		
	t 值	F 值	Df	t 值	F 值	Df	t 值	F 值	Df
	t-value	F-value		t-value	F-value		t-value	F-value	
IAA	6.99	7.282	4	6.653	3.359	4	2.451	426.9	4
ZT	6.906	2.093	4	9.06	43	4	4.359	21.32	4
GA	10.59	2.333	4	6.934	3	4	3.286	2.179	4
ABA	4.642	2.526	4	7.603	1.857	4	2.975	19	4

ABA 含量的分析结果与其他激素相反。在根、茎和叶中的 ABA 含量对比中，未接菌苗木 ABA 的含量均高于接菌苗木。未接菌苗木的根、茎和叶中的 ABA 含量分别比接菌苗木高 36%、33%和 66%。这 3 个部分的数据均达显著性差异 ($P<0.05$)。该结果表明，外生菌根能降低樟子松根、茎和叶的脱落酸含量，减缓对苗木生长抑制的程度，从而增强樟子松的抗逆性 (图 6，表 1)。

2.4 苗木甜菜碱及黄酮类化合物含量

与 ABA 变化规律相似，未接菌苗木的根、茎、叶中甜菜碱的含量高于接菌苗木 (图 7、

表 2)。未接菌苗木的甜菜碱在根、茎、叶中的含量分别比接菌苗木高 46%、26%和 23%。根和茎两个部位数据均达到显著差异水平 ($P<0.05$) (图 7A，7B)，其中根部的甜菜碱含量差异最显著 ($P<0.01$) (图 7A)。

黄酮类化合物在樟子松苗木中的变化更为明显 (图 8，表 2)。黄酮类化合物在根和茎中含量最高 (图 8A，8B)，接菌苗木的根和茎中黄酮类化合物含量分别比未接菌苗木高 700%和 600%。两部分数据均达到显著性差异水平 ($P<0.01$)。其中根部黄酮类化合物含量与茎和叶中的含量相比差异最显著

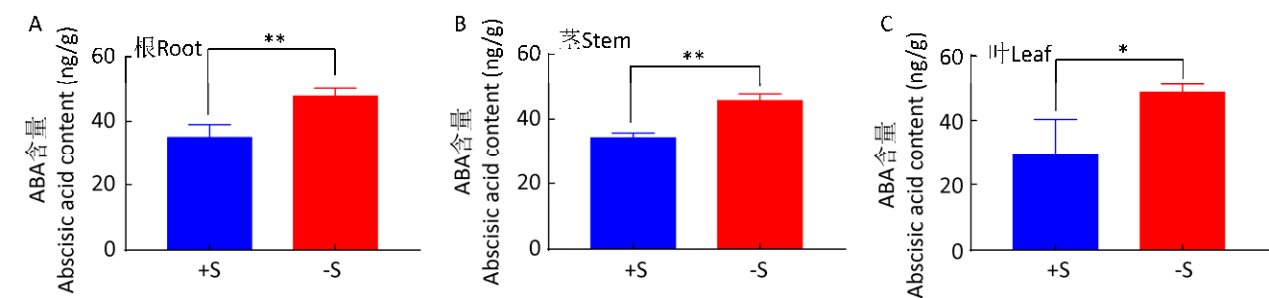


图 6 苗木 ABA 含量

Fig. 6 ABA content of seedlings of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* after inoculation with *Suillus luteus*.

表 2 苗木甜菜碱和黄酮含量方差分析

Table 2 Variance analysis of betaine and flavonoid content in seedlings

	根 Root			茎 Stem			叶 Leaf		
	t 值	F 值	Df	t 值	F 值	Df	t 值	F 值	Df
	t-value	F-value		t-value	F-value		t-value	F-value	
甜菜碱	7.111	1.416	4	4.501	2.482	4	2.578	24.43	4
Betaine									
黄酮	13.13	11.61	4	4.896	1216	4	0.09	2.532	4
Flavonoids									

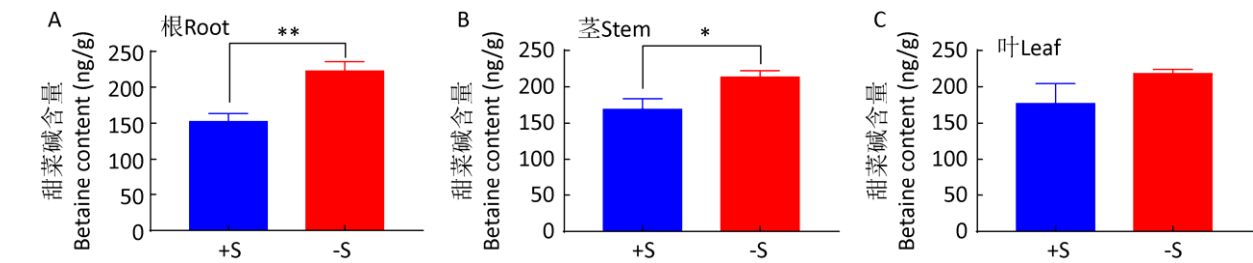


图 7 苗木甜菜碱含量

Fig. 7 Betaine content of seedlings of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* after inoculation with *Suillus luteus*.

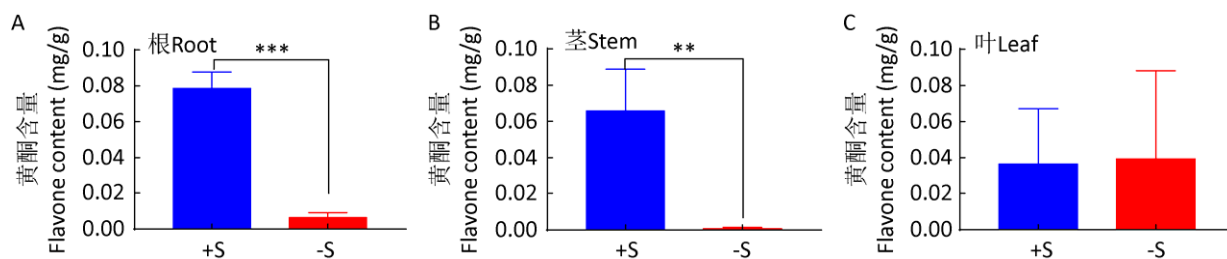


图 8 苗木黄酮化合物含量

Fig. 8 Flavone content of seedlings of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* after inoculation with *Suillus luteus*.

($P < 0.001$) (图 8A)。结果表明, 外生菌根可提高根和茎中黄酮类化合物的含量, 从而提高樟子松的抗逆性。但叶片中黄酮类化合物含量差异不显著 ($P > 0.05$), 原因有待进一步研究 (图 8C)。

3 讨论

苗木的生长质量直接决定造林成活率, 尤其在立地条件相对较差、生态环境相对脆弱的地区, 用于造林的苗木质量更是决定造林的成功与否。在众多反映苗木质量好坏的指标当中, 最直观的就是生长指标。有研究结果显示, 樟子松接菌其高效外生菌根菌, 可以有效促进其生长 (尹大川等 2017)。不但如此, 接菌外生菌根菌可以有效增强松苗水分和养分的吸收, 从而增强松苗的生长势, 可以有效抵抗松枯梢病 (吴小芹等 2007)。IAA 的主要成分是吲哚丁酸 (IBA), 可以有效促进植物的生长 (Komaki & Sugimoto 2012; Di *et al.* 2017)。与此同时, 菌根真菌促进植物生长的重要机制之一就是促进树木对营养元素的吸收 (Griffiths *et al.* 1994)。如果植物根系发达, 恰能更好地促进植物对营养元素的吸收与利用。本研究中, 接菌樟子松根系的 IAA 含量与茎和针叶当中相比, 含量最高, 增高幅度也最为显著 (图 3, 表 1)。褐环乳牛肝菌在促进樟子松生长时, 首先“帮助”樟子松构建强大的根系, 进而更多地吸收土壤中的矿质元素。这与笔者之前的研究形成

了较好的对应 (尹大川等 2017)。

ZT 调控植物叶片气孔的开闭, 从而调控植物光合作用, 进而调控植物生长 (Doncheva *et al.* 2005; Jan & Jiri 2009; Zhou *et al.* 2014)。本研究中, 接菌处理樟子松后, 苗木的玉米素无论在根、茎、叶当中均有不同程度的上升, 而根和茎中的玉米素含量上升最显著 (图 4), 这也能够说明, 接种褐环乳牛肝菌可以影响樟子松体内玉米素的含量变化, 进行调控樟子松的光合作用有机物的合成, 进而影响其高生长。有研究表明, GA 可以调控植物体内 IAA 的含量, 且与 IAA 存在协同作用, 防止器官脱落, 打破休眠 (Petricka *et al.* 2012)。本研究中, 苗木体内 GA 含量变化规律与 IAA 相同, 根和茎的含量均高于针叶。该结果提示, 接菌外生菌根菌对樟子松生长的促进作用主要是促进 GA 和 IAA 在根部的含量升高, 进而促进根系的生长, 更多吸收土壤中的营养元素, 使其生长。在这个过程中, ZT 调节苗木的气孔开闭, 影响光合作用有机物的合成, 进而影响苗木的形态建成, 促进其细胞分裂, 加快高生长。

ABA 可以促进植物根系的生长, 为植物在受到环境胁迫时, 克服生存困难而建立坚实的地下根系, 为植物增大根系吸收面积提供保障 (Jan & Jiri 2009; Komaki & Sugimoto 2012; Petricka *et al.* 2012; Schaller *et al.* 2014)。本研究中, 接菌樟子松苗木无论根、茎、叶中 ABA 含量均低于未接菌苗木, 且各

部分 ABA 含量均达到显著差异水平, 苗木根部 ABA 含量高于茎和叶(图 7)。该结果表明, 外生菌根菌的侵染可以通过促进根系的生长, 增大营养元素的吸收面积, 进而调控植株的生长。这种调控通过改变不同植物激素的含量, 使他们发挥协同作用, 共同调节植株的生长质量。

当植物受到胁迫时, 甜菜碱的含量会迅速增加。在本研究中, 接菌苗木的甜菜碱含量低于未接菌组。结果表明, 与未接菌苗木相比, 菌根苗受环境的影响较小, 在未来的生存中对环境胁迫有更强的抵抗能力。黄酮化合物对于植物本身应对环境胁迫、抵御病虫害的侵袭具有重要意义(赵龙飞等 2015; 贺超等 2016)。值得一提的是, 黄酮化合物是植物根系重要分泌物, 其对菌根侵染的早期信号识别具有重要作用(郝晓红等 2012; 侯时季等 2016)。本研究中, 接菌处理后, 樟子松根和茎部, 黄酮化合物含量均有所增加, 且根系中的含量增加幅度最大。而不接菌的苗木, 在根和茎中, 黄酮化合物的含量非常低。该结果提示, 褐环乳牛肝菌接菌樟子松可以显著增加其黄酮化合物含量, 增强其抗逆性, 提高生长质量。由于接菌处理苗木后, 根部黄酮化合物升高较为明显, 说明褐环乳牛肝菌与樟子松具有较高的契合度, 可以诱导樟子松根系分泌产生大量的黄酮化合物来应答其侵染, 进而迅速形成菌根。另外, 黄酮化合物的含量是否可以作为菌株与寄主契合程度的指示指标, 需要进一步研究验证。

本文仅从植物激素与相关代谢产物的角度, 研究了外生菌根菌对干旱-半干旱区樟子松的生长影响机制。后续研究需进一步加强对外生菌根调控樟子松生长相关基因表达及信号转导方面的研究。综上所述, 本研究结果可以为今后进一步研究提供数据借鉴,

同时也可以为辽西半干旱地区森林健康调控与外生菌根科学应用于该地区逆境造林提供理论依据。

[REFERENCES]

- 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: 770-805 (in Chinese)
- Di MR, De RM, Pacifici E, Salvi E, Sozzani R, Benfey PN, 2017. Auxin minimum triggers the developmental switch from cell division to cell differentiation in the *Arabidopsis* root. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(36): e7641-e7649
- Doncheva S, Amenós M, Poschenrieder C, Barcelo J, 2005. Root cell patterning: a primary target for aluminium toxicity in maize. *Journal of Experimental Botany*, 56(414): 1213-1220
- Griffiths RP, Baham JE, Caldwell BA, 1994. Soil solution chemistry of ectomycorrhizal mats in forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 26: 331-337
- Guo GH, Liu HY, Li GH, 2014. Analysis of physiological characteristics about ABA alleviating rice booting stage drought stress. *Scientia Agricultura Sinica*, 47(22): 4380-4391
- Hao JX, Tong FP, Zhao M, Li G, Liu ZH, Bai SL, 2021. Ectomycorrhizal fungal community structure characteristics of *Pinus massoniana* seedlings bred by root production method and ordinary breeding method. *Mycosystema*, 40(7): 1-10 (in Chinese)
- Hao XH, Suo PF, Wang J, Han B, Zhao ML, 2012. Molecular mechanisms of arbuscular mycorrhiza symbiosis formed by arbuscular mycorrhiza fungi and host-plants. *Acta Agrestia Sinica*, 20(5): 800-804 (in Chinese)
- He C, Chen WY, He XL, Jiang Q, Zhao LL, 2016.

- Interactive effects of arbuscular mycorrhizal fungi under different soil water and fertilizer conditions on the plant growth and nutrients of *Scutellaria baicalensis* Georgi. *Acta Ecologica Sinica*, 36(10): 2798-2806 (in Chinese)
- Hou SJ, Chen BD, Zhang S, 2016. Signal recognition mechanism in establishing arbuscular mycorrhiza symbiosis. *Microbiology China*, 43(12): 2693-2699 (in Chinese)
- Jan P, Jiri F, 2009. Auxin transport routes in plant development. *Development*, 136(16): 2675-2688
- Komaki S, Sugimoto K, 2012. Control of the plant cell cycle by developmental and environmental cues. *Plant Cell Physiology*, 53(6): 953-964
- Li XX, Liao H, Zhao J, 2014. Effects of GA₃, ABA and 6-BA on soybean, *Glycine max* (L. Merrill), root growth and development. *Journal of South China Agricultural University*, 35(3): 35-40
- Peng SI, Wang XY, Li J, Xia DJ, Ge ZW, Xue JH, 2021. Effects of ectomycorrhizal fungi on growth and photosynthetic characteristics of *Broussonetia papyrifera* seedlings under drought stress. *Chinese Journal of Ecology*, Doi: 10.13292/j.1000-4890.202109.005 (in Chinese)
- Petricka JJ, Winter CM, Benfey PN, 2012. Control of *Arabidopsis* root development. *Annual Review of Plant Biology*, 63(1): 563-590
- Schaller GE, Street IH, Kieber JJ, 2014. Cytokinin and the cell cycle. *Current Opinion in Plant Biology*, 21(21C): 7-15
- Sebastiana M, Da Silva AB, Matos AR, Alcantara, 2018. Ectomycorrhizal inoculation with *Pisolithus tinctorius* reduces stress induced by drought in cork oak. *Mycorrhiza*, 28: 247-258
- Tang XC, 2014. Effect of plant growth regulators on winter wheat growth under drought stress. Master Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. 10-15
- Wu QS, Xia RX, Zou YN, 2008. Improved soil structure and citrus growth after inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi under drought stress. *European Journal of Soil Biology*, 44: 122-128
- Wu XQ, Sun MQ, Gao Y, Sheng JM, Ye JR, 2007. Effects of Some ectomycorrhizas on pine seedlings to disease resistance. *Scientia Silvae Sinicae*, 43(6): 88-93 (in Chinese)
- Xie BT, Wang QM, Zhang HY, 2016. The effect of plant growth regulators on the yield and hormone concentration in sweet potato. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 31(1): 155-161
- Yin DC, Deng X, Song RQ, 2016. Synergistic effects between *S. luteus* and *T. virens* on Korean spruce seedlings growth and drought resistance to Scotch pine seedlings. *Journal of Forestry Research*, 27(1): 193-201
- Yin DC, Qi JY, Deng JF, Du H, Deng X, 2017. Effects of Ectomycorrhizal cooperating with exogenous calcium on *Pinus sylvestris* var. *mongolica* growth. *China Environmental Science*, 37(6): 2295-2304 (in Chinese)
- Yin DC, Qi JY, Deng JF, Du H, Deng X, 2018. Effects of exogenous calcium on ectotrophic mycorrhiza-*Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings and rhizosphere soil. *Chinese Journal of Soil Science*, 49(2): 362-366 (in Chinese)
- Yin DC, Deng X, Chet I, Song RQ, 2014. Physiological responses of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings to the interaction between *Suillus luteus* and *Trichoderma virens*. *Current Microbiology*, 69(3): 334-342
- Yin DC, Deng X, Chet I, Song RQ, 2014. Physiological responses of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings to the interaction between *Suillus grevillei* N40 and *Trichoderma virens* T43. *Chinese Journal of Ecology*, 33(8): 2142-2147 (in Chinese)
- Yin DC, Saiyaremu HF, Song RQ, Qi JY, Deng X, Deng JF, 2020. Effects of an ectomycorrhizal fungus on the growth and physiology of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings subjected to saline-alkali stress. *Journal of Forestry Research*, 31(3): 781-788
- Yin DC, Song RQ, Qi JY, Deng X, 2018. Ectomycorrhizal fungus enhances drought

- tolerance of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings and improves soil condition. *Journal of Forestry Research*, 29(6): 1775-1788
- Yin DC, Yang LB, Deng X, Chet I, Song RQ, 2015. How *Trichoderma virens* affects growth indicators, physiological and biochemical parameters of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings. *Journal of Beijing Forestry University*, 37(1): 78-83 (in Chinese)
- Yuan LZ, Liu JY, Wang HQ, 2018. Mitigative effects of growth regulator and foliar fertilizer on maize under shading stress. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 47(4): 21-25
- Zhao LF, Xu YJ, Cao DJ, LiY, Li JJ, Lü JM, Zhu ZY, Qin SS, He XL, 2015. Screening, resistance, phylogeny and growth promoting of phosphorus solubilizing bacteria isolated from soybean root nodules. *Acta Ecologica Sinica*, 35(13): 4425-4435 (in Chinese)
- Zheng X, Zhu JJ, Yan QL, Song LN, 2012. Effects of land use changes on the groundwater table and the decline of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in southern Horqin Sandy Land, Northeast China. *Agricultural Water Management*, 109: 94-106
- Zhou YF, Wang DQ, Lu ZB, 2014. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and endogenous hormone ABA and CTK contents in green-stayed sorghum. *Scientia Agricultura Sinica*, 47(4): 655-663
- [附中文参考文献]
- 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: 770-805
- 郝嘉鑫, 童方平, 赵敏, 李贵, 刘振华, 白淑兰, 2021. 马尾松根生产苗与常规苗外生菌根真菌多样性特征. *菌物学报*, 40(7): 1-10
- 郝晓红, 索培芬, 王俊, 韩冰, 赵萌莉, 2012. 丛枝菌根真菌与宿主植物识别共生的分子机制. *草地学报*, 20(5): 800-804
- 贺超, 陈伟燕, 贺学礼, 姜桥, 赵丽莉, 2016. 不同水肥因子与 AM 真菌对黄芩生长和营养成分的交互效应. *生态学报*, 36(10): 2798-2806
- 侯时季, 陈保冬, 张莘, 2016. 丛枝菌根共生建成的信号识别机制. *微生物学通报*, 43(12): 2693-2699
- 彭思利, 王晓燕, 李剑, 夏大娟, 葛之葳, 薛建辉, 2021. 外生菌根真菌接菌对干旱胁迫下构树幼苗生长及光合特性的影响. *生态学杂志*, Doi: 10.13292/j.1000-4890.202109.005
- 吴小芹, 孙民琴, 高悦, 盛江梅, 叶建仁, 2007. 几种外生菌根菌对松苗抗非根部病害的影响. *林业科学*, 43(6): 88-93
- 尹大川, 邓勋, Ilan Chet, 宋瑞清, 2014. 厚环乳牛肝菌(*Suillus grevillei*)N40 与绿木霉(*Trichoderma virens*) T43 复合接菌下樟子松苗木的生理响应. *生态学杂志*, 33(8): 2142-2147
- 尹大川, 祁金玉, 邓继峰, 邓勋, 2018. 外源钙添加量对外生菌根-樟子松共生体苗木及根际土壤的影响. *土壤通报*, 49(2): 362-366
- 尹大川, 祁金玉, 邓继峰, 都慧, 邓勋, 2017. 外源钙与外生菌根协同对樟子松生长的影响. *中国环境科学*, 37(6): 2295-2304
- 尹大川, 杨立宾, 邓勋, Ilan Chet, 宋瑞清, 2015. 绿木霉对樟子松苗木生长指标及生理生化指标的影响. *北京林业大学学报*, 37(1): 78-83
- 赵龙飞, 徐亚军, 曹冬建, 李源, 厉静杰, 吕佳萌, 朱自亿, 秦珊珊, 贺学礼, 2015. 溶磷性大豆根瘤内生菌的筛选、抗性及其系统发育和促生. *生态学报*, 35(13): 4425-4435

(本文责编: 韩丽)